

The background of the cover features several golden wheat stalks with full heads, arranged in a symmetrical, V-like pattern. The stalks are rendered in a stylized, almost graphic manner, with the grain heads showing individual spikes. The background is a solid, warm orange-brown color.

世界农业
丛刊

蚕业译丛

(二)

农业出版社

1588

蚕 业 译 丛

(二)

中国农业科学院蚕业研究所主编

农 业 出 版 社

《世界农业》丛刊

蚕业译丛(二)

中国农业科学院蚕业研究所主编

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米16开本 6印张 139千字
1982年2月第1版 1982年2月北京第1次印刷
印数 1—2,020册

统一书号 16144·2412 定价 0.66元

目 录

桑树光合作用与物质再生产	大山胜夫 (1)
昆虫脑激素研究的新进展	黄自然编译 (10)
苏联家蚕遗传育种工作的新进展	В. А. Струнников等 (19)
关于家蚕丝基因移植于大肠杆菌的基因工程研究	铃木义昭 (24)
家蚕核多角体病毒感染对外表皮更新的影响	阿部芳彦 (32)
家蚕软化病病毒定量接种时病毒抗原的检出时期	古田要二等 (34)
对流免疫电泳法检定家蚕软化病毒特异抗原的研究	关岛等 (35)
家蚕病毒性软化病的高温疗法	井上等 (39)
人工培养桑细胞的基础研究	山田康之等 (42)
荧光抗体法诊断家蚕病毒性软化病的研究	井上元等 (49)
日本桑树缩叶细菌病研究概况	(59)
养蚕新技术基础知识 (二)	上田悟 (67)

桑树光合作用与物质再生产

大山胜夫

植物物质生产的理论由博伊逊-詹逊 (Boysen-Jensen) 最早提出以来, 在栽桑研究方面已应用了二十多年, 取得了显著的进展。田崎、牛岛 (1970) 曾用图 1 来表示植物光合作用同化产物的生产与其分配关系。就是说, 同化产物的生产是单位叶量的光合作用量 (a) 与呼吸量 (r) 之差, 也可用单位叶量的净光合强度 (剩余生产量) 与叶量 (F) 的乘积来表示。每个个体的剩余生产量 $F(a-r)$ 是被分配用于新叶、新茎、新根与花 (果实) 的形成生长 (ΔF 、 ΔH 、 ΔU 、 ΔS) 和新器官生长中的呼吸 (cR)、非同化器官的呼吸 (mR) 以及贮藏物质 (ΔM) 的形成等。要使桑叶产量提高, 第一, 必须增大净光合强度 ($a-r$) 和叶的数量 (F)。在提高 ($a-r$) 到最大值的同时, 还要考虑延长其持续时间。第二, 必须使同化产物分配合理。特别以生产桑叶为目的时, 在增大向叶部 (ΔF) 分配的同时, 维持稳产高产, 确保贮藏养分也是一个重要的问题。另一方面, 从确立生产结构 (树形) 这一点来说, 对非同化器官的生长也不能忽视。

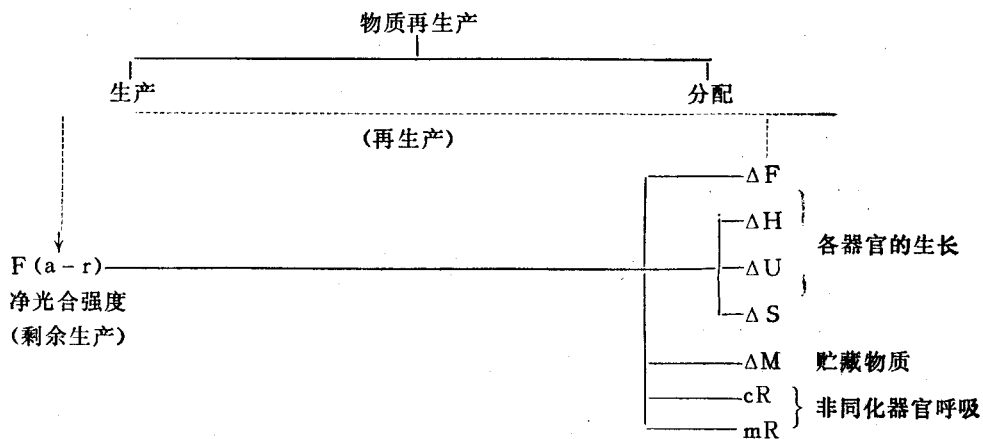


图 1 植物的物质再生产 (田崎、牛岛, 1970)

F : 叶量	cR : 新器官生长中的呼吸
r : 呼吸量/单位叶量	mR : 非同化器官的维持呼吸
$\Delta F, \Delta H, \Delta U, \Delta S$: 叶、茎、根、花 (果实) 生长量	a : 光合作用量/单位叶量
ΔM : 贮藏物质形成量	$(a-r)$: 净光合强度/单位叶量

