

奇步甲触角感器电镜扫描观察和触角电位反应

刘桂清^{1,2}, 田明义²

(1 广东省昆虫研究所, 广东 广州 510260; 2 华南农业大学 资源环境学院, 广东 广州 510642)

摘要:应用扫描电镜对奇步甲成虫的触角感器进行了观察, 对各类感器的数量、长度及分布特点等作了描述, 并测定了触角对几种挥发物的电生理反应. 结果表明, 奇步甲触角上有 3 类刺形感器、1 类毛形感器、7 类锥形感器、1 类栓锥感器、2 类腔锥感器和 1 类钟形感器. 几种供试挥发物及其混合物均能引起奇步甲雌、雄虫的电生理反应; 奇步甲成虫触角不同部位的触角电位(EAG)反应差异明显, 电位高低顺序为端部 > 中部 > 基部; 剂量试验表明, 奇步甲成虫触角对不同体积分数无水乙醇的 EAG 反应存在一定的规律性.

关键词:奇步甲; 触角感器; 扫描电镜; 触角电位反应

中图分类号: Q96

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2008)02-0050-06

Scanning Electron Microscopic Observation of *Carabus prodigus* Antennae and Their Electroantennographic Responses

LIU Gui-qing^{1,2}, TIAN Ming-yi²

(1 Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China;

2 College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: By using the technics of scanning electron microscope (SEM), the shape, category, amount and distribution of the main antenna sensilla of the adult *Carabus prodigus* were observed, and their electroantennographic (EAG) responses to some kinds of volatiles were tested. In both female and male of adults, three types of sensilla chaetica, one type of sensilla trichodea, seven types of sensilla basiconica, one type of sensilla styloconicum, two types of sensilla coeloconica and one type of sensilla campaniformia were distinguished. The comparison of the EAG response of different parts of *C. prodigus* antennae of both adult females and males showed that the apical part of the antenna elicited the strongest EAG responses, while the middle part of the antenna produced the smallest, and each volatile could elicit EAG responses of both females and males. The dose-response test showed that there was a certain rule in the EAG response of *C. Prodigus*.

Key words: *Carabus prodigus*; antennal sensilla; scanning electron microscope; electroantennogram responses

步甲亚族 Carabini 中的大多数昆虫取食蚯蚓、蛭螭和昆虫等陆生节肢动物, 而亚族内其他一些昆虫尤其喜食软体动物, 主要或专性取食各种蜗牛, 其取食习性与形态结构关系密切^[1]. 在我国热带、亚热

带地区分布有切鞘步甲亚属 *Apotomoperus* Hope、瘤鞘步甲亚属 *Coptolabrus* Solier、步甲亚属 *Carabus* L.、同步甲亚属 *Isiocarabus* Reitter 和原步甲亚属 *Archaeocarabus* Semenov 等 5 个亚属共 150 余种昆虫^[2], 这

收稿日期: 2007-09-03

作者简介: 刘桂清(1981—), 女, 硕士; 通讯作者: 田明义(1962—), 男, 教授, 博士, E-mail: mytian@scau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(30470259); 教育部博士点基金(200505640140)

些昆虫主要生活在原生性较好的林相中,是一类重要的环境指示昆虫^[3]。奇步甲 *Carabus prodigus* Erischon 为步甲属 *Carabus* 中最大亚属切鞘步甲亚属的模式种。奇步甲为中国特有种,是步甲属中分布最南缘、且生活于低海拔环境的少数种类之一。本文通过扫描电镜和电位测定技术研究了奇步甲触角感器类型和触角电位反应,旨在为今后关于步甲亚族昆虫超微结构和比较行为学等的研究打下基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及气味化合物

供试奇步甲于2006年3月在广州市天麓湖陷阱诱集获得,室内单头饲养于饲养盒内,喂以蚯蚓、水和香蕉,每天添加食物,并将剩余食物清除。挑选奇步甲雌、雄成虫各2头,以乙酸乙酯毒死后取触角用于电镜扫描观察。在进行触角电位(EAG)反应测定前2 d,对奇步甲停止供食。

