

东亚飞蝗外生殖器的显微结构^{*}

娄延霞^{1,2} 连国云² 刘志刚² 高松^{1**}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所农业部生物防治重点开放实验室 北京 100081; 2. 深圳大学生命科学学院 深圳 518060)

摘 要 利用扫描电镜技术观测了东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) 雌雄个体外生殖器的显微构造, 描述了雌雄两性外生殖器的具体结构以及其表面上感受器的分布情况。雌性的外生殖器由背、腹产卵瓣构成, 雄性的外生殖器由外骨骼所包被的阳具基背片和阳具复合体构成。在雌雄两性外生殖器表面着生有大量的感受器, 包括毛形、刺形、锥形, 主要是机械感受器, 还有少量化学感受器。

关键词 东亚飞蝗, 外生殖器, 扫描电镜, 感受器

The microstructure of the external genitalia of *Locusta migratoria manilensis*

LOU Yan-Xia^{1, 2} LIAN Guo-Yun² LIU Zhi-Gang² GAO Song^{1**}

(1. Key Laboratory for Biological Control of Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 2. College of Life Science, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China)

Abstract The microstructure of the external genitalia of *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) was observed using scanning electron microscopy. The specific appearance of structures and sensilla distribution on the external genitalia in both sexes was compared. The female external genitalia consist of dorsal and ventral oviposition valvules, while the male genitalia consist of an epiphallus enclosed by exoskeleton and a penis. On the visible surfaces of the external genitalia are many sensillae, including trichoid sensillae, chaeticum sensillae and cone sensillae. The sensillae are mainly mechanical sensillae but a few are chemical sensillae.

Key words *Locust migratoria manilensis*, external genital, scanning electron micrograph, sensilla

我国自古就是一个受蝗灾危害严重的国家, 目前记载的蝗虫种类有 900 多种。其中东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) 是诱发蝗灾的一个最重要的种类, 东亚飞蝗分布在我国北纬 42° 以南的广大地区, 危害面积广, 暴发频次高, 造成的危害十分严重。新中国建国以来, 每年都要投入大量的人力物力进行治蝗, 蝗灾的发生已经严重的影响到我国很多地区的农牧业生产, 因此如何能够有效控制蝗灾所带来的危害是一个关系到我国经济建设和广大农村人们生活的大问题。

昆虫的外生殖器是昆虫生殖系统的体外部分, 是用以交配、授精、产卵器官的统称, 主要由腹部生殖节上的附肢特化而成。雌虫的外生殖器称为产卵器, 雄性外生殖器称为交配器。外生殖器

在近似种的分类方面是十分重要的证据, 从形态学来说, 物种之间的生殖隔离主要取决于雌、雄性外生殖器所具有的相对稳定的构造(陈阿兰, 2004)。蝗总科的昆虫种类很多, 体形、体色复杂多样。如果依据传统的形态学上的分类方法, 外形上较为相近的近似种就很难进行准确鉴定(杨国辉和毛本勇, 2003), 而外生殖器在近似种的鉴定方面是十分重要的分类证据。

昆虫尾部的感受器调节着如奔跑、跳跃和飞行等一系列的行为(Camhi, 1980; Ritzmann, 1984; Kalogianni, 1996), 而这些行为与觅食、产卵、交配、迁飞过程息息相关。此外, 昆虫尾须上的感受器可能是昆虫寻找产卵基质的重要信息源(Tousson and Atrash, 2010), 这意味着这些感受器的存在可

^{*} 资助项目: 国家 863 计划(2006AA10Z236); 公益性行业(农业)科研专项(201003079); 深圳市重点实验室组建项目(SW201110010)。

^{**} 通讯作者, E-mail: sgao@ippscaas.cn

收稿日期: 2011-12-30, 接受日期: 2012-03-20

以帮助昆虫寻找更适宜产卵和储存卵的地点。

到目前为止,国内关于蝗虫生殖器的研究多见于其内部的生殖系统,关于外生殖器的研究很少并且没有关于蝗虫外生殖器扫描电镜观测的报道,本文试图对东亚飞蝗雌、雄两性的外生殖器进行扫描电镜观察,描述其表面的显微形态结构、比较两性间感受器种类、数量和分布的差异。

