鳞翅目昆虫触角感器研究进展

张健1,程彬1,周毓麟2,孙守慧3

(1. 吉林省林业科学研究院,吉林长春 130033;2. 吉林大学生命科学学院,吉林长春 130012;3. 沈阳农业大学林学院,辽宁沈阳 110866)

摘要 介绍了鳞翅目昆虫触角感器的常见类型:鳞形感器、毛形感器、锥形感器、刺形感器、耳形感器、栓锥形感器、腔锥形感器、板形感器和 Böhm 氏鬃毛,综述了各类型感器形态特征、分布和功能的研究进展,并展望了今后鳞翅目昆虫触角感器的研究方向。 关键词 鳞翅目;触角;感器

中图分类号 S433.4 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2017)18-0129-04

Research Progress of Lepidopteran Insect Species Antennal Sensilla

ZHANG Jian¹, **CHENG Bin¹**, **ZHOU Yu-lin² et al** (1. Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun, Jilin 130033; 2. College of Life Sciences, Jilin University, Changchun, Jilin 130012)

Abstract Sensilla squamiformia, sensilla trichodea, sensilla basiconica, sensilla chaetica, sensilla auricillica, sensilla styloconica, sensilla coeloconica, sensilla placodea and Böhm bristles were common sensillum types of lepidopteran insect species. The structure and function of each antennal sensillum type were also summarized. Research directions on antennal sensilla of lepidopteran insect species in the future were also discussed.

Key words Lepidoptera; Antennal; Sensilla

鳞翅目是昆虫纲中仅次于鞘翅目的第二大类群,全世界 已知约20万种,除极少数种类外,它们的幼虫均取食显花植 物,其中有许多是农林生产上的重要害虫,具有极大的经济 重要性。鳞翅目昆虫的触角上有很多感受器官,能感受分子 级化学物质和微小机械作用的刺激。如菜粉蝶(*Pieris rapae*)对十字花科植物散发的芥子油气味敏感,许多昆虫可为 损伤果实所散发的酸甜酒香味所引诱,许多蛾类的雌虫分泌 的性激素能吸引千米外的雄虫飞来交尾^[1]。因此,可利用昆 虫触角对某些化学物质的特殊嗅觉作用对害虫的发生动态 进行测报,并对害虫进行诱集、诱杀或趋避防治。

触角是昆虫觅食、聚集、求偶、寻找产卵场所、避敌等生命活动中的重要感觉器官,具有触觉和嗅觉功能。20世纪70年代以来,昆虫触角感器的研究得到国内外学者的广泛关注,对触角感器超微构造的研究越来越清晰,并且已经取得显著进展^[2-5]。近年来,国内外学者采用扫描电镜(SEM)和透射电镜(TEM)技术对鳞翅目昆虫触角感器进行了广泛而深入的研究,研究类群主要包括夜蛾科、卷蛾科、螟蛾科、莱蛾科、舟蛾科、毒蛾科、枯叶蛾科、凤蝶科、卷蛾科、螟蛾科、莱蛾科、舟蛾科、毒蛾科、枯叶蛾科、凤蝶科、蛱蝶科、弄蝶科、蚬 蝶科、眼蝶科、粉蝶科、灰蝶科等。笔者介绍了鳞翅目昆虫触角感器的常见类型,综述了各类型感器形态特征、分布和功能的研究进展,并展望了今后鳞翅目昆虫触角感器的研究方向。

1 鳞翅目昆虫常见触角感器的形态及分布特征

根据感器表皮的结构特征及其着生于触角表面的方式, Schneider^[2]将昆虫触角感器划分为毛形感器、刺形感器、锥 形感器、鳞形感器、腔锥形感器、栓锥形感器、耳形感器、板形 感器、钟形感器、瓶形感器等10余个种类。

鳞翅目昆虫常见的感器类型主要包括鳞形感器、毛形感器、刺形感器、锥形感器、耳形感器、栓锥形感器、腔锥形感器、板形感器、Böhm 氏鬃毛等^[2,4]。不同类群昆虫的触角感器类型、数量、分布等存在差异,各类型感器的形态特征在鳞翅目昆虫中通常无差别。

1.1 鳞形感器 形状类似剑鞘,表面结构与普通鳞片相似, 表面具有纵脊,较狭长且端部尖锐,基部位于臼状窝里。一般每节3~5根,分布于触角梗节和鞭节临近鳞片的位置。

1.2 毛形感器 形态较纤细,由基部向端部逐渐变细,顶端 较钝。直立或略向触角表面弯曲,表面有斜环状或螺状纹, 基部无臼状窝。在触角鞭节表面大量分布。在一些蛾类昆 虫中,毛形感器的数量雄虫通常多于雌虫,且长毛形感器也 多分布在雄虫触角表面。例如,毛形感器在大蚕蛾雄性触角 上数量约为6万个,而云杉卷叶蛾仅有约2300个。

