前沿与综述

黑水虻幼虫肠道微生物研究进展*

赵俊辉[1,3**] 程 萍[1] 王 移[1] 颜 珣[1] 李义勇[2] 彭东海[3] 喻国辉[1***]

（1. 仲恺农业工程学院农业与生物学院，农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室，广东省普通高校果蔬病虫害绿色防控重点实验室，植物健康创新研究院，广州 510225；2. 仲恺农业工程学院资源与环境学院，广州 510225；3. 华中农业大学生命科学与技术学院，农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室，微生物农药国家工程研究中心，武汉 430070）

摘 要 黑水虻 *Hermetia illucens* L.是一种重要环境昆虫，广泛应用于有机废弃物无害化处理和资源化利用。研究发现来自幼虫的肠道微生物可以促进黑水虻幼虫的生长发育，并提高废弃物转化效率，黑水虻幼虫肠道微生物及其功能得到了广泛的关注。本研究系统综述了黑水虻幼虫肠道微生物的研究方法，以及近年来肠道微生物在协助黑水虻幼虫生长、提高粪污处理效率和消减环境毒素（抗生素、重金属等）中的作用，并进一步探讨未来黑水虻幼虫肠道微生物研究与利用需重点关注的方向，为黑水虻肠道微生物的研究与利用提供参考。

关键词 黑水虻；幼虫；肠道微生物；微生物构成；功能

Advances in research on the gut microbiota of the black soldier fly, *Hermetia illucens*, larvae

ZHAO Jun-Hui[1,3**] CHENG Ping[1] WANG Yi[1] YAN Xun[1] LI Yi-Yong[2]
PENG Dong-Hai[3] YU Guo-Hui[1***]

(1. College of Agriculture & Biology, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Key Laboratory of Green Prevention and Control on Fruits and Vegetables in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangdong University Key Laboratory for Sustainable Control of Fruit and Vegetable Diseases and Pests, Innovative Institute for Plant Health, Guangzhou 510225, China; 2. College of Resources and Environment, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China; 3. National Key Laboratory of Agricultural Microbiology, National Engineering Research Center of Microbial Pesticides, College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract Being an important environmental insect, the black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) has been widely used for the disposal and utilization of organic waste. Recent studies have found that the gut microbiota of black soldier fly larvae can promote the larval growth, and enhance fecal transformation efficiency. This article reviews recent research on the gut microbiota of black soldier fly larvae, including the role of the gut microbiota in larval growth, fecal treatment efficiency, and the elimination of environmental toxins (antibiotics, heavy metals, etc.). Future prospects for research on, and the application of, the gut microbiota of black soldier fly larvae, are discussed.

Key words black soldier fly; larvae; gut microbiota; composition of microbiota; function

肠道微生物是动物肠道中存在的各种微生物的总称，包括细菌（>99%）、真菌、原生动物、古菌等，健康的肠道微生物可以促进宿主正常生长发育，提高宿主免疫力，而失衡的肠道微生物则可能与诸多疾病如炎症性肠炎、肥胖、2 型糖尿病、帕金森症及多种精神类疾病具有潜在的因果关系，因此近年来肠道微生物的研究与应用得到了广泛的关注，并取得了显著的成果（Kelly

*资助项目 Supported projects：广东省重点领域研发计划项目（2020B0202080002）

**第一作者 First author，E-mail：Zhaojunhui@webmail.hzau.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：ygh76411@zhku.edu.cn

收稿日期 Received：2022-11-18；接受日期 Accepted：2023-08-19

et al., 2016; de Vos *et al*., 2022; Yan *et al*., 2022）。

昆虫是地球上数量最多、分布最广泛的一个动物类群，多样化的昆虫类群也进化出了多样化的肠道微生物，与宿主协同进化，共同生存。白蚁等昆虫可取食木材，其肠道中的微生物可以将木质纤维素降解为单糖以供宿主利用（Brune, 2014）；此外，肠道微生物还与宿主的解毒能力、繁殖能力等密切相关（Gavriel *et al*., 2011; Wu *et al*., 2021a），因此，对昆虫肠道微生物的资源进行发掘利用，进而指导生产，具有十分重要的意义。

黑水虻 *Hermetia illucens* L.学名亮斑扁角水虻，英文俗名 Black soldier fly，是双翅目水虻科扁角水虻属昆虫（Sheppard *et al*., 2002）。黑水虻一生包括 4 个时期，分别为卵期、幼虫期、蛹期及成虫期。其幼虫营食腐性，以畜禽粪便、餐厨垃圾及其他有机废弃物为食，具有广泛的食性和极强的抗逆性（喻国辉等, 2010）。黑水虻高效的转化能力及强大的抗逆性与其肠道微生物密切相关，目前已发现肠道微生物可促进黑水虻生长发育（Yu *et al*., 2011; Mazza *et al*., 2020）和提高幼虫抗逆性（Cai *et al*., 2018a）。黑水虻的肠道微生物研究方兴未艾，为进一步促进对黑水虻幼虫肠道微生物的研究与利用，本研究从黑水虻幼虫肠道微生物的研究方法、肠道微生物的构成及其功能等方面对研究进展开展阐述（图 1）。

