

2 种不同寄主对桉树枝瘿姬小蜂体内 细菌多样性的影响

周 静, 王蕊蕊, 丁芷柔, 胡 平, 郭春晖, 彭 欣, 王瀚棠, 杨振德*
广西大学林学院, 广西南宁 530004

摘要:【目的】桉树枝瘿姬小蜂是一种林业的重要入侵害虫,为了探明桉树枝瘿姬小蜂的寄主适应机制,研究 2 种不同寄主植物对桉树枝瘿姬小蜂体内细菌群落组成及多样性的影响。【方法】以分别取食巨园桉 DH 201-2 和窿缘桉的桉树枝瘿姬小蜂雌性成虫为材料,采用 Illumina HiSeq 高通量测序技术对桉树枝瘿姬小蜂体内细菌 16S rDNA 基因的 V3+V4 区进行测序分析。【结果】取食 2 种寄主植物的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌 16S rDNA 基因序列文库共得到 273461 条有效序列,在 97% 相似度聚类分析得到 230 个细菌 OTUs,其中取食巨园桉 DH201-2 的雌成虫体内鉴定出 206 个 OTUs,取食窿缘桉的雌成虫体内鉴定出 171 个 OTUs。取食巨园桉 DH201-2 的雌成虫体内细菌的种类更多,细菌群落丰富度更高,但多样性较低;取食窿缘桉的雌成虫体内细菌种类较少,细菌群落丰富度更低,多样性更高。取食 2 种寄主植物的桉树枝瘿姬小蜂雌成虫体内细菌共注释得到 14 门 24 纲 41 目 73 科 123 属,有 83 个注释到了种;两者体内细菌的优势菌门均为变形菌门,相对丰度均大于 90%。取食巨园桉 DH201-2 的雌成虫体内细菌的优势菌属为立克次氏体属,相对丰度高达 93.11%,物种多样性较低;取食窿缘桉的雌成虫体内细菌的优势属为立克次氏体属,其相对丰度为 73.61%,物种多样性较高。【结论】取食 2 种不同寄主植物的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌群落丰富度和多样性有明显差异,说明寄主植物能够影响害虫体内细菌的组成与结构。



开放科学标识码
(OSID 码)

关键词: 桉树枝瘿姬小蜂; 细菌; 高通量测序; 细菌多样性; 不同寄主植物

Effects of two different hosts on the bacterial diversity in *Leptocybe invasa* Fisher & LaSalle (Hymenoptera: Eulophidae: Tetrastichinae)

ZHOU Jing, WANG Ruirui, DING Zhirou, HU Ping, GUO Chunhui,
PENG Xin, WANG Hantang, YANG Zhende*

Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China

Abstract: 【Aim】 *Leptocybe invasa* is an important invasive forestry pest. We examined the host adaptation mechanism of *L. invasa* by studying the influence of different hosts on its bacterial community composition and diversity. 【Method】 Illumina HiSeq high-throughput sequencing was used to analyze the V3+V4 region of bacterial 16S rDNA from *L. invasa* adult females, which were fed on DH201-2 (*Eucalyptus grandis* × *E. tereticornis*) and *E. exserta*. 【Result】 A total of 273461 valid reads were obtained from the 16S rDNA sequence library of the two samples, and 230 bacterial operational taxonomic units were identified using a 97% similarity clustering analysis, of which 206 were identified from DH201-2 and 171 from *E. exserta*. Adult females fed on DH201-2 had more bacterial species and higher bacterial community richness but lower diversity. Female adults of *L. invasa* fed on *E. exserta* had fewer bacterial species and lower bacterial community richness but higher diversity. Fourteen phyla, 24 classes, 41 orders, 73 families, 123 genera, were identified among the bacteria in the two samples. The dominant bacterial phylum in both populations was Proteobacteria, with a relative abundance of >90%. The dominant bacterial genus in *L. invasa* feeding on DH201-2 was *Rickettsia*, accounting for 93.11%, reflecting low diversity, and the relative abundance of *Rickettsia* in individuals feeding on *E. exserta* was 73.61%, showing higher species diversity. 【Conclusion】 The richness and diversity of bacterial communities significantly differed in *L. invasa*

收稿日期 (Received): 2021-08-13 接受日期 (Accepted): 2021-09-30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971664、31560212); 广西自然科学基金项目 (2018GXNSFAA294008、2018GXNSFDA281004)

作者简介: 周静, 女, 硕士研究生。研究方向: 森林保护。E-mail: 1070685442@qq.com

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: dzyang68@126.com

fed on different host plants, suggesting that host plants can affect the composition and structure of bacteria in the larvae of *L. invasa*.

