

寄生蜂感受器的结构和功能研究进展*

朱 秀** 刘 赛 徐常青 郭 昆 徐 荣 乔海莉*** 陈 君***

(中国医学科学院北京协和医学院, 药用植物研究所, 北京 100193)

摘 要 寄生蜂是寄生在寄主体内或体外的一类重要天敌昆虫, 在农林害虫生物防治中具有重要作用。寄生蜂对寄主的确定主要依靠触角敲打和产卵器刺探共同完成, 作为寄生蜂的重要感觉器官, 触角和产卵器上着生有不同种类的感受器, 在其寄主搜寻和产卵识别等过程中起着感受外界信息的关键作用。本文综述了国内外有关寄生蜂触角和产卵器上感受器的研究进展, 包括感受器的类群划分、超微结构和生理功能等方面, 并对该领域中尚待解决的问题和研究展望进行了探讨, 以期为深入研究寄生蜂的寄生行为, 揭示其对外界信息的感受机制以及将来利用寄生蜂进行害虫的生物防治提供理论基础。

关键词 寄生蜂; 触角; 产卵器; 感受器; 超微结构; 功能

Advances in research on sensilla structure and function in parasitic wasps

ZHU Xiu** LIU Sai XU Chang-Qing GUO Kun XU Rong QIAO Hai-Li*** CHEN Jun***

(Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China)

Abstract Parasitoid wasps play an important role in the biological control of agricultural and forestry pests. The antennae and ovipositor of these wasps are important sensory organs and bear different types of receptors that play key roles in host identification. This paper reviews advances in research on the ultrastructure, classification and physiological function of sensilla on the antennae and ovipositors of parasitoid wasps and discusses some unresolved problems and future research prospects in this field. This review provides a theoretical basis for further study of the behaviors of parasitic wasps, particularly how they perceive external information, and for the use of parasitic wasps in the biological control of insect pests.

Key words parasitoid; antenna; ovipositor; sensilla; ultrastructure; function

寄生蜂, 即寄生性膜翅目昆虫, 是寄生在寄主体内或体外的一类重要天敌昆虫, 在害虫生物防治中发挥着极其重要的作用(时敏等, 2020)。寄生蜂种类繁多, 目前已记述的寄生蜂物种数量达 50 万余种, 约占昆虫纲物种数量的 10%-20% (Eggleton and Belshaw, 1992; Pennacchio and Strand, 2006), 占寄生类昆虫物种(包括脉翅目、毛翅目、鳞翅目、捻翅目、鞘翅目、双翅目、膜翅目)数量的 80% 以上, 是寄生类昆虫中物种

多样性最丰富的类群 (Eggleton and Belshaw, 1992; Heraty, 2009)。寄生蜂类群包括姬蜂总科 Ichneumonoidea、小蜂总科 Chalcidoidea、细蜂总科 Proctotrupoidea、瘿蜂总科 Cynipoidea、青蜂总科 Chrysidoidea、钩腹蜂总科 Trigonoidea (Chen *et al.*, 2014; Tan *et al.*, 2017)、旗腹蜂总科 Evanioidea、冠蜂总科 Stephanoidea (Tan *et al.*, 2018) 共 8 个总科, 涵盖了姬蜂总科中的姬蜂科 Ichneumonidae、茧蜂科 Braconidae (Yu

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (81774015); 中国医学科学院医学与健康科技创新工程项目 (CIMFS 2016-I2M-3-017)

**第一作者 First author, E-mail: zhuxiu031@126.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: qhl193314@sina.com; jchen@implad.ac.cn

收稿日期 Received: 2020-10-12; 接受日期 Accepted: 2021-04-19

et al., 2021), 小蜂总科中的小蜂科 Chalcididae、金小蜂科 Pteromalidae、旋小蜂科 Eupelmidae、姬小蜂科 Eulophidae、长尾小蜂科 Torymidae、跳小蜂科 Encyrtidae、广肩小蜂科 Eurytomidae、蚜小蜂科 Aphelinidae、赤眼蜂科 Trichogrammatidae、缨小蜂科 Mymaridae 和棒小蜂科 Signiphoridae (Noyes, 2019), 细蜂总科中的细蜂科 Proctotrupidae、柄腹细蜂科 Heloridae、窄腹细蜂科 Roproniidae、修复细蜂科 Cerambycidae、离颚细蜂科 Vanhorniidae、缘腹细蜂科 Scelionidae 和广腹细蜂科 Platygasteridae (何俊华和许再福, 2015), 青蜂总科中的短节蜂科 Sclerogibbidae (Liu and Xu, 2013)、犁头蜂科 Embolemidae (Xu *et al.*, 2012)、螯蜂科 Dryinidae (Olmi and Xu, 2015) 和肿腿蜂科 Bethyidae (Azevedo *et al.*, 2018), 旗腹蜂总科中的旗腹蜂科 Evaniidae (Deans *et al.*, 2018)、举腹蜂科 Aulacidae (Chen *et al.*, 2016) 和褶翅蜂科 Gasteruptionidae (Zhao *et al.*, 2012; Tan *et al.*, 2016) 等 27 个科, 其分布遍及世界各地 (时敏等, 2020)。

寄生蜂是营寄生生活的昆虫, 寄生方式多样, 根据不同的划分依据可分为不同类群。根据所寄生的寄主发育阶段不同, 可将寄生蜂分为卵期寄生蜂、幼虫期寄生蜂、蛹期寄生蜂、成虫期寄生蜂以及跨期寄生蜂; 根据寄生位置不同, 寄生蜂可分为内寄生蜂 (Endoparasitism) 和外寄生蜂 (Ectoparasitism); 根据被寄生后的寄主是否继续发育, 可将寄生蜂分为容性寄生蜂 (Koinobionts) 和抑性寄生蜂 (Idiobionts); 根据寄主范围的大小可分为专一性寄生 (Monophagous parasitism) 和广寄生 (Polyphagous parasitism), 其中, 专一性寄生 (又称为单一性寄生) 只能寄生一种或少数几种寄主, 而广寄生能寄生几种或多种寄主; 另外, 有的寄生蜂只寄生已被其他寄生蜂寄生的寄主, 称为盗寄生 (Cleptoparasitism); 还有的寄生蜂寄生在别的寄生蜂上, 称为重寄生 (Hyperparasitism) (Vinson, 1984; Whitfield, 2003; Pennacchio and Strand, 2006; Asgari and Rivers, 2011)。

寄生蜂在与寄主长期协同进化过程中, 逐渐形成了寄主搜寻、产卵识别与产卵、产卵后处理等独特的寄生行为 (Miller, 1972; Amornsak *et al.*, 1998)。寄生蜂可以通过嗅觉识别与寄主有关的化学信息物质, 视觉识别寄主及寄主植物表面色差信息, 触觉识别寄主保护物性状特征, 听觉识别寄主运动和取食产生的介质振动信号, 以及一些特殊的感觉器官感受寄主活动和代谢的红外辐射等多种途径, 综合判断寄主害虫的准确位置, 从而完成寄生行为 (Vinson, 1984; 王小艺和杨忠岐, 2008)。对于寄生蜂而言, 能否找到和识别寄主并成功寄生, 直接决定着后代种群的生存与繁衍。而寄生蜂对寄主的搜寻、选择和产卵识别过程都受到外界化学信息物质的调控 (娄永根和程家安, 2000)。触角和产卵器作为寄生蜂的重要感觉器官, 行使感受外界化学信息的功能 (赵立静和班丽萍, 2011; 庞秀楠等, 2020), 这些功能的实现主要是通过触角和产卵器上多种类型的感受器来完成, 即: 寄生蜂触角和产卵器上的感受器与其寻找寄主、识别寄主、定位和识别产卵位置等行为密切相关 (Weseloh, 1972; Dahms, 1984; Bin and Vinson, 1986)。因此, 对于寄生蜂感受器的研究, 能够揭示其对外界化学信息的感受机制, 为深入探究和调控寄生蜂的寄生行为, 为将来利用寄生蜂进行害虫的生物防治提供理论基础。本文综合寄生蜂触角和产卵器上感受器的现有研究, 并与其它昆虫类群的相关研究进行比较, 综述了寄生蜂触角和产卵器上各类感受器的形态结构及功能的研究进展, 为深入研究寄生蜂寄生行为提供参考。

1 昆虫感受器的一般结构和分类

昆虫的感受器是其体壁的一个特化区域, 由表皮特化而成, 是昆虫感受外界环境和内部刺激并产生反应的重要结构, 这些结构与神经系统一起调节和控制着昆虫的行为, 是昆虫机体感知内、外环境的基础以及进行化学通讯的信息接收装置 (余海忠, 2007; 周国鑫等, 2010)。昆虫的感受器由一个母细胞通过不同的细胞分裂演化而来的毛原细胞、感觉神经细胞和一些辅

助细胞组成(马瑞燕和杜家纬, 2000)。这种构成感受器细胞的同源性, 导致昆虫感受器的分类存在一定困难。截至目前, 国内外对昆虫感受器的命名仍没有公认的统一标准, 导致形态相似的感受器存在不同命名的现象。

根据电子显微镜下的形态和结构差异, 昆虫感受器可分为不同类型(余海忠, 2007)。根据亲脂性孔道数, 昆虫感受器可分为有孔型、无孔型和多孔型, 其中有孔型和多孔型感受器的气孔着生位置不同, 又可细分为壁具孔型和顶端具孔型, 而壁具孔型包括单壁型和双壁型两种类型(Altner *et al.*, 1977); 根据感受器的外部形态特征及其存在于表皮的位置, 昆虫感受器可分为锥形感受器、刺形感受器、栓锥形感受器、毛形感受器、腔锥形感受器(又称为坛形感受器、瓶形感受器、锥形乳突状感受器、乳状感受器等)、板形感受器、耳形感受器、鳞形感受器、钟形感受器、指形感受器等类型(Schneider, 1964; Zacharuk and Shields, 1991; 田慎鹏和徐志强, 2003)。

根据生理功能的不同, 昆虫的感受器可分为化学感受器、机械感受器、温度感受器和湿度感受器(Slifer, 1970; Steinbrecht, 1997; Keil, 1999)。机械感受器(Mechanosensilla, MS)和温湿度感受器(Thermo-hygrosensilla, T-HS)属于无孔型感受器(Aporous, AP)(Keil, 1999; Ochieng *et al.*, 2000); 化学感受器又可细分为味觉感受器、嗅觉感受器, 其中味觉感受器(Gustatory chemosensilla, GCS)多为单孔型(Uniporous, UP)感受器, 嗅觉化学感受器(Olfactory chemosensilla, OCS)(Steinbrecht, 1997; Keil, 1999)以多孔型感受器(Multiparous, MP)居多; 以及兼具两种或两种以上功能的感受器, 化学-机械感受器(Chemomechanosensilla, GC-MS)(Schneider, 1964; Barbarossa *et al.*, 1998)。一般来说, 单孔型感受器的孔位于感受器的端部, 所以又叫顶端具孔型感受器, 而多孔型感受器的孔位于感受器壁上, 所以又称为壁具孔型感受器。此外, 还有学者提出根据感受器的空间排列对昆虫感受器的功能进行推断(Keil,

1999)。

尽管昆虫感受器种类繁多, 但每种感受器在昆虫体表并非随机分布。Schneider(1964)认为昆虫感受器的空间分布模式在昆虫形态发生阶段便已确定, 且每种昆虫有其独特的感受器分布模式。因此, 昆虫分类学家也会将昆虫触角感受器的形态特征作为昆虫分类的重要依据之一(李竹和陈力, 2010)。

2 触角感受器的类型、结构及功能

昆虫感受器的分布范围主要包括昆虫触角、下颚须、下唇须、翅面、跗节、尾须以及产卵器等(马瑞燕和杜家纬, 2000; 石宇, 2008)。触角作为昆虫的重要感觉附肢, 是富集各种感受器最多的器官之一。触角又叫触须, 被称为是昆虫的鼻子(Zacharuk, 1985), 一般分为柄节、梗节和鞭节三个部分(Isidoro *et al.*, 1996)。触角上着生有许多不同类型的感受器, 这些感受器通常由神经元(Neuron)、鞘原细胞(Thecogen cell)、毛原细胞(Trichogen cell)、膜原细胞(Tormogen cell)、感器液腔(Sensillum lymph cavity)、表皮细胞(Epidermal cell)和最外部的角质层(Cuticle)组成(Kelling, 2001)。触角感受器对于寄生蜂的配偶寻找、寄主和猎物定位至关重要, 对其在感受机械振动、温湿度和化学信号等外界信息的过程中起着直接作用(Marshall, 1935; Dethier and Chadwick, 1948; Schneider, 1964; Weseloh, 1972; 余海忠, 2007)。

国内外学者利用电子显微技术对蜜蜂科(Norton and Vinson, 1974a; Navasero and Elzen, 1991; Ochieng *et al.*, 2000; Bleeker *et al.*, 2004; 陈新芳等, 2004; Roux *et al.*, 2005; Bourdais *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2007; 黄妍等, 2007; 王义平等, 2008)、姬蜂科(刘万学和万方浩, 2007; Dweck and Gadallah, 2008)、瘿蜂科(Butterfield and Anderson, 1994)、小蜂总科的姬小蜂科(Barlin *et al.*, 1981a; Dahms, 1984)、金小蜂科(Slifer, 1969; Miller, 1972; Wibel *et al.*, 1984; Pettersson *et al.*, 2001; Ryan, 2002; Onagbola and Fadamiro, 2008)、缨小蜂科(van Baaren *et al.*,

