

咖啡脊虎天牛触角传感器的电镜观察

陈建民^{1,2}, 陈君¹, 乔海莉¹, 廉振民², 郭昆¹

(1. 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所, 北京 100193;

2. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062)

摘要: 本文利用扫描电子显微镜对咖啡脊虎天牛(*Xylotrechus grayii* White)雌雄成虫触角传感器的种类、特征、数量和分布进行观察, 为咖啡脊虎天牛生理和行为的研究提供了重要基础。研究结果发现, 在雌雄成虫触角上共有 5 类传感器, 包括刺形传感器的 6 种亚型, 锥形传感器的 5 种亚型, Böhm 氏鬃毛, 凹槽钉形传感器, 钟形传感器。其中, 刺形传感器的数量最多, 锥形传感器的数量次之, 其余三类传感器数量均较少。咖啡脊虎天牛雌雄成虫触角传感器在种类和数量上没有显著的差异, 锥形传感器在分布上有一定的差异。锥形传感器在雄性成虫触角上的集中分布现象比雌性成虫触角上的明显。

关键词: 咖啡脊虎天牛; 触角; 传感器; 扫描电镜

中图分类号: Q96

Observation of Antennal Sensilla of *Xylotrechus grayii* White (Coleoptera, Cerambycidae) with Scanning Electron Microscopy

CHEN Jianmin^{1,2}, CHEN Jun¹, QIAO Haili¹, LIAN Zhenmin², GUO Kun¹

(1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Peking Union Medical College, Beijing 100094;

2. College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062)

Abstract: In this paper, the types, characteristic, quantity and distribution of the antennae sensilla of both sexes of adults, *Xylotrechus grayii* White. (Coleoptera, cerambycidae), were researched with scanning electron microscopy. This study can provide important foundation for the research of behaviors and the physiology of *Xylotrechus grayii* White. Five types of sensilla were observed on the antennae including six subtypes of sensilla chaetica, five subtypes of sensilla basiconica, one type of Böhm bristles, one type of grooved peg sensilla and one type of sensilla campaniformia. The quantity of sensilla chaetica was the largest followed by sensilla basiconica, and the quantity of others was the least. No significant sexual differences in the types and number of the antennae sensilla were discovered, and the distribution of sensilla basiconica was different between both sexes. There were more significant concentrated distribution of sensilla basiconica on the male antennae than on the female antennae.

Keywords: *Xylotrechus grayii* White; antennae; sensilla; scanning electro microscopy

0 引言

咖啡脊虎天牛(*Xylotrechus grayii* White)是一种蛀干害虫, 属鞘翅目天牛科, 在我国广泛分布, 1936 年在台湾发现其为害咖啡^[1], 之后在广西、云南的咖啡园中^[2, 3], 山东、湖南、湖北等地的金银花产区中都有发生^[4, 5], 根据作者近期的调查, 咖啡脊虎天牛对金银花的危害十分严重。传统的化学农药是最常用的防治手段, 但是由于咖啡脊虎天牛的钻蛀特性, 防治效果较差, 且对环境和寄主植物本身有较大影响。运用化学生态学及行为学的方法研究寄主植物和天牛以及他们之间的相互关系成为天牛防治的新的思路和方法, 受到国内外学者的广泛关注, 触角在其中扮演着重要的角色^[6, 7]。作为主要的感觉器官, 昆虫触角上分布着不

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金资助课题(20111106120031)

作者简介: 陈建民, (1986-), 男, 硕士研究生, 昆虫生态。

通信联系人: 郭昆, (1979-), 女, 助理研究员, 药用植物虫害防治。E-mail: kunguo2009@gmail.com

同类型的传感器，在取食、交配、产卵、寄主定位等过程中发挥着重要的作用^[8, 9]。膜翅目淡足侧沟茧蜂(*Microplitis pallidipes*)的触角上发现毛形传感器、刺形传感器、锥形传感器等 5 类传感器^[10]。天牛科昆虫 *Anoplistes halodendri* 的两个亚种 *A. H. halodendri* 和 *A. H. ephippium* 的触角上发现盾形传感器、刺形传感器和锥形传感器等 5 类传感器^[11]。桉树蛀干害虫桉嗜木天牛 (*Phoracantha semipunctata* Fabricius)触角上发现的两种锥形传感器对寄主植物挥发物很敏感^[12]。了解害虫触角传感器的种类和分布对研究它的感受机制和防治方法有重要意义，而目前关于咖啡脊虎天牛触角传感器的研究还未见报道，本文用扫描电子显微镜观察和研究了咖啡脊虎天牛触角传感器的种类、形态和分布特征。

1 材料和方法

1.1 供试虫源

咖啡脊虎天牛雌雄成虫是在 2012 年 9 月采集自山东省临沂市平邑县郑城镇金银花产区 (东经 117.38°，北纬 35.15°)，采集的成虫在 8℃ 下冷藏备用。

1.2 样品制备和扫描电镜观察

取咖啡脊虎天牛雌雄成虫，在体式显微镜下，用解剖刀将触角从头部触角窝中取下，浸入 70% 的乙醇中，由于咖啡脊虎天牛触角表皮角质化程度高，用超声波清洗仪清洗 5 min^[13]，清洗后的触角置于磷酸缓冲液(pH7.2)中以 1500/min 的频率振荡清洗 50s，振荡后的触角用 2.5% 的戊二醛缓冲液固定 12h，再用磷酸缓冲液(pH7.2)振荡清洗 3 次，每次 2min。然后用 50%、60%、70%、80%、90%、100% 的乙醇梯度脱水^[14](100%脱水 2 次，第二次振荡 5min，脱水 15min，其余各 1 次)，每次 20min。脱水后的触角 37° 下在叔丁醇中温水浴 2 次，每次 20min。然后在 JFD-320 冷冻干燥仪(JFOL)中冷冻干燥 6h 后备用。将冷冻干燥的触角样品按雌、雄、背、腹面分别用导电胶带固定在样品台上，用 JFC-1600 型离子溅射仪(JFOL)以 30mA 的电流，240s 喷金镀膜，然后置于 JSM-6510LV 型扫描电子显微镜(SEM)下观察并拍照。电镜工作电压 10kV，样品放大 30~20000 倍。触角感觉器的类型主要以 Schneider 对触角感觉器的命名系统为基础，并比较 Crook 等相关文献而确定^[15, 16]。

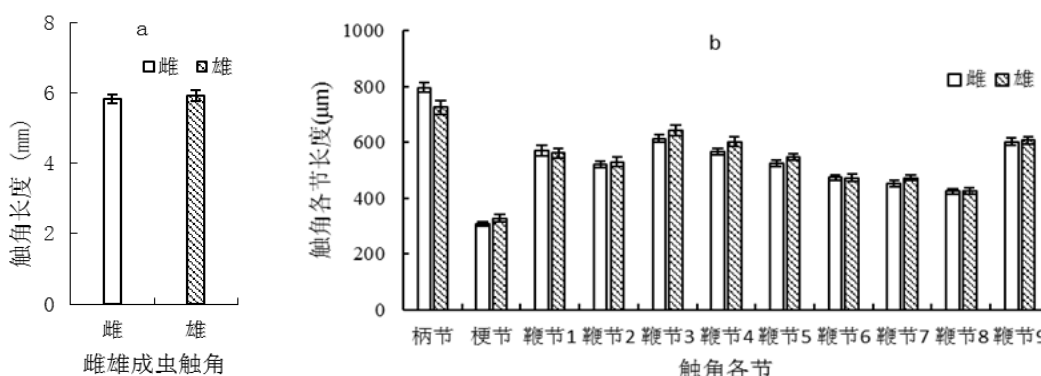


图1 触角及各节长度
a. 雌雄成虫触角长度 ($p > 0.05$, t-test); b. 雌雄触角各节长度。

Fig. 1 length of antennae and each antennae segment
a. length of antennae of male and female adults. b. length of each antennae segment of male and female adults.

