



红脉穗螟产卵器及其感器的超微结构观察

郭技星, 邓礼楠, 许哲源, 邬祺, 周祥*

(海南大学热带农林学院, 热带农林生物灾害绿色防控教育部重点实验室, 海南儋州 571700)

摘要: 红脉穗螟 *Tirathaba rufivena* Walker 是椰子、槟榔和油棕等棕榈科植物的重要害虫, 雌成虫的产卵器及其感器可能在寻找适宜产卵位点过程中发挥重要作用。本研究利用扫描电镜和透射电镜技术对红脉穗螟产卵器的形态及感器进行了观察分析, 发现红脉穗螟产卵器是由第 8~10 腹节特化形成的可套叠伸缩的管状结构。在产卵器上发现了 4 种刺形感器, 刺形感器 I 和 II 呈细长毛状, 直且坚固, 分别分布于肛乳突与第八腹节, 长度较长; 刺形感器 III 较刺形感器 I 和 II 短, 但长度变化较大, 内部可见树突结构; 刺形感器 IV 外形粗壮, 端部钝圆具孔, 主要分布于肛乳突背面外缘。此外产卵器上还有大量微毛分布广泛。本研究有助于进一步探究红脉穗螟产卵行为机制, 也为植物源引诱剂和产卵忌避剂等绿色防控技术的开发提供科学依据。

关键词: 红脉穗螟; 产卵器; 感器; 扫描电镜; 透射电镜

中图分类号: Q964

文献标识码: A

Ultrastructural observation of the ovipositor and its sensilla in *Tirathaba rufivena* Walker

GUO Ji-Xing, DENG Li-Nan, XU Zhe-Yuan, WU Qi, ZHOU Xiang* (Key Laboratory of Green Prevention and Control of Tropical Plant Diseases and Pests, Ministry of Education, School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou 571700, Hainan Province, China)

Abstract: *Tirathaba rufivena* Walker is an important pest of palm plants, such as coconut, betel nut, and oil palm. The ovipositor and its sensilla in female adults likely play crucial roles in locating suitable oviposition sites. In this study, we used scanning electron microscopy (SEM) and transmission electron microscopy (TEM) to observe and analyze the morphological structure of the ovipositor and the sensilla on it. The results revealed that the ovipositor of *T. rufivena* is a telescopic tubular structure formed by the specialization of the 8th to 10th abdominal segments. Four types of sensilla chaetica on the ovipositor were identified. Sensilla chaetica I and II were long, slender, hair-like structures that were straight and robust, located on the anal papillae and the 8th abdominal segment, respectively. Sensilla chaetica III was shorter than I and II, but its length varies significantly, with visible dendritic structures inside. Sensilla chaetica IV was sturdy with blunt, porous tips, mainly distributed on the outer edge of the anal papillae's dorsal surface. Additionally, numerous microtrichia were widely distributed on the ovipositor. This

基金项目: 海南省自然科学基金 (322MS012); 海南省科技人才创新项目 (KJRC2023D01); 国家自然科学基金地区基金项目 (32060644)

作者简介: 郭技星, 男, 博士, 讲师, 研究方向为昆虫化学生态学, E-mail: guojixing@hainanu.edu.cn

*通讯作者 Author for correspondence: 周祥, 男, 硕士, 教授, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: 991017@hainanu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-07-11; 修回日期 Revision received: 2024-10-06; 接受日期 Accepted: 2024-10-10

study contributes to the further understanding of the oviposition behavior mechanism of *T. rufivena* and provides a scientific basis for developing green control methods such as plant-derived attractants and oviposition deterrents.

Key words: *Tirathaba rufivena*; ovipositor; sensilla; scanning electron microscope; transmission electron microscopy

昆虫对产卵位点的选择依赖于感觉器官，远距离探测主要利用触角的嗅觉功能识别寄主植物挥发物，近距离依赖视觉和嗅觉定位寄主，当降落到寄主植物上后，通过感觉器官上的接触性传感器探测寄主植物来判断其物理和化学特性 (Calatayud *et al.*, 2006; Hansson and Stensmyr, 2011)。产卵器是雌性昆虫的外生殖器，是完成产卵行为的主要器官。在产卵过程中，昆虫通过伸展产卵器并拍打或敲击寄主表面以探测产卵场所的微环境 (Rebora *et al.*, 2013; Klinner *et al.*, 2016; 赵红盈等, 2020)。产卵器上分布有多种传感器，包括机械传感器、化学传感器和温湿度传感器，这些传感器感知外界环境的信息化合物或环境温、湿度等，并将信息传递至中枢神经系统，辅助昆虫做出决策，在生境探测和产卵行为调控中起关键作用 (Chadha and Roome, 1980; 刘金香等, 2009; 赵海燕等, 2013; 张璐, 2015; 杨韩英等, 2021)。植食性昆虫在落定到寄主植物上后，主要是利用产卵器上的传感器检测植物蜡层中的代谢物或已知的浸出到叶片表面的化合物，以及指示产卵地点植物质量，来判断寄主植物的物理和化学特性，从而确定寄主植物的产卵适宜性以及选择最优的产卵部位。

