

伊姆斯普通昆虫学教程

(第 10 版)

第一卷 构造、生理和发育

O. W. Richards 和 R. G. Davis 修订

忻介六 苏德明 杨庆爽 等译

高等教育出版社

伊姆斯普通昆虫学教程

(第 10 版)

第一卷 构造、生理和发育

W. Richards和R. G. Davis修订

忻介六·苏德明·杨庆爽 等译

高等教育出版社出版

新华书店上海发行所发行

上海市印刷六厂印装

*

开本787×1092 1/16 印张20.5 字数464,000

1987年12月第1版 1987年12月第1次印刷

印数00,001—1,640

书号13010·01109 定价4.80元

译 序

自A. D. Imms 氏普通昆虫学教程第一版出书以来已有50多年, 在 Imms 氏1949年去世前, 每3—5年修订一次, 到1951年出版第8版, 但都修改不大。1957年O. R. Richards与R. G. Davis对本书作了全面修订, 出版第9版。又过20年, 由于昆虫学在广度和深度方面又有巨大进展, 故再作彻底的修订, 在篇幅上也从第9版的886页增至1354页, 由一卷增为二卷。回忆我初学昆虫学时就读此书的第3版(1934), 以后在教学中也总以此书作为编写教材的主要参考书, 深感此书要言不繁, 安排严整, 表现了英国教科书的特点。而1977年第10版既不改变Imms 原书的特点, 又收编近20年来昆虫学方面的新成果。特别是把近20年来发展最迅速的昆虫生理方面的成果扼要地编入; 而在分类方面, 由于各地区分类学家根据其地区昆虫的特征而修改科的特征, 难于对各科作以分类为主的解说, 所以改变以前几版的写法, 注重于编列综述性及近年的资料作为参考文献, 这对于进行各科分类工作时, 在“追溯性”文献检索方法上极有价值。

本书第一卷由我翻译序言、第一章及校阅全书外, 其余由我教研组李志远(第2章)、丁廷宗(第3、4章)、杨庆爽(第5章)、胡成业(第6、7章)、苏德明(第8、9、10章)、邵则信(第11、14章)、姚宏仁(第12、13章)、杨琰云(第15、17章)、廖文武(第16章)梁来荣(第18、19章)等同志翻译。李志远同志还校阅了第5章、苏德明同志校阅了第12、14、15、16章。第二卷则由杨庆爽与我翻译。由于业务水平及时间关系, 而且由于学科的蓬勃发展, 有不少新的名词需要订新的汉文名词, 错误一定不少, 希望读者提出宝贵意见, 以便再版时更正。

忻 介 六

1980年1月于上海复旦大学

第十版序言

自从本书第九版全面修订以来，已经20年了。在此期间，昆虫学在广度和深度上都有了巨大进展。目前这方面的出版物每年都超过八千种（还不包括应用方面的文献），因此，即使收编一部分较重要的新成果我们也穷于应付。因为本书有许多为读者所熟悉的特点，所以我们仍然保留了本书的原来计划。但我们在很多地方已作了重大变动，同样也作了较小的修改。我们不得已，决定略去以前对大多数昆虫的目所属各科以分类为主的解说。作这种解说已越来越困难，因为专家们常根据地区性的修改来鉴别多数的科，因此，即使要这样做也难以适用于世界性的动物区系。在修订本书时，对文献目录也作了广泛的变动，使不太落后于时代。在进行这项工作时，我们不得不采取严格选择的态度，着重于综述性和近年的论文而精简较旧的文献。我们知道这样做，对早年著者所作的贡献有时是欠公正的，但是文献数量太多，除此别无选择余地。对那些觉得我们选用参考资料有时近乎武断的人，我们在这里向他们表示歉意。

各章都经详细修订，其中多数增添了新的部分，而有些则全部重写。在少数类群，如襀翅目和异翅目中，较高级的分类已经彻底改动。在科的数目和排列方面，经常有较小的修改，使内容尽量丰富而又符合近代的观点。概论各章，增加了一些超微结构知识，同时，我们仍保留了生理各节，并尽力使之现代化。由于不是这方面的专家，我们从Wigglesworth和Rockstein的教科书中得到许多教益。随着昆虫学的发展，本书势必在篇幅方面有所增加。诚然，普通教科书的时代已经过去，取而代之的应当是一系列的专题著作。对这种说法可能尚有争论，但不管怎样，我们相信采取较统一的观点具有某些优点。我们希望我们对昆虫学各方面之间所作的新平衡将和五十年前Imms博士第一版教科书中原来平衡那样恰如其分。

本书根据已发表的资料增添了三十五幅新的插图，插图来源在图片的解说中注明。我们对有关文献的著者表示感谢。Chapman & Hall的K. Priest小姐使我们避免了许多错误和遗漏，R. G. Davies夫人在准备文献目录和校订参考资料中给予我们许多具体的帮助，一并在此表示谢意。

伦敦

1976年5月

O. W. R

R. G. D（忻介六译）

目 录

第 一 卷

第一部分 解剖学和生理学

第一章 绪言	1	第十二章 消化道、营养和消化	160
第二章 体壁	8	第十三章 呼吸系统	174
第三章 体躯的分节和分区	19	第十四章 循环系统	194
第四章 头部和颈部	21	第十五章 排泄器官、脂肪体和其它 血腔结构	205
第五章 胸部	33	第十六章 腺体或分泌器官	217
第六章 腹部	59	第十七章 生殖系统	237
第七章 内骨骼	65		
第八章 肌肉系统	69		
第九章 神经系统	82		
第十章 感觉器官和知觉	102		
第十一章 发音和发光器官	149		

第二部分 发育和变态

第十八章 胚胎学	264
第十九章 胚后发育	287

第一部分 解剖学和生理学

第一章 绪 言

昆虫纲的定义

昆虫是有气管的节肢动物,体躯分为头部(head),胸部(thorax)和腹部(abdomen)。头部有一对触角(antennae)(与甲壳纲的小触角(antennule)同源)、一对上颚(mandible)和二对下颚(maxillae)。第二对下颚沿中线愈合,形成下唇(labium)。胸部有足三对,通常还有翅一对或二对。腹部无步行的附肢,生殖孔(genital opening)位于体躯后端。胚后发育很少是直接的,通常都发生变态(metamorphosis)。

