



共生微生物对昆虫化学感受的影响

王争艳^{1*}, 常珍珍¹, 雍晗紫¹, 赵亚茹²

1 河南工业大学粮食和物资储备学院, 河南 郑州 450001

2 江苏科技大学粮食学院, 江苏 镇江 212100

王争艳, 常珍珍, 雍晗紫, 赵亚茹. 共生微生物对昆虫化学感受的影响[J]. 微生物学报, 2023, 63(7): 2552-2562.

WANG Zhengyan, CHANG Zhenzhen, YONG Hanzhi, ZHAO Yaru. Influence of microbial symbionts on chemoreception of insect hosts[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(7): 2552-2562.

摘要: 共生微生物通过影响昆虫信息化合物的合成或感受来调控宿主的化学通讯, 进而影响昆虫的交流、防御、捕食和扩散行为。这种调控作用有助于共生微生物的扩散, 但对宿主可能是有利的, 也可能是有害的, 并为共生体系的协同进化提供动力。本文围绕近年来共生微生物对昆虫化学感受的影响及其机制展开综述, 并分析其进化意义, 旨在为昆虫化学生态学理论提供补充, 并为开发新的害虫防治策略提供思路。

关键词: 昆虫; 共生微生物; 化学感受; 协同进化

Influence of microbial symbionts on chemoreception of insect hosts

WANG Zhengyan^{1*}, CHANG Zhenzhen¹, YONG Hanzhi¹, ZHAO Yaru²

1 School of Food and Strategic Reserves, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, Henan, China

2 School of Grain Science and Technology, Jiangsu University of Science and Technology, Zhenjiang 212100, Jiangsu, China

Abstract: Symbiotic microorganisms regulate host chemical communication by affecting the synthesis and perception of insect semiochemicals, which in turn influences insect

资助项目: 国家自然科学基金(32272531); 河南省科技攻关项目(202202110069)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32272531) and the Henan Science and Technology Research Project (202202110069).

*Corresponding author. Tel: +86-371-67758022, E-mail: zywangedu@163.com

Received: 2022-10-25; Accepted: 2023-02-02; Published online: 2023-02-13

communication, defense, predation, and dispersal behavior. The effect of microbial symbionts on host chemical communication facilitates the spread of microorganisms, but could be beneficial or detrimental to the host, and provides the impetus for the co-evolution of symbiotic systems. In this paper, we review recent studies on the effects of microbial symbionts on insect chemoreception and their mechanisms, and analyze their evolutionary significance, aiming to provide supplementary information to the theory of insect chemical ecology and provide insight into the development of new pest control strategies.

Keywords: insect; microbial symbiont; chemosensory; coevolution

昆虫的共生微生物包括原生动植物、细菌、古菌、真核生物(真菌和各种单细胞真核生物)和病毒。根据共生微生物与宿主联系的紧密程度。可将其分为内共生微生物、胞外共生微生物和体外共生微生物^[1]。昆虫共生微生物的组成具有很强的环境可塑性^[2]。在面对逆境时,共生微生物通过改变群落组成和基因突变,能帮宿主尽快地进化出抗性特征,如抗药性和免疫能力^[3-4],从而维持稳定的共生关系。通过共生微生物宏基因组可以比较分析昆虫不同品系体内共生微生物属以上水平的组成差异,并推测共生菌群对宿主的功能,为共生菌对宿主功能的研究指明方向^[5]。然后,结合共生微生物去除和回接实验来明确共生微生物与宿主的联系。

昆虫的化学通讯在其生存和繁殖中起到了重要的作用,如识别有毒物质,定位交配对象、食物来源、产卵地点,以及躲避危险与竞争等^[6]。昆虫的化学通讯包括3个过程:信息化化合物的合成、释放和感受。越来越多的研究证实,共生微生物能参与昆虫信息化化合物的合成,从而影响宿主的化学通讯,如薄荷叶甲(*Chrysolina herbacea*)的肠道共生菌能利用水薄荷中的萜类物质合成3-壬醇、异番薄荷醇等宿主信息素^[7];肠道共生菌短小乳杆菌(*Lactobacillus brevis*)的无氧代谢产物乳酸能引发黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)的产卵忌避反应,避免后代种群密度过高引起的资源竞争^[8]。笔者也发现两种肠道菌能调控

赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)聚集信息素的合成,进而影响宿主不同地理种群间的交配选择行为^[9-10]。

此外,一些研究表明,共生微生物,特别是病原体,能影响宿主对信息化化合物的感受作用,提高或降低宿主对信息化化合物的感受灵敏度,如埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)感染登革Ⅱ型病毒后的3-10 d内,随着雌蚊头部病毒载量的增加,其对产卵地指示性挥发物粪臭素的感受作用持续减弱,最终无法定位合适的产卵地^[11]。一些研究初步揭示了共生微生物影响昆虫宿主嗅觉感受的生理机制,如感染病原菌球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*) 48 h后,赤拟谷盗气味结合蛋白基因 *TcOBP7D* 和 *TcOBP0A* 的表达量下调,引起其对高浓度苯醌的触角感受行为由负趋性转变为正趋性^[12]。但是,仍需进一步的研究才能阐明共生微生物影响宿主化学感受生理过程的物质基础。

研究共生微生物对昆虫宿主化学通讯的调控作用及其机制,可以为昆虫化学生态学理论提供重要的补充,同时对于提升害虫诱捕技术具有实践指导意义^[13]。此外,深入理解共生微生物对宿主的功能可为两者协同进化的研究和寻找新的害虫防治方法提供方向和思路^[14],还可以给人-微生物共生体系功能的研究提供参考^[15]。由于已有共生微生物影响昆虫信息化化合物合成的相关综述^[1],因此,本文侧重于总结共生微生物

