

膜翅目昆虫气味受体研究概述*

马 妹^{1**} 陆鹏飞^{1***} 乔海莉^{2***}

(1. 北京林业大学, 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083;

2. 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所, 北京 100193)

摘 要 嗅觉是昆虫感知外界环境的重要途径, 气味受体是检测和识别气味分子的关键嗅觉蛋白。膜翅目昆虫的社会性、寄生性、捕食性等多种的生活习性, 反映出气味受体的多样性。综合已有的研究结果发现: 膜翅目昆虫气味受体基因数量在不同种类间差异显著, 总体上完全社会性昆虫较多, 但也有少量独居昆虫更高, 目前从进化角度对此现象尚无确切解释。同其他目昆虫一样, 膜翅目昆虫气味受体基因大部分在成虫触角中高表达, 此外, 社会性昆虫不同品级或亚品级间存在一定差异, 寄生性昆虫气味受体基因表达情况一定程度上受寄主昆虫及植物影响。对其功能的研究发现多个对植物挥发物、社会性行为有关化合物、寄主昆虫相关信息化学物质等气味分子反应的气味受体。对膜翅目昆虫气味受体的研究从多方面丰富了对昆虫气味受体的理解, 然而, 考虑到膜翅目庞大的物种数量和气味受体数量, 以及昆虫嗅觉的复杂性, 仍需大量研究进一步探索。

关键词 膜翅目; 气味受体; 鉴定; 表达; 功能

A review of odorant receptors in hymenopteran

MA Mei^{1**} LU Peng-Fei^{1***} QIAO Hai-Li^{2***}

(1. The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of the Ministry of Education,

Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Institute of Medicinal Plant Development,

Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China)

Abstract Olfaction is an important means by which insects perceive external environmental cues, and odorant receptors are key proteins for detecting and recognizing odor molecules. The Hymenoptera is comprised of social, parasitic and predatory species, and have a correspondingly diverse range of odorant receptors. The number of hymenopteran odorant receptor genes differs significantly among species. Generally, eusocial insects have more odorant receptor genes, but a few solitary species also have relatively high numbers of these genes. There is currently no universally accepted explanation for this. As in other insect orders, most hymenopteran odorant receptor genes are highly expressed in adult antennae. In addition, the expression of odorant receptor genes differs among different grades and subgrades of social insects, and is affected by host insects and plants in parasitic insects. Some receptors respond to plant volatiles, others to compounds involved in social behavior or host insect chemicals. Research on the Hymenoptera has increased understanding of insect odorant receptors. However, the large number of hymenopteran species and odorant receptors, as well as the complexity of insect olfaction, means that further research is needed to fully understand the role of these genes.

Key words Hymenoptera; odorant receptor; identification; expression; function

*资助项目 Supported projects: 阿拉善盟科技计划项目 (AMYY2022-14); 国家自然科学基金 (31570643); 国家重点研发计划 (2021YFD1400900)

**第一作者 First author, E-mail: mamei202012@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: lpengfei224@126.com; hlqiao@implad.ac.cn

收稿日期 Received: 2022-12-26; 接受日期 Accepted: 2023-03-06

昆虫通过视觉、嗅觉、味觉、听觉等感知外界环境并准确识别各种信息,其中嗅觉是昆虫觅食、交配、产卵等重要行为的关键 (Bruce *et al.*, 2005; 李慧等, 2021)。昆虫嗅觉系统可分为外周嗅觉系统和中枢嗅觉系统两部分,前者接收和识别外界信息化学物质,将化学信号转化为电信号传导,后者对电信号进行处理并激发相应的行为或生理反应。外周嗅觉系统中多种嗅觉相关蛋白参与化学信号分子检测、传递和转导,气味结合蛋白 (Odorant binding protein, OBP) 将气味分子在淋巴液中转运至相应的嗅觉感受神经元,气味受体 (Odorant receptor, OR) 特异性识别化学信号并转化为电信号,气味降解酶 (Odorant degrading enzyme, ODE) 降解多余化学物质避免持续神经冲动,以及感觉神经元膜蛋白 (Sensory neuron membrane protein, SNMP)、化学感受蛋白 (Chemosensory protein, CSP) 等嗅觉相关蛋白共同协作,其中 OR 是识别化学信号分子的关键蛋白 (Leal, 2013; Suh *et al.*, 2014)。

膜翅目 Hymenoptera 是昆虫纲 Insecta 第三大目,可分为细腰亚目 Apocrita 和广腰亚目 Symphyta (彩万志等, 2001; 曹焕喜等, 2021)。膜翅目昆虫物种丰富,包含昆虫纲中分布广、生物量高的蚂蚁,于地球生态必不可少的传粉昆虫蜜蜂,从独居到完全社会性各社会性等级昆虫,危害农林牧业生产的食叶害虫叶蜂、蛀干害虫树蜂、形成虫瘿的瘿蜂等,用于害虫防治的寄生蜂等,经济价值和生态价值高,多年来一直是研究的热门类群 (Varley and Wilson, 1974; Moczek, 2009)。膜翅目昆虫的多样性一定程度上体现了其所在化学环境的复杂性,与之对应的是发达且多变的外周嗅觉系统。

昆虫 OR 是 C 端在外、N 端在内的七跨膜结构域蛋白,同源性较低的典型 OR 与高度保守的共受体 Orco 在嗅觉感受神经元树突膜上构成异源四聚体配体门控阳离子通道,主要功能是与气味配体特异性结合,让阳离子通过,产生神经冲动,将化学信号转化为电信号 (Sato *et al.*, 2008; Wicher *et al.*, 2008)。分子生物学和生物信息学的飞速发展昆虫为昆虫气味受体的研究提供了良好的基础,大量昆虫基因组和转录组测序数据的获

得,实现了对多种昆虫气味受体基因鉴定,在此基础上进行表达研究,再进一步对关键气味受体配体进行筛选、确定受体功能,是研究昆虫气味受体的基本思路,此外还有在更微观的角度观察特定种类昆虫 OR 的结构,在更宏观的角度探讨其进化等 (Hallem *et al.*, 2006; Fleischer *et al.*, 2018; Yan *et al.*, 2020)。膜翅目作为昆虫纲中地位特殊的类群,相关研究丰富。本文统计了膜翅目昆虫 OR 基因鉴定情况,对已知各类群昆虫 OR 基因数量进行讨论;总结了从组织和时空角度以及膜翅目特殊的社会性和寄生性角度对 OR 基因表达情况的研究;列举昆虫 OR 功能的主要研究方法及目前已知配体的膜翅目昆虫 OR;最后简述目前膜翅目对昆虫 OR 结构研究的贡献并在以上内容基础上预测将来膜翅目昆虫气味受体研究的主要方向和难点。

1 气味受体基因的鉴定

昆虫气味受体基因的鉴定源自模式昆虫黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*,在黑腹果蝇基因组测序结果中发现可能编码气味受体的基因 (Vosshall *et al.*, 1999, 2000)。对膜翅目的相关研究较晚,2006 年从意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 基因组测序结果中获得气味受体基因,正式拉开了膜翅目昆虫气味受体研究的序幕 (Robertson and Wanner, 2006; The Honeybee Genome Sequencing Consortium, 2006)。随着测序技术和生物信息学技术的进步,多种膜翅目昆虫 OR 被鉴定。对全虫或部分组织进行基因组或转录组测序,再于多种数据库,如 NR、String、KEGG、SwissProt、PIR、PRF 和 PDB 等进行比对,注释获得 OR 基因。这是目前 OR 基因鉴定的主要方法,几十种膜翅目昆虫 OR 基因以此被鉴定。

目前已鉴定的膜翅目昆虫 OR 数量变化较大,从几个到几百个不等 (表 1)。Zhou 等 (2015a) 从松褐天牛肿腿蜂 *Sclerodermus* sp. 触角转录组中仅鉴定到 8 个 ORs,相似的, Zhang 等 (2016) 对松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 转录组分析鉴定到 9 个 ORs。而一些昆虫的 OR 数量可多达 400 以上 (Zhou *et al.*, 2012, 2015b),对已有的转录组或基因组数据进

