



杜慧民, 李文彬, 刘润进. 昆虫共生细菌研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (3): 615–629.

昆虫共生细菌研究进展

杜慧民, 李文彬, 刘润进*

(青岛农业大学菌根生物技术研究所, 青岛 266109)

摘要: 昆虫体内定殖着大量微生物, 经过漫长协同进化, 昆虫与这些微生物构建了共生体系, 这些昆虫共生微生物参与整个生态过程, 对于生态系统中物质转化与交换、能量流动与利用、信息传递与调控等均发挥着重要作用。昆虫共生细菌具有丰富的物种多样性; 昆虫与其共生细菌之间通过化学机制、生理机制、生态学机制和遗传学机制构建复杂的共生体系; 昆虫为细菌提供稳定的生境并共享特定的代谢途径, 共生细菌则协助宿主营养代谢, 提供食物中缺乏的营养, 促进昆虫生长和繁殖; 通过分泌抗菌肽、毒素等, 细菌能增强昆虫对寄生生物的防御能力和抗病性, 并通过调节昆虫对非生物因子的抗逆性和耐药性, 扩大昆虫的生态位。昆虫共生细菌在农林牧渔业可持续安全生产与医药研发等领域具有应用潜力和广阔的发展前景。

关键词: 昆虫; 细菌; 共生体系; 共生机制; 共生效应; 作用机制

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 03-0615-15

Recent advances in the study of insect symbiotic bacteria

DU Hui-Min, LI Wen-Bin, LIU Run-Jin* (Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong Province, China)

Abstract: There are a large number of bacteria colonized within the body of insects, which forms symbiotic systems between insects and these bacteria after a long cooperative coevolution, and the symbiotic systems play an important roles in the whole process of ecology, substance conversion and exchange, the energy flow and use, message transmission and regulation in ecosystems. Insect symbiotic bacteria (ISB) are rich in species diversity; insects and their symbiotic bacteria form symbiosis through chemical, physiological, ecological, and genetic mechanisms. Insects provide stable habitats for bacteria and share specific metabolic pathways; bacteria provide nutrients lacking in food and promote insect growth and reproduction by assisting host nutrient metabolism. ISB secrete antimicrobial peptides, toxins and other substances to enhance insect defense against exogenous parasites and disease resistance, and expand possible niche by adjusting insect resistance to non-biological factors and tolerance to pesticides. It is considered that these ISB have broad application potential and development prospect in the safety and sustainable production of agriculture, forestry, animal husbandry, fishery and medicine.

Key words: Insects; bacteria; symbiosis; symbiotic mechanisms; symbiotic effects; functioning mechanisms

昆虫与植物、真菌、放线菌、细菌及其他动物等经过长期共同进化, 发展建立了多样的共生

关系 (刘润进和王琳, 2018)。其中, 体内定殖的有益微生物能改善宿主昆虫营养代谢、防御天敌

基金项目: 国家自然科学基金 (31470101); 青岛市民生科技计划项目 (17-3-3-57-nsh)

作者简介: 杜慧民, 女, 1995 年生, 在读研究生, 研究方向为植物保护学和菌根学研究, E-mail: 1576316665@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 刘润进, 博士, 教授, 主要研究方向为生物共生学, E-mail: liurj@qau.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-03-04; 接受日期 Accepted: 2019-04-25

攻击、增强抗逆性、影响昆虫生长、发育、寿命和演化 (Provorov & Onishchuk, 2018)。近年来, 共生微生物的物种多样性、昆虫与微生物的种间关系、相互作用以及共生微生物的功能等研究取得了重要进展 (杨义婷等, 2014; 黄旭等, 2015; 王四宝和曲爽, 2017)。

林勇文和侯有明 (2018) 总结了昆虫共生真菌 (insect symbiotic fungi, ISF) 的种类及其功能。然而, 当前国内文献中有关昆虫共生微生物的概念、名称和术语等比较零乱, 存在使用不规范、不一致和不明确等问题。事实上, 昆虫不仅广泛的与其他动物、植物和真菌等建立共生关系, 而且还与细菌构建多种共生体系。凡是能与昆虫构建共生关系的原生动物、真菌和细菌等, 可统称为昆虫共生微生物 (insect symbiotic microbes, ISM)。在探讨具体 ISM 的科学问题时, 有必要将其进一步区分为: 昆虫共生原生动物 (insect symbiotic protozoa, ISP)、ISF 和昆虫共生细菌 (insect symbiotic bacteria, ISB)。关于 ISB 研究进展国内外尚缺乏系统的论述。本文旨在讨论昆虫与 ISB 构建的共生体系特征、ISB 的物种多样性、昆虫与细菌的共生机制、ISB 的生理生态效应及其作用机制等, 以期为促进该领域研究提供依据。

1 昆虫与细菌构建的共生体系特征

1.1 昆虫与细菌构建的共生体系

1.1.1 植食性昆虫与细菌的共生

植食性昆虫以植物活体为食, 依其口器、消化道构造与功能的不同, 可分为以完整植物器官、组织为食和吸食汁液的两大类。食叶甲虫、白蚁、蚜虫、蝗虫、烟粉虱、叶蝉、粉蚧和木虱等虫体内均定殖着大量细菌。食叶甲虫 *Cassida rubiginosa* 前肠有两个器官用于储藏细菌 *Candidatus stammera capleta*, 该细菌有果胶消化基因, 甲虫可从细菌分解物中获得氨基酸和维生素等 (Salem *et al.*, 2017)。蚜虫体内定殖着 *Buchnera aphidicola*, 该 ISB 为宿主提供必需氨基酸, 蚜虫则为该细菌提供生存场所和养分。粉虱、木虱和蚧等也与细菌构建互利共生体系。*Buchnera* 在亲代和子代之间母系垂直传播, 离开宿主不能独立存活。*Sulcia muelleri* 是与叶蝉、沫蝉和蜡蝉等专性内共生细菌 (Urban & Cryan, 2012; Koga *et al.*, 2013)。肠道共生细菌能分解木质素及纤维素为白蚁提供部分养分, 其

中部分细菌可与肠道中定殖的原生动物形成内共生体系, 从而构建成三重共生体 (刘润进等, 2014; 刘润进和王琳, 2018)。海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 肠道内定殖着蒙特氏肠球菌 *Enterococcus mundtii* 等 ISB (Shao *et al.*, 2017)。烟粉虱 *Bemisia tabaci* 与 *Rickettsia* 属的细菌可形成共生关系; 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 体内的共生细菌有变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门共 18 个操作分类单元 (OTUs), 包括杀雄菌 *Arsenophonus* sp. 和沃尔巴克氏菌 *Wolbachia* sp. 等 (范海伟, 2015)。丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 体内定殖的能经卵传播并具有杀死雄性后代能力的杀雄菌可与锥蝽、木虱、烟粉虱和蚜虫等共生。柑橘木虱 *Diaphorina citri* 和柑橘粉虱 *Dialeurodes citri* 可与 *Portiera* sp.、沃尔巴克氏菌、*Cardinium* sp. 和 *Rickettsia* sp. 形成共生体系 (孙秀新等, 2016)。

1.1.2 卫生昆虫与细菌的共生

卫生昆虫是指严重危害人类健康、工作和生活的一类昆虫, 诸如家蝇、蚊子、蟑螂、臭虫和蚤等, 其体内定殖着众多细菌。家蝇发育过程中, 自卵末期、幼虫期、蛹期至成蝇的肠道中定殖的多种 ISB 可能发挥重要作用。蟑螂脂肪体中共生的细菌可通过母体传递, 最初集中在卵母细胞周围, 然后进入卵原生质内, 这种互利共生是“遗传”的。没有这些 ISB, 蟑螂生长速率迟缓。臭虫 *Cimex lectularius* 必须与沃尔巴克氏菌共生才能正常生长和繁殖。臭虫精巢或卵巢周围特殊细胞群的细胞内定殖着大量细菌, 后者为前者提供必需的 B 族维生素, 确保卵孵化和幼虫生育为成虫 (Hosokawa *et al.*, 2010)。蚊子的精巢和卵巢中定殖着沃尔巴克氏菌 (崔春来等, 2015)。可见, 卫生昆虫与细菌构建的共生体系是十分普遍和有效的。

1.1.3 其他昆虫与细菌的共生

一些天敌昆虫、对人类有益或可利用的昆虫也能与细菌构建共生体系。西方蜜蜂 *Apis mellifera* 肠道共生细菌包括革兰氏阳性和革兰氏阴性细菌; 生殖组织中定殖着沃尔巴克氏菌, 后者影响前者生殖和发育。西方蜜蜂肠道还定殖着大量的乳酸菌类群, 这些 ISB 能增强宿主对病虫害的抵抗力, 参与宿主消化吸收花粉, 协助“解毒”和影响生殖 (Audisio *et al.*, 2011)。蜂群个体间的孵育、梳理和食物交换等交流行为更有利于细菌传播,

