

蝗虫嗅觉相关蛋白及其功能研究进展^{*}

蒋国芳

(泉州师范学院海洋与食品学院,福建泉州 362000)

摘要:嗅觉在昆虫生命活动中起着重要的作用,气味结合蛋白(Odorant Binding Proteins,OBPs)和化学感受蛋白(Chemosensory Proteins,CSPs)在昆虫的嗅觉系统中发挥重要作用。近年来随着基因组学和转录组学的快速发展,蝗虫OBP和CSP基因陆续被鉴定出来,部分OBP基因的功能也逐步被证实。本文针对蝗虫OBPs和CSPs的种类、结构特征、表达分布、三维结构以及生理功能等方面进行概述,为更多昆虫OBP基因的鉴定及其功能研究提供参考,也为进一步揭示昆虫—环境间的化学通讯机理以及开辟新的害虫防治策略奠定基础。

关键词:嗅觉 气味结合蛋白 化学感受蛋白 气味受体 蝗虫

中图分类号:Q966 文献标识码:A 文章编号:1002-7378(2020)03-0252-08

DOI: 10.13657/j.cnki.gxkxyxb.20201027.017

0 引言

昆虫是地球上种类多、数量大的一类生物群体。为应对外界复杂的生境,昆虫经过长期的进化,逐渐发展并形成了高度灵敏和复杂的嗅觉系统^[1-3]。昆虫通过嗅觉系统识别生境中的各种化学气味分子,以引导昆虫进行觅食、交配、选择产卵地点和躲避天敌等生命活动^[4-6]。昆虫的嗅觉系统包含多种嗅觉蛋白,如气味结合蛋白(Odorant-Binding Proteins,OBPs)、化学感受蛋白(Chemosensory Proteins,CSPs)、气味受体(Odorant Receptor,OR)、离子型受体(Ionotropic Receptor,IR)和感觉神经元膜蛋白(Sensory Neuron Membrane Proteins,SNMPs)等^[7,8],这些嗅觉蛋白能够与环境中的化学气味分子相互作用。探

索昆虫对外界气味分子的识别机制,有助于了解昆虫的寄主识别、种间互作和种内交流等行为,还可为害虫防治和预测预报提供新的途径和思路。

蝗虫是农林牧业的重要经济昆虫。作为世界上最古老的作物虫灾——蝗灾一直影响着人类的农业生产和生活^[9]。千百年来,人们对蝗虫开展了大量的研究,取得了丰硕的成果^[10]。本文重点综述蝗虫气味结合蛋白和化学感受蛋白方面的研究进展。

1 蝗虫气味结合蛋白

气味结合蛋白(OBPs)是昆虫化学感觉系统(由触角和上颌、唇瓣组成)的重要分子元件。气味结合蛋白在昆虫觅食和繁殖过程中扮演非常重要的角色。OBPs是一类分子量为14—17 kDa的水溶性球蛋

^{*} 国家自然科学基金项目(31970449,31572246)资助。

【作者简介】

蒋国芳(1965—),男,教授,博士生导师,主要从事分子生态学和生态基因组学研究,E-mail:cnjgf1208@163.com。

【引用本文】

蒋国芳.蝗虫嗅觉相关蛋白及其功能研究进展[J].广西科学院学报,2020,36(3):252-259.

JIANG G F. Research Progress on Olfactory-Related Proteins and Their Functions in Grasshoppers [J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2020, 36(3): 252-259.

白,由120—150个氨基酸组成,在N端有一段疏水性信号肽,由18—20个氨基酸组成,可促使蛋白分泌到细胞外^[11,12]。气味结合蛋白在不同昆虫种间的序列相似性较低,但典型OBPs结构中一般存在6个保守的半胱氨酸,并且这6个保守半胱氨酸形成3个二硫键,可以对蛋白三维结构起到稳固作用^[13-15]。目前依据保守的半胱氨酸的数量和特征,可将OBPs分为Classic OBPs、Plus-COBPs、DimerOBPs和Minus-COBPs 4种亚型^[16,17]。

1.1 气味结合蛋白的种类及鉴定

首个东亚飞蝗(*Locusta migratoria*) OBPs基因由Ban等^[18]克隆鉴定出来,实验表明油酰胺和 α -戊基肉桂与该OBPs有很强的结合亲和力。之后,Yu等^[19]于2007年通过N末端氨基酸测序技术在东亚飞蝗触角中鉴定出LmigOBP1的两个亚型,LmigOBP1c和LmigOBP1d。Yu等^[20]于2009年发现2个新的OBPs,即LmigOBP2和LmigOBP3,它们在氨基酸序列上与之前报道的LmigOBP1有很大差异。2018年研究者从飞蝗触角和唇须转录组中鉴定出2种编码新型气味结合蛋白(OBP15和OBP16)的序列^[21]。

