



蔡普默,张琪文,宋蕴哲,等.双翅目昆虫触角感受器种类与功能研究进展[J].江西农业大学学报,2021,43(3):574-584.
CAI P M,ZHANG Q W,SONG Y Z,et al.Research progress on the types and functions of antennal sensilla of dipteran[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2021,43(3):574-584.

双翅目昆虫触角感受器种类与功能研究进展

蔡普默^{1,2},张琪文²,宋蕴哲¹,张华猛¹,林 嘉²,
岳晓冰¹,杨建全²,季清娥^{2*}

(1.武夷学院 茶与食品学院,福建 武夷山 354300;2.福建农林大学 生物防治研究所/闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室/生物农药与化学生物学教育部重点实验室,福建 福州 350002)

摘要:双翅目是昆虫第四大目,与人类关系较为密切,物种多样,生态类型丰富。触角是昆虫的主要嗅觉感受器官,在昆虫觅食、求偶、交配、聚集、产卵等生活史过程中发挥着获取信息的重要作用。笔者通过检索 Web of Science 外文数据库和万方、维普和知网中文数据库,发现目前关于双翅目触角感受器超显微结构的观察研究涉及 32 个科 248 种昆虫,主要集中在与人类农业生产和生活息息相关的害虫,如蚊科、实蝇科、蠅科、丽蝇科、瘿蚊科、蝇科、狂蝇科等,而近些年对双翅目天敌昆虫如寄蝇科和食蚜蝇科的研究也倍受关注。此外,笔者汇总整理研究表明,双翅目昆虫的感受器共 13 种,常见的有毛形感受器、锥形感受器、腔锥形感受器、刺形感受器、棒状感受器 5 种,还有部分感受器是双翅目某些科特有的,如环丝是瘿蚊科昆虫特有的感受器。另外,双翅目昆虫触角感受器的特征在科、属、种分类阶元中存在差异;对比我国不同地区的橘小实蝇成虫触角感受器类型,发现该害虫不同地理种群的触角感受器类型和特征存在差异。例如,我国台湾的橘小实蝇成虫触角着生栓锥形感受器和棒状感器,然而我国大陆的橘小实蝇未发现以上 2 种感器,并且大陆的橘小实蝇触角着生台湾种群没有的刺形感受器、腔锥型感受器或柱形感受器;广州的橘小实蝇锥形感受器基部未呈现弯曲状态,然而福建和吉林长春的橘小实蝇锥形感受器存在基部弯曲的亚型。笔者还综述了双翅目昆虫各种感受器类型在形态和功能方面的研究概况,探讨了触角感受器在害虫防治和昆虫系统发育研究中的应用前景。

关键词:双翅目;触角感受器;超显微结构;地理种群

中图分类号:S433;Q969.44 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-2286(2021)03-0574-11

Research Progress on the Types and Functions of Antennal Sensilla of Dipteran

CAI Pumo^{1,2},ZHANG Qiwen²,SONG Yunzhe¹,ZHANG Huameng¹,
LIN Jia²,YUE Xiaobing¹,YANG Jianquan²,JI Qinge^{2*}

收稿日期:2020-12-11 **修回日期:**2021-02-20

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFD0202000)、福建省自然科学基金青年项目(2020J05216)、武夷学院高层次人才引进项目(YJ201910)、国家级大学生创新创业训练项目(202010397009)和福建省中青年教师教育科研项目(JAT190801)

Project supported by National Key Research and Development Project of China(2017YFD0202000), Natural Science Foundation of Fujian Province(2020J05216), Advanced Talents Introduction Project of Wuyi University(YJ201910), Innovation and Entrepreneurship Training Program for College Students at National Level(202010397009) and Education and Scientific Research Project for Young and Middle-aged Teachers in Fujian Province(JAT190801)

作者简介:蔡普默,orcid.org/0000-0003-3766-3783,caipumo@qq.com;*通信作者:季清娥,研究员,博士,主要从事害虫防治研究,orcid.org/0000-0002-2794-0639,jiqinge@yeah.net。

(1. Department of Horticulture, College of Tea and Food Science, Wuyi University, Wuyishan 354300, China; 2. Biological Control Institute, Fujian Agriculture and Forestry University/State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops/Key Laboratory of Biopesticide and Chemical Biology, Ministry of Education, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Dipteran is the fourth order of insects, which is closely related to human beings, and of diverse species and rich ecological types. Antenna is the main olfactory organ that involved in the life history cycle of insects including foraging, courtship, mating, gathering, spawning *etc.*, playing an important role in receiving information. In this study, English database like Web of Science and Chinese database such as Wanfang, VIP and CNKI were searched, the results shown that the observation and research on the ultrastructure of Dipteran antennae sensilla involves 248 species of insects from 32 families, mainly concentrated on the pests that were closely related to agricultural production and life of human beings such as *Culicidae*, *Tephritidae*, *Ceratopogonidae*, *Fanniidae*, *Cecidomyiidae*, *Calliphoridae*, *Muscidae* and *Oestridae* *etc.*, and the researches on the natural enemies of Dipteran such as *Tachinidae* and *Syrphidae* had attracted more attentions in recent years. Additionally, the types of Dipteran antennal sensilla were summarized in this study, and totally thirteen sensilla were found in Dipteran and five sensilla were common, namely sensilla trichodea, sensilla basiconica, sensilla coeloclnica, sensilla chaetica and sensilla clavata. Some sensilla were unique in some families of Dipteran, such as circumfila, which is the exclusive sensillum in *Cecidomyiidae*. Moreover, the characteristics of antennal sensilla of Dipteran are different at three taxonomic levels including families, genera and species. The antennal sensilla of *Bactrocera dorsalis* from different regions of China were compared, and the antennal sensilla types and characteristics of fruit fly adults were found to be different among different geographical populations. For example, *B. dorsalis* populations from Taiwan Province had sensilla styloconica and sensilla clavata, but these two sensilla were not found in the antennae of *B. dorsalis* populations from the mainland of China. The population from the mainland of China have sensilla chaetica, sensilla coeloclnica and sensilla cylindric, while these three sensilla were not observed in the antennae of *B. dorsalis* populations from Taiwan Province. The sensilla basiconica in *B. dorsalis* populations from Guangzhou is not curved, while the sensilla in the populations from Fujian and Jilin Provinces is of curved sub-type. The research progress about the morphology and function of various sensilla of Dipteran adults were reviewed, and the application prospects of antennal sensilla in pest control and insect phylogeny were discussed in this study.

