入侵害虫与微生物互作的化学生态学研究进展*

宋佳乐[1, 2**] 许益镌[1***] 唐 睿[2***]

（1. 华南农业大学植物保护学院，广州 510642；2. 广东省科学院动物研究所，广东省动物保护与资源利用重点实验室，广东省野生动物保护与利用公共实验室，广州 510260）

摘 要 入侵害虫已成为威胁全球农业生产、生态安全和生物多样性的重大生物安全问题，其快速定殖、扩散及暴发成灾不仅与自身较强的环境适应能力密切相关，还高度依赖于与共生微生物建立的复杂互作关系及精密的化学通讯网络。近年来，随着化学生态学、微生物组学及多组学技术的发展，微生物在入侵害虫适应新生境、调控宿主行为及介导多营养级互作中的关键作用逐渐受到重视。本文梳理了微生物介导化学信号产生、化学信号感知与互作机制及绿色防控策略等方面的研究进展，重点归纳专性共生菌、兼性共生菌、肠道微生物、病原微生物及环境微生物在宿主营养代谢、免疫调控、生殖操纵、抗药性形成及生态适应中的功能；进一步总结了微生物参与信息素及挥发性有机物生物合成、调控植物挥发物释放以及介导植物-害虫-微生物多营养级化学通讯的分子机制，阐明了微生物既是化学信号的重要来源，也是调控昆虫行为和生态互作的重要驱动因子。在此基础上整理荟萃基于微生物源挥发性化合物的“推-拉”策略、共生菌介导的种群调控、沃尔巴克氏体与不育昆虫技术及 CRISPR 基因编辑融合技术，以及病原微生物与信息化学物质协同应用等绿色防控新策略，分析了其作用机制及应用潜力。综合现有研究认为，微生物通过重塑化学通讯网络促进入侵害虫对寄主植物和新环境的适应，是连接植物、害虫及天敌等多营养级生物互作的重要纽带，也是构建新一代绿色防控技术的重要理论基础。未来应加强微生物源活性挥发物生物合成机制解析，深化多组学与化学生态学交叉融合，建立人工智能辅助的活性挥发物高通量筛选体系，推动基因编辑、共生菌工程和合成生物学等技术与微生物资源开发相结合，并强化田间应用评价和生态安全风险评估，为重大入侵害虫绿色防控技术创新和农业可持续发展提供理论支撑与技术储备。

关键词 入侵害虫；微生物互作；化学生态学；挥发性有机物；信息素；绿色防控

Advances in research on the chemical ecology of interactions between invasive pests and microbes

SONG Jia-Le[1, 2**] XU Yi-Juan[1***] TANG Rui[2***]

(1. College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260, China)

Abstract Invasive insect pests have become a major threat to global agricultural production, ecological security and biodiversity. Their rapid establishment, expansion, and outbreaks are closely associated, not only with their remarkable environmental adaptability, but also with their complex interactions with symbiotic microorganisms and sophisticated chemical communication networks. In recent years, advances in chemical ecology, microbiome research and multi-omics technologies have highlighted the pivotal roles of microorganisms in facilitating the adaptation of invasive insects to novel environments, the regulation of host behavior and the mediation of multitrophic interactions. This review systematically summarizes recent advances in microorganism-mediated chemical signal production, chemical signal perception and interaction mechanisms, as

*资助项目 Supported projects：广东省科学院青年人才专项（2024GDASQNRC-0107）；广东省科学院发展专项资金项目（2024GDASZH-2024010102）

**第一作者 First author，E-mail：songjiale2543@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：xuyijuan@scau.edu.cn；tangr@giz.gd.cn

收稿日期 Received：2026-03-31；接受日期 Accepted：2026-07-30

well as microorganism-based, environmentally-friendly pest management strategies. We first summarize the functions of obligate symbionts, facultative symbionts, gut microbiota, entomopathogenic microorganisms and environmental microorganisms in host nutrition, immune regulation, reproductive manipulation, insecticide resistance and ecological adaptation. We then discuss the molecular mechanisms by which microorganisms participate in the biosynthesis of insect pheromones and volatile organic compounds (VOCs), regulate plant volatile emissions and mediate chemical communication within plant-insect-microorganism multitrophic interactions, highlighting that microorganisms are not only important sources of chemical signals, but also key drivers of insect behavior and ecological interactions. Furthermore, this review outlines emerging microorganism-based, environmentally-friendly control strategies, including push-pull systems based on microbial volatile compounds, symbiont-mediated population regulation, the integration of *Wolbachia*-based approaches with the Sterile Insect Technique and CRISPR gene editing, and the synergistic application of entomopathogenic microorganisms with semiochemicals. Their underlying mechanisms and potential for application are also discussed. Current evidence suggests that microorganisms facilitate the adaptation of invasive insect pests to host plants and novel environments by reshaping chemical communication networks, thereby serving as critical links connecting plants, herbivores, and natural enemies across multitrophic systems. These findings provide an important theoretical foundation for developing next-generation green pest management strategies. Future research should focus on elucidating the biosynthetic mechanisms of bioactive microbial volatiles, promoting the integration of multi-omics approaches with chemical ecology, establishing artificial intelligence-assisted high-throughput, screening platforms for bioactive volatile compounds, and integrating gene editing, symbiont engineering and synthetic biology with the utilization of microbial resources. In addition, greater emphasis should be placed on field validation and ecological risk assessment to facilitate the development of innovative, environmentally-friendly management technologies for invasive insect pests, and promote sustainable agricultural development.

Key words　invasive insect pests; microbial interactions; chemical ecology; volatile organic compounds; pheromones; green pest management

1　入侵害虫的危害现状与微生物介导的化学生态学研究进展

1.1　入侵害虫的现状及危害

在全球化贸易往来与气候变化的双重驱动下，生物入侵已成为威胁全球生态安全、农业生产及生物多样性的重大隐患。作为生物入侵的重要组成部分，入侵害虫以其极强的环境适应能力、繁殖潜能及扩散速度，给世界各国造成了不可估量的经济损失。据联合国《生物多样性和生态系统服务全球评估报告》显示，入侵物种被列为导致全球生物多样性丧失的五大驱动因素之一，其每年造成的全球经济损失高达数千亿美元（Bongaarts，2019）。

我国是世界上遭受生物入侵最为严重的国家之一，近年来，多种重大入侵害虫相继暴发，形势严峻。2022 年，农业农村部会同自然资源部、生态环境部、住房和城乡建设部、海关总署和国家林草局联合发布了《重点管理外来入侵物种名录》，该名录自 2023 年 1 月 1 日起施行至今，收录了包括植物、昆虫、植物病原微生物、植物病原线虫、软体动物、鱼类、两栖动物和爬行动物 8 个类群共 59 种重点管理入侵物种，其中昆虫类 13 种，是仅次于植物（33 种）的第二大类群。该名录所列昆虫主要包括苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*、红脂大小蠹 *Dendroctonus valens*、美国白蛾 *Hyphantria cunea*、红火蚁 *Solenopsis invicta*、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*、番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*、马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*、扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* 等严重危害农林生产与生态安全的跨境害虫。

从分布现状来看，这些入侵昆虫已在我国多个省（直辖市、自治区）广泛定殖并造成严重危害。其中，苹果蠹蛾自 1953 年首次在新疆库尔勒发现以来，已扩散至天津、河北、内蒙古、甘肃、辽宁、吉林、黑龙江、新疆、宁夏 9 个省（直

辖市、自治区）的 194 个县（市、区、旗）；该虫以幼虫钻蛀果实内部取食为害，导致果实腐烂或落果，对苹果、梨、核桃等果树产业构成严重威胁（秦欢等，2022）。起源于美洲的草地贪夜蛾自 2019 年入侵我国云南后，凭借其强大的迁飞能力与多食性特征，迅速蔓延至全国 27 个省（直辖市、自治区），严重威胁国家粮食安全（姜玉英等，2019）。美国白蛾原产于北美洲，是一种全球性入侵害虫，自 1979 年中国辽宁省首次报告入侵以来，已广泛向西向南扩散，对我国农业和林业造成严重损害（Ning *et al.*，2022）。红火蚁作为国际重大危险性入侵害虫，截至 2021 年，红火蚁已扩散至华南、华中、华东和西南地区 12 个省（直辖市、自治区）的 579 个县（市、区、旗），不仅危害农林生产，还对电力、通讯等公共设施及人类健康构成威胁（温宏伟等，2024）。番茄潜叶蛾自 2017 年和 2018 年相继在我国新疆和云南发现以来，短短数年内已扩散至 20 多个省（直辖市、自治区），呈现出源自新疆和云南的“双源入侵”模式，形成了以西北、北方和南方三条入侵路线为主的分支状扩张格局（张桂芬等，2022）。马铃薯甲虫是世界上公认的极具毁灭性的检疫性害虫，该虫原产于美国西部的落基山脉，1993 年我国首次报道其入侵新疆的伊犁河谷地区和塔城地区，目前已经在吉林、黑龙江和新疆 3 个省（自治区），46 个县（市、区）有分布，对我国马铃薯产业造成了严重威胁和危害（闫俊杰等，2023）。扶桑绵粉蚧原产于北美洲，2008 年 6 月在我国广州发现，后传播到海南、广西、云南、福建、江西、浙江、安徽、江苏、新疆等地（Ahmed *et al.*，2015；吴福中等，2020）。该虫寄主范围极广，可危害 18 科 55 种以上植物，以雌成虫和若虫吸食汁液并分泌蜜露诱发煤污病，导致作物生长迟缓甚至死亡，对棉花产业威胁尤为严重（吴福中等，2025）。这些入侵害虫通过竞争、捕食、传播植物病害等方式破坏本土生态系统结构与功能，导致生物多样性下降，同时造成巨大的经济损失，对我国生物安全、粮食安全和生态安全构成严峻挑战，亟需实施严格的监测预警与综合防控策略。长期以来，化学防治是控制入侵害虫的主要手段，然而过度依赖化学农药导致害虫抗药性持续增强、天敌昆虫消亡及生态环境污染等一系列“3R”问题（高希武，2010）。入侵害虫之所以表现出惊人的生态适应性与暴发潜能，往往依赖于其与共生微生物建立的紧密关系以及精密的化学通讯网络（Lu *et al.*，2016）。因此，深入解析入侵害虫-微生物互作模式及其化学生态学机制，不仅有助于揭示其种群暴发的内在机理，更为突破传统防治瓶颈、开发基于生态调控的绿色防控技术提供关键突破口。

1.2 入侵生物学研究热点：微生物在昆虫生态适应中的重要性

传统入侵生物学理论多聚焦于入侵物种自身的性状优势，如繁殖能力强、生态位宽度大等因素（MacDougall *et al.*，2009）。然而，近年来研究表明，仅从宿主自身性状难以完全解释入侵害虫惊人的生态适应性与暴发潜能。随着入侵生物学研究的深入，学术界对入侵成功的机制解释逐渐转向微观生态与进化生物学机制。近年来，基于“全生物体”理论的研究揭示，昆虫并非孤立存在的个体，而是与其体内、体表共生微生物构成的“超级生物体”（Zhang *et al.*，2024）。微生物在昆虫生态适应中的重要性已得到广泛证实，例如，蚜虫体内的初级共生菌 *Buchnera* 能够为宿主提供必需氨基酸，弥补植物韧皮部营养的缺陷（凌晓雨等，2025）。此外，微生物对宿主生殖方式的调控也是入侵种群快速扩张的关键。最为典型的案例是沃尔巴克氏体 *Wolbachia* 和立克次氏体 *Rickettsia*，通过诱导细胞质不相容性，使得入侵种群的雌性个体在数量上占据优势，从而在入侵初期快速建立种群，这一机制在红火蚁等入侵害虫的种群扩张中起到了推波助澜的作用（Shoemaker *et al.*，2000）。特别是在化学生态学领域，微生物作为化学信号的合成者或调节者，在昆虫-植物互作、昆虫种内及种间通讯中扮演着核心角色（Davis *et al.*，2013）。化学信号物质如信息素、挥发性有机物等是昆虫-微生物互作的媒介（Frago *et al.*，2012；

