

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2016.03.008

浅析昆虫四类嗅觉相关蛋白

梁长生¹, 李 锋¹, 杨 桦²

(1. 南江县林业局, 四川 南江 636600 2. 四川农业大学林学院, 四川 成都 611100)

摘要:昆虫嗅觉相关蛋白是昆虫嗅觉相关基因的表达形式,主导控制昆虫的取食、交配和产卵等一系列行为,是昆虫分子生物学于昆虫行为学相互衔接的纽带。昆虫嗅觉相关蛋白主要包括气味结合蛋白、化学感受蛋白、气味受体及气味降解酶四大类。本文从昆虫的嗅觉机理、神经机制以及四大类气味相关蛋白等方面浅析昆虫四类嗅觉相关蛋白,并对今后研究方向做出展望。

关键词:昆虫;气味结合蛋白;化学感受蛋白;气味受体;气味降解酶

中图分类号:S718.7 **文献标识码:**A **文章编号:**1003-5508(2016)03-0044-05

Analysis of Four Kinds of Insect Olfactory Related Proteins

LIANG Chang-sheng¹ LI Feng¹ YANG Hua²

(1. Forestry Bureau of Nanjiang County, Nanjiang 636600, China; 2. Sichuan Agricultural University, Chengdu 611100, China)

Abstract: Insect olfactory related proteins are performances of insect olfactory genes, and they can control many insect behaviors, such as feeding, mating and ovipositing and so on. Insect olfactory proteins are connections between insect molecular biology and insect praxiologyn, mainly including four kinds of proteins, namely, odorant binding proteins (OBPs), chemosensory speeifie proteins (CSPs), odorant receptors (ORs) and odorant degrading enzymes (ODEs). In this paper, brief analysis is made of the binding mechanism, neural mechanism and four kinds of insect olfactory related proteins. Besides, a discussion is also made on the future research directions of insect olfactory related protein.

Key words: insect, OBPs, CSPs, ORs, ODEs

昆虫能够随时感知空气中的挥发性气味物质从而指导其行为反应,这其中包括两个重要方面:一是寄主植物挥发出的多种气味物质组成的化学指纹图谱,二是昆虫具有与之相适应的结构和识别机制,只有对这两方面都进行了深入研究,才能更好地应用到害虫防治的实践中。近年来,国内对昆虫感受气味物质的行为化学模式的研究较多,进而对昆虫感知气味物质的另一个重要方面,即昆虫嗅觉相关蛋白研究也日益增多,昆虫嗅觉相关蛋白的作用显得日趋重要。本文将从昆虫的嗅觉机理、神经机制以及相关蛋白等方面浅析昆虫四类嗅觉相关蛋白。

1 昆虫嗅觉反应机理

灵敏的嗅觉对于昆虫适应环境和种群繁殖均具有十分重要的作用。昆虫嗅觉系统是一个专一性及灵敏性都很强的化学监测器,能特异性识别环境中的信息化学物质,并以此作为觅食、寻偶、交配、产卵等一系列生命活动的重要信息,通常情况下,昆虫对气味物质的识别过程可以分为以下几步^[1]:首先,外界环境中亲脂性的气味分子通过昆虫触角感器表皮上的微孔进入亲水性的感器淋巴液,与感器淋巴

收稿日期:2016-01-18

作者简介:梁长生(1979-),男,四川南江人,工程师,长期从事林业有害生物综合防治工作。

通讯作者简介:李 锋(1970-),男,高级工程师,从事林业有害生物监测、防治和检疫工作。

液中的可溶性气味结合蛋白(Odorant binding protein, OBPs)结合,形成气味分子-OBP 复合物;然后复合物穿过亲水性的嗅觉淋巴液,到达神经树突膜上的气味受体(odorant receptors, ORs);接着气味受体受到刺激后,膜通透性发生改变,产生动作电位,最后传入中枢神经系统,引起相应的行为反应,同时气味分子在 OBP 作用下又迅速失活,最终在气味降解酯酶(odorant degrading enzymes, ODEs)或者感器支持细胞中的多种酶的作用下降解^[2-4]。

