

共生菌与昆虫抗药性*

王争艳** 王文芳 鲁玉杰

(河南工业大学粮油食品学院, 郑州 450001)

摘要 越来越多的研究表明, 共生菌与昆虫的抗药性存在一定的联系。在不同的虫菌共生体系中, 共生菌和昆虫抗药性联系的表现型存在较大的差异。昆虫对抗药性的生理补偿效应会影响共生菌群落组成。反之, 共生菌通过提高宿主的适合度, 利用自身的解毒作用或通过免疫系统间接调控宿主的解毒能力来影响宿主昆虫的抗药性。多组学和分子生物学技术的发展有助于对共生菌和昆虫抗药性的联系进行更深入的研究。

关键词 杀虫剂; 抗性; 微生物; 共生; 适合度代价; 外源物代谢; 免疫应答

Symbiotic microbiota and insecticide resistance in insects

WANG Zheng-Yan** WANG Wen-Fang LU Yu-Jie

(School of Food Science and Technology, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China)

Abstract An increasing body of literature reveals an association between symbiotic microbiota and insecticide resistance in insects and a clear differentiation in associations between symbiotic microbiota and insecticide resistance among different holobionts. Physiological tradeoffs between insecticide resistance and symbiont infection can induce shifts in the composition of the microbial symbiont community. Specific microbes can adversely modify the host fitness cost associated with insecticide resistance, detoxify insecticides, or mediate the host immune response to modulate a host's susceptibility to insecticides. Developments in multi-Omics and molecular biology will help obtain deeper insights into the link between symbiotic microbiota and insecticide resistance.

Key words insecticide; resistance; microbiota; symbiosis; fitness cost; xenobiotic metabolism; immune response

共生菌作为一类与宿主生物体共生的微生物群体, 广泛生存于节肢动物体内, 在长期协同进化过程中, 与宿主逐渐形成稳定互利的共生关系。共生菌能够改变昆虫的生态和生理, 参与昆虫的进化过程, 与宿主的营养、繁殖、防御、免疫和耐受胁迫等有密切关系 (Feldhaar, 2011; Engel and Moran, 2013; Douglas, 2015)。共生菌群落的组成及变化直接影响昆虫的生长发育、新陈代谢及对环境的适应性 (Indiragandhi *et al.*, 2007; Malathi *et al.*, 2018)。通过共生菌群落组成分析、去除和回接共生菌实验、共生菌及宿主对杀虫剂的降解活性测定、转录组和基

因组分析, 已明确共生菌与昆虫抗药性间存在着一定的联系 (夏晓峰, 2014; Liu and Guo, 2019)。并且, 在不同的虫菌共生体系中, 共生菌和昆虫抗药性联系的表现型存在较大的差异。

共生菌和昆虫抗药性之间的联系可能为随机联系, 也可能为必然的因果联系 (Pietri and Liang, 2018)。共生菌与昆虫抗药性的因果关系体现为 2 种: 一是昆虫抗药性引起的生理补偿效应会削弱其调控共生菌群落组成的能力, 致使共生菌组成发生变化 (Agnew *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 2019); 二是共生菌参与昆虫抗药性的形成, 包括提高昆虫的适合度, 参与和调控昆虫的

*资助项目 Supported projects: 河南省科技公关项目 (202102110059); 国家自然科学基金项目 (31601890)

**通讯作者 Corresponding author, E-mail: zywangedu@163.com

收稿日期 Received: 2019-09-22; 接受日期 Accepted: 2020-03-13

解毒代谢等 (Engel and Moran, 2013; Ramya *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2017; Liu and Guo, 2019)。但是, 目前尚未明确这些联系的普遍性、形成的机制和进化意义。因此, 本文首先综述了共生菌组成与昆虫抗药性的联系, 然后分析这种联系产生的机制, 最后讨论共生菌和昆虫抗药性联系的进化含义, 以期对共生菌功能和昆虫抗药性的研究, 以及昆虫抗药性的治理提供思路。本文侧重于讨论对杀虫剂产生抗性的虫菌共生体系, 关于共生菌在昆虫适应寄主植物防御性代谢物过程中的作用可参见相关综述 (Dowd, 1992; van den Bosch and Welte, 2017)。

1 共生菌与昆虫抗药性的联系

共生菌和昆虫抗药性间存在着一定的联系, 并且这种联系具有宿主昆虫-杀虫剂特异性。也就是说, 对同种杀虫剂产生抗性时, 抗性相关共生菌因昆虫种类而异, 或是在同种宿主昆虫中, 抗性相关共生菌因杀虫剂种类而异 (Raymond *et al.*, 2009; 夏晓峰, 2014)。相对于敏感个体, 抗性昆虫特定共生菌的组成会发生 2 种变化: 一种是丰度升高或降低; 一种是消失或出现 (Xie *et al.*, 2012; Malathi *et al.*, 2018)。

在一些昆虫中, 抗性品系肠道共生菌的组成更为复杂。敏感和抗性褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的肠道共生菌组成差异显著, 敏感品系的肠道共生菌主要为变形菌门 Proteobacteria (99.86%), 而抗性品系的肠道共生菌主要有厚壁菌门 Firmicutes (46.06%)、拟杆菌门 Bacteroidetes (30.8%) 和变形菌门 (15.49%) (Malathi *et al.*, 2018)。B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 抗丙硫磷品系中有能够降解杀虫剂的肠道共生菌 *Pseudomonas* sp. 和 *Stenotrophomonas* sp., 而敏感品系中未检测到这 2 种菌 (Xie *et al.*, 2012)。同样, 与敏感品系相比, 二化螟 *Chilo suppressalis* 的多抗品系、小菜蛾 *Plutella xylostella* 的抗氰氟虫腓品系和抗丙硫磷品系的肠道共生菌的组成更为复杂 (Indiragandhi *et al.*, 2007; 张珏锋等, 2013; Li *et al.*, 2019)。在棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 中, 抗性种群肠道中可体外培养的微生物

的种类显著多于敏感种群的, 并且抗药性对肠道共生菌组成的影响要大于寄主植物的影响 (Gracy *et al.*, 2016), 这进一步突显了共生菌和昆虫抗药性的联系。

而在另一些昆虫中, 敏感品系肠道共生菌的组成更为复杂。在小菜蛾、德国小蠊 *Blattella germanica* 和阿拉伯按蚊 *Anopheles arabiensis* 中, 分别与各自的抗溴氰菊酯品系、抗高效氯氟菊酯品系和多抗品系相比, 敏感品系的肠道共生菌组成更为复杂 (刘浩, 2013; 李文红等, 2018; Barnard *et al.*, 2019)。

由于特定共生菌存在与否的判定受到共生菌检出水平的限制, 因此丰度发生变化的优势共生菌应受到更多的关注。小菜蛾体内的优势菌为变形菌门的肠杆菌目 Enterobacteriales 和弧菌目 Vibrionales, 厚壁菌门的乳杆菌目 Lactobacillales, 三者占菌总量的 97%。与敏感品系相比, 小菜蛾抗毒死蜱品系和抗氟虫腓品系中肠的乳杆菌目、变形菌门的假单胞菌目 Pseudomonadales 和黄单胞菌目 Xanthomonadales 丰度较高, 而肠杆菌目丰度较低, 并且杀虫剂处理后, 2 个抗性品系中肠的乳杆菌目的丰度均上升 (Xia *et al.*, 2013)。与敏感品系比, 小菜蛾抗氰氟虫腓品系中肠的变形菌门的丰度较高, 而厚壁菌门的丰度较低 (Li *et al.*, 2019)。与实验室敏感品系相比, 褐飞虱的野外多抗品系肠道的 *Wolbachia*、*Actinobacteria* 和 *Herbaspirillum* 丰度较高, 而 *Pantoea* 和 *Stenotrophomonas* 的丰度较低 (Zhang *et al.*, 2018)。这些优势共生菌丰度的变化, 往往伴随着宿主昆虫对杀虫剂敏感性的变化, 如使用低剂量的敌敌畏连续处理四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 5 代后, 带菌豆象对敌敌畏的抗性升高, 而无菌豆象的抗性未发生变化 (Akami *et al.*, 2019)。

