

昆虫的变态

郭 鄂

5404

科学出版社

昆虫的变态

——



中国科学院图书馆

昆 虫 的 变 态

郭 鄂

科 学 出 版 社

1965

内 容 简 介

本书主要介绍有关昆虫变态的一般情况，其中包括变态对昆虫适应不同生活环境的重要性，生长与蜕皮的特征，组织分解与组织发生，变态期的物质代谢等；并重点讨论了激素控制变态的过程及其机制；最后简要地列举有关昆虫变态的各种学说。

昆 虫 的 变 态

郭 鄂 著

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门大街 117 号

北京市书刊出版业营业许可证书字第 064 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

1966 年 1 月第 一 版 开本：850×1168 1/32
1965 年 1 月第一次印刷 印张：9 3/4
精装：1—140 插页：3
平装：1—3,960 字数：257,000

统一书号：13031·2031

本社书号：3117·13—5

定价：[科七] 精装本 2.20 元
平装本 1.70 元

前 言

我国是养蚕最早的国家，据估计已经有四五千年的历史。我国人民在很早以前对蚕的生物学就有一定的认识与了解，因而对昆虫变态的概念也是比较清楚的。例如三世纪以前我国的博物学者张华，在他的“博物志”中曾经总结到：“盖蛹者蚕之所化，蛾者蛹之所化”。这几句话形象地概括出昆虫变态的主要特征。后来的古籍中记载，有“木蠹生虫，羽化为蝶”、“桔蠹化蝶”等。这些看法都说明我国古代人民对昆虫变态过程已有一定的认识。

十九世纪以来，我国学者对昆虫变态的研究日趋活跃，如张云泰(1928—1929)对蜡螟变态时肠道变化的研究，陈子英教授(1929)对果蝇成虫器官芽的描述，陈世骧教授对昆虫幼虫类型及其演化的看法(1946)，以及后来他发表的关于昆虫纲的历史演化、变态意义及其类型的学说(1954, 1962)，为我国昆虫变态的理论工作奠定了基础。汤佩松教授等(1946)对家蚕变态时呼吸代谢、氮的代谢，姚鑫教授(1956)关于变态期磷酸酶的变化等等，都是我国学者对昆虫变态有关问题研究比较突出的例子。

解放以后，我国科学工作者对昆虫变态方面的研究，无论从变态的理论意义，以及变态在害虫防治和益虫利用中的实际意义，均有巨大的进展，从书后所收集有关文献中，可以略见一斑。

作者从1959年开始整理有关昆虫变态问题的资料，主要是将自己认为有意义的、或者曾经碰到的问题加以整理，前后凡五阅寒暑。现在看来，学术的整理工作是相当艰巨的。在未进行这项工作之前，有许多问题是模糊不清的；材料整理以后，又发生了许多新的问题，现在仍然是“仰之弥高，钻之弥坚”。

本书中虽有許多资料是比较陈旧的，但它说明了一些基本概念，还是采纳进来；同时适当加入一点新的资料，也是为了说明最

近的趋势。作者并没有企图将有关昆虫变态问题做一个全面的总结,只是把昆虫变态的基本知识,进行了初步的整理。

在整理过程中,主要参考了 Wigglesworth(1950,1954,1959)、Imms(1949,1957)、Шванвич(1949)、Chauvin(1949,1956)、Snodgrass(1954)、Weber(1954)、Pflugfelder(1952)、Bodenstein(1953)、Edwards(1953)、Kühn(1955)、Novák(1959)、李約瑟(Needham, J. 1942)、黃其林(1962)、管致和等(1956)等人的专著及昆虫学的课本。

由于作者学力有限,难免有许多错误和缺点,希望同志们多加指正和批评。

文稿完成后承陈世骧教授、钦俊德教授、陈宁生、刘树森、潘承湘、吳秋雁等同志阅读全部或部分章节,并提出许多宝贵意见,作者在此谨致谢忱。

目 录

前言.....	V
第一章 概論.....	1
变态的定义和范围.....	1
胚胎发育与变态.....	4
孵化·蜕皮·龄期·龄.....	6
幼虫·若虫·蛹·成虫.....	7
成虫器官芽·組織分解·組織发生.....	10
幼虫的类型.....	12
蛹的类型.....	16
小結.....	20
第二章 蜕皮和生长.....	21
昆虫的体壁构造.....	21
新表皮的形成和旧表皮的蜕去.....	25
表皮的几丁质合成和骨化作用.....	28
蜕皮的次数和影响蜕皮的因素.....	33
昆虫的生长.....	35
有关昆虫生长的一些看法.....	42
生长期細胞組織学的变化.....	47
环境因子对生长发育的作用.....	49
成虫的蜕皮、先成現象与幼态持續.....	64
昆虫的滯育.....	66
小結.....	76
第三章 組織分解与組織发生.....	78
体壁的变化.....	80

