

网络出版时间:2012-07-18 11:21

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20120718.1121.032.html>

华山松大小蠹感受器的类型和分布

吴琼, 吴绍平, 陈辉

(西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘要] 【目的】揭示华山松大小蠹感受器的超微结构和分布规律, 为进一步探索华山松大小蠹对寄主树木的识别机制和行为调控提供理论依据。【方法】对华山松大小蠹雌雄成虫及幼虫全身的感受器进行扫描电镜和透射电镜观察。【结果】华山松大小蠹成虫头部是感受器分布集中的部位, 成虫的前足、鞘翅和膜翅也有化学感受器的分布, 主要有毛形感器、刺形感器、锥形感器、栓锥形感器、Böhm氏鬃毛、钟形感器和芽形感器7种类型; 幼虫全身分布Böhm氏鬃毛、锥形感器、栓锥形感器。触角毛形感器是单层壁孔感器, 孔状结构连接内腔神经; 触角刺形感器是3~4层壁无孔感器; 锯齿形毛状结构内部无神经等结构。【结论】位于触角的毛形感器是华山松大小蠹识别寄主树木的主要嗅觉感受器类型; 刺形感器不是感受气体物质的嗅觉感受器; 锯齿形毛状结构是防止虫体受到机械伤害的微毛, 不具备感受器功能。

[关键词] 华山松大小蠹; 感受器; 超微结构; 扫描电镜; 透射电镜

[中图分类号] S763.38; Q964

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2012)08-0106-07

Sensilla types and ultrastructure of *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Scolytidae)

WU Qiong, WU Shao-ping, CHEN Hui

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】The research aimed at observing the sensilla distribution and ultrastructure in order to reveal its olfactory system mechanism. 【Method】Scanning electron microscopy and transmission electron microscopy were used to observe the sensilla on the overall surface of adult *D. armandi* and its larvae. 【Result】The heads are the primary sensory organs of Chinese white pine beetle. Meanwhile there are different types of sensilla found on the surfaces of their fore legs, membranous wings and elytra. We described 7 morphological types of sensilla on the overall surface of adult *D. armandi* and its larvae: sensilla trichodea, sensilla chaetica, sensilla basiconica, sensilla styloconica, sensilla campaniformia, böhm bristle and bud-shaped sensilla. The sensilla trichodea are unilaminar cuticle sensilla with pores along the surface making sensory processes to the dendrites in the lumen; the sensilla chaetica have three to four layers cuticle but no pores; the zigzag microtriches are composed only by cuticle. 【Conclusion】The sensilla trichodea are olfactory organs proved by their morphology and ultrastructure; the sensilla chaetica do not have the olfactory function; the zigzag microtriches are not sensilla.

Key words: *Dendroctonus armandi*; sensilla; ultrastructure; scanning electron microscopy; transmission electron microscopy

* [收稿日期] 2011-12-31

[基金项目] 国家林业公益性行业科研专项(201004077); 国家自然科学基金项目(31170607); 教育部长江学者和创新团队发展计划项目(IRT1035)

[作者简介] 吴琼(1986—), 女, 山东济南人, 在读硕士, 主要从事森林昆虫研究。

[通信作者] 陈辉(1961—), 男, 甘肃酒泉人, 教授, 主要从事森林昆虫学研究。E-mail: chenhui@nwsuaf.edu.cn

昆虫的种类繁多,栖境差异大,主要以各种各样的感受器来接受信息,感受器的种类、数量和分布规律与昆虫的生存活动密切相关。Akhaev 等^[1]、Kanou 等^[2]、Page 等^[3]、王世贵等^[4]、范凡等^[5]分别通过显微技术观察发现,在地中海粉螟(*Ephestia kuehniella*)的触角和下颚须、双斑蟋(*Gryllus bimaculatus*)的足、沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)的翅、小菜蛾寄生蜂菜蛾盘绒茧蜂(*Cotesia plutella*)和半闭弯尾姬蜂(*Diadegma semiclausum*)的产卵器及红火蚁(*Solenopsis invicta* Buren)的复眼上均有感受器存在。

华山松大小蠹(*Dendroctonus armandi* Tsai et Li)是我国秦岭巴山林区优质针叶树种华山松(*Pinus armandi* Franch.)的毁灭性先锋蛀干害虫,能够导致被害寄主树木迅速死亡,严重破坏针叶林的生态系统结构^[6-7]。广泛分布于小蠹虫触角上的各种感受器(尤其是化学感受器)在小蠹虫入侵、定居和繁殖的过程中,被用来接受或感受寄主树木次生代谢物质的引诱和对异性的准确定位^[8-10]。已有学者分别对大小蠹属(*Dendroctonus*)、齿小蠹属(*Ips*)、小蠹属(*Scolytus*)、木小蠹属(*Trypodendron*)和足距小蠹属(*Xylosandrus*)成虫的触角感受器类型进行了超微结构观察^[11-18],但研究集中在成虫的触角上,而对成虫足、翅和其他部位以及小蠹虫幼虫感受器的研究较少。

