

江苏省蚕桑学会丛书

家蚕生理生化学讲座

《江苏蚕业》编辑室

1987年12月

目 录

第一讲	家蚕对食物的摄取和消化作用·····	沈卫德 (1)
第二讲	营养和代谢·····	沈卫德 (13)
第三讲	丝腺·····	沈卫德 (25)
第四讲	生长和变态·····	朱 江 (33)
第五讲	滞育·····	沈卫德 (45)
第六讲	家蚕的生殖和发生·····	殷正夫 (54)
附录:	家蚕生理生化实验选例·····	吴友良 殷正夫 (68)



家蚕生理生化学讲座(一)

编者的话：家蚕生理学是研究家蚕生命规律的科学，将近半个世纪以来，在其他学科领域的方法论和研究成果的影响和渗透下有了很大的发展，正以分子水平向着揭示生命本质问题进展，在农业生物的研究领域里处于领先地位。与此同时，在一些基础科学领域里科学家们常将家蚕和丝蛋白作为研究材料，也取得了不少重大成果。为了实现我国蚕业科学技术的现代化，系统地了解这方面的研究成果，掌握当前国内外蚕业科技发展水平和动向，对我们制订科研课题、生产规划和教学内容等是有重要意义的。

为此，本刊特约苏州蚕专的沈卫德、朱江等同志分别撰稿，以生物化学研究为中心概括讲述家蚕营养、消化和利用、丝腺、成长和变态、滞育、生殖等六个专题，陆续在本刊连载，供同志们工作和学习的参考。

第一讲 家蚕对食物的摄食和消化作用

家蚕在新陈代谢过程中，除了要从外界吸取足够的氧气外，还必须从食物中摄取营养物质，作为完成各种生理功能的能量来源，并为生长发育和繁衍后代提供物质基础。在

蚕的一生中，只有幼虫期向外界摄取食物，其他三个发育阶段（蛹、成虫、卵）生命活动所需的营养物质，都依赖于幼虫阶段的积累。

一、蚕的食性及对食物的选择机制

（一）蚕的食性

家蚕属植食性昆虫。一般植食性昆虫对所食植物都有不同程度的选择性，只取食一种植物的称为单食性昆虫，能取食某一类植物的称为寡食性昆虫，用多种不同的植物作为食物的称为多食性昆虫。家蚕一般只吃桑叶，所以历来把它看作单食性昆虫的典型代表。但许多观察表明，家蚕除嗜食桑叶外，尚能取食桑科的柘，菊科的莴苣、蒲公英，榆科的野榆等。所以有人认为把它归入寡食性昆虫才是正确的。

实践证明，其他植物叶对蚕的营养价值都远不如桑叶，一般很难使家蚕健康地生长发育和繁衍后代。由此可见，家蚕较为严格地选择桑叶作为食物，不只是选择到了能食的植物，而且意味着食下该种植物后，能满

足其生长所需的营养物质，个体能充分发育，并能繁衍后代。这种选择性对其自身的生存和种族的绵延都是极有意义的。

（二）蚕的食物选择机制

食物的选择一般是通过视觉器官来实现的，但家蚕幼虫的单眼构造不能使物体在薄膜细胞上成象，因此不能识别物体，只能辨别光线的强弱。所以家蚕的食物选择与视觉器官无直接关系，不少学者对家蚕选择摄食桑叶的机理作了深入研究，认为激起蚕的食欲并进行取食的有三个因子：诱食因子、取食因子和吞咽因子，它们作用于蚕的嗅觉、味觉等感觉器官而发挥作用。

1. 诱食因子 若把5龄正常蚕和饥饿触角的蚕放在离桑叶10厘米处，观察其行动。数分钟后，就可以看到正常蚕几乎都能爬到桑

叶上，而切除触角的蚕除少数在爬行中偶然到达桑叶外，几乎都不能到达桑叶上。由此说明，家蚕要到达食物的叶片，叶片的气味是一个重要因素，而感知气味的是嗅觉器官——触角（图1—1）。

对桑叶的化学成分分析结果表明，形成桑叶气味的是一类挥发性物质，如青叶醇、青叶醛、柠檬醇、里哪醇、醋酸里哪酯等。这类物质能引诱激发食欲，使蚕发生趋食动作，称之为诱食因子。

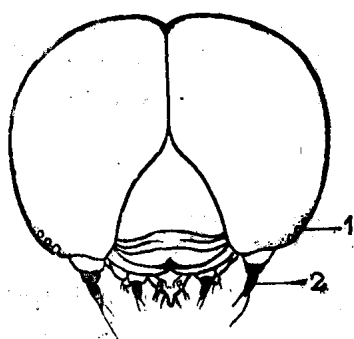


图1—1 幼虫头部

1.单眼 触角

诱食因子不仅存在于桑叶，还广泛地存在于其他植物，甚至有的植物存在的诱食因子的引诱率比桑叶还大，如茛菪油、薄荷油、牻牛儿苗醇等，所以许多植物叶子也能使蚕发生趋向反应。

2.咬食因子 当幼虫由诱食因子激发食欲而趋向叶片后，是否啃咬，还取决于咬食因子的存在与否。桑叶中引起蚕咬食的化学物质有 β -谷甾醇、桑色素、异槲皮苷等。 β -谷甾醇在桑叶表皮的蜡质层中含量较多，用含乙醚的脱脂棉很容易把它拭溶出来。如用滤纸浸蘸 β -谷甾醇，蚕便群集而咬之。

糖对蚕的摄食也有强烈的促进作用。糖的促进摄食效果，因糖的种类而异，蔗糖和果糖的效果显著。此外，在人工饲料中，大豆油也有促进摄食的效果。

咬食因子是由下腭感知的，切除下腭后，

蚕丧失辨别能力，也咬食正常情况下并不取食的植物叶片。

3.吞咽因子 蚕取食动作之所以能持续进行，除上述二种因子外，尚需有吞咽因子配合。促进吞咽的物质主要是纤维素，纤维素的主要作用是刺激消化管蠕动，使食片连续往消化管后部输送。此外，蔗糖、肌醇、磷酸盐、硅酸盐、维生素C、绿原酸等对食片吞咽也有促进作用。据说，由硅胶包裹着纤维素能在消化管里非常润滑地通过。

以上可见，要使蚕不断地食下桑叶，必须具备三个因子。如果桑叶贮藏过久，形成萎凋，或受到蒸热，都会削弱三个因子的活性，或不能诱食，或不能促使啃咬，保持桑叶的新鲜对蚕的取食是重要的。

对家蚕就食因子的研究成果，已被运用人工饲料的配制方面。在人工饲料中加入柠檬醛、 β -谷甾醇、桑色素、糖、纤维素和磷酸盐类后，蚕首先被饲料中的柠檬醛所引诱，并由于 β -谷甾醇的存在而咬啃，由于桑色素的存在而咬食得更加起劲，糖、纤维素和磷酸盐促进其连续吞咽，从摄食状态看，几乎象吃桑叶那样贪婪。

