

台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的寄生能力 及其触角感器扫描电镜观察*

贾静静^{1**} 蔡秋旧² 黄伟康¹ 冯青¹ 林珠凤¹ 吉训聪^{1***}

(1. 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, 海口 571100; 2. 海南大学植物保护学院, 海口 570228)

摘要 【目的】评价台湾甲腹茧蜂 *Chelonus formosanus* 对农业重大入侵害虫草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 卵的寄生能力, 并解析其触角基本结构和感器类型。【方法】在智能人工气候室[(26±2) °C, 相对湿度 70%±10%, 光周期 12 L : 12 D]比较有、无寄生经历的台湾甲腹茧蜂在不同空间条件下对草地贪夜蛾卵的搜寻时间及对不同密度卵的处理时间。采用笼罩法评价不同比例台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的寄生能力, 并利用数码显微镜和扫描电镜观察台湾甲腹茧蜂雌、雄成虫触角结构和感器类型。【结果】有寄生经历的台湾甲腹茧蜂搜寻到寄主的时间显著短于无寄生经历的蜂, 且搜寻空间越大, 两者差异越显著 ($P<0.05$)。台湾甲腹茧蜂处理草地贪夜蛾卵的时间随卵密度的增加而延长, 处理 100、200 和 300 粒卵的时间分别为 (38.44±1.99)、(75.99±3.24) 和 (103.71±6.21) min。随着寄生蜂数量的增加, 寄生卵块数随之增加, 1、3 和 5 头寄生蜂间寄生卵块数差异显著 ($P<0.05$)。台湾甲腹茧蜂雌蜂触角显著短于雄蜂 ($P<0.05$), 雌蜂鞭节由 22 或 23 亚节组成, 而雄蜂鞭节由 24–27 亚节组成。该蜂触角共有 10 种感器, 分别为毛形感器、板形感器、锥形感器、刺形感器、鳞形感器、腔锥形感器、钟形感器、腔形感器、Böhmer 鬃毛和表皮孔。其中, 毛形感器为主要感器, 数量最多且分布最广, 其次为板形感器。【结论】寄生经历显著影响台湾甲腹茧蜂搜寻寄主的时间, 且该蜂处理草地贪夜蛾卵的时间随卵密度的增加而延长, 台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾单块卵的寄生率最高可达 100%, 表明其具有较高的生物防治潜力。此外, 触角感器的多样性为其寄主定位和识别提供了重要的形态学基础。

关键词 台湾甲腹茧蜂; 草地贪夜蛾; 寄生能力; 触角感器

Capacity of *Chelonus formosanus* to parasitize the eggs of *Spodoptera frugiperda*, and the morphology of the antennal sensilla of *C. formosanus* as revealed by scanning electron microscopy

JIA Jing-Jing^{1**} CAI Qiu-Jiu² HUANG Wei-Kang¹ FENG Qing¹ LIN Zhu-Feng¹ JI Xun-Cong^{1***}

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

Abstract 【Aim】To assess the capacity of the wasp *Chelonus formosanus* to parasitize *Spodoptera frugiperda* eggs, and to describe the basic antennal structure and sensilla of this species. 【Methods】The search and the processing time of *S. frugiperda* eggs by *C. formosanus*, with, and without, parasitic experience, were observed in an intelligent, artificial climate chamber [(26±2) °C, RH 70±10%, 12L : 12D] at different *C. formosanus* densities. The proportion of *S. frugiperda* eggs parasitized was evaluated using the caging method. The antennal structure of adult, male and female *C. formosanus* was

*资助项目 Supported projects: 海南省自然科学基金(321QN364); 农业有害入侵生物监测及综合防控创新团队(HAAS2023TDYD11); 海南省农业科学院省属科研院所技术创新项目(FW20230002)

**第一作者 First author, E-mail: 1353346233@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: jixuncong1008@163.com

收稿日期 Received: 2024-02-23; 接受日期 Accepted: 2024-05-23

observed under digital, and scanning, electron microscopy. **[Results]** *C. formosanus* with prior oviposition experience required less time to find *S. frugiperda* eggs than inexperienced individuals, and was also shorter at lower *C. formosanus* densities. The most significant difference in search time was, however, between adult female *C. formosanus* with, and without, previous oviposition experience ($P < 0.05$). The average time required by *C. formosanus* to process 100, 200 or 300 eggs *S. frugiperda* eggs was (38.44 ± 1.99), (75.99 ± 3.24) and (103.71 ± 6.21) min, respectively. The number of parasitized *S. frugiperda* egg masses increased with increasing *C. formosanus* density, and there were significant differences in the number of egg masses parasitized at densities of 1, 3 and 5 *C. formosanus* females ($P < 0.05$). The antennal length of females was obviously shorter than that of males ($P < 0.05$), with the flagellum of females consisting of 22 or 23 subsections c.f. 24 to 27 subsections in males. Ten morphologically distinct types of sensilla were observed on the antennae; sensilla trichodea, sensilla placodea, sensilla basiconica, sensilla chaetica, sensilla squamiformia, sensilla coeloconica, sensilla campaniformia and sensilla cavity. Böhm bristles, cuticular pores and sensilla trichoidea were the main sensory organs, being both the most abundant and widely distributed, followed by the sensilla placodea. **[Conclusion]** Previous oviposition experience has a significant effect on the time required by adult female *C. formosanus* to find host eggs. The time required to process eggs increases with host egg density and the parasitism rate of a single egg mass of *S. frugiperda* can reach 100%. The antennae of *C. formosanus* have a total of 10 sensory receptors.

Key words *Chelonus formosanus*; *Spodoptera frugiperda*; parasitic capacity; antennal sensilla

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 原产于美洲热带和亚热带地区, 属鳞翅目 Lepidoptera, 夜蛾科 Noctuidae, 是一种迁飞性重大农业入侵害虫。其具有寄主物种种类多、繁殖力强、迁飞速度快和对作物危害性强的特点, 已成为威胁许多国家粮食安全的主要害虫 (Sparks, 1979, 吴孔明, 2020; Sun *et al.*, 2021)。草地贪夜蛾于 2019 年 4 月在海南发现, 目前已在全省 18 个市县均有发生, 对海南鲜食玉米和南繁育种玉米等作物造成严重为害。昆虫天敌是控制害虫种群数量发展的重要因子 (林丹敏等, 2023)。草地贪夜蛾具有丰富的天敌昆虫资源, 全球范围内已报道的寄生性天敌达 206 种 (陈万斌等, 2019), 其中, 寄生蜂 121 种 (唐璞等, 2019)。目前, 海南已发现发现 6 种草地贪夜蛾寄生蜂, 利用本土天敌是有效抑制害虫暴发为害的重要途径 (李芬等, 2019; 唐继洪等, 2020)。

台湾甲腹茧蜂 *Chelonus formosanus* 属膜翅目 Hymenoptera、茧蜂科 Braconidae、甲腹茧蜂属 *Chelonus*, 在我国主要分布于海南、台湾、广东、浙江和云南等地, 国外主要分布于印度、菲律宾和日本等地。其寄主包括草地贪夜蛾、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 等, 是多种夜蛾科害虫的卵-幼虫跨期寄生性天敌 (Rai, 1974; 张红英, 2008; 吉训聪等, 2012; 唐璞等,

2019; Calcetas *et al.*, 2023; Gupta *et al.*, 2023)。自然条件下, 台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的寄生率可达 6.8%-17.65% (唐继洪等, 2020; Calcetas *et al.*, 2023)。室内研究表明, 该蜂对草地贪夜蛾卵表现出较强的寄生能力, 且以草地贪夜蛾为寄主时可进行大规模扩繁 (余姿蓉, 2022; Gupta *et al.*, 2023), 表明其在夜蛾科害虫生物防治中具有重要潜力。寄生蜂对寄主的搜寻时间是影响寄生效率的重要因素 (刘格等, 2024), 为明确台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾的控制潜能, 本文研究了台湾甲腹茧蜂寄生经历对其搜寻寄主时间的影响以及台湾甲腹茧蜂对不同密度草地贪夜蛾卵的处理时间, 并评价了笼罩条件下不同比例寄生蜂对草地贪夜蛾卵的寄生能力。

触角是昆虫最重要的感受器官之一, 其上分布着多种不同的感器, 在昆虫觅食、求偶、产卵、选择栖境和寻找寄主等行为中发挥着重要作用 (李竹和陈力, 2010; 王浩等, 2023)。目前, 已有众多学者对茧蜂科寄生蜂触角感器的超微结构进行了扫描电镜观察, 并对其类型、数量、分布及功能进行了探讨 (严珍等, 2016; 刘樾和王永模, 2018; 董晓慧等, 2021)。然而, 国内外尚未见有关台湾甲腹茧蜂触角感器的研究报道。本研究利用数码显微镜和扫描电子显微镜对台湾甲腹茧蜂雌、雄成虫触角结构和感器类型进行初步观察, 有助于深入了解台湾甲腹茧蜂的化

