2026, 66(10): 4993-5008
CSTR: 32112.14.j.AMS.20260150
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20260150

微生物学报
Acta Microbiologica Sinica
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Research Article 研究报告

草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落组成及多样性分析

贾静静[1]，陈怡[2]，冯青[1]，林珠凤[1]，吉训聪[1*]，黄伟康[1*]

1 海南省农业科学院植物保护研究所，海南省农业科学院农产品质量安全与标准研究中心，海南省植物病虫害防控重点实验室，海南 海口
2 海南大学 热带农林学院，海南 儋州

贾静静, 陈怡, 冯青, 林珠凤, 吉训聪, 黄伟康. 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落组成及多样性分析[J]. 微生物学报, 2026, 66(10): 4993-5008.
JIA Jingjing, CHEN Yi, FENG Qing, LIN Zhufeng, JI Xuncong, HUANG Weikang. Analysis of endogenous bacterial community composition and diversity in *Spodoptera frugiperda* across different developmental stages[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(10): 4993-5008.

摘　要：【目的】探究草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落的物种组成、优势类群及多样性特征，为进一步挖掘草地贪夜蛾体内关键微生物，开发基于共生细菌的草地贪夜蛾绿色防控技术提供科学依据。【方法】利用 PacBio 测序平台对草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌 16S rRNA 基因 V1−V9 区进行高通量测序，分析草地贪夜蛾不同发育阶段细菌群落结构和多样性。【结果】对草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落进行多分类水平注释，共注释得到 35 门 72 纲 189 目 322 科 678 属 1 074 种。在门水平上，假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和芽孢杆菌门(*Bacillota*)为各发育阶段的优势类群；2−6 龄幼虫阶段的优势属为肠球菌属(*Enterococcus*)，蛹期则以普罗威登斯菌属(*Providencia*)为优势属，相对丰度达 78.13%；此外，沙雷氏菌属(*Serratia*)是雌成虫体内菌群的主要优势属，相对丰度达 71.00%，而雄成虫的优势菌属为肠杆菌属(*Enterobacter*)，相对丰度为 39.18%。多样性分析表明，卵期的 Shannon 多样性指数和 Chao1 丰富度指数均为各发育阶段最高，蛹期的菌群多样性与物种丰富度则降至各发育阶段最低水平。功能预测结果显示不同发育阶段细菌群落的功能类别丰度整体相近，其中代谢途径(metabolic pathways)丰度最高。【结论】草地贪夜蛾体内共生细菌群落组成与多样性呈现显著的发育阶段特异性：卵期菌群多样性与丰富度最高，蛹期最低，优势类群随发育阶段动态变化。属水平分析表明，肠球菌属、普罗威登斯菌属、沙雷氏菌属和肠杆菌属为优势类群，为其体内核心优势共生菌，可作为草地贪夜蛾绿色防控的关键靶标微生物。本研究明确了草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌的种类构成及群落差异，为后续探究宿主与

资助项目：海南省农业科学院本级科研项目(HAAS2025KJCX17)；2026年支撑学部基础性科研工作
This work was supported by the Institutional-level Scientific Research Project of Hainan Academy of Agricultural Sciences (HAAS2025KJCX17) and the Support for Basic Scientific Research of the Academic Division (2026).
*Corresponding authors. E-mail: JI Xuncong, jixuncong1008@163.com; HUANG Weikang, huangweikang@hnass.org.cn
Received: 2026-02-24; Accepted: 2026-04-26; Published online: 2026-05-19

共生细菌互作机制及研发绿色防控技术提供了基础数据。

关键词：草地贪夜蛾；发育阶段；高通量测序；细菌群落

Analysis of endogenous bacterial community composition and diversity in *Spodoptera frugiperda* across different developmental stages

JIA Jingjing[1], CHEN Yi[2], FENG Qing[1], LIN Zhufeng[1], JI Xuncong[1*], HUANG Weikang[1*]

1 Hainan Key Laboratory of Plant Pest and Disease Control, Institute of Plant Protection, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Research Center of Quality Safety and Standards for Agro-Products, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Haikou, Hainan, China

2 School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou, Hainan, China

Abstract: [Objective] To investigate the species composition, dominant taxa, and diversity characteristics of bacterial communities within *Spodoptera frugiperda* at different developmental stages, thereby providing a scientific basis for further exploring key microorganisms associated with *S. frugiperda* and developing green control technologies based on symbiotic bacteria. **[Methods]** High-throughput sequencing of the 16S rRNA gene V1−V9 regions of bacteria from *S. frugiperda* at different developmental stages was performed using the PacBio sequencing platform. The structure and diversity of bacterial communities across these stages were systematically analyzed. **[Results]** Bacterial communities within *S. frugiperda* at different developmental stages were annotated at multiple taxonomic levels, resulting in 35 phyla, 72 classes, 189 orders, 322 families, 678 genera, and 1 074 species. At the phylum level, *Pseudomonadota* and *Bacillota* were consistently dominant across all developmental stages. At the genus level, *Enterococcus* was the dominant genus in the 2nd to 6th instar larvae. During the pupal stage, *Providencia* became the dominant genus, with a relative abundance of 78.13%. Additionally, *Serratia* was the dominant genus in female adults, accounting for 71.00% relative abundance, whereas *Enterobacter* was the dominant genus in male adults, with a relative abundance of 39.18%. Diversity analysis revealed that the egg stage exhibited the highest Shannon diversity index and Chao1 richness index among all developmental stages, whereas the pupal stage displayed the lowest levels of both bacterial diversity and species richness. Functional prediction indicated that the abundance of functional categories in bacterial communities was generally consistent across different developmental stages, with metabolic pathways showing the highest abundance. **[Conclusion]** The composition and diversity of bacterial communities in *S. frugiperda* exhibited developmental stage specificity, with the highest bacterial diversity and richness observed in the egg stage and the lowest in the pupal stage. Dominant taxa varied dynamically across developmental stages. At the genus level, *Enterococcus*, *Providencia*, *Serratia*, and *Enterobacter* were the dominant taxa and may serve as key targets for green control strategies. This study

✉ actamicro@im.ac.cn, ☏ 010-64807516

clarifies the species composition and community differences of bacteria in *S. frugiperda* across developmental stages, providing fundamental data for further investigating the mechanisms underlying host-symbiont interactions and developing green control technologies.

Keywords: *Spodoptera frugiperda*; developmental stage; high-throughput sequencing; bacterial community

草地贪夜蛾[*Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)]属鳞翅目(Lepidoptera)夜蛾科(Noctuidae)，是一种迁飞性重大农业入侵害虫，该害虫具有寄主范围广、繁殖力强、迁飞速度快以及对作物危害性强等特点[1]，已对巴西[2]、泰国[3]和中国[4]等多个国家和地区的粮食安全构成严重威胁。2019 年 4 月 30 日海南省首次发现草地贪夜蛾，目前已在全省 18 个市县均有发现[5]。海南作为我国的热带岛屿省份，常年高温高湿的气候条件已成为草地贪夜蛾的周年繁殖区，使其对当地鲜食玉米和南繁育种玉米等作物构成威胁，造成了一定的经济损失[6-7]。

共生细菌对昆虫的生长发育、生理代谢及解毒等过程具有重要调控作用[8]。例如，共生细菌可促进桔小实蝇(*Bactrocera dorsalis*)和柳蓝叶甲(*Plagiodera versicolora*)幼虫的生长发育[9-10]；加速灰飞虱(*Laodelphax striatellus*)卵巢成熟以增强繁殖力[11]；调控西方蜜蜂(*Apis mellifera*)的记忆能力以及提高白纹伊蚊(*Aedes albopictus*)对农药的抗性[12-13]。这些发现揭示了共生菌在宿主生命活动中的关键作用，也为害虫绿色防控提供了资源与新思路。目前昆虫共生细菌的绿色防控研究已从多个方面展开。(1)可利用杀虫活性共生菌开发新型生物菌剂，如土壤不动杆菌(*Acinetobacter soli*)对白背飞虱(*Sogatella furcifera*)的校正死亡率可达 100%[14]。(2)通过干扰功能共生菌削弱害虫抗药性或抑制其发育繁殖，如清除白纹伊蚊肠道中的褪色沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)可显著降低其对溴氰菊酯的抗药性[15]。(3)利用合成生物学技术改造共生菌，使其高效表达杀虫因子或效应蛋白，如改造蚊子肠内沙雷氏菌(*Serratia* sp.)表达抗疟蛋白以阻断病原传播[16]，改造绿针假单胞菌(*Pseudomonas chlororaphis*)产双链 RNA 以增强杀虫效果[17]。

昆虫体内细菌的组成与多样性常受寄主植物、地理种群和发育阶段等多因素的影响。在寄主植物方面，梨小食心虫(*Grapholita molesta*)[18]、木蠹蛾(*Endoclita signifer*)[19]及草地贪夜蛾[20]等昆虫的菌群多样性均表现出差异，但桑天牛(*Apriona germari*)幼虫肠道细菌的丰富度和多样性在不同寄主植物间无显著差异[21]。在地理种群方面，谷蠹(*Rhyzopertha dominica*)[22]、黄脊竹蝗(*Ceracris kiangsu*)[23]等不同地理种群的微生物组成存在明显差异，而环带摇蚊(*Chironomus circumdatus*)不同地理种群的微生物丰富度和多样性相近[24]。昆虫在不同生长发育过程中会丢失、重组或获得新的共生细菌，这种变化在全变态昆虫中最为明显[25]。多数昆虫的细菌种类与丰度常随发育阶段而变化，如大分舌蜂(*Colletes gigas*)[26]、大刀锹甲(*Dorcus hopei*)[27]和凹唇壁蜂(*Osmia excavata*)[28]等在不同发育阶段表现出明显差异。也有学者研究发现巨尾阿丽蝇(*Aldrichina grahami*)肠道细菌群落不受食物和发育阶段影响[29]，表明寄主植物、地理种群和发育阶段对昆虫体内细菌组成与多样性的影响均具有类群特异性。

