

蚜虫触角感受器结构及功能研究进展*

赵立静^{1**} 班丽萍^{2***}

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院昆虫系 北京 100193; 2. 中国农业大学动物科技学院草业系 北京 100193)

摘 要 本文综述了蚜虫触角上感受器在形态和生理功能方面的研究进展; 介绍了常用的触角感受器研究方法; 文中对分布于蚜虫触角上的感受器种类进行了阐述, 描述了各类感受器的外部形态特征, 及其内部超微结构。此外, 探讨了不同类型的感受器的生理功能, 及其在分子水平上的化学感受接收的机制。

关键词 蚜虫, 触角感器, 外部形态, 超微结构, 研究进展

Progress on the morphology and physiological function of the sensilla on aphid antennae

ZHAO Li-Jing^{1**} BAN Li-Ping^{2***}

(1. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. College Animal Science & Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract This paper summarizes progress in research on the morphology and physiological function of aphid antennal sensilla and documents general techniques used in research on antennal sensilla. The type, shape and ultra-structure of aphid antennal sensilla are described. Moreover, the physiological function of the different types of sensilla and their molecular chemoreception mechanisms are discussed.

Key words aphid, antennal sensillum, external morphology, ultrastructure, research progress

蚜虫俗称腻虫或蜜虫, 隶属于昆虫纲 (Insecta), 同翅目 (Homoptera), 胸喙亚目 (Stemorrhyncha), 包括 2 个总科, 球蚜总科 (Adelgoidea) 和蚜总科 (Aphidoidea)。目前世界已知约 4 700 余种, 中国分布约 1 100 种 (张广学和钟铁森, 1983; 黄晓磊和乔格侠, 2005)。许多蚜虫种类具有周期性的孤雌生殖, 复杂多样的生活周期, 存在多型现象: 干母、有翅孤雌型、无翅孤雌型、性母、雌性蚜与雄蚜等。

与其它昆虫一样, 蚜虫的各种行为, 例如对寄主的选择、交配、取食、报警等都受到化学物质的调控。触角是蚜虫感觉系统的重要组成部分, 行使嗅觉和接触化学的功能, 负责感受外界的化学信息。这些功能主要通过触角上不同类型的感器来实现。即: 蚜虫的触角感器与蚜虫的迁移、寄主

转移和信息素调控等行为密切相关。

蚜虫是重要的农业害虫之一, 在世界许多国家和地区均有分布。蚜虫吸取植物汁液, 为害植株的嫩叶和茎尖, 引起叶片皱缩、卷曲、节间缩短、植株矮化。大发生年份若防治不及时, 减产可高达 50% 以上。蚜虫不仅直接危害作物, 还是许多重要病毒的主要传播媒介。因此, 了解蚜虫的行为, 研究调控蚜虫行为的感觉系统及其感受器显得尤为重要, 为将来制定有效的防治蚜虫策略提供理论研究基础。

本文就目前有关蚜虫触角感器外部形态、内部超微结构, 以及感受器的功能等方面的研究进展进行归纳总结。

* 资助项目: 国家自然科学基金 (31001033)、中央高校基本科研业务费专项资金 (2010JS046)。

** E-mail: zhaolijing008@163.com

*** 通讯作者, E-mail: lipingban@cau.edu.cn

收稿日期: 2010-10-12, 接受日期: 2010-05-10

1 外部形态结构

扫描电镜(scanning electron microscopy ,SEM) 观察结果表明 ,一般蚜虫触角上有原生感觉圈 (primary rhinarium) 、次生感觉圈 (secondary rhinarium) 、毛形感器 (trichoid sensillum) 、钟形感器 (campaniform sensillum) 、江氏器 (Johnston ' s organ) 、触角第 6 节上的具橛感器 (sixth segment scolopidium) 和节间感受器 (joint receptors) 等类型的触角感器。

1.1 原生感觉圈

所有的蚜虫在其触角上都具有原生感觉圈。

一般来说 ,原生感觉圈有 2 个 ,分别在触角末节和倒数第 2 节上 ,具体位置见模式图(图 1 上) 。

末节上的原生感觉圈通常由 1 个大型的板形感器 (placoid sensillum) 2 个较小的板形感器 ,以及 4 个腔锥形感器 (coeloconic sensillum) 组成。倒数第 2 节上的原生感觉圈是单个的板形感器。总体来说 ,蚜虫触角上感受器种类和分布基本相似 ,但不同种蚜虫间 ,其感受器形态变化仍较为明显。如在柄瘿绵蚜 *Pemphigus bursarius* 中 ,2 个小型的板形感器消失 ,取而代之的是 1 个更大的大型的板形感器 (Bromley *et al.* ,1979) 。

