草原蝗虫信息素研究进展*

吴宜丹[1,2**] 张 玉[1] 刘 梅[1] 刘 梦[3] 贠 静[3] 高书晶[1***] 林克剑[1***]

（1. 中国农业科学院草原研究所，农业农村部人工草地生物灾害监测与绿色防控重点实验室，内蒙古自治区草原保护生态学重点实验室，呼和浩特 010010；2. 青岛农业大学草业学院，青岛 266109；3. 新疆畜牧科学院草业研究所，乌鲁木齐 830000）

摘 要 蝗灾长期以来严重威胁着农业、草业、畜牧业等多行业的安全，聚集与繁殖行为的协同变化是蝗灾暴发的核心驱动力，信息交流在这一过程中发挥着关键作用。目前，利用昆虫信息素创制害虫行为调控剂已成为新型害虫绿色防控技术的有效途径。本文系统综述了国内外蝗虫信息素的研究进展，综合评述蝗虫信息素收集、鉴定与功能，并系统梳理蝗虫嗅觉感器和嗅觉蛋白基因的类型与功能，以及蝗虫化学感受机制，为开发新型蝗虫防控技术提供了坚实的理论基础。

关键词 蝗虫；信息素；嗅觉感器；嗅觉蛋白；化学感受机制

Research progress of grassland locust pheromone

WU Yi-Dan[1,2**] ZHANG Yu[1] LIU Mei[1] LIU Meng[3] YUN Jing[3] GAO Shu-Jing[1***] LIN Ke-Jian[1***]

(1. Key Laboratory of Biohazard Monitoring and Green Prevention and Control for Artificial Grassland, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Inner Mongolia Key Laboratory of Grassland Protection Ecology, Institute of Grassland Research of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hohhot 010010, China; 2. College of Grassland Science, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China; 3. Grassland Research Institute of Xinjiang Academy of Animal Science, Urumqi 830000, China)

Abstract Locust plagues have long posed a severe threat to human agricultural production. The outbreak of locust plagues involves the gregarious reproduction and behavior of locusts, which are inseparable from their communication and interaction. As a key substance for locust communication, locust pheromones have become a research hotspot in the field of locust control. This paper systematically summarizes the research progress on locust pheromones, aiming to provide a solid theoretical basis for the development of new locust control technologies through a comprehensive analysis of the identification, classification, and mechanisms of action of locust pheromones. The following four research directions are proposed for in-depth attention: (1) The screening mechanism and perception mode of locust pheromones; (2) The connection between pheromone production and recognition; (3) The limitations of pheromone identification methods; (4) The application and potential issues of pheromones in locust plague control.

Key words locusts; pheromone; olfactory sensor; olfactory protein; chemical sensing mechanism

蝗虫是一种影响农业、草业、畜牧业经济的重要害虫。在资源（如配偶、食物、栖息地和产卵场所）分布稀疏时，蝗虫通常呈现散居状态，而当资源聚集时，它们则会转变为群居状态。蝗虫的聚集和暴发对农业生产造成了巨大的破坏，成群的蝗虫能够摧毁大片农作物（Guo *et al*., 2023）。在 2023 年国家农业农村部公布的《一类农作物病虫害名录》和国家林业和草原局公布的《全国草原有害生物灾害应急预案》中，蝗虫作为主要害虫之一被重点提及。鉴于传统杀虫剂对人类健康和环境可能造成的负面影响，研究者们一直致力于寻求更环保的替代性害虫控制策略。

*资助项目 Supported projects：内蒙古自然科学基金项目（2025MS03076）；国家重点研发计划课题“草原毛虫等重要虫害监测与防控技术研究”（2022YFD1401102）

**第一作者 First author，E-mail：wu-yidan@foxmail.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：shujinggao688@163.com；linkejian@caas.cn

收稿日期 Received：2025-08-16；接受日期 Accepted：2025-09-10

其中，以信息素（Pheromone）为基础的害虫行为调控剂已成为新兴绿色防控技术的核心组分，也成为实现“减药增效、绿色植保”的重要手段（Word Ries *et al*., 2024）。

研究发现信息素在触发蝗虫聚集、型变和繁殖等多个方面起着核心作用（Hassanali *et al*., 2005）。近年来，研究者们借助化学分析、生理学及分子生物学等多学科手段对蝗虫进行了广泛深入的研究，特别是在蝗虫化学通讯领域取得了突破性的进展。本文对蝗虫的化学通信系统和机制的研究进展进行综述，涵盖以下五个关键领域：（1）蝗虫信息素的收集与测定技术；（2）蝗虫信息素的鉴定及生物学功能；（3）蝗虫嗅觉感器类型及功能；（4）蝗虫嗅觉基因的鉴定与功能分析；（5）蝗虫化学感受机制。本综述通过对上述研究内容的系统总结与展望，为全面深入了解蝗虫信息素的研究提供了参考和方向。

1 蝗虫信息素的收集与测定技术

1.1 信息素的收集

信息素在蝗虫体内含量极少，导致其收集难度极大。目前，蝗虫信息素收集方法主要有溶剂浸提法（Solvent extraction，SE）、顶空气流收集法（Headspace air flow collection，HAC）和固体微萃取法（Solid-phase microextraction，SPME）三类。具体如下：

溶剂浸提法：基于“相似相溶”原理，将蝗虫虫体、器官或粪便浸泡在溶剂中一定时间后经过滤和浓缩提取信息素。在研究西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* 聚集信息素时采用了溶剂浸提法，发现粪便乙醇直接浸提 1 h 效果最好（李彝利, 2012; 王海建等, 2013）。此方法优点是操作简单，可提取所有挥发性成分，但所需样本量大，且无法反映蝗虫真实释放的组分。

顶空气流收集法：将活体蝗虫置于容器中，通入新鲜空气，使挥发物随气流通过冷捕集装置或固体吸附剂玻璃管进行收集。如在亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 聚集信息素研究中采用了冷捕热脱附法（Thermal cold trap desorption，TCT）处理挥发物（魏春光，2009）；摩洛哥蝗虫 *Dociostaurus maroccanus*（Fürstenau *et al*., 2013）和沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*（Niassy *et al*., 1999）信息素研究中则采用了固体吸附剂收集。研究美洲鸟蝗 *Schistocerca americana* 信息素时将顶空气流分析改为闭环汽提分析（Closed-loop stripping analysis，CLSA），用二氯甲烷洗脱碳过滤器（Stahr *et al*., 2013）。此方法优点是可实时收集蝗虫释放的挥发性化合物，反映自然状态下的化学通讯行为，但设备复杂，操作繁琐，氧气敏感组分易氧化或分解。

固体微萃取法：利用涂有特定涂层的熔融石英纤维吸附目标化合物，然后直接注入气相色谱进样口，挥发物在高温下快速解吸附并分离。如东亚飞蝗 *Locusta migratoria*（Guo *et al*., 2020）和美洲鸟蝗（Stahr *et al*., 2013）用 SPME 纤维涂层聚二甲基硅氧烷（Polydimethylsiloxane，PDMS）30 min 就完成了信息素提取。此方法优点是检测灵敏度高，适合快速取样和现场检测，但 SPME 纤维使用寿命有限需定期更换，增加成本。

1.2 信息素组分的测定技术

蝗虫信息素化合物的测定主要依靠气相色谱-质谱联用（Gas chromatography-mass spectrometry，GC-MS）技术。该技术结合气相色谱的分离能力和质谱的鉴定能力，适用于挥发性和半挥发性化合物的快速鉴定与定量分析；但对样品的挥发性和热稳定性要求较高，且设备成本高、操作和数据处理复杂。

为确保信息素具有生物功能，信息素组分还需通过活性鉴定排除干扰。电生理活性鉴定采用触角电位技术（Electroantennography，EAG）或气相色谱-触角电位联用技术（Gas chromatography-electroantennographic detection，GC-EAD）。其原理是通过电生理信号识别能够引起昆虫嗅觉反应的活性组分，具有高灵敏度和直接生物响应的优点，但同样对样品要求高，设备和操作复杂。行为活性鉴定则分为室内和田间两种。室内常使用 Y 型嗅觉仪和风洞箱评估昆虫行为；田间则采用信息素诱芯捕虫笼（华湘翰和孔繁蕾, 1988）。

2 蝗虫信息素的鉴定及生物学功能

信息素是由昆虫个体分泌到体外，能够被同

种其他个体通过嗅觉器官察觉，并引起特定行为或生理反应的化学物质。蝗虫信息素种类包括聚集信息素、性信息素和其他信息素（Müller and Buchbauer, 2011）。

