



褐飞虱体内共生菌多样性研究进展

申屠旭萍[#], 史嘉腾[#], 宋 阳, 俞晓平^{*}

(中国计量大学生命科学学院, 浙江省生物计量及检验检疫技术重点实验室, 杭州 310018)

摘要: 褐飞虱体内存在大量的共生菌, 这些共生菌不但具有种类多样性, 同时在对寄主的功能上也存在多样性。目前利用分子生物学手段以及高通量测序技术鉴定得到的测序丰度大于 0.1% 的共生真菌和共生细菌种类分属 19 和 53 个不同的属。由于技术的局限性和共生菌难以离体培养的特性, 仍有相当部分共生菌分类地位尚未明确。共生菌在褐飞虱的生长、发育、繁殖、营养代谢、抗性变异以及免疫功能等生命活动中起着至关重要的作用, 种类丰富的共生菌发挥着不同的功能。共生真菌主要参与固醇类物质和必需氨基酸的合成, 而共生细菌则主要参与维生素的合成。共生菌在褐飞虱致害性变异、抗药性发展以及对宿主的繁殖等方面也都产生了重要的影响, 但是具体的分子机制尚未明确。本文针对褐飞虱体内共生菌多样性研究概况进行综述, 并对今后的研究侧重点提出了建议, 后续研究可以聚焦于: (1) 共生菌种类的鉴定; (2) 特定、单一种类共生菌的功能; (3) 共生菌在褐飞虱体内各组织间的扩散途径、扩散种类和调控机制; (4) 以共生菌为靶标进行褐飞虱的防治等。

关键词: 褐飞虱; 共生菌; 种类多样性; 功能分析; 分类地位; 生物防治

中图分类号: Q965.8 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2021)08-0998-11

Research advances in the diversity of symbionts in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae)

SHENTU Xu-Ping[#], SHI Jia-Teng[#], SONG Yang, YU Xiao-Ping^{*} (Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: There are a large number of symbionts in the brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens*, and these symbionts exhibit the diversity not only in their species but also in their functions on hosts. Up to now, 19 and 53 genera of symbiotic fungi and bacteria (sequencing abundance >0.1%), respectively, have been identified by using molecular biological methods and high-throughput sequencing technology, but plenty of symbionts remain unknown in taxonomic status due to technical limitations and their unculturable characteristics. Symbionts play vital roles in the life activities of BPH including the growth, development, reproduction, nutritional metabolism, resistance variation and immune function, and various symbionts have different functions. The symbiotic fungi are mainly involved in the synthesis of sterols and essential amino acids, while the symbiotic bacteria mainly take part in the synthesis of vitamins. The symbionts have important influence on the virulence variation, the development of high resistance to insecticides and the reproduction of host BPH, but the molecular mechanisms have not yet

基金项目: 国家自然科学基金项目(31401793, 3164001); 浙江省重点研发项目(2017C32006, 2018C02030, 2019C02015)

作者简介: 申屠旭萍, 女, 1974 年 11 月生, 浙江东阳人, 教授, 研究方向为生物防治和生物制药, E-mail: stxp@cjl.u.edu.cn; 史嘉腾, 男, 1996 年 4 月生, 浙江宁波人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫-共生菌互作, E-mail: a347638954@qq.com

[#] 共同第一作者 Authors with equal contribution

^{*} 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yxp@cjl.u.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-12-23; 接受日期 Accepted: 2021-02-05

been clarified. In this article we reviewed the diversity of symbionts of BPH and prospected the focal points of future research including the species identification of symbionts of BPH, the functional studies of specific and single species of symbionts, the diffusion pathway, diffusion species and regulatory mechanism of symbionts in different tissues of BPH, and the control of BPH using symbionts as targets.

Key words: *Nilaparvata lugens*; symbionts; species diversity; functional analysis; taxonomic status; biocontrol

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 属半翅目 (Hemiptera) 飞虱科 (Delphacidae), 是一种只以水稻或野生稻韧皮部汁液为食的远距离迁飞性害虫 (Xue *et al.*, 2013)。目前, 褐飞虱作为亚洲稻区最主要的害虫之一 (程家安和祝增荣, 2017), 其防治仍然主要依赖于喷施化学农药和种植抗性水稻品种。化学农药能有效控制褐飞虱的发生, 但长期以来大量、单一和频繁地使用化学杀虫剂, 不仅严重污染了环境, 同时也不可避免地造成了褐飞虱对化学杀虫剂产生抗药性。水稻抗虫品种由于其良好的生态效应而备受推崇, 但褐飞虱在与水稻抗虫品种相互作用的过程中, 其致害性发生了变异, 致使推广的抗虫品种逐渐丧失其原有的抗性 (Lu *et al.*, 2004; 陈峰等, 2009)。

共生菌在昆虫漫长的进化史中扮演了举足轻重的角色, 被誉为昆虫特殊的“多功能器官” (Henry *et al.*, 2015; 杨义婷等, 2016)。与其他刺吸式昆虫相同, 褐飞虱体内也含有大量共生菌, 主要是以类酵母共生菌 (yeast-like symbiont, YLS) 为主的共生真菌以及杀雄菌属 *Arsenophonus* 和沃尔巴克氏体 *Wolbachia* 等为代表的共生细菌 (Tang *et al.*, 2010; 唐明等, 2014)。研究表明, 种类丰富的共生菌在功能上同样具有多样性, 共生菌在褐飞虱的生长、发育、繁殖、营养代谢和免疫等多方面起到至关重要作用 (徐红星等, 2014; Ju *et al.*, 2020)。另有研究证实, 褐飞虱的抗药性以及致害性的发展也与其体内种类繁多的共生菌有着密不可分的联系 (Lu *et al.*, 2004; 禹海鑫, 2013; 廖逊等, 2019)。褐飞虱内共生菌存在的部位主要为腹部脂肪体和肠道组织。近年来, 研究人员在卵巢、唾液腺以及产卵管附近也发现了共生菌的存在, 这为共生菌在褐飞虱不同组织之间的扩散机制及功能的研究提供了方向 (Zhang *et al.*, 2019)。目前褐飞虱共生菌种类多样性研究主要是采用分子生物学方法和高通量测序技术。本文综述了褐飞虱内共生菌的种类以及它们的功能, 期望为进一步阐明褐飞虱内共生菌与宿主间的关系提供参考和思路。