1.3 数据统计与分析

雌雄触角各节长度的数据分别取自 20 只雌雄成虫。由于咖啡脊虎天牛触角上传感器数量众多，无法一一计数，所以选取每节背腹面中部偏内侧的样方(面积是 $128 \times 96 \mu\text{m}$ ，放大倍

数为 1000)进行数量统计, 最终换算为个/10000 μm^2 为计数单位^[13], 每个样方重复 3 个触角。最后的数据用 Excel 2013 和 Spass 20.0 进行处理, 显微图像用 PS CS6 处理。

2 结果

80 2.1 触角的一般形态

咖啡脊虎天牛成虫的触角成丝状, 雌性成虫触角平均长度 $5.84\text{mm} \pm 0.12\text{mm}$, 雄性成虫触角平均长度 $5.91\text{mm} \pm 0.15\text{mm}$, 雌雄成虫触角长度之间无显著差异 (如图 1a)。成虫触角共 11 节, 由柄节、梗节和鞭节三部分组成, 鞭节分为 9 亚节, 柄节最长, 梗节最短(如图 1b)。柄节基部连接着额突, 额突包被在复眼内侧下方的触角窝中。柄节和梗节的活动幅度很大, 鞭节第一亚节的活动幅度很小, 几乎不能活动, 其余各节的活动幅度在它们之间。梗节与鞭节第一亚节相接处有一圈棕红色环。触角末端六节表面布满白色感觉毛。

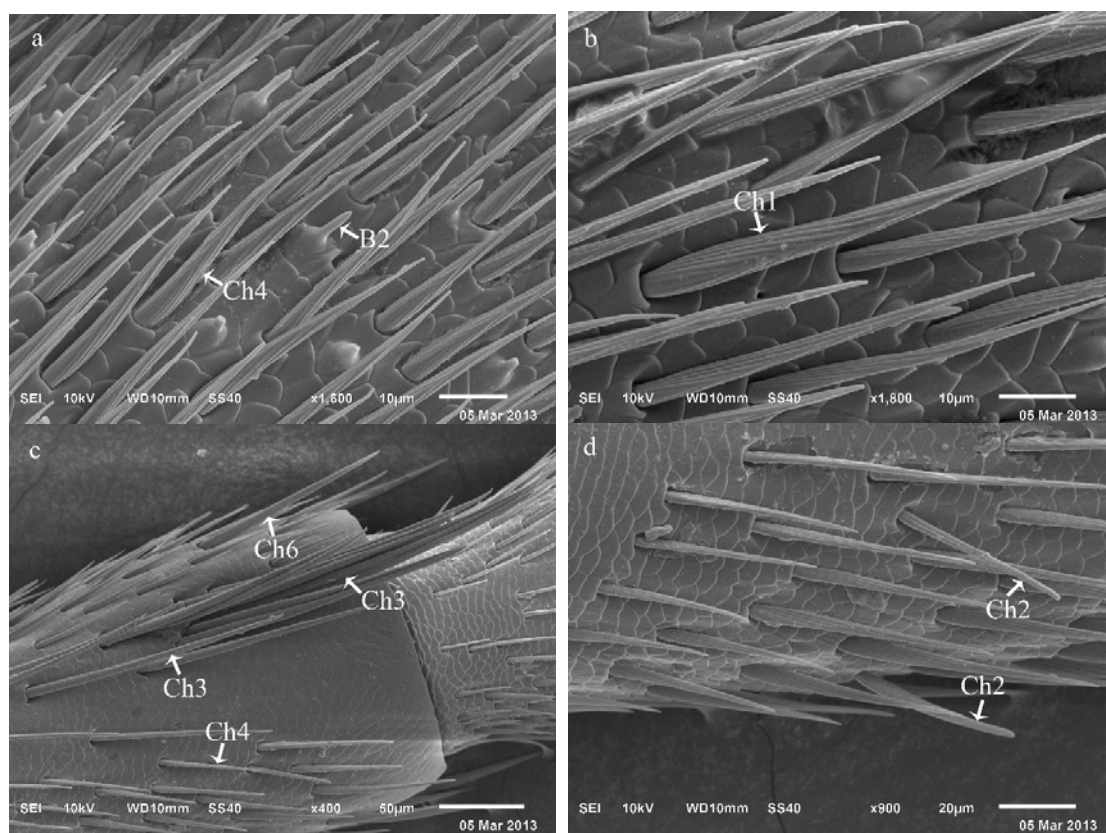


图 2 感器的扫描电镜图片

90 a 雄性成虫触角第 9 鞭节腹面刺形感器IV(Ch4)和锥形感器 II(B2); b 雄性成虫触角第 4 鞭节腹面刺形感器 I (Ch1); c 雄性成虫第 2 鞭节腹面刺形感器III(Ch3)、刺形感器IV(Ch4)和刺形感器VI(Ch6); d 雄性成虫第 2 鞭节腹面基部刺形感器 II(Ch2)。

Fig. 2 the SEM of sensilla

95 a. Sensilla chaetica IV(Ch4) and Sensilla basiconica II (B2) distributed on the ventral side of the ninth flagellomere of male adult antennae. b. Sensilla chaetica I (Ch1) shown on the ventral side of the fourth flagellomere of male adult antennae. c. Sensilla chaetica III(Ch3), Sensilla chaetica IV(Ch4)and Sensilla chaetica VI(Ch6)on the ventral side of the second flagellomere of male adult antennae. d. Sensilla chaetica II (Ch2) on the ventral and basal side of the second flagellomere of male adult antennae.

100 2.2 感器的种类及亚型特征

根据 Schneider 对不同感器的描述, 并比较相关或相近的触角感器分类的文献, 发现咖啡脊虎天牛成虫触角上存在 5 类 14 种感器, 分别是刺形感器 6 种, 锥形感器 5 种, Böhm

氏鬃毛 1 种, 凹槽钉形感器 1 种, 钟形感器 1 种。对于不同感器的特征主要从形状, 大小, 基座, 凹窝, 表皮孔, 末端孔, 脊等方面进行描述比较。从整体上看, 刺形感器长而直, 锥形感器短小而有基座, Böhm 氏鬃毛似芽形, 凹槽钉形感器末端褶皱, 钟形感器成乳突状。这些特征使感器种类的区分相对容易, 而关于种内亚型感器的描述需要多方面的比较, 描述如下。

2.2.1 刺形感器(*Sensilla chaetica*)

刺形感器 I (*Sensilla chaetica* I) 基部窄, 中间偏基部处较宽, 端部纤细, 着生于表面凹窝内, 与触角表面成较小的角度。该感器很直或末端略有弯曲, 感器表面有人字形脊(如图 2.b), 每条大脊上有小的人字形脊, 脊间有不太明显的孔。从感器的横截面能够看出, 此种感器臂厚, 内部有腔。这类感器在雌雄成虫触角上大量分布, 其形态变化很大, 平均长度是 $40.2\mu\text{m}-57.5\mu\text{m}$, 最宽处的平均宽度是 $3.6\mu\text{m}-7.1\mu\text{m}$, 在雌雄成虫腹面的这类感器的最宽处和长度要比其在背面分布时更宽和更长。刺形感器 I 与大豆蛀干害虫 *Dectes texanus texanus* LeConte 的触角感器中的刺形感器 I 相似^[16]。

刺形感器 II (*Sensilla chaetica* II) 明显突出触角表面, 与触角表面成大约 60° 的角(如图 2.d)。与刺形感器 I 相比, 刺形感器 II 的长度和基部宽度都更小, 感器的平均长度是 $43.18\mu\text{m}\pm 2.83\mu\text{m}$, 感器基部的平均宽度是 $3.41\mu\text{m}\pm 0.24\mu\text{m}$ 。该感器的基部最宽, 从基部到端部, 宽度逐渐减小。刺形感器 II 着生于触角表面凹窝内, 感器上有纵脊, 末端顿圆。刺形感器 II 型与 *Scaphoideus titanus* Ball 上发现的毛形感器相似^[17]。

刺形感器 III (*Sensilla chaetica* III) 是一种细长的感器, 平均长度 $175.56\mu\text{m}\pm 12.33\mu\text{m}$, 基部平均宽度 $6.28\mu\text{m}\pm 0.35\mu\text{m}$, 是所观察到的最长的感器, 感器的宽度沿基部到端部逐渐减小, 末端钝尖, 感器上有纵脊(如图 2c)。刺形感器 III 着生于触角表面的凹窝中, 与触角表面的所成的角度略大于刺形感器 I 的, 使它没有紧贴触角表面。刺形感器 III 与大豆蛀干害虫 *D. texanus texanus* LeConte 的刺形感器 III 相似^[16]。

刺形感器 IV (*Sensilla chaetica* IV) 与刺形感器 I (*Sensilla chaetica* I) 十分相似, 两者之间的区分非常困难。刺形感器 IV (*Sensilla chaetica* IV) 的长度变化较大, $42.30\mu\text{m}-93.10\mu\text{m}$ 均有, 且从触角基部到端部, 刺形感器 IV 的长度总体上呈缩短的趋势, 基部平均宽度 $3.86\mu\text{m}\pm 0.17\mu\text{m}$, 从感器基部到端部宽度逐渐减小, 末端细长(如图 2a, c)。感器表面有人字形脊, 未观察到明显的表面孔, 但从断裂面看, 此类感器有空腔。感器基部处于凹窝中。刺型感器 IV 与 FAUCHEUX 描述的无芽孢刺型感器 III (*Aporous sensilla chaetica* of type III) 相似^[18]。

