

绿翅绢野螟幼虫头部感器超微结构观察

陈冬宇[#], 张玉静[#], 秦小芳, 全达万, 郑霞林, 陆 温^{*}

(广西农业环境与农产品安全重点实验室培育基地, 广西大学农学院, 南宁 530004)

摘要 为探讨和分析绿翅绢野螟 *Diaphania angustalis* (Snellen) 幼虫头部感器的功能及其作用机制, 通过扫描电镜对其触角和口器上的感器进行了观察。结果表明: 绿翅绢野螟幼虫头式为下口式, 头部具有触角、上唇、上颚、下颚和下唇。触角短小, 位于幼虫头部侧下方, 分3节, 其梗节和鞭节分布有4种类型的感器, 即毛形感器、短毛感器、锥形感器和栓锥形感器。口器分为上唇、上颚、下颚和下唇4个部分, 共具有6种类型感器, 分别为毛形感器、刺形感器、指形感器、锥形感器、栓锥形感器和小感觉锥。刺形感器数量较多, 分布范围广, 口器上各部位均有分布; 毛形感器仅分布于上唇; 指形感器仅分布于内唇; 锥形感器仅分布于下颚; 栓锥形感器在下颚和下唇皆有分布; 指形感器为内唇所特有。

关键词 绿翅绢野螟; 幼虫; 头部; 感器; 扫描电镜

中图分类号: Q 964 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2017401

Ultrastructure of the sensilla on larval head of *Diaphania angustalis* (Snellen) (Lepidoptera: Crambidae)

CHEN Dongyu, ZHANG Yujing, QIN Xiaofang, QUAN Dawan, ZHENG Xialin, LU Wen

(Guangxi Key Laboratory of Agri-Environment and Agri-Products Safety, College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract To explore the functions of the sensilla on larval head of *Diaphania angustalis* (Snellen), we examined the ultrastructure of larval head by using scanning electron microscopy (SEM). The main findings were: 1) the head was hypognathous; 2) the antennae were located at lower side of the head with 3 segments and 4 types of sensilla—sensilla trichoidea, short sensilla trichoidea, sensilla basiconica and sensilla styloconica; 3) there were 6 types of sensilla on the mouthparts—sensilla trichoidea, sensilla chaetica, sensilla digitiformia, sensilla basiconica, sensilla styloconica, sensilla of epipharynx and sensory pegs. Sensilla chaetica were abundant and widespread; sensilla trichoidea only occurred on labrum; sensilla digitiformia on epipharynx; sensilla basiconica on maxilla; sensilla styloconica on both maxilla and labium, and sensilla of digitiformia on epipharynx.

Key words *Diaphania angustalis*; larva; head; sensillum; scanning electron microscopy

化学感受器是昆虫与外界环境化学信息交流的基本单位。目前已有大量昆虫成虫感器的研究报道, 集中在昆虫感应化学信息素、搜寻寄主以及识别寄主时发挥的重要作用上^[1]。鳞翅目是昆虫纲中的第二个大目, 也是农林害虫较为集中的目, 该目部分种类的幼虫为单食性或寡食性, 依靠化学感器在取食过程中发挥的作用来精确识别寄主^[2]。这些感器主要集中在幼虫头部的触角和口器上, 与成虫的感器具有同等重要的作用, 发挥着寄主定位和取食选

择等感受外界环境刺激因子的功能^[3-4]。因此, 幼虫头部化学感受器的研究能为解析幼虫取食特性的作用机制提供科学依据, 也有助于昆虫取食行为的探究和制定有害生物的防治方案。

绿翅绢野螟 *Diaphania angustalis* (Snellen), 又名绿翅绢螟, 属鳞翅目 Lepidoptera 草螟科 Crambidae, 绢野螟属 *Diaphania* Hübner, 主要分布于中国(广东、福建、云南、广西等地)和印度尼西亚, 是园林绿化植物和药用植物糖胶树 *Alstonia scholaris*

收稿日期: 2017-10-24 修订日期: 2017-12-04

基金项目: 广西自然科学基金(2016GXNSFAA380023)

* 通信作者 E-mail: luwenlwen@163.com

为并列第一作者

(L.) R. Br. 的主要食叶害虫^[5]。其幼虫吐丝将糖胶树叶片纵向缀合形成虫苞,在内取食叶肉。3—4 月为该虫始发期,5—6 月是为害盛期,其发育起点温度较低,耐高温,为害期较长,年发生代数高达 6~7 代,为害严重时嫩叶受害率达 80%,致使枝叶枯黄凋落,树枝光秃,严重影响树体生长,极大地降低了糖胶树的药用及观赏价值^[6]。目前,国外未见针对该虫的研究报道,国内对其研究主要集中在发生与为害^[7]、化学防治^[8]、生物学特性^[5,9]、性信息素^[10]等方面,尚未见对其幼虫感器超微结构的研究报道。

