

## 白蜡虫若虫口器超微结构特征与生态适应性

赵杰军<sup>1,3</sup>, 陈晓鸣<sup>1,2,\*</sup>, 王自力<sup>1,2</sup>, 叶寿德<sup>1,2</sup>, 陈勇<sup>1,2</sup>, 王绍云<sup>1,2</sup>

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224; 2. 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224;  
3. 南京林业大学 森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037)

**摘要:** 超微结构表明, 白蜡虫雌、雄若虫口器结构相同, 均由外部的口针、下唇和唇基板, 以及内部的口针囊和幕骨组成, 且具有以下显著特点: (1)口器具口针囊, 幕骨发达; (2)上唇退化, 下唇短小、不分节; (3)下颚针具T型锁紧密相扣; (4)口器刚毛稀疏, 感器单一。其中, 口器上、下唇退化, 幕骨发达, 口针束伸缩可能主要受幕骨和口针囊控制, 而口器感器退化则可能与其取食行为的高度特化有关。白蜡虫雌、雄虫口针长度和直径差异不显著( $P>0.05$ ), 而1龄、2龄若虫口针长度和直径差异显著( $P<0.05$ )。1龄若虫由于口针较短, 口针束较柔软, 适宜穿刺较薄的叶片, 故生活在叶片上, 而2龄若虫由于口针较长, 口针束较为坚硬, 适宜穿刺比叶片厚的树皮, 故返回枝条生活, 且若虫从叶片转移到枝条上生活, 可能是基于寻求安全栖息地和稳定食物来源。

**关键词:** 白蜡虫; 口器; 超微结构; 生态适应性

中图分类号: S899.1 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2012)05-0447-08

## Ultrastructure of *Ericerus pela* (Chavannes) nymph mouthparts and ecological adaptations

ZHAO Jie-Jun<sup>1,3</sup>, CHEN Xiao-Ming<sup>1,2,\*</sup>, WANG Zi-Li<sup>1,2</sup>, YE Shou-De<sup>1,2</sup>,  
CHEN Yong<sup>1,2</sup>, WANG Shao-Yun<sup>1,2</sup>

(1. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming Yunnan 650224, China;  
2. Key Laboratory of Cultivation and Utilization of Resource Insects of State Forestry Administration, Kunming Yunnan 650224, China;  
3. College of Forest Resources and Environment Nanjing Forestry University, Nanjing Jiangsu 210037, China)

**Abstract:** The ultrastructure of nymph mouthparts of the Chinese white wax scale (CWWS), *Ericerus pela*, consists internally of the crumena, tentorium, the stylet bundle, comprised of two mandibular stylets and two maxillary stylets, and the external clypeolabral shield, labium and sensilla. The mouthpart morphology and structures of the female nymphs are similar to the male. The mouthparts of CWWS have significantly different features in comparison to aphids and other coccids. First, the mouthparts of CWWS have a crumena and a developed tentorium. Second, the labrum is highly degraded and the labium is short and one-segmented. Third, the maxillary stylets have two 'T' type locks. Lastly, the hairs of the mouthpart are sparse and the sensilla are simple. As the labrum and labium of CWWS displayed a high degree of degradation and the tentorium was found to be highly developed, the stretching of the stylet bundle was considered to be controlled by the tentorium and crumena together. Furthermore, the degraded sensilla may be related to a specialization of feeding behavior. There were no significant differences in the length and diameter of the stylet bundles between the female and male. However, the length and diameter of the stylet bundles were significantly different between the first instar nymphs and the second instar nymphs. The first instar nymphs had stylet fascicles that were shorter and soft and initially lived on the leaves of the host trees, presumably because the leaves were thinner and they were able to pierce the leaves while the stylet bundle was relatively soft. However, the second instar nymphs had stylet bundles that were relatively hard. After the nymphs molted, the degree of ossification of the stylet bundles was enhanced (increased) and the nymphs returned to the branches for living, where the strengthened stylet bundles may provide a better adaption for the thicker bark. [0]All told, the first and second stage instar CWWS nymphs switched from leaves to the branches in order to find a safe habitat and stable food source.

收稿日期: 2012-05-18; 接受日期: 2012-06-10

基金项目: 国家林业局林业公益性行业科研专项经费项目(201204602); “十二五”国家科技计划课题(2011BAD33B02); 国家自然科学基金项目(30771736); 中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(rircaf201004M)

\*通信作者(Corresponding author), E-mail: cafexm@tom.com

**Key words:** Chinese white wax scale; Mouthpart; Ultrastructure; Ecological adaptations

口器是刺吸式昆虫与寄主植物之间营养物质流动与信息传递的桥梁和纽带。刺吸式昆虫以口针刺穿寄主植物薄壁细胞或韧皮筛管吸食营养物质, 同时分泌唾液解毒次生性化学物质并破坏寄主防御性反应 (Miles, 1968, 1972, 1999; Powell et al, 2006; Walling, 2008)。口器上着生的嗅觉、味觉和触觉等各种感受器在寄主植物定位和识别等选择过程中发挥重要作用(Schoonhoven et al, 2005)。近几十年来, 由于电子显微技术的发展, 对危害农作物的主要刺吸式口器昆虫, 如叶蝉(Leopold et al, 2003; Zhao et al, 2010)、粉虱(Rosell et al, 1995)、蝽象(Rani et al, 2005)和蚜虫(Forbes, 1966; Tjallingii, 1978; Wensler, 1977)等类群的口器超微结构特征进行了深入研究, 而关于蚧虫类相关研究则相对较少。

