环境昆虫学报 2022，44（5）：1154－1162
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2022. 05. 9

李敏，刘志琦. 六类常见泌蜡昆虫的蜡腺和蜡泌物研究进展［J］. 环境昆虫学报，2022，44（5）：1154－1162.

六类常见泌蜡昆虫的蜡腺和蜡泌物研究进展

李 敏，刘志琦*
（中国农业大学植物保护学院，北京 100094）

摘要：泌蜡昆虫体表除了具有和其他昆虫一样的薄蜡层之外，还具有特殊的蜡腺，在生长发育过程中能够分泌蜡质覆盖于体表，从而有利于昆虫防止体内水分过度蒸发、抵御外界多种不利条件、阻碍病原物入侵和躲避天敌寄生或捕食，对昆虫的生存和繁衍具有重要的保护作用。本文概述了蚧虫、蚜虫、蜡蝉、木虱、粉虱和粉蚧等6类常见泌蜡昆虫的蜡腺和蜡泌物的超微形态结构、蜡泌物的主要化学组成及泌蜡的分子机制等方面的研究进展，以期为今后其在昆虫分类学和系统发育学的研究以及在害虫防治中的应用提供参考。

关键词：泌蜡昆虫；蜡腺；蜡泌物；超微形态结构；化学组成；分子机制
中图分类号：Q965；S433 **文献标识码**：A **文章编号**：1674－0858（2022）05－1154－09

Research progress on wax glands and their waxy secretions in insects

LI Min，LIU Zhi-Qi*（College of Plant Protection，China Agricultural University，Beijing 100094，China）

Abstract：Wax-secreting insects not only have a thin waxy layer，but also have thick waxy covering on its surface，which secreted by special wax glands in the process of growth and development. It is beneficial to prevent water excessive evaporation，resist various dverse external conditions，block the invasion of pathogens and avoid the parasitism or predation of natural enemies，so it plays an important role in protecting the survival and reproduction of insects. Relative more results on wax glands and their waxy secretions has been gotten in scale insects，aphids，planthoppers，syllids，whiteflies and dusty wings. In this paper，the ultrastructure of wax glands and their waxy secretions，chemical composition of waxy secretions and molecular mechanism in these insects were reviewed，with a view to providing references for their application in entomological taxonomy and phylogeny，as well as pest control.

Key words：wax-secreting insects；wax glands；waxy secretions；ultrastructure；chemical composition；molecular mechanism

昆虫体表具有薄薄的蜡层，对于虫体保持水分、适应陆地生活具有重要作用。然而，其中有一些类群，体表除了薄蜡层，还有特殊的蜡腺，使得其在生长发育过程中有泌蜡习性，能够分泌蜡质覆盖在虫体表面，称为泌蜡昆虫。目前，已知的泌蜡昆虫有半翅目中的蚧虫、蚜虫、蜡蝉、木虱和粉虱等类群（Waku，1978；Foldi，1981；Pope，1983；Byrne and Hadley，1988；Lucchi and Mazzoni，2004；李嘉乐等，2018）；还有脉翅目中的粉蚧成虫（Nelson *et al.*，2003）、膜翅目中的蜜

基金项目：国家自然科学基金（31772499）
作者简介：李敏，女，1990年生，博士研究生，研究方向为农业昆虫与害虫防治，E－mail：1151336023@qq. com.
*通讯作者 Author for correspondence：刘志琦，女，副教授，研究方向为脉翅目粉蚧科的区系与系统发育研究，E－mail：liuzhiqi@cau. edu. cn.
收稿日期 Received：2021－06－04；接受日期 Accepted：2021－10－07

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

蜂成虫（Sanford and Dietz，1976）和叶蜂幼虫（Percy *et al.*，1983）、鳞翅目中的部分蛾类幼虫（Yamazaki，2012）和蝶类幼虫（Locke，1960）、鞘翅目中的瓢虫幼虫（Pope，1979）等也能分泌蜡质。其中，蜜蜂所产的蜂蜡主要用于筑巢，与其他类群分泌的蜡质覆盖在体表不同，故本文对蜜蜂的蜡腺和产物不做详细描述；其余种类中，除了粉蚧成虫和部分瓢虫幼虫是天敌昆虫外，其他全是农林、果树、花卉和观赏植物的重要害虫。泌蜡昆虫体表被覆的厚厚蜡质，在防止体内水分过度蒸发，保持水分平衡；抵御气候变化，适应不良环境；阻碍病原物入侵，躲避天敌寄生或捕食等方面起到重要的作用（Pope，1979；Foldi，1981；Pope，1983；Smith，1999）。然而在害虫防治中，这些蜡质的存在使化学药剂难以直接接触虫体，降低了杀虫剂效果。迄今为止，利用扫描电镜观察法（Scanning electron microscopy，SEM），大多数泌蜡昆虫的蜡腺和蜡泌物的超微形态结构的研究均已有报道，其中在蚧虫、蚜虫、蜡蝉、木虱、粉虱和粉蚧中取得了较好的进展。本文主要概述了蚧虫、蚜虫、蜡蝉、木虱、粉虱和粉蚧等 6 类常见泌蜡昆虫的蜡腺和蜡泌物在体表的超微形态结构、蜡泌物的主要化学组成、泌蜡的分子机制等方面的研究进展，以期为深入研究昆虫的泌蜡机制、揭示生物进化信息、以及今后在害虫防治中的应用提供参考。

