

台湾甲腹茧蜂触角行为反应及其感受器数量观察

蔡秋旧^{1,2}, 贾静静², 黄伟康², 林珠凤², 冯 青², 姚 其², 吉训聪^{2*}

1. 海南大学植物保护学院, 海南海口 570228; 2. 海南省农业科学院植物保护研究所/海南省农业科学院农产品质量安全与标准研究中心/海南省植物病虫害防控重点实验室, 海南海口 571100

摘 要: 台湾甲腹茧蜂 (*Chelonus formosanus*) 是鳞翅目夜蛾科害虫重要的寄生性天敌。为明确切除不同比例触角对台湾甲腹茧蜂行为反应以及触角不同感受器数量的影响, 利用行为学观察切除不同比例触角对台湾甲腹茧蜂寻找蜜源、寄主、雌雄蜂寿命、雌蜂寄生率和寄主子代孵化率的影响, 并结合扫描电镜观察比较不同处理的雌雄蜂触角感受器数量。结果表明: 雌雄蜂对蜜源的搜寻时间均以切除 1/3 鞭节处理组最快, 雌蜂为(79.59±23.22)s, 雄蜂为(106.52±26.71)s; 而对照组雌蜂对寄主的搜寻时间最快, 为(204.38±24.01)s; 而完整切除触角和完整切除鞭节处理组均无法找到寄主; 切除不同比例触角对雌雄蜂寿命以及雌蜂寄生率和子代孵化率均无显著影响。扫描电镜结果显示, 不同处理组间的雌雄蜂触角毛形感受器、板形感受器、锥形感受器、鳞形感受器数量均存在显著差异。研究证实切除触角比例越高, 对雌雄蜂找到蜜源以及雌蜂找到寄主的影响越大, 说明触角感受器在台湾甲腹茧蜂搜寻蜜源和寄主的过程中发挥重要作用。

关键词: 台湾甲腹茧蜂; 触角; 行为观察; 感受器

中图分类号: S476.3 文献标志码: A

Behavioral Response of *Chelonus Formosanus*'s Antennae and Its Number of Sensillum Observation

CAI Qiujiu^{1,2}, JIA Jingjing², HUANG Weikang², LIN Zhufeng², FENG Qing², YAO Qi², JI Xuncong^{2*}

1. College of Plant Protection, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. Institute of Plant Protection, Hainan Academy of Agricultural Sciences / Research Center of Quality Safety and Standards for Agricultural Products, Hainan Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Plant Disease and Pest Control of Hainan Province, Haikou, Hainan 571100, China

Abstract: *Chelonus formosanus* is an important parasitic natural enemy of Noctuidae pests in Lepidoptera. In order to clarify the effects of different treatment of antennae on the behavioral response of *C. formosanus*, and the number of sensilla in antennae, the effects of antennae-excision of *C. formosanus* on the search for the honey sources and hosts, the longevity of the male and female wasps, the parasitism rate of the female wasps and the hatching rate of the host offspring were investigated, and the number of antennae receptors in different treatments was compared by using the scanning electron microscopy (SEM). The search time for honey sources of both the male and female wasps was the fastest when 1/3 of the flagella was removed, (79.59±23.22)s for female wasps and (106.52±26.71)s for male wasps. The search time for hosts of the female wasps was the fastest in the control group (204.38±24.01)s. However, no host could be found by wasps in the treatment groups with all antennae and all flagellum excised. In addition, compared with the control groups, the longevity of male and female wasps, the parasitism rate of female wasp, and the hatching rate of offspring were not significantly different under the different proportions of antennae excision. The SEM results showed that there were significant differences in the sensilla trichodea, the sensilla placodea, the sensilla basiconica, and the sensilla squamiformia between the different excision treatments. The results indicate that higher proportion of antennae

收稿日期 2023-11-24; 修回日期 2024-01-30

基金项目 农业有害入侵生物监测及综合防控创新团队项目 (No. HAAS2023TDYD11); 海南省农业科学院省属科研院所技术创新项目 (No. FW20230002)。

作者简介 蔡秋旧 (1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 农业害虫防治。*通信作者 (Corresponding authors): 吉训聪 (JI Xuncong), E-mail: jixuncong1008@163.com。

removed would lead to greater impact on the search for honey source and host, indicating antennal sensilla played an important role in the search, localization and parasitism behaviors of *C. formosanus*.

