

第一部分 能 量 代 謝

第一章 营 养

营养的研究可为生物化学家提供数方面的知识。首先，通过确定一种动物的自然食料的主要成分，可以明确分解代谢过程这个长链中的原始物质，生活和生长所需的能量就是由这过程产生的。更重要的是，关于绝对营养需要的实验资料，能显示动物合成代谢物的能力；此外，既已了解辅助生长因素与一定的生物化学机制有联系，对这些因素的需要或不需要就可暗示出所进行的代谢途径的类别，并且甚至可指出特种酶类是否存在。最后，动物因缺乏一种必需的营养物质而产生的损害的性质，可提供有关这营养物质的作用场所和代谢机能的知識。

有許多昆虫生活和生长所依靠的，乍看来是一种性质极狭窄的食物。例如，人們会想到生活在干木材中的白蟻，以蜂蜡及蜜蜂巢內碎屑为食的蜡螟，及靠羊毛生活的衣蛾。但是，在所有曾受精密研究的实例中，都发现食物上的这种明显的限制是并不完全的；因为，昆虫同其他动物一样，需要一定种数的維生素和以必需氨基酸形式出現的有机氮来源。当食物的性质极狭窄时，这些成分是由在食物中或在昆虫身体中的微生物所供給的。例如在很多白蟻的实例中，消化道中含有丰富的原生动物区系，它們除了消化纖維素外，可能还供給昆虫食物中所缺少的必需代谢物。实验证明，衣蛾不能靠未曾沾污的羊毛这种食物来生活；蜡螟亦不能靠純蜡来生活。其他昆虫，如德国蜚蠊 *Blattella* 和各种蛀谷的甲虫，高度地不需要几乎所有动物食物中都不可缺少的維生素，但它們这种特点被证明或被认为，是由于它們本身細胞中所含有的酵母菌或細菌的合成活动的緣故。

虽則諸如此类的实例指明，根据对食物粗率的或不精密的观察而对昆虫合成能力所下的結論易生誤解，但有些昆虫确实从性

质极狭窄的食料获得几乎一切能量，这仍是真实的。这点本身就表明，在很多昆虫中，脂肪、碳水化合物和蛋白质互相转变的代谢途径是很发达的。但在其他昆虫中，这种能力却不甚明显。可以预料，恰如在不同种类的哺乳动物之间一样，在不同的昆虫种类之间，代谢的型式在重要的细节上将会不同。

昆虫食物的多种多样，以及昆虫能成功地侵占其他动物所不能侵入的生态小生境，曾引起对昆虫营养的巨大兴趣；因此，有关这课题的文献很多。其中大部分文献是属于一般性质的，生物化学家对此很少感到兴趣，因而在此不加考虑。收集昆虫绝对营养需要的知识，最理想是要求实验在无菌的情况下进行，所用的昆虫靠已知化学成分的食物而生活。这样的情况只在少数有关昆虫营养研究的文献中遇到；而且以此法饲养成功的昆虫，多数是双翅目昆虫。很多有关营养的其他重要知识，是研究以面粉或谷类为食的昆虫而得到的；它们的食物是如此干燥，以致实际上是无菌的。本章综述的主要是根据这两方面的知识；读者如要了解有关文献的更广泛的论述，请阅读 Trager^[1]和 Lipke 与 Fraenkel^[2]的综述。

碳水化合物

碳水化合物构成很多昆虫的大部分食料，它通常并非是必需的，但有些昆虫缺了它便不能发育。在适应于碳水化合物含量高的食物的昆虫中可发现这类例外。如是，在贮粮害虫中，*Tribolium*、*Lasioderma* 和 *Ptinus* 不需要碳水化合物，而 *Tenebrio*、*Ephestia* 和 *Oryzaephilus* 没有碳水化合物就不能发育^[3~6]。这种生理上的差异在昆虫的食性上也反映出来：需要碳水化合物的种类限定以碳水化合物含量高的食物为食（谷类、干果等），其他种类却能取食更为广泛的食物种类。丽蝇 *Calliphora erythrocephala* 和青蝇 *Lucilia cuprina* 的成虫当食物中无碳水化合物时便不能生存^[7,8]。另一种蝇类 *Pseudosarcophaga affinis* 当依靠人工食料生活时同样需要碳水化合物^[9]，而这种蝇类乃是云杉卷叶蛾的寄生虫。

