狄斯瓦螨介导摩根氏菌在东方蜜蜂和西方蜜蜂群体之间交叉传播*

张 洋** 黄 强***

（江西农业大学蜜蜂研究所，南昌 330045）

摘 要 【**目的**】研究狄斯瓦螨 *Varroa destructor* 是否能介导摩根氏菌 *Morganella morganii* 在东方蜜蜂 *Apis cerana* 与西方蜜蜂 *Apis mellifera* 之间交叉传播。【**方法**】在江西省同一地理区域内，分别采集东方蜜蜂和西方蜜蜂成年工蜂体表的狄斯瓦螨，提取 DNA 进行宏基因组测序。基于测序数据，采用系统发育树分析、主成分分析和祖先成分分析，评估摩根氏菌在两种蜜蜂狄斯瓦螨群体间的遗传多样性与基因交流。【**结果**】系统发育分析显示部分西方蜜蜂来源摩根氏菌聚类在东方蜜蜂分支中，表明存在跨宿主交叉传播。主成分分析显示部分西方蜜蜂样本在主成分空间位置上与东方蜜蜂样本重叠。祖先成分分析显示超过半数样本呈现混合祖先特征，东方蜜蜂与西方蜜蜂样本具有相似的祖先成分比例。【**结论**】狄斯瓦螨可介导摩根氏菌在东方蜜蜂与西方蜜蜂之间交叉传播。

关键词 摩根氏菌；东方蜜蜂；西方蜜蜂；狄斯瓦螨；交叉传播

Varroa destructor mediated transmission of *Morganella morganii* between *Apis cerana* and *Apis mellifera*

ZHANG Yang** HUANG Qiang***

(Institute of Apiculture, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract **[Aim]** To investigate whether *Varroa destructor* could mediate the transmission of *Morganella morganii* between *Apis cerana* and *Apis mellifera*. **[Methods]** In the same geographical area of Jiangxi Province, *V. destructor* mites were collected from adult worker bees of *A. cerana* and *A. mellifera* and their DNA was extracted for metagenomic sequencing. Based on sequencing data, phylogenetic analysis, principal component analysis, and ancestral component analysis were used to evaluate genetic diversity and gene flow of *M. morganii* between the two mite populations. **[Results]** Phylogenetic analysis indicated that a subset of *M. morganii* collected from *A. mellifera* colonies clustered with *M. morganii* from *A. cerana* colonies, indicating inter-species transmission. Principal component analysis also indicated overlap between *M. morganii* from *A. mellifera* colonies and that from *A. cerana* colonies. Ancestral component analysis revealed that over half of the samples had mixed ancestral characteristics, and that the proportions of ancestral components in *A. cerana* and *A. mellifera* samples were similar. **[Conclusion]** *V. destructor* mites mediate the transmission of *M. morganii* between *A. cerana* and *A. mellifera* honey bees.

Key words *Morganella morganii*; *Apis cerana*; *Apis mellifera*; *Varroa destructo*r; cross-infection

狄斯瓦螨 *Varroa destructor*（以下简称瓦螨）是蜜蜂的体表寄生虫，其危害不仅体现为直接寄生行为，例如通过吸食血淋巴和脂肪体导致蜜蜂体重下降、寿命缩短与发育异常，还在于它是多种蜜蜂病毒的传播媒介，显著促进了病毒性疾病在蜂群中的流行（丁兆润等，2023）。东方蜜蜂 *Apis cerana* 与瓦螨在长期的共进化过程中，逐渐形成了工蜂巢房瓦螨不育和极强的清理行为，

