



胡桂林, 张传敏, 路纪琪. 宽胫夜蛾成虫触角和下唇须感器的超微形态 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (3): 756–767.

宽胫夜蛾成虫触角和下唇须感器的超微形态

胡桂林, 张传敏, 路纪琪*

(郑州大学生命科学学院, 生物多样性与生态学研究所, 郑州 450001)

摘要: 触角和下唇须是昆虫头部的重要感觉器官, 其上被有多种类型的感器。宽胫夜蛾 *Protoschinia scutosa* 是一种重要的农业害虫, 但其触角和下唇须感器研究较少。本研究利用扫描电子显微镜观察了宽胫夜蛾的触角和下唇须感器的类型、分布和超微形态。宽胫夜蛾的雌雄触角均为丝状, 雌虫触角鞭节明显短于雄虫。雌雄触角均分布有 8 种类型感器, 分别为 Böhm 氏鬃毛、鳞形感器、毛形感器、刺形感器、耳形感器、锥形感器、腔锥形感器和栓锥形感器。其中, 毛形感器数量最多, 且雄性毛形感器的数量明显多于雌性。宽胫夜蛾的下唇须为长管状, 雌雄下唇须长度无显著差异。共观察到 5 种类型感器, 即毛形感器、钟形感器、鳞形感器、刺形感器和棒形感器。毛形感器分布在下唇须基部第 1 节和端部第 3 节的陷窝器内, 钟形感器位于第 1 节毛形感器簇之中, 鳞形感器在各节均有分布, 刺形感器和棒形感器只见于第 3 节。并对宽胫夜蛾的触角和下唇须感器的功能进行初步的推测和讨论。为昆虫感器功能分析、分类学和行为学研究提供依据。

关键词: 鳞翅目; 夜蛾科; 宽胫夜蛾; 触角; 下唇须; 感器

中图分类号: Q965; S89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 03-756-12

Ultramorphology of adult antennal and labial palp sensilla of *Protoschinia scutosa* (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae)

HU Gui-Lin, ZHANG Chuan-Min, LU Ji-Qi* (Institute of Biodiversity and Ecology, College of Life Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

Abstract: Antennae and labial palp are important sensory organ on the head of insects, usually covered with various types of sensilla. *Protoschinia scutosa* is an important agricultural pest, but the antennal and labial palp sensilla remain unsatisfactorily explored. This study investigated the types, distribution and ultramorphology of the antennal and labial palp sensilla of *P. scutosa* using scanning electron microscopy. The antennae of both sexes of *P. scutosa* were filiform, but female flagellum was significantly shorter than male. Both sexes bear eight types of sensilla on antennae: Böhm's bristles, sensilla squamiformia, s. trichodea, s. chaetica, s. auriculica, s. basiconica, s. coeloconica, and s. styloconica. Sensilla trichodea were the most abundant type among these sensillum types, and males possessed much more sensilla trichodea than females. The labial palp of *P. scutosa* was long tubular, and showed non-significant differences in length between sexes. Five types of sensilla were observed on the labial palp, sensilla trichodea, s. campaniformia, s. squamiformia, s. chaetica and club-shaped sensilla. Sensilla trichodea were located on the basal segment of labial palp and the distal labial pit organ, s.

基金项目: 中国博士后科学基金项目 (2019M662540); 郑州大学博士科研启动经基金 (32211520, 32211784)

作者简介: 胡桂林, 女, 河南南阳人, 博士, 讲师, 研究方向为昆虫系统学与生物多样性, E-mail: huguilin@zzu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 路纪琪, 博士, 教授, 主要研究方向为动物生态和生物多样性, Email: lujq@zzu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-12-22; 接受日期 Accepted: 2021-03-09

campaniformia were distributed among the cluster of s. trichodea on the basal segment, s. squamiformia were present on all three segments, and s. chaetica and club-shaped sensilla were only found on the distal segment. This study briefly predicted and discussed the function of antennal and labial palp sensilla, and would provide a foundation for functional analysis of insect sensilla, taxonomy and behavioral studies.

Key words: Lepidoptera; Noctuidae; *Protoschinia scutosa*; antennae; labial palp; sensilla

昆虫头部是重要的取食和感觉中心,与寄主植物识别、取食偏好和配偶选择等行为密切相关(Zacharuk, 1980),一些重要的感觉器官如触角和口器附肢等聚集于此(Schneider, 1964; Krenn, 2010)。感器(sensillum)是昆虫感觉系统的基本结构和功能单位(Chapmann, 2004),按照外部形态可划分为不同类型,如毛形感器(sensilla trichodea)、锥形感器(sensilla basiconica)、刺形感器(sensilla chaetica)、腔锥形感器(sensilla coeloconica)、钟形感器(sensilla campaniformia)等。依据功能特性,这些感器又可分为机械感器(mechanosensitive sensilla)、化学感器(chemosensitive sensilla)、温度感器(thermosensitive sensilla)和湿度感器(hygrosensitive sensilla)等。昆虫触角和口器的感器形态,不仅能为系统分类提供重要的鉴定特征(Hallberg and Hansson, 1999; Liang and Fletcher, 2002),还可为生物学和行为学研究提供功能预测(Zacharuk, 1980; 1985)。

鳞翅目昆虫的触角通常为棒状、丝状或双栉齿状,其上覆盖厚厚的鳞片和多种类型的感器,可以捕捉气味分子和二氧化碳(CO₂),也能感知温湿度变化及机械刺激等(Hansson and Stensmyr, 2011)。研究表明,鳞翅目昆虫的触角感器呈规律性排布,具有明显的种间差异性和种内特异性,因而是重要的分类鉴定特征。下唇须是鳞翅目成虫口器的重要组成部分,其上通常覆盖很多鳞片和感器(Krenn, 2010)。下唇须末节顶端具有陷窝器(palp-pit organ, LPO)结构,是鳞翅目昆虫的重要自有衍征之一(Kristensen, 2003)。陷窝器中的感器可以准确感知CO₂浓度变化,与取食偏好或产卵位点选择等行为密切相关(Dong et al., 2014)。例如,Guereinstein et al. (2004)表明烟草天蛾*Manduca sexta*可能通过感受花释放的CO₂来选择花蜜含量多的花朵。Stange (1995)表明仙人掌螟蛾*Cactoblastis cactorum*可通过感知仙人掌*Opuntia stricta*表面的CO₂信号来选择产卵位点。此外,还有学者探讨了其它鳞翅目昆虫下唇须的

形态和功能,研究对象有菜粉蝶*Pieris rapae*(Lee et al., 1985)、红缘灯蛾属*Rhodogastris*(Bogner et al., 1986)、棉铃虫*Helicoverpa armigera*、桃蛀果蛾*Carposina sasakii*(Chen and Hua, 2016)、以及粘虫*Mythimna separata*(Dong et al., 2014)等。

宽胫夜蛾*Protoschinia scutosa*(Denis & Schiffermuller)隶属于鳞翅目夜蛾科Noctuidae实夜蛾亚科Heliiothinae,在欧洲、北美、亚洲和非洲均有分布。是一种多食性的农业害虫,寄主植物超过20种,包括大豆、苜蓿、藜麦、向日葵、藜草等,其幼虫主要取食植物的幼苗、嫩叶和茎。宽胫夜蛾在中国各地均有分布,每年发生3~6代,具有季节性迁飞习性。该物种在华北地区以蛹在土壤中越冬,但在南方地区可持续发生。近年来,宽胫夜蛾的发生范围逐渐扩张,给华北地区的农作物带来严重危害。宽胫夜蛾的触角和下唇须含有多种感器,在化学信号的感知、寄主植物的识别以及行为选择等方面具有特定作用,迄今未见关于宽胫夜蛾的触角和下唇须感器的报道。为此,本研究采用扫描电镜技术,观察宽胫夜蛾的触角和下唇须的感器类型、形态和分布,推测这些感器的功能,以期对分类鉴定、行为学和有害生物控制提供基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