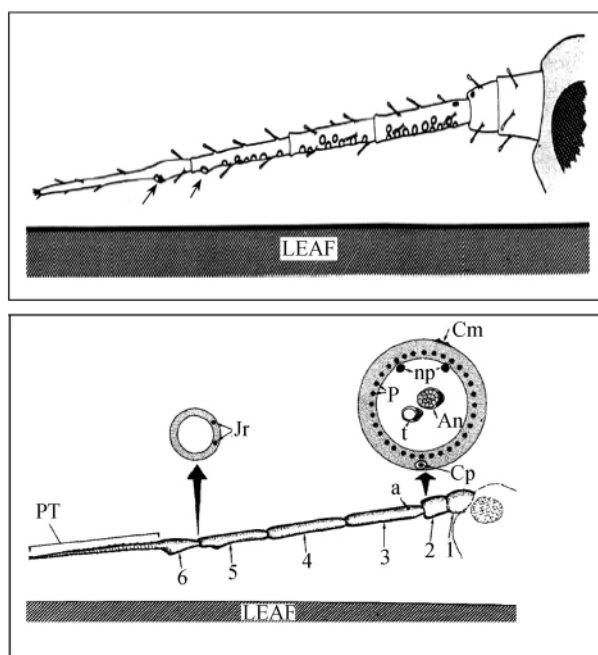


图 1 (上) 蚜虫触角第 5~6 节上的原生感觉圈分布位置 (箭头所示) ,及 3~5 节上的次生感觉圈的分布图示 (Bromley ,1982) ; (下) 蚜虫触角上感受器的相对分布位置 (Bromley ,1980)

Fig. 1 (Up) Diagram of an aphid antenna (based on an alata or an apterous aphid) held in front of head showing two primary rhinaria on 5th and 6th segments (arrows) and numerous secondary rhinaria on segments 3 – 5 (Bromley ,1982) ; (Down) Diagram to show approximate relative positions of antennal proprioceptors; lateral view of left antenna with two cross sections viewed anteriorly (Bromley ,1980)

An: 触角神经 antennal nerve; a: 非周边具橛感器的附着点 attachment point of nonperipheral group of scolopidia; Cm: 钟形感器 campaniform sensillum; Cp: 腔锥形感器 coeloconic sensillum; Jr: 节间感受器 joint receptors; np: 非周边具橛感器 non-peripheral scolopidia; PT: 触角第 6 节鞭部 processus terminalis; P: 周边具橛感器 peripheral scolopidia; t: 气管 trachea; 1: 柄节 scape; 2: 梗节 pedicel; 3~6: 鞭节 flagellum.

1.1.1 板形感器 在原生感觉圈中的板形感器的外围 ,通常有由表皮形成的指状突环绕在其周

围 称为睫。指状突的长短、大小在不同种蚜虫中变化较大 ,如在苹果蚜 *Aphis pomi* 中 ,指状突较短 ,

仅勉强围绕在板形传感器的外围,而在有些蚜虫,如莠苣蓃长管蚜 *Nasonovia ribis-nigri* 中,指状突几乎完全将板型传感器包围。尽管在不同种蚜虫中,指状突的长短、大小有变化,但目前认为,这些突起的功能相似,都具有保护功能,防止灰尘颗粒进入。

1.1.2 腔锥形传感器 在蚜虫触角末节上的原生感觉圈中,除了含有板形传感器,通常还包括 4 个腔锥形传感器。腔锥形传感器的基本形态都相似,均为圆形凹陷,在凹陷的中心有一个栓状物。在腔锥形传感器的外围,也有由表皮形成的指状突环绕在其周围。

1.2 次生感觉圈

有翅型蚜虫(雄蚜、雌性母和有翅孤雌蚜)一般在触角第 3~5 节上都有次生感觉圈,但有些蚜虫中及不同型的蚜虫间,次生感觉圈的分布也不同。以桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 为例,性母和有翅孤雌蚜的次生感觉圈只分布在第 3 节上,但雄性蚜的次生感觉圈不仅分布在第 3 节上,其第 4、5 两节上也有分布,且雄性蚜具有的次生感觉圈数目多于性母和有翅孤雌蚜(张峰和张钟宁,2000)。

次生感觉圈在结构上也是板形传感器,与第 5 节原生感觉圈的大的板形传感器相似,仅缺少由表皮形成的指状突起。但也有例外,如桃蚜雄蚜触角第 5 节的部分次生感觉圈也存在指状突起(张峰和张钟宁,2000);大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 有翅蚜第 3 节的次生感觉圈也有类似现象(Dunn,1978)。长镰管蚜属(*Drepanosiphum*)所有种的次生感受器都具有指状突(Shambaugh *et al.*,1978)。

1.3 毛形传感器

毛形传感器是在蚜虫各型中普遍存在的一类感受器,主要分为 2 种类型。第 1 种类型毛形传感器(Type I,I 型)在触角各节上都有分布,毛状,其壁上或顶端均没有小孔。不同蚜虫中,I 型毛形传感器不仅数目变化大,且长度、厚度及顶端形状变化较大,如在莠苣蓃长管蚜和大戟长管蚜中,毛形传感器的端部膨大;而在苹果蚜和柄瘤绵蚜中,其端部变尖。

第 2 种类型毛形传感器(Type II,II 型)主要沿触角末节鞭部的顶端分布,为短而粗的钝毛,顶端有小孔,形成凹陷,因此又被称为钝头单孔毛形感

器。在不同蚜虫中,II 型毛形传感器外部形态变化很小;此外在触角顶端,一般着生有 3~5 根 II 型毛形传感器,如桃蚜和豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 的触角顶端,都着生有 4 根 II 型毛形传感器(张峰和张钟宁,2000);而有些种中,如长镰管蚜属的蚜虫,一般具有 5 根 II 型毛形传感器(Bromley *et al.*,1979)。

1.4 其它感受器

蚜虫的触角上除了以上提到的 3 种感受器外,还有一些其它的感受器,它们在触角上的具体位置如图 1 下所示。

在触角梗节上,分别着生有钟形传感器和江氏器。钟形传感器位于触角梗节顶端的背侧面,其表皮呈半球状突起,中央部分形似纽扣,着生于体壁凹陷的圆形小穴内,周围有光滑而清晰的厚壁边缘。分布于蚜虫梗节上的江氏器主要有 2 类:周边具瓣传感器和非周边具瓣传感器。

