前沿与综述

昆虫翅型分化的分子机制研究进展*

袁一杨** 李 卓 门兴元 戈 峰***

（山东省农业科学院植物保护研究所，山东省植物病毒学重点实验室，济南 250100）

摘 要 昆虫翅多型现象指在同一种群中同时存在扩散型（有翅型或长翅型）和繁殖型（无翅型或短翅型）个体，是自然界广泛存在的一种表型可塑性现象。飞虱和蚜虫是研究翅型分化的重要模型，也是重要的农业害虫。本文以飞虱和蚜虫为对象，重点从胰岛素信号通路、TOR（Target of rapamycin）信号通路、Wnt信号通路、内共生菌、植物病毒、神经肽与神经递质和翅发育等方面综述了昆虫实现翅型分化分子机制的最新研究成果，并对未来昆虫翅多型的研究方向与应用进行了讨论。

关键词 表型可塑性；翅多型；分子调控机制；飞虱；蚜虫

Recent advances in understanding the molecular mechanisms underlying wing polyphenism in planthoppers and aphids

YUAN Yi-Yang** LI Zhuo MEN Xing-Yuan GE Feng***

(Shandong Provincial Key Laboratory of Plant Virology, Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract Wing polyphenism is a common form of phenotypic plasticity observed in insects. In populations displaying wing polyphenism, individuals may exhibit either dispersal or reproduction morphs. Planthoppers and aphids, significant agricultural pests, serve as prominent model organisms for studying wing polyphenism. In this overview, we investigate recent advancements in understanding insect wing polyphenism, focusing on various factors such as IIS signaling, TOR signaling, Wnt signaling, endosymbionts, plant viruses, neuropeptides and neurotransmitters, and wing development. Furthermore, we offer insights into potential directions for future research and suggest the exploration of innovative pest control strategies based on the manipulation of wing polyphenism.

Key words phenotypic plasticity; wing polyphenism; molecular mechanisms; planthoppers; aphids

飞行是动物在进化过程中获得的探寻新栖息地的重要能力，对于动物的繁衍生息至关重要（Roff，1994；Wootton and Kukalová-peck，2000）。然而，飞行器官的产生与维持需要耗费大量的能量（Greenewalt，1975）。为了平衡扩散迁移（飞行）与扩大种群规模（繁殖）之间的能量需求，昆虫进一步进化出翅多型现象：在同一种群中同时存在扩散型（有翅型或长翅型）和繁殖型（无翅型或短翅型）2 种形态完全不同的个体（Harrison，1980；Roff，1986；Zera and Denno，1997；Braendle *et al.*，2006）。扩散型具有完全发育的翅和飞行肌等飞行器官，繁殖型则具有更为成熟的繁殖系统。因此，翅多型现象是昆虫在进化过程中平衡能量分配的结果。

*资助项目 Supported projects：泰山学者工程资助；国家重点研发计划（2023YFD0400800）；顶尖人才“一事一议”项目资助（2023YSYY-006）；国家自然科学基金项目（31970453）；山东省农业科学院农业科技创新工程（CXGC2023F04）；农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室开放课题（IPM2206）

**第一作者 First author，E-mail：yiyang.yuan@aliyun.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：gef@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2023-02-07；接受日期 Accepted：2023-03-16

昆虫在扩散型和繁殖型之间的转换过程主要包括三个阶段：感受环境条件-体内细胞间信号传导-特定组织的形态发育（Xu and Zhang，2017；Lin and Lavine，2018；Zhang *et al.*，2019）。基于对可改变昆虫翅型分化的环境因素的理解，目前主要围绕体内胞间信号传导的分子机制开展深入研究（Müller *et al.*，2001；Brisson, 2010；Zhang *et al.*，2019； Yuan *et al.*，2020）。其中，飞虱和蚜虫是研究昆虫翅多型的两类主要模型。近几年，我国学者在飞虱和蚜虫的翅型调控领域取得了一系列突破性进展。本文结合《科学高峰大讲堂》系列讲座相关内容，从胰岛素信号通路、TOR（Target of rapamycin）信号通路、蜕皮激素信号通路、内共生菌、植物病毒、神经肽和翅发育等方面综述了昆虫翅多型分子机制的最新研究成果，并对未来昆虫翅型分化调控的研究方向进行了展望。

1 信号通路

1.1 胰岛素信号通路

胰岛素信号通路是调控昆虫翅多型的重要途径。2015 年，浙江大学徐海君和张传溪教授团队率先揭示了褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的胰岛素受体 InR1 和 InR2 通过逐级磷酸化过程调控翅原基中转录因子 *FoxO*（Forkhead transcription factor subgroup O）的表达，从而控制其翅型分化的分子机制（Xu *et al.*，2015）。进一步研究发现，褐飞虱 microRNA *miR-34*、胰岛素通路和昆虫激素（保幼激素和蜕皮激素）形成了一个正向调控回路来控制其翅型分化（Ye *et al.*，2019）。胰岛素信号通路也受性别决定基因 *Tra-2*（Transformer-2）调控，敲低雌性褐飞虱成虫 *Tra-2* 表达可通过上调 *PI3K*（Phosphatidylinositol-3-OH kinase）和 *Akt*（Protein kinase B）的表达来抑制 *FoxO*，从而产生长翅型雌性子代（Zhuo *et al.*，2017）。作为胰岛素信号通路下游关键的转录因子，*FoxO* 直接抑制了褐飞虱翅原基细胞增殖，从而引导其发育为短翅型个体（Lin *et al.*，2020）。

