

共生菌与昆虫的营养互作

王争艳 胡海生 雍晗紫 鲁玉杰

(河南工业大学粮油食品学院, 郑州 450001)

摘要: 共生菌和昆虫间存在广泛的营养共生关系。昆虫为共生菌提供营养物质和能量来源, 共生菌向昆虫提供必需的营养素, 帮助昆虫消化食物, 参与氮素循环、维持正常的生理环境。共生菌和昆虫间还存在营养素代谢途径互补, 这为两者的协同进化提供了动力。本文就共生菌对昆虫的营养功能、共生菌和昆虫间营养素的转运模式、昆虫对共生菌营养素生产和转运的调控等进行综述, 以期为共生菌与宿主营养共生及其机制的深入研究提供参考。

关键词: 昆虫; 共生微生物; 营养; 联合代谢; 营养素的转运; 补偿适应

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-1166

Nutritional Interactions Between Symbiotic Microbiota and Insect Hosts

WANG Zheng-yan HU Hai-sheng YONG Han-zi LU Yu-jie

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

Abstract: There are a wide range of nutritional symbiosis between symbiotic bacteria and insect hosts. Insect hosts provide nutrition and energy sources to symbiotic bacteria, and symbiotic bacteria can provide essential nutrients to insects, help insects digest food, and participate in nitrogen cycle and maintain normal physiological environment of insect hosts. The shared metabolic pathways between certain symbiotic bacteria and insect hosts provide impetus for host-symbiont coevolution. To provide deep insight into the cross-feeding between symbiotic bacteria and hosts, this paper reviewed nutritional function of symbiotic bacteria on insect hosts, the transshipment mode of nutrients between symbiotic bacteria and insects, and the regulation of insects on the production and transshipment of nutrients from symbiotic bacteria.

Key words: insect; symbiotic microorganism; nutrition; co-metabolism; transshipment of nutrients; compensatory adaptation

在长期进化过程中, 共生菌与宿主形成了较为稳定的共生关系。根据共生菌与昆虫宿主联系的稳定程度, 可将昆虫共生菌分为4类, 专性内共生菌、兼性内共生菌、胞外共生菌和体外共生菌。宿主为共生菌提供营养物质和能量来源, 而共生菌对昆虫宿主具有多种功能, 能参与昆虫的生理生化过程, 影响昆虫的营养、抗药性、天敌防御和免疫能力等^[1]。对于单食性的昆虫, 如以植物汁液为食的蚜虫、以木材为食的白蚁, 共生菌的营养功能尤为重要, 可帮宿主消化植物多糖, 提供碳源、必需氨基酸、维

生素等^[2]。

尽管共生菌对昆虫宿主功能相关的综述很多, 但缺乏对共生菌与昆虫营养联系的系统总结和分析, 其研究也多停留在揭示双方营养联系的层次, 鲜少涉及双方营养素转运的过程及其调控机制, 而后者为研究共生菌与人类营养健康的联系提供参考, 也为研发害虫防治技术提供新思路。因此, 本文在总结共生菌对昆虫宿主营养功能最新研究结果的基础上, 分析共生菌和宿主间营养素的转运模式、宿主对共生菌营养素生产和转运的调控, 以及共生菌与

收稿日期: 2021-09-13

基金项目: 河南省科技攻关项目(202102110059), 国家自然科学基金项目(31601890)

作者简介: 王争艳, 女, 博士, 副教授, 研究方向: 储藏物昆虫学与害虫综合治理; E-mail: zywangedu@163.com; 王争艳同时为本文通讯作者

宿主营养共生的进化意义, 以期为共生菌与宿主营养共生及其机制的深入研究提供参考。

1 共生菌对昆虫营养的功能

1.1 为宿主提供营养素

1.1.1 提供必需氨基酸 植物汁液中昆虫必需氨基酸的含量小于 20%。共生菌提供的必需氨基酸对以植物汁液为食的半翅目昆虫具有重要意义^[3]。三方面的证据表明共生菌 *Buchnera aphidicola* 向豌豆蚜 (*Acyrtosiphon pisum*) 提供色氨酸等必需氨基酸:(1) 使用抗生素去除 *B. aphidicola* 后, 豌豆蚜丧失合成必需氨基酸的能力^[4]; (2) 体外培养的 *B. aphidicola* 可以合成亮氨酸和苯丙氨酸等必需氨基酸^[5]; (3) 尽管 *B. aphidicola* 的基因组在进化过程中极度退化, 但保留了合成宿主必需氨基酸的相关基因^[6]。此外, 基因组分析表明, 隐尾蠅 (*Cryptocercus punctulatus*) 中的 *Blattabacterium cuenoti* 和点蜂缘蝽 (*Riptortus pedestris*) 中的 *Burkholderia insecticola* 均具有合成宿主必需氨基酸的关键基因^[7-8]。

1.1.2 提供维生素 共生菌能将氮固定为氨后合成维生素, 以水溶性的 B 族维生素为主^[9]。血食性昆虫, 如采采蝇 (*Glossina brevipalpis*) 和其他双翅目蛹生类昆虫、臭虫、吸血虱以及一些植食性昆虫和木食性昆虫, 如以植物汁液为食的半翅目昆虫和鞘翅目昆虫的常驻共生菌均能为宿主提供 B 族维生素^[3]。代谢组学有助于从维生素的合成途径上揭示维生素的来源, 如全基因组和代谢组分析发现, 烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 的共生菌 *Arsenophonus* 和 *Hamiltonella*、褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 和灰飞虱 (*Laodelphax striatellus*) 的共生菌 *Wolbachia* 的基因组中都存在合成 B 族维生素的基因, 且共生菌存在时, 宿主可以合成更多的 B 族维生素^[10-12]。

1.1.3 提供甾醇 甾醇是昆虫蜕皮、发育和生长所必需的营养素, 但昆虫不能合成甾醇化合物, 必须从食物或共生菌中获得。共生菌饲喂实验证实, 木蚁 (*Camponotus vicinus*) 的共生菌 *Schwanniomyces polymorphus* 可以帮助宿主获得甾醇类营养素^[13]。在烟草甲 (*Lasioderma serricorne*)、药材甲 (*Stegobium paniceum*) 和褐飞虱与类酵母菌的共生体系中, 利用 GC-MS 检测来自宿主和类酵母的甾醇物质发现,