1　蜡腺和蜡泌物超微形态结构

1.1　蚧虫蜡腺和蜡泌物超微形态结构

蚧虫又称介壳虫，属于半翅目 Hemiptera 蚧总科 Coccoidea，其最大特点是虫体具有多种蜡腺，能分泌大量蜡质，在虫体表面形成多种形状的蜡被和介壳，是泌蜡量最多，蜡腺和蜡泌物最为丰富的一类（Tamaki，1970；谢映平等，2004）。目前在蚧科 Coccidae、毡蚧科 Eriococcidae、粉蚧科 Pseudococcidae、盾蚧科 Diaspididae、珠蚧科 Margarodidae、胭蚧科 Dactylopiidae、绵蚧科 Monophlebidae 中有较多虫体蜡腺和蜡泌物超微形态结构的研究，而在松干蚧科 Matsucoccidae、链蚧科 Asterolecaniidae、壶蚧科 Cerococcidae、盘蚧科 Lecanodiaspididae 等的其他科中研究较少，大多数只有 1 属 1 种（夏向向，2013；武英达，2016；仇玲，2020）。蚧虫的蜡腺在体表的形态结构主要分为盘腺（Discal pores）、管腺（Tubular ducts）和刺腺（Spines）；其中，盘腺又称孔腺，最常见的有三格腺（Trilocular pores）、四格腺（Quadrilocular pores）、五格腺（Quinquelocular pores）和多格腺（Multilocular pores）等。蚧虫蜡泌物的形态结构主要有无固定形状的蜡、丝带状蜡、“C”形或月牙形蜡丝、实心管状长蜡丝或空心管状长蜡丝等（Foldi，1991）。蚧科中，同种蚧虫不同发育阶段的蜡腺类型存在差异，如白蜡虫 *Ericerus pela* 的 1 龄雄若虫有分泌空心长蜡丝的四格腺（图 1-A、B）、分泌空心圆蜡丝的五格腺（图 1-C、D）、刺腺和肛门腺（Anal glands）；2 龄雄若虫有分泌空心长蜡丝的管腺（图 1-E、F）、五格腺、刺腺和肛门腺；1 龄和 2 龄雌若虫有五格腺、分泌短蜡丝的刺腺和分泌细蜡丝的肛门腺；而雌成虫有十格腺（Decalocular glands）、管腺、五格腺、刺腺和肛门腺；雄成虫无蜡腺（Qi *et al.*，2019）。在松干蚧科中亦是如此，日本松干蚧 *Matsucoccus matsumurae* 的 1 龄和 2 龄若虫以气门作为泌蜡结构；3 龄雄若虫有二格腺（Bilocular pores）、单孔腺（Monolocular pores）、三格腺和四格腺，主要为二格腺；雄成虫只有管腺；雌成虫有瘢痕（Cicatrices）、单孔腺、二格腺、三格腺和多格腺，主要为多格腺（图 1-G、H），且多格腺分泌实心蜡丝（Xie *et al.*，2014）。粉蚧科中，由多个三格腺和锥刺构成的刺孔群（Cerarii）是粉蚧特有的泌蜡结构，在粉蚧中普遍存在，分泌的蜡丝在体缘堆积蜡突；螺旋形三格腺分泌的蜡丝呈粉状覆盖在体表；管腺在雌成虫产卵时期分泌长的空心蜡管构成卵囊；多格腺在雌成虫产卵后分泌卷曲小蜡丝粘附在卵粒上用于保护卵（蔡鸿娇等，2012；张艳峰等，2013；夏向向，2013；武英达，2016；Melissa and Mónica，2018）。毡蚧科中，刺腺是丝球毡蚧 *Eriococcus nematosphaerus* 和柿白毡蚧 *Asiacomococcus kaki* 的主要腺体，分泌中空管状长蜡丝构成蚧虫蜡壳的框架，管腺分泌蜡丝与蜡壳框架紧密交织，盘腺分泌细小蜡丝散布虫体表面（张艳峰等，2008；夏向向，2013）；而樱桃隙毡蚧 *Kuwania parva*、红桦隙毡蚧 *Kuwania betula*、榉树隐毡蚧 *Cryptococcus fagisuga* 和榆树隐毡蚧 *Cryptococcus ulmi* 的主要腺体是五格腺，分泌中间有凹槽的“C”形蜡丝（夏向向，2013）。胭蚧科中，胭脂蚧 *Dactylopius confusus* 若虫和雌成虫主要蜡腺也是五格腺，且在腹面末端成簇或背面成群

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

分布形成了特有的五格腺群，分泌“C”形蜡丝（张艳峰等，2006）；在胭蚧科和其他科中，分布于气门路上的五格腺分泌弹簧状卷曲蜡丝，常构成蚧虫呼吸的空气通道（谢映平等，2004；谢映平和薛皎亮，2005；张艳峰，2018）。绵蚧科中，澳洲吹绵蚧 *Icerya purchase* 和埃及吹绵蚧 *Icerya aegyptiaca* 主要有多格腺，分泌实心蜡丝（张艳峰等，2011）；而芒果大绵蚧 *Drosicha stebbingii* 有五格腺、多格腺、二格腺、管腺和瘢痕，分泌蜡丝相互连接以覆盖虫体（Ahmad *et al.*，2020）。珠蚧科中，蚧虫有微管腺（Microducts）、单孔腺、瘢痕和多格腺，且主要是多格腺，如小麦胭硕蚧 *Porphyrophora tritici* 和狗牙根胭硕蚧 *Porphyrophora cynodontis* 雌成虫的多格腺分泌棉絮状蜡丝（Vahedi and Gholami Mahfar，2010）。至于盾蚧科，桑白盾蚧 *Pseudaulacaspis pentagona* 的 1 龄若虫体表有角状蜡和线状蜡，但未提及蜡腺的形态结构（Hashimoto and Kitaoka，1971）。链蚧科的柳叶榕栎链蚧 *Asterodiaspis variolosa*、壶蚧科的栎属壶蚧 *Cerococcus quercus* 和盘蚧科的撒丁盘蚧 *Lecanodiaspis sardoa* 中都有管腺、8 字形腺（8-shaped wax glands）、多格腺和五格腺，但其形态结构在三者之间有差异（Foldi and Lambdin，1995）。蚧虫的蜡腺复杂多样，其类型、形态结构和所分泌蜡泌物的形态结构在不同属种间以及同种间的不同发育阶段都存在差异，尚需补充其他蚧虫蜡腺和蜡泌物超微形态结构的研究。

1.2 蚜虫蜡腺和蜡泌物超微形态结构

蚜虫属于半翅目 Hemiptera 蚜总科 Aphidoidea，其中的许多种类都具有泌蜡功能，使得体表覆盖蜡质，且蜡质在体表以不同的模式分布，如在扁蚜亚科中，有些种类只围绕虫体边缘分布一圈厚厚的蜡；有些种类除了围绕虫体边缘，还在虫体背面分布薄蜡或规则的两排蜡；还有些种类在整个虫体上覆盖厚厚的蜡（Chen and Qiao，2012）。蚜虫中的蜡腺在体表的形态结构被称为蜡腺板（Wax gland plates）或蜡孔板（Wax pore plates），一个典型的蜡腺板是由许多大小相似或不同的半球形的面组成的，每个半球形的面上都有数百个小孔，蜡泌物从这些小孔里被挤压出来，分泌到体外，在毛绵蚜 *Pachypappa vesicalis* 和坚角蚜 *Ceratoglyphina phragmitidisucta* 中是这种典型的蜡腺板，分泌线状蜡（Wax threads），许多的线状蜡又组成了一个个束状蜡（Wax skein），每个束状蜡的中央区域（俯视）呈蜂窝状（Smith，1999；Chen and Qiao，2012）。有的蜡腺板呈玫瑰花状（图 1-I），由不同数量的略凹陷的多边形面围绕一个不规则形状的中心区域组成，每个面都被突起的角质层边缘包围，相邻的面有一部分共同的边缘，在苹果绵蚜 *Eriosoma lanigerum* 和角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* 中是这种玫瑰花状的蜡腺板，分泌线状蜡，数百条密密麻麻的线状蜡又组成了一个个束状蜡（Smith，1999；Wei *et al.*，2020）。还有的蜡腺板是由许多大小相似或不同的类似卵圆形的面组成的，每个面边缘有一个环形凹陷，线状蜡从这个环形凹陷里面被挤压出来，再组合成中空的束状蜡，在山毛榉叶蚜 *Phyllaphis fagi* 中是这种蜡腺板（Pope，1983；Smith，1999）。除了上述 3 种蜡腺板，还有豆蚜 *Aphis fabae* 的蜡腺板呈网状，甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 的蜡腺板呈褶皱状，拟桦扁蚜 *Hormaphis similibetulae* 的蜡腺板呈细圆齿状，居竹坚蚜 *Cerataphis bambusifoliae* 的蜡腺板呈链条状等；甚至在松针钝喙大蚜 *Schizolachnus pineti* 和松蚜 *Eulachnus rileyi* 中有泌蜡的乳突（Papilla）和其分泌的空心线状蜡（Pope，1983；Chen and Qiao，2012）。

