

ЭНТОМОЛОГИЯ

УДК 595.7-14:595.762

**МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА
ХЕМОРЕЦЕПТОРНЫХ СЕНСИЛЛ АНТЕНН ЛИЧИНОК
КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)****Х. Фаразманд*, С.Ю. Чайка**

(кафедра энтомологии; e-mail: hfarazmand@yandex.ru; biochaika1@rambler.ru)

С помощью сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии изучены распределение, внешняя морфология и ультраструктура сенсилл разных типов на антеннах личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. На антеннах выявлены 11 сенсилл 4 морфологических типов: трихонидные (5), базиконические (4), стилонидная (1) и антеннальный конус (1). Установлено, что сенсиллы иннервируются 2–7 рецепторными клетками: трихонидные сенсиллы иннервируются 2–4 рецепторными клетками, базиконические сенсиллы — 4–7 рецепторными клетками, стилонидная сенсилла — 6 рецепторными клетками. Исходя из особенностей ультраструктурной организации, эти сенсиллы имеют вкусовую функцию. Антеннальный конус иннервируется двумя рецепторными клетками и выполняет обонятельную функцию.

Ключевые слова: колорадский жук, личинки, хеморецепторные органы, ультраструктура.

В настоящее время вопросы химической коммуникации и хеморецепции насекомых изучаются достаточно интенсивно. Особое внимание уделяется изучению сенсорных органов, ответственных за ориентацию насекомых в окружающей среде и определение пищевой пригодности субстратов, т.е. хеморецепторных органов, расположенных на антеннах и ротовых придатках [2].

Объектом нашего исследования были личинки колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) — наиболее опасного вредителя пасленовых. К настоящему времени получены данные по строению хеморецепторного аппарата имаго колорадского жука. В частности, изучены состав и морфология сенсилл максиллярных и лабиальных щупиков имаго этого вида [10, 11]. В литературе имеются данные о морфологии и ультраструктуре сенсилл, расположенных на антеннах имаго и других видов рода *Leptinotarsa* [12].

Сенсорные органы личинок колорадского жука, расположенные на галеа максилл, максиллярных и лабиальных щупиках, исследовались с помощью электронного микроскопа [7]. Исходя из ультраструктурной организации, контактными (вкусовыми) хеморецепторами являются только базиконические сенсиллы. Имеются данные и по электрофизиологическим характеристикам контактных хеморецепторных

сенсилл [8]. Однако какие-либо сведения по морфологии и ультраструктуре сенсорных органов на антеннах личинок колорадского жука отсутствуют.

Задачей нашего исследования было изучить хеморецепторный аппарат антенн у личинок колорадского жука: состав типов сенсилл, их расположение и ультраструктурную организацию.

Материал и методы

Личинки колорадского жука были получены из яйцекладок, собранных на картофельных полях Подмосковья. Пищей личинкам служили свежие листья картофеля. Выращивание насекомых осуществлялось в лабораторных условиях при температуре 25°, 70%-й относительной влажности и световом режиме 16 : 8 (свет : темнота).

Личинок фиксировали в 2,5%-м растворе глутарового альдегида. Для изучения сенсорных органов с помощью растрового электронного микроскопа материал обезвоживали в 70°, 90°, 100°-м этиловом спирте, абсолютном ацетоне, затем высушивали на установке для высушивания биологических образцов HSP-2 Hitachi методом “критической точки”. Антенны приклеивали на столики и напыляли платино-палладиевую смесь. Просмотр и фотографирование материала осуществляли на микроскопе Hitachi S-450A.

* Научно-исследовательский институт защиты растений, Тегеран, Иран.

Для трансмиссионной электронной микроскопии личинок фиксировали в 2,5%-м глutarовом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7,3) в течение 4 ч, затем постфиксировали в 2%-м растворе тетрахлороксида олова в течение 2 ч. После этого препараты проводили через серию спиртов возрастающей концентрации. Для контрастирования образцы помещали в насыщенный раствор уранилацетата в 70°-м спирте. После полного обезвоживания образцы заключали в смесь смол эпон. Ультратонкие срезы окрашивали по методу Рейнольдса и исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100B.

Результаты и их обсуждение

Антенны личинок колорадского жука состоят из трех члеников (рис. 1, 2). Кутикула в местах сочленения антеннальных члеников более тонкая, что позволяет второму и третьему членикам телескопически вдвигаться в базально расположенный членик антенны.

