北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布与数量特征

张艳琳 鲁国艳 向宇涛 杨斌 李宗波

Type, distribution and quantitative characteristics of sensory organs on the larval head of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Zhang Yanlin, Lu Guoyan, Xiang Yutao, Yang Bin, Li Zongbo

引用本文:
张艳琳, 鲁国艳, 向宇涛, 杨斌, 李宗波. 短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布与数量特征[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(4):63–73. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230105
Zhang Yanlin, Lu Guoyan, Xiang Yutao, Yang Bin, Li Zongbo. Type, distribution and quantitative characteristics of sensory organs on the larval head of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4):63–73. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230105

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230105

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

桉蝙蛾幼虫触角及胸腹体表感器形态及分布特征

Morphology and distribution of sensillum on antennal, thoracic and abdominal tegument of *Endoclita signifier* larva

北京林业大学学报, 2021, 43(9): 111–120. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210145

粉红粘帚霉SWFUYHL 02–03侵染楚雄腮扁叶蜂幼虫的扫描电镜及透射电镜观察

SEM and TEM observations of *Clonostachys rosea* SWFUYHL 02–03 infecting the body wall of *Cephalcia chuxiongica* larvae

北京林业大学学报, 2018, 40(12): 68–75. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180230

熏蒸处理对落叶松木材颜色和力学强度的影响

Effects of fumigation treatment on wood color and mechanical strength of *Larix gmelinii*

北京林业大学学报, 2017, 39(2): 100–107. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160317

陕北黄土区不同植被类型土壤有机碳分布特征及其影响因素

Distribution characteristics of soil organic carbon and its influencing factors in different vegetation types in loess region of northern Shaanxi Province, northwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(11): 56–63. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200013

杀线虫真菌Sr18发酵液对松材线虫超微结构的影响

Effects of nematicidal filamentous fungus Sr18 metabolites on the ultrastructure of *Bursaphelenchus xylophilus*

北京林业大学学报, 2017, 39(7): 69–75. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170048

木毒蛾氨肽酶N1基因克隆与表达分析

Cloning and expression analysis of *APN*1 gene from *Lymantria xylina*

北京林业大学学报, 2021, 43(9): 94–100. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210186

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230105

短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布与数量特征

张艳琳　鲁国艳　向宇涛　杨　斌　李宗波
（西南林业大学生物多样性保护学院，云南省森林灾害预警与控制重点实验室，云南 昆明 650224）

摘要:【目的】探究短毛切梢小蠹幼虫头部感器的适应性及其功能，旨在为短毛切梢小蠹幼虫取食和运动行为提供科学依据。**【方法】**应用扫描电子显微镜观察并对比了 3 个不同发育阶段的幼虫触角和口器上感器的类型、分布与数量。**【结果】**短毛切梢小蠹幼虫的头式为下口式，有咀嚼式口器和头部感觉附肢，包括触角、上唇、上颚、下颚、下颚须、下唇和下唇须等，共 15 种感器。触角仅由 1 节组成，分布有锥形感器Ⅰ~Ⅱ型和末梢锥形感器Ⅰ~Ⅳ型。口器附肢上共有 12 种感器，包括刺形感器Ⅰ~Ⅴ型、毛形感器Ⅰ~Ⅱ型、锥形感器Ⅱ型、指形感器和末梢锥形感器Ⅱ型、Ⅳ型、Ⅴ型。毛形感器和刺形感器的表面光滑无孔，广泛分布于头壳及口器各部分，应为机械感器。锥形感器和末梢锥形感器的表面具孔，集中分布于触角、下颚须和下唇须顶端，是典型的化学感器。指形感器特立于下颚须端部，每一侧仅有 1 个，可能具有感知声音震动的功能。随着幼虫龄数增加，头部感器的类型、数量和分布均保持不变，但感器的大小呈指数级增长。**【结论】**本研究明确了短毛切梢小蠹头部形态及其感器类型、分布、数量以及不同发育阶段性变化情况。化学感器集中分布于触角、下颚须和下唇须的顶端处，这一分布模式有助于幼虫在树皮下的坑道内取食和运动。研究还对化学感器的功能进行了详细探讨，将为下一步研究短毛切梢小蠹坑道内的信息感知提供科学依据。

关键词：短毛切梢小蠹；幼虫头部；感受器；扫描电镜
中图分类号：Q964　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)04−0063−11
引文格式：张艳琳，鲁国艳，向宇涛，等. 短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布与数量特征［J］. 北京林业大学学报，2024，46(4)：63−73. Zhang Yanlin, Lu Guoyan, Xiang Yutao, et al. Type, distribution and quantitative characteristics of sensory organs on the larval head of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4): 63−73.

Type, distribution and quantitative characteristics of sensory organs on the larval head of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Zhang Yanlin　Lu Guoyan　Xiang Yutao　Yang Bin　Li Zongbo
(Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, College of Biodiversity Conservation and Utilization, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract:［**Objective**］To provide a scientific basis for further exploration of foraging and moving about the larval behaviors of *Tomicus bravipilosus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), we investigated the morphological adaptation and function of the sensilla on the larval head of this bark beetle.［**Method**］We examined and compared the types, distribution, and abundance of sensory organs on the head of the first, second, and third instar larvae using scanning electron microscopy (SEM).［**Result**］The head shape of the larvae was hypognathous. Its head appendages contained a pair of antennae, stemmata, mandible, maxilla, maxillary palp, labial palp, as well as a single labrum and labium. Totally, there were 15 types of identified sensilla. The reduced antennae with one segment had five types of antennal sensilla, identified as sensilla

收稿日期: 2023−05−07　**修回日期:** 2023−12−19
基金项目: 云南省高原特色农业领域科技计划项目（202302AE090017），云南省基础研究重点项目（202101AS070009、2018FG001-010），兴滇英才支持计划项目“青年拔尖人才”（YNWR-QNBJ-2018-131）。
第一作者: 张艳琳。主要研究方向：森林昆虫学。Email：ylzhang6@outlook.com　地址：650224 云南省昆明市盘龙区白龙寺 300 号西南林业大学生物多样性保护学院。
责任作者: 李宗波，博士，教授。主要研究方向：化学生态学和昆虫生态与害虫综合治理。Email：lizb@swfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

basiconica type Ⅰ and sensilla twig basiconica type Ⅰ−Ⅳ. The biting mouthparts were involved in 12 types, including sensilla chaetica type Ⅰ−Ⅴ, sensilla trichodea type Ⅰ−Ⅱ, sensilla basiconica type Ⅱ, sensilla digitiformina, and sensilla twig basiconica type Ⅱ, Ⅳ, and Ⅴ. Sensilla trichodea and sensilla chaetica having smooth and nonporous surface were widespread and classified as mechanoreceptors. Sensilla basiconica and sensilla twig basiconica having the surface pores distributed exclusively on the apex of the antennae, maxillary palp and labial palp, and were classical chemoreceptors. Sensilla digitiformia having only one unit on the second segment of every maxillary palp were considered as the acoustic sensor for the mechanical vibrations. With an increase of larval instar, each sensilla types, abundance, and distribution on the head appendages kept consistent with the different instar larvae. However, sensilla sizes showed exponential growth compared with the last instar larvae. [**Conclusion**] This research clarifies the head structures and sensilla types, distribution, abundance, and instar changes of the sensilla on the larval head of *T. brevipilosus*. Chemical sensors are concentrated at the tips of the antennae, mandibular palps, and labial palps, which is a distribution pattern that aids the larvae in feeding and moving within the bark-cavities. The study has conducted a detailed exploration of the functions of the chemical sensors, which will provide a scientific basis for the next step of studying the information perception of *T. brevipilosus* larvae within its galleries. It is expected to take a shred of scientific evidence for further behavioral drivers of chemical sensation in the gallery of *T. brevipilosus* larvae.

