microRNA 在昆虫翅发育及生殖中的研究进展*

葛爽爽[1,2**] 董瑞文[3] 赵 洁[2] 刘 梅[2] 吴宜丹[1,2]
刘 梦[4] 贠 静[4] 林克剑[2***] 高书晶[2***]

（1. 青岛农业大学，青岛 266109；2. 中国农业科学院草原研究所，农业农村部人工草地生物灾害监测与绿色防控重点实验室，呼和浩特 010010；3. 乌兰察布盟四子王旗草原站，乌兰察布 011800；4. 新疆畜牧科学院草业研究所，乌鲁木齐 830000）

摘 要 microRNA（miRNA）是内源性、约 22 个核苷酸长、单链非编码 RNA，主要通过与信使 RNA 3'非翻译区（Untranslated region，UTR）中互补的种子序列（miRNA 5'端的第 2 到第 8 个核苷酸）进行碱基配对，在转录后调控基因表达。在昆虫中，miRNA 已被证明在昆虫发育过程中调节包括变态、卵子发生、行为和宿主-病原体相互作用等多种生理过程。近年来，重要农业昆虫中 miRNA 功能的研究引起了人们的广泛关注，本文在简要介绍 miRNA 生物合成与作用方式的基础上，重点介绍了近年来有关 miRNA 在昆虫翅发育和生殖中的研究进展，以期为更全面地了解昆虫 miRNA，促进其在害虫防治中的应用提供参考。

关键词 microRNA；转录后调节；翅发育；生殖；昆虫

Progress in research on the role of microRNA in insect wing development and reproduction

GE Shuang-Shuang[1,2**] DONG Rui-Wen[3] ZHAO Jie[2] LIU Mei[2] WU Yi-Dan[1,2]
LIU Meng[4] YUN Jing[4] LIN Ke-Jian[2***] GAO Shu-Jing[2***]

(1. Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China; 2. Key Laboratory of Biohazard Monitoring and Green Prevention and Control for Artificial Grassland, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Grassland Research of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hohhot 010010, China; 3. Siziwang Grassland Station in Wulanchabu City, Wulanchabu 011800, China; 4. Institute of Prataculture, Xinjiang Academy of Animal Husbandry Sciences, Urumqi 830000, China)

Abstract microRNAs (miRNAs) are endogenous, single-stranded non-coding RNAs of about 22 nucleotides in length. They regulate gene expression post-transcriptionally by base pairing with complementary seed sequences (2nd to 8th nucleotides at the 5' end of miRNAs) in the 3' untranslated region (UTR) of mRNA. In insects, miRNAs have been shown to regulate a variety of physiological processes including metamorphosis, oogenesis, behavior, and host-pathogen interactions during development. In recent years, research on the function of miRNAs in important agricultural insects has attracted widespread attention. Based on a brief introduction of miRNA biosynthesis and their mechanism of action, this paper focuses on recent progress in research on the role of miRNAs in insect reproduction and wing development with the aim of improving the understanding of insect miRNAs and promoting their application in pest control.

Key words microRNA; post-transcriptional regulation; wing development; reproduction; insect

microRNA（miRNA）是一类内源性的长度约 22 个核苷酸的单链小分子非编码 RNA，在转录后调节基因表达（Bartel, 2009; Zhang *et al*., 2019b），miRNA 的发现为转录后调控基因表达提供了重要的生物学基础。首个被鉴定的 miRNA 是 lin-4，由 Lee 等（1993）在秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* 中发现，lin-4 与 lin-14 mRNA 的 3′非翻译区（3′UTR）进行不完

*资助项目 Supported project：国家重点研发计划课题“草原毛虫等重要虫害监测与防控技术研究”（2022YFD1401102）
**第一作者 First author，E-mail：ge154612@163.com
***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：linkejian@caas.cn；shujinggao688@163.com
收稿日期 Received：2025-07-31；接受日期 Accepted：2025-08-21

全互补碱基配对来调节 lin-14 基因的表达（Wightman *et al*., 1991）。2000 年，另一种小分子 RNA let-7 在秀丽隐杆线虫被报道（Reinhart *et al*., 2000）。自 lin-4 和 let-7 被发现以来，通过分子克隆和生物信息学的方法，越来越多的 miRNA 在多种生物体中被识别和验证。Lagos-Quintana 等（2001）首次在模式生物黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 中发现了昆虫 miRNA，miRNA 在不同物种间具有高度保守性，并在多种昆虫中广泛存在。近年来，随着高通量测序和基因编辑技术的快速发展，研究人员能够更精准地识别与解析昆虫 miRNA 及其靶基因功能。预计未来将有更多保守性及谱系特异性的 miRNA 被发掘，从而推动对昆虫生理和行为调控机制的深入理解。本文在简要描述 miRNA 生物合成与作用机制的基础上，重点综述了 miRNA 在昆虫生殖和翅发育过程中的调控功能与研究进展，以期为深入探索昆虫 miRNA 的生物学意义及其在害虫防治中的潜在应用提供参考。

1　miRNA 的生物合成与作用方式

miRNA 的生物合成是一个涉及多个步骤的精密过程，主要包括转录、细胞核内加工、核质转运以及在细胞质中的最终成熟（图 1）。首先，在细胞核内，miRNA 基因的转录由 RNA Ⅱ 聚合酶（Pol Ⅱ）介导，产生 miRNA 初级转录产物（Primary miRNA, pri-miRNA）（Lee *et al*., 2004）。随后，核糖核酸酶 III Drosha 与其辅因子 DGCR8 共同识别并切割 pri-miRNA 中的茎环结构，将其加工成约 70-100 nt 的前体 miRNA（Precursor miRNA, pre-miRNA）（Narry Kim, 2005; Carthew and Sontheimer, 2009）。接下来，Exportin-5 通过特异性识别 pre-miRNA 的 3′末端 2 个突出核苷酸的结构，将其从细胞核转运至细胞质（Yi *et al*., 2003; Narry Kim, 2004; Lund *et al*.,

