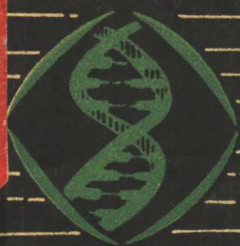


生物学研究概说

昆虫生物化学

〔英〕H. H. 里斯 著



科学出版社

· 生物学研究概说 ·

昆虫生物化学

(英) H. H. 里斯 著

钦俊德 译

科学出版社

1980

内 容 简 介

原书是利物浦大学生物化学教师里斯写成, 为英国高年级大学生的参考手册, 概括介绍昆虫生物化学的内容和研究进展。全书分五章: 绪论, 代谢和动态平衡的特征, 发育的激素控制, 外激素和自卫物质, 昆虫防治的新途径; 每章后附有可供进一步查阅的文献目录。本书可供有关大专院校师生和专业科技人员阅读参考。

H. H. Rees

Outline Studies in Biology

INSECT BIOCHEMISTRY

Chapman and Hall, 1977

· 生物学研究概说 ·

昆 虫 生 物 化 学

[英] H. H. 里斯 著

钦俊德 译

*

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

*

1980 年 5 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1980 年 5 月第一次印刷 印张: 3 1/8

印数: 0001—7,480 字数: 67,000

统一书号: 13031·1255

本社书号: 1748·13—7

定 价: 0.42 元

目 录

第一章 绪论	1
1.1 生长和发育	2
第二章 代谢和动态平衡的特征	4
2.1 消化和吸收	4
2.2 飞行肌	6
2.2.1 呼吸交换	6
2.2.2 飞行时所耗物质的性质	7
2.2.3 飞行肌的形态组织	7
2.3 碳水化合物代谢	9
2.3.1 葡萄糖、糖原和海藻糖的相互转化作用	10
2.3.2 飞行肌碳水化合物的分解代谢	11
2.3.3 呼吸链	19
2.3.4 飞行肌线粒体氧化和呼吸的控制	20
2.3.5 发育中的代谢变化	23
2.3.6 滞育中的代谢作用	23
2.4 脂类代谢	25
2.5 氮代谢	27
2.5.1 氨基酸和蛋白质代谢	27
2.5.2 氮的排泄	28
2.6 血淋巴	29
2.7 体壁	30
2.7.1 体壁的构造	30
2.7.2 蜕皮过程	31

2.7.3 骨化与蛹壳形成	31
2.8 微粒体的氧化作用和对杀虫药剂的抗性	36
2.9 化学防治的机制: 神经激素和环核苷酸	38
参考文献	39
第三章 发育的激素控制	44
3.1 蜕皮和变态的内分泌控制	44
3.2 决定和分化	45
3.3 蜕皮激素	47
3.3.1 化学性质和发生	47
3.3.2 生物合成和代谢作用	50
3.3.3 蜕皮素的效应	52
3.4 保幼激素	54
3.4.1 化学性质和发生	54
3.4.2 生物合成, 运输和代谢	55
3.4.3 保幼激素的效应	58
3.5 蜕皮素的生物化学作用方式	61
3.5.1 多线染色体与疏松	61
3.5.2 选择性的基因去阻遏假设	64
3.5.3 基因激活的离子假设	66
3.5.4 环腺苷酸	68
3.6 保幼激素的生物化学作用方式	69
3.6.1 转录的控制	70
3.6.2 转译的控制	72
3.6.3 膜效应	74
总结	75
参考文献	74
第四章 昆虫与外界环境: 外激素和自卫物质	80
4.1 外激素	80
4.1.1 性外激素	81

4.1.2 报警外激素	81
4.1.3 招徕外激素	82
4.1.4 聚集外激素	82
4.1.5 引物外激素	82
4.2 自卫化学	83
参考文献	84
第五章 昆虫防治的新途径	85
参考文献	87
索引	89