本文利用扫描电镜(scanning electron microscopy, SEM)研究绿翅绢野螟幼虫头部感器的种类、形态、数量及分布,从该幼虫的头部微观形态特征来探索其宏观的行为活动,探讨各类感器在其行为活动中发挥的主要功能,为研究绿翅绢野螟寄主精确定位和取食选择机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 虫源

供试昆虫:2016 年 9 月上旬在广西大学校园内的糖胶树上采集绿翅绢野螟幼虫带回室内,在温度(25 ± 3)℃,相对湿度(80 ± 10)%,光周期 L//D=14 h//10 h 的条件下建立实验室种群。将绿翅绢野螟幼虫饲养于培养皿($d=12$ cm)中,每皿 8 头,饲喂新鲜幼嫩的糖胶树叶片,每日更换食料及清理虫粪。

1.2 样品的制备与扫描

选取室内饲养的绿翅绢野螟 5 龄幼虫 15 头,于 -18°C 冷冻 10~15 min。取出后,在体视镜(DFC450 型,瑞士 Heerbugg 徕卡仪器有限公司)下用镊子和眼科手术剪将幼虫头部取下,用滤纸将组织液吸干。随后将头部浸入 70%乙醇溶液中,以超声波振荡仪(JP-010T,广州市吉普超声波电子设备有限公司)清洗 5 min,除去表面杂质;再将头部转移至 2.5%戊二醛溶液中,保存在 4°C 下固定 4 h;固定后,将其放入磷酸缓冲液中清洗 2 次,每次 3 min;最后在 70%、75%、80%、85%、90%、95%、100%乙醇溶液中进行梯度脱水,每个浓度脱水 5 min;脱水后自然风干。将干燥后的样品用导电胶粘于样本台上,确保幼虫头部以适宜的角度粘着于样品台,并做标记。放入离子溅射仪(E-1010 型,日本东京 Hitachi 公司)内喷金。喷金后的样品在扫描电子显微镜(S-3400N 型,日本东京 Hitachi 公司)下观察、拍照和记录。电镜工作电压为 10.0 kV。绿翅绢野螟幼

虫头部的感器参照前人发表的研究论文^[11-14]进行鉴定和命名。

1.3 数据统计与分析

幼虫头部各部分以及感器的大小根据电镜照片,借助 AutoCAD 2014 软件测量,运用统计分析软件 IBM SPSS 20.0 计算各项数据的平均值和标准误。

2 结果与分析

2.1 绿翅绢野螟幼虫头部形态

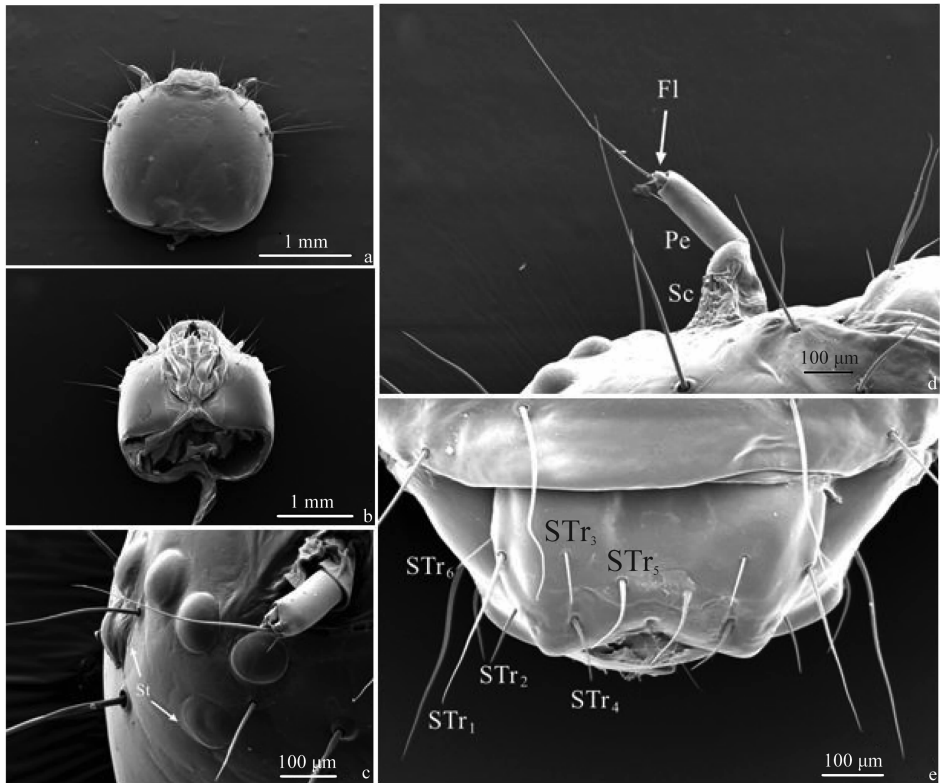
绿翅绢野螟幼虫头部近圆形,下口式,具 6 对单眼、1 对触角和 15 对头部感觉刚毛(图 1a~d)。单眼分布于头部两侧,呈“U”形排列。触角着生于头部侧下方,位于单眼与上颚之间。触角较为粗短,由柄节、梗节及鞭节组成。柄节长(173.42 ± 2.35) μm ($n=8$),直径(184.05 ± 2.28) μm ($n=8$);梗节长(213.14 ± 7.84) μm ($n=8$),直径(77.99 ± 0.57) μm ($n=8$),表面光滑;鞭节长(30.03 ± 0.33) μm ($n=8$),直径(25.36 ± 0.51) μm ($n=8$),较柄节和梗节明显短小。感觉刚毛分两类,即长刚毛与短刚毛,长刚毛 3 对,对称分布于头部背面,排列于单眼周围,长度约为短刚毛的 2~4 倍;短刚毛 12 对,在头部腹面及背面呈对称分布,单眼周围排列着 3 对短刚毛,其余 9 对零散分布于口器近侧。口器为咀嚼式,由上唇、上颚、下颚和下唇组成。上唇前端中部向内凹陷,后端与前壁以一条深沟线分割,长(5.88 ± 0.08) μm ($n=8$),宽(3.23 ± 0.10) μm ($n=8$)(图 1e)。