供试气味化合物包括啤酒(广州珠江啤酒股份有限公司酿制,φ≥4.3%)、陈醋(山西四眼井酿造实业有限公司,总酸体积分数≥4.3%)、酒醋混合液(以啤酒和陈醋按体积比为1:1配制)、无水乙醇(天津市大茂化学试剂厂生产的市售分析纯,乙醇的体积分数≥99.7%)。无水乙醇体积分数用正己烷(天津市富宇精细化工有限公司生产的市售分析纯,正己烷体积分数为98.0%)配制。

1.2 电镜扫描观察

将奇步甲雌、雄成虫触角用水冲洗干净,然后用系列体积分数的酒精由低到高进行脱水处理,自然干燥后,再将触角以不同的侧面固定在表面贴有双面胶的样品台上,放入离子溅射仪喷金粉,然后置于FEI-XL30 ESEM 环境扫描电镜下观察、拍照。

感器的分类,本文采用 Schneider^[4] 和 Zacharuk^[5] 的感器形态特征命名法。感器的平均长度和基部直径为3个相同感觉器的平均值。由于其他几种感器数量多,本文只列出了触角各节数量相对稳定的腔锥和钟形感器的数量。

1.3 触角电位(EAG)反应测定

将奇步甲成虫触角自末端向基部以3小节为单位分别切成端部、中部和基部3小段,触角末端节切去少许。将每段触角的靠基部一端用 Spectra 360 型导电胶粘附在 EAG Probe 套有红色皮圈的一侧,将触角的另一端粘在另外一侧。试验测试气流由真空泵送出,试验时开启气流分配仪,产生2股气流吹在

离体触角上,一股为刺激气流,是由气体吹过载有刺激样品的样品管后形成;另一股为净化气体,为连续气流,是空气过滤、加湿后直接吹到触角上的气流。经 Syntech UN-06(微电极交直流放大器)和 Syntech CS-05(刺激放大器)将 EAG 反应信号放大,并在示波器上显示 EAG 反应,由 Syntech 软件记录数据。

测定时,先用连续气流吹离体供试触角段1~2 min,使其适应连续气流的刺激,待示波器上显示的电位曲线为直线或趋近于直线时进行测试。用微量取样器抽取15 μL 样品溶液滴在3.0 cm×0.8 cm 的滤纸片上,将滤纸片放入顶端拉成细颈状的巴斯德管(15 cm×1 cm)中,管口连接气体分配装置,尖端对准试虫触角中央,相距约0.8 cm,每段触角用每种化合物重复测定5次,共测试6根触角(3雌、3雄),每次刺激时间为2 s,刺激间隔取决于记录的峰是否恢复。测定时不同化合物的测试次序是任意的,对同一种化合物的不同体积分数系列,刺激顺序是从低体积分数到高体积分数。为了监视触角随时间增长和刺激次数增加引起反应能力的变化,测试样品前后测1次空白,计算结果时,样品的反应值减去前后空白的平均值就是触角对样品的净反应值。空白样品中加入与样品等体积的正己烷。最后用于数据处理的值均为样品的净反应值。

1.3.1 触角不同部位的 EAG 反应 以无水乙醇为供试化合物,分别测定成虫触角不同部位的 EAG 反应值。

1.3.2 不同剂量的 EAG 反应 以无水乙醇为供试化合物,溶剂为正己烷,将无水乙醇用正己烷按体积比分别为0:1、1:1、1:2、1:3、1:4 混合,分别测定成虫触角端部的 EAG 反应值。

1.3.3 不同化合物的 EAG 反应 以无水乙醇、啤酒、醋以及啤酒和醋混合液(体积比为1:1)为供试化合物,分别测定奇步甲雌、雄成虫触角端部的 EAG 反应值。