1 褐飞虱体内共生菌概况

1.1 褐飞虱体内共生真菌

早在 20 世纪 60 年代, Nasu (1963) 就从褐飞虱腹部脂肪体内分离到了一类酵母样的共生真菌即类酵母共生菌 (YLS), 并对其形态进行了描述。研究证实, 褐飞虱共生真菌并非由单一菌株组成, 随着分子生物学技术的发展以及高通量测序技术的推广应用, 褐飞虱肠道、脂肪体、卵巢等组织中越来越多的共生真菌种类被明确 (何林懋, 2018; 王天召等, 2019)。Noda 等 (1995) 首次采用 18S rDNA 序列作为目的序列, 对褐飞虱内共生真菌进行分离鉴定, 发现其与子囊菌亚门 (Ascomycotina) 核菌纲 (Pyrenomycetes) 麦角菌目 (Clavicipitales) 的金孢酵母菌 *Hypomyces chrysospermus* 亲缘关系最近。后续有关褐飞虱共生菌研究报道中为了突显 Noda 在这方面做的重大贡献, 也简称其为 Noda 菌。随后 Suh 等 (2001) 在其基础上将 YLS 与其他昆虫病原菌进行比较分析后认为 YLS 属于真子囊菌纲 (Euscomycetes) 肉座菌目 (Hypocreales) 麦角菌科 (Clavicipitaceae)。此外, 张珏锋等 (2009) 首次通过卵块分离培养的方法从褐飞虱卵中成功分离到了嗜盐梗孢酵母 *Sterigmatomyces halophilus* 和解脂亚罗酵母 *Yarrowia lipolytica* 两株类酵母共生菌, 而禹海鑫 (2013) 对褐飞虱腹部脂肪体转录组测序分析表明确实存在这两个属的真菌, 这也从侧面证实了褐飞虱类酵母共生菌可经卵垂直传递给下一代。目前, 在褐飞虱体内鉴定并报道的共生真菌 (测序丰度 > 0.1%) 已有 19 属 (表 1), 其中 Noda 菌、毕赤酵母属 *Pichia*、隐球酵母属 *Cryptococcus* sp.、假丝酵母属 *Candida* 和亚罗酵母属 *Yarrowia* 为褐飞虱体内的常见共生真菌。

1.2 褐飞虱体内共生细菌

相比于共生真菌, 褐飞虱共生细菌的研究起步较晚, 但随着近年来肠道微生物多样性研究的兴起, 褐飞虱肠道细菌的多样性研究陆续见报道。研究表

表 1 褐飞虱体内共生真菌(测序丰度 >0.1%)

Table 1 Symbiotic fungi in *Nilaparvata lugens* (sequencing abundance >0.1%)

物种 Species	鉴定方法 Identification methods	寄主定位 Host localization	参考文献 References
Noda *	18S rDNA 序列分析 18S rDNA sequence analysis	脂肪体 Fat body	Noda <i>et al.</i> , 1995
	18S rDNA 序列分析 18S rDNA sequence analysis	脂肪体 Fat body	Hou <i>et al.</i> , 2013
	qRT-PCR	脂肪体 Fat body, 血淋巴 Hemolymph, 头 Head	何林懋等, 2018
亚罗酵母属 <i>Yarrowia</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
解脂亚罗酵母 <i>Yarrowia lipolytica</i>	26S rDNA 序列分析 26S rDNA sequence analysis	卵 Egg	张珏锋等, 2009
梗孢酵母属 <i>Sterigmatomyces</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
嗜盐梗孢酵母 <i>Sterigmatomyces halophilus</i>	26S rDNA 序列分析 26S rDNA sequence analysis	卵块 Egg mass	张珏锋等, 2009
毕赤酵母属 <i>Pichia</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
季也蒙毕赤酵母 <i>Pichia guilliermondii</i>	18S rDNA 和 5.8S-ITS rDNA 序列分析 Sequence analysis of 18S rDNA and 5.8S-ITS rDNA	脂肪体 Fat body	Dong <i>et al.</i> , 2011
隐球酵母属 <i>Cryptococcus</i>	18S rDNA 和 5.8S-ITS rDNA 序列分析 Sequence analysis of 18S rDNA and 5.8S-ITS rDNA	脂肪体 Fat body	Dong <i>et al.</i> , 2011
假丝酵母属 <i>Candida</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
桔假丝酵母 <i>Candida quercitrusa</i>	18S rDNA 和 5.8S-ITS rDNA 序列分析 Sequence analysis of 18S rDNA and 5.8S-ITS rDNA	脂肪体 Fat body	Pang <i>et al.</i> , 2012
	18S rDNA 序列分析 18S rDNA sequence analysis	脂肪体 Fat body	Hou <i>et al.</i> , 2013
德巴利酵母属 <i>Debaryomyces</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
汉逊德巴利酵母 <i>Debaryomyces hansenii</i>	18S rDNA 序列分析 18S rDNA sequence analysis	脂肪体 Fat body	Hou <i>et al.</i> , 2013
酵母属 <i>Saccharomycetales</i>	PCR-DGGE		
	5.8S-ITS rDNA 序列分析 5.8S-ITS rDNA sequence analysis	脂肪体 Fat body	Hou <i>et al.</i> , 2013
	转录组测序 Transcriptome sequencing	肠道 Gut	禹海鑫, 2013
	ITS 序列分析 ITS sequence analysis	肠道 Gut	王天召等, 2019
克鲁维酵母属 <i>Kluyveromyces</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	脂肪体 Fat body	禹海鑫, 2013
路德酵母属 <i>Lodderomyces</i>			
裂殖酵母属 <i>Schizosaccharomyces</i>			
木糖酵母属 <i>Scheffersomyces</i>			
范氏酵母属 <i>Vanderwaltozyma</i>			
接合酵母属 <i>Zygosaccharomyces</i>			
青霉属 <i>Penicillium</i>	ITS 序列分析 ITS sequence analysis	肠道 Gut	王天召等, 2019
节担菌属 <i>Wallemia</i>			
煤炱属 <i>Capnodium</i>			
季也蒙毕赤酵母 <i>Pichia guilliermondii</i>			
马拉色菌属 <i>Malassezia</i>			

* Noda 等(1995)在褐飞虱体内鉴定得到的类酵母共生菌种 Yeast-like symbionts identified in *N. lugens* by Noda *et al.* (1995). PCR-DGGE: PCR-变性梯度凝胶电泳 PCR-denaturing gradient gel electrophoresis; ITS: 内转录间隔区 Internal transcribed spacer. 下同 The same below.