事实上，引起蚕儿就食的三种因子，并非桑叶和少数植物所特有，其他许多植物中也有存在，然而蚕却不取食这些植物。试验证明，家蚕对食物的选择性不仅取决于三个就食因子的有无，还取决于是否含有抑制食欲的忌避性物质。所谓忌避性物质，主要是具有苦味的生物碱。在蚕的下腭瘤状体上有二个有节感觉突起S₁-I和S₂-I（图1—2）。S₁-I上分布着能感知糖类特别是蔗糖的糖感受细胞和感知肌醇的肌醇感受细胞，此外还有能感知盐及酸的盐感受细胞和酸感受细胞。S₂-I上分布着生物碱等苦味物质的苦味物质感受细胞，感知纯水的水感受细胞及其他感受细胞。若食物中含有能充分促进糖和肌醇感受细胞活性化的物质而不含刺激苦

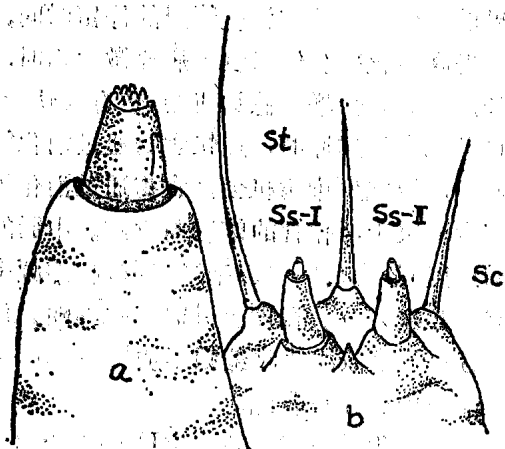


图 1—2 下唇瘤状体上的感觉毛

a) 下唇须 b) 瘤状体

st、sc无节感觉毛 Ss—I、Ss—II有节感觉毛

味物质感受细胞活性化的物质，就能引起摄食。桑叶含有很多使糖、肌醇感受细胞最大活性化的蔗糖和肌醇，而不含促使苦味物质感

受细胞活性化的物质，故蚕对桑叶有特别的嗜好。对其他大部分植物叶来说，糖和肌醇的感受细胞反应微弱，甚至其中一方或两方没有反应，而苦味物质感受细胞都活性化，故绝大部分植物叶不能引起蚕摄食。

许多人企图消除蚕摄食的专一性，使它取食桑叶以外的植物叶子，以扩大饲料来源，使养蚕生产不受时间、地点等条件的限制，但都没有获得圆满的成功。日本学者田岛曾用X光照射育成一个突变型，其下唇感觉器官大为退化。这样的蚕可以给予任何食物而都吃，但不幸的是没有解决营养问题。这个突变型可以吃甜菜叶子而生长，但发育不良，并在幼虫的最后几天里必须吃桑叶，才能完成发育、变态化蛹。所以，至今为止还没有找到第二种具有实用价值的植物。在天然饲料中，桑叶依然是蚕唯一的好饲料。

二、消化管的形态及生理

(一) 消化管的形态

家蚕的消化管始自口器终于肛门，大致可分为前肠、中肠和后肠三部分（图 1—3）。前肠以食道和中肠相连，食道和中肠的境界处有贲门瓣，防止食物倒流。

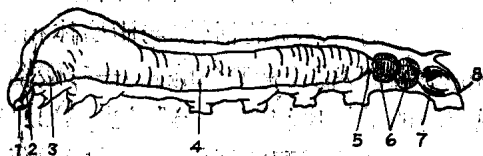


图 1—3 幼虫的消化管

1. 口腔 2. 咽喉 3. 食道 4. 中肠
5. 小肠 6. 结肠 7. 直肠 8. 肛门

中肠占消化管的极大部分，它是消化食物、吸收养分的主要场所。中肠壁从外到内由肌肉层、底膜、上皮细胞层和围食膜组成。中肠上皮细胞层的内腔侧被有微绒毛。上皮细胞层中有圆筒形细胞、杯形细胞和再生细胞三种细胞，圆筒形细胞兼有分泌和吸收两种

作用，杯形细胞只行分泌作用，再生细胞在眠中分化成圆筒形和杯形细胞。

最近对中肠细胞所作的电镜观察结果表明（图 1—4），杯形细胞由大型的杯胞和与杯胞相接的细胞质部组成，与杯胞相接的部位密生原生质膜突起（一种微绒毛），每个突起中嵌有一个细长的线粒体。圆筒形细胞的肠腔侧也有许多微绒毛，与底膜相接的原生质膜深深地陷入细胞质中，在陷入区内分布有许多线粒体。细胞核周围有许多粗面内质网和高尔基体，后者制造分泌颗粒。再生细胞位于中肠上皮细胞层的基部。

围食膜存在于中肠上皮细胞层的内侧，具有保护上皮细胞不受食物的物理刺激的机能。据推测，家蚕的围食膜由中肠上皮细胞分泌生成，但细节尚不清楚。围食膜的不定形基质中存在许多无定向的纤维结构。5龄蚕的围食膜厚度为6微米，直径0.1微米的粒



图 1—4 5龄幼虫的中肠杯形细胞
和圆筒细胞模式图

b.底膜 er.粗面内质网 gc.杯胞

gt.杯胞开口部 if.原子质膜陷入 I.肠腔

m.线粒体 my.微绒毛 u.细胞核

子可以自由地穿过围食膜。

围食膜的化学成分是蛋白质47%，几丁质47%，粘多糖5%。经口接种乳酸菌后，观察到细菌附着于围食膜的肠腔侧并形成菌落，因此认为围食膜具有阻止细菌侵入中肠上皮的作用。中肠上皮细胞分泌的消化酶向肠腔内渗透，营养物质向中肠上皮细胞渗透，都得通过围食膜，围食膜的透过性和消化机能有着密切的联系。

后肠从中肠末端起到肛门为止，由小肠、结肠和直肠组成（参见图1—3）。中肠和小肠的交界处有幽门瓣，调节食片向后移动的速度。

（二）消化管生理

桑叶片通过消化管所需的时间，1龄约4小时，5龄约8小时，温度越高，通过速度越快。有人认为，叶片在消化管内停留时

间的长短，会影响对营养物质的消化吸收率，如果设法延长叶片在消化管里的停留时间，可望提高消化率。但当食下病原微生物时，延长停留时间会增多感染机会。也有人认为，一旦发现食下病原时，加快食物通过消化管的速度，能减少染病机会。食物通过消化管的速度取决于消化管的蠕动与收缩。中肠的蠕动速度5龄为1.2~1.4毫米/秒，收缩频率为26~35次/分。温度上升时，收缩随之加强。5-羟色胺能使收缩频率加快，CO₂和乙醚能使中肠停止收缩。