在类酵母菌中检测到的大多是生物合成晚期的麦角甾醇, 在宿主中检测到的大多是麦角甾醇到 7-脱氢胆固醇的中间代谢产物, 表明宿主体内甾醇来源于类酵母产生的麦角甾醇^[14]。

1.1.4 参与氮素循环 共生菌可从宿主的食物和含氮代谢废物中, 或通过自身的固氮作用获得含氮的前体物质^[3]。黑胸大蠅 (*Periplaneta fuliginosa*) 中的 *Blattabacterium* spp. 主要存在于宿主尿酸盐细胞旁的含菌细胞内, 它们可以从尿素和氨中回收氮素^[15]。代谢物建模和基因组分析已初步揭示共生菌参与宿主体内氮素循环的生化过程。在豌豆蚜中, 共生菌 *B. aphidicola* 和宿主联合将含氮代谢废物转化为必需氨基酸。首先由共生菌合成氨基酸的碳骨架, 然后豌豆蚜分泌转氨酶将代谢废物氨转化为氮, 并整合到碳骨架上生成氨基酸^[16]。橄榄果实蝇 (*Bactrocera oleae*) 肠道共生菌 *Candidatus Erwinia dacicola* 的基因组可以编码尿素酶, *Tatumella* sp. 可以编码尿素羧化酶和脲基甲酸水解酶, 这些酶帮助宿主将尿素水解为有用的氮素^[17]。

共生菌的固氮作用广泛存在于白蚁中。白蚁肠道共生菌螺旋体的固氮作用为白蚁提供氮源^[18]。肠道共生菌的固氮能力由白蚁食物中的氮素含量决定。以土壤为食的白蚁的肠道共生菌的固氮能力不明显, 而以木材为食的白蚁的肠道共生菌如 *Citrobacter freundii* 和 *Enterobacter agglomerans* 具有明显的固氮能力^[19]。而且, 共生菌的固氮量与昆虫氮日摄入量负相关, 说明白蚁氮日摄入量过高会抑制其共生菌的固氮作用^[20]。地中海实蝇 (*Ceratitis capitata*)、黑森瘿蚊 (*Mayetiola destructor*) 和红脂大小蠹 (*Dendroctonus valens*) 的共生菌也有固氮能力^[21-23]。

1.2 协助宿主昆虫消化食物

1.2.1 消化蛋白质 通过研究共生菌来源的蛋白消化酶的结构和功能, 发现肠道共生菌梭状芽孢杆菌 *Clostridium*、拟杆菌 *Bacteroides*、乳酸杆菌 *Lactobacillus* 等能产生蛋白水解酶^[9]。例如, 对幕谷蛾 (*Tineola bisselliella*) 幼虫肠道共生菌的分离培养和蛋白质组学分析发现, 肠道芽孢杆菌能产生帮助宿主水解角蛋白的酶^[24]。单食性的橄榄果实蝇以橄榄果皮为食, 能分解果皮中的非水解蛋白质。基

基因组功能分析发现其肠道共生菌 *Candidatus Erwinia dacicola* 的基因组中具有编码丝氨酸蛋白酶等酶的基因，这些酶可以帮助宿主消化非水解蛋白质^[25]。实际上共生菌分泌到胞外的蛋白质组成复杂，包括蛋白酶、转运蛋白和应激蛋白等，这些活性物质的协同作用在宿主消化中的意义要远远超过单一的蛋白酶，值得进一步的研究。

1.2.2 消化多糖 共生菌消化多糖对植食性昆虫的碳营养极具意义。植物细胞壁的成分主要是纤维素、半纤维素和一些果胶，昆虫体内缺乏降解这些复杂植物多糖的酶。昆虫后肠的共生菌会分泌纤维素酶和半纤维素酶，将细胞壁消化为简单的糖，然后生成短链脂肪酸供昆虫利用^[26]。此外，在切叶蚁 (*Acromyrmex echinator*) 中，共生菌可能参与甲壳素的水解^[27]。

在取食高糖食物的昆虫中，共生菌利用糖类合成宿主所需的乙酸盐等产物^[28]。以高糖腐烂水果为食的黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 的肠道共生菌代谢多糖产生三至五碳的醇、醛、酸及其酯^[29]。多种共生菌的体外共同作用可以提高消化产物的产量和种类，而果蝇也更偏爱多种共生菌的消化产物^[30]。共生菌群落代谢在其中起着重要的作用，醋酸杆菌 *Acetobacter pomorum* 利用乳酸杆菌 *Lactobacillus plantarum* 产生的乳酸合成乙偶姻，醋酸杆菌 *Acetobacter malorum* 利用酵母菌 *Saccharomyces cerevisiae* 产生的乙醇合成乙酸^[30-31]。

在蜜蜂代谢花蜜和花粉的过程中，肠道共生菌起着重要作用。*Gilliamella apicola* 是蜜蜂肠道共生菌的核心菌群。通过比较来自于东方蜜蜂 (*Apis cerana*)、西方蜜蜂 (*Apis mellifera*) 和熊蜂 (*Bombus* spp.) 的共 42 个 *G. apicola* 菌株的基因组，发现一些菌株可以帮助蜜蜂利用有毒的甘露糖、树胶醛糖、木糖和鼠李糖^[32]。在厌氧条件下，蜜蜂后肠共生菌可以水解多种糖类，基因组和转录组学研究表明，醋酸杆菌、乳酸杆菌等利用糖类生成乙醇、乙酸、乳酸、乙酰丙酮酸和 2,3-丁二醇等物质^[33]。

1.2.3 消化木质素 如果宿主缺乏木质素消化酶，且食物中存在木质素时，共生菌会产生木质素降解酶帮助宿主克服营养限制^[34]。除了一些传统真菌 (白腐菌 *Phanerochaete chrysosporium* 和褐腐菌