目前，关于草地贪夜蛾肠道微生物的研究已探讨了寄主植物[30-34]、外源物质[35-37]、气候[38]、地理[39]、发育阶段[40-41]等因素对菌群多样性的影响，并已证实肠道细菌可提升草地贪夜蛾产卵能力[41]和增强对杀虫剂抗药性[42]，表明肠道细菌在宿主适应性中的关键作用。然而，现有研究多聚焦于单一发育阶段或特定地理种群。海南作为草地贪夜蛾的周年繁殖区，独特

的热带气候可能通过影响菌群组成间接调控宿主的生长发育与环境适应，但其体内细菌随发育阶段的演替规律尚不明确。因此，明确这一动态过程对于揭示其周年繁殖机制和筛选防控靶点具有重要意义。此外，三代测序技术由于超长的测序读长，在微生物的分类鉴定和群落多样性的研究中较二代测序技术更具有优势[43]。基于此，本研究利用三代高通量测序技术对草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌的16S rRNA基因进行全长测序，系统分析海南五指山地区草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌的物种组成、多样性及动态变化规律，旨在阐明其细菌群落与发育阶段的关联性，为开发基于共生菌的草地贪夜蛾绿色防控技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究供试的草地贪夜蛾于2021年7月采自中国海南省五指山市毛阳镇毛栈村玉米田(18°56′36.79″N, 109°30′45.01″E)。采集的虫源置于智能人工气候室内(型号：SAFE-RGQHS-2)，以新鲜玉米叶片(品种：‘美玉甜007’)连续饲养至F3代后用于试验。成虫饲养期间每日补充10%蜂蜜水作为营养补充剂。饲养条件设定：温度为(26±1) ℃、相对湿度为(70±10)%、光周期为12 h光:12 h暗(12L:12D)。

1.2 草地贪夜蛾不同发育阶段样品收集

草地贪夜蛾为全变态发育昆虫，其生活史涵盖卵(E)、幼虫期(1龄幼虫L1、2龄幼虫L2、3龄幼虫L3、4龄幼虫L4、5龄幼虫L5、6龄幼虫L6)、蛹期(P)及成虫期(雌虫F、雄虫M)。不同发育阶段虫期分别在超净工作台下用75%的乙醇表面消毒3 min，再用PBS缓冲液(pH 7.2−7.4)清洗3次，每次1 min，处理后的样品立即置于液氮中速冻，速冻完成后转移至−80 ℃超低温冰箱中保存。取样阶段与取样数量见图1，每处理重复3次。

1.3 DNA提取与PCR扩增

采用TGuide S96磁珠法DNA试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]提取各发育阶段样品的总DNA，加入1×dsDNA HS Working Solution后使用酶标仪对DNA进行浓度检测，根据浓度及扩增区域，在百灵1000自动化系统中，使用Arhat 384 PCR仪[莫纳(苏州)生物科技有限公司]完成扩增检测。使用引物27F (16S-F) (5′-AGRGTTTGATYNTGGCTCAG-3′)和1492R (16S-R) (5′-TASGGHTACCTTGTTASGACTT-3′)扩增16S rRNA基因的V1－V9区[44]。PCR反应体系(20.00 μL)：DNA模板2.00 μL，无酶纯水NFW 6.50 μL，KOD ONE MM (2×) 10.00 μL，上、下游引物(10 μmol/L)各0.75 μL。PCR反应条件：95 ℃预变性2 min；98 ℃变性10 s，55 ℃退火30 s，72 ℃延伸1.5 min，共22个循环；72 ℃终延伸2 min。扩增后PCR产物使用1.8%的琼脂糖进行电泳检测。使用SMRTBbell Prep Kit (3.0) (Pacific Biosciences公司)对混合PCR产物进行文库构建，采用琼脂糖凝胶电泳进行片段检测及目标区域文库定量，然后依次完成损伤修复、末端修复及连接接头，反应过程在PCR仪器上完成；产物经AMPure PB磁珠纯化回收后获得上机文库，采用Qubit荧光定量仪检测文库浓度，判定是否满足上机测序标准。对合格文库采用Revio Polymerase Kit (Pacific Biosciences公司)进行上机前的引物与聚合酶结合反应，反应产物经Cleanup Beads纯化后，置于PacBio测序平台完成高通量测序。本研究的PCR反应、文库构建及测序工作由北京百迈客生物科技有限公司完成。

1.4 数据分析

使用Lima软件(v1.7.0)根据barcode对环状一致性序列(circular consensus sequence, CCS)进行识别，获得Raw-CCS序列数据[45]。随后，利用Cutadapt软件(v1.9.1)识别并切除两端的引物序列，并进行长度过滤，获得Clean CCS序

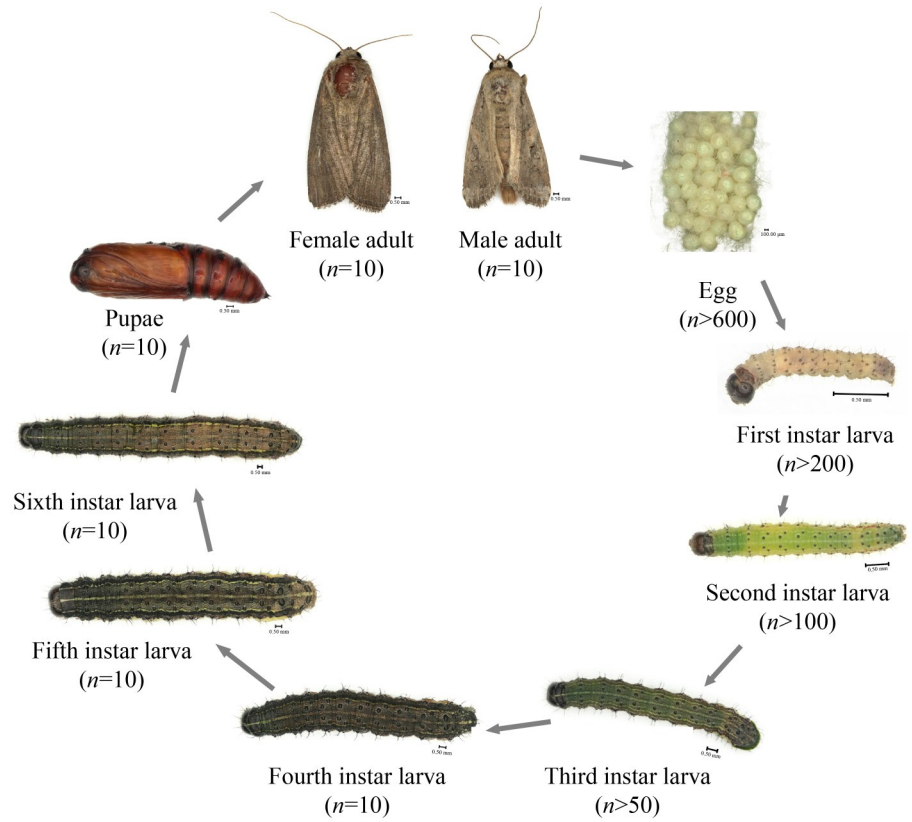


图1 草地贪夜蛾不同发育阶段及取样数量

Figure 1 Different developmental stages and sample sizes of *Spodoptera frugiperda*.

列[46]。为去除测序过程中可能产生的嵌合体，使用 UCHIME 软件(v4.2)进行鉴定与剔除[47]，最终得到用于下游分析的高质量有效序列。采用 Usearch 软件(v10.0)[48]在 97% 的相似性阈值下对有效序列进行聚类，生成操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)。以 SILVA 138 为参考数据库，采用 QIIME 2 (v2020.6)中的朴素贝叶斯分类器(置信度阈值 0.7)对特征序列进行分类学注释，得到每个特征对应的门、纲、目、科、属、种水平上的物种分类信息，进而统计各样品在各分类水平上的群落组成[49]。在 OTU 水平，使用 QIIME 2 软件[50]评估样品的 Shannon、Chao1 等 α 多样性指数，采用单因素方差分析比较不同发育阶段间的多样性指数差异。基于 Binary Jaccard 算法进行主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)[51]和非度量多维尺度分析(non-metric multi-dimensional scaling, NMDS)[52]，采用相似性分析检验组间差异的统计学显著性。使用 PICRUSt2 软件对微生物群落进行潜在功能预测，功能注释参考 KEGG 数据库(https://www.kegg.jp/)。通过 16S rRNA 基因特征序列与 IMG 微生物基因组数据库(https://img.jgi.doe.gov/)参考序列进行比对及构建系统发育树，匹配最近缘参考物种并预测群落功能基因组成，最终在 KEGG 通路层级 2 和层级 3 水平完成功能丰度统计分析[53]。以上生物学信息分析均在百迈客云平台(https://international.biocloud.net)上完成。其中，不同发育阶段的各分类级别注释物种数、Shannon 指数、Chao1 指数均采用 SPSS 27.0 软件进行统计分析，并利用 GraphPad Prism (v10.6.1)制图。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾不同发育阶段细菌测序数据

