



吕东, 赵祐, 赵兴鹏, 赵明, 张宏斌, 赵国生, 陈敏, 王光宇. 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 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (4): 1028 - 1036.

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

吕东¹, 赵祐¹, 赵兴鹏¹, 赵明¹, 张宏斌¹,
赵国生¹, 陈敏^{2*}, 王光宇^{2*}

(1. 甘肃省祁连山水源涵养林研究院, 祁连山特有植物繁育及推广国家地方联合工程研究中心, 甘肃省祁连山珍稀树种保护繁育工程研究中心, 张掖 734000; 2. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083)

摘要: 圆柏大痣小蜂 *Megastigmus sabinae* Xu et He 是危害祁连山圆柏球果种仁的寡食性害虫, 其幼虫在球果内蛀食胚乳, 并随球果同步发育, 致使种子成熟后有果无仁, 严重影响祁连山圆柏种子生产。观察和分析圆柏大痣小蜂雌成虫触角、下颚须及产卵器感受器形态特征, 旨在为圆柏大痣小蜂进化和行为策略研究提供基础。运用扫描电镜技术对圆柏大痣小蜂雌成虫的触角、下颚须及产卵器上的感受器进行观察, 并对各感受器的形态特征进行分析。圆柏大痣小蜂触角为膝状, 由支角突、柄节、梗节、环节、索节 (7 节) 和棒节 (3 节) 共 14 亚节组成, 触角总长 $1\,797.56 \pm 24.29 \mu\text{m}$, 表面有 Böhm 氏鬃毛、板形感受器、毛形感受器、刺形感受器、锥形乳头状感器 5 种感器; 下颚须由 5 节组成, 第 1 节粗长, 其余 4 节较细, 表面有毛形感受器、刺形感受器、锥形感受器和栓锥形感受器 4 种感器; 外产卵器由产卵鞘和产卵针组成, 有毛形感受器、栓锥形感受器、半球形感受器和腔锥形感受器, 产卵鞘长 $3.17 \pm 0.22 \text{ mm}$, 表面具 2 类毛形感器, 产卵针长 $5.01 \pm 0.41 \text{ mm}$, 产卵针从基部开始, 分为 3 个产卵瓣, 外侧端部具“八”字形缺刻及 2 个腔锥形感器。圆柏大痣小蜂雌成虫触角、下颚须、产卵器上的感受器类型多样, 形态变化丰富。不同感受器类型间存在一定差异, 是圆柏大痣小蜂为适应生存而进化产生的适应性形态, 不同感器形态与圆柏大痣小蜂寄主选择、产卵及交配策略具有一定的内在联系。本文首次对圆柏大痣小蜂的触角、下颚须、产卵器的感受器形态进行研究报道, 为理解圆柏大痣小蜂的形态特征、进化和行为策略研究提供理论依据。

关键词: 圆柏大痣小蜂; 超微结构; 触角; 下颚须; 产卵器

中图分类号: Q964; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 04-1028-09

Ultrastructural observation of female adults antennae, maxillary palp and ovipositor sensilla of *Megastigmus sabinae* Xu et He

LV Dong¹, ZHAO Hu¹, ZHAO Xing-Peng¹, ZHAO Ming¹, ZHANG Hong-Bin¹, ZHAO Guo-Sheng¹, CHEN Min^{2*}, WANG Guang-Yu^{2*} (1. Academy of Water Resource Conservation Forests of Qilian Mountains in Gansu Province, Zhangye 734000, Gansu Province, China; 2. Key Laboratory of Beijing for Control to Forest Pest, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: *Megastigmus sabinae* Xu et He is an oligotrophic pest that harms the seed kernels of *Sabina przewalskii* Kom. The larvae eat endosperm in the cones and develop synchronously with the cones, resulting in fruitless seeds after the seeds mature. Seriously affect the seed production of *Sabina przewalskii* Kom. To observe and analyze the morphological characteristics of the antennae, maxillary palp and ovipositor

基金项目: 国家自然科学基金 (31860210)

作者简介: 吕东, 男, 1978 年生, 甘肃靖远人, 本科, 副研究员, 研究方向为林业有害生物防治, E-mail: jiuwubaba@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 王光宇, 硕士, 研究方向为森林保护 (昆虫方向), E-mail: Uni_Wgy20@163.com; 陈敏, 女, 博士, 副教授, 研究方向为昆虫分子生态学, E-mail: minch@bjfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-05-10; 接受日期 Accepted: 2020-06-05

receptors of the female adult of *M. sabinae*, aiming to provide a basis for the research on the evolution and behavior strategies of the larvae of *M. sabinae*. Scanning electron microscopy was used to observe the antennae, maxipalp and the receptors on the ovipositor of the female adult of *M. sabinae*. The antennae of *M. sabinae* are knee-shaped, consisting of 14 subsections, radicle, scape, pedicel, annellus, funicle (7 sections), clava (3 sections). Total length 24.29 μm , with Böhm bristles, placoid sensilla, trichoid sensilla, chaetica sensilla, basiconic mastoid sensilla on the surface; the maxipalp composed of 5 sections, the first section is thick and long, and the remaining 4 sections is thin, it has four types of sensors: trichoid sensilla, chaetica sensilla, styloconic sensilla and basiconic sensilla; The external ovipositor is composed of ovipositor sheath and specula-speculae. It has a trichoid sensilla, coeloconic sensilla, misphaeric sensilla and styloconic sensilla. The ovipositor sheath is 3.17 ± 0.22 mm long, with 2 types of trichoid sensilla on the surface, and the specula-speculae is 5.01 ± 0.41 mm long. The specula-speculae starts at the base and is divided into 3 valves, and the outer end has an "eight" shape Notch and 2 styloconic sensilla. The female receptors on antennae, maxipalp and ovipositors of *M. sabinae* are diversal and rich in morphological changes. There are certain differences between different types of receptors, which are the adaptive morphology produced by the small mole of *M. sabinae* to adapt to survival. This article is the first report on the antennae, maxipalp and ovipositor receptors, and provides a theoretical basis for understanding the morphological characteristics, evolution, and behavioral strategies of the small mollusk.

