

东亚履绵蚧不同虫龄蜡腺超微结构的研究*

赵夏下** 武三安 徐 晗***

(北京林业大学森林培育与保护省部级共建重点实验室, 北京 100083)

摘 要 【目的】东亚履绵蚧 *Drosicha contrahens* 是林木上的重要害虫之一。本研究旨在明确东亚履绵蚧雌雄不同虫龄的泌蜡腺体和蜡分泌物的超微结构。【方法】采用扫描电镜技术对东亚履绵蚧雌雄每一个虫龄进行详细拍照。【结果】东亚履绵蚧雌雄虫体均存在单心多孔腺和双心多孔腺两种泌蜡腺体, 雌雄之间腺体类型数量以及同种腺体形态均存在差异, 而且同种腺体的内部结构在不同发育阶段也存在变异。另外, 该种昆虫从 1 龄若虫即开始分泌蜡分泌物, 蜡分泌物分为两类, 一类是光滑弯曲为 C 形中间有凹陷的蜡丝, 由多孔腺的外孔分泌。仅在雄成虫期, 由于外孔形态变化, 蜡丝变为中间具纵脊且弯曲为 C 型; 另一类是光滑的实心长蜡丝, 由多孔腺的内孔分泌。【结论】随着若虫生长发育, 雌虫腺体数量逐渐增加, 相应的蜡分泌物逐渐覆盖体表, 可保护虫体免受外界伤害。尤其阴门区域的多孔腺分泌足量的弯曲蜡丝粘附在体表, 保护阴门免受蜜露污染以及雌虫在发育后期包裹卵粒, 防止其粘连。雄虫的腺体数量在蛹期之前呈递增趋势, 蛹期及雄成虫阶段腺体数量明显减少, 表明其在不同发育阶段对生存策略进行了适应性调整。此外, 东亚履绵蚧腺体的形态具有重要的分类学意义。

关键词 东亚履绵蚧; 超微结构; 发育阶段; 雌雄差异; 分类学意义

Ultrastructure of the wax glands of different developmental stages of *Drosicha contrahens*

ZHAO Xia-Xia** WU San-An XU Han***

(The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract [Aim] *Drosicha contrahens* is one of the most important pests on forest trees. To study the ultrastructure of the major wax glands and wax secretions of male and female *D. contrahens* at different stages of development. [Methods] Detailed photographs of each instar were taken using scanning electron microscopy (SEM). [Results] The results revealed that the males and females have two types of multilocular pores; single-centered and double-centered. There are also differences in the types of glands, and in the morphology of homologous glands between the sexes, as well as variations in the internal structure of homologous glands of different developmental stages. This species begins to secrete wax at the first-instar nymph stage. Wax secretion are of two types: Smooth C-shaped wax filaments secreted by the outer loculi of multilocular pores, and smooth solid long wax filaments secreted by the inner loculi of multilocular pores. Because of changes in the morphology of their outer loculi, adult males secrete C-shaped wax filaments with longitudinal ridges in the center. [Conclusion] The number of multilocular pores gradually increases as female larvae grow and develop, so that wax secretions gradually cover their entire body surface which may protect them from external damage. The multilocular pores around the vulva secrete a sufficient amount of curved wax filaments that adhere to the body surface, protecting the vulva from honeydew contamination, as well as wrapping around the egg particles in the later stages of female development to prevent them from sticking together. The number of glands in males also increased until the pupal stage, but male pupae and adults have significantly fewer glands than earlier developmental stages, suggesting an adaptive adjustment during development. In addition, the morphology of *D. contrahens* multilocular pores is taxonomically important.

Key words *Drosicha contrahens*; ultrastructure; development stages; male-female difference; taxonomic significance

*资助项目 Supported project: 国家自然科学基金面上项目 (32270476)

**第一作者 First author, E-mail: zx1599805604@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuhan@bjfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-03-05; 接受日期 Accepted: 2025-04-25

东亚履绵蚧 *Drosicha contrahens* 又称桑虱、树虱子、草鞋虫、履绵蚧, 隶属半翅目 Hemiptera 蚧总科 Coccoidea 绵蚧科 Monophlebidae 履绵蚧属 *Drosicha* (袁自更, 2017)。东亚履绵蚧为雌雄异型, 雌成虫体扁平, 长 6.5-10.0 mm, 宽 3.7-6.0 mm, 触角 8 节, 少有 9 节。初蜕皮时背面灰棕色, 背部稍隆起, 有横向的皱褶, 体缘橘红色, 腹面亚缘灰棕色, 中区黄色; 体表具细毛, 体表膜质, 附肢黑色; 随后逐渐分泌白色粉状蜡质覆盖全体; 体分节明显, 分节处凹陷体椭圆形。雄成虫体长形, 扁平, 体长 4.2-6.4 mm, 触角丝状, 10 节。雄成虫翅黑色, 具有两条白色的翅脉, 翅前桥处宽 1.0-1.8 mm。复眼突出, 具有背单眼; 腹末具有 2 对尾突; 背面膜质部位红色至橘色, 腹面橘色至橘黄色; 骨片黑色, 眼、触角与足黑色; 体多毛。雌虫为不完全变态, 经卵、1 龄若虫、2 龄若虫、3 龄若虫, 发育到成虫。雄虫为过渐变态, 经卵、1 龄若虫、2 龄若虫、3 龄若虫、蛹发育到成虫。东亚履绵蚧作为植食性昆虫, 也是一种危害性很强的森林害虫, 常以若虫和雌成虫在枝条和芽上刺吸汁液, 造成枝芽干枯, 危害树木和影响生态环境 (图 1), 虫口密度大时甚至造成整株植株死亡 (王珊珊等, 2012; 牛秀萍, 2015; 王月军, 2023)。东亚履绵蚧寄主多达 27 科 46 种, 主要有柳属 *Salix*、杨树 *Populus przewalskii*、白蜡 *Fraxinus chinensis*、海棠 *Malus spectabilis*、槐树 *Styphnolobium japonicum* 等树种, 同时还危害枸杞 *Lycium chinense*、核桃 *Juglans regia* 等主要经济作物 (于利国等, 2019; 郭晓莉等, 2020)。此外, 该种昆虫在我国多数地区均有分布, 尤其北京及周边地区危害严重。其对北京颐和园、北京昌平公园等地的树木均有不同程度的危害, 其中颐和园湖岸边的 2 000 多株柳属树木是东亚履绵蚧危害最严重的区域, 严重影响园林景观 (张传辉, 2016; 谷丽佳, 2021)。

东亚履绵蚧的扩散阶段主要为 1 龄若虫, 其爬行较快, 虫体较小很难被发现。当人们发现东亚履绵蚧时, 通常虫龄已达 2 龄, 此时因其体表被一层蜡分泌物覆盖, 化学药剂难以渗透, 导致药

物防治效果不显著 (刘继娥, 2021; 朱媛媛, 2021)。蚧虫的泌蜡特点是它们适应寄生生活方式的重要特性之一, 这些特点有助于它们在各种环境条件下生存和繁殖。传统的光学显微镜不能观察到泌蜡腺体及蜡分泌物清晰的立体结构和泌蜡过程, 使研究受到限制。电子显微镜技术为泌蜡腺的研究提供了新的视角和补充, 促进了对蚧虫泌蜡机制及其相关结构的深入理解。