除肠道共生菌外, 与昆虫建立稳定共生关系的内共生菌与宿主抗药性也存在一定的联系。在尖音库蚊 *Culex pipiens* 的野外种群中, 共生菌 *Wolbachia* 的丰度与有机磷杀虫剂抗性等位基因出现的频率正相关。与具有相同遗传背景敏感品系相比, 尖音库蚊抗性品系体内 *Wolbachia* 丰

度更高(Berticat *et al.*, 2002; Duron *et al.*, 2006), 但在埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中未发现这种联系(Endersby and Hoffmann, 2013)。与实验室敏感品系相比, 禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 田间抗高效氯氰菊酯品系的专性共生菌 *Buchnera aphidicola* 的丰度显著上升(黄彦娜, 2018)。与敏感品系相比, 棉蚜 *Aphis gossypii* 抗螺虫乙酯品系内共生菌 *Andersenella* 丰度下降, 而 *Arsenophonus* 和乳杆菌属 *Lactobacillus* 丰度上升(Zhang *et al.*, 2016)。B 型烟粉虱内共生菌和宿主抗药性之间的联系较为复杂。与敏感品系相比, 抗噻虫嗪品系的 *Rickettsia* 的丰度升高, 而 *Porteira* 和 *Hamiltonella* 的丰度下降; 抗吡虫啉品系的 *Rickettsia*、*Candidatus Portiera*、*Candidatus Hamiltonella*、*S24-7*、*Prevotella* 的丰度升高; 抗吡丙醚品系的 *Rickettsia*、*Candidatus Portiera*、*Candidatus Hamiltonella* 的丰度升高(Pan *et al.*, 2013; 陈露等, 2018)。

此外, 共生菌和昆虫抗药性的联系具有宿主种群/品系特异性和性别特异性。在 3 个烟粉虱抗吡虫啉品系中, B 型烟粉虱的优势共生菌为 *Candidatus Hamiltonella*、乳杆菌属、幽门螺杆菌属 *Helicobacter* 和脱硫弧菌属 *Desulfovibrio*, 而 Q 型烟粉虱 2 个品系的优势共生菌为 *Candidatus Nitrososphaera*、芽孢杆菌属 *Bacillus* 和鞘氨醇杆菌属 *Sphingobium* 等(陈露等, 2018)。在携带 *ace-1^R* 或 *Ester⁴* 抗性基因的尖音库蚊中, 野外品系雌蚊的 *Wolbachia* 丰度高于实验室品系, 雌蚊体内的 *Wolbachia* 丰度是雄蚊的 10-30 倍。此外, 抗性雄蚊体内的 *Wolbachia* 丰度要高于敏感雄蚊, 而抗性雌蚊体内的 *Wolbachia* 丰度要低于敏感雌蚊(Echaubard *et al.*, 2010)。这说明昆虫共生菌的组成除受到抗药性的影响外, 可能还受垂直传递共生菌的性腺大小(卵巢的体积大于精巢) 的影响(Berticat *et al.*, 2002)。与未感染 *Wolbachia* 的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 相比, 被感染雌蝇对马拉硫磷、氯氰菊酯和噻嗪酮的抗性增强, 而被感染的雄蝇对马拉硫磷和氯氰菊酯的抗性降低, 对噻嗪酮的抗性增强(齐琳, 2017)。

昆虫共生菌的组成是高度变化的, 共生菌之间也存在着相互作用。一些易受环境影响的共生菌种类丰度的变化, 往往会引起其它共生菌的竞争性或补偿性生长, 如嗜铁菌的生长会隔离或抢占微生物生长所必需的铁元素, 从而抑制其它菌的生长, 致使嗜铁菌与宿主建立单一的寄生联系(Indiragandhi *et al.*, 2007; Engel and Moran, 2013; Douglas, 2015), 因此, 共生菌和昆虫抗药性之间的联系可能为随机联系, 也可能为必然的因果联系(Pietri and Liang, 2018)。只有利用新的研究思路和研究技术才能明确共生菌组成变化和昆虫抗药性的因果联系。例如通过测定抗生素处理或特定共生菌回接前后宿主昆虫的解毒能力和抗药性, 已证实共生菌和宿主昆虫抗药性间存在着一定的因果联系。并且, 在不同的虫菌共生体系中, 这种联系的表现型存在较大的差异。

在一些虫菌共生体系中, 共生菌能提高宿主对杀虫剂的敏感性。与未感染 *Rickettsia* 的 B 型烟粉虱相比, 被感染的烟粉虱对啉虫脒、噻虫嗪、螺甲螨酯和蚊蝇醚的敏感性较高(Kontsedalov *et al.*, 2008)。在感染不同共生菌的 Q 型烟粉虱单雌品系(Isofemale strains) 中, 与只感染 *Arsenophonus* 的烟粉虱相比, 双重感染 *Rickettsia-Arsenophonus* 或 *Rickettsia-Wolbachia* 的烟粉虱对噻虫嗪、吡虫啉、蚊蝇醚、螺甲螨酯的敏感性较高(Ghanim and Kontsedalov, 2009)。抗生素处理可以提高小红蛱蝶 *Vanessa cardui*、烟草天蛾 *Manduca sexta* 和菜粉蝶 *Pieris rapae* 对苏云金杆菌 *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) 孢子和 *Bt* 毒素的抗性, 以及舞毒蛾 *Lymantria dispar* 对 *Bt* 毒素的抗性。通过饲喂回接革兰氏阴性肠道菌 *Enterobacter* sp. NAB3 后, 4 种昆虫恢复对 *Bt* 的敏感性(Broderick *et al.*, 2009)。一种沙雷氏菌 *Serratia* sp. 显著提高了小菜蛾对毒死蜱的敏感性(夏晓峰, 2014)。降低宿主抗药性的共生菌应该起到了类似于病原菌的作用, 削弱了昆虫对杀虫剂的防御体系(Broderick *et al.*, 2009, 2010)。如黑腹果蝇体内的植物乳杆菌 *Lactobacillus plantarum* 能将毒死蜱代谢为毒性

