

昆虫化学感受研究的历史及在我国的新进展*

莫宝童^{1**} 王琛柱^{1,2***}

(1. 山西大学, 生命科学学院, 合成生物学学院, 太原 030006;

2. 中国科学院动物研究所, 动物多样性保护与有害动物防控全国重点实验室, 北京 100101)

摘要 昆虫的化学感受依赖嗅觉和味觉两个系统, 在昆虫的寄主选择、取食、产卵、交配、躲避天敌等关键行为过程中发挥着重要作用。自 20 世纪初以来, 随着行为学、电生理学、显微成像、分子生物学及高通量测序等技术的发展, 人们对昆虫嗅觉与味觉的行为特征、感器类型、神经环路及分子机制等的认识不断加深。近年来, 嗅觉方面的研究揭示了气味受体、离子受体、气味结合蛋白、化学感受蛋白在昆虫对挥发性物质感受过程中的作用; 味觉方面则主要集中在味觉受体对昆虫取食和产卵刺激素和遏制素的编码机制上。与此同时, 嗅觉和味觉研究在农业害虫防控中的应用价值日益凸显, 基于性信息素和植物挥发物的行为调节剂在害虫绿色防控中发挥了越来越重要的作用, 在农林生产中得到推广应用。本文概述了昆虫嗅觉与味觉的发展历程, 综述了我国学者在该领域的重要研究成果, 总结了害虫防治中与嗅觉和味觉相关的应用实践, 为进一步解析昆虫化学感受机制和发展害虫绿色防控新产品提供参考。

关键词 昆虫化学感受; 嗅觉受体; 味觉受体; 行为调控; 害虫防治

History of research on insect chemoreception and current progress in this field in China

MO Bao-Tong^{1**} WANG Chen-Zhu^{1,2***}

(1. School of Synthetic Biology, School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China;

2. State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The olfactory and gustatory systems play crucial roles in essential insect behaviors, such as host selection, feeding, oviposition, mating, and predator avoidance. Since the early 20th century, advances in ethology, electrophysiology, microscopic imaging, molecular biology, and high-throughput sequencing, have greatly improved our understanding of the behavioral characteristics, sensillum types, neural circuits, and molecular mechanisms, underlying insect chemoreception. In recent years, olfactory research has elucidated the underlying mechanisms of odorant receptors, ionotropic receptors, odorant-binding proteins, and chemosensory proteins in the peripheral coding of odorants, and research on taste has primarily focused on the encoding mechanisms of gustatory receptors in response to feeding and oviposition stimulants and deterrents. At the same time, the benefits of applying the results of olfactory and gustatory research to pest management has become increasingly apparent. Behavior-modifying agents based on sex pheromones and plant volatiles have been widely adopted in agriculture and forestry production, where they play an increasingly important role in environmentally-friendly pest control. This review outlines the history of research on insect chemoreception in China, introduces key contributions of Chinese researchers, and highlights practical applications of this research in integrated pest management. Recent progress in this field will hopefully further understanding of insect olfaction and taste, and facilitate the development of innovative pest control products.

Key words insect chemoreception; olfactory receptors; gustatory receptors; behavioral regulation; pest management

*资助项目 Supported projects: 山西省基础研究计划资助项目 (202403021212065); 国家自然科学基金项目 (32130090, 32372541)

**第一作者 First author, E-mail: mobaotong@sxu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: czwang@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2025-08-15; 接受日期 Accepted: 2025-09-10

昆虫无论是从物种数量还是个体数量上衡量,都无疑是地球上最成功的类群,尤其对各种陆地生态系统具有高度的适应性。这与它们能够检测环境中多种多样的化学物质密切相关。昆虫的化学感受依赖嗅觉(Olfaction)和味觉(Taste)两个系统。嗅觉指能够检测气态化学物质的能力,味觉则指检测液态和固态化学物质的能力。昆虫的嗅觉器官主要是昆虫的触角和口器。味觉器官则见于多种部位,如口器、跗节、产卵器和翅,并不一定总与取食相关,这与哺乳动物有所不同,因而昆虫的味觉也被称为接触性化学感受(Contact chemoreception)。昆虫的嗅觉和味觉功能区别通常很明确,但在某些情况下嗅觉感器可以对溶液中的化学物质作出反应,而味觉感器也可以对某些高浓度的气味作出反应。嗅觉和味觉在昆虫的寄主选择、取食、交配、产卵过程中发挥非常重要的作用。深入研究昆虫的化学感受机制,不仅是基础生物学的重要课题,也可为农林和卫生害虫的绿色防控提供新的思路和方法。

人们对昆虫化学感受的认识由来已久,长期的科学观察可追溯到16世纪。然而,人们对昆虫化学感受的关注则起始于19世纪末,开始多借鉴人和哺乳动物嗅觉和味觉的知识。20世纪以来,哺乳动物与昆虫的化学感觉研究均取得重大进展,这在很大程度上得益于其他科学领域同时期的技术进步,如微电极的发明,计算与统计方法的发展与完善,组织化学与放射免疫化学的建立,电子显微镜技术的持续改进,计算机断层扫描、磁共振成像、功能性成像等新技术的出现,分子生物学和生物技术的开拓等。昆虫化学感受系统的研究经历了早期的行为学观察,中期生理生化机制的研究,到现代分子神经机制解析。随着研究技术和方法的不断发展,研究的内容不断地深入,知识体系不断地完善,应用上也取得重要进展。然而,当前的研究仍面临诸多挑战,例如非模式昆虫的嗅觉受体和味觉受体功能依然鉴定不足,复杂化学信息的中枢编码规律尚未完全阐明,已有知识在害虫防治实践中的应用仍然较为有限。本文旨在概述昆虫化学感受研究的历史脉络,梳理我国昆虫学家在该领域取得的主要

进展,分析当前存在的问题并展望未来发展方向,以期为推动该领域的深入研究和加快应用转化提供参考。

1 早期昆虫化学感受的研究

昆虫化学感受的研究在初始阶段多为行为观察。由于知识与技术的局限,开始尚无法明确区分昆虫的嗅觉和味觉。法国昆虫学家Jwan-Henri Fabre在《昆虫记》中记录了嗅觉和味觉在昆虫行为中起重要作用的案例,例如大孔雀蛾*Saturnia pyri*的雌性无论被置于何处,都能在夜间长距离吸引雄蛾前来求偶;菜粉蝶*Pieris rapae*对十字花科(Cruciferae或Brassicaceae)植物表现出明显偏好,无论是成虫产卵还是幼虫取食都倾向于选择这类具有辛辣味的植物。瑞士昆虫学家Forel(1907)通过蚂蚁取食实验,发现蚂蚁会被含马钱子碱(Strychnine)的蜂蜜气味吸引,但接触食物后立刻离开,说明蚂蚁能分别通过嗅觉和味觉对食物进行定位和评估。在很长一段时间,触角是否为昆虫的嗅觉器官一直存在争论,味觉器官的位置也因去除口器后昆虫无法取食而不能准确确定。20世纪初,Minnich(1921)通过蔗糖溶液刺激蛱蝶*Pyrameis atalanta*的前足跗节,诱发了蛱蝶喙的伸长反应,说明蛱蝶前足跗节具有味觉感受功能。von Frisch(1922)发现经过气味训练的蜜蜂,在触角被切除后无法准确定位气味源位置,从而明确了触角确实是昆虫主要的嗅觉器官。在20世纪的前40年,人们对昆虫嗅觉与味觉的认识主要基于研究者结合局部切除、组织破坏实验与行为观察所获得的结果。

2 昆虫嗅觉和味觉感器及其电生理研究

2.1 嗅觉电生理研究

电生理技术极大推动了昆虫嗅觉的研究。在1938年,Pringle率先利用电生理方法揭示昆虫触角上的钟形感器并非嗅觉感器,而是表皮的应

力传感器。20 世纪 50 年代, 法国的 Biostel 和 Coraboeuf (1953) 以及 Schneider (1957) 将电生理方法应用于触角传感器的研究, 并发展为触角电位图 (Electroantennogram, EAG) 技术。EAG 通过将剪下的触角基部与末端分别连接参比电极和记录电极, 测量整个触角传感器群体在气味刺激下产生的综合电位变化。Schneider (1957) 通过 EAG 记录到家蚕 *Bombyx mori* 雄性触角对雌性信息素蚕蛾醇 (Bombykol) 刺激产生的电位反应, 获得了触角是昆虫嗅觉器官的直接证据。在 EAG 的基础上, 又发展了气相色谱 (Gas chromatography) 与 EAG 联用仪 (GC-EAD), 用于鉴定复杂气味混合物中的活性成分, 特别是对昆虫信息素的鉴定 (Arn *et al.*, 1975)。在 1964 年, Schneider 等又开发了单感器记录 (Single sensillum recording, SSR) 的方法, 证明了毛形感器和锥形感器在感受气味刺激中的重要作用。SSR 是用微电极记录单个感器中嗅觉受体神经元 (Olfactory receptor neurons, ORNs) 的胞外电位变化, 以解析 ORNs 对气味物质的选择性与敏感性 (Kaissling, 1974)。SSR 为解析蛾类昆虫雄性触角上的毛形感器对雌蛾性信息素组分的反应特性提供了高分辨率手段。

我国科研工作者利用 EAG 对蛾类昆虫性信息素的鉴定始于 20 世纪 70 年代末 (中国科学院北京动物研究所昆虫外激素组和江西省森林病虫害防治试验站昆虫组, 1976; 中国科学院动物研究所昆虫激素研究室等, 1979)。在 70 和 80 年代, 对害虫性信息素的分离、鉴定和应用的研究是当时我国昆虫学研究的热点之一。在此期间, 很多昆虫的性信息素被分离、结构被鉴定 (钦俊德, 1979)。马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* 是我国林业上的重要害虫, 成为研究性信息素通信的重要对象。以陈德明等为首的科研人员对马尾松毛虫性信息素进行提取、柱层析分离以及 EAG 检测, 成功鉴定了这种昆虫的 3 个性信息素组分 (中国科学院动物研究所昆虫外激素组, 1973; 中国科学院北京动物研究所昆虫外激素组等, 1976; 中国科学院动物研究所昆虫激素研究室等, 1979)。此外, 槐小卷蛾 *Cydia trasi* 的

性信息素组分也得到鉴定 (Fu and Meng, 1997)。

SSR 一直是研究昆虫嗅觉感器功能的重要技术。在我国, SSR 最早被用于对柞蚕 *Antheraea pernyi*、蓖麻蚕 *Samia cynthia ricini*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 以及多音天蚕 *Antheraea polyphemus* 等多种鳞翅目害虫的性信息素通信研究, 证实雄性触角的毛形感器内通常含有 2-3 个感受性信息素的 ORNs, 这些 ORNs 对同种雌性产生的主要信息素成分具有高度选择性与灵敏度 (吴才宏, 1991, 1993; 孟联忠和 Kaissling, 1994; 吴才宏和刘启渊, 1996)。在鳞翅目昆虫中, 棉铃虫和烟青虫 *Helicoverpa assulta* 的性信息素感受机制研究较为系统和完整, 二者为近缘种, 共享两种性信息素组分顺-11-十六碳烯醛 Z11-16:Ald 和顺-9-十六碳烯醛 Z9-16:Ald, 但比率相反。电生理记录与行为实验均表明, 雄蛾的行为响应高度依赖这两种成分的比率, 揭示了性信息素混配比率是两个近缘种保持生殖隔离的重要机制 (Wu *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2005; Wu *et al.*, 2013)。在触角外周神经层面, 棉铃虫和烟青虫雄蛾均具有两类毛形感器, 分别感受 Z11-16:Ald (A 型感器) 和 Z9-16:Ald (C 型感器), 但二者的数量比例完全相反: 棉铃虫的 A 型感器数量明显多于 C 型感器, 而烟青虫的则相反。这种感器比例的差异不仅对应于两种昆虫性信息素组分比例的差异, 也反映在其嗅觉受体基因的表达水平上, 形成物种特异的外周信息编码体系, 并为中枢神经系统的处理及最终产生差异化的行为响应奠定了基础 (Wu *et al.*, 2013; Jiang *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017a)。这些研究结果揭示了近缘种在外周神经水平上对性信息素的不同编码方式, 为阐释昆虫种间行为隔离机制提供了重要依据。

2.2 味觉电生理研究

昆虫味觉感受研究的电生理技术出现在 20 世纪 50-60 年代。在 1955 年, Hodgson 等改进了原本用于嗅觉研究的微电极技术, 将其应用于蝇类味觉感器的记录, 形成了经典的顶端记录 (Tip-recording) 装置。该方法通常将充满电解

质溶液的玻璃微电极直接套在味觉传感器的末端,通过测量化学刺激引起的传感器电位变化来分析味觉传感器的响应特性。该技术最初用于研究马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 对寄主植物的选择 (Stürckow, 1959), 随后被应用于家蚕和欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 的食性研究, 明确了昆虫味觉细胞可感受某些植物营养物质和次生代谢产物 (Ishikawa, 1966; Schoonhoven, 1967)。对鳞翅目昆虫幼虫的电生理研究表明, 不同物种对味觉物质的电生理反应存在差异, 每种幼虫都具有独特的味觉特征 (Schoonhoven and van Loon, 2002)。

