

棉铃虫嗅觉系统的结构与功能研究进展

刘晓岚¹, 尚冬雅¹, 赵新成^{1*}, 王桂荣^{2*}

(1. 河南农业大学植物保护学院, 河南省害虫绿色防控国际联合实验室, 郑州 450002;

2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 是世界上重要的多食性农业害虫, 主要依赖嗅觉寻找寄主、识别配偶以及选择产卵位点, 以实现生存和繁衍。研究表明触角和下唇须是棉铃虫重要的外周嗅觉器官, 其上分布毛形感器、锥形感器、腔锥形感器、栓锥形感器等重要的嗅觉感器, 表达了包括气味结合蛋白、气味受体、离子型受体等上百种气味化学感受蛋白基因。脑内触角叶及与触角叶神经元连接的草形体冠、侧角、外侧前脑等为棉铃虫嗅觉中枢系统。通过利用电生理和染色标记技术明确了棉铃虫性信息素和二氧化碳感受相关的受体、嗅觉感受神经元和其他类型的触角叶神经元。这些关于棉铃虫外周和中枢嗅觉系统结构和功能的研究进展为进一步研究棉铃虫嗅觉器官感受寄主植物、有毒食物和天敌等气味分子的功能图谱以及研究不同嗅觉神经元在突触联系水平上对气味信息进行处理和编码的神经机制奠定了重要基础。也为深入研究棉铃虫的嗅觉行为调控机制和开发基于嗅觉行为调控的防治技术提供了重要理论基础。

关键词 棉铃虫; 触角感器; 触角叶; 嗅觉神经元; 嗅觉编码

中图分类号: S 435.622.3 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022459

Research progress in the structure and function of olfactory systems of *Helicoverpa armigera*

LIU Xiaolan¹, SHANG Dongya¹, ZHAO Xincheng^{1*}, WANG Guirong^{2*}

(1. College of Plant Protection, Henan International Joint Laboratory of Green Pest Control, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract *Helicoverpa armigera* is an important polyphagous agricultural pest in the world, which mainly relies on olfaction to find hosts, locate mates and select oviposition sites for survival and reproduction. It has been demonstrated that the antennae and labial palps are important peripheral olfactory organs of *H. armigera*, on which there are many important olfactory sensilla such as sensillum trichodeum, sensillum basiconicum, sensillum coeloconicum, and sensillum styloconicum, and hundreds of odor chemosensory protein genes are expressed, including odorant-binding proteins, odorant receptors, and ionotropic receptors. The olfactory central system of *H. armigera* comprises the antennal lobe, and its neuron connecting neuropils, including the calyx of the mushroom body, lateral horn and lateral protocerebrum. By using various electrophysiological and staining techniques, the morphology and electrophysiology of receptor, olfactory receptor neurons and other antennal lobe neurons for sex pheromones and carbon dioxide have been characterized. These advances in the structure and function of the peripheral and central olfactory system of *H. armigera* laid an essential foundation for further research on the functional map of the peripheral and central olfactory system for other odors, for instance, volatiles of host plants, toxic foods and natural enemies, as well as on the neural mechanism of odor processing and coding at the level of synaptic connection between different olfactory neurons. These could provide a vital theoretical basis for further studying the regulatory mechanism of the olfactory behavior of *H. armigera* and

收稿日期: 2022-08-02 修订日期: 2022-09-02

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(32130089)

* 通信作者 E-mail: 赵新成 xincheng@henan. edu. cn; 王桂荣 wangguirong@caas. cn

developing techniques for pest control based on olfactory regulation.

Key words *Helicoverpa armigera*; antennae sensilla; antennal lobe; olfactory neuron; olfactory coding

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 是世界上重要的多食性农业害虫。棉铃虫寻找寄主、识别配偶以及选择产卵位点等与生存和繁衍密切相关的行为主要依赖于嗅觉神经系统调控。近年来, 关于棉铃虫嗅觉感受的神经和分子机制研究获得突飞猛进的发展, 同时, 利用棉铃虫嗅觉行为进行害虫防控的技术也取得了重要突破^[1-2]。本文将对棉铃虫嗅觉系统结构和功能的研究进展进行系统详尽的综述, 以期为后续棉铃虫嗅觉机理研究和行为调控技术开发提供参考。

1 棉铃虫外周嗅觉系统

1.1 棉铃虫外周嗅觉器官及功能

1.1.1 触角

触角(antennae)是棉铃虫主要的外周嗅觉感受器官, 由柄节、梗节和鞭节组成, 其中鞭节包含 72~82 个亚节, 背侧多被鳞片覆盖, 腹侧密集分布着感器^[3]。扫描电镜观察发现, 棉铃虫触角鞭节上共有 6 类感器, 即毛形感器(sensillum trichodeum)、锥形感器(sensillum basiconicum)、刺形感器(sensillum chaeticum)、耳形感器(sensillum auricillicum)、腔锥形感器(sensillum coeloconicum)和栓锥形感器(sensillum styloconicum)^[4]。毛形感器和锥形感器为常见的嗅觉感器, 感器壁上有多个微孔。其中毛形感器为棉铃虫触角上数量最多的感器, 雌雄性棉铃虫的毛形感器在数量上和形态上均有差异, 雄性的毛形感器数量较多, 且长度较长, 末端稍弯曲^[5]。

触角电位图(electroantennogram, EAG)技术记录表明, 棉铃虫的触角可以感受性信息素和寄主植物挥发性化合物等气味信息物质^[6-14]。单感器记录(single sensillum recording, SSR)发现, 雄性棉铃虫毛形感器能够感受雌性信息素^[15-20]。根据性信息素种类和反应特性, 可以将性信息素敏感毛形感器归为 A、B 和 C 3 种类型。A 类型毛形感器感受顺-11-十六碳烯醛(*cis*-11-hexadecenal, Z11-16:Ald); B 类型毛形感器感受顺-9-十四碳烯醛(*cis*-9-tetradecenal, Z9-14:Ald); C 类型毛形感器感受顺-9-十六碳烯醛(*cis*-9-hexadecenal, Z9-16:Ald)和 Z9-14:Ald,