上颚是高度硬化的掌形结构(图 2a),前缘有 7 个切齿($T_1\sim T_7$),位于最前缘的是 T_3 ,侧缘有最短的切齿 T_7 ;上颚反面有 2 条自齿尖向上颚基部延伸的脊状凸起(图 2b)。下颚由轴节、茎节、外颚叶和下颚须组成,轴节和茎节皆粗短,外颚叶和下颚须较延伸(图 2c~d)。

下唇包括 1 个伸长的吐丝器和 1 对下唇须(图 3a)。吐丝器自前额伸出,呈管状,末端斜切尖突,长(221.03 ± 1.54) μm ($n=8$)(图 3b)。吐丝器两侧各有 1 个下唇须,下唇须长(179.62 ± 1.10) μm ($n=8$)。

2.2 绿翅绢野螟幼虫触角感器

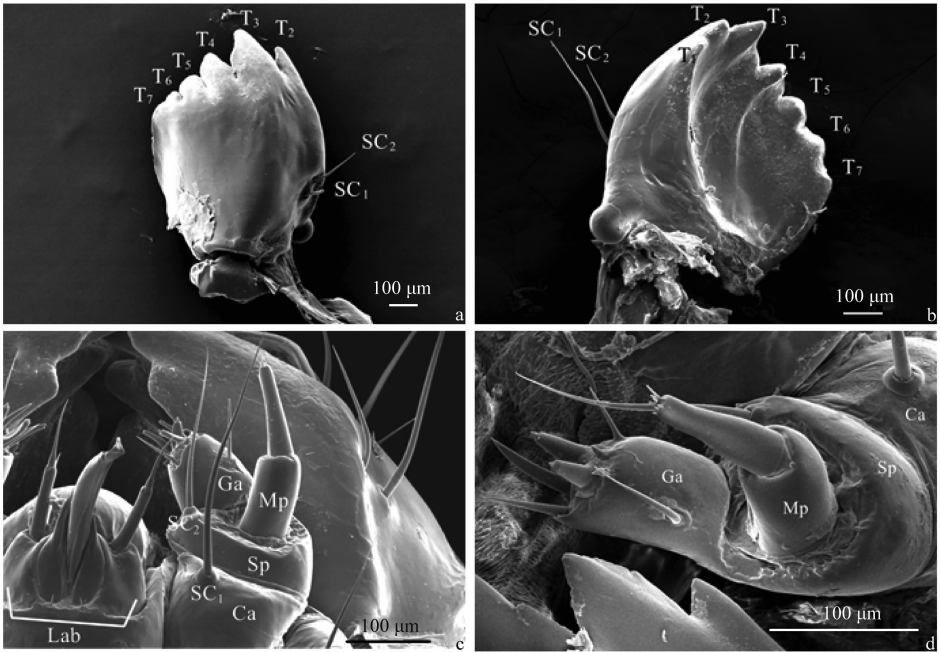
绿翅绢野螟幼虫的触角柄节上未发现有感器着生。梗节具有 1 个毛形感器(STR_1)、1 个短毛感器(STR_2)和 2 个锥形感器(SB_1 和 SB_2)。鞭节具栓锥形感器(SSt)1 个,着生于该节中央,SSt 顶端锥突长(10.12 ± 0.26) μm ($n=8$),由 3 个锥形感器($\text{SB}_3\sim \text{SB}_5$)包围(图 4),各类感器长度见表 1。