宽胫夜蛾成虫于2020年8月以灯诱法采自河南省巩义市康店镇(34°45'N, 112°55'E)。

1.2 样品制备及扫描电镜观察

选取宽胫夜蛾雌虫10头、雄虫12头,在体视显微镜(DPTOP)下,用镊子或剪刀取下触角和下唇须。触角保存在装有75%酒精溶液的离心管中,下唇须放入装有5% NaOH溶液的离心管中浸泡8 h后转移至75%酒精溶液。所有样品均放入超声波中清洗3次,每次持续约15 s。依次用浓度为80%、90%、95%、100%的酒精溶液,将触角

和下唇须逐级脱水 15 min, 再用 100% 酒精溶液脱水 30 min。之后将样品转移至以不同体积比例 (3:1、1:1 和 1:3) 混合的酒精和叔丁醇溶液中, 逐级置换, 各 15 min, 并于纯叔丁醇溶液中放置 30 min。然后将样品放入冷冻干燥仪的样品槽中, 加纯叔丁醇溶液浸没样品, 冷冻干燥 3 h。将干燥后的触角和下唇须样品放在体视显微镜下以背面、腹面、侧面等不同角度固定在扫描电镜的样品台上, 离子溅射仪喷金后, 在 S-3400N 扫描电子显微镜 (日本日立) 下观察拍照, 工作电压为 15 kV。

1.3 图像及数据处理

触角和下唇须的扫描电镜图片导入 Adobe Photoshop CS6 软件进行微调, 样品的长度、宽度等采用 Imaris 7.2.3 软件测量。利用 SPSS Statistics 22 (Chicago, IL, USA) 软件比较触角和下唇须的雌、雄长度的显著性差异。所有测量数据均以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示。

基于外部形态、大小及形状, 参照 Schneider (1964) 和 Shields (2008) 的方法, 对传感器进行鉴定、命名。

2 结果与分析

2.1 触角的整体形态

宽胫夜蛾雌、雄虫的触角形态大体相似, 均为丝状 (图 1-A), 但雄虫触角具有更多的毛形感器 (图 2-A, D)。雌虫触角平均长度为 8.18 ± 0.33 mm ($n=7$), 雄虫触角平均长度为 9.68 ± 0.90 mm ($n=9$)。雌雄触角的柄节和梗节长度无显著性差异 (表 1), 但雌虫触角鞭节显著短于雄虫 ($P < 0.05$)。

宽胫夜蛾触角由柄节 (scape)、梗节 (pedicel) 和鞭节 (flagellum) 这 3 部分组成 (图 1-A, B)。柄节基半部从触角窝 (antennal fovea) 中伸出, 较短, 明显缢缩, 其上着生大量的 Böhm 氏鬃毛 (Böhm's bristles); 端部膨大呈球状, 其上着生大量鳞片 (scales) 和鳞形感器 (sensilla squamiformia)。梗节呈圆柱体, 比柄节窄短, 位于柄节和鞭节之间, 其基部与柄节连接处有大量的 Böhm 氏鬃毛, 表面密被鳞片。鞭节线形, 由 54 ~

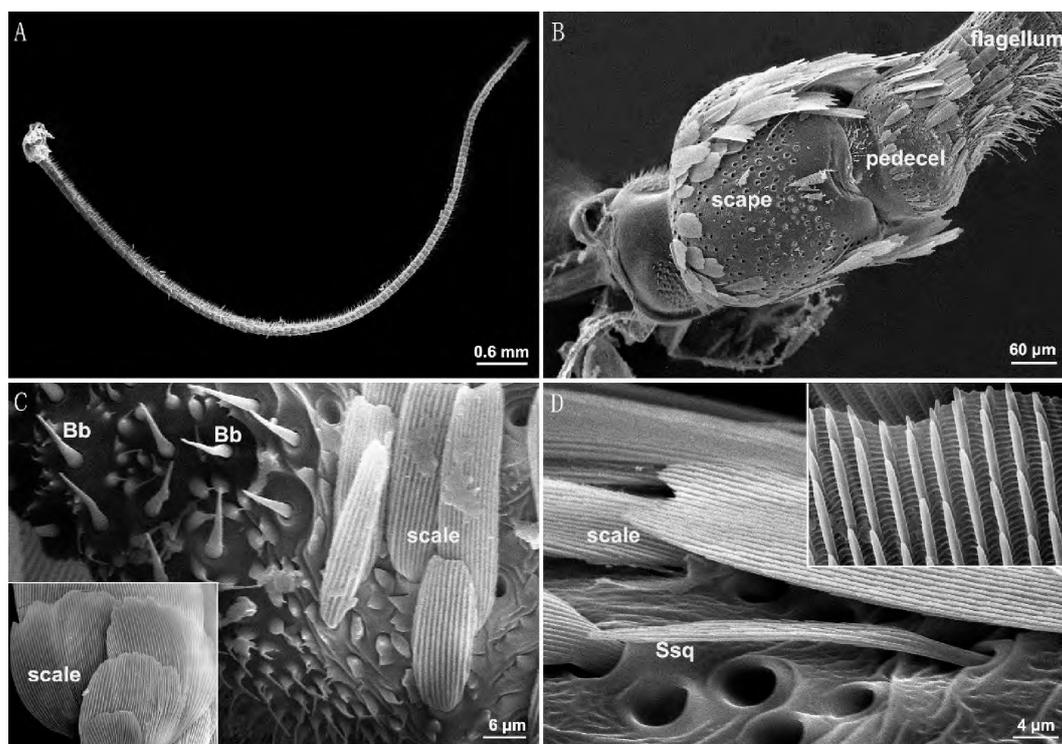


图 1 宽胫夜蛾成虫触角形态

Fig. 1 Antennal morphology of *Protoschinia scutosa* adults

注: A, 触角整体形态图; B, 触角柄节、梗节和鞭节; C, Böhm 氏鬃毛 (Bb) 和鳞片; D, 鳞形感器 (Ssq) 和鳞片, 小图为鳞片放大图。Note: A, Overall view of antenna; B, Antennal scape, pedicel and flagellum; C, Böhm's bristles (Bb) and scales; D, Sensilla squamiformia (Ssq) and scales, with inset showing the enlarged view of scale.

表 1 宽胫夜蛾触角和下唇须各节的长度
Table 1 Length of antennae and labial palp of *Protoschinia scutosa*

| 项目 Item | 雄性 Male | 雌性 Female | t 检验 t-test |
|------------------------|---------------------|---------------------|-------------|
| 柄节 Scape | 0.39 ± 0.07 (n = 9) | 0.35 ± 0.06 (n = 7) | P > 0.05 |
| 梗节 Pedicel | 0.13 ± 0.02 (n = 9) | 0.13 ± 0.02 (n = 7) | P > 0.05 |
| 鞭节 Flagellum | 9.56 ± 0.97 (n = 9) | 7.72 ± 0.26 (n = 7) | P < 0.01* |
| 下唇须第 1 节 Palpomere I | 0.63 ± 0.03 (n = 7) | 0.63 ± 0.04 (n = 9) | P > 0.05 |
| 下唇须第 2 节 Palpomere II | 0.88 ± 0.10 (n = 7) | 0.80 ± 0.05 (n = 9) | P > 0.05 |
| 下唇须第 3 节 Palpomere III | 0.41 ± 0.05 (n = 7) | 0.41 ± 0.02 (n = 8) | P > 0.05 |