蚧虫是半翅目 (Hemiptera)蚧总科 (Coccoidea)昆虫的总称, 已报道 7364 种(Ben-Dov, 2006), 除少数几种蚧虫如白蜡虫(*Ericerus pela*)、紫胶虫(*Kerria* sp.)和胭脂虫(*Dactylopius coccus*)属于资源昆虫外, 绝大多数属于农林害虫。Koteja (1974)在光学显微镜下对蚧虫雌成虫口器下唇形态进行了系统研究, 结果表明蚧虫各科、属和种之间下唇节数、长度和刚毛数存在差异; Le Rü et al (1995)用透射电镜和扫描电镜深入研究了木薯粉蚧 (*Phenacoccus manihoti* Matile Ferrero) 4 龄若虫口器下唇超微结构, 发现其下唇分布味觉、嗅觉和触角感受器; Brožek (2006)用透射电镜研究了 7 科蚧虫雌成虫口针横切面超微结构特征, 结果表明蚧虫口针束超微结构基本一致, 仅在下颚连锁方式上存在细微差异。前期蚧虫口器的研究以成虫或者老熟若虫为材料, 而针对蚧虫 1 龄若虫或者微小蚧虫口器的研究则相对较少。

白蜡虫[*Ericerus pela* (Chavannes)]属于蜡蚧科 (Coccidae) 白蚧属 (*Ericerus*)单种属昆虫, 其雄虫分泌的白蜡广泛应用医药、食品、化妆品等行业 (Chen, 2011)。以往的研究虽然对白蜡虫各龄期形态特征及系统分类等进行了探讨, 但基本未提及口器形态特征(Sasaki, 1904; Yano, 1915; Kuwana, 1923; Ferris, 1950; De Lotto, 1971)。

白蜡虫 1 龄若虫选择叶片寄生, 雌虫选择叶片

正面固定, 雄虫选择叶片背面固定。2 龄若虫在枝条树皮上寄生, 雌虫选择向光面固定, 雄虫选择背光面固定, 且固定后不再移动, 直至世代结束 (Chen et al, 1997)。该固定位点转移可能与其口器结构有关, 但目前, 其寄主选择行为与寄生习性的特殊性与口器结构之间的关系缺乏资料报道。本文以白蜡虫的定叶和定杆若虫为材料, 观察其若虫口器的形态与超微结构, 探讨口器形态结构与选择行为和寄生习性之间的关系, 为进一步深入了解白蜡虫与寄主植物之间的相互关系提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

白蜡虫定叶若虫(1 龄若虫)和定杆若虫(2 龄若虫)采集于云南省嵩明县小哨乡杨官庄(E24°26' 28"; N100°50' 45")女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)树。根据 Kuwana (1923)和 Ferris (1950)的白蜡虫分类资料, 鉴定定叶若虫和定杆若虫雌、雄虫性别。采集的标本分为三份, 一部分投入 3.5% 戊二醛固定液(用 0.1 mol/L pH7.2 磷酸缓冲液配制)用于电镜分析, 一部分投入 FAA 固定液(福尔马林-醋酸-酒精混合液: 福尔马林 5 mL, 冰醋酸 5 mL, 65% 酒精 90 mL)用于玻片分析, 其余作活虫解剖分析。

### 1.2 电镜样品制备

1.2.1 扫描电镜样品 标本用二甲苯和丙酮交替除蜡后, 超声波清洗仪清洗 4 h, 除去虫体表面粘附物; 逐级酒精脱水, 临界点干燥; 导电胶粘接, 离子溅射镀膜; TM3000 扫描电镜观察虫体口器上下唇、口针及刚毛形态。

1.2.2 透射电镜样品 标本用磷酸缓冲液反复冲洗 3 次, 每次 30 min; 1% 四氧化锇(用 0.1 mol/L pH7.2 磷酸缓冲液配制)室温固定 1 h, 用磷酸缓冲液反复冲洗, 逐级丙酮脱水, 每次 30 min; Epon812 浸透包埋, 37、45、60 °C 聚合 72 h; LKB-V 型超薄切片机切片, 厚度为 50 nm; 饱和醋酸铀和 1% 柠檬酸铅双染; JEM-100CX 型透射电镜观察口针束横切面形态与结构。

### 1.3 玻片标品制备

取 FAA 固定液保存的标本, 10% KOH 软化; 逐级酒精脱水; Euparal 胶封片; NikonE800 相差显微

镜观察口器幕骨形态与结构。

#### 1.4 口针和口针囊解剖

取活体标本, Leica 光学解剖镜下测量口针伸出的长度; 解剖针解剖取出口针和口针囊, NikonE800 相差显微镜下测量口针长度; 各龄期每性别各解剖标本 15 头。

#### 1.5 蚜虫口器结构特征

资料来源于 Adams & Fyfe(1970)、Forbe(1966)、Miles(1968, 1972, 1999)、Pollard(1973)、Tjallingii (1978) 和 Uzest et al(2010)对蚜虫口器结构特征的报道。

## 2 结 果

### 2.1 口器形态与结构特征

若虫口器从头腹面后端发出, 向后置于体腹面, 不超过前足(pc)基线(图 1a)。雌、雄若虫形态结构相似, 由外部的唇基板(lc)、下唇(lb)、口针束(st)以及内部的口针囊(cr)和幕骨(te)(图 1, 2)等结构组成; 上唇退化为唇基板, 下唇退化短小, 口针束和幕骨发达; 口针束由 1 对上颚针(md)和 1 对下颚针(mx)组成(图 1d); 口针束(st)丝状卷曲于膜质透明的口针囊(cr)(图 2a); 幕骨缺乏口针杠杆(图 2b); 若虫口针束伸缩可能受下唇和口针囊控制。