2022 年，浙江大学徐海君团队寻找到一个调控飞虱翅型分化的新分子开关 *Zfh1*（Zhang *et al.*，2022）。首先通过 RNA-seq 找到了 123 个在长翅型和短翅型褐飞虱幼虫胸部背板差异表达的转录因子基因，利用 RNAi（RNA interference）技术筛选显示 *Zfh1* 参与了翅型分化的调控，敲低 *Zfh1* 表达可显著增加长翅型个体数量，且不会影响幼虫生长发育和存活。同时，敲低灰飞虱 *Laodelphax striatellus Zfh1* 也能够显著增加长翅型个体比例，说明 *Zfh1* 在飞虱翅多型中的调控功能比较保守。RNA-seq、CRISPR/Cas9 基因敲入和免疫沉淀试验结果表明，*Zfh1* 直接结合到 *FoxO* 启动子区以抑制 *FoxO* 表达，从而促进褐飞虱向有翅型发育。形态学观察和组织表达模式结果显示，*Zfh1* 和翅发育基因 *Ubx*（Ultrabithorax）在调控翅型分化方面相互独立。同时敲除 *Zfh1* 和胰岛素通路关键基因 *InR1* 或 *Akt* 不能反转褐飞虱有翅比例，胰岛素通路关键基因的表达也不会影响 *Zfh1* 蛋白水平，说明 *Zfh1* 和胰岛素通路互相独立发挥翅型调控功能。该研究首次明确了一个独立于 Ubx 和胰岛素通路的翅型分化控制开关基因，拓展了学界对于昆虫翅型分化调控机制的认识，*Zfh1* 上下游的具体调控机制尚待进一步阐明。

转录组分析显示，胰岛素信号通路在蚜虫的翅多型调控中也可能发挥了重要作用（Grantham *et al.*，2020；Ji *et al.*，2021）。2020 年，西南大学王进军课题组首先揭示了小 RNA 通过胰岛素信号通路调控桔二叉蚜 *Aphis citricidus* 翅型分化的分子机制（Shang *et al.*，2020a）。当种群密度较低时，桔二叉蚜 miRNA *aci-miR-9b* 表达水平下调，导致其靶标基因 *ABCG4* 上调表达，碳水化合物水平升高，进而通过增加 ILP3（Insulin-like peptide 3）分泌激活了胰岛素信号通路从而产生无翅蚜；当种群密度增加时，*miR-9b* 表达水平升高，逆转了下游的系列调控通路，促进有翅蚜产生（Shang *et al.*，2020a）。

2023 年，山东省农业科学院戈峰课题组和中国科学院动物研究所孙玉诚课题组发文揭示了胰岛素信号通路在调控豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 翅型分化中功能的研究结果（Yuan *et al.*，2023a）。研究结果表明，产生高比例无翅蚜的母代孤雌蚜头部中，类胰岛素肽 *ILP5*（Insulin-like peptide 5）的基因表达水平显著高于产生高比例有翅蚜的母代孤雌蚜头部。但是，使用 RNAi 技术敲低 *ILP5*

mRNA 水平并未影响子代有翅蚜比例。RNAi 和药理学试验结果发现，胰岛素受体 InR1 和 InR2 可能没有参与豌豆蚜跨代翅型分化的调控。有趣的是，孤雌豌豆蚜胚胎中的 *FoxO* 可通过抑制翅发育基因表达来引导其产后向无翅型发育，这一现象与褐飞虱 *FoxO* 表现类似，区别在于豌豆蚜 *FoxO* 在胚胎期调节翅发育，而褐飞虱 *FoxO* 则在幼虫期调控翅发育（Xu *et al.*，2015）。因此，胰岛素信号通路调控翅型分化的功能可能在蚜虫进化过程中出现了功能分化。

1.2　TOR 信号通路

TOR 信号通路是进化上非常保守的营养感知途径，参与调控了繁殖、寿命和组织降解等生物过程（Katewa and Kapahi，2011；Xu *et al.*，2020）。2023 年，中国科学院动物研究所孙玉诚和戈峰团队率先阐明了 TOR 信号通路通过调控细胞自噬介导的翅原基降解控制豌豆蚜发育成无翅型的分子机制（Yuan *et al.*，2023b）。研究发现了一个 TOR 信号通路上，由基因复制产生的新转录因子 *REPTOR2*。在拥挤或物理接触条件下，*REPTOR2* 通过调控翅原基细胞的自噬来反向控制豌豆蚜翅型分化。有趣的是，常见的细胞凋亡并没有参与翅原基降解过程。该研究不仅揭示了一种新的调控昆虫翅型分化的通路，也为阐明蚜虫的繁殖型个体为什么不长翅提供了理论依据。

1.3　Wnt 信号通路

Wnt 信号通路在调控生物组织器官发育中发挥着重要作用，尤其对于昆虫翅发育的调控至关重要（Swarup and Verheyen，2012）。2023 年，中国农业大学沈杰团队首次报道 Wnt 通路调控豌豆蚜翅型分化的研究成果（Zhou *et al.*，2023）。研究结果显示，Wnt 是豌豆蚜 2 龄若蚜早期决定翅型的关键调控因子，敲低 *Wnt2*、*Wnt11b* 和 Wnt 受体基因 *fz2*（Frizzled 2）或下游靶标基因 *Vg*（Vestigial）和 *Omb*（Optomotor-blind）均可降低有翅蚜比例；敲低 Wnt 通路的抑制子小 RNA *miR-8* 则可显著增加有翅蚜比例。进一步试验结果表明，敲低 *fz2* 可激活翅原基细胞凋亡，导致无翅蚜产生。这一结果不仅证明了 Wnt 信号通路调控豌豆蚜翅型分化的分子机制，也说明介导豌豆蚜翅原基细胞死亡的机制较为复杂，有待进一步探究。