表 1 膜翅目昆虫气味受体基因数量
Table 1 The number of odorant receptor genes in Hymenoptera

时间 Time	物种 Species	数量 Numbers	来源 Sources	参考文献 References
2006	意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	170(7)[16]	数据库 Date bases	Robertson and Wanner, 2006
2010	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	301(76)	数据库 Date bases	Robertson <i>et al.</i> , 2010
2011	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	400~[103~]	基因组 Genme	Wurm <i>et al.</i> , 2011
2011	红收获蚁 <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	399	基因组 Genme	Smith <i>et al.</i> , 2011b
2011	阿根廷蚁 <i>Linepithema humile</i>	367(30)	基因组 Genme	Smith <i>et al.</i> , 2011a
2012	佛罗里达弓背蚁 <i>Camponotus floridanus</i>	407[55]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	跳镰猛蚁 <i>Harpegnathos saltator</i>	377[30]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	174[11]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	301[76]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	红收获蚁 <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	399[55]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	阿根廷蚁 <i>Linepithema humile</i>	367[30]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2012
2012	菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia vestalis</i>	64	雌虫触角转录组 Antennal transcriptome of female	Nishimura <i>et al.</i> , 2012
2013	<i>Atta vollenweideri</i>	185[115]	触角转录组 Antennal transcriptome	Koch <i>et al.</i> , 2013
2013	巨首芭切叶蚁 <i>Atta cephalotes</i>	215	数据库 Date bases	Koch <i>et al.</i> , 2013
2013	传粉榕小蜂 <i>Ceratosolen solmsi</i>	46(2)	基因组 Genme	Xiao <i>et al.</i> , 2013
2013	意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	174(1)	数据库 Date bases	Xiao <i>et al.</i> , 2013
2013	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	301(75)	数据库 Date bases	Xiao <i>et al.</i> , 2013
2013	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	297	数据库 Date bases	Xiao <i>et al.</i> , 2013
2013	麦茎蜂 <i>Cephus cinctus</i>	28	触角转录组 Antennal transcriptome	Gress <i>et al.</i> , 2013
2014	麦茎蜂 <i>Cephus cinctus</i>	53	触角转录组和基因组 Antennal transcriptome and genome	Gress, 2014
2014	中红侧沟茧蜂 <i>Microplitis mediator</i>	25[11]	数据库 Date bases	Ma <i>et al.</i> , 2014
2015	传粉榕小蜂 <i>Ceratosolen solmsi</i>	59(2)[1]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	毁侧沟茧蜂 <i>Microplitis demolitor</i>	222(4)[15]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	隧蜂 <i>Lasioglossum albipes</i>	184(8)[18]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	护甲顶切叶蚁 <i>Acromyrmex echinatio</i>	455(57)[23]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	巨首芭切叶蚁 <i>Atta cephalotes</i>	495(89)[65]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	灰黑心结蚁 <i>Cardiocondyla obscurior</i>	272(7)[33]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	小黄家蚁 <i>Monomorium pharaonis</i>	368(31)[97]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	485(66)[86]	数据库 Date bases	Zhou <i>et al.</i> , 2015b
2015	中红侧沟茧蜂 <i>Microplitis mediator</i>	60	触角转录组 Antennal transcriptome	Wang <i>et al.</i> , 2015
2015	欧洲熊蜂 <i>Bombus terrestris</i>	164(5)[0]	基因组 Genme	Sadd <i>et al.</i> , 2015

续表 1 (Table 1 continued)

时间 Time	物种 Species	数量 Numbers	来源 Sources	参考文献 References
2015	松褐天牛肿腿蜂 <i>Sclerodermus</i> sp.	8	触角转录组 Antennal transcriptome	Zhou <i>et al.</i> , 2015a
2015	中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	119	基因组 Genme	Park <i>et al.</i> , 2015
2015	二化螟绒茧蜂 <i>Cotesia chilonis</i>	117	转录组 Transcriptome	Qi <i>et al.</i> , 2015
2016	兰州熊蜂 <i>Bombus lantschouensis</i>	165(5)	基因组 Genme	王烨, 2016
2016	腰带长体茧蜂 <i>Macrocentrus cingulum</i>	79	触角转录组 Antennal transcriptome	Ahmed <i>et al.</i> , 2016
2016	亚洲蜜蜂 <i>Apis florea</i>	180	数据库 Date bases	Karpe <i>et al.</i> , 2016
2016	周氏啮小蜂 <i>Chouioia cunea</i>	80	触角转录组 Antennal transcriptome	Zhao <i>et al.</i> , 2016
2016	松毛虫赤眼蜂 <i>Trichogramma dendrolimi</i>	9	转录组 Transcriptome	Zhang <i>et al.</i> , 2016
2017	中红侧沟茧蜂 <i>Microplitis mediator</i>	169	触角转录组 Antennal transcriptome	王山宁, 2017
2017	斑痣悬茧蜂 <i>Meteorus pulchricornis</i>	99[23]	触角转录组 Antennal transcriptome	Sheng <i>et al.</i> , 2017
2017	烟蚜茧蜂 <i>Aphidius gifuensis</i>	62[1]	触角转录组 Antennal transcriptome	Kang <i>et al.</i> , 2017
2017	<i>Dufourea novaeangliae</i>	112	数据库 Date bases	Kang <i>et al.</i> , 2017
2017	<i>Habropoda laboriosa</i>	151	数据库 Date bases	Kang <i>et al.</i> , 2017
2017	荔枝蜡平腹小蜂 <i>Anastatus japonicus</i>	48	触角转录组 Antennal transcriptome	Wang <i>et al.</i> , 2017
2018	荔枝蜡平腹小蜂 <i>Anastatus japonicus</i>	165	触角转录组 Antennal transcriptome	李婧, 2018
2018	班氏跳小蜂 <i>Aenasius bambawalei</i>	226	触角转录组 Antennal transcriptome	Nie <i>et al.</i> , 2018
2018	斑痣悬茧蜂 <i>Meteorus pulchricornis</i>	99[23]	触角转录组 Antennal transcriptome	廖成武, 2018
2018	斑痣悬茧蜂 <i>Meteorus pulchricornis</i>	25[10]	产卵器转录组 Ovipositor transcriptome	廖成武, 2018
2019	阿尔蚜茧蜂 <i>Aphidius ervi</i>	76	数据库 Date bases	Ballesteros <i>et al.</i> , 2019
2019	松树蜂 <i>Sirex noctilio</i>	25	毒腺转录组 Venom gland transcriptome	高成龙等, 2019
2019	棉铃虫齿唇姬蜂 <i>Campoletis chloridae</i>	211[116]	头部转录组 Head transcriptome	Sun <i>et al.</i> , 2019
2020	芜菁叶蜂 <i>Athalia rosae</i>	43[7]	基因组 Genome	Oeyen <i>et al.</i> , 2020
2020	<i>Orussus abietinus</i>	32[13]	基因组 Genome	Oeyen <i>et al.</i> , 2020
2020	前裂长管茧蜂 <i>Diachasmimoorpha longicaudata</i>	689	转录组 Transcriptome	Tang <i>et al.</i> , 2020
2021	松树蜂 <i>Sirex noctilio</i>	41	触角转录组 Antennal transcriptome	Guo <i>et al.</i> , 2021
2021	新渡户树蜂 <i>Sirex nitobei</i>	43	触角转录组 Antennal transcriptome	Guo <i>et al.</i> , 2021
2021	扁头泥蜂 <i>Ampulex compressa</i>	311	数据库 Date bases	Obiero <i>et al.</i> , 2021

续表 1 (Table 1 continued)

时间 Time	物种 Species	数量 Numbers	来源 Sources	参考文献 References
2021	沙节腹泥蜂 <i>Cerceris arenaria</i>	241	数据库 Date bases	Obiero <i>et al.</i> , 2021
2021	<i>Psenulus fuscipennis</i>	122	化学感受组织转录组 Chemosensory tissue transcriptome	Obiero <i>et al.</i> , 2021
2021	北方纸黄蜂 <i>Polistes fuscatus</i>	231	数据库 Date bases	Legan <i>et al.</i> , 2021
2021	<i>Polistes metricus</i>	217	数据库 Date bases	Legan <i>et al.</i> , 2021
2021	<i>Polistes dorsalis</i>	203	数据库 Date bases	Legan <i>et al.</i> , 2021
2021	<i>Polistes canadensis</i>	235	数据库 Date bases	Legan <i>et al.</i> , 2021
2021	<i>Polistes dominula</i>	202	数据库 Date bases	Legan <i>et al.</i> , 2021
2021	绿蜡象卵寄生蜂 <i>Trissolcus basalis</i>	171	转录组 Transcriptome	Chen <i>et al.</i> , 2021
2021	绿眼赛茧蜂 <i>Zelee chlorophthalmus</i>	83	触角转录组 Antennal transcriptome	王予彤, 2021
2021	混腔室茧蜂 <i>Aulacocentrum confusum</i>	44	触角转录组 Antennal transcriptome	Li <i>et al.</i> , 2021
2021	短管赤眼蜂 <i>Trichogramma pretiosum</i>	105	触角转录组 Antennal transcriptome	Al-Jalely and Xu, 2021
2022	半闭弯尾姬蜂 <i>Diadegma semiclausum</i>	67	触角转录组 Antennal transcriptome	Al-Jalely <i>et al.</i> , 2022
2022	桑螵聚瘤姬蜂 <i>Iseropus (Gregopimpla) kuwanae</i>	87	触角转录组 Antennal transcriptome	Li <i>et al.</i> , 2022

括号外是鉴定基因总量, 括号内是假基因数量, 方括号内是不完整基因数量。The total number of identified genes out of bracket, the number of pseudogenes in parentheses, the number of incomplete genes in square bracket.