更强的氯吡硫磷一氧,从而提高宿主对毒死蜱的敏感性 (Daisley *et al.*, 2018)。

在一些虫菌共生体系中,有些共生菌能提高宿主的抗药性。抗生素处理可以提高棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 对 *Bt* 毒素的敏感性,说明其体内唯一的革兰氏阳性共生菌 *Enterococcus casseliflavus* 能提高宿主对 *Bt* 的抗性 (Broderick *et al.*, 2009)。大肠杆菌 *Escherichia coli* 感染烟草天蛾后,可以提高宿主对 *Bt* 毒素的抗性,但是对宿主耐受 *Bt* 孢子的能力没有影响 (Johnston and Crickmore, 2009)。使用 35 °C 高温去除灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 体内的类酵母内共生菌 (Yeast-like endosymbiote) 后,灰飞虱对吡虫啉、毒死蜱、锐劲特的敏感性增加,并且类酵母内共生菌数量越少,灰飞虱对杀虫剂的敏感性越高 (张晓婕, 2008)。用抗生素去除肠道共生菌后,斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 对氟虫双酰胺、Indoxocarb 和毒死蜱敏感性增加 (Gadad and Vastrad, 2016)。抗生素处理后,棉蚜对螺虫乙酯的敏感性增加 (Zhang *et al.*, 2016)。一种肠杆菌 *Enterobacter* sp. Mn2 可以提高小菜蛾对 *Bt* 毒素的抗性 (Raymond *et al.*, 2009)。一种肠球菌 *Enterococcus* sp. 能够显著提高小菜蛾对毒死蜱的抗性 (夏晓峰, 2014)。与未感染 *Wolbachia* 的二化螟相比,被感染的二化螟体内 *Wolbachia* 丰度含量越高,宿主对氟虫腈的抗性越高 (周文慧, 2017)。与敏感品系相比,灰飞虱抗噻虫嗪品系体内的 *Wolbachia* 丰度较高,并且去除 *Wolbachia* 后,宿主对噻虫嗪的敏感性增加 (Li *et al.*, 2018)。取食含抗生素的糖水后,阿拉伯按蚊对溴氰菊酯和马拉硫磷的敏感性增加。取食添加万古霉素 (革兰氏阳性菌杀菌剂) 的血餐后,按蚊对 2 种杀虫剂的敏感性增加,而取食添加庆大霉素 (广谱杀菌剂) 和链霉素 (革兰氏阴性菌杀菌剂) 的血餐后,按蚊对杀虫剂的抗性增加 (Barnard *et al.*, 2019)。

2 共生菌与昆虫抗药性联系的机制

目前有两种理论解释了共生菌和昆虫抗药性的因果联系: (1) 昆虫抗药性引起的生理补

偿效应会削弱其调控共生菌群落组成的能力,致使共生菌组成发生变化; (2) 共生菌参与昆虫抗药性的形成,包括提高昆虫的适合度,参与和调控昆虫的解毒代谢等。

2.1 昆虫抗药性对共生菌组成的影响

从已有研究可以推测,昆虫抗药性和调节共生菌群落组成能力之间的生理补偿效应可能会引起共生菌组成发生变化。补偿效应 (Tradeoff) 是指一个生理特征的变化会导致同一机体中另一个生理特征出现相反的变化趋势。各种生物学机制都会引起这种补偿效应,然而补偿效应大都起因于能量的有限性,即有限的能量需在不同生理过程中进行重新分配。生理补偿效应的表现形式多样,常见的有交配和产卵会降低昆虫的免疫能力 (Siva-Jothy *et al.*, 1998; Hosken, 2011), 对寄生物的免疫应答会降低宿主的繁殖成功率 (Agnew *et al.*, 1999), 抗药性的形成会给昆虫带来广泛的适合度代价 (Rivero *et al.*, 2011; Gordon *et al.*, 2015) 等。类似地,促进抗药性形成的筛选压力和突变应该会削弱宿主调控共生菌组成的能力,进而影响昆虫共生菌的组成 (Pietri and Liang, 2018)。

实际上,在自然和人工的抗药性筛选压力下,昆虫抗性相关的生理代价会造成特定共生菌的丰度,以及群落组成的迅速进化。甲胺磷和氧化乐果处理 4 d 后,褐飞虱短翅雌成虫体内的共生菌数量均低于对照组,而且明显低于处理 2 d 后的共生菌数量 (徐红星等, 2000)。杀虫剂处理 3-7 d 后,棉蚜的共生菌组成发生显著变化 (Zhang *et al.*, 2019)。使用低剂量的 *Lippia adoensis* 精油连续处理四纹豆象 5 代后,豆象的肠道共生菌组成多样性降低,变形菌门、厚壁菌门和拟杆菌门的丰度下降 (Akami *et al.*, 2019)。在无杀虫剂胁迫的条件下,尖音库蚊抗性种群的 *Wolbachia* 丰度在 50 个月内显著下降,但敏感个体的保持稳定 (Echaubard *et al.*, 2010)。虽然尚未揭示杀虫剂的筛选压力和抗药性诱导共生菌组成变化的机制,但已明确昆虫的固有免疫系统参与调节肠道共生菌的组成 (Nyholm and Graf, 2012), 如果蝇肠道同源盒基因 (Homeobox

gene) *Caudal* 通过抑制抗菌肽基因来调节肠道共生菌的组成 (Ryu *et al.*, 2008)。在尖音库蚊和冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 中, 与杀虫剂解毒作用增强和靶标敏感性降低相关的突变可能会影响昆虫抑菌基因的表达 (Vontas *et al.*, 2005; Vezilier *et al.*, 2013)。这种免疫系统的改变可能会抑制抗性昆虫体内某些共生菌的增长, 进一步导致某些微生物的竞争性或补偿性生长, 从而改变共生菌的组成 (Pietri and Liang, 2018)。

2.2 共生菌在昆虫抗药性形成中的作用

2.2.1 共生菌对昆虫适合度的影响 抗药性对昆虫的生活史和代谢产生不利影响, 造成昆虫的适合度代价, 而一些微生物会加剧或消除这些不利影响。面对宿主的生殖逆境, 一些微生物能帮助宿主提高适合度, 如共生菌可以通过调节宿主的激素信号促进宿主的生长发育 (Engel and Moran, 2013)。在携带 *Ester²* 抗性基因的尖音库蚊中, *Wolbachia* 的感染并未降低宿主的适合度, 而在其它抗性品系中, *Wolbachia* 的感染会降低宿主的适合度 (Duron *et al.*, 2006), 这说明共生菌对抗性宿主适合度的影响有不同的表现型。相对于感染小孢虫 *Vavraia culicis* 的敏感种群, 有 *ace-1^R* 抗性位基因的尖音库蚊感染小孢虫后发育至成虫的机率增大 (Agnew *et al.*, 2004)。相对于正常的抗性德国小蠊, 去除肠道菌的抗性雌虫所产的卵荚出现畸形, 幼虫孵化率降低, 后代雌雄比下降 (刘浩, 2013)。与小菜蛾敏感品系相比, 抗丙硫磷品系肠道菌中具有抗真菌和杀虫剂降解活性的 *Pseudomonas* 和 *Stenotrophomonas*, 以及产几丁质合成酶的 *Serratia marcescens* 菌群分化和丰度明显上升, 从而提高了宿主的生长发育速率 (Indiragandhi *et al.*, 2007)。此外, 在褐飞虱和二化螟的抗性品系中均发现能产生胞外多糖、木质纤维素酶等的有益共生菌的丰度上升 (张珏锋等, 2013; Malathi *et al.*, 2018)。共生菌调控宿主适合度的研究进展有助于理解和揭示共生菌在昆虫抗药性形成中的作用。

