

肠道菌 *Bombella intestini* 对意大利 蜜蜂营养代谢的影响*

张 维** 王红芳 胥保华***

(山东农业大学动物科技学院, 泰安 271018)

摘 要 【目的】探究肠道菌 *Bombella intestini* 对意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 营养代谢的影响。【方法】采用无菌工蜂模型构建的方法培养无菌新蜂 300 只, 随机分为 2 个组, 每个组 3 个重复, 每个重复 50 只。对照组 (CK) 饲喂 40% 无菌蔗糖水, 试验组 (BI) 饲喂含 10^6 cfu/mL *B. intestini* 的 40% 蔗糖水, 两组均饲喂无菌花粉料与无菌去离子水。每日按时饲喂并记录采糖量、采粉量、蜂体重。于第 9 天采集样品测定身体成分、血淋巴生化指标、营养代谢相关基因表达等。【结果】BI 组平均日采糖量显著高于 CK 组 ($P < 0.05$), 但是蜂体重并无显著差异 ($P > 0.05$); 身体成分分析表明, BI 组干物质、粗脂肪含量均显著低于 CK 组 ($P < 0.05$), 粗灰分含量显著高于 CK 组 ($P < 0.05$), 粗蛋白含量略高于 CK 组, 碳水化合物略低于 CK 组, 统计学差异不显著 ($P > 0.05$); BI 组的血淋巴中总蛋白 (TP)、甘油三酯 (TG)、胆固醇 (TCHO) 和高密度脂蛋白 (HDL) 含量均显著低于 CK 组 ($P < 0.05$); BI 组细胞色素 B (CytB)、细胞色素 C (CytC)、卵黄原蛋白 (Vg)、胰岛素肽类 (ILP) 和胰岛素受体 (LnR) 均显著上调; 其中 CytB 和 CytC 是参与线粒体生物氧化的两种线粒体蛋白, 其表达量上调说明物质分解代谢水平提高。【结论】肠道菌 *B. intestini* 可以改善蜜蜂食欲, 促进采食, 增加蜂体营养储备, 促进养分的分解代谢。

关键词 意大利蜜蜂; 肠道菌 *Bombella intestini*; 无菌工蜂; 营养代谢

Effects of the enterobacteria *Bombella intestini* on the nutritional metabolism of *Apis mellifera*

ZHANG Wei** WANG Hong-Fang XU Bao-Hua***

(College of Animal Science and Technology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effects of the enterobacterium *Bombella intestini* on the nutritional metabolism of *Apis mellifera*. 【Methods】A total of 300 aseptic new bees were cultured using the aseptic worker bee model and randomly divided into 2 groups with 3 replicates per group and 50 new bees per replicate. The control group (CK) was fed 40% sterile sucrose solution, and the experimental group (BI) was fed 40% sucrose solution containing 10^6 cfu/ml of *B. intestini*. Both groups were also fed sterile pollen and sterile deionized water. The bees were fed every day and their body weight, and the amount of sugar and pollen consumed, were recorded. On day 9, individual bees were sampled to determine their body composition, hemolymph biochemical indexes and the expression of genes related to nutrient metabolism. 【Results】The results showed that the average daily sugar intake of the BI group was significantly higher than that of the CK group ($P < 0.05$), however, there was no significant difference in the body weight of the two groups ($P > 0.05$). The dry matter and lipid content of the BI group were significantly lower than those of the CK group ($P < 0.05$). However, the ash content of the BI group was significantly higher than that of the CK group ($P < 0.05$). The crude protein content of the BI group was slightly higher than that in CK group, whereas its carbohydrate content was slightly lower; both these differences were not statistically significant.

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (32272937); 泰山产业领军人才高效生态农业创新类项目 (LJNY202003)

**第一作者 First author, E-mail: zw15369312856@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: bhxu@sdaa.edu.cn

收稿日期 Received: 2023-04-06; 接受日期 Accepted: 2023-05-09

The amounts of total protein (TP), triglyceride (TG), cholesterol (TCHO) and high-density lipoprotein (HDL) in hemolymph, were significantly lower in the BI group than in the CK group ($P < 0.05$). *CytB*, *CytC*, *Vg*, *ILP* and *LnR* were significantly up-regulated in the BI group. Since *CytB* and *CytC* are mitochondrial proteins involved in mitochondrial biological oxidation, their up-regulation suggests enhanced catabolism. **[Conclusion]** In conclusion, *B. intestini* can improve bees' appetite, stimulate feeding, increase body nutrient reserves and promote the catabolism of nutrients.

