

生物信息胞内传递分子机理

世界图书出版公司

Q11.4
GP

大图书馆

生物信息胞内传递分子机理

乐志培 尹桂山 李国梁 编著

世界图书出版公司

昆虫生物化学

〔美〕M. 罗克斯坦 编

李绍文 王孟淑 曾耀辉 等 译

张宗炳 校

科学出版社

1988

内 容 简 介

本书是比较全面介绍昆虫生物化学的书籍。第一部份是基础的生物化学(糖、脂肪及蛋白质的生物化学),第二部份是昆虫特殊的生物化学(表皮、色素、激素、信息激素及化学防卫),第三部份是杀虫药剂的生物化学(毒理生化、解毒机制),最后一部份为生化遗传,可供一般生物化学工作者及昆虫学工作者参考。

Edited By

Morris Rockstein

Biochemistry of Insects

Academic Press New York

San Francisco London 1978

昆 虫 生 物 化 学

[美] M. 罗克斯坦 编

李绍文 王孟淑 曾耀辉 等 译

张 宗 炳 校

责任编辑: 倪健生 关国

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

1988年2月第一版 开本: 787×1092 1/16

1988年2月第一次印刷 印张: 27 3/4 插页: 2

印数: 0001—2,000 字数: 648,000

ISBN 7-03-000482-5/Q·89

定价: 8.00 元

目 录

第1章 昆虫生命过程中碳水化合物的功能.....	1
--------------------------	---

C. Michael Chippendale

I. 引言.....	1
Ⅰ. 昆虫碳水化合物的分类.....	2
Ⅱ. 昆虫营养中的碳水化合物.....	3
Ⅲ. 碳水化合物的消化.....	8
Ⅳ. 碳水化合物的吸收.....	10
Ⅴ. 排泄和解毒作用.....	11
Ⅵ. 结构组成物和色素中的碳水化合物.....	13
Ⅶ. 昆虫代谢过程中的碳水化合物.....	16
Ⅷ. 变态过程中的碳水化合物.....	24
Ⅸ. 飞行肌中的碳水化合物.....	26
Ⅹ. 繁殖和胚胎发育中的碳水化合物.....	29
Ⅺ. 滞育和耐寒过程中的碳水化合物.....	31
Ⅻ. 碳水化合物和昆虫的行为.....	34
Ⅼ. 结论.....	36
第2章 脂类在昆虫中的功能作用	38

Roger G. H. Downer

I. 引言.....	38
Ⅰ. 脂类的需要量.....	39
Ⅱ. 消化和吸收.....	43
Ⅲ. 运输.....	47
Ⅳ. 脂类的利用.....	49
Ⅴ. 脂类的生物合成.....	52
Ⅵ. 脂类代谢的内分泌调节.....	57
Ⅶ. 结论.....	59
第3章 蛋白质的基本作用	61

Moises Agosin

I. 引言.....	61
Ⅰ. 结构蛋白.....	62

Ⅲ. 间质蛋白·····	77
Ⅳ. 酶·····	86
V. 血红蛋白之外的血红素蛋白·····	90
Ⅵ. 生物发光·····	93
Ⅶ. 肽激素·····	93
Ⅷ. 结论·····	96
第4章 蛋白质合成与细胞的活化和纯化作用的关系 ·····	97

P. S. Chen

I. 引言·····	97
Ⅰ. 早期胚胎发生期间蛋白质合成和核细胞质的相互作用·····	98
Ⅱ. 在脂肪体中蛋白质的合成和贮存·····	103
Ⅲ. 蛋白水解消化酶的调节·····	109
V. 在唾液腺中分泌蛋白的合成和多线染色体的膨突现象·····	114
Ⅵ. 雄性附腺中蛋白质合成的激活·····	119
Ⅶ. 蛋白质合成作为衰老的基本问题·····	124
Ⅷ. 由突变引起形态发生的后果对蛋白质合成的影响·····	130
Ⅸ. 结论·····	137
第5章 昆虫的体壁化学 ·····	138

A. G. Richards

I. 引言·····	138
Ⅰ. 成分·····	139
Ⅱ. 不可逆的变化: 骨化和黑化·····	154
Ⅲ. 可逆的变化·····	157
V. 上表皮和可透性屏障·····	157
第6章 昆虫生物色素: 它们的化学和作用 ·····	158

A. E. Needham

I. 引言·····	158
Ⅰ. 结构、分布和化学·····	160
Ⅱ. 昆虫生物色素的功能·····	184
Ⅲ. 结论·····	208
第7章 昆虫激素和生长调节的生物化学 ·····	210

Lynn M. Riddiford and James W. Truman

I. 引言·····	210
Ⅰ. 促前胸腺激素 (脑激素, 激活激素或促蜕皮激素)·····	212

Ⅲ. 蜕皮素·····	214
Ⅳ. 保幼激素·····	222
Ⅴ. 羽化激素·····	231
Ⅵ. 催热激素·····	232
Ⅶ. 生殖的激素控制·····	234
Ⅷ. 滞育·····	237
Ⅸ. 昆虫的生长调节剂·····	240

第8章 种内行为的化学控制·····	243
--------------------	-----

Nevin Weaver

Ⅰ. 扩散与侦察·····	243
Ⅰ. 特异性·····	247
Ⅱ. 社会性昆虫的信息激素·····	254
Ⅳ. 负控制·····	259
Ⅴ. 生物合成·····	262
Ⅵ. 文献·····	264

第9章 种间行为的化学控制·····	265
--------------------	-----

Nevin Weaver

Ⅰ. 来自非昆虫的通讯·····	265
Ⅰ. 两种昆虫间的通讯·····	274
Ⅱ. 影响非昆虫的化学物质·····	281
Ⅳ. 结论·····	283
Ⅴ. 文献·····	283

