



周巧玲,滑金锋,李宗芸.昆虫化学感受蛋白及其功能研究进展[J].黑龙江农业科学,2021(12):114-123.

昆虫化学感受蛋白及其功能研究进展

周巧玲¹,滑金锋^{1,2},李宗芸¹

(1. 江苏师范大学 生命科学学院,江苏 徐州 221116;2. 广西农业科学院 玉米研究所,广西南宁 530007)

摘要:为促进农业害虫防治方法的研发,本文对昆虫化学感受蛋白(CSPs)的结构特征、生理功能、主要研究方法以及研究进展进行了综述,着重回顾了近30年来对CSPs的化学感受功能以及非化学感受功能的研究动态,并结合其相关功能对CSPs的应用前景做出展望。

关键词:昆虫;化学感受蛋白;结构特征;表达特点;生理功能

昆虫复杂的行为依赖于它们对自然环境中各种化学信息灵敏的感知能力^[1]。在长期与环境互作的过程中,昆虫进化出了一套精密、敏感的嗅觉系统,以感知环境中的化学信号,该系统赋予了昆虫寻找合适的交配对象、定位食物、产卵和躲避天敌等能力^[2-4]。该系统主要由气味结合蛋白(Odorant Binding Proteins, OBP)、化学感受蛋白(Chemosensory Proteins, CSPs)、嗅觉受体(Olfactory Receptors, ORs)、味觉受体(Gustatory Receptors, GRs)、离子型受体(Ionotropic Receptors, IRs)、嗅觉感受神经元(Olfactory Sensory Neurons, OSNs)以及气味降解酶(Odorant Degrading Enzyme, ODE)等构成^[5]。

OBPs和CSPs主要用于溶解和运输环境中的疏水性气味分子^[6]。昆虫ORs是至少包含一个非典型气味受体(Olfactory receptor co-receptor, Orco)和一个可变气味受体结合亚基组成的异源二聚体,在嗅觉传导过程中作为一个非选择性门控阳离子通道^[7]。ORs和IRs分别参与了对不同挥发物的识别:ORs对酯和醇有反应^[8];IRs在对酸、盐、醛、氨、温度和湿度的感知中起关

键作用^[9-12],相关研究发现IRs可能还参与了果蝇的听觉^[13]。OSNs主要负责将化学刺激转化为神经冲动并传导到触角叶内^[14],而ODE则是降解气味分子的酶,在嗅觉传导过程中降解特定的气味分子,防止其再次扩散到淋巴中激活嗅觉受体^[15-16]。

当空气中存在气味分子时,首先在外周神经水平上,外部气味分子通过昆虫感器上的气孔进入淋巴液中^[17],接着被淋巴液中OBPs或CSPs捕获,穿过水溶性的淋巴液到OSNs激活膜结合受体ORs或者IRs产生刺激^[18]。随后由OSNs将化学信号转变为神经冲动传导到触角叶,紧接着神经冲动传导到昆虫的中枢神经系统,中枢神经系统对信号进行处理和编码来指导昆虫的行为^[19]。

昆虫嗅觉系统中的两类结合蛋白高度集中在化学感器的淋巴液中,并被认为从外部环境运载信息素和气味物质到化学感器神经元。通常OBPs对常见环境挥发物表现出更高的结合特异性或亲和力^[20],而CSPs则表现出相对保守性,并且与涉及化学交流的感官化学物质有关^[21],但越来越多的研究发现CSPs也表达在非化学感器中,参与昆虫的产卵、营养、抵抗杀虫剂等方面^[5]。

CSPs是一类广泛分布于昆虫嗅觉感器中的小分子(10~12 kDa)水溶性蛋白家族,不仅存在于触角、跗节、上颚须和下唇须等化学感器中,而且也在足、翅、胸部、腹部、卵巢、信息素腺和复眼在内的非化学感器内被发现^[5,22-24]。

在20世纪90年代,从美洲大蠊(*Periplaneta americana*)体内发现了一种名为p10的蛋白质,并认为它和美洲大蠊的断肢再生有关^[25]。随

收稿日期:2021-09-18

基金项目:国家自然科学基金(31660627,32060469);江苏省高等学校重点学科建设专项(PAPD);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(甘薯)资助(CARS-10-B3, CARS-10-C19);广西农业科学院科技发展基金和基础科研业务费项目(桂农科2021ZX09,桂农科2021JM03,桂农科2021JM43,桂农科2021ZX13,桂农科2021YT022);国家现代农业产业技术体系广西创新团队建设专项(nycytxgxcxtd-03-11-3);科技先锋队“强农富民”“六个一”专项行动项目(桂农科盟202114-04)。

第一作者:周巧玲(2001—),女,本科生,从事昆虫化学通讯研究。E-mail:1781623267@qq.com。

通信作者:李宗芸(1964—),女,博士,教授,从事分子遗传学方面的研究。E-mail:zongyunli@jsnu.edu.cn。

后从果蝇(*Drosophila*)的鞭节中分离出了 CSPs 基因,将其命名为 *OS-D*,当时在果蝇成虫的其他部位几乎没有检测到其他的 CSPs^[26]。同年,在果蝇中鉴定出了一种与 PBP(Pheromone Binding Proteins) 基因家族序列上相似性不高的基因,并命名为 *A10*^[27]。*A10* 杂交探针显示结合在球囊最大腔内的细胞上,球囊是位于触角后表面的一个空腔,并且这个大空腔内已经被证实结合了腔锥形感器^[28-29]。因此 *A10* 很有可能参与化学感受,但它们也有可能在感器内壁被分泌,所以在当时 CSPs 的功能还并不被认为与气味结合相关。随后,在蛋白质水平上分离出大量类似果蝇 *OS-D* 的多肽^[30-32]。在仙人掌螟(*Cactoblastis cactorum*) 的上颚须中也发现了同一类蛋白质,并认为该蛋白质与 CO₂ 感应有关^[33]。直到 1999 年,从沙漠蝗虫(*Schistocerca gregaria*) 的触角淋巴液中鉴定出了大量的 CSPs,其功能才与化学感受联系起来,并被命名为化学感受蛋白^[22]。

至此,CSPs 的化学感受功能被确定,它参与昆虫对寄主植物挥发物的检测,后来大量研究发现其也参与到昆虫的生长发育、繁殖、对化学药剂的抵抗性等过程中^[34-35]。害虫对作物的为害一直是农作物种植中存在的一个难题,为此人们采用了大量化学防治的手段,然而农药的长期使用或滥用必然会导致害虫抗药性的增加,农药在粮