图 1 东亚履绵蚧生态照

Fig. 1 Ecological photographs of *Drosicha contrahens*

据统计, 截止目前已报道 22 科 77 属 117 种蚧虫的蜡分泌物和泌蜡腺体的超微结构研究 (仇玲, 2020)。其中多为蚧科昆虫, 谢映平等 (2006) 详细汇总了蚧科 15 属 17 种蚧虫的蜡分泌物超微结构, 对蚧科的各属分类提供了依据。Takagi (1990) 研究了 19 种盾蚧的围阴孔腺和气门腺的超微结构, 以及 10 种盾蚧的气门腺及其蜡分泌物的超微结构, 探索这些腺体在分类学上的价值。由此可见, 腺体形态在盾蚧科研究具有重要的分类学意义。对于绵蚧科, 最早有日本 Hashimoto 和 Kitaoka (1971) 对澳洲吹绵蚧 *Icerya purchasi* 腺体超微结构的研究, 以及 Hashimoto 和 Kitaoka (1982) 对东亚履绵蚧体表蜡分泌物进行了简单描述, 提到其蜡分泌物为半圆形丝状。此外, Ahmad 等 (2020) 对史氏履绵蚧 *Drosicha stebbingii* 做过腺体及蜡分泌物的超微结构及化学成分的研究, 观察到五孔和多孔腺在内孔上表现为单孔和双孔的变异, 蜡分泌物包括短弯曲蜡丝和长管状蜡丝等。以上研究都基于雌成虫进行, 对

东亚履绵蚧各龄期的泌蜡特点方面的研究仍存在不足。采用扫描电镜技术可以清晰的观察到不同种的泌蜡腺体、蜡泌物等部位的超微结构,特别是不同龄期泌蜡腺体的变化,以解释它们的结构特点,也可为分类学研究提供依据(曹瞳,2018)。因此本研究采用扫描电镜观察东亚履绵蚧雌雄虫不同发育阶段的腺体及其蜡泌物形态,为蚧虫分类和制定更为有效的防治方法提

供依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

实验所用标本材料于2024年3月11日到4月27日在北京林业大学校区以及学校附近的清华东路采集,详情见表1。

表 1 实验虫种一览表
Table 1 List of experimental species of scale insects

虫态 Insect stage	数量(头) Number of specimens (ind.)	采集时间 (年-月-日) Collection time (year-month-day)	地点 Location	寄主 Host
1 龄若虫 1st instar nymph	6	2024-03-11	北京林业大学校区 Beijing Forestry University campus	木瓜海棠, 洋白蜡 <i>Chaenomeles cathayensis</i> , <i>Fraxinus pennsylvanica</i>
2 龄若虫 2nd instar nymph	6	2024-03-28	北京林业大学校区 Beijing Forestry University campus	木瓜海棠 <i>Chaenomeles cathayensis</i>
3 龄雌若虫 3rd instar female nymph	6	2024-04-01, 2024-04-11	北京林业大学校区 Beijing Forestry University campus	木瓜海棠 <i>Chaenomeles cathayensis</i>
3 龄雄若虫 3rd instar male nymph	6	2024-04-01, 2024-04-11	北京林业大学校区 Beijing Forestry University campus	木瓜海棠 <i>Chaenomeles cathayensis</i>
雄蛹 Male pupa	6	2024-04-11, 2024-04-30	北京林业大学校区/学校附 近的清华东路 Beijing Forestry University campus/Qinghua east road near the school	木瓜海棠, 洋白蜡 <i>Chaenomeles cathayensis</i> , <i>Fraxinus pennsylvanica</i>
雌成虫 Female adult	8	2024-4-23, 2024-4-27	北京林业大学校区/学校附 近的清华东路 Beijing Forestry University campus/Qinghua east road near the school	木瓜海棠, 洋白蜡 <i>Chaenomeles cathayensis</i> , <i>Fraxinus pennsylvanica</i>
雄成虫 Male adult	6	2024-04-23, 2024-04-26, 2024-04-27	北京林业大学校区/学校附 近的清华东路 Beijing Forestry University campus/Qinghua east road near the school	木瓜海棠, 洋白蜡 <i>Chaenomeles cathayensis</i> , <i>Fraxinus pennsylvanica</i>

1.2 虫体表面泌蜡腺体及蜡泌物的超微结构观察

虫体在氯仿中浸泡1h,溶解虫体表面蜡质,再用小毛刷刷掉多余的蜡质,依次用浓度为75%、80%、85%、90%、95%和100%乙醇脱水,每次间隔10min(Jiang and Hua, 2015; 武英达,

2016)。脱水后再置于叔丁醇溶液中,放在叔丁醇冷冻干燥仪(日立,ES-2030)中24h充分干燥。最后拿出来粘于样本台上,真空条件下喷金6min后,用扫描电子显微镜(日立-3400N,加速电压10kV)观察、拍摄虫体表面泌蜡腺体的超微结构(曹瞳,2018)。

观察蜡泌物的超微结构参考仇玲(2020)等方法,在体视镜(COIC ZSA0850 stereoscopic microscope)下挑取蜡质相对完整的东亚履绵蚧,接着用小毛刷刷掉多余的蜡泌物,留部分蜡泌物。自然干燥后,粘于样本台上,真空条件下喷金6 min,后用扫描电子显微镜观察、拍摄虫体表面蜡泌物的超微结构。每个虫龄根据背腹面设置6头左右,然后同一部位观察3次以上。扫描电镜结果部分描述术语参考谢映平(2011)。

2 结果与分析

2.1 1龄若虫表面泌蜡腺体及蜡泌物的超微结构

1龄若虫不分雌雄,体长1.5-1.6 mm,体表

被有大量毛,略被白色蜡丝(图2:A)。多孔腺中间圆形孔称内孔(图2:B),两内孔之间有硬化隔(图2:B),外缘一圈为半圆形孔称外孔,外孔内侧有一突起(图2:C)。依据内孔数量不同分别将具1个内孔和2个内孔的腺体称为单心多孔腺和双心多孔腺。1龄若虫仅具有双心多孔腺(图2:B),直径4.33-5.86 μm ,内孔直径0.98-1.15 μm ,具硬化隔宽1.23-1.32 μm ,少量散生于背腹面。不同位置分布的双心多孔腺仅外孔数量不同,具4-8个外孔,外孔直径1.12-1.37 μm 。位于肛门周围以及背面腹气门开口处腺体具6-8个外孔,肛门附近腺体数量略多于背部其他部位;腹面胸气门开口处多孔腺具5-8个外孔,数量略多于腹部两侧。双心多孔腺分泌两种蜡泌

