



鳞翅目昆虫外周神经嗅觉感受分子 机制的研究进展*

罗娟^{1,2**} 马云峰¹ 何银银^{1,2} 吴旺芝^{1,2}
代正梅^{1,2} 张亚楠^{3***} 贺鹏^{1***}

(1. 绿色农药全国重点实验室, 教育部绿色农药与农业生物工程重点实验室, 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. 淮北师范大学生命科学学院, 淮北 235000)

摘要 鳞翅目是昆虫纲第二大目, 包括蛾类和蝶类, 很多种类都是重要农林害虫, 如小菜蛾 *Plutella xylostella*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、美国白蛾 *Hyphantria cunea* 等, 由于它们已经对多种化学杀虫剂产生了较高的抗性, 急需开发新的防治手段。近年来, 基于昆虫嗅觉行为调控的防控技术被认为是绿色可持续的新方法, 已引起广泛关注。昆虫嗅觉在求偶、寻找寄主和产卵场所及躲避天敌等过程中起重要作用, 深入探索昆虫的嗅觉感受机制, 将为研发高效的嗅觉行为调节剂提供新的思路 and 参考。本文综述了近 4 年鳞翅目昆虫嗅觉外周神经感受分子机制的研究进展, 涉及的嗅觉基因有气味结合蛋白 (Odorant binding protein, OBP)、化学感受蛋白 (Chemosensory protein, CSP)、感觉神经元膜蛋白 (Sensory neuron membrane protein, SNMP)、气味受体 (Odorant receptor, OR)、离子受体 (Ionotropic receptor, IR) 和气味降解酶 (Odorant degrading enzyme, ODE), 并展望了未来的研究方向。

关键词 鳞翅目; 嗅觉外周神经; 气味结合蛋白; 化学感受蛋白; 感觉神经元膜蛋白; 气味受体; 离子受体; 气味降解酶

Progress in molecular mechanism of olfaction at peripheral level in Lepidoptera insects

LUO Juan^{1,2**} MA Yun-Feng¹ HE Yin-Yin^{1,2} WU Wang-Zhi^{1,2}
DAI Zheng-Mei^{1,2} ZHANG Ya-Nan^{3***} HE Peng^{1***}

(1. National Key Laboratory of Green Pesticide, Key Laboratory of Green Pesticide and Agricultural Bioengineering, Ministry of Education, Center for R&D of Fine Chemicals of Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. College of Chemistry and Chemical Engineering, Guizhou University, Huaxi District, Guiyang 550025, China. 3. Anhui Province Key Laboratory of Pollutant Sensitive Materials and Environmental Remediation, College of Life Sciences, Huaibei Normal University, Huaibei 235000, China)

Abstract Lepidoptera is the second largest order of Insecta, including moths and butterflies. There are also many pests harmful to agriculture and forestry, such as *Plutella xylostella*, *Helicoverpa armigera*, *Hyphantria cunea*, and etc. Because they have developed high resistance to a variety of chemical pesticides, thus novel pest control measures are urgently needed. In recent years, the technology based on the regulation of insect olfactory behavior has been regarded as a novel green and sustainable pest control approach, which has attracted widespread attention. Insect olfaction plays a crucial role in seeking hosts, courtship, finding suitable oviposition sites, and avoiding natural enemies. Further exploring the olfactory mechanism of

* 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、31970456); 贵州省自然科学基金(黔科合-J[2020]1Y077); 安徽省自然科学基金(2008085MC63)

**第一作者 First author, E-mail: 3045554716@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: phel@gzu.edu.cn; ynzhang_insect@163.com

收稿日期 Received: 2023-01-29; 接受日期 Accepted: 2023-02-26

insects will provide a new idea and reference for the development of efficient olfactory behavior regulators. This paper mainly reviews the research progress of the molecular mechanism of olfactory perception on peripheral level in Lepidoptera insects in recent four years, including several important genes: odorant binding proteins (OBPs), chemosensory proteins (CSPs), sensory neuron membrane proteins (SNMPs), odorant receptors (ORs), ionotropic receptors (IRs) and odorant degrading enzymes (ODEs). Furthermore, the future research direction is prospected.

Key words Lepidoptera; olfactory peripheral neurons; odorant binding proteins; chemosensory proteins; sensory neuron membrane proteins; odorant receptors; ionotropic receptors; odorant degrading enzymes

嗅觉信号的识别对陆生动物至关重要,因此昆虫进化出了一套高度敏感的嗅觉系统,能够准确地筛选和处理各种气味信息,帮助其完成各种重要的行为,如搜寻寄主、定位产卵地、寻找配偶、个体间的信息交流及躲避捕食者等(Cassau and Krieger, 2021; Chen *et al.*, 2021)。触角是昆虫的主要嗅觉器官,表面分布有大量的不同类型的嗅觉感受器(感器),负责处理不同来源的气味信号(Limberger *et al.*, 2021)。每个嗅觉感器包含1个或多个嗅觉感觉神经元和支持细胞,通过多种嗅觉蛋白的协同作用确保对相关信息气味物质感受的敏感性和特异性(Cassau and Krieger, 2021)。研究者们普遍接受的昆虫外周神经嗅觉感受机制是气味分子通过触角上嗅觉感器的表皮孔进入感器淋巴液,与游离在淋巴液中的OBP结合;然后气味分子被OBP运输到嗅觉感受神经元树突膜上的气味共受体(Odorant co-receptor)Orco-特异性气味受体ORx异源复合体上,激活离子通道,将化学信号转换为电信号,随后将电信号从神经元的轴突发送到触角叶(Sato *et al.*, 2008; Wicher *et al.*, 2008; Wicher, 2018);最后,气味降解酶(Odorant degrading enzyme, ODE)灭活气味分子,使嗅觉神经元恢复敏感性,继续检测新的气味分子(Leal, 2013)。

鳞翅目是昆虫纲中仅次于鞘翅目的第二大目(Cao *et al.*, 2020),其中有很多农业害虫。大部分鳞翅目幼虫是咀嚼式口器,具有暴食性,为害并降低农林作物的产量和品质。目前,针对鳞翅目害虫,化学杀虫剂仍然是主要手段,但会造成环境的污染和破坏,还会使害虫产生抗药性(Li *et al.*, 2022a; Zhong *et al.*, 2016),因此急需开发新的绿色防治方法。对于鳞翅目,特别是蛾类害虫,目前基于嗅觉的绿色防控主要是性信息素(性诱剂)技术,通过放置人工合成雌虫性

信息素的诱芯,诱杀同种雄虫,成本较高,且不能诱杀雌虫,对于下一代虫量的抑制效果仍然不理想(Laurent and Frérot, 2007; 刘万才等, 2022; 王留洋等, 2022)。因此,进一步阐明昆虫的嗅觉感受机制,对于开发新一代昆虫行为调节剂有重要帮助,特别是从嗅觉角度深入研究昆虫与寄主植物间的协调进化,干扰或阻断昆虫嗅觉感受,开发新的生物杀虫剂有着深远的意义。本文综述近4年来鳞翅目昆虫外周水平上嗅觉分子机制的研究进展(表1),期望为昆虫嗅觉方面的进一步研究提供参考,特别是为鳞翅目害虫的防治提供新的思路。

1 鳞翅目昆虫嗅觉相关基因的研究进展

1.1 气味结合蛋白(Odorant binding protein, OBP)

气味分子进入嗅觉感器淋巴液后,OBP首先参与识别和结合气味分子,作为载体将气味分子转运到受体表面(Vogt *et al.*, 2015; 孙亚兰等, 2020; 郭洪刚等, 2021)。典型的OBP是分子量为12-20 kDa的可溶性蛋白(Pelosi *et al.*, 2014),由支持细胞合成后分泌到感器淋巴液,其浓度可达到 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$;多肽链全长含120-150个氨基酸,特征为具有6个保守的半胱氨酸、6个 α -螺旋、3个内部二硫键和1个N端信号肽序列(Zhou, 2010; Lagarde *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2022a)。在鳞翅目中,OBP根据功能及序列分为4类:信息素结合蛋白(Pheromone binding protein, PBP)、普通气味结合蛋白(General odorant-binding proteins, GOBP)、触角结合蛋白x(Antennal binding protein x, ABPx)

表 1 近 4 年 (2020-2023) 鳞翅目昆虫嗅觉基因的功能相关研究

Table 1 Functional correlates of olfactory genes in Lepidoptera in recent 4 years (2020-2023)

基因 Gene	物种 Species	科 Family	参考文献 Reference
PBP	美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i>	灯蛾科 Erebididae	Zhang <i>et al.</i> , 2021
PBP	朱红毛斑蛾 <i>Phauda flammans</i>	斑蛾科 Phaudidae	Chen <i>et al.</i> , 2023
PBP	李小食心虫 <i>Grapholita funebrana</i>	卷蛾科 Tortricidae	Li <i>et al.</i> , 2023
PBP	红尾白螟 <i>Tryporyza intacta</i>	螟蛾科 Crambidae	Hu <i>et al.</i> , 2020
PBP	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	蚕蛾科 Bombycidae	Shiota and Sakurai, 2020
PBP	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	菜蛾科 Plutellidae	Liu <i>et al.</i> , 2021
PBP	欧洲玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i>	螟蛾科 Crambidae	Al-Danoon <i>et al.</i> , 2021
GOBP	桃蛀螟 <i>Conogethes punctiferalis</i>	螟蛾科 Crambidae	Jing <i>et al.</i> , 2020
GOBP	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	夜蛾科 Noctuidae	Han <i>et al.</i> , 2022
GOBP	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	夜蛾科 Noctuidae	Sun <i>et al.</i> , 2021
GOBP	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	夜蛾科 Noctuidae	Ma <i>et al.</i> , 2022
ABP	二点委夜蛾 <i>Athetis lepigone</i>	夜蛾科 Noctuidae	Li <i>et al.</i> , 2022a
OBP, ABP, GOBP	桃蛀螟 <i>Conogethes punctiferalis</i>	螟蛾科 Crambidae	Tian <i>et al.</i> , 2022
OBP	草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	夜蛾科 Noctuidae	Han <i>et al.</i> , 2023
OBP	疆夜蛾 <i>Peridroma saucia</i>	夜蛾科 Noctuidae	孙亚兰等, 2020
OBP	桃蛀螟 <i>Conogethes punctiferalis</i>	螟蛾科 Crambidae	郭洪刚等, 2021
OBP	柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	凤蝶科 Papilionidae	Yin <i>et al.</i> , 2022b
CSP	冷杉梢斑螟 <i>Dioryctria abietella</i>	螟蛾科 Crambidae	朱垚龙等, 2022
CSP	荔枝蛀蒂虫 <i>Conopomorpha sinensis</i>	细蛾科 Gracilariidae	Yao <i>et al.</i> , 2023
IR	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	实夜蛾亚科 Noctuidae	Zhang <i>et al.</i> , 2022
IR	黄地老虎 <i>Agrotis segetum</i>	夜蛾科 Noctuidae	Hou <i>et al.</i> , 2022
PR	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	夜蛾科 Noctuidae	Koutroumpa <i>et al.</i> , 2022
PR	草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	夜蛾科 Noctuidae	Guo <i>et al.</i> , 2022
PR	烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	夜蛾科 Noctuidae	Cao <i>et al.</i> , 2020
PR	梨小食心虫 <i>Grapholita molesta</i>	小卷蛾亚科 Tortricidae	Shang <i>et al.</i> , 2022
OR	梨小食心虫 <i>Grapholita molesta</i>	小卷蛾亚科 Tortricidae	Chen <i>et al.</i> , 2020
OR	烟青虫 <i>Helicoverpa assulta</i>	夜蛾科 Noctuidae	Li <i>et al.</i> , 2020
PR	欧洲玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i>	螟蛾科 Crambidae	Wanner <i>et al.</i> , 2020
Orco	梨小食心虫 <i>Grapholita molesta</i>	小卷蛾亚科 Tortricidae	Chen <i>et al.</i> , 2021
Orco	草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	夜蛾科 Noctuidae	Sun <i>et al.</i> , 2023
Orco	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	实夜蛾亚科 Noctuidae	Fan <i>et al.</i> , 2022
SNMP	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	蚕蛾科 Bombycidae	Zhang <i>et al.</i> , 2020b
SNMP	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	实夜蛾亚科 Noctuidae	Liu <i>et al.</i> , 2020a
AOX	蜡螟 <i>Galleria mellonella</i>	蜡螟亚科 Pyralidae	Godoy <i>et al.</i> , 2022
AOX	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	菜蛾科 Plutellidae	Wang <i>et al.</i> , 2021a
CXE	梨小食心虫 <i>Grapholita molesta</i>	小卷蛾亚科 Tortricidae	Wei <i>et al.</i> , 2021
CCE	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	菜蛾科 Plutellidae	Wang <i>et al.</i> , 2021b