Keywords: dipteran; antennal sensillum; ultrastructure; geographical populations

双翅目(Diptera)是昆虫纲(Insecta)中仅次于鞘翅目、鳞翅目、膜翅目的第四大目,除南极大陆之外的各个动物地理界都有分布。目前,双翅目昆虫共有159 294个已定名种,5 969个待定名种^[1]。双翅目昆虫的生态类型丰富,例如,一些植食性类群是重要的农林害虫以及检疫对象,有小麦吸浆虫(*Sitodiplosis mosellana* Gehin)^[2]和实蝇科的地中海实蝇(*Ceratitis capitata* Wiedemann)^[3]、橘小实蝇(*Bactrocera dorsalis* Hendel)^[4]等;一些吸血类群是传播病毒、细菌、立克次氏体等病原体的媒介昆虫,如埃及伊蚊(*Aedes aegypti* L.)、白纹伊蚊(*Aedes albopictus* Skuse)等蚊科害虫传播登革热病毒^[5],一些专性寄生类群能够造成人与动物的蝇蛆症,如夏厕蝇(*Fannia canicularis* L.),给人类健康和畜牧业生产带来严重威胁^[6];一些腐食性类群是生态系统的重要分解者,如厩腐蝇(*Muscina stabulans* Fallén)^[7];一些捕食性类群是常见的天敌昆虫,如食蚜蝇科和寄蝇科昆虫^[8]。除此之外,双翅目昆虫还具有物种多样性丰富和适应辐射快速等特点,使得其成为昆虫学研究的理想类群。

昆虫触角是其觅食、求偶、交配、聚集、产卵、躲避天敌等适应性行为的重要感觉器官,具有嗅觉和触觉功能^[9]。昆虫的触角上富集着丰富的感受器,它们和神经系统一起协同调控昆虫行为,协助昆虫感受周围环境和内部刺激,同时也是进行化学通讯的信息接收器^[10]。研究昆虫触角感器有助于理解昆虫的感觉机制,探索外界因素如何影响昆虫各种适应性行为,进一步掌握昆虫与外界环境间的相互关系。双翅目昆虫包含农林害虫、卫生害虫、病原媒介、害虫天敌及传粉昆虫等与人类关系密切的类群,因此其触

角感受器的研究逐渐得到国内外科研工作者的广泛关注,主要集中在扫描电镜或透射电镜对感受器超微结构的研究。笔者汇总整理双翅目成虫触角感受器的现有研究,发现已有的研究类群涵盖实蝇科、厕蝇科、食蚜蝇科、蝇科、蚤蝇科、丽蝇科、花蝇科、舌蝇科、寄蝇科、粪蝇科、果蝇科、潜蝇科、头蝇科、沼蝇科、墨丽蝇科、疽蝇科、黄潜蝇科、蝇科、茎蝇科、虱蝇科、狂蝇科、毛蚊科、瘿蚊科、眼蕈蚊科、粪蚊科、蚊科、虻科、食木虻科、食虫虻科、毛蠓科、蠓科、蚋科32科。笔者整理归纳了双翅目昆虫触角感受器的常见类型,总结各类型感器形态、分布和功能,展望今后双翅目昆虫触角感受器在害虫防治领域的应用,以期为理解双翅目昆虫适应性行为提供理论依据,为利用化学生态防治双翅目害虫提供科学参考。

1 昆虫触角感受器的分类

昆虫感受器(sensillum)是感觉器官的结构和功能单位,主要分布在触角、口器、足、尾须和产卵器等部位^[11-12]。昆虫触角上有多种类型的感受器,不同种类的昆虫触角感受器的形状、大小、数目和功能有很大差别^[13]。另外,部分双翅目触角感受器存在性二型现象,如普通球腹寄蝇(*Gymnosoma rotundatum* L.)雌虫锥形感器亚型1的数量显著多于雄虫^[14]。同样地,新陆原伏蝇(*Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy)雌虫触角鞭节上毛形感器和耳形感器数量显著多于雄虫^[15]。

纵使Schneider^[16]已对昆虫触角感受器类型、形态特征及相应功能进行详尽的综述,但因双翅目物种数量庞大,生态类型丰富,不同物种触角各类型的感器间存在较大的差异,现对触角感受器的研究很多都是参考前人的描述,其对感器类型定义和形态描述易产生混乱、歧义和差异。目前昆虫触角感受器的分类依据主要以形态特征、亲脂性孔道及其生理功能3个方面划分。国内外最常见的分类方法是根据感受器的形态特征分类^[17]。该分类法是根据感受器表皮特征和感受器在触角表皮上的位置来对昆虫感受器类型进行区分^[16],可将昆虫触角感受器划分为:毛形感受器(sensilla trichodea)、锥形感受器(sensilla basiconica)、刺形感受器(sensilla chaetica)、腔锥感受器(sensilla coeloclnica)、瓶形感受器(sensilla ampullacea)、鳞形感受器(sensilla squamiformia)、栓锥形感受器(sensilla styloconica)、板形感受器(sensilla placoclea)、剑梢感受器(sensilla scolopalia)、钟状感受器(sensilla campullacea)、坛形感受器(sensilla ampullaceum)、栓形感受器(sensilla styloconicum)等^[18-20]。然而仅依赖形态特征对感器进行区分,易造成感受器鉴别的不准确性,如存在毛形感器和锥形感器分类混淆的现象,锥形感受器与毛形感受器都是呈底部向端部逐渐变细的形状,且外壁皆密布微孔,毛形感受器末端一般较尖,但也有些具有钝的末端,而锥形感受器端部通常较毛形感器钝,二者形态上较为相似^[21-22]。基于感器表面是否具有气孔结构,还可将触角感器分为无气孔类、顶端具孔类和壁具孔类,后者还可分为单壁型和双壁型^[23]。此外,根据感器的功能类型,可将触角感受器分为化学感器、机械感器、温度感器和湿度感器。化学感受器又分为嗅觉感受器和触觉感受器,前者是昆虫接收挥发性气味刺激的主要受体,然而依据功能进行感器的分类并不是绝对的,有些感器兼具两种以上功能^[10]。

2 双翅目昆虫触角感受器的研究概况

在昆虫触角感器超微结构的研究进程中,电子显微镜技术的发展将触角感受器形态研究推进至超显微结构水平。电子显微镜有扫描电镜(scanning electron microscope, SEM)和透射电镜(transmission electron microscope, TEM)2种。扫描电镜主要是用于观察触角感器的外部形态,而透射电镜主要是用于观察感器的内部结构。Ismail^[24]首次通过扫描电镜对双翅目蚊科害虫触角感受器进行超显微结构的研究,Zacharuk等^[18]综述了通过扫描电镜和透射电镜对昆虫的触角感受器形态研究所取得的阶段性成果。20世纪中期,随着电生理学相关技术的发展,促进了昆虫触角感受器的功能研究,如触角电位技术和单细胞记录技术^[16]。迄今为止,这些技术已在双翅目昆虫触角感器研究中得到广泛应用。

笔者以“双翅目”、“触角”及“感受器”等关键词在中国知网、万方和维普三大数据库以及以“diptera”、“antennal sensillum”、“antennae”和“sensilla”为关键词在Web of Science数据库上进行检索,逻辑关系设定为“或”或者“OR”,剔除不相关文献之后,收集整理相关文献,发现截止至2020年10月通过扫描电镜进行成虫触角感器类型研究涉及32个科共248种双翅目昆虫(图1),仅占已知双翅目已知物种数的0.16%,其中研究集中在蚊科、实蝇科、寄蝇科、食蚜蝇科、蠓科、厕蝇科、瘿蚊科、丽蝇科、蝇科、狂蝇科等。