2　内共生菌

动植物-微生物共生是自然界中普遍存在的现象，共生微生物可帮助宿主应对各种环境胁迫，开拓新的栖息地，因此对于物种的生存乃至生态系统的稳定都至关重要（Bronstein, 2015）。昆虫翅多型是一种极为重要的环境适应现象，可能也受到内共生菌的调控。

蚜虫体内存在两类内共生菌，分别为初级内共生菌和次级内共生菌（Oliver *et al.*，2010）。初级内共生菌 *Buchnera* 为宿主蚜虫提供多种必需氨基酸、维生素和嘌呤等营养物质以维持宿主正常生长发育（Nakabachi and Ishikawa，1999；Ramsey *et al.*，2010；Hansen and Moran，2011；Douglas，2014）；次级内共生菌则与宿主的环境适应能力密切相关，可显著提高宿主对寄主抗性、温度、天敌和致病微生物等环境胁迫的应对能力（Montllor *et al.*，2002；Tsuchida *et al.*，2004；Scarborough *et al.*，2005；Guay *et al.*，2009）。已有研究表明，使用抗生素利福平清除孤雌麦长管蚜 *Sitobion avenae* 体内的初级内共生菌 *Buchnera* 可显著减少有翅蚜比例，同时显著降低体重与繁殖能力（Zhang *et al.*，2015）。次级内共生菌 *Regiella* 可显著抑制拥挤条件下孤雌豌豆蚜子代的有翅蚜比例（Leonardo and Mondor，2006）；有趣的是，孤雌豌豆蚜在检测到报警信息素后，*Regiella* 帮助其增加子代有翅蚜比例（Reyes *et al.*，2019），说明同一种内共生菌根据不同环境条件控制寄主的翅型分化方向。桔二叉蚜 16S rRNA 测序结果表明，2 种假单胞菌在有翅蚜中的丰度显著高于无翅蚜，暗示假单胞菌也有可能参与了桔二叉蚜的翅型分化过程（Shang *et al.*，2020b）。2022 年，河北大学刘芳华与贵州大学刘同先课题组首次明确次级内共生菌 *Serratia symbiotica* 可抑制豌豆蚜胚后发育中的无翅化过程，从而提高其扩散能力（Kang *et al.*，2022）。研究发现，豌豆蚜若蚜的 1 龄和 2 龄是翅型分化的关键时期，处于这两个阶段的若蚜可根据食物的营养情况调控翅的发育方向。这个现象与褐飞虱较为类似，说明昆虫胚后翅型分化的机制可能较为保守。进一步研究表明，当 2 龄豌豆蚜若蚜从营养较差的食物转移到营养较好的食物上时，*S. symbiotica* 可显著增加有翅蚜成虫的比例，说明 *S. symbiotica* 可明显促进蚜虫

种群的扩散能力（Kang *et al.*，2022）。整体来看，内共生菌种类与功能的多样性和复杂性对调控蚜虫的翅型分化、营养代谢及其他适应性生理过程具有复杂的平衡关系。

3 植物病毒

蚜虫是植物病毒传播的重要媒介昆虫，植物病毒可通过操纵蚜虫行为来为其传播扩散服务（Fereres and Moreno，2009）。显然，蚜虫从无翅型向有翅型的转换是有利于病毒扩散传播的。麦长管蚜取食了被大麦黄矮病毒 （Barley yellow dwarf virus，BYDV）侵染的燕麦后，有翅蚜比例显著上升（Gildow，1980）。玫瑰苹果蚜 *Dysaphis plantaginea* 被浓核病毒（Densovirus）DplDNV 侵染后会发育成有翅蚜，而体内没有 DplDNV 的个体则会发育成无翅蚜。而且，体内没有 DplDNV 的玫瑰苹果蚜即使在拥挤或较差的寄主条件下，仍然无法产生有翅型个体（Ryabov *et al.*，2009）。

在植物病毒周围经常伴随出现一类卫星 RNA（Satellite RNAs，satRNAs）。黄瓜花叶病毒（Cucumber mosaic virus，CMV）的 satRNAs *Y-sat* 可通过一种“推-拉”策略控制桃蚜 *Myzus persicae* 的翅型分化：*Y-sat* 侵染植物降低了叶绿素合成使叶片变黄，桃蚜被黄色叶片吸引取食后被 *Y-sat* 侵染（这一步为“拉”）；*Y-sat* 与桃蚜的 *ABCG4* mRNA 竞争性结合小 RNA *miR9b*，提高了 *ABCG4* 的表达水平，最终导致桃蚜发育为有翅蚜，促进植物病毒的传播（这一步为“推”）（Jayasinghe *et al.*，2021）。可见，植物病毒能够将蚜虫的翅型分化为我所用，促进其传播扩散。2019 年的一项研究结果表明，豌豆蚜基因组中存在 2 个来自浓核病毒的水平转移基因 *Apns-1* 和 *Apns-2*，RNAi 敲低它们的表达水平可显著降低子代有翅蚜比例，表明病毒调控昆虫翅型分化的现象在进化过程中很早就已经出现（Parker and Brisson，2019）。