2 昆虫的嗅觉感器及气味引起的行为的神 经机制

昆虫的嗅觉感器多分布于触角和触须上,形状和大小各异,对于不同种属的昆虫,其感器的分布和数量也有很大的差异。昆虫对信息化学物质的识别过程主要是由触角上的感受器来完成^[5]。嗅觉感器有多种形态,包括毛形感器、刺形感器、锥形感器、腔锥形感器、耳形感器等,在感器表面有很多极孔(Pore)。感器内部主要由鞘原细胞(Thecogene cells)、胞原细胞(Tbnogene cells)、毛原细胞(Trichogene cells)和感受细胞构成^[6]。每个触角感器都包含 1 至 4 个双极嗅觉受体神经元(olfactory receptor neurons, ORNs),其在树突的底部起着化学信号检测的作用,而在轴突底部起着检测神经信号的作用,并能将化学信号转换成电反应,使外围传来的嗅觉信息传导到触角神经叶上(antennal lobes, ALs)。ORNs 树突端延伸到嗅觉感器,并沉浸在水溶性的感受器淋巴液中,以保护树突不脱水^[7],树突部的细胞膜上能特异性的表达相应的嗅觉受体蛋白^[8], ORNs 的轴突端汇集到 ALs 的嗅小球中^[9]。ALs 中的功能组织是传递和处理嗅觉信息的初级中枢,被激活神经元在 ALs 上的分布能将气味的特异性表现出来^[6]。在嗅小球中,ORNs 的突触连接到二级神经元即投射神经元(projection neurons, PNs),PNs 的轴突投射到位于蘑菇体(mushroom body, MB)和原脑叶外侧角(lateral horn, LH)等区域的三级神经元^[9]。从而在昆虫的脑部形成关于该信息化学物质的抽象信息,引发相应的行为。例如,已有文献报道应用扫描电镜观察川硬皮肿腿蜂两种类型(有翅,无翅)雌蜂触角的外部形态结构,发现雌蜂触角上有 18 种感器,根据其不同形态特征将其分为 11 个类型:毛形感器(4 个亚型),刺形感器(两个亚型),锥形感器(两个亚型),鳞形感器,栓性感器(两个亚型),钟形感器,坛形感器,板形感器,长锥形感

器,柱形感器(两个亚型),边缘感器。其中毛形感器Ⅳ型、锥形感器Ⅱ型只存在于有翅雌蜂触角;毛形感器Ⅲ型、刺形感器Ⅱ型只存在于无翅雌蜂触角上。其它触角感器类型为两种类型肿腿蜂所共有,只是在数量和分布上存在差异^[10]。

3 昆虫嗅觉相关蛋白

3.1 气味结合蛋白(OBPs)

昆虫的 OBPs 是普遍且大量的存在于昆虫触角感器淋巴液中的水溶性球蛋白,其相对分子量较小,约为 15 kD ~ 17 kD,通常呈酸性,等电点在 4.0 ~ 5.2 之间,包含有 120 ~ 150 个氨基酸。OBPs 的典型识别特征为:6 个 α -螺旋组成了 OBPs 的二级结构,其中有 6 个保守的半胱氨酸位点相互连接形成 3 个二硫键,对蛋白的二级结构的稳定起到支撑作用^[11]。一般认为 OBPs 在昆虫触角感器淋巴液中高浓度的表达,但是也在有些昆虫的其他部位发现 OBPs 的存在。根据 OBPs 结合配体的不同,可将气味结合蛋白分为两类:性信息素结合蛋白(pheromone binding protein, PBP)和普通气味结合蛋白(general odorant binding protein, GOBP),PBP 主要存在于感受性信息素的毛形感器中,与昆虫感受性信息素有关^[12]。根据其氨基酸序列的不同,GOBP 又可以分为 GOBP I 和 GOBP II 两个亚类,存在于锥形感器中,在昆虫感受植物挥发性气味、捕食者发出的气味等过程中发挥作用^[13]。早年的研究认为,PBPs 只存在于雄性个体中,而随着研究手段的改进,使用比 Western 印迹更灵敏的 RT-qPCR 检测的结果发现,几乎所有的雌性蛾类的触角都存在 PBPs,尽管其表达量通常不及雄性。雄虫的 OBPs 与感受雌性信息素有关,但在雌性昆虫中还不清楚其功能,可能起着监控性信息素释放的作用^[14,15]。

