



稻飞虱嗅觉相关基因及功能的研究进展*

杨贵琴^{1,2**} 王 琴^{1,2} 张秋良^{1,2} 刘 坤^{1,2}
冉会奴^{1,2} 马云峰^{1,2} 董双林³ 贺 鹏^{1***}

(1. 绿色农药与农业生物工程国家重点实验室培育基地, 绿色农药与生物工程教育部重点实验室, 贵州大学精细化工研究开发中心, 贵阳 550025; 2. 贵州大学化学与化工学院, 贵阳 550025; 3. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

摘 要 稻飞虱是我国及亚洲各水稻产区的重大害虫, 在我国成灾危害的种类主要为白背飞虱 *Sogatella furcifera*、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、灰飞虱 *Laodelphax striatellus*。稻飞虱不仅通过韧皮部吸取汁液而且传播多种水稻病毒, 对我国水稻每年产量巨大损失。目前, 稻飞虱对多种常用化学杀虫剂产生了较高的抗性。因此, 急需寻找新的绿色防治方法。当前, “反向化学生态”是化学防治的理想替代方案之一, 即通过研究昆虫重要的嗅觉基因功能, 揭示嗅觉感受机制, 从而找到对昆虫具有吸引作用的小分子化合物, 制备诱芯进行田间诱集的绿色防控方法。已有研究证实, 嗅觉感受在稻飞虱对水稻植株的定位及危害中发挥重要作用, 近年有关稻飞虱嗅觉感受分子机制研究方面也取得不少进展。本文对此进行综述和展望, 以期为推动基于嗅觉感受的稻飞虱绿色防控技术的研发提供参考。

关键词 稻飞虱; 嗅觉; 气味结合蛋白; 化学感受蛋白; 气味受体; 离子型受体; 感受神经元膜蛋白; 气味降解酶

Review of research on the olfactory genes of rice planthoppers

YANG Gui-Qin^{1,2**} WANG Qin^{1,2} ZHANG Qiu-Liang^{1,2} LIU Kun^{1,2}
RANG Hui-Nu^{1,2} MA Yun-Feng^{1,2} DONG Shuang-Lin³ HE Peng^{1***}

(1. State Key Laboratory Breeding Base of Green Pesticide and Agricultural Bioengineering, Key Laboratory of Green Pesticide and Agriculture Bioengineering, Ministry of Education, Center for Research and Development of Fine Chemicals, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Chemical Engineering Institute, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract Rice planthoppers, the three dominant species of which are the white-backed planthopper, brown planthopper and small brown planthopper, are major pests of rice crops in our country. These species cause massive crop losses by sucking assimilates from phloem and transmitting multiple rice viruses. Because rice planthoppers have developed high resistance to common chemical pesticides, developing alternative, green, pest management methods is essential to controlling these pests. “Reverse chemical ecology”, which aims to find chemicals that can be used as lures to capture pest insects in the field, is one of the most desirable, alternative, green pest-control solutions. Development of such lures first requires functional research on the crucial olfactory system genes of rice planthoppers to understand their olfactory mechanism. Previous studies have demonstrated that rice planthoppers have an elaborate olfactory system that allows them to locate rice plants by tracking rice plant volatiles. This review comprehensively summarizes recent progress in research on the olfactory mechanism of rice planthoppers, and thereby provides a foundation for the development of green pest management techniques to control these pests.

*资助项目 Supported projects: 贵州省大学生创新创业计划项目 (贵大(国)创字 2020(036)); 国家自然科学基金 (31860617); 贵州省自然科学基金 (黔科合-J [2020]1Y077)

**第一作者 First author, E-mail: 2429376693@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: phe1@gzu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-03-30; 接受日期 Accepted: 2021-06-07

Key words rice planthoppers; olfaction; odorant binding proteins; chemosensory proteins; odorant receptors; ionotropic receptors; sensory neuron membrane proteins; odorant-degrading enzymes

昆虫能够在自然界中生存繁衍,其化学感觉系统起到至关重要的作用(Pelosi *et al.*, 2014)。因此,化感系统也因此可以被作为靶标来开发害虫控制技术。昆虫的化学感受系统分为嗅觉感受系统和味觉感受系统。嗅觉和味觉感受主要发生在不同的化学感受器中,如嗅觉感器和味觉感器;嗅觉感器主要分布于触角、上唇须等化感器官,昆虫识别不同的气味物质主要由嗅觉感器内特定的嗅觉神经元介导(Pelosi *et al.*, 2018),并涉及到多种基因的参与(Leal, 2013)。这些基因包括:1)运输类基因,主要有气味结合蛋白(Odorant binding proteins, OBP)、化学感受蛋白(Chemosensory protein, CSP);2)受体类基因,主要有气味受体(Odorant receptor, OR)、离子型受体(Ionotropic receptor, IR);3)气味降解酶类(Odorant degrading enzyme, ODE)基因,如羧酸酯酶(Carboxylesterase, CCE/CXE)、醛氧化酶(Aldehyde oxidase, AOX)等;4)辅助蛋白,比如感受神经元膜蛋白(Sensory membrane neuron protein, SNMP)。这些基因的相互协作是昆虫能够生存、定位寄主植物、繁殖和躲避天敌等一系列生理行为的关键。

昆虫嗅觉系统的高度特异性和敏感性主要依赖于昆虫嗅觉感器中表达的不同类型的蛋白质之间的相互作用来实现(翁小倩等, 2017)。现在,公认的昆虫嗅觉基本过程是自然界气味物质通过嗅觉感器的孔进入感器淋巴液,首先 OBP 和 CSP 蛋白形成“口袋”装载结合气味小分子,并将气味结合并运输到位于嗅觉感觉神经元(Olfactory sensory neuron, OSN)的气味受体(OR)或离子受体(IR)上,不同类型的受体会形成异源二聚体(共受体/特异受体)——气味共受体(Odorant co-receptor, Orco)/ORx 或 IR 共受体 *IR8a/IR25a/IR93a/IR76b-IRx*, 当特定气味刺激时,受体二聚体打开离子通道,形成电位差,使化学信号转变为电信号进而传到至昆虫大脑,以触发行为反应;最后,冗余的气味分子

被各种 ODE 降解,以保持 OSN 的敏感性(Leal, 2013; Krber *et al.*, 2018; Wicher, 2018)。同时,还有一些其他重要基因也起到关键作用,SNMP 作为 OR 的辅助蛋白,也可以调控昆虫性信息素感受(Vogt *et al.*, 2009)。嗅觉感受在稻飞虱对水稻植株的定位及危害中发挥重要作用,近年来有关稻飞虱嗅觉相关基因的研究方面也取得不少进展,且最近 3 种稻飞虱染色体深度基因组已被解析(Ma *et al.*, 2021),且“反向化学生态”已经成功应用于致倦库蚊引诱剂的快速筛选,研究者通过体外 OR 的配体实验,成功筛选到有效的引诱剂(Choo *et al.*, 2018),这为进一步深化嗅觉分子机制的研究提供了很好的资源。Obata 等(1981, 1983)发现,3 种稻飞虱(白背飞虱(White-backed planthopper, WBPH)、褐飞虱(Brown planthopper, BPH)、灰飞虱(Small brown planthopper, SBPH)搜索定位水稻植株主要依靠触角感受水稻气味来定位水稻,缺失触角的稻飞虱无法定位水稻植株。这表明稻飞虱嗅觉在定位寄主植物方面起着关键作用。因此,研究稻飞虱嗅觉感受分子机制显得极其重要。本文综述了稻飞虱嗅觉相关基因的研究进展,以期稻飞虱的可持续防治提供新靶标和新思路。