2005年首个CSPs和OBPs在沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)中被克隆出来^[22]。随后鉴定出沙漠蝗2个经典OBPs的保守亚家族,分别命名为I-A和II-A,其具有共同的亚家族特异性氨基酸基序^[23]。

Zhang等^[24]鉴定了生活在中国北方草原的亚洲小车蝗(*Oedaleusa siaticus*)的15个OBPs(OasiOBP1-15);该蝗虫与东亚飞蝗关系密切,系统发育分析表明,其OBPs最初是由一个共同的祖先进化而来,但它们独特的化学感觉系统适应不同的生态系统。之后,Zhang等^[25]从黄胫小车蝗(*Oedaleus infernalis*)整体转录组数据中推测出18个OBPs。

Li等^[26]从黄脊竹蝗(*Ceracris kiangsu*)头部转录组测序数据库中鉴定了8个OBPs基因;Yuan等^[27]在青脊竹蝗(*Ceracris nigricornis*)中鉴定出20个OBPs。近期,Cui等^[28]用转录组学方法鉴定出中华稻蝗(*Oxya chinensis*)18个OBPs、13个CSPs、94个OR、12个IR和2个SNMP的编码基因。

1.2 气味结合蛋白表达分布特征

Yu等^[21]通过蛋白质印迹(Western blot)试验,发现LmigOBP2存在于飞蝗触角、口器和尾须中,但在这些组织中均未检测到LmigOBP3。另有学者研究了东亚飞蝗胚胎中化学感受器的发育以及OBPs

和CSPs的分泌;Trichogen细胞首先参与形成钉子的结构,然后在回缩后,它们开始在感受器淋巴中分泌OBPs和CSPs^[29]。LmigOBP1的合成始于孵化前0.5h左右的胚胎发生时期,尤其是在触角的毛状感受器和基部感受器中;而LmigOBP2仅见于触角毛状感受器的外感受器淋巴(OSL),而在任何类型的触角感受器中均未检测到LmigOBP3;抗血清实验数据表明,在蝗虫中OBPs和CSPs具有不同的时间表达模式,并且在不同类型的感受器中表达。也有人证实飞蝗大部分气味结合蛋白和化学感受蛋白在跗节中都有大量的表达^[30]。高博^[31]采用双染色荧光原位杂交技术明确了东亚飞蝗几种化学感受蛋白的共表达特征,为探讨气味感受通路奠定基础。徐笑^[32]对16个LmigOBP基因在不同组织、发育阶段、性别中的表达模式进行系统性的研究,探讨飞蝗OBPs的功能。近期,Li等^[21]运用RT-PCR和实时定量PCR(qRT-PCR)分析明确了16个LmigOBP基因中有11个在触角和唇须中共同表达,OBP4、OBP10和OBP16基因仅在触角中表达,OBP6基因在雄性唇须中的相对表达水平远高于雌性,OBP8基因在若虫中高度表达。

表达谱分析发现沙漠蝗OBPs基因和CSP基因同时在若虫和成虫的触角、跗节、唇须、翅和其他散居和群居型蝗虫的器官中表达。免疫细胞化学实验表明:CSP-I和CSP-III存在于外感觉淋巴和触角的表皮和角质层之间的子表皮空间,而气味结合蛋白存在感觉淋巴中^[22]。Jiang等^[23]阐明了2个亚家族OBPs成员的表面拓扑结构和内腔结构。对I-A亚家族和II-A亚家族SgreOBPs基因的触角拓扑表达显示出不同的感器和细胞特异性表达模式。这些发现使我们对蝗虫OBPs的分子和进化特征及其在触角上的表达有了初步了解,有助于进一步了解不同OBPs亚家族在蝗虫嗅觉中的具体作用。Pregitzer等^[33]分析了14个OBPs亚型基因在沙漠蝗触角中的表达和感受器特异性。沙漠蝗触须中只有少量的基本感受器,但有大量的毛形感受器。采用不同的研究方法发现,只有一部分触角OBPs基因在2种触觉类型中都有表达。这些OBPs基因以前被证明在触角的基底感受器或触角感受器中表达。比较两种感受器的表达模式,发现在触须的2种感受器中均有OBP6和OBP8两种亚型基因的表达,而在触角上只有1种感受器中有这两种亚型的表达。总而言之,这些数据表明在触觉的2种感受器中,OBPs基因的表达

达存在差异,但部分重叠。触角和触须之间 *OBP* 亚型基因表达模式的差异可能表明 *OBP* 基因在这两种化学感觉器官中具有不同功能。

亚洲小车蝗 11 个 *OBP* 基因在触角和口器中特异性表达,此外 4 个 *OBP* 基因在翅中也有表达^[24]。*OasiOBP9* 和 *OasiOBP10* 在触角中特异表达;其他的 *OBP* 基因表达在触角以及其他化学感受器,如口器和翅;*OasiOBP7* 在雄性触角中的表达量明显高于雌性触角,但实时定量 PCR 显示有 9 个 *OBP* 基因在雌性触角中的表达量高于雄性触角^[24]。