**2.1.1 唇基板** 若虫上唇高度退化为唇基板, 长 31  $\mu\text{m}$ , 宽 29  $\mu\text{m}$ , 近梯形, 覆盖下唇基部背面, 唇基板光滑, 缘沟凹陷明显, 中部着生毛型感器(S.t.I)1 对, 长 3.7  $\mu\text{m}$ (图 1 b)。

**2.1.2 下唇** 若虫下唇退化为 1 节, 短小, 锥状(图 1a), 两侧反卷, 在中央合拢成中空管状结构, 称为“假管”, 包裹口针束; 从腹面可见“假管”中央有一纵向缝, 称为下唇沟(lba)(图 1a); 唇基宽 38  $\mu\text{m}$ , 长 42  $\mu\text{m}$ ; 下唇尖(tlb)圆形, 尖端有开口, 口针束尖从开口伸出和收缩(图 1a); 刚毛数量稀少, 感器退化, 仅分布 3 对毛状感器和 1 对锥形感器; 唇基腹面下唇沟两侧对称分布毛状感器(S.t.II)1 对, 长为 12  $\mu\text{m}$ ; 唇端部侧面下唇沟两侧对称分布毛状感器(S.t.III)1 对, 长 9.7  $\mu\text{m}$ ; 唇端部背面以下唇沟为对称轴对称分布毛状感器(S.t.IV)1 对, 长 8.3  $\mu\text{m}$ ; 唇端部腹面下唇沟两侧对称分布短小、粗状的锥状感器(Sc)1 对, 长 2.2  $\mu\text{m}$ (图 1c), 直立, 端部较钝, 毛状感器端部尖锐, 略歪, 毛状和锥形感器基部插入表皮突起形成的窝内。

#### 2.1.3 口针束

**2.1.3.1 外部形态** 若虫口针表面光滑, 从下唇

端部伸出(图 1c), 部分收缩于口针囊中(图 2a)。定叶、定杆标本口针束多数分散, 但下颚针紧密镶嵌不分离(图 1d), 仅有少部分标本口针成束, 即上颚针包裹下颚针。

**2.1.3.2 内部结构特征** 若虫口针束横切面透射电镜观察结果表明, 口针束包括上、下颚针各 1 对, 多数分离。上颚针从两侧包裹下颚针, 下颚针位于口针束内侧且紧密镶嵌成对(图 1e)。

上颚针横切面为新月形, 壁内、外光滑, 左上颚(LMd)和右上颚(RMd)分别着生 1 根直径较大的管状孔, 即左、右上颚窦, 左上颚窦分布神经轴突(NT)(图 1e), 右上颚窦中空。左、右上颚厚度一致, 为 0.5  $\mu\text{m}$ 。上颚针左、右不对称, 宽度和形态有细微差别, 宽度分别为 1.6  $\mu\text{m}$  和 2.0  $\mu\text{m}$ , 且右上颚针边缘突起较左上颚针明显。

口针束下颚针嵌合横切面为长方形, 边缘光滑、平截。左下颚(LMx)和右下颚(RMx)各着生 1 根管状孔, 即左、右下颚窦。左、右下颚窦横切面呈腊肠形, 中空, 内缘有明显突起。左、右下颚针纵向着生沟和脊, 彼此互补, 之间通过中锁(ML)、腹锁(VL)和背锁(DL)紧密镶嵌(图 1f)。背锁和腹锁属于 T-形锁, 牢固扣紧左、右下颚针。背锁由 4 个连锁过程组成, 即左下颚针 A' 和 B' 连锁, 以及右下颚针 A 和 B 连锁。腹锁通过右下颚针 T-形锁 E 和左下颚针 D' 和 E' 钩锁组成。中锁属于棒形锁, 通过左下颚针棒形锁 C' 和右下颚针 C、D 连锁组成(图 1f)。

左、右下颚针连锁形成唾液窦(SC)和食物窦(FC)。右下颚针上部连锁 C 直, 下部连锁 D 直且顶端较宽, 下端连锁形成唾液窦。唾液窦着生左下颚针, 内壁光滑, 半圆型, 直径为 0.14  $\mu\text{m}$ , 较食物窦为小。背锁和中锁连锁形成食物窦, 内壁凸凹不平, 近圆形, 直径为 0.27  $\mu\text{m}$ (图 1f)。