Первый базальный членик наиболее крупный; его диаметр равен около 130 мкм (рис. 1, 2). Толщина кутикулы составляет около 4 мкм. Кутикула отчетливо подразделена на два слоя: гомогенный внешний толщиной 0,5 мкм и пластинчатый внутренний толщиной 3,5 мкм. Эти слои можно рассматривать соответственно как эпикутикулу и прокутикулу, поскольку в последней трудно дифференцировать экзо- и эндокутикулы.

На первом членике антенны размещены несколько сенсилл, имеющих вид небольших кутикулярных бугорков, погруженных в ямки кутикулы, которые можно отнести к колоколовидным сенсиллам. Анализ срезов на трансмиссионном электронном микроскопе показал, что эти сенсиллы иннервируются одной рецепторной клеткой, при этом ее периферический отросток (дендрит) заканчивается трубчатым телом — образованием, характерным исключительно для механорецепторов. Колоколовидные сенсиллы выполняют функцию рецепторов растяжения.

Второй членик антенны имеет диаметр 100 мкм, а толщина его кутикулы составляет 2 мкм. На свободной от сочленения с третьим члеником поверхности расположены один чувствующий орган, называемый антеннальным конусом, а также две базиконические и две трихонидные сенсиллы (рис. 3—5, 7—10).

На вершине трихонидных сенсилл имеется терминальная пора, которая окружена небольшими кутикулярными выростами (рис. 12). Это свидетельствует о наиболее вероятной вкусовой функции трихонидных сенсилл. Трихонидные сенсиллы иннервируются пятью рецепторными клетками, при этом дендриты четырех клеток проходят в кутикулярный отдел сенсиллы, а дендрит пятой рецепторной клетки заканчивается трубчатым телом (рис. 13, 14). После отхождения от тела клетки дендриты проходят

в лимфатической полости сенсиллы, сформированной внутренней обкладочной клеткой (рис. 15). Выше зоны реснички все дендриты окружены электронно-плотной сколопоидной оболочкой толщиной 0,1 мкм, однако дендрит механорецепторной клетки отделен выростом сколопоидной оболочки от остальных дендритов, т.е. дендритов хеморецепторных клеток.

Базиконические сенсиллы также иннервируются пятью рецепторными клетками. На вершине кутикулярного отдела, как и у трихонидных вкусовых сенсилл, имеется терминальная пора.

Строение антеннального конуса соответствует строению сложного обонятельного органа. Его кутикула пронизана большим количеством пор. В полости кутикулярного отдела содержится более двух десятков ветвей дендритов. Антеннальный конус иннервируется двумя рецепторными клетками (рис. 16).

Третий (вершинный) членик длиной около 50 мкм имеет конусовидную форму (диаметр основания 50 мкм, диаметр у вершины 25 мкм). Толщина кутикулы членика составляет около 1 мкм. Вершина этого членика преобразована в сенсорную площадку, которая имеет более мягкую и складчатую кутикулу в отличие от кутикулы остальной части антенны. Модифицированная кутикула сенсорной площадки позволяет смещаться сенсиллам, которые размещены на ней, вглубь членика. Такой механизм защиты терминальных сенсилл широко распространен у личинок жуков.

На сенсорной площадке третьего членика антенн размещаются шесть сенсилл: три трихонидные, две базиконические и одна стилоконическая (рис. 6, 11, 12).

Трихонидные сенсиллы, расположенные на третьем членике антенны, представлены обонятельными и вкусовыми рецепторами. Трихонидные обонятельные сенсиллы иннервируются двумя рецепторными клетками (рис. 17, 18). Дендриты этих сенсилл при прохождении к кутикулярному отделу не окружены сплошной кутикулярной сколопоидной оболочкой, характерной для вкусовых сенсилл. Кутикулярный отдел обонятельных сенсилл пронизан порами, к которым подходят ветви дендритов рецепторных клеток (рис. 19, 20). Пores трихонидных сенсилл с внешней стороны волоска имеют небольшой диаметр, который расширяется в направлении к полости волоска.

Трихонидная вкусовая сенсилла внешне отличается от трихонидных обонятельных сенсилл наличием на вершине складчатой кутикулы, которая прикрывает вершинную пору (рис. 12). Среди рецепторных клеток имеется одна механорецепторная клетка, дендрит которой отделен от дендритов остальных рецепторных клеток перегородкой, сформированной сколопоидной оболочкой (рис. 21).