本研究通过扫描电子显微镜和透射电子显微镜,分别对华山松大小蠹雌雄成虫及幼虫全身体表感受器的外部结构和触角主要感受器的内部超微结构进行了观察,旨在揭示华山松大小蠹感受器的分布规律,为进一步探索华山松大小蠹对寄主树木的识别机制和行为调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品的采集

分别于2011年5月中旬和10月中旬,在西北农林科技大学火地塘教学试验林场海拔1 900 m的华山松纯林和油松-华山松混交林内,采集华山松大小蠹取食危害的华山松新侵木80~100 cm树段带回实验室。用沙土涵养,每天喷水,保持其湿度。观察树段中华山松大小蠹的发育并获取试虫。

1.2 感受器类型和分布的扫描电子显微镜观察

将刚羽化的华山松大小蠹成虫先黑暗12 h再光照12 h置于培养皿内室温处理,于体积分数75%酒精中超声波清洗1 min,在体视镜下解剖得到头

部、鞘翅、膜翅、足和腹板结构,放入体积分数4%的戊二醛固定液中4℃下固定24 h。

将幼虫剥离华山松韧皮部,直接放入体积分数4%的戊二醛固定液中4℃固定24 h。

用磷酸缓冲液(PBS,0.1 mol/L,pH 7.2)清洗样品3次,每次10 min,然后逐级脱水(体积分数30%酒精10 min,50%酒精10 min,70%酒精15 min,80%酒精20 min,90%酒精20 min,100%酒精30 min),并用乙酸异戊酯置换2次,分别置换30和20 min,经CO₂临界点干燥器干燥,喷金,于JSM-6360LV扫描电子显微镜下观察感受器的类型和分布。

感受器形态学鉴定主要依据Schneider^[19]的分类标准,并且参考Meinecke^[20]和马瑞燕等^[21]的方法进行归类。感受器数量特征采用SEM Image进行统计。

1.3 触角感受器内部结构的透射电子显微镜观察

将刚羽化的华山松大小蠹成虫先黑暗12 h再光照12 h置于培养皿内室温处理,于体积分数75%酒精中超声波清洗1 min,在体视镜下解剖得到头部、鞘翅、膜翅、足和腹板结构,并放入体积分数3%的戊二醛固定液中4℃固定24 h。用磷酸缓冲液漂洗2次,每次15 min,质量分数1.0%四氧化锇固定2 h,漂洗2次,每次15 min,逐级脱水(体积分数50%丙酮10 min,70%丙酮10 min,90%丙酮10 min×2,100%丙酮5 min×2),包埋(丙酮+混合包埋液(体积比1:1)30 min,混合包埋液12 h),聚合器中60℃下聚合24 h,修块,切片,用乙酸双氧铀和柠檬酸铅染色,在JEM-2000EX透射电子显微镜下观察触角主要感受器的内部结构。

2 结果与分析

2.1 华山松大小蠹体表感受器的类型

在华山松大小蠹体表主要分布有以下7类感受器:

1)毛形感器(Sensilla trichodea,ST)。毛状,基部没有白状窝,直立或弯曲,长度7~41 μm,多数在10~15 μm,是华山松大小蠹体表分布数量最多的一类感受器(图1-A、1-B、1-C、1-D)。毛形感器在触角部位最为密集,在复眼周围以及鞘翅上的毛形感器细长且稍有弯曲,长度随分布部位不同变化不大。

2)刺形感器(Sensilla chaetica,SCh)。形状如刺,较毛形感受器粗、长且坚硬,着生于体壁凹陷内,基部有一向上突起的白状窝,长度10~50 μm,处于