1 稻飞虱嗅觉相关基因的研究进展

1.1 气味结合蛋白

气味结合蛋白(Odorant binding protein, OBP)内部为疏水性,表面为亲水性,具有脂溶性气味分子进入触角感器淋巴液时,气味分子与游离在淋巴液中的 OBP 结合,并被运输到嗅觉神经元上的 OR(Zhou *et al.*, 2008)。在感器淋巴液中,这些脂溶性的气味分子将 OBP 作为载体和溶剂,由于 OBP 对气味分子具有选择性结合的能力,使得昆虫触角能实现气味的选择性识别。根据不同的 OBP 蛋白结构。OBP 有很多亚类,其中最常见的是典型 OBP(Classic OBP),

它是一个由 120-150 个氨基酸组成的小水溶性蛋白质家族 (He *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2018), 其具有 6 个保守的半胱氨酸, 构成 6 个 α -螺旋结构域 (C1-C6) 建立了疏水结合腔, 由 3 对二硫键稳定它们的结构, 被认为是 OBP 的黄金标准 (Leal *et al.*, 1999; Zhou *et al.*, 2008; Leal, 2013; He *et al.*, 2019)。除了典型 OBP, 又发现其它 3 种类型 OBP: (1) “Plus-C” OBP, 包括 2 个额外连续和保守的半胱氨酸; (2) “Minus-C” OBP 缺少 2 个保守的半胱氨酸 (C2 和 C5); (3) 非典型 OBP (Atypical OBP) 含有两套 6 个半胱氨酸结构域 (Lagarde *et al.*, 2011; Silvia *et al.*, 2012)。已有多个报道证实 OBP 主要参与昆虫嗅觉过程, 但有一些昆虫 OBP 成员也参与昆虫发育、昆虫抗性、昆虫视觉等其他生理功能 (Pelosi *et al.*, 2018)。

在稻飞虱中, 最早在 2009 年, Xu 等 (2009) 首先通过同源比对从 BPH 表达序列标签中鉴定到 3 个 Classic OBP 序列, 深入分析了 OBP 基因的一级结构特征 (包括半胱氨酸分布模式、保守序列及其模式等) 以及在不同目昆虫间的差异和进化关系。2011 年, He 等 (2011) 进一步克隆了 BPH 中这 3 个 OBP 基因 mRNA 全序列, 通过体外荧光结合和嗅觉行为测定发现 *NlugOBP3* 为 BPH 定位水稻的关键基因, 同时确定了酮类和萜烯类化合物是吸引 BPH 的关键气味组分。2014 年, He 等 (2014a) 通过 WBPH 的转录组, 以 BPH 的气味结合蛋白为模板, 通过同源搜索, 从 WBPH 中鉴定到了 12 个 OBP 基因。随后, 通过全长克隆获得了这 12 个 OBP 的完整开放阅读框序列, WBPH 的 12 个 OBP 基因可以分为 3 组, 8 个 “Classic OBP”、3 个 “Plus-C OBP” 以及 1 个 “Atypical OBP”, 随后利用定量 PCR 技术研究了这 12 个 OBP 基因在不同组织 (触角、口器、足、身体) 中的表达差异。结果表明它们具有不同的表达谱, 暗示它们具有不同的功能。其中, *SfurOBP2* 和 *SfurOBP11* 是在白背飞虱触角中表达最高的 2 个 OBP 基因, 因此, 我们进一步使用纯化后的重组蛋白研究了它们的气味

结合特性, 发现它们都能很好的结合一些水稻气味, 特别是萜类气味分子, 推断这些水稻萜类分子是 WBPH 搜索定位水稻植株的关键组分, 同时可以作为 WBPH 诱芯组分 (He and He, 2014)。同年, Zhou 等 (2014) 通过分析 BPH 触角转录组, 进一步将 BPH 的 OBP 数量从 3 个提高到 10 个, 并综合分析了组织表达谱后发现 *NlugOBP7/8/9/10* 共 4 个 OBP 基因在触角高表达。2018 年, He 等 (2018) 利用这 3 种稻飞虱基因组数据, 分别在 BPH、WBPH、SBPH 中分别完整注释了 12、12 和 16 个 OBP 基因。稻飞虱的 OBP 数量与已知其他半翅目昆虫 OBP 数量基本相同, 豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 有 15 个 (Zhou *et al.*, 2010)、棉蚜 *Aphis gossypii* 有 10 个、苜蓿盲蝽 *Adelphocoris lineolatus* 有 14 个 (Gu *et al.*, 2011)。绿盲蝽 *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) 有 12 个 (Ji *et al.*, 2013)。但是数量明显低于其他双翅目果蝇 *D. melanogaster* (51 OBPs) (Hekmat-Scafe *et al.*, 2002)、中华按蚊 *Anopheles sinensis* (64 OBPs) (He *et al.*, 2016) 和鳞翅目家蚕 *Bombyx mori* (44 OBPs) (Gong *et al.*, 2009)、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (36 OBPs) (Cheng *et al.*, 2017)。构建半翅目 OBP 进化树分析表明 (He *et al.*, 2019): 3 种稻飞虱间大部分 OBP 具有同源基因, 并且与蚜虫 OBP4、OBP5、OBP7、OBP10 同源。其中, 稻飞虱一组同源 OBP——*SfurOBP10/LstrOBP1/NlugOBP11* 与蚜虫 OBP7 在一个亚组, 已证实, 几种蚜虫的 OBP7 亚组基因参与感受蚜虫报警信息素反- β -法尼烯 (Sun *et al.*, 2012; Zhong *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2017), 暗示稻飞虱 OBP 可能参与类似结构的气味感受。并且通过进化分析发现一种阴性进化选择的稻飞虱触角高表达 OBP 保守基因簇 (*SfurOBP11*、*NlugOBP8*、*LstrOBP2*), 进而通过气味谱测定、免疫荧光定位、三维蛋白模拟结合分子对接、RNA 干扰结合行为生测, 确定这 3 个 OBP 基因对于稻飞虱搜索定位水稻的行为中也起到重要作用, OBP 被敲低的稻飞虱对水稻植株的反应

变得迟缓(He *et al.*, 2019)。通过这些研究发现,一些触角高表达的 OBP 在稻飞虱感受水稻气味从而搜索定位水稻的过程中起到关键作用,可以作为今后稻飞虱基于嗅觉基因防虫治虫的候选基因。稻飞虱还有大量 OBP 成员并不在触角高表达,表明它们可能发挥其它重要的生理功能,需要进一步研究。更重要的是,通过体外荧光结合实验筛选到的和 OBP 有高亲和性的气味物质可以作为稻飞虱田间诱芯的重要组分。

1.2 化学感觉蛋白

化学感觉蛋白(Chemosensory protein, CSP)通常在氮端具有较短的信号肽段,并且是种球形可溶性小蛋白(Li *et al.*, 2012)。与 OBP 相比,其通常较短,分子量较小,通常只含有 100-120 个氨基酸(Audrey *et al.*, 2002; Campanacci *et al.*, 2003)。CSP 在昆虫组织中分布更广泛,具有除化学感受外的更多的生理功能(Leal, 2013)。经研究发现, CSP 主要形成 5 个 α 螺旋结构域,以形成疏水腔,其 2 个独立循环的保守模型由 4 个半胱氨酸形成(He *et al.*, 2017),但在不同昆虫体内,其 CSP 的 α -螺旋的数目有一定差异,导致不同种类昆虫体内的 CSP 的功能各不相同(王晓双等, 2017)。通过多项研究表明, CSP 在昆虫各种组织中普遍表达,其不仅仅局限于触角,在昆虫主要嗅觉器官、翅、喙、信息素腺体、足和身体其他主要部分都有表达(Zhou *et al.*, 2008; Sánchez-Gracia *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2009; Romana *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2014)。大多数 CSP 分布在昆虫不同的组织中,它们起着多种作用,比如调节生理节律、调控生长发育、免疫和识别 CO₂ 等功能(Rasmussen *et al.*, 1998; 李卫华等, 2006; Chen *et al.*, 2018; Waris *et al.*, 2018)。