形成了稳定的 ISB 群落结构 (徐龙龙等, 2013)。

1.2 昆虫共生细菌的定殖部位

ISB 可定殖于昆虫体表、体腔、消化道、肠道、中肠、后肠、淋巴、脂肪体和其他器官组织的细胞内。甚至一些种类的昆虫可形成专门供细菌共生定殖的储菌器官, 储菌器的功能相当于人类肝脏, 富含分解和加工食物的工具 (Salem *et al.*, 2017)。昆虫形成的特化器官含菌体 (bacteriomes) 由多个含菌细胞 (bacteriocytes) 组成, 通常是专性内共生细菌的定殖部位, 经垂直传播从母代遗传至子代; 而兼性内共生细菌的定殖部位多样, 大多定殖于昆虫体表、体腔、肠腔、盲肠或分散于血淋巴中; 褐飞虱体内的杀雄菌主要定殖于脂肪体细胞中。蜜蜂和熊蜂的消化道是共生细菌的主要聚集区。西方蜜蜂和熊蜂的蜜囊中均定殖有乳酸杆菌属和双歧杆菌属的乳酸菌组成的 ISB 群落, 而蜜囊也是乳酸杆菌和双歧杆菌的主要聚集区 (Olofsson & Vasquez, 2008)。

按照共生定殖部位, 可将 ISB 分成外共生细菌和内共生细菌。前者指定殖于健康宿主昆虫体表和细胞外的细菌, 包括附着于昆虫肠壁细胞和游离在肠腔的细菌。目前研究最多的外共生细菌是昆虫肠道细菌群落; 内共生细菌是定殖于昆虫细胞内的细菌。例如, 沃尔巴克氏菌是广泛定殖于昆虫细胞内的共生细菌。内共生细菌进一步可分为初生内共生细菌和次生内共生细菌, 前者定殖于昆虫的特定细胞中, 与昆虫几乎同时发生, 协

同进化, 垂直传播; 后者则以水平传播、垂直传播和其他传播方式, 使其可以在同种或不同种昆虫间快速传播扩散。也有人将初生内共生细菌和次生内共生细菌分别称作专性内共生细菌 (obligate endosymbiotic bacteria, OEB) 和兼性内共生细菌 (facultative endosymbiotic bacteria, FEB)。必需注意的是, 宿主昆虫发育过程中, 一些共生细菌可由幼虫的细胞内转移至成虫的细胞外, 而且可从兼性到专性、从病原物到共生生物之间的转换 (Hosokawa *et al.*, 2010)。因此, 不能简单地界定这类 ISB, 而应具体情况具体分析。

1.3 昆虫共生细菌的物种多样性

ISB 种类繁多, 具有较丰富的物种多样性 (表 1)。同一种昆虫不同个体或不同发育期定殖的 ISB 类群不尽相同。例如, 家蝇的幼虫、蛹和成蝇既有特有的也有共有的 ISB 属, 肠杆菌属是成蝇特有的 ISB 属之一, 其所属的肠杆菌科中的阿克西托克雷白杆菌、肺炎克雷伯菌、柠檬酸杆菌和阴沟肠杆菌在实蝇科的求偶和繁殖过程中发挥作用; 发育阶段不同肠道定殖的 ISB 属的数量亦不同 (Shi *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2014)。几乎所有蚜虫均定殖布赫纳氏属 *Buchnera*, 该属目前只有 *B. aphidicola* 1 种, 仅分布于蚜虫类腹部血腔的特化含菌胞内。含菌细胞内不同 ISB 的分布和数量存在差异 (Gatehouse *et al.*, 2012; Bing *et al.*, 2013)。

表 1 昆虫共生细菌的种类
Table 1 Species of insect symbiotic bacteria

昆虫类型 Insect type	昆虫种类 Insect species	共生细菌属或种 Genus and species of symbiotic bacteria	参考文献 References
植食性昆虫 Phytophagous insects	烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	类噬胞细菌 Cytophaga-likeorganism, CLO	Weeks <i>et al.</i> , 2003
		<i>Candidatus Fritschea bemisiae</i>	Thao <i>et al.</i> , 2003
	烟粉虱复合种 <i>Bemisia tabaci</i> (Gennadius) complex	<i>Candidatus Portiera aleyrodidarum</i>	褚栋等, 2006
		<i>Candidatus Fritschea bemisiae</i>	
		类噬胞细菌 Cytophaga-likeorganism	
		沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i>	
	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	<i>Candidatus Arsenophonus nilaparvatae</i>	范海伟, 2015
	白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	<i>Cardinium</i>	Zeng <i>et al.</i> , 2018
	柑橘木虱 <i>Diaphorina citri</i> Kuwayama	<i>Portiera</i> sp.	孙秀新等, 2016
	柑橘粉虱 <i>Diaphorina citri</i> Kuwayama	沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i> <i>Cardinium</i> sp. 立克次氏体 <i>Rickettsia</i> sp.	

续表 1 Continued table 1

昆虫类型 Insect type	昆虫种类 Insect species	共生细菌属或种 Genus and species of symbiotic bacteria	参考文献 References
单食性灰飞虱	<i>Ommatidiotus dissimilis</i>	<i>Sulcia</i> , <i>Vidania</i> , <i>Sodalis</i> , 沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i> , 立克次氏体属 <i>Rickettsia</i>	Michalik <i>et al.</i> , 2018
沙漠蝗	<i>Schistocerca gregaria</i>	成团泛菌 <i>Pantoea agglomerans</i>	Dillon <i>et al.</i> , 2000
海灰翅夜蛾	<i>Spodoptera littoralis</i>	绿肠球菌 <i>Enterococcus mundtii</i> 杀雄菌属 <i>Arsenophonus</i>	Shao <i>et al.</i> , 2017
橘小实蝇	<i>Bactrocera dorsalis</i>	产酸克雷伯氏菌 <i>Klebsiella oxytoca</i> 肺炎克雷伯氏菌 <i>Klebsiella pneumonia</i> 土生拉乌尔菌 <i>Raoultella terrigena</i>	Shi <i>et al.</i> , 2012
橘小实蝇	<i>Bactrocera dorsalis</i>	肠杆菌科 <i>Enterobacteriaceae</i> 肠球菌科 <i>Enterococcaceae</i> 芽孢杆菌科 <i>Bacillaceae</i>	王洪秀等, 2015
泽兰实蝇	<i>Procecidochares utilis</i>	沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i>	张某某等, 2016
桃实蝇	<i>Bactrocera zonata</i>	阴沟肠杆菌 <i>Enterobacter cloacae</i> 肺炎克雷伯氏菌 <i>Klebsiella pneumoniae</i>	Reddy <i>et al.</i> , 2014
小贯小绿叶蝉	<i>Empoasca onukii</i>	盐单胞菌属 <i>Halomonas</i> 希瓦氏菌属 <i>Shewanella</i> 沃尔巴克氏菌 <i>Wolbachia</i> ssp.	毛迎新等, 2018
大青叶蝉	<i>Cicadella viridis</i>	<i>Sodalis</i> sp. <i>Sulcia muelleri</i> 立克次氏体属 <i>Rickettsia</i>	练启仙等, 2017 Michalik <i>et al.</i> , 2014 Lian <i>et al.</i> , 2016
蚜虫	<i>Aphididae</i> spp.	布赫纳氏菌 <i>Buchnera aphidicola</i> 杀雄菌属 <i>Arsenophonus</i>	Bing <i>et al.</i> , 2013 杨义婷等, 2014 刘艳红等, 2018
蚜虫	<i>Aphididae</i> spp.	<i>Hamiltonella defensa</i> <i>Regiella insecticola</i> <i>Serratia symbiotica</i> 立克次氏体属 <i>Rickettsia</i> 立克次氏小体属 <i>Rickettsiella</i> 杀雄菌属 <i>Arsenophonus</i> 沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i> 螺原体属 <i>Spiroplasma</i>	Simon <i>et al.</i> , 2011
豌豆蚜	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	布赫纳氏菌 <i>Buchnera</i> sp. 立克次氏小体 <i>Rickettsiella</i> ssp. <i>amiltonella</i> 沙雷氏菌属 <i>Serratia</i>	Wilson <i>et al.</i> , 2010 Tsuchida <i>et al.</i> , 2010
嗜桔粉蚧	<i>Pseudococcus calceolariae</i>	<i>Tremblaya</i>	Gatehouse <i>et al.</i> , 2012
蚧壳虫	Scale insect	<i>Uzinura diaspidicola</i>	Sabree <i>et al.</i> , 2013
沫蝉	Froghopper	<i>Sulcia muelleri</i>	Michalik <i>et al.</i> , 2014

