



番茄潜叶蛾气味结合蛋白及其与四种茄科寄主挥发物的互作机制*

张嘉惠^{1**} 战一迪¹ Frederic FRANCIS² 刘勇^{1***}

(1. 山东农业大学植物保护学院, 泰安 271018; 2. 比利时列日大学农业与生物技术学院, 让布鲁 B-5030)

摘要 【目的】鉴定并分析番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 的气味结合蛋白, 解析番茄潜叶蛾对寄主定位的嗅觉识别机制, 为其绿色防控提供依据。【方法】基于已公布的番茄潜叶蛾基因组数据, 筛选并鉴定气味结合蛋白 (Odorant-binding proteins, OBPs), 对 OBPs 进行生物信息学分析, 同源建模获得三维结构, 采用 Autodock 软件对番茄潜叶蛾 OBPs 与 3 种挥发物配体进行分子对接模拟, 并对结合特性进行分析。【结果】番茄潜叶蛾的 15 个 OBP 基因均与其他鳞翅目昆虫的 OBPs 有较高同源性, PabsOBPs 被分为 3 种类型: Minus-C 型 (OBP9)、Plus-C 型 (OBP3/4/6/7/8/10/15) 和 Classic 型 (OBP1/2/5/11-14), PabsOBPs 与其他鳞翅目昆虫的 OBP 有可信的同源进化关系。PabsOBPs 和茄科作物的 3 种挥发物有较强结合能力, 主要以疏水作用力和氢键相结合, 其中 PabsOBP2 与番茄特有挥发物 2-萜烯具有强结合力, PabsOBP8 和 PabsOBP9 可分别与茄科作物共有挥发物 2-戊基呋喃和反-2-己烯醛结合。【结论】明确了番茄潜叶蛾 15 个 PabsOBPs 和与 3 种寄主挥发物分子的相互作用关系, 其中 PabsOBP2 可精准识别番茄特有挥发物 2-萜烯, 为开发基于行为调控的番茄潜叶蛾绿色防控技术提供了理论依据。

关键词 番茄潜叶蛾; 气味结合蛋白; 茄科作物挥发物; 嗅觉识别; 分子对接

Olfactory recognition of solanaceous host plants by *Tuta absoluta*

ZHANG Jia-Hui^{1**} ZHAN Yi-Di¹ Frederic FRANCIS² LIU Yong^{1***}

(1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China;

2. Gembloux Agro-Bio Tech, University of Liege, Gembloux, B-5030, Belgium)

Abstract [Aim] To identify and analyze the odorant-binding proteins (OBPs) of *Tuta absoluta*, and elucidate the olfactory recognition mechanism it uses to locate hosts, thereby providing a theoretical basis for the environmentally friendly control of this pest. [Methods] Based on published genome data for *T. absoluta*, OBP genes were screened and identified, and bioinformatics analysis and homologous modeling was performed to obtain the genes' three-dimensional structure. Autodock software was used to simulate molecular docking between PabsOBPs and three volatile ligands, and the genes' binding characteristics were analyzed. [Results] BLAST analysis showed that 15 OBP genes of *T. absoluta* had high homology with OBPs of other lepidopteran insects. Multiple sequence alignment of PaOBPs classified all OBPs into three types: Minus-C type OBPs (OBP9), Plus-C type OBPs (OBP3/4/6/7/8/10/15), and Classic OBPs type (OBP1/2/5/11-14). A phylogenetic tree indicated a credible, homologous, evolutionary relationship between the OBP genes of *T. absoluta* and those of other lepidopteran insects. The results of molecular docking indicate that PabsOBPs have strong binding ability for three volatiles of solanaceous hosts. PabsOBP2 has strong binding affinity for the tomato volatile 2-carene, whereas PabsOBP8 and PabsOBP9 bind to the solanaceous host plant volatiles 2-pentylfuran and (e)-2-hexenal, respectively. PabsOBPs bind to these three host

*资助项目 Supported project: 山东省农业重大技术协同推广计划 (SDNYXTTG-2024-38)

**第一作者 First author, E-mail: zjh10120021@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuyong@sdaa.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-04-11; 接受日期 Accepted: 2024-06-27

volatiles mainly by hydrophobic force and hydrogen bonding. **[Conclusion]** 15 OBP genes of *T. absoluta* were identified and analyzed, and the interaction between 15 PabsOBPs and 3 host volatiles was elucidated. PabsOBP2 could accurately identify 2-carene, a volatile specific to tomato plants. These results provide a theoretical basis for the development of behavior-based, environmentally-friendly methods of controlling *T. absoluta*.

Key words *Tuta absoluta*; odorant-binding proteins; volatile compounds in solanaceae plants; olfactory recognition; molecular docking

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 原产于南美洲秘鲁, 其在全球大范围传播后, 于 2017 年 8 月首次在我国新疆伊犁地区露地鲜食番茄上发现, 现已在我国西北、西南、华北和华中的多个地区暴发, 且有向北方蔓延的趋势 (张桂芬等, 2022)。番茄潜叶蛾入侵欧洲、非洲和中东地区后, 对温室和露地番茄的生产造成了严重威胁, 番茄减产 80%-100% (Guedes *et al.*, 2019)。我国作为世界第一大番茄种植国, 番茄潜叶蛾的暴发将对我国番茄产业造成重大损失。大量研究表明, 番茄是番茄潜叶蛾的最适寄主, 而在茄子、龙葵和马铃薯等寄主植物上, 该虫也有成灾的可能 (张桂芬等, 2022; 张嘉惠等, 2023)。由于番茄潜叶蛾幼虫隐蔽的“潜食”特性, 使用化学农药不仅难以将其杀灭, 对传粉昆虫和天敌也会产生不利影响, 并引起环境污染和农产品安全等问题 (Joshi *et al.*, 2018), 因此亟待研发和应用绿色防控技术。