第一章 绪 论

昆虫纲(属节肢动物门,约一百万种)作为动物界中一个纲所获得的优势,主要是由它们对极不相同的小生境的适应性所造成。昆虫曾吸引了科学家们的注意,一方面是因它们可作为研究很多基本生物学现象的有效模式系统,另方面是为了发展合理的防治害虫新方法。昆虫作为动物界的一个纲,曾在阐明许多基本生物化学现象中起过重要的作用。例如对昆虫眼色素形成的遗传控制的研究,首次清楚地证明一个基因产生一种蛋白质的基本原理;对细胞色素的最初研究,由此形成我们目前对氧化代谢的概念,是以昆虫飞行肌进行的。

昆虫作为生物学研究材料的优点之一在于它们的多种多样。在它们之中常可找到某些种类具有发达的某一特殊的生物化学过程。但是,当要为此纲动物的生物化学过程作一概括的描述时,这种多样性却也造成很大的麻烦。根据一种昆虫的研究结果应用到另一种昆虫中或建立概括性结论常是不可靠的。

由于高等昆虫具有形态上易于划分的发育阶段。它们特别适于用来研究形态发生。此类昆虫的变态(见第2—3页)代表一种高度发展的多态现象(polymorphism),因为同一基因组(genome)控制着一个老熟的、机体充分分化的、独立生活的个体(幼虫),经原组织的大量破坏和新组织的重建,发育成为形态颇为不同的个体(成虫),它适合生活于不同的小生境。这可能是所了解到的动物生长中最剧烈的机体重组过程。因此,某些谨慎选择的昆虫材料,能为发育的研究提供适宜的模

式系统。

在昆虫中进行着的各种代谢反应，大多数与其它生物中所发现的相似。但是，这些反应的综合和协调方法，特别在各种组织中，常形成有特色的系统。昆虫飞行肌是最受人注意的模式系统，因它的氧化代谢特别发达，并有较好的控制机制。

在这本昆虫生物化学的短的论述中，将着重说明某些突出的现象，并在可能范围内指出它们为什么演化以适应不同的生态需要。并且还想说明为什么昆虫是生物化学研究的良好材料，特别在发育和氧化代谢方面。但在开始时需对生长和发育的某些方面略加说明。

1.1 生长和发育

由于昆虫的体壁形成了只能稍行扩张的外骨骼，它们借蜕皮进行生长。在两次蜕皮之间的阶段称为龄期 (stadium)，处于某龄期的昆虫个体称为龄虫 (instar)。

多数昆虫从卵孵化时其形态与成虫颇不相同。因此，它们必须经历很大的形态变化，总称为变态现象。幼虫蜕皮时新形成的表皮基本上与老表皮相似，内部器官变化较小。有翅昆虫(有翅亚纲)可根据变态程度的不同而分成两类：不完全变态昆虫和完全变态昆虫。

在不完全变态昆虫中未成熟昆虫与成虫在有些方面是相似的，但翅、生殖腺和外生殖器官发育不成熟。属于此类的各目昆虫称为外翅类 (Exopterygota)，在发育中的翅从外部来看仅为“翅芽”。此类原始昆虫的未成熟期一般称为若虫。虽有翅和能生殖的成虫是经过逐渐的转变过程的，但在若虫和成虫之间的蜕皮发生显著的变态现象，此时形成了性质不同

的表皮,原来的内部器官发生很大的组织分解,并生长了适合成虫生活的新组织和器官,例如飞行肌和生殖腺。

全变态的发育过程存在于演化到更高级的内翅类(Endopterygota)昆虫中,它们的翅是从内部发育的。在这些实例中变态现象包括两次特殊的蜕皮;从幼虫转变为成虫须经过蛹期,其间,幼虫组织大部分分解而重建为成虫组织。

