

昆虫生理学研究进展

科学出版社

内 容 简 介

本书包括五篇综述性论文：昆虫营养，昆虫性行为的神经激素控制，昆虫外激素所引起的行为反应，昆虫极体的命运及蛋白质合成和昆虫形态发生。译自《昆虫学年评》18卷(1973年)。这五篇论文反映了近期内昆虫生理学和生物化学的部分研究结果和进展趋势。本书可供昆虫学工作者和大专院校师生参考之用。

昆虫生理学研究进展

*

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

*

1976年10月第一版 开本：787×1092 1/32

1976年10月第一次印刷 印张：6 1/4

印数：0001—6,310 字数：141,000

统一书号：13031·452

本社书号：677·13—7

定价：0.65元

译 序

自从无产阶级文化大革命以来,我国的昆虫学工作在党的正确领导下有了新的发展。在害虫防治方面,已经广泛地、大规模地利用寄生性和捕食性昆虫来防治粮、棉等作物的重要害虫,并且还开展了以外激素在田间诱杀棉红铃虫等新技术的应用。在益虫方面,以合成的保幼激素类似物应用于蚕丝增产上取得一定的成绩,等等。为了要进一步做好这些方面的工作,使在实际的生产应用中能不断提高并开拓新的途径,需要进一步了解昆虫本身的某些规律,这就有必要进行有关昆虫生理学的研究。1973年的昆虫学年评(Annual Review of Entomology)包括几篇有关昆虫生理学和生物化学的文章,其内容有很多地方和我们目前的工作有直接或间接的联系。遵照伟大领袖毛主席关于“**洋为中用**”的教导,我们在其中选择了五篇,把它翻译出来,以供国内从事于有关工作的同志参考。它们是:昆虫的营养与代谢、昆虫性行为的神经激素控制、昆虫外激素所引起的行为反应、昆虫极体的命运以及蛋白质合成与形态发生。

昆虫营养的研究有比较久长的历史。这是因为昆虫吃什么和人的经济利益有重大关系的缘故。另一方面,当了解了哪些食料成分是维持昆虫生长和繁殖所必需的以后,便有助于人为控制昆虫的生长与繁殖,这在害虫防治和益虫利用上都很重要。例如,要以不育性或遗传学方法来消灭害虫,人为地大量繁殖这种害虫便成为一个关键性问题,这当然涉及昆虫的营养或人工饲料的问题。所以有关昆虫营养方面的知识

是很有参考价值的。

农业害虫的问题,从经济上的观点来看,主要涉及害虫发生数量多少的问题。而害虫发生的数量除与食料、温度、水分、光照、天敌等环境条件密切相关外,还和它们自身生殖的机能有着本质上的联系。昆虫性行为的神经激素控制这篇文章总结了几年来有关两性引诱以及卵细胞发育、交配和产卵等方面的研究结果,对于理解害虫发生数量变动的规律很有用处。

昆虫以本身所产生的某些化学物质在种内个体间进行通信的现象很普遍。这些化学物质今概称为外激素。现在理解到外激素的问题几乎涉及昆虫的各种活动,以及昆虫生物学的各个重要领域。因而对这方面的研究近年来迅速发展起来。特别是由于在害虫的防治中可利用外激素来进行诱杀成虫,引起了大家的注意。

另外的两篇论文,其一是关于昆虫的胚胎发育,另一是关于昆虫的生物化学,也有普遍和实际的意义。例如,在利用寄生蜂进行生物防治时寄生蜂的胚胎发育和性别决定的问题便很重要。害虫数量变动(如蚜虫)的问题也涉及孤雌生殖的现象,这和极体在胚胎期的发育很有关系。昆虫的生长发育和蛋白质合成的问题密切相关,其中涉及核糖核酸的作用和激素的调节等。凡是这些,对昆虫生命规律的进一步理解实际都很重要。