学感受系统,也将为更好的利用该蜂进行害虫生物防治提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

草地贪夜蛾和台湾甲腹茧蜂均为海南省农业科学院植物保护研究所室内种群,草地贪夜蛾用玉米叶饲养,台湾甲腹茧蜂以草地贪夜蛾为寄主,两者均饲养 30 代以上。饲养条件:智能人工气候室温度 (26 ± 2) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $70\%\pm 10\%$,光周期 12 L : 12 D,成虫用 10%蜂蜜水补充营养。

1.2 试验方法

1.2.1 寄生经历对台湾甲腹茧蜂搜寻寄主时间的影响 分别在不同养虫装置(装置 A: 玻璃试管,直径 1.5 cm,高 15 cm;装置 B: 长方体透明塑料盒,长 17 cm,宽 9 cm,高 6 cm;装置 C: 长方体纱网笼,长 30 cm,宽 20 cm,高 20 cm)内放入草地贪夜蛾卵约 100 粒 (<24 h),随后分别接入无寄生经历和有 2 次寄生经历已交配的台湾甲腹茧蜂 2 日龄雌蜂,置于智能人工气候室[温度 (26 ± 2) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $70\%\pm 10\%$,光周期 12 L : 12 D],观察记录寄生蜂抵达寄主卵的时间,每头寄生蜂为 1 次重复,每处理重复 30 次。

1.2.2 台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾不同密度卵的处理时间 分别在塑料养虫盒中(长 17 cm,宽 9 cm,高 6 cm)放入草地贪夜蛾卵 (<24 h) 100、200 和 300 粒,随后接入 1 头当天羽化已交配的台湾甲腹茧蜂雌蜂,置于智能人工气候室[温度 (26 ± 2) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $70\%\pm 10\%$,光周期 12 L : 12 D],观察记录寄生蜂抵达寄主卵到离开寄主卵的时间,每处理重复 30 次。

1.2.3 笼罩内不同比例台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的寄生效果评价 在纱网养虫笼中(长 50 cm,宽 50 cm,高 50 cm)放入一盆玉米幼苗(含 15 株幼苗,株高 25-30 cm),在玉米叶片随机钉 10 个草地贪夜蛾卵块(每块卵>100 粒),随后分别接入 1、3 和 5 头当天羽化已交配的台湾甲腹茧蜂雌蜂,将养虫笼置于室外(温度为 25-36 $^{\circ}\text{C}$,湿度为 60%-75%),24 h 后取下卵块,每块

卵单独置于养虫盒中(长 30 cm,宽 20 cm,高 10 cm)饲养,待草地贪夜蛾幼虫为 3 龄时在体式显微镜下解剖观察体内是否有台湾甲腹茧蜂幼虫,如有寄生蜂幼虫则统计为被寄生。每处理重复 10 次,1 次重复为 10 盒幼虫,平均每盒约 100 头幼虫。

1.2.4 台湾甲腹茧蜂触角结构和感器类型观察

取羽化 24 h 内的雌,雄成虫各 10 头,在体式镜下解剖取下完整的触角,置于 100 Hz 超声波中清洗 10 min,用 PBS 缓冲液(pH 7.2-7.4)清洗 3 min,置于基恩士 VHX-7000 数码显微镜下观察和拍照。供试扫描电子显微镜触角在 100 Hz 超声波和 PBS 缓冲液中清洗后,用 2.5%戊二醛固定液在 4 $^{\circ}\text{C}$ 下固定 24 h,然后用 PBS 缓冲液清洗 3 min,后续分别用乙醇溶液(30%、50%、70%、90%和 100%)脱水,每个处理浓度需脱水 20 min,自然干燥后贴于导电胶上,于真空环境下喷金,在 Verios G4 UC 型场发射和日立台式 TM4000 扫描电子显微镜下观察并拍照。

1.3 数据分析

利用基恩士 VHX-7000 数码显微镜测量雌、雄成蜂触角和鞭节各亚节的长度,并采用 Image J 软件测量各感器长宽。台湾甲腹茧蜂寄主搜寻时间采用 Mann-Whitney U 检验进行统计分析;处理时间和寄生能力采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行组间比较,并通过 Duncan 氏新复极差法进行显著性检验;雌、雄成蜂触角长度差异采用独立样本 t 检验进行分析。所有数据统计分析软件为 SPSS 20.0,绘图软件为 WPS Office v14.20.0 和 Adobe Photoshop 2022。参考 Schneider (1964) 和已报道昆虫触角感器分类和结构,对台湾甲腹茧蜂触角感器进行分类和形态描述(白嘉诚等,2012;严珍等,2016;董晓慧等,2021;兰晓娜等,2023)。

2 结果与分析

2.1 寄生经历对台湾甲腹茧蜂搜寻寄主时间的影响

在不同空间大小装置中,有寄生经历的台湾

甲腹茧搜寻到寄主的时间均短于无寄生经历的蜂,且搜寻空间越大,两者差异越显著($P<0.05$),表明寄生经历显著影响台湾甲腹茧蜂搜寻寄主的时间(表1)。

表 1 寄生经历对台湾甲腹茧蜂搜寻寄主时间的影响
Table 1 The influence of parasitic experience on host search time in *Chelonus formosanus*

装置 Device	搜寻时间 (min) Search time (min)	
	无寄生经历 Without parasitic experience	有寄生经历 With parasitic experience
A	1.63±0.32 a	0.83±0.15 b
B	22.00±4.71 a	7.44±1.98 b
C	228.44±30.94 a	71.17±14.19 b

表中数据为平均值±标准误,同行数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$, Mann-Whitney U 检验)。
Data in the table are mean ± SE, and followed by the different lowercase letters in the same row indicate significant difference ($P<0.05$, Mann-Whitney U -test).

2.2 台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾不同密度卵的处理时间

台湾甲腹茧蜂处理草地贪夜蛾卵的时间随卵密度的增加而显著延长($P<0.05$)。当卵密度为 100 粒时,寄生蜂处理卵的时间为(38.44±1.99) min,当卵密度为 200 和 300 粒时,处理时间分别延长为(75.99±3.24)和(103.71±6.21) min(图1)。

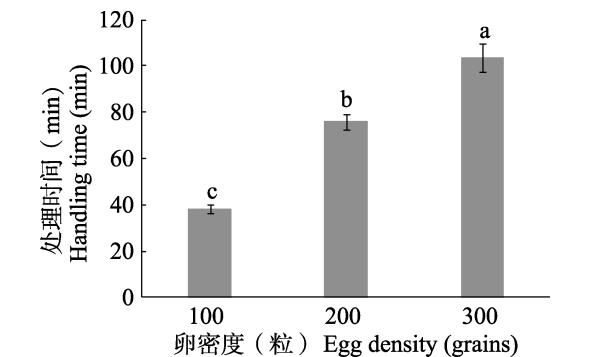


图 1 台湾甲腹茧蜂对不同密度草地贪夜蛾卵的处理时间
Fig. 1 The handling time of *Chelonus formosanus* on *Spodoptera frugiperda* eggs at different densities

图中数据为平均值±标准误,柱上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$, Duncan's 新复极差法)
The data in the figure are mean±SE. Different lowercase letters above bars indicate significant difference ($P<0.05$, Duncan's new multiple range test).

2.3 笼罩内不同比例寄生蜂对草地贪夜蛾卵的寄生能力

随着台湾甲腹茧蜂数量的增加,被寄生的卵块数随之增加,不同比例寄生蜂间寄生卵块数差

异性显著($P<0.05$),但不同比例寄生蜂被寄生卵块中的平均卵粒寄生率无显著差异($P>0.05$),均高于 90%,当台湾甲腹茧蜂为 3 和 5 头时,单块卵上卵粒最高寄生率可达 100%(表2)。

表 2 不同比例台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的寄生能力
Table 2 The parasitic ability of *Chelonus formosanus* with different proportions to the eggs of *Spodoptera frugiperda*

雌蜂 : 卵块 Female wasp:Egg masses	寄生卵块数 Number of parasitized egg masses	寄生卵块的平均寄生率 (%) Mean parasitism rate on parasitized egg masses (%)	单块卵寄生率 (%) Parasitism rate per individual egg mass (%)
1 : 10	2.6±0.52 c	92.57±1.07 a	71.77-97.92
3 : 10	7.9±0.28 b	93.62±0.95 a	76.47-100.00
5 : 10	9.7±0.15 a	93.50±0.77 a	52.63-100.00

表中数据为平均值±标准误,同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$, Duncan's 新复极差法)。
The data in the table are mean±SE, and followed by the different lowercase letters within the same column indicate significant difference ($P<0.05$, Duncan's new multiple range test).

