环境昆虫学报 2025，47（1）：159-173
Journal of Environmental Entomology
http://hjkcxb.alljournals.net
doi:10.3969/j.issn.1674-0858.2025.01.17

武韩，易杰群，刘键柏，毛永凯，成印洁，胡文浩，李继虎，唐睿. 昆虫嗅觉受体功能的研究进展[J]. 环境昆虫学报，2025，47（1）：159-173. WU Han, YI Jie-Qun, LIU Jian-Bai, MAO Yong-Kai, CHENG Yin-Jie, HU Wen-Hao, LI Ji-Hu, TANG Rui. Recent advances in the study of insect olfactory receptor function [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2025, 47 (1): 159-173.

昆虫嗅觉受体功能的研究进展

武 韩[1]，易杰群[1]，刘键柏[1]，毛永凯[1]，成印洁[1]，胡文浩[2]，李继虎[1*]，唐 睿[2*]
（1.广东省科学院南繁种业研究所，广州 510316；2.广东省动物保护与资源利用重点实验室，
广东省野生动物保护与利用公共实验室，广东省科学院动物研究所，广州 510260）

摘要：嗅觉对昆虫的生存和繁殖至关重要。近年来对昆虫嗅觉识别的分子机制研究表明，嗅觉受体主要包括气味受体和离子型受体，它们在气味分子的识别过程中发挥关键和核心作用。为系统了解昆虫嗅觉受体功能的研究现状，本文综述了气味受体和离子型受体的发现历程、结构特征、表达定位，重点描述了气味受体和离子型受体的功能研究及其研究方法，力求为嗅觉受体研究和昆虫行为调控研究提供基础和参考。

关键词：昆虫嗅觉；化学感受；嗅觉受体；气味受体；离子型受体
中图分类号：Q968.1　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1674-0858（2025）01-0159-15

Recent advances in the study of insect olfactory receptor function

WU Han[1], YI Jie-Qun[1], LIU Jian-Bai[1], MAO Yong-Kai[1], CHENG Yin-Jie[1], HU Wen-Hao[2], LI Ji-Hu[1*], TANG Rui[2*] (1. Institute of Nanfan & Seed Industry, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510316, China; 2. Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260, China)

Abstract: Olfaction plays an important role in the survival and reproduction of insects. In recent years, extensive studies have been conducted to reveal the molecular mechanism of olfactory sensation. Two major types of olfactory receptors, including odorant receptors and ionotropic receptors, play a vital role in the process of odor reception. To get a comprehensive view of the function of olfactory receptors, we summarized the discovery process, structural features, expression, and localization of odorant receptors and ionotropic receptors in this review, with an emphasis on the function and research methods. This review aims to provide implications for future functional studies of olfactory receptors and ethological dissection of insect behavior.

Key words: Insect olfaction; chemoreception; olfactory receptor; odorant receptor; ionotropic receptor

嗅觉在昆虫求偶、寻找寄主和发现合适的产卵地点等行为上发挥举足轻重的作用。昆虫能够利用嗅觉对空气中不同的气味分子进行质和量的编码，进而产生求偶、定位寄主、选择产卵地点

基金项目：国家自然科学基金（32172471）；广州市科技计划重点研发计划（2024B03J1272）；广东省植物保护新技术重点实验室开放基金（植重2021-05）

作者简介：武韩，博士，副研究员，研究方向为昆虫的化学感受及生物防治，E-mail：antenna1217@163.com
*共同通讯作者 Author for correspondence：李继虎，高级农艺师，研究方向为害虫绿色防控，E-mail：ljhhz@126.com；唐睿，博士，副研究员，研究方向为昆虫神经行为学，E-mail：tangr@giz.gd.cn

收稿日期 Received：2024-06-18；修回日期 Revision received：2024-10-19；接受日期 Accepted：2024-10-22

和躲避天敌的行为。昆虫对气味信息的识别是一个有序且复杂的过程。一般情况下，昆虫的外周嗅觉器官触角和下颚须上的嗅觉感受神经元（Olfactory sensory neurons，OSNs）首先对气味分子进行质和量的编码，此时气味信息由化学信号转变为电信号，以神经冲动的方式传递至昆虫的嗅觉初级中枢触角叶（Antennal lobe，AL），气味信息经触角叶整合后传递到嗅觉高级中枢蕈体（Mushroom body，MB）和侧角（Lateral horn，LH），经解码后产生行为输出（Wilson and Mainen，2006）。

在昆虫嗅觉信号转导过程中，众多化学感受蛋白参与了气味信息的识别和感受过程。已知昆虫参与嗅觉认知的化学感受相关蛋白主要包括气味结合蛋白（Odorant binding protein，OBP），化学感受蛋白（Chemosensory protein，CSP），气味受体（Odorant receptor，OR），感觉神经元膜蛋白（Sensory neuron membrane protein，SNMP），离子型受体（Ionotropic receptor，IR）和气味降解酶（Odorant degrading enzyme，ODE）（Leal，2013）。

OBP/CSP选择性结合气味分子，是昆虫感知外界气味信息的第一步，其主要作用是运输脂溶性的气味分子到达OSNs树突膜上的OR结合位点，同时与昆虫生长、发育、繁殖等生理功能及昆虫对杀虫剂的抗性相关（巩雪燕等，2023）。OR特异地识别一种或多种气味分子，直接触发OSN树突膜去极化产生动作电位，将化学信号转变成电信号，并经级联放大传导至神经系统，再经神经系统进一步加工、整合，最终引起昆虫的行为响应，故OR在昆虫对气味分子的识别过程中发挥关键和核心作用。另外，有一部分IR参与了嗅觉识别，而IR属于配体门控离子通道，在气味分子以配体形式结合IR后离子通道直接打开，引发动作电位和后续的神经传导，所以IR和OR一样在气味分子的识别过程中发挥关键作用（Fleischer *et al.*，2018；Wicher and Miazzi，2021）（图1）。OR和IR统称为嗅觉受体，它们是昆虫感知外部环境气味及气味信号转导途径中的核心元件，在昆虫的生存和适应环境中扮演着至关重要的角色。近年来，随着生物信息学和结构生物学的飞速发展，昆虫嗅觉受体的功能研究方法也日益丰富，伴随着嗅觉受体研究的不断深入，我们对昆虫嗅觉受体的功能和机制有了更加深入的理解。

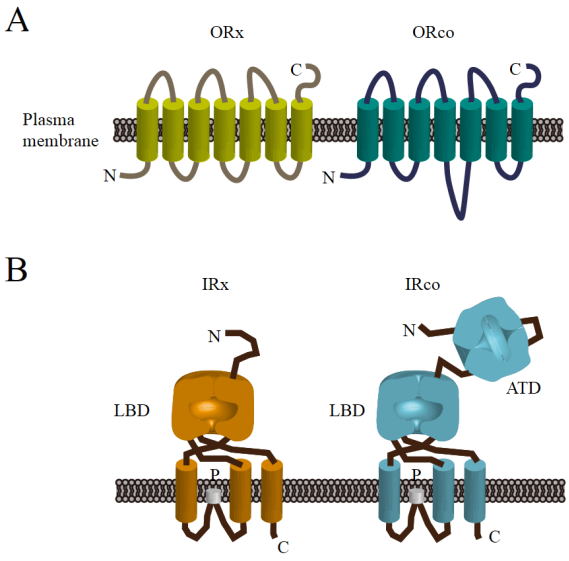

图1 昆虫的嗅觉受体

Fig. 1 Olfactory receptor of insects

注：A，气味受体（Odorant receptor，OR）；B，离子型受体（Ionotropic receptor，IR）（仿 Fleischer *et al.*，2018；Wicher and Miazzi，2021）。

1 嗅觉受体功能的研究方法

嗅觉受体蛋白（包括OR和IR）的功能的研究方法分为体外（*In vitro*）和体内（*In vivo*）两类。体外研究主要借助于细胞系表达法，目前主要有HEK293细胞、昆虫*Sf9*细胞系和非洲爪蟾*Xenopus* oocytes卵母细胞表达系统，昆虫学研究中其中最常用且成熟的方法是爪蟾卵母细胞表达系统（Liu *et al.*，2013a；Jiang *et al.*，2014）。体内研究主要是借助于GAL4-UAS转基因果蝇空神经元系统、CRISPR-Cas9或者RNAi系统，其中利用转基因果蝇空神经元系统研究嗅觉受体功能较为普遍（Kurtovic *et al.*，2007；Guo *et al.*，2022a）。

爪蟾卵母细胞表达系统是把靶标嗅觉受体基因表达到卵母细胞中，再利用双电极电压钳技术检测化合物引起的细胞膜内外的电流变化，从而阐明目标嗅觉受体-配体的结合模式，已在包括双翅目、鞘翅目、鳞翅目和膜翅目昆虫的嗅觉受体功能研究中得到了广泛应用（Wang *et al.*，2010；Jiang *et al.*，2014；Shan *et al.*，2019；Xiao *et al.*，2020）。爪蟾卵母细胞表达系统操作方便、效率高，适合大规模的初筛嗅觉受体的配体化合物，但此系统和昆虫真实环境下的生理系统偏离，在

操作时配体化合物以溶液形式给予细胞刺激，因此研究结果可能在一定程度上存在假阳性（Fleischer *et al.*，2018）。

转基因果蝇的空神经元系统是利用GAL4-UAS系统将靶标嗅觉受体基因表达在果蝇的特定感器内的神经元中，然后利用单感受器记录技术研究神经元的感受谱，从而明确靶标嗅觉受体基因的功能（Kurtovic *et al.*，2007；Wang *et al.*，2016a；Fleischer *et al.*，2018）。该系统异源表达靶标嗅觉受体于果蝇嗅觉感器内，且果蝇嗅觉感器内含有嗅觉信号转导所需要的其它辅助因子，因此一定程度上更接近于真实情况，后期还可以和果蝇的行为学实验结合，能够直观清晰地明确嗅觉受体的功能。

2 气味受体的功能研究进展

1999年，在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 基因组全序列的基础上，根据受体蛋白的特征搜索所有的G蛋白偶联的受体家族，果蝇的*OR*基因率先被鉴定（Clyne *et al.*，1999；Gao and Chess，1999；Vosshall *et al.*，1999）。目前果蝇已鉴定的*OR*基因有60个，编码62个蛋白，形成了一个高度特化的受体家族，与线虫和脊椎动物或其它G蛋白偶联受体家族没有同源性。昆虫气味受体具有G蛋白经典的7次跨膜结构，但它所呈现的膜拓扑结构与哺乳动物气味受体刚好相反，即昆虫气味受体蛋白的N末端在胞内，C末端在胞外（图1-A）（Benton *et al.*，2009）。昆虫的OR又可归为两类：一类是序列和功能高度演化的传统气味受体（Conventional odorant receptor），另一类是在不同种间高度保守的非典型性气味受体（Atypical odorant receptor）Or83b，即已知的昆虫气味受体共受体Orco。Orco在绝大多数昆虫物种的OSN中广泛表达，它不直接参与气味识别，而是与传统气味受体共表达，形成OR：Orco = 1：3的异聚体配体门控通道（Wang *et al.*，2024a；Zhao *et al.*，2024），进而辅助气味识别或者协助表达相同OR的OSN的轴突投射到同一神经纤维球。

随着生物信息学的发展和转录组、基因组测序技术的进步，越来越多非模式昆虫物种的气味受体数量和基因序列得到了鉴定，不同昆虫的气味受体数量从无到几百个不等（Peñalva-Arana *et al.*，2009），这类数据积累为从进化上解析昆虫关键嗅觉表型的演化历程提供了宝贵参考（详细信息见网络版增强出版附表1）。研究昆虫气味受体的功能，同样为发展害虫防治新思路、新方法和新途径提供理论基础（详细信息见网络版增强出版附表2）。本世纪初，昆虫气味受体的功能研究主要集中于昆虫的性信息素受体。在模式昆虫黑腹果蝇中发现，雄性果蝇产生挥发性信息素cVA（cis-vacceny acetate），研究证实在雄性果蝇中cVA能通过激活表达OR67d的嗅觉感受神经元来促进雄性对雄性的攻击性（Kurtovic *et al.*，2007），OR67d也在雌性果蝇中的嗅觉感受神经元表达，但在雌性果蝇中OR67d的激活促进它们更易接受其它雄性，进一步研究表明cVA通过OR67d在雌雄果蝇中激活一个性别双态性的神经回路（Datta *et al.*，2008；Wang and Anderson，2010）。由性信息素介导的昆虫性别角色转变在原始鳞翅目小金蝠蛾 *Thitarodes xiaojinensis* 中发现了中间型，即雌雄成虫均积极找寻配偶的独特行为（Tang *et al.*，2024），推测此后通过气味受体的平行进化形成了经典的鳞翅目性信息素嗅觉调控模式。