Li 等^[26]发现黄脊竹蝗 *OBP1*、*OBP2* 和 *OBP8* 基因在触角中的相对表达量明显高于其他 *OBP* 基因,表明这 3 个 *OBP* 基因在蝗虫的气味识别中起重要作用。Yuan 等^[27]通过 qRT-PCR 检测证实了大多数嗅觉相关差异表达基因 (*DEG*) 在青脊竹蝗触角中富集。在这些基因中,有一些是性别偏向的,这表明它们在青脊竹蝗嗅觉系统中具有不同作用。

半定量 RT-PCR 分析表明,中华稻蝗 6 个 *OBP* 基因、1 个 *CSP* 基因和 2 个 *IR* 基因在触角中特异表达,提示它们在嗅觉中起作用。qRT-PCR 分析表明,在触角中唯一或主要表达的基因在雄性和雌性之间的表达水平也有显著差异。在差异表达的基因中,17 个 *OR* 基因、1 个 *CSP* 基因和 1 个 *SNMP* 基因表现出雌性偏向表达,表明它们可能参与雌性特有的行为,如寻找产卵地点,而其余 3 个 *OR* 编码基因则表现出雄性偏向表达,这表明它们可能在感知雌性信息素方面发挥作用^[28]。

1.3 气味结合蛋白氨基酸序列特征与三维结构

东亚飞蝗给农作物造成了巨大的损失,特别是它们经常以蝗灾的形式肆虐世界。蝗虫通过嗅觉系统找到它们取食的植物宿主,气味结合蛋白在其中起重要作用。Yu 等^[20]发现东亚飞蝗的 2 个新的气味结合蛋白 *LmigOBP2* 和 *LmigOBP3* 在氨基酸序列上存在很大差异,并且与已报道的 *LmigOBP1* 有很大的不同;此外,*LmigOBP3* 还含有 3 个额外的半胱氨酸,这一事实以前没有记录在标准长度的 *OBP1* 中^[18]。然而,*LmigOBP2* 和 *LmigOBP3* 这两种蛋白与一组有机化合物表现出惊人的结合亲和力。这种惊人的结合亲和力得到了三维模型的支持,显示 *LmigOBP2* 和 *LmigOBP3* 的折叠非常相似,但与 *LmigOBP1* 的折叠明显不同。此外,排列在 3 种蛋白结合袋中的几个氨基酸残基在 *LmigOBP2* 和 *LmigOBP3* 中似乎是保守的,但在 *LmigOBP1* 中不是。

Jiang 等^[34]通过同源建模,建立了飞蝗 *LmiOBP1* 的三维模型。基于该模型的对接模拟表明,*LmiOBP1* 的 Asn74 是一个关键的结合位点,这一点通过定点突变和荧光分析得到了验证。进而,Zheng 等^[35]解决了第一个 *LmicOBP1* 结构,它是溶液中的单体,二硫键在维持其功能方面起关键作用;他们发现飞蝗 *LmigOBP1* 具有独特的由第 7 个 α -螺旋形成的一个 L 形内部疏水空腔壁,以容纳线性配体,这与结合实验一致;还证明了 *LmiOBP1* 中的配体结合口袋与最接近的蚊子同源 *OBP* 中的配体结合口袋有很大的不同。

上述研究为设计防治蝗虫的小分子抑制剂提供了结构依据。

1.4 气味结合蛋白生理功能

气味结合蛋白 *OBPs* 在昆虫对外界气味分子的嗅觉识别中起着非常重要的作用。为了获得更多关于飞蝗化学通讯元件的信息,Yu 等^[19]寻找其他气味结合蛋白和粪便中可能代表该物种潜在信息化学物质的挥发物。对一种触角提取物的双向电泳 (2DE) 分析表明,仅有 3 个紧密定位点可被蝗虫 *OBP* 抗血清识别。用 PCR 和 5' RACE-PCR 方法还鉴定了 3 个基因,它们编码同一氨基酸替代的彼此不同的亚型。一份粪便样品的气相色谱-电触角 (GC-EAD) 顶空分析显示,在两性触角中存在几种引起剂量依赖性电生理反应的化合物。这些化合物中的大多数与沙漠蝗粪便中发现的化合物不同,据报道具有行为活性。用这些挥发物和重组 *OBP* 进行的配体结合实验没有显示出亲和力,表明飞蝗 *OBP* 的结合口袋需要比迄今已鉴定出的配体更大的分子。