1.4 数据分析

有关数据分析和处理在 SPSS 10.0 系统上进行,绘图在 Excel 软件上进行。

2 结果与分析

2.1 成虫触角形态特征

奇步甲触角丝状,共11节。整个触角长20.46 mm,各节长度见表1。触角基部4节相对光滑,5~7节有软毛。柄节基部通过一圆锥形结构与头壳相连,

表 1 奇步甲成虫触角各节平均长度($\bar{x} \pm \text{SE}$, $n = 6$)

Tab. 1 Mean length of antennal segments of *C. prodigus*

柄节 scape	梗节 pedicel	鞭节 flagellum									mm
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
2.31 ± 0.05	1.38 ± 0.05	2.60 ± 0.05	1.80 ± 0.05	2.40 ± 0.05	2.39 ± 0.05	2.41 ± 0.05	2.08 ± 0.05	1.79 ± 0.05	1.59 ± 0.05	1.75 ± 0.05	

便于触角的运动. 触角第 1 鞭节最长, 为 2.60 mm, 梗节最短.

2.2 触角感器类型和分布

电镜下可见触角表面具不规则横凹纹, 步甲成虫触角的性二型差异不显著, 但雌、雄成虫触角 5~8 鞭节有所差异, 雄虫 6~8 鞭节有 1 个扁平感觉区, 而雌虫 5~8 鞭节有 1 个扁平感觉区, 雌、雄虫第 9 鞭节均有 2 个扁平感觉区(图 1L). 根据感器的外形、分布位置, 将成虫触角上分布的感器分为: 3 类刺形感器 (sensilla cheatica)、1 类毛形感器 (sensilla tri-chodea)、7 类锥形感器 (sensilla basiconica)、1 类栓锥感器 (sensilla styloconica)、2 类腔锥感器 (sensilla coeloconica)、1 类钟形感器 (sensilla campaniform). 各种感器的形状、数量和着生部位描述如下.

2.2.1 刺形感器 根据感器与触角表面连接的臼状窝的宽窄, 将长毛状感器分为刺形感器和毛形感器 2 种. 刺形感器外形如刺, 臼状窝宽, 共有 3 种类型.

I 型感器 (ch. 1) 长 80~145 μm , 基部直径 7.8~9.3 μm , 感器壁有明显纵脊, 脊间具较深的沟, 端部 1/3 处急剧变尖, 有些感器端部弯曲, 几乎与触角表面平行, 感器着生在臼状窝端部边缘, 基部常伴有 1~3 个孔(图 1E、I), I 型感器是奇步甲触角上数量最多的一种感器, 分布于触角各鞭节.

II 型感器 (ch. 2) 直、粗壮, 感器壁有纵向刻纹, 顶端钝, 长 145~430 μm , 基部直径 11.4~14.8 μm , 感器着生在臼状窝端部边缘, 与触角表面约垂直(图 1A、B、D). 分布于触角各鞭节, 长毛形且粗壮的 II 型感器多分布于 3~8 鞭节端部, 每节约有 6 根, 短毛状 II 型感器位于 3~8 鞭节基部至中部和第 9 鞭节端部(图 1A、D、L).

III 型感器 (ch. 3) 是刺形感器中最长的一种, 约 1 400 μm , 基部直径约 16.8 μm , 顶端尖, 感器基部与触角表面近垂直, 1/3 处略弯曲. III 型感器仅在柄节有 1 个分布(图 1C).

2.2.2 毛形感器 毛形感器 (s. t.) 基部紧紧连接触角表面, 臼状窝窄, 感器长 33~120 μm , 基部直径 5.6~7.4 μm , 端部钝圆, 感器壁有纵向刻纹, 分布于

各鞭节, 但数量不多(图 1F、G、L).

2.2.3 锥形感器 奇步甲成虫触角上的钉状和锥状感器被定义为锥形感器, 共有 7 种类型.

I 型感器 (b. 1) 为长锥形感器, 长 14.5~22.2 μm , 感器基部直径为 4.4~4.8 μm , 臼状窝极窄, 感器壁有纵向刻纹, 顶端尖, 感器向触角端部弯曲(图 1F). I 型感器分布于 4~9 鞭节, 数量较多, 且集中分布于触角侧腹面扁平感觉区.

