



王光宇, 赵兴鹏, 王秀吉, 赵京芬, 陈敏. 美国白蛾幼虫消化道形态和超微结构观察 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (5): 1084–1092.

美国白蛾幼虫消化道形态和超微结构观察

王光宇¹, 赵兴鹏², 王秀吉¹, 赵京芬³, 陈 敏^{1*}

(1. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083; 2. 甘肃省祁连山水源涵养林研究院, 甘肃张掖 734000;

3. 北京市丰台区园林绿化局林业工作站, 北京 100055)

摘要: 美国白蛾 *Hyphantria cunea* Drury 是我国重要的林业检疫性害虫之一, 世界范围内寄主多达 600 余种, 对我国林业生产和生态环境建设造成了巨大损失。明确美国白蛾幼虫消化道各部分的形态结构, 可为进一步研究其幼虫的食性及消化机能奠定基础。利用光学显微镜、扫描电子显微镜与透射电子显微镜观察了美国白蛾 6 龄幼虫消化道形态及超微结构。美国白蛾幼虫的消化道由前肠、中肠、后肠组成。前肠是消化道最长的部分, 占整个消化道的 54.27%, 包括咽、食道、嗦囊、前胃四部分; 中肠较短, 占整个消化道的 21.28%, 内部具围食膜; 后肠由幽门、回肠、结肠和直肠组成, 幽门由幽门锥和幽门瓣组成。马氏管共 6 条, 丝腺 2 条。美国白蛾幼虫消化道总体结构与大部分鳞翅目消化道结构相似, 但是其前肠在长度上发生了较大的变异, 本文进一步讨论了美国白蛾幼虫消化道结构与其食性及耐饥饿能力等的相关性。

关键词: 美国白蛾; 幼虫; 消化道; 光学显微镜; 扫描电子显微镜; 透射电子显微镜

中图分类号: Q964; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 05-1084-09

Morphological and ultrastructural characterization of the alimentary canal in larvae of *Hyphantria cunea* Drury

WANG Guang-Yu¹, ZHAO Xing-Peng², WANG Xiu-Ji¹, ZHAO Jing-Fen³, CHEN Min^{1*} (1. Key Laboratory of Beijing for Control to Forest Pest, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Academy of Water Resource Conservation Forests of Qilian Mountains in Gansu Province, Zhangye 734000, Gansu Province, China; 3. Forestry Station of Fengtai District Garden Greening Bureau, Beijing 100055, China)

Abstract: *Hyphantria cunea* Drury is one of the most important forest quarantine pests in China. It has a wide host plant range of more than 600 species in the world, and has caused huge damage to forestry and ecological environment. To clarify the morphological structure of the alimentary tract of *H. cunea* larvae, can help to explore the feeding habits and digestive physiology of *H. cunea* larvae. The morphology and ultrastructure of the alimentary tract of *H. cunea* 6th instar larvae were observed by optical microscopy, scanning electron microscopy and transmission electron microscopy. The alimentary tract of *H. cunea* larvae consists of the foregut, midgut and hindgut. The foregut is the longest part of the alimentary tract, which accounts 54.27% of the entire alimentary tract, includes the pharynx, oesophagus, crop and proventriculus. The midgut is relatively short, accounting for only 21.28% of the entire alimentary tract, with a peritrophic membrane inside; the hindgut consists of the pylorus, ileum, colon and rectum. The

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项 (2018ZX08020002)

作者简介: 王光宇, 男, 1995 年生, 硕士研究生, 研究方向为森林保护 (昆虫方向), E-mail: 871802278@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 陈敏, 女, 博士, 副教授, 研究方向为森林保护 (昆虫方向), E-mail: minch@bjfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-09-27; 接受日期 Accepted: 2020-02-28

pylorus consists of the pyloric cone and the pyloric valve. There are 6 malpighian tubes and 2 silk glands. The alimentary tract of *H. cunea* larvae is similar to most of Lepidopteran alimentary tracts, except that the foregut has a large variation in length. The correlation between the alimentary tract structures of the *H. cunea* larvae and its self-defense mechanism, feeding habits and hunger tolerance is further discussed.

Key words: *Hyphantria cunea* Drury; larva; alimentary; optical microscope; scanning electron microscope; transmission electron microscope

美国白蛾 *Hyphantria cunea* Drury, 又称秋幕毛虫, 属鳞翅目 Lepidoptera 灯蛾科 Arctiidae, 是我国最重要的外来入侵害虫之一, 也是国际性检疫害虫。美国白蛾原产于北美, 后传入欧洲和亚洲 (罗立平, 2018)。我国 1979 年首次在辽宁省丹东地区发现该害虫 (于长义, 1993)。目前, 我国疫区已扩散至 13 个省 (区、市) 共计 589 个县级行政区 (国家林业和草原局 2019 年第 7 号公告)。该害虫寄主范围非常广泛, 世界范围内的寄主植物超过 600 多种 (Sullivan, 2012), 在我国主要危害桑 *Norus alba* L.、洋白蜡 *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.、臭椿 *Ailanthus altissima* Mill 等 (李路莎等, 2018), 对我国的林业生产和生态环境造成巨大破坏。昆虫的消化道结构会直接影响其运输、消化、吸收营养成分的效率 (Bassey *et al.*, 2006; 张小民等, 2007)。对美国白蛾消化道的形态和结构的研究, 有助于解释其多食性、耐饥饿能力强等生物学习性。

由于生存环境和食料的多样化, 昆虫不同类群的消化道的形态和结构存在很大差异 (李庆龙, 2015)。南宫自艳等 (2015) 通过扫描电子显微镜观察, 发现大蜡螟 *Galleria mellonella* Zinne 幼虫的前胃内膜上具有棘状结构, 并推测此结构与取食蜂蜡类食物相关; Chen 等 (2016a) 对舞毒蛾 *Lymantria dispar* L. 幼虫消化道进行研究, 详细描述了舞毒蛾消化道各部分的组织、形态及功能。程云吉 (1998) 通过对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 消化道及马氏管的解剖, 阐明了幼虫期至化蛹前期马氏管的变化, 并讨论了鳞翅目幼虫经蛹期转变为成虫过程中马氏管的变化存在的两种不同形式。Correia (2009) 发现斜纹夜蛾 *Prodenia litura* Fabriciu 幼虫取食喷洒了印楝素 (Neemseto) 的叶子后, 消化道的形态发生了改变; Grant (2006) 通过对比受到外界刺激的鳞翅目幼虫的消化道各部分的比例与回流现象的关系, 发现前肠占比大、中肠占比较小的消化道的回流现象更加明显。一些鳞翅目幼虫则利用其回流的生物学习性作为抵