家蚕消化液呈强碱性，PH值在9.2~9.8范围内，其原因是消化液中存在大量的钾。

（三）消化管的代谢

中肠是家蚕各组织器官中代谢活性最强者之一。中肠上分布着很密的气管，呼吸旺盛，5龄蚕中肠的呼吸量达10微升/小时/毫克干物，比其他组织以及高等动物消化管的呼吸量要多。也正是这种高代谢活性维持着中肠活泼的消化吸收机能。中肠的呼吸商在1.2~1.6范围里。呼吸基质经TCA循环和细胞色素递电子体系不断地降解和逐步放出能量。丙二酸、抗霉素A及氰化物能强烈地抑制中肠的呼吸作用。

在中肠组织里，存在着糖酵解体系和磷酸戊糖循环的各种酶的活性。与脂肪体相比，中肠的6-磷酸葡萄糖脱氢酶和6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶的活性比较弱。一般昆虫飞翔肌中α-磷酸甘油脱氢酶的活性远比乳酸脱氢酶的活性强，与此相对照，家蚕中肠组织的乳酸脱氢酶的活性相当强。再则，中肠糖酵解体系的酶活性也很强。由此可见，中肠的碳水化合物代谢中，以糖解为主，磷酸戊糖循环处于次要地位。

关于中肠的核酸合成的研究报告还不太多。根据放射自显术和生化学的研究，RNA在5龄期和蛋白质平行地增加，而DNA量一直保持5龄起蚕的水平。在RNA中以γ—

RNA及t—RNA的量为多。圆筒形细胞整个幼虫期都在合成RNA,特别是在食桑期合成活性很强。合成DNA的活性无论圆筒形还是杯形细胞都在幼虫脱皮和起蚕时比较高,以后几乎观察不到合成活性。

用示踪原子调查中肠蛋白质合成情况时

三、消 化 酶

桑叶或人工饲料中的营养成分有蛋白质、脂肪、碳水化合物、核酸、维生素、无机盐和水。除去维生素、无机盐、水以及少量的低分子碳水化合物(单、双糖)可被直接吸收外,蛋白质、脂肪、淀粉、核酸等大分子有机物,不能直接吸收,必须在消化管里分解成结构简单的小分子物质,才能被中肠上皮细胞吸收。食物在消化管里的分解过程叫消化,经消化后,通过中肠上皮细胞进入血液循环的过程叫吸收,消化和吸收是两个紧密联系的过程。

大分子的营养物质降解为可被吸收的小分子物质的过程必须有消化酶的参与才能完成。家蚕消化系统中存在许多活性很强的酶,根据存在部位和作用分成两大类。一类为存在于肠液中的酶,称为胞外酶,最适PH为强碱性,消化食物中的高分子营养物质,例如蛋白酶、脂肪酶和核酸酶等。另一类酶分布于中肠组织内,称为胞内酶,最适PH为弱酸性或中性,它将中肠组织从消化液中吸收来的低分子化合物进一步分解为蚕体组织器官能直接利用的物质,例如低聚糖分解酶和肽酶等。

(一) 蛋白酶

家蚕肠液蛋白酶所需的催化环境与高等动物的胰蛋白酶类似,故称为类胰蛋白酶。肠液蛋白酶的最适PH为11.2,酶活力在15~40℃范围内随温度上升而增强,40℃以上时活力随温度升高而降低,80℃经15分钟即失活。

肠液蛋白酶对牛乳酪蛋白的分解能力很

发现,¹⁴C—亮氨酸在眠期掺入中肠蛋白质比较少,而在食桑期比较多。这说明中肠的蛋白质合成在食桑中比较旺盛,眠中比较弱。

中肠组织也有脂肪酸合成酶的活性,但活性比脂肪体中弱。

强,但对大豆蛋白质的分解度比较低,这是因为大豆中含有胰蛋白酶抑制剂,对肠液蛋白酶有阻碍作用。 Cd^{++} 、 Co^{++} 、 Mn^{++} 、 Hg^{++} 和 Cu^{++} 以及SH基抑制剂对蛋白酶有抑制作用, Ca^{++} 、 Mg^{++} 和维生素C有激活作用。另外,根据对其他抑制剂的反应,认为肠液蛋白酶的活性中心有丝氨酸结构。

肠液蛋白酶不能将食物蛋白质全部分解到氨基酸水平,堀江等根据肠液中碱性蛋白酶活性很强而中肠组织内中性蛋白酶活性很强的事实,推定肠液和中肠组织之间对蛋白质的消化有一定分工。最近的试验进一步证明了这一推定:即使让肠液蛋白酶和酪蛋白长时间地反应,游离氨基酸的生成量也不超过10%这个理论值。如果将这种反应生成物置于中性条件下,并加入中肠组织酶,游离氨基酸的生成量就增加(图1—5)。当只存

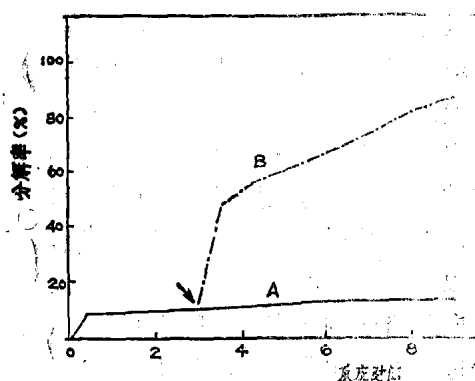


图1—5 肠液酶及中肠组织酶对蛋白质的分解作用

A. 消化液蛋白酶在PH11.2时对蛋白质的分解。
B. 在箭头所指处将PH调至6.85, 加入中肠组织蛋白酶后对蛋白质的分解作用

在肠液蛋白酶时，反应生成物的分子量为600~4000(相当于10个氨基酸分子的量)，这种多肽被中肠吸收后，由组织内的肽酶分解成氨基酸。由中肠进入血液的肽仅占游离氨基酸总量的20~25%，说明中肠组织中的肽酶已将大部分的肽水解为氨基酸。

(二) 脂肪酶

脂肪酶是加水分解酯键的一种酯酶，它分解甘油三酯生成甘油和脂肪酸。家蚕肠液脂肪酶的最适PH为9.8左右，45℃处理60分钟酶活性减半，对各种激活剂和抑制剂的反应同脊椎动物胰脂肪酶的性状相似。

肠液脂肪酶对三丁酸甘油酯和一丁酸甘油酯的分解度很高。桑叶干物的脂肪酸含量为2%，甘油三酯的比率还没有测定过。肠液脂肪酶能否将甘油三酯彻底分解成甘油和脂肪酸还没有得到确认。一般来说，哺乳动物将甘油三酯分解成甘油一酯和脂肪酸后吸收，然后重新合成甘油三酯。

据最近研究，沙漠蝗和蜚蠊的消化管内的脂肪酶将甘油三酯彻底分解成甘油和脂肪酸，然后被消化管组织吸收，在组织中重新合成甘油二酯和磷脂。这种甘油二酯向血液释放时，先和甘油二酯搬运蛋白结合，再运往脂肪体等其他组织，被利用于甘油三酯的合成或氧化。消化管对脂肪的吸收速度很可能取决于运脂蛋白运走消化管吸来的脂肪酸的速度。