4 神经肽与神经递质

神经肽和神经递质是昆虫神经系统中调控生理与行为过程的重要信号分子（Osborne，1996；Bendena，2010）。在 2016 年，Brisson 课题组发现，高种群密度可诱导母代孤雌蚜产生高比例有翅蚜子代，母代孤雌蚜体内多种神经递质（多巴胺、五羟色胺和章鱼胺）的滴度在诱导后显著降低（Vellichirammal *et al.*，2016）。2023 年，同一课题组发表了最新的研究结果，使用药理学手段给出了多巴胺调控豌豆蚜跨代翅型分化的试验证据：给母代孤雌蚜注射多巴胺可显著降低子代有翅蚜比例，注射多巴胺抑制剂则会增加子代有翅蚜比例（Liu and Brisson，2023）。该研究也指出，与多巴胺合成、代谢和信号传导有关的基因表达水平在产生有翅子代的孤雌蚜和产生无翅子代的孤雌蚜之间并无显著差异。2024 年，王进军课题组报道了 2 个参与调控褐色桔蚜 *Aphis citricidus* 翅型分化的神经肽 Bursicon 基因 *AcBurs-α* 和 *AcBurs-β*（Lu *et al.*，2024）。*AcBurs-α* 和 *AcBurs-β* 在褐色桔蚜有翅蚜中的表达量较高；敲低幼虫 *AcBurs-α* 和 *AcBurs-β* 表达可导致翅发育畸形。上述报道表明，神经递质和神经肽都参与了昆虫翅型分化的调控，但是其详细作用机理仍有待进一步研究。

5 翅发育

翅发育是昆虫翅型分化“三阶段”的最后一步，直接决定了翅最终发育成熟后的形态特征，深入探究飞虱和蚜虫翅发育的分子机制有助于理解昆虫翅多型的调控机理。*Dpp*（Decapentaplegic）是昆虫翅发育过程中重要的基因，在胚胎发育早期参与了胚胎隔膜和背腹轴分化的调控，并作为“成形素”决定了昆虫附肢的位置和分化（Irish and Gelbart，1987；Bryant，1988；Morimura *et al.*，1996）。以褐飞虱为模型的研究结果表明，Dpp 位于胰岛素受体 InR1 和 InR2 的下游，可通过控制一系列翅发育基因表达来调控翅脉形成等翅发育过程（Li *et al.*，2019）。

同样位于胰岛素信号通路下游的翅发育基因还有 *Vg*（Vestigial）。使用 RNAi 技术敲低褐飞虱幼虫 *FoxO* 表达可显著上调 *Vg* 表达水平；在长翅型褐飞虱幼虫体内敲低 *Vg* 表达可导致其发育为中等翅型个体。体外结合试验结果表明，褐飞虱 *FoxO* 通过直接结合到 *Vg* 的第一个内含子上抑制 *Vg* 表达，因此长翅型个体发育成中等翅型；当 *FoxO* 表达水平下降，*Vg* 表达水平则相应上升，从而导致褐飞虱发育为长翅型（Zhang *et al.*，2021）。以蚜虫为模式的研究也得到了相似的结论，敲低禾谷缢

管蚜 *Rhopalosiphum padi* *Vg* 表达可抑制 3 龄若蚜翅的发育，小 RNA *miR-147* 则直接抑制 *Vg* 表达来诱导若蚜的翅发育（Fan *et al.*，2020）。

Hox（Homeobox）基因 *Ubx*（Ultrabithorax）也是褐飞虱翅发育中的关键基因。*Ubx* 的表达受寄主植物质量和胰岛素受体 InR1 和 InR2 调控：当寄主植物营养质量较好时，*InR2* 上调表达并通过抑制 InR1 来增加 *Ubx* 表达，褐飞虱发育为短翅型；当寄主植物质量变差时，正常表达的 *InR1* 则抑制 *Ubx* 表达使褐飞虱发育为长翅型（Liu *et al.*, 2020）。此外，干扰 *Ubx* 表达还可以诱导短翅型褐飞虱从第 3 胸节发育出类翅附肢，敲低长翅型褐飞虱 *Ubx* 表达则会诱导其后翅转化为前翅（Fu *et al.*, 2020）。

6　总结与展望

表型可塑性是同一基因型面对环境异质性产生的不连续表型的生物学现象，广泛存在于自然界中，是生物适应环境胁迫的重要策略（Bradshaw, 1965）。昆虫的翅多型现象是表型可塑性的典型表现。自然环境条件复杂多变，昆虫通过翅型的转换，以扩散型（有翅型）从不适宜的环境中逃离，或以繁殖型（无翅/短翅型）在适合的生境繁衍生息，无疑是昆虫长期进化中获得的适应性策略，更直接导致了农业害虫的暴发成灾。因此，深入探索昆虫翅多型的机理，不仅有助于增加对生物表型可塑性的认识，也可以为开发新型害虫防治策略提供依据。本文以飞虱和蚜虫为研究对象，综述了昆虫翅多型调控的分子机制的研究进展（图 1，图 2）。着眼未来，昆虫翅多型研究领域仍有很多科学问题有待明确，相关研究成果如何应用于农业生产实践也是需要考虑的重要课题。

6.1　不同环境条件下调控昆虫翅型分化的信号传导途径的多样性

能够影响昆虫翅多型的环境条件较多，如寄主营养质量变差、天敌出现、种群密度过高、物种间互作、病原菌侵染和温度不适等（Brisson, 2010;