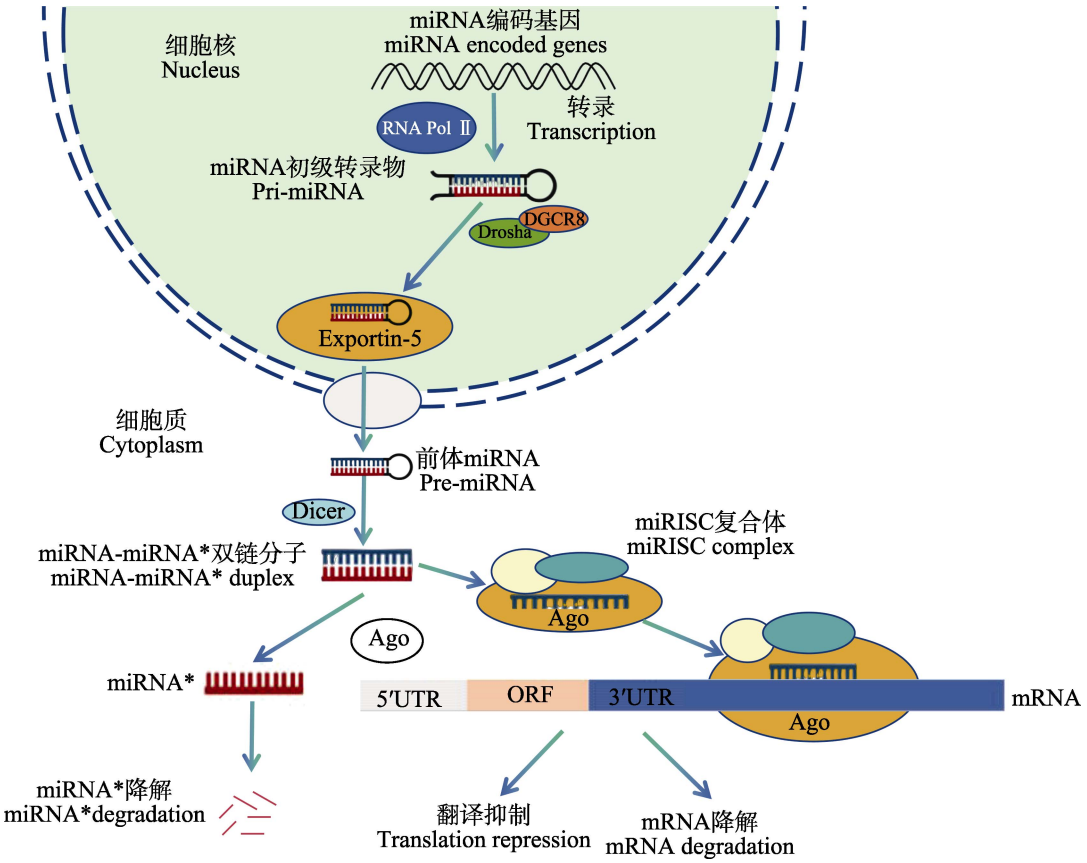

图 1　miRNA 的生物合成与作用方式

Fig. 1　miRNAs biosynthesis and mechanism of action

2004）。在细胞质中，pre-miRNA 被 Dicer 酶进一步切割，形成长约 22 nt 的 miRNA 双链体（Zamore *et al*., 2000; Grishok *et al*., 2001; Hutvágner *et al*., 2001）。该双链 miRNA 被 Argonaute（Ago）蛋白识别后解开双链，其中一条链（向导链，Guide strand）留在复合体中，形成成熟的 miRNA 诱导沉默复合体（miRNA-induced silencing complex, miRISC），通过碱基互补配对的原则与靶基因结合，调控基因表达，而另外一条 miRNA*（乘客链，Passenger stand）则被降解（Glazov *et al*., 2008; Okamura *et al*. 2008; Narry Kim *et al*., 2009）。

成熟的 miRISC 通过碱基互补配对原则识别靶 mRNA，其结合位点通常位于靶 mRNA 的 3'UTR（Cullen, 2004; Narry Kim, 2005）。此外，也有研究表明其结合位点可位于编码区（Coding sequence, CDS）或 5'非翻译区（Bartel, 2009; Rigoutsos, 2009）。根据 miRNA 与靶基因序列的互补程度及其与 Argonaute 蛋白的结合程度，miRNA 主要通过两种机制发挥作用：当互补程度较高时，通常引起靶 mRNA 的切割和降解；而当互补程度较低时，则多导致翻译抑制（Zeng *et al*., 2002, 2003; Doench *et al*., 2003; Saxena *et al*., 2003）。

2 microRNA 的生物学功能

2.1 翅发育

2.1.1 miRNA 与 Notch 信号通路 miRNA 与 Notch 信号通路在昆虫翅发育过程中共同构成了重要的调控网络。Notch 通路作为进化上高度保守的信号途径，在调控细胞增殖与分化中发挥核心作用；而 miRNA 作为转录后的调控因子，通过靶向该通路中的关键基因，精细调控昆虫翅发育过程。

在黑腹果蝇 *D. melanogaster* 中，Notch 信号通路与翅细胞增殖和形态发生密切相关，并参与调节背腹边界形成的调控（Baonza and Garcia-Bellido, 2000）。Notch 信号通路通过抑制成虫盘中 bantam miRNA 以介导背腹边界形成，bantam 作为促进细胞增殖的因子，其活性被抑制后，导致其靶标肌动蛋白调节因子 Enabled 的蛋白水平上调，Enabled 蛋白水平升高与增殖速率降低共同促进了背腹亲和边界的维持，从而在翅模式形成中起到关键作用（Becam *et al*., 2011）。除 bantam miRNA 外，其他 miRNA 也参与 Notch 信号通路的调控。Aparicio 等（2015）的研究表明，黑腹果蝇中的 miR-7 通过调控细胞周期抑制因子 *dacapo* 的表达，影响 Notch 信号通路的活性，进而参与细胞生长与分裂周期的调控，miR-7 功能缺失会导致翅面积减小和细胞尺寸缩小。

值得注意的是，与 Notch 信号通路相关的 miRNA 调控机制在不同昆虫中可能具有保守性。在家蚕 *Bombyx mori* 中，miR-2 通过靶向 Notch 信号中的 *awd* 和 *fng* 基因参与翅发育调控。利用 Gal4/UAS 系统构建的 miR-2 过表达品系表现出成虫翅畸形，而通过 CRISPR/Cas9 技术敲除 *awd* 与 *fng* 基因后也观察到类似表型（Ling *et al*., 2015），进一步证实了该调控路径的功能重要性。miR-252-5p 在黑腹果蝇翅发育中扮演重要角色，其缺失会导致翅大小异常；而在幼虫翅原基中过表达 miR-252-5p 通过抑制 Notch 信号通路，干扰 Notch 受体在细胞内的运输过程，阻碍其再循到质膜环与自噬降解，最终引起翅结构缺陷。进一步研究发现，小 GTP 酶 Rab6 是 miR-252-5p 的直接靶标，参与内体运输途径的调控；共过表达 *Rab6* 可完全挽救 miR-252-5p 过表达所引起的翅形缺陷（Lim *et al*., 2023）。

2.1.2 miRNA 与 Wnt 和 Hippo 信号通路 除了 Notch 通路外，miRNA 还通过调控 Wnt 和 Hippo 信号通路在昆虫翅发育中发挥重要作用。在豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的翅型分化过程中，Wnt 信号通路扮演关键角色，而 miR-8 通过靶向该通路抑制其活性，抑制 miR-8 表达可显著提高有翅后代的比例（Kennell *et al*., 2008; Zhou *et al*., 2023）。另一方面，Hippo 信号通路作为调控器官大小和细胞凋亡的核心通路，同样受到 miRNA 的精密调控。山东农业大学赵云贺团队首次系统揭示了 miRNA 通过 Hippo 通路介导果