此外,在蚜虫触角鞭节上有 1 个具瓣传感器,具体位于触角第 5~6 节节间处到第 6 节鞭部。在蚜虫触角第 5~6 节节间处,还分布有一对节间感受器,其结构和功能还需进一步研究。

2 内部超微结构

2.1 板形传感器

比较蚜虫各型中板形感受器,发现所有的板形感受器的结构都基本相似(图 2),不同蚜虫的板形感受器仅在感受器中神经元的数目、膜原细胞片层的排列方式,以及内表皮的位置有所不同。比较蚜虫触角第 6 节上原生感觉圈中的小型板形感受器与触角第 6 节上大型板形传感器及次生感觉圈(板形传感器),发现原生感觉圈中的小型板形感受器中仅存在一组神经元,由 2~3 个双极神经元组成;内表皮向下延伸;且在小型板形传感器中,膜原细胞的片层结构不发达。而在触角第 6 节上大型板形传感器及次生感觉圈(板形传感器)中,内表皮基本与外表皮平行;一般具有 4 组神经元,每组有 2~3 个双极神经元,共计约 10 个神经元构成,每个神经元的树突有分支。但也有例外,如莠苣蓃长管蚜中,一个板形传感器有高达 6 组,共 14 个神经元。每组神经元的树突都由毛原细胞或树突鞘包围,直至树突末端进入内、外表皮之间的腔。膜原细胞包围在神经元及毛原细胞外,分布于整个

内表皮下,其中紧贴内表皮部位的膜原细胞顶膜折叠形成较发达的片层状结构。

在内外表皮间,分布有呈环状排列的树突分支。在有些种中可以观察到表皮间有微管,但并没有树突分支。几乎所有的板形感器在其外表皮上都分布有许多小孔,小孔直径一般为 8 nm。从小孔的孔腔中延伸出的孔管可到达树突分支。

2.2 腔锥形感器

树突伸入栓内,但至于第 3 个树突的长度,及具体延伸到的位置,目前还未见报道。

2.3 毛形感器

2.3.1 毛形感器 I 含有 1 个神经元,树突不分支,其外围分别为毛原细胞和膜原细胞。树突的远轴端特化形成管状体,管状体插入毛杆底部一侧。在毛杆的基部有球状物和与之相匹配的槽,槽腔和毛腔相通。在毛腔中,没有树突的存在(蛻

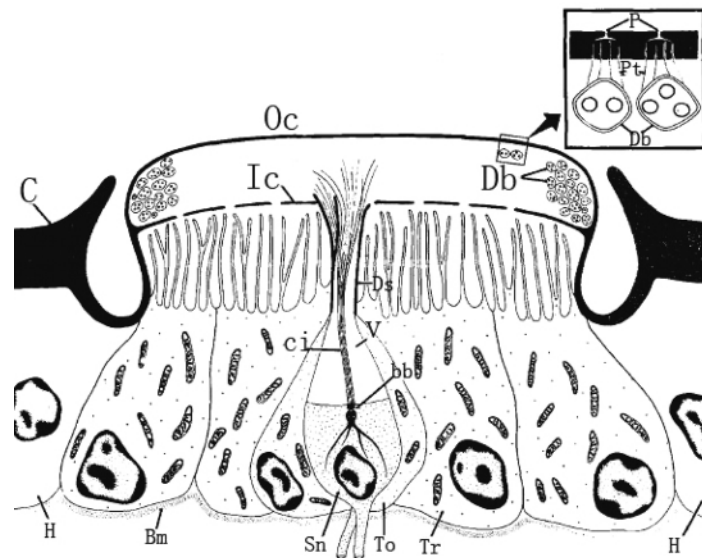


图 2 蚜虫板形感器的具体模式图(Bromley, 1979)

Fig. 2 Diagrammatic representation of a placoid sensillum of an aphid(Bromley, 1979)

bb: 基体 basal body apparatus; Bm: 基膜 basal lamina; C: 表皮 cuticle; ci: 纤毛 cilium; Db: 树突分支 dendritic branch; Ds: 树突鞘 dendritic sheath; H: 皮下细胞 hypodermal cell; Ic: 内表皮 inner cuticle; Oc: 外表皮 outer cuticle; P: 孔 pore; Pt: 孔道 pore tubules; Sn: 感觉神经元 sensory neuron; To: 膜原细胞 tormogen cell; Tr: 毛原细胞 trichogen cell; V: 液泡 vacuole.