刺形感器 V (*Sensilla chaetica* V) 表面光滑, 直立而无弯曲, 基部所处的凹窝较为宽阔, 与触角表面所形成的角度很大, 有部分处于雄虫触角梗节基部腹面的刺形感器 V 几乎达到 90° (如图 3e,f)。刺形感器 V 的长度 $26.56\mu\text{m}\pm 6.65\mu\text{m}$, 基部宽度 $3.58\mu\text{m}\pm 0.54\mu\text{m}$ 。

刺形感器 VI (*Sensilla chaetica* VI) 与刺形感器 III 相比, 分布不集中, 零星散布在触角各节端部。在 1-8 鞭亚节背面端部零星分布, 每亚节上有 6-7 个, 9 鞭节最宽处亦有零星分布。刺形感器 VI 平均长度 $167.60\mu\text{m}\pm 14.76\mu\text{m}$, 基部平均宽度 $8.02\mu\text{m}\pm 0.67\mu\text{m}$, 表面有凹槽, 此感器多与触角表面呈较大的角度, 感器直而末端顿尖(如图 2c)。

2.2.2 锥形感器 (*Sensilla basiconica*)

锥形感器 I (*Sensilla basiconica* I) 平均长度 $5.11\mu\text{m}\pm 0.37\mu\text{m}$, 基部平均宽度 $1.87\mu\text{m}\pm 0.12\mu\text{m}$ 。表面光滑, 末端尖, 基座所处的触角表皮轻微凹陷, 锥形感器 I 形似三角

锥(如图 3h)。锥形感器 I 与鞘翅目瓢甲科异色瓢虫(*Harmonia axyridis* Pallas)的触角感器中的锥形感器 I 相似^[19]。

145 锥形感器 II (*Sensilla basiconica* II)与锥形感器 I 相比,锥形感器 II 末端顿尖,感器更为粗壮,基座突出于触角表面(如图 3h),在雌雄咖啡脊虎天牛的成虫触角上分布较多。锥形感器 II 平均长度 $6.32\mu\text{m}\pm 0.17\mu\text{m}$,基部平均宽度 $1.92\mu\text{m}\pm 0.15\mu\text{m}$ 。锥形感器 II 与青杨脊虎天牛上观察到的锥形感器 I 相似^[13]。

150 锥形感器 III(*Sensilla basiconica* III)基座较为宽阔而突起,分布比较集中,感器多在中部向触角轴方向弯曲,感器中部收缩,末端顿尖有孔(如图 3g)。锥形感器 III 平均长度 $6.35\mu\text{m}\pm 0.47\mu\text{m}$,基部平均宽度 $2.31\mu\text{m}\pm 0.10\mu\text{m}$,常在鞭节前几亚节腹面内侧发现。

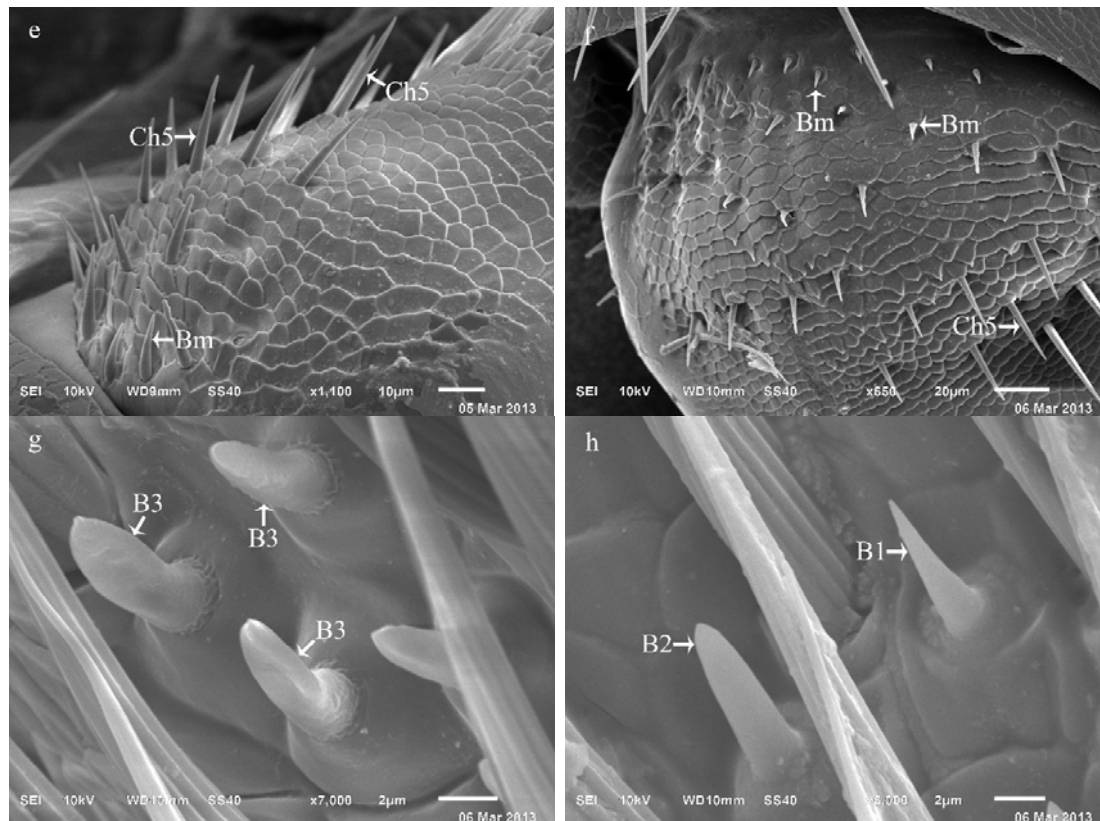


图 3 感器的扫描电镜图片

155 e 雄性成虫梗节腹面基部刺形感器 V(Ch5)和 Böhm 氏鬃毛(Bm);f 雄性成虫梗节背面基部刺形感器 V(Ch5)和 Böhm 氏鬃毛(Bm); g 雄性成虫第 3 鞭节背面中部内侧锥形感器 III(B3); h 雄性成虫第 3 鞭节背面端部锥形感器 I (B1)和锥形感器 II (B2)。

Fig. 3 the SEM of sensilla

160 e. *Sensilla chaetica* V(Ch5) and Böhm bristles(Bm) located on the ventral and basal side of the pedicel of male adult antennae. f. *Sensilla chaetica* V(Ch5) and Böhm bristles(Bm) shown on the dorsal and basal side of the pedicel of male adult antennae. g. *Sensilla basiconica* III(B3) on the dorsal and middle inside of the third flagellomere of male adult antennae. h. *Sensilla basiconica* I (B1) and *Sensilla basiconica* II (B2) on the dorsal and terminal side of the third flagellomere of male adult antennae.

165 锥形感器 IV (*Sensilla basiconica* IV) 与锥形感器 II 非常相似,锥形感器 IV 平均长度 $6.02\mu\text{m}\pm 0.15\mu\text{m}$,基部平均宽度 $1.98\mu\text{m}\pm 0.07\mu\text{m}$,此感器细长,末端尖(如图 4l),感器粗细在锥形感器 I 与锥形感器 II 粗细之间,感器基部弯向触角轴,在触角鞭节上分布较多。锥形感器 IV 型与 *Chrysolina aeruginosa* Fald 的锥型感器 II 型相似^[20]。

170 锥形感器 V (*Sensilla basiconica* V)在雌雄咖啡脊虎天牛成虫触角上分布很少,此感器末端分叉,表面光滑,有基座(如图 4k)。

2.2.3 Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles)

175 Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles)似芽形，末端尖而弯曲，基部位于宽阔的凹窝中，无明显的基座，仅在柄节和梗节基部发现，数量较少(如图 3e, f)。Böhm 氏鬃毛的平均长度 $8.78\mu\text{m}\pm 0.86\mu\text{m}$ ，基部平均宽度 $2.60\mu\text{m}\pm 0.09\mu\text{m}$ 。在众多的文献中都有提到 Böhm 氏鬃毛有关节型连接^[21]，且柄节和梗节基部在自然状态下活动较多，因此这些传感器可能也能够活动。Böhm 氏鬃毛与 *C. aeruginosa* Fald 上发现的 Böhm 氏鬃毛相似^[20]。关于 Böhm 氏鬃毛这种传感器，在很多文献中都有描述，在研究豌豆潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* Walker 雌蜂触角感器时还将其分为两种亚型^[22, 23]。