行收集并开发新方法注释化学感受相关基因, 分别获得佛罗里达弓背蚁 *Camponotus floridanus* 407 个、护甲顶切叶蚁 *Acromyrmex echinatio* 455 个、巨首芭切叶蚁 *Atta cephalotes* 495 个及红火蚁 *Solenopsis invicta* 485 个 ORs (含假基因和不完整基因)。前裂长管茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata* 转录组中鉴定到 689 个 ORs, 更是创下新高。

膜翅目中社会性昆虫的 ORs 通常都有几百个, 在昆虫纲中属于数量较多的类群。ORs 进化研究发现, 蚂蚁和黄蜂类群的 OR 基因家族在进化过程中发生了显著扩张, 尤其是 9-外显子亚家族 (Zhou *et al.*, 2012, 2015b; McKenzie *et al.*, 2016; Ferguson *et al.*, 2021; Legan *et al.*, 2021), 这种扩张与社会性进化同步, 从进化角度揭示了社会性昆虫 ORs 数量较多的原因, 证明了嗅觉在社会活动中的重要作用 (Ferguson *et al.*,

2021)。社会性昆虫相较于独居昆虫需要进行更多的种内巢群间和巢群内化学信号交流, 如对蜂王素、表皮碳氢化合物等的检测和识别。相应的, 有人提出社会性昆虫需要更多的 ORs 以满足更丰富的化学通讯需求。从已有的结果看, 社会性昆虫确有数量庞大的 OR 基因家族, 但一些独居的昆虫也被鉴定到相当数量的 OR 基因, 如前裂长管茧蜂转录组数据中注释了 689 个 ORs (Tang *et al.*, 2020), 高于统计的所有社会性昆虫。对于非社会性昆虫 ORs 数量较高的现象, 人们对膜翅目中社会性昆虫气味受体基因更丰富仿佛普遍认可, 相应地认为这是进化上的例外。这些昆虫虽然拥有庞大的 OR 家族, 但并不是所有 ORs 都参与实际表达和功能。也有人认为这种现象是合理的, 并从多个角度进行了解释。膜翅目昆虫在与其他昆虫分离后其 OR 家族即发生了扩张, 且基因丢失和获得频繁发生, 说明在进化上独居

昆虫也有机会产生更多的 ORs。将 OR 家族分为不同亚家族分别分析发现有的亚家族仅在社会性昆虫中发生了扩张,但也有亚家族在所有蜂类中均存在扩张,无关社会性程度或食性(Karpe *et al.*, 2017)。也有研究认为在蜜蜂类昆虫 OR 家族的扩张较先前研究普遍认为的更小,且在向采集花粉的进化过程中多样性显著缺失,该研究支持观点“相较于肉食性、拟寄生性和盗寄生的膜翅目昆虫,植食性物种倾向于拥有更少的 ORs”(Fischman *et al.*, 2011; Obiero *et al.*, 2021)。目前发现 ORs 数量较多的独居昆虫多营寄生生活,而寄生昆虫参与植物-寄主昆虫-寄生昆虫三者之间的化学通讯一定程度上也需要更多的气味受体参与。总之,目前对于膜翅目 ORs 数量多样性与某种生活习性是否有关以及有何种关系尚无准确统一解释。

此外,大多数关于 ORs 数量的讨论忽略了产生这些数据的具体实验材料和方法,如测序对象、测序技术和注释方法等。同一物种不同组织的转录组测序和注释结果可能不同,如从松树蜂 *Sirex noctilio* 触角和毒腺就分别获得了 41 和 25 个 ORs (高成龙等, 2019; Guo *et al.*, 2021), 斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis* 的触角和产卵器中分别获得 99 和 25 个 ORs (廖成武, 2018), 可见转录组测序昆虫组织的选择会对其基因注释数量产生显著影响。Wang 等(2017)和李婧(2018)同样对荔枝蝽平腹小蜂 *Anastatus japonicus* 进行触角转录组测序,前者获得 48 个,而后者获得 165 个 ORs。同样的意大利蜜蜂全基因组数据,注释工具的不同,Robertson 和 Wanner(2006)获得 170 个 ORs,其中 7 个假基因、16 个不完整基因;Zhou 等(2012)得到 174 个 ORs,其中 11 个不完整基因。具体实验过程中材料及方法的选择对结果影响似乎较小,但对获得数据进行更详细分析则会产生一定误导,需要进一步标准化相关实验,或发现弥补该缺陷的方法。

2 气味受体基因表达特征

目前研究昆虫化学受体基因表达特征的方

法主要是反转录聚合酶链反应(Reverse transcription-Polymerase chain reaction, RT-PCR)和实时荧光定量 PCR(Quantitative real-time PCR, qPCR),以此获得基因的相对表达水平,或者从转录组测序数据中获得相对表达丰度指标数据,说明目标基因的表达特征。对膜翅目昆虫气味受体基因表达特征的描述有昆虫中常见的组织表达差异和时空表达差异,以及社会性昆虫特有的不同品级间的表达差异、寄主影响下寄生性昆虫 ORs 表达差异等。

2.1 气味受体基因的组织 and 时空表达特征

基因的表达情况往往与功能相适应,蛋白的不同功能一定程度上决定了其编码基因在昆虫相应功能部位中的表达情况。气味受体基因是昆虫关键嗅觉基因,而触角是昆虫主要的嗅觉感受器官,感受大量挥发性信息化学物质。以此来看,绝大多数气味受体的组织表达情况应该是在触角中显著表达,目前已有大量研究证明了该观点。例如,利用 RT-PCR 研究周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 16 个 ORs (包括 *Orco*) 分别在雌、雄虫的触角、头部、胸部和腹部中表达情况,结果表明其绝大多数 ORs 在触角中特异性或显著高表达(Zhao *et al.*, 2016)。中华蜜蜂 *A. cerana cerana* 的 *AcerOR11* 和 *AcerOR141* 的 qPCR 实验结果表明二者也在触角高表达(杜亚丽等, 2019; Liu *et al.*, 2019)。然而,随着研究范围逐渐扩大,也有研究发现非触角表达偏好的 ORs,如意大利蜜蜂的少量气味受体基因在头部以及包括触角的头部各个感觉器官中表达水平都很低(Robertson and Wanner, 2006)。总之,目前研究的绝大多数气味受体基因都表现出触角表达偏好,除了其固有的功能与表达之间的联系外,可能还与目前被测基因大部分来源于触角转录组数据有关,上述意大利蜜蜂的气味受体基因就鉴定于其全基因组测序数据。相信随着膜翅目昆虫测序数据进一步丰富、气味受体组织表达谱研究更加全面,会发现更多在触角中并不高表达的气味受体基因,这些基因可能各个组织中表达水平均较低,也可能在其他组织中显著高表达。

膜翅目昆虫一个世代历经卵、幼虫、蛹和成

虫 4 个发育阶段。气味受体基因在同一种昆虫的不同发育时期表达情况也存在一定差异, 这可能与不同发育阶段下外界环境和昆虫行为差异较大有关。在不同外部环境和自体情况下, 昆虫为了更经济地接受并处理不同的环境化学信号、做出相应行为或生理反应, 对气味受体基因的表达做出一些调整。麦茎蜂 *Cephus cinctus* 被测的 8 个气味受体基因绝大多数在成虫期高表达, 仅 *CcinOR46* 在蛹期高表达, 而幼虫期所有被测基因表达水平都较低。麦茎蜂幼虫期生活环境仅限于小麦茎秆内部, 化学通讯要求较低, 这可能是幼虫期气味受体基因表达匮乏的原因, 且该阶段味觉受体和离子型受体表达水平也较低 (Gress *et al.*, 2013)。此外, 二化螟绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 被测 3 个 ORs 也均在成虫阶段显著高表达 (Qi *et al.*, 2015)。膜翅目成虫期昆虫通常承载着觅食、寻找配偶及选择合适产卵地点等繁衍关键任务, 这些行为都需要相应的嗅觉功能实现, 可能是成虫期 ORs 表达更丰富的原因。

