



访花昆虫红腹毛蚊触角感器扫描电镜观察

袁 轲, 朱 慧*, 曲业宽, 任炳忠, 尤 杨

(东北师范大学生命科学学院, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘要:【目的】本研究旨在明确访花昆虫红腹毛蚊 *Bibio rufiventris* 触角感器的类型和分布。【方法】通过扫描电镜(scanning electron microscope, SEM)观察红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器的种类、数量和形态,比较雌雄个体间的差异。【结果】红腹毛蚊雌、雄成虫触角均包含3部分,分别为柄节、梗节和鞭节,其中鞭节由8个亚节组成。雌成虫触角平均总长度为 $862.556 \pm 78.662 \mu\text{m}$,雄成虫触角平均总长度为 $880.361 \pm 83.253 \mu\text{m}$,雌、雄成虫触角各亚节的长度几乎相似,只有鞭节第8亚节长度有显著差异。红腹毛蚊的触角感器共有4大类,即刺形感器、锥形感器、毛形感器和 Böhm 氏鬃毛。其中,雌性红腹毛蚊触角感器共有6种亚型,即刺形感器、毛形感器2型、锥形感器(1, 2和4型)和 Böhm 氏鬃毛;雄性红腹毛蚊触角感器共有5种亚型,即刺形感器、毛形感器1型、锥形感器(2和3型)和 Böhm 氏鬃毛。【结论】红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器在种类、数量以及形态特征方面存在一定差异。本研究为进一步探究红腹毛蚊触角感器的生理功能及其行为活动的分子机制提供了形态学基础。

关键词: 红腹毛蚊; 访花昆虫; 触角感器; 形态特征; 数量分布; 扫描电镜

中图分类号: Q964 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2020)04-0439-11

Observation of antennal sensilla of flower-visiting insect *Bibio rufiventris* (Diptera: Bibionidae) with scanning electron microscope

YUAN Ke, ZHU Hui*, QU Ye-Kuan, REN Bing-Zhong, YOU Yang (Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract:【Aim】This study aims to clarify the types and distribution of antennal sensilla of flower-visiting insect *Bibio rufiventris*.【Methods】The type, quantity and morphology of antennal sensilla of *B. rufiventris* were observed with scanning electron microscope (SEM), and their differences between male and female adults were compared.【Results】The female and male adult antennae of *B. rufiventris* include three parts, scape (Sc), pedicel (P) and flagellum (F), and the flagellum consists of eight flagellomeres. The average lengths of antennae of female and male adults are 862.556 ± 78.662 and $880.361 \pm 83.253 \mu\text{m}$, respectively. There is significant difference in the length of the 8th flagellomere, while the lengths of other flagellomeres are almost equal. Four types of sensilla including sensilla chaetica (Sc), sensilla basiconca (Sb), sensilla trichodea (St) and Böhm bristles (Bb) were observed on the female and male antennae. The antennal sensilla of female adults have six subtypes, *i. e.*, sensilla chaetica (Sc), sensilla trichodea subtype 2 (St.2), sensilla basiconca subtypes 1, 2 and 4 (Sb.1, Sb.2 and Sb.4) and Böhm bristles (Bb), while those of male adults have five subtypes, *i. e.*, sensilla chaetica (Sc), sensilla trichodea subtype 1 (St.1), sensilla basiconca subtype 2 (Sb.2) and sensilla

basiconca subtype 3 (Sb.3) and Böhm bristles (Bb). 【Conclusion】 The types, amounts and characteristics of antennal sensilla of *B. rufiventris* adults show some differences between females and males. This study provides a morphological basis for studying the physiological functions of these sensilla and the molecular mechanisms of behavioral activities of *B. rufiventris*.

Key words: *Bibio rufiventris*; flower-visiting insect; antennal sensilla; morphological characteristics; quantity distribution; scanning electron microscopy

访花昆虫在开花植物的授粉过程中起到了重要的媒介作用,不同种类和数量的访花昆虫直接影响开花植物的种子产量(吕伟等, 2018; Woodcock *et al.*, 2019)。访花昆虫触角在其识别开花植物的过程中起着关键作用,这是因为昆虫触角具有不同功能的各种感器,这些感器是昆虫神经系统与外部环境相连接的重要媒介,它们在外界物理刺激的感知、性信息素等化学信号的感受、宿主的识别和行为选择方面起到非常重要的作用(Schneider, 1964; Anderson *et al.*, 2000; 马瑞燕和杜家纬, 2000; Ochieng *et al.*, 2000; Skiri *et al.*, 2005; 余海忠, 2007)。已有研究发现,访花昆虫主要通过触角上感器的嗅觉功能识别开花植物的气味(Larue *et al.*, 2016),进而能够快速且准确地定位寄主。以往的研究发现,昆虫的触角感器是具有种间和种内特异性的(Schneider, 1964; Zheng *et al.*, 2014),并按照一定的规律排布(Zacharuk, 1985)。因此,深入了解访花昆虫的触角形态,特别是触角感器的种类和分布,对于理解访花昆虫与开花植物及环境之间的信息交流至关重要。

随着电镜(electron microscope, EM)技术的发展,各种昆虫触角感器的形态和超微结构被人们熟知(Olson *et al.*, 2014; Sombke and Ernst 2014; Ali *et al.*, 2016; 唐培安等, 2017; 郭付振等, 2018; 王政等, 2018)。目前,在双翅目昆虫的触角感器研究中,对寄蝇科(Tachinidae)、蛾蠓科(Psychodidae)、丽蝇科(Calliphoridae)、实蝇科(Tephritidae)、厕蝇科(Fanniidae)等昆虫的触角感器结构关注较多,共发现 6 大感器类型,包括刺形感器(sensilla chaetica)、腔形感器(sensilla cavity)、毛形感器(sensilla trichodea)、锥形感器(sensilla basiconica)、柱形感器(sensilla cylindric)和耳形感器(sensilla auricillica)(Giangiuliani *et al.*, 1994; de Freitas Fernandes *et al.*, 2008; 任宏伟, 2011; Setzu *et al.*, 2011; Awad *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014; Araújo *et al.*, 2018),但仍未有关于毛蚊科(Bibionidae)触角感器的报道。

文冠果 *Xanthoceras sorbifolia* 是我国重点开发的能源树种,其种仁可提取出大量品质好的生物柴油(张燕等, 2012),但因其座果率低而严重制约了相关产业的发展。研究发现,尽管文冠果是雌雄同株植物,但其繁育系统属于异花授粉,因此,很大程度上需要传粉昆虫帮助授粉(田英等, 2013),才能使文冠果的坐果率提高。本研究组发现,在东北地区文冠果的优势访花昆虫为红腹毛蚊 *Bibio rufiventris* (曲业宽, 2018),属双翅目毛蚊科。红腹毛蚊的传粉行为很大程度上取决于它们接收和加工的寄主植物的化学刺激,当作为文冠果的访花昆虫时,文冠果花所释放的挥发物对红腹毛蚊有一定的引诱作用(曲业宽, 2018),而接收这些化学信息素的主要结构则是位于其头部的触角感器(Rice, 1989)。红腹毛蚊通过触角感受器对这些信号的接收,精准地识别和定位文冠果花,从而能够有效地提高传粉的效率。因此,为了更好地理解红腹毛蚊的传粉机制,提高红腹毛蚊传粉效率和文冠果果实产量,清晰认识红腹毛蚊触角感器的主要结构及其分布是急需解决的问题。本研究利用扫描电镜(scanning electron microscope, SEM)对红腹毛蚊触角感器类型和分布进行了观察。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