一、桑树的光合作用

(一) 桑叶固定 CO_2 的途径

关于植物固定 CO_2 的途径, 过去一直认为 Calvin 循环是光合作用固定 CO_2 的唯一途径 (三碳循环)。后来 Kortschal (1965) 和 Hatch, Slack (1966) 等在甘蔗叶内发现了四碳循环。其后, 了解到具有这种 C_4 途径的种类在植物界里是很多的。现在, 把只具有 Calvin 循环的植物称为 C_3 植物, 具有 C_4 途径的植物称为 C_4 植物。矢泽、山下等 (1974) 对桑叶进行了研究, 他把桑叶的叶片放于 C^{14}O_2 中, 使它进行 5—120 秒的光合作用, 然后追踪 C^{14} 的固定。调查结果, 了解到在极短的时间 (5 秒) 内, C^{14} 已进入丙氨酸、甘油酸、3-磷酸甘油酸 (3-PGA)、甘氨酸和丝氨酸中去。这个实验虽没有调查 5 秒以内的 C^{14}O_2 固定情况, 但从其后 3-磷酸甘油酸的减少情况看, 桑叶内 CO_2 的固定途径, 在开头 5 秒的短时间内, 大部分的 C^{14} 形成 3-磷酸甘油酸, 并经丝氨酸、丙氨酸等中间产物生成蔗糖。由此推断, 桑树是 C_3 植物, 可能是乙醇酸途径在起积极的作用。山下、堤、吉成 (1975) 等调查了与桑叶光合强度有关的嫩叶和老叶的乙醇酸途径中酶的活性。其结果表明, 催化固定 CO_2 的最初反应 $\text{RuDP} + \text{CO}_2 \rightarrow 3\text{-PGA}$ 所需的酶, 即磷酸核酮糖 (RuDP) 羧基酶的活性和乙醇酸氧化酶的活性, 都是嫩叶低, 成熟叶高。这时嫩叶的光合强度为 10 毫克 CO_2 /100 平方厘米·小时, 成熟叶为 16 毫克 CO_2 /100 平方厘米·小时。但 3-磷酸甘油酸磷酸 (酯) 酶的活性与乙醇酸氧化酶的情况相反, 即嫩叶高, 成熟叶低。山下 (1975) 对桑叶在乙醇酸途径中有关甘氨酸代谢和放出 CO_2 气体的关系作了进一步的调查。调查中看到和一般植物叶子一样, 从光照处移到黑暗中时所见到的短暂时间内放出大量 CO_2 , 即 CO_2 的突放现象, 在桑叶中也确实存在, CO_2 的放出, 说明桑树也存在甘氨酸的脱羧反应。但是, 桑叶光呼吸放出的 CO_2 , 不能单用这个反应系来说明。关于光呼吸的作用和机能, 目前还不清楚, 总之特意固定的 CO_2 通过这种途径白白地向外放出, 从光合效率、物质生产方面来考虑, 这都是一个重要的问题。

(二) 桑叶光合作用强度

桑叶光合作用强度的研究, 最早是用半叶法调查的 (大岛 1952、荒川 1952); 到了五十年代初期, 田崎把博伊逊-詹逊的通气法应用于桑树方面, 开始进行了系统的研究。从目前的研究手段看, 这种方法即使存在着局限性, 但应该认为, 桑叶光合强度的基本问题, 是由田崎 (1959) 所提出的。第一, 搞清了桑树成熟叶的光-同化曲线, 即最大值为 5—7 毫克 CO_2 /50 平方厘米·小时, 呼吸强度为 0.5—1.0 毫克 CO_2 /50 平方厘米·小时, 补偿点为 500—700 勒克斯, 并指出桑叶光合强度因开叶时期和叶位而不同。第二, 了解了 (田崎、牛岛 1960) 桑叶内叶绿素含量与光合强度之间的关系。从改良鼠返和黄叶十文字两个桑品种不同叶位的光强度与叶绿素含量之间的关系看, 叶子嫩的叶位, 两者大致成一定的比例; 而下位的叶片, 叶绿素的含量虽然较多, 但光合强度则弱。另外, 黄叶十文字叶片内的叶绿素含量虽比改良鼠返的少, 但光合强度并没有多大差别。又如, 在光照不足条件下生长的叶片, 叶绿素含量虽有所增加, 但光合能力仍然低弱。

近年来, 由于采用了红外线气体分析法, 光合作用测定方法有了显著的进展。村上在这方面的一系列研究值得重视。村上、武田 (1973b), 村上 (1975a) 研究了用通气法测定

光合强度的问题，即同化箱内 CO_2 的浓度和分布对光合强度的影响。还指出，在同化箱内测定光合强度时，如果植物叶子和同化箱的形状大小不同，也会影响同化箱内 CO_2 浓度及分布。因此，用测定值作相互比较是困难的。为了解决这个问题，他们设计了用螺旋桨搅拌同化箱内的空气，使 CO_2 的浓度分布均匀，再按植物叶子的光合强度和面积大小，进行相应的通气调节，使 CO_2 浓度保持一定的变幅，这样的测定值就可以在相互间进行比较。

村上、武田（1973c）用上述方法调查了桑叶光-光合曲线与其叶位的变化。以一之瀨盆栽苗为材料，按不同叶位，在 8—10 个光强度梯级下，分别测定光合强度和暗呼吸强度，以光强度 52,000 勒克斯时的光合强度指数为 100，即可求出相对光合强度与光强度之间的关系。从相对净光合强度看，光强度在 25,000 勒克斯以上时达到光饱和；当光强度在 20,000 勒克斯以下的弱光时，由于叶位不同，它们的相对光合强度的变化增大。但从相对的真光合强度看，在弱光范围内，不同叶位之间的变动则较小，这可能是不同叶位之间的暗呼吸强度变化较大的缘故。因此，当根据叶位来看暗呼吸强度和净光合强度时，着生在顶端的嫩叶，暗呼吸强度比较大，当叶龄到达一定程度时，则暗呼吸强度大致稳定在 4 毫克 CO_2 /100 平方厘米·小时的水平。因此，桑叶的净光合强度，从顶端起到第 10 片止，随着叶龄的增大而增强，当最大值在 20 毫克 CO_2 /100 平方厘米·小时以上，叶龄再增大时，就稳定在 8—10 毫克 CO_2 /100 平方厘米·小时的范围内。根据上述结果，对不同叶位的叶片，可以按补偿点、光合强度和暗呼吸强度划分为三区。即光补偿点比较高、光合强度不十分大而暗呼吸比较大的未成熟叶区，光补偿点中等、光合强度达最高、暗呼吸强度开始下降的成熟叶区和光补偿点比较低而光合强度和暗呼吸强度都低的老叶区。这些关系，在不同的生长时期，可以看出它的特有规律（村上 1978）。就是说，从 7 月中旬到 11 月上旬，不同叶位光合强度的分布特点是：8 月中旬以前，第 4—10 片较嫩的叶子光合强度大；第 10—15 片附近的叶片，光合强度则急剧下降，称为夏型分布；9 月中旬到 10 月下旬，第 20—40 叶位的叶片光合强度相对较高，而两端叶位的叶片较低，称秋型分布；到 11 月上旬，所有叶位的光合强度都下降，而且相互间的差别较小，称为秋末型分布。