体表的刺型感器长度小于触角,其中成虫复眼上的刺形感器长度为 14~17 μm ,而在触角柄节上的长度可达 50 μm (图 1-E、1-F、1-G)。

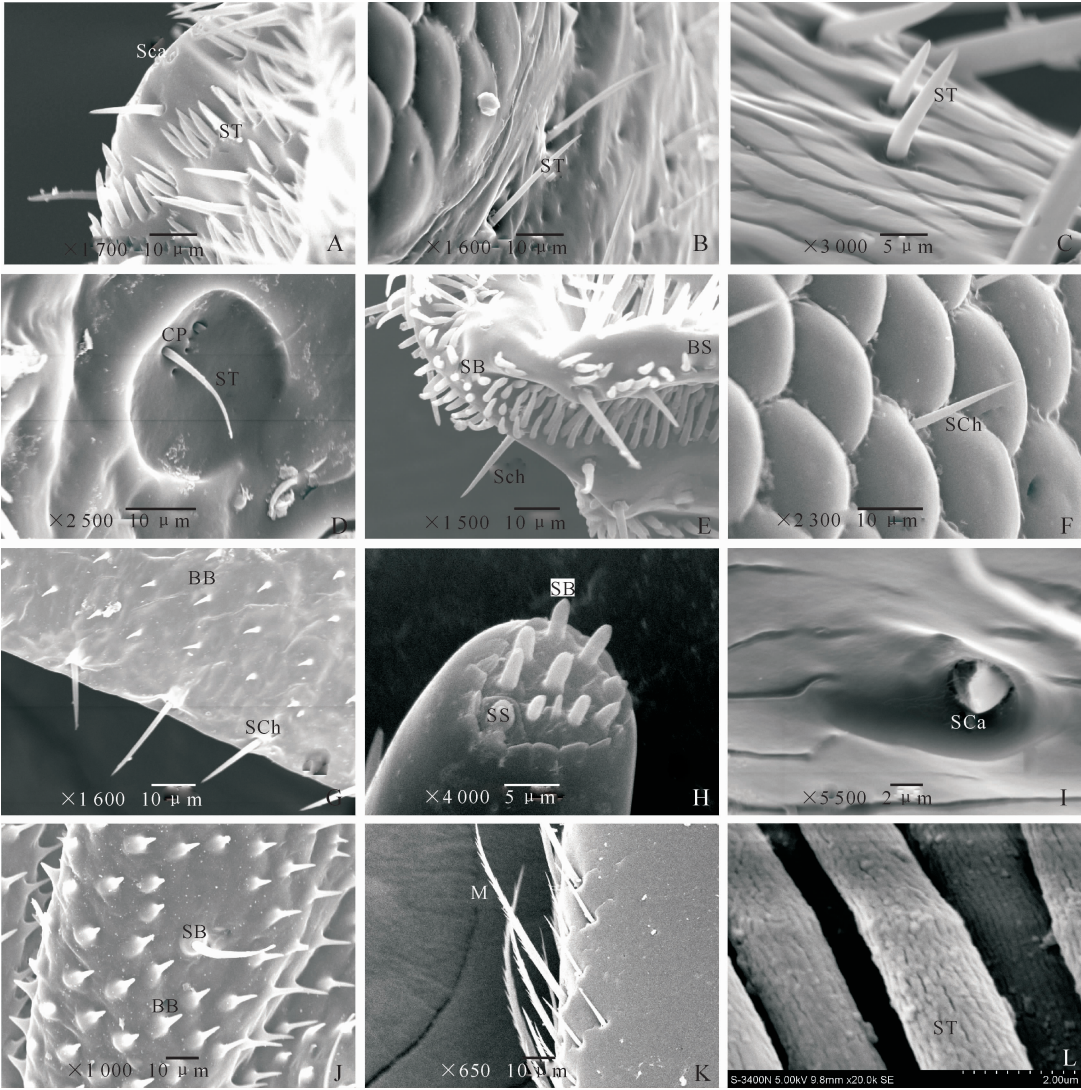


图 1 华山松大小蠹成虫及幼虫感受器的扫描电镜观察

A. 触角锤头部毛形感器(ST)和钟形感器(SCa);B. 复眼边缘的毛形感器(ST);C. 前足胫节毛形感器(ST);
D. 鞘翅圆形凹陷内的毛形感器(ST)和表皮孔(cuticular pore,CP);E. 触角锤头部刺形感器(SCh)、锥形感器(SB)和芽形感器(BS);
F. 复眼刺形感器(SCh);G. 膜翅刺形感器(SCh)和 Böhm 氏鬃毛(BB);H. 下唇须末端部凹陷由外向内的一层锥形感器(SB)和栓锥形感器(SS);I. 前足基节钟形感器(SCa);J. 幼虫体表 Böhm 氏鬃毛(BB)和锥形感器(SB);
K. 触角柄节处的锯齿状微毛(microtriche,M);L. 毛形感器(ST)表面的细微结构

Fig. 1 Sensilla on the overall surface of adult and larvae *D. armandi* described by scanning electron microscope

A. Sensilla trichodea (ST) and sensilla campaniformia (SCa) on the antennae;B. Sensilla trichodea (ST) on the edge of the compound eye;C. Sensilla trichodea (ST) on the tibia of the foreleg;D. Sensilla trichodea (ST) on the round sag area with the cuticular pores (CP);E. Sensilla chaetica (SCh),sensilla basiconica (SB) and bud-shaped sensilla (BS) on the antennae;
F. Sensilla chaetica (SCh) of the compound eye;G. Sensilla chaetica (SCh) and Böhm bristle (BB) of the membranous wing;
H. Sensilla basiconica (SB) and sensilla styloconica (SS) of the labial palpus;I. Sensilla campaniformia (SCa) on the coxa of the foreleg;J. Böhm bristle (BB) and sensilla basiconica (SB) of the larvae;
K. Zigzag microtriche (M) on the scape of the antennae;L. The surface subtle structure of sensilla trichodea (ST)