御和阻止无脊椎动物攻击的最有效防御手段之一 (Gentry and Dyr, 2002)。

本研究通过对美国白蛾 6 龄幼虫消化系统的石蜡切片显微观察, 结合扫描电子显微镜与透射电子显微镜技术, 对美国白蛾消化系统的形态结构进行描述分析, 为阐明美国白蛾消化道各结构的功能及其生理机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

试验所用的美国白蛾幼虫为实验室人工饲料饲养, 人工饲料配方和饲养方法参照曹利军等 (2014) 的方法。饲养条件: 25℃, 光照 16 h: 8 h, 湿度 70% ~ 80%。选取生长状况良好、大小相同的 6 龄幼虫, 于 75% 乙醇中保存备用。

1.2 实验方法

1.2.1 光学显微镜观察

1.2.1.1 消化道整体观察

取出美国白蛾 6 龄幼虫, 用解剖剪和镊子沿腹部末端中线解剖虫体, 小心取出整个消化道, 将消化道外壁的气管及脂肪体去除, 用 0.1 M (pH=7.4) 的磷酸盐缓冲液冲洗干净, 用体视显微镜 Leica M205FA 拍照, 识别消化道各部分, 共解剖了 50 头美国白蛾 6 龄幼虫, 对其前肠、中肠、后肠的长度进行测量。

1.2.1.2 石蜡切片观察

美国白蛾 6 龄幼虫石蜡切片的制作参照 Baggio (2014) 的方法。将解剖好的消化道浸入 Duboseq-Brasil 固定液固定 24 h。经 30%、40%、50%、60%、70%、80%、90%、95% 和 100% 的乙醇溶液逐级脱水。用二甲苯进行透明, 石蜡包埋。用手动切片机 (Leica RM2126RT) 切片, 厚度为 7 μm。将切片置于两缸二甲苯中脱蜡两次, 每次 20 min, 后用二甲苯、乙醇 (1:1) 溶液→无水乙醇→95% 乙醇→90% 乙醇→80% 乙醇→70% 乙醇→50% 乙醇→蒸馏水处理, 在 2.5% 铁矾液中咬色 15 min, 经蒸馏水漂洗后, 再置于钾矾苏木精染色

剂中染色 15 min。然后脱水至 90% 酒精后, 将切片放到 95% 酒精伊红染色剂中作双重染色。将染好色的切片经 30% 乙醇→50% 乙醇→70% 乙醇→80% 乙醇→90% 乙醇→95% 乙醇、伊红→95% 乙醇→无水乙醇, 逐级脱水各 5 min, 然后经 1/2 无水乙醇+1/2 二甲苯→二甲苯透明 3 min。最后用中性树胶封片, 利用光学显微镜 (Axio Zoom. V16) 对组织切片进行观察分析。

1.2.2 扫描电子显微镜观察

扫描电子显微观察参照 Chen (2016a) 的方法, 将冲洗过的幼虫消化道用 2.5% 的戊二醛固定液 (PBS 0.1 M, pH = 7.4) 在 4℃ 下固定 24 min, 然后用 PBS 冲洗 3 次, 再用重蒸水冲洗。为了观察消化道的内部结构, 在脱水前先用解剖剪解剖, 再用磷酸缓冲液 (0.1 M, pH = 7.4) 将内容物冲洗掉。分别用 50%、70%、80%、90%、95% 和 100% 的乙醇进行脱水, 每个浓度脱水 15 min; 脱水结束后, 用乙醇-叔丁醇溶液 (1:1, V/V) 置换 20 min, 最后用 100% 叔丁醇置换两次, 每次 30 min。将处理好的样品在 -20℃ 条件下预冷 1 h, 再在冷冻干燥仪 (ES-2030) 中进行冷冻干燥处理。干燥后的样品使用离子溅射仪喷镀后, 进行扫描电子显微镜 (日立 S-3400N II) 观察和拍照。

1.2.3 透射电子显微镜观察

透射电子显微观察参照 Wang 等 (2018) 的方法, 将消化道放入 2.5% 戊二醛固定液 (PBS 0.1 M, pH = 7.4) 中固定 24 h, 固定后用 0.1 M (pH = 7.4) 的磷酸盐缓冲液重复漂洗 20 次。清洗后的样品加入 1% 锇酸溶液固定 3 h, 再用磷酸缓冲液冲洗两次。依次用 50%、70%、80%、90%、95% 和 100% 酒精进行梯度脱水, 每浓度梯度浸泡 20 min。脱水完毕的样品在 1 h 内用丙酮冲洗 6 次, 置换出残余的酒精。用国产环氧树脂 618 在恒温箱中进行渗透, 渗透条件为 28℃, 72 h。将样品移至包埋板用环氧树脂进行包埋, 再将包埋板置于烘箱内加热, 最终加热温度为 50℃, 利用超薄切片机 (Leica EM-UC6) 进行超薄切片 (50 nm), 选取完整的切片置于铜网上, 利用醋酸铅溶液染色; 然后置于透射电镜 (JEM-1010) 下观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 美国白蛾幼虫消化道整体结构

美国白蛾的消化道为淡黄色, 整体呈管状,

分为前肠、中肠、后肠和附属结构 (丝腺和马氏管, 图 1)。马氏管着生于中后肠交界处, 附着在中、后肠的外壁上; 丝腺共两条, 发源于咽, 前部较细而后部较粗 (图 1)。6 龄幼虫消化道平均长度为 24.703 ± 0.223 mm, 其中, 前肠最长, 平均长度为 13.407 ± 0.179 mm, 占消化道总长度的 54.27%; 中肠最短, 平均长度 5.256 ± 0.058 mm,

