

普通齿蛉幼虫的呼吸系统及呼吸行为^{*}

曹成全^{1**} 黄明远¹ 卿玉强² 陈申芝¹ 黄成军¹ 葛荧荧¹

(1. 乐山师范学院峨眉山生物多样性保护与利用研究所 乐山 614004;

2. 乐山师范学院图书馆 乐山 614004)

摘 要 研究了普通齿蛉 *Neoneuromus ignobilis* Navás 幼虫的呼吸系统及其呼吸行为。结果表明:普通齿蛉幼虫为全气门式(10对气门)呼吸系统,前中胸、中后胸之间、腹部8节各有1对气门,腹部8节各有气管鳃1对,前6对细短,管状,有较短绒毛,后2对气管鳃较粗长,呈羽毛状。腹部1~7节各有1对毛簇,第8腹节无毛簇。侧纵干气管较粗,4束,自前胸前缘部分成左右2组,每组两根侧纵干气管,向胸腹部延伸,二级气管分别伸达各个气门和毛簇,腹部每节由毛簇处的二级气管分支而来的三级气管相连或延伸至消化道等处。气管鳃中无气管。有毛簇呼吸、气门呼吸和体壁呼吸3种呼吸方式,在水中以毛簇呼吸为主,在陆上进行气门呼吸和体壁呼吸。

关键词 普通齿蛉,幼虫,呼吸系统,呼吸行为

Respiratory system and respiratory behaviors of the larva of *Neoneuromus ignobilis*

CAO Cheng-Quan^{1**} HUANG Ming-Yuan¹ QING Yu-Tao²

CHEN Shen-Zhi¹ HUANG Cheng-Jun¹ GE Ying-Ying¹

(1. Institute of Biodiversity Conservation and Utilization of Mountain Emei

of Leshan Teachers College, Leshan 614000, China;

2. Library of Leshan Teachers College, Leshan 614004, China)

Abstract The respiratory system and behavior of the larva of *Neoneuromus ignobilis* Navás were investigated. 10 pairs of spiracles are located on the prothorax, mesothorax and metathorax, and the 8 abdominal segments. The first six pairs of spiracles are slender, short and tubular and have short villi. The last two pairs are thicker and longer and appear feathery. There are a pair of tufts located on the 1st to 7th abdominal segments, but none on the eighth abdominal segment. The lateral and vertical tracheas, 4 beams in total, are thicker. They are divided into two groups located on the left and right sides from the front prothorax all of which extend to the thorax and abdomen. The second level tracheas extend into every spiracle and tracheal gill tufts. The third level tracheas branch from the second level tracheas and link, or extend, into the alimentary canal in every abdominal segment. There are no tracheas in the tracheal gills. There are 3 kinds of respiratory behaviors; using the tuft mass, spiracles and body wall, mainly using the tuft mass in water and mainly using the spiracles and body wall on land.

Key words *Neoneuromus ignobilis*, larva, respiratory system, respiratory behaviors

广翅目 Megaloptera 隶属于昆虫纲 Insecta 脉翅总目 Neuropterida,是全变态类昆虫中最原始的

类群之一,是联系不完全变态和完全变态类昆虫的关键类群,分为2科(齿蛉科 Corydalidae 和泥蛉

* 资助项目:四川省科技厅自筹项目(2010JY0149)、四川省教育厅重点项目(09ZA042)、四川省教育厅川菜研究中心项目(CC09Z02)、乐山师范学院峨眉山生物多样性保护与利用研究所项目(08S03、10S06)。

** E-mail: chqcao1314@163.com

收稿日期:2010-06-23,接受日期:2010-10-02

科 Sialidae), 其中齿蛉科 Corydalidae 又分为齿蛉亚科 Corydalinae 和鱼蛉亚科 Chaulioidinae (Morse *et al.*, 1994; 刘星月, 2008)。

水生昆虫的呼吸方式对其生存、繁衍有着极其重要的作用, 对水生昆虫呼吸系统结构和呼吸行为的研究较少 (韦绥概等, 2003; 郑霞林等, 2008)。广翅目昆虫幼虫时期主要营水生生活, 多由气管鳃呼吸 (Alexander *et al.*, 2005), 但其具体的呼吸器官结构及呼吸行为却不甚了解 (Hilton, 1909; Penland, 1953; Carey and Fisk, 1965; Hayashi, 1989)。作者对普通齿蛉幼虫 *Neoneuromus ignobilis* Navás, 1932 的呼吸系统结构和呼吸行为进行了较系统的研究, 旨在丰富广翅目昆虫的解剖学和生物学研究, 也为进一步研究影响呼吸行为的因素和实施室内大规模人工“复育”提供科学依据。