与其它节肢动物的关系

节肢动物(Snodgrass, 1952; Clark, 1972)在构造上差异很大,但有相同的某些基本特征,其中某些特征大概是朝相同方向演进的结果。体躯分节,并由骨质的外骨骼包围。数目不定的体节上有成对带关节的附肢,而在体躯不同区域表现不同功能。心脏位于背方,有一对心门(ostia),具有围心膜(pericardium),体腔为一血腔(haemocoel)。中枢神经由与有神经节的腹神经索相连接的食管上中心(supraesophageal centre)或脑(brain)组成。肌肉几乎全由细线状纤维组成,一般无纤毛的上皮。除了节肢动物,没有其它动物呈现上述综合的特征。除昆虫纲外,主要有如下各部(division)。

三叶虫亚门(Trilobita, Trilobites)是古生代海栖的一群,已灭绝了,体躯纵向形成三叶。它们有一对触角,其后是数目不定的,成对而很少分化的二支肢(biramous limbs),其中四对属于头部,其余属于体躯。

有螯肢亚门(Chelicerata)包括三个纲,腿口纲(Merostomata)(王蟹king crabs),海蛛亚纲(Pycnogonida)(海蜘蛛)和为数甚多的蛛形纲(蜘蛛、蝎、螨、蜱等)。体躯通常分成头胸部(cephalothorax)和腹部二部分。足四对,无触角。其原始种类以鳃(branchiae)呼吸,较高的类型,则以书肺(lung-book)或气管(trachae)代替。如有气门(spiracle),一般位于腹部,最多为四对。生殖腺(gonads)开口于近腹部基部,排泄器官通常为马氏管(Malpighian tubules)。以螯肢代替有感觉的触角以及其余附肢的一般特征,很明确地把有螯肢亚门与所有其它节肢动物区分开来。

甲壳纲(Crustacea)(龙虾、河虾、蟹、藤壶等)的特征是具有二对触角和至少五对足。较高级的类型其体节数目固定,分属于头胸部和腹部。大多数以鳃呼吸。排泄器官,至少部

甲
乙
年
乙
年
乙
甲
乙
—
二
三
四
初

分地是变形的体腔管(coelomoducts),通常为绿腺(green gland)或壳腺(shell gland)。生殖孔位于前部,某些种类在口后第九节,而其它种类也有在第十四节的。

有爪纲(Onychophora)(栉蚕*Peripatus*及其同类)在某些方面是介于环节动物(Annelida)和节肢动物之间的。其所以划归为节肢动物,从表面观察看不出充分的理由。它们可能由放弃海栖而变为陆栖的原始环节动物祖先衍生而来的。附肢为叶状构造(叶足lobopodia),变为陆上运动之用,而未获得节肢动物节肢的特征。体壁虽含骨质,但很柔软。排泄器官是以同一形式分布各节的体腔管。节肢动物的特征表现在具有气管(tracheae),唾腺和附肢的端爪(terminal claw)。附器性质的顎的存在、心脏的成对心门、围心膜、血腔性的体腔,(body cavity)以及退化的体腔(coelom)等都是使它们与其它节肢动物群连系起来的更重要的特征。

多足纲(Myriapoda)包括四个亚纲,其特征是有一对触角、体躯不分化成胸部和腹部。各体节通常具有附肢。倍足亚纲(Diplopoda)(千足虫)具有大量体节,每一明显的体节有二对足和二对气门(spiracles)。生殖孔(gonads)位于第二对足的后方。烛蛾亚纲(Pauropoda)的特征是背板(terga)大多数成对融合,但足则单对排列。触角分为二支(biramous),仅有十二个头后节(postcephalic segments),其中九节有足。生殖孔位于第三节上。综合亚纲(Symphyla)的触角很长,大多数体节有足一对。生殖孔在第九头后节上,头部有气门一对。唇足亚纲(Chilopoda)(蜈蚣)各头后节上通常仅有附肢和气门各一对。第一对足变为毒爪。生殖孔位于腹部的亚末节(penultimate segment)上。

另外二小群的动物,即缓步纲(Tardigrada)和舌形纲(Pentastomida)被列于节肢动物中或接近节肢动物。缓步纲(具有animacules)为小型动物,能蜕皮,有不分节的足四对,但无触角、口器或呼吸器官。生殖腺开口于肠腔。寄生性的舌形纲呈蠕虫状,除在口附近有钩二对外,没有附肢。它们与节肢动物的亲缘关系主要是根据其幼虫具有二对有爪的足状突起而定的。

各种节肢动物群的种族发生关系(phylogentic relationships)已讨论很多,并对昆虫的起源提出了许多极不相同的学说。由于化石记录极不完整,不可能根据古生物学资料证实这些学说。因此,主要是根据现存种类的形态学推论的。Tiegs和Manton(1958)举出许多理由,认为节肢动物的特征是由一个以上的系统线(phyletic line)独立地进化来的。目前这一解释为大量比较形态学、功能形态学(Manton, 1964, 1966, 1972, 1973等)和胚胎学(Anderson, 1973)的资料所支持。但他们认为是单系统(monophyletic)的一群,包括有爪纲、多足纲和昆虫纲。这些动物都有原始不分支的附肢,上颚由整个附肢形成,并且有尖利刺人的顶端,有一条长的中肠,其上没有或仅有少许简单的支囊,以及特殊的胚胎特征。Manton(1972)认作节肢动物门单枝类(Uniramia)的一群动物,可与有螯肢亚门、三叶虫亚门和甲壳纲相对照。后三类具有基颚的上颚、各种原始的二分支附肢和一条通常具有复杂支囊的较短的中肠。单枝类系(Uniramian line)的祖先群体可能包括具有多对不分节的叶足状附肢,身体柔软的动物。有爪纲保留这些特征,虽没有骨化的头壳,但在第二头节上出现了简单骨化的颚。另一方面,昆虫纲和多足纲似乎起源于这样的祖先类型,这些类型的上