2.1 聚集信息素（Aggregation pheromone）

聚集信息素是个体用来吸引同物种其他个体到达特定位置的一类化学物质，能促进同物种栖息、取食或交配等行为（伍晓春等, 2023）。蝗虫聚集信息素研究主要集中于沙漠蝗和东亚飞蝗，西藏飞蝗（王海建等, 2013）和亚洲小车蝗（董喆, 2011）也开展了初步探究。

郭晓娇和康乐（2023）对沙漠蝗和东亚飞蝗已有聚集信息素研究进行了系统总结。研究发现，沙漠蝗的蝗蝻与成虫分别存在两组不同的聚集信息素（Obeng-Ofori *et al*., 1993, 1994），虫体释放的醛和酸，以及粪便释放的酚类，可以作为蝗蝻的聚集信息素（Torto *et al*., 1996）；苯乙腈（CAS: 140-29-4，Phenylacetonitrile，PAN）、苯甲醛（CAS: 100-52-7）、藜芦醚（CAS: 100-86-7）和愈创木酚（CAS: 90-45-6）4 种化合物能引起沙漠蝗成虫的电生理反应和聚集行为反应（Njagi *et al*., 1996），但目前尚未有更深层次的验证。经过研究者们大约 70 年的探究，发现了东亚飞蝗的真正聚集信息素 4-乙烯基苯甲醚（CAS: 100-41-4，4-vinylanisole，4VA）（Guo *et al*., 2020）。4VA 是由群居蝗虫专门释放，当 4-5 只孤立的蝗虫拥挤时会触发 4VA 的释放，这些结果表明，4VA 启动并维持蝗虫聚集，确保下一代保持高密度群居特性。

西藏飞蝗的虫粪粗提物中检测到 11 种与东亚飞蝗聚集信息素相同的物质，但其比例存在差异（王海建等, 2013）。此外，西藏飞蝗虫粪粗提物中还包含一些未在东亚飞蝗粪便挥发物中发现的物质，如 1-乙基-3-甲基环戊烯（CAS: 2613-66-3）和 3-苯基丁-2-醇（CAS: 52089-32-4）等。这种差异可能与西藏飞蝗和东亚飞蝗食物来源和生活环境不同有关（王海建等, 2013）。

亚洲小车蝗成虫聚集行为不明显，仅幼虫阶段表现出一定聚集性，部分老熟雌成虫也有聚集反应，但存在明显的聚集产卵现象，卵囊和泡沫物质可能是调控产卵行为的信息素来源（魏春光, 2009）。后续研究显示，亚洲小车蝗末龄蝗蝻和成虫挥发物的活性成分相似，同时其挥发物信息素组分与东亚飞蝗相似，但与沙漠蝗不同（董喆, 2011）。其中，环己醇（CAS: 108-93-0）是末龄蝗蝻特有的信息素成分，庚醛（CAS: 111-71-7）和 2-乙基己醇（CAS: 104-76-7）是成虫特有的信息素成分。

2.2 性信息素（Sex pheromone）

性信息素是由雌性或雄性个体分泌后被异性接收并引起性行为反应的化学物质。关于蝗虫性信息素，最早研究发现沙漠蝗的雌性成虫会释放一种名为（*E*,*Z*）-2,6-壬二烯醛（CAS: 67283-28-3）的挥发性化合物，这是其专一性挥发物组分之一，该化合物能够激起雄虫显著的触角电位反应，并在嗅觉行为测定中表现出对雄虫的吸引活性（Ferenz and Seidelmann, 2003）。美洲鸟蝗的研究发现其性信息素由雄性释放，主要成分是（*Z*）-3-壬烯-1-醇（CAS: 124-19-6）（Stahr *et al*., 2013）。同年，摩洛哥蝗虫雄性性信息素成分植醛（CAS: 124-13-0）的 *Z* 和 *E* 异构体被鉴定（Fürstenau *et al*., 2013），进一步研究发现，其性信息素组分（*Z*/*E*）-植醛存在 4 种非对映异构体，其中（*R*,*R*）-植醛活性最高，能够有效吸引雌性，并被确认为性信息素的关键成分（Guerrero *et al*., 2019）。最近一项研究，发现散居雌性东亚飞蝗通过释放大量的邻苯二甲酸二丁酯（CAS: 84-74-2，Dibutyl phthalate，DBP）来吸引散居和群居雄虫，这使他们可以顺利繁衍后代，这种成分被确定为东亚飞蝗的性信息素（Cui *et al*., 2024）。

2.3 其他信息素

群居信息素（Gregarization pheromone）是蝗虫在种群密度升高时释放的化学信号，促使蝗虫从散居型向群居型转变，是驱动蝗虫相变与暴发成灾的关键启动因子（石旺鹏, 2005）。其功能聚焦于“型变”，而非聚集信息素所介导的“空

间聚集”，两者在生理效应与生态意义上存在本质区别。例如，沙漠蝗和非洲飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides* 的群居型蝗虫产生的挥发物可阻止隔离的蝗虫向散居型转变（Gillett, 1968）。成熟信息素（Maturation pheromone）由成熟雄虫产生，通过接触和空气传播，促进未成熟蝗虫的性成熟。例如，未成熟的沙漠蝗与成熟的雄虫混合饲养时，成熟时间显著缩短（Loher, 1958）。群集产卵信息素（Aggregation oviposition pheromone）促使雌虫在特定地点聚集产卵。例如，垫过密集沙漠蝗成虫的“纸”可吸引 200 头雌虫产卵，而干净的纸只能吸引 36 头雌虫产卵（Saini *et al*., 1995）。

在沙漠蝗和东亚飞蝗中，一些成分如 PAN 可以在两种蝗虫中被提取到，并且能够引发一定的聚集行为。在沙漠蝗中，PAN 占沙漠蝗群居蝗虫成年雄性挥发性特征的 80%，而散居成年雄性中明显缺失（Njagi *et al*., 1996），且 PAN 能够引起两性群散居成虫强烈的电生理反应和聚集行为（Niassy *et al*., 1999）；研究发现 PAN 是一种求偶抑制信息素，这种信息素可以驱避其他雄虫，从而减少求偶竞争，提高交配效率（Seidelmann *et al*., 2003）。在东亚飞蝗中，PAN 的研究结果又有所不同，研究表明，PAN 不具有性别偏好，是一种警戒化合物。PAN 的释放量随种群密度增加而升高，当达到一定密度时 PAN 会转化为剧毒的氢氰酸来抵御鸟类捕食（Wei *et al*., 2019）。PAN 水平的升高会导致强烈的回避行为并抑制个体之间的同类相食（Chang *et al*., 2023）。PAN 在沙漠蝗和东亚飞蝗中表现出的差异化生物学功能，表明了 PAN 在蝗虫种群行为和生存策略中有着关键作用，未来可进一步探索其分子机制及在蝗虫防控中的应用潜力（Guo *et al*., 2023）。

3 蝗虫嗅觉感器类型及功能

嗅觉感器是昆虫上的一种微小感觉器官，包括锥形感器、毛形感器和壁孔型腔锥形感器，多分布在主要嗅觉器官触角上（Chen *et al*., 2003）。不同种类的昆虫嗅觉感器数量从几百个到几千个不等。目前，对于昆虫感器超微结构观察方式有两种，包括扫描电镜（Scanning electron microscopy，SEM）和透射电镜（Transmission electron microscopy，TEM）技术，前者主要用于观察嗅觉感器的外部形态和特征，后者主要用于观察嗅觉感器的内部结构。昆虫感器的功能研究主要采用单感器电位记录仪器（Signal senilla recording，SSR），探究昆虫感器对不同化合物的识别特征，以此推测其功能（Altner *et al*., 1981）。

在蝗虫中通常雄虫的嗅觉感器数量多于雌虫，这可能由于雄虫需要更复杂的感器识别雌虫释放的信息素，完成搜寻配合和交配等重要生命活动；散居型蝗虫通常有更多嗅觉感器，可能与其对寄主植物和产卵场所的感知和定位能力有关；单食性蝗虫的各种嗅觉感器数目最少，多食性蝗虫的不同嗅觉感器数目由于不同偏好有所变化（陈湖海和康乐, 1998）。嗅觉感器的类型、数量和分布是多种选择压力综合作用的结果，反映了昆虫对不同环境的适应能力（杜静梅等, 2007）。根据形态特征分类鉴定的蝗虫触角上的感器共有 10 种类型（图 1）（兰晓娜等, 2023）。其中，毛形感器（Sensilla trichoidea）、锥形感器（Sensilla basiconica）、腔锥形感器（Sensilla coeloconica）和刺形感器（Sensilla chaetica）是 4 种最基本的类型。