研究表明,OBPs 的合成一般在羽化前第 3 天才开始表达,羽化后 1 d 达到高峰^[16]。烟草夜蛾(*Manduca sexta*) GOBP2 抗体在两性个体的触角里识别一个分子质量约为 14.5 kD 的多肽链,通过制造人工黑暗期和感光期来研究 PBP 和 GOBP2 的表达水平,采用光照和黑暗的时间比为 L16:D8,或者采用连续光照。在感光期和持续光照的条件下,GOBP2 在两性个体中的表达量均明显减少,而 PBP 的表达量只是在雌性个体的触角中明显减少,在雄性个体中其表达水平和黑暗期中的相当^[17]。

适应性进化的结果使昆虫拥有一个庞大的 OBPs 家族^[18,19]。目前,已经从 30 多种昆虫体内克隆

出多种气味结合蛋白基因,广泛分布于鞘翅目、双翅目、等翅目、鳞翅目、半翅目、膜翅目、蜚蠊目、直翅目和虱毛目,但 OBP 的个数在不同的昆虫种类间存在着很大的差异^[20]。OBPs 与哺乳动物气味结合蛋白家族不同源,其在同种和不同种类昆虫间的同源性也存在较大差异,通过比较氨基酸序列得知,不同昆虫属间 OBPs 的序列相似性一般很低 (< 20%)^[21]。而同属间昆虫, PBP 间同源性一般在 50% 以上, GOBP 间同源性更高,一般大于 68%, OBP 类似蛋白也有明显的同源性,系统分析表明 OBP 间的同源性 with 相互间的系统距离有关,亲缘关系越近,同源性愈高^[22,23]。另外,OBPs 与寄主植物存在协同进化现象,采用全基因组微芯片技术和定量酶联免疫技术研究了用海巴戟种子饲养的果蝇 (*Drosophila sechellia*) 和多种植物饲料混合饲养的拟果蝇 (*Drosophila simulans*) 及黑腹果蝇触角中 ORs 和 OBPs 基因的表达差异,发现果蝇的 ORs 和 OBPs 表达进化得到了促进^[24]。

OBPs 与脂溶性的气味物质发生作用,是昆虫专一性地识别外界气味物质的第一步生化反应,对于昆虫与外界进行信息交流具有重要意义。Steinbrecht 根据自己和前人的工作,将 OBPs 在气味识别过程中起的生理作用进行总结后发现 OBPs 在亲水性的淋巴液中作为脂溶性气味分子的溶剂和载体;通过选择性结合一定类别的气味分子,OBPs 在气味识别中起着外周滤器的作用;OBPs 使刺激分子通过特殊的途径到达受体蛋白,使信号传导更易于进行;OBPs 可能清除外周感器中不需要的或有毒物质;气味分子刺激受体后,OBPs 迅速地使其失活^[25]。

近年来,对 OBPs 以何种形式刺激树突膜也进行了研究,并提出了 3 种假说。在 3 种假说中,均认为 OBPs 与孔道末端的气味分子结合并运输气味分子穿过神经树突周围的水溶性淋巴液,假说 A 认为气味分子与 OBPs 复合物不稳定,复合物穿过亲水性液体后随即解离,气味分子单独与神经膜上的受体结合^[26]。假说 B 则认为气味分子 - OBPs 复合物很稳定,穿过亲水性液体后,仍以复合物的形式同周围受体分子结合^[27]。而假说 C 是假说 A 的改进,认为气味分子 - OBPs 复合物穿过亲水性液体后,先与受体膜上的跨膜蛋白结合,促使气味分子与 OBPs 解离,然后气味分子单独刺激附近神经膜上的气味受体^[28]。随后在触角专一性气味降解酯酶的参与下气味分子被降解,使刺激信号终止。