2.2.2 共生菌直接降解某些杀虫剂 一些体外

培养的共生菌能产生与杀虫剂代谢相关的解毒酶, 如羧酸酯酶、多功能氧化酶 (MFO)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 等。点蜂缘蝽 *Riptortus pedestris* 的肠道共生菌 *Burkholderia* 能降解杀螟硫磷, 接入 *Burkholderia* 后点蜂缘蝽对杀虫剂的抗性增加 (Kikuchi *et al.*, 2012)。东方蜚蠊 *Blatta orientalis* 肠道中的一些细菌可以降解硫丹、拟除虫菊酯和 α -氯氰菊酯 (Gur *et al.*, 2014; Ozdal *et al.*, 2016)。草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫的一些肠道共生菌能降解毒死蜱、溴氰菊酯、氯氟氰菊酯、多杀菌素和氟丙氧脲 (de Almeida *et al.*, 2017)。营养基质有限时, 蜡样芽胞杆菌 *Bacillus cereus* 等小菜蛾肠道共生菌将茼蒿威作为唯一的碳源 (Ramya *et al.*, 2016)。从小菜蛾幼虫肠道中分离的沙雷氏菌属菌株也能在以毒死蜱为唯一碳源的无机盐培养基上生长 (夏晓峰, 2014)。苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 的专性内共生菌 *Pseudomonas meloplzthora* 在体外可以降解敌敌畏、二嗪磷、对硫磷、丙氟磷、狄氏剂和西维因 (Boush and Matsumura, 1967)。从小菜蛾肠道内分离的细菌具有很强的酯酶活性, 能代谢含 C、N 和 P 的底物 (Li *et al.*, 2017)。将褐飞虱共生菌离体菌株解脂假丝酵母 *Candida lipolytica* 在含吡虫啉的培养基中连续培养 20 代后获得抗性菌株, 其羧酸酯酶和 MFO 活性显著高于敏感菌株 (李娜等, 2010)。从油葫芦 *Teleogryllus occipitalis* 体表分离纯化的 18 个菌株均能分解毒死蜱, 其中 3 个菌株还能抑制 *Bt* 的生长 (He *et al.*, 2018)。

此外, 鼠李糖乳杆菌 *Lactobacillus rhamnosus* 的 2 个菌株 GG 和 GR-1 不是通过降解代谢, 而是通过被动吸附隔离有机磷杀虫剂, 从而降低杀虫剂处理时黑腹果蝇的死亡率。加热致死的菌体能起到同样的吸附效果 (Trinder *et al.*, 2016)。需要指出的是, 共生菌在体外表现的解毒能力并不意味着其在虫菌共生体系中同样可以提高宿主的抗药性。如在小菜蛾的肠道共生菌中, 一种肠球菌 *Enterococcus* sp. 的体外菌株对毒死蜱的耐受程度最低, 而回接后对宿主杀虫剂抗性提高的程度却最高; 一种沙雷氏菌的体

外菌株对毒死蜱的耐受程度很高,回接后却降低小菜蛾对杀虫剂的抗性。这说明中肠细菌直接参与杀虫剂的代谢降解并不是其介导宿主杀虫剂抗性的主要机制(夏晓峰,2014)。沙雷氏菌属共生菌的许多种类都能分解杀虫剂,而回接 *S. symbiotica* 后豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 对杀虫剂的敏感性升高 (Skaljac *et al.*, 2018), 这意味着有杀虫剂降解能力的共生菌的回接可能降低宿主的适合度,从而抵消其对宿主抗药性形成的有利影响。

通过去除和回接共生菌实验证实,一些共生菌利用自身的解毒作用直接提高昆虫的抗药性。桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的肠道共生菌弗劳地枸橼酸杆菌 *Citrobacter freundii* 能降解敌百虫。使用敌百虫处理桔小实蝇时,该菌特异的磷酸水解酶基因表达上调。另外,当桔小实蝇的敏感品系接种了该菌后,其对敌百虫的抗性增强;使用链霉素去除该菌后,桔小实蝇恢复了对敌百虫的敏感性 (Cheng *et al.*, 2017)。这说明该菌介导了桔小实蝇对敌百虫的抗药性。低氧条件下培养的斯氏按蚊 *Anopheles stephensi* 中肠共生菌能够降解 *Bt* 杀虫蛋白。使用抗生素处理去除中肠共生菌后,幼虫对 *Bt* 的敏感性提高,证明了中肠共生菌与按蚊抗药性的联系 (Patil *et al.*, 2013)。黑腹果蝇抗吡虫啉品系体内的 *Cyp6g1* 基因过量表达,引起吡虫啉的氧化降解。与无菌的 *Cyp6g1* 基因敲除的幼虫相比,带菌幼虫体内的吡虫啉硝基还原降解产物的含量升高,而氧化降解产物未发生变化,表明共生菌可以通过自身的硝基还原途径降解吡虫啉,从而提高宿主的抗药性 (Fusetto *et al.*, 2017)。

2.2.3 共生菌对昆虫抗药性的间接调控 通过测定宿主解毒酶的活性,可以揭示共生菌,特别是难以体外培养的共生菌对虫菌共生体系抗药性的调控作用。感染柑橘黄龙病菌 *Candidatus Liberibacter asiaticus* 的亚洲柑桔木虱 *Diaphorina citri* 体内酯酶活性的降低,导致其对毒死蜱和多杀菌素的抗药性降低 (Tiwari *et al.*, 2011)。在感染 *Wolbachia* 的黑腹果蝇雌蝇体内,与抗药性相关的乙酰胆碱酯酶、MFO 和 GST 的活性显著

升高,而感染 *Wolbachia* 降低了雄蝇体内这 3 种酶的活性 (齐琳, 2017)。感染植物菌原体 *Candidatus Phytoplasma ulmi* 35 d 后,叶蝉 *Amplipcephalus curtulus* 的 β -酯酶和 GST 的活性提高 (Arismendi *et al.*, 2015)。同样,中肠的共生菌可提高斯氏按蚊 α -酯酶和 GST 等解毒酶的活性,从而增强了宿主对双硫磷的抗性 (Soltani *et al.*, 2017)。但由于实验设计存在缺陷,这些研究均未能排除共生菌的直接解毒作用对宿主抗药性的贡献。

共生菌可以调控宿主的基因表达 (Xi *et al.*, 2008), 据此推测共生菌可能通过调控宿主解毒、杀虫剂靶标和免疫系统相关基因的表达来影响宿主抗药性的形成过程 (Liu and Guo, 2019)。借助宿主转录组分析、共生菌的宏基因组和多组学联用分析手段,可以排除共生菌的解毒作用在宿主抗性形成中的作用,从而明确共生菌对宿主抗药性的调控。宏基因组分析显示,与敏感品系比,小菜蛾抗氰氟虫腙品系肠道共生菌与能量和营养代谢相关的基因表达量提高,但是解毒代谢相关基因表达量降低,说明肠道共生菌并未直接参与解毒代谢,而是通过代谢补偿提高宿主的抗药性 (Li *et al.*, 2019)。转录组分析表明,厚壁菌门中的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 GST 和羧酸酯酶基因表达量的增加,从而提高小菜蛾对杀虫剂的抗性 (夏晓峰, 2014)。*Wolbachia* 能调控灰飞虱解毒酶细胞色素 P450 基因的表达,这可能影响宿主对杀虫剂的耐受水平 (Liu and Guo, 2019)。转录组和代谢组结果显示,使用 S 型的 *Arsenophonus* 取代褐飞虱体内的原驻菌 *Arsenophonus* 后,宿主体内解毒代谢相关基因表达量下调 (Pang *et al.*, 2018)。但是,目前尚未通过实验揭示共生菌在基因表达水平上调控宿主抗药性的分子机制 (Liu and Guo, 2019)。

