

三种黄芪籽蜂雌成虫触角和产卵器感器的超微形态^{*}

董 田^{**} 康 婕 张 昕 郑海霞 张仙红^{***}

(山西农业大学植物保护学院, 太谷 030801)

摘要 【目的】明确为害黄芪种子的黄芪籽蜂 *Bruchophagus* sp. 雌成虫触角及产卵器上的感器类型及分布特点, 以期为探讨这些感器在黄芪籽蜂雌虫的嗅觉和产卵过程中的作用奠定基础。【方法】采用扫描电镜对黄芪种子小蜂 *Bruchophagus huonchili* Liao et Fan、内蒙黄芪籽蜂 *Bruchophagus mongholicus* Fan et Liao 和北京黄芪籽蜂 *Bruchophagus beijingensis* Fan et Liao 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角和产卵器上的感受器进行观察, 并对各感器的形态特征、类型、数量及分布进行比较分析。【结果】3 种黄芪籽蜂雌成虫触角上的感器类型基本一致, 包括毛形感器、刺形感器、板形感器、薄壁化学感器、厚壁化学感器和锥形乳头状感器 6 类, 感器数量上 3 种黄芪籽蜂存在显著差异 ($P<0.05$)。薄壁化学感器是触角上分布最广、数量最多的一类感器, 且在 3 种黄芪籽蜂中存在显著差异 ($P<0.05$)。3 种黄芪籽蜂雌成虫产卵器的形态和感器类型相差较大, 其中黄芪种子小蜂有毛形感器(毛形感器 I 和毛形感器 II)和倒钩状突起 2 类感器; 北京黄芪籽蜂产卵器有毛形、锥形、刺形和倒钩状突起 4 类感器; 内蒙黄芪籽蜂产卵器有浅凹状感器、芽孢形等 8 类感器。其中毛形感器和倒钩状突起是 3 种黄芪籽蜂雌成虫产卵器上共有的感器类型。【结论】3 种黄芪籽蜂雌成虫触角感器类型基本一致, 但产卵器感器类型差异较大。内蒙黄芪籽蜂雌成虫触角感器数量最多, 产卵器感器种类最丰富, 推测其在嗅觉感受和产卵选择行为中的优势更大。

关键词 黄芪籽蜂; 触角; 产卵器; 感受器; 扫描电镜

Ultrastructure of the antennae and ovipositor sensilla in adult females of three *Bruchophagus* species

DONG Tian^{**} KANG Jie ZHANG Xin ZHENG Hai-Xia ZHANG Xian-Hong^{***}

(College of Plant Protection Institute, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

Abstract [Objectives] To clarify the types and distribution of sensilla on the antennae and ovipositor of adult females in three *Bruchophagus* species, in order to provide a foundation for investigating the role of these organs in olfaction and oviposition. [Methods] Sensilla on the antennae and ovipositor of adult female *Bruchophagus huonchili* Liao et Fan, *Bruchophagus mongholicus* Fan et Liao and *Bruchophagus beijingensis* Fan et Liao, were observed under scanning electron microscopy and their morphological characteristics, type, quantity and distribution were analyzed and compared. [Results] Sensilla were basically similar in all 3 species. There are six kinds of antennal sensilla; trichodea sensilla, chaeticum sensilla, placoid sensilla (placoid sensilla I, placoid sensilla II, placoid sensilla III), thin-walled chemoreceptor, thick-walled chemoreceptor and basiciconic mastoid sensilla. However, there were significant differences in the number of sensilla among species. The thin-walled chemoreceptor is the most widely distributed and most abundant sensilla on antennae, and there are significant differences in the abundance of this type of sensilla among the three species. The ovipositor morphology of the three species and corresponding sensilla types are quite different. *B. huonchili* has sensilla trichodea (sensilla trichodea I and sensilla trichodea II) and barb-like apophyses, *B. beijingensis* has 4 types of sensilla (sensilla trichodea, sensilla basiconica, sensilla chaetica and barb-like apophyses) and *B. mongholicus* has 8 types of sensilla, including those with a slight

*资助项目 Supported projects: “中医药现代化研究”国家重点研发计划项目 (2019YFC1710802-05)

**第一作者 First author, E-mail: 1437330157@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: zxh6288@126.com

收稿日期 Received: 2021-04-25; 接受日期 Accepted: 2021-09-16

surface depression and bud-shaped sensilla. Trichodea sensilla and barb-like apophyses are common to all three species.

[Conclusion] The sensilla on the antennae of female adults of three *Bruchophagus* species are basically the same, but those on the ovipositor are quite different. Adult female *B. mongholicus* have the largest number of antennal sensilla and the most diverse ovipositor sensilla. This suggests that this species has superior olfactory perception and oviposition site selection.

Key words *Bruchophagus*; antennae; ovipositors; sensilla; scanning electron microscopy

昆虫触角表面上着生有不同类型的感器,这些感器是昆虫与外界环境进行信息交流的重要媒介,在昆虫寄主选择、寻找配偶、躲避天敌及产卵定位过程中起着关键作用(许在福,2009)。在识别寄主植物或者异性释放出的特异性化合物时,触角表现出高度的灵敏性和专一性(Van Loon, 1996; 马瑞燕和杜家纬, 2000)。如双翅目访花昆虫红腹毛蚊 *Bibio rufiventris* 的触角能准确接收寄主植物的化学信号,从而有效提高传粉效果(袁轲等, 2020); 平唇原胡蜂 *Prevespa barthelemyi* 和黑盾胡蜂 *Vespa bicolor* 的觅食行为存在明显昼夜差别,其触角起到了关键作用(常明山等, 2019)。

产卵器是昆虫产卵繁殖后代的重要器官,其上分布有多种感器,有机械感受器、温度感受器、嗅觉感受器和化学感受器等,其中机械感受器和接触性化学感受器可感受产卵位点的物理特征和化学组成,以确定是否适合产卵和后代生长发育(Renwick and Chew, 1994; Rebora *et al.*, 2013)。研究表明,豌豆潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* 产卵器上分布的 9 种感器,不同感器共同作用可感知寄主内部是否已经被寄生(邹德玉等, 2008); 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 雌虫主要依靠产卵器上分布的 3 种不同类型的毛形感器来决定其产卵部位(滕小慧等, 2017)。目前对昆虫产卵器上感器的研究中,多集中于鳞翅目、双翅目寄生蝇和膜翅目寄生蜂等(王世贵和蒋芸芸, 2007; 徐晓蕊等, 2012; 章玉苹等, 2012),有关广肩小蜂科产卵器上感器的研究未见报道。

