

蝗虫肠道微生物研究进展

王倩, 刘玉升*

山东农业大学植物保护学院, 山东 泰安 271000

王倩, 刘玉升. 蝗虫肠道微生物研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(7): 3137-3145.

WANG Qian, LIU Yusheng. Advances in locust gut microbiome[J]. Microbiology China, 2023, 50(7): 3137-3145.

摘要: 蝗虫自古以来是我国农林牧业的一大害虫, 蝗虫聚集成灾对农业造成了巨大的损失, 国内外学者也因此对其进行了深入的研究。随着科研工作者对昆虫肠道微生态学理论的逐渐重视, 蝗虫的肠道微生物也成为了研究的重点, 同时测序技术的迅速发展促进了蝗虫肠道微生物的研究。本文从蝗虫肠道菌群的多样性、功能及研究方法入手, 对近年来蝗虫肠道微生物的研究进展进行总结, 并对今后的研究进行展望。

关键词: 蝗虫; 肠道微生物; 多样性; 功能; 研究方法

Advances in locust gut microbiome

WANG Qian, LIU Yusheng*

College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271000, Shandong, China

Abstract: Locust has been a major pest of China's agriculture, forestry, and animal husbandry since ancient times, causing huge losses to agriculture. Researchers at home and abroad have conducted in-depth research on this pest. With the advances in the microecology of insect gut, the gut microbiome of locust has become a research focus. Meanwhile, the rapid development of sequencing technology has facilitated the research in this field. This paper summarizes the research progress in the diversity, function, and research methods of locust gut microbiome and puts forward the future research prospects.

Keywords: locust; gut microbiome; diversity; function; research methodology

资助项目: 山东省农业重大应用技术创新项目(SD2019ZZ015)

This work was supported by the Shandong Provincial Agricultural Major Application Technology Innovation Project (SD2019ZZ015).

*Corresponding author. E-mail: ysl@sdqu.edu.cn

Received: 2022-10-12; Accepted: 2022-12-18; Published online: 2023-02-23

目前,昆虫是自然界已知种类最多、数量庞大、分布最广的生物类群^[1]。昆虫的生物学和行为作为一个复杂的生态系统研究时,微生物是其重要的组成部分^[2],昆虫消化道的微生物生态系统是微生物菌群与其宿主在不同发育阶段动态的生理组合,是微生物菌群与宿主相互依赖、相互制约的动态平衡的具体体现^[3]。近年来,肠道微生物对宿主的影响已成为国内外学者关注的焦点。随着对昆虫肠道微生物研究的逐渐深入,越来越多昆虫种类的肠道微生物多样性及其对宿主的生理功能被揭示,其开发潜力得到了越来越多的关注,并被逐渐应用于农业、能源、环境保护等重要领域^[4]。

蝗虫(locust)是昆虫纲(*Insecta*)直翅目(*Orthoptera*)蝗总科(*Acridoidea*)昆虫的总称,是世界范围内的重大植食性害虫^[5]。全世界的蝗虫种类已超1万种,其中对农林牧业可造成不同程度危害的大约有500种,有些种类则可造成毁灭性的灾害,在中国已明确的蝗虫约800多种,其中对农林牧业可造成不同程度危害的蝗虫约60余种^[6]。蝗虫能够聚集和成群迁徙,对农作物和植被造成巨大损害,其个体会根据它们所经历的不同种群密度水平表现出极大不同的行为、形态和生理表型^[7]。目前,世界范围内危害较严重的种有:分布在非洲、欧洲、中东、阿富汗、巴基斯坦和印度的沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*);分布在非洲、亚洲、欧洲和大洋洲的飞蝗(*Locusta migratoria*),其中在中国的亚种就包括东亚飞蝗、亚洲飞蝗、西藏飞蝗3个亚种;分布在高加索、中东、中亚地区25个国家的摩洛哥蝗(*Dociostaurus moroccanus*);分布在非洲中南部的红蝗(*Nomadacris septemfasciata*);分布在中国北部和蒙古国的亚洲小车蝗(*Oedaleus asiaticus*);分布在俄罗斯的西伯利亚西南部、地中海西部、中国的新疆、德国、波兰、以色

列、伊朗和阿富汗的意大利蝗(*Calliptamus italicus*);分布在南美洲的智利、阿根廷、乌拉圭、巴拉圭和巴西南部的南美洲蝗(*Schistocerca cancellata*);分布在中国南部、越南、老挝等地区的黄脊竹蝗(*Ceracris kiangsu*)^[8-9]。