食中的残留也对人体有害^[36-37]。从 CSPs 参与昆虫嗅觉系统、定位宿主植物、提高害虫抗药性等角度出发,对 CSPs 及其与配体相互作用机制的研究有助于找到一个对环境友好且能高效控制害虫的方法^[38-39]。因此,本文将从 CSPs 的结构、功能、研究方法及相关应用前景等方面进行介绍,以期为后续研究提供借鉴。

1 昆虫化学感受蛋白的结构

CSPs 由 2 个二硫键连接相邻的 4 个保守的半胱氨酸残基,每个 S-S 键形成一个环,一个连接周围的 8 个氨基酸,另一个连接 4 个氨基酸^[22,40]。CSPs 的三维结构类似于一个外表覆盖着亲水性氨基酸的球体,中央由 6 个保守的流动性强的 α 螺旋组合而成,是一个主要由疏水性氨基酸结合而成的结合腔(图 1)^[5]。因为 CSPs 的两个二硫键对蛋白质的架构没有限制,所以 CSPs 可以扩大结合腔的大小。相较 OBPs,CSPs 往往具有更高的灵活性,它可以结合不同的配体,比 OBPs 具有更大的尺寸和性状,而 CSPs 的结构也使得它在高温、蛋白质水解剂以及有机溶剂下依旧具有很好的生理活性^[41-42]。

经初步鉴定,昆虫体内大约有 4~70 个编码 CSPs 的基因^[43]。尽管基因序列上高度保守,但昆虫的 CSPs 在物种间甚至是物种内的进化速率存在较大的差异,这也就导致了 CSPs 的功能多样性^[44]。

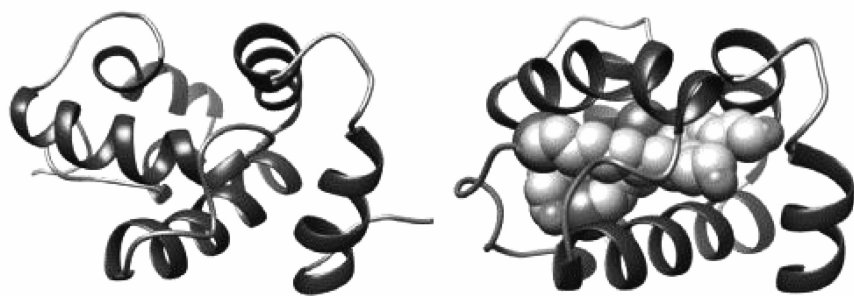


图 1 甘蓝夜蛾化学感觉蛋白 1^[5]

注:该图所示甘蓝夜蛾(*Mamestra brassicae*)化学感觉蛋白 1(CSP1)的三维结构是参与昆虫化学通讯的一类配体结合蛋白的代表。

2 化学感受蛋白 CSPs 的功能

2.1 参与信息素的感受和释放

关于 CSPs 的信息素载体功能首先在黑腹果蝇的射精管中被鉴定出来,它参与了果蝇性信息素的释放^[45]。此功能同样也在小地老虎(*Agrotis ypsilon*)中得到了印证,qRT-PCR 结果显示,AipsC-

SP2 在小地老虎雌成虫性腺和雄成虫附腺中特异高表达,并且 AipsCSP2 蛋白和小地老虎主要寄主植物挥发物结合能力较弱甚至不结合,由此暗示 AipsCSP2 蛋白可能主要参与了小地老虎性信息素的合成与识别过程,并在生殖活动中发挥着重要的作用^[46]。

最近的研究发现,甘薯小象甲(*Cylas formicarius*)的 3 种 CSPs (CforCSP1、CforCSP5 和 CforCSP6)参与了寄主挥发性物质检测,并可能在产卵和取食地点的选择中起着关键作用^[21]。Zhou 等^[47]观察到雄性亚洲小车蝗注射 dsCSP4-RNA 后,EAG 对某些化合物(如 2-甲基丁醛)的反应意外增强,可能有一种以上化学感受蛋白参与了特定化合物的识别。Sun 等^[48]通过配体结合试验发现 AlinCSP5 与性信息素以及棉花挥发物水杨酸甲酯都具有较高的亲和力,此外还发现一个非常有趣的现象,AlinCSP5 和 AlinCSP6 共同存在的条件下增加了配体结合亲和力,因此化学感受蛋白在昆虫体内很有可能存在着一种类似于在 OBP 中发现的互补作用。近期 Wanchoo 等^[49]对红火蚁(*Solenopsis invicta*)的研究发现,*SinvCSPs* 的表达和 *SinvOBPs* 呈负相关,表明这两类配体载体之间存在潜在的互补和/或补偿功能。

CSPs 对不同信息素的结合能力还有可能和配体的结构有关。在大螟(*Sesamia inferens*)中的报道显示,主要表达于雄虫触角中的 SinfCSP19 对性信息素及其类似物的亲和力更强,而性信息素及其类似物由 14~18 个碳组成,试验中亲和性较强的 6 种植物挥发物也均为 12 个碳以上的化合物,这说明了碳链的长度也会影响 SinfCSP19 与配体的结合能力^[50]。Jacquin-Joly 等^[45]在对甘蓝夜蛾(*Mamestra brassicae*)的研究中观察到,CSP 能够结合两种 16 碳和 18 碳的脂肪酸而不与孕酮(与结构无关的一种复合物)结合,这也说明了 MbraCSP 对脂肪酸的结合具有特异性,或者说对特定碳原子长度的复合物具有结合特异性。对大螟和甘蓝夜蛾的研究共同说明了化学感受蛋白与配体的结合很可能与配体的结构,如碳链长度有关。

Wu 等^[51]对蜜蜂(*Apis mellifera*)的研究发现,AmelCSP4 与幼虫信息素有很高的亲和性,荧光猝灭分析显示 AmelCSP4 和幼虫信息素之间为静态猝灭,说明两者间形成了一种稳定的复合物,同时还观察到结合位点位于外腔,这有利于配体的结合与分离,这些结果在一定程度上证明了昆虫体内 CSPs 对信息素高效的运输能力。然而徐浩智等^[44]发现 ORs 及气味结合蛋白结合位点附近的氨基酸进化速率明显大于其余的氨基酸,