a: 头部整体背面; b: 头部整体腹面; c: 6个右侧单眼; d: 触角; e: 上唇感器。Fl: 鞭节; Pe: 梗节; Sc: 柄节; STTr: 毛形感器; St: 单眼
a: Dorsal view of the whole head; b: Ventral view of the whole head; c: Six right stemmata; d: Antenna; e: Sensilla of labrum. Fl: Flagellum; Pe: Pedicel; Sc: Scape; STTr: Sensilla trichoidea; St: Stemmata

图 1 绿翅绢野螟幼虫头部形态

Fig. 1 Larval head and sensilla of *Diaphania angustalis*



a: 左上颚正面; b: 左上颚反面; c: 下唇及下颚; d: 下颚。Ca: 轴节; Ga: 外颚叶; Lab: 下唇; Mp: 下颚须; SC: 刺形感器; Sp: 茎节; T: 切齿
a: Frontal view of the left mandible; b: Posterior view of the left mandible; c: Labium and maxillae; d: Maxillae. Ca: Cardo; Ga: Galea; Lab: Labium; Mp: Maxillary palp; SC: Sensilla chaetica; Sp: Stipes; T: Distal incisor cusp

图 2 绿翅绢野螟幼虫的上颚和下颚

Fig. 2 Mandible and maxilla of *Diaphania angustalis* larva

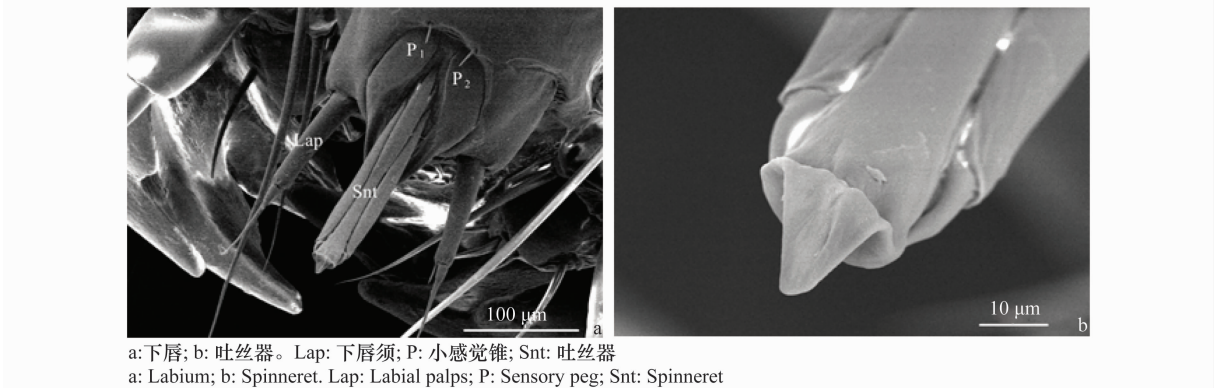
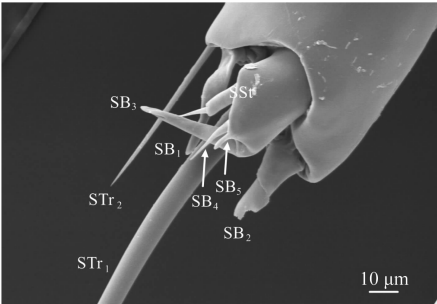


图 3 绿翅绢野螟幼虫的下唇
Fig. 3 Labium of *Diaphania angustalis* larva



SB: 锥形感器; SSt: 栓锥形感器; STR: 毛形感器
SB: Sensilla basiconica; SSt: Sensilla styloconica; STR: Sensilla trichoidea

图 4 绿翅绢野螟幼虫的触角感器

Fig. 4 Sensilla on the antenna of *Diaphania angustalis* larva

2.3 绿翅绢野螟幼虫口器感器

2.3.1 绿翅绢野螟幼虫上唇感器

上唇具有 6 对对称分布的毛形感器,分别为长毛形感器(STr₁)和短毛形感器(STr₂~STr₆)(图 1e)。侧缘的 2 个短毛形感器之间着生 1 个长毛形感器,另外 3 个短毛形感器呈三角形排列。各类感器长度见表 2。

