



# 鳞翅目昆虫肠道共生菌的多样性及 功能研究

刘媛<sup>1\*</sup>, 姜欣怡<sup>1\*</sup>, 商洛华<sup>1</sup>, 张丽娜<sup>1</sup>, 欧达<sup>2</sup>,  
陈智明<sup>3</sup>, 侯有明<sup>1\*\*</sup>

(1. 福建农林大学农林生物安全全国重点实验室, 海峡两岸特色作物安全生产省部共建协同创新中心, 福州 350002; 2. 重庆师范大学生命科学院, 重庆 401331; 3. 榕城海关综合技术服务中心, 福州 350003)

**摘要:** 昆虫, 作为地球上种类最为丰富的生物类群, 其肠道内栖居着复杂的微生物群落, 这些肠道共生菌对宿主产生直接或间接的影响, 在宿主的生长发育及生殖、营养代谢、免疫防御、植物与昆虫互作调节以及帮助宿主降解有毒或有害物质等生理过程中发挥着关键作用。鳞翅目是昆虫纲中的第二大目, 其肠道共生菌组成在种内和种间呈现显著的多样性。随着分子生物学技术在肠道微生物生态学领域的应用, 全球学者对鳞翅目肠道共生菌的研究兴趣日益浓厚。本文以鳞翅目昆虫为研究对象, 综合阐述了鳞翅目昆虫肠道共生菌的多样性、传播方式、驱动因素及生物学效应, 旨在为揭示鳞翅目昆虫与肠道共生菌的互作机制提供理论参考, 并为害虫治理及肠道共生菌的开发与利用提供科学依据, 从而推动农业与经济的可持续发展。

**关键词:** 鳞翅目昆虫; 肠道共生菌; 微生物多样性; 驱动因素; 生物学效应

中图分类号: Q968.1; Q965

文献标识码: A

## Diversity and functions of the gut microbiota in lepidoptera insects

LIU Yuan<sup>1\*</sup>, JIANG Xin-Yi<sup>1\*</sup>, SHANG Luo-Hua<sup>1</sup>, ZHANG Li-Na<sup>1</sup>, OU Da<sup>2</sup>, Chen Zhi-Ming<sup>3</sup>, HOU You-Ming<sup>1\*\*</sup> (1. State Key Laboratory of Agricultural and Forestry Biosecurity, Fujian Agriculture and Forestry University, Ministerial and Provincial Joint Innovation Centre for Safety Production of Cross-Strait Crops, Fuzhou 350002, China; 2. College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China; 3. Integrated Technical Service Center of Rongcheng Customs, Fuzhou 350003, China)

**Abstract:** Insects, the most diverse group of organisms on earth, harbor a rich array of gut microbes. These gut microbiota exert direct and indirect influences on their hosts, playing pivotal roles in critical physiological processes including growth and development, reproduction,

基金项目: 国家自然科学基金联合基金重点项目 (U22A20489); 国家重点研发计划 (2022YFC2601405)

\*共同第一作者: 刘媛, 女, 博士后, 研究方向为昆虫生态与害虫综合治理, E-mail: yuanliu78@163.com; 姜欣怡, 女, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态与害虫综合治理, E-mail: xinyijiang1116@163.com

\*\*通讯作者 Author for correspondence: 侯有明, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生态与害虫综合治理研究, E-mail: ymhou@fafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-10-22; 修回日期 Revision received: 2025-01-22; 接受日期 Accepted: 2025-01-24

nutrient metabolism, immune defense, plant-insect interactions, and detoxification of harmful substances. Lepidoptera, the second-largest order within the class Insecta, exhibit remarkable diversity in their gut microbiota both within and across species. Integration of molecular biology techniques into gut microbiota research has stimulated growing interest worldwide in exploring the gut microbiota of lepidopterans. This review provides a comprehensive assessment of the known diversity, transmission pathways, driving factors, and biological effects of lepidopteran gut microbes, and describes mechanisms underlying the interactions between lepidopteran insects and their gut microbiota, establishing a theoretical foundation for pest management strategies and the development and utilization of lepidopteran gut microbiota, thereby contributing to sustainable agricultural and economic development.

**Key words:** Lepidoptera insects; gut microbiota; microbial diversity; driving factors; biological effects

昆虫是陆地生态系统中已知种类最多、物种丰富度最高的生物类群(Basset *et al.*, 2012)。它们具有复杂多样的取食特性和行为,陆地上大多数的食物资源均能被消耗、吸收,昆虫的多样化和进化依赖于其体内有益微生物的贡献(Shi *et al.*, 2010; Engel and Moran, 2013)。微生物与其宿主昆虫之间存在着非常复杂的共生关系,这些微生物主要以肠道共生菌的形式聚集于消化道内,参与调节宿主昆虫的各种生命活动,如帮助昆虫消化食物成分,调控昆虫的生长发育及生殖,增强昆虫的免疫防御反应,提高昆虫环境适应性和协助昆虫种内及种间通讯等,从而影响昆虫的健康(Shao *et al.*, 2017; Xia *et al.*, 2017, 2018)。

鳞翅目 Lepidoptera 是昆虫纲中仅次于鞘翅目 Coleoptera 的第二大目,约占全球昆虫总数的 16.0%,其中包括对农林业具有重要影响的害虫、传粉昆虫以及其他具有经济效益的昆虫(Guarner and Malagelada, 2003),如草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) 是全球性的农业害虫,对多种农作物造成严重危害(Rozadilla *et al.*, 2020),舞毒蛾 *Lymantria dispar* (Linnaeus) 则对森林生态系统造成严重破坏;菜粉蝶 *Pieris canidia* (Sparrman) 被发现在多种植物的传粉中扮演重要角色(Robinson *et al.*, 2010);家蚕 *Bombyx mori* (Linnaeus) 在丝绸生产中具有重要经济价值(Zeng *et al.*, 2024)。目前,鳞翅目昆虫与其体内肠道共生菌的互作模式和机制正在受到广泛的关注与重视,最近的研究表明,戊糖片球菌 ZZ61 作为益生菌与家蚕共生,该菌株通过改变肠道菌群结构,显著富集甘氨酸和甘油磷脂等代谢产物,从而促进家蚕的营养代谢,进而促进家蚕生长,同时该菌株还能增强家蚕的抗病能力(Zeng *et al.*, 2024)。

近年来,随着研究技术的进步,尤其是分子生物学技术的广泛应用,鳞翅目昆虫肠道共生菌在能源、植保、农业生产领域显示出巨大的应用潜力,如大蜡螟 *Galleria mellonella* (Linne) 幼虫肠道内的细菌能够降解聚乙烯塑料以获得生长所必需的能量,这为开发新的生物降解技术提供了可能,有助于解决塑料污染问题;小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linnaeus) 是十字花科蔬菜的主要害虫之一,对多种杀虫剂产生了广泛的抗药性,研究

发现其肠道内的蜡样芽孢杆菌 *Bacillus cereus* 能够有效降解茚虫威，这一发现为修复茚虫威污染的环境，提供了一种友好的解决方案 (Ramya *et al.*, 2016; Cassone *et al.*, 2020)。本文主要以鳞翅目昆虫为研究对象，综合阐述鳞翅目昆虫体内肠道共生菌多样性、传播方式、驱动因素及生物学效应，并对今后可能的研究方向进行展望，以期为未来探索基于鳞翅目昆虫-肠道共生菌互作关系的理论和应用研究提供参考。

## 1 鳞翅目昆虫肠道共生菌的多样性

鳞翅目昆虫肠道结构简单，是消化与吸收的重要场所，没有大型的嗉囊和复杂的盘绕结构，主要由前肠、中肠和后肠组成 (Engel and Moran, 2013)。前肠主要用于临时储存食物，是食物进入昆虫体内的第一站，其共生菌主要来源于外界环境和食物，通常由于前肠的消化作用较弱，共生菌种类相对较少，以耐酸性和耐碱性为主；中肠是消化食物和吸收养分的主要部位，共生菌的种类丰富多样，其中假单胞菌属 *Pseudomonas*，芽孢杆菌属 *Bacillus*，葡萄球菌属 *Staphylococcus*，肠杆菌属 *Enterobacter* 和肠球菌属 *Enterococcus* 是最常见的菌属；后肠（包括回肠和直肠）是水分、离子等回收的场所，含有一定的含氮废物和食物残渣，为昆虫肠道菌群提供营养环境，这里的共生菌相对稳定，常见共生菌包括一些能够分解纤维素和木质素的细菌，如纤维素分解菌 *Cellulosimicrobium sp.* 和甲烷菌 *Methanobacterium sp.*；回肠主要功能是将中肠已消化吸收后的食物废渣和马氏管在血淋巴中截获的代谢废物送入直肠，而直肠的主要功能是贮存和排出粪便，还能继续吸收粪便中的水分 (陈勃生等, 2017; Voirol *et al.*, 2018)。