**2.1.4 口针囊** 口针囊(cr)为透明的袋状膜质, 着生于虫体内唇基板下, 开口于下唇基沟, 悬垂于虫体内(图 2a)。口针囊内口针束(st)卷曲。

**2.1.5 幕骨** 幕骨位于唇基板下虫体内, 高度骨化, 玻片标本清晰显示幕骨由前幕骨体(aa)、咽板(hp)和侧唇基(lcs)等结构组成(图 2b), 且未观察到连接上、下颚针的上、下颚杆。

#### 2.2 定叶、定杆若虫口针长度比较

不同标本测量所得口针长度之间存在差异显著(表 1)。活体和电镜测量仅测量口针伸出下唇的

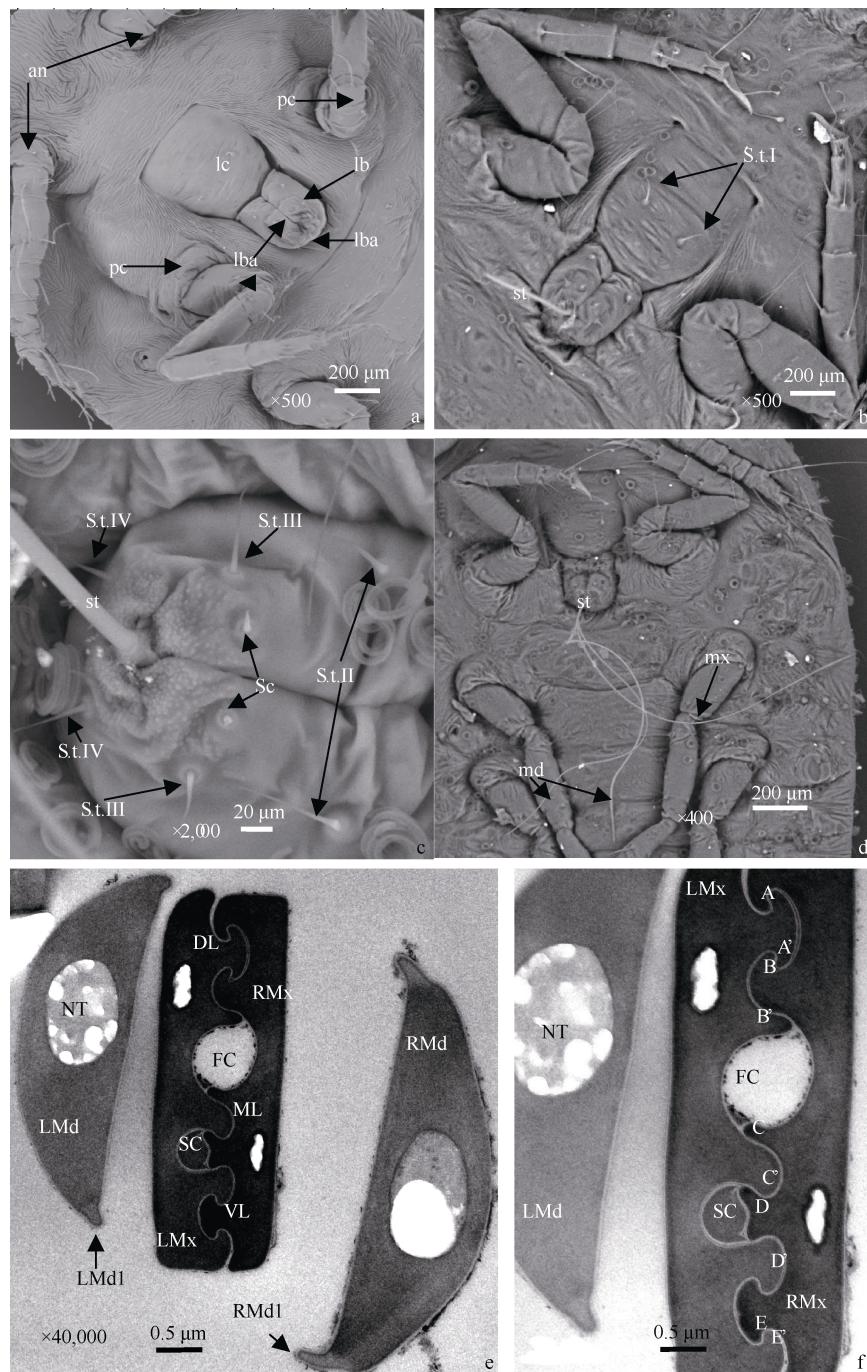


图 1 白蜡虫若虫口器电镜图

Fig. 1 Scanning electron microscope and transmission electron microscope images of the mouthpart of the *Ericerus pela*(Chavannes) nymphs

a) 口器在头部腹面着生位置; b) 唇基板毛形感器(S.t.I); c) 下唇腹面观及其分布的感器; d) 口针束分散; e) 口针束横切面; f) 下鄂针连锁方式。  
 a) Position of mouthparts situated in the ventral head; b) Sensilla trichodea I of the clypeolabral shield; c) The posterior view of the sensilla distributed on the labium; d) Stylet bundle diversion; e) Transverse section of the stylet bundles; f) Locked ways of the maxillary stylets.  
 an: 角触角 Antennae; pc: 前胸足 Prothorax legs; lc: 唇基板 Clypeolabral shield; lb: 下唇 Labium; lba: 下唇尖 Labial tip; lbg: 下唇沟 Labial groove; S.t.II~IV: 毛状感器 Sensilla trichodea II~IV; Sc: 锥形感器 Sensilla basiconica; st: 口针 Stylet; md: 上鄂针 Mandibular stylets; mx: 下鄂针 Maxillary stylets; DL: 背锁 Dorsal lock; ML: 中锁 Middle lock; VL: 腹锁 Ventral lock; FC: 食物窦 Food canal; SC: 唾液窦 Saliva canal; NT: 神经树突 Neurodendrite; RMx: 右下鄂针 Right maxillary stylets; RMD: 右上鄂针 Right mandibular stylets; LMx: 左下鄂针 Left maxillary stylets; LMD: 左上鄂针 Left mandibular stylet; A: 背锁右上钩 Right upper hook of dorsal lock; A': 背锁左上 T型锁 Left upper 'T' type lock of dorsal lock; B: 背锁右下钩 Right lower hook of dorsal lock; B': 背锁左下直钩 Left lower straight hook of dorsal lock; C: 中锁右上直钩 Right upper straight hook of middle lock; C': 中锁左棒状连锁 Left clavate lock of middle lock; D: 中锁右 T型锁 Right 'T' type lock of middle lock; D': 中锁左下钩 Left lower of middle lock; E: 腹锁右 T型锁 Right 'T' type lock of ventral lock; E': 腹锁左下钩 Left lower of ventral lock; LMD1: 左上鄂针突 Protuberance of left mandibular stylets; RMD1: 右上鄂针突 Protuberance of Right mandibular stylets.

