

光周期对橘小实蝇表型、肠道菌群及免疫的影响



杨雨馨 赵颖睿 赵紫华*

(中国农业大学植物保护学院植物生物安全系, 北京 100193)

摘要: 为了解光周期对橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的生态影响, 于室内测定全光(24 L:0 D)、全暗(0 L:24 D)和对照(14 L:10 D)这3种光周期处理下橘小实蝇的表型、肠道菌群以及免疫变化。结果显示, 全光 and 全暗处理后橘小实蝇幼虫的发育历期分别为 5.51 d 和 5.40 d, 单头蛹重分别为 14.47 mg 和 10.82 mg, 均较对照显著降低; 全光 and 全暗处理后橘小实蝇雌成虫的卵巢面积分别较对照显著减小; 全光 and 全暗处理后橘小实蝇肠道微生物 Shannon 指数、Ace 指数和 Chao 指数分别较对照显著降低, 而 Simpson 指数分别较对照显著增加; 3 个光周期处理后橘小实蝇肠道微生物共有 36 个门, 处理后橘小实蝇肠道微生物物种组成较对照减少; 3 个光周期处理后橘小实蝇肠道微生物样本组内集中, 组间无重叠, 全光样本、全暗样本均与对照样本距离较远; 全光 and 全暗处理后橘小实蝇肠道微生物类群分别与对照组有明显差异; 全光 and 全暗处理后橘小实蝇被线虫侵染的死亡率显著增加, 分别为 80% 和 90%。

关键词: 橘小实蝇; 光周期; 肠道微生物; 表型; 线虫; 侵染; 免疫

Effects of photoperiod on the phenotype, intestinal microbes and immunity of oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*

Yang Yuxin Zhao Yingrui Zhao Zihua*

(Department of Plant Biosafety, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: To investigate the ecological effects of photoperiod on oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*, the changes in the phenotype, intestinal microbes, and immunity of *B. dorsalis* were studied under three photoperiods: full light (24 L:0 D), full dark (0 L:24 D) and CK (14 L:10 D). The results showed that after exposure to full light and full dark conditions, the larval duration was 5.51 d and 5.40 d, respectively, with pupal weights of 14.47 mg and 10.82 mg, significantly lower than those under CK conditions. The ovarian development of female adults was significantly inhibited. Under full light and full dark treatments, the Shannon index, Ace index and Chao index in terms of intestinal microbes were significantly lower than compared to CK, while the Simpson index was significantly higher. After the three photoperiod treatments, the intestinal microbes were richer in CK compared to full light and full dark treatments, with a total of 36 phyla. Concentrated groupings of the intestinal microbial samples for the three photoperiod treatments were observed, with no overlap between groups, and samples from full light and full dark treatments were distant from CK samples. Intestinal microbes after full light and full dark treatments were significantly different from those under CK conditions. Furthermore, and the mortality of *B. dorsalis* infected by nematodes after full light and full dark treatments increased significantly, reaching 80% and 90%, respectively.

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFC2600400)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: zhzhao@cau.edu.cn

收稿日期: 2023-09-19

Key words: *Bactrocera dorsalis*; photoperiod; intestinal microbe; phenotype; nematode; infection; immunity

橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*, 又名东方果实蝇, 是一种世界性害虫, 原产于亚洲的热带以及亚热带地区 (Zeng et al., 2019)。橘小实蝇食性杂, 分布广, 繁殖多, 发育短, 飞行能力强, 适应性强, 寄主包括 46 个科 300 余种作物, 被多个国家列为重点检疫对象, 同时也是我国二类检疫性害虫 (宫庆涛等, 2022)。橘小实蝇成虫对果实无直接为害, 但其将卵产在果实内, 卵孵化成幼虫后在果实内部钻蛀取食进行为害, 且雌成虫产卵器对果实造成的机械损伤会引起病菌侵染。当果实不套袋时橘小实蝇造成的产量损失高达 80% 以上; 即使果实套袋造成的产量损失也有 20% 左右 (易继平等, 2021)。

光周期作为自然界中最稳定的信号, 能够调节昆虫的取食、羽化、交配及产卵等行为和节律 (吴少会等, 2006), 诱导滞育昆虫滞育 (Ahmadi et al., 2018; 时成浩, 2022)。如光周期影响甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫和蛹的发育历期及蛹重 (何海敏等, 2011); 二点委夜蛾 *Athetis lepigone* 幼虫的发育历期在不同光周期下发生显著变化 (郭于蒙等, 2018); 全光照和全黑暗显著影响黏虫 *Mythimna separata* 的生长发育, 对其死亡率也有影响 (王熠等, 2019); 中短光周期显著影响橄榄实蝇 *B. oleae* 的化蛹率、羽化率及寿命 (Baratella et al., 2017); 在不同光周期处理中, 黑暗处理条件下地中海实蝇 *Ceratitidis capitata* 的摄食量最少, 但对其雄性繁殖力无影响 (Arredondo et al., 2018); 光期结束前 3 h, 大果蝇 *Drosophila virilis* 飞行活动更集中, 当光期结束时, 其飞行活动停止 (Roberts, 1956); 橘小实蝇成虫通常在上午进行取食活动, 在傍晚进行交尾活动 (郭腾达等, 2022), 晚上无光照时则停止活动 (黄居昌等, 2011); 中长期光照可延长橘小实蝇生殖期, 促进种群增长, 提高其产卵量 (周昌清等, 1995)。虽然关于光周期对昆虫行为和节律影响的研究报道较多, 但其调节机理尚不清楚。Zhu et al. (2022) 研究发现肠道微生物参与光周期对动物季节性繁殖和行为的调节, 肠道微生物的组成和结构与光周期密切相关; Li & Xu (1997) 研究发现破坏果蝇的昼夜节律能降低免疫力, 缩短寿命, 服用褪黑素能抑制光周期变化的有害影响。此外, 昆虫肠道菌群也影响昆虫生长发育, 部分肠道微生物可以通过调节昆虫免疫系统来提高昆虫对不良环境的适应性以及抵御病原体等