(Zhou *et al.*, 2009) 和其他 OBP。

近 4 年主要的研究进展是继续基于 CRISPR-Cas9 基因编辑技术, 敲除鳞翅目 OBP 基因, 并结合行为和生理研究, 进一步探索 OBP 的嗅觉功能和非嗅觉功能。同时, 新的 OBP 三维结构解析和氨基酸结合位点的分析进一步揭示了 OBP 的运载和结合小分子的机理。PBP 主要结合并运送雌虫性信息素组分 (Liu *et al.*, 2021), 其在触角中大多为雄性特异或高表达 (Zhou *et al.*, 2009; Zhu *et al.*, 2016b, 2019a; Wang *et al.*, 2020); 亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* OfurPBP2 晶体结构进一步验证了以前的观点, 在酸性条件会形成第 7 个 α -螺旋, 将小分子从结合口袋中替换并释放出来 (Dahal *et al.*, 2022)。同时, 首次在卷叶蛾科的苹果褐卷蛾 *Epiphyas postvittana* 中解析了一个 PBP 基因 EposPBP3 的三维结构, 证实可以结合其 2 个主要性信息素组分 (Hamiaux *et al.*, 2020)。蛾类昆虫至少有 3 个 PBP 基因, 在功能及性信息素感受的重要性上有一定的差异。美国白蛾 *Hyphantria cunea* 3 个 PBP (HcunPBP1、HcunPBP2 和 HcunPBP3) 与醛类信息素组分的结合能力明显高于环氧化物组分, 其中, 重组 HcunPBP1 倾向于结合 2 种 Type I 醛类性信息素组分顺 9, 顺 12-十八碳二烯醛 (Z9, Z12-18: Ald) 和顺 9, 顺 12, 顺 15-十八碳二烯醛 (Z9, Z12, Z15-18: Ald), 而对 Type II 性信息素只有中等以下的结合亲和力; HcunPBP2 对其中 1 种 Type II 性信息素 1, 顺 3, 顺 6-9S, 10R-环氧-二十一碳三烯 (1, Z3, Z6-9S, 10R-epoxy-21Hy) 有极高的结合力, 表明 3 种 PBP 在体外具有 Type I 和 II 的结合差异 (Zhang *et al.*, 2021a)。在草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的 3 个 PBP 中, SfruPBP1 对性信息素主组分顺 9-十四碳烯乙酸酯 (Z9-14: Ac) 特异性强结合; SfruPBP2 结合谱较广, 除对性信息素次要组分顺 7-十二碳烯醇乙酸酯 (Z7-12: Ac) 及腺体组分十二碳烯醇乙酸酯 (12: Ac)、反 7-十二碳烯醇乙酸酯 (E7-12: Ac) 和 Z10-14: Ac 强结合外, 还对性信息素主组分 Z9-14: Ac 及腺体组分顺-9-十二碳烯醇乙酸酯 (Z9-12: Ac) 和 11-12: Ac 具

有中等结合能力 (郑树壕等, 2022)。朱红毛斑蛾 *Phauda flammans* 的 2 个 PBP (*PflaPBP1* 和 *PflaPBP2*), 其中 *PflaPBP1* 对雌性信息素顺 9-十六碳烯醛 (Z9-16: Ald) 和顺 9, 顺 12, 顺 15-十八碳三烯醛 ((Z, Z, Z)-9, 12, 15-18: Ald) 均具有较强的结合力; 而 *PflaPBP2* 仅对 (Z, Z, Z)-9, 12, 15-18: Ald 具有较强的结合力 (Chen *et al.*, 2023)。李小食心虫 *Grapholita funebrana* 重组 GfunPBP2 蛋白对顺 8-十二碳烯醇乙酸酯 (Z8-12: Ac) 和顺 8-十二碳烯醇 (Z8-12: OH) 均具有强结合亲和力; 其中, GfunPBP1.1 结合顺 8-十四碳烯醇乙酸酯 (Z8-14: Ac) 的能力更强, 而 GfunPBP1.2 对反 8-十二碳烯醇乙酸酯 (E8-12: Ac) 的结合亲和力更强 (Li *et al.*, 2023)。在鳞翅目 3 个 PBP 中, *PBP1* 在雄虫触角中的表达量相对较高, 且呈现雄虫高表达或特异表达的模式, 被认为在 3 个 PBP 中最为重要。敲除家蚕 *Bombyx mori* 的 *BmPBP1* 后, 雄蛾对 2 种性信息素组分 (家蚕醛和家蚕醇) 的电生理反应明显下降 (Shiota and Sakurai, 2020)。在二化螟 *Chilo suppressalis* (Walker) 中利用 CRISPR/Cas9 系统敲除 PBP 基因, 将 PBP-sgRNA (Single guide RNA) /Cas9 信使 RNA 直接注射到新产卵中, 筛选出具有 *PBP1* 或 *PBP3* 突变体的昆虫, 并在 G3 代获得纯合子突变体, 测量突变体昆虫对雌性性信息素的触角电位 (Electroantennogram, EAG) 反应。结果表明, 2 种 PBP 突变体雄性的 EAG 反应均显著降低, 且 *PBP1* 突变体的降低程度高于 *PBP3* 突变体, 表明 *PBP1* 发挥了更重要的作用 (Dong *et al.*, 2017)。二点委夜蛾 *Athetis lepigone* *AlepPBP1* 的 Phe36、Trp37、Val52 和 Phe11 是关键性信息素结合位点 (Zhang *et al.*, 2020a)。在斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 中, 使用 CRISPR/Cas9 技术分别敲除 3 个 *PBP* 基因, 都降低了雄蛾对于 3 种性信息素成分 [顺 9, 反 11-十四碳烯乙酸酯 (Z9, E11-14: Ac)、顺 9, 反 12-十四碳烯乙酸酯 (Z9, E12-14: Ac) 和顺 9-十四碳烯乙酸酯 (Z9-14: Ac)] 的电生理、定位能力以及交配率, 且以 *PBP1* 的影响更大 (Zhu *et al.*, 2016a, 2019a)。另外发现, 小菜蛾 *Plutella*

xylostella 的 PxPBP3 和欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 的 OnubPBP3 与性信息素均具有较高的亲和力(Al-Danoon *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2021)。此外, 一些鳞翅目昆虫具有 4-5 个 PBP 基因(Yasukochi *et al.*, 2018), Hu 等(2020)发现红尾白螟 *Tryporyza intacta* TintPBP4 在雄蛾中表达量最高, 对性信息素组分[反 11-十六碳烯醛(E11-16: Ald)和顺 11-十六碳烯醛(Z11-16: Ald)]具有较强的结合能力。上述研究表明, PBP 一般对不同性信息素组分有一定的识别能力, 在性信息素感受过程中发挥重要作用(Zhu *et al.*, 2016a, 2019a; Zhang *et al.*, 2020a; Si *et al.*, 2022; Zhong *et al.*, 2022), 但不同 PBP 的功能分化及相互间是否存在互作仍待进一步研究。

鳞翅目昆虫有 2 个 GOBP 基因, 在种间高度保守, 最初发现在感受植物气味的嗅觉感器表达, 因此被认为在寄主挥发物的感知中发挥重要作用(Vogt *et al.*, 1991)。体外配体结合试验发现, 豆荚螟 *Maruca vitrata* MvitGOBP1 和 MvitGOBP2 与丁酸丁酯等 17 种植物挥发性气味分子都具有一定的结合力(Zhou *et al.*, 2015); 斜纹夜蛾 *SlitGOBP2* 与橙花叔醇等气味挥发物结合能力较强(Liu *et al.*, 2015b)。同时, 多种蛾类中 GOBP 特别是 GOBP2 对性信息素组分也有很强的结合能力, 因此可能也参与了性信息素的感受, 例如在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 中 SexiGOBP1 仅与 3 种性信息素成分表现出微弱的结合, SexiGOBP2 除了结合植物气味外, 还结合性信息素(Liu *et al.*, 2015a); 而在斜纹夜蛾中, *SlitGOBP1*、*SlitGOBP2* 都能强结合 C14-C16 信息素类似物, 但 *SlitGOBP2* 对大多数酯类和醛类信息素成分和类似物结合力较好, 而 *SlitGOBP1* 则不能; 对于植物源气味, *SlitGOBP1* 表现出相对较广泛的配体结合谱, 具有中等的亲和力, 而 *SlitGOBP2* 结合谱更窄, 说明 2 个 *SlitGOBP* 在气味识别功能上存在分化(Liu *et al.*, 2015b)。Han 等(2022)发现斜纹夜蛾 *SIGOBP2* 具有感受植物气味和性信息素的双重功能, 而且还参与幼虫对性信息素的感受, 缺失 *SIGOBP2* 的雄蛾及幼虫对 Z9, E11-14: Ac 的行为反应及交

配率均显著下降。同样, 敲除桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 的 *CpunGOBP1* 和 *CpunGOBP2* 基因后, 电生理和行为学实验证明缺失 *CpunGOBP1* 和 *CpunGOBP2* 的桃蛀螟失去部分感受性信息素和植物挥发物的能力, 且 *CpunGOBP2* 在参与植物挥发物的感受中更为重要(Jing *et al.*, 2021); Ma 等(2022)也发现斜纹夜蛾 *SIGOBP2* 参与幼虫对性信息素的感受。除了嗅觉功能以外, 对接模拟研究表明, *SIGOBP2* 与除草剂丁草胺(Butachlor)具有高结合能力, 沉默 *SIGOBP2* 降低了幼虫对毒死蜱的耐受性, 为杀虫剂抗性机制及治理研究提供了新的思路(Sun *et al.*, 2021)。

对于其他 OBP 的研究相对较少。Li 等(2022a)鉴定二点委夜蛾 ABP (*AlepOBP6*) 的嗅觉功能, 体外结合实验结果表明, *AlepOBP6* 可以与 2 种性信息素和 10 种玉米挥发物结合, 且其构象稳定性依赖于 pH。另外发现其他 OBP 也参与性信息素的感受: 斜纹夜蛾幼虫的 *SlitOBP7* 被敲低后, 对性信息素的感受明显下降(Ma *et al.*, 2022); 另外, 敲除草地贪夜蛾 *SfruOBP27*, 蛹的重量降低、交配率下降, 实验结果表明, *SfruOBP27* 参与幼虫发育和交配过程(Han *et al.*, 2023)。重组的疆夜蛾 *Peridroma saucia* PsauOBP7 与反-2-己烯醛的结合能力最强; 此外, PsauOBP7 其他植物挥发物也有较强的结合能力, 说明其在疆夜蛾寻找寄主植物过程中发挥重要作用(孙亚兰等, 2020)。从桃蛀螟中克隆获得 OBP 基因 *CpunOBP3* 和 *CpunOBP4*, 通过荧光竞争结合实验发现, *CpunOBP3* 重组蛋白能与测试的 7 种植物挥发物有效结合, 尤其与 3-萜烯的结合能力最强, 但不能与测试的 2 种桃蛀螟性信息素十六醛(16: Ald)和顺-10-十六碳烯醛(Z10-16: Ald)结合; 而 *CpunOBP4* 重组蛋白既可以与测试的 2 种性信息素(16: Ald 和 Z10-16: Ald)结合, 又可以与测试的 8 种植物挥发物有效结合, 尤其与丁酸乙酯的结合能力最强, 推测 *CpunOBP3* 主要在桃蛀螟寄主定位与寄主转移过程中发挥重要作用, 而 *CpunOBP4* 在桃蛀螟识别性信息素和寄主植物挥发物过程中发挥双重作用(郭洪刚等, 2021)。

