



## 水果害虫斑翅果蝇体内微生物菌群研究进展

邴孝利<sup>\*</sup>, 陆益佳

南京农业大学昆虫学系, 江苏 南京 210095

**摘要:** 斑翅果蝇是一种在全球范围内造成危害的重要水果害虫, 其主要分布于亚、美、欧三大洲。斑翅果蝇的产卵器可以刺破水果表皮, 将卵产在未完全成熟的水果中, 卵孵化为幼虫后, 幼虫取食水果, 直接降低产量, 从而对水果产业造成损失。近年以来, 越来越多的研究表明昆虫微生物对宿主昆虫影响很大。例如昆虫微生物可以调控寄主昆虫的生长发育、个体适应性及生殖等。昆虫与其共生微生物间的关系成为昆虫生物学的研究热点内容。本文综述了近些年关于斑翅果蝇微生物多样性的研究, 探讨了微生物菌群及内共生菌 *Wolbachia* 对斑翅果蝇生长发育、行为、生殖、抗病毒等的影响, 以便为寻找控制斑翅果蝇种群的策略提供参考依据。

**关键词:** 斑翅果蝇, 水果害虫, 肠道微生物, *Wolbachia*

### 1 斑翅果蝇的生物学特性及其危害

斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* (Matsumura) 因其雄虫翅膀上各有一个黑色斑点而得名。它的寄主有浆果类作物, 如樱桃、蓝莓、树莓、黑莓、草莓等和软表皮的核果类植物如杨梅、桃、油桃、杏, 以及其他水果如葡萄等<sup>[1]</sup>。

斑翅果蝇原产地为东亚、东南亚亚热带地区, 如今已入侵美洲和欧洲, 在世界范围内造成危害。自2008年在美洲大陆的美国加州中部首次被发现

以来<sup>[2]</sup>, 在五、六年间, 斑翅果蝇已经扩散至美国至少35个州和加拿大的5个省<sup>[3-4]</sup>。在南美洲, 2013年也开始发现斑翅果蝇的入侵<sup>[5]</sup>。在欧洲, 斑翅果蝇已在英国、欧洲中南部等地区造成不同程度的危害<sup>[6]</sup>。欧盟现已将斑翅果蝇列入A2检疫性害虫名单(在欧洲区域性危害、尚未大暴发的检疫害虫)(EPPO A1 and A2 lists of pests recommended for regulation as quarantine pests)<sup>[7]</sup>。根据已有报道, 在我国南方, 斑翅果蝇主要危害杨梅<sup>[8]</sup>; 在我国北方及长江流域, 则主要危害樱桃<sup>[9]</sup>。目前已经

基金项目: 南京农业大学高层次人才引进科研启动项目(804015)

<sup>\*</sup>通信作者。Tel/Fax: +86-25-84395173; E-mail: xlbing@njau.edu.cn

收稿日期: 2018-11-10; 修回日期: 2019-01-21; 网络出版日期: 2019-03-13

在 19 个省(自治区、直辖市)发现斑翅果蝇的危害。马聪慧等在综合评估斑翅果蝇对新疆各地州市的潜在危险性后,认为斑翅果蝇对新疆为高度危险性害虫并建议将斑翅果蝇列入新疆补充林业检疫性有害生物名单<sup>[10]</sup>。

不同于其他果蝇,斑翅果蝇倾向于取食并产卵于未成熟和正在成熟的水果,且斑翅果蝇雌成虫的产卵器更发达,外形较大且坚硬,可以成功刺破水果表皮,将卵产在水果里面<sup>[11-12]</sup>。卵孵化为幼虫后在果实内取食果肉,并加速果实腐烂变质,导致水果产量下降,严重影响水果销售<sup>[13]</sup>。以美国加州为例,加利福尼亚州从 2009 年到 2014 年间,斑翅果蝇每年对树莓产业可以造成约 3.98 千万美元的经济损失和约 8 百万美元的额外防治成本<sup>[14]</sup>。另外一项研究表明斑翅果蝇对美国加利福尼亚州、华盛顿州和俄勒冈州的草莓、栽培蓝莓、树莓、黑莓和樱桃产业每年能造成约 5.11 亿美元的损失<sup>[15]</sup>。中国目前尚无斑翅果蝇对农业园艺生产的经济损失估值,但以云南红河州为例,在斑翅果蝇发生高峰期,杨梅果实的被害率可达 100%<sup>[16]</sup>。据此可以推得斑翅果蝇的发生危害将对果农经济收入产生不利影响。