的能力 (Berger, 2002), 如无菌果蝇幼虫相较于正常幼虫生长发育要慢, 但当给予足够的共生菌后, 其生长发育速度恢复正常水平 (Shin et al., 2011); 沙雷氏菌 *Serratia marcescens* 能够调控蚊子有关的蛋白因子, 从而抑制蚊子体内疟原虫卵囊的增长 (Wu et al., 2019); 燥熊蜂 *Bombus impatiens* 体内的某些微生物影响其免疫应答机制, 进而提高其抵抗能力 (Avila et al., 2022)。

为了解光周期对橘小实蝇生长发育和肠道微生物的影响, 于室内测定全光 (24 L:0 D)、全暗 (0 L:24 D) 和对照 (14 L:10 D) 3 种光周期处理下橘小实蝇的表型 (发育历期、蛹重和卵巢大小)、肠道菌群以及免疫变化, 通过微生物多样性、物种组成和物种数量差异分析光周期对肠道微生物的影响, 探索肠道微生物和宿主的互作对宿主表型和免疫的影响, 以期对橘小实蝇的预测预报及科学防控提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫: 自广东省、海南省及福建省的杧果和柑橘烂果中采集橘小实蝇幼虫, 带回试验室于温度 (25±1) °C、相对湿度 (65±5)%、光周期 (14 L:10 D) 的人工气候箱中用人工饲料 (卫静, 2019) 饲养, 连续培养 60 代以上, 取同一时期的卵供试; 夜蛾斯氏线虫 *Steinernema feltiae* SF-SN 品系, 自潍坊宏润农业科技有限公司购买。

试剂及仪器: 试剂均为国产分析纯。RXZ-500B 型人工气候培养箱, 宁波江南仪器厂; BSA224S-CW 电子分析天平, 赛多利斯科学仪器 (北京) 有限公司; SZ51 体视显微镜, 日本 Olympus 公司。

1.2 方法

1.2.1 橘小实蝇室内光周期处理

取同一时期的卵放入装有人工饲料 (卫静, 2019) 的养虫盒中, 每盒 250 g 饲料, 密度约每克饲料 2 粒卵, 待幼虫达到老熟状态后, 将老熟幼虫转移至含水量为 60%~70% 的无菌沙中化蛹, 将羽化的成虫置于长 50 cm、宽 25 cm、高 25 cm、孔径为 0.075 mm 的养虫笼中饲养, 每笼约 300 头成虫, 雌雄比为 1:1。将养虫笼置于温度均为 (25±1) °C, 相对湿度均为 (65±5)%, 光周期分别为全光 (24 L:0 D)、对照 (14 L:10 D) 和全暗 (0 L:24 D) 的人工培养箱内, 饲养 2 代

(Liu et al., 2017), 取第2代同期卵、化蛹后第5天的蛹及羽化5 d和15 d的雌成虫进行表型测定; 取第2代7日龄老熟幼虫进行肠道解剖和侵染试验。

1.2.2 光周期处理后橘小实蝇表型的测定

幼虫发育历期的测定: 取1.2.1不同光周期处理的第2代同期卵, 分别置于铺有润湿滤纸的培养皿中, 培养36 h, 培养条件同卵期的相同, 将孵化的1龄幼虫置于装有2.5 g人工饲料、直径为3.5 mm的培养皿中, 每个培养皿中1头幼虫, 48 h后开始观察幼虫虫态, 并记录龄期, 采用头咽骨判断法判断幼虫龄期(卫静, 2019)。每24 h观察1次, 直至幼虫老熟。每个处理3个重复, 每个重复观察50头幼虫。

蛹重的测定: 取1.2.1不同光周期处理的第2代化蛹后第5天的蛹, 用去离子水洗净, 静置24 h晾干, 挑出发黑、破损的蛹, 剩余蛹称重, 每5粒蛹称1次。每个处理3个重复, 每个重复300粒蛹。

成虫卵巢大小的测定: 取1.2.1不同光周期处理的第2代羽化5 d和15 d的雌成虫各30头, 置于50 mL离心管中, 将离心管置于冰上使试虫昏厥, 用PBS缓冲液清洗试虫后于体视显微镜下解剖卵巢并拍照, 利用Imagej软件测量卵巢横长度和纵长度, 用横长度和纵长度的乘积表示卵巢的相对大小。

1.2.3 光周期对橘小实蝇肠道微生物的影响

取1.2.1不同光周期处理的第2代7日龄老熟幼虫进行肠道解剖, 每个处理4个重复, 每个重复20头试虫。将肠道样品送至上海美吉生物医药科技有限公司进行16S rDNA测序。