Key words: *Tomicus brevipilosus*; larval head; sensilla; scanning electron microscopy

幼虫是全变态类昆虫胚后发育阶段的必经虫态之一，因种类、习性、食性等方面的差别，栖境压力的时空变化和基因型与环境间的互作能够促使不同类型的幼虫，如原足型幼虫、多足型幼虫、寡足型幼虫和无足型幼虫，形成与特定栖境相适应的一套功能性状，尤其是头部的取食和感知器官[1−2]。Alekseev 等[3]研究了 24 科 64 种鞘翅目(Coleoptera)昆虫幼虫的触角、下颚须和下唇须后发现：这些附肢上的感器可分为顶端类(如锥形感器、毛形感器)和亚顶端类(如指形感器、带形感器)两大类群，并产生了明显的形态适应性，特别是罕见的带形感器，在捕食性的豉甲科(Gyrinidae)和花萤科(Cantharidae)中表现出退化或部分退化的特征。更重要的是，这些感受器能够对自然环境中的物理和化学信息，诸如食物理化性质、天敌捕食或寄生过程中的振动和声信号等进行识别、加工和处理，影响并决定幼虫的定向、取食、避敌等行为功能[4−7]。因此，研究幼虫的头部感器的类型、数量、分化及其功能，尤其是一些钻蛀性鞘翅目昆虫，不仅有助于了解幼虫隐蔽的行为机制，而且能为“整合”害虫管理生态工程提供一些新技术和新方法[8]。

短毛切梢小蠹(*Tomicus brevipilosus*)隶属于鞘翅目(Coleoptera)、象虫科(Curculionidae)、小蠹亚科(Scolytinae)、林小蠹族(Hylurgini)，别名松芽小蠹(*Blastophagus khasianus*)，是一种能够危害云南松(*Pinus yunnanensis*)、思茅松(*P. kesiya*)、白皮松(*P. parvifolia*)、菲律宾松(*P. insularis*)等多种针叶树种的钻蛀性害虫，也是中国、日本、韩国、菲律宾、印度等国家最重要的本土性害虫，严重威胁当地针叶林生态系统的稳定与可持续发展[9]。在我国云南地区，短毛切梢小蠹对云南松和思茅松呈现出不同的危害模式。在云南松上，短毛切梢小蠹与云南切梢小蠹(*Tomicus yunnanensis*)、横坑切梢小蠹(*T. minor*)混合繁殖，共同对树木造成损害，主要侵害松树的干中部区域，与云南切梢小蠹和横坑切梢小蠹存在生态位重叠[10]；而在思茅松上，短毛切梢小蠹以自上而下的模式进行攻击，独自占据整个生态位[11]。不论是在云南松还是在思茅松上，短毛切梢小蠹均为 1 年 1 代，在嫩梢内补充营养，导致健康的寄主树势衰弱，其在树干内的繁殖过程与共生真菌协同作用，导致树木死亡。目前，针对该蠹虫的危害，防治措施主要借鉴于大小蠹属(*Dendroctonus*)和齿小蠹(*Ips* spp.)的防治方法，包括喷洒拟青霉、清理蠹害木、推拉措施、迷踪法等[9,12]，但这些方法仍无法遏制蠹虫向外扩散的趋势[13]。根据害虫管理生态工程的治理原则，在明晰植物−害虫−天敌相互作用的基础上，将各个控虫措施“整合”成一个整体，达到“1 + 1 > 2”的协同控虫目的[8]。利用聚集信息素、植物气味、求偶声信号等进行的行为调控或者干扰则是所有环节中最为重要的，其重要性体现在两个方面：一是这些信息物质不仅可用于推拉措施，直接降低小蠹虫种群数量，而且可干扰成虫在林区内迁飞扩散，消耗其营养物质，增加天敌捕食、寄生、恫吓等非直接致死效应[9,12]；二是作为一种间接的环境胁迫因子，特别是

非寄主植物气味和震动声信号（如天敌、竞争），能够影响害虫的交配行为及胚后发育[6,14]。然而，上述措施多数是针对成虫的，很少涉及到幼虫。长时间在坑道内生活的小蠹虫幼虫，同样能感知到这些信息，影响其在坑道内的发育及其行为[15]。但当前对幼虫的感知器官知之甚少，特别是作为感知中心的头部。因此，本文应用扫描电子显微镜，对短毛切梢小蠹 1～3 龄幼虫触角和口器上的感器类型、分布与数量进行了对比观察，旨在探讨头部各类感器在其行为过程中的功能及作用机制，以为深入理解幼虫在坑道内的信息感知与相关行为提供依据。

1　材料与方法

1.1　试虫来源与鉴定

试虫来源于云南省曲靖市沾益区九龙山林场（105°47′15″E，25°40′35″N），寄主为云南松。根据短毛切梢小蠹蛀干产卵时间及其空间生态位特征[10]，于 2022 年 10 月下旬至 11 月中旬将刚蛀入树干的短毛切梢小蠹带回实验室，经定期解剖后获取不同发育阶段的幼虫。基于我们前期测定的 1 426 头幼虫头壳宽，并参照张梦蝶等[16]的判定标准，若头壳宽 ≤ 0.6 mm，确定为 1 龄幼虫；0.6 < 头壳宽 ≤ 0.9 mm，确定为 2 龄幼虫；头壳宽 > 0.9 mm，确定为 3 龄幼虫。

1.2　扫描电镜观察

随机挑选形态完好的幼虫，每龄 10 头，将其置入 0.1 mol/L 磷酸缓冲液（pH 7.2～7.4）中，用超声波洗涤 3 次，每次 60 s。洗涤后，再用超纯水清洗，后固定在 2.5% 戊二醛中（4 ℃）。接着，将样品进行酒精梯度脱水（50%、60%、70%、80%、90%、无水乙醇），每次 30 min，临界点干燥后摘取幼虫的头部，并将其黏附在样品台上。经离子溅射镀膜仪（Gressington 108 auto，英国）镀金后，再用扫描电子显微镜（蔡氏 Sigma300，德国）进行观察、拍照，加速电压设定为 7 kV。

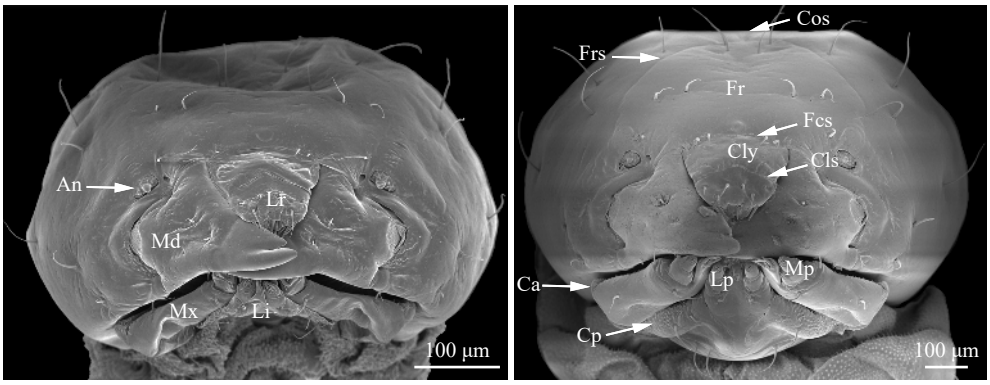
1.3　感器命名与统计分析

根据感器的外部形态、基部凹槽和表面是否有孔，并参照 Zacharuk[17]、Yang 等[18]、Shi 等[19]和徐丽丽[20]的方法，对触角和口器上的感器进行命名、分类和描述。对于感器数量的统计，各感器直接从着生部分的背面、腹面和侧面进行计数，每种感器的长度、基部宽度和基部凹槽直径用 ImageJ（Version 1.53c，https://imagej.nih.gov/ij）进行测量，每种感器随机选择 5～15 个。为了分析各感器尺寸在不同龄期上的差异性，采用非参数多重检验 Kruskal-Wallis H test 进行分析，所有的统计分析均在 R 软件（Version 4.2.2，https://cran.r-project.org/）中进行。

2　结果与分析

2.1　短毛切梢小蠹幼虫头部形态

短毛切梢小蠹幼虫头部形态及其各器官着生位置如图 1 所示。幼虫头部前端观呈椭圆形，头壳宽（1 053.4 ± 26.4）μm，高（820.0 ± 20.4）μm（3 龄幼虫）。头式为下口式，咀嚼式口器。头顶蜕裂线隐约可见，呈现倒“Y”形，头冠缝（coronal suture，Cos）和额缝（frontal suture，Frs）将头为 3 个区域，其中额区位于中央，呈“U”形，在头前端可见触角（antennae，An）、唇基（clypeus，Cly）、上唇（labrum，Lr）、额（front，Fr）、上颚（mandible，Md）、下颚（maxillae，Mx）、下颚须（maxillary palp，Mp）、下唇（labium，



a 1 龄幼虫
1st instar larvae

b 3 龄幼虫
3rd instar larvae

An. 触角；Ca. 轴节；Cly. 唇基；Cls. 唇基沟；Cos. 头冠缝；Cp. 表皮突；Fcs. 额唇基沟；Fr. 额；Frs. 额缝；Li. 下唇；Lp. 下唇须；Lr. 上唇；Md. 上颚；Mp. 下颚须；Mx. 下颚。下同。An, antenna; Ca, cardo; Cly, clypeus; Cls, clypeal sulcus; Cos, coronal suture; Cp, cuticular process; Fcs, frontoclypeal sulcus; Fr, front; Frs, frontal suture; Li, labium; Lp, labral lalp; Lr, labrum; Md, mandible; Mp, maxillary palp; Mx, maxillae. The same below.