分布于蚜虫触角第 6 节上腔锥形感器,都由 2 个神经元构成,神经元的树突不分支。神经元的树突由一个树突鞘包裹,在其远轴端有密集的微管。其中只有一个树突能够到达感受器顶端,但由于整个树突都由树突鞘包裹,树突不能深入表皮突起,所以不能到达感受器的顶部。观察发现,蚜虫中腔锥形感器的壁厚且坚硬,壁上或顶端均没有小孔。神经元及其周围的毛原、膜原细胞的排列方式和板形感器中基本一致,图 3 为蚜虫腔锥形感器的具体模式图。

此外,在蚜虫触角梗节上也有腔锥形感器的分布,但对其结构知之甚少,仅从横切图片上观察到,这类腔锥形感器包含 3 个神经元,其中的 2 个

皮时除外),仅有一些膜状结构衬于表皮的内侧,有些蚜虫毛膨大的端部内有一些不规则的突起。毛形感器 I 的毛杆和顶端均没有小孔,图 4(左)为毛形感器 I 的模式图。

2.3.2 毛形感器 II 与毛形感器 I 相比,毛形感器 II 有 2 点不同:(1) 每个毛形感器 II 中含有 3~5 个神经元。(2) 其中的一个树突能够到达毛腔内。神经元外围依次为毛原细胞和膜原细胞。树突末端由树突鞘包裹,进入毛腔的树突的一部分也被树突鞘包裹。从其横切面图上可以观察到,树突含有微管。另外的一个树突末端特化形成管状体,其它神经元的功能未详,因为其树突在达到管状体时已消失,图 4(右)为毛形感器 II 的模式图。

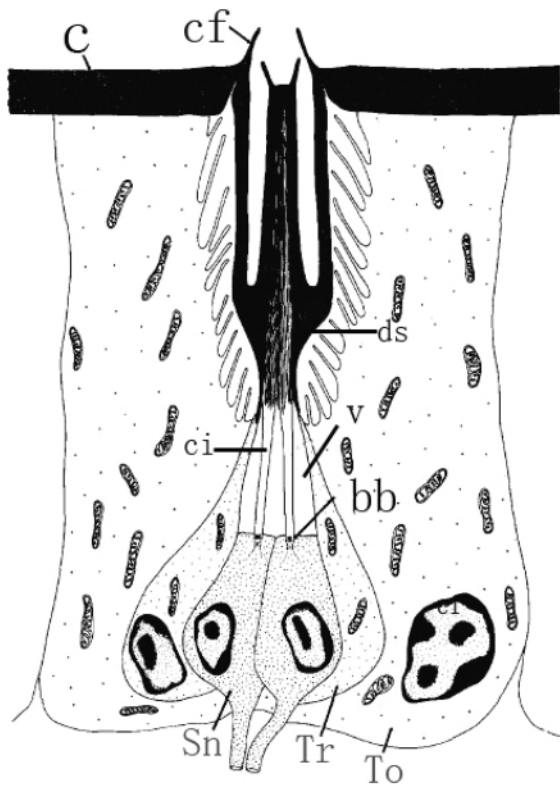


图3 蚜虫触角第6节上腔锥形感器的具体模式图
(Bromley, 1979)

Fig.3 Diagrammatic representation of a coeloconic sensillum on 6th antennal segment of an aphid
(Bromley, 1979)

bb: 基体 basal body apparatus; C: 表皮 cuticle; cf: 表皮突起 cuticular fringe; ci: 纤毛 cilium; ds: 树突鞘 dendritic sheath; Sn: 感觉神经元 sensory neuron; To: 膜原细胞 tormogen cell; Tr: 毛原细胞 trichogen cell; v: 液泡 vacuole.

2.4 其它感受器

2.4.1 钟形感器 触角梗节的钟形感器含有1个神经元。树突的末端特化形成管状体,埋入钟形感器半球形表皮内壁的中央处。半球状突起的表皮与触角壁结构一致。由于梗节皮下细胞太多,因此很难确定钟形感器是否具有2个辅助细胞的存在。

2.4.2 江氏器 在蚜虫梗节中存在2类不同的具瓣感器:分别为周边具瓣感器和分布于触角内腔中的2组非周边具瓣感器。

2.4.2.1 周边具瓣感器 每个具瓣感器由3个(很少为4个)神经元构成,只有其中的1个神经

元的树突达到管状体,其它神经元的树突终止于管状体的下方,管状体斜伸入到节间膜下。树突末端有树突鞘包裹,树突鞘的外围依次为冠细胞和韧带细胞,韧带细胞帮助具瓣感器附着在表皮上。

2.4.2.2 非周边具瓣感器 在蚜虫触角梗节上分布有2组非周边具瓣感器,其中每组包括2~3个具瓣感器。当1组中含有2个具瓣感器时,其中一个具瓣感器有1个神经元,另一个具瓣感器有2个神经元。非周边具瓣感器与周边具瓣感器基本结构相似,与周边具瓣感器不同之处在于非周边具瓣感器的树突并不终止于管状体,其末端进入位于感瓣细胞顶端的高电子密度的帽中。冠细胞紧密地包围在感瓣细胞和帽的外围。冠细胞的微管形成2条索,延伸连接到触角第3节基部的2个增厚的表皮附着点上。

2.4.3 触角第6节上的具瓣感器 在蚜虫触角的第6节上也有1个具瓣感器,位于触角第6节鞭部到第5~6节的相接处,包括1个神经元,1个感瓣细胞和1个冠细胞,冠细胞包围着感瓣细胞和帽,并向下延伸至神经元树突的基体单元处,但冠细胞具体终止于哪,目前仍不清楚。

2.4.4 节间感受器 在蚜虫触角第5~6节间处,分布有一对感受器,其横切结构表明,其内部精细结构与梗节上钟形感器结构相似。每个受体中含有1个神经元,其树突终止于嵌入表皮的管状体中,不同之处在于管状体下部的树突鞘卷曲,形成向外突的折。