家蚕对桑叶 β -谷甾醇的吸收率为55%，吸收的 β -谷甾醇经脱烷基化作用后生成胆甾醇，然后被利用。组织全甾醇中胆甾醇的比率以中肠、血液、各组织的顺序逐渐升高，可见向胆甾醇的转变是伴随着吸收、运输的过程进行的。在蜚蠊中，消化管吸收的甾醇通过血液向其他组织移行时，和脂肪酸一样，也是由运脂蛋白搬运的，推测家蚕也是这样。

(三) 淀粉酶

催化淀粉水解反应的酶称为淀粉酶。淀

粉酶的种类很多，将淀粉水解后的主要产物为糊精的酶称为液化型淀粉酶，此酶水解淀粉时生成的少量麦芽糖和葡萄糖都是 α 型的，所以又称 α 淀粉酶。能将淀粉或糊精水解成葡萄糖的酶称糖化型淀粉酶。等等。

家蚕涎腺有分泌淀粉酶的功能。涎腺淀粉酶的最适PH为7.0，由于食物在口腔里停留时间极短，迅速进入消化管，消化管的PH为9.2~9.8。因此涎腺淀粉酶对淀粉的消化作用不大。摘除涎腺使肠液淀粉酶糖化作用减退，但影响不是很大。

肠液淀粉酶是中肠圆筒形细胞分泌的。肠液淀粉酶的最适PH接近肠液PH，具体数值各报导有差异，堀江等报告为9.2左右，西田等报告糖化反应为8.6，液化反应为10.4，两者综合起来的最适PH为9.6。淀粉酶的分子量比较小，约为13000~17000，以直链淀粉为基质时Km值为 2.6×10^{-3} 微摩尔，对热安定，55℃时活性还相当稳定。维生素C、 Ba^{++} 、 Mg^{++} 和柠檬酸盐对酶活性有促进作用， Cu^{++} 和 Zn^{++} 则有强烈的抑制作用。 Ca^{++} 对酶活性无直接关系，但与热稳定性有关，当溶液中除去 Ca^{++} 时，淀粉酶变得极不稳定，加入 Ca^{++} 后能恢复热稳定性。

脂肪体是家蚕贮藏糖元的组织，绝食后糖元迅速减少，如果重新给予碳水化合物，那么，脂肪体糖元的回复量与所给碳水化合物的营养价值相对应，利用这个办法，比较了淀粉酶活性不同品种的淀粉利用度，发现淀粉酶活性和淀粉利用度之间有很高的相关性(1-1)。

淀粉酶的活性因蚕品种而异，中国品种的肠液淀粉酶活性最强，日本种次之，而欧种品系中某些品种几乎不存在淀粉酶。淀粉酶活性的强弱受遗传基因的支配，活性强对于活性弱是显性。在同一品种中，雄蚕的淀粉酶活性比雌蚕稍强。同一龄期里，眠蚕最低，起蚕后逐渐增强，盛食期最强。在整个幼虫期，酶的作用力随龄而增，以5龄期最

表 1—1 淀粉酶活性不同的蚕品种
绝食再给食后脂肪体糖元的恢复量

蚕品种	淀粉酶 活性	脂肪体糖元含量 (对干物%)			
		绝食	给桑	给糊精*	给淀粉*
大造	+++	0.4	8.4	12.4	10.0
特大造	+++	0.2	10.1	7.0	6.7
100—A	+++	0.3	7.1	6.6	5.0
支107号	+	0.3	5.2	0.6	0.8
K白	-	0.2	9.1	0.3	0.2
分白-3	-	0.2	7.1	0.2	0.2
支103号	-	0.2	5.4	0.2	0.2

* 5龄蚕绝食48小时后，每头给与20毫克的淀粉或糊精，6小时后测定糖元量。

强。此外，营养不良或蚕患病可导致淀粉酶活性降低。

(四) 糖酶

在家蚕的中肠组织里，存在许多分解低聚糖的酶（表1—2），这些酶属胞内酶，因此在肠液里看不到这些酶的活性。各种低聚糖分解酶的最适PH都是弱酸性，和中肠组织的PH很接近。在这些酶中，蔗糖酶的比活性最强，这同桑叶中含有大量蔗糖相适

应。蔗糖酶的最适温度为40℃，热稳定性比淀粉酶差，50℃经60分钟活力减少60~80%。

中肠组织的麦芽糖酶的最适PH在6.5附近，它分解麦芽糖生成2分子葡萄糖。此外中肠组织中还有分解密二糖的α—半乳糖苷酶，分解乳糖的β—半乳糖苷酶和分解纤维二糖的β—糖苷酶等。中肠组织内的各种糖酶将从消化液中吸收来的低聚糖分解成单糖，释放入血液以供各组织器官利用。

(五) 核酸酶

家蚕的消化液中有核酸酶，分解食物的核酸类物质，以获得各种核苷酸。肠液中的核酸酶的活性很强，这种酶已经被提取和精制，酶学性质也得到了研究。该酶的最适PH为10.3，以核酸内切酶的形式进行分解反应。一般生物体内的核酸酶的特异性很强，只能水解核酸而不能水解核糖核酸（RNA）和脱氧核糖核酸（DNA）。但家蚕肠液的核酸酶与众不同，它不仅能无糖特异性地分解RNA和DNA，而且对RNA和DNA的碱基也没有特异性。分解反应的终产物是5'—末端有磷酸基的低聚核苷酸。当以RNA为基质时，反应生成物的大部分是2核苷酸或3核苷酸。

表1—2 中肠组织的低聚糖分解酶的活性及性状

酶	基 质	最适 PH	Km 值	比活性
α—糖苷酶	海藻糖	5.4	$3.0 \times 10^{-3} M$	1.67
	麦芽糖	6.3~6.8	6.6×10^{-3}	1.09
β—糖苷酶	苯基葡萄糖苷	5.0~6.0	$2.6 \times 10^{-4} M$	0.16
	水杨苷		6.5×10^{-4}	0.40
	纤维二糖		5.1×10^{-4}	0.31
α—半乳糖苷酶	密二糖	4.8~5.5	$8.9 \times 10^{-3} M$	1.15
β—半乳糖苷酶	乳糖	5.8~6.3	$3.5 \times 10^{-3} M$	0.33
	硝基苯-β—半乳糖苷	5.8~6.5	1.5×10^{-3}	1.16
β—果糖苷酶	蔗糖	6.4	$1.7 \times 10^{-3} M$	18.70

注：α—糖苷酶具有基质特异性，β—半乳糖苷酶具有非基质特异性。

中肠组织核酸酶的比活性为0.7, 远比肠液核酸酶的比活性(37)低。中肠组织核酸酶的最适PH为9.5, 这也和肠液核酸酶不一样。分子量前者为85000, 后者比前者小得多, 仅22000, 但肠液核酸酶的抗体也能抑制中肠组织核酸酶, 可见两者在分子结构上有类似的地方。根据这些事实推测, 中肠组织核酸酶分泌到肠腔后, 被肠液中的活化因子分解成分子量较小的肠液核酸酶, 提高了活性。船隈(1977)从肠液里分离出了中肠组织核酸酶的活化因子, 发现它是不同于蛋白酶的另一种物质。