第10章 信息激素对昆虫的化学防治·····	284
------------------------	-----

Wendell L. Roelofs

Ⅰ. 引言·····	284
Ⅰ. 解开通讯密码·····	285
Ⅱ. 信息激素引诱收集器·····	298
Ⅳ. 利用信息激素诱引技术·····	303
Ⅴ. 操纵通讯密码·····	308

第11章 昆虫的生物化学防卫·····	314
---------------------	-----

Murray S. Blum

Ⅰ. 引言·····	314
Ⅰ. 种间信息激素和信息激素·····	315
Ⅱ. 昆虫防卫产物的来源·····	315
Ⅳ. 膜翅目毒液·····	318
Ⅴ. 外分泌防卫化合物的化学·····	322

VI. 忍受有毒天然产物的代谢适应.....	331
VII. 植物天然产物的选择性收集.....	332
VIII. 昆虫防卫化合物的生物合成.....	335
IX. 避免自体中毒的适应.....	339
X. 防卫分泌物的再生.....	341
XI. 防卫分泌物的适应性的适宜化.....	341
XII. 防卫化合物和化学分类.....	345
第12章 杀虫药剂毒杀作用的生物化学.....	350

R. D. O'brien

I. 引言.....	350
II. 抗胆碱酯酶剂.....	351
III. 乙酰胆碱受体的作用物.....	355
IV. 突触前膜作用物: 艾氏剂和狄氏剂.....	356
V. 轴突毒剂.....	356
VI. 氯化烃的生物化学研究.....	360
VII. 除虫菊酯类似物是轴突毒剂吗?.....	361
VIII. 一种肌肉毒剂.....	361
IX. 杂虫脒: 一种单胺氧化酶抑制剂?.....	362
X. 代谢毒剂.....	363
XI. 几丁质合成的抑制剂.....	365
第13章 昆虫的解毒机制.....	367

W.C.Dauterman 和 Ernest Hodgson

I. 引论.....	367
II. I 相反应.....	368
III. II 相反应.....	381
IV. 多途径.....	388
V. 解毒酶的诱导.....	388
VI. 抗性昆虫中的解毒酶.....	389
VII. 结论.....	391
VIII. 化学名称词汇.....	392
第14章 化学遗传学和进化.....	393

F. J. Ayala

I. 引言.....	393
II. 自然种群的遗传变异.....	393
III. 物种形成时的遗传分化.....	404
IV. 进化史的重组.....	410
参考文献.....	419

第1章 昆虫生命过程中碳水化合物的功能

C. Michael Chippendale

I. 引言	1	D. 结缔组织和粘合剂中的氨基葡聚糖	15
II. 昆虫碳水化合物的分类	2	III. 昆虫代谢过程中的碳水化合物	16
III. 昆虫营养中的碳水化合物	3	A. 碳水化合物的合成、性质和贮存	16
A. 幼虫对碳水化合物的需要	3	B. 碳水化合物贮备的动员	20
B. 成虫对碳水化合物的需要	5	C. 糖酵解和戊糖磷酸途径	22
C. 碳水化合物的生长因子	6	D. 碳水化合物代谢的调节	22
IV. 碳水化合物的消化	8	IV. 变态过程中的碳水化合物	24
A. 一般消化性碳水化合物酶	8	X. 飞行肌中的碳水化合物	26
B. 特殊消化性碳水化合物淀粉酶	9	II. 繁殖和胚胎发育中的碳水化合物	29
V. 碳水化合物的吸收	10	A. 雄性和雌性生殖系统	29
VI. 排泄和解毒作用	11	B. 胚胎发育	31
A. 碳水化合物排泄的调节	11	III. 滞育和耐寒过程中的碳水化合物	31
B. 解毒作用中的糖苷	12	A. 滞育的维持	32
VI. 结构组成物和色素中的碳水		B. 耐寒过程中的多元醇	32
化合物	13	IV. 碳水化合物和昆虫的行为	34
A. 几丁质	13	A. 摄食行为中的碳水化合物	34
B. 糖苷和骨化	14	B. 外分泌腺中的糖苷	36
C. 糖苷的色素和强心苷	14	IV. 结论	36

I. 引言¹⁾

昆虫和其他有机体中主要的几类基本的有机化合物为碳水化合物、蛋白质与脂类。碳水化合物参与昆虫所有组织的结构和功能,能在细胞核、细胞质、细胞膜中找到,也能在细胞外的血淋巴和结缔组织中找到。“碳水化合物”这一名词适用于多羟醛和酮及其衍生物。根据它们在分子中的残基数目,将碳水化合物分为单糖、二糖、寡糖和多糖。昆虫碳水化合物既能以自由状态存在,也能以与其他分子,包括嘌呤、嘧啶、蛋白质和脂肪的结合状态而存在。在细胞组织的所有水平上都含有碳水化合物。

一般来说,昆虫中碳水化合物的代谢类似于在脊椎动物中的情况。然而,与脊椎动物不同,昆虫中有含丰富氨基多糖的外骨骼,即几丁质。还含有一种二糖,海藻糖,作为葡萄糖的贮存形式。因此,昆虫碳水化合物的代谢特点集中于它们的合成和水解。

1) 正文采用以下标准缩写, ADP, 腺嘌呤, 5'-二磷酸; ATP, 腺嘌呤5'-三磷酸; CoA, 辅酶A; 环AMP, 腺嘌呤 3':5'-单磷酸; DNA, 脱氧核糖核酸; FAD, 黄素腺嘌呤二核苷酸; FMN, 黄素单核苷酸; NAD⁺, NADP⁺, 尼克酰胺-腺嘌呤二核苷酸(磷酸) RNA, 核糖核酸; UDP, 尿嘧啶5'-二磷酸; UTP, 尿嘧啶 5'-三磷酸。