对草地贪夜蛾各发育阶段样本的16S rRNA基因进行高通量测序，共获得原始序列387 838条。经过滤、去嵌合体质控处理后，获得有效序列38 366条，各样本有效序列数介于8 304–14 858条之间，平均序列长度为1 459 bp，所有样本的测序覆盖度均超过96.95%，表明测序可覆盖草地贪夜蛾不同发育阶段体内的绝大多数细菌类群。

2.2 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌组成分析

草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌在不同分类水平下共注释得到35门72纲189目322科678属1 074种。其体内细菌的注释物种数量随发育阶段呈现波动变化趋势，其中卵期与5龄幼虫期在各分类水平下的注释物种数量均高于其他发育阶段，而蛹期在各分类水平下的注释物种数量最低(表1)。

草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落的门水平优势类群为假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和芽孢杆菌门(*Bacillota*)。其中，假单胞菌门相对丰度在卵(37.98%)和1龄幼虫(43.47%)阶段较高，为主要优势门；2–6龄幼虫阶段以芽孢杆菌门为绝对优势类群，其相对丰度均超50.00%；假单胞菌门则在蛹(78.52%)、雌成虫(91.44%)及雄成虫(76.87%)阶段大幅回升并维持高丰度水平(图2A)。进一步分析属水平菌群组成发现，卵及幼虫阶段的菌群组成具有较高的多样性，肠球菌属(*Enterococcus*)为2–6龄幼虫的主要优势属；蛹期普罗威登斯属(*Providencia*)的相对丰度显著提升至78.13%，成为该阶段的绝对优势属。成虫阶段则表现出明显的性别特异性，沙雷氏菌属(*Serratia*)为雌成虫体内菌群的主要优势属，而肠杆菌属(*Enterobacter*)为雄成虫的优势属(图2B)。种水平上菌群多样性变化趋势与属水平相似，呈现明显的发育阶段特异性，卵及低龄幼虫阶段菌群多样性较高，从高龄幼虫到成虫阶段，菌群组成逐渐向少数优势类群富集，蛹期与成虫期的优势菌种呈现出明显的发育阶段和性别特异性(图2C)。

表1 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌各分类级别注释数量

Table 1 Number of annotated bacterial taxa at different taxonomic levels across different developmental stages of *Spodoptera frugiperda*

Sample	Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species
E	21.33±3.18a	38.00±8.50a	91.00±21.39a	145.67±30.93a	238.33±59.47a	323.67±78.86ab
L1	16.67±1.86abc	25.33±3.71abc	57.67±8.51bc	98.67±16.89abc	155.67±31.39bc	211.67±45.09bc
L2	7.67±0.88ef	10.00±1.00de	17.67±2.02d	29.33±0.88e	34.33±0.88e	43.33±0.33de
L3	7.00±0.00ef	10.00±0.57de	20.67±1.76d	34.00±4.58e	43.67±7.17e	56.00±11.16de
L4	7.00±1.54ef	9.67±1.33de	18.67±1.76d	31.00±2.52e	36.00±2.52e	53.33±4.33de
L5	20.00±2.65ab	32.67±7.06ab	76.33±16.25ab	135.67±30.20ab	246.67±49.94a	336.00±68.46a
L6	9.33±1.33def	13.00±1.53cde	27.00±2.65cd	43.33±0.88de	63.00±1.73de	79.33±4.05de
P	4.33±0.33f	5.67±0.67e	13.00±1.00d	19.67±2.73e	25.33±5.33e	27.33±5.84e
F	15.00±2.65bcd	22.33±4.34bcd	51.67±9.91bc	88.33±18.48bcd	136.33±33.55cd	170.67±44.18cd
M	12.00±2.08cde	15.33±2.84cde	36.33±4.37cd	64.67±2.85cde	90.33±4.70de	112.33±4.41cde
Total	35	72	189	322	678	1 074

Values are mean±SE. Values in the same column followed by different lowercase letters indicate significant differences in the number of annotated species (P<0.05, Duncan's new multiple range test).

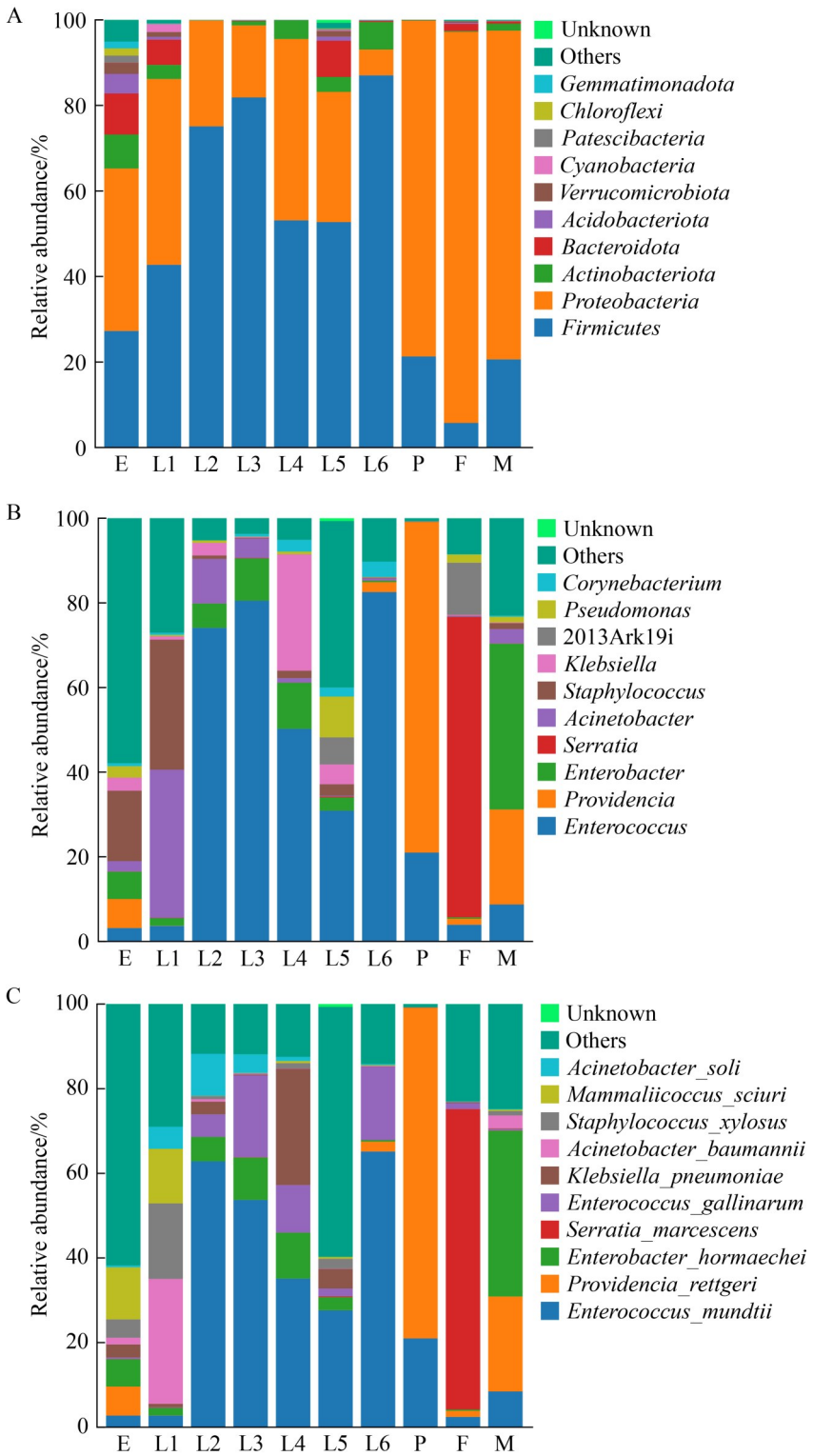


图2　草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落在不同分类水平的相对丰度

Figure 2　Relative abundance of bacterial communities in *Spodoptera frugiperda* at different taxonomic levels across developmental stages. A: Phylum level; B: Genus level; C: Species level.