3) 锥形感器(Sensilla basiconica,SB)。圆锥形突起,生长于圆形穴上,比毛型感器短,成虫触角锤头部的锥形感器长度一般不超过 10 μm ,幼虫周身

体表均匀分布的锥形感器较长,可达到 30 μm (图 1-E、1-H)。

4) 栓锥形感器(Sensilla styloconica,SS)。拇指

状,较为粗大,表面有浅的纵纹,端部有一大锥状突起,基部有臼状窝。通常着生在表皮柱状突起上,也有的直接着生在表皮上,长度不超过 $10\text{ }\mu\text{m}$,成虫口器上分布 5~7 个,幼虫口器上分布 14~18 个(图 1-H),分布于成虫和幼虫口器上的栓锥形感器形态大小无差别。

5)钟形感器(*Sensilla campaniformia*, SCa)。对钟形感受器的描述多种多样,如囊状、乳状突起、圆顶状、炮塔状等,突起较小,长度不超过 $5\text{ }\mu\text{m}$,分布于触角锤头部顶端和前足基节(图 1-I)。

6)Böhm 氏鬃毛(*Böhm bristle*, BB)。直立,不具基窝,光滑无孔,比刺形感器短且尖,比锥形感器细,长度为 $3\sim 7\text{ }\mu\text{m}$ (图 1-G、1-J),分布于膜翅和幼虫体表。

7)芽形感器(*Bud-shaped sensilla*, BS)。短小,形似禾谷种子刚发出来的芽,长度 $1\sim 3\text{ }\mu\text{m}$,仅在触角锤头部分布 2~4 个(图 1-E)。

2.2 华山松大小蠹成虫和幼虫感受器的分布

2.2.1 成虫头部感受器的分布(图 1-A、1-E、1-K、1-L) 华山松大小蠹成虫触角呈膝状,分为柄节(*scape*)、鞭节(*funicle*)和锤头部(*club*)3 部分^[22]。毛形感受器在触角锤头部主要集中分布排成 3 条平行的带,在这 3 条带之间也有随机分布,整个锤头部有 1 200~1 400 个毛形感器;刺形感器分散在整个锤头部且前端较集中,整个锤头部有 30~40 个,在柄节和鞭节连接处散生分布着 10~15 个刺形感器;锥形感器有 25~30 个分散于整个锤头部;钟形感器有 5~10 个分散在锤头部前端。

在华山松大小蠹成虫复眼中心区域小眼间着生着 5~10 个刺形感器,长度 $14\sim 17\text{ }\mu\text{m}$;复眼边缘分布着 15~20 个较为纤细弯曲的毛形感器。

华山松大小蠹成虫下颚须 3 节,全长 $140\sim 170\text{ }\mu\text{m}$;下唇须 3 节,全长 $170\sim 230\text{ }\mu\text{m}$ 。柱状的锥形感器分布于下颚须和下唇须末节端部凹陷由外向内的一层,数量 13~22 个,下颚须上分布的锥形感器数量大于下唇须。同时此处分布有 1~2 个栓锥形感器,在下颚须和下唇须的其他节外围,每节分布 8~10 个刺形感器。

此外,华山松大小蠹成虫头部各种感受器的分布和数量没有性别上的差异,即无性二型现象。

2.2.2 成虫鞘翅上感受器的分布(图 1-D) 华山松大小蠹成虫鞘翅长 $3.2\sim 3.4\text{ mm}$,宽 $1.4\sim 1.5\text{ mm}$ 。其背面分布有锯齿形微毛和位于直径为 $80\sim 90\text{ }\mu\text{m}$ 的圆形凹陷内的毛形感器,圆形凹陷内有 2~

3 个表皮孔。毛形感器与锯齿形微毛呈纵向条带相间分布;毛形感器 340~360 个,锯齿形微毛 1 000~1 100 个,腹面光滑无感器分布。

2.2.3 成虫膜翅上感受器的分布(图 1-G) 华山松大小蠹成虫膜翅长 $11.3\sim 11.5\text{ mm}$,宽 $3.1\sim 3.2\text{ mm}$ 。背面和腹面都均匀、整齐地分布有 Böhm 氏鬃毛, $6\sim 8\text{ 个}/\text{mm}^2$,长度在 $3\sim 7\text{ }\mu\text{m}$;在膜翅外缘和后缘上每隔 $4.4\sim 4.5\text{ }\mu\text{m}$ 分布 1 个长度为 $15.5\sim 22.1\text{ }\mu\text{m}$ 的刺形感器。

2.2.4 成虫足上感受器的分布(图 1-C、1-I) 华山松大小蠹成虫前足全长 $2.3\sim 2.6\text{ mm}$ 。在雄性小蠹虫的每个基节分布 5~8 个钟形感器,在雌雄小蠹虫每个胫节都分散分布有 8~10 个毛形感器。