肠道内微生物包括细菌、古细菌、真菌、病毒以及大部分原生生物，其中细菌的种类最为丰富和多样。有研究表明肠道共生菌的多样性可能会增加鳞翅目昆虫的取食范围，针对鳞翅目昆虫肠道共生菌多样性的研究对农业和森林害虫防控具有重大意义，肠道共生菌可以促进昆虫对宿主植物的利用，研究肠道共生菌与宿主昆虫饮食习惯的变化，可以识别促进或抑制宿主昆虫发育的肠道共生菌从而对其造成影响 (Staudacher *et al.*, 2016)。目前，针对肠道共生菌的研究多集中于鳞翅目、半翅目 Hemiptera、鞘翅目、双翅目 Diptera、等翅目 Isoptera、食毛目 Mallophaga、蜚蠊目 Blattaria 及虱目 Anoplura 等常见昆虫。其中，大于 100 种 (Shao *et al.*, 2024) 鳞翅目昆虫的肠道微生物组通过分子生物学技术被检测到，它们在门分类阶元水平上以变形菌门为主，厚壁菌门、放线菌门 Actinobacteria 次之；科水平上、主要包括肠杆菌科 Enterobacteriaceae、芽孢杆菌科 Bacillaceae、假单胞菌科 Pseudomonadaceae、肠球菌科 Enterococcaceae 等；属水平上的优势菌属有肠球菌属、肠杆菌属、不动杆菌属 *Acinetobacter*、假单胞菌属等 (陈勃生等, 2017; Paniagua *et al.*, 2018)。总的来说，鳞翅目昆虫中不同物种的肠道菌群呈现出不同菌门、菌属差异 (表 1)，这种差异体现了昆虫与共生菌之间的特异性共生关系，即不同物种昆虫可能依赖特定的共生菌维持其特定的生理功能。

表 1 常见鳞翅目昆虫体内肠道共生菌组成

Table 1 Composition of gut microbiota in common lepidoptera insects

鳞翅目	科	宿主	肠道共生菌种类	参考文献
Lepidoptera	Family	Hosts	Gut microbiota species	References
	菜蛾科	小菜蛾	门: 变形菌门、厚壁菌门、蓝菌门 Cyanobacteria、拟杆菌门 Bacteroidetes、放线菌门、硝化螺旋菌门 Nitrospirae、广古菌门 Euryarchaeota	Xia <i>et al.</i> , 2017
	Plutellidae	<i>Plutella xylostella</i>	属: 肠杆菌属、肉食杆菌属 <i>Carnobacterium</i> 、埃希氏菌属 <i>Escherichia</i>	
	螟蛾科	稻纵卷叶螟	门: 变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、蓝菌门	Yang <i>et al.</i> , 2020
	Pyralidae	<i>Cnaphalocrocis medinalis</i>	属: 肠球菌属、沃尔巴克氏体属 <i>Wolbachia</i> 、蓝菌 <i>Cyanobacteria_norank</i> 、香味菌属 <i>Myroides</i> 、不动杆菌属、魏斯氏菌属 <i>Wautersiella</i>	
		草地贪夜蛾	门: 放线菌门、变形菌门、厚壁菌门	Rozadilla <i>et al.</i> , 2020
		<i>Spodoptera frugiperda</i>	属: 红色杆菌属 <i>Rubrobacter</i> 、两面神菌属 <i>Janibacter</i> 、链霉菌属 <i>Streptomyces</i> 、肠杆菌属、弧菌属 <i>Vibrio</i>	
蛾类			门: 厚壁菌门、变形菌门	
Moths	夜蛾科	甜菜夜蛾	属: 克雷伯菌属 <i>Klebsiell</i> 、考克氏菌属 <i>Kocuria</i> 、微球菌属 <i>Micrococcus</i> 、假单胞菌属、红球菌属	杨焯, 2016
	Noctuidae	<i>Spodoptera exigua</i>	<i>Rhodococcu</i> 、假单胞菌属 <i>Sphingomonas</i> 、葡萄杆菌属 <i>Staphylococcus</i> 、狭长平胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i>	
		棉铃虫	门: 厚壁菌门、变形菌门、放线菌门	杨焯, 2016
		<i>Helicoverpa armigera</i>	属: 芽孢杆菌属、肠杆菌属、肠球菌属、克雷伯菌属、马赛菌属 <i>Massilia</i> 、微杆菌属 <i>Microbacterium</i> 、微球菌属、假单胞菌属、红球菌属	
	旋蛾科	棉红铃虫	门: 变形菌门、厚壁菌门、放线菌门	Chaitra <i>et al.</i> , 2022
	Gelechiidae	<i>Pectinophora gossypiella</i>	属: 红球菌属、金黄杆菌属 <i>Chryseobacterium</i> 、肠球菌属、甲基杆菌属 <i>Methylobacterium</i> 、不动杆菌属	
		贡嘎蝠蛾	门: 变形菌门、厚壁菌门、软壁菌门 Tenericutes、放线菌门、酸杆菌门 Acidobacteria、拟杆菌门	Liang <i>et al.</i> , 2019
	Hepialidae	<i>Thitarodes gonggaensis</i>	属: 沃尔巴克氏体属、螺原体属 <i>Spiroplasma</i> 、肉食杆菌属、鞘脂菌属 <i>Sphingobium</i> 、不动杆菌属	

	草螟科	二化螟	门：变形菌门、厚壁菌门、放线菌门、解糖微小寄生菌门 <i>Saccharibacteria</i> 、拟杆菌门	
	Crambidae	<i>Chilo suppressalis</i>	属：肠球菌属、盐单胞菌属 <i>Halomonas</i> 、克雷伯菌属、芽孢杆菌属、柠檬酸杆菌属	Zhong <i>et al.</i> , 2021
	枯叶蛾科	落叶松毛虫	门：变形菌门、厚壁菌门	
	Lasiocampidae	<i>Dendrolimus superans</i>	属：沙雷氏菌属 <i>Serratia</i> 、沃尔巴克氏菌属、假单胞菌属	Zeng <i>et al.</i> , 2020a
	蚕蛾科	家蚕	门：厚壁菌门、变形菌门、	
	Bombycidae	<i>Bombyx mori</i>	属：肠球菌属、乳杆菌属 <i>Lactobacillus</i> 、双歧杆菌属 <i>Bifidobacterium</i> 、梭菌属 <i>Clostridium</i> 、芽孢杆菌属	Subrahmanyam <i>et al.</i> , 2024
	尺蛾科	茶尺蠖	门：厚壁菌门、变形菌门、蓝菌门	
	Geometridae	<i>Ectropis obliqua</i>	属：肠杆菌属、蜜蜂球菌属 <i>Melissococcus</i> 、葡萄球菌属	Wang <i>et al.</i> , 2020a
	小卷蛾科	梨小食心虫	门：变形菌门、厚壁菌门、放线菌门	
	Olethreutidae	<i>Grapholita molesta</i>	属：芽孢杆菌属、肠球菌属、葡萄球菌属、欧文氏菌属 <i>Erwinia</i> 、鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	Wang <i>et al.</i> , 2020b
	蝙蝠蛾科	桉蝠蛾	门：变形菌门、厚壁菌门	
	Hepialidae	<i>Endoclyta signifer</i>	属：伯克氏菌属 <i>Burkholderia</i> 、乳杆菌属、沙雷氏菌属、罗尔斯通氏菌 <i>Ralstonia</i>	Lu <i>et al.</i> , 2023
	毒蛾科	木毒蛾	门：厚壁菌门、变形菌门、放线菌门	
	Lymantriidae	<i>Lymantria xyliina</i>	属：肠球菌属、不动杆菌属、魏斯氏菌属	Ma <i>et al.</i> , 2021
	弄蝶科	椰弄蝶	门：变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、放线菌门、软壁菌门	
	Hesperiidae	<i>Gangara thyrsis</i>	属：醋杆菌属 <i>Acetobacter</i> 、甲基杆菌属、普氏菌属 <i>Prevotella</i> 、链球菌属 <i>Streptococcus</i> 、鞘氨醇单胞菌属	Phalnikar <i>et al.</i> , 2018
蝶类	蛱蝶科	细纹波蛱蝶	门：变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、放线菌门和软壁菌门	
Butterflies	Nymphalidae	<i>Ariadne merione</i>	属：沃尔巴克氏菌属、肠杆菌属、噬二氧化碳细胞菌属 <i>Capnocytophaga</i> 、肠球菌属	Phalnikar <i>et al.</i> , 2018
	粉蝶科	菜粉蝶	门：变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门	
	Pieridae	<i>Pieris rapae</i>	属：甲基杆菌属、亚细亚菌属 <i>Asaia</i> 、不动杆菌属、肠杆菌属、泛菌属 <i>Pantoea</i>	Robinson <i>et al.</i> , 2010
	灰蝶科	细灰蝶	门：变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、放线菌门和软壁菌门	
	Lycaenidae	<i>Leptotes plinius</i>	属：疣微菌属 <i>Verrucomicrobium</i> 、甲基杆菌属、肠杆菌属、普氏菌属	Phalnikar <i>et al.</i> , 2018