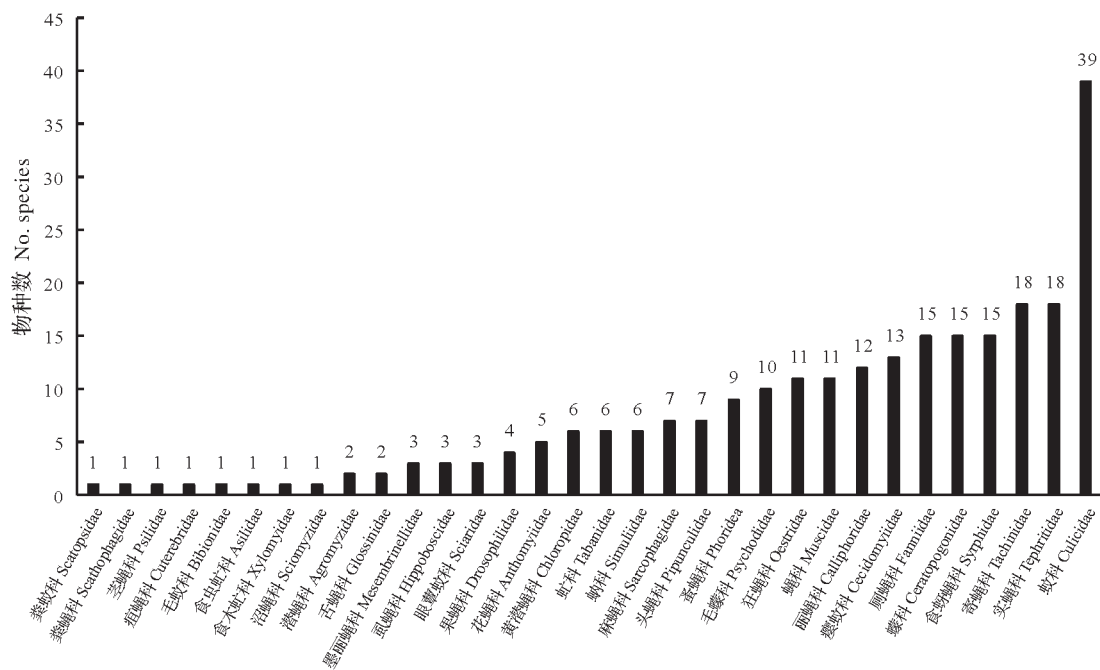


图 1 通过扫描电镜观察触角感受器的双翅目物种类群

Fig.1 Diptera species groups which antennal sensilla had been observed by scanning electron microscope

3 双翅目昆虫触角感受器种类和功能

将已知双翅目昆虫触角类型汇总表表明其常见触角感受器主要有 5 种:毛形感受器、锥形感受器、腔锥形感受器、刺形感受器、棒状感受器 (clavata sensilla), 与马瑞燕等^[19]的综述结论相符。其他比较少见的感受器包括:钟形感受器 (sensilla campaniloma)、瓶形感受器、柱形感受器 (sensilla cylindric)、栓锥形感受器、蒲姆氏鬃 (Böhm)、耳形感受器 (sensilla auricillia)、环丝 (circumfila)、鳞形感受器 (sensilla squamiformie) 等。此外,笔者还发现同一科甚至同一属之间的双翅目昆虫成虫触角感受器类型存在一定的差异,与前人的综述结论^[25]一致。如橘小实蝇和桃实蝇 (*Bactrocera zonata* Saunders) 都属于果实蝇属害虫,李文蓉^[26]和蔡俊等^[27]发现橘小实蝇触角上具有栓锥形感受器和柱形感受器,而 Awad 等^[28]发现桃实蝇则没有上述 2 种感受器,但其具有橘小实蝇触角没有的钟形感器。

3.1 毛形感受器

毛形感受器是双翅目昆虫触角上分布最广、数量最多、研究最多的感受器之一^[9,17]。除虱蝇科和头蝇科外,在双翅目昆虫的触角上均发现毛形感受器,但其数量因物种而异,有些物种多达几百个,有些则仅有数十个^[29-30]。毛形感受器主要位于触角鞭节的中部和端部,长度各异,从十几微米到几十微米,部分大的毛形感受器可通过光学显微镜观察到,其末端大部分为针状,少数末端膨大呈柱状或钝圆状,有些相邻的 2 个毛形感受器会结合^[31-32]。双翅目不同种类昆虫触角上的毛形感受器形状会存在差异,如中国厕蝇属 (*Fannia*) 14 个代表种昆虫触角感受器中,毛形感受器基部着生处隆起,不呈凹状,按基部的细微形状差异将毛形感受器分为 9 种类型^[6]。但在 9 种蚊蚤蝇触角感受器超微结构中,其毛形感受器差异不大,仅在于表面有无突起之分^[33]。目前关于双翅目毛形感受器的功能报道主要有化学感受和机械感受等作用。早期因发现毛形感受器表面布有微孔,推测其行使化学感受器功能^[34],随后 Clyne 等^[34-35]利用单细胞记录技术研究黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster* Meigen) 触角感受器,发现毛形感受器对 *cis*-vaccenyl acetate 的动作电位反应振幅随着其浓度的增加而增加,因此推测该感受器可能有信息素识别功能,这与鳞翅目和鞘翅目的毛形感受器功能相似^[36-37]。近期的研究^[38]发现毛形感受器中表达着昆虫气味嗅觉识别必不可少的气味结合蛋白 (odorant binding protein, OBP),进一步确定了毛形感受器的化学感受功能。

3.2 锥形感受器

锥形感受器在除食蚜蝇科外其他已研究的双翅目昆虫中皆有分布,也是较为常见的触角感受器,数

量和分布密度仅次于毛形感受器。该感受器通常散生于触角上,圆锥形,从基部到端部逐渐变细,相较刺形感受器短且粗,顶端比毛形感受器钝而圆,但不及柱形感受器,基部无关节窝,在触角上呈直立状或略弯曲,外壁分布有微孔,密度大于毛形感受器^[10]。通常同一物种的锥形感受器类型多样化,根据形态结构的不同,可分为2至4种亚型^[39-40],部分物种仅有一种类型^[41]。根据锥形感受器表面具微孔、内有气味结合蛋白和对气味分子能产生电生理反应的现象^[34,38],目前普遍认为该感受器行使嗅觉感受器的功能,特别是对寄主所产生的气味分子最为敏感^[37,42]。廖任娅等^[43]发现斑翅果蝇触角鞭节上的大锥形感受器表面具有大量“一”字形大孔结构,在其他果蝇属昆虫中尚未发现该类型的锥形感受器,因此其推测该类型的感受器是为区别于其他类果蝇偏好腐烂水果的生态位,在长期进化过程中为识别新鲜健康水果挥发性成分而形成的特殊感受器。由于锥形感受器在雌雄虫中存在类型和数量的差异性,因此推测其具备识别性信息素的能力^[44],如访花昆虫红腹毛蚊(*Bibio rufiventris* Duda)雌雄成虫锥形感受器的类型和数量具有差异,雌虫具有3种亚型,而雄虫仅有2种亚型^[40]。