我国前期关于昆虫味觉感受的研究主要是形态观察, 以及利用电生理方法测试味觉传感器对植物次生代谢物的感受。罗林儿等 (1989) 借助顶端记录技术测试了粘虫 *Mythimna separata* 栓锥传感器对取食遏制素 (Feeding deterrents) 川楝素 (Foosendanin) 反应, 发现该物质可引起幼虫中栓锥传感器和侧栓锥传感器的反应。蓼二醛 (Polygodial) 可以强烈抑制多种鳞翅目幼虫的取食, 欧洲粉蝶和菜粉蝶 *Pieris rapae* 的中栓锥传感器可以感受蓼二醛 (严福顺和 Schoonhoven, 1993)。近缘种棉铃虫和烟青虫幼虫下颚栓锥传感器对取食刺激素 (Feeding stimulants) 和取食遏制素的电生理实验结果显示, 两种昆虫幼虫的侧栓锥传感器和中栓锥传感器分别感受取食刺激素蔗糖 (Sucrose) 和肌醇 (Inositol), 而侧栓锥传感器可感受取食遏制素印楝素 (Azadirachtin) (Tang et al., 2000)。家蚕的电生理研究发现, 其侧栓锥传感器对蔗糖和肌醇敏感, 而中栓锥传感器则对取食遏制素柠檬酸 (Citric acid) 和大豆提取物具有反应 (崔为正等, 2002)。在棉铃虫和烟青虫成虫的前足跗节上, 存在对蔗糖、葡萄糖 (Glucose)、果糖 (Fructose)、麦芽糖 (Maltose)、肌醇和赖氨酸 (Lysine) 等敏感的味觉感觉神经元, 当用这些物质刺激前足跗节时可以诱发成虫的喙伸长反射 (Proboscis extension reflex) (Zhang et al., 2010, 2011)。

2.3 昆虫嗅觉和味觉传感器的形态和结构研究

昆虫的化学感受依赖触角、口器、跗节等部

位的嗅觉与味觉传感器来接收化学信息。这些传感器的结构特别是超微结构, 对揭示昆虫对种内信息素 (Pheromones) 和种间他感素 (Allelochemicals) 的感受机制至关重要。透射电子显微镜 (Transmission electron microscope, TEM) 是最早被应用于昆虫传感器超微结构研究的电子显微镜。TEM 能够提供传感器中神经元的超高分辨率图像, 使研究者首次揭示了昆虫嗅觉传感器内部的神经轴突排列、毛孔导管结构及传感器腔室的微观形态 (Schneider and Kaissling, 1956)。扫描电子显微镜 (Scanning electron microscope, SEM) 可在高分辨率下直接观察传感器的表面微观结构, 研究者通过 SEM 可清晰区分不同形态类型的传感器, 如毛形传感器 (Sensilla trichodea)、锥形传感器 (Sensilla basiconica)、腔锥形传感器 (Sensilla coeloconica) 等 (Schneider and Kaissling, 1956; Schneider, 1964; Jefferson et al., 1970)。Sliffer 等 (1957) 首次利用透射电子显微镜研究了蝗虫 *Melanoplus differentialis* 触角上的传感器, 发现长的锥形传感器体壁上存在许多直径小于 50 nm 的微孔。

随后, 我国学者利用扫描电镜和透射电镜对昆虫触角上的嗅觉传感器进行了超微结构观察。松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 的板状传感器呈穹形长板状隆起, 内部具中央管、侧管及嗅孔细管, 具有典型嗅觉传感器功能 (戴玲美等, 1990)。大豆蚜 *Aphis glycines* 的原生传感器主要分布在触角第 5、6 节及末端两节, 可感受萜烯类、绿叶气味、芳香类气味及报警信息素 (杜永均等, 1995)。马尾松毛虫的毛状传感器有多孔的壁, 表明是嗅觉传感器 (张善干等, 1995)。触角嗅觉传感器形态的观察有利于进一步阐明昆虫嗅觉感受的机制。

在昆虫的多种味觉器官, 包括口器、触角、胸足、翅及产卵器等部位上均分布有味觉传感器 (Vosshall and Stocker, 2007; Agnihotri et al., 2016)。昆虫味觉传感器在形态上可分为刺形、栓锥形和毛形等, 典型的味觉传感器仅在传感器末端有一个与外部化学刺激接触的小孔 (Stocker, 1994; Tang et al., 2015)。以鳞翅目幼虫为例, 每个传感器一般含有 4 个味觉受体神经元 (Gustatory

receptor neurons, GRNs) 和 1 个机械感受神经元 (Mechanosensory neuron), 其中 GRNs 分别负责感受甜味、苦味、高盐、水以及低盐等刺激 (Schoonhoven and van Loon, 2002)。20 世纪 80 年代, 严福顺等 (1982, 1987) 利用扫描电镜观察了重要天敌昆虫七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 下唇须上传感器的外观形态, 确定下唇须上存在味觉的栓锥感器。

3 昆虫化学感受相关蛋白的研究

昆虫的嗅觉感受过程始于环境中挥发性化合物与触角上嗅觉感器接触。嗅觉感器多呈毛形或锥形, 并在其表面具有很多微孔, 气味分子能够通过这些微孔进入感器内部的淋巴液环境, 感器淋巴液中富含多种可溶性蛋白, 其中气味结合蛋白 (Odorant binding proteins, OBPs) 和化学感受蛋白 (Chemosensory proteins, CSPs) 能结合疏水性气味分子, 一般认为这些蛋白作为运载工具, 将气味分子运输至 ORNs 树突膜的嗅觉受体 (Olfactory receptors) 上。嗅觉受体与气味分子结合后, 会将外界的化学刺激转化为电信号, 沿 ORNs 轴突传递至触角叶 (Antennal lobe, AL), 完成初步的神经编码, 整合后的信息通过投射神经元 (Projection neurons, PNs) 传入蕈体 (Mushroom bodies) 和侧角 (Lateral horns) 做进一步处理。味觉信息传递与嗅觉的类似, 当味觉感器接触到味觉物质后, 味觉物质通过感器顶部的小孔进入感器, 然后与 GRNs 树突上的味觉受体 (Gustatory receptors, GRs) 结合, 将化学刺激转为电信号, 该电信号一般传入味觉神经中枢, 包括咽下神经节 (Suboesophageal ganglion, SOG) 和后脑 (Tritocerebrum)。值得指出的是二氧化碳 (CO₂) 虽然为气味分子, 昆虫对其的感受是由 GRs 介导的。

3.1 气味结合蛋白与化学感受蛋白

气味结合蛋白是昆虫嗅觉系统中一类关键的可溶性载体蛋白, 大量分布在嗅觉感器的淋巴液中, 一般认为它们负责结合和运输疏水性气味分子。根据结合特性与表达特异性, OBPs 通常

可分为信息素结合蛋白 (Pheromone binding proteins, PBPs) 和普通气味结合蛋白 (General odorant binding proteins, GOBPs), PBP 主要结合性信息素, 而 GOBP 则结合植物挥发物和环境中的其他气味物质 (Vogt *et al.*, 1991; Pelosi *et al.*, 2005; Xu *et al.*, 2009)。

在我国, 对鳞翅目昆虫中 OBPs 及其结合特性研究较为广泛。在棉铃虫和烟青虫中, 3 种 PBPs 都可以结合主要的性信息素 (Guo *et al.*, 2012, 2021a; Ye *et al.*, 2017)。在斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的 3 种 PBPs 中, PBP1 和 PBP2 在雄蛾感受性信息素中起关键作用 (Liu *et al.*, 2012, 2013b; Zhu *et al.*, 2016, 2019)。另外, 棉铃虫和烟青虫 OBP7 可以结合两种昆虫的性信息素, 且 OBP7 的 C 端赖氨酸的缺失或突变会显著削弱对性信息素的亲和力 (Sun *et al.*, 2013)。稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 的 PBP4 不仅可以结合 3 种性信息素成分, 还可以结合植物挥发物 (Sun *et al.*, 2016)。在二化螟 *Chilo suppressalis* 中, PBP1 在雄蛾性信息素感受中比 PBP3 作用更为重要 (Dong *et al.*, 2019)。普通气味结合蛋白在昆虫感受植物挥发物中也发挥重要作用。RNA 干扰实验显示, 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的 NlugOBP3 不仅参与若虫对水稻幼苗的嗅觉感受, 还与若虫的存活密切相关 (He *et al.*, 2011)。棉铃虫和烟青虫 OBP10 不仅在感觉器官中特异性表达于触角, 而且在精液中含量极高, 并可在交配过程中转移至雌性体内, 最终存在于受精卵表面, 并且 OBP10 可以结合 1-十二烯 (1-Dodecene) (Sun *et al.*, 2012)。在稻纵卷叶螟、斜纹夜蛾、二化螟、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、桑树云斑天牛 *Batocera horsfieldi*、松墨天牛 *Monochamus alternatus*、花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*、多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 等昆虫中, 一些 OBPs 的挥发性配体也被陆续鉴定, 揭示了 OBPs 在昆虫对植物及其他环境挥发物感受中的重要作用 (Li *et al.*, 2015, 2017; Yang *et al.*, 2016, 2017b, 2024; Tang *et al.*, 2023; Yi *et al.*, 2024a, 2024b; Duan *et al.*, 2025; Zhu *et al.*, 2025)。

化学感受蛋白是一类小分子、可溶性的蛋白

质,通常认为在昆虫的化学感受系统中也作为运输气味分子的载体。利用荧光竞争结合实验显示,苜蓿盲蝽 *Adelphocoris lineolatus* 的 CSP1-CSP3 对多种寄主相关的挥发性物质具有较高的结合亲和力 (Gu *et al.*, 2012); 大螟 *Sesamia inferens* 的 CSP19 可结合 3 种性信息素和 6 种植物挥发物 (Zhang *et al.*, 2014); 稻纵卷叶螟的 CSP33 可结合多种水稻挥发物 (Duan *et al.*, 2019); 点蜂缘蝽 *Riptortus pedestris* 的 CSP21 在其对大豆挥发物和信息素的嗅觉感知中具有关键作用 (Gu *et al.*, 2025)。除了化学感受功能外, CSPs 还参与了昆虫发育、营养代谢以及抗药性等重要生理过程 (Li *et al.*, 2025)。在意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 中, CSP5 对胚胎表皮形成具有重要作用 (Maleszka *et al.*, 2007)。飞蝗 *Locusta migratoria* 的 CSP3 介导飞蝗由散居型向群居型的生理与行为转变 (Guo *et al.*, 2011)。此外,已有研究表明 CSPs 还参与生殖、蛾类吸食行为、视觉色素检测以及孢子清除防御等功能 (Zeng *et al.*, 2021; Shang *et al.*, 2023)。在管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi* 中, CSP1-CSP3 表现出不同的气味调节模式以及对杀虫剂的结合能力 (Yao *et al.*, 2024)。

OBP 和 CSPs 都是庞大的昆虫蛋白质家族,其数量、丰度和多样性都极为出众。这些蛋白大量表达于昆虫的嗅觉器官,并在体外具有与气味分子结合的能力。然而,近期研究显示其作用机制仍存在争议。例如,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的 ab8 感器中只表达 OBP28a, 敲除 OBP28a 并未减弱 ab8 感器对多种气味分子的反应强度 (Larter *et al.*, 2016)。昆虫嗅觉器官中大量代谢资源用于表达 OBPs, 其在嗅觉感受中的具体功能仍需进一步研究。同时,越来越多的证据表明,这些可溶性蛋白在多种器官中均有分布,可能具有更广泛的生物学功能。对 OBPs 在体内作用机制的深入分析,有望为昆虫学研究提供新的见解 (Sun *et al.*, 2018)。

3.2 嗅觉受体

嗅觉受体在昆虫识别气味分子并将化学信号转化为电信号的过程中起关键作用。这些受体

主要定位于 ORNs 的树突膜上。昆虫的嗅觉受体可以分为三类: 气味受体 (Odorant receptors, ORs)、离子受体 (Ionotropic receptors, IRs) 和一些 GRs (Leal, 2013)。其中, ORs 是昆虫嗅觉受体家族中最主要的成员,在感受食物、寄主植物、天敌以及配偶释放的信息素等挥发性物质中发挥作用 (Leal, 2013); IRs 主要用于检测特定的短链有机酸、胺类和醛类物质 (Benton *et al.*, 2009; Wicher and Miazzi, 2021); GRs 主要参与味觉物质的检测,但有的也参与昆虫感受 CO₂ 及一些特定的信息素 (Kwon *et al.*, 2007; Robertson and Kent, 2009; Ning *et al.*, 2016)。随着测序技术的不断革新与成本的显著下降,越来越多昆虫物种的基因组及不同组织的转录组相继完成测序,结合日益成熟的生物信息学分析方法,许多昆虫物种的 ORs、IRs 和 GRs 基因得以鉴定。在确定目的基因后,借助异源表达系统结合电生理记录技术解析其功能,锁定具有生理活性的化合物,最终通过在体的生理和行为实验加以验证。常用的异源表达系统包括: 转基因果蝇空神经元系统 (Dobritsa *et al.*, 2003)、非洲爪蟾 *Xenopus laevis* 卵母细胞 (Wetzel *et al.*, 2001) 以及 HEK293 细胞系 (Grosse-Wilde *et al.*, 2006)、昆虫 Sf9 细胞系 (Kiely *et al.*, 2007)。在体研究方面,主要方法包括 CRISPR/Cas9 基因编辑 (Jiang *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016) 和 RNA 干扰技术 (Zhou *et al.*, 2014)。

3.2.1 气味受体 在 1999 年,首个昆虫气味受体基因在果蝇中被鉴定 (Clyne *et al.*, 1999; Gao and Chess, 1999; Vosshall *et al.*, 1999)。昆虫的气味受体可分为两类: 一类是高度分化并结合配体的 ORs, 另一类是保守的气味受体共受体 (Odorant receptor co-receptor, Orco), OR 和 Orco 共同形成一个 OR-Orco 蛋白复合物。近期研究利用冷冻电镜技术揭示, OR-Orco 蛋白复合物中 OR 与 Orco 的比例为 1 : 3 (图 1) (Wang *et al.*, 2024; Zhao *et al.*, 2024)。根据配体的不同, ORs 可进一步分为调谐信息素的信息素受体 (Pheromone receptors, PRs) 和调谐一般挥发性化合物的普通 ORs (Touhara and Vosshall, 2009)。