续表 1 Continued table 1

昆虫类型 Insect type	昆虫种类 Insect species	共生细菌属或种 Genus and species of symbiotic bacteria	参考文献 References
	暗黑鳃金龟 <i>Holotrichia parallels</i>	噬纤维素属 <i>Cytophaga</i> , 黄杆菌属 <i>Flavobacterium</i> , 拟杆菌属 <i>Bacteroides</i>	圣平 ,2014
	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	粪肠球菌 <i>Enterococcus faecalis</i>	杨焯 ,2012
	长胸沫蝉 <i>Clastoptera arizonana</i> Doering	<i>Sulcia muelleri</i> <i>Zinderia insecticola</i>	McCutcheon <i>et al.</i> , 2010
	琉璃叶蝉 <i>Homalodisca vitripennis</i>	<i>Sulcia muelleri</i> <i>Baumannia cicadellincola</i>	Takiya <i>et al.</i> ,2006
	长红锥蝽 <i>Rhodnius prolixus</i>	棒象红球菌 <i>Rhodococcus rhodnii</i>	Eichler <i>et al.</i> ,2002
	点蜂缘蝽 <i>Riptortus pedestris</i>	伯克氏菌 <i>Burkholderia</i>	Kikuchi <i>et al.</i> ,2012
	稻纵卷叶螟 <i>Cnaphalocrocis medinalis</i>	粪肠球菌 <i>Enterococcus faecalis</i>	杨焯 ,2012
	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	阿氏肠杆菌 <i>Enterobacter asburiae</i> 肉杆菌 <i>Carnobacterium maltaromaticum</i> 阴沟肠杆菌 <i>Enterobacter cloacae</i>	夏晓峰 ,2014
	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	肠杆菌科 <i>Enterobacteriaceae</i> 假单胞菌科 <i>Pseudomonadaceae</i> 鞘脂单胞菌科 <i>Sphingomonadaceae</i> 黄色单胞菌科 <i>Xanthomonadaceae</i> 黄杆菌科 <i>Flavobacteriaceae</i>	戴楠晶 ,2014
	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	链霉菌 <i>Streptomyces</i> sp. DF-5	张晓宇等 ,2018
	山松大小蠹 <i>Dendroctonus ponderosae</i>	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 拉恩氏菌属 <i>Rahnella</i> 沙雷氏菌属 <i>Serratia</i> 伯克氏属 <i>Burkholderia</i>	Adams <i>et al.</i> ,2013
	咖啡浆果螟 <i>Hypothenemus hampei</i>	假单胞菌 <i>Pseudomonas adaceae</i>	Ceja-Navarro <i>et al.</i> ,2015
卫生昆虫 Sanitation insects	家蝇 <i>Musca domestica</i>	不动杆菌属 <i>Acinetobacter</i> 土壤杆菌 <i>Agrobacterium</i> 产碱杆菌属 <i>Alcaligenes</i> 博德特氏菌属 <i>Bordetella</i> 短波毛单胞菌属 <i>Brevundimonas</i> 柠檬酸杆菌属 <i>Citrobacter</i> 代尔夫特菌属 <i>Delftia</i> 肠杆菌属 <i>Enterobacter</i> 肠球菌属 <i>Enterococcus</i> 库特氏菌属 <i>Kurthia</i> 乳球菌属 <i>Lactococcus</i> 俊片菌属 <i>Lampromedia</i> 明串球菌属 <i>Leuconostoc</i> 微杆菌属 <i>Microbacterium</i> 香味菌属 <i>Myroides</i>	刘婧等 ,2017; 2018

续表 1 Continued table 1

昆虫类型 Insect type	昆虫种类 Insect species	共生细菌属或种 Genus and species of symbiotic bacteria	参考文献 References
		苍白杆菌属 <i>Ochrobactrum</i> 变形杆菌属 <i>Proteus</i> 普罗威登斯菌属 <i>Providencia</i> 假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 拉乌尔菌属 <i>Raoultella</i> 血杆菌属 <i>Sanguibacter</i> 鞘氨醇杆菌属 <i>Sphingobacterium</i> 葡萄球菌属 <i>Staphylococcus</i> 寡养单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i> 漫游球菌属 <i>Vagococcus</i>	
	蚊子 <i>Culicidae</i> spp.	沃尔巴克氏菌属 <i>Wolbachia</i>	崔春来等, 2015
	伊蚊 <i>Aedes</i> spp.	沙雷氏菌属 <i>Serratia</i> 肠杆菌属 <i>Enterobacter</i>	Gaio <i>et al.</i> , 2011
	白纹伊蚊 <i>Aedes albopictus</i>	鲍曼不动杆菌 <i>Acinetobacter baumannii</i> 正约氏不动杆菌 <i>Acinetobacter johnsonii</i>	Minard <i>et al.</i> , 2013
	冈比亚按蚊 <i>Anopheles gambiae</i>	肠杆菌属 <i>Enterobacter</i>	Cirimotich <i>et al.</i> , 2011
	蟑螂 <i>Blattodea</i>	蟑螂杆状体 <i>Blattabacterium</i> spp.	Sabree <i>et al.</i> , 2009
	臭虫 <i>Cimex lectularius</i>	沃尔巴克氏菌 <i>Wolbachia</i> sp. 未命名的一种 γ -变形菌纲细菌 An unnamed γ -proteobacterium	Hosokawa <i>et al.</i> , 2010
	舌蝇属 <i>Glossina</i>	<i>Wigglesworthia glossinidia</i>	Snyder <i>et al.</i> , 2013
其他昆虫 Other insects	中华婪步甲 <i>Harpalus sinicus</i>	委内瑞拉链霉菌 <i>Streptomyces venezuelae</i>	孙飞飞等, 2018
	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	乳酸菌群 <i>Lactobacillus</i> series γ -变形菌纲 <i>Gamma proteobacteria</i> 嗜酸乳杆菌 <i>Lactobacillus acidophilus</i> 双歧杆菌属 <i>Bifidobacterium</i> 醋杆菌科 <i>Acetobacteraceae</i> 巴尔通氏体属 <i>Bartonella</i> 乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i> <i>Gilliamella</i> <i>Snodgrassella</i>	Olofsson <i>et al.</i> , 2008 徐龙龙等, 2013
	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	枯草芽孢杆菌 <i>Bacillus subtilis</i>	Sabate <i>et al.</i> , 2009
	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	γ -1 <i>Gilliamella</i> γ -2 γ 变形菌纲 <i>Gamma proteobacteria</i> β <i>Snodgrassella</i> α -1 巴尔通体属 <i>Bartonella</i> α -2 醋酸杆菌科 <i>Acetobacteraceae</i> Firm-4 乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i> Firm-5 嗜酸乳杆菌 <i>Lactobacillus acidophilus</i> 双歧杆菌属 <i>Bifidobacterium</i>	Audisio <i>et al.</i> , 2011

续表 1 Continued table 1

昆虫类型 Insect type	昆虫种类 Insect species	共生细菌属或种 Genus and species of symbiotic bacteria	参考文献 References
东方蜜蜂	<i>Apis cerana</i>	蜡样芽胞杆菌 <i>Bacillus cereus</i>	李江红等 ,2012
		<i>Gilliamella</i>	
		<i>Snodgrassella</i>	
		嗜酸乳杆菌 <i>Lactobacillus acidophilus</i>	Li <i>et al.</i> ,2012
		乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i>	
熊蜂	<i>Bombus</i> spp.	双歧杆菌属 <i>Bifidobacterium</i>	Olofsson <i>et al.</i> ,2008
		乳酸菌群 <i>Lactobacillus</i> series	
		巴尔通氏体属 <i>Bartonella</i>	
		双歧杆菌属 <i>Bifidobacterium</i>	
		γ -变形菌纲 <i>Gamma proteobacteria</i>	
		乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i>	徐龙等 ,2013
		嗜酸乳杆菌 <i>Lactobacillus acidophilus</i>	
		<i>Gilliamella</i>	
		<i>Snodgrassella</i>	
		杀雄菌属 <i>Arsenophonus</i>	
丽蝇蛹集金小蜂	<i>Nasonia vitripennis</i>	链霉菌属 <i>Streptomyces</i>	Duron <i>et al.</i> ,2008
欧洲狼蜂	<i>Philanthus triangulum</i>	委内瑞拉链霉菌 <i>Streptomyces venezuelae</i>	Kaltenpoth <i>et al.</i> ,2005
中华婪步甲	<i>Harpalus sinicus</i>	高阳链霉菌 <i>Streptomyces koyangensis</i>	孙飞飞等 ,2018
黑翅土白蚁	<i>Odontotermes formosanus</i>	栖温泉螺旋体 <i>Treponema primitia</i>	Bi <i>et al.</i> ,2013
细腰湿木白蚁	<i>Zootermopsis angusticolis</i>	<i>T. azotonutricium</i>	Rosenthal <i>et al.</i> ,2011

2 昆虫与细菌的共生机制

昆虫与细菌共生体系的建立首先是基于双方相互识别的化学机制,进而经过互补代谢的生理机制与内在的生态学机制,才能发挥共生体系的生理生态作用,再依靠其遗传学机制,该共生体系得以遗传演化和发展。

宿主昆虫与细菌共生过程中,两者养分的互补代谢是其共生体系的发生发展和维持重要的生理机制。蚜虫吸食富含碳水化合物的植物汁液中缺乏氮素(如特定氨基酸),而定殖蚜虫体内的OEB布赫纳氏菌可产生这些必需氨基酸。蟑螂、白蚁和一些食草性蚂蚁肠道共生细菌可进行氮的回收和一些必需氨基酸的合成(Sabree *et al.* ,2012)。Wilson等(2010)通过对豌豆蚜及其*Buchnera*的全基因组分析发现,亮氨酸、缬氨酸和异亮氨酸的合成通路在*Buchnera*中完成,而最终转氨过程则发生于蚜虫细胞中。

ISB的细胞膜等膜结构中,富含真核生物才有

的长链不饱和脂肪酸。这是由于ISB大量地吸收源于宿主的脂类,以更好地应对宿主的环境胁迫。西方蜜蜂肠道共生细菌具有与宿主交互作用、形成细菌生物膜和分解糖类物质等多种功能。 α -1细菌含有维生素B12的合成系统,可能为蜜蜂合成维生素; γ -1(*Gilliamella*)、乳酸菌属和双歧杆菌属的细菌有多种与碳水化合物相关的功能,包括合成果胶降解酶、糖苷水解酶和多糖水解酶等(Engel *et al.* ,2012; Engel & Moran ,2013),这些潜在功能也从基因水平上体现了乳酸菌群可能参与蜂蜜的酿造和蜜蜂对糖类物质的代谢。花粉是蜜蜂和熊蜂食物中唯一的蛋白质来源,肠道共生细菌合成果胶降解酶的功能有助于宿主蜜蜂对花粉的消化和吸收。肠道共生细菌还具有潜在的食物解毒功能(Hehemann *et al.* ,2010),这对昆虫扩大取食物范围和适应性等发挥了重要作用。