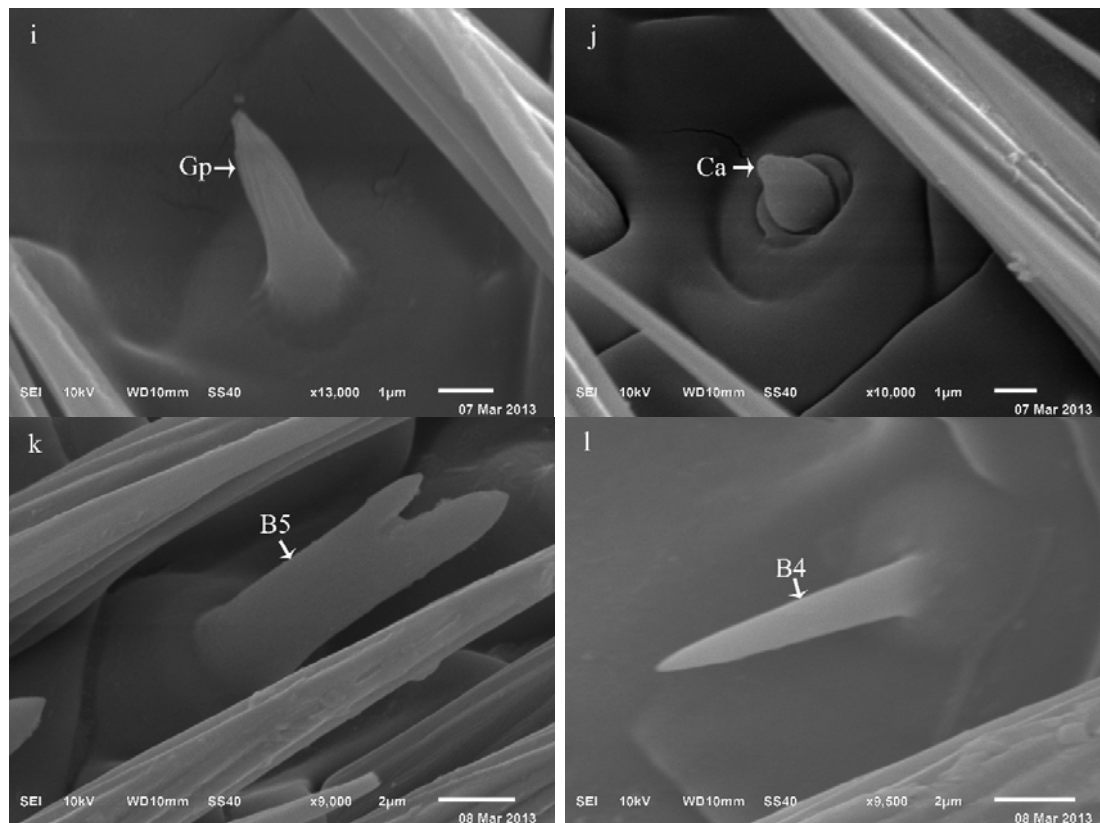


图 4 感器的扫描电镜图片

180 i 雄性成虫触角第 5 鞭节背面凹槽钉形感器(Gp); j 雄性成虫触角第 9 鞭节背面钟形感器(Ca); k 雌性成虫触角第 9 鞭节背面基部锥形感器 V(B5); l 雌性成虫触角第 7 鞭节腹面中上部外侧锥形感器 IV(B4)。

Fig. 4 the SEM of sensilla

185 i. Grooved peg sensilla(Gp) located on the dorsal side of the fifth flagellomere of male adult antennae. j. Sensilla campaniformia(Ca) distributed on the dorsal side of the ninth flagellomere of male adult antennae. k. Sensilla basiconica V(B5) on the dorsal and basal side of the ninth flagellomere of female adult antennae. l. Sensilla basiconica IV(B4) on the ventral and upper-middle outside of the seventh flagellomere of female adult antennae.

190 2.2.4 凹槽钉形感器(Grooved peg sensilla)

凹槽钉形感器(Grooved peg sensilla)似钉型，位于宽阔的凹窝，此感器末端成指形聚合状，从感器中部到感器尖端有很深的凹槽(如图 4i)。凹槽钉形感器的平均长度是 $3.59\mu\text{m}\pm 0.18\mu\text{m}$ ，基部平均宽度 $1.54\mu\text{m}\pm 0.03\mu\text{m}$ ，凹槽钉形感器所处的凹窝平均直径为 $4.87\mu\text{m}\pm 0.29\mu\text{m}$ 。

195 2.2.5 钟形感器(Sensilla campaniformia)

钟形感器(Sensilla campaniformia)似桃形或乳突状，基部和中部较宽大，末端突起似有孔，表面光滑，钟形感器处于宽阔的凹窝，在钟形感器基部有一环形结构将钟形感器包围(如

图 4j)。钟形感器是所观察到的最小的感器，平均长度 $1.88\mu\text{m}\pm 0.11\mu\text{m}$ ，平均宽度 $1.63\mu\text{m}\pm 0.03\mu\text{m}$ ，钟形感器所处的凹窝平均直径 $5.97\mu\text{m}\pm 0.16\mu\text{m}$ 。钟形感器在雌雄成虫触角上都分布。本文所述的钟形感器与大多数文献中描述的钟形感器相似^[24-27]，但在青杨脊虎天牛的研究中也有文献将与本文钟形感器相似的感器命名为锥形感器^[13]。

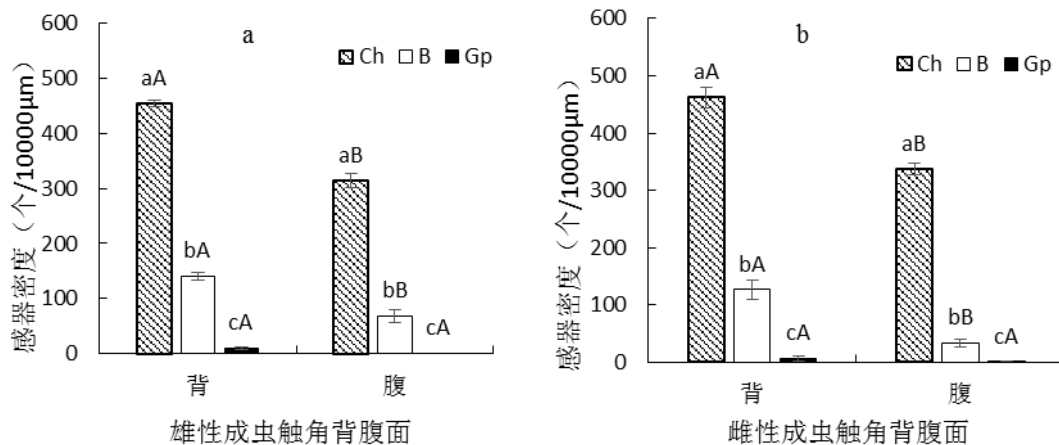


图 5 刺形感器(Ch)、锥形感器(B)和凹槽钉形感器(Gp)在成虫触角的分布密度；
a. 三类感器在雄性成虫触角上的分布密度。b. 三类感器在雌性成虫上的分布密度。大小写字母分别表示组间和组内在 0.05 水平下的差异。

Fig. 5 density and distribution of Sensilla chaetica, Sensilla basiconica and Grooved peg sensilla on adults antennae.

a. density and distribution of three types sensilla on male adults antennae. b. density and distribution of three types sensilla on female adults antennae. differences at 5% level. Uppercase letters mean significant difference among groups at 5% level, and lowercase letters mean intragroup significant difference at 5% level.

2.3 感器的数量及分布特点

咖啡脊虎天牛雌雄成虫触角感器在种类和数量上均没有显著差异，在感器的分布上有一定的差异。触角感器在咖啡脊虎天牛触角背面的分布量明显多于在腹面的分布量(如图 5)，在外侧分布的感器形态大于在内侧分布的感器形态。触角感器在鞭节上的种类多于在梗节和柄节上的种类，特别是在第 3 鞭节到第 9 鞭节(如图 6, 7)。在咖啡脊虎天牛的触角上，刺形感器的数量最多，锥形感器的数量次之(如图 5)，它和凹槽钉形感器都从第 3 鞭节开始出现，Böhm 氏鬃毛只分布在柄节和梗节，钟形感器的分布在雌雄成虫触角之间有较明显的差异。