尽管目前缺乏共生菌对杀虫剂靶标的调控研究,但一些研究表明共生菌可通过影响昆虫的免疫系统来调控宿主的抗药性。研究证实,非病原细菌的侵染能够诱导宿主的免疫应答,并且在多数情况下,过量的免疫应答对昆虫具有致死效

应 (Broderick *et al.*, 2010)。被细菌侵染后, 小菜蛾 4 种抗菌肽基因和 6 种酚氧化酶相关基因表达量上调。一种茧蜂多分 DNA 病毒 *Cotesia plutellae* bracovirus (CpBV) 编码的 RNase T2 能抑制小菜蛾对细菌侵染的免疫应答, 抑制了 cecropin、酚氧化酶和 serpin 1 免疫相关基因的表达, 从而提高了小菜蛾对 *Bt* 的敏感性 (Park and Kim, 2012)。肠道共生菌能提高舞毒蛾对 *Bt* 的敏感性, 而使用抗生素处理后, 革兰氏阴性肽聚糖 (免疫增强剂) 能恢复无菌舞毒蛾对 *Bt* 的敏感性, 据此推测肠道共生菌可能通过诱导免疫应答提高宿主对 *Bt* 的敏感性 (Broderick *et al.*, 2010)。但是, 在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 中, 肠道微生物载量增加会提高宿主对 *Bt* 的免疫应答水平, 从而提高宿主对 *Bt* 的抗性 (Hernandez-Martinez *et al.*, 2010)。此外, 一种肠球菌 *Enterococcus* sp.、抗生素、以及与免疫相关的维生素 C 和乙酰水杨酸对小菜蛾抗菌肽基因表达的调控模式相近, 都可通过刺激免疫系统 (抗菌肽 Cecropin 表达量下调, 而 Gloverin 和溶菌酶的表达量上调) 提高小菜蛾的抗药性 (夏晓峰, 2014)。由于目前相关的文献和研究太少, 只有进一步的研究才能明确免疫系统介导的共生菌和昆虫抗药性的联系。

3 共生菌和昆虫抗药性联系的进化意义

如果缺乏其它筛选因素, 昆虫对杀虫剂的适应会给自身造成很大的适合度代价 (Rivero *et al.*, 2011; Gordon *et al.*, 2015)。在这种条件下, 如果没有其它基因突变来补偿抗药性带来的适合度代价, 昆虫后代中敏感个体的数量应会超过抗性个体的数量, 敏感基因对抗性基因的稀释作用使抗性等位基因形成速率很低。抗性昆虫适合度代价的大小与抗性基因衰减的速率成正比。然而, 其它影响敏感和抗性个体适合度的筛选压力同样会影响抗性进化速率 (Agnew *et al.*, 2004)。

在共生菌和昆虫的共生体系中, 共生菌可调节抗性宿主的适合度。根据虫菌共生体系的不

同, 共生菌会对宿主适合度产生不同的影响, 从而影响作用于昆虫抗性基因突变的筛选压力的性质和强度 (Agnew *et al.*, 2004; Duron *et al.*, 2006)。互利的虫菌共生关系 (如共生菌能提高宿主的抗药性或适合度) 有助于共生体系适应杀虫剂的筛选压力, 得以持续协同进化, 而偏利的虫菌共生体系 (如共生菌提高宿主对杀虫剂的敏感性或降低宿主的适合度) 被淘汰 (Feldhaar, 2011)。

此外, 相对于宿主自身基因的突变和进化, 共生菌基因组的变化更为迅速 (Kikuchi *et al.*, 2012)。*Burkholderia* 是一种常见的土壤细菌, 该菌能够降解有机磷杀虫剂, 点蜂缘蝽在若虫期通过土壤水平传播获得该菌。该属细菌仅少数株系能降解杀螟硫磷, 但杀螟硫磷的长时间使用使得土壤中能降解杀螟硫磷的菌株丰度大大增加。因此, 即使没有垂直传递或者是昆虫之间的水平传递, 从土壤中稳定获取的 *Burkholderia* 也能提高点蜂缘蝽对杀螟硫磷的抗性 (Werren, 2012; Tago *et al.*, 2015)。相对于宿主自身抗性基因的突变, 能提高宿主抗药性的共生关系进化速度更快 (Feldhaar, 2011)。

最后, 联系紧密的虫菌共生体系会诱导自身全基因组的突变 (Rosenberg and Zilber-Rosenberg, 2018), 如 *Wolbachia* 可将自身基因转入昆虫或线虫的基因组中, 并且这些转入的基因可以在不含有内共生菌的细胞内进行转录 (Hotopp *et al.*, 2007)。

总之, 抗药性筛选压力可以调控昆虫肠道共生菌的组成, 筛选有助于提高宿主适合度或具有解毒能力的共生菌。有些共生菌与昆虫建立稳定的共生关系后, 可以利用自身的解毒能力, 或从基因水平调控宿主抗性相关基因的形成或表达, 从而提高宿主, 更准确地讲是虫菌共生体系抗药性形成的速率 (Werren, 2012)。

4 展望

共生菌组成、昆虫生理和抗药性之间存在复杂的相互作用。研究共生菌调节昆虫抗药性的生化和生态机制, 不仅有助于理解生物进化和昆虫

共生菌功能,以及昆虫适应植物防御性代谢物等天然化合物的过程,同时对于治理害虫抗药性,理解生物治理、化学污染生态修复、制药学、人-微生物组的相互作用也具有重要的意义(Pietri and Liang, 2018)。在害虫治理中,可根据共生菌对宿主抗药性的影响制定新的防治策略。如去除肠道共生菌的舞毒蛾幼虫对 *Bt* 产生抗性,回接大肠杆菌后,可以恢复幼虫对 *Bt* 的敏感性(Broderick *et al.*, 2006);相反地,可以采用抗生素去除能提高昆虫抗性的共生菌,实现杀虫剂和抗生素的协同增效,如伊维菌素和抗生素联用防治体虱 *Pediculus humanus humanus*(Sangare *et al.*, 2016)。

尽管已经明确共生菌与昆虫抗药性存在一定的联系,但尚未系统阐明这种联系的生理生化机制。在未来的研究中,只有扩大研究对象的范围,并采用新的研究手段和研究思路,才能揭示这种联系的普遍性和形成的机制。在共生体系的研究中,常使用抗生素、高温处理等共生菌去除技术,以及共生菌体外培养和回接来揭示共生菌和宿主表现型之间的联系。通过检测共生菌回接前后敏感和抗性昆虫对微生物的免疫和代谢响应的差异,可以验证抗药性引起的生理补偿效应对共生菌组成的调控作用。对于难以体外培养的共生菌,可使用昆虫的粪便、肠道内容物或其它组织(如脂肪、卵巢等垂直传递共生菌的组织)的细菌提取物进行饲喂或注射进行共生菌回接(Johnston and Crickmore, 2009; Park and Kim, 2012; 周文慧, 2017)。

在未来的研究中,可利用新一代 DNA 测序平台和活体荧光成像技术明确共生菌的分布位置、丰度和基因表达情况,如利用荧光原位杂交技术分析抗药性相关的共生菌的位置和丰度的变化(Kikuchi *et al.*, 2012; Sangare *et al.*, 2016; Cheng *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2017),或通过转录组分析,预测共生菌对昆虫生理生化的影响(Li *et al.*, 2019)。可利用具有不同突变品系的黑腹果蝇等模式昆虫区分杀虫剂代谢途径中宿主和共生菌的各自作用(Fusetto *et al.*, 2017),模式昆虫的研究结果和研究方法对于其它共生