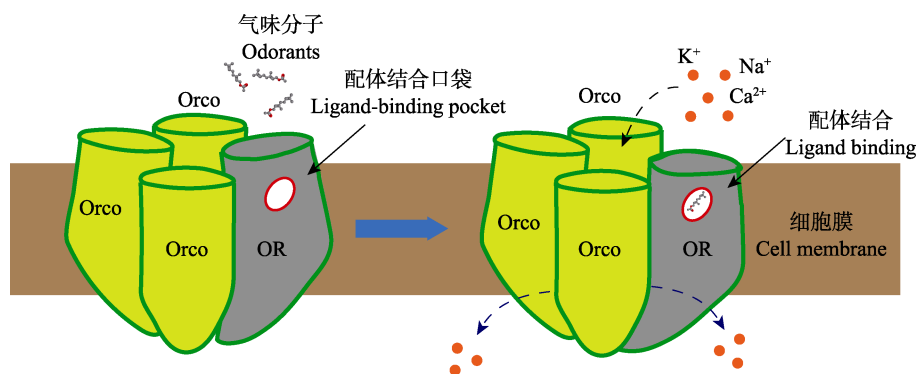


图1 OR-Orco 离子通道与配体结合的模式图 (仿 Wang *et al.*, 2024)

Fig. 1 Schematic diagram of ligand binding to the OR-Orco ion channel (modified from Wang *et al.*, 2024)

在2004年, Krieger等(2004)首次鉴定了烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的6个候选PRs, 这是首次鉴定到鳞翅目昆虫的PRs。Sakurai等(2004)利用非洲爪蟾卵母细胞表达系统, 鉴定到BmOR1是介导家蚕感受蚕蛾醇的专一性PR。在国内, 昆虫气味受体的功能研究最初主要集中于重要鳞翅目昆虫的信息素受体的功能鉴定。近缘种棉铃虫和烟青虫拥有相同性信息素组分Z11-16:Ald和Z9-16:Ald, 并且拥有几乎相同的直系同源PRs, 研究表明二者的OR13对Z11-16:Ald具有专一性调谐(Liu *et al.*, 2013c; Jiang *et al.*, 2014)。在棉铃虫中, Z9-16:Ald的受体曾被认为是HarmOR6(Liu *et al.*, 2013c), 进一步的研究明确HarmOR6或HassOR6的最佳配体是Z9-16:OH, 而不是Z9-16:Ald(Jiang *et al.*, 2014; Chang *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017a; Guo *et al.*, 2022b)。在烟青虫中, HassOR6的表达量相对较低, 与雄性触角中对Z9-16:Ald高度反应的C型感器的丰富程度并不一致(Xu *et al.*, 2016)。Yang等(2017a)鉴定到HassOR14b调谐烟青虫主要性信息素成分Z9-16:Ald, 结合HassOR14b的高表达水平以及雄性触角中存在大量感受Z9-16:Ald的C型感器, 确定HassOR14b是烟青虫中Z9-16:Ald的受体。在棉铃虫中, HarmOR14b主要调谐Z9-14:Ald和Z9-14:OH(Jiang *et al.*, 2014; Chang *et al.*, 2016; Guo *et al.*, 2022b)。然而, 棉铃虫的哪一个PR调谐Z9-16:Ald仍不明确。值得关注的是, Bastin等(2019)在海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 中

发现一个新的PR支系, 该支系中的OR5是主要性信息素成分Z9,E11-14:Ac的受体。除了棉铃虫和烟青虫信息素受体得到较为详细的研究外, 其他多种昆虫的信息素受体也得到功能鉴定, 比如东方粘虫、甜菜夜蛾、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*等(Liu *et al.*, 2013a; Jiang *et al.*, 2019; Guo *et al.*, 2022a; Yang *et al.*, 2022)。4-乙烯基苯甲醚(4-Vinylanisole)是飞蝗 *Locusta migratoria* 群聚信息素, Guo等(2020)鉴定到飞蝗的OR35是4-乙烯基苯甲醚的特异受体。棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chloridae* 是多种鳞翅目昆虫低龄幼虫的寄生蜂, Guo等(2022c)首次鉴定出该寄生蜂性信息素十四醛(Tetradecanal)和2-十七烷酮(2-Heptadecanone), 以及分别调谐这两种性信息素的信息素受体OR18和OR47。总之, PRs专一调谐昆虫性信息素, 通常具有较窄的调谐谱, 是昆虫检测信息素并作出行为响应的关键因子。

昆虫的嗅觉系统在处理一般挥发性物质时通常采用组合编码(Combinatorial coding), 而对信息素及其他需要快速做出反应的特定化合物则采用标记线路(Labeled lines)(Touhara and Vosshall, 2009; Haverkamp *et al.*, 2018)。与PRs相比, 昆虫普通ORs的数量更为丰富, 且ORs的调谐谱更宽泛。在棉铃虫幼虫中, Di等(2017)鉴定到7种ORs的配体, 其中6种ORs的配体数量多于7个, OR60的配体数量多达25个。值得关注的是, Li等(2020)发现HassOR31在烟青虫的产卵器中高表达, 并鉴定到12种配体, 最有效配体顺式-3-己烯丁酸酯 Z-3-hexenyl

butyrate 可以吸引烟青虫产卵，首次明确烟青虫的产卵器具有一定的嗅觉功能。在棉铃虫成虫中，Guo 等（2021b）鉴定到 28 种 ORs 的配体，其中绝大多数 ORs 的调谐谱较宽。棉铃虫对普通植物挥发物的感受主要通过组合编码实现，即绝大多数 ORs 可以被多种配体激活，同时单一配体也可以激活多个 ORs（Di *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2021b）。小菜蛾 *Plutella xylostella* 可以通过感受异硫氰酸酯（Isothiocyanate）定位十字花科植物，Liu 等（2020d）发现 OR35 和 OR49 共同介导了小菜蛾对异硫氰酸酯的嗅觉感受。通过棉铃虫与多种近缘种的 ORs 进行功能比较分析，结果表明大多数同源 ORs 在近缘物种中发生了功能分化，只有少数 ORs 则表现出功能保守性，棉铃虫 OR42 在 11 种昆虫中的同源 ORs 的功能高度保守，最有效配体均为苯乙醛

（Phenylacetaldehyde）（Guo *et al.*, 2021b）。另外，棉铃虫 OR52、东方粘虫 OR8、草地贪夜蛾 OR36、黄地老虎 *Agrotis segetum* OR17 和海灰翅夜蛾 OR36 是同源 ORs，它们具有高度保守的功能，最有效配体均为异戊醇（Isoamyl alcohol）（Hou *et al.*, 2025）。近缘种棉铃虫和烟青虫在实验室条件下可以成功进行种间杂交，并获得杂交代（Zhao *et al.*, 2005; Wang, 2007）。比较分析棉铃虫和烟青虫的 ORs 功能对理解昆虫嗅觉编码机制具有重要意义，两种昆虫 ORs 功能比较显示，直系同源 ORs 的配体具有保守性，但在反应谱上呈现出一定的差异性（表 1）。在近缘种棉铃虫和烟青虫中，Mo 等（2023）鉴定到 3 对直系同源 ORs 的配体，其中 OR21-2 和 OR55 的最有效配体高度保守，而 OR35 的最有效配体不同，已发生分化。

表 1 棉铃虫和烟青虫普通气味受体的功能

Table 1 Functional annotation of odorant receptors in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*

物种 Species	气味受体 Odorant receptor	最有效配体 Most effective ligands	参考文献 References
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	HarmOR7	乙酸苄酯 Benzyl acetate; 苯乙酸甲酯 Methyl phenylacetate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR8	甲基丁香酚 Methyl eugenol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR10	苯甲醛 Benzaldehyde	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR12	芳樟醇 (±)-Linalool; 香叶醇 Geraniol; 香茅醇 β-Citronellol	Cao <i>et al.</i> , 2016; Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR19	4'乙基苯乙酮 4'-Ethylacetophenone; 苯甲酸乙酯 Ethyl benzoate; 水杨酸丁酯 Butyl salicylate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR21-2	愈创木烯 Guaiene; 胡椒酮 Piperitone; 氧化芳樟醇 Linalool oxide	Mo <i>et al.</i> , 2023
	HarmOR23	法尼烯 Farnesene; 乙酸香叶酯 Geranyl acetate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR25	丁香酚 Eugenol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR26	橙花叔醇(E)-Nerolidol; 樟脑(±)-Camphor	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR27	苯酸甲酯 Methyl benzoate; 水杨酸甲酯 Methyl salicylate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR29	丁香酚 Eugenol; 对羟基苯甲酸甲酯 4-hydroxybenzoate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR30	吲哚 Indole	Guo <i>et al.</i> , 2022d
	HarmOR31	月桂烯 Myrcene; 顺-3-己烯丁酸酯(Z)-3-Hexenyl butyrate; 香叶醇 Geraniol	Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR35	苄基丙酮 Benzyl acetone; 甲基庚烯酮 Sulcatone; 丁香酚 Eugenol	Guo <i>et al.</i> , 2021b; Mo <i>et al.</i> , 2023

续表 1 (Table 1 continued)

物种 Species	气味受体 Odorant receptor	最有效配体 Most effective ligands	参考文献 References
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	HarmOR36	芳樟醇 Linalool; 3,7-二甲基-3-辛醇 3,7-Dimethyl-3-octanol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR40	橙花叔醇 Nerolidol; 乙酸香叶酯 Geranyl acetate; 香叶醇 Geraniol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR41	顺式茉莉酮(Z)-Jasmone; 苯甲醛 Benzaldehyde; 左旋- β -蒎烯(-)- β -Pinene	Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR42	苯乙醛 Phenylacetaldehyde; 苯乙醇 2-Phenylethanol; 肉桂醛 Cinnamaldehyde	Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR43	苯甲酸甲酯 Methyl benzoate; 水杨酸甲酯 Methyl salicylate	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR48	正辛醇 1-Octanol; 正己醇 1-Hexanol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR50	(S)-顺式-马鞭草(S)- <i>cis</i> -Verbenol; 冰片(+)-Borneol	Di <i>et al.</i> , 2017
	HarmOR52	异戊醇 Isoamyl alcohol; 苯甲醇 Benzyl alcohol; 反-2-己烯-1-醇(E)-2-Hexen-1-ol; 正己醇 1-Hexanol	Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b; Hou <i>et al.</i> , 2025
	HarmOR55	乙酸正壬酯 Nonyl acetate; 醋酸辛酯 Octyl acetate; 橙花叔醇(E)-Nerolidol	Guo <i>et al.</i> , 2021b; Mo <i>et al.</i> , 2023
	HarmOR56	油酸甲酯 Methyl oleate; 棕榈酸甲酯 Methyl palmitate; 硬脂酸甲酯 Methyl stearate	Zhang <i>et al.</i> , 2024c
	HarmOR59	苯乙酮 Acetophenone; 苯乙醛 Phenylacetaldehyde; 反-2-己烯-1-醇(E)-2-Hexenol	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR60	顺-3-己烯-1-醇(Z)-3-Hexen-1-ol; 顺-3-己烯乙酸酯(Z)-3-Hexenyl acetate; 丁香酚 Eugenol	Di <i>et al.</i> , 2017; Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR63	氧化石竹烯(-)-Caryophyllene oxide; 反式石竹烯(-)- <i>trans</i> -Caryophyllene	Guo <i>et al.</i> , 2021b
	HarmOR67	正辛醇 1-Octanol; 正庚醇 1-Heptanol; 庚醛 Heptanal	Guo <i>et al.</i> , 2021b
烟青虫 <i>Helicoverpa assulta</i>	HassOR12	芳樟醇($\pm$)-Linalool; 香叶醇 Geraniol; 香茅醇 β -Citronellol	Cao <i>et al.</i> , 2016
	HassOR21-2	愈创木烯 Guaiene; 胡椒酮 Piperitone; 反式石竹烯(-)- <i>trans</i> -Caryophyllene	Mo <i>et al.</i> , 2023
	HassOR23	法尼烯 Farnesene; 法尼醇 Farnesol	Wu <i>et al.</i> , 2019
	HassOR31	月桂烯 Myrcene; 顺-3-己烯丁酸酯(Z)-3-Hexenyl butyrate; 柠檬醛 Citral	Li <i>et al.</i> , 2020
	HassOR35	苄基丙酮 Benzyl acetone; 萜品醇 Terpineol; 香茅醛 Citronellal	Mo <i>et al.</i> , 2023
	HassOR40	橙花叔醇 Nerolidol; 乙酸香叶酯 Geranyl acetate; 香叶醇 Geraniol	Cui <i>et al.</i> , 2018
	HassOR55	乙酸正壬酯 Nonyl acetate; 醋酸辛酯 Octyl acetate	Mo <i>et al.</i> , 2023
	HassOR67	壬醛 Nonanal; 庚醛 Heptanal	Wang <i>et al.</i> , 2020

3.2.2 离子型受体 昆虫 *IRs* 于 2009 年从黑腹果蝇基因组中鉴定，发现晚于 *ORs* 和 *GRs* (Benton *et al.*, 2009)。随着测序技术和生物信息学的发展，多种昆虫的 *IR* 基因已被鉴定，并进

