

KUNCHONG XUNHUAN XITONG



[美]J.C.琼斯著 蒋书楠译

昆虫循环系统

上海科学技术出版社

Jack Colvard Jones
THE CIRCULATORY SYSTEM OF INSECTS
Charles C Thomas, Publisher
1977

昆 虫 循 环 系 统

〔美〕J. C. 琼斯 著

蒋 书 楠 译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

总发行所上海发行所发行 江西印刷公司印刷

开本 787×1092 1/32 印张 10.75 字数 235,000

1981年7月第1版 1981年7月第1次印刷

印数: 1—3,800

统一书号: 13119·870 定价: (科五) 1.10元

内 容 提 要

本书是国外关于昆虫循环系统的最新专著。全书共分十一章,前六章论述循环系统的解剖学和血淋巴的循环,后五章论述围心细胞、脂肪体和血细胞的生成、类型、功能和免疫性。著者编制了三个附表,关于昆虫心搏速率、血量和全血细胞计数都有非常详细和完整的记录,是从事昆虫血液生理研究的十分重要的基本数据。本书引用的文献资料非常丰富,把有关昆虫循环系统的文献,从十七世纪到1976年作了全面的介绍和评述,使读者对昆虫循环系统研究工作的历史发展进程、现状和今后需要进一步探讨的问题,有比较全面系统的了解。

译者序

昆虫生理学是应用昆虫学的重要理论基础之一。昆虫循环系统的生理,特别是昆虫血液学的研究,随着农药、微生物、寄生性益虫、激素、酶等,以及毒理学、抗病性、抗虫性等害虫防治研究工作中的迅速发展,作为昆虫体内传递各种化学物质的媒质——血淋巴的研究,相应地提到了十分重要的位置。不但可以和医学一样,发展为昆虫的血液诊断学,且从血液的正常和异常的变化,可以测定微生物或寄生性昆虫对害虫致病力或寄生力的强弱,较之用生物测定法更为简捷而正确;同样,也可以测定害虫对微生物的抗病性、或对寄生性昆虫的抗寄生性,以及对农药的抗药性的强弱;并将发展为控制害虫的一个重要途径。此外,昆虫的血液在昆虫分类学上的重要意义,也早已为昆虫分类工作者所重视。

我国昆虫生理学的研究工作,基础比较薄弱。昆虫循环系统,尤其昆虫血液学方面的工作,更是尚在起步阶段,远不能适应农业和植物保护科学现代化的新形势,也不能配合当前害虫研究及防治的实际需要。为提高我国昆虫生理科学的水平,加速培养人才,开展科学研究,有必要及时介绍国外的重要新著作和最新科学成果。

美国J.C. 琼斯博士专攻昆虫循环系统已经三十多年,对昆虫的血液和心搏的研究,贡献很大。1977年出版《昆虫循环系统》一书,是当前昆虫生理学领域中崭新的重要专著。本书收集有关昆虫循环系统的古今文献资料,非常丰富完整,从

1628 年开始发见昆虫心脏以来, 直至 1976 年止的全部文献资料 1,320 余篇, 著者均加以系统整理和全面评述, 并提出了今后需要着重研究的问题和途径, 可为我国从事昆虫循环生理的科研和教学工作者, 节约大量查考文献的精力, 可以全面了解昆虫循环生理研究的历史进程、现状和今后动向。本书著者又编制了三个长表, 罗列 300 多年来关于各类昆虫的心搏速率、血量和全血细胞计数的全部数据, 为非常全面而且极其难得的具体资料, 可供我国研究工作者参考的基本数据。

笔者移译此书, 希望对促进我国关于昆虫循环系统, 尤其昆虫血液学的研究和教学工作的开展与提高, 有所裨益。但由于能力所限, 加以时间仓促, 翻译中谬误不妥之处, 请读者批评指正。

蒋书楠

1981 年 2 月于西南农学院

原 著 者 序

昆虫的心脏自从威廉哈维(William Harvey)在1628年发现有这样一个器官以来,一直在进行研究。由于它的构造复杂,而且能够在许多整体昆虫中很容易看到,还由于它的令人惊异的行为(中央的搏动和心搏方向的周期性逆转),它的活性在蛹期中长时期的正常停止,以及它的对毒物的非凡的抗性等,使昆虫的心脏这个器官,对生物学家具有普遍的兴趣,而对昆虫学家更具有特殊的兴趣。