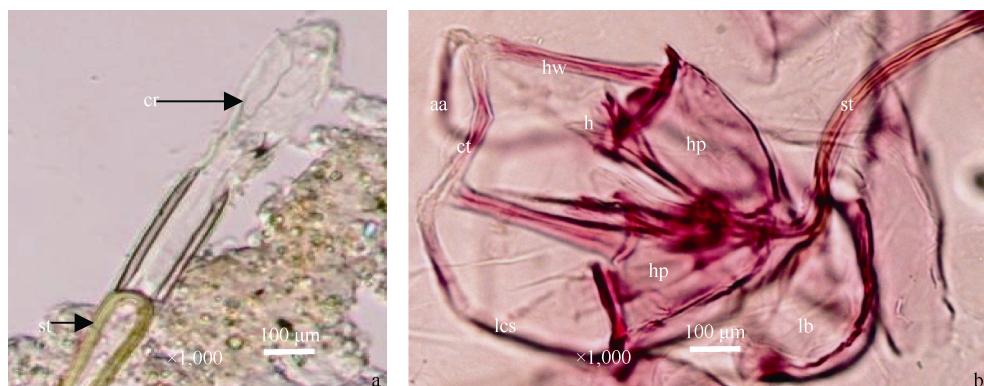


图 2 白蜡虫口器幕骨和口针囊显微图

Fig. 2 Micrograph of the crumena and tentorium of *Ericerus pela* (Chavannes) nymphs

a: 口针囊 Crumena; b: 幕骨 Tentorium; aa: 前臂 Anterior arm; ct: 幕骨体 Corporetomium; cr: 口针囊 Crumena; h: 咽下部 Hypopharynx; hp: 咽板 Hypopharyngial plate; hw: 咽翅 Hypopharyngial wing; lb: 下唇 Labium; lcs: 侧唇基 Lateral clypeal sulcus; st: 口针束 Stylet bundle.

表 1 不同测量方法测量的白蜡虫若虫口针长度比较

Tab. 1 Comparison of the stylet length from nymphs of *E. pela* measured by different methods

方法 Methods	直接/μm Direct measurement	解剖/μm Anatomical measurement	电镜/μm Electron measurement
范围 Range	72~412	380~460	156~256
雌虫 Female	平均值 Mean	220	415
	标准差 SD	107	27
雄虫 Male	范围 Range	22~403	380~460
	平均值 Mean	294	414
	标准差 SD	106	30

$$F_{\text{♀}(2, 42)}=49.74, F_{\text{♂}(2, 42)}=18.14, F_{0.05}=3.22.$$

长度, 不能代表口针实际长度, 因此, 虫体口针长度需由解剖测量获得。

定叶雌、雄若虫口针解剖平均长度分别为 415 μm 和 414 μm, 差异不显著(图 3)( $P>0.05$ ,  $t$ -检验)。定叶若虫蜕皮后, 转移到枝条树皮定杆生活, 若虫口针长度增加 197 μm, 雌、雄若虫口针解剖平均长度分别为 595 μm 和 612 μm, 差异不显著(图 3)( $P>0.05$ ,  $t$ -检验)。定叶、定杆若虫口针长度差异显著( $P<0.05$ ,  $t$ -检验)(图 3)。

### 2.3 定叶、定杆若虫口针骨化程度比较

定叶雌、雄若虫口针束粗细无差异, 平均直径为 1.6 μm; 定杆雌、雄若虫口针束粗细无差异, 平均直径为 5.2 μm(图 4)。定叶、定杆若虫口针束直径差异显著( $P<0.05$ ,  $t$ -检验)(图 4)。即, 定叶若虫蜕

皮后, 口针束长度与直径均增加, 且直径增加 3 倍以上。

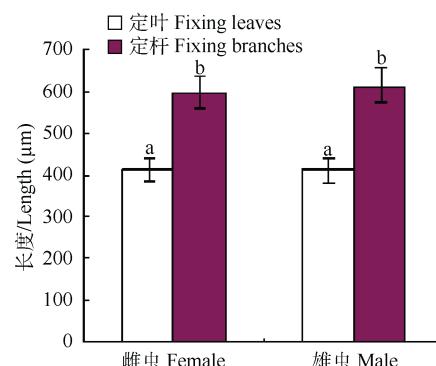


图 3 白蜡虫若虫口针长度比较  
Fig. 3 Comparison of the stylet length of the Chinese white wax scale nymphs

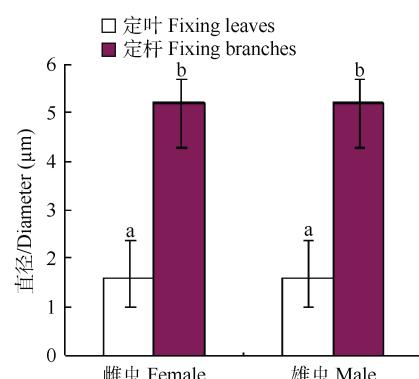


图 4 白蜡虫若虫口针直径比较  
Fig. 4 Comparison of the stylet diameter of the Chinese white wax scale nymphs

### 2.4 白蜡虫与蚜虫口器的比较

白蜡虫与蚜虫口器结构最显著的区别为: (1)白蜡虫上唇退化为发达的唇基板, 具有发达的幕骨

和口针囊；蚜虫口器上唇不发生退化，幕骨不发达，缺少口针囊；(2)白蜡虫口器下唇短小，不分节；蚜虫下唇较长，多节；(3)白蜡虫口针束端部收缩于下唇，基部卷曲在口针囊；蚜虫口针束收缩于下唇；(4)白蜡虫下颚具有T形锁，左、右下颚针之间通

过T形锁和棒形锁相扣；蚜虫下颚缺乏T形锁，左、右下颚针之间通过棒形和钩形锁相扣；(5)白蜡虫口器感器稀少，仅在唇基板分布1对毛状感器、下唇分布3对毛状感器和1对锥形感器；蚜虫口器感器浓密，有毛状、锥形、刺形和钉状感器等(表2)。

