

意大利工蜂前胃显微结构观察^{*}

马卫华^{1,2**} 申晋山¹ 郭媛¹ 王强² 崔智芳² 张小民^{2***}

(1. 山西省农业科学研究院园艺研究所 太原 030031; 2. 山西大学生命科学学院 太原 030006)

摘要 通过解剖镜和扫描电子显微镜对意大利工蜂 *Apis mellifera ligustica* L. 前胃的形态结构进行了观察,发现前胃包括前胃瓣和前胃管两部分。前胃瓣是由4个瓣片环围而成,球形,在蜜囊中,每个瓣片的长度约为0.8 mm,前端为三角形结构,可以运动,边长约为0.35 mm,三角形的前缘有较长的毛形结构。在每个三角形顶端各有一个直径约为50 μm 瘤形突起。前胃瓣最大孔径为0.89~1.00 mm,具有调整和控制食物进入中肠的功能。前胃管是一直径0.01~0.02 mm的较为柔软的管道,插入中肠5 mm,该结构可防止中肠食物的倒流。前胃瓣上有7种毛状结构,分布在前胃瓣的不同部位,该结构的功能是分离和过滤、捕捉和感觉功能。本研究为理解工蜂前胃在消化系统中的功能和作用以及昆虫形态学和昆虫分类学提供理论依据。

关键词 意大利工蜂, 前胃, 显微结构

The microstructure of the proventriculus in the worker honeybee, *Apis mellifera ligustica* L.

MA Wei-Hua^{1,2**} SHEN Jin-Shan¹ GUO Yuan¹ WANG Qian²

CUI Zhi-Fang² ZHANG Xiao-Min^{2***}

(1. Institution of Horticulture, Shanxi Academy of Agriculture Sciences, Taiyuan 030031, China;

2. College of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract The structure of the proventriculus of the worker honeybee, *Apis mellifera ligustica* L., was studied using an anatomical lens and scanning electron microscopy. Our observations revealed that the proventriculus consists of a proventricular fold and stomach valve. The proventricular fold is spherical and comprised of four lips about 0.8 mm long in the crop. Its anterior end is triangular in shape, movable, and about 0.35 mm long and the front of this bears a long structure, the trichodeum. Strumae, the diameter of which is about 50 μm , are on the tip of each triangle. The maximum aperture of the proventricular fold is about 0.89–1 mm and has the function of adjusting and controlling the passage of food into the midgut. The stomach valve is 0.01–0.02 mm (10–20 μm) in diameter and is a relatively soft tube that inserts 5 mm into the midgut. This structure can prevent the backflow of food from the midgut. Seven kinds of hair structure are distributed in different parts of the proventricular fold, the function of which is separation and filtration, capture and aesthesis. These observations provide a theoretical basis for comprehending the function of the honeybee digestive system and its significance in insect morphology and taxonomy.

Key words *Apis mellifera ligustica*, proventricular fold, microstructure.

蜜蜂的前胃 (proventriculus) 是位于蜜囊 (crop) 和中肠 (midgut) 之间的一个导管结构,许多学者对该结构,以及该结构在消化道中所起的作用进行了研究,并对多种蜜蜂的前胃结构进行了比较。Bailey (1952) 研究了采集蜂和哺育蜂花粉

进入胃的过程,以及前胃的结构和过滤机制。Snodgrass (1956) 在蜜蜂解剖和生理研究中描述了前胃是位于蜜囊和中肠之间的特化结构,认为这种特化结构具有分离和过滤作用。Peng 和 Marston (1986) 阐述了蜜蜂前胃的过滤机制。杨朝

* 资助项目: 国家蜜蜂产业技术体系建设专项经费 (NYCYTX-43)、国家自然科学基金 (30770239)、山西省科技攻关项目 (20100311020)。

