

莫建初, 王成盼, 尉吉乾. 昆虫外周嗅觉系统研究进展[J]. 江西农业大学学报, 2019, 41(1): 50-57.



# 昆虫外周嗅觉系统研究进展

莫建初<sup>1</sup>, 王成盼<sup>1</sup>, 尉吉乾<sup>2</sup>

(1. 浙江大学 昆虫科学研究所 农业部农业昆虫学重点实验室, 浙江 杭州 310058; 2. 浙江省杭州市植保土肥总站, 浙江 杭州 310011)

**摘要:** 嗅觉作为昆虫感知外界环境的主要手段之一, 在觅食、防御、交配、繁殖、信息交流及栖息地选择等方面起着十分重要的作用。研究环境中或来自生物体的气味分子作用于昆虫感觉器官引起昆虫产生行为反应的机制, 有助于人们了解昆虫的寄主识别、种间互作和种内交流等行为及制定害虫治理和益虫保护等策略。本文对昆虫嗅觉系统中气味分子的传导过程, 及外周嗅觉系统相关蛋白的功能及研究现状进行综述。气味分子通过嗅觉感受器进入外周嗅觉系统, 进而转化为电信号进入中枢神经系统进行加工处理。气味结合蛋白与气味分子进行结合, 并将其运输到气味受体; 化学感受蛋白也能够与气味分子结合, 但其在昆虫体内具有更为广泛的功能; 气味受体具有识别气味结合蛋白或化学感受蛋白传递而来的气味分子的功能, 并将这种化学信号转化为电信号; 离子受体在外周嗅觉系统具有和气味受体相似的作用, 但其气味反应谱更窄; 感觉神经元膜蛋白在气味分子的传递过程中可能起到的重要作用; 气味降解酶也存在多种降解气味分子的假说。通过对昆虫外周嗅觉系统的研究进展进行梳理, 为今后研究昆虫外周嗅觉系统提供参考。

**关键词:** 外周嗅觉系统; 气味结合蛋白; 化学感受蛋白; 气味受体; 离子受体; 感觉神经元膜蛋白; 气味降解酶

**中图分类号:** S186 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-2286(2019)01-0050-08

## Advance in the research on insect peripheral olfactory system

MO Jian-chu<sup>1</sup>, WANG Cheng-pan<sup>1</sup>, WEI Ji-qian<sup>2</sup>

(1. Ministry of Agriculture Key Laboratory of Agricultural Entomology, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China; 2. General Station of Plant Protection and Soil Fertilizer, Hangzhou, Zhejiang 310020, China)

**Abstract:** As one of the most important methods to apperceive the environments, olfaction plays a crucial role in foraging, defense, mating, reproduction, information communication, and habitat selection of insects. To investigate the mechanism of how odorants from the environments or organisms act on sense organ of insects and elicit behavior response will help us understand the behavior of insects, such as host recognition, interspecific interaction and intraspecific communication, and develop strategies for pest management and beneficial insect protection. This paper reviews the advance in the research on the odorant transduction of insect peripheral olfactory system, and the function of related proteins. Through the olfactory receptor, odorants get into the peripheral olfactory system, and then convert into electrical signals for processing in the central nervous system. The odorant-binding proteins bind with the odorants and transport them to odorant receptors. The chemosensory proteins can also bind with the odorants, but the chemosensory proteins have a broader range of functions in insects. The

收稿日期: 2018-04-10 修回日期: 2018-04-26

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(201403030)

Project supported by Special Fund for Agroscientific Research in the Public Interest(201403030)

作者简介: 莫建初(1964—), 男, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事昆虫毒理学、城市昆虫学、媒介昆虫学研究, mojianchu@zju.edu.cn。

odorant receptors can recognize the odorants transferred from odorant-binding proteins or chemosensory proteins, and convert the chemical signals into electrical signals. The ionotropic receptors have similar effects on odorant receptors in insect peripheral olfactory system, but the ionotropic receptors have a much narrower response spectrum of odorants. The sensory neuron membrane proteins may play an important role in the transmission of odorants. And the odorant-degrading enzymes also have multiple hypotheses for degrading odorants. Combining the progress in the research on insect peripheral olfactory system would provide some references for further study of insect peripheral olfactory system.