Gloeophyllum trabeum) 外，大量以木材为食的昆虫的肠道真菌也可以降解木质素^[35]。体外培养实验证实共生菌可以产生降解木质素的酶。以木质素为唯一碳源培养昆虫肠道共生菌，发现白蚁 (*Bulbitermes* sp.) 的共生真菌 *Aspergillus* sp. A1^[36]、黑胸散白蚁 (*Reticulitermes chinensis*) 的共生真菌 *Candida pseudorhagii* SSA-1542 T.^[37] 均可以产生木质素降解酶。此外，家白蚁 (*Coptotermes curvignathus*) 的共生细菌 *Lysinibacillus* sp.、*Acinetobacter* sp. 和 *Bacillus* sp.^[38]，早白蚁 (*Anacanthotermes*) 的共生细菌 *Bacillus* sp. CF96^[39]、白蚁 (*Bulbitermes* sp.) 的共生细菌 *Bacillus* sp. B1 和 *Bacillus* sp. B2^[36] 也可以产生木质素降解酶。实际上，昆虫体内木质素的降解过程非常复杂，木质素的消化需要宿主和共生菌的协同作用。木质素进入后肠 (共生菌定殖处) 之前，已被宿主进行了初步消化，共生菌仅参与木质素的后期消化。木质素在肠道内消化过程的研究，有助于理解共生菌群落组成和宿主间的协同进化。

1.3 影响宿主肠道环境

共生菌的代谢产物会影响宿主肠道的 O₂ 浓度、pH 值和氧化还原电位^[40]。熊蜂肠道中的乳酸杆菌 *Lactobacillus bombicola* 产生的大量乳酸^[41]、西方蜜蜂后肠的糖发酵菌 *G. apicola* 和乳酸杆菌 *Lactobacillus* sp. 产生大量的短链脂肪酸均能降低肠道的 pH 值。西方蜜蜂后肠中的共生菌 *Snodgrassella alvi* 还能利用这些脂肪酸和 O₂ 进行能量代谢，维持肠道的低氧状态。肠道环境的低氧和低 pH 有利于其他益生菌的生长^[42]。此外，在白蚁的肠道中，后肠室的比表面积较大，导致肠壁流入的 O₂ 量很大，但肠道共生菌的 O₂ 消耗利于维持肠道内容物的低氧状态，降低了肠道的氧化还原电位，保证甲烷生成和乙酸生成作用的顺利进行^[43]。共生菌对宿主肠道环境的影响意义远不止此，因为中后肠的缺氧环境对某些复杂大分子的消化具有特殊意义。

1.4 影响宿主肠道的形成

共生菌能调控宿主围食膜合成相关基因的表达，影响宿主肠道围食膜的形成。利用抗生素去除共生菌后，家蚕 (*Bombyx mori*) 的围食膜表面变得粗糙和疏松，通透性显著增加，与围食膜合成相关的基

因表达明显下调^[44]。同样,利用抗生素去除共生菌后,科鲁兹按蚊(*Anopheles coluzzii*)的围食膜碎片化,与围食膜合成相关的基因表达下调,尤其是相关酶的表达量下调或延迟表达^[45]。此外,利用抗生素去除共生菌后,斯氏按蚊(*Anopheles stephensi*)的围食膜碎片化,而且与围食膜合成相关的基因表达明显下调。回接 *Enterobacter* sp. 后,围食膜结构恢复正常^[46]。

1.5 对宿主营养代谢的调控

共生菌可以影响宿主的营养代谢,目前的研究集中在宿主的分解代谢。肠道共生菌可以利用自身产生的短链脂肪酸等代谢物与宿主进行信息交流^[47]。肠道的内分泌细胞上特定的G蛋白偶联受体识别短链脂肪酸后,会分泌Tk等肽类物质,调节肠道乃至全身的脂质和糖类代谢,维持内环境稳定^[48]。在黑腹果蝇中,IMD通路基因沉默降低了Tk基因的转录水平,导致肠壁细胞中脂滴的积累。用微生物发酵产生的乙酸盐饲喂无菌果蝇后,与G蛋白偶联受体作用相似的肽聚糖识别蛋白可以识别乙酸,并调控IMD通路信号传导水平上升,使肠壁细胞脂质代谢恢复正常^[49]。胞内共生菌 *Wolbachia* 会调控黑腹果蝇 *sirt-4* 基因的表达,进而影响宿主谷氨酸脱氢酶(葡萄糖代谢中的关键酶)的表达,影响宿主糖类代谢^[50]。事实上在体内很难研究共生菌与糖类、脂类代谢等生物过程的关系,体外细胞系(cell lines)为研究这些生物过程提供了新的机遇。例如,通过建立蚊子 *Aedes fluviatilis* 的胚胎细胞系(含菌和无菌)并对其进行功能表征发现, *Wolbachia* 能调控宿主细胞能源物质的动员,进而影响宿主的脂质、蛋白质和糖类代谢^[51]。

2 共生体系联合代谢

2.1 共生菌群落代谢

共生菌群落代谢生成营养素的速率远高于单一共生菌,一些代谢过程往往需要群落里不同菌群的分工合作。通过快速移除代谢产物,可将某些吸热生化反应转变成放热反应,从而最大程度降低共生菌群落的能量消耗^[52]。正如前面所述,乳酸杆菌产生的乳酸是醋酸杆菌生产乙偶姻的底物,酵母菌产生的乙醇是醋酸杆菌生产乙酸的底物。共生菌

的代谢组学和基因组学分析进一步证实,胞内共生菌之间存在营养共生的现象^[53]。基因组学分析显示,烟粉虱中的共生菌 *Hamiltonella* 可以完成共生菌 *Portiera* 合成某些必需氨基酸的缺失步骤^[54]。在沫蝉(*Clastoptera proteus*)中,利用同位素标记法和代谢建模发现,它的一个共生菌群(*Sulcia*等)主要对葡萄糖进行糖酵解,产生的丙酮酸和乳酸被第二个菌群(*Zinderia*等)进行氧化磷酸化产生能量^[55]。共生菌群落间,除了代谢物传递外,还能在基因水平实现信息交流。基因组学分析显示,豌豆蚜中的共生菌 *Erwinia* 补充了 *Buchnera* 合成维生素的缺失步骤,这个基因是从共生菌 *Sodalis* 水平传递过来的,这些基因随后转移到 *Hamiltonella* 中^[56]。基因的水平传递在共生菌群的进化中发挥重要作用,可以增强共生菌的适应能力或缓解内共生菌基因组退化带来的不利影响^[57]。此外,共生菌间还存在代谢的相互调控,如代谢组建模和碳原子同位素标记发现,在豌豆蚜-*Buchnera*-*Hamiltonella* 共生体系中, *Hamiltonella* 可以促进 *Buchnera* 合成更多的组氨酸^[58]。

