

[美] H. 丁格 编著

昆虫迁飞和滞育的进化



昆虫迁飞和滞育的进化

科学出版社

昆虫迁飞和滞育的进化

[美] H. 丁格 编著

巫国瑞 等 译校

科学出版社

1984

内 容 简 介

本书是关于“逃避空间和时间这种作用的进化”专题的国际论文集。书中叙述了昆虫迁飞和滞育这两种自然现象及其成因、演化过程、相互间关系,以及它们作为进化适应对策在昆虫生活史中的作用。本书内容新颖,实例丰富,又有讨论和推理,并从迁飞和滞育两方面阐述了进化的途径,为进化生态学的研究提供了新的论点和有关材料。全书分三部分:1.从生理学和生态学方面讨论了昆虫的迁飞;2.讨论了滞育及其在生活史的物候学、遗传学、生理学和生态学诸方面的作用;3.分析了迁飞和滞育及其相互作用对于生活史进化的影响。

本书可供生态学、遗传学方面的科研人员和高等院校师生以及害虫测报人员参考。

Hugh Dingle

Evolution of Insect Migration and Diapause

Springer-Verlag, 1978

昆虫迁飞和滞育的进化

[美] H. 丁格 编著

巫国瑞 等 译校

责任编辑 谢仲屏 彭小幸

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137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

*

1984年5月第一版 开本:787×1092 1/16

1984年5月第一次印刷 印张:13 3/4

印数:0001—3,700 字数:313,000

统一书号:13031·2569

本社书号:3530·13-7

定价:2.15元

前 言

本书为 1976 年 8 月在美京华盛顿所召开的 15 届国际昆虫学会议“逃避空间和时间这种作用的进化”分组的论文集。由于进化生态学最近的进展,而昆虫的迁飞和滞育显然适宜作为进化研究的好材料,因而促使我们选用这个标题。总之,我希望读了这些论文之后,将会明白选用这个标题是有充分例证的。这些论文几乎完全没有涉及逃避机制的进化这个题目,我确信每位作者都喜欢有所保留。Southwood 教授在本书最后一章的闭幕词中已指出其中某些比较明显的不足之处。然而,本文集的目的不完全在于罗列,而在陈述昆虫的迁飞和滞育在研究进化上所固有的潜力。在这方面,我以为我们已取得相当圆满的成就。

书中论文比之在华盛顿所发表的,已作了补充,有时在观点上也有某些改变。因此,所讨论的标题在篇幅上有所扩充。我提出这样一种格式,即在标题的总论中强调作者本人的贡献。一般说来,各篇论文都符合这个原则,当然重点有所不同。有二位作者,即 Rainey 博士和 Lumme 博士未能出席讨论会。Rainey 博士的论文由 Frank Walsh 先生代为宣读,而 Lumme 的论文未列入华盛顿会议节目中。然而,使我高兴的是他为本书提供了原稿。

我把论文分为三部分。第一部分包括论述迁飞的两篇论文,一篇着重生理学,而另一篇着重生态学。第二部分着重滞育及其在生活史的物候学和其他方面的作用。论及许多物种的遗传学、生理学和生态学等许多方面。最后一部分所包括的论文,同时分析了滞育和迁飞这两方面及其在生活史进化上的相互影响。Southwood 教授的闭幕词与会议上所发表的相似。这种刊物的好处在于扩大眼界。我对于“逃避机制”的理解,在广度和深度上确实已经大大增强。我衷心希望读者将从这些论文中得到好处,至少像我一样得到某些好处。

休·丁格

1977 年 6 月于爱阿华城

绪 言

我研究迁飞的兴趣是由 J. S. Kennedy 于 1961 年发表在《Nature》上的第一篇论文 (Kennedy, 1961) 所引起的。那篇论文《昆虫迁飞研究的转折点》十分切题且承认最近的进展可以从生态学上、习性上和生理学上的特性对昆虫的迁飞予以阐述,正如迁飞研究的先驱 C. B. Williams 所曾预言的 (Williams, 1958)。Kennedy 引用 Rainey (1951), Johnson (1960) 和 Southwood (1962) 的研究,提出了一篇在某种程度上为基础性的论文,认为迁飞是涉及加强外迁而抑制所谓“营养”活动例如取食并抑制生殖的那种特殊习性进化的结果。这种特殊习性的功能是选点作用的适应变化,因而得以覆盖和利用广大地区上的有效生境。

在阅读 1961 年的论文之后,我有幸在农业研究委员会剑桥昆虫生理研究单位的野外昆虫试验站 Kennedy 身边用了一年的时间来进修博士,我自己的迁飞研究就是在那里开始的。在 Kennedy 研究室的岁月是动人的,因为他正利用蚜虫进行一连串的精密实验,以后又与 C. O. Booth 协作,验证中枢神经系统内营养定居反应和迁飞活动反应之间的相互作用(如下所述)。当然,这些实验证实,迁飞确是一种特殊习性。他们还证实了另一个事实,即迁飞不能与生活史分开来考虑,迁飞是生活史的一个组成部分。

在 1961 年的论文中关于迁飞和滞育之间的关系的讨论中已提出这种观点。从现象上看,迁飞把昆虫带进一个新的生境而滞育使它停留在原处。所以迁飞似乎是滞育的交替。但正如 Kennedy 所指出的,两者都造成生长、发育和生殖的停顿,因而两者具有许多生理相似性。实际上,常见的现象是对滞育场所的迁入和迁出。来年已证实更接近的一些相关性,这包括滞育促使迁飞 (Dingle, 本书), 和两者共同的激素基础 (Caldwell 和 Rankin, 1972; Rankin, 1974 和本书)。