如图 3 所示，草地贪夜蛾不同发育阶段共有的细菌类群为 5 门 11 属 12 种；在门、属、种 3 个分类水平下，卵期的特有细菌类群数量均为各发育阶段中最高，而蛹期的特有细菌类群数量最少。

2.3 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌 α 多样性分析

草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌的 Shannon 多样性指数与 Chao1 物种丰富度指数存在差异(图 4)。卵期的 Shannon 指数与 Chao1 指数均为各发育阶段中最高，表明该阶段是其菌群多样性与物种丰富度最高的时期。幼虫阶段内，5 龄幼虫的 Shannon 指数显著高于其余幼虫龄期(P<0.05)，其 Chao1 指数与 1 龄幼虫无显著差异(P>0.05)，而与其余幼虫龄期均存在显著差异(P<0.05)。蛹期的菌群多样性与物种丰富度均下降至各发育阶段中的最低水平；成虫阶段的 Shannon 指数与 Chao1 指数较蛹期虽有回升，但其整体菌群 α 多样性仍处于较低水平。

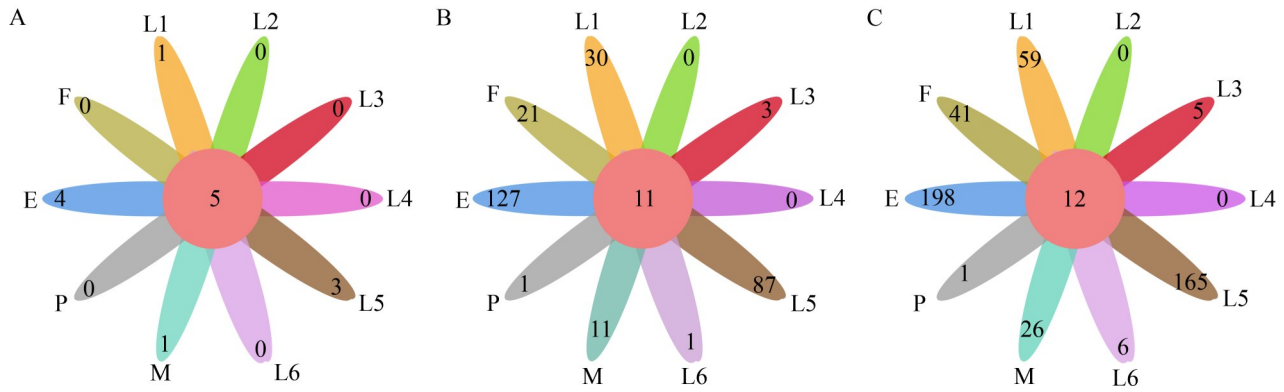


图3 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落在不同分类水平的Venn图

Figure 3 Venn diagram of bacterial communities in *Spodoptera frugiperda* at different taxonomic levels across developmental stages. A: Phylum level; B: Genus level; C: Species level.

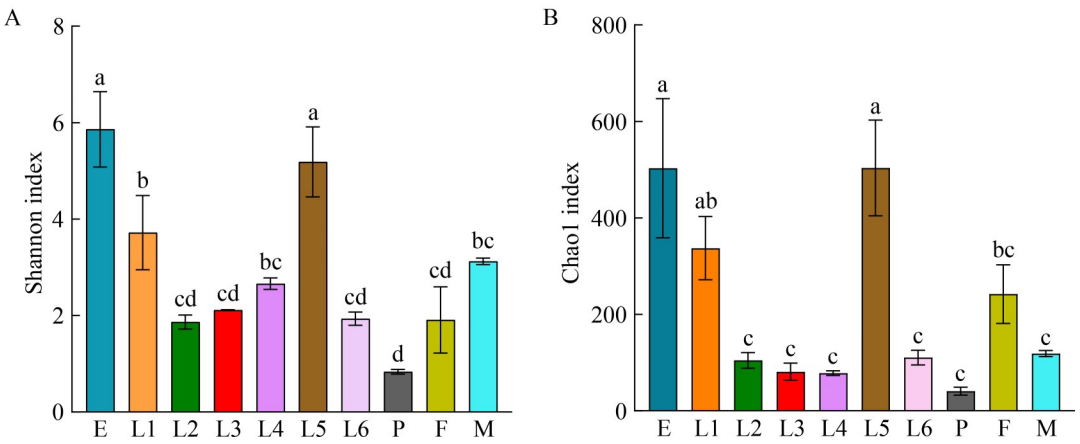


图4 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌在OTU水平的α多样性

Figure 4 Alpha diversity of bacterial communities in *Spodoptera frugiperda* at the OTU level across different developmental stages. A: Shannon index; B: Chao1 index. Values are mean±SE. Different lowercase letters above the bars indicate significant differences (P<0.05, Duncan's new multiple range test).

2.4 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌β多样性分析

PCoA分析结果表明，草地贪夜蛾不同发育阶段的体内细菌群落结构存在极显著差异[analysis of similarities (ANOSIM): R=0.767, P=0.001]；从聚群特征来看，卵与1龄幼虫的菌群结构聚群距离较近；除5龄幼虫外，其余幼虫龄期的菌群结构聚群相对集中，蛹期与雄成虫的菌群结构表现出较近的聚群特征(图5A)。NMDS分析的Stress值小于0.2，表明分析具有较高可靠性，聚群趋势与PCoA结果较一致，进一步验证了草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落结构存在极显著差异(图5B)。

2.5 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌组成差异分析

基于LEfSe (linear discriminant analysis effect size)构建的系统发育分支图(图6)，揭示了草地贪夜蛾不同发育阶段体内菌群主要生物标志物的演替规律。在属分类水平上，卵期以谷氨酸杆菌属(*Glutamicibacter*)、黄土杆菌属(*Flavisolibacter*)和链球菌属(*Streptococcus*)为生物标志物。幼虫期菌群组成随龄期呈现明显的动态变化，其中1龄幼虫富集葡萄球菌属(*Staphylococcus*)；2龄幼虫以泛菌属(*Pantoea*)为生物标志物；而3龄幼虫无显著属级差异类群；4龄幼虫转变为克雷伯氏菌属(*Klebsiella*)；5龄幼虫以拟杆菌属(*Bacteroides*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)为生物标志物；6龄幼虫则以棒状杆菌属(*Corynebacterium*)、未培养类群ZOR0006及肠球菌属(*Enterococcus*)为生物标志物。蛹期生物标志物为普罗威登斯菌属(*Providencia*)；成虫期菌群呈显著性别二态性，雌虫富集发光杆菌属(*Photobacterium*)和沙雷氏菌属(*Serratia*)，雄虫以类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)为生物标志物。

2.6 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌功能预测

通过PICRUSt2对草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落的功能进行预测，并结合KEGG数据库进行基因功能注释。结果显示，在KEGG二级功能层级丰度排名前10的功能类别中，全局与概览图(global and overview maps)的丰度最高；碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、

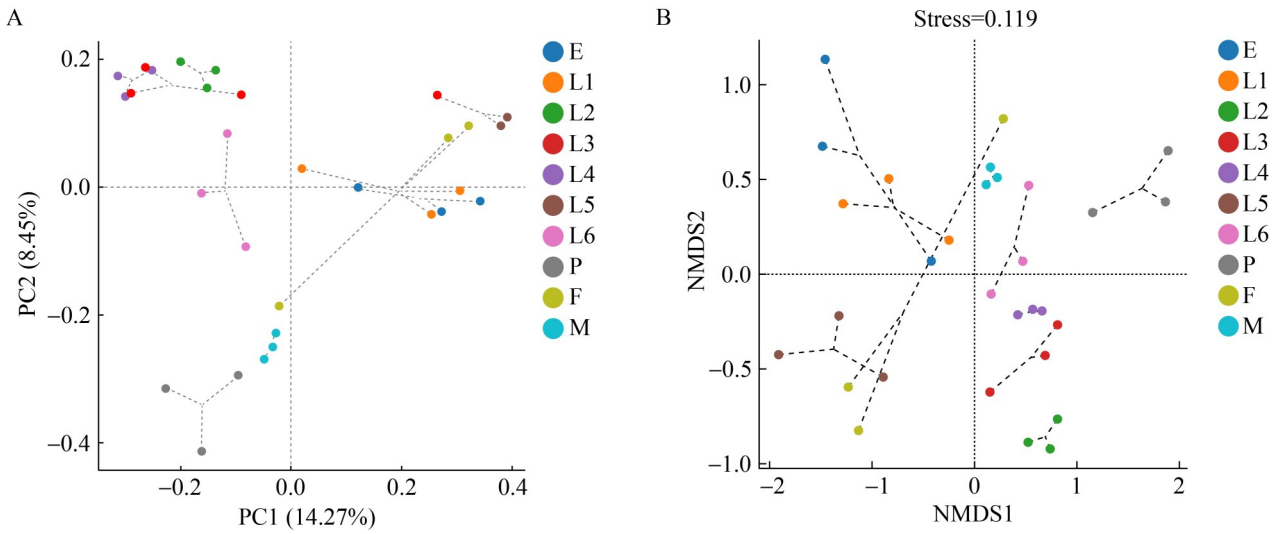


图5 草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌β多样性分析

Figure 5 Beta diversity analysis of bacteria in *Spodoptera frugiperda* across different developmental stages. A: PCoA plot; B: NMDS plot.