在稻飞虱中, 2009 年, Xu 等(2009)通过 BPH 表达序列标签鉴定到 9 个 CSP 基因后, 2014 年, Yang 等(2014)进一步通过全长克隆获得 BPH 这 9 个 CSP 基因的全长序列,并通过定量 PCR 发现它们具有完全不同的表达谱,比如 *NlugCSP5* 主要在长翅型成虫和翅中表达,

NlugCSP1 基因主要在雄成虫和腹部表达,暗示了 BPH 的 CSP 功能是多样性的,需要进一步研究揭示它们具体参与什么功能。2014 年, Zhou 等(2014)通过触角转录组分析,将 BPH 的 CSP 数量提高到 11 个,但只发现 *NlugCSP10* 基因在触角高表达。2015 年, Zhou 等(2015)通过转录组对 WBPH 和 SBPH 的 CSP 基因进行了注释,分别在 WBPH 和 SBPH 鉴定到 9 和 12 个 CSP 基因,通过组织表达谱发现只有 *LstrCSP9* 和 *SfurCSP5* 在触角高表达;进化树分析表明,3 种稻飞虱 CSP 与其他昆虫 CSP 同源的很少,只有一个亚组 *LstrCSP9*、*NlugCSP10*、*SfurCSP5* 和其它半翅目 CSP 分到一个大组,这个大组中还有几种蚜虫 CSP 基因,豌豆蚜 *ApisCSP1*、棉蚜 *AgosCSP2*、桃蚜 *MperCSP3*; *LstrCSP4* 和 *NlugCSP10* 与桃蚜 *MperCSP2* 在一个亚组、*LstrCSP2/6*、*NlugCSP4/5*、*SfurCSP7/9* 和果蝇 *DmPebIII* 基因在一个亚组, *DmPebIII* 基因在雌虫产卵器官中高表达,暗示这几个稻飞虱 CSP 基因参与雌性生殖功能(Lung *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2015)。说明稻飞虱只有少部分成员在触角高表达,可能参与嗅觉功能,而大部分 CSP 基因由于不在触角高表达,推断不参与嗅觉功能。2018 年, Chen 等(2018)对 WBPH 中触角高表达的 *SfurCSP5* 基因进行了体外蛋白的表达纯化,并通过荧光结合实验发现该基因也对水稻蒽烯类气味具有较高的亲和力。随后, Waris 等(2018)及 Irfan 等(2020)分别在 2018 和 2020 年,发现 BPH 的 *NlugCSP8* 和 *NlugCSP3* 和酮类、短链醛类和醇类有较好的结合力,同时 RNA 干扰 *NlugCSP8* 后发现, BPH 丧失了部分嗅觉能力,高亲和力的气味物质对其吸引力下降。

综合来看, 稻飞虱 CSP 只有少数成员参与嗅觉感受,但大部分 CSP 功能由于表达谱比较粗略,未能精确到具体组织,因此很难预判功能。目前为止,对稻飞虱非嗅觉功能的 CSP 研究仍然较少,但是,我们依然可以利用已经证实参与嗅觉感受的 CSP 基因,利用它们高亲和力的气味分子做田间诱芯的配置和尝试,为稻飞虱的绿色防控提供新方法。

1.3 气味受体

嗅觉受体 (Odorant receptor, OR) 属于 G 蛋白偶联受体 (G protein-coupled receptor) 家族。每个 OR 表现出一个倒置的 7 个跨膜拓扑, 氮端大多数保守环位于细胞内, 碳端位于细胞外, 与脊椎动物典型的 G 蛋白偶联受体的拓扑形成对比 (Lundin *et al.*, 2007; Richard, 2009)。外界环境中的气味信号被昆虫触角上的 OSNs 检测到, OSNs 将其检测到的化学信号传递到嗅觉感器。大多数昆虫的 OSNs 表达有两种气味受体 (OR), 可将其分为 2 类: 传统的气味受体 (OR) 和非典型的气味受体 (Odorant receptor co-receptor, Orco) (Larsson *et al.*, 2004)。OR 基因即使在相同的昆虫序列中也表现出很少的序列相似性, 而 Orco 的序列在昆虫中高度保守, 这揭示了 Orco 在昆虫嗅觉中重要性 (Christine *et al.*, 2014)。大多数昆虫中都需要 Orco 和一个 ORx 形成异源复合体来负责打开和关闭离子信号通道 (Sato *et al.*, 2008)。传统的气味受体 (OR) 具有功能更具专一性, 即每个特定的气味受体 OR 只与一个定型的 OSN 结合并表达, 其中 OR 嵌入到 OSN 的树突状膜中, 并与外界环境中的特定气味化合物相互作用 (Hallem *et al.*, 2004; Carey *et al.*, 2010)。在这个复合物中, Orco 对于 OR 的定位、稳定和正确的蛋白质折叠是必不可少的, 这也是其成为检测气味的必要条件 (Stengl and Funk, 2013)。有研究表明, 在蚂蚁中, Orco 敲除后不仅使蚂蚁丧失嗅觉功能, 甚至损害蚂蚁的嗅觉神经发育畸变 (Hua *et al.*, 2017; Waring *et al.*, 2017)。昆虫的 Orco 基因的敲除或突变也表明 Orco 是昆虫嗅觉所必需的 (Larsson *et al.*, 2004; Benton, 2006)。

在稻飞虱中, 2015 年, He 等 (2015a) 首先在 WBPH 头部转录组中鉴定到 63 个 OR 基因, 其中包含 1 个 Orco 基因。随后, He 等 (2018, 2020) 基于 3 种稻飞虱的基因组和转录组, 进一步完善数据, 分别完整的在 BPH、WBPH 和 SBPH 中鉴定到 142、135 和 133 个 OR 基因, 并且每种稻飞虱都包含一个 Orco 基因。并且 3 种稻飞虱的 OR 基因中存在大量同源基因, 和其他

半翅目 OR 基因共同构建的进化树分析表明, 半翅目 OR 共可以分为 8 个亚组 (1-8), 亚组 7 中 NlugOR133/SfurOR14/LstrOR83/LstrOR68 和臭虫 *ClecOR36* 分到一个亚组, 暗示这几个稻飞虱 OR 与 *ClecOR36* 感受的气味物质类似 (2-己酮、柠檬烯等) (Liu *et al.*, 2017), 其他亚组与稻飞虱同源的 OR 都没有被研究过功能, 无法预判稻飞虱 OR 的配基 (He *et al.*, 2020)。另外, 3 种稻飞虱 Orco 序列比对的相似性更是在 95% 以上, 并且与其他昆虫 Orco 基因进化树分析表明, 3 种稻飞虱 Orco 被分到半翅目亚组中, 非常保守; 研究人员针对 3 个 Orco 的保守序列, 设计了特异的小干扰 RNA 进行注射, 成功同时敲低了 3 种稻飞虱的 Orco 基因, 并且经过嗅觉生物测定发现, 缺失部分 Orco 基因的 3 种稻飞虱对水稻植株的反应速度明显迟缓, 证实 Orco 在稻飞虱搜寻定位水稻寄主中起到重要作用 (He *et al.*, 2018)。以上研究表明, Orco 由于其在稻飞虱中高度保守, 可以作为一个防治稻飞虱的通用靶标。而且, 3 种稻飞虱均有超过 100 个 OR 基因, 在已知基因组的昆虫中算比较多的, 但是稻飞虱的寄主又相对单一, 为什么稻飞虱需要这么多 OR 基因? 其 OR 配体还待进一步的实验研究。