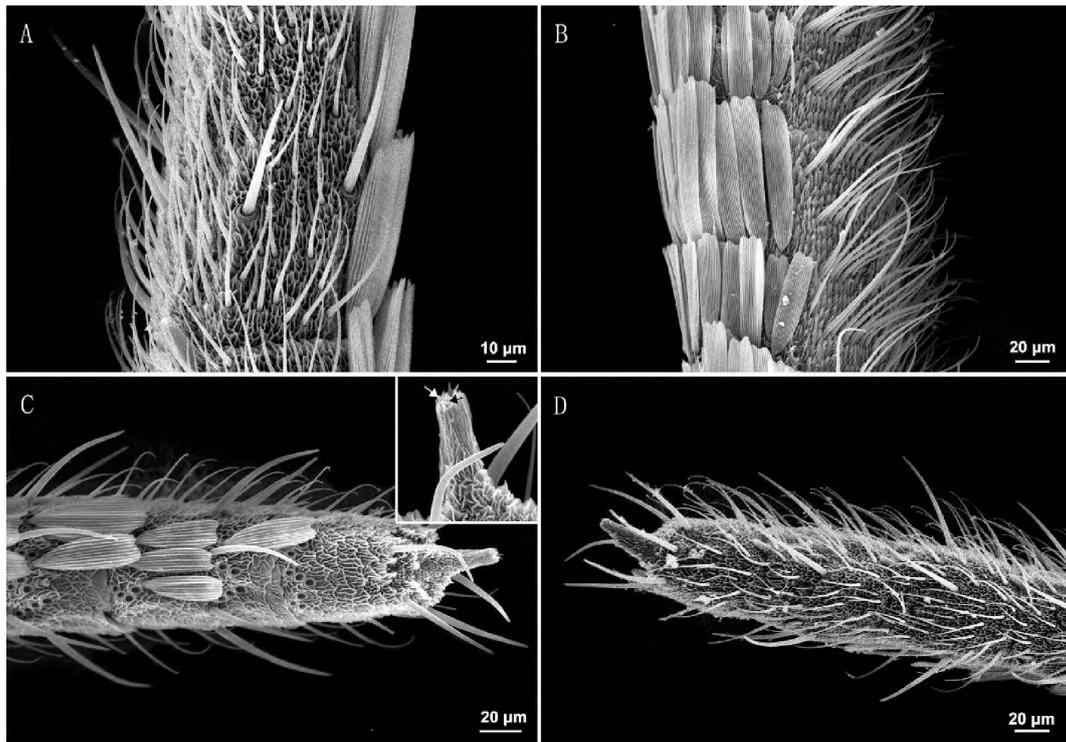


图 2 宽胫夜蛾成虫触角鞭节形态

Fig. 2 Morphology of antennal flagellum of *Protoschinia scutosa* adults

注: A, 雌性触角鞭节; B, 雄性触角鞭节; C, 雌性触角鞭节端部, 小图为顶端放大图; D, 雄性触角鞭节端部。
Note: A, Female antennal flagellum; B, Male antennal flagellum; C, Distal region of female antennal flagellum, with the inset showing the enlarged view of apex; D, Distal region of male antennal flagellum.

57 个亚节组成, 向端部逐渐变窄, 所有亚节均呈圆柱状。鞭节的背面覆盖大量相互重叠排列的鳞片和零星的传感器, 而腹面则分布各种不同类型的传感器 (图 2-A, D)。宽胫夜蛾的触角鳞片形态多样, 排列紧密, 基部常缢缩成束, 着生在基孔中, 端部中间明显向内凹陷 (图 1-B, D)。位于柄节上的鳞片较宽, 阔圆扇形, 而位于梗节和鞭节上的鳞片一般较长, 呈长方形或扇形。鳞片表面有纵向平行排列的棱脊, 棱脊之间有很多明显的横条

纹间隔排列 (图 1-D)。宽胫夜蛾触角上计有 Böhm 氏鬃毛、鳞形感器、毛形感器、刺形感器、耳形感器 (Sensilla auriculica)、锥形感器、腔锥形感器和栓锥形感器 (Sensilla styloconica) 等 8 种感器。

2.2 触角感器的形态及分布

2.2.1 Böhm 氏鬃毛

Böhm 氏鬃毛 (Böhm's bristles, Bb) 一般聚集成簇, 分布在柄节的基部, 以及柄节和梗节的节

间连接处 (图 1-B)。柄节基部约有 120 根鬃毛, 柄节与梗节节间处约有 50 根鬃毛。这些鬃毛呈短刺状, 直立, 是一种特殊的刺形感器, 底部较宽, 端部尖锐 (图 1-C)。基窝圆顶状, 表面光滑。Böhm 氏鬃毛的长度为 $7.49 \sim 30.45 \mu\text{m}$ ($n = 51$), 基部直径为 $2.07 \sim 3.25 \mu\text{m}$ ($n = 51$)。

2.2.2 鳞形感器

鳞形感器 (*Sensilla squamiformia*, Ssq) 通常零星地分散在重叠的鳞片之中, 单独存在, 在柄节、梗节和鞭节背面均有分布 (图 1-B, D)。鳞形感器为细长型, 基部缢缩, 从臼状窝中伸出, 中部加宽, 端部变窄。该感器表面有纵向凹槽, 外缘呈锯齿状。鳞形感器的长度为 $31.31 \sim 102.99 \mu\text{m}$ ($n = 15$), 基部直径为 $1.47 \sim 4.21 \mu\text{m}$ ($n = 15$)。

2.2.3 毛形感器

毛形感器 (*Sensilla trichodea*, St) 分布在触角鞭节的腹面和侧面 (图 2-A, D; 图 3-A, B), 是所有感器中数量最多、分布最广的一种类型, 每亚节 80 ~ 120 个, 顶端更少。毛形感器呈长毛状, 形态多样, 长度不一, 有些呈膝状弯曲, 有些斜向上直立。基部较粗, 向端部渐细。该类型感器长度为 $6.94 \sim 100.37 \mu\text{m}$ ($n = 81$), 变化明显, 基部直径为 $1.82 \sim 3.87 \mu\text{m}$ ($n = 81$)。

2.2.4 刺形感器

刺形感器 (*Sensilla chaetica*, Sc) 分布在触角鞭节的背、腹面, 以一定的间隔环绕在各节上, 每亚节通常有 6 个 (图 2-C, D)。此类感器刚毛状, 较毛形感器粗壮且长, 斜向上直立, 向端部逐渐变窄。基部表面有纵向浅凹陷纹路, 端部有螺旋状纹理向上环绕 (图 3-B)。该类感器长度为 $20.60 \sim 82.40 \mu\text{m}$ ($n = 37$), 基部直径为 $2.17 \sim 5.50 \mu\text{m}$ ($n = 37$)。

2.2.5 耳形感器

耳形感器 (*Sensilla auricillica*, Sa) 分布在触角鞭节各亚节腹面端部, 每亚节约 2 个, 通常靠近鳞片附近 (图 3-B, C)。耳形感器外形似兔耳朵, 表面可见纵脊。耳形感器长度为 $8.44 \sim 10.96 \mu\text{m}$ ($n = 7$), 中间宽度为 $3.38 \sim 4.98 \mu\text{m}$ ($n = 7$)。

2.2.6 锥形感器

锥形感器 (*Sensilla basiconica*, Sb) 分布在触角鞭节各亚节腹面, 每亚节约 35 个, 多位于各亚节端部的毛形感器丛中 (图 3-D)。锥形感器短小粗壮, 形态多样, 基部较宽, 端部尖锐。一些锥形感器表面有棱脊, 直立或弯曲向上。锥形感器

长度为 $6.66 \sim 13.86 \mu\text{m}$ ($n = 15$), 基部直径为 $1.85 \sim 2.99 \mu\text{m}$ ($n = 15$)。

2.2.7 腔锥形感器

腔锥形感器 (*Sensilla coeloconica*, Sco) 分布在触角鞭节各亚节腹面的端部, 每亚节通常 8 ~ 10 个 (图 2-D; 图 3-E), 相距较近。该类感器通常呈菊花状, 由 11 ~ 13 个相向并拢的花瓣状缘毛 (spines) 和中间一根直立的感觉锥 (sensory peg) 组成。缘毛长短不一, 表面有纵脊, 端部尖细, 缘毛间有较大空隙。中间的感觉锥圆锥形, 顶端钝圆。腔锥形感器的直径为 $6.65 \sim 11.22 \mu\text{m}$ ($n = 24$)。

