

DOI: 10.13376/j.cblls/2022127

文章编号: 1004-0374(2022)09-1145-10

共生微生物对植食性昆虫生态适应的作用

高红[#], 黄健锋[#], 胡仪^{*}

(北京师范大学生态学研究所生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要: 植食性昆虫是陆地生态系统的重要组成部分, 是昆虫中进化成功且多样性较高的类群。昆虫在向植物食性转变时需要面对营养不均衡、植物聚合物难以降解、植物产生的有毒次生代谢物等困难。越来越多证据表明, 植食性昆虫往往通过与共生微生物建立紧密的共生关系, 来分解复杂植物大分子、弥补食物中缺乏的营养元素、降解有毒的次生代谢物。处于昆虫宿主不同位置(环境、肠道、细胞内)的共生微生物在昆虫对植物的利用方面发挥的作用也不尽相同。本文系统地总结了不同类型共生微生物对植食性昆虫生态适应方面的作用, 探讨目前存在的问题, 并对未来利用基因组学、代谢组学等分子方法开展进一步研究作出展望。

关键词: 植食性昆虫; 共生微生物; 生物学功能

中图分类号: Q938.1; Q968.1 文献标志码: A

The role of symbiotic microorganisms in the ecological adaptation of herbivorous insects

GAO Hong[#], HUANG Jian-Feng[#], HU Yi^{*}

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Herbivorous insects are an important part of terrestrial animals. They are the most evolutionarily successful and extraordinarily diverse groups among insects. When insects change to herbivory, they need to face difficulties such as nutritional imbalance, difficult degradation of plant polymers, and toxic secondary metabolites produced by plants. Growing evidence suggests that herbivorous insects establish symbiotic relationship with microbes to degrade complex plant macromolecules, provide the lacking nutrients and overcome toxic metabolites in their plant diets. Symbiotic microorganisms in different locations of the insect (environment, gut, intracellular) play different roles in the utilization of plant diets. This article summarizes the roles of different types of symbiotic microorganisms in the ecological adaptation of herbivorous insects, discusses the current issues in this research field, and makes a prospect for further research using molecular methods such as genomics and metabolomics in the future.

Key words: herbivorous insects; symbiotic microorganisms; biological functions

昆虫是地球上物种最丰富的多细胞生物类群, 目前已报道约 100 万种^[1]。植食性的产生是昆虫进化过程中的一个重要事件^[2], 这类昆虫成功发展出了取食植物组织的食性, 并构成了陆地动物的主要组成部分, 目前约有 50 万种, 占已知物种的三分之一^[3-4]。

在向植食性转变的过程中, 昆虫需要克服取食

植物所面临的诸多困难, 包括消化复杂的大分子、补充饮食中缺乏的营养物质和降解次生代谢物等^[5-6]。

收稿日期: 2022-04-22; 修回日期: 2022-06-02

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32070401);
北京师范大学仲英青年学者人才培养计划

[#]共同第一作者

^{*}通信作者: E-mail: yi.hu@bnu.edu.cn

高等植物细胞壁中含有大量纤维素、半纤维素、木质素等,多数昆虫不具有降解这类化合物的有效途径^[7]。同时,半翅目昆虫以植物韧皮部和木质部汁液为食,而该来源的食物通常无法提供昆虫所需的氮元素、必需氨基酸、维生素等营养物质^[8-9]。许多植物组织内含有蛋白酶抑制剂等化合物,它们会使昆虫肠道中的消化酶失活,阻碍肠道的消化和吸收功能,从而导致植食性昆虫所摄取的营养质量进一步降低^[10]。此外,有些植物还能够产生一系列具有排斥性或毒性的次生代谢物,这类代谢物会降低昆虫的存活率和发育率^[11-12]。

在长期的演化过程中,植食性昆虫通过形态、生理和行为上的转变来减少植物食性带来的不利影响。这些昆虫与一些共生微生物结成互惠共生的“联盟”来拓宽宿主在生理和新陈代谢上的功能^[13]。许多研究表明,共生微生物在植食性昆虫生态适应的过程中发挥着重要作用,它们帮助宿主合成必需的营养物质、消化复杂的植物聚合物和降解植物毒素^[14]。例如,龟蚁属(*Cephalotes*)肠道中的伯克氏菌目(*Burkholderiales*)、丰佑菌目(*Opitutales*)微生物能够降解尿素、尿酸等含氮废物,并利用产物合成大量氨基酸^[15-16];斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)肠道中的肠球菌属(*Enterococcus*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)含有与纤维素、木聚糖和果胶降解有关的酶编码基因,在帮助宿主降解聚合物方面发挥着重要作用^[17];豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)的内共生微生物布赫纳氏菌属(*Buchnera*)拥有必需氨基酸合成途径的大部分基因,而宿主本身缺乏这些基因^[18]。切叶蚁与*Leucoagaricus gongylophorus*等共生真菌形成了复杂的真菌花园,真菌通过分解富含聚合物和次生代谢物的植物叶片来获取营养,进而为蚂蚁提供食物^[19]。

根据相对于昆虫体细胞的位置,共生微生物被分为外共生微生物和内共生微生物,由于所处位置不同,它们在帮助植食性昆虫应对食物中的营养挑战时具有不同的潜能(图1)。外共生微生物包括环境共生微生物和肠道共生微生物,前者位于昆虫体外,稳定存在于植食性昆虫取食的植物组织上,某些环境微生物能够被宿主稳定地传递到下一代;后者则在昆虫肠道中生存,这些肠道微生物可以通过一些方式保证在代系间稳定的传递^[20]。内共生微生物通常定殖在昆虫细胞内或体腔内,根据其于宿主的相互关系又被分为初生内共生微生物和次生内共生微生物。前者与宿主关系紧密,通过卵母细胞在

