

昆虫 生理学 研究进展

第四集

昆虫生理学研究进展

第四集

傅贻玲 主编

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书收集了近期国外书刊上发表的昆虫生理学、昆虫生物化学、昆虫生理生态学等方面的论文14篇。这些论文反映了近期在该领域内的重要科研成果和进展趋势,其中有的是新发现、新理论。本书包括:幼虫的营养生态学,昆虫对植物化合物的鉴别感觉,抗食素的生物学,家蚕的神经激素,昆虫胚后发育的神经内分泌控制,蜕皮酮的代谢,保幼激素的滴度调节,防治害虫的内分泌策略,昆虫的卵激活和孤雌生殖,社会性昆虫级型发育的生理学,昆虫卵黄原蛋白基因的表达,昆虫卵黄发生的内分泌控制和卵巢功能的新概念等内容。

本书可供昆虫学、生物化学、生理学工作者,农业科研人员,植保干部及有关院校师生参考。

昆虫生理学研究进展

第 四 集

傅 贻 玲 主 编

责任编辑 彭小幸

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5月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1987年5月第一次印刷 印张: 16

印数: 0001—2,100 字数: 373,000

统一书号: 13031·3512

本社书号: 4684·13—7

定价: 3.80元

目 录

昆虫对植物化合物的鉴别感觉·····	(1)
幼虫的营养生态学·····	(11)
抗食素的生物学问题·····	(36)
家蚕的神经激素·····	(52)
昆虫胚后发育神经内分泌的控制——促前胸腺激素·····	(62)
蜕皮酮的代谢·····	(68)
保幼激素滴度的调节·····	(106)
防治害虫的内分泌策略·····	(126)
昆虫卵黄原蛋白基因的表达·····	(137)
昆虫卵黄发生的内分泌控制和卵巢活动的概念·····	(152)
具滋昆虫卵巢如同一个微型电泳槽·····	(164)
昆虫的卵激活和孤雌生殖·····	(173)
蚕蛾卵壳多基因族的结构、演化和发育表达·····	(192)
社会性昆虫级型发育的生理学·····	(201)

昆虫对植物化合物的鉴别感觉

J. H. Visser

目 次

一、前言	1	(三) 鉴别感觉	6
二、味觉	2	(四) 叶子的气味	8
三、嗅觉	4	四、结论	9
(一) 新鲜植物的气味	4	参考文献	9
(二) 鉴别感觉的敏感性	5		

一、前 言

大多数植食性昆虫表现出特化的取食习性,它们取食有限的、在分类学上近缘的植物种类,有的甚至专门取食象叶子、茎秆、花、果实或根部这样某个特定的植物部分(1)*。昆虫和植物关系的多样性是无从说清的,因为每一种昆虫对它的寄主植物都表现出一系列的适应性。这种适应包括象昆虫口器那样在形态特征上的适应和为了对付寄主植物的生理、化学特征而发生的行为和代谢类型的改变。列举昆虫对植物适应的所有例子,乃至反过来植物对昆虫适应的例子,会超过这篇文章的范围;而一定程度的概括又难免会过分简化昆虫和植物之间互相作用的多样性。总括起来可以这样说:由于各种植物之间化学物质的多样性决定了植食性昆虫的寄主专一性(2, 3)。

对于象腐生性、寄生性、捕食性和植食性等各种昆虫来说,虽取食习性各不相同,但它们的营养需要在质量的意义上是相同的(4)。然而,每一种昆虫为了完成它的发展,其食料中营养物质的组成有其特有的数量比(5)。植物体内早些时候已经被植物化学家称为植物次生物质的有毒物质的存在形成了一道关卡,植食性昆虫靠着取食的特化性克服了这种障碍。例如一种昆虫对于存在于寄主植物中的某些植物次生物质能够忍受或解毒,但存在于其它植物上的大多数此类物质仍然起着毒素的作用(1)。植食性昆虫就是以这样的方式来适应其寄主植物的代谢产物的,即:对寄主植物的营养成分和次生物质两者特有的混合产生适应性。

各种昆虫都能辨别寄主和非寄主植物以找到其食料,最终导致生长和繁殖;同时也避免了在非寄主植物上中毒或营养不良。借助于化学传感器的帮助,昆虫就象一位装备精良的分析化学家,能够执行鉴定其周围环境中遇到的各种植物的化学组成的困难任务(6)。

* 此类数字均指文末参考文献的序数。

二、味 觉

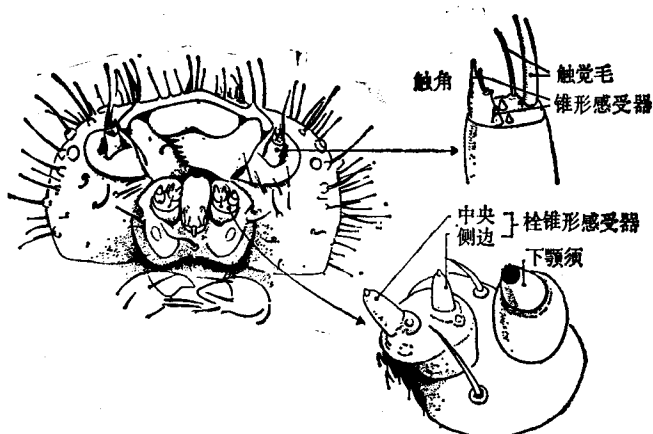


图1 大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 幼虫头部, 示化学感受器的部位 (7、8)。

鳞翅目幼虫在它们的口器上有两对栓锥形感受器 (见图1)。在每个感受器的乳头状突起的顶端有一个孔, 这个孔给予四个味觉感受细胞的树突区以一个信号入口; 除此之外, 在每一个感受器内的第五个细胞起着机械感受器的作用, 以察觉乳头位置的改变(7, 8)。