有些科学工作者曾研究了一系列碳水化合物对某些当无碳水

化合物时寿命便显著缩短的昆虫的营养价值。这些资料的大部分将在消化一章中加以考虑；但有一些被认为是在消化道中不经改变而加以吸收的碳水化合物，如己糖、戊糖和糖醇等的营养价值的知识，宜包括在本节内。在己糖中，葡萄糖和果糖对大多数昆虫有很高的营养价值，有些昆虫能利用甘露糖和半乳糖^[7,8,10,11]，但它们对有些昆虫却意义很小或无意义^[12~14,141]；而山梨糖不能为任何曾经研究过的昆虫所利用。同样，糖醇中的甘露醇和山梨醇能为有些昆虫所利用，但并非所有昆虫都能利用。戊糖一般不能很好地被利用，但 *Stegobium* 能依靠几种戊糖很好地生长^[15]；有几种蝇类略能利用木糖^[7,8,10]。这些结果是难于解释的，因缺乏营养价值可能是由于昆虫不能吸收这些糖类的缘故，但有些昆虫确实象是缺乏使葡萄糖和果糖以外的糖类进入糖酵解过程时所需的酶类。

在 *Tenebrio* 中，有些不能被利用的糖类确实是有害的，它们抑制大量的淀粉的利用^[14]。但不知这种抑制效应的作用场所是否在消化道壁，或这种效应是表示对已吸收的碳水化合物进一步的代谢作用发生了干扰。

脂 肪

大多数昆虫的幼虫期以脂肪的形式积累起它们大部分的能源贮备物质；显然，从食料中其他成分合成脂肪的能力是很发达的。这种能力曾在 *Aedes* 的实例中被研究过，这种蚊虫当取食一种蛋白质或碳水化合物的食料时会积累起脂肪^[16]。脂肪曾被证明是 *Ephestia* 属蛾类食物中的一种必需成分。当无脂肪时，*Ephestia* 属中三个种类的幼虫生长很慢，并且成虫不能从蛹壳内羽化出来^[17]。食物的这种缺陷，经加入亚油酸 ($C_{18}H_{32}O_2$) 后即可克服。因此，*Ephestia* 在需要食物中有不饱和脂肪酸的供应方面和鼠相似，但和鼠不同的是它能以异亚油酸代替亚油酸而加以利用。在发生于自然界中的长链不饱和脂肪酸中，亚麻酸 ($C_{18}H_{30}O_2$) 对 *Ephestia* 有效，但油酸 ($C_{18}H_{34}O_2$) 无效；而来自动物的、对治疗鼠脂肪缺乏可能是最为有效的花生四烯酸，对这蛾成虫羽化却无效。

应^[18]。

曾有人倡說, *Ephestia* 食物中所需的脂肪酸对蛻皮液的产生或其所发生的适当机能能起一种重要作用, 这种蛻皮液在昆虫蛻皮时是产生于新旧表皮之間的。这一說法的证据是基于这样的事实: 即当完全缺乏脂肪时蛾成虫虽已充分形成, 但仍被蛹壳所包圍, 而以脂肪含量低于适量的食物飼养的幼虫所产生的成虫, 其翅有各种程度的畸形現象。这种畸形現象包括翅缺少某些或全部鱗片, 它們在蛾羽化时粘在蛹皮的內面。

有几种昆虫对脂肪的需要曾被試驗过^[5,17,19,20], 但直到最近以前, 只有在 *Ephestia* 中获得了肯定的效应。甚至 *Plodia interpunctella* 这种亲緣密切的蛾类, 它依靠和 *Ephestia* 某些种类相同的食料生活, 亦可在全无脂肪的状况下生长。但棉紅鈴虫^[21]以及蝇 *Pseudosarcophaga* 的幼虫^[9,22], 被证明其食物中需有脂肪; 由于这些需要可用脂肪酸的混合物来解决, 它們可能反映了一种与 *Ephestia* 中所发生的相类似的代謝阻塞。

蜡螟 *Galleria mellonella* (它的幼虫钻入蜂巢內的巢脾中) 的营养是有趣的, 因它是很少数能正常取食蜡质的动物之一。曾有人证明, 蜡质并非 *Galleria* 食料中不可缺少的物质^[23], 实际上, 这种蛾曾被飼养在一种經石油醚处理后提去脂肪而仍保留胆甾醇的食料上^[24]。 *Galleria* 幼虫能消化和利用蜂蜡, 后者一般是它們食料的一部分, 所食入的蜡 40% 左右被保留在这一昆虫体内^[25,26]。