Key words: *Leptocybe invasa*; bacteria; high-throughput sequencing; bacterial diversity; different host plant

桉树枝瘿姬小蜂 *Leptocybe invasa* Fisher & La Salle, 隶属膜翅目 Hymenoptera 姬小蜂科 Eulophidae, 2000 年首次发现于中东和地中海地区, 主要在桉属植物的幼嫩部位(嫩枝、叶柄及叶片主脉)产卵形成虫瘿, 导致叶片变形, 严重时甚至影响桉树的光合作用和营养运输(Mendel *et al.*, 2004)。2007 年, 我国在与越南交界的东兴市首次发现该害虫(吴耀军等, 2009), 该虫危害范围广、传播迅速, 自入侵我国后, 分布于广西、广东、海南、江西和云南等省(自治区)(寇冀蒙等, 2020), 高度适生区包括海南、广西、广东 3 个省(区)全范围及四川、贵州、浙江等省的大部分地区(黄梦伊等, 2020), 严重影响我国桉树产业的发展。

昆虫体内拥有丰富的细菌、真菌和酵母等微生物类型, 细菌可为宿主昆虫提供营养物质, 合成昆虫所必需的氨基酸、维生素等化合物(钟勇等, 2020; Douglas, 2015; Lu *et al.*, 2016)。共生微生物主要定殖于昆虫的体表、肠道和细胞内, 为昆虫提供营养物质的同时影响昆虫的生长发育与行为, 甚至提高宿主的防御与解毒功能, 协助其入侵(张焱等, 2016; 张振宇等, 2017; Lu *et al.*, 2016)。

目前, 对桉树枝瘿姬小蜂的研究局限于生物学特性(Udagedara *et al.*, 2014; Vanegas-Rico *et al.*, 2015)、天敌(冯梦霞等, 2016; Benjakhun & Kosol, 2019; Bush *et al.*, 2018)及环境对其产生的影响(陈元生等, 2020)等方面。据报道, 其伴生细菌能够降解桉树次级代谢物质、促进入侵进程(寇冀蒙等, 2020)。Guo *et al.*, (2020)、王蕊蕊等(2018, 2019)探讨了不同性别和季节对桉树枝瘿姬小蜂雌成虫体内细菌多样性的影响, 但不同寄主植物对该虫体内细菌多样性的影响尚未见报道。本研究利用高通量测序技术对 2 种不同寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌种类及多样性进行了研究, 旨在阐明桉树枝瘿姬小蜂体内细菌在寄主适应中的作用, 为通过干扰虫体内微生物群落多样性及平衡状态进行桉树枝瘿姬小蜂的微生态防治提供新思路。

1 材料与方法

1.1 供试材料

桉树枝瘿姬小蜂分别采自广西大学林学院校

内教学实践基地网室中隔离种植的 2 种 2 年生桉树, 即巨园桉(*Eucalyptus grandis* × *Eucalyptus tereticornis*) DH201-2 和窿缘桉(*Eucalyptus exserta*)。2018 年 7 月分别采集每种桉树上刚羽化的桉树枝瘿姬小蜂雌成虫。

1.2 样品总 DNA 的提取及细菌 16S rRNA 基因扩增和测序

参考 Guo *et al.* (2020) 的方法分别将采集的刚羽化健康的桉树枝瘿姬小蜂在无菌条件下, 用无菌水清洗 3 次, 再用 75% 酒精浸泡 1 min 后用无菌水清洗, 最后用 1% HgCl₂ 浸泡 3 min, 并用无菌水清洗 5~6 次, 按照 Power Soil[®] DNA Isolation kit 说明书提取各样品总 DNA, 提取的 DNA 放入 -80 °C 冰箱内保存, 每个样品 50 头雌成虫。将冻存的所有 DNA 样品送至北京百迈客生物科技有限公司, 应用 Illumina HiSeq 2500 平台进行高通量测序。利用通用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3')、806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 扩增 V3 +V4 区间片段。反应条件: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 1 min, 50 °C 1 min, 72 °C 1 min, 进行 15 个循环; 72 °C 延伸 7 min; 4 °C 保温。PCR 反应体系: DNA 模板 60 ng, 338F (10 μmol · L⁻¹) 1.5 μL, 806R (10 μmol · L⁻¹) 1.5 μL, Q5 High-Fidelity DNA Polymerase 0.2 μL, High GC Enhancer 10 μL, Buffer 10 μL, dNTP 1 μL, ddH₂O 补足至总体积 50 μL。