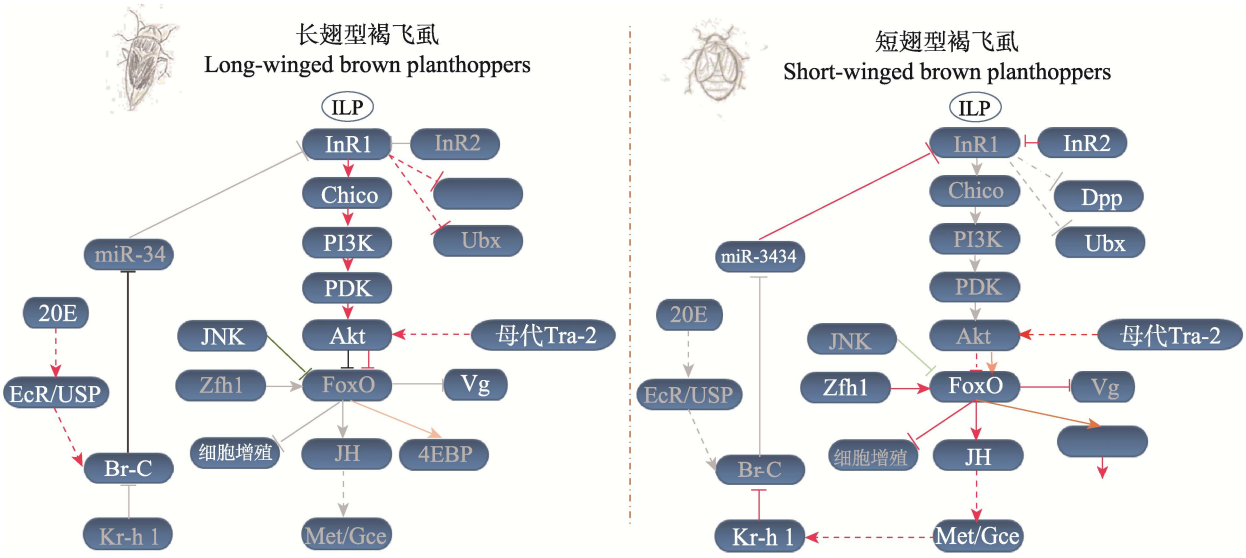


图 1　褐飞虱翅型分化的分子机制

Fig. 1　Molecular mechanism underlying brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) wing polyphenism

黑色字体：基因上调表达或蛋白被激活；灰色字体：基因下调表达或蛋白失活；深色线条：激活或抑制过程被打开；浅色线条：激活或抑制过程被关闭；虚线：间接调控；红色线条：母代 Tra-2 通过调控 Akt 和 FoxO 表达来改变雌性子代翅型；橙色线条：FoxO 通过 4EBP 介导受伤效应下的翅型分化；绿色线条：JNK 信号通过调控 FoxO 来改变雌性子代翅型。

Black font: Upregulated genes or activated proteins; Grey font: Downregulated genes or suppressed proteins; Solid lines: Direct pathways; Dashed lines: Indirect pathways; The components that are less active or inactive are shown in grey; Red line: Maternal Tra-2 control offspring wing morph via Akt and FoxO; Orange line: FoxO regulates wing polyphenism via 4EBP under wound healing; Green line: JNK signaling regulates female offspring wing morph via FoxO.

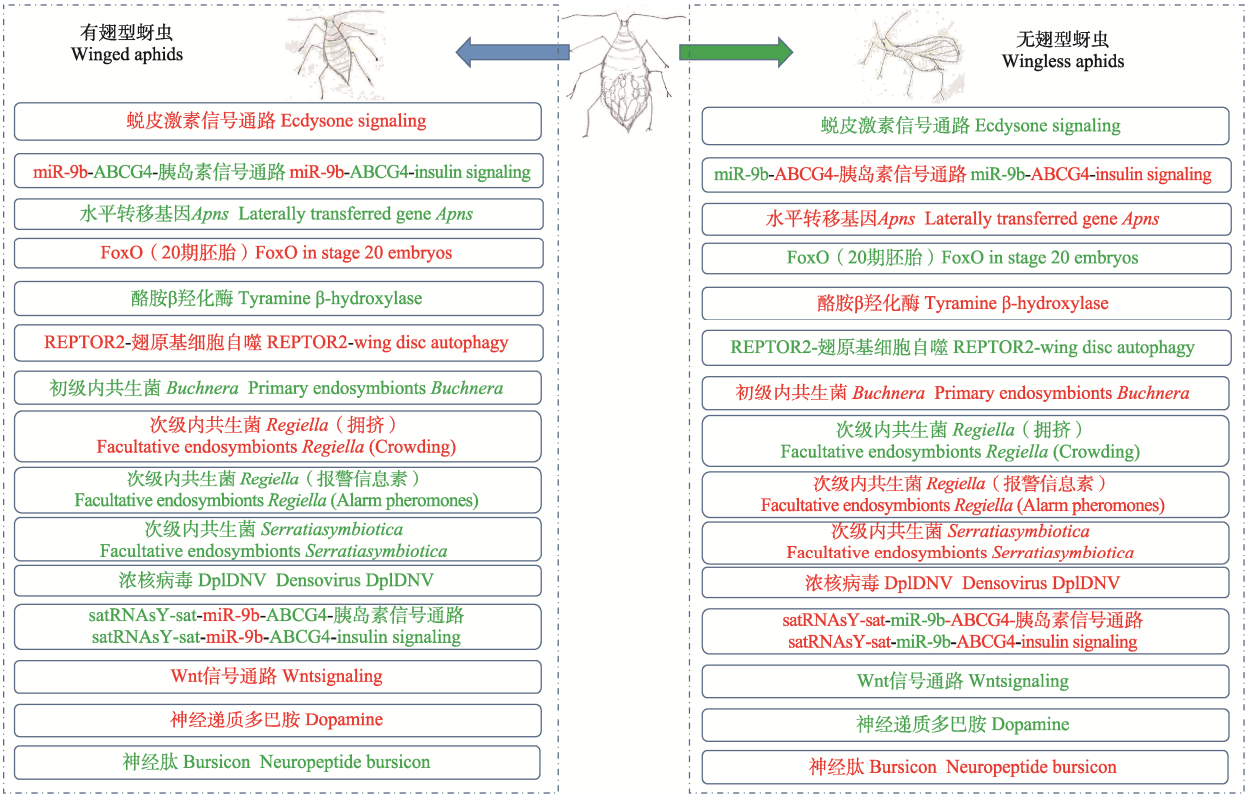


图 2　蚜虫翅型分化的分子机制

Fig. 2　Molecular mechanism underlying aphid wing polyphenism

红色字体：基因上调表达或蛋白被激活；绿色字体：基因下调表达或蛋白失活。

Red font: Upregulated genes or activated proteins; Green font: Downregulated genes or suppressed proteins.