通过扫描电镜观察可知,在华山松大小蠹的中足和后足上没有感受器分布。

2.2.5 华山松大小蠹幼虫感受器的分布(图 1-J) 华山松大小蠹幼虫全身均匀、整齐地分布有 Böhm 氏鬃毛, $6\sim 8\text{ 个}/\text{mm}^2$;锥形感器数量较少,全身分散分布着 110~130 个。口器上的感受器种类与成虫一致,但下唇须和下颚须末节端部凹陷由外向内的区域分布着 4~5 个栓锥形感器,且栓锥形感器的数量占总感受器数量的 45.5%,而成虫仅有 18.2%。

2.3 华山松大小蠹触角主要感受器的内部结构

毛形感器是华山松大小蠹触角上数量最多、密度最大的感受器,通过透射电镜可以观察到,毛形感器为单壁,表皮角质层上有许多微孔,直径 $10\sim 30\text{ nm}$,直接与外界相连,内腔中分布着神经细胞(图 2-A)。

刺形感器表皮为 3~4 层角质层,内腔中也分布着神经细胞,但无连接内腔和外界的微孔结构(图 2-B),说明刺形感器是不具有嗅觉功能的感受器。

透射电镜观察结果表明,分布于华山松大小蠹触角和体壁的锯齿形结构外形类似感器,但内部均无神经细胞结构,由角质层和被染成深色的物质组成的内腔构成,这与 Mellor 和 Anderson 发现的昆虫微毛内部结构一致^[22],说明锯齿形结构不是华山松大小蠹的感受器,而是体表分布的防止虫体受到机械伤害的微毛(图 2-C、2-D)。这种锯齿形结构分布于成虫全身,长度 $10\sim 200\text{ }\mu\text{m}$ 。

3 结论与讨论

本研究结果显示,华山松大小蠹成虫头部是感受器分布最为集中的部位,尤以触角最为明显,华山

松大小蠹成虫触角的感受器主要包括毛形感器、刺形感器、锥形感器、芽形感器和钟形感器,复眼分布的感受器为刺形感器和毛形感器,而口器分布的感受器为锥形感器、栓锥形感器和刺形感器;华山松大小蠹成虫前足上分布有钟形感器和毛形感器,其中

钟形感器数量在雌雄间存在明显差异;华山松大小蠹成虫鞘翅上分布着位于圆形凹陷内的毛形感器;膜翅上均匀分布有 Böhm 氏鬃毛和刺形感器。华山松大小蠹幼虫体表分布着 Böhm 氏鬃毛、锥形感器和栓锥形感器。

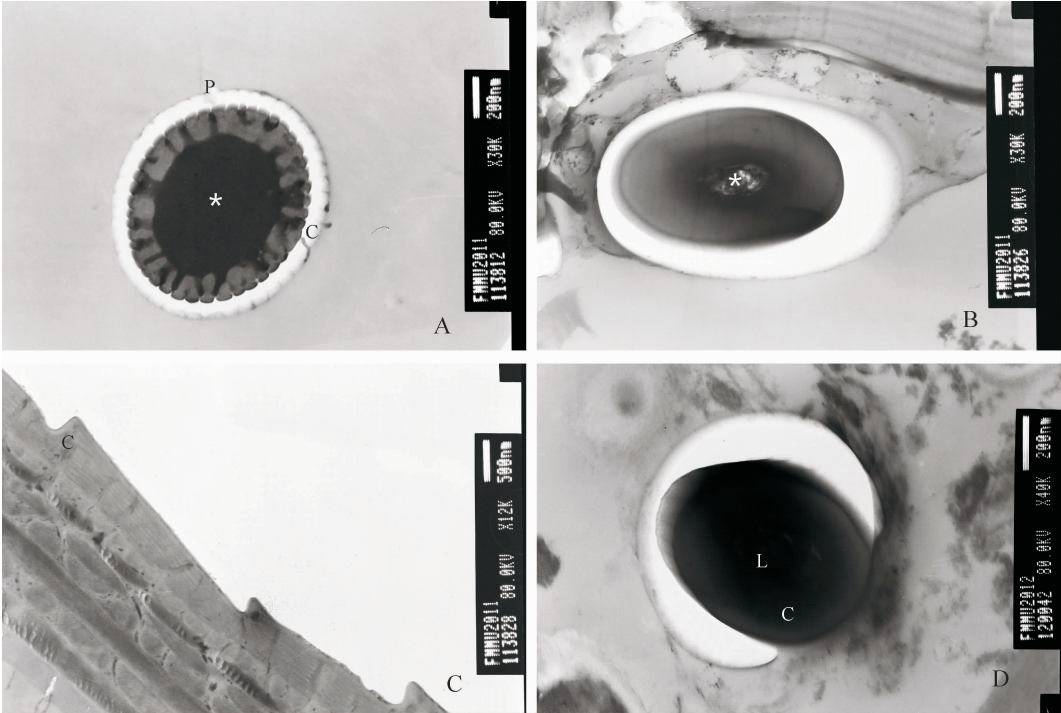


图 2 华山松大小蠹触角主要感受器内部结构的透射电镜观察

- A. 毛形感器横切面,可见微孔(pore, P)和单层角质层(cuticle,C),* 是内腔神经分布区域; B. 刺形感器横切面,没有微孔连接外界,角质层比毛形感器厚,* 是内腔神经分布区域; C.透射电镜观察锯齿状微毛发现只有角质层,没有神经结构; D.透射电镜观察锯齿状微毛横切面,由角质层(C)和无神经的内腔(lumen,L)组成