Key words *Apis mellifera*; intestinal bacteria *Bombella intestini*; aseptic worker bees; nutrient metabolism

益生菌可以改善肠道菌群的平衡和肠黏膜结构、提高营养物质消化吸收和代谢(孙建然等, 2016)、增强肠黏膜免疫功能(Liu *et al.*, 2015)、抑制病原菌感染以及维持肠道健康(Wu *et al.*, 2016)等。研究发现, 德氏乳杆菌 *Lactobacillus delbrueckii* 能够调节胰腺脂肪酶和蛋白酶 mRNA 表达, 进而促进消化酶的合成与分泌, 使动物采食量增加, 说明益生菌能够通过调节酶基因转录水平或消化酶活性来促进动物对营养物质的消化(黄其永, 2013)。

机体糖代谢主要涉及糖的消化吸收、葡萄糖的摄取及分解、糖原的合成与分解以及糖异生等环节(游玉明, 2016)。血液中甘油三酯、总胆固醇和游离脂肪酸等脂类物质是动物机体脂类物质代谢水平的重要指标。添加乳酸杆菌使肉鸡血清甘油三酯和总胆固醇水平有所降低, 表明益生菌改善了机体脂类代谢(毛贵林, 2016)。

蜜蜂属于高度群居昆虫, 群落由蜂王、工蜂和雄蜂组成(曾蜜等, 2022)。其中蜂王和工蜂都是由受精卵发育而来的, 但在生殖、免疫等生理功能存在巨大差异(Schmid *et al.*, 2008)。研究发现, 蜂王的肠道细菌与工蜂的肠道细菌不同, 蜂王具有更加丰富的醋杆菌科成员, 其中 LEFseq 分析显示 *Bombella instestini* 是蜂王肠道的 biomarker 菌(Wang *et al.*, 2022), 蜂王肠道 *B. instestini* 丰度显著高于工蜂, 推测 *B. instestini* 对改善蜜蜂健康有积极意义。因此, 本研究以无菌工蜂为研究对象, 采用日粮补饲 *B. instestini* 的方法, 研究 *B. instestini* 对蜜蜂营养代谢的影响, 以期为改善蜜蜂营养不良、体况差、群势弱等问题提供有效的理论基础和技术手段。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试蜜蜂: 实验蜂群意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 来源于山东农业大学畜牧科技站蜂场, 地点在山东省泰安市(东经: 117.08°; 北纬: 36.20°)。

菌株: *B. intestini* (Strain number: LMG28161) 购买于比利时国家菌种保藏中心(BCCM/LMG Bacteria Collection, Faculty of Sciences, Ghent University, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium)。生长条件: 28 °C, 微需氧。

1.2 试验方法

1.2.1 无菌工蜂模型构建 蜜蜂化蛹时存在肠道排空现象, 研究表明, 蛹期肠道呈无菌状态, 成蜂肠道的菌群结构是在出房后通过接触环境获得(Powell *et al.*, 2014), 基于此, 本研究采用出房前 24 h 人为将蜜蜂转移至无菌培养箱的方式构建无菌工蜂模型(Kwong *et al.*, 2014)。工蜂从卵期到出房为 21 d, 将蜂王放到空脾上确定产卵 12 h, 计算时间待工蜂出房前 24 h(即发育至第 20 天)将蜂盖子撕破转移工蜂至无菌 24 孔化蛹板(杰特, 广州杰特生物过滤制品有限公司), 培养至成蜂再转移到无菌蜂盒, 于 37 °C 和 RH50%±5% 的恒温恒湿培养箱内进行无菌饲养。蜂盒、去离子水、40%蔗糖水于高压灭菌锅(SANYO 日本 SN210C)中 121 °C 灭菌 40 min, 每次饲喂均在超净工作台(苏净集团苏州安泰空气技术有限公司 800-CJ-1FD)无菌操作。

1.2.2 试验处理与样品采集 按上述方法获取无菌蜂 300 只, 随机分为对照组(CK)和处理组(BI), 每组 3 个重复, 每个重复 50 只无菌蜂, CK 组与 BI 组饲粮设置分别为 40%无菌糖水与

含菌液 10^6 cfu/mL 的 40% 蔗糖水, 两组均饲喂无菌花粉料与无菌去离子水, 每天每盒蜂定时饲喂 3.2 mL (含纯糖 1.53 g) 40% 糖水, 3 g 花粉料并记录采糖量、采粉量、蜂体重。留取 9 日龄蜜蜂样品, 包括全蜂体做基因表达分析、血淋巴做血常规测定、去肠道蜂体做身体成分与酶活抗氧化试验, 于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用。

1.2.3 身体成分测定 蜜蜂身体成分包含粗蛋白、粗脂肪、粗灰分、干物质和碳水化合物。每个处理取 40 只去肠道蜜蜂称重后 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 24 h, 取出后再次称重, 计算干物质重量。将烘干样品分为 3 份进行粗蛋白、粗脂肪、粗灰分测定。粗蛋白采用凯氏定氮法, 样品称重后加入硫酸铜、硫酸钾、浓硫酸后消化 5 h, 然后用全自动凯氏定氮仪 (海能 K9860, 中国 Kjeltec TM 8000) 测定蛋白含量; 粗脂肪采用索氏抽提法, 样品研细后用滤纸包好, $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 2 h 后放入干燥器中冷却 1 h, 称重后放入有机溶剂 (乙醚) 中回流抽提 6 h, 完成后取出待乙醚挥发后 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 3 h, 然后放入干燥器中冷却并称重, 根据 2 次重量数据计算粗脂肪含量。粗灰分采用 $550\text{ }^{\circ}\text{C}$ 灼烧法, 坩埚称取样品, 放在电炉上加热炭化, 然后 $550\text{ }^{\circ}\text{C}$ 灼烧 5 h, 冷却后称重, 得到粗灰分含量。碳水化合物含量即 100% 减去粗蛋