Keywords: *Chelonus formosanus*; antennae; behavior observation; sensilla

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.09.017

台湾甲腹茧蜂 (*Chelonus formosanus*) 属膜翅目 (Hymenoptera) 茧蜂科 (Braconidae) 甲腹茧蜂属 (*Chelonus*)^[1-2], 主要分布于我国台湾^[3]、广东^[4]、浙江^[5]、海南^[6]等地。该蜂为多种夜蛾科害虫的卵-幼虫的寄生性天敌。余姿蓉^[7]通过研究发现, 当甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*)、斜纹夜蛾 (*S. litura*) 和草地贪夜蛾 (*S. frugiperda*) 3 种害虫同时存在时, 台湾甲腹茧蜂更偏向于寄生草地贪夜蛾卵块, 且被寄生后的草地贪夜蛾幼虫的体重、体长、头宽和取食量均显著减小。表明台湾甲腹茧蜂对害虫的生物防治具有较大的利用价值。

触角是寄生蜂嗅觉感觉系统的重要组成部分, 主要用于昆虫远、近距离感应和识别来自生境、寄主植物、同种或异种生物的挥发性化合物刺激的器官^[8-10]。昆虫触角通常被称为“鼻子”, 其主要分为柄节、梗节、鞭节 3 部分^[11]。每部分均分布着不同类型的感受器, 每种感受器均具有其相应的功能^[12]。昆虫在生命周期中会进行取食、生殖、通讯、防御等行为活动, 这些行为主要依靠以触角为主导器官的嗅觉感受系发挥调控作用^[13]。而一种寄生蜂的种群繁衍主要依赖寄生蜂的寿命长短和搜寻寄主的效率及其生殖力强弱^[14]。观察发现台湾甲腹茧蜂在活动过程中, 触角会有不同程度的残缺, 从而使其找到目标物的时间不同。因此, 本研究通过切除不同比例触角观察雌雄成蜂寻找蜜源和寄主的时间, 及其在不同处理后对寿命长短、寄生率和子代孵化率的影响, 并统计分析触角感受器数量。本研究探究了台湾甲腹茧蜂触角的嗅觉作用, 深入阐明触角感受器的功能机理, 表明切除触角并未直接影响其生命体征, 为寄生性天敌台湾甲腹茧蜂的控害作用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

台湾甲腹茧蜂采自海南省海口市秀英区道育村, 于海南省农业科学院植物保护研究所智能人工饲养室 (宁波赛福实验仪器有限公司) 以草地贪夜蛾为寄主进行饲养, 饲养 30 代以上。饲养室

环境条件为温度(26 ± 2)℃, 相对湿度为(65 ± 10)%, 光周期 12 L : 12 D。成蜂以 20% 蜂蜜水补充营养。

草地贪夜蛾采自海南省海口市秀英区石山镇石岩村玉米地, 饲养条件同寄生蜂一致。

1.2 方法

1.2.1 台湾甲腹茧蜂触角不同切除处理行为学观察 (1) 不同处理触角切除方法。收集羽化 24 h 内的台湾甲腹茧蜂雌雄蜂, 用手轻捏其胸部, 在体视解剖镜 (NikonSMZ745) 下, 用手术刀分别切除 1/3 鞭节 (T_1)、切除 2/3 鞭节 (T_2)、切除全部鞭节 (T_3)、切除全部触角 (T_4), 以保持完整触角为对照 (CK)。每个处理的应激反应恢复时间均为 12 h。

(2) 雌雄蜂搜寻蜜源测定。在 26℃ 条件下, 用移液枪将 20% 蜂蜜水在培养皿中点出一个直径约为 8 mm 的水滴作为蜜源, 再将以上不同处理的台湾甲腹茧蜂从蜜源另一侧引入培养皿中, 以 600 s 为限, 使用相机 (佳能 6D2) 记录不同处理台湾甲腹茧蜂找到蜜源的时间。试验前需饥饿处理 12 h, 每个处理重复 30 次。

(3) 雌蜂搜寻寄主测定。试验条件与上述搜寻蜜源测定一致, 在培养皿内一侧放入约 150 粒草地贪夜蛾卵块, 然后在另一侧引入经不同处理的台湾甲腹茧蜂雌蜂, 使用相机 (佳能 6D2) 记录不同处理台湾甲腹茧蜂找到草地贪夜蛾卵块的时间。每次试验持续 600 s, 每个处理重复 30 次。

(4) 雌蜂搜寻到寄主后的寄生和孵化测定。取出上述试验中已被台湾甲腹茧蜂雌蜂寄生的草地贪夜蛾卵, 在室内条件下进行培育, 直至卵粒全部孵化最后长成蜂茧, 再分别比较不同处理台湾甲腹茧蜂雌蜂的寄生率以及寄生后子代孵化率。

(5) 雌雄蜂寿命测定。分别将经过不同触角切除处理的雌雄蜂依次放入单独的试管内, 然后用棉花塞住管口, 以 20% 蜂蜜水饲养, 每天统计雌雄蜂的存活情况, 并补充 20% 蜂蜜水。