蝇翅发育的机制。过表达 miR-927 会抑制凋亡抑制蛋白 1（AP1）的表达促进细胞凋亡，导致翅面积显著减小，miR-927 直接靶向 Hippo 通路中的关键转录共激活因子 *Yki*，从而在翅发育和程序性细胞死亡中发挥重要作用（Yu *et al*., 2025）。在黑腹果蝇中，过表达 miR-7 可引起翅尺寸减小和翅脉模式异常，其两种成熟体形式——miR-7-5p 与 miR-7-3p，分别靶向 Hedgehog 通路中的 *ci* 基因和 Hippo 通路中的 *yki* 基因，协同抑制这两条在翅形态建成中起核心作用的信号通路。尤为重要的是，该调控机制在棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 中同样高度保守，进一步通过纳米载体星形聚阳离子（SPc）递送 miR-7 模拟物，成功诱导棉铃虫出现翅发育缺陷（Li *et al*., 2025a），为害虫防治提供了新的思路。

2.1.3　miRNA 与类胰岛素信号通路　类胰岛素信号通路（Insulin/like signaling pathway, IIS）作为进化上保守的营养感知途径，在昆虫的生长发育过程中发挥关键调控作用，尤其对翅发育与翅型分化具有重要调控功能。近年研究表明，多种 miRNA 通过靶向 IIS 通路中的核心组分，参与这一复杂生物学过程的精细调控（Taniguchi *et al*., 2006; Grantham *et al*., 2020）。在黑腹果蝇中，miR-263b 被证实负向调控翅大小，其过表达可导致翅面积减小与细胞数量下降，并抑制 S2 细胞增殖、促进细胞凋亡。*Akt* 作为 IIS 通路的关键因子，是 miR-263b-5p 的直接作用靶标；共表达 *Akt* 可有效回补 miR-263b 引起的翅发育缺陷，证实该 miRNA 通过抑制 *Akt* 介导的 IIS 信号通路从而调控翅生长过程（Kim *et al*., 2024）。在农业害虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 中，翅型分化受到两种胰岛素受体（InR1 与 InR2）的拮抗调控，二者通过调节叉头转录因子 Foxo 的活性共同决定长翅型与短翅型个体的发育。其中，*NlInR1* 通过激活 PI3K-Akt 通路促进长翅型发育，而 *NlInR2* 则负向调控该过程以诱导短翅型形成（Xu and Zhang, 2017）。进一步研究发现，在短翅型个体中 miR-34 显著富集，并通过靶向 *InR1* 的 3'UTR 区域并抑制其表达。功能实验证实，过表达 miR-34 可诱导长翅型向短翅型转变，而敲低该 miRNA 则促进短翅产生长翅。外源施用蜕皮激素（20-Hydroxyecdysone, 20E）会下调 miR-34 表达但不改变翅型，而施用保幼激素（Juvenile hormone, JH）则可上调 miR-34 表达并诱导更多短翅型个体，miRNA、胰岛素通路和昆虫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）。

另一项研究揭示了 Hox 基因 *Ultrabithorax*（*Ubx*）在褐飞虱前翅中表达，且其表达水平在长翅型和短翅型个体间存在差异，miR-9a 通过抑制 *Ubx* 的表达参与翅型调控。在不良营养条件下，褐飞虱若虫中 *InR1*/*InR2* 表达比例发生变化，引起 miR-9a 上调并抑制 *Ubx* 的转录，最终导致长翅型比例增加，体现了环境因素通过基因表达调控影响表型形成的多层次调控机制（Li *et al*., 2021）。类似调控机制在其他昆虫中同样存在，在柑桔蚜 *Aphis citricidus* 中，miR-9b 在拥挤环境下表达下降，使其靶基因 *ABCG4*（一种 ATP 结合盒转运蛋白）表达上升，进而激活 IIS 通路并诱导有翅型后代产生；而过表达 miR-9b 则导致翅发育异常和有翅比例下降。该调控级联在豌豆蚜中也得到验证，表明其在不同蚜虫中具有保守性（Shang *et al*., 2020）。此外，最新研究进一步拓展了 miRNA-IIS 通路调控网络，褐飞虱中 miR-7-5p 可通过靶向 IIS-FoxO 通路中的关键介质 *Nlmad1*，抑制其转录与蛋白表达，进而导致翅尺寸减小（Tian *et al*., 2025）。不仅揭示了 miRNA 通过 IIS 通路调控昆虫翅发育一种新机制，也为理解昆虫表型可塑性的精密调控提供了新见解。

2.1.4　miRNA 与激素相互作用　miRNA 与激素信号的相互作用在昆虫翅发育及翅型分化过程中扮演着至关重要的调控角色。除遗传程序的精密控制外，蜕皮激素和保幼激素等内源激素通过 miRNA 介导的转录后调控机制，共同参与翅形态建成的时空协调（Zhang *et al*., 2019a）。在白背飞虱 *Sogatella furcifera* 中，miR-8-3p 和 miR-2a-3p 分别靶向几丁质合成通路中的关键酶基因——可溶性海藻糖酶基因（*Tre1*）和磷酸乙

酰葡糖胺变位酶基因（*PAGM*），参与蜕皮过程的调控。功能实验表明，过表达这两种 miRNA 可显著抑制靶基因表达，降低几丁质含量，并导致蜕皮异常和死亡率上升，外源 20E 处理能够下调 miR-8-3p 和 miR-2a-3p 的表达，同时促进其靶基因的转录，表明蜕皮激素通过抑制 miRNA 的表达以促进几丁质合成（Ren *et al*., 2024）。在家蚕中，miR-34 靶向蜕皮激素信号级联中的关键转录因子 *E74* 及角质层蛋白基因 *CPG4*，参与调控翅形态发生。过表达 miR-34 会导致家蚕体型变小、翅畸形及翅脉异常，而外源蜕皮激素处理可有效抑制 miR-34 的表达，二者之间存在负反馈调节机制（Liu *et al*., 2020）。这一发现为理解 miRNA 在协调激素信号与翅发育过程中的作用提供了重要证据。通过对褐飞虱不同龄期的小 RNA 测序分析显示，翅型分化涉及包括胰岛素信号、MAPK、mTOR、FoxO 及甲状腺激素信号在内的多条通路。30 和 45 个显著差异的 miRNA 分别靶向胰岛素信号通路和昆虫激素生物合成相关基因，提示 miRNA 可能通过系统调控激素合成与信号转导，共同决定翅型（Xu *et al*., 2020）（表 1）。

