

昆虫生理学



W. 莫尔迪尤
G. J. 戈兹沃西 著
〔英〕 J. 布雷迪
W. M. 布兰内

科学出版社

昆 虫 生 理 学

〔英〕 W. 莫尔迪尤 G. J. 戈兹沃西 著
J. 布 雷 迪 W. M. 布兰内

王荫长 龚国玃 周威君 译
陈长琨 沈晋良
尤 子 平 校

科 学 出 版 社

1986

内 容 简 介

本书是一本结构新颖、简明扼要、资料丰富的昆虫生理学基础论著，从物质吸收、运输及代谢入手深入浅出地介绍了昆虫生理学的基本知识，着重阐述昆虫生理生化及行为，对一般的内部解剖仅作扼要的说明；对生物化学、细胞生物学及膜的生物物理学等领域均有所涉及，提供了新的概念，反映出当前昆虫生理学的进展。

本书主要包括：能量代谢、运输组织、生长发育、神经和感觉系统、肌肉和行动、行为、昆虫与环境的相互关系等方面，并附有插图72幅及索引。本书可供大专院校有关专业教师、研究生、本科生及从事昆虫学研究的工作人员参考。

W. Mordue G. J. Goldsworthy J. Brady W. M. Blaney

INSECT PHYSIOLOGY

Blackwell Scientific Publications, 1980

昆 虫 生 理 学

【英】 W. 莫尔迪尤 G. J. 戈兹沃西 著
J. 布雷迪 W. M. 布兰内

王荫长 龚国玘 周威君 译
陈长琨 沈晋良

尤子平 校

责任编辑 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

1986年11月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1986年11月第一次印刷 印张：8

印数：0001-3,150 字数：170,000

统一书号：13031·3121

本社书号：4824·13-7

定价：1.90 元

译 者 的 话

昆虫生理学在最近二十年中有了突飞猛进的发展。当前研究昆虫生理学,不仅是为了防治害虫或利用益虫,而且很多生理生化学家都以昆虫作为模式研究;仿生学家对昆虫的特殊构型和生理机制也产生了浓厚的兴趣。但目前国内有关昆虫生理学的中文参考资料还很不够。英国亚伯丁大学Mordue教授等编写的《昆虫生理学》内容比较新颖、广泛,而且简明扼要,其中插图也比较丰富,是一本很好的入门书籍。最近“昆虫生理学”已被列为全国农业院校攻读昆虫学硕士学位研究生的必修课程之一,在南京农业大学试用这本书作为教材,受到了学生们的欢迎。因此,我们在尤子平教授的鼓励 and 指导下,把此书翻译成中文,以供大家参考。在此特别要感谢尤子平教授,他为了校好译稿,倾注了不少心血,耗费了很多时间。由于我们的水平有限,肯定还有不少错误和缺点,希望读者批评指正。

译者

(南京农业大学昆虫学教研组)

1983.10.25.

绪 论

昆虫对人类有无法估量的重要性。它们既是我们统治这个行星（地球）的主要竞争者，同时又是人类生存不可缺少的朋友。它们一方面损毁人类的粮食（包括收获前和收获后的），破坏房屋建筑，传染多种危险性疾病，但另一方面又为作物传粉，抑制很多害虫的大发生，还分解大量的废物，并把它们送回到土壤里去。昆虫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（种类可达百万种以上；个体数量来说，一巢蚂蚁就有2千万头，一群迁飞的飞蝗比蚂蚁的数量还要大5倍）所致。

昆虫在生物的进化过程中是比较古老的。如弹尾目昆虫（Collembola），约在出现首批脊椎动物的泥盆纪（Devonian），就已经存在了。在三亿年前的石炭纪（Carboniferous），第一批爬虫类出世以前，又已出现了可被辨认的蜚蠊、蝗虫和蜻蜓。从那时起，它们作为地球上唯一具有飞行能力的动物，在空中称霸了一亿年，而且它们的基本翅形一直稳定地延续到今天。这一点充分说明了生物造型的成功性。不仅如此，这种生物构型的设计还使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，唯一没有占领的生境是辽阔的海洋，但即使在那里也有少数种类生活着。

昆虫的构型设计为什么能获得如此的成功呢？是由于坚硬不透水的体壁、飞翔能力、高度繁殖力和小型的体躯造成的呢？还是由于它们的行为和生理生化对变化着的环境条件具有较强的适应性呢？很可能，与这些因素都有关系，甚至还有别的因素在起作用。生理学家们研究昆虫以后，部分地回答了这些问题，找出了昆虫是如何作为生物机器进行工作的，还发明了一些控制害虫的好方法。此外，昆虫也是探索一般生理学问题的适宜模式系统。

昆虫作为研究生理学的模式

所有动物，不管它们的组织水平如何，都面临着相同的功能问题，如呼吸作用，水分和离子的平衡，取食和消化作用，生殖机制，运动和感觉的辨识等。但动物演化的结果，往往以不同的结构来解决这些共同的问题。例如，比较一下以下各种结构就清楚了：脊椎动物肾脏中复杂的肾小球器与昆虫的简单马氏管（§2.3.1）；脊椎动物的呼吸循环系统与昆虫的气管系统（§1.1）；或昆虫与鸟类完全不同的飞行机构（§5.3.1）等。另一方面来说，尽管形态学和解剖学上的差别可能很大，但在细胞水平上往往又常是相同的构型设计和功能（§1.3）。例如，昆虫和脊椎动物的神经系统或肌肉系统之间的主要差异，并不在于它们之间的基本作用机制，而主要是易兴奋细胞（excitable cells）的分布型式不同而已（第四、五章）。