行功能注释(郭金梦和董双林, 2020)。IRs 在昆虫嗅觉感受中具有重要作用。通常由调谐受体与共受体 IR25a 和 IR8a 组成配体激活的阳离子通道, 介导对酸、胺等化学物质的感受(Fleischer *et al.*, 2018)。黑腹果蝇的 IR64a-IR8a 复合物负责酸诱导的生理与行为反应(Ai *et al.*, 2013); IR92a 通过 VM1 神经纤维球标记线路介导对胺类物质的趋向反应(Min *et al.*, 2013)。在其他昆虫中也发现了类似机制。烟草天蛾 *Manduca sexta* 依赖 IR8a 感知幼虫粪便酸信号并表现出产卵回避行为(Zhang *et al.*, 2019a)。中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 触角中的离子型受体 IR64a1 和 IR64a2 协同感知栖息地和宿主植物的化学信号(Shan *et al.*, 2019)。东方粘虫、黄地老虎与棉铃虫通过 IR8a 检测中短链脂肪酸(Tang *et al.*, 2020; Hou *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2022)。半翅目茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii* 的 IR25a 参与茶树挥发物苯乙醇的识别(Zhang *et al.*, 2023a)。东方果实蝇 *Bactrocera dorsalis* 依赖 IR8a 感受乙酸, IR64a 与 IR75a 可能是结合乙酸的离子型受体(Peng *et al.*, 2024)。

3.3 味觉受体

在 2000 年, Clyne 等(2000)在黑腹果蝇的唇瓣味觉器官中发现了 18 个在味觉组织中具有特异性表达的基因, 最终被确认属于味觉受体基因。此后, 越来越多的昆虫 GRs 序列相继被解析。尤其在近几年, 随着测序技术和生物信息学的发展, 鳞翅目昆虫的 GRs 基因鉴定取得了显著进展(杨科和王琛柱, 2023)。到了 2024 年, GR 受体蛋白结合配体并被激活的三维结构被解析出来(Frank *et al.*, 2024; Gomes *et al.*, 2024; Ma *et al.*, 2024)。进一步推动了对 GRs 作用机制的理解。昆虫 GRs 的功能研究主要是通过异源表达和在体实验。异源表达系统有黑腹果蝇的甜味神经元系统、HEK293 细胞系、非洲爪蟾卵母细胞表达系统(Sato *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2021; 杨科和王琛柱, 2023)。在体实验通过 CRISPR/Cas9 构建特定 GR 缺失品系, 或利用 RNA 干扰技术降低特定 GR 的表达水平(Yang

et al., 2021; Chen *et al.*, 2022)。

3.3.1 二氧化碳受体 二氧化碳在多种昆虫的寄主定位、食源搜索及行为调节中发挥重要作用, 昆虫 CO₂ 的受体是一类特殊的 GRs。在黑腹果蝇中, 研究发现 GR21a 和 GR63a 构成异源二聚体, 是触角中 ORNs 感受 CO₂ 的关键受体(Jones *et al.*, 2007)。在疾病传播媒介蚊虫中, 对冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 的 Gr1、Gr2 和 Gr3 功能鉴定结果表明, 3 个 Grs 均为感受 CO₂ 所必需(Lu *et al.*, 2007); 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 对 *Anopheles coluzzii* 中的 Gr22、Gr23 和 Gr24 进行功能研究, 发现 Gr23 和 Gr24 对维持 CO₂ 敏感性至关重要(Liu *et al.*, 2020a)。在农业害虫中也发现了多样的 CO₂ 受体功能模式。棉铃虫的下唇须表达 3 个 CO₂ 受体 Gr1、Gr2 和 Gr3, Ning 等(2016)利用非洲爪蟾卵母细胞表达系统对这 3 个 CO₂ 受体进行功能鉴定, 结果表明 Gr1 与 Gr3 的共表达即可介导对碳酸氢钠的反应; 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术敲除 Gr1 或 Gr3 后幼虫口器上的 CO₂ 感器失去对 CO₂ 的活性, 但敲除 Gr2 活性依然保留(待发表数据)。在美洲白蛾 *Hyphantria cunea* 中同样存在 3 个候选 CO₂ 受体, 研究显示 Gr1 与 Gr3 共表达时可对 CO₂ 产生强烈反应, 而 Gr2 对 CO₂ 感知具有抑制作用(Zhang *et al.*, 2024a)。近期, Chen 等(2025)利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术建立的缺失 Gr1、Gr2 和 Gr3 的棉铃虫品系进行成虫的行为学实验, 认为这 3 个受体在棉铃虫成虫的 CO₂ 感受中均不可或缺。在玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 中, 分别对 Gr1、Gr2 和 Gr3 进行 RNA 干扰, 结果显示 Gr2 是幼虫感受 CO₂ 所必需的(Arce *et al.*, 2021)。在半翅目害虫中, 热带臭虫 *Cimex hemipterus* 表达有 4 个候选 CO₂ 受体基因(Gr1-Gr4), RNA 干扰结果显示单独沉默 Gr2 或 Gr4 会显著降低甚至完全丧失 CO₂ 感知能力(Kong *et al.*, 2025)。

3.3.2 糖受体 昆虫糖受体的功能鉴定最早集中在黑腹果蝇, Gr5a 调谐海藻糖(Trehalose), 但并不参与蔗糖的识别, 随后研究揭示 Gr64a 可介导蔗糖和麦芽三糖(Maltotriose)的感受, 并

且 Gr64f 则能够与 Gr5a 或 Gr64a 协同作用, 分别实现对海藻糖和蔗糖的感受 (Dahanukar *et al.*, 2001; Dahanukar *et al.*, 2007; Jiao *et al.*, 2007, 2008)。果糖、葡萄糖和蔗糖是植物中普遍含有的糖类物质。在家蚕中, Gr9 在异源表达系统中被证明可特异感受果糖 (Sato *et al.*, 2011)。此后, 多个昆虫的果糖受体被相继鉴定, 如棉铃虫的 Gr9 (Gr4) (Xu *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2015)、斜纹夜蛾的 Gr8 (Liu *et al.*, 2019)、小菜蛾的 GR43a-1 与 GR43a-2 (Liu *et al.*, 2020c)、褐飞虱的 Gr11 (Chen *et al.*, 2019)。系统进化分析显示, 这些果糖受体在序列和功能上高度保守。然后,

植食性昆虫中参与感受蔗糖和葡萄糖的 GRs 近期才有报道。在膜翅目昆虫螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 中, GR64f1 与 GR64f2 的共表达是感受蔗糖所必需的 (Liu *et al.*, 2020b)。在鳞翅目昆虫中, 家蚕的 Gr4 则可以单独介导蔗糖和葡萄糖感受 (Mang *et al.*, 2022)。近期对棉铃虫幼虫和成虫感受蔗糖的分子机制研究发现, 成虫和幼虫分别利用不同的 GRs 感受蔗糖, 幼虫主要利用 Gr10, 而成虫则利用 Gr6 (图 2) (Zhang *et al.*, 2024b)。这些研究表明, 不同昆虫在糖受体的组合表达与作用方式上既存在共性, 也具有特异性。

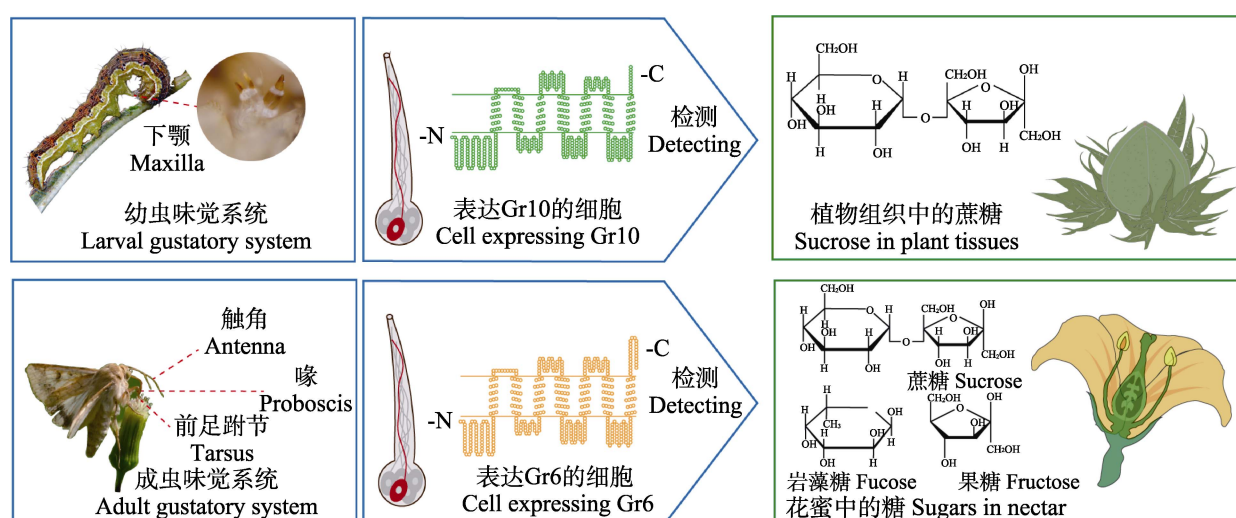


图 2 棉铃虫两个味觉受体分别介导幼虫和成虫对食物中糖的味觉感觉 (仿 Zhang *et al.*, 2024b)

Fig. 2 Two gustatory receptors in *Helicoverpa armigera* respectively mediate larval and adult taste perception of sugars in food (modified from Zhang *et al.*, 2024b)

3.3.3 苦味受体 昆虫苦味受体的研究最早也集中于黑腹果蝇。已有研究表明, 苦味物质的识别通常依赖多个受体协同作用, 既存在“一个受体可识别多种化合物”, 也存在“一个化合物由多个受体共同识别”的情况 (Chen and Dahanukar, 2020)。在鳞翅目昆虫中, 苦味受体基因占 GR 基因家族数量的绝大部分 (Cheng *et al.*, 2017)。在家蚕中, Gr53 和 Gr16 均能调谐咖啡因 (Caffeine) 和香豆素 (Coumarin), 而 Gr18 则调谐咖啡因、毛果芸香碱 (Pilocarpine) 及香豆素 (Kasubuchi *et al.*, 2018)。CRISPR/Cas9 敲除家蚕 Gr66 会导致幼虫失去对桑叶的专一取食行

为 (Zhang *et al.*, 2019b)。小菜蛾 Gr34 被证明能调谐植物激素油菜素内酯 (Brassinolide) 及其类似物 24-表油菜素内酯 (24-Epi-brassinolide) (Yang *et al.*, 2020)。香豆素是棉铃虫幼虫的取食遏制素, 利用异源表达和 CRISPR/Cas9 敲除 Gr180 证实棉铃虫 Gr180 是棉铃虫感受香豆素的苦味受体, 并参与黑芥子苷和马钱子碱 (Strychnine) 的感受 (Chen *et al.*, 2022)。

十字花科植物特有的芥子油苷 (Glucosinolates), 如黑芥子苷 (Sinigrin) 和 3-丁烯基硫苷 (Gluconapin), 不仅是重要的防御化合物, 同时也被菜粉蝶和欧洲粉蝶识别为取食

和产卵的标志性刺激物 (Token stimuli)。自 Verschaefelt (1910) 首次发现这一现象以来, 科学家们围绕芥子油苷的种类、性质、合成途径及昆虫的行为和化学感受机制展开了大量研究。虽然在行为学和生理学层面已取得显著进展, 但其分子机制直至近年才被逐步揭示。在 2021 年, 首次鉴定到味觉受体 Gr28 介导菜粉蝶成虫和幼虫对黑芥子苷的感受; 进一步研究发现, 菜粉蝶 PrapGr19 是调谐 3-丁烯基硫苷的味觉受体。这些结果表明, Gr28 与 Gr19 分别介导了对不同芥子油苷的特异性感受, 揭示了菜粉蝶在寄主选择中分子机制的重要环节 (Yang *et al.*, 2021; Fan *et al.*, 2025)。

4 昆虫嗅觉和味觉的中枢编码

触角叶为昆虫 ORNs 轴突的主要投射终点, 是嗅觉信息接收、加工和传递的初级中枢 (Wilson and Mainen, 2006; Hansson and Stensmyr, 2011)。AL 呈椭球状, 位于中脑食道孔两侧, 由 ORNs、局部神经元 (Local neurons, LNs)、PNs 和离心神经元 (Centrifugal neurons) 构成 (Homborg *et al.*, 1989; 赵新成等, 2015)。其中 LNs 与 PNs 的细胞体位于 AL 内, 统称 AL 中间神经元 (AL interneurons), AL 内突触密集区域形成球状神经纤维球 (Glomeruli) (闫喜中等, 2017)。在信息输出方面, AL 中的 PNs 将处理后的嗅觉信息投射至高级中枢, 包括蕈形体 (Mushroom body, MB) 和侧角 (Lateral horn, LH), 以实现学习记忆和先天性行为调控 (Heisenberg, 2003; Su *et al.*, 2009; Modi *et al.*, 2020)。在蛾类雄性中, AL 内存在一类特殊结构——巨大神经纤维球复合体 (Macroglomerular complex, MGC), 主要用于处理性信息素信号 (King *et al.*, 2000; Reisenman *et al.*, 2004)。在雄性棉铃虫与烟青虫中, 分别响应 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 的神经元都投射到 MGC, 但它们在区域内的分布位置和激活范围存在显著差异, 棉铃虫中 Z11-16:Ald 激活的区域大于 Z9-16:Ald, 而在烟青虫中则相反, Z9-16:Ald 激活的面积更大 (Wu *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2016)。在东方粘