图 1　短毛切梢小蠹幼虫头部前面观

Fig. 1　Front view of the head shape of *T. brevipilosus* larvae

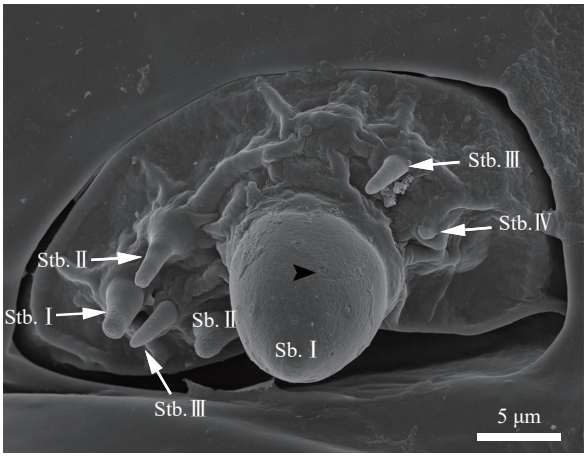
Li)、下唇须(labral lalp，Lp)以及少量的刚毛等结构，但单眼已退化消失(图 1)。其中，触角 1 对，着生在一个深的、椭圆形凹槽内，可在凹槽内进行一定程度的伸缩，其上着生的各类感器略微高于触角凹槽(图 2a)。头部中央为上唇，上唇后方为唇基，唇基沟完整，为“八”字形；唇基基部有对称分布的 4 根毛形感器，毛的大小均匀相等。在上唇的表面有 6 根刚毛对称排列，第 1 行有 4 根，位于上唇 1/3 的位置，第 2 行有 2 根，位于上唇 2/3 的位置；沿上唇下缘有 12 根刺形感器，呈 2 行对称排列，第 1 行有 4 根，内侧明显比外侧的更为强壮，第 2 行有 8 根，刺的尺寸由中央向两侧依次增大(图 3a)，上唇可进行一定范围的前后和左右运动，可防止进食过程中的食物遗漏。上颚 1 对，为高度骨质化的三角形锥状结构，坚硬，可分为基部的臼齿叶(molar lobe，Mol)和端部的切齿叶(incisor lobe，Inl)，前缘分化出顶齿(apical tooth，T1)、次顶齿(subapical tooth，T2)、中齿(medical tooth，T3)和磨齿(molar tooth，T4)，T1 最为突出强壮，而 T4 仅微微凸起(图 3)，主要用于撕碎、研磨食物。下颚和下唇位于头部腹面，下颚 1 对，位于上颚后方，由轴节(cardo，Ca)、外额叶(galea，Ga)、茎节(stipes，Stp)、内颚叶(lacinia，La)和下颚须组成，但茎节与外额叶和内颚叶之间的分界线不明显(图 4)，可用于乱切、握持食物。下唇位于下颚后方，表面除有少数的毛形感器外，近乎光滑，但内表面及其与外表面交界处着生大量的表皮突(图 5)，具有辅助运送食物的功能。

2.2 短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布与数量

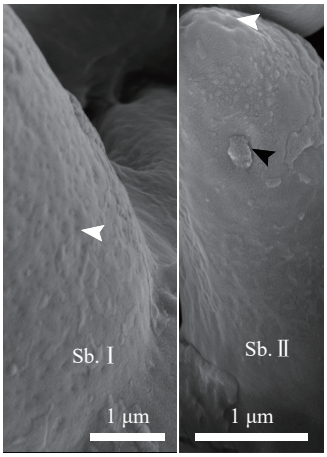
根据幼虫头部感器的外部形态、基部凹槽和表面孔的有无，可将触角和口器上的感器分为 15 种，包括毛形感器、刺形感器、锥形感器、末梢锥形感器和指形感器(图 2 ~ 7)。其中，毛形感器、锥形感器有 2 个亚型，刺形感器、末梢锥形感器分 5 个亚型，指形感器仅有 1 个亚型。

2.2.1 幼虫触角感器

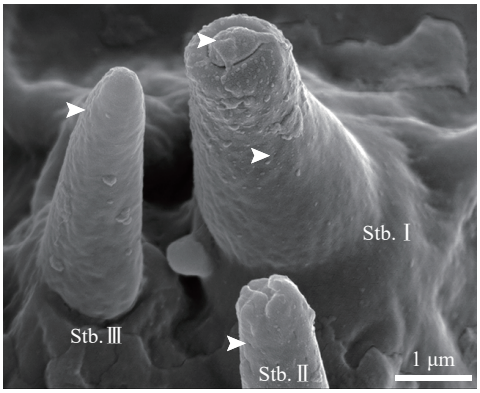
锥形感器(sensilla basiconica，Sb)外形似锥体，端部钝圆，直立，有Ⅰ型(Sb.Ⅰ)和Ⅱ型(Sb.Ⅱ)之分



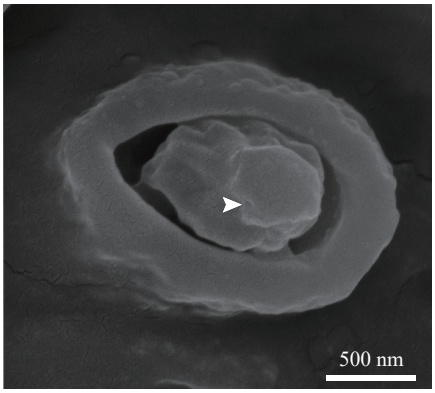
a 触角整体前面观
Front view of whole antennae



b 锥形感器Ⅰ型和Ⅱ型表面孔
Surface pores of sensilla basiconica Ⅰ and Ⅱ



c 末梢锥形感器Ⅰ~Ⅲ型表面孔
Surface pores of sensilla twig basiconica Ⅰ−Ⅲ

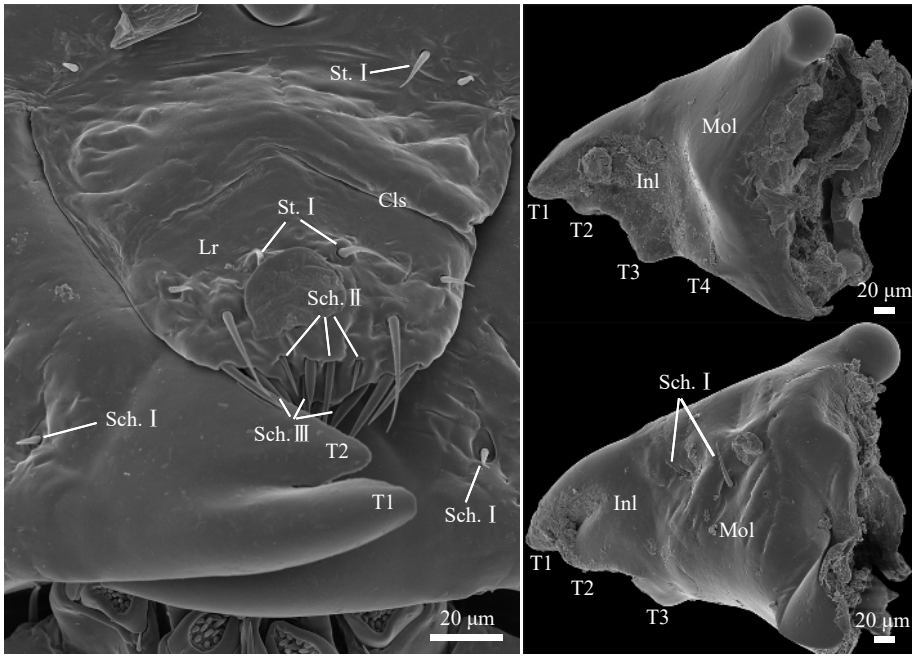


d 末梢锥形感器Ⅳ型表面孔
Surface pores of sensilla twig basiconica Ⅳ

Sb. 锥形感器；Stb. 末梢锥形感器；白色与黑色箭头分别示表面孔和分泌孔。下同。Sb, sensilla basiconica; Stb, sensilla twig basiconica; the white and black arrow show the surface pores and secereted pores on the sensilla basiconica, respectively. The same below.

