



评述

中国知名大学及研究院所专栏 中国农业科学院植物保护研究所专辑

昆虫外周嗅觉系统信号转导机制研究进展

杜立啸, 刘杨, 王桂荣*

中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193

* 联系人, E-mail: grwang@ippcaas.cn

收稿日期: 2015-12-10; 接受日期: 2016-02-09; 网络版发表日期: 2016-05-25

国家自然科学基金(批准号: 30671538)资助

摘要 嗅觉对昆虫的生存至关重要. 长期的进化中, 昆虫发展了一套完备的嗅觉系统. 在昆虫嗅觉识别过程中, 有多种嗅觉蛋白参与其中. 在过去的十几年中, 随着生物信息技术的发展, 与昆虫嗅觉识别相关的基因家族得到了鉴定, 如气味受体、离子型受体等, 结合电生理及行为学方面的研究, 这些基因的功能也逐步得到了验证, 使对昆虫嗅觉识别的分子基础有了更深入的理解. 本文综述了与昆虫外周嗅觉系统神经转导过程相关的嗅觉蛋白的生化特性及生理功能, 概述了昆虫外周嗅觉系统神经转导机制的最新研究进展.

关键词 气味结合蛋白, 气味受体, 离子型受体, 化学感受蛋白, 气味降解酶, 神经元膜蛋白

自然生态系统中的昆虫处于各种气味的环绕中, 这些气味中包含了丰富的信息, 昆虫具有非常复杂的嗅觉系统用来鉴定和感受空气中的气味分子. 对不同气味的性质和浓度的编码使昆虫能够定位食物资源、生殖场所、寻找配偶、亲属识别、避免天敌和不利环境的伤害, 进而能够生存和繁衍后代^[1]. 昆虫对气味分子的识别是一个非常复杂的过程, 这一过程可以分为两个主要步骤, (i) 在外周神经水平上, 外周嗅觉系统对气味分子进行筛选和接收, 并在神经细胞中将化学信号转化为电信号进行传导; (ii) 在中枢神经水平上, 中枢神经系统对电信号进行整合和加工, 引起昆虫对应的行为反应. 明确昆虫如何识别不同的化学物质, 将化学信号转换为电信号传递给脑部中枢神经系统指导昆虫的行为, 对于阐明

昆虫嗅觉识别机制至关重要.

在外周嗅觉系统对气味信号的传导过程中, 气味受体(odorant receptor, OR)神经发挥了核心作用. 而在昆虫的气味受体神经内, 哪些蛋白通过何种机制对气味信号进行编码一直是昆虫化学生态和神经学领域的热点问题. 早在 1981 年, Vogt 和 Riddiford^[2] 从多音天蚕(*Antheraea polyphemus*)中分离得到了第一个昆虫的气味结合蛋白(odorant-binding protein, OBP), 但是昆虫嗅觉机制的研究发展一直比较缓慢. 最近十多年间, 随着生物信息技术和基因测序技术的发展, 新的嗅觉相关基因家族尤其是气味受体和离子型受体(ionotropic receptor, IR)得到鉴定, 昆虫嗅觉机制研究得到了高速发展. 1999 年, 通过果蝇(*Drosophila melanogaster*)全基因组的测序, 第一个

引用格式: 杜立啸, 刘杨, 王桂荣. 昆虫外周嗅觉系统信号转导机制研究进展. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 573–583

Du L X, Liu Y, Wang G R. Molecular mechanisms of signal transduction in the peripheral olfactory system of insects. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 573–583, doi: 10.1360/N052016-00163

昆虫气味受体家族成功鉴定^[3,4]。2009年,同样是在果蝇中,Benton等人^[5]鉴定了一种新的化学感受受体基因家族-离子型受体IR。随着越来越多的昆虫基因组的公布,冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)、家蚕(*Bombyx mori*)、意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)、赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)、小菜蛾(*Plutella xylostella*)等昆虫大量的嗅觉基因得到了鉴定^[6-10]。此外,随着转录组测序和分析技术的高速发展,通过转录组测序的方法对烟草天蛾(*Manduca sexta*)、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)、苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*)、二化螟(*Chilo suppressalis*)等大量昆虫的嗅觉相关基因也进行了全面鉴定^[11-15]。大量嗅觉基因的鉴定为研究昆虫的嗅觉识别机制奠定了基础。本文将就近几年来昆虫外周嗅觉编码的细胞和分子基础、嗅觉信号传导机制和中枢神经系统对嗅觉加工的原理等方面的研究进展进行综述。

1 昆虫外周嗅觉系统信号转导过程

昆虫外周嗅觉系统信号转导可概括为以下几个步骤:(i) 气味分子通过感器表面密布的极孔进入到感器淋巴液中,与其中大量分布的OBPs或CSPs进行结合,在它们的协助下运输至嗅觉神经元(olfactory sensory neurons, OSNs)膜周围;(ii) 气味分子激活在OSNs上表达的ORs或IRs^[2,16-26]。ORs或IRs将化学信号转化为电信号传递至触角叶进而激活

脑部的中枢神经系统,指导昆虫作出相应的行为反应;(iii) 气味分子被分解。研究还表明,SNMPs也参与了昆虫外周嗅觉系统信号转导的过程中^[27-30]。

在上述过程中,对于气味分子激活气味受体的模式目前存在两种观点,(i) 气味受体是由气味分子单独激活的;(ii) OBPs与气味分子结合的复合体共同激活气味受体,这一观点在果蝇信号转导过程LUSH模型中得到了验证^[31]。嗅觉系统的动力学要求气味物质必须被快速降解,特别是对于依靠气味物质定位飞行的昆虫。目前关于昆虫嗅觉系统信号失活的方式尚未明确。有人认为气味降解酶(odorant-degrading enzymes, ODEs)将气味物质快速降解导致信号终止(图1)^[22,31];也有人认为昆虫嗅觉系统中存在一种迄今尚未发现的清除因子,可以形成一种分子陷阱而导致信号的终止^[32,33]。

2 参与昆虫外周嗅觉系统信号转导过程的基因

2.1 气味结合蛋白

昆虫OBPs是一类小分子的水溶性蛋白,大量存在于感器淋巴液中。OBP一般包含120~150个氨基酸,最显著的特点是序列中含有6个保守的半胱氨酸位点^[30]。它们可以组成3对二硫键维持OBP结构的稳定性^[34]。OBP最初是在多音天蚕体内分离得到的,它