昆虫与脊椎动物相比，体形虽然较小，但它们的细胞的大小大致是相同的。因此，昆虫器官中包含的细胞数量，就比脊椎动物相应的器官要少得多，组织结构也比较简单。所以用它们来进行比较生理学研究，有助于了解一般的生理学问题。昆虫的细胞由于分化程度较小，因而任何一个细胞的活动范围相对地要比脊椎动物来得广，在功能水平上有时就会比较简单，而致分工不细。尽管如此，昆虫仍然是理想的实验动物。因为

它们可以大量饲养，化钱少而操作管理方便；具有开放式的血管系统，易于进行移植试验。此外，还由于昆虫形态和习性的多样性，选择一种理想的昆虫进行试验，几乎可以用以研究任何一个特殊的生理学问题。

生理学与害虫防治问题

由于广泛和经常低效率地使用DDT一类的杀虫剂，使得一些昆虫种群分化和发展成高度抗药性的品系，并常引起前所未见的害虫天敌数量的锐减以及害虫的再猖獗和大发生，其数量之多甚至超过用药以前的水平。这就要求人们更合理地使用杀虫剂，同时发展和综合利用其它防治方法，这些已显得非常必要。为此，我们已不能满足现有的知识，应该更多地研究有关杀虫剂的生理作用，了解它们是如何进入虫体，以及如何在虫体内进行降解代谢的。要解决这些问题，必须从研究昆虫生理学着手。就发展和取代药剂防治的DDT世代的其它途径来说，我们已经取得了一些成果，例如，已经发展了一些新的杀虫剂和选择性更好的杀虫剂（§ 3.6），人工合成了一些干扰昆虫交配行为的性外激素，以及探索更巧妙的生物防治形式等。进一步发展所有这些技术的关键是，要求人们掌握昆虫生理学和行为方面更深入的知识。

昆虫生理学和本书讨论的问题

与任何别的动物一样，昆虫能在它的环境中取得成功，主要由于它能在某些可耐受的范围内保持体内的稳定状态，如能保持一定的pH值、渗透压、氧化作用及体温等，也就是说，昆虫必须能保持内部的稳态或体内平衡（homeostasis）。由于昆虫主要是陆栖动物，它们受到两个重要因素的影响，妨碍了体内平衡，这就是它们的小型躯体和坚硬的表皮。体躯小，就会引起很多生理学问题，其中主要的一个问题是，小型动物具有较大的表面积/体积比率（§ 7.1）。表皮的不通透性，虽然缓和了一些这方面的问题，但它本身又造成了很多障碍，特别是影响到它们从环境中吸取物质（如氧、水分和食物）和排除废物（CO₂、水分和排泄物），同时还影响到行为的表现。因此，昆虫体内平衡的很多问题，无疑是一些重要的生理学问题，也是本书所要讨论的题目。

最近二十多年来，昆虫生理学知识有了广泛的发展，更由于生理学技术的进一步提高，使得这方面的知识更为深入了。在本书中，我们期望尽量提供最新的概念和广泛的有关资料，用以加强说明这些进展。同时也提出了对现代研究应注意的限度和研究范围。本书要求读者应具备的生理学基础知识并不很多（相当于大学二年级学生的水平就够了），但是我们期望读者已能掌握昆虫基本结构方面的知识，以及形态学和昆虫的变异性方面的知识。我们认为生物化学和行为是生理学的主要部分，所以已把这些内容编入本书，但为大学生读的昆虫生理学课程，常不采用这样的编排方式。作为一位现代生理学者，必须熟悉多方面的有关学科，从膜的生物物理学，以及生物化学和细胞生物学直到行为分析，都要了解。我们试图在入门的水平上，通过广泛的途径来概括这些领域，但是由于编写一本短书，篇幅有限，对内容曾加以一定的选择，不过，我们希望没有遗漏任何项目。此外，书中也没有提供全部的参考文献，只列出了一些关键性论文或书刊的出处，在每章后面都附有参考文献目录。有了这些文献的引导，相信读者们应该可以广泛地了解这门学科，并希望能从中获得有益的经验。

目 录

绪 论	(vii)
第一章 能量代谢	(1)
1.1 组织中氧的供应	(1)
1.1.1 静止时的通风作用	(1)
1.1.2 飞行时的通风作用	(3)
1.2 水栖昆虫的呼吸作用	(4)
1.3 能量的代谢步骤	(5)
1.3.1 昆虫飞行肌利用燃料的途径	(5)
1.3.2 丽蝇的碳水化合物氧化作用	(6)
1.3.3 舌蝇的脯氨酸氧化作用	(8)
1.3.4 昆虫的脂肪酸氧化作用	(9)
1.4 代谢过程中燃料供应的持续问题	(10)
1.4.1 丽蝇飞行肌中碳水化合物的供应机制	(10)
1.4.2 舌蝇飞行肌中脯氨酸的供应机制	(10)
1.4.3 蝗虫飞行肌中碳水化合物和脂肪的供应机制	(11)
第二章 运输组织	(14)
2.1 皮细胞的功能	(14)
2.2 消化道	(15)
2.2.1 营养和消化	(15)
2.2.2 吸收作用	(17)
2.2.3 水分和离子通过肠壁的流动	(18)
2.2.4 唾腺	(20)
2.3 排泄系统	(20)
2.3.1 马氏管的功能	(21)
2.3.2 马氏管的结构组织	(23)
2.3.3 后肠和直肠	(23)
2.3.4 隐肾管系统	(25)
2.4 水分平衡	(26)
2.4.1 陆栖昆虫——激素和水分平衡	(26)
2.4.2 水栖昆虫——离子和渗透的调节作用	(29)
2.5 表皮	(30)
2.5.1 表皮的通透性	(32)
2.5.2 水蒸气的吸收作用	(33)