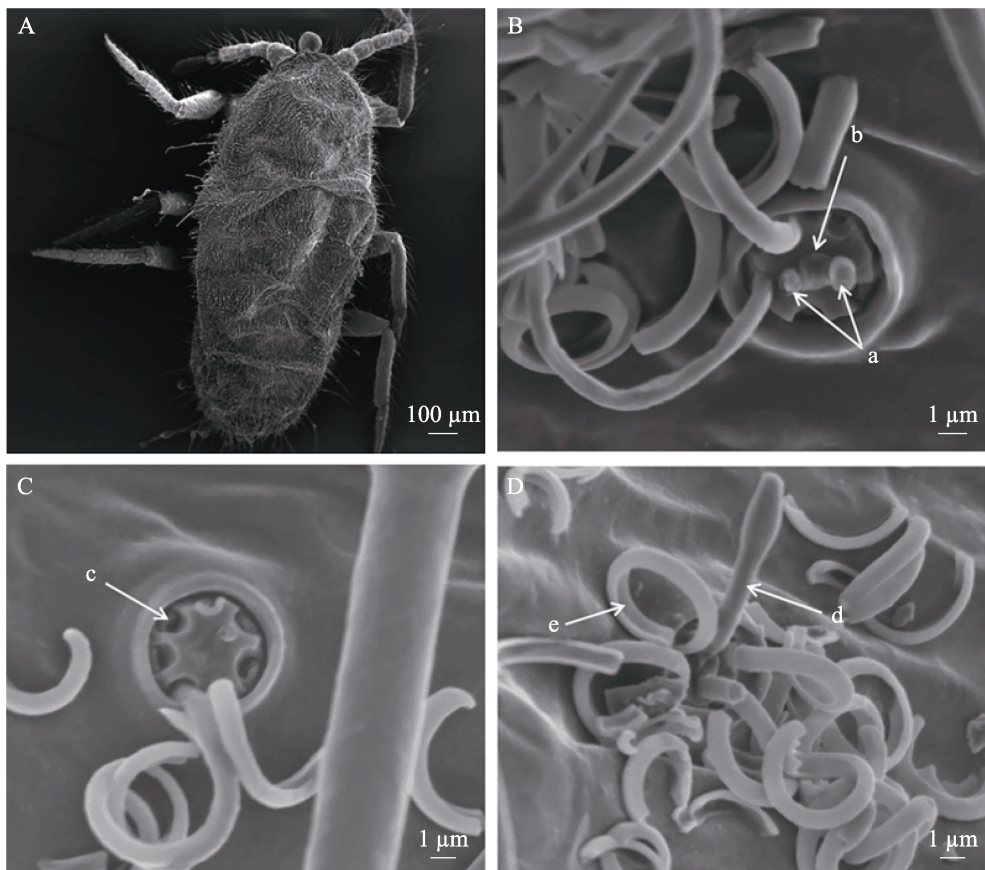


图2 东亚履绵蚧1龄若虫扫描电镜图

Fig. 2 Scanning electron microscope diagram of *Drosicha contrahens* 1st instar nymph

A. 1龄若虫背面观; B. 双心多孔腺的圆形内孔; C. 双心多孔腺的半圆形外孔; D. 正在泌蜡的双心多孔腺。

a: 正在泌蜡的内孔; b: 硬化隔; c: 外孔; d: 实心长蜡丝; e: 弯曲蜡丝。

A. Dorsal view of 1st instar nymph; B. Double-centered multilocular pores with circular inner loculi; C. Double-centered multilocular pores with semicircular outer loculi; D. Double-centered multilocular pores of wax secretion which is seizing wax. a: Inner loculi which wax is being secreted; b: Sclerotic spacer; c: Outer loculi; d: Solid long filament; e: Bent wax filaments.

物,一种是由内孔分泌的实心长蜡丝(图 2: D),直径 $0.87-1.12\ \mu\text{m}$, 长度为 $1.31-22.42\ \mu\text{m}$; 另一种是由外孔分泌的横截面为 C 形的内侧有凹陷的弯曲蜡丝(图 2: D), 宽度 $0.92-1.22\ \mu\text{m}$, 长度 $1.91-31.20\ \mu\text{m}$ 。

2.2 2 龄若虫表面泌蜡腺体及蜡分泌物的超微结构

2 龄若虫不分雌雄, 体长 $3.2-3.5\ \text{mm}$, 虫体

分节较明显, 蜡丝较 1 龄增多(图 3: A)。泌蜡腺体具双心多孔腺(图 3: B)和单心多孔腺(图 3: C)。双心多孔腺(图 3: B), 直径 $5.42-8.45\ \mu\text{m}$, 内孔直径 $1.19-1.32\ \mu\text{m}$, 硬化隔宽 $1.57-1.68\ \mu\text{m}$, 具 4-9 个外孔, 外孔直径 $1.24-1.47\ \mu\text{m}$; 单心多孔腺(图 3: C), 直径 $5.46-5.67\ \mu\text{m}$, 内孔(图 3: C), 直径 $1.15-1.26\ \mu\text{m}$, 具 5 个外孔, 外孔半圆形且内侧亦有指状突起

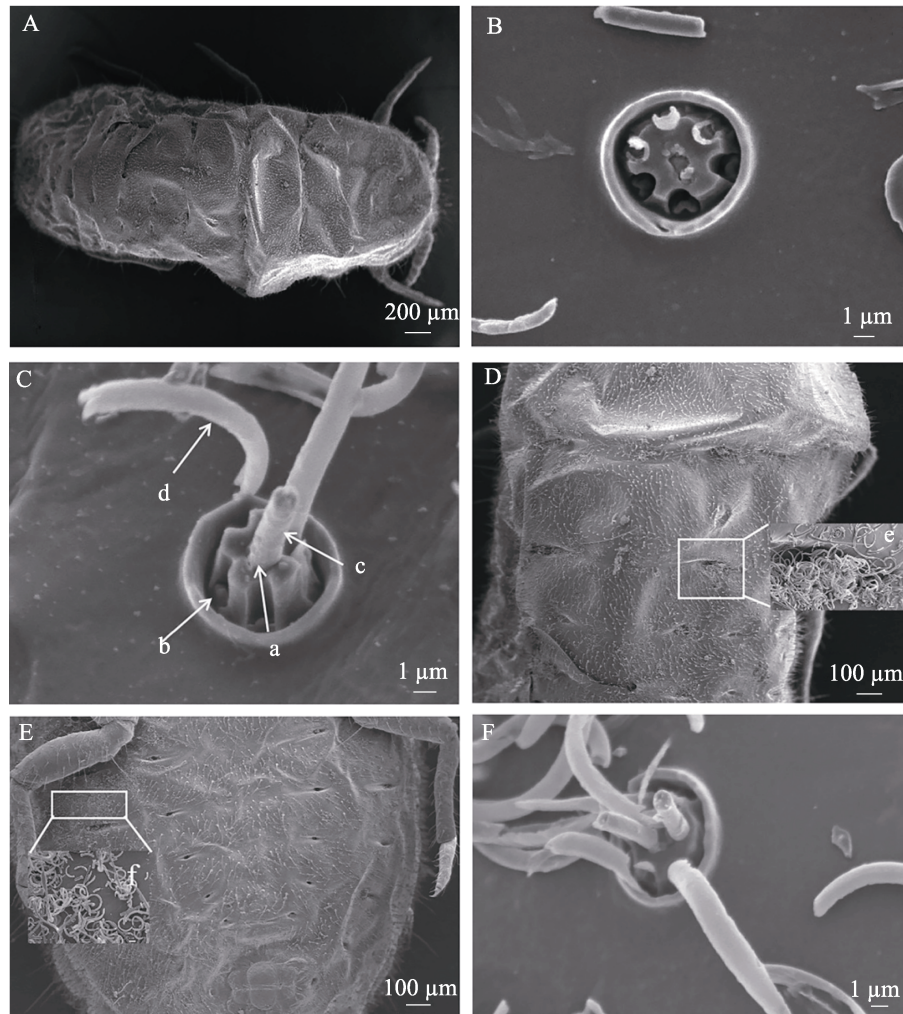


图 3 东亚履绵蚧 2 龄若虫扫描电镜图

Fig. 3 Scanning electron microscope diagram of *Drosicha contrahens* 2nd instar nymph

- A. 2 龄若虫背面观; B. 双心多孔腺; C. 单心多孔腺; D. 背面两侧的蜡丝局部观;
E. 腹面的两侧蜡丝局部观; F. 泌蜡的双心多孔腺。a: 正在泌蜡的内孔; b: 外孔; c: 实心长蜡丝;
d: 弯曲蜡丝; e: 背面蜡丝堆积放大观; f: 腹面蜡丝堆积放大观。
A. Dorsal view of 2nd instar nymph; B. Double-centered multilocular pores; C. Single-celled multilocular pores;
D. Localized view of wax filaments on both sides of the dorsal; E. Localized view of the thoracic spiracle the ventral surface;
F. Double-centered multilocular pores of wax secretion which is seizing wax. a: Inner loculi which wax is being; b: Outer loculi; c: Solid long filament; d: Bent wax filaments; e: Wax filaments piled up on the dorsal and placed in a large view;
f: Wax filaments piled up on the ventral surface and placed in a large view.