嗅觉在昆虫寄主定位、躲避猎物、定位产卵地点和配偶识别中具有重要作用。昆虫利用复杂嗅觉系统来检测和分析环境中的气味分子是昆虫生存和繁殖的先决条件。外界脂溶性气味分子可通过昆虫嗅觉感受器上的微孔进入感受器内的淋巴液, 通过与气味结合蛋白结合形成复合物, 再运输到气味受体 (Odorant receptors, ORs) 上或直接与 ORs 结合, 引起信号转导, 其中气味分子与气味结合蛋白的特异性识别是外周信号传导的关键 (Rihani *et al.*, 2021)。研究表明, 昆虫可基于 OBPs 对挥发物的识别进行寄主定位。如松墨天牛 *Monochamus alternatus* 的气味结合蛋白 MaltOBP1 与寄主植物主要挥发性成分 (+)- α -蒎烯和 β -蒎烯等有高度亲和性 (Zhang *et al.*, 2020); 小菜蛾 *Plutella xylostella* 的气味结合蛋白 PxyLOBP33 与异硫氰酸苯乙酯、异硫

氰酸苯酯和对甲氧异硫氰酸苯酯等 4 种十字花科植物特有挥发物均有较好的结合能力 (付淑慧等, 2023)。

番茄潜叶蛾对茄科植物 (尤其是番茄) 取食和产卵偏好性强, 但其嗅觉识别机制尚不明确。本研究首先对番茄潜叶蛾的茄科寄主挥发物组分进行分析, 确定其共有以及番茄特有的挥发物组分, 继而鉴定与上述组分特异结合的番茄潜叶蛾 PabsOBPs, 阐明 PabsOBPs 对茄科寄主挥发物的识别机制。研究结果有助于阐明番茄潜叶蛾对茄科作物 (尤其是番茄) 的寄主定位机制, 也可开发基于行为调控的番茄潜叶蛾绿色防控技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 茄科寄主挥发物的筛选

基于前人研究结果 (田红玉等, 2015; Zhang *et al.*, 2015; Lu *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2021; Nusra *et al.*, 2021; Subramani *et al.*, 2021), 分析番茄潜叶蛾的 4 种主要茄科寄主 (番茄、茄子、枸杞和辣椒) 的挥发性组分, 筛选出 2 种共有 (反-2-己烯醛和 2-戊基呋喃) 和 1 种番茄特有的挥发物成分 (2-萜烯)。

1.2 气味结合蛋白的鉴定与分析

基于文献报道 (Lewald *et al.*, 2023), 获得番茄潜叶蛾全基因组序列及注释文件, NCBI 中登录号为 ASM2758018v1, 根据注释信息查找 OBP 序列。通过 Blastx (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 对候选基因进行分析。所有的气味结合蛋白的开放阅读框 (Open reading frames, ORFs) 均采用 ORF Finder (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) 进行预测。通过 SignalP-

5.0 预测信号肽 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>, Almagro Armenteros *et al.*, 2019)。利用 Clustal X 2.0.40 (Larkin *et al.*, 2007) 对 OBPs 进行序列同源比对。利用 MEGA7.0 软件邻位相连法 (Neighbor-joining method) 构建番茄潜叶蛾 OBPs 与其他鳞翅目昆虫 OBPs 的系统进化树, 并对结果进行 1 000 次 Bootstrap 统计学验证 (Kumar *et al.*, 2016)。利用 EvolView 进行发育树的可视化分析 (Subramanian *et al.*, 2019)。

1.3 三维模型构建

利用 SWISS-MODEL 网站检索蛋白数据库 PDB 中序列相似度较高的蛋白模板, 将去掉信号肽的番茄潜叶蛾 OBPs 基因的氨基酸序列提交到 SWISS-MODEL 服务器 (<https://swissmodel.expasy.org/interactive>, Waterhouse *et al.*, 2018), 以搜索与之相匹配的蛋白作为模版蛋白, 根据模板蛋白与目的蛋白序列的相似性 (同源性 > 30%), 筛选最佳模版蛋白, 获得蛋白质三维结构。使用 trRosetta (<https://yanglab.nankai.edu.cn/trRosetta>) 生成同源性 < 30% 的 OBPs。为保证建模蛋白质的质量, 使用 SAVES 6.0 软件 (<https://saves.mbi.ucla.edu/>) 中的 PROCHECK、Verify 3D 和 ERRAT 对已构建的三维模型进行评价。

1.4 分子对接

选取 4 种茄科作物共有的挥发物组分反-2-己烯醛和 2-戊基呋喃, 以及番茄特有挥发物组分 2-萜烯, 用于 PabsOBPs 分子对接。从 PubChem (<https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/>) 中获取配体分子的 SDF 文件, 利用 Open babel 软件将 SDF 格式转换成 PDB 格式文件。采用 Autodock 4.2.6 软件对 PabsOBPs 与挥发物配体进行分子对接模拟, 计算结合能。采用 LigPlot+v.2.2.8 进行配体-蛋白相互作用 2D 分析 (Laskowski and Swindells, 2011)。通过 PyMol 2.3.0 软件 (PyMOL Molecular Graphics System, Schrodinger, LLC) 对其进行 3D 可视化分析。