表2 白蜡虫与蚜虫口器结构差异

Tab. 2 Differences in mouthpart structure between Chinese white wax scale and aphids

结构特征 Structure	白蜡虫 Chinese white wax scale	蚜虫 Aphids
唇基板 Clypeolabral shield	梯形，着生刚毛1对	无
下唇 Labium	短小，不分节	较长，分节
口针囊 Crumena	袋状，膜质、透明	无
幕骨 Tentorium	发达，但缺乏上颚杆和下颚杆	不发达
口针束收缩 Stylet bundle coiled	口针尖收缩在下唇，其余部分卷曲在口针囊	口针收缩在下唇
上颚 Mandibular	端部边缘锯齿状，外壁有刻槽；上颚窦着生神经组织	端部边缘锯齿状，外壁有刻槽；上颚窦着生神经组织
下颚 Maxillary	T形背锁、棒形中锁和T形腹锁连锁形成下颚	棒形锁和钩形锁连锁形成下颚
唾液窦 Saliva canal	位于左下颚，由棒形锁连锁形成	位于左下颚，由棒形锁连锁形成
食物窦 Food calal	T形背锁和棒形中锁连锁形成	钩形锁连锁形成
感器 Sensilla	刚毛稀少，感器单一，仅在唇基板分布1对毛状感器，下唇分布毛状感器3对和锥形感器1对	刚毛浓密，感器丰富，有毛状、锥形、刺形和钉状感器等

### 3 讨论

#### 3.1 白蜡虫若虫口器特点

白蜡虫雌、雄若虫口器形态和结构相似，与其它蚧虫基本相比，主要区别在于白蜡虫口器下唇退化，短小，不分节；口器感器退化，刚毛稀少。其口器主要特点为：(1)上唇高度退化为梯形的唇基板，覆盖高度骨化的幕骨；(2)下唇退化为短小、不分节的锥形结构，其分布的感器也发生退化，仅有毛状感器3对和锥形感器1对；(3)口针束卷曲在口针囊，针尖收缩于下唇，口针束由上、下颚针各1对组成，每针分布1根管状孔，分别称为上、下颚窦，上颚窦着生神经组织，口针束在组织穿刺过程中具有调控功能(Pollard, 1973)；(4)上颚针边缘锋利，端部边缘突起具齿，外缘有刻槽，边缘锯齿用于切割组织(Zhao et al, 2010)；(5)下颚针外缘光滑、平截，通过T形背锁、棒形中锁和T形腹锁紧密嵌合形成唾液窦和食物窦，证明下颚针的主要功能不是穿刺，而是用唾液窦分泌唾液，用食物窦汲取食物(Pollard, 1973)。白蜡虫口器幕骨缺乏连接上、下

颚针的上、下颚杆，推测其主要利用下唇、口针囊和口针束控制口针伸缩(Beardsley & Gonzalez, 1975)。

白蜡虫口针束左上颚窦观察到的神经组织，在蚧虫类群中首次显示口针束存在神经组织的超微结构特征。Forbes (1966)在蚜虫口针束上颚中发现神经组织细胞，并且提供了上颚窦神经组织细胞超微结构图片。Pesson (1944)描述了柑橘吹绵蚧(*Icerya purchasi*)口针上颚窦存在神经组织，Brožek (2006)报道7科蚧虫雌成虫口针束横切面超微结构显示上、下颚窦中空。因此，白蜡虫口针上颚窦神经树突图片为蚧虫口针束存在神经组织提供了依据。

#### 3.2 白蜡虫与蚜虫口器结构差异

白蜡虫和蚜虫口器在下唇和口针囊等结构特征上存在的显著差异导致了二者口针控制伸缩机制的差别。蚜虫下唇较长，分节，包裹口针束，内部刻槽夹紧口针束，操控口针伸缩(Miles, 1968; Uzest et al, 2010)。蚧虫口器口针伸缩机制仍不清楚，可能由幕骨和口针囊控制(Beardsley & Gonzalez,

1975)。白蜡虫口器幕骨缺乏口针杠杆, 因此, 可能依赖下唇、口针束和口针囊共同操控口针。

白蜡虫和蚜虫口器的上颚形态和结构相似, 上颚边缘锋利, 端部锯齿状, 外壁着生刻槽, 表明白蜡虫与蚜虫的穿刺方法相同, 均利用上颚切割组织。

### 3.3 白蜡虫口器及其适应性

蚜虫口器刚毛数量减少、感器退化是其进化趋势, 与取食行为无关, 而与特化水平相关 (Koteja, 1985)。白蜡虫若虫口器着生感器稀少退化, 仅具接触感受功能, 可能与其寄生习性有关。白蜡虫整个生活周期仅发生2次短暂的移动, 1龄若虫就近在枝条上向上爬行, 在叶片上寻找适宜的位点生活, 固定3周后蜕皮进入2龄, 2龄若虫返回枝条上固定, 至此终生不再移动 (Wang et al, 2008), 其口器感器使用频率降低, 逐渐发生退化。而在整个世代周期中发生多次移动的刺吸昆虫种类, 需反复搜索适宜的固定位点, 故通常口器感器丰富, 有味觉、嗅觉和触角感受功能 (Zhao et al, 2010; Tjallingii, 1978)。如木薯粉蚧在整个生活周期中不断地移动固定位点, 其口器感器发达, 着生浓密刚毛, 有毛形、刺形和钉形等感器类型, 具有接触和嗅觉感受功能 (Le Rü et al, 1995)。因此, 刺吸昆虫寄生习性与口器感器发育密切相关。