2.2 共生菌与宿主的联合代谢

昆虫共生菌与宿主通过共享某些代谢途径,共同合成必需的营养素。豌豆蚜中的共生菌 *B. aphidicola*、烟粉虱中的共生菌 *Portiera*、*Hamiltonella* 和柑橘粉蚧(*Planococcus citri*)中的共生菌 *Tremblaya*、*Moranella* 均丢失了编码合成支链氨基酸末端转氨酶的基因(*ilvE*)。从转录组和代谢组数据推测,相应的生化反应由昆虫宿主产生的等效酶来催化完成^[59]。共生菌失去关键的生物合成的步骤可能对宿主有益,因为它有助于宿主对营养素生产和共生菌生长的控制^[60]。反之,有些昆虫生物合成必需氨基酸的基因来自于共生菌的水平传递。在柑橘粉蚧中,至少有22个表达基因从共生菌 *Tremblaya princeps* 转移至粉蚧基因组后,使宿主具有了合成必需氨基酸的能力^[61]。

3 共生菌营养素的转运模式

目前研究较多的是昆虫胞内共生菌营养素的转运方式。胞内共生菌产生的营养素需要跨多层膜才能传递给宿主,包括共生菌细胞膜、宿主产生的包

裹共生菌的菌胞体膜 (symbiosomal membrane) 和宿主细胞膜^[62]。菌胞体膜可以让必需营养素、代谢物和生物合成中间体选择性地通过^[63]。共生菌产生的特异性转运蛋白参与营养素跨共生菌细胞膜的转运。豌豆蚜共生菌 *B. aphidicola* 有内、外两层细胞膜, 两层膜上均分布有共生菌产生的特异性转运蛋白, 这些转运蛋白参与宿主与共生菌之间的营养素转运^[64]。

实际上, 大多胞内共生菌的基因组缺失了编码特异性转运蛋白的基因, 特别是在共生菌过量生产宿主所需营养素的共生体系中明显缺失, 而宿主有丰富的编码特异性转运蛋白的基因^[65]。共生菌产生的营养素可以正常传递给宿主, 说明宿主产生的特异性转运蛋白最少参与了宿主细胞膜和菌胞体膜的营养素运输^[66], 但相关的直接例证较少。通过基因表达、蛋白结构预测和免疫组学, 在豌豆蚜中的 *B. aphidicola* 的菌胞体膜上发现了一种宿主表达的转运蛋白 ApNEAAT1, 该蛋白在非洲爪蟾 (*Xenopus laevis*) 卵母细胞中异源表达后, 可以介导丝氨酸、脯氨酸、半胱氨酸、丙氨酸、甘氨酸等偶极氨基酸 (dipolar amino acids) 的转运^[63]。

当然, 也存在着一些特殊的营养素转运途径。豌豆蚜的胞内共生菌 *B. aphidicola* 表面均匀分布着数百个鞭毛基体, 而 *B. aphidicola* 基因组不编码鞭毛丝和运动蛋白, 因此这些鞭毛不具有运动功能。这些鞭毛基体属 III 型分泌系统。在各种致病菌和共生菌中, III 型分泌系统介导蛋白质从共生菌到真核细胞的选择性转移^[64], 据此推测 *B. aphidicola* 通过这些鞭毛选择性转运蛋白质和其他小分子。

4 宿主对共生菌营养代谢的调控

事实上, 昆虫的营养需求在整个生命过程中不断发生变化, 以满足其生长和繁殖等特定阶段的需求, 宿主可以通过调控共生菌营养素的生产和转运以适应自身的需要^[67]。

4.1 宿主对营养生产的调控

宿主可以通过控制共生菌的空间分布和群落组成调控共生营养素的生成。白蚁可以通过控制后肠共生菌的空间分布来产生高营养价值的乙酸。乙酸生成作用和甲烷生成作用都依赖于 H_2 对 CO_2 的还

原作用, 高浓度的 H_2 利于两种生成作用的进行。尽管甲烷生成具有热力学优势, 但产甲烷的共生菌被宿主限制在 H_2 浓度较低的肠壁内, 限制了甲烷的生成, 从而保证肠道内乙酸生成作用的优势^[43]。宿主对营养相关共生菌丰度的调控更为常见。豌豆蚜中的 *B. aphidicola*^[68] 和玉米象 (*Sitophilus zeamais*) 中 *Sodalis pierantonius*^[69] 的丰度随着宿主的发育不断变化。从卵到若虫的发育过程中, 烟粉虱中提供必需氨基酸的共生菌 *Portiera* 的丰度逐渐上升, 以满足宿主逐渐增加的营养需求^[70]。此外, 伴随着宿主生存条件尤其是食物条件的变化, 共生菌的丰度也会发生变化, 如随着寄主植物必需氨基酸浓度的增加, 烟粉虱中的 *Portiera* 丰度下降^[71]。

宿主的免疫系统可以控制含菌细胞的数量和大小, 直接影响共生菌的丰度。转录组分析发现, 当食物中缺乏酪氨酸和苯丙氨酸时, 豌豆蚜体内参与细胞增殖、控制细胞大小的基因 (如 *ACYPI005644*、*ACYPI004569*) 表达上调, 含菌细胞数量增加、体积变大, 共生菌丰度也随之增加^[72]。宿主也可通过免疫系统调控其他兼性竞争性共生菌的生长或病毒的感染情况, 间接调控特定共生菌的丰度。通过荧光定量 PCR 分析发现, 豌豆蚜内的 *Rickettsia* 能抑制 *B. aphidicola* 的生长^[73]。利用荧光原位杂交技术发现, 感染番茄黄化曲叶病毒后, *Rickettsia* 能影响烟粉虱体内共生菌 *Portiera* 的生长^[74]。

对于胞内共生菌, 昆虫宿主可以通过菌胞体膜与溶酶体的融合或通过诱导内共生菌基因组编码的噬菌体来裂解共生菌。基因组分析发现, 温带臭虫 (*Cimex lectularius*) 中的 *Wolbachia* 含有多个完整的噬菌体基因组, 噬菌体进入溶菌周期, 就会裂解共生菌, 释放维生素等营养素^[75]。昆虫宿主可从活的共生菌或从裂解的共生菌获取 B 族维生素, 两种途径的相对重要性因维生素的种类和昆虫的营养需求而异, 并受宿主食物条件和发育阶段的影响^[2]。

此外, 昆虫宿主可以通过调控氨基酸合成前体的供给量或产物浓度调控共生菌营养素的生物合成^[67]。胞内共生菌的生理代谢趋向简单, 某些生理代谢转移到昆虫宿主后, 共生菌无需通过负反馈循环调节代谢水平, 降低了代谢成本^[2]。豌豆蚜含菌细胞的分离培养和蛋白质组学分析发现, 宿主可以