第三章 生长和发育	(35)
3.1 生长	(35)
3.2 形态发生	(35)
3.3 发育的内分泌控制	(37)
3.3.1 激素的来源	(37)
3.3.2 激素和蜕皮作用	(39)
3.3.3 蜕皮激素 (类固醇蜕皮素ecdysteroids)	(40)
3.3.4 鞣化激素	(46)
3.3.5 保幼激素	(46)
3.3.6 激素与多型现象的关系	(51)
3.4 成虫的生长和发育	(52)
3.4.1 生殖	(52)
3.4.2 性发育的内分泌控制	(53)
3.4.3 成虫的老化	(55)
3.5 滞育的激素控制	(55)
3.6 昆虫的生长调节剂	(56)
第四章 神经系统和感觉系统	(58)
4.1 神经细胞	(58)
4.2 神经系统的组织结构	(58)
4.3 神经元的功能	(60)
4.3.1 神经元的性质和动作电位	(60)
4.3.2 神经元发生的现象	(61)
4.4 血-脑屏障	(62)
4.5 感受器的作用机制	(63)
4.5.1 感受器单元	(63)
4.5.2 能量转换作用	(65)
4.5.3 信息的编码	(66)
4.6 突触的传递	(67)
4.6.1 突触的基本现象	(67)
4.6.2 突触后电位的响应性	(68)
4.6.3 神经递质	(68)
4.7 综合作用	(69)
4.7.1 解码	(70)
4.7.2 突触的综合作用	(70)
4.7.3 学习	(71)
4.7.4 中枢或周缘神经的控制问题	(71)
4.7.5 再编码	(72)
4.8 神经分泌	(73)
4.8.1 神经分泌细胞的形态和分布	(73)
4.8.2 神经分泌细胞的功能和控制作用	(73)
4.8.3 影响神经活动的激素	(74)
4.9 杀虫剂	(75)

4.9.1 增效剂和杀虫剂的解毒作用	(76)
4.9.2 对轴突传导的影响	(76)
4.9.3 对乙酰胆碱受体的影响	(76)
4.9.4 对乙酰胆碱酯酶的影响	(77)
4.9.5 对神经分泌作用的影响	(77)
4.9.6 拟除虫菊酯的杀虫作用	(77)
第五章 肌肉和行动	(79)
5.1 肌肉的结构	(79)
5.1.1 肌肉的细微结构	(80)
5.1.2 肌肉的神经分布及神经-肌肉突触	(82)
5.2 肌肉的功能	(82)
5.2.1 神经-肌肉突触	(82)
5.2.2 兴奋-收缩的偶联	(83)
5.3 肌肉和运动	(85)
5.3.1 飞行	(85)
5.3.2 步行	(88)
第六章 行为	(89)
6.1 行为的神经基础	(89)
6.1.1 反射和反应	(89)
6.1.2 潜伏期和叠合作用	(90)
6.1.3 后放和疲劳	(90)
6.1.4 兴奋作用和抑制作用	(91)
6.1.5 蟋蟀鸣声的综合作用——一个模式例子	(92)
6.2 反应性的改变——或“驱动”和“诱发”	(95)
6.3 行为的日节律	(96)
6.4 激素和行为	(97)
6.5 学习	(98)
6.5.1 条件反射	(99)
6.5.2 “测试和失误”，或探试的条件反应	(99)
6.5.3 记忆消失或“忘记”	(100)
6.6 信息素	(100)
6.7 社会性行为	(101)
6.7.1 社会性行为的类型	(101)
6.7.2 蜜蜂的分级体系	(101)
6.7.3 白蚁的分级体系	(102)
6.7.4 社会性行为的信息素控制作用	(103)
6.8 定向行为	(104)
6.8.1 气味源的导航作用	(104)
6.8.2 寻找寄主的感觉信号	(106)
6.8.3 寄主选择作用	(106)
第七章 昆虫与环境的相互作用	(108)

7.1 体躯小的问题	(108)
7.2 温度效应	(109)
7.3 迁移	(110)
7.4 日节律	(111)
7.5 光周期现象和滞育	(113)

第一章 能量代谢

1.1 组织中氧的供应

在有翅亚纲昆虫中，代谢的主要特征是表现在有氧条件下肌肉活动的高速率效能。昆虫在飞行时，呼吸率的增加虽然非常显著，但飞行一经停止，呼吸率几乎立即又可回复到原来飞行前的水平，而且不会形成氧欠。一只飞行中的丽蝇，耗氧率可达5毫升/分钟/克（这是生物学家所知道的最激烈的呼吸作用，约相当于人类腿肌与心肌最大活动时的30—50倍）。这样高的呼吸率，氧气又是怎样供应到组织中去呢？

