

盛李宏，性别：女，出生日期：1989年1月30日，现就职于复旦大学脑科学研究院，青年副研究员。2016年毕业于中国科学院大学获理学博士学位，2016年12月至2021年6月于美国宾夕法尼亚大学细胞与发育生物学系从事博士后研究工作。2021年6月入职复旦大学脑科学研究院，目前主要从事健康寿命可塑性研究。入选上海市人才揽蓄计划，主持国家自然科学基金3项和上海市白玉兰人才计划浦江项目，并参与科技创新2030“脑科学与类脑研究”重大项目1项。以第一作者或参与作者在Cell reports、Aging cell、Science Advance、Cell和Science等SCI期刊发表论文共13篇，总引用次数1192次。研究主要是以昆虫为模型（包括蚂蚁和果蝇），通过高通量测序结合生物信息学、分子生物学、遗传学和行为学等多学科知识探究健康寿命可塑性调控机制，主要关注于胶质细胞的功能和其对健康衰老和神经退行性疾病调控的分子机制。研究方向包括：胶质细胞与健康衰老；神经免疫细胞脂滴与基因转录；胶质细胞在神经退行性疾病中的作用机制等。

跳镰猛蚁(*Harpagnathos saltator*):解码社会行为与衰老可塑性的模型昆虫

盛李宏

(复旦大学脑科学研究院,脑功能与脑疾病全国重点实验室,上海, 200032)

[摘要] 跳镰猛蚁 (*Harpagnathos saltator*) 是一类具有高度社会行为可塑性的真社会性昆虫，展现出独特的品级可逆性表型。与传统社会性蚂蚁不同，其工蚁在失去蚁后压制时，可通过一系列行为、神经及生理重编程，转变为有性工蚁 (gamergate)，且该过程可逆。因此，跳镰猛蚁成为研究社会等级建立与维持、行为调控和寿命可塑性的重要模型。得益于组学与成像技术的革新，跳镰猛蚁研究近年来取得了突破性进展。在社会等级转换过程中，个体在行为、神经系统活动、内分泌水平及基因表达等多个层面均呈现出高度动态和可塑的变化，揭示了环境信号如何整合为稳定的表型重编程。在寿命调控方面，跳镰猛蚁展现了与“繁殖-寿命对立”假说相矛盾的现象：繁殖个体寿命显著延长。相关研究揭示了端粒维持、表观遗传重塑、蛋白质稳态调控以及胰岛素/IGF信号通路分叉等多重分子机制，为衰老与长寿研究提供了新视角。在社会化学通讯与神经感知层面，跳镰猛蚁嗅觉系统进化显著，尤其是气味受体 (OR) 基因家族的扩展，为其群体交互和等级维持提供了分子基础。神经肽与激素调控通路的研究也揭示了社会等级与行为状态之间的紧密联系。随着多种前沿工具的引入，如成簇规律间隔短回文重复序列/CRISPR相关蛋白9 (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats/Cas9, CRISPR/Cas9)、基于GFP、钙调蛋白和M13肽的遗传编码钙指示器成像 (Genetically Encoded Calcium Indicator based on GFP, Calmodulin, and M13 Peptide imaging, GCaMP imaging)、以及高通量测序的转座酶可及染色质检测 (Assay for Transposase Accessible Chromatin with high-throughput sequencing, ATAC-seq) 等，研究者能够在神经活动、基因调控与染色质可及性等多个层面进行更精确解析。这些工具的应用不仅推动了跳镰猛蚁社会行为和神经机制的深入研究，也为跨物种的比较提供了新手段。总体而言，跳镰猛蚁的研究框架涵盖社会行为、等级调控、寿命延长机制，以及基因表达与表观遗传重编程等多个方面。通过整合多组学与功能实验，研究者正逐步构建该物种社会可塑性与长寿机制的系统性图谱。这些成果不仅深化了对社会性昆虫行为和寿命调控的理解，也为人类抗衰老研究提供了潜在靶点和理论依据。

[关键词] 跳镰猛蚁；社会行为；衰老；可塑性；神经生物学

[中图分类号] **[文献标志码]** **[文章编号]** 1674-5817(XXXX)XX-0001-12



[基金项目] 国家自然科学基金面上项目“鞘神经胶质细胞脂质代谢重编程延缓衰老的机制研究”(32271018)、“胶质细胞昼夜节律性表达糖基转移酶Ugt35调控衰老的机制研究”(32471021)和上海市白玉兰人才计划浦江项目“鞘神经胶质细胞中脂滴-DNA互作调控衰老的机制研究”(24PJA021)。

[通信作者] 盛李宏(1989—)，女，博士，青年副研究员，研究方向是胶质细胞调控健康衰老的分子机制。E-mail: shenglianghong@fudan.edu.cn。ORCID: 0000-0001-8227-1856。

***Harpegnathos saltator*: A Model Insect for Elucidating the Plasticity of Social Behavior and Aging**

SHENG Lihong

(State Key Laboratory of Brain Function and Disorders, Institute of brain science, Fudan University, Shanghai 200032, China)

Correspondence to: SHENG Lihong (ORCID: 0000-0001-8227-1856), E-mail: shenglihong@fudan.edu.cn

[ABSTRACT] *Harpegnathos saltator* is a eusocial insect with highly plastic social behaviors, exhibiting a unique phenotype of caste reversibility. Unlike traditional social ants, its workers can undergo a series of behavioral, neural, and physiological reprogramming processes to transform into reproductively capable gamergates upon the loss of queen suppression, and this transition is reversible. This makes *H. saltator* has emerged as an important model for studying the mechanisms of caste establishment and maintenance, behavioral regulation, and lifespan plasticity. Thanks to advances in omics and imaging technologies, research on *H. saltator* has achieved groundbreaking progress in recent years. During social caste transition, individuals exhibit highly dynamic and plastic changes in behavioral performance, neural activity, endocrine status, and gene expression profiles, revealing how environmental signals are integrated into stable phenotypic reprogramming. In terms of lifespan extension, *H. saltator* displays a phenomenon that contradicts the traditional "reproduction-lifespan trade-off" hypothesis: reproductive individuals show significantly extended lifespans. Related studies have uncovered multiple molecular mechanisms, including telomere maintenance, epigenetic remodeling, proteostasis regulation, and bifurcation of the insulin/IGF signaling pathway, providing new perspectives on aging and longevity research. In the context of social chemical communication and neural perception, the olfactory system of *H. saltator* shows remarkable evolutionary features, particularly the expansion of the odorant receptor (OR) gene family, which underlies its complex group interactions and caste maintenance. Studies on neuropeptides and hormone regulatory pathways have also revealed close links between caste identity and behavioral states. With the introduction of advanced tools such as Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats/Cas9 (CRISPR/Cas9), genetically encoded calcium indicator imaging based on GFP, calmodulin, and M13 peptide (GCaMP imaging), and Assay for Transposase Accessible Chromatin with high-throughput sequencing (ATAC-seq), researchers have achieved more precise resolution of neural activity, gene regulation, and chromatin accessibility. These tools not only advance research into the social behaviors and neural mechanisms of *H. saltator* but also provide novel approaches for cross-species comparative studies. Overall, the research framework of *H. saltator* encompasses social behavior, caste regulation, lifespan extension mechanisms, as well as gene expression and epigenetic reprogramming. By integrating multi-omics and functional experimental approaches, researchers are progressively constructing a systematic map of social plasticity and longevity mechanisms in this species. These findings not only deepen our understanding of behavioral and lifespan regulation in social insects but also provide potential biological targets and theoretical insights for anti-aging humans.