图 2 短毛切梢小蠹幼虫触角上的感器类型与超微形态

Fig. 2 Types and ultramorphology of the sensilla on the antennae of *T. brevipilosus* larvae



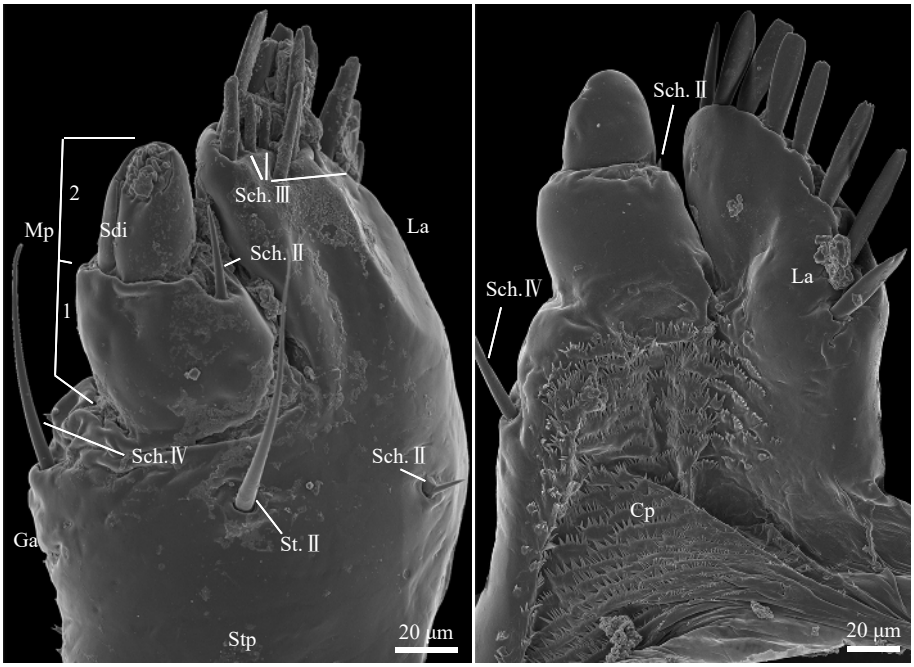
a 上颚与上唇前面观
Front view of the mandible and labrum

b 上颚腹面观 (上) 和背面观 (下)
Ventral (top) and dorsal (bottom) view of the mandible

Inl. 切齿叶; Mol. 磨齿叶; St. 毛形感器; Sch. 刺形感器; T1. 顶齿; T2. 次顶齿; T3. 中齿; T4. 磨齿。下同。Inl, incisor lobe; Mol, molar lobe; St, sensilla trichodea; Sch, sensilla chaetica; T1, apical tooth; T2, subapical tooth; T2, medical tooth; T4, molar tooth. The same below.

图 3　短毛切梢小蠹幼虫上颚与上唇的感器类型及其分布

Fig. 3　Types and distribution of the sensilla on the mandible and labrum of *T. brevipilosus* larvae



a 下颚腹面观
Ventral view of the maxillae

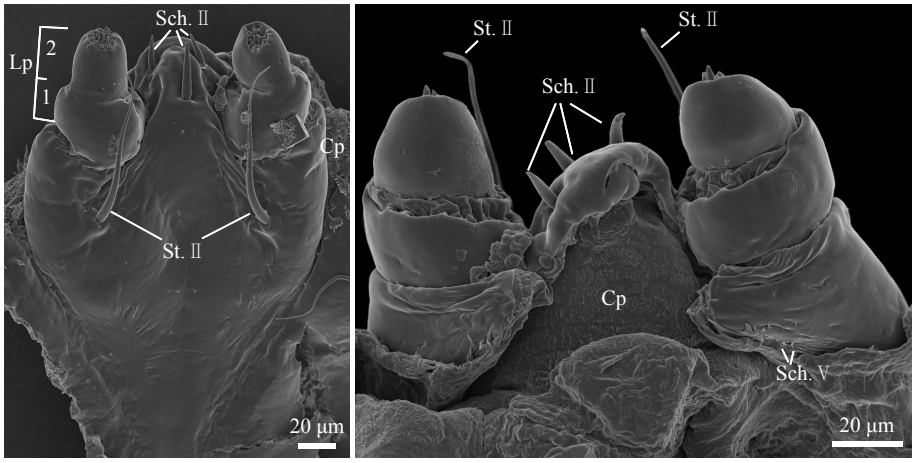
b 下颚背面观
Dorsal view of the maxillae

Ga. 外额叶; La. 内颚叶; 数字 1、2 表示下颚须的节数; Sdi. 指形感器。下同。Ga, galea; La, lacinia; the number 1 and 2 show the numbered sugsegment of maxillary palp; Sdi, sensilla digitiformia. The same below.

图 4　短毛切梢小蠹幼虫下颚的感器类型及其分布

Fig. 4　Types and distribution of the sensilla on the maxillae of *T. brevipilosus* larvae

(图 2)。其中，Sb.Ⅰ型位于触角中心位置，数量仅 1 个，锥体表面较为粗糙，可见大量的微孔和数十个分泌孔。其中，微孔外形似刻点，密布在锥体表面，孔径为(60 ± 16)nm；分泌孔呈穴状内陷于锥体表面，且中心位置可见乳突状或圆柱状的未知分泌物，孔径(440 ± 105)nm。Sb.Ⅰ型感器基部直接从触角

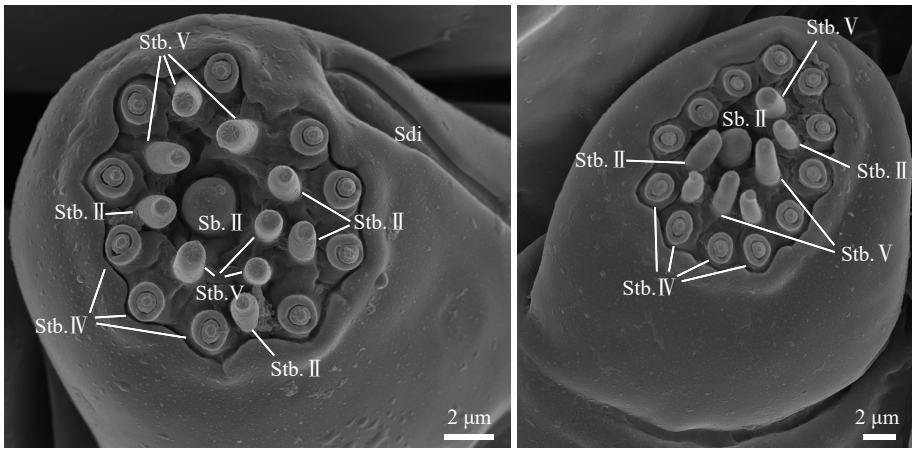


a 下唇腹面观
Ventral view of the labium

b 下唇背面观
Dorsal view of the labium

图 5 短毛切梢小蠹幼虫下唇的感器类型及其分布

Fig. 5 Types and distribution of sensilla on the maxillae of *T. brevipilosus* larvae



a 下颚须端部正面观
Front view of the maxillary palp

b 下唇须端部正面观
Front view of the labial palp

图 6 短毛切梢小蠹幼虫下颚须与下唇须端部的感器类型及其分布

Fig. 6 Types and distribution of the sensilla on the tip of maxillary and labial palp of *T. brevipilosus* larvae

