



全国高等农林院校“十一五”规划教材

蜜蜂生理学

Mifeng Shengli xue

黄少康 主编



中国农业出版社

9.557.7
22
E

Q969.557.7
20122

阅 览

全国高等农林院校“十一五”规划教材

蜜 蜂 生 理 学

黄少康 主编



中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

蜜蜂生理学/黄少康主编. —北京: 中国农业出版社, 2010.12

全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978-7-109-15262-5

I. ①蜜… II. ①黄… III. ①蜜蜂—昆虫学: 生理学
—高等学校—教材 IV. ①Q969.557.705

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 242326 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

策划编辑 武旭峰

文字编辑 武旭峰

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2011 年 3 月第 1 版 2011 年 3 月北京第 1 次印刷

开本: 820mm×1080mm 1/16 印张: 13.75

字数: 322 千字

定价: 29.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

编写人员

主 编 黄少康 福建农林大学

参 编 (按姓名笔画排序)

王丽华 福建农林大学

孙亮先 泉州师范学院

苏松坤 浙江大学

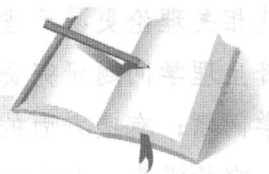
李江红 福建农林大学

吴黎明 中国农业科学院

郑火青 浙江大学

颜伟玉 江西农业大学

前言



蜜蜂生理学是研究蜜蜂组织、器官、系统的结构和功能以及代谢调控规律的科学，同时还探讨以群体为单位的相关生理学问题。它是一门源于蜜蜂生物学的基础理论学科，但又不同于蜜蜂生物学，其重点在于揭示蜜蜂生物学外在表象的内部规律。它与蜜蜂病理学、蜜蜂遗传学、蜜蜂饲养管理学、昆虫生理学等学科有着密切的联系。

本书为国内第一部有关蜜蜂生理学的本科教材。本书的出版，首先要感谢福建农林大学蜂学学院前院长陈崇羔教授。1997年，陈老师根据学科发展的需要，把开设《蜜蜂生理学》新课的任务交给了我。于是，我以 Wigglesworth V.B. 主编的《Insect Physiology》(1985年)、王荫长主编的《昆虫生理生化学》(1994年)等专著为范本，收集了有限的一些蜜蜂生理学研究资料，编写了一本《蜜蜂生理学》试用教材，于1999年开始为蜂学专业开设蜜蜂生理学课程。此后，搞了多年蜜蜂病理学教学研究的我，才发现有太多蜜蜂生理学问题值得去学习、研究和探索。经过十多年的学习和累积，不仅丰富了我的蜜蜂生理学教材和课堂内容，同时也加深了我对蜜蜂的了解，因此决定编写本书并正式出版。

近十几年来，生命科学研究的新理论、新方法层出不穷，成果卓著。分子生物学研究手段的迅速提升，基因、蛋白质等分子信息不断丰富，为昆虫生理学、蜜蜂生理学的研究和发展起到了巨大的推动作用。2006年，蜜蜂基因组测序完成，标志着蜜蜂科学研究进入了一个新的时代，为人类揭开蜜蜂生命规律提供了一个强有力的公共资源平台。让人欣喜的是，在科学技术的物质形态有了飞速发展的同时，虚拟的网络技术也为推动学科的进步作出了巨大的贡献。自从我校开通了知网(CNKI)、重庆维普(VIP)、ScienceDirect等全文科技期刊电子数据库后，又有PUBMED等众多公共开放的科技文献网络资源，相关资料的查询和收集不再是最令人头痛的问题，使我能浏览到较为全面的、大量的国内外相关研究成果，为编写本书提供了重要保障。

在本书的编写过程中，力求从蜜蜂的形态结构入手，进而阐述内部生理机制，

为使相关理论更易于理解,还精心选配了直观的图、表加以说明。尽管如此,有些蜜蜂生理学问题研究资料稀少,不得不借助于其他昆虫的生理成果来说明蜜蜂的生理学问题;有些方面的研究深度不够,机理不明,结论相左,使得部分内容略显粗浅,有待提高;有些机理复杂,内容深奥,未能详尽,读者还可以寻找相关文献扩展阅读。

