



微生物调控昆虫信息素产生和感知的研究 进展

肖逸，程代凤*

(华南农业大学植物保护学院，广州 510642)

摘要：微生物在昆虫合成信息素与感知信息素的过程中起着关键作用，其广泛影响昆虫的行为、生理及种群动态。微生物通过包括代谢调节、基因表达调控以及信号传递途径的干预等多种机制来精细地调节宿主昆虫信息素的合成与感知，这种调节不仅促进了昆虫的适应性，还可能引发种群内部的竞争与资源分配的矛盾。本文综述了近年来关于微生物影响昆虫信息素的合成与感知领域最新的研究进展，深入剖析了微生物影响昆虫信息素的生成与感知能力的作用机制。同时，也探讨了这些调控机制在昆虫与微生物共生体系进化历程中的意义，旨在揭示两者间相互作用的复杂机理，并为该领域未来的探索提供新的见解与研究导向。

关键词：微生物；昆虫信息素；交配行为；社会行为；协同进化

中图分类号：Q968.1； Q965

文献标识码：A

Research progress on microbial regulation of insect pheromone production and perception

XIAO Yi, CHENG Dai-Feng* (College of plant protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Microorganisms play a pivotal role in modulating both the synthesis and perception of pheromones in insects, exerting profound influences on their behavior, physiology, and population dynamics. Through diverse mechanisms, including metabolic regulation, gene expression modulation, and intervention in signaling pathways, microorganisms intricately regulate the production and perception of pheromones in their insect hosts. This regulation not only enhances insect adaptability but may also instigate intraspecific competition and resource allocation conflicts. This review synthesizes recent advancements in understanding microbial influences on insect pheromone biosynthesis and sensory perception, providing an in-depth analysis of the underlying mechanisms. Furthermore, it explores the evolutionary implications of these regulatory mechanisms within insect-microbe symbiotic systems, aiming to elucidate the complex interplay

基金项目：广东省重点研发计划（2022B1111030002）；国家自然科学基金（32372520，32122072）

作者简介：肖逸，女，硕士研究生，研究方向为昆虫化学生态学，E-mail: 2388466754@qq.com

*通讯作者 Author for correspondence: 程代凤，博士，教授，研究方向为昆虫化学生态学，E-mail: chengdaifeng@scau.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-01-02; 修回日期 Revision received: 2025-02-22; 接受日期 Accepted: 2025-02-24

between these organisms and to offer novel insights and research directions for future investigations in this field.

Key words: Microbial; insect pheromones; mating behaviors; social behaviors; coevolution

昆虫是一个极其多样化的生物群体，并且在生态系统中占据着关键地位。与其他生物一样，昆虫与微生物存在密切关系，这些微生物对昆虫的生态和进化产生深远的影响。昆虫体内或体表的微生物种类多样，主要包括细菌、真菌、酵母菌、原生生物、古细菌和病毒等(White and Lichtwardt, 2004; Gurung *et al.*, 2019)。这些微生物可能长期或短期与宿主共存，其影响呈现多面性，既可能有益于昆虫的适应性，也可能有害，此外还有共栖的可能，即双方互不干扰(Kaufman *et al.*, 2000; Feldhaar, 2011; Hammer *et al.*, 2017)。与昆虫宿主建立持久互作关系的微生物称为共生微生物(栾军波和王四宝, 2023)，如内共生菌(指生活在宿主细胞或组织内的微生物)往往依赖宿主昆虫提供营养，同时也能为宿主带来适应性优势，包括为宿主补充其植物饮食中缺乏的营养物质、克服宿主防御，以及抵御病原体、寄生物或其他环境胁迫(Engel and Moran, 2013; Mereghetti *et al.*, 2017)，如烟粉虱 *Bemisia tabaci* 体内的 *Portiera* 和 *Hamiltonella*，其主要作用是向宿主提供营养(Fujiwara *et al.*, 2022)。然而，并非所有微生物对昆虫都是有益的，一些微生物具有致病性，可能降低宿主的生存能力或引发疾病。如病毒可能会操纵宿主的行为或生理机能，最终增加其自身的传播和复制。此外，一些非致病性病毒可能在共生关系中为其宿主带来益处(Gurung *et al.*, 2019)。

化学信号是生物种内和种间最古老且最广泛的交流方式之一。在同一物种不同个体间传递信息的化合物被称为信息素。虽然大多数昆虫信息素合成的最初途径是由脂肪酸合成的，但是也存在类异戊二烯途径，以及氨基酸或其他复杂的宿主前体的简单转化(Tillman *et al.*, 1999)。当前，已阐明的信息素的作用包括求偶、交配、聚集、攻击和防御的协调、踪迹标记、社会等级的建立，以及物种、性别、筑巢和个体间的识别(Slessor *et al.*, 2005)。信息素被许多生物体用来进行化学交流。在昆虫中，根据化合物诱导不同的行为将其分为几种不同类型的信息素，包括吸引同种性别进行交配的性信息素，将两性聚集到特定的地点进行喂食或交配的聚集信息素，以及标记地点或形成痕迹的标记信息素(吴帆等, 2023)。