红腹毛蚊成虫采自吉林省白城市镇赉县莫莫格林场(45°42'25" - 46°18'0"N, 123°27'0" - 124°4'33.7"E)的文冠果林内,在人工气候培养箱内养殖备用。

1.2 样品制备与电镜观察

取红腹毛蚊雌、雄成虫各 10 头,在体视显微镜(Nikon, SMZ1500)下切掉头部,并取下触角。将摘取的雌、雄成虫触角分别放入装有 75% 乙醇的培养皿中反复用毛刷清洗,去除表面异物,再放入超声波清洗机(KQ-250DB)中深层清洗约 1 min。随后将触角样品依次用浓度为 80%, 90%, 95% 和 100%

的酒精溶液逐级脱水,并进行自然干燥。

用镊子将干燥好的触角样品按背腹面粘在导电胶上,轻轻放置于扫描电镜(JSM-6510LV, 日本)的样品台上,离子喷射仪(JFC-1600)喷金后,通过扫描电镜进行观察、拍照并保存,扫描电镜在 20 kV 的电压下进行工作。最后,观察得到的照片使用 Photoshop 软件进行处理。利用 SEM 观察红腹毛蚊触角及触角感器的外部形态,统计雌、雄成虫触角感器的种类数量和存在的差异,并分析触角感器的分布规律。使用 Smile View 软件来测量触角及触角感器的形态学指标。触角感器形态特征描述及命名采用 Schneider(1964)、Altner(1977)、Zacharuk(1980)和 Steinbrecht(1997)的分类标准进行确定。

1.3 数据分析

本研究数据采用 SPSS 19.0 软件进行分析。利用 *t* 检验对红腹毛蚊雌性和雄性成虫的每节触角长度进行比较分析,利用 Tukey 氏方法进行多重比较,检验差异显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 雌、雄成虫触角的形态特征

红腹毛蚊雌、雄成虫触角均包含 3 部分,分别为柄节、梗节和鞭节(图 1: A, B)。柄节较粗大,与头部的连接处有一凹陷窝;梗节较柄节短小,是鞭节与柄节连接的纽带;鞭节数量最多,呈套筒状连接排列。雌、雄成虫在触角外部形态方面具有显著差异。雌成虫触角鞭节第 1–8 小节的腹面均具有一个形状不同的凹陷窝,其大小随着与头部距离的增大而减小(图 1: A, 白色箭头)。而雄成虫触角只有鞭节第 8 小节的腹面存在一月牙形的凹陷窝(长度为 $64.057 \pm 6.832 \mu\text{m}$, 宽为 $19.723 \pm 4.312 \mu\text{m}$, 图 1: C)。虽然雌、雄成虫触角在形态上有明显不同,但总长度却没有显著差异($P > 0.05$),雌性为 $862.556 \pm 78.662 \mu\text{m}$, 雄性为 $880.361 \pm 83.253 \mu\text{m}$, 雌、雄成虫触角各小节的长度几乎相等,只有鞭节的第 8 小节长度存在显著性差异($P < 0.05$),雄性长于雌性(图 2)。

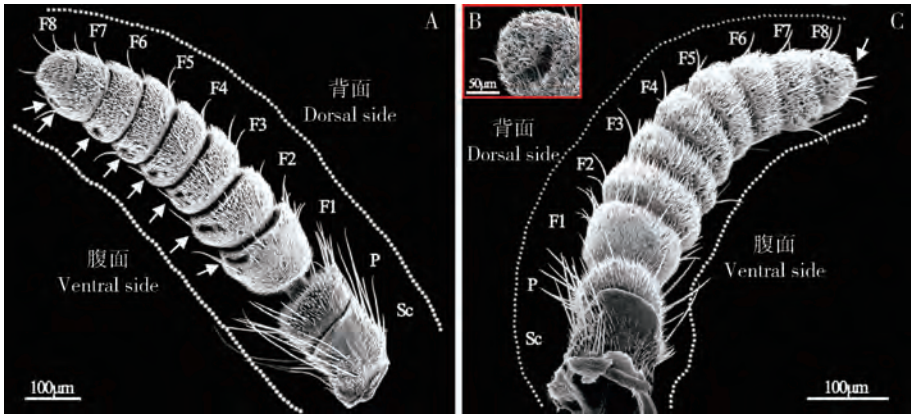


图 1 红腹毛蚊雌、雄成虫触角扫描电镜图

Fig. 1 Scanning electron micrographs of antennae of female and male adults of *Bibio rufiventris*

A: 雌成虫触角 Antenna of female adults; B: 雄成虫触角 Antenna of male adults; C: 雄成虫触角第 8 鞭小节放大图 Enlargement of the 8th flagellomere of the antenna of male adults. Sc: 柄节 Scape; P: 梗节 Pedicel; F1–F8: 第 1–8 鞭小节 1st–8th flagellomeres.

2.2 触角感器的种类及形态特征

本研究的基本分类依据主要包括两点:触角感器的形态特征以及着生位置。使用 SEM 进行观察,结果发现红腹毛蚊成虫的触角感器共有 4 种类型,包括刺形感器、毛形感器、锥形感器和 Böhm 氏鬃毛(Böhm bristles)。根据触角感器的外部形态差异,毛形感器被分为 1 和 2 型两种亚型;锥形感器被分为 1, 2, 3 和 4 型 4 种亚型(表 1)。

2.2.1 刺形感器(sensilla chaetica, Sc):刺形感器呈针刺状的刚毛形态,感器表面有明显的纵脊(图

3: C),基部与触角表面的连接处有一凹槽,由底部向顶端逐渐变细,顶端尖锐。大部分感器与触角表面的夹角在 $60^{\circ} \sim 80^{\circ}$ 之间,少部分直立于触角表皮(图 3: B; 图 4: B)。雌虫 Sc 的长度在 $(42.289 \pm 5.243) \sim (128.119 \pm 4.336) \mu\text{m}$ 之间,基部直径在 $(3.913 \pm 1.234) \sim (5.391 \pm 0.998) \mu\text{m}$ 之间,平均长度分别为 $85.204 \pm 4.790 \mu\text{m}$ 和 $4.652 \pm 1.116 \mu\text{m}$ 。雄虫 Sc 的长度在 $(37.730 \pm 2.019) \sim (124.165 \pm 2.091) \mu\text{m}$ 之间,基部直径在 $(3.375 \pm 0.998) \sim (5.639 \pm 1.068) \mu\text{m}$ 之间,平均长度分别为 $80.948 \pm$

