昆虫肠道微生物的研究进展和应用前景*

周 帆** 庞志倡 余小强 汪肖云***

（广东省昆虫发育生物学与应用技术重点实验室，华南师范大学生命科学学院，广州 510631）

摘 要 昆虫肠道的独特结构和理化性质为多种多样的微生物定殖提供了特殊环境，肠道微生物的群落组成与宿主昆虫的生长发育、代谢繁殖等生命活动密切相关。种类丰富多样、生态位分布广泛的昆虫体内含有大量特化的肠道微生物群落，经过长期协同进化形成的共生关系具有多方面无可替代的优势。这种相对稳定的共生关系对昆虫整个生命周期具有极其重要的作用，肠道微生物不仅为宿主提供重要的营养物质、协助消化食物、提高宿主防御和解毒能力，还影响宿主昆虫的寿命、发育周期以及交配与繁殖能力等。同时，昆虫肠道微生物在农业、生态、医药以及能源环保等多个学科领域也显示出了巨大的应用前景。本文就昆虫肠道微生物群落的多样性、功能和影响肠道微生物生存因素，以及应用前景等方面进行综述，讨论了昆虫肠道微生物的最新研究进展。

关键词 昆虫；肠道微生物；共生调控；多样性；生物学功能；应用

Insect gut microbiota research: Progress and applications

ZHOU Fan** PANG Zhi-Chang YU Xiao-Qiang WANG Xiao-Yun***

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Insect Developmental Biology and Applied Technology, Institute of Insect Science and Technology, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract The unique structure and physicochemical properties of insect intestines provide suitable conditions for colonization by various microorganisms, the community composition of which is closely related to the growth, development, metabolism, reproduction and other life activities, of their insect hosts. Insects have an abundant and diverse gut microflora. The relatively stable symbiotic relationships between insects and their gut microflora play an extremely important role in the insect life cycle. Gut microbiota not only provide important nutrients for their insect hosts but also assist in the digestion of food, immune defense and detoxification. They also affect the life span, development, mating and reproductive capacity of insects. Insect gut microbes can potentially be utilized in many fields, including agriculture, ecology, medicine, energy and environmental protection. This paper reviews recent progress in research on insect gut microbiota, including its diversity, function, factors that affect it and its potential utilization.

Key words insects; gut microbiota; symbiotic regulation; diversity; biological function; application

昆虫作为动物界节肢动物门中最大的群体，也是自然界陆地生态系统中数量最多、种类最丰富、分布最广泛的动物之一（Basset *et al.*，2012）。昆虫坚硬的外骨骼由几丁质构成，身体分为头、胸、腹 3 体段，一般还具有 1 对触角、2 对翅膀和 3 对关节足。肠道微生物是指栖息于宿主消化道内所有微生物的总称（Rangberg *et al.*，2012），在这个复杂的微生态系统中分布着病毒、古细菌、细菌、真菌以及原生动物等。通过对这些微生物的研究发现，它们与宿主之间发生着复杂的相互作用，从而对宿主的新陈代谢和生理活动等各方面产生重要影响（Engel and Moran，2013）。昆虫肠道中栖息的微生物群体数量极其庞大，一方面昆虫的肠道为微生物提供栖息场所和所需

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（81902093）；广东省高等学校珠江学者岗位计划资助项目（2019）

**第一作者 First author，E-mail：2019022488@m.scnu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：wangxy@scnu.edu.cn

收稿日期 Received：2019-11-10；接受日期 Accepted：2020-03-13

养料，另一方面肠道微生物的存在也有助于宿主对食物的消化分解以及合成某些必需的营养物质，从而有利于宿主生存繁衍（Fraune and Bosch，2010）。同其它生物一样，肠道微生物在调节宿主的生命活动过程中发挥了重要作用：协助昆虫消化食物、提供重要的营养成分、提高宿主防御和解毒能力、影响宿主昆虫寿命以及发育周期、影响宿主交配与繁殖能力等（Graber and Breznak，2004；Watanabe and Tokuda，2010；Storelli *et al.*，2011；Kikuchi *et al.*，2012）。这种互利互惠的作用方式依赖于宿主-微生物群落的稳态关系，稳态的维持取决于两个重要参数，即微生物在宿主体内定殖和持续存在的能力以及宿主对它们的适应和调控能力（Matos and Leulier，2014）。