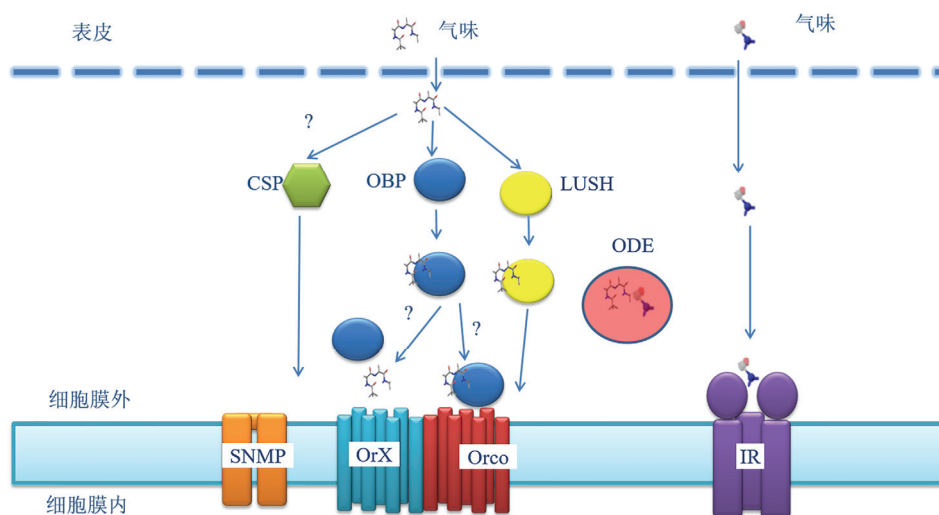


图1 昆虫外周神经系统信号转导示意图

特异地结合性信息素, 故命名为性信息素结合蛋白 (pheromone binding protein, PBP)^[2].

关于 OBPs 的功能, 大家普遍认为其参与溶解气味分子, 协助气味分子在感器淋巴液中的运输, 对昆虫嗅觉系统的敏感性有重要意义. 在家蚕、烟蚜夜蛾 (*Heliothis virescens*) 和多音天蚕 ORs 的研究中发现, 与溶解在二甲基亚砷(dimethyl sulphoxide, DMSO)中相比, 溶解在 PBPs 中的性信息素组分会使 ORs 的反应阈值下降 2~3 个数量级^[24,35,36]. 利用果蝇空神经系统家蚕性信息素蚕蛾醇的受体 BmorOR1 与 BmorPBP1 共表达, 发现 BmorOR1 对蚕蛾醇的敏感性显著提高^[24]. 敲除冈比亚按蚊和致倦库蚊(*Culex quinquefasciatus*)的 OBPs 基因后, 二者对测试气味的触角反应电位都会下降^[37,38]. 此外, PBP 还可以提高嗅觉系统的选择性. 在 HEK93 细胞中表达的烟芽夜蛾性信息素受体 HvirOR13 对溶解在 DMSO 中的 Z11-16Ald, Z11-16OAc, Z9-14Ald 和 Z9-16OAc 都有很大反应; 气味与 HvirPBP2 孵育后, 细胞反应的阈值降低了 3 个数量级^[35]. 表达多音天蚕 ApolOR1 的 HEK293 细胞对溶解在 DMSO 中的 3 种性信息组分 E6Z11-16OAc, E4Z9-14OAc 和 E6Z11-16Ald 都有反应. 当 3 种组分与 ApolPBP1, ApolPBP2 和 ApolPBP3 孵育后, 在 1 nmol/L 剂量时, ApolOR1 对其都有反应; 但在 1 pmol/L 浓度时, ApolOR1 只选择性地对 ApolPBP2 孵育的 E6Z11-16Ald 有反应^[39].

OBPs 对于昆虫的嗅觉系统是非常重要的, 但其作用模式特别是与受体之间相互作用的机制目前还不明确. 当性信息素与 PBPs 结合后, 会引起 PBPs 构象的改变, 进而激活相应的受体. 这一模式最初在家蚕 PBP1 的研究中得到了证实. 在中性环境中, PBPs 的 C-端可以与性信息素分子快速结合, 当运输至嗅觉神经元膜上的受体周围时, 由于 pH 值较低, PBPs 的 C-端会折叠形成第 7 个 α -螺旋, 它与性信息素分子竞争结合到 PBPs 的结合口袋, 性信息素分子被释放从而激活相应的受体^[40,41]. 在脐橙螟(*Amyelois transitella*)和多音天蚕的研究中也得到了相同的结果^[42-44], 这说明在鳞翅目昆虫中 PBPs 依赖 pH 的构象转化是普遍存在的. 这种构象的变化, 通过 X-衍射和核磁共振(nuclear magnetic resonance, NMR)等技术也得到了验证^[45].

果蝇 OBP 进行信号转导的模式与蛾类和蚊类完全不同. 野生型果蝇的 T1 毛形感器对 Z11-18OAc 有

反应, 但 LUSH 缺失的突变体其 T1 毛形感器对 Z11-18OAc 则没有反应. 当 LUSH 表达正常后或者向 T1 感器中注入重组表达的 LUSH, 突变体对 Z11-18OAc 的反应恢复. LUSH 是一类特殊的 OBP^[46]. 大部分昆虫的 OBPs 都是酸性的蛋白质, 但 LUSH 的等电点却大于 7. LUSH 在蚊类和双翅目昆虫中存在直系同源的基因^[47], 但鳞翅目昆虫并不存在 LUSH 同源基因.

2.2 气味受体

昆虫 ORs 的研究进展一直比较缓慢, 直到 20 世纪末第一个 OR 基因才在果蝇中被发现^[3,4]. 昆虫的 ORs 是一种在嗅觉神经元中表达的膜蛋白, 具有 7 个跨膜域. 其 N 端在细胞质内, C 端位于胞外, 能够识别气味化合物和引起嗅觉神经元的电位反应, 将化学信号转化为电生理信号传递至触角叶和中枢神经系统, 在昆虫嗅觉识别过程中发挥关键作用^[41]. 昆虫气味受体分为两类, (i) 非典型的气味受体 Orco (odorant receptor co-receptor)^[48], 它在不同的昆虫中高度保守, 被归为 OR83b 受体家族^[49], 一般每种昆虫中只有一个 Orco; (ii) 是传统气味受体 ORx (odorant receptor x), 包括普通气味受体 OR 和性信息素受体 PR(pheromone receptor), 不同昆虫间 ORs 同源性很低, 但数目众多.