关于叶温对光合强度和呼吸强度的影响，有村上、武田（1973a）的报告，试验用的桑品种为一之瀨，温度范围 15°C — 43°C ，在叶温 23°C 左右时，净光合强度最大，但真光合强度则以 30°C 左右最高。如以 30°C 时光合强度指数为 100，则 15°C 或 40°C 时为 80 左右。可见叶温变化而引起光合强度的变幅比较小，但在 40°C 时的净光合强度则降低到最大值（ 23°C ）的 40% 以上。分析其原因，温度对真光合强度的影响不太大，但温度对呼吸强度的影响大，因此，用 CO_2 量测定净光合强度时受到温度的影响较大。与桑树干物生产直接有关的是净光合强度，根据单叶测定， 23°C 左右为净光合强度的适温。

桑叶水分是影响光合作用的重要因素。对此，牛岛（1976）用桑、向日葵、玉米等作材料，调查研究了缺水与光合强度之间的关系。第一，在断绝供水、使上述植物叶片的含水量逐渐下降时，测定叶片含水量及光合强度。测定结果，桑树和玉米的光合强度都随着叶片含水量的减少而急剧下降。这是因为叶片水分不足，影响气孔的开张度，所以直接抑制了 CO_2 的吸收。第二，可以看到随着叶龄增大，气孔的开闭机能迟钝，即所谓“钝化叶”，这种桑叶的含水量即使下降而气孔并不关闭，所以光合强度不见急剧下降。第三，比较不同植物缺水和光合强度之间的关系，桑树和白杨等木本植物对缺少的反应最敏感，而玉米、向日葵和萝卜的反应则比较迟钝。在此综述一下桑树单位干物量的含水量和光合强

度的关系：桑叶水分保持收支平衡时的含水量约为 290%，当失水到约 280% 时，光合强度减半；失水到 200% 时，光合作用几乎停止。由此可知，水分条件对桑树物质生产来说是个极为重要的因素。

（三）桑树伐条后残留叶片的光合强度

在桑树生长过程中，常常切除其同化器官，残留若干叶片。关于残留下来的同化器官的光合机能发生怎样的变化问题，不仅在生理上，而且在桑树的再生长和收获技术上都很重要。从这个观点出发，佐藤、间（1971）进行了一系列的研究。他们采用一之濑盆栽苗，培养成单枝，待新梢长到一定高度时，于八月上旬，在枝条基部（留 3 厘米）、中部（留枝条 1/2）及梢部（摘芯）进行不同程度的剪伐，测定留在枝条上的叶片的光合强度并与对照区（未剪伐）相同叶位的光合强度进行比较。其结果，对照区枝条顶端开放不久的叶片光合强度低，随着开叶日数增多，光合强度增强；在叶龄继续增大后，光合强度又下降。这个倾向与田崎（Tazaki 1959）所得的结果相同。但值得注意的是，枝条进行剪伐处理后，残留在枝条上的叶片的光合强度，比对照区同样叶位的要大得多。另外，剪定程度愈大，则留下来的叶龄愈老，这种叶子在未剪定前的光合强度是低的，但剪定处理后的光合强度却反而增强，看到残叶具有恢复光合强度的机能。同时，这种光合强度的暂时提高，又随着残留部位腋芽萌发和新叶形成，又有再度降低的现象。佐藤、大山（1971）认为枝条剪定后的残叶光合强度变化可能是光合产物的受体——非同化器官大于同化器官的缘故。为了进一步搞清这个问题，在枝条剪定的同时，进行了腋芽的切除处理，使处理后的非同化器官重量与同化器官重量的比（C/F）发生相应的变化，并在这样的条件下调查残留叶片的光合强度。调查结果表明，只作剪定处理，保存其腋芽时，残留叶片的光合强度迅速上升，并且能持续 10 天左右。如果在剪定的同时，切除腋芽，处理后的光合强度变化不大，但从处理后 15 天起，则比留芽的高，到了 35 天左右，比对照区同样叶位的光合强度的增加将近一倍。从这些结果分析剪定后残叶光合强度增加的原因，可能与残叶的光合产物很快地向腋芽和其他器官运输，而使残叶中光合作用产物浓度降低有关。其后，佐藤在澳大利亚研究了这个问题，得到了一定的结果（佐藤等 1977），他们研究了与枝条剪伐后残留叶片光合强度上升有关的“叶片返青现象”或“老化抑制现象”，在研究中查明了下列几点：（1）剪伐处理后第 13 天，残留叶片内激动素一类物质的含量增加；（2）剪伐处理（加腋芽）的叶肉组织，特别是栅状组织变厚，单个细胞增大，细胞内的叶绿体数增加；（3）残留叶片的淀粉含量下降。所有这些事实和光合作用之间的关系，都为研究工作增添了新的内容。

（四）光合作用产物的运转

光合作用产物的运转，是一个极为重要的课题，它不仅与桑树的物质再生产有关，而且与光合作用产物对同化器官和非同化器官的分配，特别与多年生作物桑树贮藏物质也有关系。但对于这个问题，过去很少研究，最近，佐藤（1974）用放射性碳就这个问题进行研究，获得了许多成果。他以一年生桑苗作材料，把各种叶位的桑叶，放在含有 $C^{14}O_2$ 的空气中，进行光合作用，追踪被标志的光合作用产物的去向。研究结果表明，单叶吸收 $C^{14}O_2$ 后形成 C^{14} 的光合作用产物，在数日内，其中大部分（70—80%）从同化的叶片运送到其他器官中去。运输的去向因同化叶的叶龄而不同。上部的幼叶，吸收 $C^{14}O_2$ 后 C^{14} -光合作用产物向顶端嫩的茎叶部分运送得比较多；叶龄增大的下位叶，同化的 C^{14} 的光合作

用产物则运送到根部和枝干里的较多。这就表明,着生于同一个体上的叶片,由于叶位不同,其同化产物运输去向是有分工的。另一个研究是把栽植后桑苗的整个茎叶,分别在第16天、34天、46天和63天放在含有 $C^{14}O_2$ 的空气中光照30分钟,然后在当时及10天后调查各器官中的光合作用产物的分布情况。结果表明,在同化当时,大部分的 C^{14} -光合作用产物停留在同化叶内,但在10天后,其中多数已运向枝条、树干、根部和新生长的枝叶中去了。再从同化当时的放射能分布情况看,则叶龄小的上位叶低,中位叶高,叶龄大的下位叶又低。这种情况与用红外线气体分析仪测定不同叶位光合强度的变化状况完全一致。