3.3 腔锥形感受器

腔锥形感受器,又名具沟感受器(grooved sensilla),在鞭节表面均匀或者集中分布。目前除虻科昆虫之外,腔锥型感受器在已有研究的双翅目各个科昆虫触角上均有分布。腔锥型感受器一般着生于1个表皮内陷中,表面具纵沟,相较于毛形感受器,外形短粗^[45]。腔锥型感受器在不同物种间或同一物种触角上形态变化较大,可被分为几种亚型^[22],例如着生在触角芒的腔锥形感受器不同于着生鞭节上的,其表面一般光滑而无纵沟^[46]。双翅目昆虫的腔锥形触角感受器常与CO₂和温湿度感受作用相关联。Mciver等^[47]观察短须巨蚊(*Toxorhynchites brevipalpis* Theobald)触角的腔锥形感受器精细结构,推测与热感应有关。而双翅目蚋科昆虫(*Simulium arcticum* Malloch)触角的腔锥感受器可能与湿度感受有关^[48]。Faucheu X等^[49]研究双翅目毛蠓科5种昆虫*Psycha grisea* Tonnoir、*Psychoda phalaenoides* L.、*Psychoda crassipennis* Tonnoir、*Logima sigma* Kincaid和*Chodopsycha* sp.等的触角感受器,发现多孔的腔锥形感受器是具凹槽的圆锥体,在其表面有许多指状的突触,推测其可能是一种温度感受器。此外,也有学者^[34]认为腔锥形感受器可能是嗅觉感受器,例如黑腹果蝇触角鞭节上的腔锥形感受器在电生理试验中被证实对许多醇类和醛类反应强烈,且该感受器表达有气味结合蛋白^[38],由此可见,双翅目昆虫的腔锥形感受器功能需进一步确定。

3.4 刺形感受器

刺形感受器,形状如刺,感受器壁厚较光滑且有条纹,顶端钝平,底部突起呈凹圆形,其在触角上着生的典型特点是具较大机械性臼状窝,显著高于其他感受器。刺形感受器的这一典型特征,有利于其优先接触到外部环境,因而被认为是机械感受器,行使感受气流运动的功能,例如将致乏库蚊(*Culex fatigans* Wiedl.)触角上的大型刺形感受器去除,其几乎完全丧失逆风飞行的能力^[50]。早期的超显微结构观察中,发现刺形感受器属于无孔结构,且通过单感器试验证实,对性信息素无法产生电生理反应,因此认为其不属于化学感受器^[19]。然而Ndomo-Moualeu等^[51]推测刺形感受器可能也能行使嗅觉感受的功能,因每个刺形感受器皆由1~2个双极神经细胞组成。Fernandes等^[52]在长须罗蛉(*Lutzomyia longipalpis* Lutz and Neiva)的触角感受器精细结构观察中,首次发现感觉窝在该感受器上分布模式,推测其刺形感受器可能兼具嗅觉感受器的作用。已有研究发现机械性感受器在行使嗅觉感受器功能的时候,为了准确获取环境中的气味信号,会将触角位置调整为最适感受角度^[36]。目前,刺形感受器的嗅觉感受功能仍需进一步研究。

3.5 棒状感受器

目前,棒状感受器在实蝇科、寄蝇科、果蝇科、厕蝇科、花蝇科、蝇科、丽蝇科、麻蝇科、粪蝇科、墨丽蝇科、狂蝇科等部分物种中均有分布。棒状感受器主要位于触角鞭节基部,着生于表皮内陷或感觉窝内,长度与触角表面微毛相似,顶端膨大似棒球棒^[53]。Albertino等^[3]研究发现地中海实蝇的触角感受器的分布与结构,发现地中海实蝇具有棒状感受器,是一种球棒状的结构,形态与锥形感受器相似,但比锥形感受器略短,且在其基部窝状结构顶端膨胀,推测其作用可能与嗅觉感受相关。同样在暗色实蝇(*Anastrepha serpentina* Wiedemann)触角感受器中,棒状感受器起一种嗅觉感受器或热敏感受作用^[54]。也有研究^[55-56]推测棒状感受器可能是起感受CO₂和湿度的功能。现阶段对棒状感受器的报道多数详述了

其棒状感受器的形态结构、数量和分布等,但关于其功能的研究不多。

3.6 其他感受器

蒲姆氏鬃毛:该感受器通常成簇着生于柄节和梗节的基部,呈弯曲的短刺形,多数垂直于触角,表面光滑无孔,比锥形感受器细小且比毛形感受器短,不具基窝^[32]。多数学者认为蒲姆氏鬃毛是一种机械感受器,因其可以通过控制触角位置的下降速度从而缓冲受到的机械刺激^[57]。在稻小秆蝇(*Elachiptera insignis* Thoms)触角感受器的超微结构中,其蒲姆氏鬃毛呈簇状着生于触角上,较短小,在头与触角的第1、2节之间的节间膜上皆有分布。Zayed等^[58]研究双翅目毛蠓科的两种昆虫静食白蛉 *Phlebotomus papatasi* Scopoli 和 *Phlebotomus bergeroti* Parrot 的触角感受器,同样发现了蒲姆氏鬃感受器。

钟形感受器:在已研究的双翅目昆虫中,常见于寄蝇科和麻蝇科,其在昆虫不同类群、不同部位上形态功能各异^[47]。对钟形感受器的形态描述多样,包括伞状、囊状、圆顶状、炮塔状、乳状突起及感觉孔^[10]。以有瓣蝇类为例,其触角钟形感受器着生位置隐蔽,在梗节和鞭节连接处的凹陷内,其隐蔽的位置可能是对感受器的一种保护策略。有瓣蝇类通常只有1个钟形感受器,呈圆顶状,表面光滑,具孔或无孔,边缘明显^[8]。钟形感受器被认为是压力感受器,通过感知身体内外部的压力变化来执行本体感觉功能^[59]。因在丝光绿蝇(*Lucilia sericata* Meigen)^[60]和小黄粪蝇(*Scathophaga stercoraria* L.)^[61]触角钟形感受器表面发现具微孔,推断其可能为化学感受器,但双翅目昆虫触角上的钟形感受器功能仍需进一步探索。

柱形感受器:在双翅目昆虫中,柱形感受器常见于厕蝇科和瘿蚊科昆虫触角上。该类感受器通常分布于触角鞭节亚节中下部的臼状窝上,数量相对其他感受器较少,整体较为粗短,形状、大小与刺形感受器相似,表面具纵纹^[62]。在食蚜瘿蚊(*Aphidoletes aphidimyza* Rondani)雄虫触角第二鞭节上存在柱形感受器,但在其雌虫触角上并未发现柱形感受器^[63]。在异迟眼蕈蚊(*Bradysia difformis* Frey)触角感受器中观察到柱形感受器,该感受器整体较粗短,呈圆柱状,端部较钝圆,总体数量少,在雌雄虫触角上都有发现,柱形感受器在雄虫触角上多于雌虫,但差异不大^[57]。至今鲜见双翅目昆虫柱形感受器功能方面的报道。