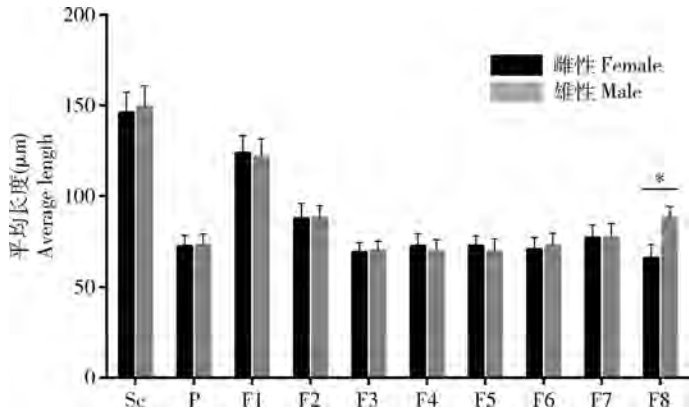


图2 红腹毛蚊雌、雄成虫触角各小节平均长度

Fig. 2 Average length of each flagellomere of antenna of female and male adults of *Bibio refulventris*

Sc: 柄节 Scape; P: 梗节 Pedicel; F1 – F8: 第1 – 8 鞭小节 1st – 8th flagellomeres. 图中数据为平均值 ± 标准误 (n = 10); 柱上星号示雌雄间差异显著 ($P < 0.05$, t 检验). Values are means ± SE (n = 10). The asterisk above bars indicates significant difference between female and male ($P < 0.05$, t -test).

2.055 μm 和 $4.507 \pm 1.033 \mu\text{m}$ 。

2.2.2 毛形感器 (sensilla trichodea, St): 毛形感器呈长毛状, 成簇分布, 直立或弯曲, 顶端有一念珠状突起 (图 3: D; 图 3: E), 基部粗大, 着生在表皮凸上, 由底部向顶端逐渐变细, 是红腹毛蚊触角上数量最多, 分布最广的一种感器。根据外部形态的不同, 又将毛形感器分为毛形感器 1 型 (sensilla trichodea subtype 1, St. 1) 和毛形感器 2 型 (sensilla trichodea subtype 2, St. 2) 两种亚型。毛形感器 1 型 (St. 1) 最明显的特征是触角感器表面具有带条纹的纵脊 (图 4: D)。感器长度在 $(3.772 \pm 0.952) \sim (16.521 \pm 2.743) \mu\text{m}$ 之间, 基部直径在 $(0.833 \pm 0.276) \sim (1.835 \pm 1.004) \mu\text{m}$ 之间, 平均长度分别为 $10.147 \pm 1.848 \mu\text{m}$ 和 $1.334 \pm 0.640 \mu\text{m}$ 。毛形感器 2 型 (St. 2) 与 St. 1 差别明显, St. 2 型表面光滑没有纵脊 (图 3: E)。长度在 $(2.897 \pm 1.044) \sim (17.269 \pm 3.567) \mu\text{m}$ 之间, 基部直径在 $(0.875 \pm 0.225) \sim (2.027 \pm 0.968) \mu\text{m}$ 之间, 平均长度分别为 $10.083 \pm 2.306 \mu\text{m}$ 和 $1.451 \pm 0.600 \mu\text{m}$ 。

2.2.3 锥形感器 (sensilla basiconica, Sb): 根据锥形感器外部形态的不同, 将其分为锥形感器 1 型 (sensilla basiconica subtype 1, Sb. 1), 锥形感器 2 型 (sensilla basiconica subtype 2, Sb. 2), 锥形感器 3 型 (sensilla basiconica subtype 3, Sb. 3) 和锥形感器 4 型 (sensilla basiconica subtype 4, Sb. 4) 4 种亚型。锥形感器 1 型 (Sb. 1) 整体呈锥形, 直立, 表面光滑。Sb. 1 位于触角表皮开阔的凹陷内, 基部粗大, 中间部分收缩略细, 顶部膨大呈细长的花苞状 (图 3: F)。长度为 $5.630 \pm 1.895 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.748 \pm$

$0.566 \mu\text{m}$ 。

锥形感器 2 型 (Sb. 2) 锥形, 直立, 外表皮光滑, 基部粗大, 慢慢向顶端变细, 顶部尖锐或圆钝 (图 4: E)。雌成虫 Sb. 2 长度为 $5.974 \pm 2.063 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.864 \pm 1.005 \mu\text{m}$, 雄成虫 Sb. 2 长度为 $6.368 \pm 2.321 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.759 \pm 0.876 \mu\text{m}$ 。锥形感器 3 型 (Sb. 3) 直立略弯曲, 整体呈手指状, 略粗, 表面具不明显纵纹, 基部位于触角表皮开阔的凹陷内, 顶部钝圆 (图 4: G)。长度为 $15.957 \pm 4.376 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.217 \pm 1.024 \mu\text{m}$ 。锥形感器 4 型 (Sb. 4) 扁平, 呈螺旋状扭曲, 表面有不明显纵纹, 基部位于触角表皮凹陷窝内, 顶部钝圆 (图 3: G)。长度为 $18.392 \pm 5.092 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.330 \pm 0.943 \mu\text{m}$ 。

2.2.4 Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles, Bb): Bb 呈短毛状, 直立, 较细短, 表面光滑无纵纹, 基部具不明显凹陷, 顶部圆钝 (图 3: A; 图 4: A)。雌成虫 Bb 的长度为 $8.034 \pm 1.671 \mu\text{m}$, 基部直径为 $2.929 \pm 0.688 \mu\text{m}$; 雄成虫 Bb 的长度为 $8.667 \pm 1.261 \mu\text{m}$, 基部直径为 $3.047 \pm 1.091 \mu\text{m}$ 。

2.3 触角感器的分布规律

不同种类的昆虫具有不同类型的触角感器。本研究发​​现红腹毛蚊雌成虫共有 6 种触角感器, 分别为 Bb, Sc, St. 2, Sb. 1, Sb. 2 和 Sb. 4, 数量为 8081 ± 365 个。其中, St. 2, Sb. 4, Sc, Sb. 2, Bb 和 Sb. 1 的数量分别占总数量的 79.470%, 16.904%, 2.029%, 1.163% 和 0.125%。St. 2 和 Sc 的分布范围最广, 遍布于触角各节; Sb. 2 和 Sb. 4 次之, 分布在除柄节和梗节外的各节触角表皮的凹陷窝内; Bb 和 Sb. 1 的分布最为集中, Bb 存在于触角柄节与头部连接的凹

表 1 红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器外部形态特征 (n = 10)

Table 1 Morphological characteristics of antennal sensilla of female and male adults of *Bibio rufiventris* (n = 10)