氨基酸

研究昆虫对氨基酸的需要曾因难于配制一种完全“合成”的或化学成分明确的、任何昆虫均能借以生长的食料而遇到阻碍。很多有关昆虫营养的早期工作是用含有酪蛋白或酵母或两者兼有的食料来进行的; 有些昆虫在这样的食料上能获得頗为滿意的生长, 但用純粹的維生素和氨基酸来代替这些自然产品时却常发生有害的影响。这种影响不会是由于缺乏某种已知的成分, 而通常被认为是因人工飼料的成分之間失却“平衡”。例如, 已证明能把 *Tribo-*

lium confusum 飼养在一种含有蛋白质所具有的 19 种普通氨基酸混合物(和碳水化合物、盐类及純維生素一起)的食料上,如同飼养在一种含有酪蛋白的食料上一样^[27];但是 *Dermestes* 和 *Tenebrio* 却完全不能生长在以氨基酸替代了酪蛋白的食料上。另一方面,有几种昆虫曾成功地在无菌的条件下被飼养在一种化学成分尽可能完全明确的食料上;至少在一个实例中,这样的人工飼料促成了比在該昆虫的自然食料上更快的生长^[28]。

表 1 昆虫对氨基酸的需要

氨基酸	<i>Blattella</i> [29,30]		<i>Chilo</i> [31]	<i>Aedes</i> [32]	<i>Drosophila</i> [33]	<i>Calliphora</i> [34]	<i>Phormia</i> [35]	<i>Pseudosarcophaga</i> [9]	<i>Apis</i> (成虫) [36]	<i>Tribolium</i> [27,37,38]	<i>Attagenus</i> [39]
	♂	♀									
精氨酸	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
組氨酸	+		+	+		+	+	+	+	+	+
异亮氨酸	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
亮氨酸	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
賴氨酸	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
蛋氨酸		-	+	+		+		+	+	+	+
苯丙氨酸	-	-	+	+		+	+	+	+	+	+
苏氨酸	-	-	+	+		+	+	+	+	+	+
色氨酸		+	+	+		+	+	+	+	+	+
纈氨酸		+	+			+	+	+	+	+	
丙氨酸	+	+			-	-		-	-	-	
天門冬氨酸	-	-			-	-		-		-	
胱氨酸		-		+		-		-	-	-	
甘氨酸		-		+	+	±		±	-	-	
谷氨酸	-	-				-		-	-	-	
羧脯氨酸	-	-			-	-		-	-	-	
脯氨酸	+	-			-		+	-	-	-	
絲氨酸	+	-			-	-		-	-	-	
酪氨酸	-	-			-	-		-	-	-	

+指必需;-指非必需;±指稍有促进生长的作用;虫名后面的数字是文献序号。

有关昆虫对氨基酸的需要的資料收集在表 1 中。昆虫在食料中所需的氨基酸与鼠及其他动物所必需的 10 种相同, 即: 精氨酸、組氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、賴氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸和纈氨酸; 虽这說法一般似乎是正确的, 但曾确证尚有某种其他特殊的需要。如甘氨酸是双翅目某些种类所必需的, 胱氨酸为 *Aedes* 所必需, 丙氨酸为 *Blattella* 所必需。脯氨酸是 *Phormia* 和 *Blattella* 雄虫所必需的, 絲氨酸也为 *Blattella* 雄虫所必需, 虽这些氨基酸似乎都非雌蜚蠊所必需。其他的报道曾指出昆虫可能具有特殊的合成机制; 例如, *Aedes* 能利用酪氨酸以替代苯丙氨酸^[32], *Phormia* 能利用胱氨酸以替代蛋氨酸^[40], *Blattella* 能合成它所需要的蛋氨酸、苯丙氨酸和苏氨酸^[29,30,41]。在几个实例中证明, 加入表 1 中所列的所有其他氨基酸, 对昆虫的生长能有促进作用; 但由于它們之中沒有一种在单独加入混合物中或从混合物中取消时会产生任何影响, 因而得出結論, 它們并非必需的。除了羧脯氨酸外, 所有这些非必需的氨基酸的合成, 都曾在二化螟 *Chilo simplex* 中获得证明^[31]。

但是, 这些对氨基酸需要的枯燥單純的叙述, 可能会把科学工作者在昆虫营养方面所发现的反应水准的变异蒙蔽起来。把一种氨基酸称为是某种动物所必需, 通常的意思是这动物的整个发育期或成年期的生存都需有这种氨基酸, 它的組織不能从其他氨基酸或从較为簡單的前体合成这种氨基酸。这一标准在很多被研究过的昆虫的实例中是适合的。例如对于 *Tribolium*^[27], 取消 10 种被认为是鼠所必需的氨基酸中任何一种, 其結果是取食这种有缺陷的食料的幼虫很少能活到 20 天, 并且沒有一个能化蛹 (幼虫期正常为 29 天)。类似的缺陷效应曾在 *Aedes*^[32]、*Drosophila*^[33] 和 *Pseudosarcophaga*^[9] 中被观察到。 *Attagenus* 在有缺陷的食料上虽成活率还比較高, 但活着的幼虫的体重只有正常幼虫的十分之一左右^[39]。可是在 *Blattella* 的例子中, 缺陷效应即使能观察到, 其性质也要平淡得多。这一昆虫当食料中缺乏表 1 中所列的必需氨基酸中的任何一种时, 結果只使生长速度放慢, 各类食料上