1.3 刺形感器 呈镰刀状,顶端较尖,基部具有较宽关节 窝,向触角顶端弯曲或与触角表面平行,表面具有纵沟、无 孔。刺型感器不同亚型间长度变异较大。分布于触角鞭节 的背面、腹面和侧面,一般每节着生5~6根。

1.4 锥形感器 较短小,顶端较钝,直立于触角表面或稍弯曲,通常零散或成簇分布,基部无臼状窝。表面有较多的孔, 壁很薄,内有大量的神经细胞。分布于鞭节腹面近端或中部 及背面鳞片之间,一般每节着生2~6根。

1.5 耳形感器 外形类似禾本科植物卷心叶片状,具有耳状凹槽,与触角表面平行。多数分布于鞭节腹面两侧,少数分布于鞭节腹面,一般每节着生1~10个。

1.6 栓锥形感器 由触角表皮凹陷而形成的圆形腔,圆形 腔顶部中央有感觉锥突出表面。一般每个鞭节末端中央具 有1个。

1.7 腔锥形感器 为触角表皮下陷形成的浅圆形腔,中央着生感觉锥。分布于触角柄节和鞭节表面。一般每节着生

基金项目 林业公益性行业科研专项(201404413);吉林省科技发展计 划项目(20150203015NY,20150204037NY,20125043)。

作者简介 张健(1981—),男,吉林长春人,副研究员,博士,从事森林 昆虫学研究。

收稿日期 2017-04-19

3~10个。

1.8 板形感器 基部较光滑,端部钝圆。着生在鞭节中部。
 1.9 Böhm 氏鬃毛 顶端较尖,垂直于触角表面,基部关节 窝较宽。通常成簇分布于柄节和梗节相连接的地方。

2 鳞翅目昆虫常见触角感器的功能

2.1 各类型感器的功能

2.1.1 机械感器。鳞形感器在夜蛾科的 Copitarsia consueta^[6]和粘虫(Mythimna separata)^[7]、螟蛾科的印度谷螟蛾 (Plodia interpunctella)^[8]和透翅蛾科的 Synanthedon scitula^[9] 等鳞翅目昆虫触角上均有分布。这类感器通常被认为是一 类具有感受机械刺激功能的感受器^[2,10]。

Böhm 氏鬃毛在小翅蛾科的 Micropterix calthella^[11]、鞘蛾 科的兴安落叶松鞘蛾(C. obducta)^[12]、螟蛾科的稻纵卷叶螟 (Cnaphalocrocis medinalis)^[13]和舟蛾科的分月扇舟蛾(Clostera anastomosis)^[14]等种类触角中均有记述。Schneider^[2]认 为 Böhm 氏鬃毛具有感受重力的功能,是一种机械感器,当触 角遇到外界机械刺激时具有缓冲重力的作用,从而控制触角 下落的角度和速度。

2.1.2 化学感器。毛形感器通常根据其长度划分为不同的 亚型。螟蛾科的印度谷螟蛾^[8]和菜蛾科的 Plutella xylostella^[15]触角上的毛形感器均是依据长度不同分为长型毛形感 器、中型毛形感器和短型毛形感器共3个亚型。Ebbinghaus 等^[16]发现卷蛾科的苹果蠹蛾(Cydia pomonella)的较长的毛 形感器内部具有感受信息素的嗅觉受体神经元(ORN)。通 常雄蛾触角表面较长的毛形感器表面具有大量的孔的结构, 且这类感器在雌蛾触角表面没有分布,根据电生理实验判断 这类感器具有感受雌蛾性信息素的功能^[17-20]。此外,在鳞 翅目昆虫表面大量分布的毛形感器据推断可能承担识别其 自身性信息素和寄主植物挥发物的功能^[21]。雌蛾触角表面 较短的毛形感器承担着识别其寄主挥发物的功能^[22-23]。

刺形感器在鳞翅目昆虫触角表面比较常见,如在小翅蛾科的 Micropterix calthella^[24]、枯叶蛾科的油松毛虫(Dendrolimus tabulaeformis)^[25]、夜蛾科的 Catocala remissa^[26]和刺蛾科 的黄刺蛾(Monema flavescens)^[27]的触角上均有分布。刺形感 器一般分为2类:一类表面无孔,基部的关节窝不能自由活 动,所以通常认为它们具有感受机械刺激的功能^[20];另一类 刺形感器末端表面通常有1个孔且表面有纵沟^[28],Zacharuk^[3]根据这类感器的内部结构推断它们为接触性的化学感 器,这类感器可能与味觉有关,在寄主识别中发挥作用。