(六) 磷酸酶

在家蚕中肠上皮细胞的肠腔侧, 存在着

活性极强的碱性磷酸酶。它的最适PH9.6以上, 这种酶非特异性地广泛地分解磷酸单酯键。中肠磷酸酶有2种同工酶组成, 根据在电泳时的移动速度, 分别称为F型和S型。两种酶型受遗传基因的控制, 已找到了缺乏F型或S型的系统。F型分布于中肠细胞的可溶性部分中, S型分布于微粒中, 最适PH前者为10.1, 后者为11.3。肠液中的磷酸酶性状与S型相似。

用消化液或界面活性剂处理中肠组织的S型磷酸酶, 在电泳中出现不同于F型和S型的新带N型, N型的性状酷似肠液磷酸酶, 因为认为中肠组织的S型磷酸酶是肠液磷酸酶的前驱体。

四、各种营养物质的消化及利用

(一) 吸收和主动转运

营养物质的吸收, 大致可分为被动性和主动性两种不同的转运过程。被动转运包括滤过、扩散和渗透等作用; 主动转运是靠细胞膜上的“泵”逆着电化学梯度把物质从消化管内转运到细胞内, 转运过程中消耗的能量由ATP提供。 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 等电解质的主动转运靠离子泵。其中钠泵, 不仅对钠本身的转运是重要的, 而且对于一些非电解质(如氨基酸)的主动转运也是不可缺少的。

采用体外培养的方法来直接测定家蚕消化管的吸收方式的实验还不多。对天蚕中肠吸收 α -氨基丁酸的测定结果表明, 由肠腔向血液侧的透过速度为17微摩尔/小时, 由血液向肠腔侧的透过速度为0.3微摩尔/小时, 而且吸收作用受缺氧条件的抑制, 证明中肠对氨基酸的吸收是主动转运。

用 ^{32}P 喂蚕, 中肠在食下2小时后, 体液在食下7小时后, ^{32}P 量先后达到最高峰。另外, 在中肠里随着酸溶性磷的减少, 结合到磷脂中的 ^{32}P 逐渐增多。血液也同样先增加无机 ^{32}P , 接着增加有机 ^{32}P 化合物。这一结果证明了营养物质先被中肠吸收, 然后

转运入血液的动态过程。血液中的有机磷化合物是6-磷酸山梨醇。无机磷可能起着平衡中肠和血液浓度的作用。

无论家蚕或天蚕, 消化液的 K^+ 浓度远比血液里的高(1—3), 而 Mg^{++} 和 Ca^{++} 则相反, 血液里比消化液里高。在体

表 1—3 天蚕及家蚕消化管、血液中的离子浓度

昆 虫	离子种类	离子浓度(mM)		
		消化管内容物	消化管组织	血液
天 蚕	K	196.8	174.1	23.8
	Na	1.0	3.0	4.5
	Mg	8.6	35.6	74.6
	Ca	11.0	11.6	25.2
	Cl	14.7	—	6.3
家 蚕	K	149.5	142.0	46.2
	Na	1.3	2.2	1.7
	Mg	29.4	39.6	89.0
	Ca	19.6	24.2	43.4
	Cl	17.5	30.6	19.5

外测定了蚕蚕等8种鳞翅目昆虫的中肠上皮组织的电位差,结果十分相似,都在60~70毫伏之间。十分有趣的是,在体外实验时,倘若除去中肠外测溶液中的钾离子,中肠组织的电位差就急速下降,最后大体等于零。从这一事实可知,中肠里有着一股钾离子流,它从血液侧的肠腔内逆着钾离子浓度而运动。上皮组织的电位差正是依赖这种流动而存在的。这种逆化学梯度的钾离子之所以能流动,是因为中肠组织里存在着离子泵。赤井(1976)发现,中肠杯形细胞的每个微绒毛中嵌有线粒体,而且这一部分的ATP酶活性很强。杯形细胞很可能起着从血液向中肠腔主动转运钾离子的作用。

以前一直认为,营养物质的吸收主要在中肠后部三分之一的地方。最近用 ^{14}C 法测定结果表明,葡萄糖的吸收情况并非如此。葡萄糖的吸收是随着食物在中肠中的移动渐次进行的,而且中肠的前、中部吸收较多,后部吸收较少(图1—6)。这同组织化学观察到的结果十分一致。家蚕的桑叶食下量和消化量随着生长作几何级数的增加,而干物消化率随着龄期的进展不断下降,这种下降与各龄所给桑叶和食下部分的养分含量不同很有关系。由于蚕品种改良的结果,现行品种的1头蚕食下干物量和消化干物量与老品种相比,有了显著

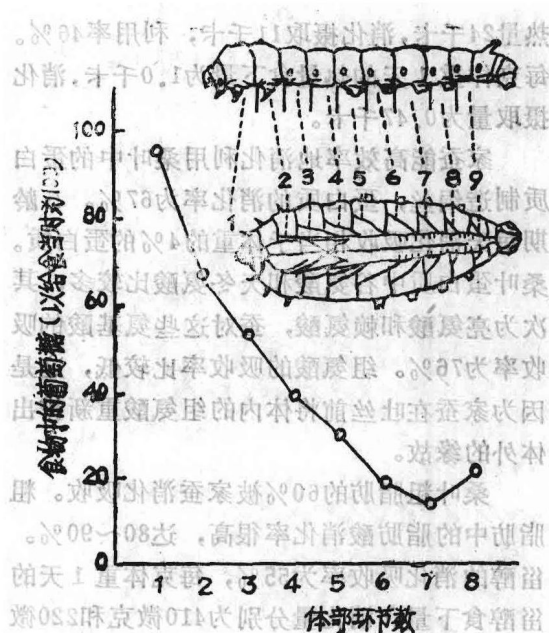


图1—6 中肠吸收葡萄糖的部位测定

的增加,但两者的消化率没有明显差异(1—4)。家蚕各龄食下干物量、消化干物量、消化干物量与体重之间的关系,可用回归式 $Y = bx^a$ (a, b 都是常数)来表示,而且消化干物量和体重之间也存在着同样的公式。5龄期1头蚕干物食下量和消化量为5.7克和2.3克,消化率为41% (浙江1983)。每克体重1天的食下量和消化量5龄初期较多而末期减少,平均值为0.24克和0.11克,和其他各种昆虫的测定结果相似。幼龄期食下

表 1—4 新老蚕品种的食下量、消化量和消化率的比较

项 目	食下干物量(克/头)			消化干物量(克/头)			消化率(%)		
	1917年	1950年	1982年	1917年	1950年	1982年	1917年	1950年	1982年
蚕品种	青熟中果	日115 × 中108	日145 × 中146	青熟中果	日115 × 中108	日145 × 中146	青熟中果	日115 × 中108	日145 × 中146
5龄雌蚕	2.379	4.633	5.483	1.086	1.647	2.383	37.73	35.53	43.46
5龄雄蚕	2.402	3.991	4.895	0.866	1.455	1.985	36.08	36.45	40.53
平均	2.390	4.312	5.189	0.976	1.551	2.183	36.93	36.09	42.02

