

取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道微生物多样性分析

张 雨 郑人文 姚 领 李倩倩 陆思含 李桂亭 唐庆峰*

(安徽农业大学植物保护学院, 作物有害生物综合治理安徽省重点实验室,
植物病虫害生物学与绿色防控安徽普通高校重点实验室, 合肥 230036)

摘要: 为绿色防控草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*, 基于 16S rDNA 和 ITS 高通量测序分析, 对分别取食玉米、小麦以及田间常见杂草婆婆纳 *Veronica polita* 的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌进行物种注释、多样性分析、物种组成分析及功能预测。结果显示, 细菌注释共获得 20 门 30 纲 72 目 106 科 164 属 214 种, 真菌注释共获得 9 门 23 纲 46 目 90 科 154 属 237 种。厚壁菌门、放线菌门和变形菌门为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道优势细菌门, 子囊菌门和担子菌门为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道优势真菌门。肠球菌属 *Enterococcus* 为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌共同的优势属, 相对丰度分别为 70.86%、25.42% 和 72.02%; 丝孢酵母属 *Trichosporon* 和帚枝霉属 *Sarocladium* 为取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌的优势属, 相对丰度分别为 57.28% 和 17.38%, 酵母菌目未分类属、小囊菌属 *Microascus* 和丝孢酵母属 *Trichosporon* 为取食小麦的草地贪夜蛾肠道真菌优势属, 相对丰度分别为 29.31%、27.01% 和 15.45%, 双足囊菌科未分类属为取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌优势属, 相对丰度为 61.79%。取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌群落的多样性最高, 取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌群落的多样性最高, 取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌群落的丰富度最高。取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌群落功能主要与代谢通路相关, 取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌群落功能主要与基础代谢或生理功能相关。

关键词: 草地贪夜蛾; 寄主; 肠道; 微生物; 功能注释; 群落组成

Analysis of the diversity of intestinal microbiomes in fall armyworm *Spodoptera frugiperda* fed on different host plants

Zhang Yu Zheng Renwen Yao Ling Li Qianqian Lu Sihan Li Guiting Tang Qingfeng*

(Key Laboratory for Biology and Sustainable Management of Plant Diseases and Pests of Anhui Higher Education Institutes, School of Plant Protection, Anhui Province Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui Province, China)

Abstract: For sustainable control of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, based on 16S rDNA and ITS high-throughput sequencing analysis, species annotation, diversity analysis, species composition analysis and functional prediction of the gut bacteria and fungi of *S. frugiperda* feeding on maize, wheat and *Veronica polita* were carried out. The results showed that 214 species belonging to 164 genera, 106 families, 72 orders, 30 classes, 20 phyla were obtained by bacterial annotation, and 237 species belonging to 154 genera, 90 families, 46 orders, 23 classes, nine phyla were obtained by fungal annotation. Firmicutes, Actinobacteriota and Proteobacteria were found to be the dominant bacterial phyla in the intes-

基金项目: 安徽省自然科学基金面上项目(2208085MC63), 安徽省科技重大专项(201903a06020027), 安徽省学术和技术带头人后备人选科研活动经费(2019H238)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: tangqf55@163.com

收稿日期: 2022-01-20

tines of *S. frugiperda* fed on maize, wheat and *V. polita*, and Ascomycota and Basidiomycota were the dominant fungi phyla in the intestines of *S. frugiperda* fed on maize, wheat and *V. polita*. *Enterococcus* was the dominant genus in gut bacteria of *S. frugiperda* feeding on maize, wheat and *V. polita*, with a relative abundance of 70.86%, 25.42% and 72.02%, respectively; *Trichosporon* and *Sarocladium* were the dominant genera of intestinal fungi of *S. frugiperda* feeding on maize, with a relative abundance of 57.28% and 17.38%, respectively. Unclassified Saccharomycetales, *Microascus* and *Trichosporon* were the dominant genera of intestinal fungi of *S. frugiperda* feeding on wheat, with a relative abundance of 29.31%, 27.01% and 15.45%, respectively. Unclassified genus in Dipodascaceae was the dominant genus of intestinal fungi in *S. frugiperda* feeding on *V. polita*, with a relative abundance of 61.79%. The diversity of gut bacterial communities of *S. frugiperda* feeding on wheat was the highest; the diversity of intestinal fungal community of *S. frugiperda* feeding on *V. polita* was the highest, and the richness of intestinal bacterial and fungal communities of *S. frugiperda* feeding on *V. polita* was the highest. The function of intestinal bacterial community in *S. frugiperda* feeding on maize, wheat and *V. polita* was mainly related to metabolic pathways. The function of intestinal fungal community of *S. frugiperda* feeding on maize, wheat and *V. polita* was mainly related to basal metabolism or physiological function.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; host; gut; microorganism; functional annotation; community composition

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 飞行能力强, 可随风迁飞, 食性广, 可为害多种作物, 可寄生 76 科 353 种植物 (Montezano et al., 2018)。草地贪夜蛾偏爱取食禾本科类植物 (Montezano et al., 2013), 主要为害玉米, 也可取食小麦 (徐丽娜等, 2019), 在田间杂草上也能完成生活史 (姜玉英等, 2019; 房敏等, 2020; 姚领等, 2020), 给农业造成不可估量的经济损失 (吴秋琳等, 2019)。草地贪夜蛾的防治主要采用综合治理, 包括农业防治、物理防治、化学防治和生物防治 (杨普云等, 2019)。其中, 化学防治是常见且有效的手段, 但化学防治所带来的害虫抗药性不容忽视, 目前草地贪夜蛾已对毒死蜱、氨基甲酸酯类和有机磷酸酯类等杀虫剂产生抗性 (Gutiérrez-Moreno et al., 2018; 秦梦真等, 2020)。另外, 杀虫剂的过量使用也会污染环境, 因此需探索更有效、环保的防治方法。

昆虫与肠道微生物之间相互作用, 微生物在昆虫肠道组织内形成丰富的种群结构, 其具有不同的生物学功能 (Douglas, 2015)。肠道微生物可以为昆虫提供营养、协助宿主进行消化、提高宿主代谢解毒能力, 也对昆虫行为、寿命、发育历期和繁殖能力等方面产生影响 (张振宇等, 2017)。影响昆虫肠道微生物的因素包括昆虫的食性、种类、肠道结构和生理特征、发育龄期和环境条件等 (鲁迎新等, 2016; 周帆等, 2020)。对昆虫肠道微生物进行研究可为害虫生物防治、害虫抗药性、虫媒传染和微生物降解等方面

发展提供新思路 (周帆等, 2020)。目前国内外关于草地贪夜蛾肠道微生物组成的相关研究多数集中于肠道细菌的研究, 如徐天梅等 (2020) 通过对云南省草地贪夜蛾肠道细菌组成分析发现, 首发地草地贪夜蛾种群肠道内细菌群落组成及多样性高于扩散区草地贪夜蛾种群; Gomes et al. (2020) 通过对比实验室培养的易感品系、抗杀虫剂品系和野外玉米田采集的草地贪夜蛾种群的幼虫肠道细菌菌群组成发现, 野外采集的草地贪夜蛾幼虫肠道细菌代谢杀虫剂的能力更强, 在易感品系草地贪夜蛾幼虫中肠内并未发现能够代谢杀虫剂的细菌; Mason et al. (2021) 选择不同的基因型玉米饲养草地贪夜蛾, 发现不同的基因型玉米可致使其肠道细菌群落组成不同, 与无菌草地贪夜蛾幼虫相比, 接菌的草地贪夜蛾幼虫生长时间减少, 进一步表明草地贪夜蛾肠道菌群可影响其生长发育; Ugwu et al. (2020) 和刘莹等 (2021) 研究结果表明不同地理环境的草地贪夜蛾幼虫, 其肠道细菌的组成和丰度占比也各有差异。韦俊宏等 (2019) 通过比较草地贪夜蛾肠道细菌和寄主玉米叶片内生细菌发现, 草地贪夜蛾肠道大多数微生物来源于其食物, 因此寄主植物也是影响肠道微生物的重要因素之一; Lv et al. (2021) 对取食玉米 (有包衣剂和无包衣剂)、野燕麦、油菜、胡椒和人工饲料的草地贪夜蛾肠道细菌组成进行研究, 发现草地贪夜蛾肠道细菌群落受寄主种类和寄主处理的影响, 但不同寄主对其肠道真菌群落结构的组成及影