黄芪是山西三大道地药材之一。近年来,随着黄芪产业的快速发展,黄芪籽蜂 *Bruchophagus* sp.的为害逐年加重,因此对留种黄芪种子产量和品质造成了很大的影响。黄芪籽蜂为广肩蜂科 Eurytomidae 种子广肩小蜂属 *Bruchophagus* 几种小蜂的统称。黄芪籽蜂雌成虫可将卵产于豆荚内

的种皮下,幼虫孵化后蛀食种子,将种肉吃光,仅留种皮,为害严重时种子被害率可高达 50%以上(樊瑛等, 2000)。因此,黄芪籽蜂雌成虫的产卵行为和产卵量决定了其对黄芪种子的为害程度。黄芪籽蜂雌成虫是如何准确找到黄芪豆荚,并精准定位到豆荚内的种子中进行产卵,目前未见报道。为此,本研究采用光学显微镜和扫描电子显微镜技术对山西省 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角和产卵器上感器的类型、数量及分布进行比较,为明确不同类型的感器在黄芪籽蜂雌虫的嗅觉和产卵过程中的作用提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

2020 年 6-8 月,黄芪种子小蜂 *Bruchophagus huonchili* Liao et Fan、内蒙黄芪籽蜂 *Bruchophagus mongholicus* Fan et Liao 和北京黄芪籽蜂 *Bruchophagus beijingensis* Fan et Liao 成虫采自山西省汾阳黄芪种植地,并立即浸泡于 75%乙醇中保存,备用。

试剂及仪器:2.5% 戊二醛和乙醇均为国产分析纯;1730TD 超声波清洗机,深圳市固特超声医疗设备有限公司;CPD300 二氧化碳临界点干燥仪,美国;EX-94420G4L13 扫描电子显微镜、JEC-3000FC 真空镀膜仪,日本电子株式会社。

1.2 样品处理与电镜观察

选取黄芪种子小蜂、内蒙黄芪籽蜂和北京黄芪籽蜂雌成虫各 10 头,分别单头浸入 70%的乙醇溶液,经超声波清洗 15 s 后,用 2.5% 戊二醛固定 24 h;然后依次用 75%、80%、85%、90% 和 100% 的乙醇溶液进行梯度脱水,每个浓度重复脱水 3 次,每次脱水 15 min。脱水后二氧化碳临界点干燥 90 min(CPD300, USA),用双面胶

将样品粘于样品台上, 真空镀膜仪 (JEC-3000FC, Japan) 喷金后置于扫描电镜 (EX-94420G4L13, Japan) 下观察拍照, 加速电压为 10 kV。

1.3 数据处理

触角和产卵器上的感器形态特征描述及命名采用 Schneider (1964) 的分类标准进行确定。使用 Photoshop 7.0 标注图像中的感觉器名称, 使用 Image J 1.8.0 软件来测量触角、触角和产卵器感器的形态学指标。采用 SPSS 22.0 对获得的数据进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 黄芪籽蜂触角的形态特征

黄芪种子小蜂、内蒙黄芪籽蜂和北京黄芪籽蜂的触角均为膝状 (图 1: A-C), 着生于颜面中部, 触角洼深陷。触角分为柄节 (Scape)、梗节 (Pedicel) 和鞭节 (Flagellum), 其中柄节柱状, 梗节梨形, 鞭节分为 5 索节 (Funicle) 和 1 棒节 (Clava), 棒节末端收缩但不尖锐。

黄芪种子小蜂、内蒙黄芪籽蜂和北京黄芪籽蜂的触角在形态上无明显不同, 但总长度存在显著差异 ($P<0.05$)。黄芪种子小蜂的触角最长, 达 (1187.77 ± 10.02) μm ; 北京黄芪籽蜂的最短, 为 (852.93 ± 6.63) μm 。3 种黄芪籽蜂触角各节比较发现, 柄节和鞭节长度存在显著差异 ($P<0.05$)。黄芪种子小蜂的柄节最长, 为 (372.63 ± 0.71) μm ; 内蒙黄芪籽蜂的最短, 为 (235.84 ± 8.28) μm ; 内蒙黄芪籽蜂鞭节最长, 为 (727.83 ± 1.67) μm , 北京黄芪籽蜂鞭节最短, 为 (527.94 ± 2.21) μm , 且内蒙黄芪籽蜂雌虫触角各索节的长度均长于其它 2 种黄芪籽蜂 (表 1)。

2.2 黄芪籽蜂触角感器的种类及形态特征

黄芪种子小蜂、内蒙黄芪籽蜂和北京黄芪籽蜂触角上所着生的感器种类基本一致, 包括锥形乳头状、薄壁化学感器、毛形感器、厚壁化学感器、刺形感器和板形感器 (板形感器 I、板形感器 II 和板形感器 III) 6 种感器 (表 2)。

表 1 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角各节长度
Table 1 Antennal length of the three kinds of *Bruchophagus* sp. adults

种类 Species	全长 (μm) Total (μm)	柄节 (μm) Scape (μm)	梗节 (μm) Pedicel (μm)	鞭节 (μm) Flagellum (μm)	鞭节 (μm) Flagellum (μm)					
					索节 1 Funicle 1	索节 2 Funicle 2	索节 3 Funicle 3	索节 4 Funicle 4	索节 5 Funicle 5	棒节 Clava
内蒙黄芪籽蜂 <i>Bruchophagus mongolicus</i>	1 070.23 \pm 1.37b	235.84 \pm 8.28c	83.83 \pm 0.65a	727.83 \pm 1.67a	101.53 \pm 2.93a	88.56 \pm 0.46a	93.06 \pm 0.46a	98.86 \pm 0.42a	93.18 \pm 0.51a	246.41 \pm 2.22b
黄芪种子小蜂 <i>Bruchophagus huonchili</i>	1 187.77 \pm 10.02a	372.63 \pm 0.71a	89.64 \pm 3.65a	698.31 \pm 4.46b	79.66 \pm 1.74b	71.62 \pm 0.67b	62.50 \pm 1.10b	81.83 \pm 0.52b	80.60 \pm 1.05b	266.56 \pm 2.46a
北京黄芪籽蜂 <i>Bruchophagus beijingensis</i>	852.93 \pm 6.63c	250.87 \pm 3.23b	69.90 \pm 3.70b	527.94 \pm 2.21c	57.72 \pm 0.97c	55.10 \pm 1.04c	58.82 \pm 0.91c	63.74 \pm 0.71c	58.77 \pm 0.23c	203.97 \pm 0.64c

数据为平均值 \pm 标准误, 同列数据后标有不同小写字母表示存在显著差异 ($P<0.05$, Tukey test)。
Data are mean \pm SE, and followed by different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 5% level by Tukey test.