Стилоконическая сенсилла, расположенная на третьем членике антенны, иннервируется четырьмя рецепторными клетками, и ее строение соответствует строению вкусового рецептора (рис. 22).

Базиконические сенсиллы иннервируются шестью и семью рецепторными клетками (рис. 23, 24). Дендриты всех рецепторных клеток, проходя к вершинной поре, не формируют разветвлений, т.е. число последних в кутикулярном отделе всегда соответствует числу рецепторных клеток. Кутикулярный отдел базиконических сенсилл пронизан порами. Эти сенсиллы выполняют обонятельную функцию.

Известно, что отряд Coleoptera занимает основное филогенетическое древо Holometabola, и личинки большинства жуков обладают достаточно развитым в морфологическом отношении сенсорным аппаратом. В пользу этого свидетельствует разнообразный набор типов сенсилл на антеннах и придатках ротового аппарата личинок жуков [1, 4]. Вместе с тем при оценке количества сенсилл обнаруживается явное домини-

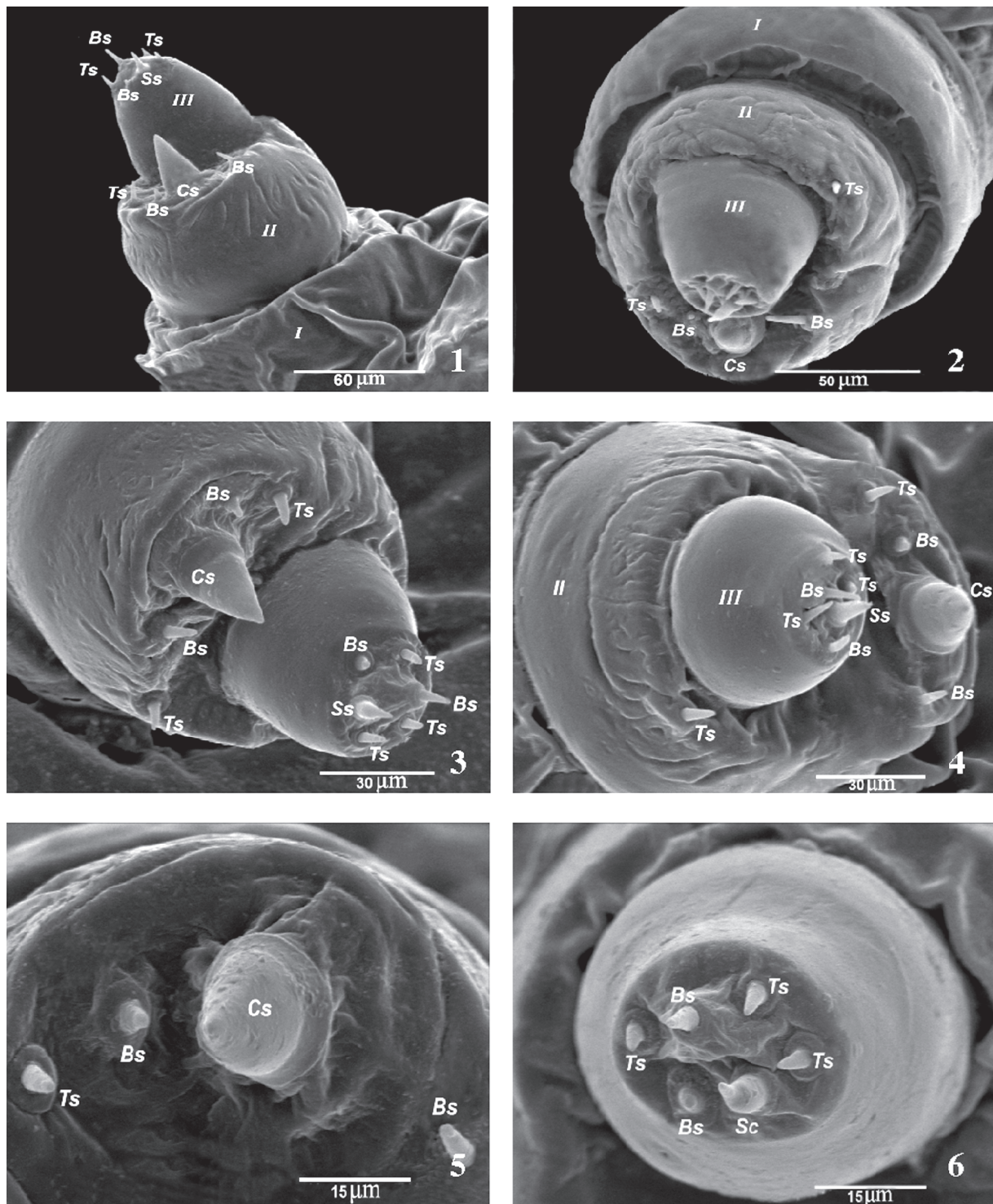


Рис. 1—6. Локализация хеморецепторных сенсилл на антеннах личинок колорадского жука: 1, 2 — общий вид антенн и расположенных на них хеморецепторных сенсилл; 3, 4 — сенсиллы на втором и третьем члениках антенны; 5 — сенсиллы на втором членике антенны; 6 — сенсиллы на вершине третьего членика антенны

рование сенсилл, расположенных на ротовых придатках: по нашим данным, на максиллярных щупиках личинок колорадского жука имеется 21 хеморецепторная сенсилла, а на лабиальных — 11 сенсилл трех морфологических типов: базиконические, трихонидные и пальцевидные. При этом хеморецепторные сенсиллы расположены на апикальных площадках дистального членика щупиков [7]. Это связано, по-видимому, с большей ролью контактных хеморецепторных (вкусовых) стимулов по сравнению с обонятельными стимулами.

При сравнении особенностей организации рецепторного аппарата у личинок колорадского жука с таковым исследованных жуков из других семейств обнаруживаются многие сходные черты. Число сенсилл у личинок всех возрастов постоянное, и увеличения их количества в процессе личиночного развития не происходит.

Обращает на себя внимание отсутствие диффузного распределения сенсилл, что свойственно примитивным насекомым. Хеморецепторные сенсиллы