1999)、跳小蜂科(van Baaren *et al.*, 1996)、蚜小蜂科(王竹红和黄建, 2007; 方美娟, 2012)、赤眼蜂科(Olson and Andow, 1993; Amornsak *et al.*, 1998; Cönsoli *et al.*, 1999; 弓淑芬等, 2004)、细蜂总科的缘腹细蜂科(陈丽等, 2013)和广腹细蜂科(赵晓英等, 2011)以及青蜂总科的螯蜂科(李帅等, 2012)和肿腿蜂科(田慎鹏和徐志强, 2003)等科的多种寄生蜂触角及其感

受器的超微结构进行了深入研究(表1)。对于寄生蜂触角感受器形态结构的认知是寄生蜂触角功能研究的前提和基础。至今, 电子显微技术(包括扫描电镜和透射电镜)、触角电位技术、单感器记录技术、免疫电镜技术、表面接触记录技术等技术已逐步用于寄生蜂触角感受器的形态、功能、及神经传导等方面开展相关研究(余海忠, 2007)。

表 1 寄生蜂触角感受器类型
Table 1 Types of antennal sensilla of parasitic wasps

物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
姬蜂科 Ichneumonidae		
棉铃虫齿唇姬蜂 <i>Camponotus chloridiae</i>	毛形感受器、板形感受器、钟形感受器、锥形感受器、Böhm 氏鬃毛、刺形感受器、腔锥形感受器	颜增光等, 2004; 刘万学和万方浩, 2007
稻纵卷叶螟红腹姬蜂 <i>Eribourus vulgaris</i>	毛形感受器(2种)、刺形感受器、板形感受器、腔锥形乳突状感受器、Böhm 氏鬃毛	刘小改等, 2015
密点曲姬蜂 <i>Scambus punctatus</i>	毛形感受器(3种)、刺形感受器、板形感受器、Böhm 氏鬃毛、腔锥形乳突状感受器	赵红盈, 2012
短脚曲姬蜂 <i>Scambus brevicornis</i>	毛形感受器、刺形感受器、板形感受器、腔锥形乳突状感受器、钟形感受器、Böhm 氏鬃毛	赵红盈等, 2020
<i>Camponotus sonorensis</i>	毛形感受器、锥形感受器(2种)、板形感受器	Norton and Vinson, 1974b
茧蜂科 Braconidae		
<i>Microplitis croceipes</i>	毛形感受器、刺形感受器、板形感受器、锥形感受器、腔锥形感受器	Ochieng <i>et al.</i> , 2000
<i>Cotesia glomerate</i> ; <i>Cotesia rubecula</i>	毛形感受器(3种)、腔锥形感受器(2种)、板形感受器	Bleeker <i>et al.</i> , 2004
淡足侧沟茧蜂 <i>Microplitis pallidipes</i>	毛形感受器、刺形感受器、板形感受器、锥形感受器(2种)、腔锥形感受器	Gao <i>et al.</i> , 2007
腰带长体茧蜂 <i>Microcentrus cingulum</i>	毛形感受器、刚毛形感受器、板形感受器	黄妍等, 2007
松毛虫脊茧蜂 <i>Aleiodes esenbeckii</i>	毛形感受器、板形感受器、刺形感受器和锥形感受器	王义平等, 2008
中红侧沟茧蜂 <i>Microplitis mediator</i>	毛形感受器、刺形感受器、板形感受器、锥形感受器(2种)、腔锥形感受器	李科明等, 2012
菜蚜茧蜂 <i>Diaeretiella rapae</i>	毛形感受器、板形感受器、锥形感受器、刺形感受器	田盼盼等, 2015
烟蚜茧蜂 <i>Aphidius gifuensis</i>	毛形感受器(2种)、刺形感受器(2种)、板形感受器、Böhm 氏鬃毛、腔锥形乳突状感受器、锥形感受器	孙志娟等, 2014
布氏潜蝇茧蜂 <i>Fopius vandenboschi</i>	毛形感受器、板状感受器、腔锥形感受器、Böhm 氏鬃毛、腔形感受器	涂蓉等, 2013
长尾全裂茧蜂(前裂长管茧蜂) <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	毛形感受器、Böhm 氏鬃毛、刺形感受器、锥形感受器、板形感受器、腔锥形感受器、钟形感受器、嗅孔、腔形感受器、鳞形感受器、栓锥形感受器	白嘉诚等, 2012; 范一霖等, 2013

续表 1 (Table 1 continued)

物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
枯叶蛾绒茧蜂 <i>Apanteles liparidis</i>	毛形感受器、板形感受器、刺形感受器 (2 种)、栓锥形感受器、坛形感受器 (2 种)、端突柱形感受器、腔形感受器、Böhm 氏鬃毛	汤方和付盈盈, 2013
豆柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus fabarum</i>	毛形感受器、刺形感受器 (2 种)、锥形感受器、腔锥形感受器 (2 种)、板形感受器	席玉强等, 2010
甘蓝潜蝇茧蜂 <i>Opius dimidiatus</i>	毛形感受器、板形感受器、刺形感受器、锥形感受器、腔锥形感受器、鳞形感受器	顾丁等, 2009
悬茧蜂 <i>Meteorus</i> sp. <i>Habrobracon hebetor</i>	毛形感受器、板形感受器、鳞形感受器、Bohm 氏鬃毛、嗅孔 毛形感受器、锥形感受器、刺形感受器、板形感受器、腔锥形感受器	蒋帅帅等, 2009 Dweck, 2009
麦蛾茧蜂 <i>Bracon hebetor</i>	毛形感受器, 板形感受器, 刺形感受器, 鳞状感受器, 锥形乳头状感受器、嗅孔	李晶津等, 2008
蚜茧蜂 <i>Aphidius rhopalosiphi</i>	毛形感受器、板形感受器、腔锥形感受器 (2 种)	Bourdais <i>et al.</i> , 2006
二化螟盘绒茧蜂 <i>Cotesia chilonis</i>	毛形感受器、板形感受器、刚毛形感受器、柱形感受器、钟形感受器、锥形感受器 (3 种)	周志军和王世贵, 2005
小菜蛾绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	毛形感受器、板形感受器、腔锥形感受器 (2 种)	Roux <i>et al.</i> , 2005
同色潜蝇茧蜂 <i>Opius concolor</i> <i>Cardiochiles nigriceps</i>	毛形感受器、板形感受器 毛形感受器、锥形感受器 (4 种)、板形感受器	Barbarossa <i>et al.</i> , 1998 Norton and Vinson, 1974b
<i>Microplitis croceipes</i>	毛形感受器、锥形感受器 (2 种)、板形感受器	Norton and Vinson, 1974b
缨小蜂科 Mymaridae		
<i>Anaphes victus</i> ; <i>Anaphes listronoti</i>	毛形感受器、刺形感受器 (4 种)、锥形感受器、板形感受器	van Baaren <i>et al.</i> , 1999
姬小蜂科 Eulophidae		
白蛾黑棒啮小蜂 <i>Tetrastichus septentrionalis</i>	毛形感受器 (2 种)、刺形感受器、板形感受器 (2 种)、乳头形感受器 (2 种)、Böhm 氏鬃毛、腔锥形感受器、指形感受器	洪权春等, 2016
阿氏啮小蜂 <i>Tetrastichus hagenowii</i>	毛形感受器 (2 种)、板形感受器 (2 种)、多孔厚壁钉	Barlin, <i>et al.</i> , 1981
白蜡吉丁啮小蜂 <i>Tetrastichus planipennis</i>	毛形感受器 (3 种)、板形感受器 (2 种)、指形感受器、刺形感受器、锥形乳头状感受器、Böhm 氏鬃毛	高宇等, 2013
椰心叶甲啮小蜂 <i>Tetrastichus brontispae</i>	毛形感受器、多孔板状感受器、刺形感受器、锥形感受器、耳形感受器、乳状感受器、腔形感受器、Böhm 氏鬃毛	辛星等, 2010
豌豆潜蝇姬小蜂 <i>Diglyphus isaea</i>	单孔毛状感受器、Böhm 氏鬃毛、感觉孔、多孔片状感受器 (板形感受器)、锥形乳头状感受器、厚壁化学感受器、薄壁化学感受器、毛状感受器	邹德玉等, 2009
桑天牛卵啮小蜂 <i>Aprostocetus prolixus</i> ; 桑天牛长尾啮小蜂 <i>Aprostocetus fukutai</i>	毛形感受器、坛形感受器、板状感受器、指形感受器、刺形感受器、Böhm 氏鬃毛	王树香等, 2007
刺桐姬小蜂 <i>Quadrastichus erythrinae</i>	毛形感受器、刺形感受器、多孔板状感受器、剑状感受器、耳状感受器、乳状感受器、带状感受器	张振飞等, 2007

续表 1 (Table 1 continued)

物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
赤眼蜂科 Trichogrammatidae		
<i>Trichogramma nubilae</i>	毛形感受器 (4 种)、锥形感受器、板形感受器	Olson and Andow, 1993
土耳其光脉赤眼蜂 <i>Aphelinoidea anatolica</i> ; 沙湾光脉赤眼蜂 <i>Aphelinoidea shawanica</i>	毛形感受器、坛形感受器、锥形感受器、板形感受器、镰刀形感受器、钟形感受器	黄帅等, 2007
<i>Trichogramma galloi</i> ; <i>Trichogramma pretiosum</i>	毛形感受器 (3 种)、板形感受器, 腔锥形感受器	Cönsoli <i>et al.</i> , 1999
玉米螟赤眼蜂 <i>Trichogramma ostrinae</i> ; 拟澳洲赤眼蜂 <i>Trichogramma confusum</i> 松毛虫赤眼蜂 <i>Trichogramma dendrolimi</i>	毛形感受器 (2 种)、栓锥感受器、刺形感受器、坛形感受器、钟形感受器、板形感受器、镰刀形感受器	弓淑芬等, 2004
跳小蜂科 Encyrtidae		
班氏跳小蜂 <i>Aenasius bambawalei</i>	毛形感受器 (6 种)、刺形感受器 (3 种)、锥形感受器 (4 种)、锥形乳头状感受器、板形感受器 (2 种)、Böhm 氏鬃毛 (2 种)、舌形片状感受器	龙秀珍等, 2013
<i>Epidinocarsis lopezi</i> ; <i>Leptomastix dactylopii</i>	毛形感受器、刺形感受器 (4 种)、锥形感受器、板形感受器	van Baaren <i>et al.</i> , 1996
<i>Sympiesis sericciconiis</i>	毛形感受器、板形感受器、腔锥形感受器	Meyhöfer <i>et al.</i> , 1997
金小蜂科 Pteromalidae		
蝇蛹俑小蜂 <i>Spalangia endius</i>	毛形感受器、刺形感受器、板状感受器、锥形乳头状感受器、薄壁化学感受器、厚壁化学感受器、鬃形感受器、Böhm 氏鬃毛	赵海燕等, 2013
<i>Pteromalus puparum</i>	毛形感受器 (5 种)、刺形感受器、腔锥形感受器、板形感受器	Dweck, 2009
<i>Pteromalus cerealellae</i>	毛形感受器 (4 种)、腔锥形感受器、刺形感受器、板形感受器、头状花序锥形钉状感受器 (Basiconic capitate peg sensilla)	Onagbola and Fadamiro, 2008
<i>Nasonia vitripennis</i>	板形感受器 (3 种)、钟形感受器、头状花序锥形钉状感受器	Wibel <i>et al.</i> , 1984
蝶蛹金小蜂 <i>Pteromalus puparum</i>	厚壁化学感受器、薄壁化学感受器、板状感受器、短曲触觉毛、纤直触觉毛、锥形乳头状感受器、刺形感受器	徐颖等, 2000
蚜小蜂科 Aphelinidae		
桨角蚜小蜂 <i>Eretmocerus</i> sp.; 浅黄恩蚜小蜂 <i>Encarsia sophia</i> ; 日本恩蚜小蜂 <i>Encarsia japonica</i>	毛形感受器、坛形感受器、板形感受器、锥形感受器、刺形感受器、Böhm 氏鬃毛	方美娟, 2012
友恩蚜小蜂 <i>Encarsia amacula</i>	毛形感受器、板形感受器、钟形感受器、指形感受器、Böhm 氏鬃毛	王竹红和黄建, 2007
缘腹细蜂科 Scelionidae		
夜蛾黑卵蜂 <i>Telenomus remus</i>	毛形感受器、锥形感受器 (3 种)、栓锥感受器、钟形感受器、毛状弯曲形感受器和具沟端弯感受器 (可为是毛形感受器)、端孔坛形感受器、芽孢形感受器、刺形感受器	陈丽等, 2013

续表 1 (Table 1 continued)		
物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
<i>Telenomus reynoldsi</i>	毛形感受器、刺形感受器、锥形感受器、腔锥形感受器、多 孔槽形感受器 (Multiporous grooved sensillum)	Cave and Gaylor, 1987
广腹细蜂科 Platygasteridae		
刺粉虱黑蜂 <i>Amitus hesperidum</i>	毛形感受器、板形感受器、腔锥形感受器、柱形感受器、栓 锥形感受器、Böhm 氏鬃毛	赵晓英等, 2011
瘿蜂科 Cynipoidae		
<i>Trybliographa rapae</i>	毛形感受器、板形感受器、腔锥形感受器	Butterfield and Anderson, 1994
肿腿蜂科 Bethyridae		
管氏肿腿蜂 <i>Scleroderma guani</i>	毛形感受器 (2 种)、刺形感受器、锥形感受器、鳞形感受器、 栓锥形感受器、钟形感受器、坛形感受器、板形感受器、柱 形感受器 (2 种)、长锥形感受器、耳形感受器	田慎鹏和徐志强, 2003
螫蜂科 Dryinidae		
稻虱红螫蜂 <i>Haplogonatopus japonicus</i>	毛形感受器 (3 种)、刺形感受器、锥形感受器 (5 种)、柱形 感受器 (2 种)、Böhm 氏鬃毛、锥形乳头状感受器	李帅等, 2012