由于水果产业的特殊性,对斑翅果蝇的化学防治虽然有效,但对施药时机要求高,否则易产生药害。另外,斑翅果蝇繁殖速率快、生活周期短、较容易产生抗药性等特点,使得斑翅果蝇生物防治的研究变得尤为重要<sup>[17]</sup>。近些年来国内外对斑翅果蝇生物防治的研究,主要集中于寄生蜂资源调查和现有生防菌对斑翅果蝇的防治效果的观察<sup>[18-22]</sup>。本综述重点介绍斑翅果蝇共生微生物的种类及其对斑翅果蝇的影响,以期为深入了解斑翅果蝇与微生物间的关系提供参考。

## 2 斑翅果蝇体内微生物菌群的构成及多样性

目前关于斑翅果蝇的微生物菌群多样性的研究表明,斑翅果蝇微生物菌群的多样性非常丰富。Chandler 等利用细菌 16S rRNA 基因高通量测序技术,对美国加州一果园樱桃表面的夏天斑翅果蝇 (summer form) 成虫及樱桃内的幼虫体内的微生物菌群进行研究调查,发现尽管斑翅果蝇成虫的肠道微生物菌群在不同样本间差异较大,该地斑翅果蝇幼虫和成虫体内丰度最高的细菌以肠杆菌科 (*Enterobacteriaceae*) 的 *Tatumella* 为主,其次为醋杆菌科 (*Acetobacteraceae*) 的 *Gluconobacter* 和 *Acetobacter*。其中 *Gluconobacter* 和 *Acetobacter* 为较常见的果蝇相关微生物<sup>[23]</sup>。而 Fountain 等利用细菌 16S rRNA 基因测序技术从英格兰东南部的森林中采集到的越冬型 (winter form) 斑翅果蝇成虫中发现的主要细菌是假单胞菌科 (*Pseudomonadaceae*) 的假单胞菌 *Pseudomonas*<sup>[24]</sup>。Vacchini 等结合 PCR-DGGE 和 16S rRNA 基因测序技术分析发现,在采自水果(蓝莓、树莓和黑莓)和人工饲料的斑翅果蝇中占多数的细菌是 *Gluconobacter* 和 *Acetobacter*, 其他类别的细菌有肠杆菌目 (*Enterobacteriales*)、黄单胞菌目 (*Xanthomonadales*)、乳杆菌目 (*Lactobacillales*)、根瘤菌目 (*Rhizobiales*)、伯克氏菌目 (*Burkholderiales*) 和鞘脂杆菌目 (*Sphingobacteriales*)<sup>[25]</sup>。Martinez-Sanudo 等调查了 12 个不同地理种群斑翅果蝇的成虫肠道细菌群落,其中包含 4 个中国和日本的野外种群(本地种群),7 个欧洲、美洲的野外种群(入侵种群)和 1 个实验室饲养的意大利种群<sup>[26]</sup>。其研究结果表明,果蝇的肠道微生物主要来自变形

菌门(*Proteobacteria*)的2个科:醋杆菌科和肠杆菌科。而实验室果蝇的肠道微生物种群中丰度最高的细菌是厚壁菌门(*Firmicutes*)的葡萄球菌科(*Staphylococcaceae*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)的黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)。邴孝利等利用16S rRNA基因测序分析发现,来自美国纽约州两处农场的斑翅果蝇的细菌群落种类非常丰富,优势菌属于厚壁菌门的明串珠菌科(*Leuconostocaceae*)、乳杆菌科(*Lactobacillaceae*)、链球菌科(*Streptococcaceae*)和丛毛单胞菌科(*Comamonadaceae*)及变形菌门的肠杆菌科和假单胞菌科(*Pseudomonadaceae*),而实验室种群中的斑翅果蝇含有的细菌群落较为单一,主要是变形菌门的肠球菌科(*Enterococcaceae*)。利用基于培养基的分离方法,则可以从实验室饲养的斑翅果蝇中鉴定到醋杆菌科、肠球菌科和葡萄球菌科等细菌<sup>[27]</sup>。