表 1　昆虫翅发育相关 miRNA 及其靶基因

Table 1　Wing development related miRNAs and their target genes in insects

miRNAs	靶基因 Target genes	功能 Functions	靶物种 Species	参考文献 References
Bantam	*Enabled*	维持成虫盘中背腹极性 Maintaining dorsal-ventral polarity in discs	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Becam *et al*., 2011
miR-7	*Dacapo*	控制细胞生长和细胞周期 Controling cell growth and cycle	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Aparicio *et al*., 2015
miR-2	*Awd fng*	成虫翅畸形 Wing deformity of adult	家蚕 *Bombyx mori*	Ling *et al*., 2015
miR-252-5p	*Rab 6*	成虫翅畸形 Wing deformity of adult	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Lim *et al*., 2023
miR-263b	*Akt*	影响翅大小 Affecting wing size	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Kim *et al*., 2024
miR-34	*NlInR1*	影响翅多型性 Affecting insect wing polymorphism	褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	Ye *et al*., 2019
miR-9a	*NlUbx*	影响昆虫翅多型性 Affecting insect wing polymorphism	褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	Li *et al*., 2021
miR-9b	*ABCG4*	影响后代有翅比例 Affecting the proportion of winged offspring	柑桔蚜 *Aphis citricidus*	Shang *et al*., 2020
miR-7-5p	*Nlmad1*	影响翅大小 Affecting wing size	褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	Tian *et al*., 2025
miR-8	Wnt pathway	影响翅多型性 Affecting insect wing polymorphism	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	Kennell *et al*., 2008
miR-927	*yki*	影响翅大小 Affecting wing size	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Yu *et al*., 2025
miR-7-5p miR-7-3p	*Ci* *yki*	影响翅大小 Affecting wing size	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Li *et al*., 2025a
miR-8-3p miR-2a-3p	*Tre1* *PAGM*	成虫翅畸形 Wing deformity of adult	白背飞虱 *Sogatella furcifera*	Ren *et al*., 2024
miR-34	*BmE74* *CPG 4*	影响翅大小 Affecting wing size	家蚕 *Bombyx mori*	Liu *et al*., 2020

昆虫翅发育是一个由多条信号通路和miRNA 共同构成的精密调控系统，其中 miRNA 作为关键的中介分子，整合遗传、营养、环境及激素信号，通过靶向不同通路中的核心元件，实现对翅形态建成和表型可塑性的多维精细调控。这些研究不仅深化了对昆虫发育生物学机制的理解，也为农业害虫的绿色防控提供了潜在靶标和 RNA 干扰策略的理论基础。

2.2　生殖发育

2.2.1　miRNA 生成相关酶和蛋白质在昆虫生殖发育中的作用　在昆虫中，miRNA 生物合成途径中的的核心基因在调控蜕皮、发育、生殖及免疫等关键生理过程中发挥着重要作用。其中，Argonaute 1（Ago1）和 Dicer 1（Dcr1）作为该通路中的核心组分，分别负责介导基因沉默与前体 miRNA 的剪切（Azzam *et al*., 2012）。研究表明，这些基因的功能丧失对昆虫的正常生长发育与繁殖产生显著影响。

在黑腹果蝇中，利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *Dicer1* 基因会导致其 3 龄幼虫发育停滞并最终死亡（Chen *et al*., 2023）。类似地，在烟粉虱 *Bemisia tabaci* 中，*Ago1* 与 *Dcr1* 在不同组织和发育阶段呈现出显著差异表达。通过 RNAi 技术沉默这两个基因后，包括 let-7 和 miR-184 在内的多个 miRNA 表达水平显著下降，同时伴随着生育力、繁殖力及存活率明显降低（Bidari *et al*., 2022）。此外，在玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 中，同时敲低 *drosha*、*dicer-1*、*dicer-2*、*pasha* 等 8 个 miRNA 通路核心基因，不仅引起 miRNA 表达谱显著变化，还导致化蛹率、羽化率和繁殖适应性大幅下降（Davis-Vogel *et al*., 2018）。在生殖调控方面，沉默烟草甲 *Lasioderma serricorne* 中的 *Dicer1*、*Ago1* 及 *Pasha* 基因会严重干扰卵巢发育与卵母细胞成熟，导致受精率显著下降，这些基因的功能缺失会损害卵泡上皮结构，延缓卵黄沉积与卵母细胞发育。高通量测序结果表明，包括 let-7、miR-8-3p、miR-8-5p 和 miR-9c-5p 等多个 miRNA 表达水平显著下调（Yan *et al*., 2024）。在褐飞虱中，*Ago1*、*Dicer1* 和 *Drosha* 在雌虫的卵巢和脂肪体中表现出高水平的时空特异性表达。通过 RNAi（RNA interference，RNAi）抑制这些基因的表达严重影响卵母细胞成熟，导致生殖能力下降，并引起 miR-34-5p、miR-275-3p 及 miR-2a-3p 等多个 miRNA 表达水平发生显著变化（Wang *et al*., 2023）。

这些研究共同表明，miRNA 生物合成中的核心基因（如 *Ago1*、*Dicer1* 等）在昆虫的生殖和发育过程中扮演着至关重要的角色。它们不仅调控 miRNA 的表达水平，也直接影响卵巢发育、卵母细胞成熟及整体繁殖适应性。这些发现为深入理解昆虫 miRNA 调控网络的生物学功能提供了重要依据，也为探索以 miRNA 通路为靶标的新型害虫防控策略奠定了理论基础。

2.2.2　miRNA 调控生殖发育　miRNA 在昆虫生殖调控中发挥着多层面、跨物种的关键作用，其调控机制在多种昆虫中均表现出高度的功能保守性。除经典模式生物如果蝇外，在东亚飞蝗 *Locusta migratoria*、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 及橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 等农业与卫生害虫中，miRNA 通过精确调控生殖相关基因的表达，参与卵巢发育、卵子发生和性别决定等关键生理过程。

在昆虫的生殖调控中，*Kr-h1* 与 JH 密切相关，JH 通过调控 *Kr-h1* 的表达，参与调节卵巢发育和卵母细胞成熟等生理过程。基于高通量 miRNA 测序和定量分析，在东亚飞蝗中鉴定出参与 JH 信号通路相关的 miRNA，其中 let-7 和 miR-278 的表达受到 JH 的调控并靶向 *Kr-h1*。研究表明，在卵黄发生前期和卵黄发生期，随着 JH 水平的升高，let-7 和 miR-278 的表达逐渐下降，从而解除对 *Kr-h1* 的抑制，促进卵子的发生（Song *et al*., 2018）。在营养代谢与生殖协调方面，在埃及伊蚊中，miR-277 通过靶向胰岛素样肽 *ilp7* 和 *ilp8*，参与血餐后脂质代谢与卵巢发育的协同调控。功能实验证实，敲除 miR-277 或其靶基因 *ilp7*/*ilp8*，均导致脂质储存障碍和卵巢发育受阻，而注射 miR-277 模拟物可部分回补这些缺陷（Ling *et al*., 2017）。在性别决定方面，通