*资助项目 Supported projects：江西省“双千计划”项目（JXSQ2020101078）；国家自然基金项目（32260862）

**第一作者 First author，E-mail：15179716340@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：qiang-huang@live.com

收稿日期 Received：2025-12-24；接受日期 Accepted：2026-04-27

可有效抑制瓦螨群体数量（Peng, 1987a, 1987b; 戚竞文等, 2024）。然而自 20 世纪中期瓦螨转移至西方蜜蜂 *Apis mellifera* 后迅速扩散，现已成为全球养蜂业中最具破坏性的寄生虫（李文峰和韩日畴, 2020）。除直接寄生危害外，瓦螨在取食过程中将病毒颗粒直接注入血淋巴，极大地促进了病毒传播与增殖速度（Rosenkranz *et al*., 2010）。瓦螨作为传播媒介，所涉及的病毒包括蜜蜂残翅病毒（Deformed wing virus, DWV）、囊状幼虫病毒（Sacbrood virus, SBV）、急性蜜蜂麻痹病毒（Acute bee paralysis virus, ABPV）、以色列急性麻痹病毒（Israeli acute paralysis virus, IAPV）、克什米尔蜜蜂病毒（Kashmir bee virus, KBV）以及慢性蜜蜂麻痹病毒（Chronic bee paralysis virus, CBPV）等（Chen *et al*., 2014; 王帅等, 2019; 张雪琦等, 2020; 白文凤等, 2022）。

DWV 对蜜蜂健康影响尤为严重，会导致蜜蜂出现翅膀畸形、腹部缩短、运动麻痹等临床症状，削弱蜂群免疫力与生存能力，是引发全球蜂群衰退的主要病原体（丁兆润等, 2020）。DWV 的传播和繁殖高度依赖瓦螨，没有瓦螨时，DWV 通常只呈低水平感染，症状不明显。有瓦螨寄生时，病毒载量呈现指数增长（蔺哲广等, 2016）。瓦螨传播病毒速度比蜜蜂间的自然接触（如交哺）效率高得多，最终导致蜂群死亡（Brutscher *et al.*, 2016）。此外，瓦螨的取食行为本身会削弱蜜蜂的免疫系统，使其更易感（Ryabov *et al.*, 2014）。蜜蜂的清理行为虽然有助于清除被感染个体，却也容易成为病毒携带个体，为处于易感状态的狄斯瓦螨提供了获取和再次传播病毒的机会（Posada-Florez *et al*., 2021）。因此，瓦螨的存在彻底改变了 DWV 的流行病学动态，将其从一种相对温和的病毒转变为导致全球蜜蜂种群衰退的最主要病原体之一（Mockel *et al*., 2011; Martin *et al.*, 2012）。

在细菌性病原传播方面，瓦螨也是多种蜜蜂病原细菌的重要携带者与传播媒介，狄斯瓦螨可携带潜在致病菌包括假单胞菌（Pseudomonas）和螺原体（Spiroplasma）等，这些细菌在其肠道和脂肪组织中均有检出（Hubert *et al*., 2015, 2016; Pakwan *et al*., 2018）。近期从狄斯瓦螨体内分离出一株此前未被培养的致病细菌——摩根氏菌 *Morganella morganii*。实验表明，该菌具有较高的致病力：仅需 215 个细菌细胞即可在西方蜜蜂的蛹和成蜂中引起 30%的死亡率。通过荧光蛋白标记菌株的追踪实验，进一步证实，摩根氏菌无法通过蜜蜂之间的社会接触进行传播。然而，该菌却能够在狄斯瓦螨与蜜蜂之间实现双向传播，从感染蜜蜂传播给狄斯瓦螨的累积发生率达到 92.10%，而被感染的狄斯瓦螨传播给健康蜜蜂的累积发生率也高达 68.49%（Chen and Huang, 2025）。在全球蜂群移动和贸易活动日益频繁的背景下，狄斯瓦螨在不同蜂种间的迁移频率不断增加，这为摩根氏菌等病原体在同一地理区域内混合饲养的东方蜜蜂与西方蜜蜂之间交叉传播创造了条件。然而，目前关于狄斯瓦螨是否真正介导摩根氏菌在东西方蜜蜂蜂种间流动的证据尚不充分。基于此，本研究聚焦于狄斯瓦螨能否介导摩根氏菌在蜂种间的相互传播。

1 材料与方法

1.1 狄斯瓦螨

本研究选取江西农业大学实验蜂群。分别从东方蜜蜂与西方蜜蜂的成年工蜂体表采集狄斯瓦螨样本，共计获得 15 只螨，其中东方蜜蜂来源螨 6 只，西方蜜蜂来源螨 9 只（表 1）。所有狄斯瓦螨均通过糖摇法收集，并用蒸馏水彻底冲洗体表以去除外部污染物。随后，使用 MagPure SoilDNA KF Kit 并根据所提供的步骤从单个螨虫个体中提取基因组 DNA，利用 Illumina Novoseq 6000 测序平台进行高通量测序。