在 CSP 中并不存在这种现象,这说明 CSPs 的功能可能与化学感受没有直接的关系,暗示了昆虫体内的 CSPs 还具有除信息素载体之外的其他功能。

2.2 参与昆虫发育和繁殖

大量研究发现,CSPs 具有调控昆虫发育和繁殖的功能,这在褐飞虱、蜜蜂以及红火蚁等昆虫的研究中都有过相关报道。

Li 等^[52]研究发现两种 *EhipCSPs* (*EhipCSP4* 和 *EhipCSP11*) 基因在沙棘木蠹蛾(*Eogystia hippophaecolus*)的外生殖器高表达($P < 0.01$),提示它们可能参与配偶定位或交配活动。Waris 等^[53]发现褐飞虱体内的 NlugCSP3 在未交配三龄雄虫和交配过的三龄雌虫触角内含量较高,在交配过的三龄短翅雌虫中的表达量比未交配的高,也揭示了 CSP 在昆虫交配过程中的作用。交配会提高雌虫对宿主植物挥发性气味的感知灵敏性,因此可以推测,在褐飞虱交配过程中,雄虫为了使雌虫更快地找到合适的用于产卵的宿主,将体内的 NlugCSP3 转移给了雌虫,或者通过自己体内的 NlugCSP3 促进了雌虫体内 NlugCSP3 的表达^[53-54]。

Foret 等^[55]在对蜜蜂的研究中发现,AmelCSP5 对受精卵的发育有至关重要的作用,编码这类蛋白的基因,仅仅在蜂后的卵巢和卵上发现,在其他的成虫或幼虫的任何身体部位都没有观察到。敲除这个基因后,受精卵不能完全发育而且卵也不能孵化^[34]。

Cheng 等^[56]在四龄红火蚁幼虫及工蚁腹部发现了大量的 *SinvCSP9* 蛋白,对三龄和四龄幼虫的表达谱分析发现,在三龄幼虫开始发育时,*SinvCSP9* 的表达量明显更高,敲除掉这个基因后,影响了氨基酸的合成和其他新陈代谢途径,导致表皮合成受阻并且影响到了蜕皮作用,由此暗示了 *SinvCSP9* 在红火蚁三龄幼虫向四龄幼虫过渡的角质化和蜕皮过程中起着重要的作用。

除了以上所提及的功能外,CSPs 在昆虫体内还参与了家蚕(*Bombyx mori*)组织生长^[57]、果蝇变态蜕皮^[58]、烟粉虱(*Bemisia tabaci*)产卵^[59]等过程。

2.3 营养

Meillour 等^[60]对甘蓝夜蛾进行研究时,在其口器中提取出了一种小分子可溶性蛋白,它们和

OS-D 家族成员显著相似,并认为它们在检测营养物质方面起着作用。在对两个近缘夜蛾种(棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟夜蛾 *Helicoverpa assulta*)的研究中发现它们也存在于这两种昆虫的喙中,Liu 等^[61]使用了一种称之为‘drink-blot’的方法。结果显示吸 CSP4 水溶液的毛细管相比于对照组要高出 2 cm。由此揭示棉铃虫喙内的 CSP4 具有一种表面活性剂的作用,通过降低水性营养物质的表面张力,从而减轻吸吮时的压力。

CSPs 蛋白还发现在昆虫的消化器官中高度表达,斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)体内的 3 种 CSPs (SlitCSP11、SlitCSP 和 SlitCSP8)在中肠内表达水平都很高,而昆虫的中肠在新陈代谢、消化、解毒等方面都具有十分重要的作用^[62-63]。用卷心菜和烟草进行喂养斜纹夜蛾后,四龄幼虫体内这 3 种 CSPs 的表达水平都出现了一定程度的上调,荧光结合试验显示这 3 种 CSPs 与来自卷心菜和烟草的一些典型气味都能很好地结合,但与这 3 种 CSPs 亲和性强的气味分子也不相同,说明了这些 CSPs 可能参与斜纹夜蛾对食物偏好的调控^[64]。

最近的一项对斜纹夜蛾 CSPs 的研究中发现,SlitCSP3 能够特异性结合寄主次生代谢物,同时由于 SlitCSP3 主要在肠道内表达,因此推测 SlitCSP3 作为运输脂质的载体^[65]。CSPs 对胡萝卜素的亲和性也很好地说明了在昆虫取食过程中这些蛋白质作为疏水性营养物质的溶解剂和运载体,协助并运送营养物质供给昆虫组织吸收^[66]。

除此之外,CSPs 还可以检测昆虫的拒食素。在被测试的 78 种挥发物中,LmigCSP3 与蝗虫拒食素 α -戊基肉桂醛的亲性和最高,通过 RNAi 干扰 *LmigCSP3* 基因的表达后,东亚飞蝗对 α -戊基肉桂醛的敏感性降低,但其生理发育或摄食量没有变化,由此说明 *LmigCSP3* 参与了拒食素的检测^[67]。

2.4 抗药性

已有多个证据证明 CSPs 直接参与昆虫的抗药性。在棉蚜(*Aphis gossypii*)的研究中发现杀虫剂处理显著上调 *AgosCSP5* 的表达。与对照果蝇相比,高表达 *AgosCSP5* 的果蝇对杀虫剂的敏感性显著降低,对溴氰菊酯和氟胺氰菊酯不敏感。同源建模、分子对接和动力学模拟均支持

AgosCSP5/杀虫剂复合物的相互作用,并发现 *AgosCSP5*/杀虫剂复合物比 *AgosCSP5*/信息素化合物具有更高的稳定性,这些结果直接证明了昆虫 CSPs 能显著降低昆虫对杀虫剂的敏感性^[35]。

2020 年在冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)的一项研究中发现,降低抗拟除虫菊酯的冈比亚按蚊体内 *SAP2* 的水平,可以显著恢复蚊子对拟除虫菊酯的敏感性,相反,在易感的冈比亚按蚊群体中过度表达 *SAP2* 会提高蚊子的抗性水平。*SAP2* 以高特异性结合拟除虫菊酯并且其在按蚊足部的表达增强,当按蚊落在施加了拟除虫菊酯的蚊帐上时,*SAP2* 隔离穿透蚊子坚硬外表的拟除虫菊酯,可能通过促进其分解来防止杀虫剂对神经系统产生毒害作用,该结果揭示了化学感觉蛋白是冈比亚按蚊抗药性的关键组成部分^[68]。

在家蚕中观察到的现象也和前面的研究结果类似。杀虫剂处理过后,*BmorCSPs* 在大多数组织中的表达量急剧增长,通过分析比较 *BmorCSPs* 和 *CYP* 基因在杀虫剂处理后的家蚕体内的表达情况,结果显示 *BmorCSPs* 和 *CYP* 可能在昆虫的不同组织中共同调节来协助外源性物质的降解^[69]。

