

全国高等农业院校试用教材

昆虫学通论

下 册

北京农业大学主编

植 物 保 护 专 业 用

农 业 出 版 社

全国高等农业院校试用教材

昆 虫 学 通 论

(下 册)

北京农业大学主编

(植物保护专业用)

农 业 出 版 社

主 编	管致和 (北京农业大学)	
副主编	尤子平 (南京农学院)	周 尧 (西北农学院)
编著者	庞雄飞 (华南农学院)	钟觉民 (江苏农学院)
	常玉珍 (北京农业大学)	
审稿者	蒋书楠 (西南农学院)	姚 康 (华中农学院)
	黄大文 (新疆农学院)	陈常铭 (湖南农学院)
	张维球 (华南农学院)	张履鸿 (东北农学院)
	路进生 (西北农学院)	李周直 (南京林产工业学院)

(供农业院校试用)



全国高等农业院校试用教材
昆 虫 学 通 论 (下册)
北京农业大学主编

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 23 印张 489 千字
1981 年 4 月第 1 版 1981 年 4 月北京第 1 次印刷
印数 1—13,000 册

统一书号 16144·2126 定价 2.35 元

目 录

第四篇 昆虫的内部解剖和生理

第一章 昆虫体壁的生理和脱皮机制	427
皮细胞层的生理和表皮层的形成	428
蜕皮液的作用和脱皮步骤	438
底膜的形成和作用	439
昆虫体壁的蒸腾作用和通透性	439
昆虫的外胚层及体壁皮细胞层的特化结构的比较	440
第二章 昆虫内部器官和生理系统的位置	441
血窦和膈膜	442
内部器官和生理系统的位置	443
第三章 昆虫的消化系统和生理	444
消化道的一般构造和机能	445
各类昆虫消化道的变异	456
消化道的消化作用和细胞水平上的吸收机制	459
昆虫的肠外消化	463
昆虫的营养和营养物质的作用	464
昆虫体内的共生物与消化和营养的关系	472
昆虫营养与生长发育和繁殖的关系	474
第四章 昆虫的循环系统和生理	476
背血管的构造和组织	477
心脏的搏动和血液循环	480
昆虫的血液和功能	487
血腔内的非血细胞	497
第五章 昆虫的排泄器官和排泄机制	500
体壁的排泄作用	501
消化道壁的排泄作用	501
马氏管的组织学和排泄机制	502
马氏管在昆虫脱皮和变态过程中的变化	510
昆虫的其它排泄器官	511
第六章 昆虫的呼吸系统和生理	513
昆虫的呼吸作用	514
气管系统的起源和结构	518
气管系统的分布和排列	522

气门的结构和变异	523
气管系统的呼吸机制和控制	527
✓昆虫呼吸代谢的特点	533
昆虫生长发育期的呼吸代谢率	543
✓昆虫的体温和体温调节	545
✓杀虫剂对昆虫呼吸代谢的影响	546
第七章 昆虫的肌肉系统和生理	547
昆虫肌肉的起源和类型	547
昆虫肌肉与外骨骼的联接方式	549
昆虫肌肉的组织学、超微结构及收缩机制	550
昆虫肌肉的生理和收缩时的生化反应	557
昆虫肌肉的力量	561
第八章 昆虫的神经系统和生理	562
昆虫神经系统的起源和概貌	563
昆虫神经系统的基本结构	564
昆虫中枢神经系统的结构和机能	571
昆虫交感神经系统的结构和机能	582
昆虫的外周神经系统及其机能	584
昆虫神经系统传导神经冲动的机制	586
✓化学药剂对昆虫神经系统的作用	592
第九章 昆虫的内分泌系统和生理作用	592
昆虫内分泌器官的组织学和机能	595
昆虫内激素对生长、发育及变态的控制机制	604
昆虫外激素(信息激素)的化学和作用	606
✓昆虫激素及其类似物在害虫测报和防治工作中的应用问题	610
第十章 昆虫的感觉器官和行为	612
昆虫感觉器感受刺激的机制	613
昆虫的感触器	614
昆虫的听觉器	616
昆虫的视觉器	620
昆虫的感化器	631
昆虫的温湿度感觉器	636
昆虫的行为	636
第十一章 昆虫的生殖系统和生理	645
雌性生殖器官	646
雄性生殖器官	655
昆虫的交配和受精	660
昆虫的产卵	666
昆虫生殖的控制机制	668
昆虫卵巢的生理活动及环境因素与成虫滞育的关系	675

第五篇 昆虫生态学

第一章 环境因素分析	680
气候条件	680
生物因素	711
土壤环境	731
第二章 昆虫的地理分布和害虫的为害地带	734
世界陆地动物地理区划	734
我国昆虫的地理区系	739
影响昆虫地理分布及害虫为害地带形成的环境条件	740
害虫的为害地带	741
第三章 生态体系和农业生态体系	744
生态体系	744
农业生态体系	751
第四章 害虫种群数量的控制	755
害虫防治	756
协调防治	757
害虫种群数量控制	759
第五章 害虫种群数量发展趋势的估计	768
种群基数	768
种群的生殖力和繁殖率	769
存活率	770
害虫死亡的系统调查——生命表	771
害虫种群数量发展趋势估计示例	773
系统调查分析	780

第四篇 昆虫的内部解剖和生理

本篇主要介绍与昆虫生命活动和行为有关的各种内部器官的构造、组织和机能，以及由神经活动和激素控制的内部各系统的相互联系和协调机制。昆虫种类繁多，不仅表现在外部形态各有其独特的“种”的特征，并在内部器官、生理功能、生物化学以及表现的生活习性等方面，也随着种类的不同而有很大变异。但种间的差异，是由祖先细胞在演化过程中，分别向一定功能专一化而发生的；所以，只要研究清楚同源关系和变化的规律，就不难将形形色色的变异归纳成基本的模式，便于学习和记忆。例如，鳞翅目昆虫体上和翅面的各种形状的鳞片，就与各式各样的体毛一样，是由毛原细胞特化的外长物，换句话说，鳞片是与体毛同源的。昆虫的消化道随着口器和食性的不同，也呈现各式各样的类型和结构的变异，消化和排泄机能也有较大的差异，但都是由一种比较原始的咀嚼式口器类型的祖先昆虫的消化道特化形成的，所以基本的结构和功能是相似的。有了同源的概念，不论昆虫的内部器官和组织发生多大的变异，都可从一个祖先的模式出发，明确其变异的程度和演化的途径；正如研究动物细胞的结构，细胞器和分子的功能、生化反应以及遗传特性等，可以代表各类动物细胞生命活动的基本规律一样。这一篇的内容，就是根据昆虫内部器官的基本结构和动物细胞的基本生理和生化作为基础，进行编写的。