通过移除底物或富集产物浓度来负反馈调节共生菌 *B. aphidicola* 必需氨基酸合成的通量。豌豆蚜通过谷氨酰胺转运蛋白 (ApGLNT1) 调控氨基酸合成前体的供给量, 控制 *B. aphidicola* 必需氨基酸的合成量。一些宿主的基因, 如将氨转化为谷氨酸 (GS-GOGAT 循环) 相关的基因、*B. aphidicola* 必需氨基酸合成补偿基因和将非必需氨基酸转运到含菌细胞的基因, 可能是豌豆蚜调节共生菌营养素合成的关键基因^[67]。

4.2 宿主对营养素转运的调控

除了通过表达特异性转运蛋白来调控营养素的转运外, 宿主调控营养素跨膜转运的另一种机制可能是: 宿主产生的抗菌肽会改变共生菌细胞膜的通透性, 允许营养素的非特异性转移。抗菌肽仅作用于共生菌细胞膜, 而不会作用于菌胞体膜。菌胞体膜包围在胞内共生菌外, 通常与共生菌细胞膜紧密并列, 使得共生菌胞外的有效空间非常小, 这样被宿主修饰后的共生菌产生的营养素只会部分流出细胞, 并会立即被菌胞体膜内宿主编码的特异性转运蛋白转运到宿主的细胞质中^[62]。尽管该假说尚未在昆虫共生体系得到直接验证, 但在豆科植物-根瘤菌共生体系中, 豆科植物产生的富含半胱氨酸的多肽诱导根瘤菌的细胞膜和菌胞体膜的修饰, 可以促进植物细胞和根瘤菌之间的营养交换^[76]。

5 共生体系基于营养关系的协同进化

在长期的进化过程中, 许多单食性昆虫通过与共生菌建立营养联系来改善营养摄入不足的状态^[67]。如在许多昆虫谱系中, 胞内共生菌逐渐演化出为昆虫宿主提供必需营养素的功能。这种共生关系起因于宿主的营养需求, 而宿主的持续进化可以促进益生菌在世代间的传递, 或者更好地维护、支持和控制共生关系, 实现昆虫与共生菌的协同进化^[77]。在开放的共生体系中 (昆虫-胞外共生菌或体外共生菌), 宿主可以从环境中获得具有营养功能的共生菌, 在进化过程中, 宿主相应的功能基因退化, 或通过基因的水平传递获得相应的功能基因而进化。同样地, 共生菌之间可以通过噬菌体介导的基因水平传递而进化。在封闭的共生体系中 (昆虫-专性内共生菌), 共生菌主要是通过基因缺失和基因组退

化来进化, 宿主通过代谢补偿维持两者的共生关系, 或用新的共生菌代替这些过度退化的共生菌。在混合系统中 (昆虫-兼性内共生菌), 共生菌大多无性繁殖, 不利于基因的重组, 但宿主可以获得新的共生菌, 共生菌之间也可以通过基因的水平传递获得新的基因^[57]。

胞内共生菌与昆虫代谢途径的共享是昆虫与共生菌协同进化的直接证据。在豌豆蚜中, 胞内共生菌 *B. aphidicola* 依赖宿主合成的非必需氨基酸, 而宿主依赖 *B. aphidicola* 合成的必需氨基酸^[67]。协同进化起因于共生菌基因组的退化, 但它们保留了与昆虫宿主营养需求有关的基因, 如豌豆蚜的 *B. aphidicola* 退化的基因组保留了合成宿主必需氨基酸的基因。由于共生菌为昆虫提供必需的营养素, 昆虫就必须对共生菌退化的功能进行补偿, 而共生菌基因组的持续退化迫使宿主不断地适应进化^[78]。基因组学分析发现, 一种蝉 (*Diceroprocta semicincta*) 的内共生菌 *Candidatus Hodgkinia cicadicola* 缺失了几个参与 tRNA 加工的关键基因, 但相关的 tRNA 仍然得到了加工和修饰, 据此推测, 宿主补偿了共生菌缺失的功能和基因^[79]。此外, 在烟粉虱中, *PanBC* 基因从共生菌 *Portiera* 传递给烟粉虱, 而 B 族维生素的合成需要 *PanBC* 基因和 *Portiera* 的协同合作^[80]。

6 小结和展望

在许多昆虫与共生菌共生体系中, 已明确共生菌可以通过提供营养素及其代谢中间物、消化酶等与宿主建立营养关系。宿主通过控制共生菌的空间分布、群落组成、细胞裂解、特异性转运蛋白的表达等调控共生菌营养素的生成和转运。两者间的营养功能互补成为共生体系协同进化的动力。然而, 目前缺乏共生菌与宿主之间营养素转运通量的研究, 尚未系统性地明确营养素转运的调节机制和细胞结构基础^[65]。共生菌代谢为昆虫宿主营养需求而进化适应的程度 (如基因退化程度) 及其调控机制也还需要进一步研究。

基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学、显微技术和建模技术的发展为解决这些问题提供了机遇^[81]。可以从基因组和转录组信息中推断出某类共生菌、共生菌群落及其昆虫宿主代谢的遗传基础。

基因组学、转录组学、蛋白质组学和建模技术的联用有助于揭示共生菌与宿主之间营养素转运的分子基础,包括宿主对共生菌基因组退化的补偿方式^[65]。内共生菌培养方式的创新(昆虫细胞系和无菌培养基)和基因工程的应用也为研究内共生菌的传播途径和营养功能提供了机遇^[82]。精细的代谢模型工具、高灵敏度的微量样品代谢物分析方法以及可以对共生菌种类和代谢功能进行精确空间定位的显微技术,提高了共生体系代谢物流定性和定量分析的水平。代谢定量模型为未来的实验研究提供了精确的预测,并为分析共生体代谢功能网络的组织提供了机会^[83]。

昆虫共生菌能产生多种生物活性物质,如消化酶和功能性营养素等,因此可被用于合成氨基酸、维生素、乳酸、抗菌化合物,生产生物燃料和可再生化学品,处理污水和修复生态以及控制农业害虫^[84]。由于昆虫的种类、栖境、食性等方面具有多样性,受此影响,昆虫肠道共生菌菌落的组成也复杂多变,使其成为各种生物活性物质的丰富来源。共生菌培养和基因技术的发展大大提高了从复杂的共生菌群落中筛选生物工程菌的效率。昆虫共生菌各种功能及其机制的深入研究,有助于进一步提高这些生物活性物质的应用价值。