随着 ORs 的发现, 昆虫外周嗅觉系统信号转导机制逐步得到解析. 尽管多种昆虫的基因组已完成测序, 但昆虫嗅觉研究的重心依然在果蝇上. 由于生态环境的差异, 蛾类和果蝇在外周神经系统组成上存在很大差别. 果蝇雄性和雌性触角中分别有 55, 60 个毛形感器来识别性信息素 Z11-18OAc, 而其他 360 个感器识别普通气味. 在 *B. mori* 中, 雄性触角有 1700 个毛形感器识别性信息素, 约有 5000 个感器识别普通气味^[50]. 多音天蚕雄性触角有 60000 个毛形感器感受性信息素, 10000 个锥形感器感受普通气味; 而雌性触角上有 12000 个锥形感器, 但没有毛形感器^[51,52]. 因此, 果蝇识别普通气味的模式并不适用于蛾类或者其他物种. 当然, 果蝇和其他昆虫在气味识别过程中也存在相同的部分, 如非典型气味受体 Orco(odorant receptor co-receptor)^[48]. 目前研究证明它在所有的昆虫中高度保守^[53].

(1) 非典型气味受体. 非典型气味受体最初是在果蝇中被发现的, 命名为 Or83b, 且发现在果蝇中

Or83b 与 ORs 共表达^[48]; 此后在蛾类和蚊类中也发现了其同源基因, 分别命名为 OR2 和 OR7^[54,55]。目前在双翅目、半翅目、鳞翅目、膜翅目、直翅目、鞘翅目等昆虫中都发现了该基因, 并且在不同的昆虫之间其序列相似性很高, 说明它在不同昆虫嗅觉识别过程中行使相似的功能, 因此将这些基因统一命名为 Orco^[56]。

Orco 在昆虫中高度保守, 它与 ORx 一起在 ORNs 树突膜上表达。利用果蝇 Orco 突变体表达冈比亚按蚊、地中海实蝇(*Ceratitis capitata*)及美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)的 Orco 基因后, 突变体的嗅觉反应得到恢复^[57]。在家蚕中 Orco 与 BmorOR1 的共表达, 保证了 BmorOR1 对性信息素蚕蛾醇的正常识别; 将果蝇、烟蚜夜蛾的 Orco 以及烟蚜夜蛾的普通气味受体 OR6 分别与 BmorOR1 在爪蟾(*Xenopus laevis*)卵母细胞中共表达, 发现它们的 Orco 皆可提高 BmorOR1 对蚕蛾醇的反应, 而 OR6 没有类似的功能^[58]。这些研究表明, Orco 基因的功能在昆虫中高度保守。

Orco 与 ORx 会形成一个异源二聚体, 能够提高 ORs 对气味的反应能力, 但不能改变 ORs 的配体结合范围^[5,53,59]。Larsson 等人^[48]敲除果蝇 Orco 基因导致其丧失了对大多数气味的反应, 破坏了由气味引起的行为学和电生理学反应; 转基因营救后, 嗅觉反应又重新获得。赤拟谷盗的 Orco 进行 RNAi 后, 其成虫对拟谷盗属聚集信息素的感受能力明显下降。黄曲条跳甲(*Phyllotreta striolata*)Orco 被干扰后, 其成虫丧失了对十字花科蔬菜的偏好性, 失去了对气味刺激物的趋向或趋避反应^[60]。

Orco 在昆虫嗅觉识别过程中发挥关键作用, 但它本身并不与配体结合。在果蝇 Or22a/b 基因突变体中, 仅表达 Orco 的嗅觉神经元对供试气味无反应^[61]。体外研究发现, 在异源细胞内单独表达的普通气味受体能识别气味, 但效率很低^[7]; 与 Orco 共表达后, 气味反应效率大幅提高^[58,59], 表明 Orco 不影响 ORs 对配体识别的特异性, 但能够提高 ORs 与配体结合的效率。此外, 研究还表明 Orco 能够促进 ORs 在神经元树突上准确定位并维持其稳定性^[62]。

(2) 传统气味受体。气味受体 ORs 一般由 400~450 个氨基酸组成, N 端没有信号肽, 具有 7 个跨膜结构域, 属于 G 蛋白偶联受体(G-protein coupled receptor, GPCR)超家族^[63], 定位于嗅觉神经元树突膜上^[64]。第一个昆虫气味受体基因是在果蝇中被发现

的。随着基因组学和生物信息学的快速发展, 果蝇等昆虫基因组序列陆续得到公布, 昆虫中的气味受体基因也相继被鉴定出来。这些昆虫中 OR 基因的数目和种类存在很大的差异, 这可能与其生存的生态环境和承受的自然选择压力不同有关^[30]。

ORs 对昆虫外周嗅觉系统的选择性发挥着关键作用。目前针对 ORs 功能的研究主要集中在性信息素受体(pheromone receptor, PR)上。借助爪蟾卵母细胞表达系统, 结合双电极电压钳技术, 多种昆虫 PRs 的功能得到验证^[38,58,65~69]。棉铃虫 HarmOR13 特异地识别 Z11-16Ald, HarmOR6 可同时识别 Z9-16Ald 和 Z9-14Ald, HarmOR16 能够同时识别 Z11-16OH 和 Z9-14Ald, 而 HarmOR11, HarmOR14 和 HarmOR15 对棉铃虫所有性信息素都没有反应^[70]; 意大利蜜蜂 AmelOR11 只对蜂王信息素的主要成分 9-oxo-2-decenoic acid 有反应^[65]。欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)的 5 个 ORs 中, OnubOR6 仅识别 Z11-16OAc, 而 OnubOR1, OnubOR3, OnubOR4, OnubOR5 对其性信息素成分的异构体和拮抗剂都有反应^[71]。豆秆野螟(*Ostrinia scapularis*)的 OseaOR1 仅对近缘种 *Ostrinia latipennis* 的性信息素成分 E11-14OH 有反应, 而 OseaOR4 特异地识别 E11-14OAc, OseaOR3 对种内和近缘种的性信息素都有反应^[72,73]。黏虫(*Mythimna separata*)MsceOR1 对 Z11-16OAc 的灵敏度较低; 小菜蛾 PxylOR1 对 Z11-16Ald 有反应, 对其异构体 E11-16Ald 也小的反应, 但二者都不能被其他性信息素成分激活。瓜绢螟(*Diaphania indica*) DindOR1 对其主要性信息素组分 E11-16Ald 高度特异, 但对 Z11-16Ald 反应很小; 而 MsepOR 不能区分 Z11-16OAc 和其异构体 E11-16OAc^[74]。二化螟 CsupPR3 和 CsupPR5 对其性信息素成分和类似物都没有反应, PR1 对性信息素成分都有反应, 而 PR4 只对性信息素次要组分 Z9-16Ald 有反应^[75]。以上 ORs 都表现出很好的特异性, 这说明 ORs 可能对昆虫外周嗅觉系统的选择性起关键性作用^[30]。

2.3 离子型受体

果蝇触角神经元中有些神经元既不表达 ORs 基因, 也不表达味觉受体(gustatory receptors, GRs)基因。2009 年, Benton 等人^[76]在果蝇触角这类神经元中鉴定出了一种新的嗅觉基因, 称之为离子型受体 IRs。IRs 基因属于离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate

receptor, iGluR)家族基因中的一种, 表达 *IRs* 基因的嗅觉神经元能够对不同的气味分子产生反应. 目前 *IRs* 基因在果蝇、海灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)、苹果蠹蛾、棉铃虫、小地老虎(*Agrotis ypsilon*)等中得到了鉴定^[12,14,77,78]. 果蝇的基因组鉴定出 66 个 *IRs* 基因, 其中触角特异的 *IR* 基因大部分在腔锥形传感器的 ORN 中表达; 研究发现, *IR8a* 和 *IR25a* 基因在大部分腔锥传感器 ORN 中都表达, 推测其功能模式和 Orco 相似, 通过与其他 *IR* 共表达发挥作用^[76].