植保工作者学习和研究“昆虫的内部解剖和生理”的目的，主要在于获得有关昆虫生命活动和表现各种行为的基本理论，作为学习农业昆虫学、昆虫生态学、化学保护学等学科的基础知识，并为研究昆虫生理、生化和毒理打好基础，更好地解决农业生产中发生的害虫和防治问题。例如，（一）学习昆虫生长发育和生殖过程的机制，是进行害虫预测预报工作和综合防治的理论基础；（二）学习呼吸代谢以及激素控制变态、滞育、生殖等机制，则是研究昆虫种群发生、数量变动以及迁飞等机制的理论基础；（三）学习昆虫神经系统的功能和冲动传导机制以及感觉器的机能，是了解和分析昆虫行为、药剂作用和设计新药剂及引诱剂、拒避剂等的基础；（四）学习昆虫体壁的超微结构、化学组成和脱皮机制，则是了解昆虫生长发育和变态，体壁通渗性和药剂渗透性，以及昆虫抗药性等，不可少的理论根据。

第一章 昆虫体壁的生理和脱皮机制

昆虫的体壁，前已述及是体躯和附肢最外面的一层组织，由来源于外胚层的一部分未分化的细胞形成的皮细胞层及其分泌物组成，它决定昆虫的体形和“种”的外部特征。皮

细胞层的分泌物构成的硬化上表皮层和外表皮层——**外骨骼**，可防止水分的过度蒸发，调节体温，表现物理性色彩以及阻止水分、无机离子、病原菌、杀虫剂等外物的侵入；其内陷形成的**内骨**，则用以附着体壁肌的肌纤维，组成昆虫的运动机构。未经硬化的内表皮层，对体躯的弯曲和伸缩活动起着重要作用，而在脱皮过程中或饥饿情况下被溶化和内吸时，又是供应生化合成所需原料的贮存体。另一些皮细胞可特化成各种感觉器和腺体，用以接受环境刺激和分泌各种化合物，调节昆虫的行为。此外，皮细胞还接受内激素的控制，进行定期的脱皮和变态等胚后发育现象。

皮细胞层的生理和表皮层的形成

皮细胞的大小在各种昆虫中差异很大，即在同一个体的不同部位也不相同，直径一般在6—10微米范围内。在昆虫生长发育期中，皮细胞都呈柱形，顶端伸出原生质丝，细胞核位于底部，说明皮细胞正处于活动期。至成虫期，虫体一般不再进行脱皮，皮细胞即退化，仅留一薄层细胞质，细胞界限已不易分清，仅能以细胞核的位置来辨识。

一、皮细胞的生理功能 皮细胞的形状和内含物，常随着细胞活动期呈现较大变异，如在脱皮和表皮层形成过程中，**细胞质膜**常形成褶叠，增大表面积，可以更多地吸入血液中的必需化合物，而在上端靠近原表皮处的细胞质膜，则形成绒毛状的突起，分泌颗粒状的原表皮物质；在分泌蜡质时，质膜裂成叶状，细胞质内含有很多表面光滑的内质网，由于后者是合成固醇类和碳氢化合物的细胞器，说明皮细胞内正在合成这些分泌的化合物(图4—1和4—2)。

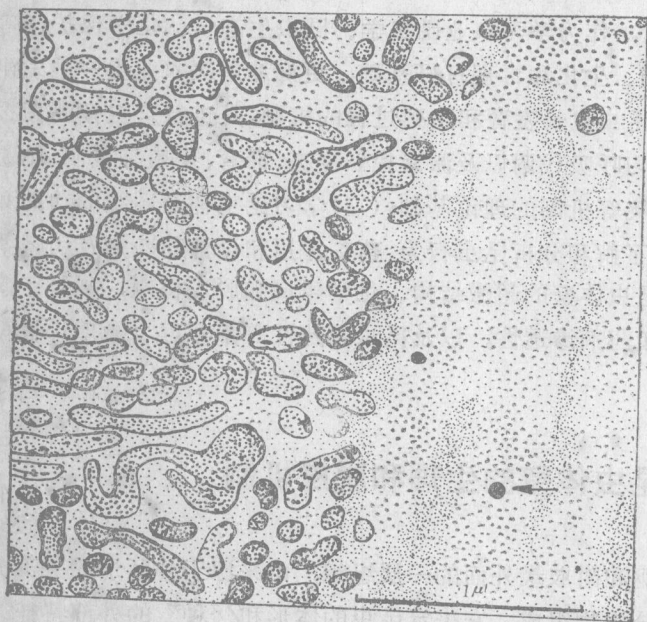


图4—1 黄粉甲 *Tenebrio* 幼虫的皮细胞层与表皮层联接处的切面图，示分泌的颗粒状原表皮物质（幼虫脱皮后24小时，正在沉积内表皮层；箭头示孔道） $\times 42,000$

很多皮细胞内还常含有橙色到红色的颗粒，它们不仅使虫体表现色彩，更重要的是具有氧化还原作用，以控制某些昆虫的色彩变化。例如，竹节虫的色彩，就由一种激素控制的色素颗粒的移动，来调节昼夜节律的颜色改变。

所以，皮细胞的主要生理功能是控制昆虫脱皮作用；分泌表皮层组成虫体的外骨骼和内骨；分泌蜕皮液，在脱皮过程中消化旧内表皮并吸，收消化产物合成新表皮物质；以及修补伤口等。此外，有些皮细胞特化成体壁外长物、各种形状的感觉器和腺体等，如视觉器、听觉器、感化器、感触器以及唾腺、丝腺、蜡腺等；还有的可以分化成绛色细胞。