1.4 离子受体

昆虫离子型受体 (Ionotropic receptor, IRs) 在昆虫对酸类和胺类等物质的感受中发挥重要作用 (郭金梦和董双林, 2020)。昆虫 IR 基因属于谷氨酸离子型受体 (Ionotropic glutamate receptor, iGluR) 家族, 与哺乳动物 *iGluR* 同源 (Croset *et al.*, 2010; Silbering *et al.*, 2011)。IRs 含有一个胞外 N 端, 配体结合域包含由离子型区和一个短胞浆末端分隔开的 2 个裂片 (杨小桢等, 2020)。离子受体可分为两个不同的亚族: (1) 触角表达型 IR (Antennal IR), 在各种昆虫物种中是相对保守的, 认为参与嗅觉感受; (2) 发散型 IR (Divergent IR), 该 IRs 亚族表现出物种特异性, 在其他物种中的相似性较低 (Croset *et al.*, 2010)。在许多昆虫中发现了不同种类的

IR 序列,例如鳞翅目海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* (Olivier *et al.*, 2015)、半翅目昆虫大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* (Li *et al.*, 2015a)。类似 *Orco*, 在触角型 IR 中,通常具有两个共受体 *IR8a* 和 *IR25a*, Abuin 等 (2011) 通过实验证明果蝇 *IR8a* 和 *IR25a* 基因和与其他 IRs 存在共表达,因此它们被认为是 IR 共受体。在烟草天蛾 *Manduca sexta* 中敲除 2 种 IR 共受体,造成部分嗅觉反应的丧失 (Zhang *et al.*, 2019)。IRs 和 OR 相比,存在较大差异,IRs 的气味反应更加敏感,但反应谱较窄 (莫建初等, 2019)。而且它们识别的气味分子的种类也不完全相同,OR 偏向感受挥发性较好气味分子,IR 偏向感受挥发性相对较差的化学小分子 (Andrea *et al.*, 2005; Getahun *et al.*, 2012)。

在稻飞虱中,2015 年,He 等 (2015b) 首先通过分析 WBPH 头部转录数据的基础上,从 WBPH 鉴定中含有 14 个 IR 并发现与其他昆虫的 IR 基因具有相似性,但是在飞虱的转录数据中发现 WBPH 中 *SfurIR11* 和 *SfurIR14* 的表达水平较低;为了进一步区分 IR 属于 iGluRs 家族,将 *SfurIR* 与其他昆虫的 IR 和 *DmeliGluR* 进行 BLASTx 分析和进化树的同源性进行对比,结果证明了 *DmeliGluR* 和 WBPH 的 IR 的分布有明显的差异。He 等 (2018, 2020) 通过 3 种稻飞虱基因组和转录数据分析,在 BPH、WBPH 和 SBPH 中分别鉴定到 25、16、23 个 IR 基因;稻飞虱 IR 数量和豌豆蚜 (14 个 IR) 在一个数量级,但是明显小于其他昆虫,比如东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) (32 个 IR) (Wang *et al.*, 2015)、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* Fabricius (45 个 IR) (Zhu *et al.*, 2018)、德国小蠊 *Blattella germanica* (604 个 IR) (Harrison *et al.*, 2018)。进化树分析表明,稻飞虱具有 IR 共受体,比如 *NlugIR16*、*SfurIR3*、*LstrIR2* 和其他昆虫的 IR 共受体 *IR8a* 分到一个亚组,*NlugIR22*、*SfurIR7*、*LstrIR3* 则和另外一个共受体 *IR25a* 同源。同时,稻飞虱的这些 IR 共受体和别的昆虫一样,具有 3 个保守的跨膜区域 (M1、M2、M3) 以及一些保守的氨基酸残基。说明不

同昆虫间的 IR 共受体比较保守 (He *et al.*, 2018)。在稻飞虱中,相比 OR 基因,IR 基因的数量非常少,但不代表他们在嗅觉的功能不重要,目前还未有相关功能报道。

1.5 感觉神经元膜蛋白

昆虫的感觉神经元膜蛋白 (Sensory neuron membrane protein, SNMP) 是嗅觉神经元和树突膜上的特异性双跨膜蛋白,其氨基酸数目在 519-520 个左右。代表性的 SNMP 有 C 端和 N 端两个跨膜结构域,还有一个包括若干 N-糖基化基团和二硫键的胞外环 (Rasmussen *et al.*, 1998; Rogers *et al.*, 2001)。其与脊椎动物 CD36 家族同源,具有 2 个跨膜区域,其功能主要是识别和转运亲脂性气味分子如脂类化合物和脂肪酸等 (Vogt *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2017)。在多音天蚕 *Antheraea polyphemus* 中首次发现感觉神经元膜蛋白基因并被命名为 *ApolSNMP1*, 其特异存在于雄虫触角,可能在昆虫识别性信息素的过程中发挥着极其重要的作用 (宋智煜等, 2021)。随后在烟草天蛾 *Manduca sexta* 中发现 SNMP 的第 2 个亚家族并将其命名为 *MsexSNMP2* (Rogers *et al.*, 2001)。在后继实验研究中在鳞翅目 Lepidoptera (Forstner *et al.*, 2008; Reisenman *et al.*, 2016)、鞘翅目 Coleoptera (Nichols and Vogt, 2008)、直翅目 Orthoptera、双翅目 Diptera (Xin *et al.*, 2008) 和膜翅目 Hymenoptera (Hu *et al.*, 2013) 等昆虫发现 SNMP 的同源基因。SNMP 基因家族一直以来被认为只有 2 个成员,即 SNMP1 和 SNMP2。通过科学家进一步研究,在鳞翅目中昆虫中鉴定出昆虫 SNMP 家族的第 3 个成员 SNMP3 (Xu *et al.*, 2020),而在鞘翅目中,SNMP 分化明显。Zhao 等 (2020) 通过 BLAST,在 22 个鞘翅目基因组或转录组数据库中鉴定到 107 个新的 SNMP 基因。每个物种的 SNMP 基因数量从 3 个到 16 个不等。在食粪金龟 *Onthophagus taurus* 中具有 16 个 SNMP 基因,日本金龟子 *Popillia japonica* 中具有 15 个。已在多个研究中证实,SNMP1 参与感受昆虫性信息素 (Pregitzer *et al.*, 2014; Liu

et al., 2020; Zhang *et al.*, 2020)。但其他亚类的 SNMP 研究还较少, 由于它们非触角的表达模式, 可能参与其他生理功能, 需要后续实验证实。

在稻飞虱中, 仅仅在 SBPH 中有过报道: Li 等 (2020) 通过对 SBPH 的触角转录组, 鉴定了 7 个编码候选 *LstrSNMP* 的转录本, 但只有两个基因编码全长蛋白产物, 含有两个跨膜区, 是典型的 SNMP, 分别为 *LstrSNMP1a* (长度为 468 aa) 和 *LstSNMP2a* (长度为 532 aa)。其中 *LstrSNMP1a*、*1b*、*1c*、*1d* 在雌雄触角高表达, 而 *LstrSNMP2a*、*2b*、*2c* 则在足上表达量更高。随着生物测定技术的发展, 稻飞虱的 SNMP 将不断被发现, 但其功能和作用机制仍需进一步研究, 以提供新的稻飞虱防治方法 (Li *et al.*, 2020)。

