

中国梨喀木虱若虫为什么能在蜜露中呼吸？

高欣¹, 喻强¹, 刘妍¹, 赵龙龙^{2*}, 冀佳悦², 马瑞燕¹

(1. 山西农业大学植物保护学院, 山西晋中 030801; 2. 山西农业大学果树研究所, 山西晋中 030815)

摘要: 为解析陆生昆虫中国梨喀木虱 *Cacopsylla chinensis* 若虫在蜜露中的呼吸机制, 通过不同条件的浸水实验研究了中国梨喀木虱若虫在水中的存活能力, 利用乳酸浸泡法研究了其呼吸系统构造, 另通过扫描电镜观察了若虫气门的超微结构。结果表明, 自然条件下, 1~5 龄若虫在蜜露中的浸没占比均超过 76.00%, 其中以 2 龄若虫的浸没比例最高, 为 99.00%±1.00%; 中国梨喀木虱若虫在浸水条件下的致死中时为 12.47 h, 随着浸水时间的延长, 若虫死亡率逐渐上升; 中国梨喀木虱若虫共有 5 对气门, 其中胸部 2 对, 腹部 3 对; 中国梨喀木虱若虫利用翅芽下及腹部气门处密生的约 90 μm 超微疏水毛在水中形成的气泡膜进行水下或蜜露中的呼吸; 加入非离子表面活性剂消除若虫超微疏水毛区的气泡膜后, 中国梨喀木虱若虫的水下呼吸受到明显影响, 10 min 后, 若虫的死亡率达到 95.00%±1.83%。本研究明确了中国梨喀木虱若虫是利用气门周围疏水毛形成的气泡膜在水中或蜜露中进行呼吸, 基于上述结果, 可为科学、绿色防治中国梨喀木虱提供参考。

关键词: 中国梨喀木虱; 若虫; 呼吸系统; 气门; 蜜露

Why can *Cacopsylla chinensis* nymphs breathe in honeydew?

GAO Xin¹, YU Qiang¹, LIU Yan¹, ZHAO Long-Long^{2*}, JI Jia-Yue², MA Rui-Yan¹ (1. College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, Shanxi Province, China; 2. Pomology Institute of Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030815, Shanxi Province, China)

Abstract: *Cacopsylla chinensis*, a terrestrial insect, was studied for its nymph's respiratory mechanism in honeydew through immersion experiments. The survival of *C. chinensis* nymphs in water under different immersion conditions was studied. The respiratory system structure of *C. chinensis* nymphs was studied by lactic acid immersion. And the scanning electron microscope was employed to observe the spiracles' ultrastructure of *C. chinensis* nymphs. The results showed that under natural conditions, the immersion rates of 1~5 instar *C. chinensis* nymphs in honeydew were all over 76.00%. The immersion rate of 2nd instar nymphs was the highest (99.00%±1.00%). The median lethal time of *C. chinensis* nymphs under immersion conditions is 12.47 hours. And with the extension of immersion time, the mortality rate of nymphs gradually increased. *C. chinensis* nymphs had 5 pairs of spiracles, including 2 pairs on the chest and 3 pairs on the abdomen. The *C. chinensis* nymphs had densely grown 90 μm hydrophobic setae around their abdominal spiracles and wing buds. The ultrastructure of hydrophobic setae formed a layer bubble

基金项目: 山西省重点研发计划 (202302140601011); 国家现代农业 (梨) 产业技术体系 (CARS-28-19); 山西农业大学“引进人才科研启动工程”项目 (2023BQ17)

作者简介: 高欣, 女, 硕士研究生, 主要研究方向为果树病虫害的综合治理及昆虫生态, E-mail: gx15534355877@163.com

*通讯作者 Author for correspondence: 赵龙龙, 男, 博士, 副研究员, 主要从事果树病虫害的综合治理及昆虫生态学研究, E-mail: xiaoxiaolong007@outlook.com

收稿日期 Received: 2024-07-24; 接受日期 Accepted: 2024-09-30

membrane, allowing nymphs to breathe in water or honeydew. But when surfactants were added to water, the bubble membrane was eliminated, and the underwater respiration of *C. chinensis* nymphs was significantly affected. After only 10 minutes, the mortality rate of nymphs has reached $95.00\% \pm 1.83\%$. This study indicates that the bubble membrane formed by hydrophobic setae of *C. chinensis* nymphs was used to breathe in water or honeydew. Based on the above results, it can provide reference for the scientific and ecological control of *C. chinensis*.