明,褐飞虱的共生细菌除了存在于肠道,同时在脂肪体、唾液腺以及卵巢中均有分布(唐明等, 2014;

Zhang *et al.*, 2019)。早在 21 世纪初,*Wolbachia* 就被发现存在于褐飞虱体内(甘波谊等, 2000),随后

陆续有更多共生细菌从褐飞虱体内被鉴定。但由于褐飞虱内共生细菌多为次级共生菌,共生关系不稳定,因此不同地理位置、取食不同品种水稻的褐飞虱体内共生细菌的种类不尽相同。目前在褐飞虱体内鉴定并报道(测序丰度 >0.1%)的共生细菌已有 53

个属(表 2),其中 *Wolbachia*、杀雄菌属 *Arenophonus*、肠杆菌属 *Enterobacter*、不动杆菌属 *Acinetobacter*、芽孢杆菌属 *Bacillus*、沙雷菌属 *Serratia* 和醋酸菌属 *Asaia* 为褐飞虱体内常见的共生细菌。

表 2 褐飞虱体内共生细菌(测序丰度 >0.1%)
Table 2 Symbiotic bacteria in *Nilaparvata lugens* (sequencing abundance >0.1%)

物种 Species	鉴定方法 Identification methods	寄主定位 Host localization	参考文献 References
沃尔巴克氏体 <i>Wolbachia</i>	<i>wsp</i> 序列分析 <i>wsp</i> sequence analysis	脂肪体 Fat body	甘波谊等, 2000
	<i>wsp</i> 序列分析 <i>wsp</i> sequence analysis	整虫 Whole BPH	屈吕宇, 2013
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	李香香等, 2011
杀雄菌属 <i>Arenophonus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	整虫 Whole BPH	王渭霞等, 2009
	PCR-DGGE	肠道 Gut	陈鹏宇等, 2014
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
肠杆菌属 <i>Enterobacter</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	整虫 Whole BPH	王渭霞等, 2009
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	李香香, 2010
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
阿斯布肠杆菌 <i>Enterobacter asburiae</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
泛菌属 <i>Pantoea</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	整虫 Whole BPH	王渭霞等, 2009
菠萝泛菌 <i>Pantoea ananatis</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
沙雷菌属 <i>Serratia</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	整虫 Whole BPH	王渭霞等, 2009
	PCR-DGGE	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	王天召等, 2019
气单胞菌属 <i>Aeromonas</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	整虫 Whole BPH	王渭霞等, 2009
不动杆菌属 <i>Acinetobacter</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
嗜水气单胞菌 <i>Aeromonas hydrophila</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
单不动杆菌 <i>Acinetobacter soli</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
鲁氏不动杆菌 <i>Acinetobacter lwoffii</i>			
欧文氏菌属 <i>Erwinia</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	李香香, 2010
金黄杆菌属 <i>Chryseobacterium</i>			
放线菌属 <i>Actinobacterium</i>			
短波单胞菌属 <i>Brevundimonas</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
缺陷短波单胞菌 <i>Brevundimonas diminuta</i>			
定氮螺旋菌属 <i>Azospirillum</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	李香香等, 2011
苍白杆菌属 <i>Ochrobactrum</i>			
草螺菌属 <i>Herbaspirillum</i>			
从毛单胞菌属 <i>Comamonas</i>			
白色杆菌属 <i>Leucobater</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
醋酸菌属 <i>Asaia</i>			
<i>Asaia krungthepensis</i>			
	转录组测序 Transcriptome sequencing	整虫 Whole BPH	Ojha and Zhang, 2019
	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
乙酰微小杆菌	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
<i>Exiguobacterium acetylicum</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017

续表 2 Table 2 continued

物种 Species	鉴定方法 Identification methods	寄主定位 Host localization	参考文献 References
流感嗜血杆菌 <i>Haemophilus parainfluenzae</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
北极短杆菌 <i>Brachybacterium arcticum</i>			
链球菌属 <i>Streptococcus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
唾液链球菌 <i>Streptococcus salivarius</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
节杆菌属 <i>Arthrobacter</i>	ARDRA	整虫 Whole BPH	Tang <i>et al.</i> , 2010
副球菌属 <i>Paracoccus</i>			
窄食单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i>			
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
蜡芽孢杆菌 <i>Bacillus cereus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	李香香, 2010
		卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
环状芽孢杆菌 <i>Bacillus circulans</i>	PCR-DGGE	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis		
胞内共生菌属 <i>Cardinium</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
霍乱弧菌 <i>Vibrio cholerae</i>			
嗜酸丛毛单胞菌 <i>Delftia acidovorans</i>			
赖氨酸芽孢杆菌属 <i>Lysinibacillus</i>			
葡萄球菌属 <i>Staphylococcus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
松鼠葡萄球菌 <i>Staphylococcus sciuri</i>	PCR-DGGE	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
木糖葡萄球菌 <i>Staphylococcus xylosus</i>			
金黄葡萄球菌属 <i>Chryseomicrobium</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	Malathi <i>et al.</i> , 2017
摩根氏菌属 <i>Morganella</i>			
魏斯氏菌属 <i>Weissella</i>			
乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	王天召等, 2019
		卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
微杆菌属 <i>Microbacterium</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	肠道 Gut	王天召等, 2019
巴氏杆菌属 <i>Barnesiella</i>			
葡糖醋杆菌属 <i>Gluconacetobacter</i>			
肉杆菌属 <i>Carnobacterium</i>	16S rDNA 序列分析 16S rDNA sequence analysis	卵巢 Ovary, 脂肪体 Fat body	Zhang <i>et al.</i> , 2019
克罗诺菌属 <i>Cronobacter</i>			
类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i>			
肠球菌属 <i>Enterococcus</i>			
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>			
地芽孢杆菌属 <i>Geobacillus</i>			
明串珠菌属 <i>Leuconostoc</i>			
棒状杆菌属 <i>Corynebacterium</i>	转录组测序 Transcriptome sequencing	整虫 Whole BPH	Ojha and Zhang, 2019
莫拉氏菌属 <i>Moraxella</i>			
罗尔斯通菌属 <i>Ralstonia</i>			
马赛菌属 <i>Massilia</i>			
丙酸杆菌属 <i>Cutibacterium</i>			
硫杆菌属 <i>Thiobacillus</i>			
埃希氏菌属 <i>Escherichia</i>			
梭杆菌属 <i>Fusobacterium</i>			
微球菌属 <i>Micrococcus</i>			

ARDRA: 扩增核糖体 DNA 限制性分析 Amplified ribosomal DNA restriction analysis.