1.6 气味降解酶

昆虫需要迅速并准确地感知环境中气味分子在质和量上的不断变化 (Vogt and Riddiford, 1981), 因此气味分子刺激 OR 并完成其功能后需要被快速灭活, 使嗅觉神经元快速恢复敏感, 迎接下一次信号的到来。雄蛾对雌蛾释放的微量性信息素的感受尤其如此, 因此有关 ODE 的研究大多针对昆虫的性信息素组分。气味降解酶 (ODE) 大致可分羧酸酯酶 (Carboxylesterase, CXE/CCE/EST)、细胞色素 P450 多功能氧化酶 (Cytochrome P450 monooxygenase, P450/CYP)、醛氧化酶 (Aldehyde oxidase, AOX)、醇脱氢酶 (Alcohol dehydrogenase, ADH)、谷胱甘肽硫转移酶 (Glutathione-S-transferases, GST) 和尿苷二磷酸-葡萄糖基转移酶 (UDP-glycosyltransferase, UGT) 六大类 (Vogt, 2005)。其中, 羧酸酯酶深究比较广泛, 根据表达谱, 大致可以分为以下几种亚类的气味降解酯酶: (1) 在雄虫触角特异表达, 可以降解雌虫性信息素, 例如多音天蚕 *Antheraea polyphemus* 中的 *ApolPDE* (Ishida and Leal, 2005)、和日本丽金龟 *Popillia japonica* 的 *PjapPDE* (Ishida and Leal, 2008), 但这 2 个基因没有测试降解植物挥发物; (2) 雌雄虫触角都高表达, 雄虫触角

表达量比雌虫高, 例如海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的 *SlCXE7* (Durand *et al.*, 2011), 可以同时降解酯类性信息素和植物挥发物; (3) 在雌雄触角高表达且两性表达量之间没有明显差异, 例如甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的 *SexiCXE4* (He *et al.*, 2014a) 和 *SexiCXE14* (He *et al.*, 2014b) 以及小菜蛾 *Plutella xylostella* 的 *PxylCXE16a* 和 *PxylCXE16c* (Wang *et al.*, 2021), 也能同时降解酯类性信息素和植物挥发物, 还有甜菜夜蛾的 *SexiCXE10* (He *et al.*, 2015b) 和海灰翅夜蛾的 *SlCXE10* (Durand *et al.*, 2010), 偏好降解短链的植物挥发物, 而对性信息素几乎没有降解能力; (4) 全身组织几乎无差异表达, 既能降解性信息素, 也能降解植物挥发物: 例如甜菜夜蛾中的 *SexiCXE13* 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 中的 *SlitCXE13* (He *et al.*, 2014c)。但是以上报道都是基于体外酶学的研究, 没有与行为相关联的结果。这些研究都说明气味降解酶在昆虫嗅觉中参与了气味降解, 并且直接影响昆虫嗅觉行为。但大部分研究局限于体外酶学研究, 相关联的行为学研究仍然缺乏。

在稻飞虱中, 两性间的通讯主要依靠声波 (水稻振动) 来介导, 因此尚缺乏气味降解酶方面的报道, 以后可针对能引起飞虱行为反应的水稻挥发物, 对降解水稻气味的酶类开展研究。

2 展望

在全球范围内, 随着传统化学农药大量且长期的使用, 导致害虫抗药性增加、害虫再猖獗及生态环境破坏问题日益严重, 对有效的害虫预测和防治新途径的探索 and 开发环境友好型绿色药剂成为当前害虫防治的迫切需要和新的防治方法, 如何避免生态环境破坏的加剧, 是未来很长一段时间内植保工作者肩上的重任。而基于昆虫嗅觉行为调控是实现绿色防控方法之一。因此, 想研发出稻飞虱的田间引诱剂, 就需要我们首先充分了解稻飞虱的嗅觉通讯机制, 深入了解重要嗅觉基因的生理功能。近年来, 随着测序技术和分子生物学技术的快速发展和逐渐成熟, 使得进一步了解和阐明稻飞虱嗅觉识别机制成为

可能。本文综合分析当前稻飞虱相关基因的研究进展,为进一步的了解昆虫嗅觉感受系统相关基因对外界信息感知的化学通讯机制,为后续害虫的防治奠定坚实的理论基础,以便于根据害虫化学感受系统相关基因的分子机制,开发特异、高效和环境友好的昆虫行为调节剂,并为我国水稻害虫防治提供一个新的防治方法,以减少经济损失和增加粮食产量。

参考文献 (References)

- Abuin L, Bargeton B, Ulbrich MH, Isacoff EY, Kellenberger S, Benton R, 2011. Functional architecture of olfactory ionotropic glutamate receptors. *Neuron*, 69(1): 44–60.
- Andrea YC, Rickard I, John JC, 2005. Chemosensory coding by neurons in the coeloconic sensilla of the *Drosophila* antenna. *The Journal of Neuroscience*, 25(37): 8359–8367.
- Audrey L, Valérie C, Alain R, Anna MR, Alwyn JT, Mariella T, Christian C, 2002. X-ray structure and ligand binding study of a moth chemosensory protein. *The Journal of Biological Chemistry*, 277(35): 32094–32098.
- Benton R, 2006. On the origin of smell: Odorant receptors in insects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 63(14): 1579–1585.
- Campanacci V, Lartigue A, Hållberg BM, Jones TA, Giudici-Ortoni M, Tegoni M, Cambillau C, 2003. Moth chemosensory protein exhibits drastic conformational changes and cooperativity on ligand binding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(9): 5069–5074.
- Carey AF, Wang G, Su CY, Zwiebel LJ, Carlson JR, 2010. Odorant reception in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Nature*, 464(7285): 66–71.
- Chen G, Pan Y, Ma Y, Wang J, He M, He P, 2018. Binding affinity characterization of an antennae-enriched chemosensory protein from the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth), with host plant volatiles. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 152: 1–7.
- Cheng T, Wu J, Wu Y, Chilukuri RV, Huang L, Yamamoto K, Feng L, Li W, Chen Z, Guo H, Liu J, Li S, Wang X, Peng L, Liu D, Guo Y, Fu B, Li Z, Liu C, Chen Y, Tomar A, Hilliou F, Montagné N, Jacquin-Joly E, D'Alençon E, Seth RK, Bhatnagar RK, Jouraku A, Shiotsuki T, Kadono-Okuda K, Promboon A, Smaghe G, Arunkumar KP, Kishino H, Goldsmith MR, Feng Q, Xia Q, Mita K, 2017. Genomic adaptation to polyphagy and insecticides in a major East Asian noctuid pest. *Nat. Ecol. Evol.*, 1(11): 1747–1756.
- Christine M, Km DH, Heiko V, Andreas V, Marcus CS, Bill SH, Ewald G, 2014. Evolution of insect olfactory receptors. *eLife*, 3: e02115.
- Choo YM, Xu P, Hwang JK, Zeng F, Tan K, Bhagavathy G, Chauhan KR, Leal WS, 2018. Reverse chemical ecology approach for the identification of an oviposition attractant for *Culex quinquefasciatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 115(4): 714–719.
- Croset V, Rytz R, Cummins SF, Budd A, Brawand D, Kaessmann H, Gibson TJ, Benton R, 2010. Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction. *PLoS Genetics*, 6(8): e1001064.
- Durand N, Carot-Sans G, Bozzolan F, Rosell G, Siauxat D, Debernard S, Chertemps T, Maibèche-Coisne M, 2011. Degradation of pheromone and plant volatile components by a same odorant-degrading enzyme in the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *PLoS ONE*, 6(12): e29147.
- Durand N, Carot-Sans G, Chertemps T, Bozzolan F, Party V, Renou M, Debernard S, Rosell G, Maibèche-Coisne M, 2010. Characterization of an antennal carboxylesterase from the pest moth *Spodoptera littoralis* degrading a host plant odorant. *PLoS ONE*, 5(11): e15026.
- Forstner M, Gohl T, Gondesén I, Raming K, Breer H, Krieger J, 2008. Differential expression of SNMP-1 and SNMP-2 proteins in pheromone-sensitive hairs of moths. *Chem. Senses*, 33(3): 291–299.
- Getahun MN, Dieter W, Hansson BS, Olsson SB, 2012. Temporal response dynamics of *Drosophila* olfactory sensory neurons depends on receptor type and response polarity. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 6: 54.
- Gong DP, Zhang HJ, Zhao P, Xia QY, Xiang ZH, 2009. The odorant binding protein gene family from the genome of silkworm, *Bombyx mori*. *BMC Genomics*, 10: 332.
- Gu SH, Wang SP, Zhang XY, Wu KM, Guo YY, Zhou JJ, Zhang YJ, 2011. Identification and tissue distribution of odorant binding protein genes in the lucerne plant bug *Adelphocoris lineolatus* (Goeze). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 41(4): 254–263.
- Guo JM, Dong SL, 2020. Research progress on insect ionotropic receptors and their functions. *Acta Entomologica Sinica*, 63(11): 1399–1410. [郭金梦, 董双林, 2020. 昆虫离子型受体及其功能研究进展. 昆虫学报, 63(11): 1399–1410.]
- Hallem EA, Ho MG, Carlson JR, 2004. The molecular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 117(7): 965–979.
- Harrison MC, Jongepier E, Robertson HM, Arning N, Bitard-Feildel T, Chao H, Childers CP, Dinh H, Doddapaneni H, Dugan S, Gowin J, Greiner C, Han Y, Hu H, Hughes DST, Huylmans A,

