

Los microorganismos asociados a los insectos y su aplicación en la agricultura

Jorge Poveda Arias

Resumen

Los insectos representan el grupo de animales más numeroso y ampliamente distribuido, en parte debido a su asociación con el variadísimo conjunto de microorganismos que viven dentro de su intestino (microbiota intestinal). Estos microorganismos benefician enormemente a sus hospedadores, mediante una simbiosis nutricional que, al regular su fisiología y desarrollo, los protege frente a patógenos y sustancias nocivas o colabora en tareas comunicativas. Ya que los insectos y plantas llevan conviviendo y evolucionando conjuntamente millones de años, la microbiota de ambos organismos también presenta características a tener en cuenta en lo que a la agricultura se refiere, como son la producción de hormonas vegetales, la fijación y solubilización de nutrientes, o la modulación de las respuestas de defensa de las plantas.

Palabras clave: insectos, intestino, microorganismo, simbiosis, excremento.

THE MICROORGANISMS ASSOCIATED WITH INSECTS AND THEIR APPLICATION IN AGRICULTURE

Abstract

Insects represent the most numerous and widely distributed group of animals, in part due to their association with varied intestinal microorganisms (gut microbiota). These microorganisms greatly benefit their hosts, through a nutritional symbiosis that, regulating their physiology and development, protects them against pathogens and harmful substances or collaborates in communicative tasks. Because insects and plants have coexisted and evolved together millions of years and the microbiota of both organisms also has characteristics to be taken into account in agriculture, such as the production of plant hormones, nutrient fixation and solubilization, or modulation of plant defense responses.

Keywords: insects, gut, microorganism, symbiosis, faeces.

DOI: <http://doi.org/10.22201/codeic.16076079e.2019.v20n1.a2>



Jorge Poveda Arias

jpovea00@estudiantes.unileon.es

Investigador predoctoral. Mealfood Europe - Universidad de León. Doctorando en Ingeniería de Biosistemas (Universidad de León), Grado en Biología (Universidad de Salamanca), Máster Universitario en Agrobiotecnología (Universidad de Salamanca), Experto universitario en Biotecnología Alimentaria (UNED), Experto Universitario en Entomología Aplicada (UNED), Experto Universitario en Diagnóstico Molecular Ambiental (UNED), Especialista universitario en Redacción Científica (UNED), Máster Europeo en Calidad y Seguridad Alimentaria (EQF). Temas de interés: investigación en fitopatología, fisiología vegetal y entomología aplicada.

Introducción

Los insectos representan el grupo más exitoso de animales, tanto en términos de diversidad como de supervivencia, en los más variados nichos ecológicos. Su microbiota intestinal, o aquellos microorganismos que viven en su tracto digestivo, se estima en un número hasta diez veces mayor que el total de células del propio insecto, y contiene un número de genes microbianos 100 veces mayor al de todos los genes animales juntos (Rajagopal, 2009; Basset *et al.*, 2012; Krishnan *et al.*, 2014).