[Key words] *Harpegnathos saltator*; Social Behavior; Aging; Plasticity; Neurobiology

蚂蚁是具有复杂社会组织结构和严格劳作分工的典型真社会性昆虫。与大多数真社会性蚂蚁不同，跳镰猛蚁 (*Harpegnathos saltator*) (又称印度跳蚁) 具有蚁后与工蚁低分化等原始特征，其工蚁保留完整的生殖潜能，是少数具备可逆性社会行为分工能力的膜翅目昆虫。当蚁后死亡或缺失时，部分工蚁能够通过

行为与生理的重编程，转化为具有繁殖能力并显著延长寿命的有性工蚁 (gamergate)，且这一转变过程是可逆的 (图1)。这种独特的品级可塑性使跳镰猛蚁成为研究社会行为分工与衰老调控机制的理想模型。本文将系统综述该物种在社会品级的建立与维持、品级转变过程中的分子调控机制，以及相关新兴研究工具和

实验技术方面的最新进展，旨在揭示社会行为与衰老调控之间潜在的交叉机制，并为深入理解生物体衰老

可塑性的多层次调控网络提供新的理论支持。

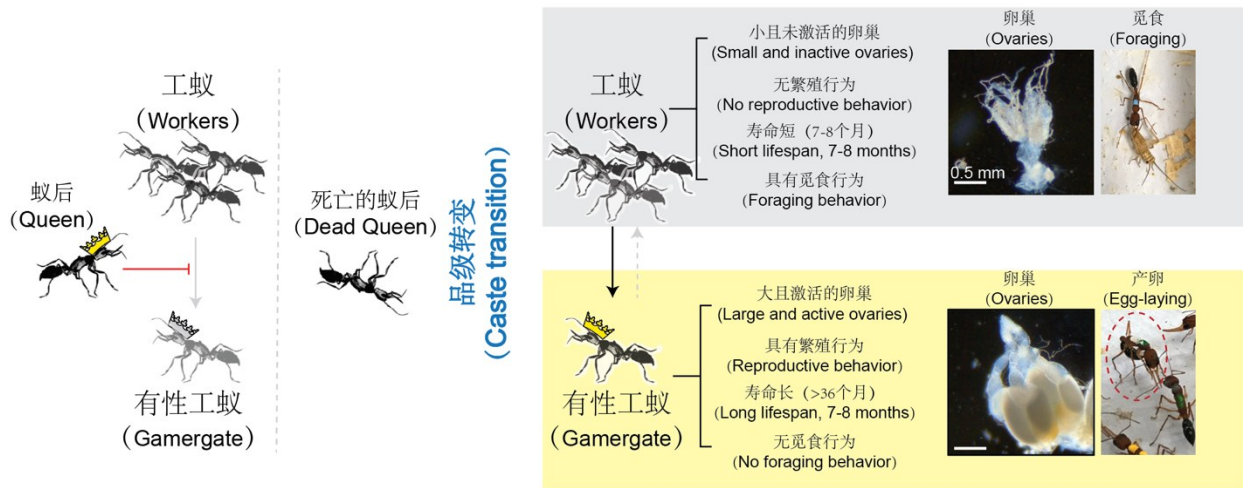


图1 跳镰猛蚁生理和行为的可塑性

Figure1 The physiological and behavior plasticity of *Harpegnathos saltator*

1 跳镰猛蚁社会品级的建立和维持

跳镰猛蚁具备独特的形态特征，如镰刀状大颚、发达的复眼、位于复眼间的触角着生点、明显的尾刺，以及卓越的跳跃能力。新羽化的年轻蚁后在生理和行为表型上与工蚁高度相似，主要通过翅基残留痕迹进行区分^[1]。跳镰猛蚁的工蚁和蚁后均具备交配能力（即均有储精囊），但蚁后的卵巢管更长，生殖能力更强。已有研究表明，蚁后品级在幼虫末期由保幼激素（juvenile hormone, JH）调控决定，若在三龄或四龄幼虫期施加JH类似物（JHA），可诱导其发育为蚁后^[2]。在寿命方面，蚁后可存活数年，而工蚁的中位寿命为206 d。年轻工蚁通常留在巢内活动，约50 d后开始外出觅食，至74 d其外出行为趋于稳定^[3]。相关研究发现，在跳镰猛蚁中，表皮碳氢化合物（cuticular hydrocarbons, CHCs）可作为一种生殖信号：产卵个体CHCs水平随卵巢活性增强而升高，同巢工蚁通过识别这种信号来调控社会性生殖分工^[4]。工蚁通过触角上的化学感受器（chemosensory sensilla）感知来自蚁后或有性工蚁释放的CHCs，以抑制自身的生殖潜能，进而维持稳定的社会等级结构^[5-6]。

除化学信号外，行为对抗也在社会品级的维持中起关键作用，主要表现为三类典型行为。（1）攻击优势行为（aggressive domination）：由有性工蚁对不育从

属工蚁发起，表现为跨骑压制、钳制对手前躯并剧烈摇晃。（2）跳抓行为（jump and hold）：由低级不育工蚁对正处于生殖转变阶段工蚁发起，类似社会监督行为。（3）触角鞭打与决斗（antennal whipping and dueling）：仅在蚁后衰老或死亡后发生，可分为两种情况：①有性工蚁之间或对下级工蚁发起；②从属工蚁间相互决斗。此类决斗通常无明确胜负，可能用于确认或重塑社会地位。

因此，尽管群体中所有个体均具备完整的生殖系统，实际的繁殖权利却仅集中于蚁后或少数有性工蚁。在最高等级个体的卵巢发育最为成熟，有助于使群体的生殖效益最大化，此时中低等级个体的卵巢则呈中度发育或明显受抑制状态。决斗行为可能通过一种反馈调节机制，将个体的社会地位与其卵巢的发育水平动态联结，从而在减少能量消耗与冲突风险时，维持群体的最优繁殖效率。

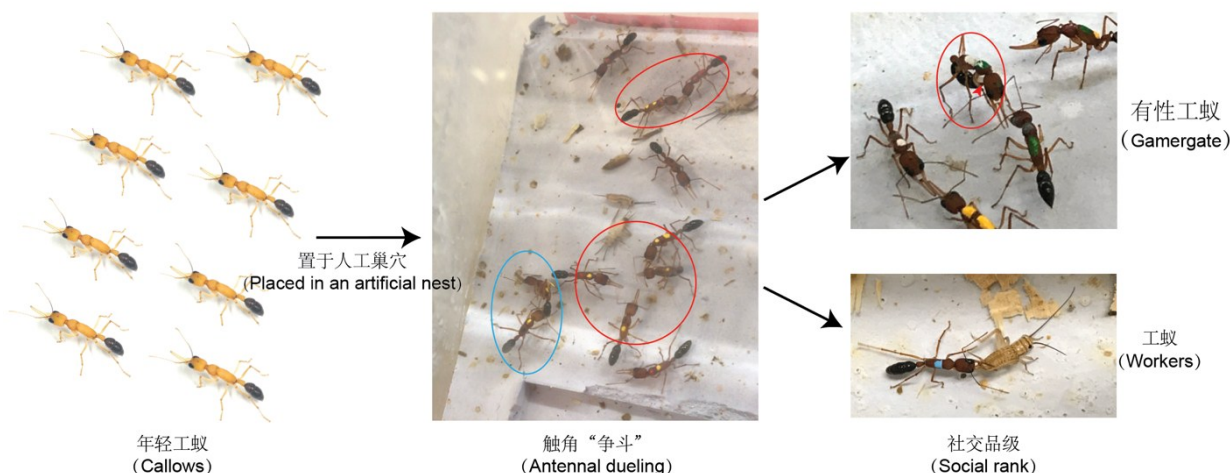
2 实验室条件下跳镰猛蚁社会品级转变研究模型的建立

为深入探索真社会性昆虫的社会行为与衰老可塑性，实验室条件下建立的跳镰猛蚁社会品级转变研究模型，提供了一个高度可控、有可重复性的实验模型^[7]。研究人员通常从健康且成熟的蚁群中挑选20~30只年龄相近的年轻工蚁（即callows），这类个体因其

浅黄色的表皮而便于与年长工蚁区分(图2A)。选定个体使用油性标记笔进行个体化染色,以便后续的识别与行为追踪。随后,这些标记工蚁将被安置于预先设计的人工巢穴中,巢穴由牙科石膏浇筑,内壁涂覆防爬材料(如Fluon),以及置于恒温恒湿、12 h光暗周期的环境。

在缺乏蚁后压制的情况下,工蚁通常会在3~7 d内爆发一系列触角决斗,这是社会品级转变的早期行为

特征(图2B)。持续参与此类决斗的一些个体约在第10天左右开始表现出产卵行为,并逐渐确立其有性工蚁(gamergate)身份(图2C)。有性工蚁的行为识别包括:频繁进行触角鞭打与决斗、开始产卵、独占蛹堆,以及明显减少外出活动。相比之下,未转化的工蚁则继续执行觅食、育幼、清洁等群体维持任务(图2D)。通过为期约三个月的行为和生理追踪,研究者可以清晰识别巢穴各个体所属的社会品级。



注: A, 年轻工蚁; B, 品级转变, 红色圈标记触角鞭打与决斗行为的个体, 蓝色圈标记“警戒”行为, 通常发生在当被单独饲养的有性工蚁被转移至宿主蚁群时; C, 产卵的有性工蚁(红色圈), 红色箭头标记白色的卵; D, 觅食的工蚁。

Note: A, Callows; B, caste transition, individuals marked with red circles are exhibiting antennal dueling behavior, and those marked with blue circles are performing "policing" behavior, which typically occurs when an isolated gamergate is reintroduced into the host colony; C, egg-laying gamergate (red circle), with the red arrow indicating white egg; D, foraging worker.