世代之间进行垂直传递,对于这类共生微生物,宿主往往会进化出专门的细胞(含菌胞, *Bacteriocyte*)来容纳它们,而后者对于宿主的必要性较低,在宿主体内存在的概率、位置并不稳定,既可分布在细胞内(如含菌胞、脂肪体细胞内)也可分布在细胞外(血淋巴中)^[21]。在本文中,我们首先考虑到内外共生微生物由于处于不同位置而为植食性昆虫宿主提供不同类型的营养补给,其中外共生微生物能够直接接触宿主肠道或环境中的食物,协助宿主消化植物大分子或者降解有毒的植物次生代谢产物,而内共生微生物由于生活在特殊的宿主细胞中而通常不具备这些功能。其次,由于内外共生微生物具有不同传递保真度,不同类型的共生微生物与植食性昆虫具有不同稳定性的共生关系。另外,内外共生微生物具有不同的基因组动态变化情况。内共生微生物由于处于封闭的宿主细胞环境内,在长期的进化过程中存在基因丢失的现象,通常也不会引入新的基因,而外共生微生物由于处于开放的环境,可以与外界自由生活的细菌直接接触获取新的代谢功能,后者可以帮助植食性昆虫更好地面对新的营养环境挑战。因此,本文总结了三类共生微生物在昆虫利用植物作为食物这一过程中所扮演的角色。

1 外共生微生物在植食性昆虫生态适应中的作用

1.1 环境共生微生物

1.1.1 环境共生微生物概况

植食性昆虫生活的环境中存在大量微生物。某些植食性昆虫“招募”特定的环境微生物稳定存在于其所取食的植物上,并能被稳定地传递到下一代,帮助宿主直接分解植物纤维素、果胶等物质,或合成食物中缺失的氮素等特殊养分^[22-24]。目前,仅在少数植食性昆虫中发现它们依赖于环境微生物来占据植食性的营养生态位。例如,切叶蚁*Atta cephalotes*和*A. colombica*的真菌园中存在由柠檬酸杆菌属(*Citrobacter*)、克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)和泛菌属(*Pantoea*)等组成的细菌群落,并且这些细菌参与了木质纤维素的降解和昆虫的营养循环^[25]。另外,对切叶蚁*A. cephalotes*的基因组分析发现,该昆虫丢失了两个催化合成精氨酸的基因,推测可能是共生真菌为它提供了该必需氨基酸^[26]。环境共生微生物对昆虫宿主的生命活动有重要影响,但它们与宿主相互作用的机制在不同宿主中存在差异。



图1 不同类型共生微生物对植食性昆虫生态适应的作用

1.1.2 环境共生微生物与昆虫宿主形成不同的共生机制

目前研究较多的是蚂蚁-真菌共生模式, 蚂蚁在专门的真菌园中培养食用菌^[27-28], 它们的粪便中存在真菌产生的酶, 首先它们将植物叶片组织切成小块, 然后与粪便液滴混合, 再将混合物沉积在花园顶部的真菌脊上, 利用这些酶降解植物组织和有毒次生代谢物^[29]。例如, 在顶切叶蚁 *Acromyrmex echinator* 粪便中已发现的 33 种蛋白质中, 有 7 种是源自真菌共生体产生的果胶分解酶, 它们被切叶蚁摄入但不被消化, 最终进入粪便液并与新鲜植物混合, 进而破坏植物组织细胞壁^[30]。顶切叶蚁 *A. echinator* 所培养的真菌共生体 *L. gongylophorus* 还能够产生一种特殊的漆酶, 并且显示出高水平的氧化酚类物质的活性, 可能与叶片中酚类物质的降解有关^[31]。另一方面, 切叶蚁培养的共生真菌会生长出一些特殊结构, 成为它们的食物来源。由顶切叶蚁属 (*Acromyrmex*) 和芭切叶蚁属 (*Atta*) 的蚂蚁所培养的真菌会产生顶端膨胀的菌丝, 被称为 “gongylidia”,

其富含脂质、碳水化合物、蛋白质, 可以供蚂蚁及其幼虫食用^[32-33]。此外, 切叶蚁与其共生真菌并不一定是一一对应的关系, 同一种切叶蚁能够同时培养两种不同的真菌^[34], 这可能与普遍认为的切叶蚁共生真菌的宿主专一性的观点有所不同。

在另一种共生系统中, 真菌还能够为植食性昆虫提供食物和保护, 从而拓展昆虫寄主植物广度。在已知的与真菌共生的昆虫群体中, 种类最多、分布最广的一类是 “Ambrosia” 瘿蚊, 它是瘿蚊科 (*Cecidomyiidae*) 的重要组成部分^[35]。虫瘿是植物对昆虫造成的刺激所产生的生长反应, 通过细胞生长或细胞扩大产生, 从瘿蚊科的虫瘿或贮菌器 (*Mycangia*) 中分离或鉴定的大多数真菌属于葡萄座腔菌科 (*Botryosphaeriaceae*), 这些真菌被认为是一种广泛存在的植物病原体, 可感染相应的寄主植物^[36]。与真菌共生的雌蚊腹部或产卵器上存在含有真菌孢子的霉囊, 在产卵过程中, 真菌孢子与蚊卵一起进入植物组织中。在虫瘿形成时, 真菌菌丝体迅速繁殖并充满中央腔室, 将每个幼虫封闭在一个单独的

化蛹细胞中。同时,菌丝体分化成坚韧、致密的营养结构,能增加虫体的硬度,对其中的幼虫起到一定的保护作用,同时这些菌丝也能够为发育中的幼虫提供类固醇等营养物质^[37-38]。

在植食性昆虫的生活环境中存在着许多微生物,昆虫宿主选择性地招募某些环境微生物,通过复杂的行为、形态适应等方式,例如将对昆虫有益的环境共生体转移到肠道、唾液腺等,才能维持与环境微生物紧密的互作关系,为克服植物食物中的营养限制发挥重要作用。

1.2 肠道共生微生物

1.2.1 肠道共生微生物概况

迄今为止,在几乎所有昆虫的肠腔中都发现了微生物的存在,且种类丰富、数量庞大,大多数昆虫的肠道微生物群由少数菌种主导,在少数以木质纤维为食的昆虫肠道中发现具有高度的微生物多样性^[39-41]。不同昆虫物种的肠道微生物多样性存在差异,台湾乳白蚁(*Coptotermes formosanus*)等食木昆虫拥有最丰富的肠道细菌群落,舞毒蛾(*Lymantria dispar*)等食叶昆虫居中,而以汁液为食的豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)、柑橘木虱(*Diaphorina citri*)和烟粉虱(*Bemisia tabaci*)等昆虫的肠道微生物多样性最低^[42-44]。目前,植食性昆虫肠道微生物区系如何塑造、肠道微生物对宿主是否重要等方面的研究仍然有限,仅对少部分昆虫物种已有了较深入的认识。