** E-mail: mwhuachina@yahoo.com.cn

*** 通讯作者, E-mail: zhangxm@sxu.edu.cn

收稿日期: 2011-01-12, 接受日期: 2011-03-10

环(1997)在对中蜂 *Apis cerana cerana* 的形态解剖一文中提到前胃的前端有胃嘴,呈“X”形结构,由4个三角唇瓣组成。Serrão(2001,2005,2007)分别对蜜蜂科的94种和逐蜂科的13种前胃结构进行了比较研究。Blatt和Roces(2002)研究了蜜蜂前胃对食物质量和数量的控制。蒋学建(2005)在川硬皮肿腿蜂 *Scleroderma sichuanensis* 雌蜂成虫的消化系统中对其前胃进行了简单描述。Bution等(2010)对蚁类的前胃结构进行了研究。

虽然许多学者对蜜蜂前胃的形态结构进行了研究,但主要着重于前胃的结构、过滤作用以及对花粉粒进入胃的作用过程。本文采用光镜和扫描电镜对意大利工蜂 *Apis mellifera ligustica* L. 的前胃瓣的形态结构进行解剖观察,对其结构尺寸进行了测量,从理论上进一步估测前胃开口的最大孔径,以及前胃瓣上毛状结构的种类、形态、分布特点等,并分析前胃的各种结构在履行其功能时所起的作用。本文不仅探讨了意大利工蜂前胃的结构和功能,同时也为昆虫形态学和昆虫分类学提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

意大利工蜂由山西省农业科学研究所园艺研究所蜂场提供。

1.2 方法

随机选取10只意大利工蜂,在XTL-II型照相机体视显微镜下解剖,取其前胃,并在OlympusMVX10解剖镜下观察照相;再取10只意大利工蜂,将其前胃剪开用0.2 mol/L磷酸盐缓冲液冲洗,洗去消化道内容物,用2.5%戊二醛固定

2 h,锇酸固定1 h,经乙醇梯度脱水,叔丁醇置换,冰冻干燥,镀金,S-570扫描电镜观察拍照。

2 结果与分析

2.1 光学显微镜下的结构

意大利工蜂的前胃包括前胃瓣(proventricular fold, Pf)和前胃管(stomodaeal valve, Sv)两部分(图1),前胃瓣,位于中肠(midgut, Mg)的前端,其头部伸入蜜囊(crop, Cr)中,呈球形(图版I:1),直径约0.6~0.7 mm;前胃管插入中肠约为5 mm,其直径约为0.01~0.02 mm(10~20 μ m),该管较为柔软(图1)。俯视,前胃瓣的前端由4个瓣组成,合拢呈“+”字形,张开后可看的每瓣的前端为三角形(图版I:2),其边缘为棕黄色的毛状结构(hair)(图版I:2,3,4)。解剖并将其展开,可看到4个相同的“矢”形结构(arrow frame)并行排列(图版I:3)。每个瓣片长约0.8 mm(图2),箭头

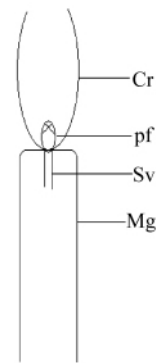


图1 意大利工蜂前胃示意图

Fig. 1 The sketch map of proventriculus

Cr: 蜜囊(crop); Pf: 前胃瓣(proventricular fold);

Sv: 前胃管(stomodaeal valve); Mg: 中肠(midgut)