本章考查了碳水化合物在调节和维持昆虫生命过程中的功能。还包括食物中对糖的需要,碳水化合物的消化和吸收,在排泄过程中所涉及到的碳水化合物,结构碳水化合物和碳水化合物色素的性质以及碳水化合物的相互转化和分解等。此外,也讨论了在生长、变态、飞行、繁殖、胚胎发育、滞育和耐寒过程中的一些特定组织内碳水化合物的起源,性质和命运等。也强调了碳水化合物在调节摄食行为和防卫性分泌物及信息激素合成中的重要性。更多的资料可看另外几篇涉及到昆虫碳水化合物的好的综论性文章。这些包括:关于碳水化合物的生物化学(Wyatt, 1967),碳水化合物的一般代谢(Friedman, 1970),碳水化合物的中间代谢(Chefurka, 1965),碳水化合物对飞行肌作为燃料的供应(Bailey, 1975)和在飞行肌中碳水化合物代谢的调节(Sackfor, 1975)。此外,在碳水化合物代谢的比较方面,关于海藻糖的代谢(Elbein, 1974)和肌肉对燃料的利用和代谢也都有了综述性的文献(Crabtree 和 Newsholme, 1975)。随着日益复杂的精致分析技术的发展和运用,我们对昆虫碳水化合物的了解在继续迅速地扩大。

II. 昆虫碳水化合物的分类

昆虫碳水化合物可分为:(1)“纯”的多羟醛和酮,以单体(单糖)或多聚体(二糖、寡糖和多糖)的形式存在,(2)碳水化合物的衍生物,其中单糖已在不同程度上被化学修饰,(3)结合状态的碳水化合物,这一类中纯的和衍生的碳水化合物与其他非碳水化合物分子结合在一起。

“纯”的碳水化合物包括简单的糖或单糖及其多聚体,多聚体中含有相同的或者相区别的单糖。单糖,如木糖和核糖(戊糖)、葡萄糖和果糖(六碳糖),其经验式为 $C_nH_{2n}O_n$,它们不能被水解为简单的分子。虽然大多数单糖具有至少一个不对称碳原子,能以D-型或L-型异构体的形式存在,但是天然存在的糖类通常是D-型异构体。在溶液中,具有五个或多个碳原子的单糖形成稳定的环。五元环称为呋喃糖,六元环称为吡喃糖。它们以 α 、 β 异构体的形式存在,这两种异构体在半缩醛碳原子的构型上不同。在呋喃糖和吡喃糖闭合成环时,异构体中形成一个半缩醛基团或称为配糖苷基。最丰富的单糖是D-葡萄糖,以它为母体可以衍生出许多其它糖类。当它在溶液中达到平衡时,约有1/3的 α -D-吡喃葡萄糖和2/3的 β -D-吡喃葡萄糖。

二糖,含有两个单糖残基,它们两者间相同或者不同。二糖的糖苷键是由每个残基异构体的碳原子构成的,那么此二糖是非还原性的。例如,非还原性二糖:海藻糖(由两个葡萄糖残基组成的)和蔗糖(由一分子葡萄糖和一分子果糖残基构成),还原性二糖,麦芽糖(两个葡萄糖残基)。在昆虫中,最普通的二糖是海藻糖。

寡糖,通常定义为含有2—10个单糖残基的碳水化合物。然而,最普遍的寡糖是二糖、三糖和四糖。昆虫中含二个残基以上的寡糖是不多的。短链的寡糖如麦芽糖基果糖苷可以通过转移糖基反应在肠腔内形成。这些反应涉及到葡萄糖单体转移到一个母体寡聚糖上,并似乎担负着昆虫蜜露中所发现的至少某些寡糖的形成。

多糖或葡聚糖,是高分子量的多聚物。它含有许多单糖残基或单糖的衍生物。昆虫的多糖包括以下几种:糖原,一种有支链的葡萄糖残基的多聚物;几丁质,直链的2-乙

氨基-2-脱氧-D-葡萄糖残基的多聚物；氨基葡聚糖或称粘多糖，是在结缔组织中发现的直链多聚物，其中含有氨基糖和糖醛酸残基。

在昆虫细胞中所发现的大量碳水化合物的衍生物，是由于单糖迅速进行酶促反应的结果。这些反应包括氧化作用，还原作用，酯化作用和置换作用。这些衍生物有：脱氧糖（例，2-脱氧-D-核糖），磷酸酯（例如，D-葡萄糖-1-磷酸），氨基糖（例：2-氨基-2-脱氧-D-葡萄糖），糖酸（例如：葡萄糖醛酸，抗坏血酸），甘糖醇（例如：甘油、苏糖醇、山梨醇、甘露醇）及环多醇（环己六醇的异构体，特别是肌醇）。

昆虫碳水化合物及其衍生物还可以结合到其他核酸分子上（DNA，RNA），核苷（例：腺嘌呤核苷，尿苷），核苷酸（例如：ATP，UTP）、辅酶（例如，COA，FAD，FMN，NAD⁺，NADP⁺）、磷酸（脑苷，磷酸酰肌醇）、糖蛋白和糖苷分子上。本书对碳水化合物的叙述，大多数采用通俗名称，而不采用系统名称。对于碳水化合物的命名法，一个广泛接受的规则可参阅 IUPAC-IUB 委员会的报道（1972a）。

Ⅲ. 昆虫营养中的碳水化合物

迄今，昆虫营养的研究主要集中在维持适宜生长、发育、繁殖和个体生存所必需的碳水化合物。对大多数昆虫来说，葡萄糖、果糖和蔗糖是营养上适宜的糖，但是在利用其他食谱中的糖时存在着种的差异。营养的研究还表明，昆虫对碳水化合物的要求常常因虫龄、性别和变态阶段而改变。