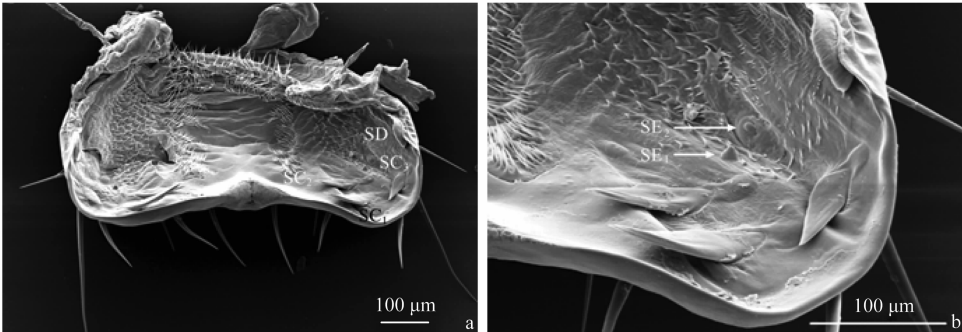
表 1 绿翅绢野螟幼虫触角上各类感器的长度¹⁾

Table 1 Length of sensilla on the antennae of *Diaphania angustalis* larva

感器 Sensilla	类型 Type	长度/ μm Length
毛形感器 Sensilla trichoidea	STr ₁	508.05±2.36
	STr ₂	61.32±0.86
锥形感器 Sensilla basiconica	SB ₁	41.76±0.66
	SB ₂	31.30±0.47
	SB ₃	37.18±0.49
	SB ₄	20.38±0.27
	SB ₅	7.89±0.20
栓锥形感器 Sensilla styloconica	SSt	15.04±0.20

1) 表内数据为平均数±标准误(n=8)。下同。
Data are mean±SE (n=8). The same below.

内唇为上唇内侧(图 5a~b)。在内唇两侧及基部着生丰富的微毛,两侧感器呈对称分布。在内唇侧下缘有 3 个扁平的刺形感器(SC₁~SC₃)和 1 个指形感器(SD),而在刺形感器旁有 2 个内唇感器(SE₁ 和 SE₂)。



a: 内唇; b: 内唇感器。SC: 刺形感器; SD: 指形感器; SE: 内唇感器
a: Epipharynx; b: Sensilla of epipharynx. SC: Sensilla chaetica; SD: Sensilla digitiformia; SE: Sensilla of epipharynx

图 5 绿翅绢野螟幼虫内唇感器

Fig. 5 Sensilla on the epipharynx of *Diaphania angustalis* larva

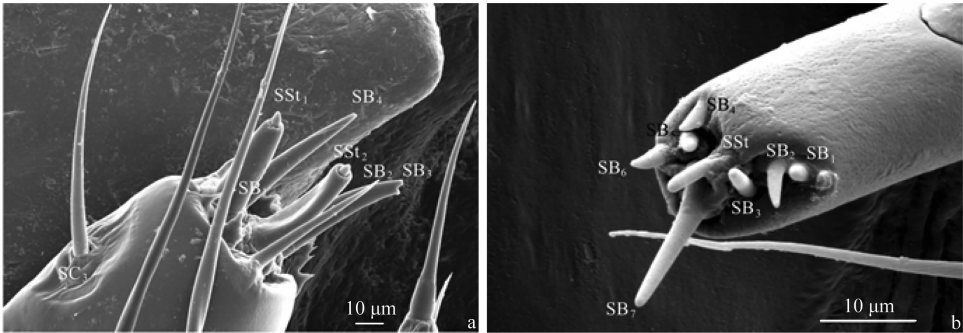
2.3.2 绿翅绢野螟幼虫上颚感器

上颚正面一侧分布有 2 个刺形感器(SC₁ 和 SC₂),近基部的刺形感器较长(图 2a~b)。

2.3.3 绿翅绢野螟下颚感器

下颚的轴节和茎节各有 1 个刺形感器(SC₁ 和 SC₂)(图 2c)。外颚叶侧面具有 1 个刺形感器(SC₃)、

4 个锥形感器(SB₁~SB₄)和 2 个栓锥形感器(SS_{t1} 和 SS_{t2}),St₁ 顶端锥突长(6.14±0.10) μm(n=8),St₂ 顶端锥突长(5.22±0.10) μm(n=8)(图 6a)。下颚须仅端部有感器分布,分别为 7 个锥形感器(SB₁~SB₇)及 1 个位于中央的栓锥形感器(SS_t)(图 6b)。