虫中, 主要性信息素组分 Z11-16:Ald 激活的神经元投射的区域也在 MGC (Jiang *et al.*, 2019)。飞蝗在群聚过程中会释放群聚信息素 4VA 和警戒信息素苯乙腈 (Phenylacetoneitrile, PNA), 当两种物质同时存在时, 4VA 会抑制飞蝗 ORNs 对 PNA 的反应强度; 在 AL 中, PNs 通过不同的传导速度对两种物质进行区分, 并最终将信号整合为飞蝗的吸引行为 (Yu *et al.*, 2025)。

昆虫味觉感受的信息由分布在口器、触角、足和翅等传感器中的味觉感受神经元 GRNs 采集后, 首先传递至位于食道下方的 SOG, 这一结构是味觉信号的主要处理中心 (Stocker, 1994; Scott, 2018)。SOG 由多个神经节融合形成, 对称分布于体轴两侧, 其主要组成包括 GRNs 的投射终端、LNs 和 PNs (Thorne *et al.*, 2004)。GRNs 在 SOG 内终止形成突触团块, 类似于 AL 的神经纤维球, LNs 通过兴奋性或抑制性突触调控信息的整合, 而 PNs 则将处理后的味觉信息投射至高级神经中枢, 包括蕈形体和侧角, 从而实现与其他感受器官通路的多模态信息整合 (Harris *et al.*, 2015)。然而, 在国内, 尚缺乏关于昆虫味觉感受中枢编码机制的系统研究。

5 昆虫化学感受的研究与应用

5.1 昆虫引诱剂和驱避剂

昆虫利用其灵敏的嗅觉系统识别配偶、食物和栖息地, 嗅觉对于昆虫的生存至关重要, 利用昆虫嗅觉感受的机制是开发防治害虫措施的有效手段。昆虫性信息素具有高效、特异、环境友好且对非靶标生物安全等优点, 自家蚕性信息素于 1959 年首次被鉴定以来, 已有超过 600 种鳞翅目昆虫的性信息素被成功鉴定 (Petkevicius *et al.*, 2020)。利用昆虫性信息素可以有效地监测和防治害虫, 目前已有多种技术包括群集诱杀技术、交配干扰技术、害虫性诱智能测报技术等多种, 在田间使用时效果显著 (刘万才等, 2022)。昆虫性信息素的利用已经比较成熟, 但是缺点是只能引诱雄性成虫。目前, 通过对昆虫嗅觉感受分子机制的研究, 已经发现多种植物挥发性化合

物对昆虫幼虫和成虫具有吸引作用, 为开发害虫引诱剂提供了潜在的目标化合物。通过对棉铃虫幼虫表达 ORs 功能解析, 发现了顺式茉莉酮 (cis-Jasmone) 和正戊醇 (1-Pentanol) 的二元混合物对棉铃虫幼虫具有强烈的吸引力 (Di *et al.*, 2017); 棉铃虫和烟青虫 OR35 的配体苜蓿酮 (Benzyl acetone) 可以强烈吸引两种昆虫的雌性和雄性成虫 (Mo *et al.*, 2023); 棉铃虫 OR42 的配体苯乙醛 (Phenylacetaldehyde) 对成虫和幼虫都具有吸引作用 (Guo *et al.*, 2021b)。随着测序技术、生物信息学、分子生物学以及电生理技术的发展, 越来越多的研究聚焦于通过解析昆虫 OR 的功能开发昆虫行为调节剂。

5.2 昆虫产卵与取食行为的刺激剂和遏制剂

植物次生代谢物在昆虫取食与产卵行为调控中发挥重要作用, 因而成为害虫防治的重要靶点。已有研究表明, 生物碱、芥子油苷、香豆素、油菜素内酯、川楝素、印楝素和萹二醛等多种次生物质均能显著抑制鳞翅目等害虫的取食或产卵行为 (Blom, 1978; 罗林儿等, 1989; 严福顺, 1990; Shields and Mitchell, 1995; Jennifer Mordue *et al.*, 1998; 李水清等, 2005; 李喜旺等, 2016; Yang *et al.*, 2020; Chen *et al.*, 2022)。例如, 黑芥子苷能显著降低蓓带夜蛾 *Mamestra configurata* 和粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫害虫的取食量 (Shields and Mitchell, 1995); 印楝素作为典型的植物源农药, 对多种鳞翅目害虫具有强烈的拒食和生长抑制作用 (Jennifer Mordue *et al.*, 1998); 鱼藤酮对松墨天牛具有驱避和取食干扰作用 (李水清等, 2005); 香豆素与油菜素内酯则对小菜蛾幼虫取食及产卵表现出抑制效应 (Yang *et al.*, 2020; Chen *et al.*, 2022)。值得注意的是, 一些寡食性的昆虫对寄主植物的特定次生代谢物产生偏好, 并将其作为取食或产卵的标志性刺激物, 如菜粉蝶和小菜蛾利用芥子油苷识别寄主 (Städler *et al.*, 1995; van Loon *et al.*, 2002; Yang *et al.*, 2021)。这种“拒食-刺激”双重效应为开发新型行为调控剂提供了可能。然而, 除个别已鉴定的受体, 大多数苦味或刺激性物质的感受机制仍待揭示。未来随着昆虫 GRs 功能的深入解

析, 将有助于阐明昆虫与寄主植物的相互作用机制, 并推动取食遏制素、产卵刺激素等行为调控剂在绿色防控技术的发展, 为害虫综合治理和农业可持续发展提供新的理论依据与实践路径。

6 昆虫化学感受的研究展望

黑腹果蝇作为模式动物具备很大的遗传分析优势, 因此其化学感受机制从外周感受到中枢神经系统的研究较为系统和深入。非模式昆虫在化学感受上有与黑腹果蝇不同的特性, 由于缺乏有效的遗传分析工具, 有关的研究进展较为缓慢。近年来, 基因编辑技术的开发为昆虫化学感受机制的研究带来机遇。在我国, 针对多种重要农业害虫的相关研究已在行为生态、神经生理和分子机制等多个层次展开。嗅觉研究方面, 不少气味受体的功能得到鉴定, 初级中枢系统对嗅觉信息的编码机制亦得到一定程度的解析, 并有多种行为活性化合物被用于害虫防治。味觉研究的进展较为有限, 目前仅有少数味觉受体的功能得到确认, 中枢编码机制仍有待深入探索。昆虫的化学感受在取食、交配和产卵等行为中发挥着关键作用, 昆虫对挥发性物质或非挥发性物质表现出的行为反应, 为害虫诱捕和驱避策略的开发提供了启示。尽管昆虫的化学感受研究已取得显著进展, 行为学研究取得了大量成果, 但仍存在诸多亟待解决的问题。自然环境中的化学信号极其复杂, 释放的挥发物通常是多种化合物的混合物且按比例协同作用, 如何在实验条件下还原自然状态下的气味组合并准确预测昆虫行为仍十分困难。

在分子水平上, 分子生物学与基因组学的进展使人们成功鉴定了大量昆虫嗅觉和味觉受体基因家族。通过异位表达结合电生理测试, 研究者建立了部分受体-配体对应关系, 并进行了行为活性化合物的筛选。尽管如此, 目前仍有大量受体功能未知, 尤其在非模式昆虫中更为突出, 味觉受体配体的鉴定进展更是缓慢, 特别是苦味受体的功能鉴定。苦味受体是昆虫感受遏制素的受体, 并且数量庞大, 目前仅有少量苦味受体的功能得到鉴定, 还需进一步加快开展苦味受体功

能机制的解析。CRISPR/Cas9 等基因编辑技术为研究基因在体功能机制提供了有力的技术支持, 应加快应用于非模式昆虫。借助结构生物学、分子模拟和人工智能算法, 预测受体-配体互作并开展高通量筛选, 将是未来设计新型绿色行为调控剂的重要方向。

昆虫中枢神经系统的研究揭示了化学信号在大脑中的编码和整合方式。在嗅觉通路中, 不同 ORNs 首先在 AL 中的特定神经纤维球中进行分类, PN 再将信号传递至高级中枢(如蘑菇体和侧角), 从而实现对气味的识别和行为决策。味觉信息通过味觉传感器传入脑内相关神经回路以指导摄食。当前, 对中枢神经编码机制的研究仍主要集中在模式生物果蝇上, 对于农业害虫如何在中枢神经系统中整合与加工嗅觉和味觉信息了解很少。未来需要借助 CRISPR/Cas9 基因编辑技术、荧光成像技术、激光扫描共聚焦显微镜等技术, 记录害虫中枢神经系统对化学信号的响应谱, 未来有望绘制出更为完整的昆虫化学感受神经网络图谱, 并揭示其与行为模式之间的精确对应关系。

在应用层面, 昆虫化学感受研究的成果正加速向农业实践转化。基于性信息素的诱捕与迷向技术已在多种农林害虫防治中取得成功, 但其在大规模推广和经济效益评估等方面仍需进一步探索。相比之下, 以味觉为基础的取食遏制素研发仍较为滞后, 其关键制约因素在于苦味受体家族基因数量庞大且受体作用方式多样化, 亟需建立高效的功能解析体系。同时, 随着对植物次生代谢物的研究深入, 未来有望开发出更多基于味觉和嗅觉机制的绿色农药和行为调控剂, 实现对害虫的精准干预。此外, 与合成生物学形成跨学科交叉研究, 有望为害虫防治开辟新的方向, 加快嗅觉和味觉系统研究成果的应用(王琛柱等, 2025)。

昆虫在自然环境中往往需要同时处理嗅觉与味觉信号, 二者在行为决策中可能表现出协同或拮抗作用。嗅觉系统主要介导昆虫对远距离化学信息的评估, 味觉系统则通过接触感觉化学刺激, 两者协同决定昆虫的行为反应。因此, 从多

模态感知整合的角度探讨嗅觉与味觉在中枢神经系统中的协同编码机制, 有助于全面揭示昆虫化学感受的行为调控网络。未来昆虫嗅觉与味觉研究必将呈现跨学科、综合化的发展趋势。神经生物学、分子遗传学、化学生态学和合成生物学等多学科的融合, 将推动研究由单一受体和行为解析, 走向多层次、多尺度的综合理解。通过这种跨界整合, 既能推动基础科学的前沿突破, 也能为农业生产、生态保护与公共卫生提供切实可行的新策略。我国的昆虫化学感受的研究正处于快速发展的关键时期, 未来的研究不仅将深化我们对化学感受机制的认知, 也将在全球粮食安全与可持续农业中发挥更加重要的作用。

参考文献 (References)

- Agnihotri AR, Roy AA, Joshi RS, 2016. Gustatory receptors in Lepidoptera: Chemosensation and beyond. *Insect Molecular Biology*, 25(5): 519–529.
- Ai MR, Blais S, Park JY, Min S, Neubert TA, Suh GSB, 2013. Ionotropic glutamate receptors IR64a and IR8a form a functional odorant receptor complex in vivo in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*, 33(26): 10741–10749.
- Arce CCM, Theepan V, Schimmel BCJ, Jaffuel G, Erb M, Machado RAR, 2021. Plant-associated CO₂ mediates long-distance host location and foraging behaviour of a root herbivore. *eLife*, 10: e65575.
- Arn H, Städler E, Rauscher S, 1975. The electroantennographic detector—a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 30(11/12): 722–725.
- Bastin-Héline L, de Fouchier A, Cao S, Koutroumpa F, Caballero-Vidal G, Robakiewicz S, Monsempe C, François MC, Ribeyre T, Maria A, Chertemps T, de Cian A, Walker WB, Wang GR, Jacquín-Joly E, Montagné N, 2019. A novel lineage of candidate pheromone receptors for sex communication in moths. *eLife*, 8: e49826.
- Benton R, Vannice KS, Gomez-Diaz C, Vossell LB, 2009. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila*. *Cell*, 136(1): 149–162.
- Blom F, 1978. Sensory activity and food intake: A study of input-output relationships in two phytophagous insects. *Netherlands Journal of Zoology*, 28(3/4): 277–340.
- Boistel J, Coraboeuf E, 1953. L'activité électrique dans l'antenne