单个的味觉感受器细胞反应谱可用电生理技术将其记录下来(7, 8)。将一条毛细管在装入测试化合物的盐溶液后

与味觉感受器的末端开口相接触, 味觉感受细胞对这种测试化合物的反应能用一条通入毛细管内的连接前置放大器、示波器和Xt记录仪的电极测出来。如果测试化合物引起一个反应, 则反应能量的痕迹就被记录下来。现将大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 幼虫栓锥感受器上单个味觉感受细胞的反应谱列于表1。

表1 大菜粉蝶幼虫味觉感受细胞反应谱(7,8)

感受器位置 (见图1)	感受细胞编号	感受细胞反应谱
中央栓锥感受器	1	糖 类
	2	各种取食抑制素
	3	芥子油苷类
	4	盐 类
侧边栓锥感受器	5	糖 类
	6	芥子油苷类
	7	氨基酸类
	8	花色苷
内唇感受器	9	糖 类
	10	各种取食抑制素
	11	盐 类

这套味觉感受器使得幼虫能够察知诸如糖类、盐类和氨基酸类营养物质以及植物次生物质。在中央栓锥感受器上的取食抑制素感受细胞能对多种生物碱和固醇类起反应, 这类化合物如马钱子碱 (strychnine)、锥丝碱 (conessine) 和印楝素 (azadirach-

tin) 等具有强烈的抑制取食的作用。另一方面, 味觉感受器对白芥子油苷 (glucosinotates) 化合物起反应, 后者是分布在大菜粉蝶寄主植物——甘蓝 (*Brassica*) 植株内的一类次生物质。虽然, 中央和侧边的栓锥感受器都含有两个分别对糖类和白芥子油苷敏感的感受细胞, 但却表现了不同的专一性。中央感受器中对糖类敏感的细胞对许多碳水化合物有反应, 而侧边感受器上的感受细胞严格地只对蔗糖和葡萄糖起反应。芳香族白芥子油苷则在中央和侧边的两种感受细胞上都能测出其反应。对脂肪族白芥子油苷的反应限制在侧边感受器上。象花色苷 (anthocyanins) 那样的植物色素则显然是作为一种美味而被大菜粉蝶的幼虫所感知的。

除了上述栓锥感受器之外, 鳞翅目幼虫在其下颚须上也有味觉感受器。每一个下颚须的顶端着生了 8 个锥形感受器 (图 1)。其中 5 个的末端有一个孔, 鉴于这个特征可以被认为是味觉感受器。其余的 3 个在其整个几丁质表面上有众多的小孔, 表明这是嗅觉感受器 (8)。但这些感受器的反应谱仍然不清楚。

鳞翅目幼虫在口腔里的一对内唇感受器组成了一套味觉感受器。大菜粉蝶幼虫的每一个这种乳头状内唇感受器上包含着三个感受细胞: 第一个对蔗糖和葡萄糖起反应; 第二个对取食抑制素敏感; 第三个则是对盐类能起反应 (见表 1)。

幼虫在咬食食物时, 依靠相对来说为数不多的味觉感受细胞来获知营养和次生物质的组成。味觉感受或者说感觉信息在昆虫中枢神经系统内的综合不纯粹是一个累积的过程。各个化合物之间是起增效作用还是起颉颃作用可在幼虫取食人工饲料时观察到。在这些饲料中, 0.002mol/L 浓度蔗糖的存在就能增进大菜粉蝶幼虫的取食 (见图 2)。在这方面, 右旋葡萄糖的效果不如蔗糖。白芥子油苷、各种氨基酸和盐本身并不诱导昆虫取食, 但在亚适刺激浓度的蔗糖配合下, 白芥子油苷就能增进食物的摄取 (图 2)。白

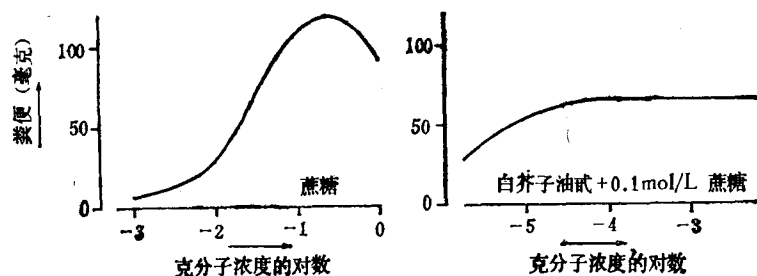


图 2 大菜粉蝶幼虫在含有不同量蔗糖的人工饲料上 (左) 和含有不同浓度白芥子油苷蔗糖溶液的人工饲料上 (右) 饲养时的粪便量曲线图 (7)。

芥子油苷在低于 10^{-5}mol/L 的浓度下产生了增效作用。各种味素物质就是以这种方式互相作用, 由于其感觉信号在中枢神经系统中综合的结果决定了取食活动的类型。各个味素物质可按它们对取食的作用和连贯的信号功能来描述。例如以大菜粉蝶的幼虫来说, 其味素物质可被称为取食刺激素 (stimulants, 如蔗糖和右旋葡萄糖)、取食促进素 (incitants, 如白芥子油苷)、取食协助素 (co-factor, 如氨基酸、盐类) 和取食抑制素 (feeding inhibitors 如马钱子碱、锥丝碱、印楝素)。

不同种类的昆虫具有不同的味觉感受细胞, 其反应谱适于感受其周围寄主植物体内的各种化合物 (9)。大菜粉蝶幼虫的味觉感受系统可作为植食性昆虫的一个典型例

子。这种幼虫能够辨别糖类、各种氨基酸和盐类等许多化合物以及起取食抑制或促进作用的各种植物次生物质(8, 6, 8, 10)。

三、嗅 觉

(一) 新鲜植物的气味

食物化学家清楚地意识到由众多挥发性物质组成的食物气味混合体的复杂性。这种化合物的混合体有点混乱, 因为往往是用经过加工的食物来进行化学分析, 这种加工包括植物食品罐头的制作和烹调处理(11)。在加热的过程中, 许多原来不挥发的前质形成了各种挥发性物质, 因此, 人们可以说有关新鲜植物气味混合体的化学组成的现有知识是很不全面的。

