

双斑长跗萤叶甲触角感器的扫描电镜观察^{*}

张 聪 王振营^{**} 何康来 白树雄

(中国农业科学院植物保护研究所 植物病虫害生物学国家重点实验室 北京 100193)

摘 要 利用扫描电镜观察了双斑长跗萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky) 成虫触角及其感器的形态与分布。结果表明:双斑长跗萤叶甲成虫触角为线状,由柄节、梗节和鞭节组成,鞭节有9节,其中,雄虫的触角比雌虫长;感器类型有毛形感器(1型、2型和3型)、刺形感器、锥形感器(1型和2型)、腔锥形感器、Böhm氏鬃毛、钟形感器共9种。雌雄成虫触角感器类型无差异,但雄虫触角上的感器分布要比雌虫的稠密。

关键词 双斑长跗萤叶甲, 触角, 感器, 扫描电镜

Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Monolepta hieroglyphica*

ZHANG Cong WANG Zhen-Ying^{**} HE Kang-Lai BAI Shu-Xiong

(State Key Laboratory for the Biology of the Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract Antennal morphology and sensilla on the antennae of *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky), were observed using scanning electron microscopy. The results show that the linear antenna is comprised of a scape, pedicel and a nine-segmented flagellum. The antennae of males are longer than those of females. Nine different sensilla types were distinguished. There were three types of sensilla trichodea, sensilla chaetica, two types of sensilla basiconica, sensilla coelocnica, sensilla campaniformia, and Böhm bristles. No differences in the types of sensilla were observed between female and male adults. The density of sensilla on the antennae of male adults was higher than in females.

Key words *Monolepta hieroglyphica*, antenna, sensilla, scanning electron microscopy

昆虫触角的主要功能是触觉与嗅觉,具有能够感受到机械作用和化学物质的各种类型感器,它们是昆虫机体感受不同气味及其他刺激,进行化学通讯的最基本的结构单元(马瑞燕和杜家纬, 2000)。根据形态可以将昆虫触角上的感器大致分为:毛形感器、刺形感器、锥形感器、腔锥形感器、腔形感器、坛形感器、板型感器、耳形感器、鳞形感器、钟形感器、Böhm氏鬃毛等十余种(余海忠, 2007; 那杰等, 2008)。各种昆虫的触角感器类型不尽相同,有些昆虫的雌雄虫在感器类型和数量上也有很大的差异。嗅觉感器主要集中在昆虫的触角上,能够感受植物挥发性物质,对昆虫的寄主定位、取食、寻找配偶及产卵行为具有重要意

义(杨贵军等, 2008)。研究昆虫触角感器的类型、功能与分布,是探索昆虫嗅觉行为和识别机制的必要前提(王桂荣等, 2002)。

双斑长跗萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky), 俗称双斑萤叶甲, 属鞘翅目叶甲总科(Chrysomeloidea)、叶甲科(Chrysomelidae)、萤叶甲亚科(Calerucinae), 在我国大部分地区均有分布, 寄主植物有数十种, 包括多种杂草, 为多食性害虫(中国科学院动物研究所昆虫分类区系叶甲组等, 1979; 虞佩玉等, 1996)。近年来对玉米和棉花等农作物的为害呈加重趋势(石洁等, 2005; 吕昭智等, 2007), 为害区域和面积正逐渐扩大, 已经成为陕西关中、山西、河北北部、北京北部、内

^{*} 资助项目:现代农业产业技术体系建设专项(nycytx-02)和公益性行业(农业)科研专项(200903004)。

^{**} E-mail: yzucong@vip.qq.com

^{***} 通讯作者, E-mail: wangzy61@163.com

收稿日期: 2011-02-18, 接受日期: 2011-04-05

蒙古、吉林、黑龙江、辽宁等省区部分地区玉米和新疆北疆棉花上的重要害虫。双斑长跗萤叶甲成虫有聚集为害的习性,在玉米上为害时,在玉米抽丝前主要聚集取食叶片,抽丝后多聚集在果穗上,取食花丝和幼嫩籽粒,严重时花丝全部被咬食完,使授粉、灌浆受阻,穗粒数减少,造成玉米减产(王立仁等, 2006; 杨海龙等, 2008)。双斑长跗萤叶甲释放的信息物质和寄主作物的挥发性物质都有可能引起该害虫的聚集为害,目前还不明确是何种信息化合物导致了双斑长跗萤叶甲的这种聚集为害行为,且该虫感受化学物质的嗅觉机制也不清楚,因此有必要进一步研究信息化合物对该害虫行为的影响及作用机理,将有助于该害虫的综合治理探索和提出新的措施和途径。本研究通过扫描电镜观察,研究了双斑长跗萤叶甲触角传感器的形态与类型,比较了雌、雄成虫触角传感器的差异,参照已有的研究结果对传感器进行命名,并推测了各类传感器可能的功能作用,为进一步研究该害虫的通讯行为及化学感受系统提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

