

光肩星天牛在沙枣上的刻槽产卵行为观察 及其相关器官超微结构特征分析*

田 伊** 任利利 裴佳禾*** 齐若涵 郝柯宇 李呈澄 骆有庆***

(北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083)

摘 要 【目的】光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 为沟胫天牛亚科 Lamiinae 昆虫。光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 的雌虫产卵行为需要口器和产卵器共同完成, 分为两步, 即口器先咬刻槽, 产卵器后伸入刻槽产卵。光肩星天牛在沙枣 *Elaeagnus angustifolia* 上的无卵刻槽或有卵刻槽都会引起沙枣泌胶。本实验以光肩星天牛刻槽和产卵行为切入, 进而精细观察了口器和产卵器的形态特征、感器形态, 对比不同亚科天牛产卵器及其感器形态差异, 探究光肩星天牛在刻槽产卵行为中可能引起沙枣泌胶的原因。

【方法】对光肩星天牛刻槽产卵行为进行观察, 明确参与产卵刻槽行为的主要器官; 利用光学显微镜、扫描电镜、扫描探针显微镜观察光肩星天牛成虫口器和产卵器的形态结构、部分物理特征及其上感器的分布与超微结构。对比具有刻槽产卵行为的沟胫天牛亚科与其他非刻槽产卵天牛种类的产卵器差异。

【结果】光肩星天牛在沙枣上刻槽时长为 (10.2 ± 7.1) min, 产卵时长为 (11.3 ± 2.1) min。与非沟胫天牛亚科的天牛相比, 沟胫天牛亚科的产卵器基腹片之间开口更深, 基腹片长度与第9腹节长度之比更大; 其产卵器端突末端的毛形感器平均较非沟胫天牛亚科的天牛较短, 沟胫天牛亚科端突末端毛形感器长度与端突长度比值平均较非沟胫天牛亚科的天牛较小。【结论】光肩星天牛在沙枣上刻槽产卵后的特殊泌胶现象, 可能与口器和产卵器对沙枣的机械损伤引起植物防御反应有关。

关键词 光肩星天牛; 沟胫天牛亚科; 产卵器; 口器; 感器; 电子显微镜

The oviposition behavior of *Anoplophora glabripennis* and ultrastructural analysis of the organs involved

TIAN Yi** REN Li-Li PEI Jia-He*** QI Ruo-Han HAO Ke-Yu
LI Cheng-Cheng LUO You-Qing***

(Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract 【Aim】To describe the ultrastructure of the mouthparts and ovipositor of adult, female *Anoplophora glabripennis*, to investigate the oviposition behavior of this species, and to compare the structure of the *A. glabripennis* ovipositor and sensilla to those of other members of the subfamily Cerambycidae. 【Methods】The oviposition behavior of *A. glabripennis* was observed. The ultramorphology of the mouthparts and ovipositor of adult female *A. glabripennis*, and those of other members of the family Cerambycidae, was observed under a stereoscopic, and scanning electron, microscope. 【Results】The average time required for female *A. glabripennis* to create an oviposition scar on *Elaeagnus angustifolia* was (10.2 ± 7.1) min, and the average time required for oviposition was (11.3 ± 2.1) min. The opening between the basisternum of the ovipositor in the subfamily Lamiinae is deeper than that in other subfamilies of the Cerambycidae. The ratio between the length of the basisternum and the length of the ninth ventral segment is larger in the Lamiinae than in the other subfamilies, whereas the

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (32371886); 国家重点研发计划 (2022YFD1401000); 国家林业和草原局揭榜挂帅项目 (202401-10)

**第一作者 First author, E-mail: 2660594968@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: jiahepei@bjfu.edu.cn; youqingluo@126.com

收稿日期 Received: 2024-11-19; 接受日期 Accepted: 2025-01-05

length of the sensilla trichoidea at the tip of the ovipositor stylus is smaller. The ratio of the length of the sensilla trichoidea at the tip of the ovipositor stylus to the length of the stylus is smaller in the Lamiinae than in other subfamilies. **[Conclusion]** *A. glabripennis* may induce *E. angustifolia* to exude gum partly due to the mechanical injury caused by the mouthparts and ovipositor during the scar making process and oviposition, respectively. Mechanical interactions between the microstructures of the mouthparts and the ovipositor and those of the plant may trigger the *E. angustifolia* defensive response.

Key words *Anoplophora glabripennis*; Lamiinae; ovipositor; mouthparts; sensillum; electron microscopy

光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 属天牛科 Cerambycidae, 沟胫天牛亚科 Lamiinae, 星天牛属 *Anoplophora*, 是重要的林木钻蛀性害虫, 危害多种阔叶树, 一般 1-2 年发生一代 (骆有庆等, 2000)。成虫蛀孔从树体内羽化, 啃食寄主小枝的树皮或树叶, 补充营养后, 性成熟的雌雄成虫进行交配、产卵繁殖种群 (宋广伟, 2023)。光肩星天牛雌虫产卵前, 使用上颚在寄主树皮上反复啃咬, 形成椭圆形刻槽, 然后, 将产卵器插入刻槽, 使用产卵器反复刮蹭剥离树皮, 在树皮下形成椭圆形的卵室 (图 1: A, B), 产 1 粒卵。光肩星天牛的口器和产卵器在产卵行为中发挥了重要作用。

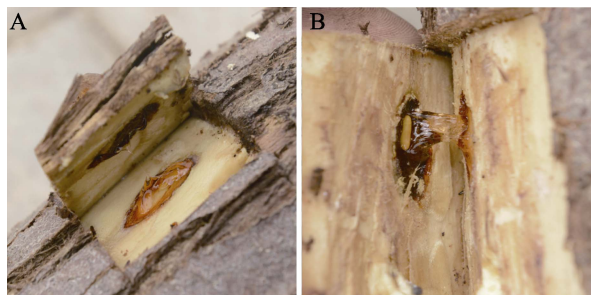


图 1 光肩星天牛在沙枣树上的刻槽结构
Fig. 1 Structure of *Anoplophora glabripennis* oviposition scar on *Elaeagnus angustifolia*

A. 无卵刻槽; B. 有卵刻槽。A. Oviposition scar without egg; B. Oviposition scar with egg.

昆虫的感器 (Sensilla) 由昆虫体壁上特化的部分表皮形成, 是昆虫感觉器官的基本结构单元 (Schneider, 1964), 可以帮助昆虫识别寄主、选择合适的产卵位置 (马瑞燕和杜家纬, 2000)。光肩星天牛刻槽产卵时不深入到木质部, 产卵位置位于韧皮部和木质部之间, 因此其口器和产卵器上的感器在感知寄主树皮内环境过程中起到重要作用。

天牛产卵方式分为刻槽产卵与不刻槽产卵两种方式, 天牛科中仅有沟胫天牛亚科具有刻槽产卵习性 (徐丽丽, 2016), 其他亚科的天牛不刻槽, 在树皮缝隙、伤口或土壤中产卵 (张璐, 2015)。如天牛亚科 Cerambycinae 的栗肿角天牛 *Massicus raddei* (刘云丽, 2020) 和椎天牛亚科 Spondyliites 的褐梗天牛 *Arhopalus rusticus* (董奕帆等, 2024) 在树皮裂缝中产卵, 锯天牛亚科 Prioninae 的蔗根土天牛 *Dorystenes granulosus* 在寄主基部附近, 近地表下 1-3 cm 处产卵 (于永浩等, 2020)。因此推测, 不同产卵习性亚科天牛的产卵器结构与感器特征存在差异。

研究表明, 植物可以识别昆虫造成的机械损伤, 激发特异性防御反应 (陈迎迎等, 2023)。在本课题组前期野外观察和研究中发现, 我国西北地区其他危害沙枣的本土害虫, 在危害过程中不会引起沙枣泌胶, 只有光肩星天牛引起沙枣的特异性泌胶。人工制作的模拟刻槽和天牛刻槽的泌胶量有差异, 天牛刻槽引起沙枣泌胶量更多 (Li et al., 2024), 且沙枣上有卵或无卵刻槽均有泌胶现象。光肩星天牛在沙枣树上刻槽产卵引起的泌胶反应, 能将卵或低龄幼虫杀死, 使光肩星天牛无法完成世代发育 (田润民等, 2003)。因此推测沙枣受害后泌胶, 部分是由于光肩星天牛在刻槽产卵过程中, 口器和产卵器对沙枣的机械损伤以及口器和产卵器的微观结构接触沙枣, 从而引起了沙枣的防御反应。

本研究旨在观察光肩星天牛的刻槽产卵行为, 观察光肩星天牛的口器和产卵器的形态特征、感器形态及分布, 观察和对比不同产卵习性的天牛产卵器及其感器形态差异, 以期为进一步探究光肩星天牛在刻槽产卵行为中影响沙枣泌胶的物理因素提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