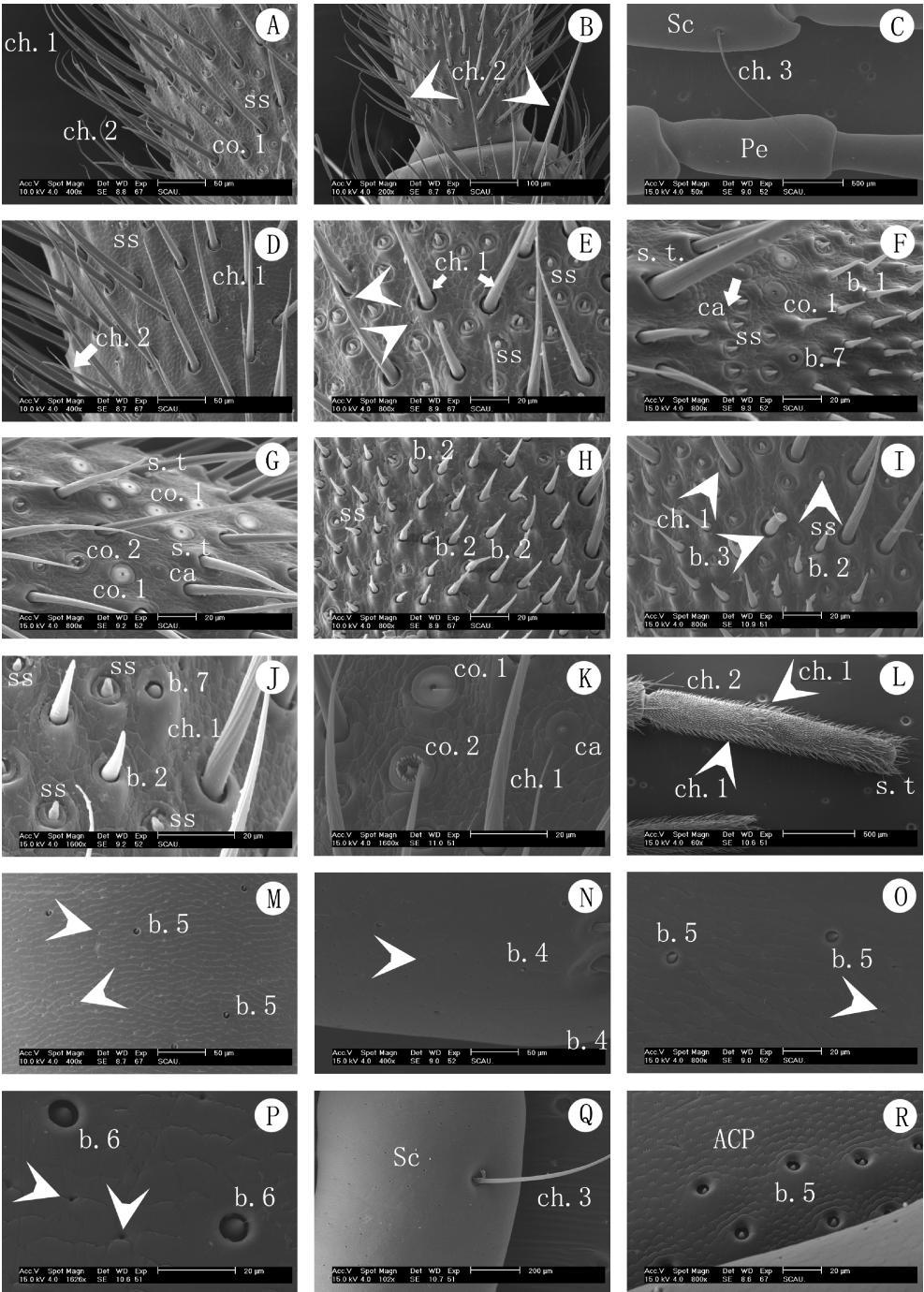
II 型感器 (b. 2) 长 7~21 μm , 基部直径为 2.8~4.2 μm , 中部直径为 1.4~2.4 μm , 臼状窝窄, 感器基部 1/3 与触角表面垂直, 1/3 处急剧变细且向触角端部弯曲, 与触角表面略平行(图 1H、I、J). II 型感器分布于 4~9 鞭节, 数量较多, 且集中分布于触角侧腹面扁平感觉区(图 1H、I、J).