1.2 摩根氏菌样本序列比对与预处理

对摩根氏菌参考基因组（GCA_044772875.1_Mmor_CYJ1_genomic.fna）进行索引构建：使用 bwa index 建立 BWA 索引，并利用 Picard Tools 的 Create Sequence Dictionary 生成序列字典文件（Li *et al.*, 2013）。在此基础上，采用 BWA-MEM 算法将处理好的仅包含非狄斯瓦螨来源序列的双端测序文件与摩根氏菌参考基因组进行比对，通

表 1　东方蜜蜂与西方蜜蜂体表狄斯瓦螨样本采集信息表

Table 1　Specimen collection for *Varroa destructor* on *Apis cerana* and *Apis mellifera*

样本名称 Sample name	来源 Source	收集时间（月-日） Collection time (month-day)	收集地点 Collection location
Apic_c-1	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_c-2	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_c-3	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_c-4	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_c-5	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_c-6	东方蜜蜂 *A. cerana*	6-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-1	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-2	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-3	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-4	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-5	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-6	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-7	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-8	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University
Apic_m-9	西方蜜蜂 *A. mellifera*	5-22	江西农业大学 Jiangxi Agricultural University

过 bwa mem 命令生成原始 SAM 文件。获得的 SAM 文件经系统质控流程处理：首先使用 Picard 的 CleanSam 移除格式异常或无法解析的记录；接着使用 SortSam 按基因组坐标位置排序；然后通过 Add Or Replace Read Groups 添加完整的读段组信息，包括文库标识 RG LB、测序平台 RG PL、样本标识 RG SM 等。应用 Mark Duplicates 标记 PCR 扩增过程中产生的重复序列，并输出 BAM 文件及重复序列度量指标。最终生成经过完整处理的 BAM 文件，并通过 samtools index 建立索引以实现快速访问（Danecek *et al.*, 2021）。

1.3　基于遗传相似性的东方蜜蜂和西方蜜蜂狄斯瓦螨样本聚类分析

变异检测阶段采用 GATK Haplotype Caller 工具，通过 GATK Combine GVCFs 将所有样本的 GVCF 文件合并为统一的 GVCF 数据集，再利用 GATK Genotype GVCFs 进行联合基因分型，设置参数限制最大替代等位基因为 2 个，最大基因型计数为 12 个。

从合并的 VCF 文件中使用 GATK Select

Variants 专门筛选单核苷酸多态性位点，随后应用 GATK Variant Filtration 进行质量过滤，设置质量值阈值 30，标记低质量位点（Brouard *et al.*, 2019）。利用 Plink 工具进行进一步质量控制，设置最小等位基因频率阈值为 0.05，最大基因型缺失率为 0.10，并将数据重新编码为 VCF 格式，同时允许非常规染色体标识并统一家族标识（Purcell *et al.*, 2007）。

1.4 进化树分析

最终采用 IQ-TREE 软件进行最大似然法系统发育重建，使用 Model Finder Plus 算法自动选择最佳替代模型进行评估（Nguyen *et al.*, 2015）。再使用 figtree 查看 treefile 文件，以 midpoint 为根作图，显示其置信度。系统发育分析显示，东方蜜蜂来源螨（Apis-c）和西方蜜蜂来源螨（Apis-m）的样本总体上形成了两个明显不同的单系群，表明它们之间存在显著的遗传分化。

1.5 摩根氏菌主成分分析

使用 PLINK 软件对 VCF 格式的基因型数据进行系统分析。使用 plink 工具的 make-bed 参数将输入的 VCF 文件转换为二进制 PLINK 格式，生成 bed、bim 和 fam 3 个后续分析所需文件，在此过程中启用 allow-extra-chr 参数以确保对非常规染色体编号的兼容性。随后基于转换后的二进制文件执行主成分分析，通过 pca 参数提取前 10 个主成分，获得包含个体坐标的 eigenvec 文件和特征值的 eigenval 文件。