微生物广泛分布于自然界中，在进化过程中昆虫与微生物建立了密切复杂的联系，两者在共同进化的同时相互作用并相互依赖(Ai *et al.*, 2022)。近年来，许多研究表明微生物共生体对一物种的个体间的化学通讯具有显著影响(图1)。因此，深入探究微生物对昆虫信息素影响，不仅能为昆虫-微生物的研究提供新方向和思路，也为开发新的昆虫防治策略和物种保护策略奠定坚实的基础(Gupta and Nair, 2020; Nakano *et al.*, 2022)，同时对于研发新型害虫诱捕技术具有重要的应用价值。本文综述了近年来有关微生物对昆虫信息素的影响及其分子机制的研究，并探讨了其进化意义，旨在为进一步研究微生物如何影响宿主化学通讯提供见解。

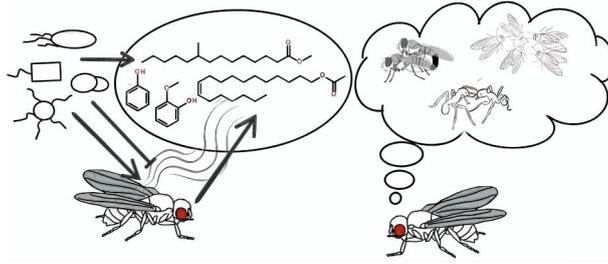


图 1 微生物能够生成信息素成分或调节昆虫的信息素产生。这些微生物对通讯的影响在配偶定位、配偶选择、聚集以及亲缘识别等行为中发挥重要作用。

Fig. 1 Microorganisms can produce pheromone components or modulate pheromone production in insects. Such microbial effects on communication are known in the context of mate localization and mate choice, aggregation and kin recognition.

1 昆虫传递并感知信息素的生物学机制

昆虫向环境中释放信息素，个体要通过外周神经系统识别环境中的信息素后才能做出反应。信息素可分为挥发性信息素和低挥发性信息素两类，分别被昆虫的嗅觉感受器和味觉感受器所识别。挥发性信息素通过嗅觉感受器上的小孔进入到感受器淋巴液中，在气味结合蛋白（odorant binding proteins, OBPs）或化学感受蛋白（chemosensory proteins, CSPs）的协助下（Pelosi *et al.*, 2006），这些蛋白质将疏水性气味物质通过淋巴液传递到位于嗅觉神经元突膜上的气味受体（olfactory receptors, ORs）或离子受体（ionotropic receptors, IRs）上。随后，ORs 或 IRs 将化学信号转化为电信号，并将其传递到中枢神经系统（central nervous system, CNS），从而引发嗅觉反应（Chertemps *et al.*, 2015）。

低挥发性信息素包括氨基酸、核苷酸、单糖、酸、矿物盐和各种次生代谢物质等（Mullin *et al.*, 1994），这些物种通常可被昆虫的味觉感受器识别。不同于嗅觉感受器，味觉感受器仅在顶端有一个小孔，化学物质通过这些孔隙渗透进入味觉感受器，并与味觉感受神经元（gustatory receptor neurons, GRNs）的树突相接触。树突表面的味觉受体（gustatory receptors, GRs）与化学分子结合后被激活，进而产生电信号，这些电信号随后通过轴突以脉冲的形式传递到昆虫中枢神经系统，从而调节昆虫的行为（Tillman *et al.*, 2024）。

2 微生物对昆虫信息素产生和感知的影响

2.1 微生物对昆虫交配行为的影响

微生物与昆虫之间的联系主要体现在昆虫与内共生菌的共生关系中，这些微生物可以通过多种方式影响宿主的生理、生态和进化（Douglas, 2009; Feldhaar, 2011; V. Flórez *et al.*, 2015），包括直接或间接影响化学通讯和配偶选择（Brucker and Bordenstein, 2012）（表 1）。在不同的昆虫中，用抗生素对宿主内共生菌进行破坏会导致宿主吸引力和繁殖力下降。例如，对采采蝇 *Glossina m. morsitan* 进行抗生素（尤其是四环素）处理后其 3 种内共生菌 *Sodalis*、*Wolbachia* 和 *Wigglesworthia* 丰度显著降低，雌性性信息素 15, 19, 23-三甲基三十七烷的相对含量显著降低，雌蝇对雄蝇的引诱力降低，表明对微生物群进行干扰可能会影响交配选择行