自从斯旺曼尔丹(Swammerdam, 1669)在十七世纪第一个观察到昆虫的白血细胞以来(见Rooseboom, 1937,关于早期文献的评述),关于昆虫血细胞的文献,已经有了很大的发展。

关于昆虫的循环系统有较诸其他动物—包括脊椎动物在内的任何一个类群,有更多的报导和涉及更多的种类。所以著者的目的就是要就现在已知的资料,作一广泛的探讨。而且要指出还有多少令人兴奋的问题,有待于解答。

本书前六章论述循环泵的解剖学和血淋巴的循环,后五章涉及围心细胞、脂肪体和血细胞。著者还编制了三个附表,关于心搏速率、血量和全血细胞计数,都有非常详细的记录。

在大部分内容中,著者没有将昆虫的循环系统和其他节肢动物作比较,所以,读者应当查考普鲁瑟和勃朗(Prosser & Brown, 1962)、马丁和约亨森(Martin & Johansen, 1965),以及福克森和本纳斯特(Foxon & Bannister, 1974)等人的

著作，可以得到一般循环系统的比较解剖学和生理学的最有用的评述。冯布登勃洛克 (W. von Buddenbrock) 的《比较生理学》第二卷 (1967) 提供了关于无脊椎动物心脏的特别有价值的评述。

目 录

第一章 绪论	1
概说	1
胚胎学	2
第二章 循环泵的解剖学和组织学	6
背血管的解剖学	6
心脏的解剖学	7
心脏的组织学	19
辅搏动器官	33
第三章 心神经和神经血器官	39
概说	39
心侧神经	39
体节心神经	46
神经血器官	50
第四章 循环泵的收缩	53
心脏的收缩	53
心搏的逆转	59
辅搏动器的收缩	63
腹膈的收缩	67
心脏的电生理研究	68
第五章 影响心搏速率的因素	75
胚胎的心搏	75
完整幼虫和成虫的心搏	75
半离体心脏	82
选择的药物和组织匀浆对心搏的影响	94

第六章 血量、循环路径和血压	100
影响血量的因素	104
血淋巴的循环	106
血压	111
昆虫如何利用它的循环系统	112
第七章 吸持细胞和脂肪体	127
吸持细胞	127
围心细胞	128
心内膜细胞	131
散布的集聚细胞	131
食管下体细胞	132
花环细胞	133
吸持细胞的功能	134
脂肪体	134
脂肪体的功能	140
血红蛋白细胞	141
第八章 血细胞的结构和分类	144
原血细胞	146
浆血细胞	148
粒血细胞	149
囊血细胞	151
脂血细胞	152
珠血细胞	153
拟绛色细胞	155
足形细胞	156
蠕形细胞	157
非血细胞物质	157
第九章 血细胞生成	159
全血细胞计数	168

第十章 血细胞的功能	171
胞饮作用	171
吞噬作用	171
包裹作用	175
滋养细胞作用	178
转变为其他组织	178
止血作用	181
血淋巴和表皮的暗化	184
第十一章 免疫性	186
吞噬免疫性	187
体液免疫性	189
附录	195
表 1 昆虫纲的心搏速率	195
表 2 昆虫纲的血量	219
表 3 昆虫的全血细胞计数	248
参考文献	280

第一章 绪 论

概 说

昆虫不同于所有的其他动物，在于成虫的胸部具有分节的六足。昆虫是在庞大的节肢动物门中数量和种类最多的一个类群。它们和其他节肢动物一样，具有显著的壳状外骨骼，一支有神经节的腹神经索，以及一个开式循环系统。所谓开式系统是指在体内没有网络的动脉、静脉、毛细血管和淋巴管传送血液和淋巴。

昆虫所以能成功地成为动物界的一个纲，其部分原因，至少和它不需要循环的体液传送氧到组织中这一事实有关，代之的是以细长银色的气管，将空气直接带给各器官。有了这样一个气管的呼吸系统以及一个非呼吸性的血液，就限制了昆虫可能达到的最大体型。现存昆虫的体长没有超过 13 英寸。