国内外的昆虫性信息素受体功能研究主要集中在鳞翅目昆虫中（Wanner *et al.*，2010；Fleischer and Krieger，2018；Bastin-Heline *et al.*，2019；Tian *et al.*，2021）。在昆虫中，触角是重要的嗅觉和味觉器官，果蝇和蛾类触角上的主要感受器主要包括三类，分别是毛型感器、锥形感器和腔锥感器（Zacharuk，1985；Steinbrecht，1996）。在棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、烟青虫 *Helicoverpa assulta* 和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的雄蛾中发现，毛型感器中高表达的OR13用来感受性信息素组分*Z*11-16:Ald，而感受其他组分*Z*9-14:Ald和*Z*9-16:Ald的气味受体在这3种物种中又有所不同，棉铃虫中OR14b却调谐其性腺微量组分*Z*9-14:Ald，而烟青虫中OR14b是调谐其主要性信息素组分*Z*9-16: ld，烟芽夜蛾中OR6用来调谐其主要性信息素组分*Z*9-14:Ald（Wang *et al.*，2011；Liu *et al.*，2013a；Jiang *et al.*，2014；Yang *et al.*，2017）。在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 中发现，气味受体OR13用来感受其主要性信息素组分*Z*9，

*E*12-14:OAc，OR16用来感受第二信息素组分*Z*9-14: OH（Liu *et al.*，2013b）。近年入侵中国的外来物种草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*的性信息素受体功能也得到了鉴定，发现该物种的OR13用来感受主要性性信息素组分*Z*9-14:OAc（Guo *et al.*，2022a）。

性信息素受体在蛾类化学通讯中不仅介导同种识别，而且还介导异种间的生殖隔离。4种铃夜蛾属近缘种的比较研究表明，两对直系同源的性信息素受体OR14b和OR16在功能上发生了分化，在OR14b受体中，164和232位点直接参与配体结合，其突变导致了棉铃虫和美洲棉铃虫*Helicoverpa zea* OR14b的功能转变；而在OR16受体中，尽管66位点不直接参与配体结合，但其突变可能通过位阻效应调控底物识别，是导致4个近缘物种OR16功能分化的主要原因（Cao *et al.*，2023）。在铃夜蛾属物种中，OR11和OR13共同表达在雄蛾的A型感器，此现象非常高度保守。多年来众多研究已证实OR13属于性信息素受体用来感受雌蛾性腺分泌的Ⅰ类性信息素，近期的研究表明棉铃虫OR11用来感受雄蛾腹部分泌的Ⅱ类性信息素3，6，9-二十一碳三烯（3Z，6Z，9Z-21:H）（Wang *et al.*，2024b）。

此外，在鞘翅目暗黑鳃金龟*Holotrichia parallela*中发现，雄性感知雌性释放信息素的能力以48 h为周期，而且发现雄性气味受体OR14用来感受L-异亮氨酸甲酯（L-isoleucine methyl），这在揭示鞘翅目性信息素受体功能上尚属首次（Wang *et al.*，2024c）。行为学实验证明十四醛（Tetradecanal，14: Ald）和2-十七烷酮（2-heptadecanone，2-Hep）是膜翅目昆虫棉铃虫齿唇姬蜂*Campoletis chlorideae*的两个性信息素组分，通过果蝇T1神经元表达和单感器记录、RNAi试验表明雄蜂触角中高表达的气味受体OR18和OR47分别用来感受14:Ald和2-Hep（Guo *et al.*，2022b）。

近年来，昆虫感受植物挥发物的受体功能研究取得了很大进展。研究发现，苜蓿盲蝽*Adelphocoris lineolatus*中气味受体OR59参与感受水杨酸甲酯（Xiao *et al.*，2020），大灰优食蚜蝇*Eupeodes corollae*中气味受体OR25参与感受芳香物质丁香酚（Eugenol），对甲酚（p-cresol），和甲基丁香酚（Methyl eugenol）（Li *et al.*，2020b）。甜菜夜蛾的OR3和烟青虫的OR23用来感受法尼烯类化合物（Liu *et al.*，2014；Wu *et al.*，2019b），斜纹夜蛾*Spodoptera litura*的气味受体OR12专门用来感受顺-3-己烯乙酸酯（Zhang *et al.*，2013a）。在鳞翅目夜蛾中发现棉铃虫和海灰翅夜蛾*Spodoptera littoralis*触角上锥形感器表达的气味受体OR42专一性的感受花的常见挥发物苯乙醛，而且进化分析表明在鳞翅目昆虫中聚类在一支或相邻分支上的ORs功能具有相似性，大多数感受芳香族化合物的ORs较感受萜烯类和脂肪族化合物的ORs更早分化，且功能较为保守（Guo *et al.*，2021）。蔬菜害虫小菜蛾*Plutella xylostella*能够利用十字花科植物产生的次级代谢物异硫氰酸酯（Isothiocyanate）为嗅觉信号对寄主植物进行定位和产卵，通过电生理、行为学研究手段表明小菜蛾触角上的气味受体OR35和OR49介导了小菜蛾对十字花科的识别（Liu *et al.*，2020c），为小菜蛾的防治提供了新的视角。

反-β-法尼烯（E-β-farnesene，EBF）被鉴定为绝大多数蚜虫的报警信息素组分，通过比较基因组学，结合嗅觉受体基因体外功能以及转基因果蝇的方法证实豌豆蚜*Acyrthosiphon pisum*气味受体OR5特异性地用于感受EBF（Zhang *et al.*，2017b），进一步研究表明豌豆蚜虫的天敌大灰优食蚜蝇借助于气味受体OR3感受EBF从而成功定位蚜虫（Wang *et al.*，2022b）。

雌虫选择产卵地点时往往会避开同种雌虫已经产卵的地方，从而减少其后代之间的剧烈竞争。研究表明，长链脂肪酸甲酯（C16:0ME、C18:0ME和C18:1ME）是棉铃虫的卵表挥发物，在棉铃虫的产卵驱避中发挥重要作用，功能试验证实雌性棉铃虫的气味受体OR56介导了对这3种化合物的识别（Zhang *et al.*，2024）。一般认为，植食性昆虫利用触角内的嗅觉受体去感受植物信息从而找到寄主，然后对寄主进行定位和产卵。但研究发现烟草天蛾*Manduca sexta*的喙中也有气味受体表达，而且在定位烟草中发挥重要作用（Haverkamp *et al.*，2016）。在烟青虫中也发现，产卵器具有嗅觉感知功能，产卵器中高表达的OR31用来感受植物挥发物顺-3-己烯丁酸酯，行为实验揭示烟青虫偏好在含有顺-3-己烯丁酸酯的介质上产卵（Li *et al.*，2020c）。

3 离子型受体的功能研究进展

Benton等（2009）在黑腹果蝇中发现了一类全新的化学感受受体，命名为离子型受体。通过对离子型受体的结构分析发现，IR属于谷氨酸受体家族，均包括胞外N端（N terminus）、配体结合域（Ligand-binding domain，LBD）、离子通道区域和胞内C端（C terminus）（图1-B）；但和经典的离子型谷氨酸受体（Ionotropic glutamate receptors，iGluRs）不同，IRs存在着不同的配体结合域，缺少典型的谷氨酸作用残基，而且IR表达部位是在感受神经元的树突而不是在神经元的突触。借助于果蝇基因组和基因定位技术发现锥型感器和毛型感器内都表达有嗅觉感受必须的共受体*Orco*，说明锥型感器和毛型感器内的神经元参与了嗅觉感受，但在腔锥感器内除了有一类神经元表达*OR35a*/*Orco*外，其它的神经元表达大量IR受体，电生理实验表明腔锥感器内除表达*OR35a*/*Orco*的嗅觉神经元外，其它表达IR的神经元能够感受多种挥发性的胺类、酸类挥发物及苯乙醛，表明IR可作为一类新的嗅觉受体参与嗅觉信号的识别（Benton，2009）。在果蝇中的后续研究发现，IR还介导了对味觉、听觉、温度和湿度的识别功能（Giesen and Garrity，2017）（详见网络版增强出版附表2）。

与OR相比，IR的表达模式相对复杂。果蝇的腔锥感器中含有1~4个OSNs，其中单个OSN中能表达2~3个*IR*基因，果蝇的触角芒（Arista）和感受囊（Sacculus）也表达IR基因（Benton *et al.*，2009；Rytz *et al.*，2013）。另外，IR也广泛表达于果蝇的味觉感受器官，例如唇瓣、咽和足等部位（Hussain *et al.*，2016；Chen and Amrein，2017）。基因组分析表明果蝇含有66个*IR*基因，其中16个在触角上表达；在这16个*IR*基因中，10个在腔锥感器中的OSN中表达，4个在触角芒和感受囊中表达。除了在触角高表达外，*IR*在昆虫喙、下唇须、跗节等器官中也表达（Du *et al.*，2018；Tang *et al.*，2020；Liu *et al.*，2021b），暗含着IR可参与昆虫的多种感知功能。在果蝇中，Benton等根据氨基酸序列分析和基因表达模式的研究，可以将IRs分为3个亚家族：触角IRs（Antennal IRs），分化IRs（Divergent IRs）和共受体IRs（Co-receptor IRs）。

在果蝇中，IR共受体的功能研究比较系统和深入。*IR25a*和*IR8a*基因在不同物种中相对保守，其在腔锥感器内、触角芒和感受囊内均广泛表达，研究证实其主要作用是作为共受体与其它IRs共同表达，从而行使各种功能（Benton *et al.*，2009；Abuin *et al.*，2011；Ai *et al.*，2013；Rytz *et al.*，2013；Tang *et al.*，2020）。例如IR8a和IR25a在果蝇感受酸类和多氨类化合物中是必须的；果蝇通过IR8a和IR84a感知苯乙醛和苯乙酸从而促进求偶行为（Grosjean *et al.*，2011）；IR8a和IR64a以及IR8a和IR75a/c/d参与了酸类化合物的嗅觉感受（Abuin *et al.*，2011；Ai *et al.*，2013）。IR76b和IR41a介导了果蝇长距离感受挥发性的多胺化合物（Hussain *et al.*，2016）。

此外，IR共受体还介导了果蝇的味觉感受功能。例如共受体IR76b和IR25a介导了果蝇跗足味觉神经元对酸的感受，诱导果蝇产生产卵行为，光遗传学实验进一步证明激活IR76b和IR25a是该味觉神经元感受酸类物质的必要条件，此外IR76b还介导了果蝇对盐离子和钙离子的感受（Zhang *et al.*，2013b；Lee *et al.*，2018）；共受体IR20a介导了果蝇对糖和信息素的感受（Koh *et al.*，2014）。

除了果蝇外，其它昆虫IR共受体的功能研究也在逐步开展。在中红侧沟茧蜂*Microplitis mediator*中发现，*IR64a1*和*IR8a*、*IR64a2*和*IR8a*表达在同一个嗅觉感器内但分属不同的嗅觉感受神经元，表达*IR64a1*和*IR8a*的神经元感受谱较广，对含有6~8个碳的短链醛、酸、醇和酯都有反应；表达*IR64a2*和*IR8a*的神经元则感受谱则较窄，仅对挥发性较弱的长链化合物的反应；另外，*Z*9-14:Ald是许多鳞翅目夜蛾科昆虫的性腺腺体组分（Arn *et al.*，1992），在中红侧沟茧蜂中发现，IR64a2和IR8a能够介导对*Z*9-14: Ald的感受（Shan *et al.*，2019），推测*Z*9-14:Ald是中红侧沟茧蜂寻找寄主的嗅觉信号。在烟草天蛾中发现，基因敲除*IR8a*后雌蛾对同种幼虫粪便挥发物中的抑卵信息素3-甲基戊酸和己酸的反应降低，行为实验进一步证实雌蛾产卵不再避开被幼虫取食过的叶片（Zhang *et al.*，2019b）。富含乙酸的糖醋液是许多夜蛾科昆虫的食诱剂，在东方粘虫*Mythimna separata*中发现，*IR8a*与*IR64a*，*IR75q1*和*IR75q2*在触角嗅觉感受神经元中具有共定位现象，在果

蝇中IR8是感受酸类物质的必要受体，结合序列比及行为学实验推测东方粘虫的IR8a很可能是介导乙酸嗅觉系统的共受体之一（Tang *et al.*，2020）。在黄地老虎*Agrotis segetum*中发现，*IR75p*和*IR75q*基因家族发生了扩张，它们与共受体*IR8a*在毛型感器和锥型感器而非腔锥型感器中表达，功能研究表明IR75p1和IR75q1主要分别感受己酸和辛酸（Hou *et al.*，2022）。

嗅觉受体除了OR和IR外，瞬时受体电位离子通道（Transient receptor potential，TRP）也可发挥嗅觉受体的作用来探测气味分子。TRP是一个位于细胞膜上的离子通道大家族，此类蛋白属于保守的痛觉受体，TRP已被证实在无脊椎动物和脊椎动物中广泛存在，包括扁虫、果蝇到人类中都发现有TRP的表达（Venkatachalam and Montell，2007）。TRP在生物体内扮演着调控各种生理与行为的重要角色，目前的研究表明TRP参与了温度感受、机械感受及化学感受（Fowler and Montell，2013），TRP在生物躲避危险中发挥重要作用。