此外,Liu 等^[70]对烟粉虱的研究时发现 *BtabCSPs* 与脂肪酸及有毒化学物质结合,因此 CSPs 可能充当杀虫剂分子的螯合剂用来抵抗脂肪酸及有毒化学物质。近期对禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)的研究成果也支持这一假设。吡虫啉或高效氯氰菊酯可在 *RpadCSP4*、*RpadCSP5*、*RpadCSP6*、*RpadCSP7* 和 *RpadCSP10* 之间形成氢键,这说明 *RpadCSPs* 和杀虫剂之间存在直接相互作用,在两种亚致死浓度的吡虫啉下,通过 RNAi 敲除 *RpadCSP4*、*RpadCSP5*、*RpadCSP6* 和 *RpadCSP10* 显著增加了禾谷缢管蚜的死亡率,因此 *RpadCSPs* 可能通过结合或掩蔽杀虫剂分子来充当缓冲剂^[71]。而在斜纹夜蛾的研究中,*SlitCSP18* 被毒死蜱处理过后会显著下调,这与前面所研究的昆虫中 CSPs 在被农药处理后表达量上调相反,由此暗示昆虫在抵抗杀虫剂时很可能有着多种 CSPs 共同起作用^[72]。

综合以上研究成果可以发现,在昆虫体内 CSPs 可能通过结合、螯合和掩蔽杀虫剂分子的方式直接参与了昆虫对杀虫剂的抗药性,并且往往

不是单一的 CSPs 起作用,而是与其他 CSPs 或蛋白(如细胞色素 P450 超家族 Cytochrome P450 proteins)共同调节。

2.5 协调社会性昆虫的群体分工

社会性昆虫在种群内部有一套特定的识别机制,它们通常通过表皮角质层分泌的碳氢化合物作为同伴间相互识别与交流的信号^[73]。有研究发现,在群居性昆虫,如蚂蚁、蜜蜂中 CSPs 的含量比非群居性昆虫表达水平高^[74]。

在日本弓背蚁(*Camponotus japonicus*)中,通过触角感器中特异表达的 CSPs 捕捉碳氢化合物,从而运送到嗅觉受体神经元,用于识别巢穴^[75]。但在红火蚁中,工蚁触角内特异表达的 SinvCSP1 并不与角质层碳氢化合物结合,对 SinvCSP1 结合的配体进行分析发现,配体的性质类似于脂质,如甘油三酯^[76],这就与前面 Howard 等^[73]和 Ozaki 等^[75]的结果不符。

Qiu 等^[77]在对红火蚁工蚁触角中大量表达的 SinvCSP1 研究发现,SinvCSP1 与感知和死亡群体成员相关的油酸和亚油酸有关,SinvCSP1 在工蚁成虫触角中大量表达,通过 RNAi 抑制该基因的表达后,行为学实验显示工蚁搬运的尸体明显减少了,同时触角电位显示触角对油酸以及亚油酸的反应也明显降低,这就说明了 SinvCSP1 通过结合死亡个体身上的油酸和亚油酸来指导工蚁的识别坏死的行为。这种情况在古蚂蚁(*Myrmecia vindex*)中也有过相关报道^[78]。化学感受蛋白还在社会性昆虫的繁殖中发挥作用,在蜜蜂(*Apis mellifera*)中化学感觉蛋白 ASP3c 选择性地与幼虫信息素结合,推测其作为一种繁殖信息素载体,从而调控雄蜂和工蜂的繁殖行为^[79]。

综上所述,在社会性昆虫中,不同的 CSPs 承担不同的功能,可能是识别巢穴、移除蚁尸,或者是调控繁殖后代等。总的来说,社会性昆虫体内的 CSPs 对于调控群体内有组织的社会行为具有重要的意义。

2.6 视觉色素的载体

Zhu 等^[66]从棉铃虫中提取了 3 个 CSPs (HarmCSP2、HarmCSP13、HarmCSP11),将这 3 种蛋白质同 HarmCSP4 用于配体亲和性试验发现,4 种蛋白质对 β -胡萝卜素及视黄醇的亲亲和性较好,在分子对接试验中也发现以上 4 种 CSPs 的模型与 β -胡萝卜素、3-羟基视黄醇和 3-羟基视

黄醛能进行很好的嵌合。

在色素前体合成色素的过程中所产生的疏水性分子需要结合蛋白来进行运输,而 β -胡萝卜素属于疏水性大分子,CSPs 的高灵活性以及能够增大疏水性结合腔的体积来容纳更大的配体的能力,利于 CSPs 承担结合和运输大分子的 β -胡萝卜素以及其它可能的类胡萝卜素的功能^[80]。

昆虫的视觉在寻找宿主方面有着非常重要的作用,但是视觉形成的过程极其复杂,这个过程中涉及到视觉色素的合成,转运和回收,往往需要多种蛋白的协同作用来协助完成这个过程。昆虫在对寄主植物进行定位时常常在视觉的基础上与嗅觉相配合,因此有望结合对昆虫视觉和嗅觉的研究来阻断昆虫对宿主植物的定位行为^[81]。

2.7 作为效应蛋白触发植物防御机制

当植物受到植食性昆虫的攻击时会触发一些直接或间接的防御行为,如释放一些代谢物来吸引昆虫的天敌以减少昆虫对植物直接的损害^[82]。绿盲蝽(*Apolygus lucorum*)的 3 种 CSPs(AlucCSP2、AlucCSP3 和 AlucCSP4)对与棉花抵抗昆虫取食相关的几种次生代谢物有较高的亲和力^[6],这提示了 CSPs 还与植物抵抗生物胁迫有关。

有研究发现,苜蓿受到害虫攻击时,会释放出月桂烯和 β -蒎烯,水杨酸甲酯也是昆虫诱导植物产生的气味,并被认为能够帮助捕食者找到猎物^[83-84]。竞争结合试验显示,苜蓿盲蝽(*Adelphocoris lineolatus*)体内的 3 种 CSPs(AlinCSP1-3)对以上 3 种化合物都有着很强的亲和力。AlinCSP1 和 AlinCSP3 对棉花受到昆虫侵害时释放的两种气味分子也呈现出了高亲和性^[85]。在巢菜修尾蚜(*Megoura viciae*)中检测到了化学感受蛋白 OS-D2(Mp10),Mp10 几乎不与测试的配体结合(包括一些趋避剂和挥发性气味分子),而是作为植物防御的抑制因子^[86]。Mp10 后来被观察到存在于蚜虫吸食位点周围的植物细胞质中,这说明蚜虫在吸食前,将 Mp10 导入到这些细胞中来抑制植物的防御行为^[87]。

以上的研究体现了一个非常有趣的植物和昆虫的协同进化现象,昆虫进化出部分 CSPs 用于抵抗植物面对昆虫取食时的防御行为,但也不排除另一种可能,即植物分泌次生代谢物结合昆虫 CSP 以降低其对自身的取食。进一步增强对昆虫 CSPs 和植物协同进化的机制的研究也将有助