1 材料与方法

1.1 试虫

将东亚飞蝗卵块放入灭菌的蛭石中,于温度 28 ~ 30℃、相对湿度 50% ~ 70%、光照 2 000 lx 条件下孵化。在 30 cm × 30 cm × 40 cm 养虫笼中以新鲜小麦苗饲喂,等其羽化为成虫,备用。

1.2 方法

雌虫:取 5 头羽化后 7 d 的东亚飞蝗雌虫,先用无水乙醚将其麻醉,然后在 2 ~ 4℃ 的低温条件下将虫体从腹部第 8 节剪成两截,取产卵器所在的后半截,用超声波清洗干净后放到梯度的乙醇中脱水,放于干燥器内干燥数日,然后粘台,真空喷镀仪喷镀,放于 JSM-6490LA 型扫描电镜下观察,拍照。

雄虫:取相同日龄的雄虫,用处理雌虫的方法取其外生殖器放到扫描电镜下观察;另取相同日龄 5 头雄虫,将其置于解剖镜下,自肛上板、肛下板间取出雄性外生殖器,放入盛有 5% NaOH 溶液的小烧杯中加热 3 ~ 5 min,使附着的肌肉充分蚀解。弃去 NaOH 溶液,清水冲洗数次,清洗干净后放于干燥器内干燥数日,然后粘台,放于 JSM-6490LA 型扫描电镜下观察,拍照。

2 结果与分析

雌虫:产卵器位于腹部的末端,由背产卵瓣和腹产卵瓣组成,内产卵瓣退化。腹产卵瓣是由第 8 腹节附肢的端肢节衍化而来,背产卵瓣是由第 9 腹节附肢的端肢节的外长物衍化而来。产卵器比较发达,短而坚硬,末端尖。背产卵瓣、腹产卵瓣可以合拢也可以张开,合拢时略呈锥形(图 1:A)。背产卵瓣弯角状,较大;腹产卵尖锥形,较小。在外生殖器的表面分布着多种感受器,最主要的是机械感受器和化学感受器,且机械感受器的数量远多于化学感受器。机械感受器广泛的分布在

背、腹产卵瓣的表面,如生殖下板、肛上板、肛侧板以及尾须(circus, CE)(图 1:B)。此外,还有一部分分布于产卵瓣的内侧(图 1:C)。根据感受器的形态可分为毛形感受器(sensilla trichodea, ST),刺形感受器(sensilla chaetica, SC)和锥形感受器(sensilla basiconica, SB)。毛形感受器主要分布于背、腹产卵瓣的外侧面,尾须以及肛侧板上,直立于其着生位置的表面,顶端弯曲或者不弯曲,长度的变化范围比较大,从 300 ~ 800 μm 不等,常聚集成“毛板”状。表面着生有毛形感受器的部位会凹陷成窝形,同时在生长毛形感受器的基部有一个凸起的底座(图 1:D)。刺形感受器零散的分布于背、腹产卵瓣的外侧面、尾须及肛侧板上,每个刺形感受器有一个下凹的底座,直立于着生的表面,顶端稍弯曲,直径 3 ~ 10 μm,长度 60 ~ 280 μm(图 1:E)。锥形感受器主要分布于背产卵瓣的上表面以及内侧表面,直立于所着生的表面,顶端不弯曲,其着生的部位都凹陷成白窝,直径 5 ~ 12 μm,长度 20 ~ 70 μm(图 1:F)。通过扫描电镜能够在第 8 节腹板的后缘看到一个小的突起状产卵器(eggguide, EG)(图 1:G),其内侧还分布着另外一种锥形感受器(类锥形感受器, STL)粗而短小,直立于着生的表面,顶端微顿且不弯曲,直径 12 ~ 22 μm,长度 20 ~ 50 μm(图 1:H)。