过对橘小实蝇早期胚胎的小 RNA 进行深度测序，发现一个常染色体来源的 miR-1-3p 可直接靶向雌性性别决定关键基因 *Bdtra*。利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 miR-1-3p，可促进 *Bdtra* 和 *Bddsx* 雌性特异性剪接变体的表达，并诱导 XY 个体发生性别逆转，发育为表型雌性（Peng *et al*., 2020），这一发现为理解昆虫性别决定机制的多样性提供了新的视角。在橘小实蝇性成熟过程中，卵巢和脂肪体分别有 98 和 74 个 miRNA 存在差异表达，miR-311-3p 在卵巢中富集且在性成熟进程表达下调。其通过靶向 *Endophilin B1* 调控卵巢发育，注射 agomir miR-311-3p，导致卵巢发育停滞、产卵量和后代存活率显著下降（Zhang *et al*., 2023）。最近的研究还发现，*Dicer1* 的敲除影响了小菜蛾 *Plutella xylostella* 黑化诱导激素相关肽受体 *ACPR* 的表达，在 *Dicer1* 突变体中，miR-8514-5p 通过结合 *ACPR*，负调控其表达，注射 miR-8514-5p 模拟物可抑制 *ACPR* 表达水平，导致产卵量下降和卵畸形（Pang *et al*., 2024）。

2.2.3 miRNA 与激素的相互作用 研究表明，miRNA 通过调控保幼激素（JH）和蜕皮激素（20E）等关键激素的合成与信号传导，在昆虫生长、变态和生殖等多个生理过程中发挥核心作用（Chawla and Sokol, 2012; Qu *et al*., 2017）。这两种激素在昆虫发育过程中呈现动态平衡：高水平 JH 可维持幼虫状态，抑制变态进程；而低水平 JH 则促进 20E 通路激活以启动蜕皮与变态过程。值得注意的是，JH 与 20E 不仅作为 miRNA 的调控对象，亦可反向调节 miRNA 的表达，形成激素与 miRNA 之间的反馈调控环路，实现对昆虫生理状态的精细调控。

2.2.3.1 miRNA 与 JH 通路的相互作用 以完全变态昆虫黑腹果蝇为例，miR-927 受 JH 及其受体 Met/Gce 抑制，其过表达可显著降低 *Kr-h1* 表达水平，导致产卵量下降、蛹期延长和蛹体积缩小，而 *Kr-h1* 过表达可部分回补这些缺陷，表明 miR-927 与 JH 信号通路形成正向调控回路（He *et al*., 2020）。在不完全变态昆虫东亚飞蝗中，JH 通过抑制 let-7 与 miR-278 的表达，解除其对 *Kr-h1* 的抑制作用，从而促进卵黄发生。功能实验显示，注射 let-7 和 miR-278 agomir 导致卵黄蛋白前体显著减少，卵巢发育受阻以及卵母细胞成熟的障碍（Song *et al*., 2018）。类似地，JH 通过抑制飞蝗体内 miR-2/13/71 的表达，解除其对 *Notch* 的转录抑制，进而促进卵母细胞成熟和卵巢的正常发育。值得注意的是，随着成虫羽化后 JH 水平的上升，miR-2/13/71 的表达显著下降；而外源注射 miR-2/13/71 agomir 则会导致卵黄蛋白原转录本减少和卵巢生长停滞（Song *et al*., 2019）。在飞蝗不同组织的转录组分析中发现，与 JH 合成相关的 12 个基因在飞蝗的咽侧体呈现出较高的表达水平，双荧光素酶实验表明，17 个 miRNA 与 10 个 JH 合成基因（JH synthesis genes, JHSGs）结合并下调其表达，这些 miRNA 在卵黄生成阶段表达水平较低，与靶向 JHSGs 的表达水平相反，选择 miR-971-3p、miR-31a、miR-9-5p 等 6 种 miRNA 进行功能研究，agomir 的共同应用导致靶向 JHSG 表达水平显着降低，并伴随着卵黄原蛋白表达显著降低以及卵巢发育受阻（Li *et al*., 2025b）。

除直接调控外，miRNA 还参与激素信号的交叉调控网络。埃及伊蚊中特异性 miR-1890 靶向调控 JH 调节的丝氨酸蛋白酶基因 *JHA15*，其表达则受 20E 信号诱导。*JHA15* 血餐后急剧下降，而 miR-1890 在血餐后 24 h 达峰值。抑制 miR-1890 会导致血液消化障碍、卵巢发育受损和产卵量下降，而在含有 20E 和氨基酸的体外培养体系中显著上升（Lucas *et al*., 2015）。在生殖滞育调控方面，沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica* 成虫发育过程中，let-7-5p 与 *Kr-h1* 的表达呈现相反的变化趋势。在滞育前雌成虫中注射 let-7-5p agomir 可显著抑制 *Kr-h1* 表达，进而调控下游 *VgR*、*Vg1* 等多个生殖相关基因，促进脂质积累、抑制卵巢发育，最终诱导滞育发生，其表型与敲低 *Kr-h1* 的结果一致。此外，JH 受体激动剂甲氧戊二烯可逆转因 let-7-5p 过表达所引起的卵巢发育缺陷（Duan *et al*., 2022）。

2.2.3.2 miRNA 与 20E 通路的相互作用 在家蚕中，保守的 miR-14 通过靶向蜕皮激素受体 *E75* 和蜕皮激素受体亚型 *BECR-B*，负调控 20E 信号

通路。通过 GAL4/UAS 系统过表达 miR-14 会导致幼虫发育延迟、体型缩小及蜕皮激素滴度下降；而利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 miR-14 则会导致早熟和蜕皮激素滴度升高(Liu *et al*., 2018)。在黑腹果蝇中，在卵巢中富集的 miR-318，通过 20E 信号通路与 *Tramtrack 69* 相互作用，共同调控滤泡上皮分化过程中的内循环到绒毛膜基因扩增的转变，miR-318 功能缺失会导致卵壳变薄、脆弱，严重影响生殖能力（Ge *et al*., 2015）。在东方实蝇 *Bactrocera dorsalis* 中，let-7 被证实直接靶向蜕皮激素受体 *E75*，进而参与调控幼虫向蛹期的发育转变。通过注射 let-7 agomir 到 3 龄幼虫中，可显著下调 *E75* 的表达水平，导致蛹化异常和羽化障碍；而外源 20E 处理可上调 let-7 表达，表明 let-7 的表达受到 20E 的正向调控（Peng *et al*., 2019）。埃及伊蚊的深入研究揭示了 20E 信号对 miRNA 表达的动态调控机制，miR-275 和 miR-305 分别直接靶向谷氨酸半醛脱氢酶基因 *GSD* 和 *AAEL009899*，以调控卵子发育，20E 信号通过其受体 *EcR* 及共调节因子（SMRTER 和 Taiman）动态调控 miR-275 和 miR-305 的表达。在血餐前，20E 滴度较低时，*EcR* 直接抑制成簇分布的 miR-275 和 miR-305 的表达；而在血餐后 20E 水平升高时，则激活它们的表达（He *et al*., 2021）。通过对短翅型雌虫褐飞虱羽化后不同时间点（1、3 和 5 d）进行高通量测序，鉴定出大量保守与新 miRNA，鉴定出 43 个 miRNA 在不同羽化后时间点差异表达。GO 与 KEGG 分析表明这些 miRNA 的靶基因富集于卵母细胞发生、脂质代谢及激素信号等通路；进一步筛选 4 种高丰度的 miR-9a-5p、miR-34-5p、miR-275-3p、miR-317-3p 的 miRNA，证实了 miR-34-5p 可抑制卵黄蛋白 *Vg* 表达并降低繁殖力，其预测靶点包括激素受体 4（*HR4*）、半胱天冬酶 1（*Cp-1*）和精子发生相关蛋白 20（*SPATA20*）基因，提示其可能通过 20E 信号通路、细胞凋亡和性腺发育等途径调控生殖发育（Wang *et al*., 2022）（表 2）。