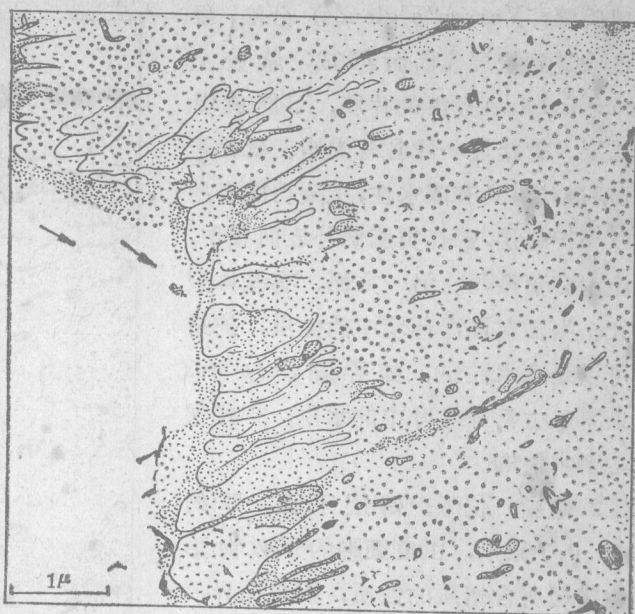


图4—2 弄蝶 *Calpodex* 幼虫的皮细胞层与表皮层联接处的横切面，示裂成叶状的细胞质膜和光滑的内质网，正在分泌蜡质（箭头示脂—水液晶渗入内表皮层） $\times 17,300$

二、表皮层的形成过程 表皮层是几层性质很不均匀的、由皮细胞分阶段向外分泌而形成的非细胞性组织。表皮层不仅覆被于整个虫体的表面，同时也存在于一切由外胚层内陷而形成的结构的内壁表面，如气管、消化道的前肠和后肠、生殖道的内壁等。很多幼虫的表皮层中因无硬化的外表皮，体壁比较柔软，所以有自由屈曲和伸缩的性能，但绝大多数昆虫的内表皮的外层，通过硬化和暗化反应形成了坚硬和暗色的外表皮，致体节和附肢仅能在节间膜和关节处活动。表皮层自外向内可区分为上表皮、外表皮和内表皮三层，其中还纵贯有很多微细孔道，各层形成的过程如下：

（一）上表皮 上表皮是表皮层的最外一层，也是最薄的一层，厚度一般在一微米以下（如蚊幼虫为 0.03μ ），最厚不超过四微米（如美洲蜚蠊为 2μ ，麻蝇幼虫为 4μ ）。在光学镜下观察，上表皮层呈现一条屈曲的线条，而在电子显微镜下，则可观察到很多充满脂类的蜡质孔道黑点，以及含有“脂—水液晶”形成的网状匀质上表皮内层（图4—3）。直到目前，尚未能将上表皮的各层次名称加以统一。一般都认为，大多数昆虫的上表皮由三层组成，自外向内依次为护蜡层、蜡层及角质精层；有些昆虫，则由二层或四层组成。例如，麻蝇 *Sarcophaga* 幼虫只有二层，外面极薄的一层为脂蛋白层，内层较厚为蛋白质层；吸血蝱象 *Rhodnius* 和粉甲 *Tenebrio* 至少有三层，若是四层，则在蜡层与角质精层之间再加一多元酚层。从电子显微镜观察的结果，已证实护蜡层和蜡层是经常存在的。

1. 护蜡层 在昆虫幼期每次将脱皮时或脱皮后不久由一些皮细胞腺（在鳞翅目幼虫中，

称威氏腺, Verson's glands) 分泌, 经孔道输送到蜡层表面而形成, 紫胶虫 *Laccifer lacca* 分泌的片胶, 可能就是护蜡层。护蜡层一般含有类脂、鞣化蛋白质和蜡质, 具有疏水性, 主要功能有: 用以保护蜡层, 贮存类脂修补表面损伤, 防止水分蒸散等。另一方面, 有些体型较大、生活在潮湿环境中的昆虫, 护蜡层可以是亲水性的, 如弄蝶 *Calpododes* 幼虫喜欢生活在卷叶中的水里, 护蜡层就是亲水性的。

2. 蜡层 位于护蜡层下面, 厚约 0.2—0.3 微米, 由皮细胞的分泌物形成。蜡层所含蜡质的性质, 因虫而异, 常是奇数碳原子和偶数碳原子的碳氢化合物的混合物, 碳原子数目在 C_{25} — C_{34} 之间。此外, 还含有游离的固醇。根据电子显微镜观察的结果, 蜡层可区分为

三个区域, 最里面的是脂类的单分子层, 其上排列比较不规则的脂类层, 常伸进护蜡层, 最外面的脂类则形成蜡粉, 犹似植物叶面的蜡质一样。在最内层的蜡质分子均作紧密的定向排列, 并与下面的角质精层形成化学结合, 因此表现很强的疏水性, 水分无法通过此层进入虫体内。如以适当温度或有机溶剂处理蜡层, 扰乱它的分子排列, 虫体内的水分就能迅速蒸散出来。例如, 吸血蝽象、黄粉甲及菜粉蝶(蛹)的蜡层, 常在两个临界温度下, 出现失水量大为增高的现象, 一为 29—30℃, 另一为 36—40℃左右。因此, 蜡层不仅是昆虫体躯保持水分的最有效结构, 同时还具有阻止外物侵入的作用。日本学者 Koidsumi (1957) 指出, 二化螟 *Chilo* 及家蚕 *Bombyx* 的幼虫, 由于蜡层中含有的脂肪酸特别是辛酸或己酸, 致使虫体对真菌侵染表现很强的抵抗力。