为了从植物上面的空气中“捕捉”挥发性物质, 可以借用活性碳或 Porapak Q 吸附剂进行分析(12)。例如为了研究马铃薯叶子上空的气味可在一个容积为 5 立升的样品瓶内装入 930 克切碎的马铃薯叶子, 在 20 分钟内通过 30 立升空气, 用 1~2 毫克活性碳“捕捉”空气携带的成分(13)。将活性碳吸附的气味成分用二硫化碳萃取, 将萃取液注入气相色谱仪内。化合物的成分用气相色谱-质谱连用电子计算机系统进行分析(14)。在充分成长的马铃薯植株的上空, 鉴定出下列挥发性物质, 即: 反-2-己烯醛、顺-8-己烯乙酸酯、顺-8-己烯-1-醇和反-2-己烯-1-醇。此外, 倍半萜烯在 23—29 分钟的放置时间内肯定是存在的, 它们的鉴定没有仔细地进行。

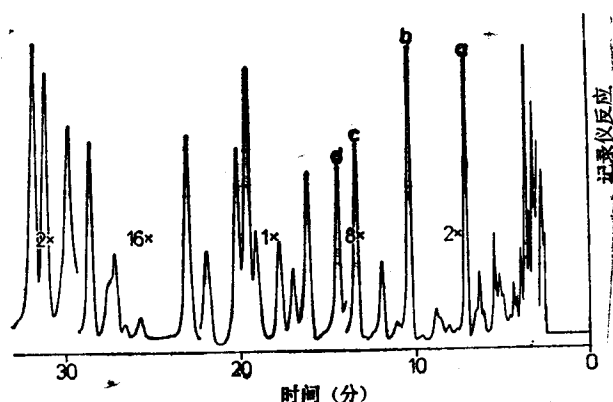


图3 从切下的马铃薯叶子上空“捕捉”的化合物成分: a为反-2-己烯醛; b为顺-8-己烯乙酸酯; c为顺-8-己烯-1-醇; d为反-2-己烯-1-醇。将活性碳吸附的成分用二硫化碳萃取, 从60微升萃取液中取一微升注入气相色谱仪(用氢火焰检测器)。气相色谱的条件: 固定相用分子量为2万的聚乙二醇涂壁毛细管柱(WCOT Carbowax 20M), 柱长50米, 70—150℃程序升温(14)。

具有 6 个碳原子的直链饱和和不饱和醇类、醛类及衍生的乙酸酯组成了全部叶子气味混合体的重要部分(15)。这些新鲜的气味成分起源于叶子中的脂肪酸, 也就是亚油酸和亚麻酸的氧化降解物。不同种类的植物可能表明其叶子气味混合体的各种成分的比例不相同(15)。在花椰菜叶子上部的空气中, 顺-8-己烯乙酸酯是占优势的成分(16); 而在充分生长的马铃薯植株的上空, 顺-8-己烯-1-醇是主要的组分, 其次才是顺-8-己烯乙酸酯, 接着是反-2-己烯醛和反-2-己烯-1-醇(见图3)。

(二) 鉴别感觉的敏感性

昆虫对植物气味的感受在本质上不同于对非挥发性味素物质的识别。因为植食性昆虫在离植物一定距离时就可以感觉到植物的气味。植食性成虫的触角上有大量的嗅觉感受器用以察觉存在于植物下风方向空气中的叶子气味成分的微稀浓度。触角嗅觉感受系统的总敏感性可用触角电位反应 (Electroantennogram, 以下简称EAG。) 技术加以测定 (17)。EAG是触角在受到一种气味成分的刺激之后所引起的顶部和基部之间的电位改变。这种电位改变反映的是触角上嗅觉感受器群体的总的电位反应。

对某些植食性昆虫来说, 其触角的嗅觉系统对于察觉新鲜植物的气味成分非常敏感。

反-2-己烯-1-醇使马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*) 起反应的最低有效浓度约为每毫升气体 10^8 个分子

(17), 作为对比, 在气温 20°C , 气压760毫米水银柱高时, 1毫升空气大约有 10^{19} 个分子。试验昆虫如飞蝗 (*Locusta migratoria*)、胡萝卜茎蝇 (*Psila rosae*) (18)、麦长管蚜 (*Sitobion avenae*)

(19)、马铃薯甲虫 (17)、哈氏叶甲 (*Leptinotarsa halidemani*)、栎跳象 (*Rhynchonetus quercus*) (20)、棉褐带卷蛾 (*Adoxophyes orana*) 和大菜粉蝶等对各种新

鲜植物的气味成分表现出不同的感觉敏感性 (图4)。例如马铃薯甲虫的触角感受系统对醇类的敏感性比对相应的醛类要高, 而对胡萝卜茎蝇和麦长管蚜的有翅蚜来说, 醛类能比相应的醇类引起更强的反应。每一种昆虫对新鲜植物气味成分的敏感范围各有特性, 这种特异的感觉敏感性可能代表着一种昆虫的嗅觉感受系统对其寄主植物特异的气味组成的专一性的适应。

触角嗅觉感受系统的敏感性甚至在马铃薯甲虫的种群之间也有所不同 (见图5)。在荷兰华赫宁根大地种群中的甲虫对顺-3-己烯乙酯的反应相对来说要比室内饲养的甲虫敏感一些, 而美国犹他州种群的甲虫对反-2-己烯-1-醇和反-2-己烯醛的反应比华赫宁根大地种群的个体和实验室内饲养所得甲虫相对来说缺乏敏感性, 这些昆虫由于寄主植物地理分布区域的变更而产生了感觉功能的差异, 这种功能的意义需要作进一步的