自然选择中,昆虫及其共生细菌同时面临生态选择压力,需要抵御不利生境,同时开辟新的生态位来获得种群的生长与繁殖。与昆虫形成共生关系后,细菌能够被更好地保护及传播,而昆

虫利用共生细菌的次生代谢产物,可提高竞争力和环境适应性。作为一种替代水平获取基因编码的基本代谢产物或酶,已证明 ISB 赋予了昆虫适应性,使其辐射进入新生境,扩大了生态位。

ISB 与宿主昆虫形成共生体具有逆境下的进化优势。蚜虫与 *Buchnera* spp. 构建的共生体系显著提高了蚜虫的耐热性和高温下的繁殖力。高温下细菌分子伴侣基因高效表达,有效地保护了宿主体内蛋白质分子免受降解 (Oliver *et al.*, 2010)。温度越高,烟粉虱体内共生细菌 *Rickettsia* 数量越多,由于其能诱导宿主体内耐热基因的高效表达,显著提高虫体耐热性,降低了烟粉虱死亡率 (Brumin *et al.*, 2011)。高温处理清除家蚕追寄蝇 *Exorista sorbillans* 体内沃尔巴克氏菌后,雌蝇产卵量及卵成活率显著下降 (Guruprasad *et al.*, 2011)。最近研究发现,不同地区、不同寄主植物、不同蚜型桃蚜 OEB *Buchnera aphidicola* 的 16S rRNA 基因序列高度一致。不同地区相同植物上孤雌桃蚜 FEB 的种类和定殖率均不同 (刘艳红等, 2018)。关于昆虫与细菌共生的遗传学机制及其与环境互作的内在生态学机制有待深入探究。

3 昆虫共生细菌的生理生态效应

昆虫为共生细菌提供稳定的生境并共享特定的代谢途径。ISB 则通过协助昆虫营养代谢,提供食物中缺乏的营养弥补食物缺陷;分泌抗菌肽、毒素等以增强昆虫对外源寄生生物的防御能力;降低昆虫被寄生性天敌寄生的风险,协助宿主抵御病原微生物的侵染;调节宿主昆虫对非生物因子的抗逆性,增大昆虫的环境适合度和生态位。同时,可调控植物生理反应,抑制植物对宿主昆虫的不利影响;利用对抗逆性基因精确的表达调控来增强宿主抗药性等。

3.1 ISB 对宿主昆虫的影响

不同发育期的昆虫可能需要不同的 ISB 以发挥不同的生理生态作用。普罗威登斯菌属能产生木聚糖酶分解木聚糖,可能为家蝇生长发育提供能量 (Raj *et al.*, 2013); 香味菌属可作为抗菌剂产生生物表面活性剂保护家蝇 (Dharne *et al.*, 2008); 假单胞属广泛分布于土壤和水中,有极强分解有机物的能力,可能协助家蝇分解有机物作为能量来源 (刘婧等, 2017)。实蝇肠道内的肠杆菌科细菌能提高宿主对贫瘠食物的摄取,帮助消

化食物,增强实蝇的健康体质,并能调控交配和生殖系统 (姚明燕等, 2017)。OEB 能为宿主提供氨基酸、胆固醇等养分 (Nikoh *et al.*, 2011)。*Buchnera* 具有产生腺嘌呤的代谢网络,可将腺嘌呤供给蚜虫利用 (Thomas *et al.*, 2009)。低龄若蚜中的 *Buchnera* 可能为宿主蚜虫提供维生素。特别是一些刺吸式口器昆虫因其取食单一,无法从食物中获取一些必需养分,只能依赖 OEB 提供 (饶琼和吴慧明, 2014)。此外, OEB 还参与植物次生物质的解毒作用及宿主的氮素循环 (Sabree *et al.*, 2009; Sabree *et al.*, 2013)。ISB 对宿主蜂的一个重要功能是将工蜂收集的花粉转化为蜂粮,蜂粮比花粉含有更多的维生素、更少的多糖以及不同的氨基酸,这些养分变化很可能是共生乳酸菌群造成的,后者可使花蜜转化为蜂蜜,因此共生菌群可能参与了蜂蜜的酿造 (Mattila *et al.*, 2012)。咖啡浆果螟 *Hypothenemus hampei* 肠道中的假单胞菌可降解咖啡因,是造成危害降低咖啡产量的主要原因 (Ceja-Navarro *et al.*, 2015)。FEB 和宿主的协同进化时间更为短暂,而其功能主要与宿主的适应性有关,包括宿主的存活率、繁殖量、竞争力等,一些 FEB 在宿主抵御天敌如病毒、真菌和寄生蜂,以及适应环境、抵抗杀虫剂时也发挥作用 (Hedges *et al.*, 2008; Ghanim *et al.*, 2009; Oliver *et al.*, 2012)。果蝇体内定殖的沃尔巴克氏菌可提高其抗 RNA 病毒的能力,增强昆虫的适应性,为昆虫宿主提供必要的养分 (Hosokawa *et al.*, 2010)。

ISB 可诱导宿主蜂产生蜜蜂抗菌肽和防御素,增加西方蜜蜂的免疫能力,改善其对病原菌的抵抗能力 (Evans & Lopez, 2004; 徐龙龙等, 2013)。用抗生素杀灭熊蜂消化道内共生细菌后,熊蜂短膜虫 *Crithidia bombi* 对地熊蜂的感染能力增强,肠道细菌 *Snodgrassella* 与熊蜂短膜虫感染能力的高低显著相关 (Koch & Schmid-Hempel, 2011),表明一定种类的肠道细菌一定程度上能提高宿主对寄生虫的防御能力。

小菜蛾 *Plutella xylostella* 中肠的共生细菌可能与其抗药性有关,后者帮助前者消化食物、供给养分以及分解植物防御物质等,以更好的适应十字花科植物 (夏晓峰, 2014)。肠球菌能显著提高小菜蛾对毒死蜱的抗性,而沙门菌显著降低了小菜蛾对毒死蜱的抗性 (夏晓峰, 2014)。关于昆虫肠道共生细菌的组成与群落结构特征对昆虫抗药

性的影响是十分有意义的课题, 值得进一步试验。

ISB 能影响宿主寿命。ISB 可延长或缩短果蝇寿命。改变果蝇中细菌和肠壁吸收细胞之间的共生关系, 进而促进其延长寿命 (Guo *et al.*, 2014)。肠杆菌科 ISB 能产生一些特殊的具有引诱活性的化学物质。Wang 等 (2014) 从 3 种不同途径采集的橘小实蝇肠道中分离出具有引诱活性的肠杆菌科细菌, 其中, 加入阴沟肠杆菌 *Enterobacter cloacae* 和弗氏柠檬酸杆菌 *Citrobacter freundii* 的 LB 液体培养基比不加菌的 LB 液体培养基能引诱更多的橘小实蝇成虫, 经灭菌的这 2 种菌株的菌悬液也比无菌对照引诱力强。实蝇肠道中 ISB 能增强宿主健康和交配能力, 聚团肠杆菌 *Enterobacter agglomerans*、成团泛菌 *Pantoea agglomerans* 和肺炎克雷伯氏菌能提高地中海实蝇性表现力 (Lauzon & Potter, 2012); 饲喂接种有产酸克雷伯氏菌的饲料可增加地中海实蝇的性表现力和饥饿压力下的寿命 (Gavriel *et al.*, 2011)。

3.2 ISB 对昆虫病原物的影响

ISB 不仅影响宿主昆虫病原物, 如拮抗昆虫病原细菌、病原真菌和病毒等, 减轻昆虫病害; 还能影响由宿主昆虫传播的病原物, 如动物病毒和植物病毒等。蜜囊中的乳酸菌群强烈抑制幼虫类芽孢杆菌, 一定程度上遏制美洲幼虫腐臭病的发展 (Forsgren *et al.*, 2010; Vásquez *et al.*, 2012)。蜡样芽孢杆菌 *Bacillus cereus* 和枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis* 对蜜蜂白垩病的致病菌球囊菌 *Ascosphaera apis* 也有抑制作用 (Sabate *et al.*, 2009; 李江红等, 2012)。按蚊 *Anopheles* sp. 吸血 24 h 后革兰氏阴性细菌为主的肠道种群数量大量增加, 这些细菌不仅会与疟原虫发生养分竞争, 还发挥物理屏障作用或产生各种酶、毒素等直接抑制疟原虫的发育; 也可通过激活与疟原虫具有交互作用的按蚊免疫反应, 或改变按蚊的生理代谢从而间接影响疟原虫的发育 (崔春来等, 2015)。如果用抗生素清除肠道细菌, 处理的按蚊会更容易受疟原虫感染 (Dong *et al.*, 2009)。从冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 体内分离到一株肠杆菌, 与感染疟原虫的血液混合饲喂按蚊后能显著抑制恶性疟原虫对按蚊的感染 (Cirimotich *et al.*, 2011)。除去沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的肠道细菌, 其感染粘质沙雷氏菌 *Serratia marcescens* 的浓度比对照高 5 倍, 并呈肠道细菌种类越多则该病原菌的浓度越低的趋势 (Dillon *et al.*, 2005)。值

