椰心叶甲啮小蜂触角感觉器的扫描电镜观察*

辛 星[1,2**] 马子龙[1***] 覃伟权[1]

(1. 中国热带农业科学院椰子研究所 文昌 571339; 2. 海南大学 环境与植物保护学院 儋州 571737)

Scanning electron microscopy observations of antenna sensilla of *Tetrastichus brontispae*. XIN Xing[1,2**], MA Zi-Long[1***], QIN Wei-Quan[1] (1. *Coconut Research Institute*, *Academy of Tropical Agricultural Sciences*, Wenchang 571339, China; 2. *College of Environment and Plant Protection*, *Hainan University*, Danzhou 571737, China)

Abstract The morphology of sensilla on the antennae of *Tetrastichus brontispae* Ferrière adult were observed under a scanning electron microscope. Eight distinct types of sensory receptors were found, including sensilla trichodea, sensilla multiporous plate, sensilla chaetica, sensilla basiconica, sensilla auricillica, sensilla mammilliformia, sensilla coeloconica and böhm bristles, of which sensillum trichodeum and sensillum placodeum were both the most numerous and widely distributed. Sexual dimorphism in antenna size and the shape, size, number and distribution of sensilla, was apparent.

Key words *Tetrastichus brontispae*, antenna, sensilla, scan electron microscope

摘 要 应用扫描电镜(SEM)对椰心叶甲啮小蜂 *Tetrastichus brontispae* Ferrière 成虫触角感器的超微结构进行观察。结果表明,在触角上共有 8 种感器,分别为毛形感器、多孔板状感器、刺形感器、锥形感器、耳形感器、乳状感器、腔形感器和 Böhm 氏鬃毛;其中毛形感器和板形感器是主要感器,数量较多分布较广;雌雄蜂触角有明显的性二型现象,表现为雌雄触角大小不同,触角感器类型、大小、数量、分布不同。

关键词 椰心叶甲啮小蜂,触角,感器,扫描电镜

椰心叶甲啮小蜂 *Tetrastichus brontispae* Ferrière 是椰心叶甲 *Brontispa longissima* Gestro 的重要寄生性天敌,其寄生性专一,主要寄生椰心叶甲的蛹,寄生率达 80% ~ 90%[1]。在椰心叶甲的自然控制中发挥着重要作用,曾被 30 多个国家或地区引进和利用,取得了良好的控制效果[2]。

寄生蜂是农林害虫的重要天敌,在害虫生物防治中发挥着重要作用。在与寄主长期协同进化的过程中,为了自身种群的繁衍,寄生蜂必须采取多种搜索策略寻找和利用寄主[3~5],在这一行为过程中,分布在触角上的感觉系统在嗅觉、味觉和机械感受等方面发挥着重要作用。20 世纪以来,触角感器的研究越来越受到重视,并取得了显著的进展,研究内容涉及感器的类型、超微结构、功能以及感觉细胞的受体对信息素分子的作用机制等[6~9]。本文对椰心叶甲啮小蜂触角上感器的种类和微观形态进行了扫描电镜观察,以期更深入了解其化学感受系统,为揭示其感受器与行为之间的关系,了解与害虫、植物之间的化学联系提供基础。

1 材料与方法

1.1 材料

椰心叶甲啮小蜂由中国热带农业科学院椰子研究所椰心叶甲寄生蜂培育室提供,该蜂从台湾省引进,在养虫室内,温度(25 ± 1)℃、湿度 60% ~ 80%、光周期 L: D = 12: 12 条件下繁

* 资助项目:国家科技支撑项目(2007BAD48B01; 2007BAD48B06)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(NO. 2008hzs1J023; NO. 2009hzs1J029)。

** E-mail: xinxing-33@163.com

*** 通讯作者,E-mail: mzl900@163.com

收稿日期:2009-11-30,修回日期:2010-04-08

殖。本实验试虫为复壮后繁殖至第 19 ~ 23 代的新羽化椰心叶甲啮小蜂。

1.2 方法

1.2.1 样品的清洗与干燥 将样品用不同浓度的乙醇（30%、50%、70%、80%）快速浸洗后浸于 80% 乙醇中用超声波清洗 5 min，然后依次用浓度梯度为 80%、90%、95% 的乙醇梯度脱水各 10 min，最后用无水乙醇脱水 2 次，每次 10 min，脱水后取出自然干燥。

1.2.2 粘台与观察 将干燥好的样品按照观察需要，把头部取下，用导电胶固定在样品台上，用（HITACHI）E-1010 型离子溅射仪镀金，置于（HITACHI）S-3000N 型扫描电镜（SEM）下观察、拍照。雌、雄蜂触角各 2 根，重复 3 次，电镜工作电压 12 kV，样品放大倍数为 100 ~ 30 000 倍。