物对昆虫化学感受的影响及其生理生化机制,并分析共生微生物影响昆虫化学感受的进化意义。由于目前缺乏对共生微生物影响宿主化学感受的系统研究,为进行深入的讨论,引用的文献不局限于昆虫宿主。

1 昆虫化学感受的生理过程

昆虫通过外周神经系统识别环境中的信息化合物。信息化合物可分为挥发性化合物和低挥发性化合物两类,分别被嗅觉感受器和味觉感受器所识别。挥发性信息化合物通过嗅觉感受器上的微孔进入淋巴液中,与气味结合蛋白(odorant binding proteins, OBPs)或化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)结合^[16]。信息化合物被 OBPs 或 CSPs 运送到嗅觉神经元的树突膜上,与气味受体(olfactory receptor, ORs)结合后激活树突膜上的离子通道,诱导嗅觉神经元产生动作电位,将化学信号转变为电信号并传递到中枢神经系统,引发相应的嗅觉反应,同时气味分子又在 OBPs 作用下迅速失活,然后在气味降解酶(odorant degrading enzymes, ODEs)的作用下降解^[17]。

低挥发性信息化合物,如盐、糖、氨基酸和生物碱通过味觉感受器顶端的小孔进入到昆虫感受器后,与味觉神经元树突上的味觉受体(gustatory receptors, GRs)结合。GRs 被激活,产生电信号,电信号被传递至中枢神经系统,引发相应的味觉反应。与嗅觉感受器不同的是,在味觉感受器中无 OBPs,即低挥发性信息化合物直接与味觉受体结合,引发动作电位^[18]。

2 共生微生物对宿主化学感受的影响

目前已发现的能影响宿主嗅觉感受的共生

微生物多为内共生菌和病原体。一些共生微生物能抑制宿主的化学感受作用,如感染 *Wolbachia pipientis* 的吉氏金小蜂(*Nasonia giraulti*)雌蜂种间交配的配偶辨别能力减弱,并且在雌蜂的嗅觉感受器中检测到 *W. pipientis* 的分布,由此推测 *W. pipientis* 可能通过干预雌蜂的嗅觉感受作用影响雌蜂的交配选择行为^[19]。但在二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)中,与未感染 *Wolbachia* 的雄螨相比,感染 *Wolbachia* 的雄螨对未感染雌螨的选择率并未显著降低^[20]。感染变形翼病毒 DWV-A 的西方蜜蜂(*Apis mellifera*)对蓝桉和辣薄荷精油的嗅觉敏感性降低,并且蜜蜂触角中病毒的载量与嗅觉敏感性呈负相关^[21]。感染球孢白僵菌后,斯氏按蚊(*Anopheles stephensi*)嗅觉神经元对小鼠挥发物主要成分 1-辛烯-3-醇的感受作用减弱,从而抑制蚊子定位小鼠的能力^[22]。

内共生菌的载量过高或病原体的感染均会诱导宿主的免疫应答。宿主需要在免疫应答和正常的生理活动间进行能量分配^[23],这可能会导致宿主化学感受相关能量投入的降低。因此,共生菌对宿主化学感受的抑制作用,不一定是由于共生微生物对嗅觉生理的调控造成的,可能只是能量补偿的结果。但是,一些共生微生物能增强宿主的化学感受作用,如在黑腹果蝇中,与抗生素处理后的无菌幼虫相比,含有肠道菌群的幼虫对 4-己烯-3-酮、乙酸乙酯和戊酯 3 种气味具有更为强烈的趋化性^[24];内共生菌 *Wolbachia* 可显著提高拟果蝇(*Drosophila simulans*)的嗅觉感受能力,与未感染 *Wolbachia* 的拟果蝇相比,感染 *Wolbachia* 的拟果蝇对乙酸乙酯的排斥力更强^[25]。这些证据肯定了共生微生物与宿主化学感受作用的直接联系。

目前关于共生微生物影响昆虫宿主味觉感受的相关文献较少。通过测定西方蜜蜂的喙伸展反应,发现含有革兰氏阴性肠道菌 *Gilliamella*

apicola 和乳杆菌的蜜蜂较无菌蜜蜂对低浓度蔗糖更敏感^[26]。但是, 通过味觉电生理测定发现, 膜翅目和双翅目昆虫的寄生能影响灯蛾科幼虫的味觉反应。被寄生后, 幼虫外颚叶中的味觉感受器对取食刺激素罗里西啉生物碱和环烯醚萜梓醇的味觉反应增强, 对取食抑制素咖啡因的味觉反应钝化^[27]。其他共生体系的相关研究可以为共生微生物对昆虫化学感受功能的研究提供思路。例如, 与常规小鼠相比, 无菌小鼠肠壁细胞中甜味受体 T1R2/3 的数量更多, 甜味受体的增加促进了小鼠对甜味物质的长期接受和偏好, 但尚未明确共生菌调控甜味受体表达的机制^[28-29]。

3 共生微生物影响宿主化学感受的机制

3.1 调控宿主气味结合蛋白表达

共生微生物能够通过调控宿主 OBPs 的表达从而影响宿主的化学感受(表 1)。西方蜜蜂肠道乳杆菌能够促进宿主气味结合蛋白基因 *OBP14* 的表达^[30]。登革热病毒可以上调埃及伊蚊的 *AeObp22* 基因的表达量, 提高伊蚊定位小鼠的效率^[31-32]。感染长膜壳绦虫(*Hymenolepis*

diminuta)后, 杂拟谷盗(*Tribolium confusum*)体内一种信息素结合蛋白表达水平升高^[33]。感染番茄褪绿病毒 48 h 后, 烟粉虱(*Bemisia tabaci*)更喜欢取食健康的植株, 并且宿主 *OBP3* 基因的表达量呈现先上升后下降的趋势, 据此推测 *OBP3* 可能参与了染病烟粉虱对健康植物的偏好^[34]。