1.3 测序数据分析

使用 FLASH v 1.2.11 软件对每个样品的 reads 进行 PE reads 拼接, 再使用 Trimmomatic v 0.33 软件过滤, 最后利用 UCHIME v 4.2 软件得到有效序列。统计各阶段的序列数、有效率等参数来评估数据质量。使用 QIIME v 1.8.0 软件在 97% 相似度水平下进行聚类, 统计各样品中含有的 OTU (operational taxonomic units) 数目, 以及每个 OTU 中含有序列的数目。在 97% 相似度水平下, 使用 Mothur v 1.30 软件 (<http://www.mothur.org/>) 计算菌群丰富度指数 (Chao1 值、Ace 值)、多样性指数 (Shannon 指数和 Simpson 指数) 及 OTU 覆盖率, 进行 Alpha 多样性分析。使用 Mothur v 1.30 软件与 SILVA 数据库 (<http://www.arb-silva.de/>) PyNAST 算法和

RDP Classifier 贝叶斯算法对 OTU 代表序列进行序列比对及物种注释得到对应的物种分类信息,制作物种丰度表和群落结构图。

2 结果与分析

2.1 测序序列数据统计及质量评估

分别对以巨园桉 DH201-2 和窿缘桉为寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌 16S rDNA V3+V4 区进行 Illumina HiSeq 2500 测序,分别获得 169818、146284 对 PE Reads; 双端 Reads 拼接后获得 162586、138694 条原始序列; 经过滤优化后获得 147688、125773 条 Clean tags, 有效率分别为 86.8%、85.75%, 均高于 85%。去除嵌合体后 2 个寄主样品有效序列的平均长度 406、409 bp, 均大于 400 bp, Q20 值 96.28%、96.21%, 均大于 95%, Q30 值 93.05%、92.89%, 大于 90%, 说明在 PCR 过程中 2 个寄主样品产生的嵌合体较少, 且每个寄主样品测序的准确度均较高。

2.2 OTU 分析

以 97% 的一致性将 2 组样品的有效序列进行聚类分析(图 1), 共鉴定出 230 个细菌 OTUs, 其中取食巨园桉 DH201-2、窿缘桉的桉树枝瘿姬小蜂内生细菌物种的 OTU 数分别为 206 和 171 个, 2 组样品共有 OTU 数为 147, 占总 OTU 数的 63.91%, 分别占寄主样品总 OTUs 的 71.36% (巨园桉 DH201-2)、85.96% (窿缘桉), 表明以巨园桉 DH201-2 为寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内的细菌种类更多。

