前沿与综述

昆虫触角转录组研究进展*

谢翠琴** 聂红毅 苏松坤***

（福建农林大学蜂学学院，福州 350000）

摘 要 昆虫通过信息交流感受内外环境的变化，影响着昆虫定位、搜索食物源、寻找产卵地点和选择配偶等行为。在昆虫中，触角分布着较多的嗅觉感受器，可以感知挥发性分子、气味和激素，是昆虫重要的嗅觉器官，参与信息交流。综述和展望昆虫触角转录组的研究进展，有利于促进害虫管理、害虫防治和社会性昆虫级型分化与劳动分工的研究，也能为昆虫触角后续研究和昆虫触角仿生的应用提供参考。

关键词 昆虫，触角，转录组，信息交流

Advances in research on antennal transcriptome in insects

XIE Cui-Qin** NIE Hong-Yi SU Song-Kun***

(Fujian Agriculture and Forestry University College of Bee Science, Fuzhou 350000, China)

Abstract The ability of insects to perceive and transmit information on environmental change influences important behaviors, including food source identification, oviposition site selection and mate choice. As the surface of insect antennae is covered with a number of sensillum that are devoted to the perception of volatile molecules, odor and hormones, antennae are a vital sensory organ and important for gathering environmental information. This study of antennal transcriptome not only can improve pest management, pest prevention, and our understanding of caste differentiation and division of labor in social insects, but also provide a reference for future research on insect antennae and the application of antennal bionics.

Key words insect, antennae, transcriptome, information communication

自然界中昆虫众多，它们依靠化学、视觉、嗅觉、听觉和触觉等方式进行信息交流，适应环境的选择。信息交流具有重要的作用，它可以促进昆虫个体相互协作，也能提高昆虫求偶、觅食和抵御天敌的能力，从而增强昆虫个体与群体的生存和繁衍能力。触角是大多数昆虫的重要组成部分，不仅拥有触觉、嗅觉和味觉的功能，还能感受 CO_2、温度和湿度等（沈杰等，2005）。随着实验仪器和科学技术的逐步发展，昆虫触角的研究也由最初的基本构造、外部形态、感受器分类等方面，逐步过渡到生理生化、遗传和感受器的内部组成和相关蛋白等方面；伴随着基因组被测序的昆虫不断增多，在蛋白质组学和转录组学等方面对触角展开大量的研究（肖波等，2009；陶瑞松，2012；Liu *et al.*，2015；魏振鑫，2015）。转录组学具有快速、费用较低和灵敏度高等特点，因此更适合全面分析某些发育阶段或特殊功能状态下基因的表达情况（张棋麟和袁明龙，2013）。因此随着新一代测序技术的完善，越来越多的学者采用转录组学研究昆虫，同时利用运用转录组学研究昆虫触角的学者也逐渐增加。综述昆虫触角转录组学的研究，有利于总结昆虫触角化学感受蛋白，便于深入理解昆虫的感受系统、进一步探索昆虫防治的新方法，为昆虫触角

*资助项目 Supported projects：国家现代农业产业技术体系（蜜蜂）项目（No. CARS-45-KXJ3）；福建省教育厅科技项目（No. JAT160161）

**第一作者 First author，E-mail：3030068335@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：susongkun@zju.edu.cn

收稿日期 Received：2016-03-20，接受日期 Accepted：2016-08-17

仿生和后续昆虫触角的研究提供参考。

1 昆虫触角

大多数昆虫都有一对触角，由柄节、梗节和鞭节组成；柄节是触角基部的第一节，梗节是第二节，鞭节是由若干鞭小节组成的。昆虫触角的形态各异，例如蜻蜓的触角像羽毛、白蚁的触角像念珠，主要分为刚毛状、丝状、念珠状、锯齿状、双栉齿状、栉齿状、膝状、具芒状、环毛状、棒状、锤状和鳃片状 12 种（雷朝亮和荣秀兰，2003）。

通过感觉评估环境对昆虫的生存和繁殖至关重要，会直接影响昆虫的适合度。触角上分布着众多的感受器，可以感知挥发性分子、气味和激素，具有嗅觉、味觉、机械作用和感知温度与湿度能力，因此触角是昆虫重要的感觉器官（Grosse-Wilde *et al.*，2011）；此外，一些昆虫的触角拥有特殊的功能：如维持身体平衡、协助呼吸和抱握雌性昆虫（雷朝亮和荣秀兰，2003）。在昆虫触角众多功能中，嗅觉是其中最主要的功能之一，因为其嗅觉感受器主要分布在触角上，其次在下颚须和下颚唇上（王培丹等，2014）。

昆虫触角鞭节上分布着大量的感受器，越往端部每一亚节含有的感受器就越多，而柄节和梗节上含有的感受器较少（那杰等，2008）。根据感受器的形状特征分为毛形感受器、刺形感受器、锥形感受器、腔形感受器、腔锥形感受器、栓形感受器、钟形感受器、板形感受器、坛形感受器、Böhm 氏感受器、剑梢感受器等，其中与嗅觉相关的有毛形感受器Ⅱ、锥形感受器、腔锥形感受器、栓形感受器和板形感受器（马瑞燕和杜家纬，2000）。昆虫经典感受器一般由表皮、小孔、嗅觉神经元、鞘原细胞、毛原细胞和膜原细胞构成；其中的嗅觉神经元是一种双极细胞，一端浸没在感受器淋巴液中，另一端连接着触角叶（Foret，2006）。