Key words: *Megastigmus sabinae* Xu et He; ultrastructure; antennae; maxipalp; ovipositor

昆虫的感器 (sensilla) 是感受环境和体外信息的结构和功能单位 (孟晶等, 2015), 由体壁特化形成, 分布于昆虫体躯的各个部位, 主要分布于触角 (antenna)、口器 (mouthparts)、足 (leg)、尾须 (tarsi) 和产卵器 (ovipositor) 等部位 (Erich, 1992; Van, 1996), 在昆虫的觅食、寻偶、交配、迁飞和避敌等活动中接受来自体内、外的物理或化学刺激, 通过神经系统和分泌系统的协调作用, 调节和控制着昆虫的生理和行为反应。昆虫头部触角、下颚须上的感器具有触觉、嗅觉和味觉的功能, 在昆虫的取食和寄主定位过程中发挥着重要作用 (邹德玉等, 2009)。昆虫产卵器上的感器可检测、识别、选择寄主 (谷小红等, 2017)。昆虫产卵器上感器种类、数量比触角、下颚须和下唇须上的感器少, 感器类型主要为刺形感器、锥形感器和毛形感器等 (王世贵等, 2007; 徐晓蕊等, 2012; 张璐, 2015)。目前, 国内已有很多学者运用扫描电子显微镜 (SEM) 技术对鞘翅目、鳞翅目、双翅目和膜翅目等多种昆虫的感器进行了研究 (Chadha and Roome, 1980; Gao and Luo *et al.*, 2007; Mi and Sun *et al.*, 2012)。昆虫感器的超显微结构观察, 为昆虫分类学研究和系统学研究提供了可靠依据。

圆柏大痣小蜂 *Megastigmus sabinae* Xu et He 属膜翅目长尾小蜂科, 是危害祁连圆柏健康球果种仁的寡食性害虫, 对寄主植物球果存在专一性危

害。圆柏大痣小蜂成虫产卵于祁连圆柏健康幼球果后, 初孵幼虫在球果内随着幼虫发育对球果胚乳进行蛀食, 幼虫和球果的发育存在完美的协同进化关系, 圆柏大痣小蜂幼虫随着发育, 蛀食健康球果内的胚乳, 致使祁连圆柏种子成熟后有果无仁, 给祁连圆柏种子产量和质量造成严重的影响。目前关于圆柏大痣小蜂的研究, 主要集中在圆柏大痣小蜂生物生态学、羽化期预测预报 (吴洪源等, 1992)、生活习性及其防治技术 (李秉新等, 1991)、幼虫空间分布格局 (李秉新等, 2014)、羽化生态学特性及幼虫空间分布 (吕东等, 2017) 及产卵特性等方面, 圆柏大痣小蜂成虫触角、下颚须及产卵器感器研究还未涉及。本文以圆柏大痣小蜂为研究对象, 采用光学显微镜和扫描电子显微镜对圆柏大痣小蜂的雌成虫触角、下颚须及产卵器的感器进行观察, 描述和分析圆柏大痣小蜂成虫触角、下颚须及产卵器感器的超微结构, 旨在明确圆柏大痣小蜂成虫触角、下颚须及产卵器感器的类型, 为圆柏大痣小蜂防治提供有效的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2019年7月, 在甘肃省张掖市肃南裕固族自治县头滩林区 (N 38°32'57", E 100°14'34") 的祁

连圆柏林中采集 2 a 生祁连圆柏球果带回实验室。将采回的 2 a 生祁连圆柏球果置于种子发芽盒（长 × 宽 × 高 = 24 cm × 14 cm × 5.5 cm）内，放置在恒温培养箱中，从球果内羽化后的成虫作为本试验用虫，恒温培养箱条件（温度 26℃，光照：黑暗时间为 16 h:8 h，相对湿度 60%）。

1.2 产卵器、触角和下颚须感受器扫描电镜观察

将羽化后的 1 d 圆柏大痣小蜂雌成虫置于 75% 酒精杀死，在室温下用 2.5% 的戊二醛将供试雌成虫固定 6 h 后取出备用。用解剖镜（德国，LEICA MZ6）取下圆柏大痣小蜂雌蜂的头部及产卵器，摘取头部及产卵器后用 pH 7.2 的磷酸缓冲液超声波清洗 3 次，每次 10 min，依次用 75%、85%、90%、95%、100% 的乙醇进行梯度脱水，每浓度梯度脱水 15 min，取出在室温条件下用干燥球干燥 48 h，将观察面用导电胶背向水平地粘于样品台上离子溅射器喷金，进行扫描电子显微镜（日本，日立 S-3400N II）观察和拍照。

1.3 数据及图像标注处理

测量所得数据利用 IBM SPSS Statistics 23 进行处理，对扫描电子显微镜所产生的图像用 Adobe

Photoshop CS5 软件修改并标注感受器名称，感受器名称标注参考（那杰，2008）的方法。

2 结果与分析

2.1 圆柏大痣小蜂雌成虫触角扫描电镜观察

触角为膝状，共分为 14 节，由支角突、柄节、梗节、环节、索节和棒节组成，柄节较长，梗节短小，索节由 7 节大小、长度相似的亚节组成，棒节 3 节，区分较不明显。触角总长 $1797.56 \pm 24.29 \mu\text{m}$ ，其中支角突长 $59.80 \pm 2.72 \mu\text{m}$ ；柄节长 $359.02 \pm 18.75 \mu\text{m}$ ；梗节长 $103.36 \pm 10.96 \mu\text{m}$ ；环节长 $48.73 \pm 2.73 \mu\text{m}$ ；索节总长 $984.93 \pm 25.28 \mu\text{m}$ ；棒节总长 $241.72 \pm 7.72 \mu\text{m}$ ，第一亚节长 $107.23 \pm 3.53 \mu\text{m}$ ，第二亚节长 $76.14 \pm 3.29 \mu\text{m}$ ，第三亚节长 $58.35 \pm 4.14 \mu\text{m}$ 。观察到 Böhm 氏鬃毛、板形感受器、毛形感受器 1、刺形感受器 1、锥形乳头状感器五种感器类型。其中，Böhm 氏鬃毛长 $4.5 \sim 7.5 \mu\text{m}$ ，外形呈短刺状，与触角垂直且有基窝，簇状分布于柄节与梗节腹面相接处（图 1 - B）。板型感器长条形，长 $55 \sim$