关于部分摘叶处理后,不同叶位(叶龄)的叶片中 C^{14} -光合作用产物的运输去向会发生怎样变化的问题,佐藤、大山(1975)用同样的方法进行了实验。即分完全不摘叶的对照区、枝条上半部摘叶区和下半部摘叶区,使残留的叶片吸收 $C^{14}O_2$ 。结果表明,枝条上半部摘叶的残叶吸收 $C^{14}O_2$ 后,光合作用产物以运向枝条梢端为多,向枝干和根部运输的少。上面说过,对照区(不摘叶)的同一叶位的叶片吸收的 $C^{14}O_2$,大多向树干和根部运输,这就证明,上半部摘叶处理对残留叶片光合产物流向的影响很大。相反,在摘除下部叶时,残留叶片同化的 C^{14} -光合作用产物往枝干和根部运输的稍有增加。因此,从摘叶部位对 C^{14} -光合作用产物运输影响所表现的现象看,似与摘除叶位(龄)的叶片机能有密切的关系。

二、桑树各器官的呼吸强度

要使桑树有效地进行物质再生产,就要在提高光合强度的同时,尽量降低夜间叶片的呼吸和非同化器官的呼吸所消耗的有机物质。过去对这个问题几乎没有着手研究,但最近,却获得了不少关于桑叶和枝条的呼吸作用的材料,现介绍有关这方面的研究成果如下。

(一) 桑叶的呼吸强度

关于桑叶的呼吸强度研究,村上(1976b)把生长时期和叶位都不同的桑叶预先放在光照中,使它充分地(120分钟以上)进行光合作用后,再行遮光呈黑暗状态,然后调查其后呼吸强度的时间变化。调查结果表明,在遮光当时,呼吸强度相当高,但在遮光后30—60分钟间下降得很快,在此以后达到大致稳定的水平。因此,这个呼吸值似可作为夜间呼吸强度来看待。但这个呼吸值因生长时期和叶位的不同而有差异,在生长旺盛时期的呼吸水准:未成熟叶为4毫克 CO_2 /100平方厘米·小时,成熟叶为1毫克 CO_2 /100平方厘米·小时,硬化叶为0.5—1毫克 CO_2 /100平方厘米·小时。遮光后,叶片呼吸强度下降,因叶龄和生长时期而异的现象,可能与各片叶子气孔的开闭机能有关,尤其是硬化叶,遮光后,呼吸强度的变化所以缓慢,似可认为是由于气孔开闭机能不灵敏所致。

村上(1977)进一步把重点放在遮光以后暗呼吸强度上,调查了桑树的不同生育时期、不同叶位的呼吸强度。即从7月至11月观察不同时期、不同叶位的暗呼吸强度。调查结果表明,在生长旺盛时期,不同叶位之间叶片的呼吸强度差异大,枝条上端的10片左右叶子,越嫩则呼吸值越高;第10片以下的叶子,不同叶位之间叶片的呼吸强度几乎没有差异。到了秋末,不同叶位的叶片呼吸强度变动规律发生变化,枝条上端10片叶的呼吸

强度明显下降,而中部叶位的呼吸强度反比生长期同样叶位的高。这个事实,似乎与秋末叶片内物质转移和落叶前形成离层等生理现象有关。

(二) 桑条的呼吸强度

要知道非同化器官呼吸消耗的物质,了解枝条的呼吸强度是一个重要问题。本间、田崎(1964)进行了有关枝条呼吸的基础实验。首先是测定方法问题。把枝条从树体上剪下测定呼吸强度时,必须尽量减少由于剪切而引起的外伤刺激的影响。为了研究这一点,在10—40厘米范围内,把枝条剪成各种长度,采用博伊逊-詹逊的通气法测定其呼吸强度。结果是枝条越短,呼吸强度越大,条长10厘米的呼吸强度为40厘米的2倍,说明切割的影响是大的。但条长在40厘米以上时,其呼吸强度与着生在树上的等长枝条就没有多大差异。因此,在测定呼吸强度时,条长40厘米是必要的。关于桑条切断和呼吸强度之间的关系,最近村上(1975c)也观察到同样的现象。

本间、田崎(1964)分别测定枝条上部和下部的呼吸强度,其结果是,枝条上部的呼吸强度比下部的大。再从呼吸强度的时间变化看,上部枝条在开始测定时急剧减少,到六小时才达到一定的水平。但下部的枝条,测定开始后,呼吸强度稍有增加,然后缓慢地减少。这种枝条上部和下部单位干物量的呼吸强度所以会发生差异大的原因,可能与组成枝条组织的细胞生理活性有关。至于枝条上部和下部呼吸强度的时间变化,可能是由于枝条部位不同其含水量和减少程度不同而引起差异的关系,在采用枝条粗细、发育阶段和生长期等不同材料,进行呼吸强度比较时,必须探讨以何种标准来表示呼吸强度最为合理的问题。为此,村上(1975b)用桑品种一之濑的老条,采用红外线气体分析法进行了研究。测定时,为避免枝条切口的影响,使枝条的断面伸出在测定管的外面。实验时,把223厘米的枝条,大致分为六等分,各个样品分别放在 0° — 30°C 的温度中,测定其呼吸强度,最后把测定值换算成:(1)每100克干物量,(2)单位容积(新鲜状态),(3)单位表面积呼吸强度,然后进行相互比较。其结果是,用单位干物量和单位容积表示呼吸强度时,因枝条粗细和部位不同而差异较大,尤其是温度越高则差异越显著。但用单位面积表示时,则枝条粗细和部位几乎没有差异。因此,用单一的实验式来表示温度和呼吸强度之间的关系是可能的,由此式得出的 Q_{10} 值为2.05。以上实验都是把冬季采集的枝条,在冷库内贮藏一定时间作材料。但在实际调查中,要了解从冬季一直到春季发芽初期的气温和枝条呼吸强度的关系时,必须考虑这个时期的物质消耗,这是一个重要的问题。为此,村上(1976c、d)用东京野外的盆栽桑条,从12月到第二年4月中旬(发芽、开叶期)研究盆栽状态时枝条呼吸强度的变化情况和特点。结果表明,冬季枝条的呼吸强度受气温的影响很大,而且测得的数值相当稳定。但到了3月中旬,即使冬芽在外表上没有什么变化,但呼吸强度却变得很高。同时,查明气温在 15°C 以上时即很明显。到了3月下旬和4月上、下旬,随着冬芽的萌发而呼吸强度增大。这时,为了把枝条的基础呼吸和发芽的呼吸区别开来,首先要利用冬季枝条呼吸强度和温度之间的关系式来推测发芽温度下的枝条呼吸强度(基础呼吸)。这样就可以推算发芽所需要的呼吸量,即发芽所需呼吸量=发芽期各种温度下的呼吸强度(枝条的基础呼吸加用于发芽的呼吸)。调查结果表明,与发芽直接有关的呼吸强度,受气温的影响很大,即连续接触 10°C 以下温度时,发芽呼吸近于零,上升到 10°C 以上时,温度每增高 10°C ,呼吸强度则增大3—4倍。这些结果对于从冬季到春季枝条物质消耗以及发芽生理的研究都是宝贵的资料。