表 2　昆虫生殖发育相关 miRNA 及其靶基因

Table 2　Reproduction development related miRNAs and their target genes in insects

miRNAs	靶基因 Target genes	功能 Functions	靶物种 Species	参考文献 References
let-7 miR-278	*Kr-h1*	阻碍卵母细胞成熟和卵巢发育 Blocking oocyte maturation and ovarian development	东亚飞蝗 *Locusta migratoria*	Song *et al*., 2018
miR-277	*ILP7*, *ILP8*	影响脂质储存和卵巢发育 Affecting lipid storage and ovarian development	埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	Ling *et al*., 2017
miR-1-3p	*Bdtra*	影响性别分化 Affecting sex differentiation	橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	Peng *et al*., 2020
miR-311-3p	*Endophilin B1*	阻碍卵巢发育 Blocking ovarian development	橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	Zhang *et al*., 2023
miR-8514-5p	*ACPR*	影响产卵量和卵畸形 Affecting egg production and egg deformity	小菜蛾 *Plutella xylostella*	Pang *et al*., 2024
miR-927	*Kr-h1*	缩短寿命 Shortening lifespan	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	He *et al*., 2020
miR-2/13/71	*Notch*	阻碍卵母细胞成熟和卵巢发育 Blocking oocyte maturation and ovarian development	东亚飞蝗 *Locusta migratoria*	Song *et al*., 2019
miR-1890	*JHA15*	影响卵巢发育 Affecting ovarian development	埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	Lucas *et al*., 2015
let-7-5p	*Kr-h1*	调控生殖滞育 Regulating reproductive diapause	沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica*	Duan *et al*., 2022

续表 2 (Table 2 continued)

miRNAs	靶基因 Target genes	功能 Functions	靶物种 Species	参考文献 References
miR-14	*ECR-B*, *E75*	参与 20E 信号通路，影响昆虫蜕皮 Participating in the 20E signaling pathway, affecting insect molting	家蚕 *Bombyx mori*	Liu *et al*., 2018
miR-318	*Tramtrack 69*	影响卵的质量 Affecting the quality of eggs	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	Ge *et al*., 2015
let-7	*E75*	参与 20E 信号通路，影响昆虫蜕皮 Participating in the 20E signaling pathway, affecting insect molting	东方实蝇 *Bactrocera dorsalis*	Peng *et al*., 2019
miR-275 miR-305	*GSD* *AAEL009899*	影响卵巢发育以及生殖 Affecting ovarian development and reproduction	埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	He *et al*., 2021

这些研究结果表明，miRNA 与 JH、20E 等激素信号通路之间存在广泛而复杂的调控网络，这种多层次、双向的调控机制，在昆虫发育、变态、繁殖和滞育等生命过程中发挥关键作用。深入理解这些互作机制不仅深化了对昆虫生理调控的认识，也为开发基于 miRNA 的害虫种群调控防控策略提供了新的理论依据和技术途径。

3 小结与展望

miRNA 作为重要的转录后调控因子，通过与靶 mRNA 结合影响基因表达，从而在众多生物过程中发挥关键作用。本文对昆虫 miRNA 的发现、生物发生机制及调控功能进行综述，以期为更全面地了解昆虫 miRNA，促进其在害虫防治中的应用提供参考。miRNA 与其靶基因之间并非是一一对应的关系，这种复杂的调控模式表现为多个 miRNA 可协同调控同一靶基因，共同影响特定表型；同时，也可以通过单个 miRNA 对多个相关靶基因的表达进行调控（Borchert *et al*., 2006）。这种复杂的调控机制确保了昆虫生命过程中基因表达的精确性和稳定性。

尽管昆虫 miRNA 研究已取得显著进展，仍存在诸多科学问题亟待解决。首先，尽管大量的 miRNA 已在昆虫中被鉴定，但只有少数 miRNA-靶基因的相互作用得到了实验验证。其次，现有的多种生物信息学数据库和预测算法虽能提供大量 miRNA-靶标相互作用信息，但仍存在较高的假阳性，即一些 miRNA-靶基因的预测关系未必在实际中成立，加大了从预测到验证的转化难度，而 miRNA 调控网络本身的复杂性也增加了功能解析的难度。在研究体系方面，目前在模式昆虫如黑腹果蝇、家蝇和蚊子的 miRNA 研究已取得较大进展，但在其他昆虫物种中的 miRNA 研究仍较为薄弱，特别是在非模式昆虫中，缺乏足够的基因组学数据和功能验证手段，使得相关研究进展缓慢。

值得关注的是，随着新一代测序技术、生物信息学工具和基因编辑技术的快速发展，昆虫 miRNA 研究正迎来新的机遇。高通量测序技术的大规模应用使得各类昆虫中鉴定出的 miRNA 数量快速增长，而基因操作技术（如 CRISPR/Cas9 系统）的完善为功能验证提供了有力支持。这些技术进步将极大地促进非模式昆虫中 miRNA 的功能解析，帮助我们更全面地揭示 miRNA 在昆虫生命过程中的调控网络。

在害虫防治领域，miRNA 为害虫防治提供了新的思路。基于其靶向调控特性，可通过 RNA 干扰或抗 miRNA 寡核苷酸等技术，特异性干扰害虫生长发育、繁殖或环境适应性的关键 miRNA，实现对害虫种群的有效控制，同时避免了传统化学农药引起的的环境污染和抗药性问题。未来研究应着力发掘害虫特异性 miRNA 调控通路，加强功能验证，推动 miRNA 研究从理论探索向绿色防控实践转化，为害虫综合治理提供新的技术支撑。

参考文献 (References)

Aparicio R, Simoes Da Silva CJ, Busturia A, 2015. microRNA miR-7 contributes to the control of *Drosophila* wing growth. *Developmental Dynamics*, 244(1): 21–30.

Azzam G, Smibert P, Lai EC, Liu JL, 2012. *Drosophila* Argonaute 1 and its miRNA biogenesis partners are required for oocyte formation and germline cell division. *Developmental Biology*, 365(2): 384–394.

Baonza A, Garcia-Bellido A, 2000. *Notch* signaling directly controls cell proliferation in the *Drosophila* wing disc. *Proceedings of the National Academy of Science*s, 97(6): 2609–2614.

Bartel DP, 2009. microRNAs: Target recognition and regulatory functions. *Cell*, 136(2): 215–233.

Becam I, Rafel N, Hong X, Cohen SM, Milán M, 2011. Notch-mediated repression of bantam miRNA contributes to boundary formation in the *Drosophila* wing. *Development*, 138(17): 3781–3789.