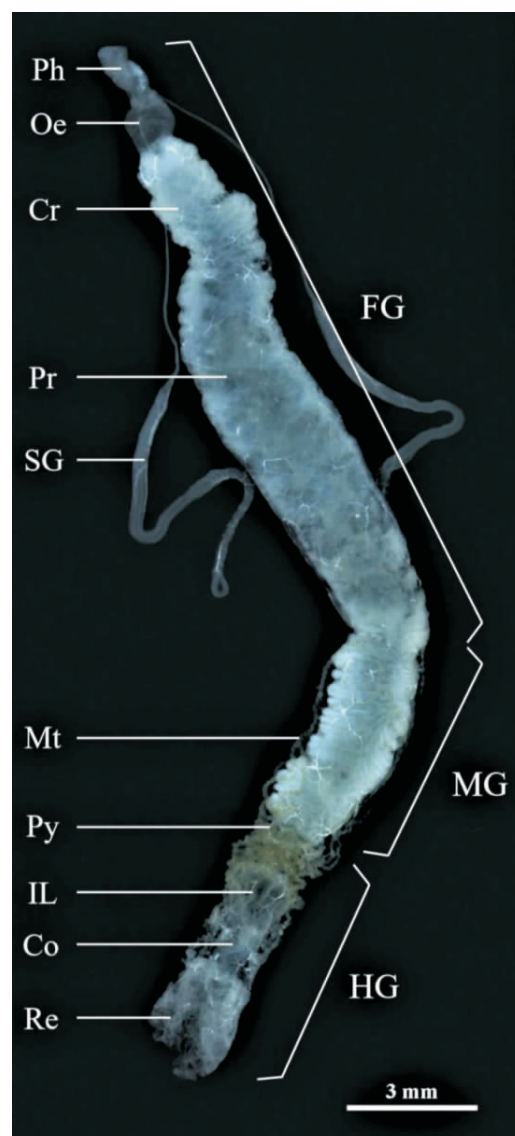


图 1 美国白蛾 6 龄幼虫消化道整体结构

Fig. 1 The morphology of the 6th instar larval alimentary canal in *Hyphantria cunea* Drury

注: FG, 前肠; MG, 中肠; HG, 后肠; Ph, 咽; Oe, 食道; Cr, 嗉囊; Pr, 前胃; SG, 丝腺; Mt, 马氏管; Py, 幽门; IL, 回肠; Co, 结肠; Re, 直肠。Note: FG, foregut; MG, midgut; HG, hindgut; Ph, Pharynx; Oe, oesophagus; Cr, crop; Pr, proventriculus; SG, silk gland; Mt, malpighian tubule; Py, Pylorus; IL, ileum; Co, colon; Re, rectum.

占消化道总长的 21.28%; 后肠 6.039 ± 0.177 mm, 占消化道总长度的 24.47%。

2.2 前肠

美国白蛾幼虫前肠分为咽、食道、嗦囊、前胃四部分 (图 1), 以贲门瓣与中肠分界。扫描电镜 (日立 S-3400N II) 观察表明, 其上唇下缘为“W”型, 内壁有许多向后的微棘 (图 2-A)。咽部内壁光滑, 食道前部较细, 后端渐渐变粗与嗦

囊连接 (图 1 和图 2-B), 外侧连接处观察到发达的纵肌 (图 2-B)。嗦囊为食道后的一个膨大结构, 外观与前胃相似 (图 1), 均呈管状, 石蜡切片观察表明其外壁的环肌发达, 内膜为深褶皱状且表面不光滑 (图 2-C)。前胃肠壁较薄, 外部由纵肌与环肌包裹 (图 2-D), 内膜观察到爪状棘刺结构 (图 2-E), 末端着生薄膜状贲门瓣伸向中肠内 (图 2-F)。