Davis *et al.*，2013），深入解析这一互作网络，已成为理解入侵害虫成功入侵机制的前沿热点。

1.3　信息化学物质在昆虫-微生物互作中的关键作用

信息化学物质（Semiochemical）是昆虫-微生物互作的“语言”媒介。在长期协同进化过程中，昆虫与微生物建立了基于挥发性和非挥发性化学物质的通讯网络（Shikano *et al.*，2017）。一方面，微生物直接参与宿主昆虫的化学通讯构建。例如，红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* 是我国林业重大入侵有害生物，伴生真菌长梗细帚霉 *Leptographium procerum* 在红脂大小蠹入侵过程中与其形成了共生入侵复合体，该真菌能够诱导寄主油松 *Pinus tabuliformis* 产生一种挥发性单萜类化合物 3-蒈烯（3-Carene），既能抑制其他竞争性真菌，又能作为小蠹虫的聚集信息素吸引同种个体攻击寄主，实现群体入侵（Cheng *et al.*，2015；Xu *et al.*，2015；Koski *et al.*，2024）。另一方面，环境微生物可通过改变植物挥发物谱间接增强天敌对害虫的控制作用，进而影响入侵害虫的寄主定位与天敌搜寻行为。例如，植物根际促生菌（Plant growth-promoting rhizobacteria，PGPR）可产生挥发性有机化合物（Volatile organic compounds，VOCs），这些 VOCs 作为信号分子，可诱导植物产生防御反应，增强其对病原菌侵染的抗性（ Thakur *et al.*，2025）；研究发现柑橘黄龙病病原菌 *Candidatus Liberibacter asiaticus* 通过调控宿主植物释放水杨酸甲酯，吸引其媒介昆虫柑橘木虱 *Diaphorina citri*，从而促进黄龙病的传播；同时木虱专性寄生蜂亮腹釉小蜂 *Tamarixia radiata* 利用这一病原菌诱导的化学物质定位寄主，导致感染植株上的木虱若虫寄生率显著高于健康植株（Martini *et al.*，2014；Lin *et al.*，2022）。信息化学物质是连接昆虫、微生物与环境的桥梁，上述发现拓展了我们对植物-微生物-害虫三方互作网络的认识，为深入解析入侵害虫-微生物互作中的信息物质基础及其信号传导，发展基于微生物调控的入侵害虫绿色防控策略提供了重要的理论基础与应用潜力。

基于上述背景，本文首先综述了微生物介导的化学信号来源与产生途径，继而阐述信号感知与互作机制，在此基础上梳理基于互作关系的绿色防控策略，最后展望未来研究方向。

2　微生物介导化学信号的来源与产生

2.1　共生微生物作为化学信号的重要来源

昆虫共生微生物是定植于昆虫体表、肠道、血腔或细胞内的长期共生体，其与宿主形成偏利共生、寄生或互利共生等多样化关系（Lv *et al.*，2024）。共生微生物在提高入侵害虫营养代谢和免疫调控、增强杀虫剂抗性、调控宿主生殖模式以及介导宿主与植物互作等方面发挥重要作用（Lu *et al.*，2016）。

昆虫共生微生物依据其与宿主的演化历史、组织分布及相互依赖程度可分为三大类：专性共生菌（Obligate symbionts）、兼性共生菌（Facultative symbionts）及肠道微生物群（Gut microbiota）（栾军波和王四宝，2023）。专性共生菌定殖于宿主特化的含菌细胞内，与昆虫形成古老且紧密的协同进化关系，并通过严格的垂直传播维持其与宿主的长期稳定共生。在长期共生过程中，这类共生菌的基因组往往发生高度退化，但仍能够为宿主提供必需营养物质（Moran *et al.*，2008；Douglas，2015）。例如，蚜虫以氨基酸含量稀少的植物韧皮部汁液为食，共生菌 *Buchnera* 能将非必需氨基酸转化成必需氨基酸提供给蚜虫，促进蚜虫生长发育（Ling *et al.*，2024）；扶桑绵粉蚧的内共生菌 *Tremblaya phenacola* 通过调节宿主 mTOR 信号通路维持其高繁殖力，清除该菌后宿主游离氨基酸合成减弱、前产卵期和产卵总时间延长、后代数量显著减少（Bai *et al.*，2024）；这对于昆虫适应特化生态位及维持种群生存至关重要。此外，作为专性细胞内寄生物，病毒几乎感染所有活的细胞生物，通过操控昆虫介体生活史，进而促进病毒传播（Tatineni and Hein，2023）；例如，双生病毒伴随的β卫星编码的βC1 蛋白通过稳定生长素

信号负调控因子（Indole-3-acetic acid16，IAA16），同时抑制生长素介导的植物生长与水杨酸介导的免疫反应，使得病毒能够同时削弱植物生长和防御能力，为烟粉虱 *Bemisia tabaci* 等媒介昆虫创造有利的取食与定殖环境，进而促进病毒的传播与扩散（Chen *et al.*，2026）。

兼性共生菌分布范围较广，不限于特定细胞或组织，非宿主生长发育所必需，但可在特定条件下调控宿主生态适应性（Oliver and Martinez，2014）。兼性共生菌可在特定条件下影响宿主的生态学特征，帮助入侵害虫降解农药、合成毒素以及调控生殖，进而促进其种群暴发与生态位扩张（Gupta and Nair，2020）。研究发现，草地贪夜蛾携带的共生菌铅黄肠球菌 *Enterococcus casseliflavus* EMBL-3 可通过裂解酰胺键和脱卤作用高效降解氯虫苯甲酰胺，且该菌在田间种群中普遍存在并可经食物和同类相食水平传播（Zhang and Ju，2024），马铃薯甲虫能够释放剧毒氰化氢抵御天敌捕食，其肠道共生细菌普通变形杆菌 *Proteus vulgaris* 菌株 Ld01 为宿主生成氰化物苦杏仁苷和扁桃腈并富集于马铃薯甲虫表皮，在甲虫受惊时分解产生 HCN，以保护其免受捕食，间接提升了种群在新生境中的存活率和竞争力（Kang *et al.*，2024）。此外，共生菌 *Hamiltonella* 通过调控母系蛋白 Tudor 介导的 piRNA 途径，影响烟粉虱卵巢内 ATP 水平与细胞骨架分布，进而操控宿主受精与生殖，为共生菌调控昆虫生殖的分子机制提供了新解释（Sun *et al.*，2025）。

肠道是昆虫的消化和营养吸收的器官，也是微生物最为富集的区域（李月鲲等，2024）。肠道微生物群分布于肠腔等细胞外环境，参与营养代谢、免疫调节和生殖调控（Han *et al.*，2024）。肠道共生微生物通过代谢互作网络显著增强入侵害虫的生态位竞争力，以红脂大小蠹为例，其肠道及虫道微生物群中的欧文氏菌属 *Erwinia* 细菌可将宿主松树中主要防御性碳水化合物 D-松醇（Pinitol）转化为营养性代谢物，这些代谢物不仅促进幼虫生长发育，还为降解松树毒性化合物柚皮素（Naringenin）的关键共生菌 *Novosphingobium* 提供碳源，形成“代谢交叉喂养”（Cross-feeding）的正向联动机制（Liu *et al.*，2020；Cheng *et al.*，2025）；这种功能互补的微生物互作网络使入侵害虫能够克服新宿主植物的化学防御屏障，实现生态位扩张。在调控入侵害虫种群生殖方面，沃尔巴克氏体作为一类广泛存在于节肢动物体内的胞内共生菌，通过诱导细胞质不相容（Cytoplasmic incompatibility，CI）和孤雌生殖（Parthenogenesis-inducing，PI）等生殖操控机制，为入侵害虫的种群调控提供了重要的生物技术工具（Zabalou *et al.*，2004；Porter and Sullivan，2023）；此外，基于共生体转基因策略，研究者将沃尔巴克氏体或肠道共生细菌作为基因工程载体，向其转移致死基因以构建嵌合共生体，进而实现对靶标害虫种群的稳定调控，该技术已在蚊虫等媒介昆虫的野外种群控制中得到成功应用（刘慧萍等，2023；Rajendran *et al.*，2024）。

2.2 病原微生物改变宿主化学通讯

与共生微生物的促生效应相对，昆虫病原微生物是制约入侵害虫种群扩张的重要生物因子，主要包括昆虫病原真菌、细菌、病毒以及昆虫病原线虫（Entomopathogenic nematodes，EPNs）等，这些病原微生物通过分泌毒力因子如蛋白酶、几丁质酶、次生代谢毒素等破坏昆虫体壁或肠道屏障，引发系统性感染。昆虫病原真菌如球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 和金龟子绿僵菌 *Metarhizium anisopliae* 通过体壁直接侵染寄主，埃塞俄比亚田间试验显示本地白僵菌分离株对草地贪夜蛾幼虫致死率达 88.7%，显著降低玉米叶片受害率并提高产量（Sisay *et al.*，2024）。近年来，研究者还探索利用非洲织叶蚁 *Oecophylla longinoda* 作为昆虫病原真菌的传播载体，该蚁通过接触含孢子的区域实现自身接种，并在觅食路径中扩散分生孢子，可使芒果树上橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的死亡率达到 36%，为害虫精准防控提供了新型生物传播策略（Nève De Mévergnies *et al.*，2025）。昆虫病原线虫携带的共生细菌，能够产生多种次生代谢

物，可在侵入寄主后 48-72 h 内导致死亡，对小菜蛾 *Plutella xylostella*、小地老虎 *Agrotis ypsilon*、沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 等害虫具有良好防效，对潜入土壤的实蝇老熟幼虫和蛹等也有显著抑制效果（Toledo *et al.*，2023；Withanage *et al.*，2024；Muhammad *et al.*，2025）。

在病原微生物持续的选择压力下，入侵害虫逐渐进化出多样化的免疫适应策略。近期研究发现，入侵性害虫美国白蛾通过水平基因转移从细菌中获得几丁质酶基因 *HcuChiA*，该基因在幼虫肠道特异性高表达，通过降解病原真菌细胞壁中的几丁质增强肠道抗真菌免疫能力，从而显著提升幼虫在不适宜寄主水杉上的存活率（Zhang *et al.*，2024a）。这一发现揭示了入侵害虫在面临病原真菌侵染风险时，能够将微生物源基因转化为自身免疫武器，实现了对新生境中病原菌压力的快速响应。病原微生物作为入侵害虫生物防治的重要资源，其应用实践与害虫免疫进化机制的研究相辅相成，深入理解二者互作的分子生态学基础，为开发基于免疫干扰的新型防控技术提供理论依据。