因此,为讨论迁飞和滞育这两种现象,它们的相互关系,以及它们作为进化适应 (Johnson, 1967) 在昆虫生活史中的作用而举行一次讨论会似乎是有充分理由的。

从 1961 年到 1976 年 15 届国际昆虫学会举行“逃避空间和时间这种作用的进化”的讨论会的这 15 年之中,已经牢固地肯定了关于迁飞的习性、生态和生理基础以及各类昆虫并发配合的相似性。这在相当程度上是由于 Kennedy 关于黑豆蚜 (*Aphis fabae* Scop.) 的出色研究 (Kennedy, 1965, 1966; Kennedy 和 Booth, 1963 a, b, 1964; Kennedy 和 Ludlow, 1974)。但争论并未永远结束,1975 年, Kennedy 应邀参加了康乃尔关于“昆虫、科学和社会”的讨论会,他在演讲开始时说:“这篇论文的重点是多年来关于昆虫的扩散争论最多的一个方面,即特殊习性的含义” (Kennedy, 1975)。即使旧的观念难以消除,但由于证据占优势,阻力也就被克服了。关于迁飞和滞育是生活史的组成部分的概念似乎是可靠的 (Dingle, 1974; Vepsäläinen, 1974; Kennedy, 1975; Southwood, 1975)。

我们可能已经到达这样一个新的“转折点”,即我们现在可以把重点放在进化的迁飞对策和进化的滞育对策的差别上。当然,显然这两种对策都有很大的自然变异。例如,观察和实验同样都表明,飞行历期在种内的波幅可以像种间波幅那么大 (Johnson, 1976)。

滞育方面的变异幅度也这样(例如 Danilevskii, 1965)。正如本书的许多论文所指出的,这种变异在适应对策的进化上当然是重要的,而且对于生物学、生理学和应用昆虫学都有重要意义。在迁飞和滞育的研究上,不断产生近代的遗传学说,预示在分析这两种反应的进化上,一个新纪元即将到来,这在本书中也是显而易见的。

因为昆虫的迁飞和滞育似乎为进化生物学家提供了丰富的材料,这本论文集的要点是进化的途径,这是意料中的。有许多理论要加以验证,而迁飞和滞育习性对此是适合的。其中有些学说,例如关于适合度进化的“Fisher 氏基础定理”等,已经流传一些时候并正在获得更新。迁飞和滞育与适合度的关系是明显的,而它们的实验操作可以得出新见解(Istock, 本书)。另一些理论著作更为新颖,例如关于由海岛生物地理学所引起的生活史对策的预测(MacArthur 和 Wilson, 1967),即“进化的稳定对策”的产生(Parker 和 Stuart, 1976)。种群可以因空间和时间而波动(Taylor 和 Taylor, 1977)的概念使得把迁飞和滞育作为生活史组成部分来分析,现在已很重要。因此,生活史进化的详细实验研究(Stearns, 1976)十分需要。

休·丁格

1977年6月于爱阿华城

参 考 文 献

- Caldwell, R. L., Rankin, M. A.: Effects of a juvenile hormone mimic on flight in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. Gen. Comp. Endocrinol. 19, 601-605 (1972).
- Danilevskii, A. S.: Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Edinburgh: Oliver and Boyd (1965).
- Dingle, H.: The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects. In Experimental Analysis of Insect Behaviour (ed. L. Barton Browne). New York: Springer-Verlag (1974).
- Fisher, R. A.: The Genetical Theory of Natural Selection. New York: Dover (1958).
- Johnson, C. G.: A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. Nature, Lond. 186, 348-350 (1960).
- Johnson, C. G.: Migration and Dispersal of Insects by Flight. London: Methuen (1969).
- Johnson, C. G.: Lability of the flight system: a context for functional adaptation. In Insect Flight (ed. R. C. Rainey). R. E. S. Symposium 7. Oxford: Blackwell (1976).
- Kennedy, J. S.: A turning point in the study of insect migration. Nature, Lond. 189, 785-791 (1961).
- Kennedy, J. S.: Co-ordination of successive activities in an aphid. Reciprocal effects of settling on flight. J. Exp. Biol. 43, 489-509 (1965).
- Kennedy, J. S.: The balance between antagonistic induction and depression of flight activity in *Aphis fabae* Scopoli. J. Exp. Biol. 45, 215-228 (1966).
- Kennedy, J. S.: Insect dispersal. In Insects, Science, and Society (ed. D. Pimentel). New York: Academic Press (1975).

- Kennedy, J. S., Booth, C. O.: Free flight of aphids in the laboratory. *J. Exp. Biol.* 40, 67-85 (1963a).
- Kennedy, J. S., Booth, C. O.: Co-ordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on the settling responses. *J. Exp. Biol.* 40, 351-369 (1963b).
- Kennedy, J. S., Booth, C. O.: Co-ordination of successive activities in an aphid. Depression of settling after flight. *J. Exp. Biol.* 41, 805-824 (1964).
- Kennedy, J. S., Ludlow, A. R.: Co-ordination of two kinds of flight activity in an aphid. *J. Exp. Biol.* 61, 173-196 (1974).
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O.: The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press (1967).
- Parker, G. A., Stuart, R. A.: Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *Am. Natur.* 110, 1055-1076 (1976).
- Rainey, R. C.: Weather and the movement of locust swarms: a new hypothesis. *Nature, Lond.* 168, 1057-1060 (1951).
- Rankin, M. A.: The hormonal control of flight in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. In *Experimental Analysis of Insect Behaviour* (ed. L. Barton Browne). New York: Springer-Verlag (1974).
- Southwood, T. R. E.: Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37, 171-214 (1962).
- Southwood, T. R. E.: The dynamics of insect populations. In *Insects, Science, and Society*. New York: Academic Press (1975).
- Stearns, S. C.: Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51, 3-47 (1976).
- Taylor, L. R., Taylor, R. A. J.: Aggregation, migration, and population mechanics. *Nature, Lond.* 265, 415-421 (1977).
- Vepsäläinen, K.: The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Acta Zool. Fenn.* 141, 1-73 (1974).
- Williams, C. B.: *Insect Migration*. Collins: London (1958).

