

云南锦斑蛾幼虫触角和口器传感器的超微结构

李根层, 糯淑梅, 吴春, 杨安锦, 刘乃勇*

(西南林业大学, 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224)

摘要 利用扫描电子显微镜技术,研究了云南锦斑蛾幼虫头部触角和口器上的传感器。结果表明,云南锦斑蛾幼虫头部呈椭圆形。每根触角上具有1根毛形传感器、1根刺形传感器、5根锥形传感器和1根栓锥形传感器。上唇两侧各有6根刺形传感器。内唇分布有6根刺形传感器、4根内唇传感器和2根指形传感器。每个上颚表面具有2根刺形传感器。下颚的传感器主要分布在外颚叶和下颚须上,每片外颚叶上具有3根刺形传感器、3根锥形传感器和2根栓锥形传感器;每根下颚须上具有8根锥形传感器。每根下唇须上具有1根锥形传感器和1根栓锥形传感器。因此,锥形传感器是云南锦斑蛾幼虫头部数量最多的传感器,可能是幼虫搜寻寄主的关键传感器;不同类型的传感器在长度上存在差异。

关键词 云南锦斑蛾; 幼虫触角; 幼虫口器; 扫描电镜; 传感器

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2020563

Ultrastructure of sensilla on larval antennae and mouthparts of *Achelura yunnanensis* (Lepidoptera: Zygaenidae)

LI Genceng, NUO Shumei, WU Chun, YANG Anjin, LIU Naiyong*

(Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract Sensilla on antennae and mouthparts of *Achelura yunnanensis* were studied using the scanning electron microscopy technique. The results showed that its larval head was elliptical. One sensillum trichodeum (ST), one sensillum chaeticum (SC), five sensilla basiconica (SB) and one sensillum styloconicum (SS) were observed on each antenna. Six SC were found on each side of the labrum. Six SC, four epipharyngeal sensilla and two sensilla digitiformia were identified on the epipharynx. Each dentate mandible carried two SC. The sensilla on the maxilla were mainly distributed on the galea and maxillary palpus, in which each galea harbored three SC, three SB and two SS, and there were eight SB on each maxillary palpus. There were one SB and one SS on each labial palpus. In summary, SB was the most abundant sensilla on larval heads of *A. yunnanensis*, suggesting its key roles in host searching behaviors of larvae. In addition, various types of sensilla in length were different.

Key words *Achelura yunnanensis*; larval antenna; larval mouthpart; scanning electron microscopy; sensillum

昆虫头部具有触角和口器等重要化感器官,是其取食和感觉中心。不同化感器官表面着生有不同类型的化学感受器,负责感受和识别环境中成千上万的气味分子,包括配偶释放的性信息素、寄主或非寄主植物释放的挥发物,这些信息化合物是昆虫完成两性交配、躲避敌害、取食和产卵、寄主定位等重要生命活动的化学信号^[1-2]。研究发现,不同昆虫或同种昆虫不同性别和不同发育阶段其化学感受器在

种类、数量和功能上存在一定差异^[3-4]。以鳞翅目昆虫为例,根据化学感受器的形态特征、着生方式和作用,可将其划分为不同的类型,常见的有锥形传感器(sensillum basiconicum)、毛形传感器(sensillum trichodeum)、刺形传感器(sensillum chaeticum)、Böhm氏鬃毛(Böhm bristles)、鳞形传感器(sensillum squamiformium)、栓锥形传感器(sensillum styloconicum)和腔锥形传感器(sensillum coeloconicum),每种类型

收稿日期: 2020-10-26 修订日期: 2020-12-21

基金项目: 云南省“高层次人才培养支持计划”青年拔尖人才项目(YNWR-QNBJ-2019-057);云南省科技厅基础研究计划(202001AT070100)

* 通信作者 E-mail: Naiyong_2013@163.com

的感器特异性识别一类化合物,以完成昆虫特定的生理或行为活动^[2-3, 5-6]。

鳞翅目幼虫头部的触角和口器表面着生有大量的化学感受器,它们主要利用这些感受器识别寄主或非寄主植物释放的挥发物,最终完成幼虫的取食行为^[7]。在幼虫取食的过程中,主要通过触角上的嗅觉感受器和口器上的味觉感受器搜索、定位和识别寄主植物^[8-9]。因此,幼虫触角和口器上的化学感受器在其取食寄主植物的搜索和选择中起着至关重要的作用。在鳞翅目昆虫中,大部分研究主要关注成虫触角的化学感受器,而对幼虫触角和口器感受器类型及功能的研究则相对较少^[10]。已报道幼虫触角或口器感受器的鳞翅目昆虫包括小菜蛾 *Plutella xylostella*^[11]、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*^[12]、舞毒蛾 *Lymantria dispar*^[13]、小地老虎 *Agrotis ipsilon*^[14]、朱红毛斑蛾 *Phaуда flammans*^[15]、灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens*^[16]和草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*^[17]。