2 褐飞虱体内共生菌的功能

2.1 营养功能

2.1.1 合成固醇类物质:褐飞虱与其他昆虫一样无法通过自身从头合成胆固醇,而其单一的食性也使其无法从食物中获取生命活动所必需的胆固醇。研究表明,褐飞虱体内的胆固醇合成与体内共生菌有紧密联系,减菌处理下的飞虱虫体固醇类物质的含量显著降低(Noda and Saito, 1979)。Xue 等(2014)在完成褐飞虱全基因组测序分析后发现,褐飞虱基因组与其体内 YLS 的基因组在固醇类物质合成通路上高度互补。此外 YLS 基因组中编码 C-22 脱饱和酶的基因 *ERG5* 发生了无义突变,因此 YLS 无法合成自身所需的麦角固醇,而累积的中间产物麦角甾-5,7,24(28)-三烯则通过褐飞虱以及 YLS 基因组中发现的 7-脱氢胆甾醇还原酶(EC1.3.1.21)和甾醇 24-C 甲基转移酶(EC2.1.1.41)基因参与合成胆固醇,这恰恰从基因组学上证实了 Wetzel 等(1992)在飞虱体内检测到胆固醇却检测不到麦角固醇的现象。YLS 基因组中合成麦角固醇的基因突变,可能是导致 YLS 无法正常形成细胞膜从而难以离体培养的重要原因之一(范海伟, 2015)。

2.1.2 合成必需氨基酸:褐飞虱同样无法从水稻汁液中获取全部 20 种氨基酸作为其生命活动的基本营养物质,因此,褐飞虱需要通过自身或者其体内共生菌来合成所需的氨基酸。傅强等(2001)将卵高温减菌处理后发现:孵化出的若虫如果用不添加 8 种必需氨基酸的营养液饲养,羽化率和对照相比显著降低,说明 YLS 减少导致 8 种必需氨基酸合成的量减少,从而影响了褐飞虱的生长发育。王国超(2005)进一步研究发现,必需氨基酸的缺失一定程度上能够促进褐飞虱 YLS 增殖,从而通过 YLS 合成必需氨基酸弥补虫体对这些氨基酸的需求。高通量测序结果也显示了褐飞虱本身的基因组注释的基因无法独立合成必需氨基酸,但在其 YLS 基因组中却发现了完整的氨基酸代谢通路基因,这同样证明了 YLS 在一定程度上弥补了褐飞虱无法从食物中获取或自身无法合成必需氨基酸的缺陷(Xue *et al.*, 2014)。然而,Zhang 等(2019)对褐飞虱脂肪体以及卵巢的共生细菌进行 KEGG 通路分析发现,氨基酸的代谢以及生物合成是第二丰富的 KEGG 通路,说明褐飞虱所需的氨基酸合成也与其体内的共生细菌相关,但具体机制尚未阐明,推测共生细菌在这些氨

基酸合成通路的辅助因子合成中起重要作用。

氮素循环通路是褐飞虱氨基酸的另一来源。研究表明褐飞虱与 YLS 在氮素循环路径上具有互补的能力。YLS 能与褐飞虱一起对储存在褐飞虱脂肪体细胞中的尿酸进行利用,两者互补具有氮素循环和氨同化通路上的所有基因,两者中任意一个基因的丢失都将导致这个代谢通路终止(范海伟, 2015)。另外,Xue 等(2014)还发现在其他昆虫基因组中鲜有却存在于褐飞虱基因组中的编码尿酸酶的基因,进化过程中这个基因的保留抑或获得,便于其在尿酸产物不断增长的情况下更好地实现氮素的循环利用。这一发现也合理地解释了在整虫以及分离出的 YLS 中都能检测到尿酸酶活性的现象(Hongoh and Ishikawa, 1997)。褐飞虱和 YLS 基因组通过亲密的合作,将尿酸成功地转化为氨,并进一步转化为必需氨基酸合成所需的前体(谷氨酸和谷氨酰胺)。

2.1.3 合成维生素:维生素作为一大类营养物质,同样是褐飞虱生命活动所必需的。基因组分析结果显示,褐飞虱脂肪体内杀雄菌属 *Arenophonus* 这类共生细菌含有完整的 B 族维生素合成通路基因,这恰恰也是褐飞虱与 YLS 基因组中缺失的(Xue *et al.*, 2014)。Ju 等(2020)对褐飞虱体内另一常见昆虫共生细菌 *Wolbachia* 基因组分析发现其具有完整的维生素 B₂ 和 B₇ 的生物合成通路基因,并且进一步证明了缺少 *Wolbachia* 的褐飞虱体内维生素 B₂ 和 B₇ 含量显著降低。这说明了 *Wolbachia* 与 *Arenophonus* 在褐飞虱体内具有类似的功能,均可以为褐飞虱提供 B 族维生素,与屈吕宇(2013)发现的 *Wolbachia* 与 *Arenophonus* 在褐飞虱体内具有相似的生态位且互为竞争关系这一结果不谋而合。

褐飞虱体内共生菌营养功能概括如图 1。

2.2 抗性发展功能

2.2.1 褐飞虱致害性变异:培育抗性水稻作为防治褐飞虱的有效手段,近年来一直面临着褐飞虱致害性变异的困境。研究表明,褐飞虱体内 YLS 与其致害性变异密切相关(吕仲贤等, 2001; Lu *et al.*, 2004)。转录组学分析同样证实了褐飞虱内共生菌与其致害性变异的紧密关系,禹海鑫(2013)发现 Mudgo 抗性水稻饲养的褐飞虱种群中 *Wolbachia* 的许多代谢基因有所上调,并且具有更高的增殖能力,说明 *Wolbachia* 在褐飞虱适应 Mudgo 抗性水稻过程中起关键作用。取食不同抗性水稻品种的褐飞虱肠道共生细菌种类以及丰度存在显著的变化(王天召

