

普通昆虫学

主编

刘守柱　王桂清

副主编

许永玉　方　红

参编

祝国栋　张婷婷　鲁　莹
李　彦　周洪旭

责任编辑

吴　頔

出版单位

天津科学技术出版社

编写单位

聊城大学

平台支撑

云书 | 云教材平台

技术服务

北京智启蓝墨信息技术有限公司

网址

https://yunshu.zgxzsj.com

ISBN

978-7-900962-84-3

版次

2023 年 7 月 第 1 版

普通昆虫学

主编：刘守柱　王桂清

副主编：许永玉　方红

编委：祝国栋 张婷婷 鲁莹 李彦 周洪旭

天津科学技术出版社

2023 年 7 月

目录

第一篇 2
第一章 昆虫的基本特征 2
第一节 昆虫名字的由来 2
第二节 昆虫的特征 3
第三节 昆虫鼎盛的表现和原因 4
第二章 昆虫与人类的关系 6
第一节 昆虫的危害 6
第二节 昆虫的有益性 7
第二篇 昆虫外部形态 9
第三章 昆虫体躯的一船构造 10
第一节 昆虫的大小、形状与体向 10
第二节 昆虫的体躯 12
第四章 昆虫的头部 16
第一节 头部分节学说 16
第二节 头部构造 18
第三节 昆虫头部的感觉器官 24
第四节 昆虫的口器 32
第五节 头部的变化与适应 47
第六节 昆虫的颈部 49
第五章 昆虫的胸部 51
第一节 胸部的基本构造 51
第二节 胸足的构造和类型 60
第三节 昆虫翅的构造和类型 68
第六章 昆虫的腹部 80
第一节 昆虫腹部的基本构造 81
第二节 外生殖器及锁钥学说 83

第三节 昆虫腹节的非生殖型附肢.....86
第三篇 昆虫分类.....87
第七章 昆虫分类原理.....88
第一节 分类意义.....88
第二节 分类的阶元.....89
第三节 分类常用特征.....91
第四节 分类的方法.....92
第五节 分类学的历史回顾及展望.....95
第八章 昆虫分类概述.....98
第一节 六足总纲的系统发育.....98
第二节 内口纲的分类.....102
第三节 昆虫纲（狭义）.....105
第九章 与农业生产关系密切的昆虫.....138
第一节 直翅目 Orthoptera.....138
第二节 缨翅目 Thysanoptera.....146
第三节 同翅目 Homoptera.....151
第四节 半翅目 Hemiptera.....171
第五节 鞘翅目 Coleoptera.....191
第六节 双翅目 Diptera.....228
第七节 鳞翅目 Lpeidoptera.....243
第八节 膜翅目 Hymenoptera.....277
第四篇 昆虫的内部解剖和生理.....292
第十章 昆虫内部器官的位置.....293
第一节 体腔和血窦.....293
第二节 内部器官的位置.....294
第三节 昆虫内部结构的特点.....295
第十一章 昆虫的体壁.....296

第一节 昆虫体壁的构造 297
第二节 表皮的化学成分 301
第三节 昆虫的脱皮 304
第四节 昆虫体壁的色彩 307
第五节 昆虫体壁的外长物 309
第六节 昆虫体壁的特性及与杀虫剂渗入的关系 309
第十二章 昆虫的消化系统 311
第一节 消化道的一般构造和机能 312
第二节 各类昆虫消化道的变异 321
第三节 营养成分的消化与吸收 326
第四节 择食过程及其影响因子 332
第五节 消化系统与杀虫剂的关系 333
第十三章 昆虫的循环系统 335
第一节 循环系统的构造 335
第二节 血液的组成和物理性状 338
第三节 血液的功能 341
第四节 心脏的搏动与血液循环 342
第五节 循环系统与害虫防治的关系 345
第十四章 昆虫的排泄系统 345
第一节 马氏管及其排泄功能 346
第二节 直肠及其排泄生理 351
第三节 昆虫的其它排泄器官 353
第四节 杀虫剂与排泄系统的关系 354
第十五章 昆虫的呼吸系统 355
第一节 昆虫的气管系统 355
第二节 气管系统的呼吸机制和控制 363
第三节 昆虫的其它适应性呼吸方式 365

第四节 杀虫剂与昆虫呼吸系统的关系 367
第十六章 昆虫的肌肉系统 368
第一节 昆虫肌肉的起源和类型 369
第二节 昆虫肌肉的组织结构 370
第三节 昆虫肌肉收缩的机制与调控 373
第十七章 昆虫的神经系统 378
第一节 昆虫神经系统的基本结构 379
第二节 昆虫神经系统的结构和功能 384
第三节 昆虫神经的传递机制 391
第四节 化学药剂对昆虫神经系统的作用 394
第十八章 昆虫的感觉器官 395
第一节 感受器的基本结构及作用机理 395
第二节 昆虫主要的感受器 398
第十九章 昆虫生殖系统 410
第一节 昆虫的内生殖器 410
第二节 昆虫的交配和授精 416
第三节 昆虫生殖的调控 417
第二十章 昆虫激素的分泌系统 418
第一节 内分泌细胞和器官 418
第二节 昆虫的激素 419
第三节 昆虫激素的作用机制 422
第四节 昆虫激素的应用 424
第五篇 昆虫生物学 425
第二十一章 昆虫的生殖方法 425
第一节 昆虫的性别 425
第二节 昆虫的生殖方法 428
第二十二章 昆虫的胚前发育 431

第一节 昆虫的卵 431
第二节 昆虫的精子 434
第二十三章 昆虫的胚胎发育 437
第一节 胚胎发育的过程 437
第二节 胚胎发育的遗传背景 443
第二十四章 昆虫的胚后发育 444
第一节 昆虫的孵化 444
第二节 昆虫的变态及其类型 445
第三节 昆虫的幼虫期 451
第四节 昆虫的蛹期 454
第二十五章 昆虫的生活史 456
第一节 成虫的生物学 457
第二节 昆虫的世代和生活年史 460
第二十六章 昆虫的习性与行为 464
第一节 昆虫的基本行为模式 465
第二节 昆虫的食性与取食行为 467
第三节 昆虫的趋性 469
第四节 昆虫的群集与转移 469
第五节 昆虫的防御行为 475
第六节 昆虫的通讯交流 482
第七节 昆虫的交配行为 488
第八节 昆虫的社会行为 490
第六篇 昆虫生态学 496
第二十七章 生态因子对昆虫的影响 498
第一节 生态因子的作用特点 498
第二节 气候因素对昆虫的影响 499
第三节 土壤因子对昆虫的影响 511

第四节 生物因素对昆虫的影响 513
第二十八章 昆虫种群及其变动 521
第一节 昆虫种群及数量变动 521
第二节 昆虫种群生命表 525
第三节 昆虫种群分布型及生态对策 529
第二十九章 生物群落和生态系统 532
第一节 生物群落及其演替 532
第二节 生态系统与农业生态系统 539
第七篇 昆虫分子生物学 548
第三十章 昆虫分子系统发育学 548
第一节 蛋白质的分子系统学方法 548
第二节 核酸的分子系统学方法 549
第三十一章 昆虫变态发育的分子基础 550
第一节 保幼激素对昆虫变态的调控机制 551
第二节 蜕皮激素对昆虫变态的调控机制 552
第三节 保幼激素和蜕皮激素对昆虫变态的联合调控机制 553
第三十二章 昆虫行为的分子基础 554
第一节 昆虫迁飞行为的分子基础 554
第二节 昆虫嗅觉行为的分子基础 556
第三十三章 昆虫抗药性的分子基础 557
第一节 化谢抗性的分子生物学机制 558
第二节 靶标抗性的分子生物学机制 559
第三十四章 基因组学在昆虫学的应用 561
第一节 模式昆虫基因组学 561
第二节 卫生害虫基因组学 562
第三节 社会性昆虫的比较基因组学 563
第四节 农业昆虫基因组学 564

内容简介



昆虫是大自然中最常见的生物类型之一，遍布世界的各个角落，是地球生态系统的重要组成部分。在漫长的进化过程中，昆虫与地球上的动物、植物、微生物形成了既互相竞争又互相协作的复杂关系，如何认识昆虫、理解昆虫、利用昆虫是人类面临的任务之一。普通昆虫学讲授昆虫最基本知识和理论，也是农业昆虫、城市昆虫等应用学科的基础，是植物保护、植物检疫、森林保护等专业的核心课程。

英语：Ecosystem，是指在一个特定环境内，相互作用的所有生物和此一环境的统称。此特定环境里的非生物因子（例如空气、水及土壤等）与其间的生物之间具交互作用，不断地进行物质的交换和能量的传递，并借由物质流和能量流的连接，而形成一个整体，即称此为生态系统或生态系。

定义：植物保护也叫植物医学，在国务院学位委员会学科评议组制定和颁布的《授予博士、硕士学位和培养研究生的学科、专业目录》中，植物保护属于农学学科门类之中的其中一个一级学科，下设 4 个二级学科，分别是：植物病理学、农业昆虫与害虫防治、农药学和入侵生物学（可授农学、理学学位）。

植物检疫（plant quarantine）以立法手段防止植物及其产品在流通过程中传播有害生物的措施。植物保护工作的一个方面，其特点是从宏观整体上预防一切（尤其是本区域范围内没有的）有害生物的传入、定植与扩展。由于它具有法律强制性，在国际文献上常把“法规防治”、“行政措施防治”作为它的同义词。

森林保护专业培养具备森林病虫害识别鉴定、调查分析、监测预报和综合防治等方面的基本理论知识和技能，能在林业、森林保护、园林、动植物检验检疫、自然保护区等相关领域从事林业有害生物监测、检疫和防控的科研、教学、科技开发与推广、行政管理等方面工作的应用型技术人才。

本书共包括 7 个单元，分别是绪论（什么是昆虫？），昆虫的形态特征，昆虫的生理构造，昆虫的分类概况，昆虫的生物学习性，昆虫的生态作用，昆虫分子生物学。

第一篇

第一章 昆虫的基本特征

第一节 昆虫名字的由来



在日常生活中，我们经常听人说蚂蚁、蚊子、苍蝇都是昆虫，你是否知道为什么用“昆虫”这个名词来指代它们呢？

一、中文名称

“昆虫”这个名词，是近代出现的，在古代的中国，是没有“昆虫”这个专门词汇的，只有一个范围非常广泛的“虫”，原指动物，后逐渐指代小型动物。1890 年，方旭在《虫荟》一书中把“羽、毛、昆、鳞、介”5 类动物中的 219 种小动物归为“昆虫”类，始称昆虫；“昆”者，众也，意思是数量多。

古代经典文学作品《水浒》中，在脍炙人口的武松打虎章节中，即把老虎称为“大虫”；现在许多地方的农村依然把蛇称为“长虫”。现在，“虫”字仅指代节肢动物门中的生物。“虫”字的涵义反映了历史的变迁。

节肢动物是动物界最大的一门，通称节肢动物，包括人们熟知的虾、蟹、蚊、蝇、蝴蝶、蜘蛛、蜈蚣以及已灭绝的三叶虫等。

二、英文名称

英文：entoma 和 insect，前者来源于希腊语，后者源于拉丁语，意思是“分节的，有节的”，表示昆虫是一节一节的生物，如我们常见的毛毛虫。一般英文表述时用 insect 比较多，专业用语时 entoma 用的较多，如昆虫学用 Entomology 表示，较少采用 Insectolgoy 表示。

扩展阅读：Insect 单词的由来（英文）

c. 1600, from Latin *(animal) insectum* "(animal) with a notched or divided body," literally "cut into," noun use of neuter past participle of *insectare* "to cut into, to cut up," from *in-* "into" (from PIE root *en "in") + *secare* "to cut" (from PIE root *sek- "to cut").

第二节 昆虫的特征

在自然界中，昆虫种类繁多，形态各异，一般认为昆虫是 4 翅 6 足的小型动物，但此概念不够准确，例如，常见的蚂蚁虽然无翅，但依然是昆虫；初孵幼螨有 6 条腿，但不属于昆虫。什么样的动物才属于昆虫呢？严谨的科学定义如下：

1、体躯由若干环节组成，这些环节集合成头、胸、腹 3 个体段。

2、头部是取食与感觉的中心，具有口器和触角，通常还有复眼及单眼。

3、胸部是运动与支撑的中心，成虫阶段具有 3 对足，一般还有 2 对翅。

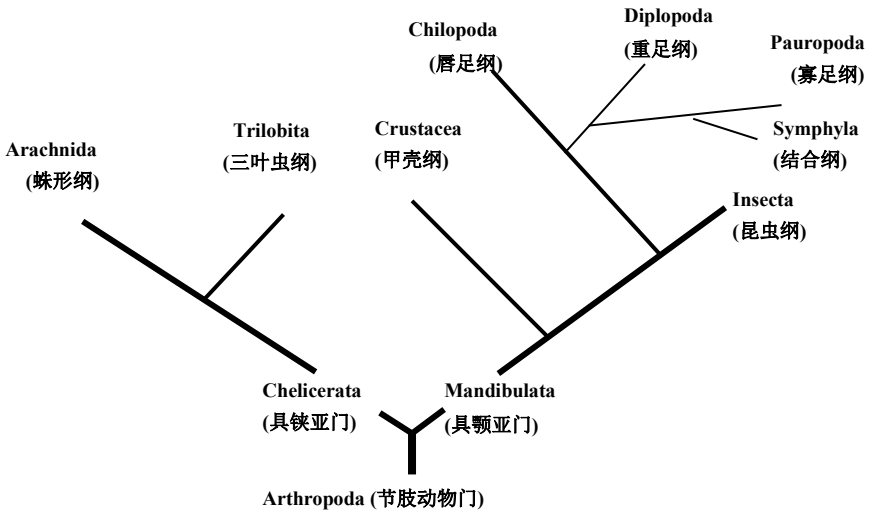
4、腹部是生殖与代谢购中心，其中包括生殖系统和大部分内脏，成虫阶段无行走用的附肢。

5、生长过程中具有变态发育的现象，通常要经过一系列内部及外部形态的变化才能变成性成熟的个体。

根据昆虫的定义，判断下列常见的生物是否属于昆虫？

蜘蛛、蝎子、蜈蚣、蚰蜒、马陆、对虾（都是错误的）

有许多动物因为长得与昆虫很像，所以容易与昆虫混淆。有些种类，如蝎子，人们一般都把他当作“虫子”，但是要注意，虫子并不是科学意义上的昆虫，我们所称的“昆虫”是科学分类上属于昆虫纲的生物，在分类体系中属于动物界、节肢动物门。昆虫在属于节肢动物，它们还有一些近亲，如下图。



大多数学者认为原始的节肢动物是从类似环节动物的蠕虫演化而来。在漫长的进化过程中，原始节肢动物逐渐形成两大分支，即具铗亚门 Chelicerata 和具颚亚门 Mandibulata。前者包括三

叶虫纲、蛛形纲，后者包括甲壳纲、唇足纲、寡足纲、重足纲、结合纲及昆虫纲。

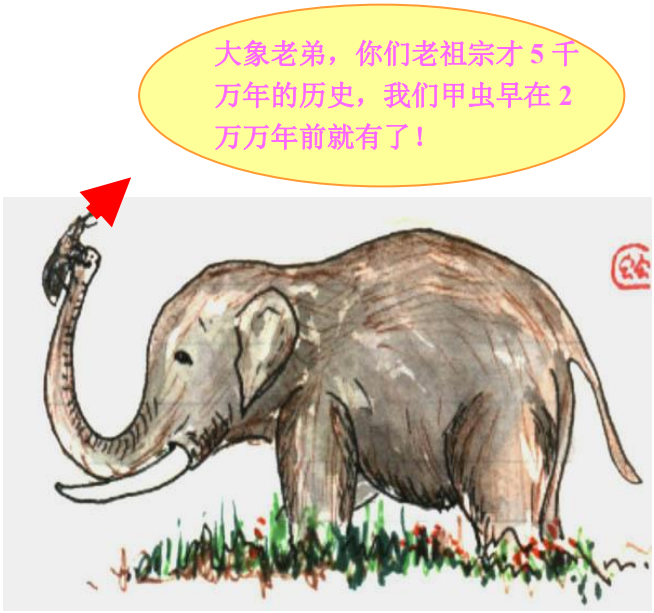
第三节 昆虫鼎盛的表现和原因

昆虫是动物界中种类最多，最为繁盛的类群之一，据科学家估计，大约有 1000 多万种，现在已经发现的仅有 100 多万种，还有大量的未知种类等待科学家们去探索。

一、昆虫纲鼎盛的表现

（1）历史长

人类的出现仅有 100 多万年，而有翅昆虫的历史至少有 4 亿年；无翅亚纲昆虫可能有更长的历史。



谁像谁 (据杨集昆，1989): 我国著名的昆虫学家杨集昆先生绘制，图名“谁像谁”，表现了一只昆虫类的象甲与一头大象的对话过程。象甲的祖先在 2 亿年前就出现了，但是大象的祖先在 5000 万年前才出现，虽然都有“长鼻子”，后者可能是偷学前者？

（2）种类多

昆虫纲是动物界中最为繁盛的 1 个类群，以前认为只有 300 万~400 万种，近年的研究表明，地球上的昆虫可能达 1000 万种，约占全球生物多样性的一半。目前已经被命名的昆虫已经超过 100 万种，占动物界已知种类的 2/3，仅鞘翅目就已知 35 万种，而象甲科竟多达 6 万余种。估计中国有昆虫 60 万~100 万种，而目前仅记载 10 万余种。



（3）数量大

同种昆虫的个体数量有时可能很大。特别是一些重要的农林昆虫更是如此。如我国历史上成灾的东亚飞蝗迁飞时可遮天蔽日，旬日不息。2020 年 2 月，联合国粮农组织发布警告，东非地区发生大规模的蝗灾，仅一个蝗虫群就长 60 公里、宽 40 公里，沙漠蝗虫总数量已达到 3600 亿，波及十几个国家。一些小型昆虫数量更多，如一棵树上可以有蚜虫 10 万头，一个蚂蚁种群可达 50 万个个体，1m^2 的土壤中可能有弹尾目昆虫 10 万头。

沙漠蝗视频链接

https://www.bilibili.com/video/BV1F7411M7h5?from=search&seid=7668326712177870726&spm_id_from=333.337.0.0

巴基斯坦：农民敲盆驱赶蝗虫

https://www.bilibili.com/video/BV1Y7411F7J2?from=search&seid=14359845699127728934&spm_id_from=333.337.0.0

(4) 分布广

没有任何一纲的其他生物像昆虫这样分布广泛，从赤道到两极，从高山到海底，它们几乎分布于地球上的各个角落，有些昆虫基至能分布于盐池、原油等特殊环境里。

扩展阅读：为何海洋中的昆虫种类如此稀少

http://www.ent-bull.com.cn/asp/qikan/manage/wenzhang/05040471.pdf

二、昆虫纲鼎盛的原因

在生物进化的历史长河中，体型庞大的恐龙及鼎盛一时的三叶虫等灭绝了，而昆虫家族却一直保持着繁荣，其繁盛的原因主要有 6 个方面。

(1) 有翅能飞。 昆虫是无脊椎动物中唯一有翅的一类，也是动物界中最早具翅的一个类群，飞翔能力的获得给昆虫在觅食、求偶、避敌、扩散等方面带来了极大的好处。

(2) 繁殖力强。 昆虫具有惊人的生殖能力。大多数昆虫产卵量在数百粒范围内，具有社会性与孤雌生殖特性的昆虫生殖力更强，如果需要，1 只蜜蜂蜂后一生可产卵百万粒，有人曾估算，1 头孤雌生殖的蚜虫若后代全部成活并继续繁殖的话，半年后蚜虫总数可达 6 亿个左右。强大的生殖潜能是种群繁盛的基础。

(3) 体小势优。 大部分昆虫身体较小，少量食物即能满足其生长与繁殖的营养需求，在生存空间、灵活度、避敌、减少损伤、顺风迁飞等方面也具有很多优势。

(4) 取食器官多样化。不同类群的昆虫具有不同类型的口器，一方面避免了对食物的竞争，同时部分程度地改善了昆虫与取食对象的关系。

(5) 具有变态与发育阶段性。绝大部分昆虫为全变态，其中大部分种类的幼期与成虫期个体在生境及食性上差异很大，这样就避免了同种或同类昆虫在空间与食物等方面的需求矛盾。

(6) 适应力强。 从昆虫分布之广、种类之多、数量之大、延续历史之长等特点我们可以推知其适应能力之强。无论对温度、饥饿、干旱、药剂等昆虫均有很强的适应力，并且昆虫生活周期较短，比较容易把对种群有益的突变保存下来。对于周期性成长期的不良环境条件，昆虫还可以休眠或滞育，有些种类可以在土壤中滞育几年、十几年或更长的时间，以保持其种群的延续。

作业与思考：

1、昆虫纲的特征是什么？

2、昆虫纲鼎盛表现在哪几个方面？鼎盛的原因何在？

3、你认识哪些昆虫，对昆虫的观感如何？

第二章 昆虫与人类的关系

昆虫早在人类出现之前就已经广泛存在了，所有的生物都是地球生态系统中的一份子，没有高低贵贱之分，只有相互依存、相互制约，此为自然之规律。正确认识昆虫与人类的关系，避免破坏生态环境，扬益（虫）抑害（虫），促进人与自然的和谐发展，既要“金山银山”，又要“绿水青山”。

第一节 昆虫的危害

根据昆虫危害的对象不同，可以分为对植物的危害和对动物的危害两大类，只有与人类的利益产生冲突时方可称之为害虫。

一、昆虫对植物的危害

大部分昆虫都是以植物为食，取食过程属于直接危害；另外，昆虫的取食过程会传播病菌，使植物发病，此为间接危害。

（1）直接危害

植物的根、叶、茎、花、果等不同部位均可能会受到昆虫的危害，轻者生长受到抑制，严重时整株死亡，造成巨大的经济损失。

危害最严重的害虫——蝗虫，是三大自然灾害之一。据记载，从公元前707年到1949年的2000多年中仅中国的蝗灾就有800多次，平均每3~5年就有1次大的蝗灾。《旧唐书·五行志》记载：“夏，蝗，东自海，西尽河陇，群飞蔽天，旬日不息；所至，草木叶及畜毛靡有孑遗，饿殍枕道”。时至今日，蝗灾的阴影依然挥之不去。2020年，非洲沙漠蝗*Schistocerca gregaria*遍及东非，并扩散到孟加拉国、印度、巴基斯坦等南亚地区，造成巨大的危害；同年，黄脊竹蝗*Ceracris kiangsu* Tsai在我国云南爆发成灾，发生面积13万余亩。

我国常见的农业害虫在1000种左右，常见森林害虫约400种，每年均会造成百亿元以上的损失。

植物不仅在生长期间受害虫危害，在贮藏、加工期间也会受到多种害虫的侵害。如粮食在贮运过程中一般损失在5%~10%之间；建筑物、桥梁、枕木、船舶、家具等木材，常因白蚁之蛀而被毁，甚至电缆线、纸币等被害虫蛀毁者亦时有报道。

（2）间接危害

昆虫取食过程中会把真菌、细菌、病毒等传播给植物，引起植物病害，昆虫传病所造成的损失远远大于直接危害造成的损失。蚜虫、飞虱、叶蝉等刺吸式口器的昆虫都是重要的传病媒介。

思考：哪些植物病害是由昆虫传播的？查阅资料。

二、对动物的危害

大部分动物在生长发育过程中会受到昆虫的侵袭，包括直接危害和间接危害。

（一）直接危害

包括直接取食、蜇刺和骚扰、恐吓等方面。一些肉食性昆虫可以通过捕食和寄生两种方式直接取食其他动物(包括人)的组织或体液。例如，亚马逊河流域的行军蚁所到之处可以把所遇到的其他大小动物吃得仅剩白骨；家畜、家禽和人的外寄生性昆虫可以大量吸取寄主的血液，如跳蚤、虱、臭虫、锥猎蝽等昆虫可致寄主慢性贫血。

全世界每年因蜂、蚁蜇刺而伤者达500万人次之多，因其他有毒昆虫而引起人、皮肤损伤者更多，如1983年仅河南省郑州、平顶山、鲁山之地由隐翅甲引起的皮肤病患就达5000多例，人、畜误食毒虫而中毒的现象也屡见不鲜。因蚊、蝇、虱、蚤等的叮咬所造成的骚扰有时令人难以忍受，影响生活。

视频：行军蚁过境，寸虫不生https://www.bilibili.com/video/av19216769/

（二）间接危害

主要是指由其传播疾病所造成的危害。人类的传染病大约2/3是以昆虫为媒介的，蚊、蝇、蚋、蚤、虱、臭虫、锥猎蝽等昆虫是疾病的主要传播者。

历史上，由昆虫传播的疾病给人类造成了惨重的损失。如蚊虫传播的疟疾曾夺去无数人的生命，有人认为蚊虫可能是古希腊、古罗马、古锡兰文明毁灭的罪魁祸首。由跳蚤传播的鼠疫，1237年在欧洲蔓延，共夺去2500万人的生命，1655年流行的鼠疫又使10万伦敦人丧生，1918年，此病在我国东北各地流行，死亡人数在50万以上。

能够传播人类疾病的昆虫是医学重要的研究内容，称之为医学昆虫。

第二节 昆虫的有益性

相较于昆虫带来的灾难，它们给整个生态系统带来的效益则更为显著，对人类社会的经济发展和科技进步有重要的推动作用。

一、传粉昆虫

大约85％的植物属于虫媒植物，依靠昆虫传粉，常见的传粉昆虫主要有蜂类、蝇类、蝶类、蛾类、甲虫类等。如果没有蜜蜂传粉，40000种植物会因无法繁殖而濒临灭绝。爱因斯坦曾言：如果蜜蜂从地球上消失，人类将最多在地球上多活4年。传粉昆虫为人类创造了巨大的财富，如有些研究表明利用蜜蜂授粉可使棉花增产12%~15%、油菜增产40%~60%、向日葵增产30%~50%、荞麦增产50%~60%、果树增产50%以上、瓜类增产50%~60%、温室大棚的果蔬增产30%~70%等。显然，蜜蜂因授份促进农作物增产的价值远比蜂产品的价值为高，蝇类也非一无是处的害虫。

二、工业原料昆虫

家蚕、柞蚕作为能够大量吐丝的昆虫，是传统丝绸行业的基础，养蚕业在我国许多地区是重要的经济产业。其他昆虫产品，如紫胶、虫蜡、五倍子、荧光素酶、几丁质等昆虫产品是医学、机电、纺织、石油、化工、航天、食品等多种工业的重要原料，有些还是出口商品，每年为国家换回大量外汇。

三、天敌昆虫

在自然界，除了植食性昆虫外，还有大量的捕食性和寄生性昆虫，它们在害虫的治理方面有十分重要的作用。不少国家投入了大量资金用于生物防治的研发，并形成了规模化生产。目前，应用天敌昆虫防治害虫取得了巨大的成绩，如用瓢虫防治蚜虫、用周氏啮小蜂防治美国白蛾等。

四、食用、饲用昆虫

昆虫体富含蛋白质、不饱和脂肪酸、微量元素等，可以为人类提供高蛋白、高矿物质、低脂肪的理想食品，加之大部分昆虫易饲养、生物量大、食物转化率高，所以昆虫是一类值得开发的食品资源。目前全世界大约有5000种昆虫被食用，我国有些食用昆虫产品在市场上已占有一定位置，如蜂蛹、蚕蛹、金蝉等经常出现在餐桌上，是大众接受最广的昆虫食品。

五、药用昆虫

药用昆虫是东方传统药物宝库的重要组成部分，目前入药昆虫300余种。近年来对虫药的化学成分、治病机理进行了深入研究，并且人工合成或提取斑蝥素及其衍生物、蜣螂毒素、蜂毒、抗菌肽等有效药用物质，临床上用于治疗多种疾病。常见的药用昆虫如蝉蜕用于解热止咳、地鳖入药后用于跌打损伤等，尤其是冬虫夏草，不仅可以保肝益肺，而且可以提高人体免疫力，价值远超黄金。

六、科研昆虫

昆虫由于具有生活周期短、易于大批量饲养、遗传背景可精确控制及不受人伦观念制约等原因，近百年来先后成为科研的模式生物，对它们的研究成果在揭示生命本质与应用方面起着引领作用，尤其是对遗传学、发育生物学、神经生物学、细胞生物学、结构生物学、医学等学科的发展做出了卓越贡献，有近10位学者也因此获得了诺贝尔奖。

七、仿生资源

4亿多年来，小小的昆虫之所以能繁衍至今与它们有各自的生存绝技也密不可分，有些技能连人类也自叹弗如。例如，螳螂能够在0.05 s 内一跃而起，捕捉到空中飞行的猎物，这一速度连目前的微电子和自动化技术都达不到；食蚜蝇能前飞、倒飞，还能停在空中，其高超的飞行技巧使自认为是万物之灵的人们望而生叹。近些年来，昆虫的形态仿生、化学仿生、行为仿生、分子仿生、材料仿生等广泛地应用于军事、航天航空、医学、工业、农业等领域，在六足机器人、虫型飞机的研发等方面取得了一系列突破，取得了显著的经济效益和社会效益。我国的昆虫仿生学研究也出现了可喜的势头，相关的研究生学位论文已有近百篇。随着科技的发展，特别是信息技术、计算机技术、生物电子技术、遗传工程技术、分子生物学技术等发展，人们的一些梦想将会通过仿生昆虫而逐步变为现实。

视频：神秘的昆虫仿生
https://www.bilibili.com/video/BV13T4y1u7Y1?from=search&seid=6628313730042660402

八、文化昆虫

文化昆虫是指能够美化或丰富人们文化生活的昆虫，包括漂亮昆虫、发音昆虫、发光昆虫、争斗昆虫、节日昆虫等。中国是一个文明古国，昆虫文化资源十分丰富，仅与昆虫相关的民间节日就达100多个，如何利用这些独特的资源是一个值得探讨的问题，事实上有些地方政府已经在利用这些资源上进行了尝试，如1991年至今，山东省宁津县每年举办蟋蟀节，在一定程度上带动了当地经济的发展。随着人们物质生活水平的提高，文化昆虫必将受到更多的关注。

视频：斗蟋蟀
https://www.bilibili.com/video/BV1pb411A7HP?from=search&seid=9117485745578413030

值得指出的是，人们对昆虫的益害观是由人类的经济利益与社会利益而决定的。养蚕业没有出现的时候，蚕肯定是害虫，但养蚕业形成后，蚕则变成了益虫。昆虫有益还是有害可以随着空间的转变而切换，如白蚁在森林中取食腐木对森林有益，但在室内危害木制家具时则变成重要的害虫；蝇类在室内生活时是害虫，但在田间取食花蜜则成为传粉昆虫。随着科技的进步及人类认

知的提高，有些害虫也可以作为资源加以利用，实现害虫到益虫的转变，如白星花金龟是常见害虫，其幼虫腐生，用餐厨垃圾或动物粪大规模饲养幼虫，可变废为宝，化害为益。

作业与思考：

1、昆虫对人类的贡献大还是危害大，为什么？

2、如何看待斗蟋蟀这种传统文化？

3、作为植物保护的重要防治对象，对害虫是不是要“赶尽杀绝”？为什么？

拓展知识：昆虫学研究简史及任务，中国农业大学彩万志讲授，请大家在课后自行观看

https://www.bilibili.com/video/BV1gt411Q7X8?p=4

第二篇　昆虫外部形态

本篇主要介绍昆虫的一般形态构造，头部、胸部、腹部各部位器官的名称、类型及变异特点。学习过程中要注意掌握不同类型的昆虫有哪些独特的形态特征，并了解这些特征对昆虫来说有何重要的意义，如螳螂的足为何是镰刀状？本篇内容是下一步学习昆虫内部形态构造及对昆虫进行正确分类的基础。



螳螂 ：螳螂是典型的捕食性昆虫，前足发达，灵活，腿节和胫节密布利刺，可以如剃刀般折叠，猎物很难逃脱。

第三章 昆虫体躯的一船构造

种类繁多的昆虫在漫长的演化过程中，由于本身遗传物质的变化及外部选择压力的影响，形态上出现了不同程度的变异，但万变不离其宗，通过对比、观察、实验与分析我们仍可从中找出其基本结构。

第一节 昆虫的大小、形状与体向

一、昆虫的大小

根据昆虫的体长，可以把昆虫分为以下5个类型：

（1）微型：2mm以下

（2）小型：3~14mm

（3）中型：15~39mm

（4）大型：40~99mm

（5）巨型：100mm以上

其中，小到中型比较常见，微型昆虫因体型太小一般不太引人注意，而大型、巨型的昆虫则比较少。大型昆虫因为稀有性及较高的观赏属性，常会受到人们的关注，甚至排出了世界十大昆虫排行榜。Our planet网站根据昆虫的体长列出了世界体型最长的10大昆虫，其中来自于我国的中国巨竹节虫（*m chinensis* Zhao, 2014）荣膺世界最长的昆虫称号。



中国巨竹节虫（2014年发现于广西，2017年世界吉尼斯记录最大昆虫，长64cm，不含足。）

插入交互题：导致大型、巨型昆虫少的因素，以下说法是否正确

体型大，需要的食物多，生活周期长，营养受限。√

违背了体小势优的规律。√

体型大，内部生理系统代谢受到限制，尤其是呼吸系统不能提供充足的氧气，活动能力受到限制。√

容易被天敌发现，生存几率低。√

二、昆虫的形状

昆虫的外形可谓千姿百态，但大多数昆虫体躯为圆筒形，一般直径不超过10mm。因为昆虫的呼吸靠气管系统进行，气体扩散作用使氧气沿着气管进入组织，但氧气扩散的速度会随昆虫体积的增大而变慢；当一种昆虫身体的直径超过20mm时，呼吸方式将不利于昆虫生命活动的正常进行，这也可能是大型昆虫容易灭绝的原因。

常见形状：

1、圆筒形

2、圆球形

3、椭圆形

4、半球形

5、纵扁

6、横扁

7、细长如棍棒

8、宽大如叶片



图3-1-2 昆虫形状

三、昆虫的体向

在描述昆虫时，常以昆虫重心为中心（多为胸部）给昆虫的各结构定位（图3-3），常用的

体向有前、后、背、腹、侧、左、右、内、外、基、端等。

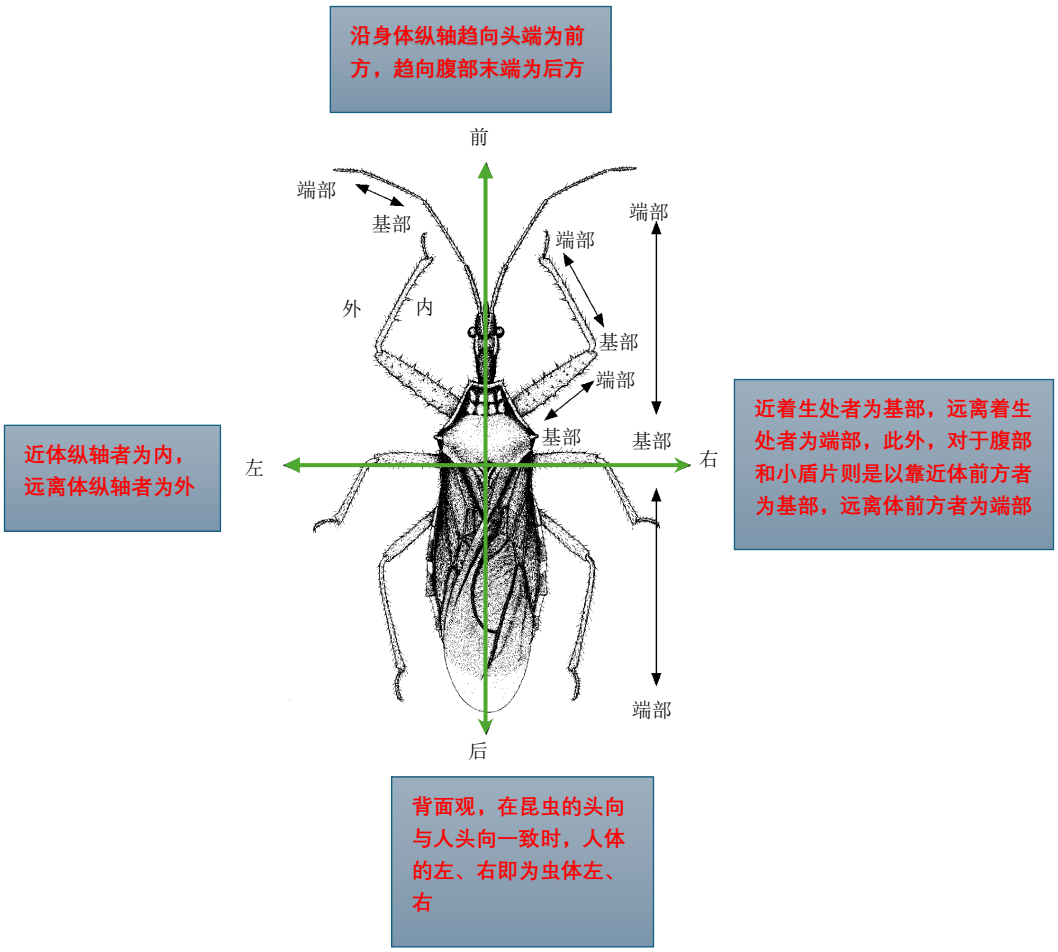


图3-3 昆虫体向（彩万志图）

第二节 昆虫的体躯

一、体躯的分节与分段

昆虫的体躯表面是一层坚硬的外壳，称为体壁（Integument），体壁由18~21个连续的环节组成，每个环节称为一个体节（segment）；若干个体节联合在一起，组成具有一定功能的单位，称为体段。昆虫的体段共有3个，分别为头、胸、腹。其中，头部由6个体节组成，仅可在胚胎期可见；胸部由3节组成，中、后胸节常紧密愈合；腹部一般由9~12个体节组成，有时减少到3~5个，最多由12节构成，仅见于原尾目昆虫。

二、体躯的分节方式

一般情况下昆虫的体节之间，或部分体节之间实行柔性连接，以利于昆虫活动。根据分节方式差异把昆虫的体节分为初生分节（primary segment）和次生分节（secondary segment）两种类型。

初生分节：昆虫幼期阶段，相邻体节之间具有环形凹陷，称为节间褶，所形成的节相当于胚胎发育期的真正体节，故而这种以节间褶为相邻体节分界限的分节方式称为初生分节，特点是肌肉着生在两个节间褶之间（在节内），肌肉收缩时体壁弯曲（图3-4 A）。只有原始(完全变态)的一些幼虫才有。

次生分节：一般昆虫的成虫，体壁骨化过程中，作为初生分节界限的节间褶也随之骨化，失去弹性，只在原节间褶前留下一条狭窄未经骨化的柔软的膜质部分–节间膜作为分节界限（图3-4B），这种以节间膜为相邻体节分界限的分节方式，称次生分节，也成为后生分节，所形成的节称为次（后）生节。肌肉着生在节间，收缩时体壁套叠（图3-4 C）。大部分成虫及不完全变态的幼期阶段均是次生分节。

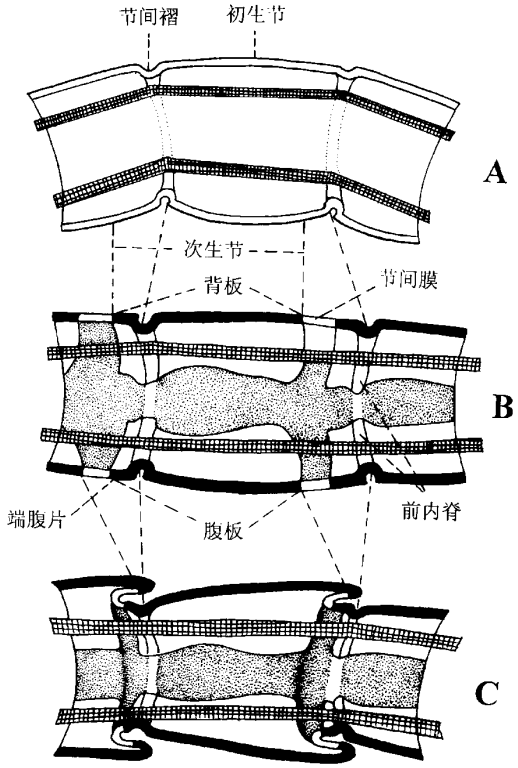


图3-4 昆虫体壁分节方式 （仿snodgrass）

A：初生分节　B：次生分节　C：次生节的节间套叠

三、体节的分区与构造

昆虫的每个体节由背、腹两面及两个侧面组成，各面间有时分界不明显，有时以膜质相连。

大多数成虫羽化后体壁很快硬化，这一过程叫骨化（sclerotization）。背面的骨化区叫背板（tergum），腹面的骨化区叫腹扳（sternum），侧面的骨化区叫侧板（pleuron），这些骨化区域通常被膜或沟缝分割成若干小片，即骨片（sclerite），由背板分割成的小片叫背片（tergite），由腹板分割成的小片叫腹片（sternite），由侧板分割成的小片叫侧片（pleurite）。

昆虫骨化后的体壁也称为外骨骼（exoskeleton），主要功能是保护体内软组织（脑、内脏），阻止外物的侵入（病原微生物、杀虫剂）；防止水分蒸发（表面有腊层）；供肌肉着生（否则一切活动都会没有办法）。

此外，昆虫体壁上经常有突出于表面的刺、毛、瘤、脊，以及凹陷的沟和缝等。沟（sulcus）是骨板下陷而在体表留下的狭槽，下陷到体内的部分呈脊状或板状者称内脊（ridge），而呈或刺状或叉状者叫内突（apodeme），这些内突与内脊构成了昆虫的内骨骼（endoskeleton），为肌肉提供了着生之处。缝（suture）是两骨片拼接所留下的界线（图3-5）。

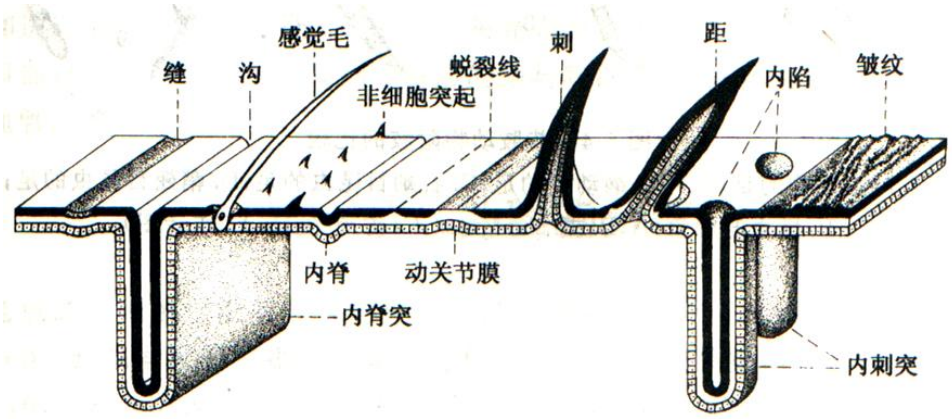


图3-1-2 昆虫体壁的沟与缝（仿彩万志）

交互练习：判断以下说法是否正确

昆虫体壁的外长物都是非细胞性的。×

昆虫的感觉毛是多细胞性外长物。×

昆虫的刺能活动，距不能活动。×

昆虫外骨骼和内骨骼的来源不同。×

昆虫体壁上的缝是骨板凹陷形成的。×

四、昆虫附肢

所谓附肢是指从动物主体躯干上长出的附属器官，类似脊椎动物的四肢，节肢动物都具有附肢。昆虫在胚胎发育阶段几乎每个体节都有1对附肢，但在胚后阶段，附肢的数量及功能发生变化，一部分消失，一部分形成具有特定功能的器官。

昆虫头部附肢：触角（1对）、口器（3对）

胸部附肢：足（3对）

腹部附肢：尾须（1对）、雌虫产卵器（2对）、雄虫抱握器（1对），有些原始昆虫还有弹器、刺突，幼虫腹足等。

尽管各类型的附肢形态差异较大，但基本结构类似（图3-2-3）。昆虫附肢多为6节，一般不超过7节，各节基部具有控制该节活动的肌肉，若某节分成几个亚节，则亚节不具肌肉，如触角鞭节。

昆虫附肢与其他节肢动物同源，基本结构如图3-2-4所示，与身体相连的一节称为基肢节，其他6节称为端肢节。基肢节有时有外长物，分别称为基内叶和上肢节；端肢节由基部向端部分别称为底肢节、坐肢节、股肢节、胫肢节、跗肢节、趾肢节，有时底肢节具有外长物，则称外长物外肢节，其余的肢节统称为内肢节。

昆虫足与其他节肢动物足的同源关系如表3-1所示。

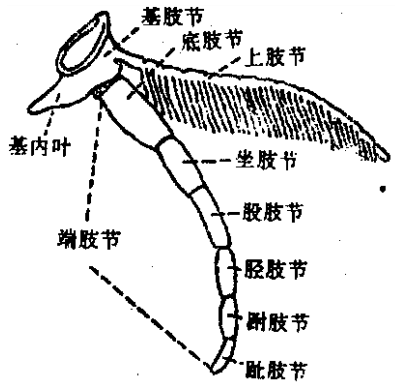


图3-2-4 附肢结构图（仿Snodgrass）

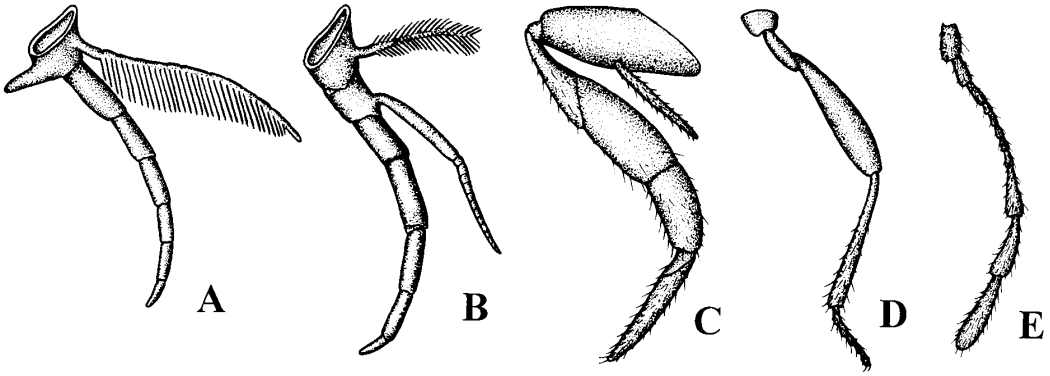


图3-2-3 节肢动物附肢类型（A，B据Snodgrass；C仿周尧； D, E 仿彩万志）

A.三叶虫足；B.甲壳纲动物的足；C.石蛃目昆虫的足；D.鞘翅目昆虫的足；E.昆虫的触角

表3-1 昆虫足与其他节肢动物足的同源关系

昆虫的足	其它节肢动物的足
基节coxa	基肢节coxopodite
第一转节first trochanter	底肢节basipodite
第二转节second trochanter	坐肢节ischipodite
腿节（股节）femur	股肢节meropodite
胫节tibia	胫肢节carpodite
跗节tarsus	跗肢节propodite
前跗节pretarsus	趾肢节dactylopodite

作业与思考：

1、根据昆虫的体长大小，可以把昆虫分成几个类型？

2、大型昆虫较少的原因是什么？

3、昆虫的常用体向包括哪些？

4、初生分节与次生分节有何区别？哪些昆虫是初生分节，哪些是次生分节，举例说明。

5、昆虫哪些器官是由附肢形成的？

6、昆虫的内骨骼是怎样形成的？与高等动物有何不同？

答案：昆虫的内骨骼是由体壁，即昆虫的外骨骼内陷形成的，来源于外胚层；高等动物的内骨骼来源于内胚层，是真正的内骨骼。

第四章 昆虫的头部

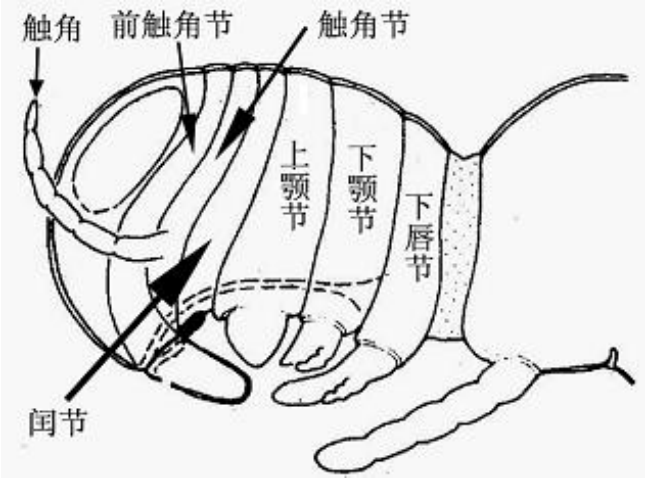
头部是昆虫的第一个体段，一般认为由6节构成。头壳坚硬，保护内部的大脑，外表有多条线和沟，内部有幕骨，对头壳起到支撑作用。头部有复眼、单眼及触角等感觉器官，还有口器等取食器官，因而是感觉和取食的中心。

第一节 头部分节学说

无论成虫还是幼虫，昆虫头部都是一个整体，没有明显的分节痕迹，因而要探索头部的分节组成，需要在昆虫的胚胎发育阶段进行解剖观察和形态比较。基于不同的研究对象、不同的研究方法和手段，学者们提出了多种不同的分节学说，但认可度较高的是以下四种学说。

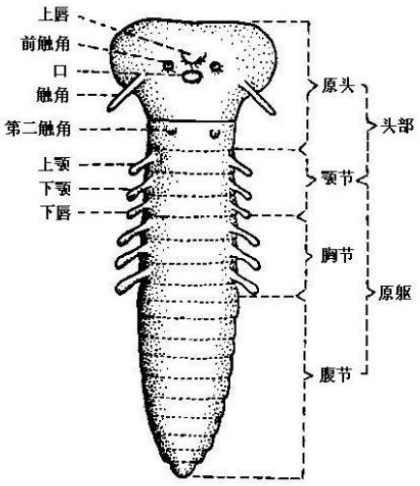
一、六节说

认为昆虫的头部由 6 节构成，分别是前触角节、触角节、闰节、上颚节、下颚节、下唇节，但这六个体节的有些部分只在少数昆虫胚胎中观察到（竹节虫）。 代表性学者如 Goodrich(1897)、Tiegs(1940)、 Manton(1949)、 Imms(1935)。



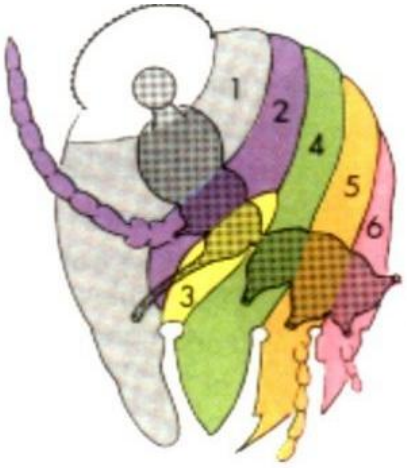
二、四节说

认为头部是由头前叶和 4 个体节组成。头前叶是胚胎时期体躯前端的一个膨大部分，位于口的前面，由此发生眼、上唇及触角。头前叶并不是体节，其中所含有的神经中枢称为原脑，后来 分化为前脑和中脑，各为眼和触角的神经中枢，头前叶后面才是真正的体节。头前叶和第 l 体节合并成原头，其后的体节合称为原躯。原躯最前面的 3 个体节叫做颚节，依次称为上颚节、第 1 下颚节和第 2 下颚节(或称下唇节)。这 3 个体节的附肢后来演变成为口器的上颚、下颚和下唇。头部由原头（头前叶＋闰节）、上颚节、下颚节、下唇节共 4 个体节所组成。



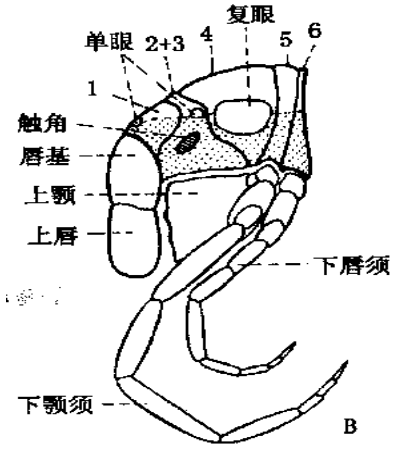
三、原头区加 6 节学说（目前最为认可的学说）

原头区不是真正的体节，第 1 至第 6 节分别是上唇节、触角节、闰节、上颚节、下颚节、下唇节，各节的附肢依次形成为上唇、触角、消失（胚胎期存在）、上颚、下颚、下唇。代表学者是 Rempel(1975)。



四、新六节学说

认为原头不存在，6 节分别为上唇节、触角节、触角后节、上颚节、下颚节、下唇节。第 2、第 3 节常愈合，其附肢分别形成唇基上唇区、触角、舌、上颚、下颚、下唇。代表：Kukalova-Peck(1987)



以上四种学说均认同上颚节、下颚节、下唇节的存在，争论的焦点在于：

（1）有无原头或原头区；（2）上颚节、下颚节、下唇节以外的区域是否分节。由昆虫头部的分节学说可以看出，科学理论不是一成不变的，许多理论仍然存在着广泛的质疑、讨论或争论，这些不同意见是推动科学不断向前发展的重要动力。

第二节 头部构造

大多数昆虫的头部都近似于一个圆形的球体，头壳是一个整体，无背板、腹板、侧板之分，但可以区分背面、侧面和腹面等体面。头壳可以分为外部构造及内部构造两部分。

一、头壳的外部构造

从外观上看，昆虫头壳有一些低于表面的凹陷，长条形的称为线或沟，点状的称为刻点。比较常见而重要的线和沟有 8 条（图 4-2-1）。

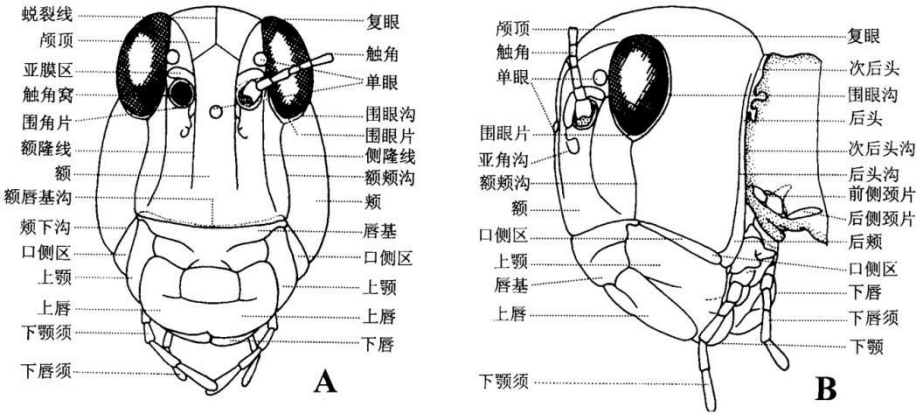


图 4-2-1 东亚飞蝗头部（仿陆近仁，虞佩玉）

（1）蜕裂线（ecdysial cleavage line， ecdysial line 或 ecdysial suture）：过去又称头盖缝，位于头部背面，是昆虫蜕皮时最先裂开的部位，常为倒“Y”形，中间的主干称为中干（旧称冠缝），两侧的分枝称为侧臂（旧称额缝）。蜕裂线外面无沟，内面无脊，易开裂，在若虫、幼虫期容易观察，在不完全变态昆虫的成虫期部分或全部保留，但在完全变态类昆虫成虫期则彻底消失。



图 4-2-2

交互联系：为什么幼期阶段有蜕裂线而成虫期消失？答案：幼期阶段需要蜕皮，故而蜕裂线明显，成虫期不需要蜕皮，所以蜕裂线退化消失；不完全变态的昆虫蜕裂线消失的不彻底，有些种类的蜕裂线彻底消失，有些种类还有保留。

（2）颅中沟（cranial median sulcus 或 epicranial sulcus）：在有些昆虫（主要为幼虫）的头壳上，沿蜕裂线的中干还常常内陷成一深脊，外面留下的沟就叫颅中沟。颅中沟与蜕裂线的中干经常重合，容易混淆，两者重合时，颅中沟总是伸过蜕裂线的分叉点（区别点）。

（3）额唇基沟（clypeofrontal sulcus 或 frontoclypeal sulcus）：又称口上沟（epistomal sulcus），位于口器上方，两个上颚基部关节之间，即额区和唇基区的分界线。 额唇基沟是头部非常重要的一条沟，其两端内陷到头壳内部，形成头部重要的内骨骼——幕骨前臂，留在外面的陷口称为前幕骨陷。

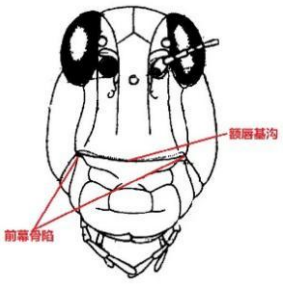


图 4-2-3

（4）额颊沟（frontogenal sulcus）：是从复眼或触角向下伸到上颚基部的纵沟（又叫角下沟或眼下沟），是额区和颊区的分界线。

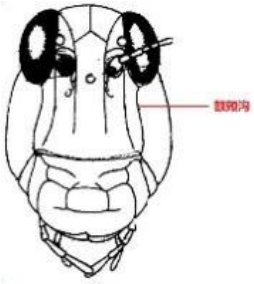


图 4-2-4

（5）围眼沟（ocular sulcus）：是围绕复眼的体壁内陷而形成的沟。围眼沟向里形成的环形内脊称为眼膈，眼膈有支持和保护复眼的功能。

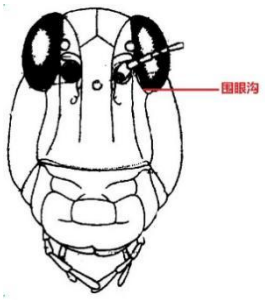


图 4-2-5

（6）后头沟（occipital sulcus）：头后面环绕头孔的第 2 条拱形沟，两端下达到上颚的后头关节处，为直翅目所特有。



图 4-2-6

（7）次后头沟（postoccipital sulcus）：头后面环绕头孔的第 1 条拱形沟，向内突起形成很宽的内脊，为来自颈部和胸部的肌肉着生处。沟的两端内陷成一对幕骨后臂，其外的陷口叫后幕骨陷。次后头沟的位置可以用后幕骨陷来决定。多数昆虫都有此沟。

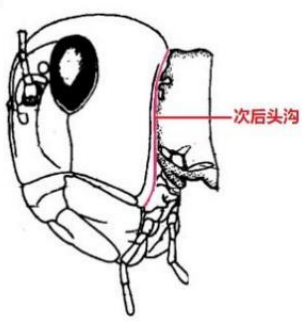


图 4-2-7

（8）颊下沟（subgenal sulcus）：位于头部侧面的下方，由额唇基沟到次后头沟之间的一条横沟。这条沟并不普遍存在，只在少数昆虫如直翅目才具有。颊下沟又分为口侧沟（上颚两关节之间部分）和口后沟（后延的小部分）。

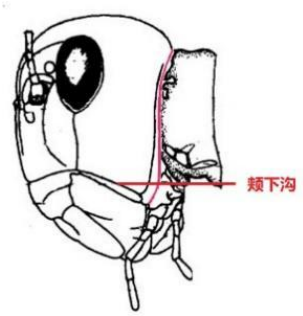


图 4-2-8

二、昆虫头部分区

昆虫头部的线与沟把头壳分成若干个骨片，为了更好的描述昆虫，一般把头部定义为 5 个区域。

(1) 额唇基区：包括额区和唇基区两部分。额是蜕裂线侧臂下，额唇基沟之上、额颊沟之间的区域，单眼着生在额区，故可根据单眼确定该区的位置。唇基是额唇基沟以下的部分，上唇挂在唇基的下方。唇基上一条横沟将唇基分为两部分，与额相接触的部分称为后唇基，与上唇相接的部分称为前唇基。衔接在唇基前缘的一个双层薄片称为上唇，是口器的一部分（不属于额唇基区）。



图 4-2-9

（2）颅侧区：是头壳的侧面和颅顶（头顶）部分，前面以额颊沟，后面以后头沟为界，复眼着生在该区域的侧上方。复眼之间、蜕裂线侧臂以上的部分称头顶，复眼以下、额颊沟后方、后头沟前方的部分称颊。

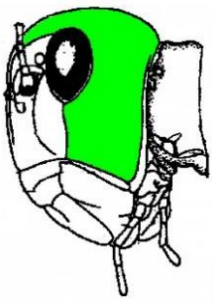


图 4-2-10

（3）头后区：头壳后面的区域，主要由围绕后头孔的 2 条马蹄形的狭骨片构成，其中**后头沟和**

次后头沟之间的骨片称为后头，次后头沟和后头孔之间的骨片称为次后头。其中，后头下端较宽，又位于颊的后方，故又称后颊，其余部分仍称后头。后头和后颊是同一块骨片，并无明确的分界。

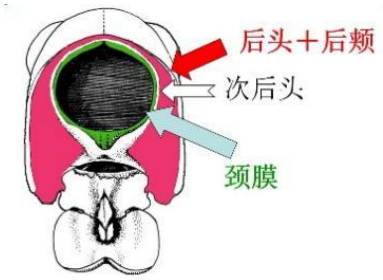


图 4-2-11

（4）颊下区：颊下沟以下的狭条骨片，上有支持上颚关节的两个关节，两个关节之间的部分称为口侧区，其后的部分称为口后区，它们之间无明显的分界线。

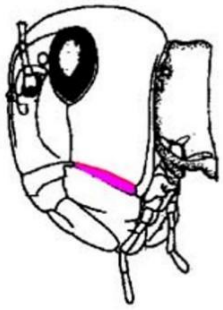


图 4-2-12

（5）围眼片和围角片：分别围绕复眼和触角的狭窄骨片。

交互练习：1、 昆虫蜕皮时从哪个部位裂开？颅中沟，蜕裂线，额颊沟，颊下沟

2、幕骨前臂是由哪条沟内陷形成的？后头沟，额唇基沟，次后头沟，额颊沟

3、幕骨后臂是由哪条沟内陷形成的？后头沟，额唇基沟，次后头沟，额颊沟

4、额唇基区不包括以下哪个部分？额区，后唇基，前唇基，上唇

5、后颊是哪个·区的一部分？颊区，后头区，次后头区，颊下区

6、昆虫的单眼着生于哪个区？额区，颊区，颅顶区，后头区

三、昆虫头壳的内部构造

昆虫头壳上有多条沟，内陷到头壳内部，形成昆虫头部的内骨骼。

1、昆虫内骨骼与高等动物的内骨骼异同

昆虫的内骨骼与高等动物的内骨骼完全是两回事，其不同之处主要表现在：

（1）来源不同：昆虫的内骨骼来源于外胚层，高等动物来源于内胚层；

（2）构造不同：昆虫的内骨骼是无生命的有机物，中间无血管，高等动物内骨骼是有生命的细胞组织，中间有血管；昆虫的内骨骼主要由蛋白质和几丁质组成；高等动物内骨骼由蛋白质和钙质组成。

但两者具有相同的功能：

（1）着生肌肉；（2）躯体支架。

2、昆虫头部的内骨骼构成

昆虫头部的内骨骼统称为幕骨(tentorium)。主要由 1 对幕骨前臂、1 对幕骨后臂、幕骨桥、1 对幕骨背臂构成。

幕骨前臂：前幕骨陷（位于额唇基沟的两端）向内形成的一对臂状构造；

幕骨后臂：后幕骨陷（位于次后头沟的两端）向内形成的一对臂状构造；

幕骨桥：两幕骨后臂左右连到一起形成幕骨桥；

幕骨背臂：某些昆虫在幕骨前臂上各发生一突起，向上直伸至触角基部的头壳下面。由于幕骨背臂是幕骨前臂的次生物，而不是头壳内陷形成的，所以头壳上并无凹陷。

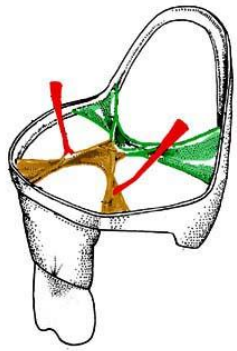


图 4-2-13 幕骨示意图：黄色：幕骨前臂；红色：幕骨背臂；绿色：幕骨后臂

3、幕骨的作用和功能

幕骨的主要作用是增加昆虫头部的坚硬程度，为内部的大脑等提供物理保护，同时又为口器及前胸的肌肉提供着生之处，还是食道、神经索的支架桥。

交互练习判断对错

1、昆虫的内骨骼统称为幕骨×

2、幕骨背臂是由体壁内陷而形成的×

3、幕骨前臂是由额唇基沟整体内陷而形成的×

4、幕骨后臂是由后头沟两端的后幕骨陷内陷而形成的×

5、幕骨桥是连接幕骨前臂与幕骨后臂的构造×

第三节 昆虫头部的感觉器官

头部有触角、复眼、单眼等感觉器官，因而是感觉的中心。

一、触角（antenna）

触角是昆虫最重要的感觉器官，除了原尾目外，所有的昆虫都有触角。触角一般着生于额区，基部是一个膜质的触角窝，可以活动。

（一）触角的基本构造

昆虫的触角通常由 3 节构成，分别是柄节、梗节和鞭节，其中鞭节又可以分成许多个亚节，使得触角的可见总节数超过 3 节。

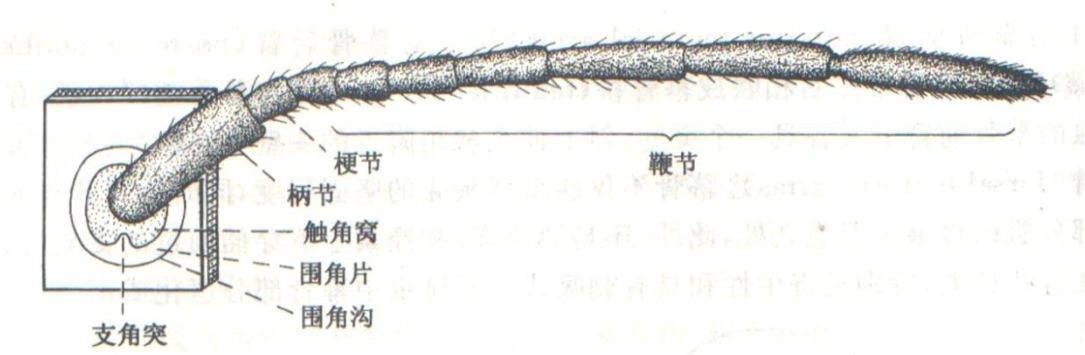


图 4-3-1 触角的基本结构（仿彩万志）

柄节：是触角基部的一节，一般较粗大，与触角窝相连。

梗节：是触角的第 2 节，通常较短小，有些昆虫（如雄蚊）的触角在梗节上具有一种特殊的感觉器，称为江氏器（Johnston's organ），而江氏器可以感受到空气的震动，因而具有听觉功能。

鞭节：梗节以上（不包括梗节）的端部各节。鞭节通常又可分为若干亚节。在各类昆虫中，不仅鞭节的亚节数目有很大变化，而且形状也有很大的差异，但在同一种内，一般都有固定的数目。

有些膜翅目昆虫，在触角基部还有长短不一的触角基。在膜翅目小蜂总科(Chalcidoidea)中，鞭节又可分为环节(ring segment)、索节(funicle)和棒节(club)3 部分。环节是鞭节基部 l~3 个成环状的小节；索节 1~7 节，稍粗，各节大小相同；棒节 1~3 节；较膨大，呈棍棒状，位于触角端部。（如赤眼蜂触角）。

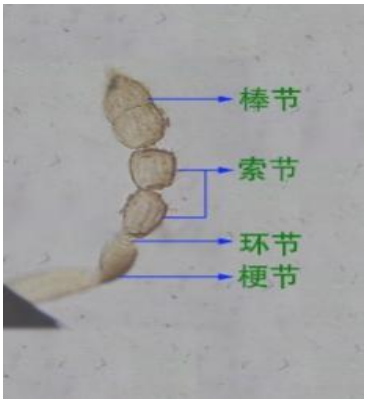


图 4-3-2 小蜂总科的触角

（二）触角的类型

昆虫的触角在长度、形状、结构等方面变化较大，常见的有丝状、刚毛状、羽毛状等。

（1）刚毛状（setaceous）。 触角很短，基部一、二节较粗大，其余各节突然缩小，细似刚毛。如蜻蜓、蝉等。



图 4-3-3 刚毛触角

（2） 线状或丝状（filiform）。触角细长，呈圆筒形。除基部一、二节较粗外，其余各节的大小、形状相似，逐渐向端部缩小。如蝗虫、蟋蟀及某些雌性蛾类等。



图 4-3-4 丝状触角

（3）锯齿状（serrate）。鞭节各亚节的端部一角向一边突出，象一锯条。如叩头虫，芫菁雄虫等很多甲虫。



图 4-3-5 锯齿触角

（4）栉齿状（pectinate）。鞭节各亚节向一侧显著突出，如同梳子，可以看作是锯齿状触角的特化版，如部分叩头甲的雄虫、豆象的雄虫。



图 4-3-5 栉齿触角

（5）羽毛状触角（plumose）。又称双栉齿状（bipectinate），鞭节向两侧突出呈细枝状，细枝上可能又细毛，形似羽毛，如部分蛾类雄虫、天蚕蛾的触角。



图 4-3-6 羽毛触角

（6）具芒状（aristate）。触角短，鞭节不分亚节，较柄节和梗节粗大，其上有一刚毛状或芒状构造，称触角芒，为蝇类特有。

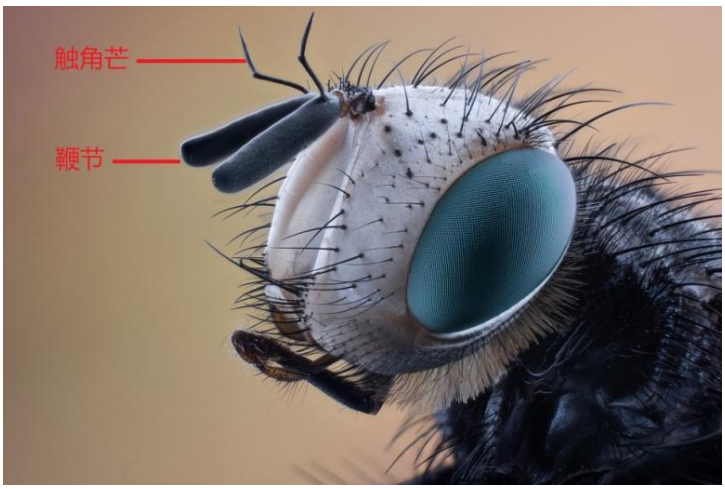


图 4-3-7 具芒触角

（7） 环毛状（plumose）。 除基部两节外，大部分触角节具有一圈细毛，越近基部的毛越长，逐渐向端部递减。如雄性蚊类和摇蚊等。



图 4-3-8 环毛触角

（8）鳃片状（lamellate）。端部数节扩展成片状，可以开合，状似鱼鳃，如金龟子等。



图 4-3-9 鳃片触角

（9）念珠状（moniliform）。鞭节各界短小，近似球形，大小相近，形似一串念珠，如白蚁、褐蛉等。



图 4-3-10 念珠触角

（10）棒状触角（clavate）。结构与线状触角类似，但近端部数节膨大，如同棒球棒，如蝴蝶类、蝶角蛉等。



图 4-3-11 棒状触角

（11）锤状触角（capitate）。形似棒状，但触角短，端部数节突然膨大，越靠近端部越膨大，端部近平截，如郭公甲等。



图 4-3-12 锤状触角

（12） 膝状或肘状（geniculate）。柄节特别长，梗节短小，鞭节由大小相似的亚节组成，在柄节和梗节之间成膝状或肘状弯曲。如象甲、蜜蜂、蚂蚁等。



图 4-3-13 膝状触角

（三）触角功能

触角表面有很多不同类型的感觉器，可以感知气味、信息素等化学信号分子，因而具有灵敏的嗅觉、触觉作用，江氏器的存在也使触角具备了一定的听觉作用。此外，许多昆虫也利用触角辅助捕食、交配、搬运等行为活动。一般而言，雄性昆虫的触角较雌性发达，有利于接受雌性个体释放的性信息，如夜蛾科的部分雄虫，其触角是羽毛状，而雌性触角则是丝状，可以根据触角类型区分雌雄。

交互练习：连线题，正确识别触角类型

二、复眼

复眼是昆虫的视觉器官，存在于所有的成虫及不完全变态昆虫的若虫和稚虫阶段，原尾目等原始昆虫、穴居、寄生性昆虫复眼退化或消失。

复眼一般位于头部侧上方，常为圆形、卵圆形、肾脏形等各种不同形状。

复眼由很多个小眼构成，每一个小眼都是成像单位。不同昆虫小眼的数量差别较大，最少的只有 1 个小眼，如一种蚂蚁 Ponera punctatissima，大部分昆虫单眼在 300-5000 之间，鳞翅目复眼在 12000-17000 之间，蜻蜓在 10000-28000 之间。社会性昆虫不同类型之间小眼的数量有所差异，如工蚁小眼 100-600 个，雌蚁 200-800 个，雄蚁 400-1200 个。

不同昆虫复眼的大小、形状，发达程度都有不同，可以作为昆虫识别的特征，如突眼蝇的复眼着生在头部突出的眼柄上，天牛的复眼肾脏形，头蝇的复眼占据了头的绝大部分。



图 4-3-14 复眼画廊

双翅目与膜翅目昆虫，雄虫复眼常显著大于雌性的复眼，甚至雄虫复眼左右接触，称为接眼式，而此虫复眼则互相远离，称为离眼式，因而可以根据复眼的发达程度来辨别雌雄。



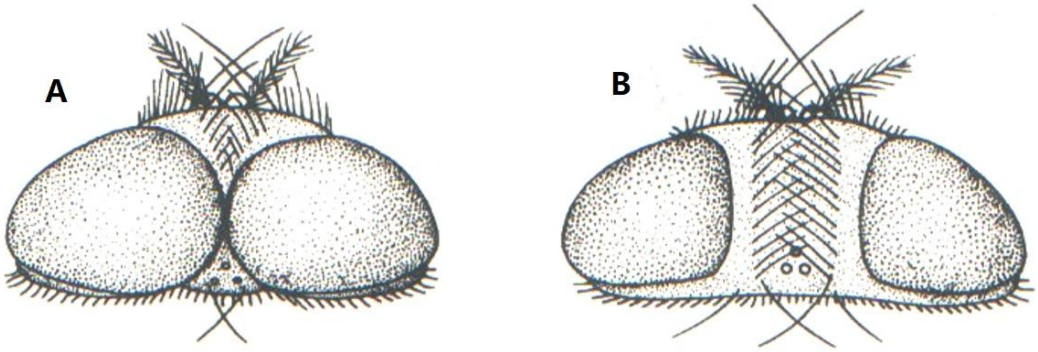


图 4-3-15 接眼式和离眼式

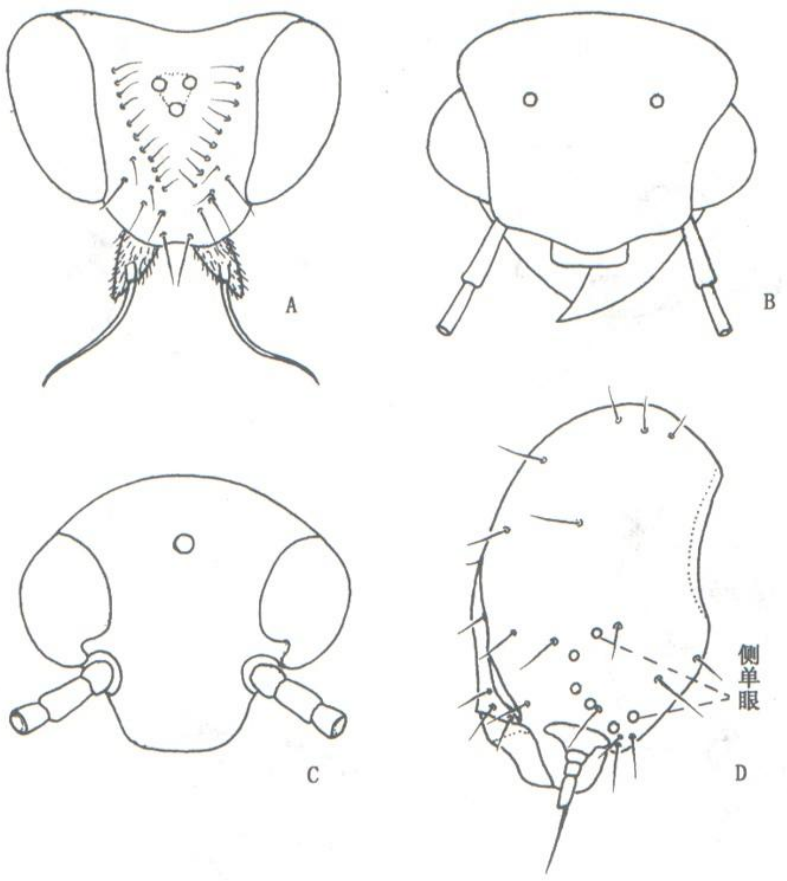


图 4-3-16 单眼

扩展阅读：昆虫的视觉能力

由于昆虫复眼的曲面向外突出，所以视野很广阔。有些昆虫视野的范围水平面达 240°，垂直面达 360°，而两个复眼的视野互相重叠，又可在上下方和头前方提供双目视觉。

昆虫复眼被证明可以分辨颜色。昆虫对紫外光和光谱上的蓝-绿色部分特别敏感。一般能感应波长 2573～3800Å（1Å＝10^{-10}m），有些蚁、蝶和萤类被长光波（红光）所吸引。自然物体反射紫外光是有差别的，虽然人眼看不见，但昆虫眼里却可构成“潜在图案”，因而在人眼里是单一颜色的花朵由于紫外光的不同反射，给各种昆虫以多彩的视觉信息，对于昆虫采蜜、取食、求偶和猎物识别等具有重要意义。

昆虫眼睛的视觉功能有许多是人眼所不及的。更有甚者是，昆虫眼睛不仅可“辨色”，而且有些还有调节体色的作用。除去一些固定体色的昆虫外，有些种类在短时间内可由视神经接受外界光刺激而引起体色改变。如某些竹节虫，24h 内可因视神经受光刺激的控制而使体色由浅而深地变化。所以称昆虫的眼睛是“奇妙的感光器” 。

昆虫的视力是比较近视的。蝶类只能辨别 1~1.5m 距离的物体，家蝇的视距为 0.4~0.7m，蜻蜓为 1.5~2m。

三、单眼

昆虫的主要视觉器官是复眼，除此之外，还有一类视觉器官称单眼（ocellus，复数 ocelli）。

根据着生的位置，单眼可以分为两类：

（1）背单眼（dorsal ocelli）。一般与复眼并存，着生在额区的上方即两复眼之间。大多数昆虫有 2~3 个，少数种类只有 1 个。背单眼的有无、数目、着生位置可用作分类特征。成虫和不全变态类昆虫的幼期（若虫、稚虫）具有背单眼。

（2）侧单眼（lateral ocelli，单数 lateral ocellus; 或 stemmata, 单数 stemma）。为全变态类幼虫所具有，着生于头部两侧，但无复眼。每侧的单眼数目在各类昆虫中不同，一般为 1~7 个，单行或双行，弧形或线形排列。侧单眼的数目与排列方式是幼虫鉴别常用的特征。

一般认为，背单眼仅能感受光线的强弱与方向，但无成像功能；侧单眼可以感知颜色、形状、距离等，但较复眼相差太大。

思考：毛毛虫是否是“瞎子”？1、毛毛虫没有复眼，仅在头的两侧有 6 对侧单眼，请大家思考一下，毛毛虫有没有视物能力？

第四节 昆虫的口器

昆虫取食的器官称为口器（mouth parts），也称取食器（feeding apparatus），根据取食的食物的物理性状，昆虫的口器可以分为三大类：咀嚼式、嚼吸式、吸收式。咀嚼式口器是最原始，也是最基本的口器类型，其他口器都是由咀嚼式口器演变而形成的，主要取食固体食物；吸收式口器适合取食液体食物，根据构造不同又可以分成多种类型（图 4-4-1）；嚼吸式口器既可以取食固体食物，又可以取食液体食物，是口器演变的中间类型，蜜蜂的嚼吸式口器最为发达。

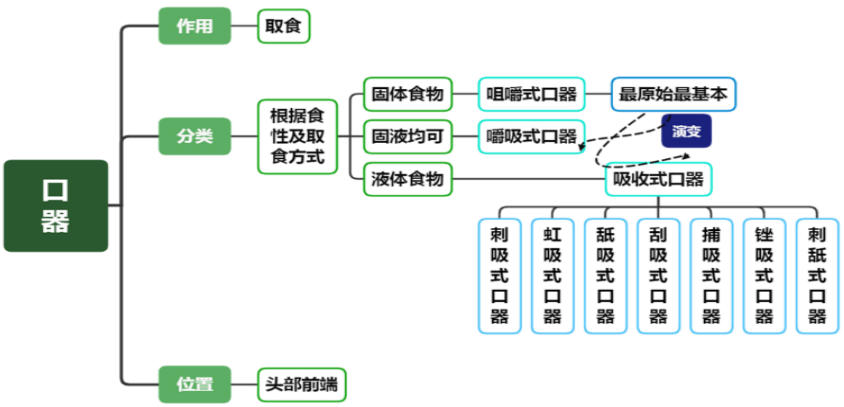


图 4-4-1 口器的分类

一、咀嚼式口器（chewing mouthparts）

主要由上唇、上颚、下颚、下唇、舌五个部分组成，突出的特点是具有发达而坚硬的上颚，可以嚼碎固体食物，直翅目、鞘翅目、部分膜翅目、螳螂目、脉翅目、蜻蜓目等很多昆虫都是咀嚼式口器，以直翅目最为典型。

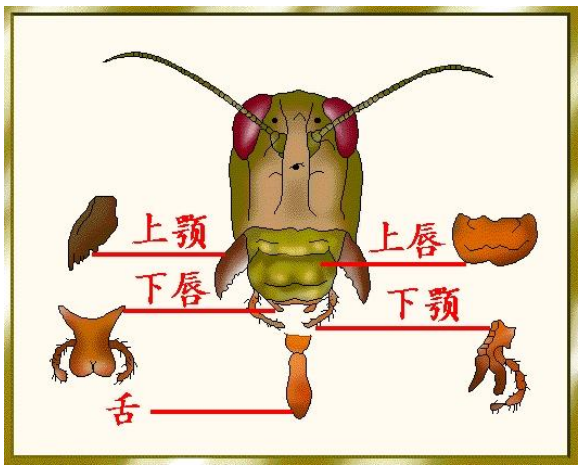
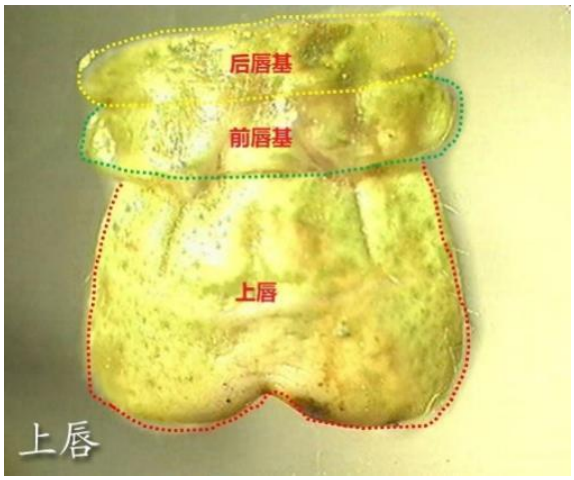


图 4-4-2 蝗虫口器分解图

（一）咀嚼式口器的构造特点

1．上唇(labrum)

悬挂在唇基前缘的一个双层薄片，其形状一般近于长方形或半圆形，外壁骨化，内壁膜质，着生有浓密的毛和感觉器，因而可以有一定的味觉作用。其功能主要是形成口器上盖，防止食物外落以及感觉食物的味道（味觉作用）。



4-4-3 上唇

2．上颚(mandibles)

位于上唇之后的 1 对锥状、坚硬的构造，一般左、右不对称。其外缘光滑，内缘有突起，端部的突起尖锐、锋利，可以切断和撕裂食物，称为切齿叶；基部的突起粗糙，可以磨碎食物，称为臼齿叶。上颚与头壳连接处有两束肌肉，内侧的一束粗大，称为收肌，收缩时上颚左右咬合，进行切割；外侧的一束肌肉较小，称为展肌，收缩时时上颚左右分开。收肌和展肌交替收缩，带动上颚左右活动，进行取食。

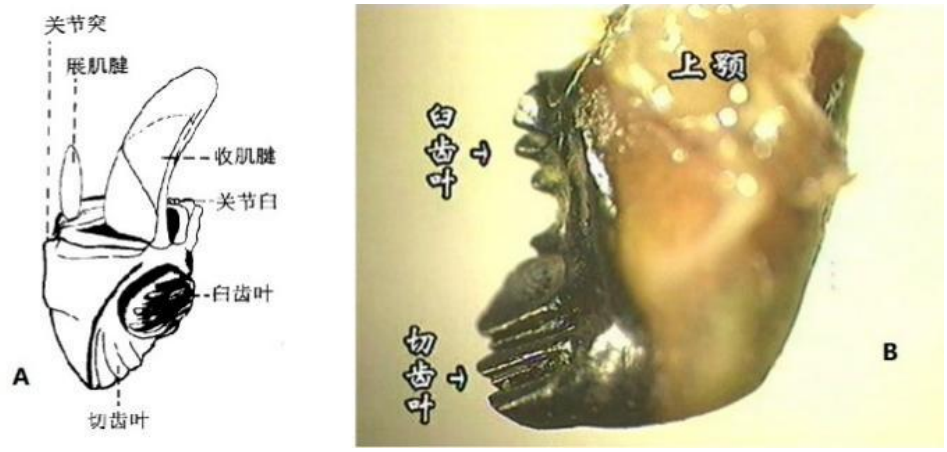


图 4-4-4 上颚

3．下颚(maxillae)

紧接在上颚之后的一对复杂构造，由 5 部分构成，主要机能是协助上颚刮切食物和握持食物，取食时具有味觉与嗅觉的功能。

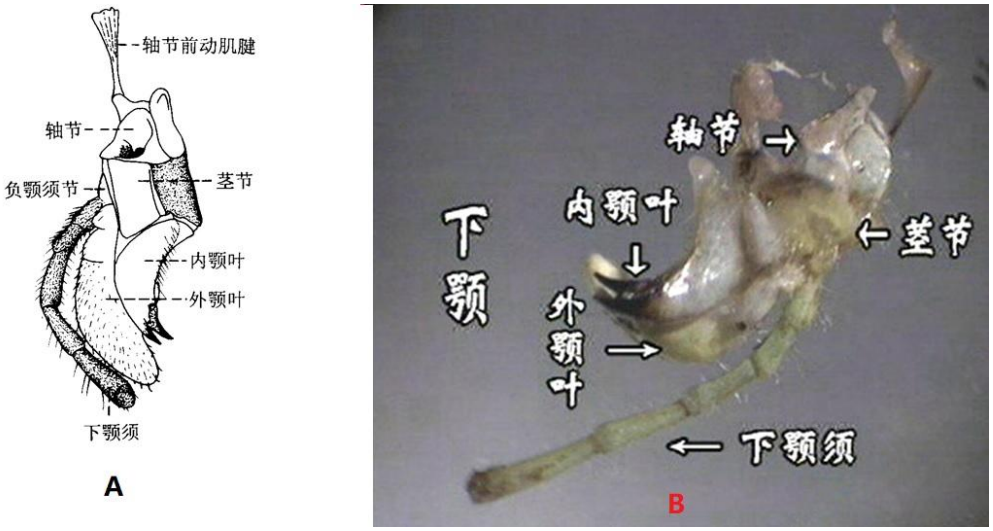
（1）轴节（cardo） 下颚与头壳相连的三角形骨片。

（2）茎节（stipes）轴节下方的一块长方形骨片，与轴节以膜相连，可稍微活动。

（3）外颚叶（galea）茎节端部外侧的一个匙状构造，柔软，肥大，起握持食物的作用。

（4）内颚叶（lacinia）茎节端部内侧的一个坚硬骨片，端部有尖锐的齿，具有协助上颚切割食物和握持食物的作用。

（5）下颚须（maxillary palpus）茎节最外侧的一个分节的须状构造，一般 5 节，基部通过负颚须节与茎节相连。下颚须长有感觉毛，有嗅觉与味觉作用。



4-4-5 下颚

4．下唇（labium）

位于下颚后面，后头孔的下方，也就是口器最下面的一个片状构造，主要起托挡食物的作用。

下唇与下颚相似，也由 5 部分构成。

（1）后颏（postmentum） 下唇基部与后头孔相连，有凹孔，不能活动的骨片，相当于下颚的轴节，又可以分成两部分，基部称为亚颏，端部称为颏。

（2）前颏（prementum） 连接在后颏前端的骨片，相当于下颚的茎节，可以前后、左右活动。

（3）侧唇舌（paraglossae） 前颏端部两侧的 1 对较大的叶状构造，相当于下颚的外颚叶。

（4）中唇舌（glossae） 前颏端部中央的 1 对很小的叶状构造，有时合并成一体（如棉蝗），相当于下颚的内颚叶。中唇舌和侧唇舌有时可合为一体，统称唇舌。

（5）下唇须（labial palpus）着生在前颏侧后方的 1 对分节的须状构造，一般分为 3 节，基部通过负唇须节与前颏相连。下唇须也有感觉毛，有触觉和味觉作用。

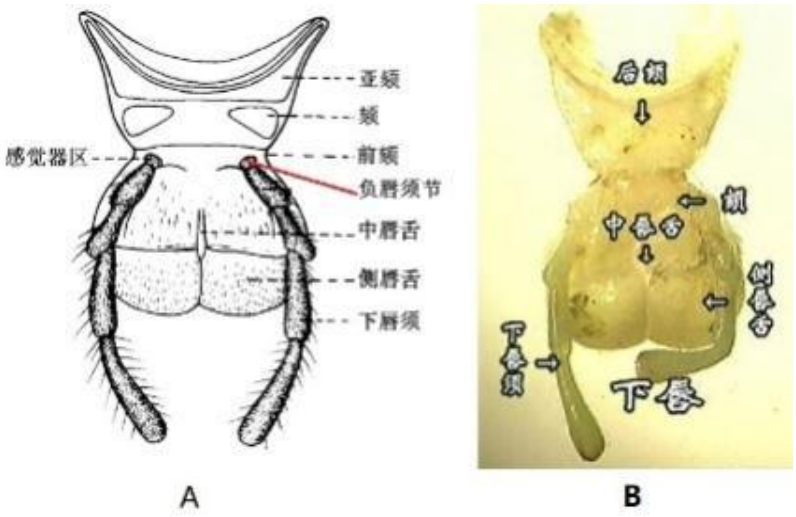


图 4-4-6 下唇

5．舌（hypopharynx）

旧称下咽头，是位于口前腔中央狭长、袋装的构造，表面有浓密的毛与感觉器，内含骨片与肌肉，主要机能是运送、吞咽食物，并有味觉作用。



图 4-4-7 舌

（二）咀嚼式口器的取食过程

上唇、上颚、下颚、下唇组合在一起，围成一个腔状构造，称为口前腔（preoral cavity），真正的口位于唇基与舌之间。舌把口前腔分为前、后两部分，前面的部分称为食窦（cibarium），是食物的通道，后面的部分称为唾窦（salivarium），是唾液的通道。唾管开口于唾窦基部，取食时，唾液流入口前腔，与食物相混，在舌的吞咽作用下经口进入食道。

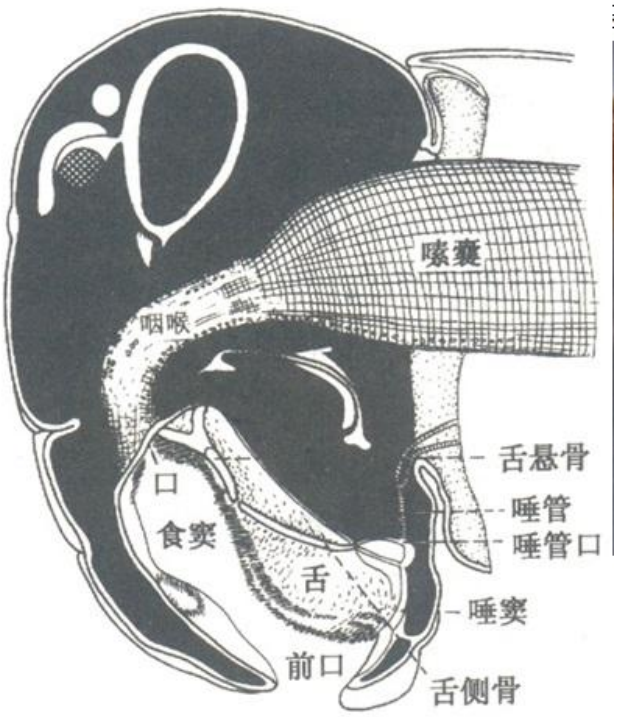


图 4-4-8 口前腔构造（仿陆近仁，虞佩玉）

（三）咀嚼式口器的变异

具有咀嚼式口器的昆虫，口器各部分的构造随虫态、食性、习性等各有变化。如鳞翅目幼虫的口器：上唇、上颚与一般咀嚼式口器相似；下颚、下唇和舌愈合成一个复合体，两侧为下颚，中央为下唇和舌，端部具一突出的吐丝器。

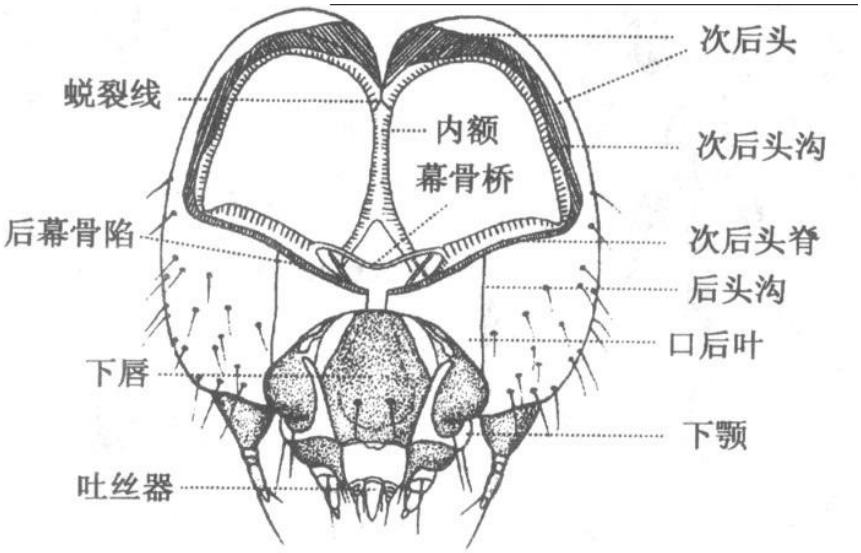


图 4-4-9 家蚕头部构造

捕食性的昆虫一般都具有发达的上颚，如虎甲。发达的上颚既可以作为捕食工具，也是防御的武器，有时还会被雄性昆虫用来进行“决斗”，以争夺雌性配偶，如锹甲。

交互练习：判断一下说法是否正确

1、咀嚼式口器是最基本的口器类型，其他类型的口器都是由咀嚼式口器演化而形成的√

2、唇基是咀嚼式口器的组成部分之一×

3、上颚通常左右对称×

4、上颚端部是臼齿叶，基部是切齿叶×

5、下颚的外颚叶坚硬，端部尖锐×

6、下颚的内颚叶匙状，柔软×

7、下颚须没有味觉功能×

8、下颚须一般 3 节×

9、下唇的后颏可分为亚颏和颏两部分√

10、下唇的前颏不能活动×

11、下唇的侧唇舌一般较大，中唇舌一般较小√

12、下唇须没有感觉毛，一般 5 节×

13、昆虫舌的表面光滑，是个片状构造×

14、上唇、上颚、下颚、下唇围成的腔称为口腔×

15、食窦是食物通道，唾窦是唾液通道√

16、上颚可以作为昆虫防御的武器√

17、家蚕的下颚、下唇、舌是互相分离，独立存在的×

二、嚼吸式口器（chewing-lapping mouthparts）

特点：既可以取食固体食物，又可以取食液体食物，是一部分高等膜翅目昆虫（如蜜蜂总科）特有的口器类型。其主要构造源于咀嚼式口器，但有些部位退化、有些部位特别发达。

（一）嚼吸式口器的构造

1. 上唇

与咀嚼式口器类似，但退化为一狭窄的横片，在唇基下缘。

2. 上颚

较咀嚼式口器退化，靴状（工蜂），无切齿叶和臼齿叶之分，用以咀嚼花粉、筑巢、饲养后代等。退化的上颚咬合力弱，因而蜜蜂在抵抗胡蜂（上颚发达）时，无法通过口器咬死胡蜂，而胡蜂却可以非常容易的咬死蜜蜂。

扩展阅读：蜜蜂怎样反抗胡蜂的侵略？

胡蜂是一种凶猛的昆虫，既可以取食花粉花蜜，也可以捕食其他昆虫，它的上颚发达，坚强有力。养蜂场非常害怕胡蜂的侵略，因为胡蜂喜欢吃甜食，而蜜蜂的蜂巢中会储存有大量的蜂蜜，会吸引胡蜂来抢夺。通常情况下，蜜蜂会进行群体抵抗，但由于个体小，上颚不发达，难以对胡蜂造成有效的伤害，而胡蜂凭借强壮的体型和发达的上颚，可以轻松消灭很多蜜蜂。值得欣慰的是，蜜蜂的群体意识比较强，不怕牺牲，前赴后继，大量的蜜蜂把胡蜂包裹成一个球体，震动翅膀，产生很多热量，把球体中心的胡蜂“热死”，因为蜜蜂对高温的耐受性比胡蜂高，所以蜜蜂可以幸存下来。当然了，如果胡蜂的数量多，等待蜜蜂的就只有一个下场——死亡或逃跑。

3. 下颚

下颚依然分为轴节、茎节、外颚叶、内颚叶和下颚须 5 部分，但内颚叶和下颚须比较退化，外颚叶特别发达，呈刀片状。

4. 下唇

下唇的后颏退化，前颏发达，侧唇舌退化成小片，中唇舌与下唇须发达，细长。

5. 舌

退化成前颏前端一个小的褐色骨片。

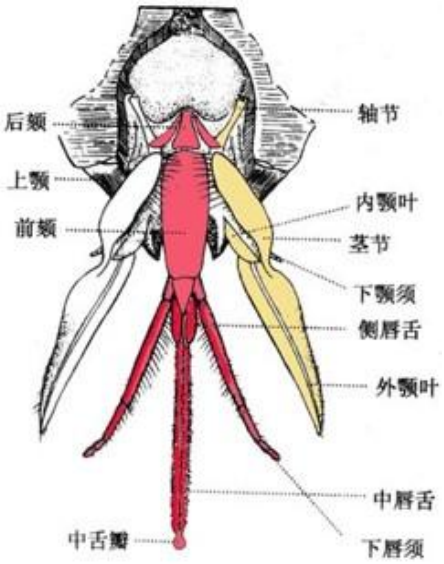


图 4-4-10 嚼吸式口器组成

（二）嚼吸式口器的取食过程

取食固体食物过程：

（1）下颚、下唇、各自分开，分别弯折在头下；

（2）上颚咀嚼食物。

取食液体食物过程：

（1）取食花蜜或其它液体时，下颚的外颚叶覆盖在中唇舌的背侧面形成食物道；下唇须贴在中唇舌的腹面的槽沟上形成唾道，下颚和下唇临时组合在一起，形成可以吸吮液体食物的喙。

（2）中唇舌瓣刮取花蜜，借助于唧筒（由咽喉、口腔、食窦合成）的抽吸作用，将花蜜和其它液体食物吸入体内。

（3）食毕，下颚、下唇、各自分开，分别弯折在头下，以便上颚咀嚼食物。

三、刺吸式口器*(piercing-sucking mouthparts)*

适宜取食植物汁液或动物血液的口器类型，如同翅目（蝉）、半翅目（蝽）、蚤目（跳蚤）及部分双翅目昆虫（蚊），口器细长，端部尖锐，可以刺入寄主组织中，并从中吸取液体，以蝉的刺吸式口器最为典型。

（一）构造特点

（1）上唇：为狭小的三角形骨片，位于喙的基部；

（2）上颚：特化为内面具一纵槽的、端部有逆齿的、用以刺穿寄主和固定位置的细长口针。

（3）下颚：内颚叶特化为内面具有两个大小各异纵槽的细长针，两槽嵌合起来形成食物道和唾道。

（4）下唇：前颏特化为 3~4 节的喙，其前壁凹陷形成唇槽，上、下颚口针束即位于其中。（5）

舌：位于口针基部，变成了与唧筒有关的特殊构造。食窦和咽喉部分特化为咽喉唧筒（食窦泵），唾窦特化为唾窦唧筒（唾窦泵）。

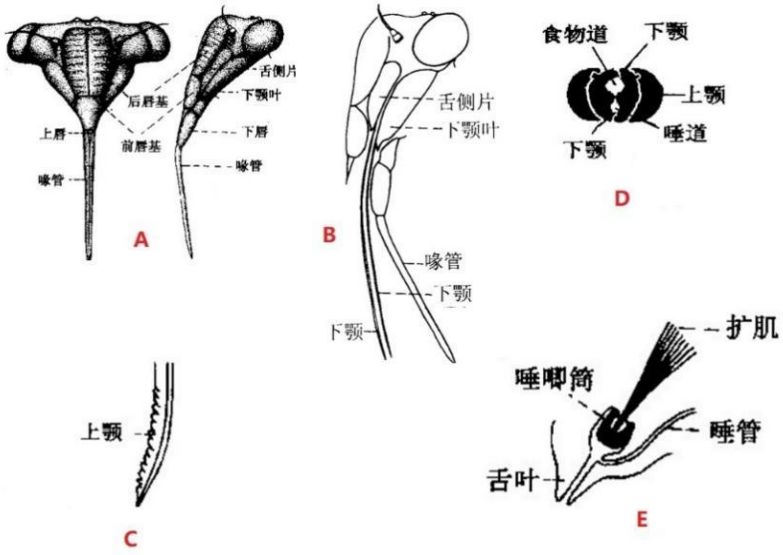


图 4-4-11 刺吸式口器组成

A: 蝉口器正面观和侧面观；B：蝉刺吸式口器示意图；C：上颚构造图；D：口针横切面，示口针嵌合结构；E：唾唧筒纵切面

（二）取食过程

（1）喙由足间抽出与头成一定的角度；

（2）口针束从喙中抽出与体面接触；

（3）两上颚口针交替刺入组织内；

（4）下颚口针交替跟上；

（5）重复多次；

（6）上颚固定位置；

（7）两下颚嵌合成食物道和唾道，借助于唧筒的作用先进行肠外消化后，再抽吸汁液。

（三）刺吸式口器的变异

刺吸式口器一般由 4 条口针构成（2 条上颚口针，2 条下颚口针），但双翅目吸血性蚊子的刺吸式口器（肉食性刺吸式口器）具口针 6 根，分别是 1 条上唇口针、2 条上颚口针、2 条下颚口针及 1 条由舌形成的口针。

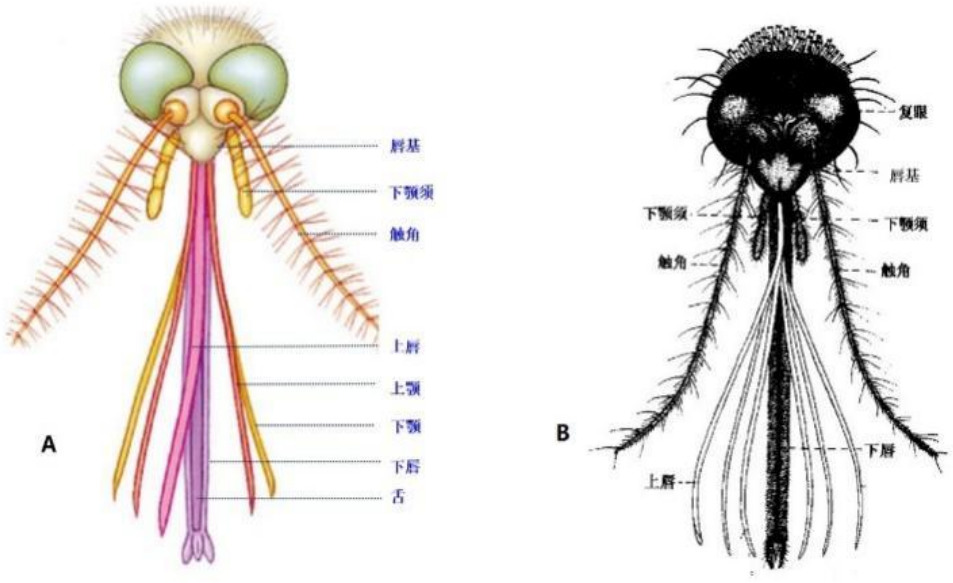


图 4-4-12 蚊类口针　　A: 舌盖在下唇背面的凹槽上　B: 舌从下唇凹槽中抽出

四、舐吸式口器*(sponging mouthparts)*

双翅目蝇类特有的口器类型：

（一）构造特点

舐吸式口器短而粗，由基喙、中喙、端喙三部分构成。

（1）基喙：头壳的一部分，以膜质为主，略呈倒锥形，前壁具唇基（马蹄形），唇基的前方是棒状不分节的下颚须（1 对）；上颚与下颚大部分消失。

（2）中喙：是真正意义上的喙，源于下唇的前颏，后壁骨化成唇鞘，前壁凹陷成唇槽；上唇为长片状结构，内壁凹陷成食物道，盖在唇槽上；舌刀片状，紧贴在上唇下面。

（3）端喙：也称唇瓣，是喙端部两个大椭圆形的瓣，可以前后活动，向后可折叠在唇鞘的后面，亦可呈盘状，称吸盘。两唇瓣间有一个小孔，称前口，与前述上唇和舌合成的食物道相通，唾液亦通过前口分泌出来。唇瓣腹面膜质，具有很多环形的沟，有点象气管，因而称为拟气管。前口附近的环沟有时有短小刺状的前口齿，用来刮锉食物。

（二）取食过程

(1) 滤食状态（取食液体）：唇瓣展开→平贴食物上→环沟与食物接触→液体食物进入环沟→前口→食道（食窦唧筒作用）

(2) 直接取食（取食固体）：两唇瓣翻至中喙的两侧→前口齿外露→锉刮食物→食物碎粒和液体一起吸入前口→食物道。

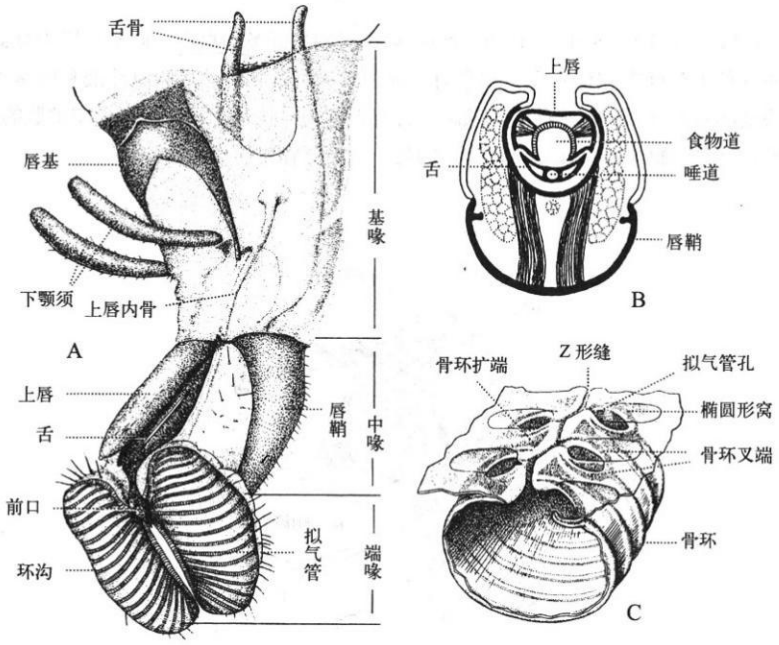


图 4-4-13 舐吸式口器（仿 Matheson） A: 口器侧面观 B： 中喙横切面 C: 拟气管构造

五、刮吸式口器（scratching mouthparts）

双翅目蝇类幼虫（蝇蛆）所特有的口器类型：

（一）构造特点

蝇蛆属无头型幼虫，头部十分退化，缩入前胸内；口器也很退化，外观只见 1 对口钩。口钩往里是口咽骨和咽骨，属次生构造。

（二）取食过程

取食时，以口钩刮破食物，然后吸收汁液和固体碎屑。

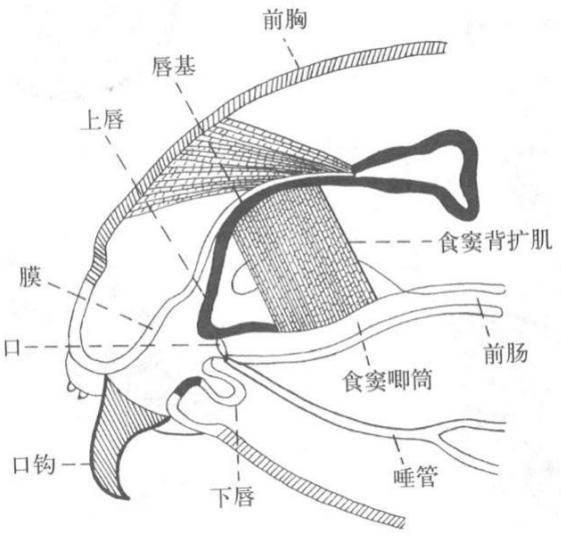


图 4-4-14 蝇蛆头部纵切面（仿 Sondgrass）

六、虹吸式口器(siphoning mouthparts)