对果蝇真菌的调查结果表明,斑翅果蝇体内不止含有许多细菌,还有大量可培养的真菌。从斑翅果蝇幼虫及成虫中分离到的真菌有酵母(*Saccharomycetales*),如葡萄汁有孢汉逊酵母(*Hanseniaspora uvarum*)、毕氏酵母(*Pichia*)、梅氏酵母(*Metschnikowia*)和假丝酵母(*Candida*)、红酵母(*Rhodotorula*)和青霉(*Penicillium*)等<sup>[27-29]</sup>。另外, Lewis等发现斑翅果蝇幼虫体内存在水果腐败真菌,如引起叶霉病的枝孢菌(*Cladosporium*)和引起灰霉病的葡萄孢属真菌(*Botrytis*)<sup>[29]</sup>。Fountain等利用真菌转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)序列测序技术发现,越冬型斑翅果蝇成虫的主要真菌是耐冷酵母(*Guehomyces*)和隐球酵母(*Cryptococcus*)及子囊菌门(*Ascomycota*)的种类等<sup>[24]</sup>。

综合以上研究,我们发现尽管不同研究的结果显示斑翅果蝇含有的细菌所属的高级阶元(如

门、科)较为类似,但其在属、种水平上则差别甚大。比如,多个研究表明肠杆菌科的细菌在斑翅果蝇中是优势菌,但其优势菌在Chandler的研究中是*Tatumella*属,在Martinez-Sañudo的研究中是*Enterobacter*和*Lonsdalea*,而在邴孝利等的研究中是*Dickeya*。再如,同是来自美国纽约州的斑翅果蝇,实验室种群与野外种群中优势菌的丰度与多样性均有较大差别。据此,我们推测斑翅果蝇并无核心的微生物菌群。斑翅果蝇的微生物菌群与黑腹果蝇的微生物菌群有较大差异,因为黑腹果蝇体内的微生物菌群丰度比较低,且相对比较稳定,主要属于醋杆菌科和乳杆菌科<sup>[30-32]</sup>。

### 3 影响斑翅果蝇体内微生物菌群多样性的因素

如前所述,对不同环境条件下采集的果蝇进行的调查结果表明,斑翅果蝇的微生物菌群严重受斑翅果蝇生存环境的影响。Martinez-Sañudo等发现不同地理种群果蝇肠道内的微生物群落的多样性差别显著——采自中国和日本的本地果蝇肠道内的微生物菌群与美洲、欧洲的菌群有明显不同<sup>[26]</sup>。Chandler等发现采自樱桃上的果蝇成虫与在其中发育的幼虫体内的主导细菌群类似,该结果表明,来自同一寄主环境的果蝇体内含有类似的细菌群落<sup>[23]</sup>。Vacchini等发现果蝇肠道内的微生物主要受果蝇食物的影响,即在不同食物上收集的果蝇体内的微生物菌群因寄主食物的不同而分别聚类,这主要是因为不同种群果蝇体内的醋酸杆菌类群有差异<sup>[25]</sup>。将细菌16S测序结果中的醋酸杆菌相关序列移除后,再进行重新聚类后发现果蝇体内微生物菌群不再因食物不同而分别聚

类。故而 Vacchini 等认为果蝇微生物菌群差异的产生主要由醋酸细菌所主导<sup>[25]</sup>。但考虑到醋酸杆菌并不总是斑翅果蝇体内的优势菌, 此结论还有待更多的研究来验证。

Fountain 等发现越冬型斑翅果蝇的肠道微生物菌群多样性在不同年份和不同地点的森林之间差别不显著<sup>[24]</sup>。邴孝利等对采自不同果园的斑翅果蝇体内细菌的多样性进行分析发现, 野外果蝇的细菌菌群的丰度与组成在不同果园间差异显著, 且在同一果园的不同采集时间之间也差异显著, 但是在雌雄成虫间差异不明显<sup>[27]</sup>。将采自加州与纽约州的 2 个果园种群, 在实验室中用同种人工饲料饲喂多代后, 2 个果蝇种群的细菌多样性显著下降, 而且二者之间没有任何显著差别。以上研究说明斑翅果蝇微生物菌群的组成与多样性主要受寄主食物的影响。然而, 关于食物如何决定不同种群果蝇间微生物菌群的差异还需要进行更多的探索研究。

## 4 斑翅果蝇体内微生物菌群对宿主的影响

尽管斑翅果蝇体内没有核心的微生物菌群, 但斑翅果蝇体内总是或多或少含有一些微生物。这些微生物的存在是否仅仅是偶然, 他们对斑翅果蝇的生存有什么影响?