探索昆虫触角是一个漫长的过程，早期，观察触角的基本构造和形状后进行分类，然后利用扫描电镜和透射电镜扫描和观察昆虫感受器的外部形态和内部结构，进而对昆虫感受器进行命名和归类；随后运用触角电位技术、单细胞电信号记录技术、免疫电镜技术等技术研究感受器电信号的变化（高泽正等，2006；陶瑞松，2012）。随着分子技术的完善，昆虫嗅觉感受相关蛋白逐步被研究，分析它们各自的结构与功能。伴随着科学技术的发展与高通量测序技术成熟，如今许多学者选择用新一代测序技术从整体水平上探讨昆虫化学感受系统（Gu *et al.*，2014；Antony *et al.*，2016）。

2 转录组

转录组，广义上指在某些发育阶段或特殊功能状态下特定细胞或组织中所有 RNA 的总和，包括核糖体 RNA（80%~90%，rRNA）、转运 RNA（5%~15%，tRNA）、信使 RNA（2%~4%，mRNA）和非编码 RNA（1%，ncRNA）；狭义上指所有 mRNA 的集合（Costa *et al.*，2010）。转录组学是从 RNA 整体水平上研究细胞中基因转录情况和转录调控规律的学科，即从 RNA 水平研究基因的表达情况（Wang *et al.*，2009）。经转录组学研究，一方面能对基因表达情况进行注释，寻找表达差异基因；另一方面也能可对基因进行功能注释，如 GO 和 KEGG 分析。

3 昆虫触角转录组

3.1 昆虫触角转录组研究概况

新一代测序技术的成熟，为昆虫触角转录组学的研究提供了可能。对昆虫触角转录组的研究比较迟，在 2011 年才有学者用量测序技术对昆虫触角进行测序，此后利用转录组研究昆虫触角的文献逐年递增（Allen and Wanner，2011）。从 2011—2015 年共发表了 43 篇昆虫触角转录组研究的文献，至今年 3 月又发表了 6 篇，所以到目前为止共发表了 49 篇与昆虫触角转录组相关的文献，其中在 2015 年发表的文献最多，共 19 篇（图 1），这些昆虫中包括鳞翅目、鞘翅目、膜翅目、双翅目、直翅目和脉翅目，其中鳞翅目和鞘翅目昆虫最多，其次为膜翅目昆虫（图 2）。

纵观昆虫触角转录组文献，这些文献都对化学感觉相关基因进行了较为全面的分析，主要涉及生物防治害虫、基因性别特异性分布、化学感

觉相关候选基因的筛选等方面（Mitchell *et al.*，2012；Li *et al.*，2015a）。对触角化学感觉相关基因中至少含有 *OBPs*（Odorant binding proteins，气味结合蛋白），*CSPs*（Chemosensory proteins，化学感受蛋白）和 *ORs*（Odorant receptors，嗅觉受体）基因的文献中的化学感觉相关基因进行列表发现，在大多数昆虫触角中 *ORs* 基因的数量都高于 *OBPs* 基因的，通常有 10~40 个 *OBPs* 基因和 5~20 个 *CSPs* 基因，*SNMPs* 的基因数量最少（表 1）。

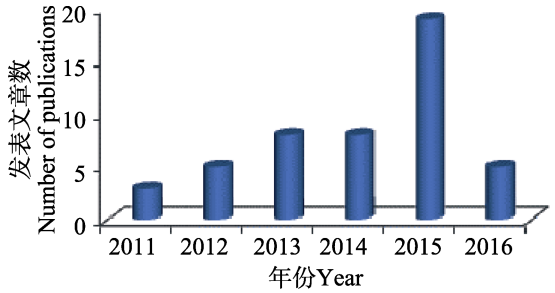

图 1　昆虫触角转录组文章的概况
Fig. 1　Overview of insects transcriptome literatures

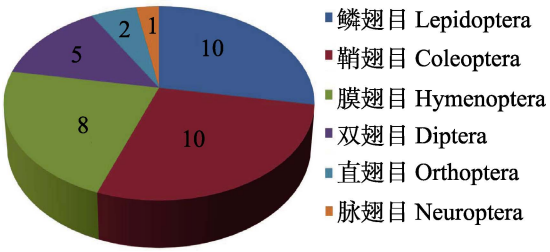

图 2　已报道触角转录组的昆虫目分布图
Fig. 2　Oder distribution of antennal transcriptome in insects