有趣的是, 感染病原体后, 宿主气味结合蛋白表达水平升高, 除了会导致宿主嗅觉增强, 还能提高宿主的免疫力^[35]。在病原体感染过程中, OBPs 作为载体能运送调节进食和繁殖的激素和其他信号分子, 其表达水平的变化反映了宿主的防御响应。红火蚁(*Solenopsis invicta*)在感染球孢白僵菌后 24 h 内, 即真菌进入宿主表皮之前, 化学感受蛋白基因 *SiCSPs* 的表达量先升高后降低, 而气味结合蛋白基因 *SiOBP15* 在真菌感染期间的表达量持续上调^[36]。进一步地, 在采采蝇(*Glossina morsitans morsitans*)幼虫中, 肠道中的专性共生菌 *Wigglesworthia* 能够上调宿主气味结合蛋白 6 (odor-binding proteins 6, OBP6) 的表达, 而 OBP6 能够控制晶体细胞(一种血细胞)的生成, 从而调控宿主的免疫。晶体细胞主要负责调控黑色素的产生, 杀死致病微生物, 并抑制昆

表 1 共生微生物对昆虫化学感受的功能

Table 1 Function of microbial symbionts on insect chemoreception

Hosts	Microbial symbionts	Effects on hosts	References
<i>Aedes aegypti</i>	Dengue virus	Up-regulating expression of <i>AeObp22</i>	[31-32]
<i>Apis mellifera</i>	Gut microbiota	Elevating host's olfactory sensitivity to sucrose	[26]
<i>Bemisia tabaci</i>	Tomato chlorosis virus	Up-regulating expression of <i>OBP3</i>	[34]
<i>Drosophila melanogaster</i>	Gut microbiota	Increasing chemotaxis response to odorants	[24]
	<i>Wolbachia pipientis</i>	Up-regulating expression of <i>or83b</i>	[44-45]
<i>Drosophila simulans</i>	<i>Wolbachia</i>	Increasing host's olfactory response	[25]
<i>Glossina morsitans morsitans</i>	<i>Wigglesworthia</i>	Up-regulating expression of <i>OBP6</i>	[37]
<i>Locusta migratoria</i>	<i>Metarhizium anisopliae</i>	Up-regulating expression of <i>LmigCSP60</i>	[39]
<i>Nasonia giraulti</i>	<i>Wolbachia pipientis</i>	Increasing acceptance of infected females to interspecific mates	[19]

虫表皮伤口处血淋巴的损失^[37]。感染果蝇 C 病毒后,果蝇 CSPs 表达水平升高,表皮烃运载能力和表皮层构建能力升高,这有助于提高表皮对病毒的物理阻隔作用,并且 CSPs 也能参与云杉蚜虫(*Choristoneura fumiferana*)和黑腹果蝇的免疫反应以及美洲大蠊(*Periplaneta americana*)的组织再生^[38]。

病原体诱发的宿主免疫产生的嗅觉相关蛋白具有免疫和嗅觉双重生理功能,这为宿主有选择地避免再次接触病原体提供了可能。例如,绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)的挥发物对东亚飞蝗(*Locusta migratoria*)具有驱避性。感染绿僵菌的东亚飞蝗触角中化学感受蛋白基因 *LmigCSP60* 的表达显著上调,对绿僵菌的负趋向性增强^[39]。但是,在一些共生体系中发现相反的现象,如感染绿僵菌后,东亚飞蝗气味结合蛋白基因 *LmOBP11* 上调对蝗虫的免疫反应产生负面影响。这是因为 *LmOBP11* 抑制了蝗虫体内抗菌肽的产生,降低蝗虫对绿僵菌感染的抵抗力。这说明,真菌病原体利用宿主 OBPs 作为新靶点来降低宿主免疫,从而促进病原体成功感染宿主^[40]。

一些微生物感染宿主后,会导致昆虫宿主 OBPs 表达水平降低。西方蜜蜂在感染微孢子虫 *Nosema ceranae* 后,OBPs 相关基因的表达量下调,通过改变嗅觉灵敏度来改变蜜蜂的行为^[41]。埃及伊蚊感染双亚基因组 Sindbis 重组病毒后,雌性头部嗅觉组织中 2 个基因 *AaegObp1* 和 *AaegObp2* 的表达量均显著下调,接种重组病毒 11 d 后,雌蚊头部组织两个基因的表达量分别较未感染病毒的降低了 8 倍和 100 倍,干扰了蚊子对仓鼠的定向行为,降低了蚊子传播病毒的机会^[42]。类似地,冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)嗅觉感受细胞中一种 OBP 结构域蛋白 OBPD-1 的表达水平在感染鼠伤寒沙门氏菌(*Salmonella typhimurium*)时也会降低^[43]。以上研究对于开发

靶向害虫嗅觉感受过程的高效杀虫剂或其混合制剂具有重要意义,但还需要进一步的功能和遗传学研究来充分评估微生物感染对昆虫化学生态的影响。

3.2 调控宿主嗅觉受体表达

一些研究表明,共生微生物可通过调节 ORs 的表达从而改变昆虫宿主的嗅觉感受行为。在拟果蝇中, *Wolbachia* 能通过调节宿主嗅觉受体基因 *or83b* 的表达来增强宿主的嗅觉反应^[25]。类似地,黑腹果蝇感染 *W. pipiens* 后,触角中气味受体基因 *or83b* 表达量显著上调,提高了黑腹果蝇对食物气味的偏好^[44-45]。甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫感染核多角体病毒 SeMNPV 后,其头部嗅觉受体基因 *SexiOr* 表达量明显上调,染病幼虫对植物气味的选择性提高^[46]。水稻条纹病毒感染灰飞虱(*Laodelphax striatellus*)后,宿主体内编码嗅觉协同受体(olfactory co-receptor, Orco)的基因 *LstrOrco* 的表达量上调,嗅觉灵敏度提高^[47]。但目前尚未明确共生微生物调控宿主 ORs 表达的生理生化机制。