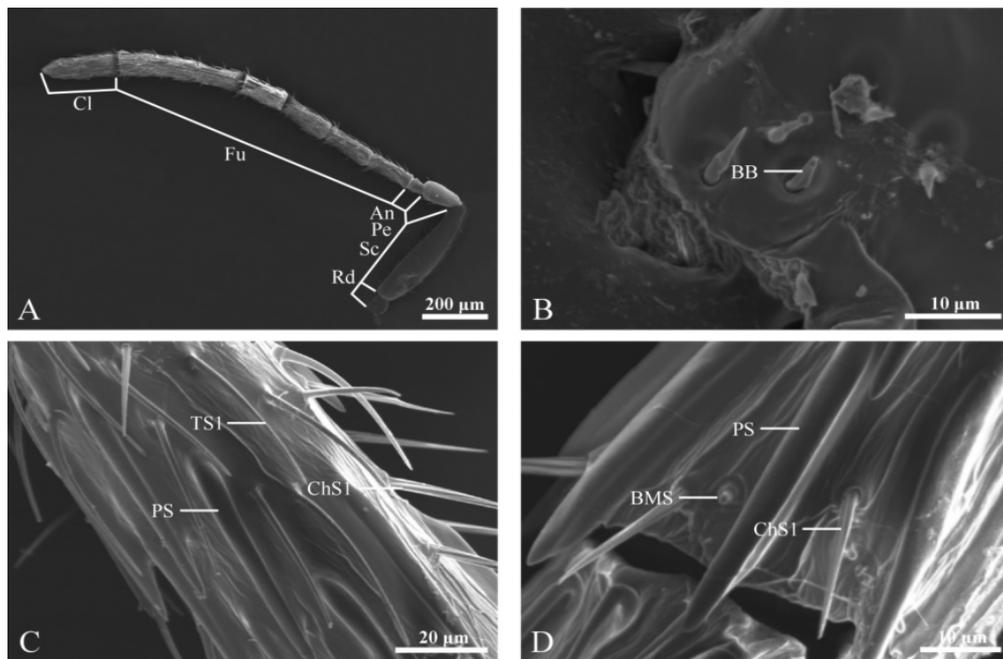


图 1 圆柏大痣小蜂雌成虫触角感器类型及分布

Fig. 1 Antenna sensilla ultrastructure of female *Megastigmus sabinae*

注：A，雌蜂触角；B，支角突基部；C，索节中部；D，第 7 索节端部。Rd，支角突；Sc，柄节；Pe，梗节；An，环节；Fu，索节；Cl，棒节；BB，Böhm 氏鬃毛；PS，板形感受器；TS1，毛形感受器 1；ChS1，刺形感器 1；BMS，锥形乳头状感器。Note: A, Antenna of female; B, Base of radicle; C, Middle of funiculus; D, Ends of funiculus. Rd, Radicula; Sc, Scape; Pe, Pedicel; An, Anellus; Fu, Funiculus; Cl, Clava; BB: Böhm bristles; PS, placoid sensilla; TS1, trichoid sensilla 1; ChS1, chaetica sensilla 1; BMS, basiconic mastoid sensilla.

60 μm 基部与触角连接在一起, 延伸出板状凸起, 端部钝尖、突出, 均匀分布于索节至棒节处 (图 1 - C)。毛形感器 1 细毛发状, 长 30 ~ 50 μm , 有一定弧度, 顶部细且尖, 与触角间形成锐角, 广泛分布于触角各节 (图 1 - C 和图 1 - D)。刺形感器 1 比毛形感器略短, 长 20 ~ 25 μm , 笔直且有棱, 基部较为突出, 游离分布于触角的索节各亚节 (图 1 - C 和图 1 - D)。锥形乳头状感器位于基窝中, 基窝宽约 7.9 μm 形似乳头状突起, 分布于索节端部 (图 1 - D)。

2.2 圆柏大痣小蜂下颚须扫描电镜观察

圆柏大痣下颚须共 5 节, 第 1 节粗且长, 其余 4 节较细, 末节感器明显多于其余四节 (图 2 - A)。共观察到毛形感受器、刺形感受器、锥形感受器和栓锥形感受器 4 种感器类型。其中, 毛形感受

器分为毛形感受器 1 和毛形感受器 2 两个亚型, 毛形感器 1 长 30 ~ 50 μm , 分布于下颚须的第 1、3、4、5 节上; 毛形感器 2 长 75 ~ 100 μm , 只分布于第一节腹面中部 (图 2 - A)。刺形感器分为 3 个亚型, 分别为刺形感器 2、刺形感器 3 和刺形感器 4, 刺形感器 2 与下颚须基本垂直, 长约 8.2 μm , 基部位于第 3 节基部的基窝中, 基窝宽度约 4.6 μm (图 2 - B); 刺形感器 3 长约 7.5 μm , 分布于下颚须末节端部; 刺形感器 4 长约 22.5 μm , 与下颚须夹角约 30° (图 2 - D)。栓锥形感器, 端部钝尖, 基部位于一个突出的圆台状基窝中, 基窝宽约 4.5 μm , 分布于第 3 节腹面端部 (图 2 - C); 锥形感器长约 16.1 μm , 基部宽 3.8 μm , 直立于末节端部 (图 2 - D)。