2.2.8 栓锥形感器

栓锥形感器 (*Sensilla styloconica*, Sst) 分布在触角鞭节各亚节腹面端部边缘, 每亚节 1 个, 通常排成一列 (图 2-D; 图 3-F)。该类感器由基部的柱状体和端部的感觉锥 (sensory peg) 两部分组成。柱状体较粗壮, 向端部逐渐变细, 基部有明显的纵向棱脊, 顶端中间凹陷, 着生小型锥状突起。栓锥形感器长度为 $8.97 \sim 19.76 \mu\text{m}$ ($n = 14$), 基部直径为 $4.61 \sim 8.87 \mu\text{m}$ ($n = 14$)。另外, 在触角的顶端还可以观察到末端柱状体的顶部有两个锥状突起, 为末端感觉锥 (terminal sensory pegs) (图 2-C)。

2.3 下唇须的整体形态

宽胫夜蛾成虫头部具有 1 对下唇须, 位于头部腹面喙管两侧。其上有紧密排列的鳞片, 去除鳞片后, 可观察到下唇须呈长管状, 分为 3 节 (图 4-A, B)。雄虫下唇须长度为 $1.92 \pm 0.14 \text{ mm}$ ($n = 7$), 雌虫下唇须长度为 $1.83 \pm 0.07 \text{ mm}$ ($n = 8$)。

宽胫夜蛾下唇须每节形态和长度差异明显, 第 1 节与头部相连, 呈肾状弯曲。其基半部内侧表面有明显凹陷, 一侧被稀疏短绒毛, 另一侧密被长绒毛, 即毛形感器 (*sensilla trichodea*), 底部缢缩明显 (图 5-A, D)。另外, 在基半部还可观察到钟形感器 (*sensilla campaniformia*), 位于长绒毛簇中或其附近 (图 5-C)。此外, 第 1 节上还存在鳞形感器 (*sensilla squamiformia*), 一般与鳞片混杂排列 (图 5-B)。雄性下唇须第 1 节长度为 $0.63 \pm 0.03 \text{ mm}$ ($n = 7$), 雌性下唇须第 1 节长度为 $0.63 \pm 0.04 \text{ mm}$ ($n = 9$), 二者无显著性差异 (表 1)。

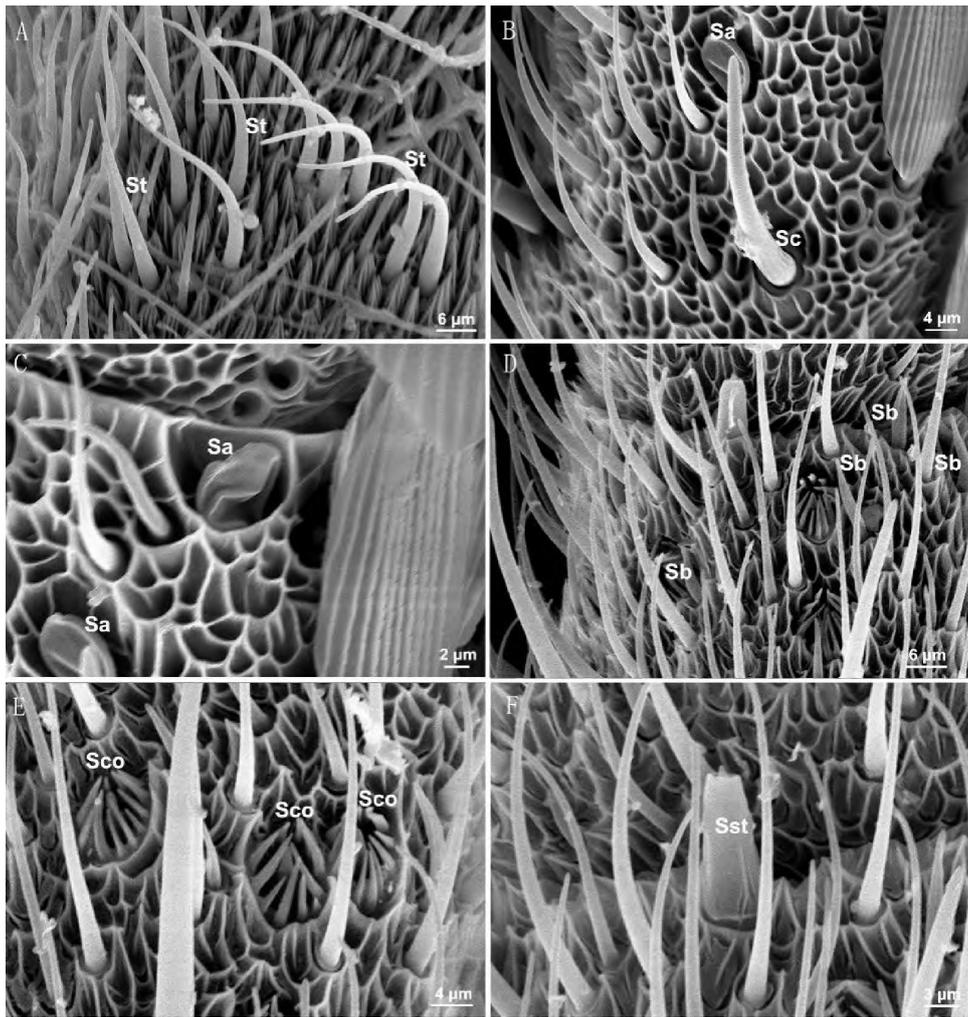


图3 宽胫夜蛾成虫触角鞭节的器类型

Fig. 3 Sensilla types on antennal flagellum of *Protoschinia scutosa* adults

注: A, 毛形感器 (St); B, 刺形感器 (Sc); C, 耳形感器 (Sa); D, 锥形感器 (Sb); E, 腔锥形感器 (Sco); F, 栓锥形感器 (Sst)。Note: A, Sensilla trichodea (St); B, Sensilla chaetica (Sc); C, Sensilla auricillica (Sa); D, Sensilla basiconica (Sb); E, Sensilla coeloconica (Sco); F, Sensilla styloconica (Sst) .

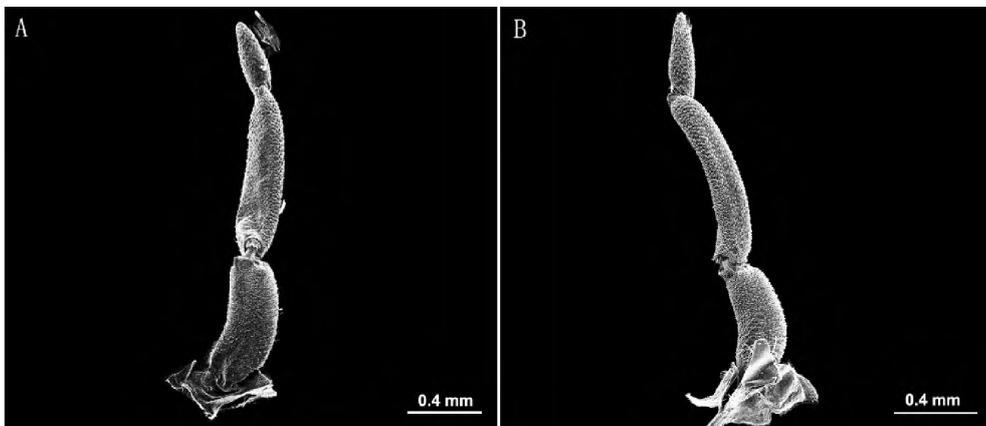


图4 宽胫夜蛾成虫下唇须整体形态图

Fig. 4 Overall view of labial palp of *Protoschinia scutosa* adults

注: A, 雄性下唇须; B, 雌性下唇须。Note: A, Male labial palp; B, Female labial palp.