的昆虫都能活到第十二周;因此,只有对若虫的体重进行统计分析时才能证实营养上的需要。此外,还有直接的证据表明曾被证实为食料中所必需的氨基酸,其中很多能由此昆虫的组织产生。只有取消丙氨酸和亮氨酸时曾证实有很明显的缺陷效应;在这些氨基酸中,丙氨酸显然能由这一昆虫的组织产生。因此,必须承认 *Blattella* 能合成它所必需的很多或全部氨基酸;从它食料中取消任何一种氨基酸仅不过造成强制使用代谢贮存物,而并非是不可克服的代谢阻碍。

即使在 *Tribolium* 的例子中,缺少氨基酸而引起的明确效应,在食料中加入 1% 的酵母后大为减轻,而这个剂量的酵母对于某些必需氨基酸的总量,只不过增加了很不重要的一部分。这表示在 *Tribolium* 中可能也存在着某种合成氨基酸的能力;当无酵母存在时所观察到的缺乏此种合成机制,可能是由另一种目前尚未确定的缺陷所致。

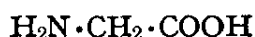
Blattella 显然能够进行的很多合成过程,可能是它的细胞内微生物共生体区系所完成的。*Blattella* 在细胞内颇多一般被认为共生微生物的内含物,它们位于特殊的称为含菌细胞或含细菌细胞的细胞中^[42]。有理由推测,在这些共生体中存在着细菌和植物代谢所特有的而非动物所特有的合成机制。在其他昆虫中,类似的细胞内含物被证明是维生素的来源;虽非是必定的,但也可能它们能同时供应必需的氨基酸。从生物化学家的观点来讲,确切了解这种合成机制的所在虽是重要的,但昆虫生物学家认为,相信昆虫与含共生体组织之间的界限大半并不存在,这是可以原谅的。经过卵,从一代传至另一代的细胞内共生体,和线粒体一样,可作为 *Blattella* 机体的一部分;实际上,从前对于区别这两类细胞内含物是存在着某种混乱的。蜚蠊共生体在营养中的可能作用,使蜚蠊的特殊自足情况成为很明显,没有有机硫或更为复杂的氨基酸,它仍能生存。

Pseudosarcophaga 是一种寄生昆虫,它的幼虫期生活在一种昆虫的组织中,这是一种游离氨基酸很丰富的环境;有趣的是这种

昆虫对氨基酸的需要同自由生活的种类十分相象。除了缺乏其中任何一种均能使发育完全停顿的 10 种氨基酸以外, *Pseudosarcophaga* 还需要甘氨酸以进行最佳的生长; 但这种需要同其他曾被研究过的双翅目相符合。从以下事实可見到某种证明它是更为依靠食料中的氨基酸的证据, 即缺乏丙氨酸、絲氨酸和酪氨酸中任何一种时会引起生长速度上微小的, 但在統計学上显著的延緩。

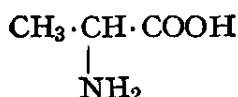
由于目前所有有关昆虫氨基酸代謝的知識大多是从营养的研究而来, 所以在这里对各种氨基酸进行更为詳細的叙述是适宜的。

甘 氨 酸



甘氨酸是氨基酸中最为简单的; 极大多数动物均能合成它, 但它是很多双翅目的一种必需营养物质。 *Aedes*^[32] 和 *Drosophila*^[33] 在食料中必需有甘氨酸, 在寄生昆虫 *Pseudosarcophaga* 或丽蝇 *Calliphora*^[34] 的食料中如取消甘氨酸后生长便延緩, 虽有些个体沒有它也能达到成熟。 *Phormia* 是不需要甘氨酸的唯一双翅目昆虫^[35, 40]。在高等动物中, 甘氨酸和絲氨酸是能互相轉变的, 但在 *Aedes* 的食料中絲氨酸不能替代甘氨酸。肌酸也不能代替甘氨酸, 虽然三肽谷胱甘肽(谷氨酸-半胱氨酸-甘氨酸)只是部分有效。曾有某种說法认为对甘氨酸的需要, 是与作为对非自然的合成飼料中其他成分的脫毒剂有关联^[33], 但是有证据暗示在双翅目中不能合成这种氨基酸, 至少不能达到正常生长所需要的份量。