(三) 桑根的呼吸强度

桑根的呼吸强度, 由于根的形态和组织相当复杂, 而且部位不同, 机能也有差异, 所以测定十分困难。适当的测定方法还未确定, 对于这个领域的研究, 可以说还没有开展。仅有大山 (1970) 用切断的根和水培测定了氧的消耗量。这个实验是把正在生长中的桑根, 从顶端到基部按规定的长度切断, 用瓦勃格呼吸仪测定各个部位的呼吸量, 结果是, 根的尖端约 5 毫米部位, 呼吸量相当高, 为 300 微克 O_2 /克鲜重·小时; 5 毫米处以后至靠近基部 10 毫米的范围内, 呼吸强度下降到大体一定的水平。这说明, 根的尖端部分呼吸强度大, 这与在另外的实验中所看到的放射性 P^{32} , 在短时间内根的尖端部分吸收的量多和氯化四唑 (TTC) 的还原力大有关系, 表明吸收养分旺盛, 需要消耗的能量也大。还有, 用水培桑苗, 使水培液的温度大体保持一定, 测定水培液中氧消耗的日变化曲线, 说明与地上部分的生理活性有关。由此可见, 如果地上部分的枝条被采伐时, 在数日内势必引起根部的呼吸强度显著下降。

三、贮藏物质的积累与利用

桑树是多年生木本植物, 非同化器官所占的比例比同化器官大, 同时贮藏物质对春季发芽和伐条后的再生长具有很大的作用, 这是一年生草本植物所没有的特征。因此, 为了确保桑叶长期稳产, 在提高同化产物总量的同时, 要使同化产物对同化器官和非同化器官及贮藏物质能分配合理, 还要使积累的贮藏物质能有效地利用于再生产, 这是一个重要的问题, 已由大山 (1965) 综述后报道过。最近又有高桥 (1977) 发表了以此为中心的综合资料, 现以这些资料为参考, 谈谈桑树方面的研究动向。

(一) 桑树生育时期与贮藏物质的消长

光合作用产物作为贮藏物质, 贮藏在树干和根部的现象, 在最近以前, 还未得到明确的证明。佐藤 (1974) 用放射性同位素试验后, 对 C^{14} -光合作用产物贮藏于树干和根部的问题才开始搞清。实验方法是, 在栽植后第 16 天、34 天、46 天和 63 天的各个生育阶段, 把盆栽苗的整个茎叶放在含有 $C^{14}O_2$ 的空气内 30 分钟, 使进行光合作用, 10 天后, 调查光合作用产物在叶、茎 (枝条)、树干和根等各器官中的分布比例。结果表明, C^{14} -光合作用产物在各器官中的分布状态随桑树生长阶段而变化。具体说, 在栽植后第 16 天的生长初期阶段, C^{14} -光合作用产物中 70—80% 分布在叶内, 20% 分布在非同化器官内。但在栽植后第 63 天的生长后期, 同化产物的 50% 以上分布于茎 (枝条)、树干和根部等非同化器官内。关于这种贮藏物质在树干和根部的积累经过, 田口、西村 (1953) 也间接地观察过。他们探索了主根皮部碳水化合物和脂肪的季节性变化。碳水化合物 (用 3% 硫酸水解) 在春伐后, 新梢生长最旺盛的 5 月下旬—6 月上旬显著减少, 其后, 贮藏物质开始积累, 到 10 月上旬落叶时最高。他们又注意到贮藏物质中脂肪的作用。在调查脂肪的变动状态中表明, 在桑树生理活动旺盛时期和碳水化合物的变化有同样的倾向。但入冬以后, 碳水化合物含量减少, 相反, 脂肪含量则有增加的倾向, 春季发芽时则有脂肪减少而碳水化合物增加的倾向。上述现象表明, 冬季是以脂肪的形态积累, 早春则由脂肪转化成碳水化合物, 作为能源而被利用。此外, 山崎、西村和田口 (1955) 对栎树的生长和树干糖类含量的季节变化间的关系进行了调查, 其结果表明, 冬季树干内存在多量的糖类, 但到 5 月中下旬

随着冬芽的萌发而锐减,其后,随着新梢的生长而有增加的倾向。但淀粉在萌发前剧增,随着萌芽生长与糖类一样都有减少趋势。木本植物有这样的年周期,即春天发芽时,上年积累的贮藏物质,很快被利用消耗,形成同化器官,随后新的同化机能变旺,到了秋末又积累贮藏物质,这是木本植物的共同特性。下面谈谈依靠贮藏物质的生长和独立生长的特点。