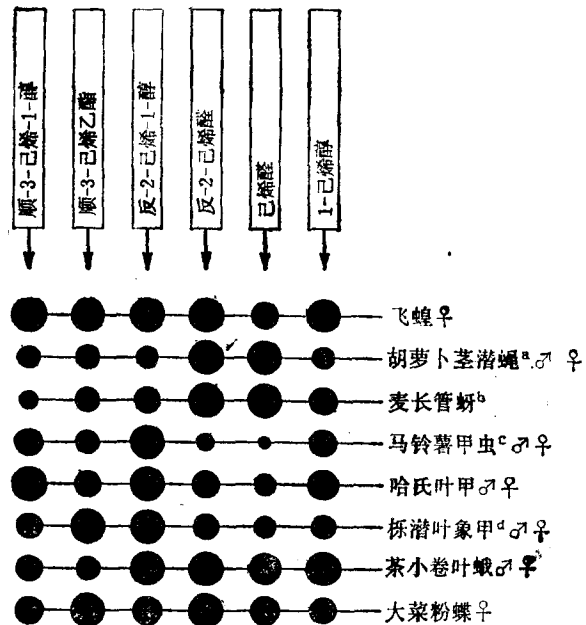


图4 几种植食性昆虫触角的嗅觉感受系统对植物气味成分的敏感谱。

对各个气味成分的EAG反应的振幅大小可以从圆的面积大小中看出。资料来自下列文献:

18 (a), 19 (b), 17 (c), 20 (d)。

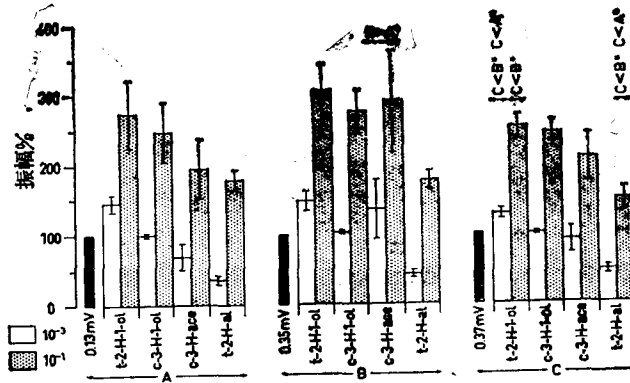


图5 从不同的种群中采集的马铃薯甲虫雌、雄各三个
对下列各成分EAG反应的平均数图:

反-2-己烯-1-醇 (t-2-H-1-ol); 顺-3-己烯-1-醇 (c-3-H-1-ol); 顺-3-己烯乙酸酯 (c-3-H-ace);
反-2-己醛 (t-2-H-al)。

每一种成分用石油醚稀释成 10^{-3} 和 10^{-1} (V/V) 两种浓度。图标: A实验室饲养的昆虫; B荷兰华赫宁根田间种群; C美国犹他州田间种群。垂线表明95%的置信区间, 显著性 $P < 0.01$ (Mann-Whitney U检验)。

(三) 鉴别感觉

植食性昆虫可以利用寄主植物特殊的气味混合体来确定其适宜的取食对象和/或产卵位置。新鲜植物气味的特殊组成影响着马铃薯甲虫的长距离定向。这些昆虫在挨饿时对它们的寄主以迎风方向爬行 (正趋性) 和增加运动速度 (化学直动态) 的方式起反应, 如图6所示 (23, 14)。其它几种茄科植物的气味也引起马铃薯甲虫的这些行为反应 (24)。试验过的茄科植物群包括象卡罗林茄 (*Solanum carolinense*) 和千年不烂心 (*S. dulcamara*) 那样的寄主植物及象烟草 (*Nicotina tabacum*)、矮牵牛 (*Petunia hybrida*)、龙葵 (*S. nigrum*) 等非寄主植物。通常, 非茄科植物的蒸气不引起马铃薯甲虫的迎风运动, 象这种情况称为无引诱性或中性。在离植物一定的距离内, 叶子的气味混合体是马铃薯甲虫区分茄科植物和非茄科植物的化学因素。这样, 通过嗅觉定向, 甲虫的探索活动在一定程度上限定于有寄主植物存在的植物群体的相应范围内。

在叶子气味的组成中, 各种新鲜气味成分的比例构成了一种化学信息, 当被昆虫察觉时对其运动的类型将起着指导作用。当叶子气味混合体中新鲜组分的比例人为地改变时, 这种化学信息就不起作用了 (35)。在马铃薯叶子气味混合体中增加反-2-己烯-1-醇或反-2-己烯醛的比例, 甲虫上风运动反应“关闭”。这样, 新鲜气味成分的改变, 破坏了特定的叶子气味混合体的引诱能力 (25)。

马铃薯甲虫触角上的单个嗅觉感受细胞对新鲜的气味成分及其异构体的反应已经有人分析过 (26), 鉴于本文的目的, 被记录的那些资料只引用其中昆虫向它的寄主植物马铃薯作远距离定向时起作用的化学成分, 而去弃了感受器与抑制素起反应的部分, 因为

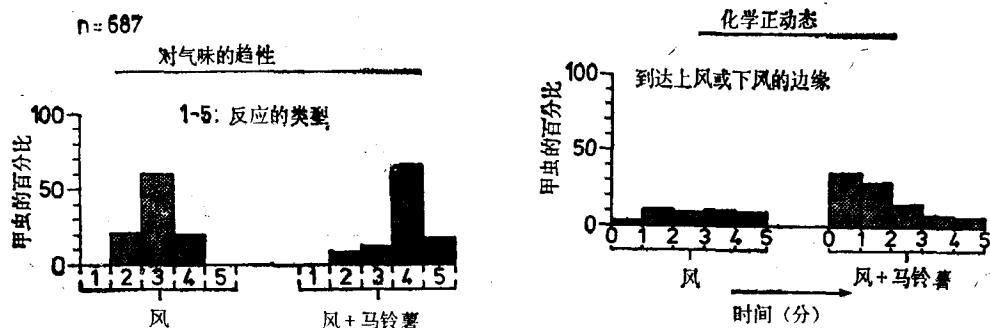


图6 雌性马铃薯甲虫对风及风携马铃薯气味的长距离定向反应。对687个单个虫子进行了测定。左：分为5个类型的记录；1和2是直的间接地向下风，3为中性，4和5是直的间接地向上风。右：到达上风或下风边缘所需要的时间期限（14）。