颚在第四体节上出现，此后分成二系，每系各自独立地发展一个骨化的头壳、躯干和分节的肢。在多足纲的进化中，上颚是分节的结构，横向咀嚼，许多对的附肢由基腹关节 (coxosternal articulations) 与躯干连接。在昆虫谱系中，上颚为不分节的结构，其原始动作是转动，同时昆虫又独立进化为六足（随之出现胸部各节），而足则以不同方式着生与运动。

上述观点不仅暗示节肢动物的特征在单枝类系以及有螯肢亚门、三叶虫亚门和甲壳纲中的平行发展，而且也涉及五个主要昆虫类群早期进化中的独立分离，这五个类群是：原始无翅的缨尾目、双尾目、弹尾目和原尾目以及有翅的有翅亚纲，它们现在都应该取得独立的纲的地位。因此，也就知道这五个类群中没有一个与现代多足类有特别接近的关系，所以认为昆虫是起源于与综合亚纲相似的祖先的学说 (Imms, 1936; Tiegs, 1945) 应予放弃，而赞成昆虫是通过未知的而有更远的亲缘关系的绝灭类群。进一步的推断是昆虫纲独立进化为六足的情况，使人们在上述五类昆虫的胸部结构中或双尾目、弹尾目和原尾目高度变异的内口式口器 (entognathous mouthparts) 中寻找共同模式的许多尝试都归于失败。

一些动物学家，如Lauterbach(1973)、Hennig (1969)和Siewing(1960)不完全同意关于节肢动物进化中涉及趋同程度的观点，他们认为把复眼、分节的表皮外骨骼、广泛的头向集中和中枢神经系统特化了的前神经节看作趋同进化的结果是不可能的。因此，比较温和的理论就倾向于假定有一个单源的(monophyletic)节肢动物门，在此门内，多足纲和昆虫纲与甲壳纲联合一起而成一个有颚(Mandibulata)亚门，以与有螯肢亚门和三叶虫亚门作对比(Snodgrass, 1938—1958)。并且，昆虫纲仍被广泛地(可能不恰当地)看作是一个天然的单源类群。其中所涉及的一些问题将与无翅类连系起来讨论(参阅第二卷第1目缨尾目概说部分)，但是必须强调目前可供利用的形态学和胚胎学方面的详细证据(主要通过Manton的工作)使某些其它系谱的和形态学的讨论(包括如Sharov, 1966等比较新近的讨论)受到严肃的评定和修改。

有翅昆虫的一般结构

对较原始类群的结构和发育进行考查使人们能够塑造出一个一般化的有翅昆虫。这个假想型的特征表明，有翅亚纲的不同各目有各种各样的次生变异，但比较重要的有如下述。

头部由六个胚胎环节(embryonic segment)融合而来的，成虫在其第二与第四至第六节上具有附肢。这些附肢是触角、上颚、下颚和下唇(第二下颚)。头部还有一对复眼(compound eye)和三个背单眼(dorsal ocelli)。

胸部由三节组成，每节有足一对，第二和第三节上还有一对背侧面的膜质外长物，即翅(wing)。二对翅均相似，各翅由纵的表皮肋骨系统即翅脉(vein)支撑着。翅脉是由向外发展的翅芽环绕先存的气管周围形成的。没有真正的横脉，只有一个不规则的，网状组织(原脉网archedictyon)，由翅膜加厚所形成。

腹部和端部或尾节(telson)一起共由十一节组成，第十一节有一对分节的附肢，即尾须(cerci)。

消化系统分为前肠或口道(stomodaeum)、简单的囊状中肠(mesenteron)和后肠或肛道(proctodaeum)。一对唾腺沿前肠二侧伸展,其导管向前延长,最后合并,形成主唾管,开口于舌(hypopharynx)后方。马氏管(Malpighian tubules)六条,位于中肠与后肠的接合处。

中枢神经系统由二个主要头部中枢组成,与具有神经节的腹神经索(nerve-cord)相连。食管上中枢(supra-oesophageal centre)或脑,由三个口前头神经节(preoral cephalic ganglia)融合而成。它由一对围食管连索(para-oesophageal connectives)与食管下中枢(sub-oesophageal centre)连接,后者由三个口后头神经节(postoral cephalic ganglia)融合而成。三个胸神经节和九个腹神经节由成对的纵连索连接形成腹神经索(ventral nerve-cord)。结果前面十二个头后体节的每一节上都有一个神经节。

背血管(dorsal vessel)由腹部部分或心脏(heart)和胸部部分或大血管(aorta)组成。心脏按体节分成许多心室(Chamber),每一心室有成对的侧心门(ostia)。心脏下方为一横隔(transverse septum)或背隔(pericardial diaphragm)。大血管是一个狭长的管状延长部分,从心脏的第一心室向前延伸,经过胸部而进入头部,终止于紧靠脑的后方。

呼吸系统由按体节分布的气管群(tracheae)组成。有纵向干和横向干相连,并以十对气门(spiracle)与外界相通。这些气门分别位于后两个胸节和前八个腹节上。

两性的生殖器官十分相似。雄虫的每一睾丸(testis)由少数叶状卵泡囊(follicles)组成,囊腔与输精管(vas deferens)相通。输精管后部愈合,成为一个共同的射精管(ejacula-