---

凤蝶科  
Papilionidae

玉带凤蝶  
*Papilio polytes*

门：变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、放线菌门和软壁菌门  
属：闪板硫菌属 *Lampropedia*、金黄杆菌属 *Chryseobacterium*、疣微菌属 *Verrucomicrobium*、噬  
二氧化碳细胞菌属 *Capnocytophaga*、不动杆菌属、普氏菌属  
Phalnikar *et al.*, 2018

---

## 2 鳞翅目昆虫肠道共生菌的传播方式

昆虫肠道共生菌常见的传播方式主要有垂直传播和水平传播。垂直传播是指母代将肠道共生菌传递给子代，在社会性昆虫及群居性昆虫中较为常见（郭军等，2015）。具体而言，Brinkmann 等（2008）研究发现烟草天蛾 *Manduca sexta* Linnaeus 体内存在可定殖的肠球菌，且该肠球菌在卵期已被证实具有代谢活性，烟草天蛾幼虫则通过取食卵壳获得该共生菌。同时，也有研究表明用嗜虫假单胞菌 *Pseudomonas entomophila* 和嗜虫沙雷氏菌 *Serratia entomophila* 饲喂大蜡螟后，发现上述两个菌群存在向大蜡螟卵母细胞移动的现象（Freitag *et al.*, 2014）。在斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 中，科研人员通过序列比对发现肠道有益共生菌蒙氏肠球菌 *Enterococcus mundtii* 很可能通过卵进行垂直传播（Shao *et al.*, 2017）。Ashida 等（2012）指出，宿主昆虫及其天然肠道共生菌之间的分子信号对细菌的正确定殖和群落稳态至关重要。

肠道共生菌还可通过粪便、食物、交哺等形式进行水平传播（Voirol *et al.*, 2018）。Leite-Mondin 等（2021）研究表明，取食拟南芥 *Arabidopsis thaliana* Linné 的粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* Hübner 肠道共生菌主要为申氏杆菌属 *Shinella*、土壤芽胞杆菌 *Terribacillus* 及丙酸杆菌属 *Propionibacterium*，这 3 种主要菌属也可在拟南芥叶片上找到。Hannula 等（2019）研究发现，甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* (L.) 的肠道共生菌主要来源于土壤微生物，并且植物对土壤微生物的影响可以传递给在同一土壤上以其他植物为食的植食性鳞翅目昆虫。

## 3 鳞翅目昆虫肠道共生菌组成的驱动因素

一般来讲，肠道共生菌种类组成和比例处于动态变化中，因此在不同的个体和地理种群之间存在显著差异。近年来，大量证据表明，昆虫食性、肠道组成、生理结构、发育阶段、环境条件及肠道内环境等都在塑造着昆虫体内共生菌群落的结构和多样性（Voirol *et al.*, 2018; Mason *et al.*, 2023）。众所周知，肠道共生菌极大影响着昆虫的生理活动。鳞翅目作为被世界公认的最具破坏性的农业害虫之一（Sree and Varma, 2015），研究其肠道共生菌组成的驱动因素，以深入了解其生态适应性和生存策略，为害虫防治提供新的思路和方法。

### 3.1 昆虫的不同取食选择

食物可以通过改变鳞翅目昆虫肠道的营养环境、物理化学条件来影响宿主昆虫的肠道共生菌组成，改变昆虫体内肠道菌群结构及其多样性（Pernice *et al.*, 2014）。研究表明以人工饲料为食的小菜蛾肠道共生菌主要隶属于厚壁菌门，而当小菜蛾转接至结球甘蓝 *Brassica oleracea* L.var. *capitata* L.、结球白菜 *Brassica rapa* subsp. *Pekinensis* (L.) 及花椰菜 *Brassica oleracea* L.var. *botrytis* (L.) 后，厚壁菌门的相对丰度显著降低，变形菌门成为结球白菜、花椰菜的优势菌门，拟杆菌门成为结球甘蓝的优势菌门（吴晓露等，2019），人工饲料中含大量碳水化合物，而厚壁菌门的高丰度存在或能够合成某种碳水化合物降解酶，协助

小菜蛾将多糖转化为能够利用的营养物质。Leite-Mondin 等 (2021) 发现以拟南芥为食的粉纹夜蛾幼虫肠道中申氏杆菌属、芽孢杆菌属 *Bacillus* 及丙酸杆菌属的丰度较高, 而番茄 *Solanum lycopersicum* L. 饲喂的粉纹夜蛾幼虫肠道呈现农杆菌属 *Agrobacterium* 和根瘤菌属 *Rhizobium* 的相对丰度增加。需要强调的是, 取食同种植物的不同品种也会造成宿主昆虫肠道菌群的差异, 这是由于在不同品种植物的营养成分和次生代谢产物不同, 植物本身的菌群群落也随之不同, 昆虫取食不同品种植物后肠道共生菌的组成亦出现显著差异。Strano 等 (2018) 针对 3 种松树上的松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* (Gosalbo) 展开研究, 结果显示, 取食落叶松 *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen、海岸松 *Pinus pinaster* (Ait.) 的松异舟蛾肠道内的变形菌门相对丰度比取食地中海松 *Pinus halepensis* (Mill.) 的松异舟蛾高。钟雅婷等 (2021) 研究发现油桐尺蛾 *Buzura suppressaria* (Guenee) 肠道及桉树 *Eucalyptus robusta* Smith 叶片中含有 7 种相同的病原菌, 表明食物与肠道共生菌具有极强的关联性, 昆虫在取食过程中可能会获得来自食源环境中的共生菌。除上述研究外, Jones 等 (2019) 探究了环境和食物对昆虫肠道共生菌的影响, 发现食物是驱动肠道共生菌变化的主要因素。

### 3.2 昆虫的生长环境

昆虫肠道共生菌的多样性因宿主生长环境的不同而存在差异。Staudacher 等 (2016) 通过测定实验室及田间的烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius) 幼虫肠道共生菌, 发现不同生长环境的烟芽夜蛾肠道共生菌没有共同的分类操作单元 (Operational Taxonomic Unit, OTU), 同时发现实验室饲养的烟芽夜蛾肠道优势菌属为肠球菌属, 但野外采集的烟芽夜蛾体内并未发现该菌属。刘小改 (2017) 测定了泰国、越南及我国南宁、长沙、杭州、乐山地区的稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenee) 种群的肠道菌群变化, 结果显示我国乐山地区的稻纵卷叶螟肠道共生菌主要为肠杆菌科、肠球菌科、鞘脂杆菌科 Sphingobacteriaceae、微杆菌科 Microbacteriaceae 和厌氧绳菌科 Anaerolineaceae; 泰国、越南及我国南宁、长沙、杭州地区的稻纵卷叶螟肠道共生菌主要为肠杆菌科、肠球菌科。有研究指出, 我国云南地区和重庆地区的草地贪夜蛾肠道共有菌属为克雷伯氏菌属, 但肠球菌属、沙雷氏菌属、摩根菌属 *Morganella* 为云南地区草地贪夜蛾特有的肠道菌属; 不动杆菌属、假单胞菌属、肠杆菌属、气单胞菌属 *Aeromonas* 是重庆地区草地贪夜蛾特有肠道菌属 (唐运林等, 2019; 李青晏等, 2020)。同时, 程露强 (2021) 比较了广西地区和西藏地区的草地贪夜蛾肠道菌群, 发现广西地区的 6 龄草地贪夜蛾幼虫肠道共生菌种类及丰度要优于西藏地区种群, 且广西、西藏 2 个地区的草地贪夜蛾肠道优势共生菌亦有不同, 它们分别为乳杆菌属 *Lactobacillus* 和肠球菌属。

### 3.3 昆虫的不同发育阶段

除食物和环境因素外, 昆虫的发育阶段也会影响宿主的肠道共生菌组成。在大多数鳞翅目昆虫中, 幼虫阶段的肠道共生菌多样性通常高于蛹期及成虫阶段, 幼虫阶段的肠道共生菌类型较为丰富, 蛹期及成虫阶段相对单一。Subta 等 (2019) 和王莹 (2020) 分别探究了



