共生微生物对昆虫化学通讯的影响*

王争艳** 何梦婷 鲁玉杰

（河南工业大学粮油食品学院，郑州 450001）

摘 要 越来越多的研究表明，通过调控宿主信息化合物的合成或宿主对信息化合物的感受，共生微生物可以影响昆虫的化学通讯。在进化过程中，共生微生物对宿主化学通讯的功能为昆虫生殖隔离和物种分化提供了选择压力。共生微生物-昆虫化学通讯联系的多态性给其化学和生理本质的揭示造成困难。因此，本文围绕共生微生物对昆虫交配选择和社会行为的影响展开综述，并讨论共生微生物对昆虫化学通讯功能的进化意义，以期为共生微生物对昆虫化学通讯功能的深入研究提供思路。

关键词 昆虫化学通讯；微生物；共生；交配前隔离；昆虫社会行为

Influence of microbial symbionts on chemical communication in insects

WANG Zheng-Yan** HE Meng-Ting LU Yu-Jie

(School of Food Science and Technology, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China)

Abstract An increasing body of literature reveals that microbial symbionts influence chemical communication in insects by modulating the pheromone production or signal reception of their host. Such microbial modulation of a host's chemical communication can exert selective pressure on mating behavior, potentially leading to speciation. Polymorphism in the relationship between microbial symbionts and insect chemical communication makes it difficult to determine the chemical and physiological mechanisms by which symbionts alter the chemical communication of their host. Therefore, this review focuses on the impact of microbial symbionts on insect mate preferences and social interactions, and the evolutionary implications of such interkingdom interaction on the species involved, with the goal of providing deeper insights into the effects of microbial symbionts on insect chemical communication.

Key words insect chemical communication; microbiota; symbiosis; pre-mating isolation; insect social behaviors

昆虫的共生微生物包括原生动物、细菌、古细菌、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-宿主联系的稳定程度，可将昆虫共生微生物分为四类（Sudakaran *et al.*，2017）：（1）专性内共生微生物（Obligate/Primary endosymbionts）。营胞内寄生，在宿主世代间进行严格的垂直传递，如蚜虫体内的 *Buchnera*（Baumann，2005）；（2）兼性内共生微生物（Faculative/Secondary endosymbionts）。主营胞内寄生，也可胞外寄生。在宿主体内的丰度相对稳定，主营垂直传递，兼营水平传递，如 *Wolbachia* 和 *Spiroplasma*（龚鹏等，2002）；（3）胞外共生微生物（Extracellular symbionts）。具有较强的环境可塑性，在宿主个体间的传递途径多样，可通过食粪、卵携带等进行垂直传递，也可通过交哺等社会行为和环境获取等进行水平传播，如肠道共生细菌、病原菌和寄生线虫（Goodacre and Martin，2012；Engel and Moran，2013）；（4）体外共生微生物（External symbionts）。在体外与宿主发生共生关系的微生物。寄生于昆虫的特定器官，在昆虫特定的发育阶段被释放到体外，如白蚁培育的真菌（Miyashita *et al.*，2015；

*资助项目 Supported projects：河南省科技公关项目（202102110059）；国家自然科学基金项目（31601890）

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

收稿日期 Received：2019-09-12；接受日期 Accepted：2020-05-15

Campbell *et al.*，2016）。

在长期的进化过程中，共生微生物与昆虫形成了复杂多样的联系，如共生微生物能参与昆虫的生理和进化过程，影响昆虫的营养、抗药性、天敌防御和免疫能力（Engel and Moran，2013；Douglas，2015）。越来越多的研究表明，通过调控宿主信息化合物的合成或宿主对信息化合物的感受，共生微生物可以影响昆虫的化学通讯。由于共生微生物群落组成是动态的，并且受到共生体系进化进程的限制，共生微生物-昆虫化学通讯的联系表现出复杂的多态性，参与调控宿主化学通讯的微生物种类、调控的途径因共生体系而异（Davis *et al.*, 2013；Engel and Moran, 2013；Engl and Kaltenpoth，2018）。即使在同种共生体系中，共生微生物对宿主化学通讯的影响也不一致（Sharon *et al.*，2010；Arbuthnott *et al.*，2016；Leftwich *et al.*，2017）。共生微生物-昆虫化学通讯联系的多态性给其化学和生理本质的揭示造成困难。

因此，本文围绕共生微生物对昆虫化学通讯的调控作用及其调控机制展开综述，并讨论共生微生物对昆虫化学通讯功能的进化意义，以期为共生微生物对昆虫化学通讯功能的深入研究提供思路。本文侧重于讨论与昆虫建立稳定联系的共生微生物对宿主交配选择和社会行为中化学通讯的影响，昆虫体外共生微生物对宿主化学通讯的影响可参见 Davis 等（2013）及林勇文和侯有明（2018）。