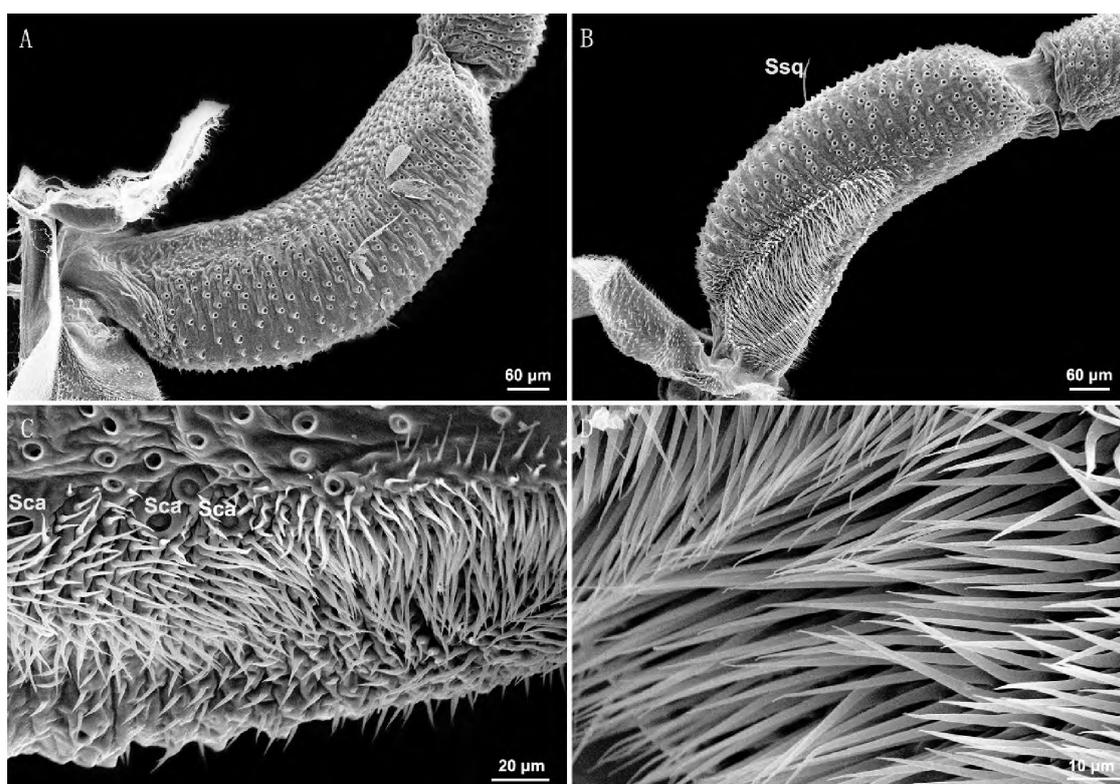


图5 宽胫夜蛾成虫下唇须第1节形态

Fig. 5 Morphology of the first segment of labial palp of *Protoschinia scutosa*

注: A和B, 下唇须第1节侧面观; C, 下唇须基部的钟形感器 (Sca) 和毛形感器 (St); D, 局部鬃毛放大图。Note: A and B, Ventral view of the first segment of labial palp; C, Sensilla campaniformia (Sca) and trichodea (St) on the basal part of labial palp; D, Enlarged view of sensilla trichodea.

下唇须第2节长管状, 略微弯曲, 中部有浅凹陷, 其表面仅分布有鳞片和鳞形感器 (图6-A)。该节与第1和第3节以柔软的节间膜相连 (图6-B, D), 使得整个下唇须具有很强的伸缩性。雄性下唇须第2节长度为 0.88 ± 0.10 mm ($n=7$), 雌性下唇须第2节长度为 0.80 ± 0.05 mm ($n=9$), 二者无显著性差异 (表1)。

下唇须第3节梭形, 基部一侧呈现深凹面, 中部较宽, 向端部逐渐变窄 (图6-B)。第3节顶端有明显深凹陷, 即陷窝器 (labial-palp pit organ, LPO), 凹坑长约 0.11 ± 0.01 mm ($n=4$), 其上密被毛形感器 (图6-C; 图7-A, D)。对陷窝器解剖后, 发现其凹坑内密被棒形感器 (Club-shaped sensilla) (图8-F)。此外, 第3节表面还分布有刺形感器和鳞形感器 (图8-B, C)。该节雄性长度平均为 0.41 ± 0.05 mm ($n=7$), 雌性长度平均为 0.41 ± 0.02 mm ($n=8$), 二者无显著性差异 (表1)。

2.4 下唇须感器的形态及分布

2.4.1 毛形感器

毛形感器主要分布在下唇须第1节基半部的

凹陷处和第3节的陷窝器内, 数量众多, 排列紧密, 有明显形态差异 (图5-B, D; 图7-A, D)。位于第1节的毛形感器大约有800个, 基部膨大呈小球状, 向端部逐渐变得尖细。该类感器外壁光滑, 有些斜向上或斜向下直立, 有些略呈膝状弯曲。毛形感器长度变化较大, 为 $8.19 \sim 36.02$ μm ($n=50$), 基部直径为 $2.03 \sim 5.18$ μm ($n=50$)。

位于第3节感觉窝中的毛形感器呈膝状或波浪状弯曲, 基部较宽, 端部尖细。雌雄个体的毛形感器在形状和数量上有所差异 (图7-A, D), 雌性约有90个, 雄性约有40个或更少。雄性下唇须陷窝器中的毛形感器通常少于雌性, 斜向上直立或膝状弯曲, 较少分叉 (图7-A, C), 长度为 $12.32 \sim 17.46$ μm ($n=17$), 基部直径为 $1.95 \sim 3.09$ μm ($n=17$)。雌性下唇须陷窝器中的毛形感器更为细长, 斜向上直立或略微波浪状弯曲 (图7-D; 图8-A), 多数二分叉, 大叉长度为 $10.59 \sim 23.00$ μm ($n=12$), 小叉长度为 $4.86 \sim 16.90$ μm ($n=12$)。

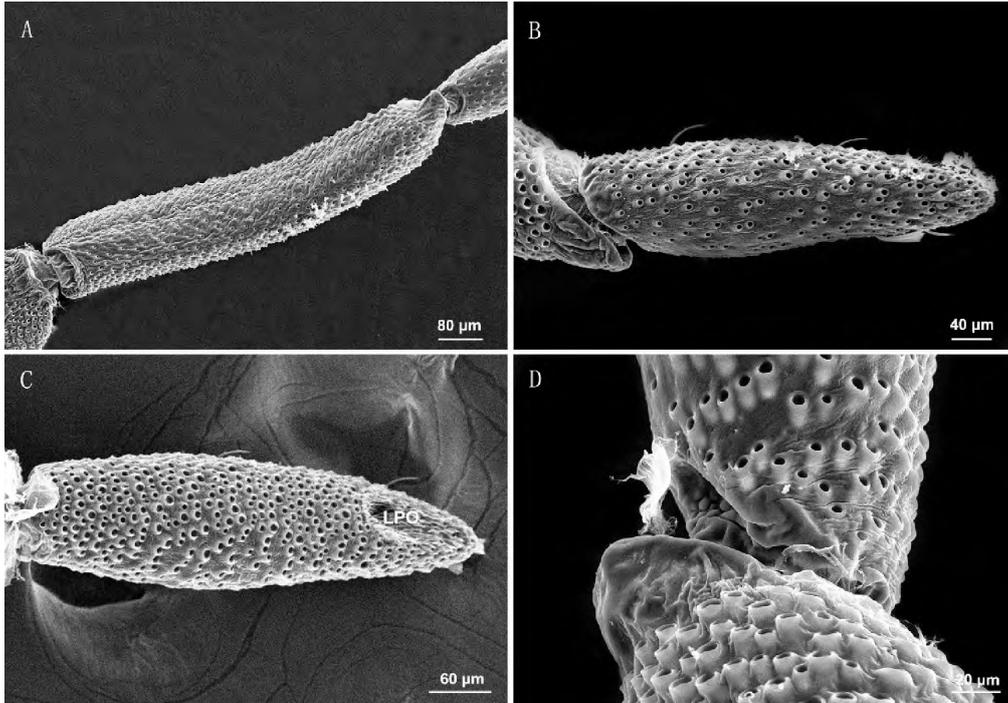


图 6 宽胫夜蛾成虫下唇须第 2 和 3 节形态

Fig. 6 Morphology of the second and third segments of labial palp of *Protoschinia scutosa*

注: A, 下唇须第 2 节; B, 下唇须第 3 节背面观; C, 下唇须第 3 节腹面观及陷窝器 (LPO); D, 第 2 和 3 节交界处。Note: A, Second segment of labial palp; B, Dorsal view of the third segment of labial palp; C, Ventral view of the third segment of labial palp and labial pit organ (LPO); D, Conjunction between the second and third segments of labial palp.