还证明，有些碳水化合物是营养上无效的，因为它们是昆虫摄食的抑制因素，或是由于不完全水解和吸收。也有另外一些碳水化合物，虽然容易被吸收但却不易被代谢。在高浓度时，它们甚至可能抑制酶促反应，包括糖的酵解和糖原的异生作用。例如，已经证明，昆虫食物中的戊糖，包括阿拉伯糖、核糖和木糖抑制西南玉米螟（*Diatraea grandiosella*）和黄粉蛾（*Tenebrio molitor*）幼虫的生长。这些幼虫是一些不能利用五碳糖维持正常氧化代谢的典型代表。同样地，食物中的六碳糖，半乳糖，很少被象鼻虫，如棉象鼻虫（*Anthonomus grandis*）的幼虫和成虫所利用，即使这种糖是摄食的刺激剂而且也易于吸收。Nettles 和他的同事证明，棉象鼻虫仅能将吸收的半乳糖的一小部分代谢为海藻糖和糖原，因为大部分半乳糖转化为半乳糖醇。这种糖醇不再进一步被代谢而积累在血淋巴中。此外，己糖如山梨糖，在天然条件下仅作为各种成熟浆果中山梨醇的发酵产物，一般不被利用，推测是由于这种糖只能低速地转为葡萄糖和海藻糖。

在多数情况下，一些碳水化合物不能维持生长、发育、生存的原因还不清楚。对昆虫营养的研究还由确定昆虫对碳水化合物反应的摄食行为的分析、和确定碳水化合物代谢作用的生物化学分析所补充。迄今这些分析已经取得满意的结果，并产生了深远影响。因此，目前明显地看出，昆虫利用任何特定碳水化合物的能力取决于一种复杂的相互关系，包括味觉、消化性水解、吸收和代谢等。

A. 幼虫对碳水化合物的需要

昆虫幼虫在维持正常的生长发育过程中需要不同量的碳水化合物。一些昆虫的幼虫

不需要碳水化合物，因为它们以蛋白质或脂肪作为自己的食料而不用碳水化合物，它们利用蛋白质中的氨基酸和脂肪酸的氧化来满足其对于生长、发育过程中能量的需要。不需要摄取任何碳水化合物可以满意生长的昆虫幼虫有：鞘翅目的，斑皮蠹 (*Dermestes maculatus*)、和赤拟谷盗 (*Tribolium Castaneum*)，双翅目的，埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 家蝇 (*Musca domestica*) 和黑伏蝇 (*Phormia regina*)。

另外一些昆虫的幼虫饲料中仅需要中等量的碳水化合物。这类昆虫的大多数在其饲料中葡萄糖、果糖或蔗糖占饲料干重的 15—30% 便足以满足它们对碳水化合物来源的需要。戊糖和山梨糖一般的证明没有营养价值，有许多昆虫利用半乳糖、甘露糖、寡聚糖和多聚糖方面存在着变化。昆虫利用碳水化合物的限制因素似乎是多糖和寡糖在肠腔中的水解速度，以及在组织中其他单糖转变为葡萄糖或果糖的速度。

大多数昆虫食物中碳水化合物的最适浓度限定在一个相当窄的范围内。例如，图 1 说明食物中三种不同浓度的 D-葡萄糖对 *D. grandiosella* 幼虫生长的影响。由图看出，当食物中缺少葡萄糖时幼虫的生长速度大大减慢，当食物中加入 3.3% 的葡萄糖时（相当干重的 20%）就能得到最适宜的生长速度。但是在食物中再把葡萄糖的浓度提高时（5%）并没有加速它的生长。对其他以植物为饲料的昆虫的研究也得到类似的结果。这些昆虫有飞蝗 (*Locusta migratoria*) 和沙漠蝗 (*Schistocerca gregaria*)，玉米螟，*Ostrinia nubilalis* 家蚕 (*Bombyx mori*) 和云杉卷叶蛾 (*Choristoneura fumiferana*)。

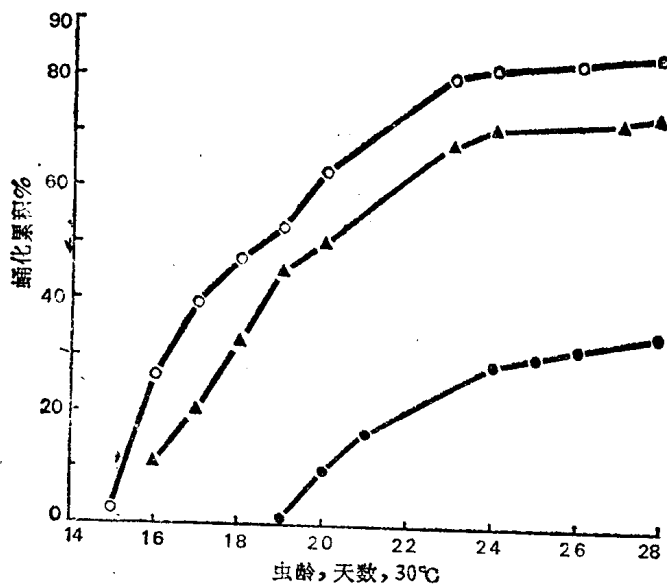


图 1 琼脂-麦胚中三种葡萄糖浓度对 *Diatraea grandiosella* 幼虫生长发育的影响。
 ●, 0% 葡萄糖; ▲, 1.65% 的葡萄糖; ○, 3.3% 的葡萄糖。
 (引自 Chippendale 和 Reddy, 1974)

对食物中要求高浓度碳水化合物的昆虫主要限于那些正常的以含淀粉贮藏物为食的幼虫。这些昆虫幼虫的食物中碳水化合物的需要量占干重的 70%。麦蛾，*Sitotroga cerealella* 和谷象，*Sitophilus spp.* 的幼虫就是一个很好的证明，这种昆虫专以谷粒为饲料。食物中高的淀粉浓度对满足这些幼虫的化学和物理摄食要求是必需的。此外，已