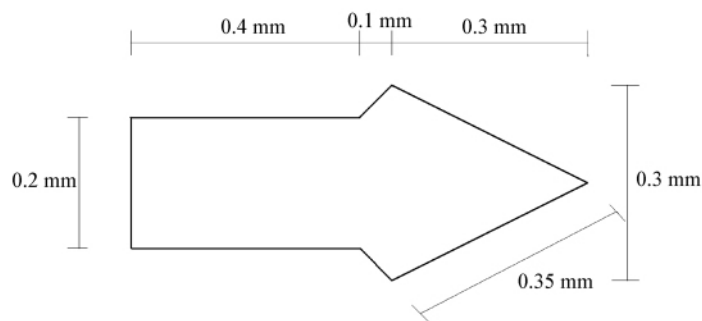


图2 意大利工蜂前胃瓣片示意图

Fig. 2 The sketch map of the lip

(arrow tip) 的最宽处为 0.3 mm, 柄部(arrow stem) 宽约为 0.2 mm。前端三角形边长 0.35 mm。

2.2 扫描电子显微镜下的结构

2.2.1 前胃瓣片(proventriculus lip) 前胃瓣在蜜囊的底部(图版 I: 1; 图 1), 由 4 瓣组成(图版 I: 2; 图版 II: 1), 解剖开并将其内壁翻出, 每个瓣片的前端为三角形(图版 I: 3, 4; 图版 II: 2), 三角形前端的 2 个边缘的长度各为 0.35 mm, 瓣片两两相连, 环围成一个中间有孔径的筒形结构。在每 2 个瓣片之间有一较薄的组织, 该组织将每个瓣片连接在一起(图版 II: 2)。每个瓣片最厚的部位是瓣片头部的最宽处, 约为 0.3 mm, 沿最宽处向瓣片的头尾两端逐渐变薄。在每个前胃瓣片三角形的顶端有一直径约为 50 μm 的瘤形突起(strumae, Str) (图版 II: 2, 4)。三角形的前端 2 个边缘有毛形结构(structure trichodeum, St) (图版 I: 2, 3, 4; 图版 II: 1, 2, 3, 5, 6) 和刺形结构(structure chaeticum, Sc) (图版 II: 5), 刺形结构较为稀少并分布在该区外壁的外缘, 毛形结构相间排列, 大约有 5~8 列(图版 I: 5), 前胃瓣片内壁的其他部位表面光滑(图版 II: 2)。三角形顶端的瘤形突起上有较短的刺形结构和锥形结构(structure basiconicum, Sb), 与三角形边缘上的毛形结构相比明显变短, 并基部膨大, 且有丛生的形态(图版 II: 4)。在前胃瓣片的外壁上有较短和较稀少的刺形结构和锥形结构(图版 II: 5)。

2.2.2 毛状结构(hair) 的类型 在前胃瓣上有长短不一, 形态各异的毛状结构, 并分布在不同的部位。

(1) 毛形结构(structure trichodeum, St): 分布在每个前胃瓣片三角形前端的边缘(图版 I: 2, 3, 4; 图版 II: 1, 2, 3, 5, 6), 相间排列在边缘约 30 μm 的范围内, 大约有 5~8 列(图版 II: 3), 长约为 40~70 μm , 基部直径约为 1.2~1.6 μm 。毛形结构的尖端指向身体的后方, 其形态特点是属最长的毛状结构类型。也是前胃瓣片上最多的毛, 分布密度约为 0.07 个/ μm^2 。

(2) 顶端膨大的毛形结构(structure trichodeum of top-bulge, Stb): 分布在每个前胃瓣片三角形前端外缘的边缘, 大约为一列, 长度、直径、形状和尖端所指方向同毛形结构, 但在距尖端 10~15 μm 的位置上有一直径约为 3 μm 的膨大(图

版 II: 3, 6)。

(3) 刺形结构(structure chaeticum, Sc): 分布在每个前胃瓣片三角形前端外侧的边缘、前胃瓣片的外壁和三角形顶端的瘤形突起上(图版 II: 4, 5), 长约 6~15 μm , 基部直径约 0.5~1 μm 。其形态特点是短、细而尖。前胃瓣片外壁上分布有刺形结构和锥形结构, 其分布密度约为 0.005 个/ μm^2 , 尖端指向身体的前方。

(4) 基部膨大的刺形结构(structure chaeticum of root-bulge, Scb): 分布在三角形顶端的瘤形突起上(图版 II: 4), 长度、形态、直径同刺形结构, 但基部膨大约为 1.5~2.0 μm 。在瘤形凸起上分布有较短的基部膨大的刺形结构和基部膨大的锥形结构, 以及丛生的锥形结构, 分布密度 0.05 个/ μm^2 。当前胃瓣合拢时, 其尖端指向身体后方; 当前胃瓣打开时尖端指向身体的前方。