多数锥形感器表面具有大量的孔的结构,说明它们是一 类嗅觉受体或是承担感受植物气味分子的功能^[23]。按照其 表面孔的排列特点,锥形感器也可分为2个亚型:一类是孔 呈线性排列,如卷蛾科的 Adoxophyes orana^[29]、苹果蠹蛾和 C. succedana^[21]和螟蛾科的 Homoeosoma nebulella^[30];另一类 是孔无规则排列,如斑蛾科的 Zygaena hippocrepidis^[31]。在某 些昆虫类群中发现雄性锥形感器数量显著大于雌性,如在稻 纵卷叶螟(Cnaphalocrocis medinalis)中雄性的大量锥形感器 起到感受雌性性信息素的功能^[13]。 耳形感器在对夜蛾科的刺翘夜蛾(Scoliopteryx libatrix)^[22]、卷蛾科的Adoxophyes orana^[32]和C.succedana^[21]的研 究中被发现,据推断这类感器与探测植物气味有关,Ebbinghaus 等^[16]报道在卷蛾科的C.pomonella上发现其起到感受微 量信息素的功能。

腔锥形感器的表面具有大量的孔,一般分为2个类型: 一类是具有环形围栏状的微毛,另一类是不具有环形围栏状 的微毛。具有环形围栏状微毛的腔锥形感器在螟蛾科的 C. cactorum^[23]和稻纵卷叶螟^[13]、卷蛾科的 T. batesi^[29]和苹果 蠹蛾^[21]等的触角上发现;不具有环形围栏状微毛的腔锥形 感器在颚蛾科的 Agathiphaga vitiensis 和 A. queenslandensis^[33]、 微蛾科的 Ectoedemia atricollis^[34]和卷蛾科的 Cydia nigricana^[35]等的触角上发现。Shanbhag 等^[36]认为环形围栏状微毛 具有保护内部中央着生的感觉锥不受到外界环境所产生的 物理损伤的作用。在鳞翅目昆虫中由于这类感器具有感觉 神经元,通常被认为是嗅觉刺激的受体,主要感受短链脂肪 酸和单萜醇类等物质,以及在雌性寄主产卵地选择上起 作用^[17,37-38]。

板形感器首次被发现是在小翅蛾科 Micropterix calthella^[11]的触角上。在鞘蛾科的兴安落叶松鞘蛾(Coleophora obducta)^[12]的触角上也被发现,据推断其可能承担味觉的 功能。

2.1.3 温湿度感器。栓锥形感器广泛地分布在夜蛾科的 *C. consueta*^[6]、卷蛾科的 *C. nigricana*^[35]、刺蛾科的黄刺蛾^[27] 和菜蛾科的 *P. xylostella*^[15]等鳞翅目昆虫的触角上。该类感 器通常为无孔型感器,一般具有感受温湿度的功能^[39]。也 有研究认为这类感器承担味觉的功能^[15]。

2.2 鳞翅目昆虫感受外界刺激的机制 昆虫感受器一般由 表皮、极孔、嗅觉神经元(OSN)、鞘原细胞、毛原细胞和膜原 细胞构成^[40],其中的嗅觉神经元是一种双极细胞,一端浸没 在感受器淋巴液中,另一端连接着触角叶^[41]。外观上看,嗅 觉感器是触角表面上突起的多孔状结构单元,这种结构有利 于大量的气味分子通过感器体壁顺利进入感器腔,但在突起 的结构下面含有很多元件。

鳞翅目昆虫感受外界的化学物质主要是通过触角上的 嗅觉感受器来完成的。嗅觉信号传导过程可概括为以下几 个步骤:首先,气味分子通过感器表面的极孔进入到感器组 织的淋巴液中,存在于感器淋巴液中的气味结合蛋白(OBP) 或化学感受蛋白(CSP)负责将这些疏水性的分子运输至嗅 觉神经元(OSN)^[42];其次,气味分子激活在嗅觉神经元上表 达的嗅觉受体(OR)或离子型受体(IR),嗅觉受体或离子型 受体将化学信号转化为电信号传递至触角叶进而激活脑部 的中枢神经系统^[43];最后,气味分子被分解。目前,激活嗅 觉受体的模式存在2种观点:一种是气味结合蛋白和气味分 子的复合体共同激活气味受体;另一种是气味结合蛋白将气 味分子释放后由气味分子单独刺激。为了避免持续性的神 经刺激,多余的气味分子会被处理掉。目前猜测的气味分子 被处理方式有2种:一种是由气味降解酶(ODE)降解气味分 子^[41-45],另一种是气味分子被一种目前还不清楚的分子圈 套抑制住^[44,46]。

3 鳞翅目昆虫触角感器研究展望

根据目前已报道的鳞翅目昆虫触角感器的情况(表1), 各种类型感器十分丰富,其具体功能还有待于以后采用电生 理手段进一步研究证实。昆虫触角感器超微结构的研究为 进一步进行的触角电位、单细胞记录、细胞内记录等电生理 技术提供了基础信息,为未来揭示鳞翅目昆虫的寄主选择、 交配、产卵等行为反应和种内、种间识别机制、寄主选择机制 奠定基础,从而为鳞翅目昆虫信息素合成、农林害虫化学生 态手段防控提供更有价值的信息。