云南锦斑蛾 *Achelura yunnanensis* Horie & Xue 是鳞翅目锦斑蛾属 *Achelura* 的一种重要食叶害虫,分布在中国的西南地区和印度,其幼虫属寡食性害虫,仅取食蔷薇科部分植物,主要包括石楠属 *Photinia*、李属 *Prunus* 和木瓜 *Chaenomeles sinensis*。截至目前,已有关于云南锦斑蛾形态学和生物学特性的相关描述^[18-20],但缺乏其幼虫触角和口器化学感受器的研究。鉴于幼虫触角和口器在取食中的重要性,本研究采用扫描电子显微镜技术研究了云南锦斑蛾幼虫触角及口器化学感受器的种类、数量和长度。研究结果可为后续深入探讨云南锦斑蛾幼虫的寄主搜索、定位和偏好性选择机制提供基础数据,同时为其综合防控技术的研发奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

从云南省昆明市西南林业大学附近(25°02'11"N, 102°42'31"E,海拔 1 891 m)的球花石楠 *Photinia glomerata* 上采集云南锦斑蛾 2~3 龄幼虫,在实验室培养箱内进行饲养,每天更换新鲜的球花石楠叶片。饲养条件为:温度(26±1)℃,湿度(60±5)%,自然光周期。

1.2 幼虫触角和口器的电镜扫描

选取 8~9 龄的云南锦斑蛾幼虫 8 头,取其头

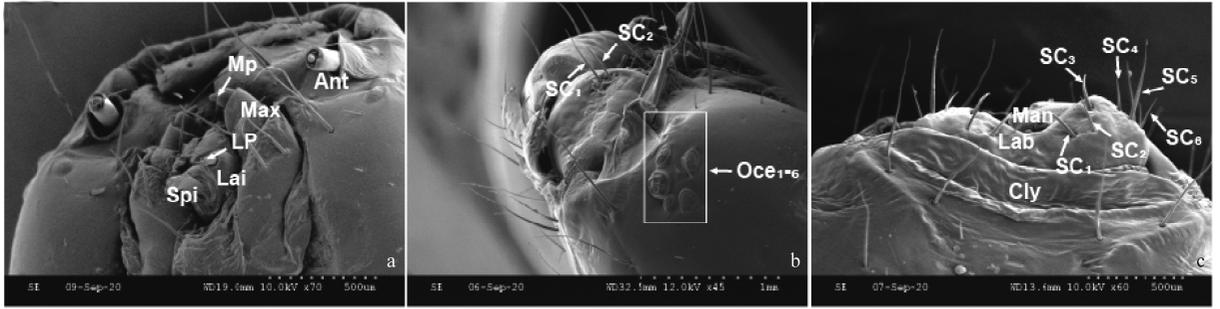
部,用于触角和口器化学感受器种类的鉴定。为了方便切取幼虫头部,将幼虫在-20℃冷冻 10 min;然后,用解剖刀快速切下幼虫头部,并用滤纸将头部周围的淋巴液吸干。幼虫头部样品首先采用预冷的戊二醛(2.5%)固定 24 h;其次,采用超声波振荡仪清洗 3 min;再采用磷酸缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.4)清洗 3 次,每次 10 min;最后,利用不同浓度的乙醇(50%、70%、80%、90%和 100%)脱水,每个浓度脱水 2 min,室温下自然干燥 24 h。用导电胶将处理好的幼虫头部固定在样品台上,利用离子溅射仪(日立 E-1010 型)进行镀金;镀金后的样品在扫描电子显微镜(日立 S-3000N,参数:10 kV 或 12 kV)下进行观察和拍照,包括幼虫头部、触角和口器的感器。

根据昆虫触角和口器感器的种类和形态特征^[5, 21-22],鉴定和命名云南锦斑蛾幼虫触角和口器感器的类型。为了测量感器的长度,每种感器测量至少 4 头幼虫,每头幼虫选取 1 根触角,每根触角上每种感器至少选取 1 根;然后,采用 ImageJ 软件(NIH, Bethesda, MD, USA)测量感器长度。