头部附肢的变化·····	82
足的发育·····	85
翅的发育·····	86
消化系統的变化·····	87
馬氏管的变化·····	92
脂肪体的变化·····	93
絳色細胞的变化·····	95
神經系統的发育·····	95
背血管的发育·····	97
气管系統的变化·····	98
肌肉系統的变化·····	99
生殖系統的发育·····	105
小結·····	110
第四章 变态期的代謝作用 ·····	112
体重和含水量的变化·····	113
无机成分的变化·····	116
磷的代謝·····	117
氢离子浓度的变化·····	122
呼吸代謝·····	124
脂肪的代謝·····	134
蛋白质的代謝·····	140
碳水化合物的代謝·····	150
变态期有关一些酶系的变化·····	156
小結·····	165
第五章 激素对变态的控制 ·····	167
神經分泌細胞及其作用·····	172
心側体及其作用·····	184
咽側体及其作用·····	186
胸腺(前胸腺)及其作用·····	199
环腺对高等双翅目昆虫变态的作用·····	213

激素控制蛻皮与变态的机制及其学說	217
小結	232
第六章 昆虫变态的类型	234
Handlirsch 的昆虫变态类型	234
Imms 的昆虫变态类型	235
陈世驤的昆虫变态类型	236
Ежиков 的昆虫变态类型	239
Weber 的昆虫变态类型	239
作者对昆虫变态类型的看法	241
小結	242
第七章 有关变态的学說	244
Berlese-Imms-Jeschikov (Ежиков) 的学說	244
Poyarkoff-Hinton 的学說	247
陈世驤的学說	249
Wigglesworth 的学說	254
Novák 的学說	255
作者的初步意見	256
小結	260
参考文献	261
中名索引	298
学名索引	301
名詞索引	304

第一章 概 論

当我們在田野或公园里,看到了花丛中翩翩飞舞的蝴蝶,忽上忽下,忽前忽后。我們一面欣賞它們的輕盈的姿态,美丽的身影;一面会惊奇大自然里各种生物,具有許多奇妙的样子。如果再稍微注意研究一下,这些蝴蝶是怎样变成的?我們將更加惊奇。原来它們是在植物上咬食叶子的大青虫变成的。这些蝴蝶把卵产在植物叶子的背面,不久从卵內孵化出小的青虫,不停地取食,身体逐渐长大。小的青虫蜕了几次皮,就长成象小孩子手指那样粗細。等到它們吃饱了,生长到一定大小,就寻找一个安静的場所,身体卷曲,口內吐出細絲,从后面将身体兜住。不久青虫身体縮短,再蜕一层皮,就变成一个蛹。从外表看来,蛹不象青虫,有复眼,有翅芽,但这些器官沒有作用。蛹不食,不动,口器、足、翅等都和身体紧紧粘在一起,不能分开。过一些时候,蛹壳輕輕破裂,从壳內爬出一个柔軟灰白的虫子。这只小虫子吸入大量的空气,四翅、六足、口器等很快地伸展开来,翅上、身体上斑紋也出現了,身体各部逐渐变硬。不久美丽的蝴蝶就飞到空中去。

从一条能爬动的、长椭圆形的、只能咬食叶子的大青虫,經過一个不动不食的蛹期,就能变成一只能够飞翔的能吸收花蜜的蝴蝶,所起的变化有多大!自然界里許多奇妙的景物多么吸引人!研究昆虫的人,把这种外形上、生活习性上、行为和本能上从低級到高級的变化过程,称为变态。昆虫有变态特性,所以能巧妙地适应不同的生活环境。