1.3 蜡蝉蜡腺和蜡泌物超微形态结构

蜡蝉属于半翅目 Hemiptera 蜡蝉总科 Fulgoroidea，其成虫、若虫都能分泌蜡质。蜡蝉总科许多种类的成、若虫蜡质及蜡腺的超微形态结构均有报道，主要包括广蜡蝉科 Ricaniidae、蛾蜡蝉科 Flatidae、瓢蜡蝉科 Issidae、象蜡蝉科 Dictyopharidae、阁蜡蝉科 Kinnaridae、蜡蝉科 Fulgoridae 类群（Liang，2002；李健，2017）。蜡蝉的蜡腺在体表的形态结构称为泌蜡板（Wax secreting plates）或蜡孔（Wax pores），其在不同类群的成、若虫中形态差异明显。广蜡蝉科成虫的蜡腺有两种，一种是分布于翅面、肩板和体壁的气孔状蜡孔（Stomata-like wax pores）（图 1-J），由外缘、开口和泌蜡孔组成，蜡粉（Wax powders）从泌蜡孔分泌出来；另一种是分布于雌成虫第 9 腹节背板和肛板内侧的筛板型泌蜡板（Sieve-plate wax secreting plates）（图 1-K），由泌蜡孔、近圆形底板和不规则外缘组成一个标准泌蜡单元，蜡丝束（Wax filaments）从泌蜡孔分泌出来，筛孔间隔和蜡丝束表面覆有大量蜡粉（林江，2011；李健，2017；李健和秦道正，2018）。蛾蜡蝉科成虫翅面上分布念珠状泌蜡板（Moniliform glandular pore-

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

plates）、火锅状蜡孔（Hot pot-like wax pores）和浅盘状蜡孔（Tray-like wax pores），有的雌成虫腹部末端有一种近圆形的边缘有 7 ~ 8 个泌蜡小孔的泌蜡板，分泌空心圆柱形蜡管（Wax tubules）（Lucchi and Mazzoni，2004；李健，2017）；若虫腹部末端分布面包圈状蜡孔（Donut shape wax pores）、水滴状蜡孔（Drop shape wax pores）和纽扣状蜡孔（Botton shape wax pores）（李健，2017）。瓢蜡蝉科成虫前翅分布同心圆形蜡孔（Concentric circles wax pores）和圆形蜡孔（Roundness wax pores）；若虫腹部末端分布泌蜡板，每个泌蜡单元具花边状外缘，花边内侧有 7 ~ 13 个泌蜡管，中心为圆形中盘，又称为花形泌蜡板 I（Flower shaped wax secreting plates subtype I）；象蜡蝉科若虫的泌蜡板又称为花形泌蜡板 II（Flower shaped wax secreting plates subtype II），其形态结构与花形泌蜡板 I 相似，但泌蜡管数量相对较少，一般有 4 ~ 6 个（Liang and Wilson，2002；李健，2017）。蜡蝉科成虫前翅分布圆突形蜡孔（Dome-like wax pores），腹部体壁分布小型椭圆形蜡孔（Miniature oval-like wax pores），腹板和背板两侧分布褶皱的椭圆形蜡孔（Beruffled oval-like wax pores）（李健，2017），有的雌虫腹部末端有六边形的泌蜡板（Liang，2017）；阁蜡蝉属 *Kinnara* 雌成虫腹部背板的泌蜡板由许多与 1 ~ 3 个房室结构连接的多边形面组成，多边形的面呈五边形、六边形或三角形等，当多边形的面与更多的房室结构连接时，通常具有更多的边，使得泌蜡板的形态结构在不同种类中有差异（Liang，2002）。

1.4　木虱蜡腺和蜡泌物超微形态结构

木虱属于半翅目 Hemiptera 木虱科 Psyllidae，其若虫能够分泌大量蜡质，成虫分泌少量蜡质。木虱蜡腺和蜡泌物超微形态结构的研究相对较少，目前只在少数几个种中有过描述（Waku，1978；盖英萍等，2000；李嘉乐等，2018）。桑木虱 *Anomoneura mori* 5 龄若虫的蜡腺被称为泌蜡表皮（Wax-secreting cuticle），表皮凹陷成多边形的面，其中排列着许多放射状的突起（Waku，1978）。中国梨木虱 *Psylla chinensis* 若虫的蜡腺也称为泌蜡表皮，是若虫腹面尾部环绕肛门一圈分泌蜡丝的表皮膜结构，由许多弓形支架结构支撑，突出于体表形成蜡囊，支架呈辐射状环绕肛门，且近肛门一侧形成锥状突起，蜡丝（Wax filaments）从泌蜡表皮上的锥状突起分泌出来；1 龄若虫泌蜡表皮形状为圆环形，2 龄为肾形，3 龄以上为扁心形（盖英萍等，2000）。梧桐木虱 *Carsidara limbata* 若虫的蜡腺有两种类型：一类是规则或不规则的圆形多孔蜡腺孔（Circular porous glands）（图 1-L），1 龄若虫极少或无，其它龄期均有；另一类是三格腺、四格腺、五格腺、六格腺、多格腺等泌蜡小孔（Waxy pores）（图 1-M），3 ~ 5 龄若虫均有。若虫的蜡泌物分为 4 种形态：或长或短、或曲或直的丝状蜡丝，或疏松、或管状且管壁带脊或管壁光滑的空心长蜡丝，空心“C”形结构疏松蜡丝和弹簧状结构疏松蜡丝（李嘉乐等，2018）。喀木虱属 *Caclpsylla* 成虫腹部末端分布漏斗状泌蜡孔（Funnelform wax pore），若虫腹部末端分布不规则形状的 I 型泌蜡板（I type wax secreting plates）和蝶翅形状的 II 型泌蜡板（II type wax secreting plates）（李健，2017）。