为 (Engl *et al.*, 2018)。吉氏金小蜂 *Nasonia giraulti* 在感染 *Wolbachia pipientis* 后, 受感染雌蜂的配偶接受度和繁殖力降低, 并且检测到在雌蜂的嗅觉感受器中含有 *W. pipientis*, 由此推测 *W. pipientis* 可能通过干扰雌蜂的嗅觉感受作用从而影响雌蜂的择偶决策 (Chafee *et al.*, 2011)。对橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 雌虫进行抗生素处理, 不仅会降低其对雄虫的吸引力, 还会产生强烈的驱避作用。通过喂养雌蝇重新引入肠道微生物群可以完全逆转这种影响 (Damodaram *et al.*, 2016)。不同饮食环境 (喂养淀粉和糖浆) 会导致黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 体内肠道菌群产生差异, 而这种菌群差异会使果蝇更倾向于与相同饮食的异性个体交配。Sharon 等人 (2010) 的研究表明, 使用抗生素能消除这种选择性的交配行为, 而重新引入特定的肠道菌 *Lactobacillus plantarum* 则可以恢复这一行为, 推测肠道菌可能是通过改变果蝇体内的化学成分 (如性信息素) 来实现交配选择行为。

另外, 病毒与宿主之间也可能存在一种协同进化的关系, 这种关系有助于病毒的传播。以杆状包膜病毒 *Helicoverpa zea nudivirns 2* (Hz-2V) 为例, 该病毒能够长期感染棉铃虫 *Helicoverpa zea* 雌蛾的种群。受感染的雌虫释放信息素量是对照组的五到七倍, 能够吸引更多的雄性。这种因感染而增强的雌性吸引力, 可能会促进病毒在昆虫种群中的传播 (Burand *et al.*, 2005)。

2.2 微生物对昆虫社会活动的影响

除了在求偶和交配中发挥重要作用外, 信息素还介导昆虫其他大量社会活动。有研究表明某些物种的共生微生物有助于产生聚集信息素, 并生成一些化合物, 使得个体能够区分同属和不同属的个体。一些群居昆虫的聚集行为可通过识别同种昆虫粪便的挥发物所介导。由于大多数昆虫的肠道中都有复杂的微生物群落, 因此粪便释放的挥发性物质的混合物不仅受到昆虫本身及其饮食的影响, 还受到肠道微生物的影响。在德国小蠊 *Blattella germanica* 中, 发现肠道细菌代谢产生的挥发性羧酸对同类具有显著的吸引作用。抗生素处理后的蜚蠊粪便对同种其他个体的吸引力大幅减弱, 而重新接种特定微生物后, 粪便的吸引力又得以恢复增强 (Wada-Katsumata *et al.*, 2015)。当破坏沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 肠道细菌群落后, 其粪便中的苯酚和愈创木酚的含量显著降低。将先前从蝗虫中分离出来的克雷伯氏菌 *Klebsiella pneumoniae*、阴沟肠杆菌 *Enterobacter cloacae* 和成团泛菌 *Pantoea agglomerans* 重新接种后, 这些苯酚类化合物的含量能恢复正常水平, 表明细菌参与这些化学物质的合成并调控宿主的聚集行为 (Dillon *et al.*, 2002)。类似地, 黑腹果蝇中肠道微生物也能增强粪便对同类的吸引力, 但与蝗虫和蜚蠊不同, 黑腹果蝇粪便吸引力的增强是由病原菌而非互利共生的肠道微生物引起的。这可能是病原体通过调控宿主气味特征来增强其自身传播能力的一种策略 (Keeseey *et al.*, 2017)。

骚扰锥蝽 *Triatoma infestans* 的成虫能够释放一种挥发性有机化合物 (VOCs) 的混合物, 这些化合物具有警戒作用, 并可能在性行为 and 防御中起重要作用 (Palottini and Manrique, 2016)。Lobo 等人 (2018) 观察到, 当 *T. infestans* 感染白僵菌 *Beauveria bassiana* 后, 其主

要警戒信息素成分丙酸的含量比未感染个体高出三倍。同时,参与短链脂肪酸挥发物合成的两个基因 *Ti-brnq* 和 *Ti-bkdc* 在感染早期阶段的表达也有所增加。西方蜜蜂 *Apis mellifera* 感染肠道微孢子虫后,其信息素油酸乙酯(EO)水平升高,飞行活动更加频繁,蜂巢工蜂的分化受到抑制,影响了蜂巢正常觅食(Dussaubat *et al.*, 2010)。此外,受 *Nosema spp.* 感染的蜜蜂与未感染的个体相比,受感染蜜蜂的死亡率显著增加。这些结果表明,虽然 *Nosema* 感染可能会影响蜂群的整体稳态,但是感染后的蜜蜂更频繁的飞行活动或许有助于降低蜂群内部的疾病传播风险。