气味结合蛋白可能是通过干扰害虫的化学通讯来控制害虫种群的可能靶标。在东亚飞蝗的触角中虽然已经检测到 4 种异构体,但仅发现 1 个单一的 *OBP*,*LmiOBP1*^[18]。Jiang 等^[34]使用 67 种挥发性气味化合物研究了 *LmiOBP1* 的配体结合特异性。荧光分析表明,*LmiOBP1* 不结合粪便挥发物和绿叶气味,但对某些线性脂肪族化合物表现出较高的亲和力,其中十五醇和 2-十五酮是结合能力最强的配体。RNA 干扰 (RNAi) 实验证实,飞蝗群居行为特征受到 *LmigOBP4* 影响,这些结果表明,*OBP* 在调节蝗虫的相位相关行为方面也发挥着重要作用^[20]。

张茜雯^[36]通过飞蝗触角电位 (EAG) 的方法对与 *LmigOBP4* 有结合能力的 3 种化合物进行测试,证实了 *LmigOBP4* 确实能够影响与气味分子结合蛋白有

结合能力的化合物苯甲醛和 2-庚酮的反应强度。初步证明了蝗蝻触角电位对于甲基丙烯酸十二酯的反应有浓度梯度依赖性, 甲基丙烯酸十二酯只有在合适的浓度才能引发蝗蝻触角的电生理反应。

为了阐明第一个从飞蝗中发现的气味结合蛋白 LmigOBP1 的功能, Li 等^[37]采用 RNA 干扰的方法, 将 LmigOBP1 特异的 dsRNA 注射到雄性若虫血淋巴中, 从而实现了对于 *LmigOBP1* 基因的沉默。与正常若虫相比, *LmigOBP1* 基因敲除若虫对玉米叶片挥发物((Z)-3-己烯醇、芳樟醇、壬醛、癸醛和(Z)-3-己烯基乙酸酯)的食量和触角电位反应显著降低。这些结果表明, LmigOBP1 参与了对寄主植物气味的感知。

2 蝗虫化学感受蛋白

近年来关于在昆虫中参与感受外界化学信息的关键蛋白的研究进展十分迅速。其中有一类小分子量可溶性蛋白具有较低的等电点, 且含有 4 个保守的半胱氨酸, 可依次连接形成 2 个二硫键, 但是有研究发现这 2 个二硫键对化学感受蛋白结构的稳定性并没有明显的作用^[38-40]。由于该类蛋白最初在昆虫化学感受器官中被发现, 因此被认为与感受化学信息有关, 被命名为化学感受蛋白(CSPs)。位于昆虫感觉神经突触淋巴液中的 CSPs 是一类酸性、分子量通常为 10—15 kDa 的可溶性嗅觉蛋白, 具有 100—130 个氨基酸残基, 序列高度保守, N 端具有信号肽, 其高级结构由 6 个 α 螺旋组成一个疏水腔^[38]。

2.1 化学感受蛋白的种类和特征

迄今为止, 有不少来自蝗虫的化学感受蛋白基因被鉴定出来, 包括沙漠蝗、东亚飞蝗、黄脊竹蝗、青脊竹蝗、中华稻蝗和亚洲小车蝗等。

从沙漠蝗的触角、跗节和唇瓣中发现一类可溶性低分子量的蛋白(CSP-*sg* 1—7, 共 7 个), 其中有 5 个蛋白均具有 109 个氨基酸的多肽链, 这些多肽序列在结构以及表达谱上不同于 OBP, 并且免疫定位试验表明它们参与了蝗虫的化学信号识别过程^[38]。

在 2000 年, Picimbon 等^[41]在东亚飞蝗中第一次鉴定出 OS-D 蛋白。随后, Ban 等^[42]从飞蝗触角中确定了两类 CSPs, 且通过荧光竞争结合试验表明长链化合物是其最佳配体之一。之后, 中国农业大学张龙教授课题组针对飞蝗化学感受蛋白开展了一系列研究^[42-47], 取得了显著成绩, 其中 Zhou 等^[47]通过对飞蝗 Swiss-Prot 数据库和 EST 核苷酸数据库的初步筛

选, 已在东亚飞蝗中鉴定出 70 个编码 CSPs 的序列。

Li 等^[26]从黄脊竹蝗头部转录组数据库中鉴定出 3 个 CSP 基因; Yuan 等^[27]在青脊竹蝗鉴定出 10 个 CSPs; 中华稻蝗有 13 个化学感受蛋白被鉴定^[28]。近期, 周渊涛等^[48-50]从亚洲小车蝗的触角转录组数据库中鉴定出 17 个 CSP 基因。