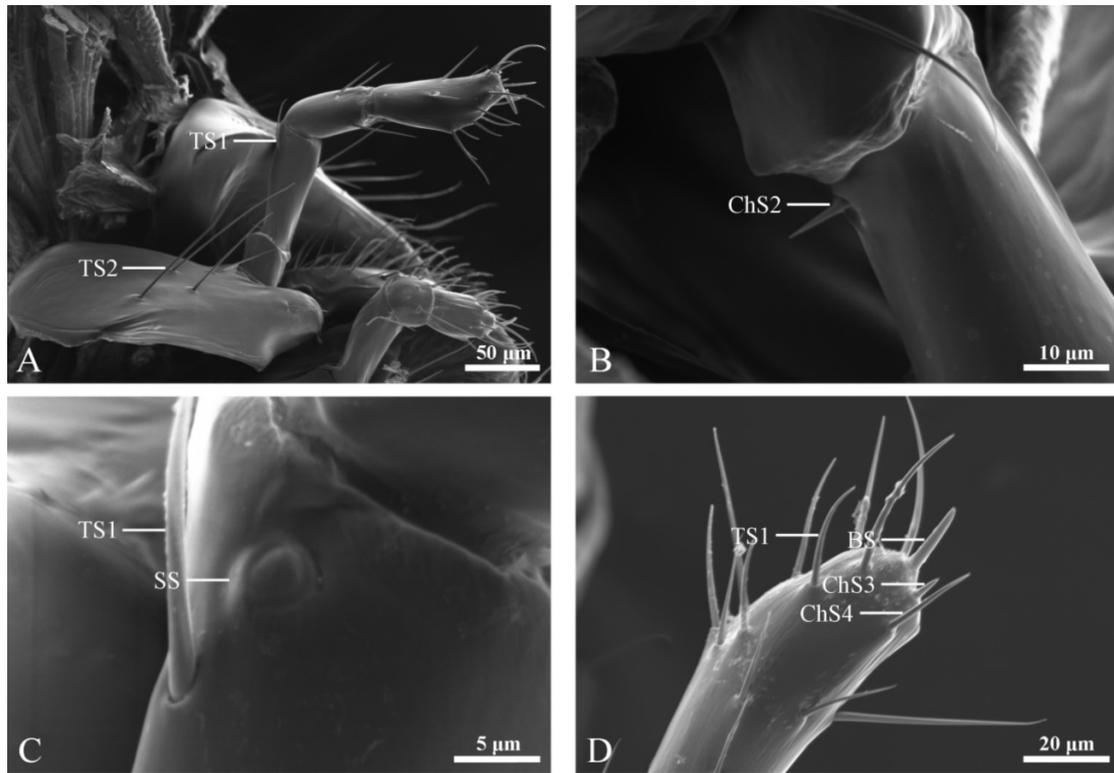


图 2 圆柏大痣小蜂雌成虫下颚须感器类型及分布

Fig. 2 Maxipalp ultrastructure of female *Megastigmus sabiniae*

注: A, 雌蜂下颚须; B, 第 3 节基部; C, 第 3 节端部; D, 第 5 节端部。TS1, 毛形感受器 1; TS2, 毛形感受器 2; ChS2, 刺形感器 2; SS, 栓锥形感器; BS, 锥形感受器; ChS3, 刺形感器 3; ChS4, 刺形感器 4。Note: A, Maxipalp of female; B, Base of the third section; C, Ends of the third section; D, Ends of the fifth section. TS1, trichoid sensilla 1; TS2, trichoid sensilla 2; ChS2, chaetica sensilla 2; SS, styloconic sensilla; BS, basiconic sensilla; ChS3, chaetica sensilla 3; ChS4, chaetica sensilla 4.