响尚不清楚。

为明确不同寄主对草地贪夜蛾肠道微生物组成及影响,本研究基于16S rDNA和ITS高通量测序分析,对分别取食玉米、小麦以及田间常见杂草婆婆纳 *Veronica polita* 三种植物的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌进行物种注释、多样性分析、物种组成分析及功能预测,明确取食不同寄主植物后草地贪夜蛾肠道细菌和真菌的种类、相对丰度以及菌群的功能,以期为研究肠道微生物调控草地贪夜蛾对不同寄主的取食适应机制提供理论基础,为草地贪夜蛾绿色防控提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫和植物:草地贪夜蛾为安徽农业大学植物保护学院昆虫分子生态实验室用饲料长期饲养的种群,于温度(23 ± 2)℃、相对湿度(75 ± 5)%、光周期16 L:8 D的养虫室分别用玉米、小麦和婆婆纳3种寄主叶片饲养5代,将取食不同寄主的草地贪夜蛾初孵幼虫置于长23 cm、宽16 cm、高9 cm的塑料盒中饲养至3龄,再将其挑至直径35 mm、高15 mm的六孔板内单头饲养,每日更换新鲜寄主,成虫置于长35 cm、宽35 cm、高35 cm的养虫笼内,养虫笼纱网孔径为0.15 mm,以10%蜂蜜水补充营养,取5龄幼虫供试。玉米品种为迪卡517,小麦品种为长丰2112,种子由安徽农业大学植物保护学院昆虫分子生态实验室提供,均于安徽农业大学农萃园试验田内种植,婆婆纳自安徽农业大学农萃园试验田田间采集,3种寄主均未喷洒农药。

试剂和仪器:E.Z.N.A[®] soil DNA Kit试剂盒,美国Omega Biotek公司;AxyPrepDNA凝胶回收试剂盒,美国Axygen Biosciences公司;其他试剂均为国产分析纯。W-CJ-1D型单人净化工作台,浙江孚夏医疗科技有限公司;GeneAmp[®] 9700型PCR仪,美国ABI公司;DYY-6C电泳仪,北京市六一仪器厂;Quantus[™] 荧光计,美国Promega公司;Illumina MiSeq PE300测序仪,美国San Diego公司。

1.2 方法

1.2.1 草地贪夜蛾肠道样本获取及测序

取食玉米、小麦和婆婆纳叶片的草地贪夜蛾5龄幼虫各取10头,饥饿处理24 h后用75%酒精浸泡3 min进行体表消毒,再用无菌水清洗3次,置于超净工作台中解剖,在PBS缓冲液中剥离附在肠道上的其他组织,取出肠道样本置于1.5 mL离心管

中,液氮速冻,每个样本重复3次,置于-80℃冰箱中保存。

将肠道样本送至上海美吉生物医药科技有限公司进行16S rDNA测序和ITS测序。按照E.Z.N.A[®] soil DNA Kit试剂盒说明书提取肠道样本总DNA。分别采用338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')/806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')和ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')/ITS2R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')引物对进行PCR反应。16S rDNA测序的PCR反应体系:5×FastPfu Buffer 4 μL、2.5 mmol/L dNTPs 2 μL、5 μmol/L上下游引物各0.8 μL、FastPfu Polymerase 0.4 μL、BSA 0.2 μL、Template DNA 10 ng、ddH₂O补至20 μL。ITS测序的PCR反应体系:10×Buffer 2 μL、2.5 mmol/L dNTPs 2 μL、5 μmol/L上下游引物各0.8 μL、rTaq Polymerase 0.2 μL、BSA 0.2 μL、Template DNA 10 ng、ddH₂O补至20 μL。PCR反应程序:95℃预变性3 min;95℃变性30 s,55℃退火30 s,72℃延伸45 s,共27~35个循环;72℃终延伸10 min。PCR扩增产物经2.0%琼脂糖凝胶电泳检测后,使用AxyPrepDNA凝胶回收试剂盒切胶回收PCR产物,并使用Quantus[™] 荧光计进行定量。纯化的扩增子在Illumina MiSeq PE300平台进行测序。

1.2.2 肠道样本测序数据处理及物种组成分析

利用fastp 0.19.6软件(Chen et al., 2018)对原始数据进行质控过滤,利用FLASH 1.2.11软件(Magoč & Salzberg, 2011)进行双端序列拼接。使用Uparse 7.0.1090软件(Edgar, 2013)对相似性为97%的序列的操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)进行聚类(Stackebrandt & Goebel, 1994),鉴定并去除嵌合序列。采用RDP classifier 2.11(Wang et al., 2007)软件进行物种分类注释。采用Silva 138(<http://www.arb-silva.de>)、GreenGenes 135(<http://greengenes.secondgenome.com/>)和UNITE 8.0(<https://unite.ut.ee/>)软件统计各样本群落物种组成,比对阈值设置为70%。根据分类学分析结果得到不同样本在各分类水平上的物种组成,利用R 3.3.1软件绘制各物种组成相对丰度图,合并丰度小于1%的物种。

1.2.3 草地贪夜蛾肠道微生物多样性分析

基于I-sanger云数据分析平台(www.majorbio.com)进行微生物多样性分析。对数据进行抽平处理,以抽取的序列数与其对应的OTU数目来构建稀释曲线。选择处理的OTU表,利用mothur 1.30.2软件(https://www.mothur.org/wiki/Download_mothur)

分析取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌群落的 Alpha 多样性,包括 Chao 指数、Ace 指数、Shannon 指数、Simpson 指数以及覆盖度。基于 QIIME 1.9.1 软件 (<http://qiime.org/install/index.html>) 生成各分类学水平相对丰度表,分别利用 Unweighted-unifrac 算法和 binary-jaccard 算法计算细菌和真菌组间 Beta 多样性距离,利用主坐标分析降维并进行可视化。利用 PICRUST2 软件分别对 16S rDNA 和 ITS 扩增子测序结果进行 KEGG 功能预测分析,利用 FUNGuild 数据库对 ITS 扩增子测序结果的真菌群落来源归类预测。

1.3 数据分析

采用 SPSS 23.0 软件对试验数据进行统计分析,应用 Duncan 氏新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾肠道细菌和真菌物种注释与评估

经 16S rDNA 和 ITS 测序后,取食玉米的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌获得序列数分别为 43 039 和 69 499,取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌获得序列数分别为 40 574 和 64 971,取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌获得序列数分别为 38 744 和 59 840。在 97% 相似水平下聚类,细菌和真菌分别获得 244 个和 336 个 OTU,注释分别获得 20 门 30 纲 72 目 106 科 164 属 214 种和 9 门 23 纲 46 目 90 科 154 属 237 种。随着样本测序数量的增加,取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌 Sobs 指数趋于平稳,说明测序数据量合理(图 1)。