(资料来源:蚕业科学)

热量24千卡,消化摄取11千卡,利用率46%。每克体重1天的热量食下量为1.0千卡,消化摄取量为0.47千卡。

家蚕能高效率地消化利用桑叶中的蛋白质制造绢丝,蛋白质的消化率为67%。5龄期每天消化吸收相当于体重的4%的蛋白质。桑叶蛋白质中谷氨酸和天冬氨酸比较多,其次为亮氨酸和赖氨酸,蚕对这些氨基酸的吸收率为76%。组氨酸的吸收率比较低,这是因为家蚕在吐丝前将体内的组氨酸重新排出体外的缘故。

桑叶粗脂肪的60%被家蚕消化吸收。粗脂肪中的脂肪酸消化率很高,达80~90%。甾醇的消化吸收率为55%,每克体重1天的甾醇食下量和消化量分别为410微克和220微克。

家蚕肠液中没有纤维素酶,所以不能消化利用桑叶中的纤维素,但纤维素对肠腔中消化酶向食物内的渗透、食物的移动、以及正常排粪等有效。蚕对桑叶中可溶性碳水化合物消化吸收率为41%。其中葡萄糖、果糖等还原糖和蔗糖的消化率极高,为93~97%。淀粉和糊精的消化率在各种间存在着很大的差别,一般欧系品种消化率很低,仅百分之十几,甚至基本不吸收,中日系消化率较高,有的可达40%左右。多缩戊糖不被消化吸收。

灰分的消化吸收率相当低,这是由于家蚕在5龄后半期将吸收到体内的无机物大量地排出体外的缘故。5龄后期随着水分排泄量的增加,水分吸收量也下降,这使蚕体水分率急剧下降,大量排泄无机物对回避体液浓缩、维持体内环境的恒常性是有益的。无机物中的锌的吸收率较高,这与生殖特殊需要锌有关。

维生素B群的吸收率因种类而异,肌醇和叶酸特别高,维生素B₁和核黄素次之。维生素的消化率与其在桑叶中的存在形式有关。

小蚕对水分吸收率很高,1龄期为90%左右,以后随龄期的增长水分吸收率逐渐下降,4龄为70%,5龄为45%,5龄末期肉体外排泄出大量水分。

(三) 营养物质的利用及分配

家蚕在幼虫、蛹、蛾的生长变态过程中,以及在形成丝物质和卵的过程中,如何分配利用吸收来的营养物质的呢?了解这一点是十分重要的。据堀江等的研究,桑叶干物质的38%左右被蚕消化吸收。消化吸收的干物质中的46%(雄)或42%(雌)在幼虫期作为能源消费掉,其余的54%(雄)或58%(雌)积蓄在吐丝前的熟蚕体内。分配到茧层中的比率为25%,积蓄于蛹体中的比率雌的比雄的高,这是因为雌的要造卵和产卵,分配到蚕卵中的量占消化吸收量的10%(图1-7)。在5龄的一星期中,丝腺中绢丝蛋白迅速蓄积,消化吸收的干物质中分配到丝腺中的比例与日俱增。

桑叶热量的45%被蚕吸收利用,吸收热量的37%(雄)或35%(雌)在幼虫期作为能源消费掉,雄的消费率有积蓄的倾向。留存于熟蚕的热量以雌的为多(65%),留存蛹的热量雄的为26%,雌的为24%,分配到茧层的热量雌雄都在25%左右,13%转移到

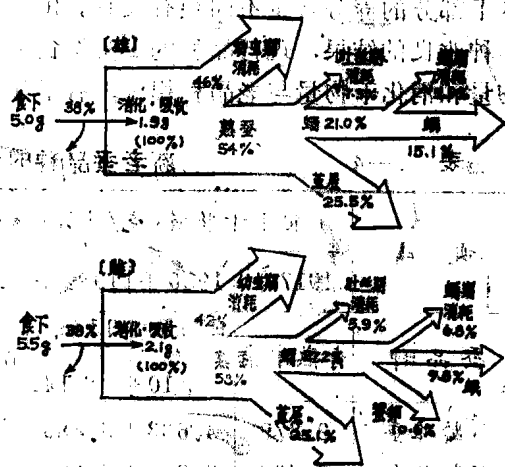


图1-7 家蚕对桑叶干物质的消化利用及分配(平均每头蚕)

蚕卵中, 这个值比干物质向卵的分配率(10%)要高, 显示了卵中较多地含有高能物质。

从家蚕对桑叶碳素的利用情况来看, 其消化吸收率和干物质差不多。作为幼虫期的能源消费掉的碳素占吸收量的28%(雄)和24%(雌), 比干物质低, 其原因不太清楚, 推测与体内极活泼的脂合成有关。幼虫期呼出的CO₂的累计值和碳素的消费量十分一致。留存于熟蚕的碳素量非常高, 达到75%(雌), 16%转移到茧层, 14%分配到蚕卵中。

前面已经提及, 家蚕利用营养物质的特征是高效率地将桑叶含氮化合物转化成绢丝蛋白质。幼虫食下氮素的利用分配情形(图1—8)和干物质、热量及碳素显著不同, 消化吸收的氮素在幼虫期被消费掉的极少, 仅百分之几。消化吸收量的70%(雄)或66%(雌)分配于茧层, 留存于蛹体部分的只有27%(雄)或31%(雌), 雌的消化吸收量的16%分配到蚕卵中,

蚕的氨基酸收支情况同样进行了定量测定。表1—5把氨基酸的消化吸收量和被蚕茧(包括茧层和蛹)回收的量作了比较。在茧中回收到的量比消化吸收量减少的氨基酸

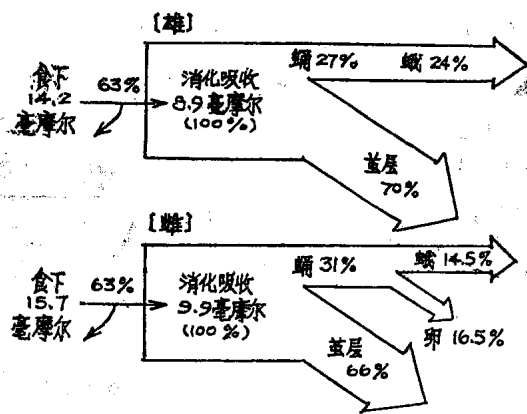


图1—8. 家蚕对桑叶氮素的消化利用及分配 (平均每头蚕)