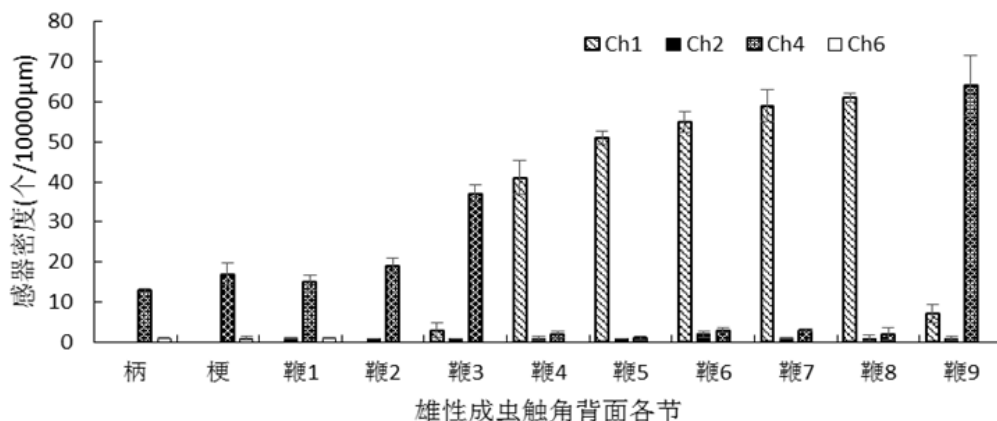
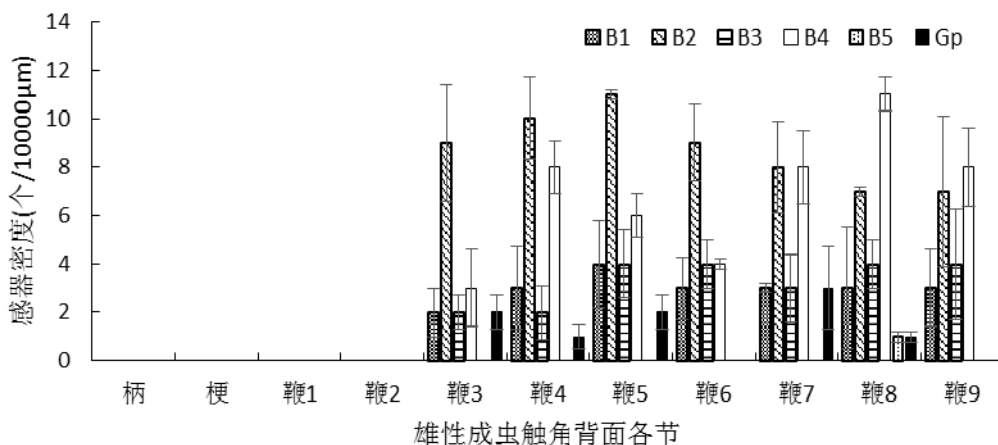


图 6. 刺形感器 I (Ch1)、刺形感器 II(Ch2)、刺形感器IV(Ch4)和刺形感器VI(Ch6)在雄性成虫触角各节背面的分布密度。

Fig. 6 density and distribution of Sensilla chaetica I (Ch1), Sensilla chaetica II(Ch2) Sensilla chaeticaIV(Ch4) Sensilla chaeticaVI(Ch6) on the dorsal side of each segment of male adults antennae.



225 图 7. 锥形感器 I (B1)、锥形感器 II (B2)、锥形感器 III (B3)、锥形感器 IV (B4)、锥形感器 V (B5) 和凹槽钉形感器 (Gp) 在雄性成虫触角各节背面的分布密度。

Fig. 7 density and distribution of *Sensilla basiconica* I (B1), *Sensilla basiconica* II (B2), *Sensilla basiconica* III (B3), *Sensilla basiconica* IV (B4), *Sensilla basiconica* V (B5) and Grooved peg sensilla (Gp) on the dorsal side of each segment of male adults antennae.

230

2.3.1 刺形感器 (*Sensilla chaetica*)

刺形感器是咖啡脊虎天牛触角上最常见的感器，数量最多，在雌雄成虫触角各节背腹面均有分布。刺形感器的不同亚型在柄节和梗节上的种类和数量与后几节相比较少，从第 1 鞭节到第 9 鞭节逐渐增多，特别是从第 4 鞭节到第 9 鞭节数量巨增(如图 6, 8)。刺形感器在咖啡脊虎天牛背腹面的分布数量有一定的差异，在背面分布更多，而在腹面的数量相对较少(如图 10, 12)。

235

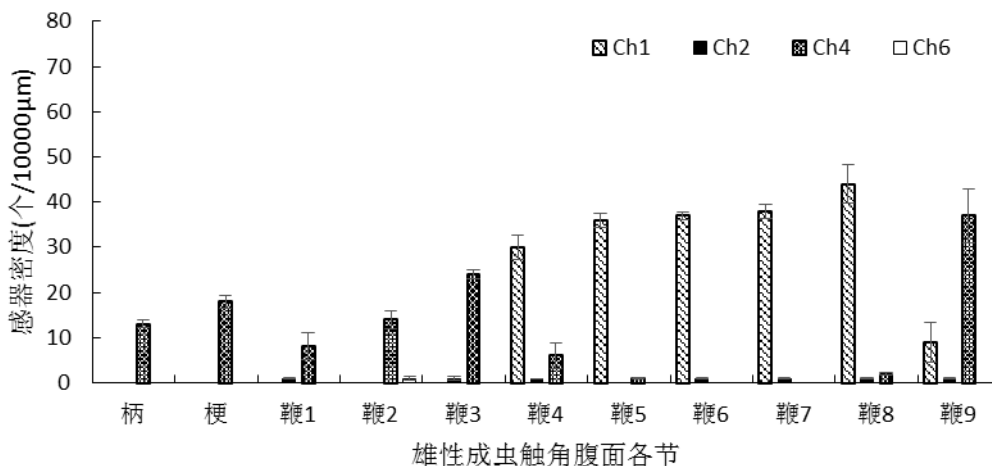


图 8. 刺形感器 I (Ch1)、刺形感器 II (Ch2)、刺形感器 IV (Ch4) 和刺形感器 VI (Ch6) 在雄性成虫触角各节腹面的分布密度。

240 Fig. 8 density and distribution of *Sensilla chaetica* I (Ch1), *Sensilla chaetica* II (Ch2), *Sensilla chaetica* IV (Ch4) and *Sensilla chaetica* VI (Ch6) on the ventral side of each segment of male adults antennae.

刺形感器 I 和刺形感器 IV 是咖啡脊虎天牛触角上主要的感器，刺形感器 IV 在雌雄成虫触角各节均有分布，其中在触角的前 5 节和末节的分布量比较大(如图 6, 12)。刺形感器 I 主要分布在第 4 鞭节到第 8 鞭节，在其它鞭节很少或没有，在柄节和梗节没有分布。刺形感器 II、

245

刺形感器III、刺形感器V、刺形感器VI的数量相对少的多。刺形感器II在雌雄成虫触角柄节均没有发现，在雌性成虫触角梗节有发现，而在雄性成虫触角梗节没有发现，在雌雄成虫其他各节有零星分布。刺形感器III成簇分布在第1、2、3鞭节腹面内侧，在其他各节没有分布。刺形感器V只分布在柄节和梗节基部，且在背面的分布比腹面的分布更多。刺形感器VI主要零星分布在雌雄成虫触角各节背面端部，多跨越节间，在柄节基部相连的额突上也有分布。

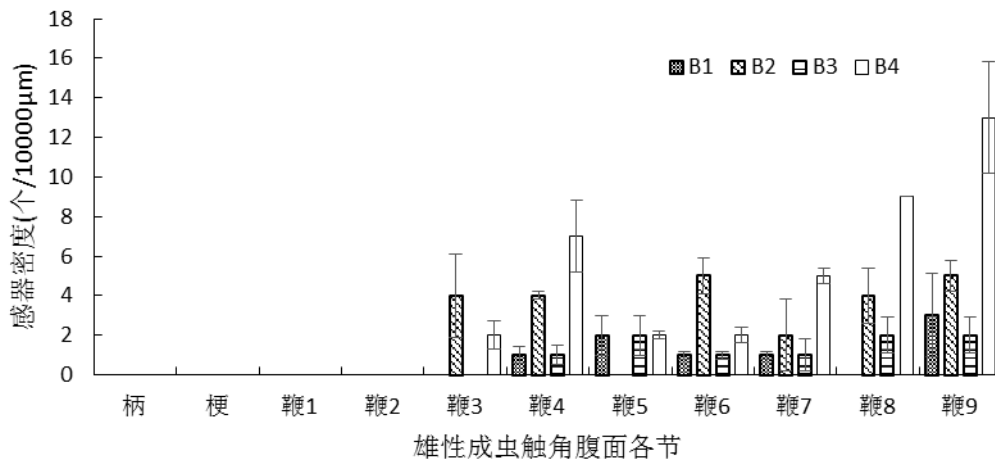


图 9. 锥形感器 I (B1)、锥形感器 II (B2)、锥形感器 III (B3) 和锥形感器 IV (B4) 在雄性成虫触角各节腹面的分布密度。

Fig. 9 density and distribution of Sensilla basiconica I (B1), Sensilla basiconica II (B2), Sensilla basiconica III (B3), and Sensilla basiconica IV (B4) on the ventral side of each segment of male adults antennae.