栓锥形感受器:双翅目昆虫中,在实蝇科、蝇科、麻蝇科、丽蝇科部分物种上有发现该感受器。栓锥形感受器通常着生于触角鞭节每节前缘的凹窝内,每节数量较少,表皮突起成栓状,栓锥形感受器呈拇指状,感器中部具环纹。栓锥形感受器内部具有丰富的神经细胞,被认为是行使感知嗅觉、温度和湿度的功能^[64]。

瓶形感受器:也称为坛形感受器,在双翅目蚊科、蠓科、毛蠓科物种上发现该感受器。该感受器呈锥状体,着生于表面凹槽中,但其在表皮上内陷得更深,且开口更窄^[10]。瓶形感受器的形状类似于腔锥形感受器,功能上也与腔锥形感受器十分类似,含有2个到多个神经元细胞,该感受器的功能还没有详尽的研究。

耳形感受器:双翅目昆虫中,在眼蕈蚊科、毛蠓科、丽蝇科、狂蝇科部分物种上发现该感受器。耳形感受器大多分布于鞭节腹面两侧或分布于感觉窝,呈耳形或勺形,长度略长于微毛,端部尖,中部宽扁平,表面具大量微孔^[8]。目前,关于耳形感受器的功能研究欠缺,因其表面密布微孔,大多数学者认为该感受器为嗅觉感受器,但也有学者认为该感受器是物理感受器用以接收声波^[19]。

鳞形感受器:该感受器在双翅目昆虫中并不常见,主要分布于触角梗节和鞭节靠近鳞片处,鳞片状,基部较宽,位于臼状窝,顶端尖细,中部有纵向的沟槽。Zayed等^[58]在双翅目毛蠓科的 *P. papatasi* 和 *P. bergeroti* 中也发现了鳞形感受器,但对其功能并无明确的报道。而根据形态结构推测长须罗蛉的鳞形感受器可能是机械感受作用^[52]。

环丝:环丝是双翅目瘿蚊科独有的触角感受器。韦幂等^[62]在2种传粉八角瘿蚊成虫触角上,发现了环丝结构感受器,并将环丝分为环状毛及缠角毛2类^[61]。食蚜瘿蚊触角感受器中也有环丝存在,连结成环状附着在触角各亚节的表面,根据结构推测其可能是嗅觉感受作用。刺槐叶瘿蚊触角上同样具有环丝,而且雄虫的环丝结构较雌虫复杂一些,刺槐叶瘿蚊(*Obolodiplosis robiniae* Haldeman)触角的环丝结构与稻瘿蚊(*Orseolia oryzae* Wood-Mason)相似,因此这种感受器可能是性信息素的感受体,具有化学感受作用^[65]。

4 不同地理种群同一昆虫的触角感受器差异

不同种类昆虫触角感受器的类型和数量存在差异,甚至不同地理种群的同一昆虫触角感受器也会存在明显的适应性变化^[66]。因此,本研究以目前双翅目中触角感受器研究最多的橘小实蝇为对象,对比

了不同地区的橘小实蝇成虫触角类型,发现橘小实蝇成虫的触角感受器同样存在地域差异,同种昆虫不同地理种群触角感受器类型和特征不具有稳定性(表 1)。例如,位于我国台湾的橘小实蝇成虫触角上发现有栓锥形感受器和棒状感器^[26],然而我国大陆的橘小实蝇皆未发现以上两种感器,但大陆的橘小实蝇触角上发现有刺形感受器、腔锥形感受器或柱形感受器^[4,27,67-68];此外,位于吉林长春的橘小实蝇毛形感受器、刺形感受器和锥形感受器具有更多亚型,且部分感受器形态上也存在一定差异,如福建和吉林长春的橘小实蝇锥形感受器存在基部弯曲的亚型^[4,68],但广州的橘小实蝇锥形感受器基部并未呈现弯曲状态^[27]。那杰等^[69]综述认为触角感受器的数量及分布是与生存环境相互作用中自然选择压力等综合作用的结果,与食性、习性和栖境相关。不同地理种群同一昆虫的触角感受器差异的原因可能是不同地区橘小实蝇其偏好寄主和栖息环境不同造成的。

表 1 橘小实蝇不同地理种群成虫触角感器类型比较
Tab.1 Comparisons of antennal sensilla types in *Bactrocera dorsalis* from different geographical locations

橘小实蝇种群 <i>B. dorsalis</i> polulation	感器类型及亚型数量(有无/亚型数) Sensilla types and the number of sub-sensilla (With or not/No.0)							参考文献 References
	毛形感器	刺形感器	锥形感器	腔锥形感器	柱形感器	栓锥形感受器	棒状感器	
	Sensilla	Sensilla	Sensilla	Sensilla	Sensilla	Sensilla	Sensilla	
	trichodea	chaetica	basiconca	coeloclnica	cylindric	styloconica	clavata	
美国夏威夷*								[70]
Hawaii, USA								
中国台湾	+/2	-	+/2	-	-	+/1	+/2	[26]
Taiwan, China								
中国福建	+/2	+/1	+/2	-	-	-	-	[4]
Fujian, China								
中国云南和重庆	+/2	+/1	+/2	+/1	-	-	-	[67]
Yunnan and Chongqing, China								
中国广州	+/2	+/1	+/1	-	+/2	-	-	[27]
Guangzhou, China								
中国吉林	+/3	+/2	+/3	-	+/1	-	-	[68]
Jilin, China								

*表示不适用于当前的分类系统;“+”表示具有该感受器,而“-”表示未发现该感受器
“*” indicated that it was not applicable to the current classification system; “+” indicated that the sensilla was observed, and
“-” indicated that the sensilla was not found

5 展 望

昆虫分布在身体各部位的感受器通过感知外界环境的各种信号,将化学信号转化为电信号,经神经元细胞传导,综合协调对外界刺激作出各种应答,由此产生各种行为形式^[20]。感受器是昆虫体壁特化的一部分表皮,是其感受外部和内部环境、进行化学通讯的重要结构,与神经系统共同调控昆虫的行为反应。而昆虫触角上富集着多种不同类型的感受器,因此是昆虫重要的感觉附肢^[10]。目前国内外对双翅目昆虫触角感受器的研究已有许多,但仅占双翅目已知定名物种总数的0.16%,主要集中在与人类健康和农业生产紧密相关的害虫如蚊科、实蝇科、蠓科、厕蝇科等,近期对以节肢动物为寄主的重要天敌昆虫触角感受器研究也逐渐受到关注,多集中在寄蝇科和食蚜蝇科,然而仍有不少物种的触角感受器形态与功能尚待挖掘。另外,现阶段对于触角感受器的研究多是通过扫描电镜和透射电镜对其外部形态、类型、数量和分布模式进行概述,而通常其功能是通过其外部形态、分布位置及已报道相关近似种的文献进行推测,仍有多种类型感受器的具体功能作用有待采用电生理方法进一步探索发现。由于触角电位技术实验操作困难,现阶段主要集中对毛形感受器、腔锥形感受器和锥形感受器的功能进行探索,还有许多感受器功能需要进一步验证。摸清触角感受器外部形态和内部结构特征,并结合触角感受器电生