1.2.2 肠道共生微生物可以协助昆虫宿主获取营养、降解植物大分子和有毒次生代谢物

相比于环境微生物与昆虫宿主相互作用的不稳定性,大多数植食性昆虫经过长期的自然选择和协同进化,选择与某些肠道微生物建立紧密的共生关系。同时,肠道微生物存在于昆虫消化和吸收食物的器官中,可以更有效地帮助宿主消化植物大分子或降解有毒的次生代谢产物。例如,植食性的龟蚁属(*Cephalotes*)蚂蚁,它们体内具有大量宿主特异的肠道微生物,这些微生物能够从宿主体内的含氮废物中获取食物中缺乏的氮元素,将其循环再利用,合成宿主生命所需的必需氨基酸^[45-47]。白蚁(*Nasutitermes* sp.)是另外一类肠道微生物研究比较深入的昆虫类群,它们的肠道微生物能够产生木质纤维素酶、半纤维素酶、木聚糖酶、果胶酶等多种不同的水解酶,帮助降解复杂的植物组织^[48]。例如,白蚁的肠道代谢体系中与木质纤维素降解相关的糖基水解酶含量较丰富,进一步研究揭示了共生体酶在寄主降解植物组织过程中所发挥的潜在作用^[49]。

在红棕象甲(*Rhynchophorus ferrugineus*)幼虫的肠道中也鉴定出能够通过编码相应的水解酶来降解多糖和蔗糖的细菌种类,如肺炎克雷伯菌(*Klebsiella pneumonia*)和乳酸乳球菌(*Lactococcus lactis*)^[50]。

除了协助昆虫宿主获取营养补给和降解植物大分子外,有些昆虫肠道微生物还有助于降解植物产生的有毒次生代谢物。例如,油菜蚤跳甲(*Psylliodes chrysocephala*)所取食的植物中广泛存在异硫氰酸酯,但其肠道内泛菌属(*Pantoea*)细菌的存在保障了油菜蚤跳甲的生长发育不受该有毒物质的影响^[51]。咖啡因是一种对昆虫有毒的生物碱,是植物自身防御机制的产物,而取食咖啡果的咖啡果小蠹(*Hypothenemus hampei*)肠道中的泛菌属(*Pantoea*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)等能够有效降解咖啡因;利用抗生素去除其肠道微生物后发现,相比对照组,抗生素处理组的昆虫几乎丧失了降解咖啡因的能力^[52-53]。此外,将烟粉虱置于西瓜和辣椒上生长,发现在辣椒上发育的昆虫肠道微生物含有大量的外源物质降解途径(如双酚、柠檬烯等),而在西瓜上发育的昆虫肠道微生物含有丰富的生物合成途径(如维生素、氨基酸等)^[54],说明昆虫会根据所取食植物的营养特点,有针对性地获取或保留肠道微生物群,以保证正常的生存和发育。

1.2.3 肠道微生物在宿主体内稳定维持

为了保证肠道微生物在植食性昆虫体内稳定地生长和繁殖,昆虫宿主通过一些方式在代系间传递共生微生物,使得它们在宿主特化的环境中长期生存,成为宿主特异的共生微生物。这些传递方式包括垂直传递(如从亲代传给子代)和水平传递(如从生活环境中获取)^[55]。豆龟蜡(*Megacopta punctatissima*)可以利用被称为“共生胶囊(symbiont capsule)”的结构垂直传递其肠道共生细菌 γ -变形菌,豆龟蜡幼虫通过取食沉积在卵块底部的共生胶囊获取共生细菌^[56]。欧文氏菌属(*Erwinia*)大量存在于西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)肠道中,并对西花蓟马的营养吸收发挥重要作用,然而,该肠道细菌并不能在西花蓟马世代间垂直传递,而是幼虫通过取食同种蓟马所食用过的叶片来重新获得^[57]。同样地,点蜂缘椿象(*Riptortus clavatus*)的饲养实验证明,其肠道中的伯克氏菌(*Burkholderia* sp.)均通过水平方式从生境中获取^[58]。

不同的植食性昆虫有不同丰度的肠道菌群,且昆虫能够通过不同的方式获得它们。肠道微生物可能会为宿主昆虫提供养分、帮助消化植物组织或降

解植物毒素, 表明它们在植食性昆虫生态适应的过程中可能发挥重要作用。但随着有关昆虫自身适应植物防御机制的文献不断发表, 肠道微生物的作用程度仍有待进一步讨论^[12]。

2 内共生微生物在植食性昆虫生态适应中的作用

2.1 内共生微生物概况

相比于环境和肠道中的共生微生物, 昆虫内共生微生物与宿主的关系更加密切。昆虫的内共生微生物主要包括真菌和细菌两大类, 其中内共生真菌主要为线虫草属 (*Ophiocordyceps*), 这类真菌在宿主体内往往形成类酵母样共生体 (yeast-like symbiont, YLS)^[59-60]。细菌主要分布在变形菌门 (Proteobacteria) 的 α 和 γ 变形菌纲、衣原体门 (Chlamydiae) 的衣原体纲以及拟杆菌门 (Bacteroidetes) 的类噬胞细菌^[61]。内共生微生物通常是定殖于昆虫细胞内或体腔内的, 根据其于宿主的相互关系又被分为初生内共生微生物和次生内共生微生物, 对于昆虫宿主而言, 前者往往是必要的^[20]。初生内共生微生物 (即专性内共生微生物, obligate endosymbiotic bacteria) 与宿主的关系可以追溯到大约 2.6 亿年前, 在长期的协同进化过程中, 它们与宿主的关系密切, 在宿主的生存和繁殖过程发挥不可或缺的作用。这类共生微生物往往存在于专门的含菌胞中, 大量含菌胞在昆虫体腔内形成特化的共生结构——含菌体 (Bacteriome)^[21]。初生内共生微生物可以通过母体生殖细胞垂直传播到子代中, 其多度和丰度都在昆虫种群中保持稳定^[21, 62-63]。蝉科昆虫体内普遍存在 *Sulcia* 和 *Hodgkinia* 两种古老的内共生菌, 其含菌胞会随着血淋巴进入卵巢, 在卵细胞顶端凹陷形成共生体球, 进而实现其在宿主昆虫亲子代之间的垂直传递^[64-65]。相较而言, 次生内共生微生物 (又称兼性内共生微生物, facultative endosymbiotic bacteria) 与宿主协同进化时间较短, 在宿主体内存在的概率、位置并不稳定^[61, 66]。例如, 烟粉虱体内的 *Rickettsia* 既可以与其初生内共生菌 *Portiera* 共同分布于含菌胞中, 也可以独立存在于宿主的生殖器官和唾液腺中^[67-68]。近年来, 越来越多研究发现, 兼性内共生菌与昆虫的多种生物学特性存在一定的相关性^[69-70]。虽然兼性内共生微生物也可以与其宿主形成稳定的共生关系, 但是其并不具备宿主世代间稳定遗传的特性, 往往伴随宿主种群内和种群间大量的水平传播, 因此次生内共生菌对于宿主而言往往是非必