昆虫的血液没有或者很少有运输呼吸用的气体的作用。氧气是由内部的气管系统直接输进组织的，而二氧化碳则从该系统逸出体外。这些气管是由皮细胞层内陷发育而成，它们包含有一薄层内表皮，是由管壁细胞分泌而成的，内表皮局部加厚成为螺旋状内脊，称螺旋丝（taenidium）（图1.1）。

螺旋丝可防止气管被压扁，但在管壁膨大成气囊的部位，则没有或很少有螺旋丝。气管经由体壁上的开口即气门（spiracles）与体外空气相通。这些气门通常位于体躯两侧，并常有刚毛或其它结构加以卫护，防止外界灰尘的侵入（水栖昆虫可防止水的渗入），陆栖昆虫还装备有活瓣，可以关闭气门，避免水分的散失。气管在气门的内端进行分支，与气管系统的其它部分相连通，最后形成微细的微气管（tracheoles）伸入组织内。从每根气管分支出来的几根具有盲端的微气管，都位于一个掌状细胞内（又称为气管的端细胞），后者在形态学上与组织内的细胞虽无直接联系，但发挥的功能则是细胞内的。因此，氧气可被运送到线粒体的附近（图1.1）。

在肌肉静止的状态下，最微细的气管分支内都充满着液体，但当肌肉活动时，管内液体即被吸进组织中去。这种吸回的机制虽然还不了解，但它的作用显然可以减少氧气经由液体扩散给线粒体的路程，使它能更有效地向需氧的组织供氧。

1.1.1 静止时的通风作用

氧气经气门扩散进组织，是依靠大气中和微气管内 O_2 的分压差进行的。小型昆虫（体长小于0.3毫米）仅凭借扩散作用即可向飞行肌供应足够的 O_2 ，维持飞行代谢。但较大的昆虫单凭这种扩散作用连静止时所需的能量都不够供应，更不用说在飞行的时候了。因此，大型昆虫的扩散途径，常以初级气管进行强烈的通风作用得以缩短。在静止时，腹部肌肉进行的吸泵活动，即可产生这种通风作用（ventilation）。对很多种昆虫来说，气门的开闭也是与腹部的吸泵动作同步的，因而造成了气管系统内的一个定向气流。气门活瓣开闭的控制机制虽是复杂的，但一般来说，活瓣的开启是由于对低水平的 O_2 和高水平的 CO_2 产生反应的结果。

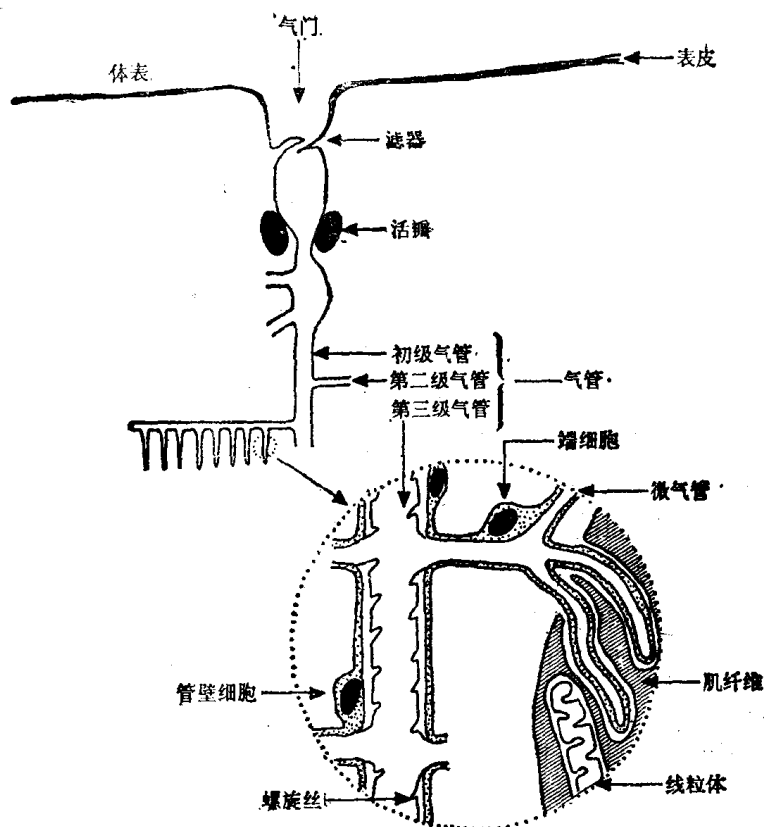


图1.1 昆虫气管系统的图解。大圈代表第三级气管结构
(小圈内)的放大图。

(仿Bursell, E. *An Introduction to Insect Physiology*, 1970, Academic Press; Chapman, R.F. *The Insects: Structure and Function*, 1969, The English Universities Press)。

很多静止的昆虫，释放 CO_2 是以暴发形式进行的，即在较长的间隔期内释放量很小，然后随之以一次大量释放，然而氧耗量始终不变。这种周期性释放 CO_2 的解释是：由于气门活瓣的行为所造成的结果。当暴发释放时，活瓣开放到最大程度，而在两次暴发之间，它在起初是关闭的，接着微微开启，并出现搏动现象。当暴发式释放终结时，活瓣即行关闭。由于氧的消耗，气管内气体的压力减低，而呼吸作用产生的 CO_2 大部分以重碳酸盐形式保留在体液中，结果是气管中和组织内 O_2 的含量很低，而体液中的 CO_2 含量增加，最后导致气门微放，让新鲜空气进入气管补充 O_2 ，随后气门又再次关闭。如此反复进行，活瓣即出现启闭搏动现象，直至气态 CO_2 的浓度增强到临界点时，所有气门完全开启，即可触发一次暴发式释放 CO_2 的过程（图1.2）。