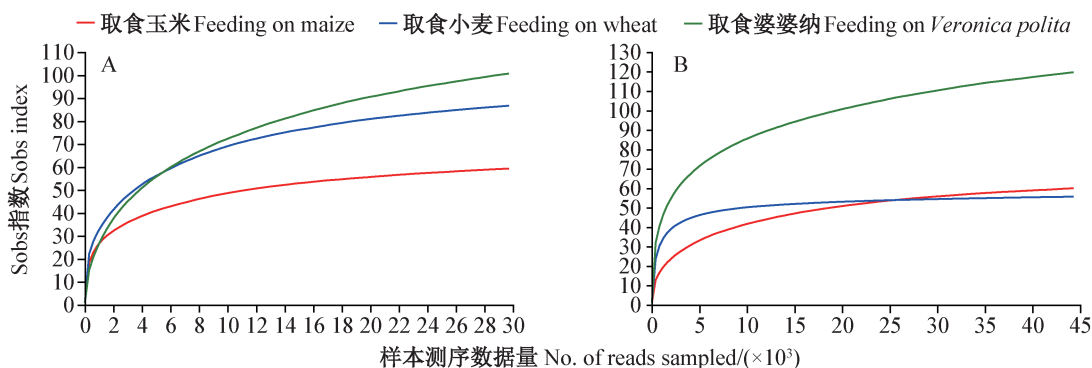


图 1 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌(A)和真菌(B)稀释曲线图

Fig. 1 Rarefaction curves of intestinal bacteria (A) and fungi (B) of *Spodoptera frugiperda* feeding on different hosts

2.2 草地贪夜蛾肠道细菌和真菌多样性分析

2.2.1 OTU水平韦恩图分析

取食玉米、小麦、婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌既有共同 OTU,也有特有的 OTU。取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌共获得 244 个 OTU,其中取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌共有 45 个 OTU,占细菌 OTU 总数的 18.44%,取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌分别特有 20、62 和 49 个 OTU,分别占细菌 OTU 总数的 8.20%、25.41% 和 20.08%(图 2-A)。取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道真菌共获得 336 个 OTU,其中,取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道真菌共有 23 个 OTU,占真菌 OTU 总数的 6.85%,取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌分别特有 70、50 和 126 个 OTU,分别占真菌 OTU 总数的 20.83%、14.88% 和 37.50%(图 2-B),表明取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道的细菌和真菌组成存在差异。

2.2.2 Alpha 多样性分析

取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌覆

盖度指数介于 99.94%~100.00% 之间,表明样本中序列被测出的概率很高,测序结果能代表样本中微生物的真实情况。取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌群落的 Shannon 指数高于其余 2 组, Simpson 指数低于其余 2 组,说明取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌多样性最高;取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌群落丰富度最高, Chao 指数和 Ace 指数分别为 119.83 和 126.58。取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌群落的 Shannon 指数高于其余 2 组, Simpson 指数低于其余 2 组, Chao 指数和 Ace 指数高于其余 2 组(表 1),说明取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌多样性和丰富度最高。

2.2.3 Beta 多样性分析

主坐标分析显示,取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌的组内重复基本集中,重复的菌群组成相似度高,组间没有重叠,相似性分析显示,组间差异显著 ($R=0.885$, $P=0.001$; $R=0.984$, $P=0.001$, 图 3)。

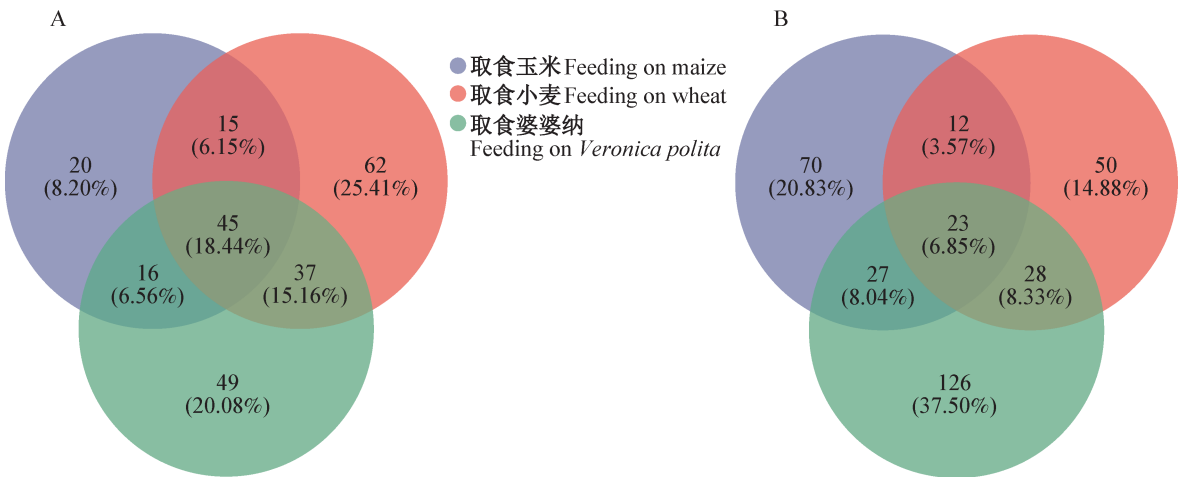


图2 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌(A)和真菌(B)OTU 韦恩图

Fig. 2 Venn analysis of OTU of *Spodoptera frugiperda* intestinal bacteria (A) and fungi (B) feeding on different hosts

表1 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌和真菌 Alpha 多样性指数

Table 1 Alpha diversity indices of intestinal bacteria and fungi of <i>Spodoptera frugiperda</i> feeding on different hosts						
类群 Group	草地贪夜蛾样本 Sample of <i>S. frugiperda</i>	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Ace 指数 Ace index	Chao 指数 Chao index	覆盖度指数 Coverage index/%
细菌 Bacteria	取食玉米 Feeding on maize	1.24±0.43 ab	0.56±0.16 a	69.37±6.83 b	68.30±7.33 b	99.98
	取食小麦 Feeding on wheat	2.25±0.12 a	0.18±0.03 a	100.54±11.92 a	94.58±15.10 ab	99.97
	取食婆婆纳 Feeding on <i>Veronica polita</i>	1.05±0.27 b	0.59±0.14 a	126.58±2.76 a	119.83±2.66 a	99.94
真菌 Fungi	取食玉米 Feeding on maize	1.08±0.56 b	0.55±0.21 a	65.59±28.17 b	65.93±26.94 b	99.99
	取食小麦 Feeding on wheat	1.54±0.29 ab	0.42±0.09 a	58.79±9.17 b	57.45±9.12 b	100.00
	取食婆婆纳 Feeding on <i>Veronica polita</i>	2.47±0.18 a	0.14±0.01 a	157.04±14.64 a	151.10±16.68 a	99.97

表中数据为平均数±标准差。同列不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P<0.05$)。Data are mean±SD. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$).

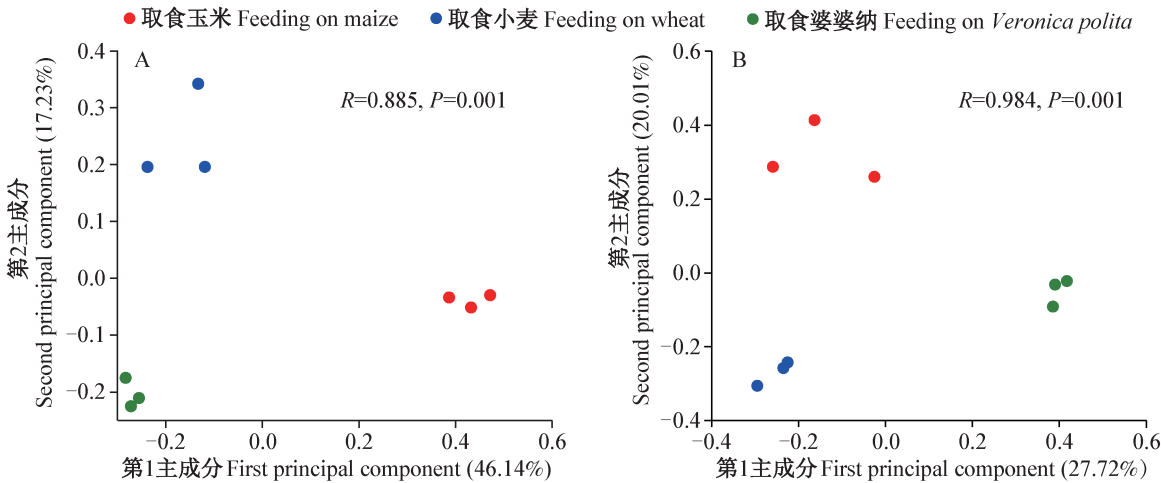


图3 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌(A)和真菌(B)主坐标分析

Fig. 3 Principal coordinates analysis of *Spodoptera frugiperda* intestinal bacteria (A) and fungi (B) feeding on different hosts