参考文献

- [1] 王争艳,何梦婷,鲁玉杰. 共生微生物对昆虫化学通讯的影响[J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (6): 1240-1248.
Wang ZY, He MT, Lu YJ. Influence of microbial symbionts on chemical communication in insects [J]. Chin J Appl Entomol, 2020, 57 (6): 1240-1248.
- [2] Ankrah NYD, Douglas AE. Nutrient factories: metabolic function of beneficial microorganisms associated with insects [J]. Environ Microbiol, 2018, 20 (6): 2002-2011.
- [3] Douglas AE. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms [J]. Annu Rev Entomol, 2015, 60: 17-34.
- [4] Douglas AE, Minto LB, Wilkinson TL. Quantifying nutrient production by the microbial symbionts in an aphid [J]. J Exp Biol, 2001, 204 (pt 2): 349-358.
- [5] Russell CW, Bouvaine S, Newell PD, et al. Shared metabolic pathways in a coevolved insect-bacterial symbiosis [J]. Appl Environ Microbiol, 2013, 79 (19): 6117-6123.
- [6] Shigenobu S, Watanabe H, Hattori M, et al. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS [J]. Nature, 2000, 407 (6800): 81-86.
- [7] Calle-Espinosa J, Ponce-De-leon M, Santos-Garcia D, et al. Nature lessons: the whitefly bacterial endosymbiont is a minimal amino acid factory with unusual energetics [J]. J Theor Biol, 2016, 407: 303-317.
- [8] Ohbayashi T, Futahashi R, Terashima M, et al. Comparative cytology, physiology and transcriptomics of *Burkholderia insecticola* in symbiosis with the bean bug *Riptortus pedestris* and in culture [J]. Isme J, 2019, 13 (6): 1469-1483.
- [9] Wang SC, Wang LY, Fan X, et al. An insight into diversity and functionalities of gut microbiota in insects [J]. Curr Microbiol, 2020, 77 (9): 1976-1986.
- [10] Wang YB, Ren FR, Yao YL, et al. Intracellular symbionts drive sex ratio in the whitefly by facilitating fertilization and provisioning of B vitamins [J]. Isme J, 2020, 14 (12): 2923-2935.
- [11] Santos-Garcia D, Juravel K, Freilich S, et al. To B or not to B: comparative genomics suggests *Arsenophonus* as a source of B vitamins in whiteflies [J]. Front Microbiol, 2018, 9: 2254.
- [12] Ju JF, Bing XL, Zhao DS, et al. *Wolbachia* supplement biotin and riboflavin to enhance reproduction in planthoppers [J]. Isme J, 2020, 14 (3): 676-687.
- [13] Mankowski ME, Morrell JJ, Lebow PK. Effects on brood development in the carpenter ant *Camponotus vicinus* Mayr after exposure to the yeast associate *Schwanniomyces polymorphus* kloecker [J]. Insects, 2021, 12 (6): 520.
- [14] Nasir H, Noda H. Yeast-like *Symbiotes* as a sterol source in anobiid beetles (Coleoptera, Anobiidae): possible metabolic pathways from fungal sterols to 7-dehydrocholesterol [J]. Arch Insect Biochem Physiol, 2003, 52 (4): 175-182.
- [15] Vicente CSL, Mondal SI, Akter A, et al. Genome analysis of new *Blattabacterium* spp. obligatory endosymbionts of *Periplaneta fuliginosa* and *P. Japonica* [J]. PLoS One, 2018, 13 (7): e0200512.
- [16] Macdonald SJ, Lin GG, Russell CW, et al. The central role of the host cell in symbiotic nitrogen metabolism [J]. Proc Biol Sci, 2012, 279 (1740): 2965-2973.

