



柴晓晗, 王怡, 郭永福, 孔维娜, 李捷, 马瑞燕. 梨小食心虫幼虫感受器扫描电镜观察 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (2): 516–525.

梨小食心虫幼虫感受器扫描电镜观察

柴晓晗¹, 王怡^{1,2}, 郭永福¹, 孔维娜¹, 李捷², 马瑞燕^{1*}

(1. 山西农业大学植物保护学院, 山西太谷 030801; 2. 山西农业大学园艺学院, 山西太谷 030801)

摘要: 梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Busck) 是一种世界性蛀果害虫, 主要以幼虫钻蛀蔷薇科果树的嫩梢和果实进行为害。本文利用扫描电子显微镜观察了梨小食心虫幼虫的超微形态和感受器。结果表明, 幼虫触角上有3种类型的感受器: 2个刺形感受器、6个锥形感受器和1个栓锥形感受器。上唇有6对刺形感受器。上颌的前端有切齿叶。在下颌的轴节和茎节各有1个刺形感受器。每个外颚叶有3个短而尖的锥形感受器、2个大的栓锥形感受器和3个刺形感受器。节末梢的下颚须有7个锥形感受器、1个栓锥形感受器。下颚须的末端有1个指形感受器和2个板形感受器。每个下唇须末端具有1个尖锥状刺形感受器和1个长的栓锥形感受器。胸足与腹足上也分布有不规则的毛型感受器和刺型感受器。该研究将为进一步阐明梨小食心虫与其寄主的关系提供形态学的理论基础。

关键词: 梨小食心虫; 幼虫; 感受器; 扫描电镜; 超微结构

中图分类号: Q964; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 02-0516-10

Sensilla of larval *Grapholita molesta* (Busck) (Lepidoptera: Tortricidae) using scanning electron microscopy

CHAI Xiao-Han¹, WANG Yi^{1,2}, GUO Yong-Fu¹, KONG Wei-Na¹, LI Jie², MA Rui-Yan^{1*} (1. College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi Province, China; 2. College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi Province, China)

Abstract: The oriental fruit moths (OFM), *Grapholita molesta* (Busck) is one of the important fruit-boring pests in the world. Shoots and fruits of Rosaceae fruit trees are fed by the larval OFM. In this paper, the ultrastructural morphology and receptors of larval OFM were observed by scanning electron microscope (SEM). Our results showed the antennae had three types of sensilla, including two sensilla chaetica, six sensilla basiconica, and a sensillum styloconicum. The labrum had six pairs of sensilla chaetica. The apex of each mandible was dentate and had five teeth. For the maxilla, both cardo and stipes had a sensillum chaeticum. Each galea had three short-sharp sensilla basiconica, two big sensilla styloconica and three sensilla chaetica. The maxillary palp had seven sensilla basiconica, a sensillum styloconicum, distally a sensillum digitiformium and two sensillum placodeum. Each labial palp had laterally a cone-shaped sensillum chaeticum and a long sensillum styloconicum. There were also irregular hair type and thorn type receptors on thoracic legs and prolegs of the body. Therefore, these might provide a theoretical basis for further exploring the relationship between the OFM larvae and its hosts.

Key words: *Grapholita molesta*; larva; sensilla; scanning electron microscope; ultrastructure

基金项目: 山西省研究生教育创新项目 (2019SY227); 山西省重点研发计划项目 (201903D211001-1); 山西省农业科学院国家自然科学基金支持和培育项目 (YGJPY2005); 山西 (运城) 果品交易出口平台专项 (YCX2018304)

作者简介: 柴晓晗, 女, 1997年生, 山西临汾人, 硕士, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: chaixiaohan97@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 马瑞燕, 博士, 教授, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: maruiyan2019@163.com

收稿日期 Received: 2020-06-04; 接受日期 Accepted: 2020-10-10

昆虫与寄主植物是通过行为选择和生理表现建立寄生关系的。昆虫利用视觉、嗅觉、触觉和味觉对寄主进行定向、辨识和取食并随之发生相应的生理变化 (Tang *et al.*, 2000)。昆虫感觉系统的基本单位是感受器 (Sensilla), 由昆虫体表的皮细胞演变而成, 协同神经系统对昆虫行为起调控作用, 主要与内、外部环境进行化学通讯 (马瑞燕等, 2000)。昆虫的感受器主要包括化学感受器和机械感受器, 具有味觉、嗅觉、触觉等功能 (Sun *et al.*, 2009)。对于蛾类昆虫而言, 化学感受器是与外界信息交流的最小功能单位, 具有不同的形状和功能, 在昆虫化学通讯中发挥着重要的作用 (杨慧等, 2008)。

受孕雌虫会在产卵之前寻找寄主植物, 而幼虫取食的生理表现则用于评价是否与寄主成功建立寄生关系。幼虫通过感受器探测寄主的化学物质 (王怡, 2016)。它的感受器主要集中在头部 (下唇须、下颚须、触角)、胸足、肛门 (腹部末端), 尤以头部感受器及功能丰富 (彩万志等, 2011)。不同种昆虫的感受器功能也不尽相同。例如, 鳞翅目幼虫的栓锥感受器是主要的味觉感受器, 与取食有关 (周东升等, 2012); 目前, 人们主要利用扫描电镜观察幼虫头部和躯体感受器的外形、种类、数量、分布, 以此来确定哪些重要的感受器是用来感受化学物质的 (谢建军等, 2006; 向玉勇等, 2016), 并进一步探讨感受器的功能作用 (宋月芹等, 2014; 宋月芹等, 2018)。

梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Busck), 属鳞翅目 Lepidoptera 卷蛾科 Tortricidae, 简称梨小, 是一种重要的世界性蛀果害虫。在桃、梨、苹果等蔷薇科果树的整个生长季节, 多世代的幼虫会在不同时期选择不同寄主对不同部位进行蛀食, 严重影响了果树生产和果农收入 (孔维娜等, 2018; 冷春蒙等, 2018)。因此, 本文对梨小食心虫幼虫头部的触角、口器以及足进行了扫描电镜观察, 探讨了具有钻蛀取食特点的梨小食心虫幼虫与其他植食性昆虫在感受器上产生的差异, 从而为进一步明确梨小食心虫与寄主植物的关系提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 供试虫源

虫源采自山西省晋中市太谷区桃园, 饲养于

山西农业大学生物安全与生物防治实验室人工气候箱 (MGC-450HP) 内, 温度 $26 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 70% ~ 80%, 光周期 L:D = 15:9, 利用人工饲料继代饲养 50 代以上获得大量整齐一致的虫源。将 4 ~ 5 龄幼虫收集后备用 (Yokoyama *et al.*, 1987; 王怡等, 2019)。