3.2　转录组在昆虫触角研究中的运用

昆虫感知环境中挥发性物质的信息传递过程，是一个极其复杂的过程。例如，空气中的亲脂性气味分子进入嗅觉感受器后与嗅觉感受蛋白结合，被运送到嗅觉神经元的树突上与受体结合，然后产生电信号，电信号又经层层传递至触角叶的神经纤维小球中被整理输送到前脑，最后与其它系统整合（Foret，2006；王培丹等，2014）。昆虫在不断变化的环境中演化出复杂、高效化学感受系统，在其生命活动中具有重要的作用。昆虫可以依靠自身的化学感受系统感知外界环境的变化，并对此做出生理或行为反应，会影响昆虫的觅食、求偶和防御天敌等行为，也能调节种群密度和协调社会性昆虫个体的工作等。化学感受过程具有 OBPs、CSPs、ORs、GRs（Gustatory receptors，味觉受体）、IRs（Ionotropic receptors，离子受体）、SNMPs（Sensory neuron membrane proteins，感觉神经膜蛋白）、PRs（Pheromone receptors，信息素受体）和 ODEs（Odorant degradation enzyme，气味降解酶）等多种蛋白参与的过程（王桂荣等，2004；王培丹等，2014）。触角上分布着众多的感受器，是昆虫进行信息交流的媒介之一，也是昆虫化学感受系统中的重要成员。

3.2.1　对害虫生物防治的推动作用　触角是害虫重要的嗅觉器官，决定着害虫选择寄主、寻找产卵地点和配偶等。因此，一直以来，研究人员希望通过触角研究为害虫生物防治提供理论依据。

针叶林不仅具备高经济价值，而且拥有重大的生态效益，而云南松毛虫 *Dendrolimus houi* 和思茅松毛虫 *Dendrolimus kikuchii* 是鳞翅目枯叶蛾科的松毛虫，是我国南方针叶林的主要食叶害虫。松毛虫严重影响针叶林的生长，甚至致死大面积松林；此外松毛虫还具有毒毛，不仅能使人感染“松毛虫”，还会污染水源（许国莲，2008）。为寻求新方法控制云南松毛虫与思茅松毛虫，利用转录组对比研究触角化学感觉相关基因的表达差异，进而分析宿主定位能力差异的原因（Zhang *et al.*，2014）。

许多害虫损害农业和花卉业，例如分布于多国的桔小实蝇，其宿主范围广，给果蔬业和花卉业带来重大的经济损失（梁光红等，2003）。因此对桔小实蝇的触角转录组分析，*BdorOR13* 和 *BdorOR14* 在雄性触角中高表达，BdorOR13、BdorOR16、BdorOR18 和 BdorOR35 能与 DmOR677 聚为一类，说明这 4 个受体可能感知信息素的能力；在触角中表达丰富的 *OBPs*，*CSPs*，*ORs*，*IRs* 和 *SNMPs* 在检测信息素和普通气味中都具有重要的作用，有助于在分子水平理解昆虫嗅觉和推进昆虫信息素在害虫防治中的应用（Liu *et al.*，2016）。

双委夜蛾 *Athetis dissimilis* 是一种新发现的农作物害虫，缺少基因组信息，采用 RNA-Seq 技术

表 1 昆虫触角主要化学感觉基因
Table 1 Insect antennal major chemosensory genes

目 Oder	种 Species	基因数 Number of genes					参考文献 References
		OBPs	*CSPs*	*ORs*	*IRs*	*SNMPs*	
鳞翅目 Lepidoptera	亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*	23	10	56	–	–	Zhang *et al.*，2015a
	二化螟 *Chlo suppressalis*	26	21	47	20	2	Cao *et al.*，2014
	云南松毛虫 *Dendrolimus houi*	23	17	33	10	2	Zhang *et al.*，2014
	思茅松毛虫 *Dendrolimus kikuchii*	27	17	33	9	2	
	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	34	18	60	19	2	Zhang *et al.*，2015b
	烟草夜娥 *Helicoverpa.assulta*	29	17	64	19	2	
	烟草天蛾 *Manduca sexta*	18	14	47	6	2	Grosse-Wilde *et al.*，2011
	小地老虎 *Agrotis ipsilon*	33	12	42	24	2	Newcomb *et al.*，2014
鞘翅目 Coleoptera	云杉八齿小蠹 *Ips typographus*	15	6	43	7	3	Andersson *et al.*，2013
	中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*	31	11	49	15	3	
	红脂大小蠹 *Dendroctonus valens*	21	6	22	3	4	Gu *et al.*，2015
	松墨天牛 *Monochamus alternatus*	29	12	9	7	1	Wang *et al.*，2014
	花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*	23	7	1	1	4	
	铜绿异丽金龟 *Anomala corpulenta*	15	5	43	5	1	Li *et al.*，2015a
	猿叶虫 *Colaphellus bowringi*	26	12	43	9	4	Li *et al.*，2015b
	黄粉虫 *Tenebrio molitor*	19	12	20	6	2	Liu *et al.*，2015
	棕榈象 *Rhynchophorus ferrugineus*	38	12	77	10	6	Antony *et al.*，2016
膜翅目 Hymenoptera	天牛肿腿蜂 *Sclerodermus* sp.	10	10	8	3	2	Zhou *et al.*，2015
	白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*	25	11	80	10	1	Zhao *et al.*，2016a
	切叶蚁 *Atta vollenweideri*	8	13	70	7	2	Koch *et al.*，2013
双翅目 Diptera	东方小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	20	5	35	12	4	Zhao *et al*；2016b
脉翅目 Neuroptera	中华草蛉 *Chrysoperla sinica*	12	19	37	64	-	Li *et al.*，2015c

“ – ”表示在文献中没有提到相应基因的情况。
“ – ” means no mention of the corresponding genes in papers.