基于测序结果对肠道菌群进行生物信息分析, 将相似性为97%的序列进行聚类得到操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)表。为了解物种丰富度和多样性变化, 利用Mothur 1.30.2软件分析Alpha多样性, 包括Shannon指数、Simpson指数、Ace指数和Chao指数, 其中Shannon指数和Simpson指数反映物种多样性, 前者值越大物种多样性越高, 后者值越大多样性越低; Chao指数和Ace指数反映物种丰富度, 该值越大物种越丰富。利用QIIME1.9.1软件生成各分类学水平相对丰度。通过Unweighted UniFrac算法计算微生物间Beta多样性距离, 利用主坐标分析降维及可视化。利用线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)和线性回归分析(linear discriminant analysis, LDA)(阈值为4)进行处理间差异物种的特征分析。利用PICRUSt 2软件对16S rDNA测序结果进行同源蛋白簇(clusters of orthologous groups of pro-

tein, COG)功能预测分析。

1.2.4 光周期对线虫侵染后橘小实蝇死亡率的影响

取夜蛾斯氏线虫SF-SN品系原液1 μL 于显微镜下计数, 取5次平均数作为该溶液浓度, 加水稀释至每100 μL 中150头线虫, 再次于显微镜下计数验证浓度准确性。取200 μL 线虫溶液置于1.5 mL离心管中, 并放入10头1.2.1不同光周期处理的第2代橘小实蝇7日龄老熟幼虫, 每24 h观察老熟幼虫的死亡情况, 计算死亡率。1个管为1个重复, 每个处理重复10次。

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 光周期对橘小实蝇表型的影响

全光 and 全暗处理后橘小实蝇幼虫的发育历期分别为5.51 d和5.40 d, 均较对照显著缩短($P < 0.05$, 图1-A)。全光 and 全暗处理后橘小实蝇幼虫单头蛹重分别为14.47 mg和10.82 mg, 均较对照显著降低($P < 0.05$, 图1-B)。全光 and 全暗处理后羽化5 d后橘小实蝇雌成虫的卵巢面积分别较对照显著减少58%和53%($P < 0.05$, 图1-C), 全光 and 全暗处理后羽化15 d后橘小实蝇雌成虫的卵巢面积分别较对照显著减少21%和33%($P < 0.05$, 图1-D)。

2.2 光周期对橘小实蝇肠道微生物的影响

2.2.1 橘小实蝇肠道微生物Alpha多样性分析

全光 and 全暗处理后, 橘小实蝇肠道微生物Shannon指数、Ace指数和Chao指数分别较对照显著降低($P < 0.05$), Simpson指数分别较对照显著增加($P < 0.05$, 表1), 表明全光 and 全暗处理显著降低了肠道微生物的丰富度和多样性。

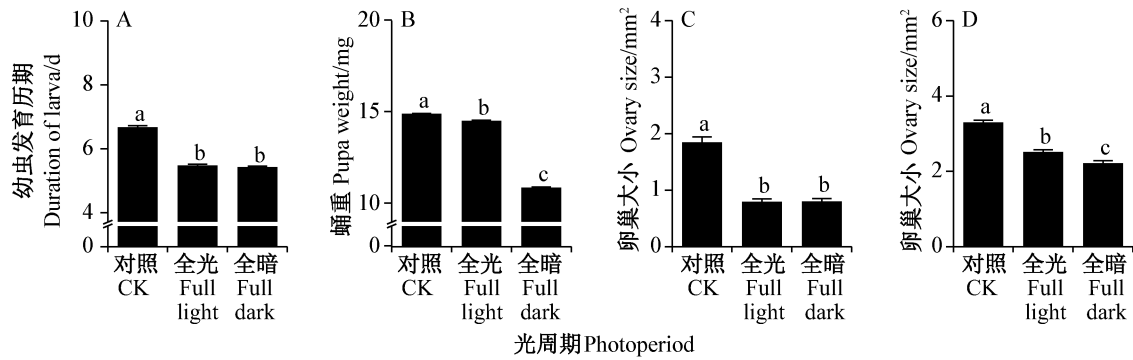
2.2.2 橘小实蝇肠道微生物物种组成分析

3个光周期处理后橘小实蝇肠道微生物共有36个门, 其中对照、全光、全暗处理后共有15个门, 对照与全暗共有3个门, 而全光与对照、全光与全暗均无共有门, 对照、全光 and 全暗分别特有15、0和3个门(图2), 表明全光 and 全暗处理后橘小实蝇肠道微生物物种组成较对照减少。

2.2.3 橘小实蝇肠道微生物Beta多样性分析

对照、全光 and 全暗处理后橘小实蝇肠道微生物群落被聚为两大类, 样本间相互无交叉, 其中全光 and 全暗处理后橘小实蝇肠道微生物群落被聚为一类, 说明这2个处理后橘小实蝇肠道微生物群落组成比

较相近(图3-A)。3个光周期处理后橘小实蝇肠道微生物样本组内集中,组间无重叠,全光样本、全暗



A: 幼虫发育历期; B: 蛹重; C~D: 羽化5 d和15 d后雌成虫卵巢面积。A: Duration of larva; B: pupa weight; C~D: ovarian size on day 5 and day 15.