目 录

前言	ii
绪言	iii

第一部分 迁飞

昆虫迁飞行为的激素控制	2
迁飞的进化与生态学——“海洋学”论	25

第二部分 滞育、发育与物候学

昆虫在物候学适应对策上的进化——生态生理学和遗传学因素的比较研究	41
蟋蟀生活史的季节适应和纬度适应	55
昆虫和螨类的滞育本能及其变异性的进化意义和现实意义	76
昆虫的物候学适应和多峰羽化型	95
果蝇北方种群的物候学和光周期滞育	109
一个自然种群中适合度的变异	129

第三部分 迁飞、滞育与生活史

种子长蝻 (<i>Neacoryphus bicrucis</i>) 生活史中交替出现的迁飞、滞育和直接发育	145
水黽翅二型和滞育的形成及其适应意义	162
热带、温带和海岛马利筋长蝻的迁飞和滞育	191
对时间和空间的逃避——总结发言	210

第一部分 迁 飞

昆虫迁飞的作用不仅在于逃避原来生境而且能在新生境中进行生殖和定居。所以在并发配合 (syndrome) 的生理学和生态学之间有着密切的联系。这一部分的两篇论文,对迁飞分别进行了生理学和生态学方面的研究。Rankin 所综述的为迁飞生理学所涉及的激素,尤其保幼激素的影响,而 Rainey 讨论了风的状态在迁飞昆虫的定向和位移中的作用。

许多科学家曾经设想,迁飞可能是保幼激素缺少的结果,因为这种激素已知能刺激生殖,而生殖是在长距离迁飞终止以后。Rankin 论述了这样的事实,表明事实上保幼激素有刺激迁飞的影响。她首先回顾了关于一些不同昆虫的研究工作,表明激素滴定量的变化可能对迁飞有影响。然后,她总结了她本人在马利筋长蝽 (*Oncopeltus*) 保幼激素方面的研究工作,其中包括这样一些测定结果,即表明中等滴定量的保幼激素能促使迁飞,而滴定量高就使飞行停止随之刺激生殖,最后她叙述了在这种昆虫中激素的作用方式。在另一些昆虫中例如棉红蝽 (*Dysdercus*), 这种激素对飞行系统的作用有些不同。这表明激素机制在物种之间有变异。

Rainey 总结了迁飞与风的状态之间的相互关系在迁飞昆虫生态学上的影响,并提出昆虫的飞行已进化为靠风运载的一种反应。他本人典型的关于飞蝗的研究查明,蝗群依靠顺风迁飞最终到达繁殖地带,这些地带是因辐合风形成的雨量所造成的结果。现代的雷达研究也表明,许多其他昆虫也进行顺风的密集迁飞,然而其生态意义还不清楚。Rainey 下结论说,在气象因素没有研究得像海洋学家研究海洋的物理环境那么透彻以前,是不可能充分理解长距离迁飞的。

昆虫迁飞行为的激素控制

M. A. Rankin

大多数迁飞昆虫似乎共同具有某些行为的、生理学的以及生态学的特征 (Dingle, 1972)。在行为方面,迁飞者对于引起飞行的刺激一般有着强烈的反应,而对于生殖和取食的刺激则较少或没有反应 (Kennedy, 1961)。在许多昆虫中,迁飞是对短日照的反应,且是立即生殖作用的一种改变。迁飞通常与诱发滞育的条件相联系,作为对不良环境在空间上的一种逃避,就如滞育作为在时间上的一种逃避一样。迁飞昆虫象滞育昆虫那样通常有十分丰富的脂肪体和未成熟的卵巢 (Johnson, 1969)。由于迁飞联系着生理学的一种特殊状况,与滞育的成虫情况相类似,早期科研工作者们常提出对它们起作用的是一种激素成分的可能性。Johnson (1969) 在昆虫迁飞方面提出了一种模式,即成虫在蜕皮激素缺乏,保幼激素量低的时候,迁飞活动就启动。保幼激素量上升也就引起迁飞行为的停止,卵子发生开始。

实际上,这种控制的事例在少数昆虫中存在着。对红蜡 (*Dysdercus* intermedius*),饥饿刺激飞行,而取食引起卵巢发育和翅肌的组织溶解 (Dingle, 1972; Dingle 和 Arora, 1973)。Edward (1970) 总结指出,飞行肌的衰退和卵黄发生是咽侧体所引起的,它因取食而明显地激活了。Edward 的结论是以移植后脑复合体为基础,而不是分离咽侧体。然而,在近缘的另一种红蜡 (*Dysdercus* fulvoniger*) 中, Davis (1975) 已经证明将有活性的咽侧体移植到饥饿的(飞行)雌虫中,能刺激飞行肌组织溶解。在取食和交尾时已摘除了咽侧体的雌虫既不发生飞行肌组织溶解,也没有卵黄发生。同样,人工合成的保幼激素的局部应用也可使饥饿雌虫和雄虫的飞行肌开始组织溶解。飞行肌的衰退造成迅速的组织溶解,这就表明可通过飞行活动神经元来显示保幼激素对飞行肌的衰退作用。

Borden 和 Slater (1968) 在加州齿小蠹 (*Ips confusus*) 的研究中同样表明,局部点滴人工合成的保幼激素在两天内就可以引起翅肌的衰退。通过摘除咽侧体可以阻止家蟋蟀 (*Acheta domestica*) 翅肌的正常组织溶解 (Chudakova 和 Bocharova-Messner, 1968)。然而,已经研究过的其它昆虫中所得到的许多资料表明,可能存在相反的情况。也就是说,保幼激素激发了迁飞活动,可能是中枢神经系统激发水平或飞行肌成熟的作用的直接影响对。

一、金龟子迁飞的控制

发现在金龟子 (*Melolontha melolontha*) 中咽侧体活性的状况影响着飞行的定向 (Stengel, 1974; Stengel 和 Schubert 1970, 1972 a, b, c, d)。雌性成虫有二或三次卵巢发育周期。每一次周期的特征是飞向取食地,然后飞回产卵地的定向迁飞。当它从土壤中羽化出来时,雌虫有一次朝取食地(通常是森林或丛林的边缘)的定向飞行。在那时,卵巢并