需的^[71-72]。

2.2 内共生微生物为昆虫提供必需营养物质, 参与调控宿主的生态适应性

内共生微生物普遍存在于各类植食性昆虫体内, 弥补宿主昆虫所缺乏的必需氨基酸、维生素和辅酶因子等^[73]。以植物为食的昆虫通常会受到有效氮的限制, 尤其是以植物汁液为食的昆虫类群 (木质部与韧皮部之间的氮浓度通常只有叶片的 10%~50%)^[74-75], 且植物汁液中通常缺乏昆虫不能自主合成的必需氨基酸^[76]。因此, 昆虫与体内具备这些氨基酸和辅酶因子合成途径的微生物结合来克服饮食所带来的营养缺陷。叶甲科 (Chrysomelidae) 和象甲科 (Curculionidae) 昆虫种类繁多, 可以取食多种类型的植物, 其体内普遍存在多样的内共生微生物^[62, 77-79]。在以半翅目 (Hemiptera) 为代表的以植物汁液为食的昆虫类群中, 如烟粉虱、蚜虫、蚱壳虫、叶蝉、蝉和一些异翅亚目昆虫 (缘蝽科、蝽科), 也存在大量内共生微生物^[67-68, 80-86]。随着测序技术的发展, 基因组及蛋白质组学数据直接印证了内共生微生物在昆虫植食性维持中的作用。在蚜虫-布赫纳氏菌的共生系统中, 该内共生菌可以有效利用昆虫自身合成的谷氨酸来实现氮的回收循环, 以维持低氮饮食条件下的共生关系^[82]。对蝉科多种昆虫内共生菌的全基因组测序表明, *Sulcia* 和 *Hodgkinia* 代谢互补, 共同为宿主蝉提供生长发育所必需的组氨酸、蛋氨酸等必需氨基酸和维生素 B 等^[84]。

除此之外, 内共生微生物还在进化和自然选择的过程中, 参与调控宿主的生态适应性, 影响宿主与植物的互作。昆虫对温度及其变化幅度的适应性是影响其地理分布范围的关键因素, 且温度也会直接或间接影响内共生微生物在昆虫体内的丰度和向子代传播的概率^[70, 87]。Dunbar 等^[87]发现内共生微生物的存在可以加强蚜虫对高温的适应性, *Buchnera* 热激蛋白调控基因的变异增加了豌豆蚜的耐热能力。烟粉虱体内立克次氏体 (*Rickettsia*) 耐热分子基因的表达有效提高了宿主的环适应度, 使其产卵量和存活率都显著提高^[69, 88]。虽然兼性内共生菌通常不是昆虫生存所必需的, 但 *Serratia* 和 *Hamiltonella* 的存在可以有效提高蚜虫的生殖能力^[89-90]。此外, 蚜虫的植物取食范围也与其兼性内共生菌 *Regiella* 有很大相关性, 感染 *Regiella* 后本不取食三叶草的紫云英蚜发生取食植物类型的扩大, 豌豆蚜在三叶草上的生殖力也显著增加^[91-92]。潜叶蛾幼虫体内的 *Wolbachia* 可以诱导宿主产生高水平的细胞分裂素,

从而延缓寄主植物的叶片衰老,保障了自身生存发育所需的食物^[93]。当然,内共生菌的存在对宿主并非只有有益作用,如蚜虫取食韧皮部氨基酸含量较低的寄主植物后,其体内并不提供必需营养物质的兼性共生菌 *Serratia*、*Hamiltonella* 丰度上升,增加了宿主昆虫的生存压力^[94-95]。

2.3 内共生微生物的基因组处于动态变化过程

内共生微生物在与宿主昆虫的长期协同进化中,频繁遭遇基因漂变和极端的遗传瓶颈,往往呈现出基因组大小和基因数量的高度缩减,以及快速的序列进化和一种“A+T”突变偏向,使得共生微生物的基因组处于不断丢失与获得的动态变化过程,二者的共生伙伴关系也随之改变^[96]。这种“基因组极端缩减”的情况在以植物汁液为食的昆虫营养性内共生菌中尤为普遍^[97-98]。褐透翅尖头叶蝉 (*Homalodisca vitripennis*) 的内共生微生物 *Sulcia* 在与其宿主协同进化的过程中丢失了将近 90% 的祖先基因,但保留了必需氨基酸的合成途径,以弥补昆虫宿主饮食中缺少的营养成分^[61, 96, 99]。在某些植食性昆虫中,这些共生微生物甚至丢失了原本对宿主有益的功能基因,但为了稳定维持共生关系,并保证植食性昆虫在营养不均衡饮食条件下的正常生长发育,植食性昆虫会“招募”新的共生伙伴来保证原有合成通路的完整性。例如, *Carsonella* 是木虱重要的营养性内共生菌,但近年来的研究表明,这种内共生菌的基因组大小均不超过 200 kb, 缺失了很多涉及基因复制、转录和翻译的基因,且大多数必需氨基酸的生物合成途径也都不再完整^[100]。另外一项研究发现,桉树木虱的专性内共生菌 *Carsonella* 在精氨酸和色氨酸合成途径中丢失的基因,被宿主昆虫体内存在的其他内共生微生物所弥补^[101]。在烟粉虱、柑橘粉蚧以及多种蝉科昆虫等多个独立进化的共生系统中,也存在大量其他内共生微生物,具备与专性共生菌互补的代谢途径,共同弥补宿主昆虫营养物质的缺乏^[59, 67-68, 84, 86, 98, 102-103]。在一些特殊的情况下,某些植食性昆虫通过水平基因转移 (horizontal gene transfer, HGT) 将细菌源的基因整合到自己的基因组中,来弥补与原有内共生微生物互补的代谢途径中缺失的功能基因。例如,烟粉虱的基因组中具有其初级内共生菌 *Portiera* 缺失的合成必需氨基酸的关键基因,对这些基因进一步的系统发育分析发现部分基因来自其他细菌,表明烟粉虱在进化的过程中通过多次独立获取其他细菌源的基因补偿了其初级内共生菌丢失的功能