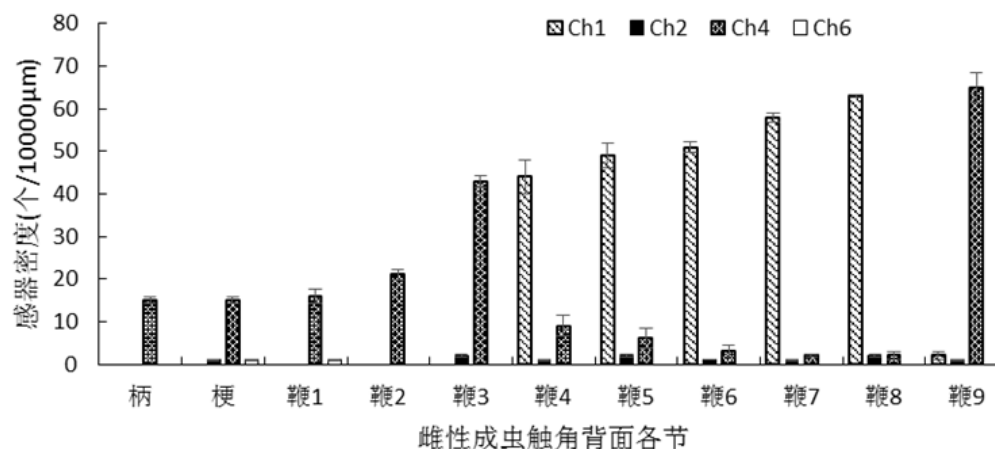


图 10. 刺形感器 I (Ch1)、刺形感器 II (Ch2)、刺形感器 IV (Ch4) 和刺形感器 VI (Ch6) 在雌性成虫触角各节背面的分布密度。

Fig. 10 density and distribution of Sensilla chaetica I (Ch1), Sensilla chaetica II (Ch2) Sensilla chaetica IV (Ch4) Sensilla chaetica VI (Ch6) on the dorsal side of each segment of female adults antennae.

2.3.2 锥形感器 (Sensilla basiconica)

锥形感器的数量仅次于刺形感器，分布在刺形感器之间，在雌雄成虫触角上的分布主要在第2鞭节到第9鞭节，其余3节上没有发现。锥形感器从第3鞭节开始在触角背面的分布量激增(如图7, 11)，且在第3鞭节端部的分布量高于基部的分布量。锥形感器在第2鞭节到第9鞭节背面的分布量要高于腹面的分布量(如图7, 9)，在背面内侧的分布量要大于在背面外侧的分布量。在雄性成虫触角背面，从第2鞭节到第9鞭节，锥形感器在内侧有集中分布的现象，整体上形成线形条带。与雄性成虫触角相比，锥形感器在雌性成虫触角第2鞭节到

270 第9鞭节的背面上，集中分布的现象整体上不太明显，仅在末节有一块集中的分布区。

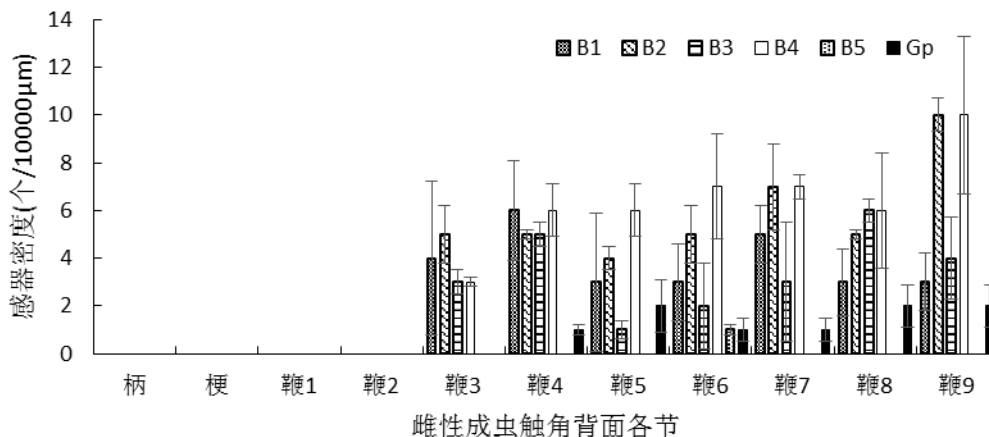


图 11. 锥形感器 I (B1)、锥形感器 II (B2)、锥形感器 III (B3)、锥形感器 IV (B4)、锥形感器 V (B5) 和凹槽钉形感器 (Gp) 在雌性成虫触角各节背面的分布密度。

275 Fig. 11 density and distribution of Sensilla basiconica I (B1), Sensilla basiconica II (B2), Sensilla basiconica III (B3), Sensilla basiconica IV (B4), Sensilla basiconica V (B5) and Grooved peg sensilla (Gp) on the dorsal side of each segment of female adults antennae.

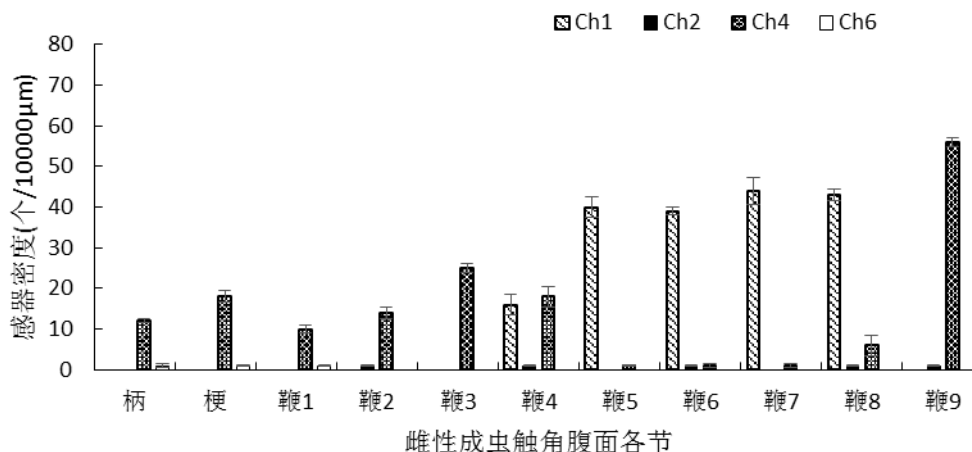


图 12. 刺形感器 I (Ch1)、刺形感器 II (Ch2)、刺形感器 IV (Ch4) 和刺形感器 VI (Ch6) 在雌性成虫触角各节腹面的分布密度。

280 Fig. 12 density and distribution of Sensilla chaetica I (Ch1), Sensilla chaetica II (Ch2) Sensilla chaetica IV (Ch4) Sensilla chaetica VI (Ch6) on the ventral side of each segment of female adults antennae.

285 在雌雄成虫触角上，锥形感器 III 在背面内外侧分布较多。在雌性成虫触角上，锥形感器 I、锥形感器 II 和锥形感器 IV 在背面的分布比较均匀。锥形感器 I 在第 2 鞭节到第 9 鞭节的背面均有分布，且在两性成虫触角背面的分布量大于在腹面的分布量(如图 7, 9, 11, 13)，在雌性成虫触角背面的分布量大于在雄性的分布量(如图 11, 7)。锥形感器 II 和锥形感器 IV 是数量最多的锥形感器，在雌雄成虫触角第 2 鞭节到第 9 鞭节大量分布。锥形感器 V 的数量极少，在所观察到的所有触角中，仅在一只雄性成虫的触角第 8 鞭节背面、两只雌性成虫的触角第 6 鞭节背面和第 9 鞭节腹面各发现一个。

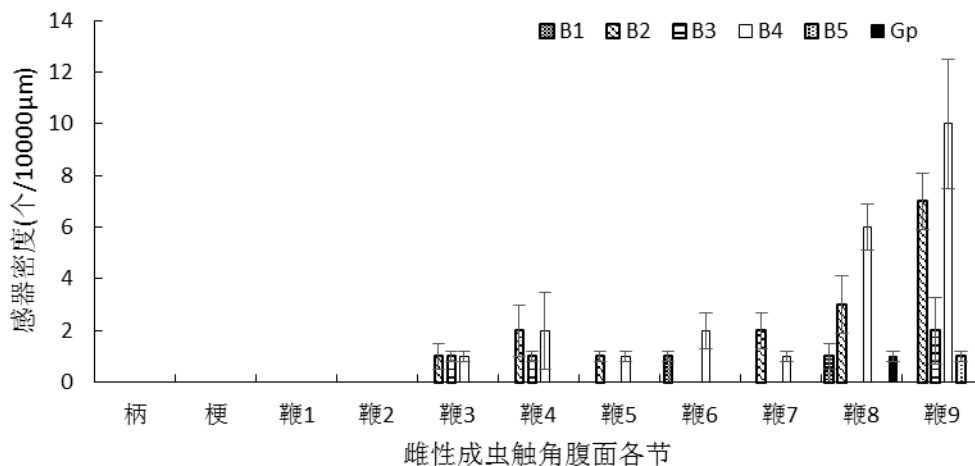


图 13. 锥形感器 I (B1)、锥形感器 II (B2)、锥形感器 III (B3)、锥形感器 IV (B4)、锥形感器 V (B5) 和凹槽钉形感器 (Gp) 在雌性成虫触角各节腹面的分布密度。

Fig. 13 density and distribution of Sensilla basiconica I (B1), Sensilla basiconica II (B2), Sensilla basiconica III (B3), Sensilla basiconica IV (B4), Sensilla basiconica V (B5) and Grooved peg sensilla (Gp) on the ventral side of each segment of female adults antennae.