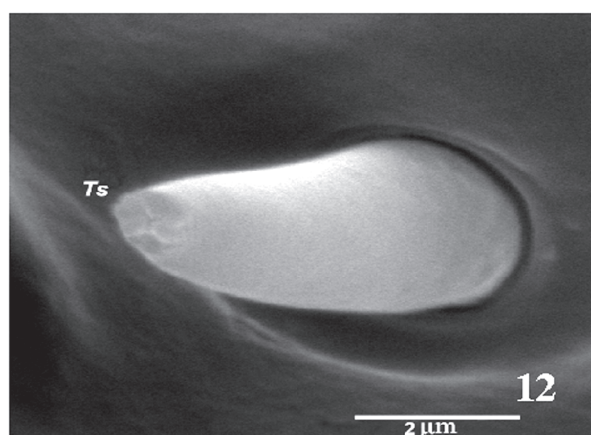
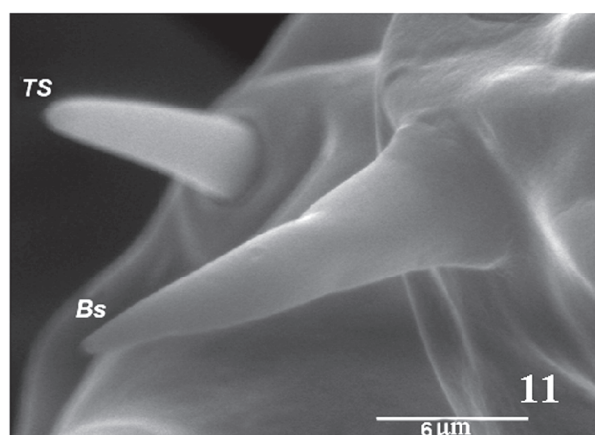
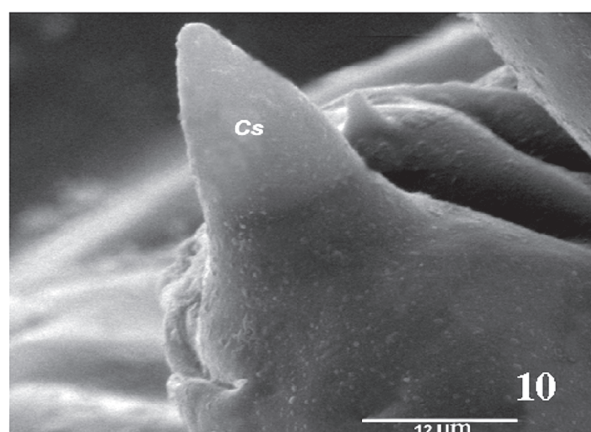
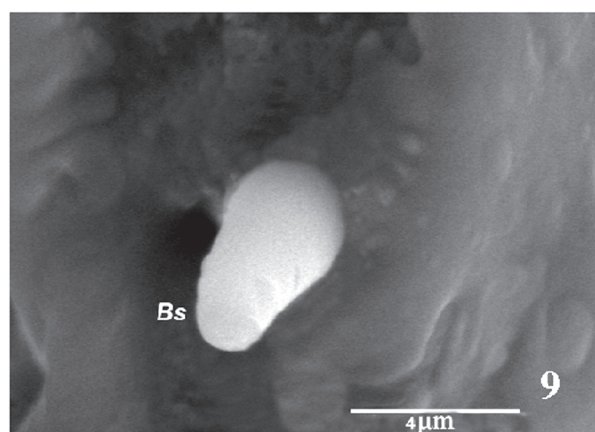
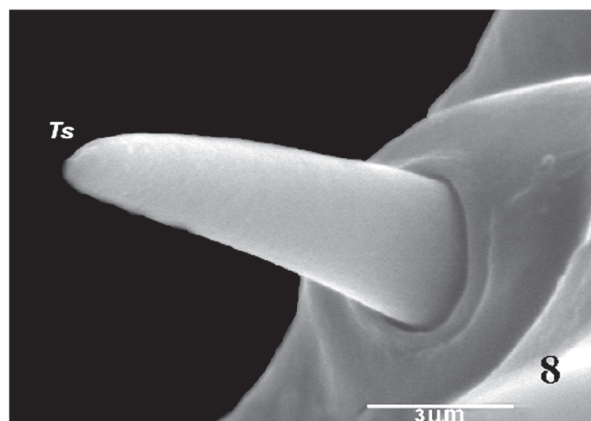
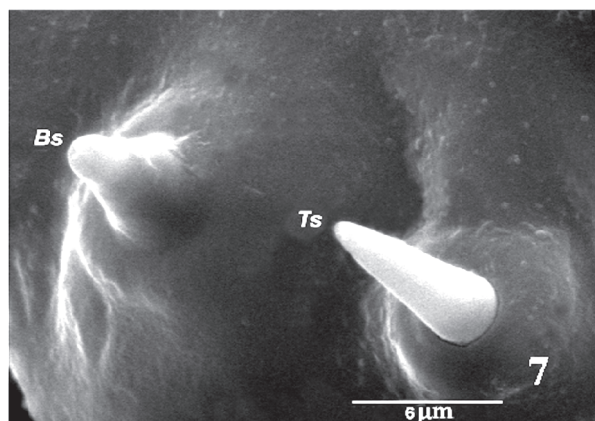


Рис. 7—12. Кутикулярные отделы хеморецепторных сенсилл на антеннах личинок колорадского жука: 7 — трихонидная и базиконическая сенсиллы на втором членике антенны; 8 — трихонидная сенсилла на втором членике антенны; 9 — базиконическая сенсилла на втором членике антенны; 10 — антеннальный конус на втором членике антенны; 11 — трихонидная и базиконическая сенсиллы на третьем членике антенны; 12 — трихонидная сенсилла на третьем членике

на антеннах, как и на ротовых придатках личинок колорадского жука, сконцентрированы на терминальных площадках дистального членика. Такое расположение сенсилл в целом соответствует локализации хеморецепторов у личинок *Coleoptera*. Сходная закономерность распределения сенсорных органов выявлена, например, у жуелиц [3]. Такое распределение сенсилл, вероятно, могло сформироваться у обитающих в почве личинок жуков. Вместе с тем концентрация основного числа вкусовых сенсилл на небольшой зоне щупиков не привела к формирова-

нию единого рецепторного органа. Все сенсиллы сохраняют свою индивидуальность.