基因^[104]。同样地,柑橘粉蚧 (*P. citri*) 的基因组中存在 5 个细菌源基因,填补了其内共生菌 *Tremblaya* 和 *Moranella* 在维生素合成途径上的缺失,确保了昆虫宿主能以营养极不均衡的韧皮部汁液为食^[105]。

近年来的分子数据表明,即使经过长期协同进化,被认为十分稳定的专性内共生关系也并非持久不变,而且可能在漫长的进化过程中经常破裂,并不断有新的微生物加入。蝉科昆虫与其古老的内共生伙伴 *Hodgkinia* 经历了漫长的协同进化,但有大量研究表明,蝉科的很多种类昆虫中普遍存在 *Hodgkinia* 的基因组碎裂现象^[84, 86, 106]。在 *Tettigades undata* 中, *Hodgkinia* 由一个完整的基因组裂解成两个,而在 *Magicicada tredecim* 中已裂解为 30 多个基因组大小不等的小型环状分子,共同完成对宿主的营养供应^[106]。尽管有效基因的数量没有增加,但这种基因组的碎裂增加了内共生菌基因组的大小,这似乎与共生关系形成过程中内共生菌基因组大小的缩减相违背,并且这种基因组的碎裂在一定程度上加速了共生关系的瓦解^[64, 106]。此外,在许多蝉科昆虫中发生了至少三次由 *Hodgkinia* 向酵母样真菌过渡的共生体替代事件^[59, 107],类似的现象在树皮象属的昆虫中也被发现^[77]。尽管共生体替代事件发生的原因尚不清楚,但我们推测这与内共生关系形成过程中微生物基因组动态变化以及宿主的取食和所处环境相关,在某种程度上讲,这种共生体替代事件是昆虫-微生物共生系统进化过程中不可避免的。

综上所述,微生物与昆虫宿主所形成的内共生系统在昆虫生长发育以及生态适应和扩张过程中发挥相对核心的作用。但也有一些研究证明,并不是所有内共生微生物都对宿主昆虫产生有益影响,在某些情况下内共生微生物也会给宿主带来一定的负面作用。在昆虫-内共生微生物系统中,专性内共生微生物与宿主昆虫的作用相对更密切也更重要,尽管兼性内共生微生物的必要性相对较低,也不可忽略它们在宿主植食性维持中的作用。此外,内共生关系虽然相对于外共生微生物-昆虫的关系更稳定,但这种稳定的模式并非持久不变,某些情况下这种关系也随时面临土崩瓦解和重新构建。

3 小结与展望

微生物具有广泛而复杂的代谢功能,与包括昆虫在内的所有动物都有着紧密的联系。植食性昆虫在其进化过程中能够不断适应并克服在取食过程中

所遇到的营养、消化和防御等障碍, 共生微生物发挥了不可或缺的作用。近年来, 越来越多的实验表明共生微生物所具有的具体功能很大程度上取决于其相对于昆虫身体的位置。环境共生微生物具有动态的基因组和菌株的多样性, 但是要维持共生关系, 需要昆虫进行复杂的行为或形态适应。在已知的昆虫系统中, 环境共生微生物以真菌为主, 它们通过补充营养、分解植物多糖和毒素来帮助宿主利用植物。肠道共生微生物与前者有相似的特点与优势, 需要宿主进行特殊的行为适应, 才能使其在亲子代间传递, 但也有研究表明, 肠道共生微生物对于某些植食性昆虫的生活没有明显的影响。内共生微生物在昆虫体内的存在通常比较稳定, 且具有垂直传递的特性, 但这种稳定的共生关系并非长久不变。共生体基因组的不断衰减使其不可避免地丢失了一些必需营养物质合成的关键基因, 但由于内共生微生物难以获取新的功能, 只能依靠宿主或共生伙伴进行补偿, 因此宿主昆虫在食性维持和拓展的过程中, 很可能会再次寻找新的共生伙伴, 或通过不断积累水平转移基因的手段逐步取代内共生体的位置。

共生微生物与植食性昆虫建立了密切的相互作用, 涉及宿主生存、繁殖和进化等诸多方面, 不同的昆虫宿主拥有各具特色的共生模式, 其共生伙伴在种类、数量、分布和功能等方面也均有差异。随着共生微生物的研究逐渐深入, 其潜力被农业、生态、环境保护等多个学科领域所关注。但目前关于植食性昆虫食性起源和维持的研究还不充分, 肠道微生物具有很多重要功能, 且近年来植食性昆虫本身适应植物防御机制的研究越来越多, 昆虫本身缺乏降解次生代谢物的观点受到挑战, 肠道微生物扮演的角色对宿主的重要性仍然未知; 某些内共生微生物可以与昆虫宿主维持长达几百万年的稳定共生关系, 但另一些却发生了共生体替代事件, 导致共生关系瓦解的原因目前也尚未阐明。随着研究手段的不断发展, 未来可以利用环境微生物学、基因组学、蛋白质组学和代谢组学等方法, 多角度地进行研究, 从而找到现存问题的答案。

致谢: 感谢陈婧娴、李莹芸、马璐瑶、马明洁等在文章撰写过程中提出的意见和帮助; 感谢王璐莹和白炜忱在绘图过程中的支持和帮助。

[参 考 文 献]

