

保幼激素 与 昆虫变态

何倩毓 著

BAOYOU JISU YU
KUNCHONG BIAANTAI



化学工业出版社

保幼激素 与 昆虫变态

何倩毓 著

BAOYOU JISU YU
KUNCHONG BIAANTAI



化学工业出版社

· 北京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

保幼激素与昆虫变态/何倩毓著. —北京: 化学
工业出版社, 2018. 2

ISBN 978-7-122-31095-8

I. ①保… II. ①何… III. ①保幼激素②昆虫-变态
IV. ①Q57②Q96

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 292293 号

责任编辑: 邵桂林

责任校对: 边涛

装帧设计: 王晓宇

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)

印 装: 大厂聚鑫印刷有限责任公司

850mm×1168mm 1/32 印张 8 $\frac{1}{4}$ 字数 157 千字

2018 年 2 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询: 010-64518888 (传真: 010-64519686) 售后服务: 010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

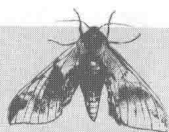
凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 68.00 元

版权所有 违者必究

前言

FOREWORD



昆虫对人类有无法估量的重要性。它们既是我们在地球上的主要竞争者，同时又是人类生存不可或缺的朋友。一方面它们损毁人类的粮食，破坏房屋建筑，传播多种危险性疾病，但另一方面它们有很多有益昆虫又为作物传粉，且抑制很多害虫的大发生，还可分解大量的废物，并把它们送回到土壤中去。昆虫之所以能产生如此巨大的影响，主要由于它们具有惊人的种类和个体数量（种类可达1000万种，约占全球生物多样性的一半；从个体数量来说，一个蚂蚁种群可达50万个个体，一棵树上可以有蚜虫10万头）。除此之外，昆虫能适应几乎所有的栖息环境，从干旱的沙漠到淡水湖泊，从80℃的火山性温泉到-20℃的北极苔原。昆虫的这种分布之广、种类之多、数量之大、适应性强等特点被证明是与昆虫的生长发育方式密切相关的。

昆虫在生长发育形态上要经历多次的变化，多数种类都要经过卵、幼虫，甚至蛹的阶段才可变为成虫。昆虫这种普遍从幼虫状态变为成虫状态的变化过程称为变态。发现昆虫变态受激素的控制，并逐渐引起人们的兴趣，是20世纪20年代至30年代的事。与变态有关的激素的化学结构在20世纪60年代中期也已弄清，同时对这些激素的利

用已渐趋可行。这些成果同其他研究领域的进展相配合，使得一向被认为是神秘的昆虫变态，在某种程度上能从激素的水平开始取得统一的解释。到 20 世纪 90 年代，分子生物学中很多新技术与新方法的开发和应用，使得昆虫体内一些关键基因得到克隆及测序，并从基因的表达与相关的研究中，对激素以何种机理控制昆虫的变态不断得到深化。这些进展进一步在害虫治理和益虫利用中得到了应用，如通过添加激素类似物或通过转基因技术促进或抑制激素下游靶基因表达，能有效地改变昆虫的生长发育，达到害虫防治以及益虫利用的目的。

本书在广泛收集、分析和整理国内外有关昆虫变态与激素调控的文献资料、科研成果和研究进展的基础上，结合自己的研究成果，重点介绍保幼激素对昆虫变态发育调控的分子机制。全书共计 4 章，即第一章昆虫的变态与发育、第二章昆虫变态的相关调控激素、第三章保幼激素调控昆虫变态发育的分子机制、第四章昆虫激素类似物及转基因技术与害虫防治。全书涉及昆虫生理学、昆虫生物化学与分子生物学、昆虫遗传学等多门学科知识，可供昆虫学研究领域的研究生、教研人员以及植物保护学领域的研究人员、技术推广人员等参考。由于笔者学识水平有限，书中不妥之处难免，敬请读者斧正。

在本书即将出版之际，诚挚感谢黑龙江八一农垦大学动物科技学院的支持；感谢国家自然科学基金（31501899）、

黑龙江省自然科学基金（C2016040）、中国博士后科学基金（2016M591558）、黑龙江八一农垦大学“青年创新人才”项目（2016-KYYWF-0167，CXRC2016-07）、黑龙江八一农垦大学博士启动基金（XYB2015-07）的资助。