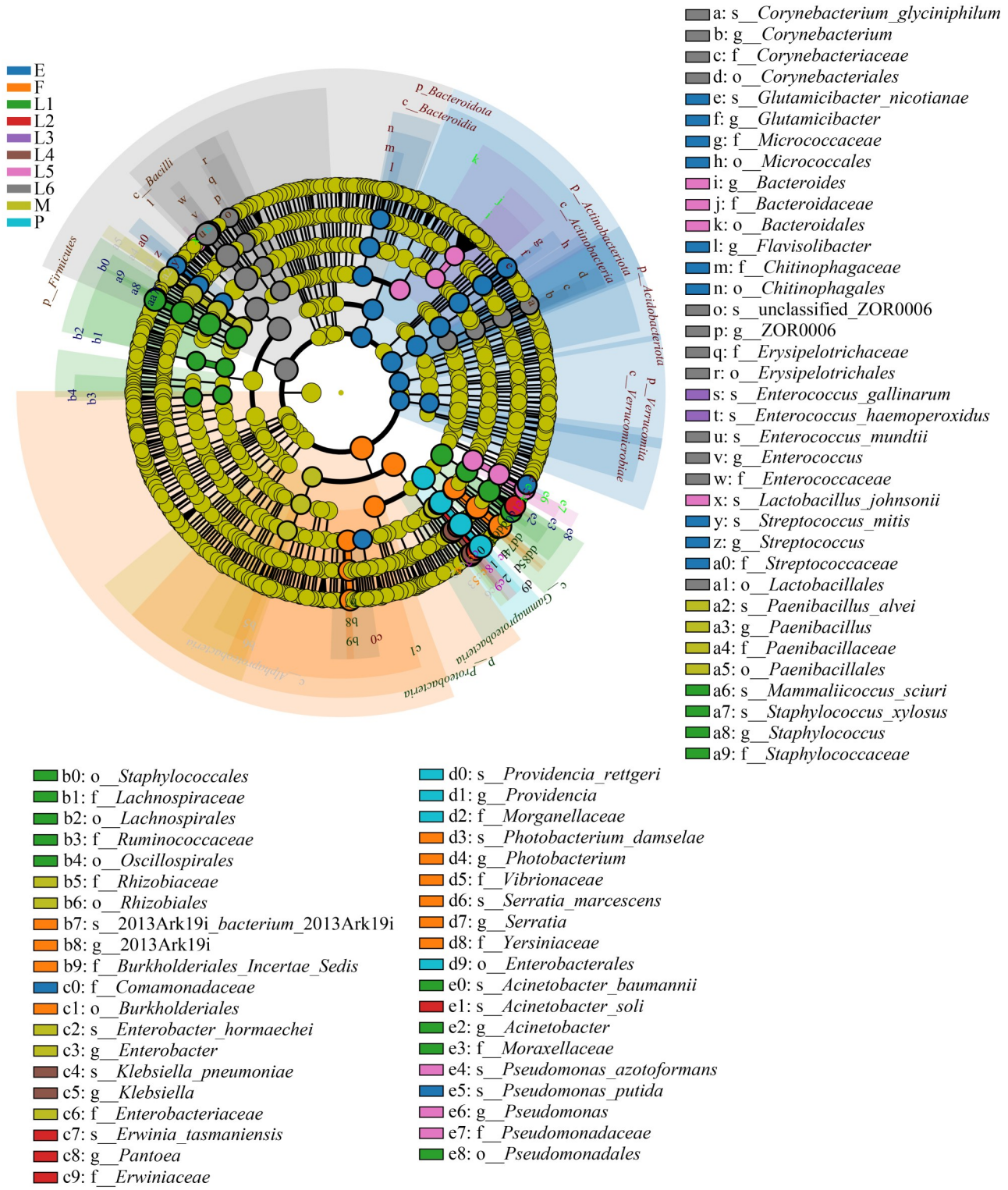


图6　草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落LEfSe分析(LDA>4)

Figure 6　LEfSe analysis of bacterial communities in *Spodoptera frugiperda* at different developmental stages (LDA>4).

氨基酸代谢(amino acid metabolism)等代谢功能以及膜转运(membrane transport)、信号转导(signal transduction)等调控功能在各发育阶段稳定存在(图 7A)。在 KEGG 三级功能层级中，代谢类功能占据主导，其中代谢途径(metabolic pathways)、多样环境中的微生物代谢(microbial metabolism in diverse environments)、ABC 转运蛋白(ABC transporters)等基础功能在各阶段持续存在(图 7B)，上述功能预测结果表明草地贪夜蛾不同发育阶段的细菌功能谱具有高度保守性。

3 讨论

草地贪夜蛾不同发育阶段门水平的优势菌群主要为假单胞菌门和芽孢杆菌门，其中 6 龄幼虫以芽孢杆菌门为主，而蛹、雌雄成虫体内则以假单胞菌门为主要类群。该结果与前人研究一致[40-41,54-55]。此外，取食不同寄主植物的草地贪夜蛾肠道微生物中假单胞菌门和芽孢杆菌门同样为优势菌门[32,56]，表明这两类菌群可能参与草地贪夜蛾生长发育、营养代谢等基础生理过程，是其体内微生物群落的主要功能类群。在属水平上，本研究发现肠球菌属是 2−6 龄草

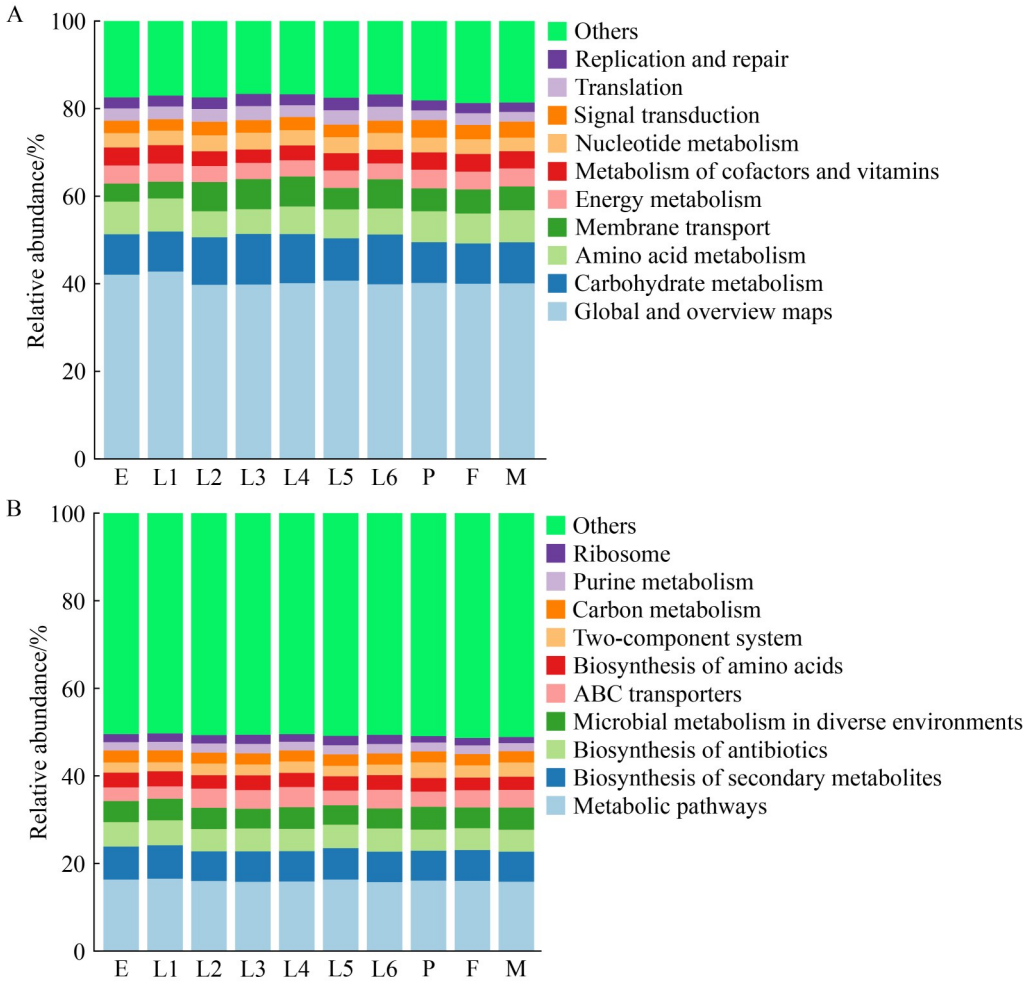


图7 基于PICRUSt2的草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落功能预测

Figure 7 Functional prediction of bacterial communities in *Spodoptera frugiperda* across different developmental stages based on PICRUSt2. A: Second functional level; B: Third functional level.

地贪夜蛾幼虫体内的优势菌属，与已有研究报道一致[40,54]，且该菌属在取食不同寄主植物的5龄幼虫中同样是优势菌属[33]，表明其在草地贪夜蛾幼虫期菌群中稳定性高，不受幼虫发育龄期和寄主类型的影响，推测其可能在幼虫生理过程中发挥重要功能，可作为幼虫期菌群调控的关键靶点。同时，本研究还发现，雌成虫以沙雷氏菌属为优势菌属，而雄成虫则以肠杆菌属为主。其中，雄成虫结果与Fu等[55]的研究结果一致。类似地，斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)雌雄成虫的微生物群结构同样存在显著差异[57]。然而，本研究中雌成虫的菌群结果与已有报道中草地贪夜蛾雌雄成虫肠道菌群无显著性别差异的结论不同[40,55]。推测其差异主要源于两方面：一方面，前人研究的对象为肠道细菌，而本研究分析的是整个虫体的细菌群落，除肠道外，体腔、生殖器官等组织中的共生细菌可能因雌雄成虫生理功能差异表现出不同的特征；另一方面，地理种群的差异也可能导致菌群组成的差异，进而改变性别特异性的表现程度。本研究丰富了对草地贪夜蛾菌群性别分化特征的认知，为后续揭示菌群与成虫繁殖、性别决定等关键生理功能的关联性提供了新的研究视角。