本教材的具体编写分工为:第一、七章,吴黎明;第四章,李江红;第五章,孙亮先;第八章的第一、二、三、四、六节,王丽华,第五节,王丽华、郑火青;第十章第一、二、四、五节,苏松坤,第三节,颜伟玉;第二、三、六、九章,黄少康。最后由黄少康统稿。本书可供蜂学、动物科学、生物科学等专业使用,也可作为广大养蜂工作者和研究者的参考书。

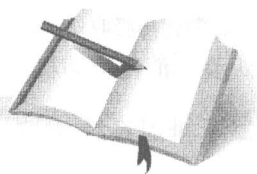
本书的编写和出版,得到福建农林大学出版基金和蜂学学院出版基金的资助,特此表示深深的谢意。同时要感谢多位同行抽出宝贵时间加入编写队伍,为书稿的编写付出了辛勤的劳动。

鉴于学科发展日新月异,编者的水平、能力、时间所限,书中的不妥之处在所难免,希望读者批评指正,意见和建议可发邮件至 shaokanghuang@yahoo.com.cn,以便在修订时改进。

黄少康

2011年2月

目 录



前言

第一章 体壁	1
第一节 体壁的结构与功能	1
一、体壁的结构	1
二、体壁的附属物	5
三、体壁的功能	7
第二节 表皮的化学组成	8
一、几丁质	8
二、蛋白质	12
三、脂类	13
四、酚类	13
五、色素	13
第三节 体壁的形成	14
一、蜕皮	14
二、鞣化与骨化	18
第四节 体壁代谢的激素调控	20
一、蜕皮的激素调控	21
二、表皮骨化和鞣化作用的激素调控	21
第二章 消化与吸收	23
第一节 消化道的结构	23
一、前肠	23
二、中肠	24
三、后肠	25
第二节 营养	26
一、糖类营养	26
二、蛋白质营养	27
第三节 消化与吸收	30
一、消化酶	30

二、消化与吸收	33
第四节 消化道菌群	38
第三章 排泄系统	40
第一节 马氏管和直肠	40
一、马氏管的结构	40
二、直肠的结构	41
第二节 昆虫的主要代谢废物	42
一、尿酸	42
二、尿囊素与尿囊酸	43
三、脲和氨	43
四、其他排泄物	44
第三节 马氏管的运输机制	45
一、原尿的产生机制	45
二、水分和离子的重吸收	47
三、排泄的激素调节	47
第四章 呼吸及能量	49
第一节 呼吸系统的结构	49
一、气门的构造	49
二、气管及其分布	50
三、微气管	52
第二节 呼吸生理	52
一、开放式呼吸	52
二、气门开闭的调控	52
三、气体交换	53
四、呼吸代谢	54
第三节 能源物质的合成	55
一、糖类的合成	55
二、脂肪的合成	56
三、氨基酸的合成	56
第四节 物质的分解代谢	56
一、糖类的代谢	57
二、脂肪的代谢	59
三、氨基酸的代谢	61
四、电子传递链	61
五、能源物质的激素调控	62

六、基质的调控作用	63
第五节 能量代谢	63
一、采集蜂的能耗	63
二、体温调节	64
三、糖的储存与利用	65
第六节 脂肪体	66
一、营养细胞和绛色细胞	66
二、生物功能	67
第五章 肌肉与运动	69
第一节 肌肉的类型	69
第二节 肌肉的组织结构	70
一、肌纤维	71
二、肌原纤维	72
第三节 肌微丝的结构与收缩机制	72
一、粗肌丝	72
二、细肌丝	73
三、肌肉收缩的滑行学说	75
第四节 肌肉的兴奋性与肌肉收缩	76
一、肌肉的兴奋性	77
二、肌肉的收缩性	78
三、肌肉收缩的调控	79
四、肌肉收缩的基本过程	80
第五节 飞行运动	82
一、翅的飞行控制	82
二、飞行肌的作用机制	84
三、飞行的能量消耗	85
第六章 神经系统	86
第一节 神经系统结构	86
一、神经细胞	86
二、神经节	88
三、神经系统	88
第二节 蕈状体	91
一、蕈状体的结构	91
二、蕈状体的发育	92
三、蕈状体的功能	94