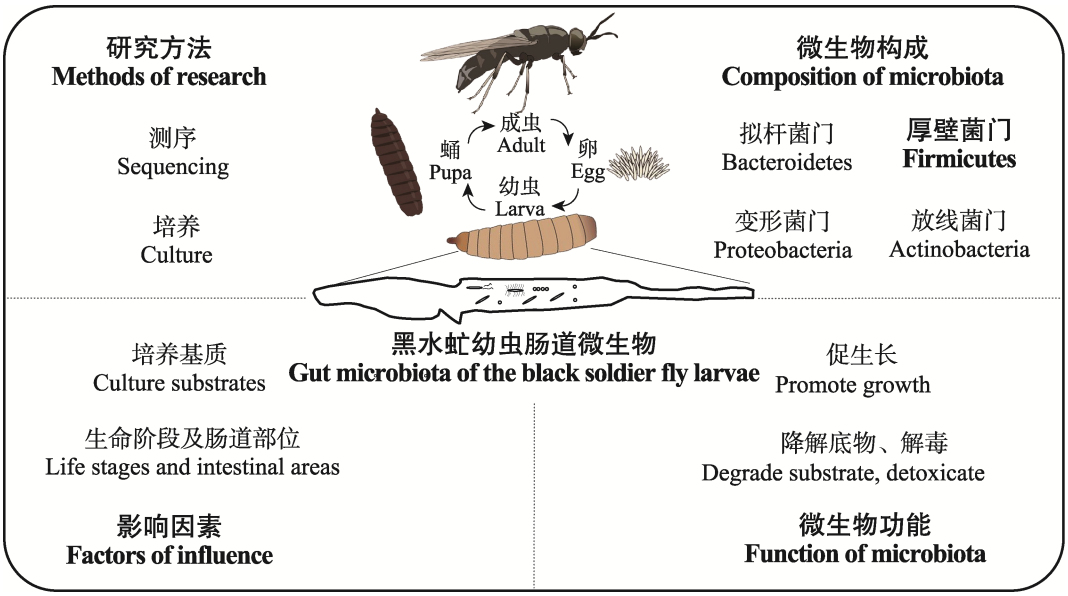

图 1 黑水虻幼虫肠道微生物的研究

Fig. 1 Research of the gut microbiota of black soldier fly larvae

1 黑水虻幼虫肠道微生物的研究方法

研究黑水虻幼虫肠道微生物的方法主要有 2 种，基于培养的方法和基于测序的方法。

1.1 基于培养

最初对黑水虻幼虫肠道微生物的研究是从肠道内容物中分离纯化获得可培养的微生物，进而对其进行研究利用。包括从鸡粪饲养的黑水虻幼虫肠道中分离获得了 3 株具有促进黑水虻幼虫生长发育的枯草芽胞杆菌 *Bacillus subtilis*（Yu *et al*., 2011）；从黑水虻幼虫中分离得到具有较强产酶能力的芽胞杆菌（Jeon *et al*., 2011），分离得到的 11 株真菌中有 3 株具有显著的抑菌活性（Boccazzi *et al*., 2017）；Xiao 等（2018）使用从幼虫肠道中获得的 *B. subtilis* BSF-CL 增强黑水虻幼虫降解鸽粪的效率，并促进幼虫增重；Callegari 等（2020）从黑水虻幼虫肠道分离获得的 193 株微生物中，地衣芽胞杆菌 *Bacillus licheniformis* HI169 及嗜麦芽寡养单胞菌 *Stenotrophomonas maltophilia* HI121 可以促进黑

水虻幼虫生长发育；Tegtmeier 等（2021b）也从黑水虻幼虫肠道中分离获得了 105 株微生物；Yang 等（2022）从黑水虻幼虫肠道中分离获得了 5 株可以降解环丙沙星的微生物。这些微生物的分离培养将有助于加深认识与利用黑水虻幼虫肠道微生物。

目前有关黑水虻幼虫肠道微生物的利用仍处于起步阶段，基于培养的方法可以获得肠道微生物纯培养物，进一步探究肠道微生物。但由于肠道微生物种类繁多，依赖传统的培养方法不仅耗时耗力，且仅能获得部分肠道微生物，大量的微生物仍处于未培养状态，阻碍了对黑水虻幼虫肠道微生物的认识及开发利用。

1.2　基于测序

近年来，高通量测序已经从第 1 代测序技术发展至第 3 代测序技术，使用测序技术研究肠道中复杂微生物的构成已成为不可或缺的手段，通过测定肠道微生物宏基因组，克服了多数微生物难培养缺点，还最大程度地还原肠道微生物的构成。

黑水虻幼虫肠道微生物的研究主要采用以 2 代测序为基础的 16S rDNA 测序技术，目前已发表的黑水虻幼虫肠道微生物测序方法见表 1。现有研究以使用标记基因描述特定时期的肠道细菌构成为主，仅部分研究尝试对其肠道真菌及完整生命周期肠道微生物构成进行研究，但又存在培养条件不一、引物不同及样本量小等问题；而宏基因组测序、转录组测序及蛋白质组测序的手段目前在黑水虻肠道微生物研究中的应用则是少之又少。因此，为进一步将黑水虻幼虫肠道微生物的研究从相关性描述推进至因果分析，需要更好地利用组学的方法，更为全面真实的对黑水虻幼虫肠道微生物进行研究。

基于测序的方法使得研究人员可以解析不同微生物构成可能具有的生态功能，而基于测序的方法使得研究人员可以在认识微生物构成的基础上，建立肠道微生物与宿主生长发育及健康之间的因果关联性，综合利用两种手段可实现对黑水虻幼虫肠道微生物的认识与利用。

2　黑水虻幼虫肠道微生物的构成及影响因素

肠道微生物与宿主的生长发育密切相关，目前已知其可为宿主提供相应的营养物质，促进宿主生长发育，为宿主构建合适的肠道环境，提高宿主免疫力等。近年来，有关黑水虻幼虫肠道微生物的研究多达几十篇，尽管其材料及方法不一，但肠道微生物的构成却极为相似。如表 1 所示，厚壁菌门（Firmicutes）在所有研究中均出现，而放线菌门（Actinobacteria）、变形菌门（Proteobacteria）及拟杆菌门（Bacteroidetes）虽然未存在于所有研究中，但却极为常见；而部分有关肠道中真菌的研究表明，担子菌门的微生物在其肠道中为优势物种，而有关肠道中病毒及原生动物的研究还未见报道。由于肠道属于半开放的环境，肠道微生物的构成也会受到多种因素影响，如培养基质、发育时间、肠道部位均会影响微生物的构成。因此，就有关其微生物形成过程、结构和影响因素的探究，对进一步全面理解黑水虻幼虫肠道微生物及提高肠道微生物的利用提供一定帮助。