1　共生微生物对昆虫化学通讯的调控作用

1.1　共生微生物调控昆虫的交配选择行为

通过调控宿主信息素的合成和释放，病原菌可以影响昆虫的交配选择行为。感染 Hz-2V 病毒的棉铃虫 *Helicoverpa zea* 雌蛾的性信息素产量增加 5-7 倍，其对雄蛾的引诱能力是未感染病毒雌蛾的 2 倍（Burand *et al.*，2005）。由于两性交配是 Hz-2V 的传播途径，因此棉铃虫行为和生理的变化利于病毒在宿主中的传播（Burand *et al.*，2004）。感染病原菌假单胞杆菌 *Pseudomonas entomophila* 的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的聚集信息素组分（月桂酸甲酯、肉豆蔻酸甲酯和棕榈酸甲酯）释放量增加，使染病果蝇及其粪便对健康果蝇的引诱力增加，从而利于病原菌的传播（Keesey *et al.*，2017）。

胞外共生微生物也能调控宿主的交配选择行为，并且这种调控作用具有种群/品系特异性。抗生素处理桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 雌蝇后，雌蝇对雄蝇的引诱力降低，甚至产生强烈的驱避作用。回接肠道共生菌后，雌蝇的驱避活性消失（Damodaram *et al.*，2016）。肠道共生菌通过影响宿主体表烃中信息素组分的含量调控黑腹果蝇的交配选择行为。黑腹果蝇两个品系（分别取食淀粉和糖浆）肠道共生菌的差异决定了果蝇更趋向与取食同种食物的个体进行聚类交配（Assortative mating behavior）。抗生素处理可以消除果蝇的聚类交配，回接肠道共生菌 *Lactobacillus plantarum* 可以恢复该行为（Sharon *et al.*，2010）。Najarro 等（2015）发现取食不同食物的近交黑腹果蝇存在聚类交配，但远交果蝇未表现出聚类交配。使用四环素改变黑腹果蝇的共生微生物组成后，雌蝇对雄蝇的引诱力改变，仅部分品系存在交配隔离，并且随着时间延长交配隔离逐渐消失（Arbuthnott e*t al.*，2016）。但是，Leftwich 等（2017）未能重复这些结论。尽管选择淀粉或糖浆作为食物会改变黑腹果蝇肠道微生物的组成，但黑腹果蝇未表现出聚类交配。回接肠道菌 *L. plantarum* 也未能诱导果蝇的交配选择行为。

内共生菌与宿主昆虫化学通讯的联系也存在多态性。在新热带，果蝇 *Drosophila paulistorum* 有 6 个同域半分化种，分别与 *Wolbachia* 的不亲和品系进化成专性的共生关系。雌蝇表现出半分化种间的聚类交配行为，进行交配前的隔离。抗生素处理降低 *Wolbachia* 的丰度后，半分化种间的聚类交配行为减弱（Miller *et al.*，2010）。去除 *Wolbachia* 的果蝇的信息素组分发生变化，并且信息素合成细胞中的内共生菌消失，这说明 *Wolbachia* 对宿主信息素合成的调控诱导了半分

化种间的交配选择行为（Schneider *et al.*, 2019）。同样，感染 *Wolbachia* 的黑腹果蝇品系经抗生素处理后，果蝇种群间的交配隔离减弱，而未感染 *Wolbachia* 的果蝇品系经抗生素处理后仍表现出严格的交配隔离，这就排除了其它共生菌和抗生素处理的影响，证实了 *Wolbachia* 在果蝇交配选择中的作用（Koukou *et al.*，2006）。但一些研究得到了不一致，甚至相反的结论。经四环素处理后，采采蝇 *Glossina morsitans morsitans* 的 3 种内共生菌 *Sodalis*、*Wolbachia* 和 *Wigglesworthia* 的丰度显著降低，雌蝇的接触性信息素 15,19,23-三甲基三十七烷释放量减少，雌蝇对雄蝇的引诱力降低。γ 射线处理后 *Sodalis* 和 *Wolbachia* 的丰度下降，而 *Wigglesworthia* 的丰度不变，雌蝇接触性信息素的释放量保持不变，据此可推测调控采采蝇化学通讯的是 *Wigglesworthia*，而不是 *Wolbachia*（Engl *et al.*，2018）。Arbuthnott 等（2016）在黑腹果蝇的多个单雌系品系中，未发现 *Wolbachia* 对果蝇交配选择行为的影响。黑腹果蝇雄蝇对感染 *Wolbachia pipientis* 的雌蝇未表现出选择偏好（Wittman and Fedorka，2015）。感染 *Wolbachia* 的丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 雌蜂的交配选择行为减弱（Chafee *et al.*，2011）。

1.2 共生微生物调控昆虫的社会行为

共生微生物能调控社会性昆虫社会分工相关信息素的合成，如意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 感染肠道微孢子虫后，引发信息素（Primer pheromone）油酸乙酯的释放量增加，蜂巢工蜂的分化受到抑制，蜂巢不能正常觅食、稳定性遭到破坏（Dussaubat *et al.*，2010）。