第二章 代谢和动态平衡的特征

本章主要考虑在昆虫代谢中某种程度上特化的或具特点的方面,并在可能范围内把这些方面和昆虫的特殊需要结合起来。昆虫代谢的一种重要器官是脂肪体,它一般是一种片状的结构,使能与血淋巴有最大的接触面积,因而特别适合于代谢物的迅速交换。昆虫的血淋巴是昆虫唯一的细胞外物质,它在无明显界限的血腔中循环,与所有的内部器官接触。脂肪体虽在胚后发育的取食过程中积累了脂肪、糖元和蛋白质,它也是很多代谢活动的场所,并在实质上能完成哺乳动物肝脏所具有的很多功能。

2.1 消化和吸收

就全面来看,一种昆虫所具有的消化酶及其相对活性大体反映该种昆虫正常食物的化学成分。某些昆虫种类(主要是蛀木甲虫的幼虫)和软体动物的少数种类显然是动物中唯一含纤维素酶类的那些种类;纤维素的消化常涉及共生微生物的作用^[1,2]。

昆虫代谢的特殊性质使从消化道吸收已消化的食物的机制发生相应的特化作用;这些机制又因昆虫种类的不同而显示相当的变化。对消化道吸收的评述请参阅文献[3]。

和哺乳动物不同,在少数被研究过的昆虫种类中没有证据说明通过肠壁对单糖有主动的输送作用。单糖显然是借被动扩散而被吸收的,扩散作用因单糖很快转化为血淋巴海藻

糖(α -D-吡喃葡萄糖- α -D-吡喃葡萄糖苷)而加强,转化在围着中肠的脂肪体中进行。海藻糖形成时分子体积增加一倍,这可能有助于限制通过中肠的反扩散。由于昆虫血淋巴中高浓度海藻糖和低浓度葡萄糖的情况并不普遍存在,可能还有除扩散作用以外的糖吸收机制。

在沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)中,氨基酸从中肠向血淋巴扩散的过程是存在的。这一过程显然涉及水分从肠腔渗出的速度大于氨基酸转移的速度,使肠腔中物质的浓度增加,有利于提高肠腔向血淋巴的渗透梯度。虽在有些昆虫中观察到氨基酸的差示吸收,但尚无证据说明它们和脊椎动物一样,具有对抗浓度梯度的氨基酸吸收的主动运输机制。可能借扩散作用从肠道吸收氨基酸的过程与昆虫血淋巴中含有异常的高浓度氨基酸有关,因鉴于穿过中肠壁存在着很强的浓度梯度,主动的运输须耗去相当多的能量。

昆虫中通过肠壁转移脂肪的确切方式目前尚不了解。

在少数研究过的昆虫中,从肠道吸收水分和无机离子的机制颇不相同;但由于有关知识的贫乏,尚不能得出明确的图案。在这些分歧的机制中存在着少数显著的特化作用。例如在天蚕(*Hyalophora cecropia*)中肠中发生 K^+ 向血淋巴的主动渗透作用,但这种离子泵同很多脊椎动物和无脊椎动物细胞中找到的不同,因 K^+ 的运转可能是和 H^+ 的移动联系着的,而非涉及 Na^+ 的等量交换。这种特殊的离子泵的存在可能和这种昆虫的食料中异常的离子组成有关,因为中肠液的 K^+/Na^+ 比例非常高。在生活于淡水环境中的某些海洋生物中存在着某种类似的情况,对 Na^+ 的摄取联系到 H^+ 的交换。沙漠蝗(*S. gregaria*)和丽蝇(*Calliphora*)的血淋巴从直肠中摄取水分的机制特化成为:水分子的主动运转显然与无机离子通过直肠壁的运动无关。