顺-11-十六碳烯醇(*cis*-11-hexadecenol, Z11-16:OH)和顺-11-十六乙酸酯(*cis*-11-hexadecenyl acetate, Z11-16:Ac)^[17]。其中, B 类型毛形感器可分为 B1 和 B2 亚型, B1 亚型感受 Z9-14:Ald, B2 亚型感受 Z9-14:Ald 和 Z11-16:OH; C 类型毛形感器可分为 C1、C2 和 C3 亚型, C1 亚型感受 Z9-14:Ald、Z9-16:Ald、Z11-16:OH 和 Z11-16:Ac, C2 亚型感受 Z9-14:Ald、Z11-16:OH 和 Z9-16:Ald, C3 亚型感受 Z9-14:Ald 和 Z9-16:Ald^[16]。Z11-16:Ald 为棉铃虫主要性信息素成分, Z9-16:Ald 为次要成分, 两者比例为 97:3 时引诱雄性棉铃虫的活性最高。Z9-14:Ald 对棉铃虫具有双重作用, 即低剂量时可增加性信息素 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 的引诱活性, 而高剂量时则抑制性信息素的引诱活性。Z11-16:OH 为行为抑制剂, Z11-16:Ac 对棉铃虫没有显著的行为引诱作用^[21]。雄性棉铃虫的 A 类型毛形感器数量最多, C 类型的数量次之, B 类型毛形感器数量最少^[17]。

对雌性棉铃虫触角上的毛形感器的功能研究较少, 电生理研究表明, 雌性棉铃虫毛形感器可以感受雌性信息素、寄主植物挥发性化合物和花香气味^[22-23]。棉铃虫触角上的锥形感器也为嗅觉感器, 可感受植物挥发性化合物^[22, 24-25]。但是, 刺形感器、栓锥形感器、耳形感器、腔锥形感器等类型触角感器的功能尚未见报道, 需要进一步研究。

1.1.2 下唇须

棉铃虫下唇须(labial palps)位于头部下面, 喙的两侧, 表面被密集的鳞片覆盖。每个下唇须由 3 节组成, 第 3 节末端有一开口, 在开口内部可以看到一个瓶状结构, 称为下唇须陷窝器(labial-palp pit organ, LPO)。棉铃虫的 LPO 长约 300 μm , 宽约 60 μm , 内部约含有 1 200 个感器, 感器内多数只含有 1 个感受神经元, 根据其形态主要分为两类, 即毛状感器(hair-shaped sensillum)和棒状感器(club-shaped sensillum), 它们分别位于陷窝器上部和下部^[26-27]。单感器电生理记录表明, 棉铃虫 LPO 感器能够感受 CO₂ 浓度的变化^[28-29]。但这两种类型感器都感受 CO₂ 还是其中一种类型感器感受还未明确。行为测定表明, 蛾类通过探测 CO₂ 信息寻找寄

主植物蜜源或产卵场所^[30]。但棉铃虫感受 CO₂ 的行为学意义和生态学意义尚未明确,亟待进一步研究。

1.1.3 其他附肢的嗅觉感器

已有研究表明,除触角和下唇须以外,昆虫头部的其他器官以及翅、足和产卵器等也具有嗅觉感器。例如,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的下颚须表面分布了 60 个感受多种气味信息的锥形感器^[31];蚊类的下颚须具有感受 CO₂ 的感器^[32-34]。此外,埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的翅和足部跗节也具有感知挥发性化合物的感器^[35]。烟草天蛾 *Manduca sexta* 的喙顶端具有感受花香气味的感器^[36]。烟青虫 *Helicoverpa assulta* 产卵器存在感受寄主植物挥发物以定位适宜产卵位点的嗅觉感器^[37]。扫描电镜观察表明,棉铃虫的喙上具有一些栓锥形感器,该感器表面具有多孔结构,暗示其可能具有嗅觉感受的功能^[38]。棉铃虫的足、翅、产卵器等器官是否也具有嗅觉感器,还需要进一步研究。

1.2 棉铃虫外周嗅觉感受相关蛋白的组织分布和功能

棉铃虫触角转录组分析表明,触角内表达有 133 种化学感受相关的蛋白,包括 60 种气味受体(olfactory receptors, ORs), 19 种离子型受体(ionotropic receptors, IRs), 34 种气味结合蛋白(odorant-binding proteins, OBPs), 18 种化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)和 2 种感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane proteins, SNMPs)^[39-40]。棉铃虫喙和下唇须转录组分析证明,喙和下唇须内也表达有多种气味受体、离子型受体、气味结合蛋白、化学感受蛋白和感觉神经元膜蛋白,这些结果进一步表明触角是棉铃虫的主要嗅觉器官,喙和下唇须也具有嗅觉功能。

棉铃虫触角中检测到 7 种性信息素受体基因, *HarmOR6*、*HarmOR11*、*HarmOR13*、*HarmOR14* (或 *HarmOR14a*)、*HarmOR14b*、*HarmOR15* 和 *HarmOR16* 的表达。利用爪蟾 *Xenopus laevis* 卵母细胞表达系统、钙离子成像系统、CRISPR-Cas9 基因敲除技术和转基因果蝇系统技术研究发现,受体 *HarmOR13* 能感受 Z11-16:Ald^[41-45], *HarmOR14b* 感受 Z9-14:Ald^[43-44], *HarmOR16* 感受 Z11-16:OH 和 Z9-14:Ald^[41,44-45], *HarmOR6* 感受

Z9-16:Ald 和 Z9-14:Ald^[41], 或 Z9-16:OH 和顺-9-十四碳烯醇(*cis*-9-tetradecenol, Z9-14:OH)^[43,45]。不同的研究中,*HarmOR6* 的配体化合物存在差异,可能与表达系统的不同和测定化合物谱的大小相关。目前尚未发现受体 *HarmOR11*, *HarmOR14* 与 *HarmOR15* 的配体。如果敲除 *HarmOR14* 基因,棉铃虫成虫的交配时间和持续时长均发生变化,说明 *HarmOR14* 参与调控棉铃虫的交配行为^[46]。

关于棉铃虫普通气味受体的功能研究也取得了一些进展,至目前已有 28 种受体的配体得到鉴定(*HarmOR3*、*HarmOR7*、*HarmOR8*、*HarmOR25*、*HarmOR29*、*HarmOR43*、*HarmOR40*、*HarmOR55*、*HarmOR56*、*HarmOR12*、*HarmOR19*、*HarmOR22*、*HarmOR23*、*HarmOR26*、*HarmOR27*、*HarmOR31*、*HarmOR35*、*HarmOR36*、*HarmOR42*、*HarmOR48*、*HarmOR50*、*HarmOR52*、*HarmOR59*、*HarmOR60*、*HarmOR63*、*HarmOR66*、*HarmOR67*)^[47-48]。棉铃虫的喙上表达 3 种气味受体,分别为 *HarmOR24*、*HarmOR30* 和 *HarmOR58*,其中 *HarmOR30* 感受含氮化合物吡啶^[49]。在棉铃虫触角中表达 19 种 IRs^[39-40],其中 *HarmIR8a* 在触角中高表达,原位杂交显示 *HarmIR8a* 广泛存在于腔锥形感器内,表明该受体很可能也参与了气味的识别^[50]。