2.1　培养基质对肠道微生物构成的影响

培养基质不同，黑水虻幼虫肠道微生物构成不同。Jeon 等（2011）使用 3 种培养基质（餐厨垃圾、大米及小牛饲料）培养黑水虻，并使用扩增子测序的方法鉴定幼虫肠道微生物的构成，发现不同食物类型及其含有的微生物会影响幼虫肠道细菌多样性，其中餐厨垃圾处理组黑水虻幼虫肠道具有更复杂的细菌种类，小牛饲料组次之，而大米组由于营养结构单一，主要成分为碳水化合物，其细菌种类最少；作者还发现有 36 种细菌在 3 种饮食类型中均存在，表明黑水虻幼虫肠道中可能也具有独特的微生物组。后续研究发现，使用不同培养基质（豆制品残渣、家禽粪便、奶牛粪便、猪粪便、兔子粪便、啤酒糟及棉籽压饼等）培养黑水虻幼虫，基质营养构成不同，对应的黑水虻幼虫肠道微生物构成也存在差异，但以厚壁菌门、变形菌门为主的微生物群始终存

表 1 黑水虻幼虫肠道微生物研究方法及微生物构成

Table 1 The research methods and microbial compositions of the gut microbiota of black soldier fly larvae

培养基质 Culture substrates	饲养温度（℃） Feeding temperature (℃)	幼虫数量 Number of larvae	引物 Primers	微生物构成 Microbial compositions		参考文献 References
				细菌 Bacteria	真菌 Fungi	
餐厨垃圾、小牛饲料及米饭 Food waste, calf forage and cooked rice	\	\	27f/518r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Jeon *et al.*, 2011
盖恩斯维尔日粮 Gainesville diet	27	2	28f/519r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Zheng *et al.*, 2013
鸡粪 Chicken manure	27.5	5	341f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Cai *et al.*, 2018a
麦麸 Wheat bran	27.5	3	341f/806r ITS5/ITS2	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	担子菌 Basidiomycota	Cai *et al.*, 2018b
盖恩斯维尔日粮，果蔬混合物等 Gainesville diet, fruit and vegetable mixtures, etc	27	10	V3/V4	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Bruno *et al.*, 2019
餐厨垃圾 Food waste	\	1	V4/V5	变形菌、厚壁菌 Proteobacteria, Firmicutes	\	Jiang *et al.*, 2019
鸡粪、猪粪、牛粪等 Chicken manure, pig manure, cow manure, etc	\	\	V3/V4	变形菌、厚壁菌、放线菌 Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Awasthi *et al.*, 2020
鸡饲料 Chicken feed	25	3	339f/907r	变形菌、厚壁菌、放线菌 Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Cifuentes *et al.*, 2020
麸皮和玉米粉混合物 Wheat bran and corn flour mixture	27	21	338f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌、TM7 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria, TM7	\	Huang *et al.*, 2020
鸡饲料、草屑及果蔬混合物 Chicken feed, cut grass, fruit and vegetable mixture	27	20	515f/806r	拟杆菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria	\	Klammsteiner *et al.*, 2020
豆粕 Soya meal	29	\	314f/806r	变形菌、厚壁菌、放线菌 Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Liu *et al.*, 2020
餐厨垃圾、豆制品残渣 Food waste, soybean mash	\	12	V3/V4	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	\	Shelomi *et al.*, 2020
麦麸 Wheat bran	30	5	338f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Wu *et al.*, 2020

续表 1 (Table 1 continued)

培养基质 Culture substrates	饲养温度（℃） Feeding temperature (℃)	幼虫数量 Number of larvae	引物 Primers	微生物构成 Microbial compositions		参考文献 References
				细菌 Bacteria	真菌 Fungi	
日粮、餐厨垃圾、家禽粪便等 Diets, food waste, poultry manure, etc	\	\	V3/V4	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	\	Zhan *et al.*, 2020
猪粪、鸡粪 Pig manure, chicken manure	27.5	5	\	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	\	Ao *et al.*, 2021
鸡饲料 Chicken feed	27	\	\	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Gorrens *et al.*, 2021
标准谷物饲料，啤酒糟混合物等 Standard grain-based feed, a mix of brewer's spent grain, etc	30	\	\	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Greenwood *et al.*, 2021
餐厨垃圾、鸡饲料 Food waste, chicken feed	\	5	515f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	\	Klammsteiner *et al.*, 2021
豆粕、土霉素菌渣及混合物 Soya meal, oxytetracycline bacterial residue and mixture	29	10	314f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	\	Liu *et al.*, 2021a
稻草 Rice straw	29	10	314f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Liu *et al.*, 2021b
酿酒厂废谷物、餐厨垃圾等 Brewers' spent grains, kitchen food waste, etc	\	20	314f/805r F5/R5	拟杆菌、变形菌、厚壁菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes	子囊菌 Ascomycota	Tanga *et al.*, 2021
鸡饲料、棉籽压饼 Chicken feed, cottonseed press cake	27	9\6	341f/806r fITS7/ITS4	厚壁菌、放线菌 Firmicutes, Actinobacteria	子囊菌 Ascomycota	Tegtmeier *et al.*, 2021a
鸡饲料 Chicken feed	27	3	341f/806r	变形菌、厚壁菌、放线菌 Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Tegtmeier *et al.*, 2021b
麦麸 Wheat bran	30	3	338f/806r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	\	Wu *et al.*, 2021a
猪粪 Pig manure	30	30-50	314f/805r	拟杆菌、变形菌、厚壁菌、放线菌 Bacteroidetes, Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria		Wu *et al.*, 2021b
鸡饲料、蔬菜废料 Chicken feed, vegetable waste	27	4	ITS1/ITS4			Varotto Boccazzi *et al.*, 2017