Tian 等 (2022) 对桃蛀螟的 3 类 4 个 OBP 基因 (*CpunOBP8*、*CpunOBP9*、*CpunABP*、*CpunGOBP2*) 进行比较研究, 发现 *CpunOBP8* 和 *CpunABP* 不仅对雌虫性信息素具有较高的结合亲和力, 而且对寄主植物气味物质也具有较高的结合亲和力; *CpunOBP8* 与顺 10-十六碳烯 (Z10-hexadecene)、16: Ald 等结合较强, 而 *CpunABP* 与顺 10-十六碳烯 (Z10-hexadecene)、苈烯和 3-萜烯结合较强。相比之下, *CpunOBP9* 和 *CpunGOBP2* 只能与寄主植物气味结合, *CpunOBP9* 与 3-甲基-1-丁醇、乙酸己酯等结合较强, 而 *CpunGOBP2* 的结合谱最宽, 可以与 3-萜烯, 乙酸戊酯等多种气味结合。结果表明, 这 4 个 *CpunOBP* 具有各自不同的结合谱; 另一方面, 同一配体可能与多个 *CpunOBP* 结合。另外, 相关研究证实二点委夜蛾 *ABP* (*AlepOBP6*) 可以结合性信息素和植物挥发物, 同时在交配、取食和产卵行为中也起到关键作用 (Zhang *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2022a)。

相比蛾类昆虫, 对于蝶类的 OBP 研究相对较少。Yin 等 (2022b) 注释了柑橘凤蝶 *Papilio Xuthus* 49 个 OBP 基因, 并发现产卵刺激剂牡荆苷-2、植物挥发物 β -紫罗兰酮和杀虫剂毒死蜱与 *PxutGOBP1* 有较强亲和力; 同时, *PxutGOBP1* 突变 2 个位点 His66Ala 和 Thr73Ala 后, 显著降低了与毒死蜱的结合力, 揭示了 2 种 *PxutGOBP* 在检测宿主挥发物和杀虫剂中的重要性, 并确定了配体结合中的关键残基。另外, 发现柑橘凤蝶中 3 个 OBP 基因 (*PxutOBP2*、*PxutOBP3* 和 *PxutOBP9*) 在前足跗节中表达丰富; 荧光原位杂交分析表明, 这 3 个 OBP 基因在前足味觉传感器的基部共表达, 暗示这 3 个 OBP 基因在植物化学物质感知中发挥重要作用 (Ugajin and Ozaki, 2021)。Li 等 (2020a) 分析菜粉蝶 *Pieris rapae* 转录组数据, 鉴定了 14 个 OBP 基因, 系统发育分析表明, 这些 OBPs 在不同的分支, *PrapOBP1* 和 *PrapOBP2* 聚集成 “GOBP” 进化枝, 而 *PrapOBP3* 和 *PrapOBP4* 属于 “PBP” 进化枝, 14 个基因中有 10 个具有触角特异性表达; 其中, *PrapOBP1*、*PrapOBP2*、*PrapOBP4* 和 *PrapOBP13*

在雄性触角中高表达, 而 *PrapOBP7* 和 *PrapOBP10* 则在雌性触角中高表达。

综上所述, 鳞翅目 OBP 主要参与气味感受, 同时也具有其他功能, 比如影响昆虫发育、杀虫剂免疫反应和抗性形成等。同时, 除了作为嗅觉行为调控和分子靶标外, 由于 OBP 分子量小、水溶性强, 利用 OBP 还可以制作电子生物传感器: Bonazza 等 (2021) 将家蚕信息素结合蛋白 (*BmorPBP1*) 固定在场效应晶体管的还原氧化石墨烯表面上, 组装了一种用于气味的电子生物传感器。在生理 pH 下, 传感器以良好的亲和力和特异性检测家蚕性信息素、家蚕醇和家蚕醛。OBP 生物传感器对气味非常敏感, 未来可以应用到药物、毒品及爆炸物等气味的快速检测当中 (Pelosi *et al.*, 2018b; Cali and Persaud, 2020)。

1.2 化学感受蛋白 (Chemosensory protein, CSP)

CSP 基因是最早在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 触角中发现结构与功能均显著异于 OBP 的另外一种可溶性蛋白, 这种蛋白和化学刺激感受相关 (McKenna *et al.*, 1994)。CSP 也是在化学感器淋巴中富集的载体蛋白, 具有类似于 OBP 的功能, 在进化上表现出高度保守性, 不同物种间相似性高达 40%-50% (Wanner *et al.*, 2004)。CSP 由 100-120 个氨基酸残基组成, 一般为 10-15 kDa 可溶性低分子蛋白质, 其有 4 个半胱氨酸残基, 形成 2 个二硫键用以保持 CSP 三维结构的稳定 (Tomaselli *et al.*, 2006)。此外, CSP 在化学感觉器官和非化学感觉器官中均有表达, 这表明 CSP 同时具有嗅觉和其他生理功能 (Yang *et al.*, 2020a; 饶福强等, 2021)。一些 CSP 在触角中特异性表达, 可以与植物挥发物和性信息素成分结合 (Duan *et al.*, 2019); 其他 CSP 高度集中于非嗅觉器官, 如足、胸、腹、翅和雌虫性腺, 这表明它们可能参与其他生理过程 (Pelosi *et al.*, 2018a)。

近 4 年主要进一步证实了 CSP 参与感受性信息素和普通植物挥发物, 同时可以结合杀虫剂, 参与其免疫反应、代谢和抗性形成。触角高

表达的 CSP 基因被认为参与气味感受。Zhang 等 (2014) 发现大螟 *Sesamia inferens* 触角高表达的 SinfCSP19 重组蛋白对 6 种植物挥发物和 3 种性信息素组分和类似物具有较强结合力, 表明 SinfCSP19 可能同时参与雌性信息素和寄主植物挥发物的感受。另外, Li 等 (2015) 发现棉铃虫 *Helicoverpa armigera* HarmCSP6 对性信息素组分表现出较高的结合力, 表明 HarmCSP6 可能参与棉铃虫雌性信息素的感受。

CSP 也可能参与鳞翅目昆虫对杀虫剂的免疫反应和抗性形成。朱垚龙等 (2022) 发现冷杉梢斑螟 *Dioryctria abietella* CSP8 能结合杀虫剂; Xuan 等 (2015) 发现家蚕多个 CSP 基因的表达受到杀虫剂阿维菌素处理后表达均显著上调。类似结果也在荔枝蛀蒂虫 *Conopomorpha sinensis* 中发现, 经 λ -氯氟氰菊酯处理后, CsCSP 的表达量在雌雄成虫中均受到影响且具有时间依赖性 (Yao *et al.*, 2023)。说明鳞翅目某些 CSP 基因可能参与杀虫剂免疫反应、代谢和抗性形成。

综上所述, 鳞翅目 CSP 具有嗅觉感受和多种其他生理功能 (Pelosi *et al.*, 2018a; Zhu *et al.*, 2019b; Yang *et al.*, 2020a), 如杀虫剂代谢、视色素转运和性腺中性信息素转运 (Jacquin-Joly *et al.*, 2001)、营养物质转运等 (Liu *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2016b)。CSP 的多功能也为鳞翅目害虫的防治提供新的分子靶标。

1.3 气味受体 (Odorant receptor, OR)

OR 可以特异地识别气味分子, 并通过选择性离子通道将气味分子的化学信号转化为电生理信号, 被认为是信号转导途径中最重要的蛋白 (Chen *et al.*, 2021)。OR 位于嗅觉感受神经元 (Olfactory sensory neuron, OSN), 由 400-450 个氨基酸组成, 通常具有 7 个跨膜结构域, 主要分布于昆虫化感器官触角和下颚须等, 其他组织鲜有表达 (李慧等, 2021; 白鹏华等, 2022)。昆虫 OR 从结构上可分为 2 类: 一类是在不同昆虫间高度保守且广泛表达的气味共受体 (Odorant receptor co-receptor, Orco); 另一类是特异性 ORx, 这类受体在同一物种或不同物种间相似性低且数量众多, Orco 和 ORx 的表达通常在相同

的 OSN, 通过保守的 C 末端能够形成复合体 ORx-Orco, 构成配体门控离子通道 (Benton, 2006; Sato *et al.*, 2008; Wicher *et al.*, 2008; Fleischer *et al.*, 2018; 谷真毓等, 2020; 李慧等, 2021)。在鳞翅目中, OR 根据功能划分为性信息素受体 (Pheromone receptor, PR) 和普通气味 OR, 前者主要识别性信息素组分, 后者识别植物挥发物 (白鹏华等, 2022)。

近 4 年, 主要解析了一个昆虫特异性 OR 的晶体结构, 同时随着 Alpha-Fold2 的开发, 昆虫的 OR 三维结构可以被模拟和应用。另外, 基于 CRISPR-Cas9 技术, 将 OR 与小分子的对应关系以及行为功能被逐渐解析出来。石蛎 *Machilis hrabei* MhraOR5 的晶体结构显示在未结合气味的 MhraOR5 三维结构中, 结合孔是封闭的, 但在它与丁香酚或避蚊胺结合的结构中, 结合孔扩张, 形成离子通道; 尽管这 2 种分子结构迥异, 但它们均结合在 MhraOR5 的一个固定口袋里, 说明 OR 对气味分子的结合没有结构上的选择性; 这推翻了之前 OR 与气味小分子主要的假设 OR 与气味分子的一个特定部分结合, 而该部分可能是一大群气味所共有的, 或者受体使用不同的口袋来容纳不同的分子 (Del *et al.*, 2021)。

Orco 在不同的昆虫中高度保守, 并且一种昆虫体内通常只有一个 Orco 基因 (Robertson, 2019)。Orco 的晶体结构显示其可以形成四聚体, 有一个中心孔, 4 个亚基对称地排列在中心孔周围 (Butterwick *et al.*, 2018)。在多种鳞翅目昆虫中, 敲除 Orco 后可导致昆虫完全失去嗅觉功能 (Yang *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2021; Fan *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2023)。使用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术成功地建立了棉铃虫 Orco 基因的纯合子突变体 (Orco^{-/-}), 发现纯合突变体丧失了对性信息素成分 Z11-16: Ald, Z9-16: Ald, 顺 9-十四碳烯醛 (Z9-14: Ald) 和顺 11-十六碳烯醇 (Z11-16: OH) 和许多寄主植物气味的电生理反应; 在风洞实验中, Orco^{-/-}突变体雄蛾对性信息素的趋性明显减弱; 同时, Orco^{-/-}雌蛾对寄主植物 (青椒) 的产卵趋性及 Orco^{-/-}幼虫对青椒的趋性也丧失; 该研究表明, OR 介导的嗅觉对棉铃虫的性信息素通信、产卵

选择和幼虫对寄主的趋性 (Fan *et al.*, 2022)。在草地贪夜蛾中也有类似发现, 应用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术构建了 *Orco* 纯合突变品系 (*Orco*^{-/-}), 电生理结果显示, 突变体雄蛾对 (Z9-14: Ac) 和 Z7-12: Ac) 2 种性信息素的反应均丧失, 且不能与雌蛾成功交配, 产卵偏好实验也证实突变体雌蛾对寄主植物玉米的趋性基本丧失, 幼虫定位食物源的时间也明显降低 (Sun *et al.*, 2023)。RNAi 敲低梨小食心虫 *Grapholita molesta* *Orco* 表达量后, 也获得了类似结果: 雄蛾对性信息素顺 8-十二碳烯醇乙酸酯 (Z8-12: OAc) 和 Z8-12: OH、雌蛾对绿叶挥发性顺-3-乙酸己烯酯 (Z-3-hexenyl acetate) 电生理反应均明显降低 (Chen *et al.*, 2021)。