白、粗脂肪、粗灰分含量。

1.2.4 基因表达测定 用 RNA Express Total RNA Kit (新赛美, Cat.No:M050) 试剂盒提整只蜂体 RNA, 每个重复取 3 只蜜蜂, 并用超微量分光光度计检测 RNA 浓度, 使用 *EVO M-ML V* RT Premix for qPCR 反转录为 cDNA, 通过实时 PCR (7500 real-time System, Applied Biosystems, Waltham, MA, USA) 检测样品中目的基因相对表达量, 反应体系为 $10\text{ }\mu\text{L}$: $2\times$ Perfect Start[®] Green qPCR Super Mix $5\text{ }\mu\text{L}$ 、Passive Reference Dye (50 $\times$) $0.2\text{ }\mu\text{L}$ 、DNA Template $2\text{ }\mu\text{L}$ 、Forward Primer ($10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) $0.2\text{ }\mu\text{L}$ 、PCR Reverse Primer ($10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) $0.2\text{ }\mu\text{L}$ 、RNase free water $2.4\text{ }\mu\text{L}$ 。反应条件: 预变性 $94\text{ }^{\circ}\text{C}$, 30 s; 变性 $94\text{ }^{\circ}\text{C}$, 5 s; 退火 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$, 34 s, 40 个循环。所有引物 DNA 由上海生物工程公司合成, 引物序列见表 1。

1.2.5 血淋巴生化指标测定 每个重复分别使用 $200\text{ }\mu\text{L}$ 血淋巴, 采用 COBUS MIRA Plus 全自动生化分析仪 (Roche diagnostic system inc., USA) 测定 2 组血淋巴中总蛋白 (Total protein, TP)、甘油三酯 (Triglyceride, TG)、总胆固醇 (Total cholesterol, TCHO) 和高密度脂蛋白 (High density lipoprotein, HDL) 的含量。

表 1 RT-PCR 引物序列
Table 1 Primer sequences for RT-PCR

基因 Gene	引物序列 (5'-3') Primer sequence (5'-3')	基因登录号 GenBank accession no.
<i>β-actin</i>	F: CCGTGATTTGACTGACTACCT R: AGTTGCCATTTTCCTGTTT	NM-001185145
<i>CytB</i>	F: CCAACTCATATTAAACCTGAATG R: CCGATTACACCTCCTAATTTATT	XM_006572023.3
<i>CytC</i>	F: CACAAAGTAGGACCTAATCTTTATGGAGTA R: TCCTTTATTTCGCATCTGTGTAGCT	XM_006567340.3
<i>ILP</i>	F: GCTCAGGCTGTGCTCGAAAAGT R: CGTTGTATCCACGACCCTTGCT	XM_026443028.1
<i>LNR</i>	F: AGCTCGGCGTCGTATTGTG R: AGTTGGACCTGTTCTGATT	XM_006568694.3
<i>Vg</i>	F: AGTTCCGACCGACGACGA R: TTCCCTCCCACGGAGTCC	NM_001011578.1

1.2.6 数据处理 采用 SPSS 21.0 软件 (SPSS Inc., Chicago, Illinois) 进行统计分析, 单因素方差分析 (One-way ANOVA), 正态分布的数据表示为平均值 $\pm$ 标准误 (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$)。 $P < 0.05$ 代表统计学差异显著, 所有图片均通过 GraphPad Prism 8 制作完成。

2 结果与分析

2.1 平均采食量和蜂体重

记录每盒蜜蜂采食的蔗糖干物质总量, 换算出每只蜜蜂每日的蔗糖干物质摄入量, 记为蜜蜂的平均日采糖量, 记录每盒蜜蜂每日采食花粉总量, 换算为每只蜜蜂每日采粉量 (图 1: A), 结果发现与 CK 组相比, BI 组平均日采糖量显著升高 ($P < 0.05$), 蜂体重并无显著差异 ($P > 0.05$) (图 1: B), 采粉量也有升高的趋势, 但是后期达到采食需求后趋于无差异 (图 1: C)。饲喂过程中发现 BI 组蜜蜂飞行等活动能力较活跃, 说明试验组代谢活性较高, 消耗较大。

2.2 身体成分比较

蜂体的养分代谢由合成代谢和分解代谢组成, 二者处于动态平衡。蜂体营养沉积情况可在一定程度上反应营养分解代谢和合成代谢的状

态, 为了评价 *B. intestini* 对蜜蜂营养代谢的影响, 本研究采用去肠道和蜜囊的蜜蜂进行了身体成分 (干物质、粗蛋白、粗脂肪等) 的分析。研究结果显示, 与 CK 组相比, 添加 *B. intestini* 可显著提高蜂体粗灰分的含量 ($P < 0.05$) (图 2: D)。降低干物质和粗脂肪含量 ($P < 0.05$) (图 2: A, E), 对碳水化合物和粗蛋白含量无显著影响 ($P > 0.05$) (图 2: B, C)。在高采食量的情况下, BI 组蜂体营养沉积并没有增加, 这表明 *B. intestini* 菌可能会促进蜜蜂营养成分的分解, 这与试验中观察到的该组蜜蜂较为活跃的现象相吻合。