在，可能为其核心微生物，有助于幼虫生长发育（Lalander *et al*., 2019; Shelomi *et al*., 2020; Greenwood *et al*., 2021; Klammsteiner *et al*., 2021; Tanga *et al*., 2021; Tegtmeier *et al*., 2021a; Wu *et al*., 2021b; Yang *et al*., 2022）。

除营养构成外，在畜禽粪便等废弃物中，抗生素及重金属污染问题也极为严重，而黑水虻在处理养殖废弃物的同时，对于抗生素消除及重金属富集同样具有一定作用，因此，通过测定其肠道微生物构成并进一步利用其肠道微生物，有助于高效绿色处理畜禽废弃物。Cai 等（2018a）通过测定在含有四环素的鸡粪中生长的无菌幼虫及正常幼虫的肠道微生物，发现拟杆菌、厚壁菌、变形菌及放线菌为鸡粪培养后正常幼虫组肠道主要构成，而拟杆菌、变形菌和放线菌是鸡粪培养后无菌幼虫组肠道主要构成，且其肠道微生物有助于抗生素抗性基因的降解。同年，Cai 等（2018b）通过测定含有四环素的麦麸上生长的无菌及正常黑水虻幼虫肠道微生物发现，无四环素环境中幼虫肠道微生物主要为变形菌门和厚壁菌门，而暴露于四环素后，变形菌门及厚壁菌门丰度降低，但拟杆菌门丰度增加，且真菌中的担子菌丰度也迅速增加，推测这两类微生物可能具备一定的四环素耐受能力，而添加幼虫肠道中分离纯化的皱落假丝酵母 *Candida rugosa*、白地霉 *Galactomyces geotrichum*、阿氏丝孢酵母 *Trichosporon asahii* 及黏质沙雷氏菌 *Serratia marcescens* 至无菌幼虫体系中可显著提高四环素降解率，进一步说明肠道微生物有助于提高宿主抗逆性。培养基质中低剂量的铜、镉及锌不会抑制黑水虻幼虫生长，而会在虫体内部分积累，同时暴露于高浓度重金属后，幼虫肠道微生物多样性降低，而部分如布鲁氏菌 Brucellaceae、肠杆菌 Enterobacteriaceae、产碱菌 Alcaligenaceae、弯曲杆菌 Campylobacteraceae、肠球菌 Enterococcaceae 及芽孢杆菌 Bacillaceae 等微生物在幼虫肠道中富集，这些微生物极有可能增强了宿主对重金属的耐受性（Wu *et al*., 2020, 2021a, 2021b），也说明未来通过定向改变黑水虻幼虫肠道微生物来增强其特殊性能的可行性。

2.2 幼虫不同生命阶段及部位的微生物构成

目前不同培养基质对其肠道微生物的影响，仅得到了一定时间点上黑水虻幼虫肠道微生物组成的数据，但这些微生物是长期存在于肠道中，还是仅暂时停留，仅通过一次测定还不能进行判断，需要测定完整生命周期中肠道微生物构成的变化才能进行更为准确的描述。Zheng 等（2013）通过测定同种培养基质（盖恩斯维尔日粮）培养的不同时期黑水虻内部微生物的构成发现，不同生命阶段的细菌多样性相似，但卵期细菌多样性最低；Jiang 等（2019）通过测定餐厨垃圾培养的幼虫肠道微生物发现，培养前 5 日龄的幼虫肠道中最丰富的属为肠球菌属 *Enterococcus*，而培养 2、4、6、8 和 10 d 的幼虫肠道中最丰富的属分别为无性单胞菌属 *Dysgonomonas*、无性单胞菌属、扁球菌科未知属（Planococcaceae unknown）、芽孢杆菌属 *Bacillus*，芽孢杆菌属；Li 等（2023）通过测定人工饲料（玉米粉：麦麸=1：3）培养的 1-6 龄黑水虻幼虫肠道微生物构成发现，不同龄期幼虫细菌群落的变化主要集中于属水平，1-6 龄最丰富的属分别为克雷伯氏菌属 *Klebsiella*、梭菌属 *Clostridium*、普罗维登斯菌属 *Providencia*、无性单胞菌属、无性单胞菌属及普罗维登斯菌属，而在门水平，放线菌门、拟杆菌门、厚壁菌门及变形菌门在所有龄期幼虫肠道中均存在。

宿主自身的特性同样会影响肠道微生物的构成，进而与宿主共同构建出更有利于底物降解的微生物群。Bruno 等（2019）发现黑水虻幼虫中肠的不同部位 pH 不同（前部呈酸性，中部呈强酸性而后部偏碱性），其微生物多样性也随之变化（前部多样性最高，中部逐渐减少而后部最少），但微生物数量却与之相反；3 种基质中（盖恩斯维尔日粮、果蔬混合物及鱼粮）鱼粮对于微生物构成的影响最大。鱼粮培养幼虫后，中肠后部变形菌门丰度更高，普罗维登斯菌属为优势属，而前部和中部的厚壁菌门丰度更高，嗜肽菌属 *Peptoniphilus* 及普罗维登斯菌属为优势属，说明除饮食外，肠道不同部位 pH 的变化在一定程度上会对微生物构成造成影响。

但目前对于不同培养基质及其营养如何影响幼虫肠道微生物构成的认识仍然不足，对于幼虫不同发育阶段及其肠道不同部位如何影响微生物构成的认识同样不足，需进行更多对于肠道微生物构成及功能的深入研究，以便揭示其规律，在不同培养条件下，添加或补充对应微生物来提高幼虫生长性能。