2.3 草地贪夜蛾肠道细菌和真菌物种组成分析

2.3.1 细菌群落组成

在门水平,厚壁菌门和放线菌门为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌的共有优势门,

前者相对丰度分别为 75.43%、31.84% 和 78.63%,后者相对丰度分别为 13.85%、34.86% 和 20.53%,此外,变形菌门为取食玉米和小麦的草地贪夜蛾肠道细菌的共有优势门,相对丰度分别为 10.58% 和

32.47%(图4-A)。在属水平,肠球菌属 *Enterococcus* 为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌的共有优势属,相对丰度分别为70.86%、25.42%和72.02%;取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌的优势属还有棒杆菌属 *Corynebacterium* 和根瘤菌科未分类属,相对丰度分别为21.11%和20.29%;取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌的优势属还有棒杆菌属,相对丰度为14.50%。此外,取食玉米草地贪夜蛾肠道细菌除优势属,还包括根瘤菌科未分类、谷氨酸棒杆

菌属 *Glutamicibacter*、棒杆菌属 *Corynebacterium* 等,相对丰度分别为7.34%、5.57%和2.35%;取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌除优势菌属,还有谷氨酸棒杆菌属、*Paenochrobactrum*、假苍白杆菌属 *Pseudochrobactrum*、短杆菌属 *Brevibacterium* 等,相对丰度分别为7.05%、6.42%、4.87%和4.13%;取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌除优势菌属,还包括 ZOR0006,相对丰度为4.00%。

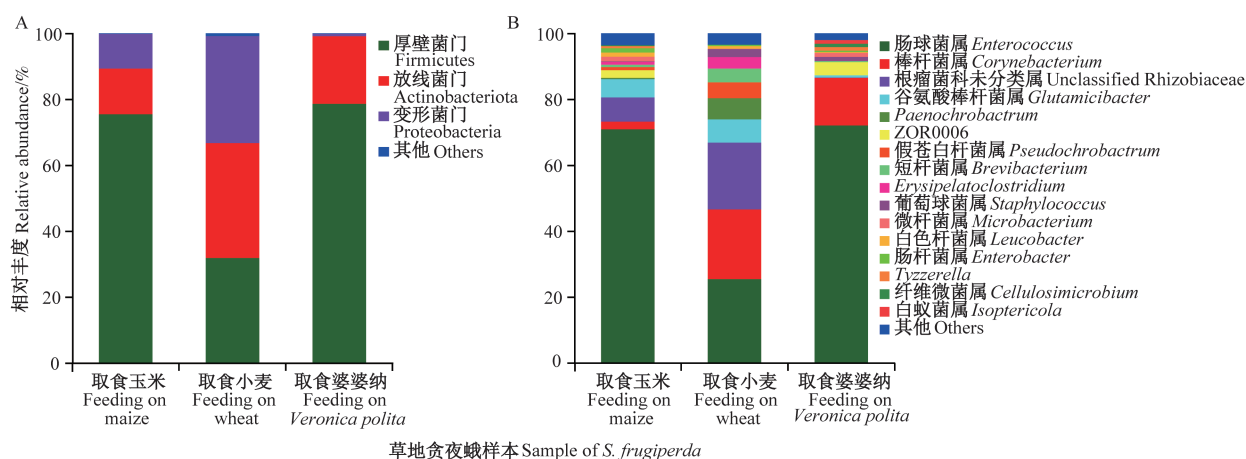


图4 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌门(A)和属(B)水平物种组成

Fig. 4 Species composition at phylum (A) and genus (B) levels of *Spodoptera frugiperda* intestinal bacteria feeding on different hosts

2.3.2 真菌群落组成

在门水平,子囊菌门为取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的共有优势门,相对丰度分别为41.45%、79.86%和98.29%,此外,担子菌门为取食玉米和小麦的草地贪夜蛾肠道真菌的共有优势门,相对丰度分别为57.70%和17.57%(图5-A)。在属水平,丝孢酵母属 *Trichosporon* 和帚枝霉属 *Sarocladium* 为取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌的优势属,相对丰度分别为57.28%和17.38%,除优势属外还有镰刀属 *Fusarium*、赤霉菌属 *Gibberella* 和 *Gibellulopsis* 等,相对丰度分别为9.13%、5.18%和4.16%;酵母菌目未分类属、小囊菌属 *Microascus* 和丝孢酵母属为取食小麦的草地贪夜蛾肠道真菌的优势属,相对丰度分别为29.31%、27.01%和15.45%,除优势属外还有曲霉属 *Aspergillus*、镰刀属和 *Diutina* 等,相对丰度分别为7.29%、4.93%和4.32%;双足囊菌科未分类属为取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的优势属,相对丰度为61.79%,除优势属外还有 *Pyxid-iophora*、小囊菌属和球孢霉目未分类属等,相对丰度分别为9.87%、6.21%和5.05%(图5-B)。

2.4 草地贪夜蛾肠道细菌和真菌功能预测

2.4.1 细菌功能预测

KEGG 功能预测分析显示,取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌主要代谢通路包括新陈代谢、遗传信息处理、环境信息处理、细胞转化、人类疾病和生物系统,且取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌在新陈代谢通路相对丰度最高(图6-A)。对新陈代谢通路的二级分类水平分析显示,取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌在氨基酸代谢、外源化合物生物降解和代谢与聚糖生物合成代谢出现差异,其中与取食玉米的草地贪夜蛾肠道细菌的氨基酸代谢及外源化合物生物降解和代谢的代谢相对丰度相比,取食小麦的草地贪夜蛾肠道细菌的代谢相对丰度增加,但差异不明显,两者均显著高于取食婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌的代谢相对丰度($P<0.05$);与取食玉米的草地贪夜蛾肠道细菌的聚糖生物合成和代谢的代谢相对丰度相比,取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌的代谢相对丰度下降,前者差异显著($P<0.05$),后者差异不显著(图6-B)。

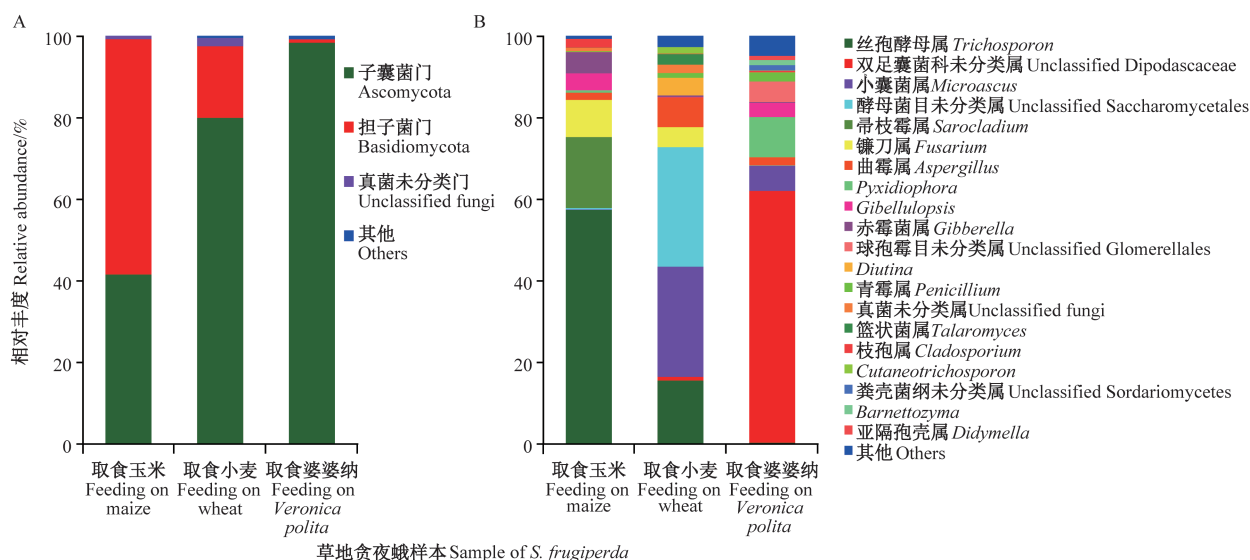


图 5 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道真菌门(A)和属(B)水平物种组成

Fig. 5 Species composition at phylum (A) and genus (B) levels of *Spodoptera frugiperda* intestinal fungi feeding on different hosts