3.1 毛形感器（Sensilla trichoidea）

负责蝗虫嗅觉的毛形感器呈细长的毛发状，直立或弯曲，基部粗大，由底部向顶端逐渐变细，壁上有孔(图 1：A)（Ochieng and Hansson, 1999）。感器内部存在着许多神经元，这些神经元识别不同的化合物传递信号使昆虫表现出不同反应。有研究表明，东亚飞蝗的嗅觉神经元对其粪便中的 9 种化学物质产生了至少 16 种反应模式（Altner *et al*., 1981; Cui *et al*., 2011）。在东亚飞蝗成虫触角上有大约 200 个毛形感器，根据蝗虫触角上的毛形感器对气味的反应，可以将其分为至少 7 种亚型，具有 2 个神经元的感器在电生理学上分为 5 个亚型，命名为 at2-1、at2-2、at2-3、at2-4 和 at2-5，具有 3 个神经元的感器分为 2 个亚型，命名为 at3-1 和 at3-2（Cui *et al*., 2011）。此外，东

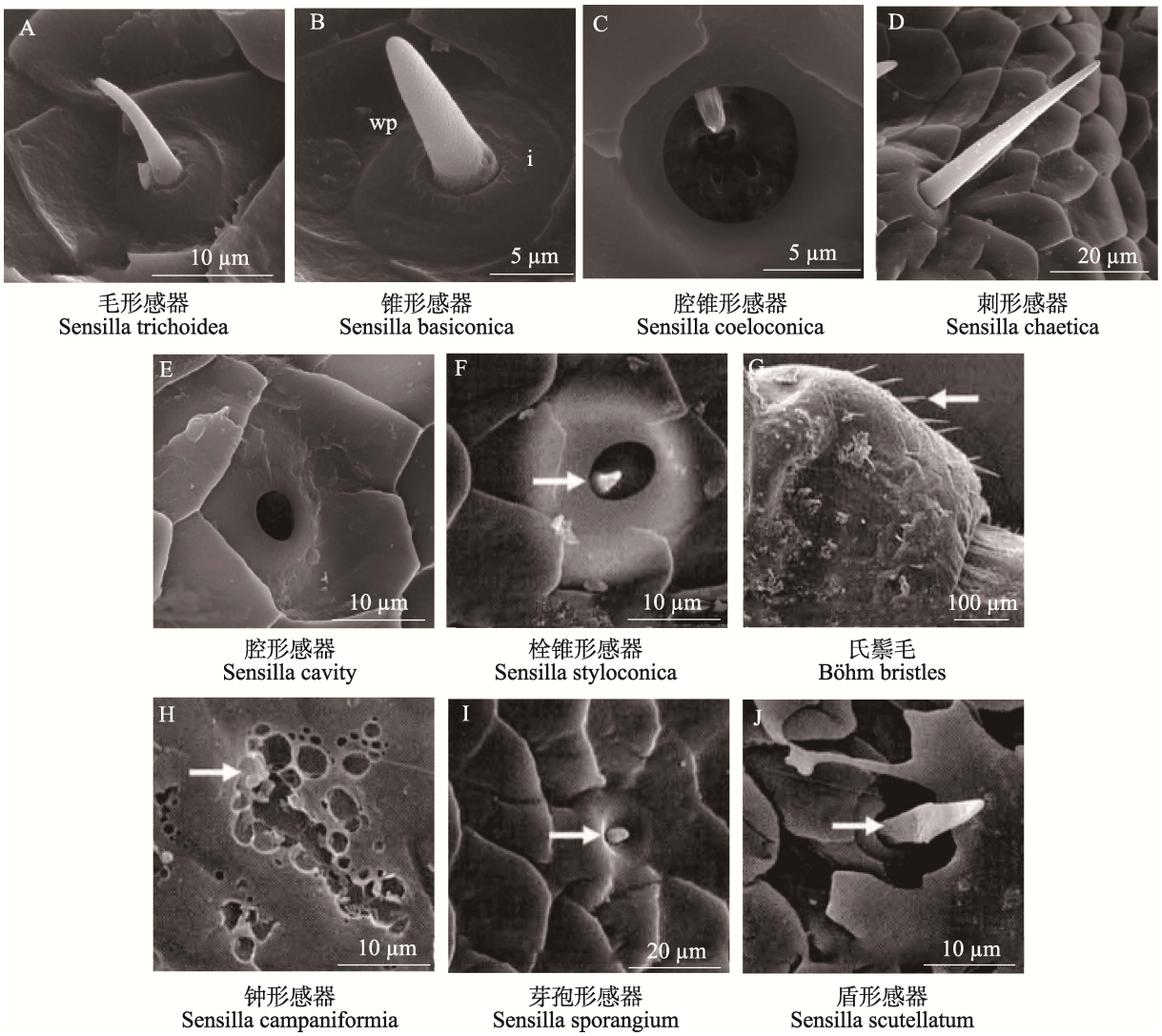

图 1　蝗虫触角感器电镜扫描图（改引自张振飞等, 2005; Nakano *et al*., 2023）

Fig. 1　Scanning electron microscope scanning diagram of locust antennal sensilla (requoted from Zhang *et al*., 2005; Nakano *et al*., 2023)

A. 毛形感器；B. 锥形感器；i：非柔性窝；wp：壁孔；C. 腔锥形感器；D. 刺形感器；E. 腔形感器；F. 栓锥形感器；G: Böhm 氏鬃毛；H. 钟形感器；I. 芽孢形感器；J. 盾形感器。

A. Sensilla trichoidea; B. Sensilla basiconica ; i. Inflexible socket; wp. Wall pore; C. Sensilla coeloconica; D. Sensilla chaetica; E. Sensilla cavity; F. Sensilla styloconica; G. Böhm bristles; H. Sensilla campaniformia; I. Sensilla sporangium; J. Sensilla scutellatum.

亚飞蝗的毛形感器被发现能对 18 种常见于其寄主植物的化学物质产生反应（You *et al*., 2016），在沙漠蝗中，毛形感器对植物挥发物也产生反应（Ochieng and Hansson, 1999），这可能暗示蝗虫的毛形感器更偏向于感知寄主。

3.2　锥形感器（Sensilla basiconica）

锥形感器通常被认为是一种嗅觉感器，呈短锥状有壁孔（图 1：B），在不同物种中的形状有所差别（Ochieng *et al*., 1998）。在沙漠蝗中锥形感器对聚集信息素、产卵引诱剂以及由偏好寄主植物（蒺藜，*Tribulus terrestris*）释放的（*E*,*Z*）-2,6-壬二烯醛均有反应（Ochieng and Hansson, 1999），锥形感器能够检测多种气味刺激的原因可能是它们包含多达 50 个嗅觉神经元，每个神经元都显示出巨大的树突状分支，相比之下，毛

形感器和腔锥形感器分别有 1-3 个神经元，每个神经元分支出 5 或 6 个树突（Ochieng *et al*., 1998）。此外东亚飞蝗的聚集信息素（Guo *et al*., 2020）和性信息素（Cui *et al*., 2024）均由锥形感器感知。

3.3 腔锥形感器（Sensilla coeloconica）

腔锥形感器是一类位于表皮凹陷中的感受器，呈锥体状，锥上有孔，感器基部稍粗，有明显树状突起，端部呈指状聚拢（图 1：C），通常被认为是温度和湿度感受器（Nowińska and Brożek, 2017; Jiang *et al*., 2018）。在东亚飞蝗中可以看到两种腔锥形感器；一种有壁孔，另一种没有壁孔但有一个单顶端孔。这些位于小窝内的感器分别负责检测气味、温度和湿度（Altner *et al*., 1981）。在沙漠蝗中壁孔型腔锥形感器对若虫气味和产卵信息素有反应，说明腔锥形感器可以感知嗅觉刺激（Ochieng and Hansson, 1999），实壁孔型腔锥形感器在蝗虫触角上似乎与无孔感器一样常见（Greenwood and Chapman, 1984）。