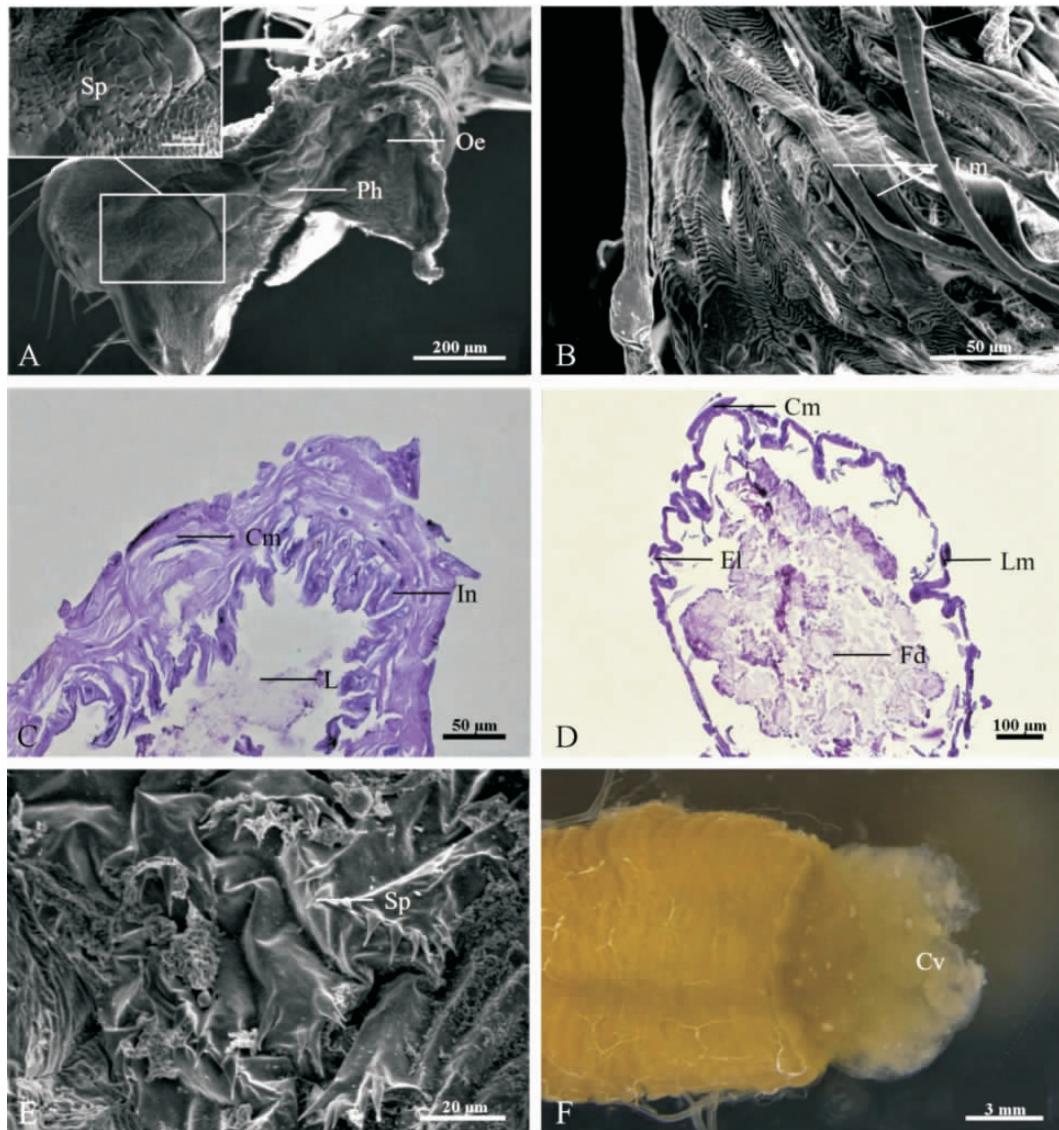


图 2 美国白蛾 6 龄幼虫前肠电镜 (A、B、E)、石蜡切片 (C、D) 和体视镜 (F) 观察

Fig. 2 Foregut electron microscope (A, B, E), paraffin section (C, D) and stereoscopic microscope (F) of the 6th instar larvae of *Hyphantria cunea* Drury

注: A, 上唇内侧与咽; B, 食道与嗦囊交界处; C, 嗦囊横切; D, 前胃横切; E, 前胃内膜; F, 贲门瓣。Cm, 环肌; In, 内膜; L, 肠腔; El, 肠壁细胞层; Lm, 纵肌; Fd, 食物; Sp, 棘刺; Oe, 食道; Ph, 咽; Cv, 贲门瓣。Note: A, inner side of labrum and pharynx; B, the junction of oesophagus and crop; C, crop trassection; D, proventriculus trassection; E, intima of proventriculus; F, the cardiac valve. Cm, circular muscle; In, intima; L, lumen; El, epithelial layer; Lm, longitudinal muscle; Fd, food; Sp, spinule; Oe, oesophagus; Ph, pharynx; Cv, cardiac valve.

2.3 中肠

中肠位于贲门瓣与幽门瓣之间, 整体呈粗细均匀的管状 (图 1)。石蜡切片显示, 中肠的外壁肌肉发达, 呈深内褶状, 内有一层围食膜 (图 3-A)。肠壁细胞层发现 3 种细胞, 分别为杯状细胞、柱状细胞与再生细胞 (图 3-B 和图 3-G)。消化道腹面中央有两条发达纵肌附着在环肌上 (图 3-C), 中肠外环肌比嗦囊外壁环肌粗, 纵肌紧密贴合在环肌外, 有气管附着于外壁肌肉上, 通过分支插入肌肉组织内部 (图 3-D)。中肠内壁观察到密集的刷状绒毛, 上面分布着大小不一的囊泡 (图 3-I 和图 3-J)。围食膜表面光滑, 将食物与上皮细胞隔离开 (图 3-E)。

通过组织切片观察发现, 在中肠上皮细胞中, 柱状细胞与杯状细胞为主要组成部分, 呈相间排列 (图 3-G), 杯状细胞胞壁内侧着生大量微绒毛 (图 3-G); 再生细胞位于上皮组织底部, 细胞核较大, 呈游离分布 (图 3-H); 柱状细胞顶膜上分布着大量微绒毛 (图 3-I), 在其细胞质内观察到大量粗面内质网、线粒体和囊泡 (图 3-F)。

2.4 后肠

后肠以幽门与中肠连接, 由回肠、结肠和直肠组成 (图 4-C 和图 4-D)。幽门外壁为马氏管着生的位置。幽门由幽门锥 (图 4-D) 与幽门瓣 (图 4-E) 构成, 幽门瓣内部为发达的瓣状肌肉, 外壁为环肌层 (图 4-A 和图 4-E)。回肠球状, 肠壁薄, 外层为单层上皮细胞 (图 4-B 和图 4-D), 后端连接结肠。结肠直径比回肠略宽, 呈管状, 外壁由两层交错的环肌纤维组成, 内部包裹着包状突起的膜且膜内壁光滑 (图 4-F)。直肠较薄, 肌肉主要为纵肌且内外各有一层膜包裹 (图 4-H)。

2.5 附属结构

马氏管呈螺旋状, 外壁光滑 (图 5-B), 共 6 根, 着生于幽门外壁对称着生的柄, 然后膨大为囊状结构 (图 5-A), 称之为膀胱。膀胱另一端向外延伸出一条马氏管, 随后分叉为 3 条。

丝腺共有 2 条, 起源于咽部, 前半部分较短而细, 后半部分较长且粗, 位于消化道两侧 (图 1, 图 5-C)。对丝腺的横切观察发现, 丝腺由管状膜与内容物构成 (图 5-D)。

3 结论与讨论

本研究结合了光学显微镜、扫描电子显微镜

与透射电子显微镜技术, 对美国白蛾 6 龄幼虫消化道的形态特征进行了研究。美国白蛾幼虫消化道的整体形态为直管状结构, 与其它鳞翅目幼虫的消化道结构相似 (Sousa *et al.*, 2009; Chen, 2016b; Wang *et al.*, 2018)。