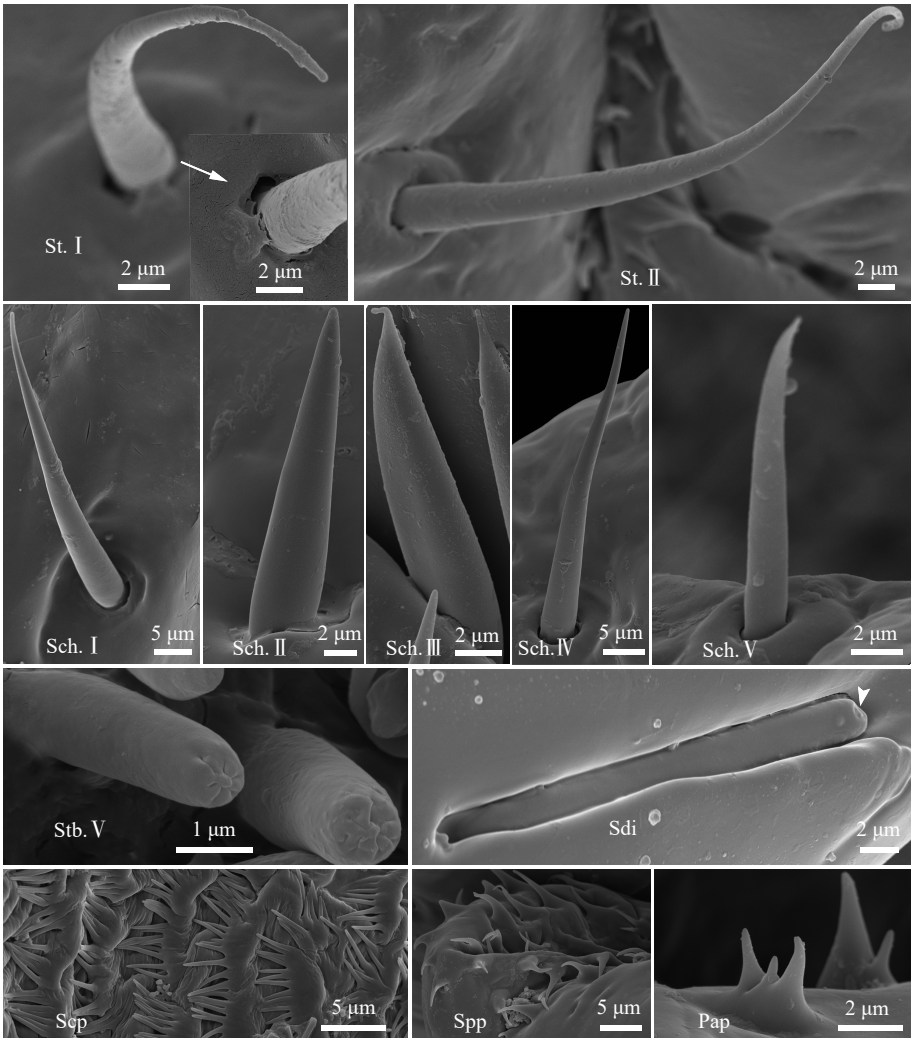
表面突起，基部宽约等于整个触角宽的 1/3，是触角上最强壮、突出的感器。Sb.Ⅱ型紧邻 Sb.Ⅰ型，高度约为 Sb.Ⅰ型的一半，坐落于一个较阔的圆形凹槽内；感器表面光滑，可见大量的微孔和 1 个分泌孔（图 2a、b）。

末梢锥形感器（sensilla twig basiconica，Stb）形似一锥体，直立，但锥体端部常有一明显突起或凹陷，可分为 4 种亚型：Ⅰ型（Stb.Ⅰ）、Ⅱ型（Stb.Ⅱ）、Ⅲ型（Stb.Ⅲ）和Ⅳ型（Stb.Ⅳ）（图 2）。Stb.Ⅰ型直接从触角表面突起，位于触角最外围，数量为 1；锥体表面光滑，具孔，但端部有一明显的凹陷，凹陷处有一圆形的凸起物，凸起物表面可见到2～3 个微孔。Stb.Ⅱ型与 Stb.Ⅲ型位于 Stb.Ⅰ型和 Sb.Ⅰ型之间，两者长度和基部宽基本一致，但前者直接从触角表面突起，锥体表面具有大量微孔，端部呈花瓣状，数量为 1 个；后者则坐落于 1 个窄的圆形凹槽内，锥体表面光滑，仅感器端部有大量微孔，数量有 2 个（图 2c）。Stb.Ⅳ型的外形最为特殊，类似一个乳突坐落于一个凹陷的锥体内，呈现双层结构；感器高度几乎与触角表面齐平，环绕着 Sb.Ⅰ型，数量 1～2 个，但着生位置常会有一定的变化（图 2d）。

2.2.2 幼虫口器感器

由于幼虫口器与触角上共同分布有锥型感器Ⅱ型（Sb.Ⅱ）、末梢锥形感器Ⅱ型（Stb.Ⅱ）和Ⅳ型（Stb.Ⅳ）3 种感器类型，此处不再描述其形态特征。对于这 3 种感器的分布与数量，Sb.Ⅱ型、Stb.Ⅱ型和 Stb.Ⅳ型均位于下颚须和下唇须端部的中心位置（图 6）。其中，Sb.Ⅱ型在每一侧仅有 1 个，高度略低于 Stb.Ⅱ型；Stb.Ⅱ型在每一侧有 4 个，是下颚须和下唇须第二高的感器，且与 Stb.Ⅳ型环绕着 Sb.Ⅱ型；Stb.Ⅳ型位于最外层，呈环形排列，数量 10～13 个，是下颚须和下唇须端部最低的感器类型。

毛形感器（sensilla trichodea，St）外形似毛发，纤细，柔弱，有毛形感器Ⅰ型（St.Ⅰ）（图 3a、7）和Ⅱ型



Pap. 掌状突；Scp. 鳞片状突；Spp. 刺状突。Pap, palmate process; Scp, scaly process; Spp, spiny process.

图 7　短毛切梢小蠹幼虫口器感器的超微形态

Fig. 7　Ultramorphology of the sensilla on the mouthpart and labial palp of *T. brevipilosus* larvae

(St.Ⅱ)(图 4a、5、7)之分。St.Ⅰ型表面光滑无孔，1/3 处开始明显弯曲，基部坐落于一个窄的、圆形凹槽内；感器主要分布于上唇，数量恒定为 6 个，但大小有着明显的变异。例如，3 龄幼虫最长的 59.1 μm，位于上唇 1/3 处；最短的仅 8.9 μm，位于额唇基沟外侧。St.Ⅱ型与 St.Ⅰ型相似，但基部着生于一个突起的凹槽内，且感器末端有明显的卷曲，其主要在下颚和下唇的背面和腹面，尤其是下唇须处，数量有 10 个，呈左右对称排列(图 5)。

刺形感器(sensilla chaetica，Sch)刚直似刺，表面光滑无孔，直立，端部尖锐，可分为刺形感器Ⅰ型(Sch.Ⅰ)、Ⅱ型(Sch.Ⅱ)、Ⅲ型(Sch.Ⅲ)、Ⅳ型(Sch.Ⅳ)和Ⅴ型(Sch.Ⅴ)(图 7)。Sch.Ⅰ型基部位于一个双层凹陷的凹槽内，外层凹槽为椭圆形，直径是感器基部直径的 3～4 倍，内层凹陷为圆形，直径略微大于感器基部直径；该感器仅发现于上颚外侧面，数量为 2 个(图 3、7)。Sch.Ⅱ型明显较 Sch.Ⅰ型更为强壮、刚直，基部坐落在一个臼形凹陷内，主要分布于上唇前缘、下颚须和下唇须内侧面、下唇的端部，一般每一处有 2~4 个，成行对称排列(图 3a、4a、5、7)。Sch.Ⅲ型从基部至端部处明显增宽，中间有一明显的纵向沟槽，坐落在一个卵圆形的凹槽内，见于前唇的最前端和内颚叶外缘，且从中央向两侧长度会依次减少(图 3a、7)。Sch.Ⅳ型外形与 Sch.Ⅰ型相似，但更为刚直，基部坐落于一个略微突起的凹槽内，常见于下颚须的内侧面，数量有 2 个(图 4、7)。Sch.Ⅴ型与 Böhm 氏鬃毛相似，短小刚直，基部坐落于一个突起的凹槽内，主要分布在下颚须与头壳连接处、下唇须两侧的腹面以及与头壳交界处(图 5b、7)，呈现出集中分布的特征，是所有感器类型中数量最多的(表 1)。