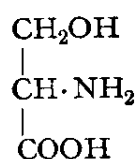
丙 氨 酸



丙氨酸易从丙酮酸借轉氨基作用而形成, 大多数动物能合成丙氨酸。但在蜚蠊 *Blattella* 中, 缺乏丙氨酸的食料能使生长发生明显的迟延。对这一昆虫, 丙氨酸和亮氨酸一起作为最必需的氨基酸。但是, 蜚蠊并非完全无合成这种氨基酸的能力, 因为, 当它

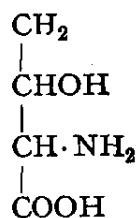
靠无丙氨酸的食料生活时从組織提炼物中可测得这种氨基酸^[30]。食料中无丙氨酸时也能有阻碍 *Pseudosarcophaga* 生长的作用, 虽然很多幼虫能在无这种氨基酸时达到成熟^[9]。

絲 氨 酸



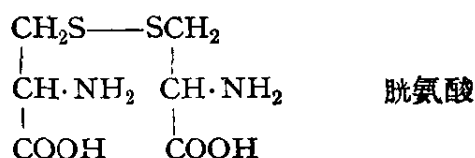
虽然 *Blattella* 的雄虫和雌虫都能合成絲氨酸, 这物质是維持雄虫最佳生长所必需的^[30]。在 *Pseudosarcophaga* 中, 絲氨酸虽未被归入必需的一类, 但它能稍稍加快生长的速度^[9]。D型的絲氨酸曾被报道对 *Drosophila*^[33] 和 *Calliphora*^[34] 有毒; 而对 *Drosophila* 即使L型的也稍有毒。但在 *Drosophila* 食料中加入絲氨酸的拮抗剂氮杂絲氨酸对成虫羽化有不良的作用, 这效应可为L型絲氨酸所逆轉^[43]。这些不規則的結果, 如果同甘氨酸的营养重要性及对胱氨酸可能的需要(見下面)的证据結合起来考虑, 这說明在双翅目中这三种氨基酸的代謝作用及与之有关的单碳基轉移可能有某种缺陷。

苏 氨 酸



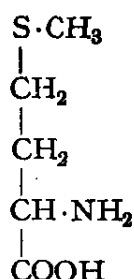
除了 *Blattella* 外, 所有被研究过的昆虫均需要苏氨酸。昆虫中这种氨基酸的代謝作用尚未明白。

胱氨酸和半胱氨酸



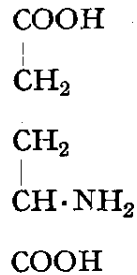
在所有动物中，胱氨酸和半胱氨酸可以通过氧化还原作用而互相转变。胱氨酸含有两个分子的半胱氨酸，由一个二硫键相联。半胱氨酸是动物中—SH 基的重要来源。这些氨基酸可从蛋氨酸形成；当供应了蛋氨酸时它们在食料中便非必需的。在昆虫中，它们是 *Aedes* 所必需的^[32]。在这一昆虫中，缺乏胱氨酸会干扰蜕皮过程，很多成虫不能从蛹皮中羽化出来。在食料中加入额外的蛋氨酸不能克服这种缺陷。曾有报道说明，食料中胱氨酸含量减少能干扰 *Blattella*^[29] 和 *Lucilia*^[44] 的羽化过程，但是其他的科学工作者不能在 *Lucilia*^[45] 或者有密切亲缘关系的 *Phormia*^[46] 中获得证实。

蛋 氨 酸

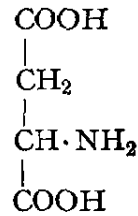


蛋氨酸在动物代谢作用中因供给可转移的硫氢基和甲基而起着重要的作用。它几乎是所有动物在食料中所必需的，平常不能为胱氨酸所替代，虽然后者能在对蛋氨酸的需要上起着节省的作用。但在 *Phormia* 中，胱氨酸被报道能替代蛋氨酸^[40]。除了 *Blattella*，所有其他曾被研究过的昆虫均需要蛋氨酸。在 *Blattella* 中，完全缺乏胱氨酸和蛋氨酸的食料，也即为无有机硫来源的食料，仍能促成缓慢的生长^[30]。在这一昆虫中，无机硫被组合入胱氨酸和蛋氨酸曾由在食料中使用 S^{35} 而获得证实^[41]。在无菌培养下的蜚蠊能进行这种合成作用，虽和肠内有完整微生物区系的相比时速度较慢；这指出了合成的能力在这一昆虫的组织与细胞内共生体中都有存在，而不象早期的研究工作者所倡说的那样，完全是肠道微生物区系活动的结果^[47]。

