

昆虫与植物的关系

论昆虫与植物的相互作用及其演化

钦俊德 著

科学出版社

昆虫与植物的关系

论昆虫与植物的相互作用及其演化

钦俊德 著

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书叙述昆虫与植物形形色色的种间关系,阐明它们相互作用的理化基础和演化途径。在昆虫方面,着重讨论它们对植物的行为反应、营养依赖和对植物次生物质的生理适应;在植物方面,讨论它们对昆虫有防御和避害效应的化学和形态学因素及其对昆虫的作用。注意到昆虫与植物除相互对抗和制约的部分外,尚有互惠共生的部分,最突出的是传粉昆虫与花的关系。从人类农林生产的利益着眼,应根据植物抗虫性的特点来减少害虫所造成的经济损失,并利用益虫以提高生产,于是讨论了植物的抗虫性及昆虫与花的关系。最后讨论植物对昆虫种下分化和新种形成所起的作用。本书既包括著者从五十年代开始从事这方面研究工作的成果,又综述了当前国内外有关昆虫与植物关系的研究进展,可供大学生物系和农林院校师生、有关的专业科研机构的科技工作者和从事农林生产的人员参考。

昆 虫 与 植 物 的 关 系

论昆虫与植物的相互作用及其演化

钦 俊 德 著

责任编辑 谢仲屏

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1987年9月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1987年9月第一次印刷 印张:14 3/4

精 0001—1,300 插页:精 3 平 2

平 0001—2,700 字数:336,000

统一书号:14031·3637

本社书号:5390·13—7

定价: 布脊精装 5.10 元
平 装 3.55 元

序

昆虫与植物的关系,是当前科研领域中的一个十分活跃的部分,原因有如下数方面:陆地上现有的 235,000 种被子植物是植物界的优势类群,发掘化石的证据说明它们起源于白垩纪早期,此时昆虫早已存在并与其它植物建立了关系,虽主要的植食性鳞翅类起源稍晚。被子植物和昆虫种类与生活的多样化有某种并行的现象,有理由认为这种现象是它们相互作用和协调演化的结果;它们合在一起约占地球上真核生物的 60%,它们的相互作用反映着悠长的地质年代中许多极为重要的生物学问题,值得研究。其次,现代科学的发展反映于研究方法和技术的迅速提高;因此,对研究昆虫与植物相互作用的理化基础和生理功能提供了十分有利的条件,特别是从宏观到微观的发展揭示了许多以前难于理解的现象,很多昆虫生理和生态学家对昆虫具有准确识别和选择适宜植物的能力深感兴趣;其中,昆虫感觉机能的高度发展与植物次生物质的多种多样是起主要作用的因素;为了探索其中的奥秘,有关的科研工作日益开展。第三是在农林生产中为了减少虫害所造成的损失,单纯依赖有机杀虫药剂的时代已经过去;然而昆虫与植物相互作用的某些规律却成为害虫治理中必须掌握的知识。从事于解决生产实际问题的人领悟到必须探索作物感虫性和抗虫性的原因,以此为根据采取措施作为害虫综合治理的一个组成部分。

目前,有关的研究资料日益增多,估计每年发表的论文和书籍常达千种;对此需要加以汇集整理使其系统化,这对于知识的提高以及开拓新的研究都是十分重要的。兼之,此科研领域非常宽广并是跨学科的,在目前明显划分学科的科研和教育制度下应强调各方面的协作,并教育学生能认清动植物的种间关系和相互作用的重要及其中所包涵的尖端问题。本书企图系统地介绍有关的基本问题和当前的研究进展概况,希望对读者能起有益的作用。

本书在编写过程中蒙陈世骧教授和荷兰已故的塞菲尔德教授给予很多启示,特别是傅贻玲同志在查阅资料、对本书内容修改和提高做了不少工作,科学出版社谢仲屏同志详细审阅书稿并负责编辑,动物研究所照相室于延芬同志帮助准备图片;对他们谨表衷心感谢。最后,作者知识有限,书内难免有错误之处,请读者批评指正。

钦俊德

1986 年 3 月

目 录

序

第一章 绪论	1
第一节 问题的由来和性质.....	1
第二节 历史回顾.....	3
第三节 本书内容和程序.....	6
第四节 研究方法.....	6
(一) 植物化学	7
(二) 显微镜技术	8
(三) 昆虫的感觉和行为生理	8
(四) 昆虫营养	9
(五) 对非营养成分的代谢	10
参考文献.....	10
第二章 昆虫与植物相互作用的类型和演化	12
第一节 昆虫与植物关系的类型或模式.....	12
(一) 昆虫采食植物, 植物成为昆虫的猎获物	12
(二) 昆虫在植物上寄生, 植物成为昆虫的寄主	12
(三) 昆虫为植物传授花粉, 植物为昆虫提供食物	13
(四) 昆虫携带或搬运植物种子, 帮助扩散, 植物对昆虫提供食物	13
(五) 昆虫帮助植物克服与其竞争的其它植物, 植物为昆虫提供食物和居住场所	13
(六) 昆虫抵御植物的采食者或寄生者, 植物为昆虫提供食物和居住场所	14
(七) 昆虫为植物收集营养成分	14
(八) 植物捕食昆虫, 昆虫成为植物的捕获物	15
(九) 植物对昆虫的天敌起招引或指示作用	15
第二节 昆虫对植物的利用.....	15
(一) 对营养成分的获得	15
(二) 对其它有用物质的获得	17
(三) 适宜小生境和居住场所的获得	18
(四) 昆虫利用植物隐伏及拟态以躲避天敌	20
第三节 植物对昆虫的反应和依赖.....	22
(一) 在生长上的反应	22
(二) 化学驱拒和抗生作用	23
(三) 以昆虫作为食物	26
(四) 依赖昆虫传授花粉和散布种子	28
(五) 依赖和利用昆虫的保护作用	29
第四节 昆虫与植物关系的演化.....	30
第五节 结论.....	34

