

七星瓢虫成虫下唇须化学感受器的细微结构

严福顺 钦俊德 项秀芬

(中国科学院动物研究所)

绪 言

昆虫的化学感受器与昆虫选择食物和寻找配偶有非常密切的关系,长期以来受到形态学家和生理学家的重视。最早的研究可追溯到百年以前(如 Hauser, 1880)。近二十年來由于电子显微镜和电生理等技术的发展和應用,使这一领域有很大的突破,成为动物学中最引人注意的成就之一。有关节肢动物化学感受器的形态结构,Slifer (1970) 和 Zacharuk (1980) 曾发表综评,阐述了较近期期间的研究结果。被广泛用作研究题材的是蝇类 (Dethier, 1955; Larsen, 1962; Adams 等 1965; Stürckow 等, 1973; Felt & van de Berg, 1976), 其它尚有鳞翅目幼虫 (Dethier, 1973; Ma, 1972), 蝗虫 (Blaney & Chapman, 1969; Blaney 等, 1971; LeBerre 等, 1967), 蟋蟀 (Klein, 1978), 蜡象 (Peregrine, 1972; Schoonhoven & Henstra, 1972), 白蚁 (Quennedey, 1975) 等等。很多工作是把形态和机能结合起来的(如 Dethier, 1955)。五十年代以后发展电生理技术,为这两方面的结合提供了更为有利的条件,使目前能根据形态特征来确定某些感受器的机能,这对于解释昆虫的行为极为重要。

七星瓢虫 (*Coccinella septempunctata*) 是蚜虫的重要天敌;近年来我们配制了人工饲料,喂养成虫可使雌虫产卵(动物所昆虫生理室, 1976)。但人工饲料为浆状,与瓢虫的天然食物物理性不同,瓢虫以吮吸来替代原来的咀嚼动作。并且我们还观察到饲料中的糖类和水分有助食作用。为了进一步了解瓢虫以此饲料为食时调节取食量的机制,有必要研究口器上化学感受器的形态和机能。本文报道下唇须化学感受器细微结构的研究结果。

材料与方 法

所用的材料为北京郊区采集的成虫和蛹。蛹在室温下羽化后不久取用。制备石蜡切片时先在 Bouin 液内固定 5 小时,按常规方法脱水、包封,切成 5—7 微米厚的切片,用苏木精和伊红染色。

扫描电镜观察的标本仿 Watters (1971) 和夏邦颖等(1973)的茨烯升华法处理并加修改。用国产 DX-3 型扫描电镜观察和摄影。

透射电镜观察的超薄切片取材于初羽化的成虫,剪下头部在低温下操作。先以 2.5% 戊二醛 (0.1M 磷酸盐缓冲液配制, pH = 7.1) 固定 5 小时,加微量 Triton X-100 克服材

本文于 1980 年 12 月收到。

本文部分照片由管汀鹭、吴玉薇和徐竹群同志帮助拍摄,于延芬、曹守珍同志帮助洗印,陈瑞谨同志代绘插图,均表谢意。

料上浮;以磷酸盐缓冲液配制的 5.4% 蔗糖液清洗后再以 1% 钨酸(以 0.1 磷酸盐缓冲液配制)固定 2 小时。充分洗净后通过不同浓度乙醇脱水,进入丙酮、用 Epon 812 包埋,在 58—60°C 固化。用 LKB A 型超薄切片机切片;在铜网上将切片用 Reynolds (1963) 法染色,在日本制造的 Hu-11A 型电镜下观察和摄影。

结 果

一、外部形态 七星瓢虫下唇须共分 4 节;在圆锥形的端节末端顶部表皮有折皱,着生 20 个栓椎感受器,周围有 13—14 个圆形的凹环围绕(图版 I: 1)。每个栓椎感受器长 3.6—4.0 微米,基部粗 1.0—1.5 微米。着生处围有环形突起的窝状结构。栓椎表面有 10—20 道纵折,壁较厚,有的栓椎在顶端收缩,形成较细的指状突起。粗看这 20 个栓椎的大小没有很大的区别。超薄切片的电镜图片表明栓椎顶端有一个孔,四周有 6—9 个饰块(图版 I: 3—5)。这种栓椎是厚壁单孔式,孔边的饰块是否有开闭的功能尚待证明。饰块之间内部有微细构造,可能是树突的末梢(图版 I: 4 箭头所指)。瓢虫在取食时下唇须末端与食物接触,栓椎感受器的位置和顶端的形态均说明此种感受器有味觉和触觉的功能。