在果蝇中发现，具有驱避作用的香茅醛激活触角上的嗅觉信号通路的同时，激活了TRPA1通路，TRPA1和嗅觉通路一起参与了果蝇的驱避行为，果蝇中的TRPA1虽然没有直接参与识别气味分子，但是参与了嗅觉的传导。缺失TRPA1的果蝇对香茅醛不再表现出驱避行为。此外，在冈比亚按蚊*Anopheles gambiae*中发现，香茅醛可通过直接高效激活TRPA来实现其驱避行为（Kwon *et al.*，2010），随后的研究表明猫薄荷挥发物也能激活冈比亚按蚊中TRPA，从而介导驱避行为（Melo *et al.*，2021）。对蜜蜂的寄生螨狄斯瓦螨*Varroa destructor*的研究表明，植物源化合物香芹酚（Carvacrol）和α-松油醇（α-terpineol）通过激活狄斯瓦螨体内的TRPA1来实现对其驱避（Peng *et al.*，2015）。

4 展望

昆虫行为调控技术是一种新的害虫防治策略，不同于常规的化学消杀防治方法，它利用行为调控剂，靶向害虫嗅觉介导的神经行为环路进行调控，有效实现对害虫的诱捕、驱避或者集成推拉策略形成生态隔离带，从而在保护作物的同时，减少了化学农药的使用，对于我国的粮食安全和农业可持续发展具有重要意义。在筛选昆虫行为调控剂时，除了常规的化学生态学方法外，利用反向化学生态学的方法研究昆虫的化学感受基因-嗅觉受体基因的功能来高通量筛选昆虫的潜在行为调控剂也是一种策略。同时，对重要嗅觉受体表达的干扰技术也具备对害虫、益虫实施靶向行为调控的应用潜力（郭丽娜等，2020；Chen *et al.*，2024）。

对多种昆虫触角转录组数据研究发现，在昆虫的化学感受基因中，*OR*基因的数量一般高于*OBP*基因的数量，再加上部分行使嗅觉功能的*IR*基因，昆虫的嗅觉受体基因数量远高于*OBP*基因的数量。对昆虫而言，如果昆虫感受气味化合物需要*OBP*基因和嗅觉受体基因的共同参与，嗅觉受体基因的数量比*OBP*基因多，这就总体上决定了单个嗅觉受体识别气味分子的平均数量和OBP相比相对较少，即嗅觉受体的特异性更强。当然，昆虫性信息素结合蛋白（Pheromone binding protein，PBP）的特异性也很强，只结合少数的性信息素组分，但总体上其特异性仍不及相对应的昆虫信息素受体。虽然自然界的气味信息复杂多变，但是关键的气味化合物的嗅觉信息往往就能引发昆虫迅速产生先天行为反应。所以，我们在通过反向化学生态学来筛选昆虫的行为调控化合物时，一些特异表达或者高表达的气味受体基因就成为首选靶标，相对于OBP的低特异性和多个IR行使功能的复杂性，直接研究昆虫高特异性的气味受体功能可能会更快产生实际应用价值。此外，昆虫的TRP功能研究相对较少，鉴于TRP的功能和疼痛相关，*TRP*基因和功能在不同动物中又具有高度保守性，未来研究昆虫TRP的功能有可能快速筛选出昆虫的行为驱避剂。

随着高通量技术的飞速发展，通过大规模获取基因组和转录组数据，研究人员可以系统性地比较不同昆虫气味受体基因家族、表达模式和功能，从而揭示其在不同昆虫物种中的功能多样性和演化路径，包括解析物理位置相关的受体基因其功能协同及所介导的跨物种表型演化（Li *et al.*，2023）。另外，对于昆虫嗅觉信号在大脑中枢传递模式的研究正不断深入，从果蝇触角叶中OR和IR的分离投射，到近期蝗虫触角叶中发现的环形编

码模式（Jiang *et al.*，2024），为我们进一步理解昆虫嗅觉系统提供了宝贵参考，也为尝试归纳神经纤维球数量差异巨大的不同类群昆虫对气味感知的一般规律奠定了基础。

随着结构预测精度的提高以及分子动力学模拟技术的进步，研究人员能够更迅速且准确地高通量筛选嗅觉受体的配体，进而揭示嗅觉受体的功能机制，这不仅可以深化对嗅觉受体功能的理解，而且对探究嗅觉受体的生物学作用及其潜在应用具有重要意义。目前，越来越多的昆虫嗅觉受体配体已得到确认，但这些配体的具体生态学功能仍需通过行为试验进一步验证，以便更有效地应用于昆虫行为调控和化学生态防治实践中。除了嗅觉外，触觉和视觉在昆虫感知外界信息的过程中也扮演着重要角色。这些感知系统相互作用，未来的研究应关注昆虫嗅觉系统与其他感知系统（如触觉、视觉）的交互作用，并探讨这些系统如何共同影响昆虫的行为和适应能力。

参考文献（References）

Abuin L, Bargeton B, Ulbrich MH, *et al*. Functional architecture of olfactory ionotropic glutamate receptors [J]. *Neuron*, 2011, 69 (1): 44–60.

Ahmed T, Zhang T, Wang Z, *et al*. Gene set of chemosensory receptors in the polyembryonic endoparasitoid *Macrocentrus cingulum* [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 24078.

Ai M, Blais S, Park JY, *et al*. Ionotropic glutamate receptors IR64a and IR8a form a functional odorant receptor complex *in vivo* in *Drosophila* [J]. *Journal of Neuroscience*, 2013, 33 (26): 10741–10749.

Anderson AR, Wanner KW, Trowell SC. Molecular basis of female-specific odorant responses in *Bombyx mori* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 39 (3): 189–197.

Andersson MN, Keeling CI, Mitchell RF. Genomic content of chemosensory genes correlates with host range in wood-boring beetles (*Dendroctonus ponderosae*, *Agrilus planipennis*, and *Anoplophora glabripennis*) [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20 (1): 1–18.

Antony B, Soffan A, Jakše J, *et al*. Identification of the genes involved in odorant reception and detection in the palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus*, an important quarantine pest, by antennal transcriptome analysis [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17: 69.

Arn H, Tóth M, Priesner E. List of sex pheromones of lepidoptera and related attractants. 2nd edition [M]. Montfavet, France: International Organization for Biological Control, West Palearctic Regional Section, 1992.

Bastin-Heline L, de Fouchier A, Cao S, *et al*. A novel lineage of candidate pheromone receptors for sex communication in moths [J]. *Elife*, 2019, 8: e49826.

Benton R, Vannice, KS, Gomez-Diaz C, *et al*. Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila* [J]. *Cell*, 2009, 136 (1): 149–162.

Bin SY, Qu MQ, Li KM, *et al*. Antennal and abdominal transcriptomes reveal chemosensory gene families in the coconut hispine beetle, *Brontispa longissimi* [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 2809.

Cao D, Liu Y, Wei J, *et al*. Identification of candidate olfactory genes in *Chilo suppressalis* by antennal transcriptome analysis [J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2014, 10 (8): 846.

Cao S, Shi C, Wang B, *et al*. Evolutionary shifts in pheromone receptors contribute to speciation in four *Helicoverpa* species [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2023, 80 (8): 199.

Chen Q, Man Y, Li J, *et al*. Olfactory ionotropic receptors in mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2017, 54 (5): 1229–1235.

Chen X, Xia D, Shen C, *et al*. Identification and expression of chemoreceptor protein and ionotropic receptor genes in *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Coleopterists Bulletin*, 2020, 74 (4): 837–848.

Chen Y, Amrein H. Ionotropic receptors mediate *Drosophila* oviposition preference through sour gustatory receptor neurons [J]. *Current Biology*, 2017, 27 (18): 2741–2750.

Chen ZL, Li XS, Wei S, *et al.* Inundative practice for screening siRNA management candidates against a notorious predatory beetle using olfactory silencing [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 254 (Pt1): 127505.

Clavijo McCormick A, Grosse-Wilde E, Wheeler D, *et al*. Comparing the expression of olfaction-related genes in gypsy moth (*Lymantria dispar*) adult females and larvae from one flightless and two flight-capable populations [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2017, 5: 115.

Cohen Z, Crossley MS, Mitchell RF, *et al*. Evolution of chemosensory genes in Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2024, 37 (1): 62–75.

Crava CM, Ramasamy S, Ometto L, *et al*. Evolutionary insights into taste perception of the invasive pest *Drosophila suzukii* [J]. *G3 Genes Genomes Genetics*, 2016, 6 (12): 4185–4196.

Croset V, Rytz R, Cummins SF, *et al*. Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction [J]. *PLoS Genetics*, 2010, 6 (8): e1001064.

Cui Y, Kang C, Wu Z, *et al*. Identification and expression analyses of olfactory gene families in the rice grasshopper, *Oxya chinensis*, from antennal transcriptomes [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: 1223.

Datta SR, Vasconcelos ML, Ruta V, *et al*. The *Drosophila* pheromone cVA activates a sexually dimorphic neural circuit [J]. *Nature*, 2008, 452 (7186): 473–477.

De Fouchier A, Walker WB, Montagné N, *et al*. Functional evolution of

Lepidoptera olfactory receptors revealed by deorphanization of a moth repertoire [J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 15709.

Dennis AB, Ballesteros GI, Robin S, *et al*. Functional insights from the GC-poor genomes of two aphid parasitoids, *Aphidius ervi* and *Lysiphlebus fabarum* [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1): 376.

Dong JF, Jiang NJ, Zhao XC, *et al*. Antennal lobe atlas of an emerging corn pest, *Athetis dissimilis* [J]. *Frontiers in Neuroanatomy*, 2020, 14: 23.

Du LX, Liu Y, Zhang J, *et al*. Identification and characterization of chemosensory genes in the antennal transcriptome of *Spodoptera exigua* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-genomics & Proteomics*, 2018, 27: 54-65.

Engsontia P, Sangket U, Chotigeat W, *et al*. Molecular evolution of the odorant and gustatory receptor genes in lepidopteran insects: Implications for their adaptation and speciation [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2014, 79 (1-2): 21-39.

Engsontia P, Sangket U, Robertson HM, *et al*. Diversification of the ant odorant receptor gene family and positive selection on candidate cuticular hydrocarbon receptors [J]. *BMC Research Notes*, 2015, 8: 380.

Fan J, Zhang Q, Xu Q, *et al*. Differential expression analysis of olfactory genes based on a combination of sequencing platforms and behavioral investigations in *Aphidius gifuensis* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 1679.

Fan XB, Mo BT, Li GC, *et al*. Mutagenesis of the odorant receptor co-receptor (Orco) reveals severe olfactory defects in the crop pest moth *Helicoverpa armigera* [J]. *BMC Biology*, 2022, 20 (1): 214.

Fleischer J, Krieger J. Insect pheromone receptors-key elements in sensing intraspecific chemical signals [J]. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 2018, 12: 425.

Fleischer J, Pregitzer P, Breer H, *et al*. Access to the odor world: Olfactory receptors and their role for signal transduction in insects [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2018, 75 (3): 485-508.

Fowler MA, Montell C. *Drosophila* TRP channels and animal behavior [J]. *Life Sciences*, 2013, 92 (8-9): 394-403.

Fox AN, Pitts RJ, Robertson HM, *et al*. Candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* and evidence of down-regulation in response to blood feeding [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98 (25): 14693-14697.

Giesen LV, Garrity PA. More than meets the IR: The expanding roles of variant Ionotropic Glutamate Receptors in sensing odor, taste, temperature and moisture [J]. *F1000Research*, 2017, 6: 1753.

Gong XY, Liu WH, Li PZ, *et al*. Overiew of functional research on insect chemosensory preteins (CSPs) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2023, 45 (1): 42-51. [巩雪燕, 刘华伟, 李培征, 等. 昆虫化学感受蛋白(CSPs)的功能研究概述 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (1): 42-51]

Grapputo A, Thrimawithana AH, Steinwender B, *et al*. Differential gene expression in the evolution of sex pheromone communication in New Zealand′s endemic leafroller moths of the genera *Ctenopseustis* and *Planotortrix* [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 94.

Grosjean Y, Rytz R, Farine JP, *et al*. An olfactory receptor for food-derived odours promotes male courtship in *Drosophila* [J]. *Nature*, 2011, 478 (7368): 236-240.

Große-Wilde E, Stieber R, Forstner M, *et al*. Sex-specific odorant receptors of the tobacco hornworm *Manduca sexta* [J]. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 2010, 4: 22.

Gu T, Huang K, Tian S, *et al*. Antennal transcriptome analysis and expression profiles of odorant binding proteins in *Clostera restitura* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part D: Genomics and Proteomics*, 2019, 29: 211-220.

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

Guo H, Gong XL, Li GC, *et al*. Functional analysis of pheromone receptor repertoire in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Pest Management Science*, 2022a, 78 (5): 2052-2064.

Guo H, Mo BT, Li GC, *et al*. Sex pheromone communication in an insect parasitoid, *Campoletis chlorideae* Uchida [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2022b, 119 (49): e2215442119.

Guo JM, Dong SL. Research progress in ionotropic receptors and their functions in insects [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2020, 63 (11): 1399-1410. [郭金梦, 董双林. 昆虫离子型受体及其功能研究进展 [J]. 昆虫学报, 2020, 63 (11): 1399-1410]

Guo JM, Wei ZQ, Hou JH, *et al*. Ionotropic receptor IR75q. 2 mediates avoidance reaction to nonanoic acid in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71 (51): 20602-20612.