**Keywords:** peripheral olfactory system; odorant-binding proteins; chemosensory proteins; odorant receptors; ionotropic receptors; sensory neuron membrane proteins; odorant-degrading enzymes

在自然生态系统中,昆虫时刻暴露于各种气味之中,它们通过嗅觉系统对环境中的弥漫的气味分子进行选择识别,进而激发机体产生相应的生理或行为反应。大量的研究<sup>[1-2]</sup>结果表明,昆虫能够感知并识别性信息素、植物挥发物、动物气味等化学信号分子,并借此进行求偶、交配、防御、寄主定位、食物选择、种间识别、种内交流和栖息地选择等,是其维持生存应具备的技能。昆虫嗅觉系统的协调互作,从外周感受器感知环境中的化学信号开始,通过外周嗅觉系统(peripheral olfactory system)将信号传递到触角叶进行加工,最后传递到脑,脑对嗅觉系统及其他感觉系统传来的信号进行综合分析处理,促使昆虫产生相应的反应<sup>[3]</sup>。利用化学药剂对昆虫的神经系统进行干扰能达到控制害虫的目的,但这类化学药剂对哺乳动物同样具有毒性。因此,基于昆虫外周嗅觉系统工作机理的研究能为害虫治理提供新的思路。

## 1 气味分子在外周嗅觉系统中的传递过程

昆虫的嗅觉感受器主要位于触角和下颚须,属于多孔感器。Schneider<sup>[4]</sup>根据感受器外部形态的不同,将其分为12种。外界气味分子通过嗅觉感受器壁上的微孔进入外周嗅觉系统,进而通过外周嗅觉水平和中枢神经水平2个层面对这些气味分子进行识别。首先,气味分子通过外周嗅觉系统的选择性接收后,经过神经细胞的传导作用将化学信号转化为电信号;其后,中枢神经系统对电信号进行整理加工并做出决策,引起昆虫对应的生理或行为反应。

昆虫外周嗅觉系统借助气味结合蛋白(odorant-binding proteins,OBPs)、化学感受蛋白(chemosensory proteins,CSPs)、气味受体(odorant receptors,ORs)、离子受体(ionotropic receptors,IRs)、感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane proteins,SNMPs)和气味降解酶(odorant-degrading enzymes,ODEs)等功能蛋白进行气味分子的传导<sup>[5]</sup>。气味分子到达触角后,通过角质层壁(cuticle wall),经孔道微管到达感器表面,进而进入富含可溶性蛋白的水溶性感器淋巴液(seneillar lymph)环境中<sup>[2]</sup>。气味分子首先与OBPs或CSPs结合,穿过感器淋巴液到达感觉神经元树突,并激活结合在嗅觉神经元膜表面的ORs或IRs,ORs或IRs将化学信号转化为电信号传递至触角叶激活脑部中枢神经系统<sup>[5-6]</sup>。不过,也有研究者<sup>[7]</sup>认为SNMPs在昆虫外周嗅觉系统的信号转导过程中起到了重要作用,但其具体作用仍有待进一步研究证明。

## 2 外周嗅觉系统相关蛋白

### 2.1 气味结合蛋白

昆虫OBPs是一类小分子的水溶性蛋白,一般包括120~150个氨基酸,其特征是氨基酸序列中含有6个保守的半胱氨酸位点,它们之间可形成3对二硫键以维持其蛋白结构的稳定性<sup>[3,8]</sup>。研究<sup>[9]</sup>表明,OBPs负责将气味分子从外部环境运输到ORs,OBPs与脂溶性气味分子结合是昆虫识别外界气味物质的基础。两类OBPs,即性信息素气味结合蛋白(pheromone binding protein,PBP)和普通气味结合蛋白(general odorant-binding proteins,GOBPs)分别可以与不同种类的气味分子相结合<sup>[10]</sup>。OBPs表面为亲水性,内部为疏水性,当脂溶性气味分子进入感器淋巴液中,气味分子能结合到锥形腔内部,并被运输到嗅觉神经元上的ORs<sup>[3,11]</sup>。在淋巴液中,这些气味分子以OBPs作为溶剂和载体,OBPs对气味分子的选择性结合是其实实现气味选择性识别的理论基础。同时,OBPs将气味分子传递到受体蛋白,并消除感器淋巴液中无效成分或有毒物质<sup>[12]</sup>。因此,昆虫嗅觉系统的敏感性与OBPs具有直接关系。

OBPs传递气味分子的功能最早发现于鳞翅目类昆虫的触角<sup>[13]</sup>,目前已从隶属于鞘翅目、双翅目、蜚蠊目、半翅目、膜翅目和虱毛目的30多种昆虫体内克隆得到了OBPs基因,但OBPs在不同昆虫种类间存在着极大的差异<sup>[14]</sup>。尽管OBPs基因主要表达于触角,但在其他器官中也鉴定到了该类基因的表达,且OBPs基因的表达在同种昆虫的不同组织中存在一定差异<sup>[15]</sup>。因此,OBPs除传递气味分子外,可能还存在其他的功能。研究发现,在黑花蝇(*Phormia regina*)中,OBPs可以溶解摄入食物中的脂肪酸<sup>[16]</sup>;在吸血类昆虫黑须库蚊(*Culex nigripalpus*)和长红猎蝽(*Rhodnius prolixus*)的肠道转录组中也发现了OBPs的表达<sup>[17]</sup>,这表明其可能具有营养转运或其他分子的功能<sup>[2]</sup>。此外,在一些昆虫的生殖器官和信息素合成腺体中也检测到了OBPs<sup>[18]</sup>,说明OBPs可能具有调控化学信息素释放的功能。也有学者认为OBPs参与气味分子的失活,避免重复刺激的产生<sup>[19]</sup>。