截至目前,关于蝗虫的研究主要集中在分类学、生态学等方面,对于蝗虫肠道微生物的多样性及功能的研究相对较少。随着基因组学、蛋白组学、转录组学等多组学的快速发展,以及高通量测序技术的应用,为蝗虫肠道微生物的研究提供了更为有效的方法和手段。本文主要概述了蝗虫肠道微生物的多样性、功能及其研究方法的认识现状,并在此基础上对其研究前景进行了展望。

1 蝗虫肠道微生物多样性研究

在以往的研究中,蝗虫肠道微生物的研究虽然不是重点,但国外关于蝗虫细菌共生特性的研究数据早在20世纪50年代末发表,关于蝗虫-细菌相互作用的性质已经积累了大量重要的观察结果,为后来的研究提供了强大的理论支撑。早期,研究人员利用光镜和扫描电镜观察了沙漠蝗肠道微生物区系的分布,并且发现肠杆菌科(*Enterobacteriaceae*) *uyt1* 细菌的数量从前肠到后肠呈明显增加的趋势,在前肠中发现的细菌与在蝗虫食物中发现的细菌大致相似,而后肠中含有大量的肠杆菌科和链球菌科(*Streptococcaceae*)^[10]。同样地,Mead等^[11]对实验室养殖的迁徙蝗虫黑腹蝗(*Melanoplus sanguinipes*)的前肠、中肠及后肠的微生物进行了研究,发现取食大麦苗和麸皮成虫的肠道菌群丰富但相对简单,中肠和后肠中定殖着大量的微生物,以兼性厌氧菌为主,优势菌群在性质上与其他蝗类相似,这可能是由于食性和环境等因素不同所致。这些重要的发现为后续人们对蝗虫后

肠内细菌的研究提供了重点。另外,相变是蝗虫生物学的决定性特征,因为它在蝗群形成中起着关键作用^[7],科研人员对实验室饲养的沙漠蝗群居形态和独居形态的肠道菌群进行研究,发现后肠细菌组成的种群动态存在阶段性差异,但均保持了一个稳定的肠杆菌核心^[12]。在室内饲养的飞蝗的后肠中^[13],以及在田间捕获的意大利蝗、摩洛哥蝗和红蝗的肠道中^[14]也发现了肠杆菌科。据报道,肠杆菌科普遍存在于许多昆虫的肠道菌群中^[15-16],在宿主的葡萄糖代谢、消化和求偶、繁殖行为中起着至关重要的作用^[17-19]。

国内对于蝗虫肠道微生物的研究起步较晚,研究焦点大多是东亚飞蝗。科研人员对东亚飞蝗自然种群的雌、雄成虫肠道细菌进行了分离培养,发现东亚飞蝗雌、雄成虫肠道细菌结构存在差异,雌性成虫的优势菌为不动杆菌(*Acinetobacter*)、米勒菌属(*Moelleralla*)、微杆菌属(*Microbacterium*),而雄性成虫的优势菌为柠檬酸杆菌属(*Citrobacter*)、棍状杆菌属(*Clavibacter*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)^[20]。赵悦等^[21]对实验室饲养的东亚飞蝗若虫肠道细菌进行了分离培养,共获得8个细菌菌株,其中克雷伯氏菌(*Klebsiella* sp.)和阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*)为常驻的优势菌群。刘航^[22]对东亚飞蝗及短额负蝗肠道共生菌进行研究发现优势菌属与赵悦等^[21]的研究结果有一定差异,但克雷伯氏菌属仍为优势菌属。克雷伯菌属属于肠杆菌科,是一种潜在的有益的非致病性微生物^[23-24],可降解食物中的纤维素^[25],为苹果蝇蛆提供可用氮,提高头角炎的免疫力,促进幼虫发育^[26-28]。科研人员对取食不同食料植物的东亚飞蝗肠道细菌进行分离纯化,发现菌群多样性及丰度均存在差异,证明不同食料植物对东亚飞蝗肠道细菌种类和数量有很大的影响^[29],而对于转基因

处理与非转基因处理的玉米对飞蝗肠道菌群的多样性与丰度无显著影响^[30]。寄主植物影响了东亚飞蝗肠道细菌群落的多样性和丰度,为了适应食物的种类,满足宿主的营养需求,东亚飞蝗的肠道菌群结构会随着食用植物的特性发生质和量的变化^[31]。蝗虫和大多数昆虫一样,肠道菌群结构受发育阶段等内部因素和食物、温度等外部因素的影响,发生不同程度的变化。目前,在门水平对蝗虫肠道细菌多样性进行统计分析表明^[12-14,20-22,29-31],在蝗虫肠道内,变形菌门(*Proteobacteria*)和厚壁菌门(*Firmicutes*)是主要的优势菌门,其次为放线菌门(*Actinobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*);在属水平,蝗虫肠道内的优势菌属是克雷伯氏菌属、肠球菌属(*Enterococcus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、克吕沃尔氏菌属(*Kluyvera*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、乳球菌属(*Lactococcus*)、链球菌属(*Streptococcus*)、魏斯氏菌属(*Weissella*)、不动杆菌属和拟杆菌属(*Bacteroides*)。