(图 3: C), 直径 1.22-1.31 μm 。背面分布双心多孔腺和单心多孔腺, 其中单心多孔腺较少, 仅散生于头部, 其余部位仅具双心多孔腺; 背面腹部两侧靠近腹气门处分布较多多孔腺, 分泌蜡丝呈堆积状(图 3: D); 肛门周围分布较多多孔腺; 腹面仅具双心多孔腺, 具 5-8 个外孔, 胸气门口附近多孔腺略多; 腹部两侧腺体较少, 其蜡丝少量堆积(图 3: E); 此外, 双心多孔腺在背腹面其余部位均匀分布且整体腺体数量多于 1 龄。双心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 3: F), 直径 1.02-1.21 μm , 长度为 2.31-18.62 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 3: F), 宽度 1.16-1.32 μm , 长度为 3.81-34.42 μm ; 单心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 3: C), 直径 0.95-1.05 μm , 长度为 2.51-21.52 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 3: C), 宽度 1.18-1.24 μm , 长度为 3.49-28.22 μm 。

2.3 3 龄雌、雄若虫表面泌蜡腺体及蜡分泌物的超微结构

3 龄开始分雌雄, 3 龄雌若虫具有正常口器(图 4: A), 而 3 龄雄若虫没有口器(图 4: B)。3 龄雌若虫体长 5.1-6.2 mm(图 4: A), 泌蜡腺体具双心多孔腺(图 4: C, D)和单心多孔腺(图 4: E), 其中双心多孔腺呈两种形态, 一种双心多孔腺内孔有硬化隔(图 4: C), 直径 6.06-10.32 μm , 内孔直径 1.42-1.68 μm , 硬化隔宽 1.35-1.52 μm , 具 4-10 个外孔, 外孔直径 1.28-1.51 μm 。另一种双心多孔腺内孔紧密相连无硬化隔(图 4: D), 直径 6.76-9.57 μm , 内孔直径 1.38-1.54 μm , 具 5-10 个外孔, 外孔直径 1.32-1.46 μm ; 单心多孔腺(图 4: E), 直径 8.38-9.32 μm , 内孔直径 1.35-1.46 μm , 具 5-7 个外孔, 外孔内侧突起明显(图 4: E), 外孔直径 1.33-1.41 μm 。背面分布内孔有硬化隔的双心多孔腺和单心多孔腺, 其中单心多孔腺较少, 散生于背头部及背面腹部第 IV-IV 节亚缘; 双心多孔腺在背面腹部两侧靠近腹气门处及肛门处分布较多; 腹面分布内孔无间隔的双心多孔腺, 其中胸气门口附近分布 6-10 个外孔的多孔腺, 阴门处分布较多具 5-7 个外孔的多孔腺; 此外, 双心多孔腺在背

腹面其余部位均匀分布且整体数量多于 2 龄。双心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 4: C), 直径 1.32-1.48 μm , 长度为 2.21-36.42 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 4: C), 宽度 1.22-1.45 μm , 长度为 3.36-38.52 μm ; 单心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 4: F), 直径 1.24-1.36 μm , 长度为 2.31-24.42 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 4: F), 宽度 1.26-1.36 μm , 长度为 3.51-26.42 μm 。

3 龄雄若虫体长 5.5-6.8 mm(图 4: B), 泌蜡腺体仅具双心多孔腺(图 4: G), 直径 10.09-13.89 μm , 内孔(图 4: G), 直径 1.25-1.53 μm , 内孔硬化隔为 3.21-3.54 μm , 具 8-13 个外孔, 外孔直径 1.62-1.84 μm , 其背面头部及肛门处和腹面腹部分布较多, 其余部位均匀分布且数量多于 2 龄。双心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 4: H), 直径 1.20-1.45 μm , 长度为 1.21-32.42 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 4: H), 宽度 1.55-1.77 μm , 长度为 2.51-18.42 μm 。

2.4 雄虫蛹表面泌蜡腺体及蜡分泌物的超微结构

雄虫蛹体长 3.1-4.2 mm(图 5: A), 泌蜡腺体具双心多孔腺(图 5: B)和单心多孔腺(图 5: C), 二者均内陷在体内。双心多孔腺(图 5: B), 直径 6.49-7.09 μm , 内孔直径 1.46-1.56 μm , 内孔紧密无硬化隔, 具 8-10 个外孔, 外孔直径 1.93-2.12 μm ; 单心多孔腺(图 5: C), 直径 5.24-6.82 μm , 内孔直径 1.28-1.45 μm , 具 5-8 个外孔, 外孔略微半圆形但内壁近似角状(图 5: C), 直径 1.72-1.96 μm 。其中背面头部及背两侧密布两种腺体, 且单心多孔腺明显多于双心多孔腺; 其余部位均匀分布且整体数量少于 3 龄雄若虫。双心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 5: B), 直径 1.34-1.46 μm , 长度为 2.45-31.42 μm ; 分泌的弯曲轻微纵向有脊的蜡丝(图 5: B), 宽度 1.72-2.05 μm , 长度为 3.11-15.22 μm ; 单心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 5: D), 直径 1.18-1.38 μm , 长度为 1.21-28.42 μm ; 分泌的弯曲轻微纵向有脊的蜡丝(图 5: D), 宽度 1.56-1.86 μm , 长度为 2.21-12.42 μm ; 其中头部及背两侧有两种蜡分泌物堆积(图 5: D)。