参考文献.....	35
第三章 植物对于昆虫的防御: 化学因素	38
第一节 植物对昆虫化学防御的类型.....	38
(一) 引起昆虫忌避和抑制其取食的化学因素	39
(二) 影响昆虫对食物消化和利用的化学因素	39
(三) 影响昆虫生长发育调节机制的化学因素	40
第二节 植物的次生性代谢产物及其防御效应.....	41
(一) 生物碱	42
(二) 非蛋白氨基酸	44
(三) 生氰苷	45
(四) 芥子油苷	45
(五) 单萜	45
(六) 倍半萜	46
(七) 双萜和三萜	47
(八) 酚类物质	48
第三节 干扰昆虫对食物利用的化学物质及其作用.....	51
(一) 丹宁	51
(二) 木质素	52
(三) 糖类衍生物	53
(四) 酚树脂	53
(五) 抗蛋白酶	53
第四节 植物其它的化学防御机制.....	54
(一) 盐类和矿物质	54
(二) 营养成分	54
(三) 光合作用类型	55
第五节 植物主要化学防御类型的比较.....	55
第六节 植物化学防御机制的演化.....	57
第七节 结论.....	57
参考文献.....	58
第四章 植物对于昆虫的防御: 形态构造	62
第一节 有关的植物形态构造.....	62
(一) 表皮层	63
(二) 周皮	65
(三) 薄壁组织	65
(四) 厚角组织	65
(五) 厚壁组织	65
(六) 木质部	66
(七) 韧皮部	66
(八) 分泌构造	66
第二节 植物远距离对昆虫起作用的形态因素.....	69
第三节 植物近距离或通过接触对昆虫发生影响的物理因素.....	70

(一) 毛茸	70
(二) 蜡质	74
(三) 矿物质积存物	74
(四) 分泌物	74
(五) 硬度	75
第四节 植物其它有关因素的作用	75
第五节 结论	76
参考文献	76
附录: 由昆虫引起的植物组织增生——虫瘿	79
第五章 主要植食性昆虫的类群及其摄食、消化和产卵机制	84
第一节 主要植食性昆虫的类群	84
第二节 食物的性质和昆虫的摄食机制	86
(一) 食物的性质	86
(二) 摄食机制	86
(三) 涎腺	97
(四) 口器感觉器官	100
第三节 消化道的适应性	101
第四节 消化道和其它组织内共生微生物的作用	105
第五节 产卵机制	106
第六节 结论	107
参考文献	109
第六章 昆虫对植物的行为反应	111
第一节 食性类型和行为生理	111
第二节 对寄主植物及其生境的定向反应	113
(一) 迁移、扩散和觅食	113
(二) 视觉的作用	114
(三) 嗅觉的作用	116
(四) 湿度的影响	119
第三节 对寄主植物种类和取食、产卵部位的识别	119
第四节 取食的调节控制	125
第五节 食性的保持、改变和演化	127
(一) 对寄主植物的“记忆”	127
(二) 食性的改变	127
(三) 食性的演化	128
第六节 结论	129
参考文献	129
第七章 昆虫与寄主植物的营养关系	133
第一节 植食性昆虫的营养需要和营养成分的来源	133
(一) 碳水化合物	134
(二) 蛋白质和氨基酸	135

(三) 脂类物质	137
(四) 脂原因素	138
(五) 维生素	139
(六) 矿物质	140
第二节 决定营养效应的因素	141
第三节 主要营养成分的比例和转化途径	145
第四节 植物营养成分的差异对昆虫的影响	146
第五节 结论	149
参考文献	149
第八章 昆虫对植物次生性物质的代谢和利用	152
第一节 一般的解毒机制和选择性贮存	152
(一) 多功能氧化酶和其它酶系的解毒作用	153
(二) 对植物有毒物质的选择性贮存(选贮)	156
(三) 对植物有毒物质的分子识别	159
第二节 对有激素活性物质的代谢适应	159
(一) 植物激素	160
(二) 植源昆虫激素	161
第三节 对色素的吸收、代谢和利用	164
(一) 类胡萝卜素	165
(二) 醌色素	167
(三) 黄酮	167
第四节 结论	167
参考文献	169
第九章 植物的抗虫性和抗虫品种的培育	171
第一节 植物抗虫性的涵义和类别	171
第二节 生态抗虫性	172
(一) 物候学上的不协调	173
(二) 诱导抗虫性	174
第三节 遗传抗虫性	174
(一) 影响昆虫行为反应的抗虫性	174
(二) 影响昆虫代谢过程的抗虫性	174
(三) 基因控制的表型抗虫性	176
(四) 植物的耐害性所造成的抗虫性	177
第四节 影响植物抗虫性的表达和稳定的遗传因素	177
(一) 抗虫性的遗传表达	177
(二) 抗虫性的稳定程度	178
第五节 影响抗虫性幅度和表现的环境因素	179
(一) 温度	179
(二) 光照	179
(三) 土壤肥力	179
(四) 土壤含水量	179

