

昆虫变态的内分泌控制

欽 俊 德

(中国科学院昆虫研究所)

一、昆虫胚后發育的特點

昆虫种类繁多,發育方式各不相同;一般来讲,它們在胚后的發育过程中在形态上和生活習性上,常出現重大的改变,这种现象称为“变态”。“变态”原按希腊文“Metamorphose”一詞譯成,意为“形态的变化”,但以后在昆虫学中各作家用此名詞时涵义各有不同,有的指从蛹到成虫之間的形态变化;有的指昆虫自脱离母体后,或从卵孵化后到性成熟之間的形态变化;今采用較广的是指当昆虫發育到成虫时形态上所起的变化,我們在此也采取最后的一种說法。

昆虫不同的發育方式可使变态成为若干类别;用为依据的在早时純以形态特征来作标准,其后又加入生态的特点,最近乃注意到系統發生和进化途徑。普通是將昆虫列为无变态类和变态类两大类,后者又分成不全变态,全变态,过变态等。

根据意大利学者 Berlose(1913)的学說,昆虫所以有不同类别的变态現象,乃是因胚体从卵孵出时發育程度有不同之故。自囊胚期后昆虫胚胎須經三个形态上有显著不同的阶段:一、原足期,在此胚体内外极少分化,头部胸部已分节,并具附肢,腹部未分节无附肢;二、多足期,在此腹部也已分节,每节各具附肢一对;三、寡足期,在此胚体已进一步分化,腹部附肢除少数尚被保留以形成外生殖器外,其余均消失。根据各种类幼虫的形态,例如蝗蛹等不全变态类的幼虫似乎出卵期晚;在孵化时胚体已在寡足期,腹部附肢大都已消失。此外,幼虫与成虫的生活环境和習性一致。反之,在全变态类中,例如家蚕和某些寄生蜂,幼虫出卵早,家蚕孵化时尙在多足期,寄生蜂幼虫孵化时有的甚至可在原足期;这些幼虫多半和成虫在生活習性上不同,生活环境

也不同。在漫长的进化途中,幼虫和成虫采取了不一致的發展方向,所以目前在全变态类中幼虫和成虫几乎判若两个絕不相类的个体,例如蝇和蛆的区别。由于幼虫和成虫的区别过大,須有蛹期以起转变和过渡的作用。此便是蛹的来历(圖1)。

但是,昆虫有机体和其他的生物一样,在不同的發育阶段中从生命机能来看是連貫而不可分割的。幼虫进行旺盛的同化作用,借以貯足有用的物質,以备成虫主要在進行生殖方面

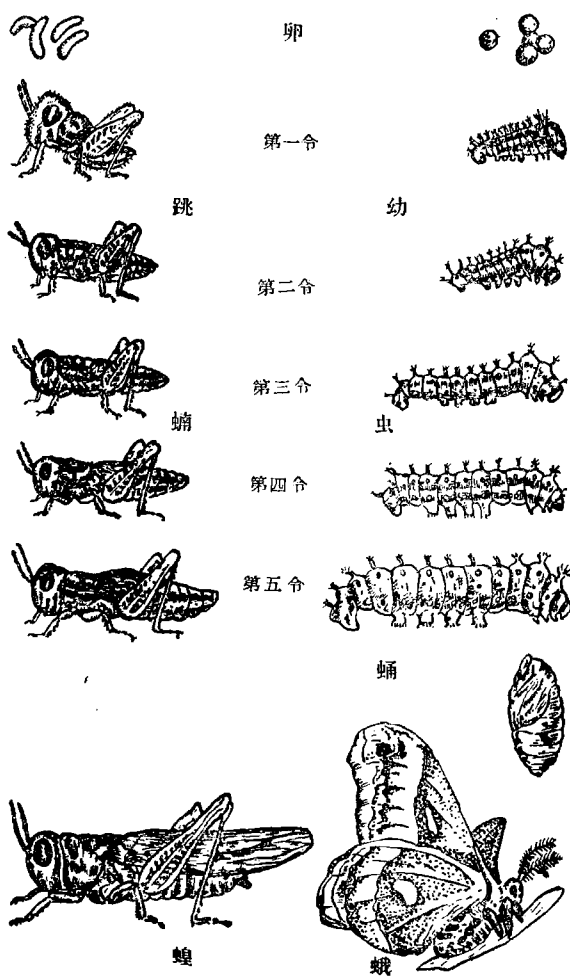


圖1. 不全变态(左)和全变态昆虫的生活史(仿 Turner)

