

# 昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素研究进展\*

崔 龙 邱礼鸿\* 庞 义

(中山大学昆虫研究所 生物防治国家重点实验室 广州 510275)

**摘 要** 对昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素的种类、与口服毒性有关的杀虫毒素以及口服毒性与杀虫毒素基因的关系等研究进展进行了综述,并对未来的研究方向提出了作者的见解。

**关键词** 昆虫病原线虫 共生菌 杀虫毒素 口服毒性

中图分类号:Q93 文献标识码:A 文章编号:0001-6209(2004)02-0261-04

昆虫病原线虫共生菌是存在于昆虫病原线虫(Entomopathogenic nematodes, EPNs)肠道内的一类细菌,革兰氏染色阴性,属肠杆菌科(Enterobacteriaceae)<sup>[1]</sup>。现已描述的共生菌有两个属——异杆菌属(*Xenorhabdus*)和发光杆菌属(*Photorhabdus*)。其中,*Xenorhabdus*与斯氏属线虫(*Steinernema*)共生,*Photorhabdus*与异小杆属线虫(*Heterorhabditis*)共生<sup>[2]</sup>。由于线虫-共生菌复合体具有杀虫能力强、杀虫谱广的优点,线虫又具有主动搜索能力,已成为引人注目的新型生物杀虫剂<sup>[3]</sup>,广泛应用于防治多种隐蔽性害虫。

在昆虫病原线虫-共生菌复合体对昆虫的致病作用中,起主要作用是共生菌。当线虫进入昆虫体内后,即在昆虫血腔内释放共生菌,共生菌大量繁殖并分泌杀虫毒素蛋白,在短时间内使昆虫死亡。由于这类杀虫毒素蛋白具有高效、杀虫谱广和杀虫迅速等诸多优点<sup>[4,5]</sup>,从共生菌中克隆杀虫毒素基因用于转基因抗虫作物的开发,以延缓害虫对转 Bt 基因抗虫作物产生的抗性<sup>[6]</sup>,已成为当今的研究热点。

## 1 共生菌中与口服毒性有关的杀虫毒素

目前,已经发现有多种物质参与共生菌对昆虫的致死作用,包括脂多糖类物质(LPS)<sup>[7]</sup>,高分子量蛋白毒素(Insecticidal toxins, Tc)<sup>[5,8]</sup>,蛋白酶<sup>[9,10]</sup>,致软毒素(Mfc)<sup>[11]</sup>,抗生素类<sup>[12,13]</sup>等。这些杀虫活性物质在细菌不同生长阶段产生或存在于细菌细胞的不同位置<sup>[14,15]</sup>,共同构成了一个对昆虫免疫系统的立体防御和进攻体系。

转基因抗虫作物转入的杀虫毒素基因其表达产物对靶标害虫应具有口服毒性才具有应用价值。现将从昆虫病原线虫共生菌中克隆到的具有口服杀虫活性的毒素基因及其表达的蛋白综述如下:

### 1.1 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素

目前在昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素的研究中,对从

*P. luminescens* W14 品系中分离的高分子量蛋白毒素的研究最为深入。

Guo 等<sup>[8]</sup>从 *P. luminescens* W14 的发酵液中分离出了分子量在 700~900KD 之间的杀虫活性物质。这种物质经过高温或蛋白酶 K 处理后,杀虫活力会降低或消失,说明该物质是一种蛋白质。

Bowen 等<sup>[4,5]</sup>先用超滤及 DEAE 离子交换层析法对 *P. luminescens* W14 发酵液粗提,然后用 HPLC 对粗提物纯化,得到 4 种毒素蛋白(Toxin complex, Tc)(分别称为 Tca, Tcb, Tcc, Tcd)。SDS-PAGE 表明每种 Tc 又由多个多肽组成。分别用各成分饲喂烟草天蛾 *Manduca sexta* 的初孵幼虫,各成分之间具有显著的杀虫活性差异,其中 Tca, Tcd 在毒素的杀虫活性中起主要作用。对分离到的毒素蛋白氨基酸序列进行同源分析,发现 Tcb 和 Tcd 的氨基酸序列与 *Clostridium*(梭状芽孢杆菌)毒素的 Ta 和 Tb 只有 17% 的同源性。其中对部分序列进行同源分析,发现 TcaC 和 TccC 分别与沙门氏菌(*Salmonella*)的 SpvA 和 SpvB 蛋白有 47% 的同源性<sup>[4,16]</sup>。