(二) 桑树的依存生长和独立生长

田崎(1959b)最早指出,桑树春季发芽开叶时和枝条采伐后的初期生长是依靠贮藏物质的。其后,这个事实被许多研究者所证明。最近,佐藤、大山(1974)利用放射性碳对上年秋季同化积累的贮藏物质在第二年春季如何利用的问题,进行了研究。结果表明,随着春季发芽、开叶,新梢干物量急剧增加,其间,新梢中的 C^{14} 增加,而树干和根部所含的 C^{14} 则相应减少。到发芽后第35天, C^{14} 贮藏物质的转化率(新生器官中 C^{14} 的增加量/贮藏器官中 C^{14} 的减少量)约为0.4,新梢重量中约有60%来自贮藏物质。其后,老条、树干和根的干物重从原来的减少状态转向增加的倾向,但这些器官中的 C^{14} -贮藏物质仍在继续减少。在作上述实验的同时,在上一年秋季分设9月18日、10月3日、10月23日和自然落叶区,进行不同时期的采叶处理。在此时间内,采叶越早,每个个体的糖和淀粉含量越少,到第二年春季发芽后第45天调查,它的新梢生长量也最差。根据这些实验他们指出,春期新梢生长量的大小是与贮藏物质的多少密切相关的。关于贮藏物质对春期生长的作用,以及从依存生长向独立生长转移时的体内成分变化和水解酶活性等问题,由服田、本间(1971、1972a、b、c)等进行了一系列研究,提出了新的见解。第一,不同粗细的插条在明暗条件下生长,实验表明扦插后一个月内的生长主要依存贮藏物质,这与大山、间(1964)采用老条扦插的水培法了解到的情况是相同的。第二,服田、本间认为,在依存生长期间,可溶性碳水化合物(糖+淀粉)是主要的利用能源,而半纤维这样的贮藏物质是不能被利用的。服田、本间(1972a)重点研究了在依存生长期向独立生长期转移过程中,淀粉酶和转化酶活性的时间性变化问题,获得了新的成果。调查结果是:在扦插后20天时,老条皮部的淀粉酶活性相当高。同时,老条木质部和皮部的干物量和淀粉含量急剧减少。他们认为,这是大部分淀粉被淀粉酶分解后,很快地运输到展开的器官的关系。还认为,这个时期老条皮部的转化酶活性低,因此插条中含有的半纤维素没有被分解,就不可能向展开的器官运输。第三,从依存生长过渡到新生器官的光合作用产物可供独立生长的时期(扦插后20—40天)淀粉酶的活性有下降的倾向,40天以后,新生器官的光合作用变得更加强烈,淀粉酶的活性进一步下降。据此可以认为,这个时期的光合作用产物向老条运输,相反能合成淀粉了。

在春季桑树生长初期,如果在依存生长向独立生长转移过程中,把同化器官切除,观察它的再生长过程,也能看到同样的现象。这方面有佐藤、大山(1976)的报告。他们使充分发育的盆栽桑树同化 $C^{14}O_2$,让 C^{14} -光合产物积累于树干和根部,然后切除枝条,追踪其后的动向。其结果是,第一,再生器官的干物重,从枝条切除后第10天开始逐渐增加,其后加速,但这个时期树干和根部等贮藏器官的重量则减少,枝条切除后第15天,干物重最低,其后逐渐增加,到了第30天,大致能恢复到枝条切除当时的状态,以后则持续增加。另一方面,用红外线气体分析法调查再生器官光合作用时,枝条切除后第10天,光合强度极微弱,但其后17—35天随着时间的推移,光合强度增大,最大值可达17毫克

$\text{CO}_2/100$ 平方厘米·小时 (第 35 天、第 10 片)。这时观察枝条切除后再生长过程中 C^{14} - 贮藏物质动向时。可以看到枝条切除后, 树干和根部含有的总放射能逐渐减少, 而再生器官的总放射能则逐渐增加, 这种倾向, 可自枝条切除后一直持续到第 20 天, 这时, 还可以看到再生器官的放射能在整个植株的放射能中所占的比例, 在枝条切除后第 10—20 天急速增高。这些事实表明, 在枝条切除后的初期再生长过程中, 贮藏物质是起着重要作用的。第二, 再从 C^{14} 转化率看, 枝条切除后 10 天及 16 天内的转化率, 分别为 0.44 和 0.25, 由此判断, 在再生长初期的 10 天内, 新梢增加量的大部分是依靠贮藏物质, 到了 16 天增加的新梢, 大约半数是靠贮藏物质的。佐藤、大山 (1977) 对枝条切除后再生长过程中树干皮部的淀粉酶活性和树干与根部碳水化合物含量进行测定, 其结果表明, 在发芽开始前, 第 3 天和第 6 天, 大约是枝条切除前的 1.5 倍, 第 13 天, 大体恢复到枝条切除前的水平。另一方面, 树干皮部、木质部和根的可溶性糖的含量, 在枝条切除后第 9 天没有多大变化, 随后则减少, 当新梢开始生长到第 13 天时降低到最小值, 其后有转向增加的倾向。第三, 树干皮部、木质部和根部中的淀粉含量, 枝条切除后急剧减少, 第 20—30 天时含量最低, 其后则有增加的倾向。树干和根部中的总可溶性糖的减少量只是切除当时的 30%, 减少不多。而在恢复生长的早期淀粉的减少量是切除当时的 80% 以上, 恢复时间也长。这种再生长过程中碳水化合物的含量变化和淀粉酶活性的变化与春季初期生长的情况有类似的现象。但是, 枝条切除后为何引起淀粉酶活性增高, 这个问题可能与植物生长物质有关, 这是今后研究的课题。

以上是根据田崎、牛岛 (1970) 所揭示的物质再生产过程, 概观了近年来桑树物质生产基础研究的进展。本文的内容仅限于个体物质生产, 而且主要是以幼木为材料所得的结果。在研究桑园的物质生产时, 生产结构即地上空间的同化器官立体配置也是重要的课题。

原载 [日]《日本蚕糸学杂志》1978, Vol. 47, 第 2 号, 91—99,

沈增学 译 陆辉俭 校

昆虫脑激素研究的新进展

黄自然编译

半个世纪以前, Kopeć 指出, 昆虫变态与脑激素有关。1936—1940 年, Wigglesworth 对无翅红蜡的无头永久若虫移植活性化的脑, 能促使若虫变态为成虫。这是动物界中确认脑具有神经分泌激素的实证。四十年代, 福田等通过腺体移植及结扎, 认为家蚕的前胸腺是支配蜕皮与变态的腺体。1947 年, Williams 对天蚕滞育蛹的研究, 证实了脑对前胸腺的分泌有着直接的调节作用。因此, 有人称脑激素为前胸腺刺激素。田村、铃木等以及石崎、宇尾等利用家蚕、Williams 等用天蚕、Gersch 等用蜚蠊为材料, 均已提取到具有相当活性的蛋白质脑激素。本文是将有关昆虫脑神经分泌细胞的特性及昆虫脑激素的提取作一综述, 并简要介绍脑激素的某些生物功能。