1.5　粉虱蜡腺和蜡泌物超微形态结构

粉虱属于半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae，其成虫体表密被一层蜡粉，粉虱蜡腺和蜡泌物的超微形态结构的研究相对较少，目前只在少数几个种中有过描述（Byrne and Hadley，1988；Buckner *et al.*，1994；Nelson *et al.*，1998）。粉虱成虫的蜡腺在体表的形态结构称为泌蜡板（Wax plates），烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 成虫腹部的泌蜡板由数百个微刺（图 1-N）成排分布形成，连续的蜡带从微刺中分泌出来，昆虫通过后足胫节将蜡带末端折断形成颗粒状蜡粉（Wax particles）涂抹在身体上（Byrne and Hadley，1988；Buckner *et al.*，1994）；银叶粉虱 *Bemesia argentifolia* 成虫腹部的泌蜡板由许多小孔组成，分泌细蜡丝，昆虫同样利用后足胫节将其折断形成颗粒状蜡粉涂抹在身体上（Nelson *et al.*，1998）。而在伪蛹时期，温室粉虱背盘区和亚缘区上有泌蜡孔（Wax pores），石楠盘粉虱 *Aleurodicus photiniana* 背部两侧有 4 对凹形蜡腺孔（Wax concave pores），尾部有 1 对圆形蜡腺孔（Wax round pores）（孙会忠等，2011；白润娥等，2018）。

1.6　粉蚧蜡腺和蜡泌物超微形态结构

粉蚧属于脉翅目 Neuroptera 粉蚧科 Coniopterygidae，因其成虫体及翅被有白色蜡粉，故有粉蚧之称。粉蚧蜡腺及蜡泌物超微形态结构的研究在囊粉蚧亚科 Aleuropteryginae 和粉蚧亚科 Coniopteryginae 中均有报道（Nelson *et al.*，2003；

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

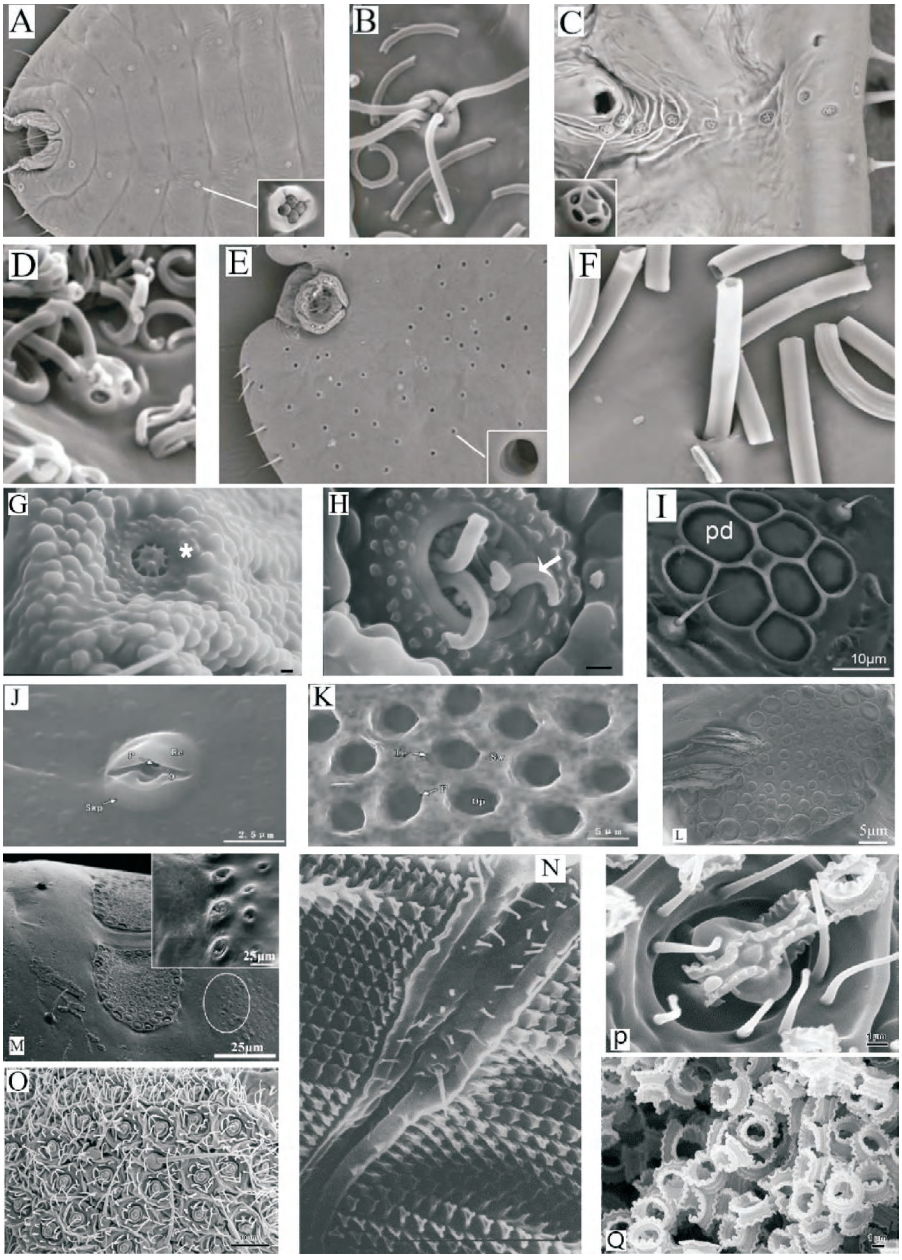

图 1 昆虫蜡腺和蜡泌物的超微形态结构

Fig. 1 Ultrastructure of wax glands and their waxy secretions of insect

注：白蜡虫若虫：A，四格腺；B，四格腺分泌的空心蜡丝；C，五格腺；D，五格腺分泌的空心蜡丝；E，管腺；F，管腺分泌的空心蜡丝（Qi *et al.*，2019）。日本松干蚧成虫：G，多格腺；H，多格腺分泌的实心蜡丝（Xie *et al.*，2014）。角倍蚜：I，玫瑰花状的蜡腺板（Wei *et al.*，2020）。山东宽广蜡蝉：J，气孔状蜡孔；K，筛板型泌蜡板（李健和秦道正，2018）。梧桐木虱：L，圆形多孔蜡腺孔；M，三格腺、五格腺、六格腺等泌蜡小孔（李嘉乐等，2018）。烟粉虱：N，微刺形成的泌蜡板（Buckner *et al.*，1994）。重粉蚧：O，玫瑰花状的泌蜡孔；P，正在泌蜡的泌蜡孔；Q，泌蜡孔分泌的颗粒状蜡粉（Nelson *et al.*，2003）。Note：*E. pela* nymphs：A，Quadrilocular pores；B，Hollow waxy secretions of quadrilocular pores；C，Quinquelocular pores；D，Hollow waxy secretions of quinquelocular pores；E，Tubular duct；F，Hollow waxy secretions of tubular duct（Qi *et al.*，2019）. *M. matsumurae* adult：G，Multilocular pores；H，Solid waxy secretions of multilocular pores（Xie *et al.*，2014）. *S. chinensis*：I，A rosette-shaped wax gland plate（Wei *et al.*，2020）. *Pochazia shantungensis*：J，Stomata-like wax pore；K，Sieve-plate wax secreting plate（李健和秦道正，2018）. *C. limbata*：L，Circular porous gland；M，Waxy pores including three pores，five pores and six pores（李嘉乐等，2018）. *B. tabaci*：N，Rows of microtrichia（Buckner *et al.*，1994）. *Semidalis flinti*：O，Rosette-shaped pores；P，The rosette-shaped pore is secreting wax；Q，Waxy particles（Nelson *et al.*，2003）.