- [1] Anderson KE, Russell JA, Moreau CS, et al. Highly similar microbial communities are shared among related and trophically similar ant species. *Mol Ecol*, 2012, 21: 2282-96
- [2] Gloss AD, Groen SC, Whiteman NK. A genomic perspective on the generation and maintenance of genetic diversity in herbivorous insects. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2016, 47: 165-87
- [3] Bird G, Kaczmarski C, Wilson AE, et al. When do herbivorous insects compete? A phylogenetic meta-analysis. *Ecol Lett*, 2019, 22: 875-83
- [4] Hardy NB, Kaczmarski C, Bird G, et al. What we don't know about diet-breadth evolution in herbivorous insects. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2020, 51: 103-22
- [5] Mason CJ, Jones AG, Felton GW. Co-option of microbial associates by insects and their impact on plant-herbivore interactions. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1078-86
- [6] Mason CJ, Ray S, Shikano I, et al. Plant defenses interact with insect enteric bacteria by initiating a leaky gut syndrome. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2019, 116: 15991-6
- [7] Watanabe H, Tokuda G. Cellulolytic systems in insects. *Annu Rev Entomol*, 2010, 55: 609-32
- [8] Douglas AE. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annu Rev Entomol*, 1998, 43: 17-37
- [9] Macdonald SJ, Lin GG, Russell CW, et al. The central role of the host cell in symbiotic nitrogen metabolism. *Proc Roy Soc*, 2012, 279: 2965-73
- [10] Ryan CA. Protease inhibitors in plants - genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annu Rev Phytopathol*, 1990, 28: 425-49
- [11] Larose C, Rasmann S, Schwander T. Evolutionary dynamics of specialisation in herbivorous stick insects. *Ecol Lett*, 2019, 22: 354-64
- [12] Wittstock U, Agerbirk N, Stauber EJ, et al. Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2004, 101: 4859-64
- [13] Pickard JM, Zeng MY, Caruso R, et al. Gut microbiota: role in pathogen colonization, immune responses, and inflammatory disease. *Immunol Rev*, 2017, 279: 70-89
- [14] Forister ML, Novotny V, Panorska AK, et al. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112: 442-7
- [15] Hu Y, Sanders JG, Lukasik P, et al. Herbivorous turtle ants obtain essential nutrients from a conserved nitrogen-recycling gut microbiome. *Nat Commun*, 2018, 9: 964
- [16] Duplais C, Sarou-Kanian V, Massiot D, et al. Gut bacteria are essential for normal cuticle development in herbivorous turtle ants. *Nat Commun*, 2021, 12: 676
- [17] Xia XF, Lan BM, Tao XP, et al. Characterization of *Spodoptera litura* gut bacteria and their role in feeding and growth of the host. *Front Microbiol*, 2020, 11: 1492
- [18] Thairu MW, Hansen AK. Changes in aphid host plant diet influence the small-RNA expression profiles of its obligate nutritional symbiont, *Buchnera*. *Mbio*, 2019, 10: e01733-19
- [19] Lange L, Grell MN. The prominent role of fungi and fungal
- [1] Anderson KE, Russell JA, Moreau CS, et al. Highly similar

- enzymes in the ant-fungus biomass conversion symbiosis. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2014, 98: 4839-51
- [20] Hansen AK, Moran NA. The impact of microbial symbionts on host plant utilization by herbivorous insects. *Mol Ecol*, 2014, 23: 1473-96
- [21] Baumann P. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annu Rev Microbiol*, 2005, 59: 155-89
- [22] Khadempour L, Burnum-Johnson KE, Baker ES, et al. The fungal cultivar of leaf-cutter ants produces specific enzymes in response to different plant substrates. *Mol Ecol*, 2016, 25: 5795-805
- [23] Khadempour L, Kyle JE, Webb-Robertson BJM, et al. From plants to ants: fungal modification of leaf lipids for nutrition and communication in the leaf-cutter ant fungal garden ecosystem. *mSystems*, 2021, 6: e01307-20
- [24] Pinto-Tomas AA, Anderson MA, Suen G, et al. Symbiotic nitrogen fixation in the fungus gardens of leaf-cutter ants. *Science*, 2009, 326: 1120-3
- [25] Aylward FO, Burnum KE, Scott JJ, et al. Metagenomic and metaproteomic insights into bacterial communities in leaf-cutter ant fungus gardens. *ISME J*, 2012, 6: 1688-701
- [26] Suen G, Teiling C, Li L, et al. The genome sequence of the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* reveals insights into its obligate symbiotic lifestyle. *PLoS Genet*, 2011, 7: e1002007
- [27] Chapela IH, Rehner SA, Schultz TR, et al. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science*, 1994, 266: 1691-4
- [28] Mikheyev AS, Mueller UG, Abbot P. Comparative dating of attine ant and lepiotaceous cultivar phylogenies reveals coevolutionary synchrony and discord. *Am Nat*, 2010, 175: E126-33
- [29] Kooij PW, Rogowska-Wrzesinska A, Hoffmann D, et al. *Leucoagaricus gongylophorus* uses leaf-cutting ants to vector proteolytic enzymes towards new plant substrate. *ISME J*, 2014, 8: 1032-40
- [30] Schiott M, Rogowska-Wrzesinska A, Roepstorff P, et al. Leaf-cutting ant fungi produce cell wall degrading pectinase complexes reminiscent of phytopathogenic fungi. *BMC Biol*, 2010, 8: 156
- [31] Licht H, Schiott M, Rogowska-Wrzesinska A, et al. Laccase detoxification mediates the nutritional alliance between leaf-cutting ants and fungus-garden symbionts. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110: 583-7
- [32] Aylward FO, Currie CR, Suen G. The evolutionary innovation of nutritional symbioses in leaf-cutter ants. *Insects*, 2012, 3: 41-61
- [33] Mueller UG. Symbiont recruitment versus ant-symbiont co-evolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Curr Opin Microbiol*, 2012, 15: 269-77
- [34] Mueller UG, Kardish MR, Ishak HD, et al. Phylogenetic patterns of ant-fungus associations indicate that farming strategies, not only a superior fungal cultivar, explain the ecological success of leafcutter ants. *Mol Ecol*, 2018, 27: 2414-34
- [35] Heath JJ, Stireman JO. Dissecting the association between a gall midge, *Asteromyia carbonifera*, and its symbiotic fungus, *Botryosphaeria dothidea*. *Entomol Exp Appl*, 2010, 137: 36-49
- [36] Lebel T, Peele C, Veenstra A. Fungi associated with *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) galls on *Sarcocornia quinqueflora* and *Tecticornia arbuscula* (Chenopodiaceae). *Fungal Divers*, 2012, 55: 143-54
- [37] Janson EM, Grebenok RJ, Behmer ST, et al. Same host-plant, different sterols: variation in sterol metabolism in an insect herbivore community. *J Chem Ecol*, 2009, 35: 1309-19
- [38] Rohfritsch O. Plants, galls midges, and fungi: a three-component system. *Entomol Exp Appl*, 2008, 128: 208-16
- [39] Bourguignon T, Lo N, Dietrich C, et al. Rampant host switching shaped the termite gut microbiome. *Curr Biol*, 2018, 28: 649-54.e2
- [40] Rahman NA, Parks DH, Willner DL, et al. A molecular survey of Australian and North American termite genera indicates that vertical inheritance is the primary force shaping termite gut microbiomes. *Microbiome*, 2015, 3: 5
- [41] Varma A, Kolli BK, Paul J, et al. Lignocellulose degradation by microorganisms from termite hills and termite guts - a survey on the present state-of-art. *FEMS Microbiol Rev*, 1994, 15: 9-28
- [42] Colman DR, Toolson EC, Takacs-Vesbach CD. Do diet and taxonomy influence insect gut bacterial communities? *Mol Ecol*, 2012, 21: 5124-37
- [43] Jing XF, Wong ACN, Chaston JM, et al. The bacterial communities in plant phloem-sap-feeding insects. *Mol Ecol*, 2014, 23: 1433-44
- [44] Sugio A, Dubreuil G, Giron D, et al. Plant-insect interactions under bacterial influence: ecological implications and underlying mechanisms. *J Exp Bot*, 2015, 66: 467-78
- [45] Hu Y, Lukasik P, Moreau CS, et al. Correlates of gut community composition across an ant species (*Cephalotes varians*) elucidate causes and consequences of symbiotic variability. *Mol Ecol*, 2014, 23: 1284-300
- [46] Russell JA, Moreau CS, Goldman-Huertas B, et al. Bacterial gut symbionts are tightly linked with the evolution of herbivory in ants. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2009, 106: 21236-41
- [47] Sanders JG, Lukasik P, Frederickson ME, et al. Dramatic differences in gut bacterial densities correlate with diet and habitat in rainforest ants. *Integr Comp Biol*, 2017, 57: 705-22
- [48] Show BK, Banerjee S, Banerjee A, et al. Insect gut bacteria: a promising tool for enhanced biogas production. *Rev Environ Sci Biotechnol*, 2022, 21: 1-25
- [49] Shi WB, Xie SX, Chen XY, et al. Comparative genomic analysis of the endosymbionts of herbivorous insects reveals eco-environmental adaptations: biotechnology applications. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003131
- [50] Muhammad A, Fang Y, Hou YM, et al. The gut entomotype of red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier (Coleoptera: Dryophthoridae) and their effect on host nutrition metabolism. *Front Microbiol*, 2017, 8: 2291
- [51] Shukla SP, Beran F. Gut microbiota degrades toxic