从后者的自发活性水平来看，人们怀疑有人为因素，而且从使感受器起反应的最低有效浓度来看，这些数据的重要性也很可疑。马铃薯叶子的新鲜气味成分对马铃薯甲虫触角上的许多嗅觉感受器是相当有效的刺激物，这种刺激增强了甲虫感受细胞的神经活性，其相对反应强度请看图7（26,14）。因为未对所有的细胞作过对顺-3-己烯乙酸酯的单细胞试验，因此这种化合物就不在这里讨论了。

一系列嗅觉感受细胞对马铃薯叶子新鲜气味成分刺激的反应各不相同，这种不同可以很明显地从它们的反应谱连续体中看出来（见图7）。在用马铃薯叶子气味混合体作

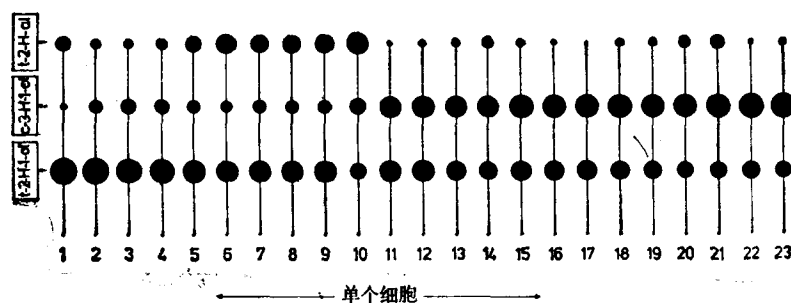


图7 马铃薯甲虫触角上23个嗅觉感受细胞对几种化合物起反应时神经活动的强度。在对各个新鲜气味成分起反应时神经活动强度的增加可从圆的面积中看出来（14, 26）。

反应化合物为：反-2-己烯-1-醇（t-2-H-1-ol）；顺-3-己烯-1-醇（c-3-H-1-ol）；反-2-己烯醛（t-2-H-al）。

试验时，当一种新鲜气味成分的浓度增加到接近甚至低于其能引起触角电位反应的最低有效浓度时，就能观察到引起的干扰（25）。在这些极低的浓度下，一个单独的嗅觉感受细胞的自发活性几乎没有什么改变。因此，在长距离嗅觉定向中新鲜气味的感受包括着许多嗅觉感受细胞中一致的神经活性的改变。增加反-2-己烯-1-醇或反-2-己烯醛的比例（见图7第一、三行），在1—11号细胞里提高神经的活性比在12—23号细胞里要显著得多（图7）。这种鉴别性的增长在交叉纤维型中改变了反差，并在中枢神经系统的水平上调节了甲虫的定向反应。因此，新鲜气味的感受包括许多嗅觉感受细胞中的鉴别反应（14）。

(四) 叶 子 的 气 味

生长中叶子散发的气味混合体不仅是由直链的醇类和醛类所组成,在昆虫对寄主植物的选择中可能包括选择种的特异性的化合物。葱谷蛾 (*Acrolepiopsis assectella*) 能为葱中分离出来的硫代硫酸盐所引诱;顺-3-己烯-1-醇也表明是一种引诱素(27);利用己醛和从胡萝卜叶子表面蜡层中分离的反-甲基异丁子香酚与反-细辛脑混合物能增加黄色粘胶捕捉器对胡萝卜蝇的捕获量(28,29);丙烯基苯也对这种昆虫有刺激产卵的作用(29)。

电生理的结果表明昆虫对新鲜的气味信号产生感受的过程不是对单一的化合物起作用。仅仅麦长管蚜对苯甲醛的EAG反应(19)和茶小卷叶蛾对苯甲醛、里那醇、1-辛烯-3-醇、 α -非蓝烯和 α -蒎品醇的EAG反应表明了对新鲜植物气味成分的EAG大约同样大小的反应,而大菜粉蝶对烯丙基芥子油的EAG反应与对反-2-己烯醛的反应比较起来就显得小一些(30)。对大菜粉蝶幼虫来说,触角上两个大锥型感受器(见图1)中的大多数细胞区别地对新鲜植物气味成分起反应。对烯丙基芥子油起反应的细胞有两种类型:一个细胞神经放电的自发活动增加,而第二个细胞却被抑制了。

有关叶子的气味混合体在植食性昆虫的寄主选择过程中的作用的大部分现有资料不超越这样的一个建议,即:将一些挥发性化合物称为引诱素,将另一些称为驱避素(31,32)。例如,若证明一种挥发性化合物能刺激产卵,就作为引诱素的成分来看待。虽然正趋性是根据所产卵量来判断的,但是昆虫在产卵前必须被吸引到气味处来(33)。从他们的这条线索来考虑,进行长距离嗅觉定向试验以测定引诱特征方面就不是主要的了。J.S.Kennedy总结了这种嗅觉“引诱”概念的缺点,指出这个术语(引诱素)仍不过是一个概括的目的论的术语,到头来关于组分的刺激作用或刺激反应什么也说不清楚(34)。同样,人们可能提出驱避素的术语是使人误解的。