那么，气门周期开启的根本原因又是什么呢？陆栖昆虫很容易受到干燥的伤害（§ 2.4.1），但有很多种的昆虫能够生活在非常干燥的环境中，仅有很少一些食物中的水分可被利用。又如蛹期，没有补充水分损失的可能性。很明显的是，如果所有气门是关闭的，则从气管系统损失的水分将减至很小或等于零；如果它们是充分开启的话，水分损失将达到最大程度。因此，周期性释放 CO_2 的作用，是一种保存水分的适应性，可使水分的损失仅限制在气门完全开启的那一短暂期间。

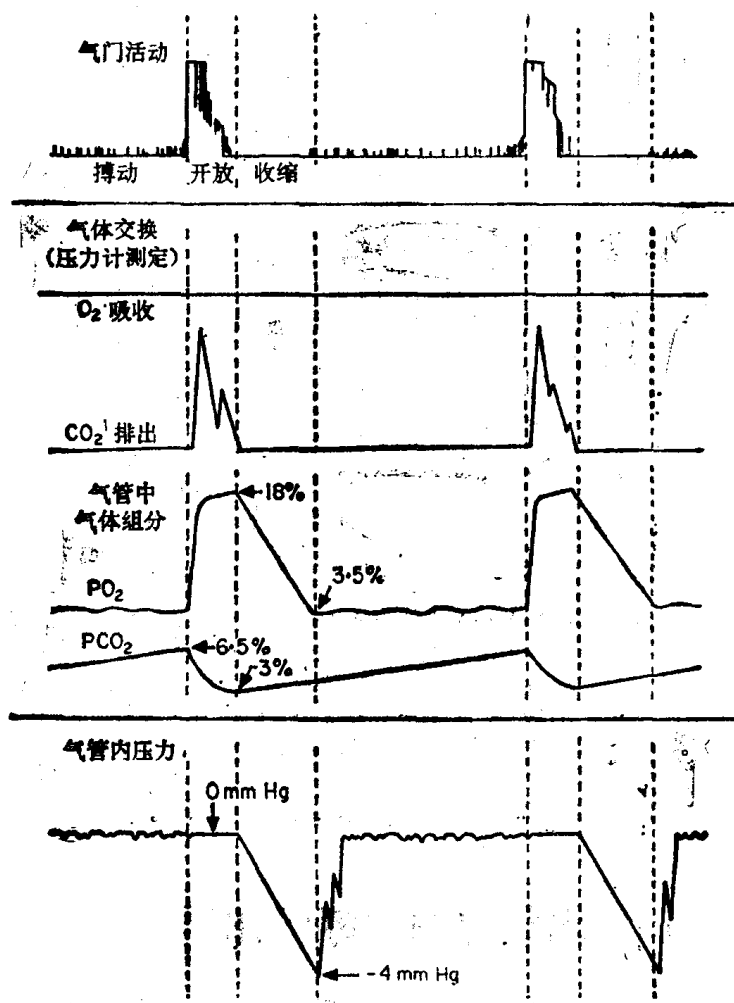


图1.2 气门活动、气体交换、气管内压力及气体组分之间的相关性总结图解。
(仿Levy, R.I. & Schneiderman, H.A., 1966, *J. Insect Physiol.*, 12: 465—492)。

1.1.2 飞行时的通风作用

在那些通风作用很小或没有通风作用的种类中，主气管常呈现扁平的气囊状，延伸在肌肉的一侧，对氧气扩散进第二和第三级气管的阻力很小（图1.1）。在体形较大的昆虫中，主气管犹如一根管子纵伸肌肉轴心间的现象较为常见，这样的安排可以缩短气体扩散进入第二级气管的路程。

在蜜蜂、其它蜂类及蝇类的飞行过程中，腹部的通风作用可能增加，但在很多大型昆虫中，则可能减弱，甚至停止，改由胸部的吸泵活动来代替。而在蝗虫中，由于翅肌收缩所引起的胸部容积的小量变化，即可在一次振翅过程中促使胸部内5%左右的空气进行交换。这种胸部和腹部的气管系统分别进行工作的机制，可以保证与外界交换新鲜空气，而不是与任何其它部位的气管内已进行过部分呼吸作用的空气进行交换。在飞行中，当腹部继续进行吸泵活动时，它们所有的气门也保持着同步的开闭活动，但在依赖胸部进行吸泵的种类中，仅有与此相应的那些气门开启着（图1.3）。