感器类型/亚型 Types/subtypes of sensilla	性别 Sex	长度(μm) Length	基部直径(μm) Base diameter	形状 Shape	外壁 Wall	顶端 Tip	基窝 Socket
Bb	雌 Female	8.034 ± 1.671	2.929 ± 0.688	直立 Straight	光滑 Smooth	钝状 Blunt	略微突出 Slightly protruded
	雄 Male	8.667 ± 1.261	3.047 ± 1.091	直立 Straight	光滑 Smooth	钝状 Blunt	略微突出 Slightly protruded
Sc	雌 Female	85.204 ± 4.790	4.652 ± 1.116	直立 Straight	具深沟 Deeply grooved	尖锐 Sharp	凹陷 Sunken and tight
	雄 Male	80.948 ± 2.055	4.507 ± 1.033	直立 Straight	具深沟 Deeply grooved	尖锐 Sharp	凹陷 Sunken and tight
St.1	雌 Female	-	-	-	-	-	-
St.2	雄 Male	10.147 ± 1.848	1.334 ± 0.640	直立或弯曲 Straight/Curved	具浅沟 Shallow grooved	水滴状 Droplet	略微突出 Slightly protruded
	雌 Female	10.083 ± 2.306	1.451 ± 0.600	直立或弯曲 Straight/Curved	光滑 Smooth	水滴状 Droplet	略微突出 Slightly protruded
Sb.1	雄 Male	-	-	-	-	-	-
	雌 Female	5.630 ± 1.895	2.748 ± 0.566	直立 Straight	光滑 Smooth	芽形 Bud-shape	宽大凹陷 Sunken and wide
Sb.2	雄 Male	-	-	-	-	-	-
	雌 Female	5.974 ± 2.063	2.864 ± 1.005	直立 Straight	光滑 Smooth	钝状或尖锐 Sharp/Blunt	略微凹陷 Slightly sunken
Sb.3	雄 Male	6.368 ± 2.321	2.759 ± 0.876	直立 Straight	光滑 Smooth	钝状或尖锐 Sharp/Blunt	略微凹陷 Slightly sunken
	雌 Female	-	-	-	-	-	-
Sb.4	雄 Male	15.957 ± 4.376	2.217 ± 1.024	直立或弯曲 Straight/Curved	具浅沟 Shallow grooved	尖锐 Sharp	宽大凹陷 Sunken and wide
	雌 Female	18.392 ± 5.092	2.330 ± 0.943	螺旋状扭曲 Twisted	具浅沟 Shallow grooved	尖锐 Sharp	宽大凹陷 Sunken and wide
	雄 Male	-	-	-	-	-	-

Bb: Böhm 氏鬃毛 Böhms bristles; Sc: 刺形感器 Sensilla chaetica; St.1 - 2: 分别为毛形感器 1 和 2 型 Sensilla trichodea subtypes 1 and 2, respectively; Sb.1 - 4: 分别为锥形感器 1 - 4 型 Sensilla basiconica subtypes 1 - 4, respectively. 表中数据为平均值 ± 标准误 (n = 10); 表 2 ~ 3 同。Values in the table are means ± SE (n = 10). The same for Tables 2 - 3.

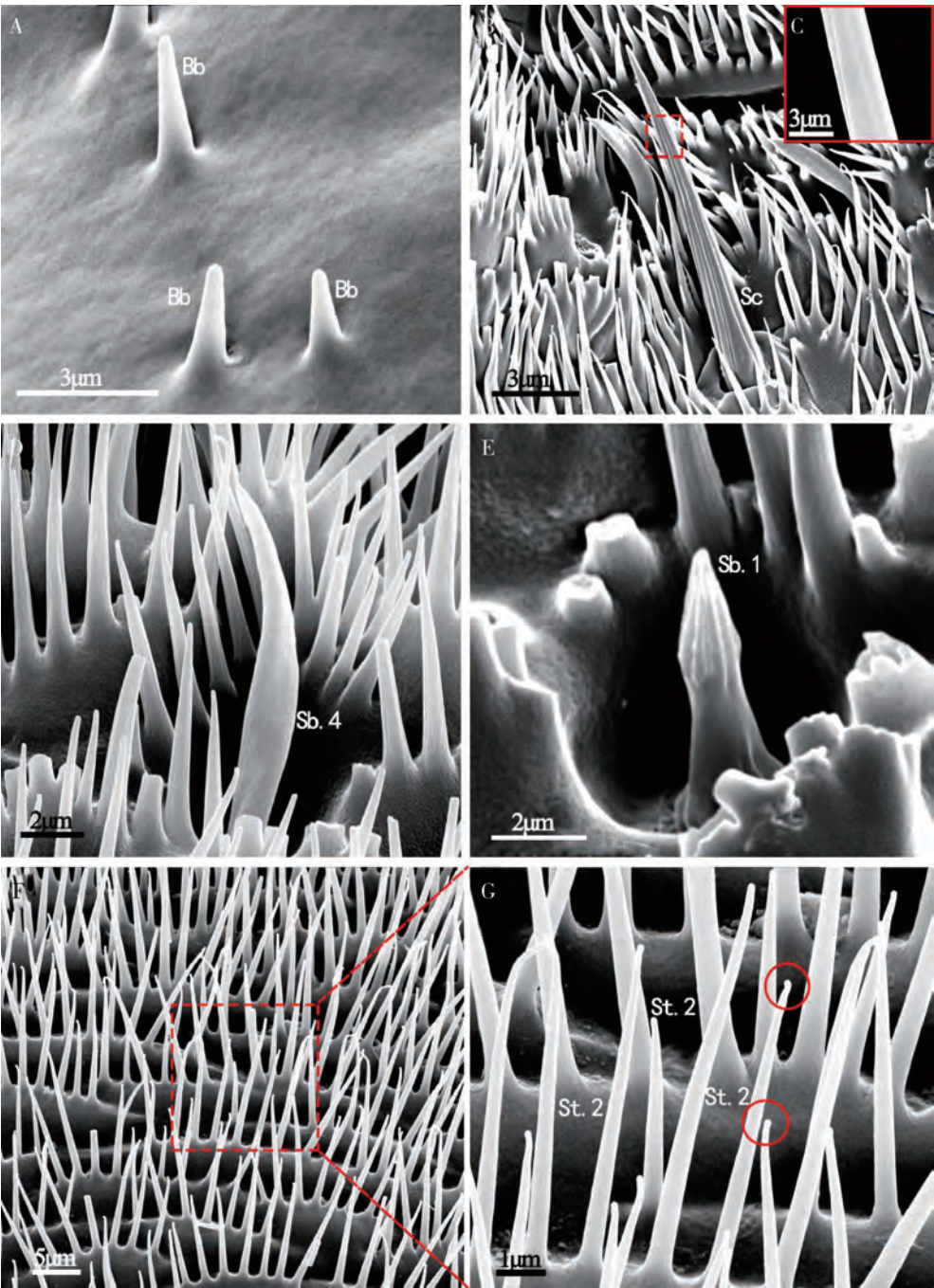


图3 红腹毛蚊雌成虫触角感器

Fig. 3 Antennal sensilla of female adults of *Bibio rufiventris*

A: Böhm 氏鬃毛 Böhm bristles (Bb); B: 刺形感器 Sensilla chaetica (Sc); C: 刺形感器纵脊 Deep groove of sensilla chaetica (Sc); D, E: 毛形感器 2 型 Sensilla trichodea subtype 2 (St. 2); F: 锥形感器 1 型 Sensilla basiconica subtype 1 (Sb. 1); G: 锥形感器 4 型 Sensilla basiconica subtype 4 (Sb. 4).