2.4 台湾甲腹茧蜂雌、雄蜂触角基本结构

图2(A, B)表明,台湾甲腹茧蜂雌、雄成蜂触角均着生于头部两腹眼之间,呈丝状结构,由柄节、梗节和鞭节三部分组成,雌蜂触角鞭节由 22 或 23 亚节组成,而雄蜂触角鞭节由 24-27 亚节组成,其中以 24 和 27 亚节居多,偶有 25 或 26 亚节。雌蜂触角平均长(3 600.30±32.32)

μm , 显著短于雄蜂的触角长($4\,078.64\pm71.09\,\mu\text{m}$) ($P<0.001$), 但两者梗节长度差异不显著 ($P>0.05$) (表 3)。雌蜂触角虽短于雄蜂, 但其鞭节 1-6 亚节均长于雄蜂, 从触角鞭节第 1 亚节至末节, 雌、雄蜂均呈现逐渐变短趋势, 且倒数第 3 亚节最短 (图 3)。

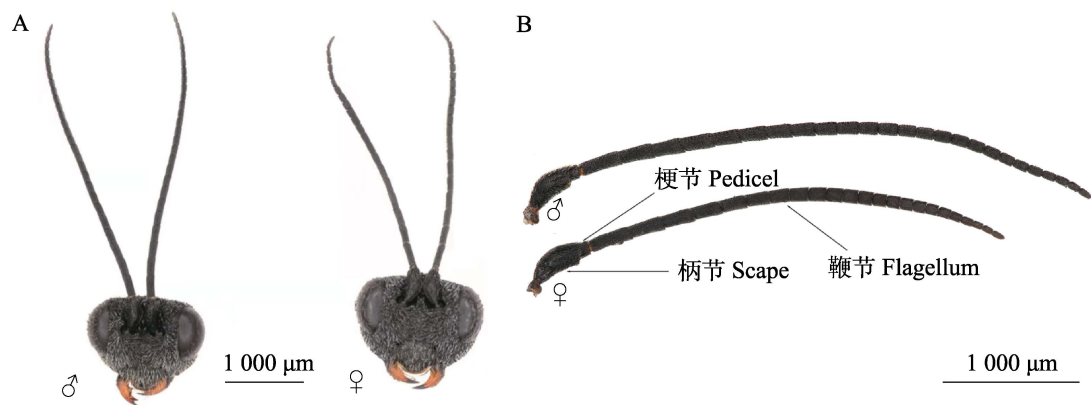


图 2 台湾甲腹茧蜂雌、雄成蜂触角形态比较
Fig. 2 Morphological comparison of the antennae between female and male adults of *Chelonus formosanus*

A. 雌、雄成蜂触角着生位置; B. 雌、雄成蜂触角类型。
A. Antennal insertion sites in male and female adult wasps; B. Antennal types in male and female adult wasps.

表 3 台湾甲腹茧蜂雌、雄成蜂触角长度
Table 3 Antennal length of female and male adult of *Chelonus formosanus*

触角长度 (μm) Antennal length (μm)	雌蜂 Female wasp	雄蜂 Male wasp	t	P
总长 Total length	3 600.30±32.32	4 078.64±71.09	6.125	<0.001
柄节 Scape	393.42±18.97	331.07±16.90	- 2.454	0.025
梗节 Pedicel	76.61±4.54	80.04±5.58	0.477	0.639
鞭节 Flagellum	3 130.27±31.72	3 667.53±63.90	7.531	<0.001

表中数据为平均±标准误, 采用独立样本 *t* 检验比较雌、雄成蜂触角长度差异性。其中, $P<0.05$ 表示差异显著, $P<0.001$ 表示差异极显著。
The data in the table are mean±SE. Difference in antennal length between female and male adults was compared by independent-samples *t*-test, with statistically significant difference defined as $P<0.05$ and extremely significant difference as $P<0.001$.

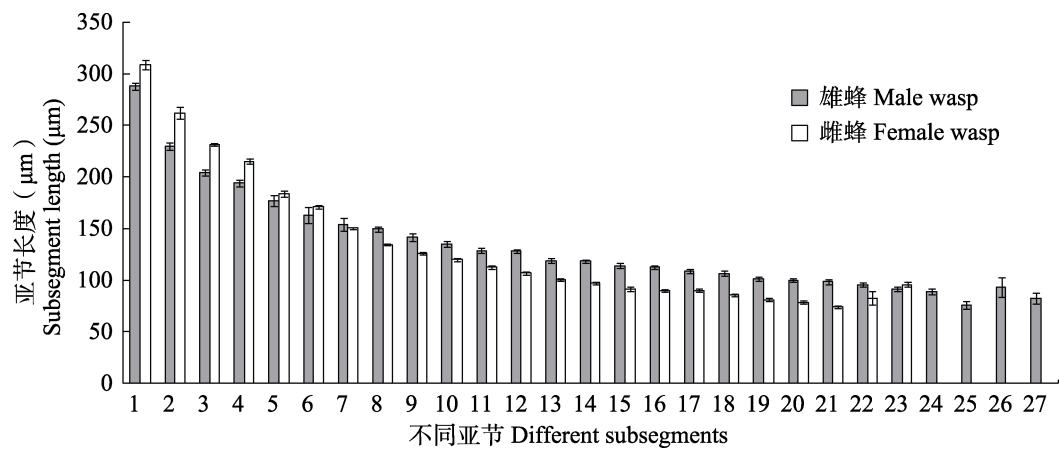


图 3 台湾甲腹茧蜂雌、雄成蜂触角各亚节长度
Fig. 3 Length of each antennal subsegment in female and male adults of *Chelonus formosanus*

2.5 台湾甲腹茧蜂触角感器类型及形态特征

台湾甲腹茧蜂触角感器有毛形感器、板形感器、锥形感器、刺形感器、鳞形感器、腔锥形感器、钟形感器、腔形感器、Böhm 鬃毛和表皮孔 10 种。

2.5.1 毛形感器 (Sensilla trichoidea, ST) 毛形感器为台湾甲腹茧蜂触角上数量最多且分布最广的感器, 触角鞭节上均有分布, 按其形状结构可分为 3 种亚型。亚型 I 基部着生于基窝中, 与基窝连接处无鞘状结构, 从基部到顶端越来越尖, 表面具有纵沟, 顶端指向触角末端方向, 长

5.56-19.78 μm , 基部宽 0.57-0.97 μm (图 4: A); 亚型 II 与亚型 I 明显不同的是基部从触角表皮上的鞘状结构中延伸出来, 基窝四周隆起, 长 8.72-24.68 μm , 基部宽 0.93-1.18 μm (图 4: B); 亚型 III 与亚型 II 基部均有鞘状结构, 但在感受器不同处有弯曲, 形状似镰刀状, 长 10.97-12.05 μm , 基部宽 1.35-1.58 μm (图 4: C, D)。雌蜂毛形感器数量明显多于雄蜂, 多数雌蜂从第 8 亚节开始直至倒数第 2 亚节上方毛形感器分布密如麻, 而雄蜂无该特点, 雄蜂毛形感器在触角中后端长于前端, 雌蜂则相反 (图 4: E, F)。

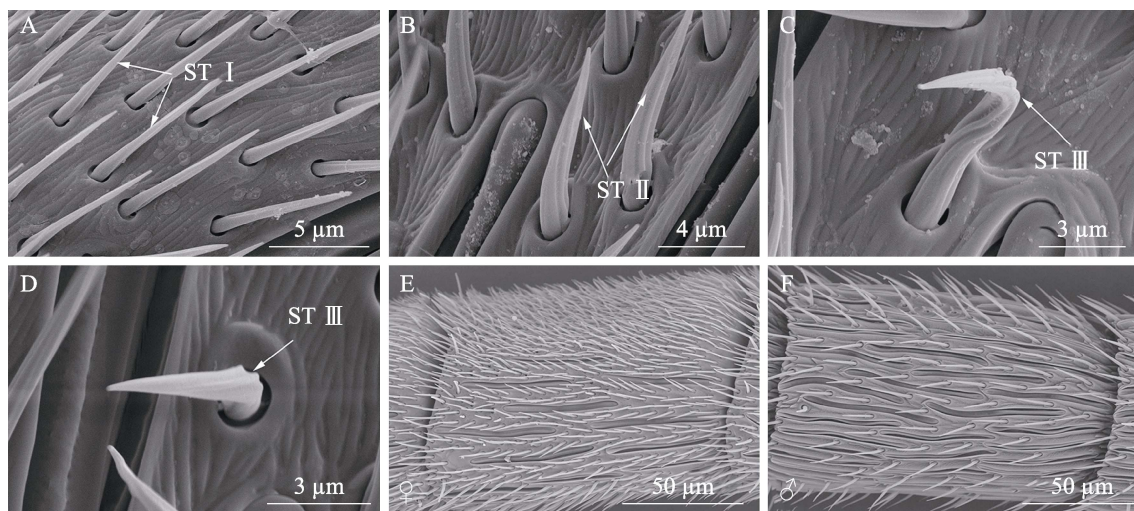


图 4 台湾甲腹茧蜂触角的毛形感器 (ST)

Fig. 4 Sensilla trichoidea (ST) on the antennae of *Chelonus formosanus*

A. 毛形感器亚型 I (ST I); B. 毛形感器亚型 II (ST II); C 和 D. 毛形感器亚型 III (ST III);

E. 雌蜂触角毛形感器分布; F. 雄蜂触角毛形感器分布。

A. Sensilla trichoidea types I (ST I); B. Sensilla trichoidea types II (ST II); C and D. Sensilla trichoidea types III (ST III); E. Distribution of sensilla trichoidea on female antennae; F. Distribution of sensilla trichoidea on male antennae.