PR 具有特异性识别性信息素功能 (白鹏华等, 2022)。通常, 信息素敏感的 OSN 只表达一种特异性的 PR (Fleischer and Krieger, 2018)。蛾类中的 PR 研究报道较多, 识别 Type I 型性信息素的 PR 在鳞翅目中形成一个独立的分支 (Yuvaraj *et al.*, 2017)。一种鳞翅目昆虫通常均有多个 PR 基因, 每个 PR 的反应谱较为特异, 一般只对 1-2 个性信息素组分有反应: 在欧洲玉米螟中, 2 个 PR 基因 *OnubOR3* 和 *OnubOR6* 功能有明显差异, *OnubOR3* 对反 11-十四碳烯醇乙酸酯 (E11-14: OAc) 和反 11-十六碳烯醇乙酸酯 (E11-16: OAc) 有较强反应, 而 *OnubOR6* 则对顺 11-十四碳烯醇乙酸酯 (Z11-14: OAc) 和顺 11-十六碳烯醇乙酸酯 (Z11-16: OAc) 有更强的反应 (Wanner *et al.*, 2020)。通过转基因果蝇品系异源表达了草地贪夜蛾几个 PR 候选基因 *SfruOR6*、*SfruOR11*、*SfruOR13*、*SfruOR16*、*SfruOR56* 和 *SfruOR62*, 并用大量性信息素和类似物测定了它们的反应谱; 其中, 表达 *SfruOR13* 的果蝇对主要性信息素成分 Z9-14: Ac 有强烈反应且对 Z9, E12-14: Ac 也有较强的反应, 而对 Z9-12: Ac 的反应较弱; 表达 *SfruOR56* 和 *SfruOR62* 的果蝇则以不同的强度和灵敏度对次要的性信息素成分反 7-十二碳烯醇乙酸酯 (Z7-12: Ac) 产生电生理反应; 此外, 表达 *SfruOR6* 的果蝇仅对 Z9, E12-14: Ac 产生电生理反应, 表达 *SfruOR16* 的果蝇则对顺 9-十四烯醇

(Z9-14: OH) 和 Z9-14: Ald 有反应, 而表达 *SfruOR11* 的果蝇对所有测试的性信息素组分没有反应 (Guo *et al.*, 2022)。

同时, 体内实验也证实 PR 参与性信息素感受。使用 CRISPR/Cas9 技术敲除烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 一个 PR 基因 *HvirOR14*; 研究结果表明, *HvirOR14* 突变体不影响交配率或电生理反应, 但交配持续时间延长 (Cao *et al.*, 2020)。另外, 测定了梨小食心虫几个 PR 的反应谱: *GmolOR2* 对主要性信息素组分顺 8-十二碳烯醇乙酸酯 (Z8-12: OAc) 和反 8-十二碳烯醇乙酸酯 (E8-12: OAc) 的有反应; 敲低 *GmolOR2* 表达量后, 显著降低了雄蛾对主要信息素成分 Z8-12: OAc 和 E8-12: OAc 的电生理反应 (Shang *et al.*, 2022)。同样在海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 中, Koutroumpa 等 (2022) 利用 CRISPR/Cas9 敲除一个 PR 基因 (*SlitOR5*) 后, 雄蛾丧失对主要信息素组分顺 9, 反 11-十四碳烯醇乙酸酯 (Z9, E11-14: OAc) 的电生理反应。

对于非 PR 的其他特异性 OR 基因, 由于气味物质众多, 很难找到配体, 因此研究报道也相对较少。其中, 有反应较为特异性的, 仅对少数气味有较强反应, 而另一些则可以对多种气味产生较强反应: Liu 等 (2020b) 敲除小菜蛾的 2 个 OR 基因 *PxylOR35* 和 *PxylOR49*, 导致雌蛾丧失了对十字花科植物特异气味异硫氰酸酯和拟南芥植株 (异硫氰酸酯缺失品系) 的趋向行为和产卵偏好性。2020 年, 对梨小食心虫的一个特异性 OR 基因 *GmolOR9* 进行功能研究, 体外实验证实 *GmolOR9* 对候选的 47 种测试气味物质中的顺-乙酸-3-己烯酯等 8 种产生较强反应; 且敲低 *GmolOR9* 的雌虫对顺-乙酸-3-己烯酯的电生理反应显著降低; 另外, 梨小食心虫的 *GmolOR12* 对 5 种醛反应较强 (癸醛、庚醛、辛醛、壬醛和癸醛); 这些结果表明, 梨小食心虫 *GmolOR12* 在感受醛类物质中起重要作用 (Chen *et al.*, 2020)。同时, 烟青虫 *Helicoverpa assulta* 一个产卵器高表达的 OR 基因 *HassOR31* 对 12 种植物挥发物都有反应, 其中对顺 3-己烯醇丁酸酯反应最强 (Li *et al.*, 2020b)。

在蝶类昆虫中, OR 只有基因鉴定研究, 还

未见相关功能的报道。Nieberding 等 (2022) 利用转录组、实时荧光定量 PCR 鉴定了偏瞳蔽眼蝶 *Bicyclus anynana* 一些 OR、OBP 基因并研究了它们的表达谱, 发现了一些组织特异表达的 OR、OBP 基因。另外, Yin 等 (2022a) 通过结合基因组学、转录组学和生物信息学方法, 鉴定和系统发育分析揭示了柑橘凤蝶 60 个直系同源 OR 基因, 并发现 OR 大多数在触角中表达, 且在生殖组织中有 31 个 OR 基因表达。

1.4 离子受体 (Ionotropic receptor, IR)

最早在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 对气味敏感的触角 OSN 中发现一类与离子型谷氨酸受体 (Ionotropic glutamate receptor, iGluR) 同源的受体基因, 命名为 IR, 且和 OR 不在同一 OSN 中 (Benton *et al.*, 2009), 是一种具有胞外 N 端、二部配体结合域 (由离子通道域分隔的两个叶) 和短胞质 C 端的跨膜蛋白, 且 IR 和离子型谷氨酸受体在序列特征和系统发育学上存在差异 (Jiang *et al.*, 2021)。IR 包含配体结合域 (Ligand binding domain, LBD), 一个胞外 N 端以及一个短胞浆末端和离子通道相隔开的 2 个裂片 S1 和 S2; 然而在 LBD 的 S1 结构域之前, 大多数 IR 只有相对较短的 N 末端区域 (Fleischer *et al.*, 2018)。IR 已被证实参与气味分子 (苯乙醛、胺和酸等) 识别以及温度和湿度的感受 (Chen and Amrein, 2017; Zhang *et al.*, 2019; 杨小桢等, 2020; Yin *et al.*, 2021)。IR 主要分为 2 个亚家族: 趋异 IR (Divergent IR) 和触角 IR (Antennal IR), 趋异 IR 亚族在其他物种中的同源性较低, 表现出物种特异性, 而触角 IR 可能存在于所有昆虫中, 仅 IR 亚族在双翅目和膜翅目昆虫中相对保守; 由于不断的深入研究, 在鳞翅目、双翅目和鞘翅目等昆虫中 IR 也被鉴定出来, 其中 *IR8a*、*IR25a*、*IR76b* 和 *IR93a* 被证实是共受体 (Croset *et al.*, 2010; 郭金梦和董双林, 2020)。IR 功能在黑腹果蝇中研究较多, *IR8a* 被证实是与酸感受相关的共受体 (Pitts *et al.*, 2017)。另外, *IR64a* 介导对酸性物质 (乙酸) 感受 (Ai *et al.*, 2010); *IR64a* 与一个共受体 *IR8a* 一起表

达, 并共同形成一个四聚体复合物离子通道 (Ai *et al.*, 2013), *IR75a* 也参与黑腹果蝇醋酸和丙酸的气味识别 (Prieto-Godino *et al.*, 2016)。此外, 黑腹果蝇 2 个共受体 *IR25a* 和 *IR76b* 通过味觉接收感知醋酸和柠檬酸, 影响雌虫的产卵偏好性 (Chen and Amrein, 2017), 而 *Ir7a* 在果蝇中参与识别乙酸, 通过味觉中的 *IR7a* 感受乙酸, 在拒绝酸性食物的行为中起到重要作用 (Rimal *et al.*, 2019)。

近年来, 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 在鳞翅目中也有 IR 功能的研究报道, Zhang 等 (2019) 敲除烟草天蛾 *Manduca sexta* IR 共受体 *IR8a*, 导致雌蛾其对粪便气味挥发物 3-甲基戊酸和己酸的趋避行为减弱, 说明 *IR8a* 在雌蛾避免种间竞争的避粪产卵行为中是必不可少的。另外, 棉铃虫成虫可以感受短链羧酸 (乙酸、丙酸、丁酸和 2-戊酮酸), Zhang 等 (2022) 敲除了棉铃虫 *HarmIR8a* 基因后发现, 敲除突变体对酸敏感度减少或消除, 该结果说明 *HarmIR8a* 介导棉铃虫检测短链羧酸和乙酸的吸引行为。另外, 在黄地老虎 *Agrotis segetum* 中, 体外异源表达的 *AsegIR75p.1* 和 *AsegIR75q.1* 对 C6-C10 中链脂肪酸能产生明显的电生理反应, 发现己酸和壬酸分别是 *AsegIR75p.1* 和 *AsegIR75q.1* 的主要配体 (Hou *et al.*, 2022)。综上所述, 鳞翅目中 IR 的功能研究仍然处于起步阶段, 只有少数触角 IR 功能被鉴定, 其他触角高表达的 IR 基因功能仍待研究。

1.5 感受神经元膜蛋白 (Sensory neuron membrane protein, SNMP)

SNMP 是最初在鳞翅目多音天蚕 *Antheraea polyphemus* 中性信息素敏感的 OSN 中发现的触角特异表达的感受神经元膜蛋白 (Vogt *et al.*, 1988)。结构预测表明, 昆虫 SNMPs 属于脊椎动物蛋白 CD36 家族 (Nichols and Vogt, 2008)。近 4 年, 主要在鳞翅目中发现了第 3 亚组的 SNMP 基因, 证实鳞翅目一个物种通常具有 3 个 SNMP 基因。多音天蚕 SNMP1 预测为双跨膜蛋白, 存在翻译后修饰, 有 519-525 个氨基酸; 翻

译前为 59 kDa 的多肽, 翻译后修饰被加工为 69 kD 的多肽, 在 C-端和 N-端各有一个跨膜域 (Rogers *et al.*, 1997, 2001)。Xu 等 (2021) 研究发现棉铃虫 *HarmSNMP1* 在成虫触角中特异性表达, *HarmSNMP2* 广泛表达于多种组织, 包括成虫触角、跗骨、幼虫触角和口器; *HarmSNMP3* 在幼虫的中肠中特异性表达; 同时, *HarmSNMP2* 和 *HarmSNMP3* 的表达水平因幼虫取食的植物种类而有显著差异, 表明它们可能参与了植物的取食行为。体内功能研究发现, 敲除了棉铃虫 *SNMP1* (*HarmSNMP1*) 并筛选得到 *SNMP1*^{-/-} 纯合突变系。风洞行为实验表明, *HarmSNMP1*^{-/-} 雄蛾不能被性信息素顺 11-十六碳烯醛 (Z11-16: Ald) 和顺 11-十六碳二烯醛 (Z9-16: Ald) 吸引, 而交配行为观察发现, *SNMP1* 突变雄蛾和野生型雌蛾交配率显著降低; 同时电生理结果表明, *HarmSNMP1*^{-/-} 突变体雄蛾对性信息素 Z11-16: Ald 和 Z9-16: Ald 的反应显著下降, 但是对顺 9-十四碳烯醛 (Z9-14: Ald) 和普通植物挥发物的反应没有影响。结果说明, *SNMP1* 只参与感受长碳链 (C16) 性信息素, 不参与短碳链 (C14) 的性信息素和普通植物挥发物的感受 (Liu *et al.*, 2020a)。另外, 使用 RNA 干扰技术, 敲低家蚕 *SNMP1* 基因后, 家蚕的交配行为受到明显的负面影响, 表明 *SNMP1* 在家蚕性信息素感受中起关键作用 (Zhang *et al.*, 2020b)。*SNMP1* 在昆虫中具有特异性表达, 目前鉴定出的 *SNMP1* 只在鳞翅目雄蛾触角高表达, 其具有识别信息素的功能, 敲除或敲低 *SNMP1* 的表达, 会影响其识别信息素, 在信息素检测中起关键作用。同时, 在其他昆虫也发现 *SNMP1* 在性信息素敏感的神经元表达, 证实参与性信息素感受 (Jin *et al.*, 2008; Pregitzer *et al.*, 2014)。*SNMP2* 主要在 OSN 相关的支持细胞中表达, *SNMP3* 则在幼虫中肠中高表达 (Zhang *et al.*, 2020b), 其功能仍待进一步研究。