昆虫具有与其生境和摄食方式相适应的消化道结构，一般可分为 3 个主要区域：前肠、中肠和后肠（Engel and Moran，2013）。以果蝇为代表的昆虫肠道缺乏完全的无氧区域，适合需氧或耐氧代谢的微生物，而不利于专性厌氧菌生存（Douglas，2018），因此可以在体外实现昆虫肠道微生物的人工分离培养。大部分昆虫的肠道微生物类群相较于脊椎动物偏少，但它们具有相对庞大的数量以及特异性，这种简化的群落结构极大降低了研究特定微生物物种对更大群落及其宿主的影响的复杂性。总之，以黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 为代表的昆虫，因其经济实惠、高通量和实验可操作性等特点，使之成为解释更为复杂的系统生物学问题的理想模型，这在其它模型中是难以实现的（Trinder *et al.*，2017；Martino *et al.*，2018）。

近年来，昆虫肠道微生物成为人们研究的焦点。随着测序技术的不断提升，使得微生物能够被快速识别和研究，以及微生物组研究计划的推进，这些技术已成功应用于研究人体内的常驻微生物，并提高了生物学家对动物相关微生物群重要性的认识（Douglas，2015）。本文就昆虫肠道微生物的类群、功能和影响肠道微生物生存的因素，以及应用前景等方面对其进行综述，展示昆虫肠道微生物的最新研究进展。

1　昆虫肠道的结构和生理特征

具有消化、吸收和排泄等功能的昆虫肠道系统，通常可分为前肠、中肠和后肠 3 个区域。前肠和后肠起源于外胚层，其内壁具几丁质构成的角质层，将肠腔与上皮细胞分开，在蜕皮时随之脱落。前肠包括咽、食道，通常还具有特化的用于临时贮存食物的嗉囊。中肠从贲门（位于中肠前肠交界处的瓣膜）延伸到与后肠交界处，是昆虫消化和吸收的关键部位，起源于内胚层细胞。中肠上皮细胞分泌的粘多糖形成围食膜，其功能相当于过滤网，可以将食物微粒、肠道微生物和病原微生物等与上皮细胞分隔开，同时允许小分子营养物质经吸收进入昆虫体内。主要的排泄器官——马氏管位于中后肠交界处。用于临时储存食物残渣和含氮废物的部位为后肠（包括回肠和直肠），已消化吸收后的食物残渣以及马氏管收集到的代谢废物会经过回肠进入直肠，最后再次吸收水分以虫砂的形式排出体外（Engel and Moran，2013）。昆虫肠道结构的复杂性是影响微生物群落组成的关键因素之一。一般而言肠道结构简单，内生微生物可能趋于均质性；肠道结构相对复杂，则可能因肠道环境的多变而导致内生微生物的异质性。

根据昆虫取食的食物状态可将昆虫大致分为以下 2 类：（1）以液体为食的昆虫：具有发达的咽部，外有肌肉连到头部体壁，构成有力的吸泵，食道延长，常生出盲囊储存花蜜之类的食物；中肠多形成几个胃室，用以消化糖类、脂质和蛋白质；后肠回旋向前和前肠相近，过多的液体可迅速进入后肠而排出。（2）以固体为食的昆虫：前肠常有肌肉质的前胃，内壁具几丁质齿状突起，用以磨碎食物；中肠前端常伸出 2-6 个盲囊，除扩大食物的消化、吸收面积外，还有回收水分的功能；此外在干燥环境中生活的动物，后肠几乎可以回收全部水分而排出很干的虫砂（Chapman，1998；Engel and Moran，2013）。

许多昆虫经过变态发育或半变态发育后，形态结构甚至器官系统均发生了巨大变化，这必然会影响昆虫肠道微生物群落结构和组成。昆虫在发育过程中经历多次蜕皮，每次蜕皮前肠和后肠

的围食膜便会脱落，从而使得附着其上的微生物群落大规模丧失（Engel and Moran，2013）。有研究发现，变态过程导致多种蚊子的肠道细菌几乎完全消除（Moll *et al.*，2001），但是在成虫的肠道中却重新出现了菌群。这可能是由于许多昆虫的肠道具有隐窝结构，该结构能够保存部分肠道微生物以维持其正常的生长发育。当昆虫发育到成虫阶段就不会发生蜕皮，从而为特定肠道微生物的定殖提供了相对稳定的环境（Engel and Moran，2013）。

从理化性质来看，昆虫肠道环境中存在 pH、氧气含量等可变性差异，这对于微生物的定殖会产生巨大影响，反过来微生物的存在也改变了肠道环境（Matos and Leulier，2014）。例如，果蝇中肠呈酸性，腔内 pH<3（Shanbhag and Tripathi，2009），这对于昆虫的代谢健康具有重要作用（Lin *et al.*，2015）。研究发现，将介导 H^+泵使得该区域酸化的果蝇细胞 V-ATPase 基因敲除，会导致管腔 pH 上升和肠道微生物群丰度增加（Overend *et al.*，2016），这表明昆虫肠道在酸性条件下可裂解或抑制微生物的过量增殖，而有利于特定微生物的定殖。昆虫肠道环境从完全需氧到严格厌氧的变化对微生物生存和适应具有选择性，这也是导致不同昆虫肠道微生物组成有着巨大差异的原因之一。一般肠道中存在完全无氧环境的大多为体型较大的昆虫，这些昆虫往往有体积更大的肠腔和相对稳定的微生物群落（Johnson and Barbehenn，2000）。

