

苜蓿夜蛾触角传感器的扫描电镜观察

王宇^{1,2}, 钱华², 韩岚岚¹, 赵奎军^{1*}, 姜欣欣¹

(1. 东北农业大学, 黑龙江哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农业科学院, 黑龙江哈尔滨 150086)

摘要 [目的]为了明确苜蓿夜蛾雌雄成虫触角和感觉器的外部形态特点。[方法]利用电子扫描显微镜,对苜蓿夜蛾雌雄成虫触角的形态特征、感觉器的类型、形态和分布特点进行扫描电镜观察,并且对雌雄、雄蜂触角感觉器进行性别间差异进行比较。[结果]苜蓿夜蛾触角类型属于线状触角,由柄节、梗节和鞭节组成。触角上着生有毛形感器(STI和STII型)、刺形感器、腔锥形感器(SCOI和SCOII型)、耳形感器、鳞形感器、栓锥形感器、锥形感器和Böhm氏鬃毛。其中,仅雌雄虫触角上的耳形感器形态有所差异。触角感器主要分布于触角鞭节的迎风面和侧面,以毛形感器数量最多,刺形感器排列较整齐和规律,鞭节背风面有半包围状整齐排列的鳞片,鳞片结合处有零星分布的磷形感器、刺形感器。柄节和梗节周围被鳞片包被并分布着Böhm氏鬃毛感器。通过对雌雄触角感器的测量,发现雌雄虫大部分感器大小存在显著差异。[结论]苜蓿夜蛾触角属于线状触角,共有8种类型感器。除耳形感器外,其他触角感器雌雄间形态一致,而且雄虫触角感器明显比雌虫触角感器发达。

关键词 苜蓿夜蛾;触角;感器;扫描电镜

中图分类号 S433.4 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2015)36-07-05

Scanning Electron Microscopy Observation on Antennal Sensilla of *Heliothis virescens*

WANG Yu^{1,2}, QIAN Hua², HAN Lan-lan¹, ZHAO Kui-jun^{1*} et al (1. Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030; 2. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract [Objective] The research aimed to define external morphological characteristics of antennae and sensilla of *Heliothis virescens*. [Method] Morphological characteristics of the antenna and the type, morphology and distributions of antenna sensilla of *Heliothis virescens* were examined and photographed with scanning electron microscope. The difference in sensilla between both sexes was also compared. [Result] The antennae of *Heliothis virescens* are filiform and composed of the scape, pedicel and flagellum. Eight types of antennal sensilla were identified, including two types of sensilla trichodea (ST I and ST II), sensilla chaetica, sensilla basiconica, sensilla coelocomicca (SCO I and SCO II), sensilla auricillica, sensillum squamiformia, sensilla styloconica and Böhm's bristles. Only sensilla auricillica was different between both sexes. The sensilla distributed the rear and side of antenna. Sensilla trichodea was the most sensillum, and sensilla chaetica was orderly on the antenna. Half of the flagellum was wrapped in order by squama, and a few of sensillum squamiformia and sensilla chaetica distributed in the squamas. The Böhm was distributed on scape and pedicel was wrapped by squama. The majority of sensilla had significant difference through the measurement of the antennal sensilla of male and female. [Conclusion] The antennae of male and female adult *Heliothis virescens* are both filiform. Eight types of antennal sensilla were identified in the antenna, and all types of sensilla are similar on morphological characteristics except sensilla auricillica between both sexes. The sensilla of male are significantly larger than female's.

Key words *Heliothis virescens*; Antennae; Sensilla; Scanning electron microscopy (SEM)

触角在昆虫的寄主定位、识别、取食、觅偶、交配、繁殖、栖息、防御与迁移等过程中起着极为重要的作用。触角上的各种感器调节着昆虫行为与化学、物理等各种环境刺激因子的关系^[1-5]。研究嗅觉感器的形态与结构是探索昆虫嗅觉行为和识别机制的必要前提,对深入了解昆虫的化学感受系统和化学信息物质的感受机理,揭示感受器与交配过程中雌虫定位和寄主定位等行为之间的关系,开展昆虫行为调控机制的研究具有重要意义,同时为农业害虫生物防治提供重要的科学依据。

1964年Schneider首次根据感受器的形态将其分为毛形感器、板形感器、刺形感器、鳞形感器、锥形感器、钟形感器、剑形感器、坛形感器、腔锥形感器和鬃形感器^{[6]111}。至今已经明确斜纹夜蛾、小地老虎、笋秀夜蛾、大豆食心虫、家蚕、桃蛀果蛾、苹果蠹蛾、梨小食心虫、分月扇舟蛾、兴安落叶松鞘蛾、榆木蠹蛾等多种鳞翅目昆虫的触角感器^[7-17]。在已报道的斜纹夜蛾、小地老虎、笋秀夜蛾、大豆食心虫、家蚕、桃蛀果