谷氨酸

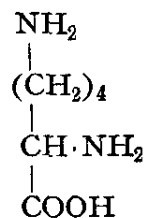


天門冬氨酸



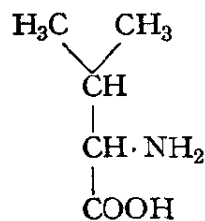
谷氨酸在氨基酸代謝中占有中心地位，因它可能是氨氮进入代謝庫的主要通道， α 酮戊二酸因还原的加氨作用而形成谷氨酸。氨基从谷氨酸通过轉氨基作用而被轉送到其他的酮酸上，例如天門冬氨酸的形成；天門冬氨酸是氨进入鳥氨酸循环的通道。谷氨酸和天門冬氨酸均易为极大多数动物所合成。它們在昆虫食料中不是必需的，虽有报道 *Phormia* 需要它們二者之一^[40]。曾证明 *Blattella* 和 *Chilo* 能合成谷氨酸和天門冬氨酸^[30,31]。

賴氨酸

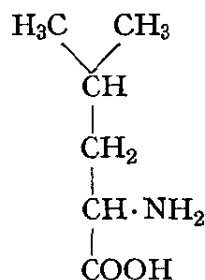


賴氨酸是昆虫的必需氨基酸之一，正如与在其他动物中一样。它在昆虫中的代謝作用尚未明白。

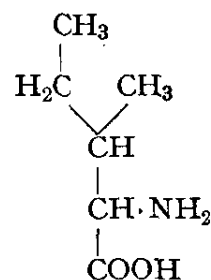
纈氨酸



亮氨酸



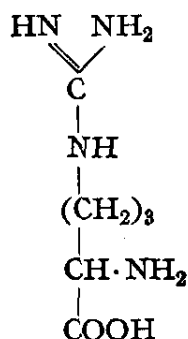
异亮氨酸



支鏈氨基酸的代謝作用被了解得很少，它們都是昆虫在食料

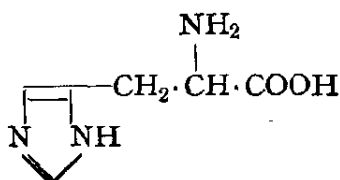
中所必需的。据认为, 在 *Tribolium* 的蛹化过程中賴氨酸和亮氨酸起着作用, 因为食料中缺乏了上述氨基酸中的任何一种, 幼虫就生长緩慢, 并不能化蛹^[87]。但必須注意昆虫的蛹期乃是进行强烈代謝作用的时期; 在此期中, 在較慢的幼虫生长期中可能遇到的食料缺陷可起重要的影响, 而不一定是同蛹的形成或成虫羽化的特殊过程有关联。

精 氨 酸



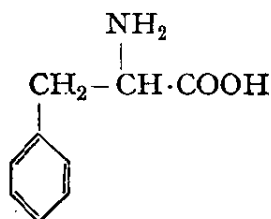
精氨酸通过所謂“鳥氨酸”循环而和尿素的合成有关 (見第六章); 在昆虫和其他的无脊椎动物中, 它以磷酸精氨酸(相当于磷酸肌酸)的形式作为肌肉中的能量貯存体 (見第五章)。它能为成鼠所合成, 但为幼鼠最佳的生长时所必需, 并能为食料中的瓜氨酸 [$\text{H}_2\text{N} \cdot \text{CO} \cdot \text{NH} \cdot (\text{CH}_2)_3 \cdot \text{CHNH}_2 \cdot \text{COOH}$] 所替代。精氨酸是一切被研究过的昆虫在食料中所必需的; 但在 *Blattella* 中, 缺乏这种氨基酸只能使生长稍为延迟^[29]。在 *Drosophila*^[33] 和蜜蜂^[36] 中, 精氨酸在某种程度上能为瓜氨酸所替代, 但不能为鳥氨酸所替代。瓜氨酸轉变为精氨酸过慢, 甚至不足維持正常生长; 鳥氨酸即使有精氨酸存在时也有抑制作用; 这种事实导致 *Drosophila* 无鳥氨酸循环这一結論。在 *Aedes* 中, 曾报道鳥氨酸在食料中稍有替代精氨酸的作用, 但肌酸并不这样^[32]。