得关注的是, 小蠹亚科昆虫和蚂蚁中, 某些 ISB 能抑制环境中与昆虫共生真菌存在拮抗关系的一些真菌, 间接促进共生真菌的发展 (黄旭等, 2015)。沃尔巴克氏菌能提高宿主黑腹果蝇对许多病毒的抵抗能力, 并且在其他昆虫中沃尔巴克氏菌可能也具有类似功能 (Martinez *et al.*, 2014)。

然而, ISB 并不总是有助于提高宿主抗病性。黑腹果蝇中沃尔巴克氏菌不能提高果蝇对病原细菌的抵抗力 (Wong *et al.*, 2011; Rottschaefer & Lazzaro, 2012); 冈比亚按蚊中肠内肠杆菌的丰度与疟原虫感染呈正相关 (Boissiere *et al.*, 2012); *Spiroplasma* 反而增加宿主对某些病原细菌的敏感性 (Herren & Lemaitre, 2011); 莎草黏虫中沃尔巴克氏菌增强了宿主对核型多角体病毒的敏感性 (Graham *et al.*, 2012)。ISB 与病原物的关系受到昆虫种类、基因型、生育期、ISB 种类及其与宿主进化关系、体内其他 ISB 的状况和环境条件等的影响 (Łukasik *et al.*, 2013; Oliver *et al.*, 2014)。

ISB 可以通过增强昆虫的免疫系统, 从而间接影响病毒的传播。已证实 ISB 能提高植物病原微生物通过植食性昆虫传递的效率 (De Barro *et al.*, 2011)。B 型烟粉虱携带的植物病毒能够增强与其他植食性昆虫的竞争力 (McKenzie *et al.*, 2002; 褚栋等, 2004)。而烟粉虱共生细菌产生的 GroEL 蛋白对烟粉虱传播病毒起着重要的保护作用 (Akad *et al.*, 2004)。B 型烟粉虱的 OEB 产生的 GroEL 蛋白可能与其广泛传播的植物病毒继而增强其竞争力相关。黑尾叶蝉的共生细菌 *Sulcia* 与水稻矮缩病毒 (RDV) 直接发生互作, 病毒可直接附着 *Sulcia* 的外膜上, 病毒外壳蛋白和细菌外膜蛋白的互作介导了这类病毒和细菌的直接结合, 借用古老的共生细菌入卵通道, 从而较为轻易地突破昆虫经卵传播屏障, 并携带病毒经过上皮组织进入叶蝉卵母细胞, 从而帮助病毒经卵垂直传播给叶蝉后代, 该互作发生于黑尾叶蝉外壳蛋白 P2 与 *Sulcia* 外膜蛋白之间, 抗生素处理叶蝉体内 ISB 后, 叶蝉若虫期的发育受阻, F_1 代和 F_2 代的传毒效率受到严重影响 (Jia *et al.*, 2017), 这是首次发现的病毒病原物可直接利用 ISB 协助其传播的现象, 是跨界物种病毒和细菌在昆虫卵巢中的奇妙汇合, 揭示了病毒经卵传播的一个新模型, 对诠释虫传病毒的分子机制以及虫传病害的控制具有重要的意义。

另外, 十分有趣的是 *Buchnera* 含有高浓度

GroEL 蛋白, 该蛋白能保护病毒免遭降解, 从而促进蚜传病毒。然而, 采用免疫细胞化学的方法发现游离 GroEL 会阻碍 GroEL 与病毒的互作, 使得体内 GroEL 不能与病毒粒子发生相互作用, 不能促进病毒的传播 (Bouvaine *et al.*, 2011)。可见, 关于 ISB 对宿主传毒的效应与机制有待深入系统的研究。

3.3 ISB 对其他生物的影响

ISB 对宿主昆虫的寄主植物及其天敌昆虫等也产生一定影响。蚜虫的 OEB 对蚜茧蜂发育也具有重要影响。*Buchnera* 可为蚜茧蜂生长发育提供养分。当去除蚜虫的 OEB 后, 蚜虫体内的蚜茧蜂发育延迟, 羽化的成蜂体重下降。FEB 则影响宿主对不同植物的利用能力、宿主适合度、竞争能力乃至宿主进化等。昆虫与细菌形成的共生体通过改变植物的防御机制和天敌作用转变自身趋性 (杨义婷等, 2014)。ISB 可以改变植物适合度间接提高宿主的生殖力 (Himler *et al.*, 2011)。可见, 自然界中生物之间的互作关系是十分复杂多样的, 今后的研究中应给予必要的关注。

4 昆虫共生细菌的作用机制

昆虫与细菌共生所产生的生理生态效应的作用机制是多种多样的。ISB 合成或分解产生的某些代谢产物可被宿主用来合成信息素或激素, 从而介导昆虫的行为和生殖力。沃尔巴克氏菌诱导潜叶蛾幼虫产生的细胞分裂素可延缓幼虫所取食叶片衰老, 而绿色组织的光合作用弥补了黄色组织的不足, 保证了潜叶蛾有足够的食物维持其生长发育和后代繁殖, 进而提高了生殖力 (Kaiser *et al.*, 2010)。白蚁体内的共生细菌产生甲烷气体以阻止蚂蚁及其他天敌的捕食。沙漠蝗肠道定殖的成团泛菌 *Pantoea agglomerans* 利用宿主消化废弃产物中的木质素衍生物香草兰酸合成愈创木酚, 而后者是沙漠蝗聚集信息素的前体, 聚集信息素通过粪便挥发吸引更多的蝗虫种群活动 (Dillon *et al.*, 2000)。与之相反, 蝗虫微孢子虫可改变飞蝗聚集化学信息, 从而阻止飞蝗的群集行为。前者改变蝗虫免疫系统和肠道化学性质, 杀死大量参与合成蝗虫聚集信息素的肠道细菌, 以扰乱蝗虫神经系统, 诱导和保持群居行为的神经递质水平下降, 导致群居的蝗虫回到独居 (Shi *et al.*, 2014)。当病原物进入虫体后, ISB 产生抗菌物质

或与病原物竞争, 阻碍后者获得必需养分, 从而抑制病原物增殖 (Kaltenpoth & Engl, 2014)。沙漠蝗肠道共生细菌能产生酚类等抗真菌物质, 可直接抑制绿僵菌的感染。唐菖蒲伯克霍德菌 *Burkholderia gladiolibacteria* 通过产生抗菌化合物保护拟步甲 *Lagriella villosa* 甲虫的卵, 同时保持其该虫侵害植物的能力 (Flórez *et al.*, 2017)。另一方面, ISB 诱导宿主产生免疫反应, 使防御通路表达上调, 从而降低宿主对病原物的敏感性。豌豆蚜的基因组中缺少一些与免疫反应相关的基因, 当其遭受病原物侵害时可能主要依靠 ISB 来弥补此“缺陷” (Gerardo *et al.*, 2010)。乳酸菌抑制幼虫类芽孢杆菌生长的作用是由于其产生的有机酸造成的 (Audisio *et al.*, 2011)。对中肠细菌介导小菜蛾抗性机制研究中发现, 前者直接参与农药的代谢降解并非其引起抗药性的主要机制, 肠球菌和抗生素对小菜蛾中肠解毒酶基因的调控相似, 均能诱导小菜蛾肠道谷胱甘肽 S-转移酶和羧酸酯酶的高表达, 提高其对农药的抗性 (夏晓峰, 2014)。蒙特氏肠球菌能分泌抗菌肽形成化学屏障选择性地抑制海灰翅夜蛾肠道内的病原物, 从而有益于肠道菌群的正常发展, 减少病原物通过肠道引起的感染 (Shao *et al.*, 2017)。该“以菌杀菌”的抗侵染策略可促进昆虫与细菌共生协作, 可望为杀菌防腐、解决抗生素耐药性问题开辟新途径。

5 研究动向与展望

昆虫与细菌的共生机制、共生效应与作用机制是国内外研究的前沿和热点之一。特别是各种生物学新技术在生物共生学领域的大量应用, 极大推动了对 ISB 物种多样性、功能、与宿主互作及协同进化关系的研究。例如, 通过分离不同发育阶段家蝇肠道共生细菌, 可确定家蝇体内共生细菌类群的变化规律; 获得细菌菌株; 探究其在家蝇变态发育和抗逆适应过程中发挥的作用; 探寻防治家蝇的微生态学靶标等, 为生物防控害虫提供理论依据。通过研究 ISB 及其功能基因在昆虫种群动态中的作用, 特别是研究 ISB 对宿主生殖、存活、适应环境能力的影响, 将有利于揭示 ISB 与宿主的共生机制, 并最终为开发新的防控技术提供新思路和新途径。