III 型感器 (b. 3) 感器壁有明显的纵向刻纹, 臼状窝宽, 感器呈“S”形, 感器基部至 2/3 处粗壮, 长 13 μm , 直径约 7.3 μm . 在 2/3 处急剧变细, 顶端尖(图 1I). III 型感器数量极少, 仅在第 8 鞭节侧面有 1 个分布.

IV 型感器 (b. 4) 和 V 型感器 (b. 5) 均为小且顶端尖的钉状感器(图 1M、N、O、R). IV 型感器较 V 型感器更突出触角表面, 突出部分长约 5.6 μm , 而 V 型感器略高出触角表面, 且 IV 型感器在面向触角端部一面向内凹陷, 呈弯钩形. IV 型感器分布于触角基部 4 节的端部, 每节约有 4~6 个. V 型感器在触角基部 4 节的各表面均有分布, 第 1 鞭节约有 21 个, V 型感器在梗节基部排成 2 排, 梗节基部表面有表皮附属物 (ACP) (图 1R).

VI 型感器 (b. 6) 微小, 顶端圆, 感器壁光滑, 感器埋入臼状窝较深, 顶端与触角表面近平行(图 1P). VI 型感器在触角基部 4 节的各表面均有分布, 其数量较 IV 型感器 (b. 4) 和 V 型感器 (b. 5) 要多.

VII 型感器 (b. 7) 微小, 感器壁光滑, 顶端圆, 感器稍高出触角表面(图 1F、J). 与 VI 型感器相似, 但 VII 型感器顶端非常圆, 着生位置凸起, 且 2 种感器的分布位置也不同, VII 型感器仅在第 9 鞭节有 1~2 个分布.



A: 第6鞭节;B: 第4鞭节端部和第5鞭节基部;C: 柄节和梗节;D: 第5鞭节;E: 第8鞭节;F: 第9鞭节;G: 第9鞭节;H: 第7鞭节;I: 第8鞭节;J: 第9鞭节;K: 第4鞭节;L: 第9鞭节;M: 柄节;N: 第1鞭节端部;O: 第1鞭节;P: 梗节;Q: 柄节;R: 梗节基部
ch. 1 ~ 3 : I~III型刺形感器; s. t. : 毛形感器; b. 1 ~ 7 : I~VII型锥形感器; ss : 栓锥感器; co. 1 ~ 2 : I~II型腔锥感器; ca : 钟型感器;
Sc : 柄节; Pe : 梗节; ACP : 表皮附属物; 箭头指向示感器或表皮孔

A: the sixth flagellomere; B: tip of the fourth flagellomere and base of the fifth flagellomere; C: scape and pedicel; D: the fifth flagellomere; E: the eighth flagellomere; F: the ninth flagellomere; G: the ninth flagellomere; H: the seventh flagellomere; I: the eighth flagellomere; J: the ninth flagellomere; K: the fourth flagellomere; L: the ninth flagellomere; M: scape; N: tip of the first flagellomere; O: the first flagellomere; P: pedicel; Q: scape; R: base of the pedicel

ch. 1, ch. 2, ch. 3: sensilla chaetica type 1, 2 and 3; s. t. : sensilla trichodea; b. 1 ~ 7: sensilla basiconica type 1 ~ 7; ss: sensilla styloconica; co. 1, co. 2: sensilla coeloconica type 1 ~ 2; ca: sensilla campaniform; Sc: scape; Pe: pedicel; ACP: appendages of cuticular plates. Arrowed to show sensilla or cuticular pores