Guo LN, Zhao HT, Ren YS, *et al*. Construction of RNA interference plasmid targeting of AcerOr1 and optimal interference efficiency determination [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 45 (5): 1068-1075. [郭丽娜, 赵慧婷, 任有蛇, 等. 中华蜜蜂气味受体基因 *AcerOr1* RNA 最佳干扰片段的筛选 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 45 (5): 1068-1075]

Guo M, Du L, Chen Q, *et al*. Odorant receptors for detecting flowering plant cues are functionally conserved across moths and butterflies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38 (4): 1413-1427.

Harrison MC, Jongepier E, Robertson HM, *et al*. Hemimetabolous genomes reveal molecular basis of termite eusociality [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2 (3): 557-566.

Haverkamp A, Yon F, Keesey IW, *et al*. Hawkmoths evaluate scenting flowers with the tip of their proboscis [J]. *Elife*, 2016, 5: e15039.

He P, Engsontia P, Chen GL, *et al*. Molecular characterization and evolution of a chemosensory receptor gene family in three notorious rice planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus*, based on genome and transcriptome analyses [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74 (9): 2156-2167.

He P, Wang MM, Wang H, *et al*. Genome-wide identification of chemosensory receptor genes in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* [J]. *Genomics*, 2020, 112 (2): 2034-2040.

He Z, Yu Z, He X, *et al.* Genome-wide identification and expression profiling of odorant receptor genes in the malaria vector *Anopheles sinensis* [J]. *Parasites & Vectors*, 2022, 15 (1): 143.

Hou XQ, Zhang DD, Powell D, *et al*. Ionotropic receptors in the turnip moth *Agrotis segetum* respond to repellent medium-chain fatty acids [J]. *BMC Biology*, 2022, 20: 34.

Hu P, Tao J, Cui M, *et al.* Antennal transcriptome analysis and expression profiles of odorant binding proteins in *Eogystia hippophaecolus* (Lepidoptera: Cossidae) [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17: 651.

Hua JF, Zhang L, Han YH, *et al.* Chromosome-level genome assembly of *Cylas formicarius* provides insights into its adaptation and invasion mechanisms [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22 (3): 825-843.

Huang C, Ou X, Wang Y, *et al.* Genome-wide identification, evolution, and female-biased expression analysis of odorant receptors in *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) [J]. *Life*, 2024, 14 (7): 872.

Huang TY, Zhang RB, Yang LL, *et al*. Identification and functional characterization of ApisOr23 in pea aphid *Acyrthosiphon pisum* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21 (5): 1414-1423.

Hussain A, Zhang M, Üçpunar HK, *et al*. Ionotropic chemosensory receptors mediate the taste and smell of polyamines [J]. *PLoS Biology*, 2016, 14 (5): e1002454.

Ioannidis P, Simao FA, Waterhouse RM, *et al.* Genomic features of the damselfly *Calopteryx splendens* representing a sister clade to most insect orders [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2017, 9 (2): 415-430.

Jiang NJ, Tang R, Wu H, *et al*. Dissecting sex pheromone communication of *Mythimna separata* (Walker) in North China from receptor molecules and antennal lobes to behavior [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2019, 111: 103176.

Jiang X, Dimitriou E, Grabe V, *et al.* Ring-shaped odor coding in the antennal lobe of migratory locusts [J]. *Cell*, 2024, 187 (15): 3973-3991.

Jiang XJ, Guo H, Di C, *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.

Kang ZW, Liu FH, Pang RP, *et al.* The identification and expression analysis of candidate chemosensory genes in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2018, 108 (5): 645-657.

Koch SI, Groh K, Vogel H, *et al.* Caste-specific expression patterns of immune response and chemosensory related genes in the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (11): e81518.

Koenig C, Hirsh A, Bucks S, *et al.* A reference gene set for chemosensory receptor genes of *Manduca sexta* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2015, 66: 51-63.

Koh TW, He Z, Gorur-Shandilya S, *et al*. The *Drosophila* IR20a clade of ionotropic receptors are candidate taste and pheromone receptors [J]. *Neuron*, 2014, 83 (4): 850-865.

Koutroumpa FA, Monsempes C, François MC, *et al.* Description of chemosensory genes in unexplored tissues of the moth *Spodoptera littoralis* [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 678277.

Krieger J, Raming K, Dewer YME, *et al*. A divergent gene family encoding candidate olfactory receptors of the moth *Heliothis virescens* [J]. *European Journal of Neuroscience*, 2002, 16 (4): 619-628.

Kurtovic A, Widmer A, Dickson BJ. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone [J]. *Nature*, 2007, 446 (7135): 542-546.

Kwon Y, Kim SH, Ronderos DS, *et al*. *Drosophila* TRPA1 channel is required to avoid the naturally occurring insect repellent citronellal [J]. *Current Biology*, 2010, 20 (18): 1672-1678.

Leal WS. Odorant reception in insects: Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58: 373-391.

Lee Y, Poudel S, Kim Y, *et al*. Calcium taste avoidance in *Drosophila* [J]. *Neuron*, 2018, 97 (1): 67-74.

Leitch O, Papanicolaou A, Lennard C, *et al.* Chemosensory genes identified in the antennal transcriptome of the blowfly *Calliphora stygia* [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16 (1): 255.

Li B, Du Z, Tian L, *et al.* Chromosome-level genome assembly of the aphid parasitoid *Aphidius gifuensis* using Oxford Nanopore sequencing and Hi-C technology [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021a, 21 (3): 941-954.

Li G, Du J, Li Y, *et al.* Identification of putative olfactory genes from the oriental fruit moth *Grapholita molesta* via an antennal transcriptome analysis [J]. *PLoS ONE*, 2015a, 10 (11): e0142193.

Li H, Hao E, Li Y, *et al.* Antennal transcriptome analysis of olfactory genes and tissue expression profiling of odorant binding proteins in *Semanotus bifasciatus* (Cerambycidae: Coleoptera) [J]. *BMC Genomics*, 2022, 23 (1): 461.

Li HM, Liu WB, Yang LL, *et al*. Aromatic volatiles and odorant receptor 25 mediate attraction of *Eupeodes corollae* to flowers [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020b, 68 (44): 12212-12220.

Li J, Chen Q, Man Y, *et al.* Variant ionotropic receptors are expressed in the antennae of *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae) [J]. *Biochemical Genetics*, 2019, 57 (4): 571-582.

Li K, Wei H, Shu C, *et al.* Identification and comparison of candidate odorant receptor genes in the olfactory and non-olfactory organs of *Holotrichia oblita* Faldermann by transcriptome analysis [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2017b, 24: 1-11.

Li N, Dong R, Zeng H, *et al*. Two sex pheromone receptors for sexual communication in the American cockroach [J]. *Science China Life Sciences*, 2024, 67 (7): 1455-1467.

Li R, Jiang GF, Shu XH, *et al.* Identification and expression profile analysis of chemosensory genes from the antennal transcriptome of bamboo locust (*Ceracris kiangsu*) [J]. *Frontiers in Physiology*,

2020a, 11: 889.

Li RT, Huang LQ, Dong JF, *et al*. A moth odorant receptor highly expressed in the ovipositor is involved in detecting host-plant volatiles [J]. *Elife*, 2020c, 9: e53706.

Li S, Zhu S, Jia Q, *et al*. The genomic and functional landscapes of developmental plasticity in the American cockroach [J]. *Nature Communications*, 2018, 9 (1): 1008.

Li SS, Yan ZC, Zhao JJ, *et al*. Transcriptomic analyses of chemosensory genes in *Trichogramma japonicum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2021b, 37: 100755.

Li X, Ju Q, Jie W, *et al*. Chemosensory gene families in adult antennae of *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) [J]. *PLoS ONE*, 2015b, 10 (4): e0121504.

Li XM, Zhu XY, He P, *et al*. Molecular characterization and sex distribution of chemosensory receptor gene family based on transcriptome analysis of *Scaeva pyrastri* [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (5): e0155323.

Li XM, Zhu XY, Wang ZQ, *et al*. Candidate chemosensory genes identified in *Colaphellus bowringi* by antennal transcriptome analysis [J]. *BMC Genomics*, 2015c, 16: 1028.

Li Z, Capoduro R, Bastin-Héline L *et al*. A tale of two copies: Evolutionary trajectories of moth pheromone receptors [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2023, 120 (20): e2221166120.

Li ZQ, Luo ZX, Cai XM, *et al*. Chemosensory gene families in *Ectropis grisescens* and candidates for detection of type-II sex pheromones [J]. *Frontiers in Physiology*, 2017a, 8: 953.

Liu C, Liu Y, Walker WB, *et al*. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2013b, 43: 747-754.

Liu CC, Liu Y, Guo MB, *et al*. Narrow tuning of an odorant receptor to plant volatiles in *Spodoptera exigua* (Hübner) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2014, 23 (4): 487-496.

Liu H, Zhang X, Liu C, *et al*. Identification and expression of candidate chemosensory receptors in the white-spotted flower chafer, *Protaetia brevitarsis* [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 3339.

Liu JB, Liu H, Yi JQ, *et al*. Transcriptome characterization and expression analysis of chemosensory genes in *Chilo sacchariphagus* (Lepidoptera: Crambidae), a key pest of sugarcane [J]. *Frontiers in Physiology*, 2021b, 12: 636353.

Liu NY, Li ZB, Zhao N, *et al*. Identification and characterization of chemosensory gene families in the bark beetle, *Tomicus yunnanensis* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2018b, 25: 73-85.

Liu NY, Xu W, Dong SL, *et al*. Genome-wide analysis of ionotropic receptor gene repertoire in Lepidoptera with an emphasis on its functions of *Helicoverpa armigera* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2018a, 99: 37-53.

Liu P, Guo J, Wei H, *et al*. Genome-wide identification of candidate chemosensory receptors in the bean bug *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae) and the functional verification of its odorant receptor co-receptor (Orco) in recognizing aggregation pheromone [J]. *Frontiers in Physiology*, 2023, 14: 1224009.

Liu P, Zhang X, Meng R, *et al*. Identification of chemosensory genes from the antennal transcriptome of *Semiothisa cinerearia* [J]. *PLoS ONE*, 2020a, 15 (8): e0237134.

Liu XL, Zhang J, Yan Q, et *al*. The molecular basis of host selection in a crucifer-specialized moth [J]. *Current Biology*, 2020c, 30 (22): 4476-4482.

Liu Y, Du L, Zhu Y, *et al*. Identification and sex-biased profiles of candidate olfactory genes in the antennal transcriptome of the parasitoid wasp *Cotesia vestalis* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2020b, 34: 100657.

Liu Y, Liu C, Lin K, *et al*. Functional specificity of sex pheromone receptors in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* [J]. *PLoS ONE*, 2013a, 8 (4): e62094.

Liu Y, Liu H, Wang H, *et al*. Apolygus lucorum genome provides insights into omnivorousness and mesophyll feeding [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2021a, 21 (1): 287-300.

Liu Y, Liu Y, Jiang X, *et al*. Cloning and functional characterization of three new pheromone receptors from the diamondback moth, *Plutella xylostella* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2018d, 107: 14-22.

Liu Y, Xiao HM, Mei Y, *et al*. Evolutionary analysis of chemoreception related gene families of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 718-726. [刘莹, 肖花美, 梅洋, 等. 草地贪夜蛾化学感受相关基因家族的进化分析 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 718-726]

Liu Y, Zhang S, Cao S, *et al*. An odorant receptor mediates the avoidance of *Plutella xylostella* against parasitoid [J]. *BMC Biology*, 2024, 22: 61.

Liu Y, Zhang S, Liu Y, *et al*. Odorant receptor PxylOR11 mediates repellency of *Plutella xylostella* to aromatic volatiles [J]. *Frontiers in Physiology*, 2022, 13: 938555.

Liu, JB, Wu H, Yi JQ, *et al*. Transcriptome characterization and gene expression analysis related to chemoreception in *Trichogramma chilonis*, an egg parasitoid [J]. *Gene*, 2018c, 678: 288-301.

Lorenzo MG, Fernandes GDR, Latorre-Estivalis JM. Local age - dependent neuromodulation in *Rhodnius prolixus* antennae [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2024, 115 (4): e22106.

Macharia R, Mireji P, Murungi E, *et al*. Genome-wide comparative analysis of chemosensory gene families in five tsetse fly species [J]. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2016, 10 (2): e0004421.

Matthews BJ, Dudchenko O, Kingan SB, *et al*. Improved reference genome of *Aedes aegypti* informs arbovirus vector control [J]. *Nature*, 2018, 563 (7732): 501-507.

Melo N, Capek M, Arenas OM, *et al*. The irritant receptor TRPA1

mediates the mosquito repellent effect of catnip [J]. *Current Biology*, 2021, 31 (9): 1988–1994.

Min S, Ai M, Shin SA, *et al*. Dedicated olfactory neurons mediating attraction behavior to ammonia and amines in *Drosophila* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110 (14): E1321–E1329.