研究其触角转录组，能促进化学交流系统的研究。在前人研究中表明，糖和糖醇会影响植物宿主的寻找和雌蛾的产卵行为（Lombarkia and Derridj，2008），在双委夜蛾中发现 5 个糖受体（*AdisGR1*，*AdisGR6*，*AdisGR7*，*AdisGR8* 和 *AdisGR9*4）和 2 个 CO_2 受体（*AdisGR3* and *AdisGR93*）基因，*AdisOR3*、*AdisOR 6* 和 *AdisOR 14* 在雄性触角中高表达，而 *AdisOR11* 是唯一一个在雌和雄性触角中独特表达的受体，*AdisOR11* 可能参与雌性双委夜蛾检测它们自己的信息素；4 个 *PRs* 可能与交配有关（Dong *et al.*，2016）。这为控制双委夜蛾的研究提供重要的理论基础。

以虫治虫是生物防治害虫有效的方法，其中寄生蜂是专门寄生于其它昆虫内的蜂类，在防治农业害虫方面得到广泛的运用，例如运用螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 防治二化螟 *Chilo suppressalis*、管氏肿腿蜂 *Scleroderma guani* 遏制松褐天牛 *Monochamus alternatus* 和菜蛾绒茧

蜂 *Apanteles plutellae* 防治小菜蛾 *Plutella xyllostella* 等（董本春等，2001；徐克勤等，2002；Nishimura *et al.*，2012）。为更好地运用寄生蜂防治害虫，研究人员通过寄生蜂的触角转录组深入研究寄生蜂寻找宿主和产卵地点的机制。白蛾周氏啮小蜂是内寄生黄蜂，能寄生于美国白蛾的幼虫和蛹（杨忠岐，2000）。对白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 的转录组研究发现，8 个 *OBPs*，14 个 *ORs*，8 个 *GRs*，1 个 *CSP*，4 个 *IRs* 和 1 *SNMP* 基因在雌性触角中特异表达，这些基因可能有助于白蛾周氏啮小蜂寻找寄主和产卵地点（Zhao *et al.*，2016a）。大多数昆虫中有 50~200 个 *ORs* 基因，*ORs* 能提供产卵地点、食物源或种内交流信息（Grosse-Wilde *et al.*，2011）。

腰带长体茧蜂 *Microcentrus cingulum* 横跨欧洲和亚洲，是亚洲玉米螟 Ostrinia furnacalis 和欧洲玉米螟 Ostrinia nubilalis 的幼虫寄生天敌。通过腰带长体茧蜂的触角转录组研究，发现 9 个 *ORs* 基因，且大多数都在雌性触角中的表达高于雄性的，这些 *ORs* 基因可能参与雌性寻找宿主的行为（Ahmed *et al.*，2016）。菜蛾绒茧蜂是内寄生蜂，是以十字花科植物为食的小菜蛾的天敌，而雌性菜蛾绒茧蜂通过感知被小菜蛾感染的植物释放出来的气味寻找宿主。雌性菜蛾绒茧蜂触角中 *OR2* 和 *OR3* 基因显著高于雄性触角的，这两个基因可能与雌性菜蛾绒茧蜂寻找宿主和食物的行为有关（Nishimura *et al.*，2012）。

3.2.2　对社会性昆虫级型分化与劳动机制的影响　社会性昆虫有着明确的劳动分工，这是社会性昆虫最主要的特征，是最主要的生态因子推动力之一（Hölldobler and Wilson，1990）。劳动分工建立在级型分化之上，级型分化的本质是非遗传多型性，是一种表观遗传现象（Wilson，1980）。

切叶蚁群落中有 3 种级型蚂蚁分别是雄蚁、蚁后和工蚁，工蚁中还有迷你（头宽≦0.8 mm）和大型蚁（1.6 mm ≦头宽≦2.4 mm）两个亚级型；不同级型的切叶蚁在群落中承担不同的工作，雄蚁与处女蚁后交配后就死亡，而交配成功的蚁后