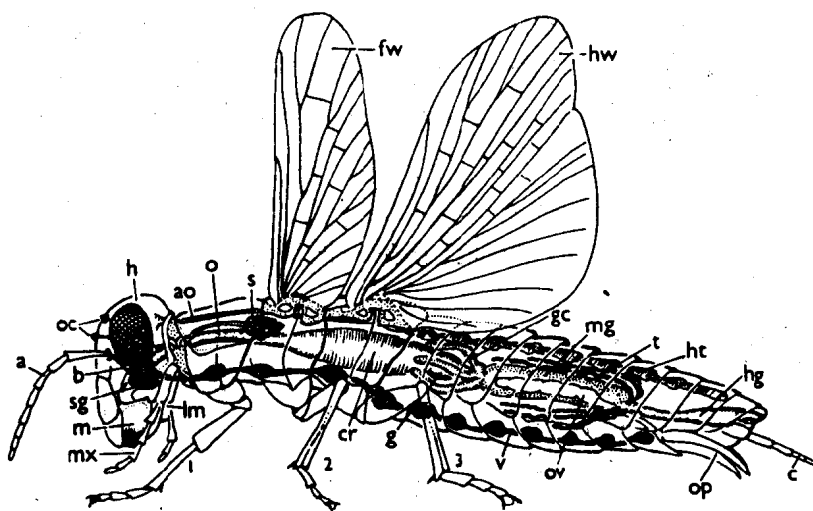


图1 有翅昆虫的一般结构

a, 触角; ao, 大血管; b, 脑; c, 尾须; cr, 喉囊; fw, 前翅; g, 砂囊; gc, 胃盲囊; h, 头部; hg, 后肠; ht, 心脏; hw, 后翅; lm, 下唇; m, 上唇; mg, 中肠; mx, 下颚; o, 食道; oc, 单眼; op, 产卵管; ov, 卵巢; s, 唾腺; sg, 食管下神经节; t, 马氏管; v, 腹神经索; 1, 2, 3, 前、中及后足

tory duct) 延伸, 开口于阴茎(aedeagus)。贮精囊(vesiculae seminales)单纯是输精管的扩大, 成对的附腺(accessory glands)开口于输精管近基部分中。雌虫的每一卵巢(ovary)由几个相应于睾丸叶的无滋卵巢管(panoistic ovarioles)组成。侧输卵管(oviduct)的后部愈合而成一个总输卵管, 向后延伸为阴道(vagina)。中受精囊(median spermatheca)开口于阴道的背壁, 并有成对的粘腺(colleterial gland)或附腺。

变态是渐变态或半变态型的。

昆虫的数量和大小

昆虫约占所有已知动物种类的70%, 已描述的昆虫超过800,000种(Sabrosky, 1952)。但这个数目是否能代表目前所有种类的1/5是值得怀疑的。鞘翅目有330,000种以上, 形成了最大的目, 仅仅象甲科(Curculionidae)一科, 至少就包括60,000个种, 而叶甲科(Chrysomelidae)的数目只是稍为少些。

现存昆虫中最大的个体可在下列种内发现。鞘翅目的*Megasoma elephas*, 长达120毫米。锯钩法纳竹节虫(*Pharnacia serratipes*)长可超过260毫米, 而半翅目的*Belostoma grande*长度可达115毫米。对鳞翅目的大小, 也许最好是测量其翅展。一种夜蛾*Erebus agrippina*翅展最大, 当展开时, 从翅的一端到另一端长可达280毫米。乌柏天蚕蛾(*Attacus atlas*)的翅展达240毫米。但它们都不能和已灭绝的蜻蜓*Meganeura monyi*相比, 这种蜻蜓的翅展可达700毫米。至于最小的昆虫, 如某些鞘翅目(缨甲科Ptiliidae)的长度不超过0.25毫米, 而膜翅目的柄翅卵蜂科(Mymaridae)的卵寄蜂有些种类甚至更小。正如Folsom所观察到的, 有些昆虫较最大的原生动物为小, 而其它则大于最小的脊椎动物。(忻介六译)

文 献

昆虫及其它节肢动物

ANDERSON, D.T.(1973), *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*, Pergamon Press, Oxford, 492pp.

CLARK, K.U.(1972), *The Biology of the Arthropoda*, Arnold, London, 270 pp.

HENNIG, W.(1969), *Die Stammesgeschichte der Insekten*, Kramer, Frankfurt a. M., 436 pp.

IMMS, A. D. (1936), The ancestry of insects, *Trans. Soc. Br. Ent.*, 3, 1—32.

LAUTERBACH, K. E. (1973), Schlüsselereignisse in der Evolution der Stammgruppe der Euarthropoda, *Zool. Beitr. (N.F.)*, 19, 251—299.

MANTON, S. M. (1964), Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods, *Phil. Trans. R.Soc., Ser. B*, 427, 1—183.

——(1966), The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, Part 9: Functional requirements and body design in Symphyla and Pauropoda and the relations between Myriapoda and pterygote insects, *F. Linn. Soc. (Zool.)*, 46, 103—141.

——(1970), Arthropods: Introduction, In: Florkin, M. and Scheer, B. T. (eds) (1970), *Chemical Zoology*, 5A, 1—34.