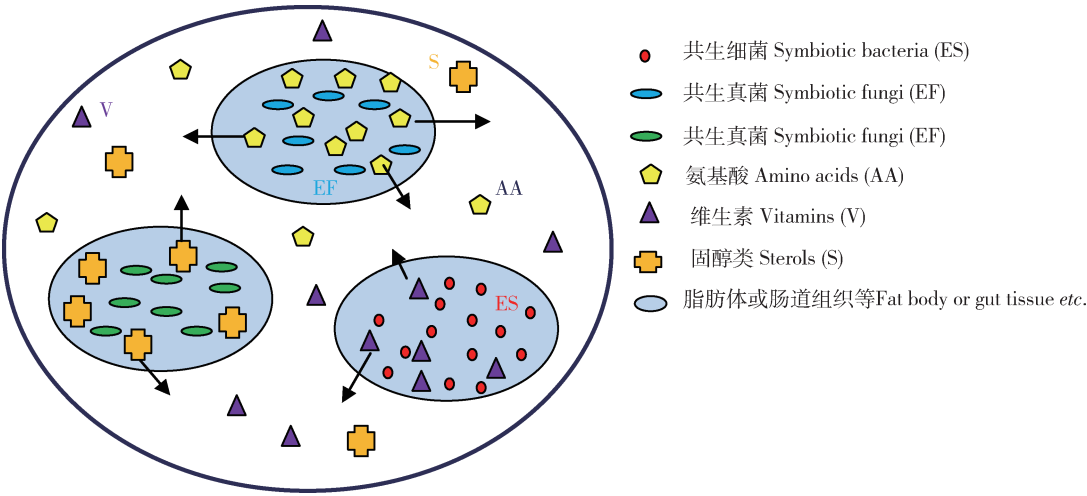


图1 褐飞虱(BPH)体内共生菌营养功能示意图

Fig. 1 Schematic diagram of nutritional functions of symbionts in *Nilaparvata lugens* (BPH)

等, 2019), 并且随着褐飞虱对抗性水稻的适应性增强, 其后代肠道内的共生细菌多样性变化逐渐趋于稳定, 这说明了褐飞虱致害性的变化与其体内共生菌多样性变化有关 (Wang *et al.*, 2015; Ojha and Zhang, 2019)。然而共生菌多样性影响褐飞虱致害性的具体机理仍未明确。

2.2.2 褐飞虱抗药性发展: 使用化学杀虫剂防治褐飞虱是目前最经济、常用的手段, 然而不可避免地导致褐飞虱对化学农药产生了较高的抗性。目前, 褐飞虱抗药性发展的报道屡见不鲜, 但共生菌在其中的作用保持未知。李香香 (2010) 在取食了杀菌剂处理的水稻苗的褐飞虱肠道中成功分离并采用氟虫腈驯化得到了一株不动杆菌属 *Acinetobacter* 细菌, 说明了不动杆菌属细菌可能是褐飞虱对氟虫腈产生抗性的原因之一。Malathi 等 (2018) 也在野外具有抗药性的褐飞虱种群的共生细菌基因组中发现了富含解毒功能的基因。然而, Zhang 等 (2018) 对褐飞虱田间抗性种群以及实验室敏感种群肠道共生细菌进行功能分析时发现, 这两个种群的解毒和代谢相关的基因表达没有显著差异, 说明肠道共生菌并不是直接参与褐飞虱的解毒代谢。唐涛 (2019) 则用四环素和环丙沙星处理田间褐飞虱种群后, 发现其对吡虫啉等杀虫剂敏感性显著增加, 而测序和荧光定量 PCR 分析表明杀菌剂处理后褐飞虱谷胱甘肽 S-转移酶和细胞色素 P450 这些解毒酶活力下调, 同时共生菌 *Arsenophonus* 和 *Acinetobacter* 的拷贝数均显著下降, 从侧面印证了褐飞虱的共生菌间接介导了褐飞虱的解毒代谢。而 Pang 等 (2018) 则发现 S 型的 *Arsenophonus* 替代原有共生细菌 *Arsenophonus* 能

够降低褐飞虱对杀虫剂的抗性, 转录组以及代谢物的分析结果显示感染 S 型 *Arsenophonus* 的褐飞虱的异质代谢能力显著下降。

2.3 对宿主繁殖的影响

褐飞虱对水稻种植业的危害巨大, 与其强大的繁殖能力有着紧密的关系。早在 20 世纪 80 年代, Lee 和 Hou (1987) 就通过高温以及溶菌酶处理褐飞虱的卵, 结果发现处理后的卵无法孵化。进一步研究发现, 在卵减菌的情况下, 褐飞虱胚胎发育以及胚后发育所需的某种蛋白无法合成, 并且胚胎的腹节分化受阻, 从而证明了共生菌能影响褐飞虱的繁殖。后续研究发现, 褐飞虱脂肪体内的卵黄原蛋白 (vitellogenin, Vg) 在其胚胎发育阶段起重要作用, 而共生菌的垂直传递与胚胎吸收 Vg 在时空上具有显著的相关性 (南国辉, 2016; 王小龙, 2019)。吕仲贤等 (2001) 则采用喂食抗性水稻使褐飞虱共生菌数量减少, 结果显示, 共生菌数量减少的褐飞虱雌成虫在体重、生长速率以及产卵量等指标与取食敏感品系水稻相比均显著下降。此外, 研究发现褐飞虱脂肪体内共生细菌 *Wolbachia* 能够产生维生素 B₂ 和 B₇, 从而直接增加宿主的产卵力 (Ju *et al.*, 2020)。

3 小结与展望

共生菌在褐飞虱的生命活动中起到了举足轻重的作用。褐飞虱体内的共生菌由种类丰富的共生真菌与共生细菌组成, 而不同种类的共生菌发挥着不同的功能, 维持着褐飞虱体内的微生态平衡。因此,

研究褐飞虱共生菌的多样性,探究其种类组成对了解共生菌与褐飞虱间的关系具有重要的意义。目前,褐飞虱内共生菌多样性的研究已经取得了一定的进展,尤其是随着高通量测序技术的发展,越来越多共生菌的分类地位被明确,但仍然有相当部分共生菌相关的科学问题亟待探究或者解决。

首先,褐飞虱体内到底有多少种共生菌仍未明确。不同翅型、不同发育阶段、不同性别以及不同地理种群或不同抗性种群间的褐飞虱体内共生菌是否存在差异?如果是,又存在哪些差异共生菌,占比有什么变化?要想全盘了解褐飞虱体内的共生菌,需对不同褐飞虱种群的共生菌多样性进行系统研究,从中明确各处理间共生菌的差异,为进一步研究共生菌功能如共生菌是如何介导宿主对化学杀虫剂产生抗药性等奠定基础。