图2 实验室条件下跳镰猛蚁社会品级转变研究模型的建立

Figure 2 Establishment of a laboratory model for caste transition in *Harpegnathos saltator*

进一步地,该实验模型还支持“品级逆转”研究,即将已确立的有性工蚁再度诱导从而转变为无生殖能力的工蚁(revertants)。在实验过程中,研究人员首先将有性工蚁单独隔离于小型巢室中,在缺乏社会互动的环境下,其卵巢活性逐渐下降。随后,这些个体被重新引入至另一个健康稳定的蚁群中,接受群体中有性工蚁所发起的“警戒”(policing)行为干预,从而进一步抑制其生殖潜能并促使其行为向工蚁状态回归。逆转完成后,这些个体(revertants)会重新展现典型的工蚁行为特征,包括:恢复觅食行为、增强攻击反应、增加巢外活动等。研究表明,即便是年龄超过一年的成熟有性工蚁,在经历社会隔离和再整合后亦可成功实现品级逆转。该过程伴随着一系列可量化的生理(如生殖能力下降、脑容量缩小)、行为(觅食行为

增强)及分子层面(如vitellogenin (Vg)和elongase of very long fatty acid (Elov)表达量降低)的显著变化^[8]。

研究人员可借助该模型,在单细胞或组织水平上深入解析社会行为分工与衰老过程中的细胞与分子调控机制,尤其聚焦于神经肽(如Corazonin)、激素信号(如保幼激素JH、20-羟基蜕皮激素20E以及胰岛素/胰岛素样生长因子通路)及其相关转录因子(如*Kr-h1*)和表观遗传因子(如DNA甲基化)在社会品级转变中的功能作用。因此,实验室条件下构建的跳镰猛蚁社会品级转变模型,为揭示社会性昆虫中社会行为调控与衰老可塑性之间复杂交互关系提供了强有力的实验平台,具有重要的基础研究价值与进化生物学意义。

3 跳镰猛蚁品系转变的分子调控机制

自2010年首次完成跳镰猛蚁的基因组注释草图以来^[9], 科研人员在该物种的基因组与表观组研究方面取得了一系列重要进展。随着PacBio测序技术的引入, 跳镰猛蚁的基因组被升级至兆碱基(megabase)水平, 显著提升了序列的连续性, 并揭示了长链非编码RNA在脑组织中的表达变化^[10]。基于此, 2012年研究者对其全基因组进行了系统性筛查, 识别出57个编码Basic helix-loop-helices (bHLH) 转录因子的基因, 为进一步探索其在发育调控中的功能奠定了基础^[11]。同年, 跳镰猛蚁的全基因组甲基化图谱也得以绘制, 表明DNA甲基化在可变剪接、个体发育及社会品级决定中发挥重要作用^[12]。2021年, 全长转录组测序技术(Iso-Seq)的应用进一步提升了转录组注释的精度, 补充了超过4 000个基因的剪接异构体及3'非翻译区信息^[13]。上述高质量的基因组、转录组和表观组数据共同为解析跳镰猛蚁社会品级转变的分子基础提供了坚实支持, 对理解社会性昆虫的行为调控与衰老机制具有重要意义。

3.1 行为可塑性的调控机制

行为的可塑性是动物适应环境变化和维持群体稳定的关键机制。在跳镰猛蚁中, 个体可通过“触角敲打与决斗”行为实现社会品级间的转变, 这一品级转变不仅涉及行为层面的变化, 还伴随着一系列神经、激素与基因表达的重塑(图3)。转录组研究发现, 决斗开始后短短3 d内, 关键基因如信息素结合蛋白*Gp-9*样基因和卵黄蛋白原(*Vitellogenin, Vg*)便发生显著表达变化, 触发涉及大脑、脂肪体与卵巢的转录级联反应, 从而抑制觅食行为、促进卵巢发育和激素合成, 最终推动个体转变成具有繁殖能力的有性工蚁^[14]。

在跳镰猛蚁的社会品级转变过程中, 神经肽与激素信号发挥着关键调控作用, 协调个体的行为状态与生殖能力。研究发现, 有性工蚁体内多巴胺水平显著升高, 能够促进其生殖功能并抑制工蚁特有的任务行为, 表明多巴胺在社会行为调控与生殖调节之间起着桥梁作用^[19]。转录组分析进一步识别出多个与品级转变密切相关的神经调节因子, 其中Corazonin (Crz)在工蚁向有性工蚁转变过程中逐渐下降, 而高水平Crz则与狩猎行为相关^[14-15]。注射Crz可增强工蚁的攻击性与狩猎行为, 同时抑制原本应发生的品级转变, 并导致卵黄蛋白基因(*Vg*)表达下降与产卵减少; 反之,

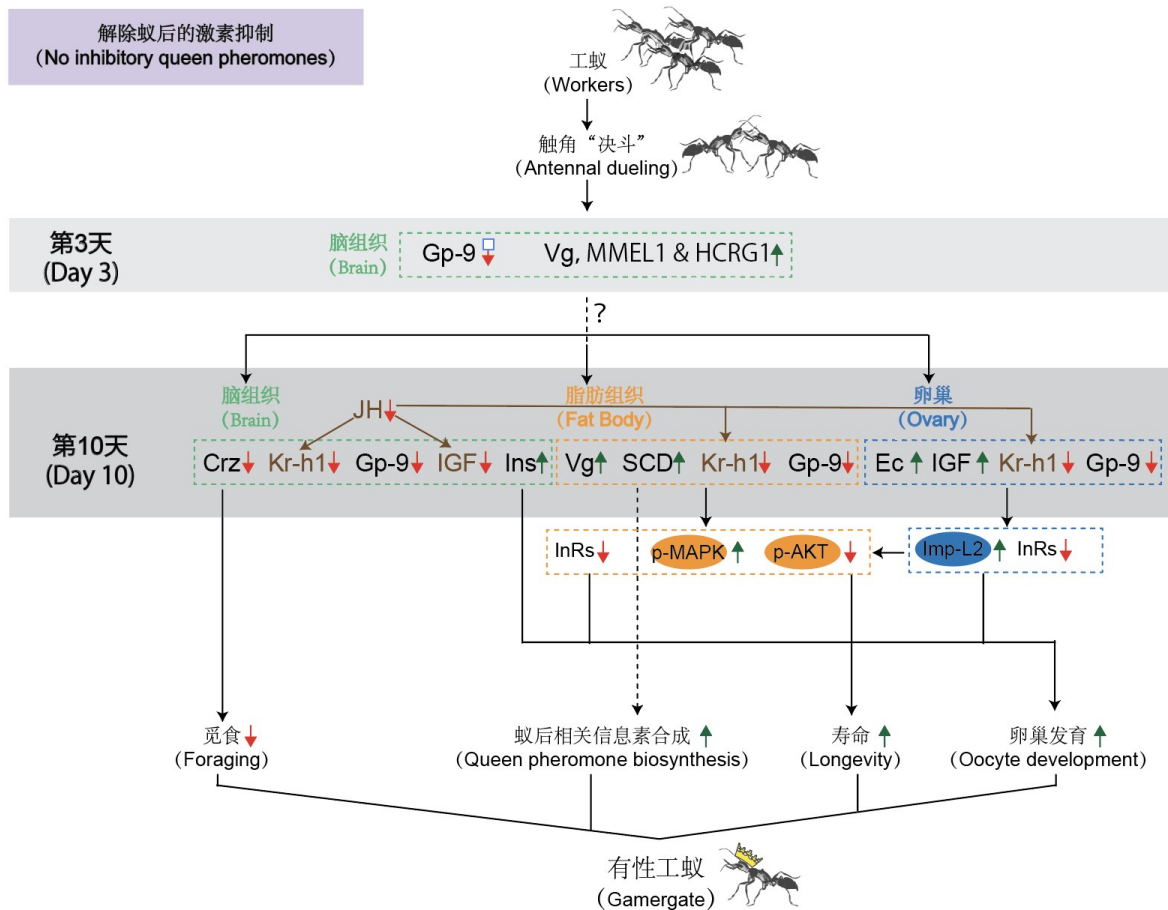
下调Crz受体表达则具有相反效应^[15]。类胰岛素神经肽ILP2也表现出品级特异性的表达模式, 在多个蚂蚁物种中, 生殖个体大脑中的ILP2表达水平显著高于非生殖个体, 提示其在调控代谢和生殖方面具有重要作用^[20-21]。此外, 神经调节因子neuroparsin-A是一种存在于蚂蚁中、但在果蝇中不存在对应同源物, 其在跳镰猛蚁及毕氏卵角蚁(*Ooceraea biroi*)等蚁种中其表达水平在个体转向育幼行为时会逐渐升高动态表达变化^[14, 22]。综上, 这些神经因子通过精细的调控机制共同参与社会品级的重塑, 揭示了行为与生殖协同调节的神经内分泌基础。