2.2 化学感受蛋白的表达分布

蛋白 Northern 印迹分析显示, LmigOS-Ds 在触角和足中强烈表达^[41]。通过在下唇须的感受器上进行 CSP 免疫细胞化学定位, 发现化学感受蛋白特异性地存在于刺形感器的外感觉淋巴中^[51]。研究者^[52, 53]在 2010 年分别确定了东亚飞蝗翅和跗节上的化学感受器, 通过免疫细胞化学定位发现 LmigCSP-II 也存在于外感觉淋巴中。为揭示蝗虫中行为相变的潜在分子机制, Guo 等^[54]通过寡核苷酸微阵列分析比较了散居型和群居型时间过程中的基因表达模式, 结果显示几个 CSP 基因和 1 个 *LmigTO1* 基因(*takeout* gene)分别在群居和散居的蝗虫中呈现高表达水平, 而在散居和群居过程中表达趋势相反。qRT-PCR 实验显示, 大多数 CSP 基因和 *LmigTO1* 基因具有丰富的触角表达。RNAi 结合嗅觉行为实验证实, CSP 基因家族和 *LmigTO1* 基因参与了个体之间在群居过程中由排斥转变为吸引, 以及在孤化过程中反向转变。这些发现表明, 由 CSP 基因和 *takeout* 基因调控的对蝗虫发出嗅觉信号的响应参与了飞蝗的行为阶段变化, 并提供了一种与蝗虫聚集形成相关的分子机制。Zhou 等^[47]第一次筛选出东亚飞蝗 70 个 CSP 基因序列, 并发现其中 17 个 CSP 基因在雌性生殖器官中大量表达, 只有 CSP91 基因在雄性器官中表达。

昆虫化学感受蛋白基因不仅在昆虫化学感受器官中广泛表达, 在非化学感受器官中也有表达^[22, 51], 如沙漠蝗 OBP 和 CSP 同时在若虫和成虫的触角、跗节、唇须、翅和其他散居、群居型蝗虫的器官中表达^[22]。

周渊涛^[48]选择亚洲小车蝗 8 个具有代表性的 CSP 基因(包括 *OasiCSP4*、*OasiCSP7-8*、*QasiCSP10-13* 和 *OasiCSP15*) 在雌雄成虫不同组织中进行表达谱分析, 结果表明: 这些 CSP 基因在成虫不同组织中的表达水平存在显著差异; 以雌性跗节中 *OasiCSP10* 的表达水平为对照, 结果发现 *OasiCSP4*、*OasiCSP8* 和 *OasiCSP15* 的相对表达水平在大多数组织中远高于 *OasiCSP10* 和 *OasiCSP12*; *OasiC-*

SP11 和 *OasiCSP13* 在触角中的相对表达水平比其他组织高 900 多倍 ($P < 0.05$); 并且发现大多数组织中 8 个 *OasiCSPs* 基因的相对表达水平在雄性和雌性成虫之间均具有显著差异, 尤其是 *OasiCSP11* 和 *OasiCSP13* 在雄性触角中的表达量比在雌性触角中更高。

2.3 化学感受蛋白的功能

已经报道的研究结果表明, 蝗虫化学感受蛋白具有以下两种功能:

2.3.1 化学检测及气味识别

在昆虫嗅觉系统中, 化学感受蛋白参与识别外界环境中的不同气味物质。通过荧光竞争结合试验发现, 昆虫的化学感受蛋白对气味配体的结合能力反映了化学感受蛋白基本的化学通讯作用。东亚飞蝗中 *CSP1m-II-10* 能够与油酰胺等多种长链化合物结合^[40]。

虽然感觉器官的 CSP 已经得到了广泛研究, 但对它们在身体其他部位的功能知之甚少。通过蛋白质组学分析, Zhou 等^[44] 发现细菌表达的 CSP91 结合脂肪酸具有油酸和亚油酸以及中长醇和酯的特异性; CSP 在雌性生殖器官中的丰度和数量显示了这些蛋白的重要作用, 然而不能排除 17 个 CSP 中的每一个都有不同的功能, 包括信号化学物质的传递、激素的溶解、直接控制发育或其他未知的任务。

2.3.2 参与蝗虫生长发育

康乐院士课题组研究发现 CSP 与飞蝗的生长发育密切相关^[54,55]。东亚飞蝗中 *CSP3* 能调控蝗虫从独居到群居的生理和行为上的相互转化^[54]。通过系统发育和表达数据, Martín-Blázquez 等^[55] 推断出飞蝗和沙漠蝗化学感受蛋白基因在相变中参与的同源性和保守性。

3 展望

以上这些发现为更好地理解蝗虫嗅觉感受的分子机制, 增强对昆虫嗅觉演变的理解起到重要作用。至今, 科学家利用分子生物学实验技术获得蝗虫气味结合蛋白和化学感受蛋白, 还开展了一些蛋白与多达几十种挥发性分子的结合实验, 补充和完善了一些有价值的资料, 为其相关功能机制的进一步揭示提供数据。对于蝗虫气味结合蛋白和化学感受蛋白有关特性功能的进一步挖掘和机制模型的进一步探索在未来可能依旧是热点。随着生物技术的发展, 分子生物学与基因组学、蛋白质组学、代谢组学以及生物信息