第二,开展某一特定共生菌的功能研究非常困难。迄今针对共生菌功能的研究仍主要停留在整个菌群对褐飞虱的影响,由于褐飞虱 YLS 的基因组缺失了许多侵染和有性生殖相关的基因,无法脱离宿主独立增殖,因此其与宿主的共生关系更为紧密,难以分离培养。此外,褐飞虱又不能脱离共生菌单独存活,也即实际研究中不可能获得无菌的褐飞虱,这两方面原因导致难以对某一类共生菌的功能进行单独研究。目前分别有通过抗生素处理除菌和胚胎注射共生菌的方法进行共生菌功能研究(Pang *et al.*, 2018; Ju *et al.*, 2020),但这两种方法都存在一定的缺陷。通过抗生素处理除菌并不能单独除去想要研究的单一靶标菌,往往会抑制多种共生菌,所以并不能获得只有靶标菌存在差异的两组褐飞虱种群处理组,也就无法说明褐飞虱各生长特性指标或者各参数变化纯粹是由靶标共生菌引起的。胚胎注射方法本身难度系数极高,因为褐飞虱卵非常小,要在这么小的卵中通过显微注射方法外源加入共生菌,这操作难度系数很大,一不小心就会导致卵破裂;同时想要注射共生菌,那么这共生菌必须能离体培养,而从进化角度分析能离体培养的菌往往和宿主共生关系不紧密,研究这些共生菌(次生共生菌)的功能相比初生共生菌在重要性上就处于劣势;也有学者从不同褐飞虱种群中提取血淋巴注射到另一褐飞虱种群中,但血淋巴中也不仅仅含有要研究的靶标共生菌,注射时也带入了其他共生菌到褐飞虱体内,这对于特定种类共生菌功能的研究也存在缺陷,在后续的共生菌功能研究中需要尝试或者开拓新的方法。

第三,褐飞虱体内不同组织内都含有各种各样的共生菌,但在组织间的扩散途径、扩散的种类和机制尚不清楚。目前已明确 YLS 在褐飞虱体内以垂直传递的方式进行代代间传播(Cheng and Hou, 2001; Yukuhiro *et al.*, 2014; Nan *et al.*, 2016)。具体传递过程为:脂肪体菌胞中的 YLS 通过胞吐作用释放到血腔中,血腔中游离的 YLS 到达卵巢管,靠近包裹着原初卵母细胞的滤泡细胞,通过胞饮作用进入滤泡细胞,进而到达卵巢管的上皮栓,进入卵细胞聚集在成熟卵的后端(Noda, 1977; Cheng and Hou, 2001; Wu *et al.*, 2019)。卵成熟后,在每个卵的后端能清晰地看到一个圆形的菌胞(Noda, 1977)。进一步研究发现 YLS 进入褐飞虱卵巢和卵黄发生密切相关,并且是由卵黄发生过程引发的(Nan *et al.*, 2016);而隶属丝氨酸蛋白酶家族的褐飞虱凝固酶 3(*N. lugens* proclotting enzyme-3, NIPCE3)则在卵黄发生过程中起到了重要的作用(Wu *et al.*, 2019)。那么 YLS 从脂肪体到血淋巴是受什么调控,具体的机制又是如何?哪些因素可以影响该过程?是每种共生菌都垂直传递到子代还是部分共生菌发生了垂直传递?不同种群间脂肪体 YLS 到卵中的种类是否存在差异?这些科学问题都有待后续研究。

第四,既然共生菌和褐飞虱间关系如此紧密,如何充分利用共生菌进行褐飞虱防治?前期我们利用共生菌开展了防治褐飞虱的研究,结果表明以杀菌剂作为杀虫剂的助剂,将杀菌剂和杀虫剂配伍使用,可以达到更好的褐飞虱防治效果,且减少了化学农药的使用量(Shentu *et al.*, 2016)。但是此项研究还有不少科学问题需要阐明,比如:哪种共生菌数量的变化会导致褐飞虱死亡率显著上升,也就是关键共生菌是什么?是共生细菌还是共生真菌数量的减少更能导致褐飞虱死亡呢?杀菌剂和杀虫剂复配制剂中杀菌剂和杀虫剂是如何协同发挥防治褐飞虱的作用?褐飞虱不同阶段施药对防治效果有什么影响,和共生菌之间有什么必然的联系?等等。

褐飞虱体内共生菌种类丰富多样,相信上述科学问题的阐明将丰富褐飞虱和共生菌间的共生关系的内涵,进一步明确共生菌对褐飞虱的作用,同时也可以为“抑菌-治虫”方法开展褐飞虱防治研究奠定理论基础。

参考文献 (References)