鳞翅目成虫所特有的口器：

（一）构造特点

（1）上唇退化为一狭片，上颚除少数原始蛾类外均已消失；

（2）下颚的外颚叶极度延长，特化为内面具一个纵槽、端部尖细、并具齿的、一个呈发条状的喙管。外颚叶内壁各有一纵沟，左右外颚叶嵌合后形成食物道和唾道。

（3）下唇仅保留 3 节发达的下唇须。

（二）取食过程

（1）取食时，借助于血液的压力和肌肉的作用，使喙管伸直；

（2）喙尖端刺破植表；

（3）借以泵的作用抽吸汁液；

（4）不取食时，借助于弹性，使喙管又卷曲于头下。

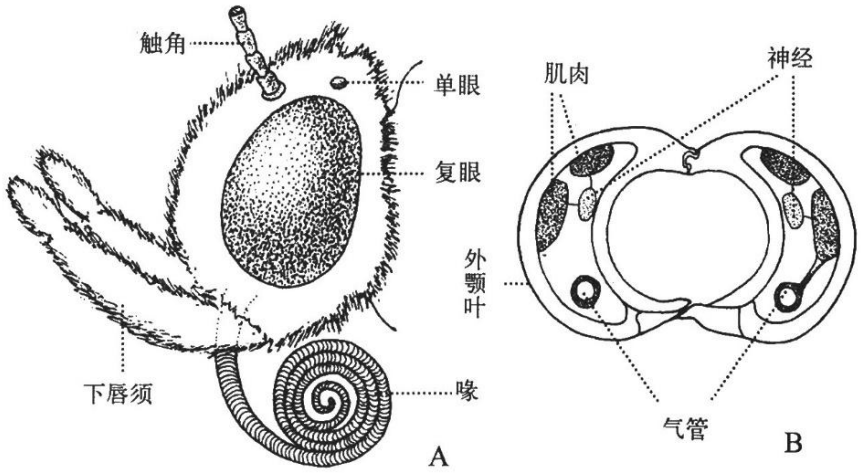


图 4-4-15 虹吸式口器构造　A: 鳞翅目成虫头部模式图　B：喙横切面 （A 仿彩万志，B 仿 Eidmann）

七、捕吸式口器（grasping-sucking mouthparts）

脉翅目幼虫（如蚁狮、蚜狮 ）特有的口器类型：

（一）构造特点

（1）上颚长而宽、端部尖，呈镰刀状，腹面具有一纵槽。

（2）下颚的外颚叶发达，呈细镰刀状，紧贴上颚内侧，形成食物道。1 对上颚与 1 对下颚的外颚叶分别组合成一条刺吸构造，故又称双刺吸式口器。

（3）其它部位不发达。

（二）取食过程

取食时，口器刺入猎物体内→注入唾液→消化猎物体内的组织（肠外消化）→吸入消化好的食物→抛弃猎物躯壳，完成取食。

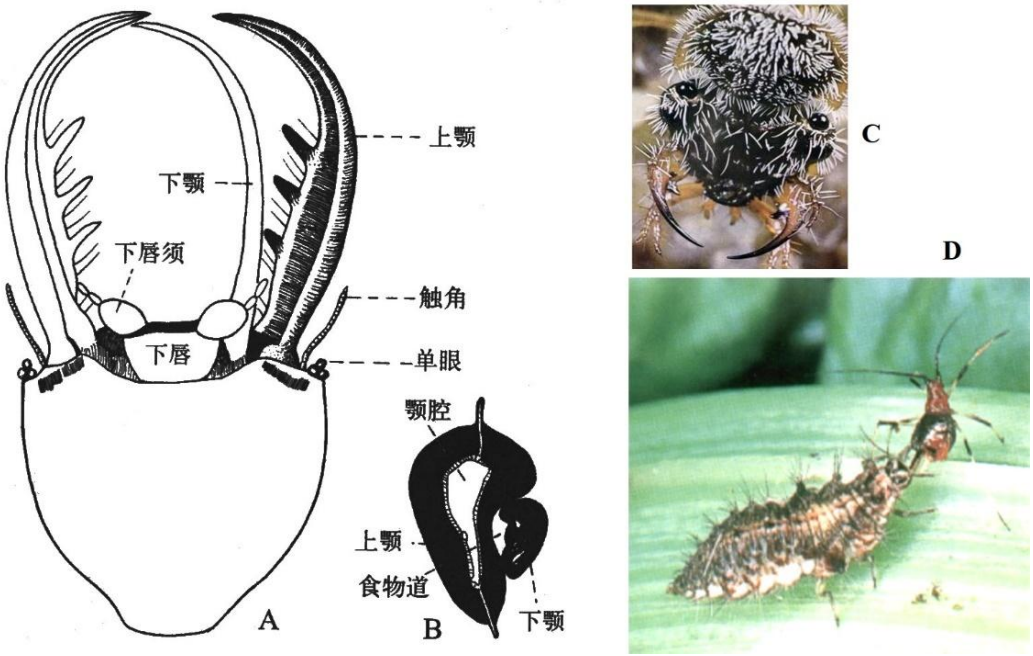


图 4-4-16 捕吸式口器　A: 捕吸式口器构造；B: 上、下颚横切面；C: 一种蚁狮头部；D：蚜狮捕食蚜虫

八、锉吸式口器 （rasping- sucking mouthparts）

缨翅目蓟马类昆虫特有的口器，各部分的不对称性是其显著的特点，能吸取植物汁液或软体昆虫的体液，少数种类也吸血。

（一）构造特点

（1）喙短小，由上唇、下颚的一部分及下唇组成；

（2）右上颚退化；

（3）左上颚发达，是刺穿的工具；

（4）左上颚和下颚内颚叶组成口针，嵌合成食物道；

(5）舌与下唇组成唾道。

（二）取食过程

喙紧贴于植表面→左上颚锉破寄主表皮→唧筒抽吸寄主流出的汁液。 有人认为此类口器是咀嚼式口器和标准刺吸式口器的中间类型。

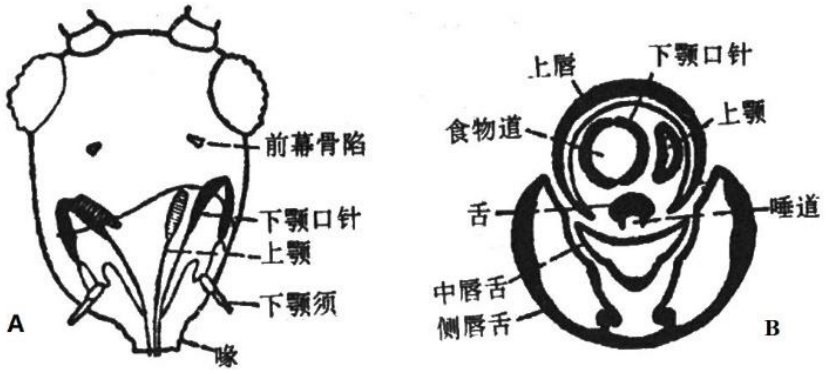


图 4-4-17 捕吸式口器　A：蓟马头部前面观，示捕吸式口器构造；B：喙横切面

九、刺舐式口器（piercing-sponging mouthparts）

双翅目吸血性的虻类昆虫特有的口器：

（一）构造特点

（1）上唇较长，端部尖，内壁凹陷成槽，与舌合成食物道；

（2）下唇肥大而柔软，端部有一对与蝇类相似的唇瓣，唇瓣上有许多环沟；

（3）上颚宽大，呈刀片状，末端尖细，可左右活动，与上唇一起切破寄主的皮肤（如牛皮）；

（4）下颚的外颚叶形成口针，上下抽动，使被刺破的伤口张开，溢出血液，下颚须粗大而分节。

（5）舌变成一根较细弱的口针，唾道从舌的中央穿过。

（二）取食过程

取食时，上、下颚口针切破、刺破寄主的皮肤，引起出血后把唇瓣贴在伤口处，血液再由唇瓣上的环沟吸入食物道。

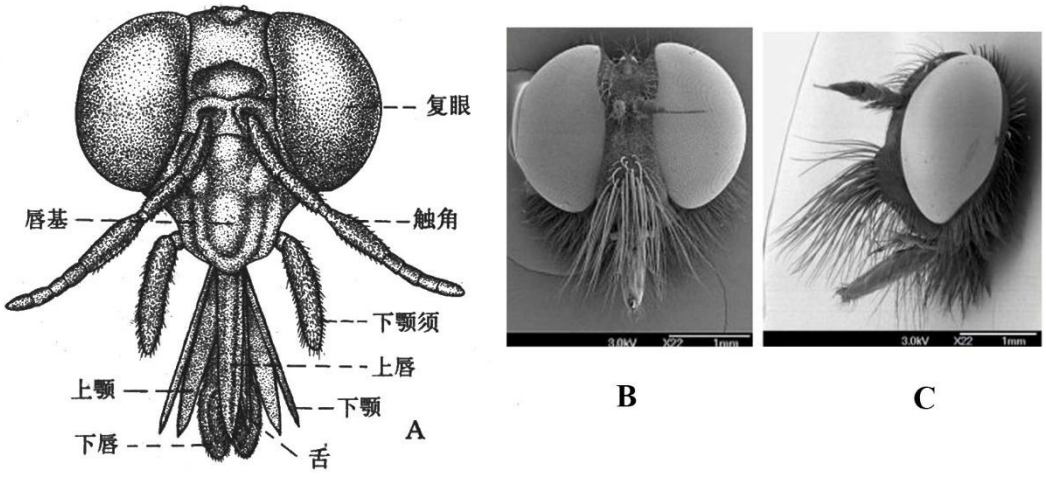


图 4-4-18 牛虻的刺舐式口器　A: 牛虻口器构造示意图　B, C 牛虻头部扫描电镜正面观和侧面观

口器的意义：

（1）根据昆虫的口器有助于识别不同的类群：不同类群的昆虫具有不同的口器类型。

（2）根据被害状判断种类：咀嚼式口器把植物咬成缺刻，刺吸式口器在植物表面留下斑点。

（3）根据不同类型的口器指导用药防治。

杀虫剂主要有三类：

胃毒剂：针对咀嚼式口器的昆虫

内吸剂：针对刺吸式口器的昆虫

触杀剂：对咀嚼、刺吸式口器的昆虫都有效







棉蓟马为害状

葱蓟马为害征状





第五节 头部的变化与适应

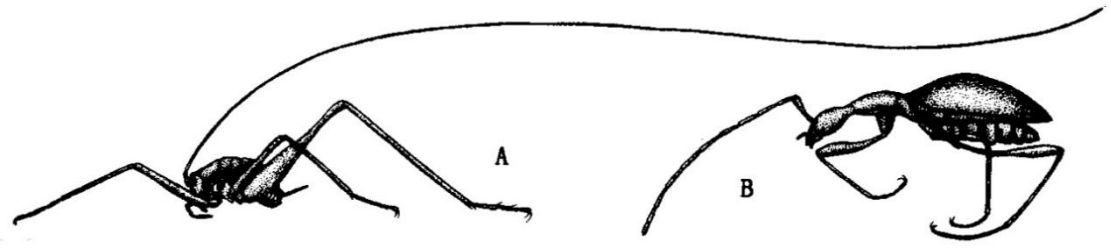
不同的昆虫为了适应取食、求偶、生殖的需要，或适应独特的生存环境，头部的形状发生了各种各样的变化，这些变化都有其生物学上的意义，体现了功能、结构、环境的统一。随着生态环境的不断变迁，可以预测，未来昆虫的形态亦将会随之变化。

一、感觉器官的结构和功能及与环境的关系

头部是感觉的中心，触角、复眼和单眼是主要的感觉器官，感觉器官的发达与否与昆虫的生存环境密切相关。

在相同的生存环境中，非寄生性昆虫的感觉器官一般比寄生性昆虫器官发达；对同一种昆虫来说，雄性的感觉器官一般比雌性发达。

在不同的环境中，昆虫感觉器官的**进化总是向着适应环境条件的方向发展。**穴居昆虫生活在光线很弱的环境中，它们的复眼与单眼常常退化，相应的一些感觉功能由触角代替，所以其触角与在地面生活的昆虫触角相比显得发达。如一种穴居蟋蟀复眼退化，触角却是体长的 10 倍左右。



4-5-1 穴居性昆虫的触角（仿 Daly）

A: 一种穴居的蟋蟀 *Tropidischia xanthostoma*;　B: 一种穴居的步甲 *Glaciazvicola bathyscioides*

二、口器着生位置与功能的适应

根据昆虫口器的着生方向，可以把昆虫的头部形式（简称：头式）分为 3 类。

1．下口式

口器着生并伸向头的下方（头部的纵轴与体躯的纵轴大致呈直角）。多为植食性。取食方式比较原始。适于啃食植物叶片、茎秆等。蝗虫。



图 4-5-2 蝗虫的下口式口器

2．前口式：

口器着生并伸向前方（呈钝角或平行）。钻蛀性、捕食性。步甲。



图 4-5-3 锹甲的下口式口器

3．后口式：

口器伸向腹后方。多为刺吸性昆虫。为在不取食时保护长喙而形成的。叶蝉、蝉等。



图 4-5-4 蝉的后口式口器

昆虫口式的划分并非绝对，有些昆虫由于头部形状及口器的特化，很难归类。

此外，昆虫头部还存在一些与求偶、生殖有关的构造，使得头部的一部分变得特别发达，形成两性异形。如锹甲雄虫上颚发达，可以在求偶过程中打败竞争对手，也可以取悦雌性；苏铁象甲雄虫喙短而雌性喙长，是由于雌虫产卵时要用“喙”端部的口器在寄主上打一个深洞，然后再产卵于洞内。

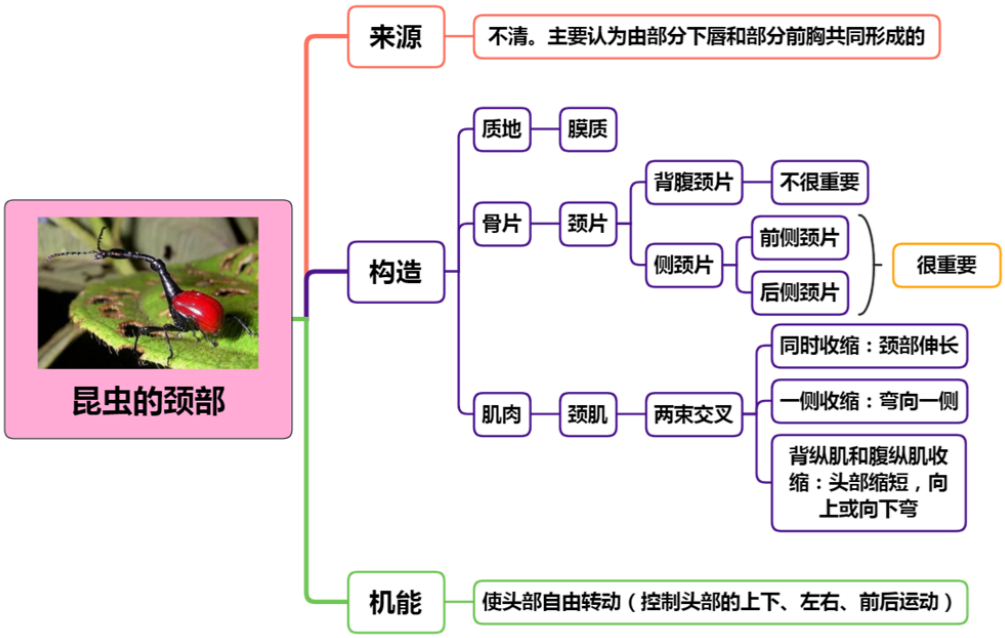


第六节 昆虫的颈部

连接头、胸之间的可以伸缩的部分称为颈，是一个扩大了节间区域。

颈的来源不清，但不少学者认为是由下唇节的一部分和前胸的一部分共同形成的。颈部的外壁大部分是膜质的，但其中埋藏着几块骨片，统称为颈片，在背面、腹面和侧面都有，但以侧颈片最为重要。侧颈片一般 2 块，互相顶接成一定角度，分别称为前侧颈片、后侧颈片。 侧颈片

上着生有来源于次后头和前胸背板的肌肉，当肌肉收缩时夹角扩大，颈部伸长；当一边肌肉收缩时可使颈部弯向一侧；当背纵肌和腹纵肌收缩时可使头部缩短，向上或向下弯。



4-6-1 颈部构造思维导图

作业与思考：

1、 昆虫头部的分节有哪几种学说？各自的要点是什么？

2、 昆虫头部有哪些重要的线和沟，位于何处？头壳可以分成哪几个区域？

3、 什么是幕骨？幕骨的来源及构成如何？有何作用？

4、 触角的基本构造如何，是不是所有的昆虫都有触角？可以分为哪些不同的类型，各自的代表性昆虫是哪些？触角的功能有哪些？

5、昆虫的视觉器官是什么？复眼的构造如何，是不是所有的昆虫都有复眼？何谓离眼式和接眼式，哪些昆虫可以通过复眼区分雌雄，如何区别？

6、是不是所有的昆虫都有单眼？单眼可以分为哪几种类型，各自有哪些变化？那些昆虫有背单眼、哪些昆虫有侧单眼？

7、昆虫口器分为哪三大类？哪类口器是最基本的类型？其基本构造和特点如何？

8、嚼吸式口器的基本构造和特点如何？其喙是由哪几部分组合成的？代表性昆虫是哪类？

9、刺吸式口器的基本构造和特点？喙、口针由哪部分形成？是否所有的刺吸式口器都有 4 条口针，如有例外，请说明差异。

10、其他吸收式的口器还有哪些？各自的基本构造和特点如何？代表性的昆虫是哪些？

11、认识昆虫的口器有何意义？

12、昆虫头式有哪几种类型，各自的特点是什么，代表性的昆虫有哪些？

13、昆虫的颈部是否是单独的一个体节？其构成特点是什么？

第五章 昆虫的胸部



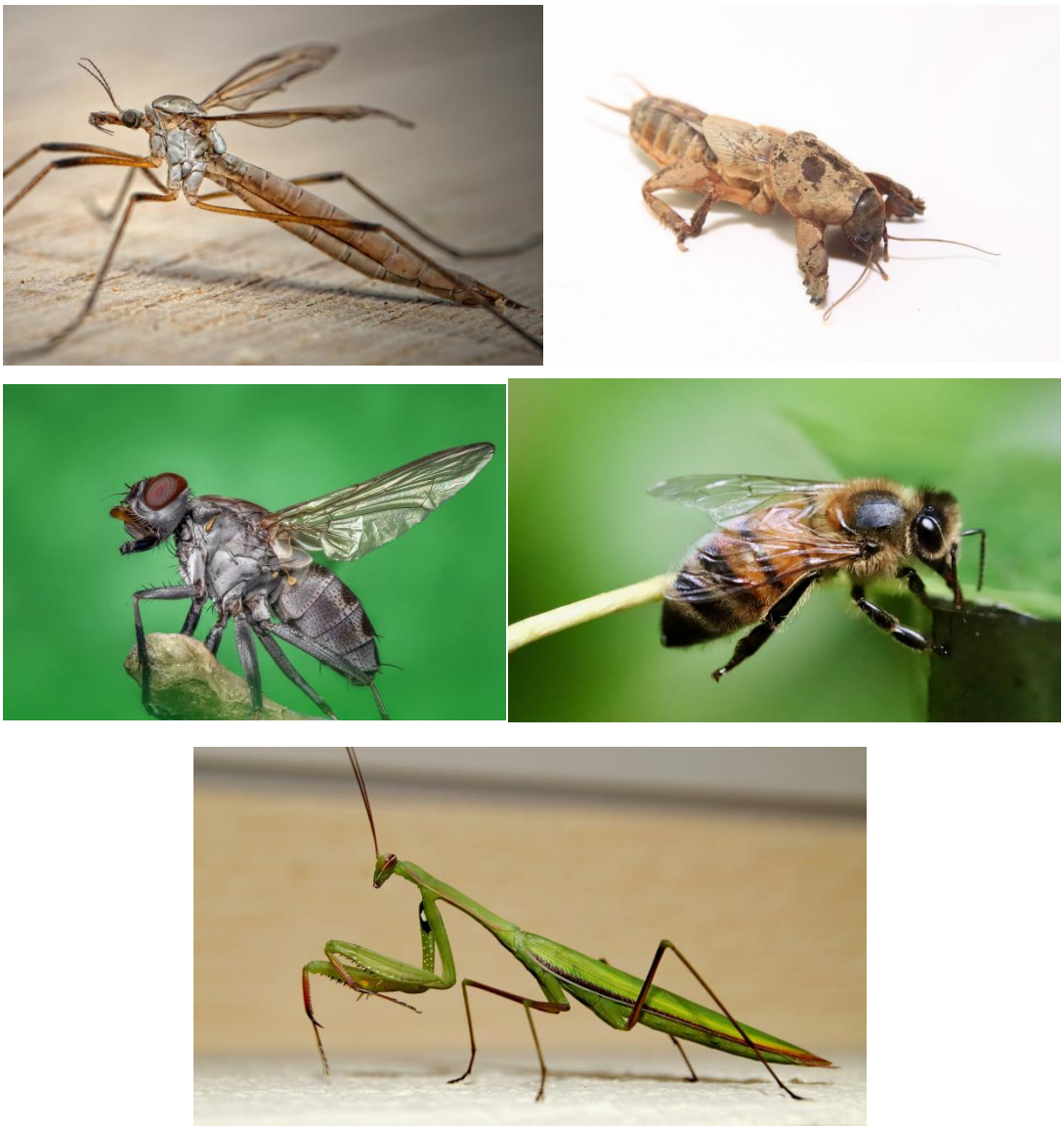
胸部（thorax）是昆虫的第二个体段，由 3 节构成，分别是前胸、中胸和后胸。胸部体节坚硬，外骨骼和内骨骼均十分发达，对整个身体有支撑作用，因而是支撑的中心。此外，前胸、中胸和后胸各着生 1 对足（legs），分别称为前足、中足和后足；有翅的昆虫，中胸和后胸分别着生有 1 对翅，称为前翅和后翅，足和翅是昆虫的运动器官，因而胸部又是昆虫运动的中心。昆虫胸部的发达程度与运动的发达程度是相一致的。

第一节 胸部的基本构造

大多数昆虫胸部都有背面、侧面和腹面之分，相应地胸节具有 1 块背板、2 块侧板、1 块腹板。

不同昆虫胸部各体节有所差异。无翅昆虫及幼虫的胸部构造简单，各节大小、形状、构造相似；有翅昆虫中、后胸着生翅，为了承受住由于翅的飞行和足的运动所产生的强大牵引力，中、后胸在形态构造上相应地产生了一系列的变化，所以又把中、后胸特称为“具翅胸节”或“翅胸”。

胸节的发达程度往往与翅、足的发达程度相一致。前翅发达，后翅退化的（蝇）昆虫则中胸比后胸发达；用后翅飞行的甲虫，则后胸比中胸发达；螳螂、蝼蛄的前足比较发达，所以其前胸也比较发达；前足不特化的有翅昆虫，如鳞翅目、双翅目、膜翅目等，则前胸比中、后胸小得多；蜻蜓、白蚁等前后翅大小相似，则中、后胸的发达程度也相似。



画廊 1：不同昆虫的胸部 蝇，甲虫、蝼蛄、蛾、蚊、蜂

一、前胸

多数昆虫的前胸由于与飞行无关而结构比较简单，如蜻蜓、蝇、蚊、蜂等昆虫的前胸比翅胸小得多。此外，由于前胸不受飞行机械的制约，使具有变异的可能性；这种变异常与前足的功能、性选择、拟态等密切相关，因受行走机械的限制，变异常发生在前胸背板上。

1、前胸背板

一般比较简单，常是个完整的骨板，在各类昆虫中变化很大。如：

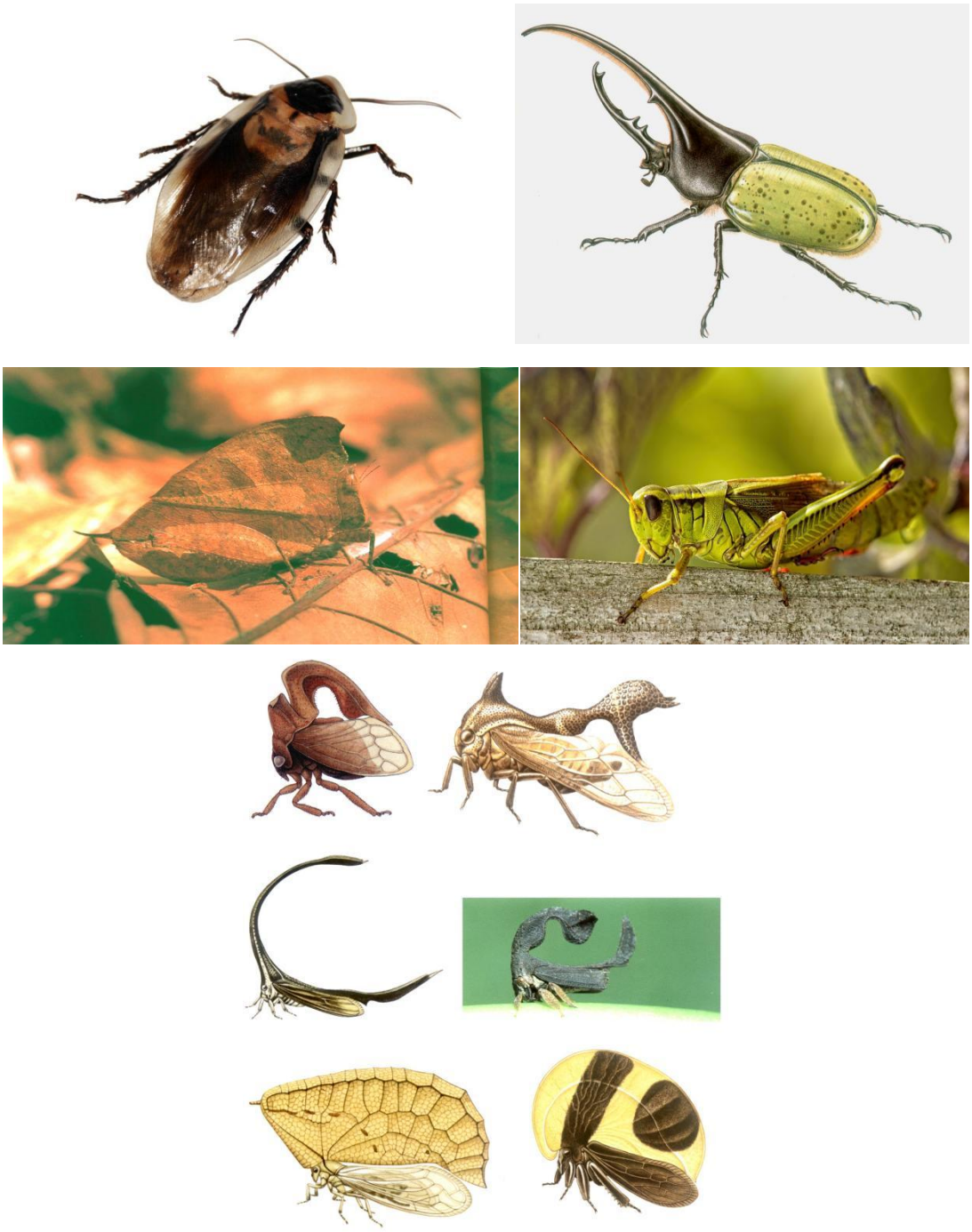
蝗科昆虫的前胸背板呈马鞍形；

菱蝗科昆虫的前胸背板向后延长直达腹部末端；

蜚蠊的前胸背板向前扩大，头部几乎缩在前胸背板下面；

角蝉的前胸背板形成十分特殊的形状。

所有这些构造可能具有保护作用，或者具有拟态、吸引异性的作用。前胸不发达的昆虫，前胸背板通常仅仅是一狭条骨片。



画廊 2：前胸背板的变异

2、前胸侧板

(1)前足特别发达的昆虫，前胸侧板也发达，具有侧沟，将侧板分为前侧片和后侧片，侧沟下端形成一个与胸足基节顶接的侧基突。

(2)前胸不发达的昆虫，前胸侧板构造很简单。有的种类，侧板消失或与背板愈合，或与腹板愈合。

(3)某些无翅亚纲昆虫的胸部和褶翅目前胸没有形成真正的侧板。

3、前胸腹板的构造

一般都不发达，但有时有特别的构造，可成为分类特征。如：叩头虫、吉丁虫、蝗虫。

二、具翅胸节

具翅胸节的背板、腹板及侧板都很发达，并且彼此紧密相接。

1、具翅胸节的背板

具翅胸节的背板上从前向后有 3 条沟，将背板划分成 4 块背片，详细构造如下。

（1）沟 前脊沟：具翅胸节背板前缘的一条沟，其内脊形成悬骨。

前盾沟：在前脊沟之后，一般与前脊沟距离较近。

盾间沟：位于背板的后部，常呈倒“V”形。其位置和形状不固定，有的消失。

（2）骨片 端背片：前脊沟前面的一狭条骨片。在翅发达的胸节,其后一节的端背片常向前扩展与前一节的背板紧接,□形成前一节的后背片 (postnotum)。

前盾片：前脊沟与前盾沟之间的狭片，大小和形状变化较大。在直翅目、褶翅目、鳞翅目、鞘翅目等昆虫中很发达。

盾　片：前盾沟与盾间沟之间的骨片，一般比较大。

小盾片：盾间沟后的骨片，通常呈三角形。盾蝽与龟蝽科的中胸小盾片特别发达。

（3）关节 背板的侧缘有突起，前后各有 2 个，是与翅相连接的关节构造，分别称为：

前背翅突：侧板前面的突起称前背翅突，左右各 1 个，与第一腋片支接。

后背翅突：侧板后面的突起称后背翅突，左右各 1 个，与第三腋片支接。

背翅突与翅的活动有密切的关系。

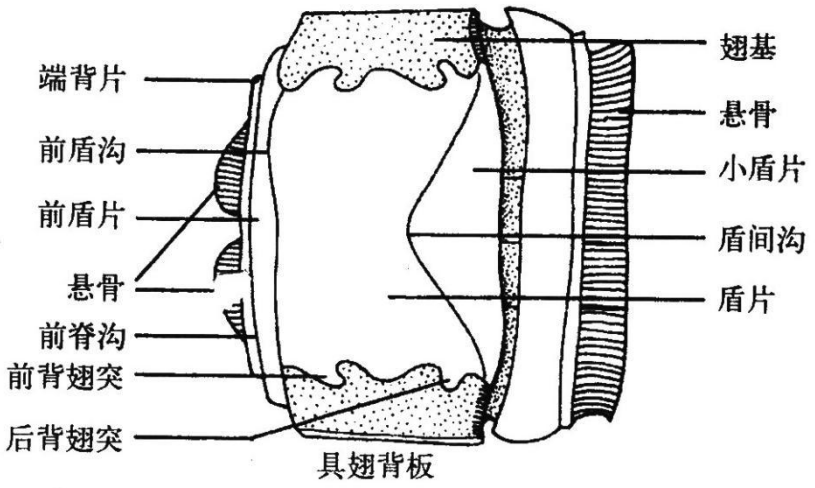


图 5-1-1 具翅胸节背板（仿 Snodgrass）

2、具翅胸节侧板

侧板是背板和腹板之间的骨板。一般情况下，侧板只有 1 条沟，把侧板分成前侧片和后侧片两块骨片，侧板上还有与翅和足活动有关的关节突，也有连接背板和腹板的桥状构造，详细构造如下。

（1）侧沟 侧板表面一条自上而下凹陷的沟，上方与翅相接，下方与足基节相接。

（2）前侧片与后侧片 侧沟把侧板分成前后两块骨片，前面的称为前侧片，后面的称为后侧片。有些昆虫前侧片、后侧片上还有一横沟，把前侧片分成上前侧片和下前侧片，后侧片分成上

后侧片和下后侧片，仅部分昆虫有。

（3）侧翅突与侧基突 侧翅突是侧沟上端的一个突起，顶在翅的第二腋片下,是翅运动的一个支点；侧基突是支接足基部的突起。

（4）上侧片 侧翅突前、后膜质区内的 1-2 个小骨片称为上侧片，侧翅突前面的成为前上侧片，后面的称为后上侧片（注意不要与上前侧片和上后侧片混淆）。

（5）基前转片 位于基节窝前方的一个小骨片。不是全部昆虫都有，决定足活动自由度。

（6）基前桥与基后桥 是侧板在胸足基节窝前后与腹板并接形成的骨片。

（7）翅前桥与翅后桥 是侧板在翅的前后与背板相愈合或接触形成的骨片。

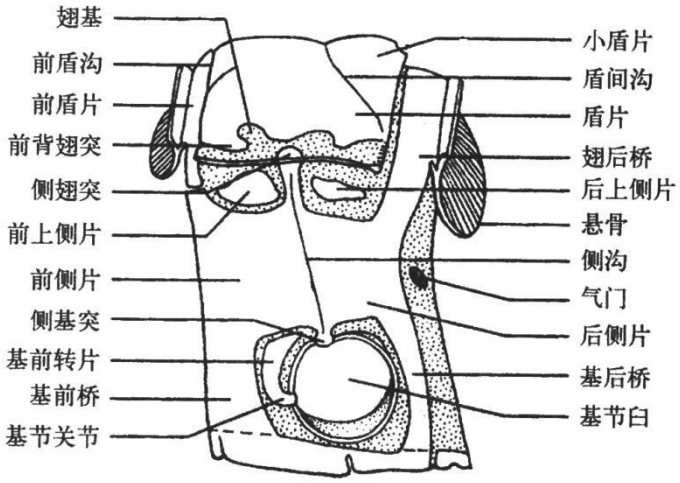


图 5-1-2 具翅胸节侧板（仿 Snodgrass）

3、具翅胸节腹板

腹板一般由两块骨片构成，前面比较大的骨板称为主腹片，后面较小的称为间腹片，两者之间以膜或缝相分割。

（1）主腹片 主腹片上具有前腹沟和腹脊沟，将主腹片划分为前腹片、基腹片和小腹片三部分。腹脊沟内陷形成叉突，也称为具叉腹片。

（2）间腹片 间腹片无沟，是一个独立的骨片。间腹片内具有内刺突(spina)，故又叫具刺腹片。

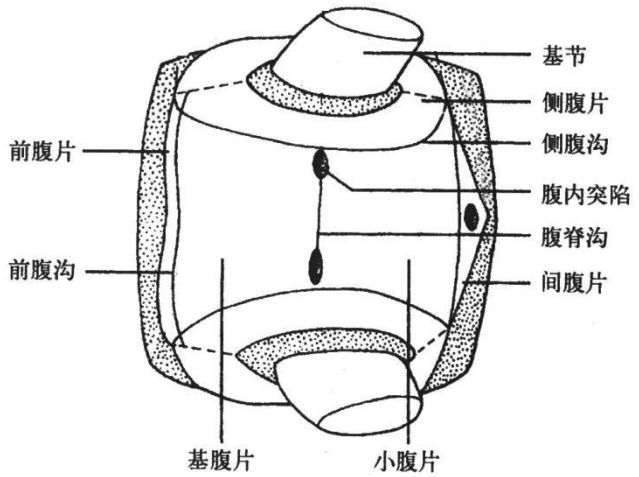


图 5-1-3 具翅胸节腹板（仿 Snodgrass）

总结：具翅胸节共有 8 沟、8 桥、8 突、18 片。

8 沟：背---前脊沟、前盾沟、盾间沟，共 3 条

侧---侧沟，共 2 条

腹---前腹沟、腹脊沟、膜或缝，共 3 条

8 桥：上---翅前桥、翅后桥，共 4 座

下---基前桥、基后桥，共 4 座

8 突：背---背翅突(前、后)，共 4 个

侧---侧翅突(2 个)、侧基突(2 个)，共 4 个

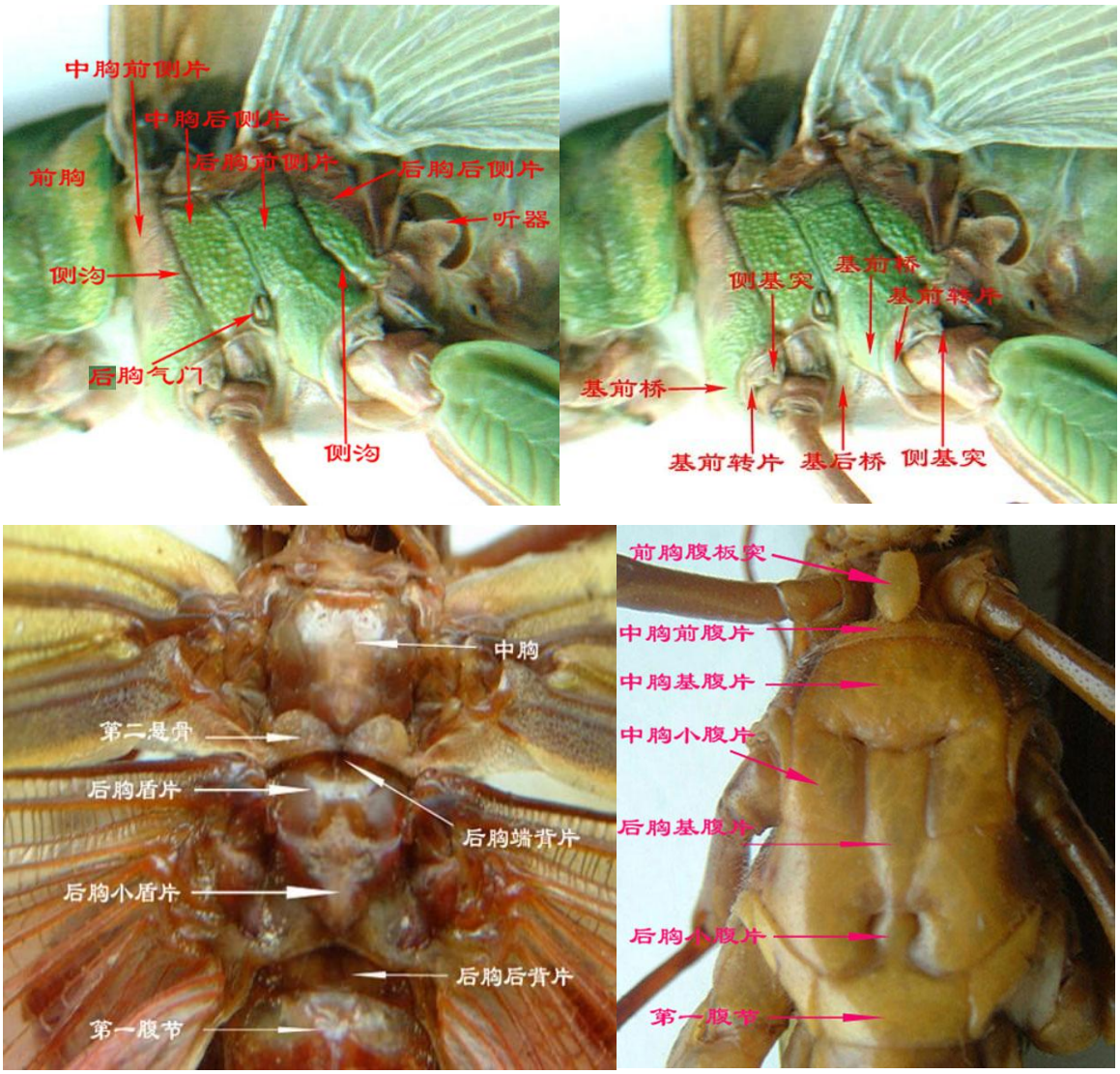
18 片：背---端背片、前盾片、盾片、小盾片，共 4 片

侧---前侧片(2 个)、后侧片(2 个)、

前上侧片(2 个)、后上侧片(2 个)、

基前转片(2 个)，共 10 片

腹---前腹片、基腹片、小腹片、间腹片，共 4 片



画廊 3 棉蝗胸部构造

三、胸部的内骨骼

胸节表面的沟一方面加强了胸部的强度，另一方面也形成了各种各样的内骨骼，为肌肉提供

了着生点。

1、背部的内骨骼

前脊沟两端内陷形成的 1 对内骨骼称为悬骨。一般有三对，前、中、后胸各有 1 对，分别称为第 1 悬骨、第 2 悬骨和第 3 悬骨。悬骨宽大，作用是着生背纵肌。悬骨的数量、着生位置与前后翅的功能密切相关。

在鳞翅目等双翅飞行的昆虫中，后一节的端背片向前并入前一节，因而中胸有 2 对悬骨，后胸有 1 对悬骨（第一腹节端背片前移形成）；鞘翅目瓢虫等用后翅飞行的昆虫，后胸的端背片不向前并入，则中胸有 1 对悬骨，后胸有 2 对悬骨；双翅目蝇类等用前翅飞行的昆虫，后胸端背片向前并入，但腹部第一节的端背片未并入后胸，因而仅中胸有 2 对悬骨。

表 5 - 1 - 1　昆虫悬骨位置与飞行方式

飞行方式	悬骨数量（对）	悬骨位置	飞行能力	代表昆虫
双翅飞行	3	中胸 2 对，后胸 1 对	较差	鳞翅目昆虫
前翅飞行	2	中胸 2 对，后胸无	强	双翅目蝇类
后翅飞行	3	中胸 1 对，后胸 2 对	较强	鞘翅目昆虫

2、侧面的内骨骼

侧板上的侧沟向内凹陷，形成臂状的侧内突，与腹板的腹内突相接，起到加强侧板的作用。

3、腹面的内骨骼

主腹片上的腹脊沟凹陷形成腹内突，腹内突一般都很发达，或形成叉状，故又称叉突。腹内突与侧板的侧内突顶接，以增强体壁。腹纵肌大部分着生在腹内突上。

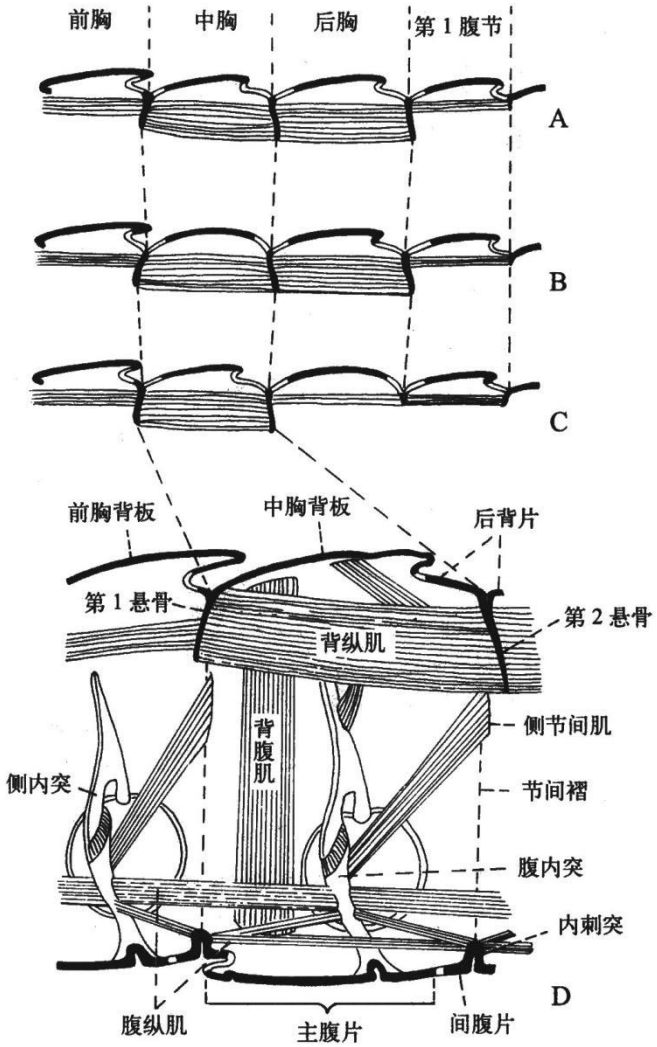


图 5-1-4 昆虫胸部的内骨骼（仿 Snodgrass）

插入交互练习：选择正确的答案

1、 胸部的体节有几块骨板？

A. 1 块背板

B. 2 块侧板

C. 1 块腹板

D. 2 块腹板

2、翅胸指的是？

A．前胸

B．后胸

C．中胸

D．以上全是

3、昆虫前胸哪个部位最容易发生变异？

A．侧板

B．背板

C．腹板
D．以上都不是
4、具翅胸节背板有那几条沟？
A．前脊沟
B．前盾沟
C．盾间沟
D．侧沟
5、具翅胸节背板一般有哪几块骨片？
A．端背片
B．前盾片
C．盾片
D．小盾片
6、以下骨片哪些属于中胸侧板？
A．前侧片
B．后侧片
C．前上侧片
D．后上侧片
7、腹板由几块骨片构成？
A．前腹片
B. 后腹片
C．小腹片
D．基腹片
E．间腹片
8、与翅活动有关的关节是？
A．前背翅突
B．后背翅突
C．侧翅突
D．侧基突
9、具翅胸节上共有几条沟？
A．5 条
B．6 条
C．7 条
D．8 条
10、具翅胸节共有多少骨片？
A．10 片
B．15 片
C．18 片
D．无数片
11、具翅胸节有几个关节（突起）？
A．8 个
B．9 个
C．10 个
D．11 个
12、具翅胸节共有几座桥？

A．8 座
B．9 座
C．10 座
D．11 座
13、昆虫背部的悬骨是由哪条沟内线形成的？
A．前脊沟
B．前盾沟
C．盾间沟
D．侧沟
14、昆虫背部的悬骨一般有几对？
A．1 对
B．2 对
C．3 对
D．4 对
15、两对翅都能飞行的昆虫，其悬骨数量与排列方式是？
A．3 对悬骨，中胸 1 对，后胸 2 对
B．3 对悬骨，中胸 2 对，后胸 1 对
C．2 对悬骨，中胸 1 对，后胸 1 对
D．2 对悬骨，中胸 2 对，后胸 0 对
16、用前翅飞行的昆虫，其悬骨数量与排列的方式是？
A．3 对悬骨，中胸 1 对，后胸 2 对
B．3 对悬骨，中胸 2 对，后胸 1 对
C．2 对悬骨，中胸 1 对，后胸 1 对
D．2 对悬骨，中胸 2 对，后胸 0 对
17、用后翅飞行的昆虫，其悬骨数量与排列的方式是？
A．3 对悬骨，中胸 1 对，后胸 2 对
B．3 对悬骨，中胸 2 对，后胸 1 对
C．2 对悬骨，中胸 1 对，后胸 1 对
D．2 对悬骨，中胸 2 对，后胸 0 对

第二节 胸足的构造和类型

一、胸足的基本构造

胸足是胸部的附肢，分为前足、中足、后足，着生于侧板与腹板之间，基部由膜与体壁相连，形成一个膜质的窝，称基节窝。足与侧板连接的关节有两类：单关节连接，只有 1 个关节，与侧基突相支接；双关节连接，有两个关节，分别与侧基突和基前转片相支接。

成虫的足分为 6 节：基节、转节、腿节、胫节、跗节和前跗节。

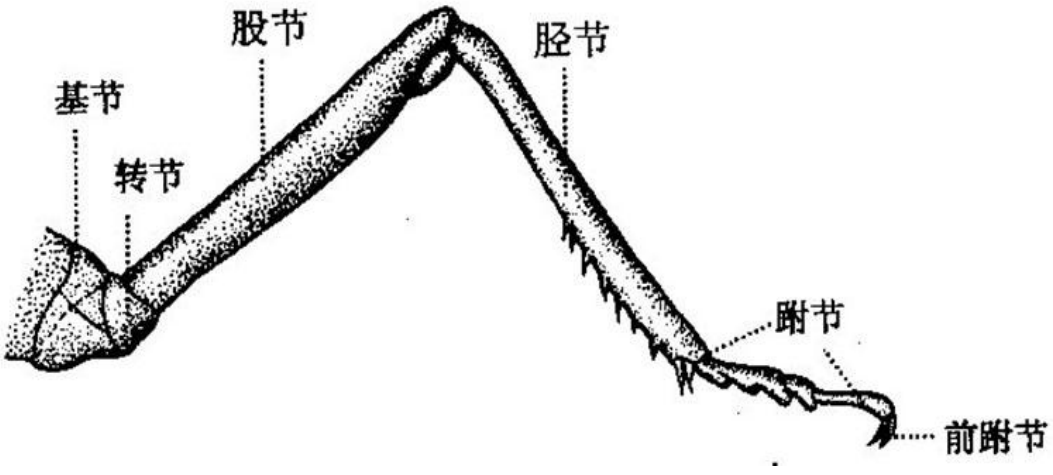


图 5-2-1 昆虫足的构造

1、基节(coxa)

足最基部的一节，通常也是较粗壮的一节，多为短筒形或圆锥形。基节通过关节与侧板相连，单关节连接时足的活动范围大，可自由活动；双关节连接时足活动范围受限制。关节的数目和位置是影响活动自由度的重要因素。

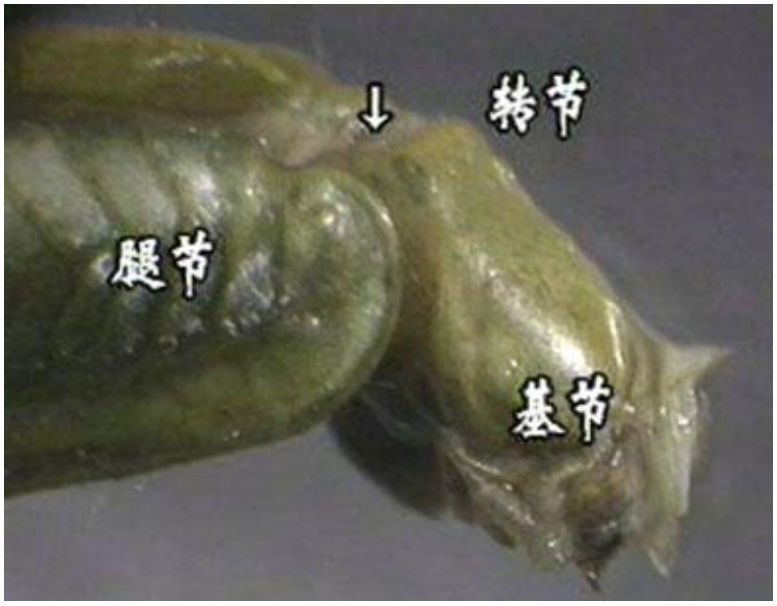


图 5-2-2 蝗虫基节

2、转节(trochanter)

为足的第 2 节，一般都较小。大多数昆虫只有 1 节。（而蜻蜓目、膜翅目姬蜂总科（类）转节是 2 节。姬蜂转节的第 2 节是腿节划分出来的，可从内部肌肉着生位置来证明。）

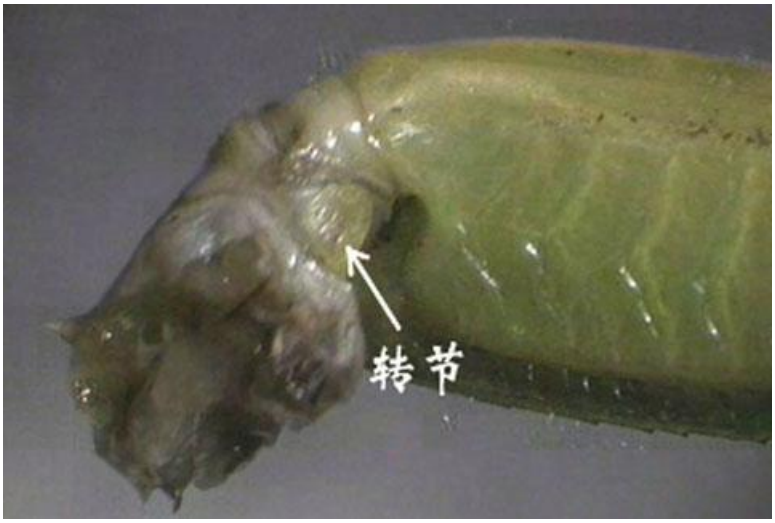


图 5-2-3 蝗虫转节

3、腿节(femur)

也称为股节，为足的第 3 节，常是各节中最长、最大的一节。腿节内着生有大量的肌肉，腿节的大小，常与胫节活动所需肌肉强弱有关，因为胫节内肌肉均来自腿节。

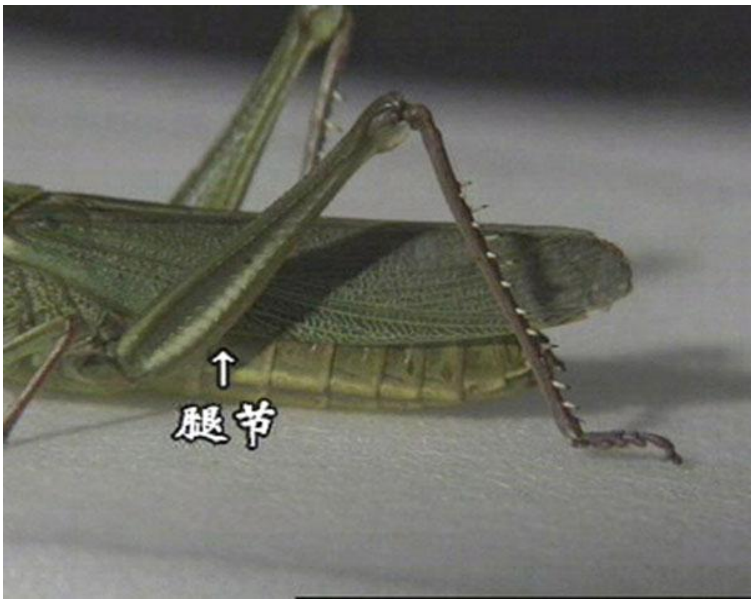


图 5-2-4 蝗虫腿节

4、胫节(tibia)

较细长，大致稍短于腿节，胫节上常有成排的刺，末端常有能活动的距，还有的昆虫有听器。胫节可以上、下活动，甚至褶到腿节下。

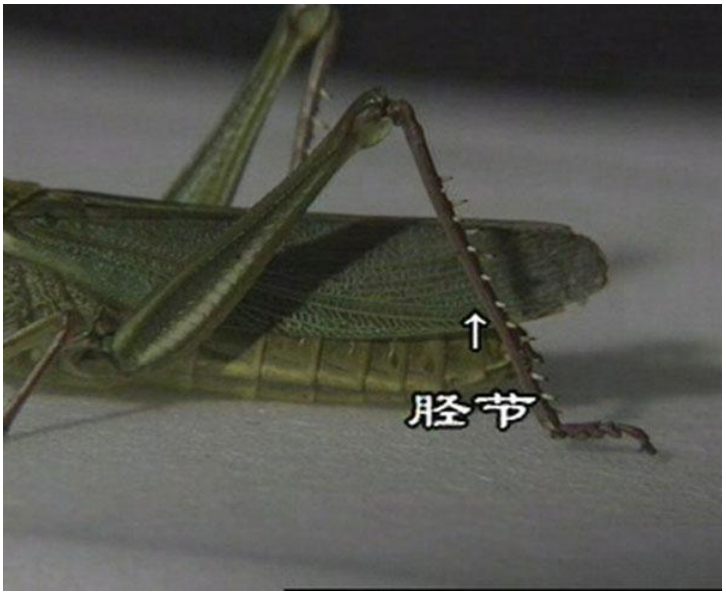


图 5-2-5 蝗虫胫节

5、跗节(tarsus)

为足的第 5 节，常由 1-5 个亚节（跗分节）组成，各亚节间都以膜质相连，可以活动。原尾目、双尾目、部分弹尾目以及多数幼虫的跗节只有 1 节，其它成虫、若虫及稚虫 2-5 节。部分昆虫，如蝗虫，跗节的腹面有辅助行动用的垫状构造，称跗垫。蜜蜂后足的第一跗分节特别膨大，特称为基跗节，前足第 1 跗节基部有一凹陷，与胫节末端的瓣状物一起构成净角器，用来清除触角上的花粉杂物。



图 5-2-6 蝗虫跗节

6、前跗节 (pretarsus)

足的最后一节，坚硬、端部尖锐而弯曲，是胸足最末端的构造。前跗节最主要的构造就是爪，原尾目、若干弹尾目、鞘翅目、鳞翅目的幼虫只有 1 个爪，称为单爪（中爪），属原始状态；多数昆虫具有两个爪，称为双爪（侧爪）；仅少数昆虫单、双爪都有，如衣鱼。



图 5-2-7 蝗虫前跗节

有些昆虫前跗节基部的腹面通常有一骨片陷入在最后一跗分节内，称为掣爪片，为爪的缩肌着生处。从掣爪片发生一个针状突起，伸出在两爪之间，称爪间突；位于两侧爪中间的膜质的瓣状构造称为中垫；爪间突和中垫都位于侧爪中间，但二者不能同时存在。侧爪下面的瓣状构造称为爪垫。前跗节的构造有很多变化，因而成为分类上常用的特征。

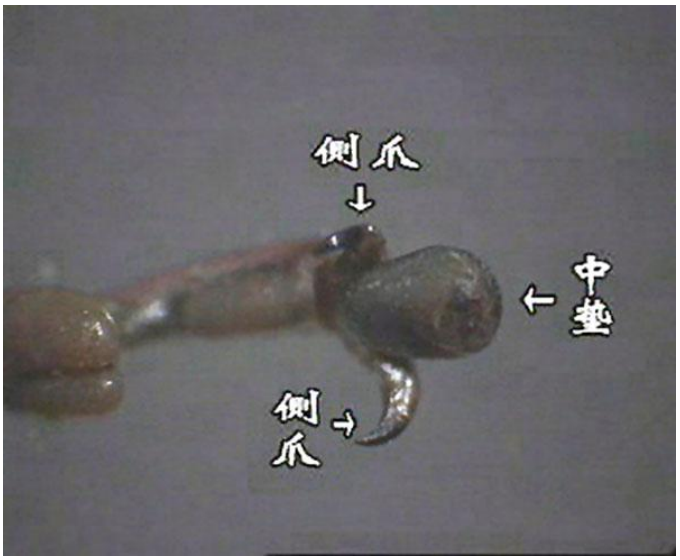


图 5-2-8 蝗虫爪和中垫

蝇的前跗节有发达的、膜质的爪垫，爪垫上有密密的刚毛。蝇类在光滑的表面上行走时，刚毛的末端会分泌“汗液”，使刚毛湿润，通过水的表面张力或分子间的范德华力粘贴在光滑的表面，可称为粘吸毛。此外，爪垫面积非常大，内充血液，下面凹陷，作用如真空杯，便于吸附在光滑的物体表面或身体倒悬。在爪垫、爪垫刚毛的共同作用下，给苍蝇提供了足够的吸附力，它就能在玻璃上行走了。详细的机制请查阅网页连接。

插入连接：苍蝇凭什么能在光玻璃上竖着走？真相是恶心但没料到这么高级

http://www.hast.org.cn/kpw/202111/t4322591.shtml

二、胸足的类型

昆虫的胸足原是适于陆生的行走器官，但在各种昆虫中，因生活环境与生活方式的不同，足的功能有了相应的改变，使足的形状和构造发生了多样化的演变。

常见的胸足类型如下：

1、步行足

是昆虫中最常见的一种足，常较细长，各节无显著特化，适于行走。有些昆虫行走速度很快，如虎甲、步甲、蜚蠊等，又称为“疾走族”。大部分成虫都有 6 条步行足，行走时分为两组，左侧的前足、后足与右侧的中足为一组，剩下的足为一组，同组的 3 条足三角形排列。一般情况下，行走时第一组的 3 条足原地不动，第二组的 3 条组向前迈步，固定，然后第一组的 3 条足抬再向前迈进，如此交替运动。



图 5-2-9 模拟昆虫行走方式的机器人

部分幼虫，腹部有 5 对腹足，运动时由后向前顺序移动，如波浪状蠕动；部分幼虫腹部仅有 2 对腹足，运动时胸足固定，腹足向前移动，腹部中间拱起如桥状，称为步曲虫或造桥虫。

2、跳跃足

部分昆虫后足发生特化，腿节特别发达，胫节细长，适于跳跃，如蝗虫、蟋蟀等。



图 5-2-10 蝗虫的跳跃足

3、捕捉足

捕食性的昆虫，前足发生特化，腿节腹面有槽，胫节可嵌在腿节的槽中，适宜于捕捉猎物，如螳螂。

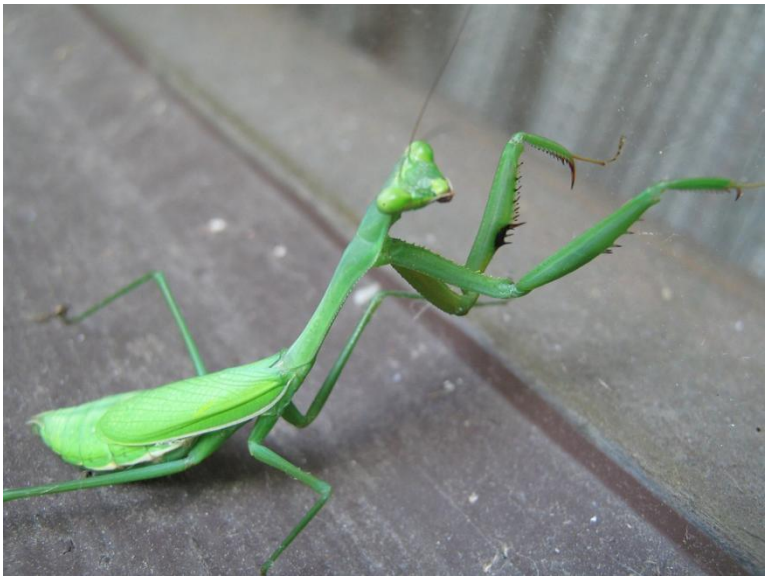


图 5-2-11 螳螂的捕捉足

4、开掘足

在地下生活的昆虫，其前足特化，腿节粗短有力，胫节发达宽扁，具齿，适宜挖掘土壤，如蝼蛄。

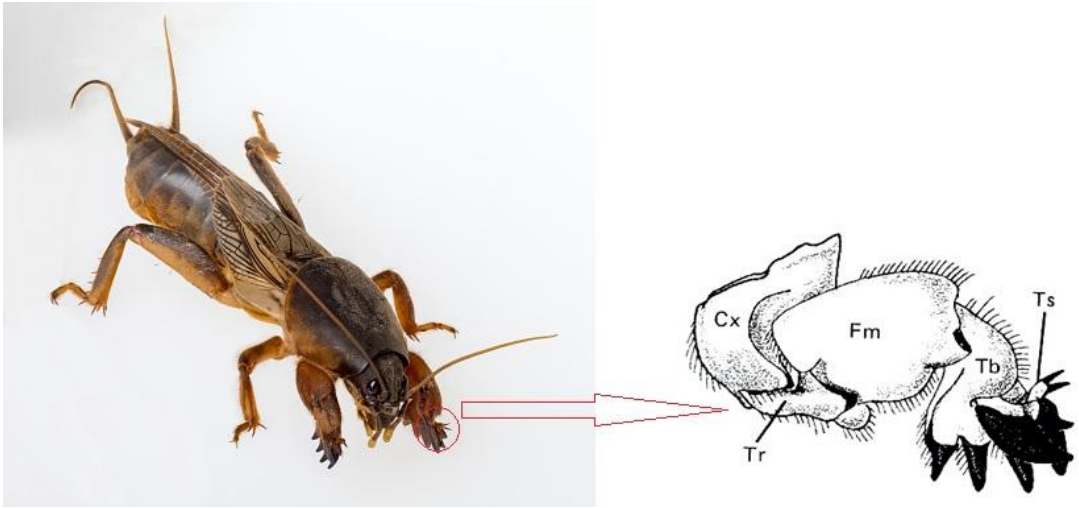


图 5-2-11 蝼蛄的开掘足

5、游泳足

水生的昆虫，后足扁平，桨状，边缘有很多毛，适宜在水中划水，如龙虱、负子蝽等。

6、抱握足

前足粗短，跗节特别膨大、宽扁，有吸盘构造，交配时能抱握雌性，如龙虱的雄虫。



图 5-2-12 龙虱的游泳足和抱握足

7、携粉足

后足特化，宽扁而多毛，基跗节甚大，适宜采集与携带花粉，以蜜蜂类昆虫最为典型。前足有净角器。



图 5-2-13 蜜蜂的携粉足和净角器

8、攀缘足

各节较粗短，胫节端部具 1 指状突，与跗节和前跗节构成一个钳状构造，能牢牢夹住动物的毛发，如虱子。



图 5-2-14 虱子的攀缘足

第三节 昆虫翅的构造和类型

昆虫是无脊椎动物中唯一能飞翔的动物,也是动物界中最早获得飞行能力的动物。

一、翅的起源

昆虫翅的起源主要有三种学说：

1、气管鳃学说

由 Gegenbaur1870 年提出，认为翅是由气管鳃演变来的。昆虫祖先是水生的，用气管鳃呼吸,后来演化为陆生时，气管鳃即变为翅。

问题：从昆虫系统演化看昆虫是由水生→陆生→水生的。（现有水生具气管鳃的昆虫是第 2 次进入水中的，它们的成虫多是陆生的，气管鳃仅是幼虫的暂时性呼吸器官，仅是对水生生活的一种适应。）

2、侧板学说

由 Kukalova-Peck1983 年提出，认为原始昆虫附肢的上基节与体壁结合并与亚基节一起形成昆虫体壁的侧板，起呼吸作用的上肢节的外颚叶扩大形成了具有滑翔作用的原翅（prowing），以后原翅基部分化出相应的关节，变成能动的翅。

3、侧背叶学说

是 Packard 1898 年在 Mller（1875）和 Woodward（1876）发现的基础上提出后经 Crampton（1916）完善并命名的一种学说，也是近几十年被广为接受的一种学说。认为翅是由背板向两侧扩展成的侧背叶（paranotum）发展而来的。依据：一是石炭纪（3 亿年以前）的化石昆虫已具有发达的翅，其构造与现代昆虫的差不多，且前胸上还有一对侧背叶，腹部各节也有类似侧背叶的外长物；二是现代昆虫中，有些原始种类如衣鱼等，还可以在胸部两侧见到这种突起。

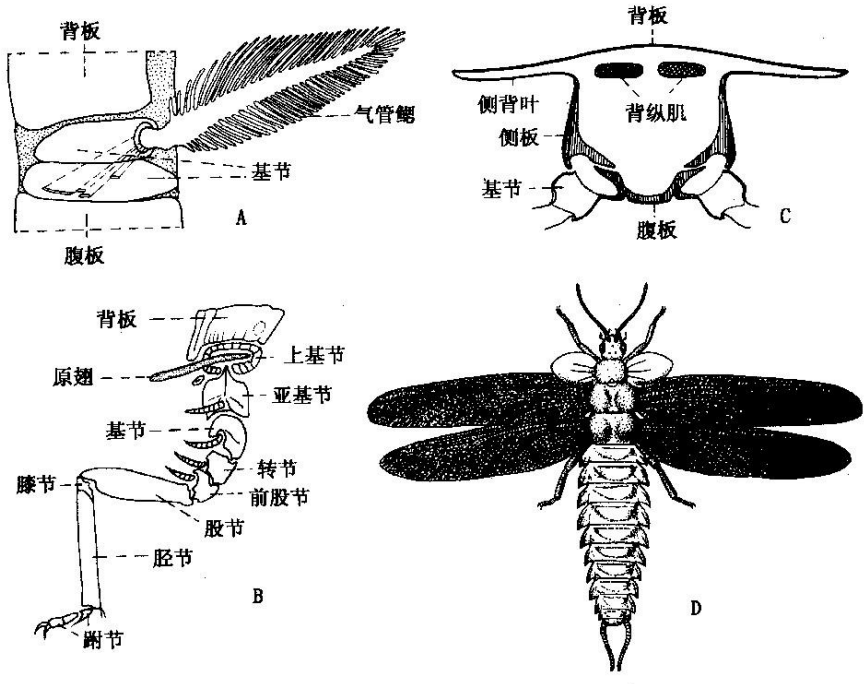


图 5-3-1 昆虫翅的起源学说（A. C. 仿 Snodgrass； B. 仿 Kukalova-Peck； D. 仿

Shwanich）

A. 气管鳃学说；B. 侧板学说；C.侧背叶学说；D. 一种石炭纪的化石昆虫 Stenodictya lobata

侧背叶是一个双层的体壁构造，正面与背板相连，反面与侧板相连，所以翅的上、下壁的基本结构与体壁一样，均是由表皮层、皮细胞层、底膜构成，但在上壁与下壁内的排列顺序正好相反（图 5-3-2）。

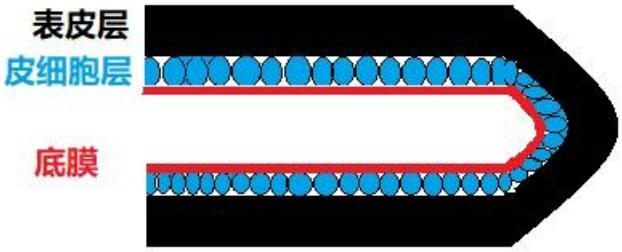


图 5-3-2 双层体壁弯折构造图

观察蛹期翅芽的构造，可以发现翅芽是典型的双层体壁构造，上下壁之间分布着气管、神经与体液，刚蜕皮的成虫，两层底膜愈合或消失，上下壁合并，有时甚至皮细胞也消失，最后称为硬化的翅。双层体壁愈合的过程中，有气管分布的地方增厚，形成翅脉，在翅脉的空隙中有神经分布，并有血液循环（图 5-3-3）。

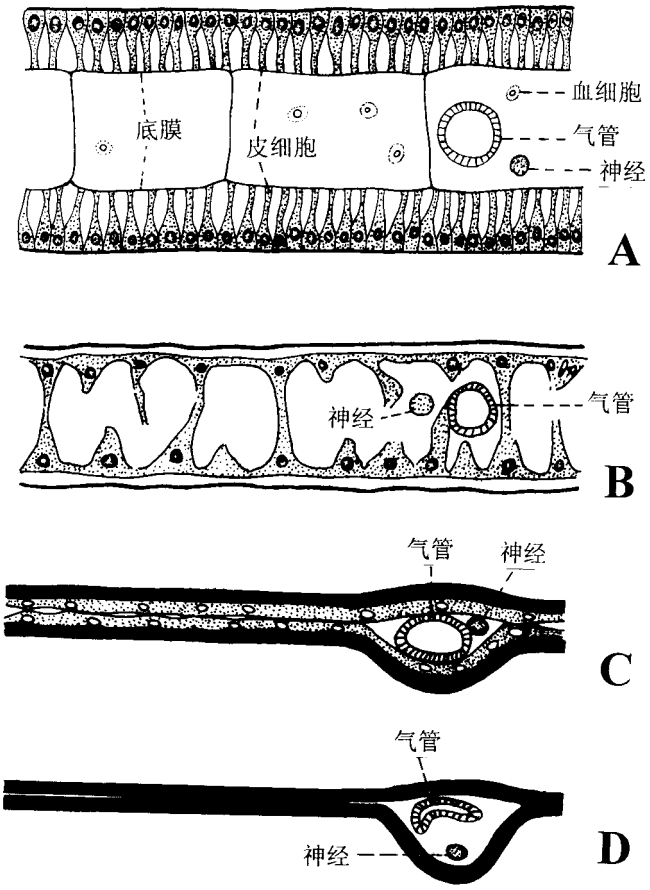


图 5-3-3 翅发育过程模式图（仿 weber）

A．蛹期翅芽，底膜分离；B. 初羽成虫的翅，底膜合并或消失，翅尚未硬化；C. 已经硬化的翅；D. 一种蜚蠊的翅，皮细胞也完全消失。

二、翅的基本结构与类型

（一）翅的基本结构

1、三缘三角

翅一般近三角形，为了描述方便，各边和角都给以一定的名称。

三缘：翅平展时，靠近头部的一边称为前缘；同翅基相对的一边称为外缘；靠近尾部的一边称为后缘或内缘。

三角：翅基部的角称为肩角；前缘与外缘之间的夹角称为顶角；外缘与后缘之间的夹角称为臀角。

2、翅面分区

为适应翅的折叠和飞行，翅上常发生一些褶线，将翅面划分为若干个区域。

基褶：翅的基部有基褶，将翅基部划分出一个小三角形区域，称腋区或称翅关节区。

臀褶：翅的后部有臀褶，（其末端伸达翅的外缘，此处常凹陷成一缺刻。）臀褶前的区域叫臀前区；臀褶后的区域叫臀区。分布于此区的翅脉称臀脉。较低等，飞行速度不快的昆虫，此区发达。

轭褶：有些昆虫在臀区后还有轭褶，轭褶后就是轭区。

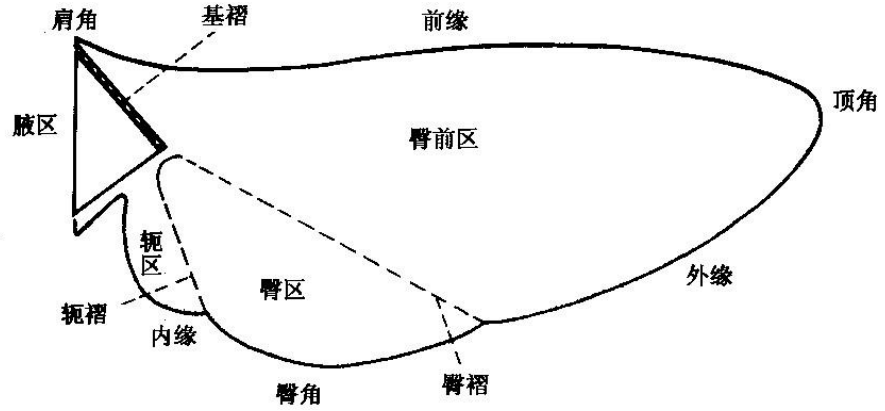


图 5-3-4 昆虫翅的基本结构（仿 Snodgrass）

在双翅目蝇类中，前翅的基后部常有 1-2 片瓣状构造，依次为称翅瓣、腋瓣。有些昆虫翅前缘外部有一深色斑，称为翅痣。

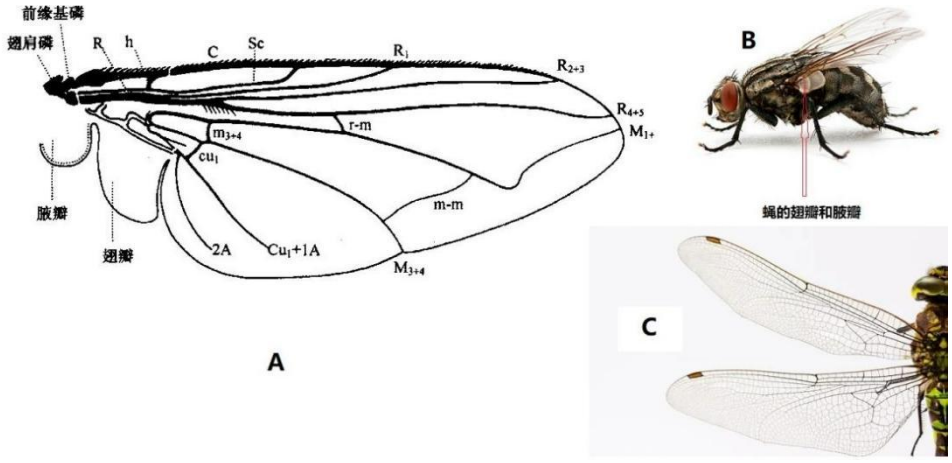


图 5-3-5 昆虫的翅瓣和翅痣

扩展阅读：翅痣是某些昆虫翅前缘端半部加厚的部分，一般是深色的斑点状构造，在如蜻蜓的前、后翅，膜翅目的前翅上最为常见，是昆虫分类上常用的特征。翅痣对昆虫来讲有什么用途呢？

科学家研究发现，蜻蜓的翅痣是用来克服飞行时产生"颤振"的装置，它起着飞行平稳的作用。如果我们把这块黑痣切除后再放飞，就会看到它飞得荡来荡去，没有原先那样平稳了。人们发现蜻蜓的这个秘密以后，就把它借用到飞机上，在飞机两翼末端的前缘，制成翅痣样的平衡棒，能保持飞机在飞行中的平衡！

（二） 翅的类型

根据翅的形状、质地与功能可将翅分为不同的类型：

1、膜翅**(membranous wing)**：其质地为膜质，薄而透明，翅脉明显可见。如蜂、蜻蜓的前后翅；甲虫、蝗虫等的后翅。

2、毛翅**(piliferous wing)**：其质地也为膜质，但翅面上覆盖一层较稀疏的毛。如石蛾等毛翅目昆虫的前、后翅。

3、鳞翅 **(lepidotic wing)**：其质地为膜质，但翅面上覆盖有密集的鳞片。如蛾、蝶类等鳞翅目的前、后翅。

4、缨翅**(fringed wing)**：其质地也为膜质，翅脉退化，翅狭长，在翅的周缘缀有很长的缨毛。如蓟马等缨翅目的前、后翅。

5、覆翅**(tegmina)**：革质，多半透明或不透明，翅脉仍明显存在。其质地较坚韧似皮革，翅脉大多可见，但不司飞行，平时覆盖在体背和后翅上，有保护作用。蝗虫等直翅目昆虫的前翅属此类型。

6、半覆翅（**hemitegmen**）：臀前区革质，其余部分膜质，翅折叠时臀前区覆盖住臀区与轭区起保护作用；如大部分竹节虫的后翅。

7、鞘翅**(elytron)**：全部骨化，见不到翅脉. 其质地坚硬如角质，不司飞翔作用，用以保护体背和后翅。甲虫等鞘翅目昆虫的前翅属此类型。

8、半鞘翅**(hemielytron)**：基半部骨化，端半部仍为膜质。其基半部为皮革质，端半部为膜质，膜质部的翅脉清晰可见。蝽类等半翅目的前翅属此类型。

9、棒翅或平衡棒**(halter)**：双翅目昆虫和雄蚧的后翅退化，形似小棍棒状，无飞翔作用，但在飞翔时有保持体躯平衡的作用。捻翅目雄虫的前翅也呈小棍棒状，但无平衡体躯的作用，称为拟平衡棒(pseudo—halter)。

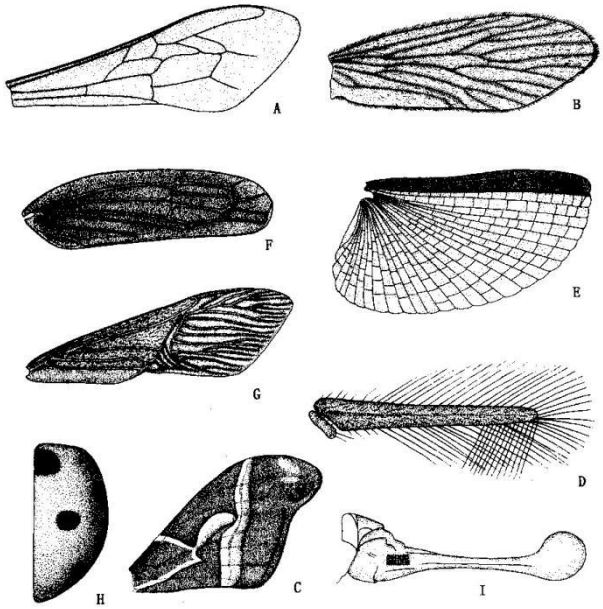


图 5-3-6 昆虫翅的类型

三、翅脉

（一）翅脉及其类型

翅脉：是翅的两层体壁之间纵横分布的条纹，由气管部位加厚而成,对翅表起支架作用。从不同的角度可以把翅脉分为不同的类型。

1、根据翅脉伸展的方向

纵脉：从翅基伸向翅边缘，纵列于翅面的翅脉。

横脉：横列于两纵脉间的短脉。

2、根据翅脉与翅面的相对位置

多数昆虫翅面并非绝对平面，大体呈褶扇形，纵脉凸凹相间排列。

凸脉（+）：从背面观处于褶顶的脉，用“+”表示。

凹脉（-）：从背面观处于褶底的脉，用“-”表示。



图 5-3-7 蝗虫后翅的凸脉和凹脉

3、根据翅脉的形成方式

副脉：纵脉的分支，在原脉后附以小写的字母表示，如 Cu_{1a}，Cu_{1b}

闰脉：相邻纵脉间加插的细纵脉，又称加插脉，命名时在前一纵脉名称前加大写的 I 表示，如 IR_1，表示 R_1 脉后面的闰脉。常见于蜉蝣目。

系脉：两条以上的脉合并而成，命名时以加号连接，如 R+M 脉，表示 R 脉和 M 脉合并而成。

（二）脉序及其变化

脉序（脉相）：是翅脉在翅面上的分布形式。不同类昆虫间脉序变化大，在同类昆虫间脉序又十分稳定和相似，所以脉序是昆虫分类的重要依据。

早在 19 世纪末，Comstock 和 Needham(1898)就试图将昆虫多样化的脉序归纳成一个基本型式，并将各条翅脉都给以统一的名称，这就是分类学和形态学上常称的康----尼脉系(Comstock-Needham System)。康尼脉系并不是真实的存在，所以又称为假想原始麦序。虽然后来经过许多学者的研究，提出过异议，但至今仍都沿用这一套翅脉的名称。一般学者都认为昆虫的多种多样的脉序都是由一个原始型的脉序演变而来的。

1、假想原始脉序（7 条主纵脉、6 条横脉组成）

纵脉：

(1) 前缘脉(Costa,C)：是翅的第一条纵脉，较粗大而不分支，凸脉。

(2) 亚前缘脉(Subcosta,Sc)：前缘脉之后的凹脉，最多分 2支 (Sc_1,Sc_2)，分别称第一亚前缘脉和第二亚前缘脉。

(3) 径脉(Radius, R)：通常是最强的脉，主干为凸脉，在 Sc 之后。径脉第一次分支，前支称第一径脉（R_1），伸达翅缘，后一支称为径分脉（Rs）；Rs 再次分支两次，形成 4 支脉，伸到翅缘，分别称为第二径脉（R2）、第三径脉（R3）、第四径脉（R4）、第五径脉（R5）。

(4) 中脉(Media,M)：位于翅中部，主干是凹脉。分支 2 次，伸达翅缘，共 4 支，分别称为第一至第四中脉（M1，M2,M3,M4）。

(5) 肘脉(Cubitus,Cu)：M 之后，主干为凹脉。分 2 支，分别称为第一肘脉（Cu1），第二肘脉（Cu2）。Cu1 常分 2 支，分别称 Cu1a 和 Cu1b，Cu2 不分支。

(6) 臀脉(Anal veins,A)：Cu 之后，位于臀区内，凸脉，数目不定(1-12 条)，但通常 3 条，称第 1 臀脉(1A)、第 2 臀脉(2A)...第 n 臀脉（nA）。

（7）轭脉(Jugal veins,J)：一般 2 条，位于轭区，称第一轭脉(1J)，第二轭脉(2J)，多数昆虫没有。

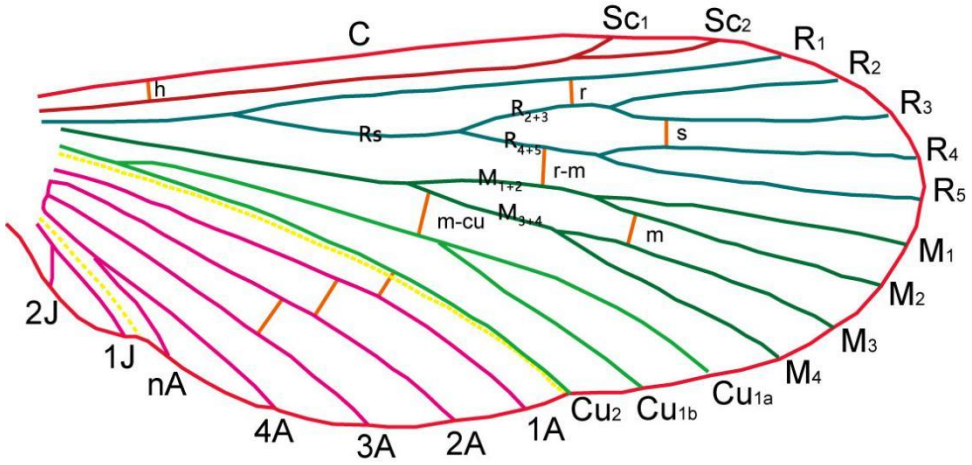


图 5-3-8 假想原始脉序图（仿 Ross）

横脉：

根据连接的纵脉而命名，也有规定的缩写（小写），下列是较常见的横脉。

表 5-3-1 假想原始脉序横脉

序号	横脉名称	简写	连接的纵脉
1	肩横脉(Humeral crossvein)	h	C 与 Sc（近肩角处）
2	径横脉(Radial crossvein)	r	R_1 与 Rs（实际 R_{2+3}）
3	分横脉(Sectorial crossvein)	s	R3 与 R4（或 R2+3 与 R4+5）
4	径中横脉(Radiomedial crossvein)	r-m	R4+5 与 M1+2
5	中横脉(Medial crossvein)	m	M2 与 M3
6	中肘横脉(Mediocubital crossvein)	m-cu	M3+4 与 Cu1

2、翅室

翅面被翅脉划分成的小区称翅室，根据封闭与否可以分为两类。

（1）闭室：翅室四周全为翅脉所封闭，或仅基部与翅基相通。

（2）开室：有一边不被翅脉封闭而是向翅缘开放。

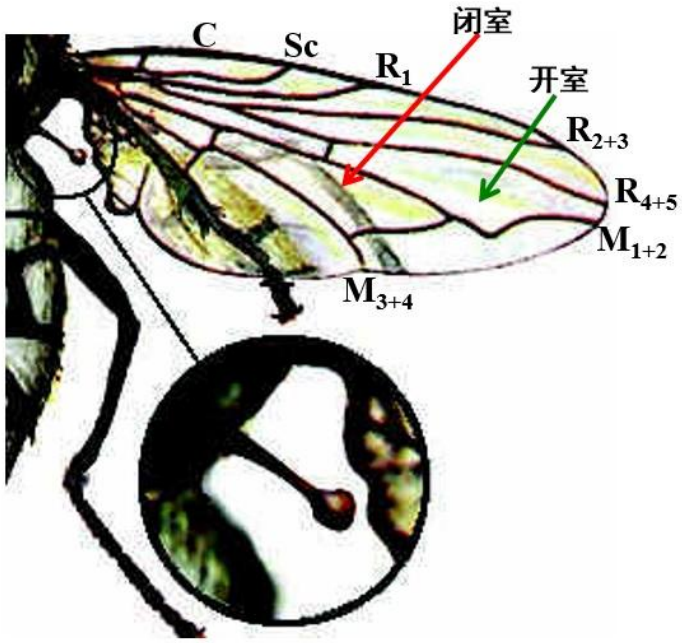


图 5-3-9 开室和闭室

翅室的命名：根据翅室前缘的纵脉来命名。如 R_1 后的翅室就叫 R_1 室。

特殊情况：

如果翅室被横脉划分成 n 个翅室，则由基部到端部分别以 1、2、3...来命名($1R_1$ 室、$2R_1$ 室...)。

如翅室前缘的纵脉是由两条脉合并而成的，则以后边纵脉命名翅室（R_{2+3} 后的称 R_3 室）。

如遇翅脉消失，则应以“+”号连接 2 个翅室的名称来命名。如鳞翅目翅的中室为 R+M。

翅脉很多而成网状的翅，如直翅目、脉翅目、蜉蝣目等，翅室和横脉就不给以一定的名称。

3、翅脉的变异

翅脉变异主要就是两个方向，翅脉的增多和减少。

翅脉的增多主要通过纵脉分支形成副脉、或在纵脉间形成闰脉的方式实现。

翅脉的减少主要通过翅脉合并形成系脉，或者翅脉直接消失的方式实现。翅脉的合并有两种情况，如果合并的两条翅脉来自同一主脉，该脉的名称用主脉的脉名，右下角用“+”把支脉的序

号连起来，如 M_1 与 M_2 合并后的脉称为 M_{1+2}；如果两条翅脉来自不同的主脉，则用“+”把两条翅脉脉名连起来，如 R_5 与 M_1 合并后的翅脉称为 R_5+M_1。

大多数双翅目、膜翅目，尤其是寄生性的昆虫，翅脉合并的情况较为常见。

四、翅的关节、运动及翅的连锁

（一）翅的关节

1、机能

使翅具有各种活动能力（转动、折叠）。

2、构造

主要有肩片、腋片、中片三类，统称为翅基片。

(1) 肩片(humeral plate)：翅前缘基部的一个小骨片，蜻蜓目特别发达。

(2) 腋片：是折叠翅的重要机构，由 3-4 块小骨片组成(蜻蜓只有一块，所以它的翅只能平伸而不能折叠)。

第 1 腋片：内缘与前背翅突和背板侧缘相接；
前缘与亚前缘脉(Sc)相接；
后部外侧与第二腋片相接；
对于转动折叠只起一间接作用。

第 2 腋片：前端顶接径脉(R)；
外缘接中片；
后端支接第三腋片；
侧翅突顶在腹面的凹陷处,是翅运动中最重要的支点。

第 3 腋片：后缘向上卷的骨片，平看略似三角形。
前角支在第二腋片上；
内后角与背板的后背翅突相支接；
前缘与中片相连；
外角支接在臀脉的基部；
腹面近内缘处，有一束起源于侧内脊的肌肉；
是翅得以转折的最重要的骨片。

第 4 腋片：只少数昆虫才有，位于第 3 腋片与后背翅突之间。

(3) 中片：并不明显骨化，一般分为内、外两片。

内中片：内接第 2 腋片，后接第 3 腋片，外与基褶外的外中片相接；在腋区内。

外中片：内侧与内中片相支接，外侧与翅脉的中脉和肘脉相接；在腋区外。

中片与第三腋片共同构成折叠翅的重要机构，是翅的重要折叠关节。

(4) 肩板(tegula)：有些昆虫翅前缘最基部有鳞片状骨片，其上常有毛；对翅运动有一定影响。

腋索（axillary cord）：有些昆虫翅基部后缘加厚而形成的皱褶，起韧带作用。

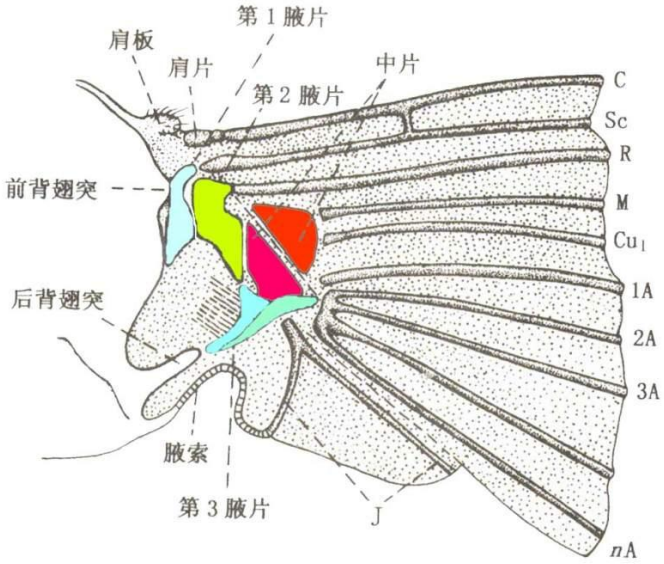


图 5-3-10 昆虫翅的关节（仿 Snodgrass）

（二）翅的运动

分为折叠与飞行两类：

1、翅的折叠与张开

第三腋片腹面的肌肉收缩时，使第三腋片外端向上翘，从而牵动两中片间的基褶，使腋区沿基褶向上拱起，将臀区折于翅下。同时，由于第三腋片翘起时产生向后的拉力，使翅以第二腋片与侧翅突的顶接处为支点向后旋转叠于背上。腋区的拱起和翅的向后旋转是同时进行的，所以臀区折向翅下和翅向后覆盖在背上是同时完成的。

翅的伸展：前上侧肌收缩的结果，因为前上侧片在翅前缘的基部，肌肉收缩，前翅就会以，侧翅突为支点伸开。

2、翅的飞行

主要包括翅的上、下拍动和前、后倾折（扭转）。

与翅飞行有关的肌肉主要有两类：

间接翅肌：胸部背纵肌和背腹肌。

直接翅肌：翅基部的肌肉，着生于上侧片上的前上侧肌和后上侧肌。

(1) 上、下拍动。背腹肌收缩时，背板向下拉，翅上举；背腹肌、背纵肌均松弛时，翅平伸：背纵肌收缩时，背板向上拱，翅下拍。

翅的上、下拍动主要依靠间接翅肌的交替收缩。

(2) 翅的前、后倾折（扭转）

前上侧肌收缩时，拉动前上侧片及此骨片上方的膜，牵动翅面前缘，翅面向前倾斜。此过程与翅下拍同时进行，故翅下拍时，翅前缘向下方划动。

后上侧肌收缩时，拉动后上侧片及此骨片上方的膜，牵动翅面后缘，翅面向后倾斜，与翅的上举同时进行。

翅的前、后倾折依靠翅肌的交替收缩。

从上边可以看出：

(1) 翅的活动支点在第二腋片，与之相连器官必须强大，所以 R 脉最强大。

(2) 由于翅在倾折时总是以前缘划切空气，故随着飞行能力的发展，翅脉有向前集中的趋势。

(3) 折叠支点是第三腋片，故呈三角形且后缘上卷。折叠以两中片为界的，故两中片为平的。

(4) 翅的倾折以前、后上侧片及其肌肉为主

(5) 翅的上举、下拍的动力来源是背纵肌和背腹肌。

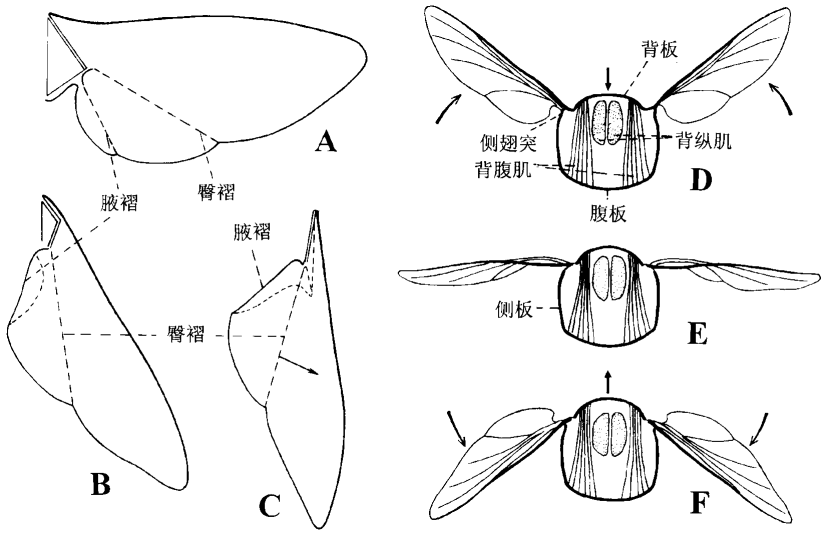


图 5-3-11 昆虫翅的折叠及上下运动图解(仿 Snodgrass)

（三）双翅化与翅的连锁

1、双翅化

昆虫的飞行主要以翅胸中的背纵肌与背腹肌的交替收缩为动力，而中后胸背纵肌都着生在中胸后背片的悬骨上，若两对翅都用于飞行，可能会出现因中、后胸的背纵肌同时收缩时牵动同一悬骨而使拉力抵消的不利作用。理论上，只有使其中 1 对翅失去飞行能力，另 1 对翅才能充分发挥其飞行效能。

事实上，昆虫飞行时前、后翅的作用有 3 种情况：

第 1 类是两对翅均用于飞行且不相关连，如蜻蜓目、等翅目、脉翅目等低等有翅亚纲的昆虫，这些昆虫除蜻蜓外飞行能力都比较差。

第 2 类是前翅或后翅特化，而只有前翅或后翅用于飞行，如直翅类、鞘翅目、双翅目昆虫等，这些昆虫大都具有较强的飞行能力。

第 3 类昆虫是两翅都用于飞行，但以 1 对翅为主，前、后翅以一定的结构相连锁，如大部分同翅目、半翅目、鳞翅目、膜翅目昆虫等。

显然，大多数昆虫以 1 对翅或在机能上连合成 1 对的两对翅用作飞行，这种现象称为双翅化。

2、翅的连锁

用 2 对翅进行飞行的昆虫，需要特定的构造把前后翅连接起来，使前后翅协同动作，这些特定的构造称为连锁器。昆虫的连锁器主要有下列几种：

（1）翅轭型：前翅的轭区，在基部有一指状突起，称翅轭，伸在后翅前缘的下面，把翅夹持起来，使前、后翅保持连接。例如低等蛾类中的蝙蝠蛾。

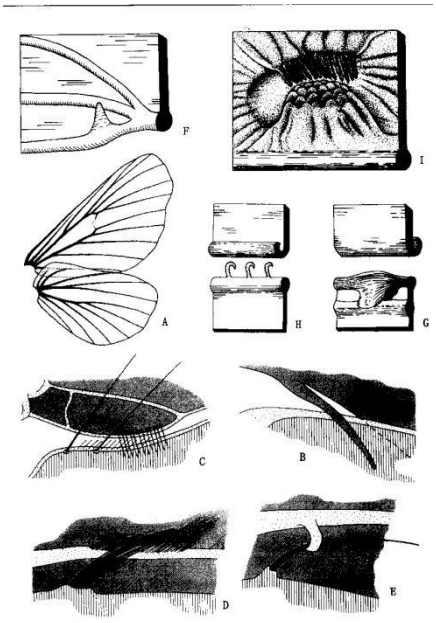


图 5-3-12 昆虫翅的连锁构造

（2）翅缰型：从后翅前缘基部发出的一根或几根硬鬃，称为翅缰；前翅腹面有与翅缰相连接的构造，如刺、毛、钩，根据这些构造的不同，翅缰型又分为以下 3 类：

缰鬃刺型：后翅有翅缰鬃，前翅轭区有刺，称为轭刺。飞行时翅缰鬃与轭刺嵌合在一起，虽然不很牢固，但足以使前后翅协调一致，如澳蝎蛉科昆虫，是较原始的连锁器。

缰毛型：后翅前缘有一到数根弯曲的翅缰，前翅腹面肘脉有一簇毛。飞行时翅缰插到毛从中，使前后翅连锁在一起，大多数蛾类具有此种连锁器。

缰钩型：后翅前缘有 1 根弯曲的翅缰，前翅亚前缘脉或径脉基部有弯曲的薄片，称为翅缰钩。飞行时翅缰插入到翅缰钩中，部分鳞翅目蛾类雄虫具有此种连锁器。

利用翅缰的数量可区别蛾类的性别：一般雄性翅缰 1 根，翅缰钩位于 Sc 或 R 脉下；雌性翅缰 2-9 根，翅缰钩（毛）位于 Cu 下。

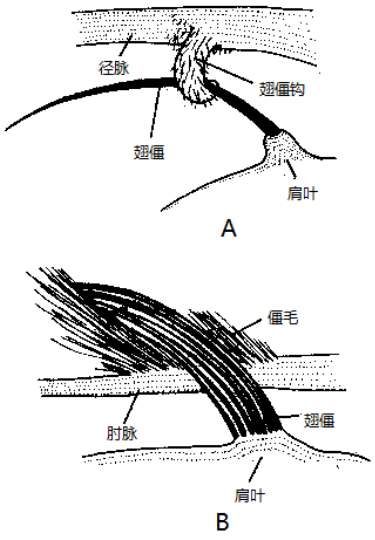


图 5-3-13 雄性和雌性蛾类的翅缰连接(仿 Tillyard)

（3）翅抱型（肩角扩大）：后翅肩角扩大（有肩脉），并突出伸于前翅后缘之下，飞行时靠空气的压力把前后翅连接在一起，又称为翅肩型、膨肩型、贴接型等。蝶类与部分蛾类具有此种连锁器。

（4）翅褶型：前翅后缘具一向下的卷褶，后翅前缘具一向上的较短卷褶、刺钩或伸向斜后方的刺，飞行时与前翅的卷褶连接。根据后翅连锁构造的不同，可分为 3 种类型：

褶刺型：后翅前缘有斜向后方的刺，与前翅的卷褶连接，如小翅蛾和毛顶蛾科昆虫。

褶钩型：膜翅目后翅前缘有一列向上弯曲的小钩，称翅钩列，钩连在前翅后缘向下卷的褶内。

褶褶型：前翅后缘卷褶向下，后翅前缘卷褶向上，两者扣连在一起，如部分同翅目昆虫。

（5）翅嵌型：部分半翅目昆虫特有。前翅腹面爪片的端部具一个夹状构造，此夹状构造具长短、多少不一的指形小突；后翅前缘中部向上弯曲并加厚似铁轨状，飞行时嵌入前翅的夹状构造中。

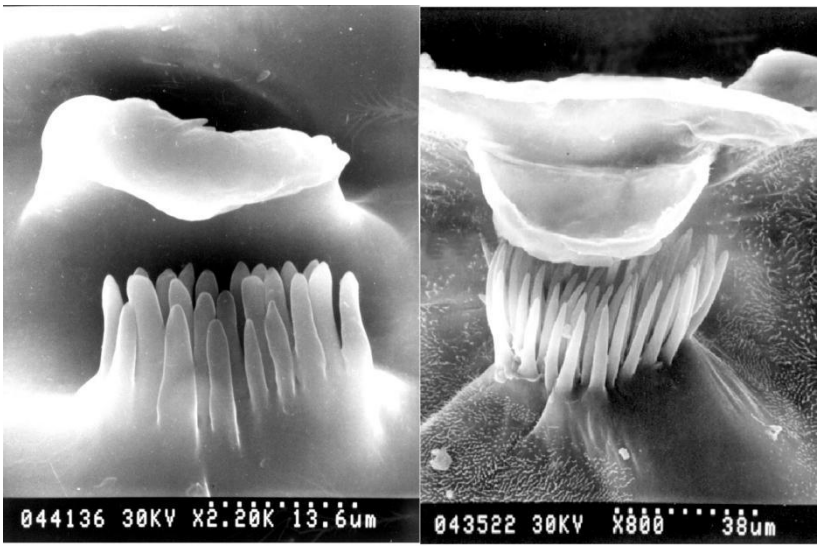


图 5-3-14 翅嵌连锁扫描电镜

扩展阅读：翅的变化与适应

翅的变化主要包括翅的退化、消失、大小、形状及质地的变化、多型与畸形的出现等，这些变化与昆虫本身的遗传物质的改变、环境条件的影响密切相关，有时形状与质地的改变常引起翅功能的转变。如仅翅的退化与消失等就受到多种条件的制约。有翅亚纲的昆虫中，外寄生性的食毛目、虱目、蚤目昆虫都属于次生无翅的类群，一些社会性昆虫的非生殖型个体如工蚁、兵蚁、工蜨 、兵蜨等由于不参与生殖的婚飞而无翅，甚至连蜨后及雄蜨在交配后翅的大部分也要沿肩缝断掉而仅留翅鳞(wing scale)，对于一些无翅的昆虫而言绝大多数为雌性无翅，如捻翅目、蚜、尺蛾、蓑蛾等惟有小蜂总科的无花果小蜂 *Blastopkaga pseves Linnaeu* 为雄性无翅。

受生态因子的影响昆虫的翅有时会出现退化现象，如岛屿上的昆虫无翅型、短翅型及翅退化性的比例明显增加。生活在沙摸中的步甲、拟步甲、象甲等，它们的前翅存在，后翅却已退化消失；有些种类前翅愈合，后翅退化或极不发达，丧失了飞翔的能力，尤其是生活在沙漠中的种类，愈合了的鞘翅下变成了一个被称做鞘下窝的多功能的贮藏室，具有缓热、贮水等作用，以适应在荒漠、半荒漠环境中生存。

翅质地的变化主要是为了保护昆虫的体躯，从膜质经半复翅或半翅到复翅、鞘翅其保护作用

逐渐加大，这也许是鞘翅目昆虫最为繁盛的原因之一。

昆虫翅形状的改变也与保护昆虫体躯有关，在有些种类中还与拟态相连。如某些螽斯、叶修等的前翅，枯叶蝶双翅形如树叶，对于避敌起到很大的作用；很多鳞翅目昆虫后翅的尾部具长短不一的突起，脉翅目旌蛉科昆虫后翅极度延长，这些特化对保护体躯，特别是对于头部的安全有着重要意义。但对于翅的有些变化，如羽蛾科、翼蛾科昆虫的翅形成的原因尚待进行深入的生物学与功能形态学研究。

作业思考：

1、为什么昆虫的前胸背板有各种各样的形状？

2、具翅胸节的背板、侧板、腹板的构造如何？有哪些沟、骨片、关节？

3、昆虫悬骨的排列方式与昆虫的飞行有何关系？

4、昆虫胸足的基本构造如何？有哪些不同的类型，各自的特点是什么？

5、昆虫翅的起源有哪几种学说？翅的基本结构是怎样的？有哪些特化类型？

6、什么是翅脉，如何形成的？绘假象脉序图。

7、翅的关节有哪些？与翅的运动有何关系？

8、什么是双翅化？昆虫怎样实现双翅化，有哪几种形式？

第六章 昆虫的腹部



腹部是昆虫的第三个体段，是昆虫新陈代谢和生殖的中心。

成虫腹部无运动的附肢，但有外生殖器和尾须。内部有主要的内脏器官：生殖系统的全部及消化系统、呼吸系统、循环系统与排泄系统的重要部分。

第一节 昆虫腹部的基本构造

一、腹的外部形状

1、圆筒形或纺锤形 （一般昆虫）
2、杆状 （如 蜻蜓 竹节虫等）
3、扁平（1）纵扁 （如蚤类 ）（2）横扁 （如臭虫、虱子等）
4、基部细柄 （如泥蜂）

二、腹部体节的基本构造

（一）腹部的体节数

不同昆虫腹部的节数不同。昆虫腹部节数最多为 12 节，为最原始的原尾目昆虫所具有：12 节＝11 个体节＋尾节，只见于原尾目成虫期及部分半变态昆虫的胚胎期。直翅类昆虫多数为 11 节，一般昆虫大多只有 9－10 个腹节，个别种类更少，仅 3-5 节。

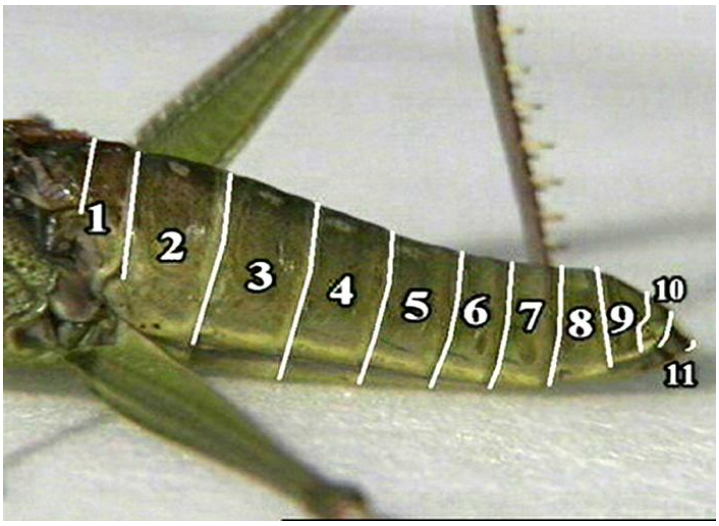


图 6-1-1 蝗虫腹部节数

与原始腹部节数相比，昆虫腹节存在减少的趋势，主要是腹部后端腹节的合并或退化(有的缩入体内，形成伪产卵器)，以及腹部前端腹节的合并或退化（形成并胸腹节）。

除了原尾目昆虫腹部节数会不断增多以外，其他所有昆虫腹部节数都不会随着发育的进程而有所增加。腹部的分节方式包括初生分节和次生分节两种方式，前者仅见于软体的幼虫，成虫和大部分的若虫及幼虫（体壁硬化的幼虫，如金针虫、黄粉虫）均是次生分节，节间膜、背板与腹板间的侧膜都比较发达。所以，腹部可以伸缩自如，能膨大或缩小，以利于内脏活动及生殖行为。

（二）腹节的分区

根据昆虫外生殖器的着生位置，可以把腹部分成 3 段。由于雌、雄外生殖器的位置差异，所以其分段并不完全相同。

	生殖前节（脏节）	生殖节	生殖后节
雌	1 - 7节	8 - 9节	10 - 11节
雄	1 - 8节	9节	10 - 11节

图 6-1-2

1、脏节（生殖前节）

概念：生殖节以前的腹节。

特点：

节数：雌虫 1~7 节，雄虫 1~8 节；

气门：1~8 对：

具翅昆虫腹部第一节的前脊沟前移，形成胸部的第三对悬骨。不少昆虫的第一腹节前移，形成并胸腹节。

2、生殖节

概念：着生外生殖器官的腹节。

节数: 雌虫 8、9 两腹节，雄虫第 9 腹节。

生殖孔：雌虫一般位于 8、9 两腹节的腹板之间。

雄虫多在 9、10 两腹节的腹板之间阳具的端部。

3、生殖后节

概念；生殖节以后的腹节。

节数: 一般 10、11 两节，少数为 10、11、12 三节。

4、生殖后节特化情况

有些昆虫 10 节背板特化为中尾丝。如缨尾目、蜉蝣目。

有些昆虫 11 节的附肢尾须特化为尾铗。如革翅目

11 节的背板特化为三块骨片，背面的一块为肛上板，侧腹的两片为肛侧板。

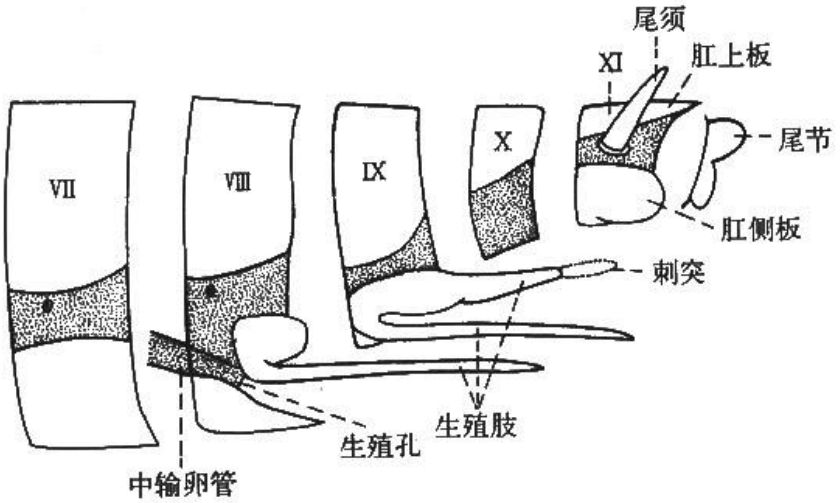


图 6-1-3

三、腹部的外骨骼

1、每一腹节都有背板、腹板和侧膜（一般无侧板；一些原始的昆虫，缨尾目昆虫和少数腹部还保留着附肢的幼期昆虫(蜉蝣)，腹节侧面具有附肢的肢基片(侧板)）。

2、气门位于膜上（多数）；气门在背板内（如半翅目、蜻蜓目、脉翅目等）；气门位于腹板上（如鞘翅目成虫）。

3、连接

靠发达的节间膜连接，后节的前缘套叠在前节的后缘内（呈望远镜式）。节间膜的机能：使腹部根据需要而伸缩。（大多数昆虫的节间膜和侧膜都较发达，因此腹部的弯曲和伸缩都比较方便，以适于内脏的活动及交配与产卵的需要。）

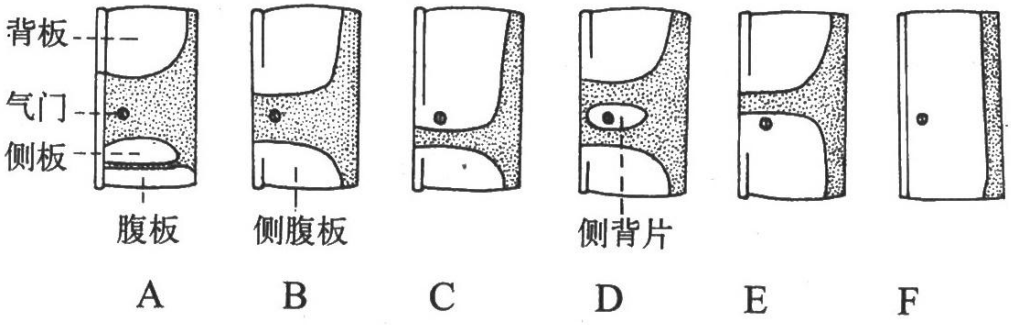


图 6-1-4

插入测验：判断对错

1、昆虫腹部节数最多 11 节

2、昆虫腹部节数不会随着发育过程的增长而增长

3、只有原尾目的昆虫腹部节数会随着发育过程不断增多

4、雌虫的生殖节在腹部第 9 节

5、雄虫的生殖节是腹部的第 8、9 节

6、生殖后节都是 2 节，即 10、11 节

7、一般来讲，昆虫腹部每一节都由背板、腹板和侧板构成，气门位于侧板上

8、大多数昆虫的腹部都由背板、腹板和侧膜构成，气门位于侧膜上

9、所有昆虫腹部的分节方式都是次生分节，以节间膜连接

10、所有的幼虫腹部分节都是初生分节

第二节 外生殖器及锁钥学说

外生殖器：昆虫用以交配和产卵的构造统称为外生殖器。雌性的外生殖器称为产卵器；雄性的外生殖器称为交配器（或交尾器）。

一、产卵器

（1）基本构造：

一般为管状的构造，卵即由此产出，通常由三对称为产卵瓣的瓣状构造所组成，分别由第 8、9 腹节的附肢形成。产卵瓣是生殖用的附肢，故又称为生殖肢。

第一产卵瓣（腹产卵瓣、腹瓣）：是第 8 腹节的附肢形成的。

（着生于第一负瓣片＝生殖突基节＝肢基片）

第二产卵瓣（内产卵瓣、内瓣）：是第 9 腹节的附肢形成的（着生于第二负瓣片上。）

第三产卵瓣（背产卵瓣、背瓣）：是第 9 节腹节肢基片上的外长物。

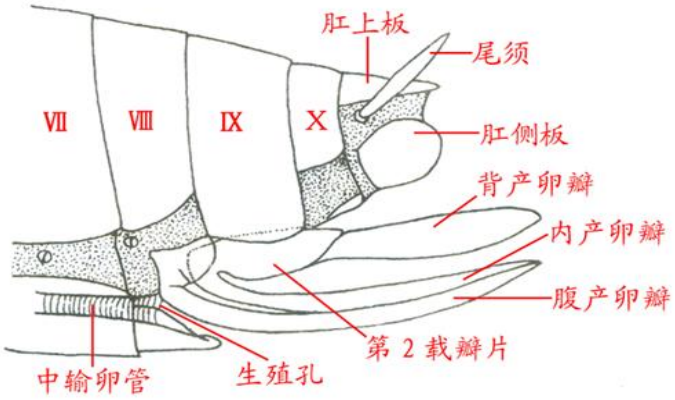


图 6-2-1

（2）变异与适应：

a.直翅目昆虫的产卵器，其特点是背瓣和腹瓣发达，内瓣比较退化。

螽斯科：剑状，只能见背、腹瓣，内瓣小，藏在两者间。

蟋蟀科：矛状，只能见背、腹瓣，内瓣不见（退化）。

蝗科：锥状，只能见背、腹瓣，坚硬而短，内瓣退化小。有导卵器。

b.同翅目昆虫的产卵器：除了寄生性种类外都有发达的产卵器。同翅目第八腹节的腹板已经退化或消失，由第七腹节的腹板形成亚生殖板。腹瓣与内瓣组成产卵器，背瓣形成产卵器鞘。

c.膜翅目昆虫的产卵器，其基本结构与同翅目很相近似。

叶蜂腹瓣与内瓣构成的产卵器藏于背瓣特化的产卵器鞘内(短而宽)。

姬蜂的产卵器细而长。

胡蜂、蜜蜂的产卵器构造与其它蜂类相同，但特化成螫刺，（没有产卵器的功能，卵从其基部产出）内有毒腺相连，平时不露出体外。

（3）伪产卵器：

腹部末端的若干体节（通常第 6 腹节以后）互相套叠成管状，产卵时可以伸得很长，这种不是由附肢特化的“产卵器”，常称伪产卵器。如鞘翅目、鳞翅目、双翅目等。

（4）产卵器的有无、形状和构造等的不同，反应了昆虫的产卵方式和习性：

没有特化产卵器的昆虫，卵产在物体表面或浅层隙缝中

锥状产卵器的蝗虫和矛状产卵器的蟋蟀、叶蝉、飞虱等，卵产于植物组织里。

外露针状产卵器的蜂类，大多为寄生性益虫。

产卵器的形状和构造也是分类时常用的特征。

二、交配器（分类上很重要）

⑴ 基本构造：主要包括阳具和抱握器。

a.阳具：大部分学者认为是第 9 腹节腹板后的节间膜的外长物,第 9 腹节腹板常扩大或向后伸成为下生殖板，下生殖板上的节间膜本身向里陷入形成一个生殖腔（上壁由 10 节的腹板形成；下壁由 9 节的腹板形成）。阳具不用时就缩在生殖腔内。阳具一般为一锥状或管状的构造。（功能将精子送入雌体。）