寄生蜂触角表面分布的感受器主要类型包括毛形感受器、刺形感受器、Böhm 氏鬃毛、锥形感受器、腔锥形感受器和板形感受器 (表 1)。除了上述常见的感受器类型,少量文献还报道了鳞形感受器 (顾丁等, 2009; 毕康, 2012), 钟形感受器 (董文霞和张钟宁, 2006), 指形感受器 (洪权春等, 2016), 柱形感受器 (李帅等, 2012), 芽孢形感受器 (陈丽等, 2013) 和嗅孔 (范一霖等, 2013) 等。其中, 毛形感受器、刺

形感受器和锥形感受器均属于毛发状 (Hair-like) 的感受器, 由于形态较为相近, 同一种感受器不同文献描述可能会存在差异, 如 Dweck (2009) 及 Bleeker 等 (2004) 等描述的单孔毛形感受器 (图 1: A), 在一些文献中则被定义为锥形感受器 (图 1: B) (Norton and Vinson, 1974a, 1974b; Navasero and Elzen, 1991; Ochieng *et al.*, 2000; Gao *et al.*, 2007; Dweck and Gadallah, 2008), 而 Onagbola 和 Fadamiro (2008) 等则

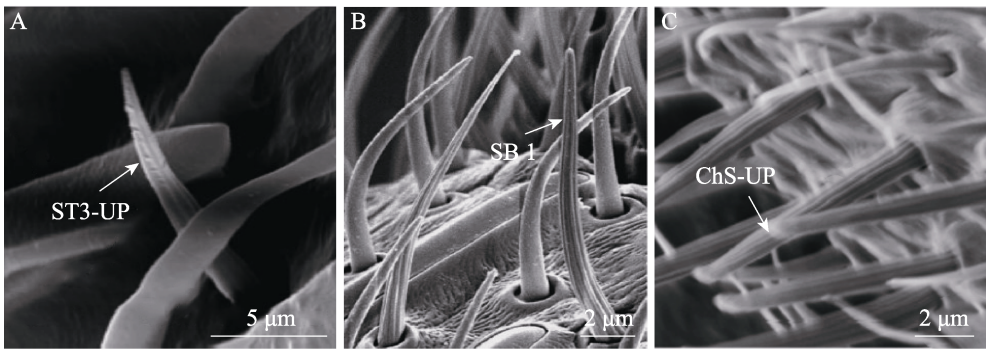


图 1 文献记载存在差异的几种感受器
Fig. 1 Several different sensilla have been documented

- A. 单孔型毛形感受器 (ST3-UP) (Dweck, 2009); B. 锥形感受器 1 (SB1) (Ochieng *et al.*, 2000);
C. 单孔型刺形感受器 (ChS-UP) (Onagbola and Fadamiro, 2008)。
- A. Uniporous sensilla trichodea (ST3-UP) (Dweck, 2009); B. Basiconic sensilla (SB1) (Ochieng *et al.*, 2000);
C. Uniporous sensilla chaetica (ChS-UP) (Onagbola and Fadamiro, 2008).

将其描述为单孔型刺形感受器(图 1: C)。

2.1 毛形感受器

毛形感受器(Sensilla trichodea, ST)在寄生蜂的触角上分布最广、数量最多,一般在整根触角上均有分布。其主要特征是呈毛发状,基部具窝或突起,直立或略微弯曲,从基部向端部逐渐变细,末端一般较尖,少数末端较钝圆。毛形感受器较其他毛发状感受器的显著区别是其长度相对较长(Schneider, 1964), Olson 和 Andow (1993)曾将感受器宽长比小于 0.3 的毛发状感受器定义为毛形感受器。

根据其长短、粗细、弯曲程度、孔洞的有无及孔洞着生位置,毛形感受器可分为多种亚型(Schneider, 1964)。如短脚曲姬蜂 *Scambus brevicornis* 的触角毛形感受器,可按其长短、基部窝穴对感受器包裹的紧密程度,分为 3 个亚型(赵红盈等, 2020)。斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *Microplitis prodeniae* 的触角毛形感受器,可按其长短不同,分为 2 个亚型(严珍等, 2016)。两种盘绒茧蜂属寄生蜂 *Cotesia glomerata* 和 *C. rubecula* 的触角毛形感受器,可按其孔洞的着生位置,分为 3 种亚型,即无孔型毛形感受器、端具孔型毛形感受器和壁具孔型毛形感受器(Bleeker *et al.*, 2004)。金小蜂属昆虫 *Pteromalus puparum* 触角上具有 5 种毛形感受器,分别是 2 种无孔型、2 种单孔型以及 1 种多孔型(Dweck, 2009)。*P. cerealellae* 触角上分别分布有 3 种无孔型和 1 种多孔型毛形感受器(Onagbola and Fadamiro, 2008)。

毛形感受器是寄生蜂触角上分布最广的一种感受器类型,也是研究较多的感受器类型。早期的研究曾根据毛形感受器表面分布的微孔,来推断其功能。一般认为表面不具有微孔的毛形感受器是一种机械感受器(van Baaren *et al.*, 1996; Dweck, 2009)。如红足侧沟茧蜂 *M. croceipes* 的毛形感受器上没有任何微孔,可根据其窝状插入触角表皮着的生方式以及空间分布情况推断其可能具有机械感受器的功能(Ochieng *et al.*, 2000)。而表面具有微孔的毛形感受器一般认为

其属于化学感受器(Clyne *et al.*, 1997)。电生理学研究认为毛形感受器在昆虫寻找异性个体的过程中具有化学感受的功能,可以感知高度专一化的性信息素(Schneider, 1964; Clyne *et al.*, 1999)。随后的分子生物学研究发现毛形感受器中存在气味受体蛋白(Odorant binding protein)(Gomez-Diaz *et al.*, 2018),可以促使昆虫产生嗅觉反应,来感受外界的化学信息(Sachse and Krieger, 2011),更加明确了毛形感受器具有化学感受功能。

毛形感受器表面微孔的数量及着生部位不同,其功能亦不同。表皮上只具有一个微孔,且微孔位于感受器端部的毛形感受器为接触性的化学感受器(味觉感受器)和机械感受器的功能(Barbarossa *et al.*, 1998)。如 *P. puparum* 触角上的两种单孔型毛形感受器就属于此类,其垂直于触角生长,高于其他感受器,且主要分布于鞭节近端部位(van Baaren *et al.*, 1996; Dweck, 2009);而表皮上具有多个微孔,且微孔位于感受器壁上的毛形感受器主要是嗅觉感受器。如黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* 触角上的多孔型毛形感受器能够感受雌蜂释放的性信息素或感受聚集信息素(Norton and Vinson, 1974a, 1974b)。李科明等(2012)利用扫描电镜和透射电镜发现中红侧沟茧蜂 *M. mediator* 触角的毛形感受器角质层壁厚,且壁上具有小孔、内腔有神经树突,进而推断其具有嗅觉功能(洪权春等, 2016)。

2.2 刺形感受器

刺形感受器(Sensilla chaetica, SC)一般分布于寄生蜂触角鞭节的各亚节端部(Schneider, 1964; van Baaren *et al.*, 1999; 余海忠, 2007; 李竹和陈力, 2010),但也有少数种类分布于触角的柄节和梗节上,如斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *M. prodeniae*(严珍等, 2016)和白蛾黑棒啮小蜂 *Tetrastichus septentrionalis*(洪权春等, 2016)等。刺形感受器形状类似于毛形感受器,但其长度较毛形感受器短,端部微钝,而且刺形感受器的壁也比毛形感受器厚。刺形感受器的主要特征是基部

着生于臼状窝内,外形刚直如刺,具纵纹,垂直或近乎垂直于触角表面,明显高于其他感受器。

刺形感受器根据其形态特征,可分为不同亚型。如缨小蜂科两种寄生蜂 *Anaphes victus* 和 *A. listronoti* 均具有 4 种亚型的刺形感受器,其中类型 3 仅见于缨小蜂科昆虫中,而类型 2 和 4 还可见于跳小蜂科,类型 1 还可见于缘腹细蜂科和跳小蜂科 (van Baaren *et al.*, 1996, 1999)。

刺形感受器一般被认为是一种机械感受器,因为该感受器直立着生于寄生蜂的触角表面,通常显著高于其他感受器,因此易于最先接触外界物体,具有感受外界物理冲撞的机械功能 (Taruminkeng *et al.*, 1976)。研究人员根据刺形感受器在寄生蜂触角的柄节与头部之间的节间膜和梗节近基部端的分布情况,推断其可能作为一种本体感受器,用来感知寄生蜂触角的移动和位置 (Ochieng *et al.*, 2000; 董文霞和张钟宁, 2006)。李科明等 (2012) 通过透射电镜观察发现,中红侧沟茧蜂触角上的刺形感受器角质层壁厚,壁上无微孔,内腔有神经树突,推测该感受器可能具有感受机械刺激的功能。但也有报道称,刺形感受器为接触性的化学感受器,可能与味觉和嗅觉有关,在寄生蜂的寄主识别中发挥作用。如 van Baaren 等 (1999) 研究发现, *A. victus* 和 *A. listronoti* 两种寄生蜂触角上存在的 4 种刺形感受器,其中 3 种不仅具备机械感受器的功能,也具有接触性化学敏感的特征,而另外 1 种则是具有嗅觉感受器的特征。

2.3 Böhm 氏鬃毛

Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles, BB) 在很多寄生蜂中均有发现,一般成簇状分布于寄生蜂触角的柄节和梗节基部或柄节与头部间的基节或节间膜上,鞭节上无此感受器。Schneider (1964) 将 Böhm 氏鬃毛归类于刺形感受器,但其显著特征是比较刺形感受器短而尖,为圆锥状的尖细突起,不具臼窝,垂直于触角表面,体表光滑无孔,像短而锐利的刺,因此很多学者都将其作为独立的类型 (Merivee *et al.*, 1998; 高艳和罗礼智, 2005; 陆宴辉等, 2007; 洪权春等, 2016; 赵红盈等, 2020)。但也有部分学者仍沿用 Schneider

的分法,将其视为刺形感受器,如 Ochieng 等 (2000) 报道的刺形感受器其实就是 Böhm 氏鬃毛。

Böhm 氏鬃毛属于机械感受器,具感受重力的作用。在寄生蜂的飞行过程中,当触角遇到外界机械刺激时, Böhm 氏鬃毛能显著起到缓冲重力的作用,从而控制触角位置下降的速度 (Schneider, 1964)。

2.4 锥形感受器

锥形感受器 (Sensilla basiconica, SB) 通常着生在触角的鞭节上。其主要特征是呈近圆柱形,基部有臼状窝,从基部至端部逐渐变细呈锥状,端部较钝,表面具纵槽或光滑,直立或沿触角轴方向略微弯曲。

锥形感受器的形态多样,根据不同的形态结构,常分为 2 种到 4 种亚型。如茧蜂科的中红侧沟茧蜂 *M. mediator*、斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *M. prodeniae* 和淡足侧沟茧蜂 *M. pallidipes* 触角均具有 2 种锥形感受器,其表面或具纵槽或光滑,有孔或无孔,甚至感受器内腔的神经树突存在与否也存在差异 (Gao *et al.*, 2007; 严珍等, 2016)。棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chloridae* (刘万学和万方浩, 2007) 触角上具有 4 种类型的锥形感受器,其中,锥形感受器 I 数量多,感觉毛直立,从基部到端部逐渐变细,顶端钝圆,表面光滑,,在雄蜂触角鞭节上的分布数量明显多于雌蜂;锥形感受器 II 数量较少,基部膨大,末端钝圆,表面光滑,在距基部 1/2-2/3 处弯曲,在雌雄蜂触角鞭节上均有分布;锥形感受器 III 数量也较多,呈栓状,末端钝圆有孔,表面有纵纹,垂直于触角表面,仅分布于雌蜂的触角鞭节上;锥形感受器 IV 数量较少,仅分布于雄蜂触角鞭节的末端周缘,基部与触角轴平行,表面有纵纹,感觉毛的中上部向垂直于触角表面的方向弯曲,下部微粗,末端较钝圆。

锥形感受器具有多种功能,无孔的锥形感受器一般具有感受机械刺激的功能 (Olson and Andow, 1993; 李科明等, 2012), 具孔型的锥形感受器一般具有感受化学信息的功能,能够感受植物气味和性信息素,而且对温湿度敏感,能

够感受水蒸气、二氧化碳以及湿度变化 (Le Rü *et al.*, 1995; van Baaren *et al.*, 1999; Ochieng *et al.*, 2000; Gao *et al.*, 2007; 刘万学和万方浩, 2007)。研究发现, 棉铃虫齿唇姬蜂 *C. chlorideae* (刘万学和万方浩, 2007)、黑头折脉茧蜂 *C. nigriceps*、红足侧沟茧蜂 *M. croceipes*、索诺拉齿唇姬蜂 *C. sonorensis* (Norton and Vinson, 1974a, 1974b)、丽扑跳小蜂 *Leptomastix dactylopii*、大眼跳小蜂 *Epidinocarsis lopezi* (van Baaren *et al.*, 1996) 雌蜂触角上顶端具孔的锥形感受器具有味觉和机械感受的功能, 在寄主识别过程中具有重要作用。其中, 棉铃虫齿唇姬蜂触角上的锥形感受器 IV, 仅分布在雄蜂触角上, 推测其可能具有感受雌蜂性信息素的作用 (刘万学和万方浩, 2007)。