在 R 语言环境中进行结果整理与可视化，对 eigenvec 文件设置包含家系 ID、个体 ID 和主成分编号的列名，同时根据特征值计算各主成分的方差解释百分比。采用 ggplot2 包进行可视化呈现，以第一、第二主成分分别作为横纵坐标，按预设分组信息绘制散点图，使用 stat_ellipse 函数设置 level=0.95 绘制 95% 置信椭圆（Wickham, 2011）。通过 geom_text_repel 函数实现样本标签的智能标注，同时在坐标轴标签中标注方差解释率。

对主成分分析结果进行解析发现，研究样本在遗传结构上呈现出明显的分组特征。第一主成分（PC1）和第二主成分（PC2）分别解释了总遗传变异的 23.83%和 21.03%，累计贡献率达到 44.86%，表明这两个维度能够较好地反映样本间的遗传差异。

1.6 祖先成分分析

在群体遗传学分析中，首先执行数据格式标准化处理，使用 LEA 通过 vcf2lfmm 函数将 VCF 文件转换为 LFMM 格式。随后进行样本标识符提取，通过解析 VCF 文件头部信息获取完整的样本名称列表。在群体结构推断阶段，通过查看祖先成分数目 K (Number of ancestral populations)=2-8 的 CV error，发现 K=3 时 CV error 下降趋于平稳，于是预设祖先群体数 K=3，采用稀疏非负矩阵分解方法，进行多次重复计算以评估模型稳定性。

在结果处理环节，将获得的 Q 矩阵与样本标识符进行整合，建立个体与祖先成分的对应关系。最终通过可视化处理，采用系统发育分析中常用的个体排序方法，按照主要祖先成分对样本进行重新排列，生成群体结构图。

2 结果与分析

2.1 基于遗传相似性的狄斯瓦螨摩根氏菌系统发育分析

宏基因组测序共获得 15 份狄斯瓦螨样本（东方蜜蜂来源 6 份，西方蜜蜂来源 9 份）的有效数据。平均每个样本原始读段（Raw reads）约为 2.02×10^6 条，经过质控和与摩根氏菌参考基因组的比对后，各样本的比对率介于 0.04%-0.68%之间。

系统发育树分析显示，东方蜜蜂与西方蜜蜂来源的狄斯瓦螨样本总体上形成了 2 个主要分支，部分西方蜜蜂瓦螨样本（如 Apis_m-4 和 Apis_m-8）并未聚集在其主群内，而是嵌套在东方蜜蜂瓦螨样本中，这种跨宿主物种的聚类模式表明，狄斯瓦螨在不同蜂种间的迁移导致了其携带的摩根氏菌发生了种间传播与基因流（图 1）。

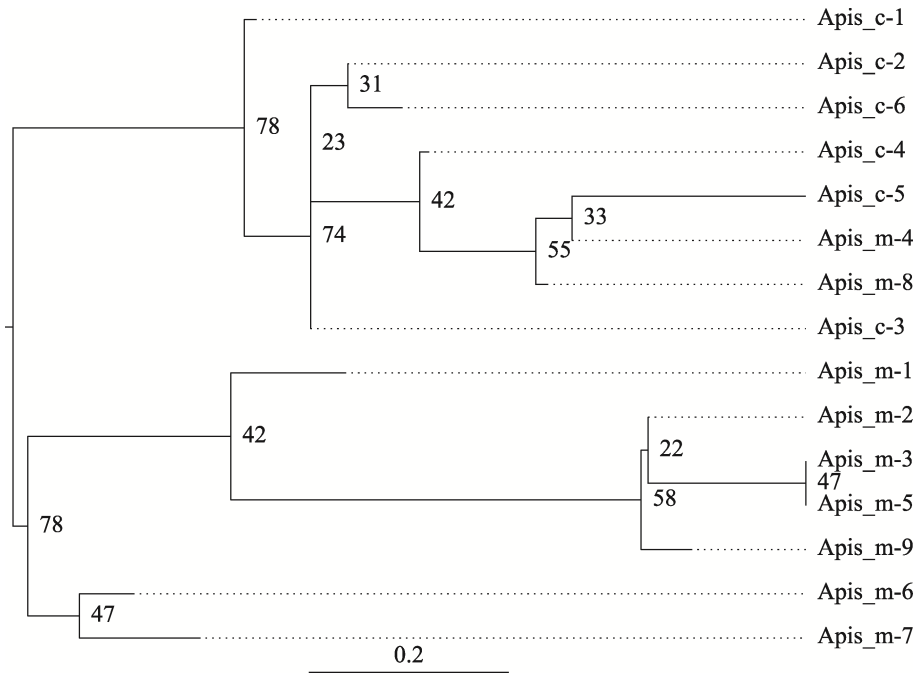


图 1　基于东方蜜蜂与西方蜜蜂狄斯瓦螨携带的摩根氏菌构建的系统发育树

Fig. 1　Phylogenetic tree constructed based on *Morganella morganii* carried by *Varroa destructor* of *Apis cerana* and *Apis mellifera*