2 结果与分析

2.1 茄科寄主挥发物的筛选

对番茄潜叶蛾的 4 种茄科寄主的 21 种挥发物进行分析, 其中反-2-己烯醛和 2-戊基呋喃为番茄、茄子、枸杞和辣椒的共有挥发物组分, 2-萜烯为番茄特有挥发性组分 (图 1)。因此, 以该 3 种挥发性组分为对象, 研究番茄潜叶蛾对主要茄科寄主的嗅觉识别。

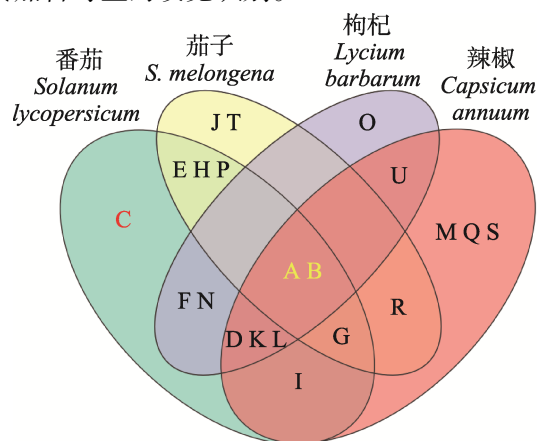


图 1 4 种茄科寄主挥发物的韦恩图

Fig. 1 Venn diagram of four solanaceous host volatiles

A: 2-戊基呋喃; B: 反-2-己烯醛; C: 2-萜烯; D: 1-戊烯-3-酮; E: 十八烷; F: 柠檬烯; G: 1-壬烯-3-酮; H: 反- β -石竹烯; I: α -侧柏烯; J: 3-(1-甲基乙烯)环辛烯; K: 1-戊醇; L: 1-己醇; M: 联苯; N: 3-甲基丁醇; O: 乙酸己酯; P: 苯甲醇; Q: 对二甲苯; R: 萘; S: 3-萜烯; T: 环辛烷; U: 1-辛烯-3-醇。
A: 2-Pentylfuran; B: (E)-2-Hexenal; C: 2-Carene; D: 1-Penten-3-one; E: Octadecane; F: Limonene; G: 1-Nonen-3-one; H: (E)- β -Caryophyllene; I: α -Sabinene; J: 3-(1-Methylethenyl)cyclooctene; K: 1-Pentanol; L: 1-Hexanol; M: Biphenyl; N: 3-Methyl-1-butanol; O: Hexyl acetate; P: Benzyl alcohol; Q: P-xylene; R: Naphthalene; S: 3-Norbornene; T: Cyclooctane; U: 1-Octen-3-ol.

2.2 番茄潜叶蛾 OBPs 的鉴定与分析

通过 BLAST 比对分析, 共筛选了 15 条 PabsOBP 序列, 其多数 OBP 序列与马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* 和棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 的 OBP 同源性较高。15 个 OBP 均存在完整的开放阅读框 (ORF); 除 OBP2、OBP4 和 OBP11 外, 其余 OBP 均存在信号肽序列 (表 1)。

表 1 番茄潜叶蛾 OBP 基因的 BLASTx 注释和基因鉴定列表

Table 1 Characterization and BLASTx matches of OBP genes identified in *Tuta absoluta*

基因名称 Gene name	开放阅读框 (bp) Open reading frame (bp)	信号肽 (aa) Signal peptide (aa)	BLASTx 注释 BLASTx annotation	分数 Score	E 值 E-value	同源性 (%) Identity (%)
<i>OBP1</i>	160	1-19	gb KAI5644744.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	292	8×10^{-99}	84.00
<i>OBP2</i>	128	ND	gb KAI5646339.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	162	3×10^{-46}	89.62
<i>OBP3</i>	149	1-20	gb KAI5646340.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	233	8×10^{-76}	71.81
<i>OBP4</i>	131	ND	ref XP_028038616.1 general odorant-binding protein 72-like [<i>Bombyx mandarina</i>]	208	2×10^{-66}	73.28
<i>OBP5</i>	140	1-19	ref XP_049875574.1 general odorant-binding protein 19a-like [<i>Pectinophora gossypiella</i>]	189	7×10^{-59}	65.00
<i>OBP6</i>	135	1-15	ref XP_049874887.1 general odorant-binding protein 19a-like [<i>P. gossypiella</i>]	184	6×10^{-57}	76.86
<i>OBP7</i>	140	1-19	gb KAI5646350.1 PBP/GOBP family domain-containing protein[<i>P. operculella</i>]	243	5×10^{-80}	91.34
<i>OBP8</i>	149	1-19	ref XP_049874871.1 general odorant-binding protein 19d-like isoform X3 [<i>P. gossypiella</i>]	193	3×10^{-60}	65.15
<i>OBP9</i>	133	1-15	gb KAI5639777.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	249	1×10^{-82}	93.23
<i>OBP10</i>	184	1-20	gb KAI5644061.1 general odorant-binding protein 70 precursor [<i>P. operculella</i>]	374	3×10^{-130}	97.83
<i>OBP11</i>	195	ND	gb KAI5635238.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	356	8×10^{-123}	91.71
<i>OBP12</i>	133	1-16	gb WKR38901.1 odorant binding protein 20 [<i>Spodoptera frugiperda</i>]	191	2×10^{-59}	66.67
<i>OBP13</i>	149	1-15	gb KOB73304.1 Odorant binding protein [<i>Operophtera brumata</i>]	230	2×10^{-74}	84.92
<i>OBP14</i>	193	1-18	gb KAI5640218.1 PBP/GOBP family domain-containing protein [<i>P. operculella</i>]	343	8×10^{-118}	91.15
<i>OBP15</i>	152	1-24	ref XP_026755199.2 general odorant-binding protein 84a [<i>Galleria mellonella</i>]	154	2×10^{-44}	60.36

ND: 未检测到。ND: Not detected.