表1 鳞翅目昆虫触角感器国内外研究物种概况

Fable 1	Research	outline o	f species	of	studies	of	antennal	sensilla	of	' lepidopteran	insect
---------	----------	-----------	-----------	----	---------	----	----------	----------	----	----------------	--------

科 Family	种 Species	参考文献 Reference	科 Family	种 Species	参考文献 Reference
夜蛾科	棉叶虫 Spodoptera littoralis	Seada ^[48]	枯叶蛾科	栎黄枯叶蛾 Trabala vishnou gigantina	靳泽荣等[63]
Noctuidae	Catocala remissa	Zheng 等 ^[26]	Lasiocampidae	油松毛虫 Dendrolimus tabulaeformis	Zhang 等 ^[25]
	Copitarsia consueta	Castrejón Gómez 等 ^[6]	菜蛾科 Plutellidae	小菜蛾 Plutella xylostella	Wee 等 ^[15]
	*	5	刺蛾科 Limacodi-	黄刺蛾 Monema flavescens	Yang 等 ^[27]
	笋秀夜蛾 Apamea apameoides	邓顺等 ^[49]	dae		0.
	甜菜夜蛾 Spodoptera exigua	徐进等 ^[50]	木蠹蛾科 Cossi-	芦笋木蠹蛾 Isoceras sibirica	Liu 等 ^[14]
	芒果横线尾夜蛾 Chlunetia transversa	莫圣书等[51]	dae		
	粘虫 Mythimna separate	Chang 等 ^[7]	颚蛾科	Agathiphaga vitiensis	Faucheux
	刺翘夜蛾 Scoliopteryx libatrix	Anderson 等 ^[52]	Agathiphagidae	Agathiphaga queenslandensis	Faucheux ^[33]
舟蛾科	我科 分月扇舟蛾 Clostera anastomosis		蛱蝶科 Nymphali-	枯叶蛱蝶 Kallima inachus	唐宇翀等[64]
Notodontidae	odontidae 杨小舟蛾 Micromelalopha troglodyta		dae		
螟蛾科 Pyralidae	印度谷螟蛾 Plodia interpunctella	Ndomo-Moualeu 等 ^[8]	灰蝶科 Lycaeni- dae	曲纹紫灰蝶 Chilades pandava	简美玲等[65]
	Zamagiria dixolophella	Castrejón Gómez 等 ^[54]	凤蝶科	金斑喙凤蝶 Teinopalpus aureus	蒋国芳等[66]
	库尔勒香梨优斑螟 Euzophera pyriella	马涛玺[55]	Papilionidae	碧凤蝶 Papilio bianor	郝家胜等[67]
	竹织叶野螟 Algedomia coclesalis	刘曼玺 ^[56]	-	红珠凤蝶 Pachliopta aristolochiae	郝家胜等[67]
	稻纵卷叶螟 Cnaphalocrocis medinalis	Sun 等 ^[13]	蛱蝶科	银斑豹蛱蝶 Speyeria aglaja	赵玉敏等[68]
	Cactoblastis cactorum	Pophof 筆 ^[23]	Nymphslidae	黄钩蛱蝶 Polygoniac aureum	赵玉敏等[69]
諧峨彩 Coleopho-	业字该叶松鹊峨 Coleophora obducta	Vang 车 ^[12]		黄帅蛱蝶 Sephisa princes	郝家胜等[67]
ridae	XXAIII A Goldphore obtailed	I dilg -J-		蛇眼蛱蝶 Junonia lemonias	郝家胜等[67]
冠顶蛾科 Lopho- Lophocorona pediasia		Faucheux 笙 ^[20]		菜粉蝶 Pieris rapae	吴利民等[70]
coronidae	Lophocorona peatasta	r aucheux -j-	弄蝶科	籼弄蝶 Borbo cinnara	郝家胜等[67]
小翅蛾科 Micron-	Micropterix calthella	Faucheux ^[24]	Hesperiidae	新红标弄蝶 Koruthaialos sindu	郝家胜等[67]
terigidae	nie opieral calificita	1 ducheux	蚬蝶科	大斑尾蚬蝶 Dodona egeon	郝家胜等[67]
毒蛾科	舞毒蛾 Lymantria dispar	马菲等[57]	Riodinidae	波蚬蝶 Zemeros flegyas	郝家胜等[67]
Lymantriidae	柳毒蛾 Stilpnotia salicis	刘志雄等 ^[58]	珍蝶科 Acraeidae	苎麻珍蝶 Acraea issoria	郝家胜等[67]
卷蛾科 Tortricidae	Talponia batesi	Castrejón Gómez 笙 ^[59]	娟蝶科 Parnassi- idae	小红珠娟蝶 Parnassius nomion	郝家胜等[67]
	苹果蠹蛾 Cydia pomonella	→ 赵骁等 ^[60]	喙蝶科 Libythei-	朴喙蝶 Libythea celtis	郝家胜等[67]
	Cydia succedana	Roh 等 ^[21]	dae	•	
	、 松瘿小卷蛾 Cydia zebeana	杨慧等 ^[61]	斑蝶科 Danaidae	异型紫斑蝶 Euploea mulciber	郝家胜等[67]
	Adoxophyes orana	Den Otter 等 ^[32]	眼蝶科	细眉林眼蝶 Aulocera merlina	郝家胜等[67]
透翅蛾科 Sesiidae	Symanthedon scitula	Frank 垒 ^[9]	Satyridae	凤眼蝶 Neorina patria	郝家胜等[67]
2200401 Cooncare	Synaharcaan oolaad	Trank Sp	粉蝶科	白翅尖粉蝶 Appias paulina	郝家胜等[67]
微蛾科	中华微蛾 Sinopticula sinica	高素红等 ^[62]	Pieridae	钩粉蝶 Gonepteryx rhamni	郝家胜等[67]
Nepticulidae	Ectoedemia atricollis	Van Nieukerken 筌 ^[34]	灰蝶科	丽罕菜灰蝶 Helleia li	郝家胜等[67]
r. Houndalo		, un rucukerken -j-	Lycaenidae	银灰蝶 Curetis bulis	郝家胜等[67]
			11		