棉铃虫感受 CO₂ 的受体为 *HarmGr1*、*HarmGr2* 和 *HarmGr3*,这 3 种受体共同表达在下唇须的感器神经元中,其中 *HarmGr1* 和 *HarmGr3* 是棉铃虫感受 CO₂ 必不可少的^[29]。

运用荧光竞争结合试验发现,棉铃虫触角表达的 3 种信息素结合蛋白(pheromone-binding proteins, PBPs), *HarmPBP1*、*HarmPBP2* 和 *HarmPBP3* 可以与 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 结合,且 *HarmPBP1* 与 Z9-16:Ald 的结合力较强^[51-53]。进一步利用 RNA 干扰技术研究发现,*HarmPBP1* 与 *HarmPBP2* 同时沉默则会导致雄性棉铃虫对 Z11-16:Ald 的敏感性降低,说明 *HarmPBP1* 与 *HarmPBP2* 都参与了主要性信息素组分的识别^[54]。而利用 CRISPR-Cas9 基因敲除技术敲除 *HarmPBP1* 基因后,雄性棉铃虫对 Z11-16:Ald, Z9-16:Ald 的电生理反应都会显著降低^[51]。除 PBPs 外,气味结合蛋白 *HarmOBP7* 对 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 也有结合作用,说明气味结合蛋白也可能参与性信息素的

识别^[55]。棉铃虫的 HarmSNMP1 特异表达在成虫触角上, HarmSNMP2 则存在于成虫触角和跗节上^[56]。利用 CRISPR/Cas9 技术结合触角单感器记录、风洞试验, 表明 HarmSNMP1 对感受长链性信息素(十六碳)组分有重要作用, 但对感受短链性信息素则不是必需的^[57]。在棉铃虫触角转录组中鉴定到 19 种 CSPs, 在喙和下唇须转录组中鉴定到 26 种 CSPs, 而在棉铃虫基因组内鉴定到 27 种^[38, 40, 58], 但关于棉铃虫 CSPs 功能的研究尚未见报道。

2 棉铃虫嗅觉中枢神经系统

近些年, 关于棉铃虫嗅觉中枢神经系统的研究也取得了一定进展, 但多数研究聚焦在棉铃虫脑内处理嗅觉信息的初级神经中枢——触角叶。触角叶位于中脑, 呈球形结构, 对称分布在食道孔两侧, 通过触角神经与外周的触角相联系^[59]。同多数昆虫一样, 棉铃虫触角叶的显著特征就是其内部由许多神经纤维球(glomerulus)构成。神经纤维球是触角叶神经元形成突触联系的地方, 是嗅觉信息处理的基本单位。

2.1 触角叶神经纤维球

先前报道的蛾类昆虫的神经纤维球数量为 50~70 个, 其中棉铃虫的触角叶神经纤维球为 65 个^[60]。利用突触蛋白免疫染色标记和触角叶神经元追踪标记发现, 棉铃虫触角叶内约有 80 个神经纤维球^[59]。该数量与棉铃虫表达的 60 个 ORs 和 19 个 IRs 的数量之和相当, 符合昆虫触角叶神经纤维球数量和 ORs、IRs 受体数量一致的假说。依据纤维球的位置和排列方式, 雌雄棉铃虫触角叶神经纤维球均可分为 4 组。在触角神经进入脑的入口处, 雄性棉铃虫触角叶具有 3 个体积扩大的神经纤维球, 称为巨大型纤维球复合体(macroglomerular complex, MGC), 为雄性特有。雌性棉铃虫没有 MGC, 但在对应的位置有 5 个雌性特异的神经纤维球, 称为雌性特异纤维球复合体(female-specific glomerular complex, Fx)。除雌雄特异的神经纤维球复合体外, 其他纤维球划分为明显的 3 组, 即后侧纤维球复合体(posterior complex, PCx)、下唇须陷窝器纤维球(labial pit organ glomerulus, LPOG)和普通神经纤维球(ordinary glomerulus, OG)。棉铃虫的 OG 由 66 个纤维球构成, 在数量、大小、位置和

排放方式上, 雌雄棉铃虫的 OG 非常相似, 仅有 G1、G3、G7、G12、G14、G18、G32、G35、G36、G37、G53、G61 和 G70 等 13 个纤维球在体积上存在性别差异, 雌性的 G1、G7、G14、G35 和 G36 的体积比雄性的的大, 其余 8 个 OG 纤维球是雄性的体积大于雌性的。LPOG 仅包括一个纤维球, 位于触角叶腹侧, 与下唇须相联系。雌性的 LPOG 体积比雄性的稍大。PCx 位于性别特异纤维球复合体后侧, 雄性棉铃虫的 PCx 由 10 个纤维球组成, 而雌性由 9 个组成。其中 G75 仅存在于雄性 PCx 中, 而雌性缺失。另外, 雌性 PCx 的 G52 和 G57 的体积比雄性的的大, 而 G49、G51、G54 和 G55 的体积比雄性的小。

目前, 关于棉铃虫触角叶神经纤维球的功能研究仅聚焦在 MGC 和 LPOG 上。棉铃虫 MGC 主要参与性信息素及相关气味信息的处理。棉铃虫 MGC 包含 3 个体积扩大型神经纤维球, 即云状体(cumulus, Cu)、背中前侧纤维球(anterior dorsomedial unit, DMA)和背中后侧纤维球(posterior dorsomedial unit, DMP)。利用钙离子成像、感器神经元染色追踪以及胞内记录和染色标记等技术研究证明, Cu 的功能是负责处理主要性信息素 Z11-16:Ald, DMA 负责处理行为拮抗剂信号 Z9-14:Ald 和 Z11-16:OH, 而 DMP 负责处理次要性信息素 Z9-16:Ald 和 Z9-14:Ald^[16, 18, 20, 61]。LPOG 的功能是负责处理 CO₂ 信号^[62]。关于棉铃虫 PCx 和 OG 功能方面尚未见有深入的研究报道, 少数胞内记录和染色标记证明感受植物气味的神经元分支分布在 OG 内^[62]。

2.2 触角叶神经元

棉铃虫触角叶神经纤维球内错综连接的神经纤维主要来自 4 种类型的触角叶神经元, 即嗅觉感受神经元(olfactory sensory neurons, OSNs)、局域中间神经元(local interneurons, LNs)、投射神经元(projection neurons, PNs)和远心神经元(centrifugal neurons, CNs)^[59, 61]。最近, 神经连接组学研究发现, 黑腹果蝇的触角叶内, 4 类触角叶神经元间形成了复杂的突触联系^[63]。