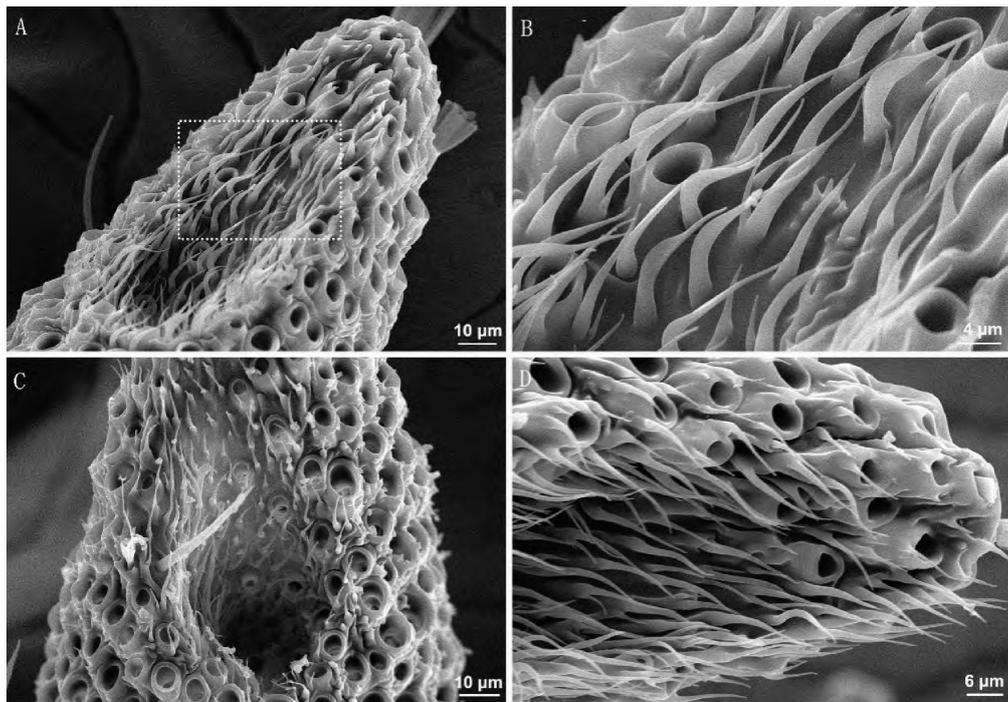


图 7 宽胫夜蛾下唇须陷窝器形态

Fig. 7 Morphology of labial pit organ of *Protoschinia scutosa*

注: A 和 C, 雄性陷窝器; B, 图 A 矩形框放大图; D, 雌性陷窝器。Note: A and C, Male labial pit organ; B, Enlarged view of the dotted rectangle in A; D, Female labial pit organ.

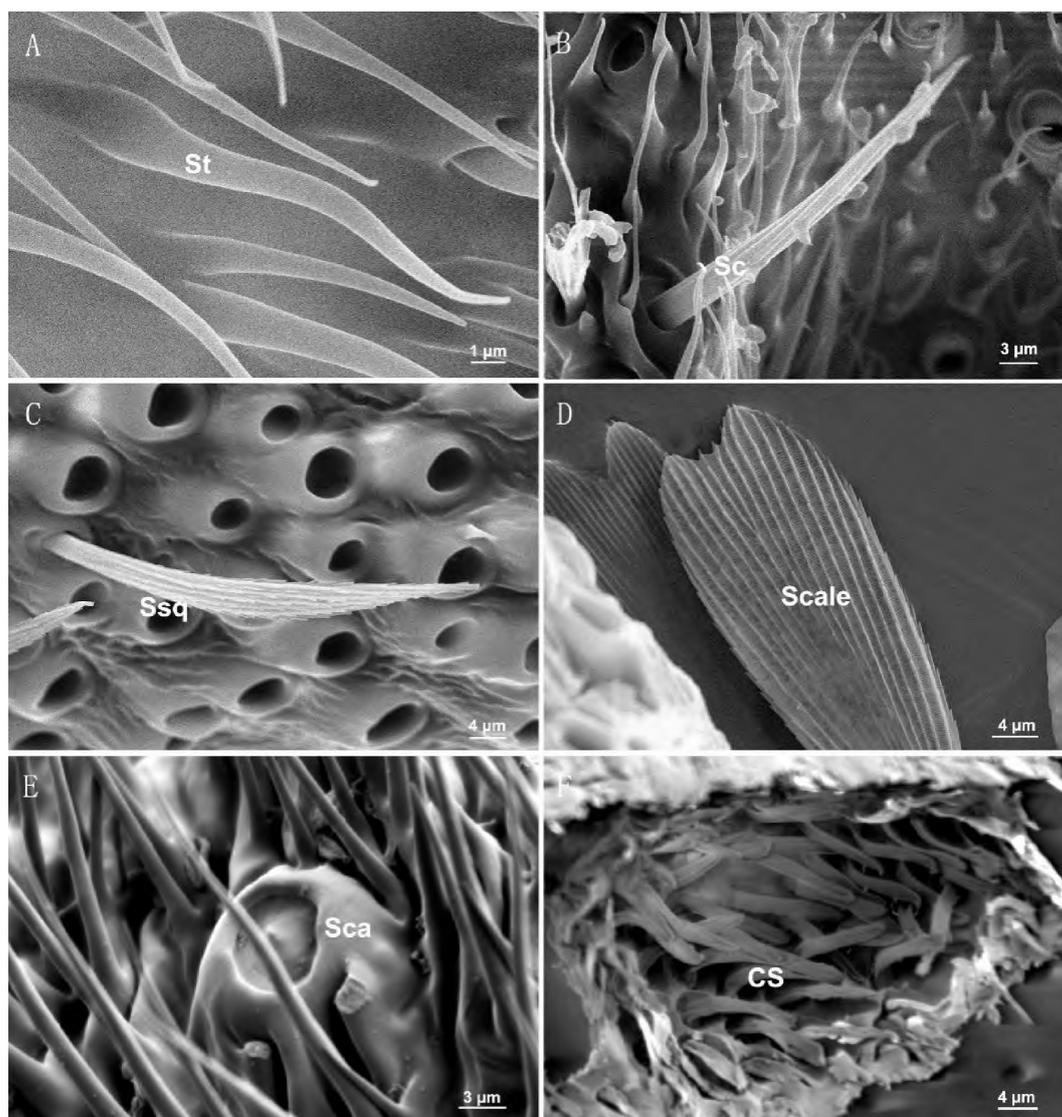


图8 宽胫夜蛾下唇须感器和鳞片形态

Fig. 8 Morphology of sensilla and scales on labial palp of *Protoschinia scutosa*

注: A, 毛形感器 (St); B, 刺形感器 (Sc); C, 鳞形感器 (Ssq); D, 鳞片; E, 钟形感器 (Sca); F, 棒形感器 (CS)。Note: A, Sensilla trichodea (St); B, Sensilla chaetica (Sc); C, Sensilla squamiformia (Ssq); D, Scales; E, Sensilla campaniformia (Sca); F, Club-shaped sensilla (CS).