Fig. 2 Ultrastructure of the antennal sensilla of *D. armandi* described by transmission electron microscope

- A. The structure (TEM) of transverse sections of sensilla trichodea (ST) showing a compact group of sensory process branches suspended in the peg lumen (* shows dendrites);The unilaminar cuticle (C) is penetrated by a large number of pores; B. The structure (TEM) of transverse sections of sensilla chaetica (SCh),pores which suspended on the three to four layers cuticle are not detected (* shows dendrites);C. TEM image of longitudinal section showing M is composed only by cuticle; D. TEM image of the transverse section showing M is composed only by cuticle (C) and the lumen (L) without dendrites

目前,昆虫感受器的形态分类主要依据 Schneider^[19]、Meinecke^[20]和 马瑞燕等^[21]的观点,有些学者参照 Moeck^[11]的方法,将芽形感器归为锥形感器。小蠹虫触角感受器的种类存在很大的相似性,黑条木小蠹(*Trypodendron lineatum*)触角分布有毛形感器、锥形感器和钟形感器,锥形感器数目最多,其次是刺形感器,钟形感器数量最少^[11];脐腹小蠹(*Scolytus schevyrewi*)触角分布有锯齿形感器、芽形感器、锥形感器和刺形感器,其锯齿形感器数量最多,形态与华山松大小蠹体表的锯齿状微毛不同,长度在 15~30 μm,变化不大,锯齿粗且厚,在锤头部呈 3 条带分布^[15];红脂大小蠹(*Dendroctonus valens*)触角分布有毛形感器、刺形感器、锥形感器

和有凹槽的锥形感器,另外还发现 22~24 个顶部膨大有凹槽的特殊感受器,除此之外,其余感器类型和分布与华山松大小蠹基本一致^[16];光滑足距小蠹(*Xylosandrus germanus*)雌雄之间触角长度有差异,但感受器分布无差异,均分布有毛形感器、锯齿形感器、锥形感器、芽形感器和刺形感器,毛形感器不分带分布,而是布满整个触角锤头部^[18]。本研究通过对华山松大小蠹感受器的透射电镜观察发现,在华山松大小蠹触角的锯齿形感器中无神经细胞和神经结构,说明华山松大小蠹成虫触角锯齿形感器只具有感受器的外部形态特征,不具备感受器的感受功能,而是防止虫体受到机械伤害的微毛。同时,本研究发现,在华山松大小蠹成虫触角上分布有少

量的钟形感器。

嗅觉感器是壁孔感器,即感器的壁上具有微孔(pore),是外界气味分子进入感器的通道^[23],单壁嗅感器的内腔在微孔附近常常有孔道微管(pore tubules),以协助气味分子的运输^[24]。外界气体通过单壁表皮上的表皮微孔进入感受器内腔,与嗅觉结合蛋白反应后产生神经冲动,并由内腔的神经细胞实现信号的传递。毛形感器被认为在很多昆虫中具有嗅觉、听觉、机械和感受湿度的功能^[25-27],昆虫可通过毛形感器引起电生理反应而感知食物气味和性信息素^[28];锥形感器也具有嗅觉功能^[29]。Zhang等^[30]利用触角电位技术分别测定了雌、雄华山松大小蠹对华山松挥发性单萜物质的触角电生理反应,且触角分布的嗅觉感受器对不同的单萜物质敏感度存在性二型现象。本研究证实,华山松大小蠹触角分布的毛形感器有微孔,可使外界气体物质与内腔中的神经细胞连通,从而形成神经冲动的传递路径,具有运输气体分子的功能。

在华山松大小蠹鞘翅和膜翅上分布着毛形感器、锯齿形感器、Böhm氏鬃毛和刺形感器,说明小蠹虫翅膀除了飞行功能外,还具有感受寄主树木挥发性物质的功能^[30]。徐波等^[31]在青杨脊虎天牛触角上通过扫描电镜观察到具有分泌功能的表皮孔,本研究通过扫描电镜在华山松大小蠹鞘翅上也发现了具有同样形态特征的结构,推测其可能也有分泌功能。一般认为,昆虫口器上分布的锥形感器和栓锥形感器有嗅觉功能^[32],而在华山松大小蠹口器上也分布着锥形感器和栓锥形感器,其可在华山松大小蠹取食、接受内外不同物理和化学刺激等方面起到重要作用。分布于昆虫复眼上的感受器,除具有飞行调控作用外,还具有感觉外界环境因素如温度、湿度等的功能^[33]。华山松大小蠹复眼上也分布着刺形感器和毛形感器,这使华山松大小蠹具有感觉外界温度、湿度等的的能力。本研究还发现,华山松大小蠹成虫前足上分布的钟形感器数量具有性别上的差异,这可能是由于华山松大小蠹钟形感器与性信息素的接受存在一定关系。