Bidari F, Fathipour Y, Asgari S, Mehrabadi M, 2022. Targeting the microRNA pathway core genes, *Dicer 1* and *Argonaute 1*, negatively affects the survival and fecundity of *Bemisia tabaci*. *Pest Management Science*, 78(10): 4234–4239.

Borchert GM, Lanier W, Davidson BL, 2006. RNA polymerase III transcribes human microRNAs. *Nature Structural & Molecular Biology*, 13(12): 1097–1101.

Carthew RW, Sontheimer EJ, 2009. Origins and mechanisms of miRNAs and siRNAs. *Cell*, 136(4): 642–655.

Chawla G, Sokol NS, 2012. Hormonal activation of let-7-C microRNAs via *EcR* is required for adult *Drosophila melanogaster* morphology and function. *Development*, 139(10): 1788–1797.

Chen DB, Yang X, Yang DH, Liu YJ, Wang YH, Luo XY, Tang LM, Yi MY, Huang YP, Liu YQ, Liu ZL, 2023. The RNase III enzyme Dicer1 is essential for larval development in *Bombyx mori*. *Insect Science*, 30(5): 1309–1324.

Cullen BR, 2004. Transcription and processing of human microRNA precursors. *Molecular Cell*, 16(6): 861–865.

Davis-Vogel C, Ortiz A, Procyk L, Robeson J, Kassa A, Wang YW, Huang E, Walker C, Sethi A, Nelson ME, Sashital DG, 2018. Knockdown of RNA interference pathway genes impacts the fitness of western corn rootworm. *Scientific Reports*, 8(1): 7858.

Doench JG, Petersen CP, Sharp PA, 2003. siRNAs can function as miRNAs. *Genes & Development*, 17(4): 438–442.

Duan TF, Gao SJ, Wang HC, Li L, Li YY, Tan Y, Pang BP, 2022. microRNA let-7-5p targets the juvenile hormone primary response gene *Krüppel homolog 1* and regulates reproductive diapause in *Galeruca daurica*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 142: 103727.

Ge WZ, Deng QN, Guo T, Hong X, Kugler JM, Yang XH, Cohen SM, 2015. Regulation of pattern formation and gene amplification during *Drosophila* oogenesis by the miR-318 microRNA. *Genetics*, 200(1): 255–265.

Glazov EA, Cottee PA, Barris WC, Moore RJ, Dalrymple BP, Tizard ML, 2008. A microRNA catalog of the developing chicken embryo identified by a deep sequencing approach. *Genome Research*, 18(6): 957–964.

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.

Grishok A, Pasquinelli AE, Conte D, Li N, Parrish S, Ha I, Baillie DL, Fire A, Ruvkun G, Mello CC, 2001. Genes and mechanisms related to RNA interference regulate expression of the small temporal RNAs that control *C. elegans* developmental timing. *Cell*, 106(1): 23–34.

He Q, Zhang Y, Dong W, 2020. microRNA miR-927 targets the juvenile hormone primary response gene *Krüppel homolog1* to control *Drosophila* developmental growth. *Insect Molecular Biology*, 29(6): 545–554.

He YZ, Aksoy E, Ding YK, Raikhel AS, 2021. Hormone-dependent activation and repression of microRNAs by the ecdysone receptor in the dengue vector mosquito *Aedes aegypti*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(26): e2102417118.

Hutvágner G, McLachlan J, Pasquinelli AE, Bálint É, Tuschl T, Zamore PD, 2001. A cellular function for the RNA-interference enzyme *Dicer* in the maturation of the let-7 small temporal RNA. *Science*, 293(5531): 834–838.

Kennell JA, Gerin I, MacDougald OA, Cadigan KM, 2008. The microRNA miR-8 is a conserved negative regulator of Wnt signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(40): 15417–15422.

Kim CJ, Jang D, Lim DH, 2024. *Drosophila* miR-263b-5p controls wing developmental growth by targeting *Akt*. *Animal Cells and Systems*, 29(1): 35–45.

Lagos-Quintana M, Rauhut R, Lendeckel W, Tuschl T, 2001. Identification of novel genes coding for small expressed RNAs. *Science*, 294(5543): 853–858.

Lee RC, Feinbaum RL, Ambros V, 1993. The *C. elegans* heterochronic gene lin-4 encodes small RNAs with antisense complementarity to lin-14. *Cell*, 75(5): 843–854.

Lee Y, Kim M, Han JJ, Yeom KH, Lee S, Baek SH, Kim VN, 2004. microRNA genes are transcribed by RNA polymerase II. *The EMBO Journal*, 23(20): 4051–4060.

Li MM, Yu X, Yao ZH, Gao XQ, Liu QX, Zhou ZZ, Zhao YH, 2025a. Targeting the Hh and Hippo pathways by miR-7 suppresses the development of insect wings. *Insect Science*, Doi: 10.1111/1744-7917.1349.

Li WW, Liu MZ, Zhuang ZT, Gao LL, Song JS, Zhou ST, 2025b. The miRNA-mRNA modules enhance juvenile hormone biosynthesis for insect vitellogenesis and egg production. *Insect Science*, 32(4): 1227–1240.

Li X, Zhao MH, Tian MM, Zhao J, Cai WL, Hua HX, 2021. An *InR/mir-9a/NlUbx* regulatory cascade regulates wing diphenism in brown planthoppers. *Insect Science*, 28(5): 1300–1313.

Lim DH, Choi MS, Jeon JW, Lee YS, 2023. microRNA miR-252-5p regulates the Notch signaling pathway by targeting *Rab6* in *Drosophila* wing development. *Insect Science*, 30(5): 1431–1444.

Ling L, Ge X, Li ZQ, Zeng BS, Xu J, Chen X, Shang P, James AA, Huang YP, Tan AJ, 2015. miR-2 family targets *awd* and *fng* to regulate wing morphogenesis in *Bombyx mori*. *RNA Biology*, 12(7): 742–748.

Ling L, Kokoza VA, Zhang CY, Aksoy E, Raikhel AS, 2017. microRNA-277 targets *insulin-like peptides 7* and *8* to control lipid metabolism and reproduction in *Aedes aegypti* mosquitoes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(38): E8017–E8024.

Liu ZL, Ling L, Xu J, Zeng BS, Huang YP, Shang P, Tan AJ, 2018. microRNA-14 regulates larval development time in *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 93: 57–65.

Liu ZL, Xu J, Ling L, Luo XY, Yang DH, Yang X, Zhang XQ, Huang YP, 2020. miR-34 regulates larval growth and wing morphogenesis by directly modulating ecdysone signalling and cuticle protein in *Bombyx mori*. *RNA Biology*, 17(9): 1342–1351.

Lucas KJ, Zhao B, Roy S, Gervaise AL, Raikhel AS, 2015. Mosquito-specific microRNA-1890 targets the juvenile hormone-regulated serine protease *JHA15* in the female mosquito gut. *RNA Biology*, 12(12): 1383–1390.

Lund E, Güttinger S, Calado A, Dahlberg JE, Kutay U, 2004. Nuclear export of microRNA precursors. *Science*, 303(5654): 95–98.