共生微生物能参与社会性昆虫体表烃的合成，从而影响宿主的社群识别。不同社群的黄胸散白蚁 *Reticulitermes speratus* 的肠道菌组成差异显著。使用抗生素饲喂改变工蚁肠道共生菌的组成，或使用异巢白蚁的肠道菌培养基提取物处理改变工蚁的表皮烃组成后，发现两种处理的工蚁与同巢个体相遇后格斗行为增加，说明共生菌改变了白蚁的表皮烃组成，进而影响宿主的社群识别（Matsuura，2001）。同样，改变收获蚁 *Pogonomyrmex barbatus* 体表的微生物后，同巢个体间的格斗和拒绝行为增加（Dosmann *et al.*，2016）。在切叶蚁 *Acromyrmex* 和 *Atta* 中，真菌产生的信息化合物能影响宿主的社群识别（Richard *et al.*，2007；Valadares and do Nascimento，2017）。果蝇 *Drosophila bifasciata* 和黑腹果蝇的肠道共生菌能调控宿主识别具有同种经历的个体（Lize *et al.*，2014）。

共生微生物能参与昆虫信息素的合成，从而影响宿主的聚集行为。取食针叶树的小蠹虫通过释放聚集信息素实现对寄主植物的协同进攻，在进攻后期释放疏散信息素来降低种内竞争。虽然这些信息化合物的前体多起源于寄主植物，经由小蠹虫重新生物合成而来（Blomquist *et al.*，2010），但共生微生物能参与合成这些信息化合物。中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 的肠道酵母菌 *Hansenula capsulata* 和 *Pichia pinus*（Hunt and Borden，1990），红脂大小蠹 *D. valens* 粪便和肠道中的细菌（Xu *et al.*，2015），美国南方松大小蠹 *D. frontalis* 的共生真菌 SJB-133（Brand *et al.*，1976），云杉八齿小蠹 *Ips typographus* 的共生酵母菌 *Candida molischiana* 和 *H. capsulata*（Leufven *et al.*，1984）均能合成宿主的聚集信息素或疏散信息素马鞭烯酮。然而，无菌小蠹虫仍能产生马鞭烯酮，说明 α-蒎烯转化为马鞭烯酮的过程不一定需要微生物的参与（Conn *et al.*，1984）。在其它鞘翅目昆虫中，共生真菌产生的挥发物同样对宿主表现出引诱或驱避活性（Davis，2015）。

在一些聚集性昆虫中，同种昆虫粪便的挥发物能调控聚集行为（Wertheim *et al.*，2005）。去除肠道共生菌后，沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 粪便中聚集信息素组分苯酚和愈创木酚含量减少。将从蝗虫体内分离的成团泛菌 *Pantoea agglomerans*、克雷伯氏菌 *Klebsiella pneumoniae* 或阴沟肠杆菌 *Enterobacter cloacae* 分别回接后，粪便中酚类化合物含量恢复，说明细菌参与合成宿主聚集信息素（Dillon *et al.*，2002）。同样，德国小蠊 *Blattella germanica* 的粪便对若虫具有

吸引作用，无菌蜚蠊粪便的引诱力降低。微生物回接后，蜚蠊粪便的引诱力增加（Wada-Katsumata *et al.*，2015）。

2　共生微生物调控昆虫化学通讯的机制

2.1　直接合成宿主的信息化合物

一些与昆虫分泌物或排泄物，以及与特定分泌腺体相关的胞外共生微生物，尤其是肠道微生物能直接合成宿主信息素组分（Engel and Moran，2013）。如 *Phyllophaga obsoleta* 生殖腔内的共生菌 *Klebsiella oxytoca* 和 *K. michiganensis* 能够合成宿主的性信息素（Rosete-Enríquez and Romero-López，2017）；沙漠蝗肠道内的成团泛菌、克雷伯氏菌和阴沟肠杆菌利用食物中的香草酸合成宿主的聚集信息素愈创木酚（Dillon and Charnley，2002）；薄荷叶甲 *Chrysolina herbacea* 肠道共生菌能利用水薄荷 *Mentha aquatica* 中的萜类合成宿主的信息素（Pizzolante *et al.*，2017）。

共生微生物还可以通过提供或消耗宿主信息素合成代谢的前体物质、或必需的营养物质调控宿主合成信息素（Tillman *et al.*，1999；Davis *et al.*，2013）。如新西兰草地蛴螬 *Costelytra zealandica* 雌虫黏腺内的细菌 *Morganella morganii* 能分解酪氨酸合成宿主的性信息素苯酚（Hoyt *et al.*，1971；Marshall *et al.*，2016）；云杉八齿小蠹的共生真菌 *Grosmannia penicillata* 和 *G. europhioides* 能利用葡萄糖在体外从头合成宿主的聚集信息素 2-甲基-3-丁烯-2-醇（Zhao *et al.*，2015，2019）；齿小蠹属 *Ips* 和大小蠹属 *Dendroctonus* 小蠹虫的肠道共生微生物能将 α-萜烯的 3-衍生物转化成为马鞭烯醇（Brand *et al.*，1975），或将宿主产生的马鞭烯醇转化成马鞭烯酮（Brand *et al.*，1976；Xu *et al.*，2015）。

此外，从信息化合物的结构可推测一些昆虫依赖于微生物合成某些信息素，如在昆虫基因组中未发现能够催化聚酮类信息素合成的聚酮合成酶，而一些内共生微生物能够合成该酶（Pankewitz and Hilker，2008；Douglas and Dobson，2013），但是缺乏微生物合成相关信息化合物的直接证据。