2.3 圆柏大痣小蜂产卵器扫描电镜观察

圆柏大痣小蜂外产卵器由产卵鞘和产卵针构

成 (图 3 - A)。共观察到毛形感受器 1、栓锥形感受器、半球形感受器和腔锥形感受器 4 种感器类

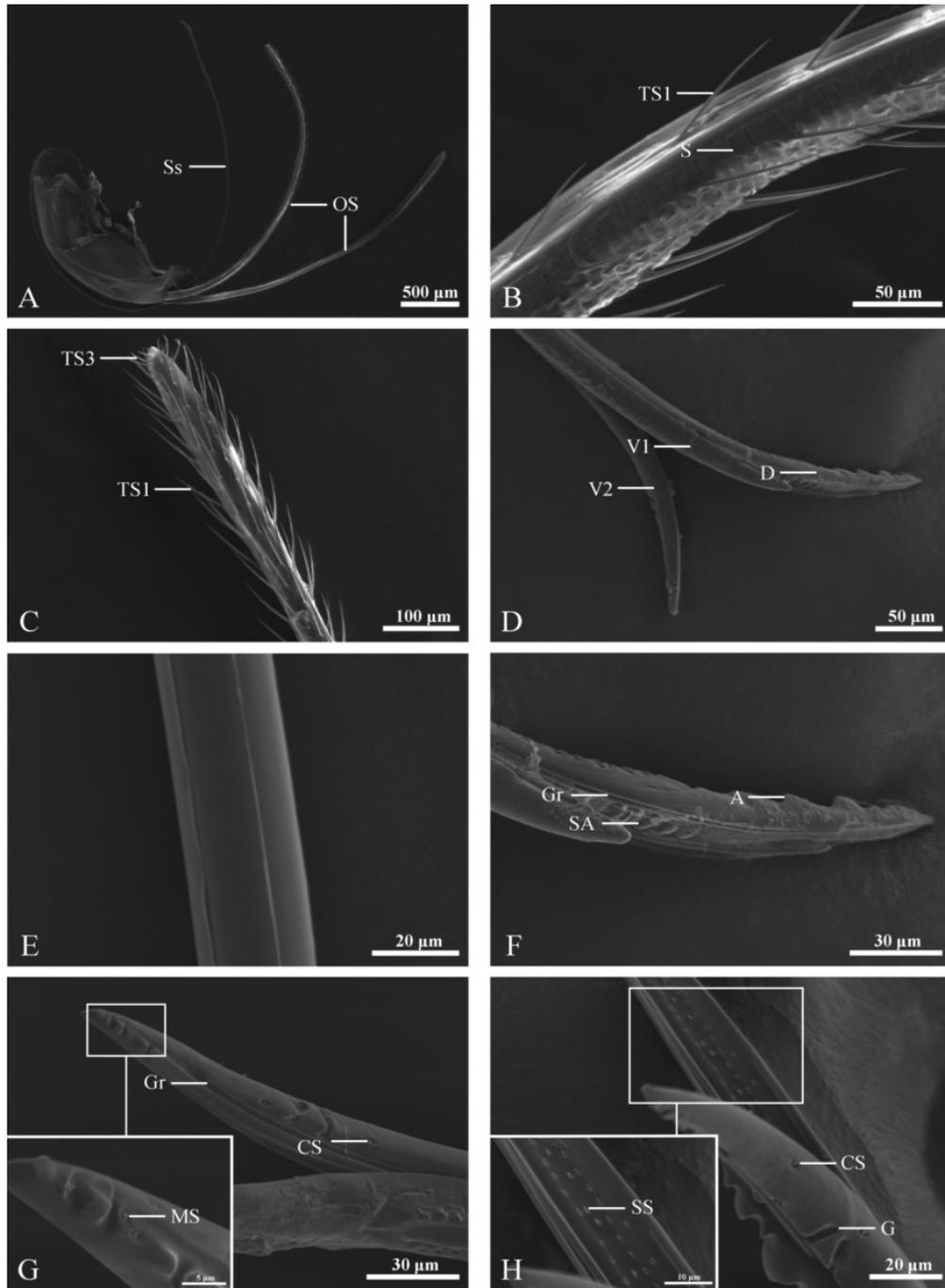


图3 圆柏大痣小蜂雌成虫产卵器感器类型及分布

Fig. 3 Ovipositor ultrastructure of female *Megastigmus Sabinae*

注: A, 雌蜂产卵器; B, 产卵鞘中部; C, 产卵鞘端部; D, 产卵针中部; E, 产卵针端部; F, 背产卵瓣; G, 腹产卵瓣1端部内侧; H, 腹产卵瓣2端部外侧及背产卵瓣内侧。Ss, 产卵针; OS, 产卵鞘; TS1, 毛形感受器1; S, 横纹; TS3, 毛形感受器3; D, 背产卵瓣; V1, 腹产卵瓣1; V2, 腹产卵瓣2; Gr, 凹槽; SA, 扇形突起; A, 倒钩状组织; CS, 腔锥形感器; MS, 半球形感器; SS, 栓锥形感器; G, 缺刻。Note: A, Ovipositor of female; B, Middle of ovipositor sheath; C, Ends of ovipositor sheath; D, Middle of specula - speculae; E, Ends of specula - speculae; F, Dorsal valves; G, Ends of inside ventral valves1; H, Ends of outside ventral valves 2 and inside dorsal valves. Ss, specula - speculae; Os, ovipositor sheath; TS1, trichoid sensilla 1; S, striation; TS3, trichoid sensilla 3; D, dorsal valves; V1, ventral valves 1; V2, ventral valves 2; Gr, groove; SA, sectorapophysis; A, barb - like apophyse; CS, coeloconic sensilla; MS, misphaericis sensilla; SS, styloconic sensilla; G, gap.

型。产卵鞘长 3.17 ± 0.22 mm, 分为两部分包裹产卵针, 产卵鞘内外表面均分布毛形传感器, 共有 2 个亚型, 其中, 产卵鞘中部内侧有一列间隔均匀、夹角约 30° 的毛形传感器 1, 外侧具横纹且毛形传感器分布较密集; 端部分布着毛形传感器 3, 长约 $16.5 \sim 27.5$ μm , 与产卵鞘夹角接近 90° (图 3-B 和图 3-C)。产卵针长 5.01 ± 0.41 mm, 由刺基板基部开始, 分为 3 个产卵瓣, 背产卵瓣、腹产卵瓣 1 和腹产卵瓣 2, 产卵瓣外表面基本光滑, 仅能看到接合处 (图 3-E), 接合缝内观察到凹槽 (图 3-F 和图 3-G)。背产卵瓣内侧近端部观察到规则排列的扇状突起, 端部均匀分布大量栓锥形感受器, 外侧端部具倒钩状齿 (图 3-F 和图 3-H)。腹产卵瓣内侧端部观察到横向凹槽及 1 个半球形传感器, 具基窝, 基窝宽 $1.5 \sim 2$ μm 。产卵针外侧端部具“八”字形缺刻及 2 个腔锥形传感器, 位于基窝中, 基窝宽约 4.1 μm , 端部钝圆 (图 3-G 和图 3-H)。

3 结论与讨论

通过对圆柏大痣小蜂雌成虫触角、下颚须、产卵器 3 个部位传感器进行观察分析, 共发现 14 个不同的感受器亚型, 分别为: Böhm 氏鬃毛、板形感受器、毛形感受器 (3 个亚型)、刺形感受器 (4 个亚型)、锥形感受器 (2 个亚型)、栓锥形感受器、乳头形感受器和半球形传感器。这些传感器在不同部位上的类型存在一定差异, 其中下颚须感受器种类最多, 有 7 个不同亚型, 触角和产卵器上各有 5 个不同亚型。圆柏大痣小蜂雌成虫触角共分为 14 节, 分别由支角突、柄节、梗节、环节、索节 (7 个亚节) 和棒节 (3 个亚节) 组成。支角突位于触角窝中, 较为短小, 柄节最长, 与梗节之间夹角约为 90° , 索节各亚节的形状大小相似, 棒节各亚节由基部至端部逐渐变短。

圆柏大痣小蜂作为一种植食性寄生蜂, 其雌成虫触角的传感器类型与其它膜翅目昆虫的触角传感器差别不大 (Baaren and Boivin *et al.*, 1999; Onagbola and Fadamiro, 2008; Xi and Zhu *et al.*, 2011), 共观察到 Böhm 氏鬃毛、板形感受器、毛形感受器 1、刺形感受器 1、锥形乳头状传感器 5 种传感器类型。Böhm 氏鬃毛长 $4.5 \sim 7.5$ μm , 外形呈短刺状, 与触角垂直且有基窝, 簇状分布于柄节端部与梗节腹面相接处, 这与马涛 (2013)、伊志

豪 (2016) 的研究结果相符。同时, Böhm 氏鬃毛在蛭科、夜蛾科、豆象科等昆虫中也被广泛发现 (陈新, 2013; 魏延弟, 2015; 王旭, 2017)。Böhm 氏鬃毛作为一种感受重力和触角位置的机械传感器, 可在昆虫自身的移动过程中感知身体的方位和移动的趋势 (Krishnan and Sudarsan, 2012; 马涛等, 2013), 这可能在圆柏大痣小蜂寻找寄主并感知产卵的过程中起重要作用。

触角上的板型传感器基部长条形, 与触角表面连接在一起, 延伸出一个较为宽大的瘦长椭圆形端部钝尖、突出, 长 $55 \sim 60$ μm 。这与姬蜂科触角上的分布相同, 圆柏大痣小蜂触角上的板形传感器均匀分布于索节至棒节处 (邹德玉等, 2008)。有研究通过对红足侧沟茧蜂 *Anomala cuprea* 触角上的板形传感器进行透射电镜观察与单细胞电位记录实验, 发现其对不同的挥发性物质有着强烈的敏感性, 这表明板型传感器有化学感知的功能 (Ochieng and Zhu, 2000), 另有研究认为板形传感器为雌雄寄生蜂寻找寄主和交配奠定了基础 (高艳, 2006), 因此, 板形传感器可能在雌蜂寻找适宜的球果产卵的过程中发挥了重要作用。

毛形传感器 1 细毛发状, 长 $30 \sim 50$ μm , 基部具有臼状窝, 有一定弧度, 顶部细且尖, 与触角间形成 $30 \sim 60^\circ$ 的锐角, 广泛分布于触角各节。作为广泛分布的感受器类型, 毛形传感器 1 的功能被描述为机械感受作用 (Onagbola and Fadamiro, 2008)。在圆柏大痣小蜂的产卵行为过程中, 发现落于祁连圆柏上的圆柏大痣小蜂用触角触探的频率非常高, 因此, 毛形传感器 1 在圆柏大痣小蜂感受球果形态方面起着重要作用。