2.3 基因表达

本研究选取了与营养代谢相关的基因进行了表达量的测定。*ILP* 和 *LnR* 的表达与蜂体血淋巴糖水平及糖脂代谢有关, 与 CK 组相比, BI 组胰岛素相关基因 (*ILP* 和 *LnR*) 的表达显著上调 ($P < 0.05$) (图 3: A, B), 胰岛素通路是参与控制能量平衡、调控食欲与饥饿感的经典通路, 胰岛素通路基因表达上调可以促进糖原合成, 促进碳水化合物向脂肪转化, 促进脂肪沉积, 同时增加饥饿感, 提高采食量, 这与上述结果中 BI 组采食量增加, 蜂体脂肪沉积增加的结果相吻合。Vg 可在一定程度上反应蜂体的营养储备和健康情况。BI 组 *Vg* 基因表达的显著升高 ($P <$

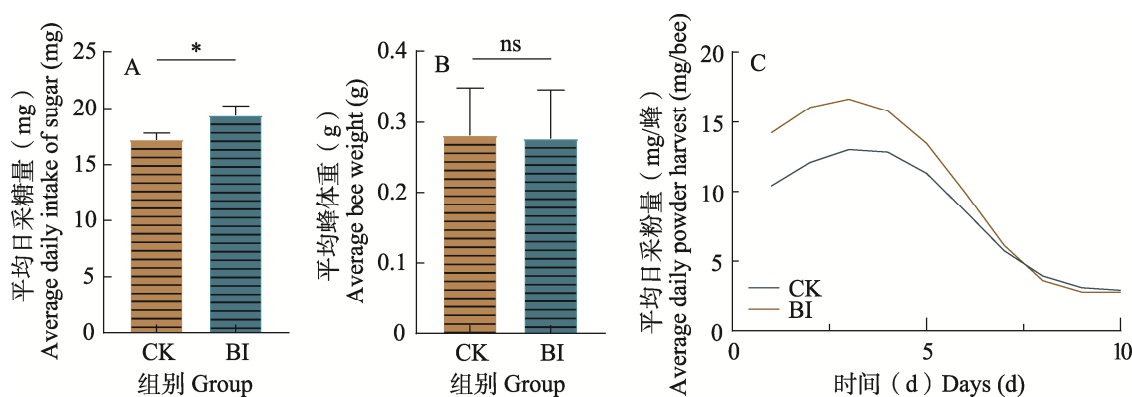


图 1 意大利蜜蜂采食量和蜂体重
Fig. 1 Bee feed intake and bee weight

A. 平均每只蜜蜂每日蔗糖干物质采食量; B. 平均蜂体重; C. 平均每只蜜蜂每日花粉采食量。CK 表示对照组, BI 表示试验组; 柱上*代表差异显著 ($P < 0.05$, 单因素 ANOVA 分析), ns 表示差异不显著。下图同。

A. Average daily sucrose dry matter intake per bee; B. Average body weight per bee; C. Average daily pollen intake per bee. Histograms with * mean significant differences ($P < 0.05$, one-way ANOVA analysis), ns means no significant difference. The same below.