2.5.2 板形感器 (Sensilla placodea, SP) 板形感器数量仅次于毛形感器, 分布于触角鞭节各亚节, 但各亚节上数量不等, 总体随着各亚节长度变短而逐渐减少。板形感器与触角纵轴平行, 着生于纵长形条槽中, 每个板形感器呈不同形状弯曲, 根据板形感器中间脊状隆起程度和与触角表面着生情况, 将板形感器分为亚型 I 和 II, 亚型 I 中间呈脊状隆起, 两侧明显凹陷于触角表面, 长 40.12-51.06 μm , 宽 3.11-4.68 μm ; 亚型 II 整体光滑略微隆起, 与触角表面近全部愈合, 板型感器亚型 II 与亚型 I 长宽较一致 (图 5: A)。台

湾甲腹茧蜂雄蜂触角板形感器数量明显多于雌蜂 (图 5: B, C)。

2.5.3 锥形感器 (Sensilla basiconica, SB) 锥形感器明显粗于毛形感器, 近圆柱形, 基部插入触角表皮凹陷的窝内, 表面具有横纹。根据长短和弯曲形状可将锥形感器分为 3 种亚型, 亚型 I 基部与触角表皮较垂直, 1/2 部位略有弯曲向前倾, 从基部到顶端直径逐渐变小, 末端钝圆, 长 6.56-7.85 μm , 基部宽 1.08-1.93 μm ; 亚型 II 明显长于亚型 I, 长 11.71-15.35 μm , 基部宽 1.25-1.69 μm , 在雌、雄蜂鞭节最后一亚节末端分布最为

密集; 亚型Ⅲ最短, 长 4.52-6.12 μm , 数量最少, 从基部开始弯曲向前倾斜 (图 6: A, B)。锥形

感器多着生于触角鞭节各亚节中末端, 以各亚节末端分布最多 (图 6: C)。

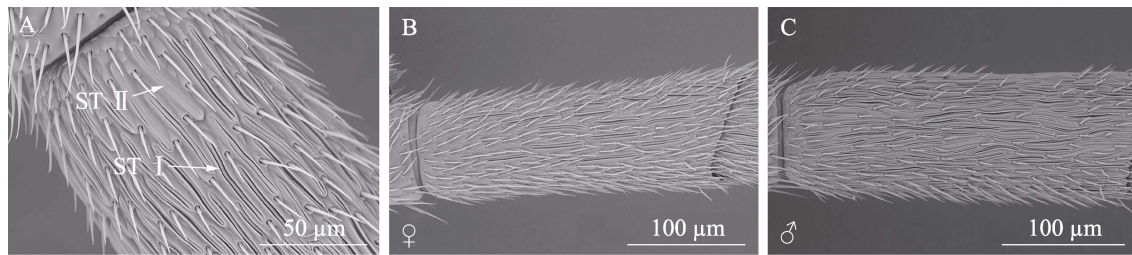


图 5 台湾甲腹茧蜂触角的板形感器 (SP)

Fig. 5 Sensilla placodea (SP) on the antennae of *Chelonus formosanus*

A. 板形感器亚型 I 和 II (SP I and SP II); B. 雌蜂触角板型感器分布; C. 雄蜂触角板型感器分布。

A. Sensilla placodea types I and types II; B. Distribution of sensilla placodea on female antennae; C. Distribution of sensilla placodea on male antennae.

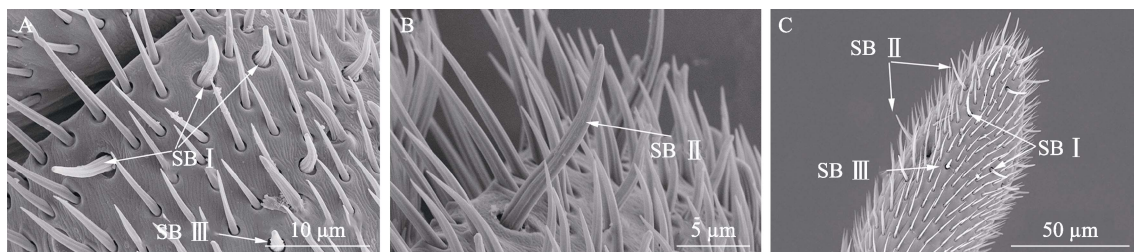


图 6 台湾甲腹茧蜂触角的锥形感器 (SB)

Fig. 6 Sensilla basiconica (SB) on the antennae of *Chelonus formosanus*

A. 锥形感器亚型 I 和 III (SB I and SB III); B. 锥形感器亚型 II (SB II); C. 触角鞭节末端锥形感器分布。

A. Sensilla basiconica types I and types III (SB I and SB III); B. Sensilla basiconica types II (SB II);

C. The distribution of sensilla basiconica at the distal end of antennal flagellum.

2.5.4 刺形感器 (Sensilla chaetica, SC) 刺形感器仅分布于触角柄节和梗节, 与毛形感器亚型 I 较相似, 但比毛形感器更长更尖细, 基部从触角表皮凹陷处伸出, 着生于基窝中, 呈匍匐状, 向前倾更接近于触角表皮, 其表面纵横较少, 长 25.35-51.60 μm , 基部宽 1.42-2.73 μm (图 7: A, B)。

2.5.5 鳞形感器 (Sensilla squamiformia, SS)

鳞形感器分布于触角鞭节表面和各亚节间连接处, 呈三角形鳞片, 从基部至端部逐渐变窄, 表面具有横纹与触角表面横纹方向一致。鳞形感器在各亚节连接处一般两三层堆积在一起环绕半圈, 而触角鞭节表面多数以一层单个或多个着生分布, 长 2.12-6.97 μm , 宽 2.56-5.56 μm (图 7: C)。

2.5.6 腔锥形感器 (Sensilla coeloconica, SCo)

腔锥形感器呈锥体状, 端部膨大, 顶部钝圆, 着生于由表皮隆起形成的立体圆环中, 1/2 处靠

近前端表面有明显的纵横, 锥体状结构与圆环间有空隙, 外圈也有明显的圆环结构。主要分布于触角鞭节各亚节中末端, 仅个别亚节无分布, 多数亚节约 1-5 个, 其中有的单独 1 个着生, 有的 2-4 个分布较为集中, 长 2.12-2.68 μm , 基部宽 0.98-1.54 μm (图 7: D, E)。

2.5.7 钟形感器 (Sensilla campaniformia, SCa)

钟型感器主要分布于触角鞭节各亚节中末端, 数量较少, 单个亚节最多发现 2 个, 部分亚节无分布, 钟形感器周围成圆盘状, 表皮光滑且隆起, 直径为 7.85-10.23 μm , 圆盘中央有一明显的凸起呈乳头状 (图 7: F)。

2.5.8 腔形感器 (Sensilla cavity, SCav)

腔形感器仅分布于个别亚节近末端, 为一空腔结构, 腔内光滑, 数量最少, 单独一个着生, 雌、雄蜂触角均有发现, 直径为 1.19-1.47 μm (图 7: G)。