## 2.2 化学感受蛋白

CSPs是一类相对分子质量较小的酸性可溶性蛋白,大小在11~14 ku,其序列在不同的昆虫中相似性很高,存在明显的高度保守结构域。不同于其他嗅觉感受蛋白,CSPs广泛分布于昆虫的各个组织当中,包括触角、附节、下颚须、表皮和性腺等<sup>[2,20-21]</sup>,目前已在鞘翅目、鳞翅目、双翅目、膜翅目等昆虫中克隆到该类蛋白<sup>[3,23-24]</sup>。

昆虫CSPs的功能具有多样性,不同类型CSPs对不同物质的亲和性存在一定差异<sup>[25]</sup>。并且,CSPs在不同昆虫中的数量也差异极大,如CSP家族编码基因在冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)、中华按蚊(*Anopheles sinensis*)、黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和家蚕(*Bombyx mori*)中分别为8个、8个、4个和19个<sup>[26-27]</sup>。研究<sup>[28-29]</sup>表明,CSPs在昆虫外周神经系统的信号传导过程中发挥着重要的作用,对社会性昆虫的社会分工、种群稳定、信息交流等均有影响。在东亚飞蝗(*Migratory Locust*)群居型向散居型转化的过程中,CSPs从较高的表达量开始小幅上调后急剧下降到较低水平,因此CSPs可能存在感受种群自身状态的功能<sup>[30]</sup>。Ozaki等<sup>[31]</sup>研究发现日本弓背蚁(*Camponotus japonicus*)对异巢蚁群会产生排斥效应,这是由于其CSPs能够溶解表皮碳氢化合物,进而对不同巢穴蚁群进行识别。CSPs在一些信息素腺体中也有表达,说明其可能参与部分信息素的合成与分泌<sup>[32]</sup>。在研究家蚕时有学者发现CSPs在不同组织、不同发育时期和雌雄个体间的表达均存在一定差异,说明其可能参与个体组织发育、信号转导、化学感受等<sup>[33-34]</sup>。

此外,在小蔗螟(*Diatraea saccharalis*)中,CSPs的表达与个体抗性有关,研究发现其抗性种群中的CSPs表达高于敏感种群<sup>[35]</sup>;在棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)中,其喙部表达的CSPs能作为表面活性剂而有助于对植物汁液的取食<sup>[36]</sup>。因此,CSPs作为一种多功能的可溶性蛋白,对其功能的研究不能局限于昆虫的外周嗅觉系统,系统性的研究将有助于对其功能的完整解析。

## 2.3 气味受体

昆虫的ORs是一类在昆虫嗅觉神经元中表达的膜蛋白,包括7个跨膜的结构域,其N端和C端分别位于细胞质内和细胞质外,能够识别气味分子,并将化学信号转变为电信号<sup>[37]</sup>。1999年,在果蝇中发现了第一个昆虫的ORs基因,其后,多个昆虫ORs基因相继被发现<sup>[38]</sup>。ORs分为非典型的气味受体(odorant receptor co-receptor, Orco)和传统气味受体(odorant receptor x, ORx)两类<sup>[39]</sup>。Orco属于OR83b家族,最初在果蝇中被发现,目前已在双翅目、鳞翅目、膜翅目、半翅目、鞘翅目、直翅目等昆虫中均有发现<sup>[39-41]</sup>。通常情况下,每种昆虫只有一个具有高度保守特性的Orco<sup>[42]</sup>。位于嗅觉神经元树突膜上的ORx,属于G-蛋白偶联受体(G-protein coupled receptor, GPCR)超家族,其蛋白一般包含400~450个氨基酸序列<sup>[43]</sup>。

Orco和ORx通过形成二聚体,从而使ORs对气味分子的反应能力得到提高,但ORs对气味分子的识别范围并不因此而改变<sup>[44-45]</sup>。蚊虫的气味受体是由ORx和Orco组成的复合体,细胞表面的神经传输和信号转导都需要Orco的参与<sup>[46]</sup>。尽管Orco在昆虫嗅觉识别起到重要作用,但其本身并不具备与气味分子相结合的能力。研究发现,果蝇嗅觉神经元仅表达Orco时,其对气味分子不产生反应<sup>[47]</sup>;仅表达ORx时,虽然能够识别气味分子,但识别效率极低<sup>[48]</sup>;而同时表达Orco和ORx时,则对气味分子的反应效率极高<sup>[49]</sup>。此外,昆虫Orco的种类和数量因昆虫种类的不同而存在极大差异,Leal<sup>[3]</sup>认为这种差异的根源在于昆虫生境和生存压力的不同。

目前,有2种关于ORs激活的假说:一种假说认为,ORs是由气味分子单独激活;而另一种假说则认为,ORs受OBPs与气味分子结合形成的复合体共同激活<sup>[2]</sup>。由于信息素在昆虫生存中具有广泛的作用,