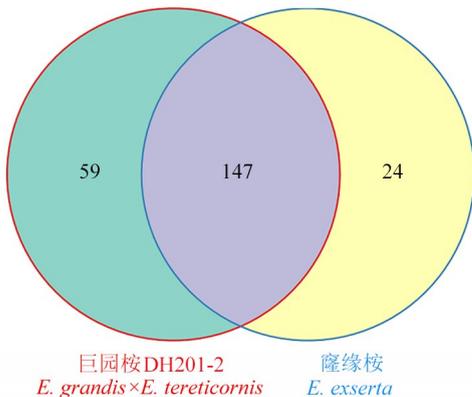


图 1 不同寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌群落 OTUs 的 Venn 图

Fig.1 Venn profile of bacterial OTUs in *L. invasa* with different host

2.3 Alpha 多样性分析

Alpha 多样性主要与群落丰富度和多样性 2 个

因素有关。在 97% 相似度分类水平上, 计算 Alpha 多样性指数。通过 QIIME (v.1.8.0) 计算 OTU 的 Goods_coverage 指数均为 100%, 说明各样品文库覆盖率好, 反映了样本的真实情况。其中, 取食巨园桉 DH201-2 的虫体细菌 ACE 指数 (207.2380) 和 Chao1 指数 (212.0) 均高于取食窿缘桉寄主的虫体细菌样品 (分别为 172.5012、173.0), 说明取食巨园桉 DH201-2 的虫体样品中细菌群落丰富度更高; 另外, 取食巨园桉 DH201-2 的虫体内细菌 Simpson 指数 (0.8403) 高于取食窿缘桉的虫体细菌样品 Simpson 指数 (0.5431), 而 Shannon 指数 (0.6558) 低于取食窿缘桉的虫体细菌样品 Shannon 指数 (1.2522), 说明取食窿缘桉的虫体内细菌群落多样性更高; 取食巨园桉 DH201-2 植株的虫体内细菌的 Pielou 值 (0.12) 低于以窿缘桉为寄主的样品 (0.24), 说明以巨园桉 DH201-2 为寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌群落的均匀程度更低。

2.4 2 种不同寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌组成与结构分析

寄主分别为巨园桉 DH201-2 和窿缘桉的桉树枝瘿姬小蜂体内共鉴定出 230 个细菌 OTUs, 隶属于 14 门 24 纲 41 目 73 科 123 属, 其中有 83 个精确到了种。取食巨园桉 DH201-2 的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌得到的注释数比取食窿缘桉种群体内细菌的注释数更多。

根据不同寄主样品的 OTU 及 OTU 所代表的物种分析可知, 桉树枝瘿姬小蜂体内细菌的 16S rDNA 基因序列共注释得到了 14 个门, 分别为变形菌门 Proteobacteria、拟杆菌门 Bacteroidetes、厚壁菌门 Firmicutes、放线菌门 Actinobacteria、蓝细菌门 Cyanobacteria、梭杆菌门 Fusobacteria、Saccharibacteria、软壁菌门 Tenericutes、疣微菌门 Verrucomicrobia、TM6_[Dependentiae]、酸杆菌门 Acidobacteria、绿弯菌门 Chloroflexi、Tectomicrobia 和 WWE3。

取食巨园桉 DH201-2 和窿缘桉寄主的样品内细菌在门分类水平上的相对丰度存在明显差异(图 2A), 从来源于巨园桉 DH201-2 的样品中鉴定出了上述 14 个门, 其中优势菌群为变形菌门 (95.15%) (百分比为相对丰度, 下同), 而厚壁菌门 (1.57%)、放线菌门 (1.50%) 和拟杆菌门 (1.23%) 次之; 来源于窿缘桉寄主的样品中所有序列均被鉴别出, 共有 10 个门(变形菌门、拟杆菌门、厚壁菌门、放线菌

门、蓝细菌门、梭杆菌门、Saccharibacteria、软壁菌门、疣微菌门和酸杆菌门), 优势菌群为变形菌门(94.01%), 其次为拟杆菌门(4.25%)、厚壁菌门(0.81%)和放线菌门(0.46%)。由此可知, 2 个寄主样品体内细菌的优势菌门均为变形菌门, 占比均大于 90%, 进一步说明在门分类水平上, 不同寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌的主要类群具有一定的相似性。

在属水平上, 来源于巨园桉 DH201-2 和窿缘桉 2 种寄主的样品共注释得到了 123 个属(图 2B), 菌群丰度前 10 的类群是立克次氏体 *Rickettsia*、泛菌属 *Pantoea*、根瘤菌属 *Rhizobium*、uncultured_bacteri-

um_f_Bacteroidales_S24-7_group、不动杆菌属 *Acinetobacter*、拟杆菌属 *Bacteroides*、丙酸杆菌属 *Propionibacterium*、微杆菌属 *Microbacterium*、乳酸杆菌属 *Lactobacillus*、葡萄球菌属 *Staphylococcus*。2 种寄主材料体内菌群主要属的分布及优势菌属所占比例具有明显的差别。巨园桉 DH201-2 寄主样品体内菌群共有 113 个属, 立克次氏体属为主要优势菌属, 其相对丰度约为 93.11%; 在窿缘桉寄主样品体内细菌的优势菌属为立克次氏体属(73.61%)、泛菌属(10.84%)和根瘤菌属(8.01%)。虽然 2 种寄主材料的优势菌属均为立克次氏体属, 但其相对丰度值存在较大差异, 且次级优势菌属不同。