于开发新的害虫防治策略,促进对农作物的保护和改良。

2.8 其他功能

除了以上所提及的功能以外,CSPs 在昆虫中被发现还具有一些其他的功能,如调节昆虫吸引和排斥行为的转换功能、CO₂ 检测功能、与味觉有关的功能、高温应激功能和防御功能。

2.8.1 调节昆虫吸引和排斥行为的转换功能

微阵列数据以及行为学分析发现,东亚飞蝗(*Locusta migratoria*)的几个 CSPs 基因和一个 OBP 基因通过调控迁飞习性蝗虫的外周嗅觉系统的敏感性来影响孤立相和群居相的吸引和排斥反应,通过 RNAi 技术敲除群居相飞蝗的 *LmigCSP3* 会导致向独立相类似行为的转换,这说明 CSPs 在东亚飞蝗群居相和独立相行为的转换中具有十分重要的作用^[88]。

2.8.2 CO₂ 检测功能 在仙人掌螟中 CO₂ 感器位于下唇须的末端^[89],而唇须感器与触角感器不同,唇须感器是一种单一的形态类型,它们对 CO₂ 的检测似乎是单峰调节的^[90]。CLP-1 是果蝇 CSPs 的一个结构同源物,在仙人掌螟雌虫的下唇须中丰富表达,因此在下唇须中大量表达的 CSPs 极有可能具有检测 CO₂ 方面的作用^[33]。

2.8.3 与味觉有关的功能 最近发现禾蛛缘椿象(*Leptocoris acuta*)的几个 CSPs 在口腔部位表达,推测这些基因还可能与味觉有关^[91]。

2.8.4 高温应激功能 在高温条件下饲养的家蚕,两种 CSPs(*BmorCSP8* 和 *BmorCSP15*)的 mRNA 转录水平都明显提高,揭示了这些基因可能与家蚕的高温应激反应有关^[92]。

2.8.5 防御功能 CSPs 基因在被微生物感染的昆虫中发生动态变化。最近对红火蚁的研究发现,在感染球孢白僵菌 24 h 后,大量 *SinvCSPs* 的表达水平随着球孢白僵菌的感染而显著增加,然后在感染 48 h 后抑制 *SinvCSPs* 表达,在感染 72 h 后出现混合反应(大多数 *SinvCSPs* 的表达水平与对照组相似,但 *SiCSP16*、*SiCSP3* 和 *SiCSP7* 的表达水平显著上调),以上结果说明 CSPs 可能还具有一个抵抗微生物的防御作用^[93]。

3 总结与展望

综上所述,CSPs 在昆虫的生长发育、营养、视觉以及抵抗杀虫剂等方面都具有十分重要的作用。

然而杀虫剂的滥用导致了害虫抗药性的增加^[94],还导致大量水体和土壤的污染。所以找到一种环保、高效、低成本的害虫防治方法,对环境保护有着重要的意义^[95]。为此,寻找合适的昆虫驱避剂或引诱剂将是可持续发展绿色农业一个重要方向^[96]。

CSPs 在害虫体内被研究得最多的就是它的化学感受功能,因此可将 CSPs 用作筛选昆虫行为调控的靶标分子,通过克隆害虫身上的 CSPs 筛选与之亲和性高的气味,作为害虫的引诱剂或者驱避剂^[97]。此外,从 CSPs 定位宿主植物,参与害虫营养的功能出发,也可以设想从昆虫与外界刺激相互作用的机制出发来干扰相关生理行为,如 *Gr3* 突变体,通过突变埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)CO₂ 受体异聚体的一个亚基(*AaegGr3*)来干扰蚊子对寄主散发的 CO₂ 的感知,从而减弱蚊子定位寄主的行为,也可通过干扰取食行为来控制种群数量^[98]。

基于植物在面对害虫的取食时,会产生挥发性物质吸引害虫的天敌捕杀害虫^[83],可以设想通过放大某种害虫的气味,引诱其天敌消灭害虫。或者仿照“推-拉”策略,在农田中种植具有害虫“讨厌”气味的植物,驱赶害虫;同时种植具有害虫“喜欢”的气味的植物,引诱害虫远离农作物,还可以引诱害虫取食某种抑制其相关生理行为的植物^[99]。除以上所提及的作用外,CSPs 也可用于去除土壤中的污染物^[100]、延迟气味的释放以及除臭^[101]等方面。

昆虫 CSPs 的用途广泛,应用前景较好,但有关 CSPs 在不同昆虫体内的分子的机制尚未清楚,相信随着科学技术的不断发展,未来对昆虫 CSPs 作用机制的研究会越来越深入。明确植物-昆虫-环境互作的机理,构建害虫防治新策略,必将有利于环境友好型社会的发展。

参考文献:

- [1] BURCHELL B. Turning on and turning off the sense of smell[J]. *Nature*,1991,350(7): 16-17.
- [2] BROEKAERT W F, VAN PARIJS J, ALLEN A K, et al. Comparison of some molecular, enzymatic and antifungal properties of chitinases from thorn-apple, tobacco and wheat [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1988, 33(3): 319-331.
- [3] BROEKAERT W F, LAMBRECHTS D, VERBELEN J P, et al. *Datura stramonium* Agglutinin: Location in the seed and release upon imbibition [J]. *Plant Physiology*, 1988,