2.5 板形感受器

板形感受器 (Sensilla placodea, SP) 是寄生蜂类昆虫触角上最明显而且常见的一种感受器 (Barlin and Vinson, 1981b; Wibbel *et al.*, 1984; Olson and Andow, 1993; Amornsak *et al.*, 1998; Pettersson *et al.*, 2001; Gao *et al.*, 2007), 又称为多孔板形感受器 (Multiporous sensilla placodea) (Meyhöfer *et al.*, 1997), 在触角上的数量和分布密度仅次于毛形感受器, 广泛分布于触角的鞭节。其主要特征是呈椭圆形、纵长形或扁长条形沟状, 沿触角纵轴方向紧贴于触角表面着生, 除近端部 1/3 处外, 全部与触角表皮相连, 壁上多具孔。

板形感受器的形态变化较大, 在不同种寄生蜂间甚至同一寄生蜂内可能存在不同的形态。Barlin 和 Vinson (1981a) 研究了小蜂总科 7 个亚科 13 种寄生蜂触角上板形感受器的超微结构, 发现两种不同类型, 即一种为薄壁多孔型, 在雌雄寄生蜂中均有分布; 另一种为厚壁型, 孔数较少, 仅分布于雌蜂触角上。

根据板形感受器表面具微孔以及感受器内腔具多个神经元细胞的特征, 目前普遍认为板形感受器具有化学感受功能, 可以通过嗅觉感受外界的气味物质 (Patrick and Getz, 1992; Akers and Getz, 1993; Butterfield and Anderson, 1994; Getz and Akers, 1994; Barbarossa *et al.*, 1998;

Ochieng *et al.*, 2000; Pettersson *et al.*, 2001)。有学者通过单细胞记录仪等电生理学方法研究发现, 茧蜂科侧沟茧蜂属昆虫 *M. croceipes* 触角上的板形感受器对寄主植物气味的反应与气味浓度具有明显的剂量依赖效应 (Ochieng *et al.*, 2000), 表明板形感受器具有化学感受的功能。此外, 有学者认为板形感受器还具有能感受红外辐射的功能等 (Richerson *et al.*, 1972; Borden *et al.*, 1978)。

2.6 腔锥形感受器

腔锥形感受器 (Sensilla coelocnica, SCo) 又被称为锥形乳头状感受器 (Basiconic mastoid sensillum) (Cönsoli *et al.*, 1999; 邹德玉等, 2009; 高宇等, 2013)、坛形感受器 (Sensillum ampullaceum) (弓淑芬等, 2004; 黄帅等, 2007) 和乳状感受器 (张振飞等, 2007)。腔锥形感受器数量较少, 均匀分布于寄生蜂触角的鞭节表面。其形态与头状花序钉锥形感受器 (Basiconic capitate peg sensilla) (Onagbola and Fadamiro, 2008) 类似, 但腔锥形感受器的主要特征是基部具明显凹陷的皮下空腔 (Ryan, 2002), 腔内着生有粗壮且长度短于微毛的感觉锥端部伸出空腔略高于触角表皮, 为近球形或球形, 表面有沿感觉锥纵轴方向的纵沟。

不同类群寄生蜂的触角上, 腔锥形感受器的形态差异较大, 可分为多种亚型 (Roux *et al.*, 2005), 而不同亚型的腔锥形感受器具有不同的功能。一般认为, 在锥形感受器的端部具微孔和不规则状凹刻的亚型具有嗅觉功能 (van Baaren *et al.*, 1996; Steinbrecht, 1997; Keil, 1999; Bleeker *et al.*, 2004), 端部不具孔的亚型具有感受温湿度或机械刺激的功能 (Altner and Prillinger, 1980; Altner *et al.*, 1983; Yokohari, 1983; Wibbel *et al.*, 1984; Pettersson *et al.*, 2001; Onagbola and Fadamiro, 2008)。

2.7 钟形感受器

钟形感受器 (Sensilla campaniformia, SCa) 在寄生蜂触角感受器中相对少见, 该感器常分布于触角鞭节的中部, 数量较少, 每鞭节具 1-2 个。

钟形感受器的形态多样,呈囊状、乳状突起、圆顶状、炮塔状、感觉孔和扁圆状等形状。一般来说,通常受神经支配的钟形感受器形似圆形屋顶或炮塔,与表皮层或薄层相连。

目前,寄生蜂触角上钟形感受器的功能研究相对较少,但在其他昆虫上研究已较为透彻。如据 Pringle 报道,蜚蠊属 *Periplaneta* 昆虫触角上的钟形感受器是一种本体感受器,可以感知触角表面张力的变化 (Pringle, 1938)。Yokohari 推测意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 触角上的无孔型钟形感受器为温湿度感受器 (Yokohari, 1983)。此外,有研究发现有的钟形感受器具微孔结构,其感觉锥可伸出触角表皮,而且其内部神经与坛形感受器、腔锥感受器等相连,不仅能够感知二氧化碳和温湿度,而且对外界的气味刺激敏感,具有触觉和嗅觉的功能 (Dietz and Humphreys, 1971; Agren, 1977; Zacharuk, 1980)。

2.8 指形感受器

指形感受器 (Sensilla figure, SF) 呈拇指状,是已研究寄生蜂所有感受器中最粗壮者。其特征是从触角表皮隆起,基部不具基窝,端部凹陷,从基部到端部粗细基本一致,表面光滑无纵脊。

指形感受器在寄生蜂触角上较为少见,目前未见其相关功能的报道。洪权春等 (2016) 对白蛾黑棒啮小蜂 *T. septentrionalis* 触角感受器微观结构的研究中发现,该感受器仅分布于雌蜂触角鞭节末端。而与白蛾黑棒啮小蜂同属的昆虫白蜡吉丁啮小蜂 *T. planipennisi* 触角末节的顶端中央也发现有指形感受器的分布,且在雌雄寄生蜂触角上均可见 (高宇等, 2013)。

3 产卵器感受器的类型、结构和功能

除触角外,寄生蜂的产卵器上也分布有大量由性腺组织分化而来的感觉器官 (Snodgrass, 1931, 1935),对寄生蜂定位、识别并接受适合的寄主,尤其是对其寻觅隐蔽寄主 (如隐藏在植物基质中的寄主) 具有重要作用,在寄生蜂的产卵过程中发挥重要作用 (Papp, 1974; Le Ralec *et al.*, 1996)。

寄生蜂隶属于膜翅目,具衣鱼型产卵器,是全变态类昆虫中唯一保留这种产卵器的昆虫。寄生蜂的产卵器源于腹部第8腹节和第9腹节的生殖瓣延长,由产卵鞘 (第3产卵瓣) 和产卵管 (产卵针) 组成,产卵管包括背产卵瓣 (第2产卵瓣) 和腹产卵瓣 (第1产卵瓣) (Smith, 1968a, 1968b; Copland and King, 1972)。不同的产卵瓣通过复杂的连锁结构耦合在一起,可以前后滑动 (King and Copland, 1969; Copland, 1976),因此卵能够沿着产卵管腔进行移动 (邹德玉等, 2008)。这为产卵器刺入寄主、植物组织及土壤中提供了功能性依据。

目前,寄生蜂产卵器上感受器的相关研究报道较少。国内外学者对蜚蠊科 (章玉苹等, 2012; Ahmed *et al.*, 2013; 谷小红等, 2017)、姬蜂科 (颜增光等, 2004; 王世贵和蒋芸芸, 2007)、姬小蜂科 (邹德玉等, 2008; 徐晓蕊等, 2012; 高宇等, 2014; 郑溢华等, 2016)、金小蜂科 (陆文卿和郎所, 1984)、赤眼蜂科 (Cönsoli *et al.*, 1999) 等科寄生蜂产卵器上的感受器进行了形态和微观结构的观察和研究,发现寄生蜂产卵器上的感受器除了如触角上常见的毛形感受器、腔锥形感受器、钟形感受器、Böhm 氏鬃毛和刺形感受器等外,还包括浅凹状感受器、火山形感受器、栉齿状感受器以及分泌小孔 (Meyhöfer *et al.*, 1994; 徐晓蕊等, 2012; 郑溢华等, 2016) 等类型 (表2)。不同种类寄生蜂的产卵器及其感受器形态各异,其主要原因可能是寄生蜂为了适应多样性的寄主,从而满足寄主利用和适应而进化出的趋同现象 (Le Ralec *et al.*, 1996)。

寄生蜂的产卵器上除了具有多种类型的感受器外,在其产卵瓣的端部还常具有一种钩状突起 (Hook-like) 结构 (图2) (王世贵和蒋芸芸, 2007; 徐晓蕊等, 2012),该结构主要是用于刺穿寄主的表皮并在产卵过程中固定产卵器 (Hawke *et al.*, 1973)。此外,寄生蜂产卵管上还存在一种具有分泌功能的结构,称为分泌小孔 (Secretory pore) (图2)。该结构常着生于寄生蜂产卵管的末端,呈网状分布,无表皮腺。研究发现,所有的姬蜂科和蜚蠊科昆虫的产卵器上

表 2 寄生蜂产卵器感受器类型
Table 2 Types of ovipositor sensilla of parasitoid wasps

物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
姬蜂科 Ichneumonidae		
棉铃虫齿唇姬蜂 <i>Camponotus chlorideae</i>	毛形感受器、腔锥形感受器	颜增光等, 2004
半闭弯尾姬蜂 <i>Diadegma semiclausum</i>	钟形感受器、腔锥形感受器 (2 种)、浅凹状感受器、分泌毛孔	王世贵和蒋芸芸, 2007
<i>Venturia canescens</i>	钟形感受器 (2 种)、腔锥形感受器、surface-dome 感受器、pitted-dome 感受器	Shah, 2012
<i>Megarhyssa atrata</i>	毛形感受器 (3 种)、钟形感受器、分泌小孔	Nénon <i>et al.</i> , 1997
茧蜂科 Braconidae		
阿里山潜蝇茧蜂 <i>Fopius arisanus</i>	毛形感受器、Böhm 氏鬃毛、钟形感受器 (2 种)、浅凹状感受器、栓锥形感受器、腔锥形感受器、刺形感受器、分泌毛孔	谷小红等, 2017
布氏潜蝇茧蜂 <i>Fopius vandenboschi</i>		
切割潜蝇茧蜂 <i>Psytallia incise</i>		
长尾潜蝇茧蜂 (长尾全裂茧蜂) <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>		
长尾潜蝇茧蜂 (长尾全裂茧蜂) <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	Böhm 氏鬃毛、毛形感受器 (2 种)、钟形感受器 (2 种)、表皮刺、分泌毛孔	章玉苹等, 2012
菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	钟形感受器、腔锥形感受器 (3 种)、浅凹状感受器、分泌毛孔	王世贵和蒋芸芸, 2007
<i>Macrocentrus cingulum</i>	毛形感受器 (3 种) 腔锥形感受器、钟形感受器、分泌小孔	Ahmed <i>et al.</i> , 2013
<i>Habrobracon hebetor</i>	毛形感受器、钟形感受器、栓锥形感受器	Dweck <i>et al.</i> , 2008
<i>Orgilus lepidus</i>	钟形感受器 (2 种)、多细胞感受器 (Multicellular sensillum)	Hawke <i>et al.</i> , 1973
姬小蜂科 Eulophidae		
霍氏啮小蜂 (黑棒啮小蜂) <i>Tetrastichus howardi</i>	毛形感受器 (2 种)、刺形感受器 (2 种)、栓锥形感受器、栉齿状感受器、浅凹形感受器、火山形感受器、分泌毛孔	郑溢华等, 2016
豌豆潜蝇姬小蜂 <i>Diglyphus isaea</i>	毛形感受器、Böhm 氏鬃毛、锥形感受器、腔锥形感受器、栓锥感受器、短锥感受器、钟形感受器、火山形感受器、表皮刺	邹德玉等, 2008
白蜡吉丁啮小蜂 <i>Tetrastichus planipennisi</i>	毛形感受器 (2 种)、Böhm 氏鬃毛	高宇等, 2014
白蛾周氏啮小蜂 <i>Chouioia cunea</i>	毛状感受器、栓锥感受器、浅凹状感受器、乳状感受器、钟形感受器、栉齿状感受器、短锥感受器、Böhm 氏鬃毛	徐晓蕊等, 2012
<i>Aprostocetus procerae</i> (<i>Tetrastichus pachydiplosisae</i>)	毛形感受器 (3 种)、钟形感受器、栓锥形感受器 (3 种)、未命名 (7 种)	Nacro and Nénon, 2009
赤眼蜂科 Trichogrammatidae		
<i>Trichogramma galloi</i> ; <i>Trichogramma pretiosum</i>	未命名 (4 种)	Cönsoli <i>et al.</i> , 1999
<i>Trichogramma maidis</i>	毛形感受器、栓锥形感受器、未命名 (4 种)	Le Ralec and Wajnberg, 1990

续表 2 (Table 2 continued)

物种 Species	感受器类型 Types of sensilla	参考文献 References
广腹细蜂科 Platygasteridae		
<i>Platygaster diplosisae</i>	毛形感受器、钟形感受器、钟形感受器、未命名 (2 种)	Nacro and N��non, 2009
瘦蜂科 Cynipoidae		
<i>Trybliographa rapae</i>	栓锥形感受器、腔锥形感受器	Brown and Anderson, 1998

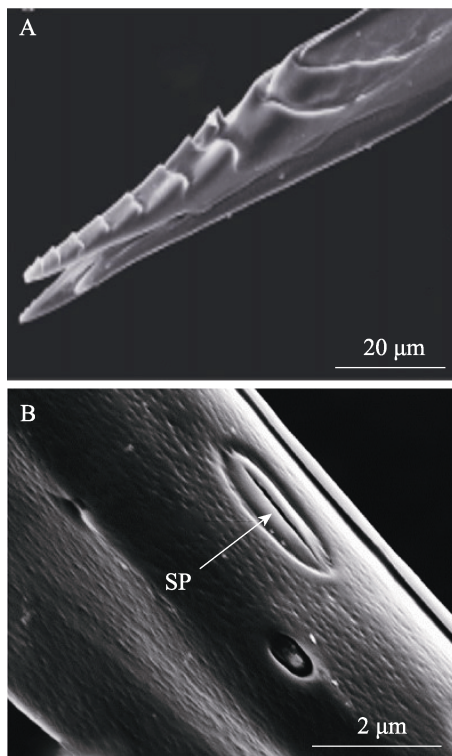


图 2 寄生蜂产卵器上的钩状突起和分泌小孔
Fig. 2 Hook-like structure and secretory pore on the ovipositor of parasitoid wasp

- A. 寄生蜂背产卵瓣端部的钩状突起 (郑溢华等, 2016);
B. 寄生蜂腹产卵瓣端部的分泌小孔 (SP)

(Ahmed *et al.*, 2013)。

A. The hook-like structure on the distal dorsal valve of *Tetrastichus howardi* (Zheng *et al.*, 2016); B. The secretory pore (SP) on the tip of ovipositor of *Macrocentrus cingulum* (Ahmed *et al.*, 2013).