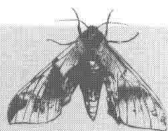
何倩毓

黑龙江大庆

2018年1月

目录

CONTENTS



第一章 昆虫的变态与发育	1
第一节 变态的定义和范围	1
一、变态的定义	1
二、变态的范围	3
第二节 变态的类型	3
一、增节变态	3
二、表变态	4
三、原变态	4
四、不全变态	5
五、全变态	7
第三节 昆虫的胚后发育	9
一、蜕皮与生长	10
二、孵化、蛹化及羽化	12
本章小结	15
参考文献	16
第二章 昆虫变态的相关调控激素	17
第一节 促前胸腺激素	18
一、促前胸腺激素的化学组成	19
二、促前胸腺激素的作用方式	22
三、促前胸腺激素的释放调控	26

第二节 蜕皮激素	27
一、蜕皮激素的化学结构	27
二、蜕皮激素的生物合成	29
三、蜕皮激素的代谢	35
四、蜕皮激素的生理功能	36
五、蜕皮激素调控蜕皮的分子机制	40
第三节 保幼激素	43
一、保幼激素的化学结构	45
二、保幼激素的生物合成	47
三、保幼激素结合蛋白	61
四、保幼激素的代谢	62
五、保幼激素的生理功能	64
本章小结	69
参考文献	71

第三章 保幼激素调控昆虫变态发育的分子机制 ... 85

第一节 保幼激素受体概述	86
一、Methoprene-tolerant (Met) 的发现及鉴定	86
二、果蝇 Met 和 Gce 在 JH 信号传递过程中功能冗余	91
三、膜受体	116
第二节 JH 反应元件的鉴定及结合蛋白的筛选	117
一、材料与方法	118
二、实验结果	131
三、总结与讨论	137
第三节 Met 亚细胞定位调控的分子机制	143

一、 JH 调控 Met 亚细胞定位	144
二、 Met 入核调控机制的研究	149
第四节 Met 与 JHRR 结合能力调控的分子机制	172
一、 材料与方 法	174
二、 实验结果	176
三、 总结与讨论	181
第五节 保幼激素对昆虫变态发育调控的分子模型	182
一、 JH-Met-Kr-h1-Br 信号通路	183
二、 JH-Met-Kr-h1-E93 信号通路	187
第六节 保幼激素和蜕皮激素的交互作用	189
本章小结	193
参考文献	195

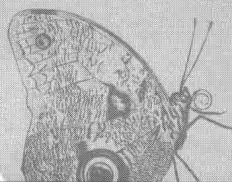
第 4 章 昆虫激素类似物及转基因技术与害虫防治

.....	211
第一节 保幼激素类似物与害虫防治	212
一、 保幼激素类似物的研究开发	212
二、 保幼激素类似物对昆虫的生理作用	217
三、 抗保幼激素（早熟素类似物）	219
第二节 蜕皮激素类似物与害虫防治	220
一、 蜕皮激素类似物的研究开发	220
二、 双酰胺类杀虫剂的作用机制	224
第三节 转基因技术与害虫防治	226
一、 转基因昆虫与害虫防治	227
二、 转基因植物与害虫防治	232

三、昆虫杆状病毒与害虫防治	239
本章小结	247
参考文献	248

第一章

昆虫的变态与发育



第一节 变态的定义和范围

一、变态的定义

什么是变态？这是我们首先应该搞清楚的一个问题。

当我们在田野或公园里，看到花丛中翩翩飞舞的蝴蝶，欣赏它们轻盈的姿态、美丽的身影时，我们是否想过这些蝴蝶是怎样变成的？仔细观察的话，其实它们是由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，不久从卵内孵化出小的青虫，经过不停地取食，身体逐渐长大。小的青虫蜕了几次皮，就长成像小孩子手指那样粗细。等到它们长到一定大小，便寻找一个隐蔽的场所，身体蜷曲，口内吐出细丝将身体包裹。不久青虫身体缩短，再蜕一层皮，就变成一个蛹。从外表看，蛹不像青虫，它不食不动，口器、足、翅等都和身体紧紧粘在一起，不能分开。过一些时候，蛹壳轻轻破裂，从壳内爬出一个柔软灰白的虫子。这只小虫子吸入大量的空气，四翅、六足、口器等很快伸展开来，翅上和身体上的斑纹也出现了，身体各部逐渐变硬。不久就出现我们看到的美