- 86(2):569-574.
- [4] FIELD L M, PICKETT J A, WADHAMS L J. Molecular studies in insect olfaction[J]. *Insect Molecular Biology*, 2000, 9(6): 545-551.
- [5] PELOSI P, IOVINELLA I, ZHU J, et al. Beyond chemoreception: Diverse tasks of soluble olfactory proteins in insects[J]. *Biological Reviews*, 2018, 93(1): 184-200.
- [6] HUA J F, ZHANG S, CUI J J, et al. Functional characterizations of one odorant binding protein and three chemosensory proteins from *Apolygus lucorum* (Meyer-Dur) (Hemiptera: Miridae) legs[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2013, 59(7): 690-696.
- [7] SATO K, PELLEGRINO M, NAKAGAWA T, et al. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels[J]. *Nature*, 2008, 452(24): 1002-1006.
- [8] SILBERING A F, RYTZ R, GROSJEAN Y, et al. Complementary function and integrated wiring of the evolutionarily distinct *Drosophila* olfactory subsystems[J]. *Journal of Neuroscience*, 2011, 31(38): 13357-13375.
- [9] CHEN C, BUHL E, XU M, et al. *Drosophila* Ionotropic Receptor 25a mediates circadian clock resetting by temperature[J]. *Nature*, 2015, 527(7579): 516-520.
- [10] ENJIN A, ZAHARIEVA E E, FRANK D D, et al. Humidity sensing in *Drosophila* [J]. *Current Biology*, 2016, 26(10): 1352-1358.
- [11] KNECHT Z A, SILBERING A F, NI L, et al. Distinct combinations of variant ionotropic glutamate receptors mediate thermosensation and hygro-sensation in *Drosophila* [J]. *Elife*, 2016, 5; e17879.
- [12] FRANK D D, ENJIN A, JOUANDET G C, et al. Early integration of temperature and humidity stimuli in the *Drosophila* brain [J]. *Current Biology*, 2017, 27(15): 2381-2388.
- [13] SENTHILAN P R, PIEPENBROCK D, OVEZMYRADOV G, et al. *Drosophila* auditory organ genes and genetic hearing defects[J]. *Cell*, 2012, 150(5): 1042-1054.
- [14] STOCKER R F. The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: A review[J]. *Cell and Tissue Research*, 1994, 275(1): 3-26.
- [15] PRESTWICH G. Chemistry of pheromone and hormone metabolism in insects [J]. *Science*, 1987, 237(4818): 999-1006.
- [16] VOGT R G. Biochemical diversity of odor detection: OBPs, ODEs and SNMPs[M]. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*, 2003.
- [17] SANCHEZ-GRACIA A, VIEIRA F G, ROZAS J. Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects[J]. *Heredity (Edinb)*, 2009, 103(3): 208-216.
- [18] LEAL W S. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes[J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58(1): 373-391.
- [19] 杜立啸, 刘杨, 王桂荣. 昆虫外周嗅觉系统信号转导机制研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(5): 573-583.
- [20] HUA J, PAN C, HUANG Y, et al. Functional characteristic analysis of three odorant-binding proteins from the sweet potato weevil (*Cylas formicarius*) in the perception of sex pheromones and host plant volatiles[J]. *Pest Management Science*, 2021, 77(1): 300-312.
- [21] HUA J, FU Y, ZHOU Q, et al. Three chemosensory proteins from the sweet potato weevil, *Cylas formicarius*, are involved in the perception of host plant volatiles[J]. *Pest Management Science*, 2021, 77(10): 4497-4509.
- [22] ANGELI S, CERON F, SCALONI A, et al. Purification, structural characterization, cloning and immunocytochemical localization of chemoreception proteins from *Schistocerca gregaria* [J]. *European Journal Biochemistry*, 1999, 262(3): 745-754.
- [23] 滑金锋, 张帅, 崔金杰, 等. 绿盲蝽化学感受蛋白基因 *AlucCSP1* 的克隆、表达谱分析及结合特征[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(20): 4187-4196.
- [24] ZHOU Y T, LING L I, PANG B P, et al. Antennal transcriptome analysis and expression profiling of chemosensory protein genes in *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acrididae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2019, 62(1): 21-32.
- [25] NOMURA A, KAWASAKI K, KUBO T, et al. Purification and localization of p10, a novel protein that increases in nymphal regenerating legs of *Periplaneta americana* (American cockroach) [J]. *International Journal of Developmental Biology*, 1992, 36(3): 391-398.
- [26] MCKENNA M P, HEKMAT-SCAFÉ D S, GAINES P, et al. Putative *Drosophila* pheromone-binding proteins expressed in a subregion of the olfactory system[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1994, 269(23): 16340-16347.
- [27] PIKIELNY C W, HASAN G, ROUYER F, et al. Members of a family of *Drosophila* putative odorant-binding proteins are expressed in different subsets of olfactory hairs [J]. *Neuron*, 1994, 12(1): 35-49.
- [28] VENKATESH S, NARESH SINGH R. Sensilla on the third antennal segment of *Drosophila melanogaster* meigen (Diptera: Drosophilidae) [J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1984, 13(1): 51-63.
- [29] ITOH T, YOKOHARI F, TANIMURA T, et al. External morphology of sensilla in the sacculus of an antennal flagellum of the fruit fly *Drosophila melanogaster* meigen (Diptera: Drosophilidae) [J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1991, 20(4-5): 235-243.
- [30] MAMELI M, TUCCINI A, MAZZA M, et al. Soluble proteins in chemosensory organs of phasmids[J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1996, 26(8-9): 875-882.
- [31] TUCCINI A, MAIDA R, ROVERO P, et al. Putative odorant-binding protein in antennae and legs of *Carausius morosus* (Insecta, Phasmatodea) [J]. *Insect Biochemistry and*