### 4.1 微生物菌群对斑翅果蝇生长发育的有利作用

为了进一步探索微生物菌群对于斑翅果蝇的影响, 邴孝利等根据斑翅果蝇独特的生物学特性, 借鉴模式生物黑腹果蝇的研究经验成功获得了斑翅果蝇无菌种群, 将其与正常含有菌群的果蝇作比较, 研究微生物菌群对斑翅果蝇生长发育的影

响后, 发现了一系列有趣的结果<sup>[27]</sup>。与对照斑翅果蝇相比, 无菌的斑翅果蝇卵孵化后在无菌蓝莓及草莓上无法发育为大龄幼虫并化蛹, 进而无法成功发育为成虫。而人工补充正常果蝇的微生物则可以成功挽救斑翅果蝇的失败发育, 使“无菌”果蝇可以发育成成虫, 且回补后的果蝇的发育速度和成虫大小均可以达到正常果蝇的水平。这说明斑翅果蝇需要微生物来帮助其完成在水果中的生长发育。

将从野外分离到的细菌和真菌培养后, 分别进行的单一微生物回补试验表明, 多种细菌或真菌的回补均可以使无菌斑翅果蝇在蓝莓、草莓上成功完成发育。不同微生物的回补效率有差异, 且真菌的回补效率比细菌高。而将真菌、细菌混合后回补无菌果蝇, 则发现其发育时间介于单独回补细菌和真菌之间的水平。将已杀死的微生物添加回补到无菌果蝇中则发现少剂量的死亡微生物无法帮助无菌果蝇完成发育, 但增加剂量后无菌果蝇则可以完成发育。这说明斑翅果蝇并非依赖于某种特定的微生物活性, 也不是依赖于特定的微生物间的相互作用, 而是通过取食微生物来获取额外营养以完成发育。使用含不同成分的营养对无菌果蝇进行补充的比较试验则表明, 斑翅果蝇主要通过摄取微生物所提供的蛋白质来获得额外营养以完成发育<sup>[27]</sup>。与之类似, 在营养匮乏的玉米培养基中添加酿酒酵母会明显地促进斑翅果蝇幼虫的生长发育, 并提升果蝇幼虫存活率和化蛹率<sup>[33]</sup>。

### 4.2 微生物菌群对斑翅果蝇生长的不利作用

斑翅果蝇的微生物菌群在营养充分的条件下, 不仅不再发挥促进寄主发育的积极作用, 反而成为寄主生长的负担, 会对寄主适应性产生不

利影响。将斑翅果蝇置于营养充分的酵母培养基中饲养时, 无菌斑翅果蝇与正常斑翅果蝇具有一样的发育速率, 然而无菌斑翅果蝇的初羽化成虫更大、更重, 无菌斑翅果蝇的生殖力更强, 寿命更长, 因此, 微生物菌群在寄主环境营养丰富时转变为不利因素<sup>[27]</sup>。

另外, 斑翅果蝇的共生微生物中包含许多致病菌。刘倩等研究发现斑翅果蝇幼虫取食接种过雅致放射毛霉(*Actinomucor elegans*)的饲料后, 体内的蛋白和山梨醇含量显著低于对照, 这说明雅致放射毛霉可能抑制斑翅果蝇的生长发育和抗逆能力<sup>[34]</sup>。邴孝利等从田间野外采集的斑翅果蝇体内分离到的多种可培养的微生物对斑翅果蝇具有很强的致病性(邴孝利等, 未发表)。

#### 4.3 微生物菌群对斑翅果蝇的吸引作用

双向选择性嗅觉测试的结果表明, 与无菌培养基相比, 斑翅果蝇倾向于含醋酸杆菌(氧化葡萄糖杆菌(*Gluconobacter oxydans*), *G. kanchanaburiensis* 和 *K. saccharivorans*)的培养液<sup>[35]</sup>。尽管容易被腐败草莓的气味所吸引, 但斑翅果蝇更喜欢在刚成熟、还比较硬的草莓上产卵<sup>[36]</sup>。Mori 等的研究发现交配后的斑翅果蝇喜欢取食葡萄汁有孢汉逊酵母, 但取食酵母并不能增强斑翅果蝇在蓝莓上的产卵量<sup>[37]</sup>。Bellutti 等的田间生态学试验则表明斑翅果蝇在长有假丝酵母和酿酒酵母的樱桃上产卵量更高<sup>[33]</sup>。以上事例可说明斑翅果蝇产卵量受微生物与寄主食物的双重影响。微生物对斑翅果蝇有一定的吸引作用, 它们产生的相关气味(如乙酸异戊酯)可以吸引斑翅果蝇<sup>[38]</sup>。但是由于微生物对斑翅果蝇幼虫发育的影响因环境而异, 斑翅果蝇会综合考虑各种因素后选择产卵。