第三节 神经信号传导的生理基础	95
一、膜离子通道	95
二、电压门通道	95
三、化学门通道	95
四、离子泵	96
五、化学信使	97
六、突触	100
第四节 神经系统的电活动	101
一、静息电位	101
二、分级电位与动作电位	102
第五节 感觉	103
一、嗅觉	104
二、味觉	107
三、触觉	108
四、听(觉)器	108
五、视觉	110
第七章 循环与环卫	115
第一节 循环器官的结构与功能	115
一、膈和窦	115
二、背血管	116
三、辅搏器	117
四、造血器官	118
第二节 血淋巴的组成	118
一、血细胞	119
二、血浆	121
第三节 血液循环及其生理功能	124
一、心脏搏动	125
二、血液循环	125
三、血液循环的生理功能	126
四、血液的代谢功能	128
第四节 血液的防卫系统	128
一、免疫系统概述	128
二、细胞免疫及其机制	129
三、体液免疫	133
四、蜜蜂行为的防卫作用	138
五、蜜蜂食物和蜂产品的防御作用	139

第八章 生殖生理	140
第一节 生殖器官的结构	140
一、雄性内生殖系统	140
二、雌性内生殖系统	141
第二节 精子的发生与形成	142
一、精子的发生	143
二、精子的结构	143
三、精子的活力	143
第三节 卵子的发生	144
一、卵子发生的过程	144
二、卵黄原蛋白的吸收与卵巢发育	145
三、卵子的结构与卵子的发生	145
四、卵子的发育	146
第四节 受精	146
一、受精	146
二、性别调控	148
第五节 海角蜜蜂的生殖特征	150
一、海角蜜蜂工蜂的生殖特征	150
二、海角蜜蜂的危害	152
第六节 激素对卵黄蛋白合成的调控	153
一、卵黄原蛋白的特征	153
二、激素对卵黄原蛋白合成的影响	153
三、卵黄原蛋白参与免疫衰老调节	154
第九章 内分泌系统	155
第一节 内分泌细胞和器官	155
一、神经分泌细胞	155
二、心侧体	156
三、咽侧体	156
四、前胸腺	157
第二节 激素类型与功能	158
一、促前胸腺激素和抑前胸腺激素	158
二、蜕皮激素	160
三、保幼激素	162
第三节 雌性蜂的级型分化	169

第十章 外分泌腺	171
第一节 上颚腺	172
一、上颚腺的形态与发育	172
二、上颚腺分泌物	172
第二节 咽下腺	177
一、咽下腺的形态	177
二、咽下腺的发育	178
三、咽下腺活性指标	179
四、影响咽下腺活性的因素	179
五、咽下腺分泌的蛋白	179
第三节 唾液腺	180
一、幼蜂的唾液腺	180
二、成年蜂的唾液腺	181
第四节 毒腺	182
一、毒腺的形态与发育	182
二、蜂毒的成分和生物效能	183
三、报警信息素	187
第五节 蜡腺	187
一、蜡腺的形态与发育	187
二、影响泌蜡的因素	188
参考文献	189



第一章 体 壁

蜜蜂 (*Apis*) 是昆虫中的一种, 它的体壁 (integument) (俗称外骨骼) 在结构和功能上与普通昆虫的体壁大体相似, 是体躯的最外层组织, 覆盖整个身体, 是良好的保护层, 也是保护内脏、调节体温、阻止水分过分蒸发、抵御外界异物、免受病菌感染和阻止杀虫剂渗透的屏障。表皮的局部骨化, 赋予体壁以坚韧性, 保持了蜜蜂的形体。体壁内陷形成的内骨骼既能支撑虫体, 又能提供肌肉的着生点。因此, 昆虫体壁具有高等动物皮肤和骨骼的双重功能。

体壁虽然有良好的保护性能, 但对蜜蜂幼虫躯体生长是一个限制, 因此必须周期性蜕皮。表皮细胞特有的分泌功能, 能不断地产生新表皮替代旧表皮, 其中有大量的脂类、氨基酸、蛋白质、糖类等参与代谢。因而, 体壁也是一个复杂的代谢库, 这些过程又受到激素的调节和控制。

体壁上有各种特化的感觉器官和腺体, 用以接受环境刺激和分泌各种能调节蜜蜂行为的化合物。体壁内陷还可形成虫体的部分器官, 如气管系统、消化道的前肠和后肠、生殖系统的某些部分等。