图1 光周期对橘小实蝇表型的影响

Fig. 1 Effects of photoperiods on the phenotype of *Bactrocera dorsalis*

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示经Duncan氏新复极差法检验差异显著($P < 0.05$)。Data are mean±SE. Different letters on the bars indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

表1 光周期对橘小实蝇肠道微生物Alpha多样性指数的影响

Table 1 Effects of photoperiods on the diversity and abundance indices of *Bactrocera dorsalis*

处理 Treatment	多样性指数 Diversity index		丰富度指数 Abundance index	
	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Ace 指数 Ace index	Chao 指数 Chao index
对照 CK	4.227±0.705 a	0.049±0.042 c	570.6±238.6 a	573.5±240.8 a
全光 Full light	0.938±0.615 b	0.624±0.249 a	121.5±36.3 b	100.8±46.7 b
全暗 Full dark	1.658±0.441 b	0.348±0.081 b	176.6±70.6 b	190.1±76.6 b

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

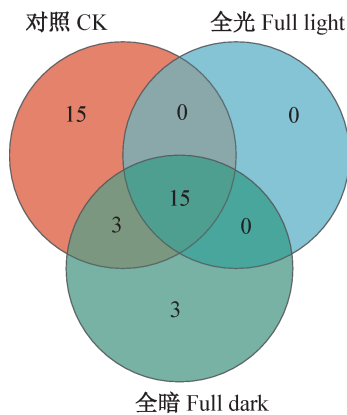


图2 不同光周期下门水平上橘小实蝇幼虫肠道微生物 Venn 图

Fig. 2 Venn diagram illustrating the intestinal microbes of *Bactrocera dorsalis* larvae at the phylum level under different photoperiods

2.2.4 橘小实蝇肠道微生物物种数量差异分析
全光和全暗处理的橘小实蝇肠道微生物类群分

样本均与对照样本距离较远(图3-B)。

别与对照组有明显差异,其中8个特异性的微生物类群在全光处理的橘小实蝇肠道微生物中显著富集,分别为1个门、1个纲、2个目、2个科和2个属(图4),10个特异性的微生物类群在全暗处理的橘小实蝇肠道微生物中显著富集,分别为1个门、1个纲、2个目、3个科和3个属(图4)。在全光处理的橘小实蝇肠道微生物中植物乳杆菌 *Lactobacillus plantarum*、铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 和松鼠葡萄球菌 *Staphylococcus sciuri* 的特异性较高;在全暗处理的橘小实蝇肠道微生物中短乳杆菌 *L. brevis*、植物乳杆菌、生防假单胞菌 *P. protegens*、紫金牛叶杆菌 *Phyllobacterium myrsinacearum*、类肠膜魏斯氏菌 *Weissella paramesenteroides* 和铜绿假单胞菌特异性较高(图5)。

2.2.5 橘小实蝇肠道微生物功能预测分析

在对照组橘小实蝇肠道微生物功能中,相对丰度前5名的功能分别为氨基酸转运与代谢,翻译、核

糖体结构和生物合成, 转录, 碳水化合物转运与代谢, 复制、重组与修复; 在全光处理的橘小实蝇肠道微生物功能中, 相对丰度前5名的功能分别为碳水化合物转运与代谢, 氨基酸转运与代谢, 转录, 翻译、核糖体结构和生物合成, 无机离子转运与代谢; 在全暗处理的橘小实蝇肠道微生物功能中, 相对丰度前

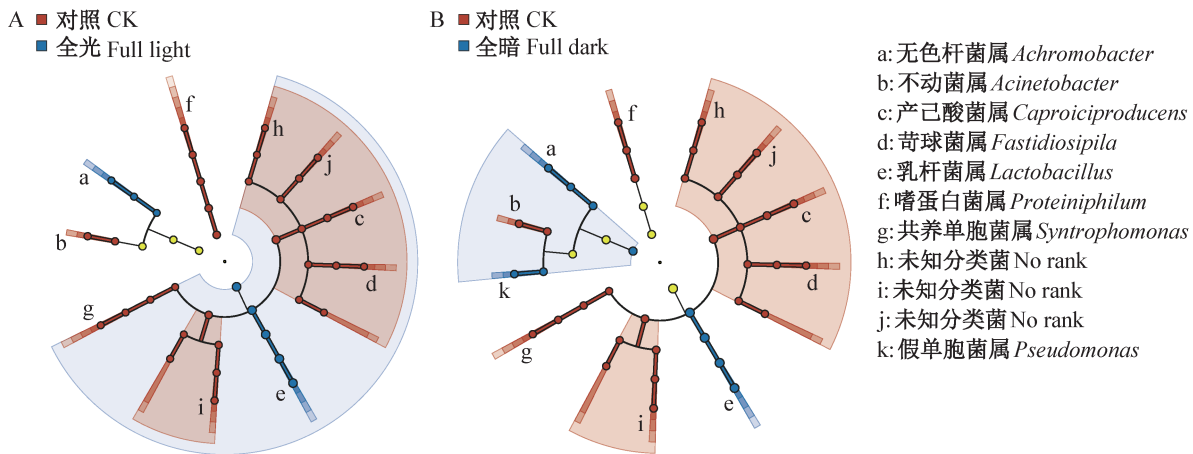
5名的功能分别为碳水化合物转运与代谢, 氨基酸转运与代谢, 翻译、核糖体结构和生物合成, 转录, 复制、重组与修复, 全暗处理的与对照的差异较小, 与全光处理的略有差异, 主要表现在无机离子转运与代谢, 复制、重组与修复(图6)。



A: 样本层级聚类树; B: 主坐标分析。FL1~FL4: 全光样本; FD1~FD4: 全暗样本。A: Hierarchical clustering tree; B: principal co-ordinates analysis. FL1~FL4: Samples of full light; FD1~FD4: samples of full dark.