2.2 社会性昆虫不同品级间气味受体基因的表达差异

严格意义上的真社会性昆虫仅出现于膜翅目和蜚蠊目 (白蚁原属等翅目), 而膜翅目昆虫包含了从独居到真社会性的各社会性行为等级 (Engel *et al.*, 2009; 张慧等, 2021)。属膜翅目的社会性昆虫包括在全球生态系统中个体数量占优势的蚁科 Formicidae、主要的传粉昆虫蜜蜂科 Apidae 以及涉及各个社会性程度的胡蜂科 Vespidae 等, 有重要研究意义, 也一直被研究者们关注。一个完整的社会性昆虫巢群一般分为 3 个品级: 一头 (或数头) 专司产卵的雌虫 (Queen)、一群具有繁殖能力的雄虫 (Males)、以及大量的职虫 (Workers) (Wilson and Hölldobler, 2005)。不同品级间气味受体基因的表达情况存在差异, 普遍认为与其分工不同而种内和种间化学通讯需求不同有关。对模式昆虫意大利蜜蜂雄蜂和工蜂之间 ORs 表达差异研究发现, 24 个 ORs 在雄蜂中高表达, 而 67 个在工蜂中高表达, 这些差异表达的基因在分类上也与不同品级化学交流

特点相对应 (Jain and Brockmann, 2020)。小蜜蜂 *Apis florea* 的 ORs 表达情况相似, 也是大多数在工蜂中高表达但也有少量在雄蜂中高表达 (Karpe *et al.*, 2016)。这可能与工蜂觅食、识别同巢群个体等行为需要丰富的种间和种内化学交流有关。

除常见的品级间比较外, 一些社会化较高的膜翅目昆虫的工蚁还被进行了一些亚品级分类。例如, 一种切叶蚁 *Atta vollenweideri* 在常见的三个品级下工蚁还分为小型工蚁 (Tiny workers) 和大型工蚁 (Large workers) 两个亚品级; 佛罗里达弓背蚁 *Camponotus floridanus* 的工蚁分为主要工蚁 (Major workers) 和次要工蚁 (Minor workers)。研究表明这两种社会化较高昆虫的 ORs 在不同品级或亚品级间表达水平存在差异。佛罗里达弓背蚁中多达 95% 的 ORs 在雄蚁和工蚁间存在表达差异, 且绝大多数在工蚁中显著高表达。而 *A. vollenweideri* 的 70 个被测基因在所有品级和亚品级中都有表达, 仅少数基因表达水平较低, 其中 2 个在工蚁中表达水平显著高于蚁后。佛罗里达弓背蚁和 *A. vollenweideri* 的工蚁亚品级间 ORs 表达差异均较小, 前者仅 13 个后者仅 1 个在其中差异表达 (Zhou *et al.*, 2012; Koch *et al.*, 2013)。品级或亚品级间 ORs 表达差异通常归因为其主要职能差异, 但气味受体具体功能研究的限制, 对此也仅是推测。

2.3 寄主对寄生性昆虫气味受体基因表达的影响

寄生性也是膜翅目昆虫的一大特点, 小蜂科 Chalcididae、金小蜂科 Pteromalidae、姬蜂科 Ichneumonidae、蚜茧蜂科 Aphidiidae 的大量寄生蜂被用于农林牧业害虫防治。寄生性昆虫化学生态学主要涉及植物-寄主昆虫-寄生性昆虫三个方面, 相应的, 有研究从寄主昆虫、植物以及二者复合体角度探讨其对寄生性昆虫 OR 基因表达的影响。

从寄主角度出发针对寄生蜂气味受体表达的研究有不同寄主昆虫上成长的寄生蜂 ORs 表达是否有差异。烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 在中国的 3 种天然寄主, 麦长管蚜 *Sitobion avena*、

豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 和桃蚜 *Myzus persicae*, 其 3 个气味受体基因在寄生不同寄主情况下表达水平存在差异。雌虫在寄生麦长管蚜时 ORs 表达水平最高, 其次是豌豆蚜, 最后是桃蚜; 而雄虫则是在以豌豆蚜为寄主时表达水平最高 (Kang *et al.*, 2017)。在不同寄主上生长, 寄生昆虫的 ORs 表达存在差异, 而很多寄生蜂选择寄主实际是母本为子代选择, 因此有人通过对蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 在麦长管蚜和豌豆蚜间寄生转换实验研究母本选择寄主对子代 ORs 表达的影响。发现 5 个 ORs 均显著差异表达, 表明母本的经验调节后代编码相关气味受体基因的表达, 证明了该拟寄生蜂 ORs 表达受植物-寄主昆虫复合体影响 (Ballesteros *et al.*, 2019)。在植物-寄主昆虫-寄生性昆虫中进一步溯源, 取食不同植物的寄主昆虫是否影响其寄生昆虫 ORs 表达呢? 在上述系统中, 不仅植物-寄主昆虫、寄主昆虫-寄生性昆虫间存在化学通讯, 植物-寄生性昆虫间也存在大量化学信息交流。研究人员将分别寄生用番石榴、芒果、杨桃饲喂果蝇的前裂长管茧蜂进行转录组测序分析发现 25 个 ORs 在其中差异表达 (Tang *et al.*, 2020), 一定程度上佐证了上述观点。

以上为膜翅目昆虫常见的气味受体基因表达水平研究方向, 此外, 还有一些角度特殊的研究, 如对意大利蜜蜂的气味记忆是否影响气味受体基因表达的研究, 发现进行相应气味训练后, 对应的 ORs 表达下调, 表明外周嗅觉系统也存在经历气味后的可塑性 (Claudianos *et al.*, 2014)。相似的结果在双翅目的冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 中也有发现, 雌虫中特异性表达可能参与寄主检测的 *AgamOR1*, 在喂食血液一段时间后会表达显著下调 (Fox *et al.*, 2001)。这是研究气味受体基因表达的新思路, 对拓展更多研究方向也有启示作用。

3 气味受体功能研究

气味受体功能研究可依据其系统发育学分析、蛋白氨基酸序列同源性比对 (Ray *et al.*, 2014)、基因表达情况 (Wanner *et al.*, 2007) 等

推测可能感受的信息化学物质种类。目前广为认可的研究昆虫气味受体确切功能的方法可分为两类: 一是构建体外表达系统, 常见的表达载体有非洲爪蟾卵母细胞 (Wetzel *et al.*, 2001)、人胚胎肾细胞 HEK239 细胞系 (Corcoran *et al.*, 2014)、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* Sf9 细胞系 (Kiely *et al.*, 2007) 及转基因果蝇 (Störtkuhl and Kettler, 2001) 等; 二是利用基因编辑 (Li *et al.*, 2016)、基因沉默 (Zhu *et al.*, 2013) 等技术在昆虫体内进行功能研究。但目前研究对象多是鳞翅目和双翅目的模式昆虫或重要害虫, 膜翅目昆虫化学受体功能的研究还很少。

气味受体 OR 分为典型 OR 和 Orco, 二者在同源性和表达模式上存在差异, 功能也不同。在二者形成的异源四聚体中, 典型 OR 主要负责特异性识别并结合气味分子, 产生构象变化, 导致神经冲动, 是气味受体功能研究的热点。Orco 是典型 OR 定位树突膜上必需的, 共同形成 OR-Orco 复合物配体门控离子通道。Orco 虽不直接参与气味分子的识别和结合, 但大量研究表明, 缺乏 Orco 的昆虫嗅觉减弱, 对特定气味分子失去反应, 其在嗅觉中的作用被普遍认可 (Jones *et al.*, 2005)。膜翅目昆虫 OR 功能研究开始较晚, 也很少在高度保守的 Orco 功能上再进行针对的研究。典型 OR 特异性识别和结合气味分子, 功能研究多是将一个 OR 与一个或一类化学物质相对应, 确定其相应的气味配体。与其他类别昆虫相似, 膜翅目昆虫气味受体功能的研究也旨在寻找相应的植物挥发物或性信息素化学组分配体, 但考虑到膜翅目特殊的社会性、寄生性、捕食性等多样的生活习性, 也存在针对社会性昆虫表皮碳氢化合物、巢群内或巢群间交流的信息化学物质、有助于对寄主昆虫或猎物定位的化学挥发物对应关键气味受体的研究。