第一节 体壁的结构与功能

一、体壁的结构

蜜蜂的体壁来源于外胚层, 由外到内可分为表皮层、皮细胞层和底膜三部分 (图 1-1)。表

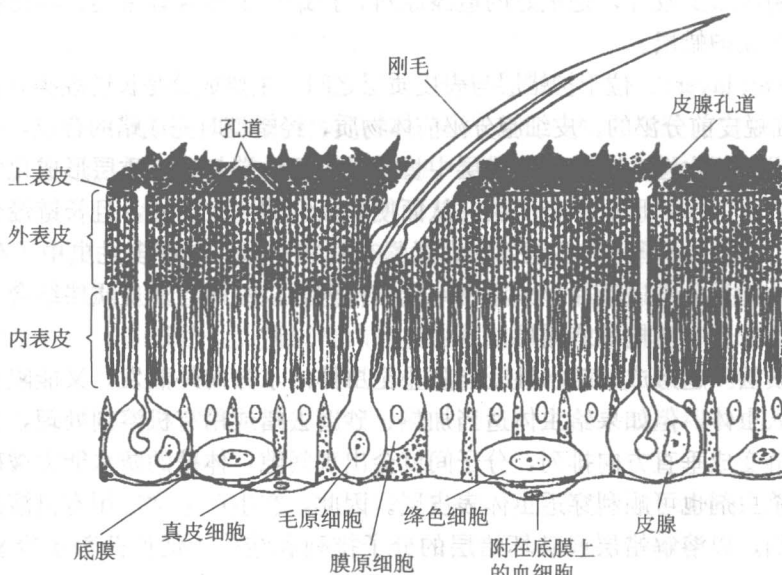


图 1-1 昆虫体壁的模式结构
(仿 Hackman, 1971)

皮层是皮细胞分泌的产物，底膜则由血细胞分泌而成。

根据不同部位的功能需要，体壁的结构和组成也会发生相应变化。如各体节的背板和腹板常骨化成骨片，尤其是在肌肉发达的头、胸和附肢，表皮常内陷成脊、幕骨或悬骨等“内骨骼”，以增加体壁的强度和肌肉的附着面。而节间膜处的表皮则不骨化，使体壁保持一定的柔软性和伸缩性，保证了体躯的弯曲、伸展能力。

(一) 表皮

表皮(cuticle)是皮细胞向外分泌而形成的，位于体壁最外面的几层性质很不相同的非细胞结构。表皮层不仅覆盖整个蜂体以及某些内陷的组织或器官表面，如消化道的前肠、后肠、中输卵管、射精管和一部分多细胞腺体，同时又组成气管系统。

表皮的主要化学成分包括几丁质、蛋白质和脂类。根据其化学组成和结构，表皮层由外向内可分为上表皮和原表皮，原表皮又分为外表皮和内表皮(图1-1)。

1. 上表皮(epicuticle)

上表皮是形成表皮时皮细胞最先分泌的一薄层，覆盖在外表皮外面，也是表皮的最外层和最薄层，厚 $1\sim 3\mu\text{m}$ 。该层不含几丁质，主要成分是蛋白质和脂类。上表皮虽薄，但由若干性质和功能不同的亚层组成，由外到内一般可分为护蜡层、蜡层、外上表皮层和内上表皮层。一些昆虫如吸血蝽的上表皮为4层，这是因为表皮中鞣化的脂蛋白和多元酚形成复合体，构成了多元酚层。蜡螟的上表皮可分为6层，而麻蝇幼虫的上表皮仅2层。

(1) 护蜡层(cement layer): 又称黏胶层，由皮细胞腺分泌，经孔道运输覆盖在蜡层表面形成，经多元酚鞣化后形成鞣化蛋白，性质稳定。护蜡层的功能是保护蜡层，储存类脂，修补表面损伤和防止水分蒸发。护蜡层的物质结构直接决定昆虫体壁的表面性质，如体表的疏水性和亲水性。不同的昆虫中，护蜡层的分布和厚度差异很大。紫胶虫(*Laccifer lacca*)表面，能分泌大量黏胶物质，可制成虫漆胶片，是很好的造漆原料。护蜡层主要含有脂类、鞣化蛋白和蜡质。蜜蜂属昆虫体表不存在护蜡层。

(2) 蜡层(wax layer): 位于护蜡层与表皮质层之间，主要成分是长链烃类以及其他脂肪酸酯和醇，是皮细胞临蜕皮前分泌的。皮细胞分泌前体物质，经蜡道时完成蜡的合成，再到达体表。