2.2　间接调控宿主信息素的合成

尽管共生微生物调控宿主信息素合成的确凿证据很少，但已证实共生微生物能调控昆虫的基因表达（Ezenwa *et al.*，2012；Combe *et al.*，2014）和神经系统（Galland，2014）。昆虫被寄生后，神经肽原编码基因的表达量发生变化（Shi *et al.*，2015），可能会影响昆虫的内分泌系统。感染 *Wolbachia* 的黑腹果蝇编码保幼激素酸甲基转移酶的 *Jhamt* 基因（保幼激素生物合成过程中的一种重要调节酶）的表达量上调，说明 *Wolbachia* 能调控果蝇保幼激素的合成（Liu *et al.*，2014）。昆虫信息素生物合成通常受保幼激素、蜕皮激素和信息素合成激活神经肽的调控（Tillman *et al.*，1999），因此，共生微生物对昆虫内分泌系统的影响可能会从上游干预宿主信息素的生物合成。

一些研究初步揭示了共生微生物调控宿主信息素合成的机制，如脂肪酸是果蝇信息素合成的重要前体（Tillman *et al.*，1999），感染 *Wolbachia* 的果蝇 *D. paulistorum* 野生型的脂肪酸代谢相关基因 *FASN1*、*FASN2* 和 *desat2* 以及参与运输信息素前体的脂肪体蛋白基因 *Fbp1* 和 *Fbp2* 表达量下调（Baiao *et al.*，2019）；选择免疫、激素合成或代谢发生突变的果蝇品系，比较病原菌 *P. entomophila* 感染前后果蝇信息素释放量，发现 Imd 免疫应答途径与被感染黑腹果蝇的信息素合成相关；使用保幼激素合成能力、转录因子 FOXO（压力、病原体或饥饿诱导的与胰岛素信号途径有关的基因）或压力应答途径调节因子 *p38a* 缺失的果蝇突变品系，发现 FOXO 基因参与调控被病原菌感染果蝇的信息素合成，据此推断病原菌通过影响宿主免疫和胰岛素代谢途径调控宿主信息素的合成（Keesey *et al.*，2017）。

为提高昆虫生物合成的高效和简约性，昆虫的免疫系统与化学通讯系统共享某些化合物。苯醌在拟谷盗属 *Tribolium* 昆虫中具有多重功能。较高浓度的苯醌类物质对拟谷盗属昆虫具有一

定的驱避和致死活性，而低浓度时对该虫具有引诱活性，并且能抑制病原菌（Verheggen *et al.*，2007；Joop *et al.*，2014）。同样，蝗虫肠道共生菌合成的苯酚类化合物具有聚集宿主和抑菌活性（Dillon *et al.*，2002），瓢虫的共生菌 *Enterococcus* 和 *Staphylococcus* 合成的甲氧基吡嗪类物质具有防御和引诱活性（Schmidtberg *et al.*，2019）。此外，使用抗生素处理缘蝽 *Thasus neocalifornicus* 降低 *Wolbachia* 的丰度后，宿主报警信息素和防御化合物的产量均降低（Becerra *et al.*，2015）。实际上，共生关系建立的过程就是共生微生物与宿主免疫系统协同进化的过程（Brucker and Bordenstein，2012），共生微生物很可能通过某些共通的代谢途径影响宿主的化学通讯系统和免疫系统。微生物调控昆虫免疫系统已有的研究结果（Engel and Moran，2013；Joop *et al.*，2014；Florez *et al.*，2015）可为共生微生物对宿主化学通讯功能的研究提供思路。

2.3 调控宿主对信息化合物的感受

共生微生物能调控某些宿主对信息化合物的感受，如感染 *Wolbachia* 的金小蜂 *Nasonia girault* 雌蜂的种间交配选择水平降低，并且在雌蜂的脑部和感受器中检测到 *Wolbachia*，由此推测 *Wolbachia* 可能通过干预雌蜂的化学感受作用影响雌蜂的交配选择能力（Chafee *et al.*，2011）；去除脑中的 *Wolbachia* 后，果蝇 *D. paulistorum* 雌蝇的聚类交配行为消失，说明 *Wolbachia* 能调控宿主对信息素的感受作用（Strunov *et al.*，2017）；感染绦虫 *Hymenolepis diminuta* 的杂拟谷盗 *Tribolium confusum* 的信息素结合蛋白表达量上调（Hitchen *et al.*，2009）；感染 DCV 病毒和细菌（*Escherichia coli* 和 *Micrococcus luteus*）的果蝇的信息素/气味结合蛋白 Phk-2，Phk-3 的表达量上调（Sabatier *et al.*，2003）；感染 *Wolbachia* 的野生型果蝇的嗅觉结合蛋白基因 *LUSH* 和与快速嗅觉识别相关的酯酶基因 *Esterase 6* 表达量下调（Baiao *et al.*，2019）。但仍需通过进一步的实验验证共生微生物对宿主信息化合物感受行为的调控作用。