锥形乳头状感器(Basiconic mastoid sensilla, BMS)呈乳头状突起, 端部钝圆, 着生在一个角质凹陷内, 位于各索节近端部(图 1: G)。内蒙黄芪籽蜂、北京黄芪籽蜂和黄芪种子小蜂雌成虫 BMS 的长度依次为 (3.42±0.21) μm 、 (2.53±0.55) μm 和 (2.23±0.16) μm , 且存在显著差异 ($P<0.05$) ; 基部直径依次为 (1.34±0.02) μm 、 (1.03±0.67) μm 和 (0.88±0.05) μm 。

薄壁化学感器 (Thin walled chemoreceptor, TNC) 呈细长的毛形, 基部椭圆形, 端部尖, 整体前倾匍匐着生, 有的直立, 有些弯曲, 着生于板形感器间隔, 各索节和棒节均有分布 (图 1: F)。内蒙黄芪籽蜂、黄芪种子小蜂和北京黄芪籽蜂雌成虫 TNC 长度依次为 (51.37±1.93) μm 、 (41.87±0.93) μm 和 (42.62±0.40) μm ; 基部直径存在显著差异 ($P<0.05$), 依次为 (2.27±0.22) μm 、 (3.04±0.23) μm 和 (1.79±0.27) μm 。

毛形感器 (Sensilla trichodea, ST) 整体细长光滑, 但基部有极浅纵纹, 由基部至端部渐尖细, 基部无臼状窝, 呈弧形弯曲, 大多与触角表面成锐角, 主要分布在棒节端部 (图 1: H)。

内蒙黄芪籽蜂、黄芪种子小蜂和北京黄芪籽蜂雌成虫的 ST 长度依次为 (8.74±0.93) μm 、 (7.10±1.31) μm 和 (8.20±0.66) μm ; 基部直径依次为 (0.56±0.02) μm 、 (0.85±0.09) μm 和 (0.68±0.12) μm 。

厚壁化学感器 (Thick walled chemoreceptor, TKC) 基部椭圆形, 无臼状窝, 整体短小粗壮, 表面具纵纹, 近垂直着生于触角表面 (图 1: H)。内蒙黄芪籽蜂、黄芪种子小蜂和北京黄芪籽蜂雌成虫的 TKC 长度存在显著差异 ($P<0.05$), 依次为 (17.73±1.72) μm 、 (16.70±0.62) μm 和 (15.17±0.22) μm ; 基部直径依次为 (2.28±0.48) μm 、 (2.53±0.48) μm 和 (2.66±0.15) μm 。

刺形感器 (Sensilla chaeticum, SC) 外形刚直如刺, 基部有臼状窝, 端部尖锐, 表面有较深纵纹, 直立于触角表面, 明显高于其他类型感器, 分布于柄节、梗节和鞭节第一索节 (图 1: D, E)。内蒙黄芪籽蜂、黄芪种子小蜂和北京黄芪籽蜂雌成虫的 SC 长度和基部直径均无显著差异 ($P>0.05$), 长度依次为 (15.01±1.98) μm 、 (14.94±0.42) μm 和 (14.82±1.92) μm ; 基部直

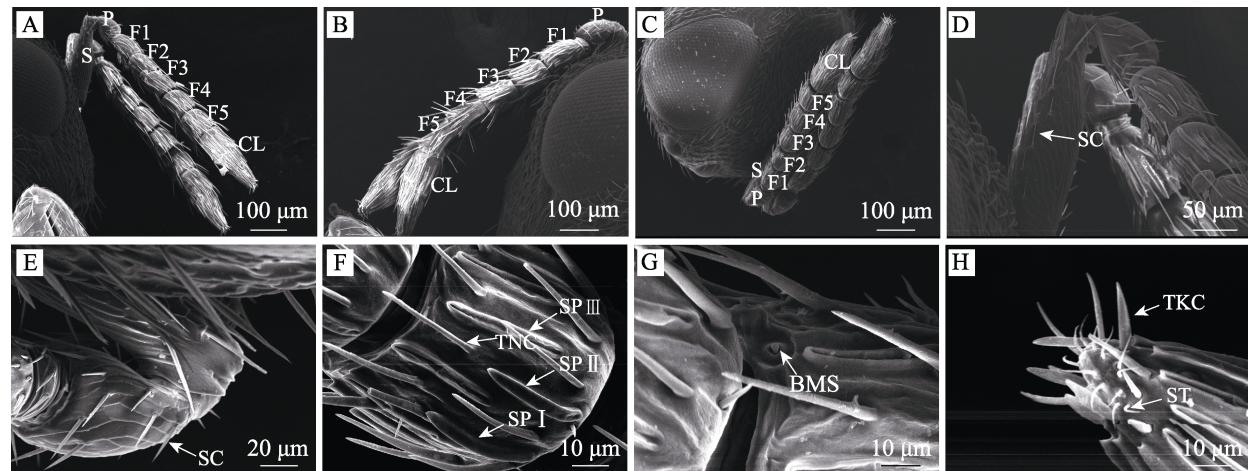


图 1 黄芪籽蜂雌成虫触角感器

Fig. 1 Antennal sensilla of female adults of *Bruchophagus* sp.