1.2.3 图像处理及命名方法 用 Photoshop CS3 处理图片，按照 Schneider[7] 对触角感器的命名系统进行命名。

1.2.4 数据处理

数据用 SAS 软件进行方差分析，计算标准误（stardard error，SE）后，以平均值 ± SE 来表示实验数据。

2 结果与分析

2.1 触角的一般形态

椰心叶甲啮小蜂的触角为膝状，黄色，着生于头部颜面的中部，触角柄节短，不能伸达前单眼，梗节长为宽的 2 倍，比柄节的一半稍长，环节短，横向，雌蜂索节 3 节（图 1：A），雄蜂索节 4 节（图 1：B），棒节由 3 节组成，顶部尖（图 1：C）。其中索节的各亚节间由关节相连，可活动，而棒节的亚节连接紧密，不能活动。

表 1 椰心叶甲啮小蜂雌雄蜂触角各分节长度比较（μm）

触角各分节		长度	
		♂	♀
全触角		451.64 ± 3.76bA	472.69 ± 9.61aA
基节		21.20 ± 5.13aA	22.48 ± 1.26aA
柄节		91.50 ± 5.05bA	110.08 ± 5.72aA
梗节		65.09 ± 4.69bB	85.83 ± 2.25aA
鞭节	索节Ⅰ	38.18 ± 1.11aA	38.85 ± 2.83aA
	索节Ⅱ	43.17 ± 0.61aA	43.21 ± 6.16aA
	索节Ⅲ	43.21 ± 1.54aA	41.22 ± 4.52aA
	索节Ⅳ	39.76 ± 2.45	—
	棒节	109.52 ± 1.67bB	131.02 ± 4.16aA

注：表中数据为平均值 ± 标准误，经 Duncan's 测试结果，同列数据后不同大、小写英文字母分别表示差异极显著（$P < 0.01$）和差异显著（$P < 0.05$），相同字母代表差异不显著。（下表同）

从触角各部分长度（表 1）来看，椰心叶甲啮小蜂触角柄节均极度延长，梗节和鞭亚节均短小，雌、雄蜂相比而言，雌蜂触角柄节、梗节及棒节极显著长于雄蜂，虽然雌蜂比雄蜂少 1 索节，但触角全长显著长于雄蜂触角；从各触角分节的基部直径（表 2）来看，椰心叶甲啮小蜂触角柄节、梗节均有膨大，雌、雄蜂间触角梗节和棒节基部直径差异显著。

表 2 椰心叶甲啮小蜂雌、雄蜂触角各分节直径比较（μm）

触角各分节	基节	柄节	梗节	鞭节				
				索节Ⅰ	索节Ⅱ	索节Ⅲ	索节Ⅳ	棒节
♂	22.47 ± 1.24aA	30.54 ± 2.99aA	30.45 ± 1.02bA	32.23 ± 2.95 bA	34.48 ± 4.04aA	36.52 ± 3.40aA	34.46 ± 4.52	39.70 ± 4.80bB
♀	20.99 ± 1.24aA	31.51 ± 2.49aA	33.59 ± 0.92aA	37.83 ± 1.16aA	37.06 ± 3.13aA	40.86 ± 3.42aA	—	53.03 ± 0.40aA

2.2 感受器类型及形态

2.2.1 毛形感器（sensilla trichodea，ST） 毛形感器是椰心叶甲啮小蜂触角上分布最广，数量最多的感器，按其形状、大小可分为Ⅰ型和Ⅱ型。Ⅰ型（STⅠ）着生于隆起的窝中，细长，顶尖弯，前倾 30 ~ 35°。Ⅱ型（STⅡ）着生同Ⅰ型，基侧扁，粗短，顶尖，整个感器呈弧形，前倾 40° ~ 45°（图 1：D，E）。

2.2.2 多孔板状感器（sensilla multiporous plate，SMP） 形态上似耳形感器，基部光滑，

无膨大,端部钝圆,前缘略尖,后缘呈弧形与触角相连,呈匍匐状纵向分布在触角索节各节(图 1:E, F, H, I)。

2.2.3　刺形感器(sensilla chaetica,SCH)　着生同毛形感器,细长,垂直于触角表面,明显比其它感器高出许多,形似长刺,斜向触角远端,基部不发生弯曲,雌、雄蜂鞭节各亚节均有分布,但分布较少,每节仅 2 ~ 3 个(图 1:D, F, I)。