全世界昆虫的种类在 70 万种以上，都具有适应不同需要的循环系统。这个系统包括一个大形的体腔或血体腔 (hemocoel)，其中含有：不同量的水液和溶解的营养物质——血淋巴 (hemolymph)，大多无色的循环细胞——血细胞 (hemocytes)，一支简单而相当长的、穿有小孔的管状原生泵——背血管 (dorsal vessel)，一个或多个位于附肢中或其附近的小形次生泵，有时在腹神经索上有一片宽阔的组织，一个分散很广的吸收或吞噬细胞 (即吸持细胞 athrocytes) 系统，以及一个大形的贮藏和合成组织——脂肪体 (fat body) (Snodgrass,

1935; Wigglesworth, 1972)。

胚 胎 学

循环系统的所有细胞都来源于胚胎中不同时期的中胚层。胚胎通常在离开雌体时受精的、充满卵黄的卵内形成(图 1 A)。细长丝状的精子在卵内变成一个小形的雄性原核,和雌性核愈合形成一个合子核(Counce & Waddington, 1972a、b),经一再有丝分裂形成无数圆形分割核,达到临界数量时,分割核移到卵表,排列成一层胚盘(图 1 B),然后包被在充满卵黄的原生体腔或囊胚腔中(Beklemishev, 1969)。在形成胚盘时留在卵黄中的细胞,即为消黄细胞(卵黄核或卵黄细胞),这些是较小的、血细胞状的、变形虫运动的细胞。有些昆虫少量的胚盘细胞移回到卵黄中,变成次生消黄细胞,通常较原生的大(Counce & Waddington, 1972 a、b)。消黄细胞具有高度吞噬性,能清除胚胎中的死细胞。

胚盘在卵表形成后不久,在腹面的小形扁盘状细胞团显著增厚形成原质团(图 1 C),由此发育成胚带(图 1 D)和胚胎。在原质团形成后不久,出现一纵沟(图 1 E),向内折的细胞形成一个相当长的内层或中胚层管(图 1 E),内层的细胞向两侧分散成细条,增厚并分节成一系列不连续的集团或体节。每一真体节两侧出现一对小形的球状堆(图 1 F、G)。然后在每一体节上迅速出现一个充满液体的次生体腔。大多数昆虫沿胚带腹面两侧可见到小形分节的体腔囊,具有一或二层、偶尔有三层细胞(Ullmann, 1964)。

在外胚层内陷开始形成腹神经索之后不久,可见到清澈无卵黄的神经上窦(图 1 F)。有些昆虫先在胚带的前端出现,再向后端延伸(Bronskill, 1959; Ando, 1962)。当胚胎开始