从昆虫病原线虫共生菌中分离的毒素蛋白与另外一类重要的杀虫蛋白 Bt  $\delta$ -内毒素有明显差异(表 1)<sup>[4,5,8]</sup>。

Blackburn 等<sup>[17]</sup>观察注射或饲喂 Tc 后的 *Manduca sexta* 的幼虫中肠的组织变化发现,其病理特征与 Bt 杀虫晶体蛋白 ICP 相似<sup>[18]</sup>,即首先会在前中肠上皮组织出现空洞,在肠腔中出现细胞碎片,在 48h 时,空洞出现在整个中肠并逐渐变大,柱状细胞消失,整个中肠充满着细胞碎片。结果幼虫停止取食,最后死亡或停止发育。

Bowen 等<sup>[4]</sup>从 *P. luminescens* W14 中克隆到 4 个杀虫毒素基因,分别为 *tca*, *tcb*, *tcc* 和 *tcd*。这 4 个基因有两种基因组织结构:*tca*, *tcc* 和 *tcd* 有多个开放读码框(ORF),而 *tcb* 则只有一个长开放读码框。目前还没有实验揭示这 4 个 *tcb* 位在基因组中的位置关系<sup>[16,19]</sup>。另外,这些毒素基因之间有较高的同源性。

基金项目 国家自然科学基金(30170143);广东省自然科学基金团队项目(000594232172)

\* 通讯作者。Tel 86-20-84113009; E-mail ls76@zsu.edu.cn

作者简介 崔 龙(1970-)男,山东单县人,副教授,博士,从事昆虫病原线虫共生菌的分子生物学研究。现工作单位为河北农业大学植物保护学院。E-mail mcrcuilong@hotmail.com

收稿日期 2003-05-23,修回日期 2003-11-06

表 1 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素  
和 Bt  $\delta$ -内毒素理化性状比较

Table 1 Comparing of physical and chemical properties between  
toxins from *P. luminescens* W14 and  $\delta$ -endotoxins

Properties	Bt $\delta$ -endotoxins	Toxins from <i>P. luminescens</i> W14
Molecular weight	25 ~ 130kD	~ 280kD
Biochemical form	Monomeric	Oligomers
Solubility	Intracellular crystals protein	Extracellular soluble protein

Waterfield 等<sup>[20]</sup>在 *P. luminescens* W14 的基因组中找到一个基因岛包括多个拷贝的 *tc* 基因,这些 *tc* 基因被插入到一个 AspVtRNA 之中。在这个基因岛中,有 3 个拷贝的 *tedA* 类似基因(*tedA1*、*tedA2* 和 *tedA3*) 2 个拷贝的 *tedB* 类似基因(*tedB1* 和 *tedB2*)以及 5 个拷贝的 *tccC* 类似基因,这种基因排序与一种肠道重复共有基因序列(Enteric repetitive intergenic consensus, ERIC 类似<sup>[21]</sup>),这种连接方式说明这个区域是一个水平基因重组的热点(*rhs*, recombinational hot spot)。这个基因岛与 *nrgA* 基因相连,*nrgA* 所编码的 4'-Ppant 转移酶(4'-phosphoantetheinyl transferase)是肠杆菌素(Enterobactin)合成所必需的酶,该基因缺失后 *P. luminescens* 不能支持其共生线虫的生长<sup>[20]</sup>,说明在 *P. luminescens* 中致病基因与共生基因处在基因组中相邻的位置。