3　幼虫肠道微生物功能

有关肠道微生物利用的研究主要为分离培养获得纯培养物，进而进行体外或体内实验（无菌或正常环境），探究利用肠道微生物改良宿主性状的可能性。目前已发现肠道微生物可以促进黑水虻生长发育，加速底物降解，同时有助于消减有毒物质等功效。

3.1　促进黑水虻生长

Yu 等（2011）首次利用黑水虻幼虫肠道中分离获得的 3 株枯草芽胞杆菌 *B. subtilis* 研究了促进黑水虻幼虫生长发育的功能，在鸡粪饲养黑水虻的体系中，与空白处理相比，添加 3 株枯草芽胞杆菌可以显著增加预蛹及蛹重，缩短预蛹时间。Callegari 等（2020）从盖恩斯维尔日粮饲养的黑水虻幼虫肠道中共筛选获得 193 个分离株，将其中 2 个具有协同能力的菌株（地衣芽胞杆菌 *B. licheniformis* HI169 及嗜麦芽寡养单胞菌 *S. maltophilia* HI121）添加至盖恩斯维尔日粮中饲养黑水虻幼虫，发现相较于空白处理，添加 *S. maltophilia* HI121 对于黑水虻幼虫的生长发育无显著促进作用，而添加 *B. licheniformis* HI169 及其与 *S. maltophilia* HI121 的混合物对于黑水虻的幼虫虫重、预蛹重等均具有显著的促进作用；Li 等（2023）分离获得的肠道微生物中，相较于无菌空白处理，在无菌系统中添加 BSF 1-6（分别为普罗维登斯菌属、柠檬酸杆菌属 *Citrobacter*、克雷伯氏菌属、变形杆菌属 *Proteus*、苍白杆菌属 *Ochrobactrum* 和无性单胞菌属微生物）可以增加幼虫虫重（BSF 1、BSF 2、BSF 3、BSF 5 及 BSF 6）和蛹重（BSF 1、BSF 2、BSF 3、BSF 5），并提高预蛹率（BSF 1、BSF 2、BSF 3、BSF 4、BSF 5 及 BSF 6）和羽化率（BSF 1、BSF 2、BSF 3、BSF 5 及 BSF 6）；当宿主处于不良的发育环境时，肠道微生物的改变不仅促使宿主维持正常的生长发育，同时可协助宿主抵抗、适应乃至改变不良环境。

在模式昆虫果蝇中研究发现，肠道微生物可通过产生 B 族维生素尤其是核黄素（维生素 B_2）及叶酸（维生素 B_9）来维持果蝇的正常生长发育，而在黑水虻幼虫的研究中同样发现，添加卵表细菌贝莱斯芽胞杆菌 *Bacillus velezensis* EEAM 10B 可为黑水虻幼虫提供核黄素进而维持幼虫正常发育（Wong *et al*., 2014; Douglas, 2017; Pei *et al*., 2022）。肠道微生物对于黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的脂质及蛋白质积累同样具有重要影响，研究发现醋杆菌科 Acetobacteraceae 的产物乙酸可以作为信号分子调节果蝇中的胰岛素信号传导，进而减少脂质积累（Shin *et al*., 2011）；酵母菌 *Saccharomyces* 等微生物通过产生限制果蝇蛋白质合成的氨基酸促进果蝇的蛋白质积累（Leitão-Gonçalves *et al*., 2017）。肠道微生物有关促进黑水虻蛋白质积累、减少脂肪积累的研究目前还未见报道。由于黑水虻幼虫的饲料化利用要求幼虫具备更高的蛋白质含量，同时尽可能降低脂质含量，因此，肠道微生物及维生素营养对黑水虻幼虫生长发育的影响仍需进一步探究。

3.2　降解有毒物质、抑制病原

Cai 等（2018b）从添加四环素麸皮饲养的黑水虻幼虫肠道中分离培养微生物，获得了 6 株可降解四环素的菌株：沙雷氏菌 *Serratia* sp.、阿氏丝孢酵母、库德里阿兹氏毕赤酵母 *Pichia kudriavzevii*、皱褶假丝酵母、白地霉、黏质沙雷菌，其中阿氏丝孢酵母、皱褶假丝酵母、白地霉、黏质沙雷菌可增强无菌幼虫降解四环素的能力；Yang 等（2022）从含有高浓度的抗生素环丙沙星的人工饲料及鸡粪饲养的黑水虻幼虫肠道中分离获得 2 株细菌肺炎克雷伯菌 *Klebsiella pneumoniae* 及奇异变形杆菌 *Proteus mirabilis* 及 3 株真菌地霉菌 *Geotrichum* sp.、库德里阿兹氏毕赤酵母及阿氏丝孢酵母，均可降解环丙沙星，添加 5 株菌至无菌黑水虻体系中均可显著提高

环丙沙星降解率，同时可提高无菌幼虫的存活率与虫体均重；Bosch 等（2017）利用含有不同浓度黄曲霉素 B_1（Aflatoxin B_1）的家禽饲料饲喂黑水虻幼虫后，发现黄曲霉素 B_1 不会影响幼虫体重及存活率；Suo 等（2023）从幼虫肠道中分离获得 25 个可降解黄曲霉素 B_1 的菌株，其中嗜酸寡养单胞菌 *Stenotrophomonas acidaminiphila* A2 可在体外降解 94%的黄曲霉素 B_1，将 *S. acidaminiphila* A2 添加至黑水虻体系中，可完全降解黄曲霉素 B_1；Correa 等（2019）从鸡粪培养的黑水虻幼虫肠道中分离获得了 25 株真菌菌株，其中一株多裂金孢菌 *Chrysosporium multifidum* 培养的上清具有较好抑制耐甲氧西林金黄色葡萄球菌(MRSA)的能力；Tegtmeier 等（2021b）从鸡饲料饲养的黑水虻幼虫肠道中分离获得了 105 个菌株，其中 15 个分离株可在平板上对包括金黄色葡萄球菌 *Staphylococcus aureus*、大肠杆菌 *Escherichia coli* 及铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 在内的至少一种病原菌有拮抗作用，这些微生物可能有助于维持在畜禽粪便及餐厨垃圾等恶劣环境中生长的黑水虻幼虫健康。黑水虻幼虫耐受及富集铜、镉及锌等重金属的过程中，肠道微生物的丰度发生了变化，但微生物发挥的功能尚不清楚，未来通过研究可进一步利用肠道微生物增强对于畜禽粪便乃至土壤中重金属的净化处理（Wu *et al*., 2020, 2021a, 2021b）。