变态的定义和范围

什么叫变态?我們應該首先搞清楚的一个問題。根据 Imms

(1949)的說法：变态是昆虫最突出的特征之一，它們一般从卵中孵出时，幼虫在形态上与成虫完全不同。为了要达到成虫阶段，在生长发育过程中，經過形态上的变化，这种現象总称为变态（参考吳維均等譯本）。Handlirsch(1928)、Wigglesworth(1953)兩人皆认为变态是幼虫变为成虫时的显著的形状改变，不論是經過一次最后蛻皮，或經過两次蛻皮，中間有一个蛹期。蛹的形成标志着变态的出現，蛹最好认为是第一齡的成虫。Wigglesworth(1954)又写道：昆虫胚胎內埋藏着成虫和幼虫两个潜伏的有机体。当发育进行时，幼虫有机体逐漸分化、孵化而生长。成虫有机体保留在潜伏的、鑲嵌的、看不見的状态。当幼虫完全长成后，幼虫有机体逐漸消失，成虫有机体逐漸分化，这种变化称为变态。

据 Шванвич(1949)的意見：变态，即有机体結構在个体生命这部分內所发生的变化，也是最可作为昆虫胚后发育的特征，……在昆虫中，变态几乎很普遍，各类型区别很大，当幼虫变为成虫时，有机体結構的改造常常是非常惊人的(参考方三阳譯本)。

Chauvin(1949)对变态所下的定义是：昆虫生理的特有現象之一，是周期性的蛻皮，假使蛻皮与成虫形式特征的发展同时发生，就称为变态。他又說，变态这个名称包括一切由于最后一次的蛻皮，連同生殖器官的发育而产生的形态上的显著改变。同时在Chauvin的俄文譯本上，Павловский 注释：昆虫从由卵孵化的幼虫起，到成虫出現为止的，所有一切变化过程的总和，称为变态(参考忻介六等譯本)。

Bodenstein(1953)认为在发育过程中部分幼虫构造的破坏分解，成虫器官芽建造为成虫构造的发育过程的完成，或者幼虫器官直接变为成虫的过程，在蛻皮后出現成虫的特征称为变态。Etkin(1955)給变态的定义是：在胚后发育的一个特定的时期內，非生殖性結構发生显著的发育上的变化。李約瑟(J. Needham, 1950)給了变态一个范围：幼虫有机体轉变为成虫时形态的总的变化。

上面稍为摘引了一部分生物学家和昆虫学家的看法。我們知道，昆虫从卵到成虫期的发育过程，称为胚后发育期。变态是昆虫

胚后发育的重要特征之一,昆虫幼期具有蜕皮的能力,如果蜕皮后出现了成虫的特征,这一剧烈变化发育过程就称为变态。昆虫胚后发育期中,经过几次蜕皮后,幼虫器官、組織等进行分解(組織分解),成虫的器官、組織的出现和生长、分化的过程(組織发生)也属于变态的主要特征。所以,幼虫变为成虫期间,所有的外部形态上、内部构造上、生理机能上、生活习性上、行为和本能上一系列的剧烈变化总和,称为变态。

前面所谈到的青虫变为蝴蝶的改变,水中孑孓最后变为能吸血的蚊子的变化,以及毁灭农作物的蝗蛹变为有翅蝗虫的变化,我们可以看出,这些虫子幼期不能飞动,长大了就变成有翅的成虫,飞来飞去。又如孑孓生活在水里,取食水里的杂物,自由泳动,但经过一个蛹期变化后,成虫就飞翔到陆地生活,吸取动物的血液或植物的体液为生。蚊子获得自己的生活能力,失去了孑孓的特性。因此,这种变化是由低级到高级、由简单到复杂的进化过程。

关于变态所包括的范围,我们从两方面来讨论。按照广义的变态意义看来,变态系指从卵孵化为幼虫后,一直到羽化为成虫时所有的变化;所以变态的范围与胚后发育是一致的,两者有共同的生活时期,变态强调生活方式与形态的改变,而胚后发育着重卵孵化以后的发育过程。狭义的变态范围特别是指老熟幼虫变为成虫时所发生的剧烈改变,有的蜕皮两次,中间经过一个蛹期;有的蜕皮一次而直接变为成虫。依照狭义的变态范围看,变态不包括幼虫的生长发育与形态改变,只是强调为了达到成虫特征所出现的改变,所以变态是胚后发育的一个特别的阶段,本文所讨论的变态乃是按照广义的变态范围来谈的。