3.4 刺形感器（Sensilla chaetica）

在蝗虫中刺形感器厚而呈钉状的刚毛形态，感器表面有明显的纵脊，柔性基座有顶端孔，大部分感器与触角表面的夹角在 60-80°之间（图 1：D），少部分直立于触角表皮，目前研究较少，推测其可能与触觉和味觉感受相关（Chapman and Fraser, 1989; Chen *et al*., 2003）。

3.5 其他感器

在蝗虫中，尽管下文这些感器已被观察到，但其功能尚未得到明确研究。具体特征如下：腔形感器（Sensilla cavity）：由表皮内陷形成空腔，内部无锥体，触角表面呈现孔状凹陷（图 1：E）（刘春雨，2008；王崇鞠，2010）。栓锥形感器（Sensilla styloconica）：数量稀少，表皮突起呈栓状，前端附着锥形感器，栓锥中部可见环纹（图 1：F）（张振飞等, 2005）。Böhm 氏鬃毛（Böhm bristles）：常成簇着生于梗节基部，鞭节上无此感受器，它比刺形感受器短而尖，不具基窝，又比锥形感受器细（图 1：G）（刘春雨等, 2011；刘淼和任炳忠，2006）。钟形感器（Sensilla campaniformia）：由一系列紧密相连的凹陷小孔组成，孔穴较深，容易形成大型腔穴，且无中心栓或刚毛（图 1：H）（Bland, 1989）。芽孢形感器（Sensilla sporangium）：位于凹窝内，数量极少，呈芽孢杆状，顶端有乳头状突起，与触角表面垂直（图 1：I）（Chen *et al*., 2003）。盾形感器（Sensilla scutellatum）：外形类似钢笔头，中间宽、顶端尖，几乎与触角表面垂直，呈盾片状（图 1：J）（张振飞等, 2005）。

4 蝗虫嗅觉蛋白基因的鉴定与功能分析

嗅觉蛋白分布在嗅觉感器中，在气味分子的运输和降解过程中发挥着重要作用（武韩等, 2025）。包括气味结合蛋白（Odorant binding protein，OBP）、化学感受蛋白（Chemosensory protein，CSP）、气味受体（Odorant receptor，OR）、离子型受体（Ionotropic receptor，IR）、感觉神经元膜蛋白（Sensory neuron membrane protein，SNMP）和气味降解酶（Odorant degrading enzyme，ODE）（Lemke *et al*., 2020）。

目前，蝗虫嗅觉蛋白基因已在东亚飞蝗（Guo *et al*., 2018b）、沙漠蝗（Pregitzer *et al*., 2017）、亚洲小车蝗（Li *et al*., 2018a）、黄胫小车蝗 *Oedaleus infernalis*（Zhang *et al*., 2018）、黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu*（Li *et al*., 2018b）、青脊竹蝗 *Ceracris nigricornis*（Yuan *et al*., 2019）和中华稻蝗 *Oxya chinensis*（Cui *et al*., 2019）共 7 种物种当中进行了鉴定，统计发现蝗虫中的气味受体基因比离子型受体基因更多（Nakano *et al*., 2022）（表 1）。气味受体的扩张可能意味着蝗虫在评估配偶或寄主植物时，更多地依赖嗅觉线索而非味觉，而在模式昆虫物种如黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 中，气味受体和离子型受体的数量是相等的（Sánchez-Gracia *et al*., 2009; Croset *et al*., 2010）。

表 1　化学感受基因鉴定（Nakano *et al*., 2022）
Table 1　Identification of chemoreception genes (Nakano *et al*., 2022)

物种 Species	气味结合蛋白 OBP	化学感受蛋白 CSP	气味受体 OR	离子型受体 IR	感觉神经元膜蛋白 SNMP	文献 References
沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*	14	42	119	>2	2	Pregitzer *et al*., 2017
东亚飞蝗 *Locusta migratoria*	17	58	142	32	N/A	Guo *et al*., 2018a
亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus*	15	17	60	6	3	Zhou *et al*., 2020
黄胫小车蝗 *Oedaleus infernalis*	18	N/A	N/A	N/A	N/A	Zhang *et al*., 2018
青脊竹蝗 *Ceracris nigricornis*	20	10	71	8	3	Yuan *et al*., 2019
中华稻蝗 *Oxya chinensis*	18	13	94	12	2	Cui *et al*., 2019
黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu*	13	6	91	13	2	Li *et al*., 2020

“N/A”表示该基因在本研究或当前文献中暂未鉴定。
“N/A” indicates that the gene has not yet been identified in this study or in the current literature. OBP: Odorant binding protein; CSP: Chemosensory protein; OR: Odorant receptor; IR: Ionotropic receptor; SNMP: Sensory neuron membrane protein.

4.1　气味结合蛋白

OBP 的首要功能是结合进入感受器的气味分子，将其转运给相应的嗅觉受体。在蒋国芳（2020）综述的基础上，后续研究进一步拓展了东亚飞蝗气味结合蛋白基因的功能谱系，LmigOBP1 参与对寄主植物气味剂的感知（Li *et al*., 2016）；东亚飞蝗的气味结合蛋白 OBP4 参与聚集调控（Guo *et al*., 2018a）；OBP11 能识别苯乙醇，并调节飞蝗对含苯乙醇（CAS:104-54-1）食物的趋避行为，但 *OBP11* 的上调会抑制飞蝗的天然免疫，从而有利于真菌的侵染（Zhang *et al*., 2023）；OBP1 的蛋白质结构被解析出来，OBP1 中的配体结合口袋与同源关系最近的冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 和致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* OBP 中的配体结合口袋有很大不同（Zheng *et al*., 2015）。

4.2　化学感受蛋白

CSP 家族的首要作用是参与外来化学信号分子的识别。东亚飞蝗中 CSPlm-Il-10 能够与油酰胺（CAS:112-34-5）等多种长链化合物结合（Tomaselli *et al*., 2006）；CSP3 在飞蝗吸引行为中扮演着十分重要的角色（Guo *et al*., 2011）；CSP60 是飞蝗产生趋避行为的关键蛋白质（郑人文, 2020）；CSP91 可能参与雄性飞蝗的生殖过程（Zhou *et al*., 2013）。Zhou 等（2020）初步研究亚洲小车蝗 3 种 CSP，发现 OasiCSP12 对更多挥发物的结合亲和力高于 OasiCSP4 和 OasiCSP11，同时这 3 种 OasiCSPs 参与了挥发性化学物的检测，可能在寻找寄主植物或同种其他个体中发挥重要作用。亚洲小车蝗 OasiCSP11 与 4 种体表挥发物（苯乙酮 CAS: 98-86-2、3-乙基苯甲醛 CAS: 122-09-2、十二烷 CAS: 112-40-3 和苯乙腈）表现出较高的结合能力，OasiCSP12 与 1 种体表挥发物（庚醛）表现出较高的结合能力，OasiCSP13 与 2 种体表挥发物（苯乙酮、苯乙腈）表现出较高的结合能力，而 OasiCSP14 结合能力弱且结合谱窄；OasiCSP4 在亚洲小车蝗两型转变过程中差异表达（石慧娟, 2024）。

4.3　气味受体

OR 的主要功能是将检测到的化学信号转化为神经信号。东亚飞蝗中 *LmigOR1*、*LmigOR3* 和 *LmigOR4* 仅在触角中表达，而 *LmigOR2* 也可以在口器中检测到（Xu *et al*., 2013）；*LmigOR3* 在毛形感器神经元中表达，LmigOR3 对酮、酯和杂环化合物敏感，是一种广调谐受体，其可能参与检测食物气味或蝗虫体表挥发物（You *et al*., 2016）；OR12 被证明参与己醛和 *E*-2-己烯醛（CAS: 6728-26-0）以及（*E*,*E*）-2,4-庚二烯醛（CAS: 142-77-3）的检测（Li *et al*., 2018a）。OR35 是聚集信息素 4VA 的特异性嗅觉受体，位于锥形感器中（Guo *et al*., 2020）。*LmigOR13* 于锥形感器神经元中表达，能够识别性信息素 DBP（Cui

et al., 2024)。

4.4 离子型受体

IR 在蝗虫中的主要功能还有待研究，目前仅沙漠蝗有初步研究，沙漠蝗 *SgreIR8a* 和 *SgreIR25a* 仅在腔锥形细胞中表达（Guo *et al*., 2013），这证明了沙漠蝗的触角使用 2 个不同的 OSN 种群来感知气味的观点，在腔锥形中表达 IR 的细胞和在锥形感器、毛形感器中表达 OR 的细胞。