- isothiocyanates in a flea beetle pest. *Mol Ecol*, 2020, 29: 4692-705
- [52] Ceja-Navarro JA, Vega FE, Karaoz U, et al. Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee. *Nat Commun*, 2015, 6: 7618
- [53] Mejia-Alvarado FS, Ghneim-Herrera T, Gongora CE, et al. Structure and dynamics of the gut bacterial community across the developmental stages of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Front Microbiol*, 2021, 12: 639868
- [54] Santos-Garcia D, Mestre-Rincon N, Zchori-Fein E, et al. Inside out: microbiota dynamics during host-plant adaptation of whiteflies. *ISME J*, 2020, 14: 847-56
- [55] Zhu LF, Zhang YY, Cui XY, et al. Host bias in diet-source microbiome transmission in wild cohabitating herbivores: new knowledge for the evolution of herbivory and plant defense. *Microbiol Spectr*, 2021, 9: e0075621
- [56] Hosokawa T, Kikuchi Y, Fukatsu T. How many symbionts are provided by mothers, acquired by offspring, and needed for successful vertical transmission in an obligate insect-bacterium mutualism? *Mol Ecol*, 2007, 16: 5316-25
- [57] de Vries EJ, Jacobs G, Sabelis MW, et al. Diet-dependent effects of gut bacteria on their insect host: the symbiosis of *Erwinia* sp. and western flower thrips. *Proc Roy Soc*, 2004, 271: 2171-8
- [58] Kikuchi Y, Hosokawa T, Fukatsu T. Insect-microbe mutualism without vertical transmission: a stinkbug acquires a beneficial gut symbiont from the environment every generation. *Appl Environ Microbiol*, 2007, 73: 4308-16
- [59] Matsuura Y, Moriyama M, Lukasik P, et al. Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2018, 115: E5970-9
- [60] Nishino T, Tanahashi M, Lin CP, et al. Fungal and bacterial endosymbionts of eared leafhoppers of the subfamily Ledrinae (Hemiptera: Cicadellidae). *Appl Entomol Zool*, 2016, 51: 465-77
- [61] Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annu Rev Genet*, 2008, 42: 165-90
- [62] Hirota B, Meng XY, Fukatsu T. Bacteriome-associated endosymbiotic bacteria of nosodendron tree sap beetles (Coleoptera: Nosodendridae). *Front Microbiol*, 2020, 11: 588841
- [63] Huang Z, Wang DD, Li JP, et al. Transovarial transmission of bacteriome-associated symbionts in the cicada *Pycna repanda* (Hemiptera: Cicadidae). *Appl Environ Microbiol*, 2020, 86: e02957-19
- [64] Campbell MA, Lukasik P, Meyer MC, et al. Changes in endosymbiont complexity drive host-level compensatory adaptations in cicadas. *Mbio*, 2018, 9: e02104-18
- [65] Wang D, Huang Z, Billen J, et al. Structural diversity of symbionts and related cellular mechanisms underlying vertical symbiont transmission in cicadas. *Environ Microbiol*, 2021, 23: 6603-21
- [66] Gueguen G, Vavre F, Gnankine O, et al. Endosymbiont metacommunities, mtDNA diversity and the evolution of the *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) species complex. *Mol Ecol*, 2010, 19: 4365-78
- [67] Shan H, Liu Y, Luan J, et al. New insights into the transovarial transmission of the symbiont *Rickettsia* in whiteflies. *Sci China Life Sci*, 2020, 64: 1174-86
- [68] Shi PQ, Wang L, Liu Y, et al. Infection dynamics of endosymbionts reveal three novel localization patterns of *Rickettsia* during the development of whitefly *Bemisia tabaci*. *FEMS Microbiol Ecol*, 2018, 94: fty165
- [69] Himler AG, Adachi-Hagimori T, Bergen JE, et al. Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias. *Science*, 2011, 332: 254-6
- [70] Oliver KM, Degnan PH, Burke GR, et al. Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits. *Annu Rev Entomol*, 2010, 55: 247-66
- [71] Dale C, Moran NA. Molecular interactions between bacterial symbionts and their hosts. *Cell*, 2006, 126: 453-65
- [72] Moya A, Pereto J, Gil R, et al. Learning how to live together: genomic insights into prokaryote-animal symbioses. *Nat Rev Genet*, 2008, 9: 218-29
- [73] Douglas AE. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. *Annu Rev Entomol*, 2015, 60: 17-34
- [74] Mattson WJ. Herbivory in relation to plant nitrogen-content. *Annu Rev Ecol Syst*, 1980, 11: 119-61
- [75] Schoonhoven LM. Insect-plant relationships: the whole is more than the sum of its parts. *Entomol Exp Appl*, 2005, 115: 5-6
- [76] Sandstrom J, Moran N. How nutritionally imbalanced is phloem sap for aphids? *Entomol Exp Appl*, 1999, 91: 203-10
- [77] Conord C, Despres L, Vallier A, et al. Long-term evolutionary stability of bacterial endosymbiosis in curculionidae: additional evidence of symbiont replacement in the Dryophthoridae family. *Mol Biol Evol*, 2008, 25: 859-68
- [78] Kolasa M, Scibior R, Mazur MA, et al. How hosts taxonomy, trophic, and endosymbionts shape microbiome diversity in beetles. *Microb Ecol*, 2019, 78: 995-1013
- [79] Reis F, Kirsch R, Pauchet Y, et al. Bacterial symbionts support larval sap feeding and adult folivory in (semi-) aquatic reed beetles. *Nat Commun*, 2020, 11: 2964
- [80] Fromont C, Riegler M, Cook JM. Relative abundance and strain diversity in the bacterial endosymbiont community of a sap-feeding insect across its native and introduced geographic range. *Microb Ecol*, 2017, 74: 722-34
- [81] Hall AAG, Morrow JL, Fromont C, et al. Codivergence of the primary bacterial endosymbiont of psyllids versus host switches and replacement of their secondary bacterial endosymbionts. *Environ Microbiol*, 2016, 18: 2591-603
- [82] Hansen AK, Moran NA. Aphid genome expression reveals host-symbiont cooperation in the production of amino acids. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108: 2849-54
- [83] Ishii Y, Matsuura Y, Kakizawa S, et al. Diversity of bacterial endosymbionts associated with macrosteles leafhoppers vectoring phytopathogenic phytoplasmas.