在 *tc* 位点周围还常常有一些 ORF 与 *gp13* 和 *gp19* 两个噬菌体基因相似,这两个 ORFs 的编码蛋白又分别与沙门氏菌的溶菌酶和穿孔蛋白(Porin)有同源性。据此,Waterfield 等人<sup>[22]</sup>认为,*P. luminescens* W14 的杀虫毒素基因可能本身就是一个隐蔽原噬菌体<sup>[23]</sup>(Cryptic prophage)的一部分。

### 1.2 *X. nematophilus* 的杀虫毒素基因

Morgan 等<sup>[24]</sup>从 *X. nematophilus* PMF1296 品系的粘粒文库中筛选到一个粘粒克隆对菜青虫 *Pieris brassicae* 有口服毒性。该粘粒克隆所携带的毒素基因簇包括多个 ORFs。其中 *xptA1*、*xptA2*、*xptB1*、*xptC1* 和 *xptD1* 等 5 个 ORF 的核苷酸序列和编码氨基酸序列与 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素基因及蛋白均有一定的同源性,此外,*xptA1* 和 *xptA2* 之间还有一定同源性。在这些 ORF 之间及两侧,还有一些其它基因,如外几丁质酶(Exochitinase)基因、转座酶(Transposases)基因等,这些基因的突变对粘粒克隆的杀虫活性没有明显影响,说明这些基因与该基因区域的杀虫活性无关。

崔龙等<sup>[25, 26]</sup>从 *X. nematophilus* BP 的粘粒文库中筛选出多个克隆对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)具有口服毒性。对这些粘粒克隆中的毒素基因分析发现,*X. nematophilus* BP 中的杀虫毒素基因簇同样具有 *xptA1*、*xptA2*、*xptB1*、*xptC1* 和 *xptD1* 等 5 个 ORFs,且基因结构与 *X. nematophilus* PMF1296 的杀虫毒素基因簇相同。

### 1.3 与口服毒性有关的杀虫毒素基因在基因组中的位置

如上所述,从共生菌中克隆到的与口服毒性有关的杀虫毒素基因均有多个 ORF 组成。*P. luminescens* W14 的杀虫毒素基因分布于基因组的不同位置,各基因的位置关系目前尚

未确定,但对该菌株的基因组序列分析发现,其杀虫毒素基因在基因组中存在多个拷贝,同一基因的每个拷贝序列存在明显差异,其可能原因是不同拷贝基因表达的毒素具有不同的杀虫谱<sup>[16]</sup>;*X. nematophilus* 的杀虫毒素基因则集中在一个 40kb 左右的基因簇中<sup>[24, 26]</sup>;崔龙等从两个属多个共生菌菌株的粘粒文库中没有筛选到对棉铃虫有口服毒性的克隆,说明共生菌与口服毒性有关的基因分布在基因组的不同位置可能具有一定的共性(未发表资料),而 *X. nematophilus* 的杀虫毒素基因相对较为集中可能是个例外。

## 2 口服毒性与杀虫毒素基因的关系

*P. luminescens* W14 的单个杀虫毒素基因在大肠杆菌中表达后没有杀虫毒性<sup>[4, 5]</sup>。对从 *P. luminescens* W14 和 *X. nematophilus* PMF1296 克隆到的毒素基因的功能分析发现,共生菌对昆虫的口服毒性与多个基因的联合表达有关<sup>[22, 27]</sup>。虽然 *X. nematophilus* PMF1296 的 *xptA1* 基因的表达产物对菜青虫有一定的口服毒性,但毒性较低<sup>[29]</sup>。

Waterfield 等<sup>[22, 27]</sup>对克隆到的共生菌毒素基因及其它微生物的同源基因序列分析发现,这些基因中均有 3 个明显的保守区,即 *tcaAB* 或 *tedA* 类似基因;*tcaC* 或 *tedB* 类似基因;*tccC* 类似基因。这 3 个保守区的普遍存在说明其对口服毒性可能是必须的。