2.2.4　锥形感器(sensilla basiconica,SB)　外形似短刺,比刺形感器短而尖,垂直于表皮着生,无基节窝,区别于毛形感器。基部粗,端部细,按照长短和弯曲程度可分为 3 种类型(图 1:G, K)。SB Ⅰ型较长,从基部到端部逐渐变细;SB Ⅱ型最短,端部弯曲部分短于基部直立部分,形似“,”; SB Ⅲ型直立于表皮,中上部向垂直于触角方向弯曲。锥形感器仅分布在柄节和梗节基部。

2.2.5　耳形感器(sensilla auricillica,SA)　外形似兔耳,其臼状窝在形态上与毛形感器臼状窝相似,感器沿触角远端弯曲,分布在雌蜂鞭节的侧面。此类感器为雌性特有。共有 3 种类型,SA Ⅰ型先膨大后收拢,基部不向内卷曲,端部钝圆,无分叉,中间形成的凹陷较浅(图 1:H);SA Ⅱ型基部向内卷曲程度较弱,远端分两叉,数量少(图 1:I);SA Ⅲ型基部向内强烈卷曲,几近愈合,远端钝圆,数量少(图 1:F, J)。

2.2.6　乳状感器(sensilla mammilliformia, SM)　呈乳头状突起,着生于盘形穴中,周围有一圈光滑而清晰的厚壁边缘,形似纽扣(图 1:E, H, J)。

2.2.7　腔形感器(sensilla coeloconica,SCO)　表皮内陷呈一圆形腔,内嵌有一圆形腔状物和褶形物(图 1:K)。

2.2.8　Böhm 氏鬃毛(böhm bristles, Böhm)　这类感器有的文献将其归到刺形感器一类,其主要分布在触角基节和柄节上,是又短又尖的刚毛,垂直于表面(图 1:L)。

3　讨论

昆虫触角及其感器在大小、形态、结构等方面存在性二型现象,但到目前为止还没有确切的原因,一般来讲,雌虫利用寄主植物挥发性成份来完成远距离寄主定向和识别,雄虫通过性信息素来完成求偶与交配,也许触角及其感器在两性间的差异使得化学通讯更加精确和灵敏。椰心叶甲啮小蜂触角具有明显的性二型现象,表现为触角分节不同,雄蜂触角由基节、柄节、梗节和 7 个鞭亚节(索节Ⅰ~Ⅳ和触角端部 3 节愈合的棒节)组成,雌蜂触角由基节、柄节、梗节和 6 个鞭亚节(索节Ⅰ~Ⅲ和触角端部 3 节愈合的棒节)组成。

对昆虫触角感器的形态结构与功能关系的研究已有不少报道。吴才宏[10]、Alaams 和 Mustapatra[11]认为毛形感器是昆虫感受性信息素的主要器官,超微结构表明雄性毛形感器Ⅱ里的神经树突的数量远比雌性里的多得多,揭示了雄性昆虫对性信息素敏感程度高于雌虫的真正原因。多孔板状感器经超微研究表明有嗅孔和嗅孔细管存在,具嗅觉功能[12];刺形感器垂直于触角表面着生,明显高于其它感器,由于这一特点,Schneider[7]认为是机械感器,感受触角位置。后来有人研究证明它对机械震动有反应,选择行为环境和求偶微环境和适宜场所选择等[13]。锥形感器散生于触角上,常直立或沿触角轴微弯曲,Schneider[7]认为它的功能主要是感受重力的机械感器,当遇到机械刺激时,能够缓冲重力的作用力,从而控制触角位置下降的速度。后人认为锥形感器也具嗅觉功能[14,15],主要是对外界普通气味(如植物气味,天敌发出的气味等)的刺激起作用[16];耳状感器上布满小孔,被推测为接受声波作用的物理感受器[17];Dietz 和 Humphreys[18], Yokohari[19]等认为乳状感器对气味、二氧化碳和温湿度敏感;腔锥形感器具感受水蒸气、CO_2、湿度变化、植物气味等作用[20];Böhm 氏鬃毛主要分布在触角基节和柄节上,鉴于它分布的位置,Cuperus 认为其可能在柄节和梗节的节间膜上