关于 *IR* 的功能研究主要集中在果蝇 *IRs* 上. 研究发现, 果蝇 *IR20a* 分支中的 *IR52c* 和 *IR52d* 在果蝇交配过程中发挥重要的作用, *IR52c/d* 突变体在交配过程中, 雄虫的准备时间会延长 1 倍, 同时振翅变缓; *IR52c* 与 *Gr* 共表达, 参与了果蝇味觉识别的过程; *IR20a* 分支的基因作为候选的味觉受体和性信息素受体-可能参与了果蝇适应性进化^[79]. 果蝇的 *IR25a* 基因可以感受周围环境低幅度的温度变化, 对果蝇生物钟的调节至关重要^[80]. *IR76b* 作为一种 Na^+ 通道, 对低浓度盐敏感, 其突变体的味觉受体神经活性会丧失, 导致对低浓度盐的躲避反应^[81]. 与表达 *ORs* 的 ORN 相比, 表达 *IRs* 的 ORN 对气味的反应图谱要窄, 并且敏感性低, 同时 *IRs* 对气味分子的反应更慢. 此外, *IRs* 与 *ORs* 识别的气味分子种类也有所不同, 引起 *IR* 强烈反应的气味分子不能够或只能引起 *OR* 微弱的反应, 而引起 *OR* 强烈反应的气味分子(主要是酯类、醛类和酮类)对所有的 *IR* 均不能引起反应^[82,83].

2.4 化学感受蛋白

化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)是一类分子量相对小的酸性可溶蛋白质, 大小通常在 11~14 kD 之间. 它在进化上高度保守, 不同物种间序列相似性很高, 并且存在明显的高度保守结构域. 该类蛋白不同物种间的氨基酸序列多样性主要集中在 C 端, 有的物种其 C 端会向外延伸, 形成额外结构域; 有的物种其 C 端会提前终止编码氨基酸, 序列长度仅包含 80~100 个氨基酸. 目前这类蛋白已经在鞘翅目、鳞翅目、双翅目、膜翅目等昆虫中得到克隆, 与其他昆虫嗅觉感受蛋白不同, 其广泛分布在昆虫的各个组织中^[30,83~86].

目前关于 CSPs 的理化特点, 表达特征, 结合特性等方面的研究已有大量报道, 但其功能尚未得到

完整的解析, 在不同种类昆虫中, CSPs 的功能也呈现出多样性. CSPs 在昆虫外周神经系统中的高表达, 说明其在昆虫外周神经系统信号转导过程中发挥着重要的作用. 研究表明, CSPs 可以结合链状化合物, 并有一定的选择性, 不同的 CSPs 结合谱也略有不同. 在意大利蜂中, *AmelCSP1* 对直链醇、酯类化合物有较强的亲和性, 而 *AmelCSP2*, *AmelCSP4* 分别对芳香族化合物和萜类化合物的结合能力最强^[87]. 此外, CSPs 还影响昆虫的社会分工及种群稳定, 在社会性昆虫中, 它对种群间的信息交流发挥了重要的作用^[88,89]; CSPs 对于蝗虫感受种群自身状态也有非常重要的意义, 群居型东亚飞蝗(*Migratory Locust*)的 *CSP3* 基因表达量较高, 在群居型向散居型转变过程中, 其表达量小幅上调后急剧下降到较低的水平^[90]. CSPs 除了在昆虫触角、喙等化学感受器官中表达外, 在一些信息素腺体中也有表达, 这说明 CSPs 可能参与了这些信息素的合成和分泌过程^[91,92].

CSPs 除了参与化学信息素的感受和释放外, 还对昆虫组织的修复和形成至关重要. 美洲大蠊(*Periplaneta americana*)的 CSP 基因家族中的 *p10* 基因参与其肢体的再生, 这可能于其结合酯类化合物的特性有关^[93]. 此外, 在小蔗螟(*Diatraea saccharalis*)Bt 抗性种群中某些 CSP 表达量较 Bt 敏感种群要高^[94]. 在棉铃虫喙中表达的 *CSP4* 可以作为表面活性剂的作用, 对取食植物汁液等液体营养物质发挥关键作用^[95].

2.5 气味降解酶

在蛾类中, 雄蛾必须具备完善的嗅觉系统, 不仅能够识别同种的性信息素组分, 而且在获得信号后可迅速终止化学信号. 特别是在飞行期间, 昆虫的嗅觉系统必须以毫秒级的速度使信号分子失活, 只有这样雄蛾才能对雌蛾进行有效地定位. 因此, 明确昆虫外周嗅觉系统信号失活的分子机制对开展基础生物学研究非常重要, 同时也能为防治昆虫获得新的分子靶标^[30]. 研究证明, ODEs 特别是触角特异的酯酶能够快速降解气味物质, 使其失活^[31,96,97]. 当然, 昆虫也可能采用一种更为通用的分子机制来代替酶促降解. Leal 等人^[41]发现在低 pH 下, *Minus-BmorPBP1* 依然有亲和能力, 这说明在体内 *BmorPBP1* C 端的酶切反应可能是信号失活的分子机制之一^[21]. 这种切割机制仍需要实验来证明, 同时也

要确定感器淋巴液中的肽链内切酶可快速切割结合了气味的 PBP 的 C 端。目前研究可以确定的是触角酯酶的确可以分解气味物质^[30]。

触角酯酶不仅可以将普通气味快速分解, 还能够降解性信息素, 被命名为 PDEs^[31,96,97]。目前对多音天蚕 ApolPDE 研究比较深入, 作为一种嗅觉蛋白, ApolPDE 自蛹发育后期开始在感受性信息素的感器中表达, 2 日龄的成虫时表达量达到了 0.5 $\mu\text{mol/L}$ 。对感器中分离到的和体外表达的 ApolPDE 进行的动力学研究发现, 它们都能够快速降解性信息素的主要组分 E6Z11-16OAc^[31,98,99]。这一结果在其他物种 PDEs 中也得到了验证^[96,97]。这说明在昆虫中触角酯酶参与了性信息素信号的失活过程。