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Zimmermann *et al.*, 2009; Randolf and Zimmermann, 2019)。粉蚧的蜡腺在虫体全身均有分布，在体表的形态结构称为泌蜡孔（Wax pores）（图 1-O），呈玫瑰花型，分泌两条带有凹槽边缘的蜡带，每条蜡带的末端回旋卷曲，并与正在延伸的蜡带连接形成一个圆圈，然后圆圈自由断裂形成颗粒状蜡粉（Waxy particles）（图 1-P、Q）（Nelson *et al.*, 1998; Nelson *et al.*, 2003），蜡粉形状均类似于带有凹槽边缘的车轮，但其实际的大小和尺寸在不同种类间存在差异（Gruppe *et al.*, 2019）。粉蚧科泌蜡孔中央的开口形状在不同类群间差异明显，广重粉蚧 *Semidalis aleyrodiformis* 的泌蜡孔是十字形开口（Zimmermann *et al.*, 2009）；囊粉蚧属 *Aleuropteryx juniperi* 雌雄成虫的泌蜡孔是接近圆形的开口，且圆形开口外围有两个环围绕（Zimmermann *et al.*, 2009; Randolf and Zimmermann, 2019）；圣洁粉蚧 *Coniopteryx pygmaea* 的泌蜡孔是四叶草形状的开口（Randolf and Zimmermann, 2017）。

2　蜡泌物主要化学组成

基于现代化学分析技术，尤其气相色谱－质谱联用（Gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS）技术的普及，不仅可以鉴定昆虫蜡泌物化学成分的具体种类，还可以对化合物组分进行定量分析（Siddiqui *et al.*, 2013; Divya and Kalyanasundaram, 2019）。其中以蚧虫蜡泌物化学成分的研究最多，目前在蚧科、粉蚧科、绵蚧科、胶蚧科 Kerriidae 等类群中均有蜡泌物化学研究的报道。蚧虫蜡泌物的化学组成主要包括蜡（醇、酸、醛、酮和酯类）、烃类、树脂或萜类、色素类（聚酮蒽醌）、内蜜露 5 类物质（谢映平等, 2004），如白蜡虫 2 龄雄虫分泌的白蜡的主要成分就是蜡酯（刘博文, 2016; 孙涛, 2017; 胡艳红, 2018）；粉蚧科和绵蚧科蜡泌物主要成分是蜡和烃类的混合物（Divya and Kalyanasundaram, 2019; Ahmad *et al.*, 2020）；胶蚧科蜡泌物的主要成分是树脂类物质，还含有多种色素，使得雌成虫胶壳呈现出多种颜色（谢映平, 2001; 谢映平等; 2004）；蜡蚧属蜡泌物的主要成分是蜡和萜类化合物，且已知多种挥发性萜烯类化合物具有信息素的作用（谢映平, 2001; 谢映平和薛皎亮, 2005）；且蜡蚧属雌性 3 龄若虫和成虫的蜡壳呈现湿的状态，就是因为其中含有内蜜露（谢映平等, 2004; 谢映平和薛皎亮, 2005）。除了蚧虫之外，其他类群蜡泌物的化学研究的报道极少。银叶粉虱、烟粉虱和温室粉虱蜡泌物的脂质成分均主要是长链醛和长链醇的混合物（Buckner *et al.*, 1994; Nelson *et al.*, 1998），其中银叶粉虱主要为 C34 组分（Nelson *et al.*, 1998）；烟粉虱主要为 C34 醛、C34 醇和少量 C32 醛、C32 醇；温室粉虱主要为 C32 醛、C32 醇和微量 C30 组分（Buckner *et al.*, 1994）。脉翅目粉蚧中 *Semidalis flinti* 蜡泌物的脂质成分主要是游离脂肪酸，占总脂质的 55%～60%，几乎全部是二十四烷酸；其次是烃类，约占 20%，主要是甲基支链烷烃；此外还有微量的脂肪醇和蜡酯，脂肪醇约占 2%，链长范围从 C16（十六烷醇）到 C34（三十四烷醇）；蜡酯在雄性中微量存在，在雌性中可达 5%，链长一般由 34～44 个碳组成（Nelson *et al.*, 2003）。

3　泌蜡分子机制

蜡酯合成途径中的关键酶主要包括脂肪酸合成酶复合体（Fatty acid synthase complex, FAS）、脂肪酸延长酶的多酶系统（fatty acyl-CoA elongase system, FAE）、脂酰辅酶 A 还原酶（fatty acyl-CoA reductase, FAR）、蜡酯合酶（wax synthase, WS）等，蜡酯最终都是在 WS 的催化作用下由长链脂肪酸和长链脂肪醇通过酯化反应生成的（刘博文, 2016; 孙涛, 2017; 胡艳红, 2018）。近年来，杨璞等人一直致力于白蜡虫泌蜡的分子机制的研究，通过分析白蜡虫 2 龄雄虫泌蜡高峰期的二代转录组数据、白蜡虫 2 龄雄虫泌蜡初期的三代全长转录组数据和实时荧光定量 PCR（Quantitative Real-time PCR, qPCR）检测，筛选出了 *far*、*ws* 等参与白蜡生物合成的候选基因，其在白蜡虫 2 龄雄虫分泌白蜡时期均高表达（Yang *et al.*, 2012; 赵遵岭等, 2019）；并在白蜡虫内成功鉴定到 *ws* 和 *far* 基因，利用 qPCR、多克隆抗体制备、昆虫细胞表达和 RNA 干扰（RNA interference, RNAi）等技术验证基因功能，结果表明 *ws* 基因沉默导致白蜡虫泌蜡量显著降低，*ws* 体外表达具有生成蜡酯的活性，*far* 体外表达能催化形成与酶反应底物相应的脂肪醇，说明 *ws* 和 *far* 基因都是白蜡生物合成途径的关键基因（刘博文, 2016; 孙涛, 2017; 王雪庆, 2018; Hu *et al.*, 2018）。此外，通过测定日