(五) 农药的施用	180
(六) 其它	180
第六节 培育农作物抗虫性的方案	180
(一) 寻找抗虫性的来源	181
(二) 对抗虫性的测定	183
(三) 抗虫品系的培育	183
(四) 研究抗虫性的缘由	183
(五) 对培育成的抗虫品系进行估价	184
第七节 作物抗虫品系在害虫治理中的地位	184
第八节 结论	185
参考文献	186
第十章 昆虫与花	188
第一节 传粉昆虫的类群和适应性	189
(一) 鞘翅目	189
(二) 双翅目	189
(三) 鳞翅目	189
(四) 膜翅目	190
(五) 其它	192
第二节 花香对昆虫传粉所起的作用	192
第三节 花的形态和颜色对昆虫传粉所起的作用	195
第四节 昆虫从花获得食物	199
(一) 传粉昆虫采食的行为和生理	199
(二) 花蜜的分泌及其营养价值	201
(三) 花粉的营养价值	203
第五节 结论	203
参考文献	204
第十一章 关于植食性昆虫的种下分化和种类多样化	205
第一节 昆虫种类多样化的原因和适应意义	206
第二节 寄主植物对昆虫种下分化和新种形成的影响	208
(一) 异域型的种下分化	208
(二) 同域型的种下分化	209
第三节 对植食性昆虫种下分化或新种形成的验证	212
(一) 杂交试验	213
(二) 染色体分析	214
(三) 同工酶的分析	215
第四节 结论	217
参考文献	218
索引	
(一) 昆虫与植物名称索引	220
(二) 名词索引	225

第一章 绪 论

第一节 问题的由来和性质

昆虫在地球上出现的年代非常久远;最早的昆虫化石发现于古生代地层的泥盆纪,距今约三亿八千万年(Whalley 和 Jarzembowski, 1981)。自滋营养的植物则比昆虫起源更早,最早的陆生植物出现于四亿年前的志留纪。亿万年来它们各自经历着复杂的演化,种类和个体由少到多,结构和功能由简到繁,分布范围由狭到广;迄今无疑是生物界中最占优势的类群。一切生物的演化都有其内在的动力。生命现象的基本特征之一便是能产生变异并能感受到环境因素的影响。它们为适应环境的变化必须不断地进行生存竞争,而自然界的选作用决定着它们的盛衰和存亡。昆虫和植物从远古起就有因生境和物候的一致而生活在一起的类群,它们为了营养、繁殖、保护、防卫、扩散等需要而发生了密切的关系,双方在所建立的关系中相互作用、彼此影响,再加上其它内外因素的活动,因之有的衰败淘汰,有的继续延绵,有的繁荣昌盛。特别是通过变异和特化而彼此适应,在广阔的陆地上成为形形色色的生态系统中的重要组成部分。它们各以同种的个体和种群为单元,以对方为强有力的进化选择因素作条件,持续地但又有步骤地相互调节制约,造成了所谓协调适应或协调进化(Ehrlich 和 Raven, 1965)。

现有的昆虫是动物界种类最多的类群,估计在一百万种以上。它们体形较小,生活史短,但活动能力和适应性却很强,机能的分化很突出,表现在躯体区域和发育阶段的分工。以绿色植物作为直接营养来源的种类经长期演化而能借敏锐的感觉内导和神经的综合作用来辨识不同的植物种类,发展了在植物上附着的能力,以不同类型的摄食机制选择自己的适宜食物。它们消化、吸收和利用植物中的营养成分,通过不同的代谢途径组成机体本身的组织和构造,并产生能量来推动各种耗能的生理变化和整体活动。值得注意的是它们还吸取、贮存和改变植物的某些成分,用于同种个体间的两性引诱和异种个体间的警戒和防卫。在进化过程中,昆虫在体表发展了能严格调节水分蒸发的表皮结构,在体内生成了脂肪体这种非常有用的组织。脂肪体非但是营养成分的贮存场所,而且还含有复杂的酶系,是中间代谢非常活跃的部分。它的功能与对植物中营养成分的贮存、转化和利用,以及对某些有毒物质的解毒或贮存有着密切的关系。多数植食性昆虫的活动范围离不开植物,它们已适应于植物为它们所形成的小生境。以昆虫为例可以看出在地球上的种种生命系统,如以其生活的能力和机体功能的关系来判断,则其活动的范围愈大,对所侵占和利用的生境适应得愈深,对可能引起损害的环境影响反应能力愈强,它们的机体功能和特化性也愈发展(库兹涅佐夫, 1948)。

目前已知的植物界的种类总数比昆虫少,约三十万种,包括苔藓和维管植物。维管植物分为孢子植物和种子植物,后者又分裸子植物和被子植物。不同类群起源于不同的地质年代,而起源于一亿多年前中生代白垩纪的被子植物则是目前陆地上的优势种群。它们不仅种类繁杂(至少有二十五万种),而且分布广泛,在地面组成高矮不等的各种植被,只