- [17] Blow F, Gioti A, Goodhead IB, et al. Functional genomics of a symbiotic community : shared traits in the olive fruit fly gut microbiota [J] . *Genome Biol Evol*, 2020, 12 (2) : 3778-3791.
- [18] Dillon RJ, Dillon VM. The gut bacteria of insects : nonpathogenic interactions [J] . *Annu Rev Entomol*, 2004, 49 (1) : 71-92.
- [19] Zhou J, Duan J, Gao MK, et al. Diversity, roles, and biotechnological applications of symbiotic microorganisms in the gut of termite [J] . *Curr Microbiol*, 2019, 76 (6) : 755-761.
- [20] Meuti ME, Jones SC, Curtis PS. ¹⁵N discrimination and the sensitivity of nitrogen fixation to changes in dietary nitrogen in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera : Rhinotermitidae) [J] . *Environ Entomol*, 2010, 39 (6) : 1810-1815.
- [21] Aharon Y, Pasternak Z, Ben Yosef M, et al. Phylogenetic, metabolic, and taxonomic diversities shape Mediterranean fruit fly microbiotas during ontogeny [J] . *Appl Environ Microbiol*, 2013, 79 (1) : 303-313.
- [22] Bansal R, Hulbert S, Schemerhorn B, et al. Hessian fly-associated bacteria : transmission, essentiality, and composition [J] . *PLoS One*, 2011, 6 (8) : e23170.
- [23] Morales-Jiménez J, Zúñiga G, Villa-Tanaca L, et al. Bacterial community and nitrogen fixation in the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera : Curculionidae : Scolytinae) [J] . *Microb Ecol*, 2009, 58 (4) : 879-891.
- [24] Vilecinskis A, Schwabe M, Brinkrolf K, et al. Larvae of the clothing moth *Tineola bisselliella* maintain gut bacteria that secrete enzyme cocktails to facilitate the digestion of keratin [J] . *Microorganisms*, 2020, 8 (9) : 1415.
- [25] Pavlidi N, Gioti A, Wybouw N, et al. Transcriptomic responses of the olive fruit fly *Bactrocera oleae* and its symbiont *Candidatus Erwinia dacicola* to olive feeding [J] . *Sci Rep*, 2017, 7 : 42633.
- [26] Calderón-Cortés N, Quesada M, Watanabe H, et al. Endogenous plant cell wall digestion : a key mechanism in insect evolution [J] . *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2012, 43 (1) : 45-71.
- [27] Wertz JT, Béchade B. Symbiont-mediated degradation of dietary carbon sources in social herbivorous insects [J] . *Adv Insect Physiol*, 2020, 58 : 63-109.
- [28] Lievens B, Hallsworth JE, Pozo MI, et al. Microbiology of sugar-rich environments : diversity, ecology and system constraints [J] . *Environ Microbiol*, 2015, 17 (2) : 278-298.
- [29] Becher PG, Flick G, Rozpędowska E, et al. Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development [J] . *Funct Ecol*, 2012, 26 (4) : 822-828.
- [30] Fischer CN, Trautman EP, Crawford JM, et al. Metabolite exchange between microbiome members produces compounds that influence *Drosophila* behavior [J] . *eLife*, 2017, 6 : e18855.
- [31] Farine JP, Habbachi W, Cortot J, et al. Maternally-transmitted microbiota affects odor emission and preference in *Drosophila* larva [J] . *Sci Rep*, 2017, 7 (1) : 6062.
- [32] Zheng H, Nishida A, Kwong WK, et al. Metabolism of toxic sugars by strains of the bee gut symbiont *Gilliamella apicola* [J] . *mBio*, 2016, 7 (6) : e01326-16.
- [33] Lee FJ, Rusch DB, Stewart FJ, et al. Saccharide breakdown and fermentation by the honey bee gut microbiome [J] . *Environ Microbiol*, 2015, 17 (3) : 796-815.
- [34] Berasategui A, Shukla S, Salem H, et al. Potential applications of insect symbionts in biotechnology [J] . *Appl Microbiol Biotechnol*, 2016, 100 (4) : 1567-1577.
- [35] Rajeswari G, Jacob S, Chandel AK, et al. Unlocking the potential of insect and ruminant host symbionts for recycling of lignocellulosic carbon with a biorefinery approach : a review [J] . *Microb Cell Fact*, 2021, 20 (1) : 107.
- [36] Kamsani N, Salleh MM, Yahya A, et al. Production of lignocellulolytic enzymes by microorganisms isolated from *Bulbitermes* sp. termite gut in solid-state fermentation [J] . *Waste Biomass Valorization*, 2016, 7 (2) : 357-371.
- [37] Ali SS, Wu J, Xie RR, et al. Screening and characterizing of xylanolytic and xylose-fermenting yeasts isolated from the wood-feeding termite, *Reticulitermes chinensis* [J] . *PLoS One*, 2017, 12 (7) : e0181141.
- [38] Ayeronfe F, Kassim A, Hung P, et al. Production of ligninolytic enzymes by *Coptotermes curvignathus* gut bacteria [J] . *Environ Clim Technol*, 2019, 23 (1) : 111-121.
- [39] Javadzadeh SG, Asoodeh A. A novel textile dye degrading extracellular laccase from symbiotic bacterium of *Bacillus* sp. CF96 isolated from gut termite (*Anacanthotermes*) [J] . *Int J Biol Macromol*, 2020, 145 : 355-363.
- [40] Zeitouni NE, Chotikatum S, von Köckritz-Blickwede M, et al. The impact of hypoxia on intestinal epithelial cell functions : consequences for invasion by bacterial pathogens [J] . *Mol Cell Pediatr*, 2016, 3 (1) : 14.

- [41] Palmer-Young EC, Raffel TR, McFrederick QS. pH-mediated inhibition of a bumble bee parasite by an intestinal symbiont [J] . bioRxiv, 2018. DOI : 10. 1101/336347.
- [42] Zheng H, Powell JE, Steele MI, et al. Honeybee gut microbiota promotes host weight gain via bacterial metabolism and hormonal signaling [J] . PNAS, 2017, 114 (18) : 4775-4780.
- [43] Brune A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts [J] . Nat Rev Microbiol, 2014, 12 (3) : 168-180.
- [44] Zha XL, Wang H, Sun W, et al. Characteristics of the peritrophic matrix of the silkworm, *Bombyx mori* and factors influencing its formation [J] . Insects, 2021, 12 (6) : 516.
- [45] Rodgers FH, Gendrin M, Wyrer CAS, et al. Microbiota-induced peritrophic matrix regulates midgut homeostasis and prevents systemic infection of malaria vector mosquitoes [J] . PLoS Pathog, 2017, 13 (5) : e1006391.
- [46] Song XM, Wang MF, Dong L, et al. PGRP-LD mediates *A. stephensi* vector competency by regulating homeostasis of microbiota-induced peritrophic matrix synthesis [J] . PLoS Pathog, 2018, 14 (2) : e1006899.
- [47] Koh A, De Vadder F, Kovatcheva-Datchary P, et al. From dietary fiber to host physiology : short-chain fatty acids as key bacterial metabolites [J] . Cell, 2016, 165 (6) : 1332-1345.
- [48] Miyamoto J, Hasegawa S, Kasubuchi M, et al. Nutritional signaling via free fatty acid receptors [J] . Int J Mol Sci, 2016, 17 (4) : 450.
- [49] Kamareddine L, Robins WP, Berkey CD, et al. The *Drosophila* immune deficiency pathway modulates enteroendocrine function and host metabolism [J] . Cell Metab, 2018, 28 (3) : 449-462. e5.
- [50] Carneiro Dutra HL, Deehan MA, Frydman H. *Wolbachia* and Sirtuin-4 interaction is associated with alterations in host glucose metabolism and bacterial titer [J] . PLoS Pathog, 2020, 16 (10) : e1008996.
- [51] Conceição CC, da Silva JN, Arcanjo A, et al. *Aedes fluviatilis* cell lines as new tools to study metabolic and immune interactions in mosquito-*Wolbachia* symbiosis [J] . Sci Rep, 2021, 11 : 19202.
- [52] Morris BEL, Henneberger R, Huber H, et al. Microbial syntrophy : interaction for the common good [J] . FEMS Microbiol Rev, 2013, 37 (3) : 384-406.
- [53] Douglas AE. How multi-partner endosymbioses function [J] . Nat Rev Microbiol, 2016, 14 (12) : 731-743.
- [54] Rao Q, Rollat-Farnier PA, Zhu DT, et al. Genome reduction and potential metabolic complementation of the dual endosymbionts in the whitefly *Bemisia tabaci* [J] . BMC Genomics, 2015, 16 : 226.
- [55] Ankrah NYD, Wilkes RA, Zhang FQ, et al. Syntrophic splitting of central carbon metabolism in host cells bearing functionally different symbiotic bacteria [J] . Isme J, 2020, 14 (8) : 1982-1993.
- [56] Manzano-Marin A, DAćier AC, Clamens AL, et al. Serial horizontal transfer of vitamin-biosynthetic genes enables the establishment of new nutritional symbionts in aphids' di-symbiotic systems [J] . Isme J, 2020, 14 (1) : 259-273.
- [57] Perreau J, Moran NA. Genetic innovations in animal-microbe symbioses [J] . Nat Rev Genet, 2021. DOI: 10.1038/s41576-021-00395-z.
- [58] Blow F, Ankrah NYD, Clark N, et al. Impact of facultative bacteria on the metabolic function of an obligate insect-bacterial symbiosis [J] . mBio, 2020, 11 (4) : e00402-20.
- [59] Luan JB, Chen W, Hasegawa DK, et al. Metabolic coevolution in the bacterial symbiosis of whiteflies and related plant sap-feeding insects [J] . Genome Biol Evol, 2015, 7 (9) : 2635-2647.
- [60] Otero-Bravo A, Sabree ZL. Multiple concurrent and convergent stages of genome reduction in bacterial symbionts across a stink bug family [J] . Sci Rep, 2021, 11 (1) : 7731.
- [61] Husnik F, Nikoh N, Koga R, et al. Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis [J] . Cell, 2013, 153 (7) : 1567-1578.
- [62] Mergaert P, Kikuchi Y, Shigenobu S, et al. Metabolic integration of bacterial endosymbionts through antimicrobial peptides [J] . Trends Microbiol, 2017, 25 (9) : 703-712.
- [63] Feng HL, Edwards N, Anderson CMH, et al. Trading amino acids at the aphid-*Buchnera* symbiotic interface [J] . PNAS, 2019, 116 (32) : 16003-16011.
- [64] Poliakov A, Russell CW, Ponnala L, et al. Large-scale label-free quantitative proteomics of the pea aphid-*Buchnera* symbiosis [J] . Mol Cell Proteomics, 2011, 10 (6) : M110. 007039.
- [65] Douglas AE. Molecular dissection of nutrient exchange at the insect-microbial interface [J] . Curr Opin Insect Sci, 2014, 4 : 23-28.
- [66] Duncan RP, Husnik F, Van Leuven JT, et al. Dynamic recruitment