均分布有这种分泌小孔 (Copland and King, 1972; N  non *et al.*, 1997; Shah, 2012)。如茧蜂科昆虫 *Macrocentrus cingulum* (Ahmed *et al.*, 2013) 产卵器上的分泌小孔呈长椭圆形, 中部有一狭长裂缝, 边缘由凸起的表皮围绕, 外形似人类眼睛, 成对分布于背产卵瓣近末端, 与脊平行。

有研究称, 分泌小孔分泌的物质在寄生蜂产卵器的刺探过程中起到润滑作用, 同时还可引起寄主细胞的消散 (N  non *et al.*, 1997; 王世贵和蒋芸芸, 2007; Shah, 2012)。

3.1 毛形感受器

毛形感受器 (Sensilla trichodea, ST) 在寄生蜂产卵器上也是分布最广、数量最多的感受器, 主要分布于产卵鞘 (高宇等, 2014; 郑溢华等, 2016; 谷小红等, 2017), 在产卵针上偶有分布 (章玉苹等, 2012)。其形态特征与触角上的毛形感器相似。

产卵器上的毛形感受器按其形状、大小, 亦可分为不同种类型。Ahmed 等 (2013) 发现茧蜂科 *M. cingulum* 产卵器上毛形感受器均分布于产卵鞘上, 其主要特征是表面具浅的纵纹, 壁上无孔, 角质层厚, 内部无树突结构。根据长短, 可分为 3 种不同类型, 其中, 毛形感受器 I 最长, 分布于整个产卵鞘表面; 毛形感受器 II 与毛形感受器 III, 较毛形感受器 I 短, 二者集中分布于产卵鞘的末端。姬小蜂科白蜡吉丁啮小蜂 *T. planipennisi* 与白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 产卵器上的毛形感受器形态相似, 均具有 2 种不同类型, 主要分布于产卵鞘端部, 呈无规则排列。其中, 毛形感受器 I (ST I) 细长、纤直或略呈弧形或弓形, 由基部向端部逐渐变细、变尖, 着生于中心凹陷明显、外缘略隆起且高于产卵鞘表面的臼状窝内; 毛形感受器 II 型 (ST II), 长度较毛形感受器 I 短, 着生的基窝凹陷不明显 (徐晓蕊等, 2012; 高宇等, 2014)。茧蜂科长尾全裂茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata* 产卵器上的毛形感受器在产卵鞘和产卵针上均有分布, 其中, 在产卵鞘基部分布的毛形感受器数量

较多;在产卵针上分布的数量较少,主要集中于端部。电子显微镜观察发现,长尾全裂茧蜂产卵器上存在有两种不同类型的毛形感受器,二者毗邻而生,外形相似,但一长一短(章玉苹等,2012)。

寄生蜂产卵鞘上的毛形感受器,其功能除了保护产卵器外,还能在寄生蜂产卵搜寻寄主过程中起定位和刺探产卵位点的作用(Le Ralec and Wajnberg, 1990)。

3.2 刺形感受器

寄生蜂产卵器上的刺形感受器(Sensilla chaetica, SC)形态特征与触角上的刺形感器相似,数量较少,一般仅分布于产卵鞘上。如霍氏啮小蜂 *T. howardi* 产卵器上的刺形感受器分布于产卵鞘两个侧面,短而尖,表面光滑无孔,多单生(郑溢华等,2016)。Nacro 等(2009)发现广腹细蜂科寄生蜂 *Platygaster diplosisae* 的产卵鞘上具有一种刺形感受器,形似毛发状,但不同于毛形感受器,被标记为 c 型感受器,该感受器仅存在于产卵鞘的末端,单生,其功能可能为机械感受。

3.3 Böhm 氏鬃毛

Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles, BB)主要特征是刚直如刺,短而尖,基部不具基窝,单生或成簇分布于产卵鞘基部,产卵鞘的端部和产卵针上也偶有分布。

Böhm 氏鬃毛在许多寄生蜂产卵器上均有报道,但不同的寄生蜂其分布位置和分布数量存在差异。4 种茧蜂科寄生蜂:阿里山潜蝇茧蜂 *Fopius arisanus*、切割潜蝇茧蜂 *Psytallia incise*、长尾潜蝇茧蜂 *D. longicaudata* 和布氏潜蝇茧蜂 *F. vandenboschi* 的产卵鞘内侧边缘和基部均分布有 Böhm 氏鬃毛,直立于体表,短而尖,不具基窝,但在不同种类间其长短存在明显差异(谷小红等,2017)。长尾全裂茧蜂 *D. longicaudata* 产卵器上的 Böhm 氏鬃毛多呈簇状分布,有的着生于产卵鞘的基部外侧,有的少量分布于产卵鞘的端部,有的成簇状有规律地排列在产卵针的基部(章玉苹等,2012)。

与茧蜂科的寄生蜂相比,姬小蜂科白蜡吉丁

啮小蜂 *T. planipennisi* 产卵器上的 Böhm 氏鬃毛并非常见的成簇分布,而是沿着产卵器方向呈单个、散乱地着生于产卵器的近端部,周围环绕着毛型感受器,其外形短而尖呈刺状,似刚毛,光滑无孔,基部至端部渐细,末端尖细(高宇等,2014)。豌豆潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* 产卵器上的 Böhm 氏鬃毛成对分布于产卵器鞘基部的收缩处,左右各一对,沿产卵器方向呈对称状(邹德玉等,2008)。

3.4 锥形感受器

锥形感受器(Sensilla basiconica, SB)在寄生蜂产卵器上的感受器中相对少见,目前仅在姬小蜂、广腹细蜂寄生蜂中有所发现。邹德玉等(2008)报道了豌豆潜蝇姬小蜂 *D. isaea* 产卵器上的锥形感受器,仅分布于产卵鞘的端部,每侧 2-3 个,其主要特征是表面光滑,不具纵纹,下部较粗,末端钝圆,基部具基窝,垂直于产卵鞘端部的外表面,在距感受器端部的 1/3-1/2 处呈向内瓣端部方向弯曲状。广腹细蜂科寄生蜂 *P. diplosisae* 产卵鞘上的锥形感受器仅分布于产卵鞘的末端,单生 1 个,具凹槽,末端钝圆,推测其具有化学感受的功能(Nacro and Nénon, 2009)。

3.5 腔锥形感受器

腔锥形感受器(Sensilla coeloclnica, SCo)在已研究的寄生蜂产卵器上分布数量较少,一般着生于产卵管上。徐晓蕊等(2012)将白蛾周氏啮小蜂 *C. cunea* 产卵器上的腔锥形感受器称为乳状感受器,主要分布在背产卵瓣和腹产卵瓣上。豌豆潜蝇姬小蜂 *D. isaea* 产卵器上的腔锥形感受器数量极少,仅发现有 2 个,分布于背产卵瓣第 5、6 个(排)倒钩状突起之间,该感受器着生于凹陷的卵形腔内,基部垂直于腔底部平面,端部稍有弯曲(邹德玉等,2008)。半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* 产卵器上的腔锥形感受器有两种不同类型,均分布于背产卵瓣和腹产卵瓣上。菜蛾盘绒茧蜂产卵器上具有 3 种类型的腔锥感受器,其中栓状腔锥感受器和乳头状腔锥感受器的形态特征类似于半闭弯尾姬蜂,同时还存在第 3 种腔锥感受器,其特征是凹陷狭

长,中央突起较低而长,表面有网孔,仅分布在背产卵瓣上(王世贵和蒋芸芸,2007)。茧蜂科昆虫 *M. cingulum* (Ahmed *et al.*, 2013) 产卵器上的腔锥形感受器在背产卵瓣和腹产卵瓣近端部 2/3 均有分布,但是在背产卵瓣的端部分布最为密集,均着生于凹陷的环状结构中,外部突起表面光滑,顶端中央具有一个孔状的开口。

寄生蜂产卵器上的腔锥形感受器被认为是一种机械感受器,可用于感知产卵器在基质中的运动,这在甘蓝根蛆匙胸瘿蜂 *Trybliographa rapae* 的研究中,被 Brown 等(1998)进一步证实。

3.6 钟形感受器

钟形感受器(Sensilla campaniformia, SCa)通常分布于寄生蜂产卵器的近端部位置,一般呈卵圆形或长卵圆形,形似带沿儿的圆帽,突起的顶部稍有凹陷。超微结构研究表明,钟形感受器的凸起部分为管状结构,具有树突膜,受神经支配(Ahmed *et al.*, 2013)。钟形感受器在寄生蜂的不同类群,不同部位上具有不同的形态结构。长尾全裂茧蜂 *D. longicaudata* 产卵器上的有两种不同类型的钟形感受器,均分布于产卵鞘的末端,这两种钟形感受器外形相似,外圈呈圆形凹陷,中心部分凸起,但钟形感受器Ⅱ的凸起部分比钟形感受器Ⅰ尖,而且直径也较小;其次,钟形感受器Ⅰ呈规律分布,与产卵鞘末端的倒钩状组织并列成一行,而钟形感受器Ⅱ呈不规则分布(章玉苹等,2012)。松毛虫脊茧蜂 *Aleiodes esenbeckii* (王义平等,2008)和菜蛾盘绒茧蜂 *C. plutellae* (王世贵和蒋芸芸,2007)产卵管上分布有大量的钟形感受器,均着生于背产卵瓣的近末端处,王义平等(2008)研究推测这些钟形感受器属于化学感受器,主要功能是用来感受寄主散发的化学分子,有助于雌蜂寻找合适的产卵位点。半闭弯尾姬蜂 *D. semiclausum* 产卵器上也有少量的钟形感受器,不仅分布于背产卵瓣的末端处,而且在腹产卵瓣上也有少量分布(王世贵和蒋芸芸,2007)。

3.7 栓锥形感受器

栓锥形感受器(Styloconic sensilla, SS)在

寄生蜂的产卵器上较为常见,一般分布于产卵管上,其主要特征是端部较钝,状如栓锥,突出于产卵器表皮,基部较宽,具基窝,近圆形(徐晓蕊等,2012)。

不同寄生蜂间甚至同一种类内的栓锥形感受器可能存在不同的形态。如豌豆潜蝇姬小蜂 *D. isaea* 产卵器上的栓锥形感受器在不同个体间其外形差异较大,有的突出于腹产卵瓣表面且向产卵器端部倾斜,有的与腹产卵瓣表面呈近 70° 夹角,且数量较多,基部较宽,凹陷呈长卵圆形,端部钝圆(邹德玉等,2008)。Brown 等(1998)将甘蓝根蛆匙胸瘿蜂 *T. rapae* 产卵器上的栓锥形感受器称为锥形钉(Basiconic pegs),这种锥形钉位于腹产卵瓣的尖端,基部具表皮环,着生于穴槽内,由 6 个神经树突支配,根据树突的位置和形态推断该器感受器可能具有味觉功能,能识别与寄主定位相关的协同素和利它素,在寄生蜂刺探过程中对合适的寄主做出反应,并介导完成产卵。

此外,目前普遍认为栓锥形感受器还具有感知温度的功能。邹德玉等(2008)推测豌豆潜蝇姬小蜂 *D. isaea* 不在死亡寄主上产卵,可能是因为该寄生蜂能够通过产卵器上的栓锥形感受器感知死亡寄主体内的血淋巴温度降低。

3.8 浅凹状感受器

浅凹状感受器(Slight surface depression, SD)通常位于寄生蜂的背产卵瓣上,为表皮向内轻微凹陷形成的结构,呈长卵圆形或圆形,与钟形感受器的凹陷相似,但浅凹状感受器的腔中央平坦无突起(徐晓蕊等,2012)。

浅凹状感受器在寄生蜂产卵器上相对少见,目前仅在茧蜂科的菜蛾盘绒茧蜂 *C. plutellae*、阿里山潜蝇茧蜂 *F. arisanus*、切割潜蝇茧蜂 *P. incise*、长尾潜蝇茧蜂 *D. longicaudata*、布氏潜蝇茧蜂 *F. vandenboschi*, 姬蜂科的半闭弯尾姬蜂 *D. semiclausum*, 姬小蜂科的白蛾周氏啮小蜂 *C. cunea* 等寄生蜂的产卵器上有所发现和报道(王世贵和蒋芸芸,2007;徐晓蕊等,2012;谷小红等,2017)。但对于浅凹状感受器的功能,目前