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

本松干蚧不同发育阶段虫体内 FAS 和 FAE 的含量变化，发现 FAS 和 FAE 的含量变化与虫体泌蜡活动密切相关，证明了 FAS 和 FAE 是参与蜡质合成的两种关键酶（田芬等，2013）。通过 qPCR 和 RNAi 技术验证扶桑绵粉蚧 *far* 基因（*Psfar-1*、*Psfar-2*、*Psfar-3*、*Psfar-4*）功能，结果仅有 *Psfar-1* 和 *Psfar-2* 表达水平显著下降，而 *Psfar-3* 和 *Psfar-4* 干扰效果不明显，但被干扰个体表型均未发生明显变化，其原因可能是有多个 *far* 基因共同参与蜡质合成，即使 *Psfar-1* 和 *Psfar-2* 参与蜡质合成且被成功干扰，对蜡质合成的影响也不大（敖艳，2019）。目前，昆虫泌蜡的分子机制的研究仍处于起步阶段，仅涉及到上述几种蚧虫的蜡酯合成途径中的某些关键酶的基因，还需进一步研究去逐步揭示昆虫分泌蜡质的生物合成途径。

4 小结与展望

综上所述，昆虫的蜡腺及其蜡泌物的研究已经在很多类群中有了较好的进展，今后应加强以下几方面的研究。泌蜡昆虫种类繁多，在分类和系统发育学上，是否泌蜡、蜡腺及蜡泌物超微形态结构已经成为昆虫重要的分类特征，其中蕴含着重要的系统发育信息，今后应加强其在昆虫分类学和系统发育学上的应用与分析。昆虫蜡泌物化学组成具有生物多样性，研究蜡泌物的化学成分既可以为开发利用新的蜡泌物资源提供依据，也可以为研制新型有效的杀虫剂等化学药剂和利用蜡泌物中的挥发性化学信息素开展生物防治提供思路。此外，研究昆虫泌蜡的分子机制，揭示蜡泌物生物合成途径中的关键酶基因，使得利用 RNAi 技术防治害虫成为可能，今后应加强此类研究，对有效开展害虫防治具有重要的应用价值。

参考文献（References）

Ahmad A, Kundu A, Dey D. Wax glands ultrastructure and chemical composition of wax of giant mealybug *Drosicha stebbingii* (Green) (Hemiptera: Monophlebidae) [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2020, 23 (2): 546 – 553.

Ao Y. Studies on the Wax Compositions and Its Biosynthesis Related Gene *far* in Cotton Mealybug, *Phenacoccus solenopsis* (Tinsley) (Hemiptera: Pseudococcidae) [D]. Hangzhou: Zhejiang University Master Thesis, 2019. [敖艳. 扶桑绵粉蚧蜡质成分及合成相关基因 *far* 的研究 [D]. 杭州: 浙江大学硕士论文, 2019]

Bai RE, Li JJ, Lu SH, *et al*. Ultrastructure of *Aleurodicus photiniana* (Young) pseudochrysalis [J]. *Huazhong Insect Research*, 2018, 14: 211 – 214. [白润娥, 李静静, 卢少华, 等. 石楠盘粉虱 *Aleurodicus photiniana* Young 伪蛹超微结构研究 [J]. 华中昆虫研究, 2018, 14: 211 – 214]

Buckner JS, Nelson DR, Mardaus MC. The lipid composition of the wax particles from adult whiteflies, *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1994, 24 (10): 977 – 987.

Byrne DN, Hadley NF. Particulate surface waxes of whiteflies: Morphology, composition and waxing behavior [J]. *Physiological Entomology*, 1988, 13, 267 – 276.

Cai HJ, Wang HY, Hou YM, *et al*. Ultrastructure observation in *Phenacoccus solenopsis* (Tinsley) by scanning electron microscopy [J]. *China Plant Protection*, 2012, 32 (3): 53 – 55. [蔡鸿娇, 王宏毅, 侯有明, 等. 扶桑绵粉蚧超微结构扫描电镜观察 [J]. 中国植保导刊, 2012, 32 (3): 53 – 55]

Chen J, Qiao GX. Wax gland plates in Hormaphidinae (Hemiptera: Aphididae): Morphological diversity and evolution [J]. *Entomological News*, 2012, 122 (1): 27 – 45.

Divya S, Kalyanasundaram M. Composition of the wax particles and surface waxes of the adult mealybug species [J]. *Journal of Experimental Zoology India*, 2019, 22 (2): 747 – 751.

Foldi I. Ultrastructure of the wax – gland system in subterranean scale insects (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae) [J]. *Journal of Morphology*, 1981, 168: 159 – 170.

Foldi I. The wax glands in scale insects: Comparative ultrastructure, secretion, function and evolution (Homoptera: Coccoidea) [J]. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 1991, 27 (2): 163 – 188.

Foldi I, Lambdin P. Ultrastructural and phylogenetic assessment of wax glands in pit scales (Homoptera: Coccoidea) [J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1995, 24 (1): 35 – 49.

Ge YP, Ji XL, Sun XG, *et al*. Studies on the external morphological characters of *Psylla chinensis* (Yang et Li) nymphs [J]. *Journal of Shandong Agricultural University* (Natural Science Edition), 2000, 31 (3): 253 – 256. [盖英萍, 冀宪领, 孙绪艮, 等. 中国梨木虱若虫外部形态特征的研究 [J]. 山东农业大学学报 (自然科学版), 2000, 31 (3): 253 – 256]

Gruppe A, Bastyans S, Fenzl F, *et al*. The dimensions of the dust of dustywings (Neuroptera: Coniopterygidae) [C]. Proceedings of the XIII International Symposium of Neuropterology, Laufen, Germany, 2019, 105 – 111.

Hashimoto A, Kitaoka S. Scanning electron microscopic observation of the waxy substances secreted by some scale insects [J]. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 1971, 15 (2): 76 – 86.

Hu YH. Cloning, Expression Characterization and Functional Assay of a Fatty Acyl – CoA Reductase Gene in Scale Insect, *Ericerus pela* (Chavannes) (Hemiptera: Coccoidea) [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University Ph. D Thesis, 2018. [胡艳红. 白蜡虫脂酰辅酶 A 还原酶基因 (*EpFAR*) 的克隆表达与功能研究 [D]. 南

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

京：南京林业大学博士论文，2018］

Hu YH，Chen XM，Yang P，*et al*. Characterization and functional assay of a fatty acyl－CoA reductase gene in the scale insect，*Ericerus pela*（Chavannes）（Hemiptera：Coccoidae）［J］. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*，2018，97：e21445.