红脉穗螟 *Tirathaba rufivena* Walker 属于鳞翅目 Lepidoptera 螟蛾科 Pyralidae，广泛分布于印度尼西亚、马来西亚、菲律宾、斯里兰卡及我国的海南省。红脉穗螟属于钻蛀类害虫，以幼虫蛀食寄主植物的花穗、果实及心叶，主要为害椰子、槟榔和油棕等棕榈科植物，对槟榔树的为害最为严重 (樊瑛等, 1991; Zhong *et al.*, 2017)。红脉穗螟雌成虫通常于花期在寄主植物佛焰苞基部的缝隙或伤口处产卵，幼果期或成果期则在果蒂附近果皮的较幼嫩组织表面产卵，偶尔也选择果实或果柄，部分成虫还会把卵产在植株的心叶中，幼虫孵化后直接钻入花苞为害，生活隐蔽，给防治工作带来了极大的困难 (Zhou *et al.*, 2022)。本研究采用扫描电镜对红脉穗螟雌虫产卵器及其上传感器的形态和分布进行观察，并通过透射电镜对传感器超微结构的内部结构进行研究，为进一步研究红脉穗螟对产卵地点的选择机制，掌握红脉穗螟的产卵规律奠定理论基础，同时为该害虫的监测与生物防治提供参考。

1 材料与方 法

1.1 供试虫源

红脉穗螟饲养于海南大学热带农业试验基地，利用人工饲料在温度 $28^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$ ，湿度 $75\%\pm 10\%$ ，光周期 16L : 8D 条件下饲养。成虫羽化后，饲喂 10% 的蜂蜜水作营养补充。

1.2 扫描电镜样品制备

取 5 头红脉穗螟雌成虫于指形管中，置于冰上使其昏迷。用眼科剪去掉翅和足，用镊子轻轻挤压腹部末端，使其第 8~10 节完全露出，节间膜外翻。在体式显微镜下用眼科剪剪下腹尖部分，用生理盐水漂洗除去附着物。将清洗完的标本用 2.5% 的戊二醛固定 3 h，再用 pH7.2 的磷酸缓冲液冲洗 4 次，每次 10 min。分别用浓度为 50%、60%、70%、80%、90% 的乙醇进行梯度脱水，每个浓度 10 min，最后用无水乙醇脱水两次，每次 10 min。将样本自然晾干，把产卵器的背面和腹面分别用双面胶粘在样品台上，放入离子溅射仪

内喷金，使用 SU8100 场发射扫描电镜（日立，日本）观察并记录产卵器及感器的形态及分布。

1.3 透射电镜样品制备

将产卵器用 2.5%戊二醛固定 24 h，用 0.1 M 柠檬酸钠缓冲液冲洗。然后用 1%锇酸固定 2 h，并用蒸馏水冲洗 4 次，每次 15 min。分别用浓度为 30%、50%、70%、90%的乙醇梯度脱水，每个浓度处理 15 min，最后用无水乙醇脱水 2 次，每次 20 min。将产卵器样本嵌入环氧树脂中，并置于 60°C 烘箱中聚合 48 h。使用 Leica CM1950 切片机（Leica Biosystems，德国）将样品切成 50~70 nm 的薄片，置于镍网上，并用醋酸铀和柠檬酸铅染色。使用 HT7700 透射电子显微镜（日立，日本）观察样本。

1.4 结果统计和分析方法

各感器的分类和鉴定参照 Zacharuk（1985）和 Seada（2016）的方法。各类型感器的长度、直径的测量使用 Image pro plus 软件（Media Cybernetics，美国）进行，测量数据的统计分析使用 SPSS PASW Statistics 18 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 产卵器的基本形态

红脉穗螟产卵器为腹末第 8~10 腹节特化形成的可套叠伸缩的管状结构（图 1-A）。第 8 腹节呈扁锥形，基部较宽，背面中线凹陷形成一条纵沟（图 1-B）。腹面基部至端部 2/3 处有一呈三角形的平整表皮，背面两侧隆起的表皮在腹面距端部 1/3 中线处汇合形成一条纵沟（图 1-C）。除腹面三角形区域外，第 8 腹节表皮都具纵向褶皱，表面起伏不平。第 9、10 腹节形成肛乳突，整体扁平，末端尖，背面中央隆起，中央和周缘密布感器（图 1-A、B）。腹面周缘呈脊状隆起，从两边向中间凹陷呈窝状，基部是产卵孔，两侧有对称的近圆形光滑表皮，中央有一深沟，由基部一直延伸至末端（图 1-C）。第 9、10 腹节平时嵌入第 8 腹节，呈 Z 字形折叠缩在腹末，自然状态下稍露出腹末，可伸展（图 1-A）。