二、内部构造 图版 I: 7 表示下唇须末端数节的纵剖面。由此可见栓椎感受器的内导神经通道和神经细胞的位置,其特点是树突较长,神经细胞远离端节末端的表皮。结合电镜的图片(图版 I: 8),可见端节中树突和感瓣的分布情况。七星瓢虫下唇须末端化学感受器和其它昆虫的一样,其机能单位系由双极神经元和包围它的鞘细胞 (sheath cells) 组成。

神经元的中央部分称为围核体(perikaryon),它向外延伸出树突,通入栓椎突起结束于顶孔孔内(图版 I: 4, 6, 9),向内延伸出轴突,组成通往神经中枢的下唇须神经。瓢虫下唇须化学感受器的围核体位于下唇须端节下面,一般为 3—5 个神经细胞组成一个复合小体,但也有只具 1—2 个神经细胞的复合体。由 1—2 个细胞组成的复合体有以下特点: 1. 分布都在下唇须横断面的边缘,数量约占 30%; 2. 树突相对较粗; 3. 感受器复合小体中有一个感受器淋巴腔。由于每个双极神经元均向外延伸出树突,所以检查复合小体内树突的数目可以确定神经元的数目。

鞘细胞有数种:从外向内分别称为外鞘细胞(outer sheath cell)、中鞘细胞(intermediate sheath cell),内鞘细胞(inner sheath cell)和基鞘细胞(basal sheath cell)。鞘细胞整个或部分地卷曲成圆筒状,外面的一个像刀鞘似的套住里面一个的大部或上半部。

内鞘细胞又叫 I 号鞘细胞(Zacharuk, 1980)或神经膜细胞(neurilemma cell; Blaney 等, 1971),是神经细胞的主要围抱者。图版 II: 11—13 表明瓢虫下唇须内化学感受器复合小体的树突和其外围鞘细胞三个不同水平的切面。图版 II: 11 为内鞘细胞的近体区,树突刚从围核体延伸出来,称为树突的近区(proximal region of dendrite)。近区较粗,里面的神经小管清楚可见,此外还有许多线粒体、核糖体等细胞器,说明该处代谢作用的旺盛。内鞘细胞的细胞质突起于树突之间,将各树突互相分开并在其间形成迂迴曲折的迷宫(labyrinth)结构。但内鞘细胞和树突之间仍保持各自的独立性,两者各有自己的细膜。在这个水平上,可见到两个以上复合小体的内鞘细胞互相连接(图版 II: 11 左箭头所指)。图版 II: 12 为内鞘细胞远体端横切面,在内鞘细胞区域内,围有一个葫芦形的空腔,称为纤毛腔(ciliary sinus),腔内含有稠密的液体。腔的基部周围因细胞质突起,形成网状结构,与迷宫连通,

因此可把迷宫视为纤毛腔的延续部分。树突在纤毛腔内的一段称纤毛区 (ciliary region of dendrite), 纤毛区最细, 浸润在液体中通过。在纤毛区和以后的远端区, 树突中除神经小管外, 未见有细胞器结构。在内部鞘细胞的这一平面上细胞质中含有大量的线粒体、微粒体和微小管结构。有些部位微小管密集成撮状。图版 II: 13 表明随着纤毛腔延向远方, 腔口逐渐缩小, 腔的内壁开始形成几丁质的树突鞘, 称为感概 (scolopale)。通过纤毛腔后的树突开始进入感概腔, 成为树突的远端区。纤毛腔内的液体向近方可进入迷宫, 一直通到围核体附近; 向远方进入感概腔, 一直通到栓椎顶。这样, 由内鞘细胞分泌到腔中的物质给神经细胞提供了养料。另一方面, 腔内的液体压力可能对栓椎孔口开关有作用。