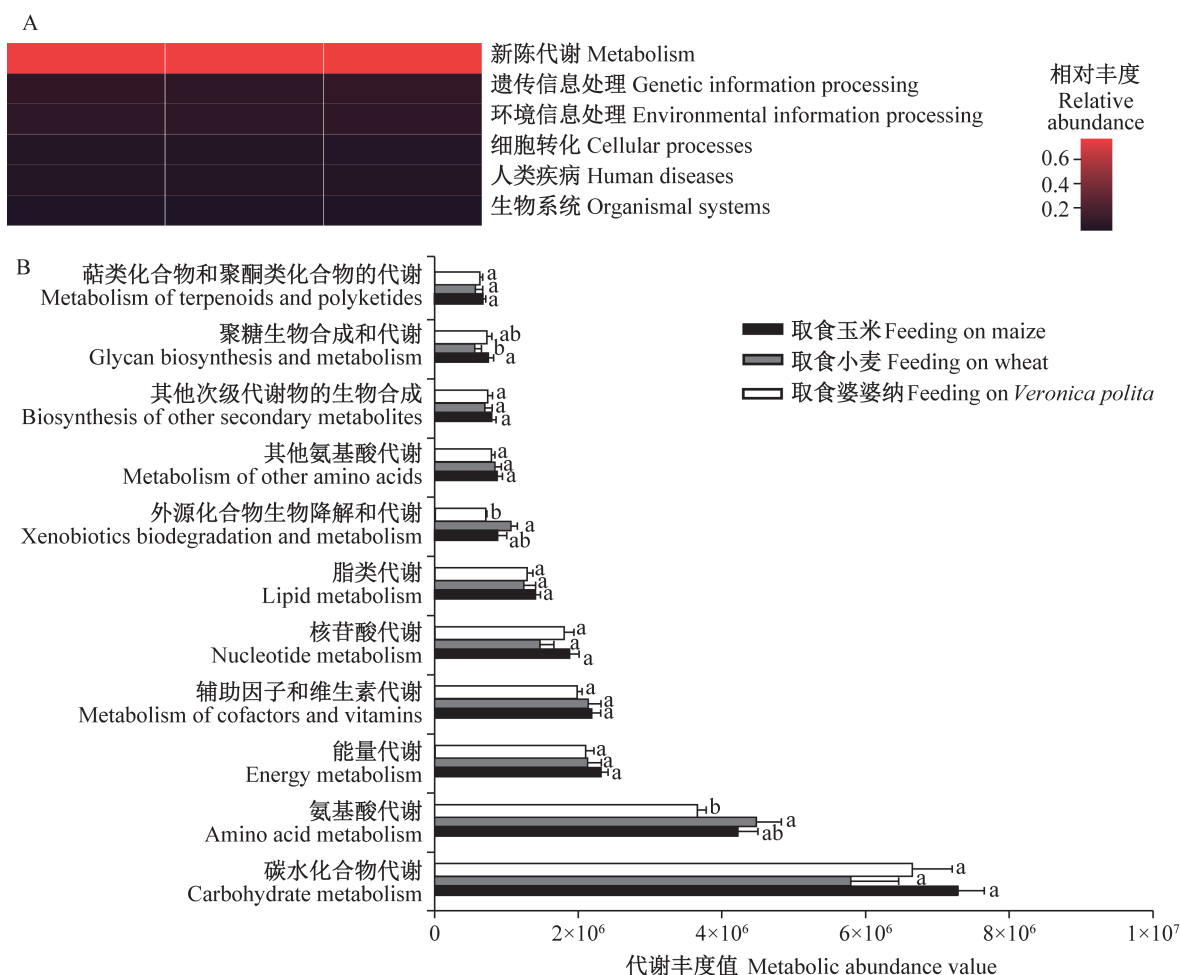


图 6 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道细菌的通路一级分类水平 heatmap (A) 及新陈代谢通路二级分类水平分析 (B)

Fig. 6 Heatmap of pathway level one (A) and analysis of metabolic pathway level two (B) of intestinal bacteria of

Spodoptera frugiperda feeding on different hosts

图中数据为平均数±标准差。不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data in the figure are mean±SD. Different lowercase letters indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

2.4.2 真菌功能预测

在取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌中菌群来源各不相同,其中在取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌中动物病原菌类别最多,在取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌中未定义腐生营养型类别最多(图7)。KEGG 功能预测分析结果显示,取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的群落功能整体相似,但在相对丰度上有所不同,与取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌相比,取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的三磷酸腺苷酶、

DNA 定向RNA 聚合酶和L-阿拉伯糖异构酶等酶相对丰度上升,而葡聚糖 1,4- α -葡萄糖苷酶等酶相对丰度下降(图8-A);Meta Cyc pathway 功能预测分析结果显示,与取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌相比,取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的有氧呼吸I(细胞色素c)、有氧呼吸II(细胞色素c)(酵母)和鸟苷核苷酸降解等代谢通路相对丰度上升,而脂肪酸 β -氧化(过氧化物酶体、酵母)等代谢通路相对丰度下降(图8-B)。

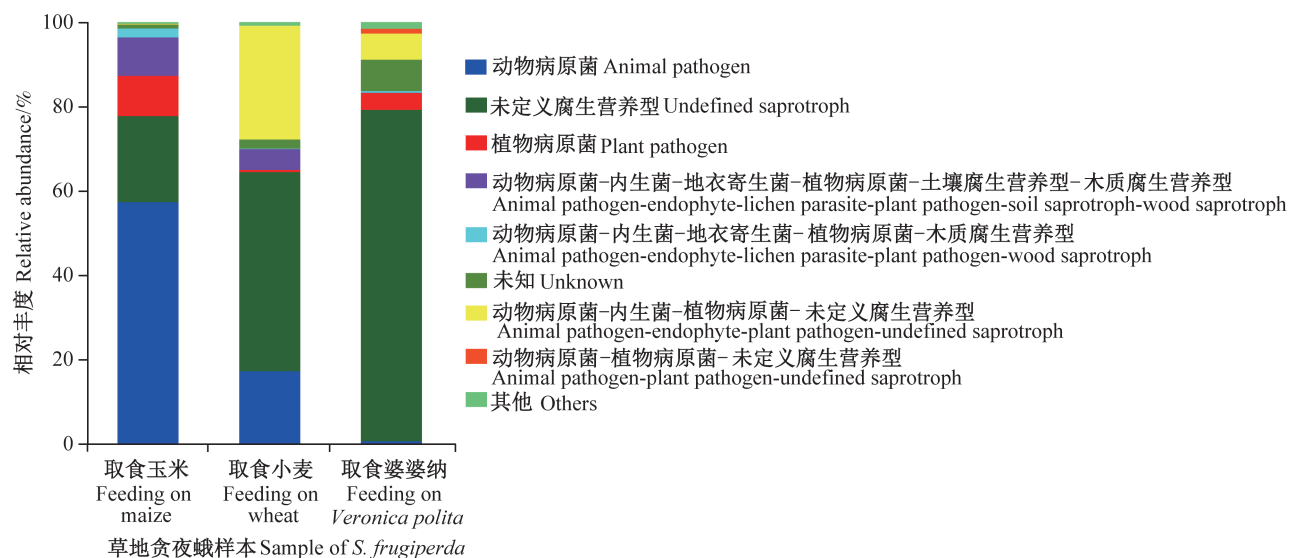


图7 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道真菌 FUNGuild 功能相对丰度柱状图

Fig. 7 Histogram of the relative abundance of FUNGuild function of intestinal fungi of *Spodoptera frugiperda* feeding on different hosts