指形感器(sensilla digitiformia，Sdi)形似一根手指或腊肠，内陷在一个狭长的凹槽内；感器表面光滑无孔，但端部处有圆形凹陷，凹陷处有一卵形突出物(图 7)。Sdi 主要分布于下颚须第二节的内侧面，偶见于下唇须第二节的内侧面，其他位置均未发现，且

该感器的长度几乎与下颚须或下唇须第二节的长度相等，每一侧的数量恒定为 1(图 4、6a)。

末梢锥形感器Ⅴ型(sensilla twig basiconica 5，Stb.Ⅴ)外形与 Stb.Ⅱ型较为相似，但 Stb.Ⅴ型端部具有 6～7 个纵向沟槽，且沟槽中间汇集成一个锥状凸起物(图 7)。Stb.Ⅴ型主要分布在下颚须和下唇须的端部，与 Stb.Ⅱ型混合分布，邻近并围绕着 Sb.Ⅱ型，是下颚须和下唇须端部最突出的感器类型(图 6)。在下颚须上，每一侧通常有 6 个 Stb.Ⅴ型，而下唇须每一侧通常有 3 个(表 1)。

表皮角质突(cuticular processes，CP)刚直如刺，短小，几乎平铺或垂直于表皮，且集中分布在下颚须腹面、下唇须腹面及其与背面的交界处(图 4b、5、7)。根据表皮角质突的形态和聚集特征，可将其分为鳞片状(scaly processes，Scp)、刺突状(spiny processes，Spp)和掌状(palmate processes，Pap)3 种类型(图 7)。其中，Scp 由 5～10 根共柄的支刺组成，成行平行排列，刺的方向指向末端，平附在下颚须和下唇须的腹面(图 4b、5b、7)；Spp 为单个刺，刺指向各个方向，主要分布于表皮角质突着生位置的交界处(图 5b、7)；Pap 为 3～5 根共柄的支刺组成，外形似“佛掌”，随机分布在 Scp 的最外层，即腹面的最外缘(图 4b、7)。

2.3 短毛切梢小蠹不同龄数幼虫头部感器的比较

从 1 龄至 3 龄幼虫，短毛切梢小蠹头壳宽度呈指数级增长($y = 340.12e^{0.35x}$，$R^2 = 0.92$)，而触角和口器亦会呈指数级增长(触角：$y = 17.53e^{0.38x}$，$R^2 = 0.88$；口器：$y = 199.51e^{0.35x}$，$R^2 = 0.91$)(图 1)。对于各感器类型，其在各龄幼虫头部触角和口器上几乎保持恒定，也没有出现新类型感器(表 1)。但除

表 1 短毛切梢小蠹不同龄数幼虫头部感器数量、长度与基部宽的比较

Tab. 1 Comparison on the abundance, length, and basal width of the sensilla on the larval head of different instar of *T. brevipilosus*

感器类型 Sensilla type	1龄幼虫 1st instar larvae			2龄幼虫 2nd instar larvae			3龄幼虫 3rd instar larvae		
	数量 Abundance	长度 Length/μm	基部宽 Basal width/μm	数量 Abundance	长度 Length/μm	基部宽 Basal width/μm	数量 Abundance	长度 Length/μm	基部宽 Basal width/μm
毛形感器Ⅰ型 Sensilla trichodea Ⅰ	6	26.4 ± 6.6	2.7 ± 0.4	6	28.6 ± 4.4	3.8 ± 0.6	6	46.3 ± 6.7	7.7 ± 1.0
毛形感器Ⅱ型 Sensilla trichodea Ⅱ	10	28.3 ± 4.2	2.9 ± 0.3	10	34.1 ± 9.5	3.6 ± 0.5	10	67.4 ± 8.6	6.4 ± 0.9
刺形感器Ⅰ型 Sensilla chaetica Ⅰ	4	8.9 ± 1.9	2.2 ± 0.3	4	15.2 ± 2.4	3.3 ± 0.4	4	25.4 ± 2.7	6.1 ± 0.4
刺形感器Ⅱ型 Sensilla chaetica Ⅱ	11 ± 1	8.6 ± 2.4	1.9 ± 0.5	11 ± 1	13.6 ± 3.1	2.6 ± 0.4	12 ± 1	26.6 ± 6.6	4.8 ± 0.6
刺形感器Ⅲ型 Sensilla chaetica Ⅲ	8	15.2 ± 2.9	2.7 ± 0.3	8	21.9 ± 2.8	4.2 ± 1.0	8	41.7 ± 2.0	7.7 ± 0.6
刺形感器Ⅳ型 Sensilla chaetica Ⅳ	4	10.4 ± 1.9	2.7 ± 0.3	4	22.6 ± 4.3	3.4 ± 0.4	4	54.1 ± 11.9	7.4 ± 0.8
刺形感器Ⅴ型 Sensilla chaetica Ⅴ	357 ± 75	3.1 ± 0.6	1.8 ± 0.4	417 ± 68	5.4 ± 0.7	3.2 ± 0.5	412 ± 70	8.9 ± 0.8	5.3 ± 0.3
锥形感器Ⅰ型 Sensilla basiconica Ⅰ	2	8.1 ± 0.6	8.4 ± 0.8	2	10.2 ± 0.6	9.7 ± 0.7	2	15.7 ± 1.6	14.3 ± 1.2
锥形感器Ⅱ型 Sensilla basiconica Ⅱ	6	2.2 ± 0.2	2.2 ± 0.2	6	3.5 ± 0.2	2.8 ± 0.2	6	3.8 ± 0.2	3.1 ± 0.1
末梢锥形感器Ⅰ型 Sensilla twig basiconica Ⅰ	2	3.5 ± 0.1	1.9 ± 0.3	2	3.9 ± 0.5	2.4 ± 0.5	2	5.4 ± 0.8	3.1 ± 0.3
末梢锥形感器Ⅱ型 Sensilla twig basiconica Ⅱ	18	2.0 ± 0.4	1.2 ± 0.2	18	3.7 ± 0.4	1.5 ± 0.1	18	4.5 ± 0.5	2.1 ± 0.4
末梢锥形感器Ⅲ型 Sensilla twig basiconica Ⅲ	4	2.8 ± 0.3	1.5 ± 0.3	4	3.2 ± 0.5	1.9 ± 0.3	4	5.4 ± 0.5	2.6 ± 0.2
末梢锥形感器Ⅳ型 Sensilla twig basiconica Ⅳ	50 ± 1	0.6 ± 0.1	1.1 ± 0.1	50 ± 1	1.1 ± 0.4	1.4 ± 0.4	50 ± 1	1.4 ± 0.1	1.9 ± 0.2
末梢锥形感器Ⅴ型 Sensilla twig basiconica Ⅴ	18	2.2 ± 0.3	1.3 ± 0.1	18	3.8 ± 0.3	1.7 ± 0.1	18	3.7 ± 0.7	1.7 ± 0.2
指形感器 Sensilla digitiformia	2	13.5 ± 0.1	1.3 ± 0.1	2	18.2 ± 1.2	2.3 ± 0.4	2	23.4 ± 1.0	2.6 ± 0.1

注：所有的数值均为均值 ± 标准差。Note: all values are mean ± SD.