組 氨 酸

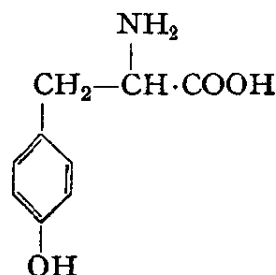


組氨酸是所有昆虫所必需的。它在蜜蜂成虫中，可为一种二肽——肌肽(β 丙組肽)所替代^[36]。

苯丙氨酸

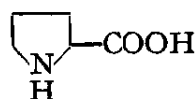


酪氨酸

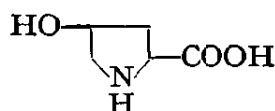


苯丙氨酸是极大多数动物所必需的。它可氧化而成为酪氨酸，但逆反应常是不可能的，因而酪氨酸在食料中不能替代苯丙氨酸。在昆虫中，除 *Blattella* 外，所有曾被研究过的种类均必需苯丙氨酸；苯丙氨酸轉变为酪氨酸曾在家蚕中获得证实^[49]。当无酪氨酸时，*Pseudosarcophaga* 的生长便受到延緩^[9]；这指出苯丙氨酸的氧化机制在这一昆虫中可能尚不很发达。由于 *Aedes* 能靠缺苯丙氨酸或酪氨酸，但不能靠这两者都缺的食料生长^[32]，此昆虫可能会把酪氨酸轉化成苯丙氨酸。*Blattella* 也能靠缺苯丙氨酸或酪氨酸的食料进行正常生长，但不知它是否在两者都缺时也能如此^[30]。酪氨酸和昆虫表皮的硬化与暗化有关(見第 251 頁)。在 *Aedes* 中，当食料中缺乏苯丙氨酸或酪氨酸时产生色素較少的幼虫。

脯氨酸

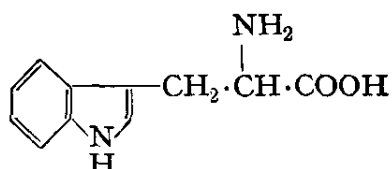


羟脯氨酸



极大多数昆虫不需要这种氨基酸；但曾报道脯氨酸是 *Phormia* 所必需的，并是 *Blattella* 的雄虫而非其雌虫所必需^[30]。然而，蜚蠊能合成脯氨酸，在以无脯氨酸飼养的个体的組織中存在有脯氨酸。由于脯氨酸可从鳥氨酸形成，有些昆虫的营养需要脯氨酸，可能是这类昆虫中鳥氨酸循环活动减弱的反映。

色 氨 酸



色氨酸除了作为蛋白质的一种组分之外，还是哺乳动物中的烟酸和昆虫中的色素的前体。它是一切昆虫在食料中所必需的，可能 *Blattella* 除外；后者在缺乏色氨酸的食料上的生长只比在营养完全的食物上的生长稍慢一些^[29]。曾有报道称在细菌活动受抑制的情况下它能合成这种氨基酸^[47]。

D 型氨基酸的营养价值

在对昆虫氨基酸营养需要的研究中，很少企图以 D 型氨基酸来替代其自然存在的对映结构体。到现在为止，所获得的结果总结在表 2 中，并与鼠对 D 型氨基酸利用的能力作为比较。D-蛋氨酸和 D-苯丙氨酸能为昆虫和鼠所利用；D-组氨酸能为鼠所利用，并能为蜜蜂成虫所代谢，虽它只能部分地替代 L 型氨基酸。此外，D-赖氨酸可能在某种程度上能在 *Tribolium* 中替代 L-赖氨酸；但以这种氨基酸所进行的试验曾有矛盾的结果^[27]。到目前为止所

表 2 昆虫和鼠对 D 型氨基酸的利用

氨基酸	<i>Drosophila</i> [33]	<i>Apis</i> [36]	<i>Tribolium</i> [27]	鼠 [50]
精氨酸		—	—	—
组氨酸		±	—	+
异亮氨酸		—	—	—
亮氨酸		—	—	—
赖氨酸		—	?	—
蛋氨酸		+	+	+
苯丙氨酸		+	+	+
苏氨酸		—	—	—
色氨酸	—	—	—	+
缬氨酸		—	—	?