阳具：一般包括阳茎基和阳茎。

b.抱握器：有人认为是第 9 腹节的附肢演化而来的，形状变化很大。

图 6-2-9 雄性外生殖器的基本构造

⑵ 变异：

1、直翅类昆虫的交配器

无抱握器；阳茎不成管状，而是包括由几个叶片组成的阳具复合体和阳茎基背片。

2、同翅目昆虫的交配器

阳具发达；具抱握器；具辅助交配器 （即 8~10 节上的叶状构造或者突起。）

3、鞘翅目昆虫的交配器

无抱握器；阳茎管状；阳茎基变化较大，环状或成管状的阳茎鞘；通常具阳茎侧叶。

4、 鳞翅目昆虫的交配器

抱握器发达；背兜是第九腹节背板的特化；基腹弧是第九腹节腹板的特化；爪形突（钩形突、肛上突）是第十腹节背板的特化；颚形突是第十腹节腹板的特化；阳茎是位于基腹弧中间一个盲状构造。

鳞翅目昆虫交配器，基本上是从九、十腹节演化来的（分类上非常重要）

主要包括：第 9 腹节背板----背兜，第 10 腹节背板----爪形突，第 9 腹节腹板----基腹弧、囊形突，第 10 腹节腹板--- -颚形突，第 9 腹节附肢----抱握器

5、膜翅目昆虫的交配器

无抱握器；阳具发达；阳茎基部大而分成两节。

6、蜻蜓目昆虫的交配器

第九腹节阳茎退化，但生殖孔仍在第 9 腹节，后生的阳茎发生于第 2 腹节腹面与贮精囊相通。

（3）研究外生殖器的意义：区分物种。

三、锁钥学说

锁钥学说（lock-and-key hypothesis）是 Dufour1844 年在研究了双翅目昆虫外生殖器构造之后提出的一种解释昆虫种间机械隔离的学说，他认为昆虫的雌雄两性外生殖器的相应构造如锁钥关系那样严格吻合，不同种间的锁钥关系明显不同。

判断

1、雄性的外生殖器称为产卵器

2、腹瓣着生于第 9 节上

3、背瓣着生于第 9 节上

4、内瓣着生于第 9 节上

5、腹瓣和内瓣是附肢形成的

6、背瓣是附肢形成的

7、螽蟖的产卵器的长矛状

8、蟋蟀的产卵器是刀剑状

9、蝗虫的产卵器是凿状或锥状

10、同翅目昆虫产卵器鞘是由背瓣形成的，产卵器是由腹瓣和内瓣形成的

11、叶蜂的产卵器鞘是由背瓣形成的，产卵器是由腹瓣和内瓣形成的

12、能哲人的蜜蜂都是雌性

13、鳞翅目没有真正的产卵器

14、雄性的阳茎是附肢形成的

15、雄性的抱握器的附肢形成的

16、蜻蜓的交配器在腹部第二节

17、锁钥学说是解释种间隔离的学说

第三节 昆虫腹节的非生殖型附肢

有翅亚纲成虫腹部只有外生殖器和尾须是附肢，有的种类也无。无翅亚纲成虫腹部脏节上也有附肢。幼虫腹部有腹足。

一、尾须

是第 11 腹节的附肢。

位置：位于 11 腹节转化成的肛上板（11 节背板）和肛侧板（11 节腹板）之间的膜上。如 11 节退化，则次生性地移到第 10 节上，如第 10 节也退化则无尾须。只在低等昆虫（无翅亚纲的蜉蝣目、蜻蜓目和直翅类）中普遍存在。

类型：锥状或棒状，如蝗虫。

丝状，分节。如缨尾目、蜉蝣目。

铗状，如双尾目。

功能：感觉器官；防御功能（铗状）。

中尾丝：11 腹节背板的延伸物，不是附肢。

二、无翅亚纲昆虫腹部的附肢

1、原尾目昆虫腹部 1－3 节上各有 1 对退化的腹足。

2、弹尾目昆虫腹部有 3 对附肢：

粘管(collophore)：位于第一腹节（又称腹管），端部有分为两叶的泡。

握弹器(tenaculum)：位于第三腹节，端部有 1 对外缘有锯齿的分叉。

弹器(furcula)：位于第四或第五腹节，包括柄状的弹器基和两个分支的细壁（叉节和端节）。

3、缨尾目昆虫的第 2－9 腹节上各有 1 对附肢。每对附肢包括一对肢基片，一对刺突及 1－2 对伸缩泡。

4、双翅目昆虫与缨尾目相似，具有刺突和伸缩泡，但在第 1－7 腹节。

三、有翅亚纲昆虫幼期腹部的附肢

有翅昆虫腹部只有幼虫期才有行动用的附肢。

1、水生：

气管鳃：原变态的蜉蝣目的幼虫(水生)1－7 节的背板与腹板间（两侧），有出自肢基片的鳃（附肢特化成的气管鳃）。□同源于无翅亚纲的刺突。（利用溶解在水中的氧气进行呼吸）。

附肢：广翅目泥蛉属幼虫腹部 1-7 节两侧各具 1 对分节的附肢。

2、陆生：如鳞翅目、□长翅目（5 对）、部分膜翅目等都有发生于腹部的附肢----腹足

腹足：亚基节、基节、趾。

鳞翅目幼虫的腹足一般为 5 对：腹部第 3－6 节与第 10 节，具趾钩。

膜翅目幼虫的腹足一般为 6－8 对：腹部第 2－8 节（或 7）与第 10 节。

交互练习：选择

1、以下哪些是棉蝗雌性成虫腹部的附肢？(ABD) 【多选】

A：腹瓣

B：内瓣

C：背瓣

D：尾须

E：抱握器

F：阳茎

2、以下哪些是棉蝗雄性成虫腹部的附肢？(DF) 【多选】
A：腹瓣
B：内瓣
C：背瓣
D：尾须
E：抱握器
F：阳茎
解析：雄性棉蝗没有抱握器。
3、我们能够看到的雌性棉蝗一共有多少对附肢（包括来源于附肢的器官，不包括已经消失了的）？(C) 【单选】
A：9 对
B：10 对
C：11 对
D：12 对
解析：头部上唇、触角、上颚、下颚、下唇 5 对；胸部 3 对足；腹部 2 对产卵瓣，1 对尾须。
4、我们能够看到的雄性棉蝗一共有多少对附肢（包括来源于附肢的器官，不包括已经消失了的）？(A) 【单选】
A：9 对
B：10 对
C：11 对
D：12 对
解析：头部上唇、触角、上颚、下颚、下唇 5 对；胸部 3 对足；腹部 1 对尾须。

课后作业：1. 昆虫腹部有多少节，分为哪几个区？
2. 雌、雄昆虫外生殖器的基本构造如何？
3. 什么是锁钥学说，你是如何理解的？
4. 昆虫腹部有哪些附肢和附器？

第三篇 昆虫分类

昆虫种类繁多、形态多样、特征各异，是生物多样性的重要组成部分，但还有大量的未知种类没有被发现，深入研究并发现新的物种是昆虫分类研究的基本任务。此外，有些昆虫形态相近，具有远、近不一的亲缘关系，这种亲缘关系反映了昆虫血缘关系的远近，也反映出了在漫长

的历史长河中昆虫的系统发育、进化过程。研究昆虫的系统发育关系是昆虫分类的高阶任务。

本篇主要讲述昆虫分类的原理和方法、昆虫的系统发育关系、常见昆虫的分类特征，尤其是与农业生产关系密切的昆虫类群特征等内容。昆虫分类是其他分支学科的基础，如果不先对昆虫进行科学的分类，就无法以科学的方式研究昆虫，甚至会影响到其他研究结果的准确性、可靠性。因此，学好昆虫分类具有重要的理论和实践意义。

第七章 昆虫分类原理



昆虫之所以能够分类：

一是因为每种（个）昆虫都具有共性与特性，分类就建立在对特殊性的分析与对共同性的归纳上。也就是说昆虫只有通过分析对比与归纳才能进行分类。

二是生物都是由低等到高等进化过来的，都起源于共同的祖先。所以繁多的昆虫种类中，都存在着血缘上的或近或远，或亲或疏的关系。所以昆虫分类（生物分类）就要正确地反映出这种潜在的（亲缘关系）系谱关系。

第一节 分类意义

1、昆虫分类是认识昆虫的一种基本方法。

通过分类（分析对比与归纳）来区别昆虫的异同、鉴定昆虫的名称，象图书馆的书卡一样，建立方便而实用的检索体系。例如瓢虫中七星瓢虫、异色瓢虫是益虫，二十八星瓢虫是害虫，它们的名称不同、形态特征不同、生物学习性不同，知道了瓢虫的名称，就了解了与之相关的内容。



图 7 -1-1 七星瓢虫和二十八星瓢虫

2、昆虫分类，可以正确反映昆虫历史演化的过程和系谱关系。

无论是植物还是动物，都是在向着适应环境的方向，由低等向高等进化，昆虫也不例外。例如，原始的昆虫都是原生无翅（如原尾目昆虫），后来逐渐进化出了翅，但无法折叠，称古翅（如蜻蜓目），后来又进化出了能折叠的翅，称新翅（如直翅目），反映出了昆虫之间不同的进化程度。



图 7-1-2 翅的进化

3、昆虫分类是其他昆虫学科的研究基础。

农业昆虫：在同一地区或同一作物上，常同时存在几种以上近缘的种类，如小麦上的麦红吸浆虫和麦黄吸浆虫、棉铃虫与烟青虫、二化螟与芦苞螟等，形态特征和危害特点极为相似，如果不能进行正确的昆虫分类，就会影响测报与防治。

生物防治：昆虫既有植食性的（害虫），也有捕食性、寄生性（益虫、天敌昆虫），利用天敌昆虫来防治害虫是生物防治中的重要措施，正确的分类是识别害虫、益虫的基础。

卫生害虫：区别能传播疾病的种类，对划分疫区及制订防治措施均有重要意义。如我国按蚊共有 40 多种，但能传播疟疾的主要是中华按蚊等 10 余种。

植物检疫：划分疫区和确定对外及对内植物检疫对象名单需要昆虫分类知识。发现新的入侵害虫后需要仔细研究其形态特征，以鉴定是否检疫对象，并据此划定保护区和疫区。例如：对内植检对象，棉红铃虫在新疆尚未发现，故确定棉红铃虫为对内植检对象，以防止这种害虫传入新疆棉区为害。近几年肆虐北方的美国白蛾，是南方地区的内检对象。我国还未发现谷斑皮蠹，故该虫是我国的对外植检对象，需要严密监控。

第二节 分类的阶元

昆虫分类阶元和其它动、植物所用的相同，包括界、门、纲、目、科、属、种七个等级。

基本阶元：种，它是客观存在的实体阶元。

主要阶元：属、科、目、纲、门、界，是种以上的高级阶元，是虚拟的，具有共同分类特征

的集合体。

次生阶元：在主要阶元之间可以增加亚纲、亚目、亚科、亚属、总目、总科、族等阶元；必要时种以下还可以增加亚种(Subspecies)，和生态型(Phase)等。

主要阶元是分类系统中必须有的，次生阶元只有在类型众多而复杂，主要阶元不足应用时才采用的。

现以中华蜜蜂(*Apis cerana* Fabricius)，按其分类位置列表如下：

界 Kingdom　　动物界 Animalia
门 Phylum　　节肢动物门 Arthropoda
亚门 Subphylum：　　有气管亚门 Trachaeta
纲 Glass：　　昆虫纲 Insecta
亚纲 Subclass：　　有翅亚纲 Pterygota
目 Order：　　膜翅目 Hymenoptera
亚目 Suborder：　　细腰亚目 Apocrita
总科 Superfamily：　　蜜蜂总科 Apoidea
科 Family：　　蜜蜂科 Apidae
亚科 Subfamily：　　蜜蜂亚科 Apinae
属 Genus：　　蜜蜂属 *Apis*
种 Species：　　中华蜜蜂 *Apis cerana*

一、种的概念

种是一个客观存在的实体，也称物种。具有如下特征：

1、种是具有相同形态特征的个体群

同一个物种，一般都具有相同的形态特征，如所有的东亚飞蝗都具有相同的形态特征、都是陆生，以植物为食，具有相同的生物学习性。形态特征不是鉴定种绝对可靠的依据，如白蚁，有兵蚁、工蚁、蚁后之分，虽然在形态上有明显的不同，但仍然是一个种；也有些昆虫虽不是一种，但形态却很相似，如东方蝼蛄与华北蝼蛄，形态特征差异细微。

2、在自然状态下这些个体群可自由交配产生可育后代。

同一个物种的雌性和雄性，在没有人为干预的情况下，可以自由交配，产生子代，子代也可以自由交配，再产生子代，不断繁衍。

插入问题：马与驴可以交配，产下的子代称为骡子，请问马与驴是否为同一物种？为什么？

3、不同种间是生殖隔离的。

根据锁钥学说，不同种类之间，雌、雄性的外生殖器无法互相适应，不能正常交配，所以存在生殖隔离。除了生殖隔离以外，不同昆虫之间还存在时间、空间、遗传上的隔离。

物种的概念：自然界能够交配、产生可育后代，并与其他种群存在生殖隔离的群体。

物种的定义是分类学的核心问题之一，在不同的历史阶段，人们的认识不同，对种所下的定义也不同。

扩展阅读：物种的认识

如，林奈(Linnaeus)认为，种是上帝创造的，是永恒不变的（神创论）。虽然现在已经证明昆虫是不断进化的，但作为分类学的鼻祖，林奈所定义的形态标准仍为大家所公认。

□□□□□□□□达尔文(Darwin)的进化论认为种是变的，种间是连续的，不固定的；但他对种的相对稳定性强调不够，把人们带入了物种“不可知论”的境地。

□□□□□□□□现代的进化论者认为：种是可变又是不变的。事实上：大多数物种的种间特征区分明显，种征固定。陈世骧认为：变是绝对的，是进化的事实，发展的依据；但这种变是缓慢的，是相对不变的，是稳定的。

二、种下阶元

种不是生物进化的最终分支。同一个种群长期生活在不完全相同的环境条件下，种的特征就或多或少有所变化，这就产生了种以下的分类阶元。

1、亚种(Subspecies)

具有地理分化特征的种群，在分类上与同一种中其它种群有不太显著的形态特征或生物学特征上的区别。亚种是由于地理分布不同形成的(又称地理亚种)，存在地理上的隔离，不存在生殖隔离。一个亚种可以说是一个“未成熟的种”，也就是说是新种形成的过渡阶段。

例如：东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis*发生在中国东部、南部的地区。

亚洲飞蝗 *L. migratoria migratoria* 发生在东北、内蒙古、新疆。

2、生态型

由于生活条件所发生的变异，这种变异不能遗传，随着生态条件的恢复，其子代也就消逝这种变异而恢复原始性状，如飞蝗,密度较低时，前胸背板略呈弧形，颜色稍浅，称为散居型；密度较高时，前胸背板平直，体色较深，称为群居型；散居型和群居型可以互相转变。

三、种上阶元

种和种下阶元都是客观存在的实体。

种上阶元是指：属、族、亚科、科、总科、亚目、目等。种上阶元虽然也是宏观存在的，都有其客观的内容，但是抽象的概念，是代表在形态、生理、生物学等方面相近似的若干种的集合单位。如分类上把形态近似、血缘相近的种合成一属，再把血缘相近的属合成一族，相近的族合成一亚科，相近的亚科合成一科.....。这些阶元都反映着生物演化的自然关系。

交互练习：判断对错

1、昆虫的分类阶元与植物、动物的分类阶元不同

2、 “种”不是客观存在的实体

3、 “亚种”不是客观存在的实体

4、“属”不是客观存在的实体

5、 物种之间不能互相杂交

6、 “生态型”的特征能够遗传

7、“生态型”的特征可以随着环境的改变而改变

8、 种上阶元是虚拟的概念

9、“族”的阶元高于“属”

10、“亚科”高于“属”，低于“科”

第三节 分类常用特征

分类中可以选择的特征主要包括：

一、形态学特征

形态学特征是分类学中最常用、最基本的特征，除体长、体宽、颜色等一般的外部形态外，还用到一些特殊构造（如外生殖器、各种腺体等）、内部形态（如消化道、神经系统等解剖学特征）、胚胎学特征及胚后发育特征等。

二、生物学和生态学特征

包括栖境和寄主、食物、季节变异、寄生物、寄主反应、行为学特征、求偶和其他行为隔离机制及其他行为类型。

三、地理学特征

主要包括一般的生物地理分布格局、种群的同域-异域关系等，

四、生理学和生物化学特征

包括代谢因子、血清、蛋白质和其他生化差异等。

五、细胞学特征

细胞核、精子以及其他细胞学的特征等。

六、分子生物学特征

同工酶、蛋白质的氨基酸序列和核酸序列等特征。

第四节 分类的方法

一、命名

（一）俗名、学名

俗名：一种昆虫在不同的国家或不同的地区所具有的不同的名称，这种名称多局限于一定的范围，具有地方性。

学名： 用拉丁文或拉丁化的文字（所谓拉丁化的文字，就是指拉丁文以外的其它文字，将其字尾按拉丁的语法来书写）组成的动物名称或分类单位。这种学名是全世界通用的。

（二）双名法的命名规则

按照国际动物命名法规，昆虫和其它动物一样，采用林奈的双名法来命名。就是以两个拉丁文字或拉丁化的文字作为一个种的学名。

双名法包括：属名＋种名＋定名人的姓氏（在分类著作上应写）

属名在文法上是一个单数主格的名词，种名可能是名词也可能是形容词。如

菜粉蝶：*Pieris rapae* Linne

属名 种名 定名人

写法：

1、属名的第一个字母都应大写；种名的第一个字母要小写；定名人的姓氏第一个字母要大写。

2、对一些比较有影响、有名望的定名人的姓氏也可以缩写，如 Linnaeus 可缩写成 Linn.。

3、当一个学名在前面已经出现过，再提到时可将属名缩写，如：*L. migratoria*。当属名首次提及时不能缩写。

4、学名在印刷时，用斜体字排版，而定名人的姓氏要用正体排版。

5、抄写学名时，学名下要划一直线。

6、当某一种的属名被修订的时候，定名人的姓氏要加圆括号。如东亚飞蝗原来的学名为 *Acrydiu manilensis* Meyen，修订后写作 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen)，不加后来命名的人，而尊重原定名人。

（三）新分类单元

1 个新分类单元被命名时应清楚地注明其隶属关系，属于哪个纲、目和科。在新名称后面应紧跟 1 个相应的缩写说明，如：新属用“gen. n.”或“gen. nov.”，新种用“sp. N.”或“sp. Nov.”。新种和新亚种的描述应附有一个满意的插图或照片，以补充说明新种和新亚种的特征。

（四）优先律

采用最早发表的学名作为有效名。也就是说一种昆虫只能有一个学名。

异名(synonym)：除了最早的学名以外，以后任何人所定的学名都叫做异名，是不被采用的。

同名(homonym)：同样，一个学名，只能用于一种昆虫，如果用作为另一种昆虫（或动物）的名称，就成为同名，也不为科学界所承认。

（五）亚种的命名：三名法

属名＋种名＋亚种名＋定名人的姓氏

例如：菜粉蝶 欧洲亚种 *Pieris rapae rapae* Linne

亚洲亚种 *Pieris rapae cracivon* Boisdwal

亚种名的第一个字母要小写,书写规则与学名一样。

（六）在动物分类上，对族以上的一些分类单元的字尾作了规定，如

族的字尾为-ini

亚科的字尾-inae

科的字尾为-idae

总科的字尾-oidea

亚目名和目名的语尾也有用-odea 的，由于昆虫多数有翅，目名多用-ptera（翅）结尾。属以上各阶元的名称第一个字母一律大写。

二、标本 speciemen

模式标本 type：当第一次发表新种时所根据的标本，称为模式标本。模式标本又可以分为几种不同的类型。

正模 holotype：原始发表时所用的单一的标本叫正模，一般用雄性。红色标签。

配模 allotype：同时所用的另一个异性的标本叫配模，常为雌性。兰色标签。

副模 paratype：同时所参考的其余同种标本叫做副模，可多可少。黄色的标签。

模式标本是建立一个新种的物质根据，它提供鉴定种的参考标准。在发表新种时，文内必须指明模式标本存放地点，以便人们需要时进行查对。

三、检索表 key

分类常用的工具，通常要使用检索表来鉴定昆虫的种类、区别不同等级分类单元的所属地位。检索表的编制是用对比分析和归纳的方法，在不同种类昆虫的特征中选定比较重大而稳定的特征，作成简短文字条文排列而成。通常所用的检索表有崛以下三种：包孕式、连续式、两项式。

包孕式：缺点是相对性状相离很远，种类多时看和编都不方便，且浪费篇幅。

连续式：缺点是相对性状相隔远。

两项式：是目前最通用的形式。优点是每对性状互相靠近，便于比较。缺点是各单元的关系有时不明显。

本书的检索表均采用两项式，要求大家会用、会编制两项式检索表。

现以弹尾目、缨尾目、直翅目、鞘翅目、半翅目和同翅目等 6 目昆虫为例，说明检索表的制作方法。

首先经过分析比较，归纳出 6 个目的主要特征，供制作时选择使用：

目名	口器	翅的类型	其它特征
弹尾目	咀嚼式	无翅	腹末有跳器
缨尾目	咀嚼式	无翅	腹末无跳器，有长的中尾丝和尾须
直翅目	咀嚼式	前翅覆翅	后足跳跃足，或前足开掘足
鞘翅目	咀嚼式	前翅鞘翅	步行足
半翅目	刺吸式	前翅半鞘翅	喙着生于头部前端
同翅目	刺吸式	前翅膜翅或覆翅	喙着生于头部腹面后端

制作双项式（两项式）检索表如下：

1.无翅……2

有翅 …… 3

2.腹末有跳器……弹尾目

腹末无跳器，有长的中尾丝和尾须……缨尾目

3.口器咀嚼式……4
口器刺吸式……5
4.前翅覆翅；后足跳跃式，或前足开掘式……直翅目
前翅鞘翅，后足步行足……鞘翅目
5.前翅半鞘翅；喙着生于头部前端……半翅目
前翅膜翅或覆翅；喙着生于头部腹面后端……同翅目

双项式检索表的特点是，每一条包含两项对应的特征，所鉴定的对象符合哪一项，就按哪一项所指示的条数继续向下检索，直至检索到其名称为止，总条数为所含种类数减 1.

1.无翅……2
有翅 …… 3
2.腹末有跳器……弹尾目
腹末无跳器，有长的中尾丝和尾须……缨尾目
3.口器咀嚼式……4
口器刺吸式……5
4.前翅覆翅；后足跳跃式，或前足开掘式……直翅目
前翅鞘翅，后足步行足……鞘翅目
5.前翅半鞘翅；喙着生于头部前端……半翅目
前翅膜翅或覆翅；喙着生于头部腹面后端……同翅目

插入视频：

制作单项式(连续式)检索表如下：

1(4) 无翅
2(3) 腹末有跳器……弹尾目
3(2) 腹末有 1 条中层丝和 1 对尾须……缨尾目
4(1) 有翅
5(8) 口器咀嚼式
6(7) 前翅皮质，后翅膜质；后足跳跃式，或前足开掘式……直翅目
7(6) 前翅鞘翅，后翅膜质……鞘翅目
8(5) 口器刺吸式
9(10) 前翅为半鞘翅，后翅膜质；喙着生于头部前端……半翅目
10(9) 前后翅均膜质，或前翅略加厚；喙着生于头部腹面后端……同翅目

单项式检索表的特点是，每一条仅含一项，与其后所指示的特征向对应，所鉴定的对象若符合，就继续向下检索， 若不符合，就检索其后号中的序号。总条数为所含种类数 2 倍减 2。

制作包孕式检索表如下：

A．无翅
B.腹末有跳器……弹尾目
BB.腹末有 1 条中层丝和 1 对尾须……缨尾目
AA．有翅
B．口器咀嚼式
C．前翅皮质，后翅膜质；后足跳跃式，或前足开掘式……直翅目

CC．前翅鞘翅，后翅膜质……鞘翅目
BB．口器刺吸式
C．前翅为半鞘翅，后翅膜质；喙着生于头部前端……半翅目
CC．前后翅均膜质，或前翅略加厚；喙着生于头部腹面后端……同翅目

包孕式检索表一般仅在包含种类数较少时应用，且具有层次清晰的优点。但在种类数较多的情况下不宜应用。

无论是哪一种检索表，在使用时都必须从第1条开始查起，绝不能从中间插入，以避免误入歧途。另外，由于检索表受文字篇幅限制，其中只列少数几个主要特征，还有很多特征不能包括，所以在进行种类鉴定时，不能完全依赖于检索表，必要时须查阅有关分类专著与文献中的全面特征描述。

第五节 分类学的历史回顾及展望

一、历史回顾

根据分类学的发展经过可划分为四个历史阶段：

第一阶段：地区性动物区系的研究

我国3000年前的著作《尔雅》中，就有不少生物分类的知识。

明代李时珍的《本草纲目》(1590)中记载了很多药用昆虫。

1758年瑞典博物学家林奈(C.Linnaeus)发表了《自然系统》(Systema Naturae)第十版，成为这一阶段的顶峰。

这一时期的工作局限于种的描述与命名。

第二阶段：进化论得到公认

以达尔文(C. Darwin)的《物种起源》(On the Origin of Species， 1859)一书的出版为标志。这一时期大量的新目、新科、新属被发现。也就是说这一时期的工作是把种安排在不同分类范畴的自然系统中（分类工作）。

第三阶段：种群的研究

十九世纪末，种群的研究在分类学上占居重要地位。对各种不同的生物学问题进行探讨，对种内种群进行分析，研究新种形成与演化速度和趋向，称为γ分类学或丙级分类学。

在这个时期，孟德尔（Mendel）定律被重新发现，遗传学的成果引入了分类学范畴。

第四阶段：新系统学

是在Huxley(1940)的《新系统学》(New Systematics)与May r（1942）《系统学与物种起源》 (Systematics and Origin of Species)等著作的影响下形成的。20世纪──将生态学的、地理学的、遗传学的以及细胞学的和生理学的等因素一齐考虑在内。

二、展望（分类学新动向）

超微形态学：由于电子显微镜和电子扫描显微镜的应用使分类进入了超微水平，有利于微小的近似种类的分类。

分子分类学：把生物化学方法应用到分类上，如血清反应法、层析法、电泳法、DNA 等，使分类进入分子水平。

数值分类学：由于电子计算机在分类上的应用，产生了数值分类法，使分类进入了数理统计的水平。

但是许多动物类群目前还是了解得很少，只有鸟类的分类可以集中力量于种下分类，昆虫则

只有果蝇属 Drosophila 与蚊科 culicidae达到相当水平，其余类群则尚有大量的（新种的描述、检索表的制订等）类似于第一阶段、第二阶段的工作等待着要做。以致新的分类学原理和技术还未能多方应用。

扩展阅读　昆虫系统学主要学派简介

在系统学的理论上就产生了不同的学派。其中影响最大的是表征分类学派、支序系统学派和进化系统学派。

一、表征分类学

表征分类学（phenetics）也叫数值分类学（numerical taxonomy），由 R.R.Sokal 和 P. H. A .Sneath 于 1963 年所创立。

（一）表征分类学的特征

表征分类学通过分析大量的、等权的、不相关的特征来表达生物间的自然关系。在实践中通常要求选取 100~200 个特征，而且越多越好。

（二）表征分类学的方法

表征分析的步骤主要有以下几个方面。

1 . 选择待分的生物单元或类群。用为分类运算单元 OTUs （Operational Taxonomic Units）表示分类单元。

2 . 对每个 OTU 选择特征，并对特征进行数值化，组建原始数据矩阵。

3 . 对原始数据标准化，然后通过数学方法建立相似性数值矩阵。

4 . 利用聚类技术产生树形图（dendrogram）。1 种常用的树形图是 UPGMA （Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Averaging，不加权算术平均法）。

（三）表征分类学的问题

表征分类学的最大问题也是它最大的特色，即主张不给特征任何加权。但事实上，特征在生物进化上的意义是不均等的。

二、支序系统学

支序系统学（cladistics）也称为系统发育系统学（phylogenetic systematics）由德国昆虫学家 W.Hennig 于 1950 年提出的。

（一）支序系统学的特征

支序系统学认为最能反映系统发育关系的依据是分类单元之间的血缘关系，而反映血缘关系的最确切方法是分类单元相对于共同祖先的近度，简称共祖近度（relative recency of common ancestor），也即 1 种严格基于共同祖先的进化树上的分支顺序，并据此进行归类。

支序系统学规定任何 1 个自然类群或分类单元，不论其分类阶元的高低，均应源自同一祖先，即是 1 个单系群（monophyletic group）。单系群是由 1 个共同祖先及其所有后裔组成的类群。支序系统学只承认单系群是有效的，因此，1 个分类单元是否为单系群就成了归类的标准，任何非单系群（并系群和复系群）的分类单元都不被承认。并系群（paraphyletic group）是具有 1 个共同祖先，但不包括所有后裔的类群，即包含 1 个共同祖先的部分（而非全部）后代的系群，而复系群（polyphyletic group）则是不包含所有分类单元共有的祖先的类群，是趋同相似性。

支序系统学认为，某一类生物的某一特征在该类生物的进化过程中随时间发生顺序性变化。特征演化的顺序，是系统发育的指示和标准。

（二）支序系统学的方法

支序系统学通过制定支序图（cladogram）来建立发育关系。支序图反映的主要是分支事件（或分化）发生的相对顺序，但当赋以进化意义时，支序图就成了系统图（phylogram）（或谱系图）。因此，支序图表示了分类单元或分支（clade）之间的进化关系、顺序和过程，同时说明了

各特征的演化。确定各分支点在支序图中的相对位置或相对顺序的过程称为支序分析（cladistic analysis）。

（三）支序系统学的问题

只根据近裔共性进行归类，而忽略从祖先遗传下来的祖征。严格基于分支的顺序，而忽略了分支的长度，即趋异或进化速度；无法肯定哪些特征对于那个类群是独特的（鉴别性的），并被最近的共同祖先所具有的，哪些特征是随后演化的。根据所使用的特征不同，有时会有 1 个不同的共同祖先。如果应用代谢特征，那么鸟和哺乳动物就是近表亲，鳄鱼与两者都不近缘。如果应用头壳和心脏构造，那么鸟和鳄鱼就是近亲。支序系统学家仍然存在着同样的主观性和任意性。

三、进化系统学

进化系统学（evolutionary systematics）即考虑分支的顺序，又考虑分支之间的进化程度，是分支和趋异的结合，是十分重视进化程度和速度的学派，代表人物是 E.Mayr 和 G.G.Simpson 等。进化系统学实际上是支序分类方法和表征分类学方法的某种程度的结合，它的基本目标是建立既代表生物的总体进化关系，又能使分类单元内生物的相似性最大的分类。

建立分类时考虑所有的特征，但更强调某些特征。例如，昆虫的翅脉和外生殖器。其原因是某些特征被证明比其他特征在定义自然类群时更可靠。有些特征更普遍、稳定和保守，因此更可能表示反映过去重要进化事件的衍征。

然而，进化系统学也有许多缺陷。进化系统学既考虑分支进化，又考虑前进进化，即分支之间的进化程度，但实际上要在同 1 个支序图上同时反映两方面的信息是很困难的，事实上还没有可操作的、严格的途径。使用几个非常不同的标准（系统发育、趋异、适应水平）来定义具体的分类单元，表现出在方法论上的主观、任意、无统一遵循的严格标准。相比之下，支序系统学方法有其准确、实用、直观等优点，因此，在过去几十年中，进化系统学派已经极大地衰落了，而支序系统学崛起成为主导的学派。

复习思考题

1、什么是物种？实践中可用哪些分类特征区分物种？

2、什么是分类阶元和分类单元？并举例说明。

3、何谓“双名法”，书写规则如何？并举例说明。

4、动物命名法规的核心是什么？解释其含义。

5、解释模式方法和模式标本的含义。

6、简述昆虫系统学主要学派的论点。

第八章 昆虫分类概述



科学意义上的昆虫，是指符合昆虫纲特征的一类节肢动物，包括原始的原尾目 Protura、双尾目 Diplura、弹尾目 Collembola 等所有的 35 个目级分类单元，称为广义昆虫纲（Insecta *s. h1a. t.*）。没有充足的证据表明广义昆虫纲中的 35 个目同属于一个单系群，但剔除原尾目、双尾目、弹尾目后，剩余 32 个目的单系性则得到了大部分学者的认同，称之为狭义昆虫纲（Insecta *s. str.*），而使用六足总纲（Hexapoda）代表传统的、广义的昆虫纲。

第一节 六足总纲的系统发育

六足总纲 Hexapoda 相当于传统的、广义的昆虫纲，其共同衍征是：具有明显的头、胸、腹；胸部由 3 个体节愈合而成，着生有 3 对胸足；身体前端的感觉器向头部集中；腹部具尾须等。六足总纲分为内口纲和昆虫纲（狭义）两个纲。

一、内口纲 Entognatha

内口纲是六足总纲中最原始的类群，包括原尾目、双尾目和弹尾目，其中原尾目最为原始，双尾目和弹尾目都是由原尾目演化而来。内口纲的特征是：口器的上颚和下颚缩入头内，称为内藏式口器；原生无翅；无复眼；成虫腹部具有（或退化）腹足；一般陆栖，多生活于潮湿环境。

二、昆虫纲 Insecta

此处仅指狭义昆虫纲，其特征是：触角第一节外无肌肉系统，第二节有江氏器；头部有后幕骨；跗节分亚节；雌虫第 8、9 腹节生殖突形成产卵器；腹部第 11 节末端向后伸出中尾丝（部分昆虫消失）。根据是否原生无翅又分为无翅亚纲和有翅亚纲。

（一）无翅亚纲 Apterygota

原生无翅，起源于志留纪或更早，包括石蛃目 Microcoryphia 和衣鱼目 Zygentoma，二者属于传统的缨尾目 Thysanura。石蛃目上颚与头壳之间只有 1 个关节，属于“单髁类”，比衣鱼目更原始；衣鱼目上颚与头壳之间有 2 个关节，与有翅亚纲相同。

（二）有翅亚纲 Pterygota

翅的出现是昆虫进化的一大步骤，使昆虫成为地球上最早具有飞行能力的动物。有翅昆虫似乎是在石炭纪突然出现的。有翅亚纲的主要衍征是在中胸和后胸上出现了具翅脉的翅。需要注意的是，部分现生的昆虫类群，如虱目和蚤目，为了更好地适应寄生性的生活环境，翅退化消失，甚至失去了翅的所有痕迹，称为后生无翅，仍然属于有翅亚纲。

根据休息时翅能否向后折叠于背上，有翅亚纲分为 2 个类群：古翅次纲 Paleoptera 和新翅次纲 Neoptera。

1、古翅次纲 Paleoptera

最初的翅像扇子一样有深褶，只有非常简单的翅关节来飞行，但在休息时翅不能折叠于背上。它在石炭纪和泥盆纪是优势类群，但今天仅存 2 个目：蜉蝣目 Ephemeroptera 和蜻蜓目 Odonatara。蜉蝣目在亚成虫期需要继续蜕皮，类似于无翅亚纲（成虫期继续蜕皮），且径脉和径分脉不愈合，是有翅昆虫中最原始的类群。蜻蜓目及其它有翅类群成虫期不蜕皮，且径脉和径分脉在基部愈合。

2、新翅次纲 Neoptera

随着昆虫纲的进化，上石炭纪之前在有些古翅类分支中，出现了翅的折叠机制，使翅休息时可以折叠并向后置于背上，它主要是靠第 3 腋片和侧翅突折叠肌来实现的；同时，多数翅褶退化，翅面平整。新翅类是昆虫纲的优势类群，占现生昆虫 90%的目和 97%的种。

根据幼虫期翅在体外还是在体内发育，新翅次纲可以分为外翅部 Exopterygota 和内翅部 Endopterygota。

（1）外翅部 Exopterygota。 最早的新翅类昆虫，幼期翅芽在体外发育，所以称为外翅部 Exopterygota。又因为它们均没有蛹期，其变态类型属于不完全变态，所以又称为半变态类 Hemimetabola。包括直翅目、半翅目等 17 个目。

（2）内翅部 Endopterygota。昆虫进化的下 1 个主要步骤是完全变态的发展，也是出现在上石炭纪之前，这些昆虫属于内翅部 Endopterygota。内翅部的昆虫属于完全变态，有明显的幼虫、蛹以及成虫期，在高龄幼虫期，翅芽在外面不明显，翅组织完全是在体内发育的，到蛹期才出现。包括鞘翅目、膜翅目等 11 个目。

昆虫纲高级阶元的分类及各类群之间的亲缘关系目前尚无完全统一的观点，不同的学者观点各异，需要进一步深入研究。

交互联系：判断对错

1、六足总纲等同于昆虫纲

2、六足总纲等同于广义昆虫纲

3、六足总纲包括内口纲和昆虫纲两个纲

4、六足总纲包括内口纲和狭义昆虫纲两个纲

5、内口纲是最原始的，包括原尾目、双尾目和弹尾目三个目

6、最原始的目是原尾目

7、狭义昆虫纲分为古翅次纲和新翅次纲两个次纲

8、狭义昆虫纲分为无翅亚纲和有翅亚纲两个亚纲

9、有翅亚纲的昆虫都有翅

10、无翅亚纲的昆虫都是原生无翅

11、古翅次纲的翅不能折叠在背上

12、蜻蜓和蜉蝣属于古翅次纲

13、大部分昆虫都属于新翅次纲

14、外翅部是指昆虫幼期阶段其翅芽在体外发育，明显可见

15、六足总纲共有 35 个目级分类单元

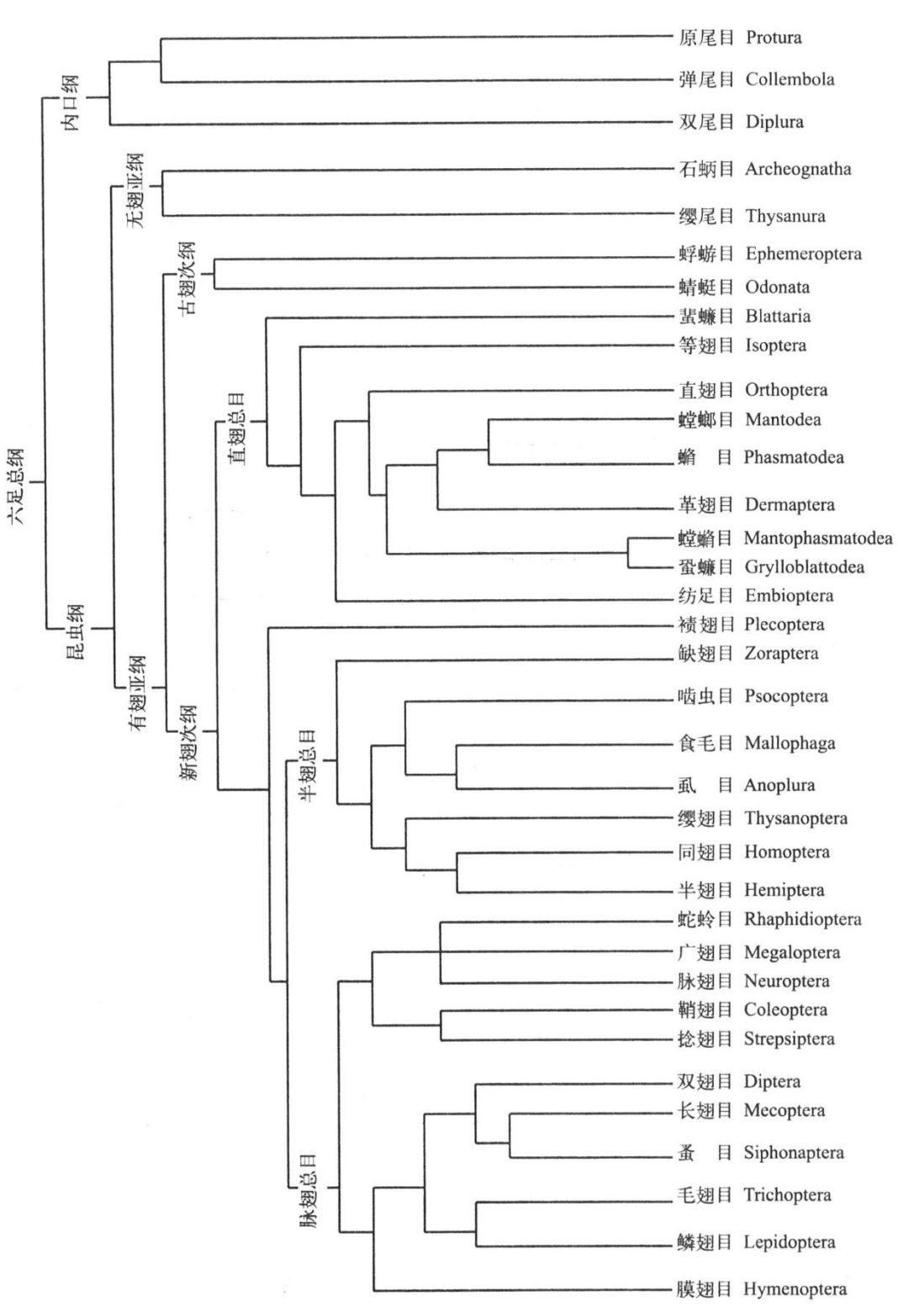


图 8-1-1 六足总纲系统发育图（仿彩万志）

第二节 内口纲的分类

六足总纲共有 35 个目，各目种类数量多少不一，生活习性各异。鳞翅目、鞘翅目等由于种类多，分类复杂，又与农业生产存在着密切的联系，因而另立一章单独介绍。本节介绍原尾目等 3 个原始类群。

本纲包括原尾目、弹尾目和双尾目。

1、原尾目 Protura



图 8-2-1 原尾虫

通称原尾虫，在分类上简称为“蚖”。

体微小，细长，0.5-2 毫米，白色或无色。口器内藏式；无眼，无触角，有一对“伪单眼”(触角遗迹)。前足特别长，有触觉功能；跗节 1 节，爪 1 个。腹部 12 节，无尾须，1-3 节各有一对退化腹足。

原尾虫终生在土壤中渡过，主要以寄生在植物根须上的菌根菌为食，同时也是捕食性昆虫猎取的对象。发育过程中有随着蜕皮次数的增多而腹部节数增加的现象，称之为增节变态。

全世界已知 649 种，我国记录 164 种。

插入交互：腹部节数能无限制增加否？

2 、弹尾目 Collembola





图 8-2-2 跳虫

通称“跳虫”，在分类上简称为“蛛”。

体长大多为 1~3mm，最长可达 10mm，身体呈圆筒形、球形、扁平形等各种各样，表皮柔软，光滑或生有小的颗粒、瘤状突起，有的生有毛、鳞片。头具触角，4 节，少数 5 节或 6 节；无真正的复眼；单眼有或无，最多可达 8 个；口器内藏式咀嚼式。腹部 6 节，第 1、第 3 和第 4 腹节上分别生有腹管（或称粘管）、握弹器和弹器 3 种特化的附肢（图 8-2-2）。

弹尾虫分布很广，从赤道到两极的附近（如南纬 83º 的南极），从平原至海拔 6 400m 的高山，几乎任何类型的栖息地都有跳虫的存在。跳虫一般生活在潮湿场所，以腐殖质、菌类为主要食物，有些种类取食孢子、发芽的种子及活植物。也有栖息在水面，取食藻类；栖息在海滨，取食腐肉；极少数种类为肉食性。

跳虫主要营两性生殖，也有单性生殖。其变态类型为表变态，成虫期继续蜕皮。

全世界已知约 6000 种，我国约 200 种。

3．双尾目 Diplura





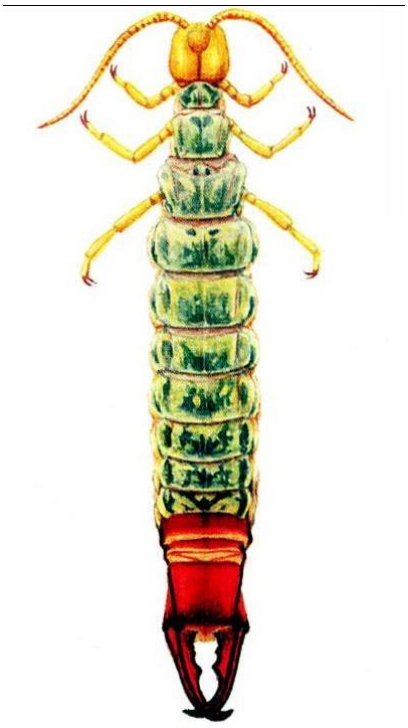






图 8-2-3 双尾虫

通常称双尾虫、铗尾虫，在分类上简称“虮”。

双尾虫是白色或乳白色、细长而扁平的小型节肢动物（2~5mm，少数种可达 50mm）。头呈圆形或椭圆形，无复眼和单眼；触角念珠状，多节；口器为内口式咀嚼口器，被头壳深深盖住。腹部 11 节，多数节上有成对的刺突和泡囊；尾须发达，丝状或钳状 （图 8-2-3）。

双尾虫是广泛分布的小型土壤动物，喜欢生活在阴暗潮湿的地方，一般生活在土表腐殖质层的枯枝落叶中、倒木下、腐烂的树干中、石缝内，有些生活在蚁穴和洞穴中，以活的微小土壤动物、微生物、植物根和动植物的尸体和碎屑作为食物。双尾虫变态类型为表变态，一生中不断地蜕皮，最多一生蜕皮可达 40 次左右。

全世界已知 800 余种，我国记录约 40 种。

第三节 昆虫纲（狭义）

体型差异很大，最小的昆虫只有 0.25mm 长，最大的体长可超过 300mm。体形也是千姿百态，但一般呈圆筒形。昆虫栖境很复杂，一般为陆生，栖息于植物上或表土下，取食于植物的根、茎、叶、花和果实；有的生活于室内，危害储藏物；有的寄生于人和脊椎动物体上，吸血传病；还有不少种类为水生，捕食鱼和水生动物。

昆虫的食性异常广泛， 48.2%是植食性的，28%是捕食性的，2.4%是寄生的，还有 17.3%是腐食性的。

昆虫具有各种习性，如趋光性、趋化性、趋温性、趋湿性，假死性、群集性、迁飞和扩散等，有的昆虫还具有拟态和保护色。

本节介绍石蛃目等 24 个比较简单的类群。

一、无翅亚纲

本亚纲所包括的昆虫种类均属原生无翅，体小而柔弱，表变态，体躯上保留着一些昆虫的原始构造。

4、石蛃目 Archaeognatha







图 8-3-1 石蛃

原始无翅昆虫，中文俗称石蛃，简称蛃，英文为 bristletails，该目昆虫适应能力很强，全世界都有分布。

石蛃是中、小型昆虫，体表常密被形状多样的鳞片。复眼大，左右接触；触角长丝状，常 30 节以上；下口式口器咀嚼式，外露；下颚须 7 节，很发达；下唇须 3 节，长而明显。胸部 3 节，前胸稍狭窄，无翅；3 对胸足形状较相似，分别由亚基节、基节、转节、股节、胫节和 3 个跗节组成，具爪 1 对。腹部共 11 节，腹部 2—9 节有成对的刺突；尾须长，有长中尾丝。

主要栖息在阴湿处，如苔鲜和地衣上、石缝中、靠近海边的岩石上。食性以植食为主，如腐败的植物、菌类等，也有个别取食动物性产品。石蛃的变态属于表变态，初孵幼虫的体形与成虫基本相似，随着不断地蜕皮，仅在个体增大、性器官的成熟、触角及尾节的增长方面有些变化。寿命长，可达 3 年。

全世界已报道 65 属约 250 种。光角蛃科（Meinertellidse）多数分布在南半球，我国现今尚未发现该科种类。石蛃科(Machilidae)大部分种类分布在北半球，分 3 亚科。我国现已发现 5 属 12 种，如：浙江跳蛃(*Pedetontus* (V.) *zhejiangensis* Xue et Yin)，分布于浙江省天目山。

5．衣鱼目（Zygentoma ）

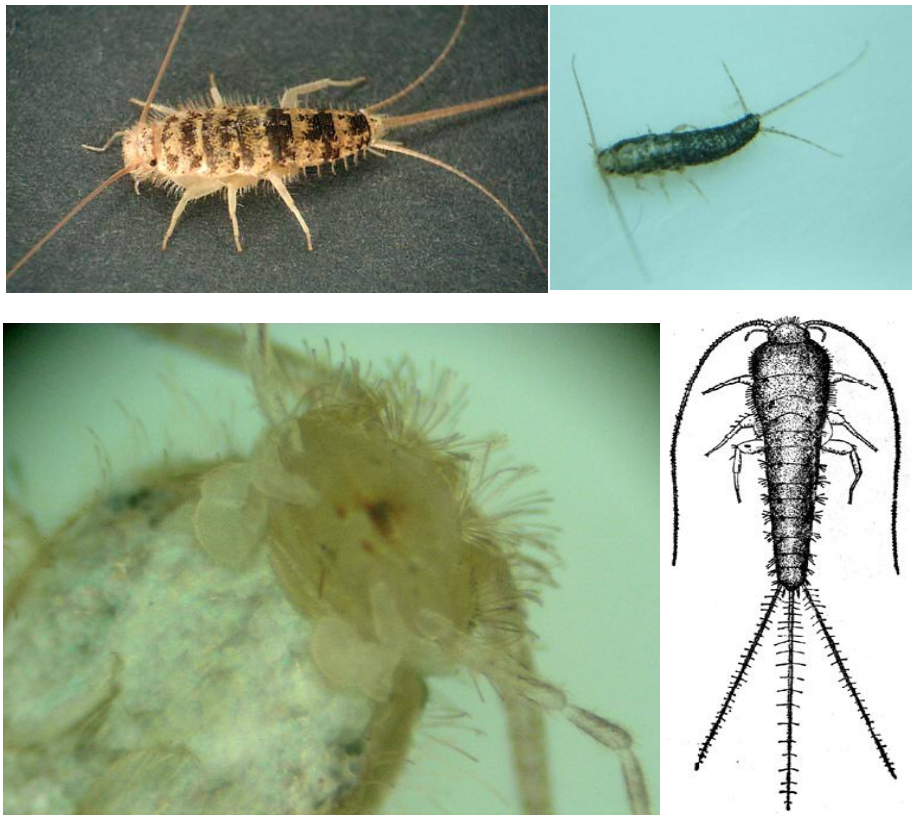


图 8-3-2 衣鱼目

衣鱼目又称缨尾目（Thysanura），原始无翅昆虫，中文俗称为衣鱼、家衣鱼，英文为 silverfish，firebrats。

体细长，体长 10-20mm，柔软，被有鳞片。咀嚼式口器，正常，外露；复眼退化，互不相连；触角长，丝状，30 节以上。原始无翅；胸足跗节 2-5 节，爪 2-3 个。腹部 11 节，多数腹节具刺突和泡囊，具一对长尾须和一条中尾丝。

多数生活在野外，少数生活在室内。野外的以腐植质、菌类、地衣、苔藓等为食，室内的以谷类、浆糊、纸张、书籍及丝织品等为食，是重要的家庭害虫。衣鱼的变态类型也是表变态，末期幼虫到性成熟亦须经过较长的生长期，共需蜕皮 13 次，即使性成熟后仍继续蜕皮，最多可达 60 次。衣鱼快速逃跑时多为横向动作。

全世界广布，迄今已知 3 科约 250 种。我国记载 5 种 1 亚种，其中土衣鱼科 4 种和 1 亚种。

二、有翅亚纲

有翅亚纲包括昆虫纲中的绝大多数种类。其中大多数具翅，少数种类因适应生活环境而翅发生次生性退化。口器类型多样化，有咀嚼式、刺吸式、锉吸式、虹吸式、舐吸式等类型。成虫期腹部除外生殖器和少数种类具尾须外，无其它附器。变态类型可分为 3 大类，即原变态、不全变态和全变态。按翅的发育形式，原变态和不全变态属外生翅类（外翅部），全变态属内生翅类（内翅部）。其中许多种类为农林业、畜牧业、医学的重要害虫，有的则为益虫，因而与人

类关系密切。

6．蜉蝣目 Ephemeroptera（Ephemerida）



图 8-3-3 蜉蝣目昆虫

通称蜉蝣或蜉。体中小型，柔软纤弱。头部可作自如活动，触角短，刚毛状，复眼发达，单眼 3 个，口器咀嚼式，较退化。前、后胸较小，中胸显著；翅膜质，三角形，后翅明显小于前翅，静息时竖立，不能折叠；翅脉网状。足细弱，雄虫前足特别长。腹部 l0 节，第 11 节退化或与第 10 节愈合，腹末有尾须 1 对，细丝状，多节，有时还有 1 条第 11 节背板延长形成的

中尾丝。

成虫产卵于水中，幼期阶段生活于水中（称为稚虫），对水质要求很高，因而是良好的水质指示生物。稚虫腹节侧面生有 7 对叶状气管鳃，在水中主要取食藻类，但它本身又是淡水鱼类的重要饲料。蜉蝣一生经历卵、稚虫、亚成虫和成虫四个时期，这种变态类型称为原变态。亚成虫在形态方面与成虫一致，但翅颜色较暗淡，透明度低，性器官还没完全发育成熟，再次蜕皮后变为成虫，翅透明度高，鲜亮有光泽，具备生殖能力。蜉蝣的成虫生命短暂，仅能生存数小时至 1 周左右，成语“朝生暮死”即来源于蜉蝣短暂的生命。成虫具趋光性和群飞交尾习性。

该目全世界已知约 3000 多种，我国记载有 360 余种。

7．蜻蜓目(Odonata)










图 8-3-4 蜻蜓

通称蜻蜓和豆娘，英文名 Dragonfly。

体细长，一般中至大形，常具鲜艳色泽。复眼发达，几乎占据头的大部；单眼 3 个，生于两复眼间；触角短小，刚毛状；口器咀嚼式。前胸很退化，中、后胸结合紧密（称合胸）、强壮，侧板发达，向前倾斜；翅膜质，分布有发达的网状翅脉，前缘近端部有翅痣。腹部细长，圆筒状，10 节，腹末有 1 对不分节的尾须。雄虫生殖孔开口在第 9 腹板后方，交尾器位于腹部第 2、3 节腹板间的一个凹型生殖窝内，窝后方与阳茎囊相通，雌雄交尾时连接成环状（超链接到第第六章第 2 节，6）。

半变态，成虫多在飞翔中点水产卵。稚虫水生，称水蚤，口器与成虫差异很大，下唇延长成捕获器官。成虫和稚虫均为捕食性，成虫多捕食飞行中的蚊、蝇等，稚虫在水中捕食。

本目昆虫可以分两个亚目：

差翅亚目：体大，后翅稍大于前翅，翅基非柄状，休息时平放；蜻蜓类。
束(均)翅亚目：体细长，前后翅相似，翅基狭窄，形成翅柄，休息时竖立；豆娘类。
该目全世界已知种类超过 6000 种，我国已知约 800 种。

8．襀翅目（Plecoptera）





图 8-3-5 石蝇

通称石蝇，英文名 Stone fly，是一类较古老的原始昆虫，因常栖息于溪边的石面上而得名。

小至中形，体软而略扁。头部宽，触角长丝状，复眼发达，单眼 2～3 个或缺如；口器咀嚼式，较退化。前胸发达，方形，可活动；翅膜质，前翅一般狭长，后翅臀区发达，平时平放在背上；翅脉多，中脉与肘脉间多横脉；足细长，腿节侧扁，跗节 3 节，具 2 爪及爪间突。腹部 11 节，末节极小，腹末有尾须 1 对，多节长丝状或短小不分节。

半变态，稚虫水生，生活于流动的湖水和急流中的石下，形状似成虫，但具发达的咀嚼式口器，主要捕食蜉蝣稚虫、摇蚊幼虫等其它水生昆虫，但也有的植食性。稚虫对水质变化敏感，无法忍受水污染，所以有襀翅目昆虫出现的地方（无论是溪流还是静止水域）均标示当地水质良好或优质，是很好的水质指示生物。成虫飞翔力弱，多停息在繁殖场所附近的水流边缘、岩石、灌木、草丛等处，取食植物叶片。

该目全世界已知约 3500 多种，我国记载有 500 余种。

9．蜚蠊目(B1attaria)





图 8-3-6 蟑螂

俗称蟑螂、地鳖等，英文名 Cockroaches。

小至大型，体扁平，椭圆形，黄褐色或黑色。头小，隐藏在前胸背板下方；咀嚼式口器；复眼发达，肾形，单眼 1 对；触角长丝状。前胸背板发达，常为梯形或椭圆形；前翅革质，后翅膜质，臀区大，有的雄虫翅发达，雌虫翅退化；足长而多刺，基节宽大，胫节细长，善于疾速行走。腹部宽扁，l0 节，有分节的短小尾须 1 对。

渐变态，适应能力强。卵生或卵胎生，卵常包藏在卵鞘内，排列成行。多数种类性喜黑暗，怕光，多生活于砖石下，岩缝、树洞中或枯枝落叶、垃圾、杂草堆中。杂食性，主要取食各种腐烂的动植物，一些生活于室内的种类，则以各种食品、杂物以及粪便为食。不少种类在农业、仓储和医学、卫生防疫上（传播疾病）有重要意义。

该目全世界已知 4570 余种，我国记载有 420 余种。主要分布于热带、亚热带和温带地区。如美洲大蠊、中华真地鳖等。

10．螳螂目(Mantodea)





图 8-3-7 螳螂目昆虫

中文名：螳螂，刀螂；英文名：Mantis

体狭长，中至大形，多为绿、褐或灰色。头部呈三角形，活动自如；复眼大而突出，单眼 3 个；触角通常丝状；口器咀嚼式，上颚强大而坚硬。前胸显著狭长，能活动，颈状，中、后胸短宽；前足为典型的捕捉足，腿节及胫节下方有强刺，适于捕捉猎物，中、后足细长，适于行走；前翅革质，覆翅，后翅膜质、宽大、呈扇状，平叠在腹部上方。腹部 10 节，背板可见 9 节，具尾须 1 对，短而分节；产卵器很退化。

渐变态，陆地生活。卵产于卵囊内（又称螵蛸），卵囊附着在树枝等物体上。成、若虫均肉食性，捕食蝇类、叶蝉、蝗虫、鳞翅目幼虫等，是多种害虫的天敌。螳螂凶猛，有自残习性；部分种类的雌虫在交配过程中甚至会嚼食雄虫（https://www.bilibili.com/video/BV1vz411z71H/?spm_id_from=autoNext）。

螳螂有保护色和拟态的习性，最典型的是花螳，虫体的形状和颜色与花瓣一致，可以隐蔽自己，提高捕食成功率。



图 8-3-8 花螳的拟态

全世界已知约 2380 多种，主要分布于热带地区，中国记载有 170 多种。如中华螳螂。

11．竹节虫目 (Phasmida)









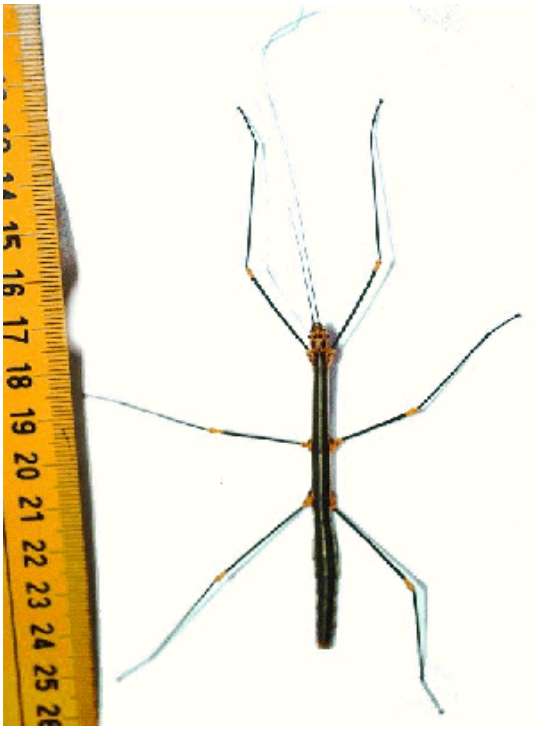




图 8-3-9 竹节虫目昆虫

通称竹节虫，简称蝽，英文名 Sticks。

中至大形，竹节状（称杆蝽）或叶片状（称叶蝽），多为绿或褐色。头小略扁，复眼小，单眼 2～3 个或缺如；触角丝状；口器咀嚼式。前胸较短，中、后胸长；有翅或无翅，有翅型前翅覆翅，后翅半覆翅，部分种类只有 1 对翅；足细长或宽扁，易折断，前足静止时前伸。腹部 l0 节，尾须 1 对，短小不分节，产卵器不发达。

渐变态，静止时栖息于植物上，具有发达的拟态与保护色，不易被发现。植食性，主要以各种树木、杂草为食，有时食害棉花等作物。有的种类进行孤雌生殖。

全世界已知 2850 多种，我国 360 余种，主要分布于东洋区和中南美地区。

12．等翅目(Isoptera)

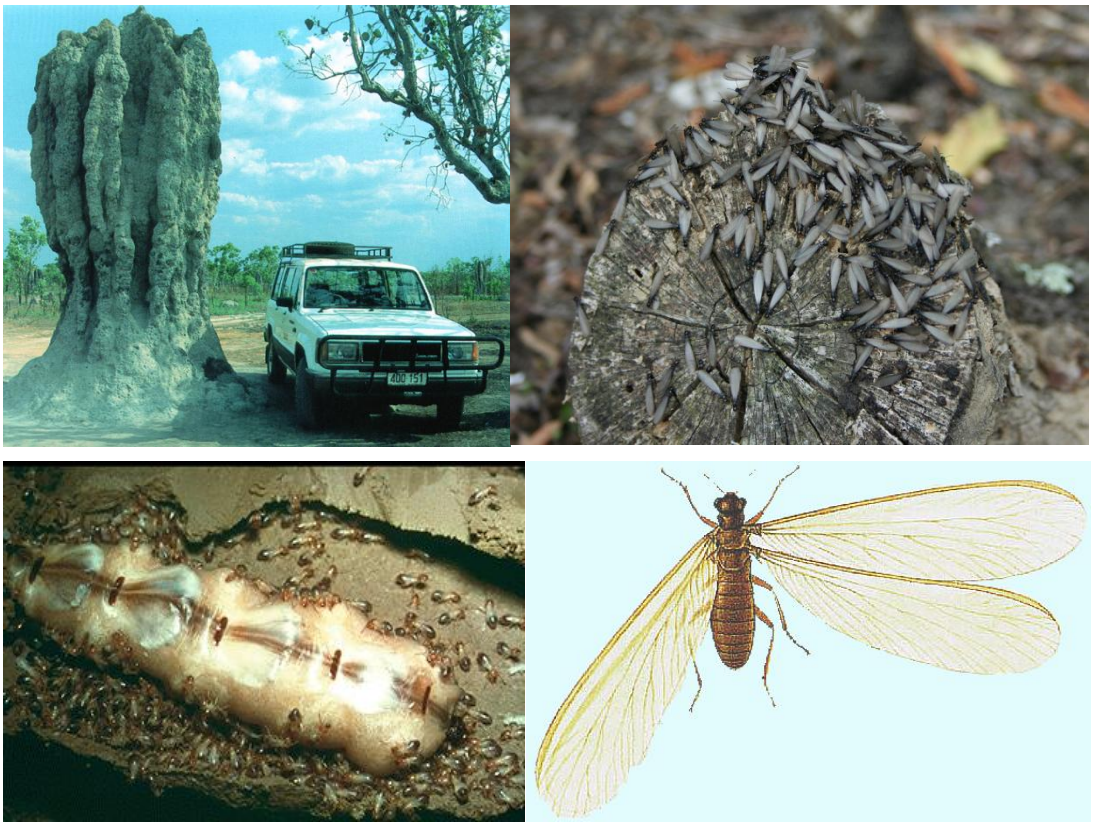




图 8-3-10 等翅目昆虫

中文统称白蚁，简称蜚，英文名 white ants。

小至中形，酷似蚂蚁，但身体柔软，多为暗色或乳白色。口器咀嚼式，触角念珠状。前、后翅形状、大小及脉序相似，所以称为“等翅”；翅有长翅型、短翅型和无翅型，翅基部有横缝，翅可沿此脱落。尾须短。

社会性昆虫昆虫，营穴居生活，一般在地下筑巢，有时会凸出于地面，形成大小不一的蚁塚。白蚁具有明显的社会分工，如工蜚、兵蜚、蜚后、雄蜚等；工蜚负责群体中大多数的工作，如觅食、管理储粮、照顾幼代和打理蚁巢等；兵蜚负责保卫巢穴，具有极大的头部和高度特化的上颚；生殖季节，白蚁产生有翅型，雄虫和雌虫飞到巢穴外面进行婚飞，交配完成后雌虫落到地面，翅沿翅缝脱落，入土做巢，建立新的种群。

白蚁主要以木材为食，在生态系中扮演重要的角色，负责分解死木、粪便或植物组织；木制家俱容易收到白蚁的危害，因而是重要的家庭害虫；少部分对农业有危害。

全世界已知 3000 多种，中国记录 540 多种。

13．纺足目(Embioptera)



图 8-3-11 纺足目昆虫

中文通称足丝蚁，英语 webspinners 或 footspinners。

体细长，扁平，头大，触角丝状或念珠状，复眼发达，单眼缺如，口器咀嚼式。雄虫翅狭长，多毛，雌虫无翅；前足发达，尤其第 1 跗节膨大，具丝腺，能纺丝织网，中足瘦小，后足腿节膨大，跗节 3 节。腹部 10 节，尾须 1 对。雄虫外生殖器常不对称。

渐变态，成、若虫多生活于树皮缝、蚁穴、白蚁巢等处的丝巢中。性活泼，喜隐蔽，行动迅速，昼伏夜出。植食性，多取食植物残渣及地衣、苔藓等。

该目全世界已知 460 余种，我国已记载 8 种，多分布于云南、广东、福建、台湾等省区。

14．螳蝽目(Mantophasmatodea)



图 8-3-12 螳蝽目昆虫

继 1914 年人类发现蛩蠊目以来的 80 多年时间里，人类于 2001 年第 1 次又发现了一个昆虫

的新目，2002 年 5 月正式发表时(发表于《Science》)，定名为 Mantophasmatodea，中文名为螳蝽目，以其既像螳螂又像竹节虫而得名，英文名 mantophasmas, gladiator。

体中小型。头下口式，口器咀嚼式；触角丝状，多节；复眼大小不一，无单眼。胸部每个背板都稍盖过其后背板；前胸侧板大，充分暴露；翅完全缺。腹部第 1 背板和第 1 基腹板明显，但短，两者均游离于后胸；第 1-8 腹气门位于侧膜上，具内部闭肌和外部开肌。

渐变态。捕食蜘蛛和其他昆虫；有自相残杀习性。夜间活动，已知种生活于热带非洲山顶的草丛中。

全世界已知 19 种，现生种类均分布于坦桑尼亚、纳米比亚、南非等地。中国在内蒙发现有该目化石昆虫，未发现现生种类。

15．革翅目(Dermaptera)















图 8-3-13 革翅目昆虫

中文名通称蠼螋和蝼螋，英文名：earwig。

体中型，狭长，扁平而坚硬，淡黄至黑色。头扁宽，前口式，“Y”形蜕裂线明显；复眼通常发达，缺单眼，触角一般丝状，口器咀嚼式。前胸背板大而扁平，近方形；前翅革质，末端平截状（外观马甲状），无翅脉；后翅膜质，半圆形，臀前区硬化，静止时折叠于前翅下，仅翅端部分外露；少数种类无翅；足发达，跗节 3 节，具爪 1 对。腹部 10 节，具尾须 1 对，并特化成坚硬而不分节的钳形尾铗。

渐变态。多栖息于野外石下、浅沟中、枯枝落叶或树皮下等潮湿场所。一般为杂食性，以其它昆虫或动物性干燥物质和植物花、芽、浆果等为食，也有寄生于蝙蝠或鼠类的种类。雌雄二型性显著，雄虫尾铗大且形状复杂，尾铗有防卫或猎获食物的作用。

全世界已知约 1970 种，我国已记载 310 余种。

16．蛩蠊目(Crylloblattodea)



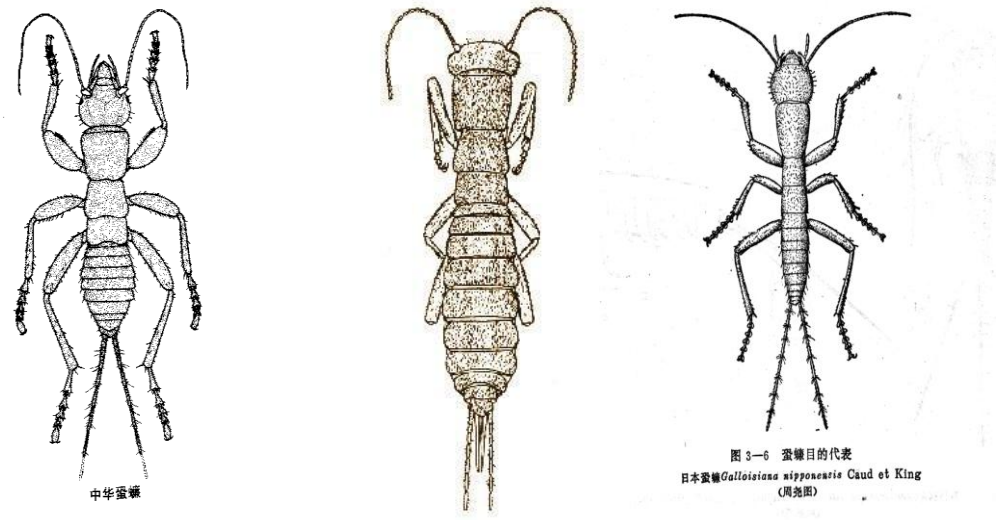


图 8-3-14 蛩蠊目昆虫

通称蛩蠊，以其既像蟋蟀又像蜚蠊而得名。

体细长，12-30mm，无翅。触角丝状，复眼小或退化，无单眼，口器咀嚼式，前口式。前胸发达，背板方形；3 对足相同，适于疾走，跗节 5 节，腹面具跗垫，末端具 2 爪。腹部宽短，背板 10 节，尾须细长，分节；雌虫具剑状产卵器。

渐变态。杂食性，夜间活动，喜低温，多分布在海拔 1500 一 6500m 的山地及高原靠近冰川和融雪地带的河湖附近，在苔藓和堆积物、石下或土中栖息，有些种类穴居。

全世界已知 1 科 5 属 29 种，我国已知 2 种，由王书永 1986 年首次发现于长白山：中华蛩蠊 *Galloisiana sinensis* Wang，2009 年又在陕西发现第二种：陈氏西蛩蠊 *Grylloblattella cheni* Bai，Wang et Yang 2009，均被列为国家一级保护动物。本目昆虫虽然少，但在昆虫纲的演化和系统发育上有重要的意义。

扩展阅读：昆虫纲国家级保护动物名录

昆虫纲 INSECTA				
双尾目	DIPLURA			
铗虮科	Japygidae			
伟铗虮	Atlasjapyx atlas		二级	
蛸目	PHASMATODEA			
叶蛸科#	Phyllidae			
丽叶蛸	Phyllium pulchrifolium		二级	
中华叶蛸	Phyllium sinensis		二级	

泛叶蝽	Phyllium celebicum		二级	
翔叶蝽	Phyllium westwoodi		二级	
东方叶蝽	Phyllium siccifolium		二级	
独龙叶蝽	Phyllium drunganum		二级	
同叶蝽	Phyllium parum		二级	
滇叶蝽	Phyllium yunnanense		二级	
藏叶蝽	Phyllium tibetense		二级	
珍叶蝽	Phyllium rarum		二级	
蜻蜓目	ODONATA			
箭蜓科	Gomphidae			
扭尾曦春蜓	Heliogomphus retroflexus		二级	原名“尖板曦箭蜓”
棘角蛇纹春蜓	Ophiogomphus spinicornis		二级	原名“宽纹北箭蜓”
缺翅目	ZORAPTERA			
缺翅虫科	Zorotypidae			
中华缺翅虫	Zorotypus sinensis		二级	
墨脱缺翅虫	Zorotypus medoensis		二级	
蛩蠊目	GRYLLOBLATTODAE			
蛩蠊科	Grylloblattidae			
中华蛩蠊	Galloisiana sinensis	一级		
陈氏西蛩蠊	Grylloblattella cheni	一级		
脉翅目	NEUROPTERA			
旌蛉科	Nemopteridae			
中华旌蛉	Nemopistha sinica		二级	
鞘翅目	COLEOPTERA			

步甲科	Carabidae			
拉步甲	Carabus lafossei		二级	
细胸大步甲	Carabus osawai		二级	
巫山大步甲	Carabus ishizukai		二级	
库班大步甲	Carabus kubani		二级	
桂北大步甲	Carabus guibeicus		二级	
贞大步甲	Carabus penelope		二级	
蓝鞘大步甲	Carabus cyaneogigas		二级	
滇川大步甲	Carabus yunanensis		二级	
硕步甲	Carabus davidi		二级	
两栖甲科	Amphizoidae			
中华两栖甲	Amphizoa sinica		二级	
长阎甲科	Synteliidae			
中华长阎甲	Syntelia sinica		二级	
大卫长阎甲	Syntelia davidis		二级	
玛氏长阎甲	Syntelia mazuri		二级	
臂金龟科	Euchiridae			
戴氏棕臂金龟	Propomacrus davidi		二级	
玛氏棕臂金龟	Propomacrus muramotoae		二级	
越南臂金龟	Cheirotonus battareli		二级	
福氏彩臂金龟	Cheirotonus fujiokai		二级	
格彩臂金龟	Cheirotonus gestroi		二级	
台湾长臂金龟	Cheirotonus formosanus		二级	

阳彩臂金龟	Cheirotonus jansoni		二级	
印度长臂金龟	Cheirotonus macleayii		二级	
昭沼氏长臂金龟	Cheirotonus terunumai		二级	
金龟科	Scarabaeidae			
艾氏泽蜣螂	Scarabaeus erichsoni		二级	
拜氏蜣螂	Scarabaeus babori		二级	
悍马巨蜣螂	Heliocopris bucephalus		二级	
上帝巨蜣螂	Heliocopris dominus		二级	
迈达斯巨蜣螂	Heliocopris midas		二级	
犀金龟科	Dynastidae			
戴叉犀金龟	Trypoxylus davidis		二级	原名“叉犀金龟”
粗尤犀金龟	Eupatorus hardwickii		二级	
细角尤犀金龟	Eupatorus gracilicornis		二级	
胫晓扁犀金龟	Eophileurus tetraspermexitus		二级	
锹甲科	Lucanidae			
安达刀锹甲	Dorcus antaeus		二级	
巨叉深山锹甲	Lucanus hermani		二级	
鳞翅目	LEPIDOPTERA			
凤蝶科	Papilionidae			
喙凤蝶	Teinopalpus imperialism		二级	
金斑喙凤蝶	Teinopalpus aureus	一级		
裳凤蝶	Troides helena		二级	

金裳凤蝶	Troides aeacus		二级	
荧光裳凤蝶	Troides magellanus		二级	
鸟翼裳凤蝶	Troides amphrysus		二级	
珂裳凤蝶	Troides criton		二级	
楔纹裳凤蝶	Troides cuneifera		二级	
小斑裳凤蝶	Troides haliphron		二级	
多尾凤蝶	Bhutanitis lidderdalii		二级	
不丹尾凤蝶	Bhutanitis ludlowi		二级	
双尾褐凤蝶	Bhutanitis mansfieldi		二级	
玄裳尾凤蝶	Bhutanitis nigrilima		二级	
三尾褐凤蝶	Bhutanitis thaidina		二级	
玉龙尾凤蝶	Bhutanitis yulongensisn		二级	
丽斑尾凤蝶	Bhutanitis pulchristriata		二级	
锤尾凤蝶	Losaria coon		二级	
中华虎凤蝶	Luehdorfia chinensis		二级	
蛱蝶科	Nymphalidae			
最美紫蛱蝶	Sasakia pulcherrima		二级	
黑紫蛱蝶	Sasakia funebris		二级	
绢蝶科	Parnassidae			
阿波罗绢蝶	Parnassius apollo		二级	
君主娟蝶	Parnassius imperator		二级	
大斑霾灰蝶	Maculinea arionides		二级	
秀山霾灰蝶	Phengaris xiushani		二级	

17．缺翅目(Zoraptera)

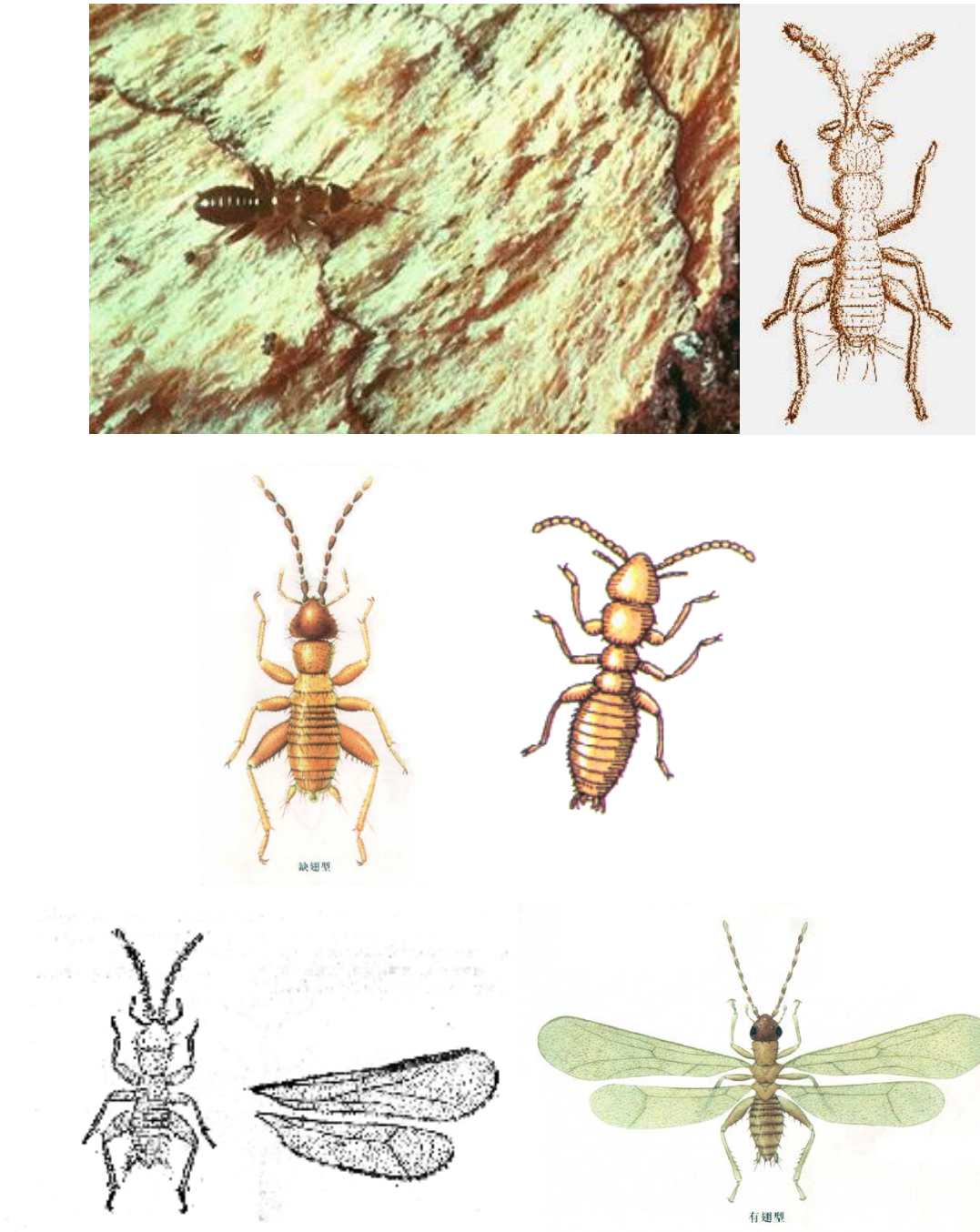


图 8-3-15 缺翅目昆虫

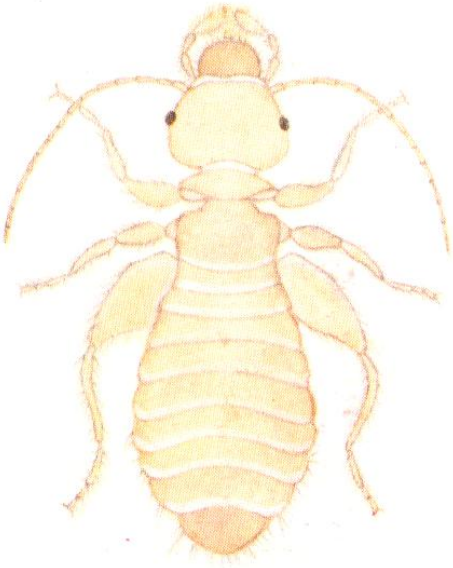
通称缺翅虫。

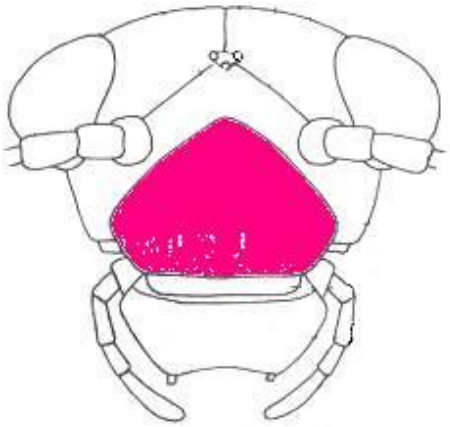
体微小，扁平，成虫体长一般在 1.5~2.5mm。口器咀嚼式，触角念珠状，9 节；无翅个体无复眼，有翅个体有复眼和单眼。胸部长，分节明显，胸足发达，后足腿节粗壮；具有翅型和无翅型个体，有翅者翅狭长，翅脉退化，翅易脱落并残留翅基。腹部 10 节，较短，具尾须 1 对，不分节。

渐变态。陆生，有群居习性。有翅个体成熟后翅即脱落，脱翅后的成虫隐藏在树皮或腐木下生活，取食真菌孢子和小型节肢动物，主要分布在热带雨林中。

全世界仅知 39 种，我国由黄复生 l974 年首次报道，目前已发现 3 种：中华缺翅虫和墨脱缺翅虫，均分布于西藏东南部，纽氏缺翅虫分布于台湾。中华缺翅虫和墨脱缺翅虫均是国家二级保护动物。本目是一个古老而特化的类群，对于昆虫的演化具有重要的意义。

18．啮虫目(Corrodentia)

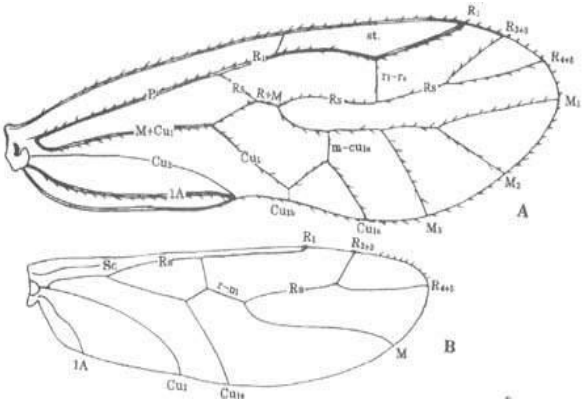












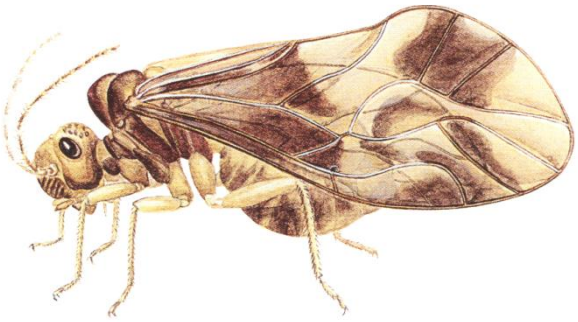


图 8-3-16 啮虫目昆虫

通称啮虫或书虱。

体微小而脆弱，体长 1.5~5mm。头部较发达，可自由活动，口器咀嚼式，唇基大而突出，下口式；复眼发达，有翅型单眼 3 个，无翅型单眼缺如；触角长丝状。有翅型前胸狭缩成颈状，翅膜质，发达，屋脊状覆于腹部，翅脉简单；跗节 2 或 3 节。腹部 10 节，无尾须，外生殖器一般不显著。

渐变态。多数种类生活在树干或枯木上，也有的生活在室内或动物巢穴中，取食书籍、谷物、动物皮毛及动植物标本等，少数种类捕食介壳虫及蚜虫等。

全世界已记载近 5600 种，我国已知有 1700 余种。

19．食毛目(Mallophaga)

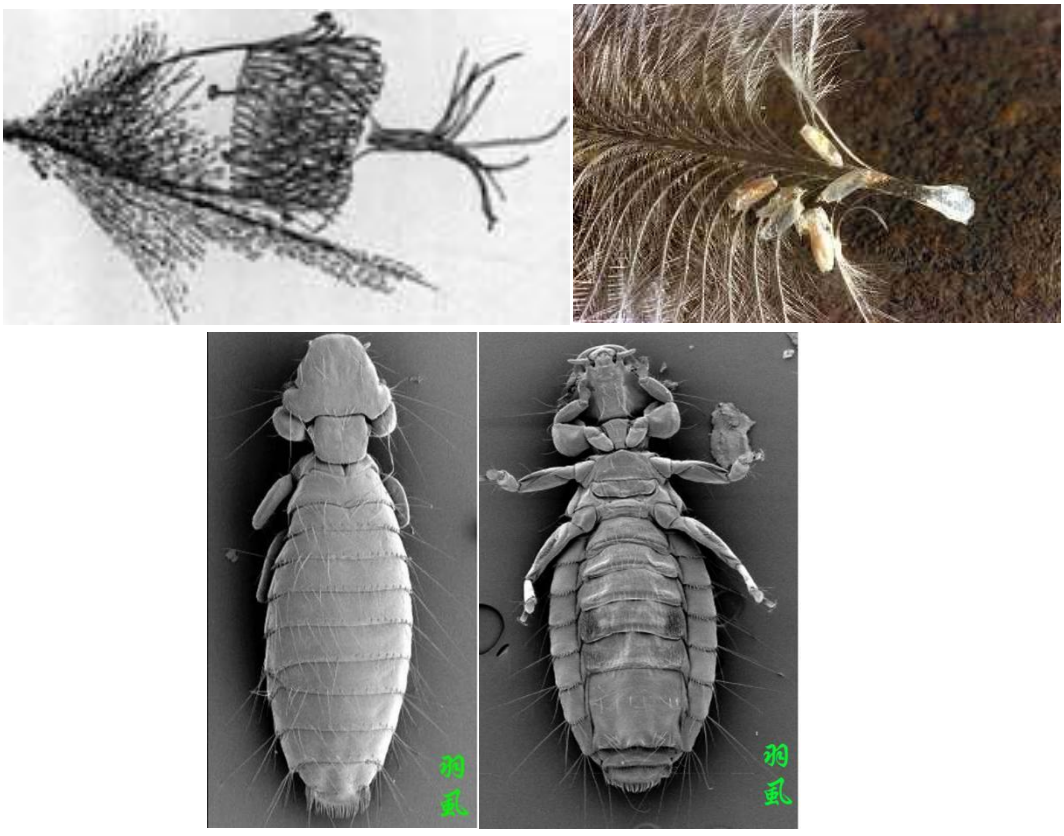


图 8-3-17 食毛目昆虫

中文俗称羽虱、鸟虱、鸡虱，英文 bird lice、chewing lice 或 biting lice。

体小形，长形或椭圆形而扁平，无翅。头大而扁，触角短小，3～5 节；复眼小或退化，无单眼；口器为特化的咀嚼式。前胸小，中、后胸愈合；足粗短，攀握式，跗节 1～2 节或缺，具 l 或 2 爪。腹部 11 节，一般可见 8～9 节，无尾须，雌虫无产卵器。

渐变态。一般寄生于鸟类，少数寄生于哺乳动物体外，取食羽毛和皮肤及其分泌物。该目全世界已知有 4500 余种和亚种，我国记录有 930 余种。

20．虱目(Anoplura)

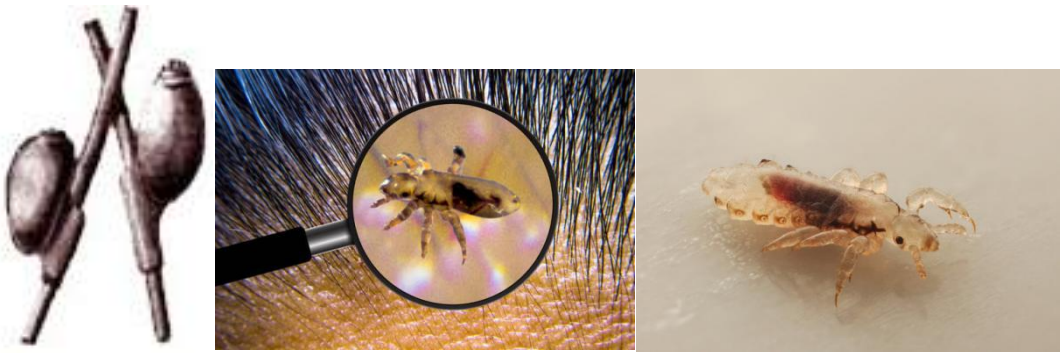


图 8-3-18 食毛目昆虫

中文俗称虱子，包括体虱、头虱、阴虱、兽虱等，英文名 sucking lice。

体小，扁平无翅。头略呈圆锥形，触角短小，3～5 节；复眼退化或消失，无单眼；口器刺吸式，具不分节的喙，喙的前端开口具微齿列，口器不用时缩入头内。胸部狭小，胸节多愈合；足粗短，攀握式，跗节 1 节，末端具 1 强大的弯向内侧的爪，与胫节端部的突起钳合以夹持毛发。腹部 9 节，无尾须。

渐变态。与食毛目近缘，终生外寄生于哺乳动物及人体上，吸食血液。其中人虱因寄生环境不同而分头虱、体虱和阴虱，其专化性很强。虱可以传播人与动物的多种疾病，是卫生害虫。

全世界已知约 500 种，我国已知 100 种左右。

21．广翅目(Megaloptera)





图 8-3-19 广翅目昆虫

因部分种类具有大翅而得名，包括泥蛉 dobsonflies、鱼蛉 fishflies、齿蛉 alderflies 等。

体大型。触角长，口器咀嚼式，雄性上颚特别发达；复眼大。前胸背板大，方形；前翅大，后翅臀区扩大；跗节 5 节。无尾须。.

完全变态。幼虫水生，前口式咀嚼式口器，胸足 3 对，发达，腹侧具有 7～8 对足状气管鳃。幼虫性活泼，生活于池塘及静流的水中，或急流中的石下，主要捕食其它小虫。成、幼虫多为淡水鱼类的饲料。

全世界已知 340 余种，我国已知 140 多种。

22．蛇蛉目(Rhaphidioptera)

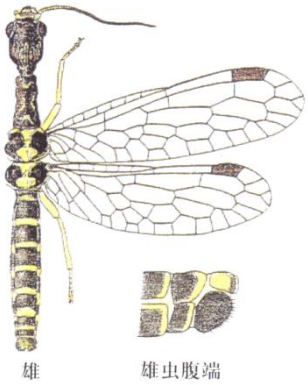










图 8-3-20 蛇蛉目昆虫

中文通称蛇蛉，英文 snakeflies。

体细长，中到大型，多为褐色或黑色。头部长，后端常狭缩变细，呈三角形；复眼发达，单眼 3 个或缺如；触角丝状；口器咀嚼式。前胸延长呈颈状，上翘似蛇，故名蛇蛉；翅狭长，膜质，翅脉网状，前、后翅相似。腹部 l0 节，无尾须；雄虫尾端具肛上板和抱握器，雌虫具长针状产卵器。

完全变态，成虫和幼虫均肉食性。成虫多发生在森林地带中的草丛、花和树干等处捕食其它昆虫。幼虫多树栖，常在松、柏等松散的树皮下捕食其它昆虫。

全世界已知 220 余种，我国已知 21 种，另有 22 种化石种。

23．长翅目(Mecoptera)





图 8-3-21 长翅目昆虫

雄虫外生殖器常膨大成球形，并似蝎尾状上举，故中文名通称蝎蛉，英文名 scorpionflies。

体中型，体细长略侧扁。头部向下延长成喙状，口器咀嚼式，位于喙端部；复眼发达，单眼 3 个或缺如；触角长丝状。足多细长，基节尤长，跗节 5 节；翅狭长、膜质，前、后翅大小、形状和翅脉相似，少数种类翅退化或消失。腹部 10 节，尾须短小、不分节。雄虫外生殖器

常膨大成球形，并似蝎尾状上举。

完全变态，幼虫蠋型，与鳞翅目幼虫类似。成、幼虫一般肉食性或腐食性，捕食节肢动物或软体动物。少数种类也取食花蜜、花蕊、果实及苔藓等。

全世界已知 680 种左右，多分布于亚热带和温带，少数产于热带，我国已记载 220 余种。

24．毛翅目(Trichoptera)

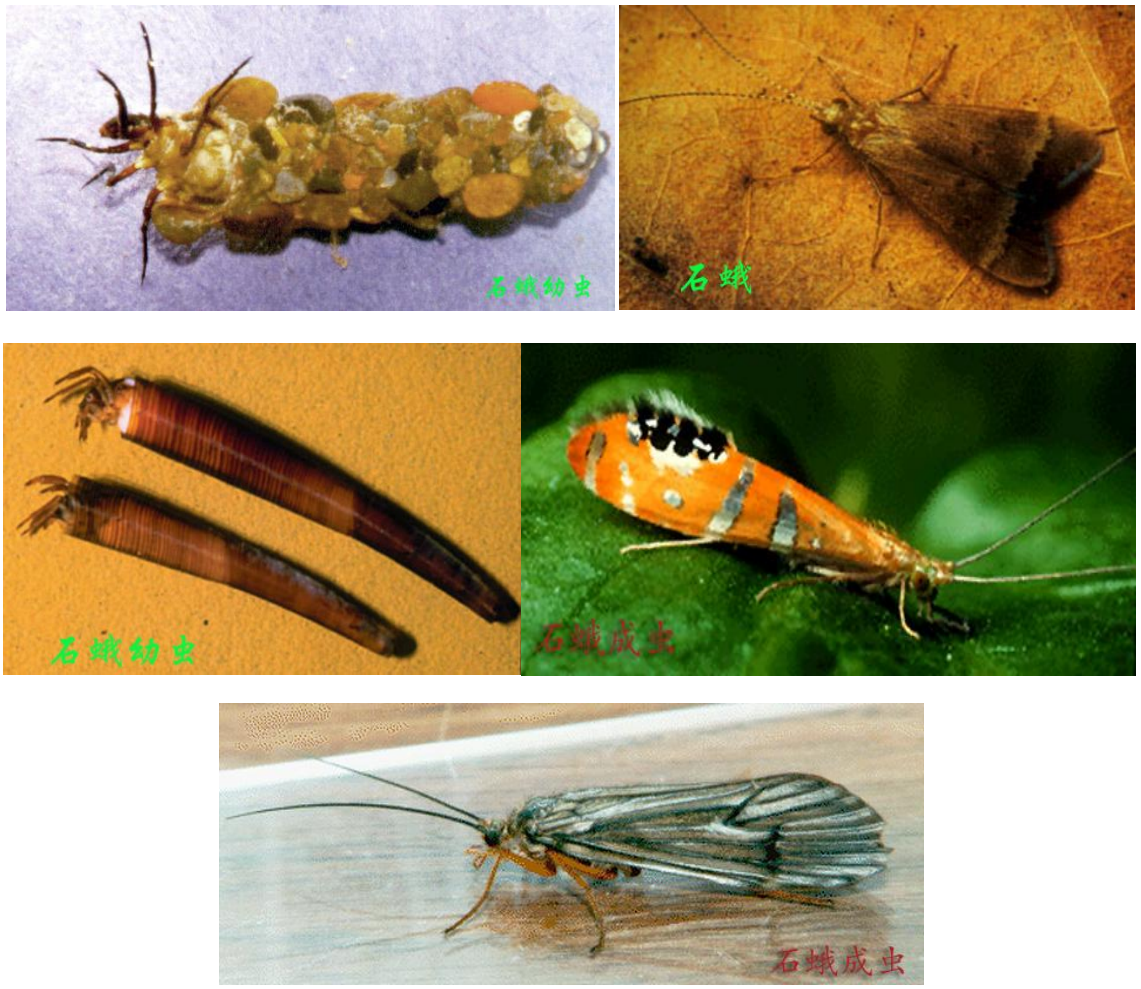


图 8-3-22 毛翅目昆虫

通称石蛾(成虫)和石蚕(幼虫)。

小至中型，外形似蛾类。头部下口式，口器咀嚼式，但常退化，无咀嚼能力；触角细长、丝状；复眼发达，单眼 3 个或缺如。翅面上密布细毛，翅脉接近假想脉序；休息时翅呈屋脊状覆于体背；足较细长，适于疾走，胫节具中距和端距，跗节 5 节，具爪 1 对。腹部 l0 节，无尾须。

完全变态，幼虫蠋型或衣鱼型。多数种类水生，偏爱较冷的无污染水域，生态学忍耐性相对较窄，是水质好坏良好的指示生物。少数陆栖，生活于树木基部的苔藓内。幼虫可吐丝缠连小枝、碎叶、砂等做巢筒匿居，或以纯粹的丝作成圆锥状的网或薄弱的隧道，取食顺水流经过的食物。成虫多在夜间近水处活动，有趋光性。幼虫为淡水鱼的食饵，少数种类为害稻苗根部。

全世界已知约 12800 余种，我国记载有 1100 余种。

插入：能够作为水环境指示生物的昆虫有哪些？

25．捻翅目(Strepsiptera)



图 8-3-23 捻翅目昆虫

此类昆虫的前翅像用纸搓成的捻子而得名，中文通称捻翅虫，简称蝠，英文名 twisted wing insects。

体微小，雌雄异型。雄虫体长约 1.3～4.0mm，头宽，复眼大而突出，无单眼；口器退化、咀嚼式；触角 4～7 节，形状多变异，常自第 3 节起呈扇状和分枝状。前翅退化成棒状，称伪平衡棒，后翅宽大，扇状。腹部 l0 节，无尾须。雌虫无翅，体长 2～30mm，蛆形，终生营内寄生，不离开寄主；头小，常与胸部愈合，触角、复眼及单眼均消失，口器退化。腹部膜质、袋状、分节不明显。

完全变态，营自由生活或内寄生生活，多寄生于直翅目、半翅目、同翅目、膜翅目等昆虫体内。发育至成虫后，雌虫仍留寄主体内。雄虫羽化后不取食，生命短促，飞行觅偶，与寄主体内的雌虫交配。雌虫头胸部扁平而硬化，从寄主腹部钻出暴露体外，以其头、胸部之间处与雄虫交配受精。

全世界已知种类约 600 多种，我国记载有 27 种。

26．蚤目(Siphonaptera)

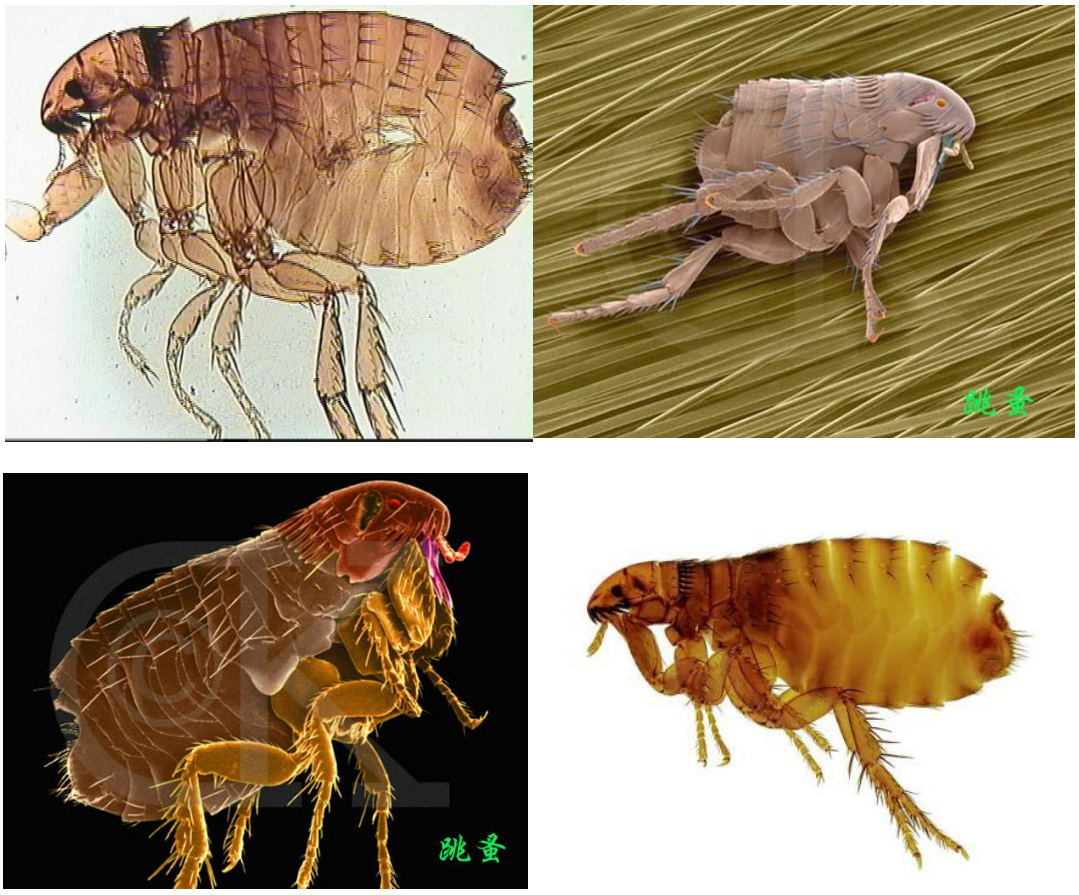


图 8-3-24 蚤目昆虫

是昆虫纲较小的目，也是十分特化的目，俗称虼蚤或跳蚤，简称蚤，英文名 fleas。

体微小，无翅；体长 1～6mm，体侧扁，体壁骨化，黄至深褐色。头小，与胸部密接；无复眼，单眼 2 个或退化；触角短小，口器刺吸式；足粗壮，后足跳跃式，跗节 5 节。腹部 l0 节，分节明显，雄虫有 1 对抱握器。

完全变态。成虫寄生于鸟类和哺乳动物体上吸血，行动迅速，善弹跳；卵多产于寄主的粪便、堆积物或厩肥等肮脏场所，家蚤则产卵于室内地板缝隙与地面隐蔽物下面。幼虫蛆形、白色，体扁平，体上有长毛，触角 1 节，口器咀嚼式，自由生活，取食有机质。蛹为裸蛹，蛹外有茧。幼虫期及蛹期极短，成虫期长。许多种类的成虫能传播鼠疫和皮肤病等。

全世界已知 2500 多种及亚种，我国记载有 700 多种。

27．脉翅目 （Neuroptera）





图 8-3-25 脉翅目昆虫

包括草蛉 lacewings、蚁蛉 antlions、螳蛉 mantispids 等，英文统称为 nerve winged-insects。

小至大型。口器嘴嚼式；触角细长，多节；复眼发达。前胸短小；翅两对均为膜质、透明，大小及形状相似，翅脉网状，翅前缘有一列横脉。

完全变态。成虫与幼虫均为肉食性，其中的草蛉、粉蛉是重要的害虫天敌。卵多为长卵形，草蛉科昆虫的卵具长丝质柄。

本目是重要的天敌类昆虫，全世界已知 20 科 5700 多种，我国已知 14 科 790 余种，常见的如草蛉科、螳蛉科、褐蛉科、蚁蛉科、蝶角蛉科等。

交互练习

1. 下列昆虫中,原生无翅的是【多选】
A 石蛃目 B 衣鱼目 C 虱目 D 蚤目

2. 下列昆虫,能用来作为水质好坏指示生物的是【多选】

A 蜻蜓目 B 蜉蝣目 C 襀翅目 D 毛翅目

3. 下列昆虫,哪些是国家一级保护动物【多选】

A 中华蛩蠊 B 陈氏西蛩蠊 C 中华缺翅虫 D 墨脱缺翅虫

4. 石蝇是哪种昆虫的别称?【多选】

A 襀翅目 B 毛翅目 C 蜉蝣目 D 蛩蠊目

5 能够破坏木制家具的昆虫是【多选】

A 等翅目 B 白蚁 C 蚂蚁 D 革翅目

6. 最晚发现的目是哪一个【多选】

A 竹节虫目 B 螳螂目 C 螳脩目 D 蛩蠊目

7. 能够利用足来吐丝的昆虫是【多选】

A 竹节虫目 B 纺足目 C 蜘蛛 D 革翅目

8. 书虱是哪一种昆虫的别称?【多选】

A 啮虫目 B 食毛目 C 虱目 D 缺翅目

9. 以下哪个目是重要的昆虫天敌类群?【多选】

A 广翅目 B 蛇蛉目 C 长翅目 D 脉翅目

10 头胸类似蛇的昆虫是哪个目【多选】

A 广翅目 B 蛇蛉目 C 长翅目 D 脉翅目

11 外形类似蝎子的是哪一个目【多选】

A 广翅目 B 蛇蛉目 C 长翅目 D 脉翅目

12 幼虫水生的昆虫是哪一个目【多选】

A 广翅目 B 蛇蛉目 C 长翅目 D 脉翅目

13 寄生在其它昆虫身上的是哪一个目【多选】

A 虱目　B 蚤目　C 捻翅目　D 脉翅目

14　以下哪些是卫生害虫【多选】

A 虱目　B 蚤目　C 捻翅目　D 蜚蠊目

作业思考：1、六足总纲分类概况如何？

2、内口纲的特征如何，有哪几个目？

3、无翅亚纲有哪几个目，各自的特征如何？

4、古翅次纲包括哪些目，各自的特征如何？

5、试分析总结哪些昆虫是水生的，对水的要求如何？

6、竹节虫的拟态有何作用？

7、你见过哪些昆虫，其特征如何？

8、为什么现在人身上的虱子很少见了？

9、昆虫的进化是连续的，无论是化石还是现生的中间类型（如蛩蠊目），都证明昆虫由原始状态向更高级的方向进化，根据昆虫的进化，谈谈你对进化论的理解，并尝试分析人类的进化过程。

第九章 与农业生产关系密切的昆虫

农作物的各个生长阶段都会受到昆虫的影响。些昆虫是以植物为食，通过直接取食对植物进行危害；有些昆虫在取食过程中传播各种植物病害，诱发植物病害，从而间接危害植物；还有许多有访花行为，客观上起到了为植物传粉的作用；捕食性和寄生性的昆虫可以控制害虫的数量，对植物的健康生长有保护作用。总之，在整个农业生态系统中，昆虫既有对植物有害的一面，也有益的一面，正确掌握昆虫的形态、习性是植保工作者必备的技能。本章介绍 8 个目。

第一节 直翅目 Orthoptera

本目昆虫因前后翅的纵脉较直而得名，包括蝗虫（locusts，grasshoppers）、蚱蜢（slant faced grasshoppers）、螽斯(katydids)、蟋蟀（crickets）、蝼蛄（mole crickets）、蚤蝼(pygmy locusts)等，绝大多数是植食性，少部分肉食性，许多种类是农业、林业、园艺、园林中的重要害虫。

一．识别特征

(1) 头下口式，口器为典型的咀嚼式；

(2) 前胸背板发达，常向侧下方延伸盖住侧区，多呈马鞍状；

(3) 前足多为步行足，后足多位跳跃足（蝼蛄前足开掘足，后足步行足）；翅 2 对，前翅窄长，皮革质，覆翅；后翅膜质，臀区宽大；翅脉直；

(4) 尾须发达，雌虫一般有发达的产卵器；

(5) 多数种类具发音器和听器。

二．生物学特性

1、生活习性

直翅目昆虫是典型的陆生种类，蝗虫生活在地面上，螽斯生活在植物上，蝼蛄生活在土壤中。渐变态，幼期阶段称为若虫，形态、食性、生活环境均与成虫类似，差别主要在体型较小、翅发育不全、性器官发育不成熟等。若虫 5～7 龄，在第 3 龄出现翅芽，翅芽仅有纵脉而无横脉，前翅翅芽位于后翅翅芽下方。蝗虫多白天活动，蟋蟀和蝼蛄夜晚活动。多数种类善于跳跃，除飞蝗外，一般飞翔力不强。

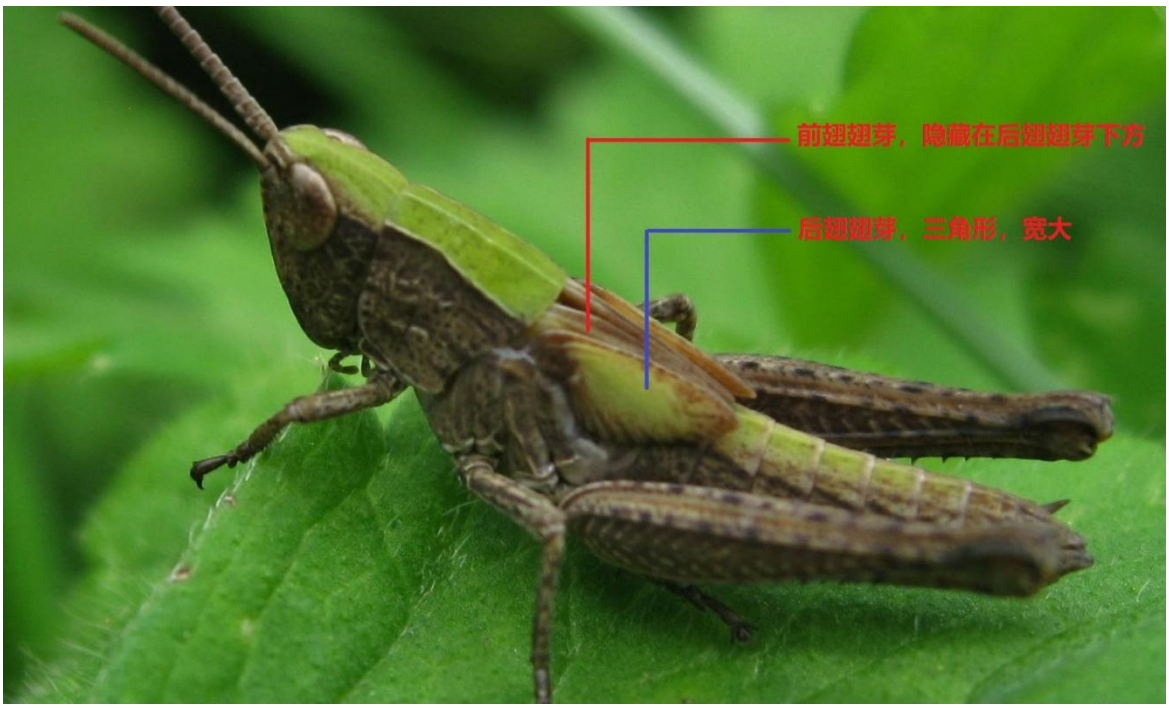


图 9-1-1 蝗虫翅芽

2、繁殖方式

两性生殖，雌雄交配后，卵多产于土中或植物中（螽斯），因而具有发达的产卵器；

3、食性

绝大多数是植食性，取食植物叶片或地下根。本目许多种类是农业害虫，以蝗虫为最，在我国历史上曾经多次发生蝗灾，主要是东亚飞蝗成灾；2020 年非洲沙漠蝗成灾，波及非洲、欧洲、亚洲，造成的损失难以估量。