2.3　环境微生物互作

除了昆虫体内微生物外，植物相关的环境微生物也通过改变植物代谢或释放挥发性物质，间接影响入侵害虫的寄主选择与适应性。环境微生物包括与昆虫建立共生关系的植物病原菌及体表微生物等（Oliver and Martinez，2014；Douglas，2015）。这些微生物不仅能直接影响植物生长，还能通过改变植物挥发物的释放来影响害虫的寄主选择和天敌定位。植物与有益微生物的互作可以调节其对植食性昆虫的防御响应，例如番茄植株接种植物促生真菌哈茨木霉 *Trichoderma harzianum* 后，其茉莉酸和水杨酸信号通路相关防御基因的表达显著增强，降低了茶翅蝽 *Halyomorpha halys* 若虫的相对生长速率（Alınç *et al.*，2025）。植物内生菌是指生活在健康植物组织内部而不引起明显病害症状的微生物。它们通过产生次生代谢产物、诱导植物防御反应或改变植物营养状况，间接影响植食性昆虫的行为和表现。研究表明，昆虫病原真菌球孢白僵菌和罗伯茨绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 的内生定殖可改变植物挥发物的释放并增强植物的防御反应，这些物质具备杀虫活性或吸引天敌昆虫的功能，从而影响害虫的寄主选择行为（González-Mas *et al.*，2021；Pec *et al.*，2024）。

根系通过分泌、渗出和沉积作用释放多种有机化合物，使根际成为土壤中营养富集的区域，这种富集作用促进了多种微生物种群的生长（Prashar *et al.*，2013）。根际中某些微生物对植物产生有益效应，例如根际有益真菌深绿木霉 *Trichoderma atroviride* 通过释放挥发性次生代谢物 6-戊基-2H-吡喃-2-酮（6-PP），抑制病原菌的生长并作为跨界化学信号显著提升齿唇姬蜂 *Campoletis sonorensis* 对草地贪夜蛾的寄生率（Contreras-Cornejo *et al.*，2018）。根际微生物通过诱导植物系统性抗性（Induced systemic resistance，ISR）使植物对整个地下和地上部的多种病虫害产生广谱抗性（Disi *et al.*，2019；Das *et al.*，2023）；例如根际细菌 *Stenotrophomonas rhizophila* 通过系统性诱导茉莉酸介导的防御反应增强番茄对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的抗性（Ling *et al.*，2022）。

叶际微生物定殖于植物叶片表面，通过改变植物表型、竞争资源或产生次生代谢产物，影响害虫在叶片上的定殖和取食（Thapa and Prasanna，2018）。一些叶际微生物能够产生挥发性化合物直接驱避害虫、吸引天敌或者降解害虫诱导的植物挥发物，从而干扰害虫与天敌之间的化学通讯（Ma *et al.*，2025）；例如，棉蚜 *Aphis gossypii* 蜜露中的不动杆菌属 *Acinetobacter* 和假单胞菌属 *Pseudomonas* 细菌会释放乳酸、4,6-二甲基-2-庚酮和邻苯二甲酸双十二酯等挥发性物质，对其捕食性天敌龟纹瓢虫 *Propylea japonica* 具有引诱作用（Li *et al.*，2025）。环境微生物通过影响植物性状而间接调控害虫行为的现象，揭示了植物-微生物-害虫三方互作网络的复杂性。然而，这些生态效应的背后往往涉及更为直接的化学信号传递与分子识别过程，还需进一步探讨微生物如何通过代谢产物直接或间接

介导昆虫的行为反应及其分子生态学基础。

3 微生物介导的化学信号感知与互作机制

3.1 植物-害虫-微生物的化学通讯

在多营养级互作系统中，化学信号介导着复杂的相互关系（Beck and Vannette，2016）。植物受害虫取食后释放的挥发性有机物（Herbivore-induced plant volatiles，HIPVs）主要由萜类化合物、绿叶挥发物、茉莉酸甲酯和水杨酸甲酯等组成，这些挥发物能够吸引害虫的天敌，实现植物的间接防御。微生物的存在可以改变 HIPVs 的组成和释放量，从而影响天敌的搜索行为（Torto *et al.*，2026；Yang *et al.*，2026）。例如，遭受桃蚜 *Myzus persicae* 侵害的马铃薯植株会释放特定的 HIPVs，启动邻近健康植株的防御反应，并显著增强了其对天敌如异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 和烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 的吸引力（Ali *et al.*，2026）。花部微生物通过修饰植物挥发物来改变植物和花部气味特征，进而影响昆虫感知并改变其行为（Crowley-Gall *et al.*，2021）；荞麦花蜜中的细菌 *Staphylococcus epidermidis* 通过发酵产生特异性挥发物，显著增强了花蜜对蜡象和其卵寄生天敌沟卵蜂 *Trissolcus basalis* 的吸引力，为保护性生物防治提供了新策略（Cusumano *et al.*，2022）。

微生物通过改变入侵害虫的唾液效应，进而调控植物的防御反应（Coolen *et al.*，2022; 蔡香云等，2024）。一些昆虫共生微生物能够抑制植物的茉莉酸信号通路，从而抑制植物的诱导防御，加速害虫取食；例如，草地贪夜蛾幼虫口腔分泌物中的肠道细菌，在幼虫取食过程中被反刍到植物伤口，激活水杨酸信号通路并抑制茉莉酸介导的防御反应，从而调节植物的抗虫防御（Acevedo *et al.*，2017）；柑橘黄龙病菌可通过效应蛋白 SDE5 干扰茉莉酸信号通路，显著抑制柑橘释放 *β*-石竹烯、(E)-*β*-法尼烯等挥发性萜烯类化合物，进而增强染病植株对柑橘木虱的吸引能力（Zhao *et al.*，2025）。昆虫病原真菌挥发物不仅能直接调控幼虫取食决策，还能通过诱导植物防御化合物的积累间接影响植食性昆虫的行为；例如草地贪夜蛾幼虫能够感知不同毒力的白僵菌菌株挥发物信号差异，并对含有白僵菌菌丝体的培养基表现出显著的回避行为（Ramírez-Ordorica *et al.*，2024）；此外，白僵菌 VOCs 可诱导高粱叶片中水杨酸、茉莉酸及生长素的积累，特别是 4-香豆酸等化合物的含量显著上升，这表明球孢白僵菌释放的 VOCs 可作为跨界化学信号，诱导植物产生抗性，从而增强植物对害虫的防御能力（Adame-Garnica *et al.*，2026）。

3.2 信息素介导的互作

微生物共生体影响昆虫信息素通讯的多种机制，包括直接合成信息素组分、提供生物合成前体，以及通过影响宿主代谢库而间接改变化学信号（Engl and Kaltenpoth，2018）。研究表明，云杉八齿小蠹 *Ips typographus* 的真菌共生体能够利用葡萄糖为碳源从头合成聚集信息素的主要组分 2-甲基-3-丁烯-2-醇，导致大量个体聚集为害树木（Zhao *et al.*，2015）；红脂大小蠹的肠道细菌可将寄主萜烯转化为反式-马鞭草烯醇，并进一步生成驱避性信息素马鞭草烯酮，从而调节种群聚集密度（Xu *et al.*，2015；Cao *et al.*，2024）。此外，肠道细菌还参与性信息素合成，橘小实蝇雄性直肠内的芽孢杆菌 *Bacillus* sp.协助合成三甲基吡嗪类信息素，显著提升交配成功率（Ren *et al.*，2021）；针对蛀干甲虫 *Trigonorhinus* sp. 的研究证实，肠道细菌 *Acinetobacter guillouiae* 是雄虫释放聚集信息素关键组分的必要条件，抗生素清除菌群后信息素释放量下降超过 85%，而回补该菌株则可恢复（Dong *et al.*，2025）。

除了直接参与合成外，微生物还可通过调控宿主生理状态间接影响信息素信号。肠道微生物通过代谢产物如短链脂肪酸和维生素调节昆虫激素信号通路，进而影响信息素生物合成和交配行为（Abbas *et al.*，2026）。赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 肠道中的大肠杆菌 *Escherichia coli* 通过上调宿主脂肪酸合成基因 *TcFAS1* 的表达，间

接促进性信息素 4,8-DMD 的合成（Zhou *et al.*，2025）。在更为复杂的共生体系中，微生物与昆虫形成了协同进化意义上的功能整合。红脂大小蠹与其共生真菌 *Leptographium procerum* 形成经典互作模式：共生真菌不仅帮助小蠹虫分解木材中的复杂多糖获取营养，还能参与合成小蠹烯醇（Ipsdienol）等单萜类化合物作为聚集信息素，协同调控害虫的种群聚集（方加兴等，2018；Koski *et al.*，2024）；茶枝小蠹 *Euwallacea perbrevis* 的共生真菌能产生挥发性物质反式-对薄荷-2-烯-1-醇和柠檬烯作为聚集信息素显著吸引雌虫，精准调控其昆虫宿主的取食与产卵行为（Kendra *et al.*，2022）；这些信息素协调小蠹虫的聚集行为，使它们能够克服寄主树木的防御成功定殖。微生物不仅参与信息素的合成，还能调节昆虫对信息素的行为响应。病原真菌 *Erynia neaphalidis* 的感染会降低豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 对报警信息素(E)-*β*-法尼烯的反应能力，影响其群体扩散行为（Wang *et al.*，2023）。微生物群落的结构差异直接塑造了信息素信号的化学特征，进而影响种内识别、性别区分等生殖调控行为。研究表明，两种黄粉虫的肠道微生物群落在物种间和性别间表现出显著的差异性，导致其粪便挥发物的功能也显著不同，进而调控种内与种间的化学通讯行为（Skrodenytė-Arbačiauskienė *et al.*，2026）。这些发现不仅深化了我们对昆虫-微生物共生功能的理解，也为基于信息素调控的害虫绿色防控策略开辟了新的思路。

3.3　微生物源引诱与驱避物质

近年来，微生物源挥发性化合物作为一类重要的化学生态信号分子，在调控入侵害虫行为方面的功能日益受到关注。微生物不仅能够代谢产生挥发性化合物直接作为昆虫信息物质，还能通过改变寄主植物的生理生化状态重塑其挥发物谱，进而深刻影响植物-害虫-天敌三级营养关系（Zhang *et al.*，2024a）。这一发现将微生物纳入多营养级化学通讯的调控组分，系统揭示了植物-害虫-微生物三者间的复杂作用机制（Thomas *et al.*，2023；Zhang *et al.*，2024b）。由于微生物种类多样、代谢产物丰富，其挥发性化合物在结构类型、作用浓度和行为效应上表现出高度特异性。为系统梳理当前研究进展，本文归纳了代表性微生物、挥发性化合物及其靶标昆虫的行为效应，如表 1 所示。

表 1　微生物源挥发性化合物及其对昆虫的行为调控作用

Table 1　Microbial-derived volatile compounds and their behavioral regulation effects on insects