理及分子机制研究,进而明确各个触角感受器的功能,是准确定义不同类型触角感受器功能的基础。

昆虫触角感受器的形态、分布、数量等特征在科、属、种不同分类阶元中皆存在差异,大多数学者普遍认为亲缘关系近的昆虫感受器特征也较为相近^[9],可应用昆虫分类研究及昆虫系统发育、进化和亲缘关系的探讨。例如,Zhang等^[46]选取触角的18个特征构建狂蝇科胃蝇属8种昆虫的系统发育关系,证实触角形态结构和感器分布等特征在该属昆虫分类、进化及系统发育中的作用。然而不同学者对触角感受器分类依据及命名所采用的标准不一致,导致不同的形态描述欠缺可比性,因此,目前以触角感受器的形态、数量、分布等特征作为分类和系统发育的依据具有一定局限性,但或许可以作为探索系统发育的佐证和补充。此外,要验证昆虫的触角感受器特征是否适合作为昆虫分类特征和系统发育的依据仍需要大量、全面的系统性试验。

许多双翅目昆虫类群是农林及医学的重要害虫和以节肢动物为寄主的重要天敌资源,要想高效、有针对性地防治或者利用这些昆虫,必须明确其寄主定位、交配、产卵等适应性行为机理,最终实现对该类群害虫可持续的生态调控和基因调控,达到控制其种群数量增长的目的。随着新的科学技术和研究方法的发展与运用,例如对营嗅觉功能的感受器气味结合蛋白、信息素结合蛋白、气味受体等嗅觉相关蛋白的研究,相信会促进双翅目昆虫感受器功能的深入研究,例如昆虫的种内、种间识别机制、对食物的选择、交配繁殖、寻求产卵场所、防御行为、寄主选择等行为特征,有助于揭示昆虫行为反应的本质原因,为人们控制该类群害虫种群提供丰富的理论基础,从而制定行之有效的防治措施,减少经济损失。例如可表达纯化触角感受器上显著上调表达的气味结合蛋白或者信息素结合蛋白,并通过荧光竞争结合实验检测嗅觉相关蛋白与各种类型化学气味分子的结合特性,或者通过昆虫触角单感器记录仪检测营嗅觉功能的感受器对化学气味分子的刺激反应,从分子生物学和电生理学的角度来筛选特异性的有效气味分子,基于此研制特异的性信息素类似物、取食诱集剂、产卵诱集剂或嗅觉抑制剂等,在环境中选择性干扰其化学信息的识别、运输、降解等过程,以此来监测和控制害虫种群。

参考文献 References:

- [1] PAPE T, BLAGODEROV V, MOSTOVSKI M B. Order Diptera Linnaeus, 1758[J]. Zootaxa, 2011, 3148(3148): 222-229.
- [2] WANG Y, LI D, LIU Y, et al. Morphology, ultrastructure and possible functions of antennal sensilla of *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae)[J]. Journal of insect science, 2016, 16(1): 1-12.
- [3] ALBERTINO B, GIUSEPPE S, ROBERTO C, et al. Distribution and function of the antennal olfactory sensilla in *Ceratitis capitata* (Wied) (Diptera: Tephritidae)[J]. Italian journal of zoology, 1989, 56(4): 305-311.
- [4] 杜迎刚, 李清娥, 陈家骅, 等. 橘小实蝇触角感器超微结构及蛋白感受功能[J]. 福建林学院学报, 2008, 28(3): 325-328.
DU Y G, JI Q E, CHEN J H, et al. The ultrastructure of the antennae of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) and its function in response to protein[J]. Journal of Fujian college of forestry, 2008, 28(3): 325-328.
- [5] HEMPOLCHOM C, YASANGA T, WIJIT A, et al. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of the eight *Anopheles* species of the *Hyrceanus* Group (Diptera: Culicidae) in Thailand[J]. Parasitology research, 2017, 116(1): 143-153.
- [6] 任宏伟. 中国厕蝇属 *Fannia* R.-D. 代表种触角感受器研究探讨(双翅目: 厕蝇科)[D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2011.
REN H W. Studies on the antennal sensilla of representative species of *Fannia* R.-D. in China (Diptera: Fanniidae) [D]. Shenyang: Shenyang Normal University, 2011.
- [7] 武文杰. 厩腐蝇(*Muscina stabulans*)自然种群雌蝇卵巢发育的观察[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1996, 35(6): 981-984.
WU W J. The dynamics of follicle development of natural population of false stable fly (*Muscina stabulans*) [J]. Journal of Xiamen university (natural science), 1996, 35(6): 981-984.
- [8] 庞秀楠, 刘贤慧, 刘根廷, 等. 有瓣蝇类触角感受器形态与功能研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2020, 42(2): 370-382.
PANG X N, LIU X H, LIU G T, et al. Morphology and functional implication of antennal sensilla in Calyptratae [J]. Journal of environmental entomology, 2020, 42(2): 370-382.
- [9] 张健, 程彬, 周毓麟, 等. 鳞翅目昆虫触角感器研究进展[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(18): 129-132.
ZHANG J, CHEN B, ZHOU Y L, et al. Research progress of lepidopteran insect species antennal sensilla [J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2017, 45(18): 129-132.
- [10] 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.