(一) 昆虫的脑神经分泌细胞

昆虫的脑与其内分泌腺的形态可从图 1 中了解。脑与咽侧体、心侧体及喉下神经球之间均有神经的联系, 同时亦有神经激素系统的调节。前胸腺与脑尚无神经连结, 但亦有神经轴索与胸神经球相连, 而且试验证明, 脑神经分泌细胞产生的脑激素就是前胸腺刺激素 (PTTH)。

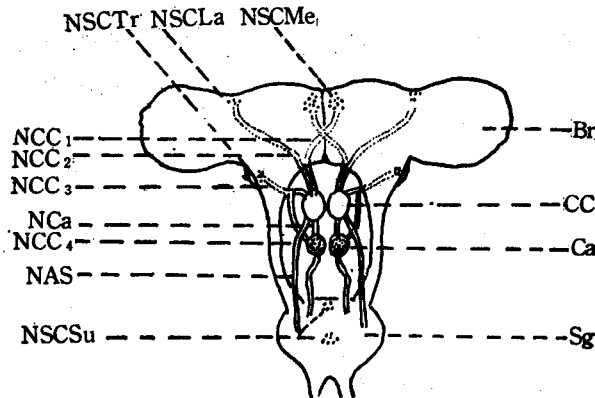


图 1 昆虫脑神经分泌细胞及内分泌腺的示意图

NSC Me	脑中群神经分泌细胞,	NCa	心侧体-咽侧体神经,
NSC La	脑侧群神经分泌细胞,	NAS	心侧体-食道下神经球神经,
NSC Tr	脑腹群神经分泌细胞,	NSCSu	喉下神经球神经分泌细胞。
NCC 1	神经分泌细胞-心侧体神经 1,	Br	脑球,
NCC 2	神经分泌细胞-心侧体神经 2,	CC	心侧体,
NCC 3	神经分泌细胞-心侧体神经 3,	Ca	咽侧体,
NCC 4	神经分泌细胞-心侧体神经 4,	Sg	喉下神经球。

昆虫脑神经分泌细胞群的分布及形态：一般昆虫脑神经分泌细胞在同一脑半球中分成若干群，每一群又有若干个细胞。如家蚕的神经分泌细胞分为中央、侧、前、后及腹群。用苏木精及聚甲醛复红染色，根据其着色及形状分成5种细胞。神经分泌细胞的分泌活动与家蚕的变态有密切关系。据小林（1955）报道：5龄蜕皮后，神经分泌细胞中仅形成小颗粒状物，无分泌现象；到5龄中期，细胞增大到60微米，有大型的空胞，细胞核内核仁明显，可观察到分泌物沿轴索向对侧移动；化蛹后，脑神经分泌细胞的分泌物减少。因此，在此时去脑可以成为永久蛹。在蛹期卵巢发育过程中，神经分泌细胞又积累多量的分泌物，空胞中亦有大形的凝集物；化蛾后，雌蛾的神经分泌细胞呈梨形，直径达70微米，其中积聚大量分泌物。

河野氏用电镜观察柞蚕滞育蛹及解除滞育过程中神经分泌细胞的活动。在滞育蛹的神经分泌细胞内积聚大量分泌物。在5℃冷藏5—20天，分泌物向细胞中央集结，冷藏20—35天内无变化，但已开始观察到这些分泌物向细胞周缘移行的倾向，冷藏50—75天仍然保持这种倾向。冷藏75天后移入20℃保护，经8小时，即可看到神经分泌细胞中的分泌物减少，经24小时后分泌物已溢出细胞外，弥散在细胞间隙。这说明冷藏达到临界点时，脑神经分泌细胞即被活化，遇到适当条件将可分泌脑激素，以解除蛹的滞育状态。

脑神经分泌细胞的分泌活动与神经传导有密切关系。Scharrer（1972）认为，昆虫讯息的传导可分为神经性与非神经性两种。如外界环境因素包括温度、湿度、光照及食物来源等讯号对昆虫感觉器官引起刺激，这些讯号通过神经中枢，再转变为化学讯号——激素。昆虫对于环境因素讯号的应答，在遗传上已形成一系列的适应步骤，由神经分泌细胞分泌神经激素向其他内分泌腺体发出指令，以协调昆虫整体的活动，适应环境而得以生存和发展。例如家蚕以卵滞育越过冬季，柞蚕则以蛹的形式休眠等。

神经系统与脑神经分泌细胞之间是有密切联系的，1968年Adiyodi及Bern用电刺激美洲蜚蠊的神经索，可以影响神经分泌细胞释放其分泌物。黄色（1976）观察家蚕神经分泌细胞的输送经络，在脑半球中央的神经分泌细胞群的轴索与对侧脑球侧群的轴索合并，将分泌物向心侧体输送，通过心侧体释放到血液中。心侧体又有两枝神经索与脑神经分泌细胞相连，其中一枝是由心侧体出发，向脑伸延，另一枝由脑向心侧体分布。岗岛（1978）进一步作详细观察，他利用神经断端钴离子渗入法研究神经轴索的分布，见图2。了解到从心侧体通向脑的神经索在脑内又分两枝，一枝是通向同侧脑球的中央群与4个大型细胞及4—6个小型细胞相连；第二枝