- isolée de Lépidoptère au cours de l'étude de l'olfaction. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de ses Filiales*, 147: 1172–1175.
- Cao S, Liu Y, Guo MB, Wang GR, 2016. A conserved odorant receptor tuned to floral volatiles in three heliothinae species. *PLoS ONE*, 11(5): e0155029.
- Chang HT, Guo MB, Wang B, Liu Y, Dong SL, Wang GR, 2016. Sensillar expression and responses of olfactory receptors reveal different peripheral coding in two *Helicoverpa* species using the same pheromone components. *Scientific Reports*, 6: 18742.
- Chen QY, Chang HT, Ma BW, Guo MB, Cao S, Li B, Wang XQ, Berg B, Chu X, Zhang TT, Hansson B, Liu Y, Wang GR, 2025. Carbon dioxide drives oviposition in *Helicoverpa armigera*. *National Science Review*, Doi.org/10.1093/nsr/nwaf270.
- Chen WW, Kang K, Yang P, Zhang WQ, 2019. Identification of a sugar gustatory receptor and its effect on fecundity of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Insect Science*, 26(3): 441–452.
- Chen YD, Dahanukar A, 2020. Recent advances in the genetic basis of taste detection in *Drosophila*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 77(6): 1087–1101.
- Chen Y, Wang PC, Zhang SS, Yang J, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2022. Functional analysis of a bitter gustatory receptor highly expressed in the larval maxillary galea of *Helicoverpa armigera*. *PLoS Genetics*, 18(10): e1010455.
- Cheng TC, Wu JQ, Wu YQ, Chilukuri RV, Huang LH, Yamamoto K, Feng L, Li WS, Chen ZW, Guo HZ, Liu JQ, Li SL, Wang XX, Peng L, Liu DL, Guo YB, Fu BH, Li ZQ, Liu C, Chen YH, 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 QL, Xia QY, Mita K, 2017. Genomic adaptation to polyphagy and insecticides in a major East Asian noctuid pest. *Nature Ecology & Evolution*, 1(11): 1747–1756.
- Clyne PJ, Warr CG, Carlson JR, 2000. Candidate taste receptors in *Drosophila*. *Science*, 287(5459): 1830–1834.
- Clyne PJ, Warr CG, Freeman MR, Lessing D, Kim J, Carlson JR, 1999. A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: Candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron*, 22(2): 327–338.
- Cui WC, Wang B, Guo MB, Liu Y, Jacquin-Joly E, Yan SC, Wang GR, 2018. A receptor-neuron correlate for the detection of attractive plant volatiles in *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 97: 31–39.
- Cui WZ, Mou ZM, Wang YW, Xu JL, 2002. Individual differences in gustatory electrophysiological responses of the silkworm, *Bombyx mori*. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 41–46. [崔为正, 牟志美, 王彦文, 徐俊良, 2002. 家蚕味觉电生理反应的个体差异. 昆虫学报, 45(1): 41–46.]
- Dahanukar A, Foster K, van der Goes van Naters WM, Carlson JR, 2001. A Gr receptor is required for response to the sugar trehalose in taste neurons of *Drosophila*. *Nature Neuroscience*, 4(12): 1182–1186.
- Dahanukar A, Lei YT, Kwon JY, Carlson JR, 2007. Two Gr genes underlie sugar reception in *Drosophila*. *Neuron*, 56(3): 503–516.
- Dai LM, Wu DS, Guo YS, 1990. Ultrastructure of the plate sensillum on the antenna of *Trichogramma dendrolimi*. *Acta Entomologica Sinica*, 33(3): 319–322, 389. [戴玲美, 吴敦肃, 郭一松, 1990. 松毛虫赤眼蜂触角板状感器的超微结构研究. 昆虫学报, 33(3): 319–322, 389.]
- Di C, Ning C, Huang LQ, Wang CZ, 2017. Design of larval chemical attractants based on odorant response spectra of odorant receptors in the cotton bollworm. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 84: 48–62.
- Dobritsa AA, van der Goes van Naters W, Warr CG, Steinbrecht RA, Carlson JR, 2003. Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Neuron*, 37(5): 827–841.
- Dong XT, Liao H, Zhu GH, Khuhro SA, Ye ZF, Yan Q, Dong SL, 2019. 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.
- Du YJ, Yan FS, Tang J, 1995. Structure and function of olfactory sensilla on the antennae of soybean aphids, *Aphis glycines*. *Acta Entomologica Sinica*, 38(1): 1–7. [杜永均, 严福顺, 唐觉, 1995. 大豆蚜触角嗅觉感器结构及其功能. 昆虫学报, 38(1): 1–7.]
- Duan SG, Mao L, Sun SF, Chen RD, Taha Abdelkhalek S, Wang MQ, 2025. Key site residues of *Cnaphalocrocis medinalis* odorant-binding protein 13 CmedOBP13 involved in interacting with rice plant volatiles. *International Journal of Biological Macromolecules*, 290: 139007.
- 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.
- Fan XB, Cao LL, Xu X, Yang J, Huang LQ, Wang CZ, 2025. A token stimulus receptor tuned to gluconapin in the cabbage white butterfly. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 73(33): 21022–21034.
- 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.
- Forel A, 1907. The Senses of Insects. Translated by MacLeod Yearsley. London: Methuen Publishing: 100–106.
- Frank HM, Walujkar S, Walsh RM, Laursen WJ, Theobald DL, Garrity PA, Gaudet R, 2024. Structural basis of ligand specificity and channel activation in an insect gustatory receptor. *Cell Reports*, 43(4): 114035.
- Fu XY, Meng XZ, 1997. Sex pheromone of the female moths *Cydia trasi* Meyrick: Identification of an active component and field trials. *Insect Science*, 4(3): 259–264.
- Gao Q, Chess A, 1999. Identification of candidate *Drosophila* olfactory receptors from genomic DNA sequence. *Genomics*, 60(1): 31–39.
- Gomes JV, Singh-Bhagania S, Cenci M, Chacon Cordon C, Singh M, Butterwick JA, 2024. The molecular basis of sugar detection by an insect taste receptor. *Nature*, 629(8010): 228–234.
- Grosse-Wilde E, Svatoš A, Krieger J, 2006. A pheromone-binding protein mediates the bombykol-induced activation of a pheromone receptor in vitro. *Chemical Senses*, 31(6): 547–555.
- Gu N, Sun XY, Li ZQ, Zhu WW, Yang SH, Yin MZ, Li JB, Gan JW, Fei YN, Guedes RNC, Dewar Y, Zhu XY, Li XM, Zhang YN, 2025. Identification of adult attractants through functional analyses of chemosensory protein 21 from the bean bug *Riptortus pedestris*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 73(16): 9570–9581.
- Gu SH, Wang SY, Zhang XY, Ji P, Liu JT, Wang GR, Wu KM, Guo YY, Zhou JJ, Zhang YJ, 2012. Functional characterizations of chemosensory proteins of the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* indicate their involvement in host recognition. *PLoS ONE*, 7(8): e42871.
- Guo H, Gong XL, Li GC, Mo BT, Jiang NJ, Huang LQ, Wang CZ, 2022a. Functional analysis of pheromone receptor repertoire in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Pest Management Science*, 78(5): 2052–2064.
- Guo H, Guo PP, Sun YL, Huang LQ, Wang CZ, 2021a. Contribution of odorant binding proteins to olfactory detection of (Z)-11-hexadecenal in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 131: 103554.
- Guo H, Huang LQ, Gong XL, Wang CZ, 2022b. Comparison of functions of pheromone receptor repertoires in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* using a *Drosophila* expression system. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 141: 103702.
- Guo H, Huang LQ, Pelosi P, Wang CZ, 2012. Three pheromone-binding proteins help segregation between two *Helicoverpa* species utilizing the same pheromone components. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42(9): 708–716.
- Guo H, Mo BT, Li GC, Li ZL, Huang LQ, Sun YL, Dong JF, Smith DP, Wang CZ, 2022c. Sex pheromone communication in an insect parasitoid, *Campoletis chloridae* Uchida. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(49): e2215442119.
- 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.]
- Guo MB, Du LX, Chen QY, Feng YL, Zhang J, Zhang XX, Tian K, Cao S, Huang TY, Jacquin-Joly E, Wang GR, Liu Y, 2021b. Odorant receptors for detecting flowering plant cues are functionally conserved across moths and butterflies. *Molecular Biology and Evolution*, 38(4): 1413–1427.
- Guo MB, Ren XT, Liu Y, Wang GR, 2022d. An odorant receptor from the proboscis of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) narrowly tuned to indole. *Insects*, 13(4): 385.
- Guo W, Wang XH, Ma ZY, Xue L, Han JY, Yu D, Kang L, 2011. CSP and takeout genes modulate the switch between attraction and repulsion during behavioral phase change in the migratory locust. *PLoS Genetics*, 7(2): e1001291.
- Guo XJ, Yu QQ, Chen DF, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L, 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822): 584–588.
- Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5): 698–711.
- Harris DT, Kallman BR, Mullaney BC, Scott K, 2015. Representations of taste modality in the *Drosophila* brain. *Neuron*, 86(6): 1449–1460.
- Haverkamp A, Hansson BS, Knaden M, 2018. Combinatorial codes and labeled lines: How insects use olfactory cues to find and judge food, mates, and oviposition sites in complex environments. *Frontiers in Physiology*, 9: 49.
- 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.
- Heisenberg M, 2003. Mushroom body memoir: From maps to models. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(4): 266–275.
- Hodgson ES, Lettvin JY, Roeder KD, 1955. Physiology of a primary chemoreceptor unit. *Science*, 122(3166): 417–418.
- Homborg U, Christensen TA, Hildebrand JG, 1989. Structure and

- function of the deutocerebrum in insects. *Annual Review of Entomology*, 34: 477–501.
- Hou XQ, Zhang DD, Powell D, Wang HL, 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.
- Hou XQ, Zhang DD, Zhao HB, Liu Y, Löfstedt C, Wang GR, 2025. Attraction and aversion of noctuid moths to fermented food sources coordinated by olfactory receptors from distinct gene families. *BMC Biology*, 23(1): 1–17.
- Ishikawa S, 1966. Electrical response and function of a bitter substance receptor associated with the maxillary sensilla of the larva of the silkworm, *Bombyx mori* L.. *Journal of Cellular Physiology*, 67(1): 1–11.
- Jefferson RN, Rubin RE, McFarland SU, Shorey HH, 1970. Sex pheromones of noctuid moths. XXII. The external morphology of the antennae of *Trichoplusia ni*, *Heliothis zea*, *Prodenia ornithogalli*, and *Spodoptera exigua*. *Annals of the Entomological Society of America*, 63(5): 1227–1238.
- Jennifer Mordue A, Simmonds MSJ, Ley SV, Blaney WM, Mordue W, Nasiruddin M, Nisbet AJ, 1998. Actions of azadirachtin, a plant allelochemical, against insects. *Pesticide Science*, 54(3): 277–284.
- Jiang NJ, Tang R, Wu H, Xu M, Ning C, Huang LQ, Wang CZ, 2019. Dissecting sex pheromone communication of *Mythimna separata* (Walker) in North China from receptor molecules and antennal lobes to behavior. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 111: 103176.
- Jiang WY, Bikard D, Cox D, Zhang F, Marraffini LA, 2013. RNA-guided editing of bacterial genomes using CRISPR-Cas systems. *Nature Biotechnology*, 31(3): 233–239.
- Jiang XJ, Guo H, Di C, Yu SL, Zhu LG, Huang LQ, Wang CZ, 2014. Sequence similarity and functional comparisons of pheromone receptor orthologs in two closely related *Helicoverpa* species. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 48: 63–74.
- Jiang XJ, Ning C, Guo H, Jia YY, Huang LQ, Qu MJ, Wang CZ, 2015. A gustatory receptor tuned to D-fructose in antennal sensilla chaetica of *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 60: 39–46.
- Jiao YC, Moon SJ, Montell C, 2007. A *Drosophila* gustatory receptor required for the responses to sucrose, glucose, and maltose identified by mRNA tagging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(35): 14110–14115.
- Jiao YC, Moon SJ, Wang XY, Ren QT, Montell C, 2008. Gr64f is required in combination with other gustatory receptors for sugar detection in *Drosophila*. *Current Biology*, 18(22): 1797–1801.
- Jones WD, Cayirlioglu P, Kadow IG, Vossell LB, 2007. Two chemosensory receptors together mediate carbon dioxide detection in *Drosophila*. *Nature*, 445(7123): 86–90.
- Kaissling KE, 1974. Sensory transduction in insect olfactory receptors// Jaenicke L (eds.). *Biochemistry of Sensory Functions*. Berlin: Springer. Heidelberg. 243–273.
- Kasubuchi M, Shii F, Tsuneto K, Yamagishi T, Adegawa S, Endo H, Sato R, 2018. Insect taste receptors relevant to host identification by recognition of secondary metabolite patterns of non-host plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 499(4): 901–906.
- Kiely A, Authier A, Kralicek AV, Warr CG, Newcomb RD, 2007. Functional analysis of a *Drosophila melanogaster* olfactory receptor expressed in Sf9 cells. *Journal of Neuroscience Methods*, 159(2): 189–194.
- King JR, Christensen TA, Hildebrand JG, 2000. Response characteristics of an identified, sexually dimorphic olfactory glomerulus. *Journal of Neuroscience*, 20(6): 2391–2399.
- Kong DL, Wang ZT, Guo H, Lin T, Jiang DX, Qiu HL, Ma T, Jia CS, Xie LF, Lu YY, Liu F, Wang CL, Wang DS, 2025. Identification of carbon dioxide receptors in the tropical bed bug, *Cimex hemipterus* (Hemiptera: Cimicidae). *Insect Science*, Doi: org/10.1111/1744-7917.70120.
- Krieger J, Grosse-Wilde E, Gohl T, Dewar YE, Raming K, Breer H, 2004. Genes encoding candidate pheromone receptors in a moth (*Heliothis virescens*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(32): 11845–11850.
- Kwon JY, Dahanukar A, Weiss LA, Carlson JR, 2007. The molecular basis of CO₂ reception in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(9): 3574–3578.
- Larter NK, Sun JS, Carlson JR, 2016. Organization and function of *Drosophila* odorant binding proteins. *eLife*, 5: e20242.
- Laboratory of Insect Pheromone, Institute of Zoology, Academia Sinica, Pine Caterpillar Moth Pheromone Section, Jilin Institute of Applied Chemistry, Academia Sinica, Entomology Section, Forest Pest Control Experimental Station, Jiangxi, 1979. Isolation, identification and synthesis of EAG-active components of the pine-caterpillar moth sex pheromone. *Chinese Science Bulletin*, 24(21): 1004–1008. [中国科学院动物研究所昆虫激素研究室, 中国科学院吉林应用化学研究所松毛虫外激素组, 江西省森林病虫害防治试验站昆虫组, 1979. 马尾松毛虫性外激素的触角电位(EAG)活性组分的分离、鉴定与合成. 科学