微生物名称 Microorganism name	挥发性物质 Volatile organic compounds	作用对象 Target species	昆虫行为反应 Insect behavioral response	参考文献 Reference
球孢白僵菌 *Beauveria bassiana*	3-甲基丁醇 3-Methyl-1-butanol	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	驱避 Repellency	Ramírez-Ordorica *et al.*，2022，2024
球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 罗伯茨绿僵菌 *Metarhizium robertsii*	2-环庚烯-1-酮 2-Cyclohepten-1-one	香蕉黑象鼻虫 *Cosmopolites sordidus*	驱避 Repellency	Lozano-Soria *et al.*，2020
致病杆菌属 *Xenorhabdus* 发光杆菌属 *Photorhabdus*	2-己炔酸 2-Hexynoic acid	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	驱避 Repellency	Kong *et al.*，2022
青霉菌属 *Penicillium*	土臭素 Geosmin	橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	驱避 Repellency	Gu *et al.*，2022
双孢蘑菇 *Agaricus bisporus*	1-庚烯-3-醇 1-Hepten-3-ol, 3-辛酮 3-Octanone, 1-辛烯-3-醇 1-Octen-3-ol	厉眼蕈蚊 *Lycoriella ingenua*	驱避 Repellency	Kecskeméti *et al.*，2020

续表 1 (Table 1 continued)

微生物名称 Microorganism name	挥发性物质 Volatile organic compounds	作用对象 Target species	昆虫行为反应 Insect behavioral response	参考文献 Reference
闭孔木霉 *Ambrosiella cleistominuta*	苯甲醇 Benzyl alcohol, 异丁醇 2-Methyl-1-propanol, 己醇 1-Hexanol, 苯乙酸甲酯 Methyl phenylacetate, 苯乙醇 2-Phenylethanol, 胡椒酮 Piperitone	安布罗西亚甲虫 *Anisandrus maiche*	驱避 Repellency	Tobin *et al.*, 2024
平沙绿僵菌 *Metarhizium pingshaense*	长叶烯 Longifolene	白纹伊蚊 *Aedes albopictus*	吸引 Attraction	Tang *et al.*, 2025
肺炎克雷伯氏菌 *Klebsiella pneumoniae*	2-苯乙醇 2-Phenylethanol	橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	吸引 Attraction	陈彦等，2025
蜡样芽孢杆菌 *Bacillus cereus*，非脱羧勒克氏菌 *Leclercia adecarboxylata*，不动杆菌属 *Acinetobacter*，肠杆菌属 *Enterobacter*	2-乙基己醇 2-Ethylhexanol, 2-苯乙醇 2-Phenylethanol, 异丁醇 2-Methyl-1-propanol	多异瓢虫 *Hippodamia variegata*	吸引 Attraction	Liu *et al.*, 2025a
普罗威登斯菌属 *Providencia* 摩根菌属 *Morganella*	二甲基二硫醚 Dimethyl disulfide, 吲哚 Indole, 2-壬酮 2-Nonanone, 苯乙醇 2-Phenylethanol, 1-癸醇 1-Decanol	瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae*	吸引 Attraction	Liu *et al.*, 2025b
葡萄球菌属 *Staphylococcus*	2-乙基己醇 2-Ethylhexanol	桉树枝瘿姬小蜂 *Leptocybe invasa*	吸引雌性 Attraction female	Zhou *et al.*, 2024
酵母菌 *Hanseniaspora uvarum*	2-苯乙醇 2-Phenylethanol	斑翅果蝇 *Drosophila suzukii*	吸引 Attraction	Bianchi *et al.*, 2020

橘小实蝇唾液腺中分离出的肺炎克雷伯氏菌 *Klebsiella pneumoniae* 可通过代谢产物 2-苯乙醇来调控宿主的趋性行为（陈彦等，2025）。除了直接吸引植食性害虫，微生物信号在调控天敌行为中也扮演着重要角色。棉蚜分泌的蜜露中含有多种细菌，这些细菌自身代谢产生的挥发性有机物，如 2-乙基-1-己醇、2-苯乙醇和 2-甲基-1-丙醇，能够有效吸引捕食性天敌多异瓢虫 *Hippodamia variegata*，从而实现对该害虫的间接生物防治（Liu *et al.*，2025a）。

微生物自身释放的挥发性有机物对入侵害虫的行为具有直接调控作用。白僵菌释放的挥发物混合物可显著增加草地贪夜蛾的卵块面积、长度和单块卵粒数，当挥发物浓度减半时，产卵刺激效应反而增强，而浓度过低则效应消失（Ramírez-Ordorica *et al.*，2022），挥发物中最丰富的单一化合物 3-甲基丁醇在低浓度时可抑制产卵（Ramírez-Ordorica *et al.*，2024）。此外，昆虫病原真菌和线虫寄生真菌 *Pochonia chlamydosporia* 释放的 VOCs 可作为驱避剂干扰香蕉黑象鼻虫的寄主定位和信息素响应，研究表明，2-环庚烯-1-酮的驱避效果最为显著，显著降低象鼻虫的活动指数；苯乙烯和苯并噻唑不仅自身具有驱避活性，还能有效掩盖香蕉假茎和聚集信息素对象鼻虫的引诱作用（Lozano-Soria *et al.*，2020）。绿僵菌侵染的大蜡螟 *Galleria*

mellonella 幼虫尸体释放的挥发性化合物长叶烯能够跨物种吸引蚊子，将植物来源的合成长叶烯基因导入绿僵菌，创制出能持续释放大量长叶烯的工程菌株。该菌株不仅易于大规模生产，更能高效引诱并杀灭蚊子，实现诱杀功能的整合（Tang *et al.*，2025）。综合表 1 所列研究可见，微生物源挥发性化合物在入侵害虫行为调控中主要表现出吸引、驱避、诱导植物防御及调节信息素通讯四类生态功能，其在作用对象和效应浓度上表现出高度的物种特异性。从功能类型来看，以醇类、酯类及萜类为代表的挥发物（如 2-苯乙醇、长叶烯）主要介导害虫的寄主定位与聚集行为，表现出显著的诱集活性；而以酸类、酮类及含硫化合物为主的挥发物（如 2-己炔酸、土臭素）则多触发害虫的回避反应，具备驱避剂开发潜力。基于微生物源挥发物在多维度上的行为调控功能，将单一化学信号分子整合为系统性的田间行为管理方案，进一步推动其在入侵害虫绿色防控中的应用。

4　基于互作关系的绿色防控策略

4.1　微生物源挥发性化合物“推-拉”策略的构建

1987 年，Pyke 等人最早提出了“推-拉”（Push-pull）一词，面对澳大利亚高抗性的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 等害虫，一方面在棉田使用驱避物质将害虫从棉田驱离，另一方面在棉田以外使用引诱物质将害虫从棉田吸引出来集中消灭，由此称为“推-拉”策略（Push-pull strategy）。该策略是利用行为调控物质控制害虫的经典方法（Pickett *et al.*，2014），微生物源挥发性化合物为这一策略提供了新的资源，其基本作用模式如图 1 所示。

在经典的推拉系统中，虽然主要利用伴生植物释放的挥发性物质，但研究发现这些植物挥发物的产生与微生物密切相关（Neerbos *et al.*，2023）。在“推”策略方面，微生物源驱避剂的开发主要基于某些细菌和真菌挥发性代谢物对害虫产生的回避反应。研究表明，昆虫病原线虫

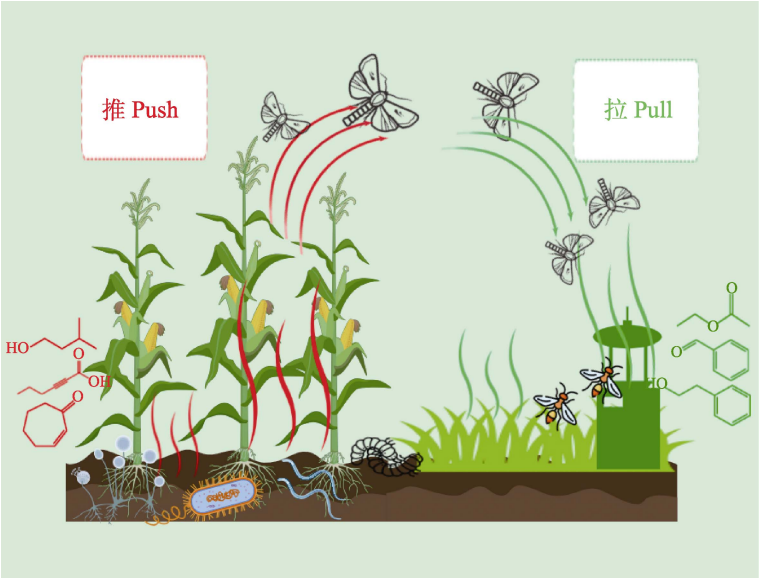


图 1　基于微生物源挥发物的“推-拉”系统田间布局

Fig. 1　Field layout of a push-pull system based on microbe-derived volatile compounds

作物区内，微生物产生的驱避剂（红色气流），将害虫驱离作物区；在田埂诱集区，微生物源引诱剂（绿色气流）吸引害虫及天敌，形成“由内驱赶、由外诱杀”的闭环。

Within the crop zone, microbial-produced repellents (indicated by red airflow) drive pests away from the crop area; in the border trap zone, microbial-derived attractants (indicated by green airflow) lure pests and their natural enemies, forming a closed-loop system of “internal repulsion and external trapping”.

共生细菌 *Xenorhabdus* sp.释放的挥发性有机物2-己炔酸作为一种微生物源化学信号，通过特异性激活草地贪夜蛾幼虫的嗅觉受体通路，进而驱动其幼虫产生回避行为（Kong *et al.*，2022；Huang *et al.*，2025）；苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* 不仅产生晶体毒素，其释放的挥发性有机物如 Z-10-十四碳烯-1-醇乙酸酯、2-丁酮等，对螺旋粉虱 *Aleurodicus rugioperculatus* 若虫具有显著的驱避和毒杀活性（Vasan *et al.*，2025）。此外，利用伴生植物山蚂蝗属 *Desmodium* 植物释放的(E)-*β*-罗勒烯和(E)-4,8-二甲基- 1,3,7-壬三烯（DMNT）等萜烯类化合物对草地贪夜蛾具有强烈的产卵驱避作用（Sobhy *et al.*，2022）。

在“拉”策略方面，微生物挥发物引诱剂的开发取得了突破性进展。研究证实，微生物挥发性化合物可作为有效的天敌引诱剂，芽孢杆菌属 *Bacillus* 释放的挥发物中鉴定出 20 种触角电位活性化合物，其中苯乙烯和苯甲醛的混合物对蚜虫寄生蜂菜蚜茧蜂具有显著吸引效果，且在温室条件下该合成混合物的诱集效果优于细菌培养基（Goelen *et al.*，2020）。酵母菌发酵液中的挥发性有机物 2-苯乙醇对斑翅果蝇具有显著吸引作用，同时酵母代谢产生的碳水化合物、糖醇和氨基酸等营养物质可作为取食刺激剂，增强果蝇对含有多杀菌素制剂的摄入（Bianchi *et al.*，2020）。此外，基于微生物发酵工艺的传统糖醋酒液，其挥发性乙酸乙酯、异丁醇和乙偶姻等对包括鳞翅目、鞘翅目和双翅目的多种害虫具有引诱作用，使糖醋酒液成为传统的害虫监测和集中诱杀的常用方法（Tang *et al.*，2020；唐睿和陈镜华，2024）。

基于化学生态学的保护型生物防治策略可通过利用植物和昆虫源信息化学物质来吸引天敌并驱避害虫，而微生物作为这些信息物质的重要来源具有巨大的开发潜力（Kansman *et al.*，2023）。结合上述两种手段，在田间喷施微生物源驱避剂，同时在田边设置微生物发酵诱捕器，形成由内驱赶、由外诱杀的闭环，显著降低入侵害虫在核心作物区的种群密度。在“推-拉”协同防控体系的构建中，微生物源挥发物的双重功能正在被整合为统一的害虫管理策略。这一体系的核心在于利用微生物挥发物在同一生态系统中同时发挥驱避害虫和吸引天敌的作用，形成协同增效。