根据氨基酸多序列比对结果 (图 2), 依据保守半胱氨酸残基数量, 将 15 条 OBPs 序列分为 3 种类型: Minus-C 型 OBPs (OBP9) 和 Plus-C 型 OBPs (OBP3/4/7/6/8/10/15), 其他 OBPs 均属于 Classic 型。

基于 OBPs 氨基酸序列构建的系统发育树显示, 15 个 PabsOBPs 分别与其他鳞翅目 (家蚕 *Bombyx mori*, 草地贪夜蛾 *Spodoptera littoralis*, 小菜蛾 *Plutella xylostella*, 棉铃虫 *Helicoverpa armigera*) 相应的 OBPs 聚集成多个同源亚群, 表明 15 个 PabsOBPs 与其他鳞翅目昆虫 OBPs 具有可信的同源进化关系。根据发育树分析暂未

发现 PabsOBPs 与其他昆虫普通气味结合蛋白 (General odorant-binding proteins, GOBPs)和信息素结合蛋白 (Pheromone-binding proteins, PBPs) 聚集 (图 3)。

2.3 分子对接结果

将番茄潜叶蛾 OBP 基因在 SWISS-MODEL 进行模板搜索后, 选取同源性最高的模板, 除 OBP1/3/8/13/15 外, 其余 OBP 都有合适的同源建模模板 (同源性> 30%), 基于该模板进行同源建模。使用 trRosetta 生成同源性< 30%的 OBPs。通过 ProCheck 程序分析 PabsOBPs 三维模型的

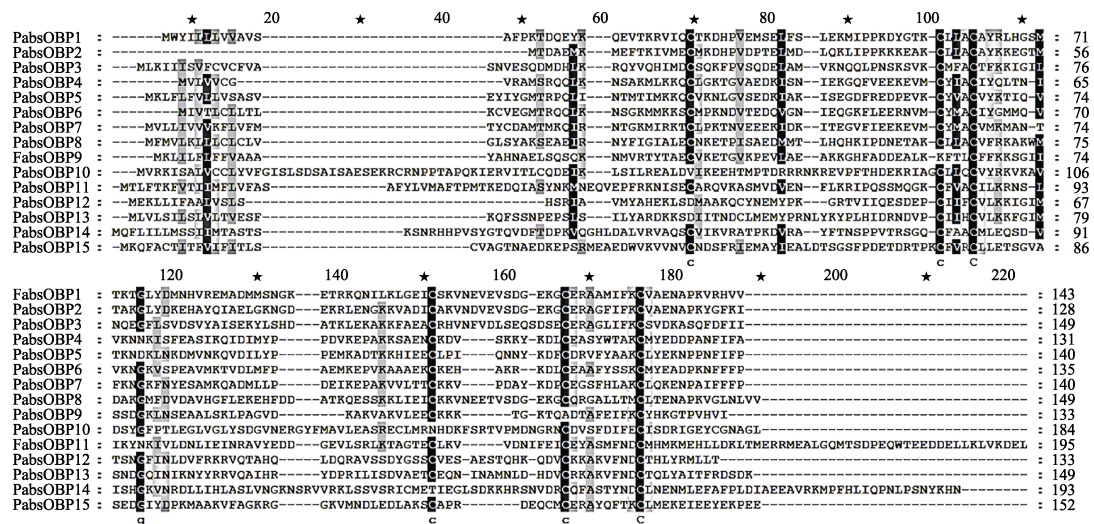


图2 番茄潜叶蛾 OBPs 的氨基酸多重序列比对

Fig. 2 Amino acid multiple sequences alignment of *Tuta absoluta* OBPs

保守的半胱氨酸残基以黑色和灰色标注。

Conserved cysteine residues are highlighted in black and gray scale.