4、发声机制

本目的多种昆虫会发出嘹亮的叫声，以蟋蟀（俗称蛐蛐）、螽斯（俗称蝈蝈）最为常见。昆虫并没有类似人的声带结构，它们的发声主要是靠不同部位互相摩擦，主要有以下三种形式：

(1) 翅-翅发音。前翅左右互相摩擦，发音高亢，音调丰富，翅振动的频率不同，音调不同，是螽斯、蟋蟀所特有的发音方式；

(2) 翅-足发音。蝗总科所具有的发音方式，前翅中闰脉与后足腿节外侧的隆线互相摩擦发

音；

(3) 腹-足发音。腹部第 2 节背板侧下方脊状的摩擦板上有发声齿，同后足腿节内侧基部隆线摩擦发声，是癞蝗科特有的放音方式。

昆虫发音鸣叫的主要功能是吸引异性个体，完成交配和生殖，发声的主要是雄虫；此外，昆虫的发声还有聚集同类、警告其它种类个体的作用。

5、听器

直翅目昆虫接受声音信号的器官称为听器，蝗虫听器位于腹部第一节两侧，蟋蟀、螽斯、蝼蛄听器位于前足胫节基部。

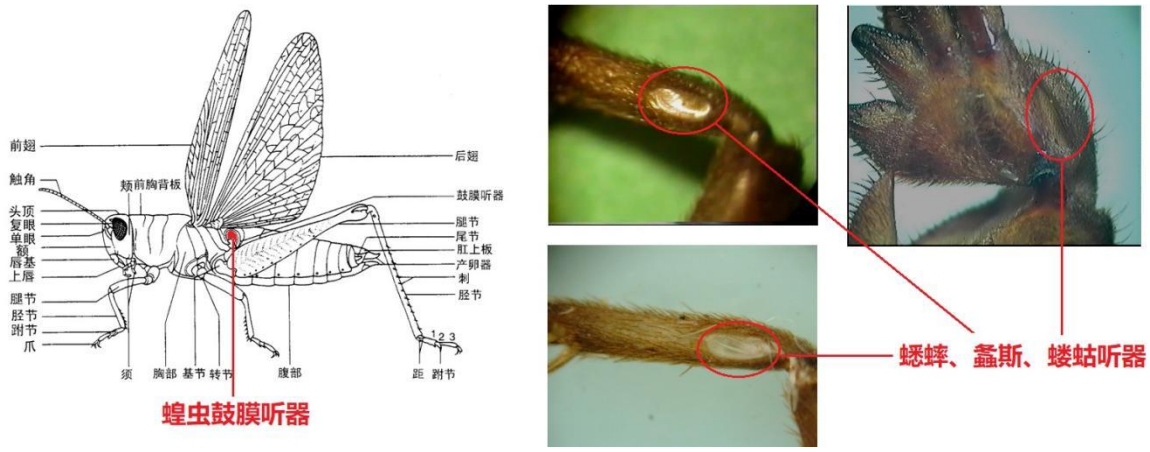


图 9-1-2 直翅目昆虫的听器

三、 分类

本目分二个亚目：剑尾亚目 Ensifera 和锥尾亚目 Caelifera，共 12 个总科和 26 个科，全世界已知近 3 万种，中国已知 2850 余种。很多种类是农业上的重要害虫。

（一）剑尾亚目 Ensifera

本亚目一般触角长过身体，跗节 3-4 节，翅翅发音，听器位于前足胫节基部内侧，一般具发达的产卵器。

1、螽斯科 Tettigoniidae

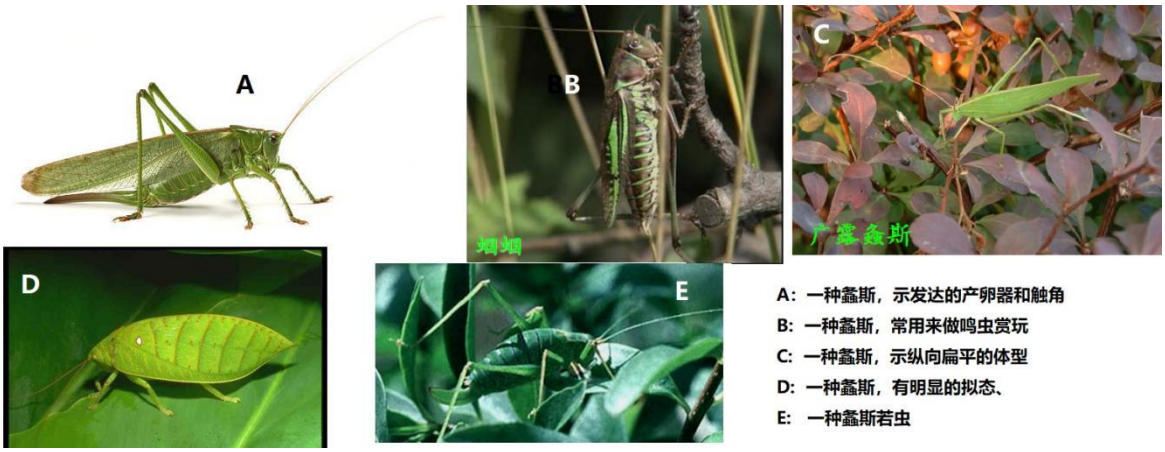


图 9-1-3 螽斯

体纵扁；触角长于体长；跗节 4 节；前足胫节基部有听器；产卵器扁而宽，刀状；尾须短，不分节。

一般为植食性，少数为肉食性，多数种类的雄虫为鸣虫，俗称蟈蟈。全世界已知 约 5000 种，我国约 100 种。

2、蟋蟀科 Gryllidae （Crickets）













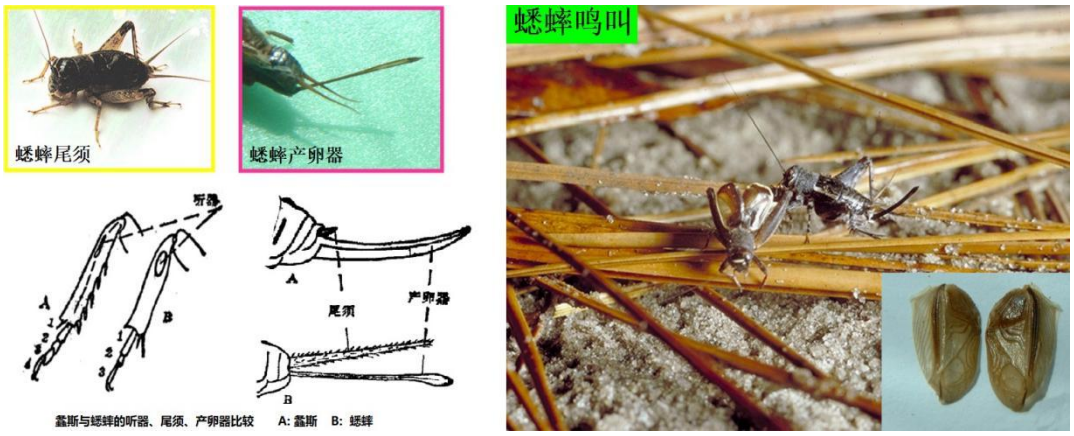


图 9-1-4 蟋蟀

体横扁；触角长于体长；跗节 3 节；前足胫节基部有听器；产卵器细长，剑状或针状；尾须长，不分节。

蟋蟀是我国常见的昆虫，也是著名的玩赏昆虫，斗蟋蟀比赛是我国特有的活动，有悠久的历史传统，2020 年入选山东省济南市槐荫区非遗名录。全世界已知约 2300 种，常见的种类如油葫芦 *Gryllus testaceus* Walker。

插入链接：斗蟋蟀知识介绍

https://baike.baidu.com/item/%E6%96%97%E8%9F%8B%E8%9F%80/2077996

3、蝼蛄科 Gryllotapidae （Mole crickets）





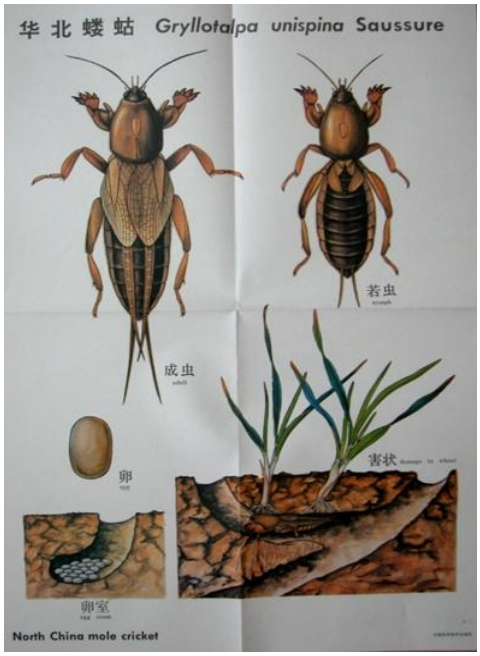


图 9-1-5 蝼蛄

触角短于身体；前足开掘足，胫节宽，具 4 齿，跗节基部 2 齿，构成开掘足，后足腿节不发达，不适合跳跃；前翅短，后翅长，后翅伸出腹末如尾状；无发音器，前足胫节听器退化，裂缝状；产卵器不发达，尾须很长。

多生活于地下，在土中开掘地道，取食植物的地下根茎、发芽的种子、种苗等，常造成缺苗断垄，是我国北方的三大地下害虫之一。常见的种类北方为华北蝼蛄 *Gryllotalpa unispina* Saussure，南方为东方蝼蛄 *G. orientalis* Burmeister。全世界已知共 62 种，我国有 4 种。

（二）锥尾亚目 Caelifera

本亚目昆虫营地上生活，触角短，鞭状，可适合草地生活。跗节 3 节，听器位于第一腹节两侧。产卵器凿形，卵产在土中。本亚目分 7 个总科，与农业有关的有 3 个总科。

4、蚤蝼科 Tridactylidae



图 9-1-6 蚤蝼

小型，一般 10mm 以下；触角短；前足开掘足，后足跳跃足，跗节 2-2-1；前翅短，后翅长；无发音器及听器。

多生活于水边或潮湿的地面，善于跳跃，能在水面游泳，对农作物有一定的危害，如日本蚤蝼 *Tridactylus japonicus*。全世界已知约 100 种，我国 4-5 种

5、菱蝗科（蚱科）Tetrigidae



图 9-1-7 菱蝗

体小型；前胸背板特别发达，向后盖住大半或全部腹部，末端尖，菱形，故名菱蝗；前翅退化，鳞片状或缺如；跗节 2-2-3 式；无发音器和听器。

喜生活在土表、枯枝落叶和碎石上，善跳跃，不能飞。全世界已知 1000 余种，我国 10 余种，常见的如日本菱蝗 *Tetrix japonica* (Bolivar, 1887)。

6、蝗科 Acrididae (蝗虫、蚱蜢)



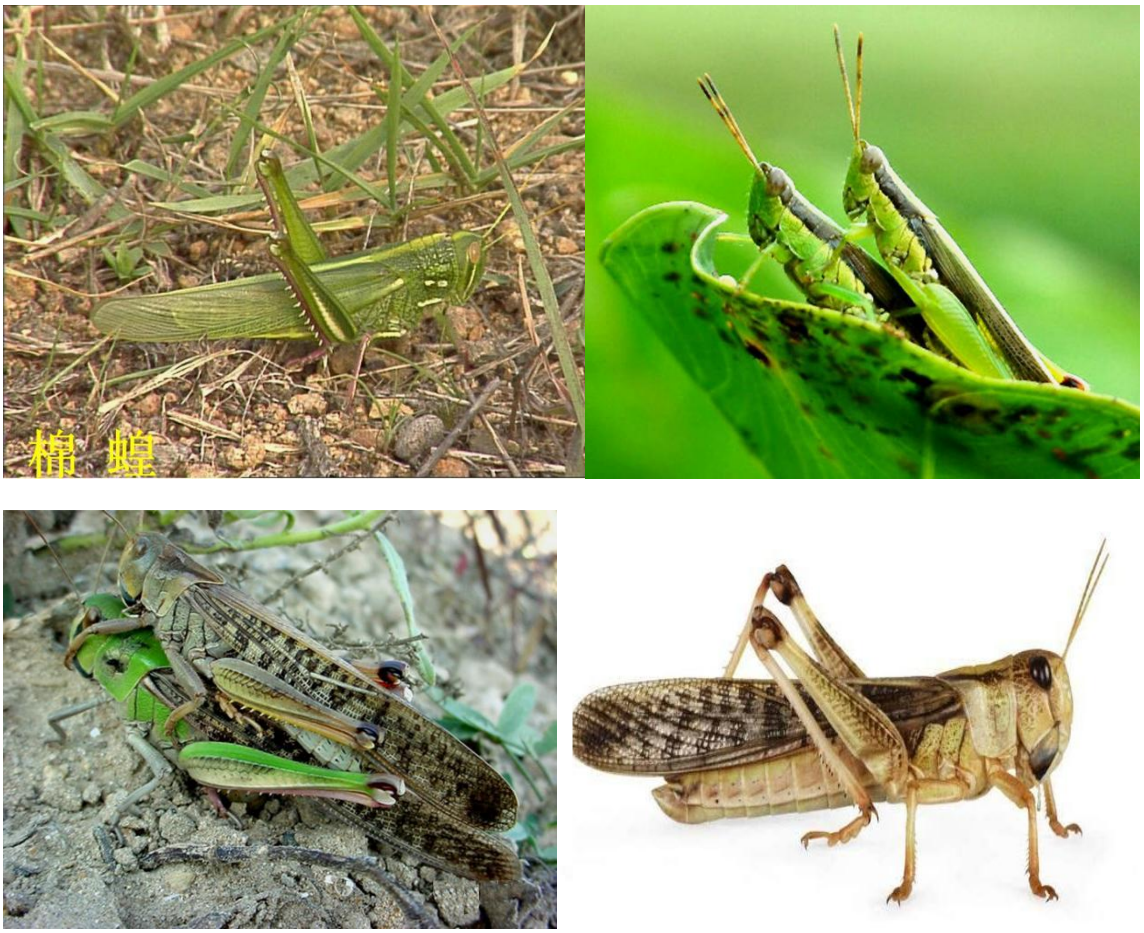


图 9-1-8 蝗科

中到大型；触角短于体长，丝状、剑状；前胸背板发达，呈马鞍形，盖住中胸；跗节 3 节，具跗垫；鼓膜听器位于第一腹节两侧。雄虫可发音，翅-足发音或腹-足发音，但少数无翅或翅十分退化的种类无听器和发音器。

渐变态，若虫 5 龄，称为蝗蝻，雌虫产卵于土中。植食性，许多种类是农林业的重要害虫，常见的如东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen)，短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* Bolivar，棉蝗 *Chondracris rosea* De Geer，中华稻蝗 *Oxya chinensis*，中华蚱蜢 *Acrida cinerea* (Thunberg,1815)等，我国历史上的蝗灾主要是东亚飞蝗造成的。全世界已知约 9000 种。

扩展阅读：猜一猜：它们是什么关系？



上图是两只中华蚱蜢，猜一猜它们是什么关系？母子？父女？夫妻？

看起来像不像父母亲背着孩子？如果这样想，你就错了！它们真实的关系是夫妻！下面体型较大的雌虫，上面较小的是雄虫（在昆虫世界中，一般雄性是小巧玲珑一些的），它们在干什么？秀恩爱吗？如果这样想，你就又错了！这是一对交配完成后的蝗虫。昆虫可不会秀恩爱，即便会，它又秀给谁看呢？

真实的原因是雌虫在交配完成后，有可能很快就与其它雄虫再次交配，而再次交配时，上一任丈夫的精子就会被现在的丈夫清除掉，从而丧失基因遗传的可能性。为了保证自己的基因能够顺利遗传，交配完成后的雄虫就一直赖在雌虫的背上，等自己的精子入住雌虫的储精囊之后再离开。你说，雄虫是不是够贼的？

判断对错：

蝗虫的发音方式是翅-翅发音。

蝗虫的听器位于前足胫节基部。

蝗虫的触角长于身体。

蝗虫的产卵器是刀剑状。

蟋蟀是纵向的扁平。

螽斯是横向的扁平。

蝼蛄没有发音器，因而也没有听器。

所有的直翅目昆虫都善于跳跃。

第二节 缨翅目 Thysanoptera

本目昆虫翅为缨翅，因而得名；中文俗称蓟马，英文名 thrips。虫体小，善跳，多生活在花中，尤其是大蓟、小蓟等菊科植物，故名蓟马。

一． 识别特征

体微小~小型，细长，0.5～5mm；口器锉吸式，右上颚退化；触角短，6～10 节；复眼发达；多数种类无翅，有翅型具 2 对缨翅，膜质透明，边缘具长毛，翅脉退化，最多 2~3 条纵脉；足粗壮，前跗节有翻缩性“泡囊”；产卵器管状或锯状。

二．生物学特性

1、变态方式

过渐变态，锯尾亚目一生包括卵、一二龄若虫、三四龄蛹、成虫四个阶段，其中，一二龄无外生翅芽，三龄出现翅芽，不太活动，称为前蛹，4 龄进入蛹期，不食不动，是介于渐变态和全变态之间的过渡类型；管尾亚目三四龄为前蛹，5 龄为蛹期。多数种类 1 年发生 5～7 代。

2、繁殖方式

包括两性生殖和孤雌生殖。雄虫是单倍体，由未受精卵发育而来。孤雌生殖现象很普遍，甚至雄虫非常罕见，所以传入新区后能很快繁殖。大多数植食性蓟马有产卵器，卵产于绿色植物组织内；而管蓟马无产卵器，卵产于叶片表面或植物缝隙内。

3、食性

多为植食性，少数为捕食性，捕食蚜虫、介壳虫、螨类、粉虱及其它蓟马。蓟马常见于花上，取食花粉粒和发育中的果实，在大蓟、小蓟等菊科植物花上特别多，故名蓟马。

有害的一面。植食性种类直接取食叶片，致使叶片扭曲变形，形成虫瘿，如烟蓟马 *Thrips tabaci* Lindeman 为害葱、棉、烟草，使叶片成银灰色斑点；部分种类还可传播病毒，*Thrips tabaci* Lindeman 和 *Frankliniella* 属能传播斑枯萎病毒，引起蕃茄、烟草、菠萝、莴苣和马铃薯枯萎；胖黑蓟马 *Melanothrips obesa* Franklin 能传播菌核病菌。

蓟马也有有益的一面。蓟马是重要的传粉昆虫；在生防上，可引入新区防治杂草，如斐济用食叶性的蓟马 *Liothrips urichi* Karny 控制杂草 *Clidemia hirta* 获得巨大成功；利用捕食性蓟马捕食螨和幼小介壳虫，如 *Aleurodothrips fasciapennis* (Franklin)是我国柑橘红圆蚧 *Aonidiella aurantii* (Maskell)的主要捕食者。

三、分类

全世界已知 6000 多种，我国记录 580 多种。根据有无特化的产卵器，可以分为两个亚目：锥尾亚目 Terebrantia 和管尾亚目 Tubulifera。

（一）管尾亚目 Tubulifera

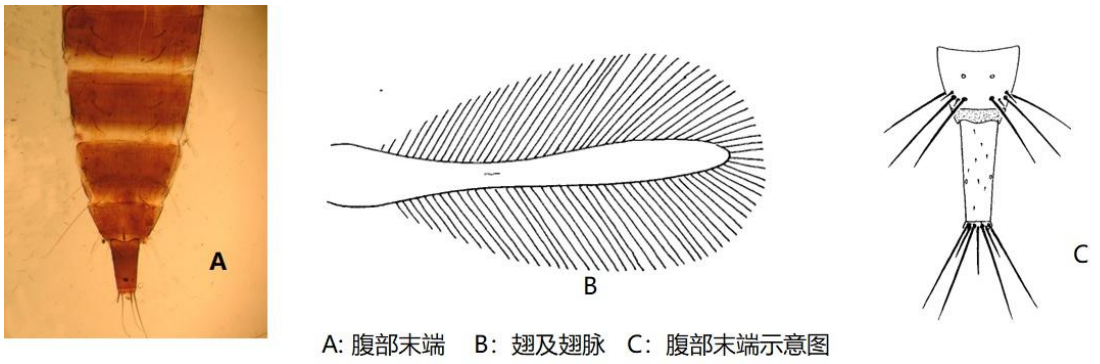


图 9-2-1 管尾亚目特征

前翅无翅脉或仅有 1 简单缩短的中脉；翅面无微毛，雌虫无外露的产卵器；腹部末端（第 10 腹节）管状，卵产于缝隙中。

1、管蓟马科 Phlaeothripidae









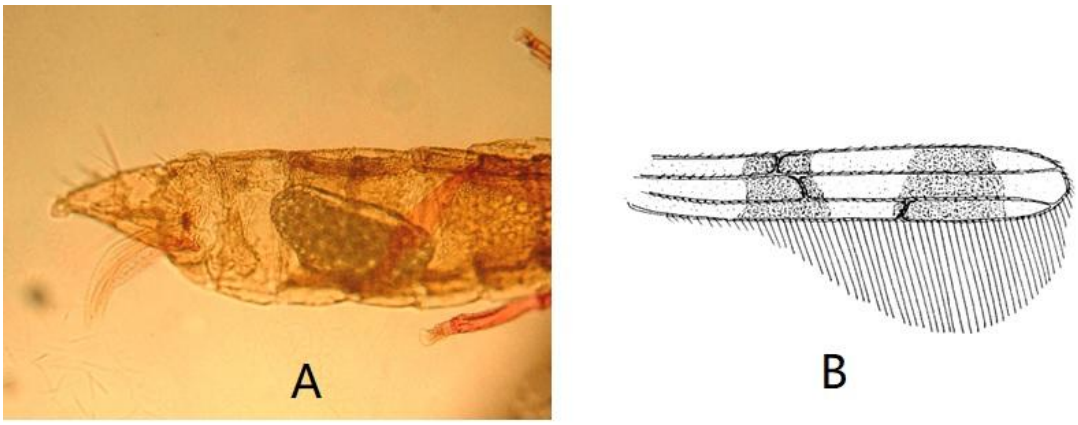
图 9-2-2 管蓟马科

大多数种类为暗褐色图 9-2-2 管蓟马科

或黑色；触角 4－8 节，3~4 节上具锥状感觉器；翅面光滑无毛，无翅脉；腹末管状，有长毛，无特化的产卵器。

多数取食真菌孢子，有些种类捕食性，少数取食植物。农业上常见的害虫有稻管蓟马 *Haplothrips aculeatus* (Fabricius)、中华管蓟马 *H. chinensis* Priesner 等。

（二）锥尾亚目 Terebrantia



A: 锥尾亚目腹末形状 B：翅脉

图 9-2-3 锥尾亚目特征

前翅有 1~2 条不清楚的纵脉，有时还有横脉；翅脉上有刚毛，翅面有微毛，雌虫有发达的锯状产卵器；腹部末端（第 10 腹节）圆锥形，卵产于植物组织内。

2、纹蓟马科 Aeolothripidae

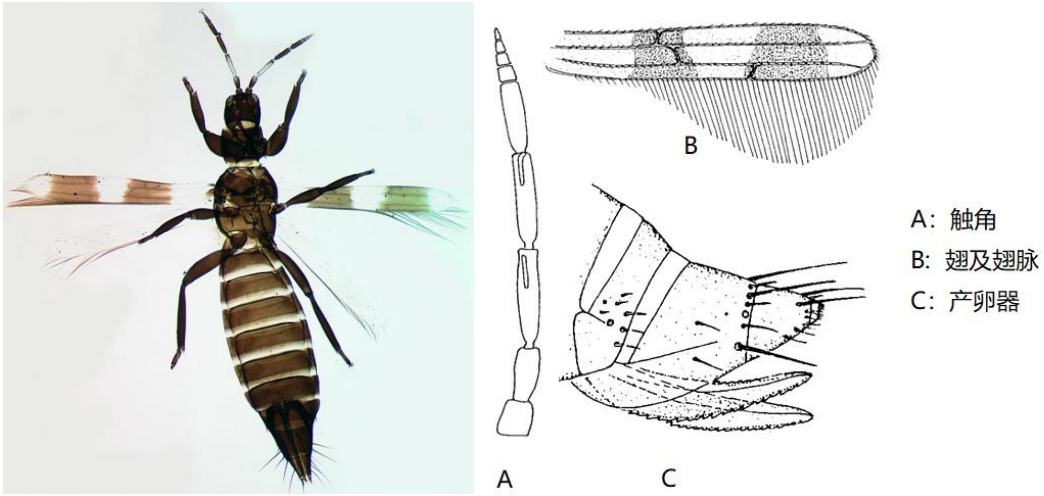


图 9-2-4 纹蓟马科

触角 9 节，3~4 节上具线形感觉器；翅阔，末端圆形有缘毛，有明显的纵脉和横脉，2 条纵脉从基部伸到翅缘；产卵器锯状，末端向上弯曲。

植食性或捕食性（捕食蓟吗、蚜虫及红蜘蛛等），农业上重要的害虫如横纹蓟马 *Aeolothrips fasciatus* (Linn.)。

3、蓟马科 Thripidae

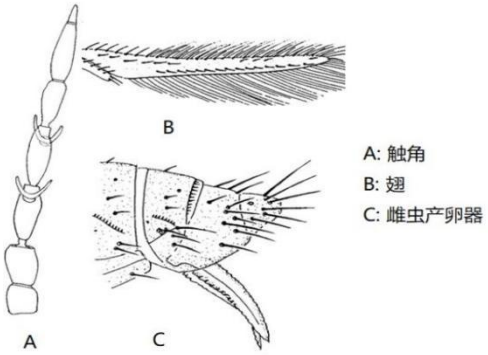














图 9-2-5 蓟马科

触角 7—8 节，第 3、4 节上的感觉器细叉状或为简单的感觉锥；翅窄，末端狭长且尖锐；腹末圆锥形，雌虫产卵器末端向下弯曲。

多数种类植食性，许多种类是植物的重要害虫，如烟蓟马 *Thrips tabaci* Lindeman、稻蓟马 *Stenchaetothrips biformis* (Bagnall)、温室蓟马 *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouche)等。

判断对错

蓟马是大型昆虫。

蓟马的翅是缨翅。

蓟马的口器是锉吸式口器。

管蓟马雌虫腹部有发达的产卵器。

蓟马科雌虫有发达的产卵器，并向下弯曲。

第三节 同翅目 Homoptera

本目昆虫前翅膜质或皮革质，质地均一，故名“同翅目”。包括蝉 cicadas 、叶蝉 leafhoppers 、角蝉 treehoppers 、沫蝉 spittlebugs, froghoppers 、蜡蝉 planthoppers 、蚜虫 aphids 、粉虱 whiteflies 、木虱 psyllids 、介壳虫 scale insects 等，简称蝉、蚜、蚧等。本目昆虫均以吸食植物汁液为生，许多种类可传播植物病毒病，是重要的农业害虫。

一．识别特征



图 9-3-1 同翅目代表：蝉

体小至大型，体形多变。头后口式，口器刺吸式，从头部后方伸出；触角刚毛状或丝状；前翅质地均匀、革质或膜质，后翅膜质，休息时屋脊状覆盖在体背；有些种类雄虫具发音器，雌虫具发达的产卵器；不少种类具蜡腺或蜜腺，但无臭腺。

二．生物学特性

1、变态方式

多数种类为渐变态，有卵、若虫、成虫三个虫期，幼期形态和生活习性与成虫相似。但粉虱和介壳虫雄虫近似全变态，末龄若虫不食不动，极似全变态的蛹，称为过渐变态。

2、繁殖方式

多数两性生殖，但蚜虫、介壳虫可以进行孤雌生殖。蝉、叶蝉、飞虱等产卵器发达，产卵时切开植物枝条、叶片，产卵在植物组织内，可造成枝条枯死。蚜虫、介壳虫等无产卵器，卵产于植物表面。

3、生活史

蝉类、飞虱等生活史简单，一年 1 至数代，但十七年蝉 17 年才完成 1 代。有些类群（如蚜虫、粉虱、介壳虫等）生活史非常复杂，包括两性世代和孤雌生殖世代，有翅和无翅个体，有时有世代交替，有时有季节性寄主交替。

4、食性

同翅目昆虫均为植食性，许多种类是植物重要害虫。同翅目的直接危害包括两方面：一是吸食植物汁液，造成植物萎蔫、枯死；二是产卵造成枝条枯死。此外，许多种类能传播植物病毒病，已知的传毒昆虫 80％属于同翅目，其中蚜虫、叶蝉、飞虱最为重要。例如：桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer)可传播烟草黄瓜花叶病毒；黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler)传播普通矮缩病毒和黄矮病毒等，是水稻病毒病主要传毒媒介。有时传毒比直接危害所造成的损失还要大得多。由于唾液中含有刺激性物质，常造成植物畸形生长和虫瘿。





图 9-3-2 同翅目危害方式

5、雌雄二型和多型现象

部分种类存在雌雄二型性，如介壳虫雄虫有翅而雌虫无翅、蝉雄虫有发音器而雌虫没有。除了雌雄二型性之外，有些种类还有多型现象，如飞虱有长翅型和短翅型；每种蚜虫至少有 2 型，即有翅孤雌型和无翅孤雌型，一般常见的蚜型有干母、有翅孤雌蚜、无翅孤雌蚜、雌性蚜、雄蚜等。

6、有益的方面

紫胶、白蜡、五倍子等都是同翅目昆虫的产品。紫胶是紫胶虫 *Laccifer lacca* Kerr 雌虫分泌

物；白蜡是白蜡虫 *Ericerus pela* (Chavannes)雄虫分泌物加工的产品；五倍子是倍蚜类（主要是五倍子蚜 *Schlechtendalia chinensis* (Bell)）在漆树属 *Rhus* 叶片上所产生的虫瘿。紫胶、白蜡、五倍子还可药用，是重要的药用昆虫。

三、分类

全世界已知约 50000 多种，我国 7850 多种。有些学者把本目作为广义半翅目的一个亚目，但本书仍作为一个目。根据喙的相对位置把同翅目分为 2 亚目：喙从前足基节之前伸出的称为头喙亚目 Auchenorrhyncha，从前足基节之间伸出的称为胸喙亚目 Sternorrhyncha。

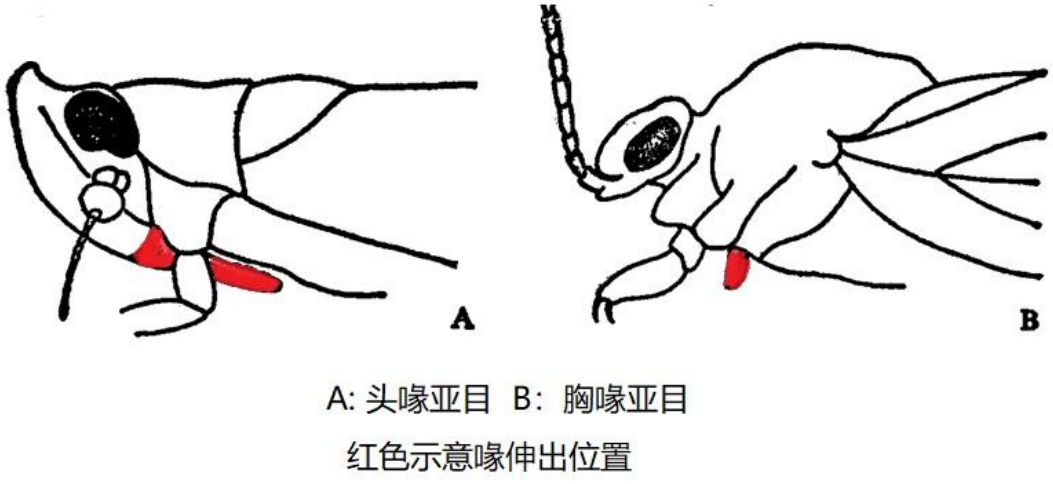


图 9-3-3 头喙亚目和胸喙亚目喙伸出位置

（一） 头喙亚目 Auchenorrhyncha

一般中大型，活泼、善跳。触角短，刚毛状或鬃状；喙着生在头的后方、前足基节之前；前翅至少有 4 条纵脉；跗节 3 节；雌虫有 3 对产卵瓣。

1、蜡蝉科 Fulgoridae











图 9-3-4 蜡蝉科

中、大型，体色美丽；头圆或伸长似象鼻状，单眼 2 个，触角短鬃状；肩板大，前后翅发达，膜质，后翅臀区多横脉，前翅爪片明显。多数种类分泌蜡质故称为蜡蝉。

全世界 700 多种，我国 20 多种，常见的种类如斑衣蜡蝉 *Lycorma delicatula* (White)为害椿树；龙眼鸡 *Fulgora candelaria* (Linnaeus)为害龙眼、荔枝、乌桕等，多为树木害虫。

2、飞虱科 Delphacidae



图 9-3-5 飞虱科

小型种类，体长 2～9mm，善跳，多灰白色或褐色。触角锥状；后足胫节外侧有 2 刺，端部有 1 能动的大距，是本科最显著的识别特征。

多数种类有趋光性，产卵于寄主的组织内，繁殖快；寡食性，主要为害禾本科植物，有些种类传播植物病毒病，是重要农业害虫。全世界已知 1500 种，我国 100 多种，褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stal、白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horvath)、 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallen)是水稻毁灭性害虫。

3、蝉科 Cicadidae



















蝉的头部及发音器

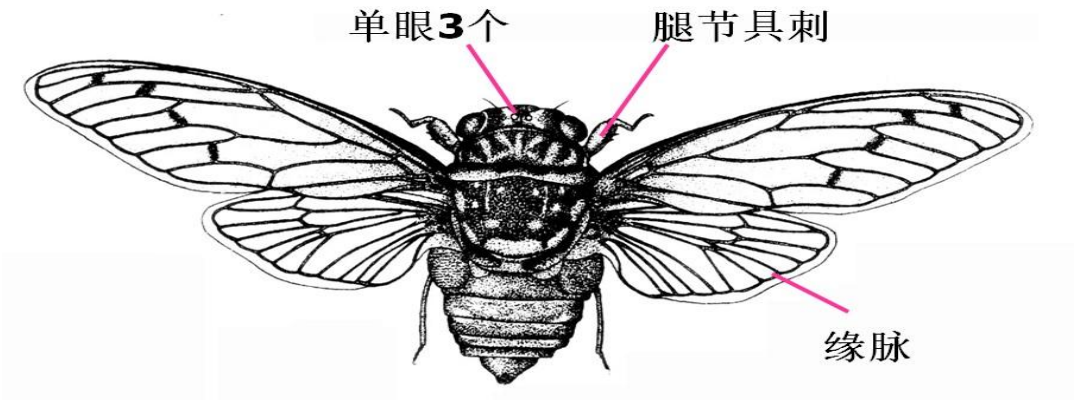


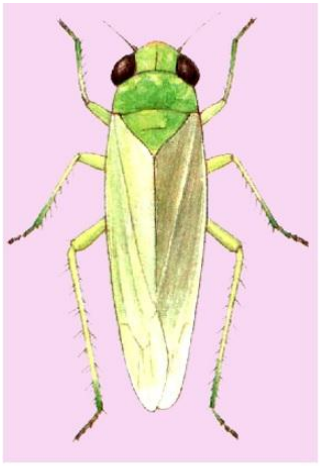
图 9-3-6 蝉科

多为大型种类。触角刚毛状，单眼 3 个；两对翅膜质，透明，翅脉发达，在翅外缘处有横脉连接各条纵脉，形成缘脉；幼虫前足开掘式；雄虫腹基部有发音器，雌虫有听器；雌虫产卵器发达。

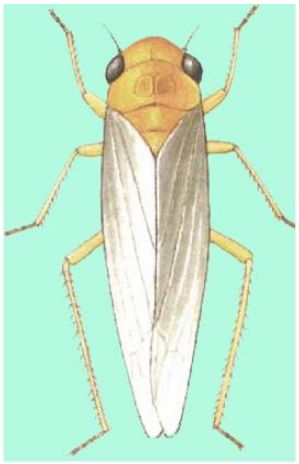
成虫刺吸树木枝条，若虫在地下为害根部，老熟后爬出地面羽化；若虫被菌类寄生后称为蝉花，可做中药，蜕的皮称为“蝉蜕”，也可以入药。我国部分地区有捡拾刚出土的若虫并食用的习惯（炸金蝉），近年来有大规模人工养殖成功的实例。常见的如蚱蝉 *Cryptotympana atrata* (Fabr.)、蟪蛄 *Platypleura kaempferi* (Fabr.)等。

扩展阅读：蝉若虫如何分辨雌雄？

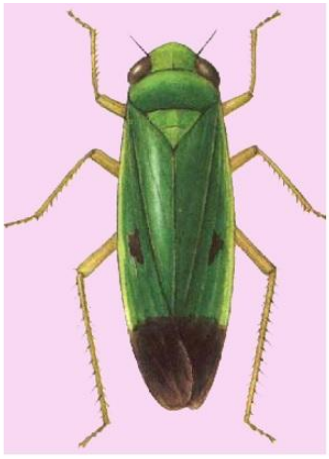
4、叶蝉科 Cicadellidae



小绿叶蝉



白翅叶蝉



二点黑尾叶蝉











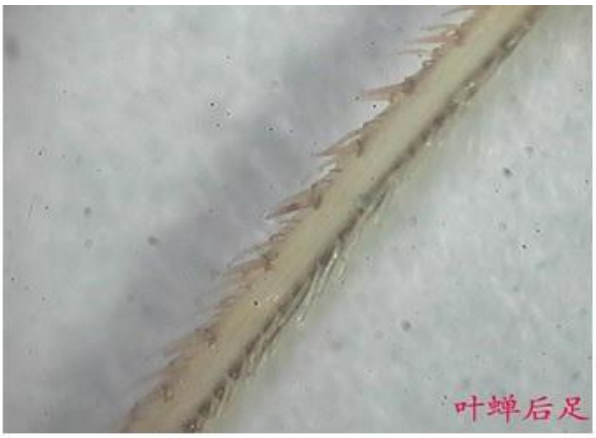




图 9-3-7 叶蝉科

小型种类，体长 3～15mm；单眼 2 个；触角刚毛状；前翅皮革质，后翅膜质；后足胫节下方有 3~4 列刺状毛，是本科最显著的鉴别特征。

叶蝉科昆虫多数有强趋光性；多食性，寄主植物种类多；有发达的产卵器，产卵于寄主的组织内；有些种类传播植物病毒，是农业重要害虫。全世界 20000 多种，我国 2000 多种，是同翅目最大的科。常见种类如大青叶蝉 *Cicadella viridis* (Linn.)为害多种农作物和果树；黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler)、二点黑尾叶蝉 *N. virescens* (Distant)传播稻矮缩病、簇缩病、疣缩病、黄叶病等；条沙叶蝉 *Psammotettix striatus* (Linn.)传播小麦红矮病。

5、沫蝉科 Cercopidae

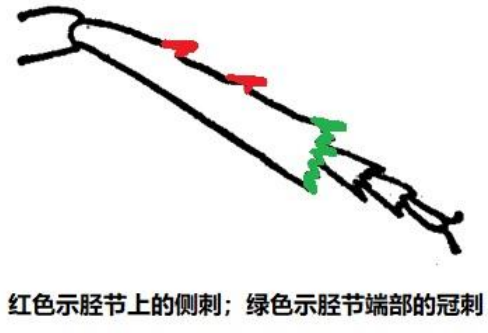










图 9-3-8 沫蝉科

小至中型，体卵圆形，背面隆起；单眼 2 个；前胸背板大，不盖住小盾片；前翅皮革质；后足胫节有 1~2 个侧刺，末端膨大并有 1、2 列冠刺，是本科最显著的识别特征。若虫腹部 7、8 节有泡沫腺，可分泌泡沫，故称为“泡泡虫”，其泡沫是第 7 和 8 腹节的表皮腺分泌的粘液从肛门排出时混合空气形成的，若虫即躲藏在泡沫中。

全世界已知 1000 多种，我国 100 多种，多危害禾本科植物，经济意义不大，但稻沫蝉 *Callitettix versicolor* (Fabr.)是水稻的重要害虫。

6、角蝉科 Membracidae



图 9-3-9 角蝉科

小至中型，前胸背板特别发达，向前盖住头部，向后盖住腹部，常奇形怪状；单眼 2 个；触角刚毛状。

一年发生 1~2 代，以卵在树枝中越冬；若虫背面常长满刺，5 个龄期。取食乔木和灌木，分泌蜜露，常有蚂蚁伴随。

链接：更多角蝉图片，请看链接 https://vitomag.com/pets/ykygrz.html

（二）胸喙亚目 Sternorrhyncha

喙从前足基节之间伸出（见图 9-3-3）；跗节 1－2 节；触角长，丝状；经常不活泼。

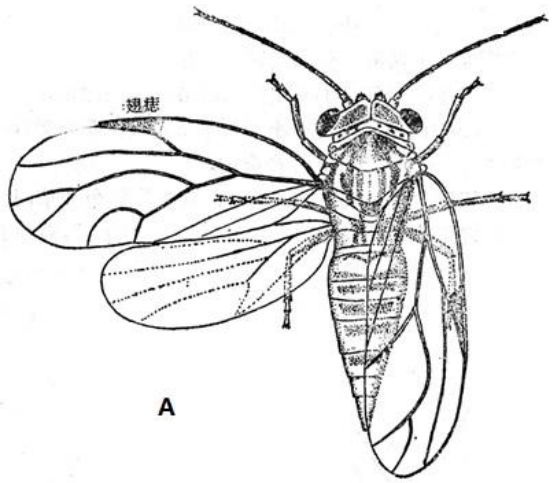
7、木虱科 Psyllidae

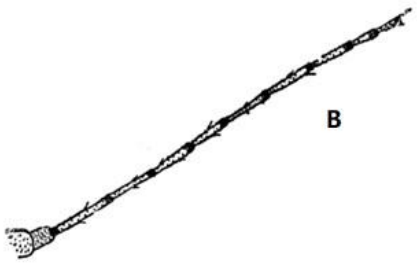












A：木虱成虫 B：触角



图 9-3-10 木虱科

小型种类，触角 10 节，丝状；单眼 3 个；前翅皮革质，R、M、Cu 三条脉基部愈合（共柄），象横写的“介”字形；跗节 2 节，善跳。

若虫横扁，5 个龄期，腹端部数节愈合，分泌白色蜡粉包裹虫体，有群集性，危害木本植物，部分种类传播植物病毒。常见种类如中国梨木虱 *Psylla chinensis* Yang et Li，主要为害鸭梨等梨树；柑桔木虱 *Diaphorina citri* Kuwayama 为害柑桔和香料植物，是柑橘黄龙病的传毒媒介。

8、粉虱科 Aleyrodidae



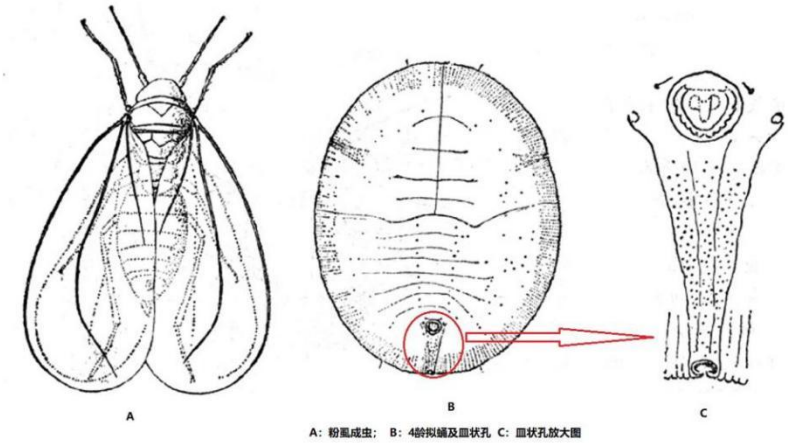




图 9-3-11 粉虱科

小型，表面被白色蜡粉；单眼 2 个，触角 7 节，前翅 R、M 和 Cu_1 合并在 1 条短的主干上，前翅最多 3 条脉，后翅 1 条纵脉，跗节 2 节，不善跳；腹部第 9 节背板有皿状孔；雌虫有 3 对产卵瓣。

过渐变态；若虫四龄，1 龄幼虫活泼，用足移动，二龄足和触角消失而固定于植物上，四龄为拟蛹；常分泌蜡粉。黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus* (Quaintance)和桔绿粉虱 *Dialeurodes citri* (Ashmead)等为害柑桔，温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* Westwood 是蔬菜害虫，烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius)的发生有越来越重的趋势。

9、蚜科 Aphididae


苹果瘤蚜有翅蚜

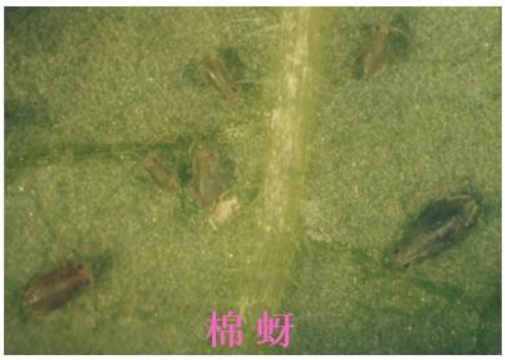

苹果瘤蚜无翅蚜


梨二权蚜有翅成蚜


梨二权蚜若蚜


麦长管蚜


棉蚜


棉蚜


黄蚜

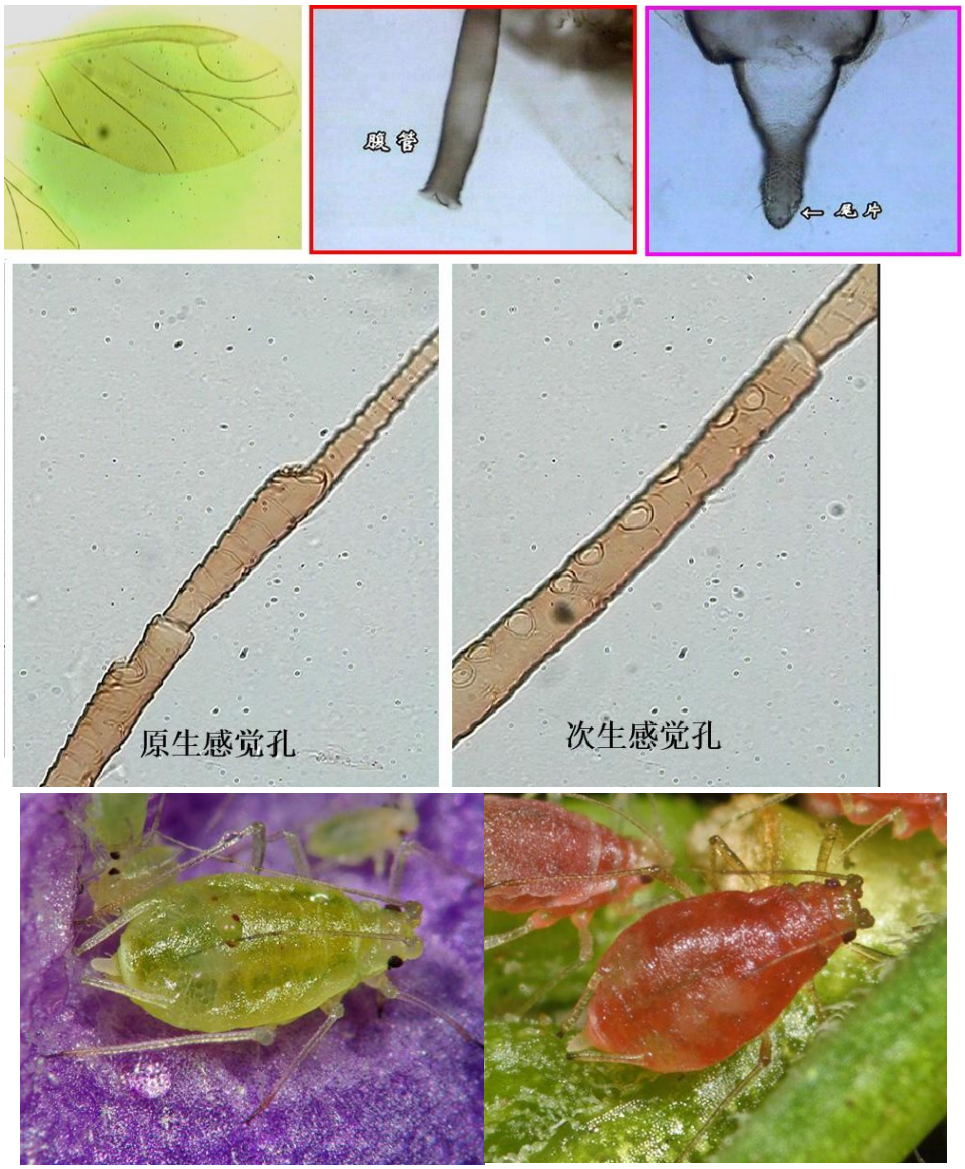


图 9-3-12 蚜科

小型，触角 6 节，最末两节上有圆形感觉孔；跗节 2 节，爪 1 对；第 5 腹节有 1 对腹管；前翅有翅痣，前翅只有 1 条粗脉，由 Sc，R_1，Rs，M，Cu 合成；雌虫一般无产卵器，尾片发达；端部形成翅痣，M 脉 2-3 分支。

蚜虫生活史复杂，为周期性孤雌生殖，以卵在第一寄主上越冬，春天孵化后行孤雌生殖，产生无翅蚜，几代后产生有翅蚜，迁至第二寄主，继续孤雌生殖，秋天产有翅蚜再迁回第一寄主产生性蚜，交配后产卵越冬。蚜虫喜欢生活在叶片、嫩芽、花朵上，很多都是农业上严重的害虫。棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 为害棉花和瓜类；麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rondani)为害麦类、高粱等禾谷类作物，可传播小麦黄矮病； 桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer)为害桃、李、杏、十字花科蔬菜、烟草等多种经济植物，传播烟草黄瓜花叶病和蚀纹病毒病。

10．介壳虫类

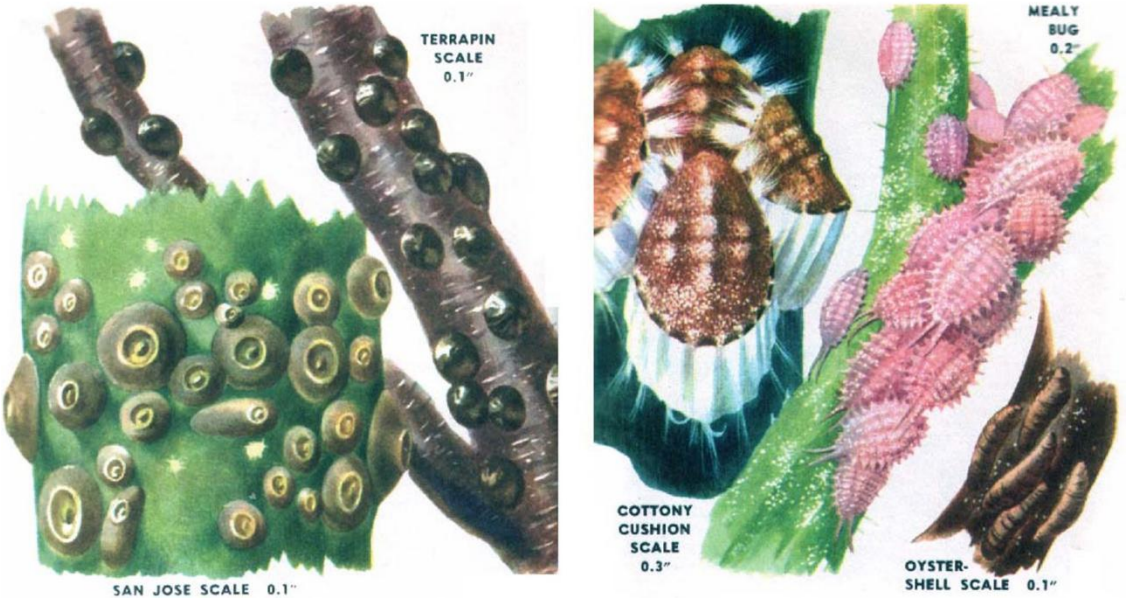


图 9-3-13 介壳虫形态特征

本类昆虫个体较小，并高度特化，一般称为介壳虫，简称为蚧。跗节 1 节，只有 1 爪； 雌虫无翅，足经常退化；雄虫仅 1 对前翅，后翅退化成伪平衡棒，口器退化，腹末有交配器。

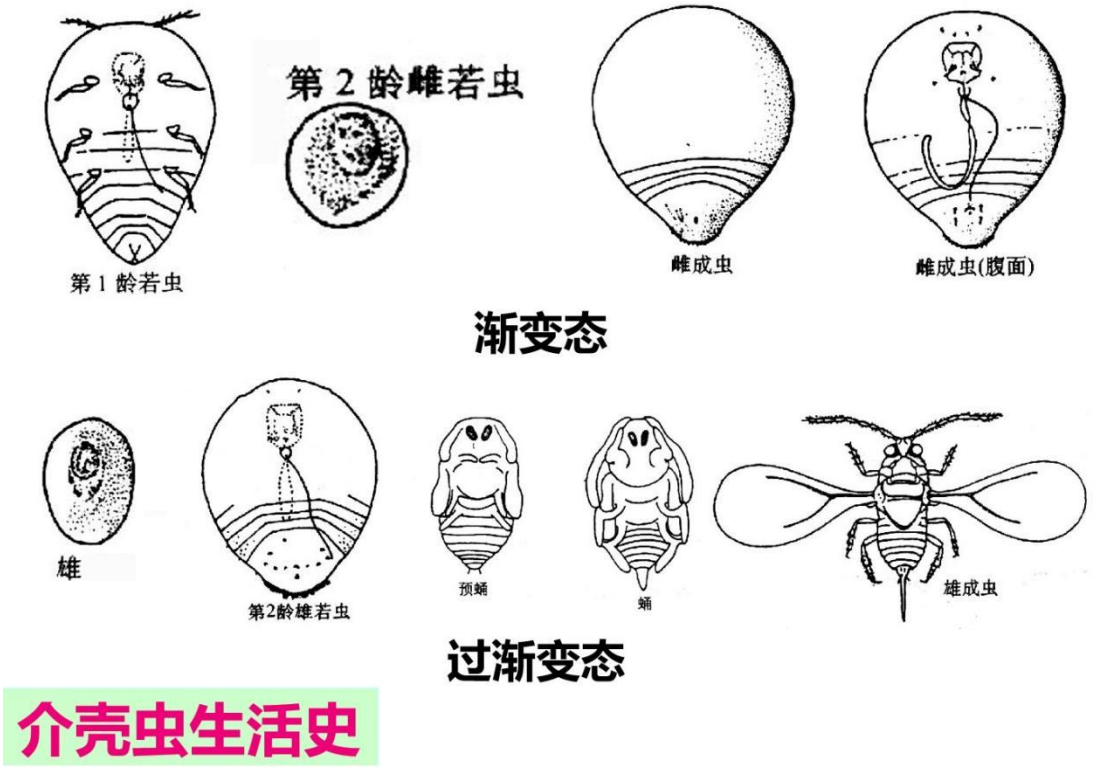


图 9-3-14 介壳虫生活史

生活史复杂，一龄若虫有足和触角，活泼，称为爬虫。蜕皮后，足和触角消失，口器插入植物组织内，虫体固定不动，并分泌蜡或介壳。雌虫羽化后仍留在介壳下，并在此产卵。雄性若虫最后一龄静止不动，称为拟蛹，翅芽翻出体外。雌性经过卵→一龄若虫→二龄若虫→成

虫。雄性经过卵→一龄若虫→二龄若虫→前蛹→拟蛹→成虫。雌虫类似于渐变态，雄虫类似于全变态，故称为过渐变态，为不完全变态与完全变态之间的过渡类型。

介壳虫类包括以下 4 科。绵蚧科 Margarodidae、粉蚧科 Pseudococcidae、蚧科 Coccidae、盾蚧科 Diaspididae。



图 9-3-15 绵蚧科

（1）绵蚧科 Margarodidae：触角通常 6-11 节；雄成虫平衡棒上有刚毛 4 ～ 5 条。足发达雄虫有单眼和复眼。雌性通常椭圆，肥大，分节明显，被蜡粉。如草履蚧 *Drosicha corpulenta* (Kuwana) 、吹绵蚧 *Icerya purchasi* Maskell。



图 9-3-16 粉蚧科

（2）粉蚧科 Pseudococcidae：雌体卵圆形，分节明显，体周蜡粉突出成线状；雄虫单眼 4

—6 个，无复眼；雄成虫有翅或无翅，有尾蜡丝 2 条。



图 9-3-17 蚧科

（3）蚧科 Coccidae：雌体长卵圆形，扁平或半球形，或球形，分节不明显，具革质或坚硬的外壳，稍被蜡质；雄虫无复眼，触角 10 节；交配器短；腹部末端有 2 长蜡丝。



图 9-3-17 盾蚧科

（4）盾蚧科 Diaspididae：雌体具长形或园形介壳，呈盾状，稍被蜡质；雄成虫有翅或无翅，有各种数目的小眼，口针短而钝，足发达，触角 10 节，交配器狭长。

判断对错

同翅目口器是刺吸式。

同翅目的翅都是膜质。

同翅目昆虫的触角都是刚毛状。

叶蝉的后足胫节有冠刺。

沫蝉的后足胫节有 3-4 列刺毛。

飞虱前翅翅脉象横写的“介”字形。

粉虱覆盖有白色蜡粉。

蚜科昆虫腹部有一对腹管。

介壳虫善于跳跃。

第四节 半翅目 Hemiptera



图 9-4-1 蝽

半翅目昆虫俗称蝽或蝽象，由于很多种能分泌挥发性臭油，因而又叫臭虫、臭板虫，英文名 Bugs。

一、识别特征

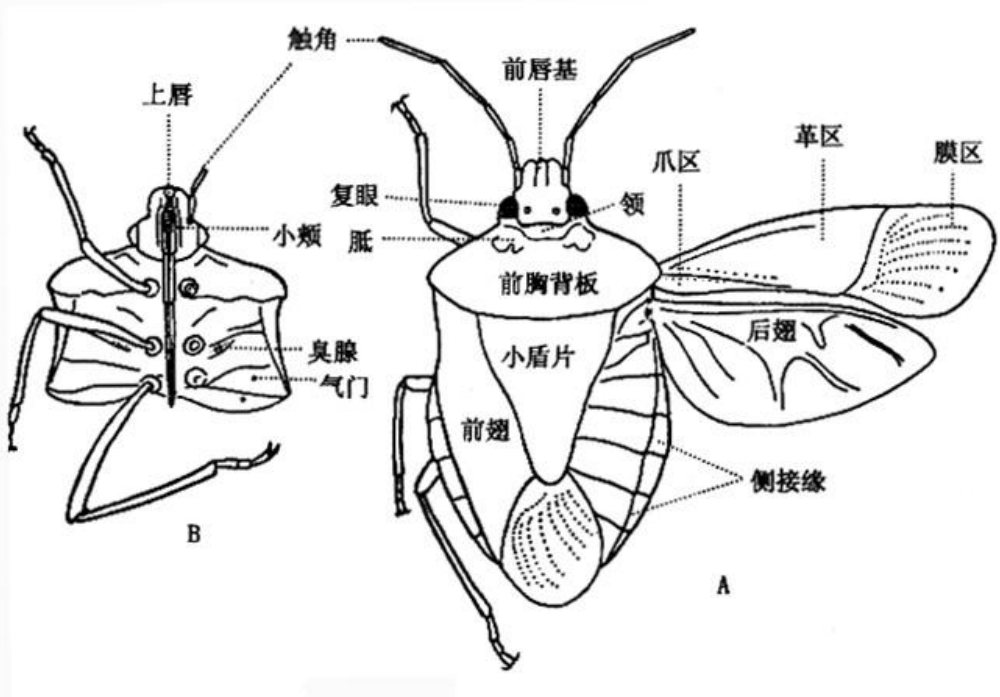


图 9-4-2 半翅目特征

体多为小至中型，个别种类大型；多为椭圆形，上下扁平。口器刺吸式，喙从头前端伸出。前胸背板发达，中胸小盾片发达；翅两对，前翅为半鞘翅，后翅膜质。多数种类后胸侧板近中足处有臭腺，其分泌物在空气中挥发，产生浓烈的臭味，可用以防卫。

1、头部

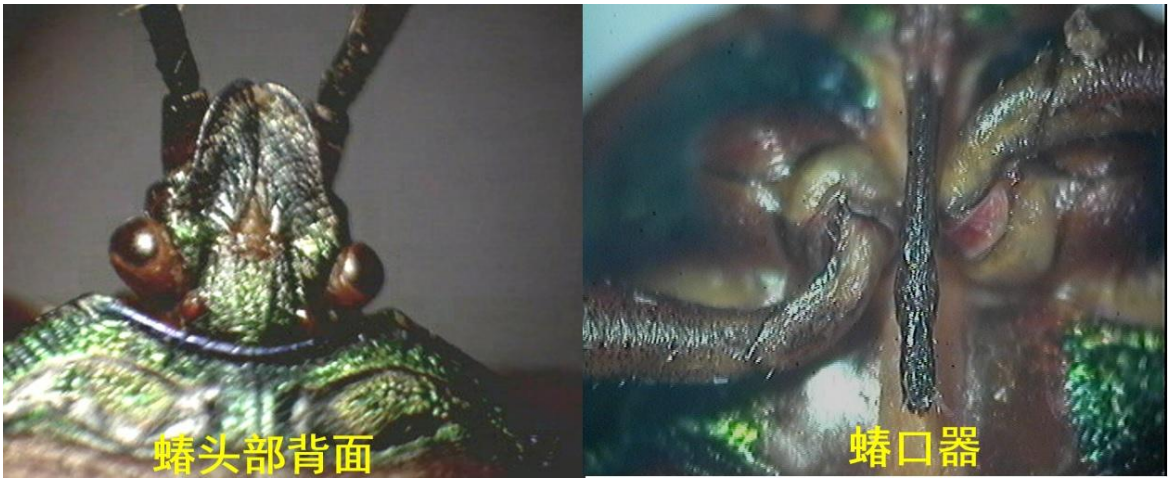


图 9-4-3 蝽的头部

头部多呈三角形，口器刺吸式，喙管通常 3～4 节，但与同翅目所不同的是喙基部自头前方伸出。触角 4～5 节，多为丝状。复眼发达，突出于头部两侧；单眼 2 个，位于复眼稍后方。少数种类无单眼。

2、胸部



图 9-4-4 蝽的前胸

前胸背板发达，通常呈六角形；有的呈长颈状，两侧突出成角状。中胸小盾片发达，通常呈三角形，或有半圆形与舌形者，有的种类特别发达，可将整个腹部盖住。

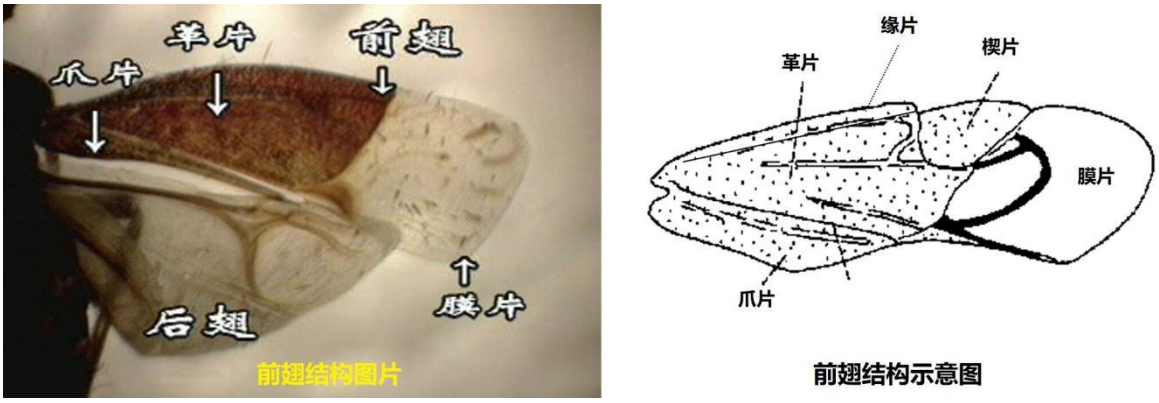


图 9-4-5 蝽的翅

通常有翅两对，前翅基部加厚成革质，端部为膜质，故称为半鞘翅。革质部又常分为革片、爪片、缘片和楔片；膜质部分称为膜片，膜片的翅脉数目和排列方式因种类不同而异。后翅膜质，翅脉变化很大。

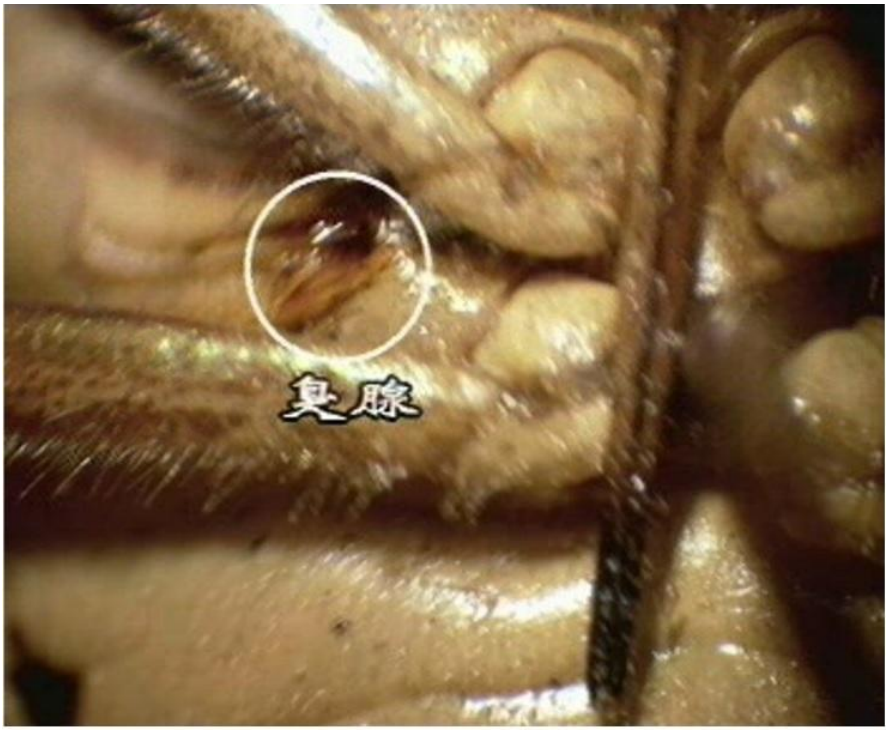


图 9-4-6 蝽的臭腺

多数种类有臭腺，开口于后胸侧板近后足基节处。若虫臭腺位于第 4～6 腹节背面，各有 1 对；成虫臭腺位于胸部腹面，仅 1 对。臭腺所分泌的挥发性液体可用于自卫，有的还可造成植物的心叶、芽、花、幼果等焦枯。中、后胸各具气门 1 对。

3、腹部



图 9-4-7　蝎蝽呼吸管

腹部通常 10 节。背板与腹板会合处形成突出的腹缘，称侧接缘(connexivum)，无尾须，水

生种类或具呼吸管。雌性生殖孔开口于第 8 腹节，产卵器由两对产卵瓣组成，缺第 3 产卵瓣。

二、生物学特性

1、变态方式

渐变态，包括卵、若虫、成虫三个虫态。若虫一般 5 龄，体色变化较大。多数种类 1 年发生 1 代，以成虫越冬，少数种类 1 年发生多代，以卵越冬。

2、产卵方式

卵单粒或成块，产于寄主体表、组织内或土中，负子蝽将卵产在雄虫体背。卵分为两种基本类型：一类为鼓形、短圆柱形和短卵形，多产于寄主植物表面，多粒整齐排列(如蝽科)；另一类为长卵形或长肾形，单粒或多粒成行产在植物组织内(如盲蝽科)。蝽、缘蝽、猎蝽、瘤蝽及臭虫等科的卵常具卵盖，为若虫孵化时冲破卵壳的有效构造，部分种类卵壳表面具长呼吸角，可改善卵的呼吸。

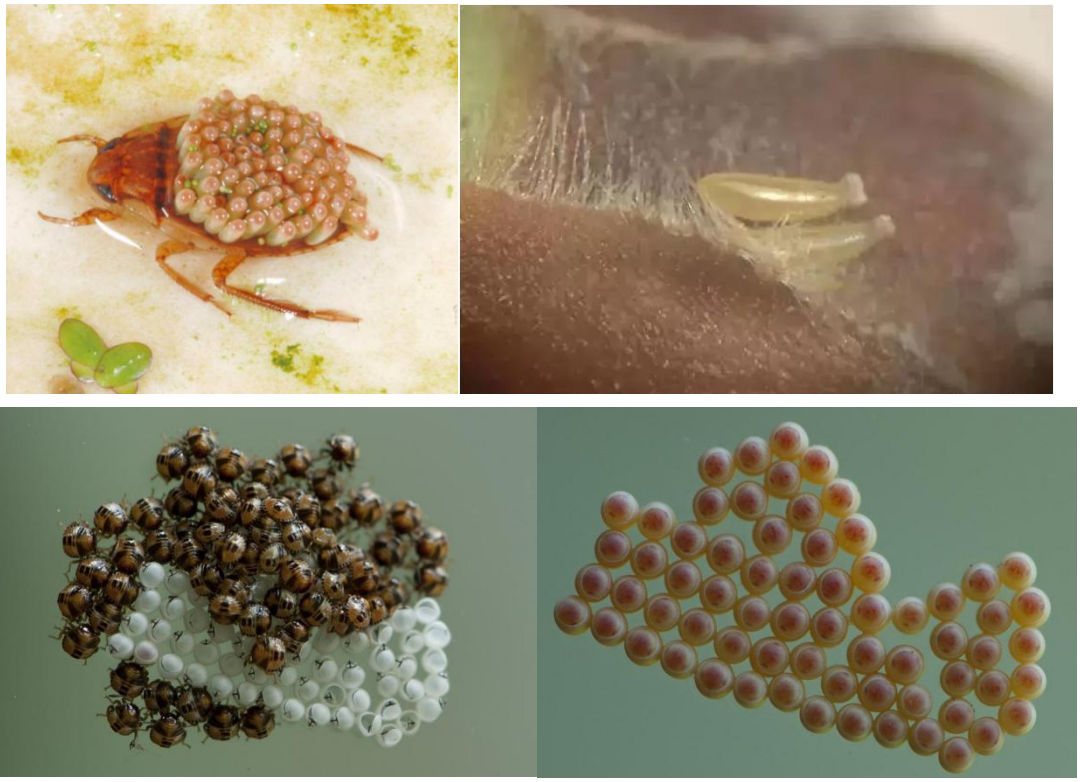


图 9-4-8 蝽的卵

3．食性

植食性 Phytophagous：陆生蝽类多生活于植物叶片上，吸食作物、果树幼枝、嫩叶，引起植物萎蔫、死亡，部分生活于土壤或植物根部，如土蝽。蝽类还可传播植物病毒，许多种类是农业重要害虫，如缘蝽、网蝽、盲蝽、长蝽等。



图 9-4-9 植食性蝽的危害

捕食性 Predacious：猎蝽、姬蝽、花蝽和少数盲蝽是捕食性昆虫，捕食各种害虫，是农田中的重要天敌。

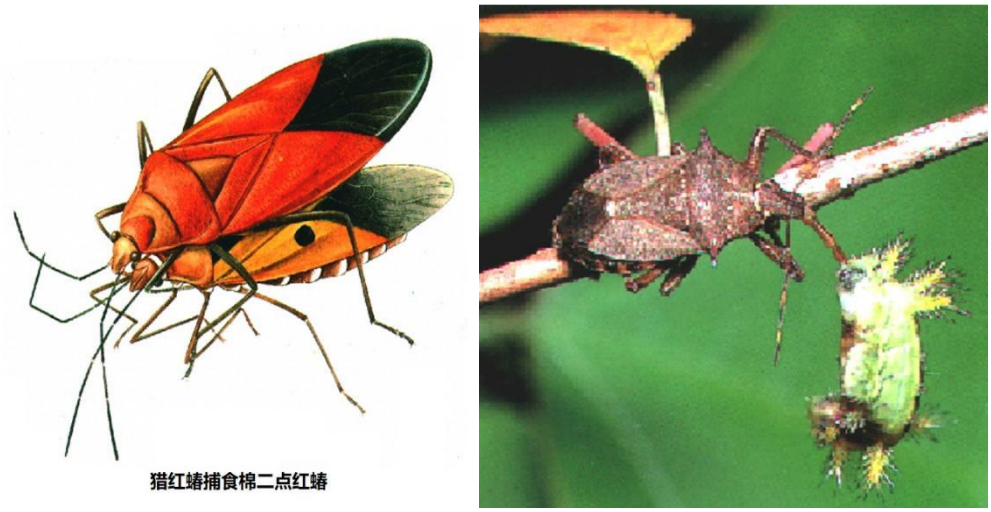


图 9-4-10 蝽的捕食行为

寄生性 Parasitic：部分种类，如臭虫吸食动物血液，也会引起疾病的传播。



图 9-4-11 臭虫

三、分类

半翅目与同翅目亲缘关系很近，均为刺吸式口器，不全变态，所以有学者把两者合在一起，作为广义的半翅目 Hemiptera，蝽就成为一个亚目——异翅亚目 Heteroptera，但本教材作为 1 个单独的目介绍。

本目已知 40000 多种，我国 4350 多种，根据栖境的不同分为三个亚目。

（一）两栖亚目 Amphibicorizae

本亚目半水生或岸边生活。触角明显，外露；胫节有特化毛，可在水面行走；后足基节能转动，能在水面快速划动；黾蝽科 Gerridae 最常见。

1、黾蝽科 Gerridae





图 9-4-12 水黾

体细长，触角 4 节，喙 4 节；前足短，用于捕捉食物，中后足细长，跗节 2 节，有白色拒水毛，末节顶端分裂，爪生于顶端之前；后足腿节超出腹末。

水黾生活于水面，一般在淡水中，水流缓慢处特多，捕食性水面上的其它昆虫。全世界已知约 750 种，我国 80 种，常见的如水黾 *Aquarius palludum* Fabr.

（二）水栖亚目 Hydrocorizae

生活于水体之中，触角短于头，隐藏于头部腹面凹沟内；后足游泳足。

2、负子蝽科(田鳖科) Belostomatidae

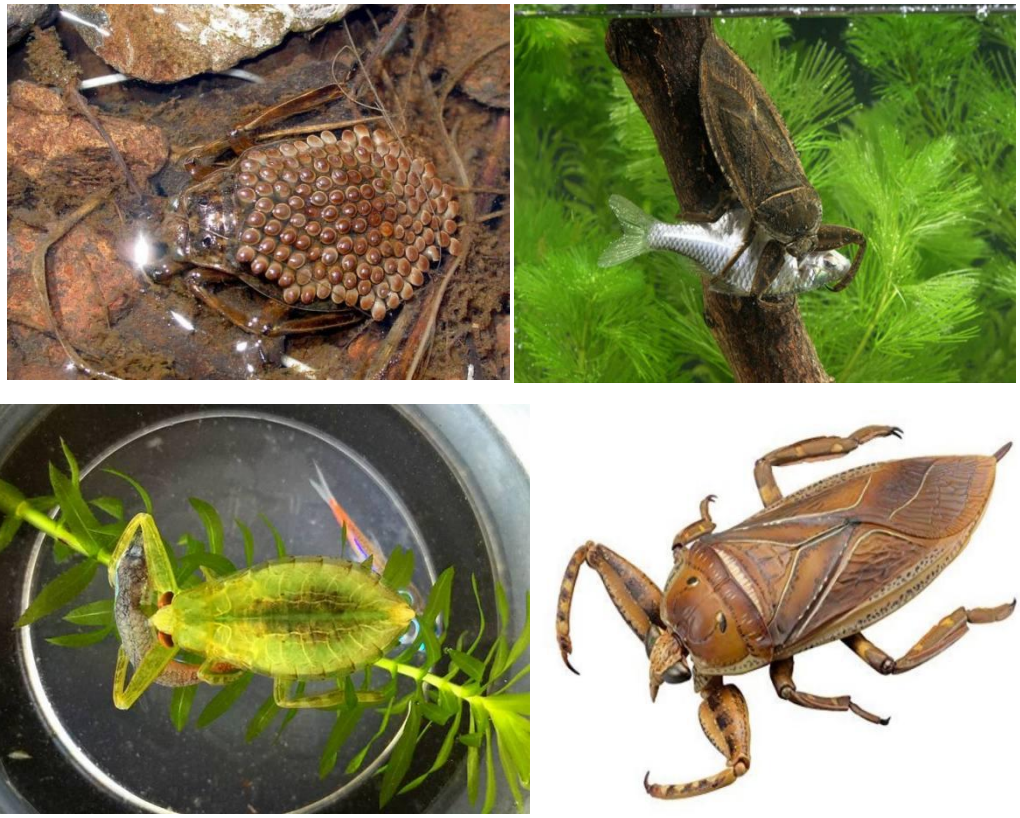


图 9-4-13 负子蝽科

别称田鳖科。中到大型，体大而扁宽，卵圆形；头短阔，复眼大，无单眼；喙短而弯曲，5节；腹部末端的呼吸管短而扁。

雌虫多产卵在雄虫体背上，雄虫背负卵粒直至孵化，故而叫负子蝽，是少见的由雄性昆虫孵育后代的种类，有“超级奶爸”之称。捕食鱼苗，是养殖业的害虫；部分种类可以食用。北方常见的如大田鳖 *Kirkardyia deyrollei*，南方常见的如桂花蝉 *Lethocerus indicus*。

3、蝎蝽科 Nepidae





图 9-4-14 蝎蝽科

别称“红娘华”，体形多变，通常细长似蝎状。头小，隐于前胸中；触角 3 节，喙 3 节；前胸长，呈颈状；前足长而弯曲，捕捉足；腹末呼吸管细长。。

水生，捕食鱼类等，全世界已知 231 种，我国 5 属 16 种，常见有蝎蝽 *Nepa chinensis* Hoff.、中华螳蝎蝽 *Ranatra chinensis* Mayrt.等。

（三）陆栖亚目 Geocorizae

陆生；触角发达；后足非游泳足；植食性或捕食性，许多是农业生产上重要种类。

4、猎蝽科 Reduviidae





部分猎蝽种类











图 9-4-15 猎蝽科

小~中型，红色或黑色；喙 3 节，粗短而弯曲，不贴于腹部；前翅基部有 2 个基室，由此发出 2 条纵脉；头小而有颈；前胸背板上有 1 横沟。

绝大多数捕食性，捕食其它昆虫，少数吸人血，如锥猎蝽亚科的某些种类，是锥虫病的传播媒介；一般生活在灌木、田间、果树、草丛中，是重要的天敌昆虫。全世界已知约 7000 种，我国已记载 420 余种。常见的如黄足猎蝽 *Sirthenea flavipes* Stal，环斑猛猎蝽 *Sphedanoletes impressicollis* (Stal)。

5、盲蝽科 Miridae

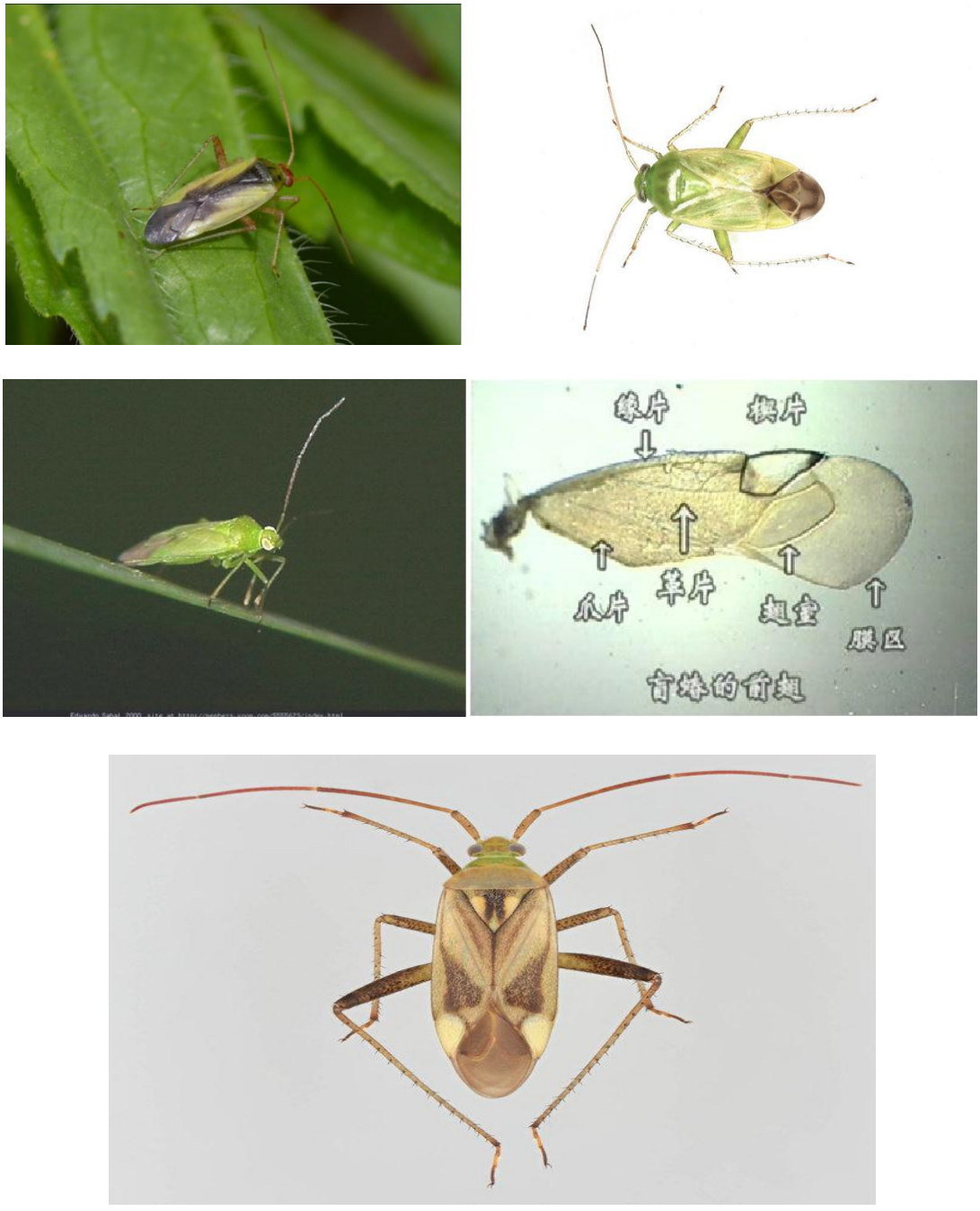


图 9-4-16 盲蝽科

体型小~中型；触角 4 节，喙 4 节； 无单眼，故名盲蝽；前翅有楔片；膜片具 1—2 个闭室，但无翅脉。

多食性，大多数植食性，多农业重要害虫，少数捕食性 。栖息于植物上，是多种作物、牧草、果树及林木害虫，有些种类捕食小虫、螨类、虫卵及食糖蜜。本科是半翅目最大的科，全世界已知逾万种，我国已知 700 多种，常见种类如三点盲蝽 *Adelphocoris fasciaticollis*、绿盲蝽 *Apolygus lucorum*、中黑盲蝽 *Adelphocoris suturalis* 等。

6、网蝽科 Tingidae



图 9-4-17 网蝽科

体小而扁，体长多在 5mm 以下；触角 4 节，喙 4 节，无单眼。头顶、前胸背板及前翅具网状花纹，前胸背板中央常向上突出成一罩状构造，向前延伸遮盖头部，向后延长覆盖中胸小盾片，两侧多扩展成侧背板。前翅质地均一，不分成革质与膜质两部分，翅脉网状。

大多数植食性，在叶背面或幼嫩枝条群集刺吸危害，排出锈渍状污物；少数捕食性；产卵于植物组织中。若虫暗黑色，体侧有刺突，与成虫形状相差甚大。全世界已知 2100 余种，我国已知 200 余种，常见如梨网蝽 *Stephanitis nashi* Esaki et Takeya，为害梨、桃、苹果等各种果

树，悬铃木方翅网蝽 *Corythucha ciliate* (Say)危害悬铃木。

7、缘蝽科 Coreidae





图 9-4-18 缘蝽科

体小至大型，体狭长，两侧缘平行；爪片长于小盾片，爪片结合缝明显；前翅基部有 1 条横脉，由此发出多条分叉或平行的纵脉，基部常无翅室；腹部第 5 节背板前、后缘波浪形，但平行；不少种类前胸外缘有尖突，或后足腿节与胫节或其中一节膨大。

植食性；一般栖息于植物上，吸食植物幼嫩组织或果实浆液，引起植物萎蔫或死亡。世界已知 1890 种，我国约 200 种，常见种类如粟缘蝽 *Liorhyssus hyalinus* (Fabr.)、稻棘缘蝽 *Cletus punctiger* Dallas、点蜂缘蝽 *Riptortus clavtus* Thunberg 等

8、 蝽科 Pentatomidae





图 9-4-19 蝽科

体小至大形；体扁平，盾型，前胸背板六边形；触角 5 节，偶有 4 节；喙 4 节；有单眼。小盾片发达，超过或与爪片等长；膜区 5 条纵脉，多从一基横脉上发出；跗节 3 节；臭腺发达。

植食性；栖息于植物上；卵桶形，聚产在叶片表面，若虫扁平，椭圆，体色与成虫差别较大，有的若虫 1~5 龄聚集在一起。全世界已知 4700 多种，我国 400 余种。常见的如稻绿蝽 *Nezara viridula*（Linn.）、斑须蝽 *Dolycoris baccarum* (Linn.)、赤条蝽 *Graphosoma rubrolineata*、横纹菜蝽 *Eurydema gebleri* Kolenati、茶翅蝽 *Halyomorpha halys* (Stal)等。

9、盾蝽科 Scutelleridae



图 9-4-20 盾蝽科

小至大型；背面强烈圆隆，腹面平坦，卵圆形；中胸小盾片呈“U”形，特别发达，基部宽于前胸背板后缘，能盖住整个腹部和前翅的绝大部分；体色多异，往往具不同程度的金属闪光和艳丽的色斑。

植食性；多生活于木本植物上，喜食果实。全世界已知 450 余种，我国已知 50 种左右，常见的种类有金绿宽盾蝽 *Poecilocoris lewis* (Distant)等。

10、臭虫科 Cimicidae

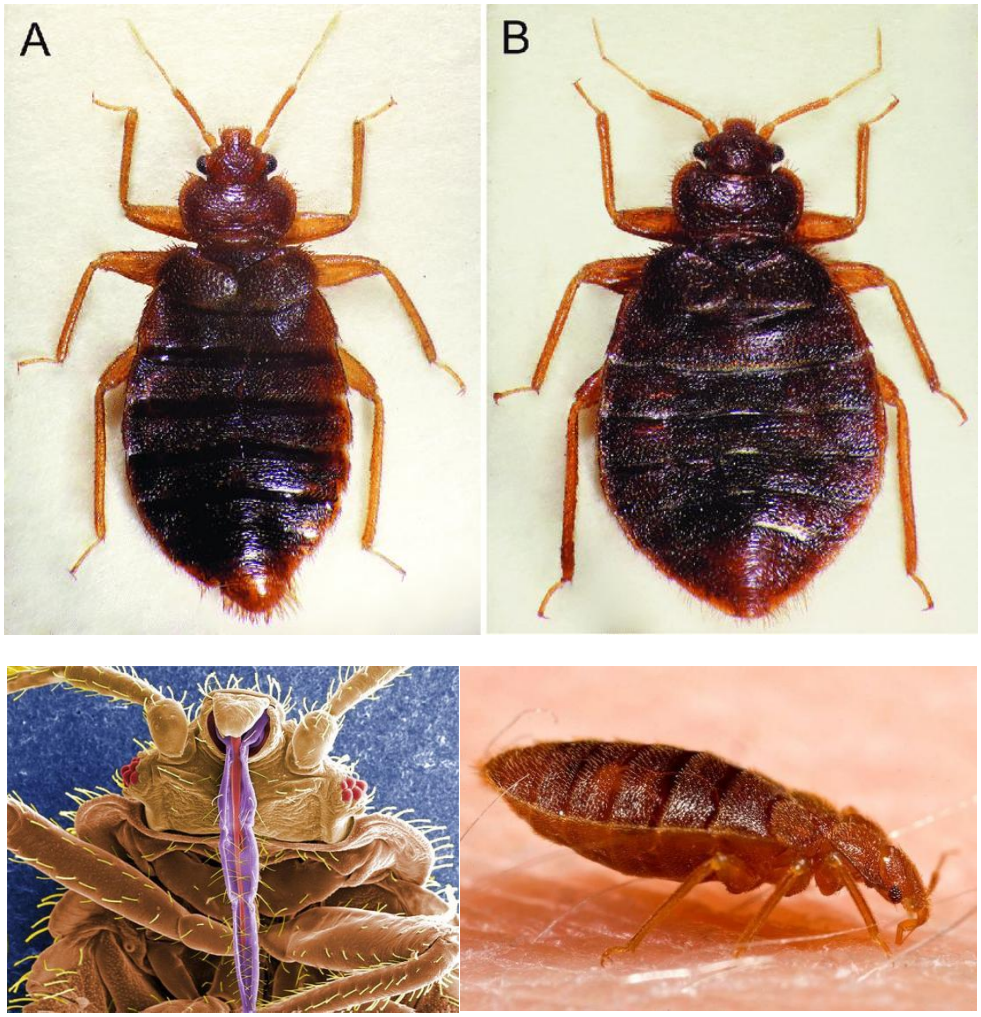




图 9-4-21 臭虫科

体扁，腹宽，卵圆形，红褐色；触角 4 节，喙 3 节；无单眼；翅退化，仅保留前翅革片的残痕；跗 3 节。

吸食恒温动物的血液，夜出性，白天藏于缝隙中。世界已知 90 种，主要分布于温带及热带。我国仅有 3 种，其中温带臭虫 *cimex lectularius* Linn. 广泛分布；热带臭虫 *C. hemipterus* Fabr. 只分布于南方。

判断对错

半翅目昆虫的口器是刺吸式。

半翅目昆虫的前翅都是半鞘翅，质地不均一。

负子蝽是由“爸爸”孵育后代。

蝎蝽是陆生昆虫。

猎蝽是水生昆虫。

盾蝽的小盾片特别发达，盖住腹部的大部或全部。

盲蝽科没有复眼。

常见的“臭大姐”属于蝽科。

臭虫是卫生害虫。

第五节 鞘翅目 Coleoptera



鞘翅目前翅鞘翅，状似甲胄，故称为甲虫，英文名 Beetles。该目全世界已知 36 万多种，为昆虫纲第一大目，也是农业上最重要的目之一，许多种类是农业、林业、仓储和园艺上的重要害虫和益虫。

一、识别特征

1、头部

口器咀嚼式，但个别类群特化，如象甲总科中，头额区向前延伸成喙，口器退化，位于喙的端部；绝大多数成虫无单眼，但隐翅甲和埋葬甲部分种类有单眼 1 对，皮蠹只有 1 个中单眼。



图 9-5-1 鞘翅目咀嚼式口器的变化

触角形状多变，一般 11 节；不同类群中变化很大，有线状、念珠状、锯齿状、栉齿状、锤状、棒状、膝状、腮叶状等；在棒状触角中，末端膨大部分（棒节）的节数常作为关键特征；前翅为鞘翅，后翅膜质，休息时折叠于前翅下；前胸背板发达，中胸仅露出三角形的小盾片。

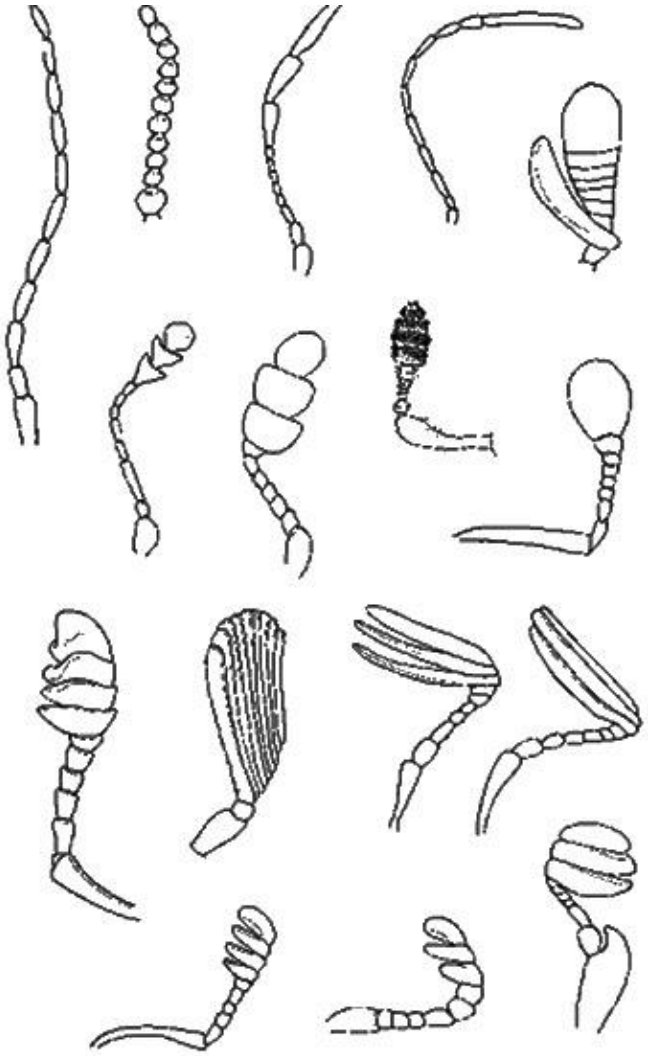


图 9-5-2 鞘翅目触角类型

2、胸部

甲虫从背面只能看见前胸背板和中胸小盾片；从腹面看，少数甲虫（肉食亚目、菌食亚目）具有前胸背侧缝，即前胸背板和侧板接触留下的缝隙，在侧板与腹板交界处有前胸侧腹缝。前胸有无背侧缝是区分肉食亚目和多食亚目的重要特征。部分种类前胸腹面经常有一腹板突，如叩头甲。

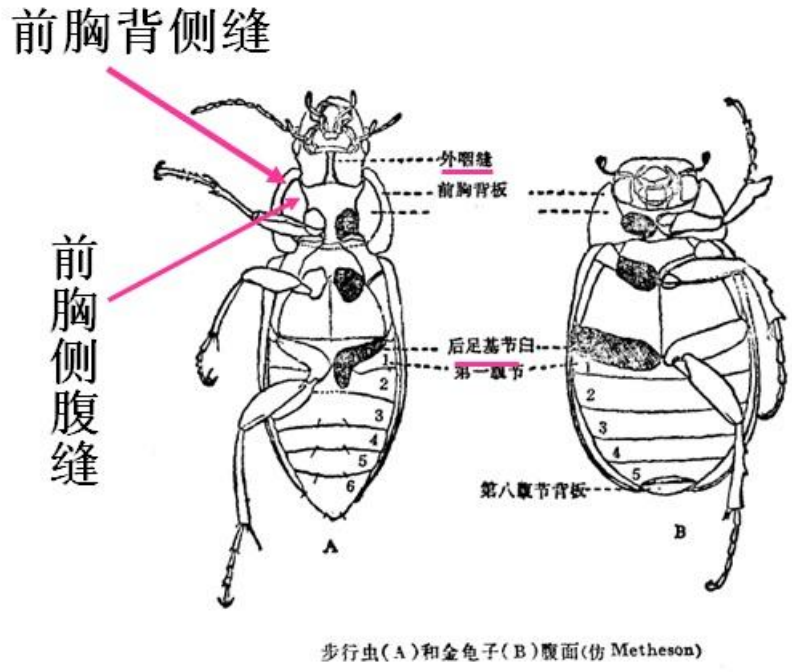


图 9-5-3 鞘翅目前胸背侧缝

前足基节窝开放与否也是鞘翅目分类的重要依据：当前胸骨片包围前足基节时，这个基节窝就称为闭式；若前足基节窝的后方紧接的是中胸骨片时，该基节窝就称为开式。

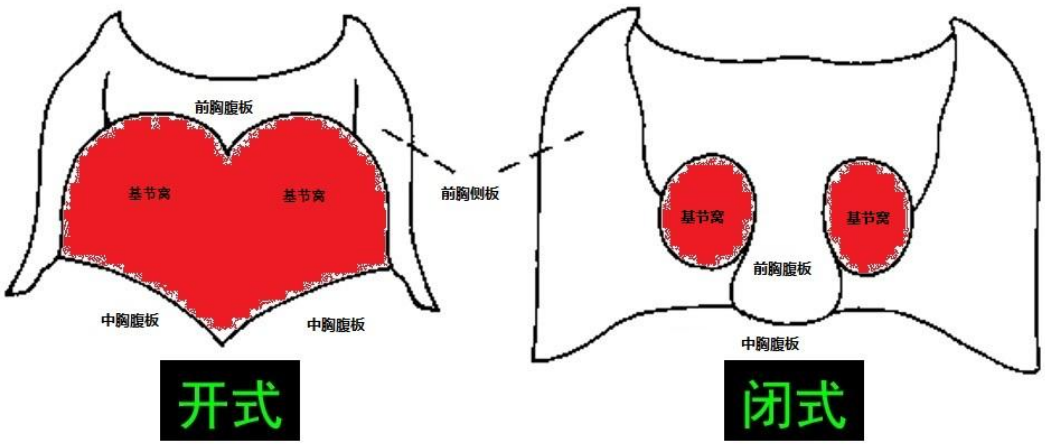


图 9-5-4 鞘翅目前足基节窝

3、足

一般为步行足，但由于生活习性不同，足功能和形态多变化：金龟子前足适于开掘，生活于土壤中；龙虱和豉甲中、后足扁平而适于游泳；跳甲后足腿节膨大，为跳跃足。



图 9-5-5 鞘翅目足的类型

跗节节数、各节的相对大小和形状是鞘翅目重要分类特征。有些甲虫倒数第二跗节非常小，倒数第 3 节相对较大，U 字形，跗节数好象比实际少了 1 节，若为 5 节就称为隐 5 节或拟 4 节；若为 4 节就称为隐 4 节或拟 3 节。芫菁、拟步甲等跗式为 5-5-4，称为异跗类。郭公虫科 Cleridae 和长蠹科 Bostrychidae 基跗节很小，只有当跗节角度合适时才能看见。

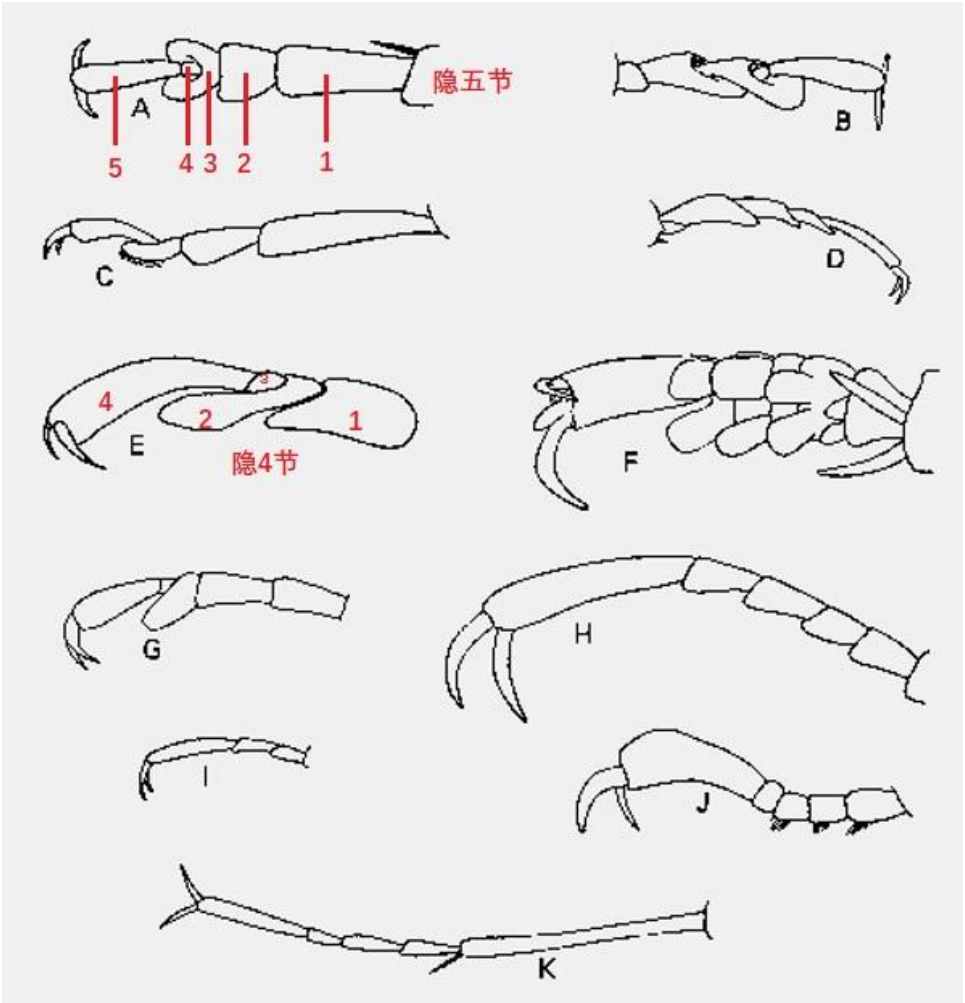


图 9-5-6 鞘翅目跗节类型

4、翅

鞘翅在中央相遇的直线，称为鞘翅缝；若翅尖分离，称为鞘翅末端分歧；鞘翅前侧角为肩角；若鞘翅在侧面突然向下弯曲，弯下的部分就称为缘折；鞘翅形状、长短、质地等是常用分类特征；翅面有时有沟、纹、刻点等，用于分属、分种。

后翅膜质，休息时折叠于鞘翅下，翅脉较少，部分种类的 M 和 Cu 脉之间有 2 条横脉，形成一个小型的纵室，是分亚目的重要特征。

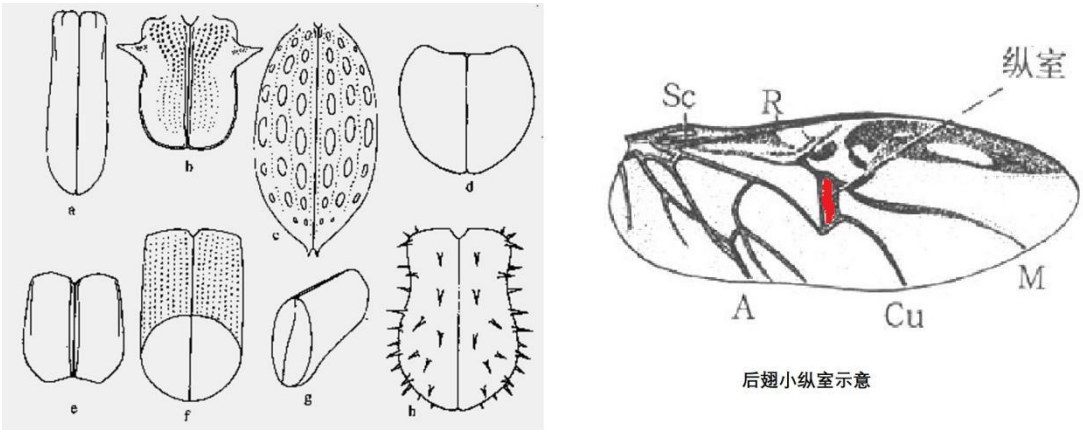


图 9-5-7 鞘翅目翅的构造

5、腹部

第 1 腹板的形状是分亚目重要特征。肉食亚目中，后足基节向后延伸，将第 1 腹板切为两部分。多食亚目中，后足基节不把第 1 腹板完全切开。

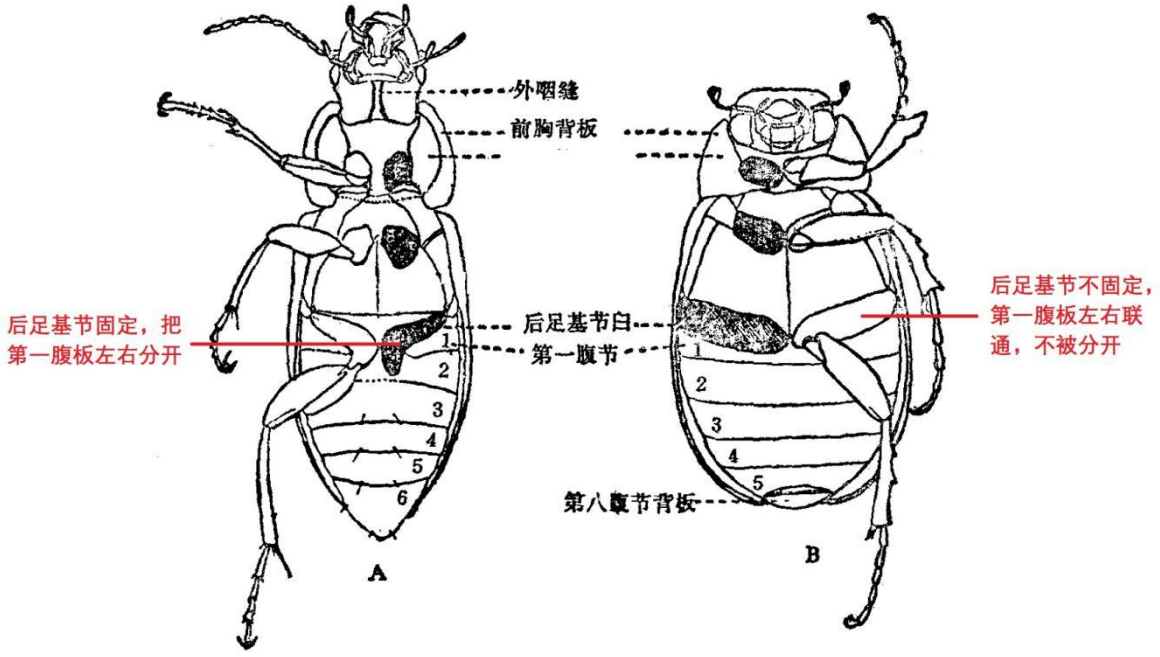


图 9-5-8 鞘翅目后足基节与第一腹板

二、生物学特性

1、变态方式

绝大部分都是完全变态，一生经历卵、幼虫、蛹、成虫四个阶段，但有部分种类如芫菁科是复变态，即幼虫各龄出现多种不同形态。如芫菁科的豆芫菁属，幼虫共 6 龄：第 1 龄蚜型，或称三爪蚴，行动敏捷，在土中取食蝗卵；第 2~4 龄为蛴螬型，第 5 龄为象甲型，第 6 龄又转变为蛴螬型。

2、产卵方式

雌虫产卵于土表、土下、洞隙中或植物上，通常圆球形。产在植物上的卵，常包围在卵鞘内，如肖叶甲科的部分种类；产在水中的卵，多包于袋状的茧内，如水龟虫等。产卵方式多是以伪产卵器直接产于土内或植物上；但天牛类可用上颚咬破树皮，然后产卵其中；而某些象甲类则可用喙先在植物上挖洞，再将卵产于内部。



图 9-5-9 瓢虫产卵

3、幼虫类型

幼虫一般有胸足 3 对，缺腹足，口器咀嚼式，侧单眼 1—6 对，气门 9 对。由于生活环境不同，幼虫分化出许多类型，根据形态和生活习性，大致可分为 6 类：

（1）蚜型幼虫 campodeiform。体壁坚硬，胸足发达、5 节，第 9 腹节有尾突。行动活泼，捕食性，如肉食亚目、隐翅虫总科等。



图 9-5-10 瓢虫幼虫



图 9-5-11 步甲幼虫

（2）金针虫型 wireworm。体壁坚韧，胸足不太发达、4 节，不太活泼。植食性，生活于土壤内，叩头甲科。



图 9-5-12 金针虫

（3）伪蠋型 eruciform。体壁柔软，胸足不发达，4 节，无腹足，不活泼，食叶。见于叶甲、皮蠹等。



图 9-5-13 柳兰叶甲幼虫

（4）蛴螬型 scarabaeiform。柔软，体肥大而弯曲，呈“C”字形，胸足退化，4 节，不善爬行，气门筛板状，生活于土壤内，金龟类幼虫。



图 9-5-14 蛴螬型幼虫

（5）象虫型 maggot。体柔软、肥胖，近圆筒形，虫体弯曲，中部隆起，足退化，生活在隐敝环境中，见于象虫和豆象幼虫。



图 9-5-15 蛴螬型幼虫

（6）无足型 apodous。体细长、扁平，头小，足退化，在茎干内蛀隧道，如天牛、吉丁虫和隐唇叩头虫等。

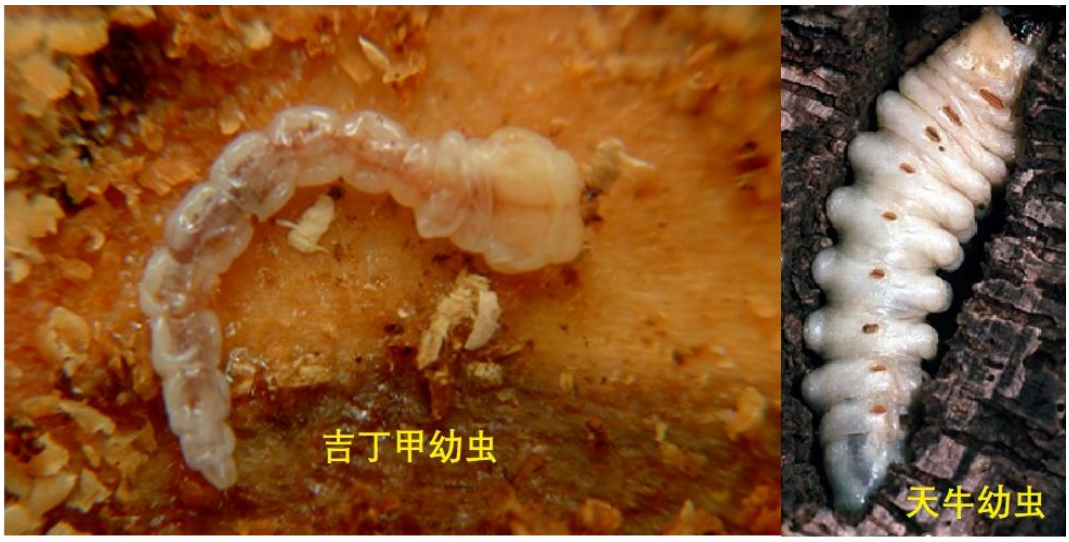


图 9-5-15 天牛和吉丁甲幼虫

4、食性

（1）植食性 phytophagous：大多数甲虫为植食性，取食植物不同部位，叶甲吃叶，天牛蛀食木质部，小蠹虫取食形成层，蛴螬取食根，豆象取食豆科种子，皮蠹取食各种植物的种子及其产品。许多鞘翅目昆虫是农作物、果树、森林、储粮等的重要害虫。

（2）捕食性 predaceous：一部分甲虫为捕食性，如瓢虫捕食蚜虫，虎甲和步甲捕食小型昆虫，可由于生物防治

（3）腐食性 saprophagous、粪食性、尸食性：粪龟甲为粪食性，埋葬虫为尸食性，埋葬鸟兽尸体。可帮助清洁环境卫生。 澳大利亚曾引入我国的神农粪蜣解决草场被牛羊粪便淹没而退化的

问题，取得巨大成功。

（4）寄生性 parasite：少数种类寄生性，如大花蚤幼虫寄生于蜚蠊体内或在蜂巢内营寄生生活。

5．假死性

多数甲虫有假死性，受惊时会立即收缩全部附肢，身体和足变得僵直而坠落到地面，甲虫可利用这一习性躲避敌害。采集标本和防治时，可以人为的振动植物，利用甲虫的假死性将其振落到地面，然后进行采集或将其杀死。

三、分类

世界已知约 36 万多种，占全球已知昆虫的 1/3，是昆虫纲（动物界）中种类最多，分布最广的目，中国已知约 28300 余种。分为 4 亚目，21 总科。

（一）原鞘亚目 Archostemata



图 9-5-17 一种长扁甲

前胸有背侧缝；后翅有小纵室；后足基节不固定在后胸腹板上，能活动；第 1 腹板不被后足基节完全切开。幼虫无尾突。

仅 1 总科——长扁甲总科 Cupedoidea，4 科，见于树皮下或腐木中，全世界已知不足 30 种。

（二）菌食亚目 Myxophaga

小型甲虫，触角棒状；前胸具背侧缝；后翅具纵室，边缘有长缨毛；跗式 3－3－3。

仅 1 总科——球甲总科 Sphaerioidea，包括 4 科，50 多种，取食藻类。我国记载种很少。



图 9-5-18 一种球甲

（三）肉食亚目 Adephaga

前胸有背侧缝；后翅具小纵室；后足基节固定在后胸腹板上，不能活动；第 1 腹板中央完全被后足基节窝所分开；幼虫蛞型，上颚无臼齿区，胸足 5 节，大部分种类具分节的尾突。包括 1 总科—步甲总科 Caraboidea，内含 9 科。绝大多数捕食性，仅少数植食性。