草地贪夜蛾不同发育阶段的体内共生细菌群落呈现明显的优势物种演替特征。卵期优势物种为松鼠哺乳动物球菌(*Mammaliicoccus sciuri*)，该菌在1龄幼虫体内仍维持较高丰度。该菌可促进宿主对植物蛋白的吸收利用，并抑制病原真菌孢子萌发，提升幼虫的抗病能力[58-59]，推测该菌可能通过营养供给与抗病防御双重作用保障草地贪夜蛾卵的孵化及1龄幼虫的存活。1龄幼虫阶段，鲍氏不动杆菌(*Acinetobacter baumannii*)成为优势物种，而蒙氏肠球菌(*Enterococcus mundtii*)是2−6龄幼虫的优势物种，该菌广泛分布于鳞翅目昆虫中，其通过促进取食、增强消化酶活性维持肠道稳态以促进发育[60-61]，这可能是其维持优势地位的关键。成虫期菌群呈现明显的性别二型性特征。雌成虫的优势菌为褪色沙雷氏菌，该菌可能参与宿主繁殖，兼具保护宿主、增强环境适应性[62-64]与致病性双重功能[65-66]；雄成虫的优势菌为霍氏肠杆菌(*Enterobacter hormaechei*)，可促进宿主生长发育[67]，也具有致病性[68]。二者均呈现共生与致病的双重角色，但其功能调控机制及二者间的功能差异仍有待进一步研究。

草地贪夜蛾菌群多样性与物种丰富度随发育阶段呈现动态变化，其中卵期的Shannon指数与Chao1指数均达到各发育阶段的峰值，与Fu等[55]和Li等[40]的研究结果一致，表明卵期高菌群多样性可能是草地贪夜蛾早期发育阶段的共有生物学特征。这一现象可能与卵期微生物来源构成相关，卵期菌群可通过母体垂直传播获得[69]，此外，草地贪夜蛾卵块表面覆盖有鳞毛，卵壳微结构复杂，即便经体表消毒处理仍可能残留或沾染环境中的微生物，难以彻底清除。蛹期的菌群多样性与物种丰富度则降至最低水平。同样在斜纹夜蛾研究中卵块的菌群多样性最高，蛹期最低[57]。草地贪夜蛾5龄幼虫菌群与其余幼虫阶段相比菌群多样性与丰富度剧增，这可能是因为草地贪夜蛾从5龄开始进入暴食期，取食量大幅度增加[54]，导致随食物摄入的细菌总量与种类大幅上升；同时，快速生长伴随的肠道环境可能发生的变化也为多种微生物提供了适宜的定殖条件，从而导致菌群丰富度明显升高。然而，不同研究关于草地贪夜蛾菌群多样性的动态变化存在差异。Chu等[41]发现，卵期与1−2龄幼虫的菌群多样性与物种丰富度最低，新羽化成虫最高，与本研究卵期多样性最高相反。从菌群聚群特征来看，本研究中卵与低龄幼虫(L1)的菌群结构聚群距离较近，这与Chu等[41]报道的结论一致。Li等[40]的研究发现雌、雄成虫的细菌群落更接近早期幼虫阶段。这些研究差异可能与样本取样来源、饲养条件、测序技术方法等相关。

本研究通过PICRUSt2对草地贪夜蛾不同发

育阶段体内菌群功能进行预测，结果显示，其体内菌群在 KEGG Level 2 功能水平以全局与概览图(global and overview maps)的丰度最高；在 KEGG Level 3 功能水平上，代谢途径(metabolic pathways)和次生代谢物的生物合成(biosynthesis of secondary metabolites)为优势功能类别。该结果与针对不同食料条件下草地贪夜蛾肠道菌群的功能预测结果基本一致[70]。由于 PICRUSt2 功能预测的准确性受参考数据库完整性、注释精度以及序列匹配程度等因素影响，可能存在一定的预测偏差与注释局限。相关功能仍需通过宏基因组等技术进一步验证。已有研究显示，无论采用 16S rRNA 基因还是宏基因组测序，也无论寄主植物种类如何变化，草地贪夜蛾肠道菌群中碳水化合物代谢功能均呈现较高丰度[33,56]。综合上述结果推测，尽管草地贪夜蛾体内及肠道共生细菌的群落物种组成会随发育阶段、地理分布、寄主植物及环境胁迫等因素发生变化，但其核心代谢功能相对稳定，这可能是其适应多种寄主植物和抵御外界环境胁迫的重要微生态策略之一。

4 结论

本研究分析了海南五指山地区草地贪夜蛾不同发育阶段体内细菌群落组成特征。菌群 α 多样性以卵期最高、蛹期最低。在门水平上，假单胞菌门和芽孢杆菌门为主要优势菌门，在不同发育阶段中具有较高的保守性。在属水平上，肠球菌属是 2−6 龄幼虫的稳定优势菌属，而成虫期菌群呈现显著的性别二态性(雌成虫以沙雷氏菌属为优势，雄成虫以肠杆菌属为优势)。此外，普罗威登斯菌属为蛹期的优势类群，上述优势菌属可考虑作为绿色防控的关键靶标。尽管物种组成随发育阶段动态变化，但以碳水化合物代谢为代表的核心代谢功能始终保持高度稳定。本研究揭示了草地贪夜蛾不同发育阶段优势菌群的组成特征与演替规律，为其绿色防控提供了理论依据。

作者贡献声明

贾静静：试验设计、数据分析及文章撰写；陈怡：协助试验操作与图表绘制；冯青：试验样品采集；林珠凤：论文审查与编辑；吉训聪：项目统筹管理及资源支持；黄伟康：文章指导与修改。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

[1] Tay WT, Meagher RL Jr, Czepak C, Groot AT. *Spodoptera frugiperda*: ecology, evolution, and management options of an invasive species[J]. Annual Review of Entomology, 2023, 68: 299-317.

[2] De Marco Salvadori J, Defferrari MS, Ligabue-Braun R, Yamazaki Lau E, Salvadori JR, Carlini CR. Characterization of entomopathogenic nematodes and symbiotic bacteria active against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and contribution of bacterial urease to the insecticidal effect[J]. Biological Control, 2012, 63(3): 253-263.

[3] Kusano E, Kong T, Phimphachanhvongsod VV, Kobori Y. Fall armyworm outbreak in mainland Southeast Asia: spatial mapping and impact on regional maize production[J]. CABI Agriculture and Bioscience, 2025: 30.

[4] 范泽正 . 草地贪夜蛾入侵对中国西南边境地区玉米害虫发生与防治的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2022.
Fan ZZ. Influence of *Spodoptera frugiperda* infestation on the occurrence and control of maize pests in the southwestern border region of China[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2022 (in Chinese).

[5] 王翔, 王利民 . 草地贪夜蛾对我国农业生产潜在影响程度的分析[J]. 中国农业资源与区划, 2021, 42(4): 229-236.
Wang X, Wang LM. Analysis on the potential effect of *Spodoptera frugiperda* on agricultural production in China[J]. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 2021, 42(4): 229-236 (in Chinese).

[6] 卢辉, 唐继洪, 吕宝乾, 何杏, 苏豪 . 海南冬季玉米种植区草地贪夜蛾种群动态调查[J]. 热带作物学报, 2021, 42(6): 1764-1769.
Lu H, Tang JH, Lv BQ, He X, Su H. Investigation on the population dynamics of *Spodoptera frugiperda* in winter corn planting areas of Hainan[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(6): 1764-1769 (in Chinese).

[7] 马光昌, 唐超, 龚治, 金涛, 温海波 . 入侵海南 18 个市县草地贪夜蛾的遗传分析与分子鉴定[J]. 生物安全学报(中英文), 2025, 34(4): 324-330, 376.
Ma GC, Tang C, Gong Z, Jin T, Wen HB. Genetic analysis and molecular identification of *Spodoptera frugiperda* invading into eighteen counties in Hainan[J].