有在苔藓和地衣为主的冻原和以羊齿和苏铁植从占重要位置的大面积针叶林中它们才处于劣势。和昆虫一样，被子植物在进化过程中表现出巨大的可塑性和对环境高度的适应性。但植物无神经和肌肉系统，因而缺乏移动的能力；在生命活动的表演中，特别是对自身的防卫策略则与昆虫很不相同。它们的适应性是通过遗传突变和自然选择逐渐形成的。种子植物个体的生物量 (biomass) 一般常远远超过昆虫，它们进行自滋营养，有行光合作用制造食物的功能，所以成为大多数昆虫重要的环境因素，并与昆虫形成复杂的生物学关系。粗看起来，在昆虫和植物漫长的演化过程中植物扮演着主体的角色，而昆虫似乎是随从者；所以有人认为它们之间的关系不应称为协调进化 (co-evolution)，而应称为顺序进化 (sequential evolution) (Jermy, 1980)，亦即植物的演化在先，昆虫随着植物的演化而演化。但是事实表明植物对昆虫的活动有明显的反应；在有些实例中，昆虫对植物所形成的诱变因素或环境压力并不低于植物对昆虫所产生的影响。从长期演化的结果来看，多数学者 (如 Takhtajan, 1969) 均同意由于昆虫取食花粉所造成的虫媒授粉与被子植物花的演化以及种群繁荣和新种的形成有着密切的关系 (见第八章)。较短期内昆虫对植物种群所造成的环境压力表现于人工利用昆虫防治杂草获得成功。例如澳大利亚在 1926 年引进螟蛾 *Cactoblastis cactorum* 防治了约六千万英亩*的仙人掌 (*Opuntia* spp.)；在美国西海岸加利福尼亚州利用双金叶甲 (*Chrysolina quadrigemina*) 防治数百万英亩金丝梅 (*Hypericum perforatum*) 也获得成功。

生物间相互作用的后果，一般可区分为三种类型：(1) 一方受益，另一方受损；(2) 一方受益，另一方无损；(3) 双方均受益。昆虫依赖植物作为营养来源，骤然看来似乎属于第一种类型。但因植物对外来因素有感应能力，可用本身的生长、代谢等过程进行调节，将受损的部分补修，甚至引起与自己种群的繁荣或发展有关的适应变化，从而彼此间出现第二和第三类的关系。

昆虫与植物所形成的生态系统是陆地生态系统中重要的组成部分，它们也影响捕食性和寄生性动物的生活条件和种群数量。这种生态系统具有复杂的、动态的内容，它包括昆虫与植物相互作用的性质和强度，并受气候、土壤等环境因素的影响，使人从中可以发掘生物间相互作用、相互影响以及对环境进行适应的许多规律。可从较短时间内的关系着眼研究昆虫的行为和代谢，探索它们怎样与寄主植物建立关系。对于植物则探查它们怎样用本身变动着的营养成分和次生性代谢产物来影响昆虫的活动、生长发育和生殖。也可从更长的地质年代或演化的历史来考虑，寻找直接和间接的证据阐明昆虫与植物相互作用与物种形成、演化的关系，以及种种适应机制的形成和发展途径。这方面的知识有很大的应用价值，例如对益虫的培育和繁殖，可从改善营养条件等措施入手以达增产的目的；我国对蚕丝、紫胶、虫白蜡、五倍子的生产就有着悠久的历史和丰富的经验。对于害虫的治理，目前国际上很注重培育和使用农作物的抗虫品种，以此作为综合防治中的一种措施。此外，可利用植物中某些对昆虫有强烈生理活性的次生性物质作为植物性杀虫药剂，如除虫菊、鱼藤等在我国都有着长远的利用历史。凡此种种，均涉及昆虫与植物相互作用的问题。

* 英亩 (acre)，非许用单位 [$= 4.046856 \times 10^3 \text{m}^2$]。

第二节 历史回顾

人类很早在生产实践和对自然界的观察中已注意到了昆虫与植物的关系。例如我们的祖先发明了养蚕。我国是最早创立蚕桑业的国家，很早就理解到养蚕和植桑是不可分割的。我国封建时代的统治阶层对此已非常重视（见图 1-1）。古代人们了解到除桑外，柘（*Cudrania tricuspidata*）以及莴苣（*Lactuca sativa*）的叶也可用来养蚕（见北魏贾思勰的《齐民要术》）。元朝司农司撰写的《农桑辑要》记载：“柘叶饲蚕丝好作琴瑟等弦，清鸣响彻胜于凡丝远矣”。“柘叶多聚生，杆疎而直，叶丰而厚，春蚕食之，其丝以冷水缲之，谓之冷水丝。柘蚕先出先起而先茧，柘叶隔年不采者春再生必毒蚕。如不采，夏月皆要打落方无毒”。这是我国早在十三世纪已了解到的昆虫与食料植物的关系。养蜂事业在我国也开始得很早。宋代（十二世纪）的著作记载了当时蜜蜂的种类、蜂蜜的色味与蜜源植物的关系。五倍子是由数种蚜虫在盐肤木等植物上形成的虫瘿，为我国最早注意和利用，一千多年前宋代的书籍已记述了生产五倍子的植物及其用途。其它由刺吸式口器昆虫提供的天然产品有紫胶和白蜡。它们在我国古书中的记载可分别追溯到第三世纪和第十三世纪，反映出这类昆虫与寄主植物的密切关系。又如瘿蚊造成的虫瘿在一千二百年前我国已有记载。孟瑄在《岭南异物志》（著于第九世纪）称“岭表有树，如冬青，实生枝间，形如枇杷子，每熟即拆裂，蚊子群飞，唯皮壳而已。土人谓之蚊子树。”（见周尧，1980）