4.5 感觉神经元膜蛋白

SNMP 的主要功能是协助信息素的运输。沙漠蝗虫的 *SgreSNMP1* 主要在表达 OR 的嗅觉感觉神经元（Olfactory Sensory Neurons，OSNs）亚群中定位（Pregitzer *et al*., 2019; Lemke *et al*., 2020)。由此推测，*SNMP1* 在 OSNs 中的表达可能是为了实现对化学信号的特异性识别而发生的功能特化。然而，与在 OSNs 中高度表达的 *SNMP1* 不同，*SNMP2* 可在昆虫触角感器的支持细胞（Sustentacular cells，SCs）中选择性表达（Jiang *et al*., 2016; Cassau *et al*., 2023)。在沙漠蝗中，*SNMP1* 在口器的唇和上颌触诊中表达，并与特定的气味受体（如 b-OR 亚家族成员）共表达，表明这些细胞具有嗅觉功能（Lemke *et al*., 2020)；研究还表明，*SNMP1* 在信息素检测中起关键作用，其功能不仅限于长链脂肪族化合物，还涉及芳香族化合物（Lehmann *et al*., 2024)。

4.6 气味降解酶

ODE 是多种降解酶的总称，其主要功能是降解多余的气味分子。东亚飞蝗触角转录组分析鉴定了 92 个作为气味降解酶的细胞色素 P450 基因，其中 68 个全长的 *P450* 分 4 个氏族：*CYP2*、*CYP3*、*CYP4* 和线粒体氏族，同时发现 *CYP6MU1* 对多种植物挥发物表现出显著上调，表明其在气味处理中发挥重要作用，且不同 P450 基因对气味剂的响应差异可能调节嗅觉对化学物质的敏感性（Wu *et al*., 2020)；利用 RNAi 技术结合触角电位和行为反应阐明了东亚飞蝗触角 *GST* 基因可作为气味降解酶在飞蝗感受聚集信息素中发挥重要的作用（张旭涵, 2022)。这些研究结果丰富了蝗虫的嗅觉感受机制，为蝗虫的防治提供了作用靶标，可为寻找开发基于嗅觉调控的新型绿色防治方法提供理论指导。

5 蝗虫化学感受机制

蝗虫主要通过触角进行化学感受。触角表面分布着各种类型的感器，感器内含有数量不等但异常灵敏的嗅觉感觉神经元（Olfactory sensory neurons，OSN），它们共同组成了蝗虫嗅觉的基本单位（Fleischer and Krieger, 2018)。气味分子多是水溶性的，而感器中充满了脂溶性的淋巴液，所以在淋巴液中含有多种结合类蛋白，这些蛋白负责运输气味分子，并将其递送至嗅觉感觉神经元树突表面的跨膜嗅觉受体蛋白。（图 2：A），它们协同作用，特异性地识别一种或多种气味分子，触发 OSN 树突膜的去极化，从而产生动作电位，将化学信号转化为电信号（武韩等, 2025)。OSN 的轴突连接到中枢神经系统的触角叶（Antennal lobe，AL）区域中，汇聚成一种球状结构，被称为嗅小球。嗅小球突触连接着投射神经元（Projection neuron，PN）和局域中间神经元（Local interneuron，LN），引人注目的是蝗虫中所有 PN 均支配多个嗅小球（迄今为止还没有描述单嗅小球 PN）（Hansson and Stensmyr, 2011)，这与大多数昆虫为单球 PN（Uniglomerular PN，uPN）支配单个嗅小球的情况有明显区别。随后气味信息经 PN 的轴突传递至更高级的中枢神经系统蘑菇体（Mushroom body）和侧角（Lateral horn），经大脑汇总整合后，指导昆虫产生生理及行为反应，多余的气味分子则被降解（图 2：B）。

多数昆虫的嗅小球与单一类型 OSN 对应（Gao *et al*., 2000; Tuckman *et al*., 2021)，但东亚飞蝗的触角叶有 2 000 多个嗅小球（Hansson and Stensmyr, 2011)，远超其 140 种嗅觉受体数量（Wang *et al*., 2015)，且其嗅觉神经元可向多个嗅小球发送信号，沙漠蝗也存在类似的多嗅小球轴突分支模式（Hansson *et al*., 1996)。这种复杂模式曾困扰科学界，直到德国马克斯普朗克化学生态研究所与中国科学院动物研究所的科学家

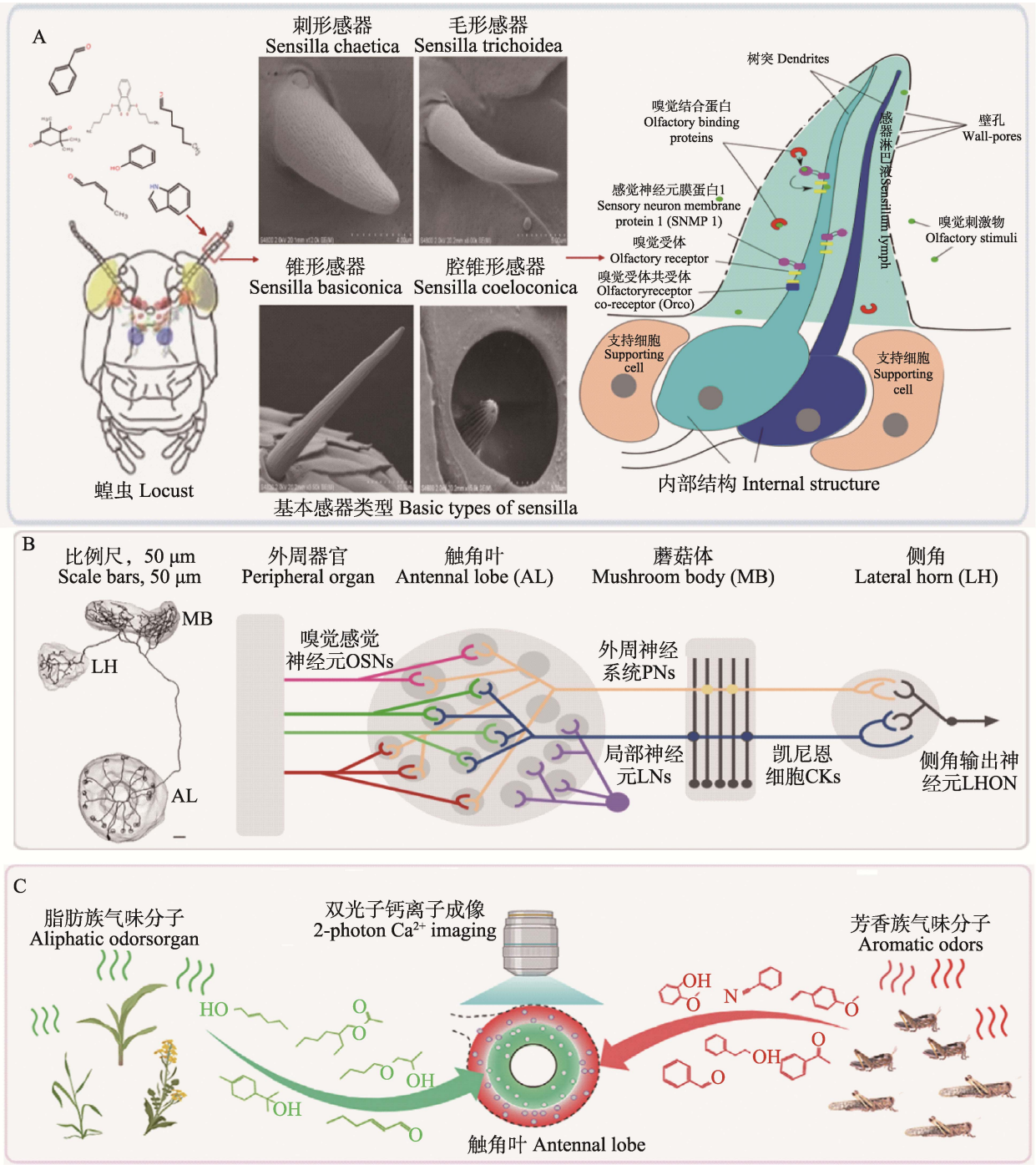

图 2　蝗虫的气味分子识别过程（改引自 Nakano *et al*., 2022; Jiang *et al*., 2024）

Fig. 2　Chemical sensing mechanism of grasshoppers (requoted from Nakano *et al*., 2022; Jiang *et al*., 2024)

A. 蝗虫嗅觉感器及其相关蛋白内部结构；B. 蝗虫外周及初级中枢嗅觉回路系统的示意图；C. 蝗虫环形嗅觉编码机制。
A. The internal structure of locust olfactory sensilla and its related proteins; B. The schematic diagram of locust peripheral and primary central olfactory circuit system; C. The locust ring olfactory encoding mechanism.
OSNs :Olfactory sensory neurons; PNs: Projection neurons; LNs Local interneurons;
CKs: Kenyon cells; LHON: Lateral horn output neuron.