2 结果与分析

2.1 云南锦斑蛾幼虫头部及其附器的形态特征

幼虫头部背面观呈椭球形。头部背面具蜿蜒裂缝,呈倒“Y”字形,分为头冠缝和额缝,其中中央三角区为呈三角形的额。头部附器包括触角、口器、吐丝器和单眼,其中触角位于头部侧下方,每侧各 1 根,由柄节、梗节和鞭节 3 节组成。柄节粗壮,基部位于触角窝内;梗节呈圆柱状,较柄节细和长;鞭节最细,呈短锥状,位于梗节端部,比柄节和梗节短(图 1a、1b、2a)。口器由上唇、下唇、上颚、下颚和舌 5 部分组成。上唇位于头部中央,具唇基,额唇基沟较明显,上唇可以前后和左右活动,以协助幼虫取食(图 1c);上颚是口后第 2 体节附肢基肢节的衍生物,由基部的白齿叶和端部的切齿叶组成(图 1c、3b);下颚和下唇均位于头部的腹面,下颚位于下唇和舌的外侧,由轴节、茎节、内颚叶、外颚叶和下颚须组成;吐丝器位于下颚尖端,其长度较下唇须长;下颚、舌和下唇的基部连成一个复合体;舌是下唇膜质的突起部分,位于下唇内壁上(图 1a)。



a: 头部腹面观; b: 头部侧面观; c: 上唇正面观

Ant: 触角; Cly: 唇基; Lab: 上唇; Lai: 下唇; LP: 下唇须; Man: 上颚; Max: 下颚; MP: 下颚须; Oce: 单眼; SC: 刺形感器; Spi: 吐丝器

a: Head in ventral view; b: Head in lateral view; c: Labrum in frontal view

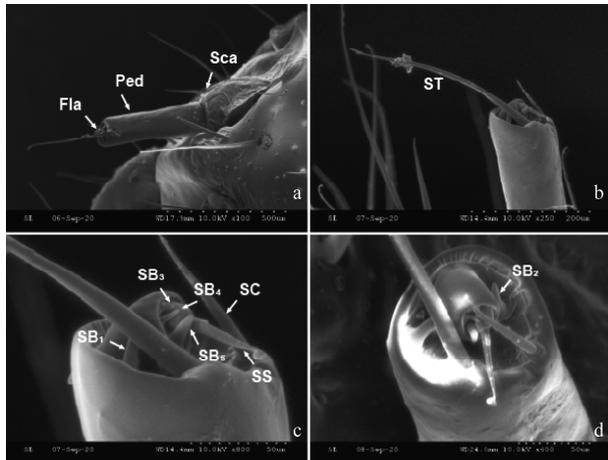
Ant: Antenna; Cly: Clypeus; Lab: Labrum; Man: Mandible; Max: Maxilla; MP: Maxillary palpus; Oce: Ocellus; SC: Sensillum chaeticum; Spi: Spinneret

图 1 云南锦斑蛾幼虫头部的超微结构

Fig. 1 Ultrastructure of larval heads of *Achelura yunnanensis*

2.2 云南锦斑蛾幼虫触角的感受器

幼虫触角具有 3 节: 柄节、梗节和鞭节, 其中柄节位于触角窝内, 其上未观察到传感器(图 2a)。



a: 柄节 (Sca)、梗节 (Ped) 和鞭节 (Fla); b: 毛形感器 (ST); c: 刺形感器 (SC)、锥形感器 (SB) 和栓锥形感器 (SS); d: 锥形感器 (SB)

a: Scape (Sca), pedicel (Ped) and flagellum (Fla); b: Sensillum trichodeum (ST); c: Sensillum chaeticum (SC), sensillum basiconicum (SB) and sensillum styloconicum (SS); d: Sensillum basiconicum (SB)

图 2 云南锦斑蛾幼虫触角感器的超微结构

Fig. 2 Ultrastructure of sensilla on larval antennae of *Achelura yunnanensis*

梗节圆柱状, 顶端着生有 3 种类型的感器: 毛形感器 (sensillum trichodeum, ST)、刺形感器 (sensillum chaeticum, SC) 和锥形感器 (sensillum basiconicum, SB), 前两种感器各有 1 根, 锥形感器有 2 根 (SB₁ 和 SB₂) (图 2b、2c、2d)。其中, ST 细长, 由基部到端部渐细, 端部尖且稍弯曲, 长度为 (365.74 ± 10.87) μm; SC 刺状, 顶端尖细, 长度为 (56.52 ± 3.60) μm; SB₁ 和 SB₂ 小锥状, 端部较钝, SB₂ 弯曲,