内鞘细胞在远端内壁形成感概后不远即终止, 向外延伸的感概被冠于内鞘细胞远端之上的中鞘细胞远端围住。中鞘细胞又称 II 号鞘细胞或毛源细胞 (trichogen cell)。在七星瓢虫下唇须的化学感受器中, 中鞘细胞有较大的细胞核, 位于树突近区的水平上 (图版 II: 11 中上方的 N)。此时细胞体在内鞘细胞的一侧。在树突的纤毛区阶段, 中鞘细胞开始向内鞘细胞纤毛腔外壁包围, 但仍是很薄的一层 (图版 II: 12)。再往远处在近纤毛腔的末端, 因内鞘细胞接近终止, 只剩很薄的一层, 而外围的中鞘细胞加厚, 最后直接接触感概壁, 对有 3—5 个神经元的复合体, 包围感概一直到表皮下 (图版 I: 8, 10)。在中鞘细胞的细胞质中含有很多线粒体, 往往可见较大的液泡, 一般认为中鞘细胞是内鞘细胞的营养提供者。Zacharuk 在最近的评论中将内鞘细胞和中鞘细胞都称为毛源细胞, 这容易造成混乱。

感概在内鞘细胞中开始形成后, 就有纵向折入的现象。凡复合小体有 3 条以上的树突时, 其中一条树突两侧的感概内折逐渐深入, 最后愈合, 将这条树突完全隔离 (图版 I: 8)。感概将一个树突与其它树突隔离说明此树突与其它树突的功能不同, 可能是触觉感受细胞的延伸部分。至于感概中只有一条树状突的构造是否司触觉尚不能确定。在感概内的树突分叉 (图版 I: 10), 但不远又愈合。感概的厚壁部分向外终止于表皮, 不进入栓椎突起 (图版 I: 9), 而在栓椎突起中也有感概延伸出来的薄壁部分 (图版 I: 6), 其中有 2—4 条树状突, 外面围有充满液体的腔, 这和丽蝇口器毛状感器分为两个腔的构造不同 (Stürckow 等, 1973)。

外鞘细胞又称 III 号鞘细胞或膜源细胞 (tormogen cell)。在七星瓢虫下唇须化学感受器中, 这个细胞冠于中鞘细胞的远端。凡是只有 1—2 个神经元的复合小体中, 当中鞘细胞块终止时, 外鞘细胞的内壁与中鞘细胞外壁、接着又与感概的外壁之间构成一个较大的感受器淋巴腔 (图版 II: 14, 15)。但在具有 3 个以上神经元的复合小体中, 未见有这个腔 (图 1)。因此瓢虫下唇须化学感受器具有 3—5 个神经元和 1—2 个神经元两种不同的类型。

在围核体以内水平的切面上 (图版 II: 16) 可见到轴突的粗细不同, 其直径自 0.2 到 1.0 微米不等。它们可能来自不同功能的神经细胞。直径较大的约占 1/10, 传达信息较快, 可能来自司触觉的神经细胞。直径较小传导化学信息。基鞘细胞 (图版 II: 16) 造成神经的支持组织, 包围在轴突之外并将它们互相隔开。它的细胞核较扁, 位于轴突所形成的下唇须神经一侧。它的细胞体除和相邻复合小体的基鞘细胞有接触外, 不与另外的细胞相接。