学的紧密结合, 更多昆虫的嗅觉相关蛋白将被发现和鉴定, 尤其近年来发展迅速的基因组编辑技术, 无疑将极大地推进这些蛋白和基因功能的体内验证。

参考文献

- [1] FORET S, WANNER KW, MALESZKA R. Chemosensory proteins in the honey bee; Insights from the annotated genome, comparative analyses and expressional profiling [J]. *Insect Biochemistry & Molecular Biology*, 2007, 37(1): 19-28.
- [2] HANSSON B, STENSMYR M. Evolution of insect olfaction [J]. *Neuron*, 2011, 72(5): 698-711.
- [3] CONCHOU L, ANDERSON P, BIRGERSSON G. Host plant species differentiation in a polyphagous moth: Olfaction is enough [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2017, 43(8): 794-805.
- [4] KAISLING K E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: A kinetic model revised [J]. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 2009, 195(10): 895-922.
- [5] VAN DER GOES VAN NATERS W, CARLSON J R. Insects as chemosensors of humans and crops [J]. *Nature*, 2006, 444(7117): 302-307.
- [6] HASSANALI A, NJAGI P G, BASHIR M O. Chemical ecology of locusts and related acridids [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50: 223-245.
- [7] KAUPP U B. Olfactory signalling in vertebrates and insects: Differences and commonalities [J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2010, 11(Suppl): 188-200.
- [8] BENTON R. Chemical sensing in *Drosophila* [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2008, 18(4): 357-363.
- [9] 陈永林. 中国主要蝗虫及蝗灾的生态学治理[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [10] 夏凯龄, 郑哲民, 印象初, 等. 中国动物志 昆虫纲 第四卷 直翅目 蝗虫科[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [11] PELOSI P, MAIDA R. Odorant-binding proteins in insects [J]. *Comparative Biochemistry & Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 1995, 111(3): 503-514.
- [12] LEAL W S. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58: 373-391.
- [13] PELOSI P. Odorant-binding proteins: Structural aspects [J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2010, 855(1): 281-293.
- [14] SCALONI A, MONTI M, ANGELI S, et al. Structural

- analysis and disulfide-bridge pairing of two odorant-binding proteins from *Bombyx mori* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1999, 266(2):386-391.
- [15] SANDLER B H, NIKONOVA L, LEAL W S, et al. Sexual attraction in the silkworm moth: Structure of the pheromone-binding protein-bombykol complex [J]. Chemistry & Biology, 2000, 7(2):143-151.
- [16] VIEIRA FG, SANCHEZ-GRACIA A, ROZAS J. Comparative genomic analysis of the odorant-binding protein family in 12 *Drosophila* genomes: Purifying selection and birth-and-death evolution [J]. Genome Biology, 2007, 8(11):657-666.
- [17] GONG D P, ZHANG H J, ZHAO P, et al. The odorant binding protein gene family from the genome of silkworm, *Bombyx mori* [J]. BMC Genomics, 2009, 10(1):332.
- [18] BAN L, SCALONI A, AMBROSIO C D, et al. Biochemical characterization and bacterial expression of an odorant-binding protein from *Locusta migratoria* [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2003, 60(2):390-400.
- [19] YU Y, CUI X, JIANG Q, et al. New isoforms of odorant-binding proteins and potential semiochemicals of locusts [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2007, 65(1):39-49.
- [20] YU F, ZHANG S, ZHANG L, et al. Intriguing similarities between two novel odorant-binding proteins of locusts [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2009, 385(3):369-374.
- [21] LI H, WANG P, ZHANG L, et al. Expressions of olfactory proteins in locust olfactory organs and a palp odorant receptor involved in plant aldehydes detection [J]. Frontiers in Physiology, 2018, 9:663.
- [22] JIN X, BRANDAZZA A, NAVARRINI A, et al. Expression and immunolocalisation of odorant-binding and chemosensory proteins in locusts [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2005, 62(10):1156-1166.
- [23] JIANG X, KRIEGER J, BREER H, et al. Distinct subfamilies of odorant binding proteins in locust (Orthoptera, Acrididae): Molecular evolution, structural variation, and sensilla-specific expression [J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8:734.
- [24] ZHANG S, PANG B, ZHANG L. Novel odorant-binding proteins and their expression patterns in grasshopper, *Oedaleus asiaticus* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2015, 460(2):274-280.
- [25] ZHANG Y, TAN Y, ZHOU X R, et al. A whole-body transcriptome analysis and expression profiling of odorant binding protein genes in *Oedaleus infernalis* [J]. Comp Biochem and Physiol Part D: Genomics Proteomics, 2018, 28:134-141.
- [26] LI R, JIANG G F, DONG S Y. A head transcriptome provides insights into odorant binding proteins of the bamboo grasshopper [J]. Genes & Genomics, 2018, 40(9):991-1000.
- [27] YUAN H, CHANG H, ZHAO L, et al. Sex- and tissue-specific transcriptome analyses and expression profiling of olfactory-related genes in *Ceracris nigricornis* Walker (Orthoptera: Acrididae) [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1):808.
- [28] CUI Y, KANG C, WU Z, et al. Identification and expression analyses of olfactory gene families in the rice grasshopper, *Oxya chinensis*, from antennal transcriptomes [J]. Frontiers of Physiology, 2019, 10:1223.
- [29] YU Y, ZHANG S, ZHANG L, et al. Developmental expression of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in the embryos of *Locusta migratoria* [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2009, 71(2):105-115.
- [30] 高倩. 飞蝗信息化学物质的筛选及其感受蛋白表达部位的测定[D]. 北京: 中国农业大学, 2011.
- [31] 高博. 气味分子感受蛋白在飞蝗化学感器中的共表达[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [32] 徐笑. 东亚飞蝗 16 种气味分子结合蛋白[D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [33] PREGITZER P, ZIELONKA M, EICHHORN A S, et al. Expression of odorant-binding proteins in mouthpart palps of the desert locust *Schistocerca gregaria* [J]. Insect Molecular Biology, 2019, 28(2):264-276.
- [34] JIANG Q Y, WANG W X, ZHANG Z, et al. Binding specificity of locust odorant binding protein and its key binding site for initial recognition of alcohols [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2009, 39(7):440-447.
- [35] ZHENG J, LI J, LEI H, et al. Crystal structure of the *Locusta migratoria* odorant binding protein [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2015, 456(3):737-742.
- [36] 张茜雯. 飞蝗气味分子结合蛋白 LmigOBP4 功能研究的电生理学证据[D]. 北京: 中国农业大学, 2013.
- [37] LI J, ZHANG L, WANG X. An odorant-binding protein involved in perception of host plant odors in locust *Locusta migratoria* [J]. Archives of Insect Biochemis-