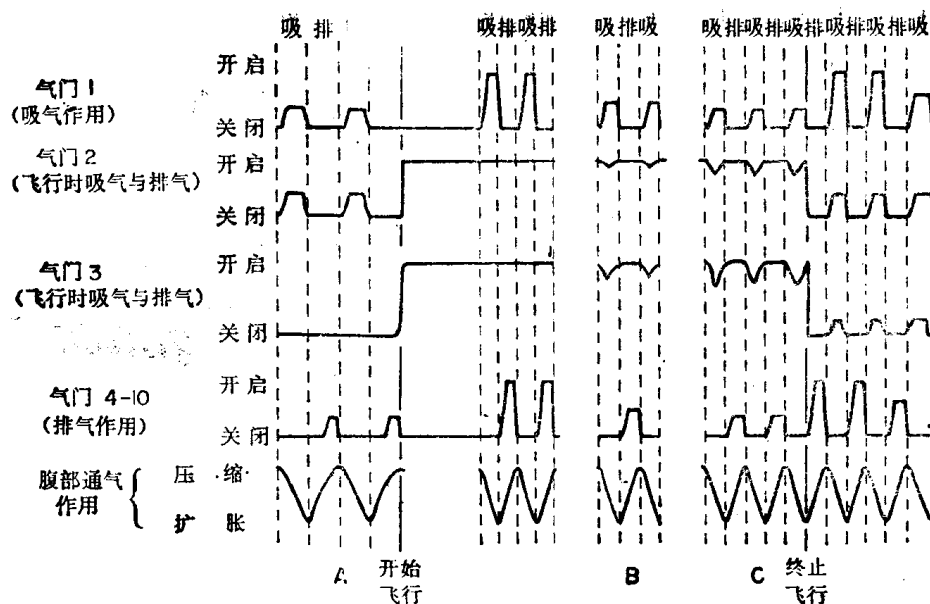


图1.3 沙蝗 (*Schistocerca*) 在静止时 (A) 与飞行时 (B) 气门活动的模式。当蝗虫开始飞行时, 气门1及4—10 (顺序由前端到后端) 关闭, 然后有节律地开启和关闭。它们与腹部的通风活动同步, 保证给予中枢神经系统供应足够的空气。气门2及3在整个飞行过程中保持充分开启, 然后在一定时间以后 (飞行30分钟, 见B), 特别是在飞行减弱即将终止以前, 出现开始关闭的活动 (见C)。这两对气门依靠胸部的吸泵活动, 给予飞行肌提供一个潮水般的进出胸部的气流。

(录自Miller, P.L. 1960, *J. Exp. Biol.*, 37: 264—278)。

1.2 水栖昆虫的呼吸作用

昆虫的气管呼吸系统主要适用在空气中进行呼吸作用, 一般假定它也是在空气中演化而来的。至于那些次生的水栖昆虫, 则已经历了一些有趣的适应过程, 才使它们的气管系统适合在水中交换气体。

象蜉蝣与蜻蜓那样的原始昆虫, 它们的水栖稚虫, 保留着气管系统, 但是只有无效的气门。水中的氧气经由表皮, 扩散进气管系统, 表皮也常有一些特殊部位, 有时还发育成体表的突出物 (常被称为鳃), 其中充满气管, 用以提供吸取 O_2 的较大表面区域。很多其它的水栖昆虫, 仍旧保持着有效的气门, 这些昆虫常从水面上的空气中吸取氧气, 因此必须定期接触水面, 或具有一些与空气接触的半永久性连接。尾蛆蝇的幼虫 (尾蛆蝇属 *Eristalis*) 即具有一根细长的呼吸管 (snorkel), 使腹部最后一对气门在液体表面可与空气连接。在气门的周围, 还常以疏水性表皮 (不能湿润的) 或疏水性毛, 使这类昆虫和类似的昆虫在浮到水面时, 可刺破水表面膜的张力, 以及潜入水中时, 又能防止水分进入气门。很多水栖的甲虫及蝽类, 当它们潜入水下时, 并能携带很多气泡。例如龙虱 (*Dytiscus*) 一类的水甲, 具有位在背面的腹部气门, 可使鞘翅下方保存的大量空气与气管系统连通。水栖蝽类是另一种情况, 它们的气门位于腹面, 腹部背面与半鞘翅之间无贮气的功能, 因此很多种类只能在水面游泳, 而潜水的种类, 有的具有呼吸管, 如蝎蝽 (*Nepa*); 另一些种类则采用仰泳方法, 如仰泳蝽 (*Notonecta*)。

水栖昆虫携带入水中的气泡，并不能贮存很多 O_2 ，但具有物理性鳃（physical gills）的作用。气门周围的疏水性毛，则具有保证气泡与气管系统内的空气连接起来的作用。当虫体从气泡吸氧时，周围水中的氧即扩散进气泡加以补充。气泡中的氮气则扩散进周围水中，但扩散速率仅是氧气进入气泡的三分之一左右，这样，气泡可供应虫体的氧，实际上多于它原先贮存的量，但最后由于氮气渗入水中而致气泡逐渐缩小时，该虫就必须再回到水面上来补充新鲜空气。如果虫体刚好保持在水表面下时，则气泡中的气体压力将维持在与大气压力相近的水平，气泡中的氮气将慢慢地扩散出来。如果昆虫把气泡带入水中较深的部位时，则深度每增加1米，受到的压力将增加0.1个大气压，氧和氮从气泡内向外扩散的速率都会加快。因此气泡的寿命也就是昆虫能潜入水中的时间，不仅取决于起始携带的气泡的大小以及昆虫的代谢速率，还与潜水的深度有关。如果携带的气泡不会崩解的话，该昆虫也就不需要再回到水面上来。实际上确有这种情况存在，有些水栖昆虫，虽然也具有上述同样工作原理的物理性鳃，但它们从不需要游到水面上来，例如，负子蝽（*Aphelocheirus*）的腹部表面，即覆有一层排列紧密的疏水性细毛，形成气盾（plastron），它可保存一薄层永不崩解的空气膜，并与气管系统内的空气连通着，气盾细毛顶端的弯曲部分，能承受四个大气压而不致塌倒。至于牙甲（*Hydrophilus*）一类的气盾，则是由排列较为稀疏的长毛组成，称大型气盾（macroplastron）。这种大型气盾内保存的空气不能持久，因此牙甲必须经常返回水面以补充新鲜空气。很多水栖或陆栖昆虫的卵，以及一些水栖昆虫的蛹，表皮表面也常常具有这种气盾。