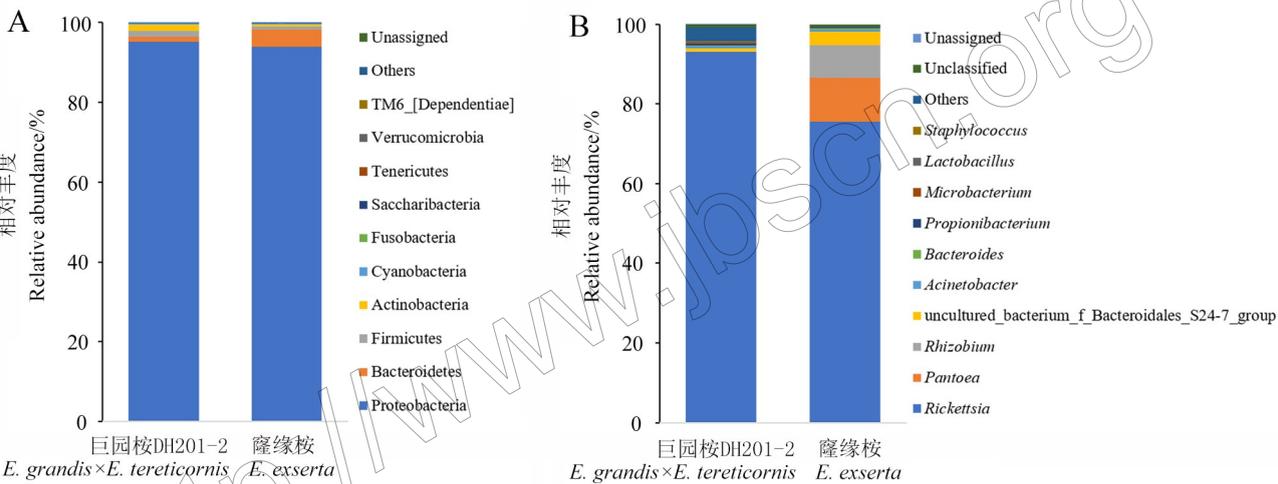


图 2 2 个寄主样品体内的细菌在门 (A) 和属 (B) 水平上的组成和结构

Fig. 2 Composition and structure of bacteria in two host samples at phylum (A) and genus (B) levels

3 讨论

昆虫体内分布着复杂多变的微生物种类, 但是不同昆虫体内的微生物种类和含量存在一定的相似性。已有研究表明, 厚壁菌门、变形菌门和放线菌门是昆虫体内细菌的优势菌群, 如斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* Fabricius 幼虫、仁扇舟蛾 *Clostera restituta* (walker) 幼虫、伊凡氏叶螨 *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard、二斑叶螨 *Tetranychus urticae* (Koch) 和荔枝蝽 *Tessaratoma papillosa* (Drury) 成虫体内优势菌门均为上述菌门(刘家生, 2018; 孙博通等, 2017; 朱晗等, 2021; Ribeiro et al., 2019), 与本研究结果一致。内共生菌 *Rickettsia* 也广泛存在于昆虫体内, 壮材小蠹 *Terminalinus* spp.、烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius)、白蜡虫 *Ericerus pela* Chavannes 等昆虫体内发现立克次氏体为其细菌优势菌属(吕品等, 2019; 薛延韬等, 2017; 张玉婷等,

2021)。取食 2 种不同植物的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌优势菌属也同为立克次氏体, 这可能与桉树枝瘿姬小蜂的孤雌生殖有关。

昆虫体内细菌组成及多样性不仅受昆虫种类的影响, 还与昆虫所取食物物质有关(魏晓莹等, 2019)。本研究对 2 种不同寄主条件的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌进行研究, 发现取食 2 种不同寄主的桉树枝瘿姬小蜂体内细菌的种类和数量均存在差异, 取食窿缘桉的桉树枝瘿姬小蜂体内立克次氏体属细菌的相对丰度更小, 且体内次优势菌属的占比更大, 这可能与不同食物的营养水平不同或昆虫对不同食物的消化吸收能力不同有关。3 种取食不同寄主植物的叶蜂(河曲丝叶蜂 *Nematus hequensis* Xiao、落叶松叶蜂 *Pristiphora erichsonii* Havig 和松阿扁叶蜂 *Acantholyda posticalis* Matsumura) 幼虫肠道细菌组成存在很大差异(张帅帅等, 2017); 取食柘