3. 角质精层 (Cuticulin) 是由绛色细胞分泌的脂蛋白复合物组成的薄层, 厚度约与细胞质膜差不多; 它是上表皮中最先形成的层次, 覆被在整个虫体表面, 包括气管、腺体导管、刚毛及鳞片等结构的内壁, 常呈琥珀色。在有些昆虫中, 角质精层中贯穿有孔道, 使蜡质和其它分泌物可通过角质精层运送到体表, 但在另一些种类中, 孔道仅终止于角质精层的下方; 还有些种类或虫期, 在整个表皮层中没有孔道。角质精层中常混有多元酚, 而使一部分脂蛋白转化为鞣化脂蛋白, 并常发现在角质精层上面另构成多元酚层。角质精层对无机酸类和有机溶剂均表现抵抗性, 但用饱和氯酸钾的浓硝酸处理后, 能释出油滴, 说明含有多量类脂。角质精层可能是表皮中最重要的层次, 其主要功能有: (1) 是表皮层

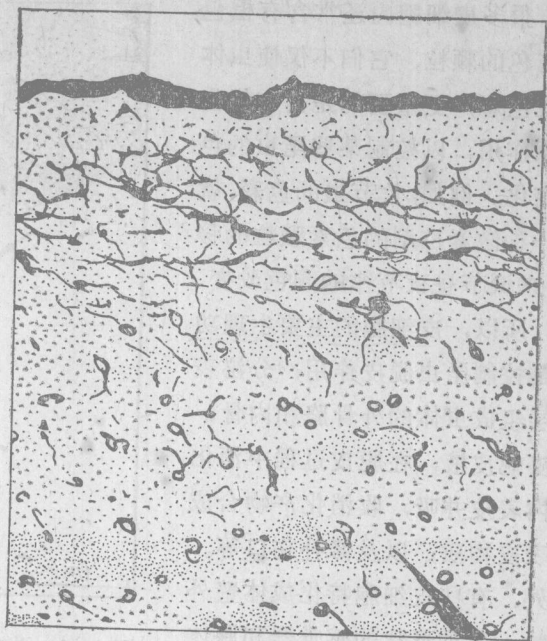


图 4—3 黄粉甲 *Tenebrio* 幼虫上表皮的斜切面, 示角质精层及其下方的蜡质孔道黑点 (右方为孔道的近似横切面) $\times 33,000$

的通透性屏障,用以隔离原表皮层和旧内表皮层,可允许蜕皮因素和旧内表皮的消化产物等通过,而在有些情况下,还能允许蜡质或水分透过,但不让蜕皮液通过,且对蜕皮液表现很强的抵抗性、不致被其溶化或消化,起到保护下面新分泌的原表皮层的作用;(2)限制体躯的过度生长,如鳞翅目幼虫及吸血蜡象等昆虫,在每一龄期内体躯的生长扩大,受到蜕皮前覆被在皮细胞上面的角质精层尺寸的限制,所以刚蜕皮的幼体表面是具有深褶的;

(3)决定虫体体表的模式,如体表的刻纹、微刺、刚毛和鳞片等的形成,以及气管和微气管的模式,都是在皮细胞层表面形成角质精层时决定的。但是模式形式是由皮细胞的质膜决定的,还是由角质精层主动决定的问题,还不清楚;(4)决定虫体表面的化学性质,因为角质精层是上表皮中单分子排列的脂类的支持面,如果蜡层中的蜡质是极性的话(可容许极性化合物通过),则上表皮的通透性取决于角质精层的化学性质和脂类分子的排列方式。图4—4表明,角质精层的鞣化

与否,以及体表或蜡层脂类分子的排列方式,都可以影响上表皮层的疏水性还是亲水性:若在鞣化的角质精层上面,排列一层单分子的长链醇,即可形成疏水性的表面;如果在非鞣化的角质精层上面,排列的一层单分子长链醇的链的方向倒过来,就形成了亲水性的表面。

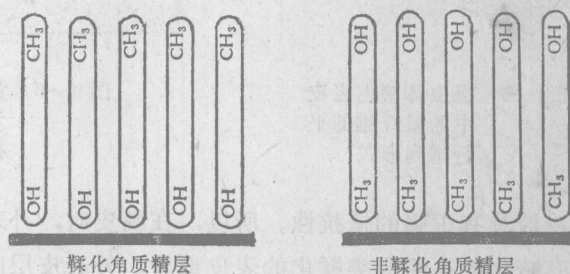


图4—4 角质精层的化学性质和表面脂类分子的排列方式,对上表皮通透性的影响

在应用矿物性惰性粉剂防治贮粮害虫时,主要就是利用粉粒的硬度,以及摩擦性和吸水性,将虫体上表皮层破坏或将脂类分子的排列扰乱,促使体内水分蒸散而致死亡。在使用化学药剂防治害虫时,也经常应用有机溶剂配制的乳剂喷雾,用以扰乱或溶解蜡质分子,促使毒剂更易渗进虫体内,从而提高杀虫速度和毒效。

(二)内表皮 内表皮是表皮层中最下的一层次,占据整个体壁的最大部分,厚约10—200微米之间,含有很多平列薄片及纵行孔道。从电子显微镜观察的结果,发现这些平列薄片实是由很多弧状微纤维平行排列而成(图4—5和4—6)。这种结构可使昆虫体壁在前后、左右及上下三个方向扭曲。内表皮一般无色而柔软,主要含有“几丁质—蛋白质复合物”(粘多糖蛋白质)。在美洲蜚蠊的内表皮中,几丁质含量达内表皮干重的60%,而外表皮中仅有22%。蛋白质主要有两类,一类能溶于热水中,称节肢蛋白,另一类则是与多糖结合的蛋白质,存在于肉蝇和天蛾幼虫表皮内的,可用5%NaOH抽提。1960年又发现,在翅的铰链和联接肌肉的肌腱中,还有一种结构蛋白质,称橡胶质精(Resilin),具有橡胶一样的特性,可能是由多肽链中的两种芳香氨基酸(苯丙氨酸及酪氨酸)连接成稳定的立体网状结构而成。此外,内表皮中还含有30—50%的水分。