Journal of Biosafety, 2025, 34(4): 324-330, 376 (in Chinese).
[8] Kaltenpoth M, Flórez LV, Vigneron A, Dirksen P, Engl T. Origin and function of beneficial bacterial symbioses in insects[J]. Nature Reviews Microbiology, 2025, 23(9): 551-567.
[9] 蔡朝辉. 橘小实蝇肠道微生物对其生长发育及辐射源损伤修复的功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
Cai ZH. The effects of gut microbiota on the growth and the repair of irradiated damage in *Bactrocera dorsalis*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020 (in Chinese).
[10] Ma MQ, Luo J, Chen XT, Li C, Li SQ, Sun JH, Xu LT. Gut bacteria facilitate leaf beetles in adapting to dietary specialization by enhancing larval fitness[J]. npj Biofilms and Microbiomes, 2024, 10: 110.
[11] Niu YD, Fan QH, Wang ZH, Wang MK, Zhao DS, Wang MR, Wu BX, Hong XY, Bing XL. *Wolbachia* enhances ovarian development in the rice planthopper *Laodelphax striatellus* through elevated energy production[J]. Nature Communications, 2026, 17: 931.
[12] Feng WJ, Zhang L, Li J, Dai PL, Zhao DY, Lyon DC, An T, Zhao HY, Ge Y, Liu YJ. Gut microbiota modulates aversive learning and memory of honeybees (*Apis mellifera*)[J]. Nature Communications, 2025, 16: 11196.
[13] Sun YB, Huang QY, Zhou YF, Zhou GF, Xu JB, Zhong SF, He TY, Jiang Y, Liu SH, Zhong DB, Lu G, Li TT, Li YJ. *Aedes albopictus* gut symbiotic bacterium *Bacillus cereus* improves its deltamethrin resistance[J]. Parasites & Vectors, 2026, 19: 72.
[14] 李咏祺, 丁文兵, 贺华良, 高俏, 高宏帅, 李有志, 邱林. 白背飞虱致病细菌*Acinetobacter soli*的分离鉴定及其杀虫活性测定[J]. 环境昆虫学报, 2025, 47(4): 1298-1306.
Li YQ, Ding WB, He HL, Gao Q, Gao HS, Li YZ, Qiu L. Isolation, identification and insecticidal activity determination of a pathogenic bacterium *Acinetobacter soli* from *Sogatella furcifera*[J]. Journal of Environmental Entomology, 2025, 47(4): 1298-1306 (in Chinese).
[15] Deng SJ, Tu L, Li L, Hu JP, Li JL, Tang JX, Zhang MC, Zhu GD, Cao J. A symbiotic bacterium regulates the detoxification metabolism of deltamethrin in *Aedes albopictus*[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2025, 212: 106445.
[16] Wang SB, Dos-Santos ALA, Huang W, Liu KC, Ali Oshaghi M, Wei G, Agre P, Jacobs-Lorena M. Driving mosquito refractoriness to *Plasmodium falciparum* with engineered symbiotic bacteria[J]. Science, 2017, 357(6358): 1399-1402.
[17] Xie MM, Wang QH, Zhou NX, Yu SS, Zhang GM, Yang S, Zhang J. Engineering a novel entomopathogenic strain *Pseudomonas chlororaphis* for efficient production of double-stranded RNAs and pest control[J]. Pest Management Science, 2025, 81(6): 3263-3272.
[18] Yuan XQ, Zhang X, Liu XY, Dong YL, Yan ZZ, Lv DB, Wang P, Li YP. Comparison of gut bacterial communities of *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) reared on different host plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(13): 6843.
[19] Lu JT, Su XY, Yang ZD, Hu P. The correlation between the gut microbiota of *Endoclita signifer* (Lepidoptera, Hepialidae) larvae and their host preferences[J]. Insects, 2023, 14(12): 919.
[20] Wu LH, Hu CX, Liu TX. Metagenomic profiling of gut microbiota in Fall Armyworm (*Spodoptera frugiperda*) larvae fed on different host plants[J]. BMC Microbiology, 2024, 24: 337.
[21] Zhang J, Wang HL, Su XY, Wang XF, Yang M, Bai JW, Zeng JY, Li HP. Similar gut bacteria composition in *Apriona germari* on two preferred host plants[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2022, 110(3): e21899.
[22] 陈彤彤. 谷蠹体内微生物多样性及胞内共生菌对其生长发育影响研究[D]. 郑州: 河南工业大学, 2023.
Chen TT. Differences in microbial diversity and the effects of intracellular symbiont on the growth of *Rhyzopertha dominica*[D]. Zhengzhou: Henan University of Technology, 2023 (in Chinese).
[23] 杨丽君, 李红卫, 李向永, 谌爱东, 于艳雪. 黄脊竹蝗种群肠道微生物的多样性分析[J]. 环境昆虫学报, 2023, 45(4): 952-964.
Yang LJ, Li HW, Li XY, Chen AD, Yu YX. Diversity analysis of gut microbes of yellow spined bamboo locust *Ceracris kiangsu* Tsai[J]. Journal of Environmental Entomology, 2023, 45(4): 952-964 (in Chinese).
[24] Laviad-Shitrit S, Sela R, Sharaby Y, Thorat L, Nath BB, Halpern M. Comparative microbiota composition across developmental stages of natural and laboratory-reared *Chironomus circumdatus* populations from India[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 746830.
[25] Wang XY, Huangfu NB, Chen LL, Zhang KX, Li DY, Gao XK, Li BB, Wang L, Zhu XZ, Ji JC, Luo JY, Cui JJ. Effects of developmental stages, sex difference, and diet types of the host marmalade hoverfly (*Episyrphus balteatus*) on symbiotic bacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1433909.
[26] 寇若玫, 李月, 窦飞越, 周泽扬, 黄敦元. 大分舌蜂不同龄期幼虫及滞育预蛹肠道细菌群落多样性及其差异[J]. 昆虫学报, 2021, 64(6): 682-693.
Kou RM, Li Y, Dou FY, Zhou ZY, Huang DY. Diversity and differences of gut bacterial communities in different instar larvae and diapause prepupae of *Colletes gigas* (Hymenoptera: Colletidae)[J]. Acta Entomologica Sinica, 2021, 64(6): 682-693 (in Chinese).
[27] 宾小艳. 人工饲育条件下大刀锹甲不同发育阶段肠道微生物群落结构研究[D]. 合肥: 安徽大学, 2024.
Bin XY. Community structure of gut microbiota across developmental stages of *Dorcus hopei* under artificial rearing condition[D]. Hefei: Anhui University, 2024 (in Chinese).
[28] Wang GZ, Wang GP, Ma YX, Lv ZY, You YW, Ma PT, Yu Y. Composition and diversity of gut bacterial community in different life stages of *Osmia excavata* alfken (Hymenoptera: Megachilidae)[J]. Microorganisms, 2024, 12(8): 1709.
[29] Li Z, Yue C, Ma N, Yan GJ. Effects of diet on the gut bacterial community of *Aldrichina grahami* (Diptera: Calliphoridae) across developmental stages[J]. Insects, 2024, 15(3): 181.

[30] Wang YP, Liu X, Yi CY, Chen XY, Liu CH, Zhang CC, Chen QD, Chen S, Liu HL, Pu DQ. The adaptive evolution in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) revealed by the diversity of larval gut bacteria[J]. Genes, 2023, 14(2): 321.

[31] Han SP, Zhou YY, Wang D, Qin QJ, Song P, He YZ. Effect of different host plants on the diversity of gut bacterial communities of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797)[J]. Insects, 2023, 14(3): 264.

[32] 王军. 不同寄主对草地贪夜蛾生长发育及肠道微生物多样性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2025.
Wang J. Effects of different host plants on the growth and gut microbial diversity of *Spodoptera frugiperda*[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2025 (in Chinese).

[33] 张雨, 郑人文, 姚领, 李倩倩, 陆思含, 李桂亭, 唐庆峰. 取食不同寄主的草地贪夜蛾肠道微生物多样性分析[J]. 植物保护学报, 2022, 49(6): 1712-1723.
Zhang Y, Zheng RW, Yao L, Li QQ, Lu SH, Li GT, Tang QF. Analysis of the diversity of intestinal microbiomes in fall armyworm *Spodoptera frugiperda* fed on different host plants[J]. Journal of Plant Protection, 2022, 49(6): 1712-1723 (in Chinese).

[34] Lv DB, Liu XY, Dong YL, Yan ZZ, Zhang X, Wang P, Yuan XQ, Li YP. Comparison of gut bacterial communities of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) reared on different host plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(20): 11266.

[35] 刘卓. 甲维盐对草地贪夜蛾的中肠损伤及其肠道微生物的影响研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
Liu Z. Study on the effects of emamectin benzoate on midgut injury and gut microbiota of *Spodoptera frugiperda*[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023 (in Chinese).

[36] 李草. 氧化石墨烯对草地贪夜蛾生长发育、繁殖及肠道微生物的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
Li C. Effects of graphene oxide on growth, development, reproduction and gut microbiota of *Spodoptera frugiperda*[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023 (in Chinese).

[37] 胡鑫. 三种纳米粒子对草地贪夜蛾肠道细菌的作用研究[D]. 武汉: 湖北大学, 2024.
Hu X. Studies on the effects of three nanoparticles on the gut bacteria of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[D]. Wuhan: Hubei University, 2024 (in Chinese).

[38] Higuita Palacio MF, Montoya OI, Saldamando CI, García-Bonilla E, Junca H, Cadavid-Restrepo GE, Moreno-Herrera CX. Dry and rainy seasons significantly alter the gut microbiome composition and reveal a key *Enterococcus* sp. (Lactobacillales: Enterococcaceae) core component in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) corn strain from northwestern Colombia[J]. Journal of Insect Science, 2021, 21(6): 10.

[39] 李永萍, 杜广祖, 狄藤, 孔德鸿, 杨航, 杨进波, 易小光, 张庭发, 陈斌. 云南不同地理种群草地贪夜蛾肠道可培养细菌多样性分析[J]. 南方农业学报, 2022, 53(4): 1066-1077.
Li YP, Du GZ, Di T, Kong DH, Yang H, Yang JB, Yi XG, Zhang TF, Chen B. Diversity analysis of cultivable intestinal bacteria in different geographic populations of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(4): 1066-1077 (in Chinese).

[40] Li DD, Li JY, Hu ZQ, Liu TX, Zhang SZ. Fall armyworm gut bacterial diversity associated with different developmental stages, environmental habitats, and diets[J]. Insects, 2022, 13(9): 762.

[41] Chu B, Ge SS, He W, Sun XT, Ma JJ, Yang XM, Lv CY, Xu PJ, Zhao XC, Wu KM. Gut symbiotic bacteria enhance reproduction in *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) by regulating juvenile hormone III and 20-hydroxyecdysone pathways[J]. Microbiome, 2025, 13: 132.