第一个明确功能的化学受体依然来自意大利蜜蜂。Wanner 等 (2007) 利用 qPCR 与其他技术确定了在雄蜂触角中偏好表达的 4 个候选 ORs, 推测可能是蜂王素受体基因。后将 4 个候选基因分别在爪蟾卵母细胞体外表达系统中成功表达, 双极电压钳检测对蜂王素组分的反应。

结果仅 AmelOR11 对蜂王素的主要成分 9-oxo-2-decenoic acid (9-ODA) 特异性反应, 而其他 3 个受体均不反应。明确了 AmelOR11 的化学配体及其维持巢群稳定的重要作用。Claudianos 等 (2014) 则通过 Sf9 细胞系确定了两个检测花香气味的气味受体 AmelOR151 和 AmelOR152。

通过非洲爪蟾卵母细胞表达载体结合双极电压钳技术还确定了中红侧沟茧蜂 *M. mediator* 和棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chloridae* 几个检测植物挥发物的气味受体。前者的 MmedOR25 对辛醛反应, MmedOR19 对壬醛和辛醛反应, 而 MmedOR48 对植物挥发物中的醇类和醛类广泛反应 (宋玄, 2019); 后者在 CchlOR52、CchlOR53、CchlOR60、CchlOR62、CchlOR63 和 CchlOR85 中仅发现 CchlOR52 对顺式茉莉酮的特异性反应, 其他均无明显反应 (Sun *et al.*, 2019)。中华蜜蜂 *AcerOR1* 对植物挥发物的检测则是通过 Sf9 细胞系结合 Ga^{2+} 成像技术确定了对丁香酚、月桂酸、辛二烯、1-壬醇、亚麻酸、乙酸己酯、十一酸、1-辛醇和橙花醇的广泛反应 (Guo *et al.*, 2018)。

相较于其他体外表达系统, 果蝇空神经元系统更适用于大量昆虫气味受体功能的研究 (Wang *et al.*, 2016)。跳镰猛蚁 *H. saltator* 的大量 ORs 功能通过该技术进行了鉴定, 发现其中大部分都可检测烷烃类、可能出现在表皮层或外分泌腺的或常用于昆虫嗅觉系统检测的化学物质中的一种或多种化合物。值得一提的是, 该实验发现非 9-外显子家族的 ORs 会对表皮碳氢化合物 (CHC) 反应, 而属于 9-外显子家族的 HsalOR271 对蚁后信息素 13,23-dimethyl-C37 反应 (Slone *et al.*, 2017)。这对 9-外显子家族 ORs 检测 CHC 的观点提出挑战 (Pask *et al.*, 2017)。

非体外表达系统中, 基因沉默技术应用较多。平腹小蜂 *Anastatus japonicus* 的 AjapOR10、AjapOR11、AjapOR27、AjapOR29、AjapOR33、AjapOR34 及 AjapOR35 与 8 种来自植物和寄主的气味物质对应关系即通过相应的 dsRNA 注射结合电生理和行为学实验确定。发现 AjapOR10 对 (+)-香橙烯、AjapOR34 对 (+)-香橙烯和

顺-3-己烯醇以及 AjapOR35 对 (E)- α -法尼烯、 β -石竹烯和顺-3-己烯醇的感受作用 (Wang *et al.*, 2017)。

4 讨论与展望

不同的基因数量一定程度上反应其功能需求, 而表达模式是功能执行的表现。OR 主要功能是特异性识别气味配体、检测挥发性化学物质, 某个物种或一个独立个体的 ORs 数量和表达情况受多种因素影响, 且气味受体对气味的编码是一个受体检测多种化学物质, 一个化学物质可激活多种受体 (Malnic *et al.*, 1999; Dobritsa *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2010), 二者数量并不是对应关系, 因此昆虫检测复杂的化学环境需求并不能严格反映高数量的 ORs。当然, 该编码机制也并没有被直接验证, 关于外周嗅觉系统对气味的编码机制存在其他推论 (Bohbot and Pitts, 2015)。且其他化学感受相关蛋白的增加也可能减轻对气味受体的需求。总之, 对于昆虫气味受体自身特征以及与外界交互下的研究都还需深入进行, 发现更多表面以及潜在的机制。

除以上对气味受体常见的研究外, 更微观上, 昆虫 OR 作为代表性的位于细胞膜上的功能蛋白, 其结构是一大待解决问题。近年通过冷冻电子显微镜 (Cryogenic electron microscopy, cryo-EM) 对其有了初步探究, 膜翅目榕小蜂 *Apocrypta bakeri* 的 Orco 是第一个确定结构的气味受体蛋白 (Butterwick *et al.*, 2018; Del Marmol *et al.*, 2021)。

多样性极高的膜翅目昆虫是研究昆虫社会性的新角度, 从嗅觉分子机制方面探讨寄生性、植食性、捕食性等生活习性的形成。对数量庞大且变化多样的膜翅目昆虫气味受体研究有重要意义, 气味受体基因和蛋白在膜翅目中经历了特殊的进化过程, 数量剧烈变化、表达模式多样、功能得到一定拓展, 其研究能丰富昆虫纲气味受体的理解, 甚至发现气味受体研究的新方向, 如嗅觉在社会性进化中的具体作用、气味受体与环境间的确切联系等, 将有助于对昆虫纲外周嗅觉系统的深刻理解。

致谢：衷心感谢内蒙古额济纳旗林业和草原局额济纳胡杨研究所李玉春老师在本文撰写过程中提供丰富的外文文献参考并就行文思路给出指导。

参考文献 (References)

- Ahmed T, Zhang T, Wang Z, He K, Bai S, 2016. Gene set of chemosensory receptors in the polyembryonic endoparasitoid *Macrocentrus cingulum*. *Scientific Reports*, 6(1): 24078.
- Al-Jalely BH, Wang PH, Liao YL, Xu W, 2022. Identification and characterization of olfactory genes in the parasitoid wasp *Diadegma semiclausum* (Hellen) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Bulletin of Entomological Research*, 112(2): 187–196.
- Al-Jalely BH, Xu W, 2021. Olfactory sensilla and olfactory genes in the parasitoid wasp *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Insects*, 12(11): 998.
- Ballesteros GI, Sepúlveda DA, Figueroa CC, 2019. Identification and expression profiling of peripheral olfactory genes in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) reared on different aphid hosts. *Insects*, 10(11): 397.
- Bohbot JD, Pitts RJ, 2015. The narrowing olfactory landscape of insect odorant receptors. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 39.
- Bruce TJA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2005. Insect host location: A volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10(6): 269–274.
- Butterwick JA, Del Marmol J, Kim KH, Kahlson MA, Rogow JA, Walz T, Ruta V, 2018. Cryo-EM structure of the insect olfactory receptor Orco. *Nature*, 560(7719): 447–452.
- Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2001. General Entomology. Beijing: China Agricultural University Press. 359–368. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦, 2001. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社. 359–368.]
- Cao HX, Niu ZQ, Tang P, Lin T, Zhu CD, 2021. New taxa and taxonomic changes of Hymenoptera from China in 2020. *Biodiversity Science*, 29(8): 1026–1034.[曹焕喜, 牛泽清, 唐璞, 李涛, 朱朝东, 2021. 中国膜翅目 2020 年新分类单元. 生物多样性, 29(8): 1026–1034.]
- Chen H, Lahey Z, Talamas EJ, Johnson NF, 2021. Identification and expression of chemosensory receptor genes in the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part D, Genomics & Proteomics*, 37: 100758.
- Claudiano C, Lim J, Young M, Yan S, Cristino AS, Newcomb RD, Gunasekaran N, Reinhard J, 2014. Odor memories regulate olfactory receptor expression in the sensory periphery. *The European Journal of Neuroscience*, 39(10): 1642–1654.
- Corcoran JA, Jordan MD, Carraher C, Newcomb RD, 2014. A novel method to study insect olfactory receptor function using HEK293 cells. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 54: 22–32.
- Del Marmol J, Yedlin MA, Ruta V, 2021. The structural basis of odorant recognition in insect olfactory receptors. *Nature*, 597(7874): 126–131.
- Dobritsa AA, van der Goes Van Naters W, Warr CG, Steinbrecht RA, Carlson JR, 2003. Integrating the molecular and cellular basis of odor coding in the *Drosophila* antenna. *Neuron*, 37(5): 827–841.
- Du YL, Xu K, Long DL, Li XY, Wang CM, Lan J, Zhao HT, Jiang YS, 2019. Gene cloning and expression analysis of olfactory receptors OR141 in the Chinese honey bee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 39(1): 87–94.[杜亚丽, 徐凯, 龙登隆, 李新宇, 王春梅, 兰俊, 赵慧婷, 姜玉锁, 2019. 中华蜜蜂嗅觉受体基因 AcerOR141 的克隆与表达分析. 山西农业大学学报(自然科学版). 39(1): 87–94.]
- Engel M, Grimaldi D, Krishna K, 2009. Termites (Isoptera): Their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates*, 2009(3650): 1.
- Ferguson ST, Bakis I, Zwiebel LJ, 2021. Advances in the study of olfaction in eusocial ants. *Insects*, 12(3): 252.
- Ferguson ST, Ray A, Zwiebel LJ, 2021. Olfactory genomics of eusociality within the Hymenoptera// Blomquist GJ, Vogt RG (eds.). *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology* (Second Edition). London: Academic Press. 507–546.
- Fischman BJ, Woodard SH, Robinson GE, 2011. Molecular evolutionary analyses of insect societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Suppl. 2): 10847–10854.
- Fleischer J, Pregitzer P, Breer H, Krieger J, 2018. Access to the odor world: Olfactory receptors and their role for signal transduction in insects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 75(3): 485–508.
- Fox AN, Pitts RJ, Robertson HM, Carlson JR, Zwiebel LJ, 2001. Candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* and evidence of down-regulation in response to blood feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(25): 14693–14697.
- Gao CL, Ao TG, Ren LL, Wang LX, Wang M, Shi J, 2019. Analysis of the venom gland transcriptome of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(9): 1038–1047.[高成龙, 敖特根, 任利利, 王立祥, 王明, 石娟, 2019. 松树蜂毒腺转录组分析. 昆虫学报, 62(9): 1038–1047.]
- Gress JC, 2014. Discovery and characterization of olfactory-related genes in the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus*, a major pest of wheat in the Northern Plains. Doctor dissertation. Montana:

- Montana State University.
- Gress JC, Robertson HM, Weaver DK, Dlakic M, Wanner KW, 2013. Odorant receptors of a primitive hymenopteran pest, the wheat stem sawfly. *Insect Molecular Biology*, 22(6): 659–667.
- Guo B, Hao EH, Qiao HL, Wang JZ, Wu WW, Zhou JJ, Lu PF, 2021. Antennal transcriptome analysis of olfactory genes and characterizations of odorant binding proteins in two woodwasps, *Sirex noctilio* and *Sirex nitobei* (Hymenoptera: Siricidae). *BMC Genomics*, 22(1):172.
- Guo LN, Zhao HT, Jiang YS, 2018. Expressional and functional interactions of two *Apis cerana cerana* olfactory receptors. *Peer J*, 6: e5005.
- Hallem EA, Dahanukar A, Carlson JR, 2006. Insect odor and taste receptors. *Annual Review of Entomology*, 51(1): 113–135.
- Jain R, Brockmann A, 2020. Sex-specific molecular specialization and activity rhythm-dependent gene expression in honey bee antennae. *Journal of Experimental Biology*, 223(Pt 12): jeb217406.
- Jones WD, Nguyen TT, Kloss B, Lee KJ, Vosshall LB, 2005. Functional conservation of an insect odorant receptor gene across 250 million years of evolution. *Current Biology*, 15(4): R119–R121.
- Kang ZW, Tian HG, Liu FH, Liu X, Jing XF, Liu TX, 2017. Identification and expression analysis of chemosensory receptor genes in an aphid endoparasitoid *Aphidius gifuensis*. *Scientific Reports*, 7(1): 3939.
- Karpe SD, Dhingra S, Brockmann A, Sowdhamini R, 2017. Computational genome-wide survey of odorant receptors from two solitary bees *Dufourea novaeangliae* (Hymenoptera: Halictidae) and *Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Apidae). *Scientific Reports*, 7(1): 10823.
- Karpe SD, Jain R, Brockmann A, Sowdhamini R, 2016. Identification of complete repertoire of *Apis florea* odorant receptors reveals complex orthologous relationships with *Apis mellifera*. *Genome Biology and Evolution*, 8(9): 2879–2895.
- Kiely A, Authier A, Kralicek AV, Warr CG, Newcomb RD, 2007. Functional analysis of a *Drosophila melanogaster* olfactory receptor expressed in Sf9 cells. *Journal of Neuroscience Methods*, 159(2): 189–194.
- Koch SI, Groh K, Vogel H, Hansson BS, Kleineidam CJ, Grosse-Wilde E, 2013. Caste-specific expression patterns of immune response and chemosensory related genes in the leaf-cutting ant, *Atta vollenweideri*. *PLoS ONE*, 8(11): e81518.
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. *Annual Review of Entomology*, 58: 373–391.
- Legan AW, Jernigan CM, Miller SE, Fuchs MF, Sheehan MJ, 2021. Expansion and accelerated evolution of 9-exon odorant receptors in polistes paper wasps. *Molecular Biology and Evolution*, 38(9): 3832–3846.
- Li H, Hong XW, Zhang ZY, Fan YF, Wang ZY, 2021. Progress in research on insect olfactory receptors and their mechanisms of signal transduction. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(4): 795–809.[李慧, 洪习文, 张智毅, 樊逸菲, 王争艳, 2021. 昆虫嗅觉受体及其介导的信号转导机制研究进展. 应用昆虫学报, 58(4): 795–809.]
- Li J, 2018. Research on the olfactory mechanism of parasitic behaviour in *Anastatus japonicus*. Master dissertation. Jilin: Northeast Normal University.[李婧, 2018. 荔枝蜡平腹小蜂的寄生嗅觉机制研究. 硕士学位论文. 吉林: 东北师范大学.]
- Li YJC, Chen HC, Hong TL, Yan MW, Wang J, Shao ZM, Wu FA, Sheng S, Wang J, 2021. Identification of chemosensory genes by antennal transcriptome analysis and expression profiles of odorant-binding proteins in parasitoid wasp *Aulacocentrum confusum*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 40: 100881.
- Li YJC, Chen HC, Liang XH, Wang SS, Zhu HQ, Yan MW, Wu FA, Wang J, Sheng S, 2022. Identification of candidate chemosensory genes by antennal transcriptome analysis in an ectoparasitoid wasp. *Journal of Applied Entomology*, 146(3): 335–351.
- Li Y, Zhang J, Chen DF, Yang PC, Jiang F, Wang XH, Kang L, 2016. CRISPR/Cas9 in locusts: Successful establishment of an olfactory deficiency line by targeting the mutagenesis of an odorant receptor co-receptor (Orco). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 79: 27–35.
- Liao CW, 2018. Studies in identification and tissue expression profile of *Meteorus pulchricornis* chemosensory genes and expression in vitro. Master dissertation. Jiangsu: Jiangsu University of Science and Technology.[廖成武, 2018. 斑痣悬茧蜂化学感受基因鉴定、组织表达谱及体外表达的研究. 硕士学位论文. 江苏: 江苏科技大学.]
- Liu JF, Yang L, Li M, He XJ, Wang ZL, Zeng ZJ, 2019. Cloning and expression pattern of odorant receptor 11 in Asian honeybee drones, *Apis cerana* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 22(1): 110–116.
- Ma L, Gu SH, Liu ZW, Wang SN, Guo YY, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Molecular characterization and expression profiles of olfactory receptor genes in the parasitic wasp, *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Physiology*, 60: 118–126.
- Malnic B, Hirono J, Sato T, Buck LB, 1999. Combinatorial receptor codes for odors. *Cell*, 96(5): 713–723.
- McKenzie SK, Fetter-Pruneda I, Ruta V, Kronauer DJ, 2016.