的生命可达至 15 年以上，负责产卵；迷你蚁仅限于在群内工作，而大型蚁承担采集工作，所以采集工蚁（大型蚁）接触病原体的可能性比培养真菌的工蚁（迷你蚁）大（Wilson，1980）。对切叶蚁中的雄蚁、蚁后、迷你蚁和大型蚁的触角转录组进行研究，发现血淋巴蛋白中的肽聚糖识别蛋白家族在蚁后中的表达高于工蚁和雄蚁，植物血凝素相关蛋白的基因在大型蚁中的表达高于迷你蚁的，而植物血凝素和肽聚糖识别蛋白都能激活酚氧化酶，在昆虫先天免疫中具有重要的作用，蚁后的酚氧化酶的表达高于在雄蚁和工蚁的，*defensin* 在蚁后的表达高于在工蚁和雄蚁的，*hymenoptaecin* 在雄蚁中高表达，这些表达有差异的免疫基因可能与劳动分工和级型分化有关。*OBP6*、*OBP8* 和 *OBP9* 这 3 个基因在所有级型中表达都不同，也可能与切叶蚁的级型分化有关。*IR8a* 在弓背蚁中雄蚁触角中表达丰富（Zhou *et al.*，2012），黑腹果蝇中 *IR25a* 能与胺特异性结合成二聚体，这可能与雄蚁感知性外激素有关（Silbering *et al.*，2011），但目前其功能尚未研究清楚，在切叶蚁中 *IR25a* 和 *IR8a* 在雄蚁中的表达显著高于蚁后和工蚁的；印度跳蚁雄蚁中 *R75u.2* 高表达（Zhou *et al.*，2012），而在切叶蚁雄蚁触角中 *R75u.1* 高表达，而 *IR93a* 在迷你蚁中高表达，因此 IRs 对切叶蚁不同级型的蚂蚁来说可能在嗅觉中具有潜在的特殊功能（Koch *et al.*，2013）。

化学交流对蚂蚁这种真社会性昆虫复杂的组织协调非常重要。*CSP1* 在弓背蚁触角中的表达量高，CSP1 蛋白也是表皮碳氢化合物的载体，能运输多种信息信号，有化学交流相关的功能（Ozaki *et al.*，2005）。近年来，通过基因组比较表明 *CSPs* 基因在蚂蚁中的多样性丰富，因此被认为 CSPs 对社会性昆虫很重要（Libbrecht *et al.*，2013）。用 RNA-seq 技术研究不同级型的（雄蚁、蚁后和工蚁）日本弓背蚁触角，鉴定了 12 个 *CSPs* 基因，其中的 *CjapCSP1* 和 *CjapCSP113* 这两个基因在雌性级型蚁（工蚁和有翅蚁后）中显著高表达，而 *CjapCSP12* 基因在雄蚁中显著高表达，*CjapCSP10* 基因在生殖级型（雄蚁和有翅蚁后）中显著高表达，

因此 *CjapCSP1*、*CjapCSP10*、*CjapCSP12* 和 *CjapCSP13* 这 4 个基因可能和级型分化有关（Hojo *et al.*，2015）。

3.2.3 对人类疾病防治的贡献 有些害虫不仅会危害人类的健康，甚至威胁人类的生命安全。冈比亚按蚊又称非洲疟蚊通过传播疟疾，造成许多儿童的死亡。至今没有疟疾疫苗问世，除一些传统的防治方法外，尚无有效防治疟疾的方法（李正西，2004）。多种因素影响着蚊虫寻找宿主，但嗅觉起着关键的作用（Bowen，1995）。*An. gambiae* 高度嗜吸人血并以恶性疟原虫 *Plasmodium falciparum* 为媒介传播疟疾的昆虫，然而 *An. quadriannulatus* 以脊椎动物、哺乳动物为宿主，偶尔也以人为宿主，而且是耐恶性疟原虫但不传播疟疾的按蚊。比较 *An. gambiae* 和 *An. quadriannulatus* 的触角转录组，*Anopheles gambiae* 鉴定出 75 个 *ORs*，61 个 *GRs*，46 个 *IRs* 和 80 个 *OBPs* 基因；*An. quadriannulatus* 中鉴定出 74 个 *ORs*，60 个 *GRs*，43 个 *IRs* 和 75 个 *OBPs* 基因，它们的化学感觉相关基因非常相似，与最相近的共同祖先（The most common ancestor，MRCA）对比，*An. quadriannulatus* 增加的 3 个 *OBPs* 和缺少的 2 个 *OBPs* 基因可能是导致 *An. quadriannulatus* 选择脊椎动物或其它哺乳动物的原因；而 *An. gambiae* 中增加的 5 个 *OBPs* 和 3 个 *IRs* 可能致使 *An. gambiae* 高度偏爱以人为宿主（Rinker *et al.*，2013），这为控制疟疾提供了新思路。冈比亚按蚊需获得血后才能完成繁殖，有报道称黄热蚊吸血后嗅觉反应能力会下降，推测气味敏感的调节可能是蚊子需吸血后才能产卵的一个普遍特征（Siju *et al.*，2010）。为了进一步研究嗅觉相关基因表达和蚊子化学感知如何引起传播疾病的行为，比较未饲喂血和吸过 5 次血的冈比亚按蚊的触角转录本，吸过 5 次血的冈比亚按蚊的触角转录本中发现除了 24 h，50%的 *AgObps* 的表达都下降了，并且在 24 h，*AgOrs45*、*AgOr73*、*AgOr66* 和 *AgOr11* 基因的表达都显著增加，这些基因的变化可能与冈比亚按蚊吸过血后嗅觉调节的行为有关，尤其是与选择产卵地点的行为相关。这为控制冈比亚按蚊提供新方向。