4.2 共生菌介导的生殖调控与基因编辑技术

昆虫共生菌介导的生殖调控与基因编辑技术的融合，为农业害虫和媒介昆虫的种群控制开辟了崭新的途径。首先，昆虫共生菌作为 RNA 干扰（RNAi）或 CRISPR 基因编辑的递送载体，可实现特异性沉默害虫关键基因以达到致死或不育的目的。近年来研究表明，通过对昆虫共生菌进行遗传改造，使其稳定表达靶向害虫必需基因的双链 RNA（dsRNA）或 CRISPR 系统组件，能够通过共生菌-宿主间的密切关系高效递送这些效应分子，从而特异性抑制害虫种群（Salum *et al.*，2024）。例如，草地贪夜蛾等重大害虫的 CRISPR/Cas9 基因编辑研究已取得显著进展，通过胚胎显微注射技术成功实现了体色、杀虫剂抗性、嗅觉行为、性别决定及发育相关基因的功能研究（Gouda *et al.*，2023；Kumari *et al.*，2024）。

沃尔巴克氏体作为自然界最成功的胞内共生菌之一，感染约 40%的陆生节肢动物，其诱导的细胞质不相容（Cytoplasmic incompatibility, CI）已成为控制蚊媒疾病和农业害虫的重要生物工具（Minwuyelet *et al.*，2023；Nehra *et al.*，2026）；不相容昆虫技术（incompatible insect technique，IIT）利用沃尔巴克氏体（*Wolbachia*）诱导胞质不相容性（CI），通过释放感染沃尔巴克氏体的雄蚊，使其与未感染雌蚊交配后产生不可存活后代，从而降低种群繁殖率并抑制蚊虫种群（Wang *et al.*，2021）。

不育昆虫技术（Sterile insect technique，SIT）是一种使用 X 射线、γ 射线或电子束等辐射方法诱导染色体断裂，实现昆虫完全不育（Bourtzis and Vreysen，2021）。新加坡将 IIT 与 SIT 相结合，释放经 X 射线辐照的感染沃尔巴克氏体雄蚊，使埃及伊蚊种群密度降低 98%，同时利用辐射对释放前残存的雌蚊进行绝育处理，降低释放的感染沃尔巴克氏体品系在田间蚊种群中定殖

的可能性(Ong *et al.*, 2022)。此外, 结合 CRISPR 基因编辑技术开发的精准引导的不育昆虫技术（ Precision guided SIT, pgSIT ）, 能够在胚胎期精准诱导昆虫不育或性别畸变, 确保仅不育雄成虫羽化, 避免了传统辐射不育对昆虫体质的负面影响和人工分选性别的负担（ Kandul *et al.*, 2019 ）。上述研究表明, 沃尔巴克氏体介导的生殖操纵可与 SIT 及 CRISPR 基因编辑技术形成互补, 通过胞质不相容-遗传编辑-雄虫不育等不同作用机制协同实现种群精准控制, 其基本作用模式如图 2 所示。目前, 基于沃尔巴克氏体的 CI 机制和基因编辑技术的 SIT 改良已在蚊媒和多种农业害虫中展现出广阔的应用前景, 为可持续害虫综合治理提供了高效、精准且环境友好的新工具。

4.3　以菌治虫与信息化学物质的协同应用

以菌治虫（即利用昆虫病原微生物防治害虫）与信息化学物质的协同应用, 是近年来害虫综合治理领域的重要发展方向。两者的结合不仅突破了单一技术的局限性, 更通过行为调控与侵染致死双重机制的耦合, 实现了对害虫种群的精准、高效和可持续的防控(Sharma *et al.*, 2019)。这种协同策略的核心在于利用化学信号引导害虫主动接触或被动暴露于病原微生物环境, 从而显著提高微生物制剂的田间防效并减少化学农药的使用（ Kong *et al.*, 2022; Shashank *et al.*, 2024 ）。从作用机制层面分析, 信息化学物质与

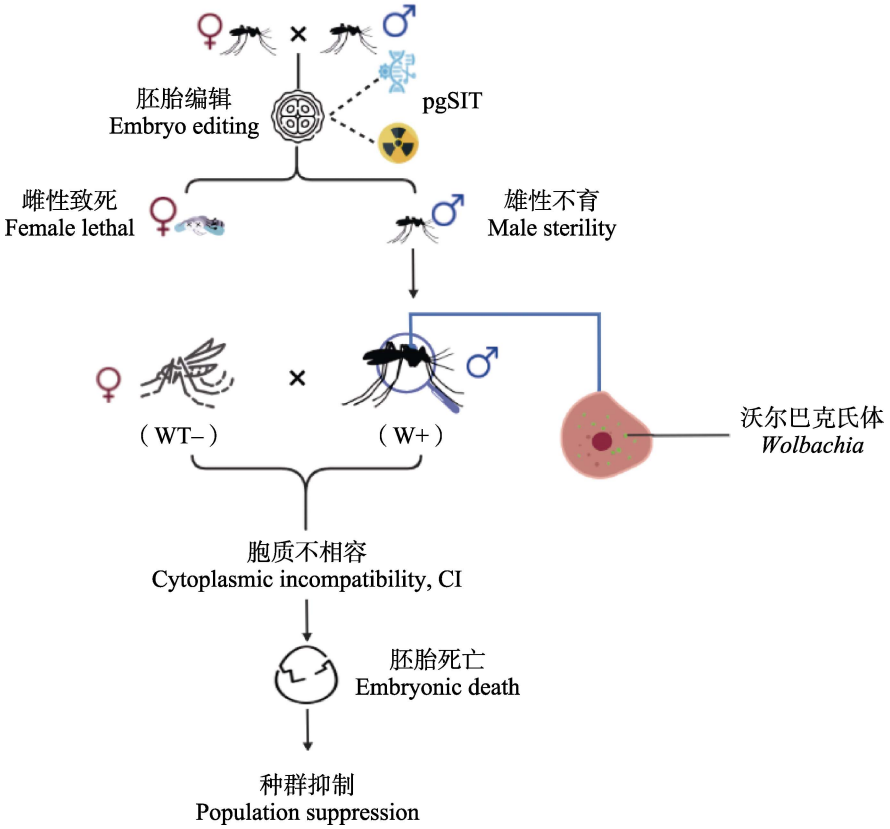


图 2　沃尔巴克氏体、CRISPR 基因编辑与不育昆虫技术融合的蚊媒种群控制机制

Fig. 2　Integrated mosquito population control through *Wolbachia*-mediated reproductive manipulation, CRISPR gene editing and sterile insect technique (SIT)

通过 CRISPR 与 SIT 处理胚胎，诱导雌性致死及雄性不育，释放携带沃尔巴克氏体的雄蚊，其与野生雌蚊交配时因细胞质不相容（CI）导致胚胎死亡，实现种群抑制。

Embryos are treated with CRISPR-SIT to induce female lethality and male sterility; Released males carrying *Wolbachia* mate with wild females, resulting in embryonic death due to cytoplasmic incompatibility (CI), thereby achieving population suppression.

病原微生物的协同可归纳为吸引-感染和驱避-胁迫两种主要模式。

在吸引-感染模式中，化学信息素作为诱饵将害虫吸引至病原微生物的侵染源，实现定向传播。例如，信息化学物可帮助昆虫病原微生物成功传播，其中聚集信息素与昆虫病原真菌的联用已展现出显著潜力，将金龟子绿僵菌纳米乳剂与红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus* 聚集信息素诱捕器相结合，当象甲被信息素引诱进入诱捕器时，途经涂有真菌纳米乳剂的纱网使其体表沾染孢子，进而导致真菌在整个种群流行传播（Mazidah *et al.*，2025）；沙漠蝗聚集信息素苯乙腈与金龟子绿僵菌联用具有协同增效作用，苯乙腈可通过降低蝗虫若虫乙酰胆碱酯酶活性、削弱免疫防御，提高真菌侵染效率（Abdellaoui *et al.*，2020）。

在驱避-胁迫模式中，化学信息素被用于将害虫驱离主栽作物，迫使其迁移至预先布置的病原微生物侵染源或诱集带，形成“推-拉-感染”的复合防控体系。针对梨木虱 *Cacopsylla pyri* 利用雪松木油和肉桂皮油作为驱避剂，结合以宿主挥发物为诱饵的粘性诱捕器，在田间试验中成功将梨木虱驱离处理区并诱集于边界，有效控制了传播梨衰退病植原体的媒介昆虫（De Jorge *et al.*，2024）；昆虫病原线虫共生细菌感染草地贪夜蛾幼虫后产生的挥发物 2-己炔酸可显著驱避草地贪夜蛾幼虫，增加其在田间暴露于杀虫剂和微生物药剂的时间，有效提升田间防治效果（Kong *et al.*，2022）。

5 讨论与展望

近年来，入侵害虫与微生物互作研究已由关注微生物对宿主营养代谢和生理调控，逐步发展为以化学生态学为核心的多营养级互作机制研究。本文围绕微生物介导的化学信号产生、信号感知与响应、互作网络构建及绿色防控应用进行了系统梳理。现有研究表明，微生物不仅是宿主营养代谢和环境适应的重要调控因子，更是连接植物、害虫、天敌及环境之间化学信息交流的重要媒介。微生物通过调控挥发性有机物、信息素及植物次生代谢物等化学信号，影响入侵害虫的寄主定位、取食、交配、产卵及种群扩散，并进一步调节植物防御及天敌行为，构建了复杂的植物-害虫-微生物多营养级互作网络，为绿色防控技术创新提供了新的理论基础。

尽管相关研究取得了重要进展，但仍存在若干关键科学问题。首先，目前研究对象主要集中于红脂大小蠹、草地贪夜蛾等少数入侵害虫，研究对象相对单一，对于苹果蠹蛾、美国白蛾、番茄潜叶蛾、扶桑绵粉蚧等重要入侵害虫的微生物组组成、功能及化学通讯机制仍缺乏系统研究（Zenelt *et al.*，2026）。其次，微生物源活性挥发物的分离鉴定及其生物合成调控机制尚未完全阐明，多数活性化合物的产生涉及复杂的代谢网络和多基因协同调控，其关键酶及调控通路仍有待深入解析。此外，目前多营养级互作研究仍主要聚焦植物-害虫-微生物三元关系，竞争昆虫、天敌昆虫、土壤及根际微生物等生态因子在化学通讯网络中的作用认识不足，实验室研究成果向复杂农田生态系统的应用转化仍面临稳定性、生态安全性及持续防控效果等方面的挑战。

针对上述问题，未来研究应重点围绕以下几个方面展开。一是建立人工智能辅助的活性挥发物高通量筛选体系。依托机器学习、分子生成模型及行为测定等多源数据进行融合分析，实现微生物源挥发性有机物活性预测、结构优化及功能筛选，提高新型引诱剂、驱避剂及信息素候选化合物的发现效率。例如，利用 XGBoost 机器学习模型结合分子对接策略，从包含 2 000 余种天然产物的数据库中成功筛选出 206 种地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 的潜在引诱剂（Filho *et al.*，2025）；Comte 等首次实现了基于结构的虚拟筛选（Structure-based virtual screening, SBVS），成功应用于昆虫气味受体配体发现，建立了集分子对接预测、体内功能验证及行为测定于一体的筛选流程，为新型行为活性挥发物的快速发现提供了新的技术路径（Comte *et al.*，2025）。二是加强多组学整合分析在复杂互作网络解析中的应用。入侵害虫-微生物-植物多营养级互作涉及基因表达调控、蛋白质互作、代谢网络重构及微

