

·昆虫学专著选译·

昆虫生物化学

〔澳大利亚〕D. 葛尔慕著

上海科学技术出版社

昆虫学专著选译

昆虫生理化学

澳大利亚 葛尔泰 著

钦俊德 冯 慧 崔启慧 刘树森 译

上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书根据 1961 年出版的葛尔慕 (D. Gilmour) 著《昆虫生物化学》翻譯。就目前讲,原书是完全以昆虫生物化学为題材的第一本系統著作。內容分为三部分:第一部分能量代謝;第二部分中間代謝;第三部分发育的生物化学。第一部分共六章,題目为:营养、消化、无氧代謝的能量产生、有氧代謝的能量产生、能量的保存和轉化、分解代謝的最終产物。第二部分共三章,題目为:碳水化合物的中間代謝、脂类的中間代謝、含氮化合物的中間代謝。第三部分仅一章,題目为昆虫的激素与形态发生。书中所援引的資料多数是近十年所发表的研究成果,反映了昆虫生物化学研究的趋势。本书可供生物化学和昆虫学工作者参考之用。本书列为本社《昆虫学专著选譯》之一。

BIOCHEMISTRY OF INSECTS

Darcy Gilmour

Academic Press • 1961

昆虫学专著选譯

昆虫生物化学

欽俊德 馮 慧 翟启慧 刘树森 譯

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

上海市印刷五厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/32 印张 10 排版字数 266,000

1966 年 4 月第 1 版 1966 年 4 月第 1 次印刷

印数 1—2,000

統一书号 13119·701 定价 (科六) 1.50 元

譯 序

近年来,关于昆虫生物化学的研究工作大量出現,有关論文多分散发表在各种期刊中。因此,有必要出版綜合这方面研究成果的系統性著作。澳大利亚生物化学家葛尔慕(D. Gilmour)所著的《昆虫生物化学》一书便是适应这种要求的第一本著作。本书作者以昆虫机体的物质和能量代謝作为主綫,綜合和分析了約計1000篇文献,內容比較全面,而且所援引的資料多数是最近十年內所发表的研究成果,反映了当前进展的趋势,同时指出尙未澄清而应繼續研究的課題。昆虫生物化学分化成为独立学科,历史还很短,本书的出版无疑能起良好作用。

昆虫生物化学是一門邊緣学科,它的任务在于以生物化学的观点和方法来研究昆虫的生命現象。因此,它的研究对于发展昆虫学和生物化学均有重大意义。解放后,在党的正确领导下,我国昆虫学、生物化学取得巨大成就,最近几年昆虫生物化学方面亦已初步展开某些研究。翻譯本书的目的,就是为国内从事这一工作的同志提供必要的参考資料,以期促进这門新兴学科的进一步发展。

翻譯工作由欽俊德、馮慧、翟启慧和刘树森共同进行;其中全部譯稿的整理和第一、二、五、十这四章的翻譯由欽俊德担任;第三、四两章的翻譯由刘树森担任;第六、七、八三章由馮慧担任;第九章由翟启慧担任。名詞的翻譯,主要是根据中国科学院編譯出版委员会名詞室所編訂的英汉化学化工詞汇(科学出版社出版,1962年)和其他詞汇。对于少数已作必要修改和須新譯的名詞均在中文后面附上原文。由于譯者水平有限,錯誤之处在所难免,望讀者指正。

目 录

緒論	1
第一部分 能量代謝	3
第一章 营养	4
第二章 消化	42
第三章 无氧代謝的能量产生	63
第四章 有氧代謝的能量产生	84
第五章 能量的保存与轉化: 使用由食物氧化所生成的能量来做功	137
第六章 分解代謝的最終产物	177
第二部分 中間代謝	189
第七章 碳水化合物的中間代謝	190
第八章 脂类的中間代謝	203
第九章 含氮化合物的中間代謝	235
第三部分 发育的生物化学	291
第十章 昆虫的激素与形态发生	292
名詞索引	298

緒 論

本书分为三个部分。其中，第一部分称为“能量代謝”，把昆虫当作一架机器来进行研究：它燃燒着由食物所供应的燃料，并由这燃燒作用产生为生物合成、运动等所需的能量。这一部分探討了昆虫发育所需的食物的本质、食物被細胞吸收前在消化道內的加工、由食物所衍生的化合物在細胞內氧化的长串分解过程、这氧化过程所产生的能量的保存和在完成各种生物功时的使用，以及分解过程最后产物的本质。第二部分称为“中間代謝”，包括若干与能量产生或利用的过程沒有直接关系的生化轉变过程。这部分材料系按化学的界綫而加以划分。最后一部分很短，它主要涉及代謝作用的激素調节，这在昆虫中大多是結合着形态发生来研究的。

这样的划分当然是人为的。在第二和第三部分所探討的反应，与第一部分中所談的反应受到同样的热力学原理的控制，但是沒有从能量轉化的观点来进行考虑。現代生物化学不再承认分解代謝与組成代謝之間的差別，因为生物保存能量的真正机制，乃是减能 (exergonic) 反应与增能 (endergonic) 反应的偶联。但为了方便，可将一切基本上同获得能量和消耗能量有关的机制組合在一起，并对分解代謝和組成代謝方面分別进行研究。第二部分所包括的內容中比較难找出統一的原則；这可能是由于对这类生化机制的探索还比較不彻底的緣故。这一部分包括許多有关昆虫产物化学的早期工作，它們虽可为将来的工作提供根本性的基础，但对現代生物化学的动态观点却是貢獻不大。另一方面，这一部分确实包括昆虫代謝中生物轉化曾被彻底研究过的某些方面，例如关于吩噻嗪(夹氧氮蒽)色素的合成和醌对蛋白质的鞣化，就提供了昆虫特有的生化机制方面的重要知識。将来，对于昆虫的研究工作可能在生物調节和控制的領域內頗有普遍意义，这方面在第