蜡层具有很强的疏水性，这是因为蜡层中长链烃的极性端与表皮质层形成化学结合，在表皮质层上面作紧密的定向排列形成单分子层，从而使非极性端一致朝外，且长链烃分子与表皮质层的垂直面形成 25° 夹角，分子间依靠范德华力紧紧交联在一起。在许多昆虫中，存在液相的单分子蜡层，该层中的脂类分子以液晶形式紧密地定向排列，极性端与表皮质层结合。单分子蜡层上是较厚的蜡质，通常还有疏松的蜡霜层。

蜡层与表皮质层一起形成的疏水性既能防止昆虫体内水分向外蒸发，又能阻止外界水分和非脂溶性杀虫剂进入虫体。但如果给虫体适当加热、砂磨去蜡或用有机溶剂处理，长链分子间的作用力被破坏，长链变成垂直方向排列，分子间就会出现间隙，体壁的防水能力被破坏，昆虫就很容易失水死亡，杀虫剂也可顺利穿透虫体表皮层。因此，在生产上常应用有机溶剂配成的乳剂或使用脂溶性杀虫剂，以溶解蜡层或破坏蜡层的分子排列和结构，促使药剂更容易地渗入昆虫体内，以提高药效。

蜡层在虫体上呈不均匀分布，湿度感受器和化学感受器上无蜡层。在蜜蜂、大蜡螟(*Galle-*

ria mellonella) 的表皮中, 具有游离的二元酚类, 能抑制不饱和烃的氧化, 从而使分泌的蜡保持流动状态, 但大多数昆虫体表的蜡呈固态。

(3) 表皮质层 (cuticulin): 也称角质精层, 主要成分是脂蛋白, 被鞣化后性质十分稳定, 具有高度抗降解能力。它可分为薄而致密的外层和厚而疏松的网状内层。外层在新表皮形成时, 由皮细胞最先分泌形成, 它先以膜斑的形式沉积到皮细胞顶膜外侧, 然后连接成整片; 内层则是由绛色细胞分泌的。表皮质层通常含有多元酚和氧化酶, 能够使脂蛋白转化为鞣化蛋白, 进而使表皮质层呈现琥珀色, 质地坚韧, 对有机溶剂和消化酶等有抗性。

表皮质层有孔道与皮细胞相通, 在消化旧表皮时, 通过孔道向外排放皮细胞分泌的蜕皮液, 吸收内表皮消化物。同时又阻止蜕皮液对新原表皮的酶解, 起到选择性的通透屏障作用。

此外, 在吸血蝽的若虫和黄粉甲的幼虫等昆虫的表皮质层与蜡层间还有由绛色细胞分泌形成的多元酚层 (polyphenol layer)。结构致密, 厚度 $0.5 \sim 2.0 \mu\text{m}$, 主要成分是鞣化的脂蛋白与多元酚的复合物, 初始时为疏松联结的液状, 硬化后紧密结合。多元酚的存在使上表皮具高折光率, 多元酚使部分蛋白质鞣化为鞣化蛋白 (或称骨蛋白), 对表皮质层和外表皮的鞣化起着重要作用。

2. 原表皮 (procuticle)

原表皮是皮细胞的主要分泌物, 厚 $10 \sim 200 \mu\text{m}$, 它构成体壁的绝大部分, 主要成分是几丁质与蛋白质构成的复合体。一般含水分 $30\% \sim 40\%$, 几丁质 $20\% \sim 30\%$, 蛋白质 $20\% \sim 30\%$, 无机盐 $3\% \sim 5\%$ (以钙盐为主)。皮细胞在分泌和沉积原表皮时具有节律性, 形成片层结构, 记录了昆虫生长过程中的时间信息。

原表皮部分被鞣化成为坚硬的外表皮, 未鞣化的部分则为内表皮, 有的还存在中表皮。表皮的韧性、弹性就是由原表皮表现出来的。表皮层中有大量的孔道和蜡道, 其大小随昆虫种类而异, 且在表皮中呈不均匀分布。

(1) 外表皮 (exocuticle): 是靠近上表皮的原表皮, 包括所有暗化、鞣化过的部分。该层颜色较深, 是表皮中最硬的一层, 体壁的坚硬程度, 即骨化程度主要由外表皮体现。此层含水量很少, 其中的蛋白质为鞣化蛋白。外表皮的构造最初同内表皮一样, 在脱皮发生时, 才产生差别。当形成原表皮后, 皮细胞层通过孔道分泌酚氧化酶, 从外向内不断地使原表皮中的蛋白质鞣化, 变成坚硬而色深的鞣化蛋白。不同的昆虫, 分泌酚氧化酶的量和时间不同, 因此外表皮的厚度也不同。成虫被鞣化的蛋白质量多, 因此身体坚硬; 幼虫量少, 故身体柔软。