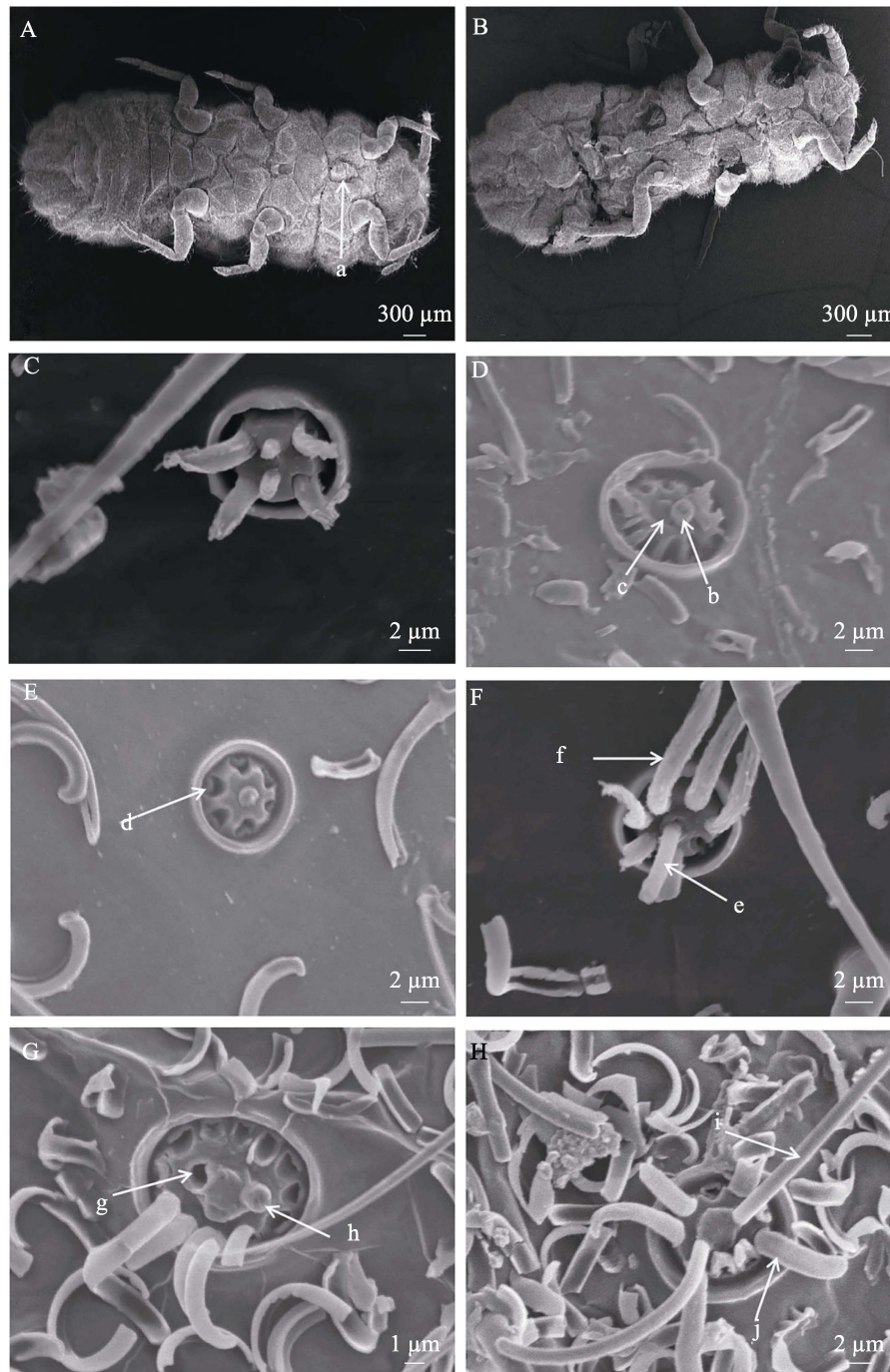


图 4 东亚履绵蚧 3 龄雌雄若虫扫描电镜图

Fig. 4 Scanning electron microscopy of *Drosicha contrahens* male and female 3rd instar nymph

A. 3 龄雌若虫腹面观; B. 3 龄雄若虫腹面观; C. 双心多孔腺; D. 无硬化隔的双心多孔腺; E. 单心多孔腺; F. 泌蜡的单心多孔腺; G. 双心多孔腺; H. 泌蜡的双心多孔腺。a: 口器; b 和 c: 无硬化隔的双心内孔; d: 外孔; e: 实心长蜡丝; f: 弯曲蜡丝; g 和 h: 泌蜡和泌蜡结束的内孔; i: 实心长蜡丝; j: 弯曲蜡丝。
A. Ventral view of female 3rd instar nymph; B. Ventral view of male 3rd instar nymph; C. Double-centered multilocular pores; D. Double-centered multilocular pores without sclerotic; E. Single-celled multilocular pores; F. Single-centered multilocular pores on the abdomen that is secreting wax; G. Double-centered multilocular pores; H. Double-centered multilocular pores of wax secretion which is seizing wax. a: Mouthpart; b and c: Double-centered inner loculi without hardened septum; d: Outer loculi; e: Solid long filament; f: Bent wax filaments; g and h: Inner loculi at the end of waxing and wax segregation; i: Solid long filament; j: Bent wax filaments.

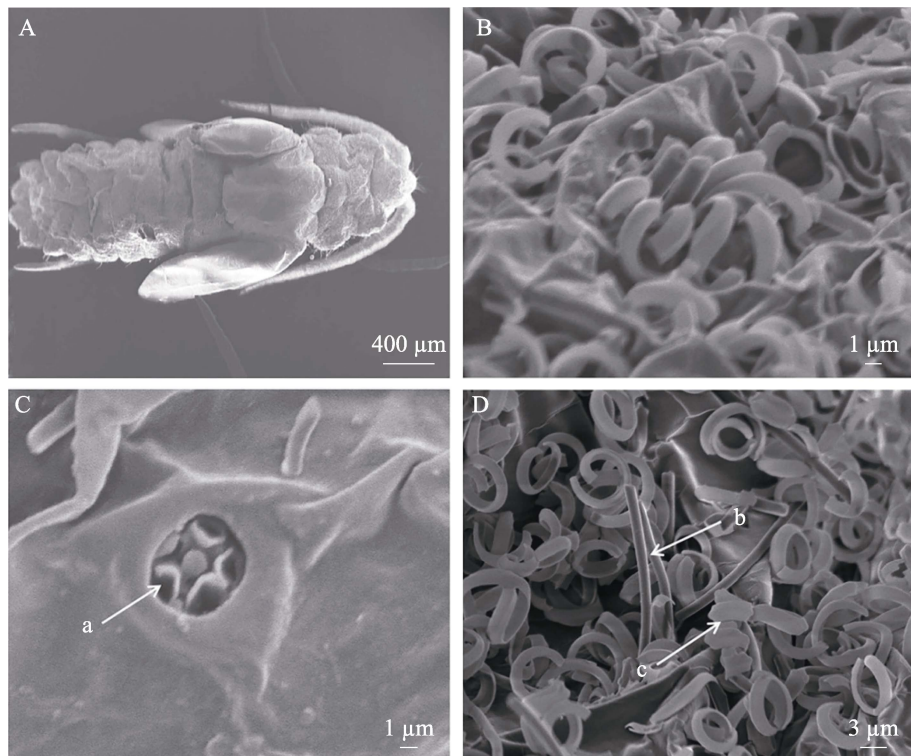


图 5 东亚履绵蚧雄蛹扫描电镜图

Fig. 5 Scanning electron micrograph of *Drosicha contrahens* male pupa

A. 蛹期背面观; B. 双心多孔腺; C. 单心多孔腺; D. 堆积的两种蜡丝放大观。

a: 略微半圆形但内壁近似角状; b: 实心长蜡丝; c: 弯曲稍纵向有脊的蜡丝。

A. Dorsal view of male pupa; B. Double-centered multilocular pores; C. Single-celled multilocular pores; D. Stacks of both wax filaments put on a large view. a: Slightly semicircular but with subangular inner wall; b: Solid long filament; c: Wax filaments curved and slightly longitudinally ridged.