2.2.1 嗅觉感受神经元

触角填充染色标记显示, 棉铃虫触角感器内的 OSNs 神经元主要投射到触角叶神经纤维球, 其轴突末端主要分布在神经纤维球外层^[59]。一般同一

个神经纤维球的 OSNs 表达同类 OR,即遵循“1 受体 — 1 嗅觉感受神经元 — 1 神经纤维球”的假说^[64]。受体基因原位杂交、单感器记录和染色标记研究结果显示,雄性棉铃虫感受主要性信息素的 HarmOR13 在 A 类毛形感器中的 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端投射进触角叶 MGC 内的 Cu;感受 Z9-14:Ald 的 HarmOR14b 在 B 类毛形感器中的 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端投射到触角叶 MGC 的 DMA 内;感受 Z11-16:OH 与 Z9-14:Ald 的 HarmOR16 和感受 Z9-16:Ald 与 Z9-14:Ald 的 HarmOR6 分别在 C 类毛形感器的两个 OSNs 中表达,这两个 OSNs 的轴突末端分别投射到触角叶 MGC 的 DMA 和 DMP^[20,44]。棉铃虫性信息素感受相关受体 — OSN — 神经纤维球的图谱对应关系,支持“1 受体 — 1 嗅觉感受神经元 — 1 神经纤维球”的嗅觉感受假说。另外,示踪染色 LPO 感器,发现其内 OSNs 的轴突沿着下唇神经投射至同侧和对侧触角叶内的 LPOG, LPO 感器内感受 CO₂ 信号的 OSNs 投射到 LPOG,显示出不同的嗅觉器官处理的气味信息从外周到初级中枢是空间分离的^[26-27]。目前已鉴定出了 28 个普通气味受体气味分子配体,明确了其气味感受功能^[48],但表达这些受体的 OSNs 与触角叶神经元纤维球的图谱对应关系尚未明确。深入研究表达普通气味受体的 OSNs 到触角叶纤维球的中枢投射,将有助于揭示触角叶普通神经纤维球对寄主植物气味的编码图谱。

2.2.2 局域中间神经元

局域中间神经元(LNs)的细胞体位于触角叶外侧细胞体群,其神经分支仅分布在触角叶内,为单极神经元。根据神经分支在神经纤维球内的分布模式和范围,棉铃虫触角叶 LNs 可分为多球 LNs(multiglomerular LNs)和寡球 LNs(oligoglomerular LNs)。多球 LNs 为棉铃虫触角叶内数量最多的 LNs,其神经分支延伸至绝大多数触角叶神经纤维球内。根据神经分支在神经纤维球的分布密度可分为稠密型 LNs 和稀疏型 LNs。根据分支对称性,又分为对称分布型 LNs 和非对称分布型 LNs,对称型指神经分支在有分布的神经纤维球内密度相似,非对称型指神经分支在有分布的神经纤维球内密度不同,如在 MGC 内,30%多球 LNs 的神经分支密度相

对稀疏;在 PCx 内,18%多球 LNs 的神经分支密度相对稀疏,2%多球 LNs 的神经分支密度相对稠密,还有 2%多球 LNs 在此结构无分支;在 LPOG 内,17%多球 LNs 的神经分支密度相对稀疏,9%多球 LNs 无分支。有少数多球 LNs 的一条神经分支延伸出触角叶投射到触角叶后腹侧峡部神经髓(antennal lobe isthmus, IST)。寡球 LNs 神经分支分布于 60%~70%的触角叶神经纤维球内,如棉铃虫 LN49 的神经纤维分布在大多数 OG 和 LPOG 内,但在 PCx 和 MGC 中无神经分支, LN51 的神经纤维分布在大多数 OG 和 MGC 内,但在 PCx 和 LPOG 内无神经分支^[65]。

研究表明,昆虫触角叶内的 LNs 主要通过侧兴奋或侧抑制调节触角叶神经纤维球之间的相互作用,并对触角叶内信息传递到输出过程起调谐作用^[66-68]。通过 γ -氨基丁酸(GABA)免疫组织化学染色发现,在果蝇、美洲大蠊 *Periplaneta americana*、家蚕 *Bombyx mori*、烟草天蛾触角叶内,多数 LNs 含有抑制性神经递质 GABA,在触角叶内介导神经纤维球间的侧抑制作用^[69-73]。研究表明, LNs 可通过侧抑制作用增益控制平衡气味处理效率,保持嗅觉神经元对气味的敏感性。当 OSNs 输入的信号较弱时, LNs 的侧抑制作用最小, OSNs 与 PN 的突触联系较强;当 OSNs 输入的信号较强时, LNs 发挥侧抑制作用,防止刺激饱和超出 PN 接收信息强度的动态范围^[67],且 LNs 侧抑制作用具有选择性,并不局限于邻近的触角叶神经纤维球之间^[74]。果蝇中还发现了少数 LNs 含有兴奋性神经递质乙酰胆碱,在触角叶介导神经纤维球间的侧兴奋作用,这类 LNs 可增强 PN 信号向下阶神经元的传递^[66]。此外, LNs 还能促进不同 PN 对气味刺激的同步响应^[75]。美洲大蠊中,根据 LNs 的电生理特征分为两类,尖峰局域中间神经元(spiking LNs)和非尖峰局域中间神经元(nonspiking LNs)。前者在触角叶神经纤维球间信号转导中起主要作用,后者在触角叶神经纤维球内信号转导中起主要作用^[68]。但目前棉铃虫中尚未有关于 LN 的功能研究报道。

2.2.3 投射神经元

投射神经元(PNs)为触角叶的输出神经元,其细胞体位于触角叶细胞体群,树突分布在神经纤维球内,其轴突通过触角叶神经束(antennal lobe

tract, ALT)向前脑延伸,为单极神经元。对触角叶进行染色标记研究发现,棉铃虫的 PN 向前脑投射的触角叶神经束主要有 3 条,即内侧触角叶神经束(medial ALT, mALT)、中间触角叶神经束(medio-lateral ALT, mlALT)和外侧触角叶神经束(lateral ALT, lALT)^[76]。少数 PN 投射通路为横向触角叶神经束(transverse ALT, tALT)。利用细胞内记录与神经示踪研究发现极少数的 PN 通过背中侧触角叶神经束(dorsomedial ALT, dmALT)和背侧触角叶神经束(dorsal ALT, dALT)向前脑投射^[65]。