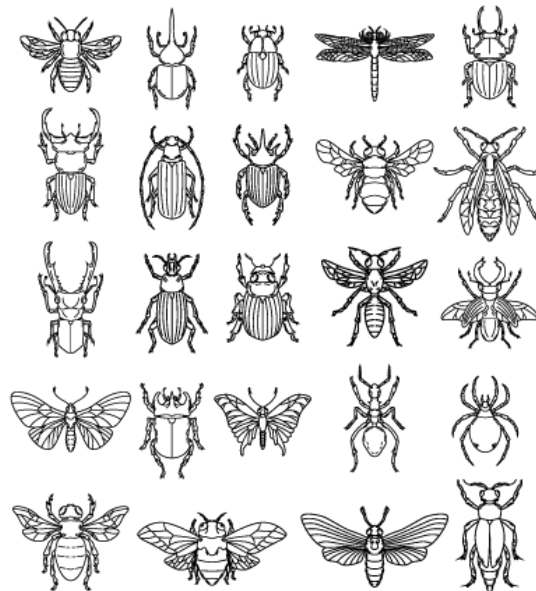


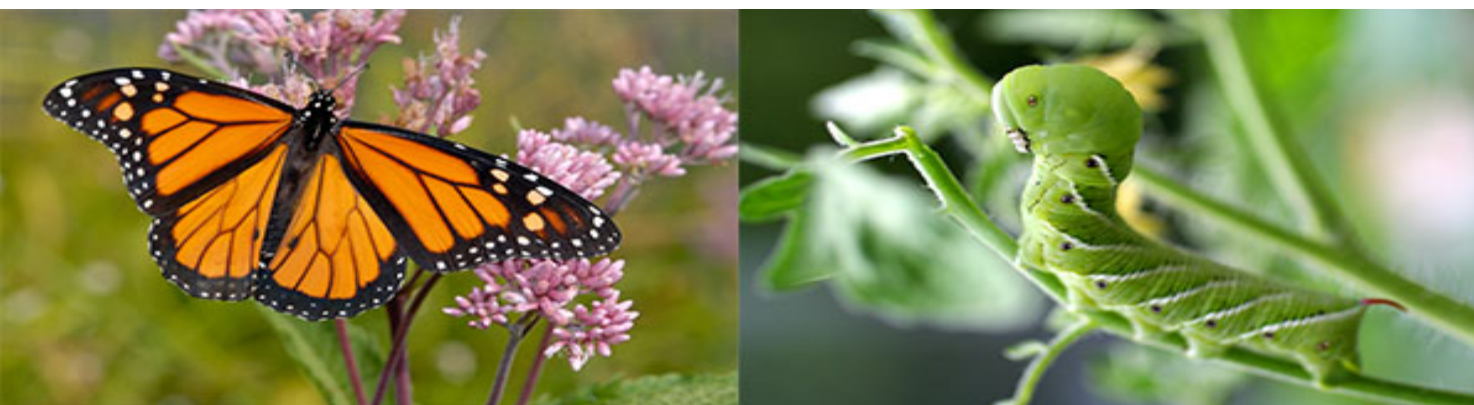
Imagen 1. Variedad de insectos

Dichos microorganismos colonizan el intestino del insecto por vía oral, generalmente a través de la comida, y juegan un papel clave en su digestión, metabolismo y protección frente a patógenos. Aunque muchos de ellos son simplemente organismos comensalistas (relación entre dos organismos, en la cual uno obtiene un beneficio y el otro no sale perjudicado) o parásitos (uno de los organismos sale perjudicado), algunos son beneficiosos para su hospedador. Estos microorganismos pueden ser transmitidos de madres a hijos (de forma vertical), por consumo de heces (coprofagia), por vía oral

(trofalaxia) o directamente a través de los huevos. En algunos casos, existe una asociación mutualista esencial para ambos organismos, como es el caso del género bacteriano *Buchnera* en áfidos (pulgones), necesaria para el aporte de diferentes aminoácidos esenciales al insecto, lo que convierte a esta bacteria un endosimbionte celular obligado.

Pero no toda la microbiota es intracelular, y la gran mayoría vive en el propio tracto intestinal, pudiendo ser fácilmente reemplazados por otros microorganismos transitorios (Shigenobu *et al.*, 2000; Fukatsu y Hosokawa, 2002; Kikuchi *et al.*, 2005; Kikuchi *et al.*, 2007; Koch y Schmid-Hempel, 2011; Kuechler *et al.*, 2012; Martinson *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013; Krishnan *et al.*, 2014; Shapira, 2016). Aunque muchas especies de insectos no podrían sobrevivir sin determinados microorganismos viviendo en su intestino (por ejemplo, la mariposa monarca, *Danaus plexippus*), existen algunos ejemplos de insectos capaces de completar su ciclo de vida normal sin una microbiota intestinal (ejemplo: *Manduca sexta* o gusano del tabaco) (Hammer *et al.*, 2017).

Imagen 2. Ejemplo de insecto que no pueden vivir sin microbiota intestinal: mariposa monarca (*Danaus plexippus*). E insecto que puede vivir sin ella: gusano del tabaco (*Manduca sexta*).



Todos los insectos presentan una estructura intestinal similar, aunque con pequeñas adaptaciones según su modo de alimentación. El intestino se divide generalmente en tres regiones: anterior, media y posterior. El intestino anterior almacena los alimentos temporalmente, el medio realiza la digestión y absorción, mientras que en el posterior se encuentran las cámaras de fermentación y los compartimentos de almacenamiento de heces. El asentamiento microbiano en todas estas partes es difícil debido a la constante eliminación en las mudas de la cutícula quitinosa que las recubre (proceso que necesitan para poder crecer: mudar su “piel”) o a la secreción de la membrana peritrófica (película protectora que cubre los alimentos según van atravesando el intestino), en el caso del intestino medio. Además, en el proceso de metamorfosis toda la microbiota del insecto es eliminada, por lo que no se encuentra en los insectos en el estado adulto, a excepción de algunos casos en los que los microorganismos se resguardan en criptas. Por el contrario, el asentamiento microbiano en insectos adultos es mucho más fácil ya que no crecen y, por lo tanto, no mudan su cutícula (Chapman, 2013; Engel y Moran, 2013; Tatun *et al.*, 2017).



Imagen 3. Patógenos que pueden formar parte de la microbiota intestinal.