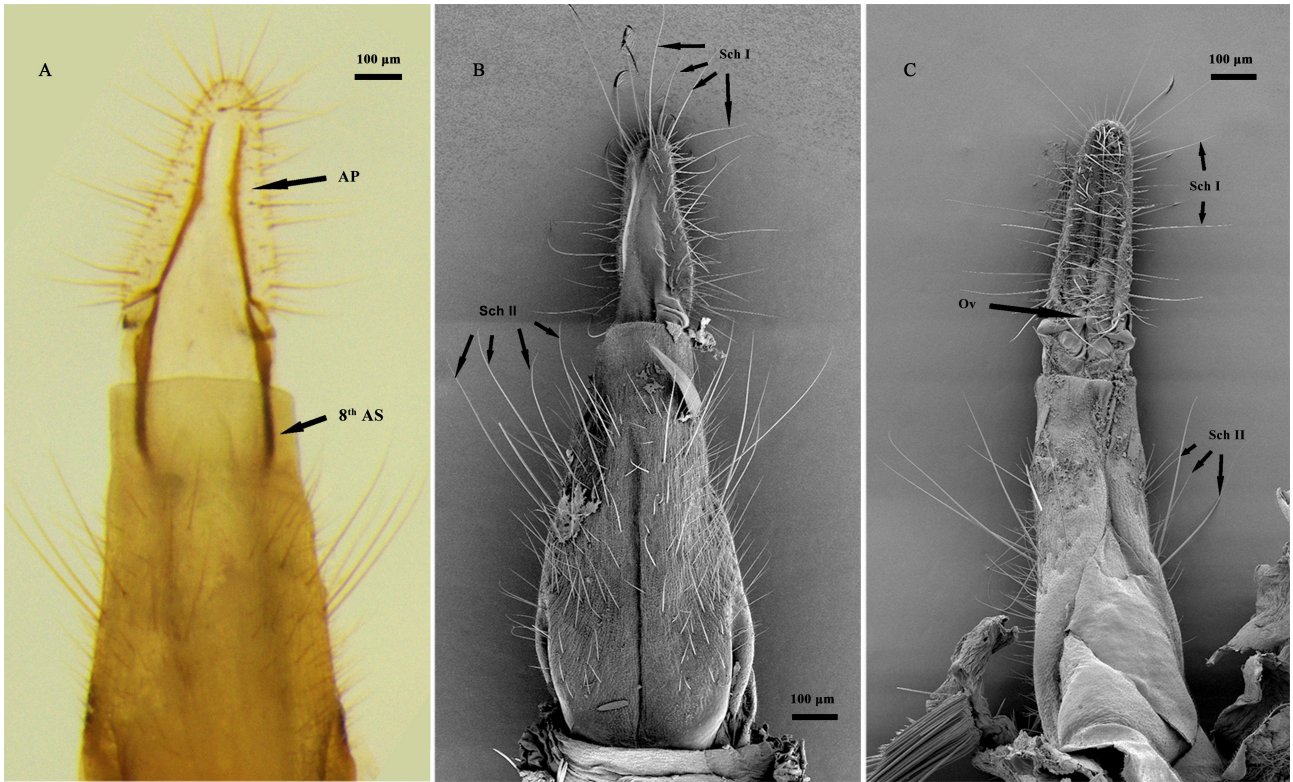


图1 红脉穗螟产卵器光学显微镜与扫描电镜观察

Fig. 1 Light and scanning electron microscopy observations of the ovipositor of female *Tirathaba rufivena*

注: A, 产卵器的套叠管状结构; B, 产卵器背面观; C, 产卵器腹面观; 8th AS, 第八腹节; AP, 肛乳突; Ov, 产卵孔。Note: A, Telescopic tubular structure of ovipositor; B, Dorsal view of the ovipositor; C, Ventral view of the ovipositor; 8th AS, 8th abdominal segment; AP, Anal papillae; Ov, Ovipore.

2.2 产卵器的感器类型

红脉穗螟产卵器上分布了大量的刺形感器和微毛, 刺形感器根据外部形态及分布可分为刺形感器 I、II、III 和 IV 4 种类型。

2.2.1 刺形感器 I (Sensilla chaetica I, Sch I)

刺形感器 I 形态呈细长毛状, 自基部向端部渐细, 直且坚固; 感器基部紧密着生于臼状窝内, 臼状窝明显突出表皮, 紧紧包裹感器 (图 2-A); 感器表面具不规则横纹, 端部多弯曲、尖锐无孔 (图 2-A)。刺形感器 I 主要分布在肛乳突外缘, 在肛乳突两侧各有 8~10 根刺形感器 I 分布 (图 1-B、C)。透射电镜结果表明: 刺形感器 I 感器横截面呈椭圆形结构, 具有较厚的表皮, 厚度为 $1.38 \pm 0.07 \mu\text{m}$, 壁上无孔; 内部空腔可见斑点或颗粒状物质, 但未见树突结构 (图 2-E)。