Müller *et al.*，2001）。环境条件的多样性直接决定了昆虫接收环境信号的方式是完全不同的。例如，蚜虫通过触角中的气味受体和气味结合蛋白感受报警信息素来感知天敌的存在（Zhang *et al.*，2017）。果蝇通过心侧体、脂肪体等组织监测糖、脂肪等营养物质在血淋巴中的水平变化，进而感受食物中营养物质水平，据此调控取食等行为（Kim and Rulifson，2004；Kohyama-Koganeya *et al.*，2008）。那么，昆虫感受不同环境条件后，下游信号传导的途径是否保守呢？现已明确，昆虫感受寄主葡萄糖水平改变与种群密度升高后，均通过胰岛素信号通路调控其翅型分化（Xu *et al.*，2015；Lin *et al.*，2018；Shang *et al.*，2020a），说明有些环境条件感受下游的信号传导途径是相同的。然而，已知的信号传导途径或调控翅多型的基因呈现了较强的多样化特征，所以仍然很有可能昆虫感受某些环境条件后会通过不同的信号传导途径来调控翅型分化。但是，目前已有的证据比较匮乏，需要进一步的研究阐明。

6.2　调控昆虫翅型分化的信号通路调控机制及其相互作用

除了上文介绍的信号传导途径外，还有其他的通路也参与了昆虫翅型分化调控，如蜕皮激素信号通路、保幼激素信号通路、JNK 信号通路和生物胺等（Lin *et al.*，2016；Vellichirammal *et al.*，2016，2017；Wang *et al.*，2016；Zhao *et al.*，2017）。之前的综述（Yuan *et al.*，2020）已经进行过介绍，本文不再赘述。但是，这些信号通路调控昆虫翅型分化的分子机制尚不明确。其他参与昆虫翅多型调控的信号通路仍需进一步探索。那么，这些信号通路之间又如何相互协调来控制翅型分化呢？尽管已有研究以褐飞虱为模型，探讨了蜕皮激素信号通路-保幼激素信号通路-胰岛素信号通路之间的互作如何调控其翅型分化（Ye *et al.*，2019），但是我们对不同通路之间的相互联系及控制网络如何调控昆虫翅型分化仍缺乏认识。总的来说，调控昆虫翅型分化的信号通路及其分子调控机理仍然有待进

一步揭示。

6.3　基于昆虫翅多型开发新型害虫防治策略

站在向高质量发展阶段迈进的历史转折点上，“以国家战略需求为导向”已经成为我国基础研究的历史使命。依托新技术开发的基于翅型分化调控的绿色防控技术将发挥重要作用。在大尺度地理范围上看，该技术只需要在局部地区使用就有可能降低全国的害虫种群水平；从较小的地理面积看，也能够控制害虫暴发成灾。因此，依托多种新技术开发基于昆虫翅多型的新型害虫防治策略至关重要。例如，利用 RNAi 技术，以翅型分化调控的关键基因为靶标，设计开发害虫特异性的 dsRNA，培育新型转基因作物品种或创制绿色、专一、有效的绿色 RNA 农药。此外，可以基于翅多型关键调控蛋白，开发可调控昆虫翅型分化的新一代化学农药。借鉴转基因蚊子的成功经验（Waltz，2021），利用 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术，对室内害虫进行基因改造并释放到田间，通过种群替代操纵后代的翅型，达到控制害虫爆发的目的。随着本领域研究的深入，相信基于翅型分化的害虫防治策略、技术和产品将在未来我国绿色防控领域占据重要地位。

参考文献 (References)

Bendena, WG, 2010. Neuropeptide physiology in insects// Geary TG, Maule AG (eds.). Neuropeptide Systems as Targets for Parasite and Pest Control. Boston: Springer Press. 166–191.

Bradshaw AD, 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115–155.

Braendle C, Davis GK, Brisson JA, Stern DL, 2006. Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97(3): 192–199.

Brisson JA, 2010. Aphid wing dimorphisms: Linking environmental and genetic control of trait variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1540): 605–616.

Bronstein JL, 2015. Mutualisms. Oxford: Oxford University Press. 3–19.

Bryant PJ, 1988. Localized cell death caused by mutations in a Drosophila gene coding for a transforming growth factor β homolog. *Developmental Biology*, 128 (2): 386–395.

Douglas AE, 2014. Molecular dissection of nutrient exchange at the insect-microbial interface. *Current Opinion in Insect Science*, 4: 23–28.

Fan YJ, Li XX, Mohammed AAAH, Liu Y, Gao XW, 2020. miR-147b-modulated expression of vestigial regulates wing development in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi*. *BMC Genomics*, 21(1): 71.

Fereres A, Moreno A, 2009. Behavioural aspects influencing plant virus transmission by homopteran insects. *Virus Research*, 141(2): 158–168.

Fu SJ, Zhang JL, Chen SJ, Chen HH, Liu YL, Xu HJ, 2020. Functional analysis of ultrabithorax in the wing-dimorphic planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål, 1854) (Hemiptera: Delphacidae). *Gene*, 737: 144446.

Gildow FE, 1980. Increased production of alatae by aphids (Hemiptera, Aphididae) reared on oats infected with Barley yellow dwarf virus. *Annals of the Entomological Society of America*, 73(3): 343–347.

Greenewalt CH, 1975. The flight of birds. *Transactions of the American Philosophical Society*, 65(4): 1–67.

Grantham ME, Shingleton AW, Dudley E, Brisson JA, 2020. Expression profiling of winged- and wingless- destined pea aphid embryos implicates insulin/insulin growth factor signaling in morph differences. *Evolution & Development*, 22(3): 257–268.