本书五篇论文,前四篇由钦俊德翻译,后一篇由翟启慧翻译。

译者

1974年5月

目 录

昆虫营养：当前的发展和代谢含义	1
昆虫性行为的神经激素控制	62
昆虫外激素所引起的行为反应	99
昆虫极体的命运	144
蛋白质合成和昆虫形态发生	174

昆虫营养：当前的发展和代谢含义

R. H. Dadd

三十年前,昆虫营养的研究已发展到这样的阶段,即以几种能取食规定成分饲料的杂食性昆虫为材料,从它们的生长发育来估计缺乏个别营养成分的后果,从而描述它们营养的定性需要。这个阶段中对昆虫营养研究的前例可在早期的综评中找到(41,197,274,275,299)。这些研究的进一步发展使最近能做出一篇表格式的总结(6),列举约四十种昆虫的营养需要,它们的分类位置和取食习性不同,特别包括几种植食性昆虫,这是长期以来难于进行改变食料试验的类群。如此丰富多采的资料,为概括整个昆虫纲的营养需要提供了可靠的基础。这些工作的结论很多仍是正确的,可在几篇连续发表的一般性综评中见到(65,73,149,150,153,248)。外加专题讨论,有寄生昆虫(148),植食性昆虫(45,105,282),营养病理学(151),营养和抗药性(125),桑蚕(165,305),蚊虫(54),蝗虫(60),双翅目(106),蜜蜂(132),以及刺吸的植食性昆虫(10,11,207)。分散在上述综评中的有关自然食物和人工饲料的粗致消化力和利用的知识最近受到汇集和评议(126,296)。曾调查了共生微生物对寄主昆虫营养的影响(35,90,134),并注意到从试验饲料的物理性和味觉特点解释营养研究的结果(18,64,79,287)。为了掌握营养生理的有关领域,可参考取食的助长剂(17,103,253,273,302),消化和吸收(66,118a,154,276)的资料。对实践营养学家

特别有用的是两本有关配方的书籍，其中列出了阐明昆虫营养所用的几百种基本合成饲料(158, 162)；最近出版了关于从1900年到1970年人工饲料的详尽文献目录(257)。

很多早期工作的主要目的在于确定各种昆虫所必需的单一营养成分，从而查清昆虫的定性营养需要是否与其它动物的有显著差异。昆虫的种类这样多，且各有特定的自然食料；这一事实以前曾被认为反映它们特异的代谢途径或维生素需要。但逐渐发现基本的定性差异并不太大。因此，对此现象的解释便侧重于特化的嗜食行为，对共生物合成能力的依赖，不同发育阶段分工积累营养成分，或基本营养成分的特殊比例，等等。人们对在更多昆虫种类中仅证明具有类似的营养需要的工作，其兴趣大逊于从前。

当然，这并不是说描述式的营养研究已无必要了。基本的营养知识在有经济重要性的种类中仍是需要的，仍要求有关规定饲料，标准饲养方法，和大量人工繁殖等方面的研究(119a)。此外尚有不多未被研究过的分类学上的类群和不同食性的类型。刺吸的植食性昆虫是一类有重要经济意义的昆虫，但只有最近对蚜虫(2, 58, 67, 70, 91, 184, 261, 267)、一种介壳虫(127)、叶蝉(71, 131, 205)和盲蝽发展了人工合成饲料后才被大力进行研究。对植食性螨营养研究的问题与对同翅目的有很多共同之点。近年来对植食性和其它螨类饲养技术和合成饲料的发展，为蜘蛛纲的营养生理学打下了基础(95, 249, 250)。捕食性昆虫的营养需要大体尚未被了解，虽对它们之中有些能以半合成饲料饲养(130, 258, 288)可能很快弥补此一缺陷。最近虽对寄生昆虫成虫产卵所需的维生素和氨基酸有了某些知识(28, 29)，但对于它们的内部寄生性幼虫的营养需要则全属未知，所以对鳞翅目幼虫内寄生的姬蜂幼虫以全规定饲料的饲养成功是很有前途的(304)。

迄今为止,饲养脊椎动物内寄生昆虫未获得成功,牛皮蝇幼虫曾在组织培养液中被饲养并稍有生长(40)。人们可能会预料社会性昆虫的营养有特异之处,但它们的幼虫取食行为的复杂性使它们不能以规定饲料饲养成功;而对蜜蜂曾以很大的努力使用了人工饲料并取得部分成功(132)。