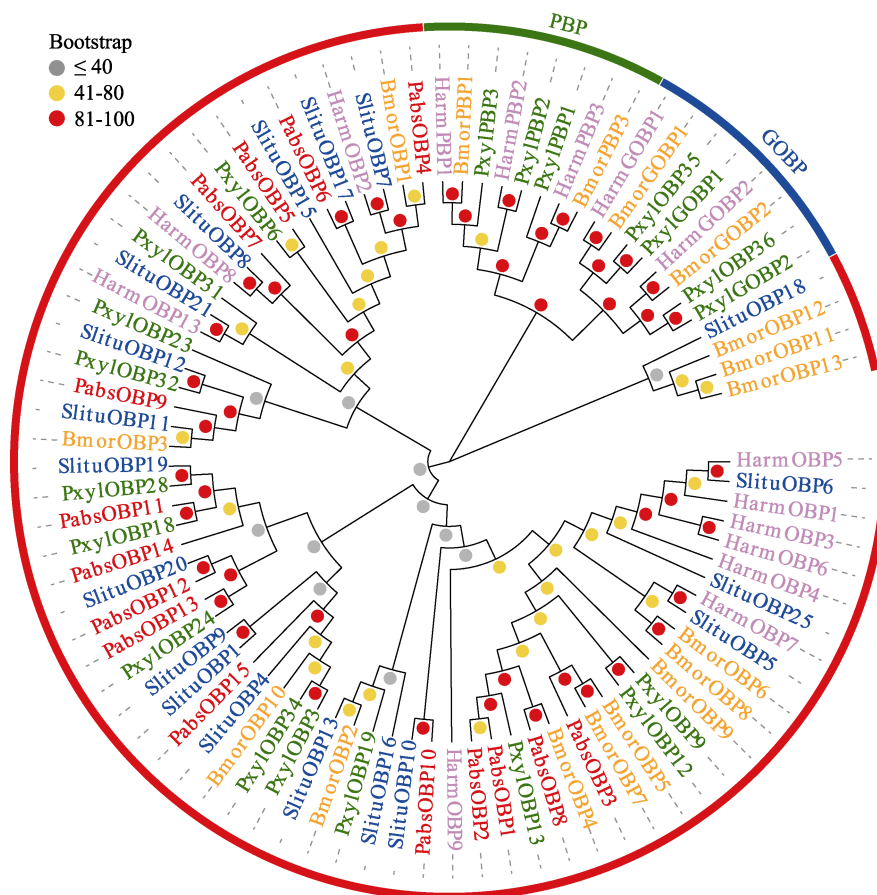


图3 番茄潜叶蛾及其他鳞翅目昆虫 OBPs 的系统发育分析

Fig. 3 Phylogenetic analysis of OBPs from *Tuta absoluta* and other lepidopteran speciesPabs: 番茄潜叶蛾 *T. absoluta*; Bmor: 家蚕 *B. mori*; Slitu: 草地贪夜蛾 *S. littoralis*;Pxy: 小菜蛾 *P. xylostella*; Harm: 棉铃虫 *H. armigera*.

立体化学质量, 拉式图构象显示所有模型位于最佳合理区的氨基酸均在 90% 以上, 证明同源建模结果合理。通过分子对接分析番茄潜叶蛾 OBPs 与 3 种挥发物配体的结合能力, 总体而言, PabsOBPs 与番茄特有挥发物 2-萜烯的结合能力强于茄科作物共有挥发物 2-戊基呋喃和反-2-己烯醛。结果显示, PabsOBP2 与 2-萜烯结合力强, 结合能为 - 5.53 kJ/mol; PabsOBP8 与 2-戊基呋喃具有较强的结合能力, 结合能为 - 4.1 kJ/mol; PabsOBP9 与反-2-己烯醛具有较强的结合力, 结合能为 - 3.7 kJ/mol (表 2)。

PabsOBP2 与 2-萜烯的结合主要通过与氨基酸残基形成的疏水作用力, 无氢键形成。PabsOBP2 与 2-萜烯产生疏水作用氨基酸残基 8 个, 分别为 Leu28、Thr11、Val14、Gln23、Phe10、Leu31、Leu34 和 Phe114 (图 4)。

PabsOBP9 与反-2-己烯醛的结合主要通过与氨基酸残基形成的疏水作用力和氢键稳固。与反-2-己烯醛形成主要疏水作用力的氨基酸残基有 Tyr109、Val86、Thr113、Val83、Pro114、Val78 和 Val115; 反-2-己烯醛的 N 原子与 PabsOBP9 的氨基酸残基 Asp79 形成 1 个键长为 2.95 Å 的氢键 (图 5)。

2-戊基呋喃与 PabsOBP8 的 5 个氨基酸残基 Met47、Phe29、Leu50、Leu8 和 Val149 形成疏水作用力。除此之外, PabsOBP8 与 2-戊

基呋喃的结合还通过氢键作用稳定, 2-戊基呋喃与 PabsOBP8 的 His51 和 His53 分别形成 2 个键长为 2.96 和 2.86 Å 的氢键, 2 个氢键的形成有利于其与结合腔深处结合, 保持稳定结构 (图 6)。

表 2 番茄潜叶蛾 OBPs 与 3 种配体分子的对接结果
Table 2 *Tuta absoluta* OBPs docking results with three ligand molecules

基因名称	结合能 (kJ/mol) Binding energy (kJ/mol)		
	反-2-己烯醛 (E)-2-Hexenal	2-戊基呋喃 2-Pentylfuran	2-萜烯 2-Carene
OBP1	- 3.16	- 2.89	- 4.51
OBP2	- 3.05	- 3.56	- 5.53
OBP3	- 3.04	- 3.21	- 4.80
OBP4	- 3.44	- 3.56	- 5.08
OBP5	- 3.41	- 3.53	- 4.79
OBP6	- 3.59	- 3.89	- 5.06
OBP7	- 3.56	- 4.03	- 5.47
OBP8	- 3.54	- 4.10	- 4.98
OBP9	- 3.70	- 4.02	- 4.96
OBP10	- 3.12	- 3.26	- 4.46
OBP11	- 3.02	- 2.90	- 4.06
OBP12	- 3.49	- 3.35	- 5.20
OBP13	- 3.21	- 3.31	- 4.86
OBP14	- 3.53	- 3.41	- 4.81
OBP15	- 3.10	- 2.96	- 4.00