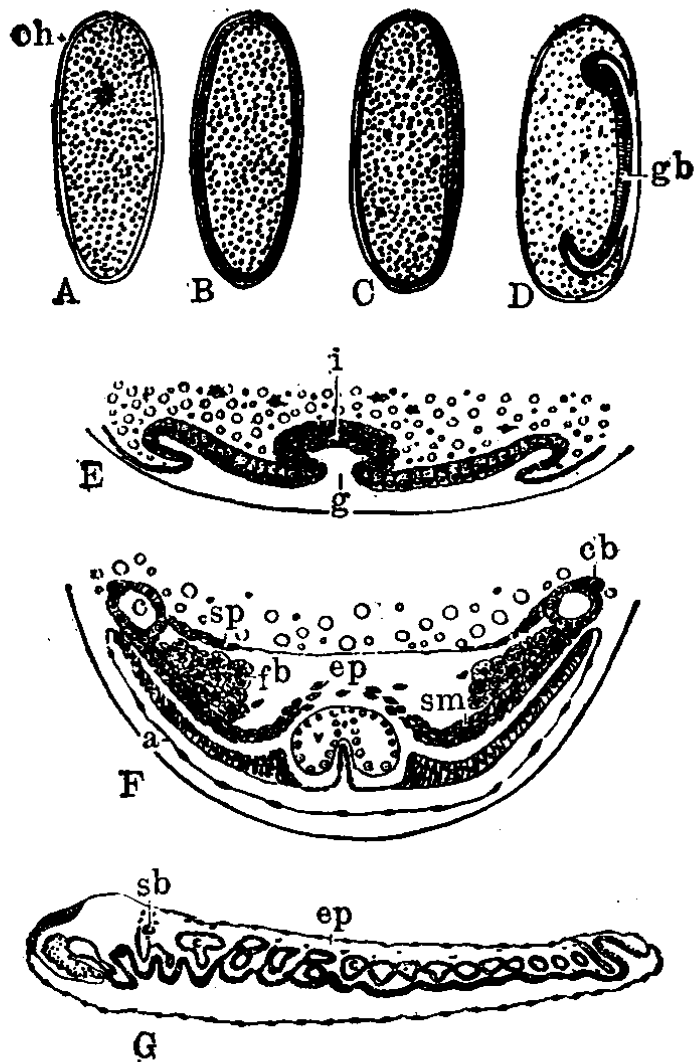


图 1 半模式图示

A. 昆虫的成熟卵充满稠密的球形卵黄小滴并围有一层薄卵壳; B. 胚盘发育期; C. 原基期, 卵右侧腹方增厚, 将形成胚带; D. 胚带沉入卵黄中, 外胚膜开始形成, 羊膜从腹面包围胚胎; E. 胚盘在原肠胚形成期的横切面, 示中央原肠沟和管状内层(中胚层的); F. 发育中的胚胎, 示羊膜、外胚层、腹神经索、体腔、成心肌细胞、脂肪体细胞、脏壁中胚层、体节中胚层、神经上窦和血细胞; G. 胚胎纵切面示食管下体、体腔和神经上窦。

- | | |
|-----------|--------------|
| a——羊膜 | g——原肠沟 |
| c——体腔 | gb——胚带 |
| cb——成心肌细胞 | i——管状内层(中胚层) |
| ch——卵壳 | e——外胚层 |
| sb——食管下体 | ep——神经上窦 |
| sm——体节中胚层 | fb——脂肪体细胞 |
| sp——脏壁中胚层 | v——腹神经索 |

发育时,体腔囊的细胞松散,并以连续的高潮向外分化迁移,形成外骨骼、内脏肌、脂肪体、血细胞、结缔组织、围心细胞和背管。由于体腔囊的细胞移出,体腔囊便不复存在,其中的液体也进入囊胚腔形成胚胎血淋巴。分节的体腔囊的腔和神经上窦愈合,形成主体腔或血腔,这是一个混合体腔 (Snodgrass, 1935; Whedon, 1970)。

原生循环泵或背血管在胚胎中起源于两个完全分开的部位(Korotneff, 1883, 1885)。头端部分来自较小的、未分化的中胚层细胞,位于背方的第二(闰节或触角节的)体腔囊(Hirschler, 1909; Johannsen & Butt, 1941)。第一和第三体腔囊不参与这部分的形成作用(Tiegs, 1949)。背血管的其余部分起源于体腔囊腹方外壁两侧的细胞,有时来自显著大而圆形的、位于周围的成心肌细胞(cb, 图 1 F)。当这些细胞环绕身体两侧向上生长时,可以开始搏动(Dohrn, 1876; Korotneff, 1883)。当生长到达背方时,在中线愈合以前形成新月形。所有节肢动物的背血管的前端和后端部分都是原始分开的,所以必须互相对着生长,形成一条中央的背管。

当背血管形成时,两侧支持的翼肌和围心细胞也在分化。关于蜉蝣和蝗虫的两侧神经在胚胎时期如何沿着整个背血管向下生长的问题,还有待于研究。

在心脏发育过程中,有一小群中胚层细胞在胚胎的前端形成一团特殊的大形双核食管下体细胞(图 1 G),最后变为环绕或靠近食管的吸持冠形细胞(Kessel, 1961)。

在胚胎幼期,当神经上窦形成时,血细胞常立即出现。它们是来源于中胚层中央的薄条,如纱幕一般悬挂在腹神经索上面(图 1 F),这些细胞常常刚从中胚层细条上松散时,便立即散落在血浆中。有些血细胞来源于体腔细胞(Leuzinger et

al., 1926)。在胚胎的血淋巴中可以有几种细胞类型 (Bock, 1939; Jackson, 1939)。血细胞不是来源于外胚层、内胚层、浆膜细胞、消黄细胞、食管下体细胞、心管壁 (Johannsen & Butt, 1941)、胚胎“淋巴腺” (Poulson, 1950) 或鳞翅目成熟胚胎的翅芽周围的中胚层 (Jones, 1970)。

胚胎在卵的腹方从原来的位置环绕卵黄迅速延伸生长。当胚胎在卵中完成一系列复杂的胚动旋转时, 可以见到血腔已逐步延伸, 终至完全包围消化道, 随后不久背面的体壁便合拢 (Counce & Waddington, 1972 a,b)。