三部分进行探討,但目前具体可記的材料还很少。

这里还应談一下本书中所采用的、曾被作过生化研究的很多昆虫种类的名称問題。任何非昆虫分类学家的生物学者,在进行有关昆虫的著作时必定会为每种昆虫的正确命名而感到一定困难。由于分类学家要糾正早期昆虫学家的过失,有时昆虫名称更改得非常快,不留神的生物化学家就可能把不同的名称写成不同的昆虫,而实际只是一种昆虫而已。这种混乱所造成的問題,曾在一定程度上用下述方法得以避免:或用已通行的普通名称,如以“家蝇”代替 *Musca domestica*, 或仅用属名来指一属中著名的和常被研究的种类,如以 *Blattella* 代替 *Blattella germanica*。定种名的作者名字或其簡写在生化书籍中因不适宜而被略去。这种做法会对某些昆虫学家造成困难;但另一方面,推敲昆虫名称很会妨碍生物化学的主题。希望本书的文献目录足以帮助任何想要知道种名的讀者找到原文,并由此得到分类学的文献。

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識。首先，通过确定一种动物的自然食料的主要成分，可以明确分解代謝过程这个长鏈中的原始物质，生活和生长所需的能量就是由这过程产生的。更重要的是，关于絕對营养需要的实验資料，能显示动物合成代謝物的能力；此外，既已了解輔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必要就可暗示出所进行的代謝途径的类别，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損害的性质，可提供有关这营养物质的作用場所和代謝机能的知識。

有許多昆虫生活和生长所依靠的，乍看来是一种性质极狹窄的食物。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。当食物的性质极狹窄时，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謝物。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。

昆虫食物的多式多样，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这章中加以考虑；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, 但仍被蛹壳所包围, 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颇为滿意的生长, 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>Caliphora</i> [34]	<i>Phormia</i> [35]	<i>Pseudoscorpion</i> [36]	<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		+	+	+		+	+	+	+	+	+
缬氨酸		+	+			+	+	+	+	+	
丙氨酸	+	+			-	-		-	-	-	
天门冬氨酸	-	-			-	-		-	-	-	
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资料收集在表 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、组氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸和缬氨酸; 虽这说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, 丝氨酸也为 *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; 但由于它们之中没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, 因而得出结论, 它们并非必需的。除了缬脯氨酸外, 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单纯的叙述, 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, 它的组织不能从其他氨基酸或从较为简单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, 其结果是取食这种有缺陷的食料的幼虫很少能活到 20 天, 并且没有一个能化蛹 (幼虫期正常为 29 天)。类似的缺陷效应曾在 *Aedes*^[32]、*Drosophila*^[39] 和 *Pseudosarcophaga*^[9] 中被观察到。*Attagenus* 在有缺陷的食料上虽成活率还比较高, 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, 结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。

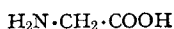
Blattella 显然能够进行的很多合成过程,可能是它的细胞内微生物共生体区系所完成的。*Blattella* 在细胞内颇多一般被认为共生微生物的内含物,它们位于特殊的称为含菌细胞或含细菌细胞的细胞中^[42]。有理由推测,在这些共生体中存在着细菌和植物代谢所特有的而非动物所特有的合成机制。在其他昆虫中,类似的细胞内含物被证明是维生素的来源;虽非是必定的,但也可能它们能同时供应必需的氨基酸。从生物化学家的观点来讲,确切了解这种合成机制的所在虽是重要的,但昆虫生物学家认为,相信昆虫与含共生体组织之间的界限大半并不存在,这是可以原谅的。经过卵,从一代传至另一代的细胞内共生体,和线粒体一样,可作为 *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。从以下事实可见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、丝氨酸和酪氨酸中任何一种时会引起生长速度上微小的, 但在统计学上显著的延缓。

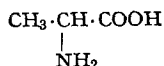
由于目前所有有关昆虫氨基酸代谢的知识大多是从营养的研究而来, 所以在这里对各种氨基酸进行更为详细的叙述是适宜的。

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缓, 虽有些个体没有它也能达到成熟。 *Phormia* 是不需要甘氨酸的唯一双翅目昆虫^[35, 40]。在高等动物中, 甘氨酸和丝氨酸是能互相转变的, 但在 *Aedes* 的食料中丝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。曾有某种说法认为对甘氨酸的需要, 是与作为对非自然的合成饲料中其他成分的脱毒剂有关联^[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。

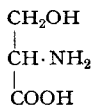
丙 氨 酸



丙氨酸易从丙酮酸借转氨基作用而形成, 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

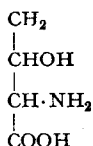
靠无丙氨酸的食料生活时从組織提炼物中可測得这种氨基酸^[30]。食料中无丙氨酸时也能有阻碍 *Pseudosarcophaga* 生长的作用, 虽然很多幼虫能在无这种氨基酸时达到成熟^[9]。

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尙未明白。

胱氨酸和半胱氨酸