1.2 样品处理方法

在显微镜 M165C 下用镊子和刀片分离幼虫头部与胸腹部。用 2.5% 戊二醛溶液固定 24 h (郭永福等, 2018)。用不同浓度的乙醇对头部和胸腹部分别进行逐级脱水 (30%、50%、70%、80%、90%、100%) 3 次, 每次脱水 15 min, 放于通风处干燥, 将干燥后的处理样品固定在贴有导电胶的样品台上。放入小型离子溅射仪 (SBC-12) 喷金 30 ~ 60 s, 置于日立 SU8020 场发射扫描电子显微镜下观察、拍照记录, 加速电压为 0.5 ~ 30 kV。该制样和观察过程在中科百测电镜室完成。

1.3 数据统计分析

使用 Adobe Photoshop CS4 标记图像, 并测量每种感受器类型的至少 5 头幼虫的长度和基部宽度。感受器根据 Albert (1980) 提出的标准进行标记 (Albert, 1980)。

2 结果与分析

2.1 头部

梨小食心虫 5 龄幼虫的头部是硬化的囊 (长度: $933.6 \mu\text{m}$, 宽度: $619.2 \mu\text{m}$), 椭圆形, 光滑, 低颌。其表面具有许多长毛形感受器 (LTS, 长度: $178.4 \mu\text{m}$) 和短毛形感受器 (STS, 长度: $78.1 \mu\text{m}$)。头部囊的前部有 1 对触角、口器和 6 对侧单眼 (图 1)。

2.1.1 触角

梨小食心虫幼虫的触角相当短 (平均值: $158.8 \mu\text{m}$), 位于侧单眼和上颚之间 (图 1)。它由 3 个体节组成: 柄节 (长度: $54.8 \mu\text{m}$, 宽度: $56 \mu\text{m}$)、梗节 (长度: $66.8 \mu\text{m}$, 宽度: $43.7 \mu\text{m}$) 和鞭节 (长度: $26.7 \mu\text{m}$, 宽度: $15.9 \mu\text{m}$; 图 2-A)。

柄节是触角上最宽的一段体节, 未观察到感受器。内侧的梗节最长, 具有 3 个锥形感受器 (B1 ~ B3) 和 2 个刺形感受器 (C1 ~ C2); 锥形感受器 B1 和 B2 的外观相似, 而 B3 则是细长的短钉状; 梗节上只有 1 个顶孔, 表面无孔、光滑的、

镶嵌的刺形感受器，长度相差较大，C2 比 C1 长，全部位于梗节的远端边缘处。触角末端的鞭节有 3 个锥形感受器（B4 ~ B6）和 1 个细长的栓锥形感受器（St）；锥形感受器 B5 的形状与梗节上的 B1 和 B2 类似，比 B4 和 B6 长并且大。B6 的底部膨胀，但是上部比 B4 和 B5 薄很多。其中，B4 是最小的一个感受器，近乎圆柱形（图 2 - B）。

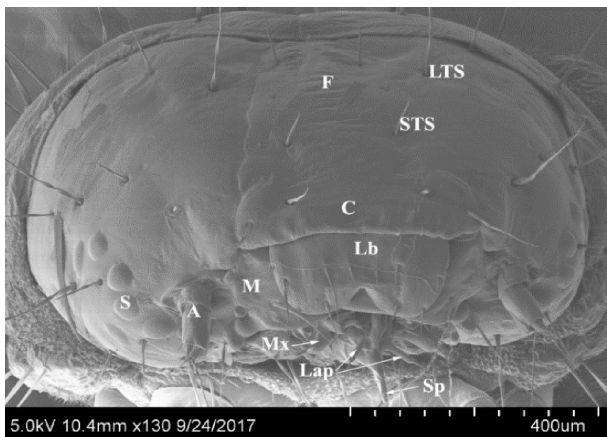


图 1 梨小食心虫 5 龄幼虫头部的正面视图

Fig. 1 Frontal view of the head of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：A，触角；F，额唇基；C，唇基；S，单眼；Lb，上唇；M，上颚；Mx，下颚；Lap，下唇须；Sp，吐丝器；LTS，长毛形感受器；STS，短毛形感受器。Note：A，antenna；F，frontoclypeus；C，clypeus；S，stemma；Lb，labrum；M，mandible；Mx，maxilla；Lap，labial palp；Sp，spinneret；LTS，long sensilla trichodea；STS，short sensilla trichodea.

2.1.2 上唇

上唇长 288.1 μm ，宽 139.4 μm ，表面分布有 6 对左右对称、单孔的刺状感受器（图 3 - A，C1 ~ C6）。

2.1.3 上颚

上颚长 212.0 μm ，紧挨上唇，非常发达和硬化。上颚的前端包含有切齿叶（图 3 - B，M），每片切齿叶有 5 个齿，适于咬食（图 3 - B）。

2.1.4 舌

幼虫口腔的中央有 1 个类似舌的结构，其两侧向内卷曲，并在舌边缘成排出现大量的微刺（图 4 - A）。

2.1.5 下颚的外颚叶

下颚由近端的轴节（宽度：92.1 μm ，长度：60.0 μm ）和远端的茎节（宽度：72.2 μm ，长度：39.6 μm ）组成。2 个节的侧须（基节和远端体节）和内侧外颚叶从远端的茎节中产生（图 4 -