试验用光肩星天牛采集于甘肃省嘉峪关市第一墩东侧护路林(39.75°N, 98.22°E), 人工捕捉当年羽化的光肩星天牛雌雄成虫。用于对比研究天牛科产卵器结构的松墨天牛 *Monochamus alternatus*, 云杉小墨天牛 *M. sutor*, 云杉大墨天牛 *M. sartor urusovi*, 皱胸粒肩天牛 *Apriona germari*, 云斑白条天牛 *Batocera horsfieldi*, 椎天牛 *Spondylis buprestoides*, 金绒花天牛 *Leptura auratopilosa*, 双条杉天牛 *Semanotus bifasciatus*, 大牙锯天牛 *Dorystenes paradoxus*, 脊鞘幽天牛 *Asemum striatum*, 松幽天牛 *A. amurense*, 红缘亚天牛 *Anoplistes halodendri*, 灭字脊虎天牛 *Xylotrechus quadripes*, 青杨脊虎天牛 *X. rusticus*, 柠条绿虎天牛 *Chlorophorus caragana* 和桃红颈天牛 *Aromia bungii* 为北京林业大学林学院森林昆虫标本室标本。

1.2 方法

1.2.1 光肩星天牛雌成虫刻槽产卵行为观察 将上述野外采集到的成虫在室内试验条件下进行饲养、观察, 试验地位于嘉峪关市民居内, 光照和温度与采集地条件保持一致, 每日早晚两次向笼中喷水提高湿度。将 30 头光肩星天牛雌成虫和 10 头雄成虫放入有新砍伐沙枣木段的养虫笼中(50 cm × 50 cm × 50 cm), 沙枣木段两端用石蜡封口以防止水分流失。每日更换新鲜沙枣小枝, 并将沙枣小枝插入水中, 供成虫补充营养和水分。根据死亡情况每日补充新成虫。观察并记录雌成虫在沙枣木段上刻槽、产卵行为的时长, 1 头天牛为 1 个重复, 所观察到的行为使用摄像机(Nikon, D700)录像, 所录影像经视频播放分析。

1.2.2 基于光学体式镜对口器和产卵器的解剖、观察和测量 采集到的光肩星天牛浸于 75%乙醇中保存, 将天牛雌虫的头部和产卵器用镊子、解剖剪小心取下, 置于盛有 10%氢氧化钠溶液的离心管中浸泡 30 min 去除肌肉、脂肪等组织, 取出后用蒸馏水冲洗, 在解剖镜(蔡司, ZEISS

Stemi 508)下拆解上唇、上颚、下颚、下唇和产卵器, 并将其保存在 75%乙醇中。使用体视显微镜(蔡司, ZEISS AXIO Zoom.V16)对各个构造的腹面和背面进行拍照。所有获得的照片导入 ZEN PRO(2.3)内合成一张具有全景深的图片, 再用 Photoshop CS 6.0 进一步处理。每个部位设置 6 个生物学重复。其他天牛仅观察产卵器, 处理、观察方法同上。

1.2.3 基于扫描探针显微镜对口器和产卵器的观察和测量 样品的前处理方法同 1.2.2, 将样品放入 75%乙醇中, 然后用超声波清洗仪(昆山, KQ2200V)清洗 30 s, 重复 3 次。依次在 75%、80%、85%、90%、95%和 100%乙醇中浸泡 15 min, 再放入新的 100%乙醇浸泡 15 min, 保证完全脱水。将样品使用双面胶带小心贴在样品台上。依据样品的杨氏模量值选择对应探针, 本实验使用 Bruker TAP 525A 探针。在观察前, 使用蓝宝石标准样品进行测试, 待基线稳定后, 将样品放在实验台上, 扫描模式选择轻敲模式(Tapping mode), 扫描速率设定为 0.5 Hz, Sample/Line 设置为 256, 扫描范围设定为 2 μm × 2 μm 和 5 μm × 5 μm。将样品台放在扫描探针显微镜(岛津, Shimadzu SPM-9600)中观察。其他天牛仅观察产卵器, 处理、观察方法同上。

1.2.4 基于场发射扫描电子显微镜对口器和产卵器的观察和测量 样品的前处理方法同 1.2.2。将样品放入 75%乙醇中, 超声波清洗仪(昆山, KQ2200V)清洗 30 s, 重复 3 次。依次在 75%、80%、85%、90%、95%和 100%乙醇中浸泡 15 min, 梯度脱水, 再放入 100%乙醇浸泡 15 min, 保证完全脱水。将样品使用导电双面胶带在解剖镜下小心将样品贴在样品台上, 粘贴好的样品台放入填充了干燥剂的培养皿内, 封口, 室温放置 24 h。然后, 将样品台放于离子溅射仪(日立, MC1000)中喷金。使用扫发射扫描电子显微镜(日立, SU8010)观察拍照。其他天牛仅观察产卵器, 处理、观察方法同上。

1.2.5 数据处理 光学电子显微镜图片使用 Photoshop 2019(Adobe, 美国)进行处理, 使用体式显微镜(蔡司, ZEISS AXIO Zoom.V16)和

ZEN 软件 (蔡司, 德国) 测定天牛雌成虫口器和产卵器各组成部分的长度与宽度, 长度取各组成部分的长轴长度, 宽度取各部分 1/2 处。平均值和标准差使用 SPSS 20.0 (IBM, USA) 计算。扫描电子显微镜图片使用 Photoshop 2019 进行处理, 使用 ImageJ 测量各部分长度, 感器直径取感器基部宽度。计算平均值和标准差使用 SPSS 20.0。扫描探针显微镜数据使用 NanoScope Analysis (Bruker, 美国) 进行数据分析, 计算平均值和标准差使用 SPSS 20.0。行为学观察所得数据平均值和标准差使用 SPSS 20.0 计算。

2 结果与分析

2.1 行为学观察

光肩星天牛雌成虫在刻槽前会在沙枣木段上缓慢爬行, 触角上下、左右轻微摆动, 触碰树

皮表面; 同时使用下唇须和下颚须触碰、拍打沙枣树皮表面, 直到找到合适刻槽区域, 停止爬行并倒转身体, 头朝向树体形态学下端的方向, 继续用下唇须和下颚须触碰沙枣树皮表面, 确定刻槽位置后用上颚沿着与树皮纤维垂直的方向横向切割树皮 (图 3: A), 在咬刻树皮时下唇须和下颚须依然触碰树皮表面。雌成虫在刻槽时有时不会一次性完成, 而是表现为刻槽-休息-刻槽。光肩星天牛在沙枣上刻槽的时长为 (10.2 ± 7.1) min。

刻槽完成后, 雌虫调转身体, 使用腹部末端触碰刻槽, 随即将产卵器插入刻槽中, (图 3: B) 左右摆动身体, 剥离树皮制作卵室, 卵室制作完成后停止摆动, 产 1 粒卵。光肩星天牛在沙枣上的平均产卵时长为 (11.3 ± 2.1) min (图 2)。

有时光肩星天牛会只刻槽不产卵。刻槽完成后, 雌虫用下唇须和下颚须触碰沙枣树皮表面, 试探一段时间后离开。

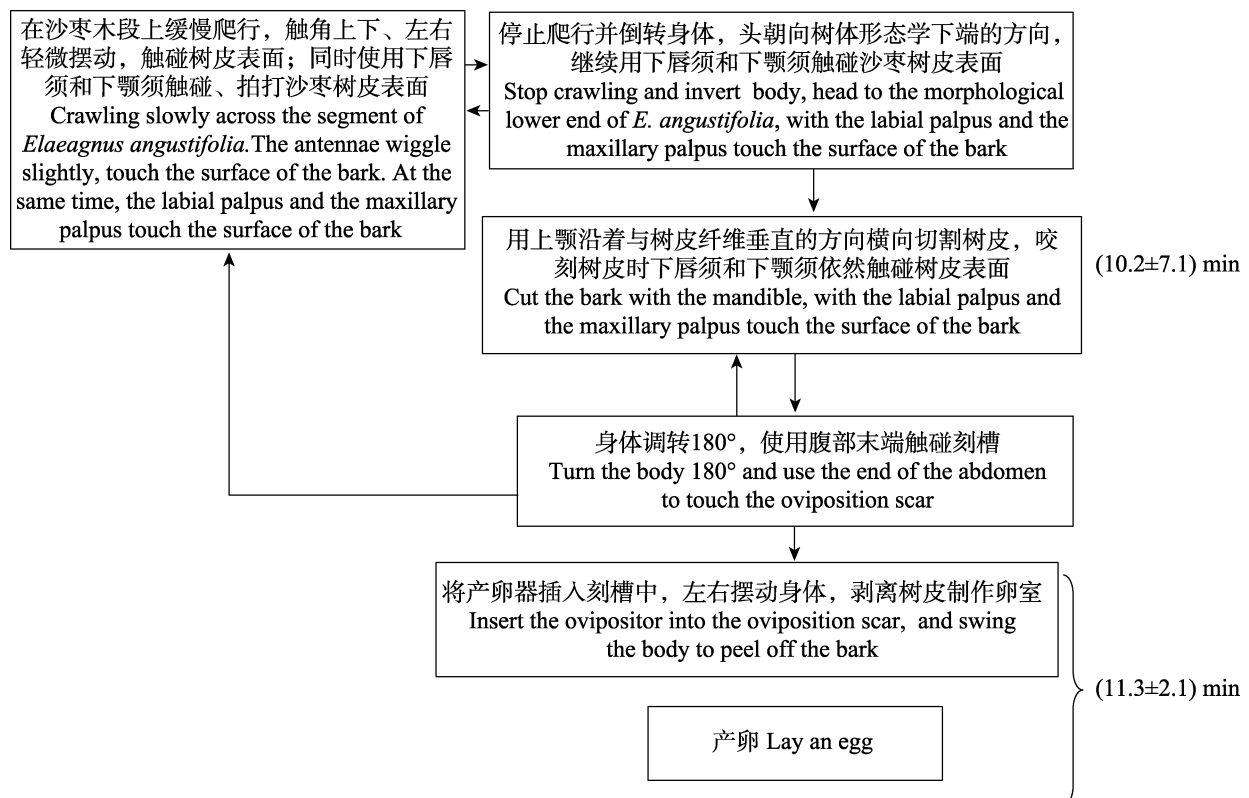


图 2 光肩星天牛在笼中刻槽产卵行为过程流程图

Fig. 2 The oviposition behaviors of *Anoplophora glabripennis*

数据为平均值±标准差。Data are mean±SD.