由于蛋白质经过鞣化, 几丁质-蛋白复合体结合紧密, 活性基团减少, 因而失去了柔软性和亲水性, 对蜕皮液有很强的抵抗性。所以当内表皮被蜕皮液消化溶解时, 外表皮不受损害, 最后作为“蜕”的一部分被蜕去。外表皮的特性赋予体壁以骨骼的性能, 蜜蜂的背板、上颚都含有发达的外表皮, 而节间膜等柔软的部分则很少或没有外表皮。此外, 蜕裂线处也没有外表皮, 所以显得颜色很浅, 并且成为蜕裂口。

(2) 内表皮 (endocuticle): 是由皮细胞向外分泌形成的最靠近皮细胞的一层, 也是表皮层中最厚的一层。内表皮一般柔软无色, 质地柔软有韧性, 由几丁质、节肢蛋白及水所组成, 其中水占 $30\% \sim 50\%$ 。

因为不被鞣化, 所以该层具有明显的片层结构, 含有平行的薄片和纵向的孔道。平行薄

片由定向排列的微纤维构成，在上下层间呈连续的螺旋状排布，使表皮上下片层间呈现弧状结构，具有高度的弯曲和伸展性能。当蜜蜂蜕皮时，内表皮可被蜕皮液消化，并被细胞所吸收。

（二）皮细胞

皮细胞层（epidermis）又称真皮层，是位于底膜外侧的排列整齐的一个连续的单细胞层，相邻细胞间靠桥粒（desmosomes）结构进行联结，由它分泌形成表皮。皮细胞一部分在胚胎发育期时，随着外胚层的内陷，发育成为前肠、后肠、气管或生殖道的管壁细胞；另一部分发生特化形成相应的外长物，如鳞片、刚毛、距等；或特化为腺细胞、毛原细胞和膜原细胞，形成工蜂的蜡腺、臭腺等。

皮细胞的生理特点是具有周期性吸收、合成与分泌能力。如蜕皮过程中分泌蜕皮液，消化和吸收旧内表皮，形成新表皮物质；分泌表皮形成蜂体外骨骼；修补伤口等。此外，皮细胞中常含有色素颗粒，具有辐射屏蔽和调节体色等功能。

1. 形态结构

皮细胞平面呈多角形，以单层形式紧密排列。细胞的纵切面大多呈柱状。幼虫和蛹外表皮的多角形花纹是内部细胞形态的反映。在蜕皮前，由于新表皮尚未完全伸展，细胞膜高度曲折内陷，部分细胞会相互重叠。但在蜕去老皮后，细胞伸展，就会成为规则的单层排列形式。

皮细胞的大小、密度和形态结构因昆虫的种类和发育阶段的不同而异，还会随变态和蜕皮而发生周期性变化。平时皮细胞很薄，但在脱皮期间，皮细胞多呈柱形，活动活跃，此时细胞侧膜不明显，细胞核不清晰。沉积新表皮开始时，侧膜出现，胞核明显。在溶解旧表皮和沉积新表皮时，细胞的合成、分泌和吸收都很旺盛，顶膜和底膜的皱褶增多，细胞器数量增多，如内质网、线粒体、高尔基体等，与运输物质有关的微管系统大量出现。

皮细胞的主要生理功能是控制昆虫的蜕皮作用，在蜕皮过程中分泌蜕皮液，消化旧的内表皮并吸收，合成新表皮，同时分泌表皮层，组成昆虫的外骨骼及外长物。另外，皮细胞也参与修补伤口、分泌形成绛色细胞和形成腺体等。

皮细胞内含有橙色和红色的颗粒，使虫体表现色彩，并具有氧化还原作用，可以控制某些昆虫色彩的变化。

2. 胞间联系

皮细胞能够识别自身所处的位置，并与周围的细胞进行联系和协调，按程序分泌和沉积特定的表皮。如用沙漠蝗（*Schistocera gregaria*）上颚部位的皮细胞，培养后能分泌极厚的表皮并能鞣化得十分坚硬，而用最背面的皮细胞，只能产生很薄的表皮，鞣化程度弱。