许多鳞翅目昆虫类群是农林类的重要害虫,要采取有针 对性的手段对这些害虫进行防治,必须明确其寄主选择等行 为学机理,最终实现对农林害虫的基因调控和生态调控,从 而达到控制其种群数量的目的。随着实验技术的不断改进 和发展,今后应进一步加强对鳞翅目昆虫与植物信息联系、 与外界化学通讯的理论研究,深入探索昆虫行为反应的本质 并最终应用于生产实践,开辟昆虫行为控制剂新领域。利用 昆虫的感受特性,设计性信息素类似物或嗅觉抑制剂等行为 控制剂,在外围嗅觉系统中选择性干扰化学信息的识别、运 输、降解等编码过程,从而达到监测和防治害虫的目的。此 外,日本学者模仿鳞翅目昆虫嗅觉系统制成了仿生机器蛾, 当收到受害虫危害的植物和腐烂的果实释放出特定的气味 化合物时,机械蛾可以检测出植物受危害程度、果实腐烂的 程度等^[47],昆虫仿生也将有着广阔的应用前景,能为人类解 决更多生产实践中遇到的实际问题。

参考文献

- GULLAN P J, CRANSTON P S. The Insects: An Outline of Entomology [M]. Oxford:Blackwell Science, 2014.
- $\circlet{2}$ SCHNEIDER D. Insect antennae [J] . Annual review of entomology ,1964,9 : 103 122.
- [3] ZACHARUK R Y. Antennae and sensilla [C]//KERKUT G A, GILBERT L Y. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Oxford:United Kingdom, 1985.
- [4] 马瑞燕,杜家纬. 昆虫的触角感器[J]. 昆虫知识,2000,37(3):179-183.
- [5] 余海忠.昆虫触角感受器研究进展[J].安徽农业科学,2007,35(14): 4238-4240,4243.