根据树突分布的神经纤维球数量,PN 分为单球 PN 和 multiglomerular PN 两种类型。uPN 是最常见的 PN 类型,其树突分布在 1 个触角叶神经纤维球内,细胞体多数位于触角叶内侧细胞体群和外侧细胞体群,轴突沿 mALT 先投射到前脑的萼形体冠(calyx, Ca),随后投射到侧角(lateral horn, LH)。mPN 的树突分布于多个触角叶神经纤维球内,细胞体一般位于外侧细胞体群,轴突沿 mlALT 或 lALT 投射到前脑的 LH 及 LH 周围的神经髓,如上外侧前脑(superior lateral protocerebrum, SLP)、上中间前脑(superior intermediate protocerebrum, SIP)、腹外侧前脑(ventrolateral protocerebrum, VLP)等。绝大多数 PN 投射向同侧前脑中枢,但少数 PN 向双侧投射,轴突分为两个侧支,通过 lALT 或 tALT,一支向同侧前脑高级中枢投射,另一支穿过脑中线,投射至对侧前脑高级中枢^[65]。

PN 的功能是将触角叶编码的嗅觉信息传递至前脑的高级神经中枢。目前关于棉铃虫 PN 功能的研究主要集中在其对性信息素和 CO₂ 信号的感受方面^[61,77]。利用细胞内记录与染色标记证明感受 Z11-16:Ald 的 uPN 来自 MGC 神经纤维球内的 Cu,轴突沿 mALT 投射到前脑的 Ca、VLP、SLP 和 SIP;感受 Z9-14:Ald 的 uPN 来自 MGC 神经纤维球内的 DMA,轴突沿 mALT 投射到前脑的 Ca、LH 和 VLP;感受 Z9-16:Ald 的 uPN 来自 MGC 神经纤维球内的 DMP,轴突也是沿 mALT 投射到前脑的 Ca、LH 和 VLP^[61]。从 MGC 发出的 mPN,其轴突沿 mlALT 投射到 LH 和 VLP^[61]。少数 MGC-PN 的轴突沿 lALT 投射到同侧和对侧的前脑柱状神经髓^[77]。PN 对气味的反应特性通常与 OSNs

的相对应。但钙离子成像结果显示少数 Cu-PNs 不仅对性信息素主要组分 Z11-16:Ald 有反应,还对其其他次要组分的刺激有反应。这些反应可能是局域中间神经元或多球投射神经元局部介导的结果^[61]。此外,沿不同神经束通路的 PN 对气味的反应在响应时间和强度上有所不同,比如,沿 lALT 投射的 PN 比沿 mALT 投射的 PN 对刺激响应的速度更快^[77]。

棉铃虫感受 CO₂ 信号的 PN 来自 LPOG,主要通过 tALT 投射到 Ca、LH、SLP、后外侧前脑(posterior lateral protocerebrum, PLP)和 VLP 等高级中枢。少数的 LPOG-PNs 通过 mALT、lALT、dmALT 和触角-咽下神经束(antenna-suboesophageal tract, AST)投射到 Ca、LH 和前脑其他区域^[62]。关于棉铃虫感受寄主植物气味的 PN 研究较少,细胞内记录和染色标记显示棉铃虫对植物花香气味反应的 PN 来自 OG,轴突通过 mALT 投射到 Ca 和 LH,与对性信息素敏感的 PN 末端投射区域有显著区别,而与 CO₂ 敏感的 PN 末端投射区域有较多重叠^[62]。

2.2.4 远心神经元

远心神经元(CNs)的形态特征为细胞体和树突位于其他神经系统,其轴突末端分支分布在所有的触角叶神经纤维球内,为单极神经元。CN 的数量较少,但形态多样,根据形态和投射模式,棉铃虫 CN 可分为 7 种类型,其中 3 类为双侧投射,4 类为单侧投射。第 1 类 CN 的形态与在烟草天蛾上鉴定到的多巴胺能拱状神经元(dopaminergic arching neurons, DAAR)相似,其细胞体位于前脑后方,萼形体柄腹侧,树突分支分布在前脑的上内侧前脑(superior medial protocerebrum, SMP)、SIP、SLP 和前视结节(anterior optic tubercle, AOTU)等神经髓,轴突投射向双侧触角叶,末端分支密度在两侧的触角叶不对称,一侧稀疏,另一侧稠密。第 2 类 CN 为对侧投射的五羟色胺能中脑神经元(contralaterally projecting serotonin-immunoreactive deutocerebral neuron, CSDn)。在蛾类中,每个触角叶内仅含有 1 个 CSDn,其细胞体位于触角叶内的外侧细胞体群,树突分支分布在双侧前脑的 SMP、SLP、PLP、LH 以及中央体(central body, CB)上方,轴突穿过中线延伸至对侧的触角叶。第 3 类 CN 的细胞体

位于脑前侧胞体层,触角机械感觉与运动中心(antennal mechanosensory and motor center, AMMC)腹外侧,树突分支分布于两侧的 AMMC,轴突通过 AST 延伸到两侧的触角叶,细胞体同侧的触角叶只有少数 OG 含有该类型 CNs 的神经分支,而对侧触角叶的所有神经纤维球都有密集的神神经分支。第 4 类 CNs 在其他物种中没有报道过,其细胞体位于脑后方细胞体层,PLP 背腹侧,前脑的多个神经髓都含有密集的神神经分支,轴突沿着内侧神经束通路单侧投射,神神经分支分布在同侧触角叶内所有的神经纤维球内。第 5 类 CNs 在其他物种中也没有报道过,其细胞体位于脑后侧胞体层,神神经分支分布在前脑的 VLP 和 LH,轴突都沿着外侧神经束单侧投射,神神经分支分布在部分触角叶神经纤维球内。第 6 类 CNs 的细胞体位于脑前侧细胞体层,VLP 前侧,在前脑部分神经髓含有神神经分支,轴突都沿着外侧神经束单侧投射,神神经分支分布在触角叶背侧的部分神经纤维球内以及这些神经纤维球的间隙。第 7 类 CNs 的细胞体接近脑中线,CB 背侧。前脑的神经纤维似乎沿着上位纤维系统(superior fiber system, SFS)分布,轴突末端分布在同侧的触角叶神经纤维球内^[65]。CNs 属于典型的反馈神经元,能够将其他中枢系统的信息反馈至触角叶,从而参与触角叶对气味信息的调谐和编码。目前棉铃虫中 CNs 的功能研究较少,Zhao 等利用细胞内记录与染色标记试验标记到一类 CNs,形态上与上述第 7 类 CNs 相近,电生理数据显示这类 CNs 对声音和气流速度的变化有响应,表明 CNs 通过多模式感受反馈气味调控的作用^[78]。