Apis_c-1−6 为东方蜜蜂瓦螨个体，Apis_m-1−9 为西方蜜蜂瓦螨个体。图 3 同。

Apis_c-1−6 denotes mites derived from *A. cerana*, while Apis_m-1−9 denotes mites derived from *A. mellifera*. The same for Fig. 3.

2.2　狄斯瓦螨携带的摩根氏菌的群体结构分析

通过主成分分析进一步证实了狄斯瓦螨在不同蜂种间的迁移导致了其携带的摩根氏菌发生了种间传播与基因流。第一主坐标（PC1）解释23.83%的变异，第二主坐标（PC2）解释21.03%的变异，椭圆表示 95%置信区间（图 2）。从图 2 可以看出部分东西方蜜蜂狄斯瓦螨样本在坐标空间中位置接近，表明其摩根氏菌群落结构存在相似性，提示可能存在跨宿主传播。在 PC1 与 PC2 构成的散点图上，东方蜜蜂样本聚集紧密，而西方蜜蜂样本分布相对分散。关键的是，部分西方蜜蜂样本（如 Apis_m-4, Apis_m-8）在主成分空间中的位置更接近于东方蜜蜂样本群。这一分布格局表明，这些样本的摩根氏菌群落结构具有相似性，为摩根氏菌的跨宿主交流提供了群体遗传学证据。

2.3　狄斯瓦螨携带的摩根氏菌祖先成分分析

对东西方蜜蜂体表狄斯瓦螨携带的摩根氏菌进行遗传结构分析，结果显示超过半数的样本呈现出混合的祖先成分（图 3）。值得注意的是，

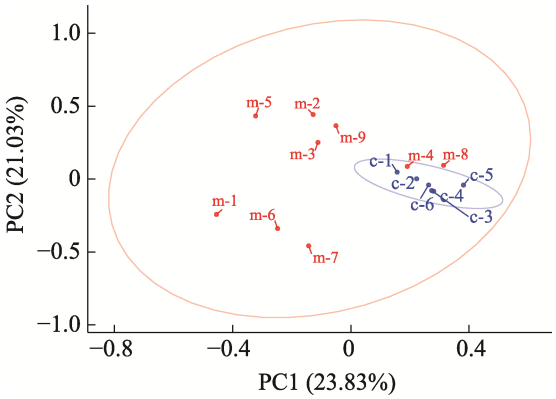


图 2　基于东方蜜蜂与西方蜜蜂狄斯瓦螨携带的摩根氏菌的主成分分析

Fig. 2　Principal component analysis (PCA) diagram of *Morganella morganii* carried by *Varroa destructor* of *Apis cerana* and *Apis mellifera*

图中 c-1−6 为东方蜜蜂瓦螨个体，m-1−9 为西方蜜蜂瓦螨个体。

c-1−6 represents mites of *A. cerana*, and m-1−9 represents mites of *A. mellifera*.