(三)外表皮 是靠近上表皮的一部分内表皮,经特殊的化学反应转变成的坚硬外层,

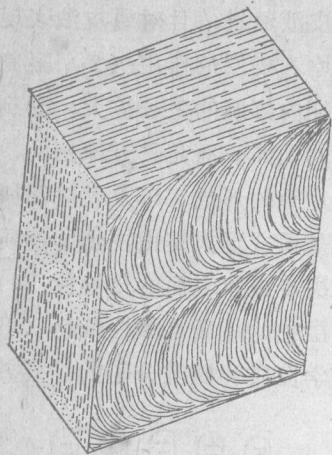


图 4—5 昆虫体壁内表皮中的微纤维的平行排列形式

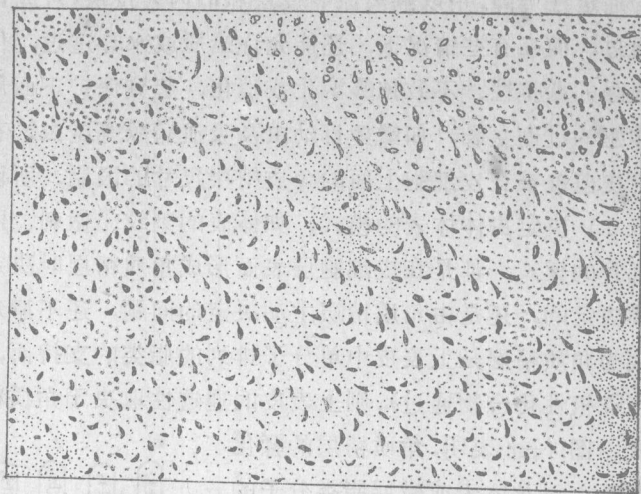


图 4—6 黄粉甲 *Tenebrio* 幼虫表皮层的横切面，示平行片中微纤维的排列形式及孔道中含有脂类（上表皮层在左方下角） $\times 6000$

对蜕皮液具有很强的抵抗性。所以，在脱皮时，外表皮也作为“蜕”的一部分脱去，它包含所有暗化的、经醌类鞣化的表皮部分。外表皮层的组成物大致与内表皮相似，含有鞣化蛋白质、几丁质和脂类，但由于存在酪氨酸等形成的黑色素和鞣化蛋白质，而使外表皮与内表皮不同，成为琥珀色或暗色的硬化骨片。外表皮层的厚度随昆虫种类而异，例如软体的幼虫，外表皮极薄不易与上表皮区别，而在甲虫成虫中，整个表皮层几乎都是外表皮层。初脱皮的昆虫，上表皮的角质精层下面都是新分泌的原表皮，尚未形成外表皮，所以体壁的颜色很浅，质地柔软，不久由于多元酚氧化酶和酪氨酸酶的作用，使原表皮上层的蛋白质鞣化和暗化，并形成外表皮以后，虫体即转变成坚硬带暗色了。

（四）表皮层的分泌过程和激素的控制机制（图 4—7）除去皮细胞腺分泌的护蜡层和绛色细胞分泌的角质精层以外，表皮的其它层次都是由皮细胞本身分泌的，并且经过一系列连续分泌和沉积过程。

1. 表皮层的分泌和沉积过程 昆虫的幼期（幼虫或若虫）生长发育到一定程度的时候，都有进行周期性的脱皮现象，才能继续长大和发育到蛹及成虫。在脱皮前，虫体首先停止取食并常静止不动，皮细胞开始扩大，进行分泌活动，并与旧内表皮脱离。细胞的生长和发育，包含由细胞核控制的核糖核酸(RNA)及特殊蛋白质的生物合成过程，在昆虫皮细胞中发生的情况，虽已用组织学和生物化学方法观察和测定过，但还没有得到细胞超微结构和分子活动的详细资料。1963 年有人发现，蟋蟀若虫在脱皮过程的中期，RNA 的含量最高，至虫体将脱去蜕以前含量下降；吸血蝽象的取食和分泌蜕皮激素，即可激活皮细胞核仁，使细胞质中出现 RNA 及大量增多线粒体。这些观察结果，从组织学上说明了皮细胞核被激活后，即可发生 RNA 及蛋白质的生物合成，导致脱皮过程的开始。

在昆虫脱皮过程中,首先由皮细胞分泌一薄层蜕皮膜(Ecdysial membrane)和蜕皮液的一些组分(图4—7),同时立即出现上表皮的角质精薄膜。在沙漠蝗 *Schistocerca* 的体壁中,蜕皮膜是由旧内表皮层最底部的几片表皮叶片形成的,这些叶片对蜕皮液和浓矿物酸有很强的抵抗性。当蜕皮膜上面的旧内表皮被蜕皮液溶化时,蜕皮膜即形成分离的一层薄膜,一直保留到整个脱皮前期结束,最后才随同沙漠蝗若虫的蜕(作为蜕的底膜)脱去。而在弄蝶 *Calpodex* 幼虫的体壁内,首先是皮细胞层从旧内表皮底部向内收缩,然后分泌很多亲水酸的稠密液滴,其中很多液滴聚合成旧内表皮底面的一层薄膜,即蜕皮膜。同样的形成步骤,也出现于吸血蟾象形成气管内壁表皮的时候,但在蜕皮液被活化发生作用以前和角质精层分泌以后,中间有一明显的间隔时期,在这一时期内蜕皮膜呈现由液滴聚合成的网状结构。

在分泌和沉积上表皮层中的角质精层时,绛色细胞的体积大为扩大,并进行生物合成脂蛋白,供应形成此层的需要,同时由皮细胞分泌含有几丁质及蛋白质的混合物质,沉积在角质精层下面,构成原表皮层。由皮细胞伸出的原生质丝构成的孔道,则通过原表皮层贯穿入角质精层,在其上面的蜕皮液此时已被激活,活性很强,将旧内表皮溶化并被吸入皮细胞或原表皮层,作为不断形成原表皮层的物质来源。然后皮细胞又分泌多元酚和氢醌一类化合及相应的酶类,通过孔道向上运送,在角质精层上面形成多元酚层,醌类再向下扩散,使角质精层及原表皮上层中的蛋白质进行鞣化和暗化,组成外表皮层。未经鞣化作用的原表皮下层,保持原来的浅色、柔软特性,称内表皮层。所以,表皮硬化和暗化过程,是从外向内进行的。