图 3 光肩星天牛在沙枣上刻槽产卵行为

Fig. 3 The grooving and oviposition behavior on *Elaeagnus angustifolia* of *Anoplophora glabripennis*

A. 光肩星天牛在沙枣上刻槽;

B. 光肩星天牛在沙枣上产卵。

A. The grooving behavior; B. The oviposition behavior.

2.2 基于光学显微镜对光肩星天牛雌成虫口器和产卵器的解剖、观察和测量

光肩星天牛雌成虫口器为典型的咀嚼式口器, 由上唇 (图 4: B)、上颚 (图 4: A, C)、下颚 (图 4: D, F)、下唇 (图 4: E) 和舌 5

部分组成。

上颚的切齿尖内缘生有浓密刚毛, 外缘光滑; 上颚外侧生有稀疏毛, 基部至上颚 1/2 处背面和腹面均有密集刻点; 上颚 1/2 处有一沟, 切齿尖端腹面较背面窄, 向内凹陷; 上颚长 (3.91 ± 0.33) mm, 宽 (2.09 ± 0.16) mm, 切齿长 (2.43 ± 0.23) mm。上唇为心型, 中部有一凹陷, 前方被浓密棕色刚毛, 两侧有长刚毛, 腹面凹凸不平, 呈波浪状; 上唇长 (1.98 ± 0.21) mm, 宽 (2.23 ± 0.20) mm。下颚着生的部位长有棕色稀疏短刚毛, 下颚的轴节、胫节呈三角形, 负颚须节共 4 节, 生有稀疏的长刚毛, 外颚叶与内颚叶呈勾状, 向内弯曲, 外颚叶内侧外侧密布棕色长刚毛, 内颚叶密布帚状棕色刚毛; 下颚须第 1 节至第 4 节长度分别为 (0.52 ± 0.01)、(0.10 ± 0.06)、(0.79 ± 0.07) 和 (1.39 ± 0.10) mm; 宽度分别为 (0.28 ± 0.05)、(0.42 ± 0.03)、(0.39 ± 0.02) 和 (0.33 ± 0.02) mm; 外颚叶长 (1.15 ± 0.12) mm, 宽 (0.99 ± 0.12) mm; 内颚叶长 (2.15 ± 0.14) mm, 宽 (0.51 ± 0.03) mm。下唇呈梯形, 唇舌发达,



图 4 光肩星天牛雌成虫口器结构

Fig. 4 Structure of female *Anoplophora glabripennis* mouthpart

A, C. 上颚背面; B. 上唇腹面; D, F. 下颚背面; E. 下唇腹面。to: 切齿叶; ga: 外颚叶; lc: 内颚叶; mp: 下颚须; lp: 下唇须; li: 唇舌; pm: 前颚; me: 颚; p1-p4: 下颚须第 1 节至第 4 节。

A, C. Mandible, dorsal view; B. Labrum, ventral view; D, F. Maxilla, dorsal view; E. Labium, ventral view. to: Tooth; ga: Gelea; lc: Lacina; mp: Maxillary palpus; lp: Labial palpus; li: Ligula; pm: Prementum; me: Mentum; p1-p4: 1st-4th palaomeres of maxillary palpus.

成两叶状;唇舌外缘具浓密长刚毛,下唇须发达,被稀疏长毛,基部彼此分离,第3节纺锤形;下唇长(1.98±0.20)mm,宽(1.90±0.18)mm;下唇须第2节和第3节长度分别为(1.23±0.16)和(1.19±0.10)mm;宽度分别为(0.37±0.04)和(0.41±0.03)mm(表1)。光肩星天牛雌成虫产卵器整体长宽比为2.9:1;基腹片骨杆、负瓣片骨杆和肛侧板骨杆愈合合成1条骨杆,骨杆呈褐色,与背面骨杆在端部1/4处愈合,产卵器分叉部位在产卵器1/3处(图5:A)。产卵器端部生有端突,深褐色,棒状,端部着生有短的感觉毛(图5:B)。

2.3 基于扫描探针显微镜对光肩星天牛雌成虫口器和产卵器的测量

如表2所示,光肩星天牛上颚的弹性模量为(13.02±1.91)GPa,粗糙度为(140.30±34.80)nm;光肩星天牛产卵器的弹性模量为(30.51±5.46)GPa,粗糙度(为17.60±0.46)nm。

上颚的弹性模量高于产卵器,即硬度较高,产卵器的粗糙度高于上颚。在扫描探针显微镜下观察到上颚表面有长、深、相互交叉的裂纹,其

中夹杂小、浅的裂纹(图6:A)。在扫描探针显微镜下观察到产卵器上有2个平行的褶皱,表面无裂痕(图6:B)。

2.4 基于场发射扫描电子显微镜对光肩星天牛雌成虫口器和产卵器的超微结构观察

2.4.1 上颚的感器结构观察

光肩星天牛上颚共观察到2种类型感器,其中刺形感器(Sensilla chaetica, sch)1个亚型(sch1),毛形感器(Sensilla trichoidea, st)2个亚型(st1-st2)。

刺形感器I(sch1)(图7:A-C)分布于上颚的背面基部至上颚1/2处,长(91.63±2.17)μm,直径(6.82±0.57)μm,感器窝窄。

毛形感器I(st1)(图7:A, D)分布于上颚的背面基部至上颚1/2处,长(73.54±0.26)μm,直径(5.71±0.34)μm,感器窝窄。毛形感器II(st2)(图7:F)位于上颚的外侧,长(319.31±95.87)μm,直径(12.97±1.19)μm,基部有深而宽的感器窝。

2.4.2 下颚的感器结构观察

光肩星天牛的下颚(图8:A)共观察到6种类型感器,其中毛形感器2个亚型(st1-st2),刺形感器1亚型

表1 基于光学显微镜对光肩星天牛雌成虫口器各部分的测量

Table 1 Measurement of female *Anoplophora glabripennis* mouthpart under optical microscopy

口器各部分 The parts of the mouthparts	测量部位 Site of measurement	长（mm） Length (mm)	宽（mm） Width (mm)
上颚 Mandible	整体 Entirety	3.91±0.33	2.09±0.16
	切齿 Tooth	2.43±0.23	/
上唇 Labrum	整体 Entirety	1.98±0.21	2.23±0.20
下颚 Maxilla	下颚须 p1 Maxillary palpus p1	0.52±0.01	0.28±0.05
	下颚须 p2 Maxillary palpus p2	0.10±0.06	0.42±0.03
	下颚须 p3 Maxillary palpus p3	0.79±0.07	0.39±0.02
	下颚须 p4 Maxillary palpus p4	1.39±0.10	0.33±0.02
	外颚叶 Gelea	1.15±0.12	0.99±1.28
	内颚叶 Lacina	2.15±0.14	0.51±0.03
	下唇 Labium	整体 Entirety	1.98±0.20
	下唇须 p2 Labial palpus p2	1.23±0.16	0.37±0.04
	下唇须 p3 Labial palpus p3	1.19±0.10	0.41±0.03

表中数据为平均值±标准差。下表同。p1-p4 为下颚须第1节至第4节。

Data in the table are mean±SD. The same below. p1-p4: 1st-4th palaomeres of maxillary palpus.

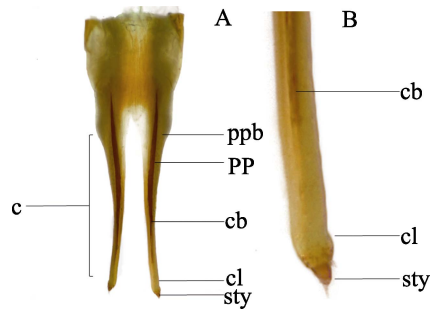


图 5 光肩星天牛产卵器结构
Fig. 5 Structure of *Anoplophora glabripennis* ovipositor

A. 产卵器; B. 产卵器末端放大图。ppb: 侧肛侧板骨杆; pp: 肛侧板; cb: 基腹片骨杆; c: 基腹片; cl: 基腹片突; sty: 端突。

A. Ovipositor; B. Magnification of the end of the ovipositor. ppb: Parapoct baculum; pp: Parapoct; cb: Coxite baculum; c: Coxite; cl: Coxite lobe; sty: Stylus.