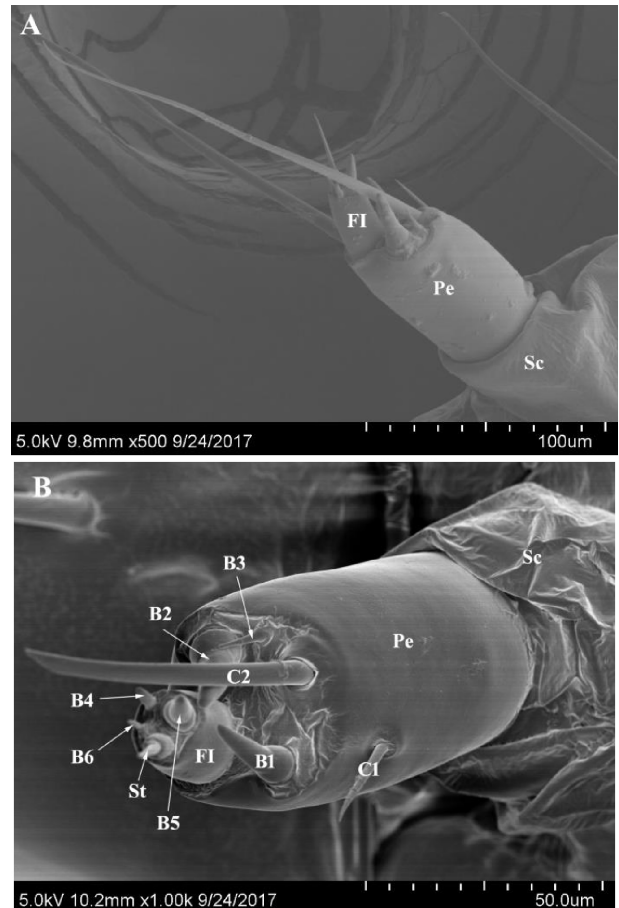


图 2 梨小食心虫 5 龄幼虫触角的形态和结构

Fig. 2 Morphology and structure of the antenna of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：(A)：Sc，柄节；Pe，梗节；FL，鞭节；(B)：C1 ~ C2，刺形感受器；B1 ~ B6，锥形感受器；St，栓锥形感受器。Note：(A)：Sc，scapus；Pe，pedicel；FL，flagellum；(B)：C1 ~ C2，sensilla chaetica；B1 ~ B6，sensilla basiconica；St，sensillum styloconicum.

A、B)。轴节和茎节的体节上都具有 1 个较长的刺形感受器 C1 和 C2（图 4 - B、C），其他感受器聚集在外颚叶和下颚须的末梢表面。外颚叶的末梢表面上有 8 个感受器。2 个较大的栓锥形感受器 St1 和 St2 位于外颚叶末梢的内侧。在外颚叶的侧壁的中间有 1 个刺形感受器 C3。2 个刺形感受器 C4 和 C5 扁平且长，并且位于外颚叶的背侧缘。锥形感受器 B1 是多孔的、尖锐的，并且位于舌附近。B2 是丝状的并且位于 St1 和 St2 之间。B3 位于外颚叶的边缘（图 4 - C）。

2.1.6 下颚须

2 段下颚须长是 98.4 μm （Mp1 ~ Mp2）。须的末端表面有许多感器坑，尚未发现它们穿过体壁（图 5）。左右须尖端的 8 个感受器的空间分布如下：

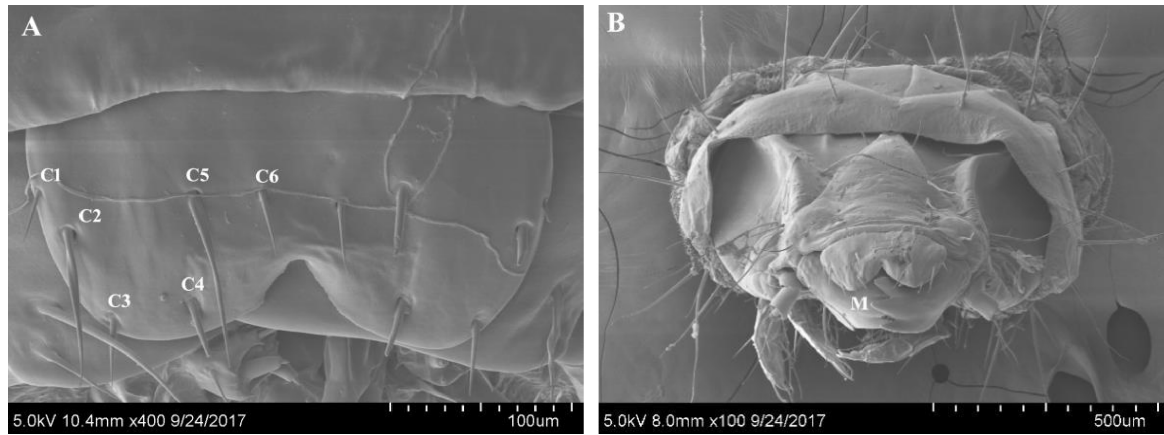


图3 梨小食心虫5龄幼虫上唇和上颚

Fig. 3 Labrum and mandible of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注: (A), 上唇的正面图; C1 ~ C6, 刺形感受器; (B), 上颚的视图; M, 上颚的切齿。Note: (A), Frontal view of the labrum; C1 ~ C6, sensilla chaetica; (B), Outer view of the mandible; M, distal incisor cusp.