除上述之外,尸体处理行为是社会性昆虫维持群体卫生的重要策略。研究发现,感染绿僵菌 *Metarhizium anisopliae* 死亡的红火蚁 *Solenopsis invicta* 蛹体表面的脂肪酸(棕榈酸、油酸和亚油酸)浓度更高,实验证实亚油酸和油酸能引发工蚁的尸体处理行为。亚油酸和油酸可能是识别蛹体尸体的化学信号,绿僵菌感染会促使蛹体尸体表面脂肪酸积累,从而加快工蚁对蛹体尸体的处理(Qiu *et al.*, 2015)。

表 1 微生物对昆虫配偶选择或社会活动的影响

Table 1 Function of microorganisms on insect mate choice or social activity

宿主 Host	微生物 Microbial	作用 Effect	参考文献 References
采采蝇 <i>Glossina morsitans morsitans</i>	伴突属 <i>Sodalis</i> 沃尔巴克氏菌 <i>Wolbachia Wigglesworthia</i>	雌蝇对雄蝇的引诱力降低 Decreased attractiveness of female flies	Engl <i>et al.</i> , 2018
吉氏金小蜂 <i>Nasonia giraulti</i>	毕梯斯沃巴契亚体 <i>Wolbachia pipientis</i>	受感染雌蝇的配偶接受度和繁殖力降低 decrease mate acceptance of infected females	Chafee <i>et al.</i> , 2011
橘小实蝇 <i>Bactrocera dorsalis</i>	肠道微生物 Gut microbiota	降低对雄虫的吸引力 Decreased attractiveness of female flies	Damodaram <i>et al.</i> , 2016
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	植物乳杆菌 <i>Lactobacillus plantarum</i>	影响果蝇的交配偏好 Influence on <i>Drosophila</i> mating preferences	Sharon <i>et al.</i> , 2010
棉铃虫 <i>Helicoverpa zea</i>	杆状包膜病毒 <i>Helicoverpa zea nudivirus 2 (Hz-2V)</i>	雌虫信息素分泌增加,对雄性的吸引力增强 Increased pheromone secretion in female insects enhances their attractiveness to males	Burand <i>et al.</i> , 2005
德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	肠道微生物 Gut microbiota	粪便的吸引力增加 Increased fecal attraction	Wada-Katsuma <i>et al.</i> , 2015
沙漠蝗 <i>Schistocerca gregaria</i>	成团泛菌 <i>Pantoea agglomerans</i> 克雷伯氏菌 <i>Klebsiella pneumoniae</i>	粪便的吸引力增加 Increased fecal attraction	Dillon <i>et al.</i> , 2002
骚扰锥蝽 <i>Triatoma infestans</i>	阴沟肠杆菌 <i>Enterobacter cloacae</i> 白僵菌 <i>B. bassiana</i>	警戒信息素成分产生差异 Differences in the production of alarm pheromone components	Lobo <i>et al.</i> , 2018
意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	肠道微孢子虫 <i>Nosema spp.</i>	信息素油酸乙酯水平升高,飞行活动频率和死亡率增加 The level of the pheromone ethyl oleate increases. Increased flight activity and mortality	Dussaubat <i>et al.</i> , 2010
红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	绿僵菌 <i>Metarhizium anisopliae</i>	促使蛹体尸体表面脂肪酸积累,加快工蚁对蛹体尸体的处理 Promotes the accumulation of fatty acids on the surface of pupal corpses, accelerating the workers'	Qiu <i>et al.</i> , 2015

3 微生物调控昆虫信息素产生与感知能力的机制

3.1 直接合成信息素

一些共生微生物能够直接合成信息素。昆虫体表和体内，尤其是肠道内，微生物可能产生挥发性有机化合物（VOCs），这些化合物可以直接作为信息素或信息素的前体物质。例如，在沙漠蝗虫 *Schistocerca gregaria* 中，肠道细菌 *Pantoea agglomerans* 和其他微生物通过分解食物成分，产生包括苯乙醛、苯乙醇和苯乙酸在内的化合物。这些化合物经宿主排泄后，能作为聚集信息素，吸引其他蝗虫，促进群体行为。橘小实蝇直肠腺中的 *Bacillus* 能够利用食物中的葡萄糖和氨基酸产生雄性信息素，吸引雌性进行交配（Ren *et al.*, 2021）。在切叶蚁 *Atta sexdens* 中，肠道细菌 *Bacillus* spp. 能够合成某些脂肪酸，这些脂肪酸是蚁巢信息素的组成成分，用于巢内成员之间的通讯（Currie *et al.*, 1999）。在西方蜜蜂中，蜂巢中的微生物（如 *Lactobacillus* spp. 和 *Bifidobacterium* spp.）通过发酵蜂蜜和花粉生成某些挥发性化合物，这些化合物可能在蜂群信息素的产生中起作用，有助于维持蜂群的社会结构（Engel and Moran, 2013）。红脂大小蠹肠道中有 5 种常见挥发物，其中马鞭草烯酮是重要信息素。实验表明，肠道微生物能将顺-马鞭草烯醇转化为马鞭草烯酮，且顺-马鞭草烯醇对肠道细菌毒性强于马鞭草烯酮，说明肠道细菌合成信息素的过程也是一种对自身的解毒行为（徐乐天, 2016）。