2.5 雌、雄成虫表面泌蜡腺体及蜡分泌物的超微结构

雌成虫体长 6.5-10.4 mm, 虫体分节明显(图 6: A)。泌蜡腺体具双心多孔腺(图 6: B)和单心多孔腺(图 6: C)。双心多孔腺(图 6: B), 直径 8.15-11.83 μm , 内孔分为大内孔和小内孔, 两个内孔紧密相连无硬化隔, 大内孔(图 6: B), 直径 1.72-1.89 μm , 小内孔(图 6: B), 直径 0.89-1.15 μm , 具 4-11 个外孔, 外孔直径 2.18-2.78 μm ; 单心多孔腺(图 6: C), 直径 8.16-9.23 μm , 内孔直径 1.76-1.85 μm , 具 5-7 个外孔, 外孔直径 1.98-2.12 μm 。背面具双心多孔腺和单心多孔腺, 单心多孔腺仅零星在头部及背面腹部第 IV-VI 节亚缘分布。背面两侧靠近腹气门处依旧分布较多双心多孔腺, 肛门处分布 9-11 个外

孔的双心多孔腺。腹面仅具双心多孔腺; 腹部胸气门口附近分布 8-10 个外孔的双心多孔腺, 阴门附近密布 5-7 个外孔的双心多孔腺, 可分泌大量蜡分泌物包裹卵粒(图 6: D)。此外, 双心多孔腺在背腹面其余部位均匀分布且整体数量多于雌虫 3 龄若虫。双心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 6: E), 直径 1.66-1.78 μm , 长度为 1.61-22.42 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 6: E), 宽度 1.91-2.58 μm , 长度为 3.41-37.52 μm ; 单心多孔腺分泌的实心长蜡丝(图 6: C), 直径 1.56-1.68 μm , 长度 1.21-18.42 μm ; 分泌的弯曲蜡丝(图 6: C), 宽度 1.86-2.06 μm , 长度为 2.21-28.42 μm 。

雄成虫体长 4.2-6.4 mm(图 6: F), 泌蜡腺体仅具单心多孔腺(图 6: G), 直径 10.24-13.94 μm , 内孔直径 1.48-1.57 μm (图 6: G), 具 3-5 个角状外孔, 直径 1.85-2.12 μm (图 6: G)。

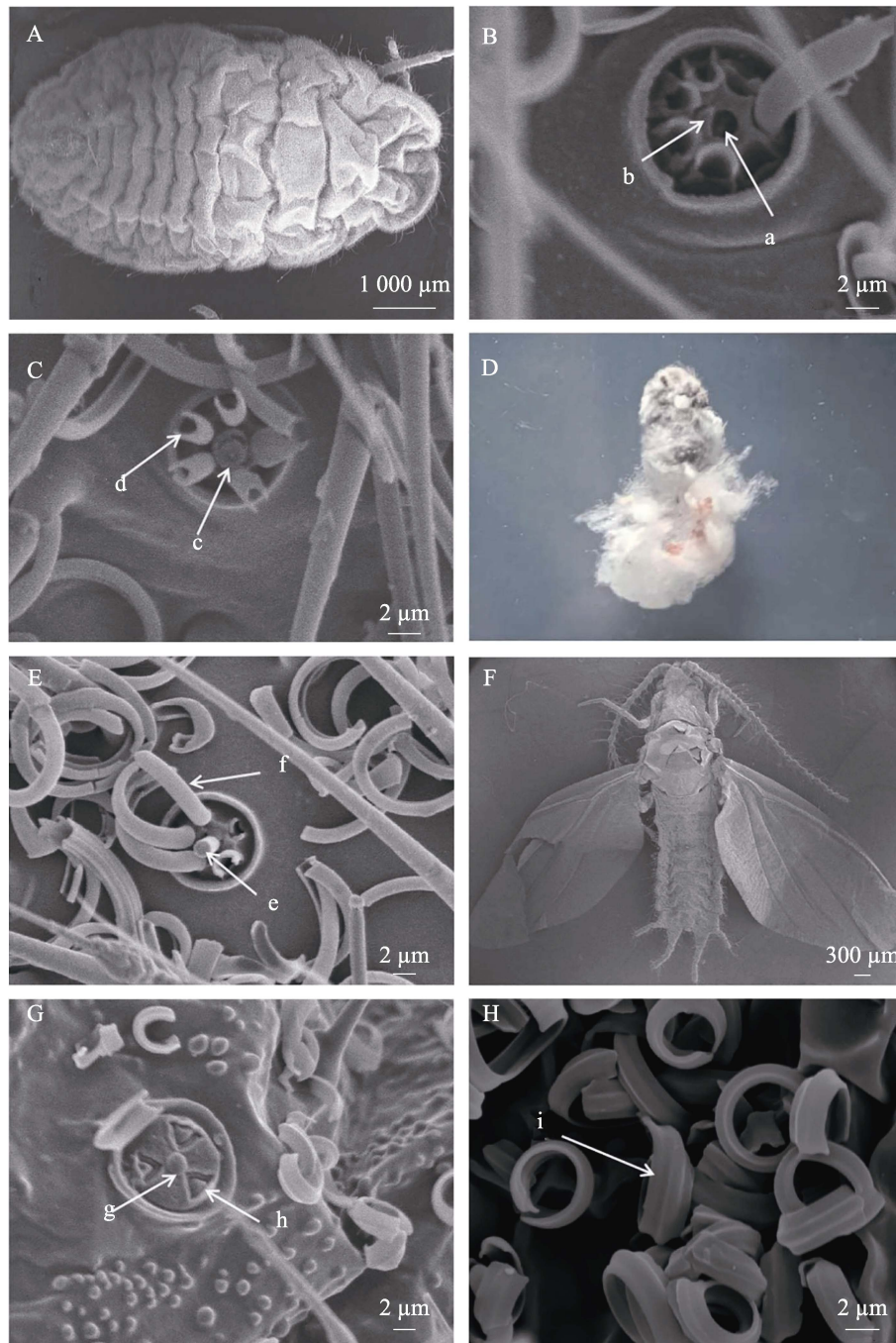


图 6 东亚履绵蚧雌雄成虫扫描电镜图

Fig. 6 Scanning electron microscopy of *Drosicha contrahens* male and female adult

- A. 雌成虫背面观; B. 双心多孔腺; C. 单心多孔腺; D. 雌成虫卵囊里的卵粒; E. 正在泌蜡的双心多孔腺;
 F. 雄成虫背面观; G. 单心多孔腺; H. 蜡丝放大观。a: 大内孔; b: 小内孔; c: 实心长蜡丝; d: 弯曲蜡丝;
 e: 大内孔分泌的实心长蜡丝; f: 弯曲蜡丝; g: 圆形内孔; h: 角状外孔; i: 中间具纵脊且弯曲成圈状的短蜡丝。
- A. Dorsal view of female adult; B. Double-centered multilocular pores; C. Single-celled multilocular pores;
 D. Eggs in the oocysts of adult females; E. Wax filaments secreted by double-centered multilocular pores;
 F. Dorsal view of male adult; G. Single-celled multilocular pores; H. wax filament on a large scale.
 a: Large inner loculi; b: Small inner loculi; c: Solid long filament; d: Bent wax filaments; e: Solid long wax filaments secreted by the large inner loculi; f: Bent wax filaments; g: Round inner loculi; h: Horned outer loculi;
 i: Short wax filaments with longitudinal ridges in the center and curved into rings.