经证明, 摄取谷类为饲料的昆虫幼虫, 利用支链淀粉较直链淀粉充分。这些昆虫幼虫的消化性淀粉酶消化支链淀粉产生葡萄糖的速度比消化直链淀粉产生的葡萄糖的速度高 (见第 IV 节, A, 1)。

最近, 用液体培养基人工培养蚜虫、跳蝉, 叶蝉, 发现这些幼虫和成虫通过 Parafilm 膜摄取糖溶液可以促进它们的生长。现在已制备出一种规定化学成份的昆虫饲料, 这种饲料可以维持以吸吮植物为食料的昆虫生长几个世代。已证明, 培养基中的蔗糖是维持这些昆虫生长的最适宜的糖。例如, 用含有 5% 蔗糖 (W/V) 液体饲料来培养星叶蝉 (*Macrosteles fascifrons*) 和灰飞虱 (*Laodelphax striatellus*) 幼虫时获得了满意的生长。相反, 对于蚜虫如豆蚜 (*Aphis fabae*)、桃蚜 (*Myzus persicae*) 和百合新瘤额蚜 (*Neomyzus circumflexus*), 其食物中含 15—35% (W/V) 的蔗糖浓度时这些昆虫的幼虫才能获得最适的生长和发育。高浓度蔗糖除了满足蚜虫碳水化合物的要求以外, 还控制着液体基质中摄食的刺激, 渗透压和微生物的生长。

B. 成虫对碳水化合物的需要

昆虫成虫的饲料一般需要大量的碳水化合物。昆虫新摄取的碳水化合物和从幼虫阶段保存下来的营养贮备对满足它飞行, 繁殖和生存过程中能量的需要都是必需的。大多数昆虫的成虫一般从植物的花蜜和谷粒中获得所需的碳水化合物, 因此主要消耗的是蔗糖和淀粉。大多数双翅目雌性昆虫, 包括黑伏蝇 (*P.regina*) 赤尾麻蝇 (*Sarcophaga bullata*) 和家蝇 (*M.domestica*) 在它们能够产卵以前必须取食碳水化合物和蛋白质。

表 I 总结了三种蚊虫的雌性成虫食物中碳水化合物对存活期的影响。雌性蚊摄取脊

表 I 食物中碳水化合物对三种雌性蚊生存期的影响^{a, b}

食谱中的碳水化合物	平均存活时间(天, 37°C)		
	<i>Aedes fasniorhynchus</i>	<i>Aedes aegypti</i>	<i>Culiseta inornata</i>
水(对照)	4	4	4
阿拉伯糖	5	4	4
核糖	8	5	3
木糖	9	4	9
果糖	37	25	28
半乳糖	33	24	5
葡萄糖	39	35	24
甘露糖	26	30	15
山梨糖	3	4	3
乳糖	4	4	4
麦芽糖	35	35	30
蔗糖	39	37	30
棉子糖	28	28	9
甘油	11	6	3
山梨醇	25	31	16

a). 引自 Nayar 和 Sauerman(1971)。

b). 新羽化的雌性蚊, 饥饿两天, 然后饲以 10% 的碳水化合物溶液。

脊椎动物的血液，花蜜和蜂蜜，并主要依靠后两种物质作为食物中的碳水化合物。表 I 表明，三种蚊都能利用构成花蜜和蜂蜜的几种主要的糖，对于自然界中不常见的糖的利用能力不同。由表可清楚地看出，这三种蚊都能利用果糖、葡萄糖、蔗糖和麦芽糖，对半乳糖、甘露糖、棉子糖和山梨醇的利用能力有不同，而对阿拉伯糖、核糖、木糖、山梨糖、乳糖和甘油基本上不能利用。食用花蜜的甘蓝根花蝇的食谱与上述类似，所包括的糖有果糖，葡萄糖、麦芽糖、松三糖、甘露醇和山梨醇。

对以谷类为饲料的几种鞘翅目昆虫的研究也证明，其成虫的产卵力和存活期取决于充足的淀粉消耗。例如，谷象 (*Sitophilus* spp.) 只有当取食富有支链的淀粉时才能长期生存，支链淀粉易于被这种昆虫体内的淀粉酶水解。因此，稻米、小麦、玉米粒是这些昆虫满意的饲料 (见第 IV, A, 1)。

C. 碳水化合物的生长因子

昆虫的食物中除了需要糖和淀粉以外，还需要一些以维生素和相应化合物形式的结合糖和糖的衍生物。已经知道，所有的昆虫都需要维生素 B₂ (核黄素)。这种水溶性的维生素含有一个 D-核醇残基，构成黄素蛋白辅酶 (FAD, FMN)，这种辅酶是氢的传递体，在呼吸链中起着重要作用。尽管昆虫中一般也需要维生素 B₁₂ (氰钴胺素)，但所需要的量极微，以致无法准确测定它的含量。氰钴胺素分子中含有 D-核糖残基，还含有钴，一个咕啉环，磷酸和一个咪唑基。含维生素 B₁₂ 的辅酶，5-脱氧腺嘌呤咕胺，在体内调节几个代谢系统，包括转甲基化作用和糖原的异生作用 (见第 VII, A, 4)。

有些昆虫，特别是以植物为饲料的昆虫，食物中还需要 L-抗坏血酸和肌醇才能得到最适的生长和发育。昆虫对碳水化合物生长因子的必要性将通过某些昆虫对抗坏血酸和肌-肌醇的特殊需要加以叙述。