- YU H Z. Research progress of insect antennal sensilla[J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2007, 35(14): 4238-4240.
- [11] 许再福. 普通昆虫学[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 75-86.
- XU Z F. General entomology[M]. Beijing: Science Press, 2009: 75-86.
- [12] 陶瑞松. 昆虫触角感受器电位的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(16): 8944-8946.
- TAO R S. Research advances in the electroantennogram (EAG) technique of insects[J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2012, 40(16): 8944-8946.
- [13] 沈佐锐. 昆虫感受器的研究[C]//全国新型传感器及其应用研讨会. 传感器论文集. 北京: 电子世界特刊, 2001, 36-40.
- SHEN Z R. Researches on insect sensilla[C]//National Symposium on New Sensors and Applications. Sensor papers. Beijing: electronic world special, 2001, 36-40.
- [14] ROH G H, LEE Y J, PARK C G. Morphology and distribution of antennal sensilla in a parasitoid fly, *Gymnosoma rotundatum* (Diptera: Tachinidae)[J]. Microscopy research and technique, 2020: 1-8.
- [15] SETZU M D, PODDIPHE S, ANGIOY A M. Sensilla on the antennal funiculus of the blow fly, *Protophormia terraenovae* (Diptera: Calliphoridae)[J]. Micron, 2011, 42(5): 471-477.
- [16] SCHNEIDER D. Insect antennae[J]. Annual review of entomology, 1964, 9(1): 103-122.
- [17] 张晓军, 孙伟, 张健, 等. 鞘翅目昆虫触角感器研究进展[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(7): 2932-2935.
- ZHANG X J, SUN W, ZHANG J, et al. Research progress of coleopteran insect species antennal sensilla[J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2013, 41(7): 2932-2935.
- [18] ZACHARUK R Y, MITTLER T E, RADOVSKY F J, et al. Ultrastructure and function of insect chemosensillar[J]. Annual review of entomology, 1980, 25(1): 27-47.
- [19] 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. Antennal sensilla of insects[J]. Entomological knowledge, 2000, 37(3): 179-183.
- [20] 尚利娜. 长白山地区访花昆虫与蜜源植物的协同适应[D]. 长春: 东北师范大学, 2010.
- SHANG L N. Coadaptation of flowers and their visitors in Changbai mountain region[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2010.
- [21] FERNANDES F D F, PIMENTA P F P, LINARDI P M. Antennal sensilla of the new world screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae)[J]. Journal of medical entomology, 2004, 41(4): 545-551.
- [22] SUKONTASON K, SUKONTASON K L, PIANGJAI S, et al. Antennal sensilla of some forensically important flies in families Calliphoridae, Sarcophagidae and Muscidae[J]. Micron, 2004, 35(8): 671-679.
- [23] ALTNER H, SCHALLER-SELZER L, STETTER H, et al. Poreless sensilla with inflexible sockets[J]. Cell and tissue research, 1983, 234(2): 279-307.
- [24] ISMAIL I A H. Sense organs in the antennae of *Anopheles maculipennis atroparvus* (v. Thiel), and their possible function in relation to the attraction of female mosquito to man[J]. Acta tropica, 1962, 19: 1-58.
- [25] 李竹, 陈力. 触角感器特征应用于昆虫分类的研究进展[J]. 昆虫分类学报, 2010, 32(S1): 113-118.
- LI Z, CHEN L. Application of antennal sensilla characters in insect taxonomy[J]. Entomotaxonomia, 2010, 32(S1): 113-118.
- [26] 李文蓉. 东方果实蝇触角感觉器的形态和微细构造之研究[J]. 电子显微学报, 1992(5): 356.
- LI W R. Morphology and microstructure of antennal sensilla in *Bactrocera dorsalis*[J]. Journal of Chinese electron microscopy society, 1992(5): 356.
- [27] 蔡俊, 杨红霞, 吴启松, 等. 南瓜实蝇触角超微结构观察及其与桔小实蝇触角形态的比较[J]. 环境昆虫学报, 2014, 36(3): 359-364.
- CAI J, YANG H X, WU Q S, et al. Comparison of antennal sensilla ultrastructural morphology between pumpkin fruit fly and citrus fruit fly[J]. Journal of environmental entomology, 2014, 36(3): 359-364.
- [28] AWAD A A, ALI N A, Mohamed H O. Ultrastructure of the antennal sensillae of male and female peach fruit fly, *Bactrocera zonata*[J]. Journal of insect science, 2014, 14(45): 45.
- [29] ROSS K T A. Comparative study of the antennal sensilla of five species of root maggots: *Delia radicum* L., *D. floralis* F., *D. antiqua* Mg., *D. platura*, MG. (Diptera: Anthomyiidae) and *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae)[J]. International journal of insect morphology & embryology, 1992, 21(2): 175-197.
- [30] PORTER S D. Biology and behavior of *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that parasitize *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae)[J]. Florida entomologist, 1998, 81(3): 292-309.

- [31] SMALLEGANGE R C, KELLING F J, OTTER C J D. Types and numbers of sensilla on antennae and maxillary palps of small and large houseflies, *Musca domestica* (Diptera, Muscidae) [J]. Microscopy research and technique, 2008, 71(12): 880-886.
- [32] 朱雪姣, 马涛, 张蒙, 等. 迟眼蕈蚊成虫触角及其传感器的扫描电镜观察[J]. 华北农学报, 2013, 28(S1): 403-408.
ZHU X J, MA T, ZHANG M, et al. Antennal Sensilla of *Bradysia* sp. observed under scanning electron microscopy [J]. Acta agriculturae boreali-Sinica, 2013, 28(S1): 403-408.
- [33] 李晓清. 九种蚊蚤蝇触角感器超微结构的研究(双翅目: 蚤蝇科) [D]. 广州: 华南农业大学, 2010.
LI X Q. Ultrastructure of antennal sensilla in nine species of the genus *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2010.
- [34] CLYNE P J, GRANT A, O'CONNELL R, et al. Odorant response of individual sensilla on the *Drosophila* antenna [J]. Invertebrate neuroscience, 1997, 3(2/3): 127-135.
- [35] CLYNE P J, CERTEL S J, BRUYNE M D, et al. The odor specificities of a subset of olfactory receptor neurons are governed by Acj6, a POU-domain transcription factor [J]. Neuron, 1999, 22(2): 327-338.
- [36] ZHOU H, WU W J, ZHANG F P, et al. Scanning electron microscopy studies of the antennal sensilla of *Metaphycus parasaissetiae* Zhang & Huang (Hymenoptera: Encyrtidae) [J]. Neotropical entomology, 2013, 42(3): 278-287.
- [37] SUN X, WANG M, ZHANG G. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Microscopy research and technique, 2011, 74(2): 113-121.
- [38] GOMEZDIAZ C, MARTIN F, GARCIAFERNANDEZ J M, et al. The two main olfactory receptor families in *Drosophila*, ORs and IRs: A comparative approach [J]. Frontiers in cellular neuroscience, 2018, 12: 1-15.
- [39] WANG Q K, ZHANG M, LI K, et al. Olfactory sensilla on antennae and maxillary palps of *Fannia hirticeps* (Stein, 1892) (Diptera: Fanniidae) [J]. Microscopy research and technique, 2012, 75(10): 1313-1320.
- [40] 袁轲, 朱慧, 曲业宽, 等. 访花昆虫红腹毛蚊触角感器扫描电镜观察[J]. 昆虫学报, 2020, 63(4): 439-449.
YUAN K, ZHU H, QU Y K, et al. Observation of antennal sensilla of flower-visiting insect *Bibio rufiventris* (Diptera: Bibionidae) with scanning electron microscope [J]. Acta entomologica Sinica, 2020, 63(4): 439-449.
- [41] 王娇, 吉青战, 张靠稳, 等. 南美斑潜蝇触角感器的扫描电镜观察[J]. 植物保护, 2013, 39(4): 106-109.
WANG J, JI Q Z, ZHANG K W, et al. Observation of antennal sensilla of *Liriomyza huidobrensis* with scanning electronic microscope [J]. Plant protection, 2013, 39(4): 106-109.
- [42] HILL S R, IGNELL H R. Characterization of antennal trichoid sensilla from female southern house mosquito, *Culex quinquefasciatus* (Say) [J]. Chemical senses, 2009, 34(3): 231-252.
- [43] 廖任娅, 张金平, 唐睿, 等. 铃木氏果蝇触角和下颚须感器的超微形态特征及分布[J]. 植物保护, 2017, 43(1): 68-75.
LIAO R Y, ZHANG J P, TANG R, et al. Ultrastructural morphology and distribution of sensilla on the antennae and maxillary palpi of *Drosophila suzuki* (Matsumura) [J]. Plant protection, 2017, 43(1): 68-75.
- [44] HU F, ZHANG G, WANG J. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of bruchid beetles, *Callosobruchus chinensis* (L.) and *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae) [J]. Micron, 2009, 40(3): 320-326.
- [45] SHANBHAG S R, MÜLLER B, STEINBRECHT R A. Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster* 1. Types, external organization, innervation and distribution of olfactory sensilla [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1999, 28(4): 377-397.
- [46] ZHANG Z, LI X, CHEN L, et al. Morphology, distribution and abundance of antennal sensilla of the oyster mushroom fly, *Co-boldia fuscipes* (Meigen) (Diptera: Scatopsidae) [J]. Revista brasileira de entomologia, 2016, 60(1): 8-14.
- [47] MCIVER S, SIEMICKI R. Fine structure of antennal sensilla coeloconica of adult *Toxorhynchites brevipalpis* (Diptera: Culicidae) [J]. Journal of medical entomology, 1978, 14(6): 673-676.
- [48] SUTCLIFFE J F, KOKKO E G, SHIPP J L. Transmission electron microscopic study of antennal sensilla of the female black fly, *Simulium arcticum* (HLL-3; IIS-10.11) (Diptera: Simuliidae) [J]. Canadian journal of zoology, 1990, 68(68): 1443-1453.
- [49] FAUCHEUX M J, GIBERNAU M. Antennal sensilla in five *Psychodini* moth flies (Diptera: Psychodidae: Psychodinae) pollinators of *Arum* spp. (Araceae) [J]. Annales de la société entomologique de France (N.S.), 2011, 47(1/2): 89-100.
- [50] OMER S M, GILLIES M T. Loss of response to carbon dioxide in palpectomized female mosquitoes [J]. Entomologia experimentalis et applicata, 1971, 14(2): 251-252.
- [51] NDOMO-MOUALEU A F, ULRICHS C, RADEK R, et al. Structure and distribution of antennal sensilla in the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* (Hübner, 1813) (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Journal of stored products research, 2014, 59: 66-75.