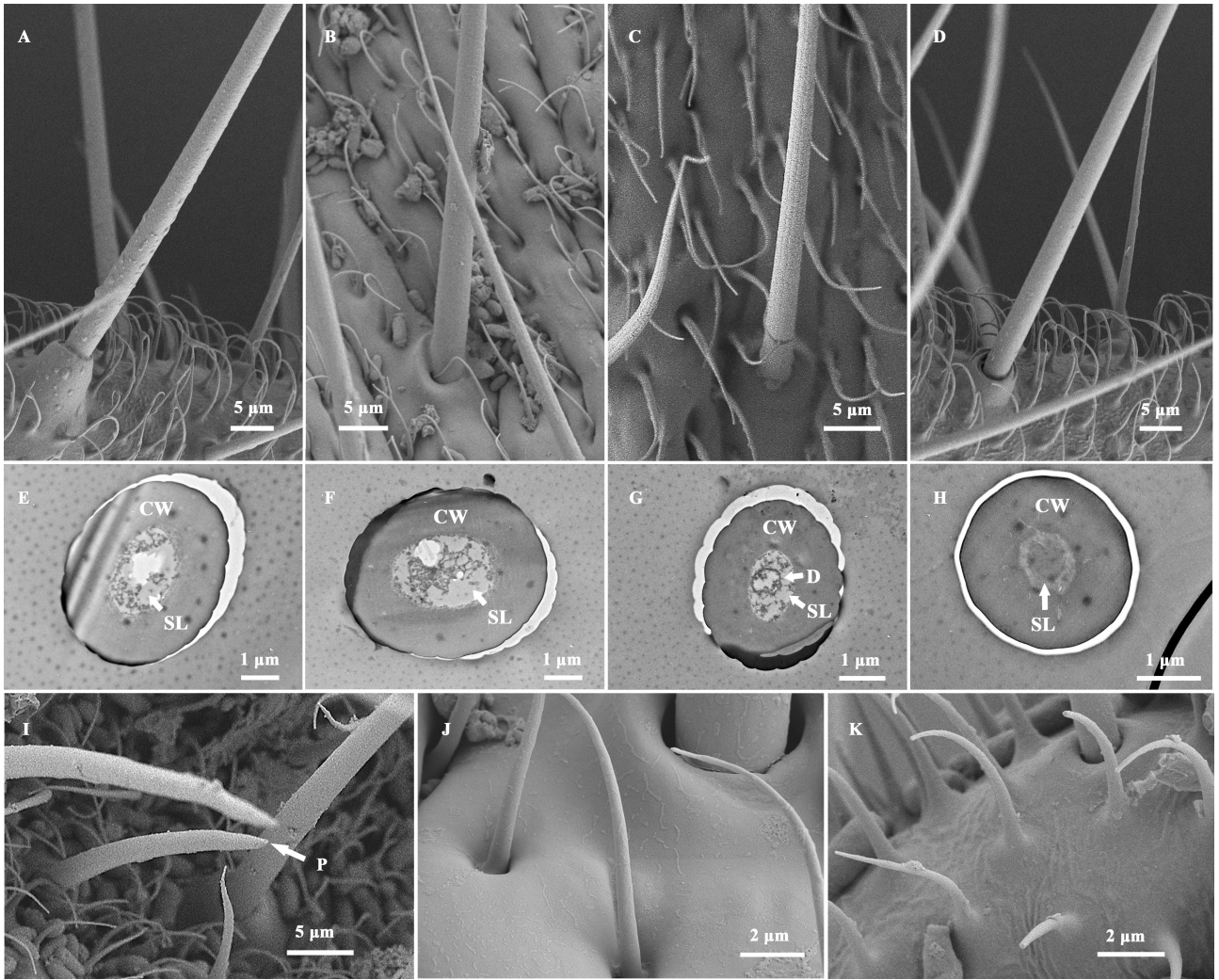


图 2 红脉穗螟不同产卵器传感器的形态特征

Fig. 2 Morphological structure of different sensilla on the ovipositor of female *Tirathaba rufivena*

注：A，刺形感器 I 的扫描电镜观察；B，刺形感器 II 的扫描电镜观察；C，刺形感器 III 的扫描电镜观察；D，分布于肛乳突背面外缘的刺形感器 IV 的扫描电镜观察；E，刺形感器 I 的透射电镜观察；F，刺形感器 II 的透射电镜观察；G，刺形感器 III 的透射电镜观察；H，刺形感器 IV 的透射电镜观察；I，分布于肛乳突腹面内的缘的刺形感器 IV 的扫描电镜观察；J，分布于第 8 腹节的微毛的扫描电镜观察；K，分布于肛乳突上微毛的扫描电镜观察；CW，表皮壁；SL，感器淋巴液；P，孔。Note: A, SEM view of the Sch I; B, SEM view of the Sch II; C, SEM view of the Sch III; D, SEM view of the Sch IV located along the outer edge of the dorsal surface of the anal papilla; E, TEM view of the Sch I; F, TEM view of the Sch II; G, TEM view of the Sch III; H, TEM view of the Sch IV; I, SEM view of the Sch IV located along the inner edge of the ventral surface of the anal papilla; J, SEM view of the Mtr located on the 8th abdominal segments; K, SEM view of the Mtr located on the anal papilla; CW, Cuticular wall; SL, Sensilla lymph; P, Pore.