#### 4.4 共生细菌 *Wolbachia* 对斑翅果蝇的影响

*Wolbachia* 是一种广泛存在于节肢动物体内、可以母系遗传的胞内次生共生细菌。*Wolbachia* 可以在许多节肢动物中调控寄主的生殖, 从而影响寄主种群结构<sup>[39]</sup>。近些年的研究表明 *Wolbachia* 在许多昆虫中可以帮助寄主抵抗病原微生物(如病毒), 对寄主昆虫有重要的作用<sup>[40]</sup>。Cattell 等对欧洲 23 个种群的斑翅果蝇调查发现 *Wolbachia* 的平均侵染率在 46%左右<sup>[41]</sup>。Hamm 等对美国 9 个种群斑翅果蝇的调查结果表明, *Wolbachia* 在野外果蝇中的侵染率在 7%–20%不等, 不能 100%稳定传代<sup>[42]</sup>。通过在斑翅果蝇野外种群中筛选到了天然感染 *Wolbachia* (*Wolbachia*-infected, WI)与不感染 *Wolbachia* 的个体(*Wolbachia*-uninfected, WU), 以及比较 *Wolbachia* 对斑翅果蝇的影响实验, Hamm 等发现感染斑翅果蝇的 *Wolbachia* 并不具有引起胞质不相容(cytoplasmic incompatibility)、杀雄等调控寄主生殖的能力<sup>[42]</sup>。然而 WI 斑翅果蝇雌虫的产卵量比 WU 更低, 这说明 *Wolbachia* 对斑翅果蝇有一定的消极影响。Cattell 等比较用抗生素处理获得 WU 种群与 WI 种群, 发现欧洲种群的 *Wolbachia* 也不引起胞质不相容<sup>[41]</sup>。目前 *Wolbachia* 对斑翅果蝇生殖影响的原因及机理仍待研究<sup>[43]</sup>。

Cattell 等发现相比 WU 斑翅果蝇, WI 斑翅果蝇在感染果蝇 C 病毒(*Drosophila C virus*)和兽棚病毒(Flock House virus) (二者均为正向单链 RNA 病毒)后具有更长寿命, 且 WI 斑翅果蝇体内的病毒滴度比 WU 果蝇体内的低<sup>[44]</sup>。虽然这种由 *Wolbachia* 介导的保护作用与寄主果蝇基因背景相关, 作者推测 *Wolbachia* 的抗病毒能力可能有助于增强斑翅果蝇在野外的种群适应力。

## 5 总结

综上所述, 斑翅果蝇可以从环境中获得微生物, 因而与其共生的微生物多样性十分丰富, 但不同地域不同种群的斑翅果蝇微生物群落间差异显著。斑翅果蝇与模式生物黑腹果蝇的生物学习性不同, 斑翅果蝇喜欢取食未成熟或刚成熟的水果, 而黑腹果蝇偏好开始或已经腐烂的水果。相比于腐烂的水果, 刚成熟的水果周围所含有的微生物较少, 因此斑翅果蝇生存在一个微生物丰度相对较少的环境中。比较同一微生物在 2 种果蝇间的不同作用, 有助于阐明环境在微生物对寄主作用中的影响。共生微生物对斑翅果蝇的生长发育、产卵、寿命、抗病毒等有重要的影响, 而且微生物菌群对斑翅果蝇的作用也因果蝇生存环境的不同而不同。然而, 不同环境条件下斑翅果蝇如何应对不同类型的微生物, 微生物又如何在斑翅果蝇中定殖等问题均有待阐明。斑翅果蝇共生微生物对果蝇相互作用的机制需要更深入的研究。

## 致谢

感谢南京农业大学植物保护学院洪晓月教授对文稿提出宝贵意见和植保 161 班本科生黄岚清帮助润色文本。

## 参考文献

[1] Sun P, Liao TL, Yuan K, Shi ZH, Ji R, Chen JH, Wu J. The fruit fly—spotted wing *Drosophila*. *Plant Quarantine*, 2011, 25(6): 45–47. (in Chinese)  
孙鹏, 廖太林, 袁克, 师振华, 纪睿, 陈集翰, 吴军. 水果害虫——斑翅果蝇. *植物检疫*, 2011, 25(6): 45–47.