Waterfield<sup>[27]</sup>等研究发现,*tccC* 与 *tedA* 和 *tedB* 的联合表达对 *M. sexta* 有明显毒性,缺少 *tccC* 的 *tedA* 与 *tedB* 的重组质粒表达产物对 *M. sexta* 无明显口服毒性,说明 TccC 在杀虫毒素的口服毒性中起重要作用。对重组质粒在大肠杆菌表达后形成的超分子结构(Super-molecular structure)TEM 观察,发现只有 *tedA* 和 *tedB* 的重组质粒在大肠杆菌中的表达物可形成特殊的超分子结构,而 *tccC* 与 *tedA* 和 *tedB* 的重组质粒在大肠杆菌中的表达产物对这种超分子结构没有明显改变。Waterfield 等<sup>[22]</sup>对这一现象的解释是,TcdA 和 TcdB 共同组成毒素的运输系统,而 TccC 本身是一个通过这个运输系统运输的具有活性的毒素。

Morgan 等<sup>[24]</sup>通过对 *X. nematophilus* PMF1296 的毒素基因簇(*xptA1*、*xptA2*、*xptB1*、*xptC1* 及 *xptD1*)插入突变和单基因表达,发现对菜青虫的口服毒性与 *xptA1*、*xptB1* 及 *xptC1* 3 个基因的联合表达有关,其它基因的突变对口服毒性无明显影响。

崔龙等<sup>[26]</sup>对 *X. nematophilus* BP 杀虫毒素基因簇中各 ORF 与对棉铃虫口服毒性的关系研究发现,*xptC1* 和 *xptA2* 两个基因中缺少任何一个都会使口服毒性大幅度地下降或完全消失,而缺少 *xptD1* 和 *xptA1* 对杀虫活力影响很小。*xptA2* 的单独表达产物具有口服毒性,但与多基因的联合表达产物相比,其杀虫活性明显降低。

## 3 其它细菌中 *tc* 同源基因

已有多篇文献报道,在其它非昆虫病原线虫共生菌中有 *tc* 类似基因。Hurst 等<sup>[28]</sup>在一种自由生活的菌株嗜虫沙雷氏菌 *Serratia entomophila* 中克隆到 *sepA*、*sepB* 和 *sepC* 等 3 个基因,这 3 个基因位于一个 115 kb 质粒上,其联合表达产物可导致 *Costelvetra zealandica* 的显形琥珀病(Amber disease)

phenotype)。同源分析表明,这3个基因的编码氨基酸与 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素蛋白的有较高的同源性,其中, SepA 与其在 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素蛋白的同源区域都存在一个 RGD 模体(RGD motif), RGD 模体为人类病原菌 *Bordetella pertussis* 细胞表面的一种吸附蛋白(Adhesins),被称为丝状血凝素(Filamentous hemagglutinin)<sup>[29]</sup> 或外膜蛋白(Pertactin)<sup>[30]</sup>,这类蛋白有助于 *Bordetella pertussis* 吸附到真核生物细胞的表面。SepA 的 RGD 模体与 *P. luminescens* W14 的杀虫毒素蛋白的 RGD 模体存在于二者的高度同源区,其作用可能是帮助这类杀虫毒素吸附到昆虫细胞的表面。SepB 与 TcaC 在肽链的长度及末端氨基酸序列上均与沙门氏菌的毒性蛋白(Virulence protein)SpvB 有很高的相似性<sup>[31]</sup>。SpvB 末端的10个氨基酸残基位于其富脯氨酸区域上游,推测它可将 SpvB 裂解成独立的结构域<sup>[32]</sup>,从而使 SpvB 具有使有毒力沙门氏菌(Virulent *Salmonella*)在小噬细胞(Macrophages)内存活力增强的功能,由此推测,TcaC 和 SepB 可能具有攻击昆虫血细胞的功能<sup>[4]</sup>。

随着一些细菌基因组测序的完成,科学家还在其它一些非昆虫致病菌中找到一些与昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素基因同源性较高的基因。Parkhill 等<sup>[33]</sup>对鼠疫杆菌 *Yersinia pestis* 的基因组序列分析发现,在其染色体和质粒上均找到一些编码蛋白与 TcaA, TcaB, TcaC 和 TccC 同源性较高的毒素基因,在这些基因中, *tcaA* 是完整的, *tcaB* 含有一个移码突变,在 *tcaC* 中则有一个缺失突变。这些基因突变可能对于鼠疫杆菌的生活史是必需的,因为这种细菌需要长期生活在跳蚤的肠道内而对跳蚤本身不产生致病作用。