长度分别为 (22.96 ± 1.6) μm 和 (16.43 ± 2.36) μm (图 2b、2c、2d)。

鞭节呈短锥状, 上面着生 3 根锥形感器 (SB₃ ~ SB₅) 和 1 根栓锥形感器 (sensillum styloconicum, SS) (图 2c)。3 根锥形感器均为小锥状, 长度分别为 (6.98 ± 0.27) μm、(9.22 ± 0.76) μm 和 (13.69 ± 1.19) μm; SS 的锥体呈圆柱状, 长度为 (15.71 ± 0.84) μm, 端部有小腔, 腔内有一细长感觉锥, 长度为 (49.28 ± 1.92) μm (图 2c)。

2.3 云南锦斑蛾幼虫口器的感受器

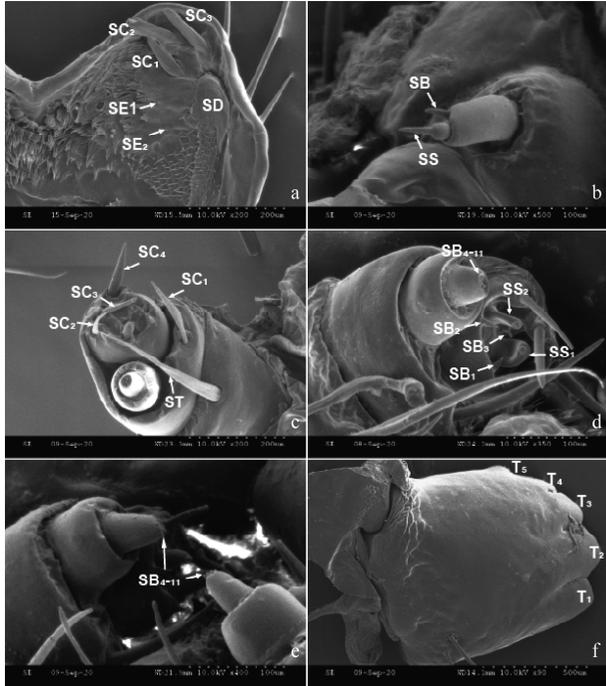
2.3.1 上下唇的感受器

幼虫上唇近梯形, 端缘中央有宽“V”字形凹刻, 上面左右对称各分布 6 根刺形感器 (SC₁ ~ SC₆), 感觉锥由基部向端部渐细, 其中 SC₁ 和 SC₃ 稍弯曲; SC₁ ~ SC₆ 的长度分别为 (211.97 ± 6.02) μm、(193.54 ± 4.63) μm、(170.32 ± 0.74) μm、(179.64 ± 4.39) μm、(413.64 ± 9.97) μm 和 (178.04 ± 1.75) μm (图 1c)。

内唇位于上唇内侧, 内唇两侧缘各有 3 根扁平的刺形感器 (SC₁ ~ SC₃), 长度分别为 (89.09 ± 1.10) μm、(145.06 ± 8.30) μm 和 (104.80 ± 3.62) μm。SC₃ 的上方有 1 根较宽的指形感器 (sensillum digitiformium, SD), 长度为 (79.28 ± 4.91) μm。SD 内侧有 2 根内唇感器 (sensillum epipharyngeal, SE₁ 和 SE₂), 基部微凹陷, 中央有一乳突状小感觉锥, 长度分别为 (2.90 ± 0.66) μm 和 (2.22 ± 0.18) μm。内唇上还排列有大量微毛, 统一指向口腔内部 (图 3a)。

下唇由 1 对下唇须和 1 个延长的吐丝器组成

(图 1c)。下唇须末端有 1 根较长的栓锥形感器(SS), SS 的锥体呈圆锥状, 较短, 长度为 $(14.31 \pm 0.98) \mu\text{m}$, 感觉锥呈短刺状, 较长, 长度为 $(25.78 \pm 1.69) \mu\text{m}$ 。侧面有 1 根较短的锥形感器(SB), SB 细且短, 长度为 $(20.14 \pm 0.38) \mu\text{m}$ (图 3b)。