蛾、苹果蠹蛾、梨小食心虫、分月扇舟蛾、兴安落叶松鞘蛾、榆木蠹蛾等鳞翅目昆虫中,鳞翅目昆虫都有毛形感器、刺形感器和腔锥形感器,而耳形感器、鳞形感器和锥形感器在大部分已报道的鳞翅目昆虫上也都存在,仅有少数种类没有观察到,还有少数鳞翅目昆虫上有腔形感器、Böhm氏毛和柱形感器存在。出现以上情况的原因,除了鳞翅目昆虫触角感器在各种间存在差异外,也不能排除在观察过程中人为对感器形态理解的差异,但总体来说鳞翅目昆虫在触角感器类型上的相似程度间接证明鳞翅目亲缘关系的远近。

根据已报道的感器功能,分析苜蓿夜蛾触角上分布的各种感器可能具有的不同功能。毛形感器是触角上分布最广、数量最多的感器。据报道,毛形感器具有触觉、嗅觉、味觉、机械感受等功能,是昆虫感受性信息素的主要器官^[18]。苜蓿夜蛾的毛形感器分为STI和STII两种,其中STI是典型的机械感受器,STII表面上布满小孔,有纵向条纹,符合嗅觉感器的特征,推测其功能主要是嗅觉和味觉,用于感受昆虫性信息素,也可感知植物表面的化学信息。Schneider认为刺形感器是机械感器,感受触角位置。有研究证明,它对机械振动有反应,具有感受机械刺激的功能^{[6]113}。电生理试验表明,刺形感器主要感受机械刺激,而且对温湿度敏感,有选择环境行为的能力^[19]。在鳞翅目一些昆虫中,腔锥形感器被

基金项目 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-04); 国家公益性行业(农业)专项基金(201103002)。

作者简介 王宇(1981-),男,黑龙江哈尔滨人,助理研究员,博士,从事有害生物防治方面的研究。*通讯作者,教授,博士生导师,从事害虫生物防治与综合治理方面的研究。

收稿日期 2015-11-11

认为含有嗅觉受体细胞、湿度和温度受体细胞,能感受水蒸气、二氧化碳、植物气味等^[20]。鳞翅目昆虫的耳形感器形态变异较大,感器上布满小孔,属于物理感受器,可能有接受声波的作用^[21]。鳞形感器在鳞翅目昆虫中分布较普遍。关于鳞形感器功能研究方面的报道不多。余海忠^[22]认为,二化螟触角上的鳞形感器具有机械感器功能,有待进一步的电生理试验来验证。栓锥形感器多为双壁,内有丰富的神经细胞,具有感受湿度、嗅觉、味觉等功能^[23]。研究发现,栓锥形感器在鳞翅目夜蛾科昆虫中充当接触性化学受体,也可能具有感受空气振动的功能^[24]。锥形感器含一个或多个神经细胞,功能主要集中在机械感受和嗅觉上^[25],对外界普通气味(如植物气味、天敌发出的气味等)的刺激起作用,因此它通常被认为是一种嗅觉感器^{[18]181}。Schneider^{[6]112}认为,Böhm氏鬃毛是一种感受重力的机械感器,当遇到机械刺激时它能够缓冲重力的作用力,从而控制触角位置下降的速度。

苜蓿夜蛾 [*Heliothis virescens* (Hufnagel)] 属鳞翅目夜蛾科农业害虫,为害甜菜、豌豆、大豆、苜蓿、番茄和马铃薯等多种农作物和牧草,分布在我国河北、黑龙江、新疆、江苏、云南以及日本、印度、欧洲等地。苜蓿夜蛾的相关研究已开展多年,但有关苜蓿夜蛾的触角形态、感觉器类型、形态和分布特点的研究尚未见报道。利用扫描电镜对苜蓿夜蛾成虫触角进行观察,并且对雌、雄触角感觉器的类型、形态、数量和感觉器分布特点进行描述和比较,以期为揭示苜蓿夜蛾间化学通讯和信号传导机制研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫 供试苜蓿夜蛾采自黑龙江省哈尔滨市东北农业大学香坊试验基地中的黑光灯诱捕器箱内。采回苜蓿夜蛾后,在温度 25℃、相对湿度 75%~80% 的人工气候培养