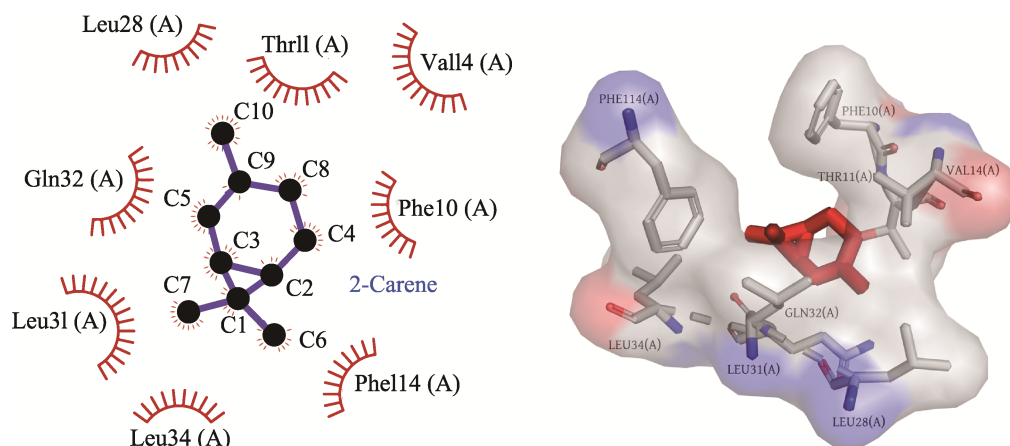


图 4 PaOBP2 与 2-萜烯的相互作用

Fig. 4 Interaction between PaOBP2 and 2-Carene

图中标记的氨基酸残基为涉及疏水接触的非配体残基。

The amino acid residues marked in the figure are non-ligand residues involved in hydrophobic contacts.

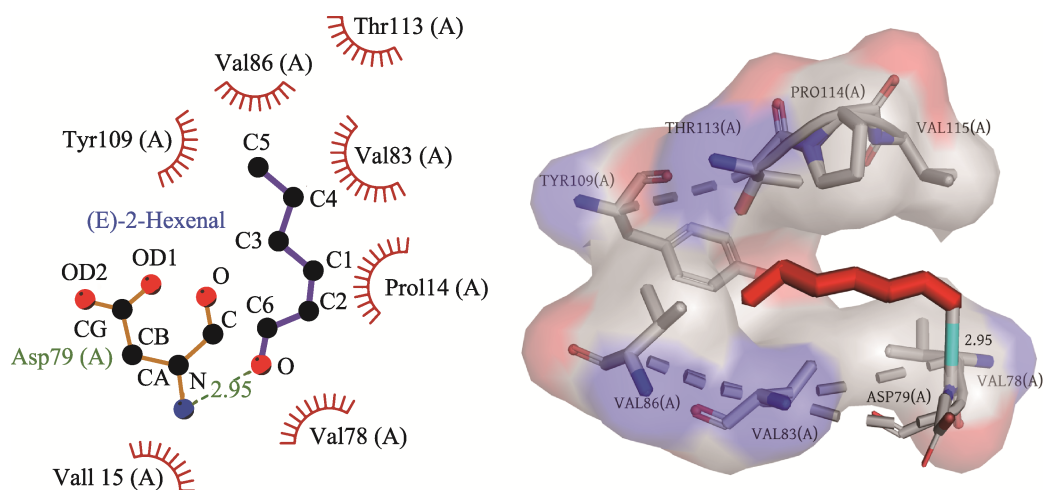


图 5 PabsOBP9 与反-2-己烯醛的相互作用

Fig. 5 Interaction between PabsOBP9 and (E)-2-Hexenal

图中标记的氨基酸残基为通过氢键相互作用的氨基酸残基和涉及疏水接触的非配体残基。

氢键的距离以数字表示。图 6 同。

The amino acid residues marked in the figure are amino acid residues interacting through hydrogen bonding and non-ligand residues involved in hydrophobic contacts.

The distances of the hydrogen bonds are indicated by numbers. The same for Fig. 6.

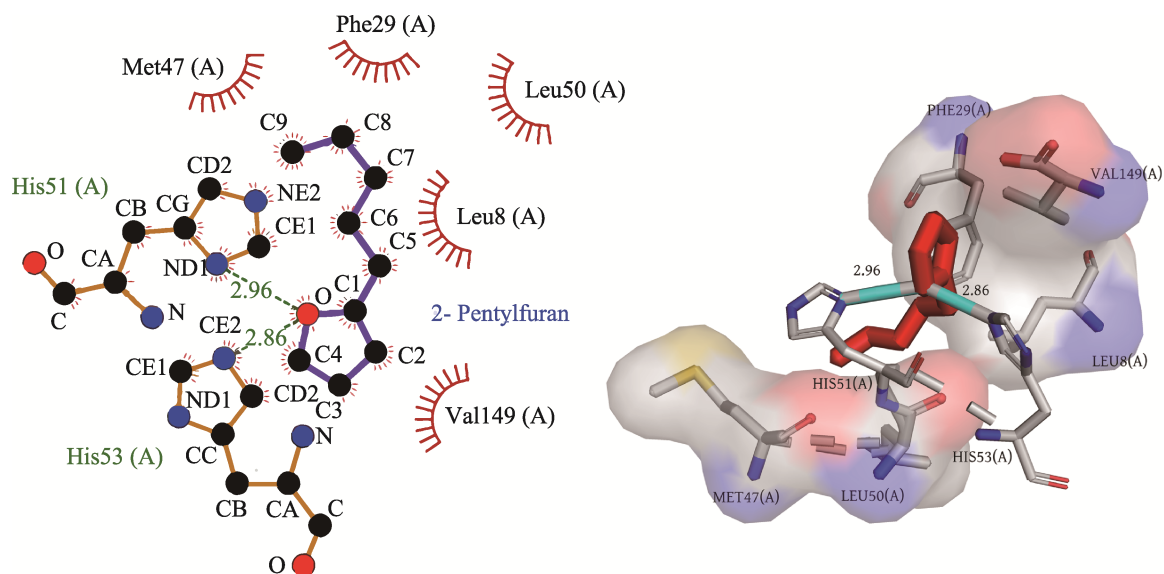


图 6 PabsOBP8 与 2-戊基呋喃的相互作用

Fig. 6 Interaction between PabsOBP8 and 2-Pentylfuran

3 讨论

番茄潜叶蛾对茄科植物具有取食和产卵偏好性, 其中番茄为其主要寄主。本研究以番茄潜叶蛾的气味结合蛋白 OBP 为研究对象, 分析了 OBP 对 4 种茄科作物番茄、茄子、枸杞和辣椒共有挥发物组分反-2-己烯醛和 2-戊基呋喃, 以