- (1972), The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10: Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes, *F. Linn. Soc. (Zool.)*, 51, 203—400.
- (1973), Arthropod phylogeny—a modern synthesis, *F. Zool., Lond.*, 171, 111—130.
- SHAROV, A. G. (1966), *Basic Arthropodan Stock*, Pergamon Press, London and Oxford, 271 pp.
- SIEWING, R. (1960), Zum Problem der Polyphyilie der Arthropoden, *Z. wiss. Zool.*, 164, 238—270.
- SNODGRASS, R. E. (1938), Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda, *Smithson. misc. Collns.*, 97(6): 1—159, 54 figs.
- (1950), Comparative studies on the jaws of mandibulate Arthropods, *Smithson. misc. Collns.*, 116, 85 pp.
- (1951), *Comparative Studies on the Head of Mandibulate Arthropods*, Comstock Publishing Co., Ithaca, N. Y., 116 pp.
- (1952), *A Textbook of Arthropod Anatomy*, Comstock Publishing Associates, Ithaca, N. Y., 363 pp.
- (1958), Evolution of Arthropod mechanisms, *Smithson. misc. Collns.*, 138, 77 pp.
- TIEGS, O. W. (1945), The postembryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla), *Q. Fl. microsc. Sci.*, 85, 191—328.
- TIEGS, O. W. AND MANTON, S. M. (1958), The evolution of the Arthropoda, *Biol. Rev.*, 33, 255—337.
- 关于昆虫的一般著作
- BEIER, M. (ed.) (1968), Arthropoda: Insecta: In: Kükenthal's *Handbuch der Zoologie*, 2. Auflage (J.-G. Helmcke, D. Starck and H. Wermuth, eds), Bd. IV, 2. Hälfte.
- BORROR, D. J. AND DELONG, D. M. (1970), *Introduction to the Study of Insects*, 3rd edn, Holt, Rinehart & Winston, New York, 591 pp.
- BRUES, C. T., MELANDER, A. L. AND CARPENTER, F. M. (1954), *Classification of Insects*, 2nd edn, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, 917 pp.
- CHAPMAN, R. F. (1969), *The Insects: Structure and Function*, English Univ. Press, London, 818pp.
- DERKSEN, W. AND SCHEIDING-GÖLLNER, U. (1963—72), *Index Litteraturae Entomologicae*. Serie II: *Die Welt - Literatur über die gesamte Entomologie von 1861 bis 1900*.
- EIDMAN, H. AND KÜHLHORN, F. (1970), *Lehrbuch der Entomologie*, Fischer, Hamburg and Berlin, 2. Auflage, 633 pp.
- ESSIG, E. O. (1942), *College Entomology*, Macmillan Co., New York, 900 pp.
- (1958), *Insects and Mites of Western North America*, Macmillan Co., New York, 2nd edn, 1056 pp.
- FLORKIN, M. AND SCHEER, B. T. (eds) (1971), *Chemical Zoology (Arthropoda)*, 5, 478 pp., 6, 492 pp.
- FROST, S. W. (1959), *Insect Life and Natural History*, Dover Publ., New York, 526 pp.
- GILMOUR, D. (1960), *The Biochemistry of Insects*, Academic Press, New York and London, 343 pp.
- (1965), *The Metabolism of Insects*, Edinburgh and London, 195 pp.

- GRANDI, G. (1951), *Introduzione allo Studio dell' Entomologia*, Calderini, Bologna, 1, 950 pp.; 2, 1332 pp.
- GRASSE, P. P. (ed.) (1949, 1951, 1974, 1975), *Traite de Zoologie: Insectes* 8 (Fasc. I), 797 pp. (1974); 8 (Fasc. III), 910 pp. (1975); 9, 1117 pp. (1949); 10, 1948 pp. (1951), Masson et Cie., Paris.
- HORN, W. AND SCHENKLING, S. (1928—29), *Index Litteraturae Entomologicae. Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie bis inklusive 1863*, 4 vols., 1426 pp.
- KÉLER, S. VON (1963), *Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie* 4th edn, Akademie-Verlag, Berlin, 790 pp.
- LAUGE, M. G., BERGERARD, M. J. AND IEBERRE, J. R. (1973), *Cours d' Entomologie*, I: *Morphologie, Anatomie, Classification*. II: *Physiologie des Insectes*.
- MACKERRAS, I.M. (ed.) (1970), *The Insects of Australia*, Melbourne Univ. Press, Melbourne, 1029 pp. (Supplement, 1974: 146 pp.)
- NEVILLE, A. C. (ed.) (1970), *Insect Ultrastructure (5th Symp., R. ent. Soc. Lond.)*, Blackwell, Oxford and Edinburgh, 196 pp.
- OBERBERGER, J. (1952—64), *Entomologie*. 5 vols., Czech Acad. Sci., Prague. (In Czech.)
- OLDROYD, H. (1970), *Collecting, Preserving and Studying Insects*, 2nd edn, Hutchinson, London, 336 pp.
- ROCKSTEIN, M. (ed.) (1973-74), *The Physiology of Insecta*, 2nd edn, Academic Press, New York, Vols. 1-6.
- ROMOSER, W. S. (1973), *The Science of Entomology*, Macmillan Co., New York and London, 544 pp.
- SCHRODER, C. (ed.) (1925-29), *Handbuch der Entomologie*, Fischer, Jena, 3 vols.
- SEGUY, S. (1967), *Dictionnaire des termes techniques d'entomologie élémentaire*, *Encycl. Ent.*, 41, 1—465.
- SHVANVICH, B. N. (1949), *A Course of General Entomology*, Acad. Sci. U.S.S.R., Leningrad, 900 pp. (In Russian.)
- SMITH, D. S. (1968), *Insect Cells: Their Structure and Function*, Oliver & Boyd, Edinburgh, 372 pp.
- SNODGRASS, R. E. (1935), *Principles of Insect Morphology*, McGraw-Hill, New York, 667 pp.
- TORRE-BUENO, J. R. DELA (1937), *A Glossary of Entomology*, Brooklyn Ent. Soc., Brooklyn, N. Y., 336 pp.
- WEBER, H. (1933), *Lehrbuch der Entomologie*, Fischer, Jena, 726 pp. (Reprinted Koenigstein, 1966.)
- (1974), *Grundriss der Insektenkunde*, Fischer, Stuttgart, 5th edn. 640 pp. (Revised by H. Weidner.)
- WIGGLESWORTH, V. B. (1972), *The Principles of Insect Physiology*, Chapman & Hall, London, 7th edn, 827 pp.