2 蝗虫肠道微生物功能研究

动物肠道内的营养和空间有限,许多肠道共生体处于宿主定殖的竞争^[32],受宿主肠道特定结构的影响^[33],因此,这些共生体需要具备一定的功能来使它们能够逃避小生境竞争或参与微生物间的竞争。尽管在群落结构上有很大的差异,但许多昆虫的肠道菌群可以对宿主产生有益的影响。肠道菌群在不同昆虫物种的生物学中均发挥着重要的作用,据研究发现,肠道微生物与昆虫营养、生长发育及免疫等功能密切相关^[34],肠道微生物可以通过合成食物中缺乏但对宿主至关重要的营养物质,以及分泌消化酶使宿主消化某些食物成分,从而增强宿主的营养状况和代谢。此外,昆虫肠道微生物还能保护宿主免受入侵病原体的侵害,提高免

疫力, 降解外源性生物毒素, 促进种间和种内交流, 调节繁殖, 促进生长发育^[35-41]。对于大部分动物来说, 微生物群落在消化道所起的作用尤为突出, 是昆虫不同生活方式的关键介质^[36], 肠道与菌群彼此作用、相互关联。

食物在蝗虫肠道中的消化过程可以通过肠道微生物产生的多种消化酶来参与完成^[42], 并且肠道微生物可以帮助蝗虫提高对食物营养物质的利用率^[43]。蝗虫取食的植物含有大量的纤维素, 因此需要在肠道内共生菌的协助下, 消化分解和利用食物中木质纤维素来获得自身生命活动所需的营养。科研人员通过肠道细菌分离筛选技术, 从蝗虫活体标本肠道内分离出可培养细菌并筛选出具有纤维素降解功能的细菌, 用于实际生产中^[44-46]。

肠道微生物具有为宿主昆虫抵御病原微生物的作用, 一旦病原微生物侵入宿主昆虫, 肠道菌群便会产生特定蛋白以激活宿主的免疫系统, 进而杀死病原微生物或者抑制其生长繁殖。Dillon 等^[47]发现蝗虫肠道中的肠杆菌科对病原真菌有抵抗作用, 蝗虫肠道的细菌群落适应于将植物化感物质代谢成抗菌化合物, 从而增强其对抗病原体或外来微生物的活性, 并提供信息素化合物。沙漠蝗后肠的原生细菌已被证明可以通过定殖抗性(colonization resistance, CR)增强宿主免疫, 从而使其对致病性感染的敏感性降低^[48], 这主要是由于细菌合成了抗真菌和抗微生物的酚类化合物, 这些化合物的抗菌特性不仅保护了蝗虫免受病原体的建立, 而且可能有助于蝗虫后肠的选择性条件, 为蝗虫肠道耐微生物原生菌创造了有利条件^[49-50]。

已报道的细菌分泌的两种酚类化合物——苯酚和愈疮木酚也被认为是一种内聚集信息素的主要部分。苯酚和愈创木酚均由蝗虫后肠中的凝聚泛菌(*Pantoea agglomerans*)、肺炎克雷伯菌

和阴沟肠杆菌(均来自肠杆菌科)产生, 它们在无菌蝗虫粪便颗粒上被发现, 这些酚类化合物在肠道中的前体是存在于蝗虫食物中的木质素衍生香草酸, 证明了凝聚泛菌可以合成酚类物质参与合成蝗虫聚集信息素^[51]。这些发现对后期人们研究蝗虫-微生物-植物三营养相互作用具有潜在的广泛意义。最新研究发现 4-乙烯基苯甲醚(4-vinylanisole, 4VA)是蝗虫的聚集信息素^[52], 但是否由肠道微生物产生尚不明确, 有待进一步研究。

3 蝗虫肠道微生物的研究方法

传统培养分析方法是早期研究肠道微生物最常用的分析鉴定方法, 主要是通过富集培养、纯培养等方法最终分离得到目标微生物, 进而对其进行分类鉴定和生理生化测定^[53]。依靠传统的分离培养方法只能培养出少部分微生物, 大部分微生物由于 pH、渗透压、营养物质等因素难以被分离培养^[33,54-56]。科研人员利用传统培养法对东亚飞蝗肠道细菌进行分离鉴定, 仅分离培养出 14 种菌属, 数量排名前 5 的菌属为稀有杆菌属(*Rarobacter*)、沙雷菌属(*Serratia*)、纤维单胞菌属(*Cellulomonas*)、丙酸杆菌属(*Propionibacterium*)和克雷伯菌属^[29]; 而利用 16S rRNA 基因序列检测到的数量排名前五的优势菌属为克吕沃尔氏菌属、肠杆菌属、假柠檬酸盐杆菌属(*Pseudocitrobacter*)、乳球菌属和克雷伯菌属^[31]。由此可见, 传统培养法只能检测到可以在培养基上生长的少部分微生物, 对于揭示昆虫肠道菌群结构及多样性有很大的局限性。