* 原书误印为 *Dydercus*。——译者注

没有发育。在交尾取食后大约两个星期,在第一批卵得到充分发育时,雌虫则有一个相反方向的、产卵的飞行,它又回到田间来产卵。此后,在产卵后期它又飞回到森林去,这种情况可连续重复两三次 (Stengel 和 Schubert, 1970)。在取食前开始的飞行和产卵后期的飞行的定向是朝着地平面上森林某一黑的阴影飞去。产卵的飞行则发生在这种飞行的相反方向,而不依赖于乡间的地貌 (Stengel 和 Schubert, 1970)。雄虫象雌虫那样,从土中羽化后向取食地飞去,然而,雄虫从来不出现雌虫那样典型的返回性迁飞。

咽侧体对金龟子 (*Melolontha*) 迁飞行为的影响在器官移植的一系列试验中进行了研究 (Stengel 和 Schubert, 1970, 1972 a, b, c)。把取食前雌虫的咽侧体移植到产卵前或取食前的雌虫中。同样,第二组试验中用了产卵前雌虫的咽侧体移植到产卵前或取食前的雌虫中。假移植的对照每次作四组处理。接受另外的取食前雌虫的咽侧体的取食前雌虫完全没有改变它们迁飞的行为。然而,接受了产卵前的咽侧体的取食前雌虫有 70% 的个体表现出与对照组和假移植的产卵前期雌虫相反的飞行方向 (Stengel 和 Schubert, 1970)。在以后的试验中,接受了从产卵前期雌虫中移植来咽侧体的 216 头雄虫中有 73% 与产卵前期雌虫飞行的方向完全一致。虽然,其雄虫在自然界中从来不会出现这种相反的飞行方向 (Stengel 和 Schubert, 1972 a)。取食前的雌虫或雄虫中的咽侧体在改变任何接受者的飞行方向上都是无效的。Stengel 和 Schubert (1972, b, c) 进一步指出,脑间部 (PI) 的神经分泌细胞与咽侧体具有相同的作用。这些结果也表明,脑神经分泌细胞是激发产卵前期雌虫咽侧体活性的必要物质。然而,需要更多的对照试验,包括摘除咽侧体或灼去神经分泌细胞以及用保幼激素处理和保幼激素量的分析来对飞行试验精确测定脑和咽侧体在金龟子中激素控制飞行的相应作用。

Lebrum (1969) 亦报告过类似的结果,他指出木白蚁 (*Calotermes flavicollis*) 是依赖于保幼激素的高量去准备进行“交配群飞”的。

二、马铃薯叶甲迁飞和滞育的控制

已经发现马铃薯叶甲 (*Leptinotarsa decemlineata*) 的迁飞控制有某些不同。短日照光周期引起它生殖滞育和从寄主植物龙葵上迁飞到森林土壤中去。通过摘除咽侧体,长日照成虫 (de Wilde 和 de Boer, 1961) 亦能引起滞育和有关的土壤正趋性行为,活化的咽侧体移植到这些摘除咽侧体的长日照成虫中,就能恢复正常的负趋土性行为。然而,移植咽侧体(多至 6 个活化的腺体)到短日照的成虫中并不抵触滞育的现象,而保持着正的趋土性行为 (de Wilde 和 de Boer, 1969)。同样,移植长日照成虫脑——咽侧体的复合体可以逆转由短日照影响所形成的滞育。咽侧体的活性明显地由脑的神经分泌作用所维持。它只在长日照条件下才能释放 (de Wilde 和 de Boer 1969), 在移植到短日照虫体以后,活化的腺体很快变成无活性的了,因为,缺少了这种神经分泌作用,而滞育就继续下去了。叶甲 (*Leptinotarsa*) 保幼激素量的分析 (de Wilde 等, 1968) 表明,从滞育场所往返的迁飞可能由于低于卵巢发育阈限的、但是足以激发其迁飞飞行的中等的保幼激素量刺激的作用。

卵巢的切除对滞育行为显然没有影响。摘除咽侧体和摘除卵巢的雌虫对移植活化的咽侧体反应是改变正趋土性为负的趋土性行为,有如摘除咽侧体雌虫的表现。保幼激素

的作用不是通过它对卵巢的影响而起作用的。虽然,有可能在迁飞的后期可以通过卵巢发育的某些方面来终止飞行,就如在马利筋长蝽(*Oncopeltus fasciatus*)中所发生的那样(Rankin, 1974)。

应当指出,他们所进行的有关这些研究中已经发现的都是滞育和滞育有关行为的激素控制,而不是迁飞行为本身。然而,这些又可能与迁飞的激素控制有密切的关系,因为在这种昆虫中迁飞在时间上与滞育是紧密相联的。

正如许多种迁飞昆虫那样,马铃薯叶甲(*Leptinotarsa*)的种群显示飞行的多态现象。有些个体飞行很短促或者根本不飞行,完全保持着羽化时那样,而另外一些个体则是在滞育来临前和/或在滞育刚结束之后发生猛烈的飞行(Johnson, 1969)。在马铃薯叶甲激素控制迁飞方面得到结论以前,飞行行为本身的激素控制和飞行多态现象的生理学基础,在该种昆虫中应加以研究。

三、 激素对蝗虫迁飞行为的影响

蝗虫中激素对迁飞行为影响的研究大多用东亚飞蝗(*Locusta migratoria migratorioides*)和沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)为对象的。除保幼激素对飞行和定向的作用以外,在蝗虫飞行控制中,还有其它激素,例如来自蝗虫心侧体的脂动激素,可能还有蜕皮激素。

当蝗虫分散饲养时,则形成一定的行为格局。其若虫仅表现出中等程度的活性;成虫通常是散居型,对迁飞刺激没有反应,且通常不发生长距离的飞行。另一方面幼小蝗虫在拥挤状况下饲养,则是群居型,表现出高度的活跃性,形成长距离的迁飞习性,且对迁飞的刺激表现出敏捷的定向活动。群居型成虫,则容易作长距离持久的飞行(Johnson, 1969)。