表1—5. 1头雄蚕消化吸收的氨基酸和留存于蚕茧的氨基酸比较

	氨基酸名称	(a) 消化吸收量 (毫摩尔/头)	(b) 茧中的含量 (毫摩尔/头)	(a) — (b) 差 (毫摩尔/头)
减少的氨基酸	精氨酸	1.660	0.340	-1.320
	天冬氨酸	0.661	0.275	-0.386
	亮氨酸	0.341	0.073	-0.268
	脯氨酸	0.184	0.044	-0.140
	赖氨酸	0.408	0.158	-0.250
	谷氨酸	0.389	0.159	-0.230
	异亮氨酸	0.178	0.056	-0.122
	缬氨酸	0.246	0.135	-0.111
	苯丙氨酸	0.180	0.054	-0.126
	苏氨酸	0.196	0.135	-0.061
	蛋氨酸	0.048	0.015	-0.033
	组氨酸	0.210	0.156	-0.054
	小计(1)	4.701	1.600	-3.101
增加的氨基酸	甘氨酸	0.336	1.866	+1.530
	丙氨酸	0.377	1.263	+0.886
	丝氨酸	0.218	0.719	+0.501
	酪氨酸	0.116	0.249	+0.133
	氨	0.379	0.459	+0.080
	小计(2)	1.426	4.556	+3.130
合 计		6.127	6.156	+0.029

注: 1. 数值以氨基态N的摩尔数表示。
2. 茧包括茧层和蛹体。

是酸性氨基酸和必需氨基酸, 平均每头蚕减少的量以氨基态N 计算为3.1毫摩尔。另一方面, 茧中回收量比消化吸收量增多的氨基酸是构成蚕丝的主要氨基酸: 甘氨酸、丙氨酸、丝氨酸和酪氨酸(氨是胺等物质的分解产物), 这些氨基酸的增加量也约为3.1毫摩尔, 减少量和增加量非常一致。有几位科学家已做过构成丝蛋白的氨基酸在家蚕体内的生物合成过程及其定量的研究, 发现在5龄

蚕体内，酸性氨基酸的氨基在转氨酶的作用下，被用来合成甘氨酸、丙氨酸和丝氨酸。

(沈卫德)

本讲主要参考文献

堀江保宏(1984) <家蚕生化学> 伊藤智夫编 日本裳华房出版 p.61—93

伊藤智夫(1983) <蚕の营养とハエ饲料> 日本蚕丝新闻出版局出版

福田纪文(1983) 蚕丝科学研究所汇报 第31号 p.1—16

福田纪文(1979) <综合蚕丝学> 日本蚕丝学会编 p.192—226

赤井 弘(1976) <昆虫超微形态学> 日本学会出版中心出版

家蚕生理生化讲座(二)

第二讲 营养和代谢

有关蚕的营养学研究,可以追溯到很久以前。早期的研究中心课题是叶质和蚕的生长发育及蚕茧生产的关系,提出了一些有效的稳产措施。但由于桑叶的成分不能任意改变,无法单独确定各种成分对蚕的生长发育的影响,因而无从了解蚕的营养要求。本世纪六十年代以来,由于人工饲料的开发,对控制饲料组成取得了长足的进展,应用顺次除去饲料中个别成分、观察其对蚕的生长发育影响的方法,查明了蚕生长发育所需的营养物质的种类和某些必需营养的最小需要量。用营养条件来控制代谢活性的研究,从

代谢水平上加深了对蚕的营养要求的理解。

家蚕必需的营养物质和其他动物一样,大致可分为蛋白质、脂肪、碳水化合物、维生素、无机物和水等六大类。蚕通过食物不断地从外界取得营养物质,并利用这些营养物质经过一系列化学变化之后建成蚕体,进行生长发育;另一方面,被蚕体摄取的某些物质,经过一系列化学变化之后,释放出能量,并生成一些另外的物质排出体外,上述包括同化作用和异化作用在内的化学变化过程称为物质代谢。

一、蛋白质和氨基酸

(一) 蛋白质的生理功能

蛋白质是构成蚕体的重要组成成分,幼虫的蛋白质含量高达60~70%,其余各发育阶段的蛋白质含量也不低,蛹45%~50%,蛾47%,卵32%。细胞增殖,体壁及围食膜的更新都需要蛋白质。一些特殊蛋白质在蚕体内起着重要作用。例如,酶调节着各种物质代谢的过程;脑激素和滞育激素控制着蚕的生长发育;赤色萤光蛋白能使消化管里的病毒(NPV)失活,增强蚕的抗病力。另外家蚕能够高效率地利用桑叶蛋白质和氨基酸合成丝物质,可以说蛋白质的营养状况如何,在一定程度上直接影响茧丝合成的多少。

实验证明:蛋白质对蚕的营养价值,取决于蛋白质本身的氨基酸组成情况。组成蛋

白质的氨基酸有20多种,其中18种主要氨基酸对蚕的营养价值目前已被查明,根据各个氨基酸的营养及代谢方面的功能,可以区分为必需氨基酸,准必需氨基酸和非必需氨基酸三大类。

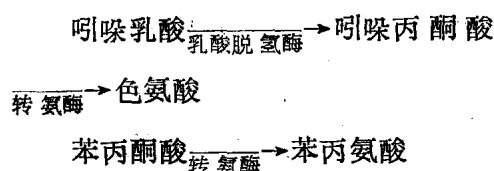
(二) 必需氨基酸

1. 第一组必需氨基酸

属于第一组必需氨基酸的有精氨酸、组氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸、缬氨酸等10种,实验证明:如果饲料中缺乏其中的任何一种,蚕都不能生长,当以蚁蚕为试验材料时,在第一龄中全部死亡,无一能例外地活到第二龄。从营养生化观点看,应该认为这些氨基酸在蚕体内是不能进行生物合成的,或者虽能合成,但合成量远比蚕的需

求量要少,蚕必需从食物中摄取这些氨基酸。当食物中缺乏其中任何一种时,蚕体内的蛋白质合成被抑制,因而停止生长以至死亡。

一些试验证明,蚕体内确实存在某些必需氨基酸的合成过程。向蛹体内注射吡啶乳酸,可诱导产生色氨酸。在营养试验中,添加吡啶乳酸和苯丙酮酸,有部分地代替色氨酸和苯丙氨酸的功能。据此推测:可能在蚕体内发生了如下反应:



在利用蚕的组织匀浆所作的体外实验中,能由瓜氨酸生成精氨酸,由精氨酸生成鸟氨酸和瓜氨酸。后来,对蚕的同位素示踪实验证明了精氨酸能从瓜氨酸生成,但未能证实鸟氨酸会转化成瓜氨酸(图1),这一点很重要,如果家蚕能活泼地合成瓜氨酸,精氨酸就不是必需氨基酸了。在营养试验中,如果用瓜氨酸代替精氨酸,可以达到某种程度的生长。这说明,若给与适当的前驱物质,家蚕就能合成必需氨基酸。然而实际上,家蚕也缺乏这些前驱物质的合成体系,这就是这些氨基酸必需性的实质。

2. 第二组必需氨基酸

如果仅用10种必需氨基酸和脯氨酸作为氮素源,还是养不好蚕的,再加入天冬氨酸和谷氨酸则能促进生长。反之,从氨基酸混合物中除去天冬氨酸或谷氨酸,家蚕经过一

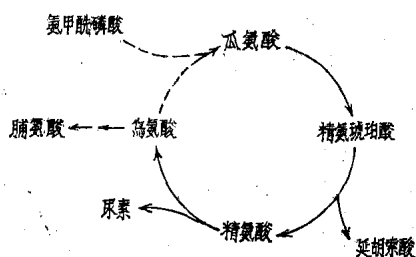
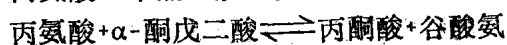
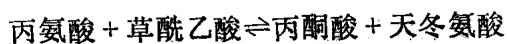
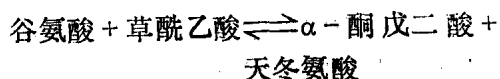