La microbiota intestinal en insectos

De forma general, la microbiota intestinal de los insectos está formada por protistas, hongos, arqueas y bacterias. Los protistas podemos encontrarlos principalmente en termitas y cucarachas xilófagas (se alimentan de madera, ver imagen 4); los hongos, que ayudan en la digestión, en insectos que se alimentan de madera o materia orgánica en descomposición. Las arqueas metanogénicas también ayudan a la digestión, pero sólo se encuentran en escarabajos y termitas, mientras que las bacterias están igualmente representadas en todos los órdenes taxonómicos, en una variadísima gama de géneros y familias (Dillon y Dillon, 2004; Brune, 2010; Hongoh, 2010; Colman *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013).



Imagen 4. Ejemplar de termita, insecto capaz de alimentarse de madera gracias a los microorganismos que viven en su intestino.
Fuente: [Sanjay Acharya](#), Wikimedia Commons.

En cuanto a una comunidad de insectos de la misma especie aislada, como es el de las granjas de cría, su único contacto con el medio ambiente externo ocurre mediante la alimentación que reciben. Por lo tanto, su microbiota intestinal está fuertemente influenciada por el lugar en el que se encuentran y la dieta. El resultado es una reducción en la variabilidad de taxones bacterianos en la mayoría de los hospedadores (Shauer *et al.*, 2012; Aharon *et al.*, 2013; Engel y Moran, 2013).

En el caso de los animales mamíferos, su microbiota intestinal es tan importante que podría ser considerada un “órgano” por sí misma, pues lleva a cabo funciones que contribuyen enormemente en el desarrollo de su hospedador, con aportes nutricionales, fisiológicos y de protección (Bäckhed *et al.*, 2005; Shapira, 2016). Esto ocurre de forma similar en los insectos. A continuación, se destacan las funciones microbianas.

Simbiosis nutricional

La presencia de insectos en nichos ecológicos con una reducida capacidad de aporte nutritivo (como ejemplo, el interior de un tronco de madera) ha sido posible gracias a las comunidades bacterianas presentes en sus intestinos y a las ventajas que ellas les aportan. Estos microorganismos pueden proporcionar nutrientes directos a sus hospedadores simplemente al ser digeridos (los propios microorganismos) en su paso por el tracto digestivo. No obstante, los aportes van mucho más allá (Engel y Morán, 2013). En insectos herbívoros, y especialmente xilófagos (que comen madera), la microbiota intestinal es imprescindible para la degradación de la celulosa, principal componente de la pared celular vegetal, la cual necesita ser degradada a azúcares simples para ser asimilada por los insectos (Douglas, 2009; Pope *et al.*, 2010; Hess *et al.*, 2011; Engel y Moran, 2013). Lo anterior también ocurre en las abejas que para poder alimentarse del polen que recolectan necesitan ciertas bacterias intestinales que degradan la pared externa de los granos (Engel *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013).



Imagen 5. Abeja alimentándose de polen.

Además, la microbiota puede aportar a sus hospedadores nutrientes que ella misma sintetiza y libera al medio, como vitaminas y aminoácidos esenciales (Eichler y Schaub, 2002; Douglas, 2009; Nikoh *et al.*, 2011; Engel y Moran, 2013). Algo muy importante en el caso de insectos herbívoros, cuya dieta está limitada por el nitrógeno presente en los vegetales, es la reutilización de sus propios materiales de deshecho con el fin de recuperar el nitrógeno presente en los mismos; para esto necesitan de su microbiota intestinal. En este sentido, algunos insectos tienen bacterias endosimbiontes intestinales del orden de los Rhizobiales, capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (Cook y Davidson, 2006; Hongoh *et al.*, 2008; Thong-On *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013).

Muy próxima a su papel nutricional se encuentra la capacidad de la microbiota para eliminar los compuestos tóxicos que podrían estar presentes en los alimentos que consumen sus hospedadores, como insecticidas o compuestos defensivos vegetales; así se evitan los daños que podrían causarles (Chen *et al.*, 2007; Douglas, 2009; Engel y Moran, 2013; Douglas, 2015; Roukolainen *et al.*, 2016; Villanova *et al.*, 2016; Wilkopolan y Obrepalska-Stepłowska, 2016; Mala y Vijila, 2017).

Fisiología y desarrollo

Aparte del lógico papel que la nutrición tiene en el desarrollo del insecto, su microbiota intestinal puede jugar un papel clave y directo en él. Por ejemplo, envía señales en forma de cadenas de ácidos grasos que avisan al insecto que las condiciones del lumen intestinal están cambiando debido al alimento que ha consumido (por ejemplo: un compuesto tóxico, un patógeno, material indigerible, etcétera); esto provoca la adaptación de las células epiteliales a la nueva condición por renovación o proliferación de las mismas o la activación del sistema inmune

(O'Hara y Shanahan, 2006; Cronin *et al.*, 2009; Nicholson *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013; Sugio *et al.*, 2014; Roukolainen *et al.*, 2016).