在多种社会性昆虫中, 不同社会阶层之间常表现出保幼激素(JH)和蜕皮激素(20E)水平的显著差异^[23-26]。研究表明, 这两种社会性激素共同决定了工蚁与有性工蚁之间的状态轴: JH3信号通路与非繁殖状态的工蚁相关联, 而20E则与活跃繁殖状态的有性工蚁密切相关^[23, 27]。在这一激素调控网络中, 关键转录因子Kr-h1发挥着核心作用, 维持由JH和20E建立的大脑功能状态与行为模式。当在大脑中敲除*Kr-h1*后, 原本受到抑制的不符合其社会品级(socially inappropriate)基因被激活——在工蚁中上调了有性工蚁特有的基因, 而在有性工蚁中则激活了工蚁特有基因, 导致社会品级错位。这一发现表明, Kr-h1通过与神经激素信号通路的协同作用, 稳定并强化品级特异的分子状态, 是维持蚂蚁社会角色分工和功能分化的关键分子开关^[27]。

综上所述, 跳镰猛蚁为研究社会行为、神经调控与生殖可塑性之间的相互作用提供了一个独特且高度可控的模型系统。其社会品级转变过程不仅展现了复杂的行为适应机制, 更揭示了激素、神经肽与转录因子在分子层面上的协同调控网络。对这一模型的深入研究不仅有助于阐明社会性昆虫行为分化的演化机制, 也为理解动物社会结构的可塑性及其分子基础提供了广泛的理论启示与应用潜力。

3.2 寿命可塑性的调控机制

除了行为分工的可塑性外, 跳镰猛蚁品系转变过程中最引人注目的特征是, 有性工蚁相较于普通工蚁的寿命显著延长(约5倍)^[5, 28]。这一惊人的差异使跳镰猛蚁成为解析自然界衰老与寿命调控机制的理想模型。近年来的研究已从多个保守的“衰老标识^[29]”(hallmarks of aging)维度揭示了这一寿命延长背后的分子和细胞机制(图4)。



注：蚁后抑制性信息素的缺失解除对工蚁之间触角决斗行为的抑制，并引发多个组织中的一系列分子变化。假设模型：在预定将转变为有性工蚁的个体中，脑内基因表达的初始变化，如 *Gp-9* 的下调和 *Vg* 的上调，会引发一系列在脑内、脂肪体和卵巢中的基因表达级联反应，从而促进类似蚁后的表型（如蚁后信息素的生物合成和卵母细胞发育），并抑制工蚁特征（如觅食行为）。高水平的保幼激素（JH）有助于维持工蚁命运，而升高的蜕皮激素（20E）则促进决斗工蚁或潜在有性工蚁的生殖发育。*Ins* 是人类胰岛素的同源基因，*IGF* 则是人类 *IGF1* 的同源基因。在跳镰猛蚁中，*Ins* 先前被称为 *Ilp1*，*IGF* 为 *Ilp2*，在蜜蜂和毕氏卵巢蚁中 *Ins* 的同源基因被称为 *Ilp2*。图中红色箭头表示在决斗蚂蚁中下调的基因，绿色箭头表示上调的基因；实线表示该基因的功能已知，虚线表示假设性调控关系。

Note: The absence of queen inhibitory pheromones lifts the suppression on antennal dueling behavior among workers and triggers a cascade of molecular changes across multiple tissues. Hypothetical model: Initial gene expression changes in the brain, such as downregulation of *Gp-9*-like pheromone-binding protein and up-regulation of vitellogenin in the destined gamergates, trigger a cascade of gene expression changes in the brain, fat body, and ovary that promote queenlike phenotypes, such as queen pheromone biosynthesis and oocyte development, and suppress worker-like phenotypes, such as foraging. High juvenile hormone (JH) enables the worker fate, while increased ecdysone (Ec) promotes reproduction in duelers or prospective gamergates. *Ins* is the homolog of human insulin, whereas *IGF* is the homolog of human *IGF1*. *Ins* was previously referred to as *Ilp1* and *IGF* to *Ilp2* in *H. saltator*, while the *Ins* homolog in honeybees and clonal raider ants was designated as *Ilp2*. Red arrows indicate downregulated genes in dueling ants, green arrows indicate upregulated genes; solid lines represent confirmed gene functions, while dashed lines represent hypothetical regulatory relationships.

图3 跳镰猛蚁品级转变的分子变化模型图(修改自参考文献[14])。

Figure 3 The molecular changes of caste transition in *Harpegnathos saltator*(modified from reference [14])

端粒缩短 (Telomere attrition) 是公认的衰老标志之一。端粒酶 (telomerase, TERT) 可对抗端粒缩短，过表达 TERT 可延长寿命 [30]。研究发现，在跳镰猛蚁中，长寿品级（如有性工蚁）个体中 TERT 表达上调，从而可能延缓端粒耗损，延长细胞寿命并维持组织稳

态 [9]。在品级转换过程中，有性工蚁不仅寿命显著延长，还在多种应激条件下展现出更强的生理韧性。研究表明，其对氧化应激和病原感染的抵抗能力显著增强，体内抗氧化酶活性维持在接近群体中年轻个体的水平 [31]。这表明有性工蚁在转变过程中其抗压系统也