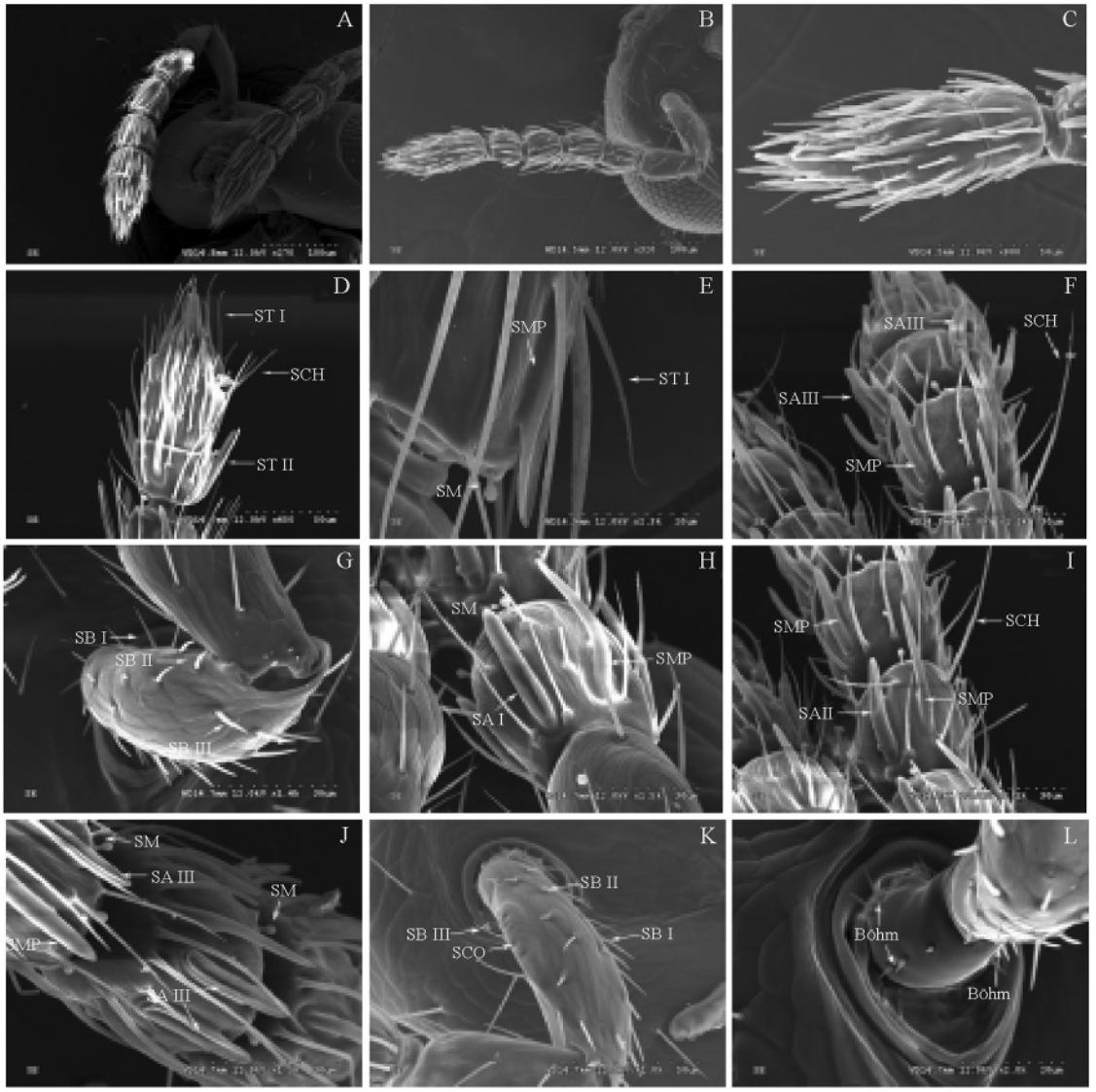

图 1　椰心叶甲啮小蜂雌、雄蜂触角感觉器

A:雌虫触角（♀）（270 ×）　B:雄虫触角（♂）（320 ×）　C、D:雄虫触角末端（♂）（900 ×）、（650 ×）　E:雄虫触角鞭节（♂）（2 300 ×）　F、H、I、J:雌虫触角鞭节（♀）（1 100 ×）、（1 500 ×）、（1 100 ×）、（1 500 ×）　G:雌虫触角柄节（♀）（1 400 ×）　K:雄虫触角柄节（♀）（1 000 ×）　L:雌虫触角窝（♀）（2 000 ×）