1、虎甲科 Cicindelidae





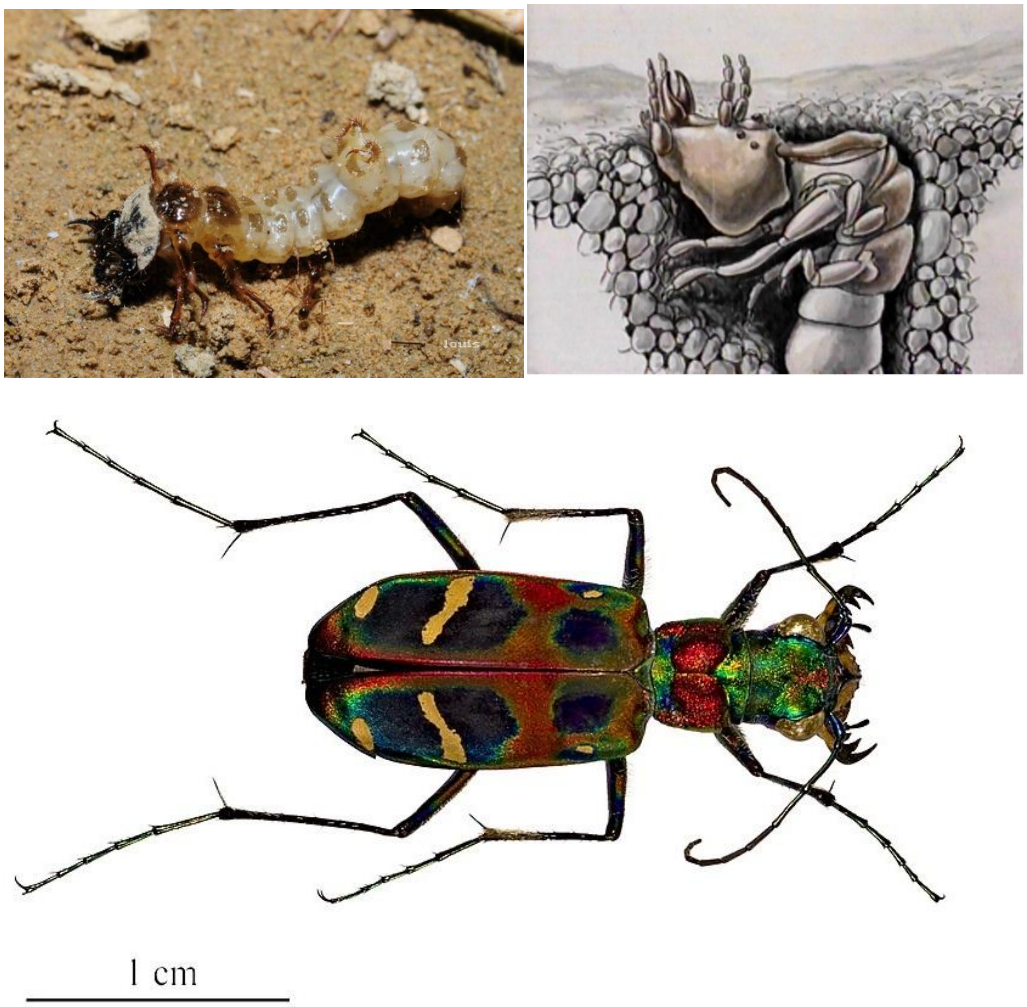


图 9-5-19 虎甲科

中文名虎甲，英文名 tiger beetle。

成虫一般具强烈的金属光泽和鲜艳斑纹；头比前胸宽；下口式咀嚼式口器，下颚长，有 1 能动的齿；鞘翅上无沟或刻点行，后翅发达，能飞行。 幼虫头和前胸大，第 5 腹节背面突起上着生 1－3 对倒钩，无尾突。

成幼虫均捕食小昆虫。幼虫生活于土中隧道内，头在入口处，背上的倒钩防止捕食时被猎物拖出。

全世界约 2000 种，我国 120 余种，常见种有中华虎甲 *Cicindela chinensis* DeGeer 和杂色虎甲 *C. hybrida* L.等，均为捕食性。

2、步甲科 Carabidae







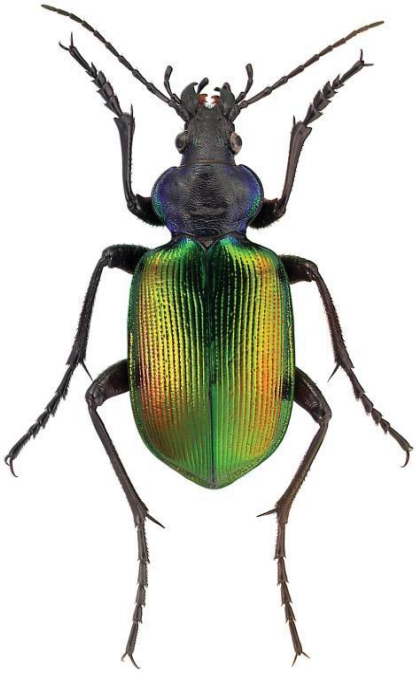




图 9-5-20 步甲科

体色较暗，有的鞘翅上具有刻点、条纹或斑点；头较前胸窄；前口式咀嚼式口器，下颚无能动的齿；复眼小，不太发达；触角间的距离大于唇基宽度；后翅常退化，不能飞，仅能在地面行走，故称为步甲 ground beetle。 幼虫为典型的蛞型幼虫，黑色，足长，活跃，第 9 节尾突发达。

成幼虫均肉食性，捕食昆虫、蜘蛛或软体动物；成虫和幼虫长栖息于砖石、落叶、土中，昼伏夜出。

全世界约 30000 中，我国已记载 1700 多种，常见的有捕食性的金星步甲 *calosoma chinense* Kirby、兼食性的谷婪步甲 *Harpalus calcatus* (Duftschmid)等。

视频：拉步甲幼虫取食蜗牛

3、龙虱科 Dytiscidae







图 9-5-21 龙虱科

俗名水鳖，英文名 water beetle，diving beetle。

水生，体光滑，长卵圆形或流线型，背腹两面隆起；触角长，丝状；后足为游泳足，后足基节很大，与后胸腹板占据腹面之大半；雄虫前足跗节膨大，抱握足。

成幼虫均水生，捕食水中的软体动物，小型昆虫，鱼苗等，有些种类是淡水养殖大害。

全世界已知 4000 余种，我国记录 230 余种。常见的如中国真龙虱 *Cybister chinensis* Motschulsky，中国龙虱 *Dytiscus sinensis* 、黄边厚龙虱 *C. limbatus* 等。

（四）多食亚目 Polyphaga

前胸无背侧缝；后翅无小纵室；后足基节可动，不固定在后胸腹板上；第 1 腹板不被后足基节窝完全分开，其后缘横贯整个腹部。本亚目包括鞘翅目的大部分种类，共分为 18 总科。

4、水龟虫科 Hydrophilidae



图 9-5-22 水龟虫科

由 Udo Schmidt from Deutschland - Hydrophilus piceus (Linné, 1758) female Uploaded by Magnus Manske，CC BY-SA 2.0，https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=22951655

体型酷似龙虱，卵圆形，但背面较隆起，腹面扁平；触角短，7-9 节，锤状；下唇须长于触角；中胸腹面具龙骨状突起；三对足均细长，胫节上具长的端距，后足略呈游泳足。

成幼虫水生，成虫多腐食性，幼虫多捕食性，捕食水生动物。

5、隐翅甲科 Staphylinidae



图 9-5-23　隐翅甲

通称隐翅虫，英文名 rove beetle。

体细长，两侧平行；鞘翅极短，长约等于宽，大部分腹节外露。多为腐食性，少数捕食性。全世界已知 27000 种。毒隐翅虫属 *Paederus* 有毒，能引起隐翅虫皮炎。

6 、锹甲科 Lucanidae





图 9-5-24 锹甲科

通称锹甲，英文名 stag beetle，是非常好的观赏性昆虫。

体较大，扁平；性二型现象显著，雄虫上颚特别发达，而雌虫上颚较小，观赏性强。 幼虫腐食性，喜食朽木；成虫趋光性强。世界已知 800 多种，我国 150 余种。

7、粪金龟科 Geotrupidae



图 9-5-25 粪金龟科

俗称屎壳螂、蜣螂，英文名 dung beetle。

体粗壮，小到大型，椭圆形至卵圆形，黑色；触角鳃状；头部铲形或多齿，口器从背面看不到；前胸背板有各式突起；前足开掘足，中足左右远离，后足胫节有 2 枚端距，着生在身体的后部；鞘翅完全盖住腹部，表面有明显纵沟纹。

成幼虫均为粪食性，取食动物粪便或尸体，是重要的腐食性昆虫，被誉为大自然的清洁工。全世界已知 2300 余种，常见的如神农洁蜣螂 *Catharsius molossus* 等。

8、金龟科 Scarabaeidae

俗称金龟子，英文名 Scarab beetles。

体粗壮，卵圆形或长形，背面凸起；触角鳃叶状，末端 3 或 4 节侧向膨大；前足胫节膨大，变扁，外侧具齿；幼虫蛴螬型。金龟科习性差别大，许多为粪食性或腐食性、尸食性等，其它种类植食性，取食植物叶片、果实、和花等，有些是草场或农作物的重要害虫。本科一般分为许多亚科，下面介绍常见的 3 个亚科。

（1）鳃金龟亚科 Melolonthinae

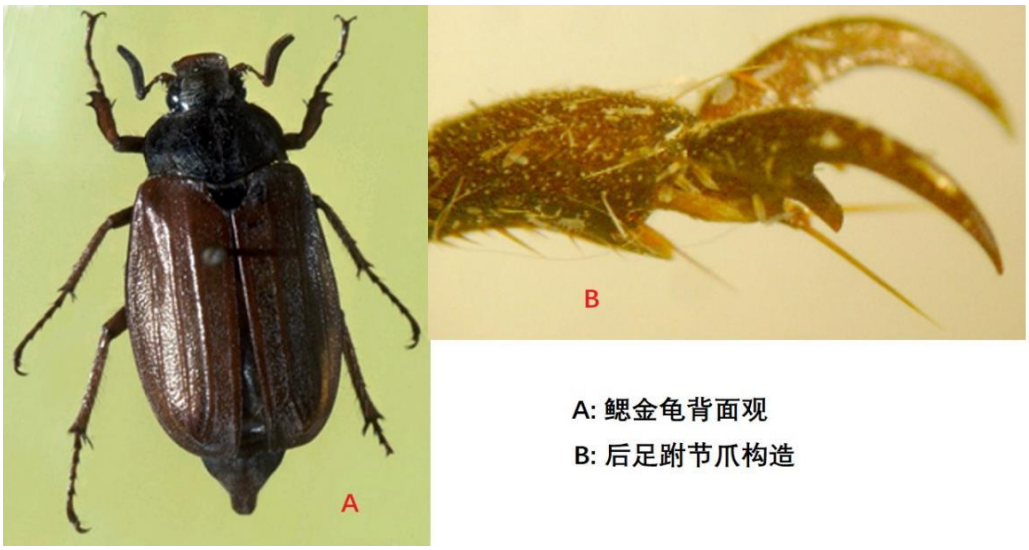








大黑鳃金龟



A: 鳃金龟背面观
B: 后足跗节爪构造

图 9-5-26 鳃金龟

触角 8～10 节，鳃叶状；后足跗节一对爪大小相等，均 2 分叉；腹部仅 1 对气门露出鞘翅边缘。成虫常夜间活动，危害作物、果树、林木的叶、花或果实；幼虫取食幼根。全世界已记载 9000 种，我国已知约 500 种，有很多重要害虫。常见的如华北大黑鳃金龟 *Holotrichia oblita* (Fald.) ，暗黑鳃金龟 *H. parallela* Motsch，黑皱鳃金龟 *Trematodes tenebrioides* Pallas 等。

（2）丽金龟亚科 Rutelinae







图 9-5-27 丽金龟

外形与鳃金龟非常类似，但虫体常有亮丽的金属光泽；后足跗节 1 对爪大小不等，外爪大、分叉，内爪短、不分叉；腹部气门 3 个在侧膜上，3 个在腹板上。幼虫特征、 危害极似鳃金龟亚科。全世界约 3000 种，我国已知近 400 种。常见的如铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta* Motsch.， 日本弧丽金龟 *Popillia japonica* Newman，中华弧丽金龟 *P. quadriguttata* Fabr. 等。

（3）花金龟亚科 Cetoniinae



图 9-5-28 花金龟

体艳丽，有花斑或粉层；中胸后侧片从背面可见；鞘翅外缘在肩后微凹；中胸腹板有圆形突出物前伸。成虫常害花，称为花潜 flower beetle。全世界 2640 余种，我国 200 多种。常见害虫有白星花金龟 *Potosia brevitarsis* Lewis，小青花金龟 *Oxycetonia jucunda* (Faldermann)等。

9、吉丁甲科 Buprestidae

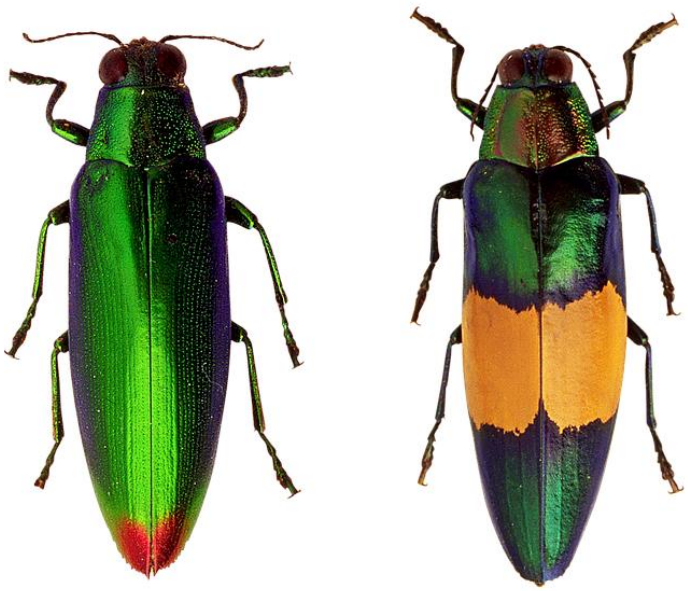




图 9-5-29 吉丁甲

俗称吉丁虫，英文名 metallic wood-boring beetle。

体长，常有强烈的金属光泽；头嵌入前胸；后胸腹板有 1 明显的横沟；鞘翅长，侧缘向末端渐狭；可见腹板 5 节，第 1、2 节腹板愈合。幼虫长，体扁；前胸膨大，身体后部较细，虫体呈棒状；胸部无足；前胸背板有“ V”字形中沟。

幼虫钻蛀枝干或根部，生活于树木的形成层中，是林木、果树重要害虫。全世界 13000 种，我国 450 余种。

10、叩头甲科 Elateridae



图 9-5-30 叩头甲

Ampedus nigricollis

俗称叩头虫，英文名 click beetles，snapping beetles, spring beetles。

前胸背板后角锐刺状，前胸腹板突长刺状，伸入中胸腹板的凹窝内；后胸腹板上无横沟；前胸和鞘翅相接处凹入。成虫被捉时能不断叩头，故名叩头虫，背面向下时能反弹跳起。

幼虫为金针虫（wireworm），是重要的土壤害虫，也是北方三大地下害虫之一。 圆柱形或长针形，略扁，黄褐色，体壁光滑、坚韧。在地下取食植物的根、块茎、幼苗及播撒的种子，对草场、禾谷类、块根块茎作为等危害极大。全世界 10000 多种，我国近 600 种。常见害虫有沟叩头甲 *Pleonomus canaliculatus* (Fald.)、细胸叩头甲 *Agriotes fusicollis* Miwa 等。

11、萤科 Lampyridae

















图 9-5-31 萤火虫

俗称为萤火虫，英文名 firefly。

体壁与鞘翅柔软；前胸背板前伸，头大部或全部被遮盖；腹部有发光器，雄虫在第 6－7 节，雌虫在第 7 节。雌雄二型性明显，一般雌虫多无翅。

成幼虫均捕食性，捕食蚯蚓、蜗牛、昆虫等。许多种的各个虫态均能发出荧光，成虫以雌性发光能力较强，发光节黄绿色。全世界已知 2000 种，常见的如红胸萤 Luciola lateralis Mostsch.、北京萤火虫 Pyrocoelia pekingensis 等。

花萤科 Cantharidae 昆虫，非常类似萤科，区别是头不被前胸所遮盖；没有发光器，故不能发光（图 9-5-32）。



图 9-5-32

12、瓢甲科 Coccinellidae













图 9-5-33 瓢虫

俗称瓢虫，英文名 ladybird beetle。

身体半球形，头后部被前胸背板所覆盖；触角棒状；跗节 4－4－4，为隐 4 节；色彩鲜艳，并常有斑点。

大部分瓢虫是捕食性的益虫，也有一部分是植食性的害虫，二者区别如下：

（1）捕食性幼虫体软，色暗，有黄、白斑点，3 个侧单眼，上颚镰刀形，足细长，背面各节有瘤突和刺，腹末较尖，但无尾突；植食性幼虫体壁上有长而分叉的刺突。

（2）捕食性的上颚基部有齿，端部叉状，适于捕食；而植食性的基部无齿，末端及内侧有多个小齿，取食时在叶面留下梯田状的网纹。

（3）捕食性瓢虫鞘翅光滑无毛，植食性瓢虫鞘翅上有细密的绒毛。

全世界约 6000 种左右，我国已知 700 余种，常见益虫有七星瓢*虫 Coccinella septempunctata* L.，龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* (Thunberg)，异色瓢虫 *Harmonia axyridis*，常见的害虫有茄 28 星瓢虫 *Epilachna vigintioctopunctata* (Fabricius)等。

13、拟步甲科 Tenebrionidae





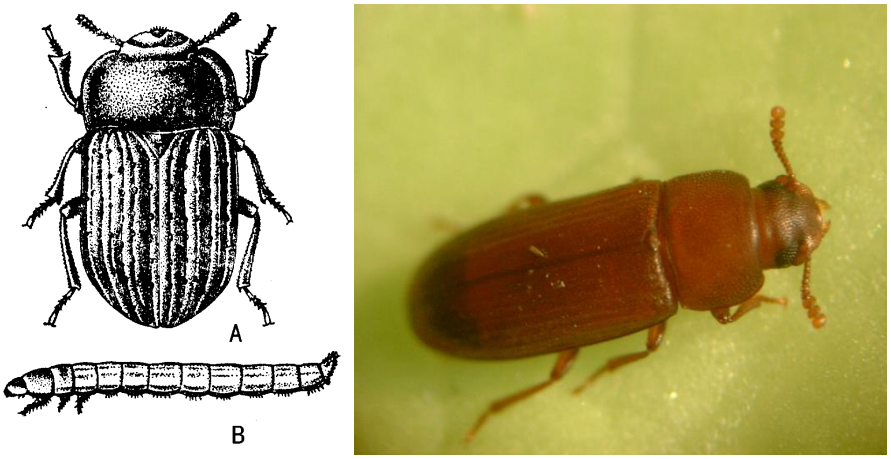


图 9-5-34 拟步甲

酷似步甲，故称伪步行虫或拟地甲，英文名 darking beetle。

头前口式，前唇基明显；触角棍棒状或丝状；鞘翅有发达的假缘折，后翅退化；前足基节窝闭式；跗节 5-5-4（步甲 5-5-5，可供区别），爪不分叉；幼虫细长，略呈圆筒形，形似金针虫。

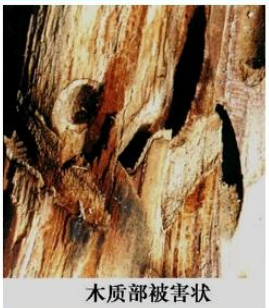
成虫取食植物种子、根、菌类等。在荒漠、砂丘、干燥地区常成群出现危害作物。全世界 25000 多种，我国 2000 种。常见种类如沙潜 *Opatrum subaratum* Fald.是北方常见地下害虫；赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* Herbst、杂拟谷盗 *T. confusum* Jacquelin du Val、黄粉虫 *Tenebrio molitor* Linn.、黑粉虫 *T. obscurus* Fabr.等是重要的仓库害虫。

14、天牛科 Cerambycidae





幼虫为害（左：木质部，右：皮下）



木质部被害状



被害状（虫粪从排粪孔排出）

桃红颈天牛（2）



雌成虫



雄成虫

桃红颈天牛（1）











图 9-5-35 天牛科

通称天牛，英文名 long-horned beetle。

触角线状，能向后伸，超过体长的 2/3，着生在额突上； 触角第二节特别短，长度仅为第一节的 1/5；复眼肾脏形，环绕触角基部；跗节 5-5-5，为拟 4 节。幼虫无足，长圆柱形，头圆，缩入前胸；前胸粗大，胸足 2－4 节或退化；腹部前 6－7 节背、腹面常具步泡突，第 9 节具 1 对尾突。

天牛均为植食性，多数幼虫钻蛀木质部，是果树、林木钻蛀性害虫。 全世界 25000 种，中国 2200 种。常见有桔褐天牛 *Nadezhdiella cantori* (Hope)，星天牛 *Anoplophora chinensis* (Forster) 、黄斑星天牛 *A. nobilis* Ganglbauer 是杨树重要害虫；光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky)是杨、柳、榆等林木害虫。

链接：中国部分常见天牛 http://m.1nongjing.com/201707/191313.html

15、叶甲科 Chrysomelidae









图 9-5-36 叶甲科

俗称金花虫，英文名 leaf beetle。

小至中型，椭圆形，体色鲜艳或有金属光泽，故称金花虫；触角短于体长之半，第 2 节不特别短；复眼圆形。幼虫多变，多数为蛴螬型或伪蠋型，足和触角短，体表常有瘤突或毛丛；胸足 4 节，有爪；第 10 腹节末端具 1 对刺突。

植食性，成虫主要取食花和叶片，幼虫有些取食叶片，有些食根、蛀茎，许多种类是栽培植物重要害虫。全世界 26000 种，我国 2000 多种。常见的如黄守爪 *Aulacophora femoralis* (Motsch.)；油菜蚤跳甲 *Psylliodes punctifrons* Baly；黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* (Fabr.)等，马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineanta* 也是叶甲类，是重要的国际植物检疫对象。

16、象甲科 Curculionidae







成虫

梨象甲



被害状（左上：梨果被产卵后皱缩，右下：产卵孔）



已硬化果被害状



卵







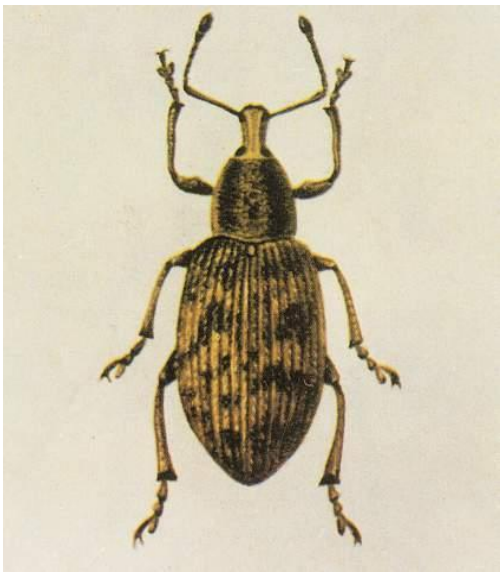




图 9-5-37 象甲科

通称象甲，俗称象鼻虫，英文名 weevils 或 Snout beetles。

额和颊向前延伸形成明显的喙，口器位于喙顶端，咀嚼式；触角膝状，其末端 3 节膨大呈棒状；前足基节窝闭式；可见腹板 5 节，第 1、2 腹板愈合。幼虫身体柔软，肥胖而弯曲，无足。

成幼虫均植食性。幼虫常在植物组织内取食，成虫在果实及其它植物器官中钻蛀。全世界 60000 种，是鞘翅目第一大科，我国 6000 种左右。危害贮粮的有谷象 *Sitophilus granarius* (Linn.)、米象 *S. oryzae* (Linn.)等，玉米象 *S. zeamais* Motschulsky 是我国贮粮头号害虫。为害大田作物的有棉尖象甲 *Phytoscaphus gossypii* Chao、稻象甲 *Echinocnemus squameus* Billberg 等。

判断对错

鞘翅目是昆虫纲第一大目。

鞘翅目的口器都是咀嚼式口器。

象甲的口器的刺吸式口器。

跗节的隐五节是指倒数第二节特别小，看起来像是只有 4 节。

多食亚目有前胸背侧缝。

头比前胸宽的是步甲科。

头比前胸窄的是虎甲科。

龙虱是水生昆虫，属于多食亚目。

水龟虫是龙虱的别称，属于肉食亚目。

金龟科触角是鳃状触角。

所有的瓢虫都是益虫。

天牛的触角非常短。

拟步甲的跗节是 5-5-5。

叶甲一般体色鲜艳，有金属光泽。

叩头甲的幼虫是金针虫。

吉丁甲的幼虫是金针虫。

蛴螬是金龟甲的幼虫。

天牛的幼虫有 3 对胸足。

象甲的口器在喙的端部。

第六节 双翅目 Diptera



本目昆虫仅有 1 对翅，故名“双翅”，可分为蚊 mosquitoes、蠓 midges、虻 horse flies、蝇 flies 等。

双翅目是个大目，适应能力很强，有些种类取食植物，是农林业重要害虫；有些种类吸血，是人和动物的害虫；许多吸血种类和腐食种类是人类疾病的传播媒介，称为医学昆虫；有些腐食性种类是有机物的降解者；还有一些种类是寄生性的，可以用于生物防治。

一、识别特征

（1）体微小至大型，体上多细毛和鬃；

（2）头小、复眼发达，♀多为离眼式，♂多为接（合）眼式；

（3）口器刺吸式（蚊）、舐吸式（蝇）或刺舐式（虻）；

（4）触角多变：少部分种类细长多节，如蚊类（多达 84 节）；大部分短而节少，如蝇类（3 节）；

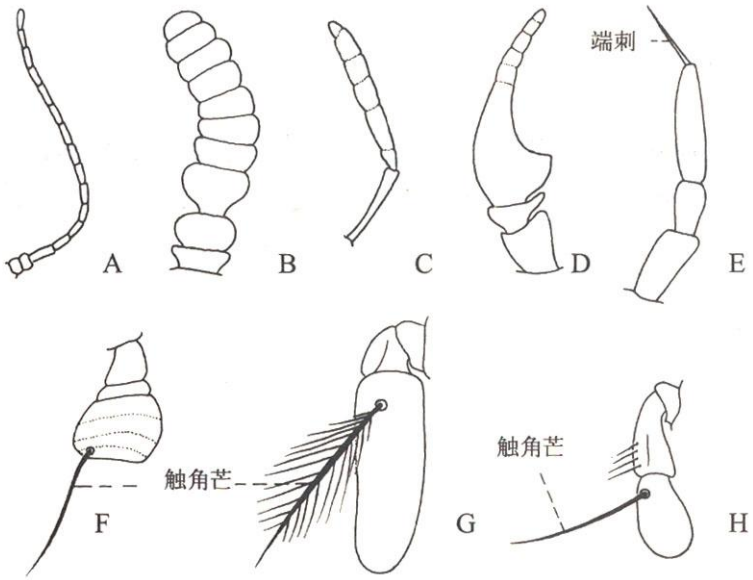


图 9-6-2 双翅目触角类型（仿 Borror）

A：一种蕈蚊触角 B：一种毛蚊触角 C：一种水虻触角 D：一种牛虻触角 E：一种食虫虻触角 F：一种水虻触角 G：一种丽蝇触角 H：一种寄蝇触角

（5）触角基部上方有一倒“U”字形额囊缝，在额囊缝与触角基部间有一狭小的区域称为新月片。额囊缝的存在与否是区分有缝组和无缝组的主要特征之一。

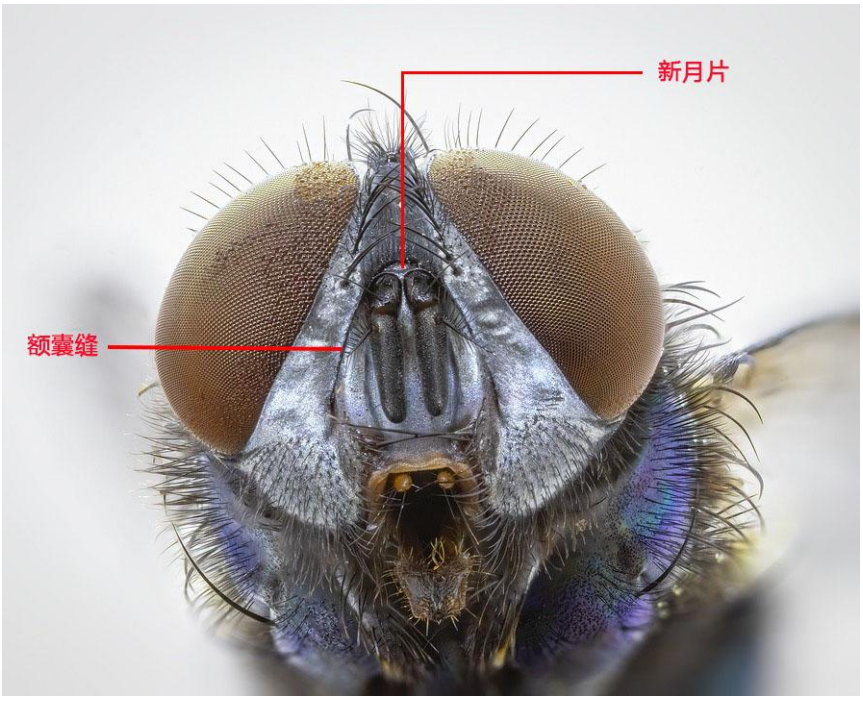


图 9-6-3 额囊缝和新月片

（6）翅一对，翅脉简单，后翅特化成平衡棒，前翅后缘基部通常有 1～3 个小形的翅瓣，由内向外分别叫轭瓣、翅瓣和腋瓣；

（7）中胸发达，前、后胸退化。

二、生物学特性

1、变态类型

完全变态，包括卵、幼虫、蛹、成虫 4 个虫态，蚊类幼虫一般 4 龄，虻类 5~8 龄，蝇类 3 龄。

2、幼虫头类型

根据幼虫头部的发达程度及是否外露，可以分为 3 种类型：

（1）全头式：头发达，有明显的头部，头壳骨化，如蚊类；

（2）半头式：头较退化，头部较明显，头壳略骨化，能缩如前胸内，如虻类；

（3）无头式：头不发达，头部不明显，大部分缩如前胸内，外面只留下 1 对口钩，俗称蛆，如蝇类。



图 9-6-4 全头式和无头式幼虫

3、蛹类型

蚊和虻为离蛹或被蛹，成虫羽化时从背面纵向裂开，属直裂类；蝇的蛹包被在最后一次脱皮形成的蜕内，状如红色的豆粒，称为围蛹，羽化时自蛹的前端环状裂开，属环裂类。





图 9-6-5 蛹的类型

4、生殖方式

一般有 4 种生殖方式：

（1）卵生。大部种类都是以卵生为主；

（2）胎生。寄生性的种类，如麻蝇、寄蝇等；

（3）孤雌生殖。部分摇蚊和毛蠓可以进行孤雌生殖；

（4）幼体生殖。部分摇蚊和瘿蚊在幼期就可以进行生殖。

5、食性

（1）植食性。大部分种类都是植食性，但取食的部位有差异，如潜叶（如潜蝇科）、蛀茎（杆蝇和水蝇科）、蛀果（实蝇科）、食根（如花蝇科）、食种子（如瘿蚊科）等。

（2）寄生性。寄蝇科、虱蝇科（寄生家畜）、虻、蚋、蠓等可以寄生其它昆虫或动物，。

（3）捕食性。如食虫虻科、食蚜蝇科等具有很强的不是能力，是很好的生防资源。

（4）腐食性。蝇科、麻蝇科、丽蝇科等，是有机废物的分解者，大自然的清洁工。

三、分类

双翅目昆虫全世界已知 150000 余种，我国大约 15600 余种。根据触角特征、蛹的类型和羽化方式、幼虫的类型，可分为三个亚目：长角亚目、短角亚目、环列亚目。

	长角亚目	短角亚目	环列亚目
触角	较长，7 节以上，一般长于胸部	短，3 节，末节有芒或分若干亚节	短，3 节，第三节背面具触角芒
			
羽化方式	直裂	直裂	环裂
幼虫类型	全头型（瘿蚊除外）	多为半头型	无头型
通称	蚊	虻	蝇

图 9-6-6 双翅目分亚目

（一）长角亚目 Nematocera

本亚目成虫触角长，一般长于头、胸部之和，由 6~18 个相似的环节组成，少数多达 40 节，无芒；下颚须 4—5 节，下垂；翅多无中室；幼虫全头型(瘿蚊科少数种类例外)，上颚能左右活动；多为裸（离）蛹，羽化时蛹壳自背面直裂。属双翅目中较原始的类群，包括蚊、蠓等。

1、大蚊科 Tipulidae





图 9-6-7 大蚊

外形似蚊，但体型一般远大于蚊，英文名 Crane fly。

一般中～大型，身体和足细长，脆弱，足易脱落；头大；触角雌虫丝状，雄虫念珠状；中胸背板具常具有“v”字形沟；翅狭长、具纵、横脉，Rs 分支点近翅端。

幼虫多栖息于泥土、腐殖质、菌类或水中，有些种类为地下害虫。全世界已知 4300 余种，我国已知约 1000 种。常见的有稻根蛆 *Tipula praepotens* Wiedemann、蒙古稻根蛆 *T. mongolica* Alexander 和稻大蚊 *T. aino* Alexander 等。

2、蚊科 Culicidae













图 9-6-8 蚊子

俗称蚊子，大部分有吸血行为，英文名 Mosquitoes。

体型较小；头小；触角环毛状，雄虫环毛浓密，雌虫环毛稀疏；口器刺吸式，喙较长；中胸背板无“v”字形沟；翅狭长，翅缘及翅脉上具 2 列毛。

成虫喜欢黄昏及夜晚活动；雌虫吸血，雄成虫取食花蜜及其它植物汁液，不吸血，故吸血的蚊子都是雌虫，雌蚊吸血过程中会传播疟疾等疾病，是重要的卫生害虫。幼虫水生，称为“孑孓”，体细长，头大、颈细，多毛从，老熟后上升到水面羽化成成虫。

全世界已知 3600 余种，我国 370 余种。常见的如中华按蚊 *Anopheles sinensis*、淡色库蚊 *Culex pipiens pallens*、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 等。

3、瘿蚊科 Cecidomyiidae







图 9-6-9 瘿蚊

幼虫以植物组织为食，会导致植物产生虫瘿，因此得名，英文名 gall midges。

本科昆虫体微小纤细；触角念珠状，每节环生放射状细毛；翅脉极少，纵脉只有 3～5 条。

成虫早晚活动，产卵于未开花的颖壳内或花蕾及叶片上；幼虫有捕食性、腐食性和植食性，有些种类危害农作物，如麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellsns* Gehin、麦黄吸浆虫 *Comtarinia tritci* (Kiby)；另有些为检疫害虫，如黑森麦瘿蚊 *Mayetiola destruotor* (Say)等。全世界已知 4300 余种，我国记录 100 余种。

（二）短角亚目 Brachycera

本亚目成虫触角短，不长于胸部，3 节，具分节或不分节的端芒（即触角芒位于第三节端部）；下颚须 1 或 2 节，不下垂；翅具中室，肘室在翅缘前收缩或封闭；幼虫半头型，上颚可上下活动；蛹多为围蛹，成虫羽化时，由蛹背面直裂。通称虻类。

4、虻科 Tabanidae



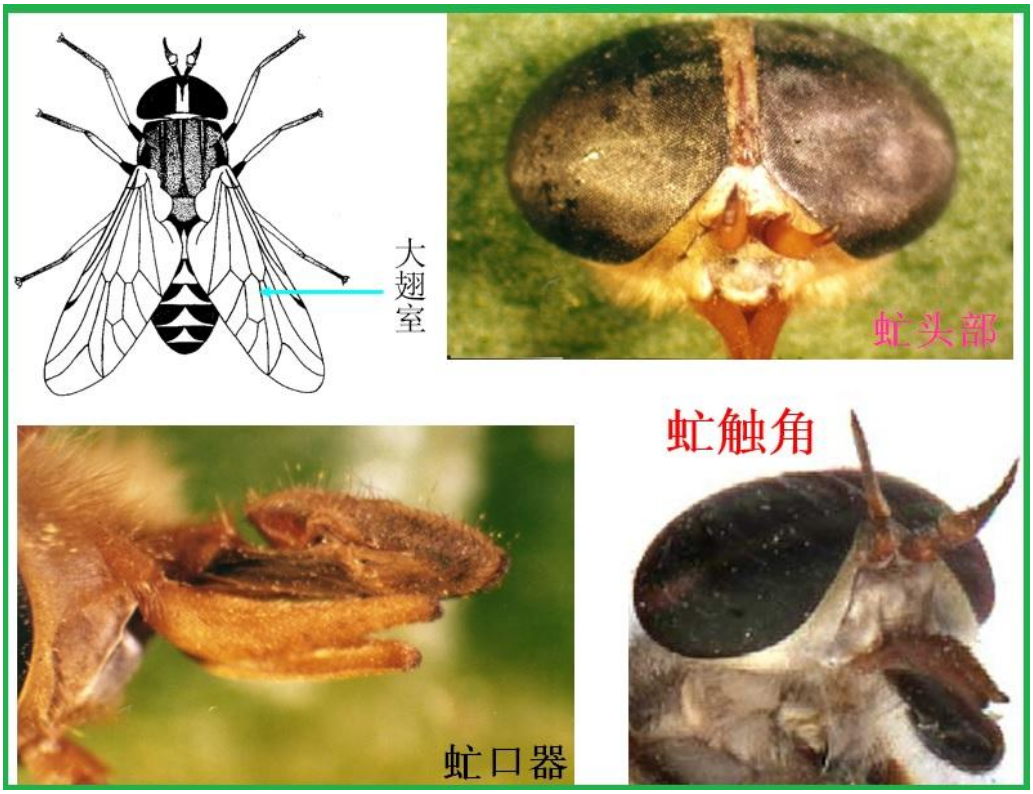


图 9-6-10 虻科

tabanus bromius 带眼褐色虻

俗称牛虻，英文名 Horse flies。

体小～中型，粗壮；触角末节由 3～8 个亚节组成，形似牛角状；喙短、坚硬，刺舐式；复眼经常色彩鲜艳或有彩虹，雄虫接眼式，雌虫离眼式；前翅具 1 个六边大翅室；爪间突垫状。

水生或半水生，多见于靠近水源之地；雄成虫主要取食花蜜和花粉，常见于花上；雌成虫吸食人或家畜血液，传播多种人、畜流行病害。全世界已知 4380 余种，我国 460 余种。常见的有华虻 *Tabanus mandarinus*、牛虻 *T. amaenus*、土虻 *Atylotus miser* 等。

5、盗虻科 Asilidae（食虫虻科 ）



图 9-6-11 食虫虻

俗称食虫虻，英文名 robber fly。

体小～大型，细长；触角末节具端刺；喙细长而尖硬；胸部粗，足粗长，腹部细长，略呈锥状；前翅有 4～5 个闭室，爪间突刺状。

成幼虫均捕食性。全世界已知 7400 余种，我国 250 余种。常见的如中华盗虻 *Cophinopoda chinensis* 等。

（三）环裂亚目 Cyclorrhappha （=芒角亚目 Aristocera）

成虫触角短，分 3 节，第 3 节背面具触角芒；下颚须 1 节；幼虫无头型(蛆型)；蛹为围蛹，羽化时蛹体前端呈环形裂开，分类上也称环裂部。根据额囊缝的有无，可分为无缝组和有缝组两大类。

无缝组 Aschiza：触角基部上方没有倒“U”形的额囊缝，例如食蚜蝇。

6、食蚜蝇科 Syrphidae



图 9-6-12 食蚜蝇

通称食蚜蝇，英文名 Syrphid Flies，hover flies 或 flower flies。

体中型，色彩鲜艳，常有黄、黑相间的横纹，似蜂；翅外缘有与边缘平行的横脉；R 与 M 脉间有一条伪脉。幼虫蛆形，腹部具皱褶、刺或毛，侧区有短而柔软的突起或后端有鼠尾状的呼吸管。

成虫常在阳光下的花朵上聚集，取食花蜜及花粉；幼虫捕食蚜、蚧、 叶蝉、蓟马、鳞翅目和脉翅目的小幼虫，少数是腐食性。全世界已知 5900 余种，中国 500 余种。常见的如黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* De Geer、大灰食蚜蝇 *Syrphus corollae* 等。

有缝组 Schizophora：触角基部上方有倒“U”形的额囊缝。本组种类极多，根据有无翅瓣又可分为无瓣类和有瓣类。

（1）无瓣类(Acalyptratae) ：触角第 2 节上方无明显的沟；亚缘脉短小，翅瓣小或退化；腹部气门位于第 2—5 腹节的侧膜上，包括实蝇科、潜蝇科、果蝇科等。

7、实蝇科 Tephritidae



图 9-6-13 实蝇科

简称实蝇，英文名 Fruit flies，为了与果蝇相区别，也称为 True fruit flies。

体小至中型，常有黄、棕、橙、黑等色；头大、颈细；翅面上常有云雾状斑；亚前缘脉（SC）呈直角弯向前缘脉；中室 2 个，臀室三角形，末端成锐角；雌虫产卵器细长。

成虫常聚集在植物的花、果实或叶片上，取食花蜜及花粉；幼虫为植食性，多蛀食果实，不少种类是农业上的危险害虫，有些种类是重要的检疫害虫，如地中海实蝇 *Ceratitis capitata*，苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella*。全世界已知 4600 余种，我国 570 余种，常见如柑橘小实蝇 Bactrocera dorsalis Hendel、柑橘大实蝇 Bactrocera minax (Enderlein)。

8、果蝇科 Drosophilidae

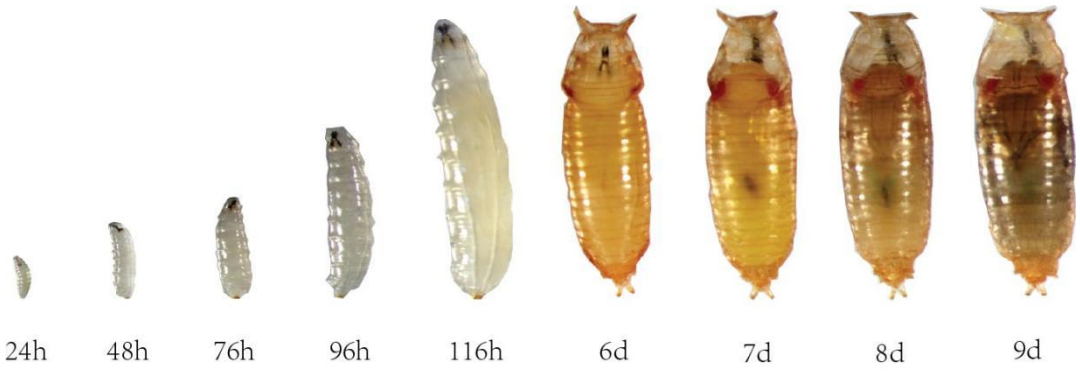




图 9-6-14 果蝇科

简称果蝇，英文名有时也称 Fruit flies，更为准确的称呼应该是 Small fruit flies，vinegar 或 pomace flies，以与实蝇区别。

小型，黄色，复眼闪虹光；触角第 3 节椭圆或圆形，触角芒羽状；C 脉分别在 h 和 R1 脉处有两处间断，Sc 退化，第 2 基室 bm 与中室 dm 合并或分开，臀室小而完整；腹部短。

成虫和幼虫都是腐食性，喜欢腐烂的水果，夏季在果园、家庭中的水果皮、市场的水果摊等处常见，一般没有危害性，是遗传学研究的常用材料。全世界已知 4000 余种，我国 600 种左右，常见的如黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*。

（2）有瓣类(Calyptratae) ：触角第 2 节上方有明显的沟；亚前缘脉完全，翅瓣发达；腹部气门位于背板上，包括蝇科、花蝇科、寄蝇科等。

9、蝇科 Muscidae



图 9-6-15 蝇科

俗称苍蝇，英文名 House flies。

体小～中型，粗壮，鬃毛少，多灰黑色；触角芒具羽状毛；M_{1+2} 末端上弯，接近于 R_{4+5}。

成、幼虫腐食性或粪食性、部分植食性，有许多是重要的卫生害虫。全世界已知 5100 多种，常见的如家蝇 *Musca domestica vicina* Macquart。

10、花蝇科 Anthomyiidae



图 9-6-16 花蝇科

简称花蝇，以其成虫常在花上而得名，英文名 Anthomyiid fly，部分种类幼虫取食植物根部，因而也称 Root maggots。

体黑色、灰色或暗灰色，酷似家蝇，但翅脉 M_{1+2} 脉末端不向 R_{4+5} 弯曲，而与 $_{R4+5}$ 近似于平行或远离。

幼虫称根蛆，取食腐败的动物、植物和粪便，有些种类危害发芽的种子及植物的根部，是重要的农业害虫。全世界已知 1900 余种，常见的如灰地种蝇 *Delia platura* Meigen，萝卜地种蝇 *Delia floralis* Fallen 等。

12、寄蝇科 Tachinidae



图 9-6-17 寄蝇科

通称寄蝇，英文名 Tachinid flies.

小～中型，暗灰色带褐色斑纹，鬃毛多而明显；触角芒光滑或具短毛；后小盾片发达。

幼虫蛆形，多寄生在鳞翅目幼虫、鞘翅目幼虫和成虫、叶蜂、实蜂等昆虫体内，是生防资源。全世界已知 9600 种以上，我国 1100 种左右。常见的如日本追寄蝇 *Exorista japonica* (Townsend)等。

判断对错

双翅目昆虫有 2 对翅。

双翅目昆虫的后翅是正常的膜翅。

大蚊的雌虫吸血。

蚊科昆虫雌雄都吸血。

蚊的口器是刺舐式。

牛虻是吸血昆虫。

盗虻的触角是牛角状。

食蚜蝇有额囊缝。

家蝇有额囊缝。

有没有伪脉是实蝇的鉴别特征之一。

双翅目没有寄生性种类。

第七节 鳞翅目 Lpeidoptera



鳞翅目昆虫，一般分成两大类，蝴蝶（Butterflies）和蛾类（Moths），因其翅上布满细小的鳞片，故称鳞翅目。许多种类体态优美、颜色靓丽，具有非常好的观赏价值，因而也一直是文

人墨客的歌咏对象。比较有名的诗句如“留连戏蝶时时舞，自在娇莺恰恰啼”、“庄生晓梦迷蝴蝶，望帝春心托杜鹃”等；梁山伯与祝英台“化蝶”的故事也是流传最广的民间故事，反应了青年男女对爱情的向往和忠贞。

一、 形态特征

1、头部特征

口器多为虹吸式，由下颚的外颚叶特化形成，极少数原始种类是咀嚼式口器；触角多变，蛾类多丝状或羽毛状，蝶类多棒状。



图 9-7-2 口器和触角

2、翅

翅两对，膜质，其上覆盖有细密的鳞片，形成各种花纹，为鳞翅，雌雄间常有差异，一般雄性颜色更艳。





图 9-7-3 翅的鳞片和花纹

翅面有各种条纹，根据位置不同分为基横线、内横线等，是分类的重要依据。

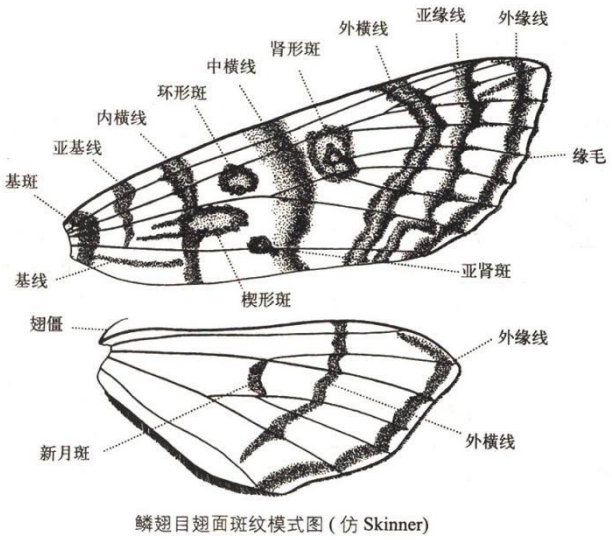


图 9-7-4 翅面的横线和斑纹

大部分种类中脉(M)基部退化或消失，而形成一个大形翅室(即中室)；前翅 R 脉一般 3~5 条；Sc 脉 1 条，发自中室上方；Cu 脉 2 条，出自中室下方；A 脉 1~3 条；后翅多数 Sc 和 R_1 愈合(Sc+R_1) ；径分脉不分支(Rs)。

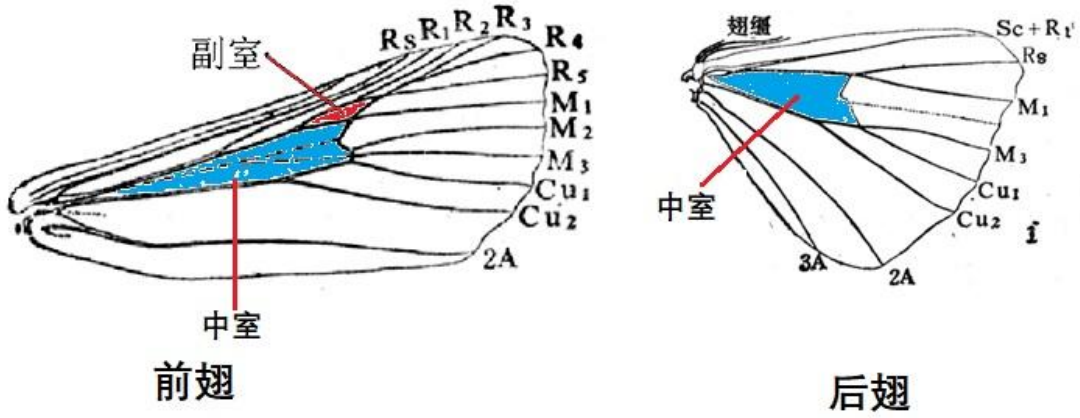


图 9-7-5 翅脉

前、后翅在飞翔过程中有连锁机构，常见有 3 种类型，即部分低等蛾类(如蝙蝠蛾科部分种类)的翅扼连锁、绝大部分蛾类的翅缰连锁和蝶类的贴接式连锁（参见第五章第三节）。

3、幼虫特征

鳞翅目幼虫称为蠋式幼虫。

头部蜕裂线发达，咀嚼式口器，上颚发达，单眼 6 对，排列成半圆形，位于触角后上方。

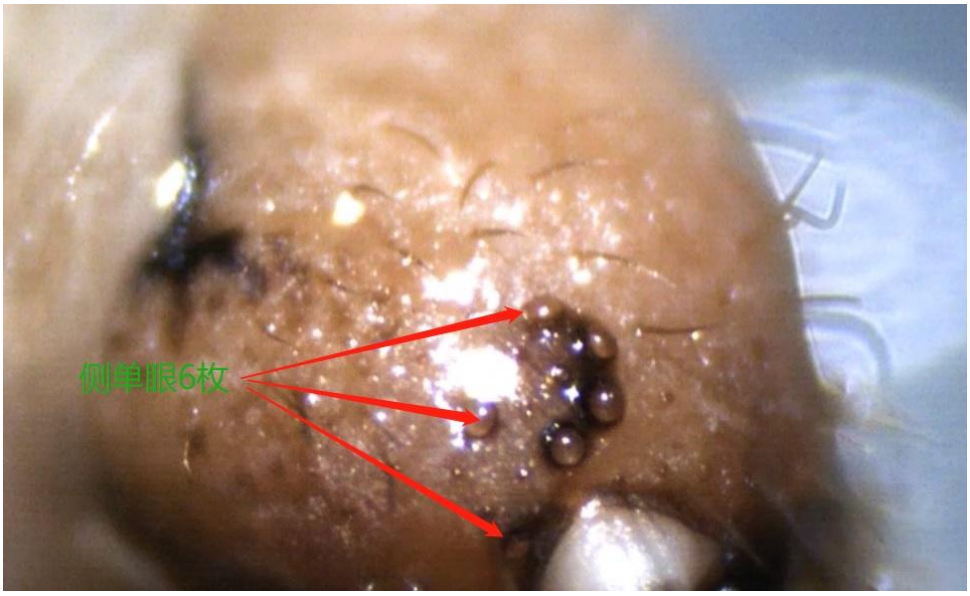


图 9-7-6 家蚕头部侧面观

鳞翅目幼虫一般有 3 对胸足，5 对腹足，腹足末端有趾钩，方便幼虫在植物表面固定和行走；胸部和腹部有 9 对气门，分别位于前胸和腹部 1-8 节。

幼虫的腹足多为 5 对，少数 8 对，部分 2 对（尺蠖），趾钩排列方式是幼虫分类重要依据。



图 9-7-7 幼虫类型

二、生物学特性

1、变态类型

全变态，包括卵、幼虫、蛹、成虫四个虫态，完成一个生活史通常需要 1~2 个月。幼虫一般 5 个龄期，老熟后寻找隐蔽的环境或在土室中化蛹。蛾类的蛹一般褐色，相对光滑，蝶类蛹颜色多变，常有瘤突或刻纹，有些蝶蛹倒挂在枝条上，或通过一条丝质的腰带斜立在枝干上。



图 9-7-8 鳞翅目蛹

2、食性

大多数以植食性为主，少数捕食性（如灰蝶）和寄生性（寄蛾科）。成虫主要取食花蜜、果汁、树汁，幼虫多取食植物叶片、花器、果实、枝干或根部，是农林业重要的害虫。部分幼虫有发达的丝腺，可以吐丝结茧，也可以形成网幕或吐丝缀叶危害。

3、成虫习性

蛾类多夜晚活动，蝶类白天活动；蛾类翅在停歇时平铺在身体背上或两侧，蝶类竖立在体背上；蛾类具趋光性，具趋化性，部分种类雌雄二型性明显；部分蛾、蝶具有迁飞和拟态习性。

三、分类

鳞翅目昆虫有多种分类方式，如根据体型大小分为大鳞翅类和小鳞翅类，根据触角类型分为锤角亚目和异角亚目，根据翅连锁方式分为翅轭亚目和翅缰亚目，根据前后翅翅脉是否一致分为同脉亚目和异脉亚目等。Nielson 把鳞翅目分为轭翅亚目、无喙亚目、异蛾亚目有有喙亚目等 4 个亚目，得到了普遍认同。

（一）轭翅亚目 Zeugloptera

鳞翅目最原始的种类。前后翅脉相同；多数种类在前翅后缘基部有 1 指状的翅轭，飞行时前后翅以翅轭连锁，所以称为轭翅亚目；有单眼和毛隆；口器咀嚼式。幼虫腹足 8 对，末端具爪，单眼 5 个，取食地衣和苔藓。

本亚目仅包括小翅蛾科，全世界已知约 190 余种，我国仅知 10 余种。

（二）无喙亚目 Aglossata

前后翅脉相同；飞行时前后翅以翅轭连锁；无单眼和毛隆；口器咀嚼式。幼虫既无腹足也无胸足。

本亚目仅包括颚蛾科，共两种，分布于澳大利亚和斐济等地。

（三）异蛾亚目 Heterobathmiina

有单眼和毛隆；口器咀嚼式，类似小翅蛾。幼虫胸足 3 对，无腹足，单眼 7 个。

本亚目仅包括异蛾科，共 10 种，分布于南美洲。

（四）有喙亚目 Glossata

较进化的类群，口器虹吸式。一般分为 6 个次目：毛顶蛾次目，新毛顶蛾次目，冠顶蛾次目，外孔次目，异脉次目，双孔次目。

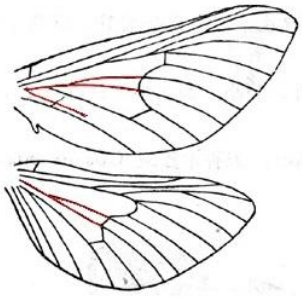
主要介绍外孔次目、双孔次目的常见科。

外孔次目

前后翅脉相似；翅轭发达；喙短，极度退化；雌性生殖器的交配孔与产卵孔分离，但位于同一体节。

1、蝙蝠蛾科 Hepialidae





模式图



*Thitarodes shambalaensis*翅脉



图 9-7-9 蝙蝠蛾

体中至大形，较粗壮。头小，无单眼；触角短，雄蛾羽状，雌蛾念珠状；口器退化，上唇、上颚与下颚只存遗迹，无喙管；胫节完全无距；翅狭长，前、后翅脉序相同，中室内 M 主干完整，分 2 叉，将中室分为 3 室。

成虫常在傍晚近地面飞行，颇似蝙蝠；幼虫多生活在树木的茎干或根的中间，蛀食危害，是林木害虫，如柳蝙蝠蛾 *Endoclita excrescens* (Butler, 1877)；虫草蝠蛾 *Thitarodes armoricanus* Oberthur 幼虫被虫草菌寄生后长出的子实体即是著名的冬虫夏草，是名贵的中药材。

双孔次目

前后翅形状和翅脉不同；翅缰连接或贴接连接；喙明显；雌性生殖器的交配孔与产卵孔分离，但不位于同一体节，交配孔位于第 7 和第 8 腹板之间，生殖孔位于第 9 至第 10 腹板间。本亚目占鳞翅目 99%，含 17-29 总科。

2、木蠹蛾科 Cossidae



被害状（苹果树干）



被害状（苹果树干纵剖面）









图 9-7-10 木蠹蛾

体中到大型，一般具浅灰色斑纹。触角羽状，下颚须及喙管均缺，下唇须短小；前、后翅中室保留有 M 脉基部，前翅有副室及 Cu_2，后翅 Rs 与 M_1 接近，或在中室顶角外侧出自同一主干。

幼虫多蛀食树木，是果树和行道树的重要害虫。本科全世界已知约 1000 种，常见的如柳干木蠹蛾 *Holcocerus vicarius* (Walker)、芳香木蠹蛾 *Cossus cossus* Linnaeus 等。

3、巢蛾科 Yponomeutidae



图 9-7-11 巢蛾科

体小形。触角第一节具梳状毛，下唇须前伸；无单眼；触角短于前翅，柄节有栉或扁平鳞片，鞭节线状，常具短纤毛；前翅常有成列的斑点或鲜艳斑纹，中室上方有大形副室；后翅主脉无共柄，均发自中室。

幼虫通常食叶，在芽、叶、枝条等处形成网幕群居危害；或钻蛀芽、叶柄、枝条取食或潜叶危害，多为农业重要害虫。本科已知 600 多种，中国 40 多种，常见的如苹果巢蛾 *Yponomeuta padella* L.，是我国北方苹果的重要害虫。

4、菜蛾科 Plutellidae



图 9-7-12 菜蛾科

小型蛾类，近似巢蛾。头上毛粗糙；触角短于前翅，柄节有栉，休息时前伸；下唇须短、前伸或上举；前翅披针形，端部不尖，常有翅痣；后翅不呈菜刀状，外缘不凹入，M_1 与 M_2 接近或共柄。

幼虫行动敏捷，常取食植物叶肉。本科已知昆虫 50 多种，其中小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 是十字花科蔬菜的重要害虫。

5、刺蛾科 Limacodidae （Eucleidae）

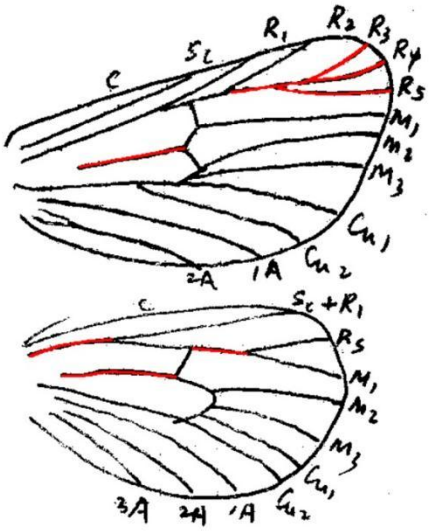














图 9-7-13 刺蛾

体中型，粗壮多毛。翅宽，鳞片厚；雌虫触角丝状，雄虫羽状；前翅 R_3、 R_4、 R_5 共柄或有两支在中室外愈合；后翅 $Sc+R_1$ 与 Rs 在中室基部短距离愈合；有 M 脉主干。

幼虫蛞蝓形，具枝刺及毒毛，无腹足，化蛹时作石灰质的茧，形如雀卵；幼虫食叶，为害多种果树及林木。本科已知 1000 余种，我国常见的如黄刺蛾 *Cnidocampa flavescens* Walker，褐边绿刺蛾 *Parasa consocia* Walker，绿刺蛾 *Latoia sinica* Moore 等。

链接：这些奶凶奶凶的小恶魔，千万千万碰不得！https://kknews.cc/zh-sg/news/lel53ae.html

6、透翅蛾 Aegeridae





图 9-7-14 透翅蛾

体中型，狭长，色彩鲜艳，酷似黄蜂。触角棍棒状，末端有毛；单眼发达；喙明显，下唇须上弯，第 3 节短小，末端尖锐；翅狭长，除边缘及翅脉上外，大部分透朗，无鳞片；前翅中室长于翅的 1/2，R_4 与 R_5 共柄；后翅 Sc+ R_1 脉藏在前缘褶内；后足胫节第 1 对距在中间或近端部。

幼虫蛀食树干、树枝或树根，成虫白天活动，是果树、林木害虫。本科已知 1100 多种，我国常见的有苹果透翅蛾 *Conopia hector* Butler、葡萄透翅蛾 *Paranthrene regalis* Butler、海棠透翅蛾 *Synanthedon haitangvora* Yang 等。

7、卷蛾科 Tortricidae

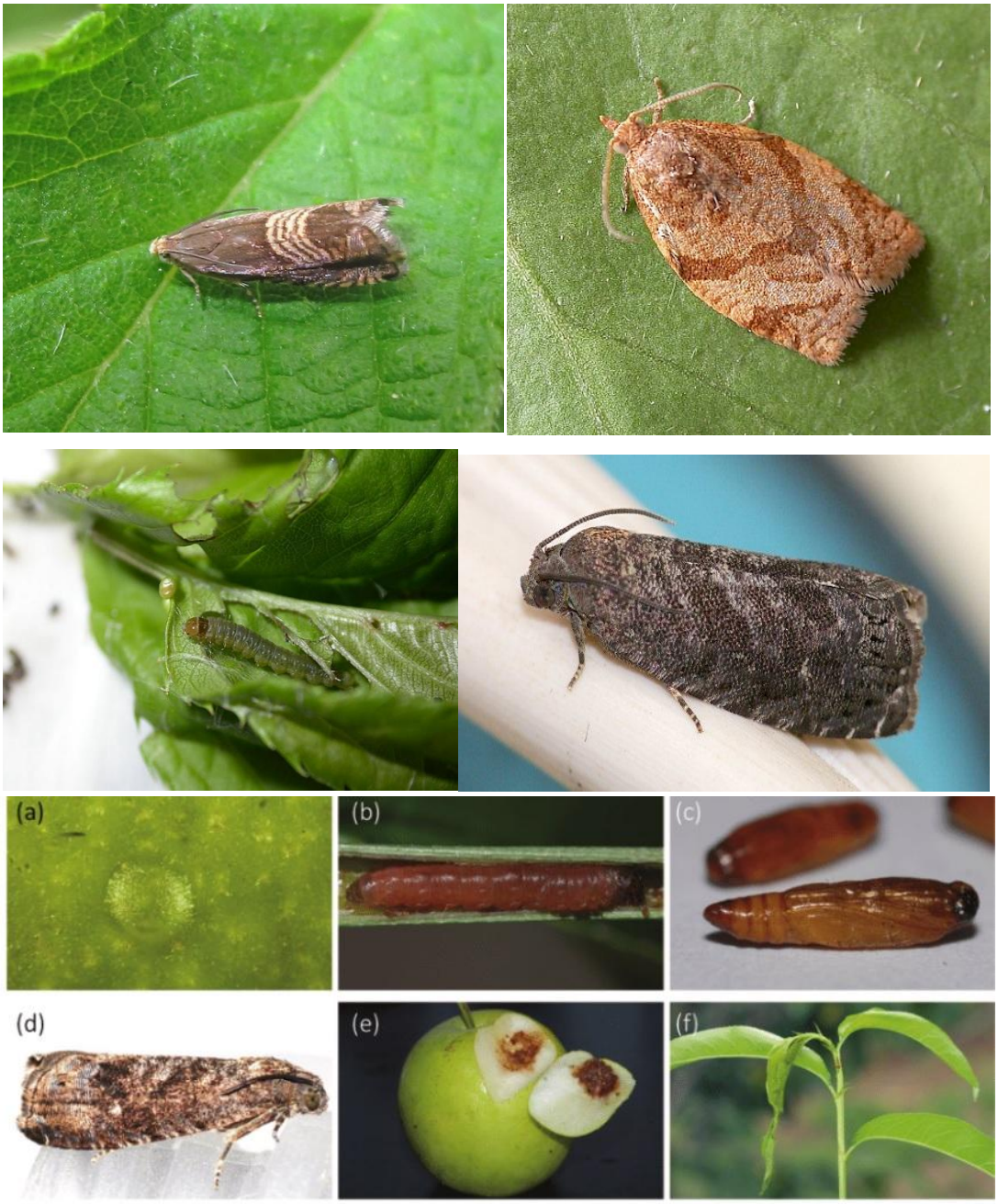


Image of four stages of Grapholita molesta. Egg (a), larva (b), pupa (c), adult (d), the damage symptoms on the fruit of pear (e) and the twigs of peach (f) were shown. Photographs were taken by Shu-Jun Wei.

图 9-7-15 卷蛾

体小至中型；前翅肩区发达，有前缘褶，休息时翅形呈吊钟状覆于身体背侧；前翅前缘有黑白相间的横纹。

幼虫隐蔽生活，可卷叶、潜叶、蛀茎、造瘿。本科是小鳞翅类中最大的科，9400 多种，许多种类是农林重要害虫，主要危害果树，常见的如梨小食心虫 *Grapholita molesta*、苹果卷叶蛾 *Adoxophyes orana* Rosl.，麻小食心虫 *Grapholita delineana* 等。

8、螟蛾科 Pyralidae















图 9-7-16 螟蛾

体细长，脆弱，多为小至中型蛾类。下唇须前伸；前翅无副室，R_3 与 R_4 共柄；后翅 $Sc+R_1$ 与 R_S 在中室前缘平行或在中室中部有一段愈合或中室外部愈合或接近；腹末尖，腹基部常有听器。

幼虫前胸气门前侧毛 2 根，腹足短，趾钩二序或三序，缺环。植食性，隐蔽取食，蛀茎或缀叶，部分腐食性。本科是鳞翅目第二大科，全世界已知 30000 多种，我国 2000 多种，许多是农林业重要害虫。常见的如亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis Guenée* 危害玉米，印度谷螟 *Plodia interpunctella* (Hübener)取食小麦、玉米种子，桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* (Guenée)危害果实，二化螟 *Chilo suppressalis*（Walker）和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 是水稻的重要害虫。

9、尺蛾科 Geometridae





图 9-7-17 尺蛾

体小至中型，身体较细弱。翅宽大，质薄，鳞片细密，停息时翅平展体侧；有的雌虫无翅或翅退化；前翅 M_3 出自中室后角；后翅 $Sc+R_1$ 与 Rs 在基部弯曲或与中室有一段合并，A 脉只 1 条；腹部细长，听器位于腹基部下方。

幼虫腹足 2 对，分别着生于第 6 和第 10 腹节上，爬行时弓背而行，故称为“尺蠖” 或“步曲”，弓曲时状如桥，也称为“造桥虫”；静息时腹足固定于枝条，身体前部伸直，拟态成枝条状，多为食叶害虫。本科为鳞翅目第 3 大科，已知 21900 多种，我国 2000 余种，常见如棉大造桥虫 *Ascotis selenaria*、槐尺蠖 *Semiothisa cinerearia* （Bremer & Grey）等。

10、夜蛾科 Noctuidae



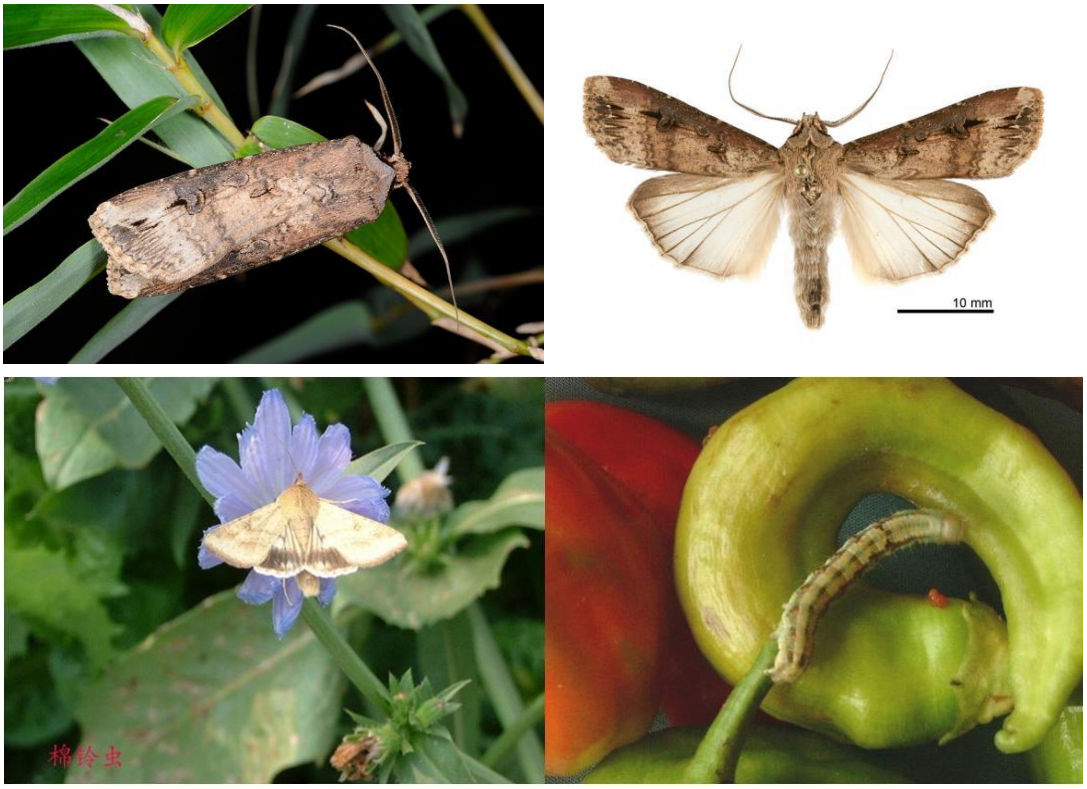


图 9-7-18 夜蛾科

体色暗，粗壮多毛，中到大型。下唇须上曲；前翅有副室，M_2 与 M_3 从中室后角附近分出；后翅 $Sc+R_1$ 与 Rs 在中室基部有一小段接触复又分开，造成一小形基室；腹部第一节有听器。

典型的夜出性的蛾子，多在夜晚出现，故名夜蛾，趋光性和趋糖性较强。幼虫多食叶、蛀茎、钻果，危害，通称为夜盗虫。本科是鳞翅目第一大科，已知 40000 余种，我国 3750 多种，许多是农林业中的重要害虫。常见的如棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner），小地老虎 *Agrotis ipsilon*，黏虫 *Mythimna separata* (Walker)，斜纹夜蛾 Spodoptera litura Fabricius，草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 等。

11、毒蛾科 Lymantriidae





图 9-7-19 毒蛾科

体中型，粗壮，胸、腹部及前足多毛，休息时多毛的前足伸出在前面，特别显著。触角羽状，无单眼；前翅 R_2～Rs 共柄，常有一副室，M_2 与 M_3 接近。后翅 $Sc+R_1$ 在中室 1 / 3 处与中室相接触，造成 1 大型的基室。很多种类雌虫腹末有成簇的鳞毛，用来覆盖卵块。

幼虫被长短不齐的浓密长毛，并经常成毛从或毛刷装，有时具螯毛，腹部第 6、7 节或第 7、8 节背面中央各具 1 翻缩腺（毒腺）。食叶害虫，多为害果树和林木害虫。本科已知 2700 以上，我国 360 多种。常见的如舞毒蛾 *Porthetria dispar* L.，是世界性的森林和行道树害虫。

12、灯蛾科 Arctiidae












图 9-7-20 灯蛾

与夜蛾科体形相似，但体色鲜艳，通常为红色或黄色，且多具条纹或斑点，腹部两侧常有彩色斑点。成虫触角丝状或羽状。前翅 M_2、M_3 与 Cu 接近，似自中室下角分出；后翅 $Sc+R_1$ 与中室前缘有长距离愈合。

成虫具趋光性，多在夜间活动。幼虫体上具毛瘤，生有浓密的长毛丛，毛的长短比较一致，无毒腺，中胸在气门水平上具 2～3 个毛瘤。蛹外面包裹丝质茧，茧上混有幼虫体毛。幼虫常为害棉花、禾谷类作物、蔬菜和果树等。本科已知 6000 多种，美国白蛾 *Hyphantria cunea* (Drury)是我国著名的检疫害虫，现已扩散至多个省份，是林业上的重要害虫，常见的还有红缘灯蛾 *Aloa lactinea* Cramer，人纹污灯蛾 *pilarctia subcarnea* (Walker)等。

课外阅读，美国白蛾的发生及防治

美国白蛾（*Hyphantria cunea* Drury, 1773）隶属于鳞翅目 Lepidoptera，灯蛾科 Arctiidae，白蛾属 *Hyphantria*，是一种世界性的检疫害虫。该虫原产北美，1979 年在辽宁丹东首次发现，逐渐扩展到环渤海圈，2013 年扩散到陕西、山东、安徽、河北、上海、天津、北京等多个地区，2016 年更进一步扩散到湖北，并越过自然屏障扩散到长江以南的南京市。随着美国白蛾的不断南迁，温暖、潮湿、植被丰富的广大江南地区遭受白蛾危害的风险越来越大。

美国白蛾的寄主范围广，广布北美、欧亚大陆。在我国约有 100 多种种，其中白蜡槭和桑受害最重，其次为赤杨、加拿大杨、小叶杨、苹果等林木，一般不危害针叶树。美国白蛾主要以幼虫取食树木叶片，低龄时在叶片背面危害，取食叶肉，残留叶脉及表皮，高龄期吐丝结网，把叶片缀连形成网幕，幼虫躲在网幕中取食，食光后转移到新的树枝危害。严重时，整株树木叶片被食光，造成严重的经济损失。

美国白蛾的防治以预防为主，加强检疫力度，阻止人为扩散，疫区则采用综合防治，重点倾向于生物防治。虽然多种农药对美国白蛾幼虫有较好的防治效果，但从环境保护、生物安全以及人类的身体健康考虑，首选的方法应以生物防治为主。经过长期的研究，比较成功的生物防治策略包括蛹期人工释放周氏啮小蜂，幼虫期喷洒高致病力的美国白蛾颗粒体病毒、苏云金芽孢杆菌等。除此之外，利用昆虫病原真菌，如球孢白僵菌 *Beauveria bassiana*，来防治美国白蛾也取得了较好的效果。

13、天蛾科 Sphingidae



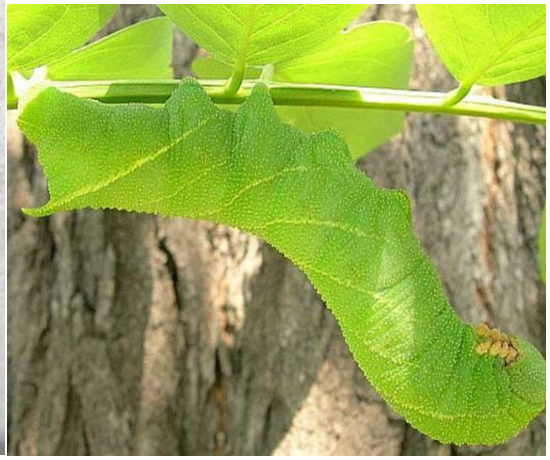











图 9-7-21 天蛾

中至大型，体型粗壮，纺锤形，飞行迅速。喙发达，极长；触角末端有钩；前翅狭长，外缘倾斜；后翅小，Sc+R_1 与中室有一横脉；腹部有听器。

幼虫腹部第 1~7 节侧面经常有斜线，第八腹节上有尾状突起（尾角），趾钩发达，中带状。全世界已知 1300 多种，我国 200 种左右。常见的害虫有甘薯天蛾 *Agrius convolvuli* L.、豆天蛾 *Clanis bilineata tingtauica* Mell、霜天蛾 *Psilogramma menephron* Cramer、葡萄天蛾 *Ampelophaga rubiginosa* 等。

14、枯叶蛾科 Lasiocampidae





图 9-7-22 枯叶蛾

体中到大型，粗壮而多毛，静止时形似枯叶。喙退化，触角羽状；前翅 R_4 长而游离，Rs 与 M_1 共柄，M_2 基部与 M_3 接近，或缺 M_2；后翅无翅缰，肩区扩大，有 l~2 条肩脉，静止时常突出在前翅前缘外方。

幼虫有浓密的次生毛，前胸上方有 1 或 2 对突起；取食树木叶片，是森林、果树的重要害虫。本科已知 1500 多种，我国常见的有天幕毛虫 *Malacosoma neustria testacea* Motsch，松毛虫 *Dendrolimus punctatus punctatus* Walker，苹果枯叶蛾 *Odonestis pruni* (Linnaeus)等。

15、蚕蛾科 Bombycidae





图 9-7-23 蚕蛾

中型蛾类，前翅顶角常呈钩状。喙退化，触角羽状；前翅 5 条 R 脉基部合成一柄；后翅 Sc+R_1 与中室有 1 横脉，A 脉 3 条。

幼虫第 8 腹节有尾角。本科已知 350 多种，常见的如家蚕 *Bombyx mori*，是著名的资源昆虫。

16、天蚕蛾科 Saturniidae

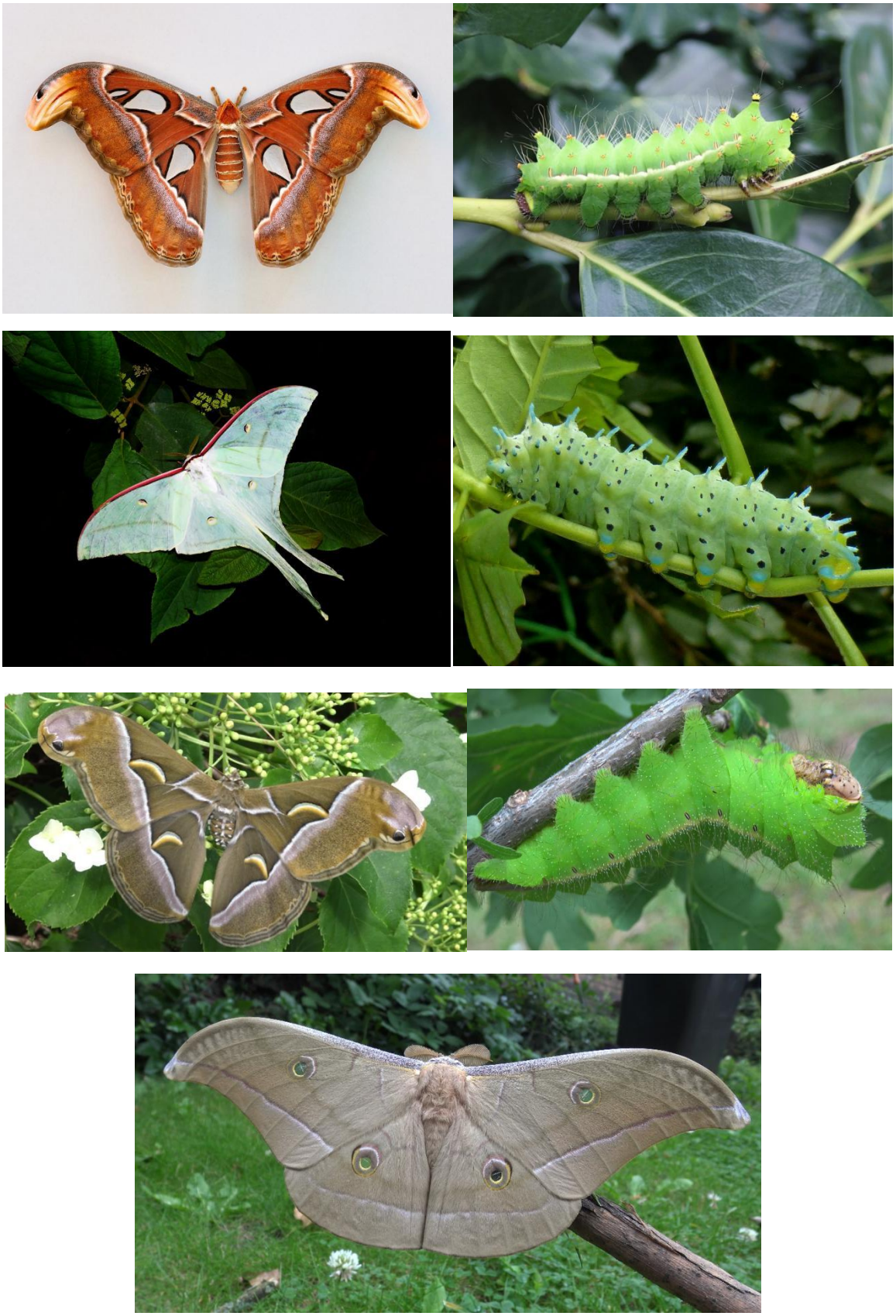


图 9-7-24 天蚕蛾

大至极大型蛾子，翅极阔，是很好的观赏性昆虫。喙退化，触角羽状；前、后翅中部常有眼点；前翅 R 脉 3~4 条；后翅 Sc+R_1 与中室无横脉，A 脉 2 条；

幼虫体上多枝刺，趾钩单序中带。全世界已知 15000 种，我国 80 种左右，常见的如柞蚕 *Antheraea pernyi* 、樗蚕 *Samia cynthia*，绿尾大蚕蛾 *Actias ningpoana*，*乌桕大蚕蛾 Attacus allas L.*。

蝶类

蝶类是蛾类的姊妹群，两者区别如下。

蝶类触角端部膨大，成棒状，所以旧称为锤角亚目；蛾类触角多为丝状或羽状。蝶类后翅没有特殊的联接构造，飞行时以后翅扩大的肩区直接贴在前翅下，贴接连锁；蛾类有翅轭连锁、翅缰连锁、贴接连锁。蝶类休息时翅直立在身体的背面，蛾类休息时翅平放在身体两侧。蝶类多为白天活动，蛾类多夜晚活动。

17、弄蝶科 Hesperiidae



图 9-7-25 弄蝶科

体型粗壮。头大于或等于胸部宽度；触角末端膨大，端部钩状，基部左右远离；复眼的前方有长睫毛；前翅 R 分 5 支，均发自中室（无合并）；后足有中距。

幼虫纺锤形，头大，经常高于胸部，前胸细长如颈状，趾钩三序环状。常吐丝缀叶作苞，

并在其内食叶危害。本科包括 5400 多种，我国 380 多种，常见的如直纹稻弄蝶 *Parnara guttata* Bremer。

18、凤蝶科 Papilionidae



图 9-7-26 凤蝶

大型蝶类，体大而美丽；后翅外缘呈波状，M_3 部分边缘扩展成燕尾；A 脉 1 支，肩部有钩状肩脉；前翅 A 脉 2 支。

成虫有性二型现象，雄虫较雌虫艳丽；飞行迅速。幼虫前胸背板具 Y 型臭腺，受惊时伸出。本科已知 610 余种，我国 100 种左右，是著名的观赏昆虫。常见的如金凤蝶 *Papilio machaon*，玉带凤蝶 Papilio polytes、柑橘凤蝶 Papilio xuthus 等。金斑喙凤蝶 Teinopalpus aureus 是我国的一级保护动物。

课外扩展：金斑喙凤蝶

金斑喙凤蝶，野外生存数量远远少于大熊猫，是唯一的列为国家一级保护动物的蝴蝶，是我国国蝶。该种雌雄异型，雄蝶身体和翅呈翠绿色，底色黑褐色；前翅有一条黑色斜带，此带以内区域色浓，以外区域色淡。外缘有两条平行的黑带；后翅外缘齿状，有翠绿色月牙形斑纹，在月牙形斑纹内侧有相应的金黄色斑纹，斑纹中间有一黑点。此蝶即因此而得名，并闻名于世。雌蝶翅无金绿色，后翅大斑色白，有两条细长弯曲的尾突。目前记录在案的有 5 个亚种：指名亚种、武夷亚种、海南亚种、广西亚种、越南亚种等，其中四种分布于中国，其他分布于越南等东南亚地区，国内主要分布在福建、广东、海南、广西。

金斑喙凤蝶因其稀有性，价格昂贵，外号“会飞的一百万”，因其美丽的色彩和观赏价值又被誉为“梦幻蝴蝶”“蝶中皇后”，需要注意的是，国家一级保护动物是严禁捕捉、交易的，一旦发现非法捕猎及交易，就会处以最严厉的刑事处罚，因而还有一个诨名叫“牢底坐穿蝶”，作为一个公民，应知法、守法，爱护我们的国蝶—金斑喙凤蝶！

插入链接：世界珍贵蝴蝶赏析 https://www.bilibili.com/video/BV1WV411J7CK/

19、粉蝶科 Pieridae








图 9-7-27 粉蝶

体中型，通常白色或黄色，有黄色或红色斑点。前翅 R 脉 3 或 4 支，少数 5 支，A 脉 1 支；后翅 A 脉 2 支，肩部扩大。成虫飞行较缓慢。

幼虫体表密生细短的次生毛，体节分为亚节，趾钩二序中带或三序中带，多危害十字花科、豆科、蔷薇科等植物。本科已知 1200 种左右，我国 130 余种。菜粉蝶 Pieris rape L.是十字花科重要害虫，其它常见的有豆粉蝶 Colias hyale L.、黑脉粉蝶 Cepora nerissa 等。

20、灰蝶科 Lycaenidae









图 9-7-28 灰蝶

小型蝶类，体纤细美丽，翅正面常具有灰、兰、绿等色，并具金属光泽，反面有眼斑或细纹；触角有白色的环；后翅常具纤细的燕尾，但无翅脉深入。成虫有性二型现象；飞行力较强，飞行速度较缓慢。

幼虫蛞蝓型，多危害豆科植物；少数为肉食性，捕食介壳虫及同翅目昆虫。本科已知 6500 余种，我国 560 多种，常见的如豆灰蝶 Plebejus argus、蓝灰蝶 Everes argiades。

21、蛱蝶科 Nymphalidae

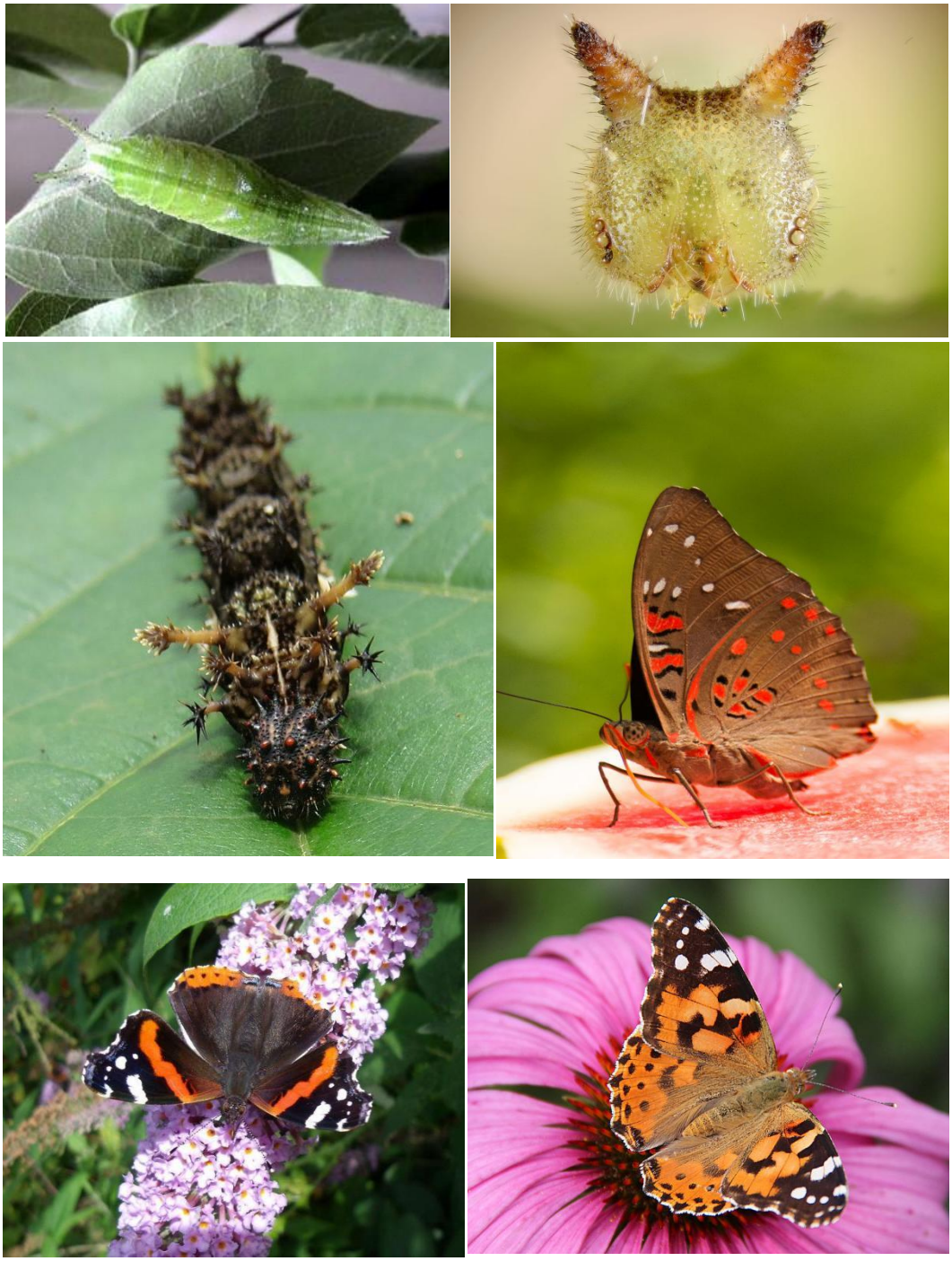




图 9-7-29 蛱蝶

中至大型，大多数种类颜色鲜艳，翅表具各种艳丽的色班；触角锤部特别大；前足退化，无爪；前翅 R 脉 5 支，中室多不封闭或者被 1 条不明显的小脉所封闭。

幼虫通常呈圆筒形，头顶往往长有突起，有些种类在体表长有棘刺，另外有不少类群在尾端具有一对突起；多危害苎麻和蓖麻。全世界已知约 6000 种，我国 320 多种，常见的如大红蛱蝶 Vanessa indica，小红蛱蝶 *Vanessa cardui*，孔雀蛱蝶 Aglais io 等。

判断对错

鳞翅目的所有昆虫都是虹吸式口器

冬虫夏草是植物

刺蛾幼虫有毒

螟蛾科幼虫是造桥虫

夜蛾科是鳞翅目第一大科

美国白蛾是毒蛾科昆虫

天蛾科触角末端有钩

天蚕蛾科的触角是羽毛状

弄蝶触角端部有钩

灰蝶触角有白环

我国的国蝶是金凤蝶，是一级保护动物

粉蝶前足退化

第八节 膜翅目 Hymenoptera



膜翅目昆虫以其前后翅均为膜质而得名，一般称为“蜂”、“蚁”，英文统称为 hymenopterans 或 hymenopterous insects。本目已知约 145000 种，估计有 250000 种，我国已知约 12500 种。膜翅目昆虫大部分是捕食性或寄生性，是重要的天敌昆虫和传粉昆虫，少数是植食性害虫。从生物学上看，本目许多类群都有发达的社会行为，分工明确，组织严密，行动有序，如蜜蜂、蚂蚁等。

一、 形态特征

口器发达，咀嚼式或嚼吸式口器（蜜蜂）；触角多样，丝状、念珠状、膝状等；复眼一般发达，单眼常 3 个。翅两对，膜质，后翅前缘有一列翅钩列，与前翅连锁；部分种类有翅痣。部分类群腹部第一节并入胸部，称并胸腹节，第二节常缩成“腰”状，利于蛰刺或寄生；雌虫产卵器发达，叶蜂产卵器锯状（不能蜇人），其它的多为针状或管状。

二、 生物学特性

1、变态类型

全变态，一生经历卵、幼虫、蛹、成虫 4 个阶段。叶蜂类的幼虫多足型，腹部有 6~8 对腹足，头部每侧有 1 个侧单眼，类似鳞翅目的蠋式幼虫，称为伪蠋式。蛀茎以及潜食的幼虫胸足退化，无腹足。细腰亚目的幼虫均是无足型，属于蛆式幼虫。

2、食性

大部分种类是捕食性和寄生性，是重要的天敌；蜜蜂总科取食花粉、花蜜，是重要的传粉昆虫；广腰亚目多为植食性，是害虫。

3、生殖方式

一般为两性生殖，也有的行单性孤雌生殖和多胚生殖。

4、社会行为

胡蜂、蚁、蜜蜂等高等膜翅目昆虫具有不同程度的社会生活习性，有的已形成习性、生理及形态上的分级现象，如蜜蜂群体中有蜂王专司繁殖后代；雄蜂负责交配，交配后即死去；工蜂负责采集花粉、筑巢、照顾幼虫、打扫蜂巢卫生等。蚂蚁除了有蚁后、雄蚁、工蚁以外，甚至有专门负责防御的兵蚁。

三、分类

根据胸腹部的连接情况，膜翅目可以分为广腰亚目和细腰亚目。

(一) 广腰亚目 Symphyta

腹部与胸广阔连接，不收缩；足的转节 2 节，翅脉较多，后翅有 3 个基室；产卵器锯状或管状。幼虫有胸足，多足型(伪蠋型)。植食性，多为农林作物害虫。

1、叶蜂科 Tenthredinidae











图 9-8-1 叶蜂

成虫体粗壮，类似胡蜂，色彩鲜艳。触角丝状，一般 7~10 节，也有 3 节，如三节叶蜂；前胸背后缘深深凹入；前翅有短粗的翅痣，有缘室 2 个；前足胫节有 2 端距；产卵器扁，锯状，雌虫产卵于植物组织中。

幼虫腹足 6~8 对，食叶为害。本科已知 8400 多种，我国已知 2000 多种，常见的如小麦叶蜂 *Dolerus tritici* Chu，黄翅菜叶蜂 *Athalia rosae japanensis* (Rhower)，梨实蜂 Hoplocampa pyricola Rohwer，蔷薇三节叶蜂 Arge geei Rohwer 等。

2、茎蜂科 Cephidae



图 9-8-2 茎蜂

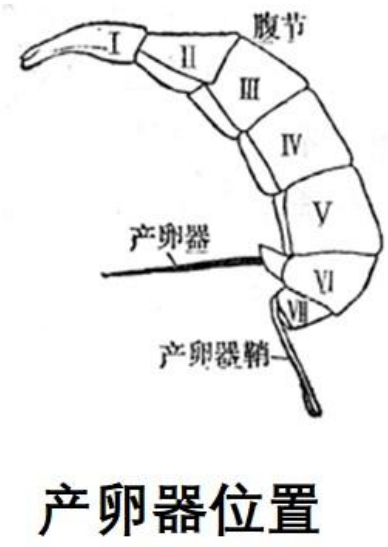
与叶蜂类似，但体细长，前胸背板后缘平直，前足胫节只有 1 端距可供区别。腹部稍侧扁，产卵器短，能收缩。

幼虫胸足退化，无腹足；腹部末端有尾状突起，体弯曲成 S 形或 C 形；蛀食作物茎干。本科已知月 100 多种，重要的农业害虫有梨茎蜂 *Janus piri* Okanota et Muramatsu、麦茎蜂 *Cephus pygmaeus* Linnaeus 等。

（二）细腰亚目 Apocrita

腹部与胸部连接处收缩成腰状；后翅最多两个基室；产卵器针状；幼虫无足型。寄生性或捕食性，多为益虫。又可以分为锥尾部和针尾部两类。

A．针尾部 Aculeata



产卵器位置

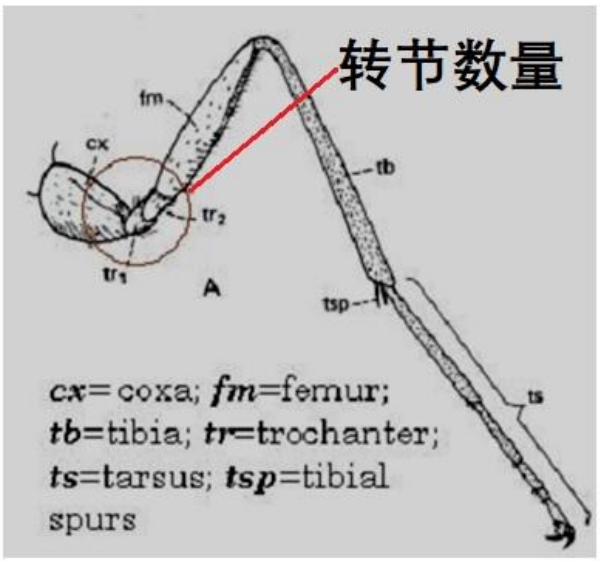


图 9-8-3 锥尾部特性

腹部末节腹板不纵裂，产卵管在腹部末端伸出，不用时缩在体内；转节多为 1 节；后翅多有臀叶。

3、姬蜂科 Ichneumonidae











图 9-8-4 姬蜂

小-至大形，细长。前胸背板两侧延伸，与肩板接触；前翅有翅痣，第一亚缘室与第一盘室合并；有第二回脉，形成 3 个盘室，有小翅室；足的转节为 2 节；产卵管很长，常大于体长。

幼虫寄生鳞翅目、鞘翅目、膜翅目等昆虫，是重要的天敌昆虫。全世界已知 23300 余种，我国 1500 种左右。常见的有螟蛉悬茧姬蜂 Charops bicolor (Szepligeri)，棉铃虫齿唇姬蜂 Campoletis chlorideae Uchida 等。

4、茧蜂科 Braconidae






寄生天蛾


茧蜂寄生蛱蝶




@灰照猫







图 9-8-5 茧蜂

小形种类，与姬蜂非常类似，区别是：第一亚缘室不与第一盘室合并；无第二回脉，只有 2 个盘室。

卵多产于寄主体内，幼虫寄生，有多胚生殖现象。幼虫老熟后常钻出寄主体外结黄色或白色小茧化蛹。本科已知 17600 多种，我国 1000 余种。常见的有中华茧蜂 Myosoma chinensis（Szepligeti），螟蛉绒茧蜂 Apanteles ruficrus (Haliday)、麦蚜茧蜂 Ephedrus plagialor (Nees)等。

5、小蜂科 Chalcididae



图 9-8-6 小蜂

微小型种类；黑、褐、黄、白、红等颜色；触角柄节长，端部有时呈锤状；后足腿节通常膨大，内缘成锯齿状；胫节弯曲，生有 2 距；跗节 5 节；腹柄短，产卵器直而短。

幼虫喜欢寄生鳞翅目、鞘翅目、膜翅目等昆虫。全世界已知 1500 多种，我国 160 多种。常见的如广大腿小蜂 Brachymeria lasus Walke。

B．针尾部 Aculeata

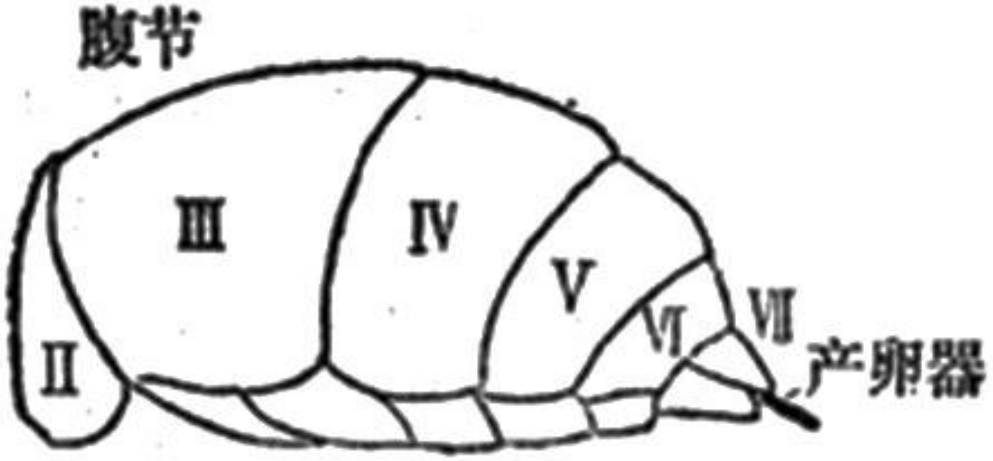


图 9-8-7 针尾部腹部特征

腹部末节腹板不纵裂，产卵管在腹部末端伸出，不用时缩在体内；转节多为 1 节；后翅多有臀叶。

6、青蜂科 Chrysididae



图 9-8-8 青蜂

中等大小，具金属光泽，青、蓝、红等，有粗刻点；触角 12~13 节，单眼 3 个；前胸背板接触肩板；并胸腹节侧缘常有锐利的刺；腹部能弯转与胸接触；可见 3-5 节腹板； 产卵器管状，能收缩。

多寄生于单栖性蜂类或鳞翅目昆虫。全世界已知 2500 种以上，常见的如上海青蜂 *Chrysis shanghaiensis* Smith。

7、土蜂科 Scoliidae



图 9-8-9 土蜂

小到大型。体多毛，黑、白、黄等色；触角短，雌虫 12 节，弯曲，雄虫 13 节，直；前胸背板向后伸达肩片；翅脉多伸达不到翅的外缘；中、后胸腹板形成一连续的板，盖住中、后足基节；腹部长，有带纹，各腹节边缘有毛。

雌虫常钻入土中寻找金龟甲幼虫，先用螫刺将其麻痹，再在其上产卵，幼虫孵化后即在寄主上行外寄生。全世界已知 560 种，中国 50 余种，常见的如日本土蜂 Scolia japonica Smith，白毛长腹土蜂 Campsomeris annulate Fabr.。

8、蚁科 Formicidae





图 9-8-10 蚂蚁

体小，光滑或有毛；触角膝状，柄节很长，末端两三节膨大；腹柄 1~2 节，每节背面上有 1~2 个结节状突起；有性个体有翅 2 对，工蚁通常无翅。

多数种类具有多型现象，属社会性昆虫，包括蚁后、雄蚁、工蚁等品级，数量极大。有些种类肉食性，捕食昆虫、蜘蛛及其它小动物；有些为植食性，取食种子、菌类及其它植物质；有的为杂食性。全世界已知 12000 种，我国 1200 种左右。最常见是家蚁 Monamorium pharaonis L.，外来入侵物种红火蚁 Solenopsis invicta 最近几年危害很严重。

9、胡蜂科 Vespidae





图 9-8-11 胡蜂

中至大型种类，具有各种颜色，色泽鲜艳，以黄色或红色为主；上颚短，完全闭合时横形，不互相交叉；前胸背板延伸到肩板；中足胫节 2 端距；翅狭长，休息时能纵褶；前翅有 3 个亚缘室，第一盘室狭长。

行简单的社会性生活，群体中有蜂后、雄蜂及工蜂，常营造纸质的吊钟状或片状的巢。成虫主要捕食鳞翅目幼虫，也取食果汁及嫩叶等。全世界已知 4900 余种，我国 100 余种。常见的有黄边胡蜂 Vesp crabo L.，人畜误碰其巢，会遭受蜂群追蛰，常致受伤，甚至引起死亡，其它常见的如黄胡蜂 Vespula vulgaris，普通长足胡蜂 Polistes olivaceus，金环胡蜂 Vespa mandarina Smith 是世界最大的胡蜂。

10、蜾蠃科 Eumenidae





图 9-8-12 蜾蠃

累似胡蜂科，区别是上颚长，刀状，常交叉；中足只有 1 端距；爪有齿。

通常单独生活，以泥土筑壶形巢，捕食鳞翅目幼虫和蜘蛛等，贮藏以饲子代。全世界已知 3000 种，我国已知 120 种左右。常见的有北方蜾蠃 Eumenes coarctatus （L.），中华蜾蠃 E. labiatus sinensis 等

11、泥蜂科 Sphecidae



图 9-8-13 泥蜂

腹部有细长的柄，又称为细腰蜂科。一般黑色，有黄色或红色斑纹；口器上颚发达，下颚

和下唇组成吸收式的短喙，能吸取短花管的花蜜或表面的液体，属于简单的嚼吸式口器；触角丝状；前胸背板后缘平直，不接触肩板；足细长，前足适于开掘，中足胫节有 2 距；有 3 个亚缘室；胸腹节长，腹柄通常包括腹部第 1、2 节及第 3 节的一部分。

泥蜂是独栖性蜂类，成虫以泥土在墙角、屋檐或岩石、土壁做土室，猎捕鳞翅目幼虫与直翅目昆虫等封贮，供子代幼虫食用。全世界已知 10000 多种，我国 1000 多种。常见的有黑毛泥蜂 Sphex subtruncatus，赤腰泥蜂 Ammophia clavus Fabri.，多沙泥蜂 Ammophila sabulosa 等。

12、蜜蜂科 Apidae



图 9-8-14 蜜蜂

小到大型，体多毛；典型的嚼吸式口器；前胸背板不向后伸达肩板；前翅狭，缘室极长，约为宽的 4 倍，有 3 个亚缘室；前、中足胫节各有 1 端距；后足胫节无距，基跗节发达，为携粉足。喜在树洞或岩洞中作巢，巢质为腹板上腺分泌的蜡质物；具很高的社会性生活习性，1 个巢群内有蜂后、雄蜂及工蜂 3 型。全世界已知 5100 余种，我国 1000 种左右。中华蜜蜂 *Apis cerana* Fabr.，意大利蜜蜂 Apis mellifera 是养蜂业的常用品种，其它常见的如中华木蜂 Xylocopa

sinensis，散熊蜂 *Bombus sporadicus* Nylander 也较为常见。

小测验：判断对错

只有膜翅目昆虫两对翅全是膜翅

叶蜂能够蜇人

姬蜂有小翅室

茧蜂有小翅室

白蚁是蚂蚁的一种，都是膜翅目昆虫

所有的蜜蜂都能蜇人

胡蜂的口器是咀嚼式

泥蜂是群居生活，有社会性

泥蜂的口器是嚼吸式口器，但上颚很发达

蜜蜂是寄生性的昆虫

作业与思考：

1、总结并简要概述 8 个目的形态特征

2、许多昆虫既是害虫，又可以作为资源昆虫利用，人类应该如何平衡两者之间的关系？试举例说明。

3、总结哪些昆虫是钻蛀性害虫。

4、蝴蝶与蛾类应如何区分？

5、直翅目常见的昆虫有哪些？特征如何？

6、双翅目分哪几个亚目？依据是什么？

7、很多学者认为应该把同翅目和半翅目合并成一个目，你认为是否合理？查阅资料，提出你的意见并说明理由。

8、根据昆虫的取食习性，除了蜜蜂以外，还有哪些昆虫有传粉作用？

9、三大地下害虫是哪几类，分别属于哪个目？

第四篇　昆虫的内部解剖和生理

该篇也可作为单独的一门课程，即昆虫生理学（insect physiology），是昆虫学的重要分支之一，是研究昆虫体内各组织、器官、系统的结构、技能及其调节机制，控制昆虫生命活动与行为的一门科学。目前被列入“农业昆虫与害虫防治专业”硕士研究生学位课，是一门理论性、应用性均强的新兴学科。它是人类在生产实践中与害虫进行斗争和合理利用益虫的基础理论，通过学习该课程，能够更深入、更客观地了解昆虫的生命规律，为寻求新的害虫防治方法提供有效的思考途径。

我们把其作为普通昆虫学的一篇，主要介绍昆虫内部器官的基本结构、组织、机能以及它们在生命活动中的作用，为大家深入学习“昆虫生理学”奠定基础。

昆虫体的机能是复杂多样的，一种机能往往由很多组织器官联合完成，如体壁、血液循环系统和脂肪体使昆虫具有防卫机能。各种机能之间又相互联系、相互影响。因此，我们在学习和研究昆虫生理时既要看到昆虫有许多组织和器官，也应该看到昆虫本身就是由很多机能不同的小系统构成的一个大系统。在这个大系统中，昆虫的器官系统间是协同工作的，其中各器官系统间的相互联系都是由神经系统和内分泌系统来协调和控制的，这些调控机理正是生理学及生物化学所要解决的问题。

昆虫种类繁多，不仅外部形态有差异，而且内部器官、生理功能、生物化学以及表现的生活习性等方面也各不相同，但形形色色的变异均可归纳为某一基本模式，即具有同源性（同源性homology：由于进化上或个体发育上的共同来源而呈现的本质上的相似性，但功能不一定相同，如狗的前肢和鸟的翅。从分子水平讲是指两个核酸分子的核苷酸序列或两个蛋白质分子的氨基酸序列间的相似程度，因此同源性可通过序列测定来检验。），种间的差异是由祖先细胞在亿万年的演化过程中，分别向一定的功能专一化而发生的。所以只要研究清楚同源关系和变化规律，就不难将形形色色的变异归纳成基本的模式，便于学习和记忆。

例如：由于昆虫的食性分化的十分复杂，形成了多种口器类型，同样消化道也呈现出各式各样的类型和结构。但从消化道的演化来看，所有别的类型都是由比较原始的咀嚼式口器类型的消化道特化而成。故其基本结构和功能是相似的。

有了同源的概念，不论昆虫的内部器官和组织发生多大的变异，都可以从一个祖先的模式出发进行学习和研究，明确其变异的程度并探索其演化途经。

学习昆虫生理学，不但能够帮助我们理解昆虫生理机制的奥妙，而且能直接或间接地为我们利用益虫和控制害虫服务。例如，利用激素或激素类似物改善或破坏昆虫的生长发育，用信息素来干扰昆虫的行为等。

知识卡片：人物介绍~威格尔斯沃思



文森特·威格尔斯沃思（Wigglesworth，Vincent Brian），英国昆虫学家，1899 年 4 月 17 日出生于英国的 Kirkham，1994 年 2 月 11 日去世。威格尔斯沃思曾就读于剑桥大学和伦敦圣托马斯医院。1926 年，威格尔斯沃思在伦敦卫生和热带医学学校开始了他的研究工作，他的主要研究领域是昆虫生理学，研究对象是一些在医学上很重要的昆虫，主要使用南美锥虫病（查格斯氏病）的传播媒介——长红猎蝽（Rhodnius prolixus）为研究材料。1945 年他到剑桥担任昆虫生理学的高级讲师，在此期间他在昆虫形态学、生理学以及内分泌学等领域中都有很多发现，揭示了昆虫个体的动态复杂性和它们与环境的相互作用方面的很多问题。由于这些发现，这种作为研究对象的昆虫在昆虫学家中变得很出名，而且被人们称作“Wigglesworth's bug”。威格尔斯沃思最伟大的科学成就是他阐明了咽侧体和保幼激素在昆虫生长、发育和繁殖中的作用。威格尔斯沃思还提出昆虫应该能够替代老鼠或其它实验动物而作为动物生理和功能的基础性研究对象。

威格尔斯沃思是昆虫生理学的奠基人之一，他最重要的著作是《昆虫生理学原理》（The Principles of Insect Physiology），该书通常被认为是这门学科的基础。他还发表了许多文章和著作，其中包括《昆虫变态生理学》（The Physiology of Insect Metamorphosis）和《生长和形态的控制》（The Control of Growth and Form）。（昆虫知识，2002,39（4）：323 的人物介绍）

第十章 昆虫内部器官的位置

简要介绍一下各系统主要器官的相互位置和排列形式，以便对内部系统的全貌有一概念。

第一节 体腔和血窦

一、体腔

体躯被体壁组成的躯壳所包围的腔，是一个纵贯的通腔。

由于昆虫的背血管是开放式的，血淋巴在循环过程中要流经体腔再回到心脏，即体腔内充满着流动的血液，所以又称血腔（haemocoele），昆虫所有的内部器官都位于血腔中，直接浸浴在血液中。