要想对 OBPs 的生化特性和生理功能进行研

究,首先就是要获得蛋白,最经典的方法是直接从昆虫触角中分离、纯化获得。但是大部分昆虫触角小,要分离纯化得到大量的气味结合蛋白比较困难,而且分离纯化过程繁琐。近年来,随着分子生物技术的发展,现已利用克隆获得 OBPs 的目的基因,再利用基因表达的方法获得大量目的蛋白用于后续研究,解决了因昆虫触角小、分离的 OBPs 量少而难于进行生化分析和功能研究的困难。开始是利用抗体筛选 cDNA 文库的方法得到目的基因全长序列。随着研究的深入,多种昆虫气味结合蛋白基因不断被揭示,比较研究发现这些 OBPs 间氨基酸序列同源性很高,利用这一特点可以设计合适的引物进行 PCR 扩增获得探针,然后筛选 cDNA 文库获得全长基因,甚至可以不用筛选 cDNA 文库,而利用新发展起来的 cDNA 末端快速扩增技术 (Rapid Amplification of cDNA End, RACE), 获得气味结合蛋白 5' 端和 3' 端的完整序列,然后去除重复序列得到基因的全长序列^[29]。现在也有些基因克隆技术不需要预先了解基因所编码的蛋白质的氨基酸序列,甚至不依赖于已知基因的位置和功能,便能克隆出目的基因,如 mRNA 差异显示技术和表达序列标记技术 (expressed sequence tag, EST) 等已经运用到昆虫触角的研究中。通过这些技术不仅可以检测到已知基因,还可以发现许多新的未知基因^[30,31]。

3.2 化学感受蛋白 (CSPs)

化学感受蛋白 (chemosensory specific proteins, CSPs) 是另外一种存在于昆虫淋巴液中的水溶性蛋白,它广泛分布于昆虫触角感器。与 OBPs 能够识别环境中大量挥发性气味物质不同,CSPs 可以识别外界环境中大量非挥发性化学物质。CSPs 与 OBPs 有一些共同点:二者都是小型的高度可溶性的酸性蛋白,均有疏水性的结合位点,但是化学感受蛋白 CSPs 更短 (大约 120 个氨基酸左右),分子量约为 12 kD ~ 14 kD,等电点在 5.0 ~ 6.0 之间,仅有 4 个保守的半胱氨酸形成两个二硫键^[32]。昆虫化学感受蛋白在身体各组织的分布表达具有广泛性和全面性,不仅能在触角表达,而且能在身体其他部位,如腿、头、胸、翅、跗骨、性腺、射精管等组织中表达。化学感受蛋白种类繁多,分布具有普遍性,雌雄虫中都有表达,CSPs 广泛表达可能对昆虫具有重要的生态进化意义,使其承担更多的生理功能^[33,34],主要表现为:CSPs 在气味传导中的作用与 OBPs 相似,能够助溶并运送脂溶性的气味分子到达气味受体,同时引发 ORs 对化学分子的识别;均有部分嗅觉功能,某些昆虫触角 CSPs 能感受信息素成分;信号传导功

能;对细菌和病毒的侵染具有相关免疫作用;调节虫体内的生物钟,对昆虫的生长发育、脱皮、羽化具有调节作用。目前发现 CSPs 广泛存在于鳞翅目、膜翅目、蜚蠊目、竹节虫目、直翅目、半翅目和鞘翅目等昆虫中。与 OBPs 相比,CSPs 的保守性更明显,不仅同种昆虫不同 CSPs 保持较高的同源性,而且不同目、科昆虫之间也有较高的同源性,如沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)和飞蝗(*Locusta migratoria*)的同源性为 50%~60%,直翅目(Orthoptera)和鳞翅目(Lepidoptera)之间为 37%~50%^[35]。