2 昆虫肠道微生物的组成及分类

因其物种丰富、生态位多变、食性广泛、适应性强等特点，昆虫的肠道微生物群落具有种内和种间水平上的高度差异性和类群多样性（Pernice *et al.*，2014）。昆虫肠道微生物的组成和数量受到昆虫栖息地的环境条件、昆虫的免疫功能、微生物之间的相互作用以及传播机制等调控。昆虫肠道微生物主要包括古细菌、细菌、真菌和原生生物等，通常种类繁多的细菌具有显著优势，例如变形菌（*Proteobacteria*）、厚壁菌（*Firmicutes*）、放线菌（*Actinomycetes*）、螺旋体（*Spirochetes*）、拟杆菌（*Bacteroidetes*）以及疣微菌（*Verrucomicrobia*）等。代表性昆虫的肠道微生物菌群组成见表 1。白蚁、甲虫等主要以木质纤维素为食的昆虫肠道内发现有不同种类的古细菌和真菌，此外木食性白蚁和杂食性蟑螂肠道内还存在多种多样的原生动物，这些微生物的生存和延续有赖于昆虫宿主间的传播（Hongoh，2010）。

表 1 昆虫宿主的主要肠道微生物菌群
Table 1 The main gut microbiota of insect hosts

宿主昆虫 Insect host species	昆虫目 Insect orders	肠道微生物的主要组成 Main components of gut microbiota	参考文献 References
地中海实蝇 *Ceratitis capitata*	双翅目 Diptera	葡萄糖杆菌属 *Gluconobacter*，醋酸杆菌属 *Acetobacter*，弯曲杆菌属 *Campylobacter*，假单胞菌属 *Pseudomonas*，沙雷菌属 *Serratia*，克雷伯菌属 *Klebsiella*，单胞菌属 *Comomonas* 等	Behar *et al.*，2010
家蚕 *Bombyx mori* L.	鳞翅目 Lepidoptera	厚壁菌门 Firmicutes，变形菌门 Proteobacteria，拟杆菌门 Bacteroidetes，蓝细菌门 Cyanobacteria，梭杆菌门 Fusobacteria，绿弯菌门 Chloroflexi，广古菌门 Euryarchaeota，奇古菌门 Thaumarchaeota 等	Li *et al.*，2016
黄胸散白蚁 *Reticulitermes speratus*	蜚蠊目 Blattodea	肠杆菌属 *Enterobacter*，柠檬酸杆菌属 *Citrobacter*，脱硫弧菌属 *Desulfovibrio*，拟杆菌属 *Bacteroides*，梭状芽胞杆菌属 *Clostridium* 等	Ohkuma and Kudo，1996
意大利蜂 *Apis mellifera*	膜翅目 Hymenoptera	弧菌属 *Vibrio*，鞘氨单胞菌属 *Sphingomonas*，微球菌属 *Micrococcus*，棒状杆菌属 *Corynebacterium*，乳杆菌属 *Lactobacillus* 等	Ma *et al.*，2019
花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*	鞘翅目 Coleoptera	肠球菌属 *Enterococcus*，芽孢杆菌属 *Bacillus*，纤维弧菌属 *Cellvibrio*，柄杆菌属 *Caulobacter*，葡萄球菌属 *Staphylococcus*，果胶杆菌属 *Pectobacterium*，肠杆菌属 *Enterobacter* 等	Zhang *et al.*，2014

根据微生物对昆虫宿主的影响以及宿主的适应性，通常可以将微生物分为 3 类，并且 3 类群体往往相互排斥：（1）致病性：对宿主生存有害；（2）共生性：对宿主生存无明显影响；（3）互惠性：两者互利共生（Douglas，2007）。除少数肠道结构特殊的昆虫外，中肠栖息着绝大多数的微生物并参与宿主的生理代谢活动。肠道菌群种类繁多，按其在肠道中的生存和定居状态，可大致分为驻留菌群和过路菌群。前者在宿主特定肠道生态位中长期定殖，其增殖更新速度往往等于或大于损失速度，且驻留菌群的种类受宿主食性变化而变化；后者在宿主肠道中存在时间较短，通常随食物残渣排除体外，极易受到外界环境的影响。