Другой особенностью организации хеморецепторного аппарата личинок жуков, в том числе и исследованного нами вида, является наличие на антеннах антеннального конуса. Этот сенсорный орган выявлен у личинок многих жуков [5, 6, 13]. Самый крупный антеннальный орган имеют наземные хищники [4]. По имеющимся литературным данным, антеннальный конус у *Elateridae* сформирован многими (порядка 12) элементарными сен-

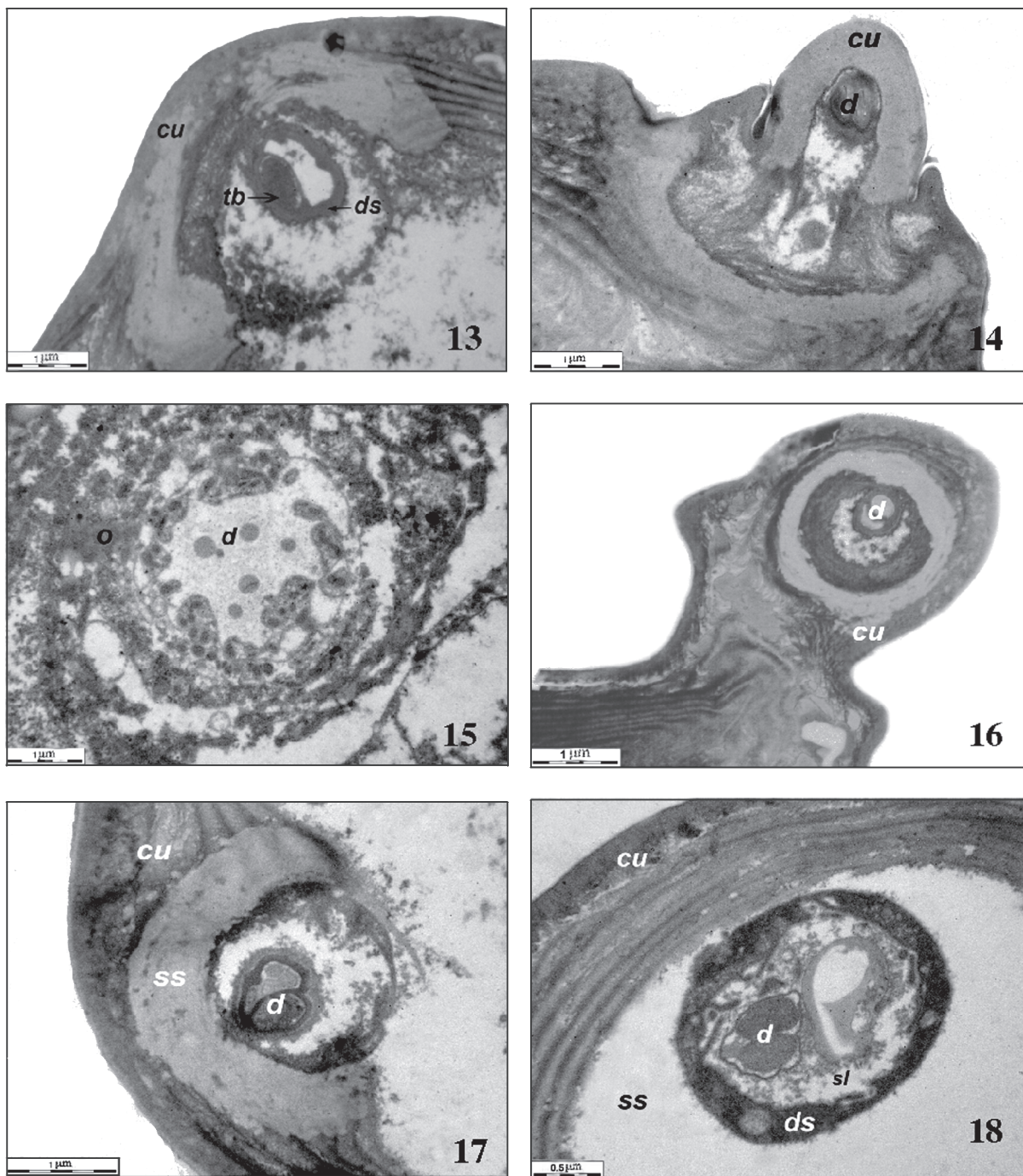


Рис. 13—18. Ультраструктурная организация хеморецепторных сенсилл на антеннах личинок колорадского жука: 13, 14 — срезы через основание вкусовой трихоидной сенсиллы; 15 — дендриты рецепторных клеток вкусовой трихоидной сенсиллы; 16 — срез через антеннальный конус; 17, 18 — дендриты трихоидной сенсиллы третьего членика