因此对昆虫 ORs 的研究主要集中在信息素受体(pheromone receptors, PRs)上。研究表明,棉铃虫 HarmOR13 能特异性识别 Z11-16Ald,而 HarmOR6 可同时识别 Z9-16Ald 和 Z9-14Ald, HarmOR16 能够同时识别 Z11-16OH 和 Z9-14Ald,但是 HarmOR11、HarmOR14 和 HarmOR15 对棉铃虫所有性信息素都无反应<sup>[50]</sup>。欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)的 5 个 ORs 中, OnubOR1、OnubOR3、OnubOR4、OnubOR5 对其性信息素主要成分的同分异构体和拮抗剂都能产生反应,而 OnubOR6 只能识别 Z11-16Oac<sup>[51]</sup>。豆秆野螟(*Ostrinia scapularis*)的 OscaOR4 能够特异性识别 E11-14Oac,并且 OscaOR3 对其种内和近缘种的性信息素都有反应<sup>[52]</sup>。二化螟(*Chilo suppressalis*)的 CsupPR1 对性信息素所有成分都有反应, CsupPR4 却只作用于性信息素次要组分 Z9-16Ald,但是 CsupPR3 和 CsupPR5 对其性信息素成分和类似物都无明显反应<sup>[53]</sup>。ORs 具有较高的特异性,因此其可能是昆虫嗅觉系统中起选择作用的主要物质<sup>[3]</sup>。

## 2.4 离子受体

早期对果蝇触角、下颚须等的研究发现部分神经元中不存在 ORs 基因的表达,但能对气味分子产生生理反应,后发现其起作用的受体,并命名为离子受体<sup>[54-55]</sup>。IRs 基因是离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptor, iGluR)家族基因中的一种,表达 IRs 的神经元能对不同气味分子产生反应。目前,对 IRs 的研究主要集中在果蝇,发现它能影响果蝇的交配行为、味觉识别、适应性进化及生物钟调节等<sup>[56-57]</sup>。现已从黑腹果蝇中检测出 66 个 IRs 基因(其中 9 个可能是假基因),其中 16 个特异性表达于触角<sup>[54,58]</sup>;从斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)、苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*)和棉铃虫触角中也分别只检测出了 12 个、15 个和 12 个 IRs 基因<sup>[59-61]</sup>。

IRs 和 ORs 在许多方面存在差异。相较于 ORs, IRs 的气味反应谱较窄,但更加敏感。两者识别的气味分子的种类也不完全相同,能够引起 IRs 强烈反应的气味分子不能或只能引起 ORs 微弱的反应,但引起 ORs 强烈反应的气味分子则对所有的 IRs 均不引起反应<sup>[23,62]</sup>。不同于 ORs 基因在雌雄虫中的特异性表达, IRs 基因在雌雄虫个体之间的表达差异并不明显。在小菜蛾(*Plutella xylostella*)触角中检测出 54 个 ORs 基因和 16 个 IRs 基因的表达,其中 PxylOR1、PxylOR3、PxylOR4、PxylOR5、PxylOR6 和 PxylOR7 在雄虫触角中表达量极高,且该 6 个 ORs 均属于 PRs,而 PxylOR8 在雌虫触角中特异性表达<sup>[63]</sup>。这种现象在斜纹夜蛾中也有发现<sup>[59]</sup>,说明 IRs 可能存在高度保守的功能。另外,类似于 Orco 和 ORx 结合形成二聚体, IRs 中也存在 IRs 与共表达受体 IR8a 和 IR25a 在触角神经元共表达的现象,且这种表达的组模式表现得更为复杂<sup>[45,64]</sup>。

## 2.5 感觉神经元膜蛋白

昆虫 SNMPs 的氨基酸序列中约有 520 个氨基酸残基,是哺乳动物 CD36 基因家族的同系蛋白,并且是 CD36 家族中唯一在神经元中表达的蛋白,其 C 端和 N 端均有一个跨膜结构域,同时还有一个胞外环<sup>[65]</sup>。SNMPs 首先在多音天蚕蛾(*Antheraea polyphemus*)中被发现<sup>[66]</sup>。虽然 SNMPs 的表达模式存在差异,但目前发现其都在毛形感受器中表达<sup>[67]</sup>。在昆虫的 2 种 SNMPs 基因中, SNMP1 基因表达于嗅觉受体神经元树突膜上,而 SNMP2 基因则表达于感器淋巴液或支持细胞(supporting cells)中<sup>[67-68]</sup>。

SNMPs 在昆虫触角、头部(除触角外其他部分)、胸部、翅、腹部、足等部位均有表达,但其含量存在差异,表现为触角富集效应。利用 RT-PCR 对烟夜蛾(*Heliothis assulta*)和小地老虎(*Agrotis ypsilon*)进行研究也发现其触角 SNMPs 表达量显著高于其他组织<sup>[69-70]</sup>。