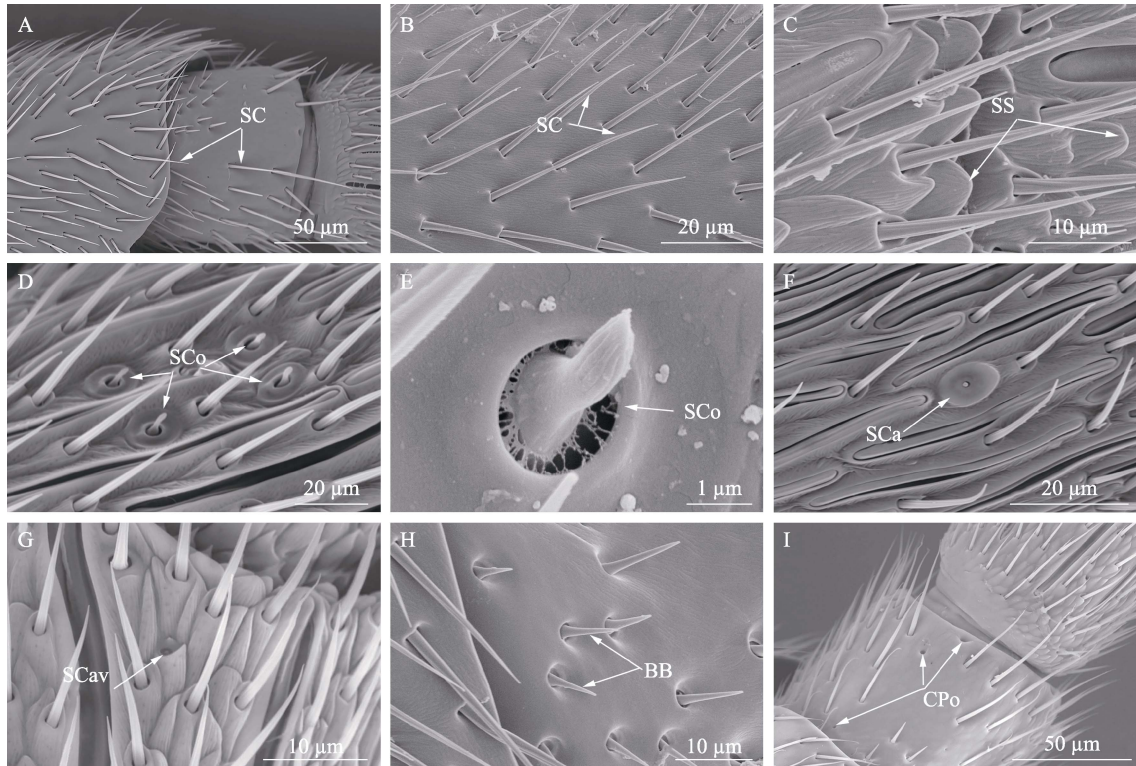


图 7 台湾甲腹茧蜂触角不同传感器的形态特征

Fig. 7 Morphological characteristics of various sensilla on the antennae of *Chelonus formosanus*

- A. 刺形感器在触角柄节和梗节分布; B. 刺形感器 (SC); C. 鳞形感器 (SS);
 D、E. 腔锥形感器 (SCo); F. 钟形感器 (SCa); G. 腔形感器 (SCav); H. Böhm 鬃毛 (BB); I. 表皮孔 (CPo)。
 A. Distribution of sensilla chaetica on the scape and pedicel of antennae; B. Sensilla chaetica (SC);
 C. Sensilla squamiformia (SS); D, E. Sensilla coeloconica (SCo); F. Sensilla campaniformia (SCa);
 G. Sensilla cavity (SCav); H. Böhm bristles (BB); I. Cuticular pore (CPo).

2.5.9 Böhm 鬃毛 (Böhm bristles, BB) Böhm 鬃毛分布于头部与触角间的支角突、触角柄节和梗节基部, 鞭节上无 Böhm 鬃毛感器, 其长短不等, 成簇生长呈刚毛状, 基部着生于臼状窝, 较粗, 端部细长, 垂直或稍前倾于触角表面, 长 5.02-12.25 μm , 基部直径 0.85-1.78 μm (图 7: H)。

2.5.10 表皮孔 (Cuticular pore, CPo) 表皮孔分布于触角柄节、梗节和鞭节不着生其它感器的空白区, 由表皮内陷形成大小不一的小孔, 直径为 0.35-3.87 μm (图 7: I)。

3 讨论

本研究结果表明, 有寄生经历的台湾甲腹茧蜂搜寻到草地贪夜蛾卵的时间显著短于无寄生经历的蜂, 且随着搜寻空间扩大, 两者差异越显著。这与前人研究的有寄生经历的广赤眼蜂

Trichogramma evanescens (李保平和刘小宁, 2002) 和斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricorni* 雌蜂 (周金成等, 2019) 搜索寄主的时间明显短于无寄生经历的寄生蜂一致。刘格等 (2024) 发现寄生经历不仅能够缩短缘腹绒茧蜂 *Cotesia marginiventris* 搜寻寄主的时间, 还能诱导其产生更多的成熟卵并增加子代雌蜂比, 说明在田间利用寄生蜂进行生物防治时, 可考虑释放有寄生经历的蜂, 以缩短搜寻寄主时间而提高生物防治效果。一般而言, 寄生蜂通常倾向于在高密度寄主斑块上停留更长时间, 以增加与寄主的接触机会 (李卓苗, 2021)。本研究发现, 台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的处理时间随卵密度的增加而延长, 这可能与其寄生能力有关, 在寄生能力范围内, 当发现适宜寄主后, 台湾甲腹茧蜂会持续滞留并完成寄生。这一现象在其他寄生蜂中也有

类似报道,如半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* (Wang and Keller, 2002)、菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* (Wang and Messing, 2003)、阿里山潜蝇茧蜂 *Fopius arisanus* 和黑色枝跗瘦蜂 *Ibalia leucospoides* (Fischbein et al., 2012) 在斑块停留时间均随寄主数量的增加而延长。

寄生率是评价寄生蜂生防效果的重要指标之一。本研究结果表明,罩笼内台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾被寄生卵块的平均寄生率均达 90% 以上,最高寄生率可达 100%。与其他寄生蜂相比, Figueiredo 等 (2015) 研究发现在田间释放短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum*, 该蜂寄生率为 79.2%; 赵旭等 (2020) 释放夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus*, 发现该蜂对草地贪夜蛾卵粒寄生率为 84.39%; 谢丽玲等 (2022) 在南宁调查发现夜蛾黑卵蜂和螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 的田间卵粒寄生率分别 77.44% 和 73.64%。与草地贪夜蛾卵寄生蜂相比较, 幼虫寄生蜂对草地贪夜蛾的寄生能力相对较低, 如淡足侧沟茧蜂 *Microplitis pallidipes* (平均寄生 3 龄初幼虫 22.17 头)、螟蛉盘绒茧蜂 *Cotesia ruficrus* (平均寄生 2 龄幼虫 9.8 头) 和缘腹绒茧蜂 (平均寄生 2 龄幼虫 56.10 头) (王金彦等, 2020; 何朋阳等, 2023; 刘格等, 2024), 这种差异可能是因为幼虫有防御行为, 身体会摆动, 且龄期越大摆动行为越激烈, 同时也会出现攻击行为, 导致寄生蜂寄生困难。然而, 考虑到田间草地贪夜蛾不同虫态常混合发生且世代重叠现象严重, 在生产中可同时利用卵寄生蜂和幼虫寄生蜂防治草地贪夜蛾, 以提高防治效果。

台湾甲腹茧蜂雌、雄蜂触角均呈丝状, 分别由柄节、梗节和鞭节三部分组成, 这与多数已报道茧蜂科寄生蜂的触角类型和构成一致 (盛晟等, 2016; 严珍等, 2016; 董晓慧等, 2021)。本研究发现, 台湾甲腹茧蜂雄蜂触角显著长于雌蜂, 这与淡足侧沟茧蜂雄蜂触角也明显长于雌蜂相一致 (Gao et al., 2007), 而长尾全裂茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata* 雄蜂触角虽略短于雌蜂, 但两者差异并不显著 (范一霖等, 2013)。本研究观察到台湾甲腹茧蜂雌蜂的鞭节由 22 或

23 亚节组成, 而雄蜂的鞭节由 24-27 亚节组成, 这与 Gupta 等 (2023) 报道的雌蜂鞭节亚节数一致, 而雄蜂除 26 和 27 亚节外, 本研究还发现雄蜂存在 24 和 25 亚节。通过比较已报道的部分茧蜂科寄生蜂触角鞭节数量, 发现不同寄生蜂触角鞭节数量差异较大, 如豆柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus fabarum* 鞭节数最少, 仅有 11 节 (席玉强等, 2010), 而松毛虫脊茧蜂 *Aleiodes esenbeckii* 的鞭节数量则多达 58 节 (王义平等, 2008)。此外, 部分寄生蜂鞭节由固定的亚节数组成, 如红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes*、斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *Microplitis prodeniae* 和螟蛉盘绒茧蜂均由 16 亚节组成 (Ochieng et al., 2000; 严珍等, 2016; 王文文等, 2023)。然而, 也有寄生蜂的鞭节由不同亚节组成, 如混腔室茧蜂 *Aulacocentrum confusum* 鞭节为 42-46 亚节 (盛晟等, 2016)。值得注意的是, 同种寄生蜂的不同地理种群在触角鞭节数上也存在差异, 如前裂长管茧蜂的鞭节为 44-45 个亚节 (白嘉诚等, 2012), 长尾潜蝇茧蜂鞭节为 44-47 个亚节, 而长尾全裂茧蜂鞭节为 49-50 个亚节 (范一霖等, 2013; 董晓慧等, 2021), 该 3 种寄生蜂为同种寄生蜂, 出现这些差异可能与饲养条件、时间以及食物有关。