- [6] CASTREJÓN GÓMEZ V R, VALDEZ-CARRASCO J, CIBRIAN-TOVAR J, et al. Morphology and distribution of the sense organs on the antennae of *Copitarsia consueta* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Florida entomologist, 1999,82(4):546-555.
- [7] CHANG X Q, ZHANG S, LV L, et al. Insight into the ultrastructure of antennal sensilla of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of insect science, 2015, 15(1):124.
- [8] NDOMO-MOUALEU A F, ULRICHS C, RADEK R, et al. Structure and distribution of antennal sensilla in the Indianmeal moth, *Plodia interpunctella*(Hübner, 1813) (Lepidoptera; Pyralidae) [J]. Journal of stored products research, 2014, 59:66 – 75.
- [9] FRANK D L,LESKEY T C,BERGH J C. Morphological characterization of antennal sensilla of the Dogwood Borer(Lepidoptera;Sesiidae)[J]. Annals of the entomological society of america, 2010,103(6):993 – 1002.
- [10] MCIVER S B. Structure of cuticular mechanoreceptors of arthropods[J]. Annual review of entomology,1975,20(1):381 - 397.
- [11] FAUCHEUX M J. Structures sensorielles et glandulaires particulières de l'antenne de *Micropterix calthella* L. (Lepidoptera; Micropterigidae) [J].
 Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'ouest de la france (Nouvelle Série), 1992, 14; 114 – 118.
- [12] YANG H, YAN S C, LIU D. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Coleophora obducta* (Meyrick)(Lepidoptera:Coleophoridae)[J]. Micron,2009,40(2):231-238.
- [13] SUN X, WANG M Q, ZHANG G A. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera:Pyralidae)[J]. Microscopy research and technique, 2011,74(2):113 – 121.
- [14] LIU Q, CHEN J, HAO D J. Antennal morphology and sensilla of the black-back Prominent Moth, *Clostera anastomosis* Linnaeus (Lepidoptera: Notodontidae) [J]. Entomological news, 2013, 123(2):110-130.
- [15] WEE S L,OH H W, PARK K C. Antennal sensillum morphology and electrophysiological responses of olfactory receptor neurons in trichoid sensilla of the diamondback moth(Lepidoptera:Plutellidae) [J]. Florida entomologist,2016,99(S1):146-158.
- [16] ZEBITZ C P, SCHERKENBECK J, LINDEMANN M, et al. Detection of major and minor sex pheromone components by the male codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera:Tortricidae) [J]. Journal of insect physiology, 1998, 44(1):49 – 58.
- [17] HANSSON B S. Olfaction in lepidoptera[J]. Experientia, 1995, 51 (11): 1003 1027.
- [18] COSSÉ A A, TODD J L, BAKER T C. Neurons discovered in male Helicoverpa zea antennae that correlate with pheromone-mediated attraction and interspecific antagonism [J]. Journal of comparative physiology A, 1998,182(5):585-594.
- [19] BAKER T C, OCHIENG S A, COSSÉ A A, et al. A comparison of responses from olfactory receptor neurons of *Heliothis subflexa* and *Heliothis virescens* to components of their sex pheromone [J]. Journal of comparative physiology A, 2004, 190:155 165.
- [20] FAUCHEUX M J, KRISTENSEN N P, SHEN-HORN Y. The antennae of neopseustid moths: Morphology and phylogenetic implications, with special reference to the sensilla(Insecta, Lepidoptera, Neopseustidae) [J]. Zoologischer anzeiger, 2006, 245(2):131 – 142.
- [21] ROH H S, PARK K C, OH H, et al. Morphology and distribution of antennal sensilla of two tortricid moths, *Cydia pomonella* and *C. succedana* (Lepidoptera) [J]. Microscopy research and technique, 2016, 79 (11): 1069 – 1081.
- [22] ANDERSON P, HANSSON B S, LÖFQVIST J. Plant-odour-specific receptor neurones on the antennae of female and male *Spodoptera littoralis*[J]. Physiological entomology, 1995, 20(3):189 – 198.
- [23] POPHOF B, STANGE G, ABRELL L. Volatile organic compounds as signals in a plant-herbivore system : Electrophysiological responses in olfactory sensilla of the moth *Cactoblastis cactorum* [J]. Chemical senses, 2005, 30(1):51-68.
 [24] ELEVENTING SET CACTOR (2017) 68.
- [25] ZHANG S F, ZHANG Z, KONG X B, et al. Sexual dimorphism in antennal morphology and sensilla ultrastructure of *Dendrolimus tabulaeformis* Tsai et Liu(Lepidoptera; Lasiocampidae) [J]. Microscopy research and technique, 2013,76(1):50-57.
- [26] ZHENG H X, LIU H X, GUO S Y, et al. Scanning electron microscopy study of the antennal sensilla of *Catocala remissa* [J]. Bulletin of insectology,2014,67(1):63-71.