陷窝处, Sb. 1 分布在触角鞭节的第 6 – 8 亚节上 (表 2)。

而红腹毛蚊雄成虫触角感器只有 5 种, 分别为 Bb, Sc, St. 1, Sb. 2 和 Sb. 3, 数量为 $7\,876 \pm 330$ 个。其中, St. 1 和 Sc 遍布于各节触角, 分别占感器总数的 81. 107% 和 1. 930%, 与雌性 St. 2 和 Sc 的分布

范围相同; Sb. 3 数量约占感器总数量 16. 468%, 分布范围与 Sb. 4 的分布范围相同。Bb 的数量约占触角感器总数的 0. 267%, 几乎与雌雄相同, 并且仅分布于触角柄节与头部连接的凹陷处; Sb. 2 数量最少, 约占 0. 228%, 且仅分布在触角鞭节的第 8 鞭小节的凹陷窝内 (表 3)。

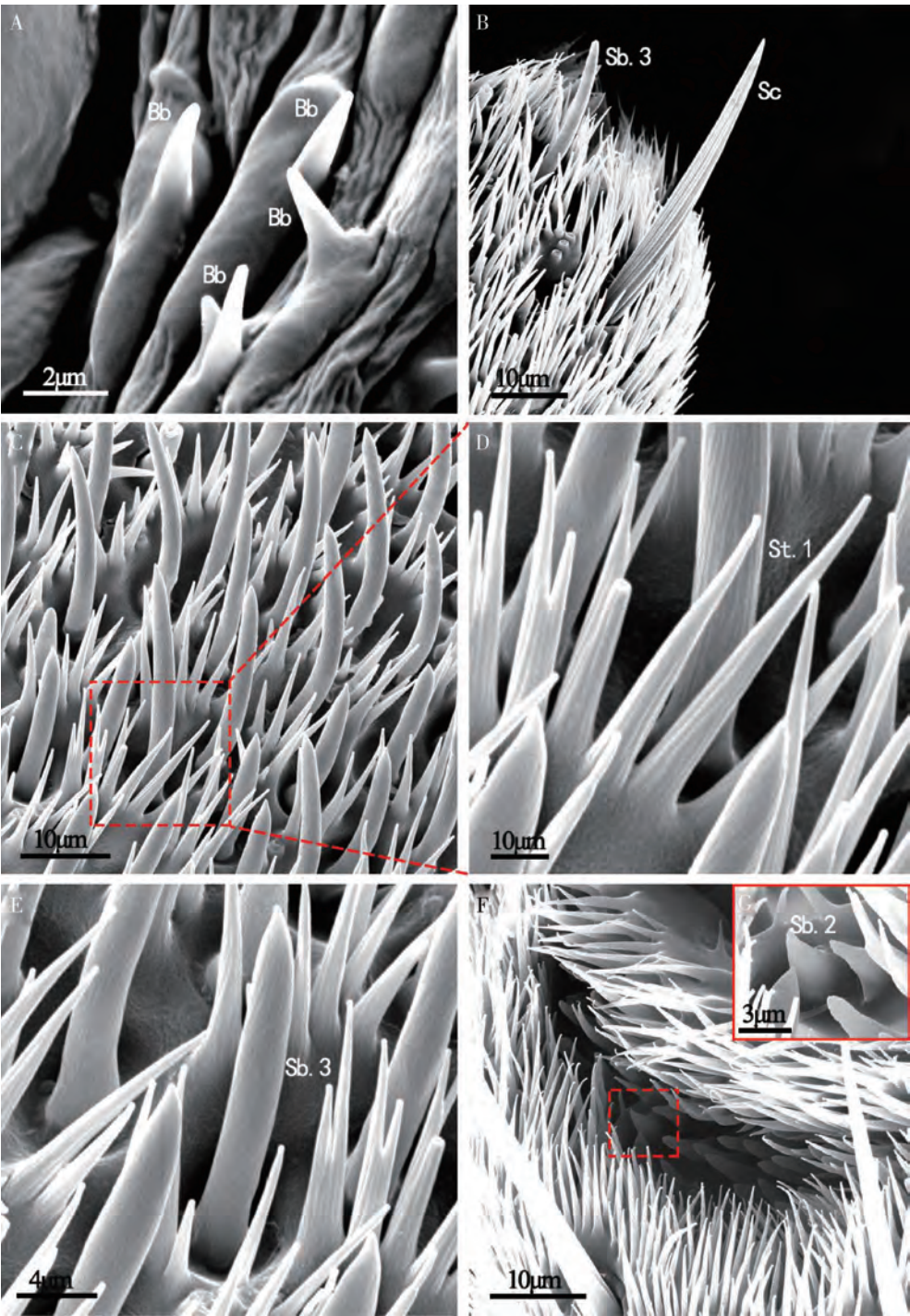


图 4 红腹毛蚊雄成虫触角感器

Fig. 4 Antennal sensilla of male adults of *Bibio rufiventris*

A: Böhm 氏鬃毛 Böhm bristles (Bb); B: 刺形感器和锥形感器 3 型 Sensilla chaetica (Sc) and sensilla basiconica subtype 3 (Sb. 3); C: 毛形感器 1 型和锥形感器 3 型 Sensilla trichodea subtype 1 (St. 1) and sensilla basiconica subtype 3 (Sb. 3); D: 毛形感器 1 型 Sensilla trichodea subtype 1 (St. 1); E: 锥形感器 3 型 Sensilla basiconica subtype 3 (Sb. 3); F: 锥形感器 2 型 Sensilla basiconica subtype 2 (Sb. 2); G: 锥形感器 2 型 Sensilla basiconica subtype 2 (Sb. 2).