图3 不同光周期下橘小实蝇幼虫肠道微生物的样本分析

Fig. 3 Analysis of intestinal microbial samples of *Bactrocera dorsalis* larvae under different photoperiods



由圆心到圆周的小圆点的分类水平为界(圆心)、门、纲、目、科、属; 黄色代表不显著, 红色代表在对照组显著富集, 蓝色代表在处理组显著富集。The classification level of the dots from center to circumference is the Kingdom (center of circle), phylum, class, order, family and genus; yellow dots represent not significant, red dots represent significant enrichment in CK, and blue dots represent significant enrichment in treatment groups.

图4 全光(A)和全暗(B)条件下橘小实蝇肠道微生物 LEfSe 多级物种层级树图

Fig. 4 Intestinal microbial LEfSe multi-level species hierarchy trees of *Bactrocera dorsalis* larvae under full-light (A) and full-dark (B) conditions

2.3 光周期对线虫侵染后橘小实蝇死亡率的影响

全光和全暗处理后橘小实蝇被线虫侵染的死亡率显著增加($P < 0.05$), 分别为80%和90%, 分别较对照显著上升17个百分点和27个百分点, 后者较前者显著明显($P < 0.05$, 图7), 表明全光 and 全暗能显著促进昆虫病原线虫对橘小实蝇幼虫的侵染。

3 讨论

不同光周期对不同物种的影响是不同的, 且极端光周期对部分物种有负面生态效应。如当全光或全暗处理时, 黏虫的发育历期均缩短了, 且出现了较高的死亡率(王熠等, 2019); 在短光周期下橄榄实蝇

的发育历期更短、蛹重更大 (Baratella et al., 2017); 宫庆涛等 (2022) 研究表明在中长光周期下橘小实蝇种群增长最快且雌成虫产卵量最高。本研究结果显示, 全光 and 全暗处理均会缩短橘小实蝇幼虫的发育历期, 降低蛹重且抑制雌成虫卵巢生长, 表明极端光周期给橘小实蝇带来负面生态效应, 与已有研究成

果一致。Li & Xu (1997) 认为光暗移位破坏了果蝇的昼夜节律, 进而降低其免疫力, 本研究中全光 and 全暗处理后橘小实蝇幼虫被病原线虫感染后的死亡率显著增加, 说明极端光周期也降低了其免疫力, 其作用方式或与昼夜节律有关。

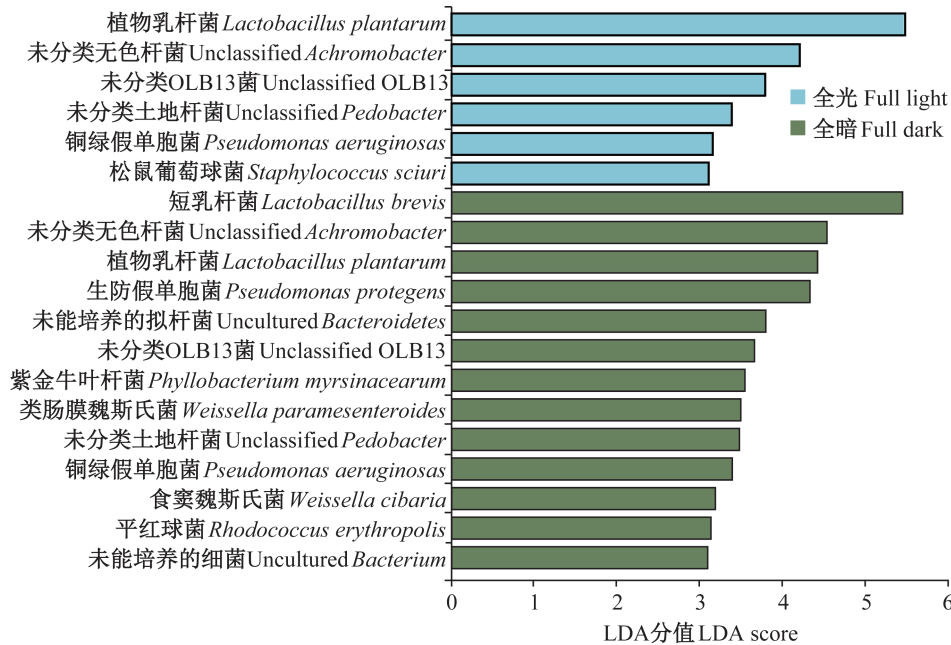


图5 全光 and 全暗条件下橘小实蝇肠道微生物 LDA 判别图

Fig. 5 Intestinal microbial LDA discriminant chart of *Bactrocera dorsalis* larvae under full-light and full-dark conditions