在对小鼠及黑腹果蝇的研究中发现，肠道微生物产生的短链脂肪酸（SCFAs）及抗菌肽等与宿主免疫密切相关（Rooks and Garrett, 2016; Douglas, 2018）；而包括乙酸等在内的微生物产生的挥发物可调控宿主的运动、取食、昼夜节律及产卵等行为（Voigt *et al*., 2016; Vuong *et al*., 2017; Wong *et al*., 2017; Kim *et al*., 2018）。相较于小鼠及黑腹果蝇肠道微生物的研究，目前黑水虻幼虫肠道微生物的研究仍较为滞后，有关黑水虻幼虫微生物功能的探究亦有限，研究幼虫行为、强大的废弃物降解和环境毒素消减能力与肠道微生物的因果关系将具有巨大的应用潜力。

4 展望

黑水虻幼虫肠道微生物构成数据多基于扩增子测序数据，而对于微生物的功能描述大多基于丰度变化进行预测，尽管已有部分实验完成了从相关性到因果联系的跨越，但这些菌株相较于庞大的宿主肠道微生物来说微不足道，且目前尚未见有大规模系统性分离黑水虻幼虫肠道微生物的报道，本研究认为，对于其肠道微生物的进一步了解与利用必须依赖于更加全面的纯培养物的获取。后续对于黑水虻幼虫肠道微生物的研究可从目前肠道微生物的构成描述更多地转变为肠道微生物与特定功能的因果联系，利用基因组学手段对其功能进行预测，结合宏培养组学等手段加强纯培养物的获取，在利用肠道微生物增强宿主自身性能及提高对各种废弃物利用效率的同时，深入挖掘其宝贵的肠道微生物资源，充分利用乃至改造黑水虻幼虫肠道微生物，进而绿色经济高效地处理有机废弃物。

参考文献 (References)

Ao Y, Yang CR, Wang SC, Hu QY, Yi L, Zhang JB, Yu ZN, Cai MM, Yu C, 2021. Characteristics and nutrient function of intestinal bacterial communities in black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) larvae in livestock manure conversion. *Microbial Biotechnology*, 14(3): 886–896.

Awasthi MK, Liu T, Awasthi SK, Duan YM, Pandey A, Zhang ZQ, 2020. Manure pretreatments with black soldier fly *Hermetia illucens* L. (Diptera: Stratiomyidae): A study to reduce pathogen content. *Science of the Total Environment*, 737: 139842.

Bosch G, Fels-Klerx HJV, Rijk TC, Oonincx DGAB, 2017. Aflatoxin B1 tolerance and accumulation in black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*) and yellow mealworms (*Tenebrio molitor*). *Toxins* (*Basel*), 9(6): 185.

Brune A, 2014. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nature Reviews Microbiology*, 12(3): 168–180.

Bruno D, Bonelli M, De Filippis F, Di Lelio I, Tettamanti G, Casartelli M, Ercolini D, Caccia S, 2019. The intestinal microbiota of *Hermetia illucens* larvae is affected by diet and shows a diverse composition in the different midgut regions. *Applied and Environmental Microbiology*, 85(2): e01864–01818.

Cai MM, Ma ST, Hu RQ, Tomberlin JK, Thomashow LS, Zheng LY, Li W, Yu ZN, Zhang JB, 2018a. Rapidly mitigating antibiotic resistant risks in chicken manure by *Hermetia illucens* bioconversion with intestinal microflora. *Environmental*

Microbiology, 20(11): 4051–4062.

Cai MM, Ma ST, Hu RQ, Tomberlin JK, Yu C, Huang YP, Zhan S, Li W, Zheng LY, Yu ZN, Zhang JB, 2018b. Systematic characterization and proposed pathway of tetracycline degradation in solid waste treatment by *Hermetia illucens* with intestinal microbiota. *Environmental Pollution*, 242(Pt A): 634–642.

Callegari M, Jucker C, Fusi M, Leonardi MG, Daffonchio D, Borin S, Savoldelli S, Crotti E, 2020. Hydrolytic profile of the culturable gut bacterial community associated with *Hermetia illucens*. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1965.

Cifuentes Y, Glaeser SP, Mvie J, Bartz JO, Müller A, Gutzeit HO, Vilcinskas A, Kämpfer P, 2020. The gut and feed residue microbiota changing during the rearing of *Hermetia illucens* larvae. *Antonie van Leeuwenhoek*, 113(9): 1323–1344.

Correa Y, Cabanillas B, Jullian V, Álvarez D, Castillo D, Dufloer C, Bustamante B, Roncal E, Neyra E, Sheen P, Sauvain M, 2019. Identification and characterization of compounds from *Chrysosporium multifidum*, a fungus with moderate antimicrobial activity isolated from *Hermetia illucens* gut microbiota. *PLoS ONE*, 14(12): e0218837.

de Vos WM, Tilg H, Van Hul M, Cani PD, 2022. Gut microbiome and health: Mechanistic insights. *Gut*, 71(5): 1020–1032.

Douglas AE, 2017. The B vitamin nutrition of insects: The contributions of diet, microbiome and horizontally acquired genes. *Current Opinion in Insect Science*, 23: 65–69.