在蛾类中, 性信息素组分包括脂肪酸衍生出的长链的醇类与醛类、不饱和碳氢化合物、环氧化合物和其他物质。体外的实验发现, 多种类型的性信息素都可以被触角醛氧化酶、醛脱氢酶、环氧化物酶、谷胱甘肽转移酶和细胞色素 P450 降解。然而这些酶在信号终止阶段的功能还需进一步验证, 首先要证明这些酶存在于感器淋巴液中, 其次要得到这些酶能够快速降解性信息素组分的直接证据^[30]。

2.6 神经元膜蛋白

1997 年, Rogers 等人^[100]首次利用筛选 cDNA 文库的方法从多音天蚕蛾中克隆得到 *ApolSNMP1* 基因, 随后在多个昆虫目中都发现了 *SNMP*^[13,101-106]。根据序列相似性, 昆虫 *SNMP* 基因分为 *SNMP1* 和 *SNMP2* 两种类型, 研究发现它们都在毛形感受器中表达, 但是表达模式却不尽相同, *SNMP1* 基因在嗅觉受体神经元树突膜上表达; *SNMP2* 基因并不在嗅觉受体神经元 ORNs 而是在支持细胞(supporting cells)或感器淋巴液中表达^[101,107,108]。

昆虫感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane protein, SNMP)属于哺乳动物 CD36 基因家族的同系蛋白^[109]。昆虫 SNMPs 同脊椎动物 CD36 蛋白家族一样在 N 端和 C 端分布具有一个跨膜结构域, 还有一个大的胞外环^[102,110]。在鳞翅目昆虫 SNMP 胞外环中有 6 个半胱氨酸, 它们在昆虫 SNMP 和脊椎动物 CD36 蛋白之间是相对保守的, 一般认为这 6 个半胱氨酸残基参与二硫桥的形成^[110]。

与哺乳动物 *CD36* 基因不同, 昆虫 *SNMP* 是 *CD36* 家族中唯一在神经元中表达的基因, 这说明它

可能与神经元的嗅觉识别或信号传导有关。Vogt 等人^[104]推测, 当 OR 被气味分子激活后, 气味分子必须被快速降解从而避免持续刺激 OR, 而 *SNMP* 可能与 OR 或细胞内其他蛋白相互作用降低了 OBP 与气味分子复合物的稳定性, 保持膜内气味分子的浓度不至于过高。

Benton 等人^[39]发现, 在缺失 *SNMP1* 的突变果蝇品系中, 表达性信息素受体 *DmelOR67d* 的神经元无法识别 cVA(果蝇性信息素), 转入 *SNMP1* 基因后对 cVA 的反应恢复正常, 这说明 *SNMP1* 对果蝇感受性信息素是必不可少的。将烟蚜夜蛾的性信息素受体 *HvirOR13* 与 *SNMP1* 异源共表达, 与只表达 *HvirOR13* 的细胞系相比, 其对烟芽夜蛾性信息素 Z11-6:Ald 的敏感性提高 1000 倍, 而将 *HvirOR13* 与 *SNMP2* 共表达, 对其敏感性没有任何改变, 这表明 *SNMP1* 参与了嗅觉神经元对性信息素 Z11-16:Ald 的识别过程, 而 *SNMP2* 没有参与^[111]。这项研究首次在鳞翅目昆虫中证明 *SNMP1* 在性信息素识别过程中的作用。*SNMP* 对于毛形感器中感受性信息素的 ORNs 是必不可少的, 但对锥形感器没有影响^[39]。Syed 等人^[112]利用 *SNMP* 缺失的空神经元 *ab3A* 表达蚕蛾醇的受体 *BmorOR1* 发现其对蚕蛾醇的反应灵敏度很低, 而异位表达的 *SNMP* 使表达 *BmorOR1* 的 T1 感器对蚕蛾醇的敏感性与家蚕本身的感器相当。尽管异源表达的蛾类信息素受体在 *SNMP* 缺失的情况下功能依然存在^[58], 但在果蝇中, OR 接收长链的信息素必需有 *SNMP* 的参与。通过在 T1 神经元中异位表达蛾类的 OR 发现, *SNMP* 的缺失都会引起敏感性的降低。表达 *HvirOR13* 的 *DmelOR67* 神经元对 Z11-16:Ald 有反应, 在 *snmp* 突变体中该反应会消失, 加入 *SNMP* 后, 反应又重新获得^[39]。

在过去的 10 年中, 昆虫嗅觉方面的研究得到了长足发展。目前可以确定 ORs 并不全属于 GPCRs, IRs 和 Orco 都不属于典型的 GPCRs。在果蝇中, *SNMP* 在感受长链信息素的长毛形感器中对 OR·Orco 复合体功能的发挥是必不可少的; 但对锥形感器感受普通气味没有任何影响。在性信息素识别过程中, 果蝇和蛾类也存在明显的不同。果蝇中, 投射到不同的嗅小球不同类型的 ORNs 能被同一种气味激活; 而在蛾类中, ORNs 专一地对性信息素组分有反应并且投射到特异的嗅小球上。对蛾类而言,

高度专一的神经元对它们避免化学通讯干扰非常重要; 对 *D. melanogaster* 来说, 外周神经系统的低敏感性可以使小部分的受体感受大量气味物质。

在今后的研究中需要解决昆虫嗅觉系统在处理气味过程中决定其特异性和敏感性的分子机制。研究表明, OBP 与气味物质的复合体激活 ORs 可能是嗅

觉系统敏感性提高的一个机制, 但研究发现气味也可以单独激活 ORs。OBPs 对于气味在淋巴液中的运输和提高嗅觉系统的敏感性是非常重要的; 在不同种昆虫中, OBPs 将气味运输到 ORs 附近后是通过释放气味物质激活 ORs 还是与气味物质一起激活 ORs, 这都需要后续深入的研究来确定。