随着分子生物学的快速发展, 新一代测序技术为昆虫肠道微生物与昆虫宿主之间相互作用的研究提供了更有效的方法和手段^[57-58]。16S rRNA 基因测序技术具有精确度高、效率高等特点, 能克服传统培养法中的困难, 在昆虫肠道

微生物的分类鉴定、多样性分析等方面应用广泛^[59]。早期科研人员利用变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)一代测序技术,对4种蝗虫和蚱蜢的肠道细菌16S rRNA基因片段进行分析,揭示了阶段变化对南非褐蝗肠道细菌多样性的影响^[14]。龙文敏等^[53,60]利用2种DNA提取方法QIAamp stool mini kit与Beadbeating法进行变性梯度凝胶电泳,揭示了每一个肠段水平上不同性别东亚飞蝗肠道微生物群落结构的差异性。然而一代测序技术较为耗时低效,并且若某一微生物丰度过低很可能检测不出,造成结果的偏差。随着高通量测序技术的发展,已由一代测序技术发展到了三代测序技术。但由于三代测序技术成本相对较高,而一代测序技术测通量较低^[61],所以二代测序技术成为目前科研人员使用较多的手段。王建梅^[45]以亚洲小车蝗、花胫绿纹蝗(*Aiolopus tamulus*)和长翅素木蝗(*Shirakiacris shirakii*)3种蝗虫为实验昆虫,利用二代测序技术获得了3种蝗虫肠道微生物物种丰度和多样性;Wang等^[31]利用二代测序技术比较了不同食物对东亚飞蝗肠道菌群结构的差异,并预测了功能。16S rRNA基因测序技术能够解析昆虫肠道微生物群落结构,挖掘样本特征与群落特征的关联^[58],为后期进行功能微生物的筛选和元基因组的功能基因分析奠定了基础。

宏基因组学主要研究环境样品基因组中微生物的遗传组成和群落功能,通过构建宏基因组文库,高效快速地获取环境样品中微生物的种群结构及丰度信息等,是了解宿主昆虫与肠道微生物共同进化规律的重要手段^[62]。科研人员通过对蝗虫、切根虫和白蚁的肠道微生物宏基因组进行比较分析,结构显示它们的肠道菌群结构具有很大差异,在共同进化过程中针对

不同基因表达和不同代谢途径而形成独特的肠道微生物结构组成^[63]。宏基因组学技术可以更加快速准确地获得肠道菌群结构及物种组成等相关信息,为全面理解昆虫肠道微生物与宿主的关系和对宿主的影响提供了更便捷的途径,从而方便研究人员对不同物种或不同环境条件下的昆虫肠道微生物多样性进行更高效的比对分析,继而为之后的功能验证提供方向。

4 展望

在过去几十年里,科学家们对蝗虫肠道微生物组进行了深入研究,目的是了解参与调节肠道微生物与宿主之间复杂的分子机制,虽然在部分种类的蝗虫肠道微生物多样性、降解纤维素的肠道微生物菌种挖掘等方面取得了关键进展,但在蝗虫肠道共生菌与宿主之间的相互作用、取食行为与肠道微生物之间的相互影响等方面还未可知。昆虫肠道菌群能为宿主提供营养,但哪些代谢物被宿主吸收且如何对宿主产生有益影响尚未可知。

蝗虫肠道除了共生细菌外,真菌与病毒的组成很大程度上被忽略,这些肠道共生微生物可能通过其他微生物直接或间接与宿主相互作用,从而影响蝗虫的行为、适应性、聚集性,甚至杀虫剂抗性。因此,确定这些微生物的组成,以及它们与蝗虫共生关系的性质,将使我们更加全面地了解蝗虫生物学,利用细菌或其他微生物制剂来减少其危害,并且挖掘更多有益菌资源利用。因此,我们应该系统地整合多组学数据,以全面了解昆虫肠道菌群的生理功能和相互影响、协调机制,发掘肠道微生物的复杂功能和潜在应用价值,并进一步促进相关资源的开发和利用。