叶与桑叶的家蚕体内优势菌群的组成存在较大的变化(向芸庆等,2010);取食桑叶的广食性家蚕体内菌群多样性高于取食人工饲料种群(郝长富等,2019);美国白蛾 *Hyphantria cunea* (Drury) 体内优势菌属因取食食料的不同而产生差别,而饲养条件的不同可显著影响橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* Hendel 体内可培养细菌的种类(王洪秀等,2015;魏丹峰等,2017)。以上研究表明,昆虫取食食物的不同会影响其体内细菌的多样性,与本试验的研究结果相符。也有研究指出,不同树种的桉叶粗提物对测试菌株的抑菌活性存在显著差异,这可能是不同品种桉树的有效成分不同,从而导致抑菌效果存在差异(杨巧丽,2013)。本研究采用的2种寄主为不同品种的桉树,故推测是由于不同桉树品种间有效成分的差异导致桉树枝瘿姬小蜂体内细菌的多样性和丰富度存在不同,而体内细菌种类及群落结构的可塑性变化是桉树枝瘿姬小蜂适应不同寄主植物的机制之一,但该假设有待进一步验证。

Rickettsia 是一种寄生在细胞内的专性细菌,所有已知的与脊椎动物有关的 *Rickettsia* 均由节肢动物传播,主要为蜱、虱子、螨等,众多 *Rickettsia* 只在节肢动物中发现,没有已知的次级宿主(Huang *et al.*, 2017)。研究表明, *Rickettsia* 能操纵宿主昆虫繁殖、改变生殖方式、降低不良环境对宿主入侵的影响(Daisuke *et al.*, 2012)。*Rickettsia* 可以影响蚜虫的颜色,从而降低豌豆蚜被捕食或被寄生的机率(Tsuchida *et al.*, 2010)。王紫淇等(2020)发现,存留有 *Rickettsia* 的棉花植株能够促进烟粉虱的发育,提高其存活率及繁殖力,甚至延长其寿命,且烟粉虱体内的 *Rickettsia* 比存留在棉花植株上的 *Rickettsia* 对烟粉虱的影响更大。Giorgini *et al.* (2010)的研究也表明,寄生蜂 *Pnigalio soemius* 的孤雌生殖与 *Rickettsia* 有关,感染 *Rickettsia* 的寄生蜂仅产生雌性后代,抗生素处理后,寄生蜂的后代几乎全部为雄虫。Hagimori *et al.* (2006)报道了 *Rickettsia* 可影响芙新姬小蜂 *Neochrysocharis formosa* 的孤雌生殖。桉树枝瘿姬小蜂主要为孤雌生殖, *Rickettsia* 作为其体内菌群优势菌属,可能对桉树枝瘿姬小蜂繁殖产生影响。Nugnes *et al.* (2015)研究表明, *Rickettsia* 主要存在于桉树枝瘿姬小蜂的卵巢内,验证了其桉树枝瘿姬小蜂孤雌生殖的诱导作用,但具体作用方式有待进一步研究。