- [27] YANG S, LIU H, ZHANG J T, et al. Scanning electron microscopy study of the antennal sensilla of *Monema flavescens* Walker(Lepidoptera:Limacodida) [J]. Neotropical entomology, 2017, 46(2):175 – 181.
- [28] LIU H X, LIU Z X, JING X Y, et al. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Isoceras sibirica* Alpheraky(Lepidoptera, Cossidae)
 [J]. Annales de la société entomologique de france(N. S.): International journal of entomology, 2014, 50(3/4): 350 357.
- [29] CUPERUS P L. Inventory of pores in antennal sensilla of *Yponomeuta* spp (Lepidoptera; Yponomeutidae) and *Adoxophyes orana* F. v. R. (Lepidoptera; Tortricidae) [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1985, 14(6):347 – 357.
- [30] FAUCHEUX M J. Morphology and distribution of sensilla on the cephalic appendages, tarsi and ovipositor of the european sunflower moth, *Homoeosoma nebulella* Den. & Schiff. (Lepidoptera; Pyralidae) [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1991, 20:291 – 307.
- [31] FAUCHEUX M J. Morphology and distribution of antennal neuroreceptors in male and female Zygaena hippocrepidis Hübner (Lepidoptera: Zygaenidae) [J]. Bulletin de la société des sciences naturelles de l'ouest de la france (ns), 1987,9:164 – 177.
- [32] DEN OTTER C J,SCHUIL H A, VAN OOSTEN A S. Reception of hostplant odors and female sex pheromone in *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) ; Electrophysiology and morphology [J]. Entomologia experimentalis et applicata, 1978,24(3);370-378.
- [33] FAUCHEUX M J. Antennal sensilla in adult Agathiphaga vitiensis Dumbl. and A. queenslandensis Dumbl. (Lepidoptera; Agathiphagidae) [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1990, 19 (5):257-268.
- [34] VAN NIEUKERKEN E J, DOP H. Antennal sensory structures in Nepticulidae (Lepidoptera) and their phylogenetic implications [J]. Journal of zoological systematics and evolutionary research, 1987, 25(2):104 – 126.
- [35] WALL C. Morphology and histology of the antenna of *Cydia nigricana* (F.) (Lepidoptera:Tortricidae) [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1978,7(3):237-250.
- [36] SHANBHAG S R, SINGH K, SINGH R N. Fine structure and primary sensor projections of sensilla located in the sacculus of the antenna of *Dro-sophila melanogaster* [J]. Cell and tissue research, 1995, 282(2):237 – 249.
- [37] HUNGER T, STEINBRECHT R A. Functional morphology of a double walled multiporous olfactory sensillum: The sensillum coeloconicum of *Bombyx mori* (Insecta, Lepidoptera) [J]. Tissue & cell, 1998, 30(1):14 – 29.
- [38] FAUCHEUX M J. Antennal sensilla in adult males of five species of Coleophora (Coleophoridae): Considerations on their structure and function
 [J]. Nota lepidopterologica, 2011, 34(2):93 101.
- [39] ALTNER H, LOFTUS R. Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors [J]. Annual review of entomology, 1985, 30:273 295.
- [40] STEINBRECHT R A. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts [J]. International journal of insect morphology and embryology, 1997, 26(3/4):229 245.
- [41] FORET S. Function and evolution of putative odorant carriers in the honey bee(*Apis mellifera*) [D]. Australian: The australian national university, 2006.
 [42] FORET F.
- [42] LEAL W S. Pheromone reception [M]. SCHULZ S. The chemistry of pheromones and other semiochemicals II. Berlin: Springer, 2005;341 360.
- [43] LEAL W S. Odorant reception in insects : Roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes [J]. Annual review of entomology, 2013, 58 (1):373 391.
- [44] ISHIDA Y, CHEN A M, TSURUDA J M, et al. Intriguing olfactory proteins from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* [J]. Naturwissenschaften, 2004,91(9):426-431.
- [45] ISHIDA Y, LEAL W S. Rapid inactivation of a moth pheromone[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2005, 102:14075 14079.
- [46] KAISSLING K E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: A kinetic model[J]. Chemical senses, 2001, 26(2):125 – 150.
- [47] 王琛柱,赵新成.昆虫的嗅觉与仿生[J].大自然,2005,5(3):7.
- [48] SEADA M A. Antennal morphology and sensillum distribution of female cotton leaf worm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera:Noctuidae) [J]. Journal of basic & applied zoology, 2015,68:10 – 18.
- [49] 邓顺,舒金平,董双林,等. 笋秀夜蛾触角感器的扫描电镜观察[J]. 林 业科学,2010,46(12):101-105.





Fig. 2 Humidity sensor module circuit

3 系统软件设计

168

由前述可知,湿度传感器将湿度转换成高低信号,当湿 度低于设定值时,DO 输出高电平,高于设定值时,输出低电 平。STM32利用判断 I/O 口高低电平的方式来监测 DO 的高 低电平。系统流程图如3 图所示。

系统开始时,首先进行初始化。初始化完成后,STM32 监测 D0 是否输出高电平,如果是低电平,继续监测。当 D0 是高电平时,驱动步进电动机正转,打开滴灌水管放水。待 正转完成,打开水管后,STM32 继续监测 D0 口电平。当 D0 口由高电平变为低电平后,控制器驱动电机进行反转,将滴 灌管关闭。如果经过了很长时间(此时间可以根据实际情况 设置),D0 的电平未变高电平,此时系统出现异常,启动报警 电路进行报警。

当电动机反转闭合滴灌水管开关后,微处理器又进入监测 D0 电平是否由低变高的程序中,以此来循环判断湿度是 否低于设定值,实现循环供水的智能化监控。

(上接第132页)