3.3 气味受体(ORs)

当气味分子被运送到跨膜气味受体蛋白上后,气味分子和嗅觉神经元树突膜上的气味受体的相互作用,嗅觉的识别和传导便开始了。气味受体是具有 7 个跨膜域的 G-蛋白偶联受体(G protein coupled receptor, GPCR)。气味分子与气味受体作用后,激发了 G-蛋白偶联反应的连锁信号。受体调节的 G-蛋白激活与第二信使连锁的关键酶,使腺苷酸环化酶(AC)催化 5'-腺苷三磷酸形成 3',5'-环化腺苷酸(cAMP),也可使磷脂酶 C(PLC)水解膜上的磷脂酰肌醇释放 1,4,5-三磷酸肌醇(IP)和甘油二酯(DAG)。细胞内 IP₃ 和 cAMP 浓度的升高激活了膜上的离子通道,从而产生动作电位^[36]。昆虫的气味受体基因分为两类,一类是编码传统气味受体(conventional receptors)的基因,此类基因在不同昆虫间同源性相对较低^[37];另一类是 Or83b 基因,该类基因在不同昆虫间较为保守。Or83b 家族受体是一类非典型的气味受体(atypical odorant receptors),与传统气味受体不同,此类受体不感受气味分子^[38]。每种昆虫的 Or83b 家族受体只有一种,而传统的气味受体则有多种,并且 OR83b 家族受体在大部分嗅觉神经元中与传统气味受体共同表达,而传统气味受体只在嗅觉神经元中有选择的表达,且表达量较低^[39]。最新研究表明,Or83b 只是一个伴侣蛋白,本身没有任何作用,必须要与 ORs 形成复合体才能发挥作用^[40]。利用基因缺失突变体研究气味受体的功能发现,在果蝇(*Drosophila melanogaster*)、冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)和夜蛾等昆虫中,基因敲除后的 Or83b 突变体的嗅觉相关行为严重损伤,基因拯救后又恢复正常,这表明 Or83b 基因在昆虫嗅觉行为中具有普遍的作用^[16]。研究表明 ORs 的基本功能即分析外界环境中的不同化学气味分子的构象,将其转换成可以活化不同类型 ORs 的气味分子组合类型,也即所谓的受体编码模型^[41]。目前,至少已经在鞘翅目、鳞翅目,双翅和膜

翅目等 4 个不同的目的 12 种昆虫中发现有气味受体的存在。

3.4 气味降解酶(ODEs)

当气味分子完成对气味受体的刺激后,无论是有益或有害的物质,多余的气味分子都需要被降解掉,否则多余的气味分子会对受体继续保持刺激,这样就会对昆虫的神经系统造成损害。信号的失活在所有的生物化学机制中都非常重要,在嗅觉中也不例外^[2]。这样不仅避免了嗅觉器官受到连续的化学刺激同时还减小了信号饱和性的干扰^[29]。ODEs 即是这类由选择进化而来可以完成迅速降解气味分子终止气味信号的持续刺激功能的酶^[42],研究表明,ODEs 还与气味识别有关,这些酶包括醋酸酯酶、乙醛酯酶、乙醇酯酶、过氧化物酶和谷胱甘肽-S-转移酶等^[2]。ODEs 使信号的钝化的具体机制,有两种不同的观点,Vogt 等认为信号的失活是由 ODEs 来起作用^[42];另一种观点则认为化学信号通过气味结合蛋白先失活,气味降解酶参与到之后的信息素分解的过程中^[43]。

4 展望

昆虫的取食、筑巢、交配及产卵等诸多行为都依赖于嗅觉相关蛋白的作用,嗅觉相关蛋白是嗅觉相关基因表达的途径,是联系昆虫分子生物学与行为学的纽带,因而具有重要的作用。然而,目前对昆虫嗅觉相关蛋白的研究仍不是很全面,例如各类嗅觉相关蛋白的保守区域研究,各类嗅觉蛋白的基因克隆及相互作用等,因而这些方面将是以后研究的热点领域。但是,相信随着时间的逐步推移,关于嗅觉相关蛋白的研究将会更加深入,对其机制的相互作用也将更加成熟。