参考文献

- Bruce T J, Wadhams L J, Woodcock C M. Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci*, 2005, 10: 269–274
- Vogt R G, Riddiford L M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 1981, 293: 161–163
- Clyne P J, Warr C G, Freeman M R, et al. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 1999, 22: 327–338
- Gao Q, Chess A. Identification of candidate *Drosophila* olfactory receptors from genomic DNA sequence. *Genomics*, 1999, 60: 31–39
- Benton R, Sachse S, Michnick S W, et al. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors *in vivo*. *PLoS Biol*, 2006, 4: e20
- Fox A N, Pitts R J, Robertson H M, et al. Candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* and evidence of down-regulation in response to blood feeding. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 14693–14697
- Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, et al. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkworm *Bombyx mori*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 16653–16658
- Robertson H M, Wanner K W. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Res*, 2006, 16: 1395–1403
- Tribolium C, Richards S, Gibbs R A, et al. The genome of the model beetle and pest *Tribolium castaneum*. *Nature*, 2008, 452: 949–955
- You M, Yue Z, He W, et al. A heterozygous moth genome provides insights into herbivory and detoxification. *Nat Genet*, 2013, 45: 220–225
- Grosse-Wilde E, Kuebler L S, Bucks S, et al. Antennal transcriptome of *Manduca sexta*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 7449–7454
- Liu Y, Gu S, Zhang Y, et al. Candidate olfaction genes identified within the *Helicoverpa armigera* antennal transcriptome. *PLoS One*, 2012, 7: e48260
- Zhang J, Liu Y, Walker W B, et al. Identification and localization of two sensory neuron membrane proteins from *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Sci*, 2015, 22: 399–408
- Bengtsson J M, Trona F, Montagne N, et al. Putative chemosensory receptors of the codling moth, *Cydia pomonella*, identified by antennal transcriptome analysis. *PLoS One*, 2012, 7: e31620
- Cao D, Liu Y, Wei J, et al. Identification of candidate olfactory genes in *Chilo suppressalis* by antennal transcriptome analysis. *Int J Biol Sci*, 2014, 10: 846–860
- Kanaujia S, Kaissling K E. Interactions of pheromone with moth antennae: adsorption, desorption and transport. *J Insect Physiol*, 1985, 31: 71–81
- Kaissling K E, Colbow K R H. Wright Lectures on Insect Olfaction. Burnaby: Simon Fraser University, 1987. 1–190
- Prestwich G D. Proteins that smell: pheromone recognition and signal transduction. *Bioorg Med Chem*, 1996, 4: 505–513
- Pophof B. Pheromone-binding proteins contribute to the activation of olfactory receptor neurons in the silkworms *Antheraea polyphemus* and *Bombyx mori*. *Chem Senses*, 2004, 29: 117–125
- Leal W S. Rapid binding, release and inactivation of insect pheromones. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, 2007, 148: S81
- Kaissling K E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model revised. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 2009, 195: 895–922
- Laughlin J D, Ha T S, Jones D N, et al. Activation of pheromone-sensitive neurons is mediated by conformational activation of pheromone-binding protein. *Cell*, 2008, 133: 1255–1265
- Lautenschlager C, Leal W S, Clardy J. *Bombyx mori* pheromone-binding protein binding nonpheromone ligands: implications for pheromone recognition. *Structure*, 2007, 15: 1148–1154
- Grosse-Wilde E, Svatos A, Krieger J. A pheromone-binding protein mediates the bombykol-induced activation of a pheromone receptor

- in vitro*. Chem Senses, 2006, 31: 547–555
- 25 Wojtasek H, Leal W S. Conformational change in the pheromone-binding protein from *Bombyx mori* induced by pH and by interaction with membranes. Journal Biol Chem, 1999, 274: 30950–30956
- 26 Xu P, Atkinson R, Jones D N, et al. *Drosophila* OBP LUSH is required for activity of pheromone-sensitive neurons. Neuron, 2005, 45: 193–200
- 27 de Bruyne M, Baker T C. Odor detection in insects: volatile codes. J Chem Ecol, 2008, 34: 882–897
- 28 Rutzler M, Zwiebel L J. Molecular biology of insect olfaction: recent progress and conceptual models. J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol, 2005, 191: 777–790
- 29 Sato K, Touhara K. Insect olfaction: receptors, signal transduction, and behavior. Results Probl Cell Differ, 2009, 47: 121–138
- 30 Leal W S. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. Annu Rev Entomol, 2013, 58: 373–391
- 31 Ishida Y, Leal W S. Rapid inactivation of a moth pheromone. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 14075–14079
- 32 Kaissling K-E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model. Chem Senses, 2001, 26: 125–150
- 33 Ishida Y, Chen A M, Tsuruda J M, et al. Intriguing olfactory proteins from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. Naturwissenschaften, 2004, 91: 426–431
- 34 Sandler B H, Nikonova L, Leal W S, et al. Sexual attraction in the silkworm moth: structure of the pheromone-binding-protein-bombykol complex. Chem Biol, 2000, 7: 143–151
- 35 Forstner M, Breer H, Krieger J. A receptor and binding protein interplay in the detection of a distinct pheromone component in the silkmoth *Antheraea polyphemus*. Int J Biol Sci, 2009, 5: 745–757
- 36 Syed Z, Ishida Y, Taylor K, et al. Pheromone reception in fruit flies expressing a moth's odorant receptor. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103: 16538–16543
- 37 Pelletier J, Guidolin A, Syed Z, et al. Knockdown of a mosquito odorant-binding protein involved in the sensitive detection of oviposition attractants. J Chem Ecol, 2010, 36: 245–248
- 38 Sakurai T, Mitsuno H, Haupt S S, et al. A single sex pheromone receptor determines chemical response specificity of sexual behavior in the silkmoth *Bombyx mori*. PLoS Genet, 2011, 7: e1002115
- 39 Benton R, Vannice K S, Vosshall L B. An essential role for a CD36-related receptor in pheromone detection in *Drosophila*. Nature, 2007, 450: 289–293
- 40 Horst R, Damberger F, Luginbuhl P, et al. NMR structure reveals intramolecular regulation mechanism for pheromone binding and release. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 14374–14379
- 41 Leal W S, Chen A M, Ishida Y, et al. Kinetics and molecular properties of pheromone binding and release. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 5386–5391
- 42 Xu W, Xu X, Leal W S, et al. Extrusion of the C-terminal helix in navel orangeworm moth pheromone-binding protein (AtraPBP1) controls pheromone binding. Biochem Biophys Res Commun, 2011, 404: 335–338
- 43 Xu X, Xu W, Rayo J, et al. NMR structure of navel orangeworm moth pheromone-binding protein (AtraPBP1): implications for pH-sensitive pheromone detection. Biochemistry, 2010, 49: 1469–1476
- 44 Damberger F F, Ishida Y, Leal W S, et al. Structural basis of ligand binding and release in insect pheromone-binding proteins: NMR structure of *Antheraea polyphemus* PBP1 at pH 4.5. J Mol Biol, 2007, 373: 811–819
- 45 Gong Y, Pace T C, Castillo C, et al. Ligand-interaction kinetics of the pheromone-binding protein from the gypsy moth, *L. dispar*: insights into the mechanism of binding and release. Chem Biol, 2009, 16: 162–172
- 46 Pelletier J, Leal W S. Characterization of olfactory genes in the antennae of the Southern house mosquito, *Culex quinquefasciatus*. J Insect Physiol, 2011, 57: 915–929
- 47 Pelletier J, Leal W S. Genome analysis and expression patterns of odorant-binding proteins from the Southern House mosquito *Culex pipiens quinquefasciatus*. PLoS One, 2009, 4: e6237
- 48 Larsson M C, Domingos A I, Jones W D, et al. Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction. Neuron, 2004, 43: 703–714
- 49 Leal W S, Ishida Y, Pelletier J, et al. Olfactory proteins mediating chemical communication in the navel orangeworm moth, *Amyelois transitella*. PLoS One, 2009, 4: e7235
- 50 Stocker R F. *Drosophila* as a focus in olfactory research: mapping of olfactory sensilla by fine structure, odor specificity, odorant receptor expression, and central connectivity. Microsc Res Tech, 2001, 55: 284–296