双斑长跗萤叶甲成虫于 2010 年 7 月采集于山西省忻州市玉米田。在室内以温度(25 ± 1)℃,湿度 $75\% \pm 5\%$,光周期 L:D = 14:10 的条件下用大豆苗进行饲养。

1.2 样品的制备与观察

取健康活泼的雌、雄成虫各 6 头,在解剖镜下用眼科镊子与手术刀将触角从成虫头部分离。将取下的触角浸入 70% 酒精中,用超声波清洗仪(KAWH 9050)清洗 2 次,每次 3 s,每次清洗都要更换 70% 酒精。接下来在 70%、80%、90% 到 100% 的不同浓度的酒精中进行脱水,然后再进行临界点干燥。将干燥的触角用导电胶分别按背面、腹面与侧面粘在样品台上,在真空喷涂仪(日立 ID-5)内喷金。喷金后在 JSM-6700F(JEOL)扫描电镜下进行观察,加速电压为 5 kV。

1.3 数据处理与分析

用 t 检验对数据进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 触角的一般形态

双斑长跗萤叶甲成虫的触角为线状,黑色,11 节,由柄节、梗节、鞭节组成。雌虫触角长度为($3\,257.24 \pm 9.91$) μm ,雄虫触角长度为($3\,696.12 \pm 24.02$) μm ,用成组法 t -检验对数据进行分析,结果表明雌、雄虫的触角长度有显著差异。鞭节各节的平均长度最长,柄节次之,梗节最短。双斑长跗萤叶甲触角的柄节与梗节的表皮有波纹状的隆起,鞭节表皮隆起呈鱼鳞状。柄节与梗节上的传感器类型较少,绝大部分传感器主要分布在鞭节,除鞭节的末节外,其他各鞭节上的传感器类型基本相同。

2.2 触角传感器的类型、特征及分布

扫描电镜观察发现双斑长跗萤叶甲成虫触角传感器有毛形传感器(sensilla trichodea)、刺形传感器(sensilla chaetica)、锥形传感器(sensilla basiconica)、腔锥形传感器(sensilla coeloclnica)、钟形传感器(sensilla campaniformia)、Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles)6 种类型。在触角表面还发现有许多表皮内陷形成的小孔,各节均有分布,鞭节上最多,柄节上最少,主要位于毛形传感器附近,数量较多。

2.2.1 毛形传感器(sensilla trichodea, ST) 毛形传感器在触角上排列整齐,根据形态与大小可分为毛形传感器 1、毛形传感器 2 和毛形传感器 3。

毛形传感器 1(ST1)细长形,径直向前,基部向顶端逐渐变尖细,与触角表面呈 $30 \sim 40^\circ$ 角,近端部逐渐弯曲近平行于触角表面,基部位于表皮内陷的臼状窝内。长度为 $55 \sim 80 \mu\text{m}$,基部直径 $3.0 \sim 4.3 \mu\text{m}$ 。触角各节均有分布,是数量最多的一类传感器,具明显的纵纹,但在柄节和梗节的该类传感器上纵纹较模糊。毛形传感器 1 在雄虫触角上的数量约为雌虫的 2 倍,明显多于雌虫,在雌虫触角上一列有 7~8 根,而雄虫有 15~17 根(图 1:A, E)。

毛形传感器 2(ST2)呈直发状,有的近端部弯曲成弧形,光滑无纵纹,臼状窝较窄,长度为 $21 \sim 31 \mu\text{m}$,基部直径为 $2.1 \sim 2.7 \mu\text{m}$,向端部逐渐变细。此类传感器数量较少,主要分布在触角的 5~11 节,腹侧面较多,在雌虫触角上该类传感器数量比雄虫的多(图 1:A, D, F, G)。

毛形传感器 3(ST3)较短,着生于表皮内陷的浅窝内,光滑无纵纹,尖细如刺,向触角末端倾斜,与触角表面呈 30° 左右的角。长度为 $10.4 \sim 14.3 \mu\text{m}$,基部直径为 $1.2 \sim 1.6 \mu\text{m}$ 。该类传感器的数量