- Transcriptomics and neuroanatomy of the clonal raider ant implicate an expanded clade of odorant receptors in chemical communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(49): 14091–14096.
- Moczek AP, 2009. Endless forms most strange: A review of the superorganism: The beauty, elegance, and strangeness of insect societies, by Bert Hölldobler and Edward O. Wilson. *Evolution & Development*, 11(6): 754–756.
- Nie XP, Li QL, Xu C, Li DZ, Zhang Z, Wang MQ, Zhou AM, Li SQ, 2018. Antennal transcriptome and odorant binding protein expression profiles of an invasive mealybug and its parasitoid. *Journal of Applied Entomology*, 142(1/2): 149–161.
- Nishimura O, Brillada C, Yazawa S, Maffei ME, Arimura G, Matsunami H, 2012. Transcriptome pyrosequencing of the parasitoid wasp *Cotesia vestalis*: Genes involved in the antennal odorant-sensory system. *PLoS ONE*, 7(11): e50664.
- Oberio GF, Pauli T, Geuverink E, Veenendaal R, Niehuis O, Grosse-Wilde E, 2021. Chemoreceptor diversity in apoid wasps and its reduction during the evolution of the pollen-collecting lifestyle of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Genome Biology and Evolution*, 13(3): evaa269.
- Oeyen JP, Baa-Puyoulet P, Benoit JB, Beukeboom LW, Bornberg-Bauer E, Buttstedt A, Calevro F, Cash EI, Chao H, Charles H, Chen MM, Childers C, Cridge AG, Dearden P, Dinh H, Doddapaneni HV, Dolan A, Donath A, Dowling D, Dugan S, Duncan E, Elpidina EN, Friedrich M, Geuverink E, Gibson JD, Grath S, Grimmelikhuijzen CJP, Große-Wilde E, Gudobba C, Han Y, Hansson BS, Hauser F, Hughes DST, Ioannidis P, Jacquín-Joly E, Jennings EC, Jones JW, Klasberg S, Lee SL, Lesný P, Lovegrove M, Martin S, Martynov AG, Mayer C, Montagné N, Moris VC, Munoz-Torres M, Murali SC, Muzny DM, Oppert B, Parisot N, Pauli T, Peters RS, Petersen M, Pick C, Persyn E, Podsiadlowski L, Poelchau MF, Provataris P, Qu J, Reijnders MJMF, von Reumont BM, Rosendale AJ, Simao FA, Skelly J, Sotiropoulos AG, Stahl AL, Sumitani M, Szuter EM, Tidswell O, Tsiitlakidis E, Vedder L, Waterhouse RM, Werren JH, Wilbrandt J, Worley KC, Yamamoto DS, van de Zande L, Zdobnov EM, Ziesmann T, Gibbs RA, Richards S, Hatakeyama M, Misof B, Niehuis O, 2020. Sawfly genomes reveal evolutionary acquisitions that fostered the mega-radiation of parasitoid and eusocial hymenoptera. *Genome Biology and Evolution*, 12(7): 1099–1188.
- Park D, Jung JW, Choi BS, Jayakodi M, Lee J, Lim J, Yu Y, Choi YS, Lee ML, Park Y, Choi IY, Yang TJ, Edwards OR, Nah G, Kwon HW, 2015. Uncovering the novel characteristics of Asian honey bee, *Apis cerana*, by whole genome sequencing. *BMC Genomics*, 16: 1.
- Pask GM, Slone JD, Millar JG, Das P, Moreira JA, Zhou X, Bello J, Berger SL, Bonasio R, Desplan C, Reinberg D, Liebig J, Zwiebel LJ, Ray A, 2017. Specialized odorant receptors in social insects that detect cuticular hydrocarbon cues and candidate pheromones. *Nature Communication*, 8(1): 297.
- Qi YX, Teng ZW, Gao LF, Wu SF, Huang J, Ye GY, Fang Q, 2015. Transcriptome analysis of an endoparasitoid wasp *Cotesia chilonis* (Hymenoptera Braconidae) reveals genes involved in successful parasitism. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 88(4): 203–221.
- Ray A, van Naters WG, Carlson JR, 2014. Molecular determinants of odorant receptor function in insects. *Journal of Biosciences*, 39(4): 555–563.
- Robertson HM, Gadau J, Wanner KW, 2010. The insect chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis*. *Insect Molecular Biology*, 19: 121–136.
- Robertson HM, Wanner KW, 2006. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome Research*, 16(11): 1395–1403.
- Sadd BM, Barribeau SM, Bloch G, de Graaf DC, Dearden P, Elsik CG, Gadau J, Grimmelikhuijzen CJ, Hasselmann M, Lozier JD, Robertson HM, Smagghe G, Stolle E, Van Vaerenbergh M, Waterhouse RM, Bornberg-Bauer E, Klasberg S, Bennett AK, Camara F, Guigo R, Hoff K, Mariotti M, Munoz-Torres M, Murphy T, Santesmasses D, Amdam GV, Beckers M, Beye M, Biewer M, Bitondi MM, Blaxter ML, Bourke AF, Brown MJ, Buechel SD, Cameron R, Cappelle K, Carolan JC, Christiaens O, Ciborowski KL, Clarke DF, Colgan TJ, Collins DH, Cridge AG, Dalmay T, Dreier S, du Plessis L, Duncan E, Erler S, Evans J, Falcon T, Flores K, Freitas FC, Fuchikawa T, Gempe T, Hartfelder K, Hauser F, Helbing S, Humann FC, Irvine F, Jermini LS, Johnson CE, Johnson RM, Jones AK, Kadowaki T, Kidner JH, Koch V, Kohler A, Kraus FB, Lattorff HM, Leask M, Lockett GA, Mallon EB, Antonio DS, Marxer M, Meeus I, Moritz RF, Nair A, Napflin K, Nissen I, Niu J, Nunes FM, Oakeshott JG, Osborne A, Otte M, Pinheiro DG, Rossie N, Rueppell O, Santos CG, Schmid-Hempel R, Schmitt BD, Schulte C, Simoes ZL, Soares MP, Swevers L, Winnebeck EC, Wolschin F, Yu N, Zdobnov EM, Aqrabi PK, Blankenburg KP, Coyle M, Francisco L, Hernandez AG, Holder M, Hudson ME, Jackson L, Jayaseelan J, Joshi V, Kovar C, Lee SL, Mata R, Mathew T, Newsham IF, Ngo R, Okwuonu G, Pham C, Pu LL, Saada N, Santibanez J, Simmons D, Thornton R, Venkat A, Walden KK,