Key words: *Cacopsylla chinensis*; nymphs; respiratory system; spiracle; honeydew

昆虫在约 3.96~4.07 亿年前出现，是最早登陆的动物类群之一（Whalley & Jarzembowski, 1981）。呼吸代谢是昆虫维持生命和繁殖的基础，在与自然环境长期的适应和协同进化过程中，昆虫演化出多种呼吸方式，其中绝大多数昆虫依赖气管、微气管、气门等组成的呼吸系统与外界进行气体交换，而营水生生活的昆虫为适应水中的低氧环境，则进化出多样的呼吸结构，包括气管呼吸、体壁呼吸、气管鳃呼吸、气泡呼吸和气盾呼吸等（郑霞林等，2008）。昆虫呼吸系统的构造通常与其代谢、活动能力及赖以生存的环境等密切相关（Harrison *et al.*, 2018; Harrison *et al.*, 2023），通过研究昆虫呼吸系统的组成及功能，对深入了解其生物学特性、系统分类和害虫防治等具有重要参考意义（Raś *et al.*, 2018; Alba-Tercedor *et al.*, 2019）。

中国梨喀木虱 *Cacopsylla chinensis*，属半翅目 Hemiptera 木虱科 Psyllidae 喀木虱属 *Cacopsylla* 昆虫，为梨树 *Pyrus* 专性害虫（杨集昆和李法圣，1981），对梨树产量及品质影响明显。中国梨喀木虱成虫和若虫刺吸梨树汁液，致使梨树叶片畸形或卷曲，造成树势衰弱，影响植株正常生长（魏明峰等，2020；赵龙龙等，2021）。在其为害过程中，若虫还会分泌蜜露，不仅易招致杂菌、灰尘，形成霉污，还严重影响叶片光合作用和果实品质。中国梨喀木虱若虫共 5 龄，若虫期总排蜜量约 6 mg，3 龄前若虫排蜜量约为体重的 6 倍，随龄期增加，若虫排蜜量上升（盖英萍等，2000）。自然条件下，若虫常浸没于其分泌的蜜露中，影响到自然天敌的捕食、寄生以及化学药剂的渗透，降低了防效，现已成为中国梨喀木虱治理过程中的难点（Ge *et al.*, 2020；赵龙龙，2020）。半翅目刺吸类昆虫通常需分泌蜜露来维持体内渗透压的平衡（李敏和刘志琦，2022），在对中国梨喀木虱成虫与若虫分泌蜜露的蜡腺观察发现，成虫蜡腺位于背部末端，蜜露在尾部聚成液滴或胶状蜡排出体外，而若虫蜡腺却位于腹部肛门周围，分泌蜜露过程中常使若虫腹部或整个虫体浸没于其中。研究表明，蜜露主要由水、糖类和氨基酸等组成，其中水分含量占 95% 以上（张蓓蓓等，2020）。然而，水的溶氧量有限，含氧量仅为空气中氧含量的 100 亿分之一，中国梨喀木虱若虫何以在低含氧量的蜜露中存活呢？已有研究表明，昆虫呼吸方式、气门的结构、状态等与昆虫对低氧环境的适应密切相关（Miller, 1974），但中国梨喀木虱若虫是如何在蜜露中呼吸及其呼吸系统的构造尚属未知。基于此，本团队通过研究中国梨喀木虱若虫在水中的存活能力，另观察其若虫的呼吸系统结构及气门特点，以期揭示中国梨喀木虱

若虫在蜜露中的呼吸方式，为了解中国梨喀木虱的生物学特点及防治提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫：中国梨喀木虱 *Cacopsylla chinensis* 若虫采自山西省晋中市太谷区山西农业大学果树研究所的梨园（37°20' N，112°29' E）。梨园种植梨树品种为玉露香梨，树龄≥15年，树形为自由纺锤形。中国梨喀木虱若虫连同叶片自梨园采集带回实验室后，置于5℃恒温箱中保存，试验前提前取出，使其恢复活跃状态。为比较中国梨喀木虱若虫呼吸系统与其它木虱科昆虫构造的差异，在山西农业大学果树研究所和太谷校区分别采集了枸杞木虱 *Bactericera gobica*、黄庐丽木虱 *Calophya rhois*、桑木虱 *Anomoneura mori*、皂角幽木虱 *Euphalerus robinae* 和洋葱线角木虱 *Bactericera allivora* 若虫，在浙江杭州千岛湖柑橘和枇杷种植区采集了柑橘木虱 *Diaphorina citri* 和枇杷木虱 *Cacopsylla fuscicella* 若虫用于比较。

试剂和仪器：DL-乳酸，上海阿拉丁生化科技股份有限公司；有机硅表面活性剂，安徽艾约塔硅油有限公司；复合氨基酸，山东爱采生物科技有限公司；葡萄糖、无水乙醇、磷酸缓冲液、2.5%戊二醛固定液，上海麦克林生化科技股份有限公司。FH30 光学显微镜，上饶市千盛电子科技有限公司；DM3 型电子放大镜，上海韧跃电子科技有限公司；SU8010 型扫描电镜，日本 Hitachi 公司。

1.2 方法

1.2.1 自然条件下中国梨喀木虱若虫浸没于蜜露情况调查

于2024年6月中旬，在梨园随机选取30株梨树，于每株梨树东、南、西、北4个方位分别随机选择5个枝条，观察统计每个枝条的叶片上中国梨喀木虱若虫浸于蜜露中的情况，若虫体躯完全浸没或腹部浸于蜜露均计为浸于蜜露状态，分别统计1~5龄若虫在蜜露中的浸没个体数，并计算其占比，每次统计约40头，每个龄期重复统计3次。