尚未见报道。

3.9 火山形感受器

火山形感受器 (Sensillum volcanic, SV) 因形似火山状而被命名。其主要特征是基部有类似于腔锥形感受器的凹陷基窝, 中间部分突起并高出表皮, 顶部凹陷。火山形感受器在寄生蜂产卵器上数量极少。目前在豌豆潜蝇姬小蜂 *D. isaea* 的产卵器发现存在火山形感受器, 主要分布于腹产卵瓣上, 位于一个卵圆形状的凹陷内, 是距离腹产卵瓣基部最近的一种感受器, 但其功能尚不清楚 (邹德玉等, 2008)。

3.10 栉齿状感受器

栉齿状感受器 (Dentate sensilla, DS) 有时也被称为表皮刺 (邹德玉等, 2008), 通常呈两排分布于寄生蜂的产卵鞘或产卵管内侧, 基部愈合呈扁平状, 端部分裂, 较细, 尖端指向产卵鞘的端部。目前, 在霍氏啮小蜂 *T. howardi* 的产卵鞘中发现了栉齿状感受器, 该感受器为毛发状, 基部愈合, 端部较钝并分裂为短锥状, 沿产卵鞘的两侧呈栉齿状纵向排列 (郑溢华等, 2016)。

栉齿状感受器因表皮刺柔软扁平, 可以起到缓冲外界压力、保护产卵针的作用 (章玉苹等, 2012)。在寄生蜂产卵过程中, 栉齿状感受器能够在寄生蜂产卵时协助卵粒输送, 确保卵粒能够沿产卵管的空腔单向移动, 从而到达产卵管的末端 (Brown and Anderson, 1998)。

4 小结与展望

寄生蜂作为一类重要的营寄生生活的天敌昆虫, 其搜索寄主和产卵寄生行为是自身寻找生存资源和繁衍后代的一种本能 (Vinson, 1984)。寄生蜂对寄主的确定主要依靠触角敲打和产卵器刺探共同完成 (李贤等, 2019)。触角和产卵器是寄生蜂的重要感觉器官, 其上着生有不同种类的感受器, 是寄生蜂感受器官的最基本结构单元。一般来说, 寄生蜂触角上最常见的感受器有: 毛形感器、板形感器、刺形感器和腔锥形感器等, 而寄生蜂产卵器上最常见的感受器类型为: 毛形

感器、钟形感器和腔锥形感器等。这些感受器行使着不同的功能, 有的具有化学感受功能, 包括嗅觉和味觉两个方面; 有的具有物理感受功能, 包括触觉感受、温湿度感受以及红外感受等方面; 有的具有本体感受的功能, 能够感知自身的重力变化。寄生蜂能够成功定位并识别寄主, 完成最终的产卵行为, 通常是多种感受器共同作用的结果。

早在 1964 年, Schneider (1964) 就已经对昆虫感受器的类型和形态进行了详细的描述。但截至目前, 对于寄生蜂触角和产卵器上感受器的定义和命名仍然缺乏统一的标准, 致使各种感受器类型命名和形态特征描述之间存在混乱、差异、不统一。不同学者依据不同的定义和命名标准, 同一个感受器往往被命名为不同类型的感受器, 尤其是形态特征比较相似的几种毛发状感受器, 如毛形感受器、锥形感受器、刺形感受器存在明显的混淆现象。Dweck (2009) 将 *P. puparum* 触角上的毛形感受器定义为单孔型毛形感受器, 而 Onagbola 等 (2008) 在 *P. cerealellae* 的触角研究中, 则将这种感受器描述为单孔型刺形感受器, 但是, 一些文献中则认为这种感受器属于锥形感受器 (Norton and Vinson, 1974a, 1974b; Navasero and Elzen, 1991; Ochieng *et al.*, 2000; Gao *et al.*, 2007; Dweck and Gadallah, 2008)。

近年来, 国内外对不同种寄生蜂触角和产卵器超微结构进行了详尽的研究, 证实了寄生蜂触角和产卵器上具有多种化学感受器, 负责与周围环境中的各种化学信息发生联系, 是寄生蜂感受外界信息的最小功能单位 (周国鑫等, 2010)。而寄生蜂感受外界信息的机制方面还有很多问题亟待解决, 今后应结合多种先进手段, 如电生理学方法, 包括昆虫触角电位技术、单细胞记录技术, 可以通过测定寄生蜂触角及触角上感受器对特定化学物质刺激产生的电生理反应, 从而更加准确地定义各种感受器的功能; 分子生物学方法, 包括免疫电镜技术, 可以利用抗原和抗体的免疫亲和作用, 将挥发性化学物质用铁蛋白或胶体金等标记, 然后将其与制成切片的触角感受器结合, 在电镜下观察标记物所在位置, 即定位挥

发性化学物质在寄生蜂触角感受器中反应的部位, 进一步验证寄生蜂各种感受器的功能, 明确这些感受器感受外界信息的生理生化机制, 为探索寄生蜂寄主定位与识别机制提供理论依据。

参考文献 (References)

- Agren L, 1977. Flagellar sensilla of some Colletidae (Hymenoptera: Apoidea). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 6(3/4): 137–146.
- Ahmed T, Zhang T, He K, Bai S, Wang Z, 2013. Sense organs on the ovipositor of *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera: Braconidae): Their probable role in stinging, oviposition and host selection process. *Journal of Asia Pacific Entomology*, 16(3): 343–348.
- Akers RP, Getz WM, 1993. Response of olfactory receptor neurons in honey bees to odorants and their binary mixtures. *Journal of Comparative Physiology*, 173(2): 169–185.
- Altner H, Sass H, Altner I, 1977. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*. *Cell and Tissue Research*, 176: 389–405.
- Altner H, Schaller-Selzer L, Stetter H, Wohlrab I, 1983. Poreless sensilla with inflexible sockets. A comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreceptors. *Cell & Tissue Research*, 234(2): 279–307.
- Altner H, Prillinger L, 1980. Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and hygroreceptors and its functional significance. *International Review of Cytology*, 67: 69–139.
- Amornsak W, Cribb B, Gordh G, 1998. External morphology of antennal sensilla of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 27(2): 67–82.
- Asgari S, Rivers DB, 2011. Venom proteins from endoparasitoid wasps and their role in host-parasite interactions. *Annual Review of Entomology*, 56: 313–335.
- Azevedo CO, Alencar IDCC, Ramos MS, Barbosa DN, Colombo WD, Vargas JMR, Lim J, 2018. Global guide of the flat wasps (Hymenoptera, Bethyridae). *Zootaxa*, 4489(1): 1–249.
- 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): 77–82. [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): 77–82.]
- Barbarossa IT, Muroi P, Dardani M, Casula P, Angioy AM, 1998. New insight into the antennal chemosensory function of *Opius concolor* (Hymenoptera, Braconidae). *Italian Journal of Zoology*, 65(4): 367–370.
- Barlin MR, Vinson SB, Piper GL, 1981. Ultrastructure of the antennal sensilla of the cockroach egg parasitoid, *Tetrastichus hagenowii* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Morphology*, 168(1): 97–108.
- Barlin MR, Vinson SB, 1981a. Multiporous plate sensilla in antennae of the chalcidoidea (Hymenoptera). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 10(1): 29–42.
- Barlin MR, Vinson SB, 1981b. The multiporous plate sensillum and its potential use in *Braconid systematics* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Entomologist*, 113(10): 931–938.
- Bi K, 2012. Ultrastructure of antennal sensilla from parasitoid *Fopius arisanus* and its responses to semiochemicals from *Bactrocera dorsalis* eggs surface. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [毕康, 2012. 阿里山潜蝇茧蜂触角感受器超微观察及其对寄主卵表化合物的反应. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Bin F, Vinson SB, 1986. Morphology of the antennal sex-gland in male *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of the green stink bug, *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *International Journal of Insect Morphology Embryology*, 15(3): 129–138.
- 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.
- Borden JH, Chong L, Rose A, 1978. Morphology of the elongate placoid sensillum on the antennae of *Itopectis conquisitor*. *Annals of the Entomological Society of America*, 71(2): 223–227.
- Bourdais D, Vernon P, Krespi L, Lannic JL, van Baaren J, 2006. Antennal structure of male and female *Aphidius rhopalosiphii* De Stefani-Peres (Hymenoptera: Braconidae): Description and morphological alterations after cold storage or heat exposure. *Microscopy Research and Technique*, 69(12): 1005–1013.
- Brown PE, Anderson M, 1998. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositor of *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly. *Journal of Insect Physiology*, 44(1998): 1017–1025.
- Butterfield A, Anderson M, 1994. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes*

- (Hymenoptera: Braconidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 23(1): 11–20.
- Cave RD, Gaylor MJ, 1987. Antennal sensilla of male and female *Telenomus reynoldsi* Gordh and Coker (Hymenoptera: Scelionidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 16(1): 27–39.
- Chen HY, Achterberg CV, He JH, Xu ZF, 2014. A revision of the Chinese Trigonalidae (Hymenoptera, Trigonalioidea). *Zookeys*, 385: 1–207.
- Chen HY, Turrisi GF, Xu ZF, 2016. A revision of the Chinese Aulacidae (Hymenoptera, Evanioidea). *Zookeys*, 237(587): 77–124.
- Chen L, Chen KW, Liang GW, 2013. Antennal sensilla of female *Telenomus remus* observed with scanning electron microscopy. *Journal of South China Agricultural University*, 34(1): 72–75. [陈丽, 陈科伟, 梁广文, 2013. 夜蛾黑卵蜂雌蜂触角传感器的扫描电镜观察. 华南农业大学学报, 34(1): 72–75.]
- Chen XF, Gao Y, Zhang QC, 2004. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of *Microplitis* sp.. *Natural Enemies of Insects*, 26(4): 169–174. [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): 169–174.]
- Clyne P, Grant A, O'Connell R, Carlson JR, 1997. Odorant response of individual sensilla on the *Drosophila* antenna. *Invertebrate Neuroence*, 3(2/3): 127–135.
- Clyne PJ, Certel SJ, Bruyne MD, Zaslavsky L, Carlson JR, 1999. The odor specificities of a subset of olfactory receptor neurons are governed by Acj6, a POU-domain transcription factor. *Neuron*, 22(2): 339–347.
- Cönsoli FL, Kitajima EW, Parra JRP, 1999. Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae). *Microscopy Research and Technique*, 45(4/5): 313–324.
- Copland MJW, 1976. Female reproductive system of the Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 5(3): 151–166.
- Copland MJW, King PE, 1972. The structure of the female reproductive system in the Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 124(2): 191–212.
- Dahms EC, 1984. An interpretation of the structure and function of the antennal sense organs of *Melittobia australica* (Hymenoptera: Eulophidae) with the discovery of a large dermal gland in the male scape. *Memoirs of the Queensland Museum*, 21: 361–385.
- Deans A, Yoder M, Dole K, 2018. Evanioidea Online-catalog of information about evanioid wasps (Hymenoptera). <http://www.evanioidea.info>.
- Dethier VG, Chadwick LE, 1948. Chemoreception in insects. *Physiological Reviews*, 28(2): 220–254.
- Dietz A, Humphreys WJ, 1971. Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, including sensilla campaniformia. *Annals of the Entomological Society of America*, 64(4): 919–925.
- 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.]
- Dweck HKM, 2009. Antennal sensory receptors of *Pteromalus puparum* female (Hymenoptera: Pteromalidae), a gregarious pupal endoparasitoid of *Pieris rapae*. *Micron*, 40(8): 769–774.
- Dweck HKM, Gadallah NS, Darwish E, 2008. Structure and sensory equipment of the ovipositor of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 39(8): 1255–1261.
- Dweck HKM, Gadallah NS, 2008. Description of the antennal sensilla of *Habrobracon hebetor*. *Biocontrol*, 53(6): 841–856.
- Eggleton P, Belshaw R, 1992. Insect parasitoids: An evolutionary overview, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 337(1279): 1–20.
- 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传感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 35(5): 635–642.]
- Fang MJ, 2012. Studies on sense organ and parasitic development characters of three parasitoids of *Bemisia tabaci* (Gennadius). Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [方美娟, 2012. 三种烟粉虱寄生蜂感觉系统及其寄生发育习性的研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Gao Y, Luo LZ, 2005. Antennal morphology and sensilla of the fire ants, *Solenopsis invicta* Buren invaded southern china observed with scanning electron microscopy. *Acta Entomologica Sinica*, 48(6): 986–990. [高艳, 罗礼智, 2005. 红火蚁触角及其上感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 48(6): 986–990.]
- Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684–693.