- Wu YQ, Debyser G, Devreese B, Asher C, Blommaert J, Chipman AD, Chittka L, Fouks B, Liu J, O'Neill MP, Sumner S, Puiu D, Qu J, Salzberg SL, Scherer SE, Muzny DM, Richards S, Robinson GE, Gibbs RA, Schmid-Hempel P, Worley KC, 2015. The genomes of two key bumblebee species with primitive eusocial organization. *Genome Biology*, 16: 76.
- Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, Nakagawa T, Vosshall LB, Touhara K, 2008. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature*, 452(7190): 1002–1006.
- The Honeybee Genome Sequencing Consortium, 2006. Erratum: Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature*, 444(7118): 512.
- Sheng S, Liao CW, Zheng Y, Zhou Y, Xu Y, Song WM, He P, Zhang J, Wu FA, 2017. Candidate chemosensory genes identified in the endoparasitoid *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) by antennal transcriptome analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology D-genomics & Proteomics*, 22: 20–31.
- Slone JD, Pask GM, Ferguson ST, Millar JG, Berger SL, Reinberg D, Liebig J, Ray A, Zwiebel LJ, 2017. Functional characterization of odorant receptors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(32): 8586–8591.
- Smith CD, Zimin A, Holt C, Abouheif E, Benton R, Cash E, Croset V, Currie CR, Elhaik E, Elsik CG, Fave M, Fernandes V, Gadau J, Gibson JD, Graur D, Grubbs KJ, Hagen DE, Helmkamp M, Holley J, Hu H, Ana SIV, Johnson BR, Johnson RM, Khila A, Kim JW, Laird J, Mathis KA, Moeller JA, Muñoz-Torres MC, Murphy MC, Nakamura R, Nigam S, Overson RP, Placek JE, Rajakumar R, Reese JT, Robertson HM, Smith CR, Suarez AV, Suen G, Suhr EL, Tao S, Torres CW, Wilgenburg EV, Viljakainen L, Kimberly KOW, Wild AL, Yandell M, Yorke JA, Tsutsui ND, Robinson GE, Great LBRC, 2011a. Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(14): 5673–5678.
- Smith CR, Smith CD, Robertson HM, Helmkamp M, Zimin A, Yandell M, Holt C, Hu H, Abouheif E, Benton R, Cash E, Croset V, Currie CR, Elhaik E, Elsik CG, Fave MJ, Fernandes V, Gibson JD, Graur D, Gronenberg W, Grubbs KJ, Hagen DE, Viniegra AS, Johnson BR, Johnson RM, Khila A, Kim JW, Mathis KA, Munoz-Torres MC, Murphy MC, Mustard JA, Nakamura R, Niehuis O, Nigam S, Overson RP, Placek JE, Rajakumar R, Reese JT, Suen G, Tao S, Torres CW, Tsutsui ND, Viljakainen L, Wolschin F, Gadau J, 2011b. Draft genome of the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(14): 5667–5672.
- Song X, 2019. Functional studies on odorant binding protein MmedOBP18 and odorant receptor MmedOR19,25,48 of the *Microplitis mediator* Haliday. Master dissertation. Hebei: Hebei Agricultural University. [宋玄, 2019. 中红侧沟茧蜂气味结合蛋白 MmedOBP18 和气味受体 MmedOR19、25、48 的功能研究. 硕士学位论文. 河北: 河北农业大学.]
- Störtkuhl KF, Kettler R, 2001. Functional analysis of an olfactory receptor in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16): 9381–9385.
- Suh E, Bohbot JD, Zwiebel LJ, 2014. Peripheral olfactory signaling in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 6: 86–92.
- Sun YL, Dong JF, Ning C, Ding PP, Huang LQ, Sun JG, Wang CZ, 2019. An odorant receptor mediates the attractiveness of cis-jasmone to *Campoletis chloridae*, the endoparasitoid of *Helicoverpa armigera*. *Insect Molecular Biology*, 28(1): 23–34.
- Tang LD, Liu JM, Liu LH, Yu YH, Zhao HY, Lu W, 2020. De novo transcriptome identifies olfactory genes in *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead). *Genes*, 11(2): 144.
- Varley GC, Wilson EO, 1974. The Insect Societies. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 21–62.
- Vosshall LB, Amrein H, Morozov PS, Rzhetsky A, Axel R, 1999. A spatial map of olfactory receptor expression in the *Drosophila* antenna. *Cell*, 96(5): 725–736.
- Vosshall LB, Wong AM, Axel R, 2000. An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell*, 102(2): 147–159.
- Wang B, Liu Y, He K, Wang GR, 2016. Comparison of research methods for functional characterization of insect olfactory receptors. *Scientific Reports*, 6: 32806.
- Wang GR, Carey AF, Carlson JR, Zwiebel LJ, 2010. Molecular basis of odor coding in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(9): 4418–4423.
- Wang SN, 2017. Identification and expression analysis of chemosensory related genes in antennae of the parasitoid wasp *Microplitis mediator*. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [王山宁, 2017. 中红侧沟茧蜂触角化学识别相关基因鉴定及表达特征分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Wang SN, Peng Y, Lu ZY, Dhiloo KH, Gu SH, Li RJ, Zhou JJ, Zhang YJ, Guo YY, 2015. Identification and expression analysis of putative chemosensory receptor genes in *Microplitis mediator*

- by antennal transcriptome screening. *International Journal of Biological Sciences*, 11(7): 737–751.
- Wang YL, Chen Q, Guo JQ, Li J, Wang JT, Wen M, Zhao HB, Ren BZ, 2017. Molecular basis of peripheral olfactory sensing during oviposition in the behavior of the parasitic wasp *Anastatus japonicus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 89: 58–70.
- Wang Y, 2016. Identity of odorant receptors of *Bombus lantschouensis*. The second National Apiculture Technology and apiculture Development Conference in the 21st Century. Beijing: 2. [王烨, 2016. 兰州熊蜂气味受体家族鉴定及分析. 二十一世纪第二届全国蜂业科技与蜂产业发展大会. 北京: 2.]
- Wang YT, 2021. Identification and function analysis of olfactory proteins in *Zelex chlorophthalmus*. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University.[王予彤, 2021. 绿眼赛螽蜂嗅觉相关蛋白基因的鉴定及功能分析. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]
- Wanner KW, Nichols AS, Walden KK, Brockmann A, Luetje CW, Robertson HM, 2007. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(36): 14383–14388.
- Wetzel CH, Behrendt HJ, Gisselmann G, Störtkuhl KF, Hovemann B, Hatt H, 2001. Functional expression and characterization of a *Drosophila* odorant receptor in a heterologous cell system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16): 9377–9380.
- Wicher D, Schäfer R, Bauernfeind R, Stensmyr MC, Heller R, Heinemann SH, Hansson BS, 2008. *Drosophila* odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels. *Nature*, 452(7190): 1007–1011.
- Wilson EO, Hölldobler B, 2005. Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(38): 13367–13371.
- Wurm Y, Wang J, Riba-Grognuz O, Corona M, Nygaard S, Hunt BG, Ingram KK, Falquet L, Nipitwattanaphon M, Gotzek D, Dijkstra MB, Oettler J, Comtesse F, Shih CJ, Wu WJ, Yang CC, Thomas J, Beaudoin E, Pradervand S, Flegel V, Cook ED, Fabbretti R, Stockinger H, Long L, Farmerie WG, Oakey J, Boomsma JJ, Pamilo P, Yi SV, Heinze J, Goodisman MAD, Farinelli L, Harshman K, Hulo N, Cerutti L, Xenarios I, Shoemaker D, Keller L, 2011. The genome of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(14): 5679–5684.
- Xiao JH, Yue Z, Jia LY, Yang XH, Niu LH, Wang Z, Zhang P, Sun BF, He SM, Li Z, Xiong TL, Xin W, Gu HF, Wang B, Werren JH, Murphy RW, Wheeler D, Niu LM, Ma GC, Tang T, Bian SN, Wang NX, Yang CY, Wang N, Fu YG, Li WZ, Yi SV, Yang XY, Zhou Q, Lu CX, Xu CY, He LJ, Yu LL, Chen M, Zheng Y, Wang SW, Zhao S, Li YH, Yu YY, Qian XJ, Cai Y, Bian LL, Zhang S, Wang JY, Yin Y, Xiao H, Wang GH, Yu H, Wu WS, Cook JM, Wang J, Huang DW, 2013. Obligate mutualism within a host drives the extreme specialization of a fig wasp genome. *Genome Biology*, 14(12): R141.
- Yan H, Jafari S, Pask G, Zhou XF, Reinberg D, Desplan C, 2020. Evolution, developmental expression and function of odorant receptors in insects. *Journal of Experimental Biology*, 223(Pt Suppl. 1): jeb208215.
- Zhang H, Liu Q, Huang XL, 2021. Mechanisms regulating caste and behavior differentiation in social insects. *Biodiversity Science*. 29(4): 507–516.[张慧, 刘倩, 黄晓磊, 2021. 社会性昆虫级型和行为分化机制研究进展. 生物多样性, 29(4): 507–516.]
- Zhang SF, Kong XB, Wang HB, Zhou G, Yu JX, Liu F, Zhang Z, 2016. Sensory and immune genes identification and analysis in a widely used parasitoid wasp *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Insect Science*, 23(3): 417–429.
- Zhao YN, Wang FZ, Zhang XY, Zhang SH, Guo SL, Zhu GP, Liu Q, Li M, Hull JJ, 2016. Transcriptome and expression patterns of chemosensory genes in antennae of the parasitoid wasp *Chouioia cunea*. *PLoS ONE*, 11(2): e148159.
- Zhou CX, Min SF, Tang YL, Wang MQ, 2015a. Analysis of antennal transcriptome and odorant binding protein expression profiles of the recently identified parasitoid wasp, *Sclerodermus* sp. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part D, Genomics & Proteomic*, 16: 10–19.
- Zhou XF, Rokas A, Berger SL, Liebig J, Ray A, Zwiebel LJ, 2015b. Chemoreceptor evolution in Hymenoptera and its implications for the evolution of eusociality. *Genome Biology and Evolution*, 7(8): 2407–2416.
- Zhou XF, Slone JD, Rokas A, Berger SL, Liebig J, Ray A, Reinberg D, Zwiebel LJ, Moran NA, 2012. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding. *PLoS Genetics*, 8(8): e1002930.
- Zhu F, Xu PX, Barbosa RMR, Choo YM, Leal WS, 2013. RNAi-based demonstration of direct link between specific odorant receptors and mosquito oviposition behavior. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(10): 916–923.