然而, 多数昆虫个体微小, 细菌分离培养困

难, 研究 ISB 功能的难度更大。今后, 首先应加大对昆虫与细菌共生体系研究的力度、范围和深度。可从少数物种 (一种细菌和一种昆虫) 构建的共生体系向多个物种 (2 种以上细菌和多种昆虫) 构建的共生体系拓展; 可加强探究昆虫的 OEB 参与宿主昆虫必需营养合成基因的生物学功能、OEB 和 FEB 之间的互作机制、ISB 对昆虫宿主种群的影响以及植物 + 昆虫 + ISB 三者之间的互作体系的研究。其次, 应关注昆虫 + 原生动 + 细菌三重共生体系的研究。例如, 斯氏属 *Steinernema* 与异小杆属 *Heterorhabditis* 昆虫病原线虫是国际上新型的生物杀虫剂, 分别与肠杆菌科 Enterobacteriaceae 的致病杆菌属 *Xenorhabdus* 和发光杆菌属 *Photorhabdus* 细菌互惠共生。这类线虫之所以对昆虫寄主具毒杀能力, 定殖其体内的 ISB 发挥了关键性作用。昆虫病原线虫与共生细菌的共生关系表现为共生细菌为线虫生长发育提供养分, 同时作为关键的杀虫因子, 线虫作为载体将共生细菌携带进入昆虫体内。因此, 研究 ISB 与昆虫病原线虫之间的定殖关系对这类生物杀虫剂的致病力和产业化生产都具有重要意义, 也为 ISB 的分子机制研究提供了良好的生物模型。第三, 常采用传统培养与分子生物学方法相结合的研究方式, 可以提高研究试验结果的可靠性。当前和今后还可采用宏转录组学和基因芯片等技术来分析 ISB 的生理生态功能与演化, 并不断开发和完善 ISB 研究技术, 为探究昆虫与细菌互作体系、营养代谢、免疫防御、抗药性、生长发育和环境适应等方面提供新技术。

可以预见, 随着研究的深入, 可从更大范围的昆虫中分离获得更多的 ISB 新种; 挖掘出具有特殊功能或新颖代谢产物的 ISB 物种, 为具有更大科学价值和开发意义的研究提供材料和技术基础; 随着基因组学和蛋白质组学技术的应用, ISB 共生机制和进化机制的研究也会获得新突破; 在研发绿色防控害虫的新技术中 ISB 将发挥越来越重要的作用。

参考文献 (References)

- Adams AS, Aylward FO, Adams SM, *et al.* Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79 (11): 3468–3475.
- Akad F, Dotan N, Czosnek H. Trapping of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) and other plant viruses with a GroEL homologue from the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. *Archives of Virology*, 2004, 149 (8): 1481–1497.
- Audisio MC, Torres MJ, Sabate DC, *et al.* Properties of different lactic acid bacteria isolated from *Apis mellifera* L. bee – gut [J]. *Microbiological Research*, 2011, 166 (1): 1–13.
- Bi SF, Guo ZK, Jiang N, *et al.* New alkaloid from *Streptomyces koyangensis* residing in *Odontotermes formosanus* [J]. *Journal of Asian Natural Products Research*, 2013, 15 (4): 422–425.
- Bing XL, Yang J, Zchori – Fein E, *et al.* Characterization of a newly discovered symbiont of the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79 (2): 569–575.
- Boissiere A, Tchioffo MT, Bachar D, *et al.* Midgut microbiota of the malaria mosquito vector *Anopheles gambiae* and interactions with *Plasmodium falciparum* infection [J]. *PLoS Pathog*, 2012, 8: e1002742.
- Bouvaire S, Boonham N, Douglas AE. Interactions between a luteovirus and the GroEL chaperonin protein of the symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola* of aphids [J]. *Journal of General Virology*, 2011, 92 (6): 1467–1474.
- Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M. Rickettsia influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype [J]. *Insect Science*, 2011, 18 (1): 57–66.
- Ceja-Navarro JA, Vega FE, Karaoz U, *et al.* Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee [J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 7618.
- Chu D, Liu GX, Tao YL, *et al.* Diversity of endosymbionts in *Bemisia tabaci* (Gennadius) complex and their biological implications [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49 (4): 687–694. [褚栋, 刘国霞, 陶云荔, 等. 烟粉虱复合种内共生菌多样性及其生物学意义 [J]. 昆虫学报, 2006, 49 (4): 687–694]
- Chu D, Zhang XY, Cong B, *et al.* The invasive mechanism of a worldwide important pest, *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47 (3): 400–406. [褚栋, 张友军, 丛斌, 等. 世界性重要害虫 B 型烟粉虱的入侵机制 [J]. 昆虫学报, 2004, 47 (3): 400–406]
- Cirimotich CM, Dong Y, Clayton AM, *et al.* Natural microbe-mediated refractoriness to Plasmodium infection in *Anopheles gambiae* [J]. *Science*, 2011, 332 (6031): 855–858.
- Cui CL, Cheng JJ, Wang SB. Genetic control and paratransgenesis of mosquito-borne diseases [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (5): 1061–1071. [崔春来, 陈晶晶, 王四宝. 蚊媒传染病的遗传控制和共生控制 [J]. 应用昆虫学报, 2015, 52 (5): 1061–1071]
- Dai NJ. Diversity and Synergistic Effect with Bt of the Intestine Bacterial Community of *Plutella xylostella* Larvae [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, MSc thesis. 2014. [戴楠晶. 小菜蛾肠道共生菌多态性及与 Bt 协同作用研究 [D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2014]
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, *et al.* *Bemisia tabaci*: A statement of species status [J]. *Annual Review of Entomology*, 2011, 56:

- 1 – 19.
- Dharne MS , Gupta AK , Rangrez AY , *et al.* Antibacterial activities of multi drug resistant *Myroides odoratimimus* bacteria isolated from adult flesh flies (Diptera: Sarcophagidae) are independent of metallo beta – lactamase gene [J]. *Brazilian Journal of Microbiology* , 2008 , 39 (2) : 397 – 404.
- Dillon RJ , Vennard CT , Buckling A , *et al.* Diversity of locust gut bacteria protects against pathogen invasion [J]. *Ecology Letters* , 2005 , 8 (12) : 1291 – 1298.
- Dillon RJ , Vennard CT , Charnley AK. Pheromones – exploitation of gut bacteria in the locust [J]. *Nature* , 2000 , 403 (6772) : 851 – 851.
- Dong Y , Manfredini F , Dimopoulos G. Implication of the mosquito midgut microbiota in the defense against malaria parasites [J]. *PLoS Pathog* , 2009 , 5 : e1000423.
- Duron O , Bouchon D , Boutin S , *et al.* The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone [J]. *BMC Biology* , 2008 , 6 : 27.
- Eichler S , Schaub G. Development of symbionts in triatomine bugs and the effects of infections with trypanosomatids [J]. *Experimental Parasitology* , 2002 , 100 (1) : 17 – 27.
- Engel P , Martinson VG , Moran NA. Functional diversity within the simple gut microbiota of the honey bee [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences Current Issue* , 2012 , 109 (27) : 11002 – 11007.
- Engel P , Moran NA. Functional and evolutionary insights into the simple yet specific gut microbiota of the honey bee from metagenomic analysis [J]. *Gut Microbes* , 2013 , 4 (1) : 60 – 65.
- Evans JD , Lopez DL. Bacterial probiotics induce an immune response in the honey bee (Hymenoptera: Apidae) [J]. *Journal of Economic Entomology* , 2004 , 97 (3) : 752 – 756.
- Fan HW. The Genomic Analysis Reveals the Symbiotic Relationship between the Brown Planthopper and its Endosymbionts [D] . Hangzhou: Zhejiang University , 2015. [范海伟. 基因组学分析揭示褐飞虱与体内共生微生物的共生关系 [D]. 杭州: 浙江大学 , 2015]
- Flórez LV , Scherlach K , Gaube P , *et al.* Antibiotic-producing symbionts dynamically transition between plant pathogenicity and insect-defensive mutualism [J]. *Nature Communications* , 2017 , 8 : 15172.
- Forsgren E , Olofsson TC , Vasquez A , *et al.* Novel lactic acid bacteria inhibiting *Paenibacillus larvae* in honey bee larvae [J]. *Apidologie* , 2010 , 41 (1) : 99 – 108.
- Gaio Ade O , Gusmao DS , Santos AV , *et al.* Contribution of midgut bacteria to blood digestion and egg production in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) (L.) [J]. *Parasites & Vectors* , 2011 , 4 : 105.
- Gatehouse LN , Sutherland P , Forgie SA , *et al.* Molecular and histological characterization of primary (betaproteobacteria) and secondary (gamma proteobacteria) endosymbionts of three mealybug species [J]. *Applied and Environmental Microbiology* , 2012 , 78 (4) : 1187 – 1197.
- Gavriel S , Jurkevitch E , Gazit Y , *et al.* Bacterially enriched diet improves sexual performance of sterile male Mediterranean fruit flies [J]. *Journal of Applied Entomology* , 2011 , 135 (7) : 564 – 573.
- Gerardo NM , Altincicek B , Anselme C , *et al.* Immunity and other defenses in pea aphids *Acyrtosiphon pisum* [J]. *Genome Biology* , 2010 , 11 (2) : 21.
- Ghanim M , Kontsedalov S. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities [J]. *Pest Management Science* , 2009 , 65 (9) : 939 – 942.
- Graham RI , Grzywacz D , Mushobozi WL , *et al.* *Wolbachia* in a major African crop pest increases susceptibility to viral disease rather than protects [J]. *Ecology Letters* , 2012 , 15 (9) : 993 – 1000.
- Guo L , Karpac J , Tran SL , *et al.* PGRP – SC2 promotes gut immune homeostasis to limit commensal dysbiosis and extend lifespan [J]. *Cell* , 2014 , 156 (1 – 2) : 109 – 122.
- Guruprasad N , Mouton L , Sumithra , *et al.* Survey of *wolbachia* and its phage WO in the uzifly *Exorista sorbillans* (Diptera: Tachinidae) [J]. *Current Microbiology* , 2011 , 63 (3) : 267 – 272.
- Hedges LM , Brownlie JC , O'Neill SL , *et al.* *Wolbachia* and virus protection in insects [J]. *Science* , 2008 , 322 (5902) : 702 – 702.
- Hehemann JH , Correc G , Barbeyron T , *et al.* Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota [J]. *Nature* , 2010 , 464 (7290) : 908 – 912.
- Herren JK , Lemaitre B. Spiroplasma and host immunity: Activation of humoral immune responses increases endosymbiont load and susceptibility to certain gram-negative bacterial pathogens in *Drosophila melanogaster* [J]. *Cellular Microbiology* , 2011 , 13 (9) : 1385 – 1396.
- Himler AG , Adachi – Hagimori T , Bergen JE , *et al.* Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias [J]. *Science* , 2011 , 332 (6026) : 254 – 256.
- Hosokawa T , Koga R , Kikuchi Y , *et al.* *Wolbachia* as a bacteriocyte – associated nutritional mutualist [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 2010 , 107 (2) : 769 – 774
- Huang X , Huang YS , Zhang JY , *et al.* Interactions of various microbes in insects: A review [J]. *Chinese Journal of Biological Control* , 2015 , 31 (6) : 936 – 945. [黄旭, 黄韵姝, 张静宇, 等. 昆虫体内不同微生物间互作关系的研究进展 [J]. 中国生物防治学报 , 2015 , 31 (6) : 936 – 945]
- Jia D , Mao Q , Chen Y. Insect symbiotic bacteria harbour viral pathogens for transovarial transmission [J]. *Nature Microbiology* , 2017 , 2 : 17025.
- Kaiser W , Huguet E , Casas J , *et al.* Plant green – island phenotype induced by leaf – miners is mediated by bacterial symbionts [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* , 2010 , 277 : 2311 – 2319.
- Kaltenpoth M , Engl T. Defensive microbial symbionts in Hymenoptera [J]. *Functional Ecology* , 2014 , 28 (2) : 315 – 327.
- Kaltenpoth M , Gtiller W , Herzner G , *et al.* Symbiotic bacteria protect wasp larvae from fungal infestation [J]. *Current Biology* , 2005 , 15 (9) : 882.