箱中,饲喂实验室种植的东农 46 大豆幼苗期的叶片。

1.2 样品的制备与观察 苜蓿夜蛾化蛹后单独饲养,待羽化后取下触角,雌雄各 5 头。在操作过程中,应非常注意保护好观察面,尽量避免取材器械与待观察面接触。用双面胶分别将每个个体的触角背面和腹面固定在铜制的样品台上,把位置固定好,再用 IB-3 离子度膜仪真空喷金。在美国 FEI 公司 Quanta200 型扫描电子显微镜内加速电压(10~15 kV)下进行扫描观察、拍照和记录。

1.3 图像处理及命名方法 根据 Schneider(1964)触角感器分类方法^{[6]111},确定触角中分布的所有感器类型,用 Motic Images Advanced 3.2 测量触角和不同感器的大小。

1.4 数据统计与分析 触角各位置长度和感觉器长度等数据测值按平均值±标准误(mean±SE)的形式表现。平均值、标准误、t 检验对试验数据进行的显著性分析均在统计分析软件 SPSS13.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 触角的一般形态 根据苜蓿夜蛾触角的形状、长度、结构等特征,确定其触角类型属于线状触角,由柄节、梗节和鞭节组成(图 1)。梗节短小,柄节膨大,全部包被鳞片,鞭节表面网纹突起,迎风面为感器密集区,背风面包被鳞片,由 64~68 个亚节组成,其长度在个体间略有差异,雄虫柄节(♀(514.41±6.8) μm;♂(516.68±11.75) μm)、梗节(♀(260.78±9.53) μm,♂(274.64±4.6) μm)、鞭节(♀(8497.16±170.16) μm,♂(68859.9±185.61) μm)和触角总长度(♀(9273.56±159.65) μm,♂(9651.23±204.65) μm)均长于雌虫,但雌雄虫触角各节和总长均未达到统计学意义上的显著差异。

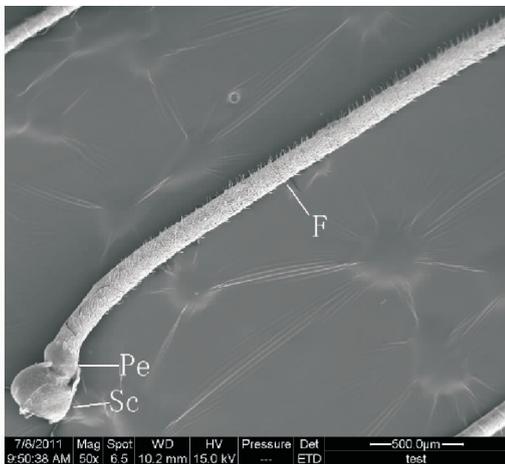


图 1 苜蓿夜蛾触角的柄节、梗节和鞭节

2.2 触角感受器的类型与形态 根据 Schneider(1964)触角感器分类方法^{[6]111},扫描电镜观察发现苜蓿夜蛾触角上有 8 种感器,分别为毛形感器、刺形感器、锥形感器、腔锥形感器、耳形感器、鳞形感器、栓锥形感器和 Böhm 氏鬃毛。触角感器主要分布于触角的迎风面和侧面。鞭节内侧面有半包围状整齐排列的鳞片,鳞片结合处有零星分布的鳞形感器、刺形感器,柄节和梗节周围被鳞片包被。在整个触角上,感器主

要集中在鞭节,柄节和梗节较少。不同类型感器相比而言,以毛形感器数量最多,刺形感器排列较整齐和规律。每个鞭小节背面都覆盖有鳞片,后排鳞片的前缘盖着前排鳞片的基部,层层相叠,每个鞭小节的迎风面和侧面布满感器。

2.2.1 毛形感器。毛形感器主要分布在鞭节,是苜蓿夜蛾触角上分布最广、数量最多的感受器。感受器较细,顶端尖细,基部无臼状窝,表皮有纵条纹从端部一直延伸到基部,排

列规则。按其形状大小,可分为长短两种类型。①毛形感器I型为长毛形感器,细长,劲直挺立,近端部弯曲,大多数呈弧形,顶端渐细,也有少数呈钩状(图2),长为 $(36.6 \pm 0.83) \mu\text{m}$,基部直径为 $(2.19 \pm 0.06) \mu\text{m}$;②毛形感器II型为短毛形感器,大多端部弯曲,基部匍匐于触角表面,全感器呈弧形(图3),长为 $(22.47 \pm 0.94) \mu\text{m}$,基部直径为 $(1.68 \pm 0.04) \mu\text{m}$ 。