- [50] 徐进,李怡萍,成卫宁,等.甜菜夜蛾触角感器种类与分布的形态学研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2008,36(1):189-193.
- [51] 莫圣书,赵冬香.芒果横线尾夜蛾触角感觉器扫描电镜观察[J].华东 昆虫学报,2006,15(2):96-98.
- [52] ANDERSON P, HALLBERG E, SUBCHEV M. Morphology of antennal sensilla auricillica and their detection of plant volatiles in the herald moth, *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Arthropod structure & development, 2000, 29(1):33-41.
- [53] 付盈盈,汤方,赵文亮.杨小舟蛾触角感觉器的电镜扫描观察[J].南 京林业大学学报(自然科学版),2012,36(5):97-101.
- [54] CASTREJÓN GÓMEZ V R, NIETO G, VALDES J, et al. The antennal sensilla of Zamagiria dixolophella Dyar(Lepidoptera; Pyralidae) [J]. Annals of the entomological society of america, 2003, 96(5):672-678.
- [55] 马涛,朱雪姣,张蒙,等. 库尔勒香梨优斑螟触角感受器超微结构观察 [J].林业科学研究,2013,26(3):274-280.
- [56] 刘曼,任春光,杨茂发,等.竹织叶野螟触角感器的超微形态特征[J]. 林业科学,2013,49(9):107-111.
- [57] 马菲,于艳雪,陈乃中,等. 舞毒蛾触角感器的超微结构观察[J]. 植物 保护,2013,39(3):120-123.
- [58] 刘志雄,刘红霞,张金桐,等. 柳毒蛾的触角结构与感受器扫描电镜观察[J]. 电子显微学报,2015,34(3):257-260.
- [59] CASTREJÓN GÓMEZ V R, CARRASCO J V. Morphological characteristics of antennal sensilla in *Talponia batesi* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. Annals of the entomological society of america, 2008, 101 (1):181 –



图 3 系统流程 Fig. 3 System process

4 结语

该研究分析了基于 STM32 的智能滴灌系统工作原理和 实施细节,该系统能够精确地测量土壤的湿度,并驱动步进 电动机进行滴灌开关,实现了智慧大棚中作物浇灌的智能化 管理,有效避免了水源的浪费,具有广阔的应用前景。

参考文献

- [1] 张成年. 基于物联网的智慧农业大棚系统的研究与实现[J]. 新疆农垦 科技,2016,39(1):55-57.
- [2]张新,陈兰生,赵俊.基于物联网技术的智慧农业大棚设计与应用[J]. 中国农机化学报,2015,36(5):90-95.
- [3] 蒋益峰. 基于物联网探讨智慧农业大棚系统的设计[J]. 农民致富之 友,2016(8):82,77.
- [4] 白炳书,颜志刚,吴洪峰.太阳能驱动的物联网智能系统在喷滴灌工程中的应用[J].浙江水利水电学院学报,2015,27(4):42-44.
- [5] 赵强.草莓大棚光照及温湿度无线监控系统设计[D].保定:河北大学, 2016:1-61.
- [6] 田野,徐保强,于欣欣.温室大棚环境远程监控及自动灌溉系统的设计 [J].机械工程与自动化,2015(3):149-151.

188.

- [60] 赵骁,张雅林,冯纪年.苹果蠹蛾成虫触角感器的超微结构观察[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(11):119-124.
- [61]杨慧,严善春,李杰,等.落叶松重要枝梢害虫松瘿小卷蛾触角感器的 超微结构[J].林业科学,2008,44(2):93-98.
- [62] 高素红,吉志新,王长青,等.中华微蛾(Sinopticula sinica Yang)触角感 器的扫描电镜观察[J].安徽农业科学,2010,38(7):3499-3502.
- [63] 靳泽荣,刘志雄,陈旭鹏,等. 栎黄枯叶蛾触角感器的扫描电镜观察 [J]. 电子显微学报,2016,35(3):282-285.
- [64] 唐宇翀,周成理,陈晓鸣. 枯叶蛱蝶触角感器的扫描电镜观察[J]. 林 业科学研究,2013,26(1):88-93.
- [65] 简美玲,张来丽,毛润乾.曲纹紫灰蝶触角感受器的扫描电镜研究 [J].华南农业大学学报,2011,32(2):52-54,56.
- [66] 蒋国芳,何达崇,颜增光.金斑喙凤蝶雄虫触角感觉器的扫描电镜观察[J].广西科学,2000,7(2):144-146,149.
- [67] 郝家胜,殷先兵,苏成勇,等.12 科国产蝶类代表种类触角的扫描电镜 观察及其系统学意义[J].安徽师范大学学报(自然科学版),2007,30 (3):354-360.
- [68] 赵玉敏,姜秀,王艳萍.银斑豹蛱蝶触角感器的扫描电镜分析[J].通 化师范学院学报,2007,28(10):38-39.
- [69] 赵玉敏,王艳平.黄钩蛱蝶触角感器的扫描电镜观察[J]. 通化师范学 院学报,2008,29(12):45-46,49.
- [70] 吴利民,吕文彦,原国辉,等.菜粉蝶触角感器的扫描电镜观察[J].河 南农业大学学报,2009,43(4):422-425.