(5) 锥形结构(structure basiconicum, Sb): 分布在前胃瓣片的外壁上和三角形顶端的瘤形突起上(图版 II: 4, 5), 长约 6~15 μm , 基部直径约 1.0~1.5 μm , 其形态特点是短、粗而钝。

(6) 基部膨大的锥形结构(structure basiconicum of root-bulge, Sbb): 分布在三角形顶端的瘤形突起上(图版 II: 4)。长度、形态、直径同锥形结构, 但基部直径为 2~3 μm 。

(7) 丛生锥形结构(tufted structure basiconicum, Tsb): 分布在三角形顶端的瘤形突起上(图版 II: 4), 其形态是 2~4 个锥形结构并行排列, 丛生在一起, 并且基部愈合, 顶端 3/4, 或 2/3 分离。丛生锥形结构中单个结构的形态、长度、直径同锥形结构, 但愈合后基部较宽, 基部宽度约为 5~10 μm 。

3 讨论

3.1 前胃瓣的结构和功能

意大利工蜂的前胃包括前胃瓣和前胃管两部分(图 1)。Bailey(1952) 报道了蜜蜂前胃解剖学。Serrão(2001, 2005, 2007) 分别对蜜蜂科的 94 种和遂蜂科的 13 种前胃结构进行了比较研究, 其中包括意大利蜜蜂。但并没有对蜜蜂前胃瓣每部分的形态结构和尺寸进行测量, 也没有计算意大利蜜蜂前胃瓣吞食的最大孔径, 以及前胃瓣上毛形结构的种类和形态。

将前胃瓣解剖开, 可看到 4 个瓣片, 每个瓣片

由“箭头”和“箭柄”构成,4 个瓣片的箭头环围成前胃瓣,而 Snodgrass(1956)所述的瓶颈结构就是指 4 个箭柄环围的部分(图 2)。

意大利工蜂前胃瓣在蜜囊的底部,呈球形结构,直径约为 0.6~0.7 mm,前胃瓣的前端是由 4 个三角形的瓣组成,合拢时呈“+”形结构,4 个瓣张开形成食物进入中肠的通道(图版 I:2;图版 II:1)。由于每个三角形前端两个边的长度分别是 0.35 mm,每个三角形的前端可以随前胃瓣环肌的舒张而被拉直,理论上可成为一条 0.7 mm 的直线,4 个瓣张开后可形成 2.8 mm 周长的孔,其直径为 0.89 mm。故 0.89 mm 是意大利工蜂的前胃通过食物大小的理论值。将意大利工蜂的消化道取出,并将蜜囊解剖开,可看到 4 个三角形前胃瓣有规律的闭合。同时可以将一个直径为 1 mm 的针插入前胃瓣中,说明前胃的环肌有一定的伸展性,并且前胃瓣的每个瓣片之间有较薄的组织膜相连(图版 II:2),可能意大利工蜂前胃瓣张开的最大孔径要大于 1 mm,说明前胃瓣的孔径可随着肌肉的舒张加以调节。王开发和王宪曾(1983)认为植物花粉的直径一般介于 10~100 μm 之间,故几乎大部分植物花粉都可以通过意大利工蜂的前胃瓣进入中肠。

关于前胃的功能,Bailey(1952)发现前胃瓣并不同时工作。蜜囊不停地蠕动和跳动是为了把花粉粒与蜜分离,留下花蜜,花粉进入胃,通向胃的通道中花粉粒并不会被破碎。Snodgrass(1956)进行了论述认为这种结构可能有助于防止中肠的食

物反流到前胃,同时为食物进入胃中提供一个通道。

在解剖镜下将意大利工蜂的消化道取出,可看到意大利工蜂蜜囊中有较多的花蜜(图版 I:1),由于前胃瓣前端 4 个三角形结构合拢,花蜜不能通过前胃进入中肠,故前胃瓣有效地阻止了蜜囊中的液体进入中肠。剪开蜜囊,露出前胃瓣,可以看到 4 个瓣片前端的每个三角形的部分有规律的一开一合的运动。当蜜蜂吃进花粉时,由于蜜囊中有大量的花蜜,蜜蜂可将花粉通过蜜囊的蠕动,以及前胃瓣 4 个三角形有规律的开合运动,将花粉进入前胃瓣的开口,前胃瓣前端的 4 个三角形结构合拢,将花粉紧紧包入,避免花蜜的进入,而通过前胃下端的蠕动,使花粉进入中肠。