3 感受器的功能

3.1 板形感器

有翅蚜和无翅蚜虫最大的区别就是触角上感受器的种类及数目的不同。通过扫描电镜观察,蚜虫各型在触角上都具有原生感觉圈,其结构和组成方面都相似,且不同龄期蚜虫中,原生感觉圈的结构和组成也基本相似(Anderson and Bromely, 1987),这表明原生感觉圈在各型蚜虫中执行的功能相同。蚜虫板形感器的超微结构表明其为化学感受器。尽管目前很难证明负责哪些化学物质的感受,以及它是否还具有其它功能,但普遍接受的观点是,原生感觉圈是参与报警信息素[(E)- β -farnesene, EBF]感受的最主要部位(Nault *et al.*, 1973; 张钟宁等, 1997)。如在大豆蚜 *Aphis*

glycines 触角对报警信息素的 EAG 试验中,发现如果用记录电极的毛细管头把第 6 节上的原生感器盖住时,无论有翅还是无翅蚜,对 EBF 的反应都明显下降,由此可以确定,原生感觉圈是感受 EBF 的最主要嗅觉受体部位(杜永均等,1995)。

蚜虫各型触角感器的最大差异主要表现在次生感觉圈上。一般来说,有翅型蚜虫(雄性蚜、性母和有翅孤雌蚜)具有次生感觉圈;而无翅型(性蚜、干母和无翅孤雌蚜)没有次生感觉圈;其中有翅型蚜虫中又有明显不同,雄性蚜具有的次生感

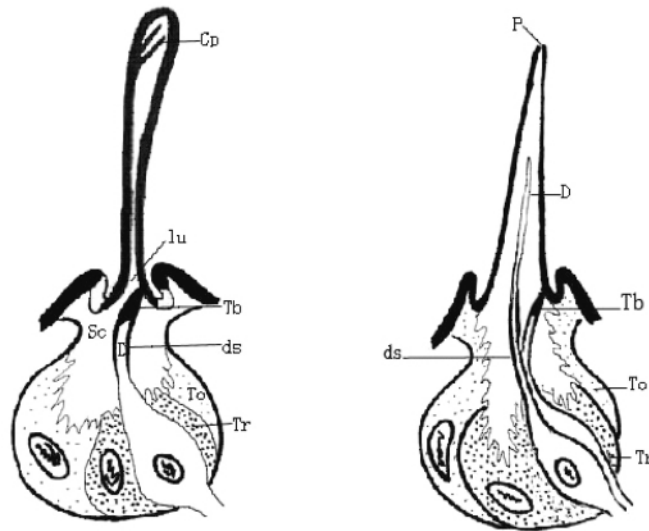


图 4 蚜虫触角毛形感器 I 型(左)及 II 型(右)的模式图

Fig. 4 Diagrammatic representation of the trichoid sensillum type I (Left) and type II (Right) on aphid antennae

Cp: 表皮突起 cuticular projections; D: 树突 dendrite; ds: 树突鞘 dendritic sheath; lu: 毛腔 lumen of hair; P: 孔 pore; Sc: 槽腔 socket cavity; Tb: 管状体 tubular body; To: 膜原细胞 tormogen cell; Tr: 毛原细胞 trichogen cell.

电生理记录结果表明原生感觉圈还能感受植物气味及芳香类化合物,其中大豆蚜有翅型孤雌蚜对萜烯衍生物的感受部位在第 6 节原生感器上,而对萜烯烃类的感受主要由触角第 5 节上的原生感器负责。触角末端 2 节上还有其它化学感器对植物气味,如对 1-辛烯-3-醇、己醛、反-2-己烯醛起反应(杜永均等,1995)。在莴苣蚜中,触角第 5、6 节上的原生感器对萜类具相反的反应,电生理测试发现位于第 5 节上的原生感器对萜类具正反应,而第 6 节上的原生感器对萜类表现为负反应。此外,莴苣蚜触角对不同化合物的反应随浓度变化而变化。报警信息素也属于萜类化合物,只有报警信息素在近距离内达到一定浓度时,蚜虫才会感受到并立即分散。因此人们推测,采用 2 个原生感觉圈相互拮抗的机制,可以更准确的感受气味的浓度和来源(Bromley and Anderson, 1982)。

觉圈数目多于性母和有翅孤雌蚜(Anderson and Bromley, 1987)。有翅蚜和无翅蚜的这种差异表明,次生感觉圈可能参与迁移、寄主选择、交配等过程(Pickett *et al.*, 1992)。次生感觉圈的超微结构研究显示其具有化学感受功能(Bromley *et al.*, 1979),也是雄蚜感受性信息素的部位(Pettersson, 1970, 1971; Marsh, 1975; Dawson *et al.*, 1990),在雌雄虫的交配行为中起重要作用。Jones(1944)发现有翅孤雌蚜的次生感觉圈数量很多,随后的研究表明,有翅孤雌蚜的次生感觉圈能够感受植物挥发性次生物质,这对在一年中要转换不同的寄主的蚜虫尤为重要(Pickett *et al.*, 1992)。Pettersson(1973)发现寄主植物气味对雄性甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* L. 几乎没反应,但对有翅雌蚜具明显的吸引作用。

此外,有翅蚜第 3 节上的次生感觉圈也具有一定的感受 EBF 的能力(杜永均等,1995)。目前

对板形感器的研究主要集中在膜翅目昆虫中。蜜蜂中的板形感器主要行嗅觉受体的功能 (Slifer and Sekhon, 1960, 1961; Lacher and Schneider, 1963; Lacher, 1964)。