Morinaga S, Tsubota T, Takasu Y, *et al*. Role of a single odorant receptor in the chemotaxis behavior of *Bombyx mori* [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2023, 87 (6): 646–648.

Pang JX, Zeng X, Zhu JY, *et al*. Chemosensory transmembrane protein families in the coffee white stemborer, *Xylotrechus quadripes* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2018, 47 (4): 969–981.

Paoli M, Galizia GC. Olfactory coding in honeybees [J]. *Cell and Tissue Research*, 2021, 383 (1): 35–58.

Papanicolaou A, Schetelig MF, Arensburger P, *et al*. The whole genome sequence of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), reveals insights into the biology and adaptive evolution of a highly invasive pest species [J]. *Genome Biology*, 2016, 17 (1): 192.

Park D, Jung JW, Choi BS, *et al*. Uncovering the novel characteristics of Asian honey bee, *Apis cerana*, by whole genome sequencing [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16 (1): 1.

Peñalva-Arana DC, Lynch M, Robertson HM. The chemoreceptor genes of the waterflea *Daphnia pulex*: Many *Grs* but no *Ors* [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9: 79.

Peng G, Kashio M, Morimoto T, *et al*. Plant-derived tick repellents activate the honey bee ectoparasitic mite TRPA1 [J]. *Cell Reports*, 2015, 12 (2): 190–202.

Pitts RJ, Derryberry SL, Zhang Z, *et al*. Variant ionotropic receptors in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* tuned to amines and carboxylic acids [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 40297.

Prieto-Godino LL, Rytz R, Cruchet S, *et al*. Evolution of acid-sensing olfactory circuits in Drosophilids [J]. *Neuron*, 2017, 93 (3): 661–676.

Qiu L, Tao S, He H, *et al*. Transcriptomics reveal the molecular underpinnings of chemosensory proteins in *Chlorops oryzae* [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 890.

Quan Q, Hu X, Pan B, *et al*. Draft genome of the cotton aphid *Aphis gossypii* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2019, 105: 25–32.

Ramasamy S, Ometto L, Crava CM, *et al*. The evolution of olfactory gene families in *Drosophila* and the genomic basis of chemical-ecological adaptation in *Drosophila suzukii* [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2016, 8 (8): 2297–2311.

Richards S, Gibbs RA, Weinstock GM, *et al*. The genome of the model beetle and pest *Tribolium castaneum* [J]. *Nature*, 2008, 452 (7190): 949–955.

Robertson HM, Baits RL, Walden KK, *et al*. Enormous expansion of the chemosensory gene repertoire in the omnivorous German cockroach *Blattella germanica* [J]. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2018a, 330 (5): 265–278.

Robertson HM, Gadau J, Wanner KW. The insect chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, Suppl 1: 121–136.

Robertson HM, Robertson EC, Walden KK, *et al*. The chemoreceptors and odorant binding proteins of the soybean and pea aphids [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2019b, 105: 69–78.

Robertson HM, Wanner KW. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family [J]. *Genome Research*, 2006, 16 (11): 1395–1403.

Robertson HM, Waterhouse RM, Walden KK, *et al*. Genome sequence of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus*, representing an early-branching lineage of the Hymenoptera, illuminates evolution of hymenopteran chemoreceptors [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2018b, 10 (11): 2997–3011.

Robertson HM. Molecular evolution of the major arthropod chemoreceptor gene families [J]. *Annual Review of Entomology*, 2019a, 64 (1): 227–242.

Rytz R, Croset V, Benton R. Ionotropic receptors (IRs): Chemosensory ionotropic glutamate receptors in *Drosophila* and beyond [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, 43 (9): 888–897.

Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, *et al*. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkmoth *Bombyx mori* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101 (47): 16653–16658.

Scott JG, Warren WC, Beukeboom LW, *et al*. Genome of the house fly, *Musca domestica* L., a global vector of diseases with adaptations to a septic environment [J]. *Genome Biology*, 2014, 15 (10): 466.

Shan, S, Wang, SN, Song, X, e*t al*. Antennal ionotropic receptors IR64a1 and IR64a2 of the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidate) collaboratively perceive habitat and host cues [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2019, 114: 103204.

Sheng S, Liao CW, Zheng Y, *et al*. Candidate chemosensory genes identified in the endoparasitoid *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) by antennal transcriptome analysis [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2017, 22: 20–31.

Silbering AF, Rytz R, Grosjean Y, *et al*. Complementary function and integrated wiring of the evolutionarily distinct *Drosophila* olfactory subsystems [J]. *Journal of Neuroscience*, 2011, 31 (38): 13357–13375.

Smith CD, Zimin A, Holt C, *et al*. Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011a, 108 (14): 5673–5678.

Smith CR, Smith CD, Robertson HM, *et al*. Draft genome of the red

harvester ant *Pogonomyrmex barbatus* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011b, 108 (14): 5667-5672.

Sparks ME, Bansal R, Benoit JB, *et al.* Brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål), genome: Putative underpinnings of polyphagy, insecticide resistance potential and biology of a top worldwide pest [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1): 227.

Steinbrecht RA. Structure and Function of Insect Olfactory Sensilla [M]. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. 1996, 200: 158-174.

Steinwender B, Thrimawithana AH, Crowhurst R, *et al.* Odorant receptors of the New Zealand endemic leafroller moth species *Planotortrix octo* and *P. excessana* [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (3): e0152147.

Sun D, Zhang Y, Cao S, *et al*. A compound produced by *Helicoverpa armigera* male genitalia activates a conserved pheromone receptor [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024. DOI: 10.1016/j.jia.2024.07.019.

Sun L, Zhang YN, Qian JL, *et al.* Identification and expression patterns of *Anoplophora chinensis* (Forster) chemosensory receptor genes from the antennal transcriptome [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 90.

Sun YL, Dong JF, Gu N, *et al.* Identification of candidate chemosensory receptors in the antennae of the variegated cutworm, *Peridroma saucia* Hübner, based on a transcriptome analysis [J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 39.

Tanaka K, Uda Y, Ono Y, *et al*. Highly selective tuning of a silkworm olfactory receptor to a key mulberry leaf volatile [J]. *Current Biology*, 2009, 19 (11): 881-890.

Tang Q, Zhang Y, Shen C, *et al.* Identification and expression profiling of odorant receptor protein genes in *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionoidea) using RT-qPCR [J]. *Neotropical Entomology*, 2019, 48 (4): 538-551.

Tang R, Huang C, Yang J, *et al.* A ghost moth olfactory prototype of the lepidopteran sex communication [J]. *GigaScience*, 2024, 13: giae044.

Tang R, Jiang NJ, Ning C, *et al*. The olfactory reception of acetic acid and ionotropic receptors in the Oriental armyworm, *Mythimna separata* Walker [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2020, 118: 103312.

Tian K, Liu W, Feng LK, *et al*. Functional characterization of pheromone receptor candidates in codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Insect Science*, 2021, 28 (2): 445-456.

Tian Z, Sun L, Li Y, *et al.* Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae) [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 544.

Venkatachalam K, Montell C. TRP channels [J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2007, 76: 387-417.

Wan F, Yin C, Tang R, *et al.* A chromosome-level genome assembly of *Cydia pomonella* provides insights into chemical ecology and insecticide resistance [J]. *Nature Communications*, 2019, 10 (1): 4237.

Wang B, Dong W, Li H, *et al*. Molecular basis of (E)-β-farnesene-mediated aphid location in the predator *Eupeodes corollae* [J]. *Current Biology*, 2022b, 32 (5): 951-962.

Wang B, Liu Y, He K, *et al*. Comparison of research methods for functional characterization of insect olfactory receptors [J]. *Scientific Reports*, 2016a, 6: 32806.

Wang B, Liu Y, Wang GR. Chemosensory genes in the antennal transcriptome of two syrphid species, *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* (Diptera: Syrphidae) [J]. *BMC Genomics*, 2017a, 18: 586.

Wang C, Cao S, Shi C, *et al*. The novel function of an orphan pheromone receptor reveals the sensory specializations of two potential distinct types of sex pheromones in noctuid moth [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2024b, 81 (1): 259.

Wang G, Vasquez GM, Schal C, *et al*. Functional characterization of pheromone receptors in the tobacco budworm *Heliothis virescens* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2011, 20 (1): 125-133.

Wang GR, Carey AF, Carlson JR, *et al*. Molecular basis of odor coding in the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107 (9): 4418-4423.

Wang GY, Zhu JL, Zhou WW, *et al.* Identification and expression analysis of putative chemoreception genes from *Cyrtorhinus lividipennis* (Hemiptera: Miridae) antennal transcriptome [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 12981.

Wang L, Anderson DJ. Identification of an aggression-promoting pheromone and its receptor neurons in *Drosophila* [J]. *Nature*, 2010, 463 (7278): 227-231.

Wang Q, Dicke M, Haverkamp A. Sympatric *Pieris* butterfly species exhibit a high conservation of chemoreceptors [J]. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 2023, 17: 1155405.

Wang SN, Peng Y, Lu ZY, *et al.* Cloning and expression profile of ionotropic receptors in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2016, 90: 27-35.

Wang SN, Peng Y, Lu ZY, *et al*. Identification and expression analysis of putative chemosensory receptor genes in *Microplitis mediator* by antennal transcriptome screening [J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2015, 11 (7): 737-751.

Wang SN, Shan S, Zheng Y, *et al.* Gene structure and expression characteristic of a novel odorant receptor gene cluster in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2017b, 26 (4): 420-431.

Wang X, Fang X, Yang P, *et al*. The locust genome provides insight into swarm formation and long-distance flight [J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 2957.

Wang Y, Chen Q, Zhao H, *et al.* Identification and comparison of candidate olfactory genes in the olfactory and non-olfactory organs of elm pest *Ambrostoma quadriimpressum* (Coleoptera: Chrysomelidae) based on transcriptome analysis [J]. *PLoS ONE*,

2016b, 11 (1): e0147144.

Wang Y, Dong H, Qu Y, *et al*. Circabidian rhythm of sex pheromone reception in a scarab beetle [J]. *Current Biology*, 2024c, 34 (3): 568–578.

Wang Y, Fang G, Cao Y, *et al.* The genome of the black cutworm *Agrotis ipsilon* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2021, 139: 103665.

Wang Y, Fang G, Xu P, *et al.* Behavioral and genomic divergence between a generalist and a specialist fly [J]. *Cell Reports*, 2022a, 41 (7): 111654.

Wang Y, Qiu L, Wang B, *et al*. Structural basis for odorant recognition of the insect odorant receptor OR–Orco heterocomplex [J]. *Science*, 2024a, 384 (6703): 1453–1460.

Wang Z, Yang P, Chen D, *et al.* Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2015, 72 (22): 4429–4443.

Wanner KW, Anderson AR, Trowell SC, *et al*. Female-biased expression of odourant receptor genes in the adult antennae of the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2007, 16 (1): 107–119.

Wanner KW, Nichols AS, Allen JE, *et al*. Sex pheromone receptor specificity in the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis* [J]. *PLoS ONE*, 2010, 5 (1): e8685.

Wei ZQ, Wang JX, Guo JM, *et al*. An odorant receptor tuned to an attractive plant volatile vanillin in *Spodoptera litura* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2023, 196: 105619.

Wicher D, Miazzi F. Functional properties of insect olfactory receptors: ionotropic receptors and odorant receptors [J]. *Cell and Tissue Research*, 2021, 383 (1): 7–19.

Wilson RI, Mainen ZF. Early events in olfactory processing [J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2006, 29: 163–201.

Wu H, Li RT, Dong JF, *et al*. An odorant receptor and glomerulus responding to farnesene in *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2019b, 115: 103106.

Wu N, Zhang S, Li X, *et al.* Fall webworm genomes yield insights into rapid adaptation of invasive species [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019a, 3 (1): 105–115.

Wu YM, Liu YY, Chen XS. Genomic content of chemosensory receptors in two sister blister beetles facilitates characterization of chemosensory evolution [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1): 589.

Wu Z, Bin S, He H, *et al.* Differential expression analysis of chemoreception genes in the striped flea beetle *Phyllotreta striolata* using a transcriptomic approach [J]. *PLoS ONE*, 2016a, 11 (4): e0153067.

Wu Z, Zhang H, Bin S, *et al.* Antennal and abdominal transcriptomes reveal chemosensory genes in the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* [J]. *PLoS ONE*, 2016b, 11 (7): e0159372.

Wu ZZ, Qu MQ, Pu XH, *et al.* Transcriptome sequencing of *Tessaratoma papillosa* antennae to identify and analyze expression patterns of putative olfaction genes [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 3070.

Xiao Y, An XK, Khashaveh A, *et al*. Broadly tuned odorant receptor AlinOR59 involved in chemoreception of floral scent in *Adelphocoris lineolatus* [J]. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 2020, 68 (47): 13815–13823.

Xu JW, Zhu XY, Chao QJ, *et al.* Chemosensory gene families in the oligophagous pear pest *Cacopsylla chinensis* (Hemiptera: Psyllidae) [J]. *Insects*, 2019, 10 (6): 175.

Xu W, Papanicolaou A, Liu NY, *et al.* Chemosensory receptor genes in the Oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2015, 24 (2): 253–263.