3.3 调控宿主气味降解酶表达

昆虫完成嗅觉反应后,需要利用气味降解酶将气味分子降解掉,避免受体继续接受刺激,对昆虫的神经系统造成损伤。一些酯酶(ESTs)、醛氧化酶(AOXs)、细胞色素 P450s 酶(CYP450)、谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)和 udp-糖基转移酶(UGTs)参与了这一过程^[48]。目前尚未见到共生微生物影响昆虫气味降解酶的相关报道,且气味降解酶在影响昆虫行为方面的研究大部分局限于体外酶学研究,缺少行为学的相关研究。在哺乳动物中,外源性代谢酶(XMEs)在嗅上皮(嗅觉功能的重要组成部分)中强烈表达,参与了气味转化、降解和嗅觉信号终止^[49]。与常规小鼠相比,去除肠道菌的小鼠嗅上皮中 XMEs 的表达水平降低,嗅上皮中气味降解酶基因 CYP450、

GST 和 UGT 同工酶基因的表达量整体下调, 表现为无菌小鼠对气味反应的振幅整体增加, 对气味刺激反应的持续时间延长^[50]。

3.4 影响宿主的神经传导

抗生素处理去除定殖在雌性新热带果蝇 (*Drosophila paulistorum*) 中枢神经系统蕈形体的 Kenyon 细胞和围咽神经髓的中间神经元中的 *Wolbachia* 后, 果蝇的聚类交配行为减弱, 这就为推测内共生菌通过神经系统调控宿主对信息的感受作用提供了空间可能性的依据^[51-52]。进一步的研究表明, 共生微生物可以产生神经递质和神经激素, 干扰宿主大脑中的神经传导, 从而调控宿主对化学信号的反应^[53]。一些肠道共生菌, 如枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 和植物乳杆菌 (*Lactobacillus plantarum*) 等可以产生多巴胺、乙酰胆碱、血清素、生物胺和 γ -氨基丁酸 (γ -aminobutyric acid, GABA) 等神经递质^[54]。黑腹果蝇幼虫肠道微生物产生 GABA, 影响调控嗅觉感受神经元 (olfactory receptor neurons, ORNs) 的局部神经元的 GABA 稳态, 以及 ORNs 末端 GABA 受体的表达, 进而影响宿主对气味的行为反应^[24]。章鱼胺可作为神经递质、神经调节剂和神经激素, 参与调控昆虫对信息化合物的感受过程。肠道共生菌 *Providencia* 产生的酪胺被秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 的酪氨 β -羟化酶转化为章鱼胺, 章鱼胺与感觉神经元上的受体结合后, 钝化了宿主对辛醇的嗅觉感受作用^[55]。

除直接合成神经递质或神经激素外, 共生微生物还可以调控昆虫宿主神经递质和神经激素的合成水平, 这为其通过宿主神经系统来调控宿主化学通讯提供了可能。使用抗生素或益生菌改变黑腹果蝇幼虫体内的共生微生物载量, 发现 GABA 信号通路中某些成分的表达对共生微生物载量敏感^[24]。感染 *Wolbachia* 后, 黑腹果蝇多

巴胺合成相关的两个关键基因 *Ddc* 和 *Pale* 上调, 表明 *Wolbachia* 介导了宿主多巴胺相关基因的表达^[56]。同样地, 感染 *Wolbachia* 的埃及伊蚊头部的多巴胺水平比未感染的更高^[57]。有证据表明共生微生物能通过调控中枢神经系统调控宿主的化学感受作用。肠道共生菌可以调节蜜蜂大脑中神经递质水平, 特别是下调对味觉敏感性起抑制作用的多巴胺和血清素的表达, 提高宿主的化学感受灵敏度^[30], 在哺乳动物中也得到证实。褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 天生恐惧猫尿, 在感染刚地弓形虫 (*Toxoplasma gondii*) 后, 褐家鼠抗利尿激素和多巴胺代谢发生变化, 与未感染细胞相比, 受弓形虫感染的多巴胺能神经元在受到刺激时多巴胺的释放量增加了 3 倍, 褐家鼠对猫科动物气味的趋向性增强^[58-59]。

此外, 在黑腹果蝇中发现一种共生微生物调控宿主神经系统的生化模式。未受肠道细菌感染的黑腹果蝇能够摄入更多含有 *Erwinia carotovora carotovora* 15 (*Ecc15*) 的食物。然而, 感染 *Ecc15* 24 h 后的果蝇对含有 *Ecc15* 的食物产生了明显的厌恶, 这表明感染 *Ecc15* 导致黑腹果蝇嗅觉辨别能力下降。研究发现, 在肠道细菌感染后, 肠道来源的炎症细胞因子能够调节神经胶质和神经元的代谢耦合, 增加胶质细胞和嗅觉神经元之间的脂质运输。胶质细胞中的脂质堆积会导致脂肪酸 β -氧化增加, 产物活性氧的增加则导致嗅觉回路中胆碱能神经元的相关功能出现障碍, 乙酰胆碱释放量被抑制, 从而阻碍黑腹果蝇的嗅觉^[60]。