在前胃瓣的后端有一前胃管插入中肠,该管较为柔软,但有较强的韧性和舒张性,长约为 5 mm,其直径约为 0.01~0.02 mm(10~20 μm)(图 1),由于前胃管较为柔软,当中肠食物较多,或由于腹部运动而被挤压时,该管可被挤压到中肠壁上而被迫闭合,可见这种结构可较好地防止中肠食物的倒流。

3.2 前胃瓣上毛状结构的种类、分布特点和功能
意大利工蜂前胃瓣上分布有毛形结构、顶端膨大的毛形结构、刺形结构、基部膨大的刺形结构、锥形结构、基部膨大的锥形结构和丛生锥形结构,分布特点见表 1。

表 1 意大利工蜂毛状结构的种类和分布特点
Table 1 The hair's type and distribution of *Apis mellifera ligustica*

毛状结构种类 Hair's type	三角形内壁边缘 30 μm 的范围内 In 30 μm range of the triangle inwall edge	前胃瓣片的 外壁前端 The front end of proventricular fold ektexine	前胃瓣片 的外壁 The proven- tricular fold ektexine	三角形顶端的 瘤形突起上 On the strumae of the triangle top-bulge
毛形结构 Structure trichodeum	+	+		
顶端膨大的毛形结构 Structure trichodeum of top-bulge		+		
刺形结构 Structure chaeticum			+	+
基部膨大的刺形结构 Structure chaeticum of root-bulge				+
锥形结构 Structure basiconicum			+	+
基部膨大的锥形结构 Structure basiconicum of root-bulge				+
丛生锥形结构 Tufted structure basiconicum				+

Bailey(1952)认为毛状结构有分离和过滤的作用。Peng和Marston(1986)认为覆盖在唇瓣上像梳子样的毛发抓住和过滤液体中的颗粒。经过毛发和唇瓣的反复过滤、张开和闭合,粒子被过滤和收集,而后进入中肠。Serrão(2001,2005,2007)对66种蜂的前胃瓣的结构进行了扫描电子显微镜的观察,其中包括意大利蜜蜂,同时观察到了不同的前胃瓣的形态特征,以及表皮毛的分布特征。

从毛状结构的形态、分布特点,认为意大利工蜂的毛状结构有3个功能:

(1) 分离和过滤功能。较长和较多的毛状结构分布在前胃瓣前端4个三角形的前缘(图版I:2,3,4;图版II:1,2,3,5,6),该部位是可以一合一张的运动。毛状结构的尖端指向身体的后方,但当4个三角形的瓣张开时,毛状结构尖的指向可变为身体的前方(图版I:2;图版II:1)。但花粉进入前胃瓣的开口时,该部位的毛状结构就像刷子一样将过多的液体刷去,然后将花粉紧紧包入前胃瓣中,再通过前胃瓣下端的蠕动将花粉下推到中肠。

(2) 捕捉功能。意大利工蜂吃入食物时蜜囊通常可达到5~6 mm,由于前胃瓣在蜜囊的底部,直径约为0.6~0.7 mm(图版I:1),当10~100 μm 直径的花粉进入蜜囊中,很难为前胃瓣的直径为0.89~1.00 mm的开口所捕捉。前胃瓣前端4个三角形的结构可以一开一合的运动,而在4个三角形的前缘有约70 μm 的毛状结构,同时前胃瓣在蜜囊中的头部也可以在一定范围内前后左右摆动,故可通过这种运动使蜜囊中的液体形成旋流,而蜜囊中的花粉随着这种运动形成的旋流,被移入前胃瓣的开口,并被前胃瓣所捕捉。