A. 黄芪种子小蜂雌虫触角全貌; B. 内蒙黄芪籽蜂雌虫触角全貌; C. 北京黄芪籽蜂雌虫触角全貌; D. 触角柄节; E. 触角梗节; F. 触角第 2 索节; G. 触角第 3 索节; H. 触角棒节。S: 柄节; P: 梗节; F: 索节; CL: 棒节; SC: 刺形感器; SP: 板形感器; TNC: 薄壁化学感器; TKC: 厚壁化学感器; BMS: 锥形乳头状突起; ST: 毛形感器。

A. Antennal of *B. huonchili*; B. Antennal of *B. mongholicus*; C. Antennal of *B. beijingensis*; D. Scape; E. Pedice; F. The second funicle of the antennae; G. The third funicle of the antennae; H. Flagellum. S: Scape; P: Pedice; F: Funicle; CL: Clava; SC: Sensilla chaeticum; SP: Sensilla Placoid; TNC: Thin walled chemoreceptor; TKC: Thick walled chemoreceptor; BMS: Basiconic mastoid sensilla; ST: Sensilla trichodea.

表 2 黄芪籽蜂雌成虫触角感器的长度及直径 (μm)
Table 2 Antennal sensilla of the three kinds of *Bruchophagus* sp. adults

感器种类 Sensilla		内蒙黄芪籽蜂 <i>Bruchophagus mongolicus</i>	黄芪种子小蜂 <i>Bruchophagus huonchili</i>	北京黄芪籽蜂 <i>Bruchophagus beijingensis</i>
BMS	L	3.42±0.21a	2.23±0.16c	2.53±0.55b
	BD	1.34±0.02a	0.88±0.05b	1.03±0.67ab
SP I	L	39.38±0.88b	38.83±0.65b	45.83±0.45a
	BD	3.88±0.06c	4.16±0.07b	4.40±0.13a
SP II	L	55.33±1.19a	34.58±0.20c	43.23±0.07b
	BD	4.10±0.06a	4.22±0.23a	3.90±0.21b
SP III	L	43.93±0.76a	41.51±0.16b	42.15±0.42ab
	BD	4.12±0.15c	5.12±0.11a	4.43±0.56b
TNC	L	51.37±1.93a	41.87±0.93b	42.62±0.40b
	BD	2.27±0.22b	3.04±0.23a	1.79±0.27c
TKC	L	17.73±1.72a	16.70±0.62b	15.17±0.22c
	BD	2.28±0.48b	2.53±0.48a	2.66±0.15a
ST	L	8.74±0.93a	7.10±1.31a	8.20±0.66a
	BD	0.56±0.02b	0.85±0.09a	0.68±0.12ab
SC	L	15.01±1.98a	14.94±0.42a	14.82±1.92a
	BD	1.91±0.11a	2.06±0.15a	2.17±0.07a

BMS: 锥形乳头状感器; SP: 板型感器; TNC: 薄壁化学感器; TKC: 厚壁化学感器; ST: 毛形感器; SC: 刺形感器; L: 长度; BD: 基部直径。每种黄芪籽蜂各种感器选择 10 个同种感器作为样本数量, 各测量值单位为微米 (μm), 同行数据后标有不同小写字母表示存在显著差异 ($P<0.05$, Tukey test)。下表同。

BMS: Basiconic mastoid sensilla; SP: Placoid sensilla; TNC: Thin walled chemoreceptor; TKC: Thick walled chemoreceptor; ST: Sensilla trichodea; SC: Sensilla chaeticum; L: Length; BD: Basal diameter. 10 of the same sensilla are selected as sample sizes in every species. Micrometer (μm) is as measurement unit. Data followed by different lowercase letters in the same line indicate significant difference at 5% level by Tukey test. The same below.

径依次为 (1.91±0.11) μm、(2.06±0.15) μm 和 (2.17±0.07) μm。

板形感器 (Sensilla placoid, SP) 基部凹陷、扁平, 紧贴触角表面向前延伸形成一个较为宽大的瘦长椭圆形, 感器沿纵轴方向与触角壁愈合, 基部较光滑, 端部钝圆 (图 1: F)。根据感器形状及其在触角表面上着生情况, 板形感器可分为 3 种亚类型: I 型板形感器 (SP I) 粗壮, 脊状隆起, 整体光滑。北京黄芪籽蜂雌成虫的 SP I 最长, 长度为 (45.83±0.45) μm, 基部直径为 (4.40±0.13) μm。II 型板形感器 (SP II) 中部靠近基部有部分凹槽, 上半部分光滑。内蒙黄芪籽蜂雌成虫的 SP II 最长, 长度为 (55.33±1.19) μm, 基部直径为 (4.10±0.06) μm。III 型板形感器 (SP

III) 呈长椭圆形盘状结构, 中部形成一纵长形凹槽, 四周有脊环绕。黄芪种子小蜂雌成虫的 SP III 最长, 长度为 (41.51±0.16) μm, 基部直径为 (5.12±0.11) μm。I 型、II 型和 III 型混合着生于触角上, 在索节及棒节上均有分布。虽各节上的数量不等, 但每节上的板形感器都近均匀、间隔地排列, 这些间隔中间分布着各种感器。

2.3 黄芪籽蜂触角感器的分布规律

3 种黄芪籽蜂触角柄节和梗节均仅着生有 SC 感器一种, 且梗节上的 SC 数量均为 25 个, 但柄节上的 SC 数量存在显著差异 ($P<0.05$), 北京黄芪籽蜂、黄芪种子小蜂和内蒙黄芪籽蜂 SC 的数量依次为 36、32 和 26 个 (表 3)。

表 3 3 种黄芪籽蜂触角各节感器数量
Table 3 The number of antennal sensilla of the three kinds of *Bruchophagus* sp. adults

触角节 Antennal segment	感器类型 Sensilla	黄芪种子小蜂(只) <i>B. huonchili</i> (ind.)	内蒙黄芪籽蜂(只) <i>B. mongholicus</i> (ind.)	北京黄芪籽蜂(只) <i>B. beijingensis</i> (ind.)
柄节 Scape	SC	32b	26c	36a
梗节 Pedicel	SC	25a	25a	25a
鞭节 Flagellomeres	I	BMS	2a	2a
		SP	15a	17a
		TNC	23a	22a
	II	SC	56b	70a
		TNC	22a	23a
		SP	12b	18a
		BMS	2a	2a
	III	TNC	22a	24a
		SP	14b	18a
		BMS	2a	2a
	IV	TNC	24a	24a
		SP	16a	16a
		BMS	2a	2a
	V	TNC	22a	25a
		SP	17a	19a
		BMS	2a	2a
	VI	TNC	32b	41a
		SP	22c	24b
		BMS	2a	2a
		ST	12a	13a
		TKC	10b	10b
总数 Total		388c	427a	418b