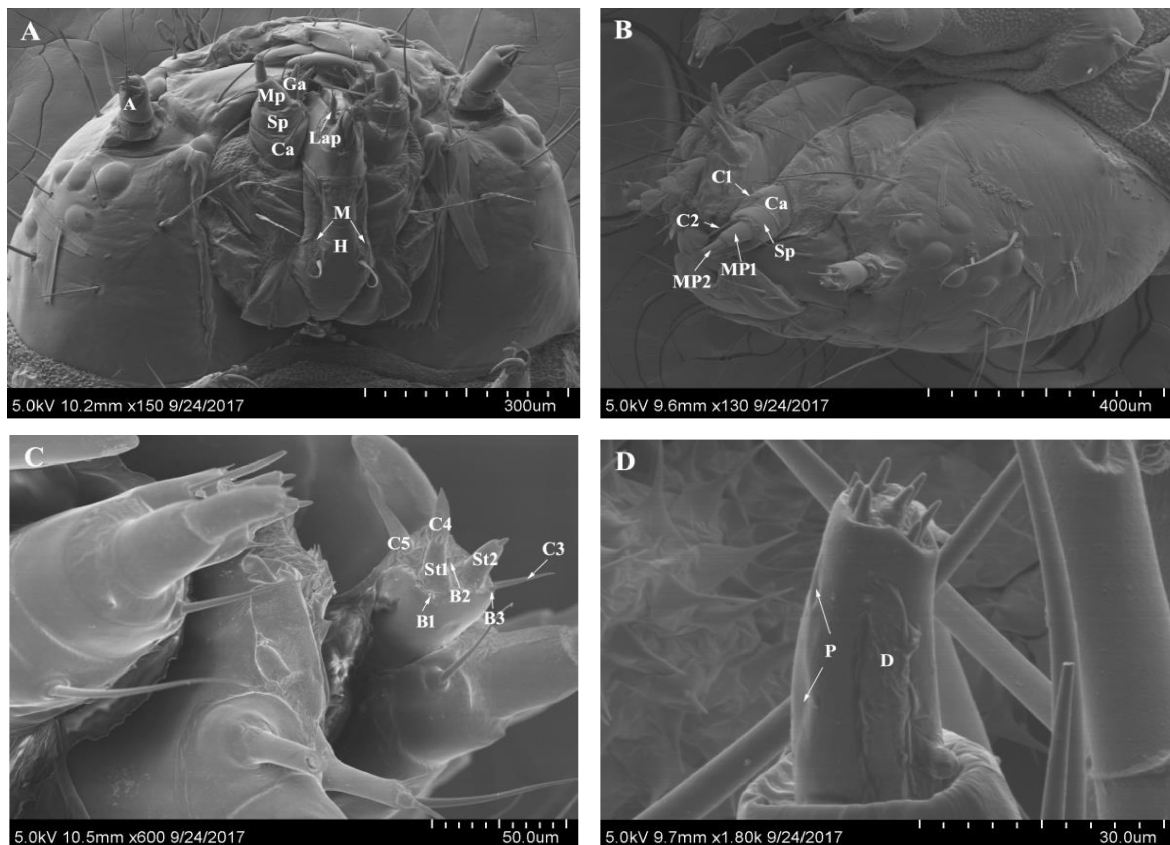


图4 梨小食心虫5龄幼虫下颚

Fig. 4 Maxillae of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注: (A), 下颚和舌的视图; Ca, 轴节; Sp, 茎节; Ga, 外颚叶; Mp, 下颚须; H, 舌; M, 微刺; (B), 下颚的轮廓图; C1 ~ C2, 刺形感受器; Mp1 ~ Mp2, 分段; (C), 外颚叶的远端视图; C3 ~ C5, 刺形感受器; B1 ~ B3, 锥形感受器; St1 ~ St2, 栓锥形感受器; (D), 下颚须的远端体节; D, 指形感受器; p, 板形感受器。Note: (A), Inner view of maxilla and hypopharynx; Ca, cardo; Sp, stipes; Ga, galea; Mp, maxillary palp; H, Hypopharynx; M, microtrichia. (B), Profile view of the maxilla; C1 ~ C2, sensilla chaetica; MP1 ~ MP2, two-segmented. (C), Distal view of the galea; C3 ~ C5, sensilla chaetica; B1 ~ B3, sensilla basiconica; St1 ~ St2, sensilla styloconica. (D), Distal segment of the maxillary palp; D, sensillum digitiformium; P, sensillum placodeum.

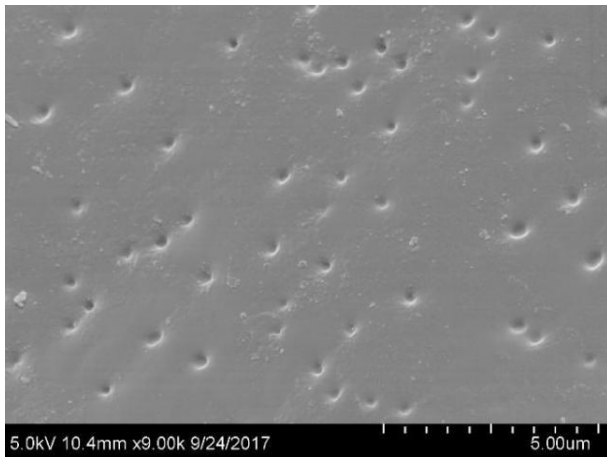


图5 梨小食心虫幼虫下颚须凹凸不平的表面

Fig. 5 Cratered surface of the maxillae palpi of larva

Grapholita molesta

7个锥形感受器和1个栓锥形感受器。下颚须的末端也有1个拉长的、宽的指形感受器，其位于下颚须的外壁中，附着在基部并沿其长度自由分布。2个板形感受器位于末梢部分的侧面（图4-D）。

2.1.7 下唇

下唇有1对触须（长度：56.9 μm ）和长管状的吐丝器（长度：81.8 μm ），幼虫可从中分泌丝。下唇须上有1个较长的栓锥形感受器和1个较短的刺形感受器；该栓锥形感受器具有球根状基部和

细发状顶部，刺形感受器位于须的末端（图6-A）。在下唇的基部有2个小的、有气泡状小孔（图6-B）的感受器钉（P1和P2，平均9.7 μm ）。触须的表面有许多孔。

2.2 体躯

梨小食心虫老熟幼虫背部感受器较少，但从背面观分节明显，胸部3节，腹部10节；腹面感受器较多，腹面观分节亦明显（图7）。

2.2.1 胸足

梨小食心虫老熟幼虫胸足较为发达，共有3对（图8-A、B、C），端部具有较弯曲1爪，前胸分节较为明显，第一胸节两侧旁各有一气门（图9-A、B、C）。胸足周围排列有不规则的毛型感受器和刺型感受器（图8）。

2.2.2 腹足

梨小食心虫老熟幼虫腹部最长，共10节，无臀栉（图7-B）。腹气门共有8对，分别位于第1至8腹节的两侧。腹足共有5对，分别着生于第3~6腹节及第10腹节上。第10腹节上的腹足被称为臀足或尾足（图11）。其腹足端具趾钩，呈单序环形排列，基本呈刺状，但端部向外弯曲（图10-C）；腹足周围同样排列有不规则的毛型感受器和刺型感受器（图10，图11）。

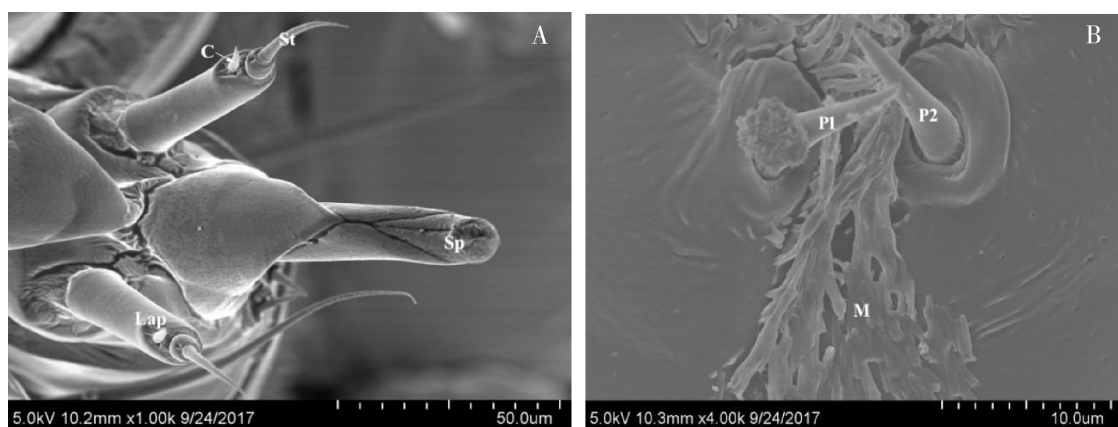


图6 梨小食心虫5龄幼虫下唇及下唇的腹侧视图

Fig. 6 Labium and ventral view of the labium of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：下唇的背视图；Lap，下唇须；Sp，吐丝器；C，刺形感受器；St，栓锥形感受器；P1~P2，感受器钉；M，微刺。Note: Dorsal view of the labium; LaP, labial palps; Sp, spinneret; C, sensillum chaeticum; St, sensillum styloconicum; P1~P2, sensilla pegs; M, microtrichia.