290

295

2.3.3 Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles)

Böhm 氏鬃毛在咖啡脊虎天牛的触角上的数量很少，仅分布于柄节和梗节基部凸起的区域 (如图 3. f)，且越靠近基部，Böhm 氏鬃毛的弯曲度越大。Böhm 氏鬃毛的分布在雌雄成虫触角上无明显差异，在两性成虫触角梗节基部的分布量要多于在柄节基部的分布量，在梗节基部背面的分布量要多于在梗节基部腹面的分布量，且多位于梗节基部背腹面外侧。因此在本文的取样统计中没有表现。

300

2.3.4 凹槽钉形感器 (Grooved peg sensilla)

凹槽钉形感器在咖啡脊虎天牛雌雄成虫触角上的分布量比较多，从第 3 鞭节到第 9 鞭节都有分布 (如图 7, 11)，且在背面中间的分布量多于在内外侧的分布量。凹槽钉形感器零散分布在各刺形感器和锥形感器之间，在背面的分布量要多于在腹面的分布量 (如图 11, 13)。凹槽钉形感器的分布在雌雄两性之间没有明显的差异。凹槽钉形感器的大小与锥形感器相近，但是它的分布在雄性咖啡脊虎天牛的集中分布区中较少发现，相反在集中分布区外发现较多。

305

2.3.5 钟形感器 (Sensilla campaniformia)

钟形感器在咖啡脊虎天牛雌雄成虫触角上的分布差异较大，在雄性成虫触角背面各鞭节均有分布，且在雄性成虫末节的分布量要多于在雌性成虫末节的分布量，在雌性成虫除末节外其余各节极少发现。钟形感器从雄性咖啡脊虎天牛触角背面第一鞭节开始出现，在末节的凹窝中呈集中分布，在其余各鞭节多分布于背面内侧的锥形感器集中的条带区内。

310

3 讨论

315

本文中在咖啡脊虎天牛上共观察到 5 类 14 种触角感器，而根据 Schneider 较早对于感器的分类和后来其他作者对感器的分类，目前感器类型总共有 10 多种^[7, 8]，如根据亚型分类可达几十种。各种感器由于其所属物种、所处环境及分布区域的差异，造成形态上可能会有不同的变化，这给感器分类造成了很大困难，可能这也是目前造成感器命名差异的原因之一。

320 相似或相近的传感器, 在不同的文献中有不同的命名。本文中观察到的刺型传感器 I 与 *Phoracantha recurva* 上中观察到的刺形传感器 I (Aporous sensilla chaetica of type I)相似, 而同样相似的传感器在松墨天牛传感器的研究中被命名为栓锥形传感器 I (styloconic sensillum)^[28]。本文所描述的凹槽钉形传感器(Grooved peg sensilla)与鞘翅目叶甲总科(Coleoptera: Chrysomelidae)的油菜金头跳甲(*Psylliodes chrysocephala*)上发现的凹槽钉形传感器几乎相同^[29], 而同时也与
325 *Harmonia axyridis* Pallas 上发现的锥型传感器III型^[19]、*Semiadalia undecimnotata*^[30]和烟草甲 *Lasioderma serricornis* (Fabricius)^[25] 上发现的锥形传感器 II 型以及 *C. aeruginosa* 的腔锥型传感器十分相近^[20]。传感器命名的差异主要出现在像凹槽钉形传感器、部分锥形传感器、钟形传感器和 Böhm 氏鬃毛等形态和大小较为相近的传感器之间, 在一些形态有明显差异的传感器之间出现命名差异的情况相对较少。由于亲缘关系较近的昆虫, 他们的的传感器类型和形态也较相近^[8], 因此,
330 本文对咖啡脊虎天牛触角传感器的命名, 主要依据亲缘关系的远近以及传感器扫描电镜照片与不同文献中传感器特征的相似性。

不同形态的传感器有不同的功能, 在目前的研究中, 触角传感器主要具有机械传感器、化学传感器、重力传感器、温湿度及冷觉传感器等功能^[7]。刺形传感器在大多数文献中认为是机械传感器, 可能与环境选择有关^[8, 31], 有时也具有化学传感器的功能。在 Merivee E 等对步甲 *Bembidion properans* Steph 的传感器研究中, 刺形传感器 I、III 末端较尖是机械感受器, 刺形传感器 II 末端较顿是化学感受器^[32]。锥形传感器有化学和机械传感器的功能, 薄壁的锥形传感器有丰富的神经细胞, 对植物和天敌气味敏感, 在植食性昆虫寄主定位中有重要的作用^[8, 31, 33-35]。在对半翅目蛛缘蝽科(Hemiptera: Alydidae)昆虫 *Leptocoryza acuta* 的触角传感器的研究中发现, 锥形传感器能够感受机械和化学刺激, 末端有孔。具孔和刻槽是嗅觉传感器的特征, 这些特征可能使某些厚壁传感器具有化学和机械传感器的双重特性^[36]。钟形传感器是目前发现较少的传感器, 对二氧化碳、温湿度及气味物质敏感^[8, 31]。Kim 等认为钟形传感器也可能能够感受机械损伤对表皮造成的压力^[33]。Böhm 氏鬃毛被 Schneider 认为是重力感受器^[15]。在稻纵卷叶螟上的研究中, 认为 Böhm 氏鬃毛是嗅觉感受器^[37]。在 Kim 等对步甲科昆虫 *Carabus (Isiocarabus) fiduciaris saishutoicus* Csiki 的传感器的研究中发现, 锥形传感器 VI 和 VII 是本体感受器, 感受身体在空间运动和位置的变更, 这两类传感器可能与本文的 Böhm 氏鬃毛相似^[33]。
335
340
345

传感器的功能与其形态结构有密切的关系, 单孔传感器壁厚, 多孔传感器壁薄, 许多多孔的传感器常常位于一些大型机械传感器保护的区域, 多孔凹槽形传感器对不同的气味分子有反应^[38]。Altner 在传感器的结构与功能的研究中也发现, 管状孔的刺激分子传导结构只在光滑单壁的钉形传感器中观察到, 而充满分泌物的通道只在凹槽双壁传感器中出现。光滑单壁钉形传感器对多元酸有特别的敏感性, 而双壁传感器对多元醇和多元胺更敏感^[34]。以上描述的传感器多为锥形传感器, 凹槽钉形传感器及钟形传感器。这些传感器对于不同物质的反应不仅与表观结构有关, 还受内部神经元的影响, 而在某种单一的传感器上可能同时含有多种多样的神经元细胞, 因此这些神经元感受细胞对于特定的气味刺激并不一定表现出相同的反应^[35]。
350
355

根据以上的分析和本文所观察到的传感器类型及分布特征, 我们推测咖啡脊虎天牛柄节和梗节上的传感器主要感受重力及个体触角位置变化, 鞭节上随着传感器种类的增加, 特别是锥形传感器、钟形传感器及凹槽钉形传感器的增加, 对各种气味物质可能有更强的感受作用。刺形传感器 I 在触角背负面的形态差异, 可能暗示咖啡脊虎天牛触角腹面具有更大的机械感受能力, 对触角及个体有保护作用。锥形传感器在雌雄触角上的分布差异, 可能暗示雄性触角对某些气味分子有更强的化感作用, 同时可能对气味分子的来源方向有一定的判断能力。在咖啡脊虎天牛触角末节具有更多种类的传感器, 这可能表示触角末节具有多种功能, 可能在寄主定位和环
360

境判断等方面有重要的意义。本实验中,在自然状态下观察到咖啡脊虎天牛有沿基部向端部方向舔触角的行为,这一行为是发生在两性昆虫接触之后,这说明触角上的触觉传感器可能有感受性信息素的化学刺激的作用。