刺形传感器 1 略短于毛形传感器 1, 长 $20 \sim 25$ μm , 笔直且有棱, 基部较为突出, 游离分布于触角的索节各亚节。这种传感器被广泛的发现于膜翅目蜂科的昆虫中 (Barlin and Vinson, 1981)。赤眼蜂和缨小蜂触角感受器与产卵器感受器的刺形传感器 1 具有机械感受及味觉感受作用 (刘俊红等, 2008)。据此推测, 触角上的刺形传感器可能为圆柏大痣小蜂野外补充营养提供了支持。

锥形乳头状传感器位于基窝中, 基窝宽约 7.9 μm , 传感器形似乳头状突起, 分布于索节端部。有报道称, 在丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 和蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemmiae* 触角索节的端部也观察到锥形乳头状传感器 (Miller, 1972; 赵海燕等, 2013)。这种传感器多发现于寄生蜂的触角

上, 根据 (Miller, 1972) 的研究认为此类感器可能具有嗅觉或感受特殊挥发性物质的功能, 因此锥形乳头状感器很可能在圆柏大痣小蜂区分寄主的过程中发挥了作用。

圆柏大痣小蜂雌成虫口器为典型的咀嚼式口器, 由唇基、上唇、上颚、下唇和下颚组成, 下唇与下颚具下唇须与下颚须, 其中下颚须感器类型最为丰富。下颚须共 5 节, 第 1 节尤其宽大, 与第二节之间夹角约为 90° , 其余 4 节较细短, 第 5 节上的感器明显多于其余四节。共观察到 4 种感受器, 分为 7 个感受器亚型, 分别是毛形感受器 (2 个亚型)、刺形感受器 (3 个亚型)、锥形感受器和栓锥形感受器。

下颚须上的毛形感受器的两个亚型分别为毛形感受器 1 和毛形感受器 2。毛形感受器 1 与触角上的毛形感器相同, 长 $30 \sim 50 \mu\text{m}$, 细毛状, 端部有一定弧度, 基部具有臼状窝, 与触角间形成 $30 \sim 60^\circ$ 的锐角, 分布于下颚须的第 1、3、4、5 节上; 毛形感受器 2 长 $75 \sim 100 \mu\text{m}$, 比毛形感受器 1 长且数量较少, 在形态上变化不大, 只分布于下颚须第一节腹面中部。研究认为此类毛形感器具有机械感受作用 (Onagbola and Fadamiro, 2008), 可能在圆柏大痣小蜂下颚须不断触探的过程中起到感受物体形态的作用。

刺形感器分为 3 个亚型, 分别为刺形感器 2、刺形感器 3 和刺形感器 4, 不同于刺形感器 1, 这 3 个亚型的感器外壁均无棱。刺形感器 2 基部位于第 3 节基部较深的基窝中, 与下颚须基本垂直, 长约 $8.2 \mu\text{m}$, 基窝宽度约 $4.6 \mu\text{m}$; 刺形感器 3 形态上与刺形感器 2 相似, 但无基窝, 与表面夹角约 30° , 长约 $7.5 \mu\text{m}$, 分布于下颚须末节端部; 刺形感器 4 较刺形感器 3 更长, 长约 $22.5 \mu\text{m}$ 。Schneider (1964) 最早描述刺形感器具有机械感受功能, 后有研究发现刺形感器也可以感知温、湿度的变化 (Kaissling, 1986; 马涛等, 2013)。而王旭 (2017) 认为朝鲜毛球蚧的刺形感器还具有味觉感受作用, 因此, 刺形感器对昆虫选择适宜的产卵场所等行为有着积极意义。

栓锥形感器端部钝尖, 基部位于一个突出的圆台状基窝中, 基窝宽约 $4.5 \mu\text{m}$, 分布于下颚须第 3 节腹面端部。栓锥形感器在鞘翅目、鳞翅目、膜翅目的触角和产卵器上被广泛发现, 在触角上被认为具有感知温湿度及植物挥发物气味的作用 (尹新明和蒋书楠, 1995; Brown and Anderson,

1998; 邹德玉等, 1998)。由此, 认为位于下颚须上的产卵器在圆柏大痣小蜂感受温湿度的过程中有一定的作用。

锥形感器比毛形感器和刺形感器粗, 端部钝尖, 长约 $16.1 \mu\text{m}$, 基部宽 $3.8 \mu\text{m}$, 垂直于下颚须末节端部。锥形感器多分布于膜翅目昆虫触角、下颚须和产卵器端部, 具有壁薄、壁孔多的特点 (王义平等, 2008; 邹德玉等, 2009)。据此特点, 推测下颚须上的锥形感器具有嗅觉感受的作用, 利于圆柏大痣小蜂近距离感受寄主气味。

圆柏大痣小蜂雌成虫产卵器由刺基板、产卵器内板、产卵器外板、产卵鞘和产卵针构成, 产卵针自基部分为 3 个产卵瓣, 背产卵瓣、腹产卵瓣 1 和腹产卵瓣 2, 由产卵鞘包裹, 产卵时产卵针与产卵鞘分离。产卵鞘外部密被毛形感器, 内侧包裹产卵针, 产卵针端部具沟槽、缺刻、倒钩状齿、感受器等结构, 其余部分光滑。沟槽与缺刻位于腹产卵瓣侧面上, 腹产卵瓣上的沟槽与背产卵瓣上的纵凸嵌入在一起, 缺刻则能够在平衡槽间气压的过程中起到重要作用, 二者之间的相互协调利于产卵瓣之间的滑动 (邹德玉等, 2009)。倒钩状齿在一些寄生蜂中也被发现, 作用被描述为帮助产卵针突破寄主体壁 (谷小红等, 2017), 据此推断, 背产卵瓣上的倒钩状齿有利于圆柏大痣小蜂产卵时钻透祁连圆柏球果种皮, 并将所产生的碎屑推出。在产卵器上共观察到 4 种感受器, 分为 5 个亚型, 分别为毛形感受器 1、毛形感受器 3、栓锥形感受器、半球形感受器和腔锥形感受器, 其中在产卵针端部新发现一种半球形感受器, 其大小明显小于其它类型的感器, 位于腹产卵瓣内侧端部, 可能具有感知球果内部气味的作用。