1.2.2 台湾甲腹茧蜂触角扫描电镜观察 取羽化 24 h 内的雌雄成虫各 30 头, 分别在体视解剖镜 (NikonSMZ745) 下切除 1/3 鞭节 (T_1)、2/3 鞭节 (T_2)、全部鞭节 (T_3), 以保持完整触角为对

照 (CK)。将切下的触角样品置于 100 Hz 超声波中清洗 15 min, 然后在 4 °C 条件下用 2.5% 戊二醛固定液固定 24 h。固定样品用 PBS 缓冲液清洗 3 min, 再分别用不同浓度乙醇溶液 (30%、50%、70%、90%、100%) 脱水, 每个处理脱水 20 min。样品于无尘室内自然干燥后贴于导电胶上, 通过 JYSC-110 喷金设备 (广州竞赢科学仪器有限公司) 在真空环境下喷金, 然后使用日立台式 TM4000 扫描电子显微镜观察并拍照, 统计不同处理触角感受器的数量。

1.3 数据处理

使用 Excel 软件统计试验数据, 采用 SPSS 软件分别对数据进行正态性检验和方差齐性检验, 再进行显著性分析。不同处理成虫搜寻蜜源和寄主卵的数据不符合正态分布则采用非参数分析, 用 Mann-whitney U 进行检验; 不同处理成虫搜寻蜜源和寄主卵, 及其产卵寄生和孵化, 以及不同处理触角感受器数量的差异则通过 ANOVA 单因素方差分析, 以 Tukey 法进行事后两两比较; 采用独立样本 T 检验分析不同处理雌雄蜂寿命和触角感受器数量的差异; 根据 SCHNEIDER^[15]报道

的昆虫触角感受器对台湾甲腹茧蜂触角感受器进行分类。使用 Graphpad Prism 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 台湾甲腹茧蜂触角不同切除处理行为学

2.1.1 触角不同切除处理对雌雄蜂搜寻蜜源的影响 结果表明, 台湾甲腹茧蜂触角不同切除处理显著影响雌蜂对蜜源的搜寻时间 ($P<0.05$), 其中, 切除 1/3 鞭节雌蜂找到蜜源的时间最短, 为 (79.59 ± 23.22)s, 并且与其他处理均有显著性差异。CK 找到蜜源时间为 (94.83 ± 23.10)s, 仅与切除全部触角处理 (300.20 ± 56.21)s 差异显著, 与其他处理相比, 切除全部触角雌蜂找到蜜源的时间最长 (图 1A)。

台湾甲腹茧蜂触角不同切除处理对雄蜂搜寻蜜源时间无显著影响, 其中, 切除 1/3 鞭节雄蜂找到蜜源的时间最短, 为 (106.52 ± 26.71)s, 该结果与雌蜂试验结果一致, 但与其他处理之间无显著差异。由图 1B 可知, 切除全部鞭节找到蜜源时间最长, 为 (269.50 ± 72.58)s, 其次为切除全部触角 (193.14 ± 52.70)s。

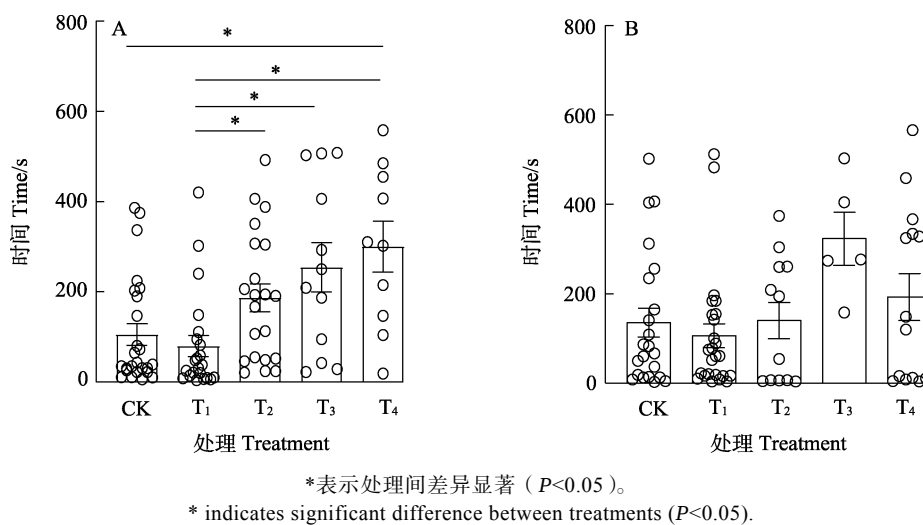


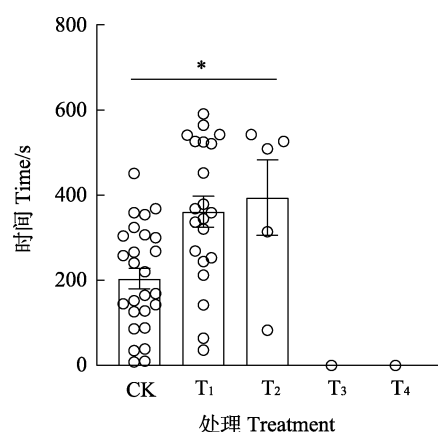
图1 触角不同切除处理台湾甲腹茧蜂雌 (A) 雄 (B) 蜂找到蜜源的时间

Fig. 1 Time for finding honey source by different treatment of antennae of female (A) and male (B) *C. formosanus*