4 共生微生物调控昆虫化学感受的进化意义

共生微生物调控昆虫的化学感受行为有利于自身的增殖和扩散。如果这种调控作用对宿主

和共生微生物都有利,就能促进共生关系的协同进化。切叶蚁(*Acromyrmex ambiguus*)成虫采集叶片用以培养共生真菌供幼虫取食,共生真菌是蚁群在发育中唯一的食物来源。切叶蚁会避开含有对共生真菌有害的化学物质的植物,对特定植物气味的嗅觉厌恶是通过植物成分对其共生真菌的影响而产生的。因此,切叶蚁对植物的偏好部分是由真菌的需求驱动的,是切叶蚁保护互惠共生的真菌免受有害化合物危害的主要适应行为^[61]。*Wolbachia* 寄生在新热带果蝇中枢神经系统为自身提供了以某种方式操纵宿主行为的机会,这是一种加速共生微生物传播的适应性方式。对于果蝇来说,与胞质不亲和的个体交配对共生微生物和宿主都是有害的。而 *Wolbachia* 能影响雌蝇的化学感受过程,在交配前通过主动回避配偶来识别潜在配偶的 *Wolbachia* 感染类型,帮助雌性果蝇做出正确的择偶决定^[52]。

寄生虫或病原体的侵染会对宿主产生不利影响,昆虫则能通过增强化学感受作用改变其食性或聚集行为,以适应自身生存和繁殖的需要。寄生虫的感染改变了灯蛾幼虫对特定植物化学物质的味觉感受。这些化合物对寄生虫有毒,寄主味觉的改变可导致被寄生的幼虫增加对植物的取食,这使得昆虫能积累足量的植物有毒物质来抵御寄生物,保护寄主免受寄生蜂的侵害,从而对入侵者进行生物化学防御^[27]。此外,病原体诱导宿主嗅觉相关蛋白的表达水平升高,特别是诱导宿主产生具有免疫和嗅觉双重生理功能的嗅觉相关蛋白,从而增强宿主识别病原体的化学感受能力^[35],可能是一种更为精准的进化途径,可以使宿主能主动避开病原体。

如果寄生虫或病原体会降低宿主的化学感受作用,影响种群间个体的聚集和扩散行为,则有利于宿主种群的隔离。蝗虫微孢子虫(*Paranosema locustae*)可以抑制东亚飞蝗的聚集

行为,染病飞蝗对其聚集信息素的敏感性下降,诱导飞蝗的群居行为朝散居行为转变。这种转变不利于寄生虫的传播与扩散,但有利于蝗虫种群的生存发展^[62-63]。同样地,感染新蚜虫痂霉(*Pandora neoaphidis*)的豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)对同种感病蚜虫产生的报警信息素 E-β-法尼烯的反应不灵敏,从而抑制病原体在同种个体间的扩散^[64]。如果感染病原体的宿主能存活下来,则有利于种群的分化。

5 展望

共生微生物可以通过参与调节宿主对信号的感受能力,调控宿主的交流、防御、捕食和扩散行为,并可能影响化学感觉系统的进化。共生微生物可以通过调控宿主嗅觉相关蛋白的表达和调控神经系统的神经传导来影响宿主的化学感受过程。尽管共生微生物-昆虫互作一直是昆虫生态领域的研究热点,但目前大多数针对共生微生物功能的研究只停留在表型特征观察水平^[65-66],而共生微生物调节宿主生理方面的分子机制仍不清楚,在基因水平和蛋白水平调控机制的研究则更少^[5,67]。在共生微生物调控宿主化学感受方面,仍需通过进一步的研究来揭示共生微生物与宿主间的物质和信息交流。例如,肠道菌群能通过调控 GABA 稳态来影响果蝇幼虫对气味的感知能力,但还需进一步的研究才能明确肠道菌群释放的 GABA 是否直接影响嗅觉神经元,或者是否有传入神经纤维能检测到肠道中的 GABA,进而触发中枢神经系统来调节嗅觉功能^[24]。

进一步研究共生微生物调控昆虫化学感受的机制可为开发新的害虫防治策略提供思路。一方面,可以利用能抑制宿主嗅觉基因表达的病原体干预宿主正常的嗅觉感受行为,如双亚基因组 Sindbis 病毒表达系统可以有效地敲除蚊子

OBP 基因的表达, 为干预蚊子寻找宿主行为且防止疾病传播提供重要的依据^[42]; 另一方面, 筛选病原体侵染后表达改变的嗅觉相关基因作为 RNAi 的靶标, 与病原体生物防治联用, 提高害虫防治效果。例如, 感染绿僵菌的白背飞虱 (*Sogatella furcifera*) 其体内 ORs 表达水平降低, 导致白背飞虱对感染南方水稻黑条矮缩病毒 (southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 的水稻选择性降低。因此, 可以通过 RNAi 靶向 ORs 来控制白背飞虱及 SRBSDV 病毒的传播^[68]。