3　昆虫肠道微生物的功能

昆虫肠道微生物与其宿主之间有着密不可分的关系，经过长期的自然选择和协同进化，昆虫为肠道菌群提供栖息场所的同时，肠道菌群也在多方面对宿主产生影响，其主要功能作用如图 1 所示。有些肠道微生物可以通过降解难以被昆虫消化的食物来为宿主提供营养；某些肠道菌群通过合成毒素或调节昆虫的免疫系统来保护它们的昆虫宿主免受包括病毒、细菌、寄生虫以及天敌的侵害；微生物还参与了宿主体内大分子化合物的合成和外源性有毒物质的转化；此外昆虫肠道驻留微生物可作为昆虫性状的生物标志物等（Douglas，2015）。

许多昆虫肠道微生物通过转化合成特定的营养素促进宿主利用营养成分较低或不均衡的饮食，这些营养素昆虫不能独自合成，包括必需氨基酸、大部分 B 族维生素和甾醇类等。有益的肠道微生物可以增强大多数生物体的适应性。例如以木材为食的昆虫肠道结构为微生物提供了更多空间，具角黑艳甲 *Odontotaenius disjunctus* 是一种以木材为食的甲虫，其消化道可分为 4 个主要部分，每个部分都含有特异性的微生物群落，肠道结构特性和微生物组成有助于木质纤维素分解，并且能够让菌落在一个极端缺乏营养的饮食环境中生存（Ceja-Navarro *et al.*，2019）。而以新鲜植物为食的昆虫在很大程度上不依赖于微生物介导的植物细胞壁降解，因为中肠能够产生木质纤维素降解酶来降解植物纤维素和其他植物细胞壁多糖，使得它们可以直接消化吸收植物细胞内容物中可溶性碳水化合物和蛋白质（Calderóncortés *et al.*，2012）。

共生微生物群落在昆虫肠道的定殖可以增加宿主抵抗寄生虫入侵的抗性。例如，一种肠道共生细菌沙雷氏菌 Y1（*Serratia* Y1）可以调节蚊子中肠基因的表达，通过沉默相关蛋白因子抑制寄生在蚊子体内的疟原虫卵囊的发育，从而激活蚊子的免疫系统使蚊子抵抗疟原虫感染（Bai *et al.*，2019）。有研究表明，某些病原菌以及常驻的条件致病菌可以产生尿嘧啶，在果蝇肠道上皮细胞中起着活化双氧化酶（DUOX）的作用，通过激活 Duox-ROS 免疫系统产生活性氧（ROS），引发肠道炎症，从而有效的消灭有害细菌，进行肠道细胞修复。因此，在昆虫肠道与微生物相互作用的过程中，具有产生尿嘧啶诱导肠道炎症的细菌是决定昆虫肠道稳态或发病机制的关键因素（Kyung-Ah *et al.*，2013）。此外，有些昆虫还可以借助共生菌产生的次生代谢产物来抵抗寄生蜂的致死性寄生（Kaltenpoth *et al.*，2014）。

肠道微生物可以通过代谢、矿化等方式将外源毒素转变为无毒物质来协助昆虫解毒。杀虫剂作为控制农业害虫的快速方法已经在世界范围内普遍使用，并且其应用已经显著促进农林业和公共卫生业的发展。但是杀虫剂的使用也带来了一些不容忽视的问题，其中之一就是害虫种群中产生的抗药性。以豆科植物为食的农业害虫点蜂缘蝽 *Riptortus pedestris* 为例，它可从外界环境中获得一种特定的伯克氏菌（*Burkholderia*）形成共生体，并在肠隐窝中包藏这种共生体。该共生体一方面可以促进昆虫的发育，另一方面昆虫寄主也可以借助能够降解杀螟硫磷（MEP）的伯克氏菌来获得对杀虫剂 MEP 的抗性（Itoh *et al.*，2018）。此外，由切叶蚁 *Acromyrmex echinatior* 的真菌共生体产生的漆酶穿过肠道仍具有生物学活性，从而可以对植物防御酚类化合物起到解毒的作用（Licht *et al.*，2013）。

昆虫肠道微生物参与合成的某些化学物质可以影响宿主的行为活动。例如，黑腹果蝇的共生菌可以通过改变性信息素的水平来影响交配偏好，使其更倾向于与肠道微生物群相似的同种果蝇交配（Gil *et al.*，2011）。蝗虫的群居觅食活动常常给农业生产带来巨大的破坏，有研究表明蝗虫粪球中所含的芳香族化合物聚集信息素是维持昆虫群体聚集的关键因素之一，而肠道微生物的次生代谢产物愈创木酚和少量苯酚是合成聚集信息素的必要组分（Dillon *et al.*，2010）。据报道，果蝇在无菌状态或饲喂抗生素时，会导致其运动行为亢奋，当特定菌群定殖时则会提高果蝇爬行速度等（Schretter *et al.*，2018）。有研究发现，蜜蜂的肠道微生物代谢会产生短链脂肪酸，主要由醋酸盐和丙酸盐组成，能够显著降低肠道内 pH 值和氧化还原电位，进而影响宿主蜜蜂的生长、肠道理化性质和激素信号传导（Zheng *et al.*，2017）。这些发现揭示了肠道细菌在调节宿主行为中的作用，此外某些外周微生物可以借助章鱼胺（Octopamine，简称 OA）作为信号介质调节动物运动行为（Schretter *et al.*，2018）。