生物群落演替等多个层面的动态变化，单一组学技术已难以全面揭示其分子机制。未来可综合基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学、挥发组学及微生物组学等技术，系统解析微生物介导化学信号产生、传递及宿主响应的分子调控网络。三是加强绿色防控技术的集成创新与生态安全评价。一方面，应推动微生物源挥发物“推-拉”策略、共生菌介导的种群调控、RNA 干扰（RNAi）、CRISPR 基因编辑及昆虫病原微生物等技术的协同应用，构建多层次的综合治理体系；另一方面，应建立覆盖工程共生菌环境释放、水平基因转移、非靶标生物影响及本土微生物群落稳定性等方面的生态风险评价体系，为相关技术的规范化应用提供科学依据。

综上所述，入侵害虫与微生物互作的化学生态学研究正处于从现象描述向机制解析与技术创新转型的关键阶段，未来需多学科交叉融合，推动基础研究与应用实践的深度协同，深入解析微生物介导的化学信号网络，有助于阐明入侵害虫成功定殖与灾变的生态机制，为我国生物安全与农业可持续发展提供科学支撑。

参考文献 (References)

Abbas D, Haider K, Ghafar MA, Ullah F, Ali MY, Khan KA, Galian J, Hou M, 2026. Effect of the gut microbiota on insect reproduction: Mechanisms and biotechnological prospects. *Pest Management Science*, 82(5): 4078–4088.

Abdellaoui K, Miladi M, Mkhinini M, Boughattas I, Hamouda AB, Hajji-Hedfi L, Tlili H, Acheuk F, 2020. The aggregation pheromone phenylacetonitrile: Joint action with the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* and physiological and transcriptomic effects on *Schistocerca gregaria* nymphs. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 167: 104594.

Acevedo FE, Peiffer M, Tan CW, Stanley BA, Stanley A, Wang J, Jones AG, Hoover K, Rosa C, Luthe D, Felton G, 2017. Fall armyworm-associated gut bacteria modulate plant defense responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(2): 127–137.

Adame-Garnica SG, Ramírez-Ordorica A, Montejano-Ramírez V, Castro-Mercado E, Ríos-Chávez P, García-Pineda E, Valencia-Cantero E, Macías-Rodríguez L, 2026. Volatiles emitted by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* elicit growth and defense in sorghum plants. *Frontiers in Fungal Biology*, 6: 1–12.

Ahmed MZ, Ma J, Qiu BL, He RR, Wu MT, Liang F, Zhao JP, Lin L, Hu XN, Lv LH, Breinholt JW, Lu YY, 2015. Genetic record for a recent invasion of *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Asia. *Environmental Entomology*, 44(3): 907–918.

Ali J, Tonğa A, Sobhy IS, Li Q, Chen R, Bruce TJA, 2026. Volatile-mediated defence induction in potato plants: Transient suppression of *Myzus persicae* and enhanced recruitment of *Harmonia axyridis* and *Aphidius gifuensis*. *Pest Management Science*, 82(5): 4607–4617.

Alınç TC, Peri E, Torta L, Guarino S, Puccio G, Mercati F, Colazza S, Cusumano A, 2025. *Trichoderma harzianum* strain T22 enhances direct and indirect defenses in tomato plants against the stink bug *Halyomorpha halys*. *Pest Management Science*, 82(4): 3138–3146.

Bai J, Zuo Z, DuanMu H, Li M, Tong H, Mei Y, Xiao Y, He K, Jiang M, Wang S, Li F, 2024. Endosymbiont *Tremblaya phenacola* influences the reproduction of cotton mealybugs by regulating the mechanistic target of rapamycin pathway. *The ISME Journal*, 18(1): 112–123.

Beck JJ, Vannette RL, 2016. Harnessing insect-microbe chemical communications to control insect pests of agricultural systems. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65(1): 23–28.

Bianchi F, Spitaler U, Castellan I, Cossu CS, Brigadoi T, Duménil C, Angeli S, Robatscher P, Vogel RF, Schmidt S, Eisenstecken D, 2020. Persistence of a yeast-based (*Hanseniaspora uvarum*) attract-and-kill formulation against *Drosophila suzukii* on grape leaves. *Insects*, 11(11): 810.

Bongaarts J, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. *Population and Development Review*, 45(3): 680–681.

Bourtzis K, Vreysen MJB, 2021. Sterile insect technique (SIT) and its applications. *Insects*, 12(7): 638.

Cai XY, Wang YR, Yao Y, Wang JD, Hou YM, 2024. Research progress of the insect secretion-mediated interaction between insects and plants. *Acta Entomologica Sinica*, 67(2): 284–306. [蔡香云, 王亚如, 姚杨, 王锦达, 侯有明, 2024. 昆虫分泌物介导的昆虫与植物互作研究进展. 昆虫学报, 67(2): 284–306.]

Cao Q, Zhao Y, Koski TM, Li H, Sun J, 2024. Effects of simulated gut pH environment on bacterial composition and pheromone production of *Dendroctonus valens*. *Insect Science*, 31(1): 225–235.

Chen GP, Wu YM, Zhao SX, Wang SD, Liu YQ, Wang XW, Liu SS, Pan LL, 2026. Viral action on the auxin signaling repressor IAA16 reveals a conserved negative regulator of plant growth and immunity. *Cell Reports*, 45(3): 117034.

Chen Y, Chen JX, Cheng DF, 2025. Identification of bacteria in the salivary gland of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) and study of their bioactivity. *Journal of Environmental Entomology*, 47(4): 1290–1297. [陈彦, 陈敬祥, 程代凤, 2025. 橘小实蝇唾液腺细菌鉴定及其生物活性研究. 环境昆虫学报, 47(4): 1290–1297.]

Cheng C, Liu F, Wu Y, Li P, Chen W, Wu C, Sun J, 2025. Positive linkage in bacterial microbiota at the plant-insect interface benefits an invasive bark beetle. *Plant*, *Cell & Environment*, 48(7): 4803–4822.

Cheng C, Zhou F, Lu M, Sun J, 2015. Inducible pine rosin defense mediates interactions between an invasive insect-fungal complex and newly acquired sympatric fungal associates. *Integrative Zoology*, 10(5): 453–464.

Comte A, Lalis M, Brajon L, Moracci R, Montagné N, Topin J, Joly EJ, Fiorucci S, 2025. Accelerating ligand discovery for insect odorant receptors. *International Journal of Biological Sciences*, 21(5): 2101–2117.

Contreras-Cornejo HA, Del-Val E, Macías-Rodríguez L, Alarcón A, González-Esquivel CE, Larsen J, 2018. *Trichoderma atroviride*, a maize root associated fungus, increases the parasitism rate of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* by its natural enemy *Campoletis sonorensis*. *Soil Biology and Biochemistry*, 122: 196–202.

Coolen S, Van der Molen R, Welte CU, 2022. The secret life of insect-associated microbes and how they shape insect-plant interactions. *FEMS Microbiology Ecology*, 98(9): fiac103.

Crowley-Gall A, Rering CC, Rudolph AB, Vannette RL, Beck JJ, 2021. Volatile microbial semiochemicals and insect perception at flowers. *Current Opinion in Insect Science*, 44: 23–34.

Cusumano A, Bella P, Peri E, Rostás M, Guarino S, Lievens B, Colazza S, 2022. Nectar-inhabiting bacteria affect olfactory responses of an insect parasitoid by altering nectar odors. *Microbial Ecology*, 86(1): 364–376.

Das T, Bhattacharyya A, Bhar A, 2023. Linking phyllosphere and rhizosphere microbiome to the plant-insect interplay: The new dimension of tripartite interaction. *Physiologia*, 3(1): 129–144.

Davis TS, Crippen TL, Hofstetter RW, Tomberlin JK, 2013. Microbial volatile emissions as insect semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7): 840–859.

De Jorge BC, Koßmann A, Hummel HE, Gross J, 2024. Evaluation of a push-and-pull strategy using volatiles of host and non-host plants for the management of pear psyllids in organic farming. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1–14.

Disi J, Simmons J, Zebelo S, 2019. Plant growth-promoting rhizobacteria-induced defense against insect herbivores// Maheshwari DK, Dheeman S (eds.). Field Crops: Sustainable Management by PGPR, Cham: Springer International Publishing. 385–410.

Dong J, Yao X, Zhang Y, Wu X, Liu X, Zhang H, Jiang H, Hou J, Yan J, Sun J, 2025. Gut bacteria mediate aggregation pheromone release in the borer beetle *Trigonorhinus* sp. *Insects*, 16(10): 999.

Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.

Engl T, Kaltenpoth M, 2018. Influence of microbial symbionts on insect pheromones. *Natural Product Reports*, 35(5): 386–397.

Fang JX, Zhang SF, Liu F, Zhang Z, Kong XB, 2018. Biosynthesis of isoprenoid aggregation pheromones in bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Acta Entomologica Sinica*, 61(10): 1222–1236. [方加兴, 张苏芳, 刘福, 张真, 孔祥波, 2018. 小蠹虫类异戊二烯类聚集信息素的生物合成. 昆虫学报, 61(10): 1222–1236.]

Filho EBA, Guimarães RP, Santos VC, Bispo ABP, Paranhos BAG, Aquino NC, Nascimento R, Neto RFO, 2025. Converging XGboost machine learning and molecular docking strategies to identify attractants for *Ceratitis capitata*: Molecular characterization and database curation of natural ligands for in vitro/in vivo tests. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 120(1): e22186.

Frago E, Dicke M, Godfray HCJ, 2012. Insect symbionts as hidden players in insect-plant interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12): 705–711.

Gao XW, 2010. Current status and development strategy for chemical control in China. *Plant Protection*, 36(4): 19–22. [高希武, 2010. 我国害虫化学防治现状与发展策略. 植物保护, 36(4): 19–22.]

Goelen T, Vuts J, Sobhy IS, Wäckers F, Caulfield JC, Birkett MA, Rediers H, Jacquemyn H, Lievens B, 2020. Identification and application of bacterial volatiles to attract a generalist aphid parasitoid: from laboratory to greenhouse assays. *Pest Management Science*, 77(2): 930–938.

González-Mas N, Gutiérrez-Sánchez F, Sánchez-Ortiz A, Grandi L, Turlings TCJ, Muñoz-Redondo JM, Moreno-Rojas JM, Quesada-Moraga E, 2021. Endophytic colonization by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* affects plant volatile emissions in the presence or absence of chewing and sap-sucking insects. *Frontiers in Plant Science*, 12: 1–16.

Gouda MNR, Jeevan H, Shashank HG, 2023. CRISPR/Cas9: A

cutting-edge solution for combatting the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Molecular Biology Reports*, 51(1): 112.

Gu F, Ai S, Chen Y, Jin S, Xie X, Zhang T, Zhong G, Yi X, 2022. Mutualism promotes insect fitness by fungal nutrient compensation and facilitates fungus propagation by mediating insect oviposition preference. *The ISME Journal*, 16(7): 1831–1842.