参考文献:

- [1] 穆兰芳,董双林,修伟明.无脊椎动物是怎样感受外界化学信号的?[J].自然杂志,2005,26(5):305~309.
- [2] Vogt R G. Molecular basis of pheromone detection in insects[M]. In: Gilbert L. I., Iatro K., Gill S. S., eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, Pharmacology and Molecular Biology. London: Elsevier Press, 2005, 753~804.
- [3] Steinbercht R A, Stankiewicz B A. Molecular composition of the wall of insect olfactory sensilla - the chitin question[J]. Journal of Insect Physiology, 1999, 45(8): 785~790.
- [4] 王桂荣,郭子元,吴孔明.一个棉铃虫触角特异表达基因 cDNA 片段的克隆[J].农业生物技术学报,2003,11(1):49~54.
- [5] Martine M, Christine M. Putative Odorant-degrading Esterase cDNA from the Moth *Mamestra brassicae*: Cloning and Expression Patterns in Male and Female Antennae[J]. Chemical Senses, 2004,

- 29(5):381~390.
- [6] 阎凤鸣主编. 化学生态学[M]. 北京:科学出版社,2003.
- [7] Jacquin-Joly E, Merlin C. Insect olfactory receptors contributions of molecular biology to chemical ecology[J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(12):2359~2397.
- [8] Stocker R F. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: a review[J]. Cell Tissue Research, 1994, 275:3~26.
- [9] Smith D P. Odor and pheromone detection in *Drosophila melanogaster*[J]. Pflügers Archiv-European Journal of Physiology, 2007, 454(5):749~758.
- [10] 胡霞,周祖基,蒋学建,等. 川硬皮肿腿蜂雌蜂触角超微结构观察[J]. 辽宁林业科技, 2006, (2):4~7.
- [11] 谷少华. 苜蓿盲蝽嗅觉相关基因的发掘及功能分析[D]. 北京:中国农业科学院,2010.
- [12] Vogt R G, Riddiford L M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae[J]. Nature, 1981, 293(5828):161~163.
- [13] Rützler M, Zwiebel L J. Molecular biology of insect olfaction: recent progress and conceptual models[J]. Journal of Comparative physiology A, 2005, 199(9):777~790.
- [14] Callahan F E, Vogt R G, Tucker M L, et al. High level expression of "male specific" pheromone binding proteins (PBPs) in the antennae of female noctuid moths[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2000, 30(6):507~514.
- [15] Vogt R G. Odorant binding protein homologues of the malaria mosquito *Anopheles gambiae*; Possible orthologues of the OS-E and OS-F OBPs of *Drosophila melanogaster*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2002, 28(11):2371~2376.
- [16] 任珍珍,柳晓磊,胡美英. 昆虫嗅觉相关蛋白的结构和功能[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2010, 26(6):531~537.
- [17] Konstantopoulou M A, Pratsinis H, Kleatsas D, et al. Pheromone-binding protein and general odorant binding protein of Sesamia nonagrioides; sex- and diel-dependent expression[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2005, 119(2):129~136.
- [18] Hekmat-Scafe DS, Scafe C R, McKinney A J, et al. Genome-wide analysis of the odorant-binding protein gene family in *Drosophila melanogaster*[J]. Genome Research, 2002, 12(9):1357~1369.
- [19] Wang P, Lyman R F, Mackay T F C, et al. Natural variation in odorant recognition among odorant-binding proteins in *Drosophila melanogaster*[J]. Genetics, 2010, 184(3):759~767.
- [20] Xu Y L, He P, Zhang L, et al. Large-scale identification of odorant-binding proteins and chemosensory proteins from expressed sequence tags in insects[J]. BMC Genomics, 2009, 10:632.
- [21] Zhou J J, Field L M, He X. Insect odorant-binding proteins: do they offer an alternative pest control strategy? [J]. Outlooks on Pest Management, 2010, 21(1):31~34.