虽则目前对昆虫营养的系统理解仍存在着不少明显的空白点,但主要的兴趣已转移到两个其它的方向。其一是关于生态营养:企图把昆虫(或昆虫种群)所必需的物质和它的自然环境所能提供的食物联系起来。这最终非但包括昆虫营养需要、取食习性、消化和吸收能力等方面的知识,同样也需要对潜在的自然食物的化学的知识,并考虑这些以及昆虫在不同季节和发育阶段的不同需要。另一个有关的方向是应用营养上的发现来阐明代谢过程,或以代谢过程来阐明营养需要。本文对最近有关营养的文献作一概述(主要是1963年以后的,并进行了选择),拟从代谢的观点来进行这方面的讨论。

氨 基 酸

要达到无限地操纵所有营养成分,研究工作一般以天然的(寡规定的)饲料开始,通过半规定的饲料(除去大分子成分如油类或蛋白质外,其它营养成分是规定的并可被控制的)而到全部规定的(全规定的)饲料,用这种饲料可评价各种不可再分的营养成分。用单纯的化学成分来替代复合成分可能是复杂的;天然产物常带有未知的促生长因素,而且用规定的单纯成分替代之后,由于饲料的质地和取食助长特性的改变,可对嗜食性产生不利影响,如麦蛾 *Sitotroga cerealella* 饲料中的麦芽(42, 48)和糖类(43)分别被替代后的情况。用氨基酸来替代蛋白质常是确定食物成分时的最后一步,一般是可获

得成功的，虽然要完成二十来种氨基酸最有利的平衡组合可能会进展缓慢，如在锯谷盗 *Oryzaephilus surinamensis* 中的情况(76, 80—85, 86a)。但有些昆虫对规定的食物是很难适应的；数年的努力仍只能使黄粉虫 *Tenebrio molitor* 在以氨基酸替代蛋白质的饲料中生长得不多(86, 190, 191)，鼠蚤 *Xenopsylla cheopis* 也有同样情况(228)。蚊幼虫的人工饲料常离不开它们所生活的水中，因此以能溶解的，有渗透压活性的氨基酸来替代不溶性的或胶态的蛋白质时便产生虫体内水分环境稳定性和取食习性的问题，这是它们在完全人工合成饲料中生长不良的根本原因(3, 221)。除了渗透压的问题，人们可能会想到不能以氨基酸替代蛋白质这一事实反映了某些难以理解的氨基酸平衡，对肽类的特殊需要，以及消化道因分泌强蛋白酶而无作用底物时的机能失调等问题：但目前尚未有适合于任何解释的证据。

当以氨基酸替代蛋白质成功而使特殊氨基酸的需要得以测定时，一般可发现鼠所必需的十种氨基酸也为昆虫所必需。仅这十种氨基酸常被证明是严格必需的，例如最近在棉铃象虫 *Anthonomus grandis*，拟谷盗 *Tribolium confusum*，卷叶蛾 *Argyrotaenia velutinana* 和夜蛾 *Heliothis zea* 中所见到的那样(242, 244, 245, 270, 279—281)。但长期以来知道脯氨酸是黑蝇 *Phormia regina* 所必需的，也可能是埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 所必需的(106)；现在知道它也为另一双翅目牛皮蝇 *Cochliomyia hominivorax* (119) 和桑蚕 *Bombyx mori* (167) 所必需。桑蚕可在无脯氨酸的饲料上进行相当生长，因而使这一氨基酸称作半必需的(8, 163)。用放射性技术的研究证明桑蚕能把饲料中标志的精氨酸(和鸟氨酸)转变成脯氨酸；无脯氨酸时标志元素组合入脯氨酸的过程加强(164)。有趣的是用放射性同位素的方法来测定营养上的需要(178)，对脯氨

酸来说有时是含糊不清的,因 *A. velutinana* (246) 和 *H. zea* (242) 喂食 ^{14}C 葡萄糖后可见到脯氨酸很少被标志上;如不用人工合成饲料的方法证明它对正常生长完全非必需的,它也可能被认为是必需的。虽则这种反常现象被认为是由于未标志的食料先成体把同位素稀释了,而这种先成体是作用于从葡萄糖合成脯氨酸的间接途径上的;但低剂量的标志也合乎这样的解释:即合成作用是处于界限上的和颇为微弱的,如在桑蚕中所认为的那种情况。这些昆虫还在苏氨酸方面出现反常现象;喂食 ^{14}C 葡萄糖后在组织中的苏氨酸显示相当强的放射性;这和在饲料中免除此种氨基酸的研究结果相反。这种示踪放射性被认为从 *A. velutinana* 的天门冬氨酸和丝氨酸分离苏氨酸时因技术上的困难而发生污染所造成的;但在 *H. zea* 中,这种放射性被认为正确地表明低效的合成作用。