产卵鞘表面分布有毛形感器, 共 2 个亚型, 其中, 毛形感器 1 分布于产卵鞘中部内侧, 排成一行且间隔均匀, 外侧具横纹且毛形感器分布较密集, 具有机械感受作用。谷小红等 (2017), 认为其在感受产卵鞘与产卵针分离及外界条件中起到重要作用; 区别于毛形感器的其他亚型, 毛形感器 3 长约 $16.5 \sim 27.5 \mu\text{m}$, 是毛形感器中最短的, 只分布于产卵鞘端部, 与产卵鞘夹角接近 90° 。功能上毛形感器 3 与其它两种感受器不同, 毛形感器 3 还具有嗅觉功能, 具有感受植物挥发物与性信息素的作用 (Naters, 2007; Sun and Xiao *et al.*, 2014)。

产卵针上栓锥形感受器均匀分布于背产卵瓣

内侧端部, Brown 等的研究中对甘蓝根蛆匙胸瘿蜂 *Trybliographa rapae* 产卵器上的栓锥形感器进行了描述 (Brown and Anderson, 1998), 利用透射显微镜技术观察表明栓锥形感器由多个树突的神经元所支配, 栓锥形感器具有感受味觉的功能, 在产卵针的刺探过程中能够识别寄主并做出反应。

产卵针上腔锥形感器可见于膜翅目触角及产卵器上 (洪权春等, 2016), 大痣小蜂的腔锥形感器分布于腹产卵瓣“八”字形缺刻的两侧的基窝中, 端部钝圆, 基窝宽约 4.1 μm 。关于腔锥形感器功能, 大部分认为其具有嗅觉感知的功能, 还有研究认为其也具有感知温湿度功能 (刘曼等, 2013; 洪权春等, 2016)。由于其分布的特殊性, 认为圆柏大痣小蜂腹产卵瓣端部的腔锥形感器可能具有感知寄主植物特定挥发性物质的作用。

参考文献 (References)

- Baaren JV, Boivin G, Lannic JL, et al. Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of Curculionidae [J]. *Zoomorphology*, 1999, 119 (1): 1-8.
- Barlin MR, Vinson SB. Multiporous plate sensilla in antennae of the chalcidoidea (Hymenoptera) [J]. *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 1981, 10 (1): 29-42.
- Brown PE, Anderson M. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositor of *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44 (11): 1017-1025.
- Chadha GK, Roome RE. Oviposition behaviour and the sensilla of the ovipositor of *Chilo partellus* and *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1980, 192 (2): 169-178.
- Chen X. Ultrastructure Study of Antennal Sensillae of Ten Bruchidae Storage Pests [D]. Changchun: Northeast Normal University Master Thesis, 2013. [陈新. 豆象科十种仓储害虫触角感器的超微结构研究 [D]. 长春: 东北师范大学硕士论文, 2013]
- STÄDLER E. Behavioral responses of insects to plant secondary compounds [J]. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, 1992, 45-88.
- Gao Y. Effects of Inducible Resistance in Zea Maize on Related Physiological and Behavioral Performance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae) [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Doctor Thesis, 2006. [高艳. 玉米诱导抗性对甜菜夜蛾和淡色侧沟茧蜂相关生理行为的影响 [D]. 北京: 中国农业科学院博士论文, 2006]
- Gao Y, Luo LZ, Hammond A. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Micron*, 2007, 38 (6): 684-693.
- Gu XH, Cai PM, Yang YC, et al. Scanning electron microscopy observations on the abdominal and ovipositor's sensilla of 4 parasitoids of *Bactrocera dorsalis* [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2017, 46 (6): 601-606. [谷小红, 蔡普默, 杨燕川, 等. 橘小实蝇 4 种寄生蜂腹部和产卵器感器的扫描电镜观察 [J]. 福建农林大学学报 (自然科学版), 2017, 46 (6): 601-606]
- Hun QC, Chen XZ, Li CW. Observation of *Tetrastichus septentrionalis* antenna with scanning electron microscope [J]. *Plant Protection*, 2016, 42 (4): 157-160, 178. [洪权春, 陈素贞, 李成伟. 白蛾黑棒啮小蜂触角扫描电镜观察 [J]. 植物保护, 2016, 42 (4): 157-160, 178]
- Kaissling K. Chemo-electrical transduction in insect olfactory receptors [J]. *Annual Review of Neuroscience*, 1986, 9 (1): 121-145.
- Krishnan A, Prabhakar S, Sudarsan S, et al. The neural mechanisms of antennal positioning in flying moths [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215 (17): 3096-3105.
- Li BX, Lü D, Zhang HB, et al. The spatial distribution pattern of *Megastigmus sabinae* Xu et He larvae in *Sabina przewalskii* Kom. forest [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (2): 276-282. [李秉新, 吕东, 张宏斌, 等. 祁连圆柏林圆柏大痣小蜂幼虫空间分布格局. 环境昆虫学报 [J], 2014, 36 (2): 276-282]
- Li BX, Zhang JY, Fu HE. Study on *Megastigmus sabinae* Xu et He life habit and control technology [J]. *Gansu Forestry Science and Technology*, 1991, 4: 30-35. [李秉新, 张继义, 傅辉恩. 圆柏大痣小蜂生活习性及其防治技术的研究 [J]. 甘肃林业科技, 1991, 4: 30-35]
- Liu M, Ren CG, Yang MF, et al. Ultrastructures of the antennal sensilla in *Algedomia coclesalis* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49 (9): 107-111. [刘曼, 任春光, 杨茂发, 等. 竹织叶野螟触角感器的超微形态特征 [J]. 林业科学, 2013, 49 (9): 107-111]
- Liu JH, Hu HY. The morphology of *Trichogrammatidae* and *Mymaridae* antenna sensilla and ovipositor sensilla [J]. *Journal of Xinjiang University (Natural Science Edition)*, 2008, 25 (2): 204-210. [刘俊红, 胡红英. 赤眼蜂和缨小蜂触角感受器与产卵器感受器的显微形态 [J]. 新疆大学学报 (自然科学版), 2008, 25 (2): 204-210]
- Lü D, Li BX, Zhang HB, et al. Ecological characteristics of *Megastigmus sabinae* Xu et He and its larval spatial distribution [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54 (1): 169-174. [吕东, 李秉新, 张宏斌, 等. 圆柏大痣小蜂羽化的生态学特性及幼虫空间分布 [J]. 应用昆虫学报, 2017, 54 (1): 169-174]
- Ma T, Zhu XJ, Zhang M, et al. Ultrastructural observation of antennal sensilla of *Euzophera pyriella* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Forest Research*, 2013, 26 (3): 274-280. [马涛, 朱雪娇, 张蒙, 等. 库尔勒香梨优斑螟触角感受器超显微结构观察 [J]. 林业科学研究, 2013, 26 (3): 274-280]
- Meng J, Bo WJ, Xiao JH, et al. Morphological characteristics and evolutionary adaptation analysis of the antennal sensilla of fig wasps