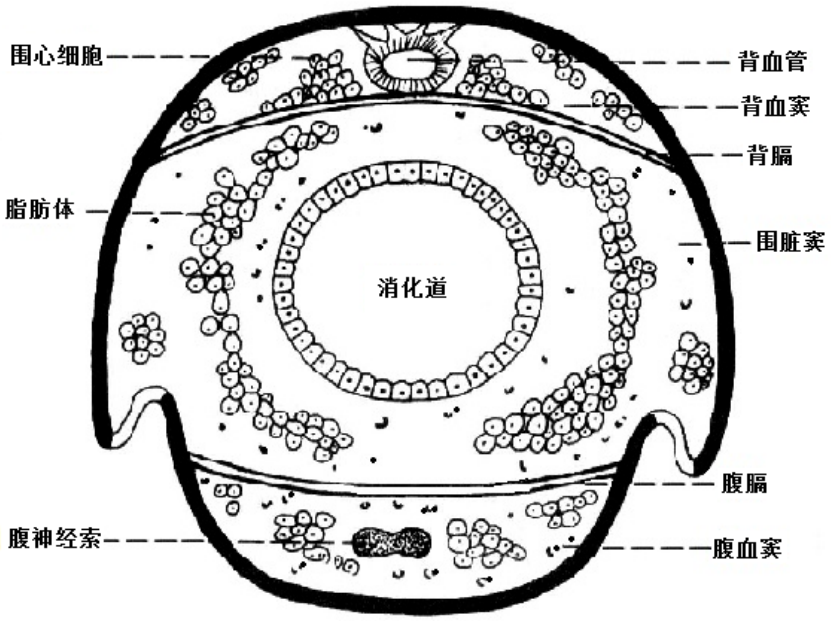


图 4~1 昆虫腹部的横切面（仿 Snodgrass）

二、血窦

（一）膈膜（diaphragm）

是由肌纤维和结缔组织构成的，两侧常有孔隙作为血液流动的通道。

肌细胞因其细而长，又称肌纤维。

肌纤维因外观不同和功能不同而而有不同的称呼。I 型纤维也叫红肌纤维、慢缩肌纤维、慢氧化纤维； II 型纤维又称白肌纤维、快缩肌纤维或快解醣纤维。两种肌纤维在运动中扮演着不同的角色，慢肌纤维在力量与爆发力方面逊色于快肌纤维，但其拥有很好的耐力。

人体的红白肌纤维大概维持各 50%的比率，同一个人不同位置、不同人同一肌肉的纤维均存在差异。

鸟类主要由慢肌纤维组成，因此可以做长时间的飞行。

结缔组织由细胞和大量细胞间质构成，广义的结缔组织，包括血液、淋巴、松软的固有结缔组织和较坚固的软骨与骨；狭义的仅指固有结缔组织而言。结缔组织在人和动物体内广泛分布，

具有连接、支持、营养、保护等多种功能。结缔组织具有很强的再生能力，创伤的愈合多通过它的增生而完成。结缔组织又分为疏松结缔组织（如皮下组织）、致密结缔组织（如腱）、脂肪组织等。

位于腹部背面、背血管下面的一层膈膜称为背膈（dorsal diaphragm），该膈膜普遍存在，多数昆虫都有，常位于第 2~8、9 腹节上，少数伸入胸部。

位于腹板两侧之间的一层膈膜称为腹膈（ventral diaphragm），该膈膜只部分昆虫有，如蜉蝣目、蜻蜓目、直翅类、膜翅目和鳞目昆虫多具有。

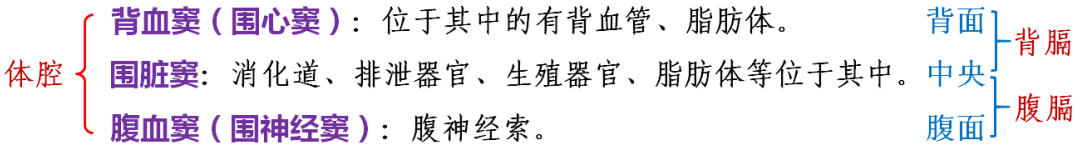
（二）血窦及划分

昆虫的血腔常被膈膜分隔成 2~3 个小的血腔，即血窦。

背膈和体壁共同围成的血窦为背血窦，也称围心窦，位于体腔的上方，背血管和围心细胞等位于其中。

腹膈和体壁共同围成的血窦为腹血窦，也称围神经窦，位于体腔的下方，腹神经索等位于其中。

背膈、腹膈和体壁共同围成的血窦为围脏窦，位于体腔的中央，消化道、排泄器官、生殖器官、脂肪体等位于其中。



血窦间存在通道，包括背膈和腹膈两侧具有窗状膜细孔、前后翼肌间和膈膜末端的空隙，使各血窦间相通，血液可通过细孔在体腔内循环。

第二节 内部器官的位置

一、内脏器官的划分

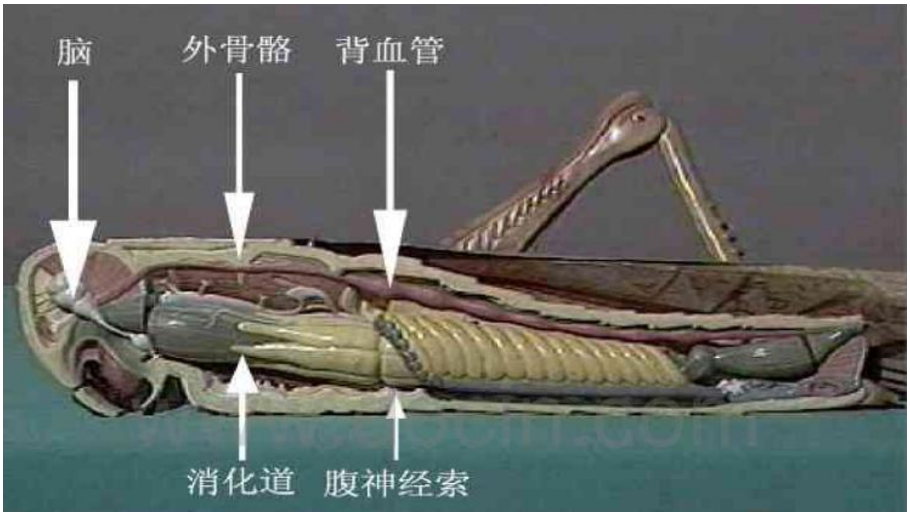
昆虫的不同内脏器官组成不同的生理系统，内脏器官根据其机能可分为个体生命器官和种族繁殖器官。

表 4~1 内脏器官与生理系统的对应关系

内脏器官		生理系统
个体生命器官	消化道、唾腺等	消化系统
	马氏管等	排泄系统
	背血管、血淋巴及搏动器等	循环系统
	气管、气门	呼吸系统
	体壁肌、内脏肌	肌肉系统
	腹神经索、脑	神经系统
种族繁殖器官	性腺、生殖管、生殖孔	生殖系统

个体生命器官：就是没有了它人或动物就活不了，脑、心脏、肝脏、肺和肾脏是人的五大主要生命器官。

种族繁殖器官：就是用来繁衍下一代的器官，生殖器官就是典型的种族繁殖器官。



二、内部器官的位置

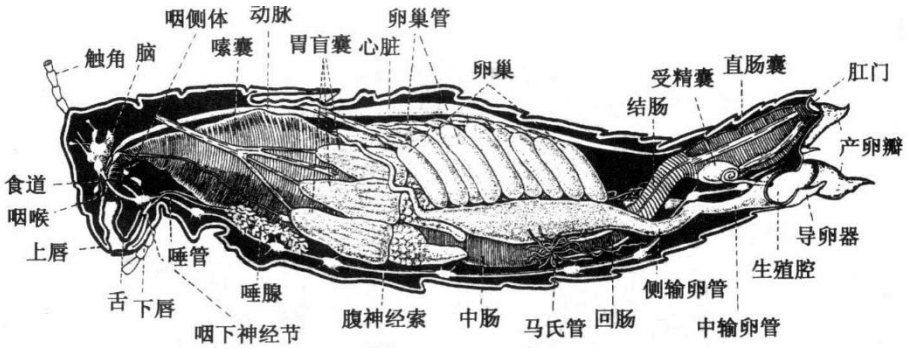


图 4~3 蝗虫腹部纵剖面（仿 Matheson，示内部器官的相互位置）

消化系统~消化道：消化道纵贯体腔中央（即围脏窦）。

排泄系统~马氏管：着生于消化道中肠与后肠交界处，末端游离血液中。

循环系统~背血管：纵贯于背血窦内的细管，是血液循环的主要器官。

神经系统~腹神经索：纵贯于腹血窦内，是昆虫的中枢神经系统。

呼吸系统~气管：以主气管和支气管网分布在围脏窦内消化道的两侧，以及背面和腹面的内脏器官之间，再以微气管伸入到各器官和组织中。

生殖系统：消化道的背侧面，以生殖孔开口于体外。

肌肉系统~体壁肌和内脏肌：附着于体壁下方和内脏表面。

脂肪体：主要包围在内脏器官的周围。

各种内分泌腺体等：分别位于体腔内相应的部位。

第三节 昆虫内部结构的特点

一、昆虫生理系统的安排方式与脊椎动物的主要区别

1. 昆虫的背血管位于消化的背面（脊椎动物的心脏位于腹面）。
2. 血液经过体腔循环，是开管系统（脊椎动物是闭管系统）。
3. 昆虫中枢神经系统的腹神经索位于消化道的腹面（脊椎动物的脊髓位于背面）
4. 昆虫的体壁肌附着于外骨骼及其内脊的内面（脊椎动物在骨骼的外面）。

二、昆虫生理代谢的特点

可以概括为以下三点：

1. 昆虫的体腔就是血腔，血液循环是开放式循环。

2. 昆虫的所有内脏器官均浸沐浴血液中。

3. 昆虫氧气的供给和二氧化碳的排除均是靠气管系统 。

昆虫的内部结构特点，限制了昆虫体型的发展，而且决定了昆虫生长过程中的周期性脱皮，并在很大程度上影响了昆虫的适应性，从而形成许多独特的生理特点。

思考与练习

1. 绘昆虫体腔与血窦之间关系的思维导图。

2. 昆虫生理系统的安排方式与脊椎动物的有何区别？

第十一章 昆虫的体壁

目的和要求：

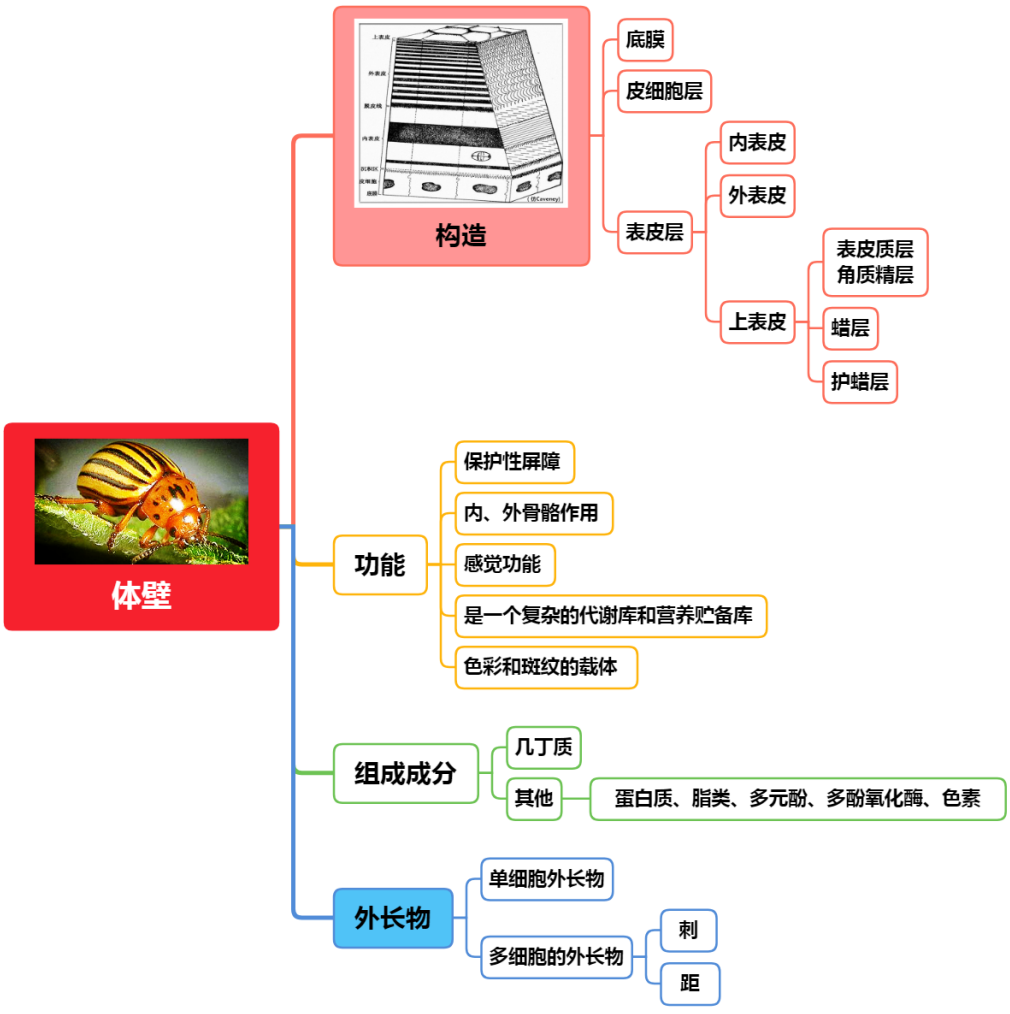
1.体壁的基本构造和功能；

2.了解昆虫体壁的形成和蜕皮的过程；

3.掌握杀虫剂与体壁的关系。

主要内容：

1.昆虫体壁的基本构造和功能； 2.昆虫体壁形成和蜕皮过程； 3.杀虫剂与体壁的关系。



体壁（body wall，integument）是包在整个昆虫体躯最外层的组织，由单一的细胞层及其分

泌物所组成，是内部器官和外界环境之间的保护性屏障。

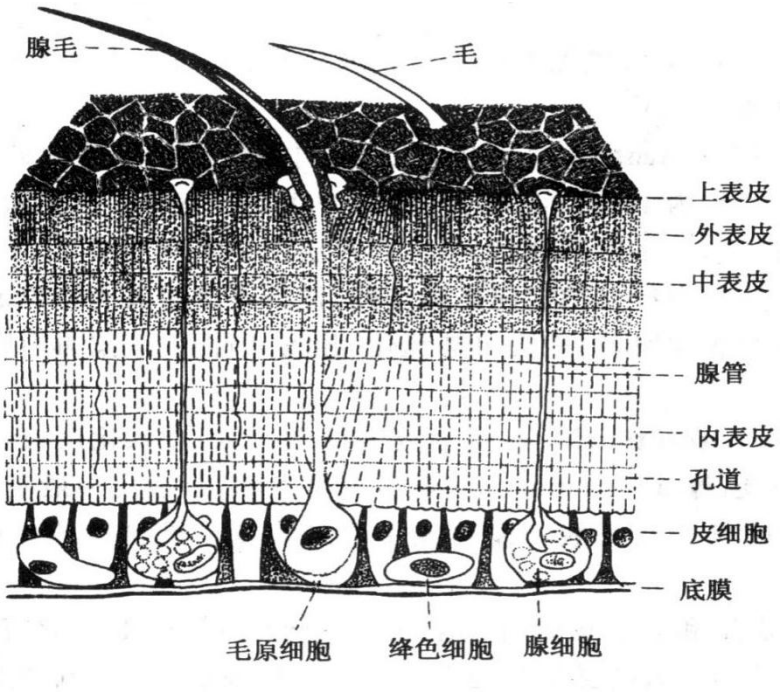


图 10-1　昆虫体壁的模式结构(仿 Hackman)

来源于：外胚层。

（构造颇为复杂的组织，像动物的皮肤，覆盖着体躯的全部，但它的功能远比其它的动物的皮肤更为广泛，具有高等动物皮肤和骨骼的双重功能，故称外骨骼。）

功能：

1、保护性屏障：昆虫的体壁比较坚硬，被称作“骨头包着肉”的动物。外骨骼具有一定的硬度、弹性和不透性，即能抗张力和抗压力防止外界的机械损伤，也能防止有害生物（尤其是病原生物）及有毒物质的侵袭侵入，还可保持体内水分不致散失。

2、外骨骼作用：决定昆虫的体形和外部特征，加固体躯和着生肌肉。

3、肌肉附着作用：体壁内陷则形成内骨骼，运动的肌肉均着生在体壁上。

4、感觉功能：昆虫的感觉器官、各种腺体都由体壁细胞高度特化而来，构成昆虫与外界建立联系的机构。

5、体壁是一个复杂的代谢库：体壁的坚硬特性限制了体形的增大，故需要定期脱皮。脱皮过程中，发生蛋白质、脂类、糖类和几丁质的代谢活动（分解－合成）。如：化蛹后，蛹皮从口开始颜色由白变暗，说明体壁内发生极复杂的代谢活动。体壁还可作为营养贮备库，有些昆虫饥饿时可利用表皮内的物质。

6、色彩和斑纹的载体：昆虫体色丰富多彩，很大程度上来自于体壁表面的形状和体壁中所含的色素种类。

7、昆虫的呼吸：内寄生昆虫是通过表皮，而不是呼吸系统，如气门进行呼吸作用。

思考与讨论：

昆虫体壁与人类的皮肤有何区别？_____。

昆虫体壁是否兼具人类皮肤和骨骼的功能？为什么_____。

第一节 昆虫体壁的构造

昆虫的体壁可由里向外分为三个主要层次：底膜、皮细胞层和表皮层。

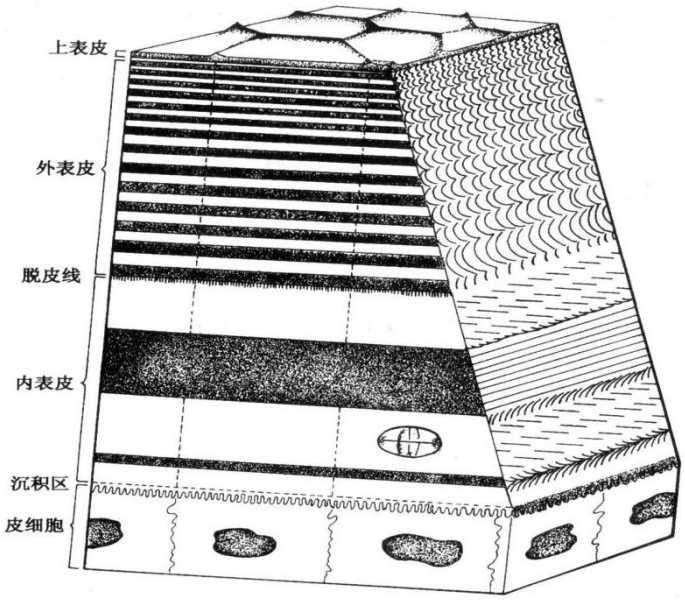


图 10-2　昆虫体壁表皮分层示意图(仿 Caveney)

一、底膜（basement membrane）

是一个无定形的颗粒状层次，紧帖在皮细胞层下的薄膜，为双层结缔组织。主要成分是中性粘多糖。厚度仅为 0.5μL 左右。另一面则与血液直接接触。神经及微气管等就附在底膜下或穿过底膜。

来源：血细胞分泌形成的。

功能：使皮细胞层与血腔分隔开。

底膜具有选择透性，能使血液中的部分化学物质和激素进入皮细胞。

二、皮细胞层（epidermis）

是一个连续的单层细胞的组织，为活的组织（迄今只发现长蝽 Oncopeltus 为多层皮细胞），由未分化的细胞形成。细胞的大小在各种昆虫中差异很大，即使在同一个体的不同部位也不相同。

皮细胞的生理特点：具有周期性吸收、合成与分泌的能力。

皮细胞的形态结构随变态和脱皮周期而不断变化。

如　幼虫：在形成新表皮时皮细胞正处于活动期，皮细胞较厚，呈柱状，细胞质也比较浓。在细胞顶端伸出许多原生质丝深入在表皮层内形成贯穿的孔道。

成虫：虫体一般不再进行脱皮，皮细胞退化，扁平，细胞间界限不易分清。

功能：1、控制昆虫脱。

2、皮细胞分泌构成表皮层的物质，组成虫体的内骨骼和外骨骼。

3、分泌脱皮液，在脱皮过程中消化旧的内表皮并吸收消化产物合成新表皮物质。

4、修补伤口。

5、高度特化的功能：有些皮细胞特化成体壁外长物（刚毛、鳞片、刺、距）、各种形状的感觉器和腺体等（如视觉器、听觉器、感化器、感触器以及唾腺、丝腺、蜡腺等）。

三、表皮层（cuticle，cuticula）

表皮层是体壁的最外层，是由皮细胞向外分泌而形成的非细胞性组织。

表皮层不是均质的单层构造，又可分成若干层。主要可分为三层：内表皮、外表皮和上表皮。（原表皮=内表皮+外表皮）

表皮层虽不是个活组织，但却相当复杂，因为昆虫体壁的许多特性：骨骼的支柱作用、坚硬性、弹性、不透水性以及抵御外物侵入的特性，都是表皮所表现出来的特性，所以可以想见其复

杂性。

1、内表皮（endocuticle）

是表皮层中最下的一个层次，也是昆虫体壁中最厚的一层，约在 10~200μL。

（1）化学成分：主要含有几丁质（chitin）和蛋白质的复合物，或称粘多糖蛋白质；还含有 30%~50%水分。

（2）物理性状：无色，柔软可伸缩。水和水溶性物质可以透过。

内表皮由很多平行的薄片组成，很似胶合板，富有弹性、展性、韧性。呈 C 形的几丁质丝穿插在蛋白质之间，使其有一定的弹性。

（3）功能：

内表皮层含有几丁质，保证了体壁的机械作用，既抗压，又有弹性。

许多昆虫当饥饿和脱皮时，内表皮可被消化重新吸收，因而认为具有贮存营养成份的功能。

2、外表皮（exocuticle）

是靠近上表皮的一部分内表皮转变而成。

（1）化学成分：外表皮的化学组成与内表皮一样，只是蛋白质在酶的（多元酚氧化酶和酪氨酸酶）作用下成为骨蛋白（鞣化蛋白），同时被暗化（酪氨酸经酪氨酸酶的作用，分解出黑色素和胡萝卜素）。

多酚氧化酶(PPO)是自然界中分布极广的一种金属蛋白酶，普遍存在于植物、真菌、昆虫中。其共同特征是能够通过分子氧氧化酚或多酚形成对应的醌，发挥抗病作用。

酪氨酸酶： (TYR)是一种 75kD 含铜酶，是黑色素代谢关键酶，人类白癜风的发病与自身免疫有关，酪氨酸酶是白癜风自身免疫的重要抗原。

（2）理化性状：色较深且坚硬，是昆虫表皮中最硬的一层。体壁的坚硬程度就取决于所形成外表皮的厚薄。

此层对蜕皮液具有很强的抗性，所以脱皮时，外表皮也作为“蜕”的一部分脱去。昆虫刚脱皮时尚没形成外表皮，所以身体柔软，白色；软体昆虫的体壁、节间膜、幼虫蜕裂线、爪垫等处均无外表皮或极薄（节间膜要活动、爪垫要感觉）。

蝉蜕：蝉科昆虫羽化后脱落的皮壳，可入中药。具有疏散风热，透疹利咽，明目退翳，祛风止痉的功效，主治风热感冒，咳嗽，头晕，麻疹不透，咽痛音哑，目赤翳障，风前瘙痒，小儿惊痫、夜啼、破伤风。

四、孔道

昆虫体壁的内表皮、外表皮和上表皮中有无数直形或螺旋形或顶端分支的微细管道贯穿其间，称孔道。是由皮细胞顶端细胞质（顶膜突起）伸出的原生质细丝，在分泌活动结束缩入皮细胞后留下的细管道。

孔道的数目多少及大小随虫种而异：麻蝇幼虫，50~70 条/皮细胞=15000/mm^2；蜚蠊，120~200 条/皮细胞=120 万条/mm^2。

功能：① 输送表皮层组成物质，分泌的几丁质、蛋白质和脂类等沉积在原生质丝的周围，形成表皮层，并将多元酚及酶类送达表皮，参与外表皮的硬化。

② 输送修补蜡层的脂类。

③ 支持表皮，表皮形成后，孔道中即充塞着硬化物质，作为表皮层的支柱。

3、上表皮（epicuticula）

表皮层的最外一层。很薄，是表皮层中最薄的一层，厚度一般不超过 1μL，最厚为 4μL。上表皮的化学组成和超微结构很复杂，而且在各类昆虫中有所不同，以致直到目前，尚不能统一上表皮的层次与名称。一般分为 2~4 层，由外向里分别是：护蜡层、蜡层、表皮质层（角质精层），

前两层是经常存在的。整个上表皮不含几丁质。

（1）护蜡层

整个体壁最外面的一层。

组成：由脂类和鞣化蛋白质组成。

功能：保护下面的蜡层；贮藏有类脂，修复表皮损伤、防止水分蒸发。

（2）蜡层

组成：主要成分是脂类。内层的蜡质分子紧密的定向排列，并同其下的角质精层形成化学结合，具有很强的疏水性。

功能：防止虫体内水分过量蒸发和外部水分的侵入，构成体壁的不透水性；

防止外界微生物及杀虫剂的侵入（含有脂肪酸，尤其辛酸或已酸对真菌侵染表现很强的抵抗力）。

（3）角质精层（表皮质层）

是上表皮中最里面的一层，由绛色细胞的分泌物形成的脂蛋白复合物。角质精层是昆虫发生新表皮时最先形成的一层。

功能：

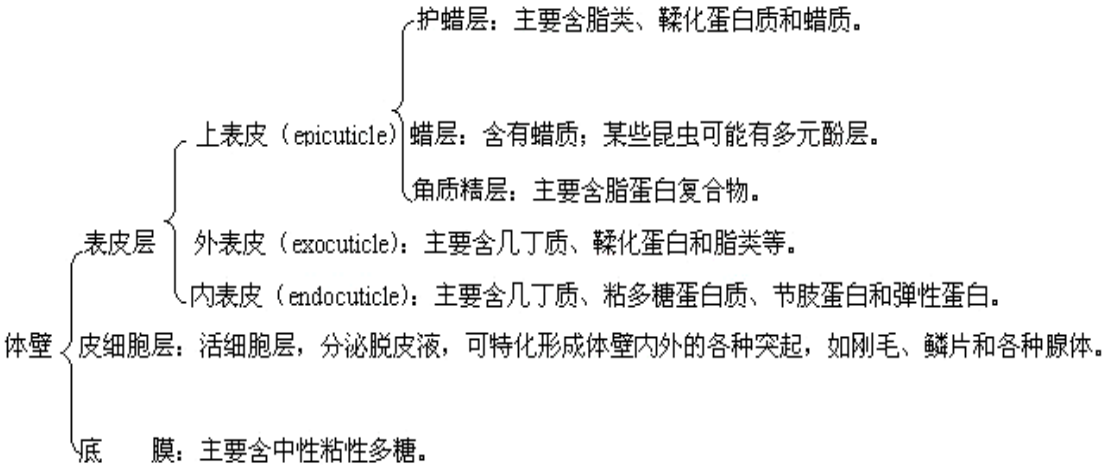
① 是表皮层通透性的屏障：因为对脱皮液有很强的抗性，矿物酸和有机溶剂不能使此层溶解，保护新形成的原表皮不被溶化和消化。

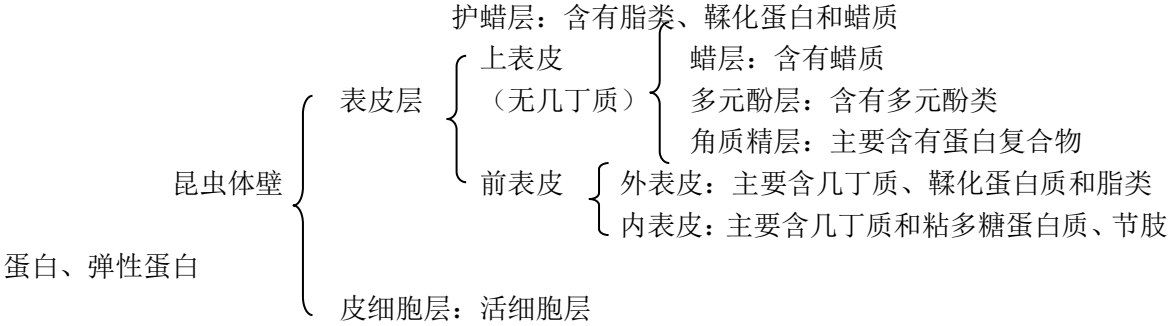
② 决定虫体表面的化学性质：限制体躯过度生长并决定体表模式。角质精层的鞣化与否，可影响上表皮的疏水性或亲水性。如鞣化的角质精层，上面排列的单层分子，其长链醇呈 $OH\sim CH_3$，为疏水性；而非鞣化的角质精层，上面单分子的长链倒置而呈 $CH_3\sim OH$，为亲水性的表面。

（4）多元酚层

在角质精层里常混有多元酚。多元酚的作用：是使部分蛋白质鞣化成为鞣化蛋白（或称骨蛋白）。（是在角质精层和外表皮层硬化和暗化过程中起主要作用的化合物。）

总结：





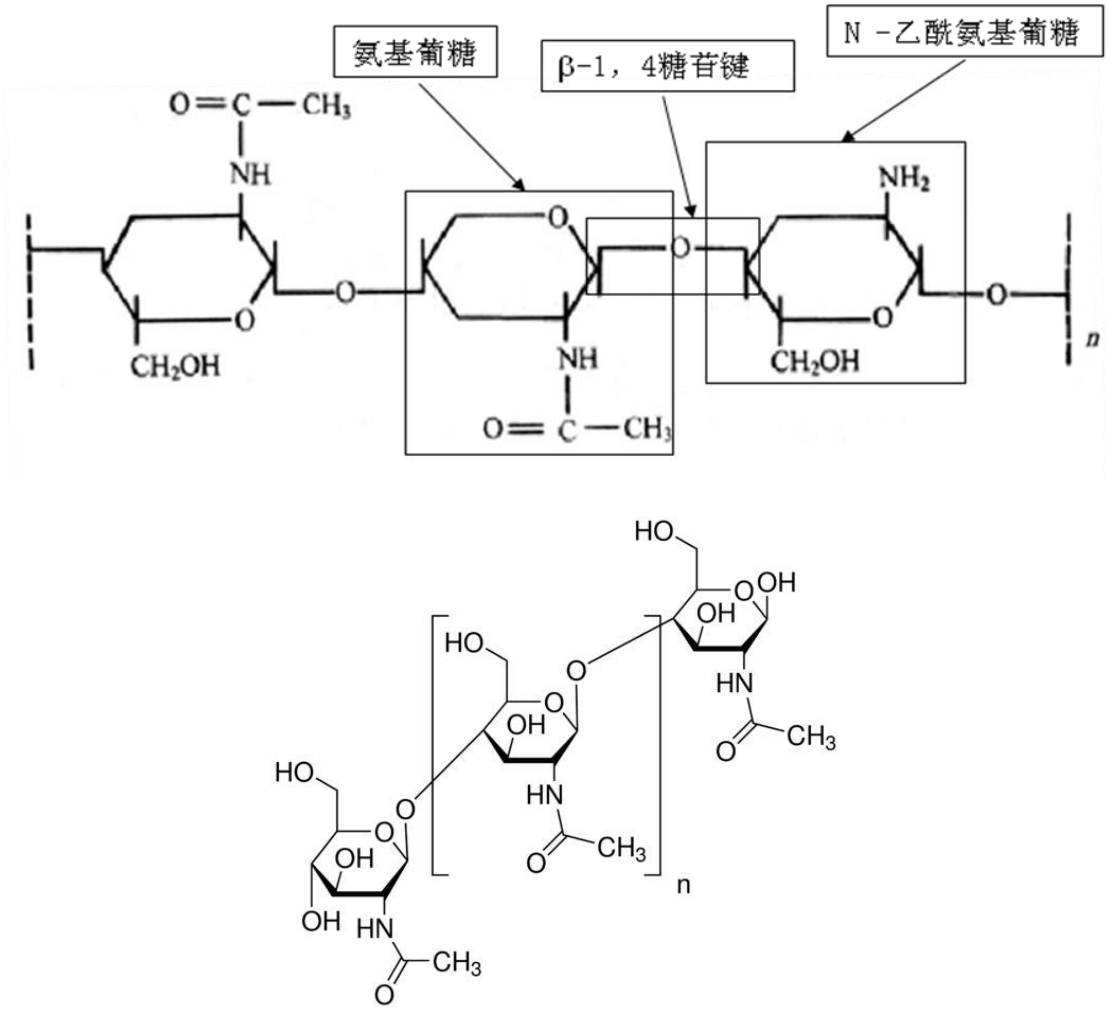
底膜：主要含中性粘多糖

第二节 表皮的化学成分

一、几丁质

1、 几丁质的结构

是一种含 N 的多糖，是含乙酰氨基葡萄糖的多分子聚合物，分子式为（$C_8H_{13}O_5N$）n，被认为是纤维素的衍生物（图 10~3）。



主要存在于内、外表皮中，占表皮干重的 25%~40%。在表皮中是以“几丁~蛋白复合体”存在的，所以自然界没有游离的几丁质。“几丁~蛋白复合体”易分解，但几丁质本身不易裂解。

2、几丁质的理化性状

无色、无定形的固体，柔软，不溶于水、稀酸、稀碱、酒精、乙醚、二甲苯等有机溶剂；甚至不溶于浓碱。说明几丁质的抗化学分解能力强。

几丁质在高温（在 160℃以上）的浓碱中水解，脱去乙酰基形成几丁糖和醋酸，几丁糖遇碘变成深紫红色，这一特性可用于几丁质的检测。

$$\text{几丁质} \xrightarrow[160℃]{\text{浓 KOH}} \text{几丁糖} \xrightarrow{I_2} \text{深紫红色}$$

几丁质溶于浓的无机酸中，还能水解为氨基葡萄糖、多糖和醋酸。说明几丁质是由“乙酰氨基葡萄糖”单位组成的。

昆虫在脱皮期间，表皮中的几丁质受几丁质酶和几丁二塘酶的作用而降解，并被吸回皮细胞，在沉积新表皮时重新利用。

灭幼脲等生长调节剂类农药能抑制几丁质合成酶的活性，干扰和破坏几丁质的合成，使昆虫在脱皮时不能形成新表皮，造成畸形或直接死亡。

知识卡片：几丁质的用途

几丁质又称壳多糖、壳聚糖、甲壳素（chitin），广泛存在于甲壳类动物的外壳、昆虫的甲壳和真菌的胞壁中，也存在于一些绿藻中。

（一） 几丁质的特点“五个一”

1、几丁质是目前唯一天然的含有正电荷阳离子基团的可食性动纤维。

2、几丁质是糖类中唯一的碱性多糖。

3、几丁质保健食品是日本政府批准的唯一允许宣传疗效的机能保健食品。

4、几丁质资源是自然界里含氮量最高的天然资源。

5、几丁质是最佳的抗癌物质，日本国际健康研究所所长金子今朝夫在其著作《七种最佳折癌食品》一书中把甲壳素（几丁质）摆在灵芝、刺五加、螺旋藻、蜂胶、啤酒糟半藻类之冠；上海胸科医院廖美琳教授在第六届全国肺癌会议报告中，把甲壳素摆在三种抗癌细胞特种的物质（甲壳素（几丁质）、多肽、肝素）。

（二）几丁质的应用

几丁质及制造的产品，因其独特的物理、化学性质具有防潮耐晒防霉耐腐蚀等优良特性，用途十分广泛，可应用于农业、工业、医疗、美容等。

1、 农业

农业方面应用于肥料，农药缓释剂被复材料，浸种剂等。

几丁质可以诱导作物获得系统性抗病免疫力，产生几丁质酶等抗性物质，从而长期抵抗各种病害；施入土壤后，能培养起大量的放线菌等有益菌群，这些有益菌群改善土壤的同时分泌出的大量抗生素类物质和抗性酶几丁质酶等，可直接溶解线虫及其虫卵体壁，同时抑制有害菌群的生长繁殖；几丁质具有强大的生根、养根作用能促进根系细胞的分裂，使毛细根快速增多，促进根系发达；淋入根部，附着成膜，保护根系，防止根腐黑根烂根。

2、工业

在纺织、印染工业用作固色剂，织物防缩整理剂等；环保、饮料、食品工业的水处理剂、絮凝剂、保健食品添加剂；造纸、人造板等工业用做胶着剂；制新一代生物降解膜，用于食品包装农业地膜；科学研究方面用于酶固截化截体，分离膜人工肾等。增稠剂、稳定剂，鞣质去除剂、吸附澄清剂，主要用于果汁、果酒等，以防变色和除涩之用；我国规定可用于果酱，最大使用量 5.0g/kg；在乳酸菌饮料中最大使用量 2/5g/kg；在氢化植物油、蛋黄酱、花生酱、芝麻酱、冰淇淋和植脂性粉末中最用量 2.0g/kg；在食醋中最大使用量 1.0g/kg；在啤酒中最大使用量 0/4g/kg。

3、医药

几丁质的产物作为坚韧和强的材料利于作为手术缝合线、制人造皮肤和伤口敷料、制人造血和止血海绵、制接触眼镜、制备药物载体；还能制造抗癌药氯脲霉素、降胆因醇药等；作为血液抗凝剂，创伤愈合剂等；其水解产物一氨基葡糖盐用于治疗肠炎、结肠溃疡和肺炎；应用 D~氨基葡糖或 N~乙酰基氨基葡糖作为某些肿瘤的化疗剂；在生物医学材料上的相关应用研究非常多，目前认为其具有良好的生物相容性、无生物毒性、价格低廉、容易改质、机械强度较好等优点。

4、美容

几丁质及其衍生物在化妆品行业应用广泛，如香波、护发素、浴液、发胶、摩丝，香水、晚露、口红类化妆品，具有如下优良性能和功效：（1）安全，无毒。对细胞无排斥力，具有修复细胞之功效，并能减缓过敏性肌肤。（2）良好的成膜性、透气性、皮肤附着性、生物兼容性。它在皮肤表面形成薄膜，由于该膜是立体网状结构，各种保湿因子、生理功能物质均能包埋其中，并有持续缓释作用。（3）高效保湿性。甲壳素中亦含有高效保湿成份，它的β葡聚糖也能有效使肌肤含水保湿。（4）稳定性好：pH1～14 稳定。冷、热稳定性也好，配伍性好。（5）皮肤调理性好，甲壳素具有抗氧化的能力，能活化细胞，防止细胞老化，促进细胞新生带。（6）生物可降解，符合环保要求。

二、蛋白质

蛋白质约占表皮干重一半以上，存在于上表皮与内、外表皮中，由于研究过程中制备困难，各层中所含蛋白质的成份无精确报导，但认为未硬化的表皮所含有的蛋白质种类多、含量高。

昆虫表皮中的蛋白质种类很多，重要的有：

（1）多糖蛋白：几丁质与蛋白质的复合物。

（2）节肢蛋白（resilin）：富有橡胶一样的弹性，无色透明在水中可膨胀。存在于翅的铰链和联接肌肉的肌腱中。节肢蛋白的弹性是十分惊人的，如当蜻蜓的肌腱被拉长 2 倍以后，经过几个月在放松，又能立即回弹到初始状态。

蛋白质成分随昆虫的发育阶段而变化，如天牛 *Agrianome spinicollis* 幼虫表皮中蛋白质含量为 63%。

三、脂类

主要以蜡的形式存在于上表皮中，含有醇、碳氢化合物、脂肪酸、酯类，有的还含有醛、磷脂和少量其他成分。熔点范围较广，一般为 50~60℃，也有高达 100℃以上的，能溶于四氯化碳、三氯甲烷，微溶于二甲苯和苯，不溶于酒精、醚及丙酮，在较硬的表皮蜡质中，长链醇占优势，在较软的表皮蜡质和油脂内，碳氢化合物含量较高。

四、多元酚及其氧化酶

昆虫表皮中的多元酚主要是 3,4~双羟酚类及其氧化酶，在表皮的硬化和暗化过程中起重要作用。多元酚是血液中的酪氨酸经一系列氧化作用所形成的衍生物，其进一步氧化成相应的醌，醌与蛋白质分子的侧链连接在一起的过程称蛋白质鞣化作用（sclerotization），表皮内的蛋白质经鞣化作用后变得更加坚硬，这种坚硬的蛋白质被称为骨质蛋白（sclerotin）.

多元酚氧化酶为含铜的蛋白质，可以被 KCN，CO 等物质所抑制，在 pH6~8 的条件下活性最大。在昆虫脱皮后，新表皮硬化时多元酚氧化酶由血细胞产生，经皮细胞孔道后聚于上表皮内层参与氧化作用。此外，多元酚氧化酶还与伤口的愈合和色素的形成有关。

五、色素

昆虫表皮中的色素种类多，如黑色素、类胡萝卜素和嘌呤衍生物等，其中黑色素比较重要。黑色素是由多元酚（如多巴）氧化形成的高分子化合物，大量存在于昆虫外表皮的鞣化蛋白中。黑色素的产生也是昆虫的一种防御机制，如移植入虫体的组织以及体内寄生虫，常形成黑色素包被物。黑色素还有调节昆虫体温的作用。

思考与讨论

蝗虫体躯下列哪一结构主要是由几丁质构成的（　　）。

A.复眼　B.气管　C.外骨骼　D.胃

第三节 昆虫的脱皮

一、昆虫脱皮的缘由

昆虫的体壁由于外表皮的硬化，形成了外骨骼，骨化了的体壁没有延展性，所以昆虫体躯的生长、发育都必须在脱皮的过程中进行。

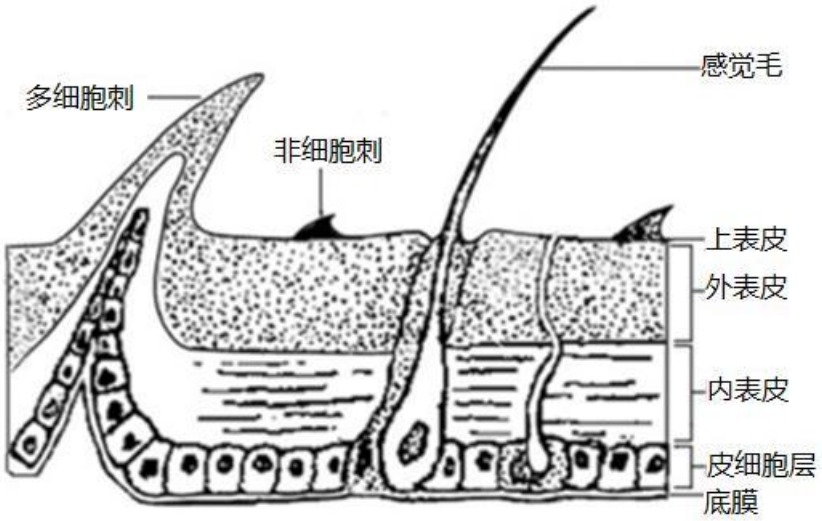


图2-3-1 昆虫体壁的结构

脱了皮，昆虫才能生长，并且增加一龄，因此，周期性的脱皮，就成为昆虫胚后发育中的一个普遍现象。脱下的皮叫“蜕”。

二、昆虫的脱皮液

昆虫的脱皮液由皮细胞分泌形成。

脱皮液中含有各种特殊的水解酶，可以溶化旧的内表皮，使旧表皮被消化掉 80~90%，不被消化的是上表皮和鞣化的外表皮。被消化的物质大部分由皮细胞层吸收。

脱皮液中主要含有蛋白酶、淀粉酶、转化酶和几丁酶。

三、昆虫的脱皮过程

昆虫的幼期生长发育到一定程度都进行周期性脱皮，才能继续长大和发育到蛹及成虫。要脱去旧表皮就必须有新表皮的分泌和沉积。昆虫脱皮和新表皮形成过程如下图：

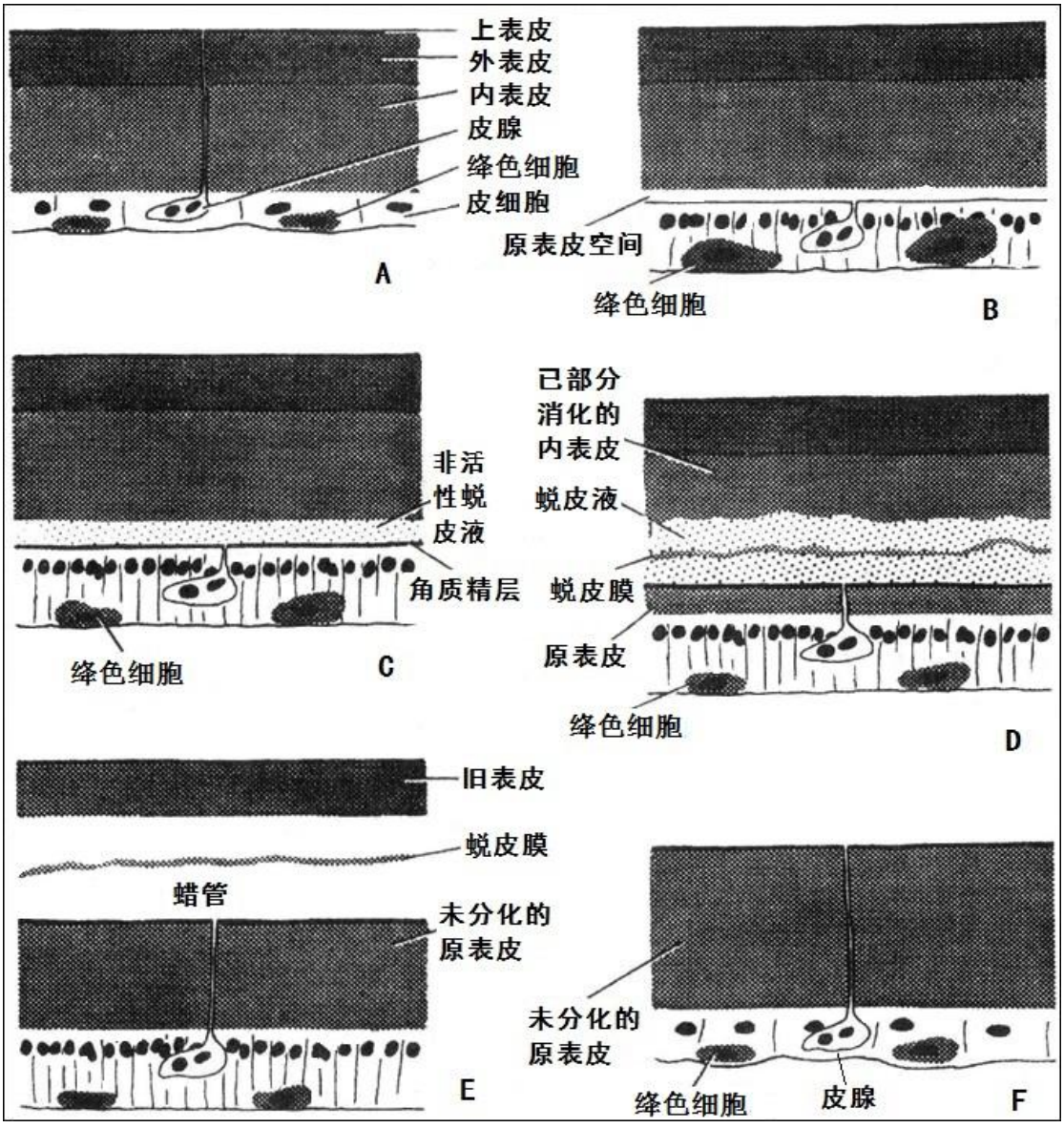


图 10~4 昆虫的脱皮过程（仿 Chapman）

A.成熟表皮 B.皮层溶离 C.产生新表皮质 D.消化旧内表皮 E.吸收脱皮液 F.旧表皮刚脱去时的新表皮

1、皮细胞与旧表皮分离（皮层溶离）

在脱皮前虫体首先停止取食并常静止不动，皮细胞逐渐长大，皮细胞及其附近的组织贮存必要的物质，细胞突起收回，皮细胞与旧表皮分离，细胞的基膜皱缩，顶膜出现微绒毛并伸入到皮层分离的空隙中。

皮细胞层与旧的内表皮之间脱离（产生一个小的间隙）的过程，称皮层溶离。

2、新表皮沉积

（1）分泌蜕皮液

在旧表皮和皮细胞分离的同时，由皮细胞分泌脱皮液，通过孔道，送至新旧表皮之间。脱皮液的作用是溶化和消化旧内表皮。但此时无活性，为非活性脱皮液。

（2）形成角质精层

同时由绛色细胞紧贴皮细胞分泌和沉积上表皮中的角质精层，位于蜕皮膜的下面。

在角质精层形成之后，脱皮液被激活，将旧内表皮溶化并被吸入皮细胞或原表皮层，作为不断形成原表皮的物质来源。

（3）分泌蜕皮膜

与此同时由皮细胞分泌含有几丁质及蛋白质的混合物，沉积在角质精层下面，构成**原表皮**，同时形成一层极薄的脱皮膜。

一种认为：当皮细胞和旧表皮分离后，微绒毛开始分泌很多液滴，聚集在旧表皮底下形成一层薄膜，即蜕皮膜。另一中认为：蜕皮膜是由旧表皮在最低部的几个片层所形成。

（4）多元酚层的形成

细胞分泌多元酚和氢醌类化合物及相应的酶类，经孔道输送到角质精层上面，形成多元酚层。

（5） 蜡层的形成

在蜕皮前几个小时，皮细胞分泌蜡质，通过孔道向上运输，在多元酚层或角质精层之上，形成蜡层，新龄虫体具有防止水分蒸散的结构。

3、脱去旧表皮

在新表皮形成后，旧表皮被蜕皮液逐渐消化，最后剩下旧上表和外表皮，（有时还剩下内表皮的几个片层），加上蜕皮膜一起形成了昆虫的“蜕”。

脱皮时，昆虫停止取食，吸收大量的空气或水分，多数昆虫为头向下，收缩腹部，借助肌肉的收缩活动，增大头部的压力，使蜕裂线处的血压增大，最终导致蜕裂线破裂，于是昆虫从旧表皮中钻出，留下“蜕”，完成蜕皮。

刚刚蜕皮的昆虫体躯柔软，这就是因为外表皮还未形成。这时表皮主要是新的内表皮，未经鞣化的新内表具有一定的柔软性和延展性，这时虫体通过吸收大量空气或水分增加血液的压力，使新表皮迅速展平，虫体迅速长大。

4、护蜡层的形成

在蜕皮时或刚刚蜕皮之后，由皮细胞腺分泌含有脂类、蜡质及蛋白质等化合物，经孔道输送到蜡层上面，形成护蜡层。

5、外表皮的形成

幼虫脱皮后不久，多元酚在多元酚氧化酶的催化作用下，被氧化为相应的醌，醌类再向下扩散，使角质精层及原表皮上层中的蛋白质进行鞣化和暗化，组成外表皮层；未经鞣化作用的原表皮下层保持原来的浅色、柔软特性，称内表皮层。

有些过程是同时进行的，所以上面所讲的次序并不代表先后次序。

四、脱皮的激素调控

至少有两类激素直接控制着脱皮，一是前胸腺分泌的脱皮激素，二是咽侧体分泌的保幼激素。两者共同作用改变脱皮的方向和延迟成虫特征的出现时间。保幼激素浓度高，发生从幼期变幼期的脱皮过程；保幼激素浓度低，发生从幼虫变蛹（或若虫变成虫）的脱皮过程。

- 调控激素
  - 脱皮激素
    - 来源：前胸腺所分泌
    - 作用位点：直接作用于染色体
    - 主要作用：启动脱皮过程，以及成虫器官芽开始发育的系列生化反应
  - 保幼激素
    - 来源：咽侧体所分泌
    - 作用位点：直接作用于细胞核物质
    - 主要作用：决定脱皮过程的方向和形态表现
      - 保幼激素浓度高，发生从幼期变幼期的脱皮过程
      - 保幼激素浓度低，发生从幼虫变蛹（或若虫变成虫）的脱皮过程

五、鞣化作用的激素调控

昆虫脱皮后新形成的表皮是柔软的，柔软的表皮须在较短时间内迅速鞣化（黑化和硬化），形成外表皮，以便保护虫体。

1、鞣化

鞣化是指表皮中蛋白质通过同醌交联，成为不溶性物质，从而使表皮硬化或暗化的过程。

（1）鞣化的过程

细胞中不活动的 DNA 经蜕皮激素激活后，产生特殊的复制的 RNA，进入细胞质内，在核糖核蛋白体上合成特殊的活化酶，激活酪氨酸酶原，产生酪氨酸酶，氧化 3，4 二羟基邻苯酚，产生邻位醌，使角质精层和原表皮层中的蛋白质骨化，形成骨化蛋白质和几丁质的网，即骨化的体壁。

（2）暗化的过程

在骨化的过程中，有的也伴随着暗化。暗化的原因有两种可能：

① 一部分蛋白质含有色素成分；

② 酪氨酸和血液中的“多巴”（即双羟酚类） 氧化，产生黑色素。

表皮的硬化总是伴随着暗化，但并不是所有的硬化一定要暗化，如白色的昆虫也有坚硬的表皮。

2、鞣化作用的激素调控

表皮的鞣化作用除由脱皮激素直接参与外，还有由神经分泌细胞产生的鞣化激素（bursicon）在其中起作用。鞣化激素由Fraenkel和Hsiao及Cottrell于1962年在红头丽蝇 *Calliphora erythrocephala* Meigen 中首次被发现并命名，是一种分子量为4×10^4u的蛋白质，主要是在胸腹神经节中合成的，属于调控昆虫体壁黑化及翅伸展的一类激素，启动鞣化作用，活化血细胞中的酪氨酸酶和直接作用于皮细胞增加多巴胺的穿透性，使酪氨酸进入皮细胞，在酪氨酸酶作用下转化为N~乙酰多巴胺，多巴胺在外表皮中进一步氧化为邻位苯醌，进行蛋白质和几丁质的聚合，使表皮变坚硬。鞣化激素已在蜚蠊、沙蝗、吸血蝽、黄粉虫、麻蝇、烟草天蛾、丽蝇等昆虫中发现。

课程思政：蝴蝶经过一次次的脱胎换骨（脱皮），最终从丑陋的毛毛虫变成华丽的蝴蝶。我们每个人都应该学习蝴蝶，一再的蜕变，一再的祝愿，既不思虑，也不彷徨；既不回顾，也不忧伤；蜕变的过程是很痛苦的，但每一次的蜕变都会有成长的惊喜；蜕变，是背后一成不变的坚持。

一颗种子，放在杯子里，最多会是一颗苗芽，放在盆子里，最多是一盆好看的盆景，放在原始森林里它就有可能成为一颗参天大树！由此可见把自己放在什么位置很重要，人生需要蜕变，给自己一次拼搏的勇气，你会发现，其实你很棒！

第四节 昆虫体壁的色彩

一、昆虫体色的来源

昆虫的体色是多彩的，多种多样的颜色主要来源于三个方面：

（1）昆虫体壁及其衍生物的颜色及结构；

（2）昆虫的皮下组织；

（3）昆虫的血液。

二、昆虫体色的生物学意义：

昆虫的体色的形成有其生物学意义，主要表现在以下三点：

（1）作为异性互相识别和寻偶的信息；

（2）其中的拟色、警戒色和闪光等可避敌；

（3）昆虫的体色能够避免过多的阳光和热量的损害。

三、昆虫体壁色彩的分类

昆虫种类不同，体壁的颜色也不同。从颜色的成因可分为 3 类：

（一）色素色（Pigmentary colours，又称化学色）

是昆虫着色的基本形式。

1、成因

由色素化合物形成的颜色，这些化合物以其特殊的化学组成，能吸收某一波段的光波，而反射另一部分光波，即呈现某种颜色。黑色素、类胡萝卜素等即是这类物质，瓢虫中的红色属于色素色，白粉蝶和黄粉蝶的白色和黄色也是属于色素色。白色和黄色由尿酸盐类色素引起；类胡萝卜素来自于食物，常与蓝色四吡咯色素结合，形成很多昆虫的绿色。

2、存在位置

色素存在于表皮层或皮下组织中，大都是代谢作用的产物或副产物。

3、特性

当昆虫死亡或煮沸、漂白或热水处理、有机体腐败等，色素色会发生退色或消失。

4、其他作用

色素可用于鉴定昆虫的类别，因为其在体壁上的分布多形成一定的图形，且不同昆虫种类间存在显著差异。

（二）结构色（Structural colours，又称物理色）

1、成因

是光照射在虫体表面的不同细微结构上（如极薄的蜡层、刻点、沟缝、鳞片等）而产生折射、反射、散射、衍射及干扰而形成的。许多昆虫的金属闪光、翅上的闪光等均是结构色，如蝴蝶、甲虫等。

2、特性

结构色永久不褪，不会因昆虫死亡或煮沸、漂白等处理而改变颜色或消失。如甲虫体壁表面的金属光泽和闪光等。

（三）结合色（Combination colours，又称合成色）

这是昆虫普遍具有的色彩。

1、成因

色素色和结构色混合而成的。

2、存在位置

大多数昆虫的体色都是两种色泽混合而成的。如紫闪蝶，其翅面闪光中呈黄褐色的为色素色，紫色为结构色。

3、特性

兼具色素色和结构色的特性。

四、环境因素对昆虫体壁色彩的影响

昆虫体壁的色彩受体内、外环境因素的影响很大。如温度、湿度、光等。此外还可以受体内咽侧体所分泌激素的影响。

当我们上山采集标本或者外拍时，会发现：山上的蝶比山下的蝶色彩要深一些。这是因为环境因素对色彩的影响是很大的，如温度湿度和光等。

高温使颜色变深，低温则变淡，因此在不同的季节中，同一种蝶类颜色深浅是不同的。

湿度大使颜色深暗，而干燥则使色变淡，这就解释了刚才的提出的现象，因为山上的湿度要相对山下的大，所以山上的蝶比山下的蝶色彩要深一些。

光的强度也能使色改变，如菜白蝶蛹的体色随化蛹场所的色泽而改变，短光波能使之产生黑色素而长光波可以消除黑色素。

第五节 昆虫体壁的外长物

昆虫体壁上面生有很多毛、刺、鳞片、突起等外长物，这些外长物根据其成因分为两大类：

一、非细胞性外长物

外长物中没有细胞参与的一类，如体壁表皮突起形成的微毛等，不能活动，是昆虫重要的外部特征，也具有防御作用，使昆虫表现出一定的耐药性。

二、细胞性外长物

细胞性外长物是由细胞参与组成的，又分单细胞外长物和多细胞外长物。

（一）单细胞外长物

这一类是由一个皮细胞所形成，包括鳞片和毛类等。

刚毛（Seta 或 Bristle）：由皮细胞层中的毛原细胞参与形成，基部形成毛窝膜，因此刚毛能自由活动。

毒毛（Toxic hair）：如果毛原细胞和邻近的一个毒腺细胞相连结，就形成毒毛。

感觉毛（Sensory hair）：如毛原细胞和感觉细胞相连，便成为感觉毛。

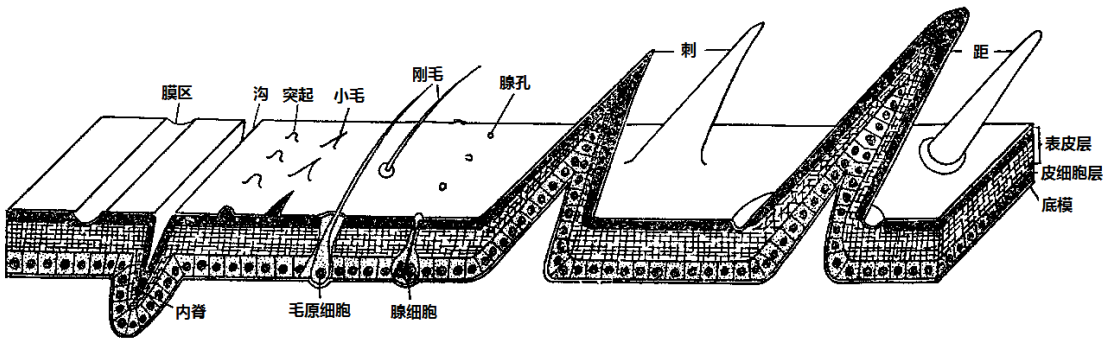
鳞片（Squama）：如外长物成为囊状扁平突起，即成为鳞片。

（二）多细胞外长物

这一类是由多个细胞共同形成，如刺和距，不论是刺和距，它们都是多细胞的外长物，其上还可着生单细胞的刚毛。

刺（Spine）：是体壁向外突出形成的中空刺状物，基部与体壁围着不动，如许多昆虫后足胫节上的刺列。

距（Spour）：有的刺状突起若在基部周围有薄膜与体壁相连，因而可以活动，则为距。距常着生在昆虫足胫节顶端，如飞虱后足顶端的距。昆虫的侧爪，也是一种可活动的距。



第六节 昆虫体壁的特性及与杀虫剂渗入的关系

表皮是昆虫与环境之间的一个通透性屏障，外源性化学物质在一定条件下可以穿透体壁。物质的穿透能力和速度取决于体壁的结构特性，物质的理化性状和环境因素，进入皮细胞的物质，还会受到代谢和降解作用的影响。

一、昆虫体壁的特性

（一）特性

1、坚硬性和弹性

昆虫体壁的外表皮因鞣化和暗化而具有坚硬性，内表皮因没有被鞣化和暗化而具有弹性。

2、渗透性

昆虫体壁的渗透性小、拒水性强，由上表皮所决定的，昆虫体壁定向排列的蜡层和角质精层具有保水作用（昆虫由于具有开放式的气管呼吸系统，加上虫体小，暴露在空气中的表面积相应增大，所以保持虫体水分对维持昆虫正常的生命活动具有重要意义），使昆虫表皮具有高度抵制水分蒸发作用的特性，而气门和体壁上无蜡区则是容易失水的部位。水溶性物质易从无蜡区和感化区进入；脂溶性物质易从上表皮进入。

3、抵御外物的侵入。

如昆虫体壁蜡层含辛酸和己酸等物质，对真菌侵染有很强的抵抗力。

（二）改变渗透性的方法

1、有机溶剂

用有机溶剂可以溶解掉蜡层，从而增加渗透性。

2、惰性粉

用惰性粉磨去蜡层。主要是防治仓库害虫时，粉粒的硬度可以磨损蜡层，使体内水分迅速蒸发而死亡。

3、高温

高温可以打乱蜡层分子的排列，所以高温时打药效果很好。由于蜡质有一定的溶化点（一般30~60℃）如用适当的高温或有机溶剂处理，可扰乱蜡分子的排列，使虫体内水分大量蒸发引起死亡。

4、与杀虫剂渗入的关系

（1）上表皮的疏水性结构

由于蜡层的存在亲水性药剂很难通过此层，故效果不好而亲脂性（脂溶性）药剂（烟碱、除虫菊脂、DDT）就容易渗透上表皮。而原表皮层中含有一定的水分，因此水溶性物质能通透。所以触杀药剂既要有高度的脂溶性又要有一定的水溶性，防治效果才会更理想。

（2）外表皮的硬化程度

蝶、蛾幼虫外表皮软，易中毒。就同一种昆虫而言，幼龄比老龄幼虫体壁薄，容易触药致死，所以要“消灭幼虫于三龄之前”。

（3）内表皮的厚度

内表皮越厚，药剂渗入的速度越慢。

（4）每一昆虫的体躯都有药剂容易透过的部位

主要为口器、触角、翅、跗节、节间气孔。

了解昆虫体壁的构造和特性，对于用药虫很有指导意义。如人工合成灭幼脲就是根据体壁特性而制造的。当幼虫吃下之后，体内的几丁质的合成受阻，不能生出新的表皮，因而使幼虫脱不下表皮受阻而死。研究昆虫体壁的理化特性，渗透性等是同害虫防治、杀虫剂毒理的发展密切相关的。

知识拓展：昆虫体壁与防治的关系

绝大多数人工合成的杀虫剂，都是根据昆虫体壁特性而制造的。如有机磷杀虫剂、拟除虫菊酯类等，都对昆虫体壁具有强烈的亲和力，能很好地附着体壁，使药剂的毒效成分溶解于蜡质，为药剂进入虫体打开通道，能很快的杀死害虫。人工合成的灭幼脲类，也是根据体壁特性而制造的，这类药剂具有抗蜕皮激素的作用，当幼虫吃下这类药物后，体内几丁质的合成受到阻碍，不能生出新的表皮，因而使幼虫蜕不下表皮受阻而死。

绝大多数陆栖昆虫的体壁，由于上表皮所含的蜡质及类脂与水无亲和性，故表皮不能被水湿润，即具有疏水性亲脂性。因此，任何药剂由体壁进入虫体时，必须首先在昆虫体壁湿润展布。当药液喷洒到虫体上时，如果液滴不能湿润展布，就会积集呈球状从昆虫体表滚落而流失。有些昆虫如蚜虫、蚧类由于表皮覆盖了较厚的蜡质，不易被药液湿润，对很多药剂表现了

高度的耐药性。

在各种加工剂型中乳油的湿润性能比较好。由于乳化剂的表面活性作用容易在昆虫体壁湿润展布，乳油中的溶剂可以溶解上表皮的蜡质，使药剂更容易进入表皮层。溶剂不仅本身可以穿透上表皮，还可以携带药剂一同进入表皮。由于上表皮的亲脂性，因此，杀虫剂中脂溶性强的非极性化合物易溶解于蜡质而被上表皮吸收，故这类杀虫剂具有很强的触杀作用。

虽然昆虫整个体躯被硬化的表皮所包围，但是，表皮的构造并非完全一致。如节间膜、触角、足的基部及部分昆虫的翅，都是未经骨化的膜状组织，这些部位药剂容易侵入。此外，昆虫的跗节、触角及口器是感觉器集中的部位，这些部位药剂也较容易侵入，例如，家蝇的跗节有大量的感化器，脂溶性杀虫剂极易从此部分表皮穿透而到达感觉神经细胞。

思考与练习：

1、昆虫体壁的构造及各层功能，详细说明，列表总结组成成分

2、简述昆虫体壁的总体功能。

3、昆虫为什么要脱皮？脱皮的特点、激素调控机制

4、详细说明昆虫脱皮过程。

5、昆虫体壁有颜色吗？为什么？

6、昆虫体壁与农药防治之间有何关系？

7、昆虫体壁有外长物吗？外长物有哪些种类？

第十二章 昆虫的消化系统

目的要求：

掌握昆虫消化道的基本构造和功能；

了解昆虫消化道的变异特点；

明了消化道与害虫防治的关系。

主要内容：

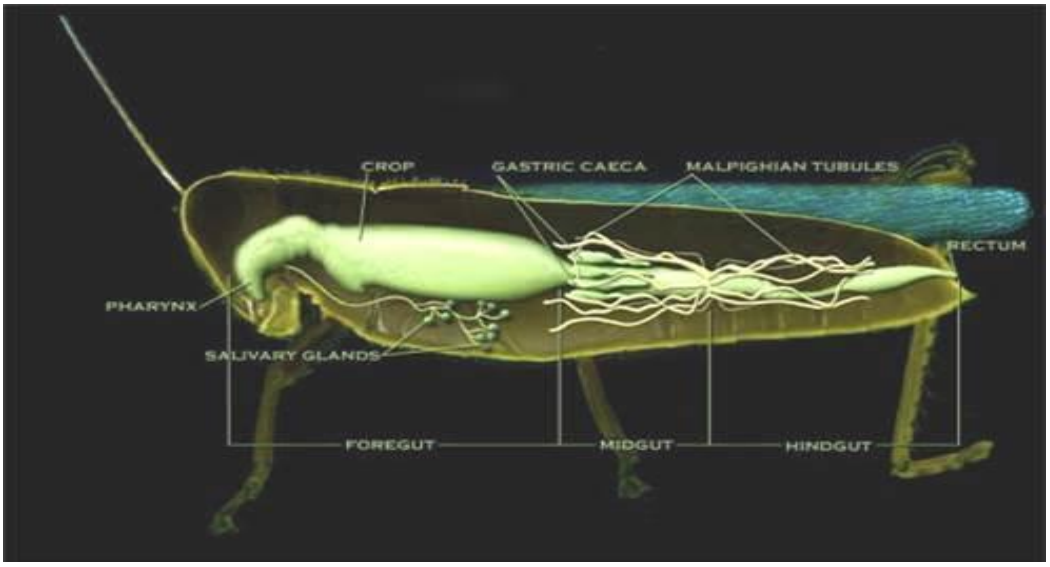
昆虫消化道的一般构造和机能；

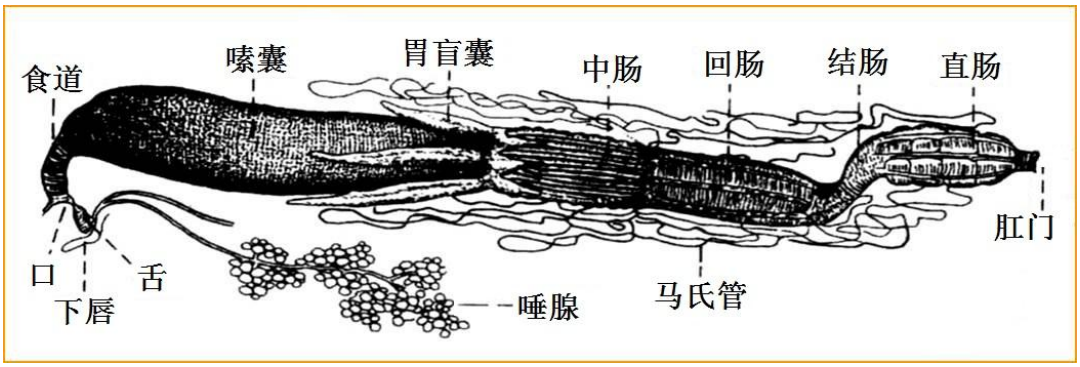
昆虫消化道的变异特点；

择食过程及其影响因子；

杀虫剂对消化道的影响。

昆虫消化系统（digestive system）由消化道和与消化有关的腺体组成，主要负责消化食物、吸收营养、排泄食物残渣，以保证昆虫正常的生理代谢。





昆虫摄取食物后有三道工序：物理加工、化学加工和排出残遗。

表 1　昆虫摄取食物后的三道工序

工序	食物的变化	食物状态	消化过程	完成部位
物理加工	大物质变小物质	固体物质	磨碎，暂时贮存	前肠
化学加工	大分子变小分子	可溶性物质	消化吸收	中肠
排出残遗	代谢物质	固体物质	排泄	后肠

第一节 消化道的一般构造和机能

昆虫的消化道是一根纵贯于体腔中央的管状构造，始于口，终于肛门。根据发生来源和机能的不同，消化道可以区分为前肠、中肠和后肠三部分。

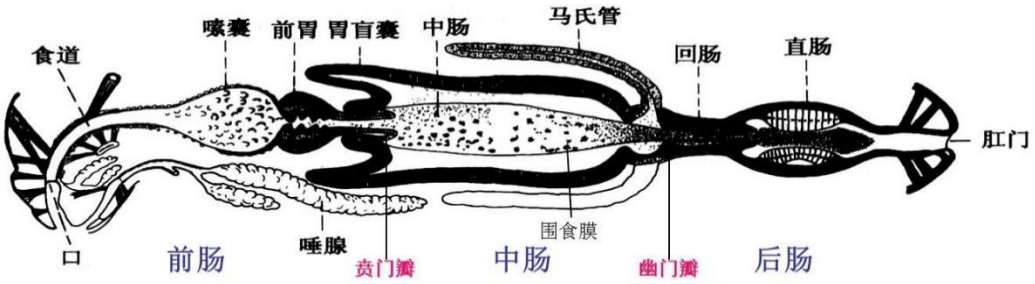


图 11-1　昆虫消化道模式图

（仿 Weber）

一、前肠（foregut）的组织、区分和机能

（一）前肠的组织

由外胚层细胞内陷形成，所以在组织上与体壁相类似，从横切面看，由内向外可分为 6 层，内膜（intima）、肠壁细胞层（epithelium）、底膜（basement membrane）、纵肌（longitudinal muscles）、环肌（circular muscles）和围膜。

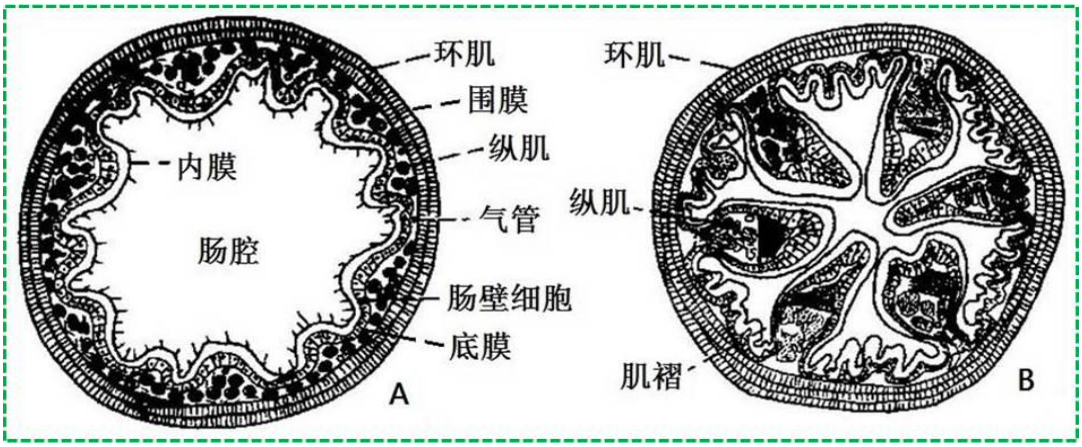


图　一种蝗虫前肠的横切面（仿 Snodgrass, A.嗉囊处 B.前胃处）

内膜（intima）相当于体壁的表皮层。比较厚，其表面生有短毛或小刺，特别在前胃部分常特化成齿状或板状突起（磨碎食物），消化产物及消化酶一般都不能通过，所以前肠无吸收作用。

前肠肌肉发达，纵肌和环肌的交替收缩引起消化道有节律的蠕动。

（二）前肠的构造

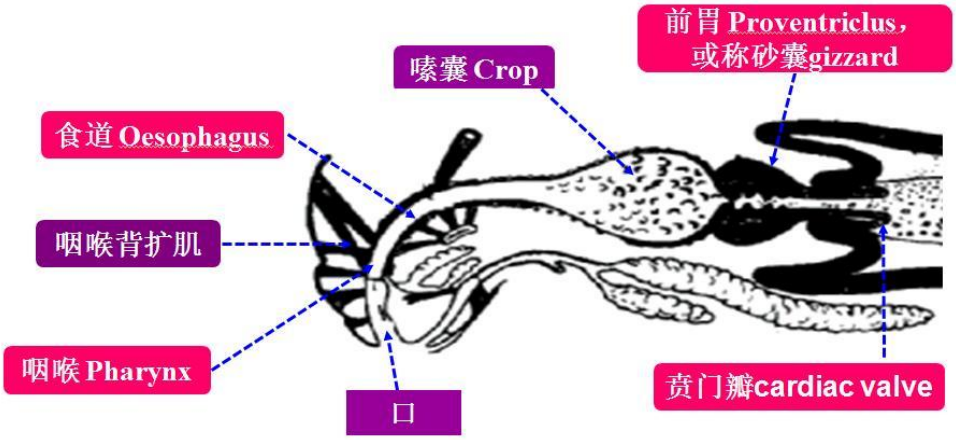


图　昆虫前肠的构造

前肠从口开始，经由咽喉、食道、嗉囊终止于前胃，而以伸入中肠前端的贲门瓣与中肠分界。

1、咽喉（pharynx）

在头内，位于额神经节后方，背面有起源于额区或后唇基的咽喉背扩肌。在咀嚼式口器昆虫中，仅是吞食食物的通道；但在刺吸血液的雌蚊中，特化成咽喉唧筒，吸食时与食窦唧筒交替伸缩将血液轴吸入食道。

2、食道（oesophagus）

咽喉后面的细长管道，可直接伸入中肠或终止于前胃，无特殊分化，无肌肉附着，仅是食物的通道。

3、嗉囊（crop）

食道后端的膨大部分，不同昆虫形状和功能不同，没有食物贮存的情况下，囊壁向内陷成很多纵褶和横褶。嗉囊是昆虫暂时贮藏食物的地方，这是其主要的功能。有些昆虫的嗉囊还具有特殊作用，如直翅目、步行虫等的可起初步消化作用，唾液与食物一同吞入嗉囊，而中肠分泌的消化液倒输入嗉囊；工蜂的具有蜜胃作用，花蜜与唾腺分泌的酶在嗉囊中混合转变成蜂蜜；蜚蠊的课吸收脂肪，脂肪被取食后，部分可被嗉囊吸收，嗉囊对水溶液没有渗透性，但橄榄油能通过嗉囊壁；鳞翅目昆虫的兼作气囊，嗉囊可吸入大量空气，增加压力，帮助羽化和脱皮。

4、前胃（proventriculus）

是前肠的最后端区域，前胃在取食固体食物的昆虫中，常很发达，外被有发达的肌肉，内壁则有由内膜特化形成的齿状或板状突起，称前胃齿或前胃垫。前胃齿主要用于磨碎食物；而前胃垫可调节食物进入中肠的速度；另外前胃兼有过滤作用，大块食物不能直接通过前胃进入中肠。

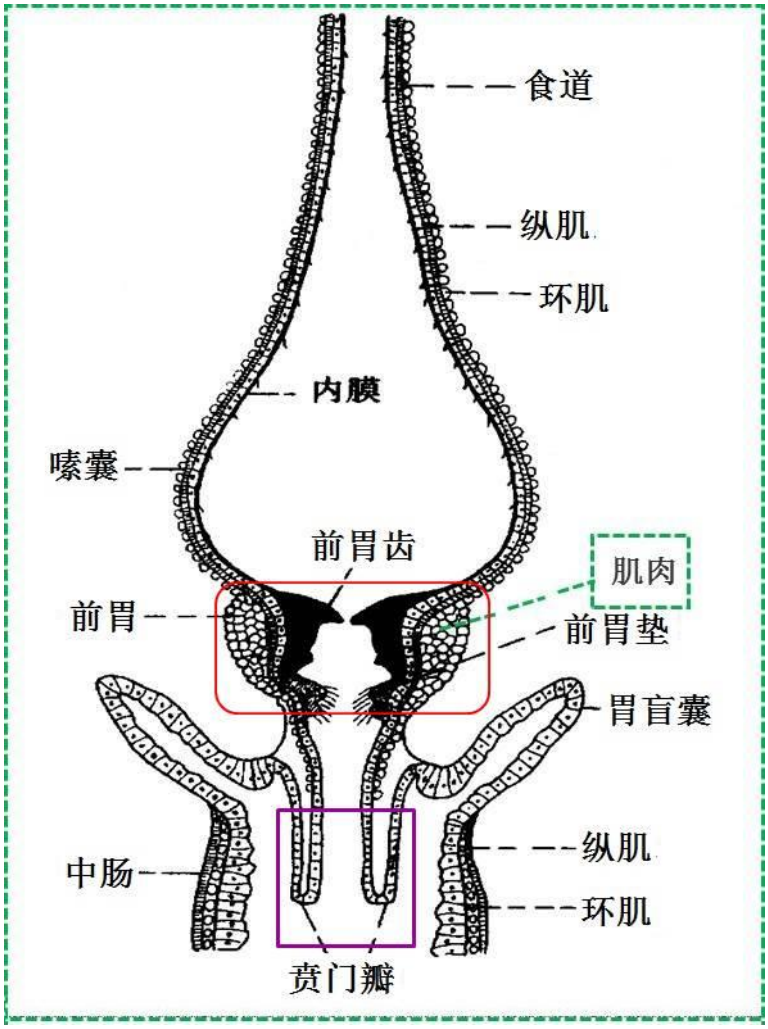


图　东方蜚蠊 Blatta orientalis 前肠的横切面，示前胃齿和贲门瓣（仿 Snodgrass）

5、贲门瓣（cardiac valve）

位于前胃的后端，是前肠末端的肠壁向中肠前端陷入形成的一圈环形内褶，一般呈筒状或漏头形。贲门瓣可使食物定向流动、防止倒流，还可防止食物与胃盲囊接触；在某些双翅目昆虫中也参与围食膜的形成。

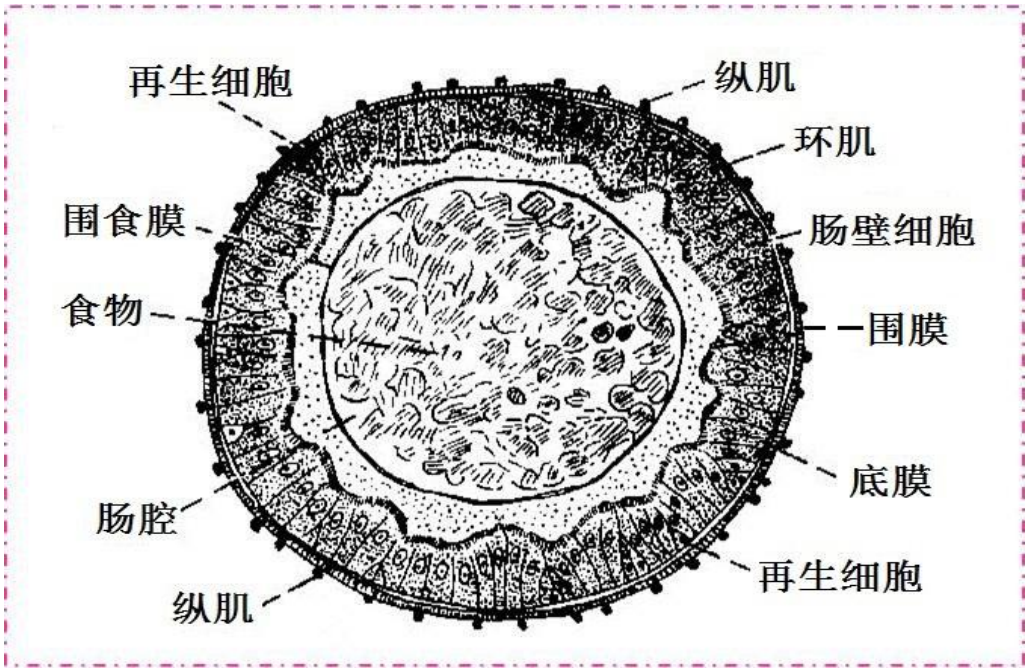
（三）前肠的功能

前肠的功能为摄食、吞咽、运送、磨碎和暂时贮藏食物。

二、中肠（midgut）的组织、超微结构和功能

（一）中肠的组织

中肠由内胚层发育而来，具体是由内胚层的中肠韧演变而成，也分为 6 层，由内向外分别为：围食膜（peritrophic membrane）、肠壁细胞、底膜、环肌、纵肌和围膜。



1、围食膜

是无脊椎动物所特有的一种半透性膜状结构。昆虫的围食膜主要由肠壁细胞分泌而来，不是表皮层，主要由几丁质（占 3%~13%）和蛋白质（占 20%~50%）组成。

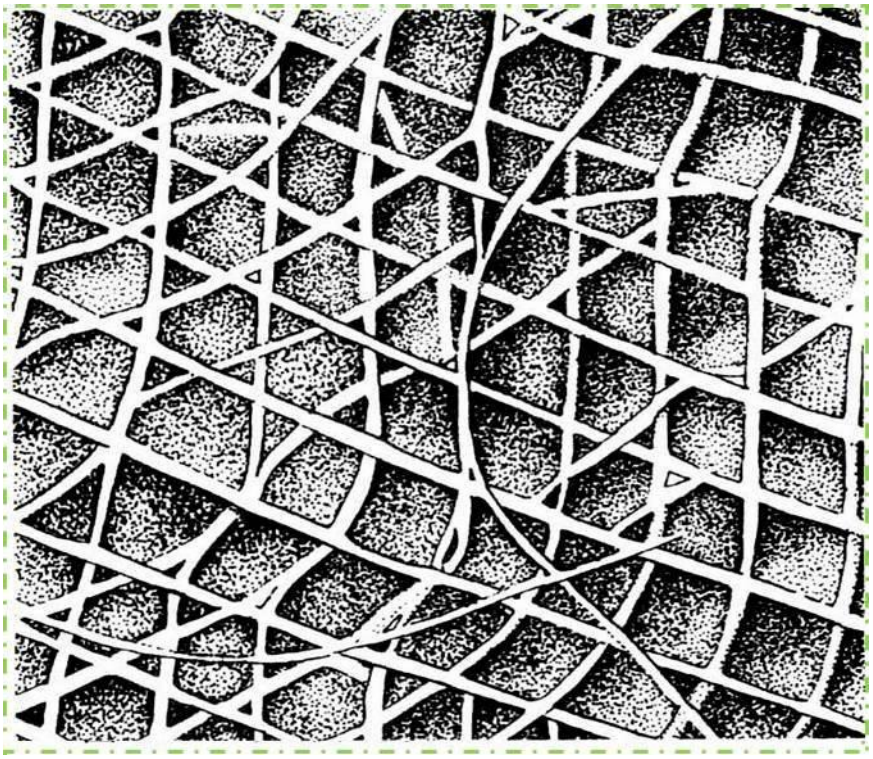


图　大蠊围食膜的结构（仿 Mercer）

（1）围食膜的作用

①包围食物、保护肠壁细胞，以免坚硬尖锐的固体颗粒擦伤和微生物损害肠壁细胞；

②显著的选择通透性，允许消化酶类和消化产物透过，而未消化的蛋白质和碳水化合物不能透过；

③保护消化液作用，使消化液集中于胃内。

（2）围食膜的形成

围食膜的形成主要有两种方式：

①肠壁细胞分泌形成：这是最主要方式，是中肠肠壁细胞分泌形成的多层重叠的管状膜，如鳞翅目幼虫和直翅目等昆虫。

②特殊细胞分泌形成：中肠前端的一群特殊细胞分泌的粘液，由贲门瓣前后伸缩压挤形成的单层管状薄膜，并延伸向中肠后方，如双翅目、革翅目和等翅目昆虫。

2、肠壁细胞

（1）肠壁细胞的超微结构

中肠肠壁细胞从超微结构看，共有柱状细胞、杯状细胞、再生细胞和内分泌细胞 4 类。

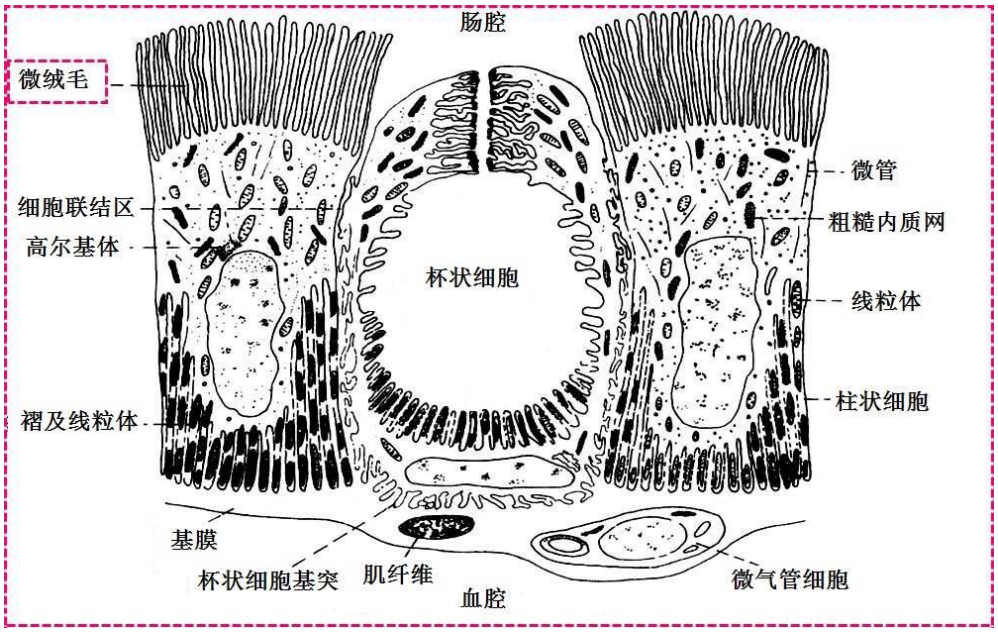


图 天蚕蛾（Platysamia cecropia）幼虫中肠的杯状细胞和两侧的柱状细胞（仿 Anderson & Harvey）

柱形细胞：也称作消化细胞，是肠壁细胞中最基本的一类。为大型的细胞，顶膜特化成许多垂直的条纹即微杆，基膜形成深深的内褶，细胞核很大，有线粒体、内质网和高尔基体。具有分泌消化酶和吸收消化产物的作用。

杯形细胞：少数昆虫有，如鳞翅目和毛翅目幼虫、蜉蝣目和捻翅目昆虫等。在肠壁上与柱形细胞相间排列。细胞质少，细胞核位于细胞底部，无线粒体。具有调节血淋巴中钾离子含量的作用。

再生细胞：位于肠壁细胞的基部，为小型细胞，细胞质少，含游离核糖核酸。具有分裂繁殖能力，补充因分泌活动而消耗的细胞，或在脱皮和化蛹过程中更新旧的细胞。

内分泌细胞：细胞内有分泌颗粒，形态和染色特性与神经分泌颗粒相似，但功能还不清楚。

（2）肠壁细胞的功能

分泌消化液；吸收消化后的产物；形成围食膜。

3、中肠组织的特点

中肠组织与前肠的不同，表现在 3 个方面。

①肠壁细胞层较厚，因经常处在分泌和吸收状态，细胞体积大而呈海绵状。

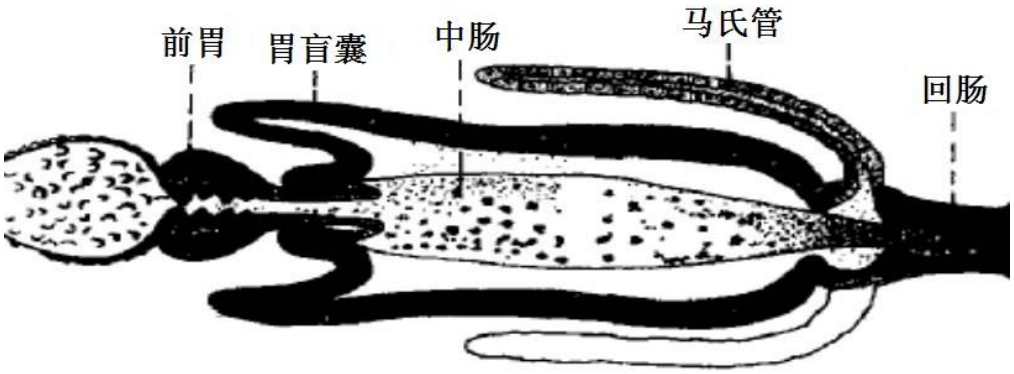
②没有永久性的或完整的内膜，很多种类则有一层很薄的围食膜，但吸取液体食物的昆虫例外。

③肌肉层较薄，纵肌排列在环肌外面，可允许营养物质、水分、盐类等渗入血液。

中肠的组织特点有利于消化吸收功能的呈现。

（二）中肠的构造

一般是一条前后粗细近似的管道，前端与前胃相接，后端以马氏管着生处与后肠相接。



部分半翅目、同翅目和鞘翅目昆虫，中肠常划分为 3~4 段，分别称为第 1 胃、第 2 胃、第 3 胃和第 4 胃。

许多昆虫还有胃盲囊存在。胃盲囊（gastric caeca）：很多是昆虫中肠肠壁的前端，向外突出形成囊状或管状的构造，也有着生在中肠中段或后端的分段上的，如半翅目、鞘翅目幼虫。胃盲囊的数目和形状因昆虫种类而不同，通常 2~6 个，如华北蝼蛄 2 个，蝗虫 6 个且每个在基部又分为 2 支。胃盲囊的主要功能为增加中肠的表面积，有利于消化酶的分泌和营养物质的吸收；扩大中肠的容积；滞留共生物，如半翅目昆虫。

（三）中肠的功能

中肠是消化食物和吸收营养物质的主要场所。

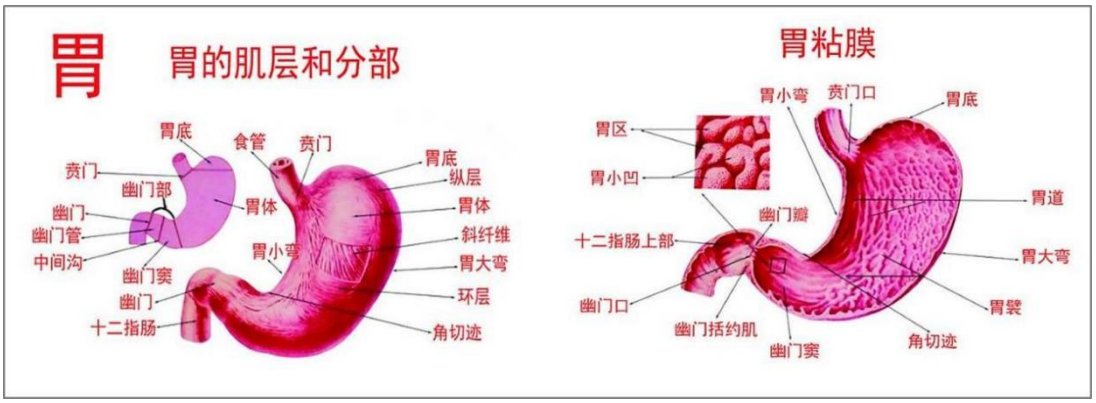
知识拓展：人的胃

“胃”字从田从肉 （月实为肉古写）。 “田”指“承受五谷之土”，“肉”意为“肉身、肉质”。“田”与“肉”联合起来表示“肉身中的承受五谷之土”。本义“人身体中的农田”。发明汉字的时候，中国已经以农立国，农田成为中国土地的核心部分、精华部分，是概念上的国土中心。若把古中国与人比附，那么人身体中五谷以本来面目存在的地方，只有胃，即胃是人身上的“国土中心”。胃俗称“肚”，又号大仓、太仓、天仓。

胃的大小、形态、位置因胃充盈程度、体位和体型等状况而不同。成年人的胃在中等程度充盈时，平均长度（胃底至胃大弯下端）为 25~30cm，胃容量为 1500mL。矮胖体型者的胃位置较高，瘦长型者的胃位置较低。

胃为单腔器官，蚕豆形，分上下口，大小 2 弯、前后 2 壁，并分为 4 部。上口为贲门，其前端接食管；下口为幽门，后端通十二指肠。胃小弯，相当于胃的右内侧；胃大弯，相当于胃的左外侧。2 壁即前壁和后壁，当空虚的胃经防腐剂固定后时，2 壁明显，而充盈的胃不存在明显的前后 2 壁。4 部即贲门部、胃底、胃体和幽门部。胃溃疡和胃癌多发生于胃的幽门窦（幽门左侧较为扩大处）近胃小弯处。

胃壁一般由 3 层组织构成，内层是粘膜层，外层是浆膜层，中间是由平滑肌组成的肌肉层。肌肉层因肌纤维走向不同而分为斜行、环行和纵行 3 层。胃粘膜的结构比较复杂，有胃腺。



胃腺一般有 3 类，即贲门腺、幽门腺和泌酸腺。前两者分别分布于贲门区和幽门区，均分泌粘液。泌酸腺主要存在于胃体和胃底的粘膜内，属于直管腺，大约 3~7 个腺体的管腔排放到胃粘膜表面的一个小陷窝内，每一平方毫米的粘膜约有 90~100 个小陷窝。泌酸腺有 3 类细胞，即主细胞、壁细胞和粘液细胞，除均可分泌水和无机盐外，每种细胞各有其特殊的分泌物，主细胞分泌胃蛋白酶原，壁细胞分泌盐酸和内因子，粘液细胞分泌粘液。

胃接受交感神经和副交感神经支配。交感神经来自腹腔神经节，副交感神经为迷走神经，胃有丰富的血管和淋巴管。

三、后肠（hindgut）的组织和机能

（一）后肠的组织

后肠由外胚层演化而成，与前肠一样，由内向外依次为内膜、肠壁细胞、底膜、环肌、纵肌和围膜 6 层。

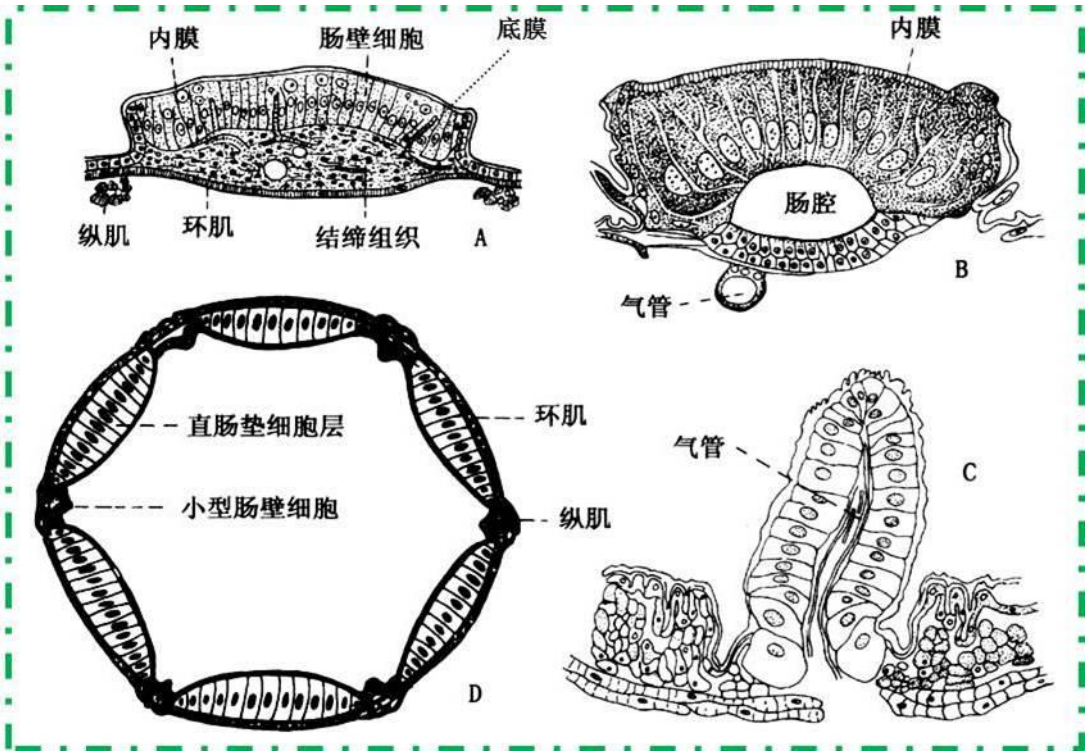


图 几种昆虫后肠的组织和直肠垫的切面图（仿 Snodgrass、黄其林等）

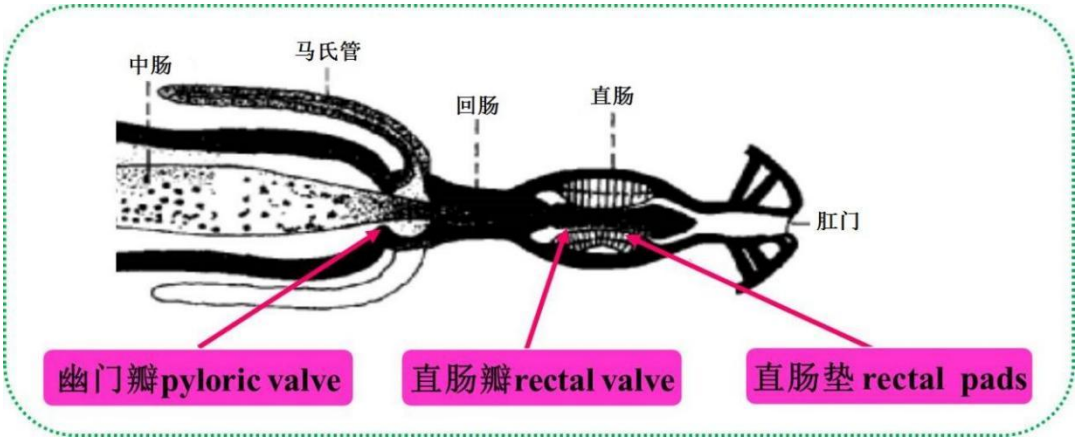
A.一种襀翅目昆虫的简单直肠垫；B.蜜蜂的具腔直肠垫；C.一种拟食虫虻的圆锥形直肠垫；D.一种蜚蠊的 6 个简单的直肠垫

后肠与前肠的不同之处在于：

① 内膜很薄，易被水、无机盐类渗透，上表皮的护蜡层、蜡层原则上不存在。

② 肌肉的排列不规则，纵肌在外，环肌在内，排列顺序常与中肠相似。

（二）后肠的构造



后肠在外观上前端以马氏管的着生处与中肠分界，后端终止于肛门，内观上以幽门瓣与中肠分界。

幽门瓣位于后肠前端，在马氏管开口的前方，是肠壁内突形成的环褶。其功能是调节消化后的残渣进入后肠的速度。

大多数昆虫的后肠与前肠一样也可区分为几个部分，主要分为回肠（ileum）、结肠（colno）和直肠（rectum）。部分昆虫回肠与结肠区分不开，称前后肠或小肠。昆虫的直肠往往比较特化，常形成直肠垫或直肠瓣。

直肠垫是在直肠腔内部分肠壁细胞分化形成的卵圆形或长方形或圆锥形突起，伸入在直肠腔内，其上的膜特别薄，可回收水分和无机盐等。直肠垫一般 6 个，蜻蜓稚虫为 3 个。

（三）后肠的功能

后肠的主要功能为排除废物，还具有回吸水分和无机盐类，调节血液的渗透压和离子平衡的作用。

四、与消化有关的腺体



（一）腺体的种类

主要是唾腺，包括上颚腺、下颚腺、下唇腺、咽喉腺。由外胚层形成的，很少同时存在于一种昆虫体内，但多数昆虫的唾腺是由下唇腺形成的。

1、下唇腺：下唇节的外胚层内陷而成，以一公共导管开口于舌后壁的唾窦基部。腺体本身大多位于胸部，也有伸到腹部的，形状很多，有管状（家蚕），葡萄状（蝗虫）等等。

下唇腺的功能：分泌唾液

鳞翅目和叶蜂的幼虫：下唇腺转变为丝腺，上颚腺为唾腺。

2、上颚腺：是与上颚联系的一种唾腺。多数具有分泌唾液的功能；蜂后的上颚腺分泌物中含有性信息激素，可控制蜂群分化。

3、下颚腺：润湿口腔，肉食类分泌毒素。

4、咽喉腺：工蜂的王浆。

（二）唾腺的功能

唾腺的功能为分泌唾液。

唾液：昆虫的唾液是近于中性的水状透明液体，但也有呈强碱性或酸性的。如：叶蝉为 PH10，蜚蠊为 PH6.9，蚜虫类为 PH5。

唾液的功能：

①含有消化酶，帮助消化食物。

②润湿食物，溶解糖等固体颗粒（如鳞翅目、双翅目昆虫）

③滑润口器，保持清洁

④含有有利于昆虫继续危害的多种重要化合物（蚊类的抗凝血剂、蚜虫的果胶酶、同翅目昆虫的氨基酸、胡蜂的粘胶质物质、蜂后质、蜂王浆等）。

小结：前肠、中肠和后肠三部分具体比较如下：

表　前肠、中肠和后肠的比较

消化道区段	结构	来源	机能	分界
前肠	咽喉、食道、嗉囊、前胃	外胚层	摄取、磨碎、暂存食物	贲门瓣
中肠	胃盲囊、中肠	内胚层	消化食物、吸收营养物质	
后肠	回肠、结肠、直肠、肛门	外胚层	排出残渣和生理代谢物，回收水分和无机盐	幽门瓣

第二节 各类昆虫消化道的变异

昆虫的消化道因种类和食性的不同，有很大的变异。

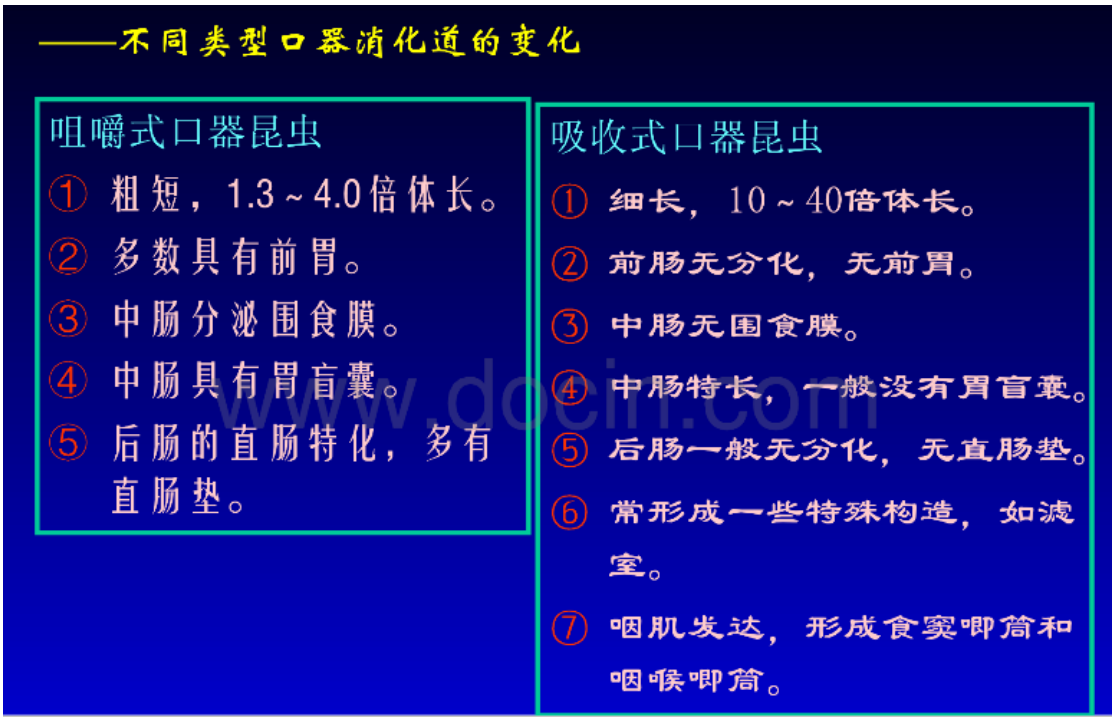
一、消化道的形状、长短、粗细的变化

通常咀嚼式口器昆虫的消化道粗而短；刺吸式口器昆虫的消化道细而长。

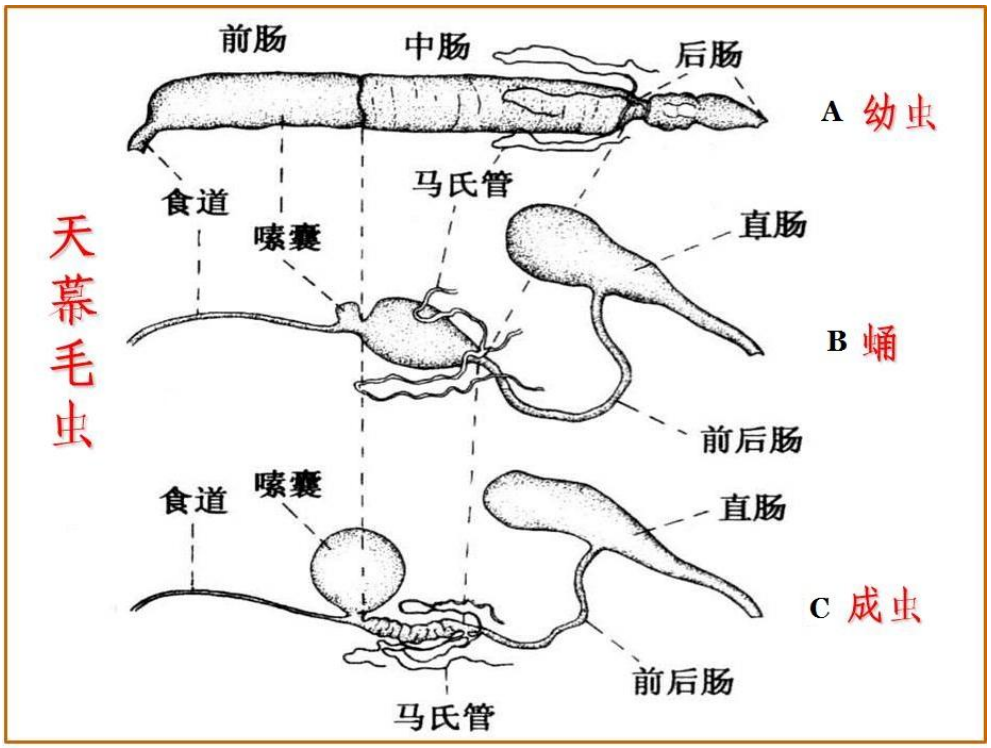
表 2 咀嚼式口器昆虫与刺吸式口器昆虫消化道的差异

区别项	咀嚼式口器昆虫消化道	刺吸式口器昆虫消化道
粗细	粗短	细长
长度	1.3~4 倍体长	10~40 倍体长
前胃有无	有	无
围食膜有无	有	无

胃盲囊有无	有	一般无
直肠垫有无	多数有	无
滤室有无	无	有



同种昆虫不同虫态，其口器类型不同，消化道的形状、粗细等也不同，如天幕毛虫，其幼虫为咀嚼式口器，成虫为虹吸式口器，蛹期不取食为过度虫态，三个虫态的消化道如下图。



二、胃盲囊的形状及位置的变化

（一）形状的变化

昆虫种类不同，胃盲囊的形状均不一样。

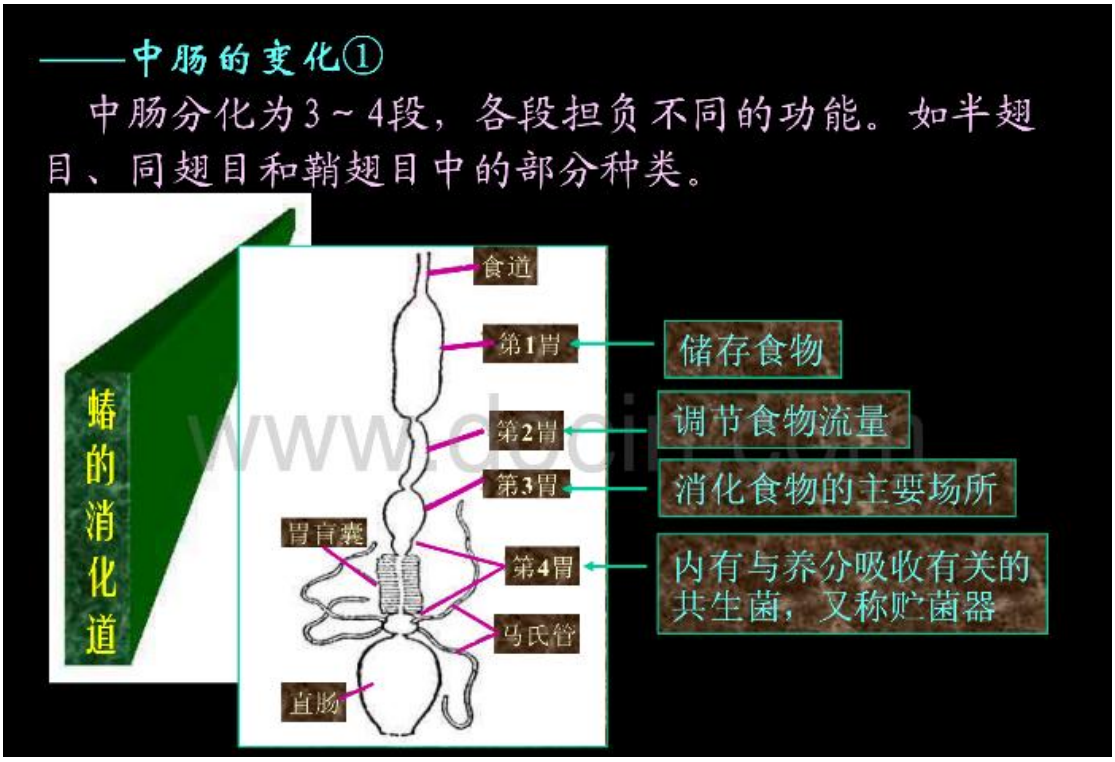
（二）位置的变化

昆虫种类不同，胃盲囊的位置不同。如蝗虫的胃盲囊着生在中、后肠交接处；半翅目昆虫的胃盲囊位于第 4 胃周围；日本金龟甲的胃盲囊位于中肠的前、中、后三段上。

三、中肠的变化

（一）形状和数量的变化

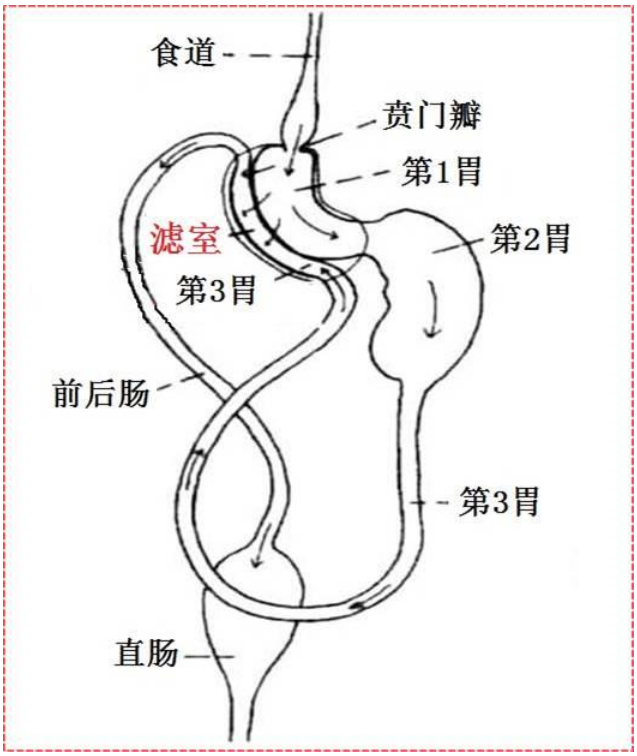
中肠分化为 3~4 段，各段担负不同的功能。如半翅目、同翅目和鞘翅目中的部分种类，第 1 胃，储存食物；第 2 胃，调节食物流量；第 3 胃，消化食物的主要场所；第 4 胃，内有与养分吸收有关的共生菌，又称贮菌器。