REFERENCES

- [1] BASSET Y, CIZEK L, CUÉNOUD P, DIDHAM RK, GUILHAUMON F, MISSA O, NOVOTNY V, ØDEGAARD F, ROSLIN T, SCHMIDL J, TISHECHKIN AK, WINCHESTER NN, ROUBIK DW, ABERLENC HP, BAIL J, BARRIOS H, BRIDLE JR, CASTAÑO-MENESES G, CORBARA B, CURLETTI G, et al. Arthropod diversity in a tropical forest[J]. *Science*, 2012, 338(6113): 1481-1484.
- [2] STEINHAUS EA. II. The importance of environmental factors in the insect-microbe ecosystem[J]. *Bacteriological Reviews*, 1960, 24(4): 365-373.
- [3] 康白, 袁杰利. 微生态学应重视共生生理学的研究方向[J]. *中国微生态学杂志*, 2003, 15(4): 189-193, 195. KANG B, YUAN JL. Microecology should pay attention to the research direction of symbiotic physiology[J]. *Chinese Journal of Microecology*, 2003, 15(4): 189-193, 195 (in Chinese).
- [4] 张振宇, 圣平, 黄胜威, 赵永顺, 张宏宇. 昆虫肠道微生物的多样性、功能及应用[J]. *生物资源*, 2017, 39(4): 231-239. ZHANG ZY, SHENG P, HUANG SW, ZHAO YS, ZHANG HY. Diversity, function and application of insect gut microbiota[J]. *Biotic Resources*, 2017, 39(4): 231-239 (in Chinese).
- [5] 徐淼洋. 基于 18S rRNA、16S rRNA、COI、CoII 基因的蝗总科系统发育研究[D]. 保定: 河北大学硕士学位论文, 2009. XU MY. Molecular phylogeny of acridoidea based on 18S rRNA, 16S rRNA, COI, COII genes[D]. Baoding: Master's Thesis of Hebei University, 2009 (in Chinese).
- [6] 陈永林. 蝗虫和蝗灾[J]. *生物学通报*, 1991, 26(11): 9-12. CHEN YL. Locust and locust plague[J]. *Bulletin of Biology*, 1991, 26(11): 9-12 (in Chinese).
- [7] PENER MP, SIMPSON SJ. Locust phase polyphenism: an update[J]. *Advances in Insect Physiology*, 2009, 36: 1-272.
- [8] 张龙, 班丽萍, 游银伟, 尹学伟. 蝗虫的发生与防控[J]. *环境昆虫学报*, 2020, 42(3): 511-519. ZHANG L, BAN LP, YOU YW, YIN XW. Locust outbreak and management[J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42(3): 511-519 (in Chinese).
- [9] 张鹏飞. 蝗虫灾害的暴发与危害[J]. *科学*, 2020, 72(5): 1-5, 64, 69. ZHANG PF. Outbreak and damage of locust plague[J]. *Science*, 2020, 72(5): 1-5, 64, 69 (in Chinese).
- [10] HUNT J, CHARNLEY AK. Abundance and distribution of the gut flora of the desert locust, *Schistocerca gregaria*[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1981, 38(3): 378-385.
- [11] MEAD LJ, KHACHATOURIANS GG, JONES GA. Microbial ecology of the gut in laboratory stocks of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Fab.) (*Orthoptera: Acrididae*)[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, 54(5): 1174-1181.
- [12] LAVY O, GOPHNA U, GEFEN, AYALI A. The effect of density-dependent phase on the locust gut bacterial composition[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 3020.
- [13] SHI WP, GUO Y, XU C, TAN SQ, MIAO J, FENG YJ, ZHAO H, ST LEGER RJ, FANG WG. Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1343-1348.
- [14] DILLON RJ, WEBSTER G, WEIGHTMAN AJ, DILLON VM, BLANFORD S, CHARNLEY AK. Composition of acridid gut bacterial communities as revealed by 16S rRNA gene analysis[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2008, 97(3): 265-272.
- [15] DILLON R, CHARNLEY K. Mutualism between the desert locust *Schistocerca gregaria* and its gut microbiota[J]. *Research in Microbiology*, 2002, 153(8): 503-509.
- [16] WARNECKE F, LUGINBÜHL P, IVANOVA N, GHASSEMIAN M, RICHARDSON TH, STEGE JT, CAYOUILLE M, MCHARDY AC, DJORDJEVIC G, ABOUSHADI N, SOREK R, TRINGE SG, PODAR M, MARTIN HG, KUNIN V, DALEVI D, MADEJSKA J, KIRTON E, PLATT D, SZETO E, et al. Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite[J]. *Nature*, 2007, 450(7169): 560-565.
- [17] LIU YJ, SHEN ZJ, YU JM, LI Z, LIU XX, XU HL. Comparison of gut bacterial communities and their associations with host diets in four fruit borers[J]. *Pest Management Science*, 2020, 76(4): 1353-1362.
- [18] YONG HS, SONG SL, CHUA KO, LIM PE. High diversity of bacterial communities in developmental stages of *Bactrocera carambolae* (*Insecta: Tephritidae*) revealed by illumina MiSeq sequencing of 16S rRNA gene[J]. *Current Microbiology*, 2017, 74(9): 1076-1082.