白蜡虫口器外部感器退化, 内部感器上颚窦神经和上咽发达, 保持了刺吸昆虫口器内部感器结构特征。蚜虫上颚窦神经组织调控上颚针穿刺方向 (Forbes, 1966), 上咽识别从食物窦吸收的化学物质 (Powell et al, 2006)。刺吸式昆虫口器内部感器稳定性与口针刺探行为相关。与蚜虫等刺吸式昆虫口针束形态结构相似, 白蜡虫若虫上颚边缘锋利、突起, 端部边缘锯齿状, 下颚连锁横切面外缘光滑、平截, 形成唾液窦和食物窦。上颚锯齿状边缘穿刺并插入寄主组织后, 下颚跟进并从唾液窦分泌唾液形成唾液鞘, 同时食物窦汲取化学物质进入上咽感器作出判断, 决定是否继续刺探。同时, 其上颚神经组织也可通过感受内部厚壁组织作出改变刺探路径的决定。因此, 白蜡虫口器外部感器退化与其独特的寄生习性有关, 内部感器稳定与其刺探行为相关。

白蜡虫下颚左、右针之间通过T形背锁、棒形锁和T形腹锁紧密嵌合, 形成唾液窦和食物窦, 该独特的连锁方式也与其寄生习性相关。蚜虫等刺

吸昆虫下颚左、右针之间通过棒形锁和钩形锁嵌合, 缺少T形锁 (Zhao et al, 2010; Forbes, 1966; Pollard, 1973)。T形锁难以分散和重新组合, 而棒形锁或钩形锁则相反。蚜虫下唇长, 分节, 口针束收缩于下唇, 受下唇各节内刻槽调控, 将分散的口针束重新组合成束 (Forbes, 1966)。蚧虫却相反, 下唇短小, 口针束端部收缩于下唇, 分散的口针束在口针囊内受血压影响重新组合成束 (Snodgrass, 1935)。蚧虫分散的口针束通过血压影响重新组合是不可能的。由此, 蚧虫下颚必须借助T形连锁紧密相扣, 以适应在长期固定不动的寄生过程中维持唾液窦和食物窦通畅。因此, 蚧虫类群除少数种类发生短暂的移动之外其余种类终身固定不动 (Foldi, 1997; Gullan & Kosztarab, 1997), 下颚针必须紧密嵌合保证食物窦和唾液窦正常运作。

白蜡虫定叶雌、雄虫口器结构一致, 口针长度或直径之间无差异, 因此, 雌、雄虫定叶面选择差异与口器结构、口针长度和直径无关, 而与光照相关, 雄虫避光固定叶背面, 雌虫固定叶正面(Chen et al, 1997)。

白蜡虫固定位点在不同的寄主组织器官之间的转移现象与其口针的骨化程度密切相关。蚜虫和蚧虫的口针骨化程度与口针直径有关, 口针直径每增加一倍, 口针骨化程度也随之增加一倍 (Heriot, 1934)。白蜡虫定叶、定杆若虫口针束直径之间存在显著差异, 分别为 $1.6\text{ }\mu\text{m}$ 和 $5.2\text{ }\mu\text{m}$ , 表明定杆若虫口针的骨化程度比定叶若虫高3倍以上。1龄若虫口针骨化程度低而柔软, 难以刺穿枝条高度木栓化的树皮, 必须选择组织较为柔软的器官叶片生活; 随后口针充分发育, 骨化程度增加三倍以上, 蜕皮进入2龄若虫, 从叶片转移至枝条取食。蚜虫等刺吸式口器昆虫初孵若虫口针较为柔软, 选择新萌发叶片取食, 若虫蜕皮后, 口针骨化程度增加, 转移到老熟叶片或者茎秆上取食 (Dixon, 2005)。七叶树蚧 (*Pulvinaria regalis*) 雌成虫在枝条上产卵, 初孵幼虫选择叶片背面固定取食, 当寄主叶片将落叶时, 转移至枝条继续取食 (Speight & Nicol, 1984)。

白蜡虫从叶片转移至枝条生活, 从安全和资源角度分析, 叶片受到刺吸式昆虫胁迫后, 容易掉叶, 使昆虫失去栖息地和食物资源, 而枝条对昆虫的抵抗能力较强, 能为刺吸式昆虫提供安全的栖息地和稳定的食物来源。