1.3 能量的代谢步骤

肌肉收缩所需的能量，直接来源于ATP的水解作用。产生的ADP可能在短期内利用磷酸精氨酸（作用相当于脊椎动物的磷酸肌酸）的高能磷酸键进行再磷酸化。而在长期内需要的能量，则由燃料物质（fuels）的氧化作用供给。实际上，在昆虫的飞行肌中，并没有贮存大量的磷酸精氨酸，很可能就是因为昆虫能利用碳水化合物、氨基酸及脂肪酸类作为燃料进行高效率的有氧代谢所致。

由此可引出两个需待解决的重要问题：（1）昆虫是如何从静止代谢迅速地转入飞行代谢的？在后一情况下，呼吸率将增加100倍左右；（2）如何充分地供应燃料，保持飞行肌进行飞行代谢？

1.3.1 昆虫飞行肌利用燃料的途径

绝大多数动物的肌肉收缩过程，在分子水平上是相同的，都包含有一个肌纤丝的滑动机制（§ 5.1）。收缩作用起始于肌浆内质网（sarcoplasmic reticulum）的去极化作用（由于肌纤维动作电位传布到T-微管系统所致），由此而释出的 Ca^{++} 即进入肌纤维的内部，赖以激活肌原纤维的ATP酶（见§ 5.2.2）。虽然ATP是所有肌肉进行收缩时的普遍能量来源，但不同种类的昆虫是利用不同的燃料来再生ATP的。例如，丽蝇和蜜蜂主要以氧化碳水化合物再生ATP。蝇类和蛾类主要利用脂肪的氧化作用，而舌蝇与马

铃薯叶甲则利用亚氨基酸脯氨酸。

1.3.2 丽蝇的碳水化合物氧化作用

3-磷酸甘油酯的往返回路

昆虫肌肉中的糖酵解 (glycolysis) 途径与三羧酸循环 (TCA cycle) 的运转情况示于图1.4。

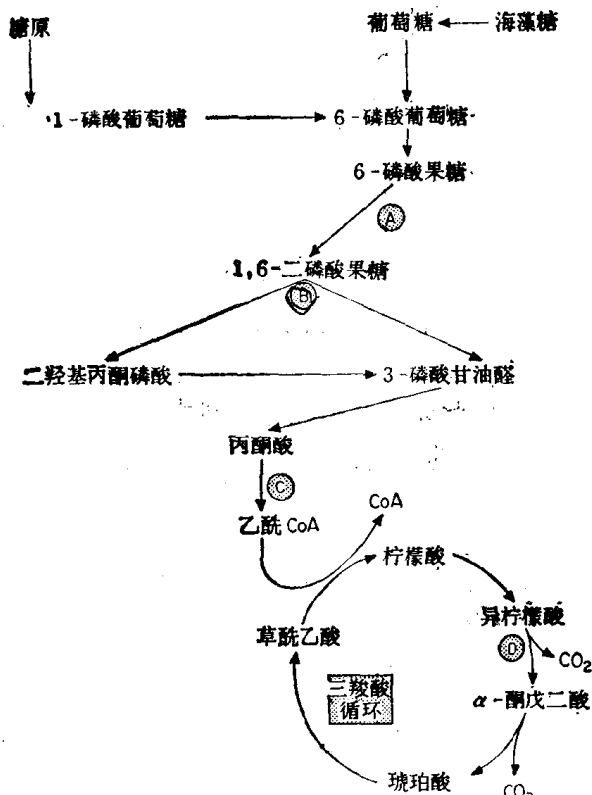


图1.4 昆虫的糖酵解途径-与三羧酸循环。A——磷酸果糖激酶 (PFK); B——蔗糖酶; C——丙酮酸脱氢酶 (PDH); D——异柠檬酸脱氢酶 (ICDH)。

昆虫碳水化合物代谢的主要特点在于具有一个“3-磷酸甘油酯往返机制”(G-3-P shuttle) (见图1.5)。这一往返机制是使糖酵解过程中产生的NADH再氧化的最重要机制,它的重要性可与其它肌肉中(如足肌)的乳酸脱氢酶催化的NADH氧化作用相比拟。3-磷酸甘油酯回路的重要性,主要在于线粒体膜对NADH和NAD⁺(及很多其它物质)是不渗透的,然而G-3-P却很容易被由Ca⁺⁺激活的位于线粒体内膜外表面的线粒体“G-3-P脱氢酶”所氧化(图1.6)而在丽蝇进行稳定持续飞行过程中,丙酮酸和G-3-P一经形成,即可以相同的速率进行线粒体的氧化作用。这样一来,糖酵解的最终产物就不致出现无效的积累(犹如有些脊椎动物的肌肉在活动产生乳酸的积聚)。