在雌、雄虫触角上没有明显差异(图 1:A)。

2.2.2 刺形感器(sensilla chaetica, SC) 刺形感器外形与毛形感器 1 类似,表面具明显的纵纹,直立于触角表面,与触角表面呈 $60 \sim 70^\circ$ 左右夹角,明显高于其他感器,基部位于触角表皮的凹穴内。长度为 $76 \sim 89 \mu\text{m}$,基部直径为 $3.4 \sim 4.7 \mu\text{m}$ 。各鞭节均有分布,每个鞭亚节有 $7 \sim 10$ 根(图 1:B,C)。

2.2.3 锥形感器(sensilla basiconica, SB) 表面光滑,顶端钝圆,比毛形感器和刺形感器短。在鞭节各部分均有分布,根据形态与大小可分为锥形感器 1(SB1)和锥形感器 2(SB2)2 种。

锥形感器 1(SB1)顶端钝圆,近圆柱形,基部向端部逐渐变细,基部具圆台形隆起。长度为 $9.3 \sim 12.5 \mu\text{m}$,基部直径为 $1.8 \sim 2.4 \mu\text{m}$ 。在各个鞭节节间窝的侧面有较多分布,每节有 $15 \sim 20$ 根,在其他部位也有零散分布(图 1:D,F,G)。

锥形感器 2(SB2)着生于表皮隆起的浅窝内,表面光滑,端部钝圆,向前弯曲如指状,长度为 $8.5 \sim 10.7 \mu\text{m}$,基部直径为 $1.5 \sim 2.1 \mu\text{m}$,较锥形感器 1 更尖细。该类感器在雄虫触角的鞭节上密集分布,而在雌虫触角上分布稀疏(图 1:E,G)。

2.2.4 腔锥形感器(sensilla coelocnica, SCo) 触角表皮内陷形成腔窝,腔窝周围一圈隆起,圆锥状突起着生于腔窝内,锥形突起基部粗大,端部稍高于表皮。该感器仅存在于触角末节背面,数量极少,只有 $1 \sim 2$ 个,雌、雄虫触角都有此感器。腔窝直径约为 $2.7 \mu\text{m}$,锥形栓基部直径约为 $1.9 \mu\text{m}$,高度约为 $1.4 \mu\text{m}$ (图 1:F)。

2.2.5 钟形感器(sensilla campaniformia, SCa)

表皮隆起呈圆台形,上有锥形突起,该突起基部直径为 $1.8 \sim 2.1 \mu\text{m}$,高为 $1.3 \sim 1.6 \mu\text{m}$ 。在雌、雄虫触角第 $5 \sim 10$ 节的节间窝斜面发现有数个该类感器,在触角末节背面也发现有 $3 \sim 5$ 个(图 1:F,G)。

2.2.6 Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles, BB) 直立如刺,顶端钝圆,基部深陷表皮内,仅在触角柄节与梗节的节间分布,约有 30 多根。长度为 $6.5 \sim 7.6 \mu\text{m}$,基部直径约为 $1.1 \sim 1.5 \mu\text{m}$ (图 1:H)。

3 讨论

扫描电镜观察发现双斑长跗萤叶甲触角感器具有 3 种毛形感器、2 种锥形感器、刺形感器、腔锥

形感器、钟形感器和 Böhm 氏鬃毛共 9 种感器。雌、雄虫之间触角感器类型没有差异,但在数量上有显著差异,雌虫触角上的感器分布稀疏,而雄虫触角表面的感器分布非常稠密,其中雄虫触角上的毛形感器 1 和锥形感器 2 的数量明显高于雌虫的。

毛形感器具有典型的机械受体超微结构,受单个神经树突所支配(Le *et al.*, 1995)。有研究表明雄蛾的毛形感器对雌蛾性信息素的相关化学物质起反应(Hansson *et al.*, 1986; Hallberg *et al.*, 1994)。大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 的毛形感器常与植物表面接触,具有感受植物挥发性物质的功能,在寄主选择过程中起嗅觉作用(杜永均等, 1995)。油菜蓝跳甲 *Psylliodes chrysocephala* L. 的毛形感器表皮壁较厚,壁上有适量毛孔,该类感器有触觉和嗅觉功能(Bartlet *et al.*, 1999)。双斑长跗萤叶甲与油菜蓝跳甲同属叶甲科,两者的毛形感器形态相似,因此推测双斑长跗萤叶甲的毛形感器也有触觉和嗅觉的功能,在接下来的研究中可以进一步研究验证。