Narry Kim V, 2004. microRNA precursors in motion: Exportin-5 mediates their nuclear export. *Trends in Cell Biology*, 14(4): 156–159.

Narry Kim V, 2005. microRNA biogenesis: Coordinated cropping and dicing. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 6(5): 376–385.

Narry Kim V, Han JJ, Siomi MC, 2009. Biogenesis of small RNAs in animals. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 10(2): 126–139.

Okamura K, Phillips MD, Tyler DM, Duan H, Chou YT, Lai EC, 2008. The regulatory activity of microRNA* species has substantial influence on microRNA and 3' UTR evolution. *Nature Structural & Molecular Biology*, 15(4): 354–363.

Pang SB, Wang S, Asad M, Yu JJ, Lin GF, Chen JZ, Sun CY, Huang PR, Chang YP, Wei H, Yang G, 2024. microRNA-8514-5p regulates adipokinetic hormone/corazonin-related peptide receptor to affect development and reproduction of *Plutella xylostella*. *Pest Management Science*, 80(10): 5377–5387.

Peng W, Yu SN, Handler AM, Tu ZJ, Saccone G, Xi ZY, Zhang HY, 2020. miRNA-1-3p is an early embryonic male sex-determining factor in the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*. *Nature Communications*, 11(1): 932.

Peng W, Zheng WW, Tariq K, Yu SN, Zhang HY, 2019. microRNA *Let-7* targets the ecdysone signaling pathway *E75* gene to control larval-pupal development in *Bactrocera dorsalis*. *Insect science*, 26(2): 229–239.

Qu Z, Bendena WG, Nong WY, Siggens KW, Noriega FG, Kai ZP, Zang YY, Koon AC, Chan HYE, Chan TF, Chu KH, Lam HM, Akam M, Tobe SS, Hui JHL, 2017. microRNAs regulate the sesquiterpenoid hormonal pathway in *Drosophila* and other arthropods. *Proceedings of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 284(1869): 20171827.

Reinhart BJ, Slack FJ, Basson M, Pasquinelli AE, Bettinger JC, Rougvie AE, Horvitz HR, Ruvkun G, 2000. The 21-nucleotide *let-7* RNA regulates developmental timing in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 403(6772): 901–906.

Ren QQ, Long GY, Yang H, Zhou C, Yang XB, Yan Y, Yan X, 2024. Conserved microRNAs miR-8-3p and miR-2a-3 targeting chitin biosynthesis to regulate the molting process of *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Economic Entomology*, 117(4): 1675–1685.

Rigoutsos I, 2009. New tricks for animal microRNAS: Targeting of amino acid coding regions at conserved and nonconserved sites. *Cancer Research*, 69(8): 3245–3248.

Saxena S, Jónsson ZO, Dutta A, 2003. Small RNAs with imperfect match to endogenous mRNA repress translation: Implications for off-target activity of small inhibitory RNA in mammalian cells. *Journal of Biological Chemistry*, 278(45): 44312–44319.

Shang F, Niu JZ, Ding BY, Zhang W, Wei DD, Wei D, Jiang HB,

Wang JJ, 2020. The miR-9b microRNA mediates dimorphism and development of wing in aphids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(15): 8404–8409.

Song JS, Li WW, Zhao HH, Gao LL, Fan YN, Zhou ST, 2018. The microRNAs let-7 and miR-278 regulate insect metamorphosis and oogenesis by targeting the juvenile hormone early-response gene *Krüppel-homolog 1*. *Development*, 145(24): dev170670.

Song JS, Li WW, Zhao HH, Zhou ST, 2019. Clustered miR-2, miR-13a, miR-13b and miR-71 coordinately target *Notch* gene to regulate oogenesis of the migratory locust *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 106: 39–46.

Taniguchi CM, Emanuelli B, Ronald Kahn C, 2006. Critical nodes in signalling pathways: Insights into insulin action. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 7(2): 85–96.

Tian MM, Zhang YQ, Zhu XK, Wen D, Li YF, Qiao ZZ, Xu Z, Ma WH, Zhu ZH, Hua HX, 2025. microRNA miR-7-5p|-1|0| regulates wing development in brown planthoppers, *Nilaparvata lugens*. *Pest Management Science*, 81(10): 7012–7018.

Wang N, Chen M, Zhou Y, Zhou WW, Zhu ZR, 2023. The microRNA pathway core genes are indispensable for development and reproduction in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insect Molecular Biology*, 32(5): 528–543.

Wang N, Zhang C, Chen M, Shi ZY, Zhou Y, Shi XX, Zhou WW, Zhu ZR, 2022. Characterization of microRNAs associated with reproduction in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(14): 7808.

Wightman B, Bürglin TR, Gatto J, Arasu P, Ruvkun G, 1991. Negative regulatory sequences in the lin-14 3'-untranslated region are necessary to generate a temporal switch during *Caenorhabditis elegans* development. *Genes & Development*, 5(10): 1813–1824.

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 L, Zhang J, Zhan AR, Wang YQ, Ma XZ, Jie WC, Cao ZH, Omar MAA, He K, Li F, 2020. Identification and analysis of microRNAs associated with wing polyphenism in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(24): 9754.

Yan Y, Liu DQ, Li C, Yang WJ, Xu KK, 2024. Disruption of microRNA pathway core genes inhibits molting and reproduction of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne*. *Pest Management Science*, 80(9): 4543–4552.

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.

Yi R, Qin Y, Macara IG, Cullen BR, 2003. Exportin-5 mediates the nuclear export of pre-microRNAs and short hairpin RNAs. *Genes & Development*, 17(24): 3011–3016.

Yu X, Sun B, Gao XQ, Liu QX, Zhou ZZ, Zhao YH, 2025. miR-927 regulates insect wing development by targeting the Hippo pathway. *Insect Science*, 32(3): 767–778.

Zamore PD, Tuschl T, Sharp PA, Bartel DP, 2000. RNAi: Double-stranded RNA directs the ATP-dependent cleavage of mRNA at 21 to 23 nucleotide intervals. *Cell*, 101(1): 25–33.

Zeng Y, Wagner EJ, Cullen BR, 2002. Both natural and designed micro RNAs can inhibit the expression of cognate mRNAs when expressed in human cells. *Molecular Cell*, 9(6): 1327–1333.

Zeng Y, Yi R, Cullen BR, 2003. microRNAs and small interfering RNAs can inhibit mRNA expression by similar mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(17): 9779–9784.

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

Zhang Q, Dou W, Pan D, Chen EH, Niu JZ, Smagghe G, Wang JJ, 2019b. Genome-wide analysis of microRNAs in relation to pupariation in oriental fruit fly. *Frontiers in Physiology*, 10: 301.

Zhang R, Zhang SF, Li TR, Li HZ, Zhang HY, Zheng WW, 2023. RNA sequencing identifies an ovary-enriched microRNA, miR-311-3p, involved in ovarian development and fecundity by targeting *Endophilin B1* in *Bactrocera dorsalis*. *Pest Management Science*, 79(2): 688–700.

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