La microbiota intestinal también puede tener efectos sistémicos sobre el crecimiento y desarrollo de su hospedador al modular sus señales hormonales, como las implicadas en la síntesis de quitina que les permite a los insectos mudar y crecer (Shin *et al.*, 2011; Storelli *et al.*, 2011; Maji *et al.*, 2012; Engel y Moran, 2013; Yun *et al.*, 2014; Roukolainen *et al.*, 2016; Goharrostami y Sendi, 2018).

“
La microbiota intestinal
también puede tener
efectos sistémicos sobre el
crecimiento y desarrollo de
su hospedador al modular
sus señales hormonales...
”

Protección

Con respecto a la protección, la mayoría de los patógenos de insectos son transmitidos por vía oral y utilizan la capa de células epiteliales intestinales como vía de entrada para la infección sistémica (de todo el insecto). Los microorganismos del intestino tienen diversos mecanismos con el fin de proteger a su hospedador, como la competencia por los nutrientes del tracto digestivo, la ocupación de los posibles lugares de entrada sistémica o la preactivación del sistema inmune del hospedero (Dillon y Dillon, 2004; Dillon *et al.*, 2005; Endt *et al.*, 2010; Reis y Horn, 2010; Koch y Schmid-Hempel, 2011; Stecher y Hardt, 2011; Engel y Moran, 2013).

Comunicación

Existen moléculas volátiles que los insectos utilizan para comunicarse entre los miembros de una misma especie (feromonas) o entre los de especies totalmente diferentes (alelomonas). Estos compuestos, en parte, son biosintetizados y liberados por su propia microbiota intestinal (Sharon *et al.*, 2011; Engel y Moran, 2013; Molina, 2013).

Las interacciones insecto-planta y sus microorganismos: aplicación en agricultura

Los insectos y las plantas llevan coexistiendo más de 400 millones de años, evolucionando los unos conforme a los otros. En este sentido, existe una microbiota asociada a ambos organismos que también ha ido evolucionando de forma paralela, y que ha sido capaz de modificar las relaciones planta-insecto (Sugio *et al.*, 2014).

Las bacterias del género *Wolbachia* asociadas a las glándulas salivales de lepidópteros (como las mariposas o polillas) de la especie *Phyllonorycter blancardella*, denominada oruga minadora en elipses de las hojas (ver la imagen 6), son capaces de modificar las señales hormonales en la planta cuando entran en contacto con el tejido vegetal que el insecto está devorando, lo que aumenta su contenido nutricional.

Las pseudomonas asociadas al escarabajo de la patata (*Leptinotarsa*

Imagen 6. Adulto de la oruga minadora en elipses de las hojas (*Phyllonorycter blancardella*), cuyas bacterias de la saliva son capaces de modificar las respuestas hormonales de las plantas. Fotografía extraída de Wikimedia Commons.



decemlineata, ver imagen 7) segregan flagelina, una proteína que modifica la respuesta defensiva de la planta al reconocer la presencia de un organismo extraño, desde la dirigida contra herbívoros como la mediada por el ácido jasmónico, a la dirigida contra microorganismos biotrófos (que infectan al hospedero pero que no lo matan ya que se alimentan de él) como la mediada por el ácido salicílico (Peña, 2009; Sugio *et al.*, 2014; Wilkopolan y Obrepalska-Stepłowska, 2016), antagonista de la primera (Peña, 2009; Sugio *et al.*, 2014; Wilkopolan y Obrepalska-Stepłowska, 2016).



Imagen 7. Escarabajo de la patata.

Esta misma modificación de la respuesta defensiva de las plantas frente a insectos herbívoros se ha observado en plantas de tomate atacadas por el gusano cogollero del maíz (*Spodoptera frugiperda*), consecuencia de la acción de bacterias presentes en sus excrementos, como *Pantoea ananatis* (bacteria que pudre el centro de la cebolla), *Serratia* spp. o *Rahnella* spp (Acevedo *et al.*, 2017).

Algunos de los representantes de las microbiotas del insecto y de la planta pueden ser transmitidos con ayuda del organismo contrario. Por ejemplo, algunos microorganismos simbiotes de insectos herbívoros son transmitidos a través de la planta, como es el caso de la mosca blanca *Bemisia tabaci* (ver imágenes 4 y 5) y su simbiote facultativo *Rickettsia*.