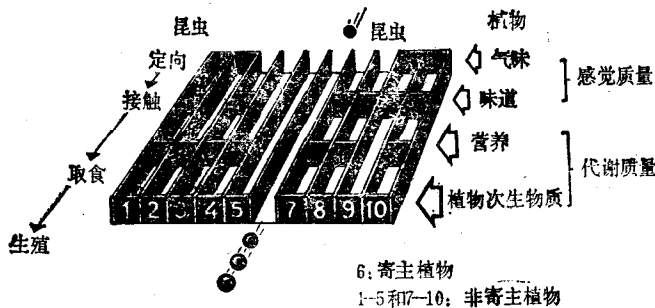


图8 用大理石模型比喻的植食性昆虫对寄主植物的选择过程。第6行是寄主植物,第1—5和7—10行是非寄主植物。

植食性昆虫如果对一种叶子气味表现条件化的正趋风性,可能在很长距离外就受到吸引,其基本行为反应是对准风,这是昆虫对气味源点在下风位置上的微稀浓度的感受所引起的。从严格的定义来说,一个昆虫对引诱素起反应应该是向气味源方向移动,这与向上风方向移动相一致;而对一

种驱避素的反应则是向背离气味源的方向。因此昆虫对驱避素的反应应向下风方向移动,使其在尚未逃脱气味时就没有感觉了。而且,植食性昆虫几乎不太可能有大量的对驱避素起作用的嗅觉感受器以探测离植物很远距离外的这些化合物的微稀浓度。鉴于这个理由,驱避素的效应可能指望在限制昆虫接近植物的距离。这就和抑制素不一样,后者是昆虫在和植物刚刚接触之前通过挥发性的气味的性质来鉴定化合物的。

四、结 论

植食性昆虫对寄主选择的化学因素可用一个模拟图来表示(图8)。植物体保护自己不受植食性动物的为害主要是通过自身的次生物质。植食性昆虫为了对这些有毒的植物成分解毒,必须花费它的部分代谢能量。在进化过程中,植食性昆虫发展了对其寄主分布区内存在的次生化合物的一定程度的忍受性。除了次生物质外,植物体各个营养成分的比例限定了其特定的代谢性质。

在昆虫和植物协调进化的过程中,植食性昆虫化学感受器的建立使其适应于感受植物的代谢质量。因此,味觉使得一个昆虫得知营养物质、取食刺激素和抑制素的存在及其浓度。一个昆虫在决定取食或弃食时完全是依靠对味道质量的感觉。植物气味的感受指导一个昆虫的运动类型以便有效地探索到周围的植物上去。因此,寄主的发现不是一个不断摸索的过程。寄主植物能适应一种特定的昆虫的生理要求。严格说来,一种合适的质量感觉与一种合适的代谢质量应当一致,而非寄主植物和抗性植物至少在一种质量因素上是不足的。

植食性昆虫选择寄主的行为是一种链锁过程。在嗅觉定向、与寄主植物接触和咬食反应等一系列过程中,人们注意到植物化学信号和化学感受器这两个方面的专一性增加了,其中化学感受器包括昆虫的嗅觉和味觉感受器细胞,前者对一般的新鲜植物气味成分专一地起反应;将一种气味混合体的质量的交叉纤维型译成密码;后者对各种寄主植物特有的取食兴奋素和取食抑制素起反应:神经密码在已标志的路线内被加工。

最后请允许我感谢W.C.T.Middelplaats和J.W.Brangert二位先生,他们分别帮助我为此文绘图和照相。

严福顺 译 钦俊德 校

原载Plant Resistance to Insects, ACS Symposium series 208 1983.

参 考 文 献

- [1] Beck, S.D., Schoonhoven, L.M., "Breeding Plants Resistant to Insects", Maxwell, F.G., Jennings, P.R., Eds., John Wiley: New York, 1980, p. 115—35.
- [2] Swain, T. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1977, 28, 479—501.
- [3] Schoonhoven, L. M. *Ent. exp. & appl.* 1982, 31, 57—69.
- [4] Southwood, T.R. E. "Insect/Plant Relationships", van Emden, H. F., Ed., *Symp. Roy. ent. Soc. London*, 1972, 6, Blackwell: Oxford, p. 3—30.
- [5] House, H. L. *Ent. exp. & appl.* 1969, 12, 651—69.
- [6] Staedler, E. *Proc. XV Int. Congr. Ent. Washington D.C.*, 1976, p. 228—48.
- [7] Ma, W.C. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 1972, 72-11.
- [8] Schoonhoven, L.M. "Insect/Plant Relationships", van Emden, H.F., Ed., *Symp. Roy. ent. Soc. London*, 1972, 6, Blackwell: Oxford, p. 87—99.
- [9] Drongelen, W. van *J. comp. Physiol.* 1979, 134, 265—79.
- [10] Schoonhoven, L. M. "Semiochemicals: their Role in Pest Control", Nordlund, D. A., Ed., John Wiley: New York, 1981, p. 31—50.
- [11] Straten, S. van "Volatile Compounds in Food", 3rd Suppl., Central Institute for Nutrition and Food Research TNO; Zeist, 1979.
- [12] Pierce, H. D., Jr., Vernon, R. S., Borden, J. H., Oehlschlager, A. C. *J. chem. Ecol.* 1978, 4, 65—72.
- [13] Grob, K., Zürcher, F. *J. Chromat.* 1976, 117, 285—94.