图 1　昆虫肠道微生物的主要功能

Fig. 1　The main function of gut microbiota in insects

4　昆虫肠道微生物的应用

肠道微生物为昆虫宿主提供营养物质、促进食物消化、合成信号分子、调节免疫、抵御病原体和有害物质等方面都起着重要作用（Lin *et al.*，2015）。与此同时，昆虫肠道微生物在开发抵御虫媒传染病、害虫的新型生物学防治以及污染物的生物降解等方面也显示出巨大的应用前景。经过长期的共同进化，昆虫与其肠道微生物有着密切的共生关系，由此借助特定的肠道微生物对害虫和虫媒病进行防控具有很大的应用潜力。例如，能够稳定的在蚊子中肠、雌性卵巢和雄性附属腺中定殖，并在蚊子种群中迅速传播的沙雷氏菌属（*Serratia*）AS1 重组菌株，可以分泌抗疟原虫的效应蛋白，从而抑制疟原虫在蚊虫体内的生长（Wang *et al.*，2017）。此外，近期研究表明肠道菌群还可以通过激活昆虫宿主的免疫反应，使蚊子抵抗疟原虫感染（Bai *et al.*，2019）。苏云金芽孢杆菌（*Bacillus thuringiensis*）及其毒素作为一种微生物杀虫剂被广泛应用于有害昆虫的防治，通过降低宿主的免疫反应并释放毒素诱导的上皮细胞病变来控制侵入体腔中肠细菌的繁殖。例如，某些肠道共生菌：沙雷氏菌属（*Serrati*）和梭菌属（*Clostridium*），引起细胞膜穿孔损伤消化道，增强感染过程，从而引发宿主致命的败血症（Bravo *et al.*，2007；Caccia *et al.*，2016）。

目前利用有益微生物控制植物病虫害的发生和发展是一类重要的生物防治手段，其中应用较多的生防细菌假单胞杆菌（*Pseudanonas*）已被开发为商品化的生防制剂，例如 CHA0、Pf-5、M18 等。作为植物保护活性的环境细菌之一 CHA0 菌株除了具有能够释放多种外源产物保护植物根系免受真菌病害侵袭的能力外，对重要鳞翅目害虫的幼虫，如烟草夜蛾 *Manduca sexta* 和大蜡螟 *Candida mellonella*，具有强大的杀虫活性（Pechy-Tarr *et al.*，2008）。CHA0 菌株与卷心菜害虫 *Pieris brassicae* 相互作用的研究表明，假单胞杆菌（*P. protegens*）的入侵导致昆虫肠道菌群发生显著变化，尤其是对优势菌群肠杆菌（*Enterobacteriaceae*）的影响极为显著，即病原

体利用基于 T6SS 的分泌系统破坏宿主肠道微生物稳态，导致昆虫宿主发病死亡（Vacheron *et al.*，2019）。

许多昆虫对长期使用的传统化学杀虫剂和诱饵喷雾等产生了耐药性，从而造成非目标昆虫死亡、环境污染和害虫防治质量性能显著降低（Kikuchi *et al.*，2012）。大量研究和实践表明可以利用肠道菌群通过多种途径来控制有害昆虫数量，如选用特定微生物制作气味引诱剂、提高昆虫不育技术的成功率、降低抗药性等（Noman *et al.*，2020）。有研究报道，肠杆菌（*Enterobacter*）、普罗威登斯菌（*Providencia*）和沙雷菌（*Serratia*）对许多成年雄性和雌性南亚果实蝇 *Bactrocera tau* 显示出高度的吸引力（Luo *et al.*，2018）。柠檬酸杆菌（*Citrobacter* sp.）的鉴定在敌百虫(三氯磷酸酯)的降解中起着关键作用，其导致宿主对杀虫剂产生抗性的机制研究为控制桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 开辟了新的防治途径（Cheng *et al.*，2017）。荧光原位杂交结果表明，桔小实蝇体内的耐药性细菌在直肠垫中聚集，可通过污染卵表面进行垂直传播（Guo *et al.*，2017）。这些肠道微生物在宿主昆虫适应性方面扮演着重要的生物学作用，为害虫的综合治理提供了更广阔的应用前景。