1.6 气味降解酶 (Odorant degrading enzyme, ODE)

ODE 是多种能够降解气味的酶总称, 主要

包括羧酸酯酶 (Carboxylesterase, CXE)、谷胱甘肽 S-转移酶 (Glutathione S-transferase, GST)、细胞色素 P450 (Cytochrome P450 monooxygenase, CYP)、尿苷二磷酸-糖基转移酶基因 (UDP-glycosyltransferase, UGT) 和醛氧化酶 (Aldehyde oxidase, AOX) 等 (He *et al.*, 2014a, 2014b, 2014c, 2015; Chertemps *et al.*, 2015; Wei *et al.*, 2021; Godoy *et al.*, 2022)。

目前, ODE 中研究最多的是酯酶类, 属于羧酸酯酶 (Carboxylesterase, CXE/CCE), 将酯类气味水解为醇类。酯类是蛾类昆虫性信息素的第一大组分 (Ando *et al.*, 2004), 因此, 酯类组分的信号降解引起广泛关注。第一个 ODE 在多音天蚕中被发现, 在雄性触角中高表达 (Vogt and Riddiford, 1981), 后续发现 *ApolPDE* 是一种羧酸酯酶基因, 因此被归类为一种信息素降解酶 (Pheromone degrading enzyme, PDE), 其在触角淋巴液中的浓度约为 $0.5 \text{ m mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 体外重组表达的 *ApolPDE* 能够快速降解性信息素顺 6, 反 11-十六碳二烯醛 (Z6, E11-16: Ald) (Vogt *et al.*, 1985; Ishida and Leal, 2005)。近年来, 在蛾类中发现 CXE 对底物的降解模式有明显差异, 研究发现, 单一酯酶可以同时降解长链酯类性信息素组分和短链植物挥发物, 通常对长链酯类有更好的亲和力 (更低的 K_m), 对短链酯类有更高的酶反应速度 (V_{max}) (He *et al.*, 2014a, 2014c; Wang *et al.*, 2021b)。同时, 一个物种中也存在多个 ODE 基因: He 等 (2017) 鉴定了小菜蛾的 2 个雌虫触角高表达的 CCE 基因 (*PxylCCE16a* 和 *PxylCCE16c*), 后续体外酶活实验表明, 重组蛋白 *PxylCCE016c* 和 *PxylCCE16a* 均能够降解 2 种乙酸酯类性信息素组分: 顺 11-十六碳烯醇乙酸酯 (Z11-16: Ac) 和 Z9-14: Ac 以及一些酯类植物挥发物, 对性信息素组分底物的亲和力更高, 而对植物源气味底物的酶反应的最大速度更大 (Wang *et al.*, 2021a)。Wei 等 (2021) 通过 RNAi 敲低梨小食心虫 4 个触角高表达酯酶基因 *GmolCXE1*、*GmolCXE5*、*GmolCXE14* 和 *GmolCXE21* 表达量后, 发现梨小食心虫对酯类性信息素 (Z8-12: Ac 和反 8-十二碳烯醇乙酸酯

(E8-12: Ac)或寄主植物挥发物的行为反应变得迟钝; 研究表明, CXE 参与酯类气味水解, 可以作为害虫行为抑制剂的潜在分子靶点。

醛氧化酶 (Aldehyde oxidase, AOX) 是一类能催化醛类氧化成相应羧酸的氧化酶 (Garattini *et al.*, 2008), 它与黄嘌呤氧化还原酶 (Xanthine oxidoreductase, XOR) 组成了钼-黄素酶 (Molybdo-flavoenzyme, MFE) 家族, 该家族具有共同的结构特征: 由 2 个催化活性互不依赖的相同亚基组成, 每个亚基的分子量为 140-150 kDa, 包括 3 个保守的功能结构域: 1) 20 kD 的 N-末端区域; 2) 40 kDa 的黄素腺嘌呤二核苷酸 (Flavine adeninedinucleotide, FAD) 结合区, AOX 的 FAD 结合区域中没有编码烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (Nicotinamideadenine dinucleotide, NAD) 结合位点的保守序列, 而这是 XOR 的典型特征; 3) 85 kDa 的 C-末端底物结合区, 它包含 1 个保守的钼辅因子 (Molybdenum cofactor, MoCo) 结合域 (Garattini *et al.*, 2008)。1989 年, 第一个 AOX (*MsexAOX*) 在烟草天蛾中被鉴定出来, 分子量为 295 kDa, 由于其在烟草天蛾雄性触角中的表达量比雌性触角高近 60%, 因此被推测是 PDE, 降解醛类性信息素 (Rybczynski *et al.*, 1989)。脐橙螟 *Amyelois transitella* 的 *AtraAOX2* 是第一个被功能鉴定的 AOX 基因, 重组 *AtraAOX2* 不仅可以降解自身醛类性信息素顺 11, 顺 13-十六碳二烯醛 (Z11, Z13-16: Ald), 还可以降解醛类植物挥发物以及含醛基的农药; 重组 *AtraAOX2* 没有表现出特异性, 对短链的植物源醛类气味具有更高活性; 此外, *AtraAOX2* 可以保护昆虫的嗅觉系统免受外来有毒物质的影响, 包括可能到达嗅觉受体神经元周围感器淋巴液的农药 (Choo *et al.*, 2013)。在小菜蛾中也发现类似的结果: Wang 等 (2021a) 发现小菜蛾触角高表达的醛氧化酶 (*PxylAOX3*) 可以氧化醛类性信息素及类似物、醛类植物挥发物以及含醛基的农药, 但氧化效率没有特异性。大蜡螟 *Galleria mellonella* 触角提取物对十一醛具有最强的酶活性, 大约为对照组 4 倍, 推测 *GmelAOX* 在代谢醛类气味信

号中起着重要的作用 (Godoy *et al.*, 2022)。

P450 也是生物体内最重要的解毒酶之一, 部分成员在触角中的高丰度表达表明, 它们在气味信号的灭活和清除中发挥重要作用 (Tijet *et al.*, 2001; Younus *et al.*, 2017)。然而, P450 酶是胞内酶, 锚定在内质网膜上, 这意味着只有当气味分子进入细胞内后才能降解气味分子 (Chertemps and Maïbèche, 2021)。由此推断, 这类酶对嗅觉敏感性的影响可能是间接的, 通过对进入细胞内有毒物质的降解而保护膜受体或细胞及生物体的正常活性。触角 P450 活性研究在家蝇 *Musca domestica* 中首次被报道, 相比其他组织, 雄虫触角粗提物对性信息素具有高氧化活性, 并且活性可被 P450 抑制剂抑制, 说明触角中有高活性的 P450 (Ahmad *et al.*, 1987)。随后, Maïbèche-Coisne 等 (2004) 报道, 在分异发丽金龟 *Phyllopertha diversa* 触角上用 P450 特异抑制剂甲吡酮处理后, 会导致性信息素敏感性暂时丧失, 这种短暂的嗅觉丧失可能是由于抑制了 P450 的表达, 导致信息素受体的过度刺激。在欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 中发现 P450 酶 CYP345E2 可以催化许多挥发性单萜类气味, 包括 α -蒎烯、 β -蒎烯、柠檬烯等 (Keeling *et al.*, 2013)。在鳞翅目中仅有一例 P450 参与嗅觉感受的报道, 在斜纹夜蛾中 RNAi 敲低一个触角高表达的 P450 基因 *cyp4L4* 后, 雄蛾对性信息素顺 9, 反 11-十四碳二烯醇乙酸酯 (Z9, E11-14: OAc 和顺 9, 反 11-十四碳二烯醇乙酸酯 (Z9, E12-14: OAc) 电生理反应明显降低, 显示该 P450 酶在性信息素感受中有重要作用 (Feng *et al.*, 2017)。

其他种类气味降解酶研究相对较少。Li 等 (2018) 从梨小食心虫的触角转录组中鉴定到一个雌虫触角高表达的 GST 基因 (*GmolGSTD1*), 重组表达的 *GmolGSTD1* (r*GmolGSTD1*) 蛋白对性信息素组分顺 8-十二碳烯醇 (Z8 - 12: OH) 和寄主植物挥发性己酸丁酯表现出高降解活性。

性信息素和植物挥发物浓度过高对昆虫有毒害作用, 但同时它们也被昆虫用来定位交配对象和寄主植物, 因此许多 ODE 不仅可以降解气味, 还同时发挥了解毒的作用 (Chertemps and

Maibèche, 2021)。

2 展望

鳞翅目是昆虫界中除鞘翅目外最丰富的类群,其种类可达到 16 万种以上。据报道,目前存在于世界范围内的仓储和农林业害虫中,鳞翅目昆虫占 70%以上 (Mitter *et al.*, 2017)。且鳞翅目害虫对当前杀虫剂已经产生非常高的抗性,因此急需开发新的绿色防控方法。传统方法如人工合成性信息素、引诱剂、趋避剂及干扰剂等通过行为调控达到防治和监测害虫的目的。但传统方法鉴定高效的害虫行为调节气味物质有成本高、耗时长等缺点。近年来,随着测序技术和基因编辑技术的发展,鳞翅目大量嗅觉基因序列和功能被鉴定,给基于嗅觉行为调控的绿色防控方法的开发提供了基因靶标。

2.1 基于人工智能和大数据的反向化学生态学

近年来,随着人工智能 AlphaFold 2 对蛋白质结构的预测置信度的大幅提升 (Tunyasuvunakool *et al.*, 2021),以及大量的昆虫气味感受相关基因被鉴定 (Vogt *et al.*, 2021),反向化学生态学逐渐兴起,通过大数据和重点嗅觉基因快速筛选害虫的活性气味也将成为未来的重要方向。例如随着 Orco 和特异性 OR 的晶体结构的成功解析 (Butterwick *et al.*, 2018; Del *et al.*, 2021)以及基于 AlphaFold 2 的首款昆虫嗅觉受体结构与功能预测的数据库 iORbase 的公开 (Li *et al.*, 2022b) (<https://www.iORbase.com>),为快速筛选昆虫潜在活性气味提供了便利。反向化学生态快速筛选活性气味的方法已经在多种昆虫中获得成功,例如在海灰翅夜蛾中,通过计算机模拟筛选 2 个 OR (SlitOR24 和 SlitOR26) 的活性气味分子和体内验证,准确率分别达到 93%和 67%;同样, Liu 等 (2022) 利用梨小食心虫的 PBP2 蛋白结构,成功预测了一个性信息素增效剂。综上所述,在未来的昆虫外周神经嗅觉分子机制和嗅觉相关的田间防治研究领域,计算机大数据筛选预测将逐渐从辅助方法成为一项不可或缺的手段。

2.2 以化感基因为靶标的 CRISPR-Cas9 基因驱动 的害虫防治

基因驱动 (Gene drive) 是一种可遗传的元素,能够在种群基因库中自动增加其频率 (Sinkins and Gould, 2006; Champer *et al.*, 2016)。与基因驱动相关的特征也会传播并且可以应用于害虫控制,减少媒介传播的病毒或降低对杀虫剂的抗性 (Alphey, 2014; Esvelt *et al.*, 2014)。目前基因驱动已在一些双翅目和鳞翅目昆虫中实现,例如黑腹果蝇 (Gantz and Bier, 2015)、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* (Hammond *et al.*, 2016)、小菜蛾 (Xu *et al.*, 2022)。今后研究可以针对害虫重要的化感基因为靶标,构建 CRISPR-Cas9 基因驱动品系,抑制害虫种群中的嗅觉功能,达到控制害虫的目的。但是,基因驱动也可能会导致许多生物安全性问题 (Taning *et al.*, 2017)。因此,释放基因驱动品系到田间应用前,需要综合评价对环境潜在的副作用。

参考文献 (References)

- Ahmad S, Kirkland KE, Blomquist GJ, 1987. Evidence for a sex pheromone metabolizing cytochrome P-450 mono-oxygenase in the housefly. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 6(2): 121–140.
- Ai M, Blais S, Park JY, Min S, Neubert TA, Suh GS, 2013. Ionotropic glutamate receptors IR64a and IR8a form a functional odorant receptor complex in vivo in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*, 33(26): 10741–10749.
- Ai M, Min S, Grosjean Y, Leblanc C, Bell R, Benton R, Suh GS, 2010. Acid sensing by the *Drosophila* olfactory system. *Nature*, 468(7324): 691–695.
- Al-Danoon O, Mazumder S, Chaudhary BP, Nukala V, Bishop B, Cahoon G, Mohanty S, 2021. Structural and functional characterization of European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, pheromone binding protein 3. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(46): 14013–14023.
- Alphey L, 2014. Genetic control of mosquitoes. *Annual Review of Entomology*, 59: 205–224.
- Ando T, Inomata S, Yamamoto M, 2004. Lepidopteran sex pheromones. *Lepidopteran Sex Pheromones*/Schulz S(ed.). *The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals I. Topics in Current Chemistry*, vol 239. Berlin, Heidelberg: Springer. 51–96.