French-Constant 等人 and Morgan 等人的研究发现,在 *tc* 基因周围存在许多转座酶和噬菌体相关基因有关<sup>[23, 24]</sup>,这些基因的存在可能会造成共生菌不同的品系、不同种共生菌甚至共生菌与非共生菌之间发生基因重组。这可能是造成其它昆虫病原菌存在 *tc* 类似基因的原因。

如前文所述,在沙门氏菌中也有 *tc* 类似基因存在。随着越来越多的微生物基因组测序工作的完成,或许会有更多的 *tc* 类似基因被发现。昆虫病原线虫共生菌和嗜虫沙雷氏菌 *S. entomophila* 作为昆虫病原细菌, *tc* 基因的作用是显而易见的,但对于其它细菌中 *tc* 基因的功能是什么?这是一个值得思考的问题。

综上所述,昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素已在杀虫机理、基因克隆等许多方面取得了一定进展。这类具有高效杀虫活力的毒素的发现,使得有限的用来开发转基因抗虫作物的基因资源得到了补充,相信在不久的将来,昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素基因将用来培育抗虫作物,成为除转 Bt 基因抗虫植物以外的另一支生力军,这必将有效地缓解害虫对转 Bt 基因抗虫作物产生的抗性压力<sup>[6]</sup>。

#### 4 小结

昆虫病原线虫共生菌杀虫毒素(Tc)具有高效、杀虫谱广、杀虫迅速等优点,有广阔的应用前景。作为一类可用来培育转基因抗虫植物的潜在基因源, *tc* 类基因转入植物之前,还有一些问题需要研究清楚。未来的研究应重点解决如下问题:(1) Tc 作为由多个亚基组成的复合蛋白,各亚基在

Tc 的杀虫活性中所起的作用是什么?(2) Tc 作为一种大分子复合蛋白,是如何分泌到胞外的?(3) *tc* 类基因由多个开放读码框组成,各开放读码框在转录、翻译过程中是如何调控的?(4) Tc 与昆虫中肠的接合机制是什么?中肠中存在的 Tc 的受体蛋白是什么?(5) 一种共生菌中存在多拷贝的 *tc* 基因,可产生多种杀虫毒素蛋白和其它杀虫物质,这些多拷贝基因之间的关系是什么?产生多种类型的致病因子的原因是什么?多种致病因子在对昆虫的致病、致死过程中是如何协调的?(6) 其它微生物中存在的 *tc* 基因的功能是什么?该类基因释放到环境后对生态的影响如何?