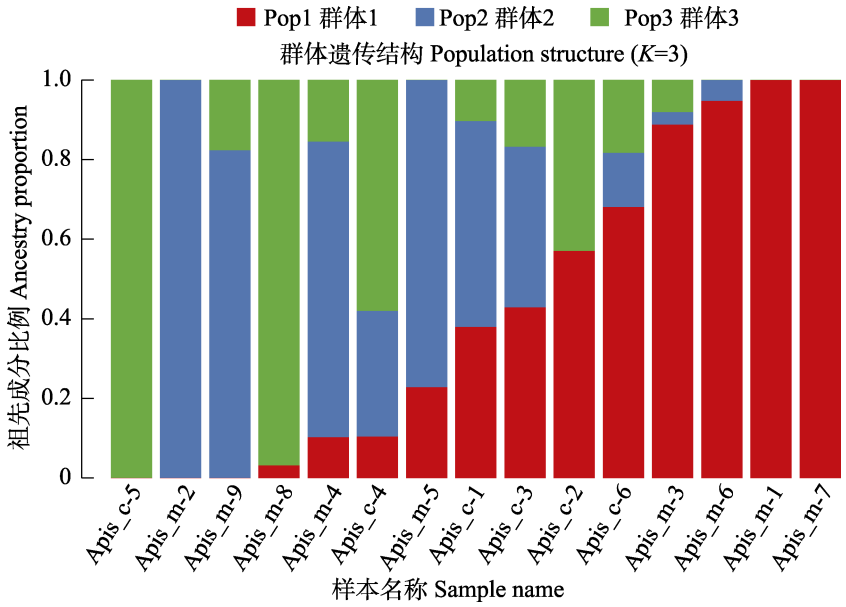


图 3　基于东方蜜蜂 *Apis cerana* 与西方蜜蜂 *Apis mellifera* 体表狄斯瓦螨 *Varroa destructor* 的摩根氏菌 *Morganella morganii* 群体遗传结构分析图

Fig. 3　Based on the genetic structure analysis diagram of *Morganella morganii* in the body surface of *Varroa destructor* of *Apis cerana* and *Apis mellifera*

图中不同颜色代表 3 种不同的祖先成分。

Different colors in the figure represent three different ancestral components.

部分东方蜜蜂与西方蜜蜂狄斯瓦螨样本显示出高度相似的祖先成分比例。这一结果表明，来自东方蜜蜂与西方蜜蜂的狄斯瓦螨携带的摩根氏菌群体并非完全独立，存在共同的祖先来源和持续的基因流动，进一步支持了摩根氏菌能够由狄斯瓦螨介导在东西方蜜蜂之间进行交流的假设。

3　讨论

3.1　系统发育树部分节点置信度偏低

系统发育树中部分分支节点的置信度偏低，是由于摩根氏菌遗传多样性较高。群体内可能存在尚未被充分识别的新单倍型，其与已知单倍型间遗传分化较小或存在网状进化，导致内部节点支持率下降（Razmi et al., 2019）。

3.2　混合饲养模式下的生态风险

本研究样本均采集自同一地理区域，有效排除了地理隔离的影响。因此，观测到的基因流现象最可能源于该区域内东方蜜蜂和西方蜜蜂的混合饲养模式。这种人为管理实践增加了不同蜂种个体间的接触机会，从而为狄斯瓦螨的迁移和随之而来的摩根氏菌传播创造了条件。研究结果警示，混合饲养虽有其经济考量，但可能带来潜在的生态与健康风险，加剧了病原体在蜂群间的流行（周云倩等，2024）。

3.3　与其他媒介生物传播系统的比较

狄斯瓦螨介导的摩根氏菌传播并非特别的现象。类似机制在其他生态系统中广泛存在。例如，蜱虫叮咬可改变宿主皮肤微生物组并协同传播病原体（Rais *et al.*, 2023）；蚊子体内的微生物组调控着虫媒病毒的传播效率（Hegde *et al.*, 2015）；植物寄生性线虫在侵染根系时携带土壤微生物感染植物（Singh *et al.*, 2020）。这些案例共同说明，媒介生物在塑造宿主微生物组和病原体流行病学动态中扮演着至关重要的角色。

3.4　局限与展望

本研究局限于摩根氏菌这一种细菌，尚未验证该交叉传播现象是否适用于其他狄斯瓦螨携带的微生物。并且本研究采用的方法仅能够证明

东方蜜蜂和西方蜜蜂体表狄斯瓦螨携带的摩根氏菌传播交流的现象存在，无法判断传播的方向。未来研究应突破单一细菌的局限，系统调查狄斯瓦螨携带的其他微生物在东方蜜蜂和西方蜜蜂间的交叉传播模式，并评估其在自然蜂群中的致病风险。根据狄斯瓦螨传播病原菌的特性，还有望通过切断这一传播方式，减少病原菌的传播。

参考文献 (References)

Bai WF, Wu ZH, Huang Q, 2022. Summary: *Varroa destructor* biology and control. *Chinese Journal of Animal Infectious Diseases*, 30(6): 202–210. [白文凤, 吴志豪, 黄强, 2022. 瓦螨的研究进展. 中国动物传染病学报, 30(6): 202–210.]