2.2 飞 行 肌

2.2.1 呼吸交换

昆虫具有发达的气管呼吸系统直接与外界交通。气管分成很细的毛细管(微气管),直通至组织的细胞内部或表面。因此,氧气被直接转送到细胞而无需血淋巴的参与。

工作中的飞行肌的总代谢水平是特别高的,飞行时的吸氧率可比在静止时的数值大 50—100 倍^[4]。例如绿蝇(*Lucilia sericata*)某些个体起飞后的耗氧量是 3,000 微升/分钟/克左右。这是迄今对自然界所报道的最高呼吸率之一,并且也是受到最充分的控制的。与此相反,飞行中的蜂鸟仅增长五倍,这种鸟被誉为记载着脊椎动物中每单位体重具有的最高呼吸率。因此,昆虫飞行肌显然是研究分解代谢和生物氧化时最适于作为一种模式系统的材料^[5,6]。

昆虫飞行肌在形态上显然分为两种,它们以不同机制造成翅振。直翅目和鳞翅目是兴奋-收缩偶联的典型同步类型(无纤维丝肌肉形态),它们的翅振频率较低(每秒 5—30 次),并决定于中枢神经系统的活动。一次运动神经冲动的短暂发放引起一次机械活动周期。双翅目和膜翅目具有非同步类型的兴奋-收缩偶联(纤维丝肌肉形态),以高翅振频率作为特征(每秒常在 1,000 次以上)。在这种情况下机械活动是由一种自振荡的机制来维持,运动神经的控制仅在于开始和结束。

昆虫一般能以极高的呼吸率飞行数小时而不产生明显的“氧债”,表明它们的代谢不受供氧能力的限制。这和哺乳动物很不相同,后者经一定时间的运动后常保持一个时期的高呼吸率来偿还“氧债”。昆虫飞行肌不含肌球蛋白和血红蛋白,

空气通过无数分枝的气管和微气管直接输送到组织中,这些气管进入肌纤维,末端与线粒体紧密并列。昆虫飞行肌以这种方法获得充足的氧供给,完全保证需氧代谢,即使是短期的窒息也不可能发生^[7]。

2.2.2 飞行时所耗物质的性质

一般来讲,具有非同步型飞行肌的昆虫,在飞行时呼吸商(RQ)约等于一,碳水化合物几乎是唯一的底物^[4]。另一方面,具有同步型飞行肌的昆虫,RQ约在0.73左右,动用的是脂肪。蝗虫、蜚蠊、蚜虫是中间类型的昆虫,在飞行的开始阶段利用碳水化合物(糖原和海藻糖),直到这些底物将耗尽时,RQ便下降到以脂肪作为主要燃料的数值,这使飞行维持到数小时。在有些昆虫中氨基酸在飞行肌代谢中很重要。例如脯氨酸,在丽蝇飞行开始时显然是迅速地被利用来开始三羧循环,在舌蝇中它是主要的能量贮备物(见17—18页)。

在飞行时全部或大部氧化脂肪的很多种昆虫能作长时间的迁飞活动,虽然氧化脂肪的能力并不限于这些能迁飞的种类。很多动物在某种条件下脂肪作为连贯工作的代谢燃料是有利的,例如每碳基所产生的ATP在氧化脂肪酸时要比氧化葡萄糖时多。

要维持飞行肌中迅速的氧化过程,以足够的速度对线粒体提供底物便非常重要。由于向大形飞行肌内部输送血淋巴底物是由扩散和肌肉抽吸联合来完成的,此机制效率不高,故血淋巴燃料的浓度必须很高方能形成浓度梯度来对肌纤维内部很快地供应底物。

2.2.3 飞行肌的形态组织

飞行肌的特征是大量的肌微纤排列成巨形的肌纤维,直

径常达数微米。这些肌纤维并合填充胸部的大部分，并由一丰富的气管系统供应气体。肌微纤之间排列着大形密集的线粒体(肌体)柱链。例如在黑花蝇 (*Phormia regina*) 的非同步型飞行肌中，这些线粒体长达 4 微米，组成全部肌肉的 40% 左右(图 2.1)。在昆虫飞行肌中可看到两种微纤间的膜系。昆