1 材料与方法

在四川省乐山市大渡河内采集足量 8 龄的普通齿蛉幼虫, 带回实验室后, 选取一部分放在水中备用, 另一部分用于实验室养殖至成虫, 根据成虫鉴定试虫种类 (刘星月, 2008)。

1.1 呼吸系统的解剖

将试虫处死后置于盛水的蜡盘中, 利用解剖剪从肛门处分别沿背面和腹面中线进行解剖, 再用解剖针、镊子等将其他器官和组织剔除, 明显露出呼吸气管, 逐次找到各级气管的走向和脉络, 用解剖镜 (目镜中带有标尺) 观察, 采用九宫法绘图 (郑霞林等, 2008)。

1.2 呼吸行为的观察

分别将 20 头齿蛉和鱼蛉幼虫试虫放入大塑料盆 (55 cm × 35 cm × 15 cm) 中, 在盆中注入 5 ~ 8 cm 深的清澈河水, 在盆中靠一侧用河沙斜铺成一

三角体形缓坡露出水面供幼虫上岸, 水温 (22 ± 1) °C, 室温 (20 ± 1) °C。使用摄像机 (富士通 FinePixS2000HD) 拍摄盆内水中和露出水面的沙坡上 (陆地) 幼虫呼吸情况。用 502 胶将气门全部密封并将毛簇全部剪掉后观察幼虫的呼吸和生存状况, 以此来验证是否具有体壁呼吸。每次拍摄 30 min, 重复 10 次, 用会声会影软件播放并分析试虫的各种呼吸行为。

1.3 气门的电镜扫描

使用戊二醛固定, 叔丁醇梯度脱水, 在 CPD - 030 临界点干燥仪上干燥, 用 SCD - 005 离子溅射仪喷金, Quanta - 200 电镜下观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 普通齿蛉幼虫的呼吸系统

2.1.1 气门的分布及构造 普通齿蛉幼虫共有 10 对气门 (图 1), 分别位于前中胸之间、中后胸之间和腹部 1 ~ 8 节两侧, 均为有效气门, 属多气门型, 全气门式。气门多为圆形的点状突起, 前中胸之间的气门直径最大 (约为 0.3 mm), 非常突出和明显; 中后胸之间的气门 (图 2) 呈很小的圆点突起 (约为 0.1 mm), 有些遮掩, 非常不明显; 腹部的 8 个气门 (图 3) 均为短管状, 大小不同, 由第 1 ~ 8 腹节逐渐变小。气门腔呈短管状, 基部较粗, 端节较细, 长 0.4 ~ 0.6 mm, 最基部直径为 0.2 ~ 0.3 mm, 气门不能收缩和舒张。

2.1.2 气管鳃的分布及结构 普通齿蛉幼虫有 8 对气管鳃 (图 4), 分别位于腹部 1 ~ 8 节侧壁, 但形状和大小等却不完全一样, 其中, 前 6 对呈管状, 基部较粗, 端节较细, 长 0.4 ~ 0.6 cm, 最基部直径为 0.3 ~ 0.4 mm, 其上分布有绒毛, 较短, 较疏; 后 2 对却明显加长, 约为 0.6 cm, 上面的纤毛明显长且密, 呈羽毛状。两气管鳃之间有气门, 气管鳃基部与气门腔基部相邻。

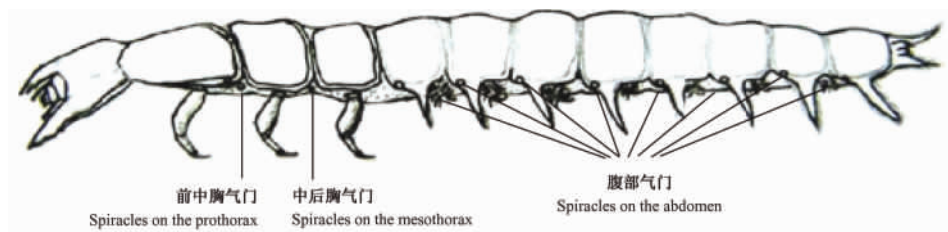


图 1 普通齿蛉幼虫的气门

Fig. 1 Spiracles of the larva of *Neoneuromus ignobilis*

2.1.3 毛簇的分布及结构 普通齿蛉幼虫的腹部 1~7 节分布有一簇绒毛状的纤毛体(毛簇)(图 4:A~N,图 6),每一个毛簇由 2 个小毛簇通过基部的气管连接在一起。每一腹节的一对毛簇均匀对称分布,其基部与气门基部相连。毛簇大小由