3 种黄芪籽蜂鞭节上均分布有 6 类感器, 其中第一索节上分布有 SC、TNC、SP、BMS 4 类感器; 2-5 节索节上分布有 TNC、SP、BMS 3 类感器; 棒节上感器最丰富, 分布有 TNC、ST、TKC、SP 和 BMS 5 类感器。TNC 数量最多, 且在 3 种黄芪籽蜂中存在显著差异($P<0.05$)。BMS、TKC、ST 3 类感器数量较少, 均在 10-14 个之间, 且在 3 种黄芪籽蜂中差异不显著($P>0.05$) (表 3)。

分析 3 种黄芪籽蜂成虫触角上的感器数量发现, 三者存在显著差异($P<0.05$), 其中内蒙黄芪籽蜂触角上分布的感器最多为 427 个, 北京

黄芪籽蜂为 418 个, 黄芪种子小蜂的最少 388 个 (表 3)。

2.4 产卵器感器类型

2.4.1 黄芪种子小蜂 黄芪种子小蜂产卵器上分布有毛形感器 (Sensilla trichodea, ST) 和倒钩状突起 (Barb-like apophyses, A) 2 种感器类型。毛形感器集中分布于产卵器鞘端部, 无规则排列, 包括 I 型毛形感器 (ST I) 和 II 型毛形感器 (ST II) 两种亚型。I 型毛形感器 (ST I) 端部径直前伸呈自然弯曲状, 长度为 (50.84±

$3.56\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(2.03\pm0.86)\text{ }\mu\text{m}$; II型毛形感器(ST II)端部呈弯钩状, 长度为 $(51.63\pm1.88)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(1.61\pm0.50)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: A)。倒钩状突起分布于背产卵瓣端部, 形似牙齿(图2: B)。两种感器中, 毛形感器分布数量明显多于倒钩状突起。

2.4.2 北京黄芪籽蜂 北京黄芪籽蜂产卵器上有毛形(Sensilla trichodea, ST)、锥形(Sensilla basiconca, SB)、刺形(Sensilla chaetica, SC)和倒钩状突起(Barb-like apophyses, A)4种感器类型。毛形感器劲直挺立, 向顶端渐尖细, 表皮光滑, 无竖纹, 长度为 $(95.83\pm1.01)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(2.53\pm0.39)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: H)。锥形感器分布于产卵瓣附近, 端部较钝, 表面具纵纹, 长度为 $(57.14\pm0.65)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(3.04\pm0.25)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: G); 刺形感器外形如刺, 有白状窝, 表面具明显纵纹, 感器细长, 长度为 $(68.02\pm0.91)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(2.83\pm0.04)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: G)。倒钩状突起的形状和分布与黄芪种子小蜂的基本一致(图2: G)。

2.4.3 内蒙黄芪籽蜂 内蒙黄芪籽蜂产卵器有浅凹状感器(Slight surface depression, SD)、

芽孢形感器(Bud-shaped sensilla, Sb)、腔锥形感器(Coeloconical sensilla, CS)、锥形乳头状感器(Basiconic mastoid sensilla, BMS)、倒钩状突起(Barb-like apophyses, A)、毛形感器(Sensilla trichodea, ST)、锥形感器(Sensilla basiconca, SB)和刺形感器(Sensilla chaetica, SC)8类感器。浅凹状感器位于背产卵瓣侧脊上, 凹陷较浅, 长卵圆形, 腔中央平坦无突起, 基部直径为 $(9.29\pm0.12)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: D); 芽孢形感器形似刚发芽的谷物; 腔锥形感器位于一个凹陷的卵形腔内, 基部垂直于腔底部平面, 端部较钝, 稍有弯曲, 基部直径为 $(2.28\pm0.10)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: C); 锥形乳头状感器较腔锥形感器相比, 端部略细, 正上方有乳头状突起, 基部直径为 $(1.23\pm0.02)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: D); 锥形感器在靠近产卵瓣位置上分布密集, 整体粗壮, 端部弯曲、较钝, 其长度为 $(29.35\pm0.28)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(2.68\pm0.18)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: E); 刺形感器分为两种类型: 刺形感器I(SC I)表面纵纹较浅, 基部白状窝突起, 长度为 $(70.04\pm0.40)\text{ }\mu\text{m}$, 基部直径为 $(2.06\pm0.19)\text{ }\mu\text{m}$ (图2: F); 刺形感器II(SC II)基部白状窝无突起, 长度为

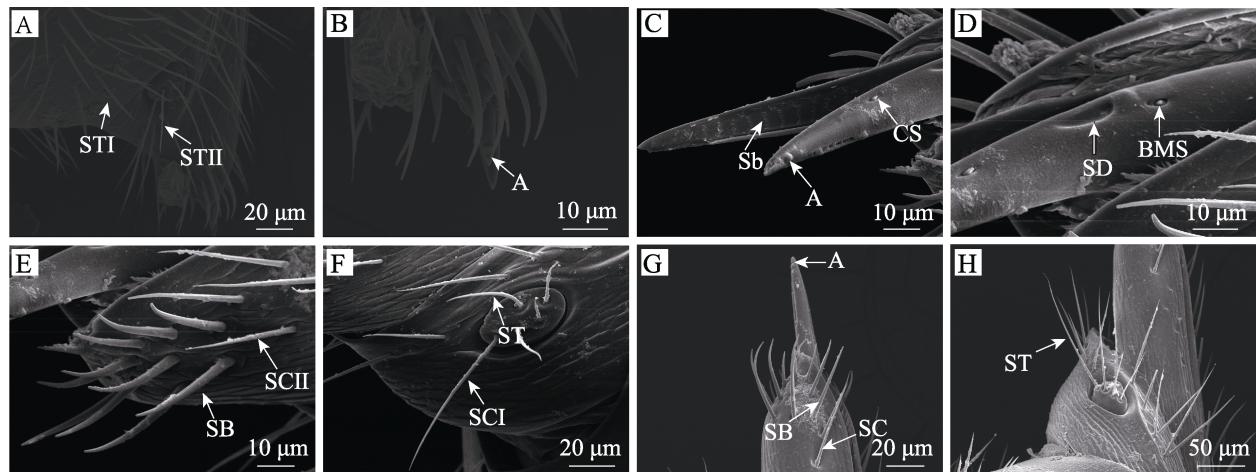


图2 3种黄芪籽蜂产卵器感器类型及分布

Fig. 2 Types and distribution of ovipositor sensilla of three *Bruchophagus* sp.