Yang B, Ozaki K, Ishikawa Y, *et al*. Identification of candidate odorant receptors in Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (3): e0121261.

Yang J, Mo BT, Li GC, *et al.* Identification and functional characterization of chemosensory genes in olfactory and taste organs of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Insect Science*, 2024. DOI: 10.1111/1744–7917.13350.

Yang P, Xie SA, Gong XF *et al*. Analysis of the transcriptome and chemoreception-related genes of *Agrilus zanthoxylumi* (Coleoptera: Buprestidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2019, 62 (5): 547–560. [杨平, 谢寿安, 巩雪芳, 等. 花椒窄吉丁转录组及化学感受相关基因的分析 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (5): 547–560]

Yang S, Cao D, Wang G, *et al.* Identification of genes involved in chemoreception in *Plutella xyllostella* by antennal transcriptome analysis [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 1–16.

Yi JK, Yang S, Wang S, *et al.* Identification of candidate chemosensory receptors in the antennal transcriptome of the large black chafer *Holotrichia parallela* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D–Genomics & Proteomic*, 2018, 28: 63–71.

Yin N, Xiao H, Yang A, *et al.* Genome-wide analysis of odorant and gustatory receptors in six *Papilio* butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Insects*, 2022, 13 (9): 779.

Yin NN, Nuo SM, Xiao HY, *et al.* The ionotropic receptor gene family in Lepidoptera and Trichoptera: Annotation, evolutionary and functional perspectives [J]. *Genomics*, 2021, 113 (1): 601–612.

You M, Yue Z, He W, *et al*. A heterozygous moth genome provides insights into herbivory and detoxification [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45 (2): 220–225.

Yu J, Yang B, Chang Y, *et al.* Identification of a general odorant receptor for repellents in the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 176.

Yuan H, Chang H, Zhao L, *et al.* Sex-and tissue-specific transcriptome analyses and expression profiling of olfactory-related genes in *Ceracris nigricornis* Walker (Orthoptera: Acrididae) [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20 (1): 808.

Zacharuk RY. Antennae and Sensilla [M]. London: Pergamon Press, 1985, 6: 1–69.

Zeng FF, Zhao ZF, Yan MJ, *et al*. Identification and comparative expression profiles of chemoreception genes revealed from major chemoreception organs of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (12): e0144267.

Zhan HX, Li L, Li FQ, *et al*. Identification and comparative expression profiles of candidate olfactory receptors in the transcriptomes of the important egg parasitoid wasp *Anastatus japonicus* Ashmead (Hymenoptera: Eupelmidae) [J]. *Plants*, 2023, 12 (4): 915.

Zhan S, Merlin C, Boore JL, *et al*. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration [J]. *Cell*, 2011, 147 (5): 1171-1185.

Zhang B, Liu B, Huang C, *et al*. A chromosome-level genome assembly of the beet armyworm *Spodoptera exigua* [J]. *Genomics*, 2023a, 115 (2): 110571.

Zhang J, Bisch-Knaden S, Fandino RA, *et al*. The olfactory coreceptor IR8a governs larval feces-mediated competition avoidance in a hawkmoth [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019b, 116 (43): 21828-21833.

Zhang J, Liu CC, Yan SW, *et al*. An odorant receptor from the common cutworm (*Spodoptera litura*) exclusively tuned to the important plant volatile cis-3-hexenyl acetate [J]. *Insect Molecular Biology*, 2013a, 22 (4): 424-432.

Zhang J, Raza SAK, Wei Z, *et al*. Competing beetles attract egg laying in a hawkmoth [J]. *Current Biology*, 2022b, 32 (4): 861-869.

Zhang J, Wang B, Dong S, *et al*. Antennal transcriptome analysis and comparison of chemosensory gene families in two closely related noctuidae moths, *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* [J]. *PLoS ONE*, 2015a, 10 (2): e0117054.

Zhang J, Yan S, Liu Y, *et al*. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in the common cutworm (*Spodoptera litura*) [J]. *Chemical Senses*, 2015b, 40 (1): 7-16.

Zhang R, Lun X, Zhang Y, *et al*. Characterization of ionotropic receptor gene EonuIR25a in the tea green leafhopper, *Empoasca onukii* Matsuda [J]. *Plants*, 2023c, 12 (10): 2034.

Zhang R, Wang B, Grossi G, *et al*. Molecular basis of alarm pheromone detection in aphids [J]. *Current Biology*, 2017b, 27 (1): 55-61.

Zhang S, Wang X, Wang G, *et al*. An odorant receptor of the green mirid bug, *Apolygus lucorum*, tuned to linalool [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2022c, 144: 103764.

Zhang SF, Liu HH, Kong XB, *et al*. Identification and expression profiling of chemosensory genes in *Dendrolimus punctatus* Walker [J]. *Frontiers in Physiology*, 2017a, 8: 471.

Zhang X, Jiang Z, Jiao X, *et al*. Genome assembly and comparative analysis of the egg parasitoid wasp *Trichogramma dendrolimi* shed light on the composition and evolution of olfactory receptors and venoms [J]. *Insects*, 2023b, 14 (2): 144.

Zhang X, Liu Y, Guo M, *et al*. A female-specific odorant receptor mediates oviposition deterrence in the moth *Helicoverpa armigera* [J]. *Current Biology*, 2024, 34 (1): 1-11.

Zhang X, Yang S, Zhang J, *et al*. Identification and expression analysis of candidate chemosensory receptors based on the antennal transcriptome of *Lissorhoptrus oryzophilus* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2019a, 30: 133-142.

Zhang XX, Wang GR. Advances in research on the identification and function of ionotropic receptors in insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (5): 1046-1055. [张夏瑄, 王桂荣. 昆虫离子型受体的鉴定及功能研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (5): 1046-1055]

Zhang XX, Yang B, Sun DD, *et al*. Ionotropic receptor 8a is involved in the attraction of *Helicoverpa armigera* to acetic acid [J]. *Insect Science*, 2022a, 29 (3): 657-668.

Zhang YN, Ma JF, Sun L, *et al*. Molecular identification and sex distribution of two chemosensory receptor families in *Athetis lepigone* by antennal transcriptome analysis [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2016, 19 (3): 571-580.

Zhang YV, Ni JF, Montell C. The molecular basis for attractive salt-taste coding in *Drosophila* [J]. *Science*, 2013b, 340 (6138): 1334-1338.

Zhao C, Escalante LN, Chen H, *et al*. A massive expansion of effector genes underlies gall-formation in the wheat pest *Mayetiola destructor* [J]. *Current Biology*, 2015, 25 (5): 613-620.

Zhao HX, Xiao WY, Ji CH, *et al*. Candidate chemosensory genes identified from the greater wax moth, *Galleria mellonella*, through a transcriptomic analysis [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 1-12.

Zhao J, Chen AQ, Ryu J, *et al*. Structural basis of odor sensing by insect heteromeric odorant receptors [J]. *Science*, 2024, 384 (6703): 1460-1467.

Zhao Y, Cui K, Li H, *et al*. Identification and expression analysis of chemosensory receptor genes in *Bradysia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2020a, 113 (1): 435-450.

Zhao Y, Wang F, Zhang X, *et al*. Transcriptome and expression patterns of chemosensory genes in antennae of the parasitoid wasp *Chouioia cunea* [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (2): e0148159.

Zhao YJ, Li GC, Zhu JY, *et al*. Genome-based analysis reveals a novel SNMP group of the Coleoptera and chemosensory receptors in *Rhaphuma horsfieldi* [J]. *Genomics*, 2020b, 112 (4): 2713-2728.

Zheng HX, Zhang YW, Zhang XH, *et al*. Analysis of the antennal transcriptome and olfaction-related genes of *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (2): 168-177. [郑海霞, 张耀文, 张仙红, 等. 绿豆象触角转录组及嗅觉相关基因的分析 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (2): 168-177]

Zheng X, Wang L, Liu Y, *et al*. Improved genome assembly provides new insights into the environmental adaptation of the American cockroach, *Periplaneta americana* [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2022, 111 (4): e21956.

Zhou LY, Li W, Liu HY, *et al*. Systemic identification and analyses of genes potentially involved in chemosensory in the devastating tea pest *Basilepta melanopus* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2019a, 31: 100586.

Zhou X, Slone JD, Rokas A, *et al*. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding [J]. *PLoS Genetics*, 2012, 109 (22): 8899-8904.

Zhou YT, Li L, Zhou XR, *et al*. Identification and expression profiling of candidate chemosensory membrane proteins in the band-winged grasshopper, *Oedaleus asiaticus* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 2019b, 30: 33-44.

Zhu JY, Xu ZW, Zhang XM, *et al*. Genome-based identification and analysis of ionotropic receptors in *Spodoptera litura* [J]. *The Science of Nature-Naturwissenschaften*, 2018, 105 (5-6): 38.

附录：表1 昆虫气味受体和离子型受体注释情况进展

表2 昆虫嗅觉受体功能研究进展

详细数据见网络版增强出版附表（http://hjkcxb. alljournals. net/）

附表 1　昆虫气味受体和离子型受体注释情况进展

Annexed table 1　Progress in the annotation of insect odorant receptors and ionotropic receptors

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	基因组 Genome	60	66	Benton *et al.*，2009；Rytz *et al.*，2013；Robertson, 2019a；郭金梦等，2020；张夏瑄等，2020
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	斑翅果蝇 *Drosophila suzukii*	基因组 Genome	66	68	Crava *et al.*，2016；Ramasamy *et al.*，2016
双翅目 Diptera	实蝇科 Tephritidae	桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis*	基因组 Genome	104	86	Wang *et al.*，2022a
双翅目 Diptera	实蝇科 Tephritidae	柑橘大实蝇 *Bactrocera minax*	基因组 Genome	59	59	Wang *et al.*，2022a
双翅目 Diptera	实蝇科 Tephritidae	地中海实蝇 *Ceratitis capitata*	基因组 Genome	76	71	Papanicolaou *et al.*，2016
双翅目 Diptera	舌蝇科 Glossinidae	奥斯汀舌蝇 *Glossina austeni*	基因组 Genome	40	28	Macharia *et al.*，2016
双翅目 Diptera	舌蝇科 Glossinidae	*Glossina brevipalpis*	基因组 Genome	42	28	Macharia *et al.*，2016
双翅目 Diptera	舌蝇科 Glossinidae	*Glossina fuscipes fuscipes*	基因组 Genome	42	31	Macharia *et al.*，2016
双翅目 Diptera	舌蝇科 Glossinidae	刺舌蝇 *Glossina morsitans*	基因组 Genome	46	30	Macharia *et al.*，2016
双翅目 Diptera	舌蝇科 Glossinidae	淡足舌蝇 *Glossina pallidipes*	基因组 Genome	42	30	Macharia *et al.*，2016
双翅目 Diptera	家蝇科 Muscidae	家蝇 *Musca domestica*	基因组 Genome	86	110	Scott *et al.*，2014
双翅目 Diptera	丽蝇科 Calliphoridae	幽暗丽蝇 *Calliphora stygia*	触角转录组 Antennal transcriptome	50	22	Leitch *et al.*，2015
双翅目 Diptera	食蚜蝇科 Syrphidae	斜斑鼓额食蚜蝇 *Scaeva pyrastri*	触角转录组 Antennal transcriptome	38	16	Li *et al.*，2016
双翅目 Diptera	食蚜蝇科 Syrphidae	大灰优食蚜蝇 *Eupeodes corollae*	触角转录组 Antennal transcriptome	42	23	Wang B *et al.*，2017a
双翅目 Diptera	食蚜蝇科 Syrphidae	黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus*	触角转录组 Antennal transcriptome	51	32	Wang B *et al.*，2017a
双翅目 Diptera	秆蝇科 Chloropidae	稻秆潜蝇 *Chlorops oryzae*	转录组 Transcriptome	25	19	Qiu *et al.*，2018
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	中华按蚊 *Anopheles sinensis*	基因组 Genome；转录组 Transcriptome	59	35	Li *et al.*，2019；He *et al.*，2022
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*	基因组 Genome	79	46	Pitts *et al.*，2017；He *et al.*，2022
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	基因组 Genome	117	135	Matthews *et al.*，2018
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	白纹伊蚊 *Aedes albopictus*	基因组 Genome	158	102	Chen *et al.*，2017；He *et al.*，2022
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus*	基因组 Genome	112	69	Croset *et al.*，2010；He *et al.*，2022
双翅目 Diptera	瘿蚊科 Cecidomyiidae	黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor*	基因组 Genome	122	39	Zhao *et al.*，2015
双翅目 Diptera	眼蕈蚊科 Sciaridae	韭菜迟眼蕈蚊 *Bradysia odoriphaga*	触角转录组 Antennal transcriptome	71	18	Zhao *et al.*，2020a
鳞翅目 Lepidoptera	蝙蝠蛾科 Hepialidae	剑川无钩蝠蛾 *Ahamus jianchuanensis*	触角转录组 Antennal transcriptome	10	7	Tang *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	蝙蝠蛾科 Hepialidae	虫草钩蝠蛾 *Thitarodes armoricanus*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	16	32	Tang *et al.*，2024