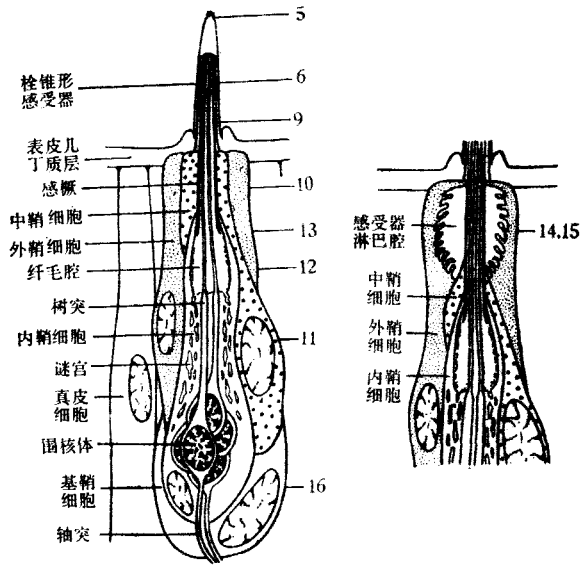


图1 七星瓢虫下唇须化学感受器复合体示意图

左图：具有 3—5 个神经元的复合体类型；右图：有感受器淋巴腔，为只具 1—2 个神经元的复合体。数字表示图版中相应号码的切片部位。

综合上述研究，我们推断七星瓢虫下唇须化学感受器的内部结构如图 1 所示。这是一张以不同深度的切片为依据的模式图，表示了各成份之间的大概位置，在比例上难免会有较大的出入。图中可见感受器复合体的内部结构有所不同。在一种复合体中，没有感受器淋巴腔，中鞘细胞包围感瓣一直到表皮下(图 1 左)。在另一种复合体中，中鞘细胞不延伸到表皮下，外鞘细胞和感瓣之间构成一个感受器淋巴腔(图 1 右)。除了这两种形式之外是否还有别的结构类型尚待进一步研究。

讨 论

根据对瓢虫下唇须末端栓锥感受器细微结构的特点，可以确定它们是味觉感受器，但可能尚司触觉。栓锥感受器在结构上是厚壁单孔式的；孔位于突起的顶端，周围有饰块，在它们之间的裂缝中隐约可看到感受器树突的末梢。在沙蝗中曾用实验的方法证明下颚须顶端内外电阻在刚取食后较高，取食后 2 小时电阻下降。刚取食后只有少数感受器对化学刺激有反应，饥饿时起反应的感受器数目增加由此推断该处的单孔栓锥感受器顶孔的开闭系根据饥饱的程度来调节化学刺激的内导通路(Bernays 等, 1972)，这是使人最感兴趣的。瓢虫的顶孔与沙蝗的不同，在结构上更为复杂，它们怎样开闭尚待进一步观察。

在我们的材料中可看到栓锥感受器的神经细胞常以 3—5 个形成一个复合小体，外面有鞘细胞包围，树突按鞘细胞所形成的感瓣不同包围方式分成二组。在围核体以下处于基鞘细胞包围中的轴突直径大小不同；可能它们向中枢神经系统传达不同的感觉信息。瓢虫在取食时下唇须末端与食物接触，其感受器除传导味觉信息外，还可能传导机械刺激的信息。两者对选择食物和调节取食量可能都起作用，甚至相互协调，对瓢虫的取食行为

有相当重要的影响。

由于我们取材于刚羽化的瓢虫,所以内鞘细胞中的胞腔较大,其中充满着含颗粒的液体,它与感瓣内围绕树突的液体连通,对神经细胞提供营养成分,防止树突失水干燥,可能在建立膜内、外的电位差上有一定作用。它所产生的膨压,可能和上述的控制顶孔开闭有关。在用含蔗糖代饲料饲养瓢虫时,羽化后的头5天取食量大,这和化学感受器在结构上的变化例如内鞘细胞的胞腔大、小是否有关也有待进一步的试验观察。