- [19] ZHAO XF, ZHANG XY, CHEN ZS, WANG Z, LU YY, CHENG DF. The divergence in bacterial components associated with *Bactrocera dorsalis* across developmental stages[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 114.
- [20] 刘玉升, 李明立, 刘俊展, 郑继法. 东亚飞蝗肠道细菌的研究[J]. *中国微生态学杂志*, 2007, 19(1): 34-36, 39.
- LIU YS, LI ML, LIU JZ, ZHENG JF. Study on the intestinal bacteria in *L. migratoria manilensis*[J]. *Chinese Journal of Microecology*, 2007, 19(1): 34-36, 39 (in Chinese).
- [21] 赵悦, 张泽华, 王广君. 东亚飞蝗肠道细菌鉴定及其对金龟子绿僵菌拮抗作用分析[J]. *植物保护*, 2008, 34(4): 69-72.
- ZHAO Y, ZHANG ZH, WANG GJ. Identification of the intestinal bacteria in *Locusta migratoria manilensis* and their antagonism to *Metarhizium anisopliae*[J]. *Plant Protection*, 2008, 34(4): 69-72 (in Chinese).
- [22] 刘航. 白蚁和蝗虫肠道共生细菌群落结构研究[D]. 郑州: 河南农业大学硕士学位论文, 2012.
- LIU H. Research for symbiotic bacteria community structure in gut of termite and locust[D]. Zhengzhou: Master's Thesis of Henan Agricultural University, 2012 (in Chinese).
- [23] CHEN BS, TEH BS, SUN C, HU SR, LU XM, BOLAND W, SHAO YQ. Biodiversity and activity of the gut microbiota across the life history of the insect herbivore *Spodoptera littoralis*[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 29505.
- [24] CHU CC, SPENCER JL, CURZI MJ, ZAVALA JA, SEUFFERHELD MJ. Gut bacteria facilitate adaptation to crop rotation in the western corn rootworm[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(29): 11917-11922.
- [25] MUHAMMAD A, FANG Y, HOU YM, SHI ZH. The gut entomotype of red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier (*Coleoptera: Dryophthoridae*) and their effect on host nutrition metabolism[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2291.
- [26] BEN AMI E, YUVAL B, JURKEVITCH E. Manipulation of the microbiota of mass-reared mediterranean fruit flies *Ceratitidis capitata* (*Diptera: Tephritidae*) improves sterile male sexual performance[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(1): 28-37.
- [27] HAMDEN H, GUERFALI MM, FADHL S, SAIDI M, CHEVRIER C. Fitness improvement of mass-reared sterile males of *Ceratitidis capitata* (Vienna 8 Strain) (*Diptera: Tephritidae*) after gut enrichment with probiotics[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2013, 106(2): 641-647.
- [28] KYRITSIS GA, AUGUSTINOS AA, CÁCERES C, BOURTZIS K. Medfly gut microbiota and enhancement of the sterile insect technique: similarities and differences of *Klebsiella oxytoca* and *Enterobacter* sp. AA26 probiotics during the larval and adult stages of the VIENNA 8^{D53+} genetic sexing strain[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2064.
- [29] 贺新华, 刘玉升, 郑继法. 不同食料植物对东亚飞蝗肠道细菌状况的影响[J]. *中国微生态学杂志*, 2010, 22(6): 492-497.
- HE XH, LIU YS, ZHENG JF. Effects of different feeding plants on the intestinal bacteria of *Locusta migratoria manilensis*[J]. *Chinese Journal of Microecology*, 2010, 22(6): 492-497 (in Chinese).
- [30] YIN Y, XU YD, CAO KL, ZHAO XX, CAO C, DONG XH, LIANG JG, SHI WP. Effect of genetically modified maize expressing the Cry1Ab and EPSPS proteins on growth, development, and gut bacterial diversity of the non-target arthropod *Locusta migratoria*[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(42): 63837-63845.
- [31] WANG Q, LIU YS, YIN XC. Comparison of gut bacterial communities of *Locusta migratoria manilensis* (meyen) reared on different food plants[J]. *Biology*, 2022, 11(9): 1347.
- [32] COYTE KZ, SCHLUTER J, FOSTER KR. The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability[J]. *Science*, 2015, 350(6261): 663-666.
- [33] 吕文祥, 刘丽娟, 公茂庆. 昆虫肠道菌群的功能及检测方法研究进展[J]. *热带病与寄生虫学*, 2021, 19(5): 284-287, 296.
- LÜ WX, LIU LJ, GONG MQ. Advances in functions and detection methods of insect intestinal microflora[J]. *Journal of Tropical Diseases and Parasitology*, 2021, 19(5): 284-287, 296 (in Chinese).
- [34] 梅承, 范硕, 杨红. 昆虫肠道微生物分离培养策略及研究进展[J]. *微生物学报*, 2018, 58(6): 985-994.
- MEI C, FAN S, YANG H. The strategies of isolation of insect gut microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(6): 985-994 (in Chinese).
- [35] BASHIR Z, KONDAPALLI VK, ADLAKHA N, SHARMA A, BHATNAGAR RK, CHANDEL G, YAZDANI SS. Diversity and functional significance of cellulolytic microbes living in termite, pill-bug and