3 结论与展望

综上所述,关于棉铃虫嗅觉系统及嗅觉感受的分子和神经机制已取得一定进展。基本明确了棉铃虫从外周传感器到中枢神经探测和编码性信息素与 CO₂ 的神经通路以及分子机制。棉铃虫主要性信息素 Z11-16:Ald 的受体为 HarmOR13,在 A 类毛形传感器中的 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端投射到触角叶 MGC 的 Cu 神经纤维球,Cu-PNs 进一步将信号传递到脑嗅觉高级中枢 Ca、VLP、SLP 和 SIP。Z9-14:Ald 的受体为 HarmOR14b,在 B 类毛形传感器中的 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端投射到触角

叶 MGC 的 DMA 神经纤维球。Z11-16:OH 的受体为 HarmOR16,在 C 类毛形传感器中的一个 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端也投射到 DMA,DMA-PNs 进一步将信号传递到脑嗅觉高级中枢 Ca、LH 和 VLP。Z9-16:Ald 的受体 HarmOR6 在 C 类毛形传感器中的另一个 OSN 内表达,该 OSN 的轴突末端投射到触角叶 MGC 的 DMP 神经纤维球,DMP-PNs 进一步将信号传递到脑嗅觉高级中枢 Ca、LH 和 VLP。棉铃虫感受 CO₂ 的受体为 HarmGr1、HarmGr2 和 HarmGr3,在 LPO 传感器中的 OSNs 内表达,这些 OSNs 的轴突投射到 LPOG,LPOG-PNs 将信号传递到脑高级中枢内多个神经髓中,Ca、LH、SLP、PLP 和 VLP。

然而,除上述少数气味受体和神经通路得到解析,棉铃虫还有大量的其他气味受体和神经通路尚未得到研究。棉铃虫分布范围大,寄主范围广,嗅觉行为复杂,关于棉铃虫的嗅觉感受机制还需深入研究。其中以下几个方面非常值得进一步研究,1)棉铃虫触角上锥形感器、腔锥形感器、栓锥形感器等多种类型感器的功能;2)除性信息素和 CO₂ 外,寄主植物、有害食物和天敌等气味分子的受体 — OSN — 触角叶神经纤维球图谱对应关系;3)触角叶神经元间的突触联系及其气味处理与编码的对应关系;4)在脑高级嗅觉中枢内,编码各种具体气味分子的神经元间的突触联系,以及脑内产生吸引和驱避运动指令神经机制;5)棉铃虫对生境中气味分子的适应、学习和记忆。

参考文献

- [1] BURGIO G, RAVAGLIA F, MAINI S, et al. Mating disruption of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on processing tomato: first applications in northern Italy [J/OL]. *Insects*, 2020, 11(4): 206. DOI: 10.3390/insects11040206.
- [2] 修春丽, 李国平, 高宇, 等. 食诱剂与不同诱捕器结合使用对棉铃虫成虫诱捕效果的影响[J]. *植物保护*, 2020, 46(2): 229-233.
- [3] 王桂荣, 郭予元, 吴孔明. 棉铃虫触角感器的超微结构观察[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(12): 1479-1482.
- [4] THAMMAIAH R A, PATHOUR S, MESHRAM N, et al. Morphological characterization and distribution of antennal sensilla of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) using scanning electron microscopy [J]. *Microscopy Research and Technique*, 2022, 85(4): 1371-1391.

- [5] DIONGUE A, YANG J T, LAI P Y. Biomorphometric characteristics of different types of sensilla detected on the antenna of *Helicoverpa armigera* by scanning electron microscopy [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2013, 16(1): 23–28.
- [6] PICCARDI P, CAPIZZI A, CASSANI G, et al. A sex pheromone component of the old world bollworm *Heliothis armigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 1977, 23(11/12): 1443–1445.
- [7] NESBITT B F, BEEVOR P S, HALL D R, et al. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 1979, 25(6): 535–541.
- [8] HARTLIEB E, REMBOLD H. Behavioral response of female *Helicoverpa (Heliothis) armigera* HB. (Lepidoptera: Noctuidae) moths to synthetic pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) kairomone [J]. Journal of Chemical Ecology, 1996, 22(4): 821–837.
- [9] 肖春, 郑启伟, 原国辉, 等. 棉铃虫对几种植物气味的触角电位反应[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(4): 334–336.
- [10] BRUCE T J, CORK A. Electrophysiological and behavioral responses of female *Helicoverpa armigera* to compounds identified in flowers of African marigold, *Tagetes erecta* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2001, 27(6): 1119–1131.
- [11] 赵新成, 阎云花, 王琛柱. 雄性棉铃虫和烟青虫对雌性信息素的触角电生理反应[J]. 动物学报, 2003, 49(6): 795–799.
- [12] CUNNINGHAM J P, MOORE C J, ZALUCKI M P, et al. Learning, odour preference and flower foraging in moths [J]. Journal Experimental Biology, 2004, 207(1): 87–94.
- [13] 方宇凌, 杨新玲, 肖春, 等. 棉铃虫雌蛾对小麦花挥发性气味的触角电位反应[J]. 昆虫学报, 2004, 47(2): 269–272.
- [14] 原国辉, 徐永伟, 郭线茹, 等. 不同花香化合物对棉铃虫成虫触角电位的影响及诱蛾效果[J]. 河南农业大学学报, 2004, 38(2): 148–150.
- [15] 吴才宏. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应[J]. 昆虫学报, 1993, 36(4): 385–389.
- [16] WU Han, XU Meng, HOU Chao, et al. Specific olfactory neurons and glomeruli are associated to differences in behavioral responses to pheromone components between two *Helicoverpa* species [J/OL]. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 2015, 9: 206. DOI: 10.3389/fnbeh.2015.00206.
- [17] CHANG Hetan, GUO Mengbo, WANG Bing, et al. Sensillar expression and responses of olfactory receptors reveal different peripheral coding in two *Helicoverpa* species using the same pheromone components [J/OL]. Scientific Reports, 2016, 6: 18742. DOI: 10.1038/srep18742.
- [18] XU Meng, GUO Hao, HOU Chao, et al. Olfactory perception and behavioral effects of sex pheromone gland components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* [J/OL]. Scientific Reports, 2016, 6: 22998. DOI: 10.1038/srep22998.
- [19] 马百伟, 刘晓岚, 常亚军, 等. 利用单感器记录与神经元示踪结合对棉铃虫主要性信息素感器内神经元投射的鉴定[J]. 昆虫学报, 2020, 63(4): 413–420.
- [20] LIU Xiaolan, CHU Xi, SUN Longlong, et al. Functional map of the macroglomerular complex of male *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J/OL]. Insect Science, 2022. DOI: 10.1111/1744-7917.13083.
- [21] ZHANG Jinping, SALCEDO C, FANG Yuling, et al. An overlooked component: (Z)-9-tetradecenal as a sex pheromone in *Helicoverpa armigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58(9): 1209–1216.
- [22] STRANDEN M, RØSTELIEN T, ALMAAS T J, et al. Receptor neurones in three heliothine moths responding to floral and inducible plant volatiles [J]. Chemoecology, 2003, 13(3): 143–154.
- [23] BAKTHAVATSALAM N, VINUTHA J, RAMAKRISHNA P, et al. Autodetection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Current Science, 2016, 11(12): 2261–2267.
- [24] STRANDEN M, LIBLIKAS I, KONIG W A, et al. (–)-Germacrene D receptor neurones in three species of heliothine moths: structure-activity relationships [J]. Journal of Comparative Physiology A, 2003, 189(7): 563–577.
- [25] RØSTELIEN T, STRANDEN M, BORG-KARLSON A K, et al. Olfactory receptor neurons in two Heliothine moth species responding selectively to aliphatic green leaf volatiles, aromatic compounds, monoterpenes and sesquiterpenes of plant origin [J]. Chemical Senses, 2005, 30(5): 443–461.
- [26] ZHAO Xincheng, TANG Qingbo, BERG B G, et al. Fine structure and primary sensory projections of sensilla located in the labial-palp pit organ of *Helicoverpa armigera* (Insecta) [J]. Cell and Tissue Research, 2013, 353(3): 399–408.
- [27] PRAMOD K C, CHU Xi, KVELLO P, et al. Revisiting the labial pit organ pathway in the noctuid moth, *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2020, 11: 202. DOI: 10.3389/fphys.2020.00202.
- [28] STANGE G, WONG C. Moth response to climate [J]. Nature, 1993, 365(6448): 699.
- [29] NING Chao, YANG Ke, XU Meng, et al. Functional validation of the carbon dioxide receptor in labial palps of *Helicoverpa armigera* moths [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2016, 73: 12–19.
- [30] GUERENSTEIN P G, HILDEBRAND J G. Roles and effects of environmental carbon dioxide in insect life [J]. Annual Review of Entomology, 2008, 53(1): 161–178.
- [31] DE BRUYNE M, CLYNE P J, CARLSON J R. Odor coding in a model olfactory organ: the *Drosophila* maxillary palp [J]. Journal of Neuroscience, 1999, 19(11): 4520–4532.
- [32] GRANT A J, WIGTON B E, AGHAJANIAN J G, et al. Electrophysiological responses of receptor neurons in mosquito