竹驻虫 *Omphisa fuscidentalis* (Hampson) 和东方菜粉蝶 *Pieris canidia* 的肠道共生菌多样性, 研究发现宿主昆虫肠道共生菌密度随发育阶段的成熟而逐渐降低, 这表明昆虫在不同发育阶段对营养和代谢的需求不同。幼虫阶段通常以快速生长和积累营养为主, 而成虫阶段则更侧重于繁殖和生存。肠道共生菌密度的变化可能是昆虫为了适应这些不同需求而进行的自我调节, 丰富的肠道共生菌多样性可能为幼虫提供了必要的营养和代谢, 支持其快速生长和发育。类似地, 郑丹丹 (2013) 发现小菜蛾幼虫肠道共生菌以变形菌门、厚壁菌门和拟杆菌门为主, 蛹期肠道共生菌仅以变形菌门和厚壁菌门为主, 而成虫肠道共生菌只存在变形菌门。毛健夜蛾 *Brithys crini* (Fabricius) 幼虫肠道共生菌主要为变形菌门 (52.0%)、拟杆菌门 (36.0%) 和厚壁菌门 (10.0%); 而成虫肠道共生菌种类仅为变形菌门 (96.0%) 和厚壁菌门 (3.7%) (González-Serrano *et al.*, 2020)。梨小食心虫 *Oriental Fruit Moth* 1-2 龄幼虫肠道共生菌主要为葡糖杆菌属 *Gluconobacter* 和泛菌属; 3-5 龄幼虫肠道共生菌主要为肠球菌属和肠杆菌属, 蛹期肠道共生菌主要为沙雷氏菌属 (Wang *et al.*, 2020b)。李青晏等 (2020) 通过解剖重庆地区的草地贪夜蛾幼虫及成虫的肠道, 发现这 2 个阶段的肠道共生菌存在差异, 幼虫肠道中特有的肠道共生菌为肠球菌属、沙雷氏菌属和摩根菌属, 成虫肠道中特有的肠道共生菌为不动杆菌属、微球菌属、假单胞菌属和肠杆菌属。总的来说, 虽然一些核心肠道共生菌存在于鳞翅目昆虫多个发育阶段, 但肠道共生菌组成从幼虫到成虫的变化较为显著。

### 3.4 肠道内环境

除了上述 3 种主要的驱动因子外, 鳞翅目昆虫的肠道共生菌还受 pH 值、离子浓度、氧含量及氧化还原条件等肠道内环境的影响。不同的鳞翅目昆虫, 其肠道内环境表现出显著的种间差异, 如小菜蛾的肠道 pH 值范围在 7.4~8.3 (Srivastava and Mathur, 1966; Narayanan *et al.*, 1976); 烟草天蛾的肠道 pH 值范围为 9.6~10.8, 氧分压为  $1.2 \pm 0.4$  A, 氧化还原电势为 -188.0 mV (Appel and Martin, 1990; Johnson and Barbehenn, 2000); 虎凤蝶 *Luehdorfia puziloi* (Erschoff) 的肠道 pH 值范围为 10.0, 氧化还原电势为 41.0 mV (Appel and Martin, 1990; Johnson and Barbehenn, 2000)。Zeng 等 (2020b) 研究指出不同 pH 饲料对亚洲型舞毒蛾幼虫菌群群落结构及多样性有显著影响, 当 pH 值处于中性时, 厚壁菌门的相对丰度 (85.3%) 比偏酸性条件 (69.3%) 高 16.0%, 而变形菌门的相对丰度 (14.6%) 比偏酸性条件 (30.6%) 低 16.0%; 在偏碱性条件下, 肠道共生菌的总体相对丰度并未发生显著变化。而乳杆菌属、假单胞菌属和魏斯氏菌属 *Weissella* 是 3 个主要菌属, 在 pH 偏中性条件下, 分别占 58.0%、14.0%和 27.0%; 偏碱性条件下, 分别为 57.0%、20.0%和 21.0%; 而在偏酸性条件下, 分别为 63.0%、28.0%和 5.4%。这些研究结果有助于理解舞毒蛾在不同环境条件下的适应机制, 中性环境可能更有利于厚壁菌门的生长, 而酸性环境可能更有利于变形菌门的生长, 这可能反映了舞毒蛾在不同生境中的生存策略。Zeng 等 (2020c) 研究发现同对照组相比, 锰离子处理后亚洲型舞毒蛾优势肠道共生菌乳杆菌属、魏斯氏菌属和假单胞菌属的比例发生了显著变化。具体而言, 对照组的肠道共生菌组成包括 58.1%的乳杆菌属、27.1%的

魏斯氏菌属和 14.0% 的假单胞菌；锰离子处理组则由 83.1% 的乳杆菌属、的魏斯氏菌属和 11.7% 的假单胞菌组成。此外，功能分类分析显示，锰胁迫显著降低 3.9% 了幼虫肠道共生菌在辅酶转运和代谢方面的能力，辅酶在许多生物化学反应中起关键作用，其转运和代谢能力的下降可能影响宿主的生长和发育。

## 4 鳞翅目昆虫肠道共生菌的生物学效应

昆虫肠道共生菌与宿主间的协同进化，体现在肠道共生菌受宿主和外部环境的共同调节，同时肠道共生菌对宿主的生理、病理等多方面特征产生显著影响。因此，昆虫肠道共生菌的研究领域极为广泛。总的来说，相比双翅目、鞘翅目和膜翅目等其他昆虫，鳞翅目昆虫幼虫的肠道结构相对简单，肠道共生菌的类型较为单一（Engel and Moran, 2013），但它们在宿主的生长发育及生殖、营养代谢、免疫防御、调节与植物的互作、帮助宿主降解有毒或有害物质等多个方面仍扮演着不可或缺的角色（Pilon *et al.*, 2013; Ramya *et al.*, 2016; Xia *et al.*, 2020; Ma *et al.*, 2021）。

### 4.1 影响宿主昆虫的生长发育及生殖

肠道共生菌群落结构可以促进小菜蛾的适合度，调控宿主的发育历期、虫重、蛹重及成虫寿命（沈金红等，2017）。有研究表明从小菜蛾肠道中分离出的粘质沙雷氏菌 *Serratia marcescens* FLGB16，能够产几丁质酶，促进小菜蛾幼虫的生长发育（Indiragandhi *et al.*, 2007）。庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia*（Ménétriés）取食长叶车前 *Plantago lanceolata*（L.）和穗花婆婆纳 *Veronica spicata*（L.）后，其幼虫生长速率有显著差异，庆网蛱蝶的幼虫在以穗花婆婆纳为食时其存活率、体重和生长速度均优于长叶车前（Saastamoinen *et al.*, 2007），Ruokolainen 等（2016）进一步研究发现可能是庆网蛱蝶体内的肠道共生菌介导了上述结果。在木毒蛾 *Lymantria xyliana*（Swinhoe）中，发现饲喂无菌人工饲料的幼虫早期其头部宽度小于以正常寄主植物饲料为食的幼虫（Ma *et al.*, 2021），取食无菌人工饲料使得宿主无法获得与取食正常寄主植物相同的菌群，进而影响其生长发育。另外，昆虫肠道共生菌还会影响宿主的生殖，例如，分别用 1.0%、3.0%、5.0% 盐酸环丙沙星去除家蝇 *Musca domestica*（L.）肠道共生菌后，家蝇成虫产卵量显著降低（宋暖，2014）。植物乳杆菌 *Lactobacillus plantarum* 能通过改变宿主表皮碳氢化合物性信息素的水平来影响黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen 的交配偏好（Sharon *et al.*, 2010）。

### 4.2 参与宿主昆虫的营养代谢

宿主昆虫为肠道共生菌提供稳定的栖息环境和营养，作为交换，肠道共生菌为宿主提供食物消化所必需的物质，从而扩大宿主的寄主范围，影响宿主的取食习性。例如 Zhang 等（2024a）研究发现，家蚕幼虫通过持续取食桑叶能够稳定携带假单胞菌属 *Pseudomonas fulva* ZJU1，使其具备降解桑叶衍生的次生代谢产物 1-脱氧野尻霉素（1-Deoxynojirimycin, DNJ）的能力，并显著促进家蚕生长。Xia 等（2017）通过宏基因组分析发现小菜蛾肠道共生菌具备完整的纤维素和果胶降解基因，体外分离筛选到 6 株肠杆菌并进行功能验证，结果