（二）中后肠贯通的变化

中肠容积很大，但与后肠不通；如脉翅目和膜翅目的部分昆虫

（三）形成滤室



十七年蝉

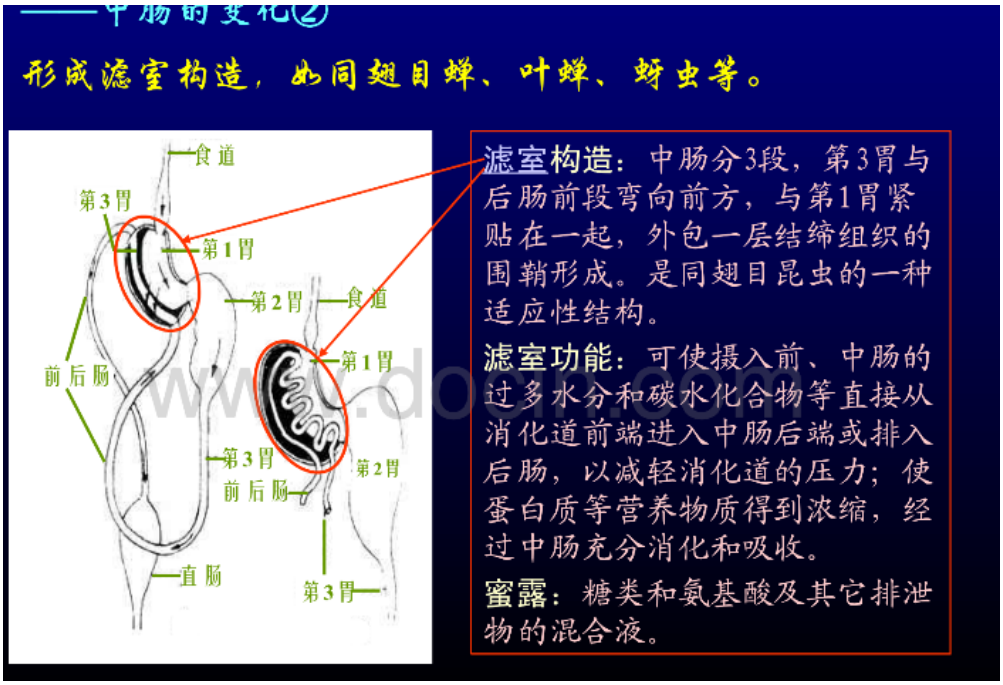
1、滤室的构造

滤室主要是同翅目昆虫的一种适应性结构。同翅目昆虫中肠常划分为 3 段，分别称第 1 胃、第 2 胃和第 3 胃，其中第 3 胃与后肠前端弯向前方，与第 1 胃紧贴并束缚在一起，外面包裹一层由结缔组织的构成的围膜，这一特殊的构造叫**滤室**。

2、滤室的功能

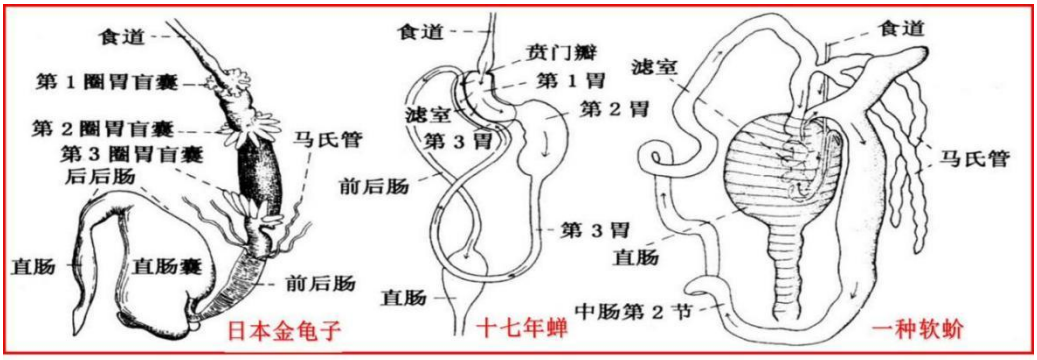
滤室可使摄入前、中肠的过多水分和碳水化合物等直接从消化道的前端进入中肠后端或排入后肠，以减轻消化道的压力，使蛋白质等营养物质得到浓缩，经过中肠充分消化和吸收，即滤室可快速获取营养。

许多吸收植物汁液的昆虫，需要获得蛋白质而不需要过多的水分和糖类，多余的糖类不经过消化直接排出体外，如蚜虫的蜜露，故蚂蚁喜食蚜虫的蜜露。

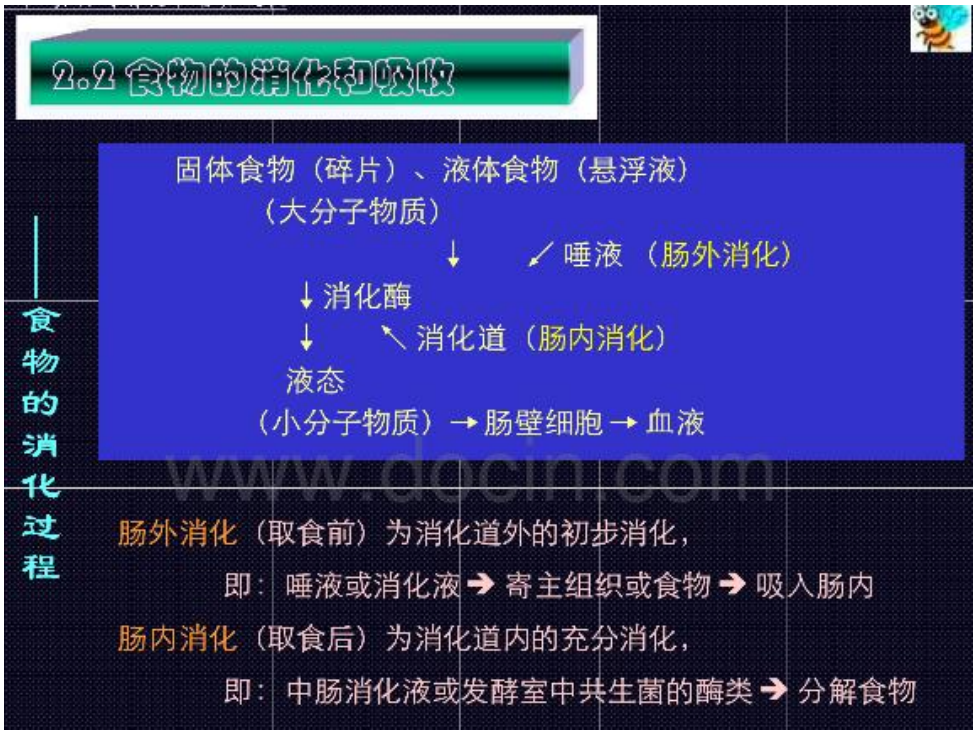


四、后肠的变异

后肠的变异主要表现在回肠和结肠的有无和直肠形状的变化。



第三节 营养成分的消化与吸收



食物的消化过程：固体食物（一般为碎片）和液体食物（一般为悬浮物）均为大分子物质，经过唾液的肠外消化，沿消化道进入中肠，经过消化酶的肠内消化，转化为小分子液态物质，经肠壁细胞吸收到血液被利用。

一、昆虫的营养需要

（一）昆虫所需营养的分类

昆虫所需的营养物质按生理作用与功能，可分为 3 大类：

一类是用于建造身体和能量来源的多种有机物与无机物；

另一类是用来调节生理功能的辅助物质或附加物质，一般没有营养价值；

第三类是决定某些昆虫选择食物或刺激取食的激食要素。

（二）比较重要的营养物质

1、蛋白质

蛋白质是昆虫身体基本的组成成分，又是昆虫生长发育和生殖所必须的营养物质。

2、糖类

糖类主要用于提供能量，有些则为激食剂。

3、脂类

脂类除了贮存能量外，还是表皮层和细胞膜的结构要素。

4、甾醇类

甾醇类是昆虫生长、发育和生殖必不可少的。

5、 维生素

维生素是酶的组要主组成部分，也是辅酶分子的构成单元。

6、水和无机盐

水和无机盐是昆虫生理代谢和生化反应不可缺少的主要媒介和载体。

（三）人工饲料

人工饲料指昆虫所取食的不是天然饲料食物。其成分是根据不同昆虫生长发育所需营养物质配合而成。包括糖类、蛋白质、脂肪、维生素、无机盐、填充剂以及防腐剂。

二、昆虫的消化作用

消化的部位包括中肠和嗉囊。

（一）肠外消化

1、概念

有些昆虫在取食前，将唾液外注或注入寄主的组织中，然后将部分消化食物吸入肠内，这种消化的方式叫肠外消化。

2、具肠外消化的昆虫

①刺吸式口器或双刺吸式口器昆虫

②鳞翅目成虫（使其羽化）

③蝇类幼虫（其排泄物中含有蛋白酶，使肉类部分液化，供其使用）

（龙虱的幼虫没有唾腺，肠内消化液经食道和上颚沟倒注入猎物体内，如果猎物是一个透明的昆虫，就可以观察到一股黑液从上颚尖端涌入虫体，并很快分散到各器官之间，虫体的内部组织也很快被溶化成液体，由上颚沟吸回龙虱幼虫肠内。龙虱幼虫倒注的消化液具有神经毒剂作用，一经注入猎物体内，猎物立即麻痹。一个 12mm 长的毛翅目幼虫，被龙虱幼虫捕获后，在 10 分钟内，体内各组织即被完全溶化，并被吸空。食蚜蝇 *Syrphus pyrastri* 幼虫取食蚜虫时，在 5~10 分钟内，蚜虫虫体就已成为白色的空壳。胡蜂 Pseudagenia 幼虫取食蜘蛛时，外注的消化液不仅能完全溶化蛋白质，还能溶解几丁质。绿蝇 Lucilia 及丽蝇 Calliphora 等幼虫的排泄物中含有蛋白酶，能使肉类部分液化供其食物，都是肠外消化的例子。）

（二）肠内消化

肠道内的共生菌也参与部分消化作用。

1、共生菌

（1）概念

共生菌即和昆虫互相依存的微生物。

（2）种类

昆虫体内的共生菌包括立克次氏体 、细菌、真菌、鞭毛虫和酵母菌等。

（3）存在部位

昆虫体内的共生菌主要存在于消化道，部分存在于脂肪体中。

（4）关系

①白蚁与鞭毛虫

在白蚁的消化道内虽然有消化纤维素的细菌，但是协助分解纤维素的主要共生物是直肠腔内很多种鞭毛虫。据估计白蚁从肠腔中吸收的物质中有 2/3 的物质是由鞭毛虫的消化作用转变而成的化合物。这样白蚁从原生动物的代谢活动中获取适当的营养物质，同时又给原生动物以缺氧的环境，使双方都能正常生长，以是一种真正的共生现象。

如果用饥饿的方法或高张力的氧（3.5 大气压的氧）或较高温度（在 34℃24 小时）处理白蚁，杀死肠腔中的鞭毛虫后，白蚁利用纤维素的能力就消失，继续饲养木材时，白蚁在 3~4 星期内死亡。

②叶蝉与酵母菌共生

在叶蝉的消化道内存在分解淀粉酶和蔗糖的酵母菌，并在取食植物汁液时，随同唾液一起注入植物组自织内，进行场外消化。

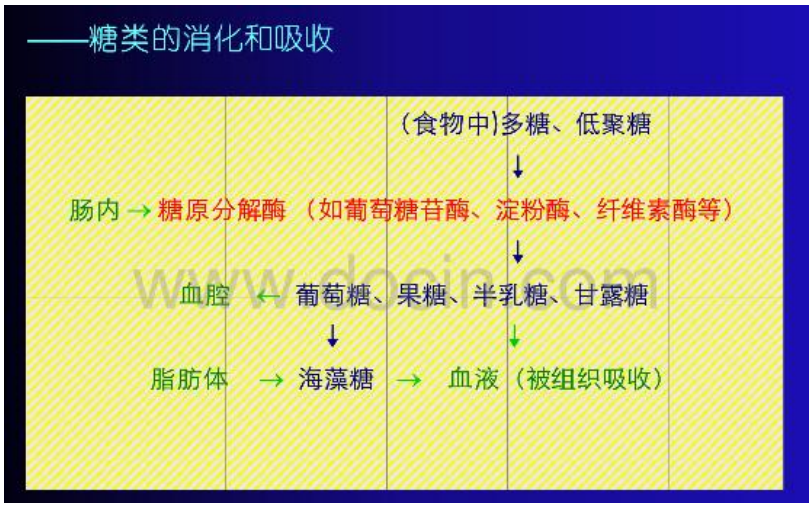
③与细菌共生

半翅目部分昆虫与细菌共生， 如蝽、缘蝽、长蝽等在中肠后端突出很多胃盲囊，其中生活着很多种细菌，它们具有固氮作用，以供应昆虫氮素化合物和维生素等。部分天牛和金龟子消化道内，也含有分解纤维素的细菌。

2、物质吸收

（1）糖类

昆虫只能吸收利用单糖。食物中多糖和双糖的分解靠葡萄糖苷酶、淀粉酶和纤维素酶等。



（2）蛋白质

昆虫将蛋白质消化成为蛋白胨和多肽后，才能被肠壁细胞吸收，在细胞内肽酶作用下，进一步水解成为氨基酸。蛋白质的消化依靠唾液与消化液中的肽链内切酶。

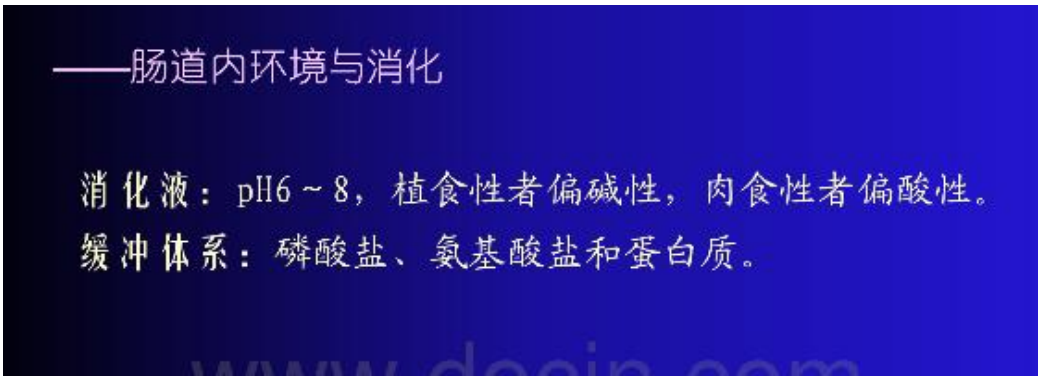


（3）脂类

甾醇类不经消化可以被吸收，甘油三酯通过酯酶的作用分解为单酯和游离脂肪酸被吸收。



（三）影响消化酶活性的因素



消化酶与昆虫取食的食物种类是相适应的，酶的种类愈多食性愈复杂。

1、pH 值

消化酶只有在一定的 pPH 范围内才能显示出最大活性。中肠 pH 一般为 6~8，植食性昆虫

多偏碱，肉食性昆虫多偏酸。鳞翅目和毛翅目幼虫的为 8~10。

2、氧化还原电位

氧化还原电位的大小，决定于消化液的 pH 值以及氧化剂于还原剂的比值。它不仅影响消化酶的活性，而且还直接决定于生化反应能量和方向。同时还影响肠壁细胞的吸收作用。

三、营养物质的吸收

（一）吸收部位

中肠的吸收细胞是最主要的吸收部位，另外胃盲囊 和直肠垫 对营养成分也具有吸收作用。

（二）吸收机制

昆虫采取主动吸收和被动吸收的方式对吸收营养成分。

（三）主要营养成分的吸收

1、糖类物质的吸收

当双糖和多糖水解成葡萄糖后，葡萄糖按浓度梯度从肠腔向血腔扩散，并迅速进入中肠周围的脂肪体，转化为海藻糖，从而降低血液中的葡萄糖浓度。此外，昆虫还能通过吸收肠腔内水分来提高肠腔内葡萄糖的浓度，或将血液中的葡萄糖转化为蔗糖和糖原，以保证葡萄糖从肠腔到血腔的浓度梯度，促进葡萄糖向血腔扩散。

2、蛋白质和氨基酸的吸收

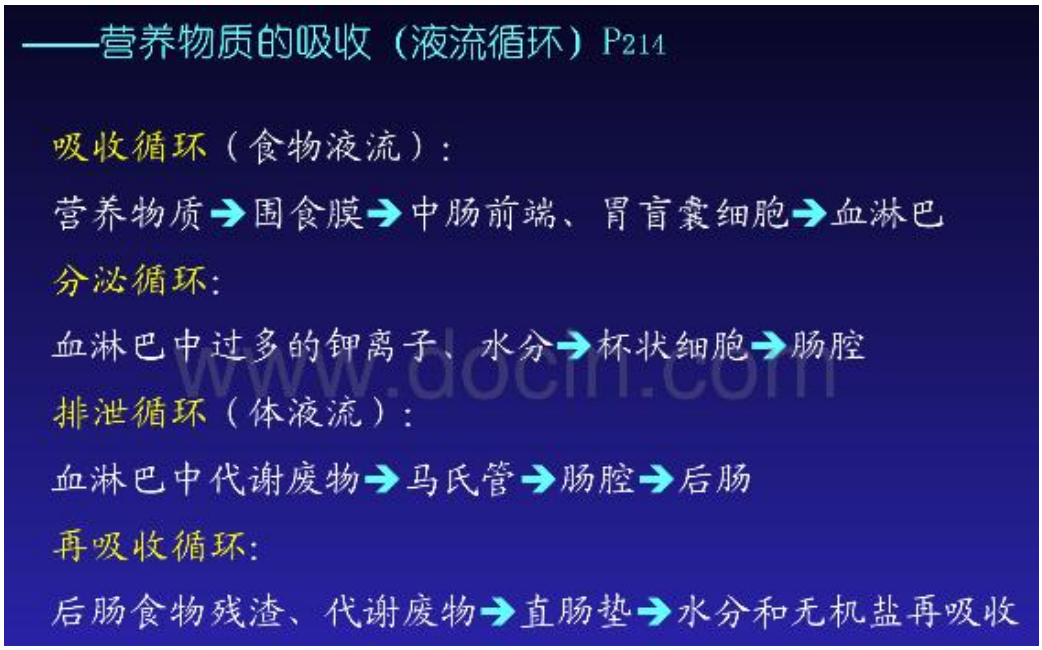
蛋白质先被消化成为肽后，再被中肠细胞吸收，在细胞内进一步分解成为氨基酸，有的则在肠腔内直接分解成氨基酸后在吸收。一般从高浓度的肠腔向低浓度的血腔扩散。

3、脂类的吸收

与糖类物质的吸收相似。

四、肠液流动循环理论

（一）液流循环



1、吸收循环（食物液流）

从前肠进入中肠的大部分食物颗粒经消化作用，形成液体状态的营养物质后，透过围食膜被中肠前段的吸收细胞和胃盲囊细胞吸收进入血液中，形成吸收循环。

2、分泌循环

从中肠前段进入血液中过多的K+和水分，可通过中肠后端的杯形细胞的分泌作用排入肠腔内，形成分泌循环。

3、排泄循环（体液流）

血液中的代谢废物，经马氏管将排泄物分泌到肠腔，流入后肠。后肠中的食物残渣和代谢废物，经直肠垫在吸收水分和无机盐后，将其排入血液中，形成排泄循环。

（二）钠泵作用

吸收细胞基部的基膜（靠近血腔的一边），表面存在有“钠泵”，可将细胞中 Na^+抽入血液中，细胞中减少的 Na^+则由吸收细胞的顶端（靠经肠腔的一段）从肠腔中吸收补充。

由于基膜的通透性小于顶膜，所以靠“钠泵”进行抽吸，Na^+主动的经过细胞内移动和运送，引起水液的移动，随之按溶剂效应（本拉不进去，后来加一种溶剂这样改变了渗透性）带入可吸收的分子。

（三）扩散作用

如单糖氨基酸等均靠浓度梯度进入细胞内，还有些昆虫血液中糖的浓度高，吸收类以逆梯度方向进行。

拓展知识：昆虫消化系统营养吸收的液流循环理论的提出

在虫体中，由于主要负责营养吸收的胃盲囊位于中肠前端，而主要负责分泌消化液的杯状细胞则多分布在中肠后段，因此在肠腔（围食膜与肠壁细胞间）常形成从后向前、逆围食膜中食物而动的液流。基于对蛇蛉和美洲蜚蠊的研究，Berridge 在 1969 年提出了昆虫消化系统营养

吸收的液流循环理论。

其一是吸收液流循环，液流由中肠后段吸收血淋巴中的无机离子和水等，向肠腔内分泌消化液而形成，并沿肠道向前运行，不断消化食物，提取营养物质，最后由中肠前段及胃盲囊将这些无机离子、水和营养物质等吸入血淋巴中从而完成其循环，其主要功能为提高营养的消化与吸收。

其二是排泄液流循环，由马氏管吸收血淋巴中的无机离子、水和代谢废物向肠腔内分泌尿液，其后由直肠细胞将肠腔内尿液及食物残渣中的无机离子和水等吸回血淋巴中，其主要功能是回收无机离子及水，维持虫体内水电平衡。

不同昆虫体内的液流循环有一定的差异，同时，中肠杯状细胞的分泌液流与其周围柱状细胞的吸收液流形成的微液流循环，在不同昆虫中更为普遍。

五、营养物质的利用

食物通过消化作用后，一部分变成可吸收的养分；另一部分则不能吸收而排出体外，可消化吸收的部分与消耗食物的比值，称消化系数。食物不同，消化系数不同，消化系数大的营养价值高。但食物的营养价值主要用食物的转化率来衡量。

$$\text{消化系数}=\frac{\text{（消耗食物干质量—排泄物干质量）}}{\text{消耗食物干质量}}\times 100\%$$

$$\text{食物转化率}=\frac{\text{昆虫增加的体重（干质量）}}{\text{消耗的食物质量（干质量）}}\times 100\%$$

第四节 择食过程及其影响因子

一、择食过程

（一）视觉判断

帮助昆虫识别食物的颜色和形状，以及确定食物的方位。

（二）嗅觉定向

在一定的范围内，昆虫主要依靠化学感受器接受寄主植物或捕食对象所产生的特殊气味来搜寻食物。

（三）味觉鉴别

当昆虫接触到寄主时，味觉感受器和接触化学感受器起着重要作用。味觉的鉴别能力依赖于感觉器官对特定化合物的敏感程度，以及中枢神经系统对信息的综合过程。

二、影响择食的因子

对于植食性昆虫来说，寄主植物所含的化学物质可对昆虫产生引诱、助食和抑食作用。

（一）引诱作用

昆虫能对各种具有引诱作用的化学物质的气味产生正趋性，如二氧化碳等能引诱麻蝇和埋葬虫趋向腐败食物；植物的各种次生性物质对昆虫亦具引诱作用，如烃对一般昆虫都有引诱作用。

（二）助食作用

对大多数昆虫来说，很多化合物具有刺激取食和营养的双重作用，但植物次生物质只有助食作用而无营养价值。化合物中糖类具有普遍的助食作用，且与浓度无关。

（三）抑食作用

某些化合物能抑制昆虫取食，阻碍对食物的消化和利用，产生抑食作用。如植物次生物质中的生物碱和萜类，常具有抑食作用。

第五节 消化系统与杀虫剂的关系

杀虫剂从口腔进入虫体必须通过害虫的取食活动，在昆虫取食时，将药剂吞进消化道或吮吸带药剂的汁液到消化道。杀虫剂以被动扩散或主动运输的形式穿透肠道壁。

一、消化道构造特点对杀虫剂的影响

（一）消化道壁的通透性影响杀虫剂的渗入

大分子杀虫剂的穿透比小分子的困难，但不同昆虫的消化道性质不同，也存在特殊情况，如大分子的血红素可透过舌蝇的消化道壁。

（二）消化道的 pH 值影响杀虫剂的解离

如家蚕消化道的 pH 为 8~9，碱性砷酸钙在其消化道内不会溶剂，不能被肠道吸收而全部被排出体外，说明碱性砷酸钙对家蚕几乎无效。相反，碱性砷酸钙对竹节虫剧毒，效果非常好，因为竹节虫消化道的 pH 为 6.6，易将碱性砷酸钙溶解吸收。

（三）肠壁的亲和性影响杀虫剂的效果

昆虫肠壁是一种典型的脂肪性膜，因此，杀虫剂必须具备一定的脂溶性，还要有一定的水溶性，才能有效地穿透肠壁或被肠壁细胞吸收，发挥毒杀作用。

二、杀虫剂对消化道的影响

（一）胃毒剂与消化道 pH 的关系

酸性药剂在碱性胃液中溶解度大，毒性强，即对植食性昆虫的药效较好；碱性药剂在酸性胃液中溶解度大，毒性强，即对肉食性昆虫的药效较好。

细菌性杀虫剂在碱性消化液中毒性大，如苏云金杆菌、青虫菌等。

苏云金杆菌即苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*，Bt)被发现已有 100 年的历史，其在害虫防治中发挥了巨大的作用，是近年来研究最深入、开发最迅速、应用最广泛的微生物杀虫剂。苏云金杆菌以胃毒作用为主，防虫原理是其菌株可产生内毒素(伴胞晶体)和外毒素两类毒素，经害虫食入后，寄生于寄主的中肠内，在肠内合适的碱性环境中生长繁殖，毒素经过虫体肠道内蛋白酶水解，形成有毒效的较小亚单位，作用于虫体的中肠上皮细胞，引起肠道麻痹、穿孔、虫体瘫痪、停止进食；随后苏云金杆菌进入血腔繁殖，引起败血症，导致虫体死亡 。

青虫菌属好气性细菌，其杀虫作用与苏云金杆菌都较相似。

（二）胃毒剂对消化酶的影响

一般胃毒剂对消化酶影响较小，但氟制剂对脂肪酶有破坏作用。

（三）胃毒剂对消化道组织的影响

砷制剂、氟制剂和苏云金杆菌均可破坏肠壁细胞，引起中肠细胞解离或脱落，主要是引起染色体集中、细胞质形成空泡，然后解体，最后成为碎片脱落。如砷制剂和氟制剂对飞蝗的作用、苏云金杆菌对菜白蝶的毒杀等。

由于毒副作用及污染环境，砷和砷制剂产品已经逐渐被淘汰。

氟制剂属原生质毒剂，具有胃毒作用，无内吸及熏蒸作用，对咀嚼式口器害虫有效。氟制剂于 20 世纪初逐渐被开发，后随着有机杀虫剂的发展逐渐被取代，使用量逐渐减少。

（四）拒食剂对消化的影响

拒食剂如三氮苯类化合物，可以影响昆虫的食欲或消化不良。

三、杀虫剂在消化道中的命运

（一）被多功能氧化酶氧化

昆虫消化道和马氏管内的多功能氧化酶（mixed function oxidases，MFO），能对许多类型的杀虫剂起氧化作用，改变其化学结构，影响穿透力与毒性。杀虫剂经 MFO 作用后，多被分解破坏，而降低毒性，但也有的杀虫剂如对硫磷、狄氏剂等经 MFO 氧化后转变为对氧磷或氧化狄氏剂，而增加毒性。

（三）脱酸毒性增强

敌百虫在鳞翅目幼虫中肠中脱去 1 分子 HCl，毒性增加 10 倍。

四、拒食与呕吐对杀虫剂效果的影响

杀虫剂从口腔进入虫体的关键是必须通过害虫的取食活动。首先，害虫必须对含有杀虫剂的食物不产生忌避和拒食作用。昆虫有敏锐的感化器，大部分集中在触角、下颚须、下唇须及口器的内壁上，能被化学药剂激发产生反应。无机杀虫剂大多数是很难挥发的化合物，激发昆虫的嗅觉能力差，因此拒食作用较弱。有机合成杀虫剂品种多，性能差别很大。例如，有机氮杀虫剂中的杀虫脒对鳞翅目幼虫有明显的拒食作用；而另一种含氮的苯甲酰基苯基脲类化合物——灭幼脲，黏虫取食时几乎毫无拒食作用。昆虫口器部位的感化器，对含有药剂的液体及固体食物均有一定的反应，药剂在食物中的含量过高时，害虫即产生拒食作用，使药剂的防治效果降低。

咀嚼式口器害虫取食时的呕吐现象会影响药剂从口腔进入虫体。一些夜蛾科的幼虫取食含有无机杀虫剂（酸性砷酸铅、氟化钠）的食物时产生呕吐现象，并且呕吐以后拒绝再取食。有机合成杀虫剂引起害虫呕吐反应更是明显，如害虫口器接触到拟除虫菊酯类杀虫剂立即出现呕吐症状。像这一类作用快的神经毒剂，即使在处理表皮时也会产生呕吐反应。

五、内吸性胃毒剂的作用过程

有内吸性能的杀虫剂，如克百威、乐果、磷胺等，施用以后被植物吸收，随植物汁液在植物体内运转。当害虫尤其是刺吸式口器害虫，如蚜虫、叶蝉、飞虱等吸取植物的汁液时，药剂也进入口腔、消化道，穿透肠壁到达血液，随血液循环而到达作用部位神经系统，与咀嚼式口器害虫相比较，仅仅是取食方式不同，药剂仍然是由口腔进入虫体发挥胃毒作用。

课后作业：

1、昆虫消化系统的构造及各部分功能，详细说明，列表比较前中后肠的结构特点。

2、昆虫的消化道为什么有变异？表现在哪些方面？

3、昆虫消化系统存在的意义？如何实现的？

4、昆虫取食的过程如何？受哪些因素影响？昆虫取食过程与你的吃饭过程有异同吗？

5、杀虫剂对消化系统有影响吗？哪类化学农药与消化系统有关？该农药的作用位点在哪里？

第十三章　昆虫的循环系统

目的和要求：

1、了解昆虫循环系统特点；

2、掌握昆虫背血管的构造和功能；

3、掌握血液循环的动力和途径；

4、了解杀虫剂与血液循环的关系。

主要内容：

1、昆虫循环器官及与其有关构造

2、昆虫血液循环的动力和途径。

昆虫的循环系统（circulatory system）和其它节肢动物一样，血液在体腔内流行仅有一段途程经过背血管，其余的途程在血腔内和器官间流动。昆虫的血液在体腔内流行，主要功能是保证营养、激素的运输和代谢废物的排除，以利于维持各内脏器官的正常代谢。昆虫的循环系统没有携带和运送 O_2 的功能，O_2 的供给由呼吸系统完成。

昆虫的循环系统由循环器官和血液共同组成，昆虫的循环器官主要是背血管，其次为辅搏动器，还有背膈、腹膈、造血细胞等。

昆虫的循环系统具有以下 4 个特点：

（1）为开放式循环。背血管是唯一的管道，血液充满整个体腔（血腔），内部的组织、器官、系统都浸没在血液中；

（2）血液又叫血淋巴，相当于哺乳动物血液+淋巴液+组织液；

（3）与高等动物的循环系统不同，昆虫血液中大都无血红蛋白，所以昆虫的循环系统没有运输氧的功能。

（4）主要功能是输送养分、激素和代谢废物，维持正常生理活动所需要的渗透压、离子平衡、酸碱度等。

由于不用于传送氧，仅用来输送营养物质，所以昆虫失血较大时，一般会影响代谢功能，但不会直接威胁生命安全。

第一节 循环系统的构造

主要包括背血管、辅搏动器，但背膈、腹膈也是重要的辅搏动器。

一、背血管

是位于背壁下面和背膈上面的一根前端开口的细长管道，纵贯于背血窦中，是昆虫唯一的管状血管。

（一）来源

由中胚层发育分化而来。

（二）组织

由肌纤维和结缔组织组成，肌肉为单细胞层。

（三）结构

一般从腹部伸向头部，常可分为两部分：动脉和心脏。

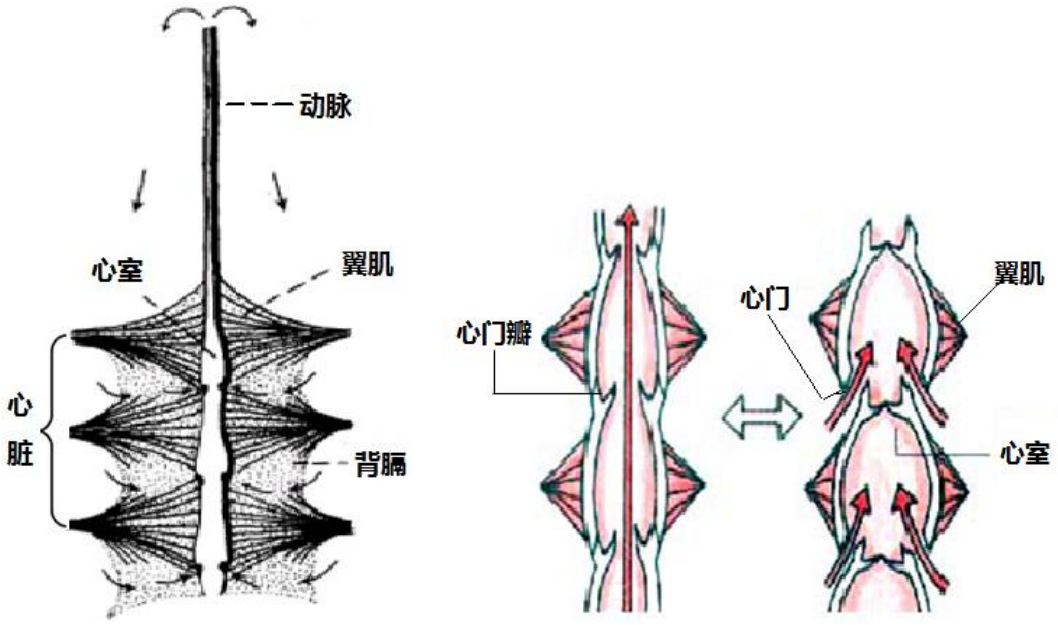


图　昆虫背血管的基本构造和心脏的构造（仿 Snodgrass）

1、动脉（或称大血管）

动脉是背血管前段的细长管道部分。前端开口于头腔内，后端连通第一心室。动脉不一定是直的，有的种类动脉弯曲或具有管状分支，如鳞翅目，蜻蜓目。

功能是将血液导入头内，使脑及咽侧体能够浸没在血液中。

2、心脏

背血管后部由一连串心室组成的膨大部分，大多数昆虫心脏的末端是封闭的。

心室（chamber）：是心脏的基本单位，是产生搏动的主要部分。一般第一个心室从腹部第 2 节开始。心室的数目常与心脏所占的体节数相一致，一般不超过 9 个，但也有 10 个和 11 个的，如铗尾虫、蜚蠊；而蜉象 Nezara、虱目、食毛目等昆虫只有一个心室。

心门（ostia）：每一心室的中段或末段具有 1 对垂直或倾斜的孔，称为心门，是血液流入的入口。

心门瓣（ostia valve）：心门边缘向内延伸的瓣状构造，称为心门瓣。当心室扩张时，心门瓣开启，背血窦中血液即可进入心室，达到完全扩张时，心门瓣处于关闭状态，与心室壁形成直线条状。当心室收缩时，心门瓣向外突出并相互挤紧，使血液向心脏前端流行而不会流回背血窦。前、后心室交替扩张、收缩控制血液的出入。

翼肌（alary muscle）：心室两则的放射状扇形的肌肉，主要功能是固定心脏。有的昆虫心室与动脉看上去区分不明显，但可通过翼肌判断心室的位置。

（四）类型

昆虫的背血管在构造上变化较大，大致可以分为直管型、球茎型和分枝型三种类型。

直管型：没有明显的膨大部分和分枝，或在前段的 1~2 个部位产生局部扩大，如蠼螋

Anisolabis sp.、衣鱼 *Lepisma* sp.等昆虫的背血管属于此型。

球茎型：有明显的膨大部分，膨大呈球茎型，如直翅目、鞘翅目等昆虫的背血管。

分枝型：背血管上着生有成对的分枝，如蜚蠊等昆虫的背血管。

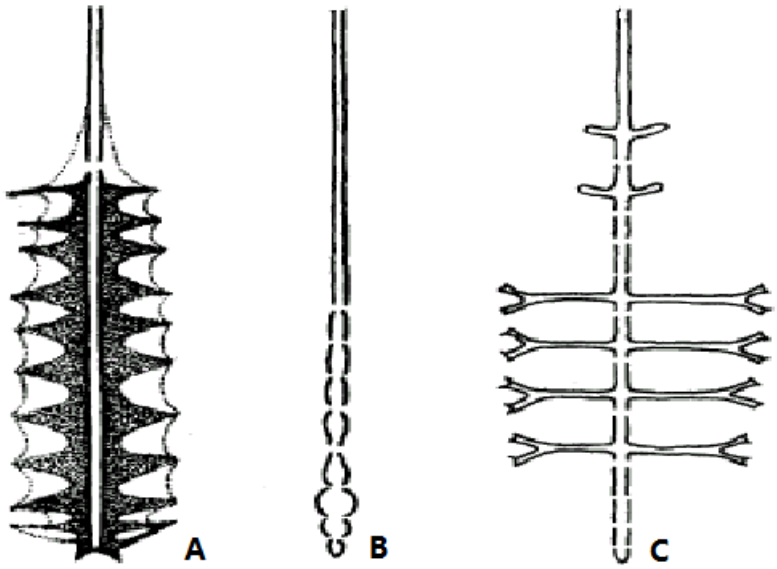


图　昆虫背血管的类型（仿 Romoser）

A：直管型　B：球茎型　C：分枝型

（五）功能

昆虫背血管的主要功能是推动血液在体内循环，是血液循环的主要器官。

二、辅搏动器

是心脏以外具有搏动性能的结构。昆虫的循环为开放式，许多狭窄的部位，如触角、足等内部血液循环力度不够，需要一些辅助的器官促进循环。但也有许多昆虫缺少这种结构，它们附肢内血液循环之所以有效地进行，一方面是由于附肢本身肌肉的运动，一方面由于呼吸作用引起的腹部血压变化。

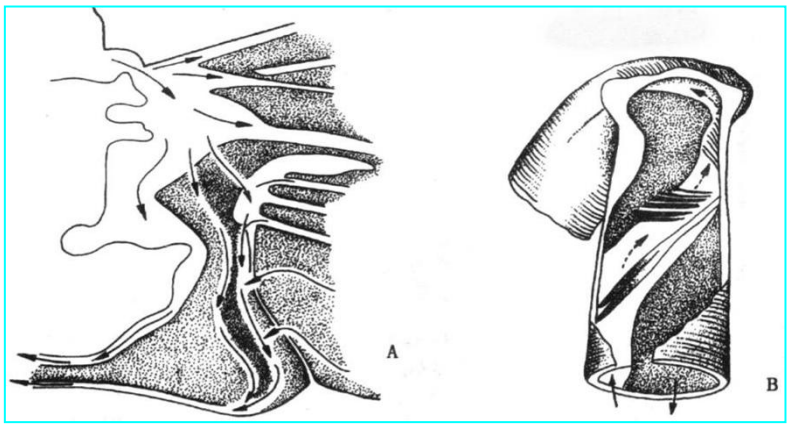


图 昆虫的辅搏器

A 翅基（仿 Clare & Tauber）；B 胫节（仿 Debaisieux）

（一）形状

昆虫的辅搏器多为膜质的囊状或薄膜状。

（二）组成

昆虫的辅搏器是由肌纤丝构成的薄隔膜。

（三）位置

昆虫的辅捕器常存在于昆虫体的狭窄部位。胸部的辅捕器常存在于中胸，使血液从翅的前缘翅脉腔进入翅内，沿着后缘翅脉腔流回体腔中的动脉，如蝇、蜜蜂、胡蜂等。大多数昆虫的足内也存在，如蚜虫；昆虫触角的基部也存在，如蜚蠊、飞蝗等。

（四）功能

昆虫的辅捕器主要协助心脏促进血液循环。

三、背膈、腹膈

背膈、腹膈也是重要的辅搏动器，也进行有节奏的收缩活动，使血液循着一定方向流行。在背膈、腹膈的两侧及末端有孔隙，作为背血窦、腹血窦与围脏窦之间的通道。

（一）组成

背膈、腹膈主要由肌纤维和结缔组织。

（二）位置

背膈、腹膈主要位于背血管上方和腹神经索的下方。

（三）功能

背膈、腹膈即可促进血液循环，又作为血液循环的通道。

四、造血器官

造血器官（hemopoietic organ）是昆虫体内不断分化并释放血细胞的囊状构造，周围有膜包被，膜囊内有相互交织的类胶原纤维和网状细胞。

（一）存在虫态

造血器官只存在于幼虫期。

（二）存在位置

不同昆虫的造血器官存在的位置不同，膜翅目幼虫存在于胸腹部脂肪体附近，鳞翅目幼虫存在于翅芽周围，双翅目幼虫存在于大动脉上。

（三）产生血细胞的过程

网状细胞→分化出干细胞→多次分裂形成细胞群→进一步分化成血细胞。

（四）功能

造血器官即可补充血细胞，又具有活跃的吞噬作用。

第二节 血液的组成和物理性状

昆虫的血液包括血浆和血细胞，一般占虫体容积的 15%~75%。绝大多数昆虫的血液为无色、黄、绿、蓝、琥珀色，少数昆虫（如摇蚊幼虫）为红色的。

思考与讨论

昆虫血液不为红色的原因_____；

昆虫血液与人类血液有何不同_____。

一、昆虫血液的组成

（一）血浆

1、血浆的概念

血浆是胚胎时充满体腔内的一种带粘滞性的的循环液体。血浆占血液全量的 97.5%，其中含水量 85%左右。

2、血浆的作用

血浆是各器官和组织间化学物质交换、内分泌激素的输送、营养物质的传运和代谢物输送的中间介质。

3、 血浆的物质体系

（1）蛋白质和氨基酸

蛋白质主要为酶类，还有卵黄原蛋白、载脂蛋白、免疫蛋白等。

昆虫血浆中的氨基酸浓度相当高，包括合成蛋白质所需的各种氨基酸及其衍生物，且氨基酸多为 L 型。游离氨基酸含量高达 50%~85%，这是昆虫纲血液的重要特性之一。

（2）氮素代谢物

昆虫血浆中的氮素代谢物主要有尿酸、尿素、尿囊素和氨等。

（3）糖类

绝大多数昆虫血浆中含有高浓度的海藻糖（trehalose），这又是昆虫纲血液的重要特性之一，丽蝇幼虫例外，血浆内无海藻糖。

海藻糖为双糖，是一种非还原糖。在脂肪体内，糖可转化为海藻糖使血液中海藻糖的浓度保持一定水平。

血糖主要被作为能源物质，也可合成体壁的组成成分，如几丁质、粘多糖、糖蛋白等。

（4）脂类

昆虫血浆中的脂类化合物包括胆固醇、不饱和有机酸等，最主要的为甘油二酯，通常以脂蛋白的形式加以运输。

血脂贮存在脂肪体中，主要作用是贮存能量，当需要时被释放入血浆而运往代谢组织或器官。

（5）酶类

昆虫血浆中的酶是血蛋白的主要部分，主要有蛋白酶、淀粉酶、糖苷酶、海藻糖酶、酪氨酸酶等。

（6）无机盐类

昆虫血浆中含有 Na^+、K^+、Cl^-、$Mg2^+$、锰，Fe， Cu 及氨等组成的无机盐类，不同昆虫血浆中的无机盐含量变化较大，与系统发育地位和食物有关。低等昆虫的渗透压主要由 Na^+和 Cl^-，而高等动物以 Na^+为主；一般植食性昆虫体内 K^+、Mg^{2+}浓度较高，肉食性昆虫则 Na^+浓度较高。

（7）色素

昆虫血浆中常含有各种有色化合物，而使血液呈各种颜色。昆虫血液流出体外与空气接触后会变黑的原因，则是由于血液中含有的氧化酶类与受损组织释出的色素原发生反应形成黑色素所致。

（二）血细胞

1、血细胞的概念

血细胞是悬浮在血浆中的游离细胞，由中胚层细胞游离分化而成，相当于脊椎动物的白细胞，约占血液的 2.5%，无色。

2、血细胞的类型

昆虫血细胞的形状变异极大，还没有一个圆满的分类，最基本的血细胞可以分为 9 类，详细比较见表。

表　昆虫体内不同血细胞的比较

血细胞类型	结构特点	功能	图示
原血细胞 pruhemocyte	体小核大、细胞质嗜碱性	具有分裂增殖能力，补充血细胞	图 A
浆血细胞 plasmatocyte	体型多变、细胞核小位于细胞中央、细胞质嗜碱性	具有防卫能力，吞食异物、有时具包被和成瘤作用	图 B

粒血细胞 granulocyte	细胞质内含有大小一致的、圆形的嗜酸性颗粒	贮存代谢产物、部分昆虫具有吞噬防卫作用	图 C
珠血细胞 spherulocyte	圆形或卵圆形、细胞核小多偏离中央、细胞质内具膜泡	具有贮存和分泌作用	图 D
类绛色细胞 oenocytoide	形状多变、细胞核小并偏离细胞中央、细胞质中含有板状或棒状等物质	参与物质代谢和分泌作用	图 E
凝血细胞 coagulocyte	细胞核大而呈车轮状、常偏离细胞中央、质膜有皱纹	具有凝血和防卫作用	图 F
脂血细胞 adipohemocyte	圆形或卵圆形、有脂类或类脂液滴或颗粒物质	具有贮存和吞噬作用	图 G
伪足血细胞 pseudopod cells	体大而片平、细胞质外突形成各种伪足	具有防卫作用	图 H
蠕形血细胞 demodulate cells	体型细丝状或蠕虫状	具有防卫作用	图 I

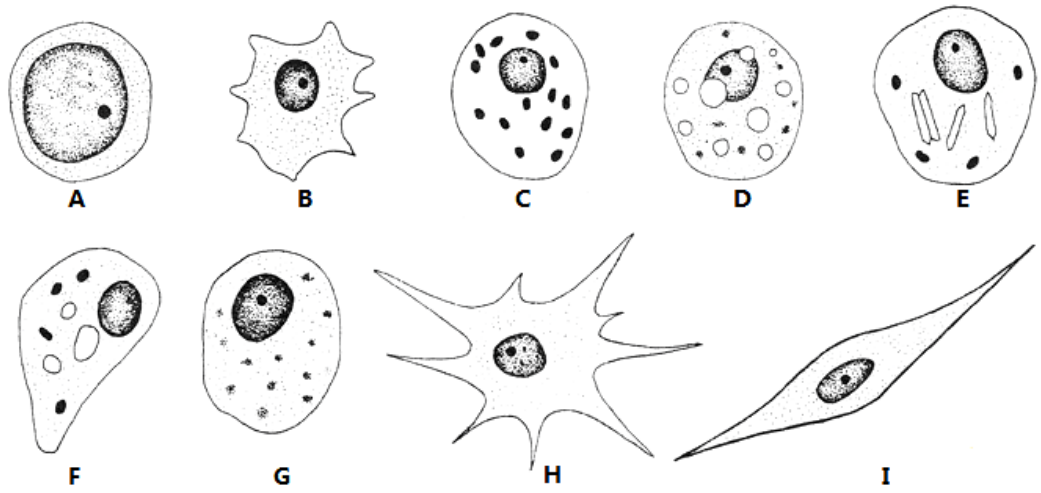


图　昆虫血细胞的主要类型（仿各作者）

血腔内的非血细胞：围心细胞与绛色细胞。

围心细胞是中胚层形成的，可吸收血液中的胶体颗粒。饱合后破裂被吞噬作用的血细胞所移除，进行蛋白质的中间代谢。

绛色细胞由腹部 1~8 节的外胚层的一部分细胞演化而成。常成团地位于气门附近，侧板皮细胞层的下面。一般都认为绛色细胞是与中间代谢有关的器官，对昆虫幼虫或若虫的生长、脱皮及成虫的卵子发育和生殖有一定关系。表皮层中的角质精层即是由绛色细胞分泌的。

二、昆虫血液的物理性状

（一）颜色

常因昆虫种类而异，有无色、黄、绿、蓝及淡琥珀色等，但除一部分双翅目摇蚊幼虫外，很少有红色（含血红蛋白）。

（二）比重

1.012~1.045 之间，与人（1.027）的很接近。

（三）pH 值

一般为微酸性（85%的种类），人类血液为微碱性（pH 值 7.43）。

（四）血液量

随昆虫种类、虫期及生理状态而有很大差异，范围为体重的 0.9%~45.5%，为虫体容积的 15%~75%。休眠或干旱地区的昆虫血液量少，刚取食过的昆虫则多。

（五）渗透压

比哺乳动物的血液稍高。

知识卡片：高等动物的血细胞

血细胞又称“血球”，约占血液容积的 45%，包括红细胞、白细胞和血小板。在正常生理情况下，血细胞和血小板有一定的形态结构，并有相对稳定的数量。

红细胞：主要的功能是运送氧。新鲜单个红细胞为黄绿色，大量红细胞使血液呈猩红色，而且多个红细胞常叠连一起呈串钱状。成熟的红细胞没有细胞核和细胞器，直径 6~9.5μm，平均 7.2μm，其形状呈两面中央凹的圆饼状。正常成人每微升血液中红细胞数的平均值，男性约 400 万~500 万个，女性约 350 万~450 万个。每 100mL 血液中血红蛋白含量，男性约 12~15g，女性约 10.5~13.5g。全身所有红细胞表面积总计，相当于人体表面积的 2000 倍。一般说，红细胞数少于 300 万/μL，血红蛋白低于 10g/100mL，则为贫血。

白细胞：主要扮演防御和免疫角色，当病菌侵入人体时，白细胞能穿过毛细血管壁，集中到病菌入侵部位，将病菌包围后吞噬。为无色有核的球形细胞，体积比红细胞大，能作变形运动。成人白细胞的正常值为 4000~10000 个/μL，男女无明显差别，婴幼儿稍高于成人。在疾病状态下，白细胞总数及各种白细胞的百分比值皆可发生改变。

血小板：止血和凝血过程中起重要作用，本身不是细胞，是红骨髓巨核细胞细胞质的脱落物，无细胞核，表面有完整的细胞膜。血小板体积甚小，直径 2~4μm，呈双凸扁盘状，当受到机械或化学刺激时，则伸出突起，呈不规则形。正常数值为 10 万~30 万/μL。

第三节 血液的功能

昆虫血液为组织细胞提供比较稳定的物理、化学环境，其功能相当于脊椎动物的血液、淋巴液和组织液三者的功能。

一、止血作用

即在伤口处形成凝血块，以防止血液流出和病菌侵入。根据昆虫形成凝血块的能力和方式，止血作用可分为 4 种类型：

1、典型凝血块

凝血细胞接受损伤刺激，迅速变形，释放凝血因子，一些可溶性蛋白质被选择性凝聚，形成凝血块。常发生在直翅目、脉翅目、长翅目、毛翅目中。

2、网状凝集物

凝血细胞在伤口处变形，伸出线状伪足，群集形成疏松的网状凝集物，固定或包裹血液中的固体颗粒，形成凝血块。常发生在鳞翅目、金龟甲科和双翅目幼虫中。

3、非网状凝集物

凝血细胞的一部分破裂，一部分伸出线状伪足，两者结合形成凝血块。常发生在同翅目、鞘翅目和部分膜翅目昆虫中。

4、不形成凝血块

血液无明显的止血功能。常见于在大部分半翅目、鞘翅目、鳞翅目、膜翅目和部分双翅目昆虫中。

二、免疫作用

昆虫免疫（immunity）不同于高等动物，没有诱导产生高度专一性抗体的淋巴系统，其免疫机制主要包括血细胞的吞噬、成瘤和包被作用，以及经诱导产生抗菌肽的溶菌作用。

1、吞噬作用

当少量单细胞病原物侵入时，发生该作用。

浆血细胞和粒血细胞→外突形成吞噬泡→释放水解酶→分解病原物。

2、成瘤作用

当大量小型病原物侵入时，发生该作用。

凝血细胞或粒血细胞→破裂→释放凝集素→在病原物周围形成凝血块→分泌酚和酚氧化酶→逐渐黑化死亡。

3、包被作用

当较大病原物侵入时，发生该作用。

凝血细胞或粒血细胞→破裂→释放凝集素→凝集形成 3 层包被→分泌酚和酚氧化酶→逐渐黑化死亡。

4、溶菌作用

溶菌酶或裂解蛋白直接作用于病原物，使细胞溶解。溶菌酶溶解细胞壁，裂解蛋白溶解细胞膜。

三、解毒作用

外源毒物与血浆中的凝集素（蛋白质）和酯蛋白酶结合，使毒物分解而失毒，或被血细胞摄取，降解或贮存在脂滴中，减少体内的有效浓度。

四、阻止天敌捕食

具有警戒色的昆虫、反射性出血的昆虫，血液中含使天敌厌食或有毒或和催吐物质，有效击退捕食者，达到防卫功能。

五、营养贮藏和运输作用

昆虫血液把所含有的离子、氨基酸和碳水化合物等营养物质通过循环运送至各组织、器官，把代谢废物送达排泄器官，最主要是把激素送到各作用部位，调节昆虫生长发育。

六、机械作用

昆虫血液可把自身循环产生的机械压力（血压）进行传递，帮助昆虫孵化、羽化、蜕皮、展翅、呼吸通风等。

第四节 心脏的搏动与血液循环

昆虫的血液循环主要靠心脏和辅搏器的博动和膈膜及肌肉的运动来完成的。

一、心脏搏动

（一）心脏博动周期

心脏搏动就是心室的缩小和膨大，缩小时叫心缩状，膨大时叫心舒状。

在心脏搏动过程中，可看到明显的三个时期，即收缩期、舒张期和休止期。

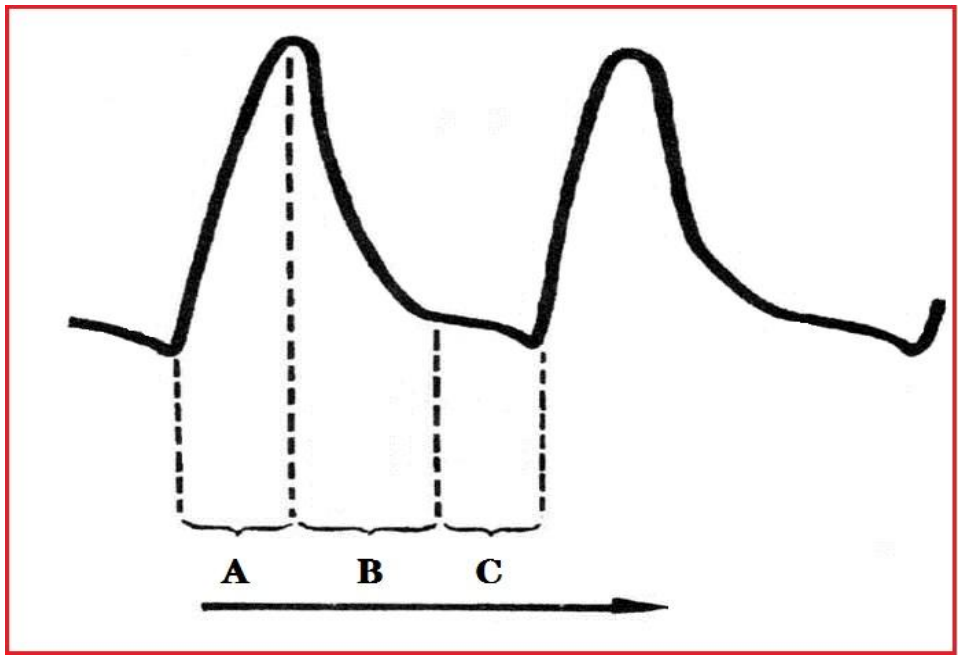


图 美洲蜚蠊离体心脏的搏动图（仿 Yeager）

A. 收缩期；B.舒张期；C. 包括一个小扩张的休止期

（二）心脏搏动机制

昆虫心脏是肌原性的，可以自发产生动作电位，引起收缩，而不受神经支配；收缩后，由心脏壁的弹性产生舒张，从而进行有节律的搏动。

二、影响心脏搏动的因素

昆虫心搏的速率因昆虫种类、性别、发育阶段、生理代谢强弱的不同而不同，也受环境条件和化学药物的影响。

（一）代谢速率

代谢速率越快，心搏的速率越快。如急流中的蜉蝣比生活在池塘中高 4 倍。

（二）虫态和虫龄

如一种天蛾，1~2 龄时心搏速率 73~108 次/分，3 龄时 50~79 次/分，4 龄时 33~56 次/分，5 龄时 28~55 次/分，蛹期低于 30 次/分，即随着虫龄的增大和虫态的变长，心搏速率降低。

（三）神经控制

低浓度的乙酰胆碱（内源神经递质）对心脏博动有刺激作用，而中浓度的则有抑制作用；如蝼蛄，黄粉虫，蚱蜢等。

（四）血液中离子浓度的比值

Na^+、K^+的作用是维持膜电位、Ca^{2+}是产生动作电位。

Na^+/k^+介于 8~16 之间时提高心脏搏动，但小于 8 时心搏停止于收缩期；Na^+k^+/Ca^{2+} 介于 3~39 之间时降低心脏动率，但小于 3 时心搏停止于舒张期。

（五）温度

温度对昆虫心搏的影响最大，因为昆虫属于变温动物。在适温区内随着温度的升高，心脏搏动加快。如蝗虫 0~1℃开始搏动，随温度增加而加快，50~54℃时停止。

（六）CO_2

低浓度 CO_2 可加速心脏搏动，高浓度 CO_2 可使心脏迅速停止搏动。

（七）药物

乙酰胆碱（外源）和肾上腺素可使心跳加速，除虫菊和烟碱则使心跳减速，尼古丁和 1605

等可使心跳节律紊乱。

三、血液循环

昆虫的循环系统虽然是开放性的，但仍有一定的循环途径，一样需要动力的推动。

（一）血液循环途径

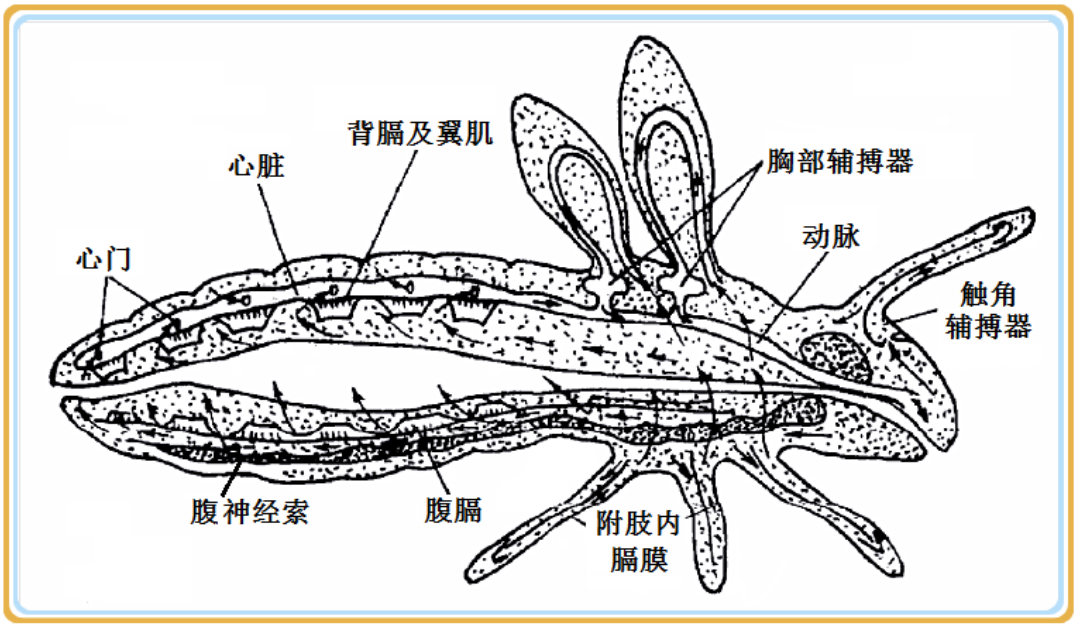


图　昆虫整个体躯的血液循环途径

但昆虫的血液无携带氧气的功能，只是运输一些养份，所以流动的定向性不是很强，大的方向是血管中从后往前，外面从前往后。

血液循环使血液在血腔和背血管内作定向流行，分为背面、侧面和腹面 3 条主流。背面总的方向是从后向前流，侧面是血液流入内脏和附属器官，腹面则从前向后流回心脏。

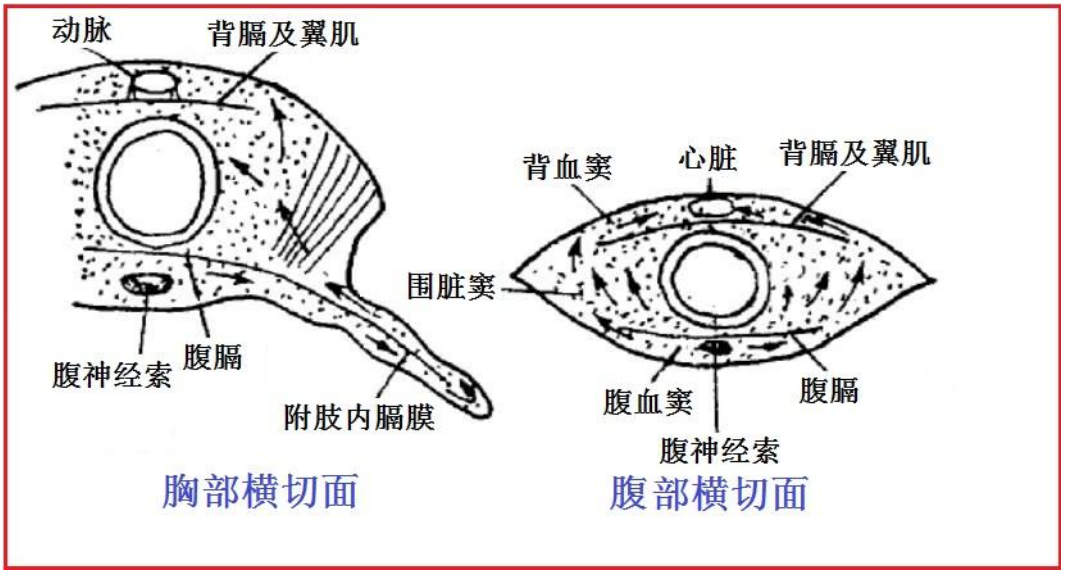


图　昆虫胸腹部的血液循环

（二）血液循环的动力

昆虫的血液循环的动力来源于三个方面：心脏和辅搏器的搏动、内脏的蠕动和隔膜的波动（背隔膜产生由后向前的波动，腹隔膜产生由前向后的波动）。

第五节 循环系统与害虫防治的关系

许多杀虫剂的作用位点为昆虫的循环系统，循环系统与害虫防治的关系如下。

一、破坏血细胞

如砷、氟、汞无机盐类作用使血细胞病变，如血细胞膨大、细胞核变形或破裂等。

二、影响循环速率

如除虫菊酯类和氢氰酸类的神经毒剂，能够降低循环速率。

三、扰乱血液循环

如烟碱类杀虫剂使血液细胞凝聚，嗉囊膨大阻止血液流动。

四、对背血管的影响

如砷素剂、烟碱类进入虫体后，开始心脏搏动速率加快，后逐渐降低而停止；有的药剂如除虫菊素，可使心脏失去收缩力，心脏停止在心舒状态；烟碱类可使心肌松弛，心脏停止在心缩状态。

五、血液酸碱度对杀虫效力的影响

一般认为：血液的 pH 值随幼虫的虫龄增大而增高，昆虫的抗药性则增强。

很多杀虫剂随血液循环带到身体各部分：有机磷由嗉囊渗入体内，无机药剂由中肠渗入体内，有机氯由体壁渗入体内。

思考与练习：

1、昆虫循环系统的构造及各部分功能，详细说明，举例说明背血管的类型。

2、列表比较六种血细胞的异同。

3、昆虫的血液的组成特点如何？其功能如何？与人类血液有区别吗？

4、昆虫有心脏吗？其结构与人类有无区别？

5、昆虫心脏跳动的特点如何？受哪些因素影响？

6、血液在昆虫体内的循环过程如何？有方向性吗

7、血液与害虫防治的关系？

第十四章　昆虫的排泄系统

目的要求：

1、了解昆虫排泄器官的种类

2、掌握马氏管的排泄机制和排泄过程

3、明了杀虫剂与昆虫的排泄系统的关系

主要内容：

1、昆虫排泄器官的种类和功能

2、马氏管的排泄机制和排泄过程。

昆虫生命活动过程中不断进行物质和能量代谢，而代谢过程中产生的代谢废物需要经过排泄系统排出体外，其中以马氏管为主，辅以体壁、气管系统、消化道、脂肪体及围心细胞等排泄器官和组织。昆虫的排泄系统的主要功能为将新陈代谢的最终产物（CO_2 和 N 素废物）排出

体外，调节体液中无机盐类和水分的平衡，从而维持体内比较稳定的生理环境及正常生理活动。

第一节 马氏管及其排泄功能

马氏管是由意大利昆虫解剖学家 Malpighi 于 1669 年首先在家蚕体内发现，1892 年 Meckel 首先用 Malpighi 作为马氏管的名称以示纪念，1889 年俄国柯伐列夫斯基作了证实。

知识卡片：人物介绍~马尔皮基

马塞罗 马尔皮基（Marcello Malpighi，1628 年 3 月 10 日~1694 年 11 月 29 日）是意大利生物学家和医生，被称为“显微解剖学之父，组织学之父，生理学之父，和胚胎学之父”。生于博洛尼亚北面 20 公里的克雷 瓦尔科雷（Crevalcore near Bologna），1694 年 11 月 30 日卒于罗马。就学于波伦亚大学，先后获哲学博士和医学博士学位。1655 年任波伦亚大学逻辑学讲师，1656 年任比萨大学理论医学教授，1662 年被选为墨西拿大学首席医学教授，1666 年后任波伦亚大学教授，1669 年被选为英国皇家学会会员。1684 年因家中失火，全部仪器、图书和手稿被毁，致使未竟的研究工作无法完成。

当伽利略发明望远镜的时候，他充分认识到透镜的一定排列也可用于放大物象，在某种意义上了也是显微镜的发明者，被称为“显微镜学之父”。马尔皮基对动植物进行了广泛的显微研究，对发展胚胎学和解剖学作出了重要贡献，是最早用显微镜研究动植物结构的科学家，第一个利用显微镜发现了动脉和静脉是通过细小的血管连接起来的，这些细小的血管现被称做毛细血管（“毛发似的”）。最重要的实验是 1660－1661 年利用显微镜完成肺脏构造观察，详细描述了蛙肺毛细血管，著有《肺脏的解剖观察》一书。马尔皮基继续研究了生命的其他微细方面，例如，小鸡的胚胎以及昆虫，他特别出版了一卷书，专门研究蚕的内部器官，这是第一个论述一种无脊椎动物的专论：他发现了鸡胚胎有鳃的结构痕迹，这证明它是从鱼一类的生物演化来的，虽然他当时对自己所发现的东西并没有认识得十分清楚。还发现节肢动物的排泄器官，称为“马尔皮基氏管 Malpighian tubules”，简称“马氏管”。马尔皮基研究了昆虫的呼吸器，这是布满身体并经由腹部微孔通向外界的许多分枝的微管。在植物茎部的结构中，他发现微管具有一种螺旋形的结构。







马氏管（Malpighian tubes）：是着生于中后肠交界处、基部与后肠相通、顶端封闭游离于血腔中或伸入直肠内的细长盲管。

一、马氏管的数目和表面积

（一）数目

马氏管的数量在不同昆虫中变化很大，少则 2 条，如蚧类； 多则 250 余条，如蝗虫；一般为 4~6 条如鳞翅目、长翅目、毛翅目等；也有没有的，如弹尾目、蚜科等。

马氏管的数目以偶数为主，通常全变态昆虫比不全变态昆虫马氏管要少。

（二）表面积

马氏管的数目与长度成反比，即少则长，多则短，但表面积差不多。如美洲蜚蠊的马氏管有 60 条，总面积为 132 000mm^2 ，相当于每毫克体重具有排泄面积 412mm^2，而枯叶蛾 *Gastropacha* sp.的马氏管有 6 条，总面积为 209 000mm^2 ，相当于每毫克体重具有排泄面积 500mm^2。

二、马氏管的构造和组织结构

（一）马氏管的构造

外观：呈偶数的细管状

着生处：中后肠交界处

基部：与肠腔相通

端部：为盲状游离于血淋巴或埋于直肠细胞中

马氏管的特化——隐肾：马氏管的顶端部分与直肠紧密联结在一起而组成，是回收水分和无机盐的特效系统，出现于大多数鞘翅目昆虫和部分的鳞翅目昆虫中。

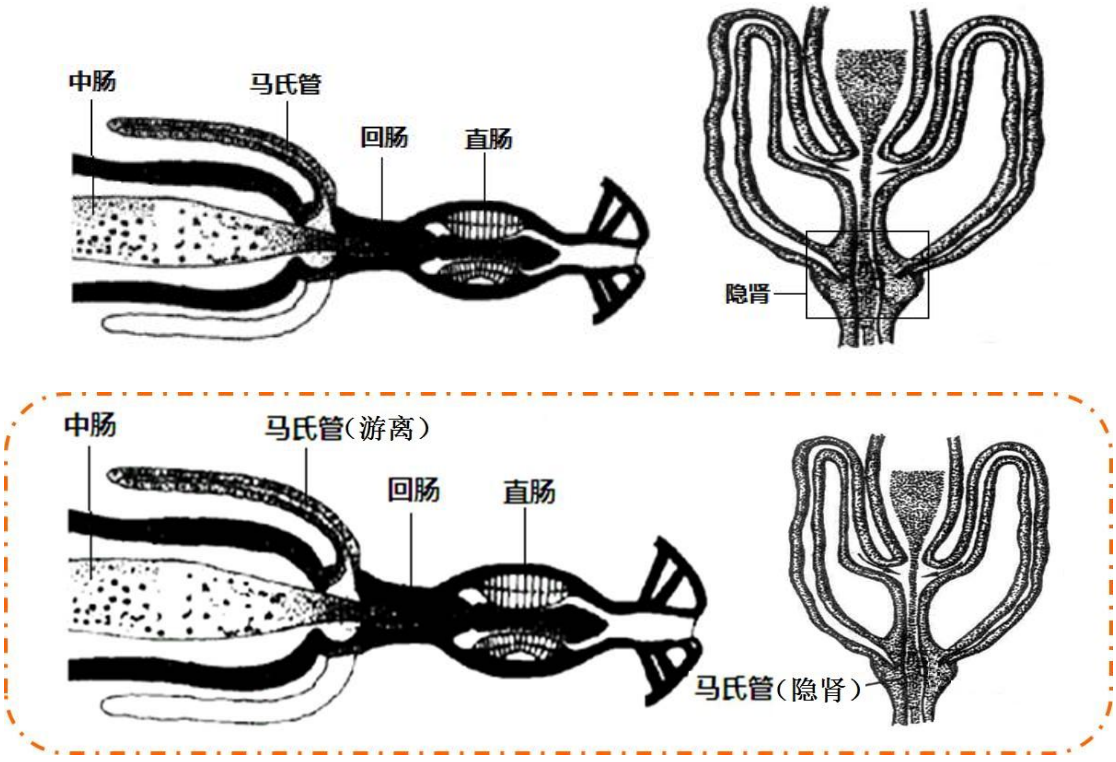


图　昆虫马氏管的构造

（二）马氏管的组织结构

马氏管由外向内分为三层。

1、围膜（基膜）

组成：一层，坚韧而富有弹性，含有很多微气管和螺旋状横纹肌纤维，高度内褶

功能：（1）固联马氏管，（2）有利于运动，随气管的运动而运动。

2、肌肉层

组成：由横纹肌纤维组成。

功能：便于马氏管伸缩和扭动。

3、管壁细胞

组成：单层细胞层，向管腔的一面具有缘纹，在端部呈短杆形的栅栏状的组织，称蜂窝缘；在基部呈刷状的原生质的突起，称刷状缘。

功能：分泌和吸收作用以保证最大限度地使周围的血液得以流动和更新，便于更广泛地吸收排泄物质。

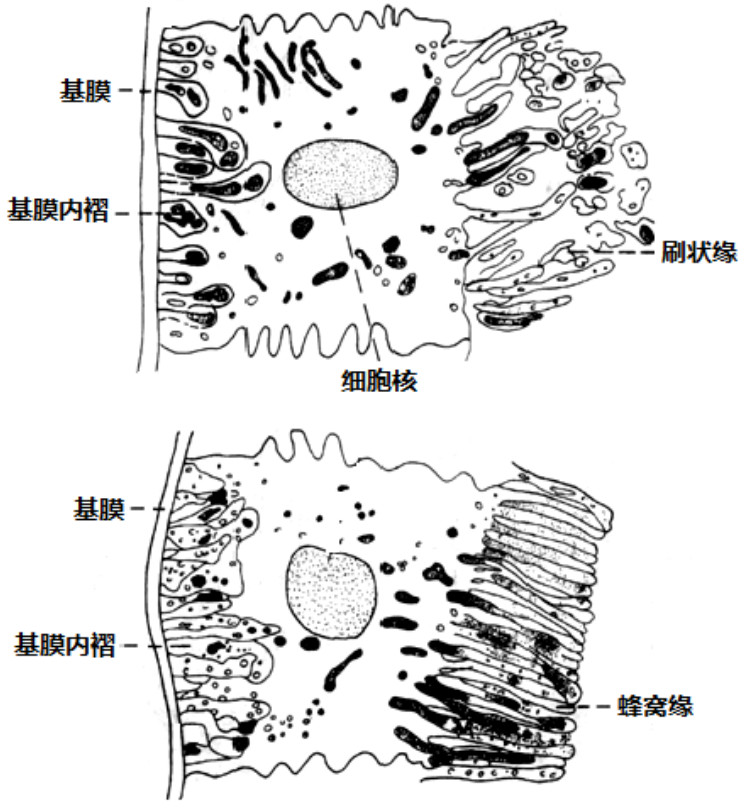


图 普热猎蝽 *Rhodnius prolixus* 马氏管的亚显微结构（仿 Wigglesworth & Salpeter）

三、马氏管的主要类型

马氏管根据构造，可以分为 4 种基本类型，如下表。

表 4 种类型马氏管比较

马氏管的类型	构造是否分化	是否有隐肾	代表昆虫
直翅目型	构造和机能未分化，整个管内排泄物一样	无	直翅目、革翅目、脉翅目、少数鞘翅目
鞘翅目型		有	鞘翅目和部分鳞翅目
半翅目型	构造和机能上分为基段和端段两部分	无	半翅目
鳞翅目型		有	鳞翅目

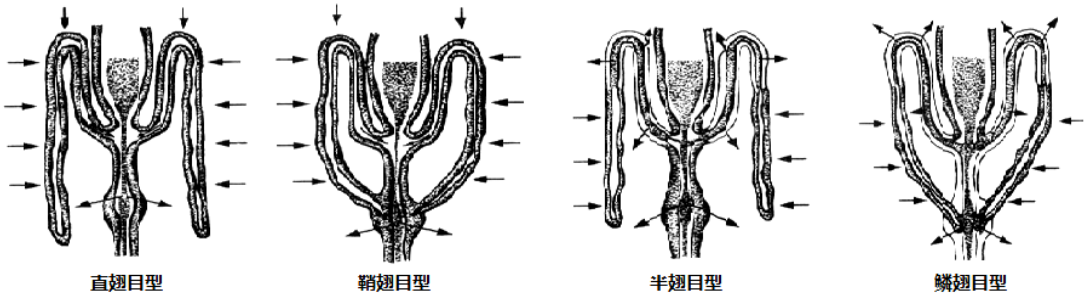


图 昆虫马氏管主要类型（仿 Wigglesworth）

四、马氏管的排泄机制

思考与讨论

昆虫的排泄物为什么以尿酸为主_____。

（一）排泄物的种类

马氏管的排泄物主要是在新陈代谢过程中产生的含氮废物。排泄物的种类：

1、尿酸（Lithic acid）

尿酸作为昆虫的主要排泄物，占氮素废物的 80%~90%。尿酸分子中含 H 量为 2.38%，比任何其它动物的 N 素排泄物都小，在代谢过程中形成尿酸分子时，消耗水也最少；尿酸的溶解度极小，排泄时不需伴随很多水分，故具有保水功能。所以尿酸对要求保水的陆栖昆虫和生活在干燥环境中的昆虫，具有重要作用。

2、尿囊酸（Allantoic acid）

分子式为 $C_4H_8N_4O_4$，是嘌呤和尿酸的分解代谢产物之一，含 H 量 5.6%。

3、尿囊素（Allantoin）

分子式为 $C_4H_6O_3N_4$，尿囊素可进一步水解生成尿囊酸，含 H 量 3.8%。

4、氨（Ammonia）

分子式为 NH_3，含 H 量 17.6%。丽蝇幼虫 NH_3 占氮素排泄物的 90%左右，水生昆虫 NH_3 占氮素排泄物的 70%~90%。

知识卡片：尿酸与痛风

痛风（Hyperuricemia，HUA）是一种由于嘌呤生物合成代谢增加、尿酸产生过多或因尿酸排泄不良而致血中尿酸升高，尿酸盐结晶沉积在关节滑膜、滑囊、软骨及其他组织中引起的反复发作性炎性疾病。它是由于单钠尿酸盐结晶（MSU）或尿酸在细胞外液形成超饱和状态，使其晶体在组织中沉积而造成的一组异源性疾病。该病以关节液和痛风石中可找到有双折光性的单水尿酸钠结晶为其特点。其临床特征为：高尿酸血症及尿酸盐结晶、沉积所致的特征性急性关节炎、痛风石、间质性肾炎，严重者见关节畸形及功能障碍，常伴尿酸性尿路结石。该病无传染性，病因分为原发性和继发性两大类。30 岁以上男性为多发群体。痛风是一种终身性疾病，无肾功能损害或关节畸形者经有效治疗一般都能维持正常生活和工作，更不会影响寿命。

（二）排泄过程

以普热猎蝽为例，其排泄过程大体是：尿酸盐、水、钾盐、钠盐等血液中的物质渗入（或主动运输入）马氏管端段，而在基部水、钾盐、钠盐等被吸回血液，形成尿酸沉积。沉积的尿酸进入后肠后，在直肠中进一步回收水分和无机盐类，使尿酸进一步沉积与消化残渣混在一起成为粪便排出体外。

（三）排泄机制

马氏管的包括渗透作用、尿液酸化和液流循环。以普热猎蝽为例阐述如下。

1、渗透作用

马氏管壁具有通透性，在马氏管基段水、无机盐、氨基酸、糖类、尿酸盐类等直接从血液中通过马氏管壁渗透到其内，而在端段，水、无机盐等又通过马氏管壁被吸收回血液。

2、尿液酸化

马氏管外 2/3 端段的管腔内 PH=7.2，基段 1/3 管腔内呈酸性 PH=6.6，说明尿酸是以溶液状态的尿酸氢钾（$C_5H_3KN_4O_3$）或尿酸氢钠（$NaHC_5H_2N_4O_3$）分泌到马氏管内，当溶液通过马氏管基段时，在 CO_2 作用下 Na^+、K^+从碳酸盐及水被管壁细胞吸收，而导致尿酸的析出而沉淀。

3、液流循环（即排泄循环）

原尿中的水分和离子等经过直肠时进一步被再吸收，而尿酸沉淀和代谢废物混在一起形成粪便排出体外。

排泄循环由马氏管和直肠共同形成，是指马氏管从血液内吸收的代谢物、水分、无机盐类及其他有机分子不断地进入后肠，由直肠垫细胞调节再吸收的过程。排泄循环的作用的保持一个体液循环液流，使血液内的代谢废物不断地被运送到直肠并沉淀，水和离子被重吸收，从而调节血液的渗透压和离子平衡。

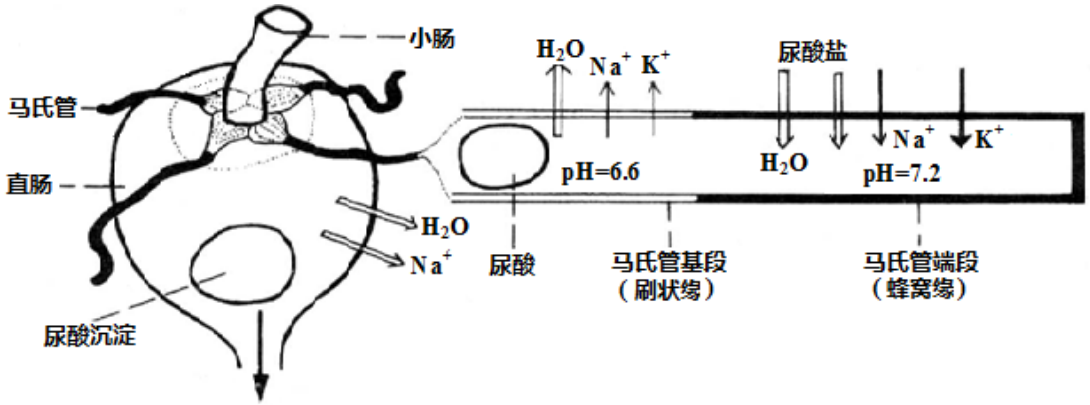


图　普热猎蝽马氏管内水分和无机盐类的流动情况以及与尿酸排泄和沉淀的关系

普热猎蝽马氏管尿酸的排泄过程（仿 Chapman et al.）（仿 Chapman et al.）

五、马氏管的其它功能

马氏管不仅可以排泄废物，还具有一些其他特殊功能。

1、分泌泡沫和粘液

如沫蝉的若虫，体外常包围一层泡沫，用以保护虫体，减少损水或不受天敌的伤害。这些若虫马氏管的中段膨大成囊状，分泌粘液，排入后肠，当粘液排入后肠与肠腔内液体混合后，通过腹部末端骨板的开合动作，“吹”出泡沫。有些甲虫的马氏管也分泌粘液，用以覆盖卵块。

2、分泌丝

如草蛉幼虫在 2 龄以后，马氏管前端发生了形态的变化，管内充满着粘稠的分泌液，化蛹前自肛门拉出，造成圆形的白色小茧。

3、分泌石灰质

如竹节虫的马氏管内收集石灰质，可被血液再吸收，用作形成卵壳的原料。天牛幼虫马氏管的石灰质排入中肠，经口吐出，用作筑隧道的复盖物。

第二节　直肠及其排泄生理

一、直肠的重吸收功能

昆虫排泄系统所表现的选择性主要是由直肠的机能所产生的。直肠的肠壁细胞及其特化的直肠垫，能从排泄的尿中以及从中肠进入后肠的内含物中，将有用的物质再吸收并输入血淋巴中。

直肠垫重吸收过程大致可分为 4 个步骤：

（1）离子从血液（血淋巴）中主动运输进入直肠垫细胞间隙，形成高浓度区域；

（2）使得肠腔中的水分和一些溶质被动扩散进入高浓度区域的细胞间隙；

（3）细胞间隙的分和溶质又经内部连通的细胞间隙，流入漏斗形通道（或皮下的间隙）；

（4）在漏斗形通道处，当达到足够的液压时，通向血腔的瓣膜被冲开，水分流入血腔进入血液，离子则被肠壁细胞重吸收。

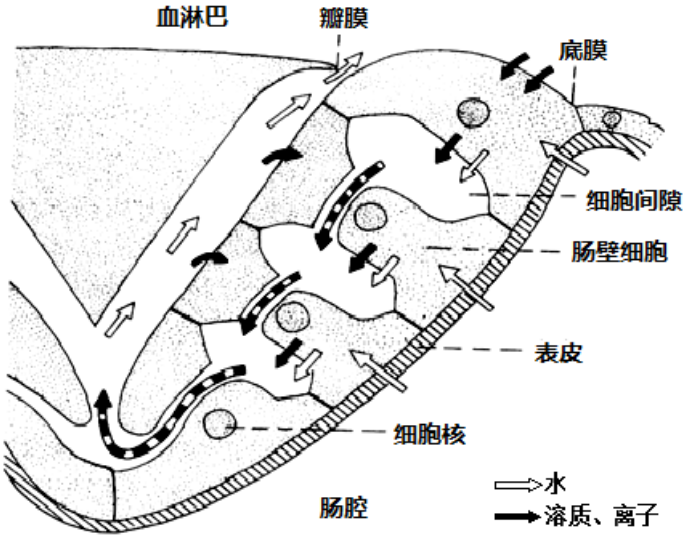


图　昆虫直肠垫重吸收示意图（仿 Berridge）

二、隐肾系统

在鞘翅目和鳞翅目等的许多种类中，马氏管的顶端部分与直肠紧密联结在一起，组成隐肾复合体，黄粉虫隐肾的超微结构如图所示。

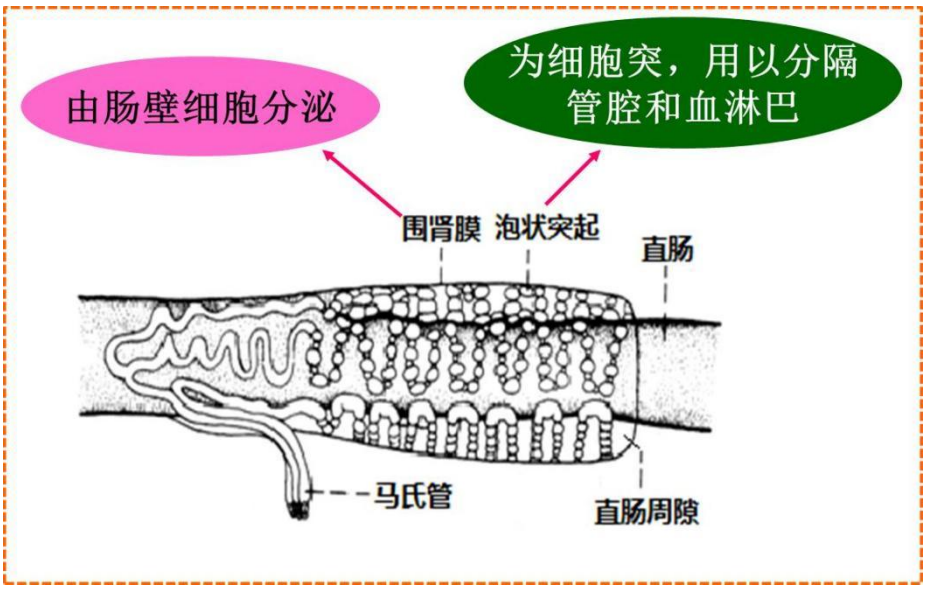
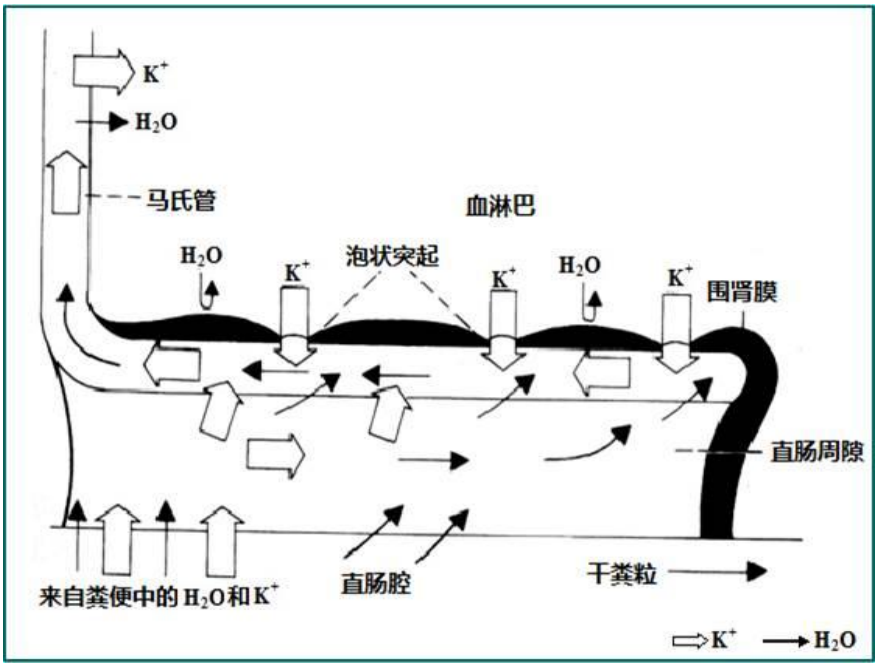


图　黄粉虫隐肾的超微结构示意图（仿 Riegel）

隐肾的超微结构显示：外被围肾膜，围肾膜由肠壁细胞分泌形成，为多浆膜，对水无通透性，但 K^+可以通过。马氏管的外壁上含有很多散生的细胞突起，即泡状突起，用以分隔管腔和血淋巴，其顶部与围肾膜相连。

隐肾的排泄过程大致可分为以下几个步骤：



（1）直肠间隙由于存在一种不能被吸收的蛋白质而使之渗透压维持在较高的水平，致使直肠腔中来自粪便中的水和 K^+被吸入直肠间隙；

（2）血淋巴中的 K^+通过围肾膜进入马氏管端段，Cl^-被动进入，使马氏管腔内的渗透压增高；

（3）从直肠进入直肠间隙的水和离子，便被动扩散到马氏管腔内；

（4）水和离子随原尿最后流向马氏管的基端；

（5）原尿中的水和离子被管壁细胞重新吸回血淋巴到血腔内，原尿中的其他代谢废物进入后肠形成干燥粪便排出体外。

隐肾的功能是从粪便中吸回水分，排出基本干燥的粪粒。

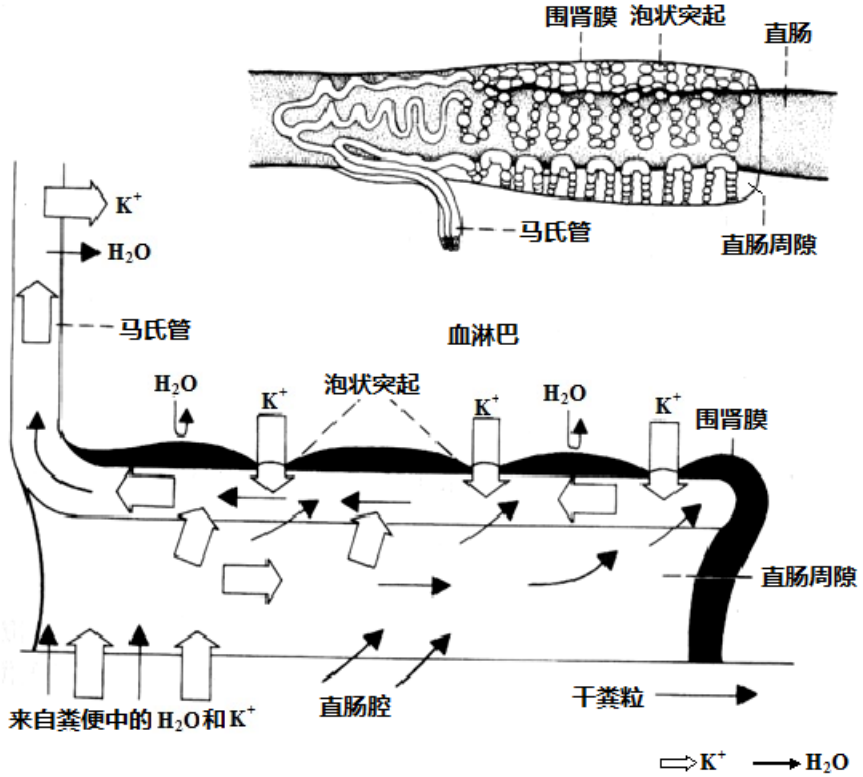


图　黄粉虫隐肾的排泄过程示意图（仿 Riegel）

第三节　昆虫的其它排泄器官

马氏管是绝大多数昆虫的主要排泄器官，但有些昆虫没有马氏管，其排泄作用由其他器官承担。

昆虫的排泄物有气体、液体和固体，不同的排泄物有其不同的排泄途径，因此，昆虫体内除了马氏管、直肠行使基本的排泄功能外，还有一些其它参与代谢物排泄的器官和组织。

一、体壁

1、脱皮排泄：排除几丁质，蛋白质，蜡质，色素等部分氮素化合物。

2、体壁无蜡质区和气门排泄 CO_2 和水。

3、腺体排泄，排除胶质、丝质、蜡质和毒液。

二、消化道

一些吸血昆虫通过中肠排除血红蛋白和酸性染料。

1、中肠细胞集聚部分代谢物

如膜翅目昆虫在变态期，中肠内集聚钙盐和尿酸颗粒。

2、肠壁细胞定期脱落

如弹尾目昆虫无马氏管，中肠肠壁细胞内含有尿酸、碳酸盐、磷酸盐等矿物质。

3、由肛门排除过多的物质

如蚜虫从肛门中排除 10 多种氨基酸和 5~6 种单糖。

三、下唇肾

弹尾目和双尾目的铗尾虫无马氏管，但在头内的一对管状腺体具有一根公共导管开口于下唇基部，称为下唇肾，其导管部分的功能与马氏管相似，具有吸收和排泄机能。目前有学者对其存在质疑。

四、贮存排泄

昆虫血液中的一部分代谢产物，可以被某些器官和组织吸收，贮存起来，并不马上排除体外，这一现象称为贮存排泄。昆虫体内主要贮存器官有围心细胞和脂肪体。

1、围心细胞

围心细胞来源于中胚层，常排列在心脏的表面或分散在背膈与翼肌的表面，不随血液流动，但吞噬马氏管无法排除的染料、色素颗粒和胶体粒子，故常称 “积贮肾”，可能有中间代谢的功能。有人认为围心细胞还具有进行中间代谢的功能，使某些代谢物质转变成可被马氏管吸收的物质。

2、脂肪体

脂肪体是昆虫体内很显著的一个组织，占血腔的大部分，脂肪体细胞一般分为三类：营养细胞、含菌细胞和尿盐细胞。

（1）营养细胞 ：其内充满脂肪、蛋白质、糖类等。

（2）含菌细胞 ：其内充满细菌。

（3）尿盐细胞：沉积尿酸盐，使血腔中过多的尿酸盐贮于尿盐细胞中，或永久性封闭处理或短期贮存，如鞘翅目昆虫和鳞翅目幼虫等，在进行马氏管排泄时，也进行脂肪体贮存排泄。某些昆虫的尿盐细胞，还可以从血液中吸取蛋白质或氨基酸的中间代谢物，形成临时贮存排泄机制。

第四节 杀虫剂与排泄系统的关系

一、破坏排泄系统的组织

（一）破坏马氏管细胞

如有机氯化合物中毒后，细胞界线不清，细胞内产生空泡等。

（二）破坏脂肪体细胞

如除虫菊酯类，可使脂肪体细胞分离。

二、脂肪体对杀虫剂有较强的抗性

因为脂肪体从血液中吸收代谢废物，所以当杀虫剂进入血液后，也可被脂肪体所吸收而贮存（特别是脂溶性的杀虫剂），降低了药剂的毒效。但另一方面由于积累杀虫剂而产生后应作用。

课后作业：

1、昆虫的主要排泄器官为什么叫马氏管？马氏管的数量和面积之间有何关系？

2、马氏管的结构如何？分几类，列表比较彼此之间的异同。

3、详细解释马氏管的排泄机制？

4、马氏管除排泄功能外，还有其他机能吗?详细说明。

5、详细说明直肠的重吸收功能。

6、详细说明隐肾管的构造和其对离子的吸收原理。

7、昆虫的排泄器官除马氏管外，还有其他吗？简述其功能。

8、杀虫剂与排泄系统的关系如何？

第十五章　昆虫的呼吸系统

目的要求：

1、了解昆虫呼吸方式的种类;

2、掌握昆虫气官系统的基本构造和呼吸机制；

3、了解昆虫呼吸代谢的特点和能量转换过程；

4、了解杀虫剂与昆虫呼吸系统的关系。

主要内容：

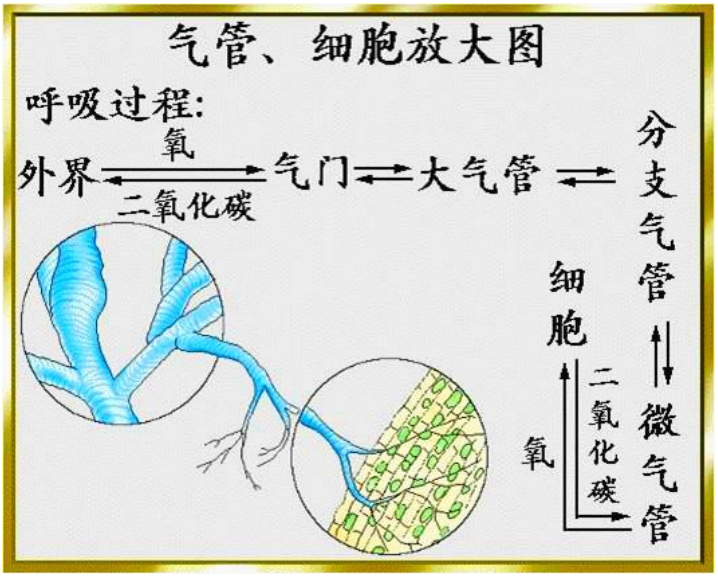
1、昆虫呼吸方式；

2、昆虫器官系统的组成和功能；

3、昆虫呼吸代谢特点；

4、杀虫剂对昆虫呼吸代谢的影响。

昆虫的呼吸作用包括 O_2 的进入和 CO_2 的排除，以及氧与基质结合产生能量的过程。即呼吸过程包括两个不可分割的环节：



（1）外呼吸（气体交换）：吸入 O_2、排出 CO_2，属物理过程；

（2）内呼吸（能量代谢）：利用 O_2，氧化分解能源物质，产生高能化合物~~~~ATP，属化学过程。

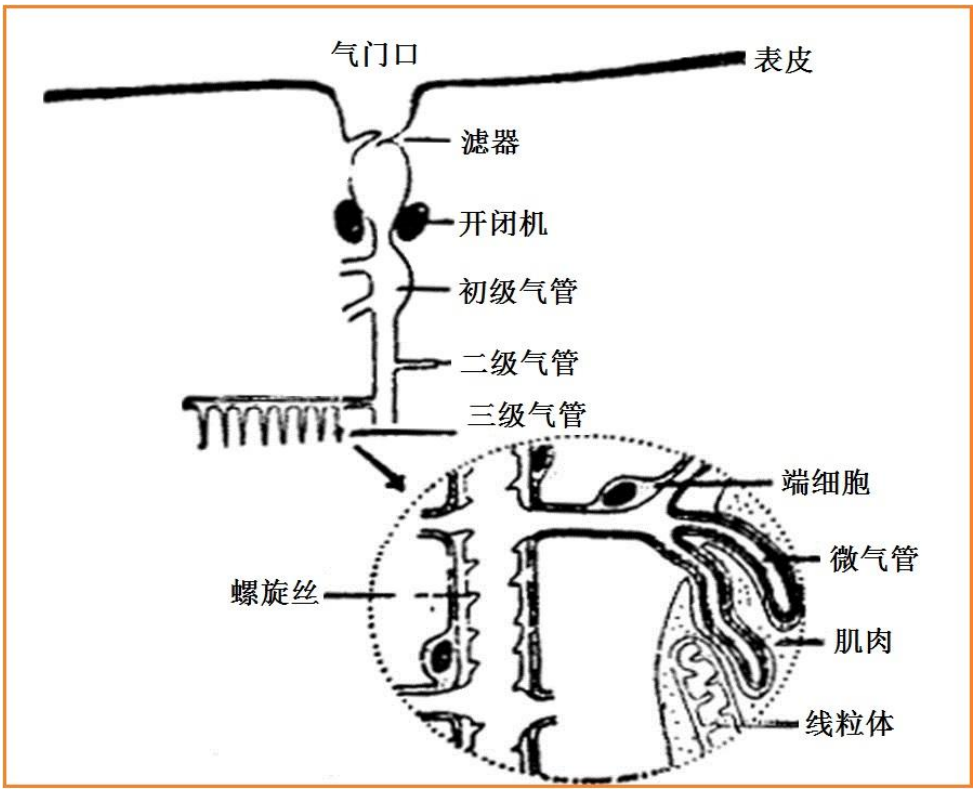
由于昆虫体躯结构和生活习性不同，呼吸方式也不同，包括体壁呼吸、气管鳃呼吸和直肠鳃呼吸、物理鳃呼吸（汽泡和气膜呼吸）、内寄生昆虫的特殊呼吸方式、气管系统呼吸等。绝大多数昆虫的呼吸系统是由气管系统组成的，该系统的特点在于：O_2 不需血液来传递，借助于开放式的气管系统来完成。

第一节 昆虫的气管系统

昆虫的气管系统由外胚层内陷形成的。气管系统的形成和深化，是昆虫表现高度活动性的一个重要适应性结构，也是配合开放式血液循环系统的一种高效率呼吸机构。因为气管系统及其微细分支可将氧气直接运送到呼吸组织或细胞内。没有气管系统或气管系统不发达的昆虫，主要利

用血液中溶解的氧，它们的体躯一般较小而不很活动。

昆虫的气管系统包括一定排列方式的管形气管和由这些气管分布到组织间或细胞间的微气管以及气管在身体两侧的开口~~~~气门，部分昆虫的气管可特化成气囊。



一、气管的组织

气管（trachea）来源于外胚层，是昆虫体内气体流动的主要通道，在活体中呈银白色，其组织结构与体壁大致相同，由底模（basement membrane）、管壁细胞层（epithelium）和内膜（intima）组成，

底膜：很薄，便于气体通过。

管壁细胞层：多角形扁平细胞组成。具有周期性脱皮特性，昆虫脱皮时，旧气管内膜在纵干没有螺旋丝的链接部位断裂，旧的气管表皮沿气门随蜕一起脱去。

内膜：由管壁细胞分泌，相当体壁的表皮层，无护蜡层和蜡层，但含角质精层，碳氢长链一端朝向管腔，以致气管内壁呈现疏水性。内膜局部加厚成螺旋状，称螺旋丝（spiral fiber）,由外表皮和内表皮转变而成，可以增强气管的强度和弹性，抵抗压力，防止被压扁，保持筒形，有利于气体交换。

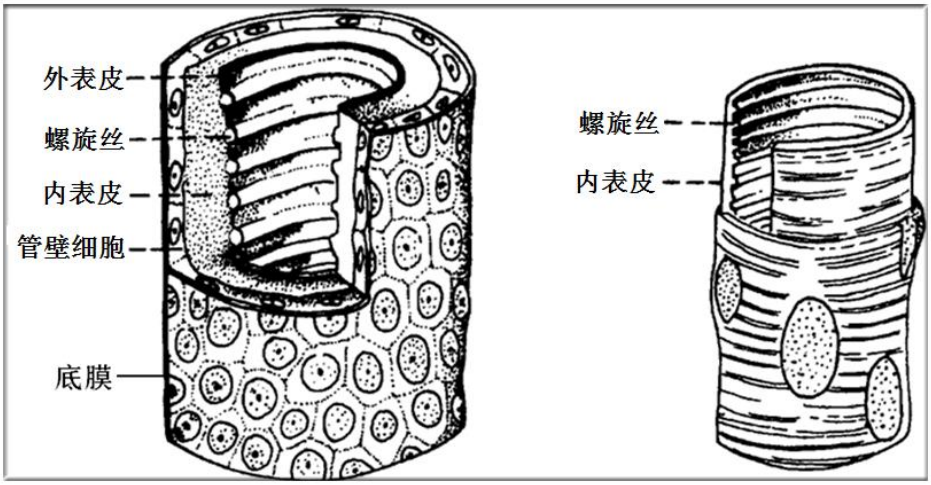


图 昆虫气管的基本结构（仿 Weber）
左：靠近气门的气管；右：气管分支

二、气管分布和排列

昆虫的气管与神经相似，分布到虫体的每一个角落，因每个角落都需要氧气。昆虫的气管在虫体内的分布和排列有一定的规律。

1、气门气管（spiracular trachea）：从气门延伸如虫体内，到分枝前的一小段。由比分出三条主要分支。

（1）背气管（dorsal trachea）：分布到背肌和背血管。

（2）内脏气管（visceral trachea）：分布到消化道壁、生殖器官和脂肪体等。

（3）腹气管（ventral trachea）：分布到腹壁肌和腹神经索。

2、纵干：联接各体节气管的气管。

（1）侧纵干：用于联接所有的气门气管 ，构成气体的主要通道。

（2）背纵干：联接各节的背气管。

（3）腹纵干：联接各节的腹气管。

（4）内脏纵干：联接内脏气管。

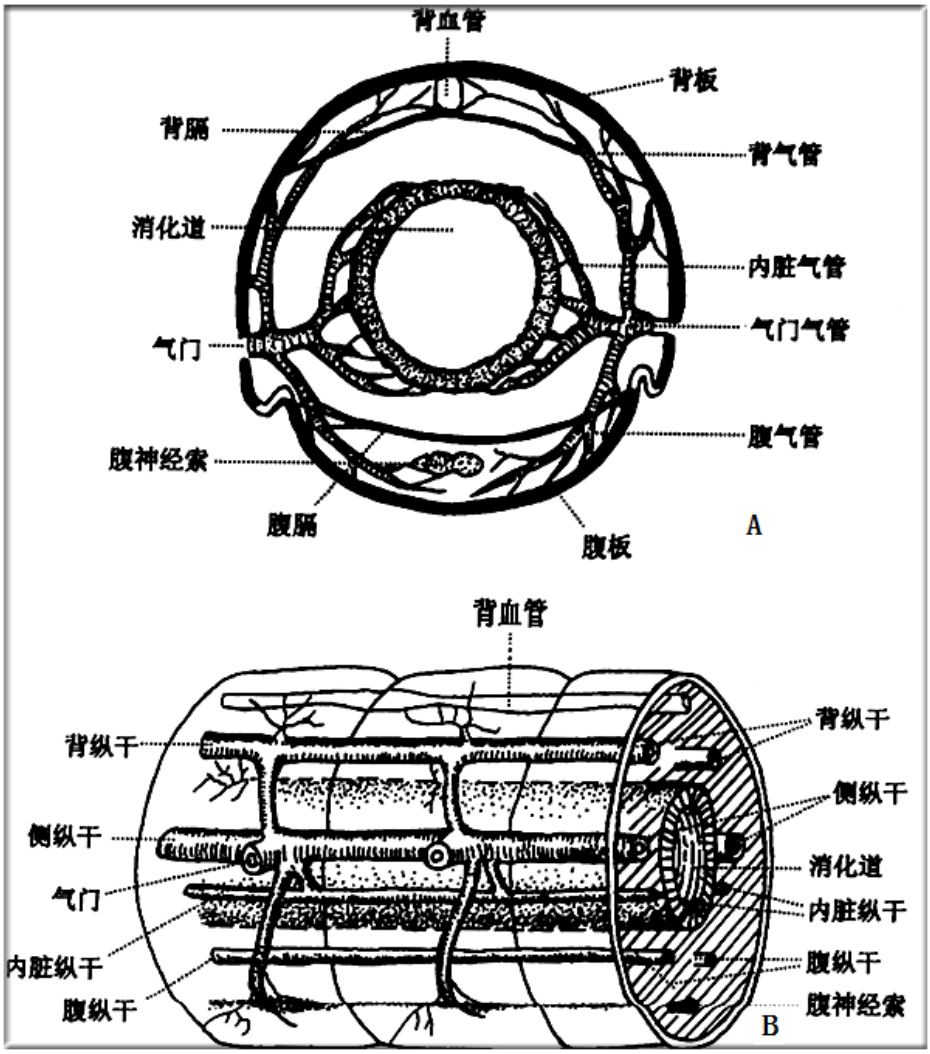


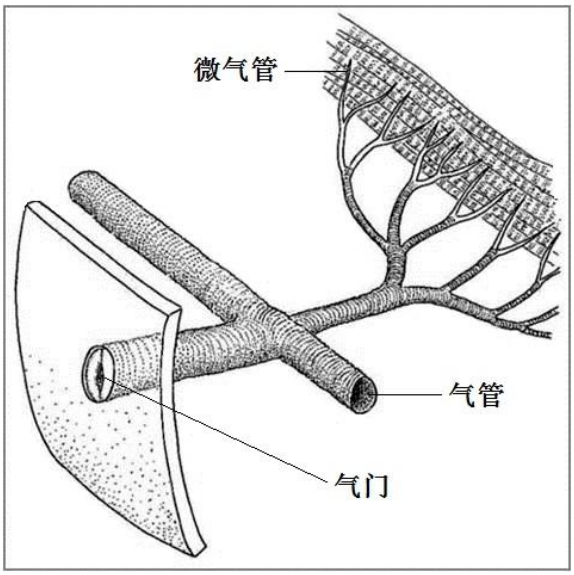
图 昆虫气管分布模式图（仿 Snodgrass）

A. 体躯横切面，示体节的气管分布；B. 体躯侧面透视，示气管干

三、微气管和气囊

（一）微气管

1、微气管的概念



气管由粗到细进行分支，最后分支成直径为 2~5 μm 的细管时，伸入一个掌状的端细胞，然后由端细胞再形成一组直径在 1 μm 以下、末端封闭的微管，伸入组织内或细胞间，即微气管（tracheole）。微气管直径一般为 0.1~0.2 μm，是气管系统的最小分支，光镜看不到，只有电镜才能看到。

2、微气管的结构特点

微气管不具管壁细胞，仅为表皮层组成的管道，内壁也有螺旋丝，且内部充满液体。

微气管与气管的不同，虫体脱皮时，微气管不参与脱皮过程。

3、微气管的功能

将 O_2 扩散到各组织或细胞内，集中 CO_2 排出体外。

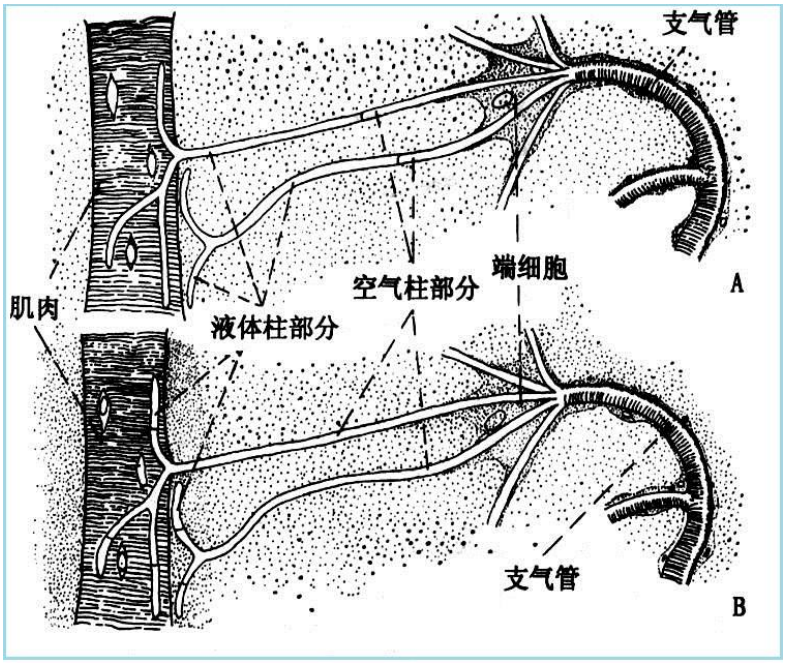


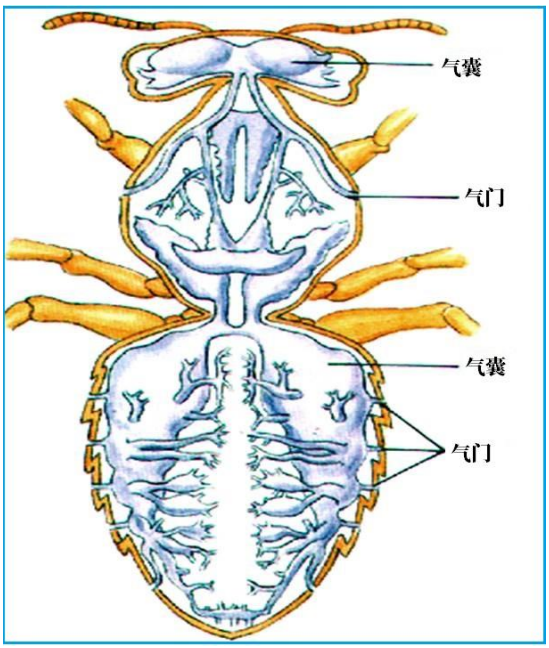
图 微气管末端内液体和空气柱移动情况（仿 Wigglesworth）

A. 静止状态； B. 运动状态

（二）气囊

1、气囊的概念

气囊（air sac）是气管局部膨大成囊状，可被压缩的部分。有翅亚纲的成虫大都有气囊。



2、气囊的功能

保证气管进行通风作用：这是气囊的主要功能。当昆虫体躯收缩时，气囊被压缩或压扁，气体排出；当体躯伸展时，气囊因本身的弹性而扩大并充满气体。

增加浮力作用：如飞行昆虫或水栖昆虫。

促进血液循环：气囊的伸缩

对内部器官发挥正常功能有重要作用：气囊可使取食后的前肠或中肠有膨大扩展的部位，也可占据某些器官退化或缩小而空出的位置。

四、气门及其开闭机制

气门（spiracle）是体壁内陷形成气管所留下的陷口。不同的昆虫种类，因生活环境和其习性的不同，气门的数目、位置、结构等均发生相应的变化。

（一）气门的位置与数目

1、气门存在的位置

昆虫的气门主要分布在昆虫体躯的胸部和腹部，胸部一般有 2 对气门，多位于侧板上，有的前移到各该节的前沿；腹部一般有 8 对气门，位于第 1~8 腹节的侧膜上，但有些昆虫的气门常发生一定的变化，如鞘翅目昆虫的气门在腹板上，半翅目昆虫的气门在背板上。