获得的证据指出代谢 D 型氨基酸的能力在昆虫中并不是很发达的。

维 生 素

昆虫对维生素的需要曾被研究得很多，其中有好些是在严格控制的无菌条件下以及用化学成分已很明确的食料来进行的。从上述工作中获得的知識，和从很多饲养在很干食料上仓储害虫营养試驗工作的知識总结在表 3 中。一般来讲，昆虫除了肌醇和对-

表 3 昆虫对维生素的需要

维 生 素	<i>Blattella</i> [51,53]	<i>Schistocerca</i> [54]	<i>Ephesia</i> [55,56]	<i>Galleria</i> [57]	<i>Tineola</i> [58]	<i>Chilo</i> [20]	<i>Aedes</i> [59,60]	<i>Culex</i> [61]	<i>Drosophila</i> [33,62-64]	<i>Phormia</i> [35,46]	<i>Calliphora</i> [65,143]	<i>Musca</i> [19,67,143,149]	<i>Pseudosarcophaga</i> [9,68]	<i>Hylemya</i> [38]	<i>Tenebrio</i> [5,55,69]	<i>Tribolium</i> [38,55,70-74]	<i>Lasioderma</i> [71,72,75]	<i>Stegobium</i> [72,75]	<i>Oryzaephilus</i> [71,72]	<i>Pinus</i> [71,72,75]	<i>Palorus</i> [76]	<i>Corcya</i> [77-79]	<i>Dermestes</i> [80,81]	<i>Attagenus</i> [39]
硫胺素	±		+	-	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
核黄素	±		+	-	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
吡哆醇	±		+		±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+
烟酸	+		+	+	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
泛酸	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
生物素	-		+			+	+	±	+		±	+	+	+	+							+	+	+
叶酸	-		+			+	+	+	+	+	±	?	+	+	+	+	+						+	+
胆碱	+		+		±	-			+	+	+	?	+	+	±	±	-	-		±	+			+
肉毒碱									-	-	-		-		+	+				+		-		
氰钴维生素									-	-	-		-	±		-						±		
肌醇	-		±		-	-			-		-	-	-			-	-	-			-			-
对-氨基苯甲酸	-		-		-	-			-			-	-			-	-	-						-
硫辛酸									-					±										
核酸							±		±	±			±											
抗坏血酸		+					-	±																
β-胡萝卜素	-	+																						
胆甾醇	+		+		+	+	+		+	+		+				+	-	-	+		+		+	

+指必需；-指不需有；±指对生长有促进作用；?指证据有矛盾。

氨基苯甲酸外需要其他所有的維生素 B；少数試驗曾证明对于維生素 B₁₂ 或硫辛酸无确定的需要。抗坏血酸曾几乎一直被认为是不必需的,直到新近的一篇报告证明它能加快沙蝗 *Schistocerca* 的生长^[54]。在脂溶性的維生素 (A、D、E 和 K) 中,曾证明不是必需的;但再次在 *Schistocerca* 中有例外,它被证明在食料中需有 β 胡蘿卜素以产生色素和进行生长。但一切昆虫在食料中均需有一种甾醇。此外,有些昆虫尚有其他的需要,例如有些蠅类需有核酸,甲虫 *Tenebrio* 和 *Tribolium* 需有肉毒碱。

虽然昆虫对維生素的需要一般与高等动物并没有很大的不同,但有些种类,特别是 *Lasioderma*, *Stegobium* 和 *Blattella*, 表明对食料中的維生素有相当程度的不需要。在 *Lasioderma* 和 *Stegobium* 的实例中,这样的不需要被证明是由于寄主特种細胞所含有的共生酵母合成活动的緣故^[75]。用卵面消毒的办法使这两种甲虫的个体失去微生物区系,可完全取消它們在缺乏維生素 B 的食料上生活的能力。此外,从含菌細胞所分离出来的、并在純粹培养中生长的酵母被证明能合成昆虫所需的一切維生素 B 以及甾醇^[82]。与这类似的,是吸血蟻象 *Rhodnius* 消化道中的細菌供应維生素 B,后者在它的正常食料血液中是缺少的^[83]。在 *Blattella* 的实例中,昆虫对維生素的不需要,在何种程度上是由于本身組織的合成能力,在何种程度上是由于它的微生物区系,这一点尚未明白,但有充分理由可以相信,在消化道內或在組織中的微生物均能供給食料中不需要的維生素。蜚蠊由于取食金霉素而失去共生体后不能在滿足正常若虫需要的食料上生长,但即使在食料中加入大量干酵母后仍然不能恢复正常的生长,这就有理由怀疑,金霉素对此昆虫的代謝作用,也起着有害的作用。

以昆虫只活一代,来作为确定昆虫不需从外界供应一种需要量很少的維生素的标准,也是可以怀疑的,因为卵中可能含有足够的数量致使預期的缺陷效应成为不明显。在这种情况下,需要繼續培养二代或二代以上,来证实对維生素的需要是存在的。

虽然最近几年对維生素的鉴定及其特性的描述有了进展,但