雄虫:雄性外生殖器称为交配器,位于第 9 腹节上(图 2:A)。其构造要比雌性的产卵器复杂得多。由阳具复合体和阳具基背片两部分组成,没有抱握器。雄虫腹部第 9 节和第 10 节背板缩短,第 9 节腹板扩大并分为两部分,最后一部分的末端向上弯曲,伸到背面上,这一部分称为生殖下板。肛上板和肛侧板向前伸,形成膜质的生殖腔,阳茎基背片和阳具复合体便位于膜质的生殖腔中。包被着外生殖器的骨片上着生有很多的感受器,可根据感受器的形态分为毛形、刺形、锥形感受器。在外生殖器的表面上分布最多的是刺形感受器,刺形感受器又可分为两种。Ⅰ类刺形感受器位于生殖下板的基部、中部和尾须的中下部,它们直立于着生的表面,顶端不弯曲,长度变化范围较大,从 50 ~ 200 μm 不等,直径 6 ~ 15 μm 不等(图 2:B)。Ⅱ类刺形感受器着生在生殖下板及尾须的顶端附近,基部较粗,顶端弯曲,长度 100 ~ 360 μm 不等,直径 16 ~ 23 μm 不等(图 2:C)。毛形感受器零散的分布于生殖下板及尾须上,比较细长柔