Guay JF, Boudreault S, Michaud D, Cloutier C, 2009. Impact of environmental stress on aphid clonal resistance to parasitoids: Role of *Hamiltonella defensa* bacterial symbiosis in association with a new facultative symbiont of the pea aphid. *Journal of Insect Physiology*, 55(10): 919–926.

Hansen AK, Moran NA, 2011. Aphid genome expression reveals host-symbiont cooperation in the production of amino acids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(7): 2849–2854.

Harrison RG, 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 95–118.

Irish VF, Gelbart WM, 1987. The decapentaplegic gene is required for dorsal-ventral patterning of the Drosophila embryo. *Genes and Development*, 1(8): 868–879.

Jayasinghe WH, Kim H, Nakada Y, Masuta C, 2021. A plant virus satellite RNA directly accelerates wing formation in its insect vector for spread. *Nature Communications*, 12(1): 7087.

Ji JC, Huangfu NB, Luo JY, Gao XK, Niu L, Zhang S, Cui JJ, 2021. Insights into wing dimorphism in the worldwide agricultural pest *Aphis gossypii*, the host-alternating aphid. *Journal of Cotton Research*, 4: 5.

Kang ZW, Zhang M, Cao HH, Guo SS, Liu FH, Liu TX, 2022. Facultative endosymbiont *Serratia symbiotica* inhibits the apterization of pea aphid to enhance its spread. *Microbiology*

Spectrum, 10(6): e0406622.

Katewa SD, Kapahi P, 2011. Role of TOR signaling in aging and related biological processes in *Drosophila melanogaster*. *Experimental Gerontology*, 46(5): 382–390.

Kim SK, Rulifson EJ, 2004. Conserved mechanisms of glucose sensing and regulation by *Drosophila* corpora cardiaca cells. *Nature*, 431(7006): 316–320.

Kohyama-Koganeya A, Kim YJ, Miura M, Hirabayashi Y, 2008. A Drosophila orphan G protein-coupled receptor BOSS functions as a glucose-responding receptor: Loss of boss causes abnormal energy metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(40): 15328–15333.

Leonardo TE, Mondor EB, 2006. Symbiont modifies host life-history traits that affect gene flow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1590): 1079–1084.

Li X, Liu FZ, Wu C, Zhao J, Cai WL, Hua HX, 2019. Decapentaplegic function in wing vein development and wing morph transformation in brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Developmental Biology*, 449(2): 143–150.

Lin XD, Xu YL, Yao Y, Wang B, Lavine MD, Lavine LC, 2016. JNK signaling mediates wing form polymorphism in brown planthoppers (*Nilaparvata lugens*). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 73: 55–61.

Lin XD, Lavine LC, 2018. Endocrine regulation of a dispersal polymorphism in winged insects: A short review. *Current Opinion in Insect Science*, 25: 20–24.

Lin XD, Gao H, Xu YL, Zhang YM, Li Y, Lavine MD, Lavine LC, 2020. Cell cycle progression determines wing morph in the polyphenic insect *Nilaparvata lugens*. *iScience*, 23(4): 101040.

Lin XD, Xu YL, Jiang JR, Lavine M, Lavine LC, 2018. Host quality induces phenotypic plasticity in a wing polyphonic insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(29): 7563–7568.

Liu XM, Brisson JA, 2023. Dopamine mediates the pea aphid wing plasticity. *Biology Letters*, 19(5): 20230024.

Liu FZ, Li X, Zhao MH, Guo MJ, Han KH, Dong XX, Zhao J, Cai WL, Zhang QF, Hua HX, 2020. Ultrabithorax is a key regulator for the dimorphism of wings, a main cause for the outbreak of planthoppersin rice. *National Science Review*, 7(7): 1181–1189.

Lu JM, Shang F, Ding BY, Wang L, Li QC, Wang JJ, Dou W, 2024. Characterization of two Bursicon genes and their association with wing development in the brown citrus aphid, *Aphis citricidus*. *Insect Science*, https://doi.org/10.1111/1744-7917.13337.

Müller CB, Williams IS, Hardie J, 2001. The role of nutrition, crowding, and interspecfic interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3): 330–340.

Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH, 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrthosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 27(2): 189–195.

Morimura S, Maves L, Chen Y, Hoffmann FM, 1996. Decapentaplegic overexpression affects Drosophila wing and leg imaginal disc development and wingless expression. *Developmental Biology*, 177 (1): 136–151.

Nakabachi A, Ishikawa H, 1999. Provision of riboflavin to the host aphid, *Acyrthosiphon pisum*, by endosymbiotic bacteria, *Buchnera*. *Journal of Insect Physiology*, 45(1): 1–6.

Oliver KM, Degnan PH, Burke GR, Moran NA, 2010. Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits. *Annual Review of Entomology*, 55: 247–266.

Osborne RH, 1996. Insect neurotransmission: Neurotransmitters and their receptors. *Pharmacology & Therapeutics*, 69(2): 117–142.

Parker BJ, Brisson JA, 2019. A laterally transferred viral gene modifies aphid wing plasticity. *Current Biology*, 29(12): 2098–2103.

Ramsey JS, MacDonald SJ, Jander G, Nakabachi A, Thomas GH, Douglas AE, 2010. Genomic evidence for complementary purine metabolism in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, and its symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola*. *Insect Molecular Biology*, 19(Suppl. 2): 241–248.

Reyes ML, Laughton AM, Parker BJ, Wichmann H, Fan M, Sok D, Hrček J, Acevedo T, Gerardo NM, 2019. The influence of symbiotic bacteria on reproductive strategies and wing polyphenism in pea aphids responding to stress. *Journal of Animal Ecology*, 88(4): 601–611.