对于 SNMPs 在生物体内的具体功能尚有许多争议。Rogers 等<sup>[71]</sup>根据 SNMPs 的特点对其功能提出了 4 种可能性:作为气味分子或气味结合蛋白-气味分子复合物的受体;参与气味结合蛋白-气味分子复合物中气味分子的释放;与气味受体形成复合物参与气味识别;参与气味分子传递至神经元细胞中的过程。也有研究者认为 SNMPs 不适合作为受体,推测 SNMPs 可能与 ORs 或细胞内其他蛋白相互作用,以降低 OBPs 与气味分子形成的复合物的稳定性,进而避免气味分子的持续刺激<sup>[72]</sup>。

## 2.6 气味降解酶

由于环境中气味分子的种类多、变化快,昆虫必须迅速准确地感知这种变化才能很好地生存。同时,为了保持自身对气味分子的敏感性,避免长时间刺激带来的不利影响, ORs 上的气味分子在完成其功能后也需要快速失活。例如在雄虫通过雌虫释放的性信息素对雌虫进行定位时,只有性信息素在雄虫体内不断快速失活,才能保证定位的准确性。因此,气味分子在昆虫外周嗅觉系统中的失活具有十分重要的意义。

目前已有多种气味分子降解的模型被提出。信息素结合蛋白(pheromone binding proteins, PBP)假说认为PBPs存在还原型和氧化型两种状态,信息素进入感器淋巴液内首先与还原型PBPs结合形成复合物,穿过淋巴液将气味分子运输到ORs后形成信息素结合蛋白-气味分子-气味受体复合物,催化信息素结合蛋白转变为氧化型,氧化型PBPs作为清除剂使信息素失活<sup>[73]</sup>。

气味降解酶假说是学者普遍接受的观点,认为在ODEs的作用下,气味分子或性信息素被酶解后失活。已经有多种具有气味降解酶功能的分子被鉴定出来,包括细胞色素P450、谷胱甘肽-S转移酶、酯酶、乙醇脱氢酶等<sup>[74]</sup>。研究证明触角特异酯酶能够快速降解气味物质,使其迅速失活<sup>[75]</sup>,气味酯酶不仅可以降解普通的气味分子,还能降解性信息素<sup>[3,76]</sup>。但这些ODEs在气味降解过程中的作用阶段、作用机制仍然没有得到完整的诠释。对ODEs的研究,首先应该确认昆虫感器淋巴液中分布有这些酶,并确认其对气味分子具有降解作用,尤其是能迅速使性信息素失活<sup>[3]</sup>。

### 3 分析与展望

昆虫的诸多行为都涉及其嗅觉系统的作用,虽然经过大量的研究已经对昆虫嗅觉系统有了较为深刻的理解,但仍存在诸多问题。在昆虫外周嗅觉系统中,各种功能蛋白相互作用的分子机理尚不明确;OBPs在触角以外器官中存在的具体功能还有待研究;昆虫OBPs参与的化学感应的分子机制仍不清楚;OBPs如何释放气味分子到ORs,OBPs是否在气味分子的识别过程中起到重要作用也不得而知;CSPs功能具有多样性的原因;ORs的激活究竟是气味分子本身,还是气味分子与OBPs形成的复合物的作用;Or-co与ORx种类、数量与功能差异的原因;IRs与ORs对气味分子反应不同的原因;SNMPs在生物体内的具体功能;气味分子失活原理,以及外周嗅觉系统对气味分子选择性识别的作用机制等。对这些问题展开研究有助于理解昆虫的生命现象和开发出更加有效更加环保的害虫防治新技术。同时也不能孤立地对昆虫外周嗅觉系统进行研究,将其与昆虫中枢神经系统的研究相结合,破解昆虫从感知外界气味分子到最终做出反应全过程的机理,才能从真正意义上了解昆虫、防控昆虫、利用昆虫。

在昆虫的外周嗅觉系统中,OBPs、CSPs、ORs、IRs、SNMPs、ODEs都起到了十分重要的作用,他们之间的相互作用是昆虫感知外界环境中气味分子并做出相应的生理反应的基础。因此,通过对昆虫外周嗅觉系统的研究,可以帮助我们了解昆虫识别配偶、天敌,寻找食物、产卵场所等行为特征,为进一步调控昆虫行为、控制害虫侵袭、保护和利用有益昆虫奠定基础。尤其是在环境问题日益恶化,农药3R问题日益凸显的情况下,深入研究昆虫外周嗅觉系统识别气味分子的机制,研发对昆虫具有一定正趋性或靶向作用的药剂,将有助于研发出高效、绿色、安全、广谱的害虫控制剂,对我国有害昆虫的治理起到十分积极的作用。