- Molecular Biology, 1996, 26(1): 19-24.
- [32] MARCHESE S, ANGELI S, ANDOLFO A, et al. Soluble proteins from chemosensory organs of *Eurycantha calcarata* (Insecta, Phasmatodea) [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2000, 30(11): 1091-1098.
- [33] MALESZKA R, STANGE G. Molecular cloning, by a novel approach, of a cDNA encoding a putative olfactory protein in the labial palps of the moth *Cactoblastis cactorum* [J]. Gene, 1997, 202(1-2): 39-43.
- [34] MALESZKA J, FORET S, SAINT R, et al. RNAi-induced phenotypes suggest a novel role for a chemosensory protein CSP5 in the development of embryonic integument in the honeybee (*Apis mellifera*) [J]. Development Genes and Evolution, 2007, 217(3): 189-196.
- [35] LI F, VENTHUR H, WANG S, et al. Evidence for the involvement of the chemosensory protein AgosCSP5 in resistance to insecticides in the cotton aphid, *Aphis gossypii* [J]. Insects, 2021, 12(4): 335.
- [36] AHMAD M, HOLLINGWORTH R M, WISE J C. Broad-spectrum insecticide resistance in obliquebanded leafroller *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) from Michigan [J]. Pest Management Science, 2002, 58(8): 834-838.
- [37] DOWNES S, KRITICOS D, PARRY H, et al. A perspective on management of *Helicoverpa armigera*: Transgenic Bt cotton, IPM, and landscapes [J]. Pest Management Science, 2017, 73(3): 485-492.
- [38] MA C, CUI S, TIAN Z, et al. OcomCSP12, a chemosensory protein expressed specifically by ovary, mediates reproduction in *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Frontiers in Physiology, 2019, 10: 1290.
- [39] PENG X, LIU L, HUANG Y X, et al. Involvement of chemosensory proteins in host plant searching in the bird cherry-oat aphid [J]. Insect Science, 2020, 28(5): 1338-1353.
- [40] PELOSI P, ZHOU J J, BAN L P, et al. Soluble proteins in insect chemical communication [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2006, 63(14): 1658-1676.
- [41] BAN L, ZHANG L, YAN Y, et al. Binding properties of a locust's chemosensory protein [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2002, 293(1): 50-54.
- [42] CALVELLO M, GUERRA N, BRANDAZZA A, et al. Soluble proteins of chemical communication in the social wasp *Polistes dominulus* [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2003, 60(9): 1933-1943.
- [43] PELOSI P, IOVINELLA I, FELICOLI A, et al. Soluble proteins of chemical communication: An overview across arthropods [J]. Frontiers in Physiology, 2014, 5: 1-13.
- [44] 徐浩智, 游银伟, 张龙. 昆虫化学感受蛋白及其功能研究进展 [J]. 农业生物技术学报, 2015, 23(1): 118-125.
- [45] 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.
- [46] 饶福强, 苏旭, 李仔博, 等. 小地老虎化学感受蛋白 AipsC-SP2 配体结合特性分析 [J]. 昆虫学报, 2019, 62(12): 1369-1378.
- [47] 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(2): 138-149.
- [48] SUN L, ZHOU J J, GU S H, et al. Chemosensillum immunolocalization and ligand specificity of chemosensory proteins in the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) [J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 8073.
- [49] WANCHOO A, ZHANG W, ORTIZ-URQUIZA A, et al. Red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) chemosensory proteins are expressed in tissue, developmental, and caste-specific patterns [J]. Frontiers in Physiology, 2020, 11: 1308.
- [50] ZHANG Y N, YE Z F, YANG K, et al. Antenna-predominant and male-biased CSP19 of *Sesamia inferens* is able to bind the female sex pheromones and host plant volatiles [J]. Gene, 2014, 536(2): 279-286.
- [51] WU F, FENG Y, HAN B, et al. Mechanistic insight into binding interaction between chemosensory protein 4 and volatile larval pheromones in honeybees (*Apis mellifera*) [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2019, 141(C): 553-563.
- [52] LI Z, LIU L, ZONG S, et al. Molecular characterization and expression profiling of chemosensory proteins in male *Eogystia hippophaecolus* (Lepidoptera: Cossidae) [J]. Journal of Entomological Science, 2021, 56(2): 217-234.
- [53] WARIS M I, YOUNAS A, AMEEN A, et al. Expression profiles and biochemical analysis of chemosensory protein 3 from *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. Journal of Chemical Ecology, 2020, 46(4): 363-377.
- [54] MECHABER W L, CAPALDO C T, HILDEBRAND J G. Behavioral responses of adult female tobacco hornworms, *Manduca sexta*, to hostplant volatiles change with age and mating status [J]. Journal of Insect Science, 2002, 2(5): 5.
- [55] FORET S, WANNER K W, MALESZKA R. Chemosensory proteins in the honey bee: Insights from the annotated genome, comparative analyses and expressional profiling [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 37(1): 19-28.
- [56] CHENG D, LU Y, ZENG L, et al. Si-CSP9 regulates the integument and moulting process of larvae in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* [J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 9245.
- [57] GONG D P, ZHANG H J, ZHAO P, et al. Identification and expression pattern of the chemosensory protein gene family in the silkworm, *Bombyx mori* [J]. Insect Biochem-

- istry and Molecular Biology, 2007, 37(3): 266-277.
- [58] SABATIER L, JOUANGUY E, DOSTERT C, et al. Pherokine-2 and -3 two *Drosophila* molecules related to pheromone/odor-binding proteins induced by viral and bacterial infections[J]. European Journal of Biochemistry, 2003, 270(16): 3398-3407.
- [59] ZENG Y, MERCHANT A, WU Q, et al. A chemosensory protein BtabCSP11 mediates reproduction in *Bemisia tabaci*[J]. Frontiers in Physiology, 2020, 11: 709.
- [60] MEILLOUR P N, CAIN A H, JACQUIN-JOLY E, et al. Chemosensory proteins from the proboscis of *Mamestra brassicae*[J]. Chemical Senses, 2000, 25(5): 541-553.
- [61] LIU Y L, GUO H, HUANG L Q, et al. Unique function of a chemosensory protein in the proboscis of two *Helicoverpa* species[J]. Journal of Experimental Biology, 2014, 217 (Pt10): 1821-1826.
- [62] DENG X L, KAI Z P, CHAMBERLIN M E, et al. The discovery of a novel antagonist -*Manduca sexta* allatotropin analogue - as an insect midgut active ion transport inhibitor[J]. Pest Management Science, 2016, 72 (11): 2176-2180.
- [63] LI F, HU J, TIAN J, et al. Effects of phoxim on nutrient metabolism and insulin signaling pathway in silkworm midgut[J]. Chemosphere, 2016, 146: 478-485.
- [64] YI X, QI J, ZHOU X, et al. Differential expression of chemosensory-protein genes in midguts in response to diet of *Spodoptera litura*[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 296.
- [65] SINGH S, TYAGI C, RATHER I A, et al. Molecular modeling of chemosensory protein 3 from *Spodoptera litura* and its binding property with plant defensive metabolites[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(11): 4073.
- [66] ZHU J, IOVINELLA I, DANI F R, et al. Conserved chemosensory proteins in the proboscis and eyes of Lepidoptera[J]. International Journal of Biological Sciences, 2016, 12(11): 1394-1404.
- [67] JIANG X, XU H, ZHENG N, et al. A chemosensory protein detects antifeedant in Locust (*Locusta migratoria*) [J]. Insects, 2020, 12(1): 1.
- [68] INGHAM V A, ANTHOUSI A, DOURIS V, et al. A sensory appendage protein protects malaria vectors from pyrethroids[J]. Nature, 2020, 577(7790): 376-380.
- [69] XUAN N, GUO X, XIE H Y, et al. Increased expression of CSP and CYP genes in adult silkworm females exposed to avermectins[J]. Insect Science, 2015, 22(2): 203-219.
- [70] LIU G, MA H, XIE H, et al. Biotype characterization, developmental profiling, insecticide response and binding property of *Bemisia tabaci* chemosensory proteins; Role of CSP in insect defense[J]. PLoS One, 2016, 11(5): e0154706.
- [71] PENG X, QU M J, WANG S J, et al. Chemosensory proteins participate in insecticide susceptibility in *Rhopalosiphum padi*, a serious pest on wheat crops[J]. Insect Molecular Biology, 2021, 30(2): 138-151.
- [72] LIN X, MAO Y, ZHANG L. Binding properties of four antennae-expressed chemosensory proteins (CSPs) with insecticides indicates the adaption of *Spodoptera litura* to environment[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2018, 146: 43-51.
- [73] HOWARD R W, BLOMQUIST G J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons[J]. Annual Review of Entomology, 2005, 50(50): 371-393.
- [74] KULMUNI J, WURM Y, PAMILO P. Comparative genomics of chemosensory protein genes reveals rapid evolution and positive selection in ant-specific duplicates[J]. Heredity (Edinb), 2013, 110(6): 538-547.
- [75] OZAKI M, WADA-KATSUMATA A, FUJIKAWA K, et al. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum[J]. Science, 2005, 309 (5732): 311-314.
- [76] GONZALEZ D, ZHAO Q, MCMAHAN C, et al. The major antennal chemosensory protein of red imported fire ant workers[J]. Insect Molecular Biology, 2009, 18 (3): 395-404.
- [77] QIU H L, CHENG D F. A chemosensory protein gene *Si-CSP1* associated with necrophoric behavior in red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2017, 110(3): 1284-1290.
- [78] HASKINS C P, HASKINS E F J P A J O E. Notes on necrophoric behavior in the archaic ant *Myrmecia Vindex* (Formicidae: Myrmeciinae)[J]. Psyche A Journal of Entomology 1974, 81(2): 258-267.
- [79] BRIAND L, SWASDIPAN N, NESPOULOUS C, et al. Characterization of a chemosensory protein (ASP3c) from honeybee (*Apis mellifera* L.) as a brood pheromone carrier[J]. European Journal of Biochemistry, 2002, 269(18): 4586-4596.
- [80] CAMPANACCI V, LARTIGUE A, HALLBERG B M, et al. Moth chemosensory protein exhibits drastic conformational changes and cooperativity on ligand binding[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America, 2003, 100(9): 5069-5074.
- [81] 刘军和, 赵紫华. 昆虫视觉在寄主寻找及定位过程中的作用[J]. 植物保护学报, 2017, 44(3): 353-362.
- [82] ALJBORY Z, CHEN M. Indirect plant defense against insect herbivores: a review[J]. Insect Science, 2018, 25(1): 2-23.
- [83] DRUKKER B, BRUIN J, SABELIS M W. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey[J]. Physiological Entomology, 2000, 25(3): 260-265.
- [84] ZHAO N, GUAN J, FERRER J L, et al. Biosynthesis and emission of insect-induced methyl salicylate and methyl benzoate from rice[J]. Plant Physiology Biochemistry, 2010, 48(4): 279-287.
- [85] GU S H, WANG S Y, ZHANG X Y, et al. Functional