图 1-1 桑蚕饲育（元王桢农书二十二卷，聚珍版丛书）。在我国封建时代统治者重视蚕和桑的关系

农业害虫与植物的关系最早见于《晋书》（房元龄著，约公元 648 年），记载了蝗虫“不

食三豆及麻”。明代徐光启在《农政全书》中指出蝗虫不食绿豆、豌豆、豇豆、大麻、苘麻、芝麻、薯蓣。清代写成的《治蝗要诀》(1855年)曾推断蝗虫对“黑豆、芝麻等物或叶味苦涩,或甲厚有毛,皆不能食(见周尧,1980)。贾思勰对于谷物和果树的抗虫性曾有过记载,提出谷子有86个品种,其中有13个“免虫”即为抗虫的品种,而另10个则易受严重虫害!“粟…此十三种,早熟、耐寒、免虫……此十种:晚熟、耐水、有虫灾则尽矣”(《齐民要术》)。

在西方如地中海沿岸及欧洲,昆虫与植物的关系也很早就引起人们的注意。例如纪元前八百多年亚述(今美索不达米亚地区)的人民臆测动物(昆虫)传粉有助于椰枣(*Phoenix dactylifera*)结实(见图1-2)。欧洲到了十八世纪中叶,植物的两性特征已被认识,昆虫授粉的意义亦被查明;如德人 Sprengel (1793)曾描述很多虫媒花在形态结构上的适应性。在十九世纪初,早期的昆虫学著作(Kirby 与 Spencer, 1815—26)曾记载植食性昆虫的取食习性,书中写道:“可能没有一种植物能避免为某种昆虫所嗜食,即使为其它动物所厌恶或对它们有毒的植物也不例外,其中包括辛辣的大戟科植物和令人畏惧的莨菪、龙葵等茄科植物。”达尔文作为一个自然学家,对昆虫与植物、特别是与花的关系做过仔细的观察。他发表的著作中涉及这方面的有蜜蜂对豆科花的授粉、昆虫与兰花授粉的关系等。在他的名著《物种起源》(1859)中也有不少地方提到昆虫与花的关系、昆虫对植物的拟态、及昆虫为植物散布种子所起的作用等。针对美国 Walsh 注意到的同种昆虫的不同个体可嗜食不同植物的现象,达尔文认为这是昆虫新种形成的开始。Cockerell 在十九世纪末提出多食性昆虫转移到新的寄主植物上能更好地生长发育是按自然选择的原则进行的。Vassiliev (1913)观察到甜菜象甲(*Bothynoderus punctiventris*)除取食甜菜(*Beta vulgaris*)外,还取食两种藜(*Chenopodium*)和一种滨藜(*Atriplex*) (均属藜科)。但也能取食蓼科中的篇蓄(*Polygonum aviculare*)。这两科植物亲缘关系较近,所以他假设这种象甲出现的地质年代恰当这两科植物关系更为密切并有中间类型存在的时期。二十世

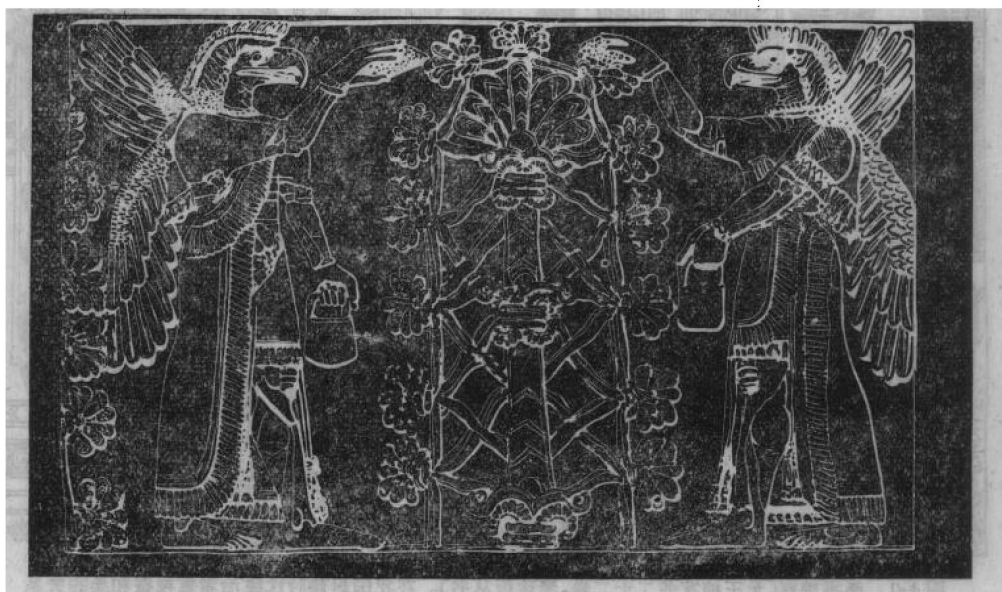


图1-2 纪元前八百多年亚述(今美索不达米亚地区)人对于昆虫传粉有助椰枣(*Phoenix dactylifera*)结实的臆测。中央为椰枣雌株,左右二“神”手拿椰枣雄花花序进行传粉(原图存荷兰莱登考古博物馆)