3 共生微生物调控昆虫化学通讯的进化意义

共生微生物对宿主化学通讯的调控作用对双方都有一定的进化意义（Zhao *et al.*，2019）。毫无疑问，共生微生物调控宿主化学通讯的策略有助于自身的扩散和传播，但是对宿主适合度的影响因共生体系而异。在互利共生体系中，共生菌除调控宿主的交配选择行为，提高种群的交配率和繁殖能力外，还能调控宿主的社会行为，如昆虫的聚集、社会性昆虫的社会分工。而在偏利共生体系中，病原菌和寄生物会对宿主产生未知、甚至致死的作用，这对双方均产生了选择压力（Douglas，2009）。在两类共生体系中，共生微生物对宿主交配选择的影响为宿主种群的生殖隔离和物种分化提供了选择压力（Brucker and Bordenstein，2012）。

共生微生物与宿主的紧密联系通常是长期协同进化的结果。因此，可以通过共生关系稳定程度不同的共生体系的化学通讯特征推测共生微生物-宿主化学通讯联系的进化过程。环境中微生物的挥发物常被昆虫用来定位合适的食物源、产卵场所和有益微生物，以及实现同种的聚集。通常，这种引诱作用受到微生物产生的非特异信息化合物的调控，如微生物产生信息化合物为腐食性昆虫指示水果、树叶、动物尸体等微生物丰富的孳生环境（Davis *et al.*，2013）。宿主可将某些微生物传播到新的环境中（Christiaens *et al.*，2014；Venu *et al.*，2014），两者形成或多或少的稳定共生关系，如切叶蚁、白蚁、食菌小蠹的真菌培养行为（Mueller *et al.*，2005）。一旦与宿主建立稳定的联系，共生微生物产生的信息化合物对宿主的化学通讯和进化将产生深远的意义（Ezenwa *et al.*，2012）。

许多胞外共生微生物并非宿主生态位所特有，可以通过水平传递传播到其它生态位。微生物产生的挥发物吸引宿主，有助于微生物在宿主种群和环境之间的持续传播。在该类共生体系中，宿主利用微生物产生的信息化合物定位合适的食物源和产卵场所，实现种群聚集，利于寻找

配偶，充分利用资源，克服寄主植物的防御或抵御天敌和环境的胁迫（Wertheim *et al.*，2005），促进互利的微生物-宿主联系得以协同进化。仅通过一代的食物驯化，黑腹果蝇的聚类交配行为就可以延续 37 代。据此推测果蝇不同地理种群取食特定食物后，肠道共生菌组成迅速的变异对化学通讯的影响会促进不同地理种群的交配隔离，避免不同种群间的基因交流，从而有利于新种的形成（Sharon *et al.*, 2011; Engl *et al.*, 2018）。一些寄生性微生物会给宿主造成严重的适合度代价，如病原菌感染后会导致宿主的死亡，这会给寄生性微生物-昆虫化学通讯联系的进化产生选择压力，从而避免寄生微生物利用昆虫化学通讯实现自身扩散带来的昆虫物种消亡。

内共生菌遵循严格的垂直传播，和宿主间不存在或存在很少的适合度矛盾，两者均从宿主的高效化学通讯中受益。内共生菌没有产生信息素的选择压力。然而，对于能够调控宿主生殖的内共生菌，如 *Wolbachia*、*Spiroplasma* 和 *Arsenophonus* 可能通过影响宿主的代谢途径来调控信息素的生物合成，或影响宿主的活力来改变信息素合成过程中的能源分配（Engl *et al.*，2018）。如果宿主的内共生菌组成是动态的，或宿主的受益情况因共生体系而异，那么宿主可以通过评估异性携带共生菌的状态，选择与携带有益共生菌的异性进行交配。这样可以避免内共生菌引起的胞质不亲和、杀雄等现象（Engl and Kaltenpoth，2018），从而提高宿主种群的适合度，使两者的互利共生得以协同进化下去（Douglas，2009）。

4　研究展望

为揭示共生微生物-昆虫化学通讯的联系，需要明确两个方面的内容：（1）特定共生微生物对宿主化学通讯的调控作用，包括参与调控宿主化学通讯的共生微生物的种类、宿主信息化合物组成的变化和共生微生物调控的信息化合物对宿主行为的影响（Engl and Kaltenpoth，2018）；（2）共生微生物-宿主化学通讯联系的普遍性和多态性，如在宿主不同地理种群和突变品系中是否存在差异。相关研究结果一方面有助于系统和深入地理解共生微生物对昆虫化学通讯的调控作用及其进化意义，另一方面可为优化害虫信息素诱捕技术提供理论依据。

共生微生物-宿主化学通讯联系的研究方法有 2 种：（1）比较带菌和无菌昆虫化学通讯的差异，分析特定共生菌对宿主的功能。其中共生菌去除是技术关键（Douglas and Dobson，2013）。共生菌去除技术会对昆虫生理产生直接的影响。此外，专性和一些兼性共生微生物的缺失也会对宿主生理产生影响。必须通过合理的实验设计，如微生物的回接，在无菌的环境中长期培养昆虫，或加强食物中由专性共生微生物提供的营养物质来排除共生菌去除技术的非预期效应（Salem *et al.*，2014；Engl *et al.*，2018）；（2）利用组学数据分析和论证共生微生物，特别是难以体外培养的共生菌对宿主化学通讯的调控作用。宏基因组学、基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学以及多组学数据联合分析将为共生微生物对宿主化学通讯功能的研究提供更确凿的证据（Douglas，2018）。