被同步激活，提示其衰老进程可能受到多层次、系统性的重编程调控。

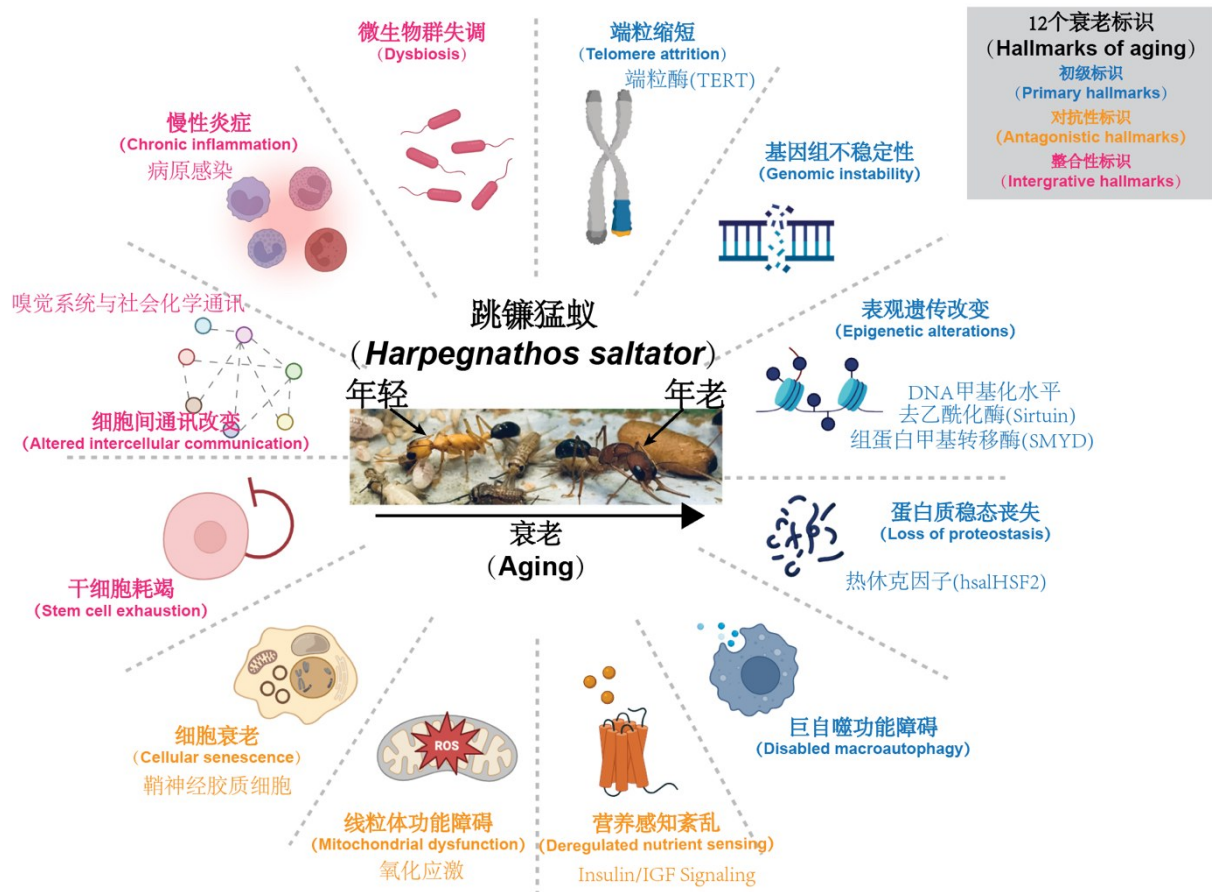


图4 基于衰老标识汇总跳镰猛蚁品级转变过程中衰老调控机制的研究进展

Figure4 Research progress on aging regulatory mechanisms during caste transition in *Harpegnathos saltator* based on hallmarks of aging

胰岛素/胰岛素样生长因子信号通路 (Insulin/IGF Signaling, IIS) 是调控代谢、应激反应与寿命管理的核心路径之一。在多种模式生物 (如线虫、果蝇和小鼠) 中, IIS 活性通常与寿命呈负相关, 通路抑制往往可延长寿命^[32-35]。然而, 在跳镰猛蚁中, IIS 通路展现出显著的功能可塑性。研究发现, 在跳镰猛蚁的品级转变过程中, 个体通过上调胰岛素基因 (如 ILP2) 激活 IIS - MAPK 通路以支持卵巢发育和生殖功能; 同时, 通过卵巢分泌胰岛素拮抗因子 (如 Imp-L2), 选择性抑制 IIS - AKT - FOXO 通路, 从而维持 FOXO 活性, 延缓衰老并延长寿命^[18, 21]。这一信号分叉机制打破了传统意义上生殖与寿命之间的对立关系, 实现了“繁殖-长寿”的协同优化。最新的系统进化比较研究进一步表明, 在多个蚂蚁谱系中, IIS 与 MAPK 通路

的特异性进化与蚁群社会结构以及蚁后与工蚁的寿命差异密切相关^[36]。在蚁后-工蚁形态分化显著的种群中, IIS - MAPK 关键因子 (如 InR1、InR2、Chico) 表现出正向选择, 而 IIS - AKT - FOXO 通路则受拮抗因子的精细调控。同时, 与保幼激素合成和降解相关的基因 (如 JHAMTs 和 JHEs) 也经历了选择强化, 进一步强调其在寿命与品级命运双重调控中的重要作用。功能实验还发现, MAPK 通路在发育早期的工蚁中偏向表达, 其抑制可显著延长寿命并削弱品级分化, 提示这一通路在寿命调控与社会性演化中具有保守而灵活的调节机制。

表观遗传改变 (Epigenetic alterations) 也是衰老的重要调控层面。跳镰猛蚁中, 寿命较长的个体中普遍观察到去乙酰化酶 Sirtuin 上调、SMYD 组蛋白甲基转

移酶品级特异性表达, 以及微小 RNA (microRNA) 在不同蚁种中的表达谱差异^[9, 37]。这些调控可能通过影响神经功能、行为调节和化学通讯等机制, 参与寿命的细胞命运重编程^[38, 39]。这些发现不仅揭示了蚂蚁社会性行为背后的分子基础, 也为研究表观遗传学如何调控动物寿命和行为提供了重要的模型系统。

蛋白质错误折叠在多种生物中广泛存在, 其所引发的蛋白稳态 (proteostasis) 失调已被视为衰老的重要推动因素之一^[29]。人们对蛋白稳态的理解最早来自于热休克反应 (HSR) 的研究, 该反应是一种在蛋白质压力下快速激活的基因表达程序, 其核心由热休克转录因子 (HSFs) 介导^[40]。在哺乳动物中, HSF 家族成员具有功能分化, 其中 HSF2 不仅具有组织和时间特异性的表达模式, 还能在非热应激状态下与 HSF1 形成异源三聚体, 从而以非经典路径激活 HSR 相关基因表达^[41]。研究发现, 在跳镰猛蚁中, 有性工蚁在无外部胁迫条件下显著上调了一种类似人类 HSF2 的截短型热休克因子 hsaHSF2 (NCIB ID: LOC105184310), 并激活相关热休克反应通路^[28]。这一上调与其寿命延长和耐热能力增强密切相关, 且该机制可在果蝇中实现跨物种转导, 表明其具有高度保守性^[28]。上述发现强调了蛋白稳态调控在社会性昆虫寿命可塑性中的核心地位, 同时也为开发具有跨物种适用性的抗衰老干预策略提供了新的分子靶点。

神经胶质细胞, 近年来被认为在衰老干预中扮演关键角色, 这一观点也在跳镰猛蚁中得到体现。单细胞转录组研究显示, 有性工蚁的大脑中鞘神经胶质细胞比例显著升高, 并能持续激活 *Mmp1* 基因, 从而维持神经系统稳态; 相比之下, 普通工蚁则表现出胶质细胞退化和神经修复能力的下降^[42]。该现象的保守性在果蝇中得到了进一步验证: 随着年龄增长, 果蝇的鞘神经胶质细胞数量逐渐减少, 并出现脂质代谢、应激响应和免疫调控相关基因的表达紊乱^[43]。通过在这类胶质细胞中表达凋亡抑制基因 (*p35*) 可有效恢复其数量, 延长果蝇寿命并提升运动能力^[43]。此外, 线虫的研究进一步揭示, 胶质细胞可通过神经肽信号桥接中枢与外周, 实现系统性抗衰老的远程调控^[44]。以上发现表明, 胶质细胞不仅在局部神经保护中发挥作用, 更是跨组织寿命调控网络中的核心节点, 为延缓神经系统老化和开发系统性抗衰老干预策略提供了重要的生物学基础与潜在干预靶点。

跳镰猛蚁的寿命可塑性展现了自然界中多层次、

多通路的抗衰老调控机制, 涵盖端粒稳定、表观遗传重编程、营养感知重调、蛋白稳态维持与胶质-神经-外周组织协同等多个“衰老标志物”维度。这些机制在品系转变与行为分化的过程中协同发挥作用, 为我们理解寿命的动态调控与其社会性适应意义提供了全新视角。该模型不仅推动了社会性昆虫的衰老研究, 也为探索人类多组织系统中跨层级的抗衰老策略提供了潜在启发。

4 跳镰猛蚁的嗅觉系统与社会化学通讯

跳镰猛蚁的社会互动高度依赖于精密的化学通讯系统, 该系统在巢友识别、任务分工和品系区分等行为中发挥核心作用。类似脊椎动物, 昆虫的嗅觉系统的结构 (主要研究在果蝇上) 大致遵循“一个神经元, 一个受体”的结构规则^[45]。每个嗅觉神经元选择性地表达来自三个主要感受器家族之一的单一受体: 即嗅觉受体 (odorant receptor, Or)、离子型受体 (ionotropic receptors, Ir) 或味觉受体 (gustatory receptors, Gr)^[46, 47]。