第二章 体 壁

Beament (1961、1964)、Hackman (1971、1974)、Hinton (1970)、Lawrence (1976)、Locke (1964、1967)、Neville (1967、1970、1975)、Weis-Fogh (1970) 和 Wigglesworth (1959) 等人对昆虫体壁(integument)的各种基本概况都已作过简述。

结构、成分和功能

体壁由下列各层构成:(i)表皮(cuticle),(ii)真皮(epidermis),(iii)底膜(basement membrane) (图2)。

表皮 表皮是复杂的非细胞层,大部分由真皮分泌而成。虽然通常被认为是无生命的,实际上却是复杂的生物化学变化的场所,至少有些是受酶控制。它构成虫体及其附器最外面的一层包被,并在局部地方内陷成内骨骼结构(endoskeletal structure)(见65页),同时又组成气管系统、某些腺体以及部分的消化道和生殖管道的内被。新形成的体壁柔软而有弹性,许多幼虫的体躯绝大部分保持这种状态。然而,大多数昆虫的大部分表皮经受了骨化的过程,从而变硬、变黑,形成多少有点强韧而刚硬的骨片(sclerites),骨片与骨片之间有未改变

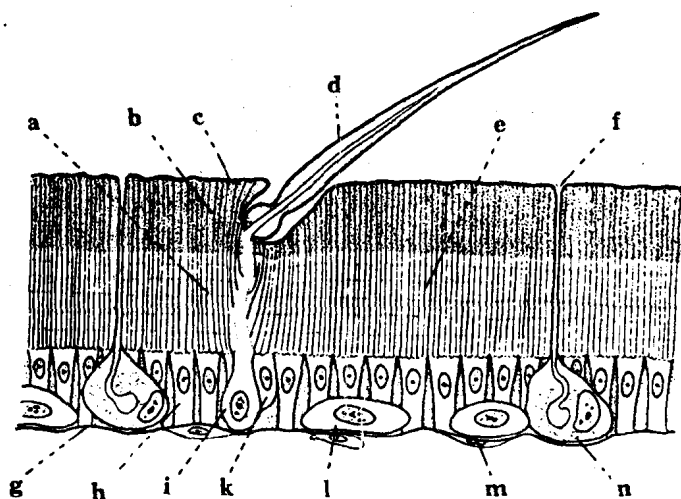


图2 典型昆虫的表皮横切面

a, 薄片内表皮; b, 外表皮; c, 上表皮; d, 鬃; e, 孔道;
f, 皮腺导管; g, 底膜; h, 上表皮细胞; i, 毛原细胞;
k, 膜原细胞; l, 绛色细胞; m, 附着在底膜上的血细胞;
n, 皮腺。(引自Wigglesworth,昆虫生理学原理,第七

版27页,图19)

的软表皮膜质区把它们分开。体壁这样的排列结合柔韧性和坚硬性,除了起保护作用外,也决定昆虫的体形,并且它具有相当的不透水性,能减少虫体的干燥,又为肌肉提供了一个附着的牢固基地。表皮可分为两个主要层:外面的上表皮(epicuticle)和内面的前表皮(procuticle),两者通常都是合成的结构。上表皮很薄,不含几丁质,具有复杂的化学组成和超微结构。根据Locke(1964, 1966)和Filshie(1970)的术语学,昆虫表皮有一层稠密的外表皮质层(cuticulin layer),厚约10nm,抗酸和有机溶剂力很强,可能含有一种高聚酯。这是在表皮形成周期中所分泌的第一层,先是在真皮的微绒毛顶部,象许多小板(plaques),随后彼此融合而覆盖整个虫体。在它的下面是主要的上表皮层,即所谓蛋白质上表皮,也含有结合酯。这是均匀、稠密、有折光力的一层,厚约1 μm ,由来源于真皮细胞的高尔基复合体(Golgi complex)的颗粒所形成。这层的物质就是Wigglesworth(1947)所首先称为表皮质的物质。此外,上表皮可能包括一个浅薄的酯层(Lockey, 1969),其外面有成分不明而起保护作用的粘质层(cement layer)覆盖着;粘质层是由真皮腺分泌并倾注于整个外表面上的。在蜕皮之前,上表皮折叠起来,它的形状决定于昆虫的整个体形(Bennet-Clark, 1963),同时它又具有一个多少有点精致的表面型式(Locke, 1967)。原始的类型是由一个多边形网所组成,每个多边形则为一个真皮细胞的产物,但这样简单的排列经常为其它具有特殊功能的型式所代替(Hinton, 1970)。

前表皮是由真皮细胞分泌的,形成体壁的绝大部分,但在微气管处可能没有。昆虫表皮的机械特性同它的骨骼功能很相适应,并且大部分取决于前表皮的各种成分,主要是骨质和各种蛋白质(Rudall与Kenchington, 1973)。它们合在一起表现高度的抗碰撞力、高度张力的、曲屈的和压缩的强度以及一种高强度重量,后者同表皮中缺少矿物盐有关。典型的是前表皮,包括外面一层外表皮(exocuticle),由同质的电子致密(electron-dense matrix)基质所组成,通过骨质化变硬(见下文),并且在昆虫蜕皮时全部蜕去。前表皮的内部是较软的内表皮(endocuticle),由于蜕皮后(postecdysial)的沉积,能够显著地增长,并呈现精细的超微结构,其中不同定向的蛋白质和骨质纤维形成0.1—1 μm 厚的相同的多个层次。特别是某些内表皮具有这样的特征,即在连续各层次中,纤维以“螺旋形”逐渐改变方向,这样,它的材料横切面就产生许多抛物线的图形(Neville, 1970)。内表皮的沉积物经常出现在每天的生长层内(Neville, 1963)这些层次能在相差显微镜和偏光显微镜下看到。在许多有翅昆虫中,都发现有这些层次;而无翅昆虫则未发现。在鞘翅目中,这类层次的产生是以不规则的格律进行的。前表皮层还可以进一步辨认出两层:一层是嗜品红(fuchsinophil)的中表皮层(mesocuticle), (Schati, 1952)位于内表皮和外表皮之间,另一层是底下表皮(basal subcuticle) (Schmidt, 1956),它的颗粒状超微结构暗示这些新分泌的表皮微纤维是未经定向的。

前表皮通常有很多同表面垂直的刺孔孔道(pore-canal),它们原由来自真皮的细胞质丝所充塞,但后来可以由表皮物质把它们填满。它们的直径小于1 μm ,具有扁平或似绞带的形状,有轴丝笔直地通过它们(Neville、Thomas与Zelazny, 1969; Neville与Luke, 1969a)。前表皮可能是围绕着它们被分泌出来,它们还能运送物质到外层前表皮和上