#### 参考文献:

- [1] Zwiebel L J, Takken W. Olfactory regulation of mosquito-host interaction[J]. *Insect Biochemistry and molecular Biology*, 2004, 34(7): 645-652.
- [2] Brito N F, Moreira M F, Melo A C. A look inside odorant-binding proteins in insect chemoreception[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2016, 95: 51-65.
- [3] Leal W S. Odorant reception in insects: roles of receptors binding proteins, and degrading enzymes[J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58(1): 373-391.
- [4] Schneider D. Insect antennae[J]. *Annual Review of Entomology*, 1964, 9(1): 103-122.
- [5] Sato K, Touhara K. Insect olfactory: receptors, signal transduction, and behavior[J]. *Results and Problems in Cell Differentiation*, 2008, 47: 121-138.
- [6] Manoharan M, Chong M N F, Vaitinadapoule A, et al. Comparative genomics of odorant binding proteins in *Anopheles gambiae*, *Aedes aegypti*, and *Culex quinquefasciatus*[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2013, 5(1): 163-180.
- [7] Rützler M, Zwiebel L J. Molecular biology of insect olfaction: recent progress and conceptual models[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2005, 191(9): 777-790.
- [8] Sandler B H, Nikonova L, Leal W S, et al. Sexual attraction in the silkworm moth: structure of the pheromone-binding-protein-bombykol complex[J]. *Cell Chemical Biology*, 2000, 7(2): 143-151.

- [9] 那杰,白旭,郭瑞,等.昆虫气味认知的嗅觉神经结构及分子机制[J].现代生物医学进展,2015,15(4):749-755.  
Na J, Bai X, Guo R, et al. Olfactory neural structure and molecular mechanism of odor perception in insect[J]. Progress in Modern Biomedicine, 2015, 15(4): 749-755.
- [10] Peng G, Leal W S. Identification and cloning of a pheromone-binding protein from the Oriental beetle, *Exomala orientalis* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2001, 27(11): 2183-2192.
- [11] Zhou J J, He X L, Pickett J A, et al. Identification of odorant-binding proteins of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*: genome annotation and comparative analyses[J]. Insect Molecular Biology, 2008, 17(2): 147-163.
- [12] Steinbrecht R A. Odorant-binding proteins: expression and function[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 1998, 855(1): 323-332.
- [13] Vogt R G, Riddiford L M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae[J]. Nature, 1981, 293(5828): 161-163.
- [14] Xu Y L, He P, Zhang L, et al. Large-scale identification of odorant-binding proteins and chemosensory proteins from expressed sequence tags in insects[J]. BMC Genomics, 2009, 10(1): 632.
- [15] Li Z Q, He P, Zhang Y N, et al. Molecular and functional characterization of three odorant-binding protein from *Periplaneta americana* [J]. PLoS One, 2017, 12(1): e0170072.
- [16] Yuko I, Jun I, Leal W S. Fatty acid solubilizer from the oral disk of the blowfly [J]. PLoS One, 2013, 8(1): e51779.
- [17] Ribeiro J M, Genta F A, Sorgine M H, et al. An insight into the transcriptome of the digestive tract of the bloodsucking bug, *Rhodnius prolixus* [J]. PLoS Neglected Tropical Diseases, 2014, 8(1): 2594.
- [18] Sun Y L, Huang L Q, Pelosi P, et al. Expression in antennae and reproductive organs suggests a dual role of an odorant-binding protein in two sibling *Helicoverpa* species [J]. PLoS One, 2012, 7(1): e30040.
- [19] 张瑜,张胜男,张媛媛,等.昆虫嗅觉机制的研究进展[J].福建农业学报,2016,31(5):538-544.  
Zhang Y, Zhang S N, Zhang Y Y, et al. Advances in insect olfactory mechanism [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2016, 31(5): 538-544.
- [20] Li H L, Ni C X, Zhang L Y, et al. Chemosensory proteins of the eastern honeybee, *Apis cerana*: identification, tissue distribution and olfactory related functional characterization [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2016, 194-195(4): 11-19.
- [21] Xue W, Fan J, Zhang Y, et al. Identification and expression analysis of candidate odorant-binding protein and chemosensory protein genes by antennal transcriptome of *Sitobion avenae* [J]. PLoS One, 2016, 11(8): e0161839.
- [22] Yuan X, Jiang Y D, Wang G Y, et al. Odorant-binding proteins and chemosensory proteins from an invasive pest *Lissorhoptrus oryzophilus* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. Environmental Entomology, 2016, 45(5): 1276-1286.
- [23] Yao C A, Ignell R, Carlson J R. Chemosensory coding by neurons in the coeloconic sensilla of the *Drosophila* antenna [J]. The Journal of Neuroscience, 2005, 25(37): 8359-8367.
- [24] 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 [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 718.
- [25] Forêt S, Wanner K W, Maleszka R. Chemosensory proteins in the honey bee: insights from the annotated genome, comparative analyses and expressional profiling [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 37(1): 19-28.
- [26] Vieira F G, Rozas J. Comparative genomics of the odorant-binding and chemosensory protein gene families across the Arthropoda: origin and evolutionary history of the chemosensory system [J]. Genome Biology and Evolution, 2011, 3(1): 476-490.
- [27] 梅婷,何正波,王小婷,等.中华按蚊化学感受蛋白(CSP)家族基因的全基因组鉴定和特征分析[J].昆虫学报,2017,60(2):136-147.  
Mei T, He Z B, Wang X T, et al. Genome-wide identification and characterization of genes of the chemosensory protein (CSP) family in *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae) [J]. Acta Entomologica Sinica, 2017, 60(2): 136-147.
- [28] Kamikouchi A, Morioka M, Kubo T. Identification of honeybee antennal proteins/genes expressed in a sex- and/or caste selective manner [J]. Zoological Science, 2004, 21(1): 53-62.
- [29] 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* [J]. BMC Genomics, 2010, 11(1): 463.
- [30] 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 [J]. PLoS Genetics, 2011, 7(2): e1001291.
- [31] Ozaki M, Wada-Katsumata A, Fujikawa K, et al. Ant nestmate and nonnestmate discrimination by a chemosensory sensillum [J]. Science, 2005, 309(5732): 311-314.