- to brown planthopper *Nilaparvata lugens* of rice varieties with different seedling resistances. *Chin. J. Rice Sci.*, 23(2): 201 – 206. [陈峰, 傅强, 罗举, 赖凤香, 桂连友, 2009. 苗期抗性不同的水稻品种成株期对褐飞虱的抗性. 中国水稻科学, 23(2): 201 – 206]
- Chen PY, Liang JJ, Pei YH, Wang XL, 2014. Isolation and identification of endosymbiont from brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *J. Guangdong Agric. Sci.*, 41(9): 159 – 164. [陈鹏宇, 梁靖皎, 裴亚贺, 王小兰, 2014. 一株褐飞虱体内共生菌的分离鉴定. 广东农业科学, 41(9): 159 – 164]
- Cheng DJ, Hou RF, 2001. Histological observations on transovarial transmission of a yeast-like symbiote in *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera, Delphacidae). *Tissue Cell*, 33(3): 273 – 279.
- Cheng JA, Zhu ZR, 2017. Development of rice pest management in the past 60 years in China: Problems and strategies. *J. Plant Prot.*, 44(6): 885 – 895. [程家安, 祝增荣, 2017. 中国水稻病虫害草害治理 60 年: 问题与对策. 植物保护学报, 44(6): 885 – 895]
- Dong SZ, Pang K, Bai X, Yu XP, Hao PY, 2011. Identification of two species of yeast-like symbiotes in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Curr. Microbiol.*, 62(4): 1133 – 1138.
- Fan HW, 2015. The Genomic Analysis Reveals the Symbiotic Relationship between the Brown Planthopper and Its Endosymbionts. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [范海伟, 2015. 基因组学分析揭示褐飞虱与体内共生微生物的共生关系. 杭州: 浙江大学博士学位论文]
- Fu Q, Zhang ZT, Hu C, Lai FX, 2001. The effects of high temperature on both yeast-like symbionts and amino acid requirements of *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomol. Sin.*, 44(4): 534 – 540. [傅强, 张志涛, 胡萃, 赖凤香, 2001. 高温处理后褐飞虱体内共生酵母菌和氨基酸需求的变化. 昆虫学报, 44(4): 534 – 540]
- Gan BY, Zhou WG, Zhao XY, Feng LB, Li CB, 2000. Infection and transmission of *Wolbachia* in Chinese planthopper species. *J. Fudan Univ. (Nat. Sci.)*, 39(3): 331 – 333. [甘波谊, 周伟国, 赵新燕, 冯丽冰, 李昌本, 2000. *Wolbachia* 在中国稻田飞虱中的感染和传播. 复旦学报(自然科学版), 39(3): 331 – 333]
- He LM, Shentu XP, Li DT, Sun F, Yu XP, 2018. Effects of fungicide/insecticide mixtures on population growth of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae). *Chin. J. Biol. Control*, 34(2): 121 – 127. [何林懋, 申屠旭萍, 李丹婷, 孙帆, 俞晓平, 2018. 杀菌剂与吡虫啉混合配剂对褐飞虱种群增长的影响. 中国生物防治学报, 34(2): 121 – 127]
- Henry LM, Maiden MCJ, Ferrari J, Godfray HC, 2015. Insect life history and the evolution of bacterial mutualism. *Ecol. Lett.*, 18(6): 516 – 525.
- Hongoh Y, Ishikawa H, 1997. Uric acid as a nitrogen resource for the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*: Studies with synthetic diets and aposymbiotic insects. *Zool. Sci.*, 14(4): 581 – 586.
- Hou Y, Ma Z, Dong SZ, Chen YH, Yu X, 2013. Analysis of yeast-like symbiote diversity in the brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* Stål, using a novel nested PCR-DGGE protocol. *Curr. Microbiol.*, 67(3): 263 – 270.
- Ju JF, Bing XL, Zhao DS, Guo Y, Xi ZY, Hoffmann AA, Zhang KJ, Huang HJ, Gong JT, Zhang X, Hong XY, 2020. *Wolbachia* supplement biotin and riboflavin to enhance reproduction in planthoppers. *ISME J.*, 14(3): 676 – 687.
- Lee YH, Hou RF, 1987. Physiological roles of a yeast-like symbiote in reproduction and embryonic development of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *J. Insect Physiol.*, 33(11): 851 – 860.
- Li XX, 2010. Analysis of Gut Bacteria Diversity from Rice Planthoppers. MSc Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. [李香香, 2010. 稻飞虱肠道细菌多样性分析. 南京: 南京农业大学硕士学位论文]
- Li XX, Yang H, Wang ZW, Su JY, 2011. Diversity of bacteria in intestinal canal of *Nilaparvata lugens* (Stål). *J. Jiangsu Agric. Sci.*, 39(1): 126 – 129. [李香香, 杨焯, 王志伟, 苏建亚, 2011. 褐飞虱肠道细菌多样性分析. 江苏农业科学, 39(1): 126 – 129]
- Liao X, Wan H, Li JH, 2019. Research progress on insecticides resistance in brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Chin. J. Pestic. Sci.*, 21(5 – 6): 718 – 728. [廖逊, 万虎, 李建洪, 2019. 褐飞虱对杀虫剂抗性研究进展. 农药学报, 21(5 – 6): 718 – 728]
- Lü ZX, Yu XP, Chen JM, Zheng XS, Xu HX, 2001. The effect of endosymbiote on the development and reproduction of brown planthopper (Stål). *J. Plant Prot.*, 28(3): 193 – 197. [吕仲贤, 俞晓平, 陈建明, 郑许松, 徐红星, 2001. 共生菌对褐飞虱生长发育和生殖的影响. 植物保护学报, 28(3): 193 – 197]
- Lu ZX, Yu XP, Chen JM, Zheng XS, Xu HX, Zhang JF, Chen LZ, 2004. Dynamics of yeast-like symbiote and its relationship with the virulence of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, to resistant rice varieties. *J. Asia-Pac. Entomol.*, 7(3): 317 – 323.
- Malathi VM, Jalali SK, Lyju VJ, Gracy RG, More RP, Anandham R, Thulasi A, Venkatesan T, 2017. Associated bacterial diversity of insecticide-susceptible and resistant brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) analyzed by culture-dependent and independent methods. *Phytoparasitica*, 45(5): 683 – 693.
- Malathi VM, More RP, Anandham R, Gracy RG, 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. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 28(6): 976 – 986.
- Nan GH, 2016. The Study on the Relationship between the Entry of Yeast-like Symbionts into Oocyte and the Vitellogenin Absorption of Oocyte in Brown Planthopper. MSc Thesis, China Jiliang University, Hangzhou. [南国辉, 2016. 褐飞虱类酵母共生菌进入卵母细胞与卵母细胞吸收卵黄原蛋白关系的研究. 杭州: 中国计量大学硕士学位论文]
- Nan GH, Xu YP, Yu YW, Zhao CX, Zhang CX, Yu XP, 2016. Oocyte vitellogenesis triggers the entry of yeast-like symbionts into the oocyte of brown planthopper (Hemiptera: Delphacidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 109(5): 753 – 758.
- Nasu S, 1963. Studies on some leafhoppers and planthoppers which transmit virus disease of rice plant in Japan. *Bull. Kyushu Agric.*

Exp. Sm., 8: 1533349.

Noda H, 1977. Histological and histochemical observation of intracellular yeastlike symbiotes in the fat body of the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 12(2): 134 – 141.

Noda H, Nakashima N, Koizumi M, 1995. Phylogenetic position of yeast-like symbiotes or rice planthoppers based on partial 18S rDNA sequences. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 25: 639 – 646.

Noda H, Saito T, 1979. Effects of high temperature on the development of *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) and on its intracellular yeastlike symbiotes. *Appl. Entomol. Zool.*, 14(1): 64 – 75.

Ojha A, Zhang WQ, 2019. A comparative study of microbial community and dynamics of *Asaia* in the brown planthopper from susceptible and resistant rice varieties. *BMC Microbiol.*, 19(1): 139.

Pang K, Dong SZ, Hou Y, Bian YL, Yang K, Yu XP, 2012. Cultivation identification and quantification of one species of yeast-like symbiotes *Candida* in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insect Sci.*, 19(4): 477 – 484.

Pang R, Chen M, Yue L, Xing K, Li T, Kang K, Liang Z, Yuan L, Zhang W, 2018. A distinct strain of *Arsenophonus* symbiont decreases insecticide resistance in its insect host. *PLoS Genet.*, 14(10): e1007725.

Qu LY, 2013. Competitive Relationship Analysis of Endosymbiont *Wolbachia* and *Arsenophonus* in the Brown Planthopper *Nilaparvata lugens*. MSc Thesis, Zhejiang University, Hangzhou. [屈吕宇, 2013. 褐飞虱内共生细菌 *Wolbachia* 与 *Arsenophonus* 的竞争关系分析. 杭州: 浙江大学硕士学位论文]

Shentu XP, Li DT, Xu JF, She L, Yu XP, 2016. Effects of fungicides on the yeast-like symbiotes and their host, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 128: 16 – 21.