最后，由于微生物对宿主化学通讯的调控仅出现在特定的共生体系中，因此选择有研究意义的共生体系也尤为重要。黑腹果蝇就是一个研究肠道共生菌和宿主相互关系很好的共生体系，具有形体小、食物简单、生活史短、突变品系多、基因组已测序和肠道微生物组成简单的优点。可以利用不产生体表烃的果蝇突变品系研究共生菌调控宿主合成信息素的机制，或用嗅觉被敲除的果蝇突变品系研究共生菌调控宿主感受信息化合物的机制（Sharon *et al.*，2011）。

参考文献 (References)

Arbuthnott D, Levin TC, Promislow DEL, 2016. The impacts of *Wolbachia* and the microbiome on mate choice in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(2): 461–468.

Baiao GC, Schneider DI, Miller WJ, Klasson L, 2019. The effect of *Wolbachia* on gene expression in *Drosophila paulistorum* and its implications for symbiont-induced host speciation. *BMC Genomics*, 20: e465.

Baumann P, 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annual Review of Microbiology*, 59: 155–189.

Becerra JX, Venable GX, Saeidi V, 2015. *Wolbachia*-free heteropterans do not produce defensive chemicals or alarm pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 41(7): 593–601.

Blomquist GJ, Figueroa-Teran R, Aw M, Song M, Gorzalski A, Abbott NL, Chang E, Tittiger C, 2010. Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(10): 699–712.

Brand JM, Bracke JW, Britton LN, Markovetz AJ, Barras SJ, 1976. Bark beetle pheromones: Production of verbenone by a mycangial fungus of *Dendroctonus frontalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 2(2): 195–199.

Brand JM, Bracke JW, Markovetz AJ, Wood DL, Browne LE, 1975. Production of verbenol pheromone by a bacterium isolated from bark beetles. *Nature*, 254(5496): 136–137.

Brucker RM, Bordenstein SR, 2012. Speciation by symbiosis. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(8): 443–451.

Burand JP, Rallis CP, Tan W, 2004. Horizontal transmission of Hz-2V by virus infected *Helicoverpa zea* moths. *Journal of Invertebrate Pathology*, 85(2): 128–131.

Burand JP, Tan W, Kim W, Nojima S, Roelofs W, 2005. Infection with the insect virus Hz-2V alters mating behavior and pheromone production in female *Helicoverpa zea* moths. *Journal of Insect Science*, 5(1): e6.

Campbell AS, Ploetz RC, Dreaden TJ, Kendra PE, Montgomery WS, 2016. Geographic variation in mycangial communities of *Xyleborus glabratus*. *Mycologia*, 108(4): 657–667.

Chafee ME, Zecher CN, Gourley ML, Schmidt VT, Chen JH, Bordenstein SR, Clark ME, Bordenstein SR, 2011. Decoupling of host-symbiont-phage coadaptations following transfer between insect species. *Genetics*, 187(1): 203–215.

Christiaens JF, Franco LM, Cools TL, De Meester L, Michiels J, Wenseleers T, Hassan BA, Yaksi E, Verstrepen KJ, 2014. The fungal aroma gene *ATF1* promotes dispersal of yeast cells through insect vectors. *Cell Reports*, 9(2): 425–432.

Combe BE, Defaye A, Bozonnet N, Puthier D, Royet J, Leulier F, 2014. *Drosophila* microbiota modulates host metabolic gene expression via IMD/NF-kB signaling. *PLoS ONE*, 9(4): e94729.

Conn JE, Borden JH, Hunt DWA, Holman J, Whitney HS, Spanier OJ, Pierce HD Jr, Oehlschlager AC, 1984. Pheromone production by axenically reared *Dendroctonus ponderosae* and *Ips paraconfusus* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10(2): 281–290.

Damodaram KJP, Ayyasamy A, Kempraj V, 2016. Commensal bacteria aid mate-selection in the fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *Microbial Ecology*, 72(3): 725–729.

Davis TS, 2015. The ecology of yeasts in the bark beetle holobiont: A century of research revisited. *Microbial Ecology*, 69(4): 723–732.

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

Dillon R, Charnley K, 2002. Mutualism between the desert locust *Schistocerca gregaria* and its gut microbiota. *Research in Microbiology*, 153(8): 503–509.

Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK, 2002. A note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology*, 92(4): 759–763.

Dosmann A, Bahet N, Gordon DM, 2016. Experimental modulation of external microbiome affects nestmate recognition in harvester ants (*Pogonomyrmex barbatus*). *Peer J.*, 4: e1566.

Douglas AE, 2009. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, 23(1): 38–47.

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

Douglas AE, 2018. Omics and the metabolic function of insect-microbial symbioses. *Current Opinion in Insect Science*, 29: 1–6.

Douglas AE, Dobson AJ, 2013. New synthesis: Animal communication mediated by microbes: Fact or fantasy? *Journal of Chemical Ecology*, 39(9): e1149.