放射性同位素作为研究营养的一种工具*,主要用处是用来指出那种单营养成分(例如氨基酸和脂肪酸)当在规定的饲料不能获得时可能是必需的;此方法在缺乏适当的规定饲料的昆虫和螨类中的应用,如金针虫、锯蜂(178)、蜜蜂幼虫(199)和红蜘蛛(249a)等,已显示它们一般需要十种必需的氨基酸。但此法在一种瓢虫中仅获得反常的结果,因很多必需的氨基酸均被标志上了(9)。在合成饲料使用之前,放射性同位素技术指出桃蚜(*Myzus persicae*)至少需要九种必需

* 译者注:对于昆虫营养的研究,一般采用如下的三种方法:1. 从一种在化学成分上加以规定的饲料中,取消某种单独的成分而观察对生长和发育所产生的影响,从而确定此种成分的效应或功能。这是一种使用得最久的、典型的方法。2. 使用营养成分的化学类似物,从化学结构和营养效应的关系来查明代谢途径和有关酶类的专一性。3. 应用放射性同位素标志的技术来查明昆虫能否合成可满足本身代谢需要的营养成分。例如以 ^{14}C 标志的葡萄糖或氨基酸喂食或注射入虫体,使放射性碳元素进入各种代谢途径,经一定时间后分析虫体内的成分,这时非必需的营养成分应都受到标志,而必需的营养成分却未被标志或者被标志得很微弱。

的氨基酸(264);虽随后对正常含共生物的蚜虫的饲料研究证明组氨酸、异亮氨酸、蛋氨酸分别被免除后在两个世代中发育缓慢(68)。如果桃蚜在干母用金霉素处理而部分地成为无共生物状态时必需的十种氨基酸都成为需要的了(206),这和未经如此处理的另一种蚜虫豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 所见到的(236)。基于对吸血蜂象 *Rhodnius prolixus* 放射性同位素技术的研究,通常的十种必需氨基酸曾被认为是这一昆虫所必需的(但对蛋氨酸未列出资料);此外,甘氨酸未被标志上,因此如同在某些双翅目(106)中那样,被认为是必需的(230)。但是,对 *Rhodnius* 吸血后大量排泄出来的尿酸中各种碳原子来源的放射性同位素技术的追踪,显示从甘氨酸(或从甘氨酸衍生的甲酸盐)而来的碳原子是迅速被组合的,这暗示注射¹⁴C葡萄糖后甘氨酸未被标志上可能是由于尿酸的迅速转换,而非由于不能从葡萄糖合成甘氨酸(15)。同位素示踪法和免除单成分的经典方法不相符合的各种例子,指出了要把生物合成能力与营养上的非必需等同起来,或营养上的非必需与生物合成能力等同起来时所存在的可疑之点。

除甘氨酸(86a)外,酪氨酸和胱氨酸(或半胱氨酸)一般被认为非必需的,但偶尔也显示必需的。昆虫在饲料中一般需要一种酚基酸(蜚蠊 *Blattella* 对色氨酸使用的能力可能是由于共生物或肠内微生物区系的作用),苯基丙氨酸是必需的,而酪氨酸通常是非必需的;但,虽然有充分的苯基丙氨酸足以维持最佳的生长,却仍可能需有酪氨酸的存在(80)。甲虫 *Trogoderma granarium* 是一个新近的例子,在饲养于无酪氨酸的饲料中时虽表明能合成组织中的酪氨酸,但生长得很差,以致酪氨酸被认为是营养上必需的(21)。