3.2 间接调控宿主信息素的合成

微生物能够通过影响宿主的信息素合成途径来间接调控信息素的产生。这种调控机制可能涉及宿主的基因表达、代谢路径的调整以及内分泌系统的调节作用。经过四环素处理后重新接种 *Bombella apis* 的西方蜜蜂幼虫，其体内受保幼激素和蜕皮激素调控的 *vg*、*mrjpl* 基因以及蜕皮激素响应基因 *br-c* 的表达水平显著增加，这表明 *B. apis* 能够影响蜜蜂体内保幼激素和蜕皮激素的合成（Chen *et al.*, 2024）。鉴于蜕皮激素和保幼激素参与昆虫信息素的生物合成（Tillman *et al.*, 1999），这进一步证实了共生微生物能够通过影响上游基因的表达来间接调控宿主信息素的合成。

微生物通过代谢活动产生信息素合成的前体物质，这些前体在宿主体内通过进一步的生化反应转化为具有生物活性的信息素（Jurenka, 2004）。许多信息素来源于基础代谢物，例如脂肪酸、萜类化合物和甾醇（Engel and Moran, 2013）。宿主通过酶促反应将这些前体转化为具有生物活性的挥发性信息素。例如，当果蝇感染 AcMNPV 病毒后，与果蝇信息素产生和感知相关的去饱和酶 1（*Desat1*）基因（Labeur *et al.*, 2002; Bousquet *et al.*, 2012）以及在同种信号传导中起作用的结合基因（Hortsch *et al.*, 1998）在被感染的宿主中被共同诱导表达。此外，与脂肪酸生物合成和信息素代谢相关的功能在响应 AcMNPV 感染时表现出富集现象，这与埃及伊蚊中观察的结果相似。这些发现表明，AcMNPV 感染可能通过调

节脂肪酸代谢途径和信息素信号转导通路,进而影响宿主的生理机能和行为表现,这种机制可能在多种昆虫物种中普遍存在。

3.3 调节宿主对化学信号的感知能力

微生物,如病毒、肠道细菌和昆虫病原真菌,能够通过调控 OBP 和 OR 的表达来调节宿主化学信号感知能力。西方蜜蜂在脛翅病毒(DWV)的高负荷感染或微孢子虫寄生虫诺泽氏菌 *Nosema ceranae* 的寄生后均会导致 OBP 表达的下调,这可能会导致宿主嗅觉灵敏度的下降从而改变宿主行为(Badaoui *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2021)。冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 感染沙门氏菌 *Salmonella typhimurium* 后会引起 OBP 域蛋白 OBPD-1 的表达量下调(Aguilar *et al.*, 2005)。此外, Sindbis 病毒感染雌性埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 后,其嗅觉组织中的 *AaegObp1* 和 *AaegObp2* mRNA 水平显著降低,这表明该病毒可以有效地抑制 OBP 表达(Sengul and Tu, 2010)。草地贪夜蛾 *Spodoptera exigua* 感染多核多角体病毒 SeMNVP 后,幼虫头部中 *SexiOR23*、*SexiOR35*、*SexiOR40c*、*SexiOR44* 和 *SexiOR63* 这 5 个基因的表达量显著上调使得草地贪夜蛾能够识别更多种类的气味分子(Llopis-Giménez *et al.*, 2021)。然而,微生物对宿主信息化合物感知能力方面的调控分子机制仍需进一步研究。

4 微生物调控昆虫信息素生成的进化意义

在昆虫与微生物的相互作用过程中,昆虫能够获得其生长和发育所需的物质,而微生物则借助昆虫来推动自身的传播,这对促进双方的共同进化具有重要的意义。微生物与昆虫之间的共生关系非常复杂且多样化。一些微生物通过与昆虫形成共生关系,为其宿主提供营养、解毒、防御病原体等多种功能,这种共生关系不仅有利于昆虫的生存和繁殖,也促进了微生物在昆虫种群中的传播。此外,共生微生物还可以通过水平基因转移(HGT)与昆虫之间的基因得以交换和传递,使得双方能够更快地适应环境变化,进一步加深了两者之间的共生关系(Li *et al.*, 2022)。信息素是昆虫间进行交流的关键化学信号。微生物通过直接或间接影响信息素的产生、释放以及宿主感知信息素的能力使昆虫间信息传递发生改变,而这种改变可能使昆虫在寻找配偶、保护资源或应对环境变化方面具有更高的适应性。