Brouard JS, Schenkel F, Marete A, Bissonnette N, 2019. The GATK joint genotyping workflow is appropriate for calling variants in RNA-seq experiments. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 10(1): 44.

Brutscher LM, McMenamin AJ, Flenniken ML, 2016. The buzz about honey bee viruses. *PLoS Pathogens*, 12(8): e1005757.

Chen YP, Pettis JS, Corona M, Chen WP, Li CJ, Spivak M, Visscher PK, DeGrandi-Hoffman G, Boncristiani H, Zhao Y, VanEngelsdorp D, Delaplane K, Solter L, Drummond F, Kramer M, Lipkin WI, Palacios G, Hamilton MC, Smith B, Huang SK, Zheng HQ, Li JL, Zhang X, Zhou AF, Wu LY, Zhou JZ, Lee ML, Teixeira EW, Li ZG, Evans JD, 2014. Israeli acute paralysis virus: Epidemiology, pathogenesis and implications for honey bee health. *PLoS Pathogens*, 10(7): e1004261.

Chen Y, Huang Q, 2025. Pathogenicity and transmission of *Morganella morganii* in honey bees. *PLoS Pathogens*, 21(10): e1013613.

Danecek P, Bonfield JK, Liddle J, Marshall J, Ohan V, Pollard MO, Whitwham A, Keane T, McCarthy SA, Davies RM, Li H, 2021. Twelve years of SAMtools and BCFtools. *GigaScience*, 10(2): giab008.

Ding ZR, Han RC, Zhang Y, 2020. Research progress on deformed wing virus of honey bees. *Journal of Environmental Entomology*, 42(4): 863–876. [丁兆润, 韩日畴, 张祎, 2020. 蜜蜂残翅病研究进展. 环境昆虫学报, 42(4): 863–876.]

Ding ZR, Li JH, Chen XW, Li WF, Han RC, Zhang Y, 2023. Identification and functional analysis of the *Apis cerana* protein FABP interacting with varroa toxic protein VTP from salivary glands of *Varroa destructor*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(3): 755–763. [丁兆润, 李家豪, 陈晓文, 李文峰, 韩日畴, 张祎, 2023. 狄斯瓦螨唾液毒性蛋白 VTP 互作蛋白 FABP 的鉴定与功能分析. 应用昆虫学报, 60(3): 755–763.]

Hegde S, Rasgon JL, Hughes GL, 2015. The microbiome modulates arbovirus transmission in mosquitoes. *Current Opinion in Virology*, 15: 97–102.

Hubert J, Kamler M, Nesvorna M, Ledvinka O, Kopecky J, Erban T, 2016. Comparison of *Varroa destructor* and worker honeybee microbiota within hives indicates shared bacteria. *Microbial Ecology*, 72(2): 448–459.

Hubert J, Erban T, Kamler M, Kopecky J, Nesvorna M, Hejdankova S, Zurek L, 2015. Bacteria detected in the honeybee parasitic mite *Varroa destructor* collected from beehive winter debris. *Journal of Applied Microbiology*, 119(3): 640–654.

Li H, 2013. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. arXiv: 1303.3997. https://arxiv.org/abs/1303.3997.

Li WF, Han RC, 2020. Effects of the parasite *Varroa destructor* on the development of *Apis mellifera* L. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(5): 1093–1103. [李文峰, 韩日畴, 2020. 狄斯瓦螨寄生对西方蜜蜂发育的影响. 应用昆虫学报, 57(5): 1093–1103.]

Lin ZG, Qin Y, Li L, Wang S, Zheng HQ, Hu FL, 2016. Synergistic effects of *Varroa destructor* and deformed wing virus on honey bee health. *Acta Entomologica Sinica*, 59(7): 775–784. [蔺哲广, 秦瑶, 李利, 王帅, 郑火青, 胡福良, 2016. 狄斯瓦螨和蜜蜂残翅病毒对蜜蜂健康的协同影响. 昆虫学报, 59(7): 775–784.]

Martin SJ, Highfield AC, Brettell L, Villalobos EM, Budge GE, Powell M, Schroeder DC, 2012. Global honey bee viral landscape altered by a parasitic mite. *Science*, 336(6086): 1304–1306.