(3) 感觉功能。前胃瓣上有7种毛状结构,分布在不同的部位,尤其是在4个三角形的尖端的瘤形突起上分布有较短的刺形结构、锥形结构、丛生锥形结构,并且这些结构的基部有所膨大。在前胃瓣的外壁上有较稀少的分布有较短的刺形结构、锥形结构。前胃瓣上的7种毛状结构可能有

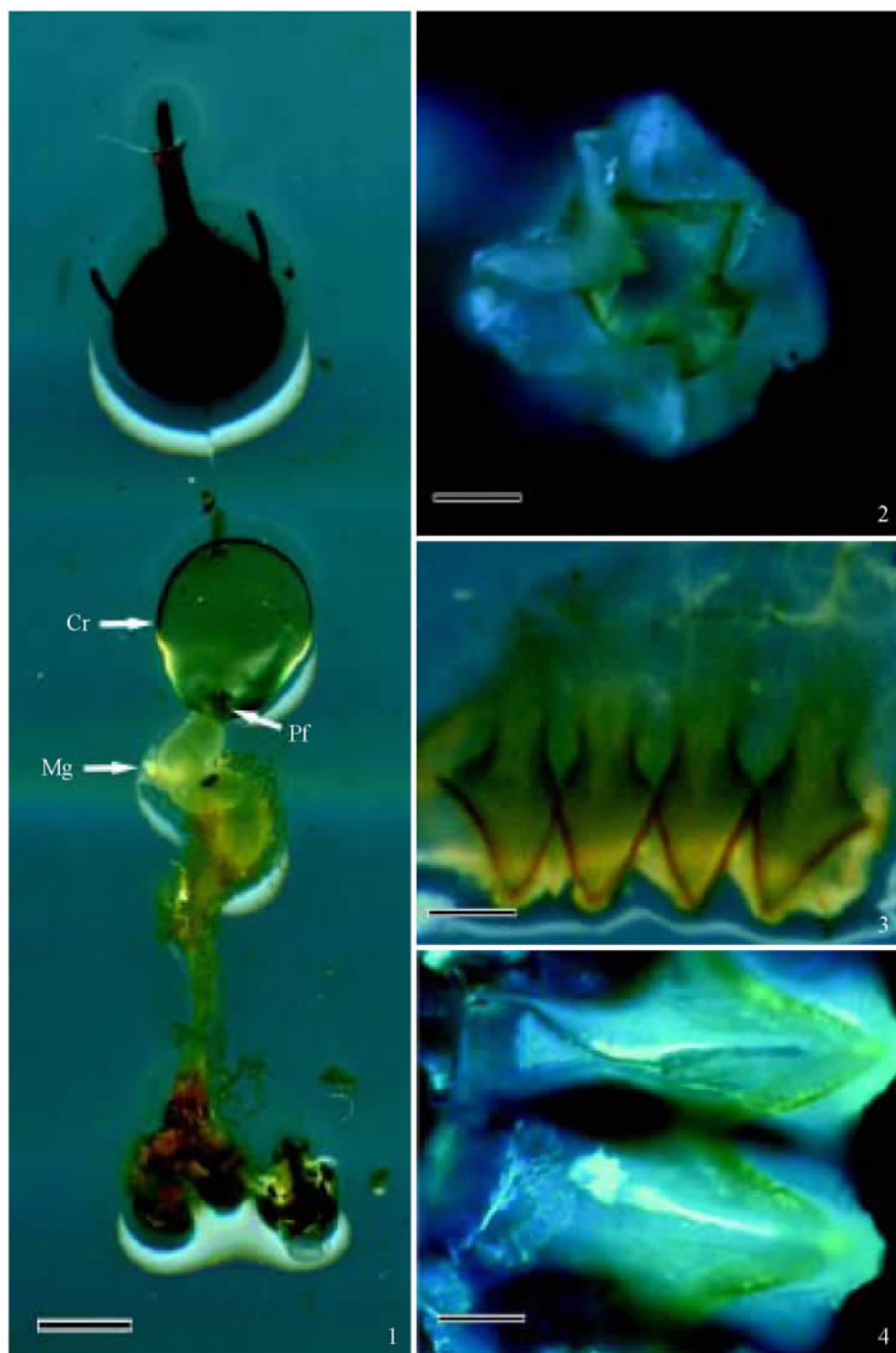
感觉的功能。首先要通过毛状结构的接触辨别花粉的位置,花粉是在前胃瓣的左边,还是右边,再通过调整前胃瓣的运动形式来改变旋流的方向,使花粉进入前胃瓣的开口。其次是当花粉进入前胃瓣时,也可能是多粒花粉,4个三角形的结构紧紧闭合,直到通过其下端的蠕动将花粉推入中肠,然后再进行下一次的捕捉。