尽管所有脊椎动物和线虫的嗅觉受体都是 G 蛋白偶联受体^[48-49], 但昆虫中的嗅觉受体 (ORs) 则与一个必需的共同受体 (Orco) 结合, 形成配体门控离子通道^[38, 50-52]。在多数昆虫中, 包括果蝇, 具有少于 100 个嗅觉受体基因^[47, 53]。然而, 这一数字在膜翅目昆虫中显著增加, 这被认为是社交进化的预适应特征^[46]。在蚂蚁中, OR 基因家族进一步扩展至 300~500 个, 这一庞大数量使其能够识别和区分更加复杂的社会气味信号^[54-55]。跳镰猛蚁的基因组重注释显示, 其拥有昆虫中迄今最大的 OR 基因家族之一, 并且 GR 和 IR 家族数量适中, 感受器在性别及物种间呈现差异表达模式^[56]。这一扩展不仅体现在基因数量上, 还伴随着嗅觉神经结构的进化优化, 如雌性蚂蚁触角叶中的肾小球数目高达 270 - 500 个, 远超果蝇的约 60 个, 支持其对复杂社会气味的高分辨率处理能力^[57-58]。Orco 作为 OR 神经元的共受体, 在维持神经元存活和行为功能方面至关重要, 其缺失会导致神经退化和社会行为障碍^[57-59]。功能研究进一步表明, 不同的 OR 基因具有品系特异的化学响应能力, 例如 HsOr303 对普通工蚁的碳氢化合物 (CHC) 敏感, 而 HsOr263 和 HsOr271 则对蚁后特异信息素 13, 23-DiMeC₃₇ 反应强烈, 提示其在社会等级识别与行为调控中的潜在作用^[4, 60-61]。

综上, 跳镰猛蚁通过显著扩展的OR基因家族和复杂的神经网络, 实现了对社会气味信号的精准感知与正确解码, 构建了行为可塑性与社会等级划分的重要神经分子基础。

5 新兴工具和实验技术在蚂蚁研究上的应用

新兴的分子与遗传工具的发展极大地推动了跳镰猛蚁在品系调控与衰老机制研究中的应用, 使其逐步确立为社会性昆虫生物学的前沿模型系统。其中, 单细胞RNA测序(scRNA-seq)技术的应用尤为关键, 它可在不同品系和发育阶段下对脑细胞进行高分辨率的转录组分析, 现已绘制出含有超过20万个细胞的脑图谱, 并揭示了具有品系特异性的神经元与胶质细胞亚型。这一发现为理解神经多样性与行为可塑性提供了全新视角^[42, 62-63]。同时, Hi-C技术被广泛用于构建染色体级别的高质量基因组^[36, 64-66], ChIP-seq、ATAC-seq和CUT&RUN等染色质分析方法也使得研究者能够精准识别关键转录因子结合位点及表观修饰模式^[67-70]。在基因功能验证方面, 尽管相较果蝇仍处于早期阶段, 跳镰猛蚁已可通过RNA干扰与CRISPR/Cas9实现基因操作, 其基因组中多拷贝的piggyBac转座子也为转基因工具的引入提供了技术可行性^[58, 71-73]。此外, 通过在嗅觉神经元中表达GCaMP的转基因个体以及使用双光子成像技术, 研究者已成功记录了蚂蚁对报警信息素的神经响应图谱^[74]; 而新兴的3D行为成像技术与免疫组化、原位杂交等方法也为群体行为与基因表达模式的可视化分析提供了支持^[10, 21, 27, 75-76]。随着这些技术的不断发展与整合, 跳镰猛蚁将在社会行为、神经调控及寿命可塑性等研究中发挥越来越关键的作用, 为真社会性进化机制的解析与生物学应用拓展提供坚实的实验平台与理论支撑。

6 总结与展望

跳镰猛蚁因其品系可塑性、高度解析的分子系统及适用于高分辨率功能研究的特性, 在社会性昆虫研究中处于前沿地位。工蚁具有转化为有性工蚁的能力, 为研究单一物种内的品系转换、行为表观遗传学及寿命延长提供了罕见的天然模型。过去十年间, 通过整合基因组学、表观基因组学、转录组学与行为分析的综合方法, 研究者揭示了跳镰猛蚁品系与衰老的多层次调控网络。这些发现突显了该物种在探索分子生物

学、神经科学、演化与衰老等跨学科问题中的独特价值。未来研究可能聚焦于应用CRISPR/Cas9基因编辑工具操控品系转换与寿命调控的关键因子。同时, 通过系统分析将群体行为与单细胞分子图谱关联, 对于全面解析社会组织的整体机制至关重要。总而言之, 以跳镰猛蚁为研究模型揭示基因、环境与行为间的复杂互动, 不仅为真社会性生命的生物学基础提供了深刻见解, 还通过社会诱导的重编程现象, 为健康衰老的可能路径指明了新方向。这一模型生物的深入研究, 也将继续推动社会性生物学与衰老医学的交叉创新。

[作者贡献 Author Contribution]

盛李宏确定文章选题、制作图表、撰写和修改文稿。

[利益声明 Declaration of Interest] 所有作者均声明本文不存在利益冲突。

[参考文献 Reference References]

- [1] PYENSON B, ALBIN-BROOKS C, BURHYTE C, et al. Worker-like behavioral and physiological phenotype in Queens with removed wings in a ponerine ant[J]. *J Exp Biol*, 2022, 225(18): jeb243684. DOI:10.1242/jeb.243684.
- [2] PENICK C A, PRAGER S S, LIEBIG J. Juvenile hormone induces queen development in late-stage larvae of the ant *Harpegnathos saltator*[J]. *J Insect Physiol*, 2012, 58(12):1643-1649. DOI:10.1016/j.jinsphys.2012.10.004.
- [3] HAIGHT K L. Patterns of venom production and temporal polyethism in workers of Jerdon's jumping ant, *Harpegnathos saltator*[J]. *J Insect Physiol*, 2012, 58(12):1568-1574. DOI:10.1016/j.jinsphys.2012.09.011.
- [4] LIEBIG J, PEETERS C, OLDHAM N J, et al. Are variations in cuticular hydrocarbons of Queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*?[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(8): 4124-4131. DOI: 10.1073/pnas.97.8.4124.
- [5] GHANINIA M, HAIGHT K, BERGER S L, et al. Chemosensory sensitivity reflects reproductive status in the ant *Harpegnathos saltator*[J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1):3732. DOI:10.1038/s41598-017-03964-7.
- [6] GELLERT H R, HALLEY D C, SIEB Z J, et al. Microstructures at the distal tip of ant chemosensory sensilla[J]. *Sci Rep*, 2022, 12(1):19328. DOI:10.1038/s41598-022-21507-7.
- [7] OPACHALOEMPHAN C, CARMONA-ALDANA F, YAN H. Caste transition and reversion in *Harpegnathos saltator* ant colonies[J]. *Bio Protoc*, 2023, 13(16): e4770. DOI: 10.21769/BioProtoc.4770.
- [8] PENICK C A, GHANINIA M, HAIGHT K L, et al. Reversible plasticity in brain size, behaviour and physiology characterizes caste transitions in a socially flexible ant (*Harpegnathos saltator*) [J]. *Proc Biol Sci*, 2021, 288(1948): 20210141. DOI:10.1098/rspb.2021.0141.