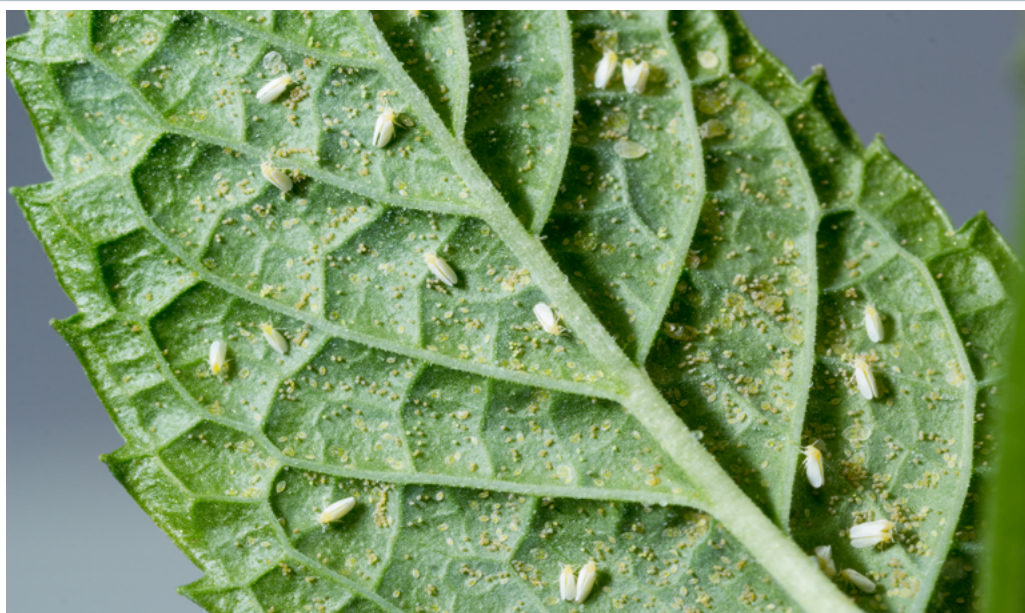


Imagen 8. Mosca blanca
Bemisia tabaci.

Además, la propia microbiota de la planta puede transmitir genes a la de los insectos cuando pasan a vivir en su interior, como el caso de la transferencia de genes de celulasa que permiten degradar la pared celular vegetal, presentes en termitas y nematodos (Sugio *et al.*, 2014). Una aplicación tecnológica de esto último sería la denominada *paratransgénesis*, que se basa en la introducción de determinados genes mediante técnicas moleculares de laboratorio en las bacterias presentes de forma natural en el intestino del insecto. Posteriormente se liberan las bacterias modificadas al medio agrícola. Los insectos, tras ingerir estas bacterias, comenzarán a producir la molécula de interés (en este caso, una proteína) en el lumen del insecto. Los objetivos pueden ser diversos: matar al insecto, si es una toxina; impedir el asentamiento de parásitos, que es muy importante en el papel de los insectos como vectores de enfermedades; o favorecer nutricionalmente a insectos beneficiosos, como los polinizadores (Engel y Moran, 2013). Entre la planta y el insecto está ocurriendo continuamente un intercambio microbiano debido a la alimentación del herbívoro. El insecto consume la microbiota que se encuentra en el microambiente de las hojas (filosfera) y transmite su propia microbiota bucal e intestinal, a través de la saliva y las heces, respectivamente. Incluso el lumen y la filosfera pueden tener prácticamente la misma microbiota (Priya *et al.*, 2012). Alguna de las bacterias que el insecto es capaz de transmitir a la planta puede conferirle una ventaja competitiva frente al resto, pues existen diferentes especies con capacidad promotora del crecimiento vegetal. Este es el caso del análisis de la microbiota intestinal de la polilla de la col y del repollo (*Plutella xylostella*, ver imagen 9) que contiene bacterias con capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico, producir ácido indolacético y ácido salicílico (hormonas vegetales), solubilizar fosfatos, absorber zinc y producir diversas enzimas. Estas capacidades fueron utilizadas en la inoculación de cultivos de tomate y colza, con muy buenos resultados en su crecimiento y desarrollo; además, se usaron en ensayos de inhibición de fitopatógenos (patógenos de las plantas) como los hongos *Rhizoctonia solani* o *Sclerotinia sclerotiorum* (Indiragandhi *et al.*, 2008).



Imagen 9. Polilla de la col y del repollo (*Plutella xylostella*), cuyas bacterias intestinales son capaces de promover el crecimiento de las plantas. Fotografía extraída de Wikimedia Commons.

Asimismo, existen microorganismos del lumen intestinal de los insectos que pueden ser beneficiosos para las plantas al ser aportados a través de sus excrementos a la rizosfera (la zona en donde interactúan las raíces con la tierra y sus microorganismos). Tanto el intestino de los animales como las raíces de las plantas comparten funciones de absorción de nutrientes y su microbiota participa en la degradación y modificación de éstos y otras sustancias, en la regulación de la expresión génica del huésped, en proporcionar capacidades metabólicas (fijación de nitrógeno, producción de antibióticos, etcétera) y la protección contra diferentes patógenos. Además, se ha descrito cómo ambas microbiotas comparten tendencias evolutivas (Ramírez-Puebla *et al.*, 2013).