- Kikuchi Y, Hayatsu M, Hosokawa T, et al. Symbiont-mediated insecticide resistance [J]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2012, 109 (22): 8618–8622.
- Koch H, Schmid-Hempel P. Bacterial communities in central European bumblebees: Low diversity and high specificity [J]. *Microbial Ecology*, 2011, 62 (1): 121–133.
- Koga R, Bennett GM, Cryan JR, et al. Evolutionary replacement of obligate symbionts in an ancient and diverse insect lineage [J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15 (7): 2073–2081.
- Lauzon CR, Potter SE. Description of the irradiated and nonirradiated midgut of *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae) and *Anastrepha ludens* Loew (Diptera: Tephritidae) used for sterile insect technique [J]. *Journal of Pest Science*, 2012, 85 (2): 217–226.
- Li JH, Zheng ZY, Hong SY, et al. Isolation and identification of an antagonistic bacterial strain against *Ascosphaera apis* from honeybee larvae infected with chalkbrood disease [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45 (5): 973–980. [李江红, 郑志阳, 洪双燕, 等. 蜜蜂患白垩病虫体内一株球囊菌拮抗细菌的分离与鉴定 [J]. 中国农业科学, 2012, 45 (5): 973–980]
- Li JL, Qin HR, Wu J, et al. The prevalence of parasites and pathogens in Asian honeybees *Apis cerana* in China [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (11): e47955.
- Lian QX, Liu JF, Yang MF, et al. Detection of endosymbionts and the sequences analysis of 16S rRNA gene in the green leafhopper (*Cicadella viridis*) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (2): 342–350. [练启仙, 刘健锋, 杨茂发, 等. 大青叶蝉内共生菌的检测及其 16S rRNA 基因序列分析 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (2): 342–350]
- Lian QX, Liu JF, Yang MF, et al. Molecular identification and detection of Rickettsia endosymbiont in the green leafhopper: *Cicadella viridis* (Hemiptera: Cicadellidae) [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2016, 19 (3): 659–664.
- Lin YW, Hou YM. Progresses in entomocytosymbiotic microorganisms [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (12): 1488–1496. [林勇文, 侯有明. 昆虫体外共生菌研究进展 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (12): 1488–1496]
- Liu J, Chen D, Zhuang GF, et al. Isolation and identification of cultivable symbiotic bacteria from the intestinal tract of *Musca domestica* during development [J]. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 2017, 35 (2): 120–124. [刘婧, 陈丹, 庄桂芬, 等. 家蝇发育过程中肠道可培养共生细菌的分离与鉴定 [J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2017, 35 (2): 120–124]
- Liu J, Chen D, Zhuang GF, et al. Isolation and identification of cultivable bacteria from *Musca domestica* larvae guts and the culture medium [J]. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides and Equipments*, 2018, 24 (4): 388–391. [刘婧, 陈丹, 庄桂芬, 等. 家蝇幼虫肠道及其培养介质中可培养细菌的分离与鉴定 [J]. 中华卫生杀虫药械, 2018, 24 (4): 388–391]
- Liu RJ, Tian M, Liu N, et al. Advances in the study of dual symbionts formed on plant roots [J]. *Journal of Fungal Research*, 2014, 12 (1): 1–6. [刘润进, 田蜜, 刘宁, 等. 植物根系复合共生体研究进展 [J]. 菌物研究, 2014, 12 (1): 1–6]
- Liu RJ, Wang L. Biological Symbiotics [M]. Beijing: Science Press, 2018. [刘润进, 王琳. 生物共生学 [M]. 北京: 科学出版社, 2018: 1–82.]
- Liu YH, Ma RY, Liu TX. Diversity of endosymbionts in viviparous females of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) collected on different host plants from distinct regions in China and in different morphs collected on peach trees [J]. *Acta Phytophylogica Sinica*, 2018, 45 (4): 679–688. [刘艳红, 马瑞燕, 刘同先. 不同地区不同寄主植物上孤雌桃蚜及不同蚜型桃蚜共生菌的多样性 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (4): 679–688]
- Lukasik P, Guo H, van Asch M, et al. Protection against a fungal pathogen conferred by the aphid facultative endosymbionts *Rickettsia* and *Spiroplasma* is expressed in multiple host genotypes and species and is not influenced by co-infection with another symbiont [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2013, 26 (12): 2654–2661.
- Mao YX, Tan RR, Wang YP, et al. Analysis of the bacterial diversity in adults of *Empoasca* (*Matsumurasca*) *onukii* based on 16S rDNA sequences [J]. *Plant Protection*, 2018, 44 (3): 17–23. [毛迎新, 谭荣荣, 王友平, 等. 基于 16S rDNA 序列的小费小绿叶蝉共生细菌多样性研究 [J]. 植物保护, 2018, 44 (3): 17–23]
- Martinez J, Longdon B, Bauer S, et al. Symbionts commonly provide broad spectrum resistance to viruses in insects: A comparative analysis of *Wolbachia* strains [J]. *PLoS Pathog*, 2014, 10 (9): e1004369.
- Mattila HR, Rios D, Walker-Sperling VE, et al. Characterization of the active microbiotas associated with honey bees reveals healthier and broader communities when colonies are genetically diverse [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (3): e32962.
- McCutcheon JP, Moran NA. Functional convergence in reduced genomes of bacterial symbionts spanning 200 My of evolution [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2010, 2: 708–718.
- McKenzie CL, Shatters RGJ, Doostda RH, et al. Effect of geminivirus infection and *Bemisia* infestation on accumulation of pathogenesis related proteins in tomato [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2002, 49: 203–214.
- Michalik A, Jankowska W, Kot M, et al. Symbiosis in the green leafhopper, *Cicadella viridis* (Hemiptera, Cicadellidae) association in statu nascendi [J]. *Arthropod Structure and Development*, 2014, 43 (6): 579–587.
- Michalik A, Szewdo J, Stroiński A, et al. Symbiotic cornucopia of the monophagous planthopper *Ommatidiotus dissimilis* (Fallén, 1806) (Hemiptera: Fulgoromorpha: Caliscelidae) [J]. *Protoplasma*, 2018, 255: 1317–1329.
- Minard G, Tran FH, Raharimalala FN, et al. Prevalence, genomic and metabolic profiles of *Acinetobacter* and *Asaia* associated with field-caught *Aedes albopictus* from Madagascar [J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2013, 83: 63–73.
- Nikoh N, Hosokawa T, Oshima K, et al. Reductive evolution of bacterial genome in insect gut environment [J]. *Genome Biology*