- Gao Y, Wang ZY, Zhao HY, Liu X, 2013. Scanning electron microscopy observation on the antennal sensilla of *Tetrastichus planipennisi* (Hymenoptera: Eulophidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 46(9): 1956–1964. [高宇, 王志英, 赵红盈, 刘欣, 2013. 白蜡吉丁啮小蜂触角感觉器的扫描电镜观察. 中国农业科学, 46(9): 1956–1964.]
- Gao Y, Wang ZY, Zhao HY, Tang DW, 2014. Scanning electron microscopy observation on the sensory receptors of the ovipositor, compound eye and mouthpart of *Tetrastichus planipennisi* Yang. *Northern Horticulture*, (6): 122–124. [高宇, 王志英, 赵红盈, 唐大伟, 2014. 白蜡吉丁啮小蜂产卵器、复眼和口器感受器的扫描电镜观察. 北方园艺, (6): 122–124.]
- Getz WM, Akers RP, 1994. Honeybee olfactory sensilla behave as integrated processing units. *Behavioral and Neural Biology*, 61(2): 191–195.
- Gomez-Diaz C, Martin F, Garcia-Fernandez JM, Alcorta E, 2018. The two main olfactory receptor families in *Drosophila*, ORs and IRs: A comparative approach. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12(253): 1–15.
- Gong SF, Dai HG, Xu YH, Fu WJ, 2004. Observation on external morphology of antennal sensillum for three species of trichogramma by scanning electron microscopy. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 27(2): 55–59. [弓淑芬, 戴华国, 许月华, 符文俊, 2004. 3种赤眼蜂雌蜂触角上传感器的扫描电镜观察. 南京农业大学学报, 27(2): 55–59.]
- Gu XH, Cai PM, Yang YC, Wang C, Yang QY, Ji QE, Chen JH, 2017. Scanning electron microscopy observations on the abdominal and ovipositor's sensilla of 4 parasitoids of *Bactrocera dorsalis*. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 46(6): 601–606. [谷小红, 蔡普默, 杨燕川, 王聪, 杨晴阳, 季清娥, 陈家骅, 2017. 橘小实蝇4种寄生蜂腹部和产卵器传感器的扫描电镜观察. 福建农林大学学报(自然科学版), 46(6): 601–606.]
- 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)*, (3): 190–194. [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), (3): 190–194.]
- Hawke SD, Farley RD, Greany PD, 1973. The fine structure of sense organs in the ovipositor of the parasitic wasp, *Orgilus lepidus* Muesebeck. *Tissue & Cell*, 5(1): 171–184.
- He JH, Xu ZF, 2015. *Fauna Sinica Insecta: Hymenoptera Proctotrupoidea (I)*. Beijing: Science Press. 1080. [何俊华, 许再福, 2015. 中国动物志: 细蜂总科(I). 北京: 科学出版社. 1080.]
- Heraty J, 2009. Parasitoid biodiversity and insect pest management//Footitt RG, Adler PH (eds.). *Insect Biodiversity: Science and Society*. Hoboken: Blackwell Publishing Ltd. 445–462.
- Hong QC, Chen SZ, Li CW, 2016. Observation of *Tetrastichus septentrionalis* antenna with scanning electron microscope. *Plant Protection*, 42(4): 157–160, 178. [洪权春, 陈素贞, 李成伟, 2016. 白蛾黑棒啮小蜂触角扫描电镜观察. 植物保护, 42(4): 157–160, 178.]
- Huang S, Fang ZT, Wu W, Hu HY, 2007. Comparison on ultramicroscopic structure of female antenna of two species of the genus *Aphelinoidea* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from Xinjiang. *Entomotaxonomia*, 29(4): 311–317. [黄帅, 范兆田, 吴卫, 胡红英, 2007. 新疆两种光脉赤眼蜂雌性触角超微结构比较(膜翅目: 赤眼蜂科). 昆虫分类学报, 29(4): 311–317.]
- Huang Y, Li Y, Lu JF, Fu WJ, 2007. Scanning electron microscopic observation of the female antennae of the *Endoparasitoid microcentrus* Cingulum. *Natural Enemies of Insects*, 29(2): 84–87, 95. [黄妍, 李永, 陆剑锋, 符文俊, 2007. 腰带长体茧蜂雌蜂触角的扫描电镜观察. 昆虫天敌, 29(2): 84–87, 95.]
- Isidoro N, Bin FS, Colazza S, Vinson SB, 1996. Morphology of antennal gustatory sensilla and glands in some parasitoid Hymenoptera with hypothesis on their role in sex and host recognition. *Journal of Hymenoptera Research*, 5: 206–239.
- Jiang SS, Zou ZW, Liu X, Zhang GR, 2009. Morphology and antennal sensilla of *Meteorus* sp., a parasitoid of *Hepialus pui* larvae. *Journal of Environmental Entomology*, 31(3): 248–253. [蒋帅帅, 邹志文, 刘昕, 张古忍, 2009. 一种寄生蒲氏蝠蛾幼虫的悬茧蜂形态与触角感器研究. 环境昆虫学报, 31(3): 248–253.]
- Keil T, 1999. Morphology and development of the peripheral olfactory organs//Hansson B (ed.). *Insect Olfaction*. New York: Springer-Verlag. 5–47.
- Kelling F, 2001. Olfaction in houseflies: Morphology and electrophysiology. Doctoral dissertation. Groningen: University of Groningen.
- King PE, Copland MJW, 1969. The structure of the female reproductive system in the Mymaridae (Chalcidoidea: Hymenoptera). *Journal of Natural History*, 3(3): 349–365.
- Le Ralec A, Rabasse JM, Wajnberg E, 1996. Comparative morphology of the ovipositor of some parasitic Hymenoptera in relation to characteristics of their hosts. *Canadian Entomologist*, 128(3): 413–433.
- Le Ralec A, Wajnberg E, 1990. Sensory receptors of the ovipositor

- of *Trichogramma maidis* [Hym.: Trichogrammatidae], *Entomophaga*, 35(2): 293–299.
- Le Rü B, Renard S, Allo MR, Le Lannic J, Rolland JP, 1995. Antennal sensilla and their possible functions in the host-plant selection behaviour of *Phenacoccus manihoti* (Matile-Ferrero) (Homoptera: Pseudococcidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 24(4): 375–389.
- Li JJ, Tao QH, Hui D, Bing C, Tang L, 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, 李璐, 2008. 麦蛾茧蜂触角传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 S, Chen WL, Yang H, Jin DC, 2012. Scanning electron microscopic observation of the antennal sensilla of *Haplogonatopus japonicus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(2): 509–514. [李帅, 陈文龙, 杨洪, 金道超, 2012. 稻虱红螯蜂触角感受器的扫描电镜观察. 应用昆虫学报, 49(2): 509–514.]
- Li X, Fu YG, Zhu JH, Wu XS, Chen JY, Li L, Han DY, Niu LM, Zhang FP, 2019. Parasitic behavior of *Coccophagus japonicus* compere. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 40(3): 535–540. [李贤, 符悦冠, 朱俊洪, 吴晓霜, 陈俊谕, 李磊, 韩冬银, 牛黎明, 张方平, 2019. 日本食蚜蛱小蜂的寄生行为观察. 热带作物学报, 40(3): 535–540.]
- Li Z, Chen L, 2010. Application of antennal sensilla characters in insect taxonomy. *Entomotaxonomia*, 32(Suppl.): 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(Suppl.): 113–118.]
- Liu J, Xu Z, 2013. A newly recorded species of the genus *Sclerogibba* Riggo et De Stefaniperez from China (Hymenoptera, Sclerogibbidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 38(3): 675–677.
- Liu WX, Wang FH, 2007. Scanning electron microscopy on the antennal sensilla of *Camponotus 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传感器的扫描电镜观察. 中国生物防治学报, 23(2): 103–110.]
- Liu XG, Liu YH, Lü ZX, 2015. Scanning electron microscopy on the antennal sensilla of *Eribourus vulgaris* (Morley) (Hymenoptera: Ichneumonidae). 2015 Annual Conference of Chinese Plant Protection Society. Changchun: 488. [刘小改, 刘映红, 吕仲贤, 2015. 稻纵卷叶螟红腹姬蜂触角传感器的扫描电镜观察. 中国植物保护学会 2015 年学术年会. 长春: 488.]
- Long XZ, Gao Y, Zeng XR, Wei DW, Zeng T, Yu YH, 2013. Antenna morphology and sensilla of *Aenasius bambawalei* (Hymenoptera: Encyrtidae) observed with scanning electron microscope. *Journal of Environmental Entomology*, 35(3): 80–87. [龙秀珍, 高燕, 曾宪儒, 韦德卫, 曾涛, 于永浩, 2013. 班氏跳小蜂触角及其上传感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 35(3): 80–87.]
- Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: Primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 20(6): 1097–1106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20(6): 1097–1106.]
- Lu WQ, Lang S, 1984. Scanning electron microscopic observation on the ovipositor of *Dibrachys cavus* Walker. *Journal of Shanghai Normal University (Nature Sciences)*, (4): 59–62. [陆文卿, 郎所, 1984. 金小蜂产卵器的扫描电镜观察. 上海师范大学学报(自然科学版), (4): 59–62.]
- Lu YH, Tong YJ, Wu KM, 2007. Antennal sensilla of the green plant bug, *Lygus lucorum* Meyer-d ù r (Heteroptera: Miridae) observed with scanning electron microscopy. *Acta Entomologica Sinica*, 50(8): 863–867. [陆宴辉, 仝亚娟, 吴孔明, 2007. 绿盲蝽触角传感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 50(8): 863–867.]
- Marshall J, 1935. The location of olfactory receptors in insects: A review of experimental evidence. *Philosophical Transactions-Royal Society. Biological Sciences*, 83(1): 49–72.
- Ma RY, Du JW, 2000. Antennal sensilla of insects. *Entomological Knowledge*, 37(3): 179–183. [马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179–183.]
- Merivee E, Rahi M, Bresciani J, Ravn HP, Luik A, 1998. Antennal sensilla of the click beetle, *Limonius aeruginosus* (Olivier) (Coleoptera: Elateridae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 27(4): 311–318.
- Meyhöfer R, Casas J, Dorn S, 1997. Mechano- and chemoreceptors and their possible role in host location behavior of *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90(2): 208–219.
- Meyhöfer R, Casas J, Dorn S, 1994. Host location by a parasitoid using leafminer vibrations: characterizing the vibrational signals produced by the leafmining host. *Physiological Entomology*, 19: 349–359.
- Miller CM, 1972. Scanning electron microscope studies of the flagellar sense receptors of *Peridesmia discus* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Annals of the*

- Entomological Society of America*, 65: 1119–1124.
- Nacro S, Nénon JP, 2009. Comparative study of the morphology of the ovipositor of *Platygaster diplosisae* (Hymenoptera: Platygasteridae) and *Aprostocetus procerae* (Hymenoptera: Eulophidae) two parasitoids associated with the African rice gall midge, *Orseolia oryzivora* (Diptera: Cecidomyiidae). *Psyche*, 2009: 1–7.
- Navasero RC, Elzen GW, 1991. Sensilla on the antennae, foretarsi and palpi of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93: 737–747.
- Nénon J, Kacem N, Le Lannic J, 1997. Structure, sensory equipment, and secretions of the ovipositor in a giant species of Hymenoptera: *Megarhyssa atrata* F. (Ichneumonidae, Pimplinae). *Canadian Entomologist*, 129(5): 789–799.
- Norton WN, Vinson SB, 1974a. A comparative ultrastructural and behavioral study of the antennal sensory sensilla of the parasitoid *Cardiophiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Morphology*, 142(3): 329–350.
- Norton WN, Vinson SB, 1974b. Antennal sensilla of three parasitic Hymenoptera. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 3(3/4): 305–316.
- Noyes J, 2019. Universal Chalcidoidea database. World wide web electronic publication, 2020-09-22. <https://www.nhm.ac.uk/chalcidoids/>
- 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.
- Olmi M, Xu ZF, 2015. Dryinidae of the Eastern Palaearctic region (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Zootaxa*, 3996(1): 1–244.
- Olson DM, Andow DA, 1993. Antennal sensilla of female *Trichogramma nubilale* (Ertle and Davis) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and comparisons with other parasitic Hymenoptera. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 22(5): 507–520.
- Onagbola EO, Fadamiro HY, 2008. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Micron*, 39(5): 526–535.
- Pang XN, Liu XH, Liu GT, Li XY, Wang QK, Zhang D, 2020. Morphology and functional implication of antennal sensilla in Calyptratae. *Journal of Environmental Entomology*, 42(2): 370–382. [庞秀楠, 刘贤慧, 刘根廷, 李心钰, 王企珂, 张东, 2020. 有瓣蝇类触角感受器形态与功能研究进展. 环境昆虫学报, 42(2): 370–382.]
- Papp J, 1974. A study on the systematics of Braconidae (Hymenoptera). *Folia Entomologica Hungarica*, 27(2): 109–133.
- Patrick AR, Getz WM, 1992. A test of identified response classes among olfactory receptor neurons in the honey-bee worker. *Chemical Senses*, 17(2): 191–209.
- Pennacchio F, Strand MR, 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 51: 233–258.
- Pettersson EM, Hallberg E, Birgersson G, 2001. Evidence for the importance of odour-perception in the parasitoid *Rhopalicus tutela* (Walker) (Hym., Pteromalidae). *Journal of Applied Entomology*, 125(6): 293–301.
- Pringle JWS, 1938. Proprioception in insects. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. *Journal of Experimental Biology*, 15(1): 114–131.
- 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.
- Roux O, van Baaren J, Gers C, Arvanitakis L, Legal L, 2005. Antennal structure and oviposition behavior of the *Plutella xylostella* specialist parasitoid: *Cotesia plutellae*. *Microscopy Research and Technique*, 68(1): 36–44.
- Ryan MF, 2002. Insect Chemoreception Fundamental and Applied. New York: Kluwer Academic Publishers. 113–139.
- Sachse S, Krieger J, 2011. Olfaction in insects. *E-Neuroforum*, 2: 49–60.
- Schneider D, 1964. Insect Antennae. *Annual Review Entomology*, 9: 103–122.
- Shah ZA, 2012. Morphology, ultrastructure, and probable functions of the sense organs on the ovipositor stylets of the Hymenopteran parasitoid, *Venturia canescens* (Gravenhorst). *Microscopy Research and Technique*, 75(7): 876–883.
- Shi M, Tang P, Wang ZZ, Huang JH, Chen XX, 2020. Review of research on parasitoids and their use in biological control in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(3): 491–548. [时敏, 唐璞, 王知知, 黄健华, 陈学新, 2020. 中国寄生蜂研究及其在害虫生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 57(3): 491–548.]
- Shi Y, 2008. Comparison of wing ultrastructures among different species of parasitoid wasps. Doctoral dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [石宇, 2008. 不同类型寄生蜂翅面超微结构的比较研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]