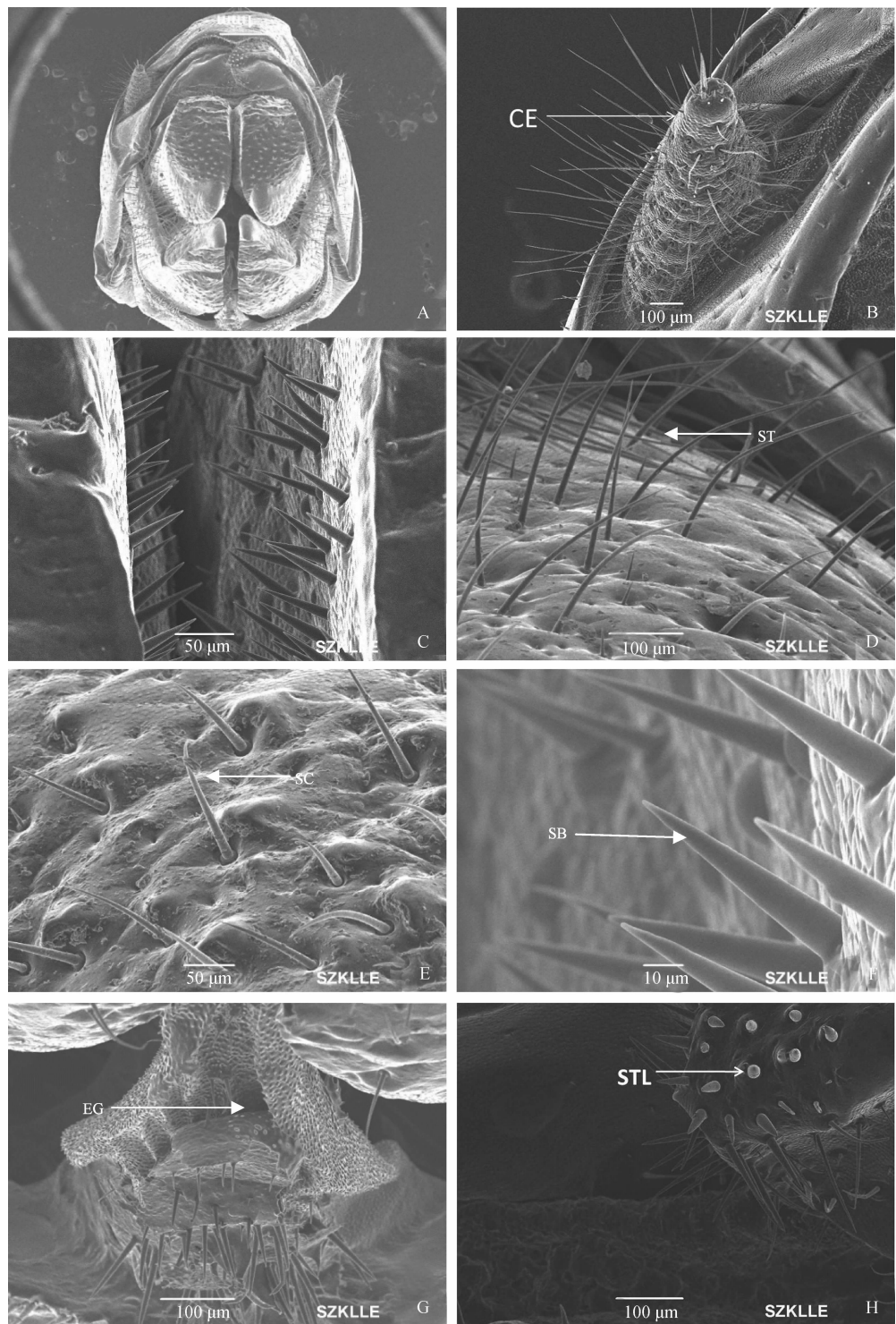


图 1 雌性东亚飞蝗产卵器的扫描电镜观察

Fig.1 SEM observation of the ovipositor of female *Locust migratoria*

A. 东亚飞蝗的产卵瓣 the ovipositor of *Locust migratoria manilensis*; B. 尾须 circo; C. 产卵瓣内侧 inside of ovipositor; D. 毛形感受器 sensilla trichodea; E. 刺形感受器 sensilla chaetica; F. 锥形感受器 sensilla basiconica; G. 导卵器 eggguide; H. 类锥形感受器 sensilla taper-like.

CE: 尾须 circus; CR: 机械感受器 chemoreceptor; ST: 毛形感受器 sensilla trichodea; SC: 刺形感受器 sensilla chaetica; SB: 锥形感受器 sensilla basiconica; EG: 导卵器 eggguide; STL: 类锥形感受器 sensilla taper-like.