- Bai PH, Wang B, Zhang XH, Wang GR, 2022. Research methods and advances of odorant receptors in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 65(3): 364–385. [白鹏华, 王冰, 张仙红, 王桂荣, 2022. 昆虫气味受体的研究方法与发展. *昆虫学报*, 65(3): 364–385.]
- Benton R, Vannice KS, Gomez-Diaz C, Vosshall LB, 2009. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 136(1): 149–162.
- Benton R, 2006. On the ORigin of smell: Odorant receptors in insects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 63(14): 1579–1585.
- Bonazza C, Zhu J, Hasler R, Mastrogiamaco R, Pelosi P, Knoll W, 2021. Responses of the pheromone-binding protein of the silk moth *Bombyx mori* on a graphene biosensor match binding constants in solution. *Sensors (Basel)*, 21(2): 499.
- Butterwick JA, Del MJ, Kim KH, Kahlson MA, Rogow JA, Walz T, Ruta V, 2018. Cryo-EM structure of the insect olfactory receptor Orco. *Nature*, 560(7719): 447–452.
- Cali K, Persaud KC, 2020. Modification of an *Anopheles gambiae* odorant binding protein to create an array of chemical sensors for detection of drugs. *Scientific Reports*, 10(1): 3890.
- Cao S, Huang T, Shen J, Liu Y, Wang G, 2020. An orphan pheromone receptor affects the mating behavior of *Helicoverpa armigera*. *Frontiers in Physiology*, 11: 413.
- Cassau S, Krieger J, 2021. The role of SNMPs in insect olfaction. *Cell and Tissue Research*, 383(1): 21–33.
- Champer J, Buchman A, Akbari OS, 2016. Cheating evolution: Engineering gene drives to manipulate the fate of wild populations. *Nature Reviews Genetics*, 17(3): 146–159.
- Chen LH, Tian K, Wang GR, Xu XL, He KH, Liu W, Wu JX, 2020. The general odorant receptor GmoOR9 from *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) is mainly tuned to eight host-plant volatiles. *Insect Science*, 27(6): 1233–1243.
- Chen L, Tian Z, Hu J, Wang X, Wang M, Lu W, Wang X, Zheng X, 2023. Molecular characterization and expression patterns of two pheromone-binding proteins from the diurnal moth *Phauda flammans* (Walker) (Lepidoptera: Zygaenoidea: Phaudidae). *International Journal of Molecular Sciences*, 24(1): 385.
- Chen XL, Li BL, Chen YX, Li GW, Wu JX, 2021. Functional analysis of the odorant receptor coreceptor in odor detection in *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 108(2): e21837.
- Chen Y, Amrein H, 2017. Ionotropic receptors mediate *Drosophila* oviposition preference through sour gustatory receptor neurons. *Current Biology*, 27(18): 2741–2750.
- Chertemps T, Maibèche M, 2021. Odor Degrading Enzymes and Signal Termination. London: Academic Press. 619–644.
- Chertemps T, Younus F, Steiner C, Durand N, Coppin CW, Pandey G, Oakeshott J G, Maibèche M, 2015. An antennal carboxylesterase from *Drosophila melanogaster*, esterase 6, is a candidate odorant-degrading enzyme toward food odorants. *Frontiers in Physiology*, 6: 315.
- Choo YM, Pelletier J, Atungulu E, Leal WS, 2013. Identification and characterization of an antennae-specific aldehyde oxidase from the navel orangeworm. *PLoS ONE*, 8(6): e67794.
- 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.
- Dahal SR, Lewellen JL, Ayyappan S, Chaudhary BP, Nukala V, Mohanty S, 2022. *Ostrinia furnacalis* PBP2 solution NMR structure: Insight into ligand binding and release mechanisms. *Protein Science*, 31(10): e4438.
- Del MJ, Yedlin MA, Ruta V, 2021. The structural basis of odorant recognition in insect olfactory receptors. *Nature*, 597(7874): 126–131.
- Dong XT, Liao H, Zhu GH, Khuhro SA, Ye ZF, Yan Q, Dong SL, 2017. CRISPR/Cas9-mediated PBP1 and PBP3 mutagenesis induced significant reduction in electrophysiological response to sex pheromones in male *Chilo suppressalis*. *Insect Science*, 26(3): 388–399.
- Duan SG, Li DZ, Wang MQ, 2019. Chemosensory proteins used as target for screening behaviourally active compounds in the rice pest *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Molecular Biology*, 28(1): 123–135.
- Esvelt KM, Smidler AL, Catteruccia F, Church GM, 2014. Concerning RNA-guided gene drives for the alteration of wild populations. *Elife*, 3: e03401.
- Fan X, Mo B, Li G, Huang L, Guo H, Gong X, Wang C, 2022. Mutagenesis of the odorant receptor co-receptor (Orco) reveals severe olfactory defects in the crop pest moth *Helicoverpa armigera*. *BMC Biology*, 20(1): 214.
- Feng B, Zheng K, Li C, Guo Q, Du Y, 2017. A cytochrome P450 gene plays a role in the recognition of sex pheromones in the tobacco cutworm, *Spodoptera litura*. *Insect Molecular Biology*, 26(4): 369–382.
- Fleischer J, Krieger J, 2018. Insect pheromone receptors-key elements in sensing intraspecific chemical signals. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12: 425.
- Fleischer J, Pregitzer P, Breer H, Krieger J, 2018. Access to the odor world: Olfactory receptors and their role for signal transduction in insects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 75(3): 485–508.
- Gantz V M, Bier E, 2015. Genome editing. The mutagenic chain reaction: A method for converting heterozygous to homozygous

- mutations. *Science*, 348(6233): 442–444.
- Garattini E, Fratelli M, Terao M, 2008. Mammalian aldehyde oxidases: Genetics, evolution and biochemistry. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65(7/8): 1019–1048.
- Godoy R, Arias I, Venthur H, Quiroz A, Mutis A, 2022. Characterization of two aldehyde oxidases from the greater wax moth, *Galleria mellonella* Linnaeus. (Lepidoptera: Pyralidae) with potential role as odorant-degrading enzymes. *Insects*, 13(12): 1143.
- Gu ZY, Zhao T, Li CX, 2020. Research progress on odor binding proteins and odor receptors of mosquito. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 38(6): 753–757. [谷真毓, 赵腾, 李春晓, 2020. 蚊虫气味结合蛋白和气味受体研究进展. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 38(6): 753–757.]
- Guo H, Gong XL, Li GC, Mo BT, Jiang NJ, Huang LQ, Wang CZ, 2022. Functional analysis of pheromone receptor repertoire in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Pest Management Science*, 78(5): 2052–2064.
- Guo HG, Wei CH, Zhang MZ, Qin XC, Du YL, 2021. cDNA cloning, prokaryotic expression, and ligand binding characterization of the odorant binding proteins CpunOBP3 and CpunOBP4 of the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Acta Entomologica Sinica*, 64(3): 327–336. [郭洪刚, 魏春花, 张民照, 覃晓春, 杜艳丽, 2021. 桃蛀螟气味结合蛋白 CpunOBP3 和 CpunOBP4 的基因克隆、原核表达及配体结合特性分析. 昆虫学报, 64(3): 327–336.]
- Guo JM, Dong SL, 2020. Research progress in ionotropic receptors and their functions in insects. *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.]
- Hamiaux C, Carraher C, Lofstedt C, Corcoran JA, 2020. Crystal structure of Epiphyas postvittana pheromone binding protein 3. *Scientific Reports*, 10(1): 16366.
- Hammond A, Galizi R, Kyrou K, Simoni A, Siniscalchi C, Katsanos D, Gribble M, Baker D, Marois E, Russell S, Birt A, Windbichler N, Crisanti A, Nolan T, 2016. A CRISPR-Cas9 gene drive system targeting female reproduction in the malaria mosquito vector *Anopheles gambiae*. *Nature Biotechnology*, 34(1): 78–83.
- Han WK, Yang YL, Si YX, Wei ZQ, Liu SR, Liu XL, Yan Q, Dong SL, 2022. Involvement of GOBP2 in the perception of a sex pheromone component in both larval and adult *Spodoptera litura* revealed using CRISPR/Cas9 mutagenesis. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 141: 103719.
- Han W, Tang F, Yu N, Zhang Y, Liu Z, 2023. A non-sensory OBP plays an important role in the larval development and adult mating of *Spodoptera Frugiperda*. *Insect Science*, doi: 10.1111/1744-7917.13178.
- 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, 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*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 86(2): 85–99.
- He P, Zhang YF, Hong DY, Wang J, Wang XL, Zuo LH, Tang XF, Xu WM, He M, 2017. A reference gene set for sex pheromone biosynthesis and degradation genes from the diamondback moth, *Plutella xylostella*, based on genome and transcriptome digital gene expression analyses. *BMC Genomics*, 18(1): 219.
- 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 Molecular Biology*, 23(4): 475–486.
- He P, Zhang YN, Yang K, Li ZQ, Dong SL, 2015. An antenna-biased carboxylesterase is specifically active to plant volatiles in *Spodoptera exigua*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048357515000632>
- Hou X, Zhang D, Powell D, Wang H, Andersson MN, Löfstedt C, 2022. Ionotropic receptors in the turnip moth *Agrotis segetum* respond to repellent medium-chain fatty acids. *BMC Biology*, 20(1): 34.
- Hu Y, Liu Y, Bi J, Chen Y, Zheng Y, Mao Y, Mao Y, Xu H, Guan C, Chen Y, Ai H, 2020. Field evaluation of sex pheromones and binding specificity of pheromone binding protein 4 in *Tryporyza intacta* (Lepidoptera: Crambidae). *Scientific Reports*, 10(1): 5464.
- Ishida Y, Leal WS, 2005. Rapid inactivation of a moth pheromone. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 102(39): 14075–14079.
- Jacquin-Joly E, Vogt RG, Francois MC, Nagnan-Le MP, 2001. Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromonal gland of *Mamestra brassicae*. *Chemical Senses*, 26(7): 833–844.
- Jiang X, Liu S, Jiang X, Wang Z, Xiao J, Gao Q, Sheng C, Shi T, Zeng H, Yu L, Cao HQ, 2021. Identification of olfactory genes from the greater wax moth by antennal transcriptome analysis. *Frontiers in Physiology*, 12: 663040.
- Jin X, Ha TS, Smith DP, 2008. SNMP is a signaling component required for pheromone sensitivity in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 105(31): 10996–11001.
- Jing D, Prabu S, Zhang T, Bai S, He K, Wang Z, 2021. Genetic