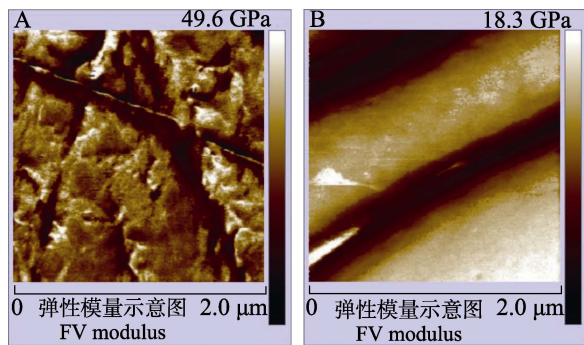


图 6 扫描探针显微镜下观察光肩星天牛雌成虫上颚和产卵器

Fig. 6 Mandible and ovipositor of female *Anoplophora glabripennis* under scanning probe microscope

A. 上颚弹性模量示意图; B. 产卵器弹性模量示意图。
A. FV modulus of mandible; B. FV modulus of ovipositor.

表 2 光肩星天牛上颚和产卵器均方根粗糙度和弹性模量

Table 2 The root mean square roughness and FV modulus of *Anoplophora glabripennis* mandible and ovipositor

测量部位	粗糙度 (nm)	弹性模量 (GPa)
Site of measurement	Roughness (nm)	FV modulus (GPa)
上颚 Mandible	17.60±0.46	30.51±5.46
产卵器 Ovipositor	140.30±34.80	13.02±1.91

(sch1), 板形感器 (Sensilla placodea, sp) 1 亚型 (sp1), 钟形感器 (Sensilla campaniformia,

sca) 1 亚型 (sca1), 栓锥形感器 (Sensilla styloconica, sst) 1 亚型 (sst1) 和表皮孔 (Cuticular pore, cp) 1 亚型 (cp1)。

毛形感器 I (st1) (图 8: B) 位于颚须第四节的末端, 细长, 尖端锐, 长 (70.64 ± 0.88) μm , 直径 (2.34 ± 1.22) μm , 基部有宽而浅的感器窝。在下颚须第 4 节, 观察到毛形感器 II (st2) (图 8: D), 长 (71.67 ± 1.56) μm , 直径 (2.56 ± 0.13) μm , 表面有竖向纵纹, 感器窝宽而深。

刺形感器 I (sch1) (图 8: E) 长 (71.67 ± 1.56) μm , 直径 (6.96 ± 0.28) μm , 表面有斜向纵纹, 感器窝窄。表皮孔 I (cp1) (图 8: E) 直径为 (2.05 ± 0.18) μm 。表皮孔 I (cp1) 分布在板形感器 (sp1) 间 (图 8: C)。

钟形感器 I (sca1) (图 8: C) 短锥状, 着生在圆形感器窝内, 主要分布在下颚须第 4 节的末端, 直径 (0.49 ± 0.04) μm 。板形感器 I (sp1) (图 8C) 基部凹陷、扁平, 长轴沿下颚须方向向前延伸, 感器沿纵轴方向与下颚须壁愈合, 端部钝圆、较深、膨大, 长 (29.95 ± 3.39) μm , 宽 (1.81 ± 0.22) μm 。

栓锥形感器 (sst1) (图 8: F) 位于下颚须第 4 节的末端, 感器末端顶孔明显。长 (7.47 ± 0.75) μm , 直径 (2.99 ± 0.64) μm , 表面有斜向裂纹, 感器窝窄、深。

2.4.3 下唇的感器结构观察 光肩星天牛下唇 (图 9: A) 有 4 种类型感器, 其中刺形感器 2 亚型 (sch1-2)、毛形感器 1 亚型 (st1)、板形感器 1 亚型 (sp1) 和锥形感器 1 亚型 (sb1), 唇舌上生有密集的毛 (图 9: B)。

刺形感器 I (sch1) (图 9: C) 位于前颏, 长 (79.68 ± 7.40) μm , 直径 (7.81 ± 1.21) μm , 感器窝窄。刺形感器 II (sch2) (图 9: D) 位于下唇须第 3 节外侧, 长 (238.79 ± 11.01) μm , 直径 (6.66 ± 0.88) μm , 感器窝宽、深。毛形感器 I (st1) (图 9: D) 位于下唇须的第 3 节内侧, 长 (66.49 ± 5.36) μm , 直径 (5.14 ± 0.20) μm , 感器窝窄、深。板形感器 I (sp1) (图 9: E), 长 (30.59 ± 3.09) μm , 宽 (0.94 ± 0.21) μm 。锥形感器 I (sb1) (图 9: F) 位于下唇须的第 3 节的末端, 长 (8.10 ± 1.14) μm , 直径 (2.80 ± 0.44) μm 。

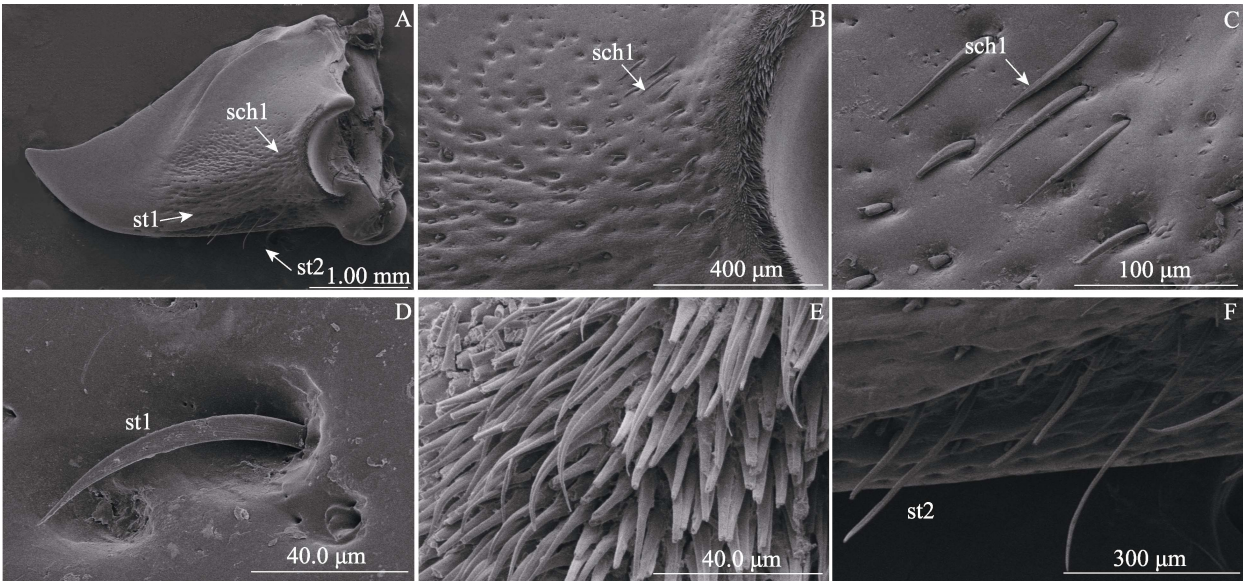


图 7 扫描电镜下光肩星天牛雌成虫上颚的形态特征

Fig. 7 Characteristics of female *Anoplophora glabripennis* mandible under scanning electron microscope

A. 上颚；B. 上颚 1/2 处至基部；C, D. 上颚基部；E. 上颚基部密生的刚毛；F. 上颚外缘。sch1: 刺形感器 I ；
st1: 毛形感器 I ；st2: 毛形感器 II 。

A. Mandible; B. 1/2 part to base of the mandible; C, D. Base of the mandible; E. Dense seta on the base of the mandible;
F. Outer edge of the mandible; sch1: Sensilla chaetica I ; st1: Sensilla trichoidea I ; st2: Sensilla trichoidea II .

表 3 光肩星天牛雌成虫上颚感器类型

Table 3 Types of sensilla of female *Anoplophora glabripennis* mandible

感器类型 Types of sensilla	亚型 Subtypes of sensilla	长度 (μm) Length (μm)	直径 (μm) Diameter (μm)	感器窝 Socket
刺形感器 Sensilla chaetica	sch1	91.63±2.17	6.82±0.57	窄 Narrow
毛形感器 Sensilla trichoidea	st1	73.54±0.26	6.82±0.57	窄 Narrow
毛形感器 Sensilla trichoidea	st2	319.31±95.87	12.97±1.19	宽、深 Wide and deep

2.4.4 产卵器的感器结构观察 光肩星天牛产卵器 (图 10: A) 上共观察到 4 种类型感器, 其中钟形感器 1 亚型 (sca1), 锥形感器 (Sensilla basiconica, sb) 1 亚型 (sb1), 毛形感器 3 亚型 (st1-st3), 栓锥形感器 1 亚型 (sst1)。

光肩星天牛基腹片 (Paraproct) 上生有密集的毛 (图 10: A-C), 长 (17.03±2.08) μm, 宽 (1.66±0.07) μm。在产卵器基腹片中央, 零散分布着钟形感器 I (sca1) (图 10: B) 和锥形感器 I (sb1) (图 10: C)。

钟形感器 I (sca1) (图 10: B) 微微凸起, 表面光滑, 顶部具有一小孔, 长 (27.87±1.63) μm, 宽 (12.46±0.77) μm。

锥形感器 I (sb1) (图 10: C) 呈锥体状, 感器基部稍粗, 位于一个微微凸起的底座上, 长 (4.15±0.05) μm, 锥体直径 (1.00±0.03) μm。