表明小菜蛾肠道中的肠杆菌能够降解纤维素和果胶。在斜纹夜蛾体内肠杆菌 Tar-SPL9 也具备纤维素降解能力，微杆菌 Tar-SPL2 具备很强的苯酚降解能力（孙博通等，2017），这些肠道共生菌能够分解植物细胞壁中的纤维素和果糖，增强了宿主昆虫对植物的消化能力，使其能够更有效的获取营养。Xia 等（2020）研究发现，当用抗生素（环丙沙星、左氧氟沙星、甲硝唑混合物）去除斜纹夜蛾肠道共生菌后，其取食和生长能力显著降低，但重新回补肠道共生菌后，取食和生长能力均可得到一定的恢复，这表明肠道共生菌在斜纹夜蛾取食、消化和营养吸收过程中非常重要。同时宏基因组测序也显示，肠道共生菌编码大量参与消化、解毒和营养供应的酶。Chen 等（2021）采用混合抗生素（青霉素、庆大霉素、利福平和链霉素）的人工饲料饲喂草地贪夜蛾幼虫，发现其肠道共生菌的组成和多样性呈现变化，主要体现为厚壁菌门中的肠球菌属和魏斯氏菌属的丰度显著减少，同时，转录组分析表明，与对照组相比，抗生素处理组发现有 1394 个差异表达基因，GO 和 KEGG 结果显示，抗生素诱导的肠道共生菌失调会影响宿主能量产生、代谢和自噬-溶酶体信号通路等生物过程。李宏伟等（2020）通过对草地贪夜蛾体内肠道共生菌进行分离及鉴定，筛选出贝莱斯芽胞杆菌 *Bacillus velezensis* 和解淀粉芽胞杆菌 *Bacillus amyloliquefaciens* 共 2 株纤维素降解细菌。蓖麻蚕 *Philosamia cythiaricini*（Boisduval.）肠道中也含有降解纤维素的菌株，分别为芽孢杆菌（88.0%）、假单胞菌（8.0%）和肠球菌（4.0%）（MsangoSoko *et al.*, 2021）。Dar 等（2021）采用平板法对棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner）肠道共生菌进行分离及鉴定，共采集到 25 个具有降解纤维素的菌株，经验证发现，这些降解纤维素的菌株主要为克雷伯氏菌属。以甘蔗为食的甘蔗螟 *Diatraea saccharalis*（Fabricius）幼虫肠道中分离出 5 个菌属分别为克雷伯氏菌属、寡养单胞菌属 *Stenotrophomonas*、微杆菌属、芽孢杆菌属和肠球菌属，它们具有纤维素水解活性。当让幼虫自然取食未经预处理的甘蔗农业残留物时，芽孢杆菌属和克雷伯氏菌属具有更高的纤维素分解能力，能够有效地代谢不溶性和可溶性纤维素，在降解甘蔗生物量方面可能发挥更高的特异性或效率（Dantur *et al.*, 2015）。Liang 等（2018）研究表明，从家蚕幼虫肠道中分离的蒙氏肠球菌 EMB156，在极端碱性条件下能够稳定且高效地将多种碳源转化为乳酸，该代谢产物在工业生产生物塑料材料中具有重要的应用价值。

#### 4.3 提高宿主昆虫的免疫防御

肠道共生菌在鳞翅目昆虫防御病原体（包括细菌、真菌、病毒和寄生虫）侵染过程中扮演着关键角色，其中肠道共生菌的拮抗作用是宿主昆虫防御机制的重要组成部分。张志红等（2020）研究发现，变栖克雷伯菌 *Klebsiella variicola* 是草地贪夜蛾肠道中的优势菌种，对青霉素、红霉素和氨苄西林表现出显著抗性。舞毒蛾 *Lymantria dispar*（Linnaeus）体内的粪肠球菌 *Enterococcus faecalis* 能够使宿主肠道酸化，可能抑制在碱性条件下活化的致病性毒素，保护肠道（Dillon and Dillon, 2004）。灰翅叶蛾 *Spodoptera littoralis*（Bulter）肠道中的孟氏肠球菌 *Enterococcus mundtii* 能产生一种对抗李斯特菌属 *Listeria* 等革兰氏阳性病原体的天然产物，同时维持宿主肠道共生菌的稳定性（Shao *et al.*, 2017）。小菜蛾肠道中的肠

球菌属可以增强宿主对毒死蜱的抗性 (Xia *et al.*, 2018)。Jakubowska 等 (2013) 研究指出甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* Hiibner 幼虫感染甜菜夜蛾核多角体病毒 (SeMNPV) 后, 观察到与免疫相关的转录物表达水平降低, 同时肠道共生菌的负荷显著增加了 18.2 倍, 同时增强了核多角体病毒的毒力、致病性和分散性。比较了含菌与无菌幼虫在感染核多角体病毒后的反应, 结果显示, 含菌幼虫死亡速度更快, 死亡率也更高。Tian 等 (2023) 发现感染棉铃虫核多角体病毒 (HearNPV) 后, 棉铃虫幼虫的中肠共生菌负荷发生变化, 主要表现为肠球菌属数量增加, 而其他大多数细菌属的数量减少, 厚壁菌门取代变形菌门成为优势菌门。此外, 这种共生菌组成的改变与抑制双氧化酶 *Duox* 产生的活性氧 (ROS) 有关, 从而增强了幼虫对核多角体病毒感染的免疫应答。Li 等 (2016) 探究了家蚕肠道共生菌的多样性与其抗氟能力的关系, 发现用氟化物处理的家蚕肠道共生菌数量显著降低, 且不同抗氟品系的家蚕肠道共生菌多样性存在差异。有研究报道家蚕微孢子虫 *Nosema bombycis* 感染家蚕后, 厚壁菌门中的肠球菌属的丰度显著提高。特别是, 粪肠球菌 LX10 能够降低家蚕孢子的萌发率和体内外感染效率。此外, 与单独感染家蚕微孢子虫相比, 当粪肠球菌 LX10 与家蚕微孢子虫同时口服给药时, 观察到一系列基因 (如 *Akirin*、*Cecropin A*、*Mesh*、*Ssk*、*DUOX* 和 *NOS*) 的表达、过氧化氢和一氧化氮水平以及谷胱甘肽转移酶 (*GST*) 活性均有所恢复和改善 (Zhang *et al.*, 2022a)。有研究指出, 阿维菌素胁迫可以改变舞毒蛾幼虫肠道共生菌的结构和功能, 导致某些细菌和真菌功能类群的增加或减少, 表明舞毒蛾肠道共生菌可能与宿主对阿维菌素的抗性有关 (Zeng *et al.*, 2020d)。这些研究表明, 肠道共生菌在鳞翅目昆虫的生理和免疫防御中发挥着复杂而重要的作用。

#### 4.4 调节宿主昆虫与植物的互作

鳞翅目植食性昆虫通过进化出多种机制来克服植物的防御机制, 从而适应以特定寄主植物为食。这些昆虫拥有一个复杂的肠道菌群群落, 它在调控宿主与植物之间的互作关系方面发挥着关键作用 (Douglas, 2013)。Xia 等 (2017) 利用小菜蛾肠道宏基因组测序, 发现阴沟肠杆菌 *Enterobacter cloacae*、阿氏肠杆菌 *Enterobacter asburiae* 和麦芽芳构康杆菌 *Carnobacterium maltaromaticum* 参与植物细胞壁分解、植物酚类物质解毒和氨基酸合成, 通过这些肠道共生菌协同作用, 使得小菜蛾更高效、更安全地利用植物资源, 从而在不同植物上生存和繁衍。植物会通过产生化感物质来防御昆虫的取食, 而昆虫则依赖肠道共生菌来克服这些防御机制。例如 Jones 等 (1981) 研究了家蚕肠道共生菌与植物化感物质的关系, 发现 2-呋喃甲醛会抑制家蚕肠道共生菌的生长, 减少其对宿主营养吸收的促进作用, 从而加剧 2-呋喃甲醛对幼虫生长的抑制作用。大豆体内含有大量蛋白酶抑制剂以抵御大豆夜蛾 *Anticarsia gemmatilis* (Hübner) 为害, 而大豆夜蛾肠道中的芽孢杆菌属、肠球菌属和葡萄球菌属 *Staphylococcus* 等具有蛋白酶活性, 能够帮助大豆夜蛾克服大豆中的蛋白酶抑制剂, 从而取食大豆, 这种适应机制使得大豆夜蛾能够在含有蛋白酶抑制剂的环境中生存和繁衍 (Pilon *et al.*, 2013)。小菜蛾肠道中的不动杆菌属 *Acinetobacter* sp. PSGB04 显著促进了

油菜植株的根系生长、幼苗活力和干物质积累；假单胞菌属 *Pseudomonas* sp. PRGB06 对灰霉菌 *Botrytis cinerea*、马铃薯炭疽病 *Colletotrichum coccodes*、胶孢炭疽菌 *Colletotrichum gleosporioides*、立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 和核盘菌 *Sclerotia sclerotiorum* 的菌丝生长具有抑制作用。PRGB06 处理后的番茄植株呈现出显著的生长优势，其生长参数显著高于对照组（Indiragandhi *et al.*, 2008）。