及番茄特有挥发物组分 2-萜烯的相互作用机制, 为阐明番茄潜叶蛾对茄科作物 (尤其是番茄) 的寄主定位机制, 和开发基于行为调控的番茄潜叶蛾绿色防控技术提供了理论依据。

目前, 化学农药防治仍然是番茄潜叶蛾最主要的防治方法。生物防治和以性信息素为基础的诱控技术已经投入使用, 但是基于植物挥发物的

食诱剂和驱避剂研究还处于起步阶段(李晓维等, 2023)。明确番茄潜叶蛾对茄科作物的嗅觉识别机制可以为番茄潜叶蛾食诱剂的开发提供理论依据和技术支撑。

OBPs 的主要功能是识别结合并运输脂溶性气味分子, 因此对昆虫寻找食物源、产卵场所以及栖息地等起重要作用。韭菜迟眼蕈蚊 *Bradysia odoriphaga* 的气味结合蛋白可用于识别和运输寄主植物挥发物 (Zhao *et al.*, 2018); 桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的气味结合蛋白 BdorOBP2 是桔小实蝇识别其引诱剂甲基丁子香酚的关键蛋白 (Liu *et al.*, 2020), 所以功能性 OBPs 可作为筛选昆虫引诱剂或驱避剂的作用靶标(张雪等, 2021)。本研究筛选、鉴定并分析了番茄潜叶蛾的 15 个 OBP 基因, 发现大部分 OBP 与马铃薯块茎蛾和棉红铃虫的 OBP 同源性较高, 且与其他鳞翅目昆虫的 OBPs 具有可信的同源进化关系。根据发育树分析暂未发现 PabsOBPs 与其他昆虫的 GOBPs 和 PBP 聚集。PabsOBPs 和 3 种茄科作物挥发物有较强的结合能力, 其中番茄特有挥发物 2-萜烯的结合能力最强, 其次是茄科作物共有挥发物 2-戊基呋喃和反-2-己烯醛。OBPs 与配体物质有效结合依赖蛋白质的氨基酸残基和配体形成的相互作用力, 配体分子主要与气味结合蛋白形成疏水作用力, 其中 PabsOBP9 与反-2-己烯醛以及 PabsOBP8/9 与 2-戊基呋喃形成氢键作用力维持结合的稳定。

本研究探究了番茄潜叶蛾 OBP 与茄科作物挥发物的相互作用机制, 解析了 15 个气味结合蛋白与 3 种气味分子之间的相互作用力的数量和可能行使气味识别与结合功能的关键氨基酸残基的种类和位置, 为研发新型引诱剂奠定了基础, 也为番茄潜叶蛾的防治提供了新思路。但关于茄科作物挥发物对番茄潜叶蛾的引诱作用仍需通过田间试验深入研究。

参考文献 (References)

Almagro Armenteros JJ, Tsirigos KD, Sønderby CK, Petersen TN, Winther O, Brunak S, von Heijne G, Nielsen H, 2019. SignalP 5.0 improves signal peptide predictions using deep neural networks.

- Nature Biotechnology, 37(4): 420–423.
- Chen LM, Li XW, Zhang JM, He TJ, Huang J, Zhang ZJ, Wang YY, Hafeez M, Zhou SX, Ren XY, Hou YM, Lu YB, 2021. Comprehensive metabolome and volatilome analyses in eggplant and tomato reveal their differential responses to *Tuta absoluta* infestation. *Frontiers in Plant Science*, 12: 757230.
- Fu SH, Zhang H, Zhao WQ, Liang ZG, 2023. Molecular docking of *Plutella xylostella* odorant binding protein PxylOBP33 with its related semiochemicals. *Journal of Environmental Entomology*, 45(5): 1291–1305. [付淑慧, 张鹤, 赵婉清, 梁志刚, 2023. 小菜蛾气味结合蛋白 PxylOBP33 与其相关信息化学物质的分子对接. 环境昆虫学报, 45(5): 1291–1305.]
- Guedes RNC, Roditakis E, Campos MR, Haddi K, Bielza P, Siqueira HAA, Tsagkarakou A, Vontas J, Nauen R, 2019. Insecticide resistance in the tomato pinworm *Tuta absoluta*: Patterns, spread, mechanisms, management and outlook. *Journal of Pest Science*, 92(4): 1329–1342.
- Joshi A, Thapa RB, Kalauni D, 2018. Integrated management of South American tomato leaf miner [*Tuta absoluta* (Meyrick)]: A review. *Journal of the Plant Protection Society*, 5: 70–86.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K, 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG, 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21): 2947–2948.
- Laskowski RA, Swindells MB, 2011. LigPlot+: Multiple ligand-protein interaction diagrams for drug discovery. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 51(10): 2778–2786.
- Lewald KM, Tabuloc CA, Godfrey KE, Arnó J, Perini CR, Guedes JC, Chiu JC, 2023. Genome assembly and population sequencing reveal three populations and signatures of insecticide resistance of *Tuta absoluta* in Latin America. *Genome Biology and Evolution*, 15(4): evad060.
- Li XW, Li D, Guo WC, Lü YB, 2019. Host-plant suitability of South America tomato pinworm *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on four solanaceous plants. *Plant Quarantine*, 33(3): 1–5. [李晓维, 李栋, 郭文超, 吕要斌, 2019. 番茄潜叶蛾对 4 种茄科植物的适应性研究. 植物检疫, 33(3): 1–5.]
- Li XW, Yi SW, Chen LM, Cheng JH, Zhou SX, Lü YB, 2023. Research progress of behavioral manipulation techniques of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 66(6): 835–848 [李晓维, 易松望, 陈利民, 程江辉, 周书行, 吕要斌, 2023. 番茄潜叶蛾行为调控技术研究进展. 昆虫学报, 66(6): 835–848.]