4 展望

信息交流对昆虫非常重要，但目前尚未完全研究清楚，特别要加强对昆虫嗅觉系统的探讨。以嗅觉为基础，研发合成能吸引害虫的信息素，干扰害虫寻找宿主、配偶和产卵地点。昆虫触角上分布着成千上万个感受器，能感受环境中各种挥发性气味分子，赋予了昆虫灵敏的嗅觉，而且昆虫可以通过学习识别新的气味，具有可塑性。因此，可深入研究昆虫触角，推进触角仿生的研究，发明识别特定气味灵敏的元器件，这样的元器件能用于军事和医学，如检测炸药、寻找尸体和诊断疾病等。

参考文献 (References)

Ahmed T, Zhang TT, Wang ZY, He KL and, Bai SX, 2016. Identification and expression pattern analysis of chemosensory receptor genes in the *Macrocentrus cingulum* (Hymenoptera: Braconidae) antennae. *European Journal of Entomology*, 113(1): 76–83.

Allen JE, Wanner KW, 2011. Asian corn borer pheromone binding protein 3 a candidate for evolving specificity to the 12-tetradecenyl acetate sex pheromone. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 41(3): 141–149.

Andersson MN, Grosse-Wilde E, Keeling CI, Bengtsson JM, Yuen MM, Li M, Hillbur Y, Bohlmann J, Hansson BS, Schlyter F, 2013. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in the tree killing bark beetles, *Ips typographus* and *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *BMC Genomics*, 14(1): 1.

Antony B, Soffan A, Jakse J, Abdelazim MM, Aldosari SA, Aldawood AS, Pain A, 2016. Identification of the genes involved in odorant reception and detection in the palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*, an important quarantine pest, by antennal transcriptome analysis. *BMC Genomics*, 17(1): 69.

Bowen MF, 1996. Sensory aspects of host locationg in mosquitoes. Symposium Olfaction in Mosquito-Host Interactions. London: Ciba Foundation. 54–70.

Cao D, Liu Y, Wei J, Liao X, Walker WB, Li J, Wang G , 2014. Identification of candidate olfactory genes in *Chilo suppressalis* by antennal transcriptome analysis. *Int. J. Biol. Sci.*, 10(8): 846–860.

Costa V, Angelini C, De Feis I, Ciccodicola A, 2010. Uncovering the complexity of transcriptomes with RNA-Seq. *BioMed Research International*, (1): 853916.

Dong BC, Li XG, Gao DY, Zhang FM, 2001. Studies on *Trichogramma chilonis* Ishii against *Chilo suppressalis*. *Plant Protection*, 27(4): 45–46. [董本春, 李晓光, 高德宇, 张富满, 2001. 螟黄赤眼蜂防治水稻二化螟的研究. 植物保护, 27(4): 45–46.]

Dong J, Song Y, Li W, Shi J, Wang Z, 2016. Identification of putative chemosensory receptor genes from the *Athetis dissimilis* antennal transcriptome. *PLoS ONE*, 11(1): e0147768.

Foret S, 2006. Function and evolution of putative odorant carriers in the honey bee (*Apis mellifera*). Doctoral dissertation. The Australian National University.

Gao ZZ, Wu WJ, Liang GW, 2006. Observation of the antennal sensilla of *Campylanma chinensis* (Hemiptera: Miridae) by enviromental scanning electronmicroscope. *Journal of South China Agricultural University*, 27(4): 18–20. [高泽正, 吴伟坚, 梁广文, 2006. 中华微刺盲蝽触角环境扫描电镜观察. 华南农业大学学报, 27(4): 18–20.]

Grosse-Wilde E, Kuebler LS, Bucks S, Vogel H, Wicher D, Hansson BS, 2011. Antennal transcriptome of *Manduca sexta*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 108(18): 7449–7454.

Gu SH, Sun L, Yang RN, Wu KM, Guo YY, Li XC, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Molecular characterization and differential expression of olfactory genes in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. *PLoS ONE*, 9(8): e103420.

Gu XC, Zhang YN, Kang K, Dong SL, Zhang LW, 2015. Antennal transcriptome analysis of odorant reception genes in the red turpentine beetle (RTB), *Dendroctonus valens*. *PLoS ONE*, 10(5): e0125159.

Hojo MK, Ishii K, Sakura M, Yamaguchi K, Shigenobu S, Ozaki M, 2015. Antennal RNA-sequencing analysis reveals evolutionary aspects of chemosensory proteins in the carpenter ant, *Camponotus japonicus*. *Sci. Rep.*, 5(1): 1–12.

Hölldobler B, Wilson EO, 1990. The Aants. USA: Harvard University Press. 732.

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.

Lei CL, Rong XL, 2003. General Entomology. Beijing: China Agricultural Publishing House Press. 35–38. [雷朝亮, 荣秀兰, 2003. 普通昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 35–38.]

Li X, Ju Q, Jie W, Li F, Jiang X, Hu J, Qu M, 2015a. Chemosensory gene families in adult antennae of *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae). *PLoS ONE*, 10(4): e0121504.