1.2.2 中国梨喀木虱若虫在浸水条件下的死亡率

前期预实验中配制了与中国梨喀木虱若虫蜜露成分相似的溶液（90%纯净水、9%葡萄糖、1%氨基酸），将若虫浸没其中进行试验，截止7h时试验结果与浸于纯净水时的结果相近，但在水中添加糖类和氨基酸后，水溶液的性质不稳定，放置时间增长易招致杂菌，且出现絮状沉淀，可能对若虫的存活产生影响，最终选择纯净水进行浸水试验。

取6支注满纯净水的50 mL 试管，每支试管中各放入20头健康的4龄中国梨喀木虱若虫，使用毛笔轻压浮在水面的若虫，直至其完全浸没沉入水中，静置等待1h后，将梨喀木虱若虫从水中取出，于滤纸上吸干水分，静置10 min后，使用电子放大镜观察并统计其存活情况。其存活情况判断方式为用毛笔触碰，触角或腿部有活动者记为存活，完全不动者记为死亡。采用同样的方法统计浸水3、5、7、12、24 h后中国梨喀木虱若虫的存活情况，每个处理重复6次，试虫不重复使用。

1.2.3 中国梨喀木虱若虫在水中形成气泡膜的观察

在直径 90 mm 的培养皿中注入纯净水，直至水面与上沿齐平，将中国梨喀木虱若虫腹部向下放入培养皿，盖上培养皿盖使若虫完全浸入水中，翻转培养皿，使若虫腹部朝上，利用 DM3 型电子放大镜拍摄若虫腹面形成的气泡膜。

1.2.4 消除气泡膜对若虫浸水后存活的影响

在装有 50 mL 纯净水的试管中加入 1 μ L 非离子表面活性剂有机硅，取 20 头健康有活力的 4 龄中国梨喀木虱若虫完全浸于其中，分别于 3 min 和 10 min 后统计若虫的存活情况，具体操作方法同 1.2.2，每个处理重复 6 次。前期预试验中，对中国梨喀木虱若虫喷施上述溶液，静置于空气中 90 min 后，若虫存活率仍为 100%，表明有机硅表面活性剂本身对若虫无毒害作用。

1.2.5 中国梨喀木虱若虫呼吸系统构造的观察

昆虫呼吸系统的观察采用乳酸浸泡法 (Ruan *et al.*, 2018)，将中国梨喀木虱若虫腹面朝上置于载玻片上，滴加适量乳酸于虫体后，盖上盖玻片，无需挤压盖玻片，保证虫体完整，补充乳酸至没有气泡。将制作好的玻片转移至光学显微镜下观察，于 2 h 内连续观察，每 5 min 拍照记录，观察乳酸对虫体的溶解情况，直至气管被乳酸完全溶解。

根据乳酸浸泡后显示的若虫呼吸系统，利用绘图软件 Sketbook 和 Photoshop 2023 手绘中国梨喀木虱若虫呼吸系统示意图。

1.2.6 中国梨喀木虱若虫气门的电镜扫描和观察

选取 4 龄中国梨喀木虱若虫，用纯净水清洗虫体，并用无尘纸擦净水分，将若虫整体放入 2.5% 的戊二醛溶液中固定过夜，磷酸缓冲液冲洗 3 次后，依次在 30%、50%、70%、80%、90%、95% 和 100% 的无水乙醇中梯度脱水，之后使用临界点干燥仪干燥，将制备好的样品经离子溅射仪镀金、粘台，最后在扫描电镜下，观察和拍摄中国梨喀木虱若虫气门。

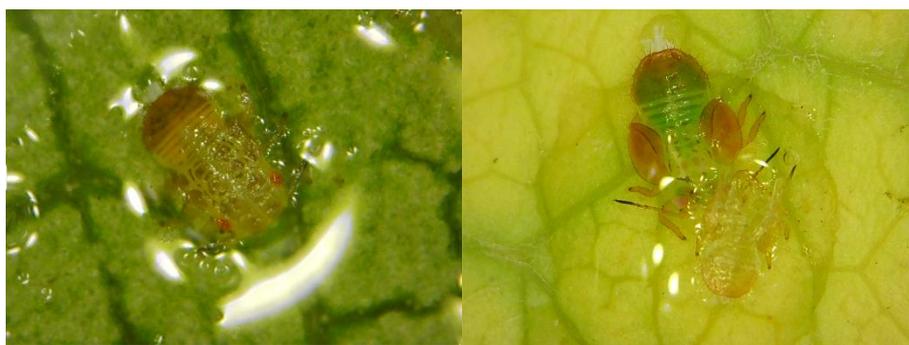
1.3 数据处理

使用 Microsoft Excel 2013 软件进行数据整理与作图，利用 IBM SPSS 27 软件对中国梨喀木虱若虫浸于蜜露中的情况及在水中的存活情况进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)，并用 Duncan 氏新复极差法进行多重比较；并用 Pearson 相关性分析法分析处理时长和若虫死亡率之间的关系；对消除气泡膜后中国梨喀木虱若虫的存活情况进行非参数检验 (Kruskal-Wallis Test)。