Stb.Ⅳ型外（长：$y = 0.82e^{0.15x}$，$R^2 = 0.25$；宽：$y = e^{0.25x}$，$R^2 = 0.10$），各龄幼虫的头部感器长度和基部宽度均会呈指数级增长（长：$R^2 = 0.42 \sim 0.95$；基部宽：$R^2 = 0.64 \sim 0.94$），只是不同感器的增长趋势有所不同。例如，分布下颚须的 Sdi，具有与幼虫头壳相似的增长趋势，且更为明显（$y = 10.26e^{0.28x}$，$R^2 = 0.959$）；位于上唇、上颚下颚等处的无孔型刺形感器和毛形感器，其增长趋势明显（$R^2 = 0.84 \sim 0.93$），而位于上颚须和下唇须端部具孔型的锥形感器和末梢锥形感器，则增长趋势较为平缓（$R^2 = 0.43 \sim 0.87$）。

3　结论与讨论

短毛切梢小蠹幼虫头部共分布有 5 类 15 种感器，其中触角上有锥形感器Ⅰ~Ⅱ、末梢锥形感器Ⅰ~Ⅳ，口器上有毛形感器Ⅰ~Ⅱ、刺形感器Ⅰ~Ⅴ，锥形感器Ⅱ，指形感器、末梢锥型感器Ⅱ、Ⅳ和Ⅴ；毛形感器、刺形感器和指形感器为无孔型感器，而锥形感器和末梢锥形感器为具孔型感器，且集中分布于触角、下颚须和下唇须的顶端处。并且，这些感器的外部形态、类型、分布及其数量与象虫科[3,18−19,21]和天牛科（Cerambycidae）[20,22]的幼虫较为类似，而与亲缘关系较疏远的拟步甲科（Tenebrionidae）[23]、步甲科（Carabidae）[24]、寄甲科[25]、鳃金龟科[26]等则有较大不同（表 2），显示出相似遗传的特征[2,27]。一般认为，依据感器的外部形态、基部凹槽、着生位置、表面孔的数量与位置等，可以基本推断出该感器所具有的功能特性，或者结合内部超微结构、单感器记录等技术加以验证[4,17,26,28−29]。例如，表面光滑、基部着生于一个阔凹槽内的毛形感器，被认为是机械感器[28]；表面具孔的锥形感器被认为是典型的嗅觉感器[26,29]，而端部具孔的锥形感器具有味觉或触觉感知功能[4,17,26]。对于短毛切梢小蠹幼虫来说，其着生的无孔型感器，均分布在头壳外围及其口器的各组成部分上（图 2 ~ 5），如着生在上颚臼齿叶背面的刺

表 2　一些已知鞘翅目昆虫幼虫头部感器的对比

Tab. 2　Comparison on the sensilla types of the head of larvae of some studied Coleoptera

物种 Species	科 Family	龄期 Instar	触角 Antenna	口器 Mouthpart			文献来源 Reference
				下颚须 Maxillary palp	下唇须 Labial palp	其他 Others	
短毛切梢小蠹 *T. brevipilosus*	象虫科 Curculionidae	1 ~ 3龄 1st−3rd instar	Sb (4), Stb (12~14)	Sb (2), Stb (43~46), Sdi (2)	Sb (2), Stb (43~46)	St (14), Sch (424)	本文 This paper
云杉八齿小蠹 *Ips typographus*	象虫科 Curculionidae	末龄 Last instar	Sb (4), Stb (14)	Sb (2), Stb (44), Sdi (2)	Sb (2), Stb (44)	St (16), Sch (12~17)	[19]
落叶松八齿小蠹 *I. subelongatus*	象虫科 Curculionidae	末龄 Last instar	Sb (4), Stb (14)	Sb (2), Stb (44~45), Sdi (2)	Sb (2), Stb (44)	St (16), Sch (12)	[19]
杨干象 *Cryptorrhynchus lapathi*	象虫科 Curculionidae	3 ~ 5龄 3rd−5th instar	Sb (2), Stb (16)	Sb (2), Stb (22), Sdi (2)	Sb (2), Stb (18)	未发现 Not found	[18]
米象 *Sitophilus oryzae*	象虫科 Curculionidae	2龄 2nd instar	Sb (2), Stb (14)	Sb (2), Stb (38), Sdi (2)	Sb (2), Stb (22)	未发现 Not found	[21]
锈色粒肩天牛 *Apriona swainsoni*	天牛科 Cerambycidae	未知 Unknown	Sb (4), Stb (14)	Sb (2), Stb (22), Sdi (2)	Sb (2), Stb (24)	未发现 Not found	[20]
松墨天牛 *Monochamus alternatus*	天牛科 Cerambycidae	未知 Unknown	Sb (4), Stb (14)	Sb (2), Stb (22), Sdi (2)	Sb (2), Stb (24)	未发现 Not found	[20]
光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*	天牛科 Cerambycidae	1 ~ 5龄 1st−5th instar	Sb (4), Stb (14)	Sb (2), Stb (22), Sdi (2)	Sb (2), Stb (24)	未发现 Not found	[22]
花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*	寄甲科 Bothrideridae	1龄 1st instar	Sb (4), Stb (2)	Sb (2), Sdi (6)	Sb (2), Stb (22), Sdi (9)	St (2), Sch (4)	[25]
欧洲鳃金龟 *Melolontha melolontha*	鳃金龟科 Scarabaeinae	3龄 3rd instar	Stb (20)	Stb (48), Sdi (2)	Stb (32)	St (6~10), Sch (23~25)	[26]
杂拟谷盗 *Tribolium confusum*	拟步甲科 Tenebrionidae	末龄 Last instar	Stb (10)	Sb (2), Stb (22)	Sb (2), Stb (16)	St (1)	[23]
步甲 Carabid species	步甲科 Carabidae	1 ~ 3龄 1st−3rd instar	Sb (2), Stb (2)	Sb (0~12), Stb (6~60), Sdi (0~28)	Sb (0~40), Stb (6~50), Sdi (0~50)	未发现 Not found	[24]

注：感器缩写与前述保持一致，括号内的数字为感器数量。Notes: the sensilla abbreviation are consistent with the previous description. The numbers in the bracket show the abundance of each sensilla type.

形感器Ⅱ，被认为能感知上颚运动所产生的机械压力而控制上颚的开闭[30]，或者如分布在各连接处的刺形感器Ⅴ，被认为可感知器官所处的位置和位移时产生的本体机械刺激而调节器官的伸缩与角度变化[19,28]。基于此，无论短毛切梢小蠹头部上的毛形感器和刺形感器形态如何变化，分布位置有何不同，这些感器均应作为机械感器，对口器各组成部分的伸缩或运动有感知能力[18,22,28,30]。另外，有孔型感器一般司嗅觉、味觉或者双重功能，而着生位置的不同可能与其适应性功能分化有关[4,7,19,22,26,29]。例如，短毛切梢小蠹触角上的锥形感器Ⅰ~Ⅱ和末梢锥形感器Ⅰ~Ⅲ，或者是下颚须和下唇须上的末梢锥型感器Ⅱ，因直立、突出、表面多孔，意味着这些感器可能使幼虫对坑道内不同类型的信息化学物质（如聚集信息素、寄主植物气味、表皮碳氢化合物等）具有感知能力，即有嗅觉和味觉的双重感知功能[16,18,26,29]；末梢锥形感器Ⅴ型仅在下颚须和下唇须的顶端，突出，且有单一顶空，应同时有机械和味觉感知的功能[4,18−19,26]，而末梢锥形感器Ⅳ型明显低于其他感器，乳突表面具有多个壁孔，应作为嗅觉器官[7,29]，而不是温湿度或热感器[18,22,26]。最特殊应是指形感器，因其外形似腊肠或板状，也被称为板形感器，但与膜翅目昆虫上的多孔板形感器有着明显的不同[31]，将其称为板型感器是不恰当[19]。Keil [32]用透射电镜技术研究指形感器的内部结构，发现其感器淋巴腔内含有大量片层状的外部树突，认为其为典型的 CO_2 感器，但我们的最近研究显示其淋巴腔内的外部树突未分支，数量仅为 5 ~ 6 个，与 Zacharuk 等[33]观察的步甲幼虫的结果高度一致，研究也用单感器记录的方法证明了指形感器是一种机械震动感器。考虑到小蠹类昆虫的声通讯[6]，再结合短毛切梢小蠹的交配、产卵及蛀坑行为，有理由相信指形感器是一种声信号感知器官，可能与幼虫坑道内的定向运动或避敌行为有关[14,33−34]。当然，下一步用单感器记录技术，结合幼虫蛀坑声信号的研究，将有助于验证指形感器的假定功能。

一般认为，随着龄数增加，幼虫各器官会呈现异速生长的模式[7]，意味着较大的空间可以容纳更多的感受器官。但对于短毛切梢小蠹来说，其触角和口器上着生的各感器类型、分布及其数量上没有明显的变化，也没有出现新的感器类型，仅各感器的大小随着龄数增加而呈指数级增长。考虑到短毛切梢小蠹幼虫生活在树皮下的坑道内，理化性质较为稳定，但外部也会面临诸多天敌昆虫，尤其是广肩小蜂科（Eurytomidae）、茧蜂科（Braconidae）、金小蜂科（Pteromalidae）等寄生蜂的寄生[9]，外加这些寄生蜂主要寄生在高龄幼虫上，意味着尺寸较大的感器，特别是化学感器和指形感器，应有利于幼虫在坑道内取食与避敌行为，进而提高幼虫的存活率。本研究获得了短毛切梢小蠹幼虫头部感器的类型、分布、数量及其阶段性变化规律，特别是化学感器，将有助于深入理解幼虫在坑道的信息感知及其相关行为机制。

参 考 文 献

[1] 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学 [M]. 2 版. 北京: 中国农业大学出版社, 2011: 233−235.
Cai W Z, Pang X F, Hua B Z, et al. General entomology [M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture University Press, 2011: 233−235.