3.2 腔锥形感器

蚜虫腔锥形感器的超微结构与蚊子触角端部的感受器相类似,不是所有的神经元树突都能到达感受器的顶部。行为实验和电生理研究表明,蚊子中的这类感受器为温度感受器。此外,McIver and Siemicki (1978) 认为蚊子中这种腔锥形感器可能还具有感受远红外和机械感器的功能。试验发现蚜虫会远离热源,证明蚜虫具有温度感受器,腔锥形感器可能具感受温度的功能。

蚜虫腔锥形感器是否还具有感受湿度或 CO₂ 的功能,以及梗节上的腔锥形感器是否具双重功能,目前都还不清楚。

3.3 毛形感器

研究表明 I 型毛形感器和 II 型毛形感器在外部形态、内部超微结构和功能上都具差异。

I 型毛形感器不仅分布于触角上,在蚜虫体表其它部位也有 I 型毛形感器的存在。毛形感器 I 的毛杆和顶端均没有小孔。I 型毛形感器的树突顶端特化形成管状体,其功能为机械感受器。此外,由于 I 型毛形感器在触角及蚜虫体表其它部位上均匀分布,其中很多 I 型毛形感器根本不接触到表面,因此其功能可能为负责与其他昆虫的接触,这有利于其防御天敌的进攻。Dixon (1958) 观察到当遭到瓢虫幼虫进攻时,蚜虫敲打的行为,这可能是因为毛形感器受到刺激引起的行为。试验证明,当触动触角上的 I 型毛形感器时,相应的触角产生运动。

II 型毛形感器很常见,主要分布在蚜虫触角鞭部。其超微结构表明: II 型毛形感器神经元的树突进入毛腔内,且顶端有孔,由此推断 II 型毛形感器为化学/味觉感受器或触觉感受器。研究发现,在决定寄主植物适合与否时,II 型毛形感器起味觉功能 (Wensler, 1977; Tjallingii, 1978)。此外,II 型毛形感器可能还具有机械感觉功能。目前所知与 II 型毛形感器相似的感器为拟谷盗属 (*Tribolium*) 幼虫中的栓锥感器 (styloconic sensillum) (Behan and Ryan, 1978)。栓锥感器中,有 3 个树突进入毛杆的腔,但只有 1 个到达末端;

同样,蚜虫的 II 型毛形感器中,除了有 1 个树突可达到毛腔外,另有 1 个神经元的树突特化形成管状体。由此推断,II 型毛形感器可能还具有机械感觉功能,用于近距离感受植物叶片表面 (Chapman, 1977),在蚜虫选择合适的寄主植物取食部位的过程中起重要作用 (Wensler, 1962)。

3.4 其它感受器

钟形感受器是位于昆虫体表的一种感受器。一般认为钟形感器的功能是感受表皮的压力,对气味、二氧化碳、温湿度敏感,但其功能没有其它机械感器的作用那么特异。分布于梗节上的钟形感器主要功能是感受柄节-梗节的运动,以保证触角上的其它化学感受器处在正确的空间位置更好地感受外界信息 (Bromley *et al.*, 1980)。

蚜虫江氏器的功能为感知鞭节运动,确保飞行 (Johnson, 1956)。一般情况下,无翅蚜的江氏器没有有翅蚜中的发达,无翅蚜中具有江氏器的原因可能是由蚜虫复杂的生活史和多型现象造成的。在蚜虫中,可能通过江氏器管状体的变形传导刺激,执行机械感器的作用 (Gaffal and Hansen, 1972)。根据非周边具梳感器存在的位置,推断它可能负责感知与梗节相连的鞭节的垂直运动。

蚜虫中触角第 6 节上的具梳感器末端附着于触角中的某一位点,但到底终止于哪个部位,目前仍不清楚,因此很难推断其功能。要想弄清这一点,还需进一步的研究。

节间感受器位于触角第 5~6 节节间处,和梗节上的钟形感器具同源性,二者的超微结构也相似 (Uga and Kuwabara, 1967; Chevalier, 1969; Moran *et al.*, 1971; McIver and Siemicki, 1975; Muller *et al.*, 1978)。节间感受器存在的位置,推断它可能负责感知节间在水平方向的弯曲变化。

有人认为,江氏器、钟形感器和节间感受器都属于触角周边自感器 (antennal proprioceptors),它们一起执行功能。作为一个统一体,具有多重功能。所以在飞行中,可能不只江氏器起作用,很可能江氏器和钟形感器及节间感受器作用互补,同时在化学感受中也起作用。

4 化学感受接收的分子机制

尽管蚜虫种类繁多,不同种形态、体色差异都很大,但绝大部分蚜虫触角上的板形感器结构和

组成基本相似,且其超微结构表明其为化学感受器。同时,绝大部分蚜虫的报警信息素最主要的成分都为 FEB(Francis *et al.* 2005),很多种蚜虫的性信息素成分都为荆芥内酯类的混合物及其醇类或同类化合物的混合物(Dawson *et al.* 1996; Birkett and Pickett 2003)。因此人们认为,不同种蚜虫对某些外界化学信息的感受,在分子水平上具有相似的分子识别机制。一般认为,在外界的化学信号到达虫体受体后,将化学信号转变为神经元内电刺激,这个过程称为信号传导过程,发生在嗅觉接受器(olfactory receptor cells, ORCs)的树突膜上。嗅觉受体蛋白进一步激活胞内第二信使 cAMP 或 IP_3 , 激活后的第二信使 cAMP 和/或 IP_3 / DAG 穿过细胞质,激活离子通道(或泵),允许 Ca^{2+} (或其它离子)流入细胞内, Ca^{2+} 浓度升高,活化 Cl^- 离子流,引起嗅觉细胞的去极化作用,产生膜信号,进一步导致电信号的产生,并将信息传导至更高的神经汇合中心,对各种信息进一步汇总,产生相应行为反应(Raming *et al.* 1993)。