表皮。某些昆虫类似橡皮的表皮没有孔道。骨质化使外表皮具有坚硬、强韧、无弹力的特征，这是鞣制 (tanning) 过程所致，在此过程中，邻近的蛋白质链 (protein Chain) 被邻醌 (o-quinones) 紧密地连接起来。导致这一现象的变化已在双翅目围蛹的发育中作了许多研究，其中醌 (quinone) 显然是由于一种酚的底物 (phenolic substrate)，即 N-乙酰多巴胺 (N-acetyldopamine) 的氧化而产生的，而其本身又是由酪氨酸衍生而成的 (Karlson 与 Sekeris, 1966)。坚硬区域的颜色变浑是个独立的但彼此有关联的过程，二者都包括在修复表皮损伤之内。

昆虫表皮的两个主要成分是糖类几丁质，占各种表皮干重的25—60%，以及多种蛋白质。水解时，骨质产生醋酸和葡萄糖胺，它是高分子的重聚合物，主要由 β -1, 4链连接起来的N-乙酰氨基葡萄糖的残基所组成，虽然残基达到10%就可以脱酰。链不分枝，由几百个具有重复结构，长为3.1nm的单元所组成。几丁质有三种不同的结晶形态，即 α -几丁质、 β -几丁质和 γ -几丁质，三者链的排列和束缚水的有无中，都各不相同； α -几丁质最为稳定，是在节肢动物表皮中发现的唯一的一种几丁质。几丁质所由形成的代谢途径，还没有完全肯定，但是Candy与Kilby (1962)证实从葡萄糖中可以酶促合成UDP-N-乙酰氨基葡萄糖，这就证明在几丁质合成酶的控制下可发生聚合。在表皮中，几丁质链明显地被天冬氨酸和组氨酸的共价键接合到蛋白质上 (Rudall, 1963)。几丁质-蛋白质复合体实际上是极度分散的糖蛋白，直径为2.5-6.5nm的棒状几丁质纤维，即埋在蛋白质基质内 (Nevill与Luke, 1969b)。

几丁质不溶于水、碱、稀酸和有机溶剂，但溶解并分解于浓无机酸和次氯化钠中。它的比重约为1.4，折射指数约为1.55，用范威氏试法 (van Wisselingh test) 很易查出。这种试法是把几丁质用浓KOH在160°C处理20分钟，使之转化为脱乙酰几丁质，再经含碘0.2%的1%硫酸的作用，就呈玫瑰紫色 (Campbell, 1929)。另一种较专门的组织测定法是利用几丁酶与荧光颜料的结合来进行 (Benjaminson, 1969)。昆虫表皮的主要结构蛋白是复杂的混合物，有时总称为节肢蛋白，在某些昆虫已有十二种以上的成分，能用氨基酸分析、电泳分析和血清学技术等方法测出 (Fox与Mills, 1969; Hackman与Goldberg, 1971)。蛋白质的氨基酸成分种与种间各不相同，但近缘的种则表现某些类似。虽然合成的机制尚不清楚，但表皮中蛋白质的沉淀同血液内氨基酸的变化有关。特别值得重视的是特殊的节肢弹性蛋白 (protein resilin) (Andersen与Weis-Fogh, 1964; Andersen, 1970)。这种蛋白类似脊椎动物结缔组织的弹性蛋白 (elastin)，是一个被稳定的共价键连接在一起的多肽链，等方性三度

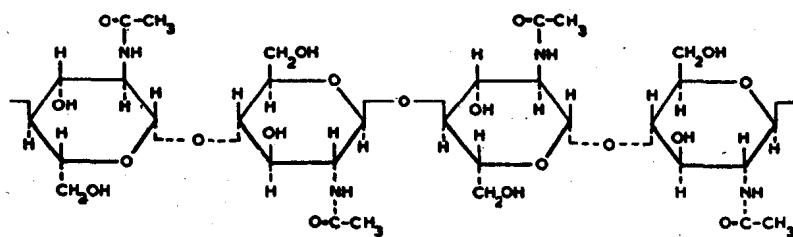


图3 几丁质的结构式

网, 并且表现与橡皮极为类似的性质。它无固定结构, 不起代谢作用, 只是一种机械“弹簧”, 容易变形也能完全复原。它分布在特别需要这种功能的局部区域, 例如在许多昆虫的靠近翅膀关节处以及在蚤类的中胸构成跳跃结构的一部分(参阅第二卷第25目蚤目胸部部分)。

表皮的其它成分只占它本身重量的很小一部分, 但在生理上非常重要。连接氨基酸构成骨质(sclerotin)的醌, 它的醌前身广泛地分布在昆虫的表皮上, 不过有些无翅目缺少这种成分, 而是利用二硫键使表皮变硬(Krishnan, 1969)。还有绛色细胞所分泌的各种蜡和各种脂类(Locke, 1969a)能使表皮不透水(Beament, 1964; Gilby, 1965; Gilbert, 1967)。这些成分在表皮表面或靠近表皮构成一个层, 或者结合到表皮内部各层中去。它们是复杂的混合物, 含有80%的碳氢化合物和小量的脂肪酸、烷基酯类以及其它成分。家蚕(*Bombyx mori*)蛻中所发现的蜡, 在化学成分上是奇数 $C_{27}-C_{37}$ 的石蜡和偶数 $C_{26}-C_{30}$ 脂肪酸的酯类的混合物。虽然上表皮的脂在防止水分通过体壁的损失上起了主要作用, 但现在看来这种作用不象是依靠蜡分子的定向层在温度剧烈改变时遭受破坏而决定的(Hackman, 1971)。体壁还包括酶系统, 能对主要表皮物质的合成和降解起作用, 也对黑素化和骨质化起作用; 这类系统中尚有许多方面有待深入研究。表皮中无机成分很少, 但石灰小结(calcareous nodules)能在水虻科(Stratiomyid)和蕤蛾科(Psychodid)幼虫的外部生长, 而在樱桃绕实蝇(*Rhagoletis cerasi*)的幼虫则表现为表皮内的钙化(Wiesmann, 1938)。关于表皮色素的发生将在下面讨论。