微生物调控信息素的作用不仅影响昆虫个体的行为发生改变,还可能导致物种间发生生殖隔离。例如,喂养淀粉或糖浆会导致黑腹果蝇体内肠道菌群发生差异,而这种菌群差异会使果蝇性信息素的水平发生改变进而更倾向于与相同饮食的个体交配,且该交配偏好具有较强的可遗传性,从而产生了不经遗传分化的生殖隔离现象(Wada-Katsumata *et al.*, 2015)。这种共生微生物通过调控宿主的交配选择行为,为宿主种群的生殖隔离和物种分化提供了重要的选择压力(Bruker and Bordenstein, 2012)。

微生物通过改变信息素信号来影响昆虫种群的聚集和扩散行为、资源利用效率以及与其他物种(如天敌、寄主植物)的相互作用。中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 的两种共生酵母菌 *Pichia pinus* 和 *Hansenula capsulata* 可以高效的将马鞭草醇转化为雌虫的聚集信息素(Hunt and Borden, 1990)。相比健康蚜虫,感染真菌病原体 *Erynia neoaphidis* 的豌豆

蚜 *Acyrtosiphon pisum* 对蚜虫警报信息素的敏感性较低 (Roy *et al.*, 1999), 这虽然有利于病原体能够更好地在种群内进行传播, 但抑制了受感染的蚜虫向健康种群传播病原体的能力。这些微生物调控不仅能够避免资源过度浪费, 还能增强其生态适应性, 并可能推动生态系统的演化进程。

5 展望

微生物能够通过分泌挥发性有机化合物或调节昆虫体内的代谢途径来影响信息素的产生, 进而改变昆虫的行为模式, 如觅食习惯、交配行为、产卵选择等。尽管已有一些研究揭示了微生物对昆虫的种内化学通讯的潜在影响, 但迄今为止, 通过实验证实微生物参与调控昆虫信息素产生的研究仍然较少。这使得我们难以形成对微生物如何介导昆虫信息素产生的全面且统一的认识。

探究微生物对宿主信息素影响的主要挑战在于获取无菌昆虫个体极为不易, 而这一过程往往会影响宿主的正常生理状态。如, 使用抗生素处理可能直接作用于宿主昆虫自身, 去除专性和部分兼性共生微生物同样可能对宿主产生不良影响。因此, 为了获得准确的研究结果, 必须采取措施排除这些干扰因素, 例如实施适当的再感染处理或维持长期保持无菌培养并通过饮食补充微生物 (Salem *et al.*, 2014)。如今, 已有多种获取无菌昆虫的成熟方法, 为研究提供了新思路。郑浩等人 (2017) 将蜂蛹放置于无菌容器内, 同时为新羽化的蜜蜂提供严格无菌的环境与食物, 成功培育出了无菌蜜蜂个体, 深入探究肠道微生物与蜜蜂健康、信息素合成的关联, 为相关研究提供重要参考。此外, 研究微生物对宿主信息素影响的另一挑战在于需要将分析化学技术与嗅觉行为实验相结合, 同时需要具备操控共生系统的专业知识。这些研究领域的传统上是各自独立发展的。因此, 为了深入揭示微生物对昆虫信息素产生以及影响宿主感知信息素能力的分子机制, 加强微生物研究与化学生态学之间的跨学科合作显得尤为重要。

最后, 深入探究微生物对昆虫化学感受的调控机制可为害虫控制和生物防治领域开辟新的视角。通过抑制宿主嗅觉基因的表达, 可以干扰其正常的嗅觉感知行为, 从而为害虫防治提供新的思路。例如, 冈比亚按蚊在感染沙门氏菌后, 其嗅觉结合蛋白 (OBP) 基因 *OBPd-1* 的表达显著降低, 导致蚊子定位宿主的能力下降, 进而减少病毒传播的风险 (Aguilar *et al.*, 2005)。这种方法利用病原体调控宿主的基因表达, 为控制媒介昆虫提供了潜在途径。此外, 筛选病原体感染后发生表达变化的嗅觉相关基因, 并将其作为 RNAi 的靶点, 可进一步提升生物防治的效果。例如, 西方蜜蜂在感染腕翅病毒 (DWV) 或微孢子虫寄生虫诺泽氏菌 *Nosema ceranae* 后, 其 OBP 表达水平显著下调, 可能导致嗅觉灵敏度下降 (Badaoui *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2021)。基于此, 利用 RNAi 技术靶向调控 OBP 基因, 可能有效控制西方蜜蜂种群及其携带病毒的传播。

参考文献 (References)

Aguilar R, Jedlicka AE, Mintz M, *et al.* Global gene expression analysis of *Anopheles gambiae* responses to microbial challenge [J].

- Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, 35 (7): 709-719.
- Ai S, Zhang Y, Chen Y, *et al.* Insect-microorganism interaction has implications on insect olfactory systems [J]. *Insects*, 2022, 13 (12): 1094.
- Badaoui B, Fougeroux A, Petit F, *et al.* RNA-sequence analysis of gene expression from honeybees (*Apis mellifera*) infected with *Nosema ceranae* [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12 (3): e0173438.
- Bousquet F, Nojima T, Houot B, *et al.* Expression of a desaturase gene, *desat1*, in neural and nonneural tissues separately affects perception and emission of sex pheromones in *Drosophila* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109 (1): 249-254.
- Brucker RM, Bordenstein SR. Speciation by symbiosis [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27 (8): 443-451.
- Burand JP, Tan W, Kim W, *et al.* Infection with the insect virus Hz-2v alters mating behavior and pheromone production in female *Helicoverpa zea* moths [J]. *Journal of Insect Science*, 2005, 5 (1): 6.
- Chafee ME, Zecher CN, Gourley ML, *et al.* Decoupling of host-symbiont-phage coadaptations following transfer between insect species [J]. *Genetics*, 2011, 187 (1): 203-215.
- Chen XW, Li JH, Ding ZR, *et al.* Honeybee symbiont *Bombella apis* could restore larval-to-pupal transition disrupted by antibiotic treatment [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2024, 153: 104601.
- Chertemps T, Younus F, Steiner C, *et al.* An antennal carboxylesterase from *Drosophila melanogaster*, esterase 6, is a candidate odorant-degrading enzyme toward food odorants [J]. *Frontiers in Physiology*, 2015, 6: 153586.
- Currie CR, Scott JA, Summerbell RC, *et al.* Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites [J]. *Nature*, 1999, 398 (6729): 701-704.
- Damodaram KJP, Ayyasamy A, Kempraj V. Commensal bacteria aid mate-selection in the fruit fly, *Bactrocera dorsalis* [J]. *Microbial Ecology*, 2016, 72 (3): 725-729.
- Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK. A Note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2002, 92 (4): 759-763.
- Douglas AE. The microbial dimension in insect nutritional ecology [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23 (1): 38-47.
- Dussaubat C, Maisonnasse A, Alaux C, *et al.* *Nosema* spp. infection alters pheromone production in honey bees (*Apis mellifera*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36 (5): 522-525.
- Engel P, Moran NA. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37 (5): 699-735.
- Engl T, Michalkova V, Weiss BL, *et al.* Effect of antibiotic treatment and gamma-irradiation on cuticular hydrocarbon profiles and mate choice in tsetse flies (*Glossina m. morsitans*) [J]. *BMC Microbiology*, 2018, 18 (1): 155-167.
- Feldhaar H. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts [J]. *Ecological Entomology*, 2011, 36 (5): 533-543.
- Flórez LV, Biedermann PHW, Engl T, *et al.* Defensive symbioses of animals with prokaryotic and eukaryotic microorganisms [J]. *Natural Product Reports*, 2015, 32 (7): 904-936.
- Fujiwara A, Meng XY, Kamagata Y, *et al.* Subcellular niche segregation of co-obligate symbionts in whiteflies [J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 11 (1): e04684-22.
- Gupta A, Nair S. Dynamics of insect-microbiome interaction influence host and microbial symbiont [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1357.
- Gurung K, Wertheim B, Salles JF. The microbiome of pest insects: It is not just bacteria [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2019, 167 (3): 156-170.
- Hammer TJ, Janzen DH, Hallwachs W, *et al.* Caterpillars lack a resident gut microbiome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114 (36): 9641-9646.
- Hortsch M, Olson A, Fishman S, *et al.* The expression of MDP-1, a component of *Drosophila* embryonic basement membranes, is modulated by apoptotic cell death [J]. *The International Journal of Developmental Biology*, 2003, 42 (1): 33-42.
- Hunt DWA, Borden JH. Conversion of verbenols to verbenone by yeasts isolated from *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16 (4): 1385-1397.
- Jurenka R. Insect pheromone biosynthesis. In: Schulz S, eds. *The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals I* [C]. Heidelberg: Springer Berlin, 2004: 97-132.
- Kaufman MG, Walker ED, Odelson DA, *et al.* Microbial community ecology & insect nutrition [J]. *American Entomologist*, 2000, 46 (3): 173-185.
- Keeseey IW, Koerte S, Khallaf MA, *et al.* Pathogenic bacteria enhance dispersal through alteration of *Drosophila* social communication [J]. *Nature Communications*, 2017, 8 (1): 1-10.
- Labeur C, Dallerac R, Wicker-Thomas C. Involvement of *desat1* gene in the control of *drosophila melanogaster* pheromone biosynthesis [J]. *Genetica*, 2002, 114 (3): 269-274.