参考文献

- 陈元生,李欣,邓必平,2020. 温度对桉树枝瘿姬小蜂生长发育的影响. 福建农业学报, 35(5): 545-551.
- 冯梦霞,曹焕喜,郝慧华,王伟,程立生,2016. 中国胯姬小蜂属(膜翅目:姬小蜂科)——新记录种. 热带作物学报, 37(3): 582-585.
- 郝长富,李刚,孙熙,唐健,钱荷英,赵国栋,邓祥元,徐安英,2019. 不同饲料饲育的家蚕幼虫肠道细菌的多样性分析. 昆虫学报, 62(1): 61-72.
- 黄梦伊,赵佳强,石娟,2020. 基于 MaxEnt 对桉树枝瘿姬小蜂在中国发生趋势的预测. 北京林业大学学报, 42(11): 64-71.
- 寇冀蒙,刘芳华,刘一澎,马玲,鲁敏,2020. 伴生细菌在入侵种桉树枝瘿姬小蜂克服桉树抗性中的作用. 生物安全学报, 29(1): 31-38.
- 刘家生,2018. 中国五省荔枝蝽共生菌多样性及差异性研究. 硕士学位论文. 福州:福建农林大学.
- 吕品,元倩,杨璞,陈航,陈晓鸣,2019. 基于 16S 测序分析白蜡虫二龄雌雄若虫共生菌的多样性分析. 林业科学研究, 32(5): 34-41.
- 孙博通,蓝波妙,王倩,夏晓峰,尤民生,2017. 斜纹夜蛾幼虫肠道细菌分离鉴定及其功能初步分析. 生物资源, 39(4): 264-271.
- 王洪秀,靳亮,陈庆隆,魏云辉,马吉平,姚健,陈柳萌,钟国祥,2015. 橘小实蝇成虫肠道可培养细菌群落结构分析. 微生物学通报, 42(12): 2351-2365.
- 王蕊蕊,胡颖,杨振德,郭春晖,彭欣,郑霞林,张海欧,2019. 夏季桉树枝瘿姬小蜂雌成虫体内可培养细菌的分离与鉴定. 广西林业科学, 48(3): 301-306.
- 王蕊蕊,胡颖,杨振德,郭春晖,朱林慧,郑霞林,玉舒中,2018. 桉树枝瘿姬小蜂雌成虫体内可培养细菌分离鉴定及多样性分析. 南方农业学报, 49(12): 2432-2439.
- 王紫淇,刘媛,师沛琼,安璇,邱宝利,2020. 内共生菌 *Rickettsia* 对烟粉虱生物学特性的影响. 应用昆虫学报, 57(4): 930-937.
- 魏丹峰,王秀吉,杨锦,耿涌鑫,陈敏,2017. 取食不同食料的美国白蛾幼虫肠道细菌多样性及差异性研究. 环境昆虫学报, 39(3): 515-524.
- 魏晓莹,郭晨亮,褚栋,2019. 昆虫体内微生物多样性的影响因素研究进展. 生物安全学报, 28(3): 170-176.
- 吴耀军,蒋学建,李德伟,罗基同,周国福,常明山,杨忠岐,2009. 我国发现1种重要的林业外来入侵害虫——桉树枝瘿姬小蜂(膜翅目:姬小蜂科). 林业科学, 45(7): 161-163, 182-183.
- 向芸庆,王晓强,冯伟,周围,谢洪霞,万永继,2010. 不同