Gupta A, Nair S, 2020. Dynamics of insect-microbiome interaction influence host and microbial symbiont. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1–12.

Han S, Akhtar MR, Xia X, 2024. Functions and regulations of insect gut bacteria. *Pest Management Science*, 80(10): 4828–4840.

Huang MJ, Kong XX, Guo H, Wu H, Shu BS, Toepfer S, Cao L, Tang R, 2025. Cross-family chemoreceptors drive repellency of *Spodoptera frugiperda* larvae to microbial-emitted 2-hexynoic acid. *Entomologia Generalis*, 45(3): 451–464.

Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhang ML, Qiu K, 2019. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019. *Plant Protection*, 45(6): 10–19. [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 李亚红, 杨俊杰, 张曼丽, 邱坤, 2019. 2019 年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. 植物保护, 45(6): 10–19.]

Kandul NP, Liu J, Cleveland HMS, Wu SL, Marshall JM, Akbari OS, 2019. Transforming insect population control with precision guided sterile males with demonstration in flies. *Nature Communications*, 10(1): 5342.

Kang WN, Pan Y, Liao LL, Wu YK, Zhang XQ, Jin L, Fu KY, Guo WC, Li GQ, 2024. Mandelonitrile produced by commensal bacteria protects the Colorado potato beetle against predation. *Nature Communications*, 15(1): 2896.

Kansman JT, Jaramillo JL, Ali JG, Hermann SL, 2023. Chemical ecology in conservation biocontrol: New perspectives for plant protection. *Trends in Plant Science*, 28(10): 1166–1177.

Kecskeméti S, Szelényi MO, Erdei AL, Geösel A, Fail J, Molnár BP, 2020. Fungal volatiles as olfactory cues for female fungus gnat *Lycoriella ingenua* in the avoidance of mycelia colonized compost. *Journal of Chemical Ecology*, 46(10): 917–926.

Kendra PE, Tabanca N, Cruz LF, Menocal O, Schnell EQ, Carrillo D, 2022. Volatile emissions and relative attraction of the fungal symbionts of tea shot hole borer (Coleoptera: Curculionidae). *Biomolecules*, 12(1): 97.

Kong XX, Tang R, Liao CM, Wang J, Dai K, Tang Z, Han RC, Jin YL, Cao L, 2022. A novel volatile deterrent from symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes fortifies field performances of nematodes against fall armyworm larvae. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 188: 105286.

Koski TM, Zhang B, Wickham JD, Bushley KE, Blanchette RA, Kang L, Sun J, 2024. Chemical interactions under the bark: Bark-, ambrosia-, and wood-boring beetles and their microbial associates. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 23(4): 923–948.

Kumari R, Saha T, Kumar P, Singh AK, 2024. CRISPR/Cas9-mediated genome editing technique to control fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in crop plants with special reference to maize. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 30(7): 1161–1173.

Li X, Wang P, Wang W, Jiao B, Zhang S, Peng Y, Sang W, Zhao Y, 2025. Bacterial volatiles from aphid honeydew mediate ladybird beetles oviposition site choice. *Pest Management Science*, 81(7): 4063–4071.

Li YK, Dina·Mahesati, He J, He XY, Li JC, 2024. The relationship between plants, insects, and gut microbiota. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(6): 1129–1142. [李月鲲, 迪娜·马合萨提, 贺娟, 何玄玉, 李建彩, 2024. 植物、昆虫和昆虫肠道微生物的互作关系. 应用昆虫学报, 61(6): 1129–1142.]

Lin Y, Huang J, Akutse K, Hou Y, 2022. Phytopathogens increase the preference of insect vectors to volatiles emitted by healthy host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(16): 5262–5269.

Ling S, Zhao Y, Sun S, Zheng D, Sun X, Zeng R, Chen D, Song Y, 2022. Enhanced anti-herbivore defense of tomato plants against *Spodoptera litura* by their rhizosphere bacteria. *BMC Plant Biology*, 22(1): 512.

Ling X, Guo H, Di J, Xie L, Zhu-Salzman K, Ge F, Zhao Z, Sun Y, 2024. A complete DNA repair system assembled by two endosymbionts restores heat tolerance of the insect host. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(51): e2408765121.

Ling XY, Di J, Guo HJ, Sun YC, 2025. Adaptation, evolutionary changes and functions of the primary endosymbiont *Buchnera* in aphids. *Acta Entomologica Sinica*, 68(10): 1454–1464. [凌晓雨, 邸健, 郭慧娟, 孙玉诚, 2025. 蚜虫初级内共生菌 *Buchnera* 的适应、演变与功能. 昆虫学报, 68(10): 1454–1464.]

Liu F, Wickham JD, Cao Q, Lu M, Sun J, 2020. An invasive beetle-fungus complex is maintained by fungal nutritional-compensation mediated by bacterial volatiles. *The ISME Journal*, 14(11): 2829–2842.

Liu HP, Li Y, Zhang KX, Liu ZZ, Lu N, 2023. Advances in endosymbionts in arthropods. *Journal of Environmental Entomology*, 45(6): 1492–1503. [刘慧萍, 李岩, 张克信, 刘长仲, 吕宁, 2023. 节肢动物内共生细菌研究进展. 环境昆虫学报, 45(6): 1492–1503.]

Liu P, Zhang T, Gao Y, Zhang X, Wei H, Lu Y, 2025a. Volatiles produced by bacteria in the honeydew of cotton aphids mediate prey location by *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, 202: 105728.

Liu Y, Tian Z, Yang J, Zhou Z, 2025b. Attraction of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) to selected gut microbiota supernatants: Implications for pest control. *Pest Management Science*, 81(4): 2277–2287.

Lozano-Soria A, Picciotti U, Lopez-Moya F, Lopez-Cepero J, Porcelli F, Lopez-Llorca L, 2020. Volatile organic compounds from entomopathogenic and nematophagous fungi, repel banana black weevil *Cosmopolites sordidus*. *Insects*, 11(8): 509.

Lu M, Hulcr J, Sun J, 2016. The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 487–505.

Luan JB, Wang SB, 2023. Insect symbionts: Research progresses and prospects. *Acta Entomologica Sinica*, 66(10): 1271–1281. [栾军波, 王四宝, 2023. 昆虫共生微生物：研究进展与展望. 昆虫学报, 66(10): 1271–1281.]

Lv C, Huang Y, Luan J, 2024. Insect-microbe symbiosis-based strategies offer a new avenue for the management of insect pests and their transmitted pathogens. *Crop Health*, 2(1):18.

Ma X, Ling L, Wang B, Nian H, Ma Q, Zhao S, Lian T, 2025. Chemical communication between plant and microbe in the phyllosphere. *Plant, Cell & Environment*, 49(3): 1458–1473.

MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM, 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4): 609–615.

Martini X, Pelz-Stelinski KS, Stelinski LL, 2014. Plant pathogen-induced volatiles attract parasitoids to increase parasitism of an insect vector. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 1–8.

Mazidah M, Wahizatul AA, Noor Azlina M, Anuar A, Wan Khairul Anuar WA, Nor Ahya M, Mohd Hafizudin Z, Amiran N, 2025. Combination of a nano-emulsion formulation of *Metarhizium anisopliae* with a catch and release pheromone trap for the management of red palm weevil in coconut. *Asian Research Journal of Agriculture*, 18(2): 46–53.

Minwuyelet A, Petronio GP, Yewhalaw D, Sciarretta A, Magnifico I, Nicolosi D, Di Marco R, Atenafu G, 2023. Symbiotic *Wolbachia* in mosquitoes and its role in reducing the transmission of mosquito-borne diseases: Updates and prospects. *Frontiers in Microbiology*, 14: 1–15.

Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A, 2008. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annual Review of Genetics*, 42: 165–190.

Muhammad J, Fathy Z, Moussa S, 2025. Biological control of *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides* using entomopathogenic bacteria. *Scientific Reports*, 15(1): 8962.

Neerbos FAC, Dewitte P, Wäckers F, Wenseleers T, Jacquemyn H, Lievens B, 2023. Bacterial volatiles elicit differential olfactory responses in insect species from the same and different trophic levels. *Insect Science*, 30(5): 1464–1480.

Nehra R, Dhanda S, Singh K, Singh H, Bharti PK, 2026. The symbiotic *Wolbachia* in *Anopheles* and its role in reducing the transmission of *Plasmodium*: Updates and prospects. *Archives of Microbiology*, 208(2): 109.

Nève De Mévergnies TN, Diop S, Diakhaté M, Detrain C, Bouvery F, Brévault T, Chailleux A, 2025. Can the African weaver ant be used as a vector of entomopathogenic fungi to bolster the biological control of tephritid fruit fly pests? *Biological Control*, 202: 105722.

Ning J, Lu P, Fan J, Ren L, Zhao L, 2022. American fall webworm in China: A new case of global biological invasions. *The Innovation*, 3(1): 100201.

Oliver KM, Martinez AJ, 2014. How resident microbes modulate ecologically-important traits of insects. *Current Opinion in Insect Science*, 4: 1–7.

Ong J, Ho SH, Soh SXH, Wong Y, Ng Y, Vasquez K, Lai YL, Setoh YX, Chong CES, Lee V, Wong JCC, Tan CH, Sim S, Ng LC, Lim JT, 2022. Assessing the efficacy of male *Wolbachia*-infected mosquito deployments to reduce dengue incidence in Singapore: Study protocol for a cluster-randomized controlled trial. *Trials*, 23(1): 589.

Pec M, Salazar-Mendoza P, Magalhães DM, Delalibera I, Bento JMS, 2024. The endophytic entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* alters sugarcane plant defenses, reducing *Diatraea saccharalis* oviposition and enhancing the attraction of *Cotesia flavipes*. *Crop Protection*, 184: 106872.

Pickett JA, Woodcock CM, Midega CA, Khan ZR, 2014. Push-pull farming systems. *Current Opinion in Biotechnology*, 26: 125–132.

Porter J, Sullivan W, 2023. The cellular lives of *Wolbachia*. *Nature Reviews Microbiology*, 21(11): 750–766.

Prashar P, Kapoor N, Sachdeva S, 2013. Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 13(1): 63–77.

Qin H, Lin KJ, Wang SS, Kong L, Feng LK, 2022. Effect of colors on oviposition preference of codling moth *Cydia pomonella* Linne. *Journal of Environmental Entomology*, 44(1): 250–256. [秦欢, 林克剑, 王少山, 孔利, 冯丽凯, 2022. 颜色对苹果蠹蛾产卵选择性的影响. 环境昆虫学报, 44(1): 250–256.]

Rajendran D, Vinayagam S, Sekar K, Bhowmick IP, Sattu K, 2024.

Symbiotic bacteria: *Wolbachia*, midgut microbiota in mosquitoes and their importance for vector prevention strategies. *Microbial Ecology*, 87(1): 154.

Ramírez-Ordorica A, Adame-Garnica SG, Ramos-Aboites HE, Winkler R, Macías-Rodríguez L, 2024. Volatile semiochemicals emitted by *Beauveria bassiana* modulate larval feeding behavior and food choice preference in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Fungi*, 10(6): 438.