[2] Hauser M, Gaimari S, Damus M. *Drosophila suzukii* new to North America. *Fly Times*, 2009, 43: 12–15.

[3] Burrack HJ, Smith JP, Pfeiffer DG, Koehler G, Laforest J. Using volunteer-based networks to track *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) an invasive pest of fruit crops. *Journal of Integrated Pest Management*, 2012, 3(4): B1–B5.

[4] Lee JC, Bruck DJ, Dreves AJ, Ioriatti C, Vogt H, Baufeld P. In Focus: spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Management Science*, 2011, 67(11): 1349–1351.

[5] Deprá M, Poppe JL, Schmitz HJ, De Toni DC, Valente VLS. The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *Journal of Pest Science*, 2014, 87(3): 379–383.

[6] Asplen MK, Anfora G, Biondi A, Choi DS, Chu D, Daane KM, Gibert P, Gutierrez AP, Hoelmer KA, Hutchison WD, Isaacs R, Jiang ZL, Kárpáti Z, Kimura MT, Pascual M, Philips CR, Plantamp C, Ponti L, Véték G, Vogt H, Walton VM, Yu Y, Zappalà L, Desneux N. Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 2015, 88(3): 469–494.

[7] EPPO. EPPO A1 and A2 lists of pests recommended for regulation as quarantine pests. 2016.

[8] Wu SR, Tai HK, Li ZY, Wang X, Yang SS, Sun W, Xiao C. Field evaluation of different trapping methods of cherry fruit fly, *Drosophila suzukii*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2007, 22(5): 776–778, 782. (in Chinese)  
伍苏然, 太红坤, 李正跃, 王旭, 杨仕生, 孙文, 肖春. 樱桃果蝇田间诱捕方法比较. *云南农业大学学报*, 2007, 22(5): 776–778, 782.

[9] Liu H, Jiang BX, Pan D, Zeng ZG. Intergrated *Drosophila suzukii* control techniques. *Modern Horticulture*, 2015, (21): 86–87. (in Chinese)  
刘华, 江本霞, 潘冬, 曾正国. 斑翅果蝇综合防治技术. *现代园艺*, 2015, (21): 86–87.

[10] Ma CH, Wen JB, He SY. Pest risk assessment of *Drosophila suzukii* in Xinjiang. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(16): 286–294. (in Chinese)  
马聪慧, 温俊宝, 何善勇. 樱桃果蝇(*Drosophila suzukii*)对新疆的风险分析. *中国农学通报*, 2014, 30(16): 286–294.