2.2.2 刺形感器 II (Sensilla chaetica II, Sch II)

刺形感器 II 形态与刺形感器 I 相似，整体呈细长毛状，末端尖锐无孔；基部直且坚固，但基座突起不明显（图 2-B）。刺形感器 II 是产卵器上最长的感器，其长度与基部直径均显著长于其他刺形感器（表 1）。刺形感器 II 主要分布在第八腹节背面，两侧各有 6 根（图 1-B、C）；刺形感器 II 透射电镜结果与刺形感器 I 相似，均有较厚表皮，壁上无孔，无树突结构（图 2-F）。

表 1 红脉穗螟产卵器不同传感器的形态特征值

Table 1 Morphological characteristics of different sensilla on the ovipositor of *Tirathaba rufivena*

感器类型	长度 (μm)	基部直径 (μm)
Sensilla type	Length	Basal width

刺形感器 I		
Sensilla chaetica I, Sch I	239.61 ± 41.22 b	3.77 ± 0.32 b
刺形感器 II		
Sensilla chaetica II, Sch II	386.15 ± 49.86 a	4.72 ± 0.70 a
刺形感器 III		
Sensilla chaetica III, Sch III	87.39 ± 31.24 c	2.48 ± 0.62 c
刺形感器 IV		
Sensilla chaetica IV, Sch IV	43.92 ± 17.62 d	2.69 ± 0.30 c
微毛		
Microtrichia, Mtr	9.67 ± 2.82 e	0.57 ± 0.1 d

注：小写字母相同表示不同感器之间无显著差异，不同则表示存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: The same lowercase letters indicated no significant difference between different sensilla types, while different lowercase letters indicated a significant difference between them ($P < 0.05$).

2.2.3 刺形感器 III (Sensilla chaetica III, Sch III)

刺形感器 III 毛发状，较刺形感器 I 短小，也更柔软，有一定的弯曲度。刺形感器 III 表面具纵纹，基部着生于臼状窝内，臼状窝略突出表皮，末端无孔（图 2-C）。刺形感器 III 长度变化较大，从 34.70~154.90 μm 不等，平均长度 $85.83 \pm 30.12 \mu\text{m}$ （表 1）。刺形感器 III 是产卵器上数量最多的感器，主要着生在产卵器肛乳突外缘及第八节的背面及两侧，腹面分布较少（图 3-A、B、C、D）。透射电镜结果表明：刺形感器 III 感器横截面近圆形，表皮较厚，无孔，厚度约为 $1.05 \pm 0.13 \mu\text{m}$ ，外壁呈波浪状轮廓，内部可见树突，树突鞘明显（图 2-G）。

2.2.3 刺形感器 IV (Sensilla chaetica IV, Sch IV)

刺形感器 IV 外形粗壮，基部着生在凸起的臼状窝内，几乎垂直于表皮；整体笔直或稍有弯曲，表皮光滑，端部钝圆、具孔（图 2-D、I）。该感器主要分布于肛乳突背面外缘，与长刺形感器交替分布（图 3-A、C）；肛乳突腹面内缘也有刺形感器 IV 分布，但长度相对于分布于外缘的较短（图 2-I）。刺形感器 IV 横截面呈圆形，表皮厚，约 $0.84 \pm 0.03 \mu\text{m}$ ，无孔，内部树突不明显（图 2-H）。