正如上文所引述的,变态的定义与范围各人的看法是不一样的。有的偏重变态的发育过程,有的强调变态所发生的改变。变态最突出的特征是幼虫变为成虫时所发生的变化。但这些变化并不是突如其来的,而是有一定积累过程。例如翅芽,不论它是外生或内生,都是在每一龄期逐渐生长并发生一定的变化,到了化蛹期或羽化时,才能变为能飞翔的翅。

昆虫具有变态现象，变态是昆虫的重要特征之一。在系统发育和个体发育过程中，昆虫的生活环境的变化是非常巨大的，昆虫逐渐获得变态的形式，而能巧妙地适应生活中各种变化条件，这是昆虫在长期历史发育过程中受环境因素作用的结果。在地球上生物界中昆虫的种类繁多，并占有很大的生活优势，这是同昆虫获得变态的特性分不开的。有人说：变态的适应价值在于：对某一生活方式适应的幼虫结构的特化性，转变而成对另一生活方式适应的成虫结构的特化性(Etkin, 1955)。除昆虫类有变态现象外，脊椎动物的两栖类以及低等无脊椎动物的寄生蠕虫类等也有变态的特性。

昆虫所具有的变态特性的性状，完全由身体内遗传物质所控制。但这些特性在生长发育过程中，如何按次序地一一表现出来，昆虫内分泌系统所分泌的激素起了调节和控制的作用。

在讨论昆虫变态时，我们将涉及有关变态的一些问题，如生长、蜕皮等，以及变态过程中幼虫组织的分解、成虫组织的发生，变态期物质的代谢，有关变态的内分泌器官与激素调节的机制，最后还介绍一些昆虫变态的学说。

最近二三十年内，关于昆虫变态的专门著作较多：如李约瑟(1942)的专著中，谈到昆虫变态的生化过程。Pflugfelder (1952, 1958)的昆虫发育生理、Wigglesworth 的昆虫变态生理、Snodgrass (1954)的昆虫变态、Russo-Gaia(1960)的变态的生物化学等。其他如 Bodenstein(1953)的胚后发育、Chauvin(1949, 1956)的蜕皮与变态、Шванвич(1949)课本中的胚后发育期、Imms (1949, 1957)与 Weber(1954)、Kühn(1955)书中所写变态部分，特别是 Novák (1959, 1960)的专著昆虫激素中详细地讨论了变态与激素。这些作者皆进行了总结工作。这些专著颇有阅读、参考的价值。

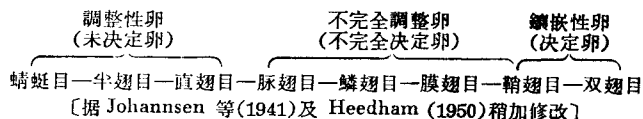
胚胎发育与变态

Berlese(1913)、Imms(1936, 1947)等认为昆虫变态的类型，决定于昆虫孵化时胚胎发育的程度。照他们的说法，有一类昆虫如

蝗虫、蜉蝣等在卵内胚胎发育期较长，胚胎发育程度比較高級，离开卵壳时身体各部分生长比較完善，所以在胚后期逐渐变化为成虫。另外一些昆虫，如蒼蝇、家蚕等胚胎发育期較短，发育程度較低，出卵后要經過大量儲存食物阶段，再經過“第二次胚胎发育阶段”（蛹期），才能变化为成虫。Wigglesworth(1950)曾經說，变态可以认为是一种重复的胚胎发育。上面这些看法，虽然代表一部分人对变态的多种多样类型的意見，但可以看出胚胎发育与变态有密切关系。

根据 Seidel(1924—1952) Krause(1934—1953)等人的工作，昆虫卵在胚胎发育的决定上有三个类型：一类称調整性卵（未决定卵），当卵产出时胚胎的外形尚未决定，如果減去一部分胚細胞，其他部分仍然可以发育成小型胚胎。例如蜻蜓 *Platycnemis* 的卵，在刚产出时結扎卵的中央，一半的胚胎細胞发育成細小的胚胎。有一类卵在产出时已进行半决定状态，例如蜜蜂、黃粉虫等，所有未来各部分器官已基本上决定，不能进行調整，但在卵产出后 6—12 小时以前，移去卵前端的五分之一，还可以发育成一个短小的胚胎，这一类卵称不完全調整卵（不完全决定卵）。第三类卵在产出时形成各部分的原生质已經决定，卵内任何部分遭受损伤，就不能形成一个完全的胚胎。这一类卵称鑲嵌性卵（决定卵），如蒼蝇、果蝇、丽蝇等以及鞘翅目的馬鈴薯甲虫、銀甲虫 (*Agelastica*)、鳞翅目的粉蛾等。