注:毛形感器 ST;多孔板状感器 SMP;刺形感器 SCH;锥形感器 SB;耳形感器 SA;乳状感器 SM; Böhm 氏鬃毛 Böhm;腔形感器 SCO。

具有膜受体功能[21]，但较普遍的看法认为它是感受重力的机械感受器[22]。

本试验观察发现腔形感器为椰心叶甲啮小蜂雄蜂所特有，只在雄蜂触角柄节内侧观察到，而雌蜂在触角鞭节各分节上均分布有耳形感器，包括三类，区别在于感器中间由凹陷形成的分叉位置不同：SA Ⅰ型凹陷较浅且无分叉，SA Ⅱ在远端凹陷分为两叉，SA Ⅲ型基部向内凹陷几近愈合。这种特有的腔形感器和耳形感器的功能是否与前人研究的一致还有待于借助先进的电生理实验技术，如单细胞记录、触角电位技术和现代分子生物学技术等进一步研究。

致　谢　在本项目的研究过程中得到了海南大学分析测试中心电镜室陈国良老师的相关试验技术指导,在此表示感谢!

参　考　文　献

1 陈义群,林明光,黄宏浑,等. 椰心叶甲的重要寄生蜂——椰扁啮小蜂. 植物检疫,2004,**18**(6):344 ~ 345.

2 Voegele J. M. Biological control of *Brontispa longissima* in western Samoa:An ecological and economic evaluation. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 1989,**27**(1/4):315 ~ 329.

3 Vinson S. B. The chemical ecology of the parasitoid host relationship. In: Bell W. J., Carde R. T. (eds.). Chemical Ecology of Insects. London:Chapman and Hall, 1984.

4 Vinson S. B. The behavior of parasitoids. In:Kerkut G. A., Gilbert L. (eds.). Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. New York:Pergam on Press, 1985.

5 侯照远,严福顺. 寄生蜂寄主选择行为研究进展. 昆虫学报,1997,**4**(1):94 ~ 107.

6 马瑞燕,杜家伟. 昆虫的触角感器. 昆虫知识,2000,**37**(3):179 ~ 182.

7 Schneider D. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 1964, **9**:103 ~ 122.

8 Steinbrecht R. A. Functional morphology of pheromone sensitive sensilla, In: Prestwich G. D., Blomquist G. D. (eds.). Pheromone Biochemistry. Academic Press, New York. 1987. 353 ~ 384.

9 Chapman R. F. Chemoreception:the significance of receptor numbers. *Adv. Insect Physiol.*, 1982, **16**:247 ~ 356.

10 吴才宏. 棉铃虫雄蛾触角毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应. 昆虫学报,1993,**36**(4):385 ~ 388.

11 Alaams T. J., Mustaparta H. *Helionthis virescens*: Response characteristics of receptor neusrons in sensilla trichodea Type 1 and 2. *Chem. Ecol.*, 1991, **17**(5):953 ~ 972.

12 戴玲美,吴敦肃,郭一松. 松毛虫赤眼蜂雌蜂触角板状感器的超微结构研究. 昆虫学报,1990,**33**(3):319 ~ 322.

13 Kaissling K. E. Chemo-electrical transduction in insect olfactory receptors. *Ann. Rev. Neurosci.*, 1986, **9**:121 ~ 145.

14 王桂荣,郭予元,吴孔明. 棉铃虫触角感器的超微结构观察. 中国农业科学,2002,**35** (12):1 479 ~ 1 482.

15 姚永生,原国徽,罗梅浩. 铜绿丽金龟成虫触角感受器的超微结构观察. 华北农学报,2004,**19**(3):96 ~ 99.

16 Van der Pers J. N. C., Thomas G., Den Otter C. J. Interactions between plant odours and pheromone reception. in small ermine moths (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Oxford Journals*, 1979, **5**(4):367 ~ 371.

17 Van der Pers J. N. C., Thomas G., Den Otter C. J. Olfactory sensitivity in tsetse flies: a daily rhythm. *Oxford Joumals*, 1998, **23**(3):351 ~ 357.

18 Dietz A., Humphreys W. J. Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, Including *Sensilla campaniformia*. *Annals of the Entomological Society of America*, 1971, **64**(4):919 ~ 925.

19 Yokohari F. The sensillum capitulum, an antennal hygro and thermoreceptive sensillum of the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Cell and Tissue Research*, 1981, **216**(3):525 ~ 543.

20 Bruce T. J., Cork A. Electrophysiological and behavioral responses of female *Helicoverpa armigera* to compounds identified in flowers of African marigold, *Tagetes erecta*. *Chem. Ecol.*, 2001, **27**(6):1 119 ~ 1 131.

21 Cuperus P. L. Distribution of antennal sense organs in male and female ermine moth. *Insect Morphol. Embryol.*, 1983, **12**:59 ~ 66.

22 杜芝兰. 中华蜜蜂工蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报,1989,**32**(2):166 ~ 169.