Roff DA, 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*, 40(5): 1009–1020.

Roff DA, 1994. The evolution of flightlessness: Is history important? *Evolutionary Ecology*, 8(6): 639–657.

Ryabov EV, Keane G, Naish N, Evered C, Winstanley D, 2009. Densovirus induces winged morphs in asexual clones of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(21): 8465–8470.

Scarborough CL, Ferrari J, Godfray HCJ, 2005. Aphid protected from pathogen by endosymbiont. *Science*, 310(5755): 1781.

Shang F, Niu JZ, Ding BY, Zhang W, Wei DD, Wei D, Jiang HB, Wang JJ, 2020a. The miR-9b microRNA mediates dimorphism and development of wing in aphids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(15):

8404–8409.

Shang F, Niu JZ, Ding BY, Wang JJ, 2020b. Comparative insight into the bacterial communities in alate and apterous morphs of brown citrus aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 113(3): 1436–1444.

Swarup S, Verheyen EM, 2012. Wnt/Wingless signaling in Drosophila. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 4(6): a007930.

Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T, 2004. Host plant specialization governed by facultative symbiont. *Science*, 303(5666): 1989.

Vellichirammal NN, Madayiputhiya N, Brisson JA, 2016. The genomewide transcriptional response underlying the pea aphid wing polyphenism. *Molecular Ecology*, 25(17): 4146–4160.

Vellichirammal NN, Gupta P, Hall TA, Brisson JA, 2017. Ecdysone signaling underlies the pea aphid transgenerational wing polyphenism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(6): 1419–1423.

Wang XX, Zhang Y, Zhang ZF, Tian HG, Liu TX, 2016. Deciphering the function of octopaminergic signaling on wing polyphenism of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Frontiers in Physiology*, 7: 603.

Waltz E, 2021. First genetically modified mosquitoes released in the United States. *Nature*, 593(7858): 175–176.

Wootton RJ, Kukalová-peck J, 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75: 129–167.

Xu HJ, Xue J, Lu B, Zhang XC, Zhuo JC, He SF, Ma XF, Jiang YQ, Fan HW, Xu JY, Ye YX, Pan PL, Li Q, Bao YY, Nijhout HF, Zhang CX, 2015. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature*, 519(7544): 464–467.

Xu HJ, Zhang CX, 2017. Insulin receptors and wing dimorphism in rice planthoppers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1713): 20150489.

Xu TQ, Jiang X, Denton D, Kumar S, 2020. Ecdysone controlled cell and tissue deletion. *Cell Death & Differentiation*, 27(1): 1–14.

Ye XH, Xu L, Li X, He K, Hua HX, Cao ZH, Xu JD, Ye WY, Zhang J, Yuan ZT, Li F, 2019. miR-34 modulates wing polyphenism in planthopper. *PLoS Genetics*, 15(6): e1008235.

Yuan YY, Wang YY, Ye WW, Yuan EL, Di J, Chen X, Xing YL, Sun YC, Ge F, 2023a. Functional evaluation of IIS pathway in determination of wing polyphenism in pea aphid. *Insect Science*, 30(3): 816–828.

Yuan EL, Guo HJ, Chen WY, Du BR, Mi YJ, Qi ZR, Yuan YY, Zhu-Salzman K, Ge F, Sun YC, 2023b. A novel gene reptor2 activates the autophagic degradation of wing disc in pea aphid. *eLife*, 12: e83023.

Yuan YY, Chen X, Wang ZC, Ge F, 2020. Molecular regulatory mechanism of wing polymorphism in insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 265–271. [袁一杨, 陈 新, 王竹承, 戈峰, 2020. 昆虫翅多型的分子调控机制研究进展. 应用昆虫学报, 57(2): 265–271.]

Zera AJ, Denno RF, 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 42: 207–230.

Zhao J, Zhou YL, Li X, Cai WL, Hua HX, 2017. Silencing of juvenile hormone epoxide hydrolase gene (Nljheh) enhances short wing formation in a macropterous strain of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Journal of Insect Physiology*, 102: 18–26.

Zhang CX, Brisson JA, Xu HJ, 2019. Molecular mechanisms of wing polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 64: 297–314.

Zhang FM, Li XR, Zhang YH, Coates B, Zhou XJ, Cheng DF, 2015. Bacterial symbionts, *Buchnera*, and starvation on wing dimorphism in English grain aphid, *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae). *Frontiers in Physiology*, 6: 155.

Zhang RB, Wang B, Grossi G, Falabella P, Liu Y, Yan SC, Lu J, Xi JH, Wang GR, 2017. Molecular basis of alarm pheromone detection in aphids. *Current Biology*, 27(1): 55–61.

Zhang JL, Fu SJ, Chen SJ, Chen HH, Liu YL, Liu XY, Xu HJ, 2021. Vestigial mediates the effect of insulin signaling pathway on wing-morph switching in planthoppers. *PLoS Genetics*, 17(2): e1009312.

Zhang JL, Chen SJ, Liu XY, Moczek AP, Xu HJ, 2022. The transcription factor Zfh1 acts as a wing-morph switch in planthoppers. *Nature Communications*, 13(1): 5670.

Zhou P, Zong X, Yan S, Zhang J, Wang D, Shen J, 2023. The Wnt pathway regulates wing morph determination in *Acyrthosiphon pisum*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 161: 104003.

Zhuo JC, Lei C, Shi JK, Xu N, Xue WH, Zhang MQ, Ren ZW, Zhang HH, Zhang CX, 2017. Tra-2 mediates cross-talk between sex determination and wing polyphenism in female *Nilaparvata lugens*. *Genetics*, 207(3): 1067–1078.