的运用。全变态类的蛹期使以营养作用为主的幼虫有机体转变以生殖作用为主的成虫有机体。不全变态类的幼虫和成虫区别虽不大,就机能在时间上的分工来讲其实和全变态仍是大同小异的。便后,还应注意昆虫在构造上的一项重要特点,那便是在体表有较为韧硬的表皮的存在,这种构造限定了生长和发育,因此常须蜕皮,而新器官的分化完成和形态上的重大改变,只能在此期间实现。

所以,昆虫的变态乃是以成虫有机体替代幼虫有机体的过程,显而易见的改变是幼虫性状的消失,其中可包括较为复杂的,甚至于高度转化的构造如水生幼虫鳃等的破坏,和成虫性状的出现,主要是生殖器官的生长分化终结和与成虫生命活动相适应的,在消化、感觉、运动等器官系统的改变和发育完成。在有些全变态类中在幼虫期已有预备将来形成成虫器官的细胞集团分出,这称为成虫器官芽;它们在变态便得到了充分的发展。在少数曾被详细研究的完全变态种类中(例如丽蝇),变态的过程可分为幼虫组织的分解,成虫组织的形成,和组织分化三个阶段,就生物化学来讲,其间起一系列复杂的变化,如果以耗氧量表示,一般形成U形曲线,说明在蛹期初和蛹期末需氧正常,而在中央部分呼吸作用减退。最引人注意的是当时虫体内呼吸酶系统活动性的改变,当进入蛹期时,可能由于某种化学信号的刺激,引起血淋巴酸度的增加和蛋白质的溶解,此时虫体内可溶性氩不溶性氩比例提高,如此演成了组织分解时的主要变化。此时大概是若干重要的呼吸酶中蛋白质部分与辅基部分脱离,以致呼吸作用减退。以后当组织形成开始时可能又因某种化学信号的作用不溶性氩重新合成,完整的呼吸酶重新出现,因此耗氧量也增加。

二、控制胚后发育的内分泌作用

近二、三十年来,对于昆虫内分泌的研究进展很快,并已获得了重大的成就。这方面的成就是和适当的研究技术相伴而来的;由文献

可知所用的试验方法大致有以下数种: 1. 割除和移植某种器官或组织,观察对于所亏损的个体的影响,对于所容纳的个体的影响,和对于移植体本身的影响。2. 以线缚结的办法使昆虫体成为互不相通的部分,或将昆虫体分割后用蜡封没,或用玻片封没以观察当某种器官存在或缺少时的影响。3. 以不同发育期个体的血淋巴或不同种类的血淋巴注射到另一个体中去,以观察所引起的变化。4. 使两个不同生理状态的昆虫体直接相联,或以充满体液的细玻管相联,以观察相互之间的影响。5. 用生理盐水或血淋巴加入要试验的物质,进行组织培养。6. 用割除、灼伤、射线照射等办法使局部细胞和组织死亡。7. 改变环境情况或生存条件,如光、温度、水分、食料、以及挤育等以观察所引起的改变。8. 进行化学分析。

关于昆虫内分泌对于胚后发育的影响,早在1917年和1922年由Kopeč发现末龄的*Lymantria*幼虫在一定时期在胸部缚结后前面的部分化蛹,后面的部分仍保留幼虫状态。他的解释是以为前面部分能分泌一种激素故能促成蛹化。十余年后,Wigglesworth(1934)又发现*Rhodnius*幼虫在吸血后若历时不久,而移去头部并用蜡封塞,虽可经久不死,但不蜕皮。若在取食后经4—8天再移去头部便能蜕皮。由此推断,蜕皮可能是在吸血后经一定时间由头部产生某种物质所致。Fraenkel(1935)在*Caliphora*中发现同样的现象,当末龄幼虫在蛹化期16小时前,用线缚结,只有结前部分蛹化,若在16小时后,结后部分也能蛹化。Wigglesworth在其对于*Rhodnius*的试验中,曾假定咽侧体是分泌蜕皮激素的器官,但后来Bounhiol(1938)和Plagge(1938)在他们对鳞翅目的研究中,证明咽侧体并无此作用,同时Hausfröw用组织学方法发现*Rhodnius*在间脑部分有特种具嗜品红颗粒细胞质的分泌细胞群。Wigglesworth(1940)在其后来的移植试验中,证明这种细胞群有促成蜕皮的作用。在日本,福田于1940年发现家蚕的化蛹须有第