- stem-borer guts[J]. Scientific Reports, 2013, 3: 2558.
- [36] ENGEL P, MORAN NA. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(5): 699-735.
- [37] LEE KA, KIM SH, KIM EK, HA EM, YOU H, KIM B, KIM MJ, KWON Y, RYU JH, LEE WJ. Bacterial-derived uracil as a modulator of mucosal immunity and gut-microbe homeostasis in *Drosophila*[J]. Cell, 2013, 153(4): 797-811.
- [38] CALCAGNILE M, TREDICI SM, TALÀ A, ALIFANO P. Bacterial semiochemicals and transkingdom interactions with insects and plants[J]. Insects, 2019, 10(12): 441.
- [39] SUENAMI S, KONISHI NOBU M, MIYAZAKI R. Community analysis of gut microbiota in hornets, the largest eusocial wasps, *Vespa mandarinia* and *V. simillima*[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 9830.
- [40] 李锋, 黄庶识. 白蚁肠道木质素降解菌分离鉴定及其降解特性[J]. 生物技术通报, 2020, 36(8): 61-68.
- LI F, HUANG SS. Isolation and identification of lignin-degrading bacteria from the gut of termite and their degradation characteristics[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(8): 61-68 (in Chinese).
- [41] WANG SC, WANG LY, FAN X, YU C, FENG L, YI L. An insight into diversity and functionalities of gut microbiota in insects[J]. Current Microbiology, 2020, 77(9): 1976-1986.
- [42] 李凤辉. 刺参消化道微生物组成及其产酶功能研究[D]. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 2014.
- LI FH. The composition and enzyme-producing function of the microflora in the digestive tract of the sea cucumber *Apostichopus japonicus*[D]. Shanghai: Master's Thesis of Shanghai Ocean University, 2014 (in Chinese).
- [43] KAUFMAN MG, KLUG MJ. The contribution of hindgut bacteria to dietary carbohydrate utilization by crickets (*Orthoptera: Gryllidae*)[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1991, 98(1): 117-123.
- [44] 王金华, 熊智, 王芬, 王秀娟, 林文达, 张惠文, 李旭. 云秃蝗肠道产纤维素酶菌株的筛选[J]. 湖北农业科学, 2010, 49(4): 874-878.
- WANG JH, XIONG Z, WANG F, WANG XJ, LIN WD, ZHANG HW, LI X. Isolation of cellulase producing strains in alimentary canal of *Yunnanacris yunnanensis*[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2010, 49(4): 874-878 (in Chinese).
- [45] 王建梅. 3种蝗虫的肠道微生物多样性分析及纤维素降解菌的分离[D]. 保定: 河北大学硕士学位论文, 2020.
- WANG JM. Diversity analysis of three species grasshoppers gut microbiome and isolation of cellulose degrading bacteria[D]. Baoding: Master's Thesis of Hebei University, 2020 (in Chinese).
- [46] 白竞. 5种蝗虫肠道微生物多样性分析及纤维素分解菌的分离鉴定[D]. 保定: 河北大学硕士学位论文, 2021.
- BAI J. Analysis of intestinal microbial diversity of five species of grasshoppers and isolation and identification of cellulose degrading bacteria[D]. Baoding: Master's Thesis of Hebei University, 2021 (in Chinese).
- [47] DILLON RJ, DILLON VM. The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions[J]. Annual Review of Entomology, 2004, 49: 71-92.
- [48] DILLON RJ, CHARNLEY AK. Inhibition of *Metarhizium anisopliae* by the gut bacterial flora of the desert locust, *Schistocerca gregaria*: evidence for an antifungal toxin[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1986, 47(3): 350-360.
- [49] DILLON RJ, CHARNLEY AK. Chemical barriers to gut infection in the desert locust: *in vivo* production of antimicrobial phenols associated with the bacterium *Pantoea agglomerans*[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1995, 66(1): 72-75.
- [50] DILLON RJ, VENNARD CT, CHARNLEY AK. A note: gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone[J]. Journal of Applied Microbiology, 2002, 92(4): 759-763.
- [51] DILLON RJ, VENNARD CT, CHARNLEY AK. Exploitation of gut bacteria in the locust[J]. Nature, 2000, 403(6772): 851.
- [52] GUO XJ, YU QQ, CHEN DF, WEI JN, YANG PC, YU J, WANG XH, KANG L. 4-vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts[J]. Nature, 2020, 584(7822): 584-588.
- [53] 龙文敏. 蝗虫肠道菌群结构的分子生态学研究[D]. 太原: 山西大学硕士学位论文, 2009.
- LONG WM. Molecular ecological studies of the gut microbiota communities structure of the grasshopper[D]. Taiyuan: Master's Thesis of Shanxi University, 2009 (in Chinese).
- [54] 黄云, 詹先进, 蓝家祥, 陈全球. 昆虫肠道微生物的研究进展[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(11): 2888-2890.
- HUANG Y, ZHAN XJ, LAN JY, CHEN QQ. Research progress on intestinal tract microorganism of insect[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2009, 48(11): 2888-2890 (in Chinese).