Dussaubat C, Maisonnasse A, Alaux C, Tchamitchan S, Brunet JL, Plettner E, Belzunces LP, Le Conte Y, 2010. *Nosema* spp. infection alters pheromone production in honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Chemical Ecology*, 36(5): 522–525.

Engel P, Moran NA, 2013. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5): 699–735.

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

Engl T, Michalkova V, Weiss BL, Uzel GD, Takac P, Miller WJ, Abd-Alla AMM, Aksoy S, Kaltenpoth M, 2018. Effect of antibiotic treatment and gamma-irradiation on cuticular hydrocarbon profiles and mate choice in tsetse flies (*Glossina m. morsitans*). *BMC Microbiology*, 18(Suppl. 1): e145.

Ezenwa VO, Gerardo NM, Inouye DW, Medina M, Xavier JB, 2012. Animal behavior and the microbiome. *Science*, 338(6104): 198–199.

Florez LV, Biedermann PHW, Engl T, Kaltenpoth M, 2015. Defensive symbioses of animals with prokaryotic and eukaryotic microorganisms. *Natural Product Reports*, 32(7): 904–936.

Galland L, 2014. The gut microbiome and the brain. *Journal of Medicinal Food*, 17(12): 1261–1272.

Gong P, Shen ZR, Li ZH, 2002. *Wolbachia* endosymbionts and their manipulation of reproduction of arthropod hosts. *Acta Entomologica Sinica*, 45(2): 241–252. [龚鹏, 沈佐锐, 李志红, 2002. *Wolbachia* 属共生细菌及其对节肢动物生殖活动的调控作用. 昆虫学报, 45(2): 241–252.]

Goodacre SL, Martin OY, 2012. Modification of insect and Arachnid behaviours by vertically transmitted endosymbionts: Infections as drivers of behavioural change and evolutionary novelty. *Insects*, 3(1): 246–261.

Hitchen SJ, Shostak AW, Belosevic M, 2009. *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) induces changes in expression of select genes of *Tribolium confusum* (Coleoptera). *Parasitology Research*, 105(3): 875–879.

Hoyt CP, Osborne GO, Mulcock AP, 1971. Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. *Nature*, 230(5294): 472–473.

Hunt DWA, Borden JH, 1990. Conversion of verbenols to verbenone by yeasts isolated from *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology*, 16(4): 1385–1397.

Joop G, Roth O, Schmid-Hempel P, Kurtz J, 2014. Experimental evolution of external immune defences in the red flour beetle. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(8): 1562–1571.

Keesey IW, Koerte S, Khallaf MA, Retzke T, Guillou A, Grosse-Wilde E, Buchon N, Knaden M, Hansson BS, 2017. Pathogenic bacteria enhance dispersal through alteration of *Drosophila* social communication. *Nature Communications*, 8(1): e265.

Koukou K, Pavlikaki H, Kilias G, Werren JH, Bourtzis K, Alahiotis SN, 2006. Influence of antibiotic treatment and *Wolbachia* curing on sexual isolation among *Drosophila melanogaster* cage population. *Evolution*, 60(1): 87–96.

Leftwich PT, Clarke NVE, Hutchings MI, Chapman T, 2017. Gut microbiomes and reproductive isolation in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(48): 12767–12772.

Leufven A, Bergstrom G, Falsen E, 1984. Interconversion of verbenols and verbenone by identified yeasts isolated from the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology*, 10(9): 1349–1361.

Lin YW, Hou YM, 2018. Progresses in entomic ectosymbiotic microorganisms. *Acta Entomologica Sinica*, 61(12): 1488–1496. [林勇文, 侯有明, 2018. 昆虫体外共生菌研究进展. 昆虫学报, 61(12): 1488–1496.]

Liu C, Wang JL, Zheng Y, Xiong EJ, Li JJ, Yuan LL, Yu XQ, Wang YF, 2014. *Wolbachia*-induced paternal defect in *Drosophila* is likely by interaction with the juvenile hormone pathway. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 49(1): 49–58.

Lize A, McKay R, Lewis Z, 2014. Kin recognition in *Drosophila*: The importance of ecology and gut microbiota. *The ISME Journal*, 8(2): 469–477.

Marshall DG, Jackson TA, Unelius CR, Wee SL, Young SD, Townsend RJ, Suckling DM, 2016. *Morganella morganii* bacteria produces phenol as the sex pheromone of the New Zealand grass grub from tyrosine in the colleterial gland. *The Science of Nature*, 103(7/8): e59.

Matsuura K, 2001. Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos*, 92(1): 20–26.

Miller WJ, Ehrman L, Schneider D, 2010. Infectious speciation revisited: Impact of symbiont-depletion on female fitness and mating behavior of *Drosophila paulistorum*. *PLoS Pathogen*, 6(12): e1001214.

Miyashita A, Hirai Y, Sekimizu K, Kaito C, 2015. Antibiotic-producing bacteria from stag beetle mycangia. *Drug Discoveries & Therapeutics*, 9(1): 33–37.

Mueller UG, Gerardo NM, Aanen DK, Six DL, Schultz TR, 2005. The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 563–595.