- [52] FERNANDES F D F, BAHIA-NASCIMENTO A C, PINTO L C, et al. Fine structure and distribution pattern of antennal sensilla of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) sand flies[J]. Journal of medical entomology, 2008, 45(6): 982-990.
- [53] SLIFER E H. The permeability of the sensory pegs on the antennae of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae)[J]. The biological bulletin, 1954, 106(1): 122-128.
- [54] VÍCTORR C, JULIÓ R. Antennal sensilla of *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae)[J]. Annals of the entomological society of america, 2009, 102(2): 310-316.
- [55] LEWIS C T. Superficial sense organs on the antennae of the fly, *Stomoxys calcitrans*[J]. Journal of insect physiology, 1971, 17(3): 449-461.
- [56] ROSS K T A, ANDERSON M. Morphology of the antennal sensilla of the cabbage root fly, *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae)[J]. International journal of insect morphology and embryology, 1987, 16(5/6): 331-342.
- [57] 郝姗姗. 异迟眼蕈蚊对不同食用菌的嗅觉行为反应以及触角的超微结构观察[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2016.
HAO S S. Olfactory Behavioral of *Bradysia impatiens* in different kinds of edible fungi and observation of the ultrastructures of antennal[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2016.
- [58] ZAYED A B, HASSAN M I, MOHAMMED H, et al. Antennal sensilla of the sand flies, *Phlebotomus papatasi* and *Phlebotomus bergeroti* (Diptera: Psychodidae)[J]. Bulgarian academy of sciences, 2002, 5(10): 10-20.
- [59] MCALPINE D K. Observation on antennal morphology in diptera with particular reference to the articular surfaces between segments 2 and 3 in the cyclorrhapha[J]. Records of the australian museum, 2011, 63(2): 113-166.
- [60] ZHANG D, LIU X H, LI X Y, et al. Antennal sensilla of the green bottle fly, *Lucilia sericata* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae)[J]. Parasitology research, 2013, 112(11): 3843-3850.
- [61] LIU X H, LIU J J, LI X Y, et al. Antennal sensory organs of *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Scathophagidae): Ultramorphology and phylogenetic implications[J]. Zootaxa, 2016, 4067(3): 361-372.
- [62] 韦幂, 苏丽. 2种传粉八角瘿蚊成虫触角及其感受器的扫描电镜观察[J]. 广西植保, 2017, 30(2): 1-5.
WEI M, SU L. Scanning electron microscopy observation of the antennae and sensilla of *Anabremia* sp. and *Clinodiplosis* sp. [J]. Guangxi plant protection, 2017, 30(2): 1-5.
- [63] 张洁, 杨茂发. 食蚜瘿蚊触角的扫描电镜观察[J]. 动物学研究, 2008, 29(1): 108-112.
ZHANG J, YANG M F. Scanning electron microscopy of antennae of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)[J]. Zoological research, 2008, 29(1): 108-112.
- [64] 郭振营, 王振军. 鳞翅目昆虫的触角感器[J]. 生物学通报, 2015, 50(2): 13-15.
GUO Z Y, WANG Z J. Antennal sensilla of lepidopteran insect species[J]. Bulletin of biology, 2015, 50(2): 13-15.
- [65] 曹盼盼, 路常宽. 刺槐叶瘿蚊触角扫描电镜观察[J]. 中国森林病虫, 2013, 32(6): 18-20.
CAO P P, LU C K. Scanning electron microscopy of the antennae of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae)[J]. Forest pest and disease, 2013, 32(6): 18-20.
- [66] 张静, 张晶晶, 史宗畔, 等. 疟疾媒介中华按蚊触角感器的扫描电镜观察[J]. 昆虫学报, 2019, 62(3): 312-322.
ZHANG J, ZHANG J J, SHI Z P, et al. Observation of antennal sensilla of the malaria vector *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae) under scanning electron microscope[J]. Acta entomologica Sinica, 2019, 62(3): 312-322.
- [67] HU F, ZHANG G N, JIA F X, et al. Morphological characterization and distribution of antennal sensilla of six fruit flies (Diptera: Tephritidae)[J]. Florida entomologist, 2010, 97(4): 379-388.
- [68] 刘丽玲, 李海滨, 姚贵哲, 等. 桔小实蝇成虫触角感器的扫描电镜观察[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(6): 115-118.
LIU L L, LI H B, YAO G Z, et al. Observation on antennal sensilla of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) with scanning electron microscope[J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2020, 48(6): 115-118.
- [69] 那杰, 于维熙, 李玉萍, 等. 昆虫触角感器的种类及其生理生态学意义[J]. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 2008, 26(2): 213-216.
NA J, YU W X, LI Y P, et al. Types and physiological ecology significance of insect antenna sensilla[J]. Journal of Shenyang normal university (natural science edition), 2008, 26(2): 213-216.
- [70] Dickens J C, Hart W G, Light D M, et al. Tephritid olfaction: Morphology of the antennae of four tropical species of economic importance (Diptera: Tephritidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America, 1988, 81(2): 325-331.