- [22] Krieger J, Evon N R, Mameli M, et al. Binding Proteins from the Antennae of *Bombyx-mori*[J]. Insect Biochemistry Molecular Biology, 1996, 26(3):297~307.
- [23] Vogt R G, Callahan F E, Rogers M E, et al. Odorant binding protein diversity and distribution among the insect orders, as indicated by LAP, an OBP-related protein of the true bug *Lygus lineolaris* (Hemiptera, Heteroptera) [J]. Chemical Senses, 1999, 24(5):481~495.
- [24] Kopp A, Barmina O, Hamilton A M, et al. Evolution of gene expression in the *Drosophila* olfactory system[J]. Molecular Biology Evolution, 2008, 25(6):1081~1092.
- [25] Steinbrecht R A. Odorant-binding proteins: expression and function[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 1998, 855:323~332.
- [26] Vogt, R G. Molecular genetics of moth olfaction: a model for cellular identity and temporal assembly of the nervous system[M]. In: Goldsmith M. R. & Vilkins A. S., eds. Molecular Model Systems in the Lepidoptera. Cambridge: Cambridge University Press. 1995, 341~367.
- [27] Steinbrecht R A. Are odorant-binding proteins involved in odorant discrimination? [J]. Chemical Senses, 1996, 21(6):719~727.
- [28] Rogers M E, Sun M., Lerner M R, et al. A novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins[J]. Journal of Biological Chemistry, 1997, 272(23):14792~14799.
- [29] 王桂荣,郭予元,吴孔明. 昆虫触角气味结合蛋白的研究进展[J]. 昆虫学报, 2002, 45(1):131~137.
- [30] Rogers M E, Jani M K, Vogt R G. An olfactory specific glutathione S-transferase in the sphinx moth *Manduca sexta*[J]. The Journal of Experimental Biology, 1999, 202:1625~1637.
- [31] Robertson H M, Martos R, Sears C R, et al. Diversity of odorant binding proteins revealed by an expressed sequence tag project on male *Manduca sexta* moth antennae[J]. Insect Molecular Biology, 1999, 8(4):501~518.
- [32] 陈旭,齐凤坤,康立功,等. 实时荧光定量 PCR 技术研究进展及其应用[J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(48):148~155.
- [33] 张瑶,张升祥,崔为正. 家蚕嗅觉相关蛋白质的研究进展[J]. 蚕业科学, 2008, 34(2):375~380.
- [34] 刘金香,钟国华,谢建军,等. 昆虫化学感受蛋白研究进展[J]. 昆虫学报, 2005, 48(3):418~426.
- [35] Jacquin-Joly E, Vogt R G, Francois M C, et al. Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromonal gland of *Mamestra brassicae* [J]. Chemical Senses, 2001, 26(7):833~844.
- [36] Krieger J, Breer H. Olfactory reception in invertebrates[J]. Science, 1999, 286:720~723.
- [37] Larsson M C, Domingos A I, Jones W D, et al. Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction[J]. Neuron, 2004, 43(5):703~714.
- [38] Eomore T, Smith D P. Putative *Drosophila* odor receptor OR43b localizes to dendrites of olfactory neurons[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2001, 31(8):791~798.
- [39] 乔奇,原国辉,李海超,等. 昆虫气味受体研究进展[J]. 昆虫学报, 2008, 51(1):75~80.
- [40] Sato K., Pellegrino M. N., Akagawa T., et al. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels[J]. Nature, 2008, 452(7190):1002~1006.
- [41] Hallem E A, Carlson J R. Coding of odors by a receptor repertoire[J]. Cell, 2006, 125(1):143~160.
- [42] Prestwich GD. Chemistry of pheromone and hormone metabolism in insects[J]. Science, 1987, 237(4818):999~1006.
- [43] Vogt R G, Riddiford L M, Prestwich G D. Kinetic properties of a sex pheromone-degrading enzyme: The sensillar esterase of *Antheraea polyphemus* [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1985, 82(24):8827~8831.