[参考文献]

- [1] Akhaev D N, Chaika S Y. Morphology and fine structure of chemoreceptor sensilla of antennae and maxillary palpi of the flour moth *Ephestia kuehniella* Zell. larvae (Lepidoptera, Phycitidae) [J]. Entomologicheskoe Obozrenie, 2004, 83(2): 279-285.
- [2] Kanou M, Morita S, Matsuura T, et al. Morphology and elec-

- trophysiology of water receptors on legs of the cricket *Gryllus bimaculatus* [J]. Zoological Science, 2007, 24: 953-958.
- [3] Page K L, Matheson T. Wing hair sensilla underlying aimed hindleg scratching of the locust [J]. The Journal of Experimental Biology, 2004, 207: 2691-2703.
- [4] 王世贵, 蒋芸芸. 两种小菜蛾寄生蜂产卵器感器的形态和超微结构 [J]. 动物分类学报, 2007, 32(2): 369-375.
Wang S G, Jiang Y Y. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositors of *Cotesia plutellae* and *Diadegma semiclausum*, two parasitic wasps of diamondback moth *Plutella xylostella* [J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2007, 32(2): 369-375. (in Chinese)
- [5] 范 凡, 刘 杰, 屈 平, 等. 红火蚁复眼的扫描电镜观察 [J]. 昆虫知识, 2008, 45(4): 642-646.
Fan F, Liu J, Qu P, et al. Compound eye morphology of the fire ants, *Solenopsis invicta*, invaded southern China observed with scanning electron microscopy [J]. Chinese Bulletin of Entomology, 2008, 45(4): 642-646. (in Chinese)
- [6] 陈 辉, 唐 明, 叶宏谋, 等. 秦岭华山松小蠹生态位研究 [J]. 林业科学, 1999, 35(4): 40-44.
Chen H, Tang M, Ye H M, et al. Niche of bark beetles within *Pinus armandi* ecosystem in inner Qinling Mountains [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1999, 35(4): 40-44. (in Chinese)
- [7] 沃特期 W E, 斯塔克 R W, 伍德 D L. 松树与小蠹虫生态系统: 害虫综合管理 [M]. 梁其伟, 译. 北京: 中国林业出版社, 1991: 1-109.
Water W E, Stark R W, Wood D L. Pine bark beetles and ecosystems-integrated pest management [M]. Liang Q W, translated. Beijing: Chinese Forestry Press, 1991: 1-109. (in Chinese)
- [8] Byers J A. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles [M]//Card R T, Bell W J. Chemical ecology of insects. New York: Academic Press, 1995: 154-213.
- [9] 陈 辉. 化学信息素对小蠹虫的入侵危害的调控 [J]. 林业科学, 2003, 39(6): 154-158.
Chen H. The regulation role of semiochemicals in the host selection and colonization of bark beetles [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2003, 39(6): 154-158. (in Chinese)
- [10] Borden J H, Wood D L. The antennal receptors and olfactory responses in *Ips confusus* (Coleoptera: Scolytidae) to male sex attractant in the laboratory [J]. Ann Ent Soc Am, 1966, 59(2): 253-261.
- [11] Moeck H A. Electron microscope studies of antennal sensilla in the ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Scolytidae) [J]. Can J Zool, 1968, 46: 521-526.
- [12] Payne T L, Moeck H A, Wilson C D, et al. Bark beetles olfaction: II. Antennal morphology of sixteen species of Scolytidae (Coleoptera) [J]. Int J Insect Morphol Embryol, 1973, 2(3): 177-192.
- [13] Hallberg E. Sensory organs in *Ips typographus* (Insecta: Coleoptera) fine structure of the sensilla of the maxillary and labial palps [J]. Acta Zool, 1982, 63(4): 191-198.