a: 内唇上的刺形感器(SC)、指形感器(SD)和内唇感器(SE); b: 下唇须上的锥形感器(SB)和栓锥形感器(SS); c~d: 下颚上的刺形感器(SC)、毛形感器(ST)、锥形感器(SB)和栓锥形感器(SS); e: 下颚须上的锥形感器(SB); f: 上颚和切齿(T)

a: Sensillum chaeticum (SC), sensillum digitiformium (SD) and sensillum epipharyngeal (SE) on the epipharynx; b: Sensillum basiconicum (SB) and sensillum styloconicum (SS) on the labial palpus; c-d: Sensillum chaeticum (SC), sensillum trichodeum (ST), sensillum basiconicum (SB) and sensillum styloconicum (SS) on the maxilla; e: Sensillum basiconicum (SB) on the maxillary palp; f: Mandible and incisor cusp (T)

图 3 云南锦斑蛾幼虫上唇、下唇、上颚及下颚扫描电镜图
Fig. 3 Scanning electron microscope photos of larval labrum, labium, mandible and maxilla of *Achelura yunnanensis*

2.3.2 上下颚的感受器

幼虫上颚发达且高度骨化, 末端有 5 个突出的切齿(incisor cusp, $T_1 \sim T_5$), 上颚外侧基部有 2 根刺形感器(SC_1 和 SC_2)。其中, SC_1 端部稍弯曲, 且长度 $(399.43 \pm 10.76) \mu\text{m}$ 明显大于 SC_2 的 $(177.72 \pm 6.28) \mu\text{m}$ (图 1b、3f)。

幼虫下颚由轴节、茎节、外颚叶、内颚叶和下颚须等 5 部分组成。轴节和茎节端部内侧分别有 1 根毛形感器(ST)和 1 根刺形感器(SC_1); ST 基部较粗, 向端部渐尖, 顶端弯曲, 长度为 $(300.68 \pm 0.28) \mu\text{m}$; SC_1 整根微弯, 长度为 $(198.41 \pm 7.64) \mu\text{m}$ (图 3c)。

外颚叶外缘具 3 根刺形感器($SC_2 \sim SC_4$), SC_2 微弯曲, SC_4 较 SC_2 和 SC_3 粗, 长度分别为 $(77.94 \pm 4.82) \mu\text{m}$ 、 $(64.11 \pm 3.28) \mu\text{m}$ 和 $(123.23 \pm 6.91) \mu\text{m}$ (图 3c)。中央具 3 根锥形感器($SB_1 \sim SB_3$)和 2 根栓锥形感器(SS_1 和 SS_2); SB_1 和 SB_2 呈短锥状, SB_3 基部微微凸起, 感觉锥较细, 钉状, 长度分别为 $(20.31 \pm 0.32) \mu\text{m}$ 、 $(24.16 \pm 1.98) \mu\text{m}$ 和 $(14.83 \pm 0.13) \mu\text{m}$; SS_1 和 SS_2 均为拇指状, 顶端具一乳突状小感觉锥, 其中 SS_2 较 SS_1 细, 长度分别为 $(31.88 \pm 2.85) \mu\text{m}$ 和 $(34.74 \pm 3.54) \mu\text{m}$ (图 3d)。下颚须 2 节, 包括基节和端节, 基节较端节长, 基节上无感受器分布, 端节顶端具 8 根锥形感器($SB_4 \sim SB_{11}$), 长度均为 $(3.72 \pm 0.28) \mu\text{m}$ (图 3e)。

3 讨论

云南锦斑蛾是一种寡食性害虫, 其幼虫的主要寄主植物有球花石楠、云南樱桃 *Prunus yunnanensis* 和木瓜等蔷薇科植物。在我国西南地区, 云南锦斑蛾幼虫常将蔷薇科园林植物的叶片吃光, 影响植物的光合作用和城市景观。考虑到该种害虫的寄主多为园林植物, 化学防治等控制策略不宜实施, 因此研发环保友好型的综合治理策略将更有利于该种害虫的防治。目前, 关于云南锦斑蛾的研究主要集中在幼虫空间分布型^[23]、幼虫体表分泌物及活性测定^[18, 24]、幼虫对杀虫剂抗性^[19]、形态学和生活史^[20]。鳞翅目幼虫的触角和口器是重要的嗅觉、触觉和取食器官, 在其完成寄主寻找、识别和偏好性选择中具有重要作用。本文采用扫描电子显微镜技术对云南锦斑蛾幼虫触角和口器的感器种类、数量和长度进行了鉴定和分析, 研究结果将有利于了解云南锦斑蛾幼虫的寄主定位和取食机理, 同时为其行为调控剂的研发提供理论指导。