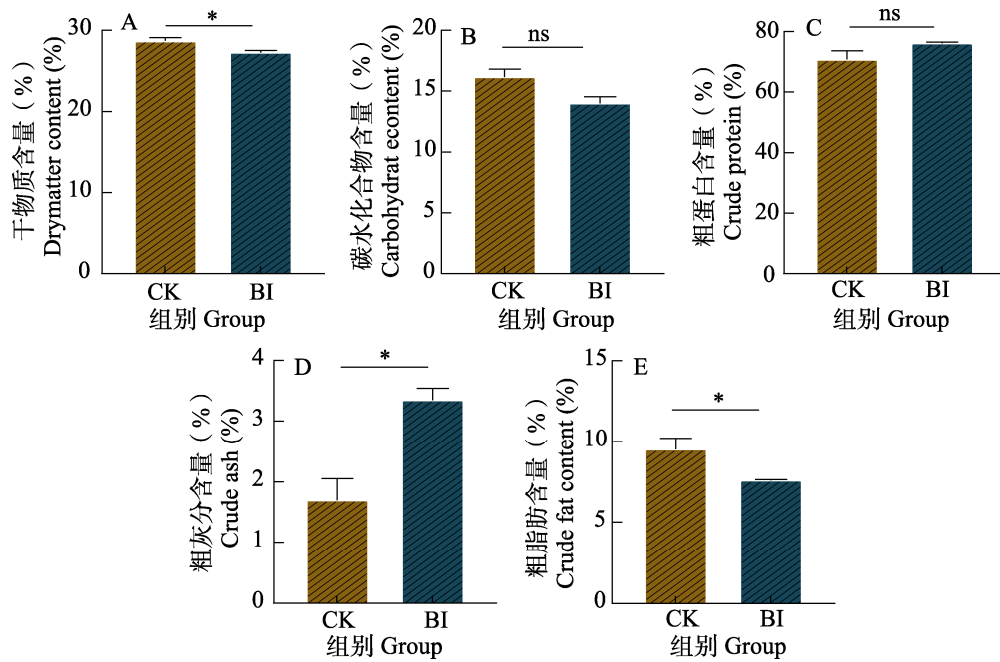


图2 意大利蜜蜂体成分分析

Fig. 2 Body composition analysis of honeybees

A-E. 对照组与试验组身体成分比较。A. 干物质; B. 碳水化合物; C. 粗蛋白; D. 粗脂肪; E. 粗灰分含量。
A-E. Comparison of body composition between control group and experimental group. A. Contents of dry matter; B. Contents of carbohydrate; C. Contents of crude protein; D. Contents of crude fat; E. Contents of crude ash.

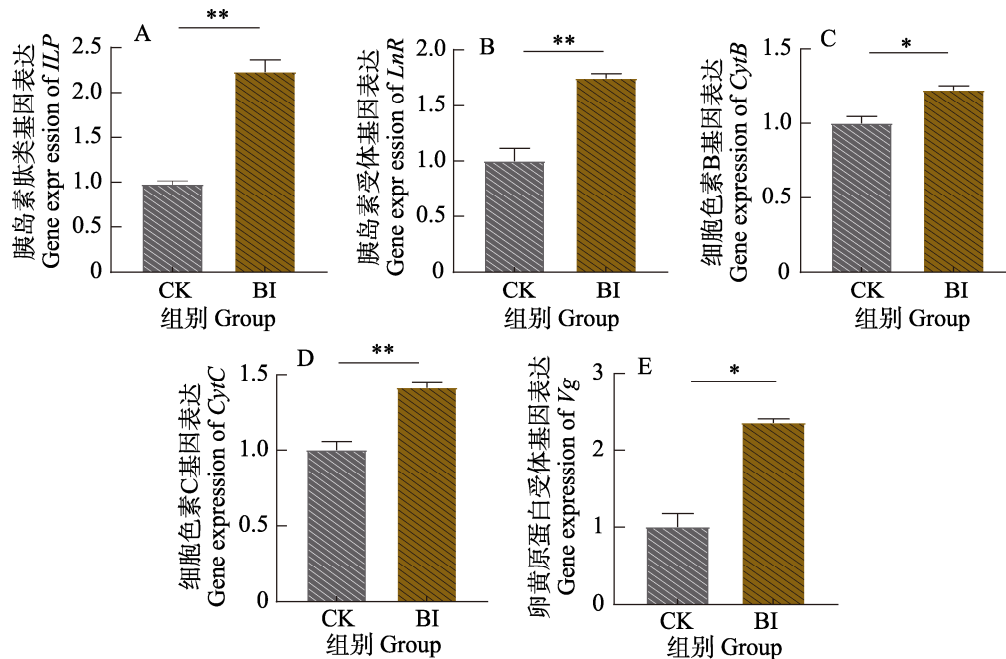


图3 意大利蜜蜂基因表达

Fig. 3 Gene expression of bees

A. 胰岛素肽类基因表达; B. 胰岛素受体基因表达; C. 细胞色素 B 基因表达;
D. 细胞色素 C 基因表达; E. 卵黄原蛋白基因表达。
A. Expression of insulin-peptide genes; B. Expression of insulin receptor gene; C. Expression of cytochrome B gene; D. Expression of cytochrome C gene; E. Expression of vitellogenin gene expression.

0.05)(图 3: E),说明 *B. intestini* 可以优化蜂体营养储备,改善健康程度。CytB 和 CytC 是参与线粒体生物氧化的 2 种线粒体蛋白, *B. intestini* 显著提高了蜜蜂 *CytB*、*CytC* 基因的表达水平 ($P < 0.05$)(图 3: C, D),这表明 *B. intestini* 具有促进物质分解代谢的功能。

2.4 血淋巴生化指标

血淋巴生化指标可在一定程度上反应蜂体

营养代谢状态,本研究通过全自动生化分析仪测定了蜜蜂血淋巴生化指标。结果显示,饲喂 *B. intestini* 组蜜蜂血淋巴中总蛋白(TP)、甘油三酯(TG)、胆固醇(TCHO)和高密度脂蛋白(HDL)的含量显著降低 ($P < 0.05$),对低密度脂蛋白(LDL)无显著影响 ($P > 0.05$),该结果与上述基因表达、身体成分得出结论吻合,再次证明了 *B. intestini* 有促进养分分解代谢的功能。