美国白蛾的前肠占整个消化道的 54.27%, 是整个消化道中最长的部分, 主要由咽、食道、嗦囊和前胃构成。美国白蛾嗦囊与前胃在外观上并无明显区别, 观察到嗦囊内壁具有大量内褶, 用于磨碎和暂时储存食物 (南宫自艳等, 2015)。前胃内膜存在爪状棘刺结构, 有利于研磨并推动食物进入中肠 (Gullan and Cranston, 2005)。贲门瓣位于前胃末端, 控制食物进入中肠, 防止食物倒流 (陈雅媛, 2016)。Grant 等 (2006) 的研究也发现, 与其他鳞翅目昆虫相比, 美国白蛾消化道的前、中肠的比例发生了很大变异, 其前肠占整个消化道的 49%, 在所调查的 33 种鳞翅目昆虫中最长, 而中肠却最短。美国白蛾抗饥饿能力很强, 短时间 (1~3 d) 饥饿对其幼虫的生长发育影响不大 (鞠珍等, 2008), 饥饿处理后可连续取食达 50 min (Fitzgerald, 2008)。因此, 美国白蛾可能利用较长的前肠储存大量食物来抵抗食物短缺。此外, 美国白蛾整个消化道的 pH 值较其它昆虫高很多 (Berenbaum, 1980; Fitzgerald, 2008)。因此推测, 美国白蛾幼虫较长的前肠在其自身防御及抵抗食物短缺方面起着至关重要的作用。

美国白蛾中肠较短, 占整个消化道的 21.28%, 具有吸收、分解食物并代谢有毒物质等作用 (Sousa *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2018)。虽然美国白蛾的中肠很短, 但对食物仍有较高 (38%) 的同化率 (Schroeder and Malmer, 1980)。共发现了 3 种上皮细胞, 杯状细胞、柱状细胞与再生细胞, 其中以柱状细胞与杯状细胞为主, 与其它鳞翅目幼虫如大豆夜蛾 *Anticarsia gemmatilis* Hübner (Levy *et al.*, 2004)、小蔗螟 *Diatraea saccharalis* Fabricius (Pinheiro *et al.*, 2008) 等的中肠上皮细胞种类一致。杯状细胞能够控制钾离子和钙离子的流动, 进而控制肠道中的水推动食物流动 (Levy *et al.*, 2004); 柱状细胞中的大量线粒体及粗面内质网为柱状细胞产生消化酶及囊泡提供充足的支持, 而后消化酶通过胞吐作用被分泌消化酶到中肠, 在食物的消化中起着十分重要的作用 (Lehane, 1995), 在柱状细胞的顶端观察到大量的微绒毛, 这些微绒毛大大增加了肠壁的吸收面积; 再生细胞位于上皮组织的底部, 数量较

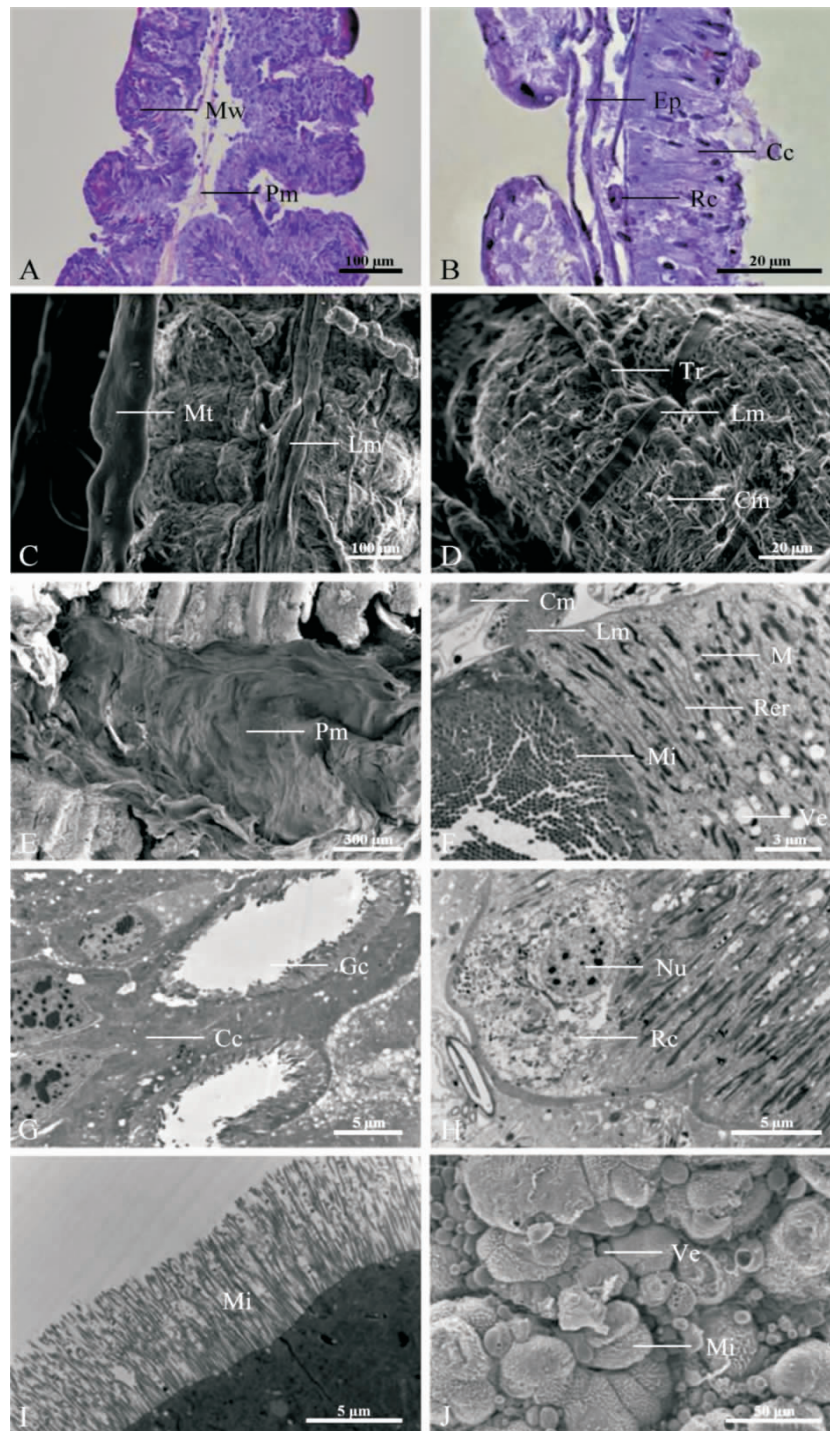


图3 美国白蛾6龄幼虫中肠石蜡切片(A、B)和电镜(C-J)观察

Fig. 3 Midgut paraffin section (A, B) and electron microscope (C-J) of the 6th instar larvae of *Hyphantria cunea* Drury