Suh SO, Noda H, Blackwell M, 2001. Insect symbiosis: derivation of yeast-like endosymbionts within an entomopathogenic filamentous lineage. *Mol. Biol. Evol.*, 18(6): 995 – 1000.

Tang M, Lv L, Jing S, Zhu L, He G, 2010. Bacterial symbionts of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Environ. Microbiol.*, 76(6): 1740 – 1745.

Tang M, Xu XR, Hong K, Yi Y, 2014. Distribution of bacterial symbionts in brown planthopper. *Guizhou Agric. Sci.*, 42(2): 89 – 91, 94. [唐明, 徐小蓉, 洪颢, 乙引, 2014. 褐飞虱体内细菌型共生菌的分布. 贵州农业科学, 42(2): 89 – 91, 94]

Tang T, 2019. The Mechanism of Detoxification Metabolism Mediated by Symbionts in *Nilaparvata lugens*. MSc Thesis, Huazhong Agricultural University, Wuhan. [唐涛, 2019. 共生菌介导褐飞虱解毒代谢机制研究. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文]

Wang GC, 2005. The Nutritional Function and Its Molecular Basis of Yeast Like Symbiotes in Rice Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). PhD Dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [王国超, 2005. 褐飞虱体内类酵母共生菌的营养功能及其分子基础的研究. 北京: 中国农业科学院博士学位论文]

Wang TZ, Wang ZL, Zhu HF, Wang ZY, Yu XP, 2019. Analysis of the gut microbial diversity of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) by high-throughput sequencing. *Acta Entomol. Sin.*, 62(3): 51 – 61. [王天召, 王正亮, 朱杭锋, 王紫晔, 俞晓平, 2019. 基于高通量测序的褐飞虱肠道微生物多样性分析. 昆虫学报, 62(3): 51 – 61]

Wang WX, Lai FX, Luo J, Hong LY, Fu Q, 2009. Preliminary analysis of endosymbiotic bacteria in different populations of brown planthopper based on 16S rDNA sequence. In: Chen ZM ed. Food Security and Plant Protection Technology Innovation. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. 1029. [王渭霞, 赖凤香, 罗举, 洪利英, 傅强, 2009. 基于 16S rDNA 序列的致害性不同的褐飞虱种群内生共生细菌的初步分析. 见: 成卓敏 主编. 粮食安全与植保科技创新. 北京: 中国农业科学技术出版社. 1029]

Wang WX, Zhu TH, Lai FX, Fu Q, 2015. Diversity and infection frequency of symbiotic bacteria in different populations of the rice brown planthopper in China. *J. Entomol. Sci.*, 50(1): 47 – 66.

Wang XL, 2019. Study on the Relationship between the Release of Yeast-like Symbionts and Vitellogenin in the Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). MSc Thesis, China Jiliang University, Hangzhou. [王小龙, 2019. 褐飞虱类酵母共生菌释放与卵黄原蛋白相关性研究. 杭州: 中国计量大学硕士学位论文]

Wetzel JM, Ohnishi M, Fujita T, Nakanishi K, Naya Y, Noda H, Sugiura M, 1992. Diversity in steroidogenesis of symbiotic microorganisms from planthoppers. *J. Chem. Ecol.*, 18(11): 2083 – 2094.

Wu JM, Zheng RE, Zhang RJ, Ji LL, Yu X, Xu Y, 2019. A clip domain serine protease involved in egg production in *Nilaparvata lugens*: Expression patterns and RNA interference. *Insects*, 10(11): 378.

Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Wang X, Fu Q, Ye GY, Lv ZX, 2014. PCR-DGGE analysis of the bacterial community in different populations of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Chin. J. Rice Sci.*, 28(2): 217 – 222. [徐红星, 郑许松, 杨亚军, 王新, 傅强, 叶恭银, 吕仲贤, 2014. 褐飞虱体内细菌群落的 PCR-DGGE 分析. 中国水稻科学, 28(2): 217 – 222]

Xue J, Zhang XQ, Xu HJ, Fan HW, Huang HJ, Ma XF, Wang CY, Chen JG, Cheng JA, Zhang CX, 2013. Molecular characterization of the flightin gene in the wing-dimorphic planthopper, *Nilaparvata lugens* and its evolution in Pancrustacea. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 43(5): 433 – 443.

Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z, Xu HJ, Xi Y, Zhu ZR, Zhou WW, Pan PL, Li BL, Colbourne JK, Noda H, Suetsugu Y, Kobayashi T, Zheng Y, Liu SL, Zhang R, Liu Y, Luo YD, Fang DM, Chen Y, Zhan DL, Lv XD, Cai Y, Wang ZB, Huang HJ, Cheng RL, Zhang XC, Lou YH, Yu B, Zhuo JC, Ye YX, Zhang WQ, Shen ZC, Yang HM, Wang J, Wang J, Bao YY, Cheng JA, 2014. Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biol.*, 15(12): 521.

Yang YT, Guo JY, Long CY, Liu H, Wan FH, 2014. Advances in

endosymbionts and their functions in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 57 (1): 111 – 122. [杨义婷, 郭建洋, 龙楚云, 刘怀, 万方浩, 2014. 昆虫内共生菌及其功能研究进展. 昆虫学报, 57(1): 111 – 122]

Yu HX, 2013. Study on the Mechanism Responsible for the Virulence Variation of the Rice Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [禹海鑫, 2013. 褐飞虱致害性变异相关机理研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文]

Yukuhiro F, Miyoshi T, Noda H, 2014. Actin-mediated transovarial transmission of a yeastlike symbiont in the brown planthopper. *J. Insect Physiol.*, 60: 111 – 117.

Zhang JF, Chen JM, Chen FJ, Zheng XS, Chen LZ, Yu XP, 2009. The isolation of yeast-like-symbiots in the brown planthopper and the sequences analysis of its 26S rDNA. *Sci. Agric. Sin.*, 42(6): 2211 – 2216. [张珏锋, 陈建明, 陈法军, 郑许松, 陈列忠, 俞晓平, 2009. 褐飞虱内共生菌的分离及其 26S rDNA 部分序列分析. 中国农业科学, 42(6): 2211 – 2216]

Zhang JH, Yu N, Xu XX, Liu ZW, 2019. Community structure, dispersal ability and functional profiling of microbiome existing in fat body and ovary of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insect Sci.*, 26(4): 683 – 694.

Zhang Y, Tang T, Li W, Cai T, Li J, Wan H, 2018. Functional profiling of the gut microbiomes in two different populations of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Asia-Pac. Entomol.*, 21(4): 1309 – 1314.

(责任编辑: 马丽萍)