从幼虫头部及其附器外部形态上看, 云南锦斑蛾幼虫头部形状、口器类型、头式、头部附器种类等与鳞翅目大部分昆虫类似, 其中与金银花尺蠖 *Heterolochea jinyinhua phaga*^[25]、小地老虎^[14]、朱红毛斑蛾^[15]、灰茶尺蠖^[16]、草地贪夜蛾^[17]等蛾类幼虫具有相同的侧单眼数量(6 对), 但与黄野螟 *Heortia vitessoides*^[26] 和麻楝蛀斑螟 *Hypsiopyla robusta*^[27] 不同(5 对)。鳞翅目幼虫侧单眼是其重要的视觉器官, 主要感知颜色、形状、运动、距离和偏振光, 不同

的侧单眼数量可能与幼虫的视觉感受强弱有关。

鳞翅目幼虫的触角和口器上着生有大量的化学感受器,它们能够接收和识别环境中的性信息素或植物挥发物,从而完成对寄主植物的搜索、定位和偏好性选择等行为活动。目前,在夜蛾科 Noctuidae^[12, 14, 17]、螟蛾科 Pyralidae^[26]、蛀果蛾科 Carposinidae^[28]、透翅蛾科 Sesiidae^[29]、斑蛾科 Zygaenidae^[15]、尺蛾科 Geometridae^[16]、草螟科 Crambidae^[30-31]等鳞翅目昆虫中已有关于幼虫触角和口器传感器的报道。云南锦斑蛾幼虫触角上一共具有 4 种传感器,除锥形传感器(SB)有 5 根外,其他 3 种类型的传感器各有 1 根,传感器种类与金银花尺蠖^[25]和草地贪夜蛾^[17]相同,但是在 SB 数量上存在差异,金银花尺蠖和草地贪夜蛾均各自有 2 根 SB;传感器种类多于麻楝蛀斑螟(2 种)^[27]、黄野螟(3 种)^[26]、山核桃透翅蛾 *Sphecodoptera sheni*(3 种)^[29]、小地老虎(2 种)^[14]、朱红毛斑蛾(3 种)^[15]和灰茶尺蠖(3 种)^[16]。云南锦斑蛾幼虫口器上共有 6 种传感器,种类多于小地老虎(4 种)^[14]、朱红毛斑蛾(3 种)^[15]和灰茶尺蠖(4 种)^[16];但是少于山核桃透翅蛾(7 种)^[29];与绿翅绢野螟 *Diaphania angustalis*^[30]和山茱萸蛀果蛾 *Carposina coreana*^[28]幼虫口器传感器种类数量相同,但在类型上有差别,其中绿翅绢野螟幼虫口器上无内唇传感器,但特有小感觉锥;山茱萸蛀果蛾幼虫口器上无毛形传感器,但特有板形传感器。

在云南锦斑蛾幼虫头部,锥形传感器是数量最多(34 根)的传感器类型,占有传感器的 40.5%,这种锥形传感器占优势的现象在山核桃透翅蛾^[29]、绿翅绢野螟^[30]和朱红毛斑蛾^[15]中也有发现。鉴于鳞翅目幼虫锥形传感器主要具有嗅觉功能,能够帮助幼虫搜寻和定位寄主植物^[32-33],较多的锥形传感器数量反映了云南锦斑蛾幼虫对生境中多种气味分子的感受和识别。除触角外,锥形传感器在云南锦斑蛾幼虫下颚的外颚叶和下颚须表面也有分布,由于鳞翅目幼虫的下颚能够协助幼虫取食,因此下颚上的传感器可能还具有机械感受功能。与此功能类似,刺形传感器作为一种机械传感器,能够识别声音、感受气流、支撑保护等作用^[34-35]。云南锦斑蛾幼虫头部刺形传感器数量仅次于锥形传感器,在触角、上唇、内唇及上下颚等部位均有分布,可能与幼虫取食和感受外界物理机械刺激有关。毛形传感器是大部分鳞翅目成虫触角上数量

最多的传感器,与性信息素感受密切相关^[36];值得注意的是,海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 幼虫对含性信息素的食物更具偏好性,进一步的试验证实其幼虫触角上的毛形传感器对性信息素具有电生理反应,说明幼虫触角上的毛形传感器也具有感受性信息素的功能^[37]。云南锦斑蛾幼虫触角上具有 2 种类型的毛形传感器,但数量较少,这些传感器在云南锦斑蛾幼虫中是否具有感受性信息素的作用仍有待进一步研究。