参 考 文 献

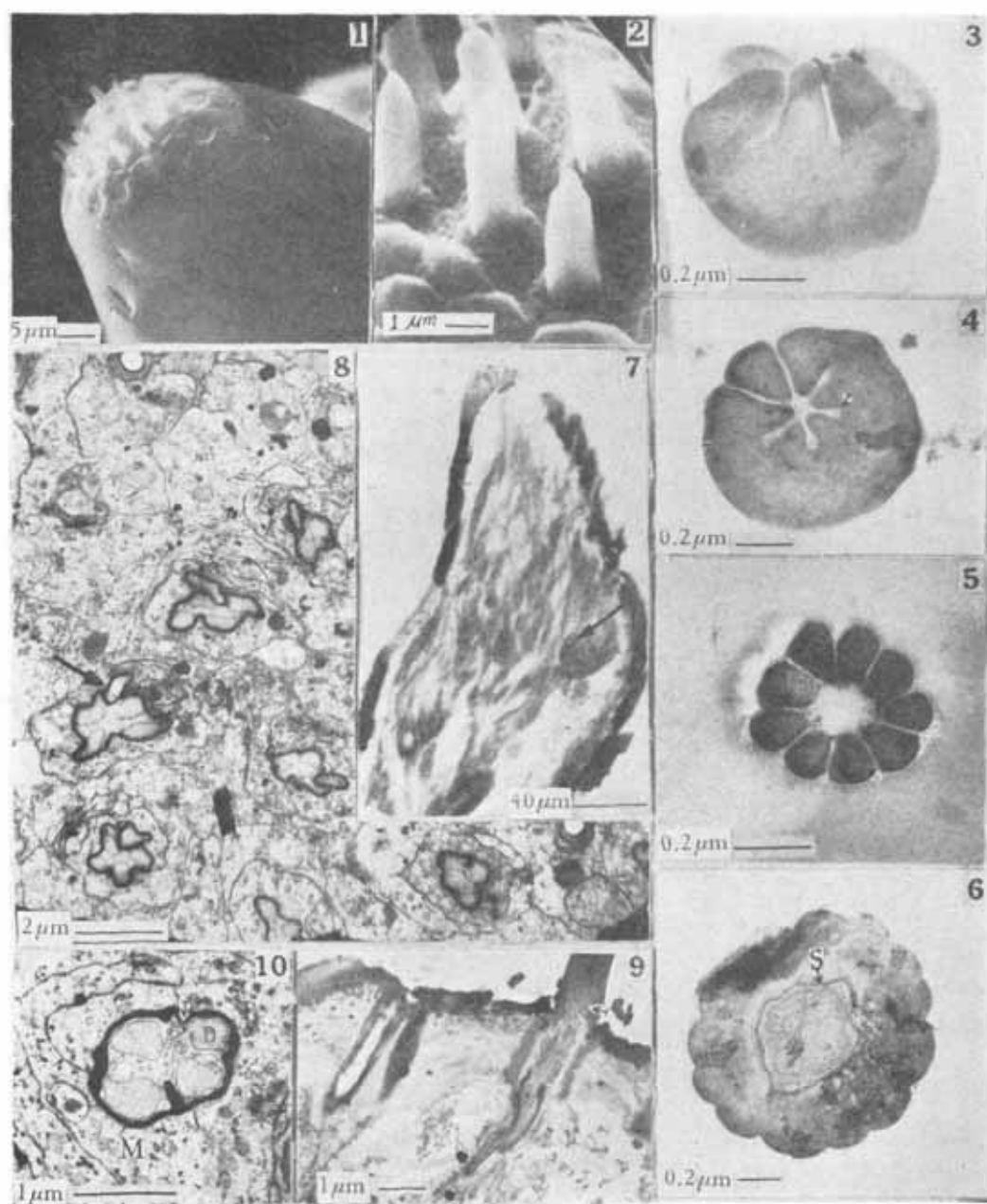
- 夏邦颖、李文浩 1973 扫描电镜在昆虫学中的应用。生物科学动态 (3): 18—23.
- Adams, J. P., P. E. Holbert & A. J. Forgash 1965 Electromicroscopy of the contact chemoreceptors of the stable fly, *Stomoxys calcitrans*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 58: 909—17.
- Bernays, E. A., W. M. Blaney & R. F. Chapman 1972 Changes in chemoreceptor sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* in relation to feeding. *J. exp. Biol.* 57: 745—53.
- Blaney, W. M. & R. F. Chapman 1969 The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Schistocerca gregaria*. *Z. Zellforsch.* 99: 74—97.
- Blaney, W. M., R. F. Chapman & A. G. Cook 1971 The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* and changes associated with moulting. *Z. Zellforsch.* 121: 48—68.
- Corbiers-Tichane, G. 1970 Ultrastructure du labre des larves du *Speophyes lucidulus* (Delarouzezi), Coleoptere Cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae (Coleoptera, Catopidae). *Z. Morph. Tiere* 67: 86—96.
- Dethier, V. G. 1955 The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. *Quar. Rev. Biol.* 30: 348—71.
- Dethier, V. G. 1973 Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. II. Taste spectra in relation to foodplant discrimination. *J. comp. Physiol.* 82: 103—34.
- Felt, B. T. & J. S. van de Berg 1976 Ultrastructure of the blowfly chemoreceptor sensillum (*Phormia regina*). *J. Morph.* 150: 763—83.
- Hauser, G. 1880 Physiologische und histologische Untersuchungen über des Geruchsorgan der Insekten. *Z. wiss. Zool.* 34: 367—403.