- of amino acid transporters to the insect/symbiont interface [J] .
Mol Ecol, 2014, 23 (6) : 1608-1623.
- [67] Skidmore IH, Hansen AK. The evolutionary development of plant-feeding insects and their nutritional endosymbionts [J] .
Insect Sci, 2017, 24 (6) : 910-928.
- [68] Simonet P, Duport G, Gaget K, et al. Direct flow cytometry measurements reveal a fine-tuning of symbiotic cell dynamics according to the host developmental needs in aphid symbiosis [J] .
Sci Rep, 2016, 6 : 19967.
- [69] Vigneron A, Masson F, Vallier A, et al. Insects recycle endosymbionts when the benefit is over [J] .
Curr Biol, 2014, 24 (19) : 2267-2273.
- [70] Luan JB, Shan HW, Isermann P, et al. Cellular and molecular remodelling of a host cell for vertical transmission of bacterial symbionts [J] .
Proc R Soc B, 2016, 283 (1833) : 20160580.
- [71] Liu YH, Shah MMR, Song Y, et al. Host plant affects symbiont abundance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera : Aleyrodidae) [J] .
Insects, 2020, 11 (8) : 501.
- [72] Colella S, Parisot N, Simonet P, et al. Bacteriocyte reprogramming to cope with nutritional stress in a phloem sap feeding hemipteran, the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* [J] .
Front Physiol, 2018, 9 : 1498.
- [73] Sakurai M, Koga R, Tsuchida T, et al. *Rickettsia* symbiont in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* : novel cellular tropism, effect on host fitness, and interaction with the essential symbiont *Buchnera* [J] .
Appl Environ Microbiol, 2005, 71 (7) : 4069-4075.
- [74] Kliot A, Cilia M, Czosnek H, et al. Implication of the bacterial endosymbiont *Rickettsia* spp. in interactions of the whitefly *Bemisia tabaci* with tomato yellow leaf curl virus [J] .
J Virol, 2014, 88 (10) : 5652-5660.
- [75] Hosokawa T, Koga R, Kikuchi Y, et al. *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist [J] .
PNAS, 2010, 107 (2) : 769-774.
- [76] Haag AF, Arnold MF, Myka KK, et al. Molecular insights into bacteroid development during *Rhizobium*-legume symbiosis [J] .
FEMS Microbiol Rev, 2013, 37 (3) : 364-383.
- [77] Moran NA, Bennett GM. The tiniest tiny genomes [J] .
Annu Rev Microbiol, 2014, 68 : 195-215.
- [78] Bennett GM, Moran NA. Heritable symbiosis : the advantages and perils of an evolutionary rabbit hole [J] .
PNAS, 2015, 112 (33) : 10169-10176.
- [79] van Leuven JT, Mao M, Xing DD, et al. Cicada endosymbionts have tRNAs that are correctly processed despite having genomes that do not encode all of the tRNA processing machinery [J] .
mBio, 2019, 10 (3) : e01950-18.
- [80] Ren FR, Sun X, Wang TY, et al. Pantothenate mediates the coordination of whitefly and symbiont fitness [J] .
Isme J, 2021, 15 (6) : 1655-1667.
- [81] Douglas AE. Omics and the metabolic function of insect-microbial symbioses [J] .
Curr Opin Insect Sci, 2018, 29 : 1-6.
- [82] Masson F, Lemaitre B. Growing ungrowable bacteria : overview and perspectives on insect symbiont culturability [J] .
Microbiol Mol Biol Rev, 2020, 84 (4) : e00089-20.
- [83] Ankrah NYD, Luan JB, Douglas AE. Cooperative metabolism in a three-partner insect-bacterial symbiosis revealed by metabolic modeling [J] .
J Bacteriol, 2017, 199 (15) : e00872-e00816.
- [84] Banerjee S, Maiti TK, Roy RN. Enzyme producing insect gut microbes : an unexplored biotechnological aspect [J] .
Crit Rev Biotechnol, 2021. DOI: 10.1080/07388551. 2021. 1942777.

(责任编辑 朱琳峰)