Carlisle 和 Ellis (1959) 观察到散居蝗比群居蝗具有较大的前胸腺。其次,在散居型成虫中一直存在前胸腺,而在群居型中多迅速地消失。把前胸腺匀浆注射到群居型蝗虫体内,长距离飞行就会减退(Carlisle 和 Ellis, 1963)。所以,在散居型和群居型蝗虫之间有可能至少存在着的一种生理上的差别,乃是前胸腺活性的水平。Michel (1972) 通过把散居型成虫的前胸腺移植到群居型的成虫体内来证明这一假说。他发现这样的处置就减少了 50% 左右的固定 6 天的持续飞行。而在飞行行为方面的差别是不明显的,其它组织没有做假移植。因为活性的下降往往由于注射或者由于外来组织的移植的损伤等。所以,这些试验虽然是有意义的,但还不能做出结论。

较早时, Haskel 和 Moorehouse (1963) 就提出过蝗虫前胸腺控制运动活性的问题。一般说来,在蜕皮的若虫运动的活性出现大幅度下降。Haskel 和 Moorehouse (1963) 研究过沙漠蝗活性周期性停止问题。取自蜕皮时或者处于两次蜕皮中间若虫的血淋巴,用来处理雄蝗中神经索的标准样品。神经元之间活性水平的变化是通过第一和第二胸神经节之间联系的记录予以确定的。这种神经元活性是用中胸胸足胫节的伸肌所支配的神经来测定的。当用取自蜕皮时若虫的血淋巴来浸浴神经索时,可见到间神经元或是运动神经元的活性有一点改变。相反,取自蜕皮前 12 小时的若虫的血淋巴,会引起间神经元启动的明显增加,然而,实际上降低了运动的输出。这种作用可以通过加入两次蜕皮间的家蚕(*Bombyx mori*)血液的提取物来模拟,这个提取物具有较高浓度的 α 和 β 蜕皮激素。显然,引起蜕皮的作用于上表皮上的激素因素同样也作用于中央神经系统(CNS),在蜕

皮前抑制了运动活性。

调节蝗虫蜕皮激素活性的相对缺少性仍然需要结论性的论证。需要论证的是群居型行为通过摘除散居型蝗虫的前胸腺而产生。同时，散居型蝗虫的活性也可以通过蜕皮激素的加入或者前胸腺的移植而得到恢复。

控制蝗虫飞行的还有其它几种来源的激素。在蝗虫和沙漠蝗 (Goldsworthy, Johnson 和 Mordue 1972; Mayer 和 Candy, 1969) 中表明, 心侧体是迁飞所必需的。这种腺体能释放出一种脂动激素 (Mayer 和 Candy, 1969), 这种激素是维持飞行超过 15 分钟以上而动用储存脂肪体所必需的。在蝗虫中从腺体叶中释放出脂动激素, 通过切割从脑到心侧体的两根神经 (NCCI 和 NCCII) 来阻止, 与动过手术的对照组相比, 飞行是少得多了。飞行的活性可以通过注射心侧体提取物而得到改善 (Goldsworthy, Johnson 和 Mordue, 1972)。Goldsworthy, Coupland 和 Mordue (1973) 已经发现脑的间脑神经分泌细胞灼去对蝗虫飞行行为没有什么影响, 然而, 隔离或者把心侧体的腺体叶状物摘除, 结果完全丧失动用脂肪的性能。由此, 他们得出结论, 脂动激素是心侧体叶状物所产生并由它所释放的。因为, 单独切除 NCCI 或 NCCII 并不能消除飞行所形成的表演, 这表明从腺体叶状物释放的脂动激素受到来自脑的, 通过这两条神经的双重神经的支配。这种激素在飞行一开始几乎立即就释放出来。

在正常的蝗虫中, 飞行式样是基质利用变化上的反映 (Weis-Fogh, 1952)。在开始的 5—10 分钟, 其飞行速度增快, 然而, 大约 25 分钟后明显的下降一直到中等速度为止。Weis-Fogh (1952) 认为, 开始高速度飞行时碳水化合物乃是主要的燃料, 在后来的速度下降时相应地利用了脂肪, 因而逐渐出现一种变化——这个过程依赖于心侧体的脂动激素的释放。看来似乎飞行速度在某种程度上依赖于飞行肌所利用的基质特性。蝗虫利用碳水化合物时的飞行要比燃烧脂肪时快。用心侧体提取物注射过的完整的蝗虫在早期飞行中比之不注射的蝗虫飞行要慢。这使得 Goldsworthy 等人 (1973) 假定, 心侧体因素可能就是脂动激素本身, 可抑制飞行肌利用碳水化合物或者保证了脂肪的氧化到达这样程度, 以致碳水化合物作为基质是不利的。研究飞行时脂肪转化特性 (Beenackers, 1969; Mayer 和 Candy 1969) 表明, 血淋巴中甘油二酸脂的水平, 由于脂肪体甘油三酸脂的消耗而提高。通过飞行肌活体和离体培养方法进行脂肪利用的研究表明, 脂动激素具有两方面的主要作用: 脂肪体的脂类作为甘油二酸脂被动用, 使飞行肌利用脂类优先于碳水化合物。在只有以海藻糖作为基质时, 腺体叶状物提取物或者含有脂动激素部分纯化的提取物才降低离体培养下完整背纵飞行肌的呼吸速率。然而, 这种激素提取物激发了甘油二棕榈酸脂的氧化作用 (Robinson 和 Goldsworthy, 1974)。可以认为, 脂动激素可以通过刺激脂肪蛋白或甘油二酸脂进入肌肉或酰基类进入线粒体而对脂肪的氧化起作用 (Robinson 和 Goldsworthy, 1974)。