De Boer 等^[38]在烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫的内唇上发现一种新传感器,并将其命名为内唇传感器。内唇传感器对盐溶液和咖啡酸具有敏感性,是幼虫确定取食寄主的重要味觉感受器^[39-40]。然而,鳞翅目不同幼虫间内唇传感器的数量差异较大。在云南锦斑蛾、绿翅绢野螟和山茱萸蛀果蛾等幼虫内唇上均具有 2 对内唇传感器^[28,30];双委夜蛾 *Athetis dissimilis* 内唇上具有 1 对内唇传感器^[41];灰茶尺蠖内唇上无内唇传感器^[16]。

参考文献

- [1] ALTNER H, LOFTUS R. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors [J]. Annual Review of Entomology, 1985, 30: 273 - 295.
- [2] PALMA-MILLANAO R, MUTIS A, ISAACA R, et al. Type and distribution of sensilla in the antennae of the red clover root borer, *Hylastinus obscurus* [J/OL]. Journal of Insect Science, 2013, 13: 133. DOI: 10.1673/031.013.13301.
- [3] 杨慧, 严善春, 彭璐. 鳞翅目昆虫化学感受器及其感受机理新进展[J]. 昆虫学报, 2008, 51(2): 204 - 215.
- [4] MA Long, BIAN Lei, LI Zhaoqun, et al. Ultrastructure of chemosensilla on antennae and tarsi of *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2016, 109(4): 574 - 584.
- [5] SCHNEIDER D. Insect antennae [J]. Annual Review of Entomology, 1964, 9(1): 103 - 122.
- [6] 马瑞燕, 杜家纬. 昆虫的触角感器[J]. 昆虫知识, 2000, 37(3): 179 - 183.
- [7] 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.
- [8] KURVOTIC A, WIDMER A, DICKSON B J. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone [J]. Nature, 2007, 446(7135): 542 - 546.