目前已发现最少有 3 类蛋白家族,参与昆虫感受外界化学信息的过程,分别为气味分子结合蛋白(Odorant-binding Proteins, OBPs)、嗅觉受体蛋白(olfactory receptor, OR) 和感觉神经膜蛋白(sensory neuron membrane proteins, SNMPs)。特别是气味分子结合蛋白,在昆虫的化学感受器淋巴液中大量存在,其浓度可达 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Vogt *et al.* 1991)。外界的信息化学物多为疏水性的物质,到达虫体时,很难通过亲水性的感受器淋巴液。在感受器淋巴液中大量存在的气味分子结合蛋白,起到携带信息物分子通过感受器淋巴液的作用。有人提出,气味结合蛋白对气味具一定的辨别作用,只有二者结合,才会为嗅觉受体所识别。目前在豌豆蚜、桃蚜、黑豆蚜 *Aphis fabae*、麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 等 7 种蚜虫触角中也发现 OBP 的表达(Qiao *et al.* 2009)。这些 OBP 根据其序列的相似性,分为不同的 3 类,分别命名为 OBP1, OBP3, OBP8。不同的 OBP 种类间差异很大,但同类 OBP 序列在不同的蚜虫中,氨基酸序列保守性很高。特别是 OBP3,对蚜虫报警信息素及其类似物法尼醇(farnesol) 具明显的结合特性,因此推测 OBP3 可能负责蚜虫对蚜虫报警信息素的反应。目前作者所在实验室就 OBP3 具体存在于哪些感受器中正在展开研究。

5 展望

近年来对昆虫感受外界化学信息物机制的研究,是当前国际上相关领域的研究热点之一。触角是昆虫的重要感觉器官,触角上着生的不同种类的感受器,为昆虫感受器官的最基本结构单元,负责昆虫机体感知外部环境,进行化学通讯的信息接收。目前,随着应用合成昆虫信息素控制昆虫研究的逐步深入,有关昆虫触角形态学、组织学及超微结构方面的报道日渐增多。

根据国内外对不同种蚜虫触角超微形态和电生理方面的研究,证实蚜虫触角上的化学感受器是接受外界化学信息的主要结构。昆虫感受外界化学信息的机制方面还有许多问题待需解决。特别就其分子机制来讲,对蚜虫触角上化学感受器超微结构的深入了解,及其在感受外界化学信息的功能方面的研究,有可能为经济有害生物,包括农林业重大害虫和卫生害虫的防治开辟新途径奠定基础。根据触角上化学感受器超微结构及其在感受外界化学信息的生理功能,有可能设计出针对蚜虫所感受的化学物质,如报警信息素的行为干扰分子,用于控制害虫行为或干扰正常的生理活动,进而用于对害虫的防治,这对将来制定有效的防治蚜虫策略提供理论研究基础。同时这样的技术更为有效,简便,且对环境友好,符合害虫的可持续治理的目标。

致谢:感谢中国科学院动物研究所张善干研究员在论文审阅与修改中提出的宝贵意见和建议。

参考文献(References)

- Anderson M, Bromley AK, 1987. Sensory systems // Minks AK, Harrewijn P (eds.). Aphids-Their Biology, Natural Enemy and Control. vol. 2A. Amsterdam, New York: Elsevier. 153—162.
- Behan M, Ryan MF, 1978. Ultrastructure of antennal sensory receptors of *Tribolium* larvae (Coleoptera: Tenebrionidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 7(3): 221—236.
- Birkett MA, Pickett JA, 2003. Aphid sex pheromones: from discovery to commercial production. *Phytochemistry*, 62(5): 651—656.
- Bromley AK, Anderson M, 1982. An electrophysiological study of olfaction in the aphid *Nasonovia ribisnigri*. *Ent.*