参考文献(References)

- Bailey L, 1952. The action of the proventriculus of the worker honeybee, *Apis mellifera* L. *J. Exp. Biol.*, 29: 310—317.
- Blatt J, Roces F, 2002. The control of the proventriculus in the honeybee (*Apis mellifera carnica* L.) I. A dynamic process influenced by food quality and quantity? *J. Insect Physiol.*, 48(6): 643—654.
- Bution ML, Caetano FH, Fowler HG, 2010. Proventriculus of Cephalotes ants: a structural and comparative analysis. *Micron*, 41(1): 79—83.
- 蒋学建, 周祖基, 杨伟, 2005. 川硬皮肿腿蜂雌蜂幼虫、成虫消化系统解剖结构研究. *广西林业科学*, 34(1): 17—20.
- Peng YS, Marston JR, 1986. Filtering mechanism of the honeybee proventriculus. *Physiol. Entomol.*, 11(4): 433—439.
- Serrão JE, 2000. A comparative study of the proventricular structure in corbiculate Apinae (Hymenoptera, Apidae). *Micron*, 32(4): 379—386.
- Serrão JE, 2005. Proventricular structure in solitary bees (Hymenoptera: Apoidea). *Org. Div. Evol.*, 5(2): 125—133.
- Serrão JE, 2007. Proventricular structure in the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). *Org. Div. Evol.*, 7(3): 175—180.
- Snodgrass RE, 1956. *Anatomy of the Honeybee*. Comstock Book Company, New York. 183—186.
- 王开发, 王宪曾, 1983. 孢粉学概论. 北京大学出版社. 1—3.
- 杨朝环, 1997. 中蜂的形态解剖基础知识(二). *蜜蜂杂志*, (11): 17—18.

图版 I 意大利工蜂前胃光学显微镜图像

Plate I The optical microscope's image of proventriculus of the worker honeybee, *Apis mellifera ligustica*



1. 全消化道 The alimentary canal of *Apis mellifera ligustica* $\times 6$ (bar = 3 mm)