- Liu Z, Liang XF, Xu L, Keesey IW, Lei ZR, Smagghe G, Wang JJ, 2020. An antennae-specific odorant-binding protein is involved in *Bactrocera dorsalis* olfaction. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 63.
- Lu JF, Li HX, Quan JP, An W, Zhao JH, Xi WP, 2017. Identification of characteristic aroma volatiles of Ningxia goji berries (*Lycium barbarum* L.) and their developmental changes. *International Journal of Food Properties*, 20(Suppl.1): S214–S227.
- Nusra MSF, Udukala DN, Amarasinghe LD, Paranagama PA, 2021. Volatiles from host plant brinjal attract the brinjal Fruit and Shoot Borer-*Leucinodes orbonalis* Guenee. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(3): 695–703.
- Rihani K, Ferveur JF, Briand L, 2021. The 40-year mystery of insect odorant-binding proteins. *Biomolecules*, 11(4): 509.
- Subramani V, Pagadala Damodaram KJ, Goravale Krishnegowda R, Parepally SK, Kempraj V, Thimmappa R, Kodthalu Seetharamaiah S, Vaddi S, Hookunda Boregowda L, 2021. Volatile chemical signals underlying the host plant preferences of *Tuta absoluta*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(11): 997–1007.
- Subramanian B, Gao SH, Lercher MJ, Hu SN, Chen WH, 2019. Evolvview v3: A webserver for visualization, annotation, and management of phylogenetic trees. *Nucleic Acids Research*, 47(W1): W270–W275.
- Tian HY, Ma BB, Sun BG, Yang SX, Liu YG, 2015. Recent process on volatile components of peppers. *Journal of Food Science and Technology*, 33(6): 31–39. [田红玉, 马变变, 孙宝国, 杨绍祥, 刘永国, 2015. 辣椒挥发性成分研究进展. 食品科学技术学报, 33(6): 31–39.]
- Waterhouse A, Bertoni M, Bienert S, Studer G, Tauriello G, Gumienny R, Heer FT, de Beer TAP, Rempfer C, Bordoli L, Lepore R, Schwede T, 2018. SWISS-MODEL: Homology modelling of protein structures and complexes. *Nucleic Acids Research*, 46(W1): W296–W303.
- Zhang FM, Merchant A, Zhao ZB, Zhang YH, Zhang J, Zhang QW, Wang QH, Zhou XG, Li XR, 2020. Characterization of MaltOBP1, a minus-C odorant-binding protein, from the Japanese pine sawyer beetle, *Monochamus alternatus* hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Frontiers in Physiology*, 11: 212.
- Zhang GF, Zhang YB, Xian XQ, Liu WX, Li P, Liu WC, Liu H, Feng XD, Lü ZC, Wang YS, Huang C, Guo JY, Wan FH, Ma DY, Zhang XM, Du FG, Li YH, Luo R, Wang HQ, Wang J, 2022. Damage of an important and newly invaded agricultural pest, *Phthorimaea absoluta*, and its prevention and management measures. *Plant Protection*, 48(4): 51–58. [张桂芬, 张毅波, 洗晓青, 刘万学, 李萍, 刘万才, 刘慧, 冯晓东, 吕志创, 王玉生, 黄聪, 郭建洋, 万方浩, 马德英, 张晓明, 桂富荣, 李亚红, 罗荣, 王慧卿, 王俊, 2022. 新发重大农业入侵害虫番茄潜叶蛾的发生为害与防控对策. 植物保护, 48(4): 51–58.]
- Zhang J, Zhao JT, Xu Y, Liang J, Chang PP, Yan F, Li MJ, Liang Y, Zou ZR, 2015. Genome-wide association mapping for tomato volatiles positively contributing to tomato flavor. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1042.
- Zhang JH, Zhan YD, Liu Y, 2023. The biological and ecological characteristics and behavior regulation tactics of *Phthorimaea absoluta* (Meyrick). *Shandong Agricultural Sciences*, 55(11): 12–18. [张嘉惠, 战一迪, 刘勇, 2023. 番茄潜叶蛾的生物生态学特性和行为调控技术. 山东农业科学, 55(11): 12–18.]
- Zhang X, Huang C, Wu Q, Yang NW, Qian WQ, Wan FH, 2021. Advances in the study of general odorant binding proteins in insects. *Journal of Biosafety*, 30(1): 11–19. [张雪, 黄聪, 武强, 杨念婉, 钱万强, 万方浩, 2021. 昆虫普通气味结合蛋白研究进展. 生物安全学报, 30(1): 11–19.]
- Zhao YH, Ding JF, Zhang ZQ, Liu F, Zhou CG, Mu W, 2018. Sex- and tissue-specific expression profiles of odorant binding protein and chemosensory protein genes in *Bradysia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae). *Frontiers in Physiology*, 9: 107.