Por último, si somos capaces de modificar la microbiota intestinal de los insectos que representan un problema, como plagas o vectores de enfermedades para los cultivos, podríamos reducir enormemente los daños que estos artrópodos causan (Douglas, 2007).

Conclusiones

- Los insectos presentan una numerosa y variada microbiota intestinal.
- La microbiota juega un papel fundamental en numerosos procesos vitales del insecto como la nutrición, fisiología, desarrollo, comunicación, etcétera.
- Algunos de estos microorganismos pueden ser muy beneficiosos para la agricultura.

Referencias

- ❖ Acevedo, F. E., Peiffer, M., Tan, C. W., Stanley, B. A., Stanley, A., Wang, J., ... y Felton, G. (2017). Fall armyworm-associated gut bacteria modulate plant defense responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(2), 127-137.
- ❖ Aharon, Y., Pasternak, Z., Yosef, M. B., Behar, A., Lauzon, C., Yuval, B., y Jurkevitch, E. (2013). Phylogenetic, metabolic, and taxonomic diversities shape mediterranean fruit fly microbiotas during ontogeny. *Applied and environmental microbiology*, 79(1), 303-313.
- ❖ Bäckhed, F., Ley, R. E., Sonnenburg, J. L., Peterson, D. A., y Gordon, J. I. (2005). Host-bacterial mutualism in the human intestine. *Science*, 307(5717), 1915-1920.
- ❖ Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., y Tishechkin, A. K. (2012). Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338(6113), 1481-1484.
- ❖ Brune, A. (2010). Methanogens in the digestive tract of termites. En *(Endo)symbiotic methanogenic archaea* (pp. 81-100). Berlin Heidelberg: Springer.
- ❖ Chapman, R. F. (2013). Structure of the digestive system. *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*, 165-211.
- ❖ Chen, H., Gonzales-Vigil, E., Wilkerson, C. G., y Howe, G. A. (2007). Stability of plant defense proteins in the gut of insect herbivores. *Plant physiology*, 143(4), 1954-1967.
- ❖ Colman, D. R., Toolson, E. C., y Takacs-Vesbach, C. D. (2012). Do diet and taxonomy influence insect gut bacterial communities? *Molecular Ecology*, 21(20), 5124-5137.
- ❖ Cook, S. C., y Davidson, D. W. (2006). Nutritional and functional biology of exudate-feeding ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118(1), 1-10.
- ❖ Cronin, S. J., Nehme, N. T., Limmer, S., Liegeois, S., Pospisilik, J. A., Schramek, D., ... y Ebersberger, I. (2009). Genome-wide RNAi screen identifies genes involved in intestinal pathogenic bacterial infection. *Science*, 325(5938), 340-343.
- ❖ Dillon, R. J., y Dillon, V. M. (2004). The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. *Annual Reviews in Entomology*, 49(1), 71-92.
- ❖ Dillon, R. J., Vennard, C. T., Buckling, A., y Charnley, A. K. (2005). Diversity of locust gut bacteria protects against pathogen invasion. *Ecology Letters*, 8(12), 1291-1298.
- ❖ Douglas, A. E. (2007). Symbiotic microorganisms: untapped resources for insect pest control. *TRENDS in Biotechnology*, 25(8), 338-342.
- ❖ Douglas, A. E. (2009). The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, 23(1), 38-47.
- ❖ Douglas, A. E. (2015). Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60, 17-34.
- ❖ Eichler, S., y Schaub, G. A. (2002). Development of symbionts in triatomine bugs and the effects of infections with trypanosomatids. *Experimental parasitology*, 100(1), 17-27.