- knockout and general odorant-binding/chemosensory protein interactions: Revealing the function and importance of *GOBP2* in the yellow peach moth's olfactory system. *International Journal of Biological Macromolecules*, 193: 1659–1668.
- Keeling CI, Henderson H, Li M, Dullat HK, Ohnishi T, Bohlmann J, 2013. CYP345E2, an antenna-specific cytochrome P450 from the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, catalyses the oxidation of pine host monoterpene volatiles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(12): 1142–1151.
- Koutroumpa F, Monsempès C, Anton S, François M, Montagné N, Jacquin-Joly E, 2022. Pheromone receptor knock-out affects pheromone detection and brain structure in a moth. *Biomolecules*, 12(3): 341.
- Lagarde A, Spinelli S, Tegoni M, He X, Field L, Zhou JJ, 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.
- Laurent P, Frérot B, 2007. Monitoring of European corn borer with pheromone-baited traps: Review of trapping system basics and remaining problems. *Journal of Economic Entomology*, 100(6): 1797–1807.
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annual Review of Entomology*, 58(1): 373–391.
- Li GW, Chen XL, Xu XL, Wu JX, 2018. Degradation of sex pheromone and plant volatile components by an antennal glutathione *S*-transferase in the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* Busck (Lepidoptera: Tortricidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 99(4): e21512.
- Li H, Hong XW, Zhang ZY, Fan YF, Wang ZY, 2021. Progress in research on insect olfactory receptors and their mechanisms of signal transduction. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(4): 795–809. [李慧, 洪习文, 张智毅, 樊逸菲, 王争艳, 2021. 昆虫嗅觉受体及其介导的信号转导机制研究进展. 应用昆虫学报, 58(4): 795–809.]
- Li LL, Huang JR, Xu JW, Yao WC, Yang HH, Shao L, Zhang HR, Dewar Y, Zhu XY, Zhang YN, 2022a. Ligand - binding properties of odorant-binding protein 6 in *Athetis lepigone* to sex pheromones and maize volatiles. *Pest Management Science*, 78(1): 52–62.
- Li LL, Xu BQ, Li CQ, Li BL, Luo K, Li GW, Chen XL, 2023. Functional disparity of four pheromone-binding proteins from the plum fruit moth *Grapholita funebrana* Treitschke in detection of sex pheromone components. *International Journal of Biological Macromolecules*, 225: 1267–1279.
- Li M, Jiang X, Qi Y, Huang Y, Li S, Liu S, 2020a. Identification and expression profiles of 14 odorant-binding protein genes from *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Insect Science*, 20(5): 2.
- Li Q, Zhang YF, Zhang TM, Wan JH, Zhang YD, Yang H, Huang Y, Xu C, Li G, Lu HM, 2022b. iORbase: A database for the prediction of the structures and functions of insect olfactory receptors. *Insect Science*, doi: 10.1111/1744-7917.13162.
- Li RT, Huang LQ, Dong JF, Wang CZ, 2020b. A moth odorant receptor highly expressed in the ovipositor is involved in detecting host-plant volatiles. *Elife*, 9: e53706.
- Li ZQ, Zhang S, Luo JY, Zhu J, Cui JJ, Dong SL, 2015. Expression analysis and binding assays in the chemosensory protein gene family indicate multiple roles in *Helicoverpa armigera*. *Journal of Chemical Ecology*, 41(5): 473–485.
- Limberger GM, Brugnera R, Fonseca D, 2021. Antennal morphology and sensilla ultrastructure of *Ascia monuste* (Linnaeus) (Lepidoptera: Pieridae). *Micron*, 142: 103000.
- Liu J, LiR, Zhou T, Cheng S, Li C, Ye X, Li Y, Tian Z, 2021. Structural evidence for pheromone discrimination by the pheromone binding protein 3 from *Plutella xylostella*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 169: 396–406.
- Liu J, Zhou T, Li C, Li R, Ye X, Tian Z, 2022. Reverse chemical ecology guides the screening for *Grapholita molesta* pheromone synergists. *Pest Management Science*, 78(2): 643–652.
- Liu NY, Yang F, Yang K, He P, Niu XH, Xu W, Anderson A, Dong SL, 2015a. Two subclasses of odorant-binding proteins in *Spodoptera exigua* display structural conservation and functional divergence. *Insect Molecular Biology*, 24(2): 167–182.
- Liu NY, Yang K, Liu Y, Xu W, Anderson A, Dong SL, 2015b. Two general-odorant binding proteins in *Spodoptera litura* are differentially tuned to sex pheromones and plant odorants. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A Molecular and Integrative Physiology*, 180: 23–31.
- Liu Q, Liu W, Zeng B, Wang G, Hao D, Huang Y, 2017. Deletion of the *Bombyx mori* odorant receptor co-receptor (*BmOrco*) impairs olfactory sensitivity in silkworms. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 86: 58–67.
- Liu S, Chang H, Liu W, Cui W, Liu Y, Wang Y, Ren B, Wang G, 2020a. Essential role for SNMP1 in detection of sex pheromones in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 127: 103485.
- Liu WC, Liu ZD, Zhu XM, Du YJ, 2022. Development and application of insect sex pheromone technology in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 38(4): 803–811. [刘万才, 刘振东, 朱晓明, 杜永均, 2022. 我国昆虫性信息素技术的研发与应用进展. 中国生物防治学报, 38(4): 803–811.]
- Liu XL, Zhang J, Yan Q, Miao CL, Han WK, Hou W, Yang K,

- Hansson BS, Peng YC, Guo JM, Xu H, Wang CZ, Dong SL, Knaden M, 2020b. The molecular basis of host selection in a crucifer-specialized moth. *Current Biology*, 30(22): 4476–4482.
- 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(Pt 10): 1821–1826.
- Ma S, Li LL, Yao WC, Yin MZ, Li JQ, Xu JW, Dewar Y, Zhu XY, Zhang YN, 2022. Two odorant-binding proteins involved in the recognition of sex pheromones in *Spodoptera litura* larvae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(39): 12372–12382.
- Maibèche-Coisne M, Nikonov AA, Ishida Y, Jacquín-Joly E, Leal WS, 2004. Pheromone anosmia in a scarab beetle induced by in vivo inhibition of a pheromone-degrading enzyme. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101(31): 11459–12464.
- McKenna MP, Hekmat-Scafe DS, Gaines P, Carlson JR, 1994. Putative *Drosophila* pheromone-binding proteins expressed in a subregion of the olfactory system. *Journal of Biological Chemistry*, 269(23): 16340–16347.
- Mitter C, Davis DR, Cummings MP, 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 62: 265–283.
- 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 and Molecular Biology*, 38(4): 398–415.
- Nieberding CM, Beldade P, Baumlé V, San Martin G, Arun A, Lognay G, Montagné N, Bastin-Héline L, Jacquín-Joly E, Noirot C, Klopp C, Visser B, 2022. Mosaic evolution of molecular pathways for sex pheromone communication in a butterfly. *Genes (Basel)*, 13(8): 1372.
- Pelosi P, Iovinella I, Zhu J, Wang G, Dani FR, 2018a. Beyond chemoreception: Diverse tasks of soluble olfactory proteins in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 93(1): 184–200.
- Pelosi P, Mastrogiacomo R, Iovinella I, Tuccori E, Persaud KC, 2014. Structure and biotechnological applications of odorant-binding proteins. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 98(1): 61–70.
- Pelosi P, Zhu J, Knoll W, 2018b. Odorant-binding proteins as sensing elements for odour monitoring. *Sensors (Basel)*, 18(10): 3248.
- Pitts RJ, Derryberry SL, Zhang Z, Zwiebel LJ, 2017. Variant ionotropic receptors in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* tuned to amines and carboxylic acids. *Scientific Reports*, 7: 40297.
- 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.
- Prieto-Godino LL, Rytz R, Bargeton B, Abuin L, Arguello JR, Peraro MD, Benton R, 2016. Olfactory receptor pseudogenes. *Nature*, 539(7627): 93–97.
- Rao FQ, Su X, Li ZB, Geng T, Zhang YJ, Song P, Gu SH, 2021. Ligand binding characteristics of the chemosensory protein AipsCSP2 from *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 37(3): 486–494. [饶福强, 苏旭, 李仔博, 耿亭, 张永军, 宋萍, 谷少华, 2021. 小地老虎化学感受蛋白 AipsCSP2 配体结合特性分析. 中国生物防治学报, 37(3): 486–494.]
- Rimal S, Sang J, Poudel S, Thakur D, Montell C, Lee Y, 2019. Mechanism of acetic acid gustatory repulsion in *Drosophila*. *Cell Reports*, 26(6): 1432–1442.
- Robertson HM, 2019. Molecular evolution of the major arthropod chemoreceptor gene families. *Annual Review of Entomology*, 64: 227–242.
- 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 and Tissue Research*, 303(3): 433–446.
- Rogers ME, Sun M, Lerner MR, Vogt RG, 1997. *SNMP-1*, a novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins. *Journal of Biological Chemistry*, 272(23): 14792–14799.
- Rybczynski R, Reagan J, Lerner MR, 1989. A pheromone-degrading aldehyde oxidase in the antennae of the moth *Manduca sexta*. *Journal of Neuroscience*, 9(4): 1341–1353.
- Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, Nakagawa T, Vossell LB, Touhara K, 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452(7190): 1002–1006.
- Shang L, Li Z, Tian K, Yang B, Wang G, Lin K, 2022. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(32): 9845–9855.
- Shiota Y, Sakurai T, 2020. Chapter Fourteen-Silencing of *OBP* genes: Generation of loss-of-function mutants of *PBP* by genome editing// Joseph J (ed.). *Methods in Enzymology*. New York: Academic Press. 325–344.
- Si YX, Guo JM, Liao H, Li Y, Ma Y, Zhu YW, Wei ZQ, Dong SL, Yan Q, 2022. Functional differentiation of three pheromone