3 讨论

本研究发现不同寄主对草地贪夜蛾肠道微生物群落产生影响,与取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道微生物多样性相比,取食玉米后草地贪夜蛾肠道微生物的多样性和丰富度均不是最高,推测可能是玉米比小麦和婆婆纳更适合草地贪夜蛾的生长(吕亮等,2020;姚领等,2020),肠道微生物群落的高丰富度和多样性或许更有助于其对小麦和婆婆纳的取食适应。

草地贪夜蛾肠道细菌菌群主要集中在变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门,但相对丰度有所不同(Gichuhi et al., 2020; Rozadilla et al., 2020; 叶国浚等, 2021)。本研究结果发现取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌主要集中在厚壁菌门、放线菌门和变形菌门,也有拟杆菌门,但相对丰度低于1%,物种组成阈值合并后未出现,与其他研

究结果基本一致。本研究结果发现取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌中肠球菌属相对丰度最高,其他研究结果也发现肠球菌属细菌相对丰度较高(Jones et al., 2019; 李宏伟等, 2020; 徐天梅等, 2020),表明肠球菌属细菌是草地贪夜蛾肠道细菌的主要菌群之一。肠球菌属细菌既可以产生细菌素、活性抗菌化合物,也可对纤维素的水解起作用,进而保护昆虫(De Kwaadsteniet et al., 2005; Dantur et al., 2015)。此外, Almeida et al. (2017) 研究发现草地贪夜蛾肠道分离出的肠球菌属细菌对高效氯氟氰菊酯、溴氰菊酯、毒死蜱和多杀菌素具有一定的降解作用,肠球菌属细菌对草地贪夜蛾是否还有其他作用,有待进一步探究。另外,本研究结果发现取食玉米的草地贪夜蛾肠道样本中有根瘤菌科未分类属、谷氨酸棒杆菌属和棒杆菌属细菌,而其他研究中未见相关报道,推测可能是地理环境不同造成的。

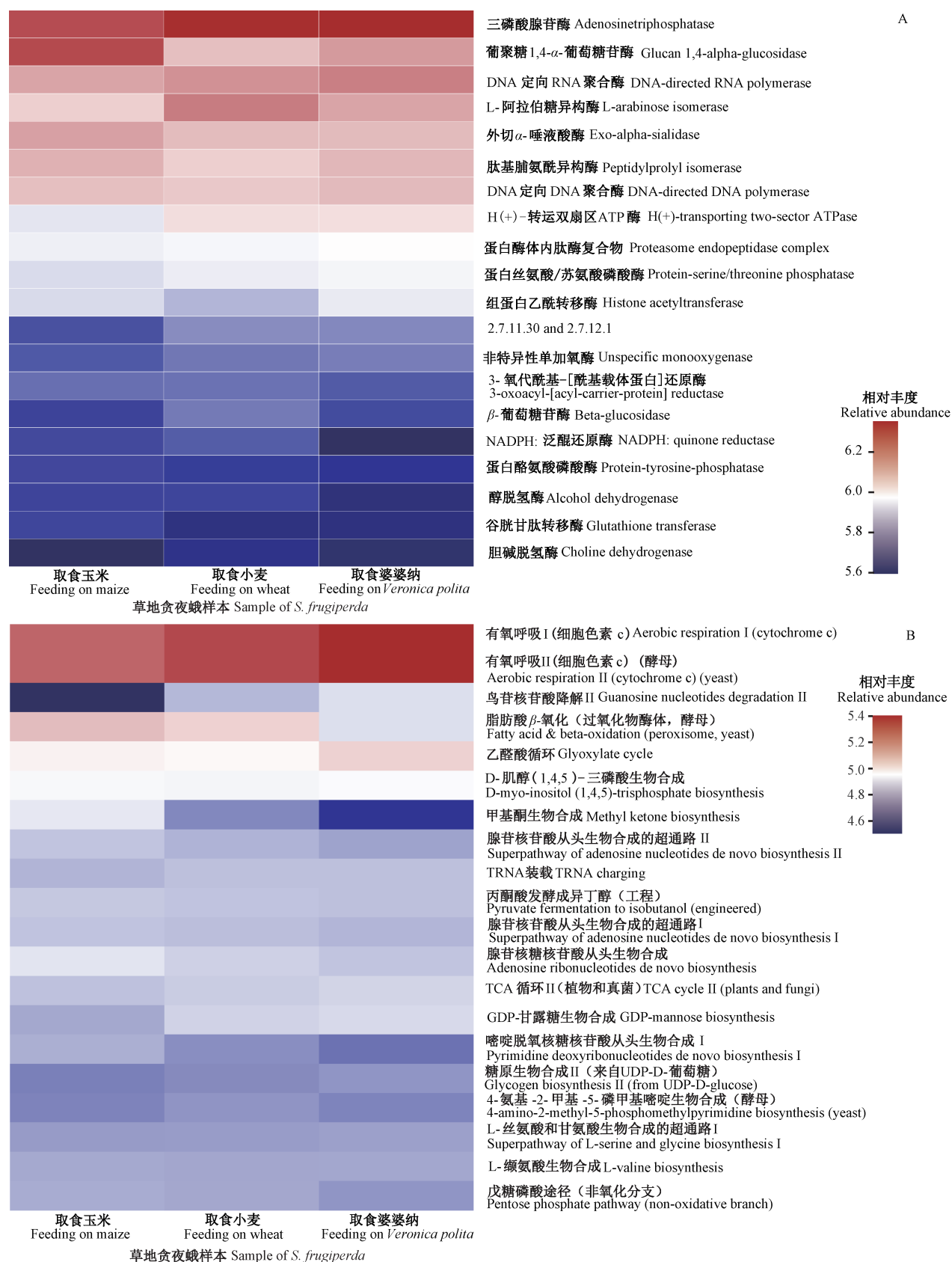


图 8 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道真菌群落功能丰度排名前 20 位的热图

Fig. 8 Abundance heatmap of top 20 functions of intestinal fungi of *Spodoptera frugiperda* feeding on different hosts

本研究结果发现取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌的优势门为子囊菌门和担子菌门。其他研究中也类似发现,如褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 和白背飞虱 *Sogatella furcifera* 肠道真菌优势门为子囊菌门(王天召, 2019; 庞琨, 2020), 美洲大蠊 *Periplaneta americana*、家蚕 *Bombyx mori* 和橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 肠道优势门为子囊菌门和担子菌门(马涛等, 2019; 陈勃生, 2020; 郭琼钰, 2021)。吴燕燕等(2019)自重庆市巫山县玉米田和江津区高粱田采集草地贪夜蛾, 采取传统培养结合 ITS 测序分离鉴定其肠道中有念珠菌属 *Candida*、掷孢酵母属 *Sporobolomyces*、帚枝霉属、莫氏黑粉菌属 *Moesziomyces* 和毛霉属 *Mucor* 真菌, 这些属真菌在本研究中也均有发现, 除帚枝霉属外, 其余属的相对丰度均不足 1%, 由此表明不同地理环境和寄主对草地贪夜蛾肠道真菌群落结构产生极大影响。本研究结果发现取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道中丝孢酵母属、双足囊菌科未分类属、小囊菌属、酵母菌目未分类属和帚枝霉属真菌的相对丰度较高, 这些真菌是否通过取食寄主获取及其对昆虫产生何种影响尚不明确; 相对丰度较高的双足囊菌科未分类属和酵母菌目未分类属均为酵母目。相关研究发现昆虫消化道中酵母或类似酵母的共生体参与氨基酸和脂肪酸的代谢途径, 酵母的缺失会导致不完全变态, 此外酵母也可调节宿主的生态系统 (Vega & Dowd, 2005; Carvalho et al., 2010; Gurung et al., 2019)。本研究在取食小麦的草地贪夜蛾肠道中也发现了曲霉属和镰刀菌属真菌, 曲霉属真菌可产生多种酶, 参与果胶降解、纤维素和半纤维素降解、木质素转化以及可溶性碳水化合物利用等过程 (de Vries & Visser, 2001; Passos et al., 2018), 镰刀菌属真菌产生的次级代谢产物对魔芋软腐菌 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* 有较强的抑制作用(陈君芝等, 2014)。