- maxillary palp sensilla to carbon dioxide [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1995, 177(4): 389–396.
- [33] LU Tan, QIU Yutong, WANG Guirong, et al. Odor coding in the maxillary palp of the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* [J]. *Current Biology*, 2007, 17(18): 1533–1544.
- [34] SYED Z, LEAL W S. Maxillary palps are broad spectrum odorant detectors in *Culex quinquefasciatus* [J]. *Chemical Senses*, 2007, 32(8): 727–738.
- [35] YANG Liu, AGRAMONTE N, LINTHICUM K J, et al. A survey of chemoreceptive responses on different mosquito appendages [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2020, 58(1): 475–479.
- [36] HAVERKAMP A, YON F, KEESEY I W, et al. Hawkmoths evaluate scenting flowers with the tip of their proboscis [J/OL]. *eLife*, 2016, 5: e15039. DOI: 10.7554/eLife.15039.
- [37] LI Ruiting, HUANG Lingqiao, DONG Junfeng, et al. A moth odorant receptor highly expressed in the ovipositor is involved in detecting host-plant volatiles [J/OL]. *eLife*, 2020, 9: e53706. DOI: 10.7554/eLife.53706.
- [38] GUO Mengbo, CHEN Qiuyan, LIU Yang, et al. Chemoreception of mouthparts: sensilla morphology and discovery of chemosensory genes in proboscis and labial palps of adult *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J/OL]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 970. DOI: 10.3389/fphys.2018.00970.
- [39] LIU Yang, GU Shaohua, ZHANG Yongjun, et al. Candidate olfaction genes identified within the *Helicoverpa armigera* antennal transcriptome [J/OL]. *PLoS ONE*, 2012, 7: e48260. DOI: 10.1371/journal.pone.0048260.
- [40] ZHANG Jin, WANG Bing, DONG Shuanglin, et al. Antennal transcriptome analysis and comparison of chemosensory gene families in two closely related noctuidae moths, *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0117054. DOI: 10.1371/journal.pone.0117054.
- [41] LIU Yang, LIU Chengcheng, LIN Kejian, et al. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2013, 8: e62094. DOI: 10.1371/journal.pone.0062094.
- [42] LIU Naiyong, XU Wei, PAPANICOLAOU A, et al. Identification and characterization of three chemosensory receptor families in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* [J/OL]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 597. DOI: 10.1186/1471-2164-15-597.
- [43] JIANG Xiaojing, GUO Hao, DI Chang, et al. Sequence similarity and functional comparisons of pheromone receptor orthologs in two closely related *Helicoverpa* species [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 48: 63–74.
- [44] CHANG Hetan, LIU Yang, AI Dong, et al. A pheromone antagonist regulates optimal mating time in the moth *Helicoverpa armigera* [J]. *Current Biology*, 2017, 27(11): 1610–1615.
- [45] WANG Bing, LIU Yang, WANG Guirong. Proceeding from *in vivo* functions of pheromone receptors: peripheral-coding perception of pheromones from three closely related species, *Helicoverpa armigera*, *H. assulta*, and *Heliothis virescens* [J/OL]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 1188. DOI: 10.3389/fphys.2018.01188.
- [46] CAO Song, HUANG Tianyu, SHEN Jie, et al. An orphan pheromone receptor affects the mating behavior of *Helicoverpa armigera* [J/OL]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 413. DOI: 10.3389/fphys.2020.00413.
- [47] CAO Song, LIU Yang, GUO Mengbo, et al. A conserved odorant receptor tuned to floral volatiles in three *Heliothinae* species [J/OL]. *PLoS ONE*, 2016, 11: e0155029. DOI: 10.1371/journal.pone.0155029.
- [48] GUO Mengbo, DU Lixiao, CHEN Qiuyan. Odorant receptors for detecting flowering plant cues are functionally conserved across moths and butterflies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(4): 1413–1427.
- [49] GUO Mengbo, REN Xueting, LIU Yang, et al. An odorant receptor from the proboscis of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) Narrowly tuned to indole [J/OL]. *Insects*, 2022, 13(4): 385. DOI: 10.3390/insects13040385.
- [50] 张夏瑄, 郭孟博, 刘一鹏, 等. 棉铃虫离子型受体基因 *HarmIR8a* 的克隆及表达定位[J]. *昆虫学报*, 2018, 61(11): 1263–1271.
- [51] ZHANG Tiantao, MEI Xiangdong, FENG Jinan, et al. Characterization of three pheromone-binding proteins (PBP) of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and their binding properties [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58(7): 941–948.
- [52] DONG Kun, DUAN Hongxia, LIU Jingtao, et al. Key site residues of pheromone-binding protein 1 involved in interacting with sex pheromone components of *Helicoverpa armigera* [J/OL]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 16859. DOI: 10.1038/s41598-017-17050-5.
- [53] YE Zhanfeng, LIU Xiaolong, HAN Qi, et al. Functional characterization of PBP1 gene in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) by using the CRISPR/Cas9 system [J/OL]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 8470. DOI: 10.1038/s41598-017-08769-2.
- [54] DONG Kun, SUN Liang, LIU Jingtao, et al. RNAi-induced electrophysiological and behavioral changes reveal two pheromone binding proteins of *Helicoverpa armigera* involved in the perception of the main sex pheromone component Z11-16:Ald [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2017, 43(2): 207–214.
- [55] SUN Yalan, HUANG Lingqiao, PELOSI P, et al. A lysine at the C-terminus of an odorant-binding protein is involved in binding aldehyde pheromone components in two *Helicoverpa* species [J/OL]. *PLoS ONE*, 2013, 8(1): e55132. DOI:

10. 1371/journal.pone.0055132.
- [56] XU Wei, ZHANG Huijie, LIAO Yalin, et al. Characterization of sensory neuron membrane proteins (SNMPs) in cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Insect Science, 2021, 28(3): 769–779.
- [57] LIU Shuai, CHANG Hetan, LIU Wei, et al. Essential role for SNMP1 in detection of sex pheromones in *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2020, 127: 103485. DOI: 10.1016/j.ibmb.2020.103485.
- [58] AGNIHOTRI A, LIU Naiyong, XU Wei. Chemosensory proteins (CSPs) in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Insects, 2022, 13 (1): 29. DOI: 10.3390/insects13010029.
- [59] ZHAO Xincheng, CHEN Qiuyan, GUO Pei, et al. Glomerular identification in the antennal lobe of the male moth *Helicoverpa armigera* [J]. Journal of Comparative Neurology, 2016, 524(15): 2993–3013.
- [60] SKIRI H T, RØ H, BERG B G, et al. Consistent organization of glomeruli in the antennal lobes of related species of heliothine moths [J]. Journal of Comparative Neurology, 2005, 491(4): 367–380.
- [61] KYMRE J H, LIU Xiaolan, IAN E, et al. Distinct protocerebral neuropils associated with attractive and aversive female-produced odorants in the male moth brain [J/OL]. eLife, 2021, 10: e65683. DOI: 10.7554/eLife.65683.
- [62] CHU Xi, KC P, IAN E, et al. Neuronal architecture of the second-order CO₂ pathway in the brain of a noctuid moth [J/OL]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 19838. DOI: 10.1038/s41598-020-76918-1.
- [63] SCHLEGEL P, BATES A S, STÜRNER T, et al. Information flow, cell types and stereotypy in a full olfactory connectome [J/OL]. eLife, 2021, 10: e66018. DOI: 10.7554/eLife.66018.
- [64] COUTO A, ALENIUS M, DICKSON B J. Molecular, anatomical, and functional organization of the *Drosophila* olfactory system [J]. Current Biology, 2005, 15(17): 1535–1547.
- [65] KYMRE J H, BERGE C N, CHU Xi, et al. Antennal-lobe neurons in the moth *Helicoverpa armigera*: Morphological features of projection neurons, local interneurons, and centrifugal neurons [J]. Journal of Comparative Neurology, 2020, 529(7): 1516–1540.
- [66] SHANG Yuhua, CLARIDGE-CHANG A, SJULSON L, et al. Excitatory local circuits and their implications for olfactory processing in the fly antennal lobe [J]. Cell, 2007, 128(3): 601–612.
- [67] OLSEN S R, WILSON R I. Lateral presynaptic inhibition mediates gain control in an olfactory circuit [J]. Nature, 2008, 452(7190): 956–960.
- [68] FUSCA D, KLOPPENBURG P. Task-specific roles of local interneurons for inter- and intraglomerular signaling in the insect antennal lobe [J/OL]. eLife, 2021, 10: e65217. DOI: 10.7554/eLife.65217.
- [69] DISTLER P. Histochemical demonstration of GABA-like immunoreactivity in cobalt labeled neuron individuals in the insect olfactory pathway [J]. Histochemistry, 1989, 91(3): 245–249.
- [70] WILSON R I, LAURENT G. Role of GABAergic inhibition in shaping odor-evoked spatiotemporal patterns in the *Drosophila* antennal lobe [J]. Journal of Neuroscience, 2005, 25(40): 9069–9079.
- [71] SEKI Y, KANZAKI R. Comprehensive morphological identification and GABA immunocytochemistry of antennal lobe local interneurons in *Bombyx mori* [J]. Journal of Comparative Neurology, 2008, 506(1): 93–107.
- [72] SEKI Y, RYBAK J, WICHER D, et al. Physiological and morphological characterization of local interneurons in the *Drosophila* antennal lobe [J]. Journal of Neurophysiology, 2010, 104(2): 1007–1019.
- [73] REISENMAN C E, DACKS A M, HILDEBRAND J G. Local interneuron diversity in the primary olfactory center of the moth *Manduca sexta* [J]. Journal of Comparative Physiology A, 2011, 197(6): 653–665.
- [74] SACHSE S, GALIZIA C G. Role of inhibition for temporal and spatial odor representation in factory output neurons: a calcium imaging study [J]. Journal of Neurophysiology, 2002, 87(2): 1106–1117.
- [75] LEI Hong, CHRISTENSEN T A, HILDEBRAND J G. Local inhibition modulates odor-evoked synchronization of glomerulus-specific output neurons [J]. Nature Neuroscience, 2002, 5(6): 557–565.
- [76] IAN E, BERG A, LILLEVOLL S C, et al. Antennal-lobe tracts in the noctuid moth, *Heliothis virescens*: new anatomical findings [J]. Cell and Tissue Research, 2016, 366(1): 23–35.
- [77] CHU Xi, HEINZE S, IAN E, et al. A novel major output target for pheromone-sensitive projection neurons in male moths [J/OL]. Frontiers in Cellular Neuroscience, 2020, 14: 147. DOI: 10.3389/fncel.2020.00147.
- [78] ZHAO Xincheng, PFUHL G, SURLYKKE A, et al. A multi-sensory centrifugal neuron in the olfactory pathway of heliothine moths [J]. Journal of Comparative Neurology, 2013, 521(1): 152–168.

(责任编辑:杨明丽)