[2] Sobral M. All traits are functional: an evolutionary viewpoint[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(7): 674−676.

[3] Alekseev M A, Sinitsina E E, Chaika S Y. Sensory organs of the antennae and mouthparts of beetle larvae (Coleoptera)[J]. Entomological Review, 2006, 86(6): 638−648.

[4] Glendinning J I. Insect gustatory systems[M]. New York: Academic Press, 2008: 75−95.

[5] Crespo J G. A review of chemosensation and related behavior in aquatic insects[J]. Journal of Insect Science, 2011, 11(1): 62.

[6] Hofstetter R W, Aflitto N, Bedoya C L, et al. Vibrational behavior in bark beetles: applied aspects[M]. Cham: Springer International Publishing, 2019: 415−435.

[7] Makarova A A, Diakova A A, Chaika S Y, et al. Scaling of the sense organs of insects(2): sensilla, discussion, conclusion[J]. Entomological Review, 2022, 102(3): 323−346.

[8] 戈峰. 害虫管理: 从“综合”到“整合”[J]. 应用昆虫学报, 2020, 57(1): 1−9.
Ge F. From comprehensive to integrated pest management[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2020, 57(1): 1−9.

[9] Lieutier F, Långström B, Faccolim M. The genus *Tomicus*[M]. San Diego: Academic Press, 2015: 371−426.

[10] 武承旭, 臧丽鹏, 张苏芳, 等. 云南松三种同域共存切梢小蠹梢转干期的空间分布格局 [J]. 生态学报, 2020, 40(11): 3646−3655.
Wu C X, Zang L P, Zhang S F, et al. Spatial distribution patterns of three sympatric *Tomicus* species initially infesting *Pinus yunnanensis* trunks[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(11): 3646−3655.

[11] Liu F, Wu C, Zhang S, et al. Initial location preference together with aggregation pheromones regulate the attack pattern of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae) on *Pinus kesiya*[J]. Forests, 2019, 10(2): 156.

[12] Borden J H, Birmingham A L, Burleigh J S. Evaluation of the push-pull tactic against the mountain pine beetle using verbenone and non-host volatiles in combination with pheromone-baited trees[J]. The Forestry Chronicle, 2006, 82(4): 579−590.

[13] 季梅, 董谢琼, 刘宏屏, 等. 云南松林纵坑切梢小蠹灾害遥感监测的初步研究 [J]. 西部林业科学, 2007, 36(1): 87−90.
Ji M, Dong X Q, Liu H P, et al. Preliminary study on remote

forest damaged sensing detection of Yunnan pine by *Tomicus piniperda*[J]. Journal of West China Forestry Science, 2007, 36(1): 87−90.

[14] Polajnar J, Eriksson A, Lucchi A, et al. Manipulating behaviour with substrate-borne vibrations: potential for insect pest control[J]. Pest Management Science, 2015, 71(1): 15−23.

[15] He J, Yan Z G, Jiang Z S. Effects of five new compounds on the larval growth and digestive physiology of the Asiatic corn borer, *Ostrinia furnacalis* larvae[J]. Insect Science, 2003, 10(3): 173−177.

[16] 张梦蝶, 钱路兵, 泽桑梓, 等. 云南切梢小蠹幼虫表皮碳氢化合物与龄数的相关性 [J]. 林业科学, 2021, 57(5): 151−159.
Zhang M D, Qian L B, Ze S Z, et al. Correlation between cuticular hydrocarbons and instar numbers of the larvae of Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* (Coleoptera: Scolytidae)[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(5): 151−159.

[17] Zacharuk R Y. Antennae and sensilla[M]. Oxford: Pergamon, 1985.

[18] Yang Y, Ren L, Xu L, et al. Comparative morphology of sensilla on the antennae, maxillary and labial palps in different larval instars of *Cryptorrhynchus lapathi* (Linnaeus) (Coleoptera: Curculionidae)[J]. Zoologischer Anzeiger, 2019, 283: 93−101.

[19] Shi X, Shen J C, Zhang S F, et al. Comparative analysis of the type and number of larval sensilla on the antennae and mouthparts of *Ips typographus* and *Ips subelongatus* using SEM[J]. Zoologischer Anzeiger, 2020, 289: 18−25.

[20] 徐丽丽. 沟胫天牛亚科七种天牛不同虫态触角、下颚须和下唇须的感器研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
Xu L L. Sensilla on antenna, maxillary palp and labial palps of seven Lamiinae longhorned beetle species at different life stages[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.

[21] Speirs R D, White G D, Wilson J L. SEM observations of rice weevil larvae, *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae)[J]. Journal of the Kansas Entomological Society, 1986, 59(2): 390−394.

[22] Xu L, Zhang L, Yang Y, et al. Morphology of antennal, maxillary palp and labial palp sensilla in different larval instars of the Asian long-horned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Acta Zoologica, 2017, 98(1): 20−31.

[23] Ryan M F, Behan M. The sensory receptors of *Tribolium* larvae[J]. Physiological Zoology, 1973, 46(3): 238−244.

[24] Giglio A, Ferrero E A, Perrotta E, et al. Ultrastructure and comparative morphology of mouth-part sensilla in ground beetle larvae (Insecta, Coleoptera, Carabidae)[J]. Zoologischer Anzeiger, 2003, 242(3): 277−292.

[25] 韩潇, 段彦丽, 李秀芬, 等. 花绒寄甲 1 龄幼虫触角及口器感器的超微结构 [J]. 林业科学研究, 2021, 34(2): 180−184.
Han X, Duan Y L, Li X F, et al. Sensilla ultrastructure of antennae and mouthparts of the first instar larvae of *Dastarcus helophoroides* (Coleoptera: Bothrideridae)[J]. Forest Research, 2021, 34(2): 180−184.

[26] Eilers E J, Talarico G, Hansson B S, et al. Sensing the underground – ultrastructure and function of sensory organs in root-feeding *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeinae) larvae[J]. PLoS One, 2012, 7(7): e41357.

[27] Mckenna D D, Shin S, Aheens D, et al. The evolution and genomic basis of beetle diversity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, 116(49): 24729−24737.

[28] Keil T A. Functional morphology of insect mechanoreceptors[J]. Microscopy Research and Technique, 1997, 39(6): 506−531.

[29] Isidoro N, Romani R, Bin F. Antennal multiporous sensilla: Their gustatory features for host recognition in female parasitic wasps (Insecta, Hymenoptera: Platygastroidea)[J]. Microscopy Research and Technique, 2001, 55(5): 350−358.

[30] Beutel R G, Yavorskaya M. Structure and evolution of mouthparts in Coleoptera[M]. Cham: Springer International Publishing, 2019: 387−418.

[31] Basibuyuk H H, Quicke D L J. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta)[J]. Zoologica Scripta, 1999, 28(1−2): 51−67.

[32] Keil T A. Sensilla on the maxillary palps of *Helicoverpa armigera* caterpillars: in search of the CO_2-receptor[J]. Tissue and Cell, 1996, 28(6): 703−717.

[33] Zacharuk R Y, Albert P J, Bellamy F W. Ultrastructure and function of digitiform sensilla on the labial palp of a larval elaterid (Coleoptera)[J]. Canadian Journal of Zoology, 1977, 55(3): 569−578.

[34] Broad G R, Quicke D L J. The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps[J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 2000, 267: 2403−2409.

（责任编辑　范　娟
责任编委　武三安）