菌调控昆虫抗药性的研究有一定的参考意义。随着检测方法与研究技术的发展,将微生物技术、宏基因组学、代谢组学、蛋白组学、转录组学,甚至环境基因组学(Environmental genomics)多种技术相结合,结合微观操作和宏观分析,有助于揭示共生菌和昆虫抗药性联系的生理生化机制(Simon *et al.*, 2019)。

参考文献 (References)

- Agnew P, Bedhomme S, Haussy C, Michalakakis Y, 1999. Age and size at maturity of the mosquito *Culex pipiens* infected by the microsporidian parasite *Vavraia culicis*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1422): 947–952.
- Agnew P, Berticat C, Bedhomme S, Sidobre C, Michalakakis Y, 2004. Parasitism increases and decreases the costs of insecticide resistance in mosquitoes. *Evolution*, 58(3): 579–586.
- Akami M, Njintang NY, Gbaye OA, Andongma AA, Rashid MA, Niu CY, Nukenine EN, 2019. Gut bacteria of the cowpea beetle mediate its resistance to dichlorvos and susceptibility to *Lippia adoensis* essential oil. *Scientific Reports*, 9: e6435.
- Arismendi NL, Reyes M, Miller SA, Wijeratne AJ, Carrillo R, 2015. Infection of “*Candidatus Phytoplasma ulmi*” reduces the protein content and alters the activity of detoxifying enzymes in *Amplicephalus curtulus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157(3): 334–345.
- Barnard K, Jeanrenaud ACSN, Brooke BD, Oliver SV, 2019. The contribution of gut bacteria to insecticide resistance and the life histories of the major malaria vector *Anopheles arabiensis* (Diptera: Culicidae). *Scientific Reports*, 9: e9117.
- Berticat C, Rousset F, Raymond M, Berthomieu A, Weill M, 2002. High *Wolbachia* density in insecticide-resistant mosquitoes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1498): 1413–1416.
- Boush MG, Matsumura F, 1967. Insecticidal degradation by *Pseudomonas melophthora*, the bacterial symbiote of the apple maggot. *Journal of Economic Entomology*, 60(4): 918–920.
- Broderick NA, Raffa KF, Handelsman J, 2006. Midgut bacteria required for *Bacillus thuringiensis* insecticidal activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(41): 15196–15199.
- Broderick NA, Raffa KF, Handelsman J, 2010. Chemical modulators of the innate immune response alter gypsy moth larval susceptibility to *Bacillus thuringiensis*. *BMC Microbiology*, 10: e129.

- Broderick NA, Robinson CJ, McMahon MD, Holt J, Handelsman J, Raffa KF, 2009. Contributions of gut bacteria to *Bacillus thuringiensis*-induced mortality vary across a range of Lepidoptera. *BMC Biology*, 7: e11.
- Chen L, Gu SH, Wang XY, Li XC, 2018. Comparative analysis of bacterial community between insecticide-resistance and susceptible strains of *Bemisia tabaci*. *Plant Protection*, 44(1): 59–66. [陈露, 谷少华, 王雄雅, 李显春, 2018. 烟粉虱抗、感杀虫剂品系内生菌群落的差异分析. 植物保护, 44(1): 59–66.]
- Cheng DF, Guo ZJ, Riegler M, Xi ZY, Liang GW, Xu YJ, 2017. Gut symbiont enhances insecticide resistance in a significant pest, the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Microbiome*, 5: e13.
- Daisley BA, Trinder M, McDowell TW, Collins SL, Sumarah MW, Reid G, 2018. Microbiota-mediated modulation of organophosphate insecticide toxicity by species-dependent interactions with lactobacilli in a *Drosophila melanogaster* insect model. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(9): e02820.
- de Almeida LG, de Moraes LAB, Trigo JR, Omoto C, Consoli FL, 2017. The gut microbiota of insecticide-resistant insects houses insecticide-degrading bacteria: A potential source for biotechnological exploitation. *PLoS ONE*, 12(3): e0174754.
- Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.
- Dowd PF, 1992. Insect fungal symbionts: A promising source of detoxifying enzymes. *Journal of Industrial Microbiology*, 9(3/4): 149–161.
- Duron O, Labbe P, Berticat C, Rousset F, Guillot S, Raymond M, Weill M, 2006. High *Wolbachia* density correlates with cost of infection for insecticide resistant *Culex pipiens* mosquitoes. *Evolution*, 60(2): 303–314.
- Echaubard P, Duron O, Agnew P, Sidobre C, Noel V, Weill M, Michalakakis Y, 2010. Rapid evolution of *Wolbachia* density in insecticide resistant *Culex pipiens*. *Heredity*, 104(1): 15–19.
- Endersby NM, Hoffmann AA, 2013. Effect of *Wolbachia* on insecticide susceptibility in lines of *Aedes aegypti*. *Bulletin of Entomological Research*, 103(3): 269–277.
- Engel P, Moran NA, 2013. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5): 699–735.
- Feldhaar H, 2011. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecological Entomology*, 36(5): 533–543.
- Fusetto R, Denecke S, Perry T, O'Hair RAJ, Batterham P, 2017. Partitioning the roles of *CYP6G1* and gut microbes in the metabolism of the insecticide imidacloprid in *Drosophila melanogaster*. *Scientific Reports*, 7: e11339.
- Gadad H, Vastrad AS, 2016. Gut bacteria mediated insecticide resistance in *Spodoptera litura* (Fab.). *Journal of Experimental Zoology India*, 19(2): 1099–1102.
- Ghanim M, Kontsedalov S, 2009. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities. *Pest Management Science*, 65(9): 939–942.
- Gordon JR, Potter MF, Haynes KF, 2015. Insecticide resistance in the bed bug comes with a cost. *Scientific Reports*, 5: e10807.
- Gracy RG, Malathi VM, Jalali SK, Jose VL, Thulasi A, 2016. Variation in larval gut bacteria between insecticide-resistant and -susceptible populations of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Phytoparasitica*, 44(4): 477–490.
- Guo ZJ, Lu YY, Yang F, Zeng L, Liang GW, Xu YJ, 2017. Transmission modes of a pesticide-degrading symbiont of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Applied Microbiology and Biotechnology*, 101(23/24): 8543–8556.
- Gur O, Ozdal M, Algur OF, 2014. Biodegradation of the synthetic pyrethroid insecticide α -cypermethrin by *Stenotrophomonas maltophilia* OG2. *Turkish Journal of Biology*, 38(5): 684–689.
- He LL, Liu B, Tian JW, Lu FJ, Li XG, Tian YQ, 2018. Culturable epiphytic bacteria isolated from *Teleogryllus occipitalis* crickets metabolize insecticides. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 99(2): e21501.
- Hernandez-Martinez P, Naseri B, Navarro-Cerrillo G, Escriche B, Ferre J, Herrero S, 2010. Increase in midgut microbiota load induces an apparent immune priming and increases tolerance to *Bacillus thuringiensis*. *Environmental Microbiology*, 12(10): 2730–2737.
- Hosken DJ, 2011. Sex and death: Microevolutionary trade-offs between reproductive and immune investment in dung flies. *Current Biology*, 11(10): R379–R380.
- Hotopp JCD, Clark ME, Oliveira DCSG, Foster JM, Fischer P, Torres MCM, Giebel JD, Kumar N, Ishmael N, Wang SL, Ingram J, Nene RV, Shepard J, Tomkins J, Richards S, Spiro DJ, Ghedin E, Slatko BE, Tettelin H, Werren JH, 2007. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes. *Science*, 317(5845): 1753–1756.
- Huang YN, 2018. Insecticide resistance monitoring and symbionts detection in *Rhopalosiphum padi* field populations from Guanzhong area of Shaanxi province. Master thesis. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University. [黄彦娜, 2018. 陕西关中地区禾谷缢管蚜抗药性监测及共生菌检测. 硕士学位论文]