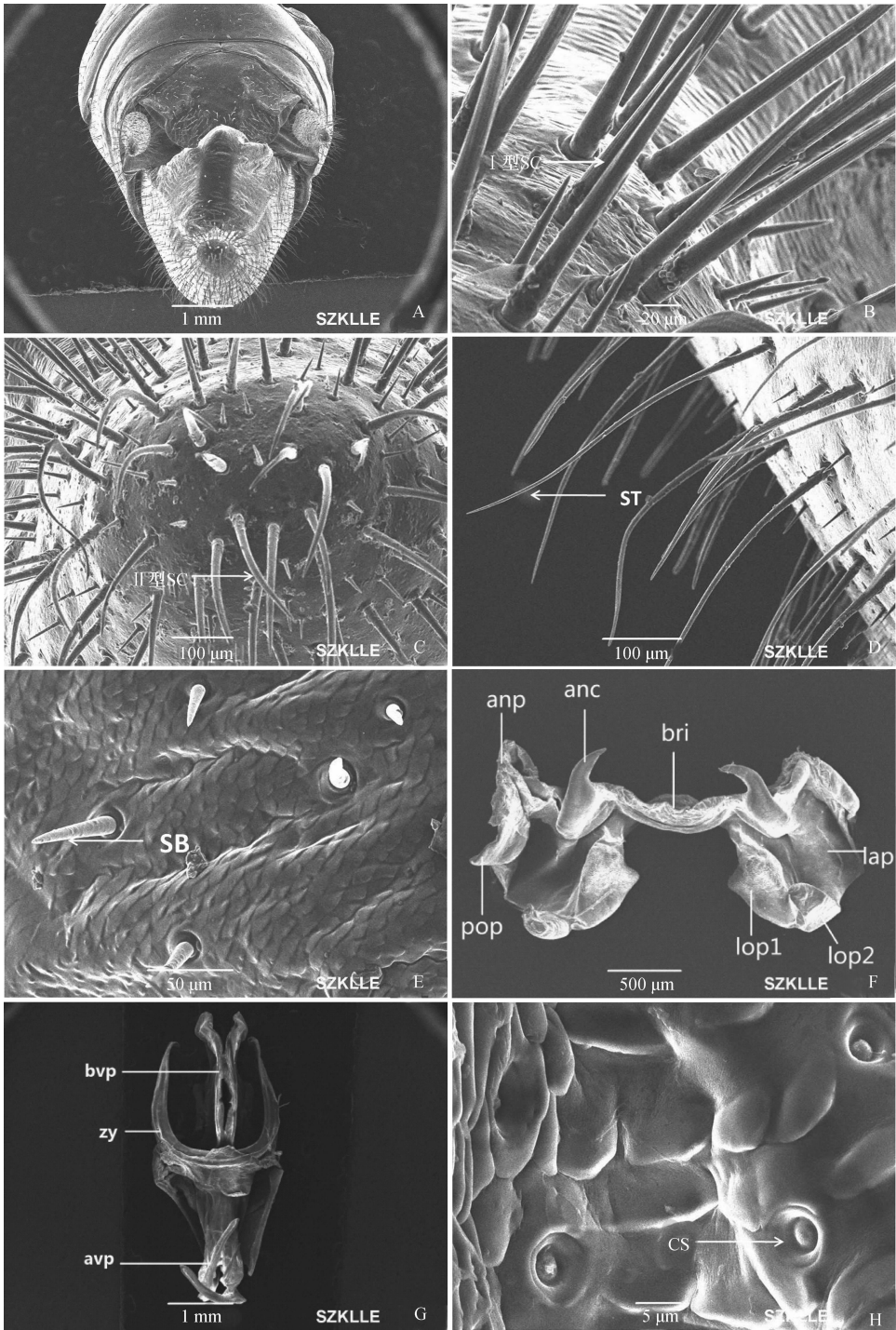


图 2 雄性东亚飞蝗外生殖器的扫描电镜观察

Fig.2 SEM observation of external genital of male *Locusta migratoria manilensis*

A. 雄虫尾部 the tail of male;B. I 类刺形感受器 sensilla chaetica I;C. II 类刺形感受器 sensilla chaetica II ; D. 毛型感受器 sensilla trichodea;E. 锥形感受器 sensilla basiconica;
F. 阳具基背片 epiphallu;G. 阳具复合体 penis;H. 钟型感受器 campaniform sensilla.
bri:桥 bride; anc:锚状突 ancora; anp:前突 anterior projection; lap:侧板 lateralplate; pop: 后突 posterior projection;
lop1:内冠突 lophi 1; lop2:外冠突 lophi 2; bvp:阳茎基瓣 basal valves of penis; zy:色带连片 zygoma; av:阳茎端瓣 apical vaves of pinis.

软,直立于着生的表面,顶端弯曲的程度不等,长度 300 ~ 599 μm (图 2:D)。锥形感受器零星的分布在生殖下板、肛侧板及尾须上,数量最少,着生在凹陷的白窝中,顶端弯曲或不弯曲,长度 20 ~ 120 μm 不等,直径 9 ~ 13 μm 不等(图 2:E)。

阳具基背片为桥状,长为宽的 1.8 倍。桥稍微有些下塌,桥长 1 040 μm ,锚状突顶端尖细,弯曲,长度为 660 μm 。前突突起程度比较大,成角状,顶端向内倾斜,两前突间距为 2 500 μm 。侧板边缘向外倾斜,后突锐角形突起,两后突之间的间距 2 700 μm ,内冠突呈肾形,外冠突呈豆芽形(图 2:F)。

阳具复合体长约为宽的 2.2 倍,阳茎基瓣为瓣状,两片。色带连片 U 形,超过阳茎基瓣的一半。色带瓣比较大,为耳状膜。阳茎端瓣分为两片,为长刺形,顶端弯曲(图 2:G)。在其阳具复合体上有种类类似于钟状感受器 (campaniform sensillum, CS) 的结构,可能是一种内感受器(图 2:H)。

3 讨论

在光学显微镜下观察蝗虫的外生殖器,许多微小的结构无法看到,观察的结果会受到很多的限制。但在扫描电镜中,各种微小的结构如小的突起、凹陷、折叠部位都能够清楚地看到,可以更直观的显示出其本身的超微结构,因此,目前在种的分类方面使用扫面电镜技术已经成为了一种趋势。本文对东亚飞蝗雌雄两性外生殖器进行了扫描电镜观察,主要观察了外生殖器的构成及其表面感受器的分布情况,并对东亚飞蝗雌雄两性的外生殖器进行了比较详细的描述,能够全面的反映出东亚飞蝗两性外生殖器的细微特征,这些特征在今后的研究中可能更好的指导蝗虫的分类。

昆虫外生殖器的形状和大小一直被公认为是分类学中种类鉴定的一个依据,Aslam(1961)通过实验观察发现象甲科不同属的受精囊的形状有很大差异。Arnqvist(1998)通过比较一夫制和多夫制蝶类种群的外生殖器形态发现,多夫制的群体中其外生殖器形态更为复杂。目前在很多的研究中发现雄性外生殖器的大小和形状可以影响其在竞争状态下的受精成功率(Wenninger and Averill, 2006)。鞘翅目蝼蛄的生殖器形态上存在着一种趋异进化,在不同的种类间,雄性的内阴茎有大小