图1 奇步甲触角的扫描电镜图

Fig. 1 Scanning electron micrograph showing the ultrastructure of the antennal sensilla of *C. prodigus*

2.2.4 栓锥感器 栓锥感器(ss)长1.5~3.7 μm,直径2.2~3.7 μm,表面光滑,基部圆柱形,圆柱形感器顶部有一圆锥形栓状物,长0.7~3.0 μm,基部直径1.1~2.2 μm(图1A、D、E、F、H、I、J).栓锥感器着生在直径为7.3~7.6 μm表皮领的中间,分布于触角4~9鞭节,数量多,第4鞭节只有少数几个栓锥感器零散分布于各个表面,5~8鞭节栓锥感器聚集分布.

2.2.5 腔锥感器 奇步甲触角上分布有2类腔锥感器.

I型感器(co.1)的表皮领(直径为12.6~14.1 μm),扁平,稍向内凹入,孔口直径为1.5~2.2 μm,锥状结构着生于孔底部,从孔口仅能看见锥状结构端部.分布于3~9鞭节,多分布在触角中部至端部位置,有几个腔锥感器聚集分布在一起的特点(图1F、G、K).

II型感器(co.2)的锥状结构可以明显看到,长约10.4 μm,基部直径约等于感器的长度,顶端尖,有纵脊,外围的表皮领直径约为13.3 μm,中间的孔口直径为4.8 μm,表皮领内缘环状排列着表皮栓状结构,栓状结构长3.7~5.8 μm(图1G、K).

奇步甲触角上分布的腔锥感器在数量上较稳定(表2),I型腔锥感器在第5鞭节上分布的数量最多,有13个,其次是第9鞭节,有12个. II型腔锥感器仅在雄虫第9鞭节上有分布,仅有1个.

2.2.6 钟形感器 钟形感器(ca)圆屋顶光滑,直径为1.4~1.6 μm,被直径为8.9~9.8 μm的表皮领包围,屋顶端部的中间位置着生一帽状结构(图1F、G、K).钟形感器分布于触角3~9鞭节,数量较稳定(表2),第3和第9鞭节上有4个分布,其他鞭节上均有2个分布.

表2 奇步甲成虫触角各节分布的腔锥感器与钟形感器的数量($\bar{x} \pm SE, n=3$)

Tab.2 Mean number and distribution of sensilla on the antenna of male <i>C. prodigus</i>												个
类型 type	柄节 scape	梗节 pedicel	鞭节 flagellum									总数 total
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
腔锥感器 S.co	0	0	0	0	9±0.3	9±0.3	13±0.3	9±0.0	9±0.0	9±0.0	13±0.3	71±0.4
钟形感器 S.ca	0	0	0	0	4±0.3	2±0.0	2±0.0	2±0.0	2±0.0	2±0.0	4±0.0	16±0.2

2.2.7 表皮孔 触角表面有数量较多,大小及位置不同的表皮孔,表皮孔多为不规则散生,柄节和梗节表面表皮孔数量较多,I型刺形感器基部常伴有1~3个孔(图1E、G、H、I、M、N、O、P).

2.3 触角不同部位的 EAG 反应

奇步甲成虫触角不同部位对无水乙醇的 EAG 反应强度如图2所示.端部反应最强,EAG 值为(0.323±0.013)mV,其次为基部,EAG 为(0.271±0.008)mV,中部的 EAG 反应最弱,EAG 为(0.195±0.009)mV,这与触角不同部位上嗅觉感器的类型及分布可能有一定的联系.