蝗虫中脂动激素的具体来源似乎还存在着某些不一致的意见。Michel (1972, 1973 a, b) 曾作了一系列摘除-移植试验, 其中包括了从隔离分散饲养或群体饲养的蝗虫中(分别为善飞的和不善飞的个体)的心侧体(腺体叶状物或神经血管叶状物)。Michel 在这些情况下发现, 从善飞的(群居型)蝗虫中取出的心侧体的神经血管叶状物能刺激不善飞的(散居型)蝗虫的飞行。当把与脑相联的神经血管叶状物在 15 天以前切除时, 腺体叶状物就没有作用。同样, 通过电凝结作用破坏沙漠蝗脑间部表现出飞行剧烈下降的趋势(这

些结果与上面提到的 Goldsworthy 及其共同工作者的结果相反)。然而,从善飞蝗中移植脑间部或整个脑到不善飞型的个体上,对手术后蝗虫恢复飞行并不起什么作用。Michel 和 Bernard (1973) 总结指出,脑间部物质在脑间部它们所形成的场所是没有活性的,而在可以贮存它们的心侧体的神经血管部分是有活性的。Goldsworthy 及其共同工作者和 Michel 实验结果的矛盾是难以解决的,除非是根据他们对间脑部和/或心侧体的解剖学的某些错误来解释。

除蜕皮激素和脂动激素以外,在控制蝗虫飞行时也涉及保幼激素。Cassier (1963, 1964) 发现,把成熟的东亚飞蝗雄虫的咽侧体移植到同龄的雄虫则可导致其步行的速度加快和强烈的趋光性反应。Odhiambo (1966) 切除沙漠蝗雄虫咽侧体的结果降低了运动的活性。这种情况还可以通过移植活化的咽侧体到摘除咽侧体的雄虫中而得到恢复。Odhiambo 甚至继续提出咽侧体激素对中枢神经系统激发水平的直接影响。然而,Strong (1968 a, b) 报告,蝗虫 (*Locusta*), 不象沙漠蝗 (*Schistocerca*) 那样,在切除咽侧体以后运动的活性并没有表现出明显的下降。Strong (1968 a) 认为,咽侧体切除对运动活性报道有影响是可以简单地归之于性行为的减退所造成。由于笼子里饲养的蝗虫在性活动方面消费了它们大部分时间,他总结指出,阻抑这种行为的一些操作,同样也表现为降低运动的行为。然而,相反情况可能也符合实际的情况,即切除了咽侧体的蝗虫性行为可以得到充分的发展,但是,由于咽侧体切除而引起的呆板和不活动性就使其不能简单地表现出来。Wajc 和 Pener (1971) 通过咽侧体切除的蝗虫雄虫迂迴的飞行表演试验反驳了 Strong 的假说。咽侧体切除蝗虫的飞行普遍地都要比动过手术的对照组要少。最近在咽侧体切除蝗虫的飞行试验的工作已获得若干更不一致的结果。

Wajc 和 Pener (1971), Goldsworthy 等 (1972 a) 和 Michel (1972 a) 均已证明未成熟蝗虫成虫咽侧体的切除将导致迂迴的飞行表演明显下降。然而,在成熟时将蝗虫咽侧体切除并不影响飞行的状况 (Goldsworthy 等 1972 a)。Wajc (1973) 亦发现,在某些情况下,当在风洞里飞行达到平衡时,未成熟时咽侧体切除的蝗虫是能够象对照组那样具有同样飞行的表演。Lee 和 Goldsworthy (1975, 1976) 最近在咽侧体对蝗虫飞行的影响方面进行了深入的研究。他们发现,东亚飞蝗雄的成虫飞行的表演是日龄的一种函数,大约在羽化后 18 天达到高峰。未成熟蝗虫咽侧体切除就推迟了正常飞行能力的发育,以致,在动完咽侧体切除手术后的一个短期内蝗虫飞行与动手术的对照组相比是要少得多。然而,后来它们的飞行表演比同龄手术对照组的好得多。这种差别乃是由于前者飞行表演上是随日龄而有一突然下降,而在后者则没有。周期性局部应用保幼激素于成熟时切除咽侧体的蝗虫上,多少要降低飞行的表演,虽然这种作用随年龄而有所下降。在成熟时切除了咽侧体的蝗虫中最适飞行的时期延长了;但是,这种作用比在未成熟时切除咽侧体蝗虫没有那样明显。

Lee 和 Goldsworthy (1975, 1976) 认为,在切除咽侧体以后飞行活动的开始下降是由于保幼激素通过与飞行肌发育有关的某些过程对该行为的间接影响。然而,这种影响只是暂时的,因为,切除咽侧体蝗虫的飞行表演最终发展到可比得上较年青的对照组中最好的蝗虫。这可能是包括了飞行肌新陈代谢在内的某些成长过程受到了影响。切除咽侧体的蝗虫比对照组的完整蝗虫生活得要长,而且,事实上,在其生理方面也要比同龄完整的蝗虫要年轻 (Mordue 和 Goldsworthy, 1973)。

在雌虫中切除卵巢导致飞行活动的巨大压抑 (Lee 和 Goldsworthy, 1976)。这种作用可能是由于血淋巴中高浓度的甘油二酸脂所引起, 它可以抑制飞行肌利用海藻糖。这些科研工作者又根据体壁的变化, 提出切除卵巢的雌虫比对照组的雌虫变老要快得多。切除卵巢蝗虫拙劣的飞行表演可能是成熟前变老的结果。注射含有脂动激素的心侧体提取物就改善了切除卵巢雌虫的飞行活动。这可能是脂动激素引入到心侧体提取物中使得飞行肌更方便地利用脂肪。