参考文献

- [1] 王争艳, 何梦婷, 鲁玉杰. 共生微生物对昆虫化学通讯的影响[J]. 应用昆虫学报, 2020, 57(6): 1240-1248. WANG ZY, HE MT, LU YJ. Influence of microbial symbionts on chemical communication in insects[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2020, 57(6): 1240-1248 (in Chinese).
- [2] 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.
- [3] 王争艳, 王文芳, 鲁玉杰. 共生菌与昆虫抗药性[J]. 应用昆虫学报, 2021, 58(2): 265-276. WANG ZY, WANG WF, LU YJ. Symbiotic microbiota and insecticide resistance in insects[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2021, 58(2): 265-276 (in Chinese).
- [4] 王争艳, 雍晗紫, 胡海生. 共生菌与昆虫的免疫[J]. 微生物学报, 2022, 62(8): 2893-2904. WANG ZY, YONG HZ, HU HS. Symbiotic bacteria and insect immunity[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(8): 2893-2904 (in Chinese).
- [5] 胡紫媛, 夏婧. 昆虫肠道菌群组学研究及功能和应用进展[J]. 生物技术通报, 2021, 37(1): 102-112. HU ZY, XIA Q. Advances in the histology study, function and application of insect intestinal flora[J]. Biotechnology Bulletin, 2021, 37(1): 102-112 (in Chinese).
- [6] WU ZZ, ZHANG H, BIN SY, CHEN L, HAN QX, LIN JT. Antennal and abdominal transcriptomes reveal chemosensory genes in the Asian Citrus psyllid, *Diaphorina citri*[J]. PLoS One, 2016, 11(7): e0159372.
- [7] PIZZOLANTE G, CORDERO C, TREDICI SM, VERGARA D, PONTIERI P, del GIUDICE L, CAPUZZO A, RUBIOLO P, KANCHISWAMY CN, ZEBELO SA, BICCHI C, MAFFEI ME, ALIFANO P. Cultivable gut bacteria provide a pathway for adaptation of *Chrysolina herbacea* to *Mentha aquatica* volatiles[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 1-20.
- [8] 闫琴, 王明亮, 花蕾, 王杰, 张宏雨, 刘宇虹, 白芑, 付慧, 张俊洁, 刘威. 短小乳杆菌的代谢产物对黑腹果蝇产卵选择性的影响[J]. 昆虫学报, 2019, 62(12): 1400-1408. YAN Q, WANG ML, HUA L, WANG J, ZHANG HY, LIU YH, BAI P, FU H, ZHANG JJ, LIU W. Effects of the metabolites of *Lactobacillus brevis* on the oviposition selection of *Drosophila melanogaster*[J]. Acta Entomologica Sinica, 2019, 62(12): 1400-1408 (in Chinese).
- [9] 王洋. 肠道微生物对赤拟谷盗化学通讯的影响研究[D]. 郑州: 河南工业大学硕士学位论文, 2019. WANG Y. The effect of gut microbiota in chemical communication of *Tribolium castaneum*[D]. Zhengzhou: Master's Thesis of Henan University of Technology, 2019 (in Chinese).
- [10] 何梦婷. 肠道共生菌调控赤拟谷盗信息素生物合成的机制研究. 郑州: 河南工业大学硕士学位论文, 2020. HE MT. Study on the mechanism underlying the function of gut symbiotic bacteria on the pheromone biosynthesis of *Tribolium castaneum*[D]. Zhengzhou: Master's Thesis of Henan University of Technology, 2020 (in Chinese).
- [11] GABURRO J, PARADKAR PN, KLEIN M, BHATTI A, NAHAVANDI S, DUCHEMIN JB. Dengue virus infection changes *Aedes aegypti* oviposition olfactory preferences[J]. Scientific Reports, 2018, 8: 13179.
- [12] DAVYT-COLO B, GIROTTI JR, GONZÁLEZ A, PEDRINI N. Secretion and detection of defensive compounds by the red flour beetle *Tribolium castaneum* interacting with the insect pathogenic fungus *Beauveria bassiana*[J]. Pathogens, 2022, 11(5): 487.
- [13] ENGL T, KALTENPOTH M. Influence of microbial symbionts on insect pheromones[J]. Natural Product Reports, 2018, 35(5): 386-397.
- [14] CACCIA S, Di LELIO I, la STORIA A, MARINELLI A, VARRICCHIO P, FRANZETTI E, BANYULS N,

- TETTAMANTI G, CASARTELLI M, GIORDANA B, FERRÉ J, GIGLIOTTI S, ERCOLINI D, PENNACCHIO F. Midgut microbiota and host immunocompetence underlie *Bacillus thuringiensis* killing mechanism[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(34): 9486-9491.
- [15] THOMAS S, IZARD J, WALSH E, BATICH K, CHONGSATHIDKIET P, CLARKE G, SELA DA, MULLER AJ, MULLIN JM, ALBERT K, GILLIGAN JP, DiGUILIO K, DILBAROVA R, ALEXANDER W, PRENDERGAST GC. The host microbiome regulates and maintains human health: a primer and perspective for non-microbiologists[J]. *Cancer Research*, 2017, 77(8): 1783-1812.
- [16] PELOSI P, ZHOU JJ, BAN LP, CALVELLO M. Soluble proteins in insect chemical communication[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2006, 63(14): 1658-1676.
- [17] PASK GM, RAY A. *Insect olfactory receptors[M]// Chemosensory Transduction*. Amsterdam: Elsevier, 2016: 101-122.
- [18] 孙思捷. 小菜蛾味觉受体基因的克隆、组织表达谱及功能研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2019. SUN SJ. Molecular cloning, tissue expression and functional study of gustatory receptor genes from *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae)[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [19] CHAFEE ME, ZECHER CN, GOURLEY ML, SCHMIDT VT, CHEN JH, BORDENSTEIN SR, CLARK ME, BORDENSTEIN SR. Decoupling of host-symbiont-phage coadaptations following transfer between insect species[J]. *Genetics*, 2011, 187(1): 203-215.
- [20] ZHAO DX, ZHANG XF, CHEN DS, ZHANG YK, HONG XY. *Wolbachia*-host interactions: host mating patterns affect *Wolbachia* density dynamics[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66373.
- [21] SILVA D, CEBALLOS R, ARISMENDI N, DALMON A, VARGAS M. 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.
- [22] GEORGE J, BLANFORD S, DOMINGUE MJ, THOMAS MB, READ AF, BAKER TC. Reduction in host-finding behaviour in fungus-infected mosquitoes is correlated with reduction in olfactory receptor neuron responsiveness[J]. *Malaria Journal*, 2011, 10(1): 1-13.
- [23] VORBURGER C, GANESANANDAMOORTHY P, KWIATKOWSKI M. Comparing constitutive and induced costs of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(3): 706-713.
- [24] SLANKSTER E, LEE C, HESS KM, ODELL S, MATHEW D. Effect of gut microbes on olfactory behavior of *Drosophila melanogaster* larva[J]. *Bios*, 2019, 90(4): 227.
- [25] PENG Y, WANG YF. Infection of *Wolbachia* may improve the olfactory response of *Drosophila*[J]. *Science Bulletin*, 2009, 54(8): 1369-1375.
- [26] ZHENG H, ELIJAH POWELL J, STEELE MI, DIETRICH C, MORAN NA. 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.
- [27] BERNAYS EA, SINGER MS. Taste alteration and endoparasites[J]. *Nature*, 2005, 436(7050): 476.
- [28] SWARTZ TD, DUCA FA, de WOUTERS T, SAKAR Y, COVASA M. Up-regulation of intestinal type 1 taste receptor 3 and sodium glucose luminal transporter-1 expression and increased sucrose intake in mice lacking gut microbiota[J]. *British Journal of Nutrition*, 2012, 107(5): 621-630.
- [29] LEUNG R, COVASA M. Do gut microbes taste?[J]. *Nutrients*, 2021, 13(8): 2581.
- [30] ZHANG ZJ, MU XH, SHI Y, ZHENG H. Distinct roles of honeybee gut bacteria on host metabolism and neurological processes[J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(2): e02438-21.
- [31] SIM S, RAMIREZ JL, DIMOPOULOS G. Dengue virus infection of the *Aedes aegypti* salivary gland and chemosensory apparatus induces genes that modulate infection and blood-feeding behavior[J]. *PLoS Pathogens*, 2012, 8(3): e1002631.
- [32] WANG J, MURPHY EJ, NIX JC, JONES DNM. *Aedes aegypti* odorant binding protein 22 selectively binds fatty acids through a conformational change in its C-terminal tail[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 3300.
- [33] HITCHEN SJ, SHOSTAK AW, BELOSEVIC M. *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) induces changes in expression of select genes of *Tribolium confusum* (Coleoptera)[J]. *Parasitology Research*, 2009, 105(3): 875-879.