A, B. 黄芪种子小蜂产卵器感器; C-F. 内蒙黄芪籽蜂产卵器感器; G, H. 北京黄芪籽蜂产卵器感器。

ST: 毛形感器; A: 倒钩状突起; Sb: 芽孢型感器; CS: 腔锥形感器; SD: 浅凹状感器;

BMS: 锥形乳头状感器; SB: 锥形感器; SC: 刺形感器。

A, B. Ovipositor sensilla of *B. huonchili*; C-F. Ovipositor sensilla of *B. mongolicus*; G, H. Ovipositor sensilla of *B. beijingensis*.

ST: Sensilla trichodea; A: Barb-like apophyses; Sb: Sensilla bud-shaped; CS: Sensilla coeloconical; SD: Slight surface depression; BMS: Basiconic mastoid sensilla; SB: Sensilla basiconca; SC: Sensilla chaetica.

(28.87 ± 0.08) μm , 基部直径为 (1.85 ± 0.09) μm (图 2: E)。

3 讨论

本研究通过比较 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角的感器类型、分布及数量, 发现在 3 种黄芪籽蜂雌虫触角上均有毛形感器、刺形感器、板形感器、薄壁化学感器、厚壁化学感器和锥形乳头状 6 类感器, 与金小蜂属的蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani 和丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 的触角感器类型相似 (张桂筠和肖蔼祥, 1992; 徐颖等, 2000)。这些感器具有机械防御和味觉功能, 可特异性识别寄主植物, 从而选择合适的产卵地点 (Lopes *et al.*, 2002, Gao *et al.*, 2007)。此外, 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角上的感器种类及数量由触角基部至端部逐节增加, 棒节上分布的感器种类和数量最多, 类似的情况在突眼隐翅虫 *Stenus* (Coleoptera: Staphylinidae: Steninae) 触角上也有发生 (余维等, 2017), 推测触角鞭节上的棒节在黄芪籽蜂化学感受过程中发挥重要作用。目前, 薄壁化学感器仅在膜翅目一些寄生蜂触角上发现 (赵海燕等, 2013; 李琴等, 2018), 这类感器对外界微量化学气体分子有着很高的感受灵敏度且具有嗅觉功能 (徐颖等, 2000)。在 3 种黄芪籽蜂触角鞭节各节也分布有薄壁化学感器且为 6 类感器中数量最多的。

赵海燕 (2013) 认为厚壁化学感器在蝇蛹俑小蜂 *Spalangia endius* 的寄主选择行为中可能具有触觉功能; 张桂筠和肖蔼祥 (1992) 认为厚壁化学感器可能具有重要的感触敲击振荡刺激和化学信息感受功能。毛形感器多为嗅觉感受器, 具有接收来自周围环境的化学信息和辨别方向的功能 (Payne *et al.*, 1973; 胡霞, 2006)。扫描电镜观察发现, 3 种黄芪籽蜂雌成虫触角棒节端部的“探索区”仅分布有厚壁化学感器和毛形感器, 推测黄芪籽蜂雌虫在选择产卵部位时, 可能主要依靠雌蜂触角“探索区”的厚壁化学感器和毛形感器, 在豆荚表面撞击, 感触豆荚内部种子的部位进而决定是否产卵。

板形感器是膜翅目昆虫触角上常见的感器类型。早在 1981 年, Barlin 和 Vinson (1981) 就发现 SP 具有嗅觉的功能, 此后李学荣等 (1999) 经形态观察和电生理反应发现烟蚜茧蜂的板型感器与嗅觉功能有关。本文观察发现, 3 种黄芪籽蜂触角上有 SP I、SP II 和 SP III 3 类板形感器, 均匀分布于索节至棒节处, 其中 SP I 与松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 和白蜡吉丁啮小蜂 *Tetrastichus planipennisi* 的 SP I 相似 (戴玲美等, 1990; 高宇等, 2013); SP II 和 SP III 未在其它膜翅目昆虫触角上发现, 推测 3 种黄芪籽蜂嗅觉功能更强, 对外界信息更敏感。此外, 据 Miller (1972) 报道, 板型感器还有感受红外辐射的功能。那么黄芪籽蜂雌虫触角上的 3 种板型感器是否具有接收红外辐射的功能还有待进一步的研究。

黄芪种子小蜂、北京黄芪籽蜂和内蒙黄芪籽蜂的产卵器上感器的数量和种类均有差异, 其中毛形感器、倒钩状突起是 3 种黄芪籽蜂产卵器共有的感器类型, 可能这 2 种感器在 3 种籽蜂产卵行为中是必需的。据报道, 毛形感器是昆虫产卵器上最为常见的一种感受器 (高宇等, 2013; 徐丽丽等, 2019; 吕东等, 2020), 具有机械防御和味觉功能 (杜芝兰, 1989), 能够探测温湿度变化, 同时能感受到多方位的寄主挥发物 (Phillips, 1978)。毛形感器在黄芪籽蜂背产卵瓣附近分布且数量最多, 推测其在黄芪籽蜂寄主选择过程中可能起到定位和刺探产卵位点的作用。倒钩状突起在一些寄生蜂中被发现, 其作用是刺穿寄主表皮并在产卵时固定产卵器, 防止滑落 (Hawke *et al.*, 1973), 由此推测, 黄芪籽蜂背产卵瓣上的倒钩状突起有利于其产卵时刺穿种皮。