注: A, 中肠纵切; B, 中肠横切; C, 中肠腹面; D, 中肠外壁肌肉; E, 围食膜; F, 中肠肠壁结构; G, 杯状细胞与柱状细胞; H, 再生细胞; I, 微绒毛; J, 中肠内壁。Mw, 肠壁; Pm, 围食膜; Ep, 上表皮; Cc, 柱状细胞; Gc, 杯状细胞; Rc, 再生细胞; Mt, 马氏管; Lm, 纵肌; Tr, 气管; Cm, 环肌; M, 线粒体; Mi, 微绒毛; Rer, 粗面内质网; Ve, 囊泡; Nu, 细胞核。Note: A, midgut longitudinal section; B, midgut transection; C, the ventral surface of the midgut; D, midgut outer wall; E, peritrophic membrane; F, midgut intestinal wall structure; G, goblet cell and columnar cell; H, regenerative cell; I, microvilli; J, midgut inner wall. Mw, midgut wall; Pm, peritrophic membrane; Ep, epithelium; Cc, columnar cell; Gc, goblet cell; Rc, regenerative cell; Mt, malpighian tubule; Lm, longitudinal muscle; Tr, tracheae; Cm, circular muscle; M, mitochondria; Mi, microvilli; Rer, rough endoplasmic reticulum; Ve, vesicles; Nu, nucleus.

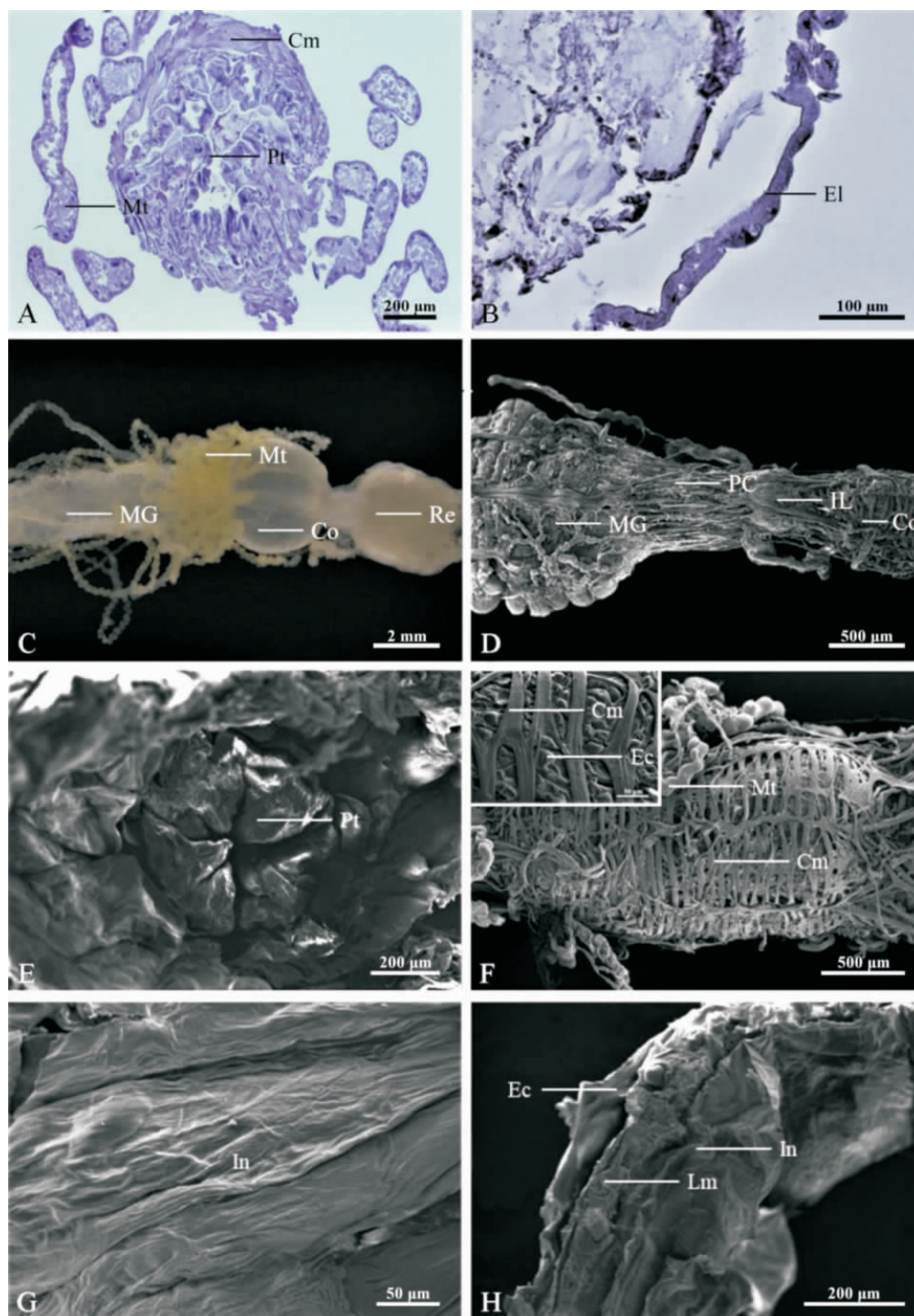


图4 美国白蛾6龄幼虫后肠石蜡切片(A、B)、体视镜(C)和电镜(D-H)观察

Fig. 4 Hindgut paraffin section (A, B), stereoscopic microscope (C) and electron microscope (D-H) of the 6th instar larvae of *Hyphantria cunea* Drury

注: A, 幽门横切; B, 回肠横切; C, 后肠; D, 中后肠连接处; E, 幽门瓣; F, 结肠外表面; G, 结肠内膜; H, 直肠横切。Cm, 环肌; Pt, 瓣状肌肉; Mt, 马氏管; El, 肠壁细胞层; MG, 中肠; Co, 结肠; Re, 直肠; PC, 幽门锥; IL, 回肠; Ec, 外膜; In, 内膜。Note: A, pyloric transection; B, ileum transection; C, hindgut; D, the junction of midgut and hindgut; E, pyloric valve; F, colon outer surface; G, colon intima; H, rectal transection. Cm, circular muscle; Pt, petal muscle; Mt, malpighian tubule; El, epithelial layer; MG, midgut; Co, colon; Re, rectum; PC, pyloric cone; IL, ileum; Ec, ectoblast; In, intima.