2.4.2 刺形感器

刺形感器仅见于下唇须第3节,呈针刺状,表面有隆起的纵向棱脊,脊间凹陷明显(图8-B)。基窝明显,穹顶状,直径为 $2.69 \sim 6.13 \mu\text{m}$ ($n=4$)。感器自基部向端部逐渐变细,与下唇须表面呈一定角度直立,长度为 $37.61 \sim 55.74 \mu\text{m}$ ($n=4$)。

2.4.3 鳞形感器

鳞形感器在下唇须各节均有分布,较鳞片窄长,与下唇须以一定角度向上直立(图8-C, D)。鳞形感器基窝凸出,明显小于鳞片基窝,直径为 $3.40 \sim 6.72 \mu\text{m}$ ($n=6$)。感器基部较窄,中部较

宽,端部尖细,表面有隆起的纵向条纹,外缘呈锯齿状。鳞形感器长度为 $34.32 \sim 50.40 \mu\text{m}$ ($n=6$)。

2.4.4 钟形感器

钟形感器 (Sensilla campaniformia, Sca) 仅分布在下唇须第1节毛形感器簇中或附近,肉眼可见约5个(图5-C; 图8-E)。该类感器半球形,形状类似纽扣,着生于凹陷的盘形穴中,外壁光滑较厚,直径为 $7.71 \sim 9.70 \mu\text{m}$ ($n=8$)。

2.4.5 棒形感器

棒形感器 (Club-shaped Sensilla, CS) 仅分布在陷窝器凹坑的基部。该类感器窄长,呈扁平棒

状, 表面有沟槽 (图 8-F)。棒形感器长度为 7.67 ~ 15.48 μm ($n=53$), 宽度为 1.08 ~ 2.50 μm ($n=53$)。

3 结论与讨论

本文基于扫描电子显微镜技术, 首次对宽胫夜蛾的触角和下唇须上的感器类型、分布和形态等作了详细观察与描述。宽胫夜蛾的触角上共有 Böhm 氏鬃毛、毛形感器、刺形感器、锥形感器、栓锥形感器、腔锥形感器、耳形感器和鳞形感器等 8 种感器类型; 下唇须上共有毛形感器、钟形感器、刺形感器、鳞形感器和棒形感器等 5 种感器类型。宽胫夜蛾的触角感器类型与之前报道的其它鳞翅目昆虫基本一致, 如棉铃虫 *H. armigera* (Diongue *et al.*, 2013)、粘虫 *M. separata*、麦蛾 *Sitotroga cerealella* (Ma *et al.*, 2017)、南美番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*、利比里亚天蚕蛾 *Automeris liberia*、3 种蛀果蛾 *Conogethes punctiferalis*、*Grapholita molesta* 和 *Spilonota albicana* (Li *et al.*, 2018), 以及 4 种卷夜蛾 *Cydia pomonella*、*C. succedana*、*Epiphyas postvittana* 和 *Planotortrix octo* 等。本研究观察到的下唇须及其感器形态与棉铃虫的 (Zhao *et al.*, 2013) 外形最为相似。触角和下唇须及其感器形态是昆虫的重要特征, 不仅可为昆虫的系统分类研究提供重要的鉴别特征, 也能为之后的生物学和行为学研究打下基础。总体而言, 鳞翅目昆虫的下唇须形态研究报道较少, 尚待加强。

3.1 宽胫夜蛾触角感器及功能

触角是昆虫头部重要的感觉器官, 灵敏度很高, 具有机械感知、化学感知 (味觉和嗅觉)、温湿度感知等功能。研究表明, 化学感知功能对于检测环境中的气味分子及影响昆虫的行为具有重要的意义。在大多数蛾类昆虫中, 毛形感器是所有触角感器中数量最多、分布最广的, 且雄性中的毛形感器一般要远远多于雌性, 如同本研究中的宽胫夜蛾。毛形感器的外表面有多个小孔, 内部具有嗅觉受体, 而雄性个体触角上丰富的毛形感器便于有效接收雌性个体释放的性信息素分子。除此之外, 当锥形感器、耳形感器、腔锥形感器和刺形感器的外表面具有 1 或多个小孔时, 也具有化学感知功能。对二点委夜蛾 *Athetis lepigone* 的研究表明, 气味分子能够通过感器表面的小孔渗透并纵向扩散至嗅觉结构的角质壁, 之后感器上

特殊的嗅觉受体神经元对寄主植物挥发物或者性信息素分子产生电生理和行为反应。

机械感知功能主要涉及 Böhm 氏鬃毛和鳞形感器。宽胫夜蛾的 Böhm 氏鬃毛的分布和形态与其它夜蛾类似, 如粘虫和棉铃虫 (Diongue *et al.*, 2013), 均成簇分布在柄节基部以及梗节和柄节的交界处。一直以来, 这些毛状结构被认为是本体感受器, 具有机械感知的功能, 能够感受昆虫触角的位置和运动 (Schneider, 1964), 此功能已在夹竹桃天蛾中得到证实。鳞形感器在宽胫夜蛾的雌雄触角和下唇须中均有分布, 外形与鳞片相似, 但数量更少, 形状更扁平细长, 其表面无孔, 功能尚未明确, 推测该类感器具有机械感知的作用, 可能与感知空气流动有关 (Faucheux, 1999)。此外, 有研究报道刺形感器能够感知气流或者物体的震动, 也具有机械感知的作用 (Shields, 2008)。

温湿度感知能力主要与栓锥形感器和腔锥形感器密切相关。宽胫夜蛾触角鞭节的栓锥形感器与南美番茄潜叶蛾类似, 位于每一亚节腹面上边缘中央, 表面一般无孔, 既能感受湿度变化又可监测温度改变, 具有温湿度感知的能力。另外, 在吸血蠓中, 腔锥形感器的花瓣状缘毛不仅对中央感觉锥起机械保护作用, 还能够保持较高的湿度, 促进挥发性分子的捕捉和传输 (Urbanek *et al.*, 2014), 因此推测宽胫夜蛾的腔锥形感器可能兼具嗅觉和温湿度感知的功能。

3.2 宽胫夜蛾下唇须感器及功能

钟形感器位于宽胫夜蛾下唇须基部第 1 节, 数量较少。Zacharuk (1985) 认为钟形感器具有感受表面张力的功能, 能够感受身体角质层的机械变形, 如角质层的拉伸。钟形感器除了分布在蛾类昆虫下唇须的基部, 有时还会出现在外颚叶的基部和下颚须的顶端 (Faucheux, 1999)。

昆虫下唇须的陷窝器中含有丰富的鳞片、鬃毛和感器, 对 CO_2 及其浓度变化非常敏感。宽胫夜蛾的下唇须陷窝器有毛形感器和棒形感器两种类型, 与粘虫 (Dong *et al.*, 2014) 和棉铃虫 (Zhao *et al.*, 2013) 中的报道一致。棒形感器被认为是 CO_2 感器, 对蛾类昆虫的访花行为有重要作用 (Thom *et al.*, 2004), 如烟草天蛾的陷窝器能准确监测 CO_2 浓度的细微变化, 进而远距离探测到新鲜花朵 (Goyret *et al.*, 2008), 并能在访花前对花蜜量进行预测 (Guerenstein and Hildebrand, 2008)。宽胫夜蛾雌、雄虫的毛形感器在数量和形

态上略有差异, 雄性要少于雌性, 但未对棒形感器做细致调查。之后的研究可集中在雌雄陷窝器中感器的差异性, 以及它们与哪些特异行为的调控相关。

致谢: 西北农林科技大学电镜实验平台郭付振高级实验师和何晓华实验师提供技术支持; 郑州大学生命科学学院周言言博士帮助采集昆虫标本; 西北农林科技大学植物保护学院硕士研究生何乐乐帮助拍摄电镜照片, 谨此一并致谢。

参考文献 (References)