- 位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Indiragandhi P, Anandham R, Madhaiyan M, Poonguzhali S, Kim GH, Saravanan VS, Sa T, 2007. Cultivable bacteria associated with larval gut of prothiofos-resistant, prothiofos-susceptible and field-caught populations of diamondback moth, *Plutella xylostella* and their potential for, antagonism towards entomopathogenic fungi and host insect nutrition. *Journal of Applied Microbiology*, 103(6): 2664–2675.
- Johnston PR, Crickmore N, 2009. Gut bacteria are not required for the insecticidal activity of *Bacillus thuringiensis* toward the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(15): 5094–5099.
- Kikuchi Y, Hayatsu M, Hosokawa T, Nagayama A, Tago K, Fukatsu T, 2012. Symbiont-mediated insecticide resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(22): 8618–8622.
- Kontsedalov S, Zchori-Fein E, Chiel E, Gottlieb Y, Inbar M, Ghanim M, 2008. The presence of *Rickettsia* is associated with increased susceptibility of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides. *Pest Management Science*, 64(8): 789–792.
- Li DY, Zhang YH, Li WH, Tang T, Wan H, You H, Li JH, 2019. Fitness and evolution of insecticide resistance associated with gut symbionts in metaflumizone-resistant *Plutella xylostella*. *Crop Protection*, 124: e104869.
- Li N, Chen JM, Zhang JF, He YP, Chen LZ, 2010. Comparison for activities of detoxifying enzymes in resistant- and susceptible-imidacloprid endosymbiotic strains of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 22(5): 653–659. [李娜, 陈建明, 张珏锋, 何月平, 陈列忠, 2010. 褐飞虱共生菌抗吡虫啉菌株和敏感菌株解毒酶活性的比较. 浙江农业学报, 22(5): 653–659.]
- Li WH, Jin DC, Shi CH, Li FL, 2017. Midgut bacteria in deltamethrin-resistant, deltamethrin-susceptible, and field-caught populations of *Plutella xylostella*, and phenomics of the predominant midgut bacterium *Enterococcus mundtii*. *Scientific Reports*, 7: e1947.
- Li WH, Li FL, Zhou YH, Cheng Y, Jin JX, 2018. Biolog-ECO analysis of the functional diversity of the gut microbial community of deltamethrin-resistant and -sensitive diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) larvae. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(2): 237–242. [李文红, 李凤良, 周宇航, 程英, 金剑雪, 2018. Biolog-Eco 解析小菜蛾溴氰菊酯抗感品系肠道微生物群落功能多样性特征. 应用昆虫学报, 55(2): 237–242.]
- Li YT, Liu XD, Guo HF, 2018. Variations in endosymbiont infection between buprofezin-resistant and susceptible strains of *Laodelphax striatellus* (Fallen). *Current Microbiology*, 75(6): 709–715.
- Liu H, 2013. Study on the symbiotic bacteria population change and insecticide resistance of *Blattella germanica*. Master thesis. Jinan: Shandong Normal University. [刘浩, 2013. 德国小蠊共生菌种群变化与抗药性的关系. 硕士学位论文. 济南: 山东师范大学.]
- Liu XD, Guo HF, 2019. Importance of endosymbionts *Wolbachia* and *Rickettsia* in insect resistance development. *Current Opinion in Insect Science*, 33: 84–90.
- Malathi VM, More RP, Anandham R, Gracy GR, Mohan M, Venkatesan T, Samaddar S, Jalali SK, Sa T, 2018. Gut bacterial diversity of insecticide-susceptible and -resistant nymphs of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) and elucidation of their putative functional roles. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(6): 976–986.
- Nyholm SV, Graf J, 2012. Knowing your friends: Invertebrate innate immunity fosters beneficial bacterial symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 10(12): 815–827.
- Ozidal M, Ozidal OG, Algur OF, 2016. Isolation and characterization of α -endosulfan degrading bacteria from the microflora of cockroaches. *Polish Journal of Microbiology*, 65(1): 63–68.
- Pan HP, Chu D, Liu BM, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Xu BY, Zhang YJ, 2013. Relative amount of symbionts in insect hosts changes with host-plant adaptation and insecticide resistance. *Environmental Entomology*, 42(1): 74–78.
- Pang R, Chen M, Yue L, Xing K, Li TC, Kang K, Liang ZK, Yuan LY, Zhang WQ, 2018. A distinct strain of *Arsenophonus* symbiont decreases insecticide resistance in its insect host. *PLoS Genetics*, 14(10): e1007725.
- Park B, Kim Y, 2012. Immunosuppression induced by expression of a viral RNase enhances susceptibility of *Plutella xylostella* to microbial pesticides. *Insect Science*, 19(1): 47–54.
- Patil CD, Borase HP, Salunke BK, Patil SV, 2013. Alteration in *Bacillus thuringiensis* toxicity by curing gut flora: Novel approach for mosquito resistance management. *Parasitology Research*, 112(9): 3283–3288.
- Pietri JE, Liang DS, 2018. The links between insect symbionts and insecticide resistance: Causal relationships and physiological tradeoffs. *Annals of the Entomological Society of America*, 111(3): 92–97.
- Qi L, 2017. The effects of *Wolbachia* on the fitness and insecticide resistance of *Drosophila melanogaster*. Master thesis. Wuhan: Hubei University. [齐琳, 2017. 共生菌 *Wolbachia* 感染对果蝇适合度与抗药性的影响研究. 硕士学位论文. 武汉: 湖北大