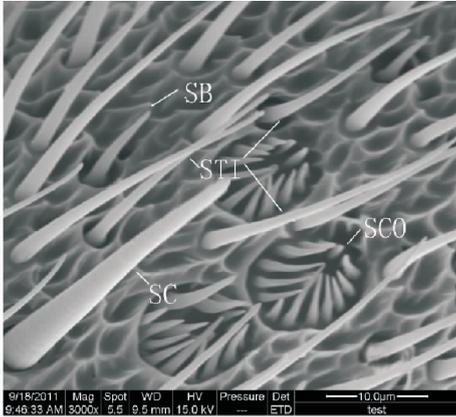


图2 毛形感器I型、刺形感器、腔锥形感器I型和锥形感器

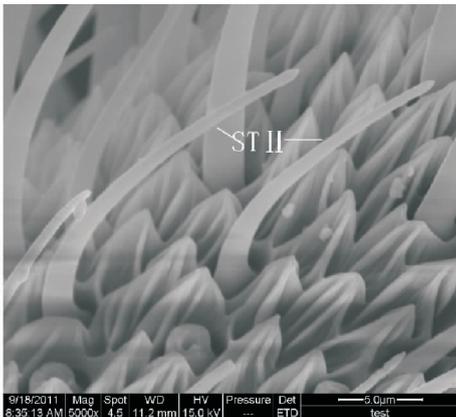


图3 毛形感器II型

2.2.2 刺形感器。刚直如刺,由基部向端部逐渐变细,顶端钝圆,质地坚硬,斜向触角远端,与触角表面成 $30^\circ \sim 60^\circ$ 夹角,基部不发生弯曲,雌虫、雄虫触角的鞭节上都有分布,排列规则,每节都有一行轮生于每节中部,一般只有6~8个,在鞭节末节上明显增多,其特征是基部有一向上突起的臼状窝,呈领状圆形隆起,表面有明显的横向条纹,但表皮厚,无孔,感器细长,比其他感器明显粗、长,在触角表面明显高于其他感受器(图2、4),长为 $(54.89 \pm 1.06) \mu\text{m}$,基部直径为 $(4.06 \pm 0.09) \mu\text{m}$ 。

2.2.3 腔锥形感器。根据腔锥形感器腔中突起物呈乳头状的特点,也有人将其定名为腔乳头状感器。它分布在触角鞭节的腹部和外侧面。根据外形,可分为两类。①腔锥感器I型为具缘毛腔锥感器,形状像一朵菊花,由触角表皮向下凹陷而形成一浅圆腔,腔的中心有一直立的感觉锥,感觉锥挺直,顶端钝圆,明显突出于表皮凹陷之外。圆腔周围有约14个花瓣状长度不等的缘毛,缘毛上有细纵纹,通常呈弓形向中心弯曲,顶端常相互交叉在一起,仅分布于鞭节,且数量较少(图2、5)。②腔锥感器II型为无缘毛腔锥感器,呈圆锥

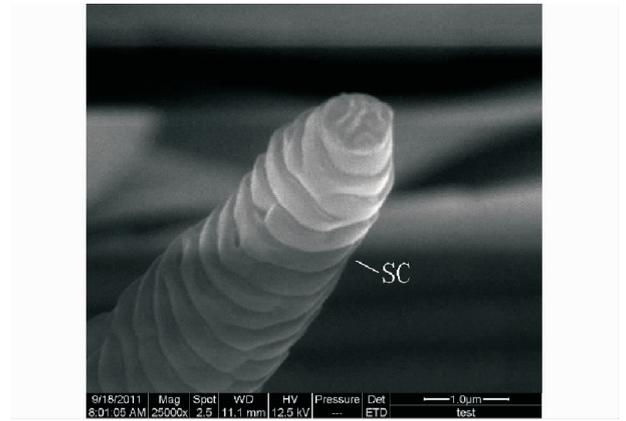


图4 刺形感器

形,其表皮凹陷,底部中央生有1根感觉锥,感觉锥挺直表面有沟纹,均突出于较浅的表皮凹陷之外,锥长约 $5 \mu\text{m}$,表皮凹陷边缘无缘毛或缘刺,基部直径较粗。该感器只存在于雌虫触角上,只有极少量的分布(图5)。