[11] Atallah J, Teixeira L, Salazar R, Zaragoza G, Kopp A. The making of a pest: the evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1781): 20132840.
- [12] Hauser M. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science*, 2011, 67(11): 1352–1357.
- [13] Gao HH, Wang WB, Lü ZY, Liu Q, Zhai YF, Li LL, Zheng L, Yu Y. Dynamics of microbial diversity in cherry fed by two species of *Drosophila*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2017, 45(34): 155–159. (in Chinese)  
高欢欢, 王文博, 吕召云, 刘倩, 翟一凡, 李丽莉, 郑礼, 于毅. 2 种果蝇取食后樱桃可培养微生物多样性的动态变化. *安徽农业科学*, 2017, 45(34): 155–159.
- [14] Farnsworth D, Hamby KA, Bolda M, Goodhue RE, Williams JC, Zalom FG. Economic analysis of revenue losses and control costs associated with the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura), in the California raspberry industry. *Pest Management Science*, 2017, 73(6): 1083–1090.
- [15] Walsh DB, Bolda MP, Goodhue RE, Dreves AJ, Lee J, Bruck DJ, Walton VM, O'Neal SD, Zalom FG. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2011, 2(1): G1–G7.
- [16] Zhao C, Li P, Xie DS, Hu CH, Xiong Y, He LY, Li WH, Xiao C, Yang PY, Li ZY. The seasonal abundance of *Drosophila suzukii* in orchards and seasonal variation in fruit damage caused by this pest. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54(5): 724–729. (in Chinese)  
赵超, 李萍, 谢冬生, 胡纯华, 熊焰, 何丽英, 李卫虹, 肖春, 杨普云, 李正跃. 斑翅果蝇田间发生与为害特性观察. *应用昆虫学报*, 2017, 54(5): 724–729.
- [17] Nikolouli K, Colinet H, Renault D, Enriquez T, Mouton L, Gibert P, Sassu F, Cáceres C, Stauffer C, Pereira R, Bourtzis K. Sterile insect technique and *Wolbachia* symbiosis as potential tools for the control of the invasive species *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 2018, 91(2): 489–503.
- [18] Poyet M, Havard S, Prevost G, Chabrerie O, Doury G, Gibert P, Eslin P. Resistance of *Drosophila suzukii* to the larval parasitoids *Leptopilina heterotoma* and *Asobara japonica* is related to haemocyte load. *Physiological Entomology*, 2013, 38(1): 45–53.
- [19] Becher PG, Jensen RE, Natsopoulou ME, Verschut V, de Fine Licht HH. Infection of *Drosophila suzukii* with the obligate insect-pathogenic fungus *Entomophthora muscae*. *Journal of Pest Science*, 2018, 91(2): 781–787.
- [20] Jang M, Kim J, Yoon KA, Lee SH, Park CG. Biological activity of *Myrtaceae* plant essential oils and their major components against *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Pest Management Science*, 2017, 73(2): 404–409.
- [21] Woltz JM, Donahue KM, Bruck DJ, Lee JC. Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology*, 2015, 139(10): 759–770.
- [22] Cai PM, Li P, Xie DS, Yang PY, Yu G, Yang JQ, Xiao C, Ji QE, Chen JH. Progress in research on the biological control of *Drosophila suzukii* Matsumura. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54(5): 705–715. (in Chinese)  
蔡普默, 李萍, 谢冬生, 杨普云, 于戈, 杨建全, 肖春, 季清娥, 陈家骅. 斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* Matsumura 生物防治研究进展. *应用昆虫学报*, 2017, 54(5): 705–715.
- [23] Chandler JA, James PM, Jospin G, Lang JM. The bacterial communities of *Drosophila suzukii* collected from undamaged cherries. *PeerJ*, 2014, 2: e474.
- [24] Fountain MT, Bennett J, Cobo-Medina M, Conde Ruiz R, Deakin G, Delgado A, Harrison R, Harrison N. Alimentary microbes of winter-form *Drosophila suzukii*. *Insect Molecular Biology*, 2018, 27(3): 383–392.
- [25] Vacchini V, Gonella E, Crotti E, Prosdociami EM, Mazzetto F, Chouaia B, Callegari M, Mapelli F, Mandrioli M, Alma A, Daffonchio D. Bacterial diversity shift determined by different diets in the gut of the spotted wing fly *Drosophila suzukii* is primarily reflected on acetic acid bacteria. *Environmental Microbiology Reports*, 2017, 9(2): 91–103.
- [26] Martinez-Sañudo I, Simonato M, Squartini A, Mori N, Marri L, Mazzon L. Metagenomic analysis reveals changes of the *Drosophila suzukii* microbiota in the newly colonized regions. *Insect Science*, 2018, 25(5): 833–846.
- [27] Bing XL, Gerlach J, Loeb G, Buchon N. Nutrient-dependent impact of microbes on *Drosophila suzukii* development. *mBio*, 2018, 9(2): e02199–17.
- [28] Hamby KA, Hernández A, Boundy-Mills K, Zalom FG.