- try and Physiology, 2016, 91(4): 221-229.
- [38] ANGELI S, CERON F, SCALONI A, et al. Purification, structural characterization, cloning and immunocytochemical localization of chemoreception proteins from *Schistocerca gregaria* [J]. European Journal of Biochemistry, 1999, 262(3): 745-754.
- [39] WANNER K W, WILLIS L G, THEILMANN D A, et al. Analysis of the insect os-d-like gene family [J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(5): 889-911.
- [40] TOMASELLI S, CRESCENZI O, SANFELICE D, et al. Solution structure of a chemosensory protein from the desert locust *Schistocerca gregaria* [J]. Biochemistry, 2006, 45(35): 10606-10613.
- [41] PICIMBON J F, DIETRICH K, BREER H, et al. Chemosensory proteins of *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2000, 30(3): 233-241.
- [42] BAN L, SCALONI A, BRANDAZZA A, et al. Chemosensory proteins of *Locusta migratoria* [J]. Insect Molecular Biology, 2003, 12(2): 125-134.
- [43] 班丽萍. 蝗虫中化学感受蛋白的分离纯化原核表达及生化特征[D]. 北京: 中国农业大学, 2004.
- [44] 周淑辉. 飞蝗翅、跗节及尾须化学感器的细微结构及化学感受蛋白的表达[D]. 北京: 中国农业大学, 2008.
- [45] 徐浩智. 飞蝗气味分子受体和化学感受蛋白的发现及功能初探[D]. 北京: 中国农业大学, 2013.
- [46] 张立伟. 参与二种醛及一种酯识别的昆虫化学感受分子机制[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- [47] ZHOU X H, BAN L P, LOVINELLA I, et al. Diversity, abundance, and sex-specific expression of chemosensory proteins in the reproductive organs of the locust *Locusta migratoria manilensis* [J]. Biological Chemistry, 2013, 394(1): 43-54.
- [48] 周渊涛. 亚洲小车蝗嗅觉相关蛋白的鉴定及功能研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- [49] 周渊涛, 李玲, 庞保平, 等. 亚洲小车蝗触角转录组及化学感受蛋白基因表达谱分析[J]. 昆虫学报, 2019, 62(1): 21-32.
- [50] ZHOU Y T, LI L, ZHOU X R, et al. Three chemosensory proteins involved in chemoreception of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acridoidea) [J]. Journal of Chemical Ecology, 2020, 46(10): 138-149.
- [51] JIN X, ZHANG S G, ZHANG L. Expression of odorant-binding and chemosensory proteins and spatial map of chemosensilla on labial palps of *Locustla migratoria* (Orthoptera: Acrididae) [J]. Arthropod Structure and Development, 2006, 35(1): 47-56.
- [52] ZHOU S H, ZHANG S G, ZHANG L. The chemosensilla on tarsi of *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae): Distribution, ultrastructure, expression of chemosensory proteins [J]. Journal of Morphology, 2010, 270(11): 1356-1363.
- [53] ZHOU S H, ZHANG J, ZHANG S G, et al. Expression of chemosensory proteins in hairs on wings of *Locustla migratoria* (Orthoptera: Acrididae) [J]. Journal of Applied Entomology, 2008, 132(6): 439-450.
- [54] GUO W, WANG X, MA Z, et al. CSP and takeout genes modulate the switch between attraction and repulsion during behavioral phase change in the migratory locust [J]. PLoS Genetics, 2011, 7(2): e1001291.
- [55] MARTÍN-BLÁZQUEZ R, CHEN B, KANG L, et al. Evolution, expression and association of the chemosensory protein genes with the outbreak phase of the two main pest locusts [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 6653.