Li J. Comparative Morphology of Wax Secreting Structures in Fulgoroidea（Hemiptera：Fulgororrhyncha）［D］. Yangling：Northwest A & F University Master Thesis，2017.［李健，2017. 蜡蝉总科昆虫泌蜡结构比较形态学研究（半翅目：蜡蝉亚目）［D］. 杨凌：西北农林科技大学硕士论文，2017］

Li J，Qin DZ. Ultrastructure observation of wax secreting structure in *Pochazia shantungensis*（Chou et Lu）［J］. *Acta Agriculturae Boreali－occidentalis Sinica*，2018，27（1）：138－148.［李健，秦道正. 山东宽广蜡蝉成虫泌蜡结构超微形态研究［J］. 西北农业学报，2018，27（1）：138－148］

Li JL，Ren LL，Luo YQ. Ultrastructure of waxy glands and waxy secretions in nymphs of *Carsidara limbata*（Hemiptera：Carsidarinae）［J］. *Acta Entomologica Sinica*，2018，61（7）：825－834.［李嘉乐，任利利，骆有庆. 梧桐木虱各龄若虫蜡腺和蜡泌物超微结构观察［J］. 昆虫学报，2018，61（7）：825－834］

Liang AP. Seven new species of *Kinnara* Distant（Hemiptera：Fulgoroidea：Kinnaridae），with notes on antennal sensilla and wax glands［J］. *Zoological Studies*，2002，41（4）：388－402.

Liang AP. *Zanna robusticephalica* sp. nov.（Hemiptera：Fulgoromorpha：Fulgoridae）from China，with comments on some ultrastructural characters of the new species［J］. *Zootaxa*，2017，4338（2）：361－373.

Liang AP，Wilson MR. Wax－secreting，cuticular structures in nymphs of *Scolops abnormis*（Ball）（Hemiptera：Fulgoromorpha：Dictyopharidae）［J］. *Journal of the Kansas Entomological Society*，2002，75（2）：132－137.

Lin J. Biology of *Ricania sublimata* and Morphology Compared With Other Related Species［D］. Yangling：Northwest A & F University Master Thesis，2011.［林江. 柿广翅蜡蝉生物学及其与相近种类的形态学比较研究［D］. 杨凌：西北农林科技大学硕士论文，2011］

Liu BW. Cloning and Prokaryotic Expression of the Wax Synthase Gene of the Chinese White Wax Scale［D］. Beijing：Chinese Academy of Forestry Sciences Master Thesis，2016.［刘博文. 白蜡虫蜡酯合酶基因 cDNA 全长克隆及原核表达［D］. 北京：中国林业科学研究院硕士论文，2016］

Locke M. The cuticle and wax secretion in *Calpodes ethlius*（Lepidoptera，Hesperidae）［J］. *Quarterly Journal of Microscopical Science*，1960，101（3）：333－338.

Lucchi A，Mazzoni E. Wax production in adults of planthoppers（Homoptera：Fulgoroidea）with particular reference to *Metcalfa pruinosa*（Flatidae）［J］. *Annals of the Entomological Society of America*，2004，97（6）：1294－1298.

Melissa PJ，Mónica BM. Ultrastructural and molecular variants of *Pseudococcus elisae*（Hemiptera：Pseudococcidae）from neotropical region［J］. *International Journal of Entomological Research*，2018，6（1）：7－25.

Nelson DR，Freeman TP，Buckner JS，*et al*. Characterization of the cuticular surface wax pores and the waxy particles of the dustywing，*Semidalis flinti*（Neuroptera：Coniopterygidae）［J］. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*，2003，136，343－356.

Nelson DR，Freeman TP，Buckner JS，*et al*. Waxes and wax pores of adult silverleaf whiteflies，*Bemesia argentifolia*，and their dustywing predator，*Semidalis flinti*［C］. Proceedings of the World Cotton Research Conference －2. Athens，Greece，1998，1152－1153.

Percy JE，Blomquist GJ，Macdonald JA. The wax－secreting glands of *Eriocampa ovata*（L.）（Hymenoptera：Tenthredinidae）：ultrastructural observations and chemical composition of the wax［J］. *Canadian Journal of Zoology*，1983，61：1797－1804.

Pope RD. Wax production by coccinellid larvae（Coleoptera）［J］. *Systematic Entomology*，1979，4，171－196.

Pope RD. Some aphid waxes，their form and function（Homoptera：Aphididae）［J］. *Journal of Natural History*，1983，17（4）：489－506.

Qi Q，Lv P，Chen XM，*et al*. Sexual dimorphism in wax secretion offers ecological adaptability during *Ericerus pela*（Hemiptera：Coccidae）evolution［J］. *Environmental Entomology*，2019，48（2）：410－418.

Qiu L. Study on Ultrastructure of Wax Glands and Waxy Secretions of Nine Species of Scale Insects in Coccidae（Hemiptera：Coccomorpha）［D］. Beijing：Beijing Forestry University Master Thesis，2020.［仇玲. 九种蚧科昆虫（半翅目：蚧次目）蜡腺及蜡泌物超微结构的研究［D］. 北京：北京林业大学硕士论文，2020］

Randolf S，Zimmermann D. Head anatomy of adult *Coniopteryx pygmaea*（Enderlein，1906）：Effects of miniaturization and the systematic position of Coniopterygidae（Insecta：Neuroptera）［J］. *Arthropod Structure & Development*，2017，46，304－322.

Randolf S，Zimmermann D. Small，but oh my！Head morphology of adult *Aleuropteryx* spp. and effects of miniaturization（Insecta：Neuroptera：Coniopterygidae）［J］. *Arthropod Structure & Development*，2019，50，1－14.

Sanford MT，Dietz A. The fine structure of the wax gland of the honey bee *Apis mellifera*（L.）［J］. *Apidologie*，1976，7（3）：197－207.

Siddiqui MR，Alothman ZA，Rahman N. Analytical techniques in pharmaceutical analysis：A review［J］. *Arabian Journal of Chemistry*，2013，10：S1409－S1421.

Smith RG. Wax glands，wax production and the functional significance of wax use in three aphid species（Homoptera：Aphididae）［J］. *Journal of Natural History*，1999，33：513－530.

Sun HZ，Dong JF，Song YQ，*et al*. Studies on the ultra－morphological characteristics of four populations of whitefly species（Hemiptera：Aleyrodidae）［J］. *Chinese Journal of Applied Entomology*，2011，48（1）：70－76.［孙会忠，董钧锋，宋月芹，等. 四种粉虱种群超微形态特征多样性研究［J］. 应用昆虫学报，2011，48（1）：70－76］

Sun T. Expression Profile and Preliminary Function Analysis of the Wax Ester Synthase Gene of *Ericerus pela*［D］. Beijing：Chinese Academy of Forestry Sciences Master Thesis，2017.［孙涛. 白蜡

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

虫蜡酯合酶基因表达动态和初步功能研究［D］. 北京：中国林业科学研究院硕士论文，2017］

Tamaki Y. Studies on waxy coverings of ceroplastes scale insects［J］. *Tokyo Natural Institute of Agricultural Sciences Bulletin Serie C*: *Plant Pathology and Entomology*, 1970, 24: 1 – 111.