- Bawin T, Collard F, De Backer L, et al. Structure and distribution of the sensilla on the antennae of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) [J]. *Micron*, 2017, 96: 16–28.
- Bogner F, Boppré M, Ernst KD, et al. CO₂ sensitive receptors on labial palps of *Rhodogastria* moths (Lepidoptera: Arctiidae): Physiology, fine structure and central projection [J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1986, 158: 741–749.
- Chang XQ, Zhang S, Lv L, et al. Insight into the ultrastructure of antennal sensilla of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Insect Science*, 2015, 15 (1): 124.
- Chapmann R. The Insects Structure and Function [M]. New York: Cambridge University Press, 2004: 1–959.
- Chen J, Hua BZ. Sexual dimorphism of adult labial palps of the peach fruit moth *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae) with notes on their sensilla [J]. *Acta Zoologica*, 2016, 97 (1): 42–48.
- da Silva KB, da Silva CB, Lisboa Ribeiro Júnior KA, et al. Morphology and distribution of antennal sensilla of *Automeris liberia* (Lepidoptera: Saturniidae) [J]. *Micron*, 2019, 123: 102682.
- Diongue A, Yang JT, Lai PY. Biomorphometric characteristics of different types of sensilla detected on the antenna of *Helicoverpa armigera* by scanning electron microscopy [J]. *Journal of Asia – Pacific Entomology*, 2013, 16 (1): 23–28.
- Dong JF, Liu H, Tang QB, et al. Morphology, type and distribution of the labial – palp pit organ and its sensilla in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (6): 681–687. [董钧锋, 刘辉, 汤清波, 等. 粘虫下唇须陷窝器及其感器的形态、类型与分布 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (6): 681–687]
- Faucheux MJ. Biodiversity and Unity of Sensory Organs in Lepidopteran Insects [M]. Nantes: Société des Sciences Naturelles de l' Ouest de la France, 1999: 1–296.
- Goyret J, Markwell PM, Ragusa RA. Context – and scale – dependent effects of floral CO₂ on nectar foraging by *Manduca sexta* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105 (12): 4565–4570.
- Guerenstein PG, Yopez EA, Van Haren J, et al. Floral CO₂ emission may indicate food abundance to nectar – feeding moths [J]. *Die Naturwissenschaften*, 2004, 91 (7): 329–333.
- Guerenstein PG, Hildebrand JG. Roles and effects of environmental carbon dioxide in insect life [J]. *Annual Review of Entomology*, 2008, 53: 161–178.
- Hallberg E, Hansson BS. Arthropod sensilla: Morphology and phylogenetic considerations [J]. *Microscopy Research and Technique*, 1999, 47 (6): 428–439.
- Hansson BS, Stensmyr MC. Evolution of insect olfaction [J]. *Neuron*, 2011, 72 (5): 698–711.
- Keil TA. Functional morphology of insect mechanoreceptors [J]. *Microscopy Research and Technique*, 1997, 39 (6): 506–531.
- Keil TA. Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: Hansson BS, ed. *Insect Olfaction* [C]. Heidelberg: Springer, 1999: 5–47.
- Kent KS, Harrow ID, Quartararo P, et al. An accessory olfactory pathway in Lepidoptera: The labial pit organ and its central projections in *Manduca sexta* and certain other sphinx moths and silk moths [J]. *Cell and Tissue Research*, 1986, 245 (2): 237–245.
- Krenn HW. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: Structure, function, and evolution of the mouthparts [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 55: 307–327.
- 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.
- Kristensen NP. Skeleton and muscles: Adults. In: Kristensen NP, ed. *Lepidoptera, Moths and Butterflies, Vol. 2: Morphology, Physiology, and Development Handbook of Zoology: A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom Vol. IV Arthropoda: Insecta, Part 36* [C]. Berlin: Walter de Gruyter, 2003: 39–131.
- Lee JK, Seizer R, Altner H. Lamellated outer dendritic segments of a chemoreceptor within wall – pore sensilla in the labial palp – pit organ of the butterfly, *Pieris rapae* L. (Insecta, Lepidoptera) [J]. *Cell and Tissue Research*, 1985, 240 (2): 333–342.
- Li Y, Liu F, Du X, et al. Ultrastructure of antennal sensilla of three fruit borers (Lepidoptera: Crambidae or Tortricidae) [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (10): e0205604.
- Liang AP, Fletcher MJ. Morphology of the antennal sensilla in four Australian spittlebug species (Hemiptera: Cercopidae) with implications for phylogeny [J]. *Austral Entomology*, 2002, 41 (1): 39–44.
- Ma L, Hu K, Li P, et al. Ultrastructure of the proboscis sensilla of ten species of butterflies (Insecta: Lepidoptera) [J]. *PLoS ONE*, 2019, 14 (3): e0214658.
- Ma M, Chang MM, Lu Y, et al. Ultrastructure of sensilla of antennae and ovipositor of *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae), and location of female sex pheromone gland [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40637.
- McIver SB. Mechanoreception. In: Kerkut GA, Gilbert LI, eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*, Vol. 6: Nervous System: Sensory [C]. Oxford: Pergamon Press, 1985: 71–132.
- Roh GH, Park KC, Oh HW, et al. Species – and sex – specific

- distribution of antennal olfactory sensilla in two tortricid moths , *Epiphyas postvittana* and *Planotortrix octo* [J]. *Micron* , 2018 , 106: 7 – 20.
- Roh HS , Park KC , Oh HW , *et al.* Morphology and distribution of antennal sensilla of two tortricid moths , *Cydia pomonella* and *C. succedana* (Lepidoptera) [J]. *Microscopy Research and Technique* , 2016 , 79 (11) : 1069 – 1081.
- Schneider D. Insect antennae [J]. *Annual Review of Entomology* , 1964 , 9: 103 – 122.
- Seada MA. Antennal morphology and sensillum distribution of female cotton leaf worm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Basic & Applied Zoology* , 2015 , 68 (C) : 10 – 18.
- Shields VDC. Ultrastructure of insect sensilla. In: Capinera JL , ed. *Encyclopedia of Entomology* [C]. Berlin: Springer – Verlag , 2008: 4009 – 4023.
- Stange G. High resolution measurement of atmospheric carbon dioxide concentration changes by the labial palp organ of the moth *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Comparative Physiology* , 1992 , 171: 317 – 324.
- Stange G , Monro J , Stowe S , *et al.* The CO₂ sense of the moth *Cactoblastis cactorum* and its probable role in the biological control of the CAM plant *Opuntia stricta* [J]. *Oecologia* , 1995 , 102: 341 – 352.
- Stange G , Stowe S. Carbon-dioxide sensing structures in terrestrial arthropods [J]. *Microscopy Research and Technique* , 1999 , 47 (6) : 416 – 427.
- Thom C , Guerenstein P , Mechaber W , *et al.* Floral CO₂ reveals flower profitability to moths [J]. *Journal of Chemical Ecology* , 2004 , 30 (6) : 1285 – 1288.
- Urbanek A , Piotrowicz M , Szadziewski R , *et al.* Sensilla coeloconica ringed by microtrichia in host – seeking biting midges [J]. *Medical and Veterinary Entomology* , 2014 , 28 (4) : 355 – 363.
- Wee SL , Oh HW , Chung PK. Antennal sensillum morphology and electrophysiological responses of olfactory receptor neurons in trichoid sensilla of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Florida Entomologist* , 2016 , 99 (sp1) : 146 – 158.
- Zacharuk RY. Ultrastructure and function of insect chemosensilla [J]. *Annual Review of Entomology* , 1980 , 25: 27 – 47.
- Zacharuk RY. Antennae and sensilla. In: Kerkut GA , Gilbert LI , eds. *Comprehensive Insect Physiology , Biochemistry and Pharmacology* [C]. Oxford: Pergamon Press , 1985: 1 – 69.
- Zhang XQ , Yan Q , Li LL , *et al.* Different binding properties of two general – odorant binding proteins in *Athetis lepigone* with sex pheromones , host plant volatiles and insecticides [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology* , 2020 , 164: 173 – 182.
- Zhang YN , Du LX , Xu JW , *et al.* Functional characterization of four sex pheromone receptors in the newly discovered maize pest *Athetis lepigone* [J]. *Journal of Insect Physiology* , 2019 , 113: 59 – 66.
- Zhang YN , Ma JF , Sun L , *et al.* Molecular identification and sex distribution of two chemosensory receptor families in *Athetis lepigone* by antennal transcriptome analysis [J]. *Journal of Asia – Pacific Entomology* , 2016 , 19: 571 – 580.
- Zhao S , Fu X , Guo J , *et al.* Seasonal patterns of *Protoschinia scutosa* (Lepidoptera: Noctuidae) migration across China 's Bohai strait [J]. *Environmental Entomology* , 2018 , 47 (4) : 927 – 934.
- Zhao XC , Tang QB , Berg BG , *et al.* Fine structure and primary sensory projections of sensilla located in the labial-palp pit organ of *Helicoverpa armigera* (Insecta) [J]. *Cell and Tissue Research* , 2013 , 353 (3) : 399 – 408.