- [9] BONASIO R, ZHANG G J, YE C Y, et al. Genomic comparison of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*[J]. *Science*, 2010, 329(5995): 1068-1071. DOI: 10.1126/science.1192428.
- [10] SHIELDS E J, SHENG L H, WEINER A K, et al. High-quality genome assemblies reveal long non-coding RNAs expressed in ant brains[J]. *Cell Rep*, 2018, 23(10):3078-3090. DOI:10.1016/j.celrep.2018.05.014.
- [11] LIU A K, WANG Y, DANG C W, et al. A genome-wide identification and analysis of the basic helix-loop-helix transcription factors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*[J]. *BMC Evol Biol*, 2012, 12:165. DOI:10.1186/1471-2148-12-165.
- [12] BONASIO R, LI Q Y, LIAN J M, et al. Genome-wide and caste-specific DNA methylomes of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*[J]. *Curr Biol*, 2012, 22(19):1755-1764. DOI:10.1016/j.cub.2012.07.042.
- [13] SHIELDS E J, SORIDA M, SHENG L H, et al. Genome annotation with long RNA reads reveals new patterns of gene expression and improves single-cell analyses in an ant brain[J]. *BMC Biol*, 2021, 19(1): 254. DOI: 10.1186/s12915-021-01188-w.
- [14] OPACHALOEMPHAN C, MANCINI G, KONSTANTINIDES N, et al. Early behavioral and molecular events leading to caste switching in the ant *Harpegnathos*[J]. *Genes Dev*, 2021, 35(5-6):410-424. DOI:10.1101/gad.343699.120.
- [15] GOSPOCIC J, SHIELDS E J, GLASTAD K M, et al. The neuropeptide corazonin controls social behavior and caste identity in ants[J]. *Cell*, 2017, 170(4):748-759.e12. DOI:10.1016/j.cell.2017.07.014.
- [16] WANG Y, AZEVEDO S V, HARTFELDER K, et al. Insulin-like peptides (AmILP1 and AmILP2) differentially affect female caste development in the honey bee (*Apis mellifera* L.)[J]. *J Exp Biol*, 2013, 216(Pt 23):4347-4357. DOI:10.1242/jeb.085779.
- [17] CORONA M, VELARDE R A, REMOLINA S, et al. Vitellogenin, juvenile hormone, insulin signaling, and queen honey bee longevity[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(17):7128-7133. DOI:10.1073/pnas.0701909104.
- [18] CHANDRA V, FETTER-PRUNEDA I, OXLEY P R, et al. Social regulation of insulin signaling and the evolution of eusociality in ants[J]. *Science*, 2018, 361(6400):398-402. DOI: 10.1126/science.aar5723.
- [19] PENICK C A, BRENT C S, DOLEZAL K, et al. Neurohormonal changes associated with ritualized combat and the formation of a reproductive hierarchy in the ant *Harpegnathos saltator*[J]. *J Exp Biol*, 2014, 217(Pt 9):1496-1503. DOI:10.1242/jeb.098301.
- [20] WU Q, BROWN M R. Signaling and function of insulin-like peptides in insects[J]. *Annu Rev Entomol*, 2006, 51:1-24. DOI: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151011.
- [21] YAN H, OPACHALOEMPHAN C, CARMONA-ALDANA F, et al. Insulin signaling in the long-lived reproductive caste of ants [J]. *Science*, 2022, 377(6610): 1092-1099. DOI:10.1126/science.abm8767.
- [22] LIBBRECHT R, OXLEY P R, KRONAUER D J C. Clonal raider ant brain transcriptomics identifies candidate molecular mechanisms for reproductive division of labor[J]. *BMC Biol*, 2018, 16(1):89. DOI:10.1186/s12915-018-0558-8.
- [23] PENICK C A, LIEBIG J, BRENT C S. Reproduction, dominance, and caste: endocrine profiles of Queens and workers of the ant *Harpegnathos saltator*[J]. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2011, 197(11): 1063-1071. DOI: 10.1007/s00359-011-0667-0.
- [24] BRENT C, PEETERS C, DIETEMANN V, et al. Hormonal correlates of reproductive status in the queenless ponerine ant, *Streblognathus peetersi*[J]. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2006, 192(3):315-320. DOI:10.1007/s00359-005-0065-6.
- [25] BLOCH G, HEFETZ A, HARTFELDER K. Ecdysteroid titer, ovary status, and dominance in adult worker and queen bumble bees (*Bombus terrestris*)[J]. *J Insect Physiol*, 2000, 46(6):1033-1040. DOI:10.1016/s0022-1910(99)00214-0.
- [26] RACHINSKY A, STRAMBI C, STRAMBI A, et al. Caste and metamorphosis: hemolymph titers of juvenile hormone and ecdysteroids in last instar honeybee larvae[J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1990, 79(1): 31-38. DOI: 10.1016/0016-6480(90)90085-z.
- [27] GOSPOCIC J, GLASTAD K M, SHENG L H, et al. Kr-h1 maintains distinct caste-specific neurotranscriptomes in response to socially regulated hormones[J]. *Cell*, 2021, 184(23):5807-5823.e14. DOI:10.1016/j.cell.2021.10.006.
- [28] GLASTAD K M, ROESSLER J, GOSPOCIC J, et al. Long ant life span is maintained by a unique heat shock factor[J]. *Genes Dev*, 2023, 37(9-10):398-417. DOI:10.1101/gad.350250.122.
- [29] LÓPEZ-OTÍN C, BLASCO M A, PARTRIDGE L, et al. Hallmarks of aging: an expanding universe[J]. *Cell*, 2023, 186(2):243-278. DOI:10.1016/j.cell.2022.11.001.
- [30] SAHIN E, DEPINHO R A. Linking functional decline of telomeres, mitochondria and stem cells during ageing[J]. *Nature*, 2010, 464(7288):520-528. DOI:10.1038/nature08982.
- [31] SCHNEIDER S A, SCHRADER C, WAGNER A E, et al. Stress resistance and longevity are not directly linked to levels of enzymatic antioxidants in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*[J]. *PLoS One*, 2011, 6(1): e14601. DOI:10.1371/journal.pone.0014601.
- [32] YAMAMOTO R, PALMER M, KOSKI H, et al. Aging modulated by the *Drosophila* insulin receptor through distinct structure-defined mechanisms[J]. *Genetics*, 2021, 217(2): iyaa037. DOI: 10.1093/genetics/iyaa037.
- [33] LI W J, WANG C W, TAO L, et al. Insulin signaling regulates longevity through protein phosphorylation in *Caenorhabditis elegans*[J]. *Nat Commun*, 2021, 12:4568. DOI:10.1038/s41467-021-24816-z.
- [34] MATHEW R, PAL BHADRA M, BHADRA U. Insulin/insulin-like growth factor-1 signalling (IIS) based regulation of lifespan across species[J]. *Biogerontology*, 2017, 18(1): 35-53. DOI: 10.1007/s10522-016-9670-8.
- [35] COHEN E, PAULSSON J F, BLINDER P, et al. Reduced IGF-1