塑料污染对人类和动植物的健康构成了严重威胁，生物降解塑料聚合物引起了人们的浓厚兴趣。自 20 世纪 70 年代初以来，研究人员一直致力于 PE 的生物学降解，并在自然条件下从土壤、海洋、污泥中分离出多种降解 PE 的菌株（Restrepo-Flórez *et al.*，2014；Krueger *et al.*，2015）。然而，PE 的强疏水性、高化学键能和高分子量使得大多数菌株对其难以进行快速有效的降解（Watanabe *et al.*，2003）。有研究发现，从印度粉蛾肠道中分离得到的两株菌株具有良好的降解 PE 的能力，分别是芽孢杆菌 YP1 和肠杆菌 YT1，经过 60 d 的培养，约 11%和 6%的 PE 膜被其降解（108 个细胞/mL）（Yang *et al.*，2014）；Ren 等（2019）以 PE 为唯一碳源，从大蜡螟 *Galleria mellonella* 肠道匀浆中筛选出肠杆菌（*Enterobacter* sp.）菌株 D1，用该菌株处理后的 PE 膜表面发生了氧化反应，这些观察证实了 D1 菌具有降解 PE 的能力。这些结果表明，昆虫是获得 PE 快速降解微生物的一个有希望的来源。

5　展望

目前，国内外学者已经意识到肠道微生物对动物（包括人类）健康和适应性等方面发挥着重要的调节功能。研究肠道微生物群对宿主生理、行为和进化等各个方面的影响，正成为一个活跃的研究领域。为实现肠道微生物群落的深入研究，需要我们站在新的层面上来理解不同微生物群落之间的相互影响和协调机制，认识群落组成与宿主互作的响应和反馈，发掘肠道微生物的复杂功能和潜在应用价值。鉴于肠道微生物研究的复杂性和必要性，一方面用无菌小鼠为模型进行研究成本较高、研究时间漫长、技术挑战和基础设施要求等存在限制，另一方面以模式生物果蝇为代表的昆虫具有价格低廉、繁殖迅速、易于操作和可进行高通量筛选等优点。利用昆虫或其它无脊椎动物模型进行微生物研究不仅能更及时、更经济地获得研究成果，而且还能大大降低研究所需的脊椎动物数量和实验分析难度。

昆虫宿主与肠道微生物建立了密切的相互作用，它们涉及宿主生命、生理和进化的许多方面，包括营养、繁殖、免疫稳态、防御和物种形成。不同昆虫宿主肠道内存在不同的微生物，在种类、数量、分布和功能等方面均有差异，并且微生物的种类多、数量大、具可变性。伴随着肠道微生物研究的深入，昆虫肠道微生物结构组成、多样性、生物学功能和应用前景受到前所未有的重视，其开发潜力在农业、生态、医药以及能源环保等多个学科领域也受到越来越多的关注。目前，微生物组学、基因组学、转录组学、蛋白组学以及代谢组学等多组学的快速发展以及高通量测序技术的应用，为昆虫肠道微生物与昆虫宿主相互作用的分子机制研究提供了更为有效的方法和手段，使得昆虫肠道微生物乃至动物肠道微生物的研究和应用充满着未知挑战以及巨大的前景。

参考文献 (References)

Bai L, Wang L, Vega-Rodriguez J, Wang G, Wang S, 2019. A gut symbiotic bacterium *Serratia marcescens* Renders mosquito resistance to *Plasmodium* infection through activation of mosquito immune responses. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1580.

Basset Y, Cizek L, Cuenoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Odegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin A K, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castano-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, De Bakker D, Delabie JH, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sorensen L, Leponce M, 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338(6113): 1481–1484.

Behar A, Jurkevitch E, Yuval B, 2010. Bringing back the fruit into fruit fly-bacteria interactions. *Molecular Ecology*, 17(5): 1375–1386.

Bravo A, Gill SS, Soberón M, 2007. Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. *Toxicon*, 49(4): 423–435.

Caccia S, Di Lelio I, La Storia A, Marinelli A, Varricchio P, Franzetti E, Banyuls N, Tettamanti G, Casartelli M, Giordana B, Ferre J, Gigliotti S, Ercolini D, Pennacchio F, 2016. Midgut microbiota and host immunocompetence underlie *Bacillus thuringiensis* killing mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(34): 9486–9491.

Calderóncortés N, Quesada M, Watanabe H, Canocamacho H, Oyama K, 2012. Endogenous plant cell wall digestion: A key mechanism in insect evolution. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 43(43): 45–71.

Ceja-Navarro JA, Karaoz U, Bill M, Hao Z, White RA, Arellano A, Ramanculova L, Filley TR, Berry TD, Conrad ME, Blackwell M, Nicora CD, Kim YM, Reardon PN, Lipton MS, Adkins JN, Pett-Ridge J, Brodie EL, 2019. Gut anatomical properties and microbial functional assembly promote lignocellulose deconstruction and colony subsistence of a wood-feeding beetle. *Nature Microbiology*, 4(5): 864–875.