Li XM, Zhu XY, Wang ZQ, Wang Y, He P, Chen G, Sun L, Deng DG , Zhang YN, 2015b. Candidate chemosensory genes identified in *Colaphellus bowringi* by antennal transcriptome analysis. *BMC Genomics*, 16(1): 1028.

Li ZQ, Zhang S, Luo JY, Wang SB, Wang CY, Lv LM, Dong SL, Cui JJ, 2015c. Identification and expression pattern of candidate olfactory genes in *Chrysoperla sinica* by antennal transcriptome analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 15: 28–38.

Li ZX, 2004. Cloning, identification and expression profiling of the cDNAs of odorant-binding proteins in the malaria mosquito, *Anopheles gambiae*. *Acta Entomologica Sinica*, 47(4): 417–423. [李正西, 2004. 冈比亚按蚊嗅觉结合蛋白候选基因 cDNA 的克隆鉴定及其表达型分析. 昆虫学报, 47(4): 417–423.]

Liang GH, Chen JH, Yang JQ, Huang JC, Gi QE, 2003. Advances in research of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in China. *Entomological Journal of East China*, 12(2): 90–98. [梁光红, 陈家骅, 杨建全, 黄居昌和季清娥, 2003. 桔小实蝇国内研究概况. 华东昆虫学报, 12(2): 90–98.]

Libbrecht R, Oxley PR, Kronauer D, Keller L, 2013. Ant genomics sheds light on the molecular regulation of social organization. *Genome Biol.*, 14(7): 212.

Liu S, Rao XJ, Li MY, Feng MF, He MZ, Li SG, 2015. Identification of candidate chemosensory genes in the antennal transcriptome of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, Doi: 10. 1155/2010/8539160.

Liu Z, Smagghe G, Lei Z, Wang JJ, 2016b. Identification of male-and female-specific olfaction genes in antennae of the oriental fruit fly (*Bactrocera dorsalis*). *PloS ONE*, 11(2): e0147783.

Lombarkia N, Derridj S, 2008. Resistance of apple trees to *Cydia pomonella* egg‐laying due to leaf surface metabolites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128(1): 57–65.

Ma Y, Du JW, 2000.Antennal sensilla of insects. *Entomological Knowledge*, 37(3): 179–183. [马瑞燕和杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179–183.]

Mitchell RF, Hughes DT, Luetje CW, Millar JG, Soriano-Agaton F, Hanks LM, Robertson HM, 2012. Sequencing and characterizing odorant receptors of the cerambycid beetle *Megacyllene caryae*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 42(7): 499–505.

Na J, Lou BG, Shen YL, Gao QK, 2005. Scanning electron microscopy observation on antennal sensilla of *Opogona sacchari*. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 25(6): 27–30. [沈杰, 楼兵干, 沈幼莲和高其康, 2005. 蔗扁蛾触角扫描电镜观察. 浙江林业科技, 25(6): 27–30.]

Na J, Yu WX, Li YP, Dong X, Jiao J, 2008. Types and physiological ecology significance of insect antenna sensilla. *Journal of Shenyang Normal University* (*Natural Science*), 26(2): 213–216. [那杰, 于维熙, 李玉萍, 董鑫和焦娇, 2008. 昆虫触角感器的种类及其生理生态学意义. 沈阳师范大学学报(: 自然科学版), 26(2): 213–216.]

Newcomb RD, Gu SH, Sun L, Yang RN, Wu KM, Guo YY, Li XC, Zhou JJ, Zhang YJ, 2014. Molecular characterization and differential expression of olfactory genes in the antennae of the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*. *PLoS ONE*, 9(8): e103420.

Nishimura O, Brillada C, Yazawa S, Maffei ME, Arimura G, 2012. Transcriptome pyrosequencing of the parasitoid wasp *Cotesia vestalis*: genes involved in the antennal odorant-sensory system.

PLoS ONE, 7(11): e50664.

Ozaki M, Wada-Katsumata A, Fujikawa K, Iwasaki M, Yokohari F, Satoji Y, Nisimura T, Yamaoka R, 2005. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science*, 309(5732): 311–314.

Rinker DC, Zhou X, Pitts R, Rokas A, Zwiebel LJ, 2013. Antennal transcriptome profiles of anopheline mosquitoes reveal human host olfactory specialization in *Anopheles gambiae*. *BMC Genomics*, 14(1): 749.

Siju K, Hill SR, Hansson BS, Ignell R, 2010. Influence of blood meal on the responsiveness of olfactory receptor neurons in antennal sensilla trichodea of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Journal of Insect Physiology*, 56(6): 659–665.

Silbering AF, Rytz R, Grosjean Y, Abuin L, Ramdya P, Jefferis GS, Benton R, 2011. Complementary function and integrated wiring of the evolutionarily distinct *Drosophila* olfactory subsystems. *The Journal of Neuroscience*, 31(38): 13357–13375.

Tao RS, 2012. Research progress of insect antennal sensilla. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 40(16): 8944–8946. [陶瑞松, 2012. 昆虫触角感受器电位的研究进展. 安徽农业科学, 40(16): 8944–8946.]