- 学.]
- Ramya SL, Venkatesan T, Murthy KS, Jalali SK, Verghese A, 2016. Detection of carboxylesterase and esterase activity in culturable gut bacterial flora isolated from diamondback moth, *Plutella xylostella* (Linnaeus), from India and its possible role in indoxacarb degradation. *Brazilian Journal of Microbiology*, 47(2): 327–336.
- Raymond B, Johnston PR, Wright DJ, Ellis RJ, Crickmore N, Bonsall MB, 2009. A mid-gut microbiota is not required for the pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* to diamondback moth larvae. *Environmental Microbiology*, 11(10): 2556–2563.
- Rivero A, Magaud A, Nicot A, Vezilier J, 2011. Energetic cost of insecticide resistance in *Culex pipiens* mosquitoes. *Journal of Medical Entomology*, 48(3): 694–700.
- Rosenberg E, Zilber-Rosenberg I, 2018. The hologenome concept of evolution after 10 years. *Microbiome*, 6: e78.
- Ryu JH, Kim SH, Lee HY, Bai JY, Nam YD, Bae JW, Lee DG, Shin SC, Ha EM, Lee WJ, 2008. Innate immune homeostasis by the homeobox gene *Caudal* and commensal-gut mutualism in *Drosophila*. *Science*, 319(5864): 777–782.
- Sangare AK, Rolain JM, Gaudart J, Weber P, Raoult D, 2016. Synergistic activity of antibiotics combined with ivermectin to kill body lice. *International Journal of Antimicrobial Agents*, 47(3): 217–223.
- Simon JC, Marchesi JR, Mougél C, Selosse MA, 2019. Host-microbiota interactions: From holobiont theory to analysis. *Microbiome*, 7: e5.
- Siva-Jothy MT, Tsubaki Y, Hooper RE, 1998. Decreased immune response as a proximate cost of copulation and oviposition in a damselfly. *Physiological Entomology*, 23(3): 274–277.
- Skaljac M, Kirfel P, Grotmann J, Vilcinskis A, 2018. Fitness costs of infection with *Serratia symbiotica* are associated with greater susceptibility to insecticides in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Pest Management Science*, 74(8): 1829–1836.
- Soltani A, Vatandoost H, Oshagi MA, Enayati AA, Chavshin AR, 2017. The role of midgut symbiotic bacteria in resistance of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae) to organophosphate insecticides. *Pathogens and Global Health*, 111(6): 289–296.
- Tago K, Okubo T, Itoh H, Kikuchi Y, Hori T, Sato Y, Nagayama A, Hayashi K, Ikeda S, Hayatsu M, 2015. Insecticide-degrading *Burkholderia* symbionts of the stinkbug naturally occupy various environments of sugarcane fields in a southeast island of Japan. *Microbes and Environments*, 30(1): 29–36.
- Tiwari S, Pelz-Stelinski K, Stelinski LL, 2011. Effect of *Candidatus Liberibacter asiaticus* infection on susceptibility of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, to selected insecticides. *Pest Management Science*, 67(1): 94–99.
- Trinder M, McDowell TW, Daisley BA, Ali SN, Leong HS, Sumarah MW, Reid G, 2016. Probiotic *Lactobacillus rhamnosus* reduces organophosphate pesticide absorption and toxicity to *Drosophila melanogaster*. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(20): 6204–6213.
- van den Bosch TJM, Welte CU, 2017. Detoxifying symbionts in agriculturally important pest insects. *Microbial Biotechnology*, 10(3): 531–540.
- Vezilier J, Nicot A, de Lorgeril J, Gandon S, Rivero A, 2013. The impact of insecticide resistance on *Culex pipiens* immunity. *Evolutionary Applications*, 6(3): 497–509.
- Vontas J, Blass C, Koutsos AC, David JP, Kafatos FC, Louis C, Hemingway J, Christophides GK, Ranson H, 2005. Gene expression in insecticide resistant and susceptible *Anopheles gambiae* strains constitutively or after insecticide exposure. *Insect Molecular Biology*, 14(5): 509–521.
- Werren JH, 2012. Symbionts provide pesticide detoxification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(22): 8364–8365.
- Xi ZY, Gavotte L, Xie Y, Dobson SL, 2008. Genome-wide analysis of the interaction between the endosymbiotic bacterium *Wolbachia* and its *Drosophila* host. *BMC Genomics*, 9(1): e1.
- Xia XF, Zheng DD, Zhong HZ, Qin BC, Gurr GM, Vasseur L, Lin HL, Bai JL, He WY, You MS, 2013. DNA sequencing reveals the midgut microbiota of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and a possible relationship with insecticide resistance. *PLoS ONE*, 8(7): e68852.
- Xia XF, 2014. Organizational diversity and functional characterization of microbiota in the midgut of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). Doctoral dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [夏晓峰, 2014. 小菜蛾中肠微生物多样性及其功能研究. 博士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Xie W, Meng QS, Wu QJ, Wang SL, Yang X, Yang NN, Li RM, Jiao XG, Pan HP, Liu BM, Su Q, Xu BY, Hu SN, Zhou XG, Zhang YJ, 2012. Pyrosequencing the *Bemisia tabaci* transcriptome reveals a highly diverse bacterial community and a robust system for insecticide resistance. *PLoS ONE*, 7(4): e35181.
- Xu HX, Zheng XS, Tong ZH, Lv SX, Yu XP, Tao LY, 2000. Effects of insecticides on the symbionts in brown planthopper. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 12(3): 126–128. [徐红星, 郑许松, 童中华, 吕仲贤, 陈建明, 俞晓平, 陶林勇, 2000. 杀虫剂对褐飞虱体内共生菌的影响. 浙江农业学报, 12(3): 126–128.]

- Zhang JH, Pan Y, Zheng C, Gao XW, Wei X, Xi JH, Peng TF, Shang QL, 2016. Rapid evolution of symbiotic bacteria populations in spirotetramat-resistant *Aphis gossypii* Glover revealed by pyrosequencing. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part D*, 20: 151–158.
- Zhang JF, He YP, Chen JM, 2013. Diversity analysis of bacterial community in midguts of larvae of the striped stem borer, *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) with different levels of resistance to insecticides. *Acta Entomologica Sinica*, 56(9): 1075–1082. [张珏锋, 何月平, 陈建明, 2013. 不同抗药性水平二化螟幼虫中肠细菌群落多样性分析. 昆虫学报, 56(9): 1075–1082.]
- Zhang S, Luo JY, Wang L, Zhang LJ, Zhu XZ, Jiang WL, Cui JJ, 2019. Bacterial communities in natural versus pesticide-treated *Aphis gossypii* populations in North China. *MicrobiologyOpen*, 8(3): e652.
- Zhang XJ, 2008. The relationship between bacterial symbionts and the insecticide resistance of *Laodelphax striatellus* in Zhejiang province. Master thesis. Hangzhou: Hangzhou Normal University. [张晓婕, 2008. 浙江省灰飞虱抗药性及其与体内共生菌的关系. 硕士学位论文. 杭州: 杭州师范大学.]
- Zhang YH, Tang T, Li WH, Cai TW, Li JH, Wan H, 2018. Functional profiling of the gut microbiomes in two different populations of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21(4): 1309–1314.
- Zhou WH, 2017. Effect of *Wolbachia* infection and its density on the resistance to insecticide in *Chilo suppressalis*. Master dissertation. Wuhan: Hubei University. [周文慧, 2017. *Wolbachia* 感染及其密度对二化螟抗药性的影响. 硕士学位论文. 武汉: 湖北大学.]



鳞纹肖蛸 *Tetragnatha squamata* Karsch

蜘蛛是节肢动物门 Arthropoda 蛛形纲 Arachnida 蜘蛛目 Araneae 种的通称。《应用昆虫学报》不仅发表昆虫（节肢动物门的昆虫纲 Insecta）的各类研究成果，同时也从广义角度关注蜘蛛等相关研究成果的报道，同时很多蜘蛛是昆虫的天敌。本期封面照片为鳞纹肖蛸 *Tetragnatha squamata* Karsch（肖蛸科 Tetragnathidae，李枢强鉴定物种名称，张润志拍摄照片），2020 年 7 月 30 日拍摄于江苏句容。鳞纹肖蛸广泛分布于我国河北、安徽、江苏、湖北、湖南、福建、江西、广东、广西、四川、海南、贵州、云南、陕西、台湾等地。雄蛛体长 4 mm 左右（雌蛛 5-6 mm）。螯肢基部背面有一明显齿突，位于螯肢前端 1/4 处有 1 末端不分叉的针刺。

（张润志，中国科学院动物研究所）