1. L-抗坏血酸

L-抗坏血酸 (维生素 C) 是己糖的 γ -内酯，在碳原子 2 和 3 上有一个烯二醇结构。这个烯二醇结构使得分子具有还原性和酸性性质。抗坏血酸分子在水溶液中很不稳定，迅速被氧化成脱氢抗坏血酸。抗坏血酸广泛分布于昆虫组织中，大多数昆虫能够利用葡萄糖合成足够量的这种物质。虽然昆虫中抗坏血酸的生物合成还没有被彻底研究，但其合成途径似乎类似于在脊椎动物中的情况。例如，大鼠肝中抗坏血酸的合成是以葡萄糖醛酸循环的副反应的形式合成的，葡萄糖醛酸循环引起了 L-古洛糖酸通过 L-古洛糖酸内酯氧化成 2-酮-L-古洛糖酸内酯，后者可以自然地异构化成为 L-抗坏血酸。一些脊椎动物 (如灵长目、豚鼠、蝙蝠) 其食物中需要抗坏血酸，这种动物的肝缺少合成抗坏血酸的酶¹⁾，即 L-古洛糖酸内酯氧化酶。这一酶催化 L-古洛糖酸内酯氧化为 2-酮-L-古洛糖酸内酯。特别有意义的是，发现脊椎动物合成抗坏血酸的中间体 (D-葡萄糖醛酸和 L-古洛糖酸内酯) 并不能代替某些需要这种维生素的昆虫中的抗坏血酸。因此，这些昆虫也可能缺少 L-古洛糖酸内酯氧化酶。

1) 本章所采用的酶的命名法，是根据 IUPAC-IUB 委员会所推荐的命名法 (1972b, 1976)

昆虫饲料中对抗坏血酸的需要是在1957年首先被Dadd所证明。他证明食料中的抗坏血酸对沙漠蝗 (*S.gregaria*) 幼虫的正常生长是必需的物质。以后, Chippendale 和 Beck 在1964年证明, 抗坏血酸是玉米螟 (*O.nubicalis*) 幼虫的必需营养物质, 并且它为冻干植物组织提供了很适宜的补充饲料。现在已知道饲料中的抗坏血酸也是其他一些以植物为饲料的昆虫维持正常生长、蜕皮和繁殖所需要的物质, 这些昆虫有, 家蚕 (*B. mori*)、*D. grandiosella*、棉象蛾 (*A. grandis*) 和桃赤蚜 (*Myzus persicae*) (见 Chippendale, 1975)。图2说明, *D. grandiosella* 幼虫的饲料中省去抗坏血酸后对幼虫生长的影响, 饲料中省去抗坏血酸后导致幼虫生长速度降低, 并发现几乎没有能发育成为有繁殖能力的成虫。虽然在几种摄取植物为食的昆虫中抗坏血酸是必需的营养物质, 但是, 也有一些昆虫, 包括红铃虫 (*Pectinophora gossypiella*) 和赤带卷叶蛾 (*Argyrotaenia velutinana*), 其饲料中没有这种物质也能够正常地发育。

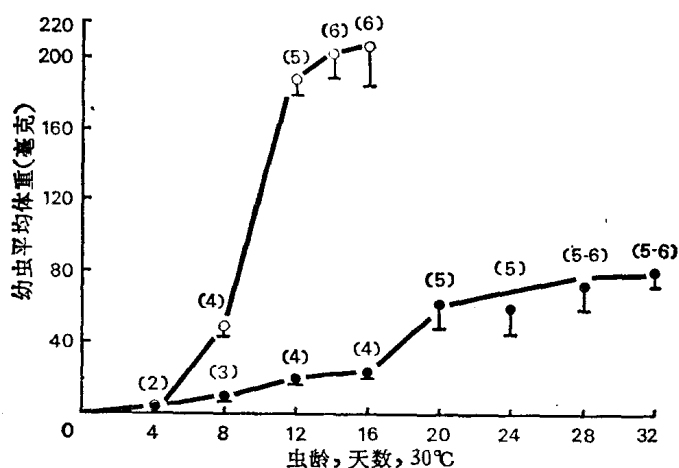


图2 掺入琼脂-麦胚饲料中的L-抗坏血酸对 *Diatraea grandiosella* 幼虫生长的影响。每一个垂直线代表单个平均值的标准差 ($n=10$)。括号中的数字表示幼虫的龄期。●, 0% 的抗坏血酸; ○, 0.5% 的抗坏血酸。(引自 Chippendale, 1975)

昆虫中抗坏血酸的确切功能还不知道, 可能具有专一性的代谢作用, 也可能起着非专一性的抗氧化剂作用。L-抗坏血酸在昆虫体内的专一性功能可通过下述事实来说明, 对某些食料中需要加入抗坏血酸的昆虫用还原剂 L-半胱氨酸和谷胱甘肽不能有效地代替这些昆虫饲料中抗坏血酸的作用。在脊椎动物中抗坏血酸的作用包括调节, 酶促羟基化作用, 脂肪组织的脂酶和蛋白质的分解代谢。也许昆虫中抗坏血酸的一种功能是在皮肤黑化因子 (即 N-乙酰基多巴胺从酪氨酸的形成) 以及蜕皮激素从胆固醇的形成过程中促进了酶促羟基化作用。

2. 肌-肌醇

虽然肌醇 (六氢环己醇) 能以几种异构体的形式存在, 但自然界中只有四种异构体 (即肌-肌醇、青-肌醇、新-肌醇和手-肌醇)。在昆虫和其他生物中, 肌-肌醇是最重要的异构体, 因为只有这种异构体能掺入到磷脂酰肌醇中, 而它是细胞和细胞膜中重要的结构化合物。因此, 磷脂酰肌醇广泛地分布在昆虫组织中, 但其浓度低于昆虫中另外的两种主要磷脂, 磷脂酰胆碱和磷脂酰乙醇胺。