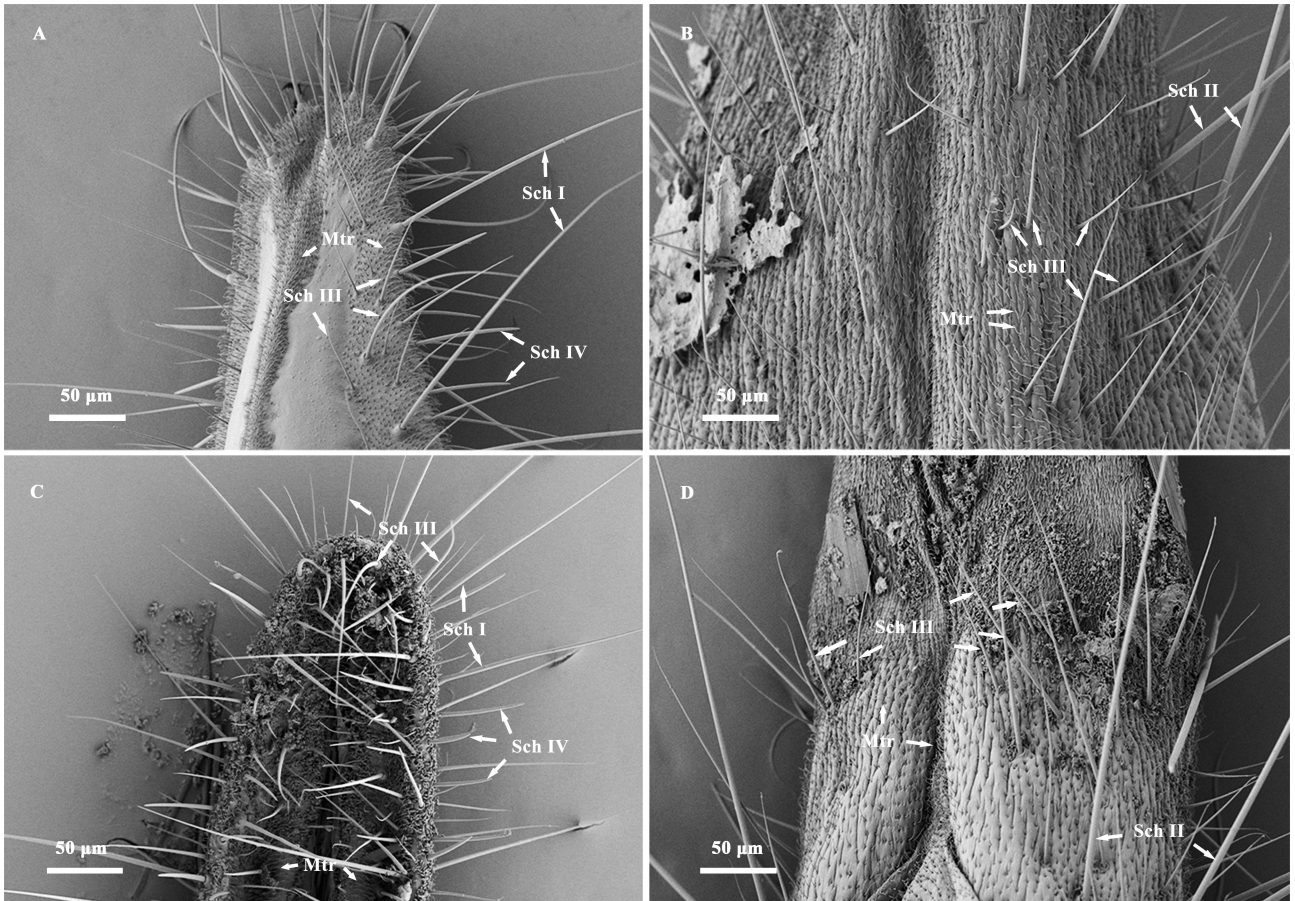


图3 红脉穗螟产卵器不同传感器的分布

Fig. 3 The distribution of different sensilla on the ovipositor of female *Tirathaba rufivena*

注：A，不同产卵器传感器在肛乳突背面的分布；B，不同产卵器传感器在第8腹节背面的分布；C，不同产卵器传感器在肛乳突腹面的分布；D，不同产卵器传感器在第8腹节腹面的分布。Note: A, The distribution of different sensilla on the dorsal side of the anal papilla; B, The distribution of different sensilla on the dorsal side of the 8th abdominal segment; C, The distribution of different sensilla on the ventral side of the anal papilla; D, The distribution of different sensilla on the ventral side of the 8th abdominal segments.

2.2.4 微毛 (Microtrichia, Mtr)

红脉穗螟产卵器各节均有微毛分布，仅肛乳突背面中央两侧各有一光滑区域无微毛附着（图3-A、B、C、D）。微毛呈短细毛状，从基部向端部渐细，长度从2.65~18.34 μm不等，表面光滑，尖端纤柔，自中部开始呈60°~90°弯曲（图2-H、I）。微毛不具备臼状窝，分布于肛乳突上的微毛直接从表皮上生长而出（图2-J），而分布于第八腹节的微毛基部略凹陷于表皮（图2-K）。

3 结论与讨论

红脉穗螟雌成虫通常将卵产于寄主植物佛焰苞基部的缝隙或伤口处，产卵器及其传感器在评估这些潜在产卵位点时起着决定性作用（Widmayer *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2012; Klinner *et al.*, 2016; Seada *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2020）。本研究通过扫描电镜和透射电镜观察了红脉穗螟产卵器的形态结构及其传感器的形态和分布。研究发现，红脉穗螟的产卵器是由腹部第8~10节特化形成的可伸缩管状结构，属于探测缝隙型产卵器。这种产卵器类型在鞘翅目和鳞翅目昆虫中常见，这类昆虫在寻过产卵位点过程中，利用产卵器探测寄主表面的裂缝、旧的羽化孔等位置，评估产卵缝隙的宽窄、深度及柔软度等特性，最终将可延伸的产卵器探入并产卵（Wang *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2015; 张璐, 2015; 蒋天小等, 2016; Liu *et al.*, 2018）。