- [32] 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*[J]. *Chemical Senses*, 2011, 36(4): 335-344.
- [33] 邓培渊, 乔惠丽, 李丹丹, 等. 家蚕化学感受蛋白 BmCSP4 表达谱及结合特性分析[J]. *昆虫学报*, 2011, 53(8): 869-876.
- Deng P Y, Qiao H L, Li D D, et al. Expression pattern and binding specificity of chemosensory protein BmCSP4 in the silkworm, *Bombyx mori*[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2011, 53(8): 869-876.
- [34] 李庆荣, 肖阳, 邢东旭, 等. 化学感受蛋白家族基因在家蚕 5 龄幼虫表皮中的表达分析[J]. *蚕业科学*, 2017, 43(1): 39-44.
- Li Q R, Xiao Y, Xin D X, et al. Expression analysis of chemosensory protein family genes in epidermis of the 5th instar silkworm larvae[J]. *Science of Sericulture*, 2017, 43(1): 39-44.
- [35] Guo Z, Cheng Z Y, Huang F, et al. Microarray analysis of global gene regulation in the Cry1Ab-resistant and Cry1Ab-susceptible strains of *Diatraea saccharalis*[J]. *Pest Management Science*, 2012, 68(5): 718-730.
- [36] Liu Y L, Guo H, Huang L Q, et al. Unique function of a chemosensory protein in the proboscis of two *Helicoverpa* species[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(10): 1821-1826.
- [37] Leal W S, Chen A M, Ishida Y, et al. Kinetics and molecular properties of pheromone binding and release[J]. *PNAS*, 2005, 102(15): 5386-5391.
- [38] Clyne P J, Warr C G, Freeman M R, et al. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*[J]. *Neuron*, 1999, 22(2): 327-328.
- [39] Larsson M C, Domingos A I, Jones W D, et al. *Or83b* encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction[J]. *Neuron*, 2004, 43(5): 703-714.
- [40] Leal W S, Ishida Y, Pelletier J, et al. Olfactory proteins mediating chemical communication in the navel orangeworm moth, *Amyelois transitella*[J]. *PLoS One*, 2009, 4(9): e7235.
- [41] Vosshall L B, Hansson B S. A unified nomenclature system for the insect olfactory coreceptor[J]. *Chemical Senses*, 2011, 36(6): 497-498.
- [42] Nakagawa T, Pellegrino M, Sato K, et al. Amino acid residues contributing to function of the heteromeric insect olfactory receptor complex[J]. *PLoS One*, 2012, 7(3): e32372.
- [43] Hildebrand J G. Analysis of chemical signals by nervous systems[J]. *PNAS*, 1995, 92(1): 67-74.
- [44] Neuhaus E M, Gisselmann G, Zhang W, et al. Odorant receptor heterodimerization in the olfactory system of *Drosophila melanogaster*[J]. *Nature Neuroscience*, 2005, 8(1): 15-17.
- [45] Benton R, Sachse S, Michnick S W, et al. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors in vivo[J]. *PLoS Biology*, 2006, 4(2): 240-257.
- [46] 代玉华, 赵忠懿, 程鹏, 等. 蚊虫嗅觉受体的研究进展[J]. *寄生虫与医学昆虫学报*, 2014, 21(1): 59-64.
- Dai Y H, Zhao Z Y, Cheng P, et al. Advances in research of odorant receptor proteins of mosquitoes[J]. *Acta Parasitologica et Medica Entomologica Sinica*, 2014, 21(1): 59-64.
- [47] Dobritsa A A, Naters W, Warr C G, et al. Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna[J]. *Neuron*, 2003, 37(5): 827-841.
- [48] Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, et al. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkworm *Bombyx mori*[J]. *PNAS*, 2004, 101(47): 16653-16658.
- [49] Nakagawa T, Sakurai T, Nishioka T, et al. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors[J]. *Science*, 2005, 307(5715): 1638-1642.
- [50] Liu Y, Liu C, Lin K, et al. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62094.
- [51] Wanner K W, Nichols A S, Allen J E, et al. Sex pheromone receptor specificity in the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*[J]. *PLoS One*, 2010, 5(1): e8685.
- [52] Miura N, Nakagawa T, Touhara K, et al. Broadly and narrowly tuned odorant receptors are involved in female sex pheromone reception in *Ostrinia* moths[J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2010, 40(1): 64-73.
- [53] Chang H, Liu Y, Yang T, et al. Pheromone binding proteins enhance the sensitivity of olfactory receptors to sex pheromones in *Chilo suppressalis*[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 13093.
- [54] Benton R, Vannice K S, Gomez-Diaz C, et al. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*