- from China [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (7): 800 – 810. [孟晶, 卜文俊, 肖金花, 等. 中国榕小蜂触角感受器形态特征及进化适应性分析 [J]. 昆虫学报, 2015, 58 (7): 800 – 810]
- Mi F, Sun X, Chen J, *et al.* Morphology and ultrastructure of the surface of newly hatched larvae of *Dastarcus helophoroides* (Coleoptera: Bothriideridae) [J]. *Entomologia Generalis*, 2014, 35 (1–2): 21–32.
- Miller MC. Scanning electron microscope studies of the flagellar sense receptors of *Peridesmia discus* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1972, 65 (5): 1119–1124.
- Naters WVDGV, Carlson J. Receptors and neurons for fly odors in *Drosophila* [J]. *Current Biology*, 2007, 17 (7): 606–612.
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, *et al.* Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Arthropod Structure & Development*, 2000, 29 (3): 231–240.
- Onagbola EO, Fadamiro HY. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Micron*, 2008, 39 (5): 526–535.
- Sun L, Xiao HJ, Gu SH, *et al.* The antenna-specific odorant-binding protein AlinOBP13 of the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* is expressed specifically in basiconic sensilla and has high binding affinity to terpenoids [J]. *Insect Molecular Biology*, 2014, 23 (4): 417–434.
- Van Loon JA. Chemosensory basis of feeding and oviposition behaviour in herbivorous insects: A glance at the periphery [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1996, 80: 7–13.
- Wang SG, Jiang YY. Morphology and ultrastructure of ovipositor sensilla of two parasitoids of *Plutella xylostella* [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2007, 32 (2): 369–375. [王世贵, 蒋芸芸. 两种小菜蛾寄生蜂产卵器传感器的形态和超微结构 [J]. 动物分类学报, 2007, 32 (2): 369–375]
- Wang X. Ultrastructure of Antennae and Antennal Sensilla in Scale Insects [D]. Taiyuan: Shanxi University Master Thesis, 2017. [王旭. 蚜虫触角及其感受器的超微结构研究 [D]. 太原: 山西大学硕士学位论文, 2017]
- Wang YP, Wu ZY, Chen XX, *et al.* Observation of the sensilla of *Aleiodes esenbeckii* [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2008, 24 (3): 193–199. [王义平, 吴志毅, 陈学新, 等. 松毛虫脊茧蜂几种重要传感器的扫描电镜观察 [J]. 中国生物防治学报, 2008, 24 (3): 193–199]
- Wei YD. Study of Antennal Microstructure in Six of Noctuidae [D]. Changchun: Jilin Agricultural University Master Thesis, 2015. [魏延弟. 夜蛾科6种害虫触角微结构比较分析 [D]. 长春: 吉林农业大学硕士学位论文, 2015]
- Wu HY, Zhang DH, Chen DY. Studies on the bioecology of *Megastigmus sabiniae* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1992, 28 (4): 367–371. [吴洪源, 张德海, 陈道义. 圆柏大痣小蜂生物生态学研究 [J]. 林业科学, 1992, 28 (4): 367–371]
- Wu HY, Zhang DH, Chen DY. Study on prediction of *Megastigmus sabiniae* Xu et He emergence period [J]. *Practical Forestry Technology*, 1992, 7: 22–23. [吴洪源, 张德海, 陈道义. 圆柏大痣小蜂羽化期的预测预报研究 [J]. 林业实用技术, 1992, 7: 22–23]
- Xu XR, Zhang XC, Qi JY, *et al.* Morphology and ultrastructure of sensilla on the ovipositors of *Chouioia cunea* Yang (Hymenoptera: Eulophidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (4): 459–465. [徐晓蕊, 张旭臣, 祁金玉, 等. 白蛾周氏啮小蜂产卵器传感器的形态和超微结构 [J]. 环境昆虫学报, 2012, 34 (4): 459–465]
- Xi YQ, Yin XM, Zhu CD, *et al.* Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Ooencyrtus phongi* (Hymenoptera: Encyrtidae) [J]. *Microscopy Research and Technique*, 2011, 74 (10): 936–945.
- Yin XM, Jiang SN. SEM observations of main antennal sensilla and receptors of maxillary and labial palps of *Philus antennatus* larvae [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Henanensis*, 1995, 29 (4): 375–377. [尹新明, 蒋书楠. 狭胸天牛幼虫触角主感器及下颚须和下唇须感受器扫描电镜观察 [J]. 河南农业大学学报, 1995, 29 (4): 375–377]
- Yin ZH. Morphological Characteristics and Ultrastructure of Sensilla for Adults of *Agrilus mali* Matsumura (Coleoptera: Buprestidae) [D]. Xianyang: Northwest Agriculture & Forestry University Master Thesis, 2016. [伊志豪. 苹小吉丁成虫的形态特征及全身感受器的超微结构 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2016]
- Zhang L. Comparative Study on Ovipositor Sensilla of Insects with Four Types of Different Oviposition Strategies [D]. Beijing: Beijing Forestry University Master Thesis, 2015. [张璐. 四种不同产卵方式昆虫的产卵器传感器比较研究 [D]. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2015]
- Zhao HY, Lu YY, Zeng L, *et al.* Scanning electron microscopic observation on sensilla of antennal, ovipositor and abdomen in female of *Pachycrepoideus vindemniae* [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2013, 4: 499–503. [赵海燕, 陆永跃, 曾玲, 等. 蝇蛹金小蜂雌虫触角、产卵器及腹部感受器的扫描电镜观察 [J]. 华南农业大学学报, 2013, 4: 499–503]
- Zou DY, Zhang LS, Chen HY. Scanning electron microscopic observation on sensilla of the antenna in female *Diglyphus isaea* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2009, 46 (1): 90–96. [邹德玉, 张礼生, 陈红印. 豌豆潜蝇雌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]