- 51 Keil T A. Reconstruction and morphometry of silkworm olfactory hairs: a comparative study of sensilla trichodea on the antennae of male *Antheraea polyphemus* and *Antheraea pernyi* (Insecta, Lepidoptera). *Zoomorphology*, 1984, 104: 147–156
- 52 Meng L Z, Wu C H, Wicklein M, et al. Number and sensitivity of three types of pheromone receptor cells in *Antheraea pernyi* and *A. polyphemus*. *J Comp Physiol A*, 1989, 165: 139–146
- 53 Nakagawa T, Pellegrino M, Sato K, et al. Amino acid residues contributing to function of the heteromeric insect olfactory receptor complex. *PLoS One*, 2012, 7: e32372
- 54 Krieger J, Raming K, Dewer Y M, et al. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens*. *Eur J Neurosci*, 2002, 16: 619–628
- 55 Hill C A, Fox A N, Pitts R J, et al. G protein-coupled receptors in *Anopheles gambiae*. *Science*, 2002, 298: 176–178
- 56 Vosshall L B, Hansson B S. A unified nomenclature system for the insect olfactory coreceptor. *Chem Senses*, 2011, 36: 497–498
- 57 Jones W D, Nguyen T A, Kloss B, et al. Functional conservation of an insect odorant receptor gene across 250 million years of evolution. *Curr Biol*, 2005, 15: R119–R121
- 58 Nakagawa T, Sakurai T, Nishioka T, et al. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*, 2014, 307: 1638–1642
- 59 Neuhaus E M, Gisselmann G, Zhang W, et al. Odorant receptor heterodimerization in the olfactory system of *Drosophila melanogaster*. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 15–17
- 60 Zhao Y Y, Liu F, Yang G, et al. PsOr1, a potential target for RNA interference-based pest management. *Insect Mol Biol*, 2011, 20: 97–104
- 61 Dobritsa A A, Naters WvdGv, Warr C G, et al. Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Neuron*, 2003, 37: 827–841
- 62 Benton R. On the origin of smell: odorant receptors in insects. *Cell Mol Life Sci*, 2006, 63: 1579–1585
- 63 Hildebrand J G. Analysis of chemical signals by nervous systems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 67–74
- 64 Pace U, Hanski E, Salomon Y, et al. Odorant-sensitive adenylate cyclase may mediate olfactory reception. *Nature*, 1985, 316: 255–258
- 65 Wanner K W, Nichols A S, Walden K K, et al. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 14383–14388
- 66 Wetzel C H, Behrendt H J, Gisselmann G, et al. Functional expression and characterization of a *Drosophila* odorant receptor in a heterologous cell system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 9377–9380
- 67 Wang G, Carey A F, Carlson J R, et al. Molecular basis of odor coding in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 4418–4423
- 68 Wang G, Vasquez G M, Schal C, et al. Functional characterization of pheromone receptors in the tobacco budworm *Heliothis virescens*. *Insect Mol Biol*, 2011, 20: 125–133
- 69 Xia Y, Wang G, Buscariollo D, et al. The molecular and cellular basis of olfactory-driven behavior in *Anopheles gambiae* larvae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 6433–6438
- 70 Liu Y, Liu C, Lin K, et al. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *PLoS One*, 2013, 8: e62094
- 71 Wanner K W, Nichols A S, Allen J E, et al. Sex pheromone receptor specificity in the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. *PLoS One*, 2010, 5: e8685
- 72 Miura N, Nakagawa T, Tatsuki S, et al. A male-specific odorant receptor conserved through the evolution of sex pheromones in *Ostrinia* moth species. *Int J Biol Sci*, 2009, 5: 319–330
- 73 Miura N, Nakagawa T, Touhara K, et al. Broadly and narrowly tuned odorant receptors are involved in female sex pheromone reception in *Ostrinia* moths. *Insect Biochem Mol Biol*, 2010, 40: 64–73
- 74 Mitsuno H, Sakurai T, Murai M, et al. Identification of receptors of main sex-pheromone components of three Lepidopteran species. *Eur J Neurosci*, 2008, 28: 893–902
- 75 Chang H, Liu Y, Yang T, et al. Pheromone binding proteins enhance the sensitivity of olfactory receptors to sex pheromones in *Chilo suppressalis*. *Sci Rep*, 2015, 5: 13093
- 76 Benton R, Vannice K S, Gomez-Diaz C, et al. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 2009, 136: 149–162
- 77 Olivier V, Monsempes C, Francois M C, et al. Candidate chemosensory ionotropic receptors in a Lepidoptera. *Insect Mol Biol*, 2011, 20: 189–199