一胸节气管上由念珠状大形细胞所组成的前胸腺的存在。Williaws自1947年起，在鳞翅目 *Platysawia Ceeiopia* 中，证明当蛹休眠将结束时，脑的分泌活动开始，产物作用于前胸腺；前胸腺开始分泌活动。其所发出的化学信号引起体内一系列生物化学的变化，结果造成成虫器官和成虫性状的出现。前胸腺作用的被发现有重大意义，并且在其他许多不同的昆虫种类中，同样找到了前胸腺或与其有类似作用的器官。以后的组织学研究进一步证实脑分泌细胞在一定时期的分泌活动和前胸腺在蜕皮时的周期性变化；当脑分泌细胞活动时，前胸腺细胞最为膨大，在蜕皮之后，复形缩小。由前胸腺或其类似器官分泌的激素称为蜕皮生长激素，昆虫体内只有在此种激素存在时，方能蜕皮和羽化。

Wigglesworth(1934)在其对 *Rhodnius* 的试验中，同时还发现幼虫在吸血后，经一定时间移去头部就能蜕皮，并且虽在较幼的幼虫中也能出现成虫性状；但在较晚的时间进行同样的试验，蜕皮后，若非第五龄的幼虫，便无成虫性状出现。由此推断，在第五龄以前的幼虫中，可能存在着另一种内分泌机制，其出现较晚，能阻止成虫性状的出现。*Rhodnius* 幼虫期共有五龄，五龄幼虫羽化为成虫。第五龄幼虫在吸血后；24小时，即行移去头部，原不会蜕皮；若此时以联体法使他和一个在吸血后七天的正常第四龄幼虫结合，结果，前者非但能蜕皮，并且在蜕皮后仍保持幼虫的外貌。此证明第四龄幼虫吸血后在适当时期，体内含有一种物质，能抑制与其联体的第五龄幼虫在蜕皮后变为成虫，也却促成其仍保持幼虫的性状。这种物质并非由脑产生的，因脑被割除，脑后部分被保留的第四龄幼虫仍有此作用。若把在适当生理状态下，第四龄幼虫的咽侧体移入在适当生理状态下的第五龄幼虫体内，便能阻止后者蜕皮后出现成虫性状。因可断定产生抑制成虫性状和继续发展幼虫性状的器官是咽侧体。其分泌物和蜕皮生长激素不同，当单独存在时，

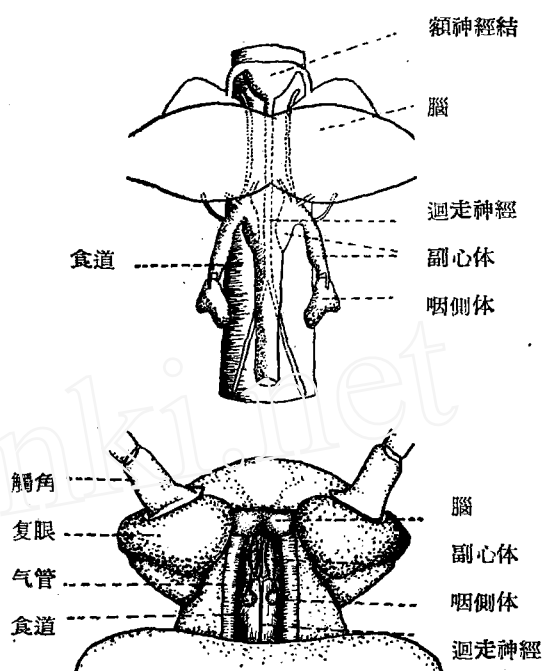


圖2. 水虱虫(*Hydrous*)上和蜚蠊(*Periplaneta*)
的神經內分泌器官(仿 Cazal 和 Turner)。

不能促成幼虫的蜕皮，但能使幼虫在蜕皮时，仍保持幼虫性状，或抑制成虫性状，因此称为返幼激素。

自此以后，在其他许多昆虫中，包括 *Melanoplus*, *Gryllus*, *Dixippus*, *Leucophaea*, *Sialis*, *Tenebrio*, *Galleria*, *Bombyx*, *Drosophila* 等属于不同科目的种类，均获得与此类似的结果。

由此可见蜕皮生长激素和返幼激素均是维持昆虫胚后正常发育不可缺少的因素；各种昆虫所以能有固定的幼虫龄期和到时化蛹或羽化，和这两种因素的作用有密切的关系。论到这两种因素作用的关键，第一，在于两者在昆虫体内分量的对比，这种对比的逐渐改变可控制着变态的过程；第二，在于返幼激素在虫体内出现的早晚，此可影响幼虫性状保持或成虫性状发展的程度，因而也控制着变态的过程。在文献中有利于第一种和第二种假设的试验结果都有过报告：例如当 *Rhodnius*, *Bomdyx*, *Sialis* 等种类幼虫头部被移去后，所产生的成虫性状可有程度上的不同了。在 *Rhodnius* 成虫表皮