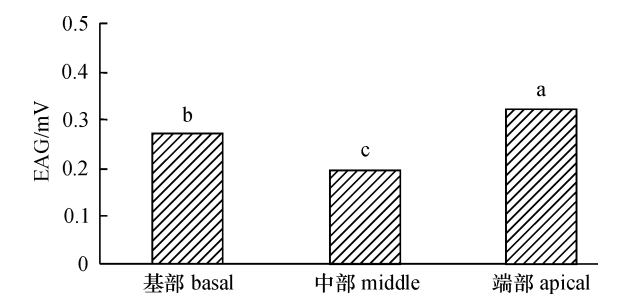


图2 触角不同部位的 EAG 反应
Fig.2 EAG responses of different parts of the antennae of *C. prodigus* to ethanol absolute

2.4 不同剂量的 EAG 反应

选用无水乙醇与正己烷的不同体积比混合物进行剂量反应.测定结果(图3)表明,当无水乙醇与正己烷的体积比高于1:3时,随着无水乙醇剂量的增加,EAG 反应值呈直线快速增长趋势.当无水乙醇与正己烷体积比低于1:3时,EAG 反应值没有明显差异.

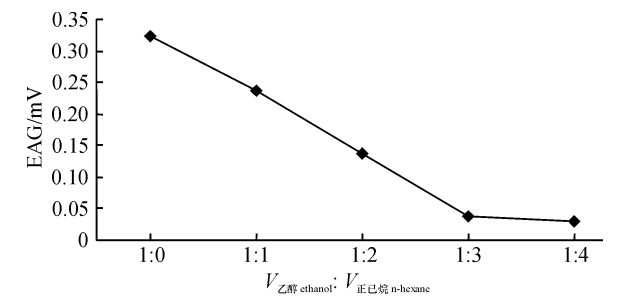
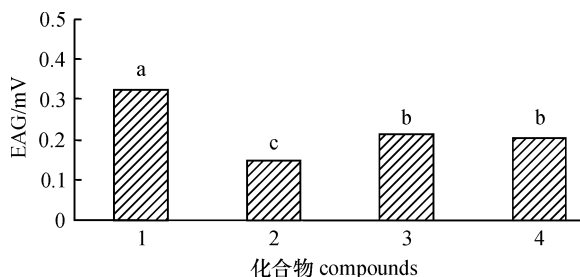


图3 奇步甲触角对无水乙醇不同剂量的 EAG 反应
Fig.3 Dose responses of EAG values of *C. prodigus* to ethanol absolute

2.5 不同化合物的 EAG 反应

4种供试化合物对奇步甲成虫触角引起的 EAG 反应强度差异明显,奇步甲对4种供试化合物的 EAG 反应强弱依次是无水乙醇>醋>酒醋混合物>啤酒(图4).



1: 无水乙醇; 2: 啤酒; 3: 醋; 4: 酒醋混合物 (V: V = 1: 1)

1: ethanol absolute; 2: beer; 3: vinegar; 4: mixture of beer and vinegar

图4 奇步甲对不同化合物的EAG反应

Fig. 4 EAG response of *C. prodigus* to the different compounds

3 讨论

与奇步甲刺形感器相似的感器在其他步甲的触角感器中也有描述^[6-9]。Kim & Yamasaki^[8]和Daly & Ryan^[9]将I型刺形感器和III型刺形感器定义为I型毛形感器,将II型刺形感器分别定义为III型毛形感器和II型毛形感器。短颈心步甲触角上分布的I型毛形感器具机械刺激感受的作用,II型毛形感器具机械刺激感受和接触化学感受双重功能^[9]。

毛形感器被认为是蛾类成虫的信息素接受器^[10]。奇步甲毛形感器与锥须步甲 *Bembidion lampros* Hbst 和 *B. properans* Steph. 以及宽步甲 *Platynus dorsalis* (Pontoppidan) 触角上分布的II型毛形感器相似,并被认为是聚集信息素的接受器^[6-7, 11]。聚集信息素已被证明存在于一些步甲中^[12],但影响步甲属昆虫性吸引和(或)聚集的信息素目前尚不清楚。