在产卵器末端的端突 (Stylus, sty) 观察到毛形感器 I (st1) (图 10: D-E) 和栓锥形感器 I (sst1) (图 10: E-F)。毛形感器 I (st1) 长 (36.02±5.54) μm, 直径 (3.15±0.30) μm, 基部有窄的感器窝。栓锥形感器 I (sst1) 围绕毛形感器着生在其下方, 短粗, 在近端部的地方有一缢缩, 尖端呈乳头状, 长 (6.91±0.78) μm, 直径 (2.07±0.09) μm。

光肩星天牛产卵器的基腹片突 (Coxite lobe, cl) 上有毛形感器 II (st2) (图 10: G-H) 和毛

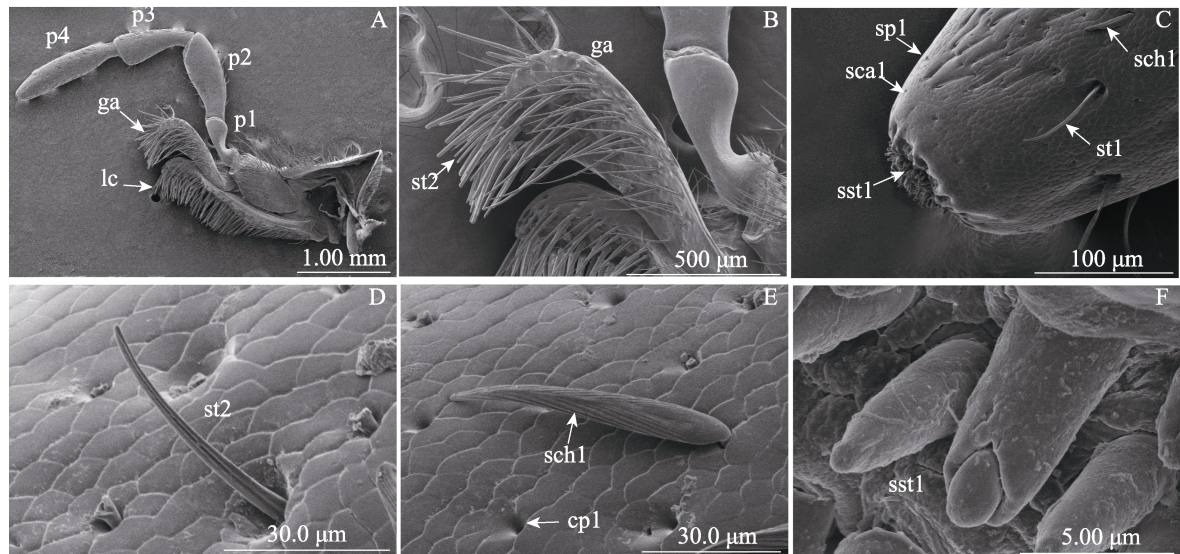


图 8 扫描电镜下光肩星天牛雌成虫下颚形态特征

Fig. 8 Characteristics of female *Anoplophora glabripennis* maxilla under scanning electron microscope

A. 下颚背面; B. 外颚叶背面; C-E. 下颚须第 4 节; F. 下颚须第 4 节末端。p1-p4: 第 1 至第 4 节下颚须; ga: 外颚叶; lc: 内颚叶; st1: 毛形感器 I; st2: 毛形感器 II; sch1: 刺形感器 I; sca1: 钟形感器 I; cp1: 表皮孔 I; sp1: 板形感器 I; sst1: 栓锥形感器 I。

A. Maxilla, dorsal view; B. Gelea, dorsal view; C-E. The 4th palpomere (p4) of maxillary palpus; F. The distal 4th palpomere (p4) of maxillary palpus; p1-p4: 1st-4th palpomeres of maxillary palpus; ga: Gelea; lc: Lacina; st1: Sensilla trichoidea I; st2: Sensilla trichoidea II; sch1: Sensilla chaetica I; sca1: Sensilla campaniformia I; cp1: Cuticular pore I; sp1: Sensilla placodea I; sst1: Sensilla styloconica I.

表 4 光肩星天牛雌成虫下颚感器类型

Table 4 Types of sensilla of female *Anoplophora glabripennis* maxilla

感器类型 Types of sensilla	亚型 Subtypes of sensilla	长度 (μm) Length (μm)	直径 (μm) Diameter (μm)	感器窝 Socket
毛形感器 Sensilla trichoidea	st1	70.64±0.88	2.34±1.22	宽、浅 Wide and shoal
毛形感器 Sensilla trichoidea	st2	71.67±1.56	2.56±0.13	宽、深 Wide and shoal
刺形感器 Sensilla chaetica	sch1	62.10±0.28	6.96±0.28	窄 Narrow
钟形感器 Sensilla campaniformia	sca1	/	0.49±0.04	深 Deep
表皮孔 Cuticular pore	cp1	/	2.05±0.18	/
板形感器 Sensilla placodea	sp1	29.95±3.39	1.81±0.22	/
栓锥形感器 Sensilla styloconica	sst1	7.47±0.75	2.99±0.64	窄、深 Narrow and deep

形感器 III (st3) (图 10: G, I)。基腹片突上的毛形感器 II (st2) 长 (45.06±6.80) μm, 直径 (2.98±0.15) μm, 基部有宽而深的感器窝。毛形感器 III (st3) 呈短锥状, 生长在圆形穴内, 整体呈小钉状, 尖端锐, 长 (7.94±0.10) μm, 直径 (1.40±0.05) μm, 感器窝窄。

2.5 不同亚科天牛产卵器形态及感器对比

松墨天牛 *M. alternatus* (图 11: A)、皱胸粒

肩天牛 *A. rugicollis* (图 11: B) 和云斑白条天牛 *B. horsfieldi* (图 11: C) 属沟胫天牛亚科; 椎天牛 *S. buprestoides* (图 11: D) 属椎天牛亚科 Aseminae; 金绒花天牛 *L. auratopilosa* (图 11: E) 属花天牛亚科 Lepturinae; 双条杉天牛 *S. bifasciatus* (图 11: F) 属天牛亚科 Cerambycinae。

由图 11 (A-F) 可知, 松墨天牛、皱胸粒肩天牛、云斑白条天牛产卵器的基腹片间开口深, 开口长度约为端突长度的十至几十倍, 基腹片长

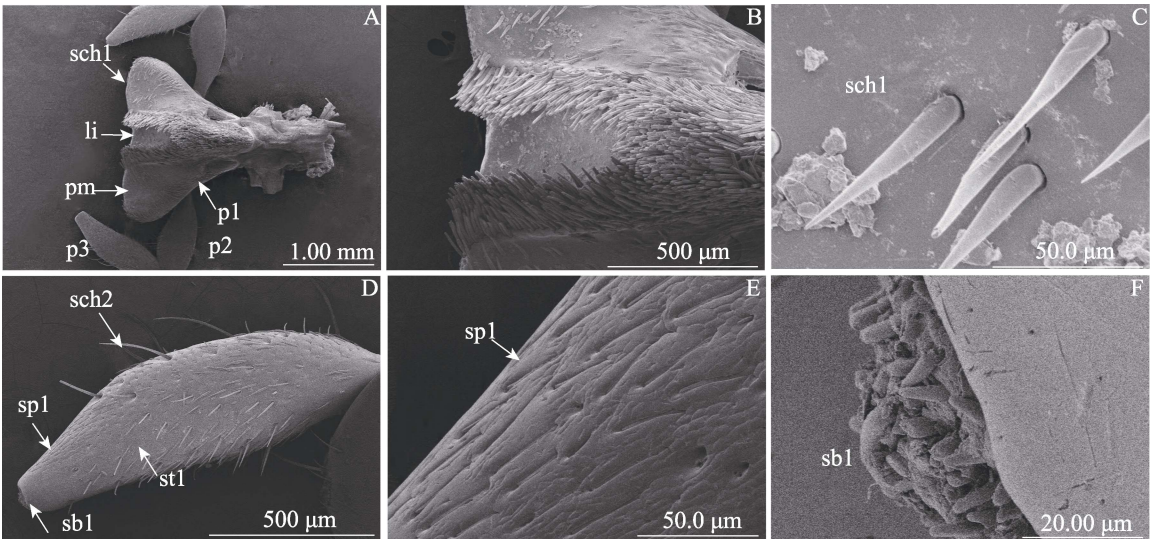


图 9 扫描电镜下光肩星天牛雌成虫下唇形态特征

Fig. 9 Characteristics of female *Anoplophora glabripennis* labium under scanning electron microscope

A. 下唇背面; B. 唇舌; C. 前颏; D-E. 下唇须第 3 节 (p3); F. 下唇须第 3 节 (p3) 末端。li: 唇舌; pm: 前颏; sch1: 刺形感器 I; sch2: 刺形感器 II; st1: 毛形感器 I; sp1: 板形感器 I; sb1: 锥形感器 I。
A. Labium, dorsal view; B. Ligula; C. Prementum; D-E. Distal 3rd palpomere (p3) of labial palpus; F. The distal 3rd palpomere (p3) of maxillary palpus; li: Ligula; pm: Prementum; sch1: Sensilla chaetica I; sch2: Sensilla chaetica II; st: Sensilla trichoidea I; sp: Sensilla placodea I; sb: Sensilla basiconica I.