- Li Y, Liu Z, Liu C, *et al.* HGT is widespread in insects and contributes to male courtship in lepidopterans [J]. *Cell*, 2022, 185 (16): 2975-2987.
- Llopis-Giménez A, Caballero-Vidal G, Jacquin-Joly E. Baculovirus infection affects caterpillar chemoperception [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2021, 138: 103648.
- Lobo LS, Girotti JR, Mijailovsky SJ, *et al.* Synthesis and secretion of volatile short-chain fatty acids in *Triatoma infestans* infected with *Beauveria bassiana* [J]. *Medical and Veterinary Entomology*, 2018, 32 (3): 358-364.
- Luan JB, Wang SB. Insect symbionts: Research progresses and prospects [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2023, 66 (10): 1271-1281. [栾军波, 王四宝. 昆虫共生微生物: 研究进展与展望 [J]. 昆虫学报, 2023, 66 (10): 1271-1281]
- Mereghetti V, Chouaia B, Montagna M. New insights into the microbiota of moth pests [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18 (11): 2450.
- Mullin CA, Chyb S, Eichenseer H, *et al.* Neuroreceptor mechanisms in insect gustation: A pharmacological approach [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1994, 40 (11): 913-931.
- Nakano M, Morgan-Richards M, Treweek SA, *et al.* Chemical ecology and olfaction in short-horned grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2022, 48 (2): 121-140.
- Palotini F, Manrique G. Compounds released by disturbed adults of the haematophagous bug *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae): Behavioural effects of single compounds and binary mixtures [J]. *Physiological Entomology*, 2016, 41 (3): 234-240.
- Pelosi P, Zhou JJ, Ban LP, *et al.* Soluble proteins in insect chemical communication [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 2006, 63 (14): 1658-1676.
- Qiu HL, Lu LH, Shi QX, *et al.* Differential necrophoric behaviour of the ant *Solenopsis invicta* towards fungal-infected corpses of workers and pupae [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2015, 105 (5): 607-614.
- Ren L, Ma Y, Xie M, *et al.* Rectal bacteria produce sex pheromones in the male oriental fruit fly [J]. *Current Biology*, 2021, 31 (10): 2220-2226.
- Roy HE, Pell JK, Alderson PG. Effects of fungal infection on the alarm response of pea Aphids [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1999, 74 (1): 69-75.
- Salem H, Bauer E, Strauss AS, *et al.* Vitamin supplementation by gut symbionts ensures metabolic homeostasis in an insect host [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281 (1796): 20141838.
- Schoonhoven LM, Van Loon JJA. An inventory of taste in caterpillars: Each species its own key [J]. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2002, 40 (Suppl. 1): 215-263.
- Sengul MS, Tu Z. Expression analysis and knockdown of two antennal odorant-binding protein genes in *Aedes aegypti* [J]. *Journal of Insect Science*, 2010, 10 (1): 171.
- Sharon G, Segal D, Ringo JM, *et al.* Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107 (46): 20051-20056.
- Silva D, Ceballos R, Arismendi N, *et al.* Variant a of the deformed wings virus alters the olfactory sensitivity and the expression of odorant binding proteins on antennae of *Apis mellifera* [J]. *Insects*, 2021, 12 (10): 895.
- Slessor KN, Winston ML, Le Conte Y. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31 (11): 2731-2745.
- Tillman JA, Seybold SJ, Jurenka RA. Insect pheromones-an overview of biosynthesis and endocrine regulation [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1999, 29 (6): 481-514.
- Wada-Katsumata A, Zurek L, Nalyanya G. Gut bacteria mediate aggregation in the German cockroach [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112 (51): 15678-15683.
- White MM, Lichtwardt RW. Fungal symbionts (Harpellales) in Norwegian aquatic insect larvae [J]. *Mycologia*, 2004, 96 (4): 891-910.
- Wu F, Liu SY, Zhang L. Research advances in insects pheromones [J]. *Journal of Plant Protection*, 2023, 50 (2): 287-297. [吴帆, 刘深云, 张莉, 等. 昆虫信息素研究进展 [J]. 植物保护学报, 2023, 50 (2): 287-297]
- Xu LT. The Role of Gut Microbiota in the Beetle's Overcoming the Terpene Defense of its Host. PhD Thesis [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2016. [徐乐天. 肠道菌群在红脂大小蠹攻克寄主油松萜烯防御中的作用 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2016]
- Zheng H, Elijah Powell J, Steele MI, *et al.* Honeybee gut microbiota promotes host weight gain via bacterial metabolism and hormonal signaling [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114 (18): 4775-4780.