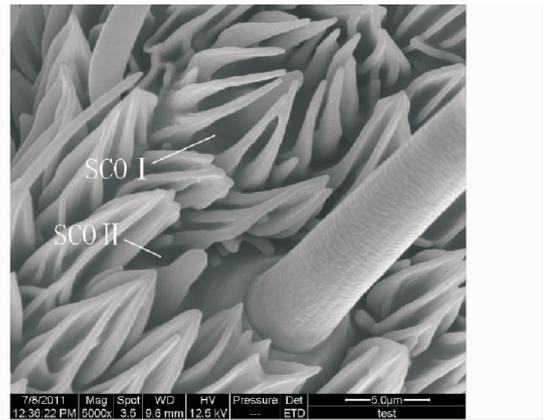


图5 腔锥形感器I型和腔锥形感器II型

2.2.4 耳形感器。耳形感器外形类似于兔耳或卷曲状的禾本科植物心叶,感器表面有纵向纹理,散生在鞭亚节中部、远端的毛形感器间及触角背风面的鳞片之间,着生在表皮形成褶皱里,长为 $(13.88 \pm 0.34) \mu\text{m}$,宽为 $(3.37 \pm 0.12) \mu\text{m}$ 。雌雄虫的耳形感器不同,雌虫的耳形感器呈典型的心叶状,基部向内卷曲,有的甚至彼此联合,耳端尖细,有的分叉(图6);雄虫耳形感器向内卷曲程度较弱,有的基部不向内卷曲,耳形感器有柄,柄在耳形中间形成一个突起的脊,耳端尖细,有的分叉(图7)。

2.2.5 鳞形感器。鳞形感器在雌雄成虫触角上都有分布,多分布在触角鳞片下部或靠近鳞片处。该感器表面结构与触角上覆盖的普通鳞片相似,但比一般鳞片狭长,呈刀片状,基部窄,着生在臼状窝上,顶端部尖细,其上有明显纵脊(图8)。鳞形感器的长度为 $(39.78 \pm 1.97) \mu\text{m}$,宽为 $(2.66 \pm 0.1) \mu\text{m}$,基部直径为 $(1.80 \pm 0.08) \mu\text{m}$ 。该类感器多分布在鞭节,鳞形感觉器分布于雌、雄虫鞭节各亚节间的鳞片覆盖区域中,位置比较固定,端节上无分布。

2.2.6 栓锥形感器。栓锥形感器着生于触角表平面或微隆起上,基部圆柱形,较为粗壮,圆柱形感器顶部隆起部分的顶端有小腔,腔内有1个锥状突起,其形态各异,或球状,或扁平,