- [14] Whitehead A T. Ultrastructure of sensilla of the female mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. Int J Insect Morphol Embryol, 1981, 10(1): 19-28.
- [15] 范丽华, 李永红, 张金桐, 等. 脐腹小蠹成虫触角结构与感受器扫描电镜观察 [J]. 林业科学, 2011, 47(5): 87-91.
Fan L H, Li Y H, Zhang J T, et al. Antennae structure of *Scolytus schevyrewi* observed with a scanning electron microscope [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(5): 87-91. (in Chinese)
- [16] Chen H B, Zhang Z, Wang H B, et al. Antennal morphology and sensilla ultrastructure of *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), an invasive forest pest in China [J]. Micron, 2010, 41: 735-741.
- [17] 陈 辉, 李宗波, 唐 明. 华山松大小蠹成虫触角感受器的扫描电镜观察 [J]. 林业科学, 2006, 42(11): 156-159.
Chen H, Li Z B, Tang M. Scanning electron microscope observation on antenna of *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(11): 156-159. (in Chinese)
- [18] 杨群芳, 韩菊兰, 李 庆. 光滑足距小蠹成虫触角感受器的电镜扫描观察 [J]. 昆虫知识, 2010, 47(3): 520-524.
Yang Q F, Han J L, Li Q. Antennal sensilla of *Xylosandrus germanus* adult observed with scanning electron microscope [J]. Chinese Bulletin of Entomology, 2010, 47(3): 520-524. (in Chinese)
- [19] Schneider D. Insect antennae [J]. Ann Rev Entomol, 1964, 9: 103-122.
- [20] Meinecke C C. Olfactory sensilla and systematics of the *lan-telliconia* (Insecta, Coleoptera) [J]. Zoomorphologie, 1975, 82: 1-42.
- [21] 马瑞燕, 杜家纬. 昆虫的触角感器 [J]. 昆虫知识, 2000, 37(3): 179-183.
Ma R Y, Du J W. The antennal sensilla of insects [J]. Entomological Knowledge, 2000, 37(3): 179-183. (in Chinese)
- [22] Mellor H E, Anderson M. Antennal sensilla of whiteflies: *Trialeurodes vaporariorum* (westwood), the glasshouse whitefly, and *Aleyrodes proletella* (Linnaeus), the cabbage whitefly (homoptera: aleyrodidae) [J]. Insect Morphol & Embryol, 1995, 24(2): 145-160.
- [23] Altner H. Insect sensillum specificity and structure: An approach to a new typology [J]. Olfaction and Taste, 1997, 6: 295-303.
- [24] Steinbrecht R A. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts [J]. Int J Insect Morphol Embryol, 1997, 26: 229-245.
- [25] 陈德明, 马淑芳, 张善干. 油松毛虫雄蛾触角毛状感受器细微结构的观察 [J]. 电子显微学报, 2002, 21(4): 402-405.
Chen D M, Ma S F, Zhang S G. Study on the ultrastructure of the trichoid sensillum on the antenna of the male pine caterpillar moth, *Dendrolimus tabulaeformis* Tsia et Liu (Lepidoptera: Lasiocampidae) [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2002, 21(4): 402-405. (in Chinese)
- [26] Albert P J, Seabrook W D, Paim U. Isolation of a sex pheromone receptor in males of the eastern spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. J Comp Physiol, 1974, 91: 79-89.
- [27] 吴才宏. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应 [J]. 昆虫学报, 1993, 36(4): 385-389.
Wu C H. Responses from sensilla on the antennae of male *Heliothis armigera* to its sex pheromone components and analogs [J]. Acta Entomologica Sinica, 1993, 36(4): 385-389. (in Chinese)
- [28] Den-Otter C J, Schuil H A, Sander-Van O A. Reception of host-plant odour and female sex pheromone in *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae): Electrophysiology and morphology [J]. Entomol Exp Appl, 1978, 24(3): 570-578.
- [29] Blaney W M. The ultrastructure of an olfactory sensilla on the maxillary palpus of *Locusta migratoria* (L.) [J]. Cell Tiss Res, 1977, 184(3): 397-409.
- [30] Zhang L L, Chen H, Ma C, et al. Electrophysiological responses of *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Curculionidae; Scolytinae) to volatiles of Chinese white pine as well as to pure enantiomers and racemates of some monoterpenes [J]. Chemoecology, 2010, 20: 265-275.
- [31] 徐 波, 张 健, 程 红, 等. 青杨脊虎天牛触角表皮孔的超微结构及其分布 [J]. 东北林业大学学报, 2007, 35(11): 89-91.
Xu B, Zhang J, Cheng H, et al. Ultrastructure and distribution of cuticular pores in *Xylotrechus rusticus* antennae [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2007, 35(11): 89-91. (in Chinese)
- [32] 洪 芳, 陈 婉, 肖 波, 等. 蝗总科 7 种昆虫下颚须感受器的扫描电镜观察 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2010, 31(3): 81-85.
Hong F, Chen W, Xiao B, et al. Fine structures of the sensilla on the maxillary palpus from the seven species of Acridoidea [J]. Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition, 2010, 31(3): 81-85. (in Chinese)
- [33] 辛 星, 马子龙, 覃伟权. 椰心叶甲啮小蜂复眼的扫描电镜观察 [J]. 中国生物防治, 2010, 26(3): 365-368.
Xin X, Ma Z L, Qin W Q. Observations of compound eyes of *Tetrastichus brontispae* Ferrière by scanning electron microscopy [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2010, 26(3): 365-368. (in Chinese)