在虫体脱皮前数小时,皮细胞又分泌蜡质,通过孔道向上运输,分布在多元酚层上面,形成蜡层,使新龄虫体具有防止水分蒸散的结构。在虫体每次将近脱皮时或脱皮后不久,还由一些皮细胞腺分泌含有脂类、蜡质及蛋白质等物质,经孔道输送到蜡层表面,形成护

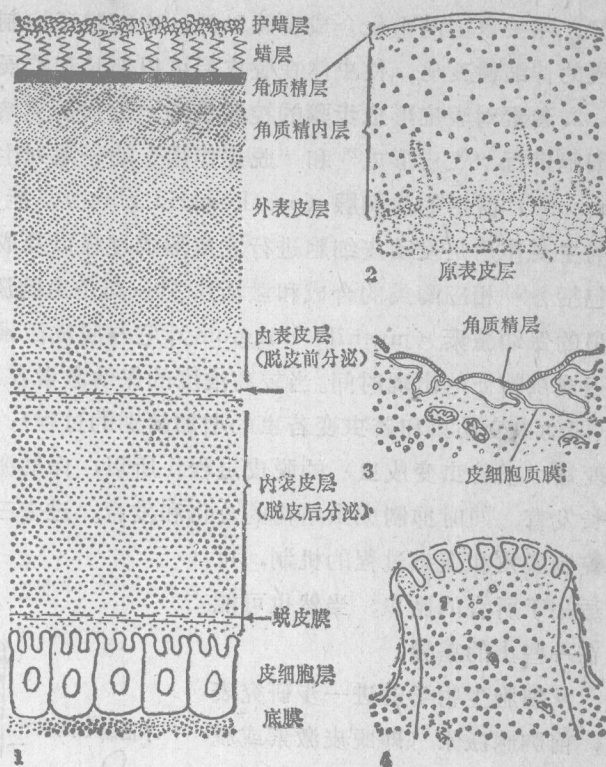


图4—7 昆虫表皮形成过程图解,1—4示新表皮分泌和沉积顺序

(取自 Weis-Fogh)

蜡层。图2—7表明新表皮形成过程的顺序，同时也说明了皮细胞分阶段进行生化合成的情况。除去以上的生化合成步骤以外，皮细胞还控制着另一些重要的变化，例如，可控制表皮的伸缩性变化，使虫体在脱皮后可以伸长和扩展，以及控制色素颗粒的移动等。

2. 激素对表皮形成步骤的控制机制 近代研究结果证实，至少有两类激素直接控制着皮细胞进行“表皮形成”和“脱皮作用”的一系列生化反应。总的说来，被脑激素 (brain hormone) 激活的前胸腺 (prothoracic gland)，能分泌脱皮激素 (molting hormone)，它的主要作用是发动皮细胞进行表皮形成过程以及成虫器官芽开始发育的一系列生化反应 (包括各种相应酶类的合成和激活)。另一类是由脑激素激活的咽侧体 (corpus allatum) 分泌的保幼激素 (juvenile hormone)，它与脱皮激素共同作用下，可以改变脱皮的方式和延迟成虫特征的出现时间。当较高浓度的保幼激素存在的情况下，将是幼期变幼期的脱皮过程 (即幼虫变幼虫和若虫变若虫的增加龄别的过程)；当保幼激素的浓度减低时，就将发生幼虫变蛹 (或若虫变成虫) 的脱皮过程。所以，保幼激素是一种调节剂，它促使幼期结构的生长发育，同时抑制成虫结构的分化和发育。过去三十年以上的试验结果已证实，上述激素控制脱皮和变态过程的机制，可以适用于所有的昆虫，当然也可能存在一些小的差异。

从细胞生物学的进一步研究表明，前胸腺激素 (即脱皮激素或脱皮素 Ecdysone) 是直接作用于皮细胞核中的染色体而起动脱皮过程的 (图4—8)。咽侧体激素 (即保幼激素) 则作用于细胞核物质，决定脱皮过程的形态表现途径；在一定量的脱皮激素和一定浓度的保幼激素相互作用下，细胞核的特定信息被传入细胞质，导致形成幼虫 (若虫)、或蛹、或成虫表皮的生化合成 (主要是蛋白质合成)。信使化合物是RNA，它们可以是“幼虫-RNA”，或“蛹-RNA”，或“成虫-RNA”。保幼激素除去促进合成幼期的表皮和结构以外，还具有刺激和保持前胸腺的作用。至于脱皮激素，对表皮的硬化和暗化反应，有直接作用 (Karlson, 1962) (图4—

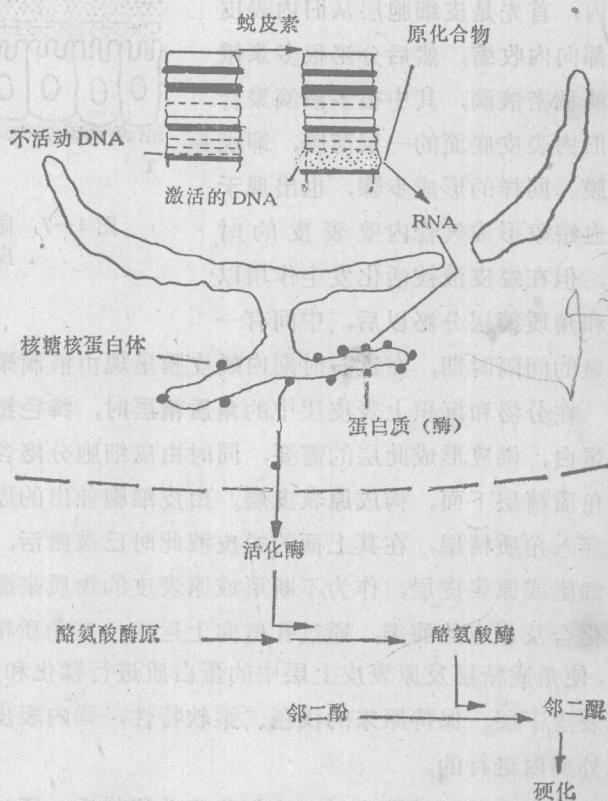


图4—8 昆虫蜕皮激素对表皮硬化和暗化的作用机制

(取自 Karlson)