表 5 光肩星天牛雌成虫下唇感器类型

Table 5 Types of sensilla of female *Anoplophora glabripennis* labium

感器类型 Types of sensilla	亚型 Subtypes of sensilla	长度 (μm) Length (μm)	直径 (μm) Diameter (μm)	感器窝 Socket
刺形感器 Sensilla chaetica	sch1	79.68±7.40	7.81±1.21	窄 Narrow
刺形感器 Sensilla chaetica	sch2	238.79±11.01	6.66±0.88	宽、深 Wide and deep
毛形感器 Sensilla trichoidea	st1	66.49±5.36	5.14±0.20	窄、深 Narrow and deep
板形感器 Sensilla placodea	sp1	30.59±3.09	0.94±0.21	/
锥形感器 Sensilla basiconica	sb1	8.10±1.14	2.80±0.44	窄、深 Narrow and deep

度/第 9 腹节长度比例更大; 椎天牛、金绒花天牛、双条杉天牛产卵器基腹片间开口浅, 约为端突长度的 1-2 倍。光肩星天牛产卵器的基腹片开口长度约为端突长度的 30 倍。相较于其他亚科的天牛, 沟胫天牛亚科的产卵器基腹片之间开口更深, 基腹片长度/第 9 腹节长度比例更大。
在光学显微镜下可见每种天牛产卵器端突末端均有长的毛形感器, 但沟胫天牛亚科天牛产卵器端突末端的毛形感器平均长度 (34.60-95.56 μm) 较其他亚科天牛 (65.02-391.94 μm) 短 (表 7), 沟胫天牛亚科端突末端毛形感器长度与端突长度比值 (0.33-0.63) 较其他亚科天牛 (0.71-

2.26) 小 (表 7, 图 12: A-D)。

3 讨论

研究表明, 植物可以识别昆虫造成的机械损伤, 激发特异性防御反应 (陈迎迎等, 2023)。如沉香 *Aquilaria sinensis* 在受到机械伤害、虫害等情况下会产生植物防御反应, 分泌树脂, 树脂的形成是对外界伤害的物理防御 (张兴丽, 2013)。光肩星天牛刻槽过程中使用上颚持续破坏树皮组织, 在产卵过程中使用产卵器不断刮蹭树皮内部, 刻槽时长为 (10.2±7.1) min, 产卵

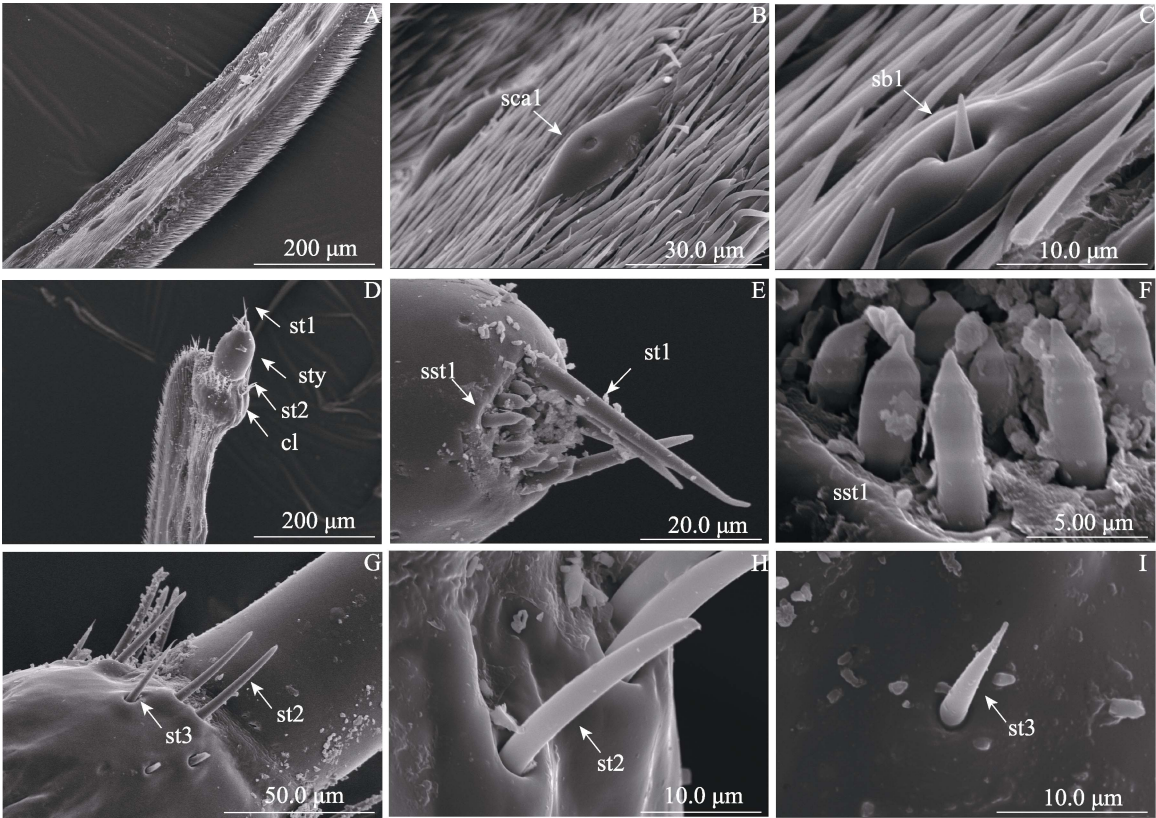


图 10 扫描电镜下光肩星天牛产卵器形态特征

Fig. 10 Characteristics of *Anoplophora glabripennis* ovipositor under scanning electron microscope
A-C. 基腹片; D. 端突和基腹片突; E, F. 端突; G-I. 基腹片突。sca1: 钟形感器 I; sb1: 锥形感器 I; sty: 端突; cl: 基腹片突; st1: 毛形感器 I; st2: 毛形感器 II; st3: 毛形感器 III; sst1: 栓锥形感器。
A-C. Paraproct; D. Stylus and coxite lobe; E, F. Stylus; G-I. Coxite lobe. sca1: Sensilla campaniformia I; sb1: Sensilla basiconica I; sty: Stylus; cl: Coxite lobe; st1: Sensilla trichoidea I; st2: Sensilla trichoidea II; st3: Sensilla trichoidea III; sst1: Sensilla styloconica I.

表 6 光肩星天牛雌成虫产卵器感器类型
Table 6 Types of sensilla of female *Anoplophora glabripennis* ovipositor

感器类型 Types of sensilla	亚型 Subtypes of sensilla	长度 (μm) Length (μm)	直径 (μm) Diameter (μm)	感器窝 Socket
钟形感器 Sensilla campaniformia	sca1	27.87±1.63	12.46±0.77	/
锥形感器 Sensilla basiconica	sb1	4.15±0.05	1.00±0.03	宽、凸起 Wide and raised
毛形感器 Sensilla trichoidea	st1	36.02±5.54	3.15±0.30	窄 Narrow
毛形感器 Sensilla trichoidea	st2	45.06±6.80	2.98±0.15	宽 Wide
毛形感器 Sensilla trichoidea	st3	7.94±0.10	1.40±0.05	窄 Narrow

时长为 (11.3±2.1) min。因此推测光肩星天牛口器和产卵器对沙枣的机械损伤引起了沙枣的植物防御反应, 引发沙枣受害后的特殊泌胶现象。Liu 等 (2021) 研究表明, 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 感器上的气味结合蛋白 (Odorant binding

protein, OBP) 作为效应子抑制寄主植物的特异性防御反应, 说明寄主植物可以识别到植食性昆虫的感器。这种气味结合蛋白存在于有孔的感器上, 光肩星天牛的下颚须、下唇须、产卵器上均存在有孔的感器。光肩星天牛在刻槽过程中, 下