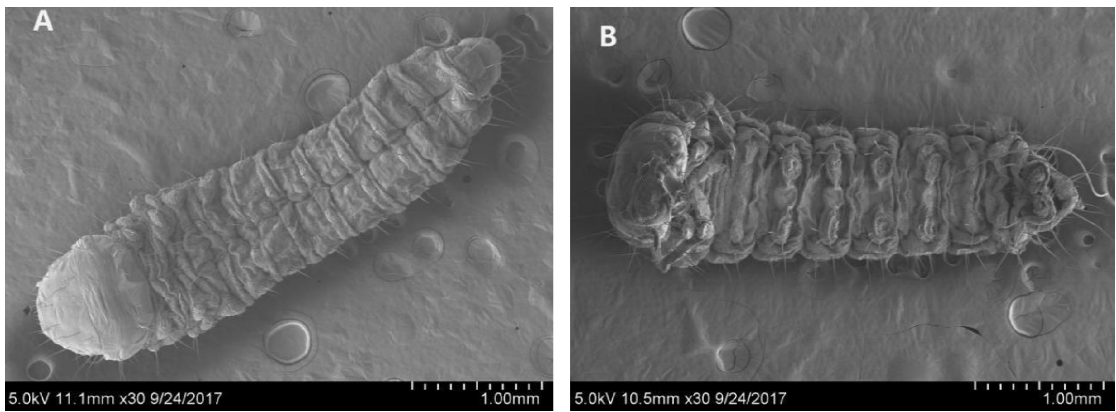


图 7 梨小食心虫 5 龄幼虫正面观与腹面观

Fig. 7 Back view and ventral view of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：(A)，背面观；(B)，腹面观。Note: (A)，Back view; (B)，Ventral view.

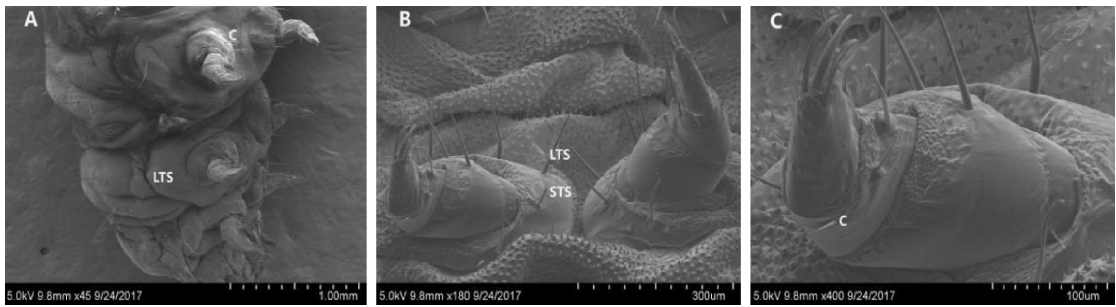


图 8 梨小食心虫 5 龄幼虫胸足

Fig. 8 Thoracic legs of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：(A) ~ (C)，胸足；C，刺型感受器；LTS，长毛形感受器；STS，短毛形感受器。Note: (A) ~ (C)，Thoracic legs; C，sensilla chaetica; LTS，long sensilla trichodea; STS，short sensilla trichodea.

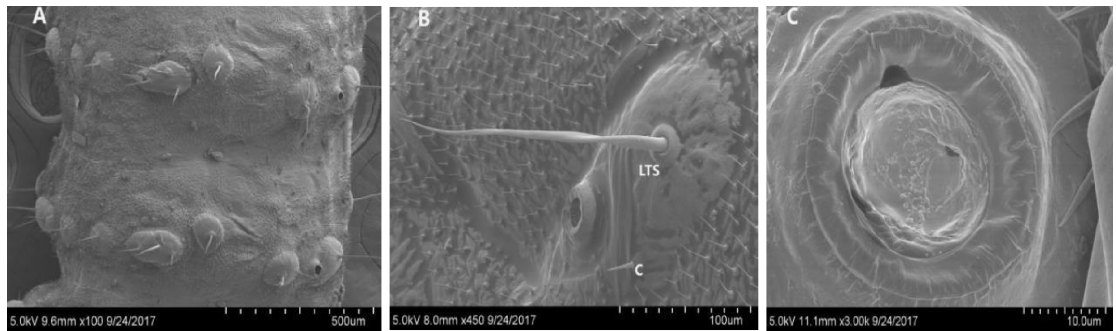


图 9 梨小食心虫 5 龄幼虫气孔

Fig. 9 Spiracle of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注：(A) ~ (C)，气孔；C，刺型感受器；LTS，长毛形感受器。Note: (A) ~ (C)，Spiracle; C，sensilla chaetica; LTS，long sensilla trichodea.

3 结论和讨论

梨小食心虫幼虫为咀嚼式口器。卵孵化后，幼虫会先在植物或果实的表面爬行约 2 h 或更长时间后才逐渐开始钻蛀取食。期间，幼虫先将头部

钻入寄主植物，吐出咀嚼过的植物组织形成孔洞，钻入后进行取食（王怡，2019）。
本研究对梨小食心虫幼虫的触角感受器进行扫描电镜观察的结果表明，幼虫触角上具有锥形感器、栓锥形感器和刺型感受器 3 种感受器。研究表明，较大的、多孔的锥形感受器（图 2 - B 中

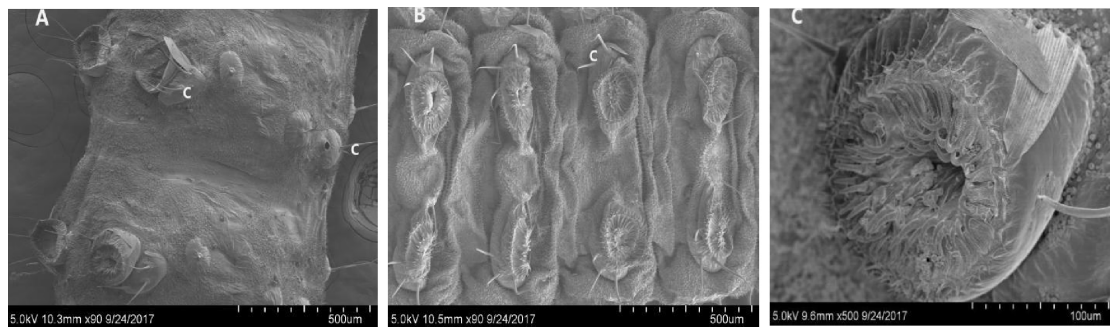


图 10 梨小食心虫 5 龄幼虫腹足

Fig. 10 Prolegs of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注: (A) ~ (B), 腹足; (C), 腹足趾钩; C, 刺型感受器。Note: (A) ~ (B), Prolegs; (C), Crochets of ventral prolegs; C, sensilla chaetica.