本研究结果显示, 取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道细菌群落功能主要与代谢通路相关, 与刘莹等(2021)和叶国俊等(2021)研究结果一致, 肠道微生物的代谢功能对昆虫适应环境变化和取食不同寄主植物有重要作用。本研究通过 FUNGuild 分析发现取食玉米的草地贪夜蛾肠道真菌大多来源于动物病原菌, 取食小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌大多来源于未定义腐生营养型真菌, 通过 KEGG 和 Meta Cys pathway 功能预测表明取食玉米、小麦和婆婆纳的草地贪夜蛾肠道真菌群落功能

都主要与基础代谢或生理功能相关, 仅是相对丰度有所区别, 推测不同寄主提供营养以及次生代谢物含量不同, 这导致真菌功能相对丰度不同以适应寄主变化, 保障宿主正常的生长发育及种群延续。

综上所述, 本研究分析了取食玉米、小麦、婆婆纳的草地贪夜蛾肠道微生物组成, 表明草地贪夜蛾肠道微生物群落结构受寄主影响。后续需进一步探究寄主植物代谢组学与肠道微生物的相关性, 并明确肠道微生物相关功能, 为草地贪夜蛾肠道微生物的深入研究和综合治理提供理论依据。

参 考 文 献 (References)

- Almeida LG, Moraes LA, Trigo JR, Omoto C, C nsoli FL. 2017. The gut microbiota of insecticide-resistant insects houses insecticide-degrading bacteria: a potential source for biotechnological exploitation. PLoS ONE, 12(3): e0174754
- Carvalho M, Schwudke D, Sampaio JL, Palm W, Riezman I, Dey G, Gupta GD, Mayor S, Riezman H, Shevchenko A, et al. 2010. Survival strategies of a sterol auxotroph. Development, 137(21): 3675–3685
- Chen BS. 2020. Biodiversity and metabolic functions of gut microbiota in silkworm *Bombyx mori*. PhD thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [陈勃生. 2020. 家蚕肠道微生物的多样性及其代谢功能探究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Chen JZ, Tu X, Cheng F, Chen JF, Deng ZS. 2014. Isolation, identification and antibacterial activity of intestinal symbiotic fungi from *Acrida cinerea*. Journal of China Three Gorges University (Natural Sciences), 36(3): 108–112 (in Chinese) [陈君芝, 涂璇, 程凡, 陈剑锋, 邓张双. 2014. 中华剑角蝗肠道共生真菌的分离鉴定及抑菌活性筛选. 三峡大学学报(自然科学版), 36(3): 108–112]
- Chen SF, Zhou YQ, Chen YR, Gu J. 2018. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. Bioinformatics, 34(17): i884–i890
- Dantur KI, Enrique R, Welin B, Castagnaro AP. 2015. Isolation of cellulolytic bacteria from the intestine of *Diatraea saccharalis* larvae and evaluation of their capacity to degrade sugarcane biomass. AMB Express, 5(1): 15
- De Kwaadsteniet M, Todorov SD, Knoetze H, Dicks LMT. 2005. Characterization of a 3944 Da bacteriocin, produced by *Enterococcus mundtii* ST15, with activity against Gram-positive and Gram-negative bacteria. International Journal of Food Microbiology, 105: 433–444
- de Vries RP, Visser J. 2001. *Aspergillus* enzymes involved in degradation of plant cell wall polysaccharides. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 65(4): 497–522
- Douglas AE. 2015. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. Annual Review of Entomology, 60: 17–34
- Edgar RC. 2013. UPARSE: highly accurate OTU sequences from mi-

- crobal amplicon reads. *Nature Methods*, 10(10): 996–998
- Fang M, Yao L, Tang QF, Li GT, Jiang XC. 2020. Feeding adaptability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to several weeds. *Journal of Plant Protection*, 47(5): 1055–1061 (in Chinese) [房敏, 姚领, 唐庆峰, 李桂亭, 蒋兴川. 2020. 草地贪夜蛾对主要杂草的取食适应性. *植物保护学报*, 47(5): 1055–1061]
- Gichuhi J, Sevgan S, Khamis F, Van den Berg J, du Plessis H, Ekesi S, Herren JK. 2020. Diversity of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* and their gut bacterial community in Kenya. *PeerJ*, 8: e8701
- Gomes AFF, Omoto C, Cônsoli FL. 2020. Gut bacteria of field-collected larvae of *Spodoptera frugiperda* undergo selection and are more diverse and active in metabolizing multiple insecticides than laboratory-selected resistant strains. *Journal of Pest Science*, 93(2): 833–851
- Guo QY. 2021. Diversity of the intestinal fungi in *Bactrocera dorsalis* and its probiotic effects on the host. Master thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese) [郭琼钰. 2021. 橘小实蝇肠道真菌多样性及其对宿主的益生作用. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学]
- Gurung K, Wertheim B, Falcao SJ. 2019. The microbiome of pest insects: it is not just bacteria. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 167(3): 156–170
- Gutiérrez-Moreno R, Mota-Sanchez D, Blanco CA, Whalon ME, Terán-Santofimio H, Rodríguez-Maciél JC, DiFonzo C. 2018. Field-evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. *Journal of Economic Entomology*, 112(2): 792–802
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhang ML, Qiu K. 2019. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019. *Plant Protection*, 45(6): 10–19 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 李亚红, 杨俊杰, 张曼丽, 邱坤. 2019. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. *植物保护*, 45(6): 10–19]
- Jones AG, Mason CJ, Felton GW, Hoover K. 2019. Host plant and population source drive diversity of microbial gut communities in two polyphagous insects. *Scientific Reports*, 9: 2792
- Li HW, Yang XJ, Xiang YZ, Lin LB, Zhang QL. 2020. Isolation and identification of the intestinal bacteria, and screening of the cellulolytic bacteria, of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(3): 608–616 (in Chinese) [李宏伟, 杨晓洁, 向奕舟, 林连兵, 张麒麟. 2020. 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. *应用昆虫学报*, 57(3): 608–616]
- Liu Y, Zhao XQ, Yin YQ, Li XY, Chen FS, Zhang HM, Wang Y, Chen AD. 2021. Differences in the diversity and community structure of intestinal bacteria in four geographic populations of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province. *Journal of Plant Protection*, 48(6): 1244–1253 (in Chinese) [刘莹, 赵雪晴, 尹艳琼, 李向永, 陈福寿, 张红梅, 王燕, 谌爱东. 2021. 云南省四个草地贪夜蛾种群肠道细菌群落多样性及差异分析. *植物保护学报*, 48(6): 1244–1253]
- Lü L, Li YQ, Chen CL, Chang XQ, Zhang S, Xu D, Wan P. 2020. Comparison of the feeding and growth characteristics of larvae of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), on corn and wheat. *Acta Entomologica Sinica*, 63(5): 597–603 (in Chinese) [吕亮, 李雨晴, 陈从良, 常向前, 张舒, 许冬, 万鹏. 2020. 草地贪夜蛾幼虫在玉米和小麦上的取食和生长发育特性比较. *昆虫学报*, 63(5): 597–603]
- Lu YX, Liu YQ, Li Q, Xia RX, Wang H. 2016. Research progress on intestinal microbial diversity of insects. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 45(11): 1–7 (in Chinese) [鲁迎新, 刘彦群, 李群, 夏润玺, 王欢. 2016. 昆虫肠道微生物多样性研究进展. *河南农业科学*, 45(11): 1–7]
- Lv DB, Liu XY, Dong YL, Yan ZZ, Zhang X, Wang P, Yuan XQ, Li YP. 2021. Comparison of gut bacterial communities of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) reared on different host plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(20): 11266
- Ma T, Zhao M, Wang CY, Feng Y. 2019. Diversity of cultivable fungi isolated from *Periplaneta americana*. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 25(5): 1145–1153 (in Chinese) [马涛, 赵敏, 王成业, 冯颖. 2019. 美洲大蠊可培养真菌多样性. *应用与环境生物学报*, 25(5): 1145–1153]
- Magoč T, Salzberg SL. 2011. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 27(21): 2957–2963
- Mason CJ, Hoover K, Felton GW. 2021. Effects of maize (*Zea mays*) genotypes and microbial sources in shaping fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) gut bacterial communities. *Scientific Reports*, 11: 4429
- Montezano DG, Specht A, Bortolin TM, Fronza E, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Pezzi P, Luz PC, Barros NM. 2013. Immature stages of *Spodoptera albula* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae): developmental parameters and host plants. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 85(1): 271–284
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Sousa-Silva JC, Paula-Moraes SV, Peterson JA, Hunt TE. 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2): 286–300
- Pang K. 2020. Study on the diversity of fungi symbiotes in white backed planthopper and its sensitivity to different fungicides. PhD thesis. Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese) [庞琨. 2020. 白背飞虱内共生真菌多样性及对杀真菌剂的敏感性研究. 博士学位论文. 合肥: 安徽农业大学]
- Passos DDF, Pereira N Jr., de Castro AM. 2018. A comparative review of recent advances in cellulases production by *Aspergillus*, *Penicillium* and *Trichoderma* strains and their use for lignocellulose deconstruction. *Current Opinion in Green and Sustainable Chemistry*, 14: 60–66
- Qin MZ, Gao ZH, Xu YL, Shi WP. 2020. Research progresses in the resistance mechanisms of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to insecticides. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 692–697 (in Chinese) [秦梦真, 高正辉, 徐义流, 石旺鹏. 2020. 草地贪夜蛾对农药主要抗性机制的概述. *植物保护学报*, 47(4): 692–697]