- Klein, U. & B. Müller 1978 Functional morphology of palp sensilla related to food recognition in *Gryllus bimaculatus*. *Entomol. exp. appl.* 24 (3): 491—5.
- Larsen, J. R. 1962 The fine structure of the labellar chemosensory hairs of the blowfly, *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.* 8: 683—91.
- Le Berre, J. R., Y. Sinoir & C. Boulay 1967 Etude de l'équipement sensoriel de l'article distal des palpes chez larve de *Locusta migratoria migratorioides*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*. 265: 1717—20.
- Ma, Wei-chun 1972 Dynamics of feeding responses in *Pieris brassicae* L. as a functions of chemosensory input: a behavior-ioral, ultrastructural and electrophysiological study. *Meded. Landbouwhogesch. Wageningen.* 72—11, 162 pp.
- Peregine, D. J. 1972 Fine structure of sensilla basiconica on the labium of the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus*. *Intern. J. Insect Morph. Embryol.* 1, 241—51.
- Quennedey, A. 1975 The labrum of *Schedorhinotermes minor* soldier (Isoptera, Rhinotermitidae): Morphology, innervation and fine-structure. *Cell Tiss. Res.* 160: 81—98.
- Reynolds, E. S. 1963 The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. cell. Biol.* 17: 208—13.
- Schoonhoven, L. M. & S. Henstra 1972 Morphology of some rostrum receptors in *Dysdercus* spp. *Nethl. J. Zool.* 22: 343—6.
- Slifer, E. H. 1970 The structure of arthropod chemoreceptors. *Ann. Rev. Ent.* 15: 121—42.
- Watters, W. B. & R. C. Buck 1971 An improved simple method of specimen preparation for replicas or scanning electron microscopy. *J. Microscopy.* 84: 185—7.
- Zacharuk, R. Y. 1980 Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Ann. Rev. Ent.* 25: 27—47.