含硫的氨基酸蛋氨酸和胱氨酸(或半胱氨酸)在营养上的关系类似于苯基丙氨酸和酪氨酸的关系。蛋氨酸常是绝对需

• 6 •

要的，而胱氨酸/半胱氨酸则在有足够的蛋氨酸时并非必需的；虽在有几次研究中证明对几种双翅目即使有适量的蛋氨酸存在，胱氨酸/半胱氨酸仍为最佳生长所必需的(106)。此种情况在最近对卷叶蛾 *Argyrotaenia velutinana* 中也获得证明：它不需要胱氨酸，而绝对需要蛋氨酸，但 75% 可为同型半胱氨酸、胱硫醚(即丙氨酸丁氨酸硫醚)或半胱氨酸所替代(255)。由于喂食 ^{35}S 蛋氨酸后可收回标志的半胱氨酸和胱硫醚，而喂食 ^{35}S 半胱氨酸则在胱硫醚或蛋氨酸上无标志(256)，故在哺乳动物所描述的胱硫醚代谢途径在此昆虫中仅以一个方向进行。桃蚜 *M. persicae* 需要蛋氨酸而不需半胱氨酸(68)；但在某些蚜虫种类中蛋氨酸和胱氨酸/半胱氨酸均属必需的(94, 277)。在豆蚜 *A. pisum* 中半胱氨酸虽不能替代蛋氨酸，但同型半胱氨酸即有此种作用(从半胱氨酸到蛋氨酸的胱硫醚代谢途径中最后倒数第二步)。同型半胱氨酸也能替代半胱氨酸，但作为代谢途径中更接近于半胱氨酸的中间产物胱硫醚却不能，这指出完整的胱硫醚代谢途径的不存在。由于二巯基赤藓醇有和异型半胱氨酸相似的游离硫键功能，也可替代半胱氨酸，故对半胱氨酸的需要在本质上即对游离硫键的需要(236)。

虽无机硫酸盐在 *A. velutinana* (255) 和棉蚜 *Aphis gossypii* (277) 中既不能替代蛋氨酸，也不能替代半胱氨酸，但在 *M. persicae* 中能替代半胱氨酸(201, 236)，在 *Neomyzus circumflexus* 中能完全替代蛋氨酸和半胱氨酸(94)。对蚜虫的这种不同的结果使人忆及未被灭菌的蜚蠊具有利用无机硫来替代饲料中含硫氨基酸的能力；蚜虫以硫酸盐替代氨基酸的不同能力最可能是反映它们共生物和它们自身的生物合成能力，如灭菌后的 *N. circumflexus* 不能将含 ^{35}S 的硫酸盐组合入含硫氨基酸所显然表明的那样(94)。蚜虫是密切依赖细

胞内的共生物的,类似蚜虫那样的昆虫在营养上的不明确,复因正常桃蚜仅需要三种氨基酸,而灭菌后的蚜虫却必需十种氨基酸而加深(206)。

有些昆虫在仅含十种必需的氨基酸的饲料上生长良好(245, 270, 281),虽还不及加进补充的非必需的氨基酸,特别是谷氨酸和天门冬氨酸时那样好。在不加入各种非必需的氨基酸时生长常受到阻碍。有时一种补充的氨基酸可决定饲养失败和几乎是最佳发育之间的差别: 谷氨酸对蜚蠊 *Blattella germanica* 便是这样;又如早期在黑蝇 *P. regina* 中所见到的那样,谷氨酸或天门冬氨酸均为桑蚕生长所必需的(169),它的生长复可为丙氨酸、甘氨酸或丝氨酸所改进(170)。必需的氨基酸加上半胱氨酸对 *M. persicae* 的生长没有什么促进,但加了大量的谷氨酸或丙氨酸后生长良好;再补上丝氨酸,生长几乎是最佳的了(68)。可以理解到为什么仅含必需氨基酸的饲料一般是不够好的。组织中的蛋白质需要非必需的氨基酸,虽然这些氨基酸可由如葡萄糖等先成物来合成,但它们的氨基功能只能从必需的氨基酸中获得;如果饲料仅含有这些必需氨基酸的话,那时对已去氨基部分的分子的处理可能引起不适当的代谢压力,反映于生长不良和发育受阻。考虑到组织对于氨基酸(以及其它含氮化合物如核酸等)的需要在整个发育过程中无疑是处于变动状态的,所以在转氨作用中处于中心位置的那些不稳定的氨基酸,特别是谷氨酸和天门冬氨酸,虽严格说并非必需的,但在很多昆虫中却应作为补充养分而处于重要地位。

近年来在排尿素为主的脊椎动物中占优势的由氮降解产生尿素的鸟氨酸循环可能存在于昆虫的事实重新引起人们的兴趣。由于昆虫是排尿酸为主的,预料此循环存在的理论基础不明,虽有些昆虫也排泄少量的尿素。除了经常存在的精