2.1.2 触角不同切除处理对雌蜂搜寻寄主的影响 台湾甲腹茧蜂触角不同切除处理显著影响雌蜂对寄主卵的搜寻时间 ($P<0.05$), CK 雌蜂找到寄主卵的时间为 (204.38 ± 24.01)s, 显著短于切除 2/3 鞭节雌蜂 (394.80 ± 88.22)s (图 2)。此外, 切除全部鞭节雌蜂和切除全部触角雌蜂完全找不到寄主, 表明切除不同比例触角对雌蜂的寄主搜寻行为能

够产生较大的影响。

2.1.3 触角不同切除处理对雌雄蜂寿命的影响 台湾甲腹茧蜂雌雄成蜂的平均寿命均超过 7 d, CK 雄蜂的平均寿命为 (7.83 ± 0.42)d, 较长于雌蜂的 (7.40 ± 0.47)d; 每个处理中的雄蜂寿命均长于雌蜂, 但每个处理中雌雄蜂之间均差异不显著 (图 3)。表明切除触角并不会直接影响台湾甲腹茧蜂寿命。



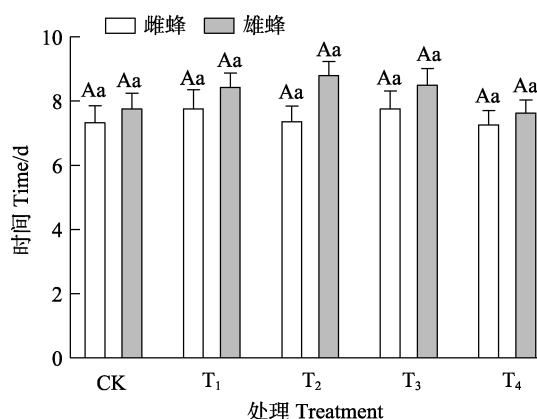
*表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

* indicates significant difference between treatments ($P<0.05$).

图 2 触角不同切除处理台湾甲腹茧蜂雌蜂

找到寄主的时间

Fig. 2 Time for finding host by different treatment of antennae of female *C. formosanus*



不同大写字母表示同一处理雌雄蜂间差异显著 ($P<0.05$); 不同小写字母表示雌蜂 (雄蜂) 不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Different capital letters indicate significant difference between male and female in the same treatment ($P<0.05$); Different lower-case letters indicate significant difference in female (male) among different treatments ($P<0.05$).

图 3 触角不同切除处理台湾甲腹茧蜂的雌雄蜂寿命

Fig. 3 Lifespan of male and female *C. formosanus* treated with different antennae

2.1.4 触角不同切除处理对雌蜂寄生卵孵化和寄生的影响 切除台湾甲腹茧蜂不同比例触角对其子代孵化率无显著影响 ($F=0.88$, $P=0.43>0.05$)。CK 雌蜂寄主子代孵化率为 $(96.01\pm 3.29)\%$, 与切除 1/3 鞭节雌蜂和切除 2/3 鞭节雌蜂之间均差异不显著 (图 4A)。切除台湾甲腹茧蜂不同比例触角对其寄生率也无显著影响 ($F=1.19$, $P=0.32>0.05$), 其中, CK 雌蜂寄生率最高, 为 $(96.10\pm 3.15)\%$, 其次为切除 2/3 鞭节和 1/3 鞭节寄生率, 分别为 $(94.18\pm 3.90)\%$ 和 $(93.11\pm 5.01)\%$ (图 4B)。

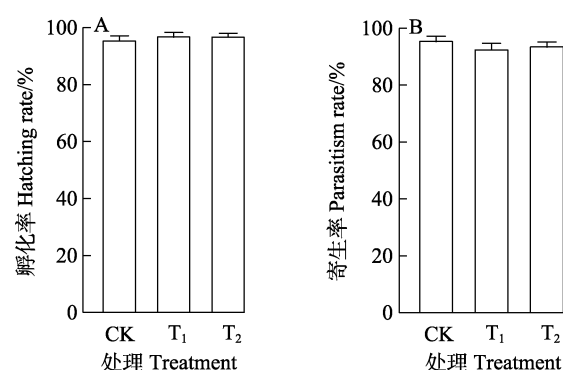


图 4 触角不同切除处理台湾甲腹茧蜂雌蜂的孵化率 (A) 和寄生率 (B)