刺形感器对机械震动有很好的感受功能, 能够感受微弱的气流、声音和震动 (Gullan and Cranston, 2006), 因而刺形感器在黄芪籽蜂产卵时通过感受外界环境变化, 决定是否继续产卵; 腔锥形感器具有感知温湿度和嗅觉的功能 (刘曼等, 2013; 洪权春等, 2016), 此感器仅在内蒙黄芪籽蜂产卵器上存在, 推测内蒙黄芪籽

蜂对黄芪所释放出的特定挥发物更敏感。

综上所述, 内蒙黄芪籽蜂触角和产卵器上的感器类型和数量明显多于黄芪种子小蜂、北京黄芪籽蜂, 那么内蒙黄芪籽蜂的嗅觉感受能力和产卵能力是否优于其它2种籽蜂以及感器在这种竞争行为中是否有重要作用还有待进一步深入研究。

参考文献 (References)

- Barlin MR, Vinson SB, 1981. Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 10(1): 29–42.
- Chang MS, Jiang XJ, Wu YJ, Deng Y, Luo J, Zhao PF, 2019. Observation of sensillum on the cephalic and antenna of two wasps by scanning electron microscopy. *Journal West China Forestry Science*, 48(6): 59–65. [常明山, 蒋学建, 吴耀军, 邓艳, 罗辑, 赵鹏飞, 2019. 2种胡蜂头部和触角表面感器扫描电镜观察. 西部林业科学, 48(6): 59–65.]
- Dai LM, Wu JX, Guo YS, 1990. Ultrastructure of the plate sensillum on the antenna of *Trichogramma dendrolimi*. *Acta Entomologica Sinica*, 33(3): 319–323. [戴玲美, 吴教肃, 郭一松, 1990. 松毛虫赤眼蜂触角板状感器的超微结构研究. 昆虫学报, 33(3): 319–323.]
- Du ZL, 1989. Scanning electron microscopic studies of sensilla on the antenna of worker honey bee *Apis cerana*. *Acta Entomologica Sinica*, 32(2): 166–169. [杜芝兰, 1989. 中华蜜蜂工蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 32(2): 166–169.]
- Fan Y, Yang CQ, Lv XM, 2000. Study on *Bruchophagus*. Chinese Entomology Towards the 21st Century-Proceedings of the 2000 Academic Annual Academic Conference of the Chinese Entomology Society. Yichang. 1122–1126. [樊瑛, 杨春清, 吕秀茂, 2000. 黄芪籽蜂的研究. 走向21世纪的中国昆虫学-中国昆虫学会2000年学术年会论文集. 宜昌. 1122–1126.]
- Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684–693.
- Gao Y, Wang ZY, Zhao HY, Liu X, 2013. Scanning electron microscopy observation on the antennal sensilla of *Tetrastichus planipennisi* (Hymenoptera: Eulophidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 46(9): 1956–1964. [高宇, 王志英, 赵红盈, 刘欣, 2013. 白蜡吉丁嗜小蜂触角感觉器的扫描电镜观察. 中国农业科学, 46(9): 1956–1964.]
- Gullan PJ, Cranston PS, 2006. The insects: An outline of entomology. *Journal of Insect Conservation*, 10(1): 81–82.
- Hawke SD, Farley RD, Greany PA, 1973. The fine structure of senseorgans in the ovipositor of the parasitic wasp *Orgilus lepidus* Muesbeck. *Tissue Cell*, 5(1): 171–184.
- Hong QC, Chen XZ, Li CW, 2016. Observation of *Tetrastichus septentrionalis* antenna with scanning electron microscope. *Plant Protection*, 42(4): 157–160, 178. [洪权春, 陈素贞, 李成伟, 2016. 白蛾黑棒嗜小蜂触角扫描电镜观察. 植物保护, 42(4): 157–160, 178.]
- Hu X, Zhou ZJ, Jiang XJ, Zhan HJ, 2006. The ultrastructure observation of the antenna of *Scleroderma sichuanensis*. *Liaoning Forestry Science and Technology*, (2): 4–7. [胡霞, 周祖基, 蒋学建, 詹红菊, 2006. 川硬皮肿腿蜂雌蜂触角超微结构观察. 辽宁林业科技, (2): 4–7.]
- Li Q, Yan H, Li J, Wang Y, Ji XI, Hu HY, 2018. Scanning electron microscopic comparison on the antennal sensilla of *Pachycyrepoideus vindemmiae* males and females. *Journal Anhui Normal University (Natural Science)*, 41(3): 268–279. [李琴, 闫浩, 李镜, 王雨, 季晓丽, 胡好远, 2018. 蝇蛹金小蜂雌雄蜂触角感器的扫描电镜比较. 安徽师范大学学报(自然科学版), 41(3): 268–279.]
- Li XR, Hong J, Hu C, Xin YF, 1999. Scanning electron microscope observation on the adult of *Aphidiidae*. *Journal Chinese Electron Microscopy Society*, 18(Suppl.): 227–228. [李学荣, 洪健, 胡萃, 忻亦芬, 1999. 烟蚜茧蜂成虫的扫描电镜观察. 电子显微学报, 18(Suppl.): 227–228.]
- Liu M, Ren CG, Yang MF, Yao SL, Xu SY, 2013. Ultrastructures of the antennal sensilla in *Algedomia coclesalis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(9): 107–111. [刘曼, 任春光, 杨茂发, 姚松林, 徐思远, 2013. 竹织叶野螟触角感器的超微形态特征. 林业科学, 49(9): 107–111.]
- Lopes O, Barata EN, Mustaparta H, Araújo J, 2002. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera: Cerambycidae). *Arthropod Structure & Development*, 31(1): 1–13.
- Lü D, Zhao H, Zhao XP, Zhao M, Zhang HB, Zhao GS, Chen M, Wang GY, 2020. Ultrastructural observation of female adults antennae, maxipalp and ovipositorsensilla of *Megastigmus sabinae* Xu et He. *Journal Environmental Entomology*, 42(4): 1028–1036. [吕东, 赵祜, 赵兴鹏, 赵明, 张宏斌, 赵国生, 陈敏, 王光宇, 2020. 圆柏大痣小蜂雌成虫触角、下颚须及产卵器感器超微结构观察. 环境昆虫学报, 42(4): 1028–1036.]
- Ma RY, Du JW, 2000. Insect antennae sensilla. *Entomological Knowledge*, 37(3): 179–183. [马瑞燕, 杜家伟, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179–183.]
- Miller MC, 1972. Scanning electron microscope studies of the