前向后逐渐减小,其中,腹部 1~3 节的毛簇最发达,解剖发现此 3 节处的气管也比其后的更粗大。将幼虫的毛簇用手术剪去除时,发现毛簇处有气泡涌出,还发出了微弱的声音,也证明了幼虫气管内充满了气体。

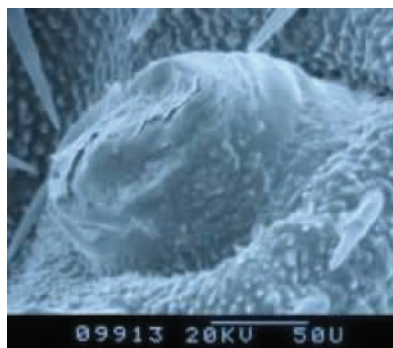


图 2 普通齿蛉幼虫的中后胸气门

Fig. 2 Spiracle between mesothorax and metathorax of the larva of *Neoneuromus ignobilis*



图 3 普通齿蛉幼虫的腹部气门

Fig. 3 Spiracle on abdomen of the larva of *Neoneuromus ignobilis*



图 4 普通齿蛉幼虫的气管鳃和毛簇

Fig. 4 Tracheal gills and tufts of the larvae of *Neoneuromus ignobilis*

2.1.4 气管的分布及结构 普通齿蛉幼虫的气管左右两侧对称分布,最前端位于脑、触角和口器等处,由微气管和三级气管与位于前胸前缘侧纵干气管相连接。侧纵干气管共 4 束,从前胸前缘一直延伸至生殖刺突,在前胸、中胸和后胸部为两条侧纵干气管,而腹部则变为一条侧纵干气管。左右对称,分布规律相同(图 5)。侧纵干气管分出的二、三级气管及微气管与头部的脑、口器、触角等气管相连,同时还与前胸的消化管和咽下神经节相连接,一些微气管甚至直接深入内层组织和细胞。两条侧纵干气管自前胸发出后向身体的各个体节延伸,直至腹末刺突,侧纵干气管随延伸

逐渐变细。前胸气门处,两条侧纵干气管通过一条次级气管连接后,最外侧侧纵干气管发出一条气管与气门相通。中胸处气管与气门的连接方式与前胸的相同。后胸无气门存在,故侧纵干气管不连接。在前、中、后胸均有二、三级气管发出微气管与相应的消化管和神经节相连,一些微气管还深入体壁内层的组织和细胞。侧纵干气管继续延伸至第 1 腹节处,最外侧的侧纵干气管直接与气门相通后就不再有分支,内侧的侧纵干气管与此腹节的毛簇相连。内侧纵干气管还发出二级气管与第 1 腹节气门相通。由毛簇发出 5 条二级气管(图 6),其中 2 条二级气管与对应的消化管相

连,2 条通过其发出的微气管与相应的腹神经节相连,1 条则直接与对应的另一侧的毛簇发出的气管相通,形成腹气管连锁。同时,前一腹节的干气管还会发出一条气管分支与下一腹节相连(图 6)。还有一些三级气管或微气管与体壁内侧的组织和细胞相连。内侧纵干气管继续向第 2 腹节延伸,在第 1~7 腹节处的气管分布和连结方式均大致相同,只是在生殖器官处,会有相应的气管通过微

气管与其相连。当侧纵干气管延伸至第 8 腹节时,由于没有毛簇的存在,侧纵干气管的分支分别与对应的气门、腹末神经节、消化道相连,且在此处与体壁内层组织和细胞相连的微气管明显比前 7 腹节多。整体而言,侧纵干气管和其分支气管随体节的延伸而逐渐变细。侧纵干气管末端直接深入生殖刺突,其上的分支也与消化管、内层组织和细胞相连。值得注意的是,气管鳃内并气管分布。