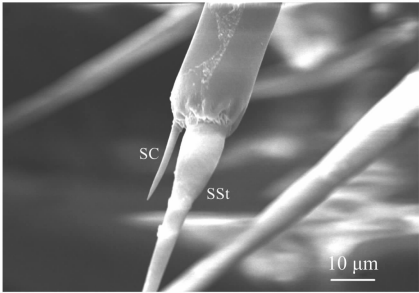
a: 外颚叶; b: 下颚须端部。SB: 锥形感器; SC: 刺形感器; SS_t: 栓锥形感器
a: Galea; b: Distal segment of the maxillary palp. SB: Sensilla basiconica; SC: Sensilla chaetica; SS_t: Sensilla styloconica

图 6 绿翅绢野螟幼虫下颚感器

Fig. 6 Sensilla on the maxilla of *Diaphania angustalis* larva

2.3.4 绿翅绢野螟下唇感器

吐丝器基部与前须连接处着生 1 对小感觉锥(P₁ 和 P₂)(图 3a)。下唇须末端具有 1 个刺形感器(SC)和 1 个栓锥形感器(SS_t)。刺形感器较短;栓锥形感器的栓部圆锥状,其顶端锥突细长,长度为(58.48±1.40) μm(n=8)(图 7)。



SC: 刺形感器; SS_t: 栓锥形感器
SC: Sensilla chaetica; SS_t: Sensilla styloconica

图 7 绿翅绢野螟幼虫下唇感器

Fig. 7 Sensilla on the labium of *Diaphania angustalis* larva

3 讨论

昆虫可以通过化学感觉器与环境中的化学信息相联系,这些联系是通过特定的化学感觉机制发生的^[15],由此引起昆虫的生态行为,如搜寻寄主、取食等。鳞翅目幼虫的化学感受器主要集中在头部,幼虫通过这些感受器选择寄主,并表现出取食特性。

所以,研究绿翅绢野螟幼虫的化学感受器是了解其取食特性的前提,能够深化对其感受器机理的认识,为害虫防治提供理论基础。

鳞翅目幼虫中,触角的主要功能是嗅觉感受^[16]。本研究结果显示,绿翅绢野螟幼虫每个触角的梗节具有 1 个毛形感器、1 个短毛感器和 2 个锥形感器;鞭节具有 3 个锥形感器和 1 个栓锥形感器。结果与欧洲向日葵螟 *Homoeosoma nebulella*^[3]、黄野螟 *Heortia vitessoides*^[17]、山茱萸蛀果蛾 *Carpocapsa coreana*^[18] 和桃蛀果蛾 *Carpocapsa sasakii*^[19] 等鳞翅目幼虫相似。其中,锥形感器被认为具有嗅觉功能,能够帮助昆虫在环境中搜寻和定位寄主^[13,19];刺形感器能够感受周围环境的物理刺激,感知环境的温度、湿度以及 CO₂ 的浓度变化^[3,14,20-21];栓锥形感器可以感知环境中的温度变化^[20]。通过与上述昆虫幼虫感器比较,作者推测绿翅绢野螟幼虫触角上相应类型的感器也具有上述相应的功能,而触角在取食过程中主要发挥着识别寄主以及感知外界环境的作用。

鳞翅目幼虫口器上的各类感器在其进行取食过程中扮演着重要角色,是识别寄主的最后一道关卡^[2]。绿翅绢野螟幼虫口器上的感器类型与黄野螟^[17]、山茱萸蛀果蛾^[18] 基本相同,分别为毛形感器、刺形感器、指形感器、锥形感器、栓锥形感器及小感觉锥 6 种,但在感器数量、分布以及形态特征上有区

别。绿翅绢野螟幼虫上唇的 6 对刺形感器及上颚的 2 个刺形感器的功能与烟草天蛾 *Manduca sexta* 及蓑蛾科的 *Perisceptis carnivora* 相似,为机械感器,主要感受外界机械刺激、化学感应及寄主定位^[22-23]。此外,下唇须所具有的刺形感器和栓锥形感器被认为是机械感器^[3,24-25]。并且,这些机械感器可以感知食物的硬度,昆虫以此调节上颚的作用力度来进行取食^[2]。内唇具有的大量微毛及内唇感器,被认为具味觉功能,能判别寄主植物的器官^[3]。推测绿翅绢野螟内唇的大量微毛使其对寄主有更精确的识别作用。

表 2 绿翅绢野螟幼虫口器上各类感器的长度
Table 2 Length of sensilla on the mouthparts of *Diaphania angustalis* larvae