通过电镜观察在产卵器上发现了4种刺形感器。刺形感器在探测缝隙产卵型的昆虫产卵器上常有分布,有研究发现刺形感器能感受机械刺激,对直接接触、微弱空气流动、低频声音和中频震动有反应,是典型的机械感器(Anderson and Ilberg, 1990; 蒋天小等, 2016; 赵红盈等, 2020; 徐天梅等, 2021)。刺形感器I、II和III均着生于臼状窝内,顶部尖锐,壁上无孔,表明它们可能发挥机械感器的作用。刺形感器I和II是产卵器上长度最长的感器,主要分布在产卵器的中部和末端,推测当产卵器在寄主表面探测时,刺形感器I和II首先接触到寄主表面,初步评估产卵地点的适合性。刺形感器III在产卵器肛乳突外缘分布较多,其多变的长度和适中的弯曲度使其在空间中的方向性更加多样化,推测这类感器会形成一个敏感区,在精确定位产卵位置中发挥作用。刺形感器IV具有粗壮的外形和钝圆的尖端,且末端具孔,其形态与地中海粉螟*Ephestia kuehniella*双模味觉/触觉感受器及海灰翅夜蛾*Spodoptera littoralis*的刺型感器IV相似(Seada *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2020),因此推测刺形感器IV感器不仅具有机械感受的功能,还具有一定的化学感受的功能(Marion-Poll *et al.*, 1992; Maher and Thiery, 2004)红脉穗螟触角上也分布具有化学感受功能的刺形感器,但其外部形态与内部结构均与产卵器上的刺形感器存在显著的不同(Guo *et al.*, 2022)。微毛是一种没有臼状窝的小毛发,在鳞翅目昆虫的产卵器上较为常见(Maher and Thiery, 2004; Liu *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2015; Klinner *et al.*, 2016)。有研究通过透射电镜发现微毛内部无空腔,没有神经元,不具感觉功能,可能仅为简单的角质层装饰(Marion-Poll *et al.*, 1992; Ma *et al.*, 2017),然而,在双翅目昆虫中,微毛被证实具有机械感受的功能(Sukontason *et al.*, 2007; 宋傲群等, 2015)。本研究发现红脉穗螟产卵器上有大量微毛分布,但在透射电镜结果中未能找到这些微毛的结构。

本研究基于电镜结果对红脉穗螟产卵器上各类感器的形态结构及分布位置进行了鉴定和描述,并参考其他昆虫产卵器感器研究的结果对这些感器的功能进行了推测,需进一步研究验证,未来的研究可以通过电生理技术(如单感器记录)来确定这些感器的具体功能及其在红脉穗螟产卵选择决策中的作用。这些深入研究将有助于更好地理解红脉穗螟的产卵行为机制,为开发植物源引诱剂、产卵忌避剂等有效且安全的防控手段提供科学依据,并为红脉穗螟的监测与生物防治提供参考。

参考文献(References)

- Anderson P, Hallberg E. Structure and distribution of tactile and bimodal taste/tactile sensilla on the ovipositor tarsi and antennae of the flour moth *Ephestia kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1990, 19 (1): 13-23.
- Calatayud PA, Chintawi M, Tauban D, *et al.* Sexual dimorphism of antennal tarsal and ovipositor chemosensilla in the African stemborer *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 2006, 42 (3-4): 403-412.
- Chadha GK, Roome RE. Oviposition behaviour and the sensilla of the ovipositor of *Chilo partellus* and *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Zoology*, 1980, 192 (2): 169-178.
- Fan Y, Gan B, Chen S, *et al.* The biology and control of *Tirathaba rufivena* Walker [J]. *Insect Knowledge*, 1991, 28 (3): 146-148. [樊瑛, 甘炳春, 陈思亮, 等. 槟榔红脉穗螟的生物学特性及其防治 [J]. *昆虫知识*, 1991, 28 (3): 146-148]
- Guo J, Du Z, Cui G, *et al.* Ultrastructure characteristics and sexual dimorphism of antennal sensilla in *Tirathaba rufivena* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Insects*, 2022, 13 (9): 797.
- Hansson BS, Stensmyr MC. Evolution of insect olfaction [J]. *Neuron*, 2011, 72 (5): 698-711.
- Jiang T, Lu Y, Li Y, *et al.* Ultrastructures of sensilla on pseudo ovipositor of *Carposina sasakii* [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2016, 44 (4): 57-59. [蒋天小, 鲁莹, 李彦, 等. 桃小食心虫伪产卵器感器的超微结构 [J]. *贵州农业科学*, 2016, 44 (4): 57-59]
- Klinner CF, König C, Missbach C, *et al.* Functional olfactory sensory neurons housed in olfactory sensilla on the ovipositor of the hawkmoth *Manduca sexta* [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2016, 4: 130.
- Li RT, Huang LQ, Dong JF, *et al.* A moth odorant receptor highly expressed in the ovipositor is involved in detecting host-plant volatiles [J]. *eLife*, 2020, 9: e53706.