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

Gavriel S, Jurkevitch E, Gazit Y, Yuval B, 2011. Bacterially enriched diet improves sexual performance of sterile male Mediterranean fruit flies. *Journal of Applied Entomology*, 135(7): 564–573.

Gorrens E, Van Moll L, Frooninckx L, De Smet J, Van Campenhout L, 2021. Isolation and identification of dominant bacteria from black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*) envisaging practical applications. *Frontiers in Microbiology*, 12: 665546.

Greenwood MP, Hull KL, Brink-Hull M, Lloyd M, Rhode C, 2021. Feed and host genetics drive microbiome diversity with resultant consequences for production traits in mass-reared black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae. *Insects*, 12(12): 1082.

Huang YQ, Yu YQ, Zhan S, Tomberlin JK, Huang D, Cai MM, Zheng LY, Yu ZN, Zhang JB, 2020. Dual oxidase *Duox* and Toll-like receptor 3 *TLR3* in the Toll pathway suppress zoonotic pathogens through regulating the intestinal bacterial community homeostasis in *Hermetia illucens* L. *PLoS ONE*, 15(4): e0225873.

Jeon H, Park S, Choi J, Jeong G, Lee SB, Choi Y, Lee SJ, 2011. The intestinal bacterial community in the food waste-reducing larvae of *Hermetia illucens*. *Current Microbiology*, 62(5): 1390–1399.

Jiang CL, Jin WZ, Tao XH, Zhang Q, Zhu J, Feng SY, Xu XH, Li HY, Wang ZH, Zhang ZJ, 2019. Black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*) strengthen the metabolic function of food waste biodegradation by gut microbiome. *Microbial Biotechnology*, 12(3): 528–543.

Kelly JR, Borre Y, O' Brien C, Patterson E, El Aidy S, Deane J, Kennedy PJ, Beers S, Scott K, Moloney G, Hoban AE, Scott L, Fitzgerald P, Ross P, Stanton C, Clarke G, Cryan JF, Dinan TG, 2016. Transferring the blues: Depression-associated gut microbiota induces neurobehavioural changes in the rat. *Journal of Psychiatric Research*, 82: 109–118.

Kim G, Huang JH, McMullen JG, Newell PD, Douglas AE, 2018. Physiological responses of insects to microbial fermentation products: Insights from the interactions between *Drosophila* and acetic acid. *Journal of Insect Physiology*, 106(Pt 1): 13–19.

Klammsteiner T, Walter A, Bogataj T, Heussler CD, Stres B, Steiner FM, Schlick-Steiner BC, Arthofer W, Insam H, 2020. The core gut microbiome of black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae raised on low-bioburden diets. *Frontiers in Microbiology*, 11: 993.

Klammsteiner T, Walter A, Bogataj T, Heussler CD, Stres B, Steiner FM, Schlick-Steiner BC, Insam H, 2021. Impact of processed food (canteen and oil wastes) on the development of black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae and their gut microbiome functions. *Frontiers in Microbiology*, 12: 619112.

Lalander C, Diener S, Zurbrügg C, Vinnerås B, 2019. Effects of feedstock on larval development and process efficiency in waste treatment with black soldier fly (*Hermetia illucens*). *Journal of Cleaner Production*, 208: 211–219.

Leitão-Gonçalves R, Carvalho-Santos Z, Francisco AP, Fioreze GT, Anjos M, Baltazar C, Elias AP, Itskov PM, Piper MDW, Ribeiro C, 2017. Commensal bacteria and essential amino acids control food choice behavior and reproduction. *PLoS Biology*, 15(4): e2000862.

Li XY, Mei C, Luo XY, Wulamu D, Zhan S, Huang YP, Yang H, 2023. Dynamics of the intestinal bacterial community in black soldier fly larval guts and its influence on insect growth and development. *Insect Science*, 30(4): 947–963.

Liu CC, Wang CW, Yao HY, Chapman SJ, 2021a. Pretreatment is an important method for increasing the conversion efficiency of rice straw by black soldier fly larvae based on the function of gut microorganisms. *Science of the Total Environment*, 762: 144118.

Liu CC, Yao HY, Chapman SJ, Su JQ, Wang CW, 2020. Changes in gut bacterial communities and the incidence of antibiotic resistance genes during degradation of antibiotics by black soldier fly larvae. *Environment International*, 142: 105834.

Liu CC, Yao HY, Wang CW, 2021b. Black soldier fly larvae can effectively degrade oxytetracycline bacterial residue by means of the gut bacterial community. *Frontiers in Microbiology*, 12: 663972.

Mazza L, Xiao XP, Rehman KU, Cai MM, Zhang DN, Fasulo S, Tomberlin JK, Zheng LY, Soomro AA, Yu ZN, Zhang JB, 2020. Management of chicken manure using black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) larvae assisted by companion bacteria. *Waste Management*, 102: 312–318.

Pei YX, Zhao SJ, Chen X, Zhang JR, Ni HYH, Sun MX, Lin H, Liu

XY, Chen HG, Yang S, 2022. *Bacillus velezensis* EEAM 10B strengthens nutrient metabolic process in black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*) via changing gut microbiome and metabolic pathways. *Frontiers in Nutrition*, 9: 880488.

Rooks MG, Garrett WS, 2016. Gut microbiota, metabolites and host immunity. *Nature Reviews Immunology*, 16(6): 341–352.

Shelomi M, Wu MK, Chen SM, Huang JJ, Burke CG, 2020. Microbes associated with black soldier fly (Diptera: Stratiomiidae) degradation of food waste. *Environmental Entomology*, 49(2): 405–411.

Sheppard DC, Tomberlin JK, Joyce JA, Kiser BC, Sumner SM, 2002. Rearing methods for the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Medical Entomology*, 39(4): 695–698.

Shin SC, Kim SH, You H, Kim B, Kim AC, Lee KA, Yoon JH, Ryu JH, Lee WJ, 2011. *Drosophila* microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling. *Science*, 334(6056): 670–674.