- Rozadilla G, Cabrera NA, Virla EG, Greco NM, McCarthy CB. 2020. Gut microbiota of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) larvae as revealed by metatranscriptomic analysis. *Journal of Applied Entomology*, 144(5): 351–363
- Stackebrandt E, Goebel BM. 1994. Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 44(4): 846–849
- Ugwu JA, Liu MX, Sun H, Asiegbu FO. 2020. Microbiome of the larvae of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) from maize plants. *Journal of Applied Entomology*, 144(9): 764–776
- Vega FE, Dowd PF. 2005. The role of yeasts as insect endosymbionts.// Blackwell M, Vega FE. *Insect-fungal associations: ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 211–243
- Wang Q, Garrity GM, Tiedje JM, Cole JR. 2007. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(16): 5261–5267
- Wang TZ. 2019. Gut microbial diversity and difference analysis in *Nilaparvata lugens* from different developmental stages and virulence populations. PhD thesis. Hangzhou: China Jiliang University (in Chinese) [王天召. 2019. 不同发育阶段和不同致害性褐飞虱肠道微生物多样性及其差异分析. 博士学位论文. 杭州: 中国计量大学]
- Wei JH, Tang YL, Gu RC, Wu YY, Zou XM, Zhang Z, Chen J, Li CF, Pan GQ, Zhou ZY. 2019. Isolation and identification of endophytic bacteria of maize leaf in Chongqing area and comparison between maize microbes and gut bacteria of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 41(9): 17–23 (in Chinese) [韦俊宏, 唐运林, 顾偲铖, 吴燕燕, 邹详明, 张祯, 陈洁, 李春峰, 潘国庆, 周泽扬. 2019. 重庆地区玉米叶内生细菌的分离及其与草地贪夜蛾肠道菌的比较. 西南大学学报(自然科学版), 41(9): 17–23]
- Wu QL, Jiang YY, Wu KM. 2019. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. *Plant Protection*, 45(2): 1–6, 18 (in Chinese) [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1–6, 18]
- Wu YY, Geng JK, Xu S, Tang YL, Gu RC, Wei JH, Pan GQ, Zhou ZY. 2019. Isolation and identification of intestinal fungi in *Spodoptera frugiperda* larvae of Chongqing area. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 41(9): 1–8 (in Chinese) [吴燕燕, 耿敬可, 徐思, 唐运林, 顾偲铖, 韦俊宏, 潘国庆, 周泽扬. 2019. 重庆地区草地贪夜蛾幼虫肠道真菌的分离鉴定. 西南大学学报(自然科学版), 41(9): 1–8]
- Xu LN, Hu BJ, Su WH, Qi RD, Qiu K, Zheng ZY, Zhang QY, Zhou ZY, Qi SS, Hu F, et al. 2019. Fall armyworm damaging early sowing wheat in Anhui Province. *Plant Protection*, 45(6): 87–89 (in Chinese) [徐丽娜, 胡本进, 苏卫华, 戚仁德, 邱坤, 郑兆阳, 张启勇, 周子燕, 戚士胜, 胡飞, 等. 2019. 安徽发现草地贪夜蛾为害早播小麦. 植物保护, 45(6): 87–89]
- Xu TM, Fu CY, Su ZT, Xiao GL, Li WW, Chen B. 2020. Composition and diversity of gut bacteria community of *Spodoptera frugiperda* from the first invasion site and the dispersal area in Yunnan Province. *Plant Protection*, 46(4): 116–125 (in Chinese) [徐天梅, 符成悦, 苏造堂, 肖关丽, 李维薇, 陈斌. 2020. 云南草地贪夜蛾扩散区与首发地种群肠道细菌群落组成结构及多样性的比较. 植物保护, 46(4): 116–125]
- Yang PY, Zhu XM, Guo JF, Wang ZY. 2019. Strategy and advice for managing the fall armyworm in China. *Plant Protection*, 45(4): 1–6 (in Chinese) [杨普云, 朱晓明, 郭井菲, 王振营. 2019. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建议. 植物保护, 45(4): 1–6]
- Yao L, Fang M, Li XM, Li GT, Tang QF. 2020. Oviposition and feeding selectivity of *Spodoptera frugiperda* to three weeds. *Plant Protection*, 46(4): 181–184 (in Chinese) [姚领, 房敏, 李晓萌, 李桂亭, 唐庆峰. 2020. 草地贪夜蛾对三种杂草的产卵和取食选择性. 植物保护, 46(4): 181–184]
- Ye GJ, Xiang H, Meng QL, Chen J. 2021. Preliminary metagenomic analysis of gut microorganisms in fall armyworm *Spodoptera frugiperda* larvae. *Journal of Plant Protection*, 48(6): 1254–1261 (in Chinese) [叶国浚, 相辉, 冯启理, 陈霖. 2021. 草地贪夜蛾肠道微生物宏基因组初步分析. 植物保护学报, 48(6): 1254–1261]
- Zhang ZY, Sheng P, Huang SW, Zhao YS, Zhang HY. 2017. Diversity, function and application of insect gut microbiota. *Biotic Resources*, 39(4): 231–239 (in Chinese) [张振宇, 圣平, 黄胜威, 赵永顺, 张宏宇. 2017. 昆虫肠道微生物的多样性、功能及应用. 生物资源, 39(4): 231–239]
- Zhou F, Pang ZC, Yu XQ, Wang XY. 2020. Insect gut microbiota research: progress and applications. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(3): 600–607 (in Chinese) [周帆, 庞志倡, 余小强, 汪肖云. 2020. 昆虫肠道微生物的研究进展和应用前景. 应用昆虫学报, 57(3): 600–607]

(责任编辑:张俊芳)