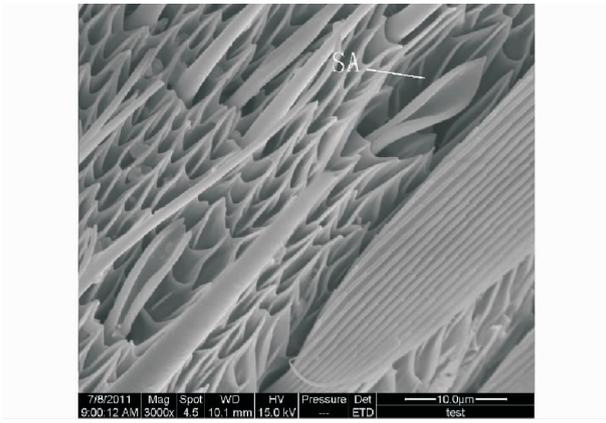


图6 雌虫耳形感器

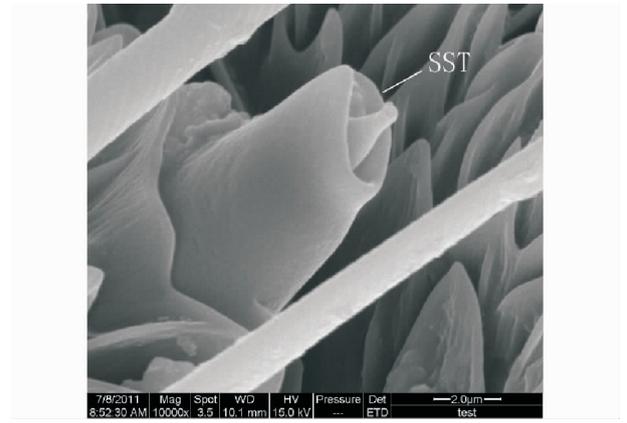


图9 栓锥形感器

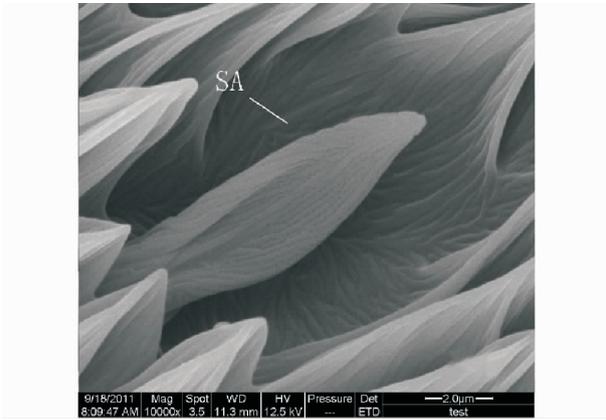


图7 雄虫耳形感器

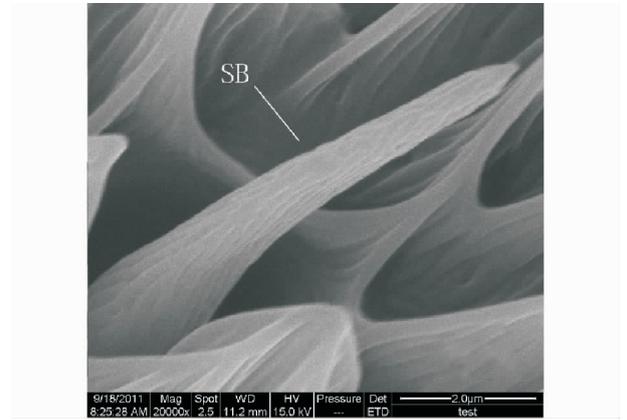


图10 锥形感器

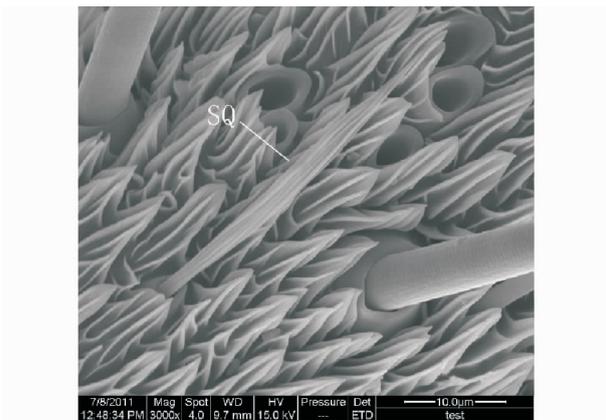


图8 鳞形感器

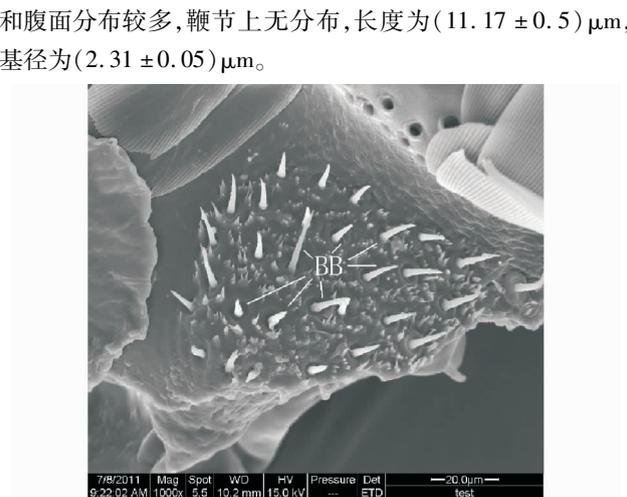


图11 Böhm氏鬃毛

或球杆状。几乎每个亚节末端都有1个,分布于触角鞭小节的端部边缘上,由前一亚节伸向后至一亚节,端部第一鞭小节则着生于顶端。高为 $(15.04 \pm 0.67) \mu\text{m}$,基部直径为 $(5.84 \pm 0.13) \mu\text{m}$,感器壁表面有的有褶皱,有的表面有纵纹脊,有的表面光滑(图9)。

2.2.7 锥形感器。一般散生于触角表平面,常直立或沿触角轴斜向触角末端微弯曲,几乎与触角平行,基部粗大,感器壁表面有覆瓦状纹理并具微孔,端部较钝,数量少,长 $(13.41 \pm 0.89) \mu\text{m}$,基径 $(1.76 \pm 0.05) \mu\text{m}$,主要分布在鞭节(图2、10)。