- and Evolution*, 2011, 3: 702–714.
- Oliver KM, Degnan PH, Burke GR, *et al.* Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 55 (55): 247–266.
- Oliver KM, Noge K, Huang EM, *et al.* Parasitic wasp responses to symbiont-based defense in aphids [J]. *BMC Biology*, 2012, 10 (1): 11.
- Oliver KM, Smith AH, Russell JA. Defensive symbiosis in the real world—advancing ecological studies of heritable, protective bacteria in aphids and beyond [J]. *Functional Ecology*, 2014, 28 (2): 341–355.
- Olofsson TC, Vasquez A. Detection and identification of a novel lactic acid bacterial flora within the honey stomach of the honeybee *Apis mellifera* [J]. *Current Microbiology*, 2008, 57 (4): 356–363.
- Provorov NA, Onishchuk OP. Microbial symbionts of insects: Genetic organization, adaptive role, and evolution [J]. *Microbiology*, 2018, 87 (2): 151–163.
- Raj A, Kumar S, Singh SK, *et al.* Characterization of a new *Providencia* sp. strain X1 producing multiple xylanases on wheat bran [J]. *The Scientific World Journal*, 2013, 2013 (4): 386769.
- Rao Q, Wu HM. Advances in insect obligate endosymbionts and their genomes—A review [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2014, 54 (7): 728–736. [饶琼, 吴慧明. 昆虫专性内共生细菌及其基因组研究进展 [J]. *微生物学报*, 2014, 54 (7): 728–736]
- Reddy K, Sharma K, Singh S. Attractancy potential of culturable bacteria from the gut of peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saunders) [J]. *Phytoparasitica*, 2014, 42 (5): 691–698.
- Rosenthal AZ, Matson EG, Eldar A, *et al.* RNA-seq reveals cooperative metabolic interactions between two termite-gut spirochete species in co-culture [J]. *The ISME Journal*, 2011, 5 (7): 1133–1142.
- Rottschaefer SM, Lazzaro BP. No effect of *Wolbachia* on resistance to intracellular infection by pathogenic bacteria in *Drosophila melanogaster* [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (7): e40500.
- Sabate DC, Carrillo L, Audisio MC. Inhibition of *Paenibacillus larvae* and *Ascosphaera apis* by *Bacillus subtilis* isolated from honeybee gut and honey sample [J]. *Research in Microbiology*, 2009, 160 (3): 193–199.
- Sabree ZL, Huang CY, Arakawa G, *et al.* Genome shrinkage and loss of nutrient-providing potential in the obligate symbiont of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78 (1): 204–210.
- Sabree ZL, Huang CY, Okusu A, *et al.* The nutrient supplying capabilities of *Uzinura*, an endosymbiont of armoured scale insects [J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15 (7): 1988–1999.
- Sabree ZL, Kambhampati S, Moran NA. Nitrogen recycling and nutritional provisioning by Blattabacterium, the cockroach endosymbiont [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106 (46): 19521–19526.
- Salem H, Bauer E, Kirsch R. Drastic genome reduction in an herbivore's pectinolytic symbiont [J]. *Cell*, 2017, 171 (7): 1520–1531.
- Shao YQ, Chen BS, Sun C, *et al.* Symbiont-derived antimicrobials contribute to the control of the Lepidopteran Gut Microbiota [J]. *Cell Chemical Biology*, 2017, 24 (1): 66–75.
- Shi WP, Guo Y, Xu C, *et al.* Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences Current Issue*, 2014, 111 (4): 1343–1348.
- Shi ZH, Wang LL, Zhang HY. Low diversity bacterial community and the trapping activity of metabolites from cultivable bacteria species in the female reproductive system of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel (Diptera: Tephritidae) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13 (5): 6266–6278.
- Simon JC, Boutin S, Tsuchida T, *et al.* Facultative symbiont infections affect aphid reproduction [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (7): e21831.
- Snyder AK, Rio RVM. Interwoven biology of the tsetse holobiont [J]. *Journal of Bacteriology*, 2013, 195 (9): 4322–4330.
- Sun FF, Xu X, Cheng LJ. Screening of antimicrobial symbiotic actinomycetes from *Harpalus sinicus* and initial identification of Strain BJ37 [J]. *Journal of Microbiology*, 2018, 38 (3): 71–74. [孙飞飞, 徐晓, 陈璐佳. 中华婪步甲共生放线菌的抗菌活性筛选及菌株 BJ37 的初步鉴定 [J]. *微生物学杂志*, 2018, 38 (3): 71–74]
- Sun XX, Shi PQ, Xu WM, *et al.* Endosymbiont detection and phylogeny of *Wolbachia* in *Diaphorina citri* and *Dialeurodes citri* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 (4): 772–781. [孙秀新, 师沛琼, 许炜明, 等. 华南地区柑橘木虱与柑橘粉虱内共生菌检测及其 *Wolbachia* 共生菌的系统发育关系分析 [J]. *应用昆虫学报*, 2016, 53 (4): 772–781]
- Sheng P. Diversities of Gut Microbes and Glycoside Hydrolases in Different Developmental Stages of Holotrichiaparallela [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014. [圣平. 暗黑鳃金龟不同发育阶段肠道微生物及糖苷水解酶多样性研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2014]
- Takiya DM, Tran PL, Dietrich CH, *et al.* Co-cladogenesis spanning three phyla: Leafhoppers (Insecta: Hemiptera: Cicadellidae) and their dual bacterial symbionts [J]. *Molecular Ecology*, 2006, 15 (13): 4175–4191.
- Thao MLL, Baumann L, Hess JM, *et al.* Phylogenetic evidence for two new insect-associated chlamydia of the family Simkaniaceae [J]. *Current Microbiology*, 2003, 47 (1): 46–50.
- Thomas GH, Zucker J, Macdonald SJ, *et al.* A fragile metabolic network adapted for cooperation in the symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola* [J]. *BMC Systems Biology*, 2009, 3: 24.
- Tsuchida T, Koga R, Horikawa M, *et al.* Symbiotic bacterium modifies aphid body color [J]. *Science*, 2010, 330 (6007): 1102–1104.
- Urban JM, Cryan JR. Two ancient bacterial endosymbionts have coevolved with the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2012, 12 (1): 87–87.
- Vásquez A, Forsgren E, Fries I, *et al.* Symbionts as major modulators of insect health: Lactic acid bacteria and honeybees [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7: e33188.
- Wang H, Jin L, Peng T, *et al.* Identification of cultivable bacteria in the intestinal tract of *Bactrocera dorsalis* from three different populations and determination of their attractive potential [J]. *Pest Management*

- Science*, 2014, 70 (1): 80–87.
- Wang HX, Jin L, Cheng QL, *et al.* The community structure of the intestine cultivable bacteria of *Bactrocera dorsalis* adults [J]. *Microbiology China*, 2015, 42 (12): 2351–2365. [王洪秀, 靳亮, 陈庆隆, 等. 橘小实蝇成虫肠道可培养细菌群落结构分析 [J]. 微生物学通报, 2015, 42 (12): 2351–2365]
- Wang SB, Qu S. Insect symbionts and their potential application in pest and vector-borne disease control [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2017, 32 (8): 863–872. [王四宝, 曲爽. 昆虫共生菌及其在病虫害防控中的应用前景 [J]. 中国科学院院刊, 2017, 32 (8): 863–872]
- Weeks AR, Velten R, Stouthamer R. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2003, 270 (1526): 1857–1865.
- Wilson ACC, Ashton PD, Calevro F, *et al.* Genomic insight into the amino acid relations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* with its symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19 (2): 249–258.
- Wong ZS, Hedges LM, Brownlie JC, *et al.* Wolbachia-mediated antibacterial protection and immune gene regulation in *Drosophila* [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (9): e25430.
- Xia XF. Organizational Diversity and Functional Characterization of Microbiota in the Midgut of Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (L.) [D]. Fujian: Fujian Agriculture and Forestry University, 2014. [夏晓峰. 小菜蛾中肠微生物多样性及其功能研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014]
- Xu LL, Wu J, Li JL. Research progress in symbiotic bacteria in bees [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15 (6): 107–112. [徐龙龙, 吴杰, 李继莲. 蜜蜂共生菌研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2013, 15 (6): 107–112]
- Yang H. Diversity of Gut Bacteria in Larval of Four Lepidopteran Insect Species [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012. [杨焊. 四种鳞翅目害虫肠道细菌多样性分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012]
- Yang YT, Guo JY, Long CY, *et al.* Advances in endosymbionts and their functions in insects [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (1): 111–122. [杨义婷, 郭建洋, 龙楚云, 等. 昆虫内共生菌及其功能研究进展 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (1): 111–122]
- Yao MY, Ji QE, Cheng JH. Advance on the study of symbiotic enterobacteria in fruit flies [J]. *Journal of Biosafety*, 2017, 26 (2): 103–110. [姚明燕, 季清娥, 陈家骅. 实蝇肠杆菌科共生菌的研究进展 [J]. 生物安全学报, 2017, 26 (2): 103–110]
- Zeng Z, Fu YT, Guo DY, *et al.* Bacterial endosymbiont *Cardinium cSfur* genome sequence provides insights for understanding the symbiotic relationship in *Sogatella furcifera* host [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 1–16.
- Zhang M, Yang P, Zhu JY, *et al.* Analysis of the bacterial diversity in the intestine of larval *Procecidochares utilis* (Diptera: Trypetidae) based on 16S rDNA gene sequence [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (2): 200–208. [张某, 杨璞, 朱家颖, 等. 基于 16S rDNA 基因序列的泽兰实蝇幼虫肠道细菌多样性分析 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (2): 200–208]
- Zhang XY, Zhao XF, Xu YJ, *et al.* Identification and culture of *Streptomyces* sp. DF-5 isolated from *Solenopsis invicta* and the antifungal activity of its fermentation broth to plant pathogenic fungi [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (4): 917–924. [张晓宇, 赵晓峰, 许益鏖, 等. 红火蚁共生链霉菌 *Streptomyces* sp. DF-5 的分离培养及其发酵液对植物病原真菌的抑制活性研究 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (4): 917–924]