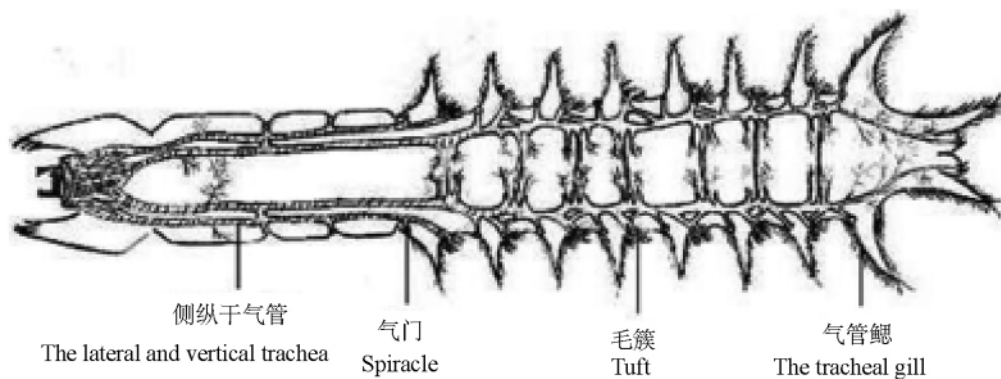


图 5 普通齿蛉幼虫的呼吸系统

Fig. 5 Respiration system of the larvae of *Neoneuromus ignobilis*

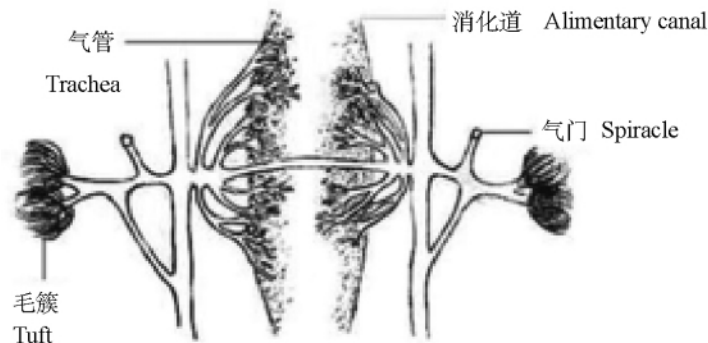


图 6 普通齿蛉幼虫毛簇处的气管分布

Fig. 6 Trachea distribution around tufts of the larvae of *Neoneuromus ignobilis*

2.2 普通齿蛉幼虫的呼吸行为

普通齿蛉幼虫主要在水底或岸上爬行活动,亦或趴或蜷缩在石头底下作冬眠状,偶尔会在水中以不同姿势游泳。通过对摄像的观察分析,发现普通齿蛉幼虫有 3 种呼吸方式:毛簇呼吸、气门呼吸和体壁呼吸。

2.2.1 毛簇呼吸 毛簇呼吸主要为水生生活的呼吸方式,在不同环境中有不同的规律:(1)在静水中静止不动时,前 3 对毛簇进行有节律的收缩

和舒张,而其后的 4~7 腹节毛簇基本不动,身体浸没在水中。(2)在静水中爬行或蜷缩时,所有的毛簇均会有节律的收缩和舒张,但其频率较静止时快。(3)在流水中时,全身的毛簇均会以较快的频率有节律地收缩与舒张。(4)在缺氧条件下,幼虫全身的毛簇均会有节律地收缩和舒张,且频率快(约为 2 次/s),同时,腹部不时拱起跃出水面,将其腹部 4~6 节的气门露出,与空气接触,用气门呼吸。(5)在氧气充足的水环境中,幼虫的毛簇

张缩非常缓慢(约为 0.15 次/s)。(6)在 95% 乙醇中时,幼虫会加快呼吸,全身毛簇张缩频率明显加强,虫体不停摆动,并将虫体露出水面。

2.2.2 气门呼吸和体壁呼吸 普通齿蛉幼虫从水中爬出登陆时,则进行气门呼吸和体壁呼吸。登陆后,虫体裸露,幼虫通过气门有节律的开合使气体从气门经器官而进入虫体内,实现气门呼吸。将所有气孔用 502 胶封闭且切掉所有毛簇后发现幼虫仍能在陆上长时间地正常生存,因此可以推知,普通齿蛉幼虫还可以用体壁微孔呼吸。