- characterizations of chemosensory proteins of the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* indicate their involvement in host recognition[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e42871.
- [86] BOS J I, PRINCE D, PITINO M, et al. A functional genomics approach identifies candidate effectors from the aphid species *Myzus persicae* (green peach aphid)[J]. *PLoS Genetics*, 2010, 6(11): e1001216.
- [87] MUGFORD S T, BARCLAY E, DRUREY C, et al. An immuno-suppressive aphid saliva protein is delivered into the cytosol of plant mesophyll cells during feeding[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2016, 29(11): 854-861.
- [88] 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.
- [89] STANGE G, MONRO J, STOWE S, et al. The CO₂ sense of the moth *Cactoblastis cactorum* and its probable role in the biological control of the CAM plant *Opuntia stricta*[J]. *Oecologia*, 1995, 102(3): 341-352.
- [90] BOGNER F, BOPPRE M, ERNST K D, et al. CO₂ sensitive receptors on labial palps of *Rhodogastria moths* (Lepidoptera: Arctiidae); Physiology, fine structure and central projection[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1986, 158(6): 741-749.
- [91] QU M Q, CUI Y, ZOU Y, et al. Identification and expression analysis of odorant binding proteins and chemosensory proteins from dissected antennae and mouthparts of the rice bug *Leptocoris acuta* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics Proteomics*, 2020, 33(C): 100631.
- [92] 李庆荣, 肖阳, 邢东旭, 等. 化学感受蛋白家族基因在家蚕 5 龄幼虫表皮中的表达分析[J]. *蚕业科学*, 2017, 43(1): 39-44.
- [93] WEI Z, ORTIZ-URQUIZA A, KEYHANI N O. Altered expression of chemosensory and odorant binding proteins in response to fungal infection in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2021, 12: 596571.
- [94] MOUHAMADOU C S, DE SOUZA S S, FODJO B K, et al. Evidence of insecticide resistance selection in wild *Anopheles coluzzii* mosquitoes due to agricultural pesticide use[J]. *Infectious Diseases of Poverty*, 2019, 8(1): 64.
- [95] TIAN Z, SUN L, LI Y, et al. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae) [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 1-16.
- [96] CAMPOS E V R, PROENÇA P L F, OLIVEIRA J L, et al. Use of botanical insecticides for sustainable agriculture: Future perspectives[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 105: 483-495.
- [97] DUAN S G, LI D Z, WANG M Q. Chemosensory proteins used as target for screening behaviourally active compounds in the rice pest *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2019, 28(1): 123-135.
- [98] MCMENIMAN C J, CORFAS R A, MATTHEWS B J, et al. Multimodal integration of carbon dioxide and other sensory cues drives mosquito attraction to humans[J]. *Cell*, 2014, 156(5): 1060-1071.
- [99] GUERA O G M, CASTREJON-AYALA F, ROBLEDO N, et al. Plant Selection for the establishment of push-pull strategies for *Zea mays-Spodoptera frugiperda* pathosystem in Morelos, Mexico[J]. *Insects*, 2020, 11(6): 1-23.
- [100] BIANCHI F, BASINI G, GROLLO S, et al. An innovative bovine odorant binding protein-based filtering cartridge for the removal of triazine herbicides from water[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2013, 405 (2-3): 1067-1075.
- [101] IOVINELLA I, BOZZA F, CAPUTO B, et al. Ligand-binding study of *Anopheles gambiae* chemosensory proteins[J]. *Chemical Senses*, 2013, 38(5): 409-419.

Research Progress of Chemosensory Protein and Its Functions in Insects

ZHOU Qiao-ling¹, HUA Jin-feng^{1,2}, LI Zong-yun¹

(1. School of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou 221116, China; 2. Maize Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China)

Abstract: To promote the development of agricultural pest control methods, we summarized the structural characteristics, physiological functions, main research methods and research progress of CSPs. This paper focused on the research trends of the chemosensory functions and non-chemosensory functions of insect chemosensory proteins in recent 30 years, and looks forward to the application prospect of CSPs combined with its related functions.

Keywords: insect; chemosensory proteins; structure feature; expression pattern; physiological function