糖 酵 解 的 控 制

丽蝇开始飞行时,1,6-二磷酸果糖(F-1,6-DP)(见图1.4)及丙酮酸的浓度即大增,在起飞后一分钟内这两种化合物的浓度即出现峰值,但在2—3分钟内又回到接近于起飞前的水平上。这一事实说明了,虽然飞行加速了上述两种化合物的形成过程,但它们进一步代谢的途径需要经过一个活化的过程,也就是说,从静止状态转向飞行时,会出现一个短时间的延搁。通过对磷酸腺苷和无机离子(如无机磷酸盐及Ca⁺⁺)浓度改变的测定,现已知道了一些有关糖原酵解机制如何被加速的线索。昆虫在飞行时,ATP浓度下降,而ADP、AMP及Pi(无机磷酸盐)的浓度则增加。改变的速度非常迅速,很快又可达到一个新的稳定状态。早已有人提出,肌肉中Ca⁺⁺分布状态的

改变,可能代表细胞溶质的浓度较原来增加100倍。在丽蝇的非同步肌 (asynchronous muscles) 中,肌浆内质网不如蝗虫的同步肌中那样发达 (§ 5.1),而线粒体则被认为是非同步肌中释放 Ca^{++} 进入细胞溶质的一个重要位点。这些代谢物和离子浓度的改变,是否就是糖原酵解速率和丙酮酸氧化作用增高的因素呢? 现已明确,磷酸果糖激酶 (PFK) 是控制糖原酵解过程

的一个关键性酶,在从静止状态转变为飞行活动时,PFK必须首先被激活(见图1.4)。从昆虫飞行肌分离出来的PFK,可被过量的ATP所抑制,但这种抑制作用又可被AMP加以克服。由于F-1,6-DP磷酸酯酶(见图1.6)可被AMP和 Ca^{++} 所抑制,所以F-6-P (6-磷酸果糖)与F-1,6-DP (1,6-二磷酸果糖)两种底物之间的循环,增大了对AMP的敏感性。当昆虫在静止状态时,由于上述磷酸酯酶的活性,而致G-6-P到F-1,6-DP的化学净流程是处低水平状态的(尽管存在有较高的PFK残留活性)。而在飞行时,由于AMP及 Ca^{++} 浓度的相应增高,因而同时引起了PFK的活化作用以及磷酸酯酶的抑制作用。结果导致流向F-1,6-DP的净流程的增高,其作用并大于相应地增加PFK的活性。

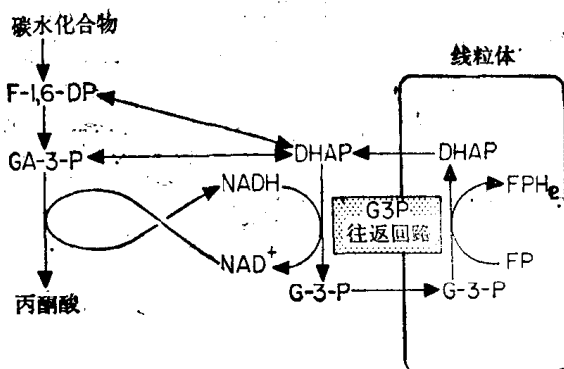


图1.5 昆虫飞行肌中3-磷酸甘油酯往返回路的运转情况。
F-1,6-DP——1,6-二磷酸果糖; GA-3-P——3-磷酸甘油酯; DHAP——二羟基丙酮磷酸; G-3-P——3-磷酸甘油酯; FP——黄素蛋白。

丙酮酸氧化作用的控制

在昆虫起飞的数秒钟内,由于丙酮酸形成的速度大于被线粒体氧化的速度,因而出现丙酮酸的积聚。丙酮酸脱氢酶(见图1.4)以活性型和非活性型两种形式存在(与脊椎动物的情况相似)。非活性型在一种磷酸酯酶的脱磷酸作用下可能转变成成为活性型,而上述磷酸酯酶的活性,则由 Ca^{++} 激活。这种活性型酶和非活性酶之间的相互转变循环,是与上述的两种底物之间的底物循环(substrate cycle)是类似的,因此丙酮酸脱氢酶的活性对丙酮酸及 Ca^{++} 非常敏感。此外,还有一些因子可以限制线粒体氧化丙酮酸的速率。一般认为,开始时可能需要提供三羧酸循环来源的一些中间代谢物,才能加强丙酮酸的氧化率。对于丽蝇来说,飞行开始后,丙氨酸的浓度增高,而脯氨酸的浓度下降。脯氨酸可通过脯氨酸脱氢酶的作用成为谷氨酸的一个来源(见图1.7),而ADP及丙酮酸则能活化脯氨酸脱氢酶,但谷氨酸又能抑制它的活性。这样,随着丙酮酸的量可增多几倍,以及ADP浓度的增加,都可刺激脯氨酸的氧化作用,从而保证谷氨酸的浓度维持在适当的水平上。谷氨酸可用来转移氨基给丙酮酸,因此脯氨酸可转化为 α -酮戊二酸,而有效地进入三羧酸循环(图1.7),并提供了草酰乙酸的来源,致使柠檬酸的合成作用也随之增高。

在丙酮酸的氧化过程中,进一步限制氧化速率的方法,可能在于有一个能激活一个三羧酸循环酶的因素。目前认为,异柠檬酸脱氢酶(ICDH),可能就是设想的一个三