Fig. 4 Hatching rate (A) and parasitism rate (B) of female *C. formosanus* under different treatments

2.2 触角不同切除处理感受器类型、数量和分布

在完整触角雌雄蜂之间, 其毛形感受器、板形感受器、锥形感受器、鳞形感受器以及表皮孔数量均存在显著差异 (表 1)。雌蜂的毛形感受器数量和锥形感受器数量分别为 8810.70 ± 31.91 、 792.50 ± 6.11 , 均显著多于雄蜂。与之相反, 雌蜂的板形感受器数量、鳞形感受器数量和表皮孔数量分别为 974.80 ± 12.87 、 903.60 ± 4.27 、 88.10 ± 2.79 , 均显著少于雄蜂。在不同切除处理之间, 雌雄蜂的毛形感受器、板形感受器、锥形感受器、鳞形感受器、腔锥形感受器、钟形感受器、雄蜂表皮孔的数量均存在显著差异。毛形感受器、板形感受器和鳞形感受器只分布于触角鞭节, 而刺形感受器、Böhm 鬃毛以及雌蜂的表皮孔只分布在柄节上。完全切除触角处理组不存在感受器。

3 讨论

本研究发现, 与 CK 相比, 切除 1/3 鞭节触角的台湾甲腹茧蜂雌雄蜂找到蜜源的速度更快, 这与丽蝇蛹集金小蜂 (*Nasonia vitripennis*) 切除 1/3 鞭节触角能够更快找到寄主卵块^[16]的研究结果相似。出现此现象的原因可能是切除部分触角后, 昆虫对周边的化学信息感知降低, 定位蜜源的干扰减少, 推测台湾甲腹茧蜂定位蜜源的关键不在触角端部区域内。本研究还发现, 与切除鞭节相比, 台湾甲腹茧蜂雄蜂完全切除触角后能更快找到蜜源。研究中观察到, 将完整切除触角的雄蜂从试管转移到培养皿时, 虫体东倒西歪, 不能保持平衡, 而雌蜂体重较重其活跃度弱于雄蜂, 能较快平衡身体。切除完整鞭节和切除完整触角的 2 个处理间的差异在于是否切除柄节和梗节, 可

表 1 台湾甲腹茧蜂雌雄蜂触角感受器分布和数量
Tab. 1 Distribution and quantity of antennal sensilla in female and male *C. formosanus*

项目 Item	雌蜂 Female wasp			
	CK	T ₁	T ₂	T ₃
毛形感受器	8810.70±31.91 ^{Aa}	6879.60±38.19 ^{Ba}	2739.20±18.26 ^{Ca}	0
板形感受器	974.80±12.87 ^{Aa}	9070.00±4.28 ^{Ba}	585.50±3.69 ^{Ca}	0
锥形感受器	792.50±6.11 ^{Aa}	620.00±5.79 ^{Ba}	214.60±3.15 ^{Ca}	12.80±0.44 ^{Da}
刺形感受器	407.50±3.97 ^{Aa}	407.50±3.97 ^{Aa}	407.50±3.97 ^{Aa}	407.50±3.97 ^{Aa}
鳞形感受器	903.60±4.27 ^{Aa}	664.30±6.62 ^{Ba}	379.10±3.42 ^{Ca}	0
腔锥形感受器	74.50±1.33 ^{Aa}	46.30±1.11 ^{Ba}	24.30±1.09 ^{Ca}	0
钟形感受器	36.60±1.23 ^{Aa}	23.90±0.53 ^{Ba}	12.30±0.42 ^{Ca}	0
Böhm 鬃毛	20.70±0.67 ^{Aa}	20.70±0.67 ^{Aa}	20.70±0.67 ^{Aa}	20.70±0.67 ^{Aa}
腔形感受器	10.00±0.79 ^{Aa}	5.40±0.43 ^{Ba}	2.70±0.37 ^{Ca}	0
表皮孔	88.10±2.79 ^{Aa}	88.10±2.79 ^{Aa}	88.10±2.79 ^{Aa}	88.10±2.79 ^{Aa}