8)。当细胞核中的“不活动-DNA”被脱皮激素激活后,即可产生特殊的“复制-RNA”,后者转移入细胞质中,即在核糖核蛋白体(ribosomes)上合成特殊的“活化酶”(activating enzyme,是特殊的蛋白质);这种活化酶将酪氨酸酶原激活后,即可使通过孔道运送到多元酚层中的3,4-二羟基邻苯酚氧化为相应的邻醌类,使角质精层和原表皮上层中的蛋白质进行鞣化和暗化反应。

(五) 孔道的作用 昆虫体壁的角质精层(上表皮)、外表皮层和内表皮层中,有无数直形、或螺旋形、或顶端分支的微细管道贯穿其间,称孔道。它们是皮细胞的细胞质向外伸出的细丝,在分泌活动结束后缩入皮细胞后留下的细管道,分泌物质如几丁质、蛋白质、脂类等,则沉积在丝的周围形成表皮层。麻蝇 *Sarcophaga* 幼虫表皮层中的孔道比较粗,直径约1微米,每一个皮细胞伸出的细胞质丝有50—70条,约相当于每一平方毫米面积内有孔道15,000条;而蜚蠊表皮中孔道的直径很细,仅0.15微米(直径范围0.1—0.2 μ),并呈螺旋形(图4—9及4—3),每一个皮细胞伸出的细胞质丝有200多条,约相当于每一平方毫米内有120万条。孔道对上表皮层和外表皮层的形成,具有重要作用,表皮层上层和上表皮表面有很多生化反应需要皮细胞的分泌物参与,才能进行。这些分泌物就是分阶段由孔道运送的,例如,运送形成或修补蜡层的脂类,以及原表皮上层进行鞣化和暗化反应所需的多元酚类和相应的酶类等。因此,孔道内含物的性质,随各层表皮形成的各个阶段而不同。在表皮形成后,孔道中即充塞着硬化物质,作为表皮层的支柱。

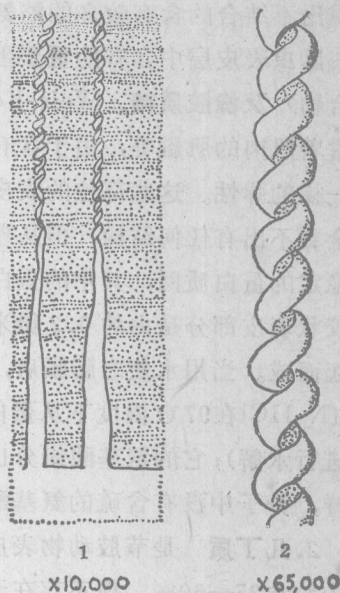


图4—9 美洲蜚蠊 *Periplaneta americana* 前胸背板的横切面, 1、2 示放大的螺旋形孔道(按电子显微镜照片重绘)

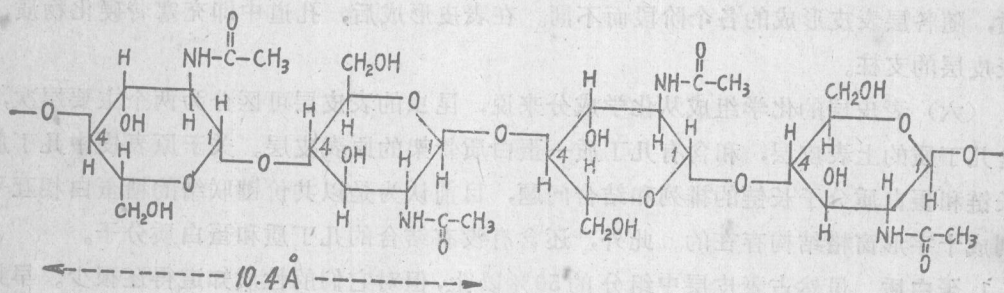
(六) 表皮层的化学组成从化学成分来说,昆虫的表皮层可分为两个主要层次,即不含几丁质的上表皮层,和含有几丁质—蛋白质骨架的原表皮层。关于原表皮中几丁质分子长链和蛋白质分子长链的排列和结合问题,目前认为是以共价键联结的糖蛋白相互平行排列成十字形窗格结构存在的。此外,还含有没有结合的几丁质和蛋白质分子。

1. 蛋白质 虽然占表皮层中组分的50%以上,但对它们的性质知道得还很少。早期用X-射线衍射技术研究昆虫表皮蛋白质的结果,认为蛋白质分子是伸展的 β -构型;化学分析结果得出,表皮蛋白质分子中不含半胱氨酸、胱氨酸及蛋氨酸,此外,表皮中还存在有游离氨基酸。用不同的溶剂如水、盐溶液及尿素液抽提昆虫表皮,则可得几份蛋白质的碎片,它们都含有相同的氨基酸,但数量上有显著差异,说明表皮蛋白质是很多不同蛋白质的混合体。1958年, Hackman 及 Goldberg 用一种甲虫 *Agrianome spinicollis* 幼虫进行

试验的结果指出：表皮中含蛋白质63%，其中14%可溶于水中，没有与其它组分结合；2%可溶于0.16M硫酸钠水液中，是以较弱的静电感应力与其它组分结合的；25%可溶于7M尿素水液，是以氢键与其它组分结合的；3%可溶于0.01N氢氧化钠水液，是以电价键或双共价键与其它组分结合的；其余56%则以共价键与几丁质分子结合在一起。纸上电泳结果也指出，以上抽提出来的各部分蛋白质是异质的，并证实了那些与其它组分结合的蛋白质中比不结合的含有较多的酪氨酸。