Tian F. The Wax Secretion and its Mechanism in *Matsucoccus matsumurae*（Kuwana）［D］. Taiyuan: Shanxi University Master Thesis, 2013.［田芬. 日本松干蚧的泌蜡及其机制研究［D］. 太原：山西大学硕士论文，2013］

Tian F, Xie YP, Liu WM, *et al.* The wax secretion characters and the content changes of FAS and FAE in the different stages of *Matsucoccus matsumurae*（Kuwana）［J］. *Sichuan Journal of Zoology*, 2013, 32（3）: 360 – 363, 368.［田芬，谢映平，刘卫敏，等. 日本松干蚧不同虫态的泌蜡特点及 FAS 与 FAE 的含量变化［J］. 四川动物，2013，32（3）：360 – 363，368］

Vahedi HA, Gholami Mahfar F. Scanning electron microscope observations on the multilocular disc – pores and dermal projections of adult female *Porphyrophora tritici* and *P. cynodonti*［J］. *Entomologia Hellenica*, 2010, 19（2）: 76 – 81.

Waku Y. Fine structure and metamorphosis of the wax gland cells in a psyllid insect, *Anomoneura mori*（Schwartz）（Homoptera）［J］. *Journal of Morphology*, 1978, 158: 243 – 274.

Wang XQ. Activity Analysis of *far*2, the Key Genes Involved in Wax Excretion of *Ericerus pela*, and the Expression of *ws* dsRNA in Vitro［D］. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences Master Thesis, 2018.［王雪庆. 白蜡虫泌蜡关键基因 *far*2 活性分析及 *ws* 基因 dsRNA 体外表达［D］. 北京：中国林业科学研究院硕士论文，2018］

Wei HY, Billen J, Yang Y, *et al.* Wax glands of the horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis*, at different stages［J］. *Arthropod Structure & Development*, 2020, 58: 100976.

Wu YD. Study on Ultrastructures of Wax Glands and Their Waxy Secretions of Eight Mealybug Species（Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae）［D］. Beijing: Beijing Forestry University Master Thesis, 2016.［武英达. 八种粉蚧（半翅目：蚧总科：粉蚧科）蜡腺及其蜡泌物超微结构研究［D］. 北京：北京林业大学硕士论文，2016］

Xia XX. Ultrastructural Study on Morphology of Nine Species of Scale Insects（Hemiptera: Coccoidea）［D］. Beijing: Beijing Forestry University Master Thesis, 2013.［夏向向. 九种蚧虫超微结构的研究（半翅目：蚧总科）［D］. 北京：北京林业大学硕士论文，2013］

Xie YP. The Waxy Secretions of Coccidae and Its Significance in Systematics（Homoptera: Coccoidea）［D］. Tianjin: Nankai University Ph. D Thesis, 2001.［谢映平. 中国蚧科昆虫蜡泌物及其系统学意义研究［D］. 天津：南开大学博士论文，2001］

Xie YP, Tian F, Liu WM, *et al.* The wax glands and wax secretion of *Matsucoccus matsumurae* at different development stages［J］. *Arthropod Structure & Development*, 2014, 43: 193 – 204.

Xie YP, Xue JL. Ultra – morphology and chemical composition of waxes secreted by two wax scale insects, *Ceroplastes ceriferus*（Fabricius）and *C. japonicus*（Green）（Homoptera: Coccidae）［J］. *Acta Entomologica Sinica*, 2005, 48（6）: 837 – 848.［谢映平，薛皎亮. 角蜡蚧和日本龟蜡蚧蜡泌物的超微结构及化学成分分析［J］. 昆虫学报，2005，48（6）：837 – 848］

Xie YP, Xue JL, Zhang YF, *et al.* A review on waxy secretions of scale insects and their chemical composition［J］. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2004, 41（6）: 512 – 518.［谢映平，薛皎亮，张艳峰，等. 蚧虫蜡泌物的化学研究进展［J］. 昆虫知识，2004，41（6）：512 – 518］

Yamazaki K. A possible collective mimicry of waxy caterpillars, *Epicopeia hainesii hainesii*（Holland, 1889）（Lepidoptera: Epicopeiidae）, by woolly aphids, *Colophina clematis*（Shinji, 1922）（Hemiptera: Aphididae）［J］. *Pan – Pacific Entomologist*, 2012, 88（4）: 431 – 434.

Yang P, Zhu JY, Gong ZJ, *et al.* Transcriptome analysis of the Chinese white wax scale *Ericerus pela* with focus on genes involved in wax biosynthesis［J］. *PLoS One*, 2012, 7（4）: e35719.

Zhang YF. Study on the ultrastructure of wax secretions of *Coccus hesperidum*（Linnaeus）［J］. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2018, 46（6）: 1016 – 1018.［张艳峰. 褐软蚧蜡泌物超微结构的研究［J］. 山西农业科学，2018，46（6）：1016 – 1018］

Zhang YF, Xie YP, Huang J. The morphology of a cochineal insect, *Dactylopius confuses* and the ultramorphology of its wax secretion［J］. *Plant Quarantine*, 2006, 20（2）: 65 – 69.［张艳峰，谢映平，黄健. 胭脂蚧的形态特征及蜡泌物超微结构的研究［J］. 植物检疫，2006，20（2）：65 – 69］

Zhang YF, Xie YP, Xue JL. Ultrastructure of wax secretions of *Asiacornococcus kaki* and formation of felt sac［J］. *Sichuan Journal of Zoology*, 2008, 27（5）: 731 – 733.［张艳峰，谢映平，薛皎亮. 柿白毡蚧蜡泌物的超微结构与蜡壳的形成［J］. 四川动物，2008，27（5）：731 – 733］

Zhang YF, Xie YP, Xue JL. Ultrastructure of wax secretions of *Icerya purchasi* and *Icerya aegyptiaca*［J］. *Sichuan Journal of Zoology*, 2011, 30（5）: 751 – 752.［张艳峰，谢映平，薛皎亮. 两种吹绵蚧蜡泌物超微结构的研究［J］. 四川动物，2011，30（5）：751 – 752］

Zhang YF, Xue JL, Xie YP. Scanning electron microscope observations of wax secretion in *Pseudococcus comstocki*［J］. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, 50（2）: 518 – 522.［张艳峰，薛皎亮，谢映平. 康氏粉蚧蜡泌物的扫描电镜观察［J］. 应用昆虫学报，2013，50（2）：518 – 522］

Zhao ZL, Wu GX, Gao X, *et al.* Full – length transcriptome sequencing of *Ericerus pela* at the early stage of wax secretion and protein expression analysis of FAR in males and females［J］. *Journal of Yunnan Agricultural University*（Natural Science Edition）, 2019, 34（5）: 762 – 771.［赵遵岭，吴国星，高熹，等. 白蜡虫泌蜡初期全长转录组测序及 FAR 在雌雄虫中蛋白表达分析［J］. 云南农业大学学报（自然科学版），2019，34（5）：762 – 771］

Zimmermann D, Klepal W, Aspöck U. The first holistic SEM study of Coniopterygidae（Neuroptera）– structural evidence and phylogenetic implications［J］. *European Journal of Entomology*, 2009, 106: 651 – 662.

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net