项目 Item	雄蜂 Male wasp			
	CK	T ₁	T ₂	T ₃
毛形感受器	4781.90±14.36 ^{Ab}	3870.80±34.21 ^{Bb}	2652.80±15.95 ^{Cb}	0
板形感受器	3457.20±18.11 ^{Ab}	2943.60±32.72 ^{Bb}	2365.60±10.05 ^{Cb}	0
锥形感受器	663.50±6.68 ^{Ab}	322.40±6.81 ^{Bb}	154.50±2.32 ^{Cb}	12.30±0.54 ^{Da}
刺形感受器	405.10±3.42 ^{Aa}	405.10±3.42 ^{Aa}	405.10±3.42 ^{Aa}	405.10±3.42 ^{Aa}
鳞形感受器	1119.60±4.59 ^{Ab}	903.90±3.85 ^{Bb}	538.60±3.38 ^{Cb}	0
腔锥形感受器	74.10±1.39 ^{Aa}	47.30±0.98 ^{Ba}	23.80±1.05 ^{Ca}	0
钟形感受器	36.70±1.50 ^{Aa}	25.10±0.75 ^{Ba}	12.70±0.42 ^{Ca}	0
Böhm 鬃毛	20.90±0.86 ^{Aa}	20.90±0.86 ^{Aa}	20.90±0.86 ^{Aa}	20.90±0.86 ^{Aa}
腔形感受器	9.70±0.84 ^{Aa}	5.40±0.48 ^{Ba}	3.20±0.42 ^{Ca}	0
表皮孔	212.50±3.50 ^{Ab}	173.70±2.21 ^{Bb}	145.00±3.63 ^{Cb}	91.00±2.23 ^{Da}

注：不同小写字母表示同一处理雌雄蜂间差异显著（ $P<0.05$ ）；不同大写字母表示雌蜂（雄蜂）不同处理间差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters indicate significant difference between male and female in the same treatment ($P<0.05$); Different capital letters indicate significant difference in female (male) among different treatments ($P<0.05$).

见柄节和梗节上有保持身体平衡的感受器。台湾甲腹茧蜂与斜纹夜蛾侧沟茧蜂（*Microplitis prodeniae*）^[17]和白蛾黑棒啮小蜂（*Tetrastichus septentrionalis*）^[18]相似，其感受器只分布 Böhm 鬃毛和刺形感受器。已有研究表明 Böhm 鬃毛和刺形感受器属于机械感受器^[19]。因此，切除整个触角后，触角上不存在 Böhm 鬃毛和刺形感受器，导致身体极度不平衡，以至于在平衡过程中碰巧找到蜜源的几率增加。

切除台湾甲腹茧蜂鞭节后，雌蜂无法找到寄主卵块，此时触角只有刺形感受器、Böhm 鬃毛、锥形感受器和表皮孔感受器，说明这些感受器与雌蜂寄主定位及识别无关。锥形感受器一般分为能感受到外界化学信息的微孔型锥形感受器^[20-23]和只能感受机械刺激的锥形感受器，即无孔型锥形感受器^[19, 24]，所以推测台湾甲腹茧蜂梗节上的锥形感受器是无孔亚型。

从扫描电镜结果中可知，毛形感受器、板形感受器和鳞形感受器是台湾甲腹茧蜂触角上数量最多的感受器，其中只有鳞形感受器是机械感受器，其作用是平衡整个触角，以保持整个身体的平衡^[25]。毛形感受器具有机械感受器和化学感受器的功能^[13, 26-28]。SACHSE 等^[29]发现昆虫毛形感受器能接收外部信息，在寻找异性个体的过程中可以感知高度专一化的性信息素^[12, 30]。BARLIN 等^[21]发现小蜂总科的板型感受器 2 种不同类型，其中一种为孔数较多的薄壁型，另一种为孔数较少的厚壁型。另外，PATRICCK 等^[30]、AKERS 等^[31]、PETTERSSON 等^[32]学者根据板形感受器表面微孔和感受器内腔多个神经元细胞的特征，表明其具有化学感受功能。研究发现台湾甲腹茧蜂与二化螟盘绒茧蜂（*Cotesia chilonis*）^[33]和棉铃虫齿唇姬蜂（*Camponotus chloridea*）^[23]相似，均是雌蜂的毛形感受器数量显著多于雄蜂，而板

形感受器则是雄蜂多于雌蜂, 根据以上研究结果, 推测毛形感受器可能主要用于感受雄性信息素, 板形感受器可能主要用于感受雌性信息素。

本研究结果表明, 切除不同比例触角显著影响台湾甲腹茧蜂雌雄蜂对蜜源和寄主卵的搜寻行为, 而对雌雄蜂的寿命以及雌蜂的寄生率和子代孵化率无显著影响。说明切除触角只影响台湾甲腹茧蜂寻找食物和寄主等嗅觉相关活动, 并未直接影响到生命体征。本研究从行为学入手, 再通过扫描电镜观察, 并结合前人的研究结果, 对台湾甲腹茧蜂触角感受器的功能进行了推测分析, 今后将利用透射电镜以及电生理等技术对其进行更深入的研究。