下移植入幼虫的咽側體後，有時會在移植體上面的表皮出現特別顯著的幼虫性狀。更有人主張在變態時咽側體的分泌作用並不停止，而造成此變化的唯一原因在於產生過多的蛻皮生長激素，例如在鱗翅目幼虫中這兩腺體體積的對比逐漸改變，初孵化幼虫的前胸腺較咽側體大一倍；在發育完成的幼虫中，前者較後者大29倍。但在另一方面，當第五齡的 *Rhodnius* 幼虫體內移植入其他第五齡幼虫的咽側體時雖此腺體比量增加，仍不能阻止發生變態，而移植入第四齡幼虫的咽側體後即能阻止變態，這似乎證明第五齡幼虫的咽側體已停止了分泌活動。

前胸腺或其同功器官受腦分泌細胞產物的作用而分泌蛻皮生長激素，此激素在昆蟲體內發生激動生長和準備蛻皮的效應，同時也作用於咽側體，使其產生返幼激素；若無這種激素，生長便有利於成虫性狀的出現；若有此種激素，生長仍限於幼虫性狀的發展，此時不發生變態。若用吸血後七八天體內含蛻皮生長激素，同時也含返幼激素的第四齡 *Rhodnius* 幼虫和吸血後一天體內未產生此種激素，但內分泌系統仍完整的第四齡幼虫聯體時後者經蛻皮體表所出現的性狀一部分屬第五齡幼虫，一部分屬第四齡幼虫，而前者經蛻皮出現正常的第五齡幼虫特徵。推斷前者中第五齡幼虫性狀所以不能充分表顯，乃因體內過早地出現了返幼激素之故。

在此，我們還應該着重地指出內分泌系統在昆蟲有機體內雖能引起細胞的生長和分化，由此產生蛻皮和變態等一系列的變化，其作用本質尚未查明，同時在另一方面，有機體各部分細胞對於體內化學條件有感應性，它們似乎有本身的性質能決定在某種化學條件下生長分化和發展的方向。

現在再對控制昆蟲變態的內分泌器官及其產物的性質稍加說明。

1. 間腦內的神經分泌細胞：在無翅亞綱中它們是前腦表面的為結締組織包圍的兩組細胞，與腦有小孔相聯；在有翅亞綱中它們位於腦

內，大小和數目在各種昆蟲不同，在雙翅目 *Calliphora* 中和在蜚蠊 *Leucophaea* 中均可用適當的組織學方面看到其內分泌沿神經纖維連往另一個稱為副心體的器官，這種物質化學性質不明。

2. 副心體：與腦以神經相聯，作用似乎以貯蓄腦分泌細胞的產物為主，但本身也有易于染色的神經細胞似乎又有分泌作用。一般認為其能促進生長，試驗證明前胸腺或其同功器官的作用只當有副心體存在時方能發生。

3. 咽側體：與副心體同屬於胃神經系統的一部分，除彈尾目外在其他昆蟲中均有存在。腺體內細胞能分泌一種從粒綫體形成的產物，可為鐵酸和蘇木精染色，化學性質不明。以上三種內分泌構造有神經聯通，就重要性來講，恰類似者推動動物中腦下垂體的內分泌系統。

4. 前胸腺：這名稱原用於鱗翅目幼虫中，在其他昆蟲有的位於頭部背後稱為頭背腺，有的位於胸部背血管周圍，稱為圍心腺，有的位於氣管周圍，稱為圍管腺。在高等雙翅目中它與副心體及咽側體聯合形成圍腺。此腺體在成虫羽化後即行退化消失。其產物的成分在 *Platysamia* 中，曾被認為是一種蛋白質或與之密切結合的物質，不能離折，經75°C高溫或經冷藏仍可不失其作用。Batenadt和Karlson (1954) 從蠅蛹中提煉出一種晶體物質，極微量能引起 *Calliphora* 和 *Platysamia* 幼虫的變態，此物質不含氮，分子式為 $C_{18}H_{30}O_4$ ，可能是一種不飽和酮。

三、根據內分泌控制變態的理論對於昆蟲生物學中若干現象的解釋

根據上述，我們相信昆蟲的蛻皮和變態是受這樣的內分泌作用控制的：腦內分泌細胞首先活動，其產物作用於前胸腺或其同功器官，由此產生蛻皮生長激素，此激素引起蛻皮。倘若只有這種激素存在時便發生變態，倘若還有咽側體所產生的返幼激素存在時只能完成幼虫的蛻皮；末齡幼虫因咽側體停止分泌活動，故前胸腺所產生的激素便引起變態。為了說明昆