- binding proteins in *Orthaga achatina* using mixed-type sex pheromones. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 184: 105097.
- Sinkins SP, Gould F, 2006. Gene drive systems for insect disease vectors. *Nature Reviews Genetics*, 7(6): 427–435.
- Sun H, Bu LA, Su SC, Guo D, Gao CF, Wu SF, 2023. Knockout of the odorant receptor co-receptor, *orco*, impairs feeding, mating and egg-laying behavior in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 152: 103889.
- Sun YL, Lv QH, Yang HB, Hu ZJ, Li DX, Dong JF, 2020. Tissue expression profiling and ligand binding characterization of Plus-C odorant binding protein PsauOBP7 from *Peridroma saucia* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 63(7): 807–816. [孙亚兰, 吕琪卉, 杨海博, 胡镇杰, 李定旭, 董钧锋, 2020. 疆夜蛾 Plus-C 气味结合蛋白 PsauOBP7 的组织表达谱及配体结合特性分析. *昆虫学报*, 63(7): 807–816.]
- Sun Z, Wang R, Du Y, Gao B, Gui F, Lu K, 2021. Olfactory perception of herbicide butachlor by *GOBP2* elicits ecdysone biosynthesis and detoxification enzyme responsible for chlorpyrifos tolerance in *Spodoptera litura*. *Environmental Pollution*, 285: 117409.
- Taning C, Van Eynde B, Yu N, Ma S, Smagghe G, 2017. CRISPR/Cas9 in insects: Applications, best practices and biosafety concerns. *Journal of Insect Physiology*, 98: 245–257.
- Tian L, Guo HG, Ren ZG, Zhang AH, Qin XC, Zhang MZ, Du YL, 2022. Ligand - binding specificities of four odorant - binding proteins in *Conogethes punctiferalis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 111(1): e21947.
- Tijet N, Helvig C, Feyereisen R, 2001. The cytochrome P450 gene superfamily in *Drosophila melanogaster*: Annotation, intron-exon organization and phylogeny. *Gene*, 262(1/2): 189–198.
- Tomaselli S, Crescenzi O, Sanfelice D, Ab E, Wechselberger R, Angeli S, Scaloni A, Boelens R, Tancredi T, Pelosi P, Picone D, 2006. Solution structure of a chemosensory protein from the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Biochemistry*, 45(35): 10606–10613.
- Tunyasuvunakool K, Adler J, Wu Z, Green T, Zielinski M, Židek A, Bridgland A, Cowie A, Meyer C, Laydon A, 2021. Highly accurate protein structure prediction for the human proteome. *Nature*, 596(7873): 590–596.
- Ugajin A, Ozaki K, 2021. Coexpression of three odorant-binding protein genes in the foreleg gustatory sensilla of swallowtail butterfly visualized by multicolor FISH analysis. *Frontiers in Insect Science*, doi:10.3389/finsc.2021.696179.
- Vogt RG, Große-Wilde E, Zhou JJ, 2015. The Lepidoptera odorant binding protein gene family: Gene gain and loss within the *GOBP/PBP* complex of moths and butterflies. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 62: 142–153.
- Vogt RG, Prestwich GD, Lerner MR, 1991. Odorant-binding-protein subfamilies associate with distinct classes of olfactory receptor neurons in insects. *Journal of Neurobiology*, 22(1): 74–84.
- Vogt RG, Prestwich GD, Riddiford LM, 1988. Sex pheromone receptor proteins. Visualization using a radiolabeled photoaffinity analog. *Journal of Biological Chemistry*, 263(8): 3952–3259.
- Vogt RG, Riddiford LM, Prestwich GD, 1985. Kinetic properties of a sex pheromone-degrading enzyme: The sensillar esterase of *Antheraea polyphemus*. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 82(24): 8827–8831.
- Vogt RG, Riddiford LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293(5828): 161–163.
- Vogt RG, Sparks JT, Fandino RA, Ashourian KT, 2021. Reflections on antennal proteins: the evolution of pheromone binding proteins; diversity of pheromone degrading enzymes; and the distribution and behavioral roles of *SNMPs*// Gary B, Richard V(eds.). *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology* (2nd edition). London: Academic Press. 675–707.
- Wang LY, Yang CX, Guo BB, She DM, Mei XD, Yang XL, Ning J, 2022. Application prospects on insect sex pheromones. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 24(5): 997–1016. [王留洋, 杨超霞, 郭兵博, 折冬梅, 梅向东, 杨新玲, 宁君, 2022. 昆虫性信息素研究进展与应用前景. *农药学报*, 24(5): 997–1016.]
- Wang M, He M, Wang H, Ma Y, Dewar Y, Zhang F, He P, 2021a. A candidate aldehyde oxidase in the antennae of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), is potentially involved in the degradation of pheromones, plant-derived volatiles and the detoxification of xenobiotics. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 171: 104726.
- Wang MM, Long GJ, Guo H, Liu XZ, Wang H, Dewar Y, Li ZQ, Liu K, Zhang QL, Ma YF, He P, He M, 2021b. Two carboxylesterase genes in *Plutella xylostella* associated with sex pheromones and plant volatiles degradation. *Pest Management Science*, 77(6): 2737–2746.
- Wanner KW, Moore K, Wei J, Herdlicka BC, Linn CJ, Baker TC, 2020. Pheromone odorant receptor responses reveal the presence of a cryptic, redundant sex pheromone component in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 46(7): 567–580.
- Wanner KW, Willis LG, Theilmann DA, Isman MB, Feng Q, Plettner E, 2004. Analysis of the insect os-d-like gene family. *Journal of Chemical Ecology*, 30(5): 889–911.
- Wei H, Tan S, Li Z, Li J, Moural TW, Zhu F, Liu X, 2021. Odorant

- degrading carboxylesterases modulate foraging and mating behaviors of *Grapholita molesta*. *Chemosphere*, 270: 128647.7
- Wicher D, Schäfer R, Bauernfeind R, Stensmyr MC, Heller R, Heinemann SH, Hansson BS, 2008. *Drosophila* odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels. *Nature*, 452(7190): 1007–1011.
- Wicher D, 2018. Tuning insect odorant receptors. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12: 94.
- Xu W, Zhang H, Liao Y, Papanicolaou A, 2021. Characterization of sensory neuron membrane proteins (SNMPs) in cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Science*, 28(3): 769–779.
- Xu XJ, Harvey-Samuel T, Siddiqui HA, Ang J, Anderson ME, Reitmayer C, Lovett E, Leftwich P, You MS, Alphey L, 2022. Toward a CRISPR-Cas9-based gene drive in the diamondback moth *Plutella xylostella*. *CRISPR Journal*, 5(2): 224–236.
- Xuan N, Guo X, Xie HY, Lou QN, Lu XB, Liu GX, Picimbon JF, 2015. Increased expression of *CSP* and *CYP* genes in adult silkworm females exposed to avermectins. *Insect Science*, 22(2): 203–219.
- Yang B, Fujii T, Ishikawa Y, Matsuo T, 2016. Targeted mutagenesis of an odorant receptor co-receptor using TALEN in *Ostrinia furnacalis*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 70: 53–59.
- Yang H, Dong J, Sun Y, Hu Z, Lv Q, Li D, 2020a. Antennal transcriptome analysis and expression profiles of putative chemosensory soluble proteins in *Histia rhodope* Cramer (Lepidoptera: Zygaenidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 33: 100654.
- Yang XZ, Ni XQ, Huang WT, Chen JR, 2020. Research progress in ionic receptors for insect olfaction. *Sichuan Agricultural Science and Technology*, 2020(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, 2020(10): 52–54.]
- Yao Q, Liang Z, Chen B, 2023. Evidence for the participation of chemosensory proteins in response to insecticide challenge in *Conopomorpha sinensis*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(3): 1360–1368.
- Yasukochi Y, Yang B, Fujimoto T, Sahara K, Matsuo T, Ishikawa Y, 2018. Conservation and lineage-specific rearrangements in the *GOBP/PBP* gene complex of distantly related ditrysian Lepidoptera. *PLoS ONE*, 13(2): e0192762.
- Yin N, Nuo S, Xiao H, Zhao Y, Zhu J, Liu N, 2021. The ionotropic receptor gene family in Lepidoptera and Trichoptera: Annotation, evolutionary and functional perspectives. *Genomics*, 113(1, Pt 2): 601–612.
- Yin N, Xiao H, Yang A, Wu C, Liu N, 2022a. Genome-wide analysis of odorant and gustatory receptors in six *Papilio Butterflies* (Lepidoptera: Papilionidae). *Insects*, 13(9): 779.
- Yin N, Yang A, Wu C, Xiao H, Guo Y, Liu N, 2022b. Genome-wide analysis of odorant-binding proteins in *Papilio xuthus* with focus on the perception of two *PxutGOBPs* to host odorants and insecticides. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(35): 10747–10761.
- Younus F, Fraser NJ, Coppin CW, Liu JW, Correy GJ, Chertemps T, Pandey G, Maïbèche M, Jackson CJ, Oakeshott JG, 2017. Molecular basis for the behavioral effects of the odorant degrading enzyme *Esterase 6* in *Drosophila*. *Scientific Reports*, 7: 46188.
- Yuvaraj JK, Corcoran JA, Andersson MN, Newcomb RD, Anderbrant O, Löfstedt C, 2017. Characterization of odorant receptors from a non-ditrysian moth, *Eriocrania semipurpurella* sheds light on the origin of sex pheromone receptors in Lepidoptera. *Molecular Biology and Evolution*, 34(11): 2733–2746.
- Zhang HJ, Xu W, Chen QM, Sun LN, Anderson A, Xia QY, Papanicolaou A, 2020b. 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 XQ, Mang DZ, Liao H, Ye J, Qian JL, Dong SL, Zhang YN, He P, Zhang QH, Purba ER, Zhang LW, 2021a. Functional disparity of three pheromone-binding proteins to different sex pheromone components in *Hyphantria cunea* (Drury). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(1): 55–66.
- Zhang XX, Yang B, Sun DD, Guo MB, Zhang J, Wang GR, 2022. Ionotropic receptor 8a is involved in the attraction of *Helicoverpa armigera* to acetic acid. *Insect Science*, 29(3): 657–668.
- Zhang YN, Ye ZF, Yang K, Dong SL, 2014. Antenna-predominant and male-biased *CSP19* of *Sesamia inferens* is able to bind the female sex pheromones and host plant volatiles. *Gene*, 536(2): 279–286.
- Zhang YN, Zhang XQ, Zhang XC, Xu JW, Li LL, Zhu XY, Wang JJ, Wei JY, Mang DZ, Zhang F, Yuan XH, Wu XM, 2020a. Key amino acid residues influencing binding affinities of pheromone-binding protein from *Athetis lepigone* to two sex pheromones. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,

- 68(22): 6092–6103.
- Zhang YN, Zhu XY, Ma JF, Dong ZP, Xu JW, Kang K, Zhang LW, 2017. Molecular identification and expression patterns of odorant binding protein and chemosensory protein genes in *Aethis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae). *PeerJ*, 5: e3157.
- Zheng SH, Si YX, Yan Q, Guo HF, Dong SL, 2022. Binding affinities of three *SfruPBPs* to sex pheromone and gland components from *Spodopetera frugiperda* and sympatric *Leucania loreyi* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 65(3): 271–279. [郑树壕, 司玉晓, 闫祺, 郭慧芳, 董双林, 2022. 草地贪夜蛾三个 *SfruPBPs* 对本种及同域种劳氏粘虫性信息素及腺体组分的亲和力. 昆虫学报, 65(3): 271–279.]
- Zhong G, Cui G, Yi X, Sun R, Zhang J, 2016. Insecticide cytotoxicology in China: Current status and challenges. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 132: 3–12.
- Zhong Y, Xie M, Di Z, Li F, Chen J, Kong X, Lin L, Su W, Xu L, Zhang F, Tang R, Chen HL, 2022. *PBP1* plays key roles in sex pheromone reception of the fall armyworm. *International Journal of Biological Macromolecules*, 214: 162–169.
- Zhou JJ, Robertson G, He X, Dufour S, Hooper AM, Pickett JA, Keep NH, Field LM, 2009. Characterisation of *Bombyx mori* odorant-binding proteins reveals that a general odorant-binding protein discriminates between sex pheromone components. *Journal of Molecular Biology*, 389(3): 529–545.
- Zhou JJ, 2010. Odorant-binding proteins in insects. *Vitamins and Hormones*, 83: 241–272.
- Zhou J, Zhang N, Wang P, Zhang S, Li D, Liu K, Wang G, Wang X, Ai H, 2015. Identification of host-plant volatiles and characterization of two novel general odorant-binding proteins from the legume pod borer, *Maruca vitrata* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae). *PLoS ONE*, 10(10): e0141208.
- Zhu GH, Xu J, Cui Z, Dong XT, Ye ZF, Niu DJ, Huang YP, Dong SL, 2016a. Functional characterization of *SlitPBP3* in *Spodoptera litura* by CRISPR/Cas9 mediated genome editing. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 75: 1–9.
- Zhu GH, Zheng MY, Sun JB, Khuhro SA, Yan Q, Huang Y, Syed Z, Dong SL, 2019a. CRISPR/Cas9 mediated gene knockout reveals a more important role of *PBP1* than *PBP2* in the perception of female sex pheromone components in *Spodoptera litura*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 115: 103244.
- Zhu J, Ban L, Song LM, Liu Y, Pelosi P, Wang G, 2016b. General odorant-binding proteins and sex pheromone guide larvae of *Plutella xylostella* to better food. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 72: 10–19.
- Zhu J, Iovinella I, Dani FR, Liu YL, Huang LQ, Liu Y, Wang CZ, Pelosi P, Wang G, 2016c. Conserved chemosensory proteins in the proboscis and eyes of Lepidoptera. *International Journal of Biological Sciences*, 12(11): 1394–1404.
- Zhu J, Iovinella I, Dani FR, Pelosi P, Wang G, 2019b. Chemosensory Proteins: A Versatile Binding Family). Cham: Springer International Publishing// Picimbon JF (ed.). Olfactory Concepts of Insect Control - Alternative to insecticides. Springer, Cham. 147–169.
- Zhu YL, Wang ZQ, Wu C, Yin NN, Liu NY, 2022. Analysis of ligand binding characteristics of the chemoreceptor protein *DabiCSP8* of the fir stem borer. *Plant Protection*, doi:10.16688/j.zwbh.2022171. [朱垚龙, 王政全, 吴春, 尹宁娜, 刘乃勇, 2022. 冷杉梢斑螟化学感受蛋白 *DabiCSP8* 的配体结合特性分析. 植物保护, doi:10.16688/j.zwbh.2022171.]