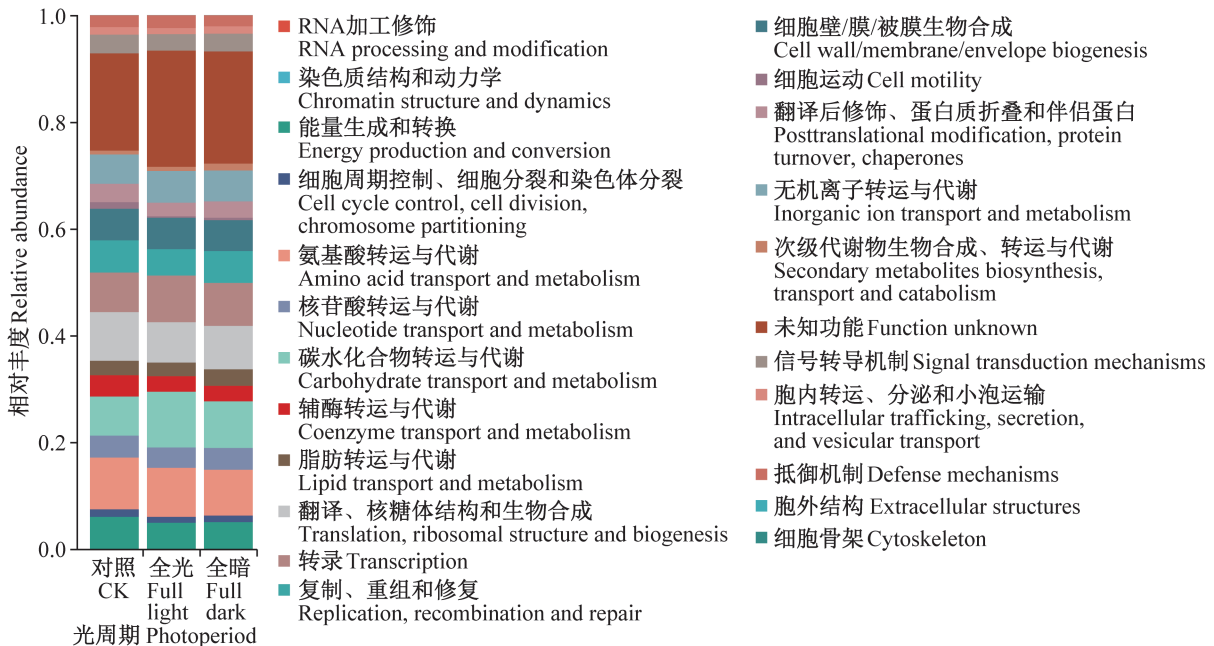


图6 不同光周期下橘小实蝇幼虫肠道微生物 COG 功能分类

Fig. 6 COG functional classification of intestinal microbes of *Bactrocera dorsalis* larvae under different photoperiods

昆虫肠道微生物种类丰富, 这些微生物能调控昆虫的消化和代谢, 提高昆虫对环境的适应性以及

为昆虫提供能量 (Sharon et al., 2010)。本研究结果显示, 全光及全暗处理后橘小实蝇幼虫肠道内均有

植物乳杆菌富集,此外全暗处理后橘小实蝇幼虫肠道内还有短乳杆菌和类肠膜魏斯氏菌富集。植物乳杆菌是益生菌的一种,在人体内能够参与免疫调节以及促进对营养物质的吸收。短乳杆菌、类肠膜魏斯氏菌与植物乳杆菌相似,均属于益生菌;短乳杆菌具有提高机体免疫力、选择性杀死致病菌以及促进有益微生物的生长等作用;魏斯氏菌具有抗炎作用(Yu et al., 2019; 刘长蕾等, 2022)。目前关于植物乳杆菌、短乳杆菌和魏斯氏菌在橘小实蝇体内的作用方式未见报道,但推测全光及全暗处理后橘小实蝇内源节律被打乱,可能出现消化功能紊乱、机体免疫力下降等现象,而植物乳杆菌、短乳杆菌和魏斯氏菌群有助于橘小实蝇消化、抗炎及提高橘小实蝇免疫能力以适应不良环境。本研究结果发现生防假单胞菌在全暗处理的橘小实蝇幼虫肠道中富集,而未在全光处理的橘小实蝇幼虫肠道中发现,且全暗处理后橘小实蝇被线虫侵染的死亡率较全光处理的高。生防假单胞菌能够抑制病原物活性,诱导植物抗病活性以及对部分线虫有致死活性(姜志英等, 2019),但其对橘小实蝇的作用并不明确。松鼠葡萄球菌和铜绿假单胞菌是致病微生物,能引发炎症和感染(韩青松, 2012; 徐海军等, 2018),推测这两者在橘小实蝇体内的作用与已有研究相同,入侵橘小实蝇后会引发炎症,进而消耗橘小实蝇的营养物质,从而可能导致橘小实蝇蛹重减少。