虫生物学中的某些现象，我們首先应注意腦分泌細胞的活动是如何引起的？这种細胞的活动也应为某种刺激作用的结果；这在 *Rhodnius* 幼虫中曾証明是飽餐所引起的腹部膨脹；在大量吸血之后腹部的膨脹情形先作用于該处的感受器，因而产生神經冲动，借腹神經索傳导到腦，腦感受后影响內分泌机制使其活动，由此發出化学信号引起蛻皮。倘若該虫屢次小餐，腹部膨脹程度不足成为这样的刺激时，或当腹神經索被割断；失却了傳导的通路时，均不能引起幼虫的蛻皮。此例表明昆虫在体内或体外若感受某种适当的刺激时可借著神經系統和內分泌的作用，影响到其胚后的發育；有些种类在适当的挤育时能發育較快，也可能是这样的緣故。

在自然情况下或在實驗室中不全变态类，或全变态类的昆虫均可發生反常的变态；这就是在蛻皮之后出現性質介乎幼虫和成虫之間的或幼虫和蛹之間的个体。若在幼虫期出現成虫性狀或蛹性狀称为先成现象；若成虫虽能生殖，但仍保持若干幼虫性狀的称为后成现象或幼态持續。例如玉米螟在人工飼养时，在較老的齡期中，會發生类似蛹期的觸角，經較高温度处理过的黃粉虫蛻皮后也会在胸部出現翅墊等。这些便是先成现象。成虫帶有幼虫性狀有时虽也反常地發生，但在許多昆虫中是一种正常的现象，例如介壳虫在生殖期間雄虫有翅，然雌虫无翅并保持幼虫性狀，有些螻蛄也如此。我們对于先成现象和后成现象的解釋如下：这种反常的变态是因为蛻皮生長激素和返幼激素或在分量的比例上，或在产生的時間稍有反常之故。在先成现象中是蛻皮生長激素在該齡期稍占优势，或者返幼激素分量不足或出現过晚，因此昆虫体某些部分的幼虫性狀不能再保留。在后成现象中情形剛与此相反，返幼激素占优势，因此虽在成虫期，若干幼虫性狀仍旧存在。在这里有兩件事引起我們注意的：第一是昆虫体的不同部分对于这种內分泌的作

用可以感应不同，足以使蛻皮后發生蛹觸角的內分泌条件并不同时引起其他部分出現蛹的性狀。第二是当昆虫体一旦生殖系統分化發育完成时不再蛻皮(注)，这和前胸腺的消失有关，此时倘若某些器官不再向成虫性狀的方向發展时便产生了幼态持續。

控制着变态的內分泌机制受环境条件的影响，例如温度、营养等，因此造成变态的差異。一般来講，較高的温度有利于成虫性狀的發展，較低温度有利于幼虫性狀的保持，这可表显于表皮性狀，翅的長短等方面。使人感到兴趣的是一向难以解釋的飞蝗变型现象，現在也可用內分泌的关系来加以說明。很早以前，已知飞蝗的变型是生長条件所造成的，在群集生長时發生群居型；在分散生長时發生散居型。散居型的个体較大，有时幼虫會發生多一次的蛻皮(正常的五次，特殊的六次)，前胸背板中央部分突起(在蛹也如此，这可算为一种幼虫性狀)，翅在比例上較短，凡此种种表明是当返幼激素占优势时所表显的特点，还有，当群居型个体中移植入散居型的咽側体后可使其出現有些散居型性狀。反之，群居型却象是成虫性狀进一步發展的結果。群集生長和分散生長主要影响蝗虫的活动，我們也可把过多的活动看作是一种足以引起內分泌机制發生改变的一种刺激。

最后，昆虫在幼虫期和蛹期的休眠现象也可用內分泌作用而做出較为令人滿意的解釋。上面已經提到 Williams 的工作使人相信昆虫腦內的分泌細胞有决定生長活动的作用；所以，当其无分泌物产生时幼虫和蛹的生長發育即行停頓，因此發生休眠，这种情况可能由温度的下降，或者光照時間的改变等因素所引起的。此后必須經過一定的情况，例如較低温度条件等腦中的分泌細胞重新开始活动，由此产生作用于前胸腺的物質，然后發生蛻皮生長激素，引起昆虫的重新發育，这时休眠期便告結束。

(注)：在繭尾目昆虫中与前胸腺同功的器官是头背腺，它在生殖期間仍不消失，故成虫每年仍蛻皮三次到五次。繭尾目是无变态類昆虫，沒有显著的成虫性狀和幼虫性狀的區別。