2 结果与分析

2.1 自然条件下中国梨喀木虱若虫浸没于蜜露情况

调查结果表明，除预羽化若虫外，其余各龄期若虫均可浸没于蜜露中 (图 1)，若虫浸没占比达 76% 以上。中国梨喀木虱不同龄期若虫浸于蜜露的占比差异显著 ($P < 0.001$, $F = 19.497$)，以 2 龄梨喀木虱若虫浸于蜜露的占比最高，为 99.00% \pm 1.00%；3~5 龄若虫浸于蜜露中的比例依次降低，分别为 90.00% \pm 2.00%、85.00% \pm 1.73%、82.00% \pm 3.00%；1 龄若虫处于蜜露中的比例最低，为 76.67% \pm 1.20% (图 2)。



A B

图1 自然条件下浸没于蜜露中的中国梨喀木虱若虫

Fig. 1 *Cacopsylla chinensis* nymph immersed in honeydew at the natural condition

注：A，为低龄中国梨喀木虱若虫；B，为高龄中国梨喀木虱若虫。Note：A was early instar nymph of *C. chinensis* immersed in honeydew； B was the late instar nymph of *C. chinensis* immersed in honeydew

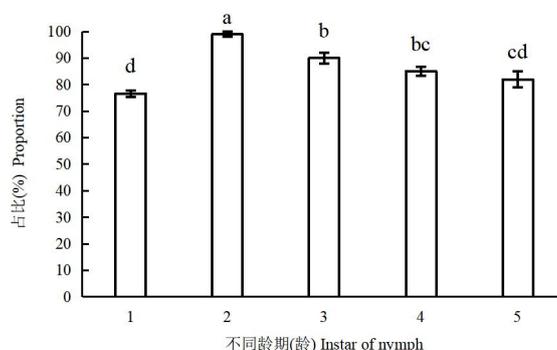


图2 自然条件下中国梨喀木虱不同龄期若虫浸于蜜露中的占比情况

Fig. 2 Proportion of *Cacopsylla chinensis* nymph immersed in honeydew at the natural condition

注：图柱上不同小写字母表示经 Duncan 测验差异极显著 ($P < 0.001$)，下同。Note：Different lowercase letters on the column indicated significant differences by Duncan's test ($P < 0.001$). The same below.

2.2 中国梨喀木虱若虫在浸水条件下的死亡率

4龄若虫在浸水条件下的死亡率随浸水时长的延长而增加 ($P < 0.001$, $F = 46.31$)。浸水 1 h，中国梨喀木虱若虫死亡率最低 ($2.50\% \pm 1.12\%$)；浸水处理 3、5、7 h 后，若虫死亡率逐渐升高，依次为 $17.68\% \pm 3.01\%$ 、 $29.66\% \pm 4.00\%$ 、 $31.87\% \pm 2.77\%$ ；浸水 12 h 时，若虫死亡率显著升高为 $52.14\% \pm 5.08\%$ ；浸水处理 24 h 后，中国梨喀木虱若虫的死亡率最高，达到 $64.47\% \pm 2.43\%$ ，其致死中时 LT_{50} 为 12.47 h (图 3)，若虫死亡率与浸水处理时长经 Pearson 相关性分析表明，二者呈明显正相关 ($P < 0.01$)。

对浸没于水中的中国梨喀木虱若虫虫体的观察发现，若虫腹部末端和翅芽下存在气泡膜 (图 4)。

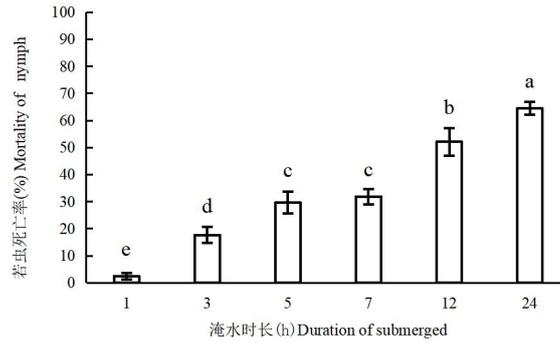


图 3 不同浸水时长的中国梨喀木虱若虫死亡率

Fig. 3 Mortality of *Cacopsylla chinensis* nymphs with different duration of immersion

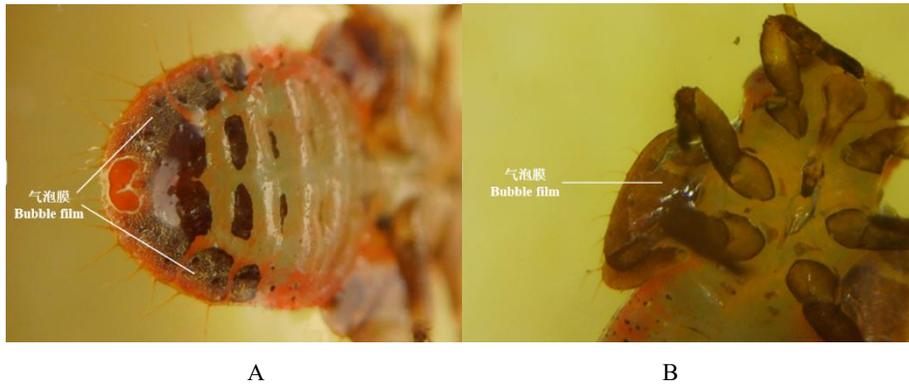


图 4 浸没于水中的中国梨喀木虱若虫

Fig. 4 *Cacopsylla chinensis* nymph immersed in water

注：A，为水中中国梨喀木虱若虫腹部末端形成的气泡膜；B，为水中中国梨喀木虱若虫翅芽下形成的气泡膜。Note: A, bubble film formed at the postabdomen of *C. chinensis* nymph immersed in water; B, bubble film formed under the wing buds of *C. chinensis* nymph immersed in water