Wang GR, Wu KM, Guo YY, 2004. Research advance on molecular mechanism of odors perception in insects. *Journal of Agricultular Biotechology*., 12(6): 720–726. [王桂荣, 吴孔明, 郭予元, 2004. 昆虫感受气味物质的分子机制研究进展. 农业生物技术学报, 12(6): 720–726.]

Wang J, Li DZ, Min SF, Mi F, Zhou SS, Wang MQ, 2014. Analysis of chemosensory gene families in the beetle Monochamus alternatus and its parasitoid *Dastarcus helophoroides*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 11(9): 1–8.

Wang PD, Yi X, Wang Z, Qi JW, Weng QF, Sang S, 2014. Advances in insect olfactory receptive mechanism. *Guizhou Agricultural Sciences*, 42(3): 56–63. [王培丹, 易欣, 王政, 齐江卫, 翁群芳和桑松, 2014. 昆虫嗅觉感受机制的研究进展. 贵州农业科学, 42(3): 56–63.]

Wang Z, Gerstein M, Snyder M, 2009. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, 10(1): 57–63.

Wei ZX, 2015. Differential proteome analysis of the male and female antennae from *Holotrichia parallela Motschulsky*. Master dDissertation. Changchun: Jilin University. [魏振鑫, 2015. 暗黑鳃金龟雌雄触角差异蛋白质组学. 硕士论文. 长春: 吉林大学.]

Wilson EO, 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(2): 157–165.

Xiao B, Fang N, Zhang YY, Xuan WJ, Jiang GF, 2009. Fine structures of the antennal sensilla from the eight species of blattodea. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 34(2): 292–300. [肖波, 方宁, 张妍妍, 轩文娟和蒋国芳, 2009. 蜚蠊目(六足总纲, 昆虫纲) 八种昆虫触角感受器的扫描电镜观察. 动物分类学报, 34(2): 292–300.]

Xu GL, 2008. Research Advances on *Dendrolimus'houi* in Yunnan Province. *Journal of Southwest Forestry College*, 28(3): 42–44. [许国莲, 2008. 云南省云南松毛虫研究进展. 西南林学院学报, 28(3): 42–44.]

Xu KQ, Xu FY, Wang MM, Zhao JL, Jiang QG, Zhang P, Xu D, He RQ, Jiang XG, 2002. The techniques of *Scleroderma guani* Xiao et Wu to control pine sawyer beetles. *Joural of Nanjing Forestry University* (*Natural Sciences Edition*), 26(3): 48–52. [徐克勤, 徐福元, 王敏敏, 赵菊林, 蒋巧根, 张培, 胥东, 何荣钦和蒋晓庚, 2002. 应用管氏肿腿蜂防治松褐天牛. 南京林业大学学报 (自然科学版), 26(3): 48–52.]

Yang ZQ, 200. A study on effective accumulated temperature and threshold temperature for development *Chouiola cunea* Yang. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(6): 119–122. [杨忠岐, 2000. 白蛾周氏啮小蜂的有效积温及发育起点温度研究. 林业科学, 36(6): 119–122.]

Zhang J, Wang B, Dong S, Cao D, Dong J, Walker WB, Liu Y, Wang G, 2015b. Antennal transcriptome analysis and comparison of chemosensory gene families in two closely related noctuidae moths, *Helicoverpa armigera* and *H. assulta*. *PLoS ONE*, 10(2): e0117054.

Zhang QL, Yuan ML, 2003. Pr ogress in insect transcriptomics based on the next–generation sequencing technique. *Acta Entomologica Sinica*, 56(12): 1489–1508. [张棋麟和袁明龙, 2013. 基于新一代测序技术的昆虫转录组学研究进展. 昆虫学报, 56(12): 1489–1508.]

Zhang S, Zhang Z, Wang H, Kong X, 2014. Antennal transcriptome analysis and comparison of olfactory genes in two sympatric defoliators, *Dendrolimus houi* and *Dendrolimus kikuchii* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 52(1): 69–81.

Zhang T, Coates BS, Ge X, Bai S, He K, Wang Z, 2015a. Male-and female-biased gene expression of olfactory-related genes in the antennae of asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee) (Lepidoptera: Crambidae). *PLoS ONE*, 10(6): e0128550.

Zhao Y, Wang F, Zhang X, Zhang S, Guo S, Zhu G , Liu Q, Li M, 2016a. Transcriptome and expression patterns of chemosensory genes in antennae of the parasitoid wasp *Chouioia cunea*. *PLoS ONE*, 11(2): e0148159.

Zhou CX, Min SF, Yan-Long T, Wang MQ, 2015. Analysis of antennal transcriptome and odorant binding protein expression profiles of the recently identified parasitoid wasp, *Sclerodermus* sp. *Comp. Biochem. Physiol Part D Genomics Proteomics*, 16: 10–19.

Zhou X, Slone JD, Rokas A, Berger SL, Liebig J, Ray A, Reinberg D, Zwiebel LJ, 2012. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding. *PLoS Genet*, 8(8): e1002930.