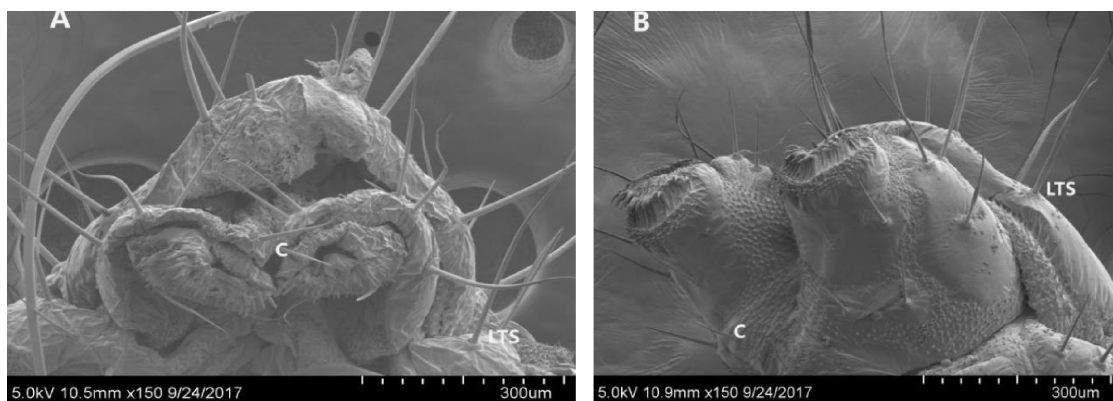


图 11 梨小食心虫 5 龄幼虫尾足

Fig. 11 Anal proleg of the fifth instar larva of *Grapholita molesta*

注: (A) ~ (B), 尾足; C, 刺型感受器; LTS, 长毛形感受器。Note: (A) ~ (B), Anal proleg; C, sensilla chaetica; LTS, long sensilla trichode.

B1, B2, B4, B5) 对植物气味敏感, 具有嗅觉功能 (Zacharuk *et al.*, 1985)。无孔的栓锥形感受器内部有大量的神经细胞, 可能与味觉和嗅觉有关, 并被证实有热-湿感受器的功能以感受外物的温度和湿度变化。小的锥形感受器也具有这种功能 (Schoonhoven *et al.*, 1967)。B3 和 B6 (图 2 - C) 是梨小食心虫幼虫触角上小的锥形感受器。单孔的刺形感受器用来接受触觉刺激, 也被归于味觉感受器 (Schoonhoven *et al.*, 1966; Albert, 1980; Baker *et al.*, 1986; Faucheux, 1995; 刘俊延等, 2018)。桃小食心虫 *Carposina sasakii* Matsumura 的刺形感受器参与触觉刺激信号的接收 (Schoonhoven *et al.*, 1967; 宫田睿等, 2012)。因此, 梨小食心虫幼虫触角的感受器具有味觉、嗅觉功能, 热-湿感受器的功能, 这表明了幼虫触角是其感受寄主的关键部位。

梨小食心虫幼虫口器分为上唇、上颚、舌、

下颚、外颚叶、下颚须、下唇等部位, 主要具有刺形、锥形、栓锥形、指形、板形, 毛形多种感受器。这些感受器相对集中于上唇、下颚、下颚须及外颚叶上。梨小食心虫幼虫口器的上唇有 6 对单孔的刺形感受器 (图 3 - A), 数量与形态与桃小食心虫一致 (陈静, 2015)。刺型感受器通常被认为是一种感受外部刺激的机械性感受器 (Faucheux, 1995; Davis *et al.*, 2008)。在梨小食心虫幼虫口器的上颚部分感受器数量较少, 很难看到。但其上颚的前端具有切齿叶, 每片切齿叶有 5 个齿, 每个齿上端是尖锐的 (图 3 - B), 适于咬食, 用于切断并磨碎食物。此外, 还观察到梨小食心虫舌边缘有几行小刺, 可能用于搅拌食物。

梨小食心虫下颚的刺形感受器 C1 ~ 5 (图 4 - B、C), 尤其是感受器 C4 ~ 5 (图 4 - C) 相比其他感受器更粗壮一些。这类感受器主要是接收到

与食物接触的刺激并提供有关食物品质的信息, 具有触觉性功能 (Schoonhoven *et al.*, 1966; Hanson, 1970)。

在梨小食心虫幼虫口器的每个下颚须上都有 8 个顶端较尖的感受器, 即 7 个锥形感受器和 1 个栓锥形感受器, 这种形状与桃小食心虫相似, 而数量与其他鳞翅目昆虫不同 (Grimes *et al.*, 1986; Faucheux, 1995)。这种差异可能是由于食心虫在果实内部钻蛀的取食习性造成的 (Keil, 1996; Lin, 2002; Liu *et al.*, 2011)。地老虎 *Agrotis ypsilon* 下颚须的感受器与嗅觉功能有关 (Devitt *et al.*, 1982), 也可能具有机械感受功能 (Schoonhoven *et al.*, 1966); 与梨小食心虫的下颚须具有相同形状感受器的桃小食心虫不仅具有嗅觉功能和机械感受功能, 还具有味觉功能 (Liu *et al.*, 2011)。对于近 40 种鳞翅目昆虫下颚须的指形感受器分析表明, 虽然它们的分布和外观不同, 但结构一致 (Devitt *et al.*, 1982; Baker *et al.*, 1986; Keil, 1996; Lin, 2002; Liu *et al.*, 2011)。此外, 梨小食心虫幼虫口器的下颚须上还有 2 个板形感受器, 形状凹陷 (图 4-D), 可能具有嗅觉功能 (Devitt *et al.*, 1982; Baker *et al.*, 1986; Keil, 1996)。梨小食心虫幼虫口器的下颚须和下唇须表面是凹凸不平的, 有许多凹坑, 桃小食心虫和棉铃虫的下颚须也有类似形态 (Keil, 1996), 其功能有待进一步研究。