- [14] Visser, J.H. "Olfaction in the Colorado Beetle at the Onset of Host plant Selection", Thesis, Agricultural University, Wageningen, 1979.
- [15] Visser, J. H., Straten, S. van, Maarse, H. *J. chem. Ecol.* 1979, 5, 13-25.
- [16] Wallbank, B.E., Wheatley, G.A. *Phytochemistry*, 1976, 15, 763-6.
- [17] Visser, J. H. *Ent. exp. & appl.* 1979, 25, 86-97.
- [18] Guerin, P. M., Visser, J. H. *Physiological Entomology* 1980, 5, 111-9.
- [19] Yan, Fu-shun, Visser, J.H. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships Wageningen*, Visser, J.H., Minks, A.K., Eds., Pudoc, Wageningen, 1982, in press.
- [20] Kozlowski, M.W., Visser, J.H. *Ent. exp. & appl.* 1981, 30, 169-75.
- [21] Hsiao, T. H. *Ent. exp. & appl.* 1978, 24, 437-47.
- [22] Hsiao, T.H. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships Wageningen*, Visser, J.H., Minks, A.K., Eds., Pudoc, Wageningen, 1982, in press.
- [23] Visser, J. H. *Ent. exp. & appl.* 1976, 20, 275-88.
- [24] Visser, J.H., Nielsen, J.K. *Ent. exp. & appl.* 1977, 21, 14-22.
- [25] Visser, J.H., Avé, D.A. *Ent. exp. & appl.* 1978, 24, 738-49.
- [26] Ma, W.C., Visser, J. H. *Ent. exp. & appl.* 1978, 24, 520-33.
- [27] Thibout, E., Auger, J., Lecomte, C. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships Wageningen*, Visser, J. H., Minks, A.K., Eds., Pudoc, Wageningen, 1982, in press.
- [28] Guerin, P.M., Staedler, E. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant*.
- [29] *Relationships Wageningen*, Visser, J.H., Minks, A.K., Eds., Pudoc, Wageningen, 1982, in press.
- [30] Staedler, E., Buser, H.R. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships Wageningen*, Visser, J.H., Minks, A.K., Eds., Pudoc, Wageningen, 1982, in press.
- [31] Behan, M., Schoonhoven, L.M. *Ent. exp. & appl.* 1978, 24, 163-79.
- [32] Dethier, V. G. "Chemical Insect Attractants and Repellents", Blakiston, Philadelphia, 1947.
- [33] Kogan, M. *Proc. XV Int. Congr. Ent. Washington D. C.*, 1976, p. 211-27.
- [34] Vernon, R.S., Pierce, H.D., Jr., Borden, J.H., Oehlschlager, A.C. *Environm. Entomology* 1978, 7, 728-31.
- [35] Kennedy, J.S. *Physiological Entomology* 1978, 3, 91-8.

幼虫的营养生态学

J. M. Scriber F. Slansky, Jr.

目 次

一、营养的定量法·····	11	(二) 性别·····	19
二、取食类群·····	12	(三) 体形大小·····	19
三、食物的质量·····	12	(四) 个体和型·····	20
(一) 能量和营养成分·····	12	(五) 特化和实验·····	20
(二) 相互作用剂 (Allelochemicals)·····	13	六、速率和效率之间的相互作用·····	21
(三) 季节性趋势·····	14	(一) 相互作用和体内平衡·····	21
四、其他环境因素·····	16	(二) 速率和效率的进化·····	22
(一) 生物因素·····	16	七、应用和限制·····	23
(二) 非生物因素·····	17	八、结论·····	23
五、机体特征·····	18	参考文献·····	24
(一) 龄期·····	18		

由于营养生理学知识的不足,妨碍了人们对昆虫生态学的进一步了解。食物质量对昆虫的生理、行为,以及在种群和生态系统水平上的影响也常被忽视(24, 102, 185, 285)。在昆虫的生态和进化过程中营养生态学是对昆虫生活史现象进行正确解释的重要基础(例如,取食方式,栖息场所的选择,防御和生殖)。仔细考察目前和今后营养生态方面的知识就能提高在协同进化理论和害虫管理方面的预见能力。

这篇评论中我们估价了食物质量与其他环境因素的关系和机体适应的重要性,它们影响幼期节肢动物摄食后的食物利用率和生长效应。已有它文综评讨论了摄食前的因素,它们影响食物的选择和取食(52, 73, 142, 154)、营养需要(67, 129, 226, 252),以及昆虫的取食量和食物利用的生理学(19, 130, 270)。

一、营养的定量法

定量的营养研究法包括取食量、食物的消化和吸收、排泄、代谢和食物转化为生物量的测定(107, 285, 302),对这些测量结果的分析展示出生物如何对不同食物反应,以及这些食物中哪些成分对生长有最大的影响。在这篇综评中我们使用了 Waldbauer (285) 所采用的如下营养参数术语,并稍加修改: $B = (I - F) - M$, 这里 B = 食物消化吸收后用于生长的量(获得的生物量), I = 取食量(摄食数量), F = 未消化的食物 + 排泄物(粪便), M = 消化吸收后代谢所耗费的食物数量, $I - F$ = 已消化吸收的食物数量(所有数量以毫克、干重计)。

为了便于对营养参数进行比较,所测量的数据可以用 $\bar{B} \times T$ 去除,则上述数据可转

换成相对比率值(毫克/毫克/天), 这里, $\bar{B}$ = 测量期间生物生长发育期(T , 表示天数)的平均体重〔不同的计算方法见(155)〕, (例如, RGR = 相对生长率, RCR = 相对取食率, RMR = 相对代谢率), 食物的利用效率是以百分率表示, 它包括: 同化效率(消化率的近似值) $AD = (I - F)/I$, 净生长效率(食物消化后的转化效率) $ECD = B/(I - F)$, 粗生长效率(所摄取食物的转化效率) $ECI = B/I$, 这样 $RGR = RCR \times ECI$, $ECI = AD \times ECD$ 。能量或特定的化合物和元素的利用率和效率也能被计算出来。但是, 在估计生物体水分预定值时的技术困难使以鲜重为基础的数据无法加以比较。

二、取食类群

对节肢动物中不同纲、目昆虫的营养参数(RGR , RCR , AD , ECD , ECI)的文献(275篇参考文献)进行调查表明不同的取食类群有某种普遍的趋势。食草的动物 RGR 值最高, 特别是食草的鳞翅目昆虫(代表26个种, 441个不同的实验处理, 平均数 = 0.37, 数值范围 = 0.03 - 1.50毫克/毫克/天)。食肉的动物、食碎屑的动物、食毛或皮的动物以及食树叶的甲虫类 RGR 值最低(代表总计78个不同的种, 97个实验处理, RGR 值的范围 = 0.001 - 0.11毫克/毫克/天), 在食木材的昆虫中, 其生长缓慢与低的 RCR 和 ECI 值有关, 它们的发育常常需要一年以上的的时间, 特别是以心材为食时(R. Haack, 未出版)。