既切除卵巢又切除咽侧体的蝗虫, 飞行活动的状况与切除咽侧体蝗虫相似。咽侧体切除可以抵销切除卵巢的变老作用 (Lee 和 Goldsworthy, 1976)。

四、斑蝶的迁飞行为

在北美, 斑蝶 (*Danaus plexippus*) 种群在每年春天和秋天都发生着惹人注目的迁飞现象。斑蝶从加拿大和美国北部飞行二千多英里到南方的加利福尼亚、佛罗里达和墨西哥等越冬场所去, 而在第二年春天又向北迁飞。秋季从北方发生地以十分从容不迫的速度、巨大群聚形式向南方迁飞。这种蝶类随着天气锋向南移动, 主要发生在中午, 它们在晚上或遇到不良天气时多群集栖息, 并取食花蜜以补充燃料的贮存。迁移蝶类的种群经常在一个地区呆上两三个星期或更长的时间取食和偶然产卵, 倘若气候适宜及食物供应丰盛(如果有马利筋草, 适宜的条件下, 雌虫亦偶尔产卵——Rankin, 未发表材料)。大多数秋季迁飞者被认为是从夏天上一代羽化出来的个体, 它们大多是由秋季短日照和低温所引起生殖滞育的成虫 (Herman, 1973; Urquhart, 1960)。Brower (1977) 发现在墨西哥越冬场所新发现的巨大种群中的 111 头越冬雌虫中 85% 未经交配, 有 11% 已经交配一次, 有 2% 已经交配两次或两次以上。它们可能在羽化后, 生殖之前就开始迁飞。所以, 它们在墨西哥山区整个寒冷的冬季是处于生殖滞育之中。然而, 冬季滞育似乎存在着很大的随意性, 因为, 南方佛罗里达越冬种群并未出现生殖活动的停止 (Brower, 1961, 1962; urquhart 和 Urquhart, 1976)。这可能由于该地区冬季暖和的缘故。

有关斑蝶向北迁飞的情况了解得不多。其中某些同一个体被认为在下一季度又回到北方的繁殖地。据说该蝶向北飞行较快, 翅的拍动振幅大约为 190° , 比向南时振幅大约为 30° 中等速度的飞行要快。蝶类明显地是在夜晚单个飞行, 也有在白天的。休息时也是单个的而不是群集的。它们明显地停止取食, 即或常较短时间地少量取食, 多是利用冬季越冬时所贮存的脂肪体作为养料 (Urquhart, 1960; Johnson, 1969)。雌虫交尾明显地在迁飞之前或在迁飞之中进行, 但其卵巢仍然处于未发育的状况。所以, 它们开始时从越冬场所就带着大量的卵到一新地区, 但是, 随着季度的温度与日照时间的延长, 卵成熟的速率加速了 (Brower, 1977)。可能, 这种成熟作用是逐渐的, 因为, 动物向北迁飞进入较低的温度。已经注意到沿着春季迁飞的途径时有某些产卵。不论密集性迁飞仅由非怀卵的昆虫所组成, 怀卵个体到产卵时完全停止了迁飞, 还是不论怀卵个体还是非怀卵个体都能迁飞, 这些还弄不清楚。由于佛罗里达的种群并不发生冬季滞育, 但也参与春季的迁飞, 似乎后者的可能性更为可信。然而, 佛罗里达的蝶类中只有刚羽化出来的个体在春天向北方迁飞。斑蝶在生殖后还是在生殖期间迁飞的问题是长期以来有争议的问题, 了解迁飞的生理和阐明在春天和秋天移动中行为上的明显差别是重要的。

夏季繁殖的种群在北方生长区域里繁殖了非迁飞的几个世代。在秋季,白天缩短,温度下降,似乎影响着神经内分泌系统,其一个途径是咽侧体的活性和有可能的脑神经分泌细胞的减少 (Herman, 1973; Barker 和 Herman, 1976)。很清楚,秋季世代的斑蝶在生理、行为方面显然不同于夏季世代,这就有可能使得它们向南方迁飞。这些差别包括了生殖腺发育的抑制,求偶和交尾活动的明显下降,失去了对马利筋草上产卵的反应,社会性采蜜集合 (social nectaring assemblages) 的发生以及在下午较晚的时候群聚行为的发展,这些形成了夜晚临时的丛集现象 (Brower, 1977)。这些行为的发生伴随着向南飞行的上升趋势,在 9 月中旬就出现大量的迁飞活动。

虽然 Herman (1973) 已经证明,来自加利福尼亚冬季的昆虫种群在生殖方面是不活跃的,至少部分由于无活性的咽侧体所引起,但飞行行为的刺激机制一直还没有弄清。他猜测斑蝶的南北迁飞循环和生殖活动周期性的发生可能由于咽侧体的活性和无活性的循环。根据他定的卵巢成熟的标准,在某些地区来说,向北的迁飞者以及越冬的个体,咽侧体都是活化的。这些观察都一致认为咽侧体可以在该种昆虫的迁飞行为和生殖作用的调节中都起着重要的作用。Herman 和 Barker 推测中的一个困难是用卵巢的发育作为确定咽侧体活性的唯一标准。如果,保幼激素较低的量刺激飞行活动,而较高的量或者较长时间的激素处理是卵巢发育的必要条件,这就有可能,在迁飞和生殖时期保幼激素量的改变主要控制活性,就如马利筋长蜡 (*Oncopeltus fasciatus*) 的情况一样 (Rankin 和 Riddiford, 1977 b)。这种可能性正在我们实验室中得到研究。