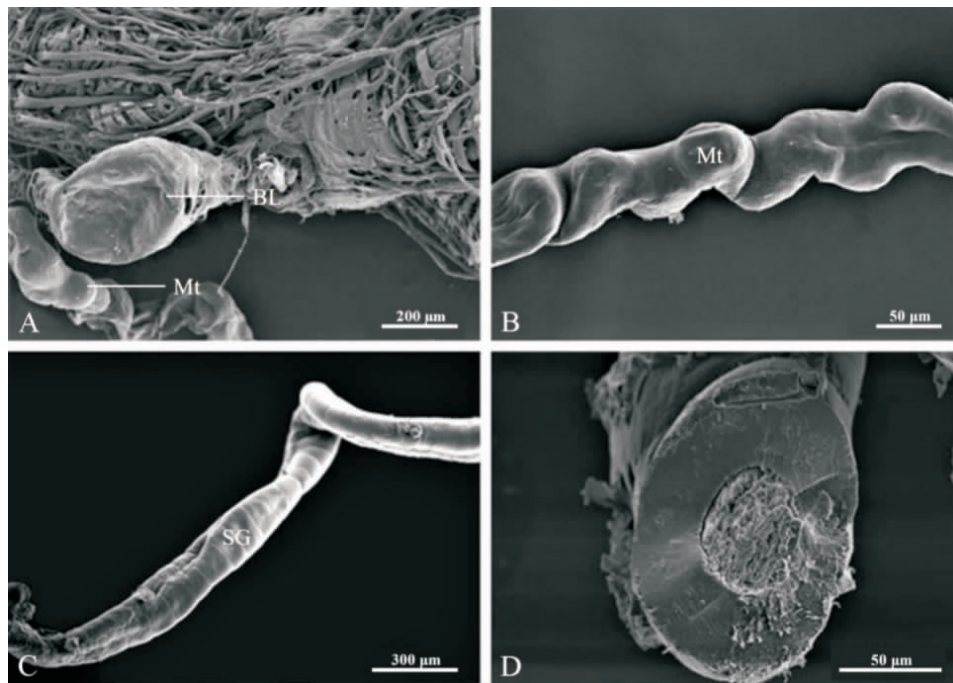


图5 美国白蛾6龄幼虫马氏管和丝腺扫描电镜观察

Fig. 5 The malpighian tubule and silk glands electron microscope (A – D) of 6th instar larval of *Hyphantria cunea* Drury
注: A, 马氏管起源处; B, 马氏管; C, 丝腺; D, 丝腺横切。BL, 膀胱; Mt, 马氏管; SG, 丝腺。Note: A, the origin of malpighian tubule; B, malpighian tubule; C, silk gland; D, silk gland transection. BL, bladder; Mt, malpighian tubule; SG, silk gland.

少且呈游离分布,它们分裂增殖并一部分分化为柱状细胞以作为消亡后柱状细胞的补充 (Sousa *et al.*, 2009)。肠壁内侧有一单层围食膜,围食膜用于包裹住食物,将食物与上皮细胞隔离开,防止上皮细胞受到食物的物理损伤和微生物侵害 (Zhong *et al.*, 2013)。

后肠是美国白蛾幼虫消化道中最复杂的一部分,分为回肠、结肠和直肠3个部分。其中,幽门前端为幽门锥,壁薄且外壁附着大量纵肌与中肠相连,后端为幽门瓣,幽门瓣由瓣状纵肌构成,控制消化后的食物进入回肠 (Baggio *et al.*, 2014);回肠外观为一球形结构,内壁光滑,其功能是对中肠消化后的食物进行脱水、挤压和下移 (崔智芳等, 2011);结肠位于回肠后,表面的环肌组成的肌肉纤维比中肠细的环肌纤维很多 (图3-D和图4-F)。

美国白蛾幼虫的马氏管与其他鳞翅目幼虫的马氏管结构和数量一致,在马氏管的端部与后肠间形成隐肾结构,在水的重吸收方面起着重要作用 (程云吉, 1998)。同时,马氏管基部的囊状结构将体内代谢产生的尿酸结晶与食物残渣混合,并随肠道排出体外 (Gislei *et al.*, 2004)。

研究美国白蛾幼虫消化道的形态与组织结构,

有助于进一步探讨其幼虫的食性及系统发育,同时为美国白蛾幼虫消化道的相关功能和消化机理研究提供理论依据。另外,本文仅初步描述了美国白蛾幼虫消化道的形态与组织结构,但美国白蛾幼虫的消化道结构与其消化吸收功能及食性等的关系还有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Baggio MPD, Vessaro-Silva SA, Ribeiro LFC. Morphology of the pylorus of *Bombyx mori* (Linnaeus) (Lepidoptera: Bombycidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2014, 43 (4): 344–349.
- Bassey E, Tony G. Nutrient – water fluxes and uptake along the midgut of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49 (1): 10–15.
- Berenbaum M. Adaptive significance of midgut pH in Lepidoptera [J]. *The American Naturalist*, 1980, 115: 138–146.
- Cao LJ, Yang F, Tang SY, *et al.* Development of an artificial diet for three lepidopteran insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (5): 1376–1386. [曹利军, 杨帆, 唐思莹, 等. 适合三种鳞翅目昆虫的一种人工饲料配方 [J]. *应用昆虫学报*, 2014, 51 (5): 1376–1386]
- Chen YO, Li ZJ, Zhang D, *et al.* Alimentary canal of 6th instar larvae of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae, Lymantriinae) [J]. *Entomologica Fennica*, 2016a, 27: 101–117.
- Chen YY. A Comparative Study of the Alimentary Canal Morphology and Cellulase in *Eucyrtorrhynchus scrobiculatus* and *E. brandti* [D].