- flagellar sense receptors of *Peridesmia discus* and *Nasonia vi tipennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Annals Entomological Society of America*, 65(5): 1119–1124.
- Payne TL, Moeck HA, Willson CD, 1973. Antennal morphology of sixteen species of *Scolytidae* (Coleoptera). *International Journal Insect of Morphology & Embryology*, 2(3): 177–192.
- Phillips WM, 1978. Sensilla types from the ovipositor of the fleabeetle *Altica lythri* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24(3): 599–600.
- Rebora M, Piersanti S, Dell'Otto A, Gaino E, 2013. The gustatory sensilla on the endophytic ovipositor of Odonata. *Arthropod Structure & Development*, 42(2): 127–134.
- Renwick JAA, Chew FS, 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annual Review Entomology*, 39: 377–400.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annual Review Entomology*, 91: 103–122.
- Teng XH, Liu XL, Xie GY, Tang QB, Li WZ, Zhao XC, 2017. Morphology and distribution of ovipositor sensilla of female *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Proceedings of the 11th Henan Plant Protection Society, the 10th Henan Entomological Society, and the 5th Member Representative Conference and Academic Symposium of Henan Phytopathological Society. Xuchang: 148–152. [滕小慧, 刘晓岚, 谢桂英, 汤清波, 李为争, 赵新成, 2017. 棉铃虫产卵器感器的形态和分布. 河南省植物保护学会第十一次、河南省昆虫学会第十次、河南省植病学会第五次会员代表大会暨学术讨论会论文集. 许昌: 148–152.]
- Van Loon JJA, 1996. Chemosensory basis of feeding and oviposition behavior in herbivorous insects: A glance at the periphery. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80(1): 7–13.
- Wang SG, Jiang YY, 2007. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositors of *Cotesia plutellae* and *Diadegma semiclausum*, two parasitic wasps of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 32(2): 369–375. [王世贵, 蒋芸芸, 2007. 两种小菜蛾寄生蜂产卵器感器的形态和超微结构. 动物分类学报, 32(2): 369–375.]
- Xu LL, Xie CX, Zheng HY, Liu YP, 2019. Scanning electron microscopic observation of ovipositor sensilla of *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology*, 46(1): 11–15. [徐丽丽, 解春霞, 郑华英, 刘云鹏, 2019. 管氏肿腿蜂产卵器感器的扫描电子显微镜观察. 江苏林业科技, 46(1): 11–15.]
- Xu XR, Zhang XC, Qi JY, Lu SS, Jin YY, Sun SH, Liu C, Zheng YN, 2012. Morphology and ultrastructure of sensilla on the ovipositors of *Chouioia cunea* Yang (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Environmental Entomology*, 34(4): 459–465. [徐晓蕊, 张旭臣, 祁金玉, 吕双双, 斯莹莹, 孙守慧, 刘超, 郑雅楠, 2012. 白蛾周氏啮小蜂产卵器感器的形态和超微结构. 环境昆虫学报, 34(4): 459–465.]
- Xu Y, Hong J, Hu C, 2000. Ultrastructural studies on the antennal sensilla of *Pteromalus puparum* L (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 26(4): 394–398. [徐颖, 洪健, 胡萃, 2000. 蝶蛹金小蜂触角感器的超微结构研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 26(4): 394–398.]
- Xu ZF, 2009. General Entomology. Beijing: Science Press. 75–80. [许再福, 2009. 普通昆虫学. 北京: 科学出版社. 75–80.]
- Yuan K, Zhu H, Qu YK, Ren BZ, You Y, 2020. Observation of antennal sensilla of flower-visiting insect *Bibio rufiventris* (Diptera: Bibionidae) with scanning electron microscope. *Acta Entomologica Sinica*, 63(4): 439–449. [袁轲, 朱慧, 曲业宽, 任炳忠, 尤杨, 2020. 访花昆虫红腹毛蚊触角感器扫描电镜观察. 昆虫学报, 63(4): 439–449.]
- Yu W, Wu X, Liu Z, Zhang Q, Guo SQ, Liu ZP, 2017. Ultrastructure of antennal sensilla of five species of *Stenus* (Coleoptera: Staphylinidae: Steninae) in rice fields. *Journal Chinese Electron Microscopy Society*, 36(4): 392–403. [余维, 武煊, 刘召, 张强, 郭圣泉, 刘志萍, 2017. 5种稻田突眼隐翅虫触角感器的超微结构研究. 电子显微学报, 36(4): 392–403.]
- Zhang GJ, Xiao AX, 1992. SEM observation on antennal sense organs of *Spalangia endius* and *Nasonia virioennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Acta Entomologica Sinica*, 35(20): 154–159. [张桂筠, 肖蔼祥, 1992. 蝇蛹俑小蜂、丽蝇蛹集金小蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 35(20): 154–159.]
- Zhang YP, Fan YL, Zheng Y, 2012. Scanning electron microscopy observations on the sensory receptors of the ovipositor of female *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead. *Journal of Environmental Entomology*, 34(4): 466–471. [章玉萍, 范一霖, 郑苑, 2012. 桔小实蝇本地寄生蜂长尾全裂茧蜂雌成虫产卵器感器的扫描电镜观察. 环境昆虫学报, 34(4): 466–471.]
- Zhao HY, Zeng L, Lu YY, L GW, 2013. Types and distribution of the sensilla on the antennae, ovipositor and abdomen of *Spalangia endius* by environmental scanning electron microscopy. *Journal of Environmental Entomology*, 35(2): 210–216. [赵海燕, 曾玲, 陆永跃, 梁广文, 2013. 蝇蛹俑小蜂雌虫触角、产卵器及腹部感受器的类型和分布. 环境昆虫学报, 35(2): 210–216.]
- Zou DY, Zhang L, Chen HY, 2008. Scanning electron microscopic observation on the sensory receptors of the ovipositor of *Diglyphus isaea* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 24(4): 298–305. [邹德玉, 张礼生, 陈红印, 2008. 豌豆潜蝇姬小蜂产卵器感器的扫描电镜观察. 中国生物防治, 24(4): 298–305.]