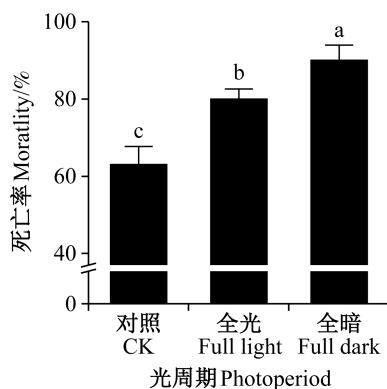


图7 不同光周期下橘小实蝇被线虫侵染后的死亡率

Fig. 7 Mortalities of *Bactrocera dorsalis* with nematode infection under different photoperiods

表中数据为平均数±标准误。不同字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著($P < 0.05$)。Data are mean±SE. Different letters on the bars indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

总体而言,在全光及全暗条件下,橘小实蝇幼虫肠道内微生物的多样性、丰富度及物种数量均有减

少,究其原因可能是环境改变导致微生物难以生存,从而影响橘小实蝇的生长发育等。本研究的光周期处理只包含全光 and 全暗 2 种极端情况,与野外环境的实际光周期变化不同,下一步增加更多的光周期处理,以更好地指导实际应用,下一步探究全光与全暗处理后橘小实蝇幼虫肠道内富集微生物的具体作用及微生物与宿主互作对表型及免疫的影响。

参考文献 (References)

- Ahmadi F, Moharrampour S, Mikani A. 2018. The effect of temperature and photoperiod on diapause induction in pupae of *Scrobipalpa ocellatella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Environmental Entomology*, 47(5): 1314–1322
- Arredondo J, Ruiz L, López G, Díaz-Fleischer F. 2018. Light conditions after emergence affect food consumption and survival of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) sterile males. *Journal of Economic Entomology*, 111(6): 2741–2745
- Avila L, Dunne E, Hofmann D, Brosi BJ. 2022. Upper-limit agricultural dietary exposure to streptomycin in the laboratory reduces learning and foraging in bumblebees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1968): 20212514
- Baratella V, Pucci C, Paparatti B, Speranza S. 2017. Response of *Bactrocera oleae* to different photoperiods and temperatures using a novel method for continuous laboratory rearing. *Biological Control*, 110: 79–88
- Berger A. 2002. Science commentary: probiotics. *British Medical Journal*, 324(7350): 1364
- Gong QT, Li SH, Zhang KP, Jia HZ, Jiang LL, Wu HB, Shang MQ, Zhang KX, Sun RH. 2022. Research advances on relationship between occurrence of *Bactrocera dorsalis* and environment. *Plant Quarantine*, 36(5): 17–26 (in Chinese) [宫庆涛, 李素红, 张坤鹏, 贾厚振, 姜莉莉, 武海斌, 商明清, 张可欣, 孙瑞红. 2022. 橘小实蝇发生与环境关系研究进展. *植物检疫*, 36(5): 17–26]
- Guo TD, Sun RH, Ye BH, Gong QT, Jiang LL, Wu HB. 2022. Research advances in occurrence characteristics and influential factors of *Bactrocera dorsalis*. *China Fruits*, (4): 5–10 (in Chinese) [郭腾达, 孙瑞红, 叶保华, 宫庆涛, 姜莉莉, 武海斌. 2022. 橘小实蝇发生特点及影响因素研究进展. *中国果树*, (4): 5–10]
- Guo YM, Cao ML, Bai XC, Liu TH, Ren Q, He YZ. 2018. Effects of photoperiod on development and reproduction of lepidopteran pest *Aethis lepigone* (Möschler). *Journal of Plant Protection*, 45(4): 731–738 (in Chinese) [郭于蒙, 曹美琳, 白雪纯, 刘廷辉, 任倩, 何运转. 2018. 光周期对二点委夜蛾生长发育的影响. *植物保护学报*, 45(4): 731–738]
- Han QS, Jian YL, Tu YQ, Gao YA, Song XZ, Tu GZ, Duan LC. 2012. Research advances on *Pseudomonas aeruginosa*. *Animal Husbandry and Feed Science*, 33(1): 122–124 (in Chinese) [韩青松, 简永利, 涂宜强, 高永安, 宋显章, 涂国众, 段龙川. 2012. 绿脓杆菌研究进展. *畜牧与饲料科学*, 33(1): 122–124]
- He HM, Yang HZ, Xiao L, Xue FS. 2011. Effect of temperature and