- signaling delays age-associated proteotoxicity in mice[J]. *Cell*, 2009, 139(6):1157-1169. DOI:10.1016/j.cell.2009.11.014.
- [36] VIZUETA J, XIONG Z J, DING G, et al. Adaptive radiation and social evolution of the ants[J]. *Cell*, 2025, 12: S0092-8674(25) 00617-8. DOI:10.1016/j.cell.2025.05.030.
- [37] BONASIO R. Emerging topics in epigenetics: ants, brains, and noncoding RNAs[J]. *Ann N Y Acad Sci*, 2012, 1260:14-23. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06363.x.
- [38] SATO K, PELLEGRINO M, NAKAGAWA T, et al. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels[J]. *Nature*, 2008, 452(7190):1002-1006. DOI:10.1038/nature06850.
- [39] SIMOLA D F, GRAHAM R J, BRADY C M, et al. Epigenetic (re) programming of caste-specific behavior in the ant *Camponotus floridanus*[J]. *Science*, 2016, 351(6268): aac6633. DOI:10.1126/science.aac6633.
- [40] LINDQUIST S. The heat-shock response[J]. *Annu Rev Biochem*, 1986, 55: 1151-1191. DOI: 10.1146/annurev.bi.55.070186.005443.
- [41] OSTLING P, BJÖRK J K, ROOS-MATTJUS P, et al. Heat shock factor 2 (HSF2) contributes to inducible expression of hsp genes through interplay with HSF1[J]. *J Biol Chem*, 2007, 282(10):7077-7086. DOI:10.1074/jbc.M607556200.
- [42] SHENG L H, SHIELDS E J, GOSPOCIC J, et al. Social reprogramming in ants induces longevity-associated glia remodeling[J]. *Sci Adv*, 2020, 6(34): eaba9869. DOI: 10.1126/sciadv.aba9869.
- [43] SHENG L H, SHIELDS E J, GOSPOCIC J, et al. Ensheathing Glia promote increased lifespan and healthy brain aging[J]. *Aging Cell*, 2023, 22(5): e13803. DOI:10.1111/ace1.13803.
- [44] FRAKES A E, METCALF M G, TRONNES S U, et al. Four glial cells regulate ER stress resistance and longevity via neuropeptide signaling in *C. elegans*[J]. *Science*, 2020, 367(6476):436-440. DOI:10.1126/science.aaz6896.
- [45] KOMIYAMA T, LUO L Q. Development of wiring specificity in the olfactory system[J]. *Curr Opin Neurobiol*, 2006, 16(1): 67-73. DOI:10.1016/j.conb.2005.12.002.
- [46] YAN H, JAFARI S, PASK G, et al. Evolution, developmental expression and function of odorant receptors in insects[J]. *J Exp Biol*, 2020, 223(Pt Suppl_1): jeb208215. DOI: 10.1242/jeb.208215.
- [47] ROBERTSON H M. Molecular evolution of the major arthropod chemoreceptor gene families[J]. *Annu Rev Entomol*, 2019, 64:227-242. DOI:10.1146/annurev-ento-020117-043322.
- [48] RENGARAJAN S, HALLEM E A. Olfactory circuits and behaviors of nematodes[J]. *Curr Opin Neurobiol*, 2016, 41:136-148. DOI:10.1016/j.conb.2016.09.002.
- [49] IMAI T, SAKANO H. Odorant receptor-mediated signaling in the mouse[J]. *Curr Opin Neurobiol*, 2008, 18(3): 251-260. DOI: 10.1016/j.conb.2008.07.009.
- [50] BENTON R. On the ORigin of smell: odorant receptors in insects[J]. *Cell Mol Life Sci CMLS*, 2006, 63(14):1579-1585. DOI: 10.1007/s00018-006-6130-7.
- [51] BUTTERWICK J A, DEL MÁRMOL J, KIM K H, et al. Cryo-EM structure of the insect olfactory receptor Orco[J]. *Nature*, 2018, 560(7719):447-452. DOI:10.1038/s41586-018-0420-8.
- [52] WICHER D, SCHÄFER R, BAUERNFEIND R, et al. Drosophila odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels[J]. *Nature*, 2008, 452(7190):1007-1011. DOI:10.1038/nature06861.
- [53] BRAND P, ROBERTSON H M, LIN W, et al. The origin of the odorant receptor gene family in insects[J]. *eLife*, 2018, 7: e38340. DOI:10.7554/eLife.38340.
- [54] MIER P, FONTAINE J F, STOLDT M, et al. Annotation and analysis of 3902 odorant receptor protein sequences from 21 insect species provide insights into the evolution of odorant receptor gene families in solitary and social insects[J]. *Genes*, 2022, 13(5):919. DOI:10.3390/genes13050919.
- [55] ENGSONTIA P, SANGKET U, ROBERTSON H M, et al. Diversification of the ant odorant receptor gene family and positive selection on candidate cuticular hydrocarbon receptors[J]. *BMC Res Notes*, 2015, 8:380. DOI:10.1186/s13104-015-1371-x.
- [56] ZHOU X F, SLOANE J D, ROKAS A, et al. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding[J]. *PLoS Genet*, 2012, 8(8): e1002930. DOI:10.1371/journal.pgen.1002930.
- [57] YAN H, OPACHALOEMPHAN C, MANCINI G, et al. An engineered orco mutation produces aberrant social behavior and defective neural development in ants[J]. *Cell*, 2017, 170(4): 736-747.e9. DOI:10.1016/j.cell.2017.06.051.
- [58] TRIBLE W, OLIVOS-CISNEROS L, MCKENZIE S K, et al. Orco mutagenesis causes loss of antennal lobe glomeruli and impaired social behavior in ants[J]. *Cell*, 2017, 170(4):727-735. e10. DOI:10.1016/j.cell.2017.07.001.
- [59] SIERIEBRIENNIKOV B, SIEBER K R, KOLUMBA O, et al. Orco-dependent survival of odorant receptor neurons in ants[J]. *Sci Adv*, 2024, 10(23): eadk9000. DOI:10.1126/sciadv.adk9000.
- [60] PASK G M, SLOANE J D, MILLAR J G, et al. Specialized odorant receptors in social insects that detect cuticular hydrocarbon cues and candidate pheromones[J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1): 297. DOI:10.1038/s41467-017-00099-1.
- [61] SLOANE J D, PASK G M, FERGUSON S T, et al. Functional characterization of odorant receptors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(32):8586-8591. DOI:10.1073/pnas.1704647114.
- [62] LI Q Y, WANG M Y, ZHANG P, et al. A single-cell transcriptomic atlas tracking the neural basis of division of labour in an ant superorganism[J]. *Nat Ecol Evol*, 2022, 6(8): 1191-1204. DOI:10.1038/s41559-022-01784-1.
- [63] JU L Y, GLASTAD K M, SHENG L H, et al. Hormonal gatekeeping via the blood-brain barrier governs caste-specific behavior in ants[J]. *Cell*, 2023, 186(20):4289-4309.e23. DOI:10.1016/j.cell.2023.08.002.
- [64] MCKENZIE S K, KRONAUER D J C. The genomic architecture and molecular evolution of ant odorant receptors[J]. *Genome*

- Res, 2018, 28(11):1757-1765. DOI:10.1101/gr.237123.118.
- [65] GAO Q H, XIONG Z J, LARSEN R S, et al. High-quality chromosome-level genome assembly and full-length transcriptome analysis of the Pharaoh ant *Monomorium pharaonis*[J]. *Gigascience*, 2020, 9(12): giaa143. DOI:10.1093/gigascience/giaa143.
- [66] WURM Y, WANG J, RIBA-GROGNUM O, et al. The genome of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(14): 5679-5684. DOI: 10.1073/pnas.1009690108.
- [67] WANG M Y, LIU Y, WEN T G, et al. Chromatin accessibility and transcriptome landscapes of *Monomorium pharaonis* brain [J]. *Sci Data*, 2020, 7(1):217. DOI:10.1038/s41597-020-0556-x.
- [68] JONES B M, WAUGH A H, CATTO M A, et al. The fire ant social chromosome exerts a major influence on genome regulation[J]. *Mol Biol Evol*, 2025, 42(6): msaf112. DOI:10.1093/molbev/msaf112.
- [69] GLASTAD K M, JU L Y, BERGER S L. Tramtrack acts during late pupal development to direct ant caste identity[J]. *PLoS Genet*, 2021, 17(9): e1009801. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009801.
- [70] GLASTAD K M, GRAHAM R J, JU L Y, et al. Epigenetic regulator CoREST controls social behavior in ants[J]. *Mol Cell*, 2020, 77(2):338-351.e6. DOI:10.1016/j.molcel.2019.10.012.
- [71] SIEBER K, SAAR M, OPACHALOEMPHAN C, et al. Embryo injections for CRISPR-mediated mutagenesis in the ant *Harpegnathos saltator*[J]. *J Vis Exp*, 2021(168): (168). DOI: 10.3791/61930.
- [72] IVASYK I, OLIVOS-CISNEROS L, VALDÉS-RODRÍGUEZ S, et al. DNMT1 mutant ants develop normally but have disrupted oogenesis[J]. *Nat Commun*, 2023, 14(1): 2201. DOI: 10.1038/s41467-023-37945-4.
- [73] SIERIEBRIENNIKOV B, REINBERG D, DESPLAN C. A molecular toolkit for superorganisms[J]. *Trends Genet*, 2021, 37(9):846-859. DOI:10.1016/j.tig.2021.05.005.
- [74] HART T, FRANK D D, LOPES L E, et al. Sparse and stereotyped encoding implicates a core Glomerulus for ant alarm behavior[J]. *Cell*, 2023, 186(14): 3079-3094. e17. DOI: 10.1016/j.cell.2023.05.025.
- [75] ZHOU K C, HARFOUCHE M, COOKE C L, et al. Parallelized computational 3D video microscopy of freely moving organisms at multiple gigapixels per second[J]. *Nat Photonics*, 2023, 17(5): 442-450. DOI: 10.1038/s41566-023-01171-7.
- [76] KHILA A, ABOUHEIF E. In situ hybridization on ant ovaries and embryos[J]. *Cold Spring Harb Protoc*, 2009, 2009(7): pdb.prot5250. DOI:10.1101/pdb.prot5250.

(收稿日期:XXXX-XX-XX 修回日期:XXXX-XX-XX)

[引用本文]

盛李宏. 跳镰猛蚁 (*Harpegnathos saltator*): 解码社会行为与衰老可塑性的模型昆虫[J]. *实验动物与比较医学*, DOI:10.12300/j.issn.1674-5817.2025.111.

SHENG Lihong. *Harpegnathos saltator*: A Model Insect for Elucidating the Plasticity of Social Behavior and Aging[J]. *Laboratory Animal and Comparative Medicine*, DOI: 10.12300/j.issn.1674-5817.2025.111.