THE FINE STRUCTURE OF THE CHEMORECEPTORS ON THE LABIAL PALPS OF *COCCINELLA SEPTEMPUNCTATA*

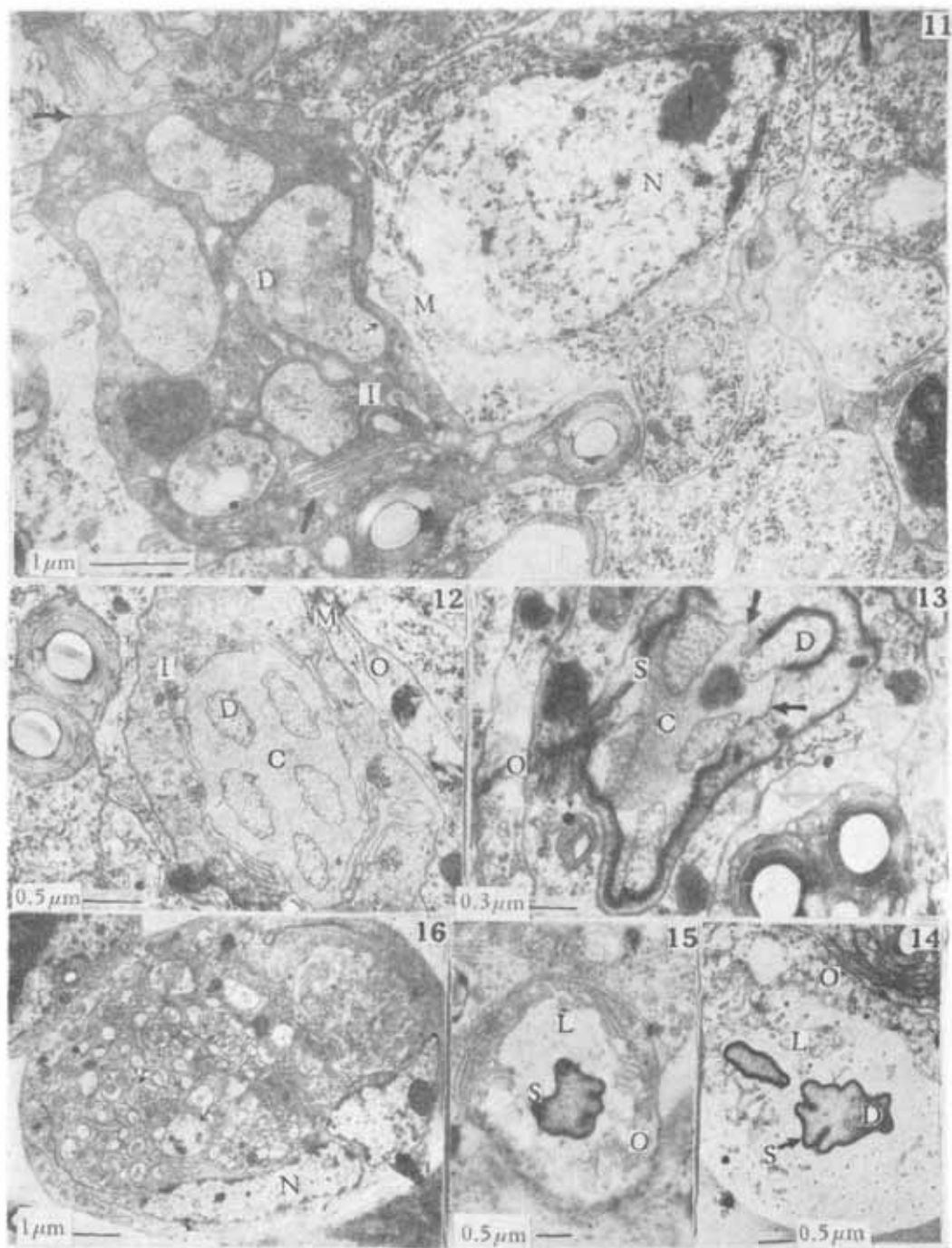
YAN FU-SHUN QIN JUNDE XIANG XIU-FEN

(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

The adult of the lady bird beetle *Coccinella septempunctata* bears twenty sensilla basiconica on the dome of the terminal segment of the labial palp. They are about 3×1 micra in size and have longitudinal ridges on the wall and each has a single sculptured pore at the tip, as revealed by scanning and penetrating electron microscopy. Examination with light microscope on the longitudinal sections prepared with ordinary paraffin method shows that each of the sensilla is underlain with 3—5 neurons enwrapped within a set of sheath cells to form a functional unit which is located deep from the cuticular surface and possesses long dendrite fibers leading to the cuticular peg. By means of electron micrograms it has been found that in each unit there are 3—5 fibers enclosed in the scolopoid sheath secreted by the inner sheath cell which has enlarged ciliary sinus in the newly emerged adults. The scolopale usually has two lumens, the smaller one containing a single dendrite fiber and the larger one containing two to four. But this pattern is never found in the cross sections of the pegs. Therefore the function of the single fiber beneath the peg is presumed to be mechanoreceptive while the rest to be chemoreceptive. The axons from the grouped neurons enwrapped in the basal sheath cell are different in diameter, ranging from 0.1 to 1.0 microm, and this difference is conjectured as the basis of functional diversity in the transmission of sensory informations during feeding.



1. 下唇须端部有栓椎形化学感受器 20 个； 2. 栓椎感受器放大； 3. 栓椎感受器顶端纵斜切面； 4. 栓椎感受器顶端横切面，箭头示神经暴露情况； 5. 另一个栓椎感受器远端指形分叉横切面； 6. 栓椎感受器横切面，薄壁感囊(S)内树突 4 条； 7. 下唇须纵切面，箭头示感受器复合小体内围核体位置； 8. 下唇须横切面，示感受器复合小体分布情形，各个复合小体的树突数目为 1 或 3—5 条不等，左边箭头示一条树突被感囊隔离的情形； 9. 下唇须纵切面，箭头示树突进入栓椎腔； 10. 一个感受器复合小体横切面，箭头示树突分枝。M 为中鞘细胞。O 为外鞘细胞。



11. 图左示一感受器复合小体的内鞘细胞(I)围抱5条树状突(D), 左上角箭头示两个感受器复合体互相连接, 下面箭头示迷宫, 中箭头示双层膜; 12. 比图11更远端部分的切面, 示内鞘细胞纤毛腔(C), 可见各种细胞器和通过纤毛腔的5条树突, 神经小管清楚可见; 13. 比图12更远端部分切面, 内鞘细胞腔分泌颗粒(S), 箭头示部分颗粒尚未形成; M是中鞘细胞, O是外鞘细胞; 14, 15. 示仅有1-2个神经元的感受器, O是外鞘细胞, L是感受器淋巴腔; 16. 比图11更近基部切面, 中央箭头示轴状突, N是基鞘细胞核。