2.2.8 Böhm氏鬃毛。外形似短刺,呈灰白色,基部粗,无基节窝,端部细,末端钝圆,垂直于表皮,感器壁表面光滑(图11),仅分布在雌雄个体柄节和梗节基部,呈聚集分布,侧面

和腹面分布较多,鞭节上无分布,长度为 $(11.17 \pm 0.5) \mu\text{m}$,基径为 $(2.31 \pm 0.05) \mu\text{m}$ 。

2.3 雌雄苜蓿夜蛾触角及感觉器的比较 从表1可以看出,苜蓿夜蛾雌雄虫所有类型的触角感器都长于雌虫,仅雌虫的Böhm氏鬃毛感器的基径明显大于雄虫,因此从形状大小上说明苜蓿夜蛾雄虫的触角感器明显比雌虫发达。

研究表明,雄虫长毛形感器、短毛形感器、耳形感器和锥形感器长于雌虫,并且达到0.01水平显著差异,同时雄虫的锥形感器的基径也大于雌虫,并且达到0.01水平显著差异。雄虫的栓锥形感器和Böhm氏鬃毛感器长于雌虫,也达到0.01水平显著差异,但是雌虫的Böhm氏鬃毛感器基径大于雄虫,并且达到0.01水平显著差异。雄虫刺形感器和鳞形

感器虽然比雌虫长,但未达到 0.05 水平显著差异。

由此可知,雄虫的短毛形感器、耳形感器和锥形感器这些表明有明显孔洞的且很可能具有嗅觉和味觉功能的感器都要比雌虫发达。这也说明发达的触角感器在交配过程中为雌虫需要定位雌虫提供天然条件。这种发达的雄虫触角也可能是长期自然选择的结果。

表 1 苜蓿夜蛾雌雄触角各类感器大小比较 μm

| 感器类型 | 性别 | 长 | 基径 | 宽 |
|---------|----|------------------|-----------------|-----------------|
| 长毛形感器 | ♀ | 34.266 ± 0.732Aa | 2.273 ± 0.107Aa | - |
| | ♂ | 39.718 ± 1.689Bb | 2.070 ± 0.133Aa | - |
| 短毛形感器 | ♀ | 19.312 ± 0.884Aa | 1.643 ± 0.065Aa | - |
| | ♂ | 28.142 ± 0.913Bb | 1.736 ± 0.084Aa | - |
| 刺形感器 | ♀ | 54.061 ± 1.203Aa | 4.094 ± 0.124Aa | - |
| | ♂ | 57.390 ± 1.966Aa | 3.970 ± 0.084Aa | - |
| 耳形感器 | ♀ | 11.502 ± 0.270Aa | - | 3.435 ± 0.167Aa |
| | ♂ | 14.176 ± 0.350Bb | - | 3.418 ± 0.133Aa |
| 鳞形感器 | ♀ | 39.477 ± 2.462Aa | - | 2.881 ± 0.163Aa |
| | ♂ | 39.998 ± 2.985Aa | - | 2.506 ± 0.098Aa |
| 栓锥形感器 | ♀ | 13.537 ± 0.910Aa | 5.627 ± 0.184Aa | - |
| | ♂ | 16.679 ± 0.885Ba | 6.025 ± 0.191Aa | - |
| 锥形感器 | ♀ | 10.343 ± 0.770Aa | 1.620 ± 0.049Aa | - |
| | ♂ | 18.943 ± 0.965Bb | 2.013 ± 0.066Bb | - |
| Böhm 氏鬃 | ♀ | 10.290 ± 0.605Aa | 2.471 ± 0.060Aa | - |
| 毛感器 | ♂ | 12.325 ± 0.796Ba | 2.102 ± 0.063Bb | - |

注:表中数据为平均值 ± 标准误。同列不同大写、小写字母分别表示雌虫、雄虫的触角各感器长度差异在 0.01、0.05 水平显著。

3 结论与讨论

研究表明,苜蓿夜蛾雌雄成虫触角类型均属于线状触角,由柄节、梗节和鞭节组成。梗节短小,柄节膨大,全部包被鳞片,鞭节表面网纹突起,迎风面为感器密集区,背风面包被鳞片,由 64~68 个亚节组成,触角上着生有毛形感器 I 和 II 型、刺形感器、腔锥形感器 I 和 II 型、耳形感器、鳞形感器、栓锥形感器、锥形感器和 Böhm 氏鬃毛感器。其中,仅雌雄虫触角上的耳形感器形态有所差异。通过对雌雄触角感器的测量,发现雄虫绝大部分触角感器明显比雌虫触角感器发达。

参考文献

[1] 高宇,王志英,赵红盈,等.白蜡吉丁啮小蜂触角感觉器的扫描电镜观察[J].中国农业科学,2013,46(9):1956-1964.