3 讨论

本研究首次对红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器的

类型、外部形态以及分布规律进行了研究,为进一步探究其感器功能与分子机制提供了生态学基础。通过 SEM 的观察发现红腹毛蚊雌、雄成虫的触角感器在亚型上有所差异。雌、雄成虫触角感器共有 4 种,

表 2 红腹毛蚊雌成虫触角感器数量和分布 (n = 10)

Table 2 Abundance and distribution of sensilla on the antennae of female adults of *Bibio rufiventris* (n = 10)

感器类型/亚型 Types/subtypes of sensilla	柄节 Scape	梗节 Pedicel	鞭节 Flagellum								总数(个) Total
			F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	
St. 2	504 ± 20	456 ± 16	1 010 ± 29	789 ± 22	704 ± 21	624 ± 19	596 ± 15	652 ± 23	594 ± 16	493 ± 18	6 422 ± 199
Sb. 4	0	0	21 ± 3	195 ± 20	208 ± 18	252 ± 19	201 ± 21	183 ± 17	174 ± 13	132 ± 11	1 366 ± 122
Sc	38 ± 4	24 ± 3	28 ± 2	10 ± 1	11 ± 1	11 ± 1	12 ± 2	10 ± 3	12 ± 2	8 ± 1	164 ± 20
Sb. 2	0	0	19 ± 3	17 ± 2	10 ± 2	11 ± 1	9 ± 1	10 ± 2	8 ± 1	10 ± 3	94 ± 15
Bb	25 ± 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25 ± 5
Sb. 1	0	0	0	0	0	0	0	2 ± 1	4 ± 1	4 ± 2	10 ± 4
合计 Total	567 ± 29	480 ± 19	1 078 ± 37	1 011 ± 45	933 ± 42	898 ± 40	818 ± 39	857 ± 46	792 ± 33	647 ± 35	8 081 ± 365

表 3 红腹毛蚊雄成虫触角感器数量和分布 (n = 10)

Table 3 Abundance and distribution of sensilla on the antennae of male adults of *Bibio rufiventris* (n = 10)

感器类型/亚型 Types/subtypes of sensilla	柄节 Scape	梗节 Pedicel	鞭节 Flagellum								总数(个) Total
			F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	
St. 1	548 ± 14	428 ± 20	936 ± 25	744 ± 18	740 ± 23	656 ± 22	560 ± 17	616 ± 15	659 ± 21	501 ± 19	6 388 ± 194
Sb. 3	0	0	18 ± 4	184 ± 18	192 ± 14	244 ± 20	184 ± 15	189 ± 11	159 ± 17	127 ± 9	1 297 ± 108
Sc	30 ± 4	25 ± 2	27 ± 4	11 ± 1	12 ± 2	10 ± 2	10 ± 1	8 ± 2	9 ± 1	10 ± 2	152 ± 21
Bb	21 ± 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21 ± 3
Sb. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18 ± 4	18 ± 4
合计 Total	599 ± 21	453 ± 22	981 ± 33	939 ± 37	944 ± 39	910 ± 44	754 ± 33	813 ± 28	827 ± 39	656 ± 34	7 876 ± 330

分别为刺形感器、毛形感器、锥形感器和 Böhm 氏鬃毛。这些感器可以识别植物的气味、信息素和其他的化学刺激 (Lopes *et al.*, 2002; Binyameen *et al.*, 2012), 同时还具有机械感觉以及味觉功能 (Gao *et al.*, 2007)。

刺形感器是一类昆虫触角上常见的感器类型 (Marek *et al.*, 2012; Awad *et al.*, 2014; 高芳瑞等, 2017; 张静等, 2019), 在红腹毛蚊触角上也有分布。刺形感器呈刚毛状, 具有较厚的壁和机械性臼状窝, 能够作为机械性感器感知外界刺激 (Schneider, 1964)。另有研究发现, 每个刺形感器都由 1~2 个双极神经细胞控制, 因此认为刺形感器也具有嗅觉感器功能 (Ndomo-Moualeu *et al.*, 2014)。有研究表明, 机械性感器作为化学感器起作用的时候, 会将触角的位置调整到最佳感知角度, 以便于在环境中获得准确的信号 (Zhou *et al.*, 2013), 因此, 这种感器具有机械感受和化学感受的双重功能 (Jourdan *et al.*, 1995)。本研究发现的红腹毛蚊触角上的刺形感器也可能是具有双重功能, 不仅能够接收蜜源信号寻找蜜源并进行快速转移, 也能够感受外界的环境条件, 在文冠果传粉效率中发挥重要作用。

毛形感器是红腹毛蚊触角上数量最多, 分布最广的一类感器, 它在感知机械刺激和识别昆虫所释放的化学信息素中起主要作用 (Hu *et al.*, 2009)。在鳞翅目昆虫中, 毛形感器已被证实具有识别化学信号的功能, 作为嗅觉受体识别性信息素 (Faucheux *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2011; 赵海燕等, 2016)。有一些研究表明, 鞘翅目的毛形感器也可作为性信息素受体或聚集信息素受体起作用 (Merivee *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2013)。毛形感器在双翅目的蚊虫中主要功能为识别宿主以及寻找适合的产卵场所 (Hill *et al.*, 2009), 也可能与性信息素的识别密切相关。本研究的结果发现雌、雄成虫毛形感器在长度和数量上没有明显差别, 但是在亚型的形态特征存在区别, 雌性毛形感器 St. 2 表面光滑无纵脊, 而雄性毛形感器 St. 1 表面有纵脊。这样的感器类型的差异使雌雄红腹毛蚊在感受外界环境刺激的时候有不同程度的反应。但是, 这样的感器类型发挥的具体生物功能需要进一步验证。

锥形感器被认为是昆虫的嗅觉感器, 尤其是对宿主释放的化学物质最为敏感 (Lopes *et al.*, 2002; Onagbola and Fadamiro, 2008; Hill *et al.*, 2009; Sun *et al.*, 2011), 由于锥形感器在雌雄昆虫中种类和数量有所差异, 它也被推测可能与性信息素的识别有

关 (Hu *et al.*, 2009)。本研究中, 锥形感器有 4 种亚型, 除柄节和梗节外, 各节均有分布且数量较多, 仅次于毛形感器, 锥形感器可能是红腹毛蚊进行宿主定位和选择的主要感器类型。雌、雄成虫锥形感器的种类和数量有所差异, 雌性红腹毛蚊的锥形感器有 3 种亚型, 分别是 Sb. 1, Sb. 2 和 Sb. 4。而雄性红腹毛蚊锥形感器只有 2 种亚型, 分别是 Sb. 2 和 Sb. 3, 这种差异也印证了雌雄间存在特异性与其对寄主释放的化合物刺激响应有关, 进而改变昆虫行为。

Böhm 氏鬃毛通常分布在昆虫的头部与触角柄节的连接处, 以及柄节与梗节的连接处 (Merivee *et al.*, 2000; Ochieng *et al.*, 2000)。本研究发现的 Böhm 氏鬃毛仅分布在红腹毛蚊头部与触角柄节的连接处。一些研究表明, 当昆虫的生活环境发生变化时, Böhm 氏鬃毛会将外部刺激信息传递到大脑, 从而影响昆虫的行为 (Schneider, 1964)。从在触角上的位置推测 Böhm 氏鬃毛是一种典型的机械型感器, 在昆虫下降的过程中控制触角的移动速度, 从而起到缓冲的作用 (Zacharuk, 1985; Merivee *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2014; Suinyuy *et al.*, 2015)。本研究发现的红腹毛蚊触角上的 Böhm 氏鬃毛只存在于头部与触角的柄节连接处, 其功能可能更多地只是控制触角的移动速度, 并起到保护触角的作用, 所以对其具体功能还需进一步研究。