对于触角不同传感器功能的推测,很大程度上取决于传感器的分类和传感器的形态结构。然而由于样品处理方法的差异和扫描电镜观察精度的限制,某些很小的传感器及传感器表面的某些细微结构,如传感器壁孔,很难观察到或观察清楚^[39]。因此对于传感器类型的区分和功能的判断就会有影响。本文中观察到的锥形感器V分为一长一短的小叉,与程红等在青杨脊虎天牛(*Xylotrechus rusticus* L.)中观察到的锥形感器V十分相似,但是在传感器壁上没有观察到如程红等所说的明显的孔^[40]。运用扫描电子显微镜观察昆虫触角传感器并对触角传感器进行分类,可以为触角传感器的功能研究提供一个必要的结构和分类基础,而关于功能推测的准确性等更进一步的研究需要结合透射电镜及电生理测试等相关技术才能确定。了解咖啡脊虎天牛触角传感器的结构、功能、分类及分布特征,对于研究咖啡脊虎天牛对内外环境的感受机制和咖啡脊虎天牛的防治方法具有重要的意义。

致谢

感谢中科院动物所林美英老师在咖啡脊虎天牛成虫雌雄鉴别方面给予的指导和帮助,感谢中国医学科学院药用植物研究所闻杰老师和赵葆华老师在扫描电镜制样及样品观察方面给予的指导和帮助,也感谢本实验室的徐常青老师、刘赛师兄等所有成员给予的支持和帮助。

[参考文献] (References)

- 380 [1] 彭涛, 钟宁. 咖啡天字脊虎天牛和咖啡脊虎天牛研究概述[J]. 云南热作科技, 1997, 20(2): 35-38
- [2] 邝炳乾. 广西咖啡树两种虎天牛的研究[J]. 昆虫学报, 1977, 20(1): 49-56.
- [3] 刘昌芬. 小粒种咖啡主干和一级分枝刮皮有效防治咖啡虎天牛[J]. 云南热作科技, 1996, 19(2): 45-48.
- [4] 程惠珍, 孟现华, 陈君等. 肿腿蜂对蛀干害虫控制效能的评估[J]. 中药材, 2003, 26(1): 1-3.
- [5] 刘中求. 金银花病虫害发生与防治[J]. 湖南林业科技, 2004, 31(4): 56-57.
- 385 [6] 诸葛飘飘, 罗森林, 王满困等. 云斑天牛头部附器传感器的扫描电镜观察[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 116-121+185-186.
- [7] 张晓军, 孙伟, 张健等. 鞘翅目昆虫触角传感器研究进展[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(7): 2932-2935.
- [8] 马瑞燕, 杜家纬. 昆虫的触角传感器[J]. 昆虫知识, 2000, 37(3): 179-183.
- [9] Zhang D, Wang Q K, Hu D F, et al. Cuticular structures on antennae of the bot fly, *Portschinskia magnifica* (Diptera: Oestridae)[J]. Parasitology research, 2012, 111(4): 1651-9.
- 390 [10] Gao Y, Luo L Z, Hammond A. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae)[J]. Micron, 2007, 38(6): 684-693.
- [11] Liu X H, Luo Y Q, Cao C J, et al. Scanning electron microscopy of antennal sensible of *Anoplistes halodendri halodendri* and *Anoplistes halodendri ephippium* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Microscopy Research and Technique, 2011, 75(3): 367-373.
- 395 [12] Lopes O, Barata E N, Mustaparta H, et al. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Arthropod Struct Dev, 2002, 31(1): 1-13.
- [13] 程红, 严善春, 徐波等. 青杨脊虎天牛触角主要传感器的超微结构及其分布[J]. 昆虫知识, 2008, 45(2): 223-232.
- 400 [14] 胡文静, 陈文龙, 韦卫等. 茶银尺蠖雄蛾触角的扫描电镜观察[J]. 昆虫知识, 2010, 47(5): 938-940.
- [15] Schneider D. Insect antennae[J]. Annual review of entomology, 1964, 9(1): 103-122.
- [16] Crook D J, Higgins R A, Ramaswamy S B. Antennal morphology of the soybean stemborer *Dectes texanus texanus* LeConte (Coleoptera : Cerambycidae)[J]. Journal of the Kansas Entomological Society, 2003, 76(3): 397-405.
- 405 [17] Stacconi M V R, Romani R. Antennal Sensory Structures in *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae)[J]. Microscopy Research and Technique, 2012, 75(4): 458-466.
- [18] FAUCHEUX M J. Antennal sensilla of the yellow longicorn beetle *Phoracantha recurva* Newman, 1840: distribution and comparison with *Phoracantha semipunctata* (Fabricius, 1775)(Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Bulletin de l'Institut Scientifique, 2011, 33(1): 19-29.
- 410

- [19] Chi D F, Wang G L, Liu J W, et al. Antennal Morphology and Sensilla of Asian Multicolored Ladybird Beetles, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. *Entomological News*, 2009, 120(2): 137-152.
- [20] Zhang L, Ren L L, Luo Y Q, et al. Scanning electron microscopy analysis of the cephalic sensilla of *Chrysolina aeruginosa* Fald.(Coleoptera, Chrysomelidae)[J]. *Microscopy Research and Technique*, 2013, 76(4): 423-431.
- 415 [21] Kang G J, Zhu Z R, Cheng J A, et al. Antennal Sensilla of Parthenogenetic and Bisexual *Lissorhoptrus oryzophilus* (Coleoptera: Curculionidae)[J]. *Florida Entomologist*, 2012, 95(1): 8-15.
- [22] 韩颖, 张青文, 路大光. 松褐天牛触角传感器的扫描电镜观察[J]. *昆虫知识*, 2005, 42(6): 681-685.
- [23] 邹德玉, 张礼生, 陈红印. 豌豆潜蝇姬小蜂雌蜂触角传感器的扫描电镜观察[J]. *昆虫知识*, 2009, 46(1): 90-96.
- 420 [24] Ploomi A, Merivee E, Rahi M, et al. Antennal sensilla in ground beetles (Coleoptera, Carabidae)[J]. *Agron Res*, 2003, 1(2): 221-228.
- [25] 安靖靖, 李为争, 原国辉等. 烟草甲触角传感器的扫描电镜观察[J]. *昆虫知识*, 2009, 46(5): 714-718.
- [26] 阎雄飞, 孙月琴, 刘永华等. 光肩星天牛触角感受器的环境扫描电镜观察[J]. *林业科学*, 2010, 46(11): 104-109+191-194.
- 425 [27] 杨立军, 李新岗. 松果梢斑螟触角感受器的扫描电镜观察[J]. *西北林学院学报*, 2007, 22(3): 127-130.
- [28] 宁眺, 刘拥军, 孙江华. 松墨天牛成虫头部感受器超微结构的观察[J]. *昆虫知识*, 2004, 41(6): 566-571.
- [29] Bartlet E, Romani R, Williams I H, et al. Functional anatomy of sensory structures on the antennae of *Psylliodes chrysocephala* L.(Coleoptera: Chrysomelidae)[J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1999, 28(4): 291-300.
- 430 [30] Jourdan H, Barbier R, Bernard J, et al. Antennal sensilla and sexual dimorphism of the adult ladybird beetle *Semiadalia undecimnotata* Schn.(Coleoptera: Coccinellidae)[J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1995, 24(3): 307-322.
- [31] 那杰, 于维熙, 李玉萍等. 昆虫触角传感器的种类及其生理生态学意义[J]. *沈阳师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 26(2): 213-216.
- 435 [32] Merivee E, Ploomi A, Rahi M, et al. Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion properans* Steph.(Coleoptera, Carabidae)[J]. *Micron*, 2002, 33(5): 429-440.
- [33] Kim J L, Yamasaki T. Sensilla of *Carabus (Isiocarabus) fiduciaris saishutoicus* Csiki (Coleoptera : Carabidae)[J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1996, 25(1-2): 153-172.
- 440 [34] Altner H, Sass H, Altner I. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*[J]. *Cell and Tissue Research*, 1977, 176(3): 389-405.
- [35] Clyne P, Grant A, O'Connell R, et al. Odorant response of individual sensilla on the *Drosophila* antenna[J]. *Invertebrate Neuroscience*, 1997, 3(2-3): 127-135.
- [36] Roy G C, Chakraborty K, Kundu L M. Observation on the ultra structure of important antennal sensilla of *Leptocoryza acuta* (Thunberg)(Hemiptera: Alydidae)[J]. *Current Biotica*, 2012, 6(3): 294-303.
- 445 [37] Sun X, Wang M Q, Zhang G A. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae)[J]. *Microscopy Research and Technique*, 2011, 74(2): 113-121.
- [38] Zacharuk R Y. Ultrastructure and function of insect chemosensilla[J]. *Annual review of entomology*, 1980, 25(1): 27-47.
- 450 [39] FAUCHEUX M J. Antennal sensilla in adult males of five species of *Coleophora* (Coleophoridae): Considerations on their structure and function[J]. *Nota lepidopterologica*, 2011, 34(2): 93-101.
- [40] 程红, 严善春, 徐波等. 青杨脊虎天牛触角传感器的分布特征及特殊的传感器类型[J]. *昆虫知识*, 2008, 45(5): 743-749.