- Kemena C, Kremer LPM, Lee S, Lopez-Ezquerria A, Mallet L, Monroy-Kuhn JM, Moser A, Murali SC, Muzny DM, Otani S, Piulachs M, Poelchau M, Qu J, Schaub F, Wada-Katsumata A, Worley KC, Xie Q, Ylla G, Poulsen M, Gibbs RA, Schal C, Richards S, Belles X, Korb J, Bornberg-Bauer E, 2018. Hemimetabolous genomes reveal molecular basis of termite eusociality. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3): 557–566.
- He M, He P, 2014. Molecular characterization, expression profiling, and binding properties of odorant binding protein genes in the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 174: 1–8.
- He M, Zhang Y, He P, 2015b. Molecular characterization and differential expression of an olfactory receptor gene family in the white-backed planthopper *Sogatella furcifera* based on transcriptome analysis. *PLoS ONE*, 10(11): e140605.
- He P, Chen GL, Li S, Wang J, Ma YF, Pan YF, He M, 2019. Evolution and functional analysis of odorant-binding proteins in three rice planthoppers: *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera*, and *Laodelphax striatellus*. *Pest Management Science*, 75(6): 1606–1620.
- He P, Engsontia P, Chen GL, Yin Q, Wang J, Lu X, Zhang YN, Li ZQ, He M, 2018. Molecular characterization and evolution of a chemosensory receptor gene family in three notorious rice planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus*, based on genome and transcriptome analyses. *Pest Management Science*, 74(9): 2156–2167.
- He P, Li ZQ, Liu CC, Liu SJ, Dong SL, 2014a. Two esterases from the genus *Spodoptera* degrade sex pheromones and plant volatiles. *Genome*, 57(4): 201–208.
- He P, Li ZQ, Zhang YF, Chen L, Wang J, Xu L, Zhang YN, He M, 2017. Identification of odorant-binding and chemosensory protein genes and the ligand affinity of two of the encoded proteins suggest a complex olfactory perception system in *Periplaneta americana*. *Insect Mol. Biol.*, 26(6): 687–701.
- He P, Wang MM, Wang H, Ma YF, Yang S, Li SB, Li XG, Li S, Zhang F, Wang Q, Ran HN, Yang GQ, Dewar Y, He M, 2020. Genome-wide identification of chemosensory receptor genes in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *Genomics*, 112(2): 2034–2040.
- He P, Zhang J, Li ZQ, Zhang YN, Yang K, Dong SL, He P, 2014b. Functional characterization of an antennal esterase from the noctuid moth, *Spodoptera exigua*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 86(2): 85–99.
- He P, Zhang J, Liu NY, Zhang YN, Yang K, Dong SL, 2011. Distinct expression profiles and different functions of odorant binding proteins in *Nilaparvata lugens* Stål. *PLoS ONE*, 6(12): e28921.
- He P, Zhang YN, Li ZQ, Yang K, Zhu JY, Liu SJ, Dong SL, 2014c. An antennae-enriched carboxylesterase from *Spodoptera exigua* displays degradation activity in both plant volatiles and female sex pheromones. *Insect Mol. Biol.*, 23(4): 475–486.
- He P, Zhang YN, Yang K, Li ZQ, Dong SL, 2015a. An antenna-biased carboxylesterase is specifically active to plant volatiles in *Spodoptera exigua*. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 123: 93–100.
- He X, He ZB, Zhang YJ, Zhou Y, Xian PJ, Qiao L, Chen B, 2016. Genome-wide identification and characterization of odorant-binding protein (OBP) genes in the malaria vector *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae). *Insect Sci.*, 23(3): 366–376.
- Hekmat-Scafe DS, Scafe CR, McKinney AJ, Tanouye MA, 2002. Genome-wide analysis of the odorant-binding protein gene family in *Drosophila melanogaster*. *Genome Res.*, 12(9): 1357–1369.
- Hu YY, Xu SF, Wubie AJ, Li W, Huang JX, Guo ZB, Zhou T, 2013. Molecular characterization and tissue localization of sensory neuron membrane protein from Chinese honey bee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Applied Entomology & Zoology*, 48(4): 533–545.
- Irfan WM, Aneela Y, Asif A, Fatima R, Man-Qun W, 2020. Expression profiles and biochemical analysis of chemosensory protein 3 from *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Chemical Ecology*, 46(4): 363–377.
- Ishida Y, Leal WS, 2005. Rapid inactivation of a moth pheromone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102(39): 14075–14079.
- Ishida Y, Leal WS, 2008. Chiral discrimination of the Japanese beetle sex pheromone and a behavioral antagonist by a pheromone-degrading enzyme. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(26): 9076–9080.
- Ji P, Gu S, Liu J, Zhu X, Guo Y, Zhou J, Zhang Y, 2013. Identification and expression profile analysis of odorant-binding protein genes in *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae). *Applied Entomology and Zoology*, 48(3): 301–311.
- Krber T, Koussis K, Bourquin M, Tsitoura P, Konstantopoulou M, Awolola TS, Dani FR, Qiao H, Pelosi P, Iatrou K, 2018. Odorant-binding protein-based identification of natural spatial repellents for the African malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 96: 36–50.
- Lagarde A, Spinelli S, Tegoni M, He X, Field L, Zhou J, Cambillau C, 2011. The crystal structure of odorant binding protein 7 from *Anopheles gambiae* exhibits an outstanding adaptability of its binding site. *Journal of Molecular Biology*, 414(3): 401–412.
- Larsson MC, Domingos AI, Jones WD, Chiappe ME, Amrein H,