2.3 消除气泡膜后对中国梨喀木虱若虫存活的影响

根据 2.2 结果推测若虫可能借助气泡膜中的空气在水中呼吸，为进一步探明气泡膜在中国梨喀木虱若虫呼吸中的作用，在纯净水中加入表面活性剂降低水的表面张力，使梨喀木虱若虫腹部和翅芽下不能形成气泡膜后，发现梨喀木虱若虫存活明显受到影响 ($P < 0.001$)。中国梨喀木虱若虫浸没于添加有表面活性剂的水中 3 min 时，其死亡率为 $8.33\% \pm 1.67\%$ ；10 min 时，其死亡率达到了 $95.00\% \pm 1.83\%$ ，均显著高于对照纯净水的 10 min 的死亡率 $0.83\% \pm 0.83\%$ (图 5)。表面活性剂的加入，消除了中国梨喀木虱若虫体表的气泡膜，水分穿过疏水毛，导致梨喀木虱若虫窒息而亡。

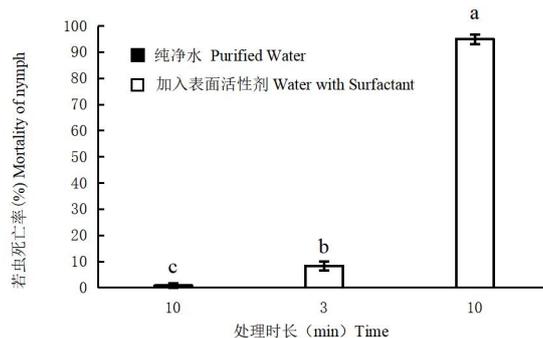


图 5 不同浸水处理下中国梨喀木虱若虫的死亡率

Fig. 5 Mortality of *Cacopsylla chinensis* nymphs with different immersion treatments

2.4 中国梨喀木虱及其他木虱科若虫呼吸系统的显微观察

2.4.1 中国梨喀木虱及其他木虱科若虫气门的分布特点比较

在试验 2.2 中国梨喀木虱若虫浸水试验中，气泡膜存在的区域均有气门分布，梨喀木虱共有 5 对气门，前中胸和中后胸侧面的近胸足着生处各一对，若虫腹面末端 3 个体节的近体外缘处各 1 对。皂角幽木虱、枇杷木虱和柑橘木虱若虫气门数量及分布位置与中国梨喀木虱若虫相似，供试的其他木虱科若虫胸部气门数均为 2 对，但腹部气门数量存在差异，枸杞木虱和洋葱线角木虱若虫的腹部有 4 对气门，桑木虱和黄栌丽木虱若虫的腹部有 5 对气门（图 9）。光学显微镜（图 6）和扫描电镜显微观察中国梨喀木虱若虫发现（图 7、图 8），不同于体壁其他部位，其若虫腹部气门区及翅芽上有长约 90 μm 的密集刺状疏水毛，这些疏水毛可储存空气，在气门周围形成气泡膜供梨喀木虱若虫在水中或蜜露中呼吸，同时形成的气泡膜阻挡了水分进入气门。



图 6 中国梨喀木虱若虫气门周围的刺状疏水毛

Fig. 6 Spinous hydrophobic setae inserted around the spiracles of *Cacopsylla chinensis* nymphs



图 7 中国梨喀木虱腹面扫描电镜图

Fig. 7 SEM image of venter of *Cacopsylla chinensis* nymphs



图 8 中国梨喀木虱若虫气门被刺状毛密集环绕的扫描电镜图

Fig. 8 SEM image of spiracles surrounded by spiny setae of *Cacopsylla chinensis* nymphs

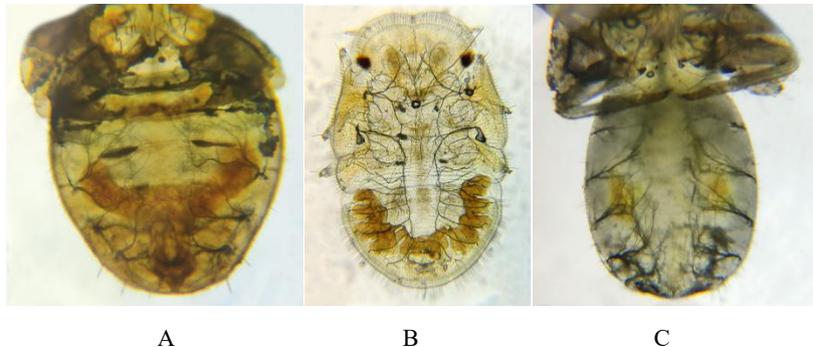


图 9 光学显微镜下不同木虱科若虫的呼吸系统

Fig. 9 Respiratory system of different Psyllidae nymphs under optical microscope

注：A，为皂角幽木虱若虫；B，为枸杞木虱若虫；C，为桑木虱若虫。Note: A, *E. robinae* nymphs; B, *B. gobica* nymphs; C, *A. mori* nymphs.