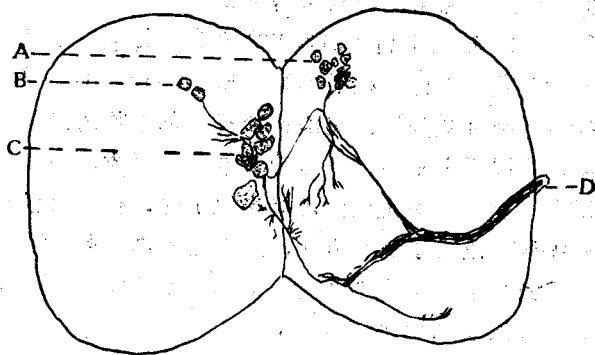


图2 家蚕幼虫脑与心侧体的神经连结图

A：侧群神经分泌细胞 B：对侧侧群神经分泌细胞 C：中群神经分泌细胞 D：心侧体—脑神经分泌细胞神经索（岗岛，1978）

通向对侧脑球与其中两个神经分泌细胞联系。由脑出发的神经轴索直接通向心侧体及咽侧体。此外，心侧体还有5枝神经向循环、消化器官及喉下神经节（与滞育激素分泌有关）

联系,并且记录了它们的神经电位波谱。据说脑激素的功能之一是具有前胸腺刺激激素的作用。因此,了解前胸腺的结构是有必要的。

早就有关于家蚕前胸腺的记载。桂应祥(1930)的研究比较详细,他绘出了千姿百态的前胸腺的形状。前胸腺是处于胸部气门内侧气管丛之间,分主干及前、中、后三分枝。前枝又分前腹枝及前背枝;后枝又分后背枝、后中枝及后腹枝。整个前胸腺均有气管分布。与第2、3神经球有交感神经连系。前胸腺表面有一层基底膜,表面光滑,但有指头状的小突起。腺体内有大形的分泌细胞及游离的核糖核蛋白体,细胞之间有空隙。细胞核大型,有丰富的RNA。分泌物——蜕皮激素积聚在腺体表面及细胞间隙中,再释放到血液之中。

综合以上的材料可以了解到:

1. 昆虫脑激素是由脑神经分泌细胞分泌的,沿轴索输送到对侧的心侧体而释放到血液中;
2. 心侧体亦有向脑神经分泌细胞连系的神经索;
3. 前胸腺是分泌蜕皮激素的腺体,有神经分布其中。脑激素通过体液系统对前胸腺的分泌活动加以调节。

(二) 昆虫脑激素的分离与提纯

昆虫脑激素的分离与提纯是目前发展较快的科研项目,多数学者认为它是一种蛋白或多肽。

1955年,L'Heleas曾报道昆虫脑激素是一种嘌呤。但Gersch予以否定。

1958年,小林及桐村以刚化蛹的家蚕蛹脑作材料。共收集85,000个脑,经甲醇抽提,浓缩,再用乙醚提取其脂溶性部份,得到2毫克黄色油状物,注射于无脑家蚕蛹,可以促进羽化。1962年,桐村等用22万个家蚕蛹脑作材料,结果认为前胸腺刺激激素(PTTH)是胆固醇。后来,此结论给否定了。

1961年,市川及石崎等亦用家蚕蛹脑作材料,但他们取水溶性部分进行提纯,对无脑蛹有活性,因此,推断为蛋白质。1963—1971年,石崎等用12万个家蚕蛹脑作材料进行提纯。经过热变性、硫酸铵盐析、葡聚糖凝胶过滤、DEAE-纤维素分子筛处理及离子交换树脂层析等手续,认为脑激素是蛋白质,分子量9,000—31,000,其活性换算为0.002微克,能使一头无脑的蓖麻蚕蛹羽化,但这种活性推算法是不大适当的。后来,石崎与小林协作,改进了精制方法,且经过不同的蛋白酶消化,认为是分子量2万的蛋白质,还发现精制品中有15%葡萄糖,因此,认为可能是糖蛋白。生物活性测定,用0.02微克可使无脑的家蚕蛹羽化。

1967年,Williams用天蚕蛹脑作材料,分离其中水溶性部分得到脑激素。对热稳定,用蛋白酶、胰蛋白酶及糜蛋白酶处理仍不失活,经Folch氏法分配,其活性部分在水相,认为是一种粘多糖(糖醛酸类)。

1964年以来,Gersch等用美洲蜚蠊的脑作材料,先从心侧体中分离到神经激素C及D,对蜚蠊的围心细胞有活性;1970年又与其另一工作者进行了再精制,通过葡聚糖凝胶过滤及电泳,得到神经激素D及一个大分子的蛋白。神经激素D的分子量为2,000,对酸及

表1 家蚕蛾头部提取脑激素的方法

(宇尾, 1972)

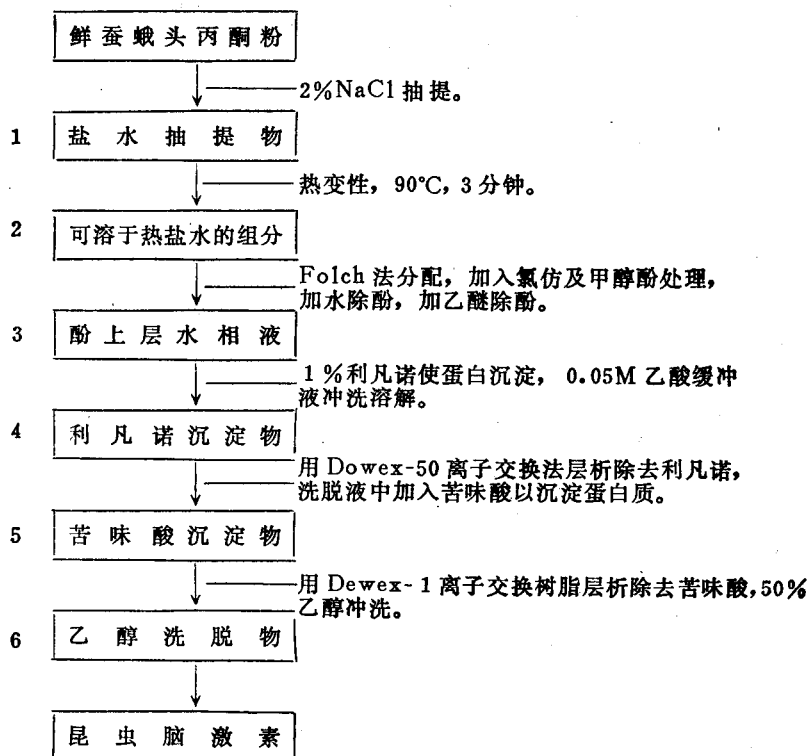


表2 家蚕蛾头部提取脑激素的方法

(Nagasawa 等, 1978)