皮细胞间复杂的横向通讯联络，主要通过侧膜的隔壁联结和间隙联结来进行。在连接区有离子偶联和分子运动，它的膜电阻小于非连接区。细胞间的离子偶联和物质交换的动态是受激素和 Ca^{2+} 的调控。蜕皮激素、cAMP以及 Ca^{2+} 能减少侧膜连接区的离子通透性，而保幼激素则能提高非连接区的离子通透性。皮细胞之间的离子偶联和由浓度、梯度产生的信息交流，还能调节细胞生长和影响形态发生。

3. 皮细胞的特化

皮细胞会发生多种特化，并能形成相应的外长物，如鳞片、刚毛、距等。皮细胞普遍具有腺

细胞的功能，能分泌蜕皮液和表皮物质，而且有一些细胞还专门特化成为大型的分泌细胞，即皮细胞腺。皮细胞腺属外分泌腺，有导管将分泌液送到体表，皮细胞腺比一般细胞大数倍，直径达 $200\sim 300\mu\text{m}$ 。

4. 绛色细胞 (oenocytes)

绛色细胞主要位于胸、腹部，起源于外胚层的大形细胞，由真皮细胞演化而来，但已完全与真皮分离，形成细胞串，分布于腹部气门附近，按体节成群的排列，或单个分散于脂肪体中。细胞呈圆形、椭圆形或纺锤形，直径通常为 $60\sim 100\mu\text{m}$ ，核大，线粒体较少，内质网发达，缺少核糖体蛋白质，有小面积的核糖区。

关于绛色细胞的功能，有排泄物的蓄积，分泌引起细胞分解的酶，磷脂蛋白的合成，蜡的储藏及分泌等多种说法。此外，也认为绛色细胞是一种内分泌器官，与脱皮甾酮的生成有关。

(三) 底膜

底膜 (basement membrane) 又称基膜，紧贴于真皮细胞下面，是体壁的最内层，由血细胞分泌而成；是皮细胞与血腔的隔离层，厚约 $0.5\mu\text{m}$ ，具有选择透性，是含糖蛋白的胶原纤维构成的双层结缔组织。内层为无定型的致密层，外层为网状层，胶原纤维由浆血细胞分泌。底膜作为血淋巴与皮细胞间的渗透屏障，只允许部分物质通过。底膜上黏附着血细胞和绛色细胞，并有神经和微气管通过。

二、体壁的附属物

(一) 体壁的外长物

昆虫体躯多具有突起，如棘、鳞片、刚毛、距、刺等。根据其结构可分为非细胞性外长物和细胞性外长物两类 (图 1-2)。

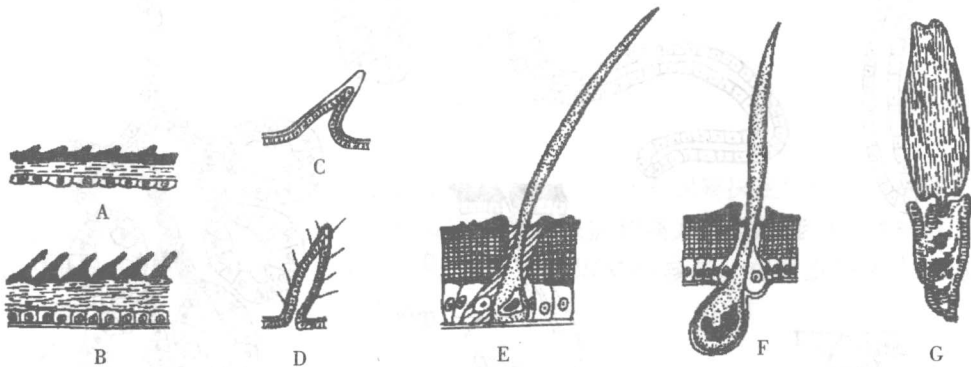


图 1-2 体壁外长物

A. 毛 B. 小棘 C. 刺 D. 距 E. 刚毛 F. 毒毛 G. 鳞片

(仿 Snodgrass, 1956)

1. 非细胞性外长物

非细胞性外长物由表皮外突形成，如微毛、小棘等，是昆虫重要的外部特征。这类外长物不能活动，但具有防御功能，如蜜蜂体表密生的细毛可起到物理屏障作用，抵御杀虫剂，提高天然