在梨小食心虫幼虫口器的外颚叶上有 3 个刺形感受器 (图 4-C 中 C3, C4, C5) 和栓锥形感受器 (图 4-C 中 St1 ~ St2)。Ishikawa 等人使用切断试验证实了家蚕幼虫栓锥形感受器在食物识别中的重要作用 (Ishikawa *et al.*, 1969)。梨小食心虫的栓锥形感受器可能也有此作用。梨小食心虫外颚叶上的锥形感受器 B1 (图 4-C) 是多孔的, 这与朱红毛斑蛾 *Phauda flammans* Walker (Albert, 2003) 相似。气味信号会通过孔洞进入感受器内, 与某些物质产生化学或物理反应, 可作为气味物质的探测器与接收器 (刘俊延等, 2018)。鳞翅目幼虫中下唇须的感受器是典型的机械性感受器 (Albert *et al.*, 1980; Devitt *et al.*, 1982; Faucheux, 1995)。梨小食心虫下唇须上也发现了这两种感受器 (图 6), 与桃小食心虫下唇须上的感受器类型、形态、数量和功能相同 (Liu *et al.*, 2011)。梨小食心虫下唇的 2 个小感受器钉 (图 6, P1 ~ P2) 其上各有 1 个气泡状小孔 (图 6), 在向

日葵螟 *Homoeosoma nebulella* 和桃小食心虫中也存在 (Rothschild *et al.*, 1991; Faucheux, 1995), 但结构和功能尚不清楚。

梨小食心虫老熟幼虫胸足较为发达, 且胸足端部具有 1 个弯曲型的爪, 这可能与幼虫钻蛀、取食、爬行有关, 在桃小食心虫的幼虫形态里也被观察到 (陈静, 2015)。在鳞翅目幼虫的腹足上, 趾钩的长短、数目和排列方式是分类鉴定的主要特征 (Common, 1990)。梨小食心虫幼虫腹足的趾钩呈单序环形排列, 是与其他鳞翅目幼虫分类的主要特征。梨小食心虫幼虫胸足上主要有爪和孔, 也许与头部触角感受器上的孔功能一样, 用于感知温湿度; 幼虫胸足的第 2 节腹面有许多线状突起, 可能在光滑处运动时发挥作用 (陈静, 2015)。幼虫毛形感器主要分布在腹部腹面, 根据对头部毛形感器的分析, 并结合其分布, 认为其在选择栖息地发挥作用且可能还具有机械功能。

综上所述, 梨小食心虫幼虫口器的感受器最多, 具有嗅觉、触觉、味觉、机械等多种功能, 并具备了所有重要感受器类型。与小菜蛾 *Plutella xylostella* L. (魏辉等, 2003) 和小地老虎 (向玉勇等, 2016) 头部触角和口器的感受器相比, 它们的类型和数量均小于梨小食心虫。这可能是因为梨小食心虫钻蛀取食的行为特点导致了感受器向有利于自身取食方向的发展, 从而使得头部感受器比以其他方式取食的昆虫变得更加发达和丰富。因此, 本文认为梨小食心虫进行寄主选择、钻蛀、取食等相关行为最主要的感受器集中在触角和下颚上。在此基础上, 还需要进一步从行为学、电生理、分子生物学等方面对感受器的功能和作用进行更深入的探索与验证。

参考文献 (References)

- Albert PJ. 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.
- Albert PJ. Electrophysiological responses to sucrose from a gustatory sensillum on the larval maxillary palp of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49 (8): 733–738.
- Baker GT, Parrott WL, Jenkins JN. Sensory receptors on the larval maxillae and labia of *Heliothis zea* (Boddie) and *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 1986, 15 (3): 227–232.
- Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, *et al.* General Entomology [M]. Beijing:

- China Agricultural University Press, 2011. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011]
- Chen J. Morphology and Ultrasturcture of the Peach Fruit *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) [D]. Shaanxi: Northwest A&F University Doctoral Dissertation, 2015. [陈静. 桃蛀果蛾外部形态和超微结构研究 (鳞翅目: 蛀果蛾科) [D]. 陕西: 西北农林科技大学博士学位论文, 2015]
- Common IFB. Moths of Australia [M]. Melbourne: Melbourne University Press, 1990.
- Davis DR, Quintero DA, Cambra RAT. Biology of a new Panamanian bagworm moth (Lepidoptera: Psychidae) with predatory larvae, and eggs individually wrapped in setal cases [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2008, 101 (4): 689–702.
- Devitt BD, Smith JJB. Morphology and fine structure of mouthpart sensilla in the dark-sided cutworm *Euxoa messoria* (Harris) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 1982, 11 (5–6): 255–270.
- Faucheux MJ. 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 & Embryology*, 1995, 24 (4): 391–403.
- Guo YF, Wang Y, Kong WN, et al. A study on sexual dimorphism of antennal sensilla ultrastructure on *Grapholita molesta* (Busck) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (4): 950–957. [郭永福, 王怡, 孔维娜, 等. 梨小食心虫触角感受器雌雄二型的超微研究 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (4): 950–957]
- Gong TR, Li XG, Yang LJ. Ultrastructural observations of antennal sensilla of *Carposina niponensis* Walsingham (Lepidoptera: Carposinidae) [J]. *Journal of Northwest A & F University* (Natural Science Edition), 2012, 40 (6): 120–124. [宫田睿, 李新岗, 杨立军. 桃小食心虫触角感受器扫描电镜观察 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2012, 40 (6): 120–124]
- Grimes LR, Neunzig HH. Morphological survey of the maxillae in last stage larvae of the suborder Ditrysia (Lepidoptera): Palpi [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1986, 79 (3): 491–509.
- Hanson FE. Sensory responses of phytophagous Lepidoptera to chemical and tactile stimuli. In: Wood DL, Silverstein RM, Nakajima N, eds. *Control of Insect Behaviour by Natural Products* [M]. New York: Academic Press, 1970: 81–91.
- Ishikawa S, Hirao T, Arai N. Chemosensory basis of host plant selection in the silkworm [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1969, 12: 544–554.
- Kent KS, Hildebrand JG. Cephalic sensory pathways in the cervous system of larval *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1987, 315 (1168): 1–36.
- Keil T. Sensilla on the maxillary palps of *Helicoverpa armigera* caterpillars: In search of the CO₂-receptor [J]. *Tissue and Cell*, 1996, 28 (6): 703–717.
- Kong WN, Wang Y, Liu ZF, et al. The effect of different hosts on the oviposition preferences of *Grapholita molesta* (Busck) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2018, 55 (1): 104–111. [孔维娜, 王怡, 刘中芳, 等. 不同寄主对梨小食心虫产卵选择的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2018, 55 (1): 104–111]
- Leng CM, Li Y, Hu D, et al. Analysis of the larval midgut transcriptome and SSR markers in *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (11): 1272–1283. [冷春蒙, 李引, 胡迪, 等. 梨小食心虫幼虫中肠转录组及 SSR 分子标记分析 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (11): 1272–1283]
- Li S. Study on the Sensillum of *Agasicles hygrophila* by Scanning Electron Microscopy [D]. Shanxi: Shanxi Agricultural University Master Dissertation, 2017. [李霜. 莲草直胸跳甲感受器的扫描电镜研究 [D]. 山西: 山西农业大学硕士学位论文, 2017]
- Lin CS. Sensilla on the larval antennae and mouthparts of *Pentateucha inouei* Owada et Brechlin (Lepidoptera: Sphingidae) [J]. *Formosan Entomology*, 2002, 22: 115–124.
- Liu JY, Huang ZY, Zhang YJ, et al. Observation of sensilla on the larval head of *Phauda flammans* (Walker) with scanning electron microscope [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (6): 1314–1320. [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]
- Ma RY, Du JW. Antennal sensilla of insects [J]. *Entomological Knowledge*, 2000, 37 (3): 179–182. [马瑞燕, 杜家伟. 昆虫的触角感器 [J]. 昆虫知识, 2000, 37 (3): 179–182]
- Nielsen ES, Kristensen NP, Pellmyr O. Primitive ghost moths: Morphology and taxonomy of the Australian genus *fraus* walker (Lepidoptera: Hepialidae s. lat.) [J]. *Quarterly Review of Biology*, 1989.
- Rothschild G, Vickers R. Biology. Ecology and control of the oriental fruit moth. In: Tortricid pests: Their biology, natural enemies and control (Van Der Geest LPS, Evenhuis HH, eds) [J]. *Elsevier, The Netherlands*, 1991: 389–412.
- Schoonhoven LM. Some cold receptors in larvae of three Lepidoptera species [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1967, 13: 821–826.
- Schoonhoven LM, Dethier VG. Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae [J]. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 1966, 16: 497–530.
- Sun LN, Zhang HJ, Gong DP. Advances in the research of insect gustatory receptors [J]. *Newsletter of Sericultural Science*, 2009, 29: 47–53.
- Southgate BJ. The importance of the bruchidae as pests of grain egumes, their distribution and control. In: Singh SR, Ajibola T, Emden V, et al., eds. *Pests of Grain Legumes: Ecology and Control* [M]. London: Academic Press, 1987: 219–229.
- Song YQ. Cloning, Proka Rytic Expression and Functional Analysis Analysis of Pheromone Binding Protein Relative Genes from the Oriental Fruit Moth, *Grapholita molesta* (BUSCK) [D]. Shaanxi: Northwest A&F University Doctoral Dissertation, 2014. [宋月芹. 梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Busck) 信息素结合蛋白相关