口器 Mouthpart	感器类型 Sensilla type	代号 No.	长度/ μm Length
上唇 Labrum	长毛形感器 Long sensilla trichoidea	ST _{r1}	2.82±0.06
		ST _{r2}	1.16±0.04
	短毛形感器 Short sensilla trichoidea	ST _{r3}	0.94±0.01
		ST _{r4}	1.13±0.02
		ST _{r5}	1.43±0.03
		ST _{r6}	0.90±0.02
内唇 Epipharynx	刺形感器 Sensilla chaetica	SC ₁	117.71±0.57
		SC ₂	95.72±0.36
		SC ₃	70.14±0.45
	指形感器 Sensillum digitiformium	SD	70.40±0.92
上颚 Mandible	刺形感器 Sensilla chaetica	SC ₁	307.91±1.88
		SC ₂	200.93±0.84
下颚 Maxilla	外颚叶 Galea	刺形感器 Sensilla chaetica	SC ₁ 313.56±1.79
			SC ₂ 199.99±0.89
			SC ₃ 75.18±0.57
		栓锥形感器 Sensilla styloconica	SSt ₁ 37.43±0.37
			SSt ₂ 41.82±0.28
		锥形感器 Sensilla basiconica	SB ₁ 13.62±0.12
			SB ₂ 56.79±0.33
			SB ₃ 53.36±0.25
			SB ₄ 55.07±0.32
	下颚须 Maxillary palp	栓锥形感器 Sensilla styloconica	SSt 8.03±0.20
		锥形感器 Sensilla basiconica	SB ₁ 2.62±0.12
			SB ₂ 5.33±0.18
			SB ₃ 3.51±0.13
			SB ₄ 3.48±0.14
			SB ₅ 2.28±0.09
			SB ₆ 4.58±0.12
			SB ₇ 15.62±0.20
下唇 Labium	刺形感器 Sensilla chaetica	SC	21.22±0.26
	栓锥形感器 Sensilla styloconica	SSt	18.65±0.25

与其他鳞翅目幼虫相比,绿翅绢野螟幼虫最显著的区别在于每个下颚的感器主要分布于外颚叶和下颚须。其外颚叶具有 1 个刺形感器、4 个锥形感器及 2 个栓锥形感器共 7 个感器,数量上较向日葵螟 *Homoeosoma electellum*^[27]的颚叶共有 8 个感器少了一个刺形感器。而外颚叶上的锥形感器和栓锥形感器在辅助昆虫的取食过程中有感受化学物质的功能^[24];刺形感器具有机械感受功能,推测刺形感器在该虫的取食过程中对寄主叶片的幼嫩程度有感知作用^[28-29]。下颚须具有 7 个锥形感器及 1 个栓锥形感器,这与欧洲向日葵螟、向日葵螟在下颚须上具有 8 个锥形感器相区别^[3,26]。其中,锥形感器在下颚中可能发挥嗅觉、味觉及机械感受功能^[25,27,29];栓锥形感器在取食行为以及味觉感受上发挥作用,使昆虫在取食过程中选择寄主并且区分寄主叶片的幼嫩程度,有选择性地取食叶片^[30]。绿翅绢野螟作为单食性昆虫,如此不同的感器组合有利于在取食选择过程中更加准确定位和识别寄主。

本文对绿翅绢野螟幼虫头部的感器进行了观察与描述,基于前人研究,推测了各类感器的功能和作用。但下一步仍需通过电生理学方法进一步验证这些感器的功能,目的在于进一步探索其取食特性的发生机制以及制订害虫防治的方案。

参考文献

[1] ZACHARUK R Y, SHIELDS V D. Sensilla of immature insects [J]. Annual Review of Entomology, 1991, 36: 331 - 354.

[2] BARSAGADE D D, KHURAD A M, CHAMAT M V. Microscopic structure of mouth parts sensillae in the fifth instar larvae of eri silkworm, *Philosamia ricini* (Lepidoptera: Saturniidae) [J]. Journal of Entomology and Zoology Studies, 2013, 1(3): 15 - 21.

[3] FAUCHEUX M J. Sensilla on the larval antennae and mouthparts of the European sunflower moth, *Homoeosoma nebulella* Den. and Schiff. (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 1995, 24(4): 391 - 403.

[4] DEY S, SINGH S, CHAKRABORTY R. Surface ultrastructure of larval mouthpart sensilla of the mugasilk moth, *Antheraea assamensis*, and endemic species of north-east India [J]. Microscopy Research and Technique, 2011, 74(3): 292 - 300.

[5] 李忠恒, 王志斌, 罗承燕, 等. 绿翅绢野螟生物学特性初步研究 [J]. 中国植保导刊, 2006, 26(1): 29 - 30.