Chapman RF, 1998. The Insects: Structure and Function. Cambridge: Cambridge University Press. 929.

Cheng D, Guo Z, Riegler M, Xi Z, Liang G, Xu Y, 2017. Gut symbiont enhances insecticide resistance in a significant pest, the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Microbiome*, 5(1): 1–13.

Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK, 2010. A note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology*, 92(4): 759–763.

Douglas AE, 2007. Symbiotic microorganisms: Untapped resources for insect pest control. *Trends in Biotechnology*, 25(8): 338–342.

Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.

Douglas AE, 2018. The Drosophila model for microbiome research. *Lab Animal*, 47(6): 157–164.

Engel P, Moran NA, 2013. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5): 699–735.

Fraune S, Bosch TC, 2010. Why bacteria matter in animal development and evolution. *Bioessays*, 32(7): 571–580.

Gil S, Daniel S, Ringo JM, Abraham H, Ilana ZR, Eugene R, 2011. Commensal bacteria play a role in mating preference of Drosophila melanogaster. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(4): 20051–20056.

Graber JR, Breznak JA, 2004. Physiology and nutrition of Treponema primitia, an H_2/CO_2-acetogenic spirochete from termite hindguts. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70(3): 1307–1314.

Guo Z, Lu Y, Yang F, Zeng L, Liang G, Xu Y, 2017. Transmission modes of a pesticide-degrading symbiont of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 101(23/24): 8543–8556.

Hongoh Y, 2010. Diversity and genomes of uncultured microbial symbionts in the termite gut. *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 74(6): 1145–1151.

Itoh H, Hori T, Sato Y, Nagayama A, Tago K, Hayatsu M, Kikuchi Y, 2018. Infection dynamics of insecticide-degrading symbionts from soil to insects in response to insecticide spraying. *ISME Journal*, 12(3): 909–920.

Johnson KS, Barbehenn VB, 2000. Oxygen levels in the gut lumens of herbivorous insects. *Journal of Insect Physiology*, 46(6): 897–903.

Kaltenpoth M, Engl T, Clay K, 2014. Defensive microbial symbionts in Hymenoptera. *Functional Ecology*, 28(2): 315–327.

Kikuchi Y, Hayatsu M, Hosokawa T, Nagayama A, Tago K, Fukatsu T, 2012. Symbiont-mediated insecticide resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(22): 8618–8622.

Krueger MC, Harms H, Schlosser D, 2015. Prospects for microbiological solutions to environmental pollution with plastics. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 99(21): 8857–8874.

Kyung-Ah L, Sung-Hee K, Eun-Kyoung K, Eun-Mi H, Hyejin Y, Boram K, Min-Ji K, Youngjoo K, Ji-Hwan R, Won-Jae L, 2013. Bacterial-derived uracil as a modulator of mucosal immunity and gut-microbe homeostasis in *Drosophila*. *Cell*, 153(4): 797–811.

Li GN, Xia XJ, Tang WC, Zhu Y, 2016. Intestinal microecology associated with fluoride resistance capability of the silkworm (*Bombyx mori* L.). *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(15): 6715–6724.

Licht HHDF, Schiøtt M, Rogowska-Wrzesinska A, Nygaard S, Roepstorff P, Boomsma JJ, 2013. Laccase detoxification mediates the

nutritional alliance between leaf-cutting ants and fungus-garden symbionts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(2): 583–587.

Lin WS, Huang CW, Song YS, Yen JH, Kuo PC, Yeh SR, Lin HY, Fu TF, Wu MS, Wang HD, Wang PY, 2015. Reduced gut acidity induces an Obese-Like phenotype in *Drosophila melanogaster* and in mice. *PLoS ONE*, 10(10): e0139722.

Luo M, Zhang H, Du Y, Idrees A, He L, Chen J, Ji QE, 2018. Molecular identification of cultivable bacteria in the gut of adult *Bactrocera tau* (Walker) and their trapping effect. *Pest Manag. Sci.*, 74(12): 2842–2850.

Ma S, Yang Y, Jack CJ, Diao Q, Fu Z, Dai P, 2019. Effects of *Tropilaelaps mercedesae* on midgut bacterial diversity of *Apis mellifera*. *Experimental and Applied Acarology*, 79(2): 169–186.

Martino ME, Joncour P, Leenay R, Gervais H, Shah M, Hughes S, Gillet B, Beisel C, Leulier F, 2018. Bacterial adaptation to the host's diet is a key evolutionary force shaping *Drosophila-Lactobacillus* symbiosis. *Cell Host Microbe*, 24(1): 109–119.