I型锥形感器与褐色墨天牛 *Monochamus notatus* 和白点墨天牛 *M. scutellatus* 锥形感器^[13]相似。已有关于这类感受器是化学感受器的报道。奇步甲II型锥形感器与I型锥形感器在形态和分布上相似,很有可能是化学感受器。III型、VI型和VII型锥形感器在已有的文献中还未找到相似的描述,有关其可能具有的功能还属未知。IV型锥形感器与锥须步甲 *B. lampros* 和 *B. properans* 以及宽步甲 *P. dorsalis* 触角上分布的III型锥形感器相似^[6-7, 11]。

栓锥感器在步甲触角上首次发现,其超微结构与衣蛾 *Tineola bisselliella* Humm. 触角上分布的栓锥感器^[14]有些不同,后者感器基部有横向皱褶,长度变化范围为8.2~12.9 μm,有关其可能具有的功能还未得到证实。

与I型腔锥感器相似的微小凹陷结构在剑角蝗科^[15]、金龟科^[16]等类群中都有描述,在其他步甲的成虫触角上也有分布^[6-8, 11, 17]。但Kim & Yamasaki^[8]将I型腔锥感器定义为坛形感器。腔锥感器和坛形感器均为微小的凹陷结构,但坛形感器的表皮

凹陷得更深,孔口较腔锥感器的要窄,栓形结构着生位置也更深^[4-5]。这2种感器常被报道具有化学、热或者湿度感受的功能,但并未全部得到证实^[5]。II型腔锥感器在步甲科中首次发现,但与之相似的腔锥感器在衣蛾 *T. bisselliella*^[14]中已有描述,有关其可能具有的功能还未得到证实。

钟形感器在其他一些步甲的触角上也有描述^[6-8, 11, 17],但步甲 *C. fiduciaris saishutoicus* Csiki 的2类钟形感器仅分布在触角端部两鞭节^[8],而且不同昆虫的钟形感器的大小和表皮结构变化也很大^[6, 11, 13]。通缘步甲 *Pterostichus aethiops* Moltshulsky 触角端部分布的钟形感器的感觉细胞A已被证实对低温非常敏感^[17]。在其他一些昆虫中,这类感器常着生在翅、足和平衡棒上靠近某一关节的位置,感知由于机械变形所引起的表皮压力^[5]。

电镜扫描结果表明,奇步甲雌雄成虫间触角除在第9鞭节有差异外,性二型不显著,这意味着性信息素作用距离和效果不会像鳞翅目昆虫那样明显,可能只在近距离的择偶和交配活动中起作用^[18]。奇步甲成虫触角不同部位的EAG值差异显著,充分表明奇步甲成虫触角不同节和不同亚节上嗅觉感器的种类及数量分布存在明显差异,这与触角电镜扫描结果一致。试验中供试的几种化合物均能引起奇步甲成虫触角产生电生理反应,各种化合物间也存在明显的差异。诱集步甲的实验发现添加上述气味化合物比清水对照诱集到的步甲数量多,差异显著,而几种气味化合物诱集到的奇步甲数量差异不显著。

致谢 在试验过程中,得到华南农业大学实验中心电镜室陈新芳老师和资源环境学院昆虫学系徐迪老师的热情帮助,特此致谢!

参考文献:

- [1] ISHIKAWA R., A revision of the higher taxa of the sub-tribe Carabina (Coleoptera: Carabidae) [J]. Bull Natn Sci Mus Tokyo Ser A Zool, 1978, 4: 45-68.
- [2] DEUVE T. Illustrated catalogue of the genus *Carabus* of the world [M]. Pensoft, Sofia-Moscow, 2004, 461.
- [3] DEUVE T, TIAN M Y. Note sur les Carabini des forets subtropicales d'altitude de Chine meridionale (Coleoptera, Carabidae) [J]. Lambill, 2000, 2: 183-202.
- [4] SCHNEIDER D. Insect antennae [J]. Ann Rev Entomol, 1964, 9: 103-122.
- [5] ZACHARUK R Y. Antennae and sensilla [M] // KERKUT G A, GILBERT L I. Comparative insect physiology, bio-chemistry and pharmacology: VI. Oxford: Pergamon Press, 1985: 1-69.

(下转第58页)