表 2 血淋巴生化指标测定
Table 2 Determination of hemolymph biochemical indexes

生化指标 Biochemical indexes	对照组 Control groups	试验组 Experimental groups	P 值 P value
总蛋白 (g/L) Total protein (g/L)	34.03±2.33 ^a	22.86±0.81 ^b	0.011
甘油三酯 (mmol/L) Triglyceride (mmol/L)	6.09±0.17 ^a	4.52±0.27 ^b	0.009
胆固醇 (mmol/L) Total cholesterol (mmol/L)	0.55±0.01 ^a	0.37±0.01 ^b	0.002
高密度脂蛋白 (mmol/L) High density lipoprotein (mmol/L)	0.14±0.01 ^a	0.05±0.01 ^b	0.013
低密度脂蛋白 (mmol/L) Low density lipoprotein (mmol/L)	0.21±0.01	0.15±0.01	0.074

表中数据为平均值±标准误,同列数据后标有不同小写字母代表显著差异 ($P < 0.05$, 单因素方差分析)。
Data in the table are mean ±SE, and data in the same column marked with different lowercase letters represent significant differences ($P < 0.05$, one-way ANOVA analysis).

3 讨论

蜜蜂是一种资源共享、分工精细、信息交流高的社会群体性昆虫(曾志将, 2020)。蜜蜂产业在维持农业协调绿色发展、生态平衡稳定、增加农业生产等方面起着重要作用(曾志将, 2017)。所以,提高蜂群营养水平,健康养殖成为了农业科学中面对的首要问题。蜜蜂营养是指蜜蜂摄取、消化、吸收及利用饲料中营养物质的全过程,是一系列物理、化学及生理变化过程的总称。营养是蜜蜂一切生命活动的基础,如生长、发育、行为、活动、繁殖、酿蜜、产浆、采集花粉等,是影响蜜蜂健康的关键因素(胥保华, 2016)。近 10 年来,我国开始倡导蜜蜂健康养殖,并开展了蜜蜂营养需要和饲料研究,基本确定了养蜂生产各阶段的营养需要成分和营养

水平。本研究发现,在饲料中额外添加益生菌 *B. intestini* 可以促进蜜蜂的养分分解代谢,增强能量吸收利用。

近年来,关于肠道微生物与宿主之间的关系一直处于探索与发现中,其中肠道微生物对宿主的有益作用包括利于食物消化、提供营养物质、减少并抑制有害菌的产生、调节宿主生长发育、影响宿主抗氧化、胰岛素性能等(Moran *et al.*, 2003)。蜜蜂肠道菌群组成简单,成年蜜蜂肠道内的肠道菌种与外界环境无关,属于随生长发育自带菌种,目前所有的蜜蜂肠道核心菌种均可体外培养,部分已经可以进行基因操作(Kwong and Moran, 2016)。

饲料中蛋白质摄入量对动物生长有显著影响(Nahashon *et al.*, 2005; 杨强等, 2008),蜜蜂的生长发育离不开蛋白质,蛋白质的摄入量与其生长发育和寿命直接相关(李成成, 2012)。

通过将采食量、蜂体重数据与体成分数据联合比较分析发现, BI 组采食量较高, 食欲兴奋, 但是脂肪沉积、有机物、无机物、糖类能源物质等含量较少, 说明 BI 组蜜蜂能量消耗大, 物质分解代谢快, 即饲喂 *B. intestini* 菌可以促进蜜蜂体内的分解代谢。

线粒体在动物细胞中的主要作用包括 ATP 产生、钙信号传导和细胞凋亡的调节 (Wolstenholme, 1992)。细胞色素作为电子传递蛋白, 主要存在于线粒体内膜中, 广泛参与氧化还原反应。细胞色素 C 主要以其在线粒体中的功能而闻名, 是 ATP 合成生命支持功能的关键参与者 (Ow *et al.*, 2008)。BI 组蜜蜂细胞色素 B (CytB)、细胞色素 C (CytC) 基因表达上调, 说明饲喂 *B. intestini* 菌蜜蜂线粒体功能较强, 合成 ATP 较多但体内氧化还原反应强烈, 代谢旺盛。昆虫卵黄原蛋白 Vg (Vitellogenin) 是一种多效功能蛋白 (Awde *et al.*, 2020), 是重要的营养物质, 参与许多生物学功能, 在免疫应答过程中发挥重要作用 (Salmela *et al.*, 2015), 对于昆虫自身保护尤为重要。维持胰岛素信号有助于激活能量储备以及饥饿饮食反应, 胰岛素水平较高可以引起包括果蝇在内动物的饥饿饮食反应, 而长时间空腹导致胰岛素水平下降 (Britton *et al.*, 2002; Ikeya *et al.*, 2002; Moskalev *et al.*, 2015), 胰岛素是一种高度保守的肽激素, 将营养可用性与新陈代谢和生长联系起来。当采食较高时, 营养可用性高, 新陈代谢旺盛, 胰岛素水平升高 (Sudhakar *et al.*, 2020)。BI 组蜜蜂胰岛素水平升高, 采食量增多, *B. intestini* 菌可通过提高胰岛素信号表达, 增加意大利蜜蜂采食欲望, 提高采食量, 从而增强体内能量与蛋白合成, 加速氧化还原反应, 提高代谢。