Mockel N, Gisder S, Genersch E, 2011. Horizontal transmission of deformed wing virus: Pathological consequences in adult bees (*Apis mellifera*) depend on the transmission route. *Journal of General Virology*, 92(2): 370–377.

Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, Minh BQ, 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1): 268–274.

Pakwan C, Kaltenpoth M, Weiss B, Chantawannakul P, Jun G, Disayathanoowat T, 2018. Bacterial communities associated with the ectoparasitic mites *Varroa destructor* and *Tropilaelaps mercedesae* of the honey bee (*Apis mellifera*). *FEMS Microbiology Ecology*, 94(1): fix160.

Peng YS, Fang YZ, Xu SY, Ge LS, 1987a. The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an

ectoparasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans. *Journal of Invertebrate Pathology*, 49(1): 54–60.

Peng YSC, Fang YZ, Xu SY, Ge LS, Nasr ME, 1987b. Response of foster Asian honey bee (*Apis cerana* Fabr.) colonies to the brood of European honey bee (*Apis mellifera* L.) infested with parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oudemans. *Journal of Invertebrate Pathology*, 49(3): 259–264.

Posada-Florez F, Lamas ZS, Hawthorne DJ, Chen Y, Evans JD, Ryabov EV, 2021. Pupal cannibalism by worker honey bees contributes to the spread of deformed wing virus. *Scientific Reports*, 11(1): 8989.

Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira MA, Bender D, Sham PC, 2007. PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3): 559–575.

Qi JW, Zhuang ML, Jiang HB, Wang Z, 2024. Research progress in the mite resistance mechanisms of honey bees. *Apiculture of China*, 75(8): 54–57. [戚竞文, 庄明亮, 蒋海宾, 王志, 2024. 蜜蜂抗螨机制的研究进展. 中国蜂业, 75(8): 54–57.]

Rais O, Roulet A, Servant F, Duron O, Lelouvier B, 2023. Cross-alteration of murine skin and tick microbiome concomitant with pathogen transmission after *Ixodes ricinus* bite. *Microbiome*, 11(1): 250.

Razmi J, Rahimian H, Mardi M, Zamanizadeh HR, 2019. Genetic diversity and population structure of the bacterial agent of potato soft rot in Iran. *Journal of Microbial World*, 11(4): 404–419.

Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B, 2010. Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103: S96–S119.

Ryabov EV, Wood GR, Fannon JM, Moore JD, Evans DJ, 2014. A virulent strain of deformed wing virus (DWV) of honeybees (*Apis mellifera*) prevails after *Varroa destructor*-mediated, or *in vitro*, transmission. *PLoS Pathogens*, 10(6): e1004230.

Singh S, Awasthi LP, Jangre A, Nirmalkar VK, 2020. Applied Plant Virology. New York: Academic Press. 291–300.

Wang S, Lin ZG, Chen GW, Deng J, Zheng HQ, Hu FL, 2019. Advances in Kashmir bee virus (KBV). *Acta Entomologica Sinica*, 62(10): 1228–1238. [王帅, 蔺哲广, 陈功文, 邓洁, 郑火青, 胡福良, 2019. 克什米尔蜜蜂病毒(KBV)研究进展. 昆虫学报, 62(10): 1228–1238.]

Wickham H, 2011. ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews*: *Computational Statistics,* 3(2): 180–185.

Zhang XQ, Sun LP, Zhao DX, Li JL, 2020. Progress in research on pathogenic factors of the Chinese sacbrood virus and the potential of Chinese herbal medicine to control this disease. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(4): 806–813. [张雪琦, 孙丽萍, 赵冬香, 李继莲, 2020. 中华蜜蜂囊状幼虫病发病及防治研究进展. 应用昆虫学报, 57(4): 806–813.]

Zhou YQ, Wang ZW, Miao SW, Liu J, Zhang X, 2024. RNA virus transmission and epidemic potential among six wild bee species under identical habitat conditions. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(2): 383–389. [周云倩, 汪正威, 缪思位, 刘军, 张炫, 2024. 同一生境条件下六个野生授粉蜂种间蜜蜂 RNA 病毒的传播与流行. 应用昆虫学报, 61(2): 383–389.]