昆虫卵的調整特性的研究工作还不多，特别是半翅目的卵尚未有报导。依据 Johannsen 等(1941)以及李約瑟 (1950) 的意見，将昆虫綱内卵的三种类型归納如下：



調整性卵是不全变态类昆虫的特征，而不完全調整性卵和鑲嵌性卵是全变态类卵的特性。在調整性卵中，昆虫的胚細胞完全变为幼体的組織和器官。但在鑲嵌性卵内，胚細胞发育成两部分：

一部分变为幼虫的組織和器官，一小部分发育成为成虫的細胞。后者呈成虫器官芽的形式，潜伏于幼虫組織內，等到幼虫組織长大衰老时，这部分胚細胞再长大分化为成虫的組織。在果蝇胚胎发育早期的胚盘上，出現特別的“成虫区域”。这些細胞对輻射的伤害作用比“幼虫区域”更加敏感。“成虫区域”被伤害后，不仅成虫器官可能产生缺陷，而且可能使得成虫器官复化。这就表示了镶嵌性卵中成虫的器官尚未最后定形。幼虫器官与成虫器官的决定是在不同的时期：幼虫的在受精时已經决定，而成虫器官的决定是在胚带期(Geigy, 1931)。

孵化 · 蛻皮 · 齡期 · 齡

昆虫胚胎在卵內发育完成后，在适宜环境条件下，就要破卵壳而出。幼体破卵壳而出的过程称为孵化。許多昆虫体表有一些暂时性的构造能刺破卵，或者依靠身体蠕动来挤破卵。鳞翅目等幼虫能用口器咬开卵壳。有的卵壳构造上有特別薄弱的沟縫，半翅

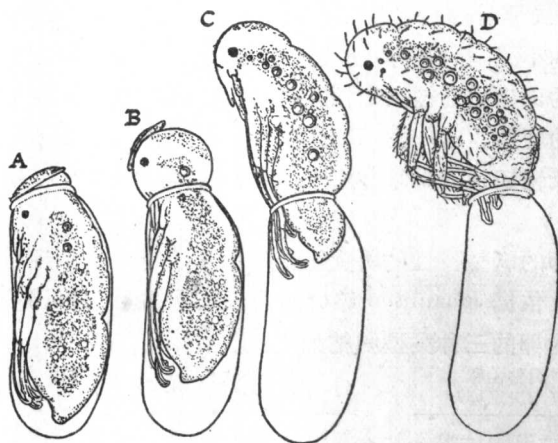


图 1 臭虫的孵化 (仿 Sikes 与 Wigglesworth, 1931)。

- A. 卵盖刚被推开，腹部与腸道向头部产生蠕动的波，腸道中有少許气泡。B. 繼續蠕動，头部膨大从卵中伸出。C. 快要离开卵壳的幼虫，开始强烈地嚙下空气。D. 胚壳已經开裂并向后滑，以致体表刚毛直立，气管充满空气，幼虫吞嚙空气。

目的若虫就可以頂开卵壳。蝗虫的幼蝻头頸处有一伸縮軟膜，在孵化时充滿体液来推頂卵壳破裂。还有一些昆虫在孵化时能咽入大量空气或羊膜液，增加身体体积来冲破卵壳(图1)。

幼虫体表是坚硬的外骨骼，所以生活到一定程度后，需要蜕皮，方能生长。蜕皮是皮細胞分泌出新表皮，而将旧皮蜕去的过程。蜕下的旧皮称为蜕。两次蜕皮之間的阶段称为齡期；在两次蜕皮間昆虫的虫态称为齡。所以从卵中孵化出来的幼虫是第一齡，第一次蜕皮后是第二齡，第二次蜕皮后是第三齡。因此計算虫齡是用蜕皮次数加一而得。