刺形感器的表皮壁较厚,刚毛状,基部在白状窝内可活动,具有机械感觉功能(Tarumingkeng *et al.*, 1976)。油菜蓝跳甲的刺形感器是单孔感受器,具机械感觉和味觉的功能(Bartlet *et al.*, 1999),电生理实验表明刺形感器对寄主作物的化学物质有反应(Isidoro *et al.*, 1998)。双斑长跗萤叶甲的刺形感器直立于触角表面,比其他感器都要高出不少,是否具有机械感觉功能需要结合电生理学技术进行更深入的研究。

锥形感器的表皮壁很薄,壁上有很多小孔,内有丰富的感觉神经细胞,具嗅觉功能(Tarumingkeng *et al.*, 1976)。油菜蓝跳甲触角的锥形感器表皮壁同样薄而有小孔,为嗅觉感器(Bartlet *et al.*, 1999)。因此推测双斑长跗萤叶甲的锥形感器也有嗅觉功能,雄虫触角上的锥形感器数量明显多于雌虫的,雄虫感受植物挥发性气味可能比雌虫更容易,但是具体的功能还需进一步研究。

腔锥形感器在不同昆虫中有不同的功能,有的可能含有嗅觉受体细胞,用来感受植物挥发物;有的可以感受二氧化碳、湿度或温度(Van Der Pers, 1980; Ochieng *et al.*, 1998; Shields and Hildebrand, 1999)。双斑长跗萤叶甲的腔锥形感