#### 4.5 帮助宿主降解有毒或有害物质

昆虫与肠道共生菌之间的共生关系在昆虫的环境适应性和进化中扮演着关键角色。特别是部分昆虫依赖肠道共生菌降解塑料制品，如黄粉虫 *Tenebrio molitor* Mealworm、黑粉虫 *Tenebrio obscurus* Fabricius、超级蠕虫 *Zophobas atratus* (Fabricius)、印度谷螟 *Plodia interpunctella* (Hübner)、小蜡螟 *Achroia grisella* F.、大蜡螟等，能够将塑料视为可利用的碳源，并通过其肠道共生菌和自身分泌的消化酶的协同作用，对塑料进行有效的生物降解，这一发现展现了昆虫惊人的环境适应性，同时能够深入理解昆虫如何通过肠道共生菌降解塑料和其他有害物质。这有助于开发新的生物农药和生物防治策略，减少对化学农药的依赖。Cassone 等（2020）用低密度聚乙烯饲喂大蜡螟幼虫，借助 16Sr DNA 高通量测序、代谢组学、体外培养等技术，发现肠道内不动杆菌属对低密度聚乙烯有降解作用。Montazer 等（2021）从大蜡螟肠道中分离出纺锤形赖氨酸芽孢杆菌 *Spindle shaped lysine bacillus*、阿氏芽孢杆菌 *Bacillus aeruginosa* 和氧化微杆菌 *Microbacterium oxydans* 用于降解低密度聚乙烯，通过气相色谱仪分析，发现有线性烷烃和其他未知低密度聚乙烯水解产物。也有研究指出，草地贪夜蛾的幼虫能够通过取食聚氯乙烯（Polyvinyl chloride, PVC）塑料薄膜存活，这源于它们肠道中克雷伯氏菌属所携带的解聚酶对聚氯乙烯有降解作用（Zhang *et al.*, 2022b），这进一步证实了肠道共生菌在塑料降解方面的多样性和有效性。昆虫肠道共生菌不仅可以降解塑料，同时还能降解其他对昆虫有毒的物质并加以利用。例如小菜蛾肠道内的蜡样芽孢杆菌能够有效降解茚虫威，降解率高达 20.0%，甚至可以利用该农药作为生长和代谢的能量来源，从而维持其生命活动（Ramya *et al.*, 2016）。肠道共生菌也可以帮助宿主降解有毒的次生代谢物，舞毒蛾肠道内的红球菌属 *Rhodococcus* 能够帮助宿主降解萜烯类次生代谢物，从而促进宿主对含有萜烯化合物的食物的消化（Van der Vlugt-Bergmans and van der Werf, 2001）。同时，舞毒蛾幼虫肠道中不动杆菌属的多样性与其代谢膳食酚苷的能力呈正相关（Mason and Raffa, 2014）。

## 5 小结与展望

鳞翅目昆虫与肠道共生菌两者存在密切的共生关系，这种密切的联系使得肠道共生菌在宿主昆虫的生长发育及生殖、营养代谢、免疫防御、调节与植物的互作、帮助宿主降解有毒或有害物质等多个生理过程中发挥着关键作用；宿主昆虫则为肠道共生菌提供营养来源及生存空间。这种互利互惠的共生关系有助于维持宿主昆虫内环境的平衡稳定，从而促进宿主健康生长。

众所周知，鳞翅目昆虫包含极大数量的授粉昆虫和农林业害虫，对其肠道共生菌的研究不仅有利于开发昆虫资源的应用，而且可从破坏昆虫肠道菌群稳态角度切入进行农林业害虫防治。在最新的研究中，Zhang 等（2024b）表明，入侵扩散到中国南部的美国白蛾浙江种群依赖肠道共生菌 *Bacteroides*、*Blautia* 和 *Coprococcus* 提高了美国白蛾 *Hyphantria cunea* 幼虫在最适寄主水杉上的存活率，在美国白蛾适应新寄主植物的过程中起着关键作用。虽然研究明确了特定菌属对寄主适应性的促进作用，但这些菌属如何与宿主的生理过程相互作用，以及它们如何帮助幼虫耐受植物毒素等问题仍需深入研究，未来可以结合多组学技术（如宏基因组学、代谢组学），进一步揭示肠道共生菌与宿主之间的互作机制，特别是肠道共生菌如何帮助宿主耐受植物次生代谢产物。此外，在研究宿主昆虫与其肠道共生菌相互作用时，还应充分考虑其他环境因素（如气候、土壤类型等）对宿主肠道菌群群落结构的影响，而这些因素可能与寄主适应性存在复杂的交互作用。

近年来，关于鳞翅目昆虫肠道共生菌的研究取得了显著进展，特别是在害虫防控、生态调控以及微生物互作等领域。例如在害虫防控方面，Wang 等（2024）的研究揭示了鳞翅目害虫防御苏云金芽胞杆菌（Bt）杀虫蛋白的新机制，沉默 JAK/STAT 信号通路的关键基因，可以增强害虫对 Bt 杀虫蛋白的敏感性，此外，结合 dsRNA 纳米颗粒和 Bt 菌株的混合制剂显著提高了对二化螟 *Chilo suppressalis* 的防治效果。新型生物杀虫剂（如微生物制剂和植物衍生化合物）的开发，以及靶向农药递送系统（如纳米乳剂和控释制剂）的创新，为减少农药对环境的影响提供了新的工具。

随着高通量测序技术、单细胞测序技术及代谢组学等先进技术的不断进步，对害虫肠道菌群群落的动态变化及其功能的研究将更加深入。这将有助于揭示害虫适应环境变化的机制，并为生态调控提供新的靶点。未来研究应（1）：积极挖掘和利用鳞翅目昆虫肠道中具有特殊功能的共生菌资源，如产抗菌、抗药、特殊酶等活性物质的微生物菌株，这些微生物资源在能源、植保、农业生产等领域具有广泛的应用前景，不仅为农业害虫的绿色防控、生态修复及益虫资源的高效利用提供科学依据，还将为我们的生活带来更多便利和效益；（2）：加强跨学科的前沿技术融合，如纳米生物技术、合成生物学及系统生物学等手段，深入解析肠道共生菌群落与宿主昆虫之间复杂的分子互作网络，这不仅包括阐明微生物如何影响昆虫的生长发育、免疫防御及环境适应性等生理过程，还将探索微生物在昆虫行为调控、社会互动及种群动态等更高层次生态功能中的角色；（3）：建立更全面的肠道共生菌功能数据库，结合大数据分析和人工智能预测模型，精准预测共生菌群落变化对昆虫种群健康及生态系统平衡的影响。最终，这些深入且广泛的研究成果将为农业害虫的可持续管理、生态平衡的维护以及新型生物农药和益生菌制剂的开发提供坚实的科学基础，推动昆虫学、微生物学及生态学等相关领域的协同发展。

### 参考文献（References）

Appel HM, Martin MM. Gut redox conditions in herbivorous lepidopteran larvae [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16 (12): 3277-3290.