#### 参 考 文 献

- [1] Thomas G M, Poinar G O. *Xenorhabdus* gen. nov., a genus of entomopathogenic, nematophilic bacteria of the family Enterobacteriaceae. *Int J Syst Bacteriol*, 1979, **29**: 352 - 360.
- [2] Poinar G O. *Nematodes for Biological Control of Insects* Boca Raton: CRC Press, 1990. 23 - 62.
- [3] Gaugler R. Ecological considerations in the biological control of soil-inhabiting insects pests with entomopathogenic nematodes. *Agr Ecosyst Environ*, 1988, **24**: 351 - 360.
- [4] Bowen D J, Rocheleau T A, Blackburn M, et al. Novel insecticidal toxins from the bacterium *Photorhabdus luminescens*. *Science*, 1998, **6**: 2129 - 2132.
- [5] Bowen D J, Ensign J C. Purification and characterization of a high-molecular weight insecticidal protein complex produced by the entomopathogenic bacterium *Photorhabdus luminescens*. *Appl Environ Microbiol*, 1998, **64**: 3029 - 3035.
- [6] McGaughey W H, Gould F, Gelemter W. Bt resistance management. *Nat Biotechnol*, 1998, **16**: 144 - 146.
- [7] Dunphy G B, Webster J M. Lipopolysaccharides of *Xenorhabdus nematophilus* (Enterobacteriaceae) and their haemocyte toxicity in non-immune *Galleria mellonella* (Insecta: Lepidoptera) larvae. *J G Microbiol*, 1988, **134**: 1017 - 1028.
- [8] Guo L, Fatig R O, Orr G L, et al. *Photorhabdus luminescens* W14 insecticidal activity consists of at least two similar but distinct proteins. Purification and characterization of toxin A and toxin B. *J Biol Chem*, 1999, **274**: 9836 - 9842.
- [9] Schmidt T M, Bleakley B, Neelson K H. Characterization of an extracellular protease from the insect pathogen *Xenorhabdus luminescens*. *Appl Environ Microbiol*, 1988, **54**: 2793 - 2797.
- [10] Jarosz J. Active resistance of entomophagous rhabditid *Heterorhabditis bacteriophora* to insect immunity. *Parasitol*, 1998, **117**: 201 - 208.
- [11] Daborn P J, Waterfield N, Silva C P, et al. A single *Photorhabdus* gene, makes caterpillars floppy (*mef*), allows *Escherichia coli* to persist within and kill insects. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**: 10742 - 10747.
- [12] McInerney B V, Gregon R P, Lacey M J, et al. Biologically active metabolites from *Xenorhabdus* spp. Part I: Dithiopyrrolone derivatives with antibiotic activity. *J Nat Prod*, 1991, **54**: 774 - 784.
- [13] McInerney B V, Taylor W C, Lacey M J, et al. Biologically active metabolites from *Xenorhabdus* spp., Part II. Benzopyran-1-one derivatives with gastroprotective activity. *J Nat Prod*, 1991, **54**: 785 - 795.