- Exp. Appl.* , 32(3) : 101—110.
- Bromley AK , Dunn JA , Anderson M , 1979. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. I. Coeloconic and placoid sensilla. *Cell Tissue Res.* , 203(3) : 427—442.
- Bromley AK , Dunn JA , Anderson M , 1980. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. II. Trichoid , chordotonal and campaniform sensilla. *Cell Tissue Res.* , 205(3) : 493—551.
- Chapman RF , 1977. The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. *Coll. Int. C. N. R. S.* , 265: 133—149.
- Chevalier RL , 1969. The fine structure of campaniform sensilla on the halteres of *Drosophila melanogaster*. *J. Morphol.* , 128(4) : 443—464.
- Dawson GW , Griffiths DC , Merritt LA , 1990. Aphid semiochemicals—a review , and recent advances on the sex pheromone. *J. Chem. Ecol.* , 16: 3019—3030.
- Dawson GW , Pickett JA , Smiley DW , 1996. The aphid sex pheromone cyclopentanoids: synthesis in the elucidation of structure and biosynthetic pathways. *Bioorg. Med. Chem.* , 4(3) : 351—361.
- Dixon AFG , 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.). *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* , 110(11) : 319—334.
- 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.
- Dunn JA , 1978. Antennal sensilla of vegetable aphids. *Ent. Exp. Appl.* , 24(3) : 348—349.
- Francis F , Vandermoten S , Verheggen F , Lognay G , Haubruge E , 2005. Is the (E) - β -farnesene only volatile terpenoid in aphids? *J. Appl. Entomol.* , 129(1) : 6—11.
- Gaffal KP , Hansen K , 1972. Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dist. *Z. Zellforsch.* , 132(1) : 79—94.
- 黄晓磊 , 乔格侠 , 2005. 蚜虫类昆虫生物学特性及蚜虫学研究现状(2) . *生物学通报* , 40(12) : 5—6.
- Johnson B , 1956. Function of the antennae of aphids during flight. *Aust. J. Sci.* , 18: 199—200.
- Jones MG , 1944. The structure of the antenna of *Aphis (Dorsalis) fabae* Scopoli , and of *Melanoxantherium salicis* L. (Hemiptera) , and some experiments on olfactory responses. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. A. Gen. Entomol.* , 19: 13—22.
- Lacher V , 1964. Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch , Kohlendioxyd , Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Dohne (*Apis mellifica* L.). *Z. Vergl. Physiol.* , 48(6) : 587—623.
- Lacher V , Schneider D , 1963. Elektrophysiologischer Nachweis der Riechfunktion von Porenplatten (Sensilla Placodea) auf den Antennen der Dohne und der Arbeitsbiene (*Apis mellifica* L.). *Z. Vergl. Physiol.* , 47(3) : 274—278.
- Marsh D , 1975. Responses of male aphids to the female sex pheromone in *Megoura viciae* Buckton. *J. Entomol. A* , 50(1) : 43—64.
- McIver S , Siemicki R , 1975. Campaniform sensilla on the palps of *Anopheles stephensi* Liston (Diptera: Culicidae) . *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* , 4(2) : 127—130.
- McIver S , Siemicki R , 1978. Fine structure of antennal sensilla coeloconica of adult *Toxorhynchites brevialpis* (Diptera: Culicidae) . *J. Med. Entomol.* , 14(6) : 673—676.
- Moran DT , Chapman KM , Ellis RA , 1971. The fine structure of cockroach campaniform sensilla. *J. Cell Biol.* , 48(1) : 155—173.
- Muller ML , Honegg HW , Nickel E , Westphal C , 1978. The ultrastructure of campaniform sensilla on the eye of the cricket , *Gryllus campestris*. *Cell Tissue Res.* , 195: 349—357.
- Nault LR , Edwards LJ , Styer WE , 1973. Aphid alarm pheromone: secretion and reception. *Environ. Entomol.* , 2(1) : 101—105.
- Pettersson J , 1970. An aphid sex attractant. I. Biological studies. *Entomol. Scand.* , 1(1) : 63—73.
- Pettersson J , 1971. An aphid sex attractant. II. Histological , ethological and comparative studies. *Entomol. Scand.* , 2: 81—93.
- Pettersson J , 1973. Olfactory reactions of *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hom.: Aph.). *Swed. J. Agric. Res.* , 3: 95—103.
- Pickett JA , Wadhams LJ , Woodcock CM , 1992. The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol.* , 37: 67—90.
- Qiao HL , Tuccori E , He XL , Gazzano A , Field L , Zhou JJ , Pelosi P , 2009. Discrimination of alarm pheromone (E) - β -farnesene by aphid odorant-binding proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* , 39(516) : 414—419.
- Raming K , Krieger J , Strotmann J , 1993. Cloning and expression of odorant receptors. *Nature* , 361(6410) : 353—356.
- Shambaugh GF , Frazier JL , Castell EM , 1978. Antennal sensilla of seventeen aphid species (Homoptera:

- Aphidinae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* , 7 (5/6) : 389—404.
- Slifer EH , Sekhon SS , 1960. The fine structure of the plate organs on the antenna of the honey bee , *Apis mellifera* Linnaeus. *Exp. Cell Res.* , 19: 413—414.
- Slifer EH , Sekhon SS , 1961. Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee , *Apis mellifera* Linnaeus. *J. Morphol.* , 109(3) : 351—382.
- Tjallingii WF , 1978. Mechanoreceptors of the aphid labium. *Entomol. Exp. Appl.* , 24(3) : 731—737.
- Uga S , Kuwabara M , 1967. The fine structure of the campaniform sensillum on the haltere of the fleshfly , *Boettcherisca peregrina*. *J. Electron Microsc.* , 16 (4) : 304—312.
- Vogt RG , Prestwich GD , Lerner MR , 1991. Odorant-binding protein subfamilies associate with distinct classes of olfactory receptor neurons in insects. *J. Neurobiol.* , 22(1) : 74—84.
- Wensler RJ , 1962. Mode of host selection by an aphid. *Nature (Lond.)* , 195: 830—831.
- Wensler RJ , 1977. The fine structure of distal receptors on the labium of the aphid , *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera) . *Cell Tissue Res.* , 181(3) : 409—422.
- 张峰, 张钟宁, 2000. 各型桃蚜触角感器的比较研究. 昆虫学报, 143(增刊) : 131—137.
- 张广学, 钟铁森, 1983. 中国经济昆虫志. 第二十五册, 同翅目, 蚜虫类(一). 北京: 科学出版社. 1—387.
- 张钟宁, 涂美华, 杜永均, 1997. 桃蚜对[反] β -法尼烯的行为及电生理反应. 昆虫学报, 40(1) : 40—44.