幼虫·若虫·蝻·成虫

昆虫从卵孵化出来后，能自由活动，寻找食物。但身体比較小，各部分器官还未发育完成。需要生长到一定程度后，即蜕去外皮。幼齡經過若干次蜕皮后，长出能飞翔的翅，成为成熟的个体，可以产生后代。从幼小虫态蜕皮长大，变为成熟能生殖的虫态，就是完成了变态。在昆虫中有几种变态类型。有的昆虫从卵孵化后，身体长大到一定程度，就开始蜕皮。整个昆虫生活期間能不断蜕皮。年幼的个体經過蜕皮而生长成熟，生长成熟的个体仍然繼續蜕皮。昆虫終身无翅芽或翅。这是一种最原始的变态型式，称为原变态。性未成熟的、无翅芽的幼期虫态称为原幼虫。如衣魚、炉蚋、弹尾虫等都属于这一个类型。有的昆虫如蝗虫代表一种类型，它的幼期叫做蝗蝻。小的蝗蝻仅有翅芽，不能利用来飞翔，它的內部生殖器官未成熟。但是蝗蝻生长到第五齡时，經過最后一次蜕皮，蜕皮后翅就完全长成，能用于飞行，成熟的个体能进行生殖活动。这种幼体直接羽化变为成虫，內部器官不經過剧烈变化的类型叫作半变态，又称直接变态或不全变态。半变态包括蜻蜓、蝗虫、蜉蝣、臭虫、虱子、蜡象、蟬、蚜虫。半变态类的幼期虫态，翅未完全长成，不能进行生殖的，叫做若虫。在水中生活的叫稚虫。

另外一些昆虫如家蚕、蚊子、蒼蠅等，幼小虫态不能直接变为成虫，幼体生长完成后，要經過一个不动不食的蛹期，內部构造經

过剧烈的改造，才能变为有翅的成虫。这种变态的类型称为全变态，或称间接变态(图2)。全变态类的翅芽内生的幼小虫态叫做幼虫。幼虫经过最后一次蜕皮而变为蛹。全变态类幼虫变为蛹的过程称为化蛹。蛹再蜕皮后才变为成熟的个体。所以将蜕皮后翅完全长成、能进行生殖的最末一次蜕皮叫做羽化，不论全变态或半

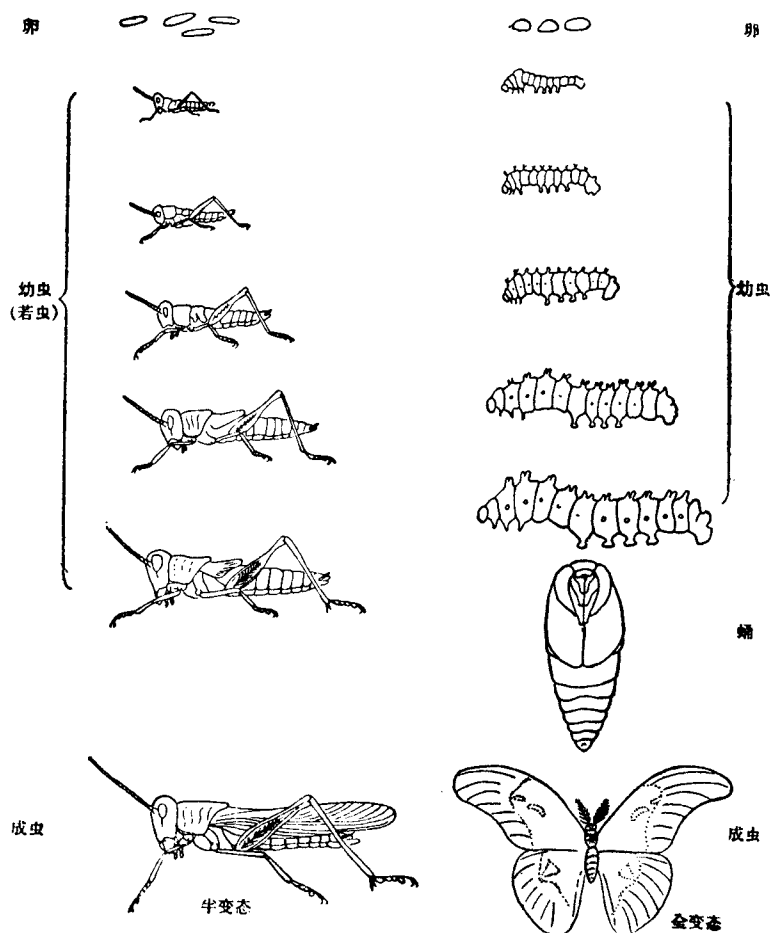


图2 全变态和不完全变态的模式图(著者原图)。