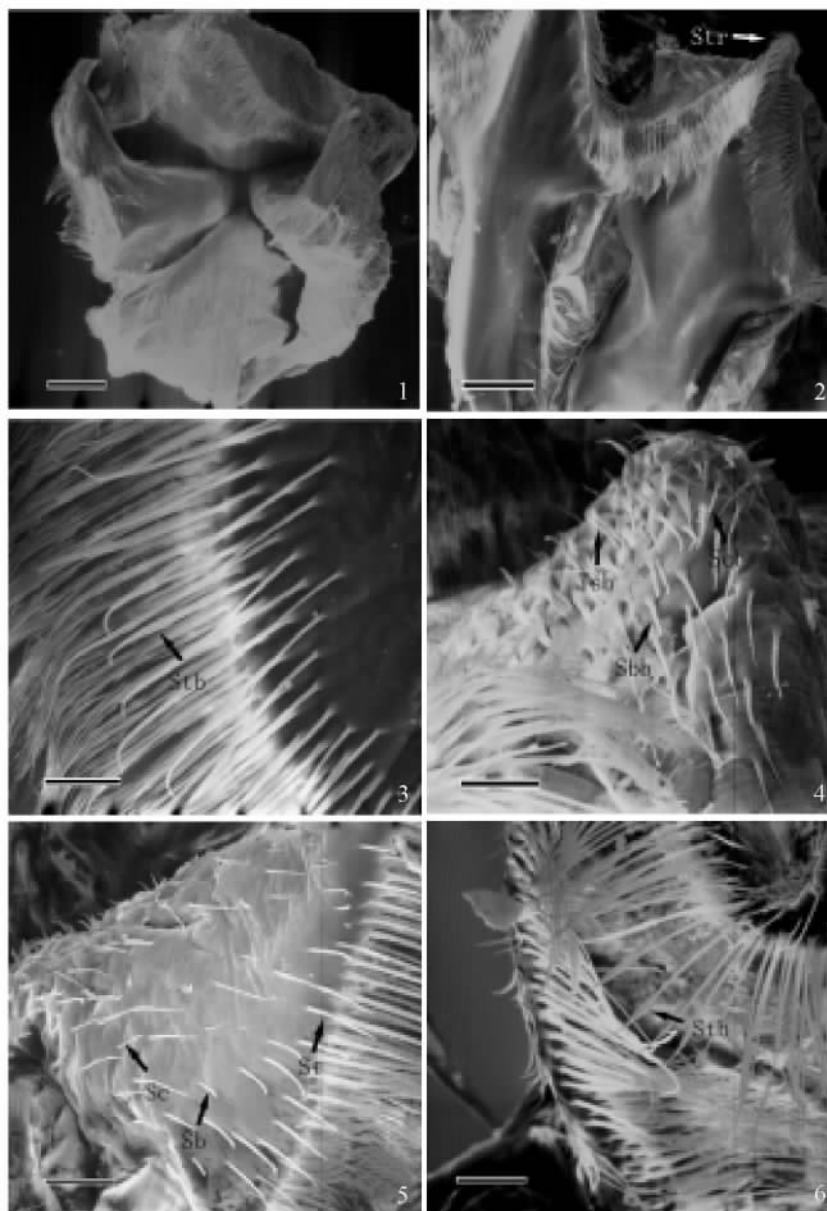
Cr: 蜜囊 crop; Mg: 中肠 midgut; Pf: 前胃瓣 proventricular fold

2. 前胃瓣(俯视) The proventricular fold of *Apis mellifera ligustica* (planform) $\times 100$ (bar = 200 μm)

3. 前胃瓣 4 个瓣片(内壁) The four lips of proventricular fold (inner wall) $\times 80$ (bar = 300 μm)

4. 前胃瓣片(内壁) The proventriculus lip (inner wall) $\times 160$ (bar = 100 μm)

图版 II 意大利工蜂前胃瓣扫描电子显微镜图像

Plate II The scanning electron microscope's image of proventricular fold of the worker honeybee, *Apis mellifera ligustica*

1. 前胃瓣(俯视) The proventricular fold of *Apis mellifera ligustica*(planform) $\times 100$ (bar = 100 μm)

2. 前胃瓣片(剖开内壁) The proventricular fold of *Apis mellifera ligustica* $\times 150$ (bar = 100 μm)

Str: 瘤形突起 strumae

3. 三角形边缘 The edge of the triangle $\times 1\,000$ (bar = 30 μm)

Stb: 顶端膨大的毛形结构 structure trichodeum of top-bulge

4. 前胃瓣瘤状凸起 The strumae of arrow tip $\times 1\,000$ (bar = 15 μm)

Sbb: 基部膨大的锥形结构 structure basiconicum of root-bulge; Sba: 基部膨大的刺形结构 structure chaeticum of root-bulge; Tsb:

丛生锥形结构 tufted structure basiconicum

5. 前胃瓣外壁 The ectexine of proventricular fold $\times 800$ (bar = 20 μm)

Sc: 刺形结构 structure chaeticum; Sb: 锥形结构 structure basiconicum; St: 毛形结构 structure trichodeum

6. 前胃瓣三角形边缘上顶端膨大的毛形结构 The structure trichodeum of top-bulge on the edge of triangle $\times 800$ (bar = 20 μm)

Stb: 顶端膨大的毛形结构 structure trichodeum of top-bulge