2.4.2 中国梨喀木虱若虫气管的分布特点

利用乳酸浸泡法对中国梨喀木虱若虫的呼吸系统观察发现（图 10），中国梨喀木虱若虫拥有完整的气管系统，其气管主要对称分布于体躯两侧，侧纵干气管最前端位于前胸后缘，分出的二级气管延伸至头部，三级气管及微气管与头部的触角、复眼、足等器官相连，侧纵气管最末端位于腹部末端，同时分出气管与另一侧纵干气管相连，形成腹气管连锁。

体内两侧的侧纵干气管在胸部分出 2 支二级气管，并与气门气管相连，腹部分出 7 支二级气管，其中靠近腹部末端的 3 个分支与气门气管相连，与气门相连的气管可见明显的螺旋状结构。不同龄期的中国梨喀木虱若虫的气管分布情况相同，其呼吸系统示意图如图 11 所示。



图 10 中国梨喀木虱若虫呼吸系统

Fig. 10 Respiratory system of *Cacopsylla chinensis* nymphs

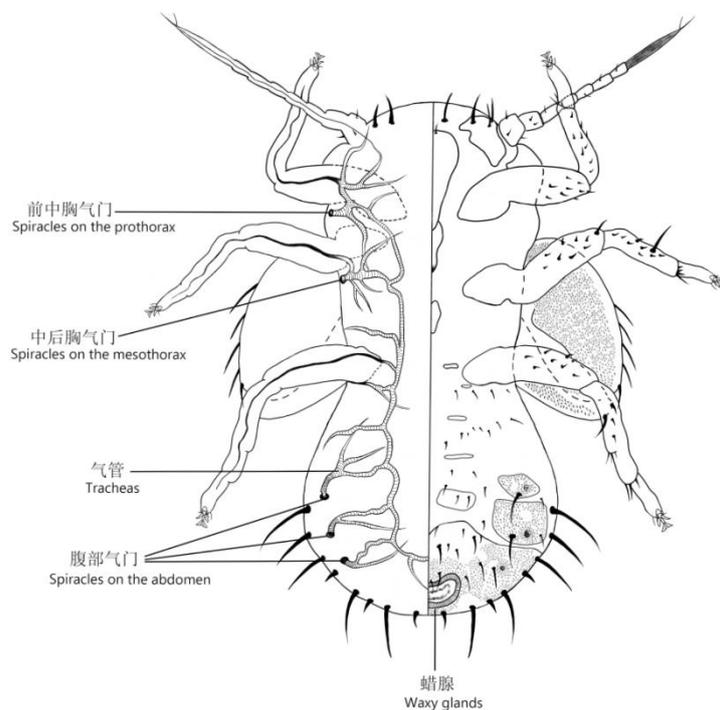


图 11 中国梨喀木虱若虫呼吸系统示意图

Fig. 11 Respiratory system schematic diagram of the *Cacopsylla chinensis* nymph

3 结论与讨论

中国梨喀木虱若虫呼吸系统由气管、微气管及气门等组成，气管通过气门与外界相连来完成气体交换。中国梨喀木虱若虫每个体节上均有气管分支，但并非每个气管分支末端

均有气门与外界相连。中国梨喀木虱若虫共 5 对气门，胸部 2 对，分别位于中胸和后胸，腹部 3 对气门，位于腹部末端的 3 个体节上。其气门数量及分布特点与笔者观察的皂角幽木虱、柑橘木虱和枇杷木虱若虫相似，但与洋葱线角木虱、枸杞木虱不同，这 2 种木虱若虫气门分布方式为：胸部气门为 2 对，腹部气门为 4 对；而桑木虱和黄栌丽木虱若虫腹部有 5 对气门，这种气门数量的差异可能是不同种木虱在与环境、寄主等的长期适应及进化过程中形成的（Hodkinson, 2009; Mauck *et al.*, 2024）。

中国梨喀木虱虽为陆生昆虫，但因其若虫蜡腺位于腹部，在分泌蜜露过程中，蜜露常浸没腹部或整个虫体，前期田间调查发现，自然条件下浸没于蜜露中的若虫可以长时间保持静止状态，在没有扰动的前提下可以保持浸没于蜜露中近 5 h，之后会爬出蜜露或翘起腹部进行呼吸。将中国梨喀木虱若虫完全浸于水中 24 h 后发现，中国梨喀木虱若虫仍有 35.5% 的存活率，在浸水梨喀木虱若虫的翅芽及腹部末端气门部位分布有一层气泡膜，进一步通过扫描电镜观察若虫腹面发现，若虫腹部气门周围环绕排列着密集的超微刺状毛，同样在腹面翅芽上也密生超微刺状毛，这种刺状毛形成的空间结构与荷叶表面排列的小乳突构造相似，遇水成膜并形成疏水表面（Neinhuis, 1997）。当中国梨喀木虱若虫浸于水中时，气门周围的超微毛状结构间充满空气并隔离水分形成气泡膜，气泡膜一方面阻止了水分进入气门，另一方面气膜中的空气通过气门进入气管供若虫呼吸和气体交换。与水生昆虫龙虱 *Dytiscidae* 相似的是，气门周围存储的空气泡或气膜使两者可以在水中呼吸，当气泡中氧气消耗殆尽，龙虱需要重新浮出水面，再次携带气泡（王晓玲等, 2010），中国梨喀木虱若虫也需翘起腹部或爬出蜜露重新获取空气。将桑木虱（无超微毛状结构的）若虫浸于水中后发现，其若虫体表不能形成气泡膜，30 min 后，死亡率达 89%。为验证气泡膜的作用，在水中加入非离子表面活性剂破坏疏水毛在若虫气门周围形成的气泡膜后，10 min 内中国梨喀木虱若虫便大量死亡，进一步证明了疏水毛形成的气泡膜对梨喀木虱若虫的水中呼吸起到了关键作用。