不同昆虫触角感器类型和数量存在差异。本研究发现, 台湾甲腹茧蜂触角共有 10 种感器, 目前已报道茧蜂科寄生蜂触角感器类型主要集中在 5-7 种之间 (陈新芳等, 2004; 周志军和王世贵, 2005; 董文霞和张钟宁, 2006; 王义平等, 2008; 李科明等, 2012)。其中, 甲腹茧蜂 *Chelonus* sp. 雄成虫触角感器种类最少, 仅发现 3 种 (王文倩等, 2021), 而小菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 和螟蛉盘绒茧蜂 (不含分泌孔) 的感器种类最多, 达到 11 种 (杨广等, 2003; 王文文等, 2023)。不同学者对同一种寄生蜂触角感器观察结果存在差异, 如孙志娟等 (2014) 发现烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 触角有 6 种感器, 而田盼盼等 (2015) 仅发现 5 种, 未发现腔锥形感器; 同样, 董文霞和张钟宁 (2006) 报道中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 触角有 5 种感器, 而李科明等 (2012) 发现了 6 种, 多出 1 种腔锥形感器。

周志军和王世贵(2005)在二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 触角中观察到的钟形感器,刘槲和王永模(2018)在后期的研究中未被发现,但发现其多了1种腔锥形感器,该现象一方面可能与上文提到的饲养条件、时间以及食物有关,另外一方面可能是不同学者在感器类型的术语使用和形态描述上不一致,导致寄生蜂感器类型和数量有所差异。如范一霖等(2013)将多数学者描述的鳞形感器列为节间特化组织;陈新芳等(2004)将侧沟茧蜂 *Microplitis* sp.板形感器描述为槽状感器;涂蓉等(2013)将多数学者描述的表皮孔列为腔形感器,杨广等(2003)和李晶津等(2008)将腔锥形感器描述为坛形感器或锥形乳头状感器。此外,粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 腔锥形感器Ⅱ与多数学者报道的钟形感器一致(Bleeker *et al.*, 2004)。关于 Böhm 鬃毛的分类也存在差异, Schneider(1964)将其归为刺形感器,斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *Microplitis prodeniae*(严珍等, 2016)、淡足侧沟茧蜂(Gao *et al.*, 2007)和甘蓝潜蝇茧蜂 *Opius dimidiatus*(顾丁等, 2009)等也将其列为刺形感器。然而,部分学者因 Böhm 鬃毛与刺形感器长短和着生方式上的差异,将其列为单独一类,如布氏潜蝇茧蜂 *Fopius vandenboschi*(涂蓉等, 2013)、枯叶蛾绒茧蜂 *Glyptapanteles liparidis*(汤方和付盈盈, 2013)和长尾潜蝇茧蜂(董晓慧等, 2021),本文也将刺形感器和 Böhm 鬃毛分开描述。

台湾甲腹茧蜂感器分布最广且数量最多的为毛形感器,这与众多学者研究报道茧蜂科寄生蜂触角感器的结果一致。毛形感器作为最常见的感器类型,其功能也相对复杂。研究表明,在膜翅目昆虫中,毛形感受器数量最多,与外界物体触碰最为频繁,主要承担机械感受和触觉功能(Ochieng *et al.*, 2000; 杨广等, 2003)。板形感器是除毛形感器外数量最多的感器,且雄蜂板型感器数量多于雌蜂,这与螟蛉盘绒茧蜂触角的板型感器分布一致(王文文, 2023)。Ochieng 等(2000)通过单细胞记录仪等电生理学方法研究发现,红足侧沟茧蜂的板形感受器对寄主植物气味的反应呈现剂量依赖效应,表明其具有化学感

受功能。此外,研究还表明板形感器可能具感受红外辐射和嗅觉的功能(Richerson *et al.*, 1972; 刘万学和万方浩, 2007)。锥形感器则具有机器感受、嗅觉以及味觉等多重功能(那杰等, 2008; 董晓慧等, 2021)。根据刺形感器的分布特征和表面结构,推测其可能作为本体感受器,用来感知机械刺激、触角的移动和位置变化(Ochieng *et al.*, 2000; 董文霞和张钟宁, 2006; 李科明等, 2012; 王文倩等, 2021)。鳞形感器目前在茧蜂科寄生蜂中的功能尚未见明确报道。台湾甲腹茧蜂腔锥形感器数量多于斜纹夜蛾侧沟茧蜂和长尾潜蝇茧蜂,后两种寄生蜂在鞭节亚节上仅有1个腔锥形感器,长尾潜蝇茧蜂偶有2个,而台湾甲腹茧蜂在鞭节亚节上最多可发现5个。研究表明,腔锥形感器具有感受二氧化碳、湿度变化和植物气味等功能(那杰等, 2008)。钟形感器在台湾甲腹茧蜂触角上数量较少,但多数亚节上都有分布。目前,关于寄生蜂触角上钟形感器的功能研究相对较少,螟蛉盘绒茧蜂触角上的钟形感器推测与味觉以及温湿度感受有关(王文文等, 2023)。腔形感器在台湾甲腹茧蜂触角感器类型中数量最少,研究报道其为典型的化学信息接受感器(兰晓娜等, 2023)。Böhm 氏鬃毛是一种感受重力的机械感器,当昆虫遇到机械刺激时,能够缓冲重力的作用力,从而控制触角位置下降的速度(朱秀等, 2021)。表皮孔也被称为分泌孔或嗅孔,陆剑锋等(2006)发现啮小蜂 *Tetrastichus* sp.雄蜂触角柄节上的分泌小孔分泌的信息素物质在交配过程中起主要作用。

本研究通过室内及室外罩笼试验,明确了台湾甲腹茧蜂对草地贪夜蛾卵的搜寻、处理时间及寄生能力,为台湾甲腹茧蜂田间释放利用提供了一定的理论依据。但在实际田间防治中,台湾甲腹茧蜂寄生能力可能受多种气候因子和生物因子等多重影响,因此仍需进一步研究其在田间条件下对草地贪夜蛾的控害能力及其生态适应性。此外,通过对台湾甲腹茧蜂触角感器类型的显微观察,发现茧蜂科寄生蜂常见感器类型在其触角中均有分布,但这些感器的功能的推测主要基于前人在其它昆虫触角感器的研究成果,台湾甲腹

茧蜂触角感器是否具有其它昆虫触角感器相似的功能, 仍需进一步通过行为学、透射电镜以及电生理学等技术进行研究, 以揭示其感受器的具体功能及其在寄主搜寻、识别和交配等行为中的作用机制。

参考文献 (References)

- Bai JC, Chen KW, Chen L, Liang GW, Zeng L, 2012. Antennal sensilla of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) observed with scanning electron microscopy. *Journal of Environmental Entomology*, 34(3): 339–344. [白嘉诚, 陈科伟, 陈丽, 梁广文, 曾玲, 2012. 前裂长管茧蜂触角感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 34(3): 339–344.]
- Bleeker MAK, Smid HM, Van Aelst AC, Van Loon JJA, Vet LEM, 2004. Antennal sensilla of two parasitoid wasps: A comparative scanning electron microscopy study. *Microscopy Research and Technique*, 63(5): 266–273.
- Calcetas O, Joshi RC, 2023. New record of the egg-larval parasitoid, *Chelonus formosanus* Sonan of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) in the Philippines. *Jurnal Proteksi Tanaman (Journal of Plant Protection)*, 7(2): 103–144.
- Chen WB, Li YY, Wang MQ, Liu CX, Mao JJ, Chen HY, Zhang LS, 2019. Natural enemy insect resources of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, their application status, and existing problems and suggestions. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(5): 658–673. [陈万斌, 李玉艳, 王孟卿, 刘晨曦, 毛建军, 陈红印, 张礼生, 2019. 草地贪夜蛾的天敌昆虫资源、应用现状及存在的问题与建议. 中国生物防治学报, 35(5): 658–673.]
- Chen XF, Gao Y, Zhang QC, 2004. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of *Microplitis* sp. *Natural Enemies of Insects*, 26(4): 26–31. [陈新芳, 高燕, 章潜才, 2004. 侧沟茧蜂触角感觉器的扫描电镜观察. 昆虫天敌, 26(4): 26–31.]
- Figueiredo MLC, Cruz I, Da Silva RB, Foster JE, 2015. Biological control with *Trichogramma pretiosum* increases organic maize productivity by 19.4%. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3): 1175–1183.
- Dong WX, Zhang ZN, 2006. Antennal sensilla of *microplitis* mediator observed with scanning electron microscope. *Acta Entomologica Sinica*, 49(6): 1054–1059. [董文霞, 张钟宁, 2006. 中红侧沟茧蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 49(6): 1054–1059.]
- Dong XH, Zheng ML, Zhang X, Chen JH, 2021. Comparison of ultramicro morphology and abundance of antennae sensilla to *Diachasmimorpha longicaudata*. *Chinese Journal of Biological Control*, 37(2): 235–243. [董晓慧, 郑敏琳, 张翔, 陈家骅, 2021. 长尾潜蝇茧蜂触角超微形态与丰度比较. 中国生物防治学报, 37(2): 235–243.]
- Fan YL, Zheng Y, Zhang YP, Zhong J, Li DS, 2013. Scanning electron microscopy observations on the sensory receptors of antenna sensilla of *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead. *Journal of Environmental Entomology*, 35(5): 635–642. [范一霖, 郑苑, 章玉苹, 钟娟, 李敦松, 2013. 桔小实蝇本地寄生蜂长尾全裂茧蜂成虫触角感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 35(5): 635–642.]
- Fischbein D, Bettinelli J, Bernstein C, Corley JC, 2012. Patch choice from a distance and use of habitat information during foraging by the parasitoid *Ibalia leucospoides*. *Ecological Entomology*, 37(3): 161–168.
- Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684–693.
- Gu D, Chen WL, Gao GL, Liu QY, 2009. Description of the antennal sensilla of *Opius dimidiatus* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 34(3): 184–188. [顾丁, 陈文龙, 高光澜, 柳琼友, 2009. 甘蓝潜蝇茧蜂触角感觉器的扫描电镜观察. 西南师范大学学报(自然科学版), 34(3): 184–188.]
- Gupta A, Lalitha Y, Varshney R, Shylesha A, Van Achterberg C, 2023. *Chelonus formosanus* Sonan (Hymenoptera: Braconidae) an egg-larval parasitoid of the invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) amenable to laboratory mass production in India. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 8: 1521–1524.
- He PY, Li X, Liu TX, Zhang SZ, 2023. Effects of oviposition times and host larval instars on the biological characters of *Cotesia ruficrus* (Hymenoptera: Braconidae), an indigenous parasitoid of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 66(8): 1095–1104. [何朋阳, 李贤, 刘同先, 张世泽, 2023. 产卵次数和寄主幼虫龄期对草地贪夜蛾寄生蜂螟蛉盘绒茧蜂生物学特性的影响. 昆虫学报, 66(8): 1095–1104.]
- Ji XC, Yue JJ, Qin S, Chen HY, 2012. Record of *Chelonus formosanus* Sonan of *Chelonus* Panzer from China. *Journal of Tropical Organisms*, 3(1): 66–68. [吉训聪, 岳建军, 秦双, 陈海燕, 2012. 中国甲腹茧蜂属台湾甲腹茧蜂的记述. 热带生物学报, 3(1): 66–68.]
- Lan XN, Xiang SS, Zhu H, 2023. Research progress of the types and functions of insect antennal sensilla. *Journal of Environmental*