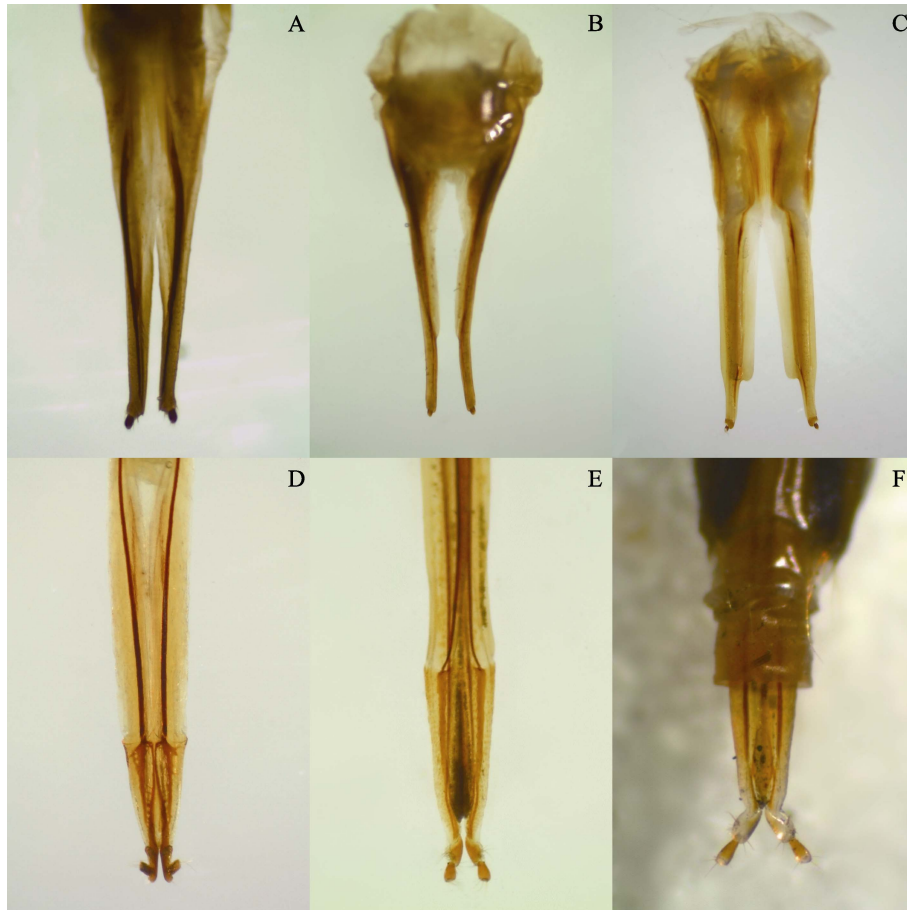


图 11 天牛科产卵器特征图

Fig. 11 Ovipositor characteristics of Cerambycidae

- A. 松墨天牛; B. 皱胸粒肩天牛; C. 云斑白条天牛; D. 椎天牛; E. 金绒花天牛; F. 双条杉天牛。
 A. *Monochamus alternatus*; B. *Apriona germari*; C. *Batocera horsfieldi*; D. *Spondylis buprestoides*;
 E. *Leptura auratopilosa*; F. *Semanotus bifasciatus*.

颚须和下唇须不断触碰树皮,且在产卵过程中不断用产卵器上的感器触碰树皮,后将产卵器深入刮蹭树皮内部,因此推测沙枣可能通过识别光肩星天牛用于刻槽、产卵部位的感器来识别其造成的损伤,产生特异性泌胶反应。

通过对比具有刻槽产卵行为的沟胫天牛亚科与其他非刻槽产卵天牛种类的产卵器及感器差异发现,沟胫天牛亚科天牛的产卵器结构、端突末端毛形感器长度、端突末端毛形感器长度与端突比值与其他亚科天牛不同。沟胫天牛亚科的产卵器基腹片之间开口更深,基腹片长度/第九腹节长度比例更大,推测其更有利于天牛将产卵器伸入刻槽内刮蹭树皮。沟胫天牛亚科天牛产卵器端突末端的毛形感器的长度较其他亚科天牛

短,沟胫天牛亚科端突末端毛形感器长度与端突长度比值较其他亚科天牛小。推测与沟胫天牛亚科的天牛具有刻槽产卵习性有关,更短的感器更不易折断,是适应将产卵器伸入刻槽内刮蹭树皮习性的结果。光肩星天牛在刻槽产卵过程中影响沙枣泌胶的现象或与这些产卵器结构有关。

光肩星天牛上颚上共观察到感器 2 种类型,由于其刺形感器和毛形感器着生位置在上颚基部,推测其为本体感受器,用于感受上颚的运动。光肩星天牛下颚上共有感器 6 种类型,下颚须是植食性昆虫重要的味觉器官(张燕如, 2015)。光肩星天牛用下颚须拍打寄主表面用于接收化学信息。毛形感器 I (st1) 和毛形感器 II (st2), 有孔,具浅纵纹,同时有机机械感受功能和化学感

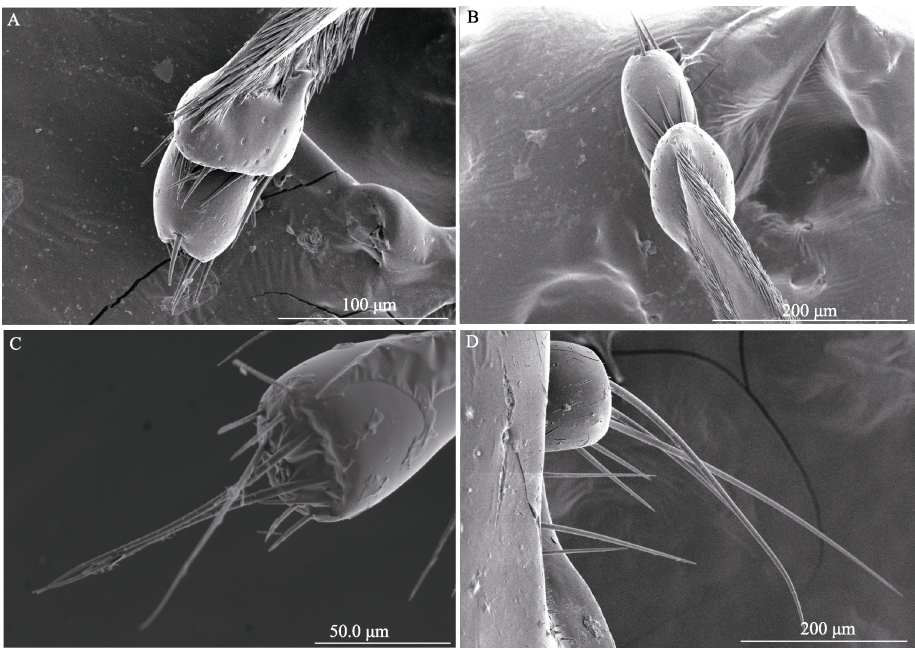


图 12 扫描电镜下天牛产卵器端突形态特征

Fig. 12 Characteristics of Cerambycidae stylus under scanning electron microscope

A. 云杉小墨天牛; B. 云杉大墨天牛; C. 松幽天牛; D. 大牙锯天牛。
A. *Monochamus sutor*; B. *Monochamus sartor urussovi*; C. *Asemum amurense*; D. *Dorysthenes paradoxus*.

表 7 部分天牛科昆虫端突毛形感器长度和毛形感器长度与端突长度比值

Table 7 Length of sensilla trichoidea and ratio of sensilla trichoidea length to stylus length in some Cerambycidae

亚科 Subfamily	属 Genus	种 Species	毛形感器长度 (μm) Sensilla trichoidea length (μm)	毛形感器长度/ 端突长度 Sensilla trichoidea length/stylus length
沟胫天牛亚科 Lamiinae	星天牛属 <i>Anoplophora</i>	光肩星天牛 <i>Anoplophora glabripennis</i>	36.02±5.54	0.44
	墨天牛属 <i>Monochamus</i>	云杉小墨天牛 <i>Monochamus sutor</i>	41.83±6.09	0.63
	墨天牛属 <i>Monochamus</i>	云杉大墨天牛 <i>Monochamus sartor urussovi</i>	42.16±6.87	0.33
	白条天牛属 <i>Batocera</i>	云斑白条天牛 <i>Batocera horsfieldi</i>	95.56±6.07	0.56
	粒肩天牛属 <i>Apriona</i>	皱胸粒肩天牛 <i>Apriona germari</i>	34.60±0.38	0.44
锯天牛亚科 Prioninae	裸角天牛属 <i>Aegosoma</i>	中华裸角天牛 <i>Aegosoma sinicum</i>	251.46±19.04	1.99
	土天牛属 <i>Dorysthenes</i>	大牙锯天牛 <i>Dorysthenes paradoxus</i>	391.94±23.78	1.52
幽天牛亚科 Aseminae	幽天牛属 <i>Asemum</i>	脊鞘幽天牛 <i>Asemum striatum</i>	68.68±17.64	0.80
	幽天牛属 <i>Asemum</i>	松幽天牛 <i>Asemum amurense</i>	120.36±1.23	1.14
椎天牛亚科 Spondylidinae	椎天牛属 <i>Spondylis</i>	椎天牛 <i>Spondylis buprestoides</i>	177.77±0.88	2.26
天牛亚科 Cerambycinae	亚天牛属 <i>Anoplistes</i>	红缘亚天牛 <i>Anoplistes halodendri</i>	101.57±9.95	0.95
	脊虎天牛属 <i>Xylotrechus</i>	灭字脊虎天牛 <i>Xylotrechus quadripes</i>	67.59±13.15	0.97
	脊虎天牛属 <i>Xylotrechus</i>	青杨脊虎天牛 <i>Xylotrechus rusticus</i>	65.02±1.46	0.71
	绿虎天牛属 <i>Chlorophorus</i>	柠条绿虎天牛 <i>Chlorophorus caragana</i>	119.18±18.91	0.88
	杉天牛属 <i>Semanotus</i>	双条杉天牛 <i>Semanotus bifasciatus</i>	123.98±14.32	1.03
	颈天牛属 <i>Aromia</i>	桃红颈天牛 <i>Aromia bungii</i>	187.22±36.83	1.53