[6] 张玉静, 王艳璐, 董子舒, 等. 绿翅绢野螟发育起点温度和有效积温的研究 [J]. 植物保护, 2016, 42(6): 113 - 115.

- [7] 陶卉. 厦门市绿化树害虫发生情况与生物防治[J]. 福建农业科技, 2007(4): 58-59.
- [8] 郭春晖, 杨士芮, 杨振德, 等. 氰戊·辛硫磷对绿翅绢野螟 4 龄幼虫呼吸代谢、解毒酶及保护酶活性的影响[J]. 中国植保导刊, 2017, 37(10): 19-22.
- [9] 郭春晖, 王蕊蕊, 杨丙焯, 等. 温度对绿翅绢野螟 4 龄幼虫 CO₂ 释放率的影响[J]. 仲恺农业工程学院学报, 2017, 30(3): 57-59.
- [10] 刘志韬, 温秀军. 绿翅绢野螟性信息素的初步研究[C]// 陈万权. 生态文明建设与绿色植保. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2014: 452.
- [11] SCHNEIDER D. Insect antennae [J]. Annual Review of Entomology, 1964, 9: 103-122.
- [12] JEFFERSON R N, RUBIN R E, MCFARLAND S U, et al. The external morphology of the antennae of *Trichoplusia ni*, *Heliothis zea*, *Prodenia ornithogalli*, and *Spodoptera exigua* [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1970, 63(5): 1227-1238.
- [13] HALLBERG E. Fine-structural characteristic of the antennal sensilla of *Agrotis segetum* (Insecta: Lepidoptera) [J]. Cell and Tissue Research, 1981, 218(1): 209-218.
- [14] ZACHARUK R Y. Antennae and sensilla [M]// KERKUT G A, Gilbert L I, eds. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Oxford: Pergamon Press, 1985: 1-69.
- [15] 姜永根, 程家安. 昆虫的化学感觉机理[J]. 生态学杂志, 2001, 20(2): 66-69.
- [16] KHATER K S. Morphology and ultrastructure of the sensilla of larval antennae and mouth parts of the mediterranean flour moth, *Ephesia kuehniellazeller* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Egyptian Academic Journal of Biological Sciences. A. Entomology, 2016, 9(3): 13-19.
- [17] 张蒙, 马涛, 朱雪娇, 等. 黄野螟幼虫头部化学感器电镜扫描观察[J]. 中国森林病虫, 2014, 33(3): 1-4.
- [18] 陈静, 花保祯. 山茱萸蛀果蛾幼虫触角和口器感器的超微形态[J]. 昆虫学报, 2014, 57(1): 133-140.
- [19] 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(5): 478-483.
- [20] SCHOONHOVEN L M. Some cold receptors in larvae of three Lepidoptera species [J]. Journal of Insect Physiology, 1967, 13(6): 821-826.
- [21] BAKER G, PARROTT W, JENKINS J. Sensory receptors on the larval maxillae and labial of *Heliothis zea* (Boddie) and *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 1986, 15: 227-232.
- [22] KENT K S, HILDEBRAND J G. Cephalic sensory path-ways in the central nervous system of larval *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 1987, 315(1186): 1-36.
- [23] DAVIS D R, QUINTERO D A, Cambra RAT, Aiello A. Biology of a new Panamanian bagworm moth (Lepidoptera: Psychidae) with predatory larvae, and eggs individually wrapped in setal cases [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2008, 101(4): 689-702.
- [24] ALBERT P J. Morphology and innervation of mouthpart sensilla in larvae of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. Canadian Journal of Zoology, 1980, 58: 842-851.
- [25] DEVITT B, SMITH J. Morphology and fine structure of mouthpart sensilla in the dark-sided cutworm *Euxoa messoria* (Harris) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 1982, 11: 255-270.
- [26] GRIMES L R, NEUNZIG H H. Morphological survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Ditrysia (Lepidoptera): Palpi [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1986, 79: 491-509.
- [27] SCHOONHOVEN L M, DETHIER D V. Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae [J]. Archives Néerlandaises de Zoologie, 1966, 16: 497-530.
- [28] HANSON F E. Sensory responses of phytophagous Lepidoptera to chemical and tactile stimuli [M]// WOOD D L, SILVERSTEIN R M, NAKAJIMA M, eds. Control of Insect Behavior by Natural Products. New York: Academic Press, 1970: 81-91.
- [29] SCHOONHOVEN L M. Plant recognition by lepidopterous larvae [C]. Symposium of the Royal Entomological Society. London, 1972: 87-99.
- [30] ISHIKAWA S, HIRAO T, Arai N. Chemosensory basis of host plant selection in the silkworm [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1969, 12(5): 544-554.

(责任编辑: 田 喆)