[42] Zhang YH, Mo WJ, Chen KY, Ding YC, Mao KK, Wan H, Zhou JZ, Ju F. Cooperative microbial metabolism enhances tryptophan-mediated insecticide detoxification in the fall armyworm[J]. The ISME Journal, 2025, 19: wraf237.

[43] 许亚昆, 马越, 胡小茜, 王军. 基于三代测序技术的微生物组学研究进展[J]. 生物多样性, 2019, 27(5): 534-542.
Xu YK, Ma Y, Hu XQ, Wang J. Analysis of prospective microbiology research using third-generation sequencing technology[J]. Biodiversity Science, 2019, 27(5): 534-542 (in Chinese).

[44] Hui M, Wang AY, Cheng J, Sha ZL. Full-length 16S rRNA amplicon sequencing reveals the variation of epibiotic microbiota associated with two shrimp species of Alvinocarididae: possibly co-determined by environmental heterogeneity and specific recognition of hosts[J]. PeerJ, 2022, 10: e13758.

[45] Wang TW, Zhang JQ, Shi WX, Sun JH, Xia TQ, Huang FQ, Liu YY, Li H, Teng KL, Zhong J. Dynamic changes in fermentation quality and structure and function of the microbiome during mixed silage of *Sesbania cannabina* and sweet sorghum grown on saline-alkaline land[J]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(5): e02483-22.

[46] Martin de Arribas E, Conde-Pérez K, Aja-Macaya P, Vallejo JA, Poza M, Ladra S. Automation proposal for the intermediate steps in the 16S FFPE samples analysis pipeline[C]//Congreso XoveTIC: Impulsando El Talento Científico. A Coruña: Servizo de Publicacions. Universidade da Coruña, 2023: 227-233.

[47] Schloss PD, Gevers D, Westcott SL. Reducing the effects of PCR amplification and sequencing artifacts on 16S rRNA-based studies[J]. PLoS One, 2011, 6(12): e27310.

[48] Edgar RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. Nature Methods, 2013, 10(10): 996-998.

[49] Chuvochina M, Gerken J, Frentrup M, Sandikci Y, Goldmann R, Freese HM, Göker M, Sikorski J, Yarza P, Quast C, Peplies J, Glöckner FO, Reimer LC. SILVA in 2026: a global core biodata resource for rRNA within the DSMZ digital diversity[J]. Nucleic Acids Research, 2026, 54(D1): D334-D341.

[50] Bolyen E, Rideout JR, Dillon MR, Bokulich NA, Abnet CC, Al-Ghalith GA, Alexander H, Alm EJ, Arumugam M, Asnicar F, Bai Y, Bisanz JE, Bittinger K, Brejnrod A, Brislawn CJ, Brown CT, Callahan BJ, Caraballo-

Rodríguez AM, Chase J, Cope EK, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(8): 852-857.

[51] Gower JC. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis[J]. Biometrika, 1966, 53(3/4): 325-338.

[52] Looft T, Johnson TA, Allen HK, Bayles DO, Alt DP, Stedtfeld RD, Sul WJ, Stedtfeld TM, Chai BL, Cole JR, Hashsham SA, Tiedje JM, Stanton TB. In-feed antibiotic effects on the swine intestinal microbiome[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(5): 1691-1696.

[53] Parks DH, Tyson GW, Hugenholtz P, Beiko RG. STAMP: statistical analysis of taxonomic and functional profiles[J]. Bioinformatics, 2014, 30(21): 3123-3124.

[54] 刘一澎. 肠道细菌介导的我国重大入侵害虫草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)暴食机制的研究[D]. 武汉: 湖北大学, 2024.
Liu YP. Study on the mechanism of gutbacteria-mediated gluttony of *Spodoptera frugiperda*, a major invasive pest in China[D]. Wuhan: Hubei University, 2024 (in Chinese).

[55] Fu JR, Wang JH, Huang XM, Guan BY, Feng QL, Deng HM. Composition and diversity of gut microbiota across developmental stages of *Spodoptera frugiperda* and its effect on the reproduction[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1237684.

[56] 吴丽红. 寄主植物对草地贪夜蛾发育与繁殖、交配行为及肠道微生物的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2022.
Wu LH. Effects of host plants on the development, reproduction, mating behavior and gut microbiota of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*)[D]. Guiyang: Guizhou University, 2022 (in Chinese).

[57] Chen BS, Teh BS, Sun C, Hu SR, Lu XM, Boland W, Shao YQ. Biodiversity and activity of the gut microbiota across the life history of the insect herbivore *Spodoptera littoralis*[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 29505.

[58] Mwchahary H, Brahma D, Das D, Das S. Isolation and characterization of a potential proteinase producing *Mammaliicoccus sciuri* from the gut of eri silkworm (*Samia ricini*)[J]. Uttar Pradesh Journal of Zoology, 2023, 44(22): 260-268.

[59] Zhao PF, Hong S, Li YK, Chen HM, Gao HC, Wang CS. From phyllosphere to insect cuticles: silkworms gather antifungal bacteria from mulberry leaves to battle fungal parasite attacks[J]. Microbiome, 2024, 12: 40.

[60] 符乔斯, 肖关丽, 陈斌, 王文倩, 杜广祖. 不同发育阶段马铃薯块茎蛾可培养内生细菌多样性及对消化作用的影响[J]. 南方农业学报, 2025, 56(1): 236-249.
Fu QS, Xiao GL, Chen B, Wang WQ, Du GZ. Diversity of culturable endophytic bacteria at different developmental stages of *Phthorimaea operculella* (Zeller) and its effects on digestion[J]. Journal of Southern Agriculture, 2025, 56(1): 236-249 (in Chinese).

[61] Li JY, Ni BQ, Wu YN, Yang YY, Mu DL, Wu KN, Zhang AH, Du YL, Li Q. The cultivable gut bacteria *Enterococcus mundtii* promotes early-instar larval growth of *Conogethes punctiferalis via* enhancing digestive enzyme activity[J]. Pest Management Science, 2024, 80(12): 6179-6188.

[62] Scrascia M, Pazzani C, Valentini F, Oliva M, Russo V, D'Addabbo P, Porcelli F. Identification of pigmented *Serratia marcescens* symbiotically associated with *Rhynchophorus ferrugineus* Olivier (Coleoptera: Curculionidae)[J]. MicrobiologyOpen, 2016, 5(5): 883-890.

[63] Ezemuoka LC, Akorli EA, Aboagye-Antwi F, Akorli J. Mosquito midgut *Enterobacter cloacae* and *Serratia marcescens* affect the fitness of adult female *Anopheles gambiae* s.l.[J]. PLoS One, 2020, 15(9): e0238931.

[64] Ge SX, Li JX, Jiang ZH, Zong SX, Ren LL. Cradle for the newborn *Monochamus saltuarius*: microbial associates to ward off entomopathogens and disarm plant defense[J]. Insect Science, 2023, 30(4): 1165-1182.

[65] 袁梓涵, 王小武, 丁新华, 付开赟, 蒋旭东, 巩雪花, 贾尊尊, 吐尔逊·阿合买提, 郭文超. 亚洲玉米螟越冬后幼虫致病细菌-黏质沙雷氏菌的分离鉴定及杀虫活性评价[J]. 中国生物防治学报, 2024, 40(2): 310-318.
Yuan ZH, Wang XW, Ding XH, Fu KY, Jiang XD, Gong XH, Jia ZZ, Toulxun·Ahemaiti, Guo WC. Isolation, identification and evaluation of insecticidal activity of an entomopathogenic bacteria strain infecting post-overwintering *Ostrinia furnacalis* larvae[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2024, 40(2): 310-318 (in Chinese).

[66] Mohan M, Selvakumar G, Sushil SN, Bhatt JC, Gupta HS. Entomopathogenicity of endophytic *Serratia marcescens* strain SRM against larvae of *Helicoverpa armigera* (Noctuidae: Lepidoptera)[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2011, 27(11): 2545-2551.

[67] 康茹雪, 李耀星, 白倩, 高艳萍, 刘威. 霍氏肠杆菌对黑腹果蝇生长和发育的影响[J]. 微生物学通报, 2020, 47(12): 4010-4020.
Kang RX, Li YX, Bai Q, Gao YP, Liu W. *Enterobacter hormaechei* promotes the growth and development of *Drosophila melanogaster*[J]. Microbiology China, 2020, 47(12): 4010-4020 (in Chinese).

[68] Dos Santos Moreira LM, Marinho LS, Santos Neves RC, Harakava R, Bessa LA, Vitorino LC. Assessment of the entomopathogenic potential of fungal and bacterial isolates from fall armyworm cadavers against *Spodoptera frugiperda* caterpillars and the adult boll weevil, *Anthonomus grandis*[J]. Neotropical Entomology, 2024, 53(4): 889-906.

[69] Qi JF, Xiao FJ, Liu XX, Li J, Wang HC, Li S, Yu HW, Xu YX, Wang H. The fall armyworm converts maize endophytes into its own probiotics to detoxify benzoxazinoids and promote caterpillar growth[J]. Microbiome, 2024, 12: 240.

[70] 李丹丹. 草地贪夜蛾肠道细菌多样性及其对毒死蜱敏感性的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
Li DD. Diversity of gut bacteria and their sensitivity to chlorpyrifos in *Spodoptera frugiperda*[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2023 (in Chinese).