蜜露是中国梨喀木虱若虫的代谢产物。2 龄若虫日均排蜜量近 6 倍于自身体重（盖英萍等, 2000），田间调查也发现 2 龄若虫在蜜露中浸没比例最高；1 龄若虫虽然有较高的排蜜量，但其浸没于蜜露的比例却最低，可能是由于 1 龄若虫未发育完全，翅芽较小，翅芽表面及气门周围刺状疏水毛也较少，若虫在蜜露中的呼吸能力较弱导致；5 龄若虫日均排蜜量虽然增加，但仅为体重的 1.34 倍，由于其临近羽化，分泌蜜露相对减少，浸在蜜露的占比也相对较低。蜜露的排泄除有助于维持中国梨喀木虱体液的平衡外，还在自然界中发挥着重要的生态学功能，蜜露中含有糖、氨基酸、微量元素等物质，天敌可通过取食蜜露来补充水分、营养、延长寿命、提高繁殖力（Burger, 2002; 陆宴辉等, 2005）；同时蜜露因其自身黏性或吸引来蚂蚁的保护，妨碍到天敌的接近或捕食（Nelson & Mooney, 2022），如中国梨喀木虱蜜露的存在明显影响到天敌小花蝽的捕食（Ge *et al.*, 2020），田间调查也发现，草蛉、瓢虫等天敌的低龄幼虫被中国梨喀木虱若虫分泌的蜜露黏住致死，

蚂蚁的存在也常干扰到天敌的捕食。中国梨喀木虱若虫浸没于蜜露的这一行为，一方面降低了被天敌寄生或捕食的风险，另一方面也减少了暴露于外因表皮水分蒸发带来的不利影响，提高了它的自然存活率。

本研究明确了中国梨喀木虱若虫呼吸系统的组成及特点，另明确了中国梨喀木虱若虫在蜜露或水中通过气泡膜进行呼吸，其腹部及翅芽上的超微疏水毛是气泡膜形成的关键。根据本文研究结果，建议在实施防治的过程中，通过在药剂中加入表面活性剂等相关助剂，破除蜜露和若虫形成的气膜，迫使若虫暴露于外，以提高药剂对中国梨喀木虱若虫的防治效果，如魏明峰等（2019）研究发现在吡虫啉等药剂中加入表面活性剂后明显地提高了对梨木虱的杀灭作用。另结合笔者实践研究，在水中加入适量表面活性剂并混合油剂后，喷施到蜜露包裹的中国梨喀木虱若虫虫体后，30 min 后若虫死亡率可达到约 68%（数据未发表），其原理是利用表面活性剂破除若虫疏水毛形成的气泡膜后，分散在水中的小油滴堵塞若虫气门后，使其物理窒息而亡，降低虫口数量的同时也减少了对化学农药依赖，且不易产生抗性，有助于绿色、安全生产。