- Vosshall LB, 2004. Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* Olfaction. *Neuron*, 43(5): 703–714.
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 373–391.
- Leal WS, Nikonova L, Peng G, 1999. Disulfide structure of the pheromone binding protein from the silkworm moth, *Bombyx mori*. *FEBS Letters*, 464(1/2): 85–90.
- Li S, Wang S, Wang X, Li X, Zi J, Ge S, Cheng Z, Zhou T, Ji Y, Deng J, Wong SM, Zhou Y, 2015a. Rice stripe virus affects the viability of its vector offspring by changing developmental gene expression in embryos. *Sci. Rep.*, 5: 7883.
- Li WH, Tu HT, Miao XX, Guo XR, 2006. Research progress of insect olfactory-related proteins. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(6): 757–762. [李卫华, 涂洪涛, 苗雪霞, 郭线茹, 2006. 昆虫嗅觉相关蛋白的研究进展. *昆虫知识*, 43(6): 757–762.]
- Li X, Zhu X, Wang Z, Wang Y, He P, Chen G, Sun L, Deng D, Zhang Y, 2015b. Candidate chemosensory genes identified in *Colaphellus bowringi* by antennal transcriptome analysis. *BMC Genomics*, 16(1): 1028.
- Li Y, Hu J, Xiang Y, Zhang Y, Chen D, Liu F, 2020. Identification and comparative expression profiles of chemosensory genes in major chemoreception organs of a notorious pests, *Laodelphax striatellus*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 33: 100646.
- Li Y, Qin Y, Gao Z, Dang Z, Pan W, Xu G, 2012. Cloning, expression and characterisation of a novel gene encoding a chemosensory protein from *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae). *African Journal of Biotechnology*, 11(4): 758–770.
- Liu H, Xu Y, Wang Y, Zhong S, Wang M, Lin P, Li H, Liu Z, 2017. Cd36 is a candidate lipid sensor involved in the sensory detection of fatty acid in zebrafish. *Physiology & Behavior*, 182: 34–39.
- Liu S, Chang H, Liu W, Cui W, Liu Y, Wang Y, Ren B, Wang G, 2020. Essential role for SNMP1 in detection of sex pheromones in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 127: 103485.
- Liu YL, Guo H, Huang LQ, Pelosi P, Wang CZ, 2014. Unique function of a chemosensory protein in the proboscis of two *Helicoverpa* species. *Journal of Experimental Biology*, 217(Pt10): 1821–1826.
- Lundin C, Käll L, Kreher SA, Kapp K, Sonnhammer EL, Carlson JR, Heijne GV, Nilsson IM, 2007. Membrane topology of the *Drosophila* OR83b odorant receptor. *FEBS Letters*, 581(29): 5601–5604.
- Lung O, Kuo L, Wolfner MF, 2001. *Drosophila* males transfer antibacterial proteins from their accessory gland and ejaculatory duct to their mates. *J. Insect Physiol.*, 47(6): 617–622.
- Ma W, Xu L, Hua H, Chen M, Guo M, He K, Zhao J, Li F, 2021. Chromosomal-level genomes of three rice planthoppers provide new insights into sex chromosome evolution. *Mol. Ecol. Resour.*, 21(1): 226–237.
- Mo JC, Wang CP, Wei JQ, 2019. Research progress of insect peripheral olfactory system. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 41(1): 50–57. [莫建初, 王成盼, 尉吉乾, 2019. 昆虫外周嗅觉系统研究进展. *江西农业大学学报*, 41(1): 50–57.]
- Nichols Z, Vogt RG, 2008. The SNMP/CD36 gene family in Diptera, Hymenoptera and Coleoptera: *Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *Anopheles gambiae*, *Aedes aegypti*, *Apis mellifera*, and *Tribolium castaneum*. *Insect Biochemistry & Molecular Biology*, 38(4): 398–415.
- Obata T, Koh HS, Kim M, Fukami H, 1981. Planthopper attractants in rice plant. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 25(1): 47–51.
- Obata T, Koh HS, Kim M, Fukami H, 1983. Constituents of planthopper attractant in rice plant. *Applied Entomology & Zoology*, 18(2): 161–169.
- Olivier V, Monsempes C, Franois MC, Poivet E, Jacquin-Joly E, 2015. Candidate chemosensory ionotropic receptors in a *Lepidoptera*. *Insect Molecular Biology*, 20(2): 189–199.
- Pelosi P, Iovinella I, Felicioli A, Dani FR, 2014. Soluble proteins of chemical communication: An overview across arthropods. *Frontiers in Physiology*, 5: 320.
- Pelosi P, Iovinella I, Zhu J, Wang G, Dani FR, 2018. Beyond chemoreception: Diverse tasks of soluble olfactory proteins in insects. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 93(1): 184–200.
- Pregitzer P, Greschista M, Breer H, Krieger J, 2014. The sensory neurone membrane protein SNMP1 contributes to the sensitivity of a pheromone detection system. *Insect Molecular Biology*, 23(6): 733–742.
- Rasmussen JT, Berglund L, Rasmussen MS, Petersen TE, 1998. Assignment of disulfide bridges in bovine CD36. *Eur. J. Biochem.*, 257(2): 488–494.
- Reisenman CE, Lei H, Guerenstein PG, 2016. Neuroethology of olfactory-guided behavior and its potential application in the control of harmful insects. *Frontiers in Physiology*, 7(53): 271.
- Richard B, 2009. Molecular basis of odor detection in insects. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1170(1): 478–481.
- Rogers ME, Steinbrecht RA, Vogt RG, 2001. Expression of SNMP-1 in olfactory neurons and sensilla of male and female antennae of the silkworm *Antheraea polyphemus*. *Cell Tissue Res.*, 303(3): 479–488.