- Ashida H, Ogawa M, Kim M, *et al.* Bacteria and host interactions in the gut epithelial barrier [J]. *Nature Chemical Biology*, 2012, 8 (1): 36-45.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, *et al.* Arthropod diversity in a tropical forest [J]. *Science*, 2012, 338 (6113): 1481-1484.
- Brinkmann N, Martens R, Tebbe CC. Origin and diversity of metabolically active gut bacteria from laboratory-bred larvae of *Manduca sexta* (Sphingidae, Lepidoptera, Insecta) [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74 (23): 7189-7196.
- Cassone BJ, Grove HC, Elebute O, *et al.* Role of the intestinal microbiome in low-density polyethylene degradation by caterpillar larvae of the greater wax moth, *Galleria mellonella* [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2020, 287 (1922): 20200112.
- Chaitra HS, Singh A, Pandiyan K, *et al.* Sex biased variance in the structural and functional diversity of the midgut bacterial community of last instar larvae of *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae) [J]. *Microbial Ecology*, 2022, 83 (4): 1112-1122.
- Chen BS, Ru XM, Shao YQ. Diversity of the gut microbiota in lepidopteran insects and their interaction with hosts [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (6): 710-722. [陈勃生, 鲁兴萌, 邵勇奇. 鳞翅目昆虫肠道菌群的多样性及其与宿主的相互作用 [J]. *昆虫学报*, 2017, 60 (6): 710-722]
- Chen YQ, Zhou HC, Lai YS, *et al.* Gut microbiota dysbiosis influences metabolic homeostasis in *Spodoptera frugiperda* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 727434.
- Cheng LQ. Study on Sensitivity and Influence Factors of Different Geographical Populations of *Spodoptera frugiperda* to SfMNPV in China [D]. Yangzhou: Yangzhou University Master Thesis, 2021. [程露强. 我国不同地理种群草地贪夜蛾对其核型多角体病毒 (SfMNPV) 敏感性及其影响因子研究 [D]. 扬州: 扬州大学硕士学位论文, 2021]
- Dantur KI, Enrique R, Welin B, *et al.* Isolation of cellulolytic bacteria from the intestine of *Diatraea saccharalis* larvae and evaluation of their capacity to degrade sugarcane biomass [J]. *AMB Express*, 2015, 5 (1): 1-11.
- Dar MA, Shaikh AF, Pawar KD, *et al.* Evaluation of cellulose degrading bacteria isolated from the gut-system of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* and their potential values in biomass conversion [J]. *Peer J*, 2021, 9: e11254.
- Dillon RJ, Dillon VM. The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions [J]. *The Annual Review of Entomology*, 2004, 49 (1): 71-92.
- Douglas AE. Microbial brokers of insect-plant interactions revisited [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39 (7): 952-961.
- Engel P, Moran NA. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37 (5): 699-735.
- Freitag D, Schmidtberg H, Dickel F, *et al.* The maternal transfer of bacteria can mediate trans-generational immune priming in insects [J]. *Virulence*, 2014, 5 (4): 547-554.
- González-Serrano F, Pérez-Cobas AE, Rosas T, *et al.* The gut microbiota composition of the moth *Brithys crini* reflects insect metamorphosis [J]. *Microbial Ecology*, 2020, 79 (4): 960-970.
- Guarner F, Malagelada JR. Gut flora in health and disease [J]. *Lancet*, 2003, 361 (9356): 512-519.
- Guo J, Wu J, Deng XY, *et al.* Advances in research on insect gut microbiota and their functions [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (6): 1345-1352. [郭军, 吴杰, 邓先余, 等. 昆虫肠道菌群的功能研究进展 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (6): 1345-1352]
- Hannula SE, Zhu F, Heinen R, *et al.* Foliar-feeding insects acquire microbiomes from the soil rather than the host plant [J]. *Nature Communications*, 2019, 10 (1): 1254.
- Indiragandhi P, Anandham R, Madhaiyan M, *et al.* Characterization of plant growth-promoting traits of bacteria isolated from larval guts of diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Current Microbiology*, 2008, 56 (4): 327-333.
- Indiragandhi P, Anandham R, Madhaiyan M, *et al.* Cultivable bacteria associated with larval gut of prothiofos-resistant, prothiofos-susceptible and field-caught populations of diamondback moth, *Plutella xylostella* and their potential for, antagonism towards entomopathogenic fungi and host insect nutrition [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2007, 103 (6): 2664-2675.
- Jakubowska AK, Vogel H, Herrero S. Increase in gut microbiota after immune suppression in baculovirus-infected larvae [J]. *PLoS Pathogens*, 2013, 9: e1003379.
- Johnson KS, Barbehenn RV. Oxygen levels in the gut lumens of herbivorous insects [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46 (6): 897-903.
- Jones AG, Mason CJ, Felton GW, *et al.* Host plant and population source drive diversity of microbial gut communities in two polyphagous insects [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 2792.
- Jones CG, Aldrich JR, Blum MS. Baldeypress allelochemicals and the inhibition of silkworm enteric microorganisms some ecological considerations [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1981, 7 (1): 103-114.
- Leite-Mondin M, Dilegge MJ, Manter DK, *et al.* The gut microbiota composition of *Trichoplusia ni* is altered by diet and may influence its polyphagous behavior [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11 (1): 5786.
- Li GN, Xia XJ, Tang WC, *et al.* Intestinal microecology associated with fluoride resistance capability of the silkworm (*Bombyx mori* L.) [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100 (15): 6715-6724.

- Li HW, Yang XJ, Xiang YZ, *et al.* Isolation and identification of the intestinal bacteria, and screening of the cellulolytic bacteria, of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuid) larvae [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (3): 608-616. [李宏伟, 杨晓洁, 向奕舟, 等. 草地贪夜蛾幼虫肠道细菌的分离鉴定及纤维素降解细菌的筛选 [J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (3): 608-616]
- Li QY, Tang YL, Jiang RX, *et al.* Isolation and identification of gut bacteria of *Spodoptera frugiperda* feeding on maize in Yunnan, China [J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2020, 42 (1): 1-8. [李青晏, 唐运林, 蒋睿轩, 等. 云南地区草地贪夜蛾肠道细菌的分离及鉴定 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2020, 42 (1): 1-8]
- Liang XL, Sun C, Chen BS, *et al.* Insect symbionts as valuable grist for the biotechnological mill: An alkaliphilic silkworm gut bacterium for efficient lactic acid production [J]. *Environmental Biotechnology*, 2018, 102 (11): 4951-4962.
- Liang Y, Hong Y, Mai Z, *et al.* Internal and external microbial community of the *Thitarodes* moth, the host of *Ophiocordyceps sinensis* [J]. *Microorganisms*, 2019, 7 (11): 517.
- Liu XG. Analysis of the Bacterial Community Structure and Diversity in the Intestine of *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) [D]. Chongqing: Southwest University Master Thesis, 2017. [刘小改. 稻纵卷叶螟肠道细菌群落组成与多样性分析 [D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2017]
- Lu J, Su X, Yang Z, Hu P. The correlation between the gut microbiota of *Endoclyta signifer* (Lepidoptera, Hepialidae) larvae and their host preferences [J]. *Insects*, 2023, 14 (12): 919.
- Ma QY, Cui YH, Chu X, *et al.* Gut bacterial communities of *Lymantria xyliana* and their associations with host development and diet [J]. *Microorganisms*, 2021, 9 (9): 1860.
- Mason CJ, Auth J, Geib SM. Gut bacterial population and community dynamics following adult emergence in pest tephritid fruit flies [J]. *Scientific Reports*, 2023, 13 (1): 13723.
- Mason CJ, Raffa KF. Acquisition and structuring of midgut bacterial communities in gypsy moth (Lepidoptera: Erebidae) larvae [J]. *Environmental Entomology*, 2014, 43 (3): 595-604.
- Montazer Z, Najafi MBH, Levin DB. In vitro degradation of low-density polyethylene by new bacteria from larvae of the greater wax moth, *Galleria mellonella* [J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2021, 67 (3): 249-258.
- MsangoSoko K, Bhattacharya R, Ramakrishnan B, *et al.* Cellulolytic activity of gut bacteria isolated from the eri silkworm larvae, *Samia ricini* (Lepidoptera: Saturniidae) [J]. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2021, 41 (4): 2785-2794.
- Narayanan K, Jayaraj S, Govindarajan R. Further observations on the mode of action of *Bacillus thuringiensis* on *Papilio demoleus* and *Spodoptera litura* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1976, 28 (2): 269-270.
- Paniagua VLR, Frago E, Kaltenpoth M. Bacterial symbionts in Lepidoptera: their diversity, transmission, and impact on the host [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 556.
- Pernice M, Simpson SJ, Ponton F. Towards an integrated understanding of gut microbiota using insects as model systems [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2014, 69: 12-18.
- Phalnikar K, Kunte K, Agashe D. Dietary and developmental shifts in butterfly-associated bacterial communities [J]. *Royal Society Open Science*, 2018, 5 (5): 171559.
- Pilon FM, Visôto LE, Guedes RNC, *et al.* Proteolytic activity of gut bacteria isolated from the velvet bean caterpillar *Anticarsia gemmatilis* [J]. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 2013, 183 (6): 735-747.
- Rama SL, Venkatesan T, Murthy KS, *et al.* Detection of carboxylesterase and esterase activity in culturable gut bacterial flora isolated from diamondback moth, *Plutella xylostella* (Linnaeus), from India and its possible role in indoxacarb degradation [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2016, 47 (2): 327-336.
- Robinson CJ, Schloss P, Ramos Y, *et al.* Robustness of the bacterial community in the cabbage white butterfly larval midgut [J]. *Microbial Ecology*, 2010, 59 (2): 199-211.
- Rozadilla G, Cabrera NA, Virla EG, *et al.* Gut microbiota of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) larvae as revealed by meta transcriptomic analysis [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2020, 144 (5): 351-363.
- Ruokolainen L, Ikonen S, Makkonen H, *et al.* Larval growth rate is associated with the composition of the gut microbiota in the *Glanville fritillaria* butterfly [J]. *Oecologia*, 2016, 181 (3): 895-903.
- Saastamoinen M, van Nouhuys S, Nieminen M, *et al.* Development and survival of a specialist herbivore, *Melitaea cinxia*, on host plants producing high and low concentrations of iridoid glycosides [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 2007, 44 (1): 70-80.
- Shao YQ, Chen BS, Sun C, *et al.* Symbiont-derived antimicrobials contribute to the control of the Lepidopteran gut microbiota [J]. *Cell Chemical Biology*, 2017, 24 (1): 66-75.
- Shao YQ, Mason CJ, Felton GW. Toward an integrated understanding of the Lepidopteran microbiome [J]. *The Annual Review of Entomology*, 2024, 29 (1): 117-137.
- Sharon G, Segal D, Ringo JM, *et al.* Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* [J]. *Proceedings of*