氨酸外，此循环中的其它中间产物瓜氨酸和鸟氨酸常在昆虫组织中测得。早期对数种蝇类和拟谷盗 *T. confusum* 的研究表明饲料中的精氨酸可为瓜氨酸所替代，但不能为鸟氨酸所替代，指出不存在完整的鸟氨酸循环。瓜氨酸在卷叶蛾 *A. velutinana* (240) 和棉铃象鼻虫 *A. grandis* (288) 的饲料中曾相宜地替代了精氨酸；在桑蚕中曾部分地替代了精氨酸 (164)。但鸟氨酸从来不能替代精氨酸，证实了早期的研究结果。在桑蚕中，连合的同位素研究显示存在着从瓜氨酸经精氨酸和鸟氨酸到脯氨酸的代谢途径，由此形成了尿素，但无鸟氨酸转化为瓜氨酸；因此，在有些昆虫中鸟氨酸循环可能以不完整的形式存在。

由于精氨酸具有作为昆虫肌肉中储蓄能量的磷酸基酯的特种代谢重要性，它的类似物异型精氨酸和刀豆氨酸* 在 *A. grandis* 中同鸟氨酸一起作为可能是精氨酸的代谢拮抗物而被研究过。饲料中的刀豆氨酸证明是一种部分可逆的生长抑制剂，而异型精氨酸本身无抑制作用，却加强了精氨酸逆转刀豆氨酸毒性的作用 (288)。刀豆氨酸对寄生蝇 *Pseudosarcophaga (Agria) affinis* 无抑制生殖的作用，但组氨酸、苯丙氨酸和蛋氨酸的类似物(按次为咪唑，对氟苯丙氨酸，和乙二磺氨酸)如加在成虫的饲料中便很能抑制产卵的作用 (133)。

以上的讨论假定所考虑的氨基酸均为 L 型(左旋)的；因除少数例外，只有它们才自然存在于昆虫组织以及其它生物中。但饲料中的多数 D 型(右旋)氨基酸是无活性的；有些对生长有抑制作用，少数能被利用。在有些昆虫中，特别是 D 型的蛋氨酸、苯丙氨酸和组氨酸，大体可替代正常的 L 型的因素异构体；而其它的各种氨基酸能部分替代相应的 L 型氨基酸

* 译者注：刀豆氨酸的分子式为 $H_2NCNHOCH_2CH_2CHNH_2COOH$ 。

(111, 241, 270)。

水溶性促生长因素

近来的工作增加了已有的大量证据,即七种维生素 B (硫胺、核黄素、菸酰胺、吡哆醇、泛酸、叶酸、生物素) 一般均为昆虫所必需。所以这些均常被证实是必需的 (107a, 142, 146, 194, 226, 239); 如果不是这样的话, 那么表面看来可免除的原因可能是由于饲料中存在着不纯物质, 或者由卵携带来的母体维生素足以维持长期生长, 或者共生物发生了干扰作用。

棉铃象鼻虫 *A. grandis* 和地老虎 *Agrotis orthogonia* 在名义上不含生物素的饲料完成发育可能是由于饲料中的酪蛋白含微量的此种物质之故 (179, 279)。不能证实生物素是果蝇 *D. simulans* 所必需的, 虽在其它几种 *Drosophila* 中它是必需的 (96); 在这里又存在着饲料中的酪蛋白或琼脂含有微量生物素的问题, 对于认定种间营养的定性差异而非定量差异必须谨慎。生物素对脂肪酸的合成起着作用; 缺乏生物素使组织脂肪酸的相对比例发生改变 (143, 210)。在有些双翅目中, 饲料中的生物素虽不能完全被油酸或卵磷脂所替代, 但大体可被它们所替代 (96, 106, 275); *Corcyra cephalonica* 对亚油酸的需要可为饲料中的生物素所替代 (278)。

常难证实昆虫对叶酸的需要; 因它和生物素一样, 昆虫对它仅需少量。而且不到幼虫发育的后期或蛹发育停顿不能看出此一物质的缺乏 (4a, 7, 146)。从叶酸衍生而成的四氢叶酸是和叶酸的合成有关的; 早时曾证明在 *Drosophila* 和家蝇 *Musca domestica* 中饲料里的核酸或核苷酸可替代对叶酸的需要, 能完成幼虫期生长, 被认为因卵中有叶酸储存之故。氨基蝶呤是双氢叶酸还原酶的抑制剂, 曾被用来平衡储存叶酸向