参考文献（References）

- Alba-Tecedor J, Alba-Alejandre I, Vega FE. Revealing the respiratory system of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*; Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) using micro-computed tomography [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 17753.
- Burger J. How to Behave? Evolution of Host-handling Behavior in the Whitefly Parasitoid *Encarsia formosa* [D]. Netherlands: Wageningen, Wageningen Universiteit, 2002.
- Gai YP, Ji XL, Sun XG, et al. Honeydew excretion and amino acids in honeydew of *Cacopsylla chinensis* [J]. *Entomological Knowledge*, 2000, 37 (6): 333-335. [盖英萍, 冀宪领, 孙绪良, 等. 中国梨木虱若虫的排蜜规律及蜜露中氨基酸成分的研究 [J]. 昆虫知识, 2000, 37 (6): 333-335]
- Ge Y, Liu PP, Zhang L, et al. A sticky situation: Honeydew of the pear psylla disrupts feeding by its predator *Orius sauteri* [J]. *Pest Management Science*, 2020, 76 (1): 75-84.
- Harrison JF, Greenlee KJ, Verberk WCEP. Functional hypoxia in insects: definition, assessment and consequences for physiology, ecology and evolution [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63 (1): 303-325.
- Harrison JF, McKenzie EKG, Talal S, et al. Air sacs are a key adaptive trait of the insect respiratory system [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2023, 226 (10): jeb245712.
- Hodkinson DI. Life cycle variation and adaptation in jumping plant lice (Insecta: Hemiptera: Psylloidea): A global synthesis [J]. *Journal of Natural History*, 2009, 43 (1-2): 65-179.
- Li M, Liu ZQ. Research progress on wax glands and their waxy secretions in insects [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2022, 44 (5): 1154-1162. [李敏, 刘志琦. 六类常见泌蜡昆虫的蜡腺和蜡分泌物研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (5): 1154-1162]
- Lu YH, Shi XL, Zhong CX, et al. Impacts of honeydew on the growth, fecundity and foraging behavior of natural enemies [J]. *Entomological Knowledge*, 2005, 42 (4): 379-385. [陆宴辉, 史晓利, 仲崇翔, 等. 蜜露对天敌昆虫生长繁殖及搜寻行为的影响 [J]. 昆虫知识, 2005, 42 (4): 379-385]
- Mauck KE, Gebiola M, Percy DM. The hidden secrets of Psylloidea: Biology, behavior, symbionts, and ecology [J]. *Annual Review of Entomology*, 2024, 69: 277-302.
- Miller PL. Respiration- aerial gas transport. In: Rockstein M ed. *The Physiology of Insecta*. 2nd ed. Vol. VI. [M]. New York: Academic Press, 1974.
- Neinhuis WB. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces [J]. *Planta*, 1997, 202 (1): 1-8.
- Nelson AS, Mooney KA. The evolution and ecology of interactions between ants and honeydew-producing hemipteran insects [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2022, 53: 379-402.
- Raś M, Iwan D, Kamiński MJ. The tracheal system in post-embryonic development of holometabolous insects: A case study using the mealworm beetle [J]. *Journal of Anatomy*, 2018, 232 (6): 997-1015.
- Ruan Y, Li Y, Zhang M, et al. Visualisation of insect tracheal systems by lactic acid immersion [J]. *Journal of Microscopy*, 2018, 271 (2): 230-236.

- Wang XL, Fang J, Wang LN. Morphological structure of *Cybister japonicus* [J]. *Journal of Baicheng Normal College*, 2010, 24 (3): 34-40. [王晓玲, 房骄, 王丽娜. 黄缘龙虱形态结构的研究 [J]. 白城师范学院学报, 2010, 24 (3): 34-40]
- Wei MF, Yao Z, Fan QL, *et al.* Synergism effect of organosilicone additive on pesticides against *Cacopsylla chinensis* (Hemiptera: Psyllidae) [J]. *China Fruits*, 2019, 5: 54-57. [魏明峰, 姚众, 范巧兰, 等. 有机硅助剂对防治中国梨喀木虱药剂的增效作用 [J]. 中国果树, 2019, 5: 54-57]
- Wei MF, Yao Z, Li Z, *et al.* Effect of kaolin particle coating on host selection, oviposition of pear psylla *Cacopsylla chinensis* (Hemiptera: Psyllidae) and its application efficacy [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (4): 991-997. [魏明峰, 姚众, 刘珍, 等. 高岭土颗粒涂布对中国梨喀木虱寄主选择、产卵的影响及应用效果 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (4): 991-997]
- Whalley P, Jarzembowski EA. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland [J]. *Nature*, 1981, 291 (5813): 317.
- Yang JK, Li FS. An examination of the pear psylla - seven new species (Homoptera: Psyllidae) [J]. *Entomotaxonomia*, 1981, 1: 35-47. [杨集昆, 李法圣. 梨木虱考—记七新种 (同翅目:木虱科) [J]. 昆虫分类学报, 1981, 1: 35-47]
- Yin HC, Li JH, Wan P. Effect of temperature on honeydew secretion amount and body weight of *Saccharosydne proceru* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2018, 30 (10): 1694-1698. [尹海辰, 李建洪, 万鹏. 温度对长绿飞虱蜜露分泌量及体质量的影响 [J]. 浙江农业学报, 2018, 30 (10): 1694-1698]
- Zhang BB, Zhang ZL, Hei HF, *et al.* Review of insect honeydew research methods [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (2): 466-473. [张蓓蓓, 张泽龙, 何海芳, 等. 昆虫蜜露研究方法 [J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (2): 466-473]
- Zhao LL, Wei J, Liu ZH, *et al.* Study on the relation between key occurrence periods of pear psylla and air temperature [J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2021, 37 (5): 68-72. [赵龙龙, 卫洁, 刘朝红, 等. 中国梨木虱关键发生期与气温关系研究 [J]. 上海农业学报, 2021, 37 (5): 68-72]
- Zhao LL. Reason analysis of *Cacopsylla chinensis* overran and suggestions for prevention and control [J]. *Special Economic Animals and Plants*, 2020, 23 (11): 77-79. [赵龙龙. 中国梨木虱成灾原因分析及防治建议 [J]. 特种经济动植物, 2020, 23 (11): 77-79]
- Zheng XL, Lu C, Lei CL. Breathing patterns of aquatic insects [J]. *Bulletin of Biology*, 2008, 43 (3): 5-8. [郑霞林, 鲁冲, 雷朝亮. 水生昆虫的呼吸方式 [J]. 生物学通报, 2008, 43 (3): 5-8]