- 433–446.
- Romana DF, Immacolata I, Antonio F, Alberto N, Antonietta CM, Giovanna CM, Huili Q, Giuseppe P, Stefano T, Gloriano M, Paolo P, 2010. Mapping the expression of soluble olfactory proteins in the honeybee. *Journal of Proteome Research*, 9(4): 1822–1833.
- Sánchez-Gracia A, Vieira FG, Rozas J, 2009. Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects. *Heredity*, 103(3): 208–216.
- Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, Nakagawa T, Vossall LB, Touhara K, 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452(7190): 1002–1006.
- Silbering AF, Rytz R, Grosjean Y, Abuin L, Ramdya P, Jeffèris G, Benton R, 2011. Complementary function and integrated wiring of the evolutionarily distinct *Drosophila* olfactory subsystems. *Journal of Neuroscience*, 31(38): 13357–13375.
- Silvia S, Amandine L, Immacolata I, Pierre L, Mariella T, Paolo P, Christian C, 2012. Crystal structure of *Apis mellifera* OBP14, a C-minus odorant-binding protein, and its complexes with odorant molecules. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42(1): 41–50.
- Song ZY, Chen SC, Bai XJ, Dong JF, Song YQ, 2021. Identification of membrane protein coding genes in sensory neurons of *Spodoptera exigua*. *Sichuan Journal of Zoology*, 40(2): 121–129. [宋智煜, 陈双臣, 白小军, 董钧锋, 宋月芹, 2021. 双委夜蛾感觉神经元膜蛋白编码基因鉴定及组织表达谱分析. 四川动物, 40(2): 121–129.]
- Stengl M, Funk NW, 2013. The role of the coreceptor orco in insect olfactory transduction. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(11): 897–909.
- Sun YF, De Biasio F, Qiao HL, Iovinella I, Yang SX, Ling Y, Riviello L, Battaglia D, Falabella P, Yang XL, Pelosi P, 2012. Two odorant-binding proteins mediate the behavioural response of aphids to the alarm pheromone (E)- β -farnesene and structural analogues. *PLoS ONE*, 7(3): e32759.
- Vogt RG, 2005. Molecular basis of pheromone detection in insects. *Comprehensive Molecular Insect Science*, 3: 753–803.
- Vogt RG, Miller NE, Litvack R, Fandino RA, Sparks J, Staples J, Friedman R, Dickens JC, 2009. The insect SNMP gene family. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 39(7): 448–456.
- Vogt RG, Riddiford LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293(5828): 161–163.
- Wang MM, Long GJ, Guo H, Liu XZ, Wang H, Dewar Y, Li ZQ, Liu K, Zhang QL, Ma YF, He P, He M, 2021. Two carboxylesterase genes in *Plutella xylostella* associated with sex pheromones and plant volatiles degradation. *Pest Manag. Sci.*, 77(6): 2737–2746.
- Wang XS, Tang LD, Wu JH, 2017. Research progress of insect olfactory-related proteins. *Acta Tropical Crops*, 38(6): 1171–1179. [王晓双, 唐良德, 吴建辉, 2017. 昆虫嗅觉相关蛋白的研究进展. 热带作物学报, 38(6): 1171–1179.]
- Wang Z, Yang P, Chen D, Jiang F, Li Y, Wang X, Kang L, 2015. Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust. *Cell Mol. Life Sci.*, 72(22): 4429–4443.
- Waring T, Leonora O, K MS, Jonathan S, Ni-Chen C, Benjamin JM, Peter RO, Daniel JCK, 2017. Orco mutagenesis causes loss of antennal lobe glomeruli and impaired social behavior in ants. *Cell*, 170(4): 727–735.
- Waris MI, Younas A, Ul Qamar MT, Hao L, Ameen A, Ali S, Abdelnabby HE, Zeng F, Wang M, 2018. Silencing of chemosensory protein gene *NlugCSP8* by RNAi induces declining behavioral responses of *Nilaparvata lugens*. *Frontiers in Physiology*, 9: 379.
- Weng XQ, Zheng RP, Huang CY, 2017. Insect olfactory chemosensory protein and its related model of action. *Agricultural Technology and Equipment*, (5): 15–16. [翁小倩, 郑茹萍, 黄晨燕, 2017. 昆虫嗅觉化学感受蛋白及其相关作用模型. 农业科技与装备, (5): 15–16.]
- Wicher D, 2018. Tuning insect odorant receptors. *Front. Cell. Neurosci.*, 12: 94.
- Xin J, Ha TS, Smith DP, 2008. SNMP is a signaling component required for pheromone sensitivity in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(31): 10996–11001.
- Xu W, Zhang H, Liao Y, Papanicolaou A, 2020. Characterization of sensory neuron membrane proteins (SNMPs) in cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Science*, 28(3): 769–779.
- Xu YL, He P, Zhang L, Fang SQ, Dong SL, Zhang YJ, Li F, 2009. Large-scale identification of odorant-binding proteins and chemosensory proteins from expressed sequence tags in insects. *BMC Genomics*, 10: 632.
- Yang K, He P, Dong SL, 2014. Different expression profiles suggest functional differentiation among chemosensory proteins in *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *J. Insect Sci.*, 14: 270.
- Yang XZ, Ni XQ, Huang WT, Chen JR, 2020. Research progress on insect olfactory ionotropic receptors. *Sichuan Agricultural Science and Technology*, 10: 52–54. [杨小祯, 倪雪琦, 黄婉婷, 陈静茹, 2020. 昆虫嗅觉离子型受体的研究进展. 四川农业科技, 10:

- 52–54.]
- Yan H, Opachaloemphan C, Mancini G, Yang H, Gallitto M, Mlejnek J, Leibholz A, Haight K, Ghaninia M, Huo L, Perry M, Slone J, Zhou X, Trafficante M, Penick CA, Dolezal K, Gokhale K, Stevens K, Fetter-Pruneda I, Bonasio R, Zwiebel LJ, Berger SL, Liebig J, Reinberg D, Desplan C, 2017. An engineered orco mutation produces aberrant social behavior and defective neural development in ants. *Cell*, 170(4): 736–747.
- Zhang HJ, Xu W, Chen QM, Sun LN, Papanicolaou A, 2020. A phylogenomics approach to characterizing sensory neuron membrane proteins (SNMPs) in *Lepidoptera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 118: 103313.
- Zhang J, Bisch-Knaden S, Fandino RA, Yan S, Obiero GF, Grosse-Wilde E, Hansson BS, Knaden M, 2019. The olfactory coreceptor IR8a governs larval feces-mediated competition avoidance in a hawkmoth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(43): 21828–21833.
- Zhang R, Wang B, Grossi G, Falabella P, Liu Y, Yan S, Lu J, Xi J, Wang G, 2017. Molecular basis of alarm pheromone detection in aphids. *Curr. Biol.*, 27(1): 55–61.
- Zhang S, Zhang Y, Su H, Gao X, Guo Y, 2009. Identification and expression pattern of putative odorant-binding proteins and chemosensory proteins in antennae of the *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *Chemical Senses*, 34(6): 503–512.
- Zhao YJ, Li GC, Zhu JY, Liu NY, 2020. Genome-based analysis reveals a novel SNMP group of the Coleoptera and chemosensory receptors in *Rhaphuma horsfieldi*. *Genomics*, 112(4): 2713–2728.
- Zhong T, Yin J, Deng S, Li K, Cao Y, 2012. Fluorescence competition assay for the assessment of green leaf volatiles and trans- β -farnesene bound to three odorant-binding proteins in the wheat aphid *Sitobion avenae* (Fabricius). *J. Insect Physiol.*, 58(6): 771–781.
- Zhou G, Xu D, Xu D, Zhang M, 2013. Southern rice black-streaked dwarf virus: A white-backed planthopper-transmitted fijivirus threatening rice production in Asia. *Front Microbiol.*, 4: 270.
- Zhou JJ, He XL, Pickett JA, Field LM, 2008. Identification of odorant-binding proteins of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*: Genome annotation and comparative analyses. *Insect Mol. Biol.*, 17(2): 147–163.
- Zhou JJ, Vieira FG, He XL, Smadja C, Liu R, Rozas J, Field LM, 2010. Genome annotation and comparative analyses of the odorant-binding proteins and chemosensory proteins in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 2): 113–122.
- Zhou S, Sun Z, Ma W, Chen W, Wang M, 2014. De novo analysis of the *Nilaparvata lugens* (Stål) antenna transcriptome and expression patterns of olfactory genes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 9: 31–39.
- Zhou SH, Zhang J, Zhang SG, Zhang L, 2008. Expression of chemosensory proteins in hairs on wings of *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Applied Entomology*, 132(6): 439–450.
- Zhou W, Yuan X, Qian P, Cheng J, Zhang C, Gurr G, Zhu Z, 2015. Identification and expression profiling of putative chemosensory protein genes in two rice planthoppers, *Laodelphax striatellus* (Fallén) and *Sogatella furcifera* (Horváth). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(4): 771–778.
- Zhu JY, Xu ZW, Zhang XM, Liu NY, 2018. Genome-based identification and analysis of ionotropic receptors in *Spodoptera litura*. *Naturwissenschaften*, 105(5/6): 38.