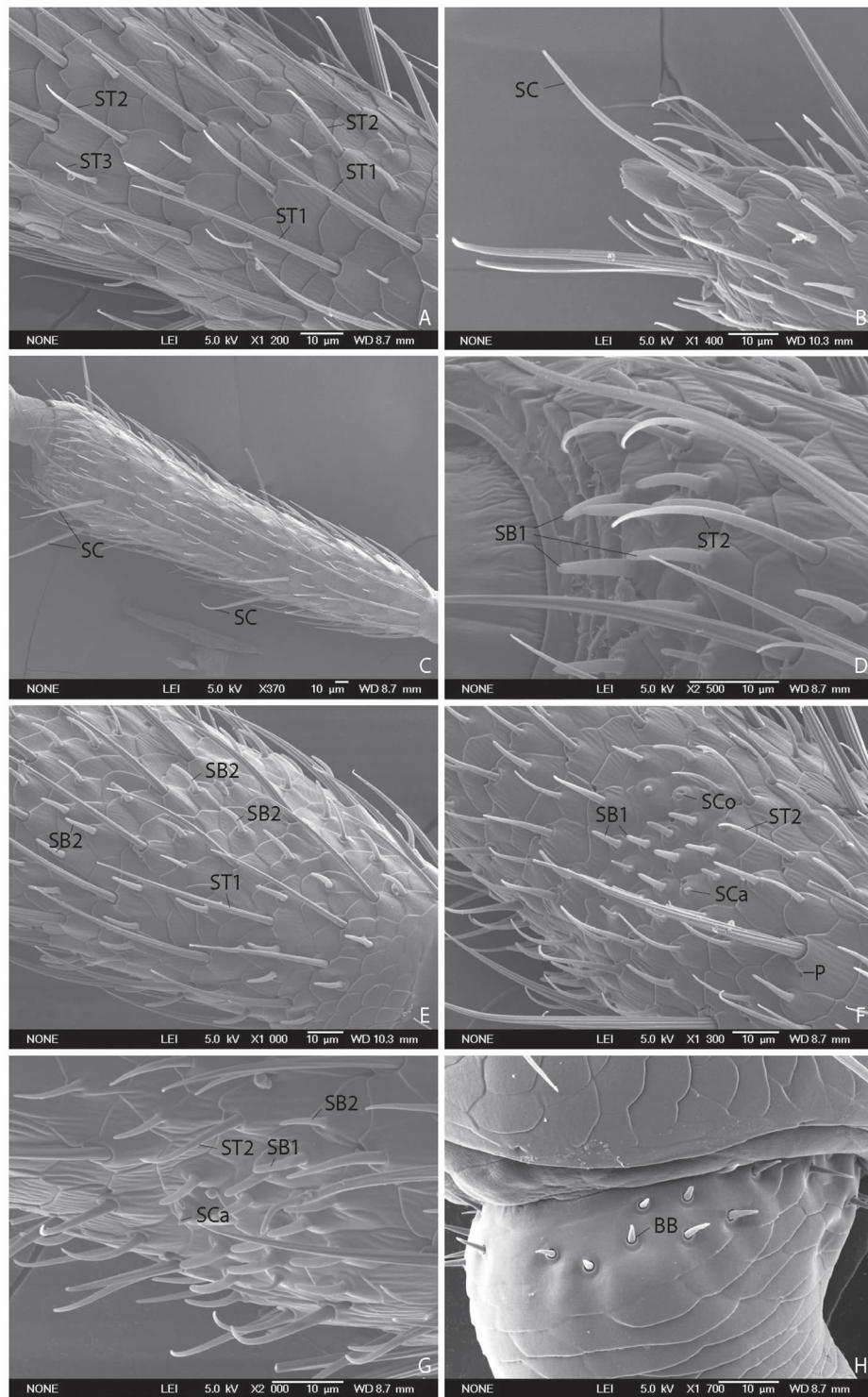


图 1 双斑长跗蚱叶甲触角传感器扫描电镜照片

Fig. 1 The SEM images of antennal sensilla of *Monolepta hieroglyphica*

A. 雌虫触角的第 7 鞭节:毛形感器 1(ST1),毛形感器 2(ST2)和毛形感器 3(ST3);B. 雄虫触角的末节:刺形感器(SC);C. 雌虫触角第 5 鞭节:刺形感器(SC);D. 雌虫触角的第 6 鞭节:锥形感器 1(SB1)和毛形感器 2(ST2);E. 雄虫触角第 7 鞭节:锥形感器 2(SB2)和毛形感器 1(ST1);F. 雄虫触角的末节:腔锥形感器(SCo),钟形感器(SCa),锥形感器 1(SB1),毛形感器 2(ST2)和表皮孔(P);G. 雌虫触角的末节:钟形感器(SCa),锥形感器 1(SB1),锥形感器 2(SB2)和毛形感器

2(ST2); H. 雌虫触角梗节的基部: Böhm 氏鬃毛(BB)。Bar = 10 μm 。

A. the seventh flagellomere in female; sensilla trichodea 1, 2 and 3(ST1, ST2 and ST3); B. the ninth flagellomere in male; sensilla chaetica(SC); C. the fifth flagellomere in female; sensilla chaetica(SC); D. the sixth flagellomere in female; sensilla basiconica 1(SB1) and sensilla trichodea 2(ST2); E. the seventh flagellomere in male; sensilla basiconica 2(SB2) and sensilla trichodea 1(ST1); F. the terminal flagellomere in male; sensilla coelocnica(SCo), sensilla campaniformia(SCa), sensilla basiconica 1(SB1), sensilla trichodea 2(ST2) and epidermal pore(P); G. the ninth flagellomere in female; sensilla campaniformia(SCa), sensilla basiconica 1 and 2(SB1 and SB2) and sensilla trichodea 2(ST2); H. the base of pedicel in female; Böhm bristles(BB).

Bar = 10 μm .

器仅存在于触角最后一节背侧,雌、雄虫都只有 1~2 个该类感器,具有哪种功能还需进一步探讨。

步甲 *Pterostichus aethiops* Moltschulsky 触角端部的钟形感器中的感觉细胞 A 对低温很敏感(Merivee *et al.*, 2003),在其他昆虫上钟形感器有可能是机械感器,具有本体感受功能,会对表皮变形做出反应(余海忠, 2007),双斑长跗萤叶甲触角上的钟形感器需要进一步研究以确认其具体功能。Böhm 氏鬃毛,成簇分布在柄节与梗节的节间,基部位于表皮凹陷的穴内,有感受重力的功能,从而控制触角位置下降的速度(Schneider, 1964)。双斑长跗萤叶甲雌、雄虫触角上均有表皮孔(epidermal pore, P)(图 1:F),数量无显著差异,昆虫触角上的表皮孔的功能研究较少,推测可能为腺体,因此在双斑长跗萤叶甲上表皮孔的功能也有待进一步研究。