真皮 真皮是一个连续的单一细胞层, 细胞的原生质膜由许多具有间隔的桥粒(desmosomes)连接着。这些细胞的超微结构随着它们的分泌活动周期而变化(Locke, 1969b), 但它们都有微绒毛的表面, 并含有无数的线粒体、高尔基体小泡(Golgi vesicles)和表面平滑内质网(endoplasmic reticulum), 以及定向的微纤维(microfibre)和微管(microtubule)形态的细胞骨架结构。粗糙内质网主要出现在分泌节肢弹性蛋白的细胞中。分散在正常的真皮细胞内的, 是特化的腺细胞和形成表皮感器有关的细胞(见102页)。肌肉的附着部分穿入真皮, 肌原纤维通常同皮肌纤维结合, 通过真皮而进入前表皮, 而起源于真皮细胞的绛色细胞(oenocyte)(210页), 有时仍然和真皮层紧密相连。真皮不仅分泌较大部分的表皮, 而且也产生蛻皮液(moulting fluid)(Bade与Wyatt, 1962; Jeuniaux, 1963), 在未老熟的昆虫蛻皮之前溶解老的内表皮(361页), 它吸收老表皮的分解产物, 修复损伤, 并以这样的方式进行分化, 从而决定虫体的表面型式(Wigglesworth, 1959; Lawrence, 1967)。

底膜 底膜是一个连续的层, 厚约 $0.5\mu m$, 超微结构无定形。它是由血细胞分泌的, 含有中性的粘多糖(mucopolysaccharides)(Wigglesworth, 1956)。弦音器(chordotonal organ)(105页), 微气管(tracheoles), 还有神经通入底膜或通过底膜。

表皮附器

这些结构包括所有的表皮外长物, 以膜质关节与表皮相连。它们是从变异的真皮细胞生长出来的, 可以分为刚毛(setae)和距(spur)。

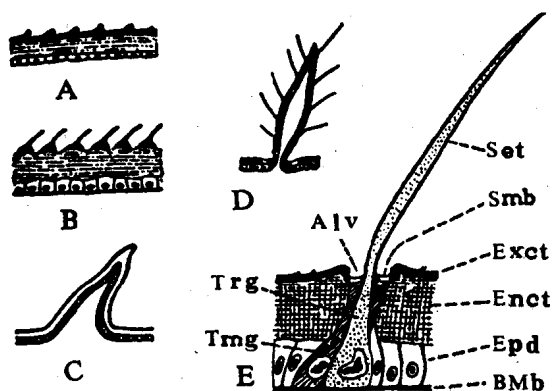


图4 体壁的外部突起图解

A、B, 无细胞的表皮突起; C、D, 多细胞的表皮突起; E, 典型的单细胞突起或刚毛Alv, 刚毛穴或毛窝; Set, 刚毛; Smb, 刚毛膜; Tmg, 膜原细胞或穴形成细胞; Trg, 毛原细胞或形成刚毛的细胞。(仿Snodgrass,《昆虫形态学原理》McGraw-Hill 1935年版, 图28)

刚毛或长毛(*macrotrichia*)(图4)就是通常所称的毛, 各从一个杯状窝或毛窝中长出。刚毛基部附着在关节膜的环上。刚毛中空, 是外表皮的延伸部分, 每根刚毛由单个的, 通常增大的毛原细胞(*trichogen cell*)产生。关节膜则通常由另外的膜原细胞(*tormogen cell*)产生。较为固定的刚毛位置的排列(即毛序*chaetotaxy*)在有些昆虫类群的分类上非常重要, 如双尾目、缨翅目、双翅目的环裂亚目和鳞翅目的幼虫。主要的刚毛种类及其变态列举于下: 有些刚毛的结构通过特殊的光学技术与扫描技术和透射电子显微镜的应用, 目前已经了解得很详细(如Baker与McCrae, 1966—1967; Evans, 1967; Hale与Smith, 1966; Lippert与

Gentil, 1959; Lukoschus, 1962; Picken, 1949)。

(1)被毛(*Clothing hairs*) 这类毛覆盖在体躯及其附器的表面上, 并往往表现出不同程度的特化。具有线状分枝的被毛, 如蜜蜂总科, 称为羽状毛(*plumose hairs*)。特别牢固和坚韧的刚毛称为鬃毛(*bristles*), 例如在寄蝇科(*Tachinidae*)中是常见的。

(2)鳞片(*scales*) 这是高度变态的被毛, 是所有鳞翅目和许多弹尾目昆虫的特征, 某些缨翅目、鞘翅目、双翅目和膜翅目中也有出现。往往还可看到介于普通被毛和鳞片之间的过渡形态。

(3)腺毛(*glandular setae*) 属于这一类的刚毛是指那些供真皮腺分泌物出口之用的刚毛(见263页)。如果它们特别牢固坚硬, 则称为腺鬃(*glandular bristle*), 如某些鳞翅目幼虫的螫毛(*urticating hair*)。

(4)感觉毛(*sensory setae*) 这是在虫体一定部位, 特别是附器上经常看到的一类刚毛, 经特殊形式的改变而具有感觉功能。感觉毛(见103页)在所有例证中, 都是同神经系统相连接的。

距(*spur*) 生长在许多昆虫的腿上, 其与刚毛不同之处在于单细胞起源。

表皮突起

表皮的外表面除了有各种各样的斑纹处, 还长有多种外生物, 这些都是整体的一部分。它们同表皮牢固地连在一起, 没有膜关节(*membranous articulation*), 因此很容易同表皮附器分开。表皮突起的主要形态如下:

微刺(*microtrichia*)(固定毛(*fixed hairs*)或针刺(*aculei*)) 这是细小的毛状结构, 例如长在长翅目和某些双翅目的翅膀上。它们和非常小的盖毛(*covering hair*)相似, 其区