- [9] DEY S, SINGH S, CHAKRABORTY R. Surface ultrastructure of larval mouthpart sensilla of the muga silkworm, *Antheraea assamensis*, an endemic species of North-East India [J]. *Microscopy Research and Technique*, 2011, 74(3): 292–300.
- [10] 刘曼, 任春光, 杨茂发, 等. 竹织叶野螟触角感受器的超微形态特征[J]. *林业科学*, 2013, 49(9): 107–111.
- [11] 魏辉, 杨广, 王前梁, 等. 小菜蛾幼虫头部化学感觉器电镜扫描观察[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2003, 32(4): 434–437.
- [12] LI Jianxun, WANG Jinjun, DENG Wei, et al. Description of sensilla on the larval antennae and mouthparts of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. *动物分类学报*, 2008, 33(3): 443–448.
- [13] 秦浩, 于艳雪, 张俊华, 等. 舞毒蛾末龄幼虫部分口器的扫描电镜观察[J]. *环境昆虫学报*, 2014, 36(5): 853–859.
- [14] 向玉勇, 孔丹丹, 刘同先, 等. 小地老虎雌蛾触角及幼虫头部感受器扫描电镜观察[J]. *昆虫学报*, 2016, 59(12): 1340–1347.
- [15] 刘俊延, 黄宗优, 张玉静, 等. 朱红毛斑蛾幼虫头部感受器扫描电镜观察[J]. *植物保护学报*, 2018, 45(6): 1314–1320.
- [16] 张方梅, 金银利, 张丽丽, 等. 灰茶尺蠖成虫触角及幼虫头部感受器超微结构[J]. *昆虫学报*, 2019, 62(6): 743–755.
- [17] 葛文超, 符成悦, 赵英杰, 等. 草地贪夜蛾幼虫头部感受器种类、分布和数量特征[J]. *环境昆虫学报*, 2019, 41(5): 21–27.
- [18] 黄圣卓, 公维昌, 马青云, 等. 云南锦斑蛾幼虫体分泌物萘苷类成分的分离与鉴定及其对黑头酸臭蚁的生物活性[J]. *昆虫学报*, 2013, 56(2): 207–211.
- [19] 荣昌鹤, 王绍景, 刘凌, 等. 5种杀虫剂对冬樱花云南锦斑蛾的毒力测定[J]. *西部林业科学*, 2016, 45(1): 142–144.
- [20] 田茂寻, 荣昌鹤, 白冰, 等. 云南锦斑蛾 *Achelura yunnanensis* 生物学特性及发生规律的初步研究[J]. *植物保护*, 2018, 44(6): 191–194.
- [21] FAUCHEUX M J. Sensillum types on the proboscis of the Lepidoptera; a review [J]. *Annales de la Société Entomologique de France*, 2013, 49(1): 73–90.
- [22] CALAS D, MARION-POLL F, STEINBAUER M J. Tarsal taste sensilla of the autumn gum moth, *Mnesampela privata*: morphology and electrophysiological activity [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2009, 133(2): 186–192.
- [23] 荣昌鹤, 王绍景, 杨帆, 等. 云南锦斑蛾幼虫空间分布型及抽样技术[J]. *西部林业科学*, 2015, 44(6): 72–76.
- [24] OWADA M, HORIE K, DAYONG X. Three new chalcosiine moths of the genus *Achelura* (Lepidoptera, Zygaenidae) from the northern Indo Chinese Peninsula and southwestern China [J]. *Tinea*, 1999, 16(1): 20–28.
- [25] 向玉勇, 徐莉, 杨茂发, 等. 金银花尺蠖幼虫头部化学感受器扫描电镜观察[J]. *植物保护学报*, 2016, 43(2): 288–292.
- [26] 张蒙, 马涛, 朱雪娇, 等. 黄野螟幼虫头部化学感受器电镜扫描观察[J]. *中国森林病虫*, 2014, 33(3): 1–4.
- [27] 马涛, 孙朝辉, 李奕震, 等. 麻楝蛀斑螟幼虫头部及化学感受器结构观察[J]. *北方园艺*, 2013(24): 119–122.
- [28] 陈静, 花保祯. 山茱萸蛀果蛾幼虫触角和口器感受器的超微形态[J]. *昆虫学报*, 2014, 57(1): 133–140.
- [29] 周平, 赵盼盼, 曹霞, 等. 山核桃透翅蛾幼虫头部感受器扫描电镜观察[J]. *植物保护*, 2015, 41(4): 63–67.
- [30] 陈冬宇, 张玉静, 秦小芳, 等. 绿翅绢野螟幼虫头部感受器超微结构观察[J]. *植物保护*, 2018, 44(3): 98–104.
- [31] 蓝来娇, 黄夏宁, 马涛, 等. 柚木野螟幼虫头部形态及化学感受器扫描电镜观察[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 175–178.
- [32] HALLBERG E. Fine-structural characteristics of the antennal sensilla of *Agrotis segetum* (Insecta; Lepidoptera) [J]. *Cell and Tissue Research*, 1981, 218(1): 209–218.
- [33] LIU Zhao, HUA Baozhen, LIU Lu. Ultrastructure of the sensilla on larval antennae and mouthparts in the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera; Carposinidae) [J]. *Micron*, 2011, 4(5): 478–483.
- [34] CHANG Xiangqian, ZHANG Shu, LÜ Liang, et al. Insight into the ultrastructure of antennal sensilla of *Mythimna separata* (Lepidoptera; Noctuidae) [J/OL]. *Journal of Insect Science*, 2015, 15(1): 124. DOI:10.1093/jisesa/iev103.
- [35] WANG Rong, ZHANG Lu, XU Lili, et al. Sensilla on the antennae and ovipositor of the sea buckthorn carpenter moth, *Holcocerus hippophaecolus* Hua et al (Lepidoptera; Cossidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2015, 44(1): 68–76.
- [36] ROH H S, PARK K C, OH H W, et al. Morphology and distribution of antennal sensilla of two tortricid moths, *Cydia pomonella* and *C. succedana* (Lepidoptera) [J]. *Microscopy Research and Technique*, 2016, 79(11): 1069–1081.
- [37] POIVET E, RHARRABE K, MONSEMPES C, et al. The use of the sex pheromone as an evolutionary solution to food source selection in caterpillars [J/OL]. *Nature Communications*, 2012, 3: 1047. DOI: 10.1038/ncomms2050.
- [38] DE BOER G, DETHIER V G, SCHOONHOVEN L M. Chemoreceptors in the preoral cavity of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*, and their possible function in feeding behavior [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1977, 21(3): 287–298.
- [39] 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(5): 842–851.
- [40] 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.
- [41] 宋月芹, 董钧锋, 孙会忠. 双委夜蛾幼虫触角、口器感受器的类型与分布[J]. *植物保护*, 2018, 44(2): 122–128.