本研究对红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器进行了观察与分析, 讨论了各个感器数量、分布及功能。红腹毛蚊雌、雄成虫触角感器在种类和数量上存在差异, 这种差异使雌雄虫对外界环境刺激, 特别是花的挥发物成分有不同的响应。本研究为从化学生态学角度深入探究红腹毛蚊与文冠果花之间相互关系及其对花识别的分子机制提供了重要的理论基础, 同时也为进一步利用改变外界环境刺激促进红腹毛蚊传粉、提高文冠果的授粉效率等方面提供了参考。

参考文献 (References)

- Ali SAI, Diakite MM, Wang SAMQ, 2016. Morphology and ultrastructure of the antennal sensilla of *Sitophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae). *Bull. Entomol. Res.*, 106 (4): 481–487.
- Altner H, 1977. Insect Sensillum Specificity and Structure: An Approach to a New Typology. Information Retrieval, Ltd., London. 295–303.
- Anderson P, Hallberg E, Subchev M, 2000. Morphology of antennal sensilla auricillica and their detection of plant volatiles in the Herald moth, *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae). *Arthropod*

- Struct. Dev.*, 29(1): 33–41.
- Araújo MX, Bravo F, 2018. A new species of *Trichomyia* (Diptera: Psychodidae: Trichomyiinae) and report of antennal sensilla in adult. *Pap. Avulsos Zool.*, 58: e20185837.
- Awad AA, Ali NA, Mohamed HO, 2014. Ultrastructure of the antennal sensillae of male and female peach fruit fly, *Bactrocera zonata*. *J. Insect Sci.*, 14: 45.
- Binyameen M, Anderson P, Ignell R, Seada MA, Hansson BS, Schlyter F, 2012. Spatial organization of antennal olfactory sensory neurons in the female *Spodoptera littoralis* moth: differences in sensitivity and temporal characteristics. *Chem. Senses*, 37(7): 613–629.
- Chen JM, Qiao HL, Chen J, Xu CQ, Liu S, Lian ZM, Guo K, 2014. Observation of antennal sensilla in *Xylotrechus grayii* (Coleoptera: Cerambycidae) with scanning electron microscopy. *Microsc. Res. Tech.*, 77(4): 264–273.
- de Freitas Fernandes F, Bahia-Nascimento AC, Pinto LC, de Sousa Leal C, Secundino NFC, Pimenta PFP, 2008. Fine structure and distribution pattern of antennal sensilla of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) sand flies. *J. Med. Entomol.*, 45(6): 982–990.
- Faucheux MJ, Kristensen NP, Yen SH, 2006. The antennae of neopseustid moths: morphology and phylogenetic implications, with special reference to the sensilla (Insecta, Lepidoptera, Neopseustidae). *Zool. Anz.*, 245(2): 131–142.
- Gao FR, Li TH, Li JX, Song P, 2017. Ultrastructure of the antennal sensillae of male and female *Propylaea japonica*. *J. Agric. Univ. Hebei*, 40(6): 72–76. [高芳瑞, 李天慧, 李佳兴, 宋萍, 2017. 纹纹瓢虫成虫触角感器扫描电镜观察. 河北农业大学学报, 40(6): 72–76]
- Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684–693.
- Giangiuliani G, Lucchi A, Vinson SB, Bin F, 1994. External anatomy of adult antennal sensilla of the fly, *Trichopoda pennipes* F. (Diptera: Tachinidae). *Int. J. Morphol.*, 23(2): 105–113.
- Guo FZ, Yuan SX, Wang HR, Guo KJ, 2018. Observation of the antenna and antennal sensilla of adults of the leafhopper *Chlorotettix nigromaculus* (Hemiptera: Cicadellidae) with scanning electron microscope. *Acta Entomol. Sin.*, 61(10): 1192–1201. [郭付振, 袁水霞, 王荷然, 郭可建, 2018. 黑斑双叉叶蝉成虫触角及触角感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 61(10): 1192–1201]
- Hill SR, Hansson BS, Ignell R, 2009. Characterization of antennal trichoid sensilla from female southern house mosquito, *Culex quinquefasciatus* Say. *Chem. Senses*, 34(3): 231–252.
- Hu F, Zhang G, Wang J, 2009. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of bruchid beetles, *Callosobruchus chinensis* (L.) and *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). *Micron*, 40(3): 320–326.
- Jourdan H, Barbier B, Bernard J, Ferran A, 1995. Antennal sensilla and sexual dimorphism of the adult ladybird beetle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleoptera: Coccinellidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 24(3): 307–322.
- Larue AAC, Raguso RA, Junker RR, 2016. Experimental manipulation of floral scent bouquets restructures flower-visitor interactions in the field. *J. Anim. Ecol.*, 85(2): 396–408.
- Lopes O, Barata EN, Mustaparta H, Araújo J, 2002. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera: Cerambycidae). *Arthropod Struct. Dev.*, 31(1): 1–13.
- Lü W, Wen F, Han JM, Wang RP, Ren GX, Liu WP, Le MW, Sun J, 2018. Effects of insect pollination on yield components of sesame. *Crops*, (6): 124–129. [吕伟, 文飞, 韩俊梅, 王若鹏, 任果香, 刘文萍, 乐美旺, 孙建, 2018. 昆虫授粉对芝麻产量构成因素的影响. 作物杂志, (6): 124–129]
- Ma RY, Du JW, 2000. Insect antenna sensilla. *Entomol. Knowl.*, 37(3): 179–183. [马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179–183]
- Marek PE, Shear WA, Bond JE, 2012. A redescription of the leggiest animal, the millipede *Illacme plenipes*, with notes on its natural history and biogeography (Diplopoda, Siphonophorida, Siphonorhinidae). *ZooKeys*, 241: 77–112.
- Merivee E, Ploomi A, Rahi M, Luik A, Sammelselg V, 2000. Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion lampros* Hbst (Coleoptera, Carabidae). *Acta Zool.*, 81(4): 339–350.
- Merivee E, Ploomi A, Luik A, Rahi M, Sammelselg V, 2001. Antennal sensilla of the ground beetle *Platynus dorsalis* (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera: Carabidae). *Microsc. Res. Tech.*, 55(5): 339–349.
- Merivee E, Ploomi A, Rahi M, Bresciani J, Ravn HP, Luik A, Sammelselg V, 2002. Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion properans* Steph. (Coleoptera, Carabidae). *Micron*, 33(5): 429–440.
- Ndomo-Moualeu AF, Ulrichs C, Radek R, Adler C, 2014. Structure and distribution of antennal sensilla in the Indianmeal moth, *Plodia interpunctella* (Hübner, 1813) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Stored Prod. Res.*, 59: 66–75.
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennae chemo receptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Struct. Dev.*, 2(3): 231–240.
- Olson JF, Moon RD, Kells SA, Mesce KA, 2014. Morphology, ultrastructure and functional role of antennal sensilla in off-host aggregation by the bed bug, *Cimex lectularius*. *Arthropod Struct. Dev.*, 43(2): 117–122.
- Onagbola EO, Fadamiro HY, 2008. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Micron*, 39(5): 526–535.
- Qu YK, 2018. Research on Mechanisms of Dominant Pollinator Visiting *Xanthoceras sorbifolia*. MSc Thesis, Northeast Normal University, Changchun. [曲业宽, 2018. 文冠果 (*Xanthoceras sorbifolia*) 优势访花昆虫的访花机制研究. 长春: 东北师范大学硕士学位论文]
- Ren HW, 2011. Studies on the Antennal Sensilla of Representative Species of *Fannia* R.-D. in China (Diptera: Fanniidae). MSc