多孔腺少量分布于头部、胸部和各腹节且整体数量少于蛹期, 虫体表面只有少许蜡分泌物, 蜡分泌物为中间具纵脊且弯曲成圈状的短蜡丝(图 6:H), 宽度 1.78-2.06 μm , 长度为 3.21-12.42 μm 。

3 结论与讨论

东亚履绵蚧的泌蜡腺体在雌雄两性之间存在差异, 3 龄雌若虫同时存在双心多孔腺和单心多孔腺两种类型腺体, 而 3 龄雄若虫仅存在双心多孔腺。而且即便是双心多孔腺, 3 龄雌雄若虫也存在形态差异, 3 龄雌若虫该腺体的两个内孔之间一般存在硬化隔, 有少量腺体的两内孔是紧密相邻的, 不存在硬化隔。而 3 龄雄若虫双心多孔腺的两内孔之间均存在硬化隔。另外, 雌成虫存在双心多孔腺和单心多孔腺两种腺体, 而雄成虫仅具有单心多孔腺。与 3 龄若虫情况类似, 即便同样具有单心多孔腺, 雌雄之间该腺体形态也存在差异, 雌成虫单心多孔腺的外孔一般近似为半圆形, 而雄成虫该腺体的外孔呈角状。

除了腺体在雌雄之间存在差异外, 同一种类型腺体内部结构在不同虫态间也存在变异。3 龄雌若虫的双心多孔腺与 1 龄和 2 龄若虫相似, 两个内孔之间存在硬化隔。而腹面个别双心多孔腺内孔之间无硬化隔, 呈现出紧密相连的状态。另外, 若虫期双心多孔腺的两个内孔大小一致, 而雌成虫双心多孔腺内孔大小不一致。由于长蜡丝是由内孔分泌的, 且雌成虫体表的长蜡丝宽度与大内孔的直径相近, 但远大于小内孔的直径, 可见雌成虫的长蜡丝由双心多孔腺的大内孔分泌, 而且雌成虫体表不存在与小内孔直径相近的长蜡丝。所以雌成虫双心多孔腺小, 内孔很可能不具有泌蜡功能, 而若虫期的双心多孔腺的内孔均具有分泌功能。另外, 2 龄若虫的单心多孔腺外孔为半圆形, 到雄虫蛹时外孔略微半圆形但内壁近似角状, 而雄成虫时外孔则为角状。与此对应的外孔分泌的蜡丝也由 C 型弯曲变为弯曲轻微纵向有脊最后变成中间具纵脊且弯曲成圈状的短蜡丝。然而目前对雄成虫泌蜡腺体的研究有限, 尚未发现其他种类的雄成虫具有类似外孔形态。

东亚履绵蚧不同发育阶段腺体类型数量也存在变化。1 龄若虫仅存在双心多孔腺 1 种类型泌蜡腺体, 而 2 龄、3 龄雌若虫以及雌成虫均存在双心和单心多孔腺两种类型泌蜡腺体; 而雄虫只在 2 龄和蛹期存在双心和单心多孔腺两种类型泌蜡腺体, 3 龄雄若虫和雄成虫只存在一种泌蜡腺体(3 龄雄若虫具双心多孔腺, 雄成虫具单心多孔腺)。

在东亚履绵蚧的不同发育阶段, 雌虫和雄虫的腺体数量及其分泌的蜡分泌物呈现出显著的阶段性变化。雌虫的腺体数量随虫龄增长而逐渐增多, 其蜡丝也随之增加, 最终在虫体表面形成一层致密的蜡丝。这层蜡丝具有重要的保护功能, 能够帮助虫体抵御天敌和不良环境的影响(Foldi, 1981)。腺体分泌的蜡丝通常截面呈 C 形光滑弯曲, 具有过滤空气中颗粒物质的功能, 并且具有疏水性, 可防止水堵塞孔隙(Ülgentürk, 2003)。此外在阴门部位, 腺体数量自 3 龄雌若虫至成虫期持续增长, 至雌成虫后期, 密集分布的腺体分泌足量的蜡丝包裹卵粒。类似的现象在蚧科、粉蚧科、毡蚧科、盾蚧科、旌蚧科和绵蚧科昆虫中也有广泛报道, 雌成虫阴门附近的多孔腺分泌的蜡丝不仅能够防止蜜露污染阴门, 还能在卵粒表面形成一层蜡质保护层, 防止卵粒粘连并提供抗干燥保护(Takagi, 1990; Foldi, 1991, 1997; Takagi *et al.*, 1997; 谢映平, 2001; 张艳峰等, 2011; 夏向向, 2013; 武英达, 2016)。东亚履绵蚧雄虫的腺体数量在蛹期之前呈现逐渐增加的趋势, 然而进入蛹期后直至成虫期, 腺体数量明显减少, 蜡丝的分泌量相应减少。这一变化与蚧科和粉蚧科雄虫的发育规律一致。在 1 龄和 2 龄若虫期, 雄虫需要大量爬行取食以积累营养, 此时腺体的泌蜡功能对保护虫体至关重要, 因此腺体数量增加。进入蛹期后, 雄虫羽化为成虫, 其生存策略发生转变: 从依赖蜡分泌物的物理防御转变为依靠飞行能力和敏锐感觉器官寻找雌成虫完成交配。由于泌蜡功能不再重要, 腺体数量显著减少甚至消失(高存劳等, 2002; 赵晓燕, 2003)。

腺体形态也是进行蚧虫分类的重要依据。履

绵蚧属的种类外形极度相似, 获得泌蜡腺体的准确形态是分类的重要前提。目前履绵蚧属仅有史氏履绵蚧雌成虫进行过蜡腺及其蜡分泌物研究 (Ahmad *et al.*, 2020)。该种雌成虫盘腺存在单心多孔腺、双心多孔腺以及大双孔腺 3 种类型, 而东亚履绵蚧雌成虫仅具有单心多孔腺和双心多孔腺两种类型。另外, 史氏履绵蚧雌成虫双心多孔腺的内孔大小一致, 且两个内孔均具有分泌功能, 而东亚履绵蚧雌成虫的双心多孔腺内孔为大小不一的两个孔, 只有大内孔具有分泌功能。而且前者阴门区域的多孔腺具 10-12 个外孔, 而东亚履绵蚧雌成虫阴门处的多孔腺只具 5-7 个外孔。与同为绵蚧科的吹绵蚧属相比, 东亚履绵蚧雌成虫具有两种多孔腺——双心多孔腺和单心多孔腺, 且双心多孔腺两个内孔大小不一, 只有大内孔具有分泌功能。而澳洲吹绵蚧雌成虫腺体则有 3 种类型: 空心大多孔腺、单心小多孔腺和双心小多孔腺 (后两种分别对应本文的单心多孔腺和双心多孔腺) (张艳峰等, 2011), 而埃及吹绵蚧 *Icerya aegyptiaca* 雌成虫具两种类型: 单心多孔腺和无心多孔腺 (张艳峰等, 2011)。

本研究揭示了东亚履绵蚧泌蜡腺体在不同发育阶段的差异及蜡分泌物的形态, 为今后绵蚧科分类提供了准确的形态依据, 也为今后东亚履绵蚧的防治提供了理论参考。

参考文献 (References)