昆虫表皮层中含有的重要蛋白质是**多糖蛋白质**（几丁质与蛋白质分子以共价键结合的复合物）及**橡胶质精**。Weis-Fogh (1961) 首先发现，昆虫表皮的某些部位，如翅的铰链和附着肌肉的肌腱等，由于含有一种与几丁质分子结合在一起的橡胶状蛋白质，而表现橡胶一样的弹性。这些部位的表皮一般无色透明，在水中可膨胀，在电子显微镜下观察时，完全看不出有任何结构，但从理化性质的研究得出，橡胶质精是一种三个方向排列的、高度稳定的蛋白质网，其中的蛋白质分子链以一定的间隔相互连接而成。在蝗虫的表皮中，橡胶状表皮部分是由约0.2微米厚的平行几丁质薄片，与约3微米厚的橡胶质精薄片胶合一起而成。当用水使之膨胀后，上述结构与相同特性的橡胶几乎完全相同。橡胶质精可用0.1N HCl在97℃温度下从蛋白质—几丁质结合体中抽提出来（这一步骤可使胰岛素的肽键进行水解）；它的氨基酸组分也显著地不同于其它蛋白质，但与昆虫表皮中的其它蛋白质一样，分子中没有含硫的氨基酸。

2. 几丁质 是节肢动物表皮和真菌细胞壁中含有的一种“含氮多聚糖”，在昆虫的原表皮中约含25—60%，但不存在于上表皮中。由体壁皮细胞特化成的结构内的薄膜，如气管内壁及翅面鳞片内壁中，也不含几丁质。由于在表皮中，它是以“几丁—蛋白复合体”存在的，所以在自然界没有游离的几丁质。不过，几丁—蛋白复合体很容易分解为几丁质和蛋白质，但几丁质分子本身长链中的结合键，在一般情况下不易裂解。几丁质分子的化学结构式如下：



几丁质 (Chitin)

几丁质是一种无色、无定形的固体，不溶于水、稀酸、稀碱、醇、乙醚及其它有机溶剂，也不溶于浓碱液中，但在浓矿物酸中不仅能溶解，同时还进行水解为氨基葡萄糖、分子链较短的多糖和乙酸等，说明几丁质分子链是由很多“乙酰氨基葡萄糖单位”组成的。用

浓氢氧化钠或氢氧化钾液在 160 °C 温度下处理昆虫表皮, 几丁质分子也不进行水解, 仅脱去乙酰基, 形成几丁糖和乙酸, 而被处理的表皮的外形无改变。几丁糖遇碘产生深紫红色, 可用以测定几丁质。在室温下, 几丁质可用含 5 % 氯的次氯酸钠进行氧化而被溶解。几丁质也不与哺乳动物的消化酶起作用, 但能被一种几丁细菌 *Bacillus chitinovor* 分解, 后者可能是自然界中分解几丁质的主要因素。

几丁质分子链是一个高分子量的多聚糖, 由很多 2-乙酰氨基葡萄糖单位以 β -1, 4-配糖链连接而成, 可认为是纤维素的衍生物, 仅是 C-2 位上的 “-OH 基” 被 “ NHCOCH_3 基” 替代而已。从 X-射线衍射和红外光谱技术的研究结果指出, 在纯几丁质中, 分子链是以高度有规则的紧密排列联结在一起, 并以数量相等、方向相反的链构成螺旋形纵轴, 乙酰氨基基团则在相邻的两个分子链之间交替地排列在链的两侧。这种多数分子链集成的单位, 称几丁微粒, 它们的直径约 0.01—0.03 微米 (100—300 Å)。微粒在纵轴方向是以强大的 “配糖键” 连接着, 两侧则以 “双共价键” 及 “氢键” 与蛋白质分子相联结成稳定的糖蛋白复合体 (有人认为蛋白质分子是通过天门冬氨酸和组氨酸与几丁质分子中的乙酰氨基葡萄糖组分, 形成 “N-乙酰几丁糖” 方式联结的, 所以对热碱液很稳定, 而易被热浓酸裂解)。几丁质比纤维素具有较大的抗胀性能, 主要由于分子中含有乙酰氨基的原因。表皮层的硬化, 过去认为是由于几丁质的存在而造成的。现在已完全明确, 导致表皮硬化的物质是鞣化蛋白质。例如, 麻蝇 *Sarcophaga* 和丽蝇 *Calliphora* 幼虫的柔软表皮中, 几丁质含量达 60%, 而龙虱 *Dytiscus* 成虫的坚硬鞘翅中仅含 37%, 日本金龟甲 *Popillia japonica* 的坚硬鞘翅中只含 25%, 美洲蜚蠊的坚硬外表皮中含几丁质 22%, 而柔软的内表皮中含量高达 60%。

3. 多元酚 多元酚类特别是 3, 4-二羟基苯酚, 广泛地分布于昆虫体内。从甲虫、蝗虫、蜚蠊、蝇、蛾等成虫或幼期的表皮抽提液中测定的结果, 苯酚有十种之多, 其中主要的有 3, 4-二羟基苯酚、3, 4-二羟基苯乙酸、3, 4-二羟基苯乳酸、3, 4-二羟基苯丙氨酸 (Dopa)、3, 4-二羟基苯甲酸、对氢醌、1, 2, 3-三羟基苯酚 (焦性没食子酸)。多元酚是昆虫上表皮中的角质精层和外表皮层硬化和暗化, 起主要作用的化合物, 一般公认的硬化步骤是, 二羟基苯酚通过孔道扩散至上表皮层, 经 “多元酚氧化酶” 的催化作用, 被氧化为相应的醌; 然后向内扩散渗透, 使表皮中的蛋白质鞣化, 形成坚硬的角质精层和外表皮层。外表皮层的厚度, 取决于醌类向内渗透的程度。参加鞣化反应的多元酚, 主要是 3, 4-二羟基苯酚和邻醌类。

4. 脂类 是上表皮中的主要组织成分, 形成上表皮的蜡层, 使昆虫体壁具有很强的疏水性。脂类的主要成分是碳氢化合物——蜡质, 约占表皮蜡的 50—75%, 以 C_{12} — C_{28} 及 C_{17} — C_{31} 等碳氢链为主; 其次为 C_{12} — C_{20} 的游离脂肪酸, 约占 7—18%, 饱和或不饱和脂类占 10%, 固醇类占 2—3 %。

5. 色素 常以颗粒形式存在于很多昆虫体壁的皮肤细胞中。在有些昆虫中, 色素颗粒的移动并受到激素的控制, 可以产生暂时性的颜色改变。表皮色素中比较重要的是黑色素