图1 家蚕的鸟氨酸循环 (虚线为大缺的部份)

段时间的正常生长发育后,生长速度渐渐减慢,将两者同时除去时,生长受到显著抑制。即使饲料中存在着充足的丙氨酸、甘氨酸和丝氨酸,添加天冬氨酸和谷氨酸还是有明显的效果。由此得出“天冬氨酸+谷氨酸”为必需氨基酸的结论。

在蚕的丝腺、消化管和脂肪组织中,上列的转氨反应特别活跃。



由此可见,蚕体内的天冬氨酸和谷氨酸不仅可以互相转化,而且可以由其他氨基酸转氨生成,还可以向 α -酮酸转氨生成其他氨基酸。正因为天冬氨酸和谷氨酸处于氨基酸代谢的中心,特别是作为氨基供给体起着重要作用,因此,从食物中大量地摄取是必要的。这两种必需氨基酸在家蚕的营养生化上所起的作用与第一组的10种必需氨基酸不同的,所以另列为第2组。

(三) 准必需氨基酸

现在一般认为蚕的准必需氨基酸只有脯氨酸1种。早期的营养试验结果曾把脯氨酸看作必需氨基酸。后来的实验表明,用缺乏脯氨酸的饲料养蚕,蚕并不是完全不能生长,而是能进行某种程度的缓慢生长,可见脯氨酸对蚕的必要性远较第一组的10种必需氨基酸低,因此将它列为准必需氨基酸。

在营养试验中,鸟氨酸有代替脯氨酸的效果,精氨酸也能部分地代替脯氨酸。另外,给蚕添食放射性精氨酸或鸟氨酸,可以检出放射性的脯氨酸,但没有发现瓜氨酸的生成。上述两方面试验,阐明了鸟氨酸不会转化成瓜氨酸,而是鸟氨酸代谢生成了脯氨酸(参见图1)。蚕体能利用脯氨酸的前驱物——精氨酸或鸟氨酸合成脯氨酸。

蚕体内的脯氨酸合成量是不多的,内源生成量只能部分地满足蚕的需要量,还必须

从饲料中摄取一部分，因此人工饲料中即使增加精氨酸添加量，也仍需添加脯氨酸。虽然鸟氨酸代替脯氨酸的效果很大，但若同时添加少量的脯氨酸，则对蚕的生长有更大的促进作用。

蚕体内瓜氨酸转化为精氨酸的速度，饲料中缺乏精氨酸时是对照的1.4倍，精氨酸和鸟氨酸转化为脯氨酸的速度，饲料中缺乏脯氨酸时分别是对照的3.3倍和1.7倍。这表明存在着营养条件对代谢速度的反馈机构。

蚕体内脯氨酸的代谢去路尚不清楚，但发现用缺乏脯氨酸的饲料养蚕，幼虫发育迟缓，体色略带红色。

(四) 非必需氨基酸

在氨基酸营养试验中，不会因为缺乏丙氨酸、甘氨酸、丝氨酸、胱氨酸和酪氨酸中的任何一种而对蚕的生长产生较大的抑制作用，因此把这些氨基酸称为非必需氨基酸。其中把丙氨酸、甘氨酸和丝氨酸列为第一组，是因为这3种氨基酸能互相转化，而且很容易从天冬氨酸、谷氨酸和酮酸中生成。胱氨酸和酪氨酸只能分别从必需氨基酸的蛋氨酸和苯丙氨酸中生成，所以列为第二组。

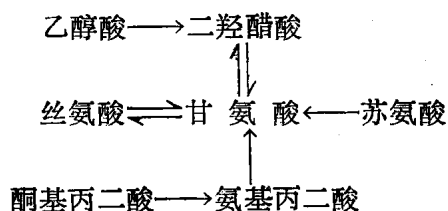
虽然将这些氨基酸列为非必需氨基酸，但并非意味它们在家蚕的营养代谢上不起作用。已发现在含有第一组10种必需氨基酸及脯氨酸的饲料中，加入丙氨酸、甘氨酸、丝氨酸中的任何一种，对蚕的生长都有若干促进作用。当饲料中含有全部必需氨基酸和脯氨酸时，添加非必需氨基酸也同样有促进作用。

蚕体内能合成相当数量的非必需氨基酸，但还不能满足蚕的最佳生长的需要，这一点与脯氨酸略有共同之处。为了谋求蚕的最好生长，添加适当的包括非必需氨基酸在内的所有氨基酸是必需的。

蚕体内存在着活泼的丙酮酸→丙氨酸的反应，丙氨酸转氨酶活性在绢丝腺、消化管和脂肪体内特别高。丙氨酸也能从甘氨酸生

成，但生成量远比从甘氨酸中生成的丝氨酸量要少。丙氨酸还能从丝氨酸生成，其生成量也比从丝氨酸生成的甘氨酸量要少。放射性同位素实验表明，苏氨酸和乙醇酸也能生成丙氨酸，但都是经过甘氨酸途径的。

蚕体内的甘氨酸合成体系已被阐明，其主要途径是：



甘氨酸转氨酶的活性，后部丝腺及消化管较高，血液与中部丝腺较低。氨基供给体主要是丙氨酸，其次为谷氨酸和天冬氨酸，缬氨酸、精氨酸和组氨酸也有一些提供氨基的效果。

甘氨酸与芳香酸结合，一般认为是昆虫解毒机制中的一个重要因素。在蚕的消化管里甘氨酸和安息香酸结合，生成马尿酸后排出体外。在蚕粪和蛾尿中，还发现3-羟邻氨基苯甲酸·甘氨酸抱合体。

丝氨酸除了前述的生成系统外，还存在着3-磷酸甘油→3-磷酸羟基丙酮酸→磷酸丝氨酸→丝氨酸的反应系统。但这个反应系统与3-磷酸甘油用于呼吸系统之间的拮抗关系尚未阐明。甘氨酸、丙氨酸、丝氨酸之间可以互变，但有关的各种酶促反应速率还了解不多。

胱氨酸由蛋氨酸生成，酪氨酸由苯丙氨酸生成。在营养试验中，胱氨酸有节约蛋氨酸的作用，而酪氨酸有节约苯丙氨酸的效果。饲料中这两种必需氨基酸不足时，胱氨酸和酪氨酸的添加效果很明显。

5龄雌蚕对含硫氨基酸（蛋氨酸和胱氨酸）的需求量较雄蚕高，雄蛹的含硫氨基酸分解旺盛，血液羊毛硫氨酸浓度以雌蛹为高，这些说明含硫氨基酸与卵形成有关。

酪氨酸代谢有多种途径（图2）。其一在