- Ahmad A, Kundu A, Dey D, 2020. Wax glands ultrastructure and chemical composition of wax of giant mealybug *Drosicha stebbingii* (Green) (Hemiptera: Monophlebidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(2): 546–553.
- Cao T, 2018. Morphological study of Coccidae (Hemiptera: Coccoidea) based on ultrastructure. Master dissertation. Yangling: Northwest A&F University. [曹瞳, 2018. 基于超微结构的几类蜡蚧科(半翅目: 蚧总科)昆虫的形态学研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Qiu L, 2020. Study on ultrastructure of wax glands and wax secretions of nine species of scale insects in Coccidae (Hemiptera: Cocomorpha). Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [仇玲, 2020. 九种蚧科昆虫(半翅目: 蚧次目)蜡腺及蜡分泌物超微结构的研究. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Foldi I, 1991. The wax glands in the scale insects: Comparative ultrastructure, secretion, function and evolution (Homoptera: Coccoidea). *Annales de la Société Entomologique de France*, 27(2): 163–188.
- Foldi I, 1997. Ultrastructure of integumentary glands// Ben-Dov Y, Hodgson CJ (eds.). *Soft Scale Insects Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Vol. 7A. Amsterdam: Elsevier Science. 91–109.
- Foldi I, 1981. Ultrastructure of the wax-gland system in subterranean scale insects (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). *Journal of Morphology*, 168(2): 159–170.
- Gao CL, Wang XJ, Zhang JL, Yang DH, Zheng YP, Gong JQ, 2002. Biological characteristics of *Drosicha corpulenta* (Kuwana) and its occurring laws. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 30(6): 147–150. [高存芳, 王小纪, 张军灵, 杨大宏, 郑有鹏, 宫健全, 2002. 草履蚧生物学特性与发生规律研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 30(6): 147–150.]
- Gu LJ, 2021. A preliminary analysis of green pest control measures for harmful organisms in Changping Park. *Modern Horticulture*, 44(23): 85–86. [谷丽佳, 2021. 昌平公园园林有害生物绿色防控措施浅析. 现代园艺, 44(23): 85–86.]
- Guo XL, Mu JX, He CF, Chu ZX, 2020. The comprehensive control technology of Herba Pitysochila. *Modern Agricultural Research*, 26(8): 97–98. [郭晓莉, 穆君星, 何长福, 储朝霞, 2020. 草履蚧综合防治技术. 现代农业研究, 26(8): 97–98.]
- Hashimoto A, Kitaoka S, 1971. Scanning electron microscopic observation of the waxy substances secreted by some scale insects. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 15(2): 76–86.
- Hashimoto A, Kitaoka S, 1982. Composition of the wax secreted by a scale insect, *Drosicha corpulenta* Kuwana (Homoptera: Margarodidae). *Applied Entomology and Zoology*, 17(4): 453–459.
- Jiang L, Hua BZ, 2015. Functional morphology of the larval mouthparts of Panorpididae compared with Bittacidae and Panorpididae (Insecta: Mecoptera). *Organism Diversity & Evolution*, 15(4): 671–679.
- Liu JE, 2021. Hazard characteristics and control methods of the scale. *Modern Agriculture Research*, 27(1): 129–130. [刘继娥, 2021. 草履蚧危害特点及防治方法. 现代农业研究, 27(1): 129–130.]
- Niu XP, 2015. The responses study of *Drosicha corpulenta* (Kuwana) to their host volatiles. Master dissertation. Taiyuan: Shanxi University. [牛秀萍, 2015. 草履蚧对寄主挥发物感受的研究. 硕士学位论文. 太原: 山西大学.]

- Takagi S, 1990. Disc pores of Diaspididae: Microstructure and taxonomic value (Homoptera: Coccoidea). *Insecta Matsumurana. New Series*, 44: 81–112.
- Takagi S, Marusik YM, Ohara M, Urbain BK, 1997. Records of *Arctortheia cataphracta* from the Middle Kuril Island and SEM observations of their wax-secreting organs (Homoptera, Coccoidea, Ortheziidae), (In Japanese). *The Bulletin of the Otaru Museum*, 10: 1–7.
- Ülgentürk S, 2003. A scanning electron microscope study of the multilocular disc-pores of some adult female soft scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccidae). *Phytoparasitica*, 31(4): 393–398.
- Wang SS, Sun XJ, Zhang H, Liu JL, Jin LW, 2012. Current status of *Drosicha corpulenta* infestation and control strategies in Nanyang City. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2012(17): 137. [王珊珊, 孙新杰, 张恒, 刘继林, 靳立伟, 2012. 南阳市草履蚧发生危害现状及防控对策. 现代农业科技, 2012(17): 137.]
- Wang YJ, 2023. Technical code of practice for monitoring and control of *Drosicha corpulenta* (Kuwana). *Agricultural Science and Information*, 2023(1): 136–139. [王月军, 2023. 草履蚧防治技术. 农业科技与信息, 2023(1): 136–139.]
- Wu YD, 2016. Study on ultrastructures of wax glands and their waxy secretions of eight mealybug species (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae). Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [武英达, 2016. 八种粉蚧(半翅目: 蚧总科: 粉蚧科)蜡腺及其蜡分泌物超微结构研究. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Xia XX, 2013. Ultrastructural study on morphology of nine species of scale insects (Hemiptera: Coccoidea). Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [夏向向, 2013. 九种蚧虫超微结构的研究(半翅目: 蚧总科). 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Xie YP, 2001. The waxy secretions of Coccidae and its significance in systematics (Homoptera: Coccoidea). Doctor dissertation. Tianjin: Nankai University. [谢映平, 2001. 中国蚧科昆虫蜡分泌物及其系统学意义研究. 博士学位论文. 天津: 南开大学.]
- Xie YP, Xue JL, Zheng LY, 2006. Study on the Ultrastructure and Chemical Composition of Wax Secretions of Coccidae Insects. Beijing: China Forestry Press. 1. [谢映平, 薛皎亮, 郑乐怡, 2006. 蚧科昆虫的蜡分泌物超微结构和化学成分. 北京: 中国林业出版社. 1.]
- Yuan ZG, 2017. The causes of *Drosicha corpulenta* outbreak and control measures. *Friends of Fruit Farmers*, 2017(5): 28–30. [袁自更, 2017. 草履蚧暴发原因及防控措施. 果农之友, 2017(5): 28–30.]
- Yu LG, Chen Z, Wei JG, Yang LL, 2019. Study on biological characteristics of *Drosicha corpulenta*. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2019(10): 63–66. [于利国, 陈展, 魏建国, 杨丽丽, 2019. 草履蚧生物学特性研究. 黑龙江农业科学, 2019(10): 63–66.]
- Zhang CH, 2016. The Occurrence and integrated control of *Drosicha corpulenta*-Taking the Summer Palace as an example. *Beijing Garden*, 33(1): 47–52. [张传辉, 2016. 草履蚧的发生与综合防治——以颐和园为例. 北京园林, 33(1): 47–52.]
- Zhang YF, Xie YP, Xue JL, 2011. Ultrastructure of wax secretions of *Icerya purchasi* and *Icerya aegyptiaca*. *Sichuan Journal of Zoology*, 30(5): 751–752, 846. [张艳峰, 谢映平, 薛皎亮, 2011. 两种吹绵蚧蜡分泌物超微结构的研究. 四川动物, 30(5): 751–752, 846.]
- Zhao XY, 2003. A study on the morphological characteristics of male individuals in some species of Coccidae and Pseudococcidae. Master dissertation. Taiyuan: Shanxi Agricultural University. [赵晓燕, 2003. 蚧科和粉蚧科部分雄虫形态特征的研究. 硕士学位论文. 太原: 山西农业大学.]
- Zhu YY, 2021. Mitochondrial genomes of two fruit tree scale insects *Ceroplastes japonicus* and *Drosicha corpulenta*. Master dissertation. Taiyuan: Shanxi University. [朱媛媛, 2021. 果树害虫日本龟蜡蚧和草履蚧线粒体基因组序列分析. 硕士学位论文. 太原: 山西大学.]