[2] GIULIO A D, MAURIZIA E, STACCONIB M V R, et al. Functional structure of antennal sensilla in the myrmecophilous beetle *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae, Paussini) [J]. *Micron*, 2012, 43: 705-719.

[3] REN L L, SHI J, ZHANG Y N, et al. Antennal morphology and sensillar ultrastructure of *Dastarcus helophoroides* (Fairmaire) (Coleoptera: Bothri-

dae) [J]. *Micron*, 2012, 43(9): 1-8.

[4] LIU Z, HUA B Z, LIU L. Ultrastructure of the sensilla on larval antennae and mouthparts in the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) [J]. *Micron*, 2011, 42: 478-483.

[5] SETZU M D, PODDIGHE S, ANGIOY A M. Sensilla on the antennal funiculus of the blow fly, *Protophormia terraenovae* (Diptera: Calliphoridae) [J]. *Micron*, 2011, 42: 471-477.

[6] SCHNEIDER D. Insect antennae [J]. *Annual review of entomology*, 1964, 9: 103-122.

[7] 刘金香, 钟国华, 陈新芳, 等. 斜纹夜蛾感受器超微形态特征 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2009, 31(6): 35-40.

[8] 向玉勇, 杨茂发, 李子忠. 小地老虎雄蛾触角感受器的扫描电镜观察 [J]. 四川动物, 2009, 28(3): 390-393.

[9] 邓顺, 舒金平, 董双林, 等. 笋秀夜蛾触角感器的扫描电镜观察 [J]. 林业科学, 2010, 46(12): 101-105.

[10] 杨肃, 赵奎军, 王克勤, 等. 大豆食心虫触角感器的扫描电镜观察 [J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(5): 1321-1326.

[11] 邢万静, 乔惠丽, 刘克成, 等. 家蚕成虫触角感受器的扫描电镜观察 [J]. 湖北农业科学, 2014, 53(21): 5197-5263.

[12] LIU Z, HUA B Z, LIU L. Ultrastructure of the sensilla on larval antennae and mouthparts in the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) [J]. *Micron*, 2011, 42: 478-483.

[13] 赵晓, 张雅林, 冯纪年. 苹果蠹蛾成虫触角感器的超微结构观察 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(11): 119-124.

[14] 张国辉, 宋月芹, 田晓丽, 等. 梨小食心虫触角感器的超微结构 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(10): 51-62.

[15] 付盈盈, 汤方, 赵文亮, 等. 分月扇舟蛾触角感受器的扫描电镜观察 [J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(2): 515-519.

[16] YANG H, YAN S C, LIU D. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Coleophora obducta* (Meyrick) (Lepidoptera: Coleophoridae) [J]. *Micron*, 2009, 40: 231-238.

[17] 杨美红, 张金桐, 范丽华, 等. 榆木蠹蛾性信息素通讯系统的超微结构观察 [J]. 昆虫学报, 2011, 54(5): 522-530.

[18] 马瑞燕, 杜家纬. 昆虫的触角感器 [J]. 昆虫知识, 2000, 37(3): 179-183.

[19] CÖNSOLI F L, KITAJIMA E W, POSTALIPARRA J R. Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Microscopy research and technique*, 1999, 45(4/5): 313-324.

[20] BRUCE T J, CORK A. Electrophysiological and behavioral responses of female *Helicoverpa armigera* to compounds identified in flowers of African marigold *Tagetes erecta* [J]. *Journal of chemical ecology*, 2001, 27: 1119-1131.

[21] VAN DER GOESVAN NATERS W M, DEN OTTER C J, MEAS F W. Olfactory sensitivity in tsetse flies: A daily rhythm [J]. *Chemical senses*, 1998, 23(3): 351-357.

[22] 余海忠. 昆虫触角感受器研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(14): 4238-4240.

[23] RAZOWSKI J, WOJTUSIAK J. Some data on sensilla and sculpture of antenna in adult *Tortricidae* (Insecta: Lepidoptera) [J]. *Genus*, 2004, 15(2): 257-266.

[24] OLSON D M, ANDOW D A. Antennal sensilla of female *Trichogramma nubilale* (Ertle and Davis) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and comparisons with other parasitic *Hymenoptera* [J]. *International journal of insect morphology*, 1993, 22(5): 507-520.

[25] 陆宴辉, 全亚娟, 吴孔明. 绿盲蝽触角感器的扫描电镜观察 [J]. 昆虫学报, 2007, 50(8): 863-867.