- [J].Cell,2009,136(1):149-162.
- [55] Montell C.A taste of the *Drosophila* gustatory receptors[J].Current Opinion in Neurobiology,2009,19(4):345-353.
- [56] Koh T W, He Z, Gorur-Shandilya S, et al. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors[J].Neuron,2014,83(4):850-865.
- [57] Chen C, Buhl E, Xu M, et al. *Drosophila* Ionotropic Receptor 25a mediates circadian clock resetting by temperature[J].Nature,2015,527(7579):516-520.
- [58] Croset V, Rytz R, Cummins S F, et al. Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction[J].PLoS Genetics,2010,6(8):e1001064.
- [59] Olivier V, Monsempes C, François M C, et al. Candidate chemosensory ionotropic receptors in a Lepidoptera [J].Insect Molecular Biology,2011,20(2):189-199.
- [60] Bengtsson J M, Trona F, Montagné N, et al. Putative chemosensory receptors of the codling moth, *Cydia pomonella*, identified by antennal transcriptome analysis[J].PLoS One,2012,7(2):e31620.
- [61] Liu Y, Gu S, Zhang Y, et al. Candidate olfaction genes identified within the *Helicoverpa armigera* antennal transcriptome[J].PLoS One,2012,7(10):e48260.
- [62] 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[J].Frontiers in Cellular Neuroscience,2012,6(47):54-65.
- [63] 孙畅仪.小菜蛾气味受体和离子型受体的克隆与表达[D].哈尔滨:东北林业大学,2014.
- Sun C Y. Gene cloning and expression analysis of odorant receptors and ionotropic receptors in the Diamondback Moth (*Plutella xylostella*) [D].Harbin:Northeast Forestry University,2014.
- [64] Su C Y, Menuz K, Carlson J R. Olfactory perception: receptors, cells, and circuits[J].Cell,2009,139(1):45-59.
- [65] Rasmussen J T, Berglund L, Rasmussen M S, et al. Assignment of disulfide bridges in bovine CD36[J].European Journal of Biochemistry,1998,257(2):488-494.
- [66] 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].Journal of Biological Chemistry,1997,272(23):14792-14799.
- [67] Liu S, Zhang Y R, Zhou W W, et al. Identification and characterization of two sensory neuron membrane proteins from *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera:Pyralidae) [J].Archives of Insect Biochemistry and Physiology,2013,82(1):29-42.
- [68] Forstner M, Gohl T, Gondesén I, et al. Differential expression of SNMP-1 and SNMP-2 proteins in pheromone-sensitive hairs of moths[J].Chemical Senses,2008,33(3):291-299.
- [69] 罗梅浩,蔡永萍,赵艳艳,等.烟夜蛾感觉神经元膜蛋白基因的克隆、序列分析与组织特异性表达[J].中国烟草学报,2012,18(5):91-95.
- Luo M H, Cai Y P, Zhao Y Y, et al. Cloning, sequence analysis and tissue-specific expression of sensory neuron membrane protein gene from *Helicoverpa assulta* (Guenée)[J].Acta Tabacaria Sinica,2012,18(5):91-95.
- [70] 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].Journal of Insect Physiology,2013,59(4):430-443.
- [71] 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].Journal of Neurobiology,2001,49(1):47-61.
- [72] Vogt R G, Miller N E, Litvack R, et al. The insect SNMP gene family[J].Insect Biochemistry and Molecular Biology,2009,39(7):448-456.
- [73] Kaissling K E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model revised [J].Journal of Comparative Physiology A,2009,195(10):895-922.
- [74] Merlin C, François M C, Bozzolan F, et al. A new aldehyde oxidase selectively expressed in chemosensory organs of insects [J].Biochemical and Biophysical Research Communications,2005,332(1):4-10.
- [75] 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* [J].PLoS One,2011,6(12):e29147.
- [76] Ishida Y, Leal W S. Chiral discrimination of the Japanese beetle sex pheromone and a behavioral antagonist by a pheromone-degrading enzyme[J].PNAS,2008,105(26):9076-9080.