纪初,孟德尔的遗传定律重新被发现,引起对取食不同寄主植物的同种昆虫的杂交试验;如 Göschen (1913) 对天蛾科白眉天蛾属 (*Celerio*) 取食不同植物的昆虫宗系曾进行过此种杂交试验。Hopkins (1910, 1916) 见到小蠹亲代以某种植物为食,其后代亦喜以该种植物为食: Pictet 见到寡食性的栎枯叶蛾 (*Lasiocampa quercus*) 原取食橡叶,人为转移到松针以后仅一小部分个体能够生存。但幸存者的后代便以松针为食而不再取食橡叶 (Brues, 1946)。

由此可见欧洲早期的工作已注意到植食性昆虫取食行为的遗传性和可变性;并怀疑它们表现为多食性、寡食性和单食性是因不同的生理状态所引起。他们是从对自然的观察、描述、臆测转移到试验研究上去的。最值得提出的是 1910 年荷兰 Verschaffelt 对菜粉蝶幼虫嗜食十字花科的分析,证明它们所以嗜食十字花科和金莲花 (*Tropaeolum*) 的叶是由于这些植物含有芥子油苷的缘故。这样,便使人们产生一种概念,认为植食性昆虫选择寄主植物是因为其中含有为该昆虫嗜食的成分。芥子油苷并非植物中的主要成分,属于所谓次生性的代谢产物;这些次生性物质在植物中广泛存在并具分类上的特征。因此它们在昆虫与植物的相互作用中引起了人们的重视。其后约经二、三十年逐渐发展到对能引起昆虫感觉刺激和行为反应的化学成分的研究,其中包括糖类、氨基酸等营养物质。昆虫从植物获得营养,不同植物对同一昆虫的营养效果是否相同是一个有争论的问题;但是确实见到植物中有些成分对某种昆虫有毒效,但对另种昆虫并无妨害,不影响它们取食、生长发育和繁殖。多年的观察研究逐渐明确了寄主植物中与昆虫取食行为和营养代谢有关的成分很多,它们分阶段地、有顺序地决定着昆虫与寄主建立的关系,昆虫对寄主植物的选择,是按这种连锁反应进行的。

数十年来对昆虫与植物关系的研究主要是依靠试验方法来查明各种有关现象的物理和化学机制。五十年代兴起了适用于昆虫的电生理技术,用来研究昆虫感觉器官的生理和周缘神经系统对植物化学成分的感觉反应。植物方面由于微量化学分析技术的提高,有关次生性物质等化学成分的知识迅速积累和发展,为化学生态学奠定了基础。古生物化学也逐渐形成一个新的分支学科,有关的很多资料对了解昆虫与植物相互作用的历史非常有用 (见 Swain, 1976, 1978)。电子显微镜技术的发展有助于对昆虫感觉器官和神经系统细微结构和功能的进一步了解 (Slifer, 1970; Zacharuk, 1980)。六十年代以来,有关昆虫与植物关系的研究工作大量增加,至今已举行了多次国际学术讨论会 (如 Williams 和 Robbins, 1968; van Emden, 1972; Jermy, 1976; Coll. Intern. C. N. R. S. No. 265, 1977; Chapman 和 Bernays, 1978; Visser 和 Minks, 1982)。

昆虫与植物的关系是一个生态学问题;由于它密切联系农林生产,所以也是应用昆虫学家非常关心的问题。多次国际学术讨论会的内容反映了参加者的专业范围和注意重点。正如 Gilbert (1977) 所指出,参加者有三类生物学工作者: 第一类的专业包括化学、生理学和动物或昆虫行为,他们研究的主要目标在于阐明昆虫选择食料或寄主植物的理化机制。第二类学者为应用生态学家,他们以昆虫与植物的关系为依据,以降低农林作物的虫害为目标研究害虫的种群动态或农业生态系统的结构和变化,借以创立害虫治理的有效方法。第三类学者是理论生态学家,偏重于阐明可用来解释自然现象的原则,如生物群体演化和自然选择的规律等。