- 通报, 24(21): 1004–1008.]
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annual Review of Entomology*, 58: 373–391.
- Li F, Venthur H, Lin K, Zhang CC, Chen Z, Zhou JJ, 2025. Insect chemosensory proteins as targets in insecticide resistance and development. *New Plant Protection*, 2(2): e70008.
- Li H, Pan XY, Chen LZ, Zhang A, Wang DX, Wang MQ, 2015. Expression profile and ligand-binding characterization of odorant-binding protein 2 from *Batocera horsfieldi* (Hope). *Journal of Applied Entomology*, 139(5): 361–369.
- Li RT, Huang LQ, Dong JF, Wang CZ, 2020. A moth odorant receptor highly expressed in the ovipositor is involved in detecting host-plant volatiles. *eLife*, 9: e53706.
- Li SQ, Sun JH, Zhang ZN, 2005. Effects of rotenone on oviposition and feeding of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Acta Entomologica Sinica*, 48(5): 687–691. [李水清, 孙江华, 张钟宁, 2005. 鱼藤酮对松墨天牛产卵和取食行为的影响. 昆虫学报, 48(5): 687–691.]
- Li Y, Zhang J, Chen DF, Yang PC, Jiang F, Wang XH, Kang L, 2016. CRISPR/Cas9 in locusts: Successful establishment of an olfactory deficiency line by targeting the mutagenesis of an odorant receptor co-receptor (Orco). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 79: 27–35.
- Li XW, Zhang J, Xin ZJ, Lü RQ, Jin LM, Ye XJ, Sun XL, 2016. Repellent and appetite-suppressive effect of nicotine on *Empoasca vitis* and *Ectropis obliqua*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(3): 528–535. [李喜旺, 张瑾, 辛肇军, 吕闰强, 金李孟, 叶小江, 孙晓玲, 2016. 烟碱对假眼小绿叶蝉和茶尺蠖的忌避(拒食)活性. 应用昆虫学报, 53(3): 528–535.]
- Liu CC, Liu Y, Walker WB, Dong SL, Wang GR, 2013a. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(8): 747–754.
- Liu F, Ye Z, Baker A, Sun HH, Zwiebel LJ, 2020a. Gene editing reveals obligate and modulatory components of the CO₂ receptor complex in the malaria vector mosquito, *Anopheles coluzzii*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 127: 103470.
- Liu JB, Wu H, Yi JQ, Zhang GR, 2020b. Two gustatory receptors are necessary for sensing sucrose in an egg parasitoid, *Trichogramma chilonis*. *Chemoecology*, 30(3): 103–115.
- Liu NY, He P, Dong SL, 2012. Binding properties of pheromone-binding protein 1 from the common cutworm *Spodoptera litura*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 161(4): 295–302.
- Liu NY, Liu CC, Dong SL, 2013b. Functional differentiation of pheromone-binding proteins in the common cutworm *Spodoptera litura*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 165(2): 254–262.
- 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, Sun SJ, Hou W, Zhang J, Yan Q, Dong SL, 2020c. Functional characterization of two spliced variants of fructose gustatory receptor in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 164: 7–13.
- Liu XL, Yan Q, Yang YL, Hou W, Miao CL, Peng YC, Dong SL, 2019. A gustatory receptor GR8 tunes specifically to D-fructose in the common cutworm *Spodoptera litura*. *Insects*, 10(9): 272.
- 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, 2020d. The molecular basis of host selection in a crucifer-specialized moth. *Current Biology*, 30(22): 4476–4482.
- Liu Y, Liu CC, Lin KJ, Wang GR, 2013c. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *PLoS ONE*, 8(4): e62094.
- Lu T, Qiu YT, Wang GR, Kwon JY, Rutzler M, Kwon HW, Pitts RJ, van Loon JJA, Takken W, Carlson JR, Zwiebel LJ, 2007. Odor coding in the maxillary palp of the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology*, 17(18): 1533–1544.
- Luo LE, Liao CY, Zhou PA, 1989. Electrophysiological study of the antifeedant action of toosendanin to the armyworm larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 32(3): 257–262. [罗林儿, 廖春燕, 周培爱, 1989. 川楝素对粘虫幼虫拒食作用的电生理学研究. 昆虫学报, 32(3): 257–262.]
- Ma DM, Hu MQ, Yang XT, Liu Q, Ye F, Cai WJ, Wang Y, Xu XM, Chang SH, Wang RY, Yang W, Ye S, Su NN, Fan MR, Xu HX, Guo JT, 2024. Structural basis for sugar perception by *Drosophila* gustatory receptors. *Science*, 383(6685): eadj2609.
- Maleszka J, Forêt S, Saint R, Maleszka R, 2007. RNAi-induced phenotypes suggest a novel role for a chemosensory protein CSP5 in the development of embryonic integument in the honeybee (*Apis mellifera*). *Development Genes and Evolution*, 217(3): 189–196.
- Mang DZ, Mayu K, Toyama T, Yamagishi T, Sato R, 2022. BmGr4 responds to sucrose and glucose and expresses in tachykinin-related peptide-secreting enteroendocrine cells. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 150: 103858.

- Meng LZ, Kaissling KE, 1994. Specificities of response to sex pheromone components of olfactory receptor cells in *Antheraea Polyphemus* and *Antheraea pernyi*. *Acta Entomologica Sinica*, 37(3): 257–265. [孟联忠, Kaissling Karl-Ernst, 1994. 多音天蚕和柞蚕的嗅觉感受细胞对性外激素组分的反应特性. 昆虫学报, 37(3): 257–265.]
- Min S, Ai MR, Shin SA, Suh GSB, 2013. Dedicated olfactory neurons mediating attraction behavior to ammonia and amines in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(14): 1321–1329.
- Minnich DE, 1921. An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. *Journal of Experimental Zoology*, 33(1): 172–203.
- Mo BT, Guo H, Li GC, Cao LL, Gong XL, Huang LQ, Wang CZ, 2023. Discovery of insect attractants based on the functional analyses of female-biased odorant receptors and their orthologs in two closely related species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(49): 19408–19421.
- Modi MN, Shuai YC, Turner GC, 2020. The *Drosophila* mushroom body: From architecture to algorithm in a learning circuit. *Annual Review of Neuroscience*, 43: 465–484.
- Ning C, Yang K, Xu M, Huang LQ, Wang CZ, 2016. Functional validation of the carbon dioxide receptor in labial palps of *Helicoverpa armigera* moths. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 73: 12–19.
- Pelosi P, Calvello M, Ban LP, 2005. Diversity of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in insects. *Chemical Senses*, 30(Suppl. 1): 291–292.
- Peng YY, Wu SX, Hu SQ, Wang PL, Liu TA, Fan YP, Wang JJ, Jiang HB, 2024. Ionotropic receptor 8a (Ir8a) plays an important role in acetic acid perception in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(44): 24207–24218.
- Petkevicius K, Löfstedt C, Borodina I, 2020. Insect sex pheromone production in yeasts and plants. *Current Opinion in Biotechnology*, 65: 259–267.
- Pringle JWS, 1938. Proprioception in insects: I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. *Journal of Experimental Biology*, 15(1): 101–113.
- Qin JD, 1979. Insect physiology in the people's republic of China. *Acta Entomologica Sinica*, 22(3): 241–248. [钦俊德, 1979. 中国昆虫生理学三十年. 昆虫学报, 22(3): 241–248.]
- Reisenman CE, Christensen TA, Francke W, Hildebrand JG, 2004. Enantioselectivity of projection neurons innervating identified olfactory glomeruli. *Journal of Neuroscience*, 24(11): 2602–2611.
- Robertson HM, Kent LB, 2009. Evolution of the gene lineage encoding the carbon dioxide receptor in insects. *Journal of Insect Science*, 9(19): 1–14.
- Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasukochi Y, Touhara K, Nishioka T, 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkworm *Bombyx mori*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(47): 16653–16658.
- Sato K, Tanaka K, Touhara K, 2011. Sugar-regulated cation channel formed by an insect gustatory receptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(28): 11680–11685.
- Schneider D, 1957. Elektrophysiologische untersuchungen von chemo-und mechanorezeptoren der antenne des seidenspinners *Bombyx mori* L. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 40(1): 8–41.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annual Review of Entomology*, 9: 103–122.
- Schneider D, Kaissling KE, 1956. Der bau der antenne des seidenspinners *Bombyx mori* LI architektur und bewegungsapparat der antenne sowie struktur der cuticula. *Zoologische Jahrbücher/Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 75: 287–310.
- Schneider D, Lacher V, Kaissling KE, 1964. Die reaktionsweise und das reaktionsspektrum von riechzellen Bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 48(6): 632–662.
- Schoonhoven L, 1967. Chemoreception of mustard oil glucosides in larvae of *Pieris brassicae*. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences*, 70(5): 556–558.
- Schoonhoven L, Van Loon J, 2002. An inventory of taste in caterpillars: Each species its own key. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48(1): 215–263.
- Scott K, 2018. Gustatory processing in *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Entomology*, 63: 15–30.
- Section of Insect Pheromone, Institute of Zoology, Academia Sinica, Section of Entomology, Forest Pest Control Experimental Station of Kiangsi, Section of Pine Caterpillar Moth Pheromone, Kirin Institute of Applied Chemistry, Academia Sinica, 1976. Preliminary isolation of sex pheromone of the pine caterpillar moth by column chromatography. *Acta Entomologica Sinica*, 19(4): 377–382. [中国科学院北京动物研究所昆虫外激素组, 江西省森林病虫害防治试验站昆虫组, 中国科学院吉林应用化学研究所松毛虫外激素组, 1976. 马尾松毛虫性引诱外激

- 素活性组分的柱层析分离. 昆虫学报, 19(4): 377–382.]
- Section of Insect Pheromone, Institute of Zoology, Academia Sinica, 1973. Preliminary studies on the sex attractant of the pine caterpillar moth, *Dedrolimus punctatus* Walker. *Acta Entomologica Sinica*, 16(1): 94–96. [中国科学院动物研究所昆虫外激素组, 1973. 马尾松毛虫成虫性引诱的初步观察. 昆虫学报, 16(1): 94–96.]
- Shan S, Wang SN, Song X, Khashaveh A, Lu ZY, Dhilloo KH, Li RJ, Gao XW, Zhang YJ, 2019. Antennal ionotropic receptors IR64a1 and IR64a2 of the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) collaboratively perceive habitat and host cues. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 114: 103204.
- Shang JM, Tang GR, Yang J, Lu MT, Wang CZ, Wang CS, 2023. Sensing of a spore surface protein by a *Drosophila* chemosensory protein induces behavioral defense against fungal parasitic infections. *Current Biology*, 33(2): 276–286.
- Shields V, Mitchell B, 1995. Sinigrin as a feeding deterrent in two crucifer-feeding, polyphagous lepidopterous species and the effects of feeding stimulant mixtures on deterrence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347(1322): 439–446.
- Slifer EH, Prestage JJ, Beams HW, 1957. The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special reference to those on the antenna. *Journal of Morphology*, 101(2): 359–397.
- Städler E, Renwick JAA, Radke CD, Sachdev Gupta K, 1995. Tarsal contact chemoreceptor response to glucosinolates and cardenolides mediating oviposition in *Pieris rape*. *Physiological Entomology*, 20(2): 175–187.
- Stocker RF, 1994. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: A review. *Cell and Tissue Research*, 275(1): 3–26.
- Stürckow B, 1959. Über den geschmackssinn und den tastsinn von *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae). *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 42(3): 255–302.
- Su CY, Menuz K, Carlson JR, 2009. Olfactory perception: Receptors, cells, and circuits. *Cell*, 139(1): 45–59.
- Sun JS, Xiao SK, Carlson JR, 2018. The diverse small proteins called odorant-binding proteins. *Open Biology*, 8(12): 180208.
- Sun X, Zhao ZF, Zeng FF, Zhang A, Lu ZX, Wang MQ, 2016. Functional characterization of a pheromone-binding protein from rice leafhopper *Cnaphalocrocis medinalis* in detecting pheromones and host plant volatiles. *Bulletin of Entomological Research*, 106(6): 781–789.
- Sun YL, Huang LQ, Pelosi P, Wang CZ, 2012. Expression in antennae and reproductive organs suggests a dual role of an odorant-binding protein in two sibling *Helicoverpa* species. *PLoS ONE*, 7(1): e30040.
- Sun YL, Huang LQ, Pelosi P, Wang CZ, 2013. A lysine at the C-terminus of an odorant-binding protein is involved in binding aldehyde pheromone components in two *Helicoverpa* species. *PLoS ONE*, 8(1): e55132.
- Tang D, Wang C, Luo L, Qin J, 2000. Comparative study on the responses of maxillary sensilla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals. *Science in China Series C: Life Sciences*, 43(6): 606–612.
- Tang HY, Xie JX, Liu JT, Khashaveh A, Liu XX, Yi CQ, Zhao DY, He L, Sun Y, Zhang YJ, 2023. Odorant-binding protein HvarOBP5 in ladybird *Hippodamia variegata* regulates the perception of semiochemicals from preys and habitat plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(2): 1067–1076.
- Tang QB, Hong ZZ, Cao H, Yan FM, Zhao XC, 2015. Characteristics of morphology, electrophysiology, and central projections of two sensilla styloconica in *Helicoverpa assulta* larvae. *Neuroreport*, 26(12): 703–711.
- Tang R, Jiang NJ, Ning C, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2020. The olfactory reception of acetic acid and ionotropic receptors in the Oriental armyworm, *Mythimna separata* Walker. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 118: 103312.
- Thorne N, Chromey C, Bray S, Amrein H, 2004. Taste perception and coding in *Drosophila*. *Current Biology*, 14(12): 1065–1079.
- Touhara K, Vosshall LB, 2009. Sensing odorants and pheromones with chemosensory receptors. *Annual Review of Physiology*, 71: 307–332.
- van Loon JJA, Wang CZ, Nielsen JK, Gols R, Qiu YT, 2002. Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: Chemoreception and behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 104(1): 27–34.
- Verschaffelt E, 1910. The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. *Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen Proceedings*, 13: 536–542.
- 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.
- von Frisch K, 1922. Über den sitz des geruchsinnes bei insekten. *Naturwissenschaften*, 10(18): 454–455.
- Vosshall LB, Amrein H, Morozov PS, Rzhetsky A, Axel R, 1999. A

- spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96(5): 725–736.
- Vosshall LB, Stocker RF, 2007. Molecular architecture of smell and taste in *Drosophila*. *Annual Review of Neuroscience*, 30: 505–533.
- Wang CZ, 2007. Interpretation of the biological species concept from interspecific hybridization of two *Helicoverpa* species. *Chinese Science Bulletin*, 52(2): 284–286.
- Wang C, Li GN, Miao CJ, Zhao M, Wang B, Guo XR, 2020. Nonanal modulates oviposition preference in female *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) via the activation of peripheral neurons. *Pest Management Science*, 76(9): 3159–3167.
- Wang CZ, Mo BT, Zhang JZ, 2025. Semiochemicals for pest control in the age of synthetic biology. *Emerging Science and Technology*, 4(1): 1–12. [王琛柱, 莫宝童, 张建珍, 2025. 在合成生物学时代利用信息化学物质改进害虫防治. 新兴科学和技术趋势, 4(1): 1–12.]
- Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(6): 575–583.
- Wang YD, Qiu L, Wang B, Guan ZY, Dong Z, Zhang J, Cao S, Yang LL, Wang B, Gong Z, Zhang LW, Ma WH, Liu Z, Zhang DL, Wang GR, Yin P, 2024. Structural basis for odorant recognition of the insect odorant receptor OR-Orco heterocomplex. *Science*, 384(6703): 1453–1460.
- Wetzel CH, Behrendt HJ, Gisselmann G, Störtkuhl KF, Hovemann B, Hatt H, 2001. Functional expression and characterization of a *Drosophila* odorant receptor in a heterologous cell system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16): 9377–9380.
- Wicher D, Miazzi F, 2021. Functional properties of insect olfactory receptors: Ionotropic receptors and odorant receptors. *Cell and Tissue Research*, 383(1): 7–19.
- Wilson RI, Mainen ZF, 2006. Early events in olfactory processing. *Annual Review of Neuroscience*, 29: 163–201.
- Wu CH, 1991. An electrophysiological study on the structure-activity relationship of sex pheromone and analogs of *Antheraea pernyi* female. *Acta Entomologica Sinica*, 34(3): 266–270. [吴才宏, 1991. 柞蚕雌性信息素及其类似物的结构和活性关系的电生理学研究. 昆虫学报, 34(3): 266–270.]
- Wu CH, 1993. Responses from sensilla on the antennae of male *Heliothis armigera* to its sex pheromone components and analogs. *Acta Entomologica Sinica*, 36(4): 385–389. [吴才宏, 1993. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应. 昆虫学报, 36(4): 385–389.]
- Wu CH, Liu QY, 1996. Pheromone receptor cells in the antenna of the male moth *Philosamia cynthia* Ricini in response to sex pheromone components. *Acta Entomologica Sinica*, 39(2): 121–125. [吴才宏, 刘启渊, 1996. 蓖麻蚕雄蛾触角的嗅觉感受细胞对性信息素各组分的反应. 昆虫学报, 39(2): 121–125.]
- Wu DM, Yan YH, Cui JR, 1997. Sex pheromone components of *Helicoverpa armigera*: Chemical analysis and field tests. *Insect Science*, 4(4): 350–356.
- Wu H, Hou C, Huang LQ, Yan FS, Wang CZ, 2013. Peripheral coding of sex pheromone blends with reverse ratios in two *Helicoverpa* species. *PLoS ONE*, 8(7): e70078.
- Wu H, Li RT, Dong JF, Jiang NJ, Huang LQ, Wang CZ, 2019. An odorant receptor and glomerulus responding to farnesene in *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 115: 103106.
- Wu H, Xu M, Hou C, Huang LQ, Dong JF, Wang CZ, 2015. Specific olfactory neurons and glomeruli are associated to differences in behavioral responses to pheromone components between two *Helicoverpa* species. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9: 206.
- Xu M, Guo H, Hou C, Wu H, Huang LQ, Wang CZ, 2016. Olfactory perception and behavioral effects of sex pheromone gland components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*. *Scientific Reports*, 6: 22998.
- Xu W, Zhang HJ, Anderson A, 2012. A sugar gustatory receptor identified from the foregut of cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12): 1513–1520.
- 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.
- Yan FS, Qin JD, Xiang XF, 1982. The fine structure of the chemoreceptors on the labial palps of *Coccjnella septempunctata*. *Acta Entomologica Sinica*, 25(2): 146–151, 237–239. [严福顺, 钦俊德, 项秀芬, 1982. 七星瓢虫成虫下唇须化学感受器的细微结构. 昆虫学报, 25(2): 146–151, 237–239.]
- Yan FS, Qin JD, Xiang XF, 1987. The chemoreceptors on the maxillary palps of the adult lady bird beetle *Coccinella septempunctata*. *Acta Entomologica Sinica*, 30(2): 146–151. [严福顺, 钦俊德, 项秀芬, 1987. 七星瓢虫成虫上唇须上的化学感受器. 昆虫学报, 30(2): 146–151.]
- Yan FS, Schoonhoven LM, 1993. Electrophysiological responses of the maxillary sensilla styloconica of large white butterfly larvae to polygodial. *Acta Entomologica Sinica*, 36(1): 1–7. [严福顺,

- Schoonhoven Louis Mensse, 1993. 大菜粉蝶幼虫外颚叶味觉感器对萹二醛的电生理反应. 昆虫学报, 36(1): 1–7.]
- Yan XZ, Xie JX, Deng CP, Wu LJ, Sun XJ, Hao C, 2017. Number, distribution and morphology of cell bodies in the antennal lobe of *Plutella xylostella* (Lepidoptera:Plutellidae) adults. *Acta Entomologica Sinica*, 60(7): 735–741. [闫喜中, 谢俊昕, 邓彩萍, 吴兰军, 孙学俊, 郝赤, 2017. 小菜蛾成虫触角叶细胞体的数量、分布和形态. 昆虫学报, 60(7): 735–741.]
- Yang C, Cheng J, Lin JY, Zheng Y, Yu X, Sun JP, 2022. Sex pheromone receptors of lepidopteran insects. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 797287.
- Yang J, Guo H, Jiang NJ, Tang R, Li GC, Huang LQ, van Loon JJA, Wang CZ, 2021. Identification of a gustatory receptor tuned to sinigrin in the cabbage butterfly *Pieris rapae*. *PLoS Genetics*, 17(7): e1009527.
- Yang K, Gong XL, Li GC, Huang LQ, Ning C, Wang CZ, 2020. A gustatory receptor tuned to the steroid plant hormone brassinolide in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *eLife*, 9: e64114.
- Yang K, Huang LQ, Ning C, Wang CZ, 2017a. Two single-point mutations shift the ligand selectivity of a pheromone receptor between two closely related moth species. *eLife*, 6: e29100.
- Yang K, Liu Y, Niu DJ, Wei D, Li F, Wang GR, Dong SL, 2016. Identification of novel odorant binding protein genes and functional characterization of OBP8 in *Chilo suppressalis* (Walker). *Gene*, 591(2): 425–432.
- Yang K, Wang CZ, 2023. Progress in insect gustatory research and the application of related principles to pest control. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(2): 486–498. [杨科, 王琛柱, 2023. 昆虫味觉研究进展及相关原理在害虫防治中的应用. 应用昆虫学报, 60(2): 486–498.]
- Yang RN, Li DZ, Yu GQ, Yi SC, Zhang YN, Kong DX, Wang MQ, 2017b. Structural transformation detection contributes to screening of behaviorally active compounds: Dynamic binding process analysis of DhelOBP21 from *Dastarcus helophoroides*. *Journal of Chemical Ecology*, 43(11/12): 1033–1045.
- Yang RN, Li DZ, Yi SC, Wei Y, Wang MQ, 2024. Odorant-binding protein 19 in *Monochamus alternatus* involved in the recognition of a volatile strongly emitted from ovipositing host pines. *Insect Science*, 31(1): 134–146.
- Yao YJ, Yin NN, Pu LM, Yang AJ, Liu NY, 2024. Three chemosensory proteins enriched in antennae and tarsi of *Rhaphuma horsfieldi* differentially contribute to the binding of insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 199: 105797.
- Ye ZF, Liu XL, Han Q, Liao H, Dong XT, Zhu GH, Dong SL, 2017. Functional characterization of PBP1 gene in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) by using the CRISPR/Cas9 system. *Scientific Reports*, 7(1): 8470.
- Yi SC, Chen XH, Wu YH, Wu J, Wang JQ, Wang MQ, 2024a. Identification of odorant-binding proteins and functional analysis of antenna-specific BhorOBP28 in *Batocera horsfieldi* (Hope). *Pest Management Science*, 80(8): 4055–4068.
- Yi SC, Wu J, Wang JQ, Chen XH, Wang MQ, 2024b. Binding characterization of odorant-binding protein BhorOBP29 in *Batocera horsfieldi* (Hope) with host-plant volatiles. *International Journal of Biological Macromolecules*, 278(Pt 2): 134811.
- Yu QQ, Yang J, Yu J, Lei H, Kang L, Guo XJ, 2025. Locusts employ neuronal sensory prioritization to reconcile two conflicting olfactory signals while aggregating. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 122(33): e2501490122.
- Zeng XC, Pan YO, Tian FY, Li JY, Xu HF, Liu XM, Chen XW, Gao XW, Peng TF, Bi R, Shang QL, 2021. Functional validation of key cytochrome P450 monooxygenase and UDP-glycosyltransferase genes conferring cyantraniliprole resistance in *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 176: 104879.
- Zhang J, Bisch-Knaden S, Fandino RA, Yan SW, Obiero GF, Grosse-Wilde E, Hansson BS, Knaden M, 2019a. 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 J, Duan SW, Wang WL, Liu D, Wang YL, 2024a. Molecular basis of CO₂ sensing in *Hyphantria cunea*. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(11): 5987.
- Zhang RR, Lun XY, Zhang Y, Zhao YH, Xu XX, Zhang ZQ, 2023a. Characterization of ionotropic receptor gene EonulR25a in the tea green leafhopper, *Empoasca onukii* Matsuda. *Plants*, 12(10): 2034.
- Zhang SG, Ma SF, Fu HL, Chen DM, 1995. Ultrastructure of the trichoid sensillum on the antenna of the male pine caterpillar moth, *Dendrolimus punctatus* (Walker) (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Acta Entomologica Sinica*, 38(1): 8–12. [张善干, 马淑芳, 付宏兰, 陈德明, 1995. 马尾松毛虫雄蛾触角毛状感受器的细微结构. 昆虫学报, 38(1): 8–12.]
- Zhang SS, Wang PC, Ning C, Yang K, Li GC, Cao LL, Huang LQ, Wang CZ, 2024b. The larva and adult of *Helicoverpa armigera* use differential gustatory receptors to sense sucrose. *eLife*, 12: RP91711.
- Zhang X, Liu Y, Guo M, Sun D, Zhang M, Chu X, Berg BG, Wang G,

- 2024c. A female-specific odorant receptor mediates oviposition deterrence in the moth *Helicoverpa armigera*. *Current Biology*, 34(1): 1–11.
- 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 YF, Huang LQ, Ge F, Wang CZ, 2011. Tarsal taste neurons of *Helicoverpa assulta* (Guenée) respond to sugars and amino acids, suggesting a role in feeding and oviposition. *Journal of Insect Physiology*, 57(10): 1332–1340.
- Zhang YF, van Loon JJA, Wang CZ, 2010. Tarsal taste neuron activity and proboscis extension reflex in response to sugars and amino acids in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Journal of Experimental Biology*, 213(Pt 16): 2889–2895.
- 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 ZJ, Zhang SS, Niu BL, Ji DF, Liu XJ, Li MW, Bai H, Palli SR, Wang CZ, Tan AJ, 2019b. A determining factor for insect feeding preference in the silkworm, *Bombyx mori*. *PLoS Biology*, 17(2): e3000162.
- Zhao JW, Chen AQ, Ryu J, del Marmol J, 2024. Structural basis of odor sensing by insect heteromeric odorant receptors. *Science*, 384(6703): 1460–1467.
- Zhao XC, Dong JF, Tang QB, Yan YH, Gelbic I, Van Loon JA, Wang CZ, 2005. Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae): Development and morphological characterization of F1 hybrids. *Bulletin of Entomological Research*, 95(5): 409–416.
- Zhao XC, Zhai Q, Wang GR, 2015. The structure of the antennal lobe in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(2): 190–209. [赵新成, 翟卿, 王桂荣, 2015. 昆虫触角叶的结构. *昆虫学报*, 58(2): 190–209.]
- Zhou YL, Zhu XQ, Gu SH, Cui HH, Guo YY, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Silencing in *Apolygus lucorum* of the olfactory coreceptor Orco gene by RNA interference induces EAG response declining to two putative semiochemicals. *Journal of Insect Physiology*, 60: 31–39.
- Zhu GH, Xu J, Cui Z, Dong XT, Ye ZF, Niu DJ, Huang YP, Dong SL, 2016. 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 YP, Syed Z, Dong SL, 2019. 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 WW, Sun XY, Liu YJ, Zhai QY, Guedes RNC, Dewar Y, Zhu XY, Zhang YN, 2025. Odorant-binding protein 33 mediates detection of the host-associated compounds in *Spodoptera litura* larvae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 73(26): 16251–16261.