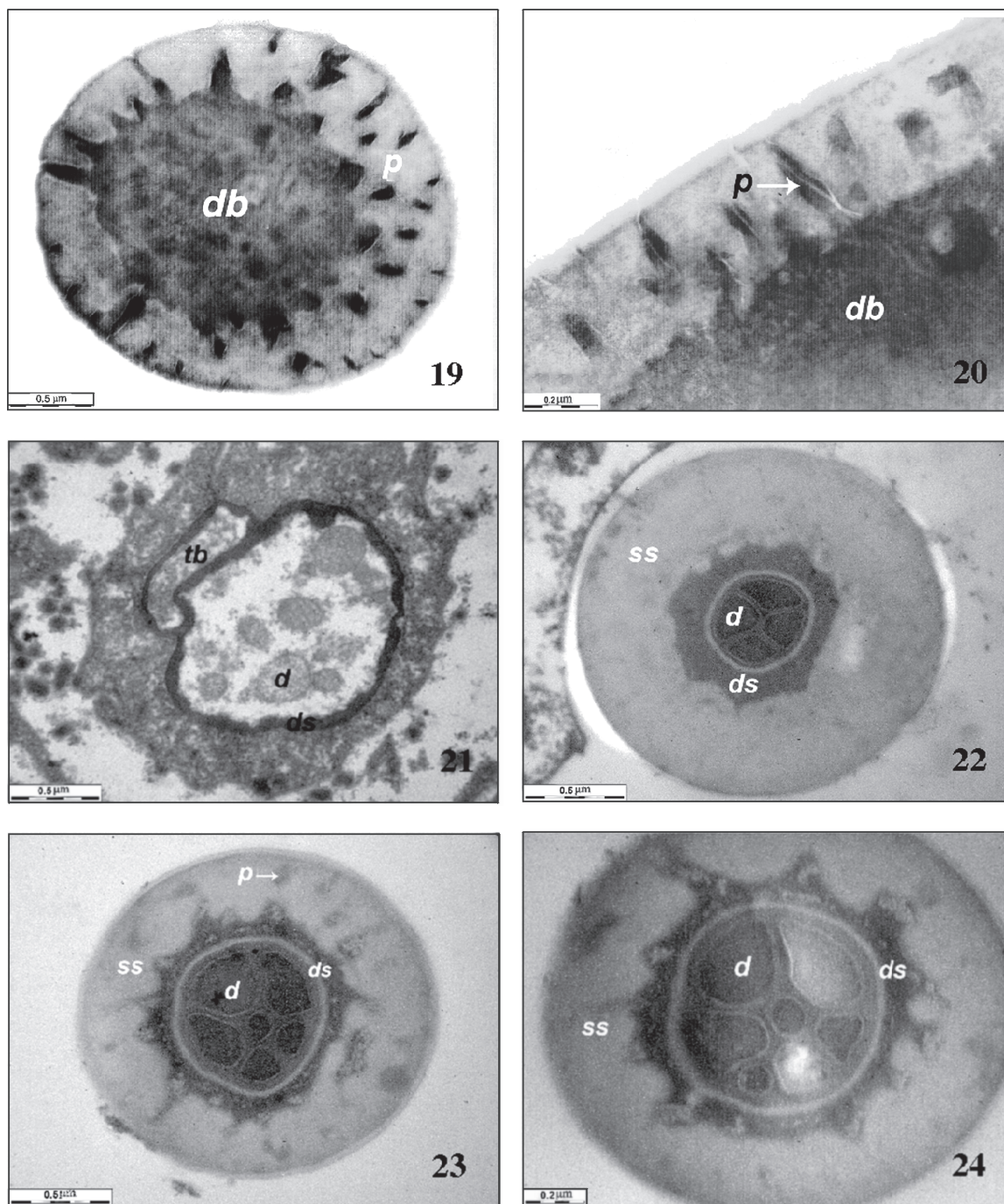


Рис. 19—24. Ультраструктура хеморецепторных сенсилл на антеннах личинок колорадского жука: 19—20 — срезы через дендриты рецепторных клеток трихонидной обонятельной сенсиллы третьего членика, 21 — срез через дендриты трихонидной вкусовой сенсиллы; 22 — кутикулярный отдел стилоконической сенсиллы; 23, 24 — кутикулярные отделы базиконических обонятельных сенсилл

силлами [9], и его относят к сложным мультимодальным органам насекомых. Строение сходного по внешней форме антеннального конуса у личинок колорадского жука значительно проще, поскольку он иннервируется только двумя рецепторными клетками.