- photoperiod on developmental period and reproduction of *Spodoptera exigua*. Jiangxi Plant Protection, 34(3): 93–96 (in Chinese) [何海敏, 杨慧中, 肖亮, 薛芳森. 2011. 温度和光周期对甜菜夜蛾发育历期和繁殖的影响. 江西植保, 34(3): 93–96]
- Huang JC, Zheng SN, Ye GL, Chen JH. 2011. The effect of different seasons and meteorological factors on the daily flight activity rhythm of *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Chinese Journal of Tropical Crops, 32(10): 1926–1930 (in Chinese) [黄居昌, 郑思宁, 叶光禄, 陈家骅. 2011. 不同季节与气象因素对橘小实蝇日飞翔活动节律的影响. 热带作物学报, 32(10): 1926–1930]
- Li JC, Xu F. 1997. Influences of light-dark shifting on the immune system, tumor growth and life span of rats, mice and fruit flies as well as on the counteraction of melatonin. Neurosignals, 6(2): 77–89
- Liu B, Li BS, Zhan GP, Zha T, Wang YJ, Ma C. 2017. Forced hot-air treatment against *Bactrocera papayae* (Diptera: Tephritidae) in papaya. Applied Entomology and Zoology, 52(4): 531–541
- Liu CL, Wen YP, Li GY, Jin Q. 2022. Recent progress of *Weissella*. Food & Machinery, 38(9): 227–233 (in Chinese) [刘长蕾, 文字萍, 李冠洋, 金清. 2022. 魏斯氏菌的研究进展. 食品与机械, 38(9): 227–233]
- Lou ZY, Wang YP, Yuan QM, Zhang LL, Gu Q, Wang X, Wu HJ, Gao XW. 2019. Toxicity and nematicidal mechanism of *Pseudomonas protegens* Pf-5 against *Caenorhabditis elegans*. Journal of Nanjing Agricultural University, 42(5): 827–834 (in Chinese) [娄志英, 王云鹏, 袁启明, 张露露, 顾沁, 王暄, 伍辉军, 高学文. 2019. 生防假单胞菌 Pf-5 对秀丽隐杆线虫的毒性及其作用机制. 南京农业大学学报, 42(5): 827–834]
- Roberts SKDF. 1956. “Clock” controlled activity rhythms in the fruit fly. Science, 124(3213): 172
- Sharon G, Segal D, Ringo JM, Hefetz A, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E. 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(46): 20051–20056
- Shi CH. 2022. Studies on the effects of temperature and photoperiod on diapause regulation in *Orius nagaii*. Master thesis. Tai’an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [时成浩. 2022. 明小花蝽成虫滞育调控的温光周期效应研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Shin SC, Kim SH, You H, Kim B, Kim AC, Lee KA, Yoon JH, Ryu JH, Lee WJ. 2011. *Drosophila* microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling. Science, 334(6056): 670–674
- Wang Y, Pang SH, Ji W, Yang C, Wang DW, Ma RY. 2019. Effects of photoperiod on growth, development and reproduction of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Plant Protection, 46(3): 542–548 (in Chinese) [王熠, 庞士海, 纪薇, 杨春, 王达文, 马瑞燕. 2019. 光周期对黏虫生长发育和生殖的影响. 植物保护学报, 46(3): 542–548]
- Wei J. 2019. Bio demographical responses of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) to short-term extreme temperature shock at early stage. Master thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [卫静. 2019. 橘小实蝇对幼期短时极端温度胁迫的虫口统计学响应. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Wu P, Sun P, Nie KX, Zhu YB, Shi MY, Xiao CG, Liu H, Liu QY, Zhao TY, Chen XG, et al. 2019. A gut commensal bacterium promotes mosquito permissiveness to arboviruses. Cell Host & Microbe, 25(1): 101–112
- Wu SH, Xiang Q, Xue FS. 2006. Circadian behavioral rhythms in insects. Jiangxi Plant Protection, 29(4): 147–157 (in Chinese) [吴少会, 向群, 薛芳森. 2006. 昆虫的行为节律. 江西植保, 29(4): 147–157]
- Xu HJ, Zuo RH, Zhang SY, Yang XB, Wang GL. 2018. Identification, diagnosis and treatment of mixed infection of *Escherichia coli* and *Staphylococcus sciuri* in sucking Chinese water deer. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 27(11): 1578–1583 (in Chinese) [徐海军, 左瑞华, 张圣尧, 杨先保, 王广林. 2018. 哺乳幼獐大肠杆菌和松鼠葡萄球菌混合感染的病原鉴定及诊治初报. 西北农业学报, 27(11): 1578–1583]
- Xu N, Tan GC, Wang HY, Gai XP. 2016. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure. European Journal of Soil Biology, 74: 1–8
- Yi JP, Han QZ, Jiang FX, Hou YY, Liu Y, Zhou L. 2021. Occurrence status and control suggestions of *Bactrocera dorsalis* in Hubei Province. Hubei Plant Protection, (5): 66–68 (in Chinese) [易继平, 韩庆忠, 姜飞雄, 侯莹莹, 刘宇, 周莉. 2021. 湖北橘小实蝇发生现状与防治建议. 湖北植保, (5): 66–68]
- Yu HS, Lee NK, Choi AJ, Choe JS, Bae CH, Paik HD. 2019. Antagonistic and antioxidant effect of probiotic *Weissella cibaria* JW15. Food Science and Biotechnology, 28(3): 851–855
- Zeng YY, Reddy GVP, Li ZH, Qin YJ, Wang YN, Pan XB, Jiang F, Gao F, Zhao ZH. 2019. Global distribution and invasion pattern of oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). Journal of Applied Entomology, 143(3): 165–176
- Zhou CQ, Chen HD, Lin PQ. 1995. Comparison of the impact of temperature humidity and photoperiod on the population reproductivity of three fruit flies. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 34(1): 68–75 (in Chinese) [周昌清, 陈海东, 林佩卿. 1995. 光温湿因子对三种果实蝇种群生殖力影响的比较研究. 中山大学学报(自然科学版), 34(1): 68–75]
- Zhu HY, Li GL, Liu J, Xu XM, Zhang ZB. 2022. Gut microbiota is associated with the effect of photoperiod on seasonal breeding in male Brandt’s voles (*Lasiopodomys brandtii*). Microbiome, 10: 194

(责任编辑:张俊芳)