丽的蝴蝶。从一条能爬动的、长椭圆形的、只能咬食叶子的大青虫，经过一个不食不动的蛹期，就能变成一只能飞翔能吸收花蜜的蝴蝶。这种在外形上、生活习性上、行为和本能上从低级到高级的变化过程，称为**变态**。

关于变态的定义，许多昆虫学家都给出了他们的看法。根据 Imms (1949) 的说法：变态是昆虫最突出的特征之一，它们一般从卵中孵出时，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，经过形态上的变化，这种现象总称为变态。Handlirsch (1928)、Wigglesworth (1953) 两人均认为昆虫由幼虫变为成虫不论是经过最后一次蜕皮，或是中间有一个蛹期而经过两次蜕皮，变态指的是虫体形状的显著改变。蛹的形成标志着变态的出现，蛹建议被认为是第一龄的成虫。Wigglesworth (1954) 又写道：昆虫胚胎内埋藏着成虫和幼虫两个潜伏的有机体。当发育进行时，幼虫有机体逐渐分化、孵化而生长。成虫有机体保留在潜伏的、镶嵌的、看不见的状态。当幼虫完全长成后，幼虫有机体逐渐消失，成虫有机体逐渐分化，这种变化称为变态。所以，幼虫变成成虫期间，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。

除前面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，以及毁食农作物的蝗蛹变为有翅蝗虫的变化，都是常见的昆虫变态现象，这种变化都是由低级到高级，由简单到复杂的进化过程。

二、变态的范围

关于变态所包括的范围，有广义的和狭义的两方面。广义的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，它与我们后面要提到的胚后发育是一致的，两者有共同的生活时期。但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（末龄）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；有的蜕皮一次后直接变为成虫。按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阶段。本书所讨论的变态主要是围绕狭义的变态范围。

第二节 变态的类型

根据成虫与幼虫体态的分化、翅的发生，以及幼虫期对生活环境的特殊适应和其他生物学特性的分化，可把昆虫的变态分为 5 大类。

一、增节变态

增节变态（anamorphosis）是昆虫纲中最原始的变态类型，节肢动物中的三叶虫纲、甲壳纲及多数多足纲也都属于该变态类型。其特点是由幼期发育到成虫期腹部的体



节数随蜕皮次数的增加而增加。初孵化时腹部只有 9 节，至性成熟时逐渐增加到 12 节，所增加的 3 节均是由第 8 腹节（即尾节前 1 节）增生而来。这种变态在六足总纲中仅见于低等的原尾纲昆虫。

二、表变态

表变态（epimorphosis）也属于原始变态类型。其主要特点是幼体与成虫之间除身体大小、性器官发育程度及附肢节数等有所变化外，其他方面无明显差别，故又称为无变态。但该类变态保留了成虫期仍继续蜕皮这一节肢动物祖先遗留的特征。属此类变态类型的包括弹尾纲、双尾纲和昆虫纲的缨尾目昆虫。

三、原变态

原变态（prometamorphosis）是有翅亚纲昆虫中最原始的变态类型，仅见于蜉蝣目昆虫。其特点是从幼期转变为成虫期需要经过 1 个亚成虫（subimago）期。亚成虫在外形上与成虫相似，性已发育成熟，翅已展开并初具飞翔能力，但体色较浅，足较短，多呈静息状态。亚成虫期较短，一般经 1 至数小时后蜕皮变为成虫。亚成虫蜕皮属成虫蜕皮现象，这显然是表变态类昆虫演化为有翅昆虫时保留下来的原始特性。另外，蜉蝣类昆虫的幼期水生，腹部有由附肢演化而成的气管鳃，而与所有其他有翅亚纲昆虫也是明显不同的。

四、不全变态

不全变态 (incomplete metamorphosis) 又称为直接变态 (direct metamorphosis), 是有翅亚纲外生翅类 (除蜉蝣目外) 具有的变态类型。其特点是一生只经过卵期、幼期和成虫期 3 个发育阶段。幼期的翅在体外发育, 成虫期的特征随着幼期虫态的生长发育逐渐显现出来。不全变态又可分为 3 个亚型。