Research Progress on Olfactory - Related Proteins and Their Functions in Grasshoppers

JIANG Guofang

(College of Oceanology and Food Science, Quanzhou Normal University, Quanzhou, Fujian, 362000, China)

Abstract: Olfaction plays an important role in the life activities of insects. Odorant Binding Proteins (OBPs) and Chemosensory Proteins (CSPs) play an important role in the olfactory system of insects. In recent

years, with the rapid development of genomics and transcriptomics, locust *OBP* and *CSP* genes of grasshoppers have been successively identified, and the functions of some *OBP* genes have been gradually confirmed. In this article, the species, structural characteristics, expression distribution, three-dimensional structure and physiological function of OBPs and CSPs of grasshoppers were summarized, which provided a reference for the identification and functional study of more insect *OBP* genes, and laid a foundation for further revealing the chemical communication mechanism between insects and environment and opening up new pest control strategies.

Key words: olfaction, odorant-binding proteins, chemosensory proteins, odorant receptor, grasshoppers

责任编辑: 陆 雁

投稿指南

1 来稿要求

1.1 稿件要素

稿件内容必须包括题目、作者姓名、作者所在单位、作者所在省份和城市、邮政编码、中文摘要、关键词、英文题目、作者英文姓名、作者英文单位、英文摘要、英文关键词、正文、致谢(非必选)、参考文献等内容。

1.2 题目

应以简明、确切的语言反映稿件的重要思想和内容,一般不超过20字。

1.3 作者与单位

多位作者姓名用逗号隔开。所有作者均须注明所在单位全称、省份城市及邮编。

1.4 汉语姓名译法

姓在前名在后,姓用大写字母,名首字母大写(如:欧阳奋发,OUYANG Fenfa)。

1.5 中、英文摘要

用第三人称撰写,应完整准确概括论文的实质性内容,试验研究论文摘要须包含目的、方法、结果、结论4个要素。英文摘要与中文摘要内容相对应。

1.6 首页脚注标识要素

资助项目:项目名称(项目编号)。作者简介包括姓名(出生年-),性别,职称或职务,主要研究方向。如有通信作者,请注明×××为通信作者,包括姓名(出生年-),性别,职称或职务,主要研究方向,E-mail。

1.7 稿件正文

试验研究论文应包括引言、材料与方法、结果与分析、讨论、结论等要素。引言须包含研究意义、前人研究进展、本研究切入点、拟解决的关键问题等基本内容,“讨论”与“结论”部分须分开阐述。各层次标题用阿拉伯数字连续编号,如0;1,1.1,1.1.1,1.1.1.1……;2,2.1,2.1.1,2.1.1.1……层次划分一般不超过3级。

1.8 参考文献

参考文献表采用顺序编码制组织,其编排格式示例如下:

[1] 陈宝玲,宋希强,余文刚,等. 濒危兰科植物再引入技术及其应用[J]. 生态学报,2010,30(24):7055-7063.

[2] CHEN B L, SONG X Q, YU W G, et al. Re-introduction technology and its application in the conservation of endangered orchid [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(24): 7055-7063.

1.9 图和表

稿件可附必要的图和表,表用三线表表示,忌与文字表述重复,表的主题标题要明确。图表名、图表注及图表中所有的中文须有英文对照。图要大小适中,清晰,标注完整;照片尽量选用黑白照片。

1.10 量和单位

量名称及其符号须符合国家标准,采用法定计量单位(用国际通用符号,如面积单位“亩”换算成“公顷 hm^2 ”)。书写要规范化,并注明外文字母的大小写、正斜体及上下角标。容易混淆的字母、符号,请特别注明。

2 注意事项

2.1 本刊已开通网络投稿系统,投稿请登录 <http://gxkx.ijournal.cn/gxkxyxb/ch>,使用网上投稿和查稿系统。本刊审稿周期为1个月,1个月未收到审稿结果可另投他刊。

2.2 稿件一经采用,酌收版面费;刊登后,付稿酬含网络发行(《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网、万方数据网及台湾华艺 CEPS 中文电子期刊服务等)的稿酬,同时赠送样刊2本。

2.3 本刊入编《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网、万方数据网及台湾华艺 CEPS 中文电子期刊数据库并已签订 CNKI 优先数字出版合作协议。

2.4 囿于人力、物力有限,本刊只通过期刊采编系统发送“稿件处理意见”,如需纸质意见,请向编辑部索取。