通过国际合作项目取得突破（Jiang *et al*., 2024）。研究团队采用基因敲入技术和双光子显微镜发现，飞蝗的气味感知具有环形排列和分类编码的特性（图 2：C），且嗅觉系统在幼虫阶段已完全

形成（Jiang *et al*., 2024）。这与毛形感器和锥形感器似乎在化学感受中起着不同作用的观点相似，支持了抑制性和兴奋性反应共同发挥作用以编码气味的说法（Laurent, 1999），同时也进一步证明了新孵化的蝗虫即使没有接触过食物，也天生就会被食物气味所吸引的研究结果（Anton *et al*., 2002; Ray *et al*., 2023）。随着蝗虫生长，神经振荡频率增加，有助于高效识别关键气味，对生存至关重要（Jiang *et al*., 2024）。

6 展望

在对蝗虫信息素及其相关机制的整理总结中，我们发现了一些值得深入探究的现象：

（1）蝗虫的信息素组分相对较少，目前研究表明，东亚飞蝗的聚集信息素和性信息素均为单组分，但其嗅小球数量却远超大多数昆虫。这种独特的现象背后，信息素的筛选机制和感应方式仍需进一步研究。

（2）飞蝗的聚集信息素 4-乙烯基苯甲醚不仅在蝗虫的群体聚集行为中起关键作用，还具有促进雌性个体同步性成熟的功能。这种信息素的多效性表明，信息素的产生和识别可能与蝗虫的多种生理和行为过程密切相关，但目前对于信息素产生与识别之间的关联方式还存在空白。

（3）目前，鉴定信息素主要采用气相色谱法，但这种方法存在局限性。信息素在自然环境中的扩散温度远低于气相色谱法的进样口温度，高温可能导致信息素分解或发生反应产生新物质，这会影响鉴定结果的准确性。因此，开发更合适的鉴定方法以及研究信息素在不同温度下的稳定性，是未来研究的重要方向。

（4）在利用信息素进行蝗灾防控方面，虽然有理论基础，但实际应用效果尚需验证。例如，在利用聚集信息素吸引并捕获蝗虫时，若捕获数量过多，可能会产生趋避作用。可以考虑仿照猪笼草的捕虫机制，设计一种能够捕获并消化蝗虫的装置，但目前这一仿生学原理的应用仍处于初步探索阶段，需要更多的实验和改进。

综上所述，蝗虫信息素及其相关机制的研究已经取得了一定进展，但仍有许多问题有待解决。深入研究信息素的筛选机制、感应方式、产生与识别的连接方式，改进鉴定方法以及探索其在蝗灾防控中的应用，将有助于更好地理解和利用信息素来防治蝗灾。

参考文献 (References)

Altner H, Routil C, Loftus R, 1981. The structure of bimodal chemo-, thermo-, and hygroreceptive sensilla on the antenna of *Locusta migratoria*. *Cell and Tissue Research*, 215(2): 289–308.

Anton S, Ignell R, Hansson BS, 2002. Developmental changes in the structure and function of the central olfactory system in gregarious and solitary desert locusts. *Microscopy Research and Technique*, 56(4): 281–291.

Bland RG, 1989. Antennal sensilla of Acrididae (Orthoptera) in relation to subfamily and food preference. *Annals of the Entomological Society of America*, 82(3): 368–384.

Cassau S, Degen A, Krüger S, Krieger J, 2023. The specific expression patterns of sensory neuron membrane proteins are retained throughout the development of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Current Research in Insect Science*, 3: 100053.

Chang HT, Cassau S, Krieger J, Guo XJ, Knaden M, Kang L, Hansson BS, 2023. A chemical defense deters cannibalism in migratory locusts. *Science*, 380(6644): 537–543.

Chapman RF, Fraser J, 1989. The chemosensory system of the monophagus grasshopper, *Bootettix argentatus bruner* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Morphology and Embryology*, 18(2/3): 111–118.

Chen HH, Kang L, 1998. The antennal sensilla of grasshopper and its ecological significance. *Chinese Journal of Zoology*, 33(3): 47–50. [陈湖海, 康乐, 1998. 蝗虫触角感受器及其生态学意义. 动物学杂志, 33(3): 47–50.]

Chen HH, Zhao YX, Kang L, 2003. Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. *Journal of Biosciences*, 28(6): 743–752.

Croset V, Rytz R, Cummins SF, Budd A, Brawand D, Kaessmann H, Gibson TJ, Benton R, 2010. Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction. *PLoS Genetics*, 6(8): e1001064.

Cui Y, Kang C, Wu ZZ, Lin JT, 2019. Identification and expression analyses of olfactory gene families in the rice grasshopper, *Oxya chinensis*, from antennal transcriptomes. *Frontiers in Physiology*, 10: 1223.

Cui WC, Ge J, Chen DF, Nie X, Dong LS, Wang XH, Kang L, 2024. Dibutyl phthalate released by solitary female locusts mediates

sexual communication at low density. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(30): e2401926121.

Cui XJ, Wu CH, Zhang L, 2011. Electrophysiological response patterns of 16 olfactory neurons from the trichoid sensilla to odorant from fecal volatiles in the locust, *Locusta migratoria manilensis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 77(2): 45–57.

Dong Z, 2011. Identification of active components in volatiles from body surface and feces of *Oedaleus asiaticus*. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University. [董喆, 2011. 亚洲小车蝗体表和粪便挥发物中活性成分鉴定. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]

Du JM, Yuan HB, Ren BZ, 2007. Research overview of grasshopper antennal receptor. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 13(13): 50–53. [杜静梅, 袁海滨, 任炳忠, 2007. 蝗虫触角感受器研究概述. 安徽农学通报, 13(13): 50–53.]

Ferenz HJ, Seidelmann K, 2003. Pheromones in relation to aggregation and reproduction in desert locusts. *Physiological Entomology*, 28(1): 11–18.

Fleischer J, Krieger J, 2018. Insect pheromone receptors-key elements in sensing intraspecific chemical signals. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12: 425.

Fürstenau B, Muñoz L, Coca-Abia M, Rosell G, Guerrero A, Quero C, 2013. Phytal: A candidate sex pheromone component of the Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus*. *ChemBioChem*, 14(12): 1450–1459.

Gao Q, Yuan B, Chess A, 2000. Convergent projections of *Drosophila* olfactory neurons to specific glomeruli in the antennal lobe. *Nature Neuroscience*, 3(8): 780–785.

Gillett SD, 1968. Social behaviour of immature adults of two species of locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche and Fairmaire). Doctor dissertation. Scotland: University of Edinburgh.

Greenwood M, Chapman RF, 1984. Differences in numbers of sensilla on the antennae of solitarious and gregarious *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 13(4): 295–301.

Guerrero A, Ramos VE, López S, Alvarez JM, Domínguez A, Coca-Abia MM, Bosch MP, Quero C, 2019. Enantioselective synthesis and activity of all diastereoisomers of (*E*)-Phytal, a pheromone component of the Moroccan locust, *Dociostaurus maroccanus*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67(1): 72–80.

Guo M, Krieger J, Große-Wilde E, Mißbach C, Zhang L, Breer H, 2013. Variant ionotropic receptors are expressed in olfactory sensory neurons of coeloconic sensilla on the antenna of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *International Journal of Biological Sciences*, 10(1): 1–14.

Guo XJ, Kang L, 2023. Progress in research on the locust aggregation pheromone. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(2): 315–322. [郭晓娇, 康乐, 2023. 蝗虫群聚信息素研究的过去、现在和未来. 应用昆虫学报, 60(2): 315–322.]

Guo W, Ren DN, Zhao LF, Jiang F, Song J, Wang XH, Kang L, 2018a. Identification of odorant-binding proteins (OBPs) and functional analysis of phase-related OBPs in the migratory locust. *Frontiers in Physiology*, 9: 984.