有关昆虫选择寄主植物的基本问题,很多在本世纪初已经提出;随着不断的研究和探

377467



• 5 •

索,对昆虫与植物所建立的关系中有哪些因素起作用 and 怎样起作用的问题逐渐获得解答,于是原来惯用的“昆虫与植物的关系”一词,便可为“昆虫与植物相互作用”这一概念所替代。描述“关系”似乎是静态的,对建立这种关系的过程和理化内容尽可一无所知;而阐明“相互作用”则更注重分析原因和探索根源,所以它的内容主要是动态的,更带有实验的性质。如果昆虫的食物是无生命的,那么这种食物对昆虫的取食没有反作用,便无“相互作用”之可言,屑食性(detritivorous)昆虫与食物的关系便处于这种状态。而植食性昆虫的食物是植物,是有生命的,为了维持自身的生存,对昆虫的取食能产生反应,这种反应便是“相互作用”的由来。昆虫与植物系根据本身的生物学特征来建立关系,由于种类不同,昆虫对寄主植物选择的时机、取食方式、感觉识别和植物的反应等均可不同。于是可根据这些差异来阐明它们的策略并分成不同的模式(Kogan, 1976),这样有助于反映它们相互作用的机制和对环境的适应度(fitness)。在这些相互作用的演化过程中必然可找出很多趋异和趋同的地方,说明这两大类生物的多样性和可变性;这也是生物学家普遍感兴趣的问题。

第三节 本书内容和程序

本书的内容是根据迄今有关试验和研究所迅速积累起来的资料,叙述昆虫与植物相互作用的理化内容,研讨不同种间关系的生理原因和环境因素的影响,及其演化的趋势。因此需要把昆虫和植物作为两个对立面,各自为了本身的生存和发展,建立起相反相成的关系;在植物方面对昆虫的取食和侵害既有抵制和防卫的各种性能,又有引诱和利用的成分以达到本身繁荣和演化的目的。在昆虫方面,则主要为了获得营养物质而与植物建立关系,其次是为了寻求适合自己生活的小生境,使能减少不利环境因素对自己的损害。人类为了本身的利益,可针对昆虫这种特点发展某些农林作物的抗虫性能使免于受害。

本书在本章提出昆虫与植物关系的问题后将在下一章列举这些关系的类型或模式,在第三、第四章叙述植物对昆虫取食为害的防御因素,包括化学成分和形态构造等方面,并且附带提到虫瘿的问题。为了对植食性昆虫有详尽的了解,需要叙述植食性昆虫的不同类群。从演化的历史来讲,植食性的起源与发展在不同类群的昆虫中是互不相关的,但有趋同性。到目前,昆虫以植物为食的习性虽极普遍,但与植物所显示的关系是多种多样的;这需从昆虫类群的历史根源和它们机体的构造和功能特点来进行理解:第五章讨论这方面的问题。昆虫对植物的行为反应和生理适应是它们相互作用中的重要部分,目前被研究得最多,也是本书要讨论的重点;这将是第六、第七、第八章的内容。第九章讨论植物的抗虫性,这是在以上数章的基础上来谈这个问题的,所以比较容易,但在具体应用上又有本身的特点。第十章讨论昆虫与植物建立互惠关系中最重要的一個方面,是关于昆虫与花的关系。第十一章论及植食性昆虫种下分化和种类数量的问题,虽是探讨性质的,但在生物学和昆虫学中是一个十分重要又颇饶兴趣的问题。

第四节 研究方法

十九世纪英国科学家达尔文以理论假设与精密实验观察相结合的方法阐明了物种起

源的理论。这种方法现仍应用于生物学的研究,特别是用于生物进化和理论生态学,其中也包括昆虫与植物的关系。这种方法或多或少带有预想 (preconception) 的成分。与此不同的是全无预想的成分,直接用适宜的实验手段探索并获得对单独的、明晰的问题的答案。这是生理学和实验生态学常用的方法。科学本身发展的趋势说明描述性质的学科终究要为实验性质的部分所充实或替代。而且实验的手段和技术不断提高,宏观的方法发展为微观,使人们的眼界大为扩展,对自然界规律的认识也愈来愈深入。昆虫与植物的关系涉及两类种类繁多的真核生物生命过程中很多复杂的现象,它们可归入生理学和生态学的研究范围。从事于上述领域工作的学者们实际因专业的不同,所应用的研究方法也各有异。这里特别要提到生理学和生态学的区别: 生理学常着眼于单纯的机体系统而阐明其功能,然后汇合成整体的知识; 生态学研究生物与环境的关系,注重数量的变动与生物群落的结构。二者要解决的问题不同,所用的方法也不同。有人认为生态系统水平的基本问题,不可能以个体水平在实验室内全部体验出来并获得解决,也即各单因素的综合不能完成复合的、整体问题的解决 (de Wilde, 1982)。但生理学的研究结果,特别是着眼于生物种群的问题对生态学能提供极有用的基础性知识,而生理学者也可通过研究生态学提出的问题而在思想方法和效果上大大受益。

昆虫与植物的关系是一个多学科的研究领域,虽以生态学和生理学为主体,但也涉及昆虫与植物的形态、化学、物候、遗传、进化等等方面;因而所用的研究方法也是门类繁多,并在不断地更新。现在仅从昆虫与植物相互作用的基本方式,特别是物质基础来考虑,介绍如下几种常用并不可缺少的方法: 植物化学、显微镜技术、昆虫的感觉和行为生理、昆虫营养及昆虫对植物次生物的代谢等。