五、马利筋长蜡飞行的激素控制

马利筋长蜡 (*Oncopeltus fasciatus*) 是一种很典型的迁飞性昆虫。它夏季分布范围从加拿大中央延伸到美洲的中部,但在北纬 40° 以北地区它不能越冬 (Dingle, 1965)。Dingle (1966, 1968) 在实验性飞行测定和某些可供参考的田间证据的基础上,证实南方种群至少有 30% 向北迁飞到北方田间马利筋草非常丰富的栖息地定居下来。6 月末或 7 月初,在爱阿华州长着马利筋草的地区,长蜡种群迅速地增长,9 月上旬到达高峰。10 月间,长蜡种群的许多个体向南方迁飞,在这一地区又几乎见不到了。在实验室里长日照下 (16L: 8D, 23°C) 固定持续飞行的时间最长的是在羽化后 8—12 天的成虫 (Dingle, 1966, 1968)。由于体壁的硬化发生在 0 到 5 或 6 天,而雌虫开始产卵大约在第 15 天。长蜡雌虫长时间的飞行就如许多昆虫中发生迁飞性飞行那样,多发生在幼嫩期的后期或产卵前期,但在雄虫中可以持续更长的时期 (Dingle, 1965; Caldwell, 1974; Rankin, 未发表的资料)。在大多数环境条件下,交尾发生在飞行开始之前,而且在假定的整个迁飞期中还可继续进行。然而,交尾和迁飞一般发生在一天不同时间,前者大多发生在傍晚,迁飞大多发生在下午。所以,许多个体可在白天交尾,而不干扰每天下午迁飞性飞行 (Caldwell 和 Rankin, 1974)。雌虫能多次交尾并可利用几次交尾的精子 (Gordon 和 Gordon, 1971)。这种在迁飞之前或在迁飞途中的交配对遗传变量和迁居种群的可塑性方面有很大的促进,而对“定殖者效应” (founder effects) 却有所减退。

环境的光周期、温度和食物的可利用性似乎影响到马利筋长蜡种群迁飞行为的总体。饲养在短日照下 (12L: 12D, 23°C), 长蜡则进入成虫的生殖滞育 (Dingle, 1974)。造成

的生殖推迟提供了在卵成熟以前的一个较长的时间,在那段期间雌虫可接受刺激作长距离的飞行,并使得在实验种群雌雄虫中长距离飞行个体的百分率更高 (Caldwell, 1974; Rankin, 1974)。在田间,秋天短日照下,可能产生某种刺激作用使许多北方种群形成向南迁飞的迁飞性行为。除光周期外,温度对迁飞亦有影响。大约在 25℃ 以上,由于高温对卵巢发育的刺激作用,至少有部分雌虫的迁飞在自然光周期下受到抑制。高温和长日照的组合使之非常迅速地繁殖,从基本上清除了长蜡雌虫的迁飞型 (Caldwell, 1974)。

食物的质量或可利用性亦大大地影响着飞行和生殖。长蜡在幼嫩期常有一个连续取食的非常时期;幼嫩期后成虫取食就改为周期性的,主要发生在傍晚,常常与交尾联系在一起,这就具有不干扰迁飞的活动的同样有利性 (Caldwell 和 Rankin, 1974)。取食不适的食物时(嫩荚或花),长蜡雌虫则推迟繁殖,受到刺激而形成远距离迁飞 (Rankin 和 Riddiford, 1977a)。仅根据 Caldwell (1969, 1974) 某些早期工作的许多结果表明,即使在长日照(16L: 8D)和相当高的温度(27℃)条件下(正常生殖的条件范围),长蜡也会推迟生殖并对不适宜的食物(嫩荚)或饥饿的反应引起迁飞的行为 (Rankin 和 Riddiford, 1977a)。

在温度高,日照趋于一年中最长的时候,那么,第一次向北定居者在 6 月末、7 月初有代表性地到达爱阿华 (Dingle, 1966),有可能春季食物质量(那时的花和嫩荚)主要刺激它向北迁飞。通过同样的机制,性成熟的居留者中由于食物的短缺也被刺激而迁飞,这就大大地扩大了寻找新食物来源的概率 (Rankin 和 Riddiford, 1977a)。

为了明确马利筋长蜡迁飞行为的激素基础,用保幼激素类似物的一个混合物 (Law 等, 1966),局部地滴加在成虫羽化后第 5 天的雌雄虫上,每隔三日龄进行飞行试验。虫子是饲养在 12 L: 12 D, 24℃ (引起滞育)条件下,每天对其生殖活动进行检查。

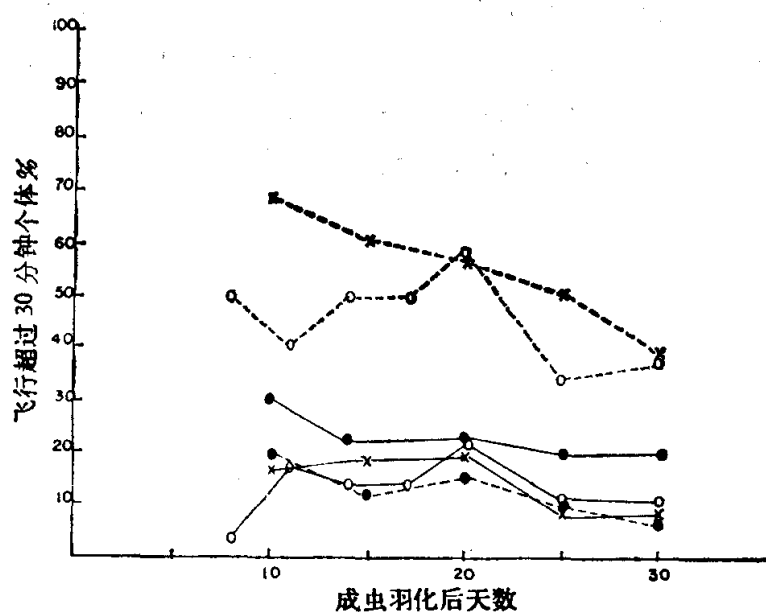


图 1-1 保幼激素类似物 (Calbiochem) 对雄虫 (O.....O)、切除卵巢的雌虫 (X.....X) 和完整雌虫 (●.....●) 飞行的作用。激素滴加到羽化后第五天成虫腹部的腹板上。环境条件是 12L: 12D, 23℃。对照是由未处理的雄虫 (O——O) 和未处理的切除卵巢的雌虫 (X——X) 以及未处理的完整雌虫 (●——●) 所组成 (引自 Caldwell 和 Rankin 1972)

保幼激素类似物滴加有效地增加了雄虫的飞行行为,但是,生殖滞育的雌虫则没有此现象 (Caldwell 和 Rankin, 1972)。保幼激素点滴到完整的雌虫上明显地降低其飞行活