Suo JH, Liang TT, Zhang HX, Liu K, Li XF, Xu K, Guo JL, Luo QJ, Yang S, 2023. Characteristics of aflatoxin B_1 degradation by *Stenotrophomonas acidaminiphila* and it's combination with black soldier fly larvae. *Life (Basel)*, 13(1): 234.

Tanga CM, Waweru JW, Tola YH, Onyoni AA, Khamis FM, Ekesi S, Paredes JC, 2021. Organic waste substrates induce important shifts in gut microbiota of black soldier fly (*Hermetia illucens* L.): Coexistence of conserved, variable, and potential pathogenic microbes. *Frontiers in Microbiology*, 12: 635881.

Tegtmeier D, Hurka S, Kluber P, Brinkrolf K, Heise P, Vilcinskas A, 2021a. Cottonseed press cake as a potential diet for industrially farmed black soldier fly larvae triggers adaptations of their bacterial and fungal gut microbiota. *Frontiers in Microbiology*, 12: 634503.

Tegtmeier D, Hurka S, Mihajlovic S, Bodenschatz M, Schlimbach S, Vilcinskas A, 2021b. Culture-independent and culture-dependent characterization of the black soldier fly gut microbiome reveals a large proportion of culturable bacteria with potential for industrial applications. *Microorganisms*, 9(8): 1642.

Varotto Boccazzi I, Ottoboni M, Martin E, Comandatore F, Vallone L, Spranghers T, Eeckhout M, Mereghetti V, Pinotti L, Epis S, 2017. A survey of the mycobiota associated with larvae of the black soldier fly (*Hermetia illucens*) reared for feed production. *PLoS ONE*, 12(8): e0182533.

Voigt RM, Forsyth CB, Green SJ, Engen PA, Keshavarzian A, 2016. Circadian rhythm and the gut microbiome. *International Review of Neurobiology*, 131: 193–205.

Vuong HE, Yano JM, Fung TC, Hsiao EY, 2017. The microbiome and host behavior. *Annual Review of Neuroscience*, 40: 21-49.

Wong ACN, Dobson AJ, Douglas AE, 2014. Gut microbiota dictates the metabolic response of *Drosophila* to diet. *Journal of Experimental Biology*, 217(Pt 11): 1894–1901.

Wong ACN, Wang QP, Morimoto J, Senior AM, Lihoreau M, Neely GG, Simpson SJ, Ponton F, 2017. Gut microbiota modifies olfactory-guided microbial preferences and foraging decisions in *Drosophila*. *Current Biology*, 27(15): 2397–2404.

Wu N, Liang JQ, Wang XB, Xie SY, Xu XY, 2021a. Copper stimulates the incidence of antibiotic resistance, metal resistance and potential pathogens in the gut of black soldier fly larvae. *Journal of Environmental Sciences*, 107: 150–159.

Wu N, Wang XB, Xu XY, Cai RJ, Xie SY, 2020. Effects of heavy metals on the bioaccumulation, excretion and gut microbiome of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 192: 110323.

Wu N, Wang XB, Yan ZC, Xu XY, Xie SY, Liang JQ, 2021b. Transformation of pig manure by passage through the gut of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*): Metal speciation, potential pathogens and metal-related functional profiling. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 211: 111925.

Xiao XP, Mazza L, Yu YQ, Cai MM, Zheng LY, Tomberlin JK, Yu J, van Huis A, Yu ZN, Fasulo S, Zhang JB, 2018. Efficient co-conversion process of chicken manure into protein feed and organic fertilizer by *Hermetia illucens* L. (Diptera: Stratiomyidae) larvae and functional bacteria. *Journal of Environmental Management*, 217: 668–676.

Yan ZZ, Yang F, Sun LL, Yu J, Sun LN, Si Y, Yao LF, 2022. Role of gut microbiota-derived branched-chain amino acids in the pathogenesis of Parkinson's disease: An animal study. *Brain, Behavior, and Immunity*, 106: 307–321.

Yang CR, Ma ST, Li F, Zheng LY, Tomberlin JK, Yu ZN, Zhang JB, Yu C, Fan MX, Cai MM, 2022. Characteristics and mechanisms of ciprofloxacin degradation by black soldier fly larvae combined with associated intestinal microorganisms. *Science of the Total Environment*, 811: 151371.

Yu GH, Yang ZH, Xia Q, Chen YF, Cheng P, 2010. Effect of chicken manure treated by gut symbiotic bacteria on the growth and development of black solder fly *Hermetia illucens*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(6): 1123–1127. [喻国辉, 杨紫红, 夏嫱, 陈远凤, 程萍, 2010. 肠道共生细菌预发酵鸡粪对黑水虻生长发育的影响. 昆虫知识, 47(6): 1123–1127.]

Yu GH, Cheng P, Chen YH, Li YJ, Yang ZH, Chen YF, Tomberlin JK, 2011. Inoculating poultry manure with companion bacteria influences growth and development of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) larvae. *Environmental Entomology*, 40(1): 30–35.

Zhan S, Fang GQ, Cai MM, Kou ZQ, Xu J, Cao YH, Bai L, Zhang YX, Jiang YM, Luo XY, Xu J, Xu X, Zheng LY, Yu ZN, Yang H, Zhang ZJ, Wang SB, Tomberlin JK, Zhang JB, Huang YP, 2020. Genomic landscape and genetic manipulation of the black soldier fly *Hermetia illucens*, a natural waste recycler. *Cell Research*, 30(1): 50–60.

Zheng LY, Crippen TL, Singh B, Tarone AM, Dowd S, Yu ZN, Wood TK, Tomberlin JK, 2013. A survey of bacterial diversity from successive life stages of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) by using 16S rDNA pyrosequencing. *Journal of Medical Entomology*, 50(3): 647–658.