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, He H, Sun JH, Kang L, 2023. Plasticity of aggregation pheromones in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 59: 101098.

Guo XJ, Ma ZY, Du BZ, Li T, Li WD, Xu LL, He J, Kang L, 2018b. Dop1 enhances conspecific olfactory attraction by inhibiting miR-9a maturation in locusts. *Nature Communications*, 9(1): 1193.

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, Ochieng SA, Grosmaitre X, Anton S, Njagi PGN, 1996. Physiological responses and central nervous projections of antennal olfactory receptor neurons in the adult desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Comparative Physiology*, 179(2): 157–167.

Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5): 698–711.

Hassanali A, Njagi PGN, Bashir MO, 2005. Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annual Review of Entomology*, 50: 223–245.

Hua XH, Kong FL, 1998. Advances in the structural identification methods of insect pheromones. *Chemistry*, 5(1): 1–6. [华湘翰, 孔繁蕾, 1988. 昆虫信息素结构鉴定方法进展. 化学通报, 5(1): 1–6.]

Jing GF, 2020. Progress on olfactory-related proteins and their functions in grasshoppers. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 36(3): 252–259. [蒋国芳, 2020. 蝗虫嗅觉相关蛋白及其功能研究进展. 广西科学院学报, 36(3): 252–259.]

Jiang XC, Dimitriou E, Grabe V, Sun R, Chang HT, Zhang YF, Gershenzon J, Rybak J, Hansson BS, Sachse S, 2024. Ring-

shaped odor coding in the antennal lobe of migratory locusts. *Cell*, 187(15): 3973–3991.

Jiang XC, Pregitzer P, Grosse-Wilde E, Breer H, Krieger J, 2016. Identification and characterization of two "sensory neuron membrane proteins" (SNMPs) of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Science*, 16(1): 33.

Jiang XC, Ryl M, Krieger J, Breer H, Pregitzer P, 2018. Odorant binding proteins of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera, Acrididae): Topographic expression patterns in the antennae. *Frontiers in Physiology*, 9: 417.

Lan XN, Xiang SS, Zhu H, 2023. Research progress of the types and functions of insect antennal sensilla. *Journal of Environment Entomology*, 45(5): 1197–1216. [兰晓娜, 向姗姗, 朱慧, 2023. 昆虫触角感器类型及其功能研究进展. 环境昆虫学报, 45(5): 1197–1216.]

Laurent G, 1999. A systems perspective on early olfactory coding. *Science*, 286(5440): 723–728.

Lehmann J, Günzel Y, Khosravian M, Cassau S, Kraus S, Libnow JS, Chang HT, Hansson BS, Breer H, Couzin-Fuchs E, Fleischer J, Krieger J, 2024. SNMP1 is critical for sensitive detection of the desert locust aromatic courtship inhibition pheromone phenylacetonitrile. *BMC Biology*, 22(1): 150.

Lemke RS, Pregitzer P, Eichhorn AS, Breer H, Krieger J, Fleischer J, 2020. SNMP1 and odorant receptors are co-expressed in olfactory neurons of the labial and maxillary palps from the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Cell and Tissue Research*, 379(2): 275–289.

Li HW, Wang P, Zhang LW, Xu X, Cao ZW, Zhang L, 2018a. Expressions of olfactory proteins in locust olfactory organs and a palp odorant receptor involved in plant aldehydes detection. *Frontiers in Physiology*, 9: 663.

Li J, Zhang L, Wang XQ, 2016. An odorant-binding protein involved in perception of host plant odorants in locust *Locusta migratoria*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 91(4): 221–229.

Li R, Jiang GF, Dong SY, 2018b. A head transcriptome provides insights into odorant binding proteins of the bamboo grasshopper. *Genes & Genomics*, 40(9): 991–1000.

Li R, Jiang GF, Shu XH, Wang YQ, Li MJ, 2020. Identification and expression profile analysis of chemosensory genes from the antennal transcriptome of bamboo locust (*Ceracris kiangsu*). *Frontiers in Physiology*, 11: 889.

Liu CY, 2008. Study on the microstructure of antennae of 13 species of grasshoppers in Northeast China. Master dissertation. Changchun: Northeast Normal University. [刘春雨, 2008. 东北地区斑翅蝗科 13 种蝗虫触角显微结构研究. 硕士学位论文. 长春: 东北师范大学.]

Liu CY, Yuan HB, Zhang J, Ren BZ, 2011. Antennal sensilla of two Oedipodidae species (Orthoptera: Acridoidea): A comparative scanning electron microscopy study. *Journal of Jilin Agricultural University*, 33(5): 503–506, 517. [刘春雨, 袁海滨, 张健, 任炳忠, 2011. 沼泽蝗属 2 种蝗虫触角感器的扫描电镜观察. 吉林农业大学学报, 33(5): 503–506, 517.]

Liu M, Ren BZ, 2006. Observation on antennal sensilla of *Acrida cinerca* Thunberg with scanning electron microscope. *Journal of Jilin Normal University* (*Natural Science Edition*), 27(1): 6–8. [刘淼, 任炳忠, 2006. 中华蚱蜢触角感受器的扫描电镜观察. 吉林师范大学学报(自然科学版), 27(1): 6–8.]

Li YL, 2012. Study on antennal sensilla and aggregation pheromone of *Locusta migratoria tibetensis* (Chen). Master dissertation. Ya'an: Sichuan Agricultural University. [李彝利, 2012. 西藏飞蝗触角感受器及其聚集信息素研究. 硕士学位论文. 雅安: 四川农业大学.]

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.

Loher W, 1958. An olfactory response of immature adults of the desert locust. *Nature*, 181(4618): 1280.

Müller M, Buchbauer G, 2011. Essential oil components as pheromones. A review. *Flavour and Fragrance Journal*, 26(6): 357–377.

Nakano M, Morgan-Richards M, Trewick SA, Clavijo-McCormick A, 2022. Chemical ecology and olfaction in short-horned grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 48(2): 121–140.

Nakano M, Morgan-Richards M, Clavijo-McCormick A, Trewick S, 2023. Abundance and distribution of antennal sensilla on males and females of three sympatric species of alpine grasshopper (Orthoptera: Acrididae: Catantopinae) in Aotearoa New Zealand. *Zoomorphology*, 142(1): 51–62.

Niassy A, Torto B, Njagi PGN, Hassanali A, Obeng-Ofori D, Ayertey JN, 1999. Intra- and interspecific aggregation responses of *Locusta migratoria migratorioides* and *Schistocerca gregaria* and a comparison of their pheromone emissions. *Journal of Chemical Ecology*, 25(5): 1029–1042.

Njagi PGN, Torto B, Obeng-Ofori D, Hassanali A, 1996. Phase-independent responses to phase-specific aggregation pheromone in adult desert locusts, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera:

Acrididae). *Physiological Entomology*, 21(2): 131–137.

Nowińska A, Brożek J, 2017. Morphological study of the antennal sensilla in *Gerromorpha* (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zoomorphology*, 136(3): 327–347.

Obeng-Ofori D, Torto B, Hassanali A, 1993. Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskal) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 19(8): 1665–1676.

Obeng-Ofori D, Torto B, Njagi PG, Hassanali A, Amiani H, 1994. Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskal) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(8): 2077–2087.

Ochieng SA, Hallberg E, Hansson BS, 1998. Fine structure and distribution of antennal sensilla of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Cell and Tissue Research*, 291(3): 525–536.

Ochieng SA, Hansson BS, 1999. Responses of olfactory receptor neurones to behaviourally important odours in gregarious and solitarious desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology*, 24(1): 28–36.

Pregitzer P, Jiang XC, Grosse-Wilde E, Breer H, Krieger J, Fleischer J, 2017. In search for pheromone receptors: Certain members of the odorant receptor family in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) are co-expressed with SNMP1. *International Journal of Biological Sciences*, 13(7): 911–922.

Pregitzer P, Jiang XC, Lemke RS, Krieger J, Fleischer J, Breer H, 2019. A subset of odorant receptors from the desert locust *Schistocerca gregaria* is co-expressed with the sensory neuron membrane protein 1. *Insects*, 10(10): 350.

Ray S, Sun K, Stopfer M, 2023. Innate attraction and aversion to odors in locusts. *PLoS ONE*, 18(7): e0284641.