然而, 取食类群之间的多数比较, 包括食肉动物与食草动物的 AD 值, 必须非常谨慎, 要考虑营养参数变异的广泛范围, 甚至在同一目昆虫中以同样方式取食相同的食物也是如此(例如, 食叶的鳞翅目)。在营养生态学中, 为了估价食物质量的作用, 我们首先综评大量的不同龄期的食叶昆虫在相似环境条件下的营养参数资料。

三、食物的质量

(一) 能量和营养成分

取食植物的节肢动物要获得足够的能量、氮(蛋白质)和其他营养成分, 其中包括水分, 便面临着“营养障碍”。进行生态系统水平的研究时, 能量常被用来作为一个普通的标准(107, 209, 268), 但是幼虫或若虫获得能量这件事似乎对于食肉昆虫搜寻食物的策略或某些极端情况有重要的影响(113, 128, 258, 还见42, 166, 170)。在整个营养水平上, 营养成分看来是能量转换的重要调节者(7, 9, 14, 36, 64, 82, 102, 159, 177, 258, 280, 285, 299), 氮的极端重要性最近已经被评述(177, 189, 292)。作为营养成分的食物中水分常常被忽略, 而水分也是影响营养效应的重要因素(219, 242, 247)。

图1, 食物质量(叶子的含水量和含氮量)和某些食叶昆虫营养效应的关系, 代表了284个独立的实验, 这些实验使用了鳞翅目的25个种(33a, 84, 85, 88, 169, 245, 248; M. Finke, E. Grabstein和J. M. Scriber的未出版资料)和膜翅目4个种(92)

昆虫的近2000头老龄幼虫（倒数第二龄幼虫），在这些研究中，光周期以及温度和湿度的条件都是非常相似的。

当老龄幼虫（倒数第二龄幼虫）取食含水量在75—95%范围内的植物叶子（即草本植物叶）时，其营养效应数值显著地比较高（图1，还见248）。如果老龄幼虫只取食成熟的树叶（一般的水分含量在70%以下，含氮量通常少于3%），它的最大RGR值是被限制到只及一般的食草者的一半（图1），在这些老龄幼虫中，同样的类型也观察到了，但本文中没有列入这些资料。树叶中缺乏作为幼虫迅速的和/或有能力生长的基础营养物质，尽管栖息在树上的食草昆虫的特化（见特化部分）主要地是因为AD值低（图1）。取食树叶的昆虫和某些食草昆虫不同，它们增加RCR或ECD以补偿低的AD值的能力显然有限（见相互作用和增补资料部分）。

（二）相互作用剂（Allelochemicals）

在每一个区带内（图1）所测量的营养效应可能比叶子的含水量和含氮量预测的最大值要小得多（使用的龄期和非生物条件组），这因为与特定生活格式（例如特化的程度和个体大小；见以下）有关的其他机体特征以及相互作用剂进行了参与，例如，当亚热带粘虫（*Spodoptera eridania*）取食原种玉米的两变种玉米苗时，尽管玉米叶的含水量和含氮量都是相同的（图3—4，169），幼虫取食B49（含DIMBOA高的品系）较取食DIMBOA低的变种其ECD值和ECI值要低得多。

一种化学物质可能起到相互作用剂或营养成分的作用，但起何种作用系依赖于许多

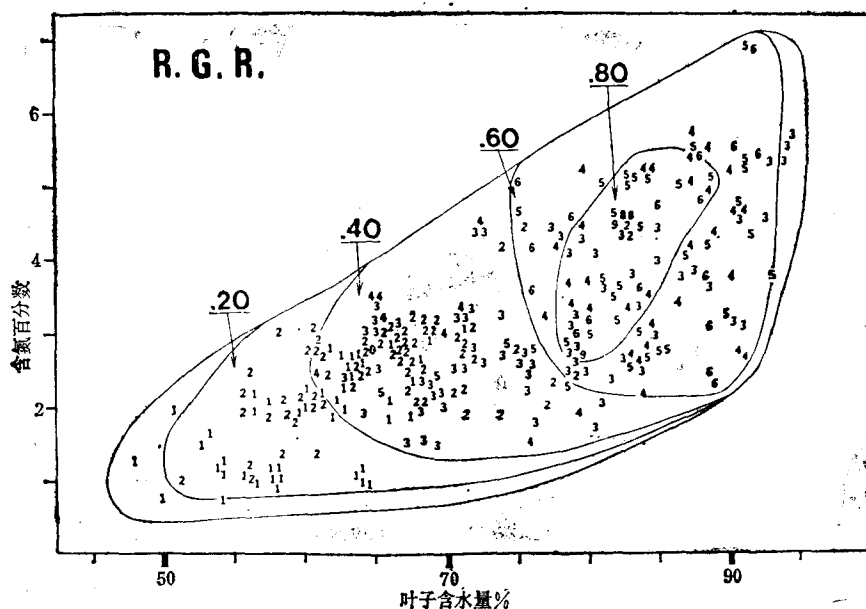


图1 幼虫的相对生长速率（RGR）作为植物质量的一个函数，在限定的含水量（鲜重的48—94%）和总有机氮（0.8—7%干重）的条件下，画线内的所有营养参数等于或大于区带中给出的数据（0 = 0.00—0.04，1 = 0.05—0.14，2 = 0.15—0.24毫克/毫克/天等等），但是它们并不取消较低的数值。其他营养参数值（RCR，ECI，AD，ECD）在增补的资料中述及。