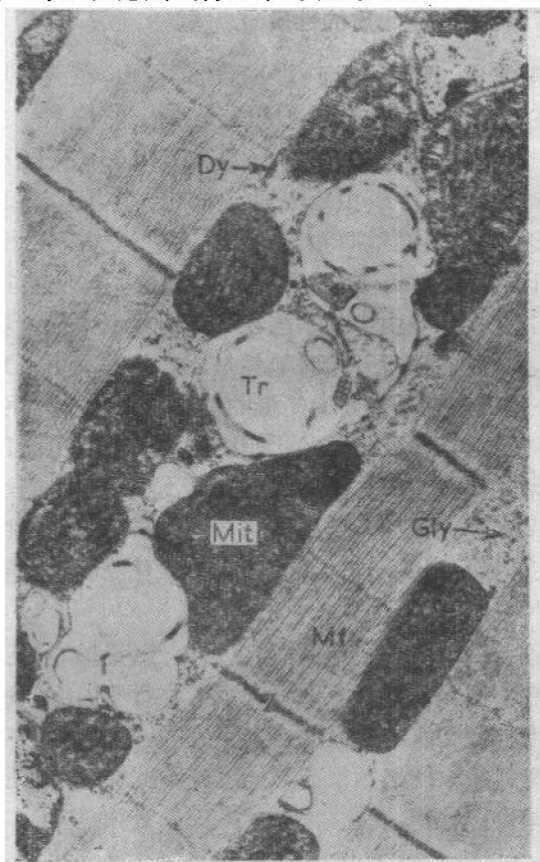


图 2.1 黑花蝇 (*Phormia regina*) 非同步型飞行肌纵切面 ($\times 15,000$)

Dy——二集体; Gly——糖原; Mit——线粒体; Mf——肌微纤;

Tr——微气管; Z——Z线

虫的同步型肌肉中,如脊椎动物的大多数横纹肌一样,肌纤维和线粒体之间存在着纵向片状的肌质网腔。在线粒体和这些肌质网腔之间插入横向的 T-系统微管,此系统含有一部分包围内凹微气管的质膜。横微管与肌质网以“二集”构型密切接触。气管系统的分枝深深地伸入肌纤维,使气态氧能到达线粒体附近。与同步型肌肉相比,非同步型飞行肌的肌质网显然减少,并且 T 系统更为发达。这两种类型的飞行肌含有大量的胞外媒质^[5]。

飞行肌线粒体的特点是由内膜褶皱所形成的嵴特别多并挤得紧,占据粒腔的大部分空间。鼠肝线粒体含嵴很少。黑花蝇飞行肌线粒体和鼠肝线粒体这些超微结构的差异反映了昆虫这一细胞器高度需要由呼吸链所产生的 ATP 和含有较少的介质酶系。由于外膜一般是可渗透的,飞行肌线粒体嵴膜扩大的特点形成巨大的有效面积来进行线粒体和质浆之间物质的迅速交换。

甘油-3-磷酸脱氢酶、海藻糖酶、脯氨酸脱氢酶是昆虫氧化代谢的重要酶类,均位于线粒体内膜的外面,因此很容易与胞质代谢物相遇。

显然,飞行肌的超微结构能使代谢燃料和氧很快移动到线粒体内的氧化场所来产生 ATP,后者能被附近的肌肉纤维在持续的活动中很快地利用。脊椎动物的磷酸原全部是磷酸肌酸,但在昆虫中只能测得磷酸精氨酸,后者在飞行肌中的浓度要比脊椎动物肌肉的一般磷酸原含量低得多。可能是飞行肌高效能需氧的 ATP 生产降低了中间能量贮存体的必要性^[8]。