Matos RC, Leulier F, 2014. Lactobacilli-Host mutualism: "Learning on the fly". *Microbial Cell Factories*, 13(Suppl. 1): S6.

Moll RM, Romoser WS, Modrzakowski MC, Moncayo AC, Lerdthusnee K, 2001. Meconial peritrophic membranes and the fate of midgut bacteria during mosquito (Diptera: Culicidae) metamorphosis. *Journal of Medical Entomology*, 38(1): 29–32.

Noman MS, Liu L, Bai Z, Li Z, 2020. Tephritidae bacterial symbionts: Potentials for pest management. *Bull. Entomol. Res.*, 110(1): 1–14.

Ohkuma M, Kudo T, 1996. Phylogenetic diversity of the intestinal bacterial community in the termite *Reticulitermes speratus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(2): 461–468.

Overend G, Luo Y, Henderson L, Douglas AE, Davies SA, Dow JA, 2016. Molecular mechanism and functional significance of acid generation in the *Drosophila* midgut. *Scientific Reports*, 6(1): 27242.

Pechy-Tarr M, Bruck DJ, Maurhofer M, Fischer E, Vogne C, Henkels MD, Donahue KM, Grunder J, Loper JE, Keel C, 2008. Molecular analysis of a novel gene cluster encoding an insect toxin in plant-associated strains of *Pseudomonas fluorescens*. *Environmental Microbiology*, 10(9): 2368–2386.

Pernice M, Simpson SJ, Ponton F, 2014. Towards an integrated understanding of gut microbiota using insects as model systems. *Journal of Insect Physiology*, 69: 12–18.

Rangberg A, Diep DB, Rudi K, Amdam GV, 2012. Paratransgenesis: An approach to improve colony health and molecular insight in honey bees (*Apis mellifera*)? *Integrative and Comparative Biology*, 52(1): 89–99.

Ren L, Men L, Zhang Z, Guan F, Tian J, Wang B, Wang J, Zhang Y, Zhang W, Zhang W, 2019. Biodegradation of polyethylene by *Enterobacter* sp. D1 from the guts of wax moth *Galleria mellonella*. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 16(11): 1941.

Restrepo-Flórez JM, Bassi A, Thompson MR, 2014. Microbial degradation and deterioration of polyethylene-A review. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 88(2): 83–90.

Schretter CE, Vielmetter J, Bartos I, Marka Z, Marka S, Argade S, Mazmanian SK, 2018. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila*. *Nature*, 563(7731): 402–406.

Shanbhag S, Tripathi S, 2009. Epithelial ultrastructure and cellular mechanisms of acid and base transport in the *Drosophila* midgut. *Journal of Experimental Biology*, 212(11): 1731–1744.

Storelli G, Defaye A, Erkosar B, Hols P, Royet J, Leulier F, 2011. *Lactobacillus plantarum* promotes *Drosophila* systemic growth by modulating hormonal signals through TOR-dependent nutrient sensing. *Cell Metabolism*, 14(3): 403–414.

Trinder M, Daisley BA, Dube JS, Reid G, 2017. *Drosophila melanogaster* as a high-throughput model for host-microbiota interactions. *Frontiers in Microbiology*, 8: 751.

Vacheron J, Pechy-Tarr M, Brochet S, Heiman CM, Stojiljkovic M, Maurhofer M, Keel C, 2019. T6SS contributes to gut microbiome invasion and killing of an herbivorous pest insect by plant-beneficial *Pseudomonas protegens*. *International Society for Microbial Ecology*, 13(5): 1318–1329.

Wang S, Ala DS, Huang W, Liu KC, Oshaghi MA, Wei G, Agre P, Jacobslorena M, 2017. Driving mosquito refractoriness to *Plasmodium falciparum* with engineered symbiotic bacteria. *Science*, 357(6358): 1399–1402.

Watanabe H, Tokuda G, 2010. Cellulolytic systems in insects. *Annual Review of Entomology*, 55: 609–-632.

Watanabe M, Kawai F, Shibata M, Yokoyama S, Sudate Y, 2003. Computational method for analysis of polyethylene biodegradation. *Journal of Computational & Applied Mathematics*, 161(1): 133–144.

Yang J, Yang Y, Wu W M, Zhao J, Jiang L, 2014. Evidence of polyethylene biodegradation by bacterial strains from the guts of plastic-eating waxworms. *Environmental Science & Technology*, 48(23): 13776–13784.

Zhang ZQ, He C, Li ML, 2014. Analysis of intestinal bacterial community diversity of adult *Dastarcus helophoroides*. *Journal of Insect Science* (*Online*), 14(1): 114.

Zheng H, Powell JE, Steele I, Dietrich C, Moran NA, 2017. Honeybee gut microbiota promotes host weight gain via bacterial metabolism and hormonal signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(18): 4775–4780.