-
- ❖ Endt, K., Stecher, B., Chaffron, S., Slack, E., Tchitchek, N., Benecke, A., ... y Macpherson, A. J. (2010). The microbiota mediates pathogen clearance from the gut lumen after non-typhoidal *Salmonella* diarrhea. *PLoS pathogens*, 6(9), e1001097.
 - ❖ Engel, P., y Moran, N. A. (2013). The gut microbiota of insects—diversity in structure and function. *FEMS microbiology reviews*, 37(5), 699-735.
 - ❖ Engel, P., Martinson, V. G., y Moran, N. A. (2012). Functional diversity within the simple gut microbiota of the honey bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(27), 11002-11007.
 - ❖ Fukatsu, T., y Hosokawa, T. (2002). Capsule-transmitted gut symbiotic bacterium of the Japanese common plataspid stinkbug, *Megacopta punctatissima*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(1), 389-396.
 - ❖ Goharostami, M., y Sendi, J. J. (2018). Investigation on endosymbionts of Mediterranean flour moth gut and studying their role in physiology and biology. *Journal of Stored Products Research*, 75, 10-17.
 - ❖ Hammer, T. J., Janzen, D. H., Hallwachs, W., Jaffe, S. L., y Fierer, N. (2017). Caterpillars lack a resident gut microbiome. *bioRxiv*, 132522.
 - ❖ Hess, M., Sczyrba, A., Egan, R., Kim, T. W., Chokhawala, H., Schroth, G., Mackie, R. I. (2011). Metagenomic discovery of biomass-degrading genes and genomes from cow rumen. *Science*, 331(6016), 463-467.
 - ❖ Hongoh, Y. (2010). Diversity and genomes of uncultured microbial symbionts in the termite gut. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 74(6), 1145-1151.
 - ❖ Hongoh, Y., Sharma, V. K., Prakash, T., Noda, S., Taylor, T. D., Kudo, T., Ohkuma, M. (2008). Complete genome of the uncultured Termite Group 1 bacteria in a single host protist cell. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5555-5560.
 - ❖ Indiragandhi, P., Anandham, R., Madhaiyan, M., y Sa, T. M. (2008). Characterization of plant growth—promoting traits of bacteria isolated from larval guts of diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Current microbiology*, 56(4), 327-333.
 - ❖ Kikuchi, Y., Hosokawa, T., y Fukatsu, T. (2007). Insect-microbe mutualism without vertical transmission: a stinkbug acquires a beneficial gut symbiont from the environment every generation. *Applied and environmental microbiology*, 73(13), 4308-4316.
 - ❖ Kikuchi, Y., Meng, X. Y., y Fukatsu, T. (2005). Gut symbiotic bacteria of the genus *Burkholderia* in the broad-headed bugs *Riptortus clavatus* and *Leptocoris chinensis* (Heteroptera: Alydidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 71(7), 4035-4043.
 - ❖ Koch, H., y Schmid-Hempel, P. (2011). Socially transmitted gut microbiota protect bumble bees against an intestinal parasite. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48), 19288-19292.
 - ❖ Krishnan, M., Bharathiraja, C., Pandiarajan, J., Prasanna, V. A., Rajendhran, J., y Gunasekaran, P. (2014). Insect gut microbiome—An unexploited reserve for biotechnological application. *Asian Pacific journal of tropical biomedicine*, 4, S16-S21.
-

- ❖ Kuechler, S. M., Renz, P., Dettner, K., y Kehl, S. (2012). Diversity of symbiotic organs and bacterial endosymbionts of *Lygaeoid* bugs of the families *Blissidae* and *Lygaeidae* (*Hemiptera: Heteroptera: Lygaeoidea*). *Applied and environmental microbiology*, 78(8), 2648-2659.
 - ❖ Maji, P., Chakrabarti, C., y Chatterjee, S. (2012). Phenotyping and molecular characterization of *Lysinibacillus* sp. P-011 (GU288531) and their role in the development of *Drosophila melanogaster*. *African Journal of Biotechnology*, 11(93), 15967-15974.
 - ❖ Mala, N., y Vijila, K. (2017). Changes in the Activity of Digestive Enzymes Produced from the Gut Microflora of Silkworm *Bombyx mori* L. (*Lepidoptera: Bombycidae*) in Response to Fortification of Mulberry Leaves. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 6(11), 225-236.
 - ❖ Martinson, V. G., Moy, J., y Moran, N. A. (2012). Establishment of characteristic gut bacteria during development of the honeybee worker. *Applied and environmental microbiology*, 78(8), 2830-2840.
 - ❖ Molina, J. A. (2013). Microbiología y entomología: ¿Qué podemos aprender desde la ecología química? *Sociedad Colombiana de Entomología-SOCOLEN*, 39.
 - ❖ Nicholson, J. K., Holmes, E., Kinross, J., Burcelin, R., Gibson, G., Jia, W., y Pettersson, S. (2012). Host-gut microbiota metabolic interactions. *Science*, 336(6086), 1262-1267.
 - ❖ Nikoh, N., Hosokawa, T., Oshima, K., Hattori, M., y Fukatsu, T. (2011). Reductive evolution of bacterial genome in insect gut environment. *Genome biology and evolution*, 3, 702-714.
 - ❖ O'Hara, A. M., y Shanahan, F. (2006). The gut flora as a forgotten organ. *EMBO reports*, 7(7), 688-693.
 - ❖ Peña, E. (2009). Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar. *Revista Ecosistemas*, 18(2).
 - ❖ Pope, P. B., Denman, S. E., Jones, M., Tringe, S. G., Barry, K., Malfatti, S. A., ... y Morrison, M. (2010). Adaptation to herbivory by the Tammar wallaby includes bacterial and glycoside hydrolase profiles different from other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(33), 14793-14798.
 - ❖ Priya, N. G., Ojha, A., Kajla, M. K., Raj, A., y Rajagopal, R. (2012). Host plant induced variation in gut bacteria of *Helicoverpa armigera*. *PloS one*, 7(1), e30768.
 - ❖ Rajagopal, R. (2009). Beneficial interactions between insects and gut bacteria. *Indian journal of microbiology*, 49(2), 114-119.
 - ❖ Ramírez-Puebla, S. T., Servín-Garcidueñas, L. E., Jiménez-Marín, B., Bolaños, L. M., Rosenblueth, M., Martínez, J., ... y Martínez-Romero, E. (2013). Gut and root microbiota commonalities. *Applied and environmental microbiology*, 79(1), 2-9.
 - ❖ Reis, R. S., y Horn, F. (2010). Enteropathogenic *Escherichia coli*, *Salmonella*, *Shigella* and *Yersinia*: cellular aspects of host-bacteria interactions in enteric diseases. *Gut pathogens*, 2(1), 8.
-