高糖饮食会导致血脂异常风险 (Guastadisegni *et al.*, 2020), 摄入过多高糖物质会增加机体血糖负荷, 胰岛素敏感性降低, 从而导致脂肪堆积 (Wolf, 1996)。Ueda 等 (2018) 发现口服乳酸片球菌可以降低血清中甘油三酯的水平, 这与 Wang 等 (2017) 的研究结果一致, 说明益生菌具有减少脂肪积累的作用效果, 可能是由于乳酸片球菌抑制了肠道对脂肪的吸收, 或增强了脂肪

的分解。而饮食 *B. intestini* 菌组蜜蜂虽然采糖量高于对照组, 但是血脂水平显著降低, 说明 *B. intestini* 菌诱导蜜蜂体内脂代谢加强。

蜜蜂肠道作为模式体系具有很多优点, 比如功能专一的菌群, 与人类肠道存在诸多相似性。目前所有的蜜蜂肠道核心菌种都可以进行体外培养, 并且在实验室条件下可以获得无菌、具有正常肠道菌、特定菌种的蜜蜂个体 (李晨伊等, 2018)。可以利用蜜蜂这一特点, 研究肠道菌群对宿主代谢、免疫性能、抗氧化、胰岛素甚至寿命的影响机制, 为今后科学养蜂、健康养殖提供一定的理论基础。

参考文献 (References)

- Awde DN, Skandalis A, Richards MH, 2020. Vitellogenin expression corresponds with reproductive status and caste in a primitively eusocial bee. *Journal of Insect Physiology*, 127: 104113.
- Britton JS, Lockwood WK, Li L, Cohen SM, Edgar BA, 2002. *Drosophila's* insulin/PI3-kinase pathway coordinates cellular metabolism with nutritional conditions. *Developmental Cell*, 2(2): 239–249.
- Guastadisegni C, Donfrancesco C, Palmieri L, Grioni S, Krogh V, Vanuzzo D, Strazzullo P, Vannucchi S, Onder G, Giampaoli S, 2020. Nutrients intake in individuals with hypertension, dyslipidemia, and diabetes: An Italian survey. *Nutrients*, 12(4): 923.
- Huang QY, 2013. The effects of *Lactobacillus delbrueckii* on digestive organs and digestive enzyme activities of suckling piglets. Master dissertation. Changsha: Hunan Agricultural University. [黄其永, 2013. 德氏乳杆菌对哺乳仔猪消化器官及消化酶活性的影响研究. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学.]
- Ikeya T, Galic M, Belawat P, Nairz K, Hafen E, 2002. Nutrient-dependent expression of insulin-like peptides from neuroendocrine cells in the CNS contributes to growth regulation in *Drosophila*. *Current Biology*, 12(15): 1293–1300.
- Kwong WK, Engel P, Koch H, Moran NA, 2014. Genomics and host specialization of honey bee and bumble bee gut symbionts. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 111(31): 11509–11514.
- Kwong WK, Moran NA, 2016. Gut microbial communities of social bees. *Nature Reviews Microbiology*, 14(6): 374–384.
- Li CC, 2012. Effects of dietary crude protein level on development of honey bee (*Apis mellifera* L.) in each development stage. Master dissertation. Tai'an: Shandong Agricultural University. [李成成, 2012. 代用花粉蛋白水平对意大利蜜蜂各发育阶段生长发育状况的影响. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Li CY, Zhou X, Zheng H, 2018. Gut microbiota of social honey bees.