- 饲料饲养家蚕其肠道微生态优势菌群类型的组成及差异性. *生态学报*, 30(14): 3875-3882.
- 薛延韬, 张毅波, 张焱, 张桂芬, 刘怀, 万方浩, 葛金燕, 2017. 烟粉虱及其优势寄生蜂内共生菌的种类及系统发育分析. *环境昆虫学报*, 39(4): 741-751.
- 杨巧丽, 2013. 桉叶粗提物脂肪酸成分及抗菌、抗氧化试验研究. 硕士学位论文. 长沙: 中南林业科技大学.
- 张帅帅, 南小宁, 王云果, 朱兰芳, 贺虹, 2017. 基于 PCR-DGGE 技术的 3 种植食性叶蜂幼虫肠道细菌群落结构分析. *西北林学院学报*, 32(5): 154-160.
- 张焱, 张毅波, 张婧, 郭建洋, 郭建英, 刘怀, 万方浩, 2016. 刺吸式昆虫次生内共生菌的研究进展. *生物安全学报*, 25(2): 92-98, 122.
- 张玉婷, 黄昭贤, 张景荣, 卓明, 周良强, 2021. 不同虫态猕猴桃小蠹虫体内共生细菌多样性分析. *中国南方果树*, 50(3): 126-130, 136.
- 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.
- 钟勇, 马福欢, 蓝翊文, 何成伟, 白华菊, 2020. 基于宏基因组测序的扶桑绵粉蚧内共生菌多样性研究. *生物安全学报*, 29(4): 273-278.
- 朱晗, 郝德君, 魏原芝, 孙丽昕, 文全民, 2021. 仁扇舟蛾幼虫肠道可培养细菌群落结构分析. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 45(2): 171-176.
- BENJAKHUN S, KOSOL C, 2019. Biological traits of *Quadrastichus mendeli* (Hymenoptera, Eulophidae), parasitoid of the eucalyptus gall wasp *Leptocybe invasa* (Hymenoptera, Eulophidae) in Thailand. *Parasite*, 26: 8.
- BUSH S J, DITTRICH-SCHRÖDER G, NESER S, GEVERS C, BAFFOE K O, SLIPPERS B, HURLEY B P, 2018. First record of *Quadrastichus mendeli*, a parasitoid of *Leptocybe invasa*, in South Africa. *Southern Forests-A Journal of Forest Science*, 80(3): 275-277.
- DAISUKE K, SATOKO N, MASAYA W, 2012. Insect sex determination manipulated by their endosymbionts: incidences, mechanisms and implications. *Insects*, 3(1): 161-199.
- DOUGLAS A E, 2015. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17-34.
- GIORGINI M, BERNARDO U, MONTI M M, NAPPO A G, GEBIOLA M, 2010. Rickettsia symbionts cause parthenogenetic reproduction in the parasitoid wasp *Pnigalio soemius* (Hymenoptera: Eulophidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 76(8): 2589-2599.
- GUO C H, PENG X, ZHENG X L, WANG X Y, WANG R R, HUANG Z Y, YANG Z D, 2020. Comparison of bacterial diversity and abundance between sexes of *Leptocybe invasa* Fisher & La Salle (Hymenoptera: Eulophidae) from China. *PeerJ*, 8: e8411
- HAGIMORI T, ABE Y, DATE S, MIURA K, 2006. The first finding of a Rickettsia bacterium associated with parthenogenesis induction among insects. *Current Microbiology*, 52(2): 97-101.
- HUANG Y T, ZHAO L, ZHANG Z T, LIU M M, XUE Z F, MA D Q, SUN X F, SUN Y, ZHOU C M, QIN X R, ZHU Y L, LI W Q, YU H, YU X J, 2017. Detection of a novel rickettsia from *Leptotrombidium scutellare* Mites (Acari: Trombiculidae) from Shandong of China. *Journal of Medical Entomology*, 54(3): 544-549.
- LU M, HULCR J, SUN J H, 2016. The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 487-505.
- MENDEL Z, PROTASOV A, FISHER N, LA SALLE J, 2004. Taxonomy and biology of *Leptocybei nwsa* gen. & sp. n. (Hymenoptera: Eulophidae), an invasive gall inducer on *Eucalyptus*. *Australian Journal of Entomology*, 43(2): 101-113.
- NUGNÈS F, GEBIOLA M, MONTI M M, GUALTIERI L, GIORGINI M, WANG J, BERNARDO U, 2015. Genetic diversity of the invasive gall wasp *Leptocybe invasa* (Hymenoptera: Eulophidae) and of its *Rickettsia* endosymbiont, and associated sex-ratio differences. *PLoS ONE*, 10: e0124660.
- RIBEIRO F R, VITAL C E, JUNIOR N R S, BARROS R A, SILVA D, OLIVEIRA M G A, 2019. Analysis of the diversity of endosymbiotic microorganisms in two spider mite species. *International Journal of Acarology*, 46(1): 1-9.
- TSUCHIDA T, KOGA R, HORIKAWA M, TSUNODA T, MAOKA T, MATSUMOTO S, SIMON J, FUKATSU T, 2010. Symbiotic bacterium modifies aphid body color. *Science*, 330: 1102-1104.
- UDAGEDARA U K S K, INOKA W A, KARUNARATNE P, 2014. Biology, damage and parasitoids of the *Eucalyptus* gall wasp, *Leptocybe invasa* (Hymenoptera: Eulophidae), infesting *Eucalyptus camaldulensis* (Myrtaceae) in Maragamuwa plantation, Sri Lanka. *International Journal of Tropical Insect Science*, 34(3): 179-189.
- VANEGAS-RICO J M, LOMELI-FLORES J R, RODRÍGUEZ-LEYVA E, JIMÉNEZ-QUIROZ E, PUJADE-VILLAR J, 2015. First record of eucalyptus gall wasp *Leptocybe invasa* (Hymenoptera: Eulophidae) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(4): 1095-1098.