- [55] 刘娟, 刘晓飞, 关统伟, 陈芳敏, 杨雅琳, 张小平. 中华蜂体内放线菌的分离、多样性及抗菌活性研究[J]. 微生物学通报, 2014, 41(12): 2410-2422.
LIU J, LIU XF, GUAN TW, CHEN FM, YANG YL, ZHANG XP. Isolation, diversity and antibiotic activity of actinomycetes from *Apis cerana cerana* Fabricius[J]. Microbiology China, 2014, 41(12): 2410-2422 (in Chinese).
- [56] 向候君, 蔡普默, 季清娥, 杨燕川, 王波, 陈家骅. 昆虫体内共生菌鉴定方法的研究进展[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2018, 49(4): 689-696.
XIANG HJ, CAI PM, JI QE, YANG YC, WANG B, CHEN JH. A review on identification methods for symbiotic bacteria in insects[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2018, 49(4): 689-696 (in Chinese).
- [57] 魏舸, 王四宝. 按蚊肠道微生物及其在阻断疟疾传播上的应用[J]. 生物资源, 2017, 39(4): 240-246.
WEI G, WANG SB. *Anopheles* gut microbiota and its application in blocking malaria transmission[J]. Biotic Resources, 2017, 39(4): 240-246 (in Chinese).
- [58] 周帆, 庞志倡, 余小强, 汪肖云. 昆虫肠道微生物的研究进展和应用前景[J]. 应用昆虫学报, 2020, 57(3): 600-607.
ZHOU F, PANG ZC, YU XQ, WANG XY. Insect gut microbiota research: progress and applications[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2020, 57(3): 600-607 (in Chinese).
- [59] 黄志强, 邱景璇, 李杰, 许东坡, 刘箐. 基于 16S rRNA 基因测序分析微生物群落多样性[J]. 微生物学报, 2021, 61(5): 1044-1063.
HUANG ZQ, QIU JX, LI J, XU DP, LIU Q. Exploration of microbial diversity based on 16S rRNA gene sequence analysis[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(5): 1044-1063 (in Chinese).
- [60] 龙文敏, 严二平, 宣涛, 魏华, 庞小燕, 赵立平, 马恩波. 蝗虫肠道微生物总 DNA 提取方法的比较[J]. 昆虫知识, 2009, 46(3): 475-480.
LONG WM, YAN EP, XUAN T, WEI H, PANG XY, ZHAO LP, MA EB. Comparative studies on the methods of bacterial genomic DNA extraction from grasshopper guts[J]. Chinese Bulletin of Entomology, 2009, 46(3): 475-480 (in Chinese).
- [61] 杨丽平. 应用 DNA 复合条形码技术研究蝗虫肠道微生物多样性[D]. 西安: 陕西师范大学硕士学位论文, 2017.
YANG LP. Study on microbial diversity in locust intestine by DNA composite barcode technology[D]. Xi'an: Master's Thesis of Shaanxi Normal University, 2017 (in Chinese).
- [62] 曹乐, 宁康. 昆虫肠道的宏基因组学: 微生物大数据的新疆界[J]. 微生物学报, 2018, 58(6): 964-984.
CAO A, NING K. Metagenomics of insect gut: new borders of microbial big data[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2018, 58(6): 964-984 (in Chinese).
- [63] 谢尚县. 食草昆虫肠道共生系统的比较研究及其生物转化应用[D]. 武汉: 华中科技大学硕士学位论文, 2011.
XIE SX. Comparative analysis of herbivore insect symbionts and biotechnology applications[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong University of Science and Technology, 2011 (in Chinese).