大多数昆虫似乎都能从葡萄糖合成足够量的肌-肌醇。例如，美洲蜚蠊 (*Periplaneta americana*) 的成虫脂肪体中含有一组酶系统，可以合成和相互转化天然存在的肌-肌醇异构体。但是，其他昆虫，特别是某些以植物为饲料的昆虫，依靠其饲料来供给这一物质。已经知道的这类昆虫有：飞蝗 (*L. migratoria*)，沙漠蝗 (*S. gregaria*)，桃赤蚜 (*M. Persicae*)，棉象甲 (*A. grandis*) 和棉铃虫 (*Heliothis zea*) 还证明飞蝗血淋巴中青-肌醇的含量达 1.7mmol/L。在脂肪体中青-肌醇异构体由肌-肌醇衍生而来，但它不能掺入到磷脂酰肌醇内，目前它的功能还不清楚。

IV. 碳水化合物的消化

A. 一般消化性碳水化合物酶

昆虫消化性碳水化合物酶将多糖、寡糖、二糖水解为构成它们的单糖，以备吸收。这些酶主要是由唾液腺和中肠上皮分泌产生的。虽然在很多种昆虫中研究了消化性碳水化合物酶，但是在一些昆虫中各个酶的生物化学性质仍待进一步研究。然而，最近的研究特别是 Droste 和 Zebe (1974) 和 Morgan (1976)，正确强调了昆虫碳水化合物酶的理化性质。碳水化合物酶一般分为二类，一类为 α -和 β -淀粉酶，它可以水解多糖的糖苷键，另一类为糖苷酶，它可以水解寡糖和二糖的糖苷键。

1. 消化性淀粉酶

昆虫通常含有水解食物中淀粉（直链淀粉和支链淀粉）和糖原的消化性淀粉酶。目前的证据表明，这种酶是一种 α -淀粉酶或环内桥接淀粉酶（1,4- α -葡萄糖水解酶），这种酶作用于淀粉或糖原分子内的糖苷键，以此产生不同链长的糊精混合物。 α -淀粉酶水解淀粉的速度受分子量、底物分支的程度等因素的控制。支链淀粉分子，其含量占淀粉

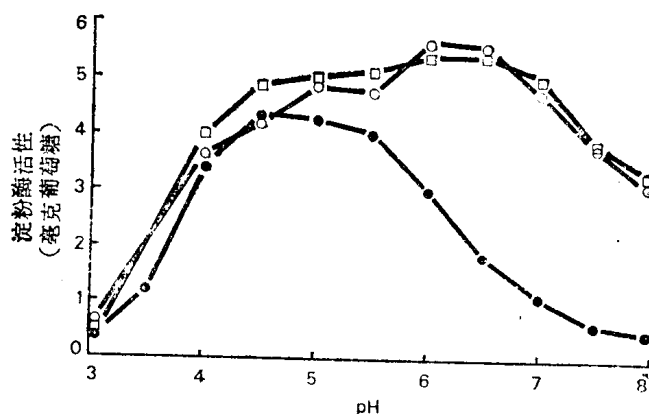


图 3. pH、氯离子和硝酸根离子对一种半翅目昆虫成虫 *Lygus disponsi* 唾液腺淀粉酶活性的影响。(37°C条件下)。

- , 对照基质
- , 基质中含0.01mol/L氯化钠
- , 基质含0.01mol/L硝酸钾。

(引自Hori, 1969)

的 75%，通常水解的速度比占 25% 的直链淀粉高。唾液腺和小肠中 α -葡萄糖苷酶以及寡聚 1,6 葡萄糖苷酶（异麦芽糖酶）共同将食物中的淀粉或糖原水解为可吸收的葡萄糖。最近，Buonocore 和他的同事（1976）从黄粉蚜（*T. molitor*）幼虫中分离并定性一种典型的含钙的 α -淀粉酶（环内桥接淀粉酶）。这种酶由一个多肽链组成，其分子量为 68,000，等电点为 4.0。在他们的测定条件下，这种酶的最适 pH 为 5.8，最适温度为 37°C，可被氯离子激活而被氟离子抑制。吮吸植物的昆虫中的唾液淀粉酶，由于它在小肠外水解植物淀粉的重要性已经受到特殊的注意。例如，Hori 已经证明，一种杂食性的半翅目昆虫（*Lygus disponsi*）的唾液腺中含有一种水解植物淀粉的酶， α 淀粉酶，因此使淀粉能被昆虫所利用。唾液腺淀粉酶的活性相当高于中肠淀粉酶的活性，这一点表明胃的淀粉酶来源于唾液腺。图 3，说明淀粉酶被氯化物和硝酸根离子激活的情况，后者一般地存在于绿色植物中。由于这些激活剂，淀粉酶的活性扩大到一个广泛的 pH 范围，因此，它们可以抵抗肠腔内 pH 的变化，从而稳定此酶的活性。

2. 消化性糖苷酶

虽然已在很多昆虫中找到消化性糖苷酶，但是关于它们的生物化学特性的定量资料了解的还很少。根据底物糖苷键的性质和连结形式，现在已经知道，五种消化性糖苷酶都具有水解寡糖苷和葡萄糖苷的能力，这些糖苷中含有共同的单糖如葡萄糖、半乳糖和果糖，这些是大多数昆虫喜欢摄取的单糖。这些酶是： α -糖苷酶（水解麦芽糖、蔗糖、海藻糖、松三糖、棉子糖、水苏糖）， β -糖苷酶（水解纤维二糖、龙胆二糖、甲基 β -葡萄糖苷）， α -半乳糖苷酶（水解蜜二糖，蜜三糖，水苏糖）， β -半乳糖苷酶（水解乳糖）和 β -呋喃果糖苷酶（水解蔗糖、棉子二糖）。虽然在任何给定的昆虫中缺少一种或几种上述的糖苷酶，但已证明在昆虫纲中上述五种酶都存在。除了广谱性的 α -糖苷酶以外，某些昆虫还含有一种特殊的 α ， α -海藻糖酶。表 I 总结了几种昆虫碳水化合物酶的研究结果，此结果中各个昆虫的消化性碳水化合物酶的物理化学性质已经确定。