Ramírez-Ordorica A, Contreras-Cornejo HA, Orduño-Cruz N, Luna-Cruz A, Winkler R, Macías-Rodríguez L, 2022. Volatiles released by *Beauveria bassiana* induce oviposition behavior in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *FEMS Microbiology Ecology*, 98(10): fiac118.

Ren L, Ma Y, Xie M, Lu Y, Cheng D, 2021. Rectal bacteria produce sex pheromones in the male oriental fruit fly. *Current Biology*, 31(10): 2220–2226.

Salum YM, Yin A, Zaheer U, Liu Y, Guo Y, He W, 2024. CRISPR/Cas9-based genome editing of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*): Progress and prospects. *Biomolecules*, 14(9): 1128.

Sharma A, Sandhi RK, Reddy GVP, 2019. A review of interactions between insect biological control agents and semiochemicals. *Insects*, 10(12): 439.

Shashank DU, Sujatha GS, Teja KSS, Hema AP, Mishra R, Abinaya S, Shewta K, Kumar GA, 2024. A comprehensive review of advances in semiochemical exploitation for insect pest management. *Journal of Advances in Biology & Biotechnology*, 27(9): 845–863.

Shikano I, Rosa C, Tan CW, Felton GW, 2017. Tritrophic interactions: Microbe-mediated plant effects on insect herbivores. *Annual Review of Phytopathology*, 55: 313–331.

Shoemaker DD, Ross KG, Keller L, Vargo EL, Werren JH, 2000. *Wolbachia* infections in native and introduced populations of fire ants (*Solenopsis* spp.). *Insect Molecular Biology*, 9(6): 661–673.

Sisay B, Aragaw DK, Fekadu A, Wondimu M, Tefera T, 2024. Potential of native entomopathogenic fungi isolates against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize in Ethiopia. *Biocontrol Science and Technology*, 35(1): 21–38.

Skrodenytė-Arbačiauskienė V, Bumbulytė G, Auškalnis A, Marčėnas J, Būda V, 2026. Gut microbiota and frass volatiles: Behavioral responses of *Tenebrio molitor* and *Tenebrio obscurus*. *Journal of Pest Science*, 99(2): 511–522.

Sobhy IS, Tamiru A, Morales XC, Nyagol D, Cheruiyot D, Chidawanyika F, Subramanian S, Midega CAO, Bruce TJA, Khan ZR, 2022. Bioactive volatiles from push-pull companion crops repel fall armyworm and attract its parasitoids. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 896721.

Sun X, Li H, Chen ZB, Liu BQ, Li CQ, Zhao ZY, Li XY, Luan JB, 2025. *Hamiltonella* symbionts benefit whitefly fertilization by regulating the maternal protein Tudor-mediated piRNA pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 122(24): e2502184122.

Tang D, Chen J, Zhang Y, Tang X, Wang X, Yu C, Cheng X, Zhang J, Shi W, Zhen Q, Liu S, Huang Y, Ning J, Zhu G, Zhang M, Hu J, Bilgo E, Diabate A, Ying SH, Cao J, Leger RJS, Huang J, Fang W, 2025. Engineered *Metarhizium* fungi produce longifolene to attract and kill mosquitoes. *Nature Microbiology*, 10(3): 451–460.

Tang R, Jiang NJ, Ning C, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2020. The olfactory reception of acetic acid and ionotropic receptors in the oriental armyworm, *Mythimna separata* Walker. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 118: 103312.

Tang R, Chen JH, 2024. Attractant composition for adults of *Drosophila suzukii* and its application. Chinese invention patent, CN118020768A. 2024-05-14. [唐睿, 陈镜华, 2024. 一种铃木氏果蝇成虫的引诱剂组合物及其应用. 中国发明专利, CN118020768A. 2024-05-14.]

Tatineni S, Hein GL, 2023. Plant viruses of agricultural importance: Current and future perspectives of virus disease management strategies. *Phytopathology*, 113(2): 117–141.

Thakur N, Ahluwalia KK, Kaur S, Tomar P, Singh B, Jhamta S, Kaur J, Chauhan T, Kapoor H, Sidhu AK, Yadav AN, 2025. Microbes-mediated defense responses in plants under biotic and abiotic stresses. *Plant-Microbe Interactions for Environmental and Agricultural Sustainability*, 1: 379–423.

Thapa S, Prasanna R, 2018. Prospecting the characteristics and significance of the phyllosphere microbiome. *Annals of Microbiology*, 68(5): 229–245.

Thomas G, Rusman Q, Morrison WR, Magalhães DM, Dowell JA, Ngumbi E, Osei-Owusu J, Kansman J, Gaffke A, Damodaram KJP, Kim SJ, Tabanca N, 2023. Deciphering plant-insect-microorganism signals for sustainable crop production. *Biomolecules*, 13(6): 997.

Tobin KN, Ethington MW, Ginzel MD, 2024. Volatiles from nutritional fungal symbiont influence the attraction of *Anisandrus maiche* (Coleoptera: Curculionidae) to ethanol-baited traps. *Environmental Entomology*, 53(1): 108–115.

Toledo J, Morán-Aceves BM, Ibarra JE, Liedo P, 2023. Can entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria suppress fruit fly pests? A review. *Microorganisms*, 11(7): 1682.

Torto B, Kihika-Opanda R, Khamis F, 2026. Chemically mediated multitrophic interactions and their role in crop protection.

Current Opinion in Insect Science, 73: 101440.

Vasan S, Bhagwandas R, Asokan A, Kandhakumar A, Viswakethu V, Kandasamy S, Periyasamy T, Rajagopal R, Gopalswamy S, 2025. Biological functions of crystal toxin proteins and their secondary metabolites in targeting rugose spiralling whitefly *Aleurodicus rugioperculatus*. *Current Microbiology*, 83(1): 12.

Wang GH, Gamez S, Raban RR, Marshall JM, Alphey L, Li M, Rasgon JL, Akbari OS, 2021. Combating mosquito-borne diseases using genetic control technologies. *Nature Communications*, 12(1): 4388.

Wang Z, Chang Z, Liu Z, Zhang S, 2023. Influences of microbial symbionts on chemoreception of their insect hosts. *Insects*, 14(7): 638.

Wen HW, Wang R, Guo JY, Lu YY, Liu WX, Wan FH, 2024. The spatio-temporal distribution pattern and spread mode of the invasive alien species *Solenopsis* invicta Buren in China. *Plant Quarantine*, 38(3): 8–13. [温宏伟, 王瑞, 郭建英, 陆永跃, 刘万学, 万方浩, 2024. 外来入侵物种红火蚁在我国的时空分布格局与扩散模式. 植物检疫, 38(3): 8–13.]

Withanage DBMP, Briar SS, Edeogu I, 2024. Efficacy of commercially available entomopathogenic nematodes against insect pests of canola in Alberta, Canada. *Journal of Helminthology*, 98: 56.

Wu FZ, Li HP, Fu HB, 2020. Morphological identification of *Phenacoccus solenopsis* Tinsley and its similar species. *Plant Quarantine*, 34(1): 21–25. [吴福中, 李惠萍, 付海滨, 2020. 扶桑绵粉蚧及其近似种的形态鉴定. 植物检疫, 34(1): 21–25.]

Wu FZ, Wu SH, Wu YT, Liu ZH, 2025. Invasion source and phylogenetic analysis of the invasive mealybug *Phenacoccus solenopsis* in Huizhou. *Journal of Biosafety*, 34(1): 34–39. [吴福中, 吴晟晗, 吴玥桐, 刘志红, 2025. 惠州地区扶桑绵粉蚧寄主危害情况及入侵来源. 生物安全学报, 34(1): 34–39.]

Xu L, Lou Q, Cheng C, Lu M, Sun J, 2015. Gut-associated bacteria of *Dendroctonus valens* and their involvement in verbenone production. *Microbial Ecology*, 70(4): 1012–1023.

Yan JJ, Guo WC, Li GQ, Pan HP, Chen B, Zhou WW, Li SH, Gao YL, 2023. Current status and prospects of the management of important insect pests on potato in China. *Plant Protection*, 49(5): 190–195. [闫俊杰, 郭文超, 李国清, 潘慧鹏, 陈斌, 周文武, 李素华, 高玉林, 2023. 我国马铃薯害虫防控现状与展望. 植物保护, 49(5): 190–195.]

Yang J, Tang R, Guo H, 2026. Biological control based on cross-trophic chemical communications: Current status and implementation. *Entomologia Generalis*, 46(2): 215–232.

Zabalou S, Riegler M, Theodorakopoulou M, Stauffer C, Savakis C, Bourtzis K, 2004. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(42): 15042–15045.

Zenelt W, Hoffmann A, Sadowska K, Krawczyk K, 2026. Insects as a new source of plant growth promoting bacteria-review. *Microbial Ecology*, 92(3): 411–420.

Zhang GF, Zhang YB, Xian XQ, Liu WX, Li P, Liu WC, Liu H, Feng XD, Lü ZC, Wang YS, Huang C, Guo JY, Wan FH, Ma DY, Zhang XM, Gui FR, Li YH, Luo R, Wang HQ, Wang J, 2022. Damage of an important and newly invaded agricultural pest *Phthorimaea absoluta* and its prevention and management measures. *Plant Protection*, 48(4): 51–58. [张桂芬, 张毅波, 冼晓青, 刘万学, 李萍, 刘万才, 刘慧, 冯晓东, 吕志创, 王玉生, 黄聪, 郭建洋, 万方浩, 马德英, 张晓明, 桂富荣, 李亚红, 罗荣, 王慧卿, 王俊, 2022. 新发重大农业入侵害虫番茄潜叶蛾的发生为害与防控对策. 植物保护, 48(4): 51–58.]

Zhang H, Zhu Y, Wang Y, Jiang L, Shi X, Cheng G, 2024a. Microbial interactions shaping host attractiveness: Insights into dynamic behavioral relationships. *Current Opinion in Insect Science*, 66: 101275.

Zhang W, Stelinski LL, Mohamed A, Wang G, Tettamanti G, Chen M, Hong M, Daly EZ, Bruin J, Renault D, Keyhani NO, Zhao Q, 2024b. Unlocking agro-ecosystem sustainability: Exploring the bottom-up effects of microbes, plants, and insect herbivores. *Integrative Zoology*, 19(4): 789–805.

Zhang Y, Ju F, 2024. Uninheritable but widespread bacterial symbiont *Enterococcus casseliflavus* mediates detoxification of the insecticide chlorantraniliprole in the agricultural invasive pest *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(33): 18365–18377.

Zhao P, Sun Y, Chen X, Zhang J, Yang H, Hao X, Fang R, Ye J, 2025. A small peptide APP3-14 disrupts pathogen-insect mutualism via modulating plant MYC2-mediated olfactory defense. *Plant Communications*, 6(4): 101544.

Zhao T, Axelsson K, Krokene P, Borg-Karlson AK, 2015. Fungal symbionts of the spruce bark beetle synthesize the beetle aggregation pheromone 2-methyl-3-buten-2-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 41(9): 848–852.

Zhou L, Hu P, Xie J, Li J, Guo C, Yang Z, 2024. Influence of endogenous bacteria on behavioral responses in *Leptocybe invasa*: An analysis of mVOCs. *Insects*, 15(6): 455.

Zhou L, Wang Z, Luo Q, He M, Du X, Ren Y, 2025. Gut bacteria-mediated regulation of pheromone synthesis in *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae) via TcFAS1 modulation. *Journal of Stored Products Research*, 111: 102589.