3 讨论

普通齿蛉幼虫具有 8 对较为发达的气管鳃,其中应该有气管,且应当成为重要的呼吸器官,但在解剖时却始终没发现气管鳃中有气管的分布,而毛簇却连接有明显发达的气管,成为幼虫水中呼吸时的重要器官,这也与普通齿蛉幼虫在水中为毛簇呼吸而非气管鳃呼吸相吻合,也解释了毛簇的收缩与呼吸效率的关系。气管鳃为扁平状,其内无气管分布,有利于在水环境中维持虫体的平衡,辅助游泳,能更好地适应水生环境、捕捉食物、逃避敌害。

纵横交错、分布密集的气管为普通齿蛉幼虫提供了充足的氧气供应,粗壮发达的侧纵干气管使得齿蛉幼虫可以在体内储存较足的氧气量,使其可以控制体内的气体量而实现在水中自由地升浮,同时也提高了其生理机能的效率和生存能力。发达的气门保证了气体进入体内的高效,气门越发达,幼虫呼吸时进行气体交换的量越多,效率越高,对外界环境的适应性和生存能力就越强。

幼虫的呼吸行为分为 3 种:毛簇呼吸、气门呼吸和体壁呼吸,其中,在水中以毛簇呼吸为主,在陆上进行气门呼吸和体壁呼吸。在水中用毛簇呼吸时,主要是靠毛簇收缩的幅度和频率来调控进入体内气体的量和速度,从而保证在逆境(如缺氧、高温等)下也可以自如呼吸和生存,发达的毛簇为此种呼吸方式奠定了生理基础;同时,毛簇大小不一,由前向后逐渐减小,其中,腹部 1~3 节的毛簇最发达,此 3 节处的气管也比其后的更粗大,这正好与其在水中常以腹部 1~3 节的毛簇张缩而后面的毛簇基本不动的呼吸方式相符。当幼虫登陆后,无水使幼虫毛簇粘为一团无法张缩进行

毛簇呼吸,因此就只能靠气门和体壁呼吸;当气门被遮盖时幼虫仍能以体壁微孔进行呼吸,增加了幼虫在恶劣环境下的生存能力,这也与微气管大量伸到体壁内侧和体外壁上着生了很多绒毛的生理特征相吻合。同时,这些多样的呼吸行为也使得普通齿蛉能忍受一定污染程度的水质。在水环境中毛簇呼吸的效率远远高于气管鳃呼吸,且毛簇呼吸更利于调节,由神经调节毛簇呼吸控制气体的交换的机制较气管鳃更加复杂、高效,大大提高了昆虫在恶劣环境下的生存能力。

致谢:非常感谢中国农业大学杨定教授和刘星月博士的热情鼓励和细心指导!

参考文献(References)

- Alexander B, Richard WP, Peggy SM, 2005. Tracheal gill of the dobsonfly larvae, hellgrammite *Corydalis cornutus* L. (Megaloptera: Corydalidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 78 (2): 181—185.
- Carey WE, Fisk FW, 1965. The effect of water temperature and dissolved oxygen content on the rate of gill movement of the hellgrammite *Corydalis cornutus*. *Ohio J. Sci.*, 65: 137—141.
- Hayashi F, 1989. Respiratory responses of aquatic insects to low oxygen concentration. *Japanese Journal of Limnology*, 50: 255—267.
- Hilton WA, 1909. The tracheal supply in the central nervous system of the larvae of *Corydalis cornuta* L. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2: 46—57.
- 刘星月, 2008. 中国广翅目系统分类研究(昆虫纲:脉翅总目). 博士学位论文. 北京:中国农业大学.
- Morse JC, Yang LF, Tian LX, 1994. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing: Hohai University Press. 250—259.
- Penland DR, 1953. A detailed study of the life cycle and respiratory system of a new species of western dobsonfly, *Neohermes aridus*. Unpublished Ms. D. dissertation. Chico State College, Chico, California.
- 韦绥概, 陆温, 覃爱枝, 梁子宁, 蒙永军, 2003. 三点列黄边龙虱幼虫的呼吸系统与生物学特性. *昆虫知识*, 40 (1): 68—70.
- 郑霖林, 袁洪海, 王余勇, 付新华, 雷朝亮, 2008. 雷氏黄边幼虫呼吸系统和呼吸行为. *昆虫知识*, 45 (3): 445—448.