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
鳞翅目 Lepidoptera	蝙蝠蛾科 Hepialidae	小金蝠蛾 *Thitarodes xiaojinensis*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	23	29	Tang *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	菜蛾科 Plutellidae	小菜蛾 *Plutella xylostella*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	54	16	Yang *et al.*，2017
鳞翅目 Lepidoptera	蚕蛾科 Bombycidae	家蚕 *Bombyx mori*	基因组 Genome	66	30	Yin *et al.*，2021；Morinaga *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	天蛾科 Sphingidae	烟草天蛾 *Manduca sexta*	基因组 Genome	73	34	Koenig *et al.*，2015；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	卷蛾科 Tortricidae	苹果蠹蛾 *Cydia pomonella*	基因组 Genome	85	43	Wan *et al.*，2019；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	卷蛾科 Tortricidae	梨小食心虫 *Grapholita molesta*	触角转录组 Antennal transcriptome	48	24	Li *et al.*，2015a
鳞翅目 Lepidoptera	卷蛾科 Tortricidae	新西兰卷蛾 *Planotortrix excessana*	触角转录组 Antennal transcriptome	47	22	Steinwender *et al.*，2016；Grapputo *et al.*，2018
鳞翅目 Lepidoptera	螟蛾科 Pyralidae	大蜡螟 *Galleria mellonella*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	46	45	Zhao *et al.*，2019；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	螟蛾科 Pyralidae	稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*	触角转录组 Antennal transcriptome	29	15	Zeng *et al.*，2015
鳞翅目 Lepidoptera	螟蛾科 Pyralidae	亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*	触角转录组 Antennal transcriptome	54	39	Yu *et al.*，2020；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	螟蛾科 Pyralidae	二化螟 *Chilo suppressalis*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	47	36	Cao *et al.*，2014；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	尺蛾科 Geometridae	灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens*	触角转录组 Antennal transcriptome	59	24	Li *et al.*，2017a
鳞翅目 Lepidoptera	尺蛾科 Geometridae	槐尺蠖 *Semiothisa cinerearia*	触角转录组 Antennal transcriptome	52	23	Liu *et al.*，2020a
鳞翅目 Lepidoptera	麦蛾科 Gelechiidae	番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*	基因组 Genome	58	44	Yin *et al.*，2021；Huang *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	蛀果蛾科 Carposinidae	桃蛀果蛾 *Carposina sasakii*	触角转录组 Antennal transcriptome	52	8	Tian *et al.*，2018
鳞翅目 Lepidoptera	灯蛾科 Arctiidae	美国白蛾 *Hyphantria cunea*	基因组 Genome	47	44	Wu *et al.*，2019a；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	裳蛾科 Erebidae	舞毒蛾 *Lymantria dispar*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	33	54	Clavijo McCormick *et al.*，2017；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	粉蝶科 Pieridae	菜粉蝶 *Pieris rapae*	触角转录组 Antennal transcriptome	60	34	Wang *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	凤蝶科 Papilionidae	柑橘凤蝶 *Papilio xuthus*	基因组 Genome	59	33	Yin *et al.*，2021；Yin *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	凤蝶科 Papilionidae	东方虎凤蝶 *Papilio glaucus*	基因组 Genome	61	34	Yin *et al.*，2021；Yin *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	凤蝶科 Papilionidae	金凤蝶 *Papilio machaon*	基因组 Genome	61	32	Yin *et al.*，2021；Yin *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	凤蝶科 Papilionidae	玉带凤蝶 *Papilio polytes*	基因组 Genome	67	37	Yin *et al.*，2021；Yin *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	蛱蝶科 Nymphalidae	黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus*	基因组 Genome	64	32	Zhan *et al.*，2011；Engsontia *et al.*，2014；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	蛱蝶科 Nymphalidae	红带袖蝶 *Heliconius melpomene*	基因组 Genome	70	33	Yin *et al.*，2021

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
鳞翅目 Lepidoptera	枯叶蛾科 Lasiocampidae	马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus*	转录组 Transcriptome	60	18	Zhang *et al.*，2017a
鳞翅目 Lepidoptera	木蠹蛾科 Cossidae	沙棘木蠹蛾 *Eogystia hippophaecolus*	触角转录组 Antennal transcriptome	63	12	Hu *et al.*，2016
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	基因组 Genome	82	45	刘莹等，2019；Yin *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	53	20	Du *et al.*，2018；Zhang *et al.*，2023a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*	转录组 Transcriptome	64	22	Koutroumpa *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	27	45	Zhu *et al.*，2018；Yang *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	东方粘虫 *Mythimna separata*	触角转录组 Antennal transcriptome	67	19	Tang *et al.*，2020
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	二点委夜蛾 *Athetis lepigone*	触角转录组 Antennal transcriptome	61	19	Zhang *et al.*，2016
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	疆夜蛾 *Peridroma saucia*	触角转录组 Antennal transcriptome	63	24	Sun *et al.*，2020
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	65	51	Zhang *et al.*，2015a；Liu *et al.*，2018a；Fan *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟青虫 *Helicoverpa assulta*	触角转录组 Antennal transcriptome	64	24	Xu *et al.*，2014；Zhang *et al.*，2015a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	双委夜蛾 *Athetis dissimilis*	触角转录组 Antennal transcriptome	60	12	Dong *et al.*，2020
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	小地老虎 *Agrotis ipsilon*	基因组 Genome	86	39	Wang *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	舟蛾科 Notodontidae	仁扇舟蛾 *Clostera restitura*	触角转录组 Antennal transcriptome	78	15	Gu *et al.*，2019
鞘翅目 Coleoptera	吉丁科 Buprestidae	白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis*	基因组 Genome	47	31	Andersson *et al.*，2019
鞘翅目 Coleoptera	吉丁科 Buprestidae	花椒窄吉丁 *Agrilus zanthoxylumi*	触角转录组 Antennal transcriptome	8	7	杨平等，2019
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*	基因组 Genome	86	57	Andersson *et al.*，2019
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	红脂大小蠹 *Dendroctonus valens*	触角转录组 Antennal transcriptome	22	3	Gu *et al.*，2015
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	云南切梢小蠹 *Tomicus yunnanensis*	转录组 Transcriptome	9	3	Liu *et al.*，2018b
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus*	触角转录组 Antennal transcriptome	76	10	Antony *et al.*，2016
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	稻水象甲 *Lissorhoptrus oryzophilus*	触角转录组 Antennal transcriptome	41	10	Zhang *et al.*，2019a
鞘翅目 Coleoptera	象甲科 Curculionidae	玉米象 *Sitophilus zeamais*	触角转录组 Antennal transcriptome	64	20	Tang *et al.*，2019；Chen *et al.*，2020
鞘翅目 Coleoptera	天牛科 Cerambycidae	光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*	转录组 Transcriptome	132	59	Zhao *et al.*，2020b
鞘翅目 Coleoptera	天牛科 Cerambycidae	管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi*	转录组 Transcriptome	84	20	Zhao *et al.*，2020b
鞘翅目 Coleoptera	天牛科 Cerambycidae	灭字脊虎天牛 *Xylotrechus quadripes*	触角转录组 Antennal transcriptome	33	18	Pan *et al.*，2018
鞘翅目 Coleoptera	天牛科 Cerambycidae	星天牛 *Anoplophora chinensis*	触角转录组 Antennal transcriptome	53	4	Sun *et al.*，2018

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
鞘翅目 Coleoptera	天牛科 Cerambycidae	双条杉天牛 *Semanotus bifasciatus*	触角转录组 Antennal transcriptome	71	18	Li *et al.*，2022
鞘翅目 Coleoptera	拟步甲科 Tenebrionidae	赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*	基因组 Genome	341	23	Zhao *et al.*，2020b
鞘翅目 Coleoptera	金龟科 Scarabaeidae	铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta*	触角转录组 Antennal transcriptome	43	5	Li *et al.*，2015b
鞘翅目 Coleoptera	金龟科 Scarabaeidae	华北大黑鳃金龟 *Holotrichia oblita*	触角转录组 Antennal transcriptome	44	9	Li *et al.*，2017b
鞘翅目 Coleoptera	金龟科 Scarabaeidae	暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela*	触角转录组 Antennal transcriptome	47	27	Yi *et al.*，2018
鞘翅目 Coleoptera	金龟科 Scarabaeidae	白星花金龟 *Protaetia brevitarsis*	触角转录组 Antennal transcriptome	72	8	Liu *et al.*，2019
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	大猿叶虫 *Colaphellus bowringi*	触角转录组 Antennal transcriptome	43	9	Li *et al.*，2015c
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*	触角转录组 Antennal transcriptome	81	27	Cohen *et al.*，2024
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	紫榆叶甲 *Ambrostoma quadriimpressum*	触角转录组 Antennal transcriptome	34	20	Wang *et al.*，2016b
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata*	触角转录组 Antennal transcriptome	73	49	Wu *et al.*，2016a
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	椰心叶甲 *Brontispa longissima*	触角转录组 Antennal transcriptome	48	19	Bin *et al.*，2017
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	茶角胸叶甲 *Basilepta melanopus*	触角转录组 Antennal transcriptome	63	18	Zhou *et al.*，2019a
鞘翅目 Coleoptera	叶甲科 Chrysomelidae	绿豆象 *Callosobruchus chinensis*	触角转录组 Antennal transcriptome	116	1	郑海霞等，2018
鞘翅目 Coleoptera	三锥象科 Brentidae	甘薯小象 *Cylas formicarius*	基因组 Genome	132	72	Hua *et al.*，2023
鞘翅目 Coleoptera	芫菁科 Meloidae	眼斑沟芫菁 *Hycleus cichorii*	基因组 Genome	149	50	Wu *et al.*，2020
鞘翅目 Coleoptera	芫菁科 Meloidae	大斑沟芫菁 *Hycleus phaleratus*	基因组 Genome	89	45	Wu *et al.*，2020
半翅目 Hemiptera	飞虱科 Delphacidae	灰飞虱 *Laodelphax striatellus*	基因组 Genome	133	23	He *et al.*，2020
半翅目 Hemiptera	飞虱科 Delphacidae	褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	基因组 Genome	141	25	He *et al.*，2018
半翅目 Hemiptera	飞虱科 Delphacidae	白背飞虱 *Sogatella furcifera*	基因组 Genome	135	16	He *et al.*，2018
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	大豆蚜 *Aphis glycines*	基因组 Genome	47	19	Robertson *et al.*，2019b
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	棉蚜 *Aphis gossypii*	基因组 Genome	34	23	Quan *et al.*，2019
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	基因组 Genome	87	19	Robertson *et al.*，2019b
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*	转录组 Transcriptome	15	16	Kang *et al.*，2018
半翅目 Hemiptera	木虱科 Psyllidae	柑橘木虱 *Diaphorina citri*	触角转录组 Antennal transcriptome	46	35	Wu *et al.*，2016b
半翅目 Hemiptera	木虱科 Psyllidae	中国梨喀木虱 *Cacopsylla chinensis*	转录组 Transcriptome	7	4	Xu *et al.*，2019
半翅目 Hemiptera	盲蝽科 Miridae	绿后丽盲蝽 *Apolygus lucorum*	基因组 Genome	135	33	Liu *et al.*，2021a
半翅目 Hemiptera	盲蝽科 Miridae	苜蓿盲蝽 *Adelphocoris lineolatus*	触角转录组 Antennal transcriptome	88	12	Xiao *et al.*，2017
半翅目 Hemiptera	盲蝽科 Miridae	黑肩绿盔盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*	触角转录组 Antennal transcriptome	15	6	Wang *et al.*，2018