2.3 碳水化合物代谢

昆虫所使用的两种最重要的碳水化合物贮能物质是糖原

和双糖海藻糖。糖原常贮存于飞行肌、脂肪体和消化道。在很多昆虫种类中，海藻糖是主要血糖，但它也存在于脂肪体——在那里它很快地被合成——以及肌肉中。虽然血淋巴的海藻糖浓度有很大变化，但它常在1—2克/100毫升的范围。相反，血淋巴中葡萄糖的含量却很少。海藻糖在昆虫碳水化合物代谢的特征中显然占着中心位置。与这些特化作用密切相关的是调节机制的特点，其细节主要已超越本书范围之外。

2.3.1 葡萄糖、糖原和海藻糖的相互转化作用

虽在飞行的开始阶段可能以昆虫飞行肌中有限的呼吸燃料贮存物质来支持飞行，但维持长时间飞行需要其它组织来对肌肉供应燃料，特别是脂肪体。例如丽蝇，飞行开始的两分钟所用的燃料是飞行肌海藻糖，此后飞行肌中的糖原约使用10分钟，接着便是脂肪体中的糖原^[9]。脂肪体的糖原贮能物质不是以葡萄糖而是以海藻糖的形式被动用，它进入血淋巴，输送到飞行肌^[9]。图2.2表明葡萄糖、糖原和海藻糖的相互转化。

糖原和海藻糖的合成与利用控制机制密切相关^[5,9]。至少在丽蝇飞行肌中磷酸化酶 b 转化为磷酸化酶 a 对飞行初期所产生的强烈糖原分解作用提供控制机制。由于海藻糖也是由脂肪体中的尿苷二磷酸葡萄糖(UDP-葡萄糖)和葡萄糖-6-磷酸合成的，在此器官中糖原分解的控制与飞行肌及哺乳动物系统中均稍有不同^[9]。脂肪体中的糖原分解可能最后受激素控制。心侧体(与脑有神经通路的腺体)提取物对磷酸化活动有刺激作用，虽此作用较慢；此种提取物被认为含有一种神经分泌激素^[10]。

当 ^{14}C 葡萄糖注射到昆虫体内，很快转化为血海藻糖，合

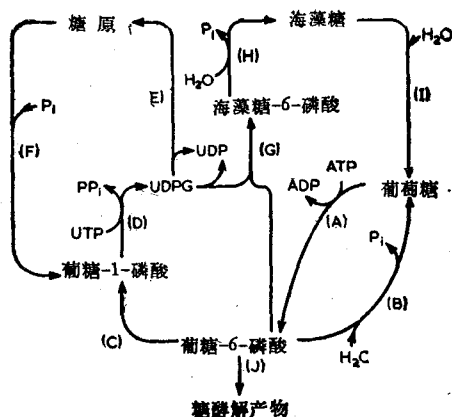


图 2.2 葡萄糖、糖原和海藻糖相互转化

(A) 己糖激酶; (B) 葡糖-6-磷酸酯酶; (C) 葡糖磷酸变位酶; (D) 尿苷二磷酸葡糖焦磷酸化酶; (E) 糖原合成酶; (F) 糖原磷酸化酶; (G) 海藻糖-6-磷酸合成酶; (H) 海藻糖-6-磷酸酯酶; (I) 海藻糖; (J) 糖酵解。(从 [5] 重画)

成的主要部位是脂肪体,此种双糖在此组织中形成和释放的速度大得足以说明在血淋巴中所积累的和飞行时所利用的大部分海藻糖的由来^[5,11]。在脂肪体中形成海藻糖对昆虫来讲是经济的,因为这种双糖可借单纯的扩散作用从细胞进入血淋巴,而非借主动输送那种需消耗能量的过程。海藻糖在到达使用的部位后扩散进入细胞内,并借海藻糖酶水解为二分子的葡萄糖,这种酶在昆虫的很多组织包括飞行肌中被鉴定过^[11]。合成海藻糖需要耗去以 ATP 形式存在的能量。

2.3.2 飞行肌碳水化合物的分解代谢

由于昆虫飞行肌能进行自然界最强烈的和高度被控制的呼吸作用,所以显然适用于研究其中所包括的机制。这一部