- 78 Gu S H, Sun L, Yang R N, et al. Molecular characterization and differential expression of olfactory genes in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. PLoS One, 2014, 9: e103420
- 79 Koh T W, He Z, Gorur-Shandilya S, et al. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors. Neuron, 2014, 83: 850–865
- 80 Chen C, Buhl E, Xu M, et al. *Drosophila* ionotropic receptor 25a mediates circadian clock resetting by temperature. Nature, 2015, 527: 516–520
- 81 Zhang Y V, Ni J, Montell C. The molecular basis for attractive salt-taste coding in *Drosophila*. Science, 2015, 340: 1334–1338
- 82 Getahun M N, Wicher D, Hansson B S, et al. Temporal response dynamics of *Drosophila* olfactory sensory neurons depends on receptor type and response polarity. Front Cell Neurosci, 2012, 6: 54
- 83 Yao C A, Ignell R, Carlson J R. Chemosensory coding by neurons in the coeloconic sensilla of the *Drosophila* antenna. J Neurosci, 2005, 25: 8359–8367
- 84 Pelosi P, Calvello M, Ban L. Diversity of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in insects. Chem Senses, 2005, 30 Suppl 1: i291–292
- 85 McKenzie S K, Oxley P R, Kronauer D J. Comparative genomics and transcriptomics in ants provide new insights into the evolution and function of odorant binding and chemosensory proteins. BMC Genomics, 2014, 15: 718
- 86 Wanner K W, Willis L G, Theilmann D A, et al. Analysis of the insect os-d-like gene family. J Chem Ecol, 2004, 30: 889–911
- 87 Forêt S, Wanner K W, Maleszka R. Chemosensory proteins in the honey bee: insights from the annotated genome, comparative analyses and expressional profiling. Insect Biochem Mol Biol, 2007, 37: 19–28
- 88 Kamikouchi A, Morioka M, Kubo T. Identification of honeybee antennal proteins/genes expressed in a sex- and/or caste selective manner. Zool Sci, 2004, 21: 53–62
- 89 Steller M M, Kambhampati S, Caragea D. Comparative analysis of expressed sequence tags from three castes and two life stages of the termite *Reticulitermes flavipes*. BMC Genomics, 2010, 11: 463
- 90 Guo W, Wang X, Ma Z, et al. *CSP* and *takeout* genes modulate the switch between attraction and repulsion during behavioral phase change in the migratory locust. PLoS Genet, 2011, 7: e1001291
- 91 Dani F R, Michelucci E, Francese S, et al. Odorant-binding proteins and chemosensory proteins in pheromone detection and release in the silkworm *Bombyx mori*. Chem Senses, 2011, 36: 335–344
- 92 Gong D P, Zhang H J, Zhao P, et al. Identification and expression pattern of the chemosensory protein gene family in the silkworm, *Bombyx mori*. Insect Biochem Mol Biol, 2007, 37: 266–277
- 93 Kitabayashi A N, Arai T, Kubo T, et al. Molecular cloning of cDNA for p10, a novel protein that increases in the regenerating legs of *Periplaneta americana* (American cockroach). Insect Biochem Mol Biol, 1998, 28: 785–790
- 94 Guo Z, Cheng Zhu Y, Huang F, et al. Microarray analysis of global gene regulation in the Cry1Ab-resistant and Cry1Ab-susceptible strains of *Diatraea saccharalis*. Pest Manag Sci, 2012, 68: 718–730
- 95 Liu Y L, Guo H, Huang L Q, et al. Unique function of a chemosensory protein in the proboscis of two *Helicoverpa* species. J Exp Biol, 2014, 217: 1821–1826
- 96 Ishida Y, Leal W S. Chiral discrimination of the Japanese beetle sex pheromone and a behavioral antagonist by a pheromone-degrading enzyme. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 9076–9080
- 97 Durand N, Carot-Sans G, Bozzolan F, et al. Degradation of pheromone and plant volatile components by a same odorant-degrading enzyme in the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. PLoS One, 2011, 6: e29147
- 98 Vogt R G. Molecular Basis of Pheromone Detection in Insects. London: Elsevier, 2005. 753–804
- 99 Montell C. A taste of the *Drosophila* gustatory receptors. Curr Opin Neurobiol, 2009, 19: 345–353
- 100 Rogers M E, Sun M, Lerner M R, et al. Snmp-1, a novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins. J Biol Chem, 1997, 272: 14792–14799
- 101 Liu S, Zhang Y R, Zhou W W, et al. Identification and characterization of two sensory neuron membrane proteins from *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Arch Insect Biochem Physiol, 2013, 82: 29–42
- 102 Rogers M E, Krieger J, Vogt R G. Antennal SNMPs (sensory neuron membrane proteins) of lepidoptera define a unique family of invertebrate CD36-like proteins. J Neurobiol, 2001, 49: 47–61
- 103 Nichols Z, Vogt R G. The SNMP/CD36 gene family in Diptera, Hymenoptera and Coleoptera: *Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *Anopheles gambiae*, *Aedes aegypti*, *Apis mellifera*, and *Tribolium castaneum*. Insect Biochem Mol Biol, 2008, 38: 398–415

- 104 Vogt R G, Miller N E, Litvack R, et al. The insect SNMP gene family. *Insect Biochem Mol Biol*, 2009, 39: 448–456
- 105 Li P-Y, Qin Y-C. Molecular cloning and characterization of sensory neuron membrane protein and expression pattern analysis in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Appl Entomol Zool*, 2011, 46: 497–504
- 106 Gu S H, Yang R N, Guo M B, et al. Molecular identification and differential expression of sensory neuron membrane proteins in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. *J Insect Physiol*, 2013, 59: 430–443
- 107 Rogers M E, Steinbrecht R A, Vogt R G. Expression of SNMP-1 in olfactory neurons and sensilla of male and female antennae of the silkworm *Antheraea polyphemus*. *Cell Tissue Res*, 2001, 303: 433–446
- 108 Forstner M, Gohl T, Gondesén I, et al. Differential expression of SNMP-1 and SNMP-2 proteins in pheromone-sensitive hairs of moths. *Chem Senses*, 2008, 33: 291–299
- 109 Febbraio M, Silverstein R L. CD36: implications in cardiovascular disease. *Int J Biochem Cell Biol*, 2007, 39: 2012–2030
- 110 Rasmussen J T, Berglund L, Rasmussen M S, et al. Assignment of disulfide bridges in bovine CD36. *Eur J Biochem*, 1998, 257: 488–494
- 111 Pregitzer P, Greschista M, Breer H, et al. The sensory neurone membrane protein SNMP1 contributes to the sensitivity of a pheromone detection system. *Insect Mol Biol*, 2014, 23: 733–742
- 112 Syed Z, Koppb A, Kimbrellc D A, et al. Bombykol receptors in the silkworm moth and the fruit fly. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 9436–9439

Molecular Mechanisms of Signal Transduction in the Peripheral Olfactory System of Insects

DU LiXiao, LIU Yang & WANG GuiRong

State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China

Olfaction plays a vital role in all aspects of their lives for insects. A precise olfactory system has been formed in the long-term evolution of insects. To complete this process, a variety of olfactory proteins are needed. Our knowledge of the molecular mechanism of odorant reception in insects has grown exponentially over the past decade. With the development of the bioinformatics technology, much more genes of odor-related gene family have been identified, such as odorant receptors and ionotropic receptors. Combined with electrophysiological and behavioral research, their functions have been verified. In this paper, we summarize the biochemical properties and physiological functions of these odor-related proteins and the advances in molecular mechanism of signal transduction in periphery olfactory system of insects.

odorant-binding proteins, odorant receptors, ionotropic receptors, chemosensory proteins, odorant-degrading enzymes, sensory neuron membrane proteins

doi: 10.1360/N052016-00163