- Acta Microbiology Sinica*, 58(6): 1016–1024. [李晨伊, 周欣, 郑浩, 2018. 蜜蜂肠道微生物群落研究进展. 微生物学报, 58(6): 1016–1024.]
- Liu HY, Roos S, Jonsson H, Ahl D, Dicksved J, Lindberg JE, Lundh T, 2015. Effects of *Lactobacillus johnsonii* and *Lactobacillus reuteri* on gut barrier function and heat shock proteins in intestinal porcine epithelial cells. *Physiological Reports*, 3(4): e12355.
- Mao GL, 2016. Effect of *Lactobacillus* on nutrient metabolism and muscle composition of chicks. Master dissertation. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. [毛贵林, 2016. 乳酸杆菌对仔鸡营养物质代谢与肌肉成分的影响. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大学.]
- Moran NA, Plague GR, Sandström JP, Wilcox JL, 2003. A genomic perspective on nutrient provisioning by bacterial symbionts of insects. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 100(Suppl. 2): 14543–14548.
- Moskalev A, Zhikrivetskaya S, Krasnov G, Shaposhnikov M, Proshkina E, Borisoglebsky D, Danilov A, Peregudova D, Sharapova I, Dobrovolskaya E, Solovov I, Zemskaya N, Shilova L, Snezhkina A, Kudryavtseva A, 2015. A comparison of the transcriptome of *Drosophila melanogaster* in response to entomopathogenic fungus, ionizing radiation, starvation and cold shock. *BMC Genomics*, 16(Suppl. 13): S8.
- Nahashon SN, Adefope N, Amenyenu A, Wright D, 2005. Effects of dietary metabolizable energy and crude protein concentrations on growth performance and carcass characteristics of French guinea broilers. *Journal of Poultry Science*, 84(2): 337–344.
- Ow YP, Green DR, Hao Z, Mak TW, 2008. Cytochrome c: Functions beyond respiration. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 9(7): 532–542.
- Powell JE, Martinson VG, Urban-Mead K, Moran NA, 2014. Routes of acquisition of the gut microbiota of the honey bee *Apis mellifera*. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(23): 7378–7387.
- Salmela H, Amdam GV, Freitak D, 2015. Transfer of immunity from mother to offspring is mediated via egg-yolk protein vitellogenin. *PLoS Pathogens*, 11(7): e1005015.
- Schmid MR, Brockmann A, Pirk CW, Stanley DW, Tautz J, 2008. Adult honeybees (*Apis mellifera* L.) abandon hemocytic, but not phenoloxidase-based immunity. *Journal of Insect Physiology*, 54(2): 439–444.
- Sudhakar SR, Pathak H, Rehman N, Fernandes J, Vishnu S, Varghese J, 2020. Insulin signalling elicits hunger-induced feeding in *Drosophila*. *Developmental Biology*, 459(2): 87–99.
- Sun JR, Hui CC, Deng DT, Zheng HY, 2016. The research progress on the relationship between gut microbiota and type 2 diabetes mellitus and probiotics. *Anhui Medical and Pharmaceutical Journal*, 20(4): 631–634. [孙建然, 惠灿灿, 邓大同, 郑红英, 2016. 肠道菌群与 2 型糖尿病及益生菌关系的研究进展. 安徽医药, 20(4): 631–634.]
- Ueda T, Tategaki A, Hamada K, Kishida H, Hosoe K, Morikawa H, Nakagawa K, 2018. Effects of *pediococcus acidilactici* R037 on serum triglyceride levels in mice and rats after oral administration. *Journal of Nutritional Science and Vitaminology (Tokyo)*, 64(1): 41–47.
- Wang HF, Lei L, Chen WF, Chi XP, Han K, Wang Y, Ma LT, Liu ZG, Xu BH, 2022. The comparison of antioxidant performance, immune performance, IIS activity and gut microbiota composition between queen and worker bees revealed the mechanism of different lifespan of female castes in the honeybee. *Insects*, 13(9): 772.
- Wang HS, Ni XQ, Qing XD, Zeng D, Luo M, Liu L, Li GY, Pan KC, Jing B, 2017. Live probiotic *Lactobacillus johnsonii* BS15 promotes growth performance and lowers fat deposition by improving lipid metabolism, intestinal development, and gut microflora in broilers. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1073.
- Wolf G, 1996. High-fat, high-cholesterol diet raises plasma HDL cholesterol: Studies on the mechanism of this effect. *Nutrition Reviews*, 54(1 Pt 1): 34–35.
- Wolstenholme DR, 1992. Animal mitochondrial DNA: Structure and evolution. *International Review of Cytology*, 141: 173–216.
- Wu YP, Zhu C, Chen Z, Chen ZJ, Zhang WN, Ma XY, Wang L, Yang XF, Jiang ZY, 2016. Protective effects of *Lactobacillus plantarum* on epithelial barrier disruption caused by enterotoxigenic *Escherichia coli* in intestinal porcine epithelial cells. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 172: 55–63.
- Xu BH, 2016. Overview of bee nutrition. Proceedings of the 7th China Animal Science and Technology Forum. Chongqing: 377. [胥保华, 2016. 蜜蜂营养概述. 第七届中国畜牧科技论坛论文集. 重庆: 377.]
- You YM, 2016. Effects of Prickly ash on glucose and lipid metabolism in rats and its molecular mechanism. Doctor dissertation. Chongqing: Southwest University. [游玉明, 2016. 花椒麻味物质对大鼠糖脂代谢的影响及其分子机制的研究. 博士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Yang Q, Zhang SR, He X, Yi XW, Qiao SY, 2008. Effects of low crude protein with different digestible energy level on growth performance and carcass characteristic in fattening pigs. *Journal of Animal Nutrition*, 20(4): 371–376. [杨强, 张石蕊, 贺喜, 易学武, 谯仕彦, 2008. 低蛋白质日粮不同能量水平对育肥猪生长性能和胴体性状的影响. 动物营养学报, 20(4): 371–376.]
- Zeng M, Zhou WL, Yan WY, Zeng ZJ, 2022. Developmental analysis of apicultural industry in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 59(6): 1471–1480. [曾蜜, 周伟良, 颜伟玉, 曾志将, 2022. 中国蜜蜂产业生产发展分析. 应用昆虫学报, 59(6): 1471–1480.]
- Zeng ZJ, 2017. *Apiology* (3rd Edition). Beijing: China Agriculture Press. 1–3. [曾志将, 2017. 养蜂学(第三版). 北京: 中国农业出版社. 1–3.]
- Zeng ZJ, 2020. Advances in honeybee biology in China over the past 70 years. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 259–264. [曾志将, 2020. 中国 70 年来蜜蜂生物学研究进展. 应用昆虫学报, 57(2): 259–264.]