- the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107 (46): 20051-20056.
- Shen JH, Wang Q, Xia XF, *et al.* Effect of antibiotics and gut bacteria on fitness of diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 58 (6): 1025-1035. [沈金红, 王倩, 夏晓峰, 等. 抗生素和肠道细菌对小菜蛾适合度的影响 [J]. 微生物学报, 2017, 58 (6): 1025-1035]
- Shi W, Syrenne R, Sun JZ, *et al.* Molecular approaches to study the insect gut symbiotic microbiota at the 'omics' age [J]. *Insect Science*, 2010, 17 (3): 199-219.
- Song N. Effects of Removing the Gut Symbiotic Bacteria on Development of *Musca domestica* and the Parasitism of *Nasonia vitripennis* [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University Master Thesis, 2014. [宋暖. 去除肠道共生细菌对家蝇发育和丽蝇蛹集金小蜂寄生作用的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2014]
- Sree KS, Varma A. Biocontrol of Lepidopteran Pests: Use of Soil Microbes and Their Metabolites [M]. Heidelberg: Springer, 2015: 5-32.
- Srivastava BK, Mathur LML. On the hydrogen-ion concentration in the alimentary canal and blood of phytophagous larval lepidoptera [J]. *Journal of Entomological Science*, 1966, 28: 422-426.
- Staudacher H, Kaltenpoth M, Breeuwer JAJ, *et al.* Variability of bacterial communities in the moth *Heliothis virescens* indicates transient association with the host [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (5): e0154514.
- Strano CP, Malacrino A, Campolo O, *et al.* Influence of host plant on *Thaumetopoea pityocampa* gut bacterial community [J]. *Microbial Ecology*, 2018, 75 (2): 487-494.
- Subrahmanyam G, Thirupathiah Y, Vijay N, *et al.* Contrasting gut bacteriomes unveiled between wild *Antheraea assamensis* Helfer (Lepidoptera: Saturniidae) and domesticated *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae) silkworms [J]. *Molecular Biology Reports*, 2024, 51 (1): 666.
- Subta P, Iwatani S, Disayathanoowat T, *et al.* Bacterial communities in larval diapause and pupal gut in the bamboo borer, *Omphisa fuscidentalis* Hampson [J]. *Chiang Mai Journal of Science*, 2019, 46 (3): 456-460.
- Sun BT, Lan BM, Wang Q, *et al.* Isolation and preliminary functional analysis of the larval gut bacteria from *Spodoptera litura* [J]. *Biotic Resources*, 2017, 39 (4): 264-271. [孙博通, 蓝波妙, 王倩, 等. 斜纹夜蛾幼虫肠道细菌分离鉴定及其功能初步分析. 生物资源, 2017, 39 (4): 264-271]
- Tang YL, Wu YY, Gu NC, *et al.* Isolation and identification of gut bacteria of *Spodoptera frugiperda* that migrated to Chongqing area [J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2019, 41 (7): 8-14. [唐运林, 吴燕燕, 顾佑铨, 等. 重庆地区草地贪夜蛾肠道细菌的分离鉴定 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2019, 41 (7): 8-14]
- Tian ZQ, Guo X, Michaud JP, *et al.* The gut microbiome of *Helicoverpa armigera* enhances immune response to baculovirus infection via suppression of *Duox*-mediated reactive oxygen species [J]. *Pest Management Science*, 2023, 79 (10): 3611-3621.
- Van der Vlugt-Bergmans CJB, van der Werf MJ. Genetic and biochemical characterization of a novel monoterpene  $\epsilon$ -lactone hydrolase from *Rhodococcus erythropolis* DCL14 [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67 (2): 733-741.
- Voirol LRP, Frago E, Kaltenpoth M, *et al.* Bacterial symbionts in lepidoptera: Their diversity, transmission, and impact on the host [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 556.
- Wang Z, Li H, Zhou X, *et al.* Comparative characterization of microbiota between the sibling species of tea geometrid moth *Ectropis obliqua* Prout and *E. grisescens* Warren [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2020a, 110 (6): 684-693.
- Wang X, Sun S, Yang X, *et al.* Variability of gut microbiota across the life cycle of *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020b, 11:1366.
- Wang Y. Study on the Diversity of Symbiotic Bacteria of *Pieris camidia* [D]. Shanghai: Shanghai Normal University Master Thesis, 2020. [王莹. 东方菜粉蝶肠道内生菌群多样性研究 [D]. 上海: 上海师范大学硕士学位论文, 2020]
- Wang Z, Yang Y, Li S, *et al.* JAK/STAT signaling regulated intestinal regeneration defends insect pests against pore-forming toxins produced by *Bacillus thuringiensis* [J]. *PLoS Pathogens*, 2024, 20 (1): e1011823.
- Wu XL, Xia XF, Chen JH, *et al.* Effects of different diets on the diversity of larval gut bacteria of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2019, 62 (10): 1172-1185. [吴晓露, 夏晓峰, 陈俊晖, 等. 取食不同食物对小菜蛾幼虫肠道细菌多样性的影响 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (10): 1172-1185]
- Xia XF, Gurr GM, Vasseur L, *et al.* Metagenomic sequencing of diamondback moth gut microbiome unveils key holobiont adaptations for herbivory [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 663.
- Xia XF, Lan BM, Tao XP, *et al.* Characterization of *Spodoptera litura* gut bacteria and their role in feeding and growth of the host [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1492.
- Xia XF, Sun BT, Gurr GM, *et al.* Gut microbiota mediate insecticide resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 25.
- Yang H. Diversity of Gut Bacteria in Larval of Four Lepidoptera Insects Species [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural and Forestry University Master Thesis, 2016. [杨焯. 四种鳞翅目害虫肠道菌群分析 [D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2016]

- Yang Y, Liu X, Xu H, *et al.* The abundance and diversity of gut bacteria of rice leaffolder *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) across life stages [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2020, 23 (2): 430-438.
- Zeng JY, Wu DD, Shi ZB, *et al.* Influence of dietary aconitine and nicotine on the gut microbiota of two lepidopteran herbivores [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2020a, 104 (3): e21676.
- Zeng JY, Shi JH, Guo JX, *et al.* Variation in the pH of experimental diets affects the performance of *Lymantria dispar asiatica* larvae and its gut microbiota [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2020b, 103: e21654.
- Zeng J, Guo J, Shi J, *et al.* Stress response of *Lymantria dispar asiatica* (Lepidoptera: Erebidiae) larvae and its gut microbiota to manganese ion [J]. *Journal of Forest Research*, 2020c, 32: 1241-1251.
- Zeng JY, Vuong TMD, Shi JH, *et al.* Avermectin stress varied structure and function of gut microbial community in *Lymantria dispar asiatica* (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2020d, 164: 196-202.
- Zeng Z, Tong X, Yang Y, Zhang Y, *et al.* *Pediococcus pentosaceus* ZZ61 enhances growth performance and pathogenic resistance of silkworm *Bombyx mori* by regulating gut microbiota and metabolites [J]. *Bioresource Technology*, 2024, 402: 130821.
- Zhang N, Qian ZY, He JT, *et al.* Gut bacteria of lepidopteran herbivores facilitate digestion of plant toxins [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2024a, 121: e2412165121.
- Zhang SK, Song F, Wang J, *et al.* Gut microbiota facilitate adaptation of invasive moths to new host plants [J]. *The ISME Journal*, 2024b, 18: wrac031.
- Zhang X, Feng H, He J, *et al.* The gut commensal bacterium *Enterococcus faecalis* LX10 contributes to defending against *Nosema bombycis* infection in *Bombyx mori* [J]. *Pest Management Science*, 2022a, 78 (6): 2215-2227.
- Zhang Z, Peng HR, Yang DC, *et al.* Polyvinyl chloride degradation by a bacterium isolated from the gut of insect larvae [J]. *Nature Communications*, 2022b, 13 (1): 5360.
- Zhang ZH, Zhang LY, Zhao YJ, *et al.* Species and antibiotic sensitivity of culturable gut bacteria of *Spodoptera frugiperda* larvae from Mangshi, Yunnan [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2020, 51 (6): 1293-1299. [张志红, 张凌英, 赵英杰, 等. 云南省芒市草地贪夜蛾幼虫肠道可培养细菌种类及对抗生素的敏感性 [J]. 南方农业学报, 2020, 51 (6): 1293-1299]
- Zheng DD. Comparative Study on the Diversity of Bacterial Communities in Diamondback Moth (*Plutella xylostella*) Gut at Different Developmental Stages [D]. Fuzhou: Fujian Agricultural and Forestry University Master Thesis, 2013. [郑丹丹. 小菜蛾不同发育阶段肠道细菌多样性分析 [D]. 福州: 福建农林大学硕士学位论文, 2013]
- Zhong H, Zhang J, Li F, *et al.* Gut microbial communities associated with phenotypically divergent populations of the striped stem borer *Chilo suppressalis* (Walker, 1863) [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11 (1): 1-13.
- Zhong YT, Zhou DX, Liao WJ, *et al.* Comparison and analysis of diversified intestinal flora of *Buzura suppressaria* larvae and endophytes in Eucalyptus leaves [J]. *Forest Research*, 2021, 34 (3): 98-107. [钟雅婷, 邹东霞, 廖旺姣, 等. 油桐尺蛾肠道菌群与桉树叶片内生菌差异分析 [J]. 林业科学研究, 2021, 34 (3): 98-107]