受功能,光肩星天牛在刻槽前和刻槽时用下颚须拍打寄主表面,接收气味分子,感知树皮物理性质,以便选择产卵位置(张璐,2015)。刺形感器 I (sch1) 无孔,有纵纹,无化学感受功能,为机械感受器,可能率先接触到周围环境,用于感受外界刺激。板形感器 I (sp1) 与柠条绿虎天牛 *Chlorophorus caragana* (Zhang et al., 2018), 桃红颈天牛 *Aromia bungii* (赵伟薇等, 2024) 等的板形感器形状相似,集中分布在下颚须及下唇须末节腹面,其具孔且壁薄,推测为嗅觉感受器。位于下颚须第四节末端的栓锥形感器 I (sst1) 为化学感受器,与桔褐天牛 *Nadezhdiella cantori* (熊赛等, 2014) 的栓锥形感器相似,可能与感受温湿度有关(张璐, 2015),也可能用于识别寄主植物特异性次生物质(张燕如, 2015)。光肩星天牛下唇上共有感器 4 种类型。在刻槽产卵过程中,光肩星天牛持续用下颚须触碰寄主表面,接收化学信息。寄主表面刺形感器 I (sch1) 位于前额,推测其为本体机械感受器。毛形感器 I (st1) 位于下唇须的第 3 节内侧,为化学感受器,推测其为嗅觉感受器。板形感器 I (sp1) 与桃红颈天牛(赵伟薇等, 2024)、柠条绿虎天牛(Zhang et al., 2018)、星天牛(徐丽丽, 2016) 的板形感器形状和位置相似,为化学感受器。锥形感器 I (sb1) 与桃红颈天牛(赵伟薇等, 2024)、星天牛(徐丽丽, 2016) 的锥形感器相似,为化学感受器。推测光肩星天牛在啃咬刻槽的过程中,利用机械和化学感受器,识别树皮不同层次组织的气味、次生代谢物等信息,为选择刻槽位置、控制刻槽深度提供帮助。

光肩星天牛产卵器上共有感器类型 4 种类型,毛形感器最多。毛形感器是昆虫产卵器上最为常见的一种感受器(董田等, 2021),同时有机械感受功能和化学感受功能,毛形感器在寄主选择或在产卵检测中具有定位作用(杨韩英等, 2021)。端突上的毛形感器 I (st1) 与柠条绿虎天牛(Zhang et al., 2018) 的毛形感器相似。栓锥形感器 I (sst1) 与柠条绿虎天牛(Zhang et al., 2018) 的锥形感器相似,为化学感受器。在光肩星天牛使用腹部末端触碰刻槽时,毛形感器 I

(st1) 和栓锥形感器 I (sst1) 最先接触到寄主,用于感知刻槽的物理和化学信息,可能帮助光肩星天牛判断该刻槽环境是否适合产卵,这可能与光肩星天牛有时会只刻槽不产卵的现象有关。钟形感器在昆虫中广泛分布(兰晓娜等, 2023),钟形感器可以接收机械刺激,昆虫插入产卵针时感受外界传来的压力(张燕如, 2015; 兰晓娜等, 2023)。因此推测光肩星天牛的钟形感器与其刻槽产卵习性有关,钟形感器在光肩星天牛将产卵器探入树皮下以及剥离树皮和木质部过程中发挥作用。

通过对比闫晓燕等(2018)研究发现,沟胫天牛亚科天牛的口器在形态上和其他亚科有所区别,其上颚切齿较钝,上颚内侧无小齿或刚毛,可能与其需要上颚强有力地横向运动切断植物组织有关;下颚须第 4 节呈纺锤型,端部较窄;下颚内颚叶、外颚叶发达,着生浓密刚毛刷,可能与其取食、刻槽时需要内颚叶协助上颚刮切植物和外颚叶握持植物碎片有关。

综合上述,光肩星天牛在沙枣上刻槽产卵后的特殊泌胶现象,可能与口器和产卵器对沙枣的机械损伤引起植物防御反应有关,但其分子机制有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Chen YY, Lan JX, Wang SY, Liang SH, Liang WH, Li BC, Lai DC, Xu Y, Li KX, Shen YB, 2023. Advances in early signaling events of plant defense response. *Plant Physiology Journal*, 59(5): 829–838. [陈迎迎, 蓝金宣, 王姝瑶, 梁圣华, 梁文汇, 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 CC, Pei JH, Wang LX, Tian Y, Ren LL, Luo YQ, 2024. Interactions at the oviposition scar: Molecular and metabolic insights into *Elaeagnus angustifolia*'s resistance response to *Anoplophora glabripennis*. *International Journal of Molecular Science*, 25(17): 9504.
- Liu H, Wang C, Qiu CL, Shi JH, Sun Z, Hu XJ, Liu L, Wang MQ, 2021. A salivary odorant-binding protein mediates *Nilaparvata lugens* feeding and host plant phytohormone suppression. *International Journal of Molecular Science*, 22(9): 4988.
- Liu YL, 2020. Discuss on biological characteristics, hazard law and control technology of *Massicus raddei*. *Journal of Temperate*

- Forestry Research*, 3(4): 60–62. [刘云丽, 2020. 栗山天牛的生物特性、危害规律及防治技术探讨. *温带林业研究*, 3(4): 60–62.]
- Luo YQ, Huang JF, Li JG, 2000. Main achievements, problems and prospects on researches of poplar longhorn beetles in China. *Entomological Knowledge*, 37(2): 116–122. [骆有庆, 黄竞芳, 李建光, 2000. 我国杨树天牛研究的主要成就、问题及展望. *昆虫知识*, 37(2): 116–122.]
- 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.]
- Song GW, 2023. Occurrence and control methods of *Anoplophora glabripennis* in poplar. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 29(14): 75–77, 81. [宋广伟, 2023. 杨树光肩星天牛的发生及其防治方法. *安徽农学通报*, 29(14): 75–77, 81.]
- Tian RM, Yu JB, Zhao WD, 2003. On the function of *Elaeagnus angustifolia* L. to induce and control *Anoplophora glabripennis* (Motsch.). *Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, 29(4): 23–25. [田润民, 于静波, 赵卫东, 2003. 沙枣树对光肩星天牛种群诱控功能的初步研究. *内蒙古林业科技*, 29(4): 23–25.]
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annual Review of Entomology*, 9: 103–122.
- Xiong S, He SY, Li Z, Chen L, Zhang QX, 2014. Observation of sensilla on the head of *Nadezhdiella cantori* by scanning electron microscope. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 36(5): 36–45. [熊赛, 何思瑶, 李竹, 陈力, 张绮焯, 2014. 桔褐天牛头部附器感器的扫描电镜观察. *西南大学学报(自然科学版)*, 36(5): 36–45.]
- Xu LL, 2016. Sensilla on antenna, maxillary and labial palps of seven Lamiinae longhorned beetle species at different life stages. Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [徐丽丽, 2016. 沟胫天牛亚科七种天牛不同虫态触角、下颚须和下唇须的感器研究. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Yan XY, Li Z, Chen L, 2018. Comparative morphology of the mouthparts of adults in 5 subfamilies of Cerambycidae (Coleoptera). *Journal of Environmental Entomology*, 40(5): 1058–1070. [闫晓燕, 李竹, 陈力, 2018. 天牛科 5 亚科昆虫成虫口器形态比较. *环境昆虫学报*, 40(5): 1058–1070.]
- Yang HY, Zhang ZF, Zhang Y, Wu WJ, 2021. Ultra-structure of the genitalia and genitalia sensilla of *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Himiptera: Miridae). *Journal of Environmental Entomology*, 43(3): 768–774. [杨韩英, 张振飞, 张扬, 吴伟坚, 2021. 黑肩绿盲蝽外生殖器及其感器的超微结构. *环境昆虫学报*, 43(3): 768–774.]
- Yu YH, Qin JM, Long XZ, Zeng XR, Jiang XD, Wei DW, Gao Y, 2020. Oviposition characteristics and effect of temperature on the egg development of *Dorystenes granulosus* Thomson. *Journal of Southern Agriculture*, 51(3): 505–511. [于永浩, 覃江梅, 龙秀珍, 曾宪儒, 江小冬, 韦德卫, 高燕, 2020. 蔗根土牛成虫产卵习性及其温度对卵发育的影响. *南方农业学报*, 51(3): 505–511.]
- Zhang L, 2015. Comparative study on ovipositor sensilla of insects with four types of different oviposition strategies. Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [张璐, 2015. 四种不同产卵方式昆虫的产卵器感器比较研究. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Zhang XL, 2013. Studies on relationships between wound-induced defense response and agarwood formation in *Aquilaria sinensis*. Doctor dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [张兴丽, 2013. 伤害诱导的白木香防御反应与沉香形成的关系研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Zhang YR, 2015. Host selection mechanism of *Chlorophorus caragana*. Doctor dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [张燕如, 2015. 柠条绿虎天牛的寄主选择机制. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Zhang YR, Ren LL, Zhang L, Wang R, Yu Y, Lu PF, Luo YQ, 2018. Ultrastructure and distribution of sensilla on the maxillary and labial palps of *Chlorophorus caragana* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Morphology*, 279(5): 574–588.
- Zhao WW, Xie GL, Wang WK, 2024. Ultrastructure of sensilla on the antennae, mouthparts and tarsi of *Aromia bungii* (Cerambycidae: Cerambycinae). *Journal of Environmental Entomology*, 46(1): 281–295. [赵伟薇, 谢广林, 王文凯, 2024. 桃红颈天牛触角、口器及跗节感器的超微结构特征. *环境昆虫学报*, 46(1): 281–295.]