- Entomology*, 45(5): 1197–1216. [兰晓娜, 向姗姗, 朱慧, 2023. 昆虫触角感器类型及其功能研究进展. 环境昆虫学报, 45(5): 1197–1216.]
- Li BP, Liu XN, 2002. Effects of learning on host location and host acceptance in *Trichogramma evanescens* (Hym. Trichogrammatidae). *Natural Enemies of Insects*, 24(4): 154–158. [李保平, 刘小宁, 2002. 学习对广赤眼蜂寻寄主和接受寄主行为的影响. 昆虫天敌, 24(4): 154–158.]
- Li F, Wang LK, Lü BQ, Cao FQ, Pan XL, Yuan LL, Wu SY, 2019. The report of *Chelonus munakatae* parasitizing fall armworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Hainan, China. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(6): 992–996. [李芬, 王力奎, 吕宝乾, 曹凤勤, 潘雪莲, 袁琳琳, 吴少英, 2019. 中国海南省田间发现螟甲腹茧蜂寄生草地贪夜蛾. 中国生物防治学报, 35(6): 992–996.]
- Li JJ, Qian HT, Dong H, Cong B, Li T, 2008. Observing antennal sensilla of *Bracon hebetor* using scanning electron microscopy. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(1): 61–64. [李晶津, 钱海涛, 董辉, 丛斌, 李塘, 2008. 麦蛾茧蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 45(1): 61–64.]
- Li KM, Zhang YJ, Wu KM, Guo YY, 2012. Antenna ultrastructure of *Microplitis mediator*. *Scientia Agricultura Sinica*, 45(17): 3522–3530. [李科明, 张永军, 吴孔明, 郭予元, 2012. 中红侧沟茧蜂触角超微结构. 中国农业科学, 45(17): 3522–3530.]
- Li Z, Chen L, 2010. Application of antennal sensilla characters in insect taxonomy. *Entomotaxonomia*, 32(S1): 113–118. [李竹, 陈力, 2010. 触角感器特征应用于昆虫分类的研究进展. 昆虫分类学报, 32(S1): 113–118.]
- Li ZM, 2021. Foraging decisions on the Cotton mealybug patch in response to survival risks in *Aenasius arizonensis* (Hymenoptera: Encyrtidae). Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [李卓苗, 2021. 生存风险对亚利桑那跳小蜂在扶桑绵粉蚧斑块上搜寻行为决策的影响. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Lin DM, Li ZY, Jiang YL, Lu YY, Chen KW, 2023. Population growth potential of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) on eggs of three noctuid moths. *Journal of Environmental Entomology*, 45(5): 1399–1408. [林丹敏, 李子园, 蒋炎铃, 陆永跃, 陈科伟, 2023. 寄生 3 种夜蛾卵的夜蛾黑卵蜂种群增长潜能. 环境昆虫学报, 45(5): 1399–1408.]
- Liu G, Yang M, Yue YC, Cheng B, Yu CH, Xu W, 2024. Effects of parasitoid age and parasitic experience on the parasitic potential of *Cotesia marginiventris* on *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Jilin Agricultural University*, <http://doi.org/10.13327/j.jjlau.2024.20246>. [刘格, 杨漫, 岳永超, 程彬, 于长河, 徐伟, 2024. 蜂日龄和寄生经历对缘腹茧蜂寄生草地贪夜蛾潜能的影响. 吉林农业大学学报, <https://doi.org/10.13327/j.jjlau.2024.20246>.]
- Liu WX, Wan FH, 2007. Scanning electron microscopy on the antennal sensilla of *Campoletis chloridae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 23(2): 103–110. [刘万学, 万方浩, 2007. 棉铃虫齿唇姬蜂触角感器的扫描电镜观察. 中国生物防治, 23(2): 103–110.]
- Liu Y, Wang YM, 2018. Antennal sensilla of *Cotesia chilonis* observed with scanning electron microscopy. *South China Agriculture*, 12(33): 137–139. [刘樾, 王永模, 2018. 二化螟盘绒茧蜂触角感器的扫描电镜观察. 南方农业, 12(33): 137–139.]
- Lu JF, Li Y, Qiu HG, Shen BJ, Fu WJ, 2006. Scanning electron micrographs studies of antennal sensilla in male *Tetrastichus* sp. *Natural Enemies of Insects*, 28(2): 71–75. [陆剑锋, 李永, 邱鸿贵, 沈伯钧, 符文俊, 2006. 啮小蜂雄蜂触角的扫描电镜观察. 昆虫天敌, 28(2): 71–75.]
- Na J, Yu WX, Li YP, Dong X, Jiao J, 2008. Types and physiological ecology significance of insect antenna sensilla. *Journal of Shenyang Normal University (Natural Science Edition)*, 26(2): 213–216. [那杰, 于维熙, 李玉萍, 董鑫, 焦娇, 2008. 昆虫触角感器的种类及其生理生态学意义. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 26(2): 213–216.]
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Structure & Development*, 29(3): 231–240.
- Rai PS, 1974. Record of *Chelonus formosanus* Sonan (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Spodoptera litura* (Fabricius) from Mysore State. *Current Science*, 43(1): 30.
- Richerson JV, Borden JH, Hollingdale J, 1972. Morphology of a unique sensillum placodeum on the antennae of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Journal of Zoology*, 50(7): 909–913.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annual Review of Entomology*, 9: 103–122.
- Sheng S, Zheng Y, Zhou Y, Liao CW, Wu FA, 2016. Microstructure of antennal sensilla in *Aulacocentrum confusum* observed with scanning electron microscopy. *Science of Sericulture*, 42(6): 1117–1121. [盛晟, 郑煜, 周雨, 廖成武, 吴福安, 2016. 混腔室茧蜂触角微观结构的扫描电子显微镜观察. 蚕业科学, 42(6): 1117–1121.]
- Sparks AN, 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *The Florida Entomologist*, 62(2): 82–86.