表 I 从飞蝗成虫中分离的小肠碳水化合物酶类的特性^{a)}

酶	底物	分子量	最适 pH	kmol/L
α -葡萄糖苷酶	蔗糖	115,000	6.0	3.3×10^{-2} mol/L
α -葡萄糖苷酶	麦芽糖	115,000	6.6	5.8×10^{-3} mol/L
β -葡萄糖苷酶	纤维糖	202,000	5.6	5.5×10^{-3} mol/L
α -半乳糖苷酶	棉子糖	240,000	5.3	1.6×10^{-3} mol/L
α -半乳糖苷酶	蜜二糖	240,000	5.3	2.4×10^{-3} mol/L
β -半乳糖苷酶	乳糖	202,000	6.0	8.3×10^{-2} mol/L
α ， α -海藻糖(可溶)	海藻糖	133,000	5.6	3.4×10^{-3} mol/L
α ， α -海藻糖(颗粒)	海藻糖	—	6.5	1.8×10^{-3} mol/L
α -淀粉酶	淀粉	68,000	6.0	—
寡聚-1,6-葡萄糖苷酶	异麦芽糖	185,000	6.0	2.3×10^{-2} mol/L

a) 引自 Droste 和 Zebe (1974)

B. 特殊消化性碳水化合物淀粉酶

某些取食富有碳水化合物饲料，如植物的花蜜和纤维素的昆虫，已经发展了一种专

门的碳水化合物消化酶。这些昆虫中最重要的是蜜蜂和白蚁。

1. 蜜蜂中 α 糖苷酶

Apis mellifera 工蜂依赖于主要含葡萄糖、果糖和蔗糖的花蜜作为碳水化合物的主要来源。Huber 和 Mathison (1976) 已经从工蜂中分离和定性了高活性的蔗糖酶, 它可以将食物中的蔗糖水解为昆虫组织所需要的糖, 并满足其产生蜂蜜的需要。由于蔗糖酶对 α 糖苷键有专一性的水解活性, 因此这一种酶可以被分类为 α -葡萄糖苷酶。已证明, 它既可以水解蔗糖又可以水解麦芽糖, 但不能水解海藻糖。蔗糖的水解产物, 葡萄糖 (约 180m mol/L) 和果糖 (约 90m mol/L) 是工蜂血淋巴中主要的碳水化合物。这些糖较海藻糖更多, 血淋巴中海藻糖的浓度很少超过 30m mol/L。整体分析表明, α -糖苷酶的活性比海藻糖酶的活性高 10 倍以上。通过它们在硫酸胺中的溶解性质可以把两种类型的 α -糖苷酶分开。一种是相当不溶的 α -糖苷酶, 它似乎局限在咽腺和蜜胃之中, 在那里可能主要起着产生蜂蜜的作用。这种酶的性质类似于蜂蜜中的 α -糖甙酶。另外一种高度可溶的 α -糖苷酶, 它存在于所有三种“社会性”蜂的腹内。这种酶似乎是真正的消化性 α -糖苷酶, 并以花蜜中的蔗糖作为它的主要底物。

2. 白蚁中的纤维素酶

白蚁中含有一种消化性纤维素酶, 它水解摄入的木头和木质化组织。消化性纤维素酶可以被肠内的微生物或昆虫本身的胃细胞所合成。其作用是借助于 β -葡萄糖苷酶将纤维素通过纤维素糊精水解为纤维三糖、纤维二糖和葡萄糖。在低等白蚁中, 肠腔内寄生一种专门分泌纤维素酶的原生动物, 寄生在特殊形成的小室内。小室的重量占白蚁活体重量的 16—36%。例如, 家白蚁 (*Coptotermes formosanus*) 的后肠有一种原生动物, 它可以厌氧性地将木头水解, 通过葡萄糖而成为丙酮酸, 后者被白蚁用来产生能量和脂肪合成。Mauldin 和他的合作者 (1972) 证明, 原生动物的酶对白蚁正常的纤维素分解代谢, 脂肪合成和工蚁的生存是必需的。在较高等的白蚁中, 体内没有寄生原生动物, 纤维素酶由它本身的胃细胞产生。例如, 草白蚁 (*Trinervitermes frinervoides*) 的中肠细胞产生一种纤维素酶, 它既可以在细胞中起作用, 也可以在肠腔内起作用。已经证明, 纯化的纤维素酶以一种随机的方式作用于纤维素。主要水解产物为纤维三糖, 它进一步被 β -葡萄糖苷酶水解成为可吸收的葡萄糖。

消化性纤维素酶同样也被杂食性的和专一取食木质的蜚蠊的唾液腺和小肠分泌产生。例如, Wharton 和他的同事 (1965) 已经证明, 美洲蜚蠊 (*P. americana*) 体内的纤维素酶产生于唾液腺细胞和小肠腔内的微生物。关于蜚蠊中两种纤维素酶对纤维素消化作用的比较研究正在进行中。

V. 碳水化合物的吸收

在昆虫中, 营养物质从肠腔到血淋巴的吸收生理学还没有详细研究。一些涉及到糖的吸收研究主要限于对美洲蜚蠊 (*P. americana*)、沙漠蝗 (*S. gregaria*) 和黑伏蝇 (*P. regina*) 小肠组织的体内和体外的研究。迄今为止, 限制糖吸收的两个重要因素已被揭示, 一个是体液从嗦囊向中肠释放的速度, 另一个是被吸收的葡萄糖转化为海藻糖