-
- ❖ Ruokolainen, L., Ikonen, S., Makkonen, H., y Hanski, I. (2016). Larval growth rate is associated with the composition of the gut microbiota in the Glanville fritillary butterfly. *Oecologia*, 181(3), 895-903.
 - ❖ Schauer, C., Thompson, C. L., y Brune, A. (2012). The bacterial community in the gut of the cockroach *Shelfordella lateralis* reflects the close evolutionary relatedness of cockroaches and termites. *Applied and environmental microbiology*, 78(8), 2758-2767.
 - ❖ Shapira, M. (2016). Gut microbiotas and host evolution: scaling up symbiosis. *Trends in ecology & evolution*, 31(7), 539-549.
 - ❖ Sharon, G., Segal, D., Ringo, J. M., Hefetz, A., Zilber-Rosenberg, I., y Rosenberg, E. (2010). Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), 20051-20056.
 - ❖ Shigenobu, S., Watanabe, H., Hattori, M., Sakaki, Y., y Ishikawa, H. (2000). Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids Buchnera sp. APS. *Nature*, 407(6800), 81.
 - ❖ Shin, S. C., Kim, S. H., You, H., Kim, B., Kim, A. C., Lee, K. A., ... y Lee, W. J. (2011). *Drosophila* microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling. *Science*, 334(6056), 670-674.
 - ❖ Stecher, B., y Hardt, W. D. (2011). Mechanisms controlling pathogen colonization of the gut. *Current opinion in microbiology*, 14(1), 82-91.
 - ❖ Storelli, G., Defaye, A., Erkosar, B., Hols, P., Royet, J., y Leulier, F. (2011). *Lactobacillus plantarum* promotes *Drosophila* systemic growth by modulating hormonal signals through TOR-dependent nutrient sensing. *Cell metabolism*, 14(3), 403-414.
 - ❖ Sugio, A., Dubreuil, G., Giron, D., y Simon, J. C. (2014). Plant—insect interactions under bacterial influence: ecological implications and underlying mechanisms. *Journal of experimental botany*, 66(2), 467-478.
 - ❖ Tatun, N., Sawatnathi, C., Tansay, S., y Tungjitwitayakul, J. (2017). Comparison of gut morphology and distribution of trehalase activity in the gut of wood-feeding and fungus-growing termites (*Isoptera: Termitidae*). *EJE*, 114(1), 508-516.
 - ❖ Thong-On, A., Suzuki, K., Noda, S., Inoue, J. I., Kajiwara, S., y Ohkuma, M. (2012). Isolation and characterization of anaerobic bacteria for symbiotic recycling of uric acid nitrogen in the gut of various termites. *Microbes and environments*, 27(2), 186-192.
 - ❖ Vilanova, C., Baixeras, J., Latorre, A., y Porcar, M. (2016). The Generalist Inside the Specialist: Gut Bacterial Communities of Two Insect Species Feeding on Toxic Plants Are Dominated by *Enterococcus* sp. *Frontiers in microbiology*, 7.
 - ❖ Wielkopolan, B., y Obrępalska-Stęplowska, A. (2016). Three-way interaction among plants, bacteria, and coleopteran insects. *Planta*, 244(2), 313-332.
 - ❖ Yun, J. H., Roh, S. W., Whon, T. W., Jung, M. J., Kim, M. S., Park, D. S., ... y Kim, J. Y. (2014). Insect gut bacterial diversity determined by environmental habitat, diet, developmental stage, and phylogeny of host. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(17), 5254-5264.

Cómo citar este artículo

- ❖ Poveda Arias, Jorge (2019). Los microorganismos asociados a los insectos y su aplicación en la agricultura. *Revista Digital Universitaria* (RDU). Vol. 20, núm. 1 enero-febrero. DOI: <http://doi.org/10.22201/codeic.16076079e.2019.v20n1.a2>.