- Sun XX, Hu CX, Jia HR, Wu QL, Shen XJ, Zhao SY, Jiang YY, Wu KM, 2021. Case study on the first immigration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* invading into China. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 664–672.
- Sun ZJ, Chen D, Fan XJ, Liu L, Cheng YJ, Zhang CH, Ren GW, Liu XD, 2014. Antennal ultrastructure of *Aphidius gifuensis* and the effect of cold storage on antennae. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(23): 4637–4647. [孙志娟, 陈丹, 范秀娟, 刘莉, 程云吉, 张长华, 任广伟, 刘向东, 2014. 烟蚜茧蜂触角的超微结构与冷藏对触角的影响. 中国农业科学, 47(23): 4637–4647.]
- Tang F, Fu YY, 2013. Antennal sensilla of *Glyptapanteles liparidis* observed with scanning electron microscope. *Journal of Southwest Forestry University*, 33(1): 101–104. [汤方, 付盈盈, 2013. 枯叶蛾茧蜂触角感觉器的扫描电镜观察. 西南林业大学学报, 33(1): 101–104.]
- Tang JH, Lü BQ, Lu H, Ji XC, Yang PY, Su H, Cai B, 2020. Investigation and preliminary study of biological characteristic of parasitic wasps of *Spodoptera frugiperda* in Hainan. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 41(6): 1189–1195. [唐继洪, 吕宝乾, 卢辉, 吉训聪, 杨普云, 苏豪, 蔡波, 2020. 海南草地贪夜蛾寄生蜂调查与基础生物学观察. 热带作物学报, 41(6): 1189–1195.]
- Tang P, Wang ZZ, Wu Q, Liu YQ, Shi M, Huang JH, Chen XX, 2019. The natural enemies of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application in biological control programs. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(3): 370–381. [唐璞, 王知知, 吴琼, 刘银泉, 时敏, 黄健华, 陈学新, 2019. 草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 56(3): 370–381.]
- Tian PP, Zhang LM, Gu XH, Ji SG, Sun YX, Yang SY, Zhang HR, 2015. Observation on sensilla of *Aphidius gifuensis* with scanning electron microscope. *Acta Tabacaria Sinica*, 21(5): 68–73. [田盼盼, 张立猛, 谷星慧, 计思贵, 孙跃先, 杨硕媛, 张宏瑞, 2015. 烟蚜茧蜂感器的扫描电镜观察. 中国烟草学报, 21(5): 68–73.]
- Tu R, Ji QE, Yang JQ, Chen JH, 2013. Scanning electron microscopic observations of antennal sensilla and their olfactory responses in *Fopius vandenboschi* (Fullaway). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 34(10): 2009–2013. [涂蓉, 季清娥, 陈家骅, 2013. 布氏潜蝇茧蜂触角感器的超微结构和嗅觉行为反应. 热带作物学报, 34(10): 2009–2013.]
- Wang H, Zhang YB, Yang AP, Wang YS, Wang QJ, Wan FH, Zhang GF, 2023. Ultrastructure of adult antennal sensilla and larval head sensilla of tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick). *Journal of Plant Protection*, 50(3): 684–695. [王浩, 张毅波, 杨安沛, 王玉生, 王绮静, 万方浩, 张桂芬, 2023. 番茄潜叶蛾成虫触角及幼虫头部感受器的超微结构. 植物保护学报, 50(3): 684–695.]
- Wang WQ, Ge WC, Du GZ, He SQ, Gui FR, Chen B, 2021. Ultrastructure of sensilla on antenna and thoracic leg on the male adult of *Chelonus* sp. of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 36(6): 949–955. [王文倩, 葛文超, 杜广祖, 和淑琪, 桂富荣, 陈斌, 2021. 草地贪夜蛾寄生蜂甲腹茧蜂雄成虫触角及胸足化学感器的超微结构特征. 云南农业大学学报(自然科学), 36(6): 949–955.]
- Wang WW, He PY, Liu TX, Jing XF, Zhang SZ, 2023. Observation of the sensilla on the adult antennae of *Cotesia ruficrus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), under scanning electron microscope. *Acta Entomologica Sinica*, 66(8): 1105–1116. [王文文, 何朋阳, 刘同先, 靖湘峰, 张世泽, 2023. 草地贪夜蛾寄生蜂螟蛉盘绒茧蜂成虫触角感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 66(8): 1105–1116.]
- Wang XG, Keller MA, 2002. A comparison of the host-searching efficiency of two larval parasitoids of *Plutella xylostella*. *Ecological Entomology*, 27(1): 105–114.
- Wang XG, Messing RH, 2003. Foraging behavior and patch time allocation by *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Journal of Insect Behavior*, 16(5): 593–612.
- Wang YP, Wu ZY, Chen XX, Wu H, 2008. SEM observation of the sensilla of *Aleiodes esenbeckii*. *Chinese Journal of Biological Control*, 24(3): 193–199. [王义平, 吴志毅, 陈学新, 吴鸿, 2008. 松毛虫脊茧蜂几种重要感器的扫描电镜观察. 中国生物防治, 24(3): 193–199.]
- Wang JY, Wan NF, Fan NN, Jiang JX, 2020. Functional response of *Microplitis pallidipes* parasitizing *Spodoptera frugiperda*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(6): 1319–1325. [王金彦, 万年峰, 范能能, 蒋杰贤, 2020. 淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生功能反应. 应用昆虫学报, 57(6): 1319–1325.]
- Wu KM, 2020. Management strategies of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in China. *Plant Protection*, 46(2): 1–5. [吴孔明, 2020. 中国草地贪夜蛾的防控策略. 植物保护, 46(2): 1–5.]
- Xi YQ, Yin XM, Li XJ, Zhu GD, Zhang YZ, 2010. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(8): 936–942. [席玉强, 尹新明, 李学军, 朱朝东, 张彦周, 2010. 豆柄瘤蚜茧蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 53(8): 936–942.]

- Xie LL, He Z, Long XZ, Gao XY, Zeng XR, Chen HS, Wei DW, Song YL, Yu YH, 2022. Investigation of two egg parasitoid species of *Spodoptera frugiperda* in fields. *Plant Protection*, 48(1): 265–271. [谢丽玲, 何瞻, 龙秀珍, 高旭渊, 曾宪儒, 陈红松, 韦德卫, 宋一林, 于永浩, 2022. 两种草地贪夜蛾卵寄生蜂的田间寄生作用调查. 植物保护, 48(1): 265–271.]
- Yang G, Wei H, You MS, 2003. Ultrastructure of the antennae of *Cotesia plutellae*. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 32(1): 32–35. [杨广, 魏辉, 尤民生, 2003. 小菜蛾绒茧蜂触角的超微结构. 福建农业大学学报(自然科学版), 32(1): 32–35.]
- Yan Z, Yue JJ, Xie YL, Peng ZQ, Zhang CH, Tang YW, Lv BQ, Jin QA, 2016. Antennal sensilla of *Microplitis prodeniae* observed with scanning electron microscope. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 37(2): 384–389. [严珍, 岳建军, 谢艳丽, 彭正强, 章程辉, 唐雅文, 吕宝乾, 金启安, 2016. 斜纹夜蛾侧沟茧蜂触角感受器的扫描电镜观察. 热带作物学报, 37(2): 384–389.]
- Yu ZR, 2022. Preliminary evaluation on basic biology and control potential of *Spodoptera frugiperda* parasitized by *Chelonus formosanus* Sonan. Master dissertation. Haikou: Hainan University. [余姿蓉, 2022. 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. 硕士学位论文. 海口: 海南大学.]
- Zhang HY, 2008. A taxonomic study on genus *Chelonus* Panzer, 1806 (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) from China. Doctor dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [张红英, 2008. 中国甲腹茧蜂属分类研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]
- Zhao X, Zhu KH, Zhang ZT, He KL, Zhang LS, Zhou JC, Dong H, 2020. Preliminary evaluation of the control efficacy of *Telenomus remus* against *Spodoptera frugiperda* in field conditions. *Plant Protection*, 46(1): 74–77. [赵旭, 朱凯辉, 张柱亭, 何康来, 张礼生, 周金成, 董辉, 2020. 夜蛾黑卵蜂对草地贪夜蛾田间防效的初步评价. 植物保护, 46(1): 74–77.]
- Zhou JC, Zhang ZT, Shang D, Sheng S, Zhu KH, Huo YJ, Che WN, Dong QJ, Dong H, 2019. Effects of parasitic experience and host instar on parasitic efficacy of *Meteorus pulchricornis* against *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) larvae. *Plant Protection*, 45(5): 32–36. [周金成, 张柱亭, 尚丹, 盛晟, 朱凯辉, 霍英杰, 车午男, 董前进, 董辉, 2019. 寄生经历和寄主龄期对斑痣悬茧蜂寄生草地贪夜蛾幼虫效能的影响. 植物保护, 45(5): 32–36.]
- Zhou ZJ, Wang SG, 2005. Ultrastructure of antennal sensilla of *Cotesia chilonis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(6): 676–680. [周志军, 王世贵, 2005. 二化螟盘绒茧蜂触角感受器的超微结构. 昆虫知识, 42(6): 676–680.]
- Zhu X, Liu S, Xu CQ, Guo K, Xu R, Qiao HL, Chen J, 2021. Advances in research on sensilla structure and function in parasitic wasps. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(4): 822–845. [朱秀, 刘赛, 徐常青, 郭昆, 徐荣, 乔海莉, 陈君, 2021. 寄生蜂感受器的结构和功能研究进展. 应用昆虫学报, 58(4): 822–845.]