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
半翅目 Hemiptera	蝽科 Pentatomidae	茶翅蝽 *Halyomorpha halys*	基因组 Genome	149	39	Sparks *et al.*，2020
半翅目 Hemiptera	荔蝽科 Tessaratomidae	荔蝽 *Tessaratoma papillosa*	触角转录组 Antennal transcriptome	59	14	Wu *et al.*，2017
半翅目 Hemiptera	猎蝽科 Reduviidae	普热猎蝽 *Rhodnius prolixus*	基因组 Genome	116	33	Lorenzo *et al.*，2024
半翅目 Hemiptera	蛛缘蝽科 Alydidae	点蜂缘蝽 *Riptortus pedestris*	基因组 Genome	237	31	Liu *et al.*，2023
蜚蠊目 Blattodea	姬蜚蠊科 Blattellidae	德国小蠊 *Blattella germanica*	基因组 Genome	134	897	Robertson *et al.*，2018a
蜚蠊目 Blattodea	蜚蠊科 Blattidae	美洲大蠊 *Periplaneta americana*	基因组 Genome	58	233	Li *et al.*，2018；Zheng *et al.*，2022
蜚蠊目 Blattodea	原白蚁科 Termopsidae	湿木白蚁 *Zootermopsis nevadensis*	基因组 Genome	61	141	Harrison *et al.*，2018
蜚蠊目 Blattodea	白蚁科 Termitidae	纳塔尔大白蚁 *Macrotermes natalensis*	基因组 Genome	12	75	Harrison *et al.*，2018
蜚蠊目 Blattodea	木白蚁科 Kalotermitidae	*Cryptotermes secundus*	基因组 Genome	54	135	Harrison *et al.*，2018
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator*	触角转录组 Antennal transcriptome	169	17	Wang *et al.*，2017b；Wang *et al.*，2016c
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis*	触角转录组 Antennal transcriptome	25	3	Liu *et al.*，2020b
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	腰带长体茧蜂 *Macrocentrus cingulum*	触角转录组 Antennal transcriptome	79	13	Ahmed *et al.*，2016
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis*	触角转录组 Antennal transcriptome	99	19	Sheng *et al.*，2017
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	阿维蚜茧蜂 *Aphidius ervi*	基因组 Genome	228	38	Dennis *et al.*，2020
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis*	基因组 Genome；转录组 Transcriptome	80	25	Fan *et al.*，2018；Li *et al.*，2021a
膜翅目 Hymenoptera	茧蜂科 Braconidae	豆柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus fabarum*	基因组 Genome	156	37	Dennis *et al.*，2020
膜翅目 Hymenoptera	赤眼蜂科 Trichogrammatidae	螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis*	转录组 Transcriptome	45	14	Liu *et al.*，2018c
膜翅目 Hymenoptera	赤眼蜂科 Trichogrammatidae	稻螟赤眼蜂 *Trichogramma japonicum*	转录组 Transcriptome	51	7	Li *et al.*，2021b
膜翅目 Hymenoptera	赤眼蜂科 Trichogrammatidae	松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi*	基因组 Genome	100	27	Zhang *et al.*，2023b
膜翅目 Hymenoptera	姬小蜂科 Eulophidae	白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*	触角转录组 Antennal transcriptome	80	10	Zhao *et al.*，2016
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科 Apidae	中华蜜蜂 *Apis cerana*	基因组 Genome	119	10	Park *et al.*，2015
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科 Apidae	意大利蜜蜂 *Apis mellifera*	基因组 Genome	163	21	Robertson and Wanner，2006；Paoli and Galizia，2021
膜翅目 Hymenoptera	金小蜂科 Pteromalidae	丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*	基因组 Genome	301	111	Robertson *et al.*，2010；Harrison *et al.*，2018
膜翅目 Hymenoptera	茎蜂科 Cephidae	麦茎蜂 *Cephus cinctus*	基因组 Genome	72	49	Robertson *et al.*，2018b
膜翅目 Hymenoptera	蚁科 Formicidae	巨首芭切叶蚁 *Atta cephalotes*	基因组 Genome	376	18	Kock *et al.*，2013；Engsontia *et al.*，2015
膜翅目 Hymenoptera	蚁科 Formicidae	佛罗里达弓背蚁 *Camponotus floridanus*	转录组 Transcriptome	407	31	Zhou *et al.*，2012
膜翅目 Hymenoptera	蚁科 Formicidae	跳镰猛蚁 *Harpegnathos saltator*	转录组 Transcriptome	377	23	Zhou *et al.*，2012
膜翅目 Hymenoptera	蚁科 Formicidae	阿根廷蚁 *Linepithema humile*	基因组 Genome	367	32	Smith *et al.*，2011

目 Order	科 Family	物种 Species	来源 Source	气味受体 OR	离子型受体 IR	参考文献 References
膜翅目 Hymenoptera	蚁科 Formicidae	红胡须蚁 *Pogonomyrmex barbatus*	基因组 Genome	344	24	Smith *et al.*，2011
膜翅目 Hymenoptera	旋小蜂科 Eupelmidae	荔蝽卵平腹小蜂 *Anastatus japonicus*	触角转录组 Antennal transcriptome	184	17	Zhan *et al.*，2023
蜻蜓目 Odonata	色蟌科 Calopterygidae	华丽色蟌 *Calopteryx splendens*	基因组 Genome	5	21	Ioannidis *et al.*，2017
直翅目 Orthoptera	蝗科 Acrididae	东亚飞蝗 *Locusta migratoria*	基因组 Genome；触角转录组 Antennal transcriptome	142	32	Wang *et al.*，2015
直翅目 Orthoptera	蝗科 Acrididae	青脊竹蝗 *Ceracris nigricornis*	触角转录组 Antennal transcriptome	71	8	Yuan *et al.*，2019
直翅目 Orthoptera	蝗科 Acrididae	黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu*	触角转录组 Antennal transcriptome	91	13	Li *et al.*，2020a
直翅目 Orthoptera	蝗科 Acrididae	亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus*	触角转录组 Antennal transcriptome	60	6	Zhou *et al.*，2019b
直翅目 Orthoptera	蝗科 Acrididae	中华稻蝗 *Oxya chinensis*	触角转录组 Antennal transcriptome	94	12	Cui *et al.*，2019

附表 2　昆虫嗅觉受体功能研究进展

Annexed table 2　Progress in the functional deorphanization of insect olfactory receptors

目 Order	科 Family	物种 Species	受体 (配体) Receptor (Ligand)	参考文献 References
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	OR67 (*cis*-vacceny acetate)	Kurtovic *et al.*，2007
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR75a+IR8a (acetic acid, propionic acid)	Abuin *et al.*，2011
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR84a+IR8a (phenylacetaldehyde)	Abuin *et al.*，2011
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR31a+IR8a (2-oxopentanoic acid)	Silbering *et al.*，2011
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR64a+IR8a (acetic acid)	Ai *et al.*，2013
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR92a (ammonia, amines)	Min *et al.*，2013
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR41a+IR76b (spermine, putrescine, 1,4-diamionbutane)	Huassain *et al.*，2016
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR25a+IR76b (acids)	Chen and Amrein，2017
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*	IR75b+IR75c+IR8a (butyric acid, propionic acid)	Prieto-Godino *et al.*，2017
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	大灰优食蚜蝇 *Eupeodes corollae*	OR25 (eugenol, *p*-cresol, methyl eugenol)	Li *et al.*，2020b
双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	大灰优食蚜蝇 *Eupeodes corollae*	OR3 (*E*-β-farnesene)	Wang *et al.*，2022b
双翅目 Diptera	蚊科 Culicidae	冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*	IR41a,IR41c+IR76b+IR25a (amines)	Pitts *et al.*，2017
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	OR6 (*Z*9-16:OH)；OR14b (*Z*9-14:Ald)	Jiang *et al.*，2014
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	OR13 (*Z*11-16:Ald)；OR6 (*Z*9-16:Ald, *Z*9-14:Ald)；OR16 (*Z*11-16:OH)	Liu *et al.*，2013a

目 Order	科 Family	物种 Species	受体 (配体) Receptor (Ligand)	参考文献 References
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	OR42 (phenylacetaldehyde)	Guo *et al.*，2021
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	OR13 (*Z*7-12:Ac)	Sun *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	OR11 (3*Z*,6*Z*,9*Z*-21:H)	Wang *et al.*，2024b
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	IR8a (acetic acid)	Zhang *et al.*，2022a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟青虫 *Helicoverpa assulta*	OR6 (*Z*9-16:OH)；OR16 (*Z*9-14:Ald)；	Jiang *et al.*，2014
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟青虫 *Helicoverpa assulta*	OR23 (*E*-β-farnesene)	Wu *et al.*，2019b
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟青虫 *Helicoverpa assulta*	OR14b (*Z*9-16:Ald)	Yang *et al.*，2017
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟青虫 *Helicoverpa assulta*	OR13 (*Z*7-12:Ac)	Sun *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	OR13 (*Z*11-16:Ald)	Grosse-Wilde *et al.*，2007
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	OR6 (*Z*9-14:Ald)；OR16 (*Z*11-16:OH)	Wang *et al.*，2011
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	OR13 (*Z*7-12:Ac)	Sun *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	东方粘虫 *Mythimma separata*	OR3 (*Z*11-16:Ald)；OR2 (*Z*9-14:Ald)	Jiang *et al.*，2017
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	东方粘虫 *Mythimma separata*	IR8a (acetic acid)	Tang *et al.*，2020
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	OR12 (*cis*-3-hexenyl acetate)；OR19 (4-ethylacetophenone)	Zhang *et al.*，2013a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	OR51 (vanillin)	Wei *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	OR6 (*Z*9,*E*12-14:OAc)；OR13 (*Z*9,*E*12-14:OAc, *Z*9-14:OAc)；OR16 (*Z*9-14:OH)	Zhang *et al.*，2015b
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	OR13 (*Z*9,*E*12-14:OAc, *Z*9-14:OAc)；OR16 (*Z*9-14:OH)	Liu *et al.*，2013b
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	OR3 (*E*-β-farnesene)	Liu *et al.*，2014
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*	OR14b (*Z*9-16:Ald, *Z*9-14:Ald)；OR16 (*Z*11-16:OH)	Cao *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*	OR13 (*Z*11-16:Ald)；OR6 (*Z*9-16:OH, *Z*9-14:Ald, *Z*9-16:Ald)；	Cao *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	阿根廷棉铃虫 *Helicoverpa gelotopoeon*	OR13 (*Z*11-16:Ald)；OR14b (*Z*9-16:Ald, *Z*9-14:Ald)；OR16 (*Z*9-14:Ald)	Cao *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	阿根廷棉铃虫 *Helicoverpa gelotopoeon*	OR6 (*Z*9-16:OH, *Z*9-14:Ald, *Z*9-16:Ald)；	Cao *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	OR13 (*Z*9-14:Ac, *Z*9,*E*12-14:Ac)；OR56 (*Z*7-12:Ac)；OR62 (*Z*7-12:Ac)	Guo *et al.*，2022a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	OR6 (*Z*9,*E*12-14:Ac)；OR16 (*Z*9-14:OH, *Z*9-14:Ald)	Guo *et al.*，2022a
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	OR13 (*Z*7-12:Ac)	Sun *et al.*，2024

目 Order	科 Family	物种 Species	受体 (配体) Receptor (Ligand)	参考文献 References
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*	IR75q.2 (nonanoic acid)	Guo *et al.*，2023
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*	OR6 (*Z*9,*E*12-14:OAc)；	De Fouchier *et al.*，2017
鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	黄地老虎 *Agrotis segetum*	IR75p.1 (hexanoic acid)；IR75q.1 (octanoic acid)	Hou *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	菜蛾科 Plutellidae	小菜蛾 *Plutella xylostella*	OR6 (heptanal)	Liu *et al.*，2024
鳞翅目 Lepidoptera	菜蛾科 Plutellidae	小菜蛾 *Plutella xylostella*	OR11 (benzyl alcohol, salicylaldehyde, phenylacetaldehyde)	Liu *et al.*，2022
鳞翅目 Lepidoptera	菜蛾科 Plutellidae	小菜蛾 *Plutella xylostella*	OR41 (*Z*9-14:Ac, *Z*9-14:OH, *Z*9-14:Ald)	Liu *et al.*，2018d
鳞翅目 Lepidoptera	蚕蛾科 Bombycidae	家蚕 *Bombyx mori*	OR1 (bombykol)	Sakurai *et al.*，2015
鳞翅目 Lepidoptera	蚕蛾科 Bombycidae	家蚕 *Bombyx mori*	OR56 (cis-jasmone)	Tanaka *et al.*，2009
鳞翅目 Lepidoptera	蚕蛾科 Bombycidae	家蚕 *Bombyx mori*	OR19 (linalool)	Anderson *et al.*，2009
鳞翅目 Lepidoptera	天蛾科 Sphingidae	烟草天蛾 *Manduca sexta*	OR4 (Sex pheromone)；OR5 (linalool)	Große-Wilde *et al.*，2010
鳞翅目 Lepidoptera	天蛾科 Sphingidae	烟草天蛾 *Manduca sexta*	OR35 (α-copaene)	Zhang *et al.*，2022b
鳞翅目 Lepidoptera	天蛾科 Sphingidae	烟草天蛾 *Manduca sexta*	IR8a (hexanoic acid, 3-methylpentanoic)	Zhang *et al.*，2019b
鞘翅目 Coleoptera	金龟科 Scarabaeidae	暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela*	OR14 (L-isoleucine methyl)	Wang *et al.*，2024c
半翅目 Hemiptera	盲蝽科 Miridae	苜蓿盲蝽 Adelphocoris lineolatus	OR59 (menthyl salicylate)	Xiao *et al.*，2020
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	绿盲蝽 *Apolygus lucorum*	OR47 (linalool)	Zhang *et al.*，2022c
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	OR23 (Green leaf volatiles)	Huang *et al.*，2022
半翅目 Hemiptera	蚜科 Aphididae	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	OR5 (E-*β*-farnesene)	Zhang *et al.*，2017b
半翅目 Hemiptera	叶蝉科 Cicadellidae	茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii*	IR25 (1-phenylethanol)	Zhang *et al.*，2023c
蜚蠊目 Blattodea	蜚蠊科 Blattidae	美洲大蠊 *Periplaneta americana*	OR53 (periplanone-A)；OR100 (periplanone-B)	Li *et al.*，2024
膜翅目 Hymenoptera	姬蜂科 Ichneumonidae	棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chlorideae*	OR18 (14:Ald)；OR47 (2-heptadecanone)	Guo *et al.*，2022b