四氢叶酸的转化；由此甚至可在饲料有核酸存在时证实对叶酸的绝对需要(229)。

以前曾报道寄生蝇 *A. affinis* 不需要吡哆醇；后来在认为不含吡哆醇的人工饲料中，以及在饲养于这种饲料上的幼虫中测得了吡哆醇；磷酸吡哆醛是转氨酶的辅基，在幼虫组织中测得转氨酶(12)。牛皮蝇 *Cochliomyia hominivorax* 能在名为无吡哆醇的人工饲料中发育(119)，可能有与此相同的解释。

钴维生素(维生素 B₁₂) 是否为昆虫所必需，至今尚未明确。基本饲料屡次都含有它，但当它并不存在的很多情况下来检查效应，却未发现生长减慢(119, 179, 226)。脊椎动物需要维生素 B₁₂ 远比其它维生素少。如果昆虫也是这样的话，那么在单种类饲养的试验中就有必要除去这成分经两代或两代以上的时间来显示由此所引起的缺陷，如曾在饲养在无维生素 B₁₂ 食物上的 *A. velutinana* 记录成活率稍有下降那样(239)。蜚蠊 *P. americana* 细胞系在组织培养中缺乏维生素 B₁₂ 时最后停止生长，此效应可为叶酸所缓和；但有去氧核苷酸供应时细胞系可在无维生素 B₁₂ 和无叶酸的情况下生存(189)。

长期以来了解到在各种仓储害虫和蛀食木材的昆虫中共生物能免除它们对饲料中维生素的需要(175, 176)。由于一生中均以植物液汁或血液为食的昆虫中常含有共生物，并且植物液汁和血液是被认为缺乏维生素的，所以这些昆虫所需的维生素被认为是由共生物供应的(90)。灭菌后的吸血蟪象 *R. prolixus* 人工用血液喂养，当血液中加入各种乙型维生素后可改进生长情况；这说明正常存在的共生物确实能补足血液中的缺陷(187)。鼠蚤 *X. cheopis* 幼虫能在除菸酸、泛酸和核黄素外无其它维生素的饲料中正常生长(228)，因而

被认为并不需要共生物；但从卵生长到蛹重量仅增加十二倍，储蓄在卵内的维生素似乎很能说明为什么饲料中不需要其它维生素。

吸食植物液汁的蚜虫对维生素需要的试验显示矛盾的结果；这可能在不同程度上涉及共生物的作用所造成的。从生长在植物上的母体所取下的桃蚜 *M. persicae* 若虫在缺乏单种维生素的饲料上虽生长并没有减退，但母体曾在无维生素的饲料上长成而产生的若虫需要十种维生素才能生长良好(69, 70)。 *N. circumflexus* 能在无核黄素的饲料上生长得更好；其它九种维生素如个别被免除后经过 3—5 代便逐渐死完。但无核黄素时它可在缺乏泛酸或生物素或肌醇（即环己六醇）或吡哆醇的情况下很好地生长五代；或在同时缺乏核黄素、泛酸、生物素和胆碱时生长到十代(92)。这些结果看起来是互相矛盾的，可能用如下的假设而得到合理的解决：即共生物能提供很多维生素，特别是核黄素；如果饲料中有过量的核黄素，便会降低共生物提供其它维生素的能力。由于 *M. persicae* 也具有共生物，因而在一代中却很容易地证实它对维生素的需要可能使人惊奇；但此工作中所用的饲料缺乏微量的金属元素，这可能对共生物产生不利的影响(64, 91)，而使此蚜虫对维生素的内在需要明显地表现出来。核黄素对 *N. circumflexus*，同时也对 *A. pisum* (201) 明显的不良效应提醒人们对过量维生素能无害地被忍受这一流行的观点应谨慎对待。虽则多数 B 种维生素在大大过量时可能不产生不良效应，但其中有些种类特别是核黄素，较小地过量 ($10 \times$ 最低浓度) 却会抑制有些昆虫种类的生长(3, 146, 279)。生物素大大过量，曾在有些昆虫中作为化学不孕剂来观察过；它虽不影响生长，但确使成虫不能生殖(20a, 56)。

广泛存在于新鲜植物组织中的人类营养所需的维生素 C