- Slifer EH, 1969. Sense organs on the antenna of a parasitic wasp, *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera, Pteromalidae). *Biological Bulletin*, 136(2): 253–263.
- Slifer EH, 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Review Entomology*, 15: 121–142.
- Smith EL, 1968a. Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. origin and relationships to other appendages. *Annals of the Entomological Society of America*, 62(5): 1051–1079.
- Smith EL, 1968b. Biosystematics and morphology of symphyta. I. stem-galling euura of the california region, and a new female genitalic nomenclature. *Annals of the Entomological Society of America*, 61(6): 1389–1407.
- Snodgrass RE, 1935. Morphology of the insect abdomen. Part. II. The genital ducts and the ovipositor. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collections*, 85(6): 1–148.
- Snodgrass RE, 1931. Morphology of the insect abdomen. Part I: General structure of the abdomen and its appendages. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collections*, 85(6): 1–128.
- Steinbrecht RA, 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 26(3/4): 229–245.
- 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): 93–103. [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): 93–103.]
- Tan JL, van Achterberg C, Tan QQ, Zhou T, Li T, 2018. *Parastephanelus* Enderlein (Hymenoptera: Stephanidae) revisited, with description of two new species from China. *Zootaxa*, 4459(3): 327–349.
- Tan JL, van Achterberg C, Tan QQ, Chen XX, 2016. Four new species of Gasteruption Latreille from NW China, with an illustrated key to the species from Palaearctic China (Hymenoptera, Gasteruptionidae). *Zookeys*, (612): 51–112.
- Tan JL, van Achterberg C, Tan QQ, Zhao LP, 2017. New species of Trigonalysidae (Hymenoptera) from NW China. *Zookeys*, 698: 17–58.
- 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.]
- Taruminkeng RC, Coppel HC, Matsumura F, 1976. Morphology and ultrastructure of the antennal chemoreceptors and mechanoreceptors of worker *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Cell & Tissue Research*, 173(2): 173–178.
- Tian PP, Yang SY, Gu XH, Ji SG, Sun YX, Zhang LM, Zhang HR, 2015. Observation on sensilla of *Diaeretiella rapae* with scanning electron microscopy. *Journal of Southern Agriculture*, 46(11): 1994–2000. [田盼盼, 杨硕媛, 谷星慧, 计思贵, 孙跃先, 张立猛, 张宏瑞, 2015. 菜蚜茧蜂传感器的扫描电镜观察. 南方农业学报, 46(11): 1994–2000.]
- Tian SP, Xu ZQ, 2003. Scanning electron microscopic observation of sensilla on the antenna of *Scleroderma guani*. *Entomological Knowledge*, 40(1): 59–62. [田慎鹏, 徐志强, 2003. 管氏肿腿蜂触角传感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 40(1): 59–62.]
- Tu R, Ji Q, 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. 布氏潜蝇茧蜂触角传感器的超微结构和嗅觉行为反应. 热带作物学报, 34(10): 2009–2013.]
- van Baaren J, Barbier R, Nénon J, 1996. Female antennal sensilla of *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoids of pseudococcid mealybugs. *Canadian Journal of Zoology*, 74(4): 710–720.
- van Baaren J, Boivin G, Le LJ, Jean-Pierre N, 1999. Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of Curculionidae. *Zoomorphology*, 119: 1–8.
- Vinson SB, 1984. Parasitoid-host relationship//Bell WJ, Cardé RT (eds.). *Chemical Ecology of Insects*. Boston: Springer, Boston, MA. 205–233.
- Wang SG, Jiang YY, 2007. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositors of *Cotesia plutellae* and *Diadegma semiclausum*, two parasitic wasps of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 32(2): 131–137. [王世贵, 蒋芸芸, 2007. 两种小菜蛾寄生蜂产卵器传感器的形态和超微结构. 动物分类学报, 32(2): 131–137.]
- Wang SX, Li JQ, Huang DZ, Jin YJ, Li M, Yang Y, 2007. Study on the comparative ultrastructure of antennal sensilla from two egg parasitoids of *Ariona germari*. *Science of Sericulture*, 33(3): 367–373. [王树香, 李继泉, 黄大庄, 金幼菊, 李明, 杨元, 2007. 两种桑天牛卵寄生蜂触角传感器超微结构的比较. 蚕业科学, 33(3): 367–373.]
- Wang XY, Yang ZQ, 2008. Behavioral mechanisms of parasitic wasps for searching concealed insect hosts. *Acta Ecologica*

- Sinica*, 28(3): 1257–1269. [王小艺, 杨忠岐, 2008. 寄生蜂寻找隐蔽性寄主害虫的行为机制. 生态学报, 28(3): 1257–1269.]
- Wang YP, Wu ZY, Chen XX, Wu H, 2008. SEM Observation of the sensilla of *Aleiodes esenbeckii*. *Chinese Journal of Biological Control*, 24(3): 3–9. [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. 中国生物防治学报, 24(3): 3–9.]
- Wang ZH, Huang J, 2007. Observation of sensilla on antennae and mouth parts of female *Encarsia amacula* Viggiani et Ren (Hymenoptera: Aphelinidae) by scanning electron microscope. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 36(5): 462–465. [王竹红, 黄建, 2007. 友恩蚜小蜂雌蜂触角、口器感觉系统电镜扫描观察. 福建农林大学学报(自然版), 36(5): 462–465.]
- Weseloh RM, 1972. Sense organs of the hyperparasite *Cheiloneurus noxius* (Hymenoptera: Encyrtidae) important in host selection processes. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(1): 41–46.
- Whitfield JB, 2003. Phylogenetic insights into the evolution of parasitism in Hymenoptera. *Advances in Parasitology*, 54: 69–100.
- Wibel RG, Cassidy JD, Buhse Jr HE, Cummings MR, Bindokas VP, Charlesworth J, Buumgartner DL, 1984. Scanning electron microscopy of antennal sense organs of *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 103(7): 329–340.
- Xi YQ, Yin XM, Li XJ, Zhu CD, Zhang YZ, 2010. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(8): 108–114. [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): 108–114.]
- Xin X, Ma ZL, Qin WQ, 2010. Scanning electron microscopy observations of antenna sensilla of *Tetrastichus brontispae*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(5): 933–937. [辛星, 马子龙, 覃伟权, 2010. 椰心叶甲啮小蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 47(5): 933–937.]
- Xu XR, Zhang XC, Qi JY, Lü SS, Jin YY, Sun SH, Liu C, Zheng YN, 2012. Morphology and ultrastructure of sensilla on the ovipositors of *Chouioia cunea* Yang (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Environmental Entomology*, 34(4): 459–465. [徐晓蕊, 张旭臣, 祁金玉, 吕双双, 靳莹莹, 孙守慧, 刘超, 郑雅楠, 2012. 白蛾周氏啮小蜂产卵器感器的形态和超微结构. 环境昆虫学报, 34(4): 459–465.]
- Xu Y, Hong J, Hu C, 2000. Ultrastructural studies on the antennal sensilla of *Pteromalus puparum* L. (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Science)*, 26(4): 394–398. [徐颖, 洪健, 胡萃, 2000. 蝶蛹金小蜂触角感觉器的超微结构研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 26(4): 394–398.]
- Xu ZF, Olmi M, Guglielmino A, 2012. A new species of Ampulicomorpha (Hymenoptera: Embolemidae) from China. *Florida Entomologist*, 95(4): 1187–1191.
- Yan Z, Yue JJ, Xie YL, Peng ZQ, Zhang CH, Tang YW, Lü BQ, Jin Q, 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.]
- Yan ZG, Zhao XC, Yan YH, Wang CZ, 2004. Observation of scanning electron microscopy of sensilla on the antenna and ovipositor of *Campoletis chlorideae*. Contemporary Entomological Study-Proceedings of the 60th Anniversary Conference and Symposium of Entomological Society of China. 544–548. [颜增光, 赵新成, 阎云花, 王琛柱, 2004. 棉铃虫齿唇姬蜂触角和产卵器上感受器的扫描电镜观察. 当代昆虫学研究——中国昆虫学会成立 60 周年纪念大会暨学术讨论会论文集. 544–548.]
- Yokohari F, 1983. The coelocapitular sensillum, an antennal hygro- and thermoreceptive sensillum of the honeybee, *Apis mellifera* L. *Cell & Tissue Research*, 233(2): 355–365.
- Yu DSK, 2021. Taxapad Ichneumonoidea: Taxapad Ichneumonoidea (version May 2009)/Catalogue of Life. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2021-04-05. <https://www.catalogueoflife.org>. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.
- Yu HZ, 2007. Research progress of insect antennal sensilla. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 35(14): 4240–4248, 4243. [余海忠, 2007. 昆虫触角感受器研究进展. 安徽农业科学, 35(14): 4240–4248, 4243.]
- Zacharuk RY, 1985. Antennae and sensilla//Kerkut GA, Gilbert LI (eds.). Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Oxford: Pergamon Press. 1–69.
- Zacharuk RY, 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensillar. *Annual Review of Entomology*, 25(1): 27–47.
- Zacharuk RY, Shields VD, 1991. Sensilla of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 36: 331–354.
- Zhang ZF, Liang QC, Wu WJ, Huang J, 2007. Ultrastructural studies

- on sensilla of *Quadrastichus erythrinae* Kim (Hymenoptera: Eulophidae) adult. *Journal of South China Agricultural University*, 28(2): 52–55. [张振飞, 梁琼超, 吴伟坚, 黄箭, 2007. 刺桐姬小蜂成虫感器超微结构的研究. 华南农业大学学报, 28(2): 52–55.]
- Zhang YP, Fan YL, Zheng Y, Li DS, 2012. Scanning electron microscopy observations on the sensory receptors of the ovipositor of female *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead. *Journal of Environmental Entomology*, 34(4): 68–73. [章玉苹, 范一霖, 郑苑, 李敦松, 2012. 桔小实蝇本地寄生蜂长尾全裂茧蜂雌成虫产卵器感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 34(4): 68–73.]
- Zhao HY, Zeng L, Lu YY, Liang GW, 2013. Types and distribution of the sensilla on the antennae, ovipositor and abdomen of *Spalangia endius* by environmental scanning electron microscopy. *Journal of Environmental Entomology*, 35(2): 210–216. [赵海燕, 曾玲, 陆永跃, 梁广文, 2013. 蝇蛹俑小蜂雌虫触角、产卵器及腹部感受器的类型和分布. 环境昆虫学报, 35(2): 210–216.]
- Zhao HY, 2012. Regulation mechanisms of volatiles released by *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv on a major pest *Pissodes validirostris* and its parasitoid *Scambus punctatus*. Doctoral dissertation. Harbin: Northeast Forestry University. [赵红盈, 2012. 樟子松挥发物对球果象甲和曲姬蜂行为调控机制的研究. 博士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学.]
- Zhao HY, Sun Y, Wang Q, 2020. Antennal morphology and sensilla distribution of *Scambus brevicornis* with scanning electron microscopy observation. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 36(6): 64–68. [赵红盈, 孙妍, 王琪, 2020. 短角曲姬蜂成虫触角感觉器的扫描电镜观察. 中国农学通报, 36(6): 64–68.]
- Zhao KX, van Achterberg K, Xu ZF, 2012. A revision of the Chinese Gasteruptionidae (Hymenoptera, Evanoidea). *Zookeys*, 237: 1–123.
- Zhao LJ, Ban LP, 2011. Progress on the morphology and physiological function of the sensilla on aphid antennae. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 1077–1086. [赵立静, 班丽萍, 2011. 蚜虫触角感受器结构及功能研究进展. 应用昆虫学报, 48(4): 1077–1086.]
- Zhao XY, Yang W, Yang H, Yang CP, Zhang X, Huang Q, 2011. Antennal sensilla of *Amitus hesperidum* observed with scanning electron microscopy. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(6): 1792–1797. [赵晓英, 杨伟, 杨桦, 杨春平, 张犀, 黄琼, 2011. 刺粉虱黑蜂触角感器的扫描电镜观察. 应用昆虫学报, 48(6): 1792–1797.]
- Zheng YH, Wang X, Liao YL, Wu WJ, 2016. Ultra-structure of the genitalia and genitalial sensilla of *Tetrastichus howardi* (Olliff) (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 1011–1017. [郑溢华, 王鑫, 廖永林, 吴伟坚, 2016. 霍氏啮小蜂外生殖器及其感器的超微结构. 环境昆虫学报, 38(5): 1011–1017.]
- Zhou GX, Ji R, Lou YG, 2010. The chemical sensory mechanism of insects//Kong CH, Lou YG (eds.). *Frontiers of Chemical Ecology*. Beijing: Higher Education Press. 39–57. [周国鑫, 纪锐, 姜永根, 2010. 昆虫的化学感觉机理//孔垂华, 姜永根(主编). 化学生态学前言. 北京: 教育出版社. 39–57.]
- 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器的超微结构. 昆虫知识, 42(6): 676–680.]
- Zou DY, Zhang LS, Chen HY, 2009. Scanning electron microscopic observation on sensilla of the antenna in female *Diglyphus isaea*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(1): 90–96. [邹德玉, 张礼生, 陈红印, 2009. 豌豆潜蝇姬小蜂雌蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 46(1): 90–96.]
- Zou DY, Zhang LS, Chen HY, 2008. Scanning electron microscopic observation on the sensory receptors of the ovipositor of *Diglyphus isaea* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 24(4): 298–305. [邹德玉, 张礼生, 陈红印, 2008. 豌豆潜蝇姬小蜂产卵器感器的扫描电镜观察. 中国生物防治学报, 24(4): 298–305.]