参考文献

- [1] RAI P S. Record of *Chelonus formosanus* Sonan (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Spodoptera litura* (Fabricius) from Mysore State[J]. Current Science, 1974, 43(1): 30.
- [2] 张红英. 中国甲腹茧蜂属分类研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
ZHANG H Y. A taxonomic study on genus *Chelonus* Panzer, (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) from China[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2008. (in Chinese)
- [3] CHOU L. A preliminary list of Braconidae (Hymenoptera) of Taiwan[J]. China Agricultural Research, 1981, 52(1): 66-79.
- [4] 何俊华, 施祖华, 刘银泉. 中国甜菜夜蛾寄生蜂名录[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2002, 28(5): 4-10.
HE J H, SHI Z H, LIU Y Q. List of hymenopterous parasitoids of *Spodoptera exigua* (Hübner) from China[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2002, 28(5): 4-10. (in Chinese)
- [5] 吉训聪, 岳建军, 秦双, 陈海燕. 中国甲腹茧蜂属台湾甲腹茧蜂的记述[J]. 热带生物学报, 2012, 3(1): 66-68.
JI X C, YUE J J, QIN S, CHEN H Y. Record of *Chelonus formosanus* Sonan of *Chelonus* Panzer from China[J]. Journal of Tropical Biology, 2012, 3(1): 66-68. (in Chinese)
- [6] 吉训聪, 岳建军, 秦双, 陈海燕, 梁延坡. 台湾甲腹茧蜂的生物学特性[J]. 中国生物防治学报, 2013, 29(1): 153-156.
JI X C, YUE J J, QIN S, CHEN H Y, LIANG Y P. A preliminary study on the biological characteristics of *Chelonus formosanus* Sonan[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2013, 29(1): 153-156. (in Chinese)
- [7] 余姿蓉. 台湾甲腹茧蜂寄生草地贪夜蛾基础生物学及防控潜能初步评价[D]. 海口: 海南大学, 2023.
- YU Z R. A preliminary evaluation of the basic biology and control potential of the *Spodoptera frugiperda* parasitized by *Chelonus formosanus* Sonan[D]. Haikou: Hainan University, 2023. (in Chinese)
- [8] 王政, 孟倩倩, 钟国华. 植食性昆虫取食行为过程及机制研究[J]. 环境昆虫学报, 2014, 36(4): 612-619.
WANG Z, MENG Q Q, ZHONG G H. Study on the feeding behavior and mechanism of phytophagous insects[J]. Journal of Environmental Entomology, 2014, 36(4): 612-619. (in Chinese)
- [9] 涂蓉. 桔小实蝇及其幼虫寄生蜂的嗅觉行为研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
TU R. Study on behavior responses of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) and its larval parasitoids to their host volatiles[D]. Fuzhou: Journal of Fujian Agriculture and Forestry University, 2012. (in Chinese)
- [10] 沈杰, 楼兵干, 沈幼莲, 高其康. 蔗扁蛾触角扫描电镜观察[J]. 浙江林业科技, 2005, 25(6): 27-30.
SHEN J, LOU B G, SHEN Y L, GAO Q K. Scanning electron microscopy observation on antennal sensilla of *Opogona sacchari*[J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2005, 25(6): 27-30. (in Chinese)
- [11] ISIDORO N, BIN F S, COLAZZA S, VINSON S B. Morphology of antennal gustatory sensilla and glands in some parasitoid Hymenoptera with hypothesis on their role in sex and host recognition[J]. Journal of Hymenoptera Research, 1996, 5: 206-239.
- [12] 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 Science, 2007, 35(14): 4238-4240. (in Chinese)
- [13] 胡祖庆, 亢菊侠, 赵惠燕, 时卫东. 昆虫行为学的研究与展望[J]. 陕西农业科学, 2005, 51(6): 61-63.
HU Z Q, KANG J X, ZHAO H Y, SHI W D. Research and prospects in insect behavior[J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2005, 51(6): 61-63. (in Chinese)
- [14] 熊时姣. 营养、高温和病毒 PpNSRV-1 对蝶蛹金小蜂成虫寿命的影响及其机理[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
XIONG S J. Effects of nutrition, high temperature, and PpNSRV-1 on the lifespan of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) and its mechanisms[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2022. (in Chinese)
- [15] SCHNEIDER D. Insect antennae[J]. Annual Review of Entomology, 1964, 9(1): 103-122.
- [16] 金妙. 丽蝇蛹集金小蜂寄主定位及气味结合蛋白分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2020.
JIN M. The analysis on host localization and odorant binding