- 基因的克隆、原核表达及功能分析 [D]. 陕西: 西北农林科技大学博士学位论文, 2014]
- Song YQ, Dong JF, Sun HZ. Types and distribution of sensilla on larval antennae and mouthparts of *Athetis dissimilis* [J]. *Plant Protection*, 2018, 44 (2): 122–128. [宋月芹, 董钧锋, 孙会忠. 双委夜蛾幼虫触角、口器感器的类型与分布 [J]. 植物保护, 2018, 44 (2): 122–128]
- Tang D, Wang C, Qin J. Comparative study on the responses of maxillary sensilla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and Oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals [J]. *Science in China*, 2000, 43 (6): 606–612.
- Wang Y. Behavior Response of *Grapholita molesta* Development for Phenology of Host Plant [D]. Shanxi: Shanxi Agricultural University Master Degree Dissertation, 2016. [王怡. 梨小食心虫生长发育对寄主物候性的行为响应 [D]. 山西: 山西农业大学硕士学位论文, 2016]
- Wang Y, Kong WN, Guo YF, et al. Effect of pupal exposure to different photoperiods on emergence, mating and reproduction of *Grapholita molesta* (Lepidoptera, Tortricidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (2): 307–315. [王怡, 孔维娜, 郭永福, 等. 不同光周期处理蛹对梨小食心虫羽化及交配繁殖的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56 (2): 307–315]
- Wang Y. Studies on the Effects of Two Secondary Metabolites on Adult Preference and Offspring Performance of *Grapholita molesta* [D]. Shanxi: Shanxi Agricultural University Doctoral Dissertation, 2019. [王怡. 两种次生物质对梨小食心虫成虫偏爱和后代表现作用的研究 [D]. 山西: 山西农业大学博士学位论文, 2019]
- Wei H, Yang G, Wang QL, et al. Electron microscope scanning of diamondback moth, *Plutella xylostella* L. [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University* (Natural Science Edition), 2003, 32 (4): 434–437. [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, 2003, 32 (4): 434–437]
- Xie JJ, Zhong GH, Chen XF, et al. Morphological studies on the location and classifying of chemoreceptors on the larva of *Ostrinia furnacalis* (Guenée) [J]. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2006, 25 (1): 71–75. [谢建军, 钟国华, 陈新芳, 等. 亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 幼虫化学感受器种类与分布的形态学研究 [J]. 电子显微学报, 2006, 25 (1): 71–75]
- Xiang YY, Xu L, Yang MF, et al. Observation on the larval head chemoreceptors of honeysuckle geometrid *Heterolocha jinyinhuaephaga* Chu with scanning electron microscope [J]. *Journal of Plant Protection*, 2016, 43 (2): 288–292. [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]
- Yang H, Yan SC, Peng L. Chemosensilla and chemical sensory mechanisms in Lepidoptera [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51 (2): 204–215. [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]
- Yang XF. Effect of Host Plant Factors on Occurrence and Growing Development and Oviposition Preference of *Grapholita molesta* Busck [D]. Hebei: Hebei Agricultural University Master Degree Dissertation, 2013. [杨小凡. 寄主因子对梨小食心虫的发生、生长发育及其产卵选择性的影响 [D]. 河北: 河北农业大学硕士学位论文, 2013]
- Yokoyama VY, Miller GT, Harvey JM. Development of oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) on a laboratory diet [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1987, 80 (1): 272–276.
- Zhou DS, Long JM, Teng T. Research progress on phagostimulants neurons of Lepidopteran larvae [J]. *Journal of Agricultural Catastrophology*, 2012, 2 (3): 9–10. [周东升, 龙九妹, 滕涛. 鳞翅目昆虫幼虫取食刺激素味觉神经元的进展 [J]. 农业灾害研究, 2012, 2 (3): 9–10]
- Zhang GH, Song YQ, Tian XL, et al. Ultrastructure of antennal sensilla of oriental fruit moth, *Grapholita molesta* [J]. *Journal of Northwest Agriculture and Forestry University*, 2014, 42 (10): 51–56. [张国辉, 宋月芹, 田晓丽, 等. 梨小食心虫触角感器的超微结构 [J]. 西北农林科技大学学报, 2014, 42 (10): 51–56]
- Zacharuk RY. Antennae and sensilla. In: Kerkut G A, Gilbert L I, eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* Vol. 6 Nervous System: Sensory [M]. Oxford: Pergamon Press, 1985: 1–69.