- Associations of yeasts with spotted-wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*; *Diptera*: *Drosophilidae*) in cherries and raspberries. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(14): 4869–4873.
- [29] Lewis MT, Koivunen EE, Swett CL, Hamby KA. Associations between *Drosophila suzukii* (*Diptera*: *Drosophilidae*) and fungi in raspberries. *Environmental Entomology*, 2019, 48(1): 68–79.
- [30] Wong CNA, Ng P, Douglas AE. Low-diversity bacterial community in the gut of the fruitfly *Drosophila melanogaster*. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(7): 1889–1900.
- [31] Chandler JA, Lang JM, Bhatnagar S, Eisen JA, Kopp A. Bacterial communities of diverse *Drosophila* species: ecological context of a host–microbe model system. *PLoS Genetics*, 2011, 7(9): e1002272.
- [32] Téfit MA, Gillet B, Joncour P, Hughes S, Leulier F. Stable association of a *Drosophila*-derived microbiota with its animal partner and the nutritional environment throughout a fly population’s life cycle. *Journal of Insect Physiology*, 2018, 106: 2–12.
- [33] Bellutti N, Gallmetzer A, Innerebner G, Schmidt S, Zelger R, Koschier EH. Dietary yeast affects preference and performance in *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 2018, 91(2): 651–660.
- [34] Liu Q, Chen H, Zhai YF, Lai SG, Gao HH, Yu Y. Effects of three kinds of fungi on physiological indexes of *Drosophila suzukii*. *Shandong Agricultural Sciences*, 2017, 49(5): 102–104, 107. (in Chinese)  
刘倩, 陈浩, 翟一凡, 来守国, 高欢欢, 于毅. 三种真菌对斑翅果蝇生理指标的影响. *山东农业科学*, 2017, 49(5): 102–104, 107.
- [35] Mazzetto F, Gonella E, Crotti E, Vacchini V, Syrpas M, Pontini M, Mangelinckx S, Daffonchio D, Alma A. Olfactory attraction of *Drosophila suzukii* by symbiotic acetic acid bacteria. *Journal of Pest Science*, 2016, 89(3): 783–792.
- [36] Karageorgi M, Bräcker LB, Lebreton S, Minervino C, Cavey M, Siju KP, Grunwald Kadow IC, Gompel N, Prud’homme B. Evolution of multiple sensory systems drives novel egg-laying behavior in the fruit pest *Drosophila suzukii*. *Current Biology*, 2017, 27(6): 847–853.
- [37] Mori BA, Whitener AB, Leinweber Y, Revadi S, Beers EH, Witzgall P, Becher PG. Enhanced yeast feeding following mating facilitates control of the invasive fruit pest *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(1): 170–177.
- [38] Revadi S, Vitagliano S, Rossi Stacconi MV, Ramasamy S, Mansourian S, Carlin S, Vrhovsek U, Becher PG, Mazzoni V, Rota-Stabelli O, Angeli S, Dekker T, Anfora G. Olfactory responses of *Drosophila suzukii* females to host plant volatiles. *Physiological Entomology*, 2015, 40(1): 54–64.
- [39] Werren JH, Baldo L, Clark ME. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 741–751.
- [40] Zug R, Hammerstein P. Bad guys turned nice? A critical assessment of *Wolbachia* mutualisms in arthropod hosts. *Biological Reviews*, 2015, 90(1): 89–111.
- [41] Cattel J, Kaur R, Gibert P, Martinez J, Fraimout A, Jiggins F, Andrieux T, Siozios S, Anfora G, Miller W, Rota-Stabelli O, Mouton L. *Wolbachia* in European populations of the invasive pest *Drosophila suzukii*: regional variation in infection frequencies. *PLoS One*, 2016, 11(1): e0147766.
- [42] Hamm CA, Begun DJ, Vo A, Smith CCR, Saelao P, Shaver AO, Jaenike J, Turelli M. *Wolbachia* do not live by reproductive manipulation alone: infection polymorphism in *Drosophila suzukii* and *D. subpulchrella*. *Molecular Ecology*, 2014, 23(19): 4871–4885.
- [43] Kaur R, Siozios S, Miller WJ, Rota-Stabelli O. Insertion sequence polymorphism and genomic rearrangements uncover hidden *Wolbachia* diversity in *Drosophila suzukii* and *D. subpulchrella*. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 14815.
- [44] Cattel J, Martinez J, Jiggins F, Mouton L, Gibert P. *Wolbachia*-mediated protection against viruses in the invasive pest *Drosophila suzukii*. *Insect Molecular Biology*, 2016, 25(5): 595–603.



# Prospective of the researches on microbiota of spotted wing *Drosophila*

Xiaoli Bing\*, Yijia Lu

Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu Province, China

**Abstract:** *Drosophila suzukii* (Matsumura) (spotted wing *Drosophila*) is a notorious pest of small and stone fruits, and causes damage across Asian, American and European continents. Unlike most other *Drosophila* species, female *D. suzukii* flies lay their eggs in ripening and ripe fruits and the hatched larva eat inside, thereby causing substantial economic losses to the fruit industry. Insect-associated microbes are essential in manipulating insect physiology and ecology, such as insect development, fitness and reproduction. Here, we review recent researches on the diversity of microbes in *D. suzukii* and the functions of microbes in *D. suzukii* biology. That information may provide clues for searching strategies to control *D. suzukii* populations.

**Keywords:** *Drosophila suzukii*, fruit pest, microbiota, *Wolbachia*

(本文责编: 李磊)

---

Supported by the Startup Grant from Nanjing Agricultural University (804015)

\*Corresponding author. Tel/Fax: +86-25-84395173; E-mail: xlbing@njau.edu.cn

Received: 10 November 2018; Revised: 21 January 2019; Published online: 13 March 2019