(一) 植物化学

近年来已发展成为独立的学科,研究植物中种类繁多的有机物质的化学结构、生物合成、代谢和生物学功能。有关的书籍有 Pacch 和 Tracey (1956—1964), Harborne (1973) 等。植物主要是以有机物质和昆虫起作用的,所以有必要定性或定量地检测有关的成分。所用的方法包括: (1) 提取, (2) 分离, (3) 鉴定。提取时所用的材料或为鲜植物组织,或为已脱水的干燥组织。必须正确记载植物的种类,以及生长和发育阶段等。提取的方法决定于植物组织的结构、含水量和提取物的成分性质。对鲜植物组织常用乙醇提取,并用组织捣碎机将组织捣碎。干组织研磨成粉末后在索氏器 (Soxhlet apparatus) 内用适当的溶剂提取。提取液常需过滤和浓缩以除去杂质和过多的溶剂。对提取后的不同成分需要分离,最常用的是层析法 (chromatography), 其中包括纸层析 (如 Sherma 和 Zweig, 1971), 薄层层析 (如 Stahl, 1969) 和气液层析 (如 Simpson, 1970)。以层析分离后的成分已经纯化,对它的鉴定一般采用光谱分析法,如紫外和可见光光谱分析 (如 Williams 和 Fleming, 1969)。红外光谱分析 (如 Cross 和 Jones, 1969)。这时可与已知的纯物质的光谱进行比较。如仍属未知,可应用质谱 (Waller, 1972)、核磁共振 (如 Scheinmann, 1970) 以确定其化学结构式。

对植物有机物的生物合成和代谢须用生物化学的方法进行研究,其中包括对中间产物的分离鉴定,以及有关酶系的存在和活性的研究。

(二) 显微镜技术

这对于植物的形态、组织和发育,及对昆虫的感觉器官、消化系统和摄食机制等研究是最常用的方法。随着显微镜技术的不断发展,人们的观察能力大为提高,并根据组织中有机和无机成分的颜色专一性反应发展了组织化学,由此可以检测化学成分在组织或细胞中的分布。这种技术在研究昆虫与植物关系中非常有用。有关的书籍有 Glick (1962, 1963), Pears (1960), Chayen, Bitensky 和 Butcher (1973) 等。

在目前的生物学研究中,光学显微镜仍是最常用的工具,一般能看清 0.25 微米(μm)的结构,也可用于观察活组织或活细胞的变化,例如暗视野和相差显微镜的发展,还可作为直接的或自录的定量分析工具(见 Rose, 1963; Weibe 和 Ellias, 1967)。另外,电子显微镜有极高的分辨力,穿透电镜的放大倍数从与光学显微镜交叉的 1000 倍直到 20 万倍,是观察昆虫与植物超微结构的有效工具(Hayat, 1970—1975),其缺点在于仪器结构复杂,只能观察极薄的切片,因此图象不是立体的。在六十年代中期发展起来的扫描电子显微镜,其原理与上述两种显微镜全然不同,最适合观察昆虫和植物表面的细微结构(Troughton 和 Sampson, 1973)。它最高可放大到 10 万倍,而且操作方便,焦距大,例如放大 1000 倍时焦距可达 10 微米,故图象富于立体感。缺点在于不能观察细胞内部的构造。

(三) 昆虫的感觉和行为生理

昆虫主要依靠视觉和化学感觉来寻找食物。早在 1919 年, von Frisch 已用试验方法研究了蜜蜂可借嗅觉来选择蜜源花朵的行为特点。他还以不同颜色或不同形状的背景与食物相结合,训练蜜蜂使表现对颜色或形状的条件化反应,以此确定蜜蜂对颜色或形状的区别能力。这种方法在自然状态下进行,对昆虫不加入人为的限制,有它的优点;但需时较长,仅适用于某些昆虫。在本世纪初到中期曾设计各种嗅觉测定器(olfactometer)来研究昆虫对植物气味或其它挥发性物质的趋性反应(如 McIndoo, 1926; Dethier, 1943)。这种定量测定比上述自然环境下的试验能更快地获得结果。但这种方法也有缺点,目前已发展为设计更复杂的风洞(wind tunnel)(如 Visser, 1976)或昆虫行动补偿器(Locomotion-compensator)(Visser, 1982)。测定昆虫对植物的趋性和取食反应还常用屏蔽测定法(screening test)或选择测定法(selection test)(如 Bongers, 1970)。

五十年代以后昆虫感觉器官电生理技术的发展,使人们掌握了在细胞和分子水平上研究昆虫感受器机能的有效方法,测定它们在受刺激后内导神经的电位变化,从而确定其反应的特点。此法需用电极插入或接触感受器或其内导神经,当受到刺激时通过放大器和阴极示波器显示电位变化。例如对复眼所测定的视网膜电图(electroretinogram, ERG)反映了光刺激时感受器内导神经和视神经叶中高级神经元的电位变化,有助于确定昆虫视觉感受器的反应速度、光谱灵敏度及不同照明条件下的适应性等等。植食性昆虫在选择食物时对不同成分的嗅觉和味觉反应的测定能提供最有用的生理知识。昆虫的化学感受器微小,分布于触角、口器、附节、产卵器等部分,呈毛状、锥状或板状的结构。测定的微电极可放于触角或感受器的顶端,或插入感受器的内部;另一电极称为无关电极(indifferent electrode),用于联通昆虫体内的血淋巴(图 1-3)。电极放在触角顶端和基部所获得的电位变化图称为触角电图(electroantennogram),是测定昆虫对性信息素或植