СОКРАЩЕНИЯ НА РИСУНКАХ

I = первый членик антенны
II = второй членик антенны

III = третий членик антенны
Bs = базиконическая сенсилла
Cs = конусовидная сенсилла
Ts = трихонидная сенсилла
Ss = стилоконическая сенсилла
cu = кутикула
ds = оболочка дендритов
tb = трубчатое тело
d = дендрит
o = обкладочная клетка
ss = стенка сенсиллы

sl = полость сенсиллы
db = ветви дендритов
p = поры

* * *

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-00457-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов В.П. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука, 2000. 279 с.
2. Sen A. Ultrastructure of the sensory complex on the maxillary and labial palpi of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // J. Morphol. 1988. Vol. 195. N 2. P. 159—175.
3. Sen A., Mitchell B.K. Ultrastructure of the galeal sensory complex in adults of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // Physiol. Entomology. 1987. Vol. 12. P. 81—90.
4. Sen A., Mitchell B.K. Olfaction in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*: Ultrastructure of antennal sensilla in *Leptinotarsa* sp. // J. Biosci. 2001. Vol. 26. N 2. P. 233—246.
5. Фаразманд Х. Морфология и ультраструктура хеморецепторных сенсилл максиллярных и лабиальных щупиков у личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) // Тез. докл. XII междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2005". 2005. С. 228—229.
6. Mitchell B.K., Schoonhoven L.M. Taste receptors in Colorado beetle larvae // J. Insect Physiol. 1974. Vol. 20. N 9. P. 1787—1789.
7. Алексеев М.А., Сеницина Е.Е., Чайка С.Ю. Сенсорные органы антенн и ротовых придатков личинок жуков (Coleoptera) // Энтомол. обозр. 2006. Т. 85. Вып. 3. С. 508—518.
8. Сеницина Е.Е., Чайка С.Ю. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: МГУ, 2006. 344 с.
9. Сеницина Е.Е., Чайка С.Ю. Рецепторные органы личинок жуков (Carabidae, Coleoptera) // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82. № 2. С. 276—288.
10. Томкович К.П., Чайка С.Ю. Сенсорные органы личинок долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae) в связи с проблемой классификации надсемейства // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80. Вып. 2. С. 294—307.
11. Чайка С.Ю., Томкович К.П. Сенсорные органы личинок жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомол. обозр. 1997. Т. 76. Вып. 3. С. 508—520.
12. Zacharuk R.Y., Albert P.J., Bellamy F.W. Ultrastructure and function of digitiform sensilla on the labial palp of a larval elaterid (Coleoptera) // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 569—578.
13. Scott D.A., Zacharuk R.Y. Fine structure of the antennal sensory appendix in the larva of *Ctenicera destructor* (Brown) (Elateridae: Coleoptera) // Can. J. Zool. 1971. Vol. 49. N 2. P. 199—210.

Поступила в редакцию
12.01.11

MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF CHEMOSENSORY SENSILLA OF ANTENNAE IN THE COLORADO POTATO BEETLE, *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY, LARVAE

H. Farazmand, S.Yu. Chaika

The distribution, external morphology and ultrastructure of various types of sensillae on the antennae of larvae of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say are described based on scanning and transmission electron microscopy. On the antennae are placed sensilla of 4 basic morphological types: trichoid, basiconica, styloconica and conical sensilla. It was shown that sensory organs are equipped with 2—7 receptor cells: the trichoid sensillae innervated 2—4 receptor cells, the sensilla basiconica — 4—7 receptor cells, the styloconic sensillae — 6 receptor cells. Based on the results of ultrastructural organization these sensilla have gustatory function. Antennal cone are equipped 2 receptor cells and have function of olfactory.

Key words: Colorado potato beetle, larvae, chemosensory organs, ultrastructure.

Сведения об авторах

Фаразманд Хоссейн — науч. сотр. научно-исследовательского института защиты растений, Тегеран, Иран. E-mail: hfarazmand@yandex.ru

Чайка Станислав Юрьевич — докт. биол. наук, проф. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-16-95; e-mail: biochaika1@rambler.ru