- Beijing: Beijing Forestry University Master Thesis, 2016b. [陈雅媛. 沟眶象和臭椿沟眶象消化道形态及纤维素酶的比较研究 [D]. 北京: 北京林业大学硕士论文, 2016b]
- Cheng YJ, Mu JY. Study on anatomy of the digestive system and Malpighian tubule of *Helicoverpa armigera* [J]. *Journal of Shandong Agricultural University*, 1998, 29 (2): 144–150. [程云吉, 牟吉元. 棉铃虫消化系统及马氏管的解剖学研究 [J]. 山东农业大学学报, 1998, 29 (2): 144–150]
- Correia AA, Wanderley V, Teixeira AA. Morphology of the alimentary canal of *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) larvae (Lepidoptera: Noctuidae) fed on neem-treated leaves [J]. *Neotropical Entomology*, 2009, 38 (1): 829.
- Cui ZF, Wang Q, Wang YL, *et al.* Observation on the structure of alimentary canal of *Chorododoc violaceipes* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (4): 877–883. [崔智芳, 王强, 王云丽, 等. 紫胫长夹蝗消化道的形态学观察 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (4): 877–883]
- Fitzgerald TD. Larvae of the fall webworm, *Hyphantria cunea*, inhibit cyanogenesis in *Prunus serotina* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2008, 211: 671–677.
- Gentry GL, Dyer LA. On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies [J]. *Ecology*, 2002, 83, 3108–3119.
- Gislei MR, Maria EM, Tomotake, *et al.* Morphology of malpighian tubules of *Diatraea saccharalis* (F.) (Lepidoptera: Crambidae) at final larval development [J]. *Cytologia*, 2004, 69 (1): 1–6.
- Grant JB. Diversification of gut morphology in caterpillars is associated with defensive behavior [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209 (15): 3018–3024.
- Gullan PJ, Cranston PS. The Insects: An Outline of Entomology, Blackwell Publishing [M]. 2005, 89–93.
- Ju Z, Zhao J, Ding FB, *et al.* Effects of starvation on the development and reproduction of *Hyphantria cunea* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 45 (3): 437–440. [鞠珍, 赵静, 丁福波, 等. 饥饿程度对美国白蛾生长发育和繁殖的影响 [J]. 昆虫知识, 2008, 45 (3): 437–440]
- Lehane MJ, Blakemore D, Williams S, *et al.* Mini-review: Regulation of digestive enzyme levels in insects [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1995, 110: 285–289.
- Levy, SM, Falleiros AMF, Gregório EA, *et al.* The larval midgut of *Anticarsia gemmatilis* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae): Light and electron microscopy studies of the epithelial cells [J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2004, 64: 1–8.
- Li QL. Comparative Morphology of Digestive System of Cicadomrpha with Different Feeding Habits (Insecta: Hemiptera) [D]. Shaanxi: Northwest A & F University Master Thesis, 2015. [李庆龙. 不同取食习性的蝉次目昆虫消化系统比较形态学研究 (昆虫纲: 半翅目) [D]. 陕西: 西北农林科技大学硕士论文, 2015]
- Li LS, Yuan YF, Wu L, *et al.* Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (2): 232–239. [李路莎, 袁郁斐, 武磊, 等. 不同寄主植物对美国白蛾幼虫取食行为及解毒酶活性的影响 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (2): 232–239]
- Luo LP, Wang XY, Yang ZQ, *et al.* Research progress in the management of fall webworm, *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (4): 721–735. [罗立平, 王小艺, 杨忠岐, 等. 美国白蛾防控技术研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (4): 721–735]
- Nangong Z, Yang J, Wang QY, *et al.* Study on histology of the alimentary canal of great wax moth *Galleria mellonella* larvae [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2015, 38 (5): 63–67.
- National Forestry and Grassland Administration. Announcement of the National Forestry and Grassland Administration—2019 *Hyphantria cunea* epidemic area (No. 7, 2019) [EB]. China Forestry Network, 2019. [国家林业与草原局. 国家林业与草原局公告——2019年美国白蛾疫区 (2019年第7号) [EB]. 中国林业网, 2019]
- Pinheiro DO, Quagio I, Gregório, *et al.* Morphological regional differences of epithelial cells along the midgut in *Diatraea saccharalis* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae) larvae [J]. *Neotropical Entomology*, 2008, 37 (4): 413–419.
- Schroeder L, Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of black cherry [J]. *Oecologia*, 1980, 45: 63–71.
- Sousa MECD, Valéria WT, Álvaro AC, *et al.* Ultrastructure of the *Alabama argillacea* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) midgut [J]. *Micron*, 2009, 40 (7): 743–749.
- Sullivan GT, Karaca I, Ozman SK. Tachinid (Diptera: Tachinidae) parasitoids of overwintered *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) pupae in hazelnut plantations in Samsun Province, Turkey [J]. *Journal of the Entomological Research Society*, 2012, 14 (1): 21–30.
- Wang R, Liang AP, Webb MD. A new tropiduchid planthopper genus and species from China with descriptions of in copula genitalic structures (Hemiptera: Fulgoromorpha) [J]. *Systematic Entomology*, 2009, 34 (3): 434–442.
- Wang XJ, Lu H, Shao YY, *et al.* Morphological and ultrastructural characterization of the alimentary canal in larvae of *Streltzoviella insularis* (Staudinger) (Lepidoptera: Cossidae) [J]. *Entomological Research*, 2018, 48 (4): 288–299.
- Yu CY. Review on the prevention and control of *Hyphantria cunea* and future prevention and control measures [J]. *Forest Pest and Disease*, 1993, 4: 35–37. [于长义. 美国白蛾防治工作回顾及今后防治对策 [J]. 中国森林病虫, 1993, 4: 35–37]
- Zhang XM, Guo YP, Ma EB. Comparison of morphological structure of grasshopper's alimentary canal [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2007, 32 (3): 643–648. [张小民, 郭亚平, 马恩波. 蝗虫消化道结构的比较研究 [J]. 动物分类学报, 2007, 32 (3): 643–648]
- Zhong H, Zhang Y, Wei C. Anatomy and fine structure of the alimentary canal of the spittlebug *Lepyronia coleopterata* (Hemiptera: Cercopoidea) [J]. *Arthropod Structure and Development*, 2013, 42 (6): 521–530.