Najarro MA, Sumethasorn M, Lamoureux A, Turner TL, 2015. Choosing mates based on the diet of your ancestors: Replication of non-genetic assortative mating in *Drosophila melanogaster*. *Peer J.*, 3: e1173.

Pankewitz F, Hilker M, 2008. Polyketides in insects: Ecological role of these widespread chemicals and evolutionary aspects of their biogenesis. *Biological Reviews*, 83(2): 209–226.

Pizzolante G, Cordero C, Tredici SM, Vergara D, Pontieri P, Giudice LD, Capuzzo A, Rubiolo P, Kanchiswamy CN, Zebelo SA, Bicchi C, Maffei ME, Alifano P, 2017. Cultivable gut bacteria provide a pathway for adaptation of *Chrysolina herbacea* to *Mentha aquatica* volatiles. *BMC Plant Biology*, 17: e30.

Richard FJ, Poulsen M, Hefetz A, Errard C, Nash DR, Boomsma JJ, 2007. The origin of the chemical profiles of fungal symbionts and their significance for nestmate recognition in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(11): 1637–1649.

Rosete-Enríquez M, Romero-Lopez AA, 2017. *Klebsiella* bacteria isolated from the genital chamber of *Phyllophaga obsoleta*. *Southwestern Entomologist*, 42(4): 1003–1014.

Sabatier L, Jouanguy E, Dostert C, Zachary D, Dimarcq JL, Bulet P, Imler JL, 2003. Pherokine-2 and -3: Two *Drosophila* molecules related to pheromone/odor-binding proteins induced by viral and bacterial infections. *European Journal of Biochemistry*, 270(16): 3398–3407.

Salem H, Bauer E, Strauss AS, Vogel H, Marz M, Kaltenpoth M, 2014. Vitamin supplementation by gut symbionts ensures metabolic homeostasis in an insect host. *Proceedings of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 281(1796): e20141838.

Schmidtberg H, Shukla SP, Halitschke R, Vogel H, Vilcinskas A, 2019. Symbiont-mediated chemical defense in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Ecology and Evolution*, 9(4): 1715–1729.

Schneider DI, Ehrman L, Engl T, Kaltenpoth M, Hua-Van A, Le Rouzic A, Miller WJ, 2019. Symbiont-driven male mating success in the neotropical *Drosophila paulistorum* superspecies. *Behavior Genetics*, 49(1): 83–98.

Sharon G, Segal D, Ringo JM, Hefetz A, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E, 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(46): 20051–20056.

Sharon G, Segal D, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E, 2011. Symbiotic bacteria are responsible for diet-induced mating preference in *Drosophila melanogaster*, providing support for the hologenome concept of evolution. *Gut Microbes*, 2(3): 190–192.

Shi M, Dong S, Li M, Yang Y, Stanley D, Chen X, 2015. The endoparasitoid, *Cotesia vestalis*, regulates host physiology by reprogramming the neuropeptide transcriptional network. *Scientific Reports*, 5: e8173.

Strunov A, Schneider DI, Albertson R, Miller WJ, 2017. Restricted distribution and lateralization of mutualistic *Wolbachia* in the *Drosophila* brain. *Cellular Microbiology*, 19(1): e12639.

Sudakaran S, Kost C, Kaltenpoth M, 2017. Symbiont acquisition and replacement as a source of ecological innovation. *Trends in Microbiology*, 25(5): 375–390.

Tillman JA, Seybold SJ, Jurenka RA, Blomquist GJ, 1999. Insect pheromones-an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29(6): 481–514.

Valadares L, do Nascimento FS, 2017. Changes in the cuticular hydrocarbon profile associated with the molting cycle correlate with the hydrocarbon profile of the fungus cultivated by the ant *Atta sexdens*. *Insectes Sociaux*, 64(4): 591–596.

Venu I, Durisko Z, Xu J, Dukas R, 2014. Social attraction mediated by fruit flies' microbiome. *Journal of Experimental Biology*, 217(8): 1346–1352.

Verheggen F, Ryne C, Olsson POC, Arnaud L, Lognay G, Hogberg HE, Persson D, Haubruge E, Lofstedt C, 2007. Electrophysiological and behavioral activity of secondary metabolites in the confused flour beetle, *Tribolium confusum*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(3): 525–539.

Wada-Katsumata A, Zurek L, Nalyanya G, Roelofs WL, Zhang A, Schal C, 2015. Gut bacteria mediate aggregation in the German cockroach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(51): 15678–15683.

Wertheim B, van Baalen EJA, Dicke M, Vet LEM, 2005. Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: An evolutionary ecological perspective. *Annual Review of Entomology*, 50: 321–346.

Wittman T, Fedorka KM, 2015. Male mate choice for unparasitized females in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Behavior*, 28(1): 37–43.

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.

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.

Zhao T, Ganji S, Schiebe C, Bohman B, Weinstein P, Krokene P, Borg-Karlson AK, Unelius CR, 2019. Convergent evolution of semiochemicals across Kingdoms: Bark beetles and their fungal symbionts. *The ISME Journal*, 13(6): 1535–1545.