- [34] SHI XB, WANG XZ, ZHANG DY, ZHANG ZH, ZHANG Z, CHENG JE, ZHENG LM, ZHOU XG, TAN XQ, LIU Y. Silencing of odorant-binding protein gene *OBP3* using RNA interference reduced virus transmission of tomato chlorosis virus[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20): 4969.
- [35] ZHENG RW, XIA YX, KEYHANI NO. Differential responses of the antennal proteome of male and female migratory locusts to infection by a fungal pathogen[J]. Journal of Proteomics, 2021, 232: 104050.
- [36] WEI Z, ORTIZ-URQUIZA A, KEYHANI NO. Altered expression of chemosensory and odorant binding proteins in response to fungal infection in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*[J]. Frontiers in Physiology, 2021, 12: 596571.
- [37] BENOIT JB, VIGNERON A, BRODERICK NA, WU YN, SUN JS, CARLSON JR, AKSOY S, WEISS BL. Symbiont-induced odorant binding proteins mediate insect host hematopoiesis[J]. eLife, 2017, 6: 19535.
- [38] LIU XL, LUO Q, ZHONG GH, RIZWAN-UL-HAQ M, HU MY. Molecular characterization and expression pattern of four chemosensory proteins from diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae)[J]. The Journal of Biochemistry, 2010, 148(2): 189-200.
- [39] 郑人文. 东亚飞蝗躲避病原真菌行为的分子机制研究[D]. 重庆: 重庆大学博士学位论文, 2020.
- ZHENG RW. The avoidance mechanism of fungal pathogens in the *Locusta migratoria*[D]. Chongqing: Doctoral Dissertation of Chongqing University, 2020 (in Chinese).
- [40] ZHANG W, XIE MS, ELEFATHERIANOS I, MOHAMED A, CAO YQ, SONG BA, ZANG LS, JIA C, BIAN J, KEYHANI NO, XIA YX. An odorant binding protein is involved in counteracting detection-avoidance and Toll-pathway innate immunity[J]. Journal of Advanced Research, 2023, 48: 1-16.
- [41] BADAOU B, FOUGEROUX A, PETIT F, ANSELMO A, GORNI C, CUCURACHI M, CERSINI A, GRANATO A, CARDETI G, FORMATO G, MUTINELLI F, GIUFFRA E, WILLIAMS JL, BOTTI S. RNA-sequence analysis of gene expression from honeybees (*Apis mellifera*) infected with *Nosema ceranae*[J]. PLoS One, 2017, 12(3): e0173438.
- [42] SENGUL MS, TU ZJ. Expression analysis and knockdown of two antennal odorant-binding protein genes in *Aedes aegypti*[J]. Journal of Insect Science, 2010, 10(171): 1-18.
- [43] AGUILAR R, JEDLICKA AE, MINTZ M, MAHAIRAKI V, SCOTT AL, DIMOPOULOS G. Global gene expression analysis of *Anopheles gambiae* responses to microbial challenge[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2005, 35(7): 709-719.
- [44] PENG Y, NIELSEN JE, CUNNINGHAM JP, McGRAW EA. *Wolbachia* infection alters olfactory-cued locomotion in *Drosophila* spp.[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(13): 3943-3948.
- [45] BADJI CA, SOL-MOCHKOVITCH Z, FALLAIS C, SOCHARD C, SIMON JC, OUTREMAN Y, ANTON S. Alarm pheromone responses depend on genotype, but not on the presence of facultative endosymbionts in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*[J]. Insects, 2021, 12(1): 43.
- [46] LLOPIS-GIMÉNEZ A, CABALLERO-VIDAL G, JACQUIN-JOLY E, CRAVA CM, HERRERO S. Baculovirus infection affects caterpillar chemoperception[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2021, 138: 103648.
- [47] LI S, ZHOU CW, ZHOU YJ. Olfactory co-receptor Orco stimulated by rice stripe virus is essential for host seeking behavior in small brown planthopper[J]. Pest Management Science, 2019, 75(1): 187-194.
- [48] YOUNUS F, CHERTEMPS T, PEARCE SL, PANDEY G, BOZZOLAN F, COPPIN CW, RUSSELL RJ, MAÏBÈCHE-COISNE M, OAKESHOTT JG. Identification of candidate odorant degrading gene/enzyme systems in the antennal transcriptome of *Drosophila melanogaster*[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2014, 53: 30-43.
- [49] HEYDEL JM, COELHO A, THIEBAUD N, LEGENDRE A, Le BON AM, FAURE P, NEIERS F, ARTUR Y, GOLEBIEWSKI J, BRIAND L. Odorant-binding proteins and xenobiotic metabolizing enzymes: implications in olfactory perireceptor events[J]. The Anatomical Record, 2013, 296(9): 1333-1345.
- [50] FRANÇOIS A, GREBERT D, RHIMI M, MARIADASSOU M, NAUDON L, RABOT S, MEUNIER N. Olfactory epithelium changes in germfree mice[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 24687.
- [51] MILLER WJ, EHRMAN L, SCHNEIDER D. Infectious speciation revisited: impact of symbiont-depletion on female fitness and mating