本文参照其他昆虫(主要是油菜蓝跳甲等鞘翅目昆虫)触角感器的研究结果对双斑长跗萤叶甲的触角感器的功能进行了推测,由于不同昆虫的触角感器形态和类型差异比较大,同一名称的感器也不尽相同,因此有必要运用透射电镜观察该叶甲触角感器的超微结构,与近缘昆虫的感器结构进行对比,并利用电生理技术明确各类触角感器的功能,从而为研究双斑长跗萤叶甲的行为机制奠定基础。

参考文献(References)

- Bartlet E, Romani R, Williams IH, Isidore N, 1999. Functional anatomy of sensory structures on the antennae of *Psylliodes chrysocephala* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 28(4):291—300.
- Hallberg E, Hansson BS, Steinbrecht RA, 1994. Morphological characteristics of antennal sensilla in the European cornborer *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Tissue Cell*, 26(4):489—502.

- Hansson BS, Löfstedt C, Löfqvist J, Hallberg E, 1986. Spatial arrangement of different types of pheromone-sensitive sensilla in a male moth. *Naturwissenschaften*, 73(5):269—270.
- Isidoro N, Bartlet E, Ziesmann J, Williams IH, 1998. Antennal contact chemosensilla in *Psylliodes chrysocephala* responding to cruciferous allelochemicals. *Physiol. Entomol.*, 23(2):131—138.
- Le RB, Renard S, Allo MR, Le LJ, Rolland JP, 1995. Antennal sensilla and their possible functions in the host-plant selection behaviour of *Phenacoccus manihoti* (Matile-Ferrero) (Homoptera: Pseudococcidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 24(4):375—389.
- Merivee E, Vanatoa A, Luik A, Rahi M, Sammelselg V, Ploomi A, 2003. Electrophysiological identification of cold receptors on the antennae of the ground beetle *Pterostichus aethiops*. *Physiol. Entomol.*, 28(2):88—96.
- Ochieng SA, Hallberg E, Hansson BS, 1998. Fine structure and distribution of antennal sensilla of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Cell Tissue Res.*, 291(3):525.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9:103—122.
- Shields VDC, Hildebrand JG, 1999. Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). II. Auriculate, coeloconic, and styliform complex sensilla. *Can. J. Zool.*, 77(2):302—313.
- Tarumkeng RC, Coppel HC, Matsumura F, 1976. Morphology and ultrastructure of the antennal chemoreceptors and mechanoreceptors of worker *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Cell Tissue Res.*, 173(2):173—178.
- Van Der Pers JNC, Cuperus PL, Den Otter CJ, 1980. Distribution of sense organs on male antennae of small ermine moths, *Yponomeuta* spp. (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9(1):15—23.
- 杜永均, 严福顺, 唐觉, 1995. 大豆蚜触角嗅觉感器结构

- 及其功能. 昆虫学报, 38(1):1—7.
- 吕昭智, 李进步, 王中华, 刘国军, 2007. 棉花新害虫双斑长跗萤叶甲的初步研究. 植物保护, 29(1):97—99.
- 马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3):179—183.
- 那杰, 于维熙, 李玉萍, 董鑫, 焦娇, 2008. 昆虫触角感器的种类及其生理生态学意义. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 26(2):213—216.
- 石洁, 王振营, 何康来, 2005. 黄淮海地区夏玉米病虫害发生趋势与原因分析. 植物保护, 31(5):63—65.
- 王桂荣, 郭予元, 吴孔明, 2002. 棉铃虫触角感器的超微结构观察. 中国农业科学, 35(12):1479—1482.
- 王立仁, 刘斌侠, 付泓, 2006. 玉米田双斑长跗萤叶甲的发生为害情况与防治对策. 陕西农业科学, (2):123.
- 杨贵军, 张大治, 孙晶莹, 2008. 沟眶象触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 45(6):926—931.
- 杨海龙, 薛腾, 李德会, 付俊, 傅俊范, 2008. 辽宁玉米害虫双斑长跗萤叶甲的发生危害与防治. 河南农业科学, (11):96—98.
- 余海忠, 2007. 昆虫触角感受器研究进展. 安徽农业科学, 35(14):4238—4240 转 4243.
- 虞佩玉, 王书永, 杨星科, 1996. 中国经济昆虫志, 第五十四册, 鞘翅目, 叶甲总科(二). 北京:科学出版社. 169.
- 中国科学院动物研究所昆虫分类区系室叶甲组, 河北省张家口地区坝下农业科学研究所植保组, 河北省蔚县农业局植保站西合营公社技术站, 1979. 双斑萤叶甲研究简报. 昆虫学报, 22(1):115—117.