致谢: 本文扫描电镜观察分析得到了中国林业

科学院资源昆虫研究所重点实验室何锐工程师、昆明医学院电子显微中心宋精灵高级工程师和

## 参考文献:

- Adams JB, Fyfe FW. 1970. Stereoscan views of some aphid mouthparts [J]. *Can J Zool*, 48: 1033-1034.
- Beardsley JWJ, Gonzalez RH. 1975. The biology and ecology of armored scales [J]. *Annu Rev Entomol*, 20:47-73.
- Ben-Dov Y. 2006. A systematic catalogue of eight Scale Insect families (Hemiptera: Coccoidea) of the world Aclerdidae, Asterolecaniidae, Beessoniidae, Carayonemidae, Conchaspidae, Dactylopiidae, Kerridae and Lecanodiaspididae [M]. Amsterdam: Elsevier, 1-368.
- Brožek J. 2006. Internal structures of the mouthparts of Coccinea(Hemiptera: Sternorrhyncha) [J]. *Pol Pismo Entomol*, 75(2): 255-265.
- Chen XM. 2011. Natural population ecology of *Ericerus pela* [M]. Beijing: Science press, 1-136. [陈晓鸣. 2011. 白蜡虫自然种群生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1-136.]
- Chen XM, Ye SD, Chen Y, Mao YF, Wang ZL, Wang SY. 1997 Studies on distribution characteristics of Chinese white wax scale(*Ericerus pela* Chavannes) on host plant. *Forest Res*, 10(4): 415-419. 陈晓鸣, 叶寿德, 陈勇, 毛玉芬, 王自力, 王绍云. 1997 白蜡虫在寄主植物上的分布特征研究 [J]. 林业科学, 10(4): 415-419.]
- De Lotto G. 1971. On some genera and species of wax scales (Homoptera: Coccoidea) [J]. *J Nat Hist*, 5(2): 133-153.
- Dixon AFG. 2005. Insect Herbivore-Host Dynamics: Tree-Dwelling Aphids [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 18-42.
- Ferris GF. 1950. Report upon scale insects collected in China (Homoptera: Coccoidea). Part II [J]. *Microent*, 15(3): 69-97.
- Foldi I. 1997. Defense strategies in scale insects: phylogenetic inference and evolutionary scenarios (Hemiptera: Coccoidea). In Grandcolas P (ed.), The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios [M]. Paris: Memoires Musee National Histoire Naturelle, 203-230.
- Forbes AR. 1966. Electron microscope evidence for nerves in the mandibular stylets of the green peach aphid (*Myzus persicae*) [J]. *Nature*, 212: 726.
- Gullan PJ, Kosztarab M. 1997. Adaptations in scale insects [J]. *Annu Rev Entomol*, 42: 23-50.
- Heriot AD. 1934. The renewal and replacement of the stylets of sucking insects during each stadium, and the method of penetration [J]. *Can J Res*, 11(5): 602-612.
- Koteja J. 1974. On the phylogeny and classification of the scale insects (Homoptera, Coccoidea)(discussion based on the morphology of the mouthparts) [J]. *Acta Zool Cracov*, 19: 267-325.
- Koteja J. 1985. Essay on the prehistory of the scale insects (Homoptera, Coccoidea) [J]. *Ann Zool (Warsaw)*, 38: 321-328.
- Kuwana I. 1923. The Chinese white-wax scale, *Ericerus pela* Chavannes [J]. *Philippine J Sci*, 22(4): 393-405.
- Le Rü B, Renard S, Allo MR, Le LJ, Rolland JP. 1995. Morphology and ultrastructure of sensory receptors of the labium of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera, Pseudococcidae) [J]. *Entomol Exp Appl*, 77(1): 31-36.
- Leopold RA, Freeman TP, Buckner JS, Nelson DR. 2003. Mouthpart morphology and stylet penetration of host plants by the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca coagulata*(Homoptera: Cicadellidae) [J]. *Arthropod Struct Dev*, 32(2-3): 189-199.
- Miles PW. 1968. Insect secretions in plants [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 6: 137-164.
- Miles PW. 1972. The saliva of Hemiptera [J]. *Adv Insect Physiol*, 9: 183-255.
- Miles PW. 1999. Aphid saliva [J]. *Biol Rev*, 74(1): 41-85.
- Pesson P. 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides [M]. Paris: Imprimerie Nationale, 1-260.
- Pollard DG. 1973. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera: Aphidoidea): a review [J]. *Bull Entomol Res*, 62(4): 631-714.
- Powell G, Tosh CR, Hardie J. 2006. Host plant selection by Aphids: Behavioral, Evolutionary and Applied Perspectives [J]. *Annu Rev Entomol*, 51: 309-330.
- Rani PU, Madhavendra SS. 2005. External morphology of antennal and rostral sensillae in four hemipteran insects and their possible role in host plant selection [J]. *Int J Trop Insect Sci*, 25(3): 198-207.
- Rosell RC, Lichty JE, Brown JJ. 1995. Ultrastructure of the mouthparts of adult sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Int J Insect Morphol Embryol*, 24(3): 297-306.
- Sasaki C. 1904. On the wax-producing coccid, *Ericerus pe-la*, Westwood [M]. The bulletin of the College of Agriculture, Tokyo Imperial University, 6:1-14.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. 2005. Insect-plant biology(Second Edition) [M]. Oxford: Oxford University Press, 29-47.
- Snodgrass RE. 1935. Principles of insect morphology [M]. New York: McGraw-Hill Company, 265-277.
- Speight M, Nicol M. 1984. Horse chestnut scale - a new urban menace? [J]. *New Sci*, 101(1404): 40-42.
- Tjallingii WF. 1978. Mechanoreceptors of the aphid labium [J]. *Entomol Exp Appl*, 24(3): 731-737.
- Uzest M, Gargani D, Dombrovsky A, Cazevieille C, Cot D, Blanc S. 2010. The "acrostyle": A newly described anatomical structure in aphid stylets [J]. *Arthropod Struct Dev*, 39:221-229.
- Walling LL. 2008. Avoiding effective defenses: strategies employed by phloem-feeding insects [J]. *Plant Physiol*, 146(3): 859-866.
- Wang ZL, Chen Y, Chen XM, Wang SY, Zhao JJ. 2008. Color preference and active regularity of the parasite wasps of *Ericerus pela*. *Acta Zool Res*, 29(6): 661-666. [王自力, 陈勇, 陈晓鸣, 王绍云, 赵杰军. 2008. 白蜡虫寄生蜂对颜色的选择性及活动规律 [J]. 动物学研究, 29(6): 661-666.]
- Wensler RJ. 1977. The Fine Structure of Distal Receptors on the Labium of the Aphid, *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera): Implications for Current Theories of Sensory Transduction [J]. *Cell Tissue Res*, 181(3): 409-422.
- Yano M. 1915. White wax coccid (*Ericerus pela* CHAV.) [M]. Bulletin of forest experiment station, Meguro, Tokyo, 143-150.
- Zhao LQ, Dai W, Zhang CN, Zhang YL. 2010. Morphological characterization of the mouthparts of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera:Cicadellidae) [J]. *Micron*, 41(7): 754-759.

西南林业大学植物保护专业 2008 级赵琴慧同学的大力帮助, 谨致谢忱!