- [ 14 ] Leisman G , Waukau J , Forst S . Characterization and environmental regulation of outer membrane proteins in *Xenorhabdus nematophilus* . *Appl Environ Microbiol* , 1995 , **61** : 200 – 204 .
- [ 15 ] Daborn P J , Waterfield N , Blight M A , et al . Measuring virulence factor expression by the pathogenic bacterium *Photorhabdus luminescens* in culture and during insect infection . *J Bacteriol* , 2001 , **183** : 5834 – 5839 .
- [ 16 ] ffrench-Constant R H , Waterfield N , Burland V , et al . A genomic sample sequence of the entomopathogenic bacterium *Photorhabdus luminescens* W14 : potential implications for virulence . *Appl Environ Microbiol* , 2000 , **66** : 3310 – 3329 .
- [ 17 ] Blackburn M , Golubeva E , Bowen D , et al . A novel insecticidal toxin from *Photorhabdus luminescens* : histopathological effects of Toxin complex A ( Tca ) on the midgut of *Manduca sexta* . *Appl Environ Microbiol* , 1998 , **64** : 3036 – 3041 .
- [ 18 ] Sutter G R , Raun E S . Histopathology of European-corn-borer larvae treated with *Bacillus thuringiensis* . *J Invertebr Pathol* , 1967 , **9** : 90 – 103 .
- [ 19 ] ffrench-Constant R H , Bowen D J . Novel insecticidal toxins from nematode-symbiotic bacteria . *Cell Mol Life Sci* , 2000 , **57** : 828 – 833 .
- [ 20 ] Waterfield N R , Daborn P J , ffrench-Constant R H . Genomic islands in *Photorhabdus* . *Trends Microbiol* , 2002 , **10** : 541 – 545 .
- [ 21 ] Versalovic J , Koeuth T , Lupski J R . Distribution of repetitive DNA sequences in eubacteria and application to fingerprinting of bacterial genomes . *Nucleic Acids Res* , 1991 , **25** : 6823 – 6831 .
- [ 22 ] Waterfield N R , Bowen D J , Fetherston J D , et al . The *tc* genes of *Photorhabdus* : a growing family . *Trends Microbiol* , 2001 , **94** : 185 – 191 .
- [ 23 ] Jin S , Chen Y , Christie G E , et al . Regulation of the *Serratia marcescens* extracellular nuclease : positive control by a homolog of P2 Ogr encoded by a cryptic prophage . *J Mol Biol* , 1996 , **256** : 264 – 278 .
- [ 24 ] Morgan J A , Sergeant M , Ellis D , et al . Sequence analysis of insecticidal genes from *Xenorhabdus nematophilus* PMFI296 . *Appl Environ Microbiol* , 2001 , **67** : 2062 – 2069 .
- [ 25 ] 崔龙 邱礼鸿 房媛媛等 . *Xenorhabdus nematophilus* BP 品系杀虫毒素基因的克隆与鉴别 , 中山大学学报( 自然科学版 ) , 2003 , **43** ( 3 ) : 47 – 50 .
- [ 26 ] 崔龙 邱礼鸿 辛智海等 . 昆虫病原线虫共生菌 BP 品系杀虫毒素基因簇中各基因与杀虫活性的关系 . 微生物学报 , 2003 , **43** ( 6 ) : In press .
- [ 27 ] Waterfield N , Dowling A , Sharma S , et al . Oral toxicity of *Photorhabdus luminescens* W14 toxin complexes in *Escherichia coli* . *Appl Environ Microbiol* , 2001 , **67** : 5017 – 5024 .
- [ 28 ] Hurst M R , Glare T R , Jackson T A , et al . Plasmid-located pathogenicity determinants of *Serratia entomophila* , the causal agent of amber disease of grass grub , show similarity to the insecticidal toxins of *Photorhabdus luminescens* . *J Bacteriol* , 2000 , **182** : 5127 – 5138 .
- [ 29 ] Relman D A , Domenighini M , Tuomanen E , et al . Filamentous hemagglutinin of *Bordetella pertussis* : nucleotide sequence and crucial role in adherence . *Proc Natl Acad Sci USA* , 1989 , **86** : 2637 – 2641 .
- [ 30 ] Leininger E , Roberts M , Kenimer J G , et al . Pertactin , an Arg-Gly-Asp-containing *Bordetella pertussis* surface protein that promotes adherence of mammalian cells . *Proc Natl Acad Sci USA* , 1991 , **88** : 345 – 349 .
- [ 31 ] Gulig P A , Caldwell A L , Chiodo V A . Identification , genetic analysis and DNA sequence of a 7.8-kb virulence region of the *Salmonella typhimurium* virulence plasmid . *Mol Microbiol* , 1992 , **10** : 1395 – 1411 .
- [ 32 ] Roudier C , Fierer J , Guiney D G . Characterization of translation termination mutations in the *spv* operon of the *Salmonella* virulence plasmid pSDL2 . *J Bacteriol* , 1992 , **174** : 6418 – 6423 .
- [ 33 ] Parkhill J , Wren B W , Thomson N R , et al . *Yersinia pestis* , the causative agent of plague . *Nature* , 2001 , **413** : 523 – 527 .

## Advance of Researches on Insecticidal Toxins from Symbiotic Bacteria of Entomopathogenic Nematodes

CUI Long QIU Li-Hong\* PANG Yi

( State Key Laboratory for Biocontrol & Institute of Entomology , Zhongshan University , Guangzhou 510275 , China )

**Abstract** : The advanced progresses in insecticidal toxin from symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes were reviewed . The toxins with oral toxicities towards insects as well as relationships between oral toxicity and insecticidal toxin genes were centrally introduced . The authors ' opinion in research directions in those toxins was put forward at the end of this review .

**Key words** : *Xenorhabdus* spp . , *Photorhabdus* spp . , Insecticidal toxin , Oral toxicity

Foundation item : Chinese National Nature Science Foundation ( 30170143 ) ; Nature Science Foundation ( Group Item ) of Guangdong Province ( 000594232172 )

\* Corresponding author . Tel : 86-20-84113009 ; E-mail : ls76@zsu.edu.cn

Received date : 05-23-2003