Saini RK, Rai MM, Hassanali A, Wawiye J, Odongo H, 1995. Semiochemicals from froth of egg pods attract ovipositing female *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 41(8): 711–716.

Sánchez-Gracia A, Vieira FG, Rozas J, 2009. Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects. *Heredity*, 103(3): 208–216.

Seidelmann K, Weinert H, Ferenz HJ, 2003. Wings and legs are production sites for the desert locust courtship-inhibition pheromone, phenylacetonitrile. *Journal of Insect Physiology*, 49(12): 1125–1133.

Shi HJ, 2024. Function analysis of chemosensory proteins in the aggregation behaviour of *Oedaleus asiaticus*. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University. [石慧娟, 2024. 化学感受蛋白在亚洲小车蝗聚集行为中的功能研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]

Shi WP, 2005. Advance in researches on semiochemicals of grasshoppers or locusts. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(3): 244–249. [石旺鹏, 2005. 蝗虫化学信息物质研究进展. 昆虫知识, 42(3): 244–249.]

Stahr C, Svatoš A, Seidelmann K, 2013. Chemical identification, emission pattern and function of male-specific pheromones released by a rarely swarming locust, *Schistocerca americana*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(1): 15–27.

Tomaselli S, Crescenzi O, Sanfelice D, Ab E, Wechselberger R, Angeli S, Scaloni A, Boelens R, Tancredi T, Pelosi P, Picone D, 2006. Solution structure of a chemosensory protein from the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Biochemistry*, 45(35): 10606–10613.

Torto B, Njagi PG, Hassanali A, Amiani H, 1996. Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Journal of Chemical Ecology*, 22(12): 2273–2281.

Tuckman H, Kim J, Rangan A, Lei H, Patel M, 2021. Dynamics of sensory integration of olfactory and mechanical stimuli within the response patterns of moth antennal lobe neurons. *Journal of Theoretical Biology*, 509: 110510.

Wang CJ, 2010. Sensilla on antennae, maxilly palpua and labial palpus of Gomphoceridae (Orthoptera: Gomphoceridae) in Northeast China with scanning electron microscopy. Master dissertation. Changchun: Northeast Normal University. [王崇鞠, 2010. 东北地区槌角蝗科 6 种蝗虫触角、下颚须及下唇须显微结构研究. 硕士学位论文. 长春: 东北师范大学.]

Wang HJ, Li YL, Li Q, Yang G, Kuang JK, Jiang CX, Yang QF, 2013. Component analysis and bioactivity determination of fecal extract of *Locusta migratoria tibetensis* (Chen). *Acta Ecologic Sinica*, 33(14): 4361–4369. [王海建, 李彝利, 李庆, 杨刚, 匡健康, 蒋春先, 杨群芳, 2013. 西藏飞蝗虫粪粗提物的成分分析及其活性测定. 生态学报, 33(14): 4361–4369.]

Wang ZF, Yang PC, Chen DF, Jiang F, Li Y, Wang XH, Kang L, 2015. Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72(22): 4429–4443.

Wei CG, 2009. Chemoinformatics study on aggregation and outbreak of *Oedaleus asiaticus*. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University. [魏春光, 2009. 亚洲小车蝗聚集爆发的化学信息学研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]

Wei JN, Shao WB, Cao MM, Ge J, Yang PC, Chen L, Wang XH, Kang L, 2019. Phenylacetonitrile in locusts facilitates an antipredator defense by acting as an olfactory aposematic signal and cyanide precursor. *Science Advances*, 5(1): eaav5495.

Word Ries M, Adriaansen C, Aldobai S, Berry K, Bal AB, Catenaccio MC, Cigliano MM, Cullen DA, Deveson T, Diongue A, Foquet B, Hadrich J, Hunter D, Johnson DL, Pablo Karnatz J, Lange CE, Lawton D, Lazar M, Latchininsky AV, Lecoq M, Le Gall M, Lockwood J, Manneh B, Overson R, Peterson BF, Piou C, Poot-Pech MA, Robinson BE, Rogers SM, Song H, Springate S, Therville C, Trumper E, Waters C, Woller DA, Youngblood JP, Zhang L, Cease A, 2024. Global perspectives and transdisciplinary opportunities for locust and grasshopper pest management and research. *Journal of Orthoptera Research*, 33(2): 169–216.

Wu HH, Liu YM, Shi XK, Zhang XY, Ye CL, Zhu KY, Zhu F, Zhang JZ, Ma EB, 2020. Transcriptome analysis of antennal cytochrome P450s and their transcriptional responses to plant and locust volatiles in *Locusta migratoria*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 149: 741–753.

Wu H, Yi JQ, Liu JB, Mao YK, Cheng YJ, Hu WH, Li JH, Tang R, 2025. Recent advances in the study of insect olfactory receptor function. *Journal of Environmental Entomology*, 47(1): 159–173. [武韩, 易杰群, 刘键柏, 毛永凯, 成印洁, 胡文浩, 李继虎, 唐睿, 2025. 昆虫嗅觉受体功能的研究进展. 环境昆虫学报, 47(1): 159–173.]

Wu XC, Tang M, Liu X, Xiang YH, 2023. Chemical language of insects: Insect pheromones. *Chinese Journal of Chemical Education*, 44(21): 1–7. [伍晓春, 唐蜜, 刘鑫, 向月华, 2023. 昆虫的化学语言: 昆虫信息素. 化学教育, 44(21): 1–7.]

Xu HZ, Guo M, Yang Y, You YW, Zhang L, 2013. Differential expression of two novel odorant receptors in the locust (*Locusta migratoria*). *BMC Neuroscience*, 14: 50.

You YW, Smith DP, Lv MY, Zhang L, 2016. A broadly tuned odorant receptor in neurons of trichoid sensilla in locust, *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 79: 66–72.

Yuan H, Chang HH, Zhao LN, Yang C, Huang Y, 2019. Sex- and tissue-specific transcriptome analyses and expression profiling of olfactory-related genes in *Ceracris nigricornis* Walker (Orthoptera: Acrididae). *BMC Genomics*, 20(1): 808.

Zhang W, Xie MS, Eleftherianos I, Mohamed A, Cao YQ, Song BA, Zang LS, Jia C, Bian J, Keyhani NO, Xia Y, 2023. An odorant binding protein is involved in counteracting detection-avoidance and Toll-pathway innate immunity. *Journal of Advanced Research*, 48: 1–16.

Zhang XH, 2022. Functional analysis of antennal glutathione *S*-transferase in perception of aggregation pheromone in *Locusta migratoria*. Master dissertation. Taiyuan: Shanxi University. [张旭涵, 2022. 飞蝗触角谷胱甘肽*S*-转移酶在感受聚集信息素中的功能研究. 硕士学位论文. 太原: 山西大学.]

Zhang Y, Tan Y, Zhou XR, Pang BP, 2018. A whole-body transcriptome analysis and expression profiling of odorant binding protein genes in *Oedaleus infernalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part D*, *Genomics & Proteomics*, 28: 134–141.

Zhang ZF, Wu WJ, Liang GW, 2005. The ultra-structure of sensilla in antennae of *Fruhstoferiola tonkinensis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(4): 431–434. [张振飞, 吴伟坚, 梁广文, 2005. 越北腹露蝗触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 42(4): 431–434.]

Zheng JG, Li JR, Han L, Wang Y, Wu W, Qi XX, Tao Y, Zhang L, Zhang ZD, Chen ZZ, 2015. Crystal structure of the *Locusta migratoria* odorant binding protein. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 456(3): 737–742.

Zheng RW, 2020. Study on the molecular mechanism of the avoidance behavior of *Locusta migratoria* manilensis to pathogenic fungi. Doctor dissertation. Chongqing: Chongqing University. [郑人文, 2020. 东亚飞蝗躲避病原真菌行为的分子机制研究. 博士学位论文. 重庆: 重庆大学.]

Zhou XH, Ban LP, Iovinella I, Zhao LJ, Gao Q, Felicioli A, Sagona S, Pieraccini G, Pelosi P, Zhang L, Dani FR, 2013. Diversity, abundance, and sex-specific expression of chemosensory proteins in the reproductive organs of the locust *Locusta migratoria manilensis*. *Biological Chemistry*, 394(1): 43–54.

Zhou YT, Li L, Zhou XR, Tan Y, Pang BP, 2020. Three chemosensory proteins involved in chemoreception of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acridoidea). *Journal of Chemical Ecology*, 46(2): 138–149.