- Appl Environ Microbiol, 2013, 79: 5013-22
- [84] Lukasik P, Nazario K, Van Leuven JT, et al. Multiple origins of interdependent endosymbiotic complexes in a genus of cicadas. Proc Natl Acad Sci U S A, 2018, 115: E226-35
- [85] Matsuura Y, Kikuchi Y, Hosokawa T, et al. Evolution of symbiotic organs and endosymbionts in lygaeid stinkbugs. ISME, 2012, 6: 397-409
- [86] Van Leuven JT, McCutcheon JP. An AT mutational bias in the tiny GC-rich endosymbiont genome of *Hodgkinia*. Genome Biol Evol, 2012, 4: 24-7
- [87] Dunbar HE, Wilson ACC, Ferguson NR, et al. Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. PLoS Biol, 2007, 5: e96
- [88] Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. Insect Sci, 2011, 18: 57-66
- [89] Harmon JP, Moran NA, Ives AR. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. Science, 2009, 323: 1347-50
- [90] Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. Environ Entomol, 2002, 27: 189-95
- [91] Tsuchida T, Koga R, Fujiwara A, et al. Phenotypic effect of "*Candidatus* Rickettsiella viridis," a facultative symbiont of the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*), and its interaction with a coexisting symbiont. Appl Environ Microb, 2014, 80: 525-33
- [92] Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T. Host plant specialization governed by facultative symbiont. Science, 2004, 303: 1989
- [93] Kaiser W, Huguet E, Casas J, et al. Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. Proc Roy Soc, 2010, 277: 2311-9
- [94] Chandler SM, Wilkinson TL, Douglas AE. Impact of plant nutrients on the relationship between a herbivorous insect and its symbiotic bacteria. Proc Roy Soc B, 2008, 275: 565-70
- [95] Wilkinson TL, Koga R, Fukatsu T. Role of host nutrition in symbiont regulation: impact of dietary nitrogen on proliferation of obligate and facultative bacterial endosymbionts of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. Appl Environ Microbiol, 2007, 73: 1362-6
- [96] McCutcheon JP, Moran NA. Extreme genome reduction in symbiotic bacteria. Nat Rev Microbiol, 2012, 10: 13-26
- [97] Sloan B, Nakabachi A, Richards S, et al. Parallel histories of horizontal gene transfer facilitated extreme reduction of endosymbiont genomes in sap-feeding insects. Mol Biol Evol, 2014, 31: 857-71
- [98] McCutcheon JP, Moran NA. Functional convergence in reduced genomes of bacterial symbionts spanning 200 My of evolution. Genome Biol Evol, 2010, 2: 708-18
- [99] Shigenobu S, Watanabe H, Hattori M, et al. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS. Nature, 2000, 407: 81-6
- [100] Tamames J, Gil R, Latorre A, et al. The frontier between cell and organelle: genome analysis of *Candidatus* Carsonella ruddii. BMC Evol Biol, 2007, 7: 181
- [101] Sloan DB, Moran NA. Genome reduction and co-evolution between the primary and secondary bacterial symbionts of psyllids. Mol Biol Evol, 2012, 29: 3781-92
- [102] Lopez-Madrigal S, Beltra A, Resurreccion S, et al. Molecular evidence for ongoing complementarity and horizontal gene transfer in endosymbiotic systems of mealybugs. Front Microbiol, 2014, 5: 449
- [103] McCutcheon JP, Moran NA. Parallel genomic evolution and metabolic interdependence in an ancient symbiosis. Proc Natl Acad Sci U S A, 2007, 104: 19392-7
- [104] Luan JB, Chen W, Hasegawa DK, et al. Metabolic coevolution in the bacterial symbiosis of whiteflies and related plant sap-feeding insects. Genome Biol Evol, 2015, 7: 2635-47
- [105] Husnik F, Nikoh N, Koga R, et al. Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis. Cell, 2013, 153: 1567-78
- [106] Campbell MA, Van Leuven JT, Meister RC, et al. Genome expansion via lineage splitting and genome reduction in the cicada endosymbiont *Hodgkinia*. Proc Natl Acad Sci U S A, 2015, 112: 10192-9
- [107] Wang D, Huang Z, Billen J, et al. Complex co-evolutionary relationships between cicadas and their symbionts. Environ Microbiol, 2022, 24: 195-211