(一) 半变态

半变态 (hemimetamorphosis) 类昆虫的幼期营水生生活, 其幼体在体型、取食器官、呼吸器官、运动器官及行为习性等方面均与成虫有明显的分化现象 (图 1-1)。因而其幼期昆虫通常称为稚虫 (naiads)。由于稚虫适于水生生活的某些适应性构造在转变为成虫时全部消失, 这些构造又被称为“暂时性构造”。属半变态类的昆虫有蜻蜓目、鞘翅目等。

(二) 渐变态

渐变态 (paurometamorphosis) 类昆虫的幼期与成虫期在体形、习性及栖境等方面都很相似 (图 1-2), 仅是幼体的翅和生殖器官尚未发育完善, 故将该昆虫幼期称为若虫 (nymph)。属渐变态类的昆虫有直翅目、鞘翅目、螳螂目、蜚蠊目、革翅目、等翅目、啮虫目、纺足目、半翅目以及大部分同翅目等。

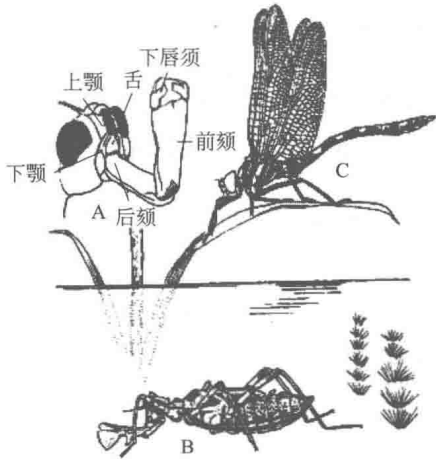


图 1-1 蜻蜓的变态

A—稚虫头部；B—稚虫；C—成虫

(引自雷朝亮，荣秀兰主编《普通昆虫学》)

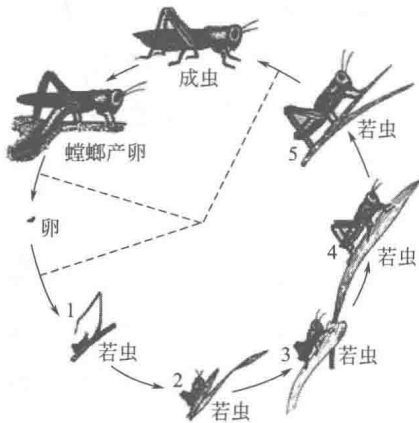


图 1-2 蝗虫的渐变态

(三) 过渐变态

过渐变态 (hyperpaurometamorphosis) 为缨翅目、同翅目粉虱和雄蚘壳虫具有的变态类型。与一般渐变态不同的是, 过渐变态昆虫由幼期转变为成虫期需要经过 1 个不食和不大活动的类似蛹的虫龄, 称为“伪蛹”或“拟蛹”(图 1-3), 因而比渐变态稍显复杂一些。一般认为该类变态是由不全变态向全变态过渡的中间类型。

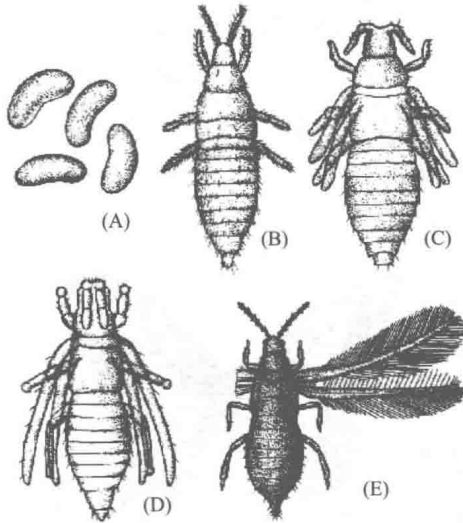


图 1-3 梨蓟马的变态

(A) 卵; (B) 1 龄若虫; (C) 前蛹期; (D) 蛹期; (E) 成虫

(引自彩万志等主编《普通昆虫学》)

五、全变态

全变态 (complete metamorphosis) 类昆虫一生经过