- proteins of *Nasonia vitripennis*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2020. (in Chinese)
- [17] 严珍, 岳建军, 谢艳丽, 彭正强, 章程辉, 唐雅文, 吕宝乾, 金启安. 斜纹夜蛾侧沟茧蜂触角感受器的扫描电镜观察[J]. 热带作物学报, 2016, 37(2): 384-389.
YAN Z, YUE J J, XIE Y L, PENG Z Q, ZHANG C H, TANG Y W, LYU B Q, JIN Q A. Antennal sensilla of *Microplitis prodeniae* observed with scanning electron microscope[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2016, 37(2): 384-389. (in Chinese)
- [18] 洪权春, 陈素贞, 李成伟. 白蛾黑棒啮小蜂触角扫描电镜观察[J]. 植物保护, 2016, 42(4): 157-178.
HONG Q C, CHEN S Z, LI C W. Observation of *Tetrastichus septentrionalis* antenna with scanning electron microscope[J]. Journal of Plant Protection, 2016, 42(4): 157-178. (in Chinese)
- [19] 朱秀, 刘赛, 徐常青, 郭昆, 徐荣, 乔海莉, 陈君. 寄生蜂感受器的结构和功能研究进展[J]. 应用昆虫学报, 2021, 58(4): 822-845.
ZHU X, LIU S, XU C Q, GUO K, XU R, QIAO H L, CHEN J. Advances in research on sensilla structure and function in parasitic wasps[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2021, 58(4): 822-845. (in Chinese)
- [20] OCHIENG S A, PARK K C, ZHU J W, BAKER T C. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae)[J]. Arthropod Structure & Development, 2000, 29(3): 231-240.
- [21] BARLIN M R, VINSON S B. Multiporous plate sensilla in antennae of the chalcidoidea (Hymenoptera)[J]. International Journal of Insect Morphology & Embryology, 1981, 10(1): 29-42.
- [22] LE R B, RENARD S, ALLO M R, LANNIC J L, ROLLAND J P. Antennal sensilla and their possible functions in the host-plant selection behaviour of *Phenacoccus manihoti* (Matile-Ferrero) (Homoptera: Pseudococcidae)[J]. International Journal of Insect Morphology & Embryology, 1995, 24(4): 375-389.
- [23] 刘万学, 万方浩. 棉铃虫齿唇姬蜂触角感器的扫描电镜观察[J]. 中国生物防治学报, 2007, 23(2): 103-110.
LIU W X, WAN F H. Scanning electron microscopy on the antennal sensilla of *Campoletis chlorideae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae)[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2007, 23(2): 103-110. (in Chinese)
- [24] OLSON D M, ANDOW D A. Antennal sensilla of female *Trichogramma nubilale* (Ertle and Davis) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and comparisons with other parasitic Hymenoptera[J]. International Journal of Insect Morphology & Embryology, 1993, 22(5): 507-520.
- [25] MA L, BIAN L, LI Z Q, CAI X M, LUO, Z X, CHEN, Z M. Ultrastructure of chemosensilla on antennae and tarsi of *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae)[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2016(4): 109.
- [26] VAN B J, BARBIER R, NENOON J. Female antennal sensilla of *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae)[J]. Canadian Journal of Zoology, 1996, 74(4): 710-720.
- [27] DWECK H K M. Antennal sensory receptors of *Pteromalus puparum* female (Hymenoptera: Pteromalidae)[J]. Micron, 2009, 40(8): 769-774.
- [28] CLYNE P J, CERTEL S J, BRUYNE M D, ZASLAVSKY L, JOHNSON, W A, CARLSON J R. The odor specificities of a subset of olfactory receptor neurons are governed by Acj6, a POU-domain transcription factor[J]. Neuron, 1999, 22(2): 339-347.
- [29] SACHSE S, KRIEGER J. Olfaction in insects[J]. E-Neuroforum, 2011, 2(2): 49-60.
- [30] PATRICCK A R, GETZ W M. A test of identified response classes among olfactory receptor neurons in the honey-bee worker[J]. Chemical Senses, 1992, 17(2): 191-209.
- [31] AKERS R P, GETZ W M. Response of olfactory receptor neurons in honey bees to odorants and their binary mixtures[J]. Journal of Comparative Physiology, 1993, 173(2): 169-185.
- [32] PETTERSSON E M, HALLBERG E, BIRGERSSON G. Evidence for the importance of odour-perception in the parasitoid *Rhopalicus tutela* (Walker) (Hym., Pteromalidae)[J]. Journal of Applied Entomology, 2001, 125(6): 293-301.
- [33] 刘樾, 王永模. 二化螟盘绒茧蜂触角感器的扫描电镜观察[J]. 南方农业, 2018, 12(33): 137-139.
LIU Y, WANG Y M. Scanning electron microscopy observation of the antennal receptors of *Cotesia chilonis*[J]. South China Agriculture, 2018, 12(33): 137-139. (in Chinese)