和形状上相当不同的骨片(Howden and Gill, 1993)。后人通过实验证实了其中的 4 种骨片影响着雄性的受精行为(House and Simmons, 2003)。由于东亚飞蝗的体型比较大,其阳具复合体和阳具基背片较其他种蝗虫的大些,并且阴茎端瓣较长,所占整个阳具复合体的比例远大于其他种蝗虫所占的比例。

就其表面上的感受器来说,外生殖器的表面上分布着很多的感受器。东亚飞蝗在准备产卵之前,需要用前足,中足和腹部产卵器上的化学感受器探寻适宜产卵的基质,在找到合适的基质之后用产卵器来挖掘 7 ~ 8 cm 深的土壤,如果环境不适合产卵,蝗虫就会保留其卵,收回其产卵器,再刺探来寻找适合产卵的土壤,直到找到适宜产卵的松软土壤为止(Tousson and Hustert, 2000a, 2000b),这种刺探和检测可能跟产卵器上的感受器有关。腹产卵瓣受腹部末端的第 8 腹节上神经的支配,而背产卵瓣和内产卵瓣受第 9 腹节上神经的支配(Tousson and Hustert, 2000a, 2000b)。

在东亚飞蝗中,多种类型的感受器交错分布,这些感受器主要是一些机械和化学感受器。在东亚飞蝗雌虫的产卵瓣上分布着毛形,刺形,锥形 3 种感受器,其中毛形感受器最多,其次是刺形感受器,锥形感受器最少。在东亚飞蝗雄虫的生殖下板上也分布着很多的感受器,与雌性东亚飞蝗相同,感受器分为毛形,刺形和锥形,刺形感受器最多,毛形感受器次之,锥形感受器最少。据统计,东亚飞蝗雌虫外生殖器表面感受器的数量远多于雄虫外生殖器表面感受器的数量,这更有利于雌虫寻找产卵场所的行为。

参考文献 (References)

- Arnqvist G, 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*, 393:784 - 786.
- Aslam NA, 1961. An assessment of some internal characters in the higher classification of the Curculionidae. *Transaction Roy. Entomol. Soc. Lond.*, 113(14):417 - 480.
- Camhi, JM, 1980. The escape system of cockroach. *Sci. Am.*, 243: 144 - 157.
- House CM, Simmons LW, 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: an example of sexually selected male genitalia. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 270:447 - 455.

- Howden HF, Gill BD, 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the dicranus and mirabilis species groups (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can. Entomol.*, 125 (6): 1091 – 1114.
- Kalogianni E, 1996. Morphology and physiology of abdominal projection intersegmental interneurons in the locust with mechanosensory inputs from ovipositor hair receptors. *J. Comp. Neur.*, 366:656 – 673.
- Ritzmann RE, 1984. The cockroach escape response//Eaton RC (ed.). *Neural Mechanisms of Startle Behaviour*. Plenum Publishing Co., N. Y. 93 – 131.
- Tousson E, Atrash AE, 2010. Neuroanatomical, Immunocytochemical and electrophysiological studies on cercal sensory receptors in the female locust. *J. Am. Sci.*, 6(6):16 – 23.
- Tousson EM, Hustert R, 2000a. Sensory responses to chemical stimulation of ovipositor contact chemoreceptors in *Locusta migratoria* (abstract). *Zoology*, 103 (Suppl. III): 75.
- Tousson E, Hustert R, 2000b. Central projections from contact chemoreceptors of the locust ovipositor and adjacent cuticle. *Cell Tissue Res.*, 302:285 – 294.
- Wenninger EJ, Averill AL, 2006. Influence of body and genital morphology on relative male fertilization success in oriental beetle. *Behav. Ecol.*, 17: 656 – 663.
- 陈阿兰, 2004. 雏蝗属五种蝗虫雄性外生殖器的比较. 青海大学学报(自然科学版), 22(3):47 – 51.
- 杨国辉, 毛本勇, 2003. 滇西地区三种蝗虫雄性外生殖器形态解剖. 大理学院学报, 2(5):34 – 35.