- behavior of *Drosophila paulistorum*[J]. *PLoS Pathogens*, 2010, 6(12): e1001214.
- [52] STRUNOV A, SCHNEIDER DI, ALBERTSON R, MILLER WJ. Restricted distribution and lateralization of mutualistic *Wolbachia* in the *Drosophila* brain[J]. *Cellular Microbiology*, 2017, 19(1): e12639.
- [53] YANG NJ, CHIU IM. Bacterial signaling to the nervous system through toxins and metabolites[J]. *Journal of Molecular Biology*, 2017, 429(5): 587-605.
- [54] CLARKE G, STILLING RM, KENNEDY PJ, STANTON C, CRYAN JF, DINAN TG. Minireview: gut microbiota: the neglected endocrine organ[J]. *Molecular Endocrinology*, 2014, 28(8): 1221-1238.
- [55] O'DONNELL MP, FOX BW, CHAO PH, SCHROEDER FC, SENGUPTA P. A neurotransmitter produced by gut bacteria modulates host sensory behaviour[J]. *Nature*, 2020, 583(7816): 415-420.
- [56] BI J, SEHGAL A, WILLIAMS JA, WANG YF. *Wolbachia* affects sleep behavior in *Drosophila melanogaster*[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2018, 107: 81-88.
- [57] BI J, WANG YF. The effect of the endosymbiont *Wolbachia* on the behavior of insect hosts[J]. *Insect Science*, 2020, 27(5): 846-858.
- [58] HARI DASS SA, VYAS A. *Toxoplasma gondii* infection reduces predator aversion in rats through epigenetic modulation in the host medial amygdala[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(24): 6114-6122.
- [59] ARLOG A, SCHLÜTER D, DUNAY IR. *Toxoplasma gondii*-induced neuronal alterations[J]. *Parasite Immunology*, 2015, 37(3): 159-170.
- [60] CAI XT, LI HJ, BORCH JENSEN M, MAKSOUD E, BORNEO J, LIANG YX, QUAKE SR, LUO LQ, HAGHIGHI P, JASPER H. Gut cytokines modulate olfaction through metabolic reprogramming of glia[J]. *Nature*, 2021, 596(7870): 97-102.
- [61] SAVERSCEK N, ROCES F. Foraging leafcutter ants: olfactory memory underlies delayed avoidance of plants unsuitable for the symbiotic fungus[J]. *Animal Behaviour*, 2011, 82(3): 453-458.
- [62] SHI WP, GUO Y, XU C, TAN SQ, MIAO J, FENG YJ, ZHAO H, ST LEGER RJ, FANG WG. Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(4): 1343-1348.
- [63] FENG YJ, GE Y, TAN SQ, ZHANG KQ, JI R, SHI WP. Effect of *Paranosema locustae* (Microsporidia) on the behavioural phases of *Locusta Migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in the laboratory[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2015, 25(1): 48-55.
- [64] SANDHI RK, REDDY GVP. Biology, ecology, and management strategies for pea aphid (Hemiptera: Aphididae) in pulse crops[J]. *Journal of Integrated Pest Management*, 2020, 11(1): 18.
- [65] NOMAN MS, SHI G, LIU LJ, LI ZH. Diversity of bacteria in different life stages and their impact on the development and reproduction of *Zeugodacus tau* (Diptera: Tephritidae)[J]. *Insect Science*, 2021, 28(2): 363-376.
- [66] ZHANG Q, WANG SM, ZHANG XY, ZHANG KX, LIU WJ, ZHANG RL, ZHANG Z. *Enterobacter hormaechei* in the intestines of housefly larvae promotes host growth by inhibiting harmful intestinal bacteria[J]. *Parasites & Vectors*, 2021, 14(1): 1-15.
- [67] LEE J, KIM CH, JANG HA, KIM JK, KOTAKI T, SHINODA T, SHINADA T, YOO JW, LEE BL. *Burkholderia* gut symbiont modulates titer of specific juvenile hormone in the bean bug *Riptortus pedestris*[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2019, 99: 103399.
- [68] WANG YR, HAN LJ, XIA YX, XIE JQ. The entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* affects feeding preference of *Sogatella furcifera* and its potential targets' identification[J]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(5): 506.