黄颈木白蚁 (*Kaloterms flavicollis*) 的血细胞在第二十八天形成, 胚动现象在第三十一天出现, 心脏收缩在第四十一天开始, 若虫在第五十四天孵出。内华达古白蚁 (*Zootermopsis nevadensis*) 在第十五天出现胚动现象, 二十四天背面体壁合拢, 第二十五天开始有心搏, 第二十八天若虫孵化 (Mokerji, 1970)。

几种鳞翅目昆虫在胚动结束时心搏便开始 (Anderson & Wood, 1968)。果蝇属 (*Drosophila*) 的心管在背面体壁合拢后不久, 便开始有节律地搏动 (Ede & Counce, 1956)。但是, 埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 的幼虫从卵内孵化之前至孵化过程中, 心脏都不收缩 (Jones, 1964)。骚扰伊蚊 (*Aedes vexans*) 的心脏在第七十六小时形成, 二十小时后幼虫孵化 (Horsfall et al., 1973)。

第二章 循环泵的解剖学和组织学

背血管的解剖学

虽然有几种昆虫可能实际上没有心脏,但是所有的昆虫都有血体腔和血淋巴,而且大多数在每一个发育阶段有一个背血管或心脏(Jones, 1964)。

背血管在结构上可以分为三个区:(1)一支长形的位于腹部的分室的的心脏,有按节分组的背翼肌支持;(2)一支比较短的、大多不分室的胸部大血管(thoracic aorta);(3)一支短而不分室的头部大血管(cephalic aorta),常在脑前方扩大形成一个囊(图2)。

背血管至少有三种类型:(1)一支简单的直管构造,(2)一个明显的球形器官,(3)一个复杂的分支型的血管。简单的管状血管(图2A)见于缨尾目(Barnhart, 1961)、革翅目(Nutting, 1951)、鞘翅目(Eidt, 1958)和双翅目幼虫(Jaworowski, 1879)。有时在血管上有一个或二个小部分可以扩大(图2B)。球型血管有一列大形发达的分节的室(图2C),可见于许多直翅目(Nutting, 1951)、蜉蝣目(Meyer, 1931)和鞘翅目(Kuhl, 1924)。分支型血管有生于头部、胸部或腹部的一对至多对、左右对称的长管状延伸物,常见于几种直翅目(图2D)(Nutting, 1951)、食毛目(Wedl, 1885)、蜉蝣目(图2E)(Zimmerman, 1880)、鞘翅目(Essig, 1942)、鳞翅目(图2G)(Selvatico, 1887)、少数双翅目(图2F)(Grobber, 1875)以及几种膜翅目(Cazal, 1948)昆虫。

微气管、神经、韧带和结缔组织纤维曾被有些早年的解剖学家误认为心脏的细微分支 (Comparetti, 1800; Lowne, 1870; Dogiel, 1877; Maloeuf, 1933)。

心脏的解剖学

背血管位于腹部的部分通常称为心脏(heart), 位于胸部和头部的部分, 一般称为大血管(aorta) (Newport, 1836~1839; Snodgrass, 1935; Jones, 1964)。

通常只有心脏这个区域具有心门的分节的膨大部, 或称心室。有些昆虫在胸部的大血管上也有心室。心室的数目可有1~12个(表1)。

大血管的构造

胸部的大血管可以有(或无)特殊的支囊, 或明显的结构特点。这些特点主要是: (1)一个简单的垂直背环; (2)中胸及后胸各一个简单的大球形背支囊; (3)在前端有一或二个小形的曲折(图2 F)或(4)一系列2~9或10个小形紧卷的螺圈(图2 H)。

大血管的构造在鳞翅目成虫已经有了详细的研究, 前胸部分一般是一个简单的无心室的区域, 中胸和后胸部分往往比较复杂。背血管伸入胸部向上弯曲形成一个圈(图13 D), 然后再向下经过消化道 (Gerould, 1938)。弯圈的背方一段有时可以扩大并形成一个显著的球形囊(Burgess, 1881; Selvatico, 1887)。这个区域通常由许多管状细丝或蕈体柄悬着在中胸上, 也常由宽阔的肌肉隔膜和大形的气囊在腹方支持(Gerould, 1938)。除大血管的背支囊外, 在后胸可有一个位于背方的大形辅搏动器。这个后胸的搏动囊并不和背血管连接, 虽然 Jones (1964)曾经证明过有联系。

头部的大血管在构造上常有高度的变异。弹尾目昆虫的