- Liu H, Liu Z, Zheng H, *et al.* Sensilla on the antennae and ovipositor of the carpenterworm *Streltziella insularis* (Staudinger 1892) (Lepidoptera: Cossidae) [J]. *Oriental Insects*, 2018, 52 (4): 420-433.
- Liu JX, Zhong GH, Chen XF, *et al.* Ultrastructures of the sensilla of *Spodoptera litura* [J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2009, 31 (6): 35-40. [刘金香, 钟国华, 陈新芳, 等. 斜纹夜蛾感受器超微形态特征 [J]. 西南大学学报 (自然科学版), 2009, 31 (6): 35-40]
- Ma M, Chang MM, Lu Y, *et al.* Ultrastructure of sensilla of antennae and ovipositor of *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae) and location of female sex pheromone gland [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 1-11.
- Maher N, Thiery D. Distribution of chemo-and mechanoreceptors on the tarsi and ovipositor of female European grapevine moth *Lobesia botrana* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2004, 110 (2): 135-143.
- Marion-Poll F, Guillaumin D, Masson C. Sexual dimorphism of tarsal receptors and sensory equipment of the ovipositor in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* [J]. *Cell Tissue Research*, 1992, 267: 507-518.
- Rebora M, Piersanti S, Dell'Otto A, *et al.* The gustatory sensilla on the endophytic ovipositor of Odonata [J]. *Arthropod Structure & Development*, 2013, 42 (2): 127-134.
- Schenider D. Insect antennae [J]. *Annual Review of Entomology*, 1964, 9 (1): 103-122.
- Seada MA, Ignell R, Anderson P. Morphology and distribution of ovipositor sensilla of female cotton leaf worm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) and evidence for gustatory function [J]. *Entomological Science*, 2016, 19 (1): 9-19.
- Song AQ, Zhou Q, Liu L, *et al.* Sensilla of adult *Bactrocera minax* observed with scanning electron microscope [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (6): 1295-1299. [宋傲群, 周琼, 刘路, 等. 柑橘大实蝇成虫超微感器的扫描电镜观察 [J]. 环境昆虫学报, 2015, 37 (6): 1295-1299]
- Sukontason K, Methanitikom R, Chaiwong T, *et al.* Sensilla of the antenna and palp of *Hydrotaea chalcogaster* (Diptera: Muscidae) [J]. *Micron*, 2007, 38 (3): 218-223.
- Wang R, Zhang L, Xu LL, *et al.* Sensilla on the antennae and ovipositor of the sea buckthorn carpenter moth *Holcocerus hippophaecolus* Hua *et al.* (Lepidoptera: Cossidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2015, 44 (1): 68-76.
- Widmayer P, Heifetz Y, Breer H. Expression of a pheromone receptor in ovipositor sensilla of the female moth (*Heliothis virescens*) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2009, 18 (4): 541-547.
- Xu T, Ge W, Du G, *et al.* Microscopic structure of the genitals and thoracic legs sensilla of *arma chinensis* under the scanning electron microscopy [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University* (Natural Science), 2021, 36(1): 53-59, 139. [徐天梅, 葛文超, 杜广祖, 等. 蠨蛸生殖器及胸足化学感受器的显微结构观察 [J]. 云南农业大学学报 (自然科学), 2021, 36 (1): 53-59, 139]
- Yang HY, Zhang ZF, Zhang Y, *et al.* Ultra-structure of the genitalia and genitalia sensilla of *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Himiptera: Miridae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (3): 768-774. [杨韩英, 张振飞, 张扬, 等. 黑肩绿盲蝽外生殖器及其感器的超微结构 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (3): 768-774]
- Zhang L. Comparative Study on Ovipositor Sensilla of Insects with Four Different Types of Oviposition Strategies [D]. Beijing: Beijing Forest University Master Thesis, 2015. [张璐. 四种不同产卵方式昆虫的产卵器感器比较研究 [D]. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2015]
- Zhang PJ, Lu YB, Zalucki MP, *et al.* Relationship between adult oviposition preference and larval performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* [J]. *Journal of Pest Science*, 2012, 85: 247-252.
- Zhang Y, Ren L, Zhang L, *et al.* Ultrastructure of antennal and posterior abdominal sensilla in *Chlorophorus caragana* females [J]. *Micron*, 2015, 75: 45-57.
- Zhao H, Lu Y, Zeng L, *et al.* Scanning electron microscopic observation on sensilla of the antennal, ovipositor and abdomen in female of *Pachycrepoides vindemmiae* [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2013, 34 (4): 499-503. [赵海燕, 陆永跃, 曾玲, 等. 蝇蛹金小蜂雌虫触角、产卵器及腹部感受器的扫描电镜观察 [J]. 华南农业大学学报, 2013, 34 (4): 499-503]
- Zhao HY, Sun Y, Wang Q, *et al.* The sensory receptors of the ovipositor, compound eye and mouthpart of *Rhyacionia pinicolana* (Doubleday): Observation with scanning electron microscopy [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36 (27): 118-121. [赵红盈, 孙妍, 王琪, 等. 樟子松梢小卷蛾产卵器、复眼和口器感受器的扫描电镜观察 [J]. 中国农学通报, 2020, 36 (27): 118-121]
- Zhong B, Lv C, Qin W. Effectiveness of the botanical insecticide azadirachtin against *Tirathaba rufivena* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2017, 100 (2): 215-218.
- Zhou X, Wang Z, Cui G, *et al.* Binding properties of odorant-binding protein 4 of *Tirathaba rufivena* to *Areca catechu* volatiles [J]. *Plants (Basel)*, 2022, 11 (2): 167.