Thesis, Shenyang Normal University, Shenyang. [任宏伟, 2011. 中国厕蝇属 *Fannia* R.-D. 代表种触角感受器研究探讨(双翅目: 厕蝇科). 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文]

Rice MJ, 1989. The sensory physiology of pest fruit flies; conspectus and prospectus. In: Robinson AS, Hooper G eds. Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 3A. Elsevier, Amsterdam. 249 – 272.

Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9: 103 – 122.

Setzu MD, Poddighe S, Angioy AM, 2011. Sensilla on the antennal funiculus of the blow fly, *Protophormia terraenovae* (Diptera: Calliphoridae). *Micron*, 42(5): 471 – 477.

Skiri HT, Strandén M, Sandoz JC, Menzel R, Mustaparta H, 2005. Associative learning of plant odorants activating the same or different receptor neurons in the moth *Heliothis virescens*. *J. Exp. Biol.*, 208(4): 787 – 796.

Sombke A, Ernst A, 2014. Structure and distribution of antennal sensilla in *Oranmorpha guerini* (Gervais, 1837) (Diplopoda, Polydesmida). *Arthropod Struct. Dev.*, 43(1): 77 – 86.

Steinbrecht RA, 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. *Int. J. Morphol.*, 26(3): 229 – 245.

Suinyuy TN, Donaldson JS, Johnson SD, 2015. Geographical matching of volatile signals and pollinator olfactory responses in a cycad brood-site mutualism. *Proc. Biol. Sci.*, 282(1816): 2015 – 2053.

Sun X, Wang M, Zhang G, 2011. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Microsc. Res. Tech.*, 74(2): 113 – 121.

Tang PA, Li FF, Duan JY, Wu HJ, Tao YX, 2017. Scanning electron microscopy observations on the antennal sensilla of *Cryptolestes pusillus*. *Plant Prot.*, 43(4): 61 – 65. [唐培安, 李非凡, 段锦艳, 吴海晶, 陶冶心, 2017. 长角扁谷盗触角感器的扫描电镜观察. 植物保护, 43(4): 61 – 65]

Tian Y, Wang YL, Wang Y, Liu YJ, 2013. Study on the pollination biology characteristic of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge. *Heilongjiang Agr. Sci.*, (6): 50 – 55. [田英, 王娅丽, 王钰, 刘玉娟, 2013. 文冠果传粉生物学特性研究. 黑龙江农业科学, (6): 50 – 55]

Wang Z, Sun SW, Meng QQ, Liu AQ, Sang LW, Gou YF, Gao SF, 2018. Morphology and distribution of the sensilla on the antenna and propodium of *Xylotrechus quadripes* Chevrolat (Coleoptera: Cerambycidae). *Plant Prot.*, 44(3): 92 – 97. [王政, 孙世伟, 孟倩倩, 刘爱勤, 桑利伟, 苟亚峰, 高圣风, 2018. 咖啡灭字虎天牛触角和足感器的形态与分布观察. 植物保护, 44(3): 92 – 97]

Woodcock BA, Garratt MPD, Powney GD, Shaw RF, Osborne JL, Soroka J, Lindström SAM, Stanley D, Ouvrard P, Edwards ME, Jauker F, McCracken ME, Zou Y, Potts SG, Rundlöf M, Noriega JA, Greenop A, Smith HG, Bommarco R, van der Werf W, Stout JC, Steffan-Dewenter I, Morandin L, Bullock JM, Pywell RF, 2019. Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nat. Commun.*, 10(1): 1481.

Yu HZ, 2007. Research progress of insect antennal sensilla. *J. Anhui Agric. Sci.*, 35(14): 4238 – 4243. [余海忠, 2007. 昆虫触角感受器研究进展. 安徽农业科学, 35(14): 4238 – 4243]

Zacharuk RY, 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 27 – 47.

Zacharuk RY, 1985. Antennae and sensilla. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Pergamon Press, Oxford. 1 – 69.

Zhang D, Liu XH, Wang QK, Li K, 2014. Sensilla on the antenna of blow fly, *Triceratopyga calliphoroides* Rohdendorf (Diptera: Calliphoridae). *Parasitol. Res.*, 113(7): 2577 – 2586.

Zhang J, Zhang JJ, Shi ZP, Yan ZT, Chen B, He ZB, 2019. Observation of antennal sensilla of the malaria vector *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae) under scanning electron microscope. *Acta Entomol. Sin.*, 62(3): 312 – 322. [张静, 张晶晶, 史宗畔, 闫振天, 陈斌, 何正波, 2019. 疟疾媒介中华按蚊触角感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 62(3): 312 – 322]

Zhang Y, Guo JP, Zhang YX, 2012. Advances in research on drop causes and retention techniques in *Xanthoceras sorbifolia*. *Nonwood For. Res.*, 30(4): 180 – 184. [张燕, 郭晋平, 张芸香, 2012. 文冠果落花落果成因及保花保果技术研究进展. 经济林研究, 30(4): 180 – 184]

Zhao HY, Liang YP, Lu YY, 2016. Types and distribution of antenna sensillas of *Odoiporus longicollis*. *J. Anhui Agric. Sci.*, 44(8): 157 – 160. [赵海燕, 梁延坡, 陆永跃, 2016. 香蕉假茎象甲触角感受器的类型及分布. 安徽农业科学, 44(8): 157 – 160]

Zheng HX, Liu HX, Guo SY, Yan Y, Zong SX, Zhang JT, 2014. Scanning electron microscopy study of the antennal sensilla of *Catocala remissa*. *Bull. Insectol.*, 67(1): 63 – 71.

Zhou H, Wu WJ, Zhang FP, Fu YG, 2013. Scanning electron microscopy studies of the antennal sensilla of *Metaphycus parasaissetiae* Zhang & Huang (Hymenoptera: Encyrtidae). *Neotrop. Entomol.*, 42: 278 – 287.

(责任编辑: 赵利辉)