2、气门数目的数量

理论上昆虫每一体节应有 1 对气门，但实际上最多只有 14 对。大多数昆虫有 10 对气门，其中胸部 2 对，腹部 8 对，且在 1~8 腹节上。有些昆虫，气门减少或消失，或一部分气门变成无效的或封闭的。

3、气门式

气门式是指气门在体躯各节上的分布方式。农业昆虫的幼虫分类时，气门式是分类指标之一。根据现代各类昆虫的气门数目，气门式可归纳出下列几种型式：

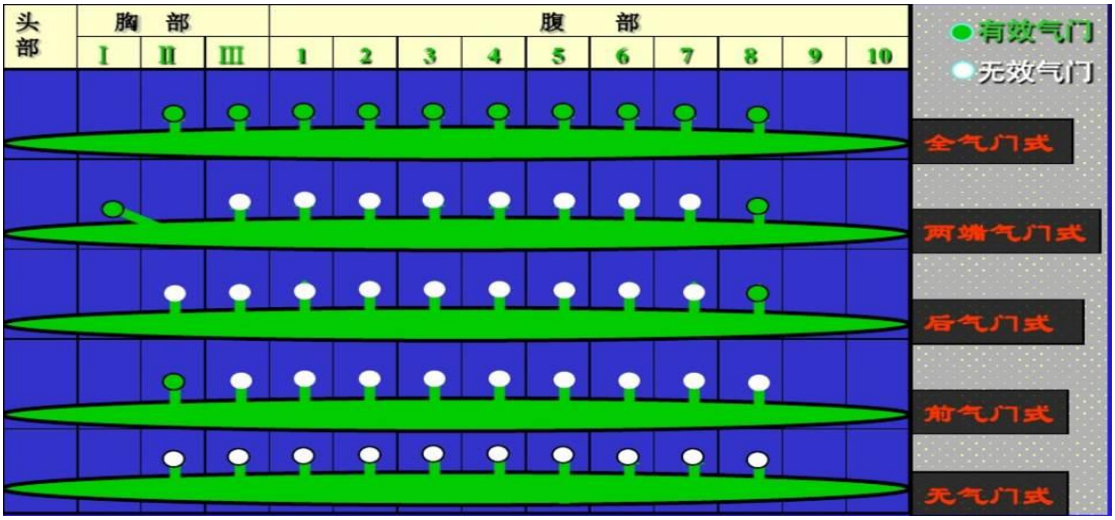


表　昆虫气门的气门式比较

气门型式		气门对数	位置	代表昆虫
多气门型	全气门式	10	中、后胸，腹 1~8 节各 1 对	蝗虫
	周气门式	9	前胸 1 对（中胸前移的），腹 1~8 节各 1 对（后胸气门封闭了）	鳞翅目幼虫
	半气门式	8	前胸 1 对（中胸前移的），腹部 7 对	双翅目蓚蚊科幼虫
寡气门型	两端气门式	2	前胸 1 对，第 8 腹节 1 对	家蝇幼虫
	后气门式	1	腹部最后节	孑孓
	前气门式	1	前胸	蚊蛹
无气门型	无气门式	0	无有效气门，或有气门但已封闭	部分水生或内寄生昆虫的幼虫、双翅目摇蚊幼虫

（二）气门的结构

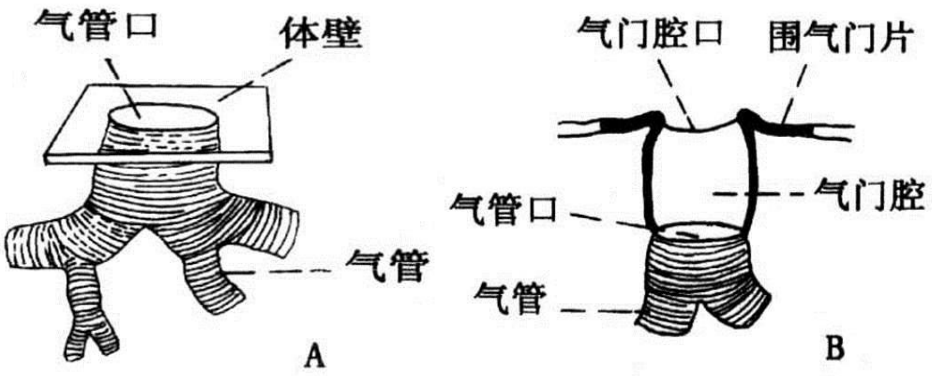


图 昆虫气门的结构（仿 Snodgrass）
A.无气门腔气门；B. 有气门腔气门

1、无开闭机构

最简单的气门是无翅亚纲昆虫胸部的气门，该气门仅是气管在体壁上的一个开口，称气管口，是体壁内陷形成气管后留下的原始孔，没有特化，没有控制管口大小的结构。

2、有开闭机构

绝大多数昆虫的原始气管口已陷入体壁再度内陷的气门腔内，腔的外口称气门腔口，气门腔口常围以一块特别硬化的骨片，称围气门片。具有气门腔的气门，常有开闭机构，以控制气体的进出、限制水分的过分蒸发。

气门的开闭机构变异较大，同一种昆虫胸、腹部气门也常不同。可分为外闭式气门和内闭式气门两类。

（1）外闭式气门

许多昆虫的胸部气门属于外闭式，如蝗虫、半翅目、蜚蠊、蜜蜂、龙虱等。

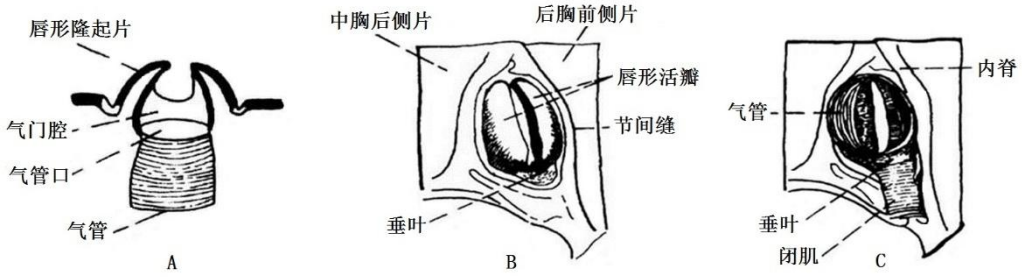


图 外闭式气门的构造（仿 Snodgrass）

A.外闭式气门；B~C.蝗虫外闭式气门外面观和内面观

开闭机构的构造如下：

唇形活瓣：一对，卵圆形，基部相联，包围在气门腔口的四周，可以相对启合，但实质上是围气门片的活动。

垂叶：是位于活瓣基部的一块骨片。

闭肌：下端连于基节窝边缘一个突起上，上端连接于垂叶上。当闭肌收缩时，将垂叶下拉，两片活瓣闭合；当闭肌松弛时，活瓣由于垂叶本身的弹性而张开。

外闭式气门关闭的是气门腔口。

（2）内闭式气门

许多昆虫的腹部气门多属此种，如鳞翅目幼虫的腹部气门。

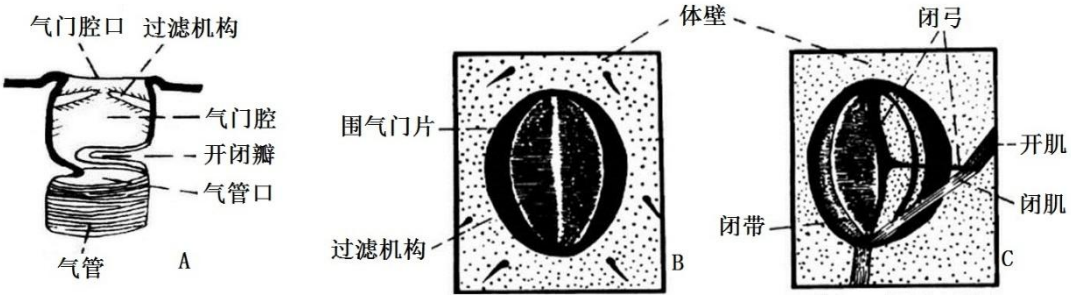


图 内闭式气门的构造（仿 Snodgrass and 管致和等）

A.内闭式气门；B~C. 家蚕幼虫内闭式气门外面观和内面观

气门腔口无活动的活瓣装置，但具有过滤机构，即两排刷状的密生细毛，称筛板。陆生昆虫的筛板可用来防止尘灰、细菌、雨水的侵入；水栖昆虫的则可防止水的侵入。

内闭式气门的开闭机构形式很多，一般有 3 部分组成：

闭弓：一部分气门腔壁硬化形成的构造，新月形、半圆形或柄状。

闭带：闭弓相对一面的气门腔壁特化形成的柔韧的带状构造，可由闭弓牵动。

闭肌：有的还有开肌，闭弓两端的肌肉，控制闭带的活动。当闭肌收缩时，牵动闭带推向闭弓而将气管口遮闭，当闭肌松驰时，由于闭弓的弹性或开肌的收缩，将闭带拉开，气管口开启。

内闭式气门关闭的不是气门腔口，而是气管口。

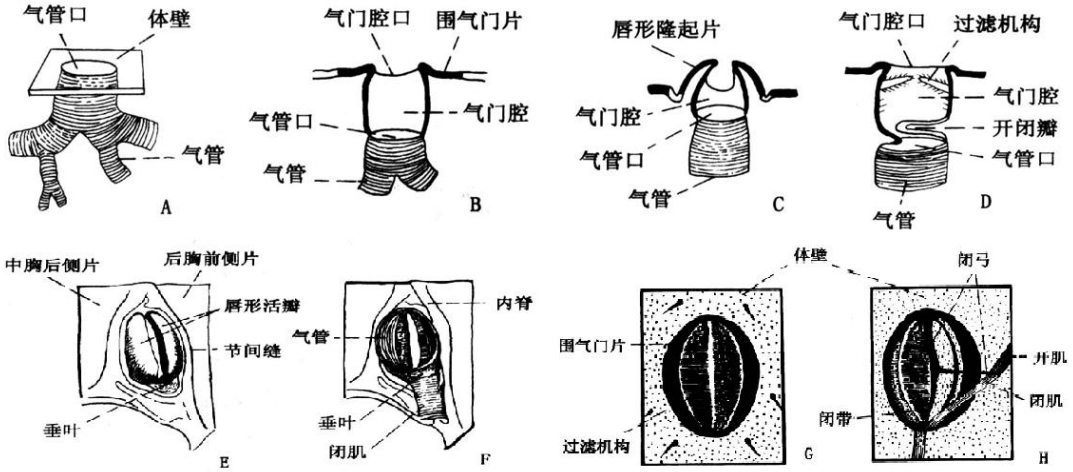


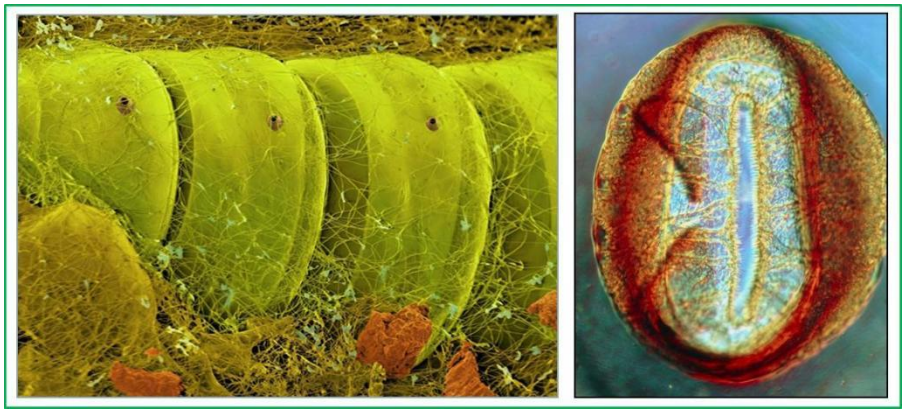
图　昆虫气门的构造（A~F 仿 Snodgrass，G~H 仿管致和等）

A.无气门腔气门；B. 有气门腔气门；C.外闭式气门；D.内闭式气门；

E~F.蝗虫外闭式气门外面观和内面观；G~H.家蚕幼虫内闭式气门外面观和内面观

（三）气门的功能

气门是气管在体壁上的开口，因此是气体交换的主要通道。气门具有开闭机构，可防止外界异物的侵入。气门也可限制水分的过分蒸散，因为昆虫代谢产物 CO_2 通过气门周期性向外排出，只有气门腔内 CO_2 达到一定浓度时，气门才会打开排出 CO_2，这种暴发性排除 CO_2 的机制，是昆虫保水的一个重要适应性。



第二节 气管系统的呼吸机制和控制

绝大多数陆栖昆虫的呼吸方式为气门和气管的呼吸，依靠气管系统按气体扩散规律和气管的通风作用，使体内各组织直接吸取大气中的 O_2 和排除 CO_2 和 H_2O。

一、呼吸机制

昆虫的气管呼吸包括物理和化学两个步骤：

（一）物理过程

将空气中的氧气输送入虫体各组织中去，同时排出新陈代射产生的 CO_2 和水。

1、O_2 的吸入

昆虫吸 O_2 主要通过扩散作用和通风作用来完成。

（1）扩散作用

依靠浓度梯度、大气压力进行，在昆虫体内完成，属于被动吸氧。体躯较小或行动缓慢的昆虫主要以此方式进行 O_2 吸入。

支气管与微气管中的空气运送到组织和细胞也是靠扩散作用完成。微气管的末端常充满液体，当组织活动时（如肌肉收缩），代谢的产物增多（如乳酸），增加了血液的渗透压，微气管末端内的液体向外渗入组织，气管内的气体随着到达微气管的末端，而向组织内扩散，进行气体交换，新陈代谢的产物被消化消失以后血液的渗透压恢复原状，微气管的末梢又充满液体。

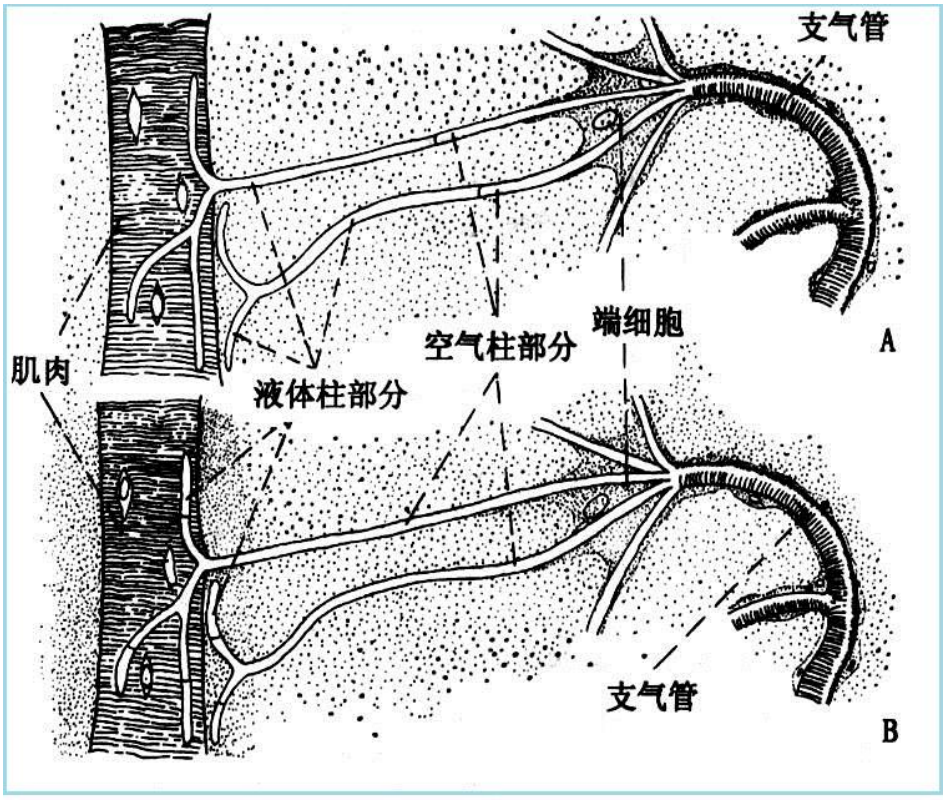


图 微气管末端内液体和空气柱移动情况（仿 Wigglesworth）

A. 静止状态； B. 运动状态

（2）通风作用

靠气流的压力梯度进行，主要靠腹部的伸缩运动、气管的弹性、气门的开闭机构、气囊（风箱作用）等来完成，属于主动吸氧。通风作用是较大气管气体交换的主要方式。行动活泼和飞行的种类主要以此方式进行 O_2 吸入，因为这类昆虫的新陈代谢率较高、耗氧量大，除去扩散作用外，还要有机械的通风作用才能保证 O_2 供应。

昆虫体躯的收缩运动是产生通风作用的主要原因，如鞘翅目、半翅目等昆虫的背板运动，蝗虫等的背板和腹板同时运动，鳞翅目和脉翅目等昆虫的左右上下压缩运动，蜜蜂和双翅目等昆虫的沿腹部长轴的伸缩运动，这种体躯收缩运动被称为呼吸运动。

2、CO_2 的排出

昆虫代谢产生的 CO_2 的排出主要通过扩散作用完成，包括气管、气囊的通风作用，大部分的 CO_2 以此方式被排出；体壁（主要是软体昆虫）、节间膜的渗透作用，该方式大约排出 CO_2 的 10%~25%。

（二）化学过程

即在细胞内进行的呼吸代谢，虫体内所有细胞和呼吸组织进行的无氧及有氧代谢产生 CO_2、

水、三磷酸腺苷（ATP） 等贮能化合物以及热能。

昆虫的呼吸代谢属于能量代谢，昆虫通过呼吸产生虫体生命活动所需的各种能量。呼吸代谢过程中所需要的重要能源物质包括糖类和脂肪，糖类中主要是海藻糖、糖元、葡萄糖，其次为果糖、甘露糖、半乳糖、蔗糖等。能量的获取主要集中在三个途径：糖酵解过程中 1 克分子葡萄糖分解净得 2 个 ATP（糖酵解的最终产生不是乳酸，而是 α~磷酸甘油酯和丙酮酸），三羧酸循环中 1 克分子葡萄糖分解净得 38 个 ATP，α~磷酸甘油酯循环提供的能量要比三羧酸循环快 50~100 倍。能量的转移主要表现在 ATP 分解为 ADP 过程中释放 9 000 卡能量，继续分解为 AMP 释放 6 500 卡能量。

昆虫在呼吸过程中释出的 CO_2 和消耗的氧的体积比（CO_2/O_2）称为呼吸系数，也称呼吸商（respiratory quotient，RQ）。当代谢物被完全氧化时，RQ 的数值常能表示代谢物的性质，即根据 RQ 可推测所利用的燃料化合物，RQ=1，用糖类作燃料；RQ<1，主要以脂肪或蛋白质为燃料，RQ=0.8 为蛋白质，RQ=0.7 为脂肪；RQ>1 则用淀粉作燃料。

呼吸代谢作为昆虫重要的生命活动形式，主要反映昆虫最基本的生理特征，既受体内生理活动制约，也受外界环境影响，如温度、湿度、光照强度、体重和饥饿程度等因素。昆虫呼吸代谢的耗氧情况常用呼吸代谢率表示。呼吸代谢率是指昆虫单位体重在单位时间内的耗氧量，一般虫体越小呼吸代谢率越大，故昆虫越小越易被杀死；昆虫活动时呼吸代谢率＞静禁止时呼吸代谢率；成虫期呼吸代谢率＞幼虫期＞预蛹期＜蛹期；昆虫滞育期和越冬期呼吸代谢率＜生长发育期的呼吸代谢率。

二、气门开闭的调控

昆虫的气管呼吸，最终在气门处与外界进行气体交换，因此气门开闭的调控是非常重要的。CO_2 和 O_2 的浓度、温度、光照条件等影响着气门的开闭。

1、气管内 CO_2 和 O_2 的浓度

一般来讲，气管内 CO_2 的浓度达到临界点时，气门开启，如蝗虫气管 CO_2 的浓度临界点为 6.5%，气门开启后使 CO_2 浓度降到 3%；气管内 O_2 的浓度达到一定值时，气门关闭，如蝗虫气管 O_2 的浓度达到 18%时，气门便会关闭。

当 O_2 被消耗逐渐减少到 3.5%左右时便维持此状态，此时 CO_2 的浓度继续增加，当达到临界点时，气门再次开启。CO_2 的周期性间歇式暴发释放，既保障类气体交换的正常进行，又减少了水分的散失。

2、环境中 CO_2 和 O_2 的浓度

CO_2 浓度为 0.2%~25%、O_2 浓度低于 20%时，能促进昆虫的呼吸作用，气门开闭的频率会加快。

3、温度

一般来说，昆虫的呼吸率在低温时，比较低，随着温度的升高而迅速增高，当接近致死温度范围时急剧下降，即在 54℃之下，随温度的升高，气门开启频率加快。

4、光照

光线通过昆虫的视觉影响昆虫的呼吸水平，光照度降低，气门开启频率降低。

第三节 昆虫的其它适应性呼吸方式

昆虫的呼吸方式依昆虫的体躯结构、生活环境、习性、虫期等的不同而不同，除主要的气管呼吸外，还有以下几种方式。

一、体壁呼吸

有的昆虫或昆虫的某一虫期无气管系统或仅有不完整的气管系统，气体交换是直接通过体壁进行的。如弹尾目的多数种类无气管系统，内寄生性昆虫的幼虫虽有气管网但无气门，大多数水生昆虫，昆虫的卵等。就是具备完整气管系统和气门的陆栖昆虫，一部分 CO_2 也是经由体壁薄膜

排出体外的。

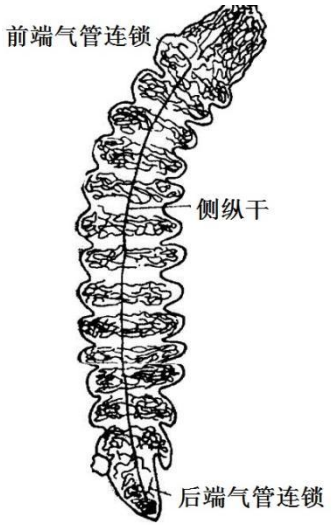
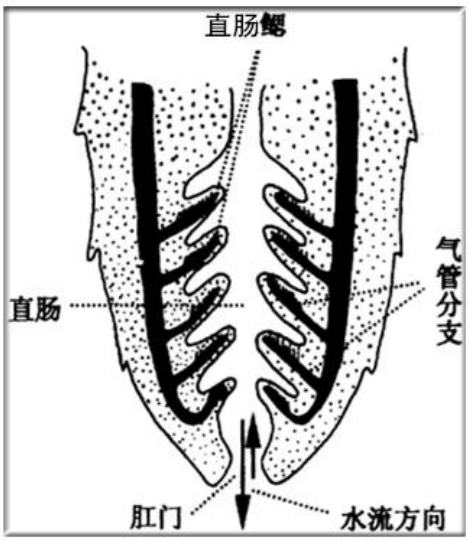


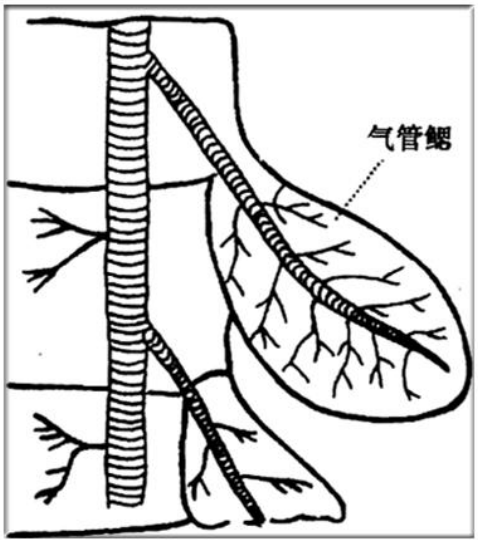
图 姬蜂（Maerocentrus）1 龄幼虫体壁下的气管网（仿 Parker）

二、气管鳃呼吸

体壁向外突出的叶片状或丝状结构，其中密布气管分支。主要指水生昆虫，包括气管鳃、直肠鳃、尾鳃。如蜉蝣目、蜻蜓目等的稚虫。这类昆虫一般除了用气管鳃呼吸外还用体壁呼吸。



直肠鳃



气管鳃

三、气泡和气膜呼吸

水生昆虫的一种特殊呼吸方式，又称为“物理性鳃呼吸”。如仰泳蝽（*Notonectidae* sp.）等水栖昆虫的腹面有一层疏水性毛，当潜入水中时，毛间可携带一层空气；龙虱（*Dytiscidae* sp.）在鞘翅和腹部背板间可贮存相当量的空气或是在腹部顶端携带一个气泡（贮气囊）。“物理鳃”可使这些昆虫在水中生存 6h（仰泳蝽）至 36h（龙虱），当“物理鳃”中 O_2 用完时，再游出水面，通过前翅轻轻抖动，把体内带 CO_2 的废气排出，利用“物理鳃”的收缩压力，从空气中吸收新鲜空气，再潜入水中生活。




知识卡片：龙虱的食用价值



龙虱属水生昆虫，为龙虱科各大小种属的通称，它有一个庞大的家族，仅在我国就有约 160 种，而日本吸盘龙虱是个体最大的一种龙虱。龙虱因味美有营养，又具有较高药用价值而受人们喜爱。

食用：据现代医学研究表明，常吃龙虱对降低胆固醇、防治高血压、肥胖症、肾炎等有良好的效果。龙虱可食部超过 80%，除鲜吃外，还可以成粉剂、浸剂（如龙虱酒），丸剂等食疗食品。

食龙虱到梧州。广西梧州的龙虱制作已有几百年历史，是梧州人的家常小菜，因梧州环境污染不大，所以龙虱能无污染地生长。

药用：龙虱异名水鳖虫（见《江苏中药名实考》）、射尿龟、尿缸贼（见《陆川本草》）、水龟子（见《中药志》）。龙虱有滋阴补肾等功效，对医治小儿遗尿、老年人夜尿频多以及肾气亏损、疳积等均有较好效果。全年均可捕捉龙虱，捕得后，用沸水烫死，晒干。作为中药的龙虱质松脆，气腥，味微咸。

四、内寄生昆虫的呼吸方式

与水栖昆虫类的呼吸方式相似，如内寄生的膜翅目、双翅目及捻翅目昆虫。其中无气门型昆虫，直接通过体壁与寄主血液或组织液进行气体交换；后端气门或两端气门型昆虫，气门直接从空气中呼吸 O_2，供代谢使用；寡气门式昆虫的气门则伸入寄主的气管内呼吸氧气。


牛皮蝇


牛皮蝇

第四节 杀虫剂与昆虫呼吸系统的关系

一、呼吸系统是杀虫剂重要的作用位点

气体药剂如氯化苦、磷化氢及溴甲烷等可以在昆虫呼吸时随空气进入气门，沿着昆虫的气管系统最后到达微气管而产生毒效；敌敌畏等挥发的气体由气门进入虫体的气管系统，由微气管而进入血液，到达神经系统产生毒效；一般以喷雾起触杀作用的杀虫剂，靠湿润展布能力进入气门，与从表皮进入情况相似；矿物油乳剂由于有较强的穿透性能，由气门进入虫体较一般乳剂更为容易，并且进入气管后产生堵塞作用，阻碍气体的交换，使害虫窒息而死。

二、杀虫剂对呼吸系统的影响

1、影响呼吸商

如有机磷和除虫菊酯类神经毒剂，中毒初期吸 O_2 量增加 RQ 值减小；麻痹阶段吸 O_2 量剧减 RQ 增大。

2、抑制作用呼吸酶活性

熏蒸剂如溴甲烷、氯化苦以及细胞毒剂氢化物等对呼吸酶有抑制作用。

3、影响呼吸效率

杀虫剂中的许多助剂可堵塞气门，有的抑制呼吸，有的可刺激气门长期开放，阻碍气体的交换，使害虫窒息而死。

三、呼吸与杀虫效果

1、呼吸代谢率越高，防虫效果越好

昆虫为变温动物，在适温区内代谢过程中的酶触反应随温度提高而增加，气门开启的频率加快，毒物进入虫体的量增多，因此较高温时昆虫中毒机会较大，所以在较高温度下应用杀虫剂效果好。

2、呼吸代谢物的积累量影响药效

呼吸代谢物如乳酸和 CO_2 积累越多，呼吸速率越强，杀虫剂的药效越好。

3、环境中气体组成影响药效

昆虫的气门的开闭是由化学刺激及神经冲动来控制气门肌实现的。CO_2 有助于刺激气门肌的活动，使气门开启。因此，在使用熏蒸剂防治储粮害虫时，在熏蒸气体中混入 CO_2 可使气体药剂更容易进入虫体，从而发挥更好的药效。

课外作业：

1、图示昆虫气管系统的基本构造。

2、简叙昆虫气管系统呼吸机制、部位及气体交换过程。

第十六章　昆虫的肌肉系统

肌肉系统（muscular system）是动物（包括昆虫）的动力系统，动物只有通过肌肉的收缩与舒张才能完成其各种生命活动（包括内脏的蠕动）和行为，昆虫的肌肉还具有维持昆虫的基本形态的作用。

昆虫的一切活动和脊椎动物一样，也是由神经的控制和调节，使肌肉收缩产生外部表现，但昆虫肌肉和脊椎动物相比有两个特点：肌纤维两端直接着生在表皮或表皮内突上，而无真正的肌腱；大部分肌肉均属于横纹肌，结构上基本上与脊椎动物的骨骼肌相似。

知识卡片~~肌腱



肌腱是肌腹两端的索状或膜状致密结缔组织，便于肌肉附着和固定；是弹性小、寡血管的组织，用于传导肌腹收缩所产生的力，牵引骨骼使之产生运动。一块肌肉的肌腱分附在两块或两块以上的不同骨上，是由于肌腱的牵引作用才能使肌肉的收缩带动不同骨的运动。肌腱本身不具有收缩能力，但具有很强的耐压抗张力和抗摩擦的能力。人体中最大的肌腱是链接腓骨伸长肌和足跟骨的跟腱。

每一块骨骼肌都分成肌腹和肌腱两部分，肌腹由肌纤维构成，色红质软，有收缩能力，肌腱由致密结缔组织构成，色白较硬，无收缩性。肌腱把骨骼肌附着于骨骼。长肌的肌腱多呈圆索状，阔肌的肌腱阔而薄，呈膜状，又叫腱膜。

腱鞘炎、肌腱炎和腱鞘囊肿都是运动系统慢性疾病，常见于手工操作者、运动员和家庭妇女等。肌腱和腱鞘是人体运动系统中的二种重要结构，二者之间的关节犹如剑和鞘 。正常生理情况下，腱鞘除保证肌腱有效滑动外，还能分泌少量滑液营养肌腱。

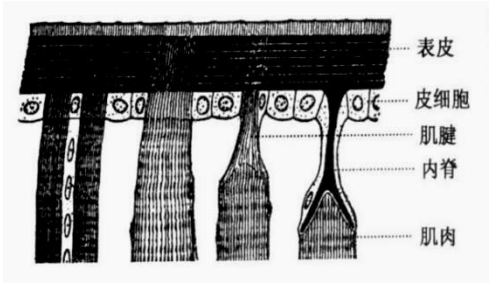
第一节 昆虫肌肉的起源和类型

一、肌肉的来源

昆虫肌肉来源于中胚层。在胚胎发育过程中，当体腔囊开始扩大互相融合成整个体腔时，囊壁细胞分别在外胚层下形成（即腹壁）形成体壁肌，在内胚层外面（即背壁）形成内脏肌。

二、肌肉与外骨骼的连接方式

昆虫的肌肉大多属于体壁肌，至少有一端连接在体壁上。体壁肌与体壁的连接方式主要有以下 3 种情况：



1、肌肉直接联在皮细胞层下面

这是比较原始的状态。

2、肌纤维与肌小腱联接

肌小腱是皮细胞特化成的表皮质纤维，大型的肌小腱称肌腱。一般着生于附肢的基部，用以附着强大的肌肉，如蝗虫的上颚肌腱。

3、肌肉联接于体壁内脊上

体壁内陷成内脊或内突时，肌肉则联接其上。

思考与讨论：

昆虫肌肉有肌腱吗？昆虫肌腱与脊椎动物的肌腱有何不同？_____。

三、肌肉的类型

昆虫肌肉按着生部位和作用范围可分为体壁肌（skeletal muscle）和内脏肌（visceral muscle）。

（一）体壁肌

着生于体壁下面，或体壁的内突上，常按体躯的自然分节而分节，包括各种骨骼肌、翅肌、足肌（附肢肌）等。其功能是司体节、附肢及翅的运动。

由于所有节肢动物属于外骨骼动物，所以昆虫的体壁肌相当于高等动物的骨骼肌。

体壁肌按肌肉收缩的基本单位~~肌原纤维的形状和排列方式，分为管状肌（tubular muscle）、束状肌（close~packed muscle）和纤维状肌（fibrillar muscle）。

表 1　三种类型体壁肌的比较

肌肉类型	形状	肌原纤维	肌膜	肌浆	细胞核	线粒体
管状肌	管状	放射状排列在肌纤维的四周	明显	位于中央，纵向排列	位于中央，纵列在肌浆轴内	放射状排列
束状肌	束状	位于肌纤维的中央	明显	位于外周的肌膜下方	位于外周	位于肌纤维的中央
纤维状肌	纤维状	较粗大，由气管的细支联成疏松的多角形束	不明显	由气管的细支联成疏松的多角形束	细胞核位于肌原纤维之间不易分辨	线粒体显著，卵圆形，分布于肌原纤维之间

肌浆：是肌纤维的细胞质。根据肌浆层的厚薄，束状肌又分为厚肌浆束状肌和薄肌浆束状肌。

（二）内脏肌

主要指包围在内脏器官外面的肌肉，往往混在结缔组织内（膈膜、嗉囊壁、卵巢外围膜）。有的是排列整齐的纵肌或环肌，如包围在消化道肠壁细胞外的肌肉；有的则是排列不规则的网状肌肉层，如分布在嗉囊壁及卵巢管膜外的肌肉。其功能是司内脏器官的伸缩和蠕动。

第二节 昆虫肌肉的组织结构

昆虫的肌肉多属于横纹肌，与高等动物的肌肉束相似，每束肌肉由许多平行的肌纤维（肌细胞）组成。

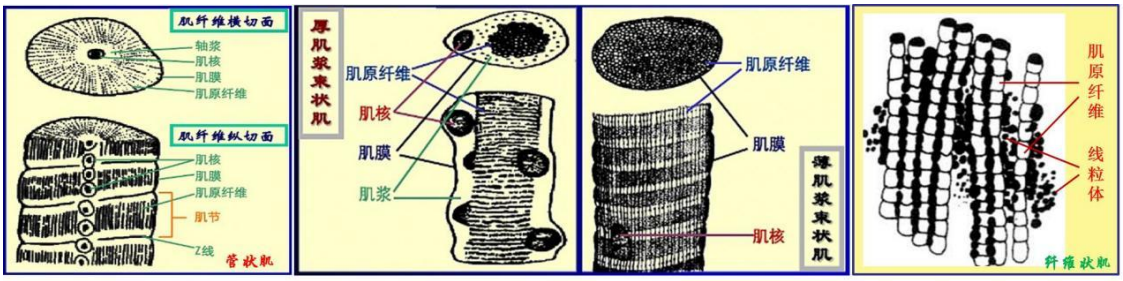


图　体壁肌的组织机构

一、肌纤维（肌细胞）

肌肉是肌细胞的总称，肌肉运动就是肌细胞活动的表现。因肌细胞呈细长的纤维状，所以又称肌纤维（muscle fiber）。

1、肌纤维的构造

肌纤维是一个大而长型的多核细胞，其组织结构包括以下 4 个部分。

（1）肌膜

是包围整个肌纤维的外膜，由细胞膜转化而来，具有兴奋性，可接受并传递神经脉冲，其上有微气管分布，常垂直内陷形成横管系统。

（2）肌原纤维

肌肉收缩的基本单位，肌纤维特有的功能细胞器；由粗、细两种蛋白纤丝与肌纤维长轴平行排列聚合组成。

（3）肌质

即肌纤维的细胞质，或称肌浆，内含线粒体和肌内膜系统。

线粒体在肌原纤维间排列整齐，大型，又称肌粒，是肌原纤维收缩时 ATP 的直接供应者。线粒体附近还有穿过肌膜的微气管，为线粒体氧化代谢提供充足的氧气。

（4）细胞核

即肌核，昆虫的内脏肌通常是单核的，而体壁肌多数是多核的。

2、肌内膜系统

主要包括肌质网和横管系统，两者相连接，是贮存、释放、再摄取启动肌丝收缩离子的主要场所。

肌质网：分布在肌原纤维之间，由内质网分化而来，为纵行的管状网络，也可称为纵管系统。

横管系统：肌膜垂直内陷分化而成的许多横向小管，也称为 T 管系统。

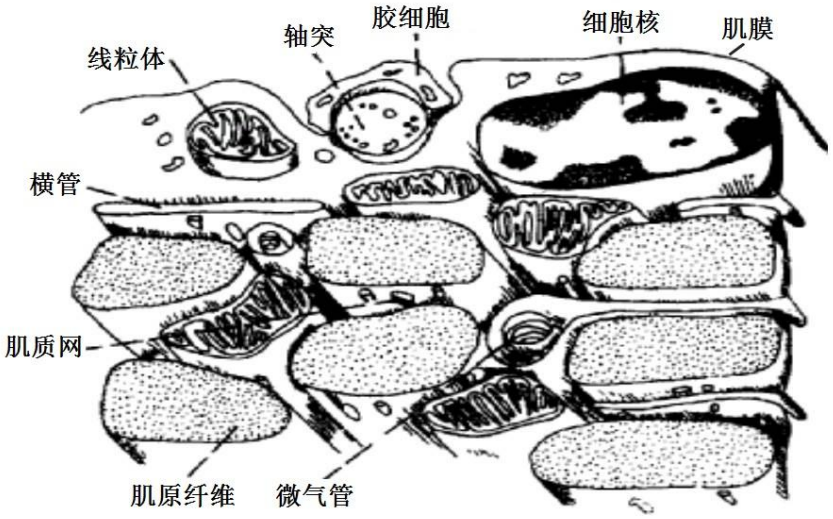


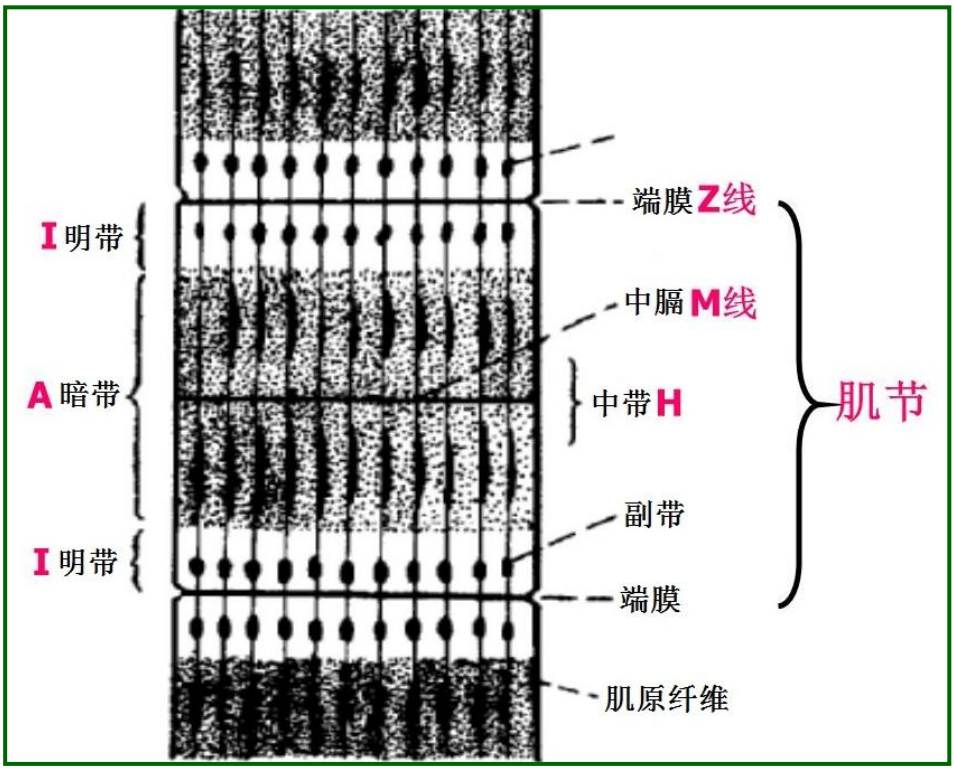
图 肌纤维的构造

二、肌原纤维的超微结构

因为肌原纤维是由粗、细两种蛋白纤丝与肌纤维长轴平行排列聚合组成的，所以在偏光显微镜下肌原纤维呈现成明暗相间的带状构造，使整个肌纤维呈现分段现象，因此昆虫的肌纤维也称横纹肌。

（一）光学显微镜下的结构

每根肌原纤维由几百个较宽的暗带（A 带）和明带（I 带）组成。



1、暗带（anisotropic，A 带）

肌原纤维上排有粗、细两种肌纤丝，密度大、折光系数高的、在光学显微镜下发暗的部分肌原纤维叫 A 带。A 带中粗、细两种肌纤丝往往具有一定的数量比。

H 带（中带）：在 A 带中只有粗纤丝，而无细纤丝的区域。

M 线（中隔）：H 带中间有一电子致密的线叫 M 线（中隔）。

2、明带（isotropic，I 带）

肌原纤维上只有细纤丝而无粗纤丝、密度小，折光系数低，在光学镜下发亮的，这部分肌原纤维叫 I 带（明带）。

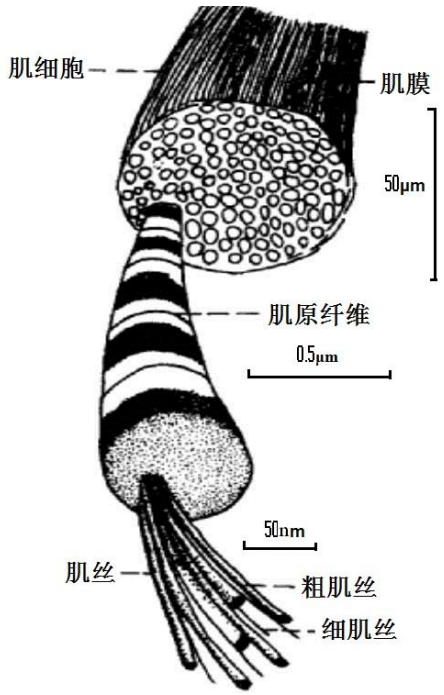
Z 线（Z 膜）：在 I 带中央有一电子致密的线叫 Z 线（Z 膜），也称端膜，肌原纤维就连接在此膜上。

两相邻端膜之间的部分构成肌小节（sarcomere），肌小节是肌纤维收缩的基本单位。每一肌节包括暗带和两端明带的各 1/2 所构成。

有的昆虫在 Z 膜与 A 带之间还有副带（N 带）。

（二）电镜下的结构

电镜下可以观察到组成肌原纤维的两种粗细肌丝，它们形成了可以抽动的收缩体系。



1、粗肌丝

由单一的肌球蛋白（myosin）分子聚合而成，直径 16~22μm，呈蝌蚪状，分头部和尾部两部分。

头部是由 4 条短肽分子链组成的膨突，并有规律地裸露在粗肌丝主干。含有 2 个中心，一个是肌动蛋白结合的中心，能与肌动蛋白结合形成一个以横桥连结的肌动球蛋白；另一个是 ATP 酶活性的中心，它在形成肌动球蛋白横桥时，分子构象发生变化而被激活，水解 ATP，释放能量，从而改变肌动球蛋白横桥的角度。

尾部是一对长肽链构成的 α 螺旋结构，成粗纤维主干。

2、细肌丝

细肌丝主要由肌动蛋白（actin）组成。肌动蛋白有两种形式：单个球状分子的球型肌动蛋白（肌动球蛋白，antomyosin）和肌动球蛋白聚合成串珠状的纤维型肌动蛋白。

细肌丝由两条纤维型肌动蛋白相互缠绕形成，在缠绕的凹槽处，往往还镶嵌有另外两种比较

重要的蛋白质，一种是纤维状原肌球蛋白（tropomyosin），每个原肌球蛋白分子与 7 个肌动蛋白球分子结合，能阻止肌动球蛋白横桥的形成；另一种是椭圆形的肌钙蛋白（troponin），在细肌丝上每隔 7 个肌动蛋白球分子就有 1 个肌钙蛋白，它是一种调节蛋白，作为 Ca^{2+}的受体能与 Ca^{2+}结合改变整个分子构型，使肌动蛋白与肌球蛋白结合形成肌动球蛋白横桥。

第三节 昆虫肌肉收缩的机制与调控

在肌原纤维中，粗肌丝和细肌丝按照一定的方式结合，通过蛋白质的变构作用，引起细肌丝在粗肌丝间滑动，产生肌肉收缩活动。

一、肌肉收缩机理（肌丝滑动学说）

1954 年，Huxley 等利用相差显微镜和干涉显微镜观察肌原纤维和活肌肉纤维，提出了肌丝滑动学说，阐明了肌肉的收缩机理：肌肉的收缩或松弛，是由于肌节长度的变化而引起的，但肌节中 A 带的长度并不发生改变，只是引起了 I 带及 H 区长度的变化。因此，肌肉收缩是由于粗、细两组肌纤丝相对滑动造成的。

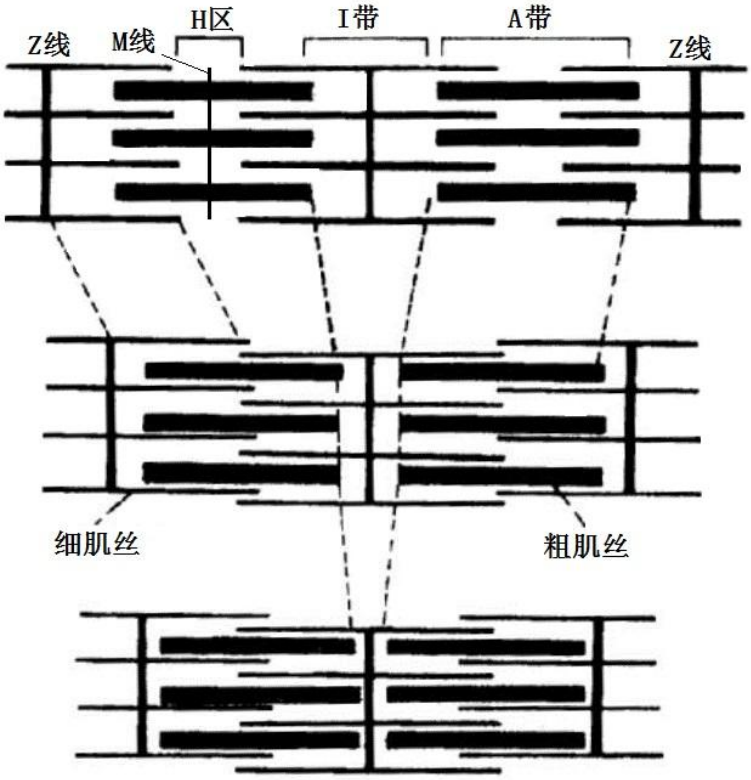


图 昆虫肌肉收缩模式图

具体解释如下：

（1）肌原纤维内具有粗、细两组肌纤丝，它们相互分离，平行排列且与肌原纤维的纵轴平行。

（2）粗纤丝固定在 A 带的 M 线上不能动，两端游离；细纤丝一端固定在 I 带的 Z 膜上不能动，另一端伸向 A 带的 H 区内，呈游离状态，Z 膜与肌膜相连。

（3）肌肉收缩即细纤丝游离的一端沿粗纤丝的纵轴向 H 区滑行，接近 Z 膜，使肌节变短，而细肌丝长度不变。有时细纤丝游离端可穿过 Z 膜进入相邻的肌节，形成超收缩现象。

（4）引起肌丝滑行的动力是肌动球蛋白横桥键角的改变，即肌肉收缩的能量来源是将化学能 ATP 转化为机械能。

知识卡片：相差显微镜和干涉显微镜

相差显微镜（Phase contrast microscope）是荷兰科学家 Zernike 于 1935 年发明的，用于观察未染色标本的显微镜。活细胞和未染色的生物标本，因细胞各部细微结构的折射率和厚度的不同，光波通过时，波长和振幅并不发生变化，仅相位发生变化（振幅差），这种振幅差人眼无法观察。而相差显微镜通过改变这种相位差，并利用光的衍射和干涉现象，把相差变为振幅差来观察活细胞和未染色的标本。相差显微镜和普通显微镜的区别是:用环状光阑代替可变光阑，用带相板的物镜代替普通物镜，并带有一个合轴用的望远镜。相差显微镜具有两个其他显微镜所不具有的功能：①将直射的光（视野中背景光）与经物体衍射的光分开；②将大约一半的波长从相位中除去，使之不能发生相互作用，从而引起强度的变化。

干涉显微镜是把显微镜与光波干涉仪结合起来设计而成的显微镜。来自光源的光经过分光镜后分成两束，一束被参考面反射，另一束被待测物表面反射，两束光最终被分光镜反射汇聚并发生干涉。干涉显微镜采用通过样品内和样品外的相干光束产生干涉的方法，把相位差（或光程差）转换为振幅（光强度）变化，根据干涉图形可分辨出样品中的结构，并可测定样品中一定区域内的相位差或光程差。由于分开光束的方法不同，有不同类型的干涉显微镜，以及用于测定非均匀样品的积分显微镜干涉仪。干涉显微镜主要用于测定活的或未固定的相互分散的细胞或组织的厚度或折射率。

二、肌肉收缩的调控

肌肉是动物机体除神经以外的另一类兴奋性组织，神经组织兴奋的表现是引起冲动的传导，而肌肉组织的兴奋则是收缩。

昆虫肌肉的收缩是由肌膜去极化引起的，这大多由分布在肌膜上的运动神经释放化学递质进行调控。但也有一些肌肉没有神经分布，他们能自发地产生收缩。此外，肌肉的收缩还受到激素、血淋巴的离子组成和机械张力的调控。

（一）神经的控制作用

昆虫肌肉上分布有大量的神经，运动神经元的末端以大量分支与肌纤维膜形成突触联系，并通过神经递质调节肌肉的兴奋。肌肉有的受 1 个运动神经元控制，有的同时受不同神经元的控制。当神经系统将冲动传导给肌肉组织时，就会引起肌肉的兴奋（收缩）。昆虫的肌膜比高等动物的肌膜激应性差，1 个神经肌肉突触只能引起周围小范围肌膜的反应，但昆虫的神经末梢具有大量的分支，并在肌纤维上形成多点式分布，即每条肌纤维都与运动神经末梢形成多个突触联结，运动神经末梢与肌肉的连接点又称运动终板，昆虫肌纤维的兴奋是由分布在其上的许多终板形成的局部兴奋综合而成。昆虫的运动神经元除了在每条肌纤维上形成多个运动终板外，每一运动终板内的神经末梢还产生大量分支，这样，整条肌纤维就形成了一个能同时兴奋的运动单位，以保证对肌纤维的整体控制。

昆虫的运动神经元分为兴奋性和抑制性两种，兴奋性又分快神经、慢神经及一些中间类型，如蝗虫前足基节肌上只有快神经分布，而后足的胫节屈肌上同时有快神经、慢神经及中间类型神经。兴奋性神经释放的递质是 L~谷氨酸，使肌膜产生兴奋；抑制性神经释放的递质是 γ~氨基丁酸，使肌肉不产生兴奋或降低其兴奋性。

（二）其他因子对肌肉活动的调节作用

昆虫肌肉的兴奋性还受到激素、体液化学成分和机械张力的影响，它们不仅影响自发活动的肌肉，也影响神经支配的肌肉。

一些没有神经分布的肌源性收缩肌肉如心肌等，对神经轴突所分泌的神经激素和胺类化合物非常敏感。后肠素（proctodone）能增加后肠肌的活动，同时对骨骼肌和心肌也有促进收缩的作用。

由于肌肉没有类似神经那样的血脑屏障，因而血液中的离子变化会直接影响肌膜的兴奋性。

一些内脏肌和体壁肌中的颉抗肌（对同一器官进行正反作用的两组肌肉中的一组），也可以受拉伸的张力作用，引起肌膜去极化而进行收缩。

知识卡片：后肠素（proctodone）

后肠素，又称后肠灵，美洲蜚蠊体的提取物，能促进肌肉活动，使后肠的纵肌产生缓慢收缩。后来发现这类物质来自心侧体。经过鉴定，确认它是一个 5 肽:H~精~酪~亮~脯~苏~OH。现已能合成，经层析、电泳、药理鉴定，证明合成的后肠灵与自然界存在的作用相同。现在已从 6 个目 8 种昆虫中找到后肠灵，如家蝇、烟草天蛾、飞蝗等。

三、 肌肉的收缩特性

昆虫肌肉完成一次收缩大约分为 3 个阶段，即潜伏期、收缩期和松弛期。

（一）昆虫肌肉的收缩过程

收缩：当神经将冲动传给肌膜时，肌膜接受刺激后产生动作电位，沿膜管系统向内传导，改变肌质网的通透性，使肌质网 Ca^{2+}释放出来：一部分 Ca^{2+}激活肌球蛋白头部 ATP 酶，释放 ATP，供肌肉收缩所需能量；另一部分 Ca^{2+}被细肌丝中的钙肌蛋白吸附，从而引起分子结构的变化，使细肌丝上由原肌球蛋白掩盖的作用部位暴露出来，与粗肌丝的横桥末端的作用点相结合，形成 Ca^{2+}—肌动球蛋白的复合体，细肌丝向粗肌内滑动，产生收缩。按上述方式一个肌节一个肌节地收缩。

松驰：当一次兴奋之后，肌质网内的钙泵将 Ca^{2+}收回肌质网内，Ca^{2+}浓度下降不能水解 ATP，肌动球蛋白分开肌肉松驰。

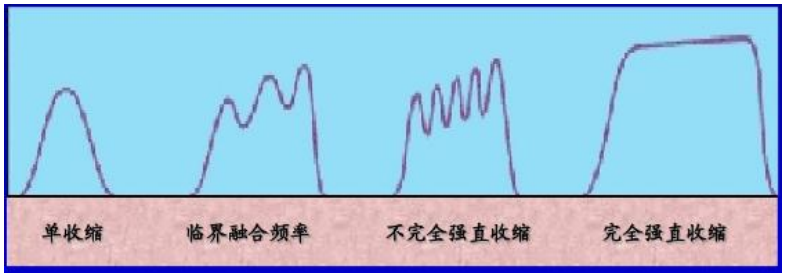
（二）昆虫肌肉收缩的特性

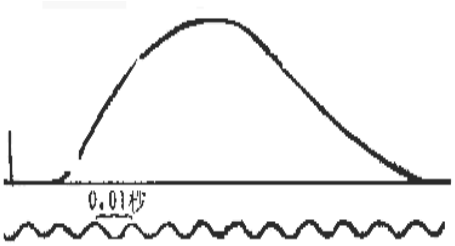
昆虫肌肉收缩的特性与刺激的强度和频率有关。一次刺激或频率较低的连续刺激，只能引起一次单收缩或多次单收缩；而较高频率的刺激则会引起复合收缩。

肌肉接受一次有效刺激所引起的收缩过程，称为单收缩，包括 3 个时期，潜伏期、收缩期和松弛期。

在一次单收缩结束前又接受新的刺激，产生连续收缩的过程，称为复合收缩。

在复合收缩过程中，如果在前一个单收缩的潜伏期或收缩的初期就接受下一次刺激，肌肉不经松弛期而进行的收缩，叫完全紧张性收缩（完全强直收缩）；如果后一次刺激引起的收缩发生在上一次收缩的松弛期，则肌肉收缩后稍有松弛就又进行收缩，此类收缩称不完全紧张性收缩（不完全强直收缩）。





知识拓展

昆虫的肌肉跟脊椎动物的肌肉有什么区别？

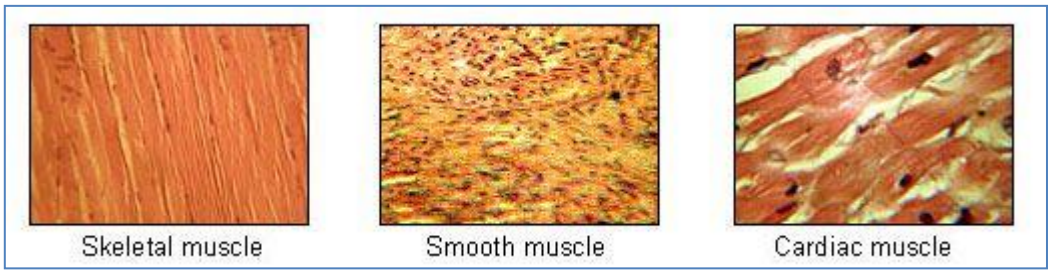
许多昆虫能举起自身体重 20 倍以上的重物，比如犀牛甲虫。



有些则可以跳的很远。



这是因为它们的能量输出相对它们自身质量来说是很高的，输出能量的来源正是肌肉。
那昆虫的肌肉和脊椎动物的有什么区别呢？
脊椎动物既有平滑状的，也有条纹状的。



而昆虫不一样的地方在于，它们所有的肌肉都是条纹状的，体内无真正的平滑肌，但条纹的数量变化很大。这些肌肉细胞聚集在一起成了肌肉纤维，然后才形成功能单位——肌肉。

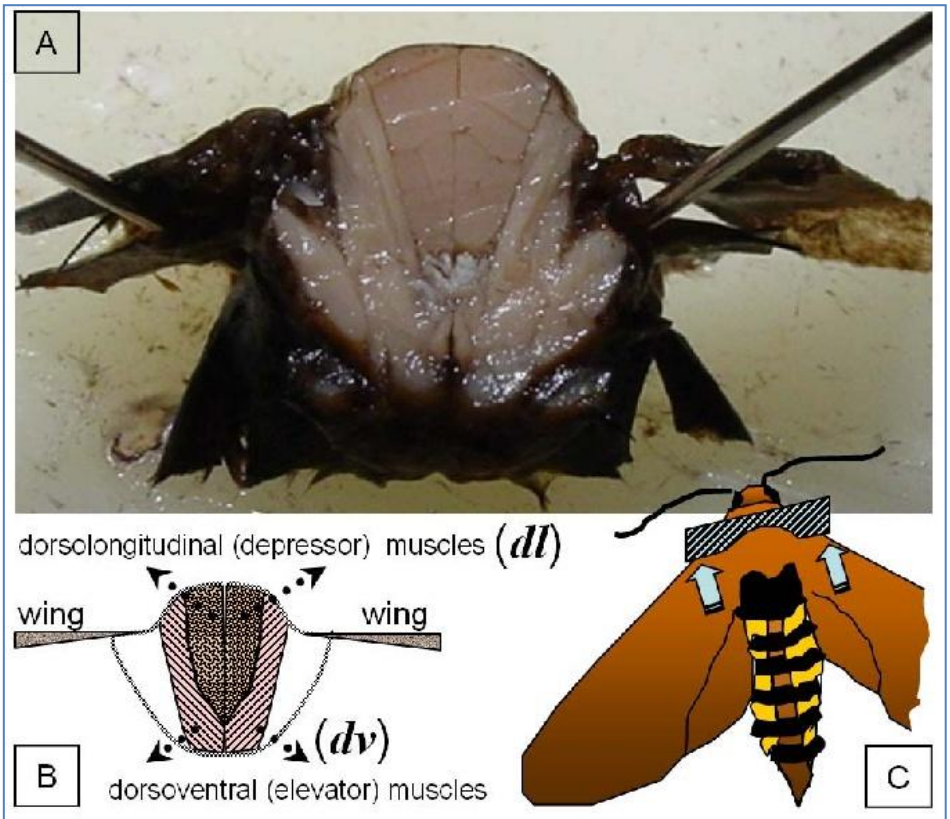


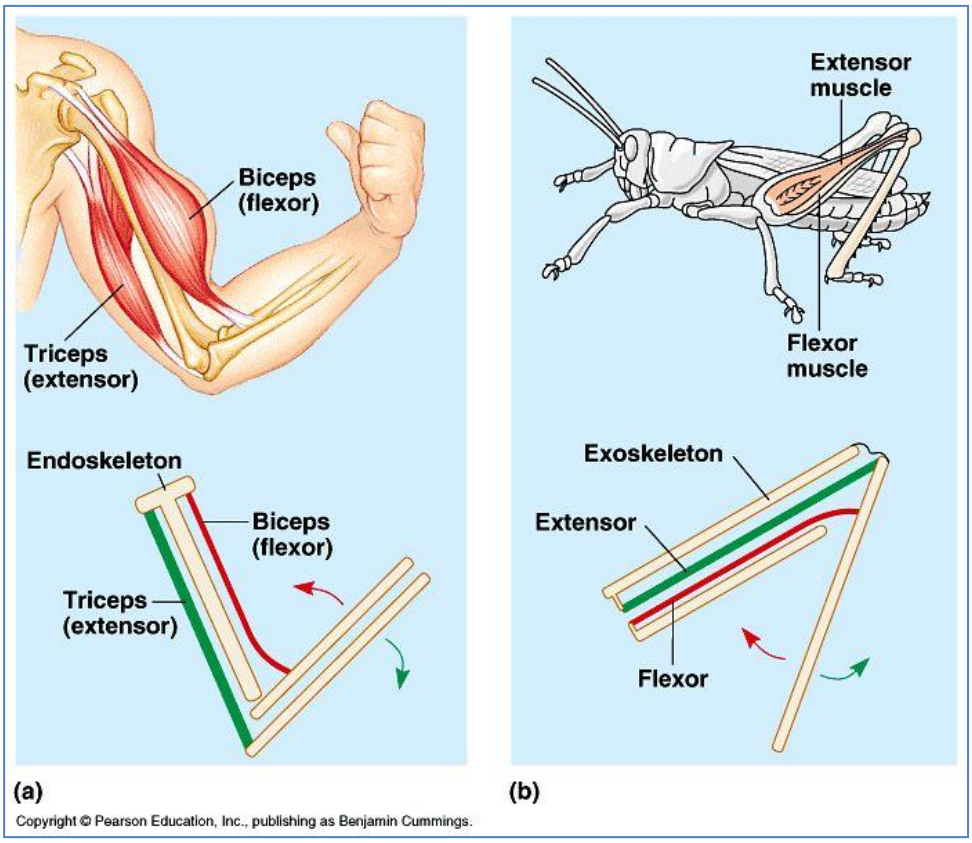
Figure 1: Dissection (A) of *Manduca sexta* thorax to identify dorsoventral

我们都知道昆虫是分节的动物，所以，它的肌肉系统也是分节的系统，而且各分节的肌肉有相似的排列方式，所以昆虫的肌肉数量要比哺乳动物多。

昆虫的肌肉数量因种而异，如蝗虫约有 900 条、蝴蝶幼虫约有 4000 条，相比之下，人类大约有 650 块肌肉，根本无法比。

肌肉的力量和它的横切面成正比，因此能被肌肉牵动的质量和肌肉体积成正比。

由于昆虫肌肉系统的杠杆原理比人类肌肉有效，所以小型昆虫依靠肌肉完成的一些机械动作能使人类望尘莫及。



假如跳蚤和人体一样大小，则它借助于侧板弹力弹跳的高度比人的弹跳要高 300 多米。

假若蚂蚁的体积和人体一样大小，那它就可以拉走几吨重的物体。

课外作业：

1、昆虫肌肉收缩的基本单位和机制是什么？

2、简叙昆虫肌肉收过程。

第十七章　昆虫的神经系统

目的要求：

1、了解昆虫神经系统的组成和类型；

2、掌握昆虫神经系统的传导机制和昆虫成像原理。

主要内容 ：

1、神经系统的功能

2、神经系统的来源

3、神经系统的基本构造、分类及其功能；

4、神经系统的组成

5、神经系统的电活动

6、神经系统的传导机制及与

7、杀虫剂对神经系统的影响

神经系统（nervous system）是昆虫一切生命活动的控制中心，包括接受（外界或内部的）各种刺激以及对刺激产生的各种适应性反应。神经系统联系着体壁表面和体内各式各样的感觉器和反应器。昆虫通过神经系统与外界环境取得联系，对环境刺激作出反应；同时神经系统保证各组织器官的协调统一。

昆虫的神经系统来源于外胚层，由外胚层的一部分细胞特化而成，在解剖上属于腹神经索型，可区分为三部分：中枢神经系统、周缘神经系统和交感神经系统。

第一节 昆虫神经系统的基本结构

神经组织主要由神经元和胶细胞组成。神经元是传递信息的功能细胞；胶细胞则位于神经组织的外围，起着供应营养和稳定内环境的作用。

一、神经元

（一）神经元的组成

神经元（neuron）是神经系统的基本结构单位，也就是说昆虫的神经组织是由很多神经元所组成。

昆虫的神经元由一个细胞体及其发出的神经纤维（细胞外突）所组成。细胞外突包括：

轴突：是由神经细胞体分出的一根较长的神经纤维主支（一支）

侧支：是轴状突在细胞体附近分出的短支

端丛：轴状突和侧支顶端的树枝状细分支

树状突：是从神经细胞体上直接分出来的很多短小的纤维。如只有一根又常叫端突。

神经（围）膜：是轴状突外面包有的一层含有细胞质和线粒体的薄膜。

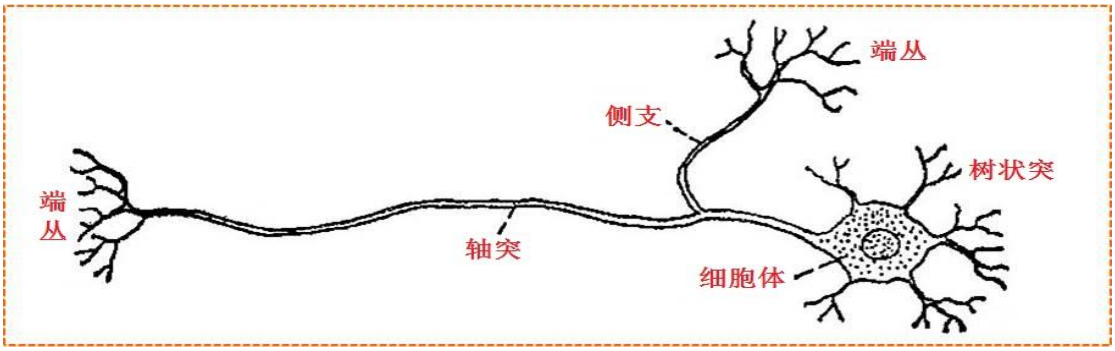


图　神经元的基本组成

思考与讨论：

比一比、想一想，昆虫的神经元与普通细胞有何不同_____；昆虫神经元为何有这些特殊构造_____。

（二）神经元的类型和功能

1、按形态分类

根据神经元的形态，即按神经纤维的数目可将之分为 3 类：单级神经元、双级神经元和多级神经元。

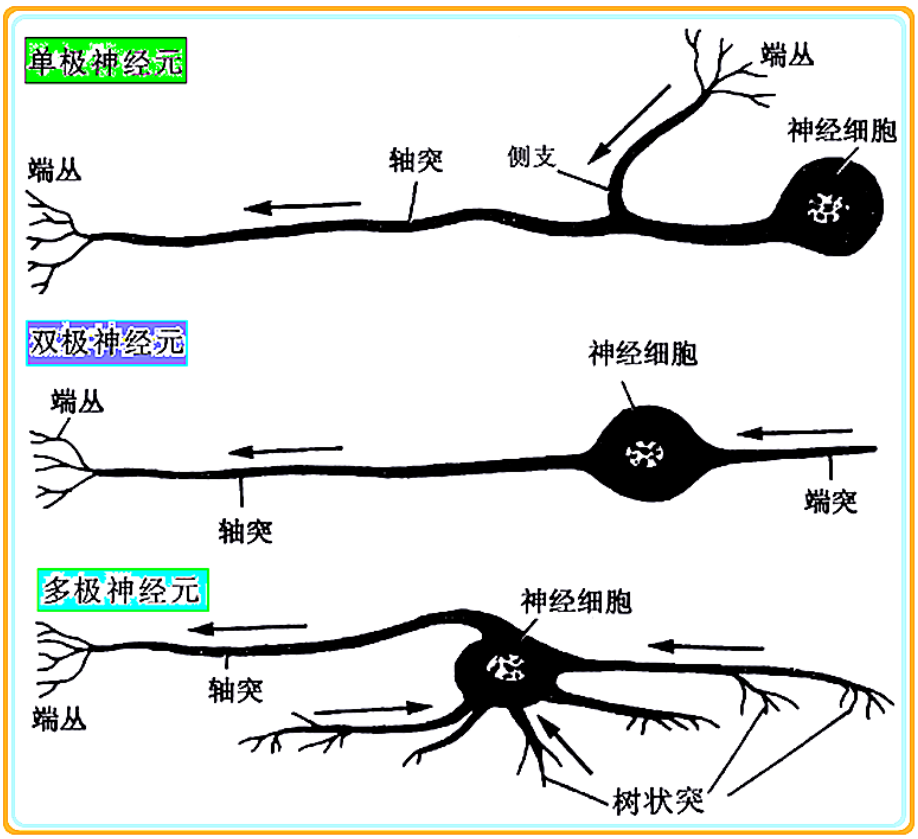


图　神经元的分类

（1）单级神经元

只有一根轴状突和侧支。轴状突的端丛联在肌肉等反应器上，侧支的端丛既可与感觉神经元又可与联系神经元的端丛形成突触联系。

（2）双级神经元

除了一根轴状突以外，另一端尚有一个端突，即 2 条轴突，一条长一条短。端突伸入感觉器内，接受特殊的刺激，轴状突端丛与神经节内的联系神经元或运动神经元构成“突触联系”。

（3）多级神经元

除轴状突外，树状突分支多。

2、按功能分类

根据神经纤维传递冲动的方向和神经细胞体的分泌能力，可以分为感觉神经元、运动神经元、联系神经元和神经分泌细胞（神经分泌细胞将在第二十章介绍）。

（1）感觉神经元

传导感觉器发出的神经冲动到神经节内，即神经冲动向体内传导，多为双极神经元和多级神经元。细胞体位于皮细胞层内、下或消化道壁上、生殖器官表面；轴状突伸入神经节内树状突连着感觉器。由于感觉神经元的轴状突是把神经冲动传入中枢神经节，所以又称作传入神经纤维或感觉神经纤维。

（2）运动神经元

将神经节内的神经冲动（命令信息）传给肌肉等反应器，即神经冲动传向体外，多为单级神经元。细胞体位于神经节内四周边缘；轴状突的端丛通至肌肉等反应器；侧支存在于神经节内，其端丛与感觉神经元或与联系神经元的端丛形成突触联系。由于运动神经元的轴状突是把神经冲动传出中枢神经节到达运动器官，所以又称作传出神经纤维或运动神经纤维。

（3）联系（络）神经元

传导信息，其轴状突和侧支分别联系感觉神经元和运动神经元，都是单级神经元，存在于神经节（或脑内）。

神经分泌细胞（神经元的变型）：位于脑和腹神经索的所有神经节内，昆虫分泌的脑激素，大都由前胸的脑间部的神经分泌细胞所分泌。



反射弧结构

知识卡片：反射弧

反射弧（reflex arc）是指执行反射活动的特定神经结构，实质上是神经元之间的特殊联络结构。反射是指在中枢神经系统参与下的机体对内外环境刺激的规律性应答，包括非条件反射和条件反射。

反射弧的典型模式一般由感受器、传入神经、神经中枢、传出神经和效应器五个部分组成。

反射弧的活动过程：一定的刺激被一定的感受器所感受，感受器发生了兴奋；兴奋以神经冲动的方式经过传入神经传向中枢；通过中枢的分析与综合活动，中枢产生兴奋；中枢的兴奋又经一定的传出神经到达效应器，使效应器发生相应的活动。

反射弧的结构也有简有繁。在最简单的反射弧中，传入神经元和传出神经元直接在中枢内接触，称为单突触反射，如膝跳反射；复杂的反射弧有许多中间神经元。

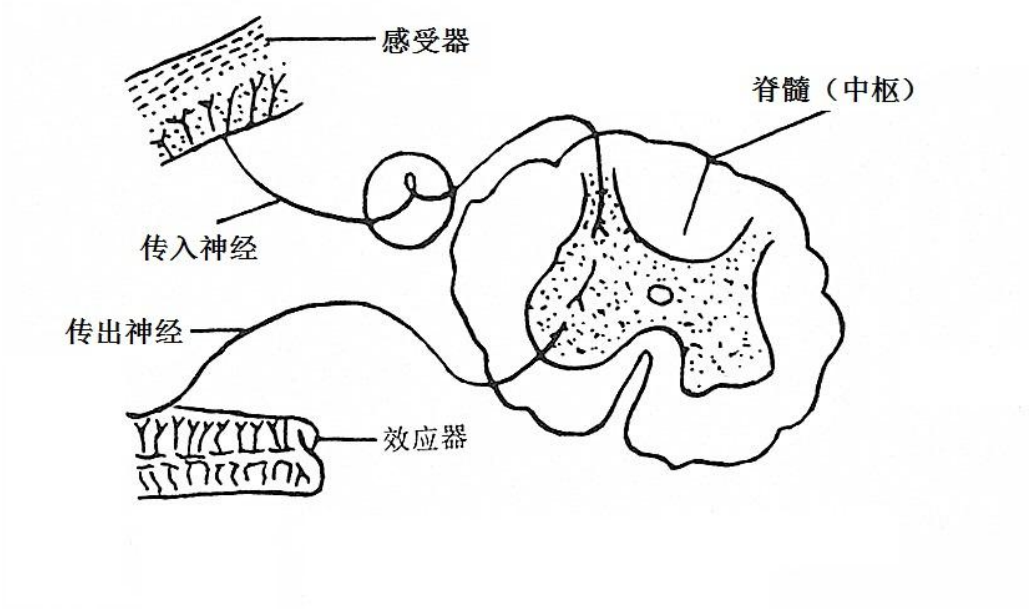


图　反射弧模式图

二、神经节

神经节（ganlion）是由大量神经元、胶细胞和非细胞组织集合而成，可以说成是一个小的枢扭，通常卵圆形。节外层是非细胞的围膜和胶细胞层构成的具有保护和营养功能的神经鞘。

1、神经节的组成

主要包括运动神经元的细胞体及其侧支和部分轴状突；感觉神经元的轴状突及其端丛；联系神经元的全部以及与中神经的关的神经纤维。

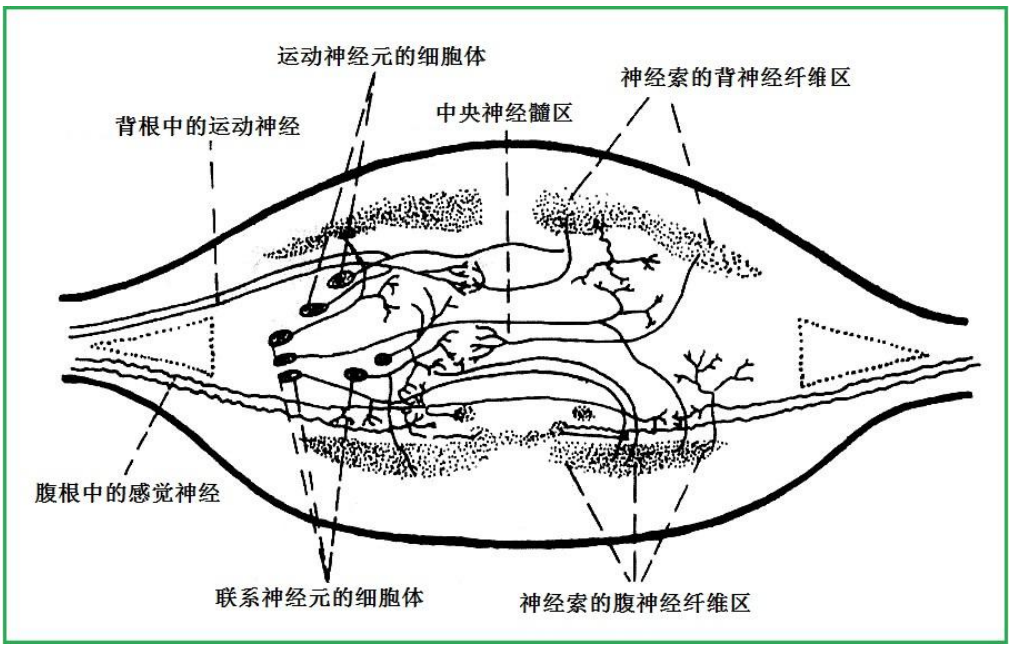


图　神经节的组成

2、神经节构造

周围，神经细胞体都位于神经节内缘四周。

中央，是神经纤维组成的复杂的网络，称神经髓。神经髓是昆虫神经系统起联系和协调作用的最重要部位。

两侧，各发出 2~3 根侧神经；每一侧神经内具有 2 个根，分别称背根和腹根。背根中含有运动神经纤维（传出神经纤维）；腹根中含有感觉神经纤维（传入神经纤维）。

外围，神经节外包围着一层由结缔组织形成的鞘，称神经鞘（衣）。为双层膜，外层为神经围膜，是非细胞组织；内层为鞘细胞层，是细胞层组织。

3、神经节的功能

一般每一神经节的神经控制相应体节的活动。

三、神经

由成束的神经纤维（轴状突）及其外围的一层神经鞘组成的长线形结构，其中神经纤维束是神经纤维传导神经冲动的通道；神经鞘与神经节表面连接，起类似于脊椎动物血脑屏障的保护作用。

一般情况下，同一神经内常含有以上两类神经纤维：感觉神经纤维和运动神经纤维；有的神经内仅含有运动神经纤维；有的神经内只含有感觉神经纤维。

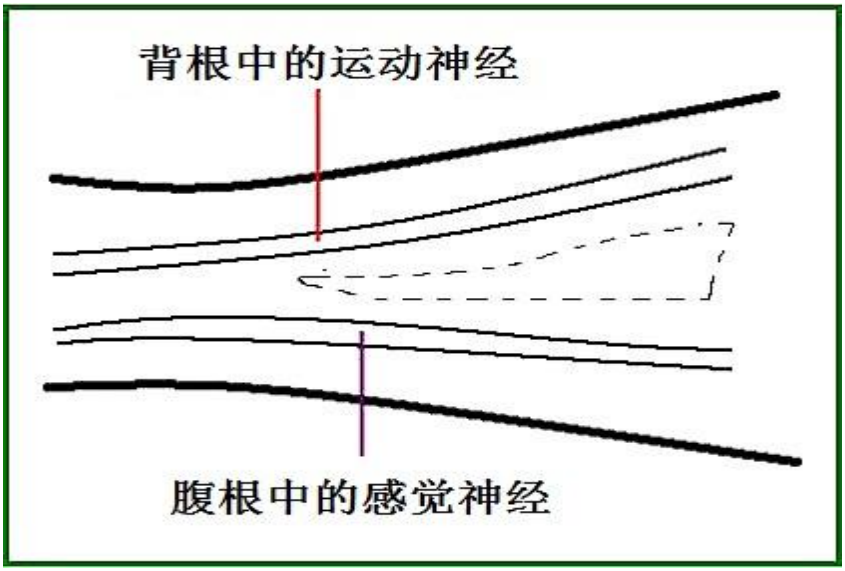


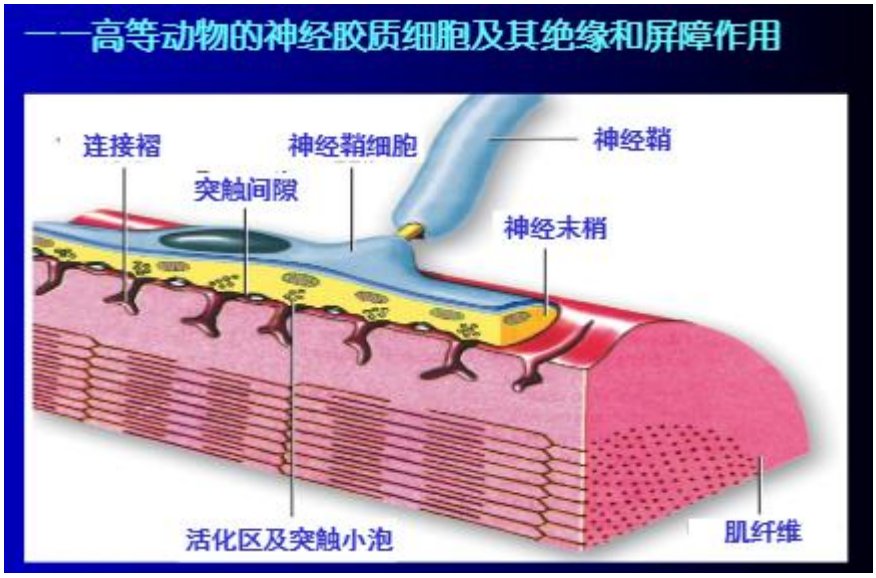
图 神经

神经可由主干分支，直径逐渐变细，所含轴突数量逐渐变少，在末端分支内只含有 1 种神经纤维。神经的一端或两端与神经节相连接。

四、胶细胞

胶细胞（glial cell）是神经节的重要组成部分，主要功能是支持、保护和滋养神经细胞。除形成神经鞘外，还有多种类型的胶细胞在神经节内的不同层次中，包围在神经细胞体和神经纤维周围。

神经围膜和神经鞘共同构成类似于高等动物的血脑屏障，从而使脑、神经节和大的神经与血淋巴相隔离，起着保证正常代谢物通过、调节微环境离子平衡、阻止外来异物及血液中离子和氨基酸波动的作用。在有些昆虫的脑和腹神经索的神经围膜外，还有 1 层脂肪体细胞，也具有离子渗透的屏障作用。

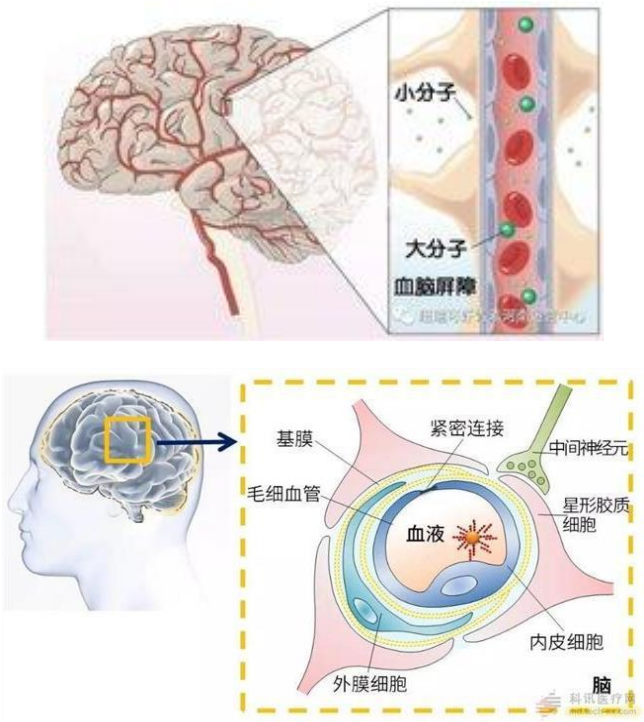


知识卡片：血脑屏障

血脑屏障（blood brain barrier）是指脑毛细血管壁与神经胶质细胞形成的血浆与脑细胞之间的屏障和由脉络丛形成的血浆和脑脊液之间的屏障，这些屏障能够阻止某些物质（多半是有害的）由血液进入脑组织。脑屏障是血~脑、血~脑脊液和脑脊液~脑三种屏障的总称。血液中多种溶质从脑毛细血管进入脑组织，有难有易，有些很快通过，有些较慢，有些则完全不能通过，这种有

选择性的通透现象使人们设想可能有限制溶质透过的某种结构存在，这种结构可使脑组织少受甚至不受循环血液中有害物质的损害，从而保持脑组织内环境的基本稳定，对维持中枢神经系统正常生理状态具有重要的生物学意义。

20 世纪初发现，给动物静脉注射苯丙胺后，此药可以分布到全身的组织器官，唯独脑组织没有它的踪迹。注射台盼蓝（锥虫蓝）涂料以后，全身组织都着色，而脑和脊髓则不着色，以后陆续发现很多药物和染料注入动物体后，都有类似的分布情况。这些事实都启示人们想到有保护脑组织的“屏障”存在。血脑屏障结构功能的完善，是随动物个体发育的完善而形成的。中枢神经系统疾病常引起血脑屏障结构和功能的剧烈变化，电离辐射、激光和超声波都可使血脑屏障的通透性增加。



图片来源：ATCC

第二节 昆虫神经系统的结构和功能

昆虫的神经系统与环节动物相似，也属于腹神经索型，主要包括脑和一系列神经节，以及与其相连的所有神经。根据其解剖学特点和功能特性，可将昆虫的神经系统分为中枢神经系统、交感神经系统和周缘神经系统，三者互相联系，不可分割，但每一部分又具有特殊的生理机制。

一、中枢神经系统

昆虫的中枢神经系统（central nervous system）是昆虫神经系统的核心部分，控制神经脉冲和内分泌（由脑、腹神经索组成），包括一个位于头部的脑（brain）和一条位于消化道腹面的腹神经索（ventral nerve cord）。脑和腹神经索之间以围咽神经索（circumoesophageal connective）相连。连接前后神经节的神经称为神经索（connective）；横连的神经称为神经连锁（commissure）。

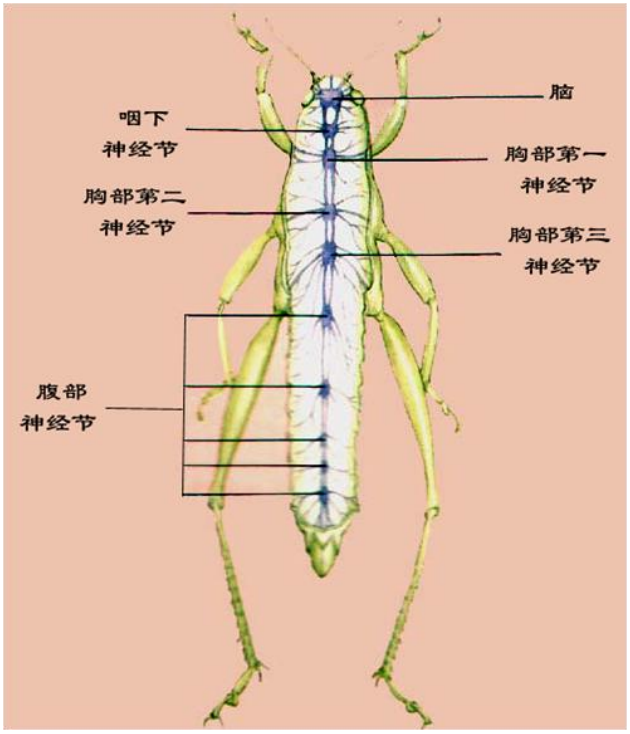


图 昆虫的中枢神经系统

（一）脑

1、位置

脑位于头内咽喉的背面，又称咽上神经节。

2、分区

脑分为前、中、后脑三个连续的部分。前、中、后脑均由左右两个脑叶组成，且有不同程度的愈合。脑在解剖学和组织学上远较体神经节复杂。

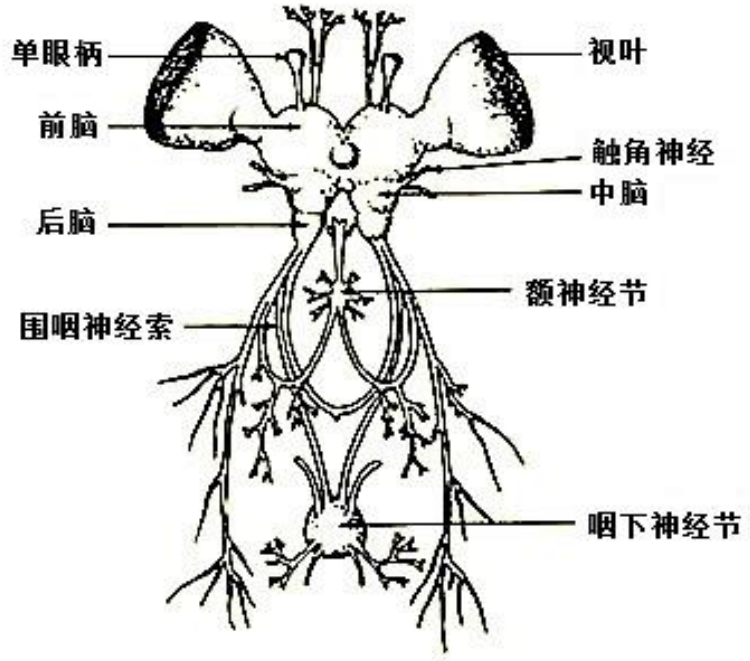


图　昆虫脑的组成

（1）前脑

是最发达的部分，也最复杂。前脑两侧各突出一个视叶，背面常突出三根细长的单眼柄。前脑是视觉神经的中心，背单眼的视觉中心位于单眼柄顶端的漏斗状膨大部分中。

前脑的组织最复杂，在前脑中含有 4 种脑体（或称神经纤维体）：

①蕈体：在前脑的背面，左右各一个，由联系神经细胞球体（端丛集成的小球体）及其神经纤维组成，蕈体是昆虫脑中最重要的联系中心。

②脑桥体：在前脑的背后面，两蕈体之间，大多为马蹄形的纤维体，也是一个联系中心。

③中央体：位于脑桥体的前面或腹面，呈卵形，由成群神经纤维球构成，也是十分重要的联系中心。

④附叶（脑腹体）：位于前脑的腹侧面，蕈体根和中央体底下，由神经纤维组成，左右两脑腹体间有一条神经连锁相连。

（2）中脑

由一对膨大的中脑叶组成，由其发出的触角神经分布到触角肌上，所以说中脑是触角的神经中心。

（3）后脑

连接在中脑下面，左右各成一叶，常跨驾在咽喉上。后脑与腹神经索之间以环绕在咽喉两则的围咽神经索相连，左、右两叶间以围咽神经连锁相连，说明了其演化的证据：是由第一体节的一对神经节特化而成并入原脑。后脑发出的主要神经有：与额神经节连接的额神经索、通到上唇的上唇神经、通到背壁的背壁神经。

3、机能

脑是一个主要的联系和协调中心。联系着头部感觉器官的所有感觉神经纤维，以及口区、胸部和腹部的所有运动神经元，还协调和控制内分泌腺体的分泌活动，从而调节昆虫的一切行动和生长、发育、生殖、休眠及滞育等行为。

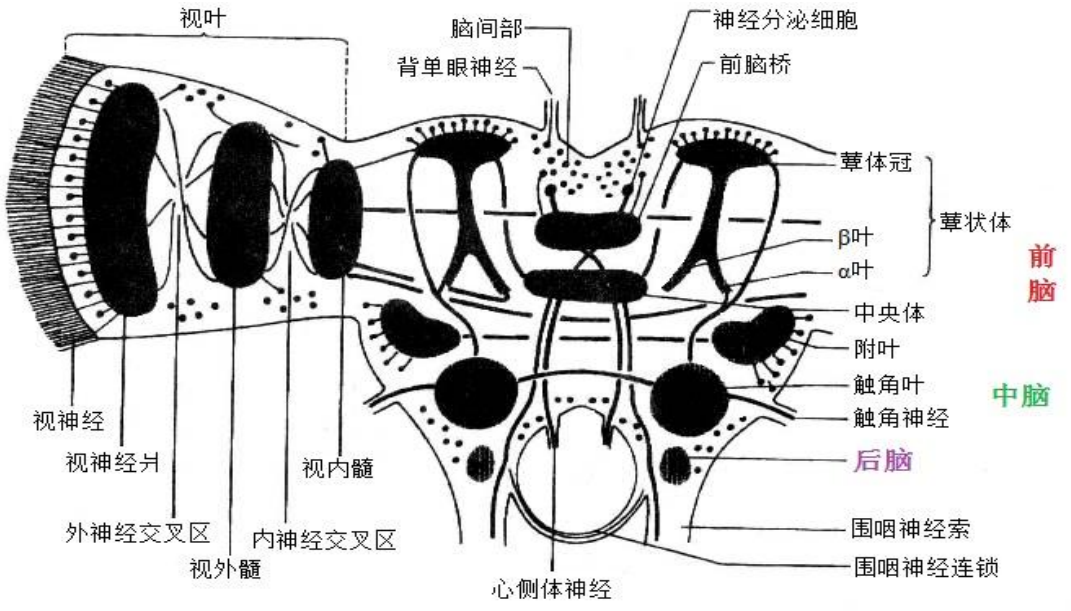
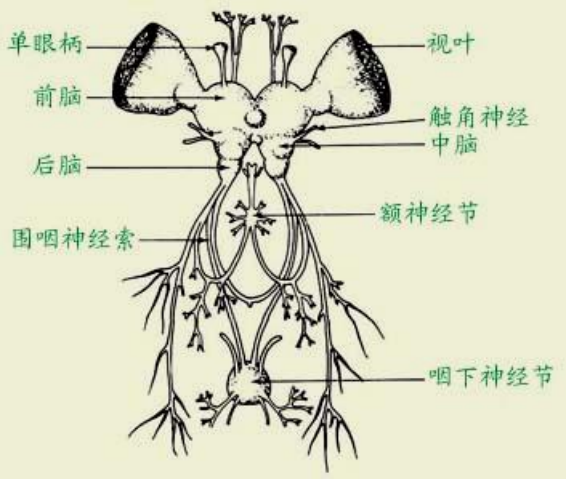


图　昆虫脑的构造



二、腹神经索

1、位置

腹神经索位于消化道的腹面。αβ

2、组成

腹神经索包括咽（喉）下神经节、胸腹部的体神经节和连接前后神经节的成对神经索。

（1）咽下神经节

位于头内咽喉的腹面，是腹神经索的第一个复合神经节，由上颚节、下颚节和下唇节三的对神经节合并而成，以围咽神经索与咽喉背面的后脑相连。其发出的主要神经通至上颚、下颚、下唇、舌、唾管及颈部肌肉等，所以咽下神经节是口器的神经控制中心，同时还能显著的影响虫体的活动，对胸部神经节的神经中心具有刺激作用。

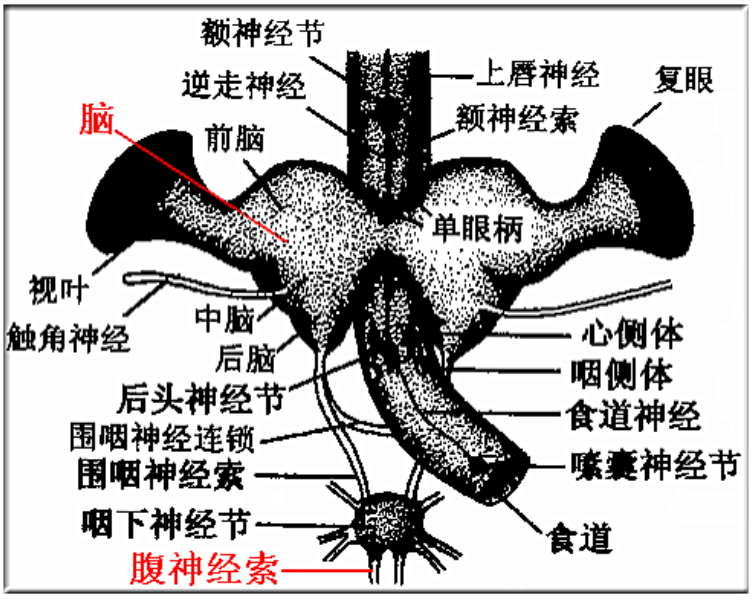


图　昆虫的咽下神经节

（2）体神经节

包括胸部和腹部的一连串神经节。比较低等的种类每节 1 对（除最后 1~2 节外）但各类昆虫的神经节则有程度不同的合并现象。

胸部神经节：最多 3 对，侧神经通到足肌、体壁肌、翅肌等，是足与翅的活动中心，但胸部神经节具有一定程度的自主调节性。

腹部神经节：最多 8 对，侧神经通往体壁肌、气门肌、内脏肌等。最后一对腹神经节是复合神经节，至少由 3 对神经节（腹部 8~10 节）合并而成。腹部神经节是控制所在节呼吸运动的局部神经中心，而最后一个复合神经节还是控制后肠、生殖器官、尾须、产卵器等活动的神经中心。

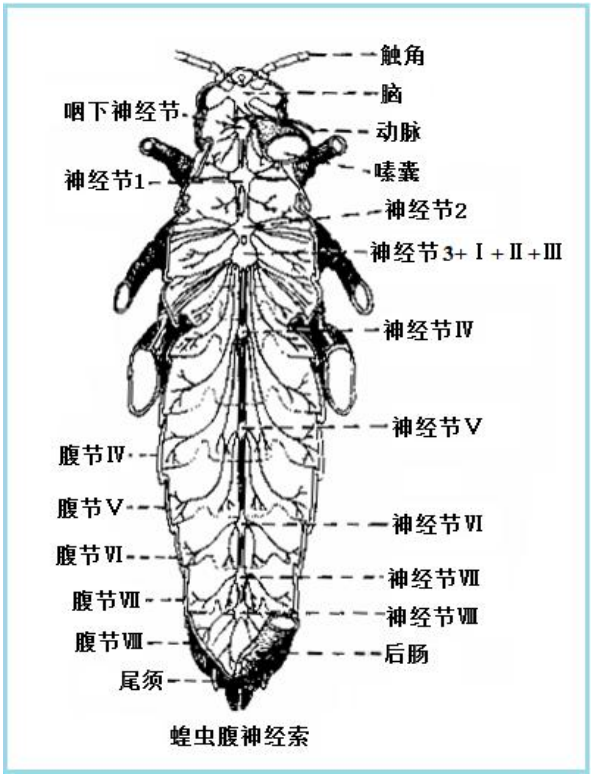


图 蝗虫腹神经索

三、交感神经系统

交感神经系统（viscerai nervous system）又称内脏神经系统，主要控制消化道、气门和被血管等内脏器官。交感神经为植物神经，包括口道神经系统、中神经和腹部最后一个（尾神经）三个部分，复合神经节同属于中枢神经系统。

（一）口道神经系统

包括几个位于前肠背面的小型神经节及其发出的神经。

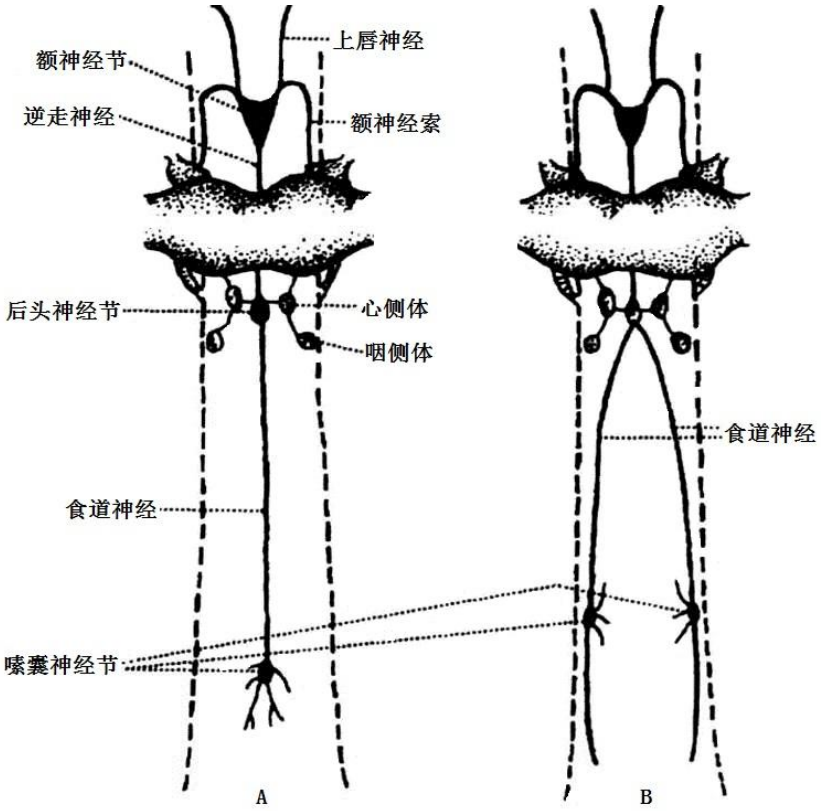


图 昆虫的口道神经系统

1、额神经节（frontal ganglion）

在脑的前方，咽喉背壁上，由两根额神经索分别与后脑的两叶连接，有分布至唇基、上唇及背血管的神经分支。这一神经节至少与口器取食和背后血管搏动有关。

2、后头神经节（occipital ganglion）

一对或一个，与额神经节的后端伸出的一根逆走神经相连，是前肠、中肠和背血管活动的控制中心。内分泌器官心侧体和咽侧体就位于后头神经节的两侧。

3、嗉囊神经节（ingluvial ganglion）

1~2 个，后头神经节的后端又常伸出 1~2 根食道神经，终止于嗉囊神经节，部分昆虫有，是嗉囊活动的控制中心。

（二）中神经

常见于昆虫幼虫体内，位于腹神经索的前后两个神经节的两条神经索之间，起源于前一神经节，向后延伸时常分出 1 对侧支，分布到两侧的气门及气管，是气门开闭的控制中心。没有中神经的种类或成虫期，气门的开闭则由本体节神经节发出的侧神经控制。

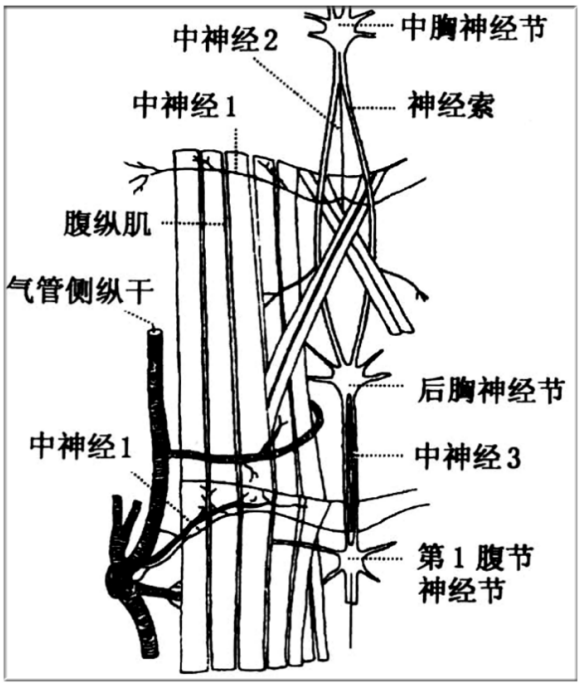


图 昆虫（天幕毛虫）的中神经

四、周缘神经系统

周缘神经系统（peripheral nervous system）属外周神经系统，位于体壁底膜下和各种肌肉组织中，包括中枢神经系统发出的所有神经，是从神经节的四周放射性分布形成的神经纤维网络。主要包括感觉神经元和运动神经元、神经末梢（树状突和端丛）连接的感觉器和效应器。

周缘神经系统主要机能是接受外界刺激传给中枢神经系统（神经节），同时将神经节的旨令传给反应器，直接控制运动器官，接受刺激引起反应。

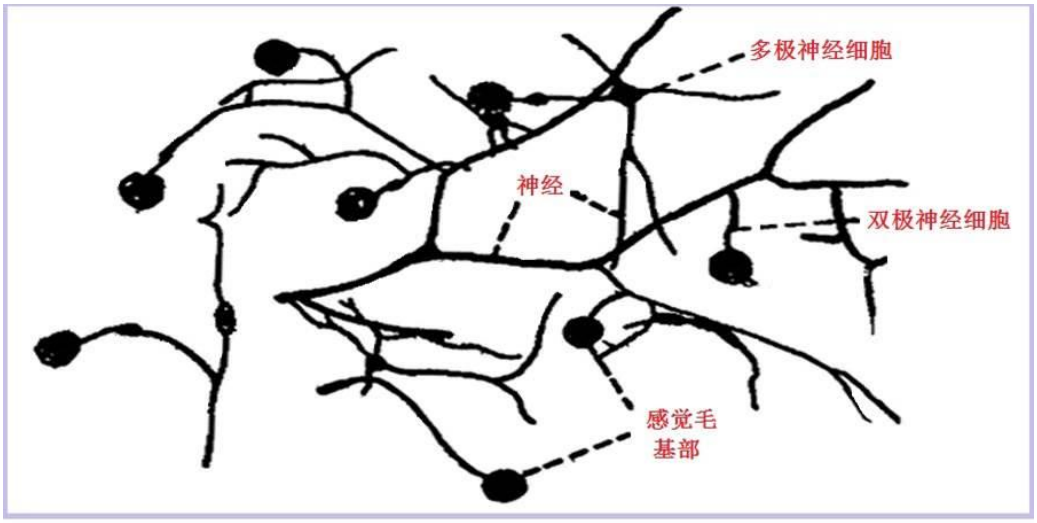


图 家蚕 *Bombuyz mori* 幼虫的部分周缘神经系统

知识卡片：植物性神经

植物性神经是能够自动调整与个人意志无关的脏器的作用和功能的神经，在植物性神经中，可分为交感神经（Sympathetic Nervous System）和副交感神经（Parasympathetic Nervous System）。

交感神经系植物神经系统的重要组成部分，由脊髓发出的神经纤维到交感神经节，再由此发出纤维分布到内脏、心血管和腺体。交感神经的主要功能使瞳孔散大，心跳加快，皮肤及内

脏血管收缩，冠状动脉扩张，血压上升，小支气管舒张，胃肠蠕动减弱，膀胱壁肌肉松弛，唾液分泌减少，汗腺分泌汗液、立毛肌收缩等。当机体处于紧张活动状态时，交感神经活动起着主要作用。

副交感神经系统的作用与交感神经作用相反，它虽不如交感神经系统具有明显的一致性，但也有相当关系。它的纤维不分布于四肢，而汗腺竖直肌、肾上腺、甲状腺、子宫等具有副交感神经分布处。副交感神经系统可保持身体在安静状态下的生理平衡，其作用有三个面：①增进胃肠的活动，消化腺的分泌，促进大小便的排出，保持身体的能量。②瞳孔缩小以减少刺激，促进肝糖原的生成，以储蓄能源。③心跳减慢，血压降低，支气管缩小，以节省不必要的消耗，协助生殖活动，如使生殖血管扩张等。

人体在正常情况下，功能相反的交感和副交感神经处于相互平衡制约中。在这两个神经系统中，当一方起正作用时，另一方则其负作用，很好的平衡协调和控制身体的生理活动，这便是植物神经的功能。如果植物神经系统的平衡被打破，那么便会出现各种各样的功能障碍，被称为植物神经紊乱症或植物神经失调症。植物神经失调症，除去有先天性的体质因素之外，尚有心理、环境因素等，其中多数因素是由心理因素引起的，比如学习紧张、工作压力、焦虑担忧、家庭负担、婚姻失败等。因为植物性神经是贯通全身的，因此植物性神经的症状也是遍及全身的。

第三节 昆虫神经的传递机制

神经是具有传导性的组织，它能因接受某种刺激而引起局部兴奋，而当兴奋达到一定程度时，即形成神经冲动（脉冲），并进行传导。神经传导包括轴突传导和突触传导。

一、轴突传导

神经纤维表面有一层主要由脂类和蛋白质分子构成的膜，神经活动的基础是神经细胞的跨膜电位，刺激使膜的通透性发生变化，引起动作电位的发生。

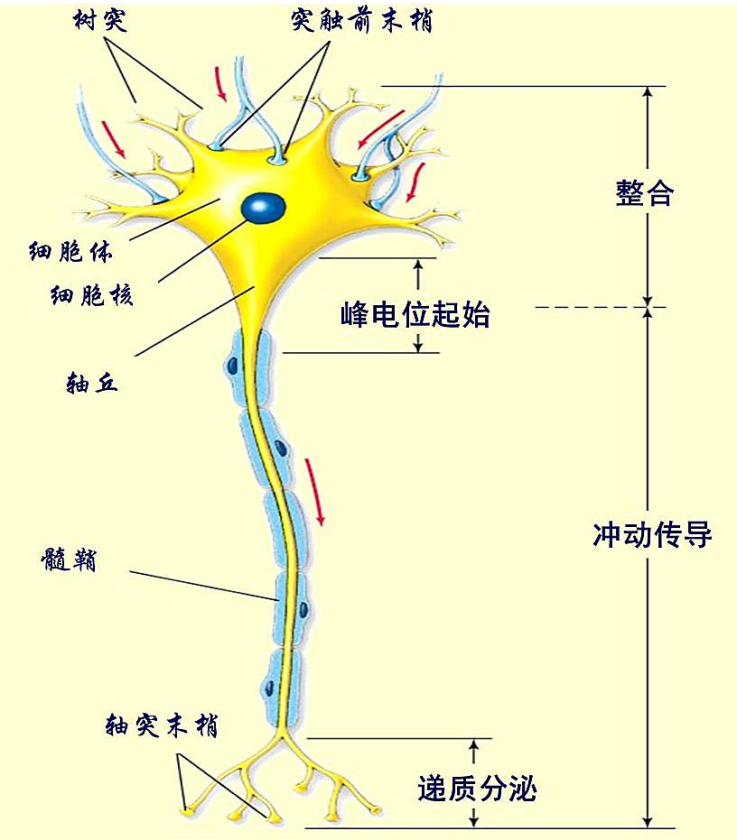


图 神经冲动传导模式图

（一）静息电位

离子在神经细胞膜内外分布的不均一性和神经膜对离子通透的选择性，使神经在无外来刺激时，处于外正内负的极化状态，这时膜内外的电位差称为静息电位（rest potential）。

在静止状态下，神经膜易被 K^+通透，但 Na^+不能渗透神经膜而进入膜内，膜内的阴离子不能渗透过膜外，因而产生 K^+的动态平衡电位，使膜内外有明显的电位差，称静止膜电位（静息膜电位）。这种膜外电位正于膜内电位的状态，称极化。

（二）动作电位

当神经的某一部位受到刺激后，产生兴奋，膜对离子的的通透性发生变化，产生去极化，从而引发瞬时的内正外负的动作电位（action potential）。

神经受到刺激时，神经膜对 Na^+的透性突然增加，使体液中的 Na^+立即涌入膜内，膜表面的电位下降，膜内上升，使膜内外的电位差减小，甚至内外电位反过来，造成膜的去极化，形成动作电位。动作电位的强度是根据 Na^+进入膜内的量决定的。

（三）轴突传导

轴状突的膜内外都具有导电性，所以 Na^+进入膜内时即可形成合路，产生动作电流，膜外的电流从未兴奋的部位流向兴奋部位，而致未兴奋部位又引起去极化作用，从而产生了一定间隔的脉冲形神经冲动。冲动传导以后，神经膜又恢复原状，对 Na^+保持原先的不透性，而膜内 K^+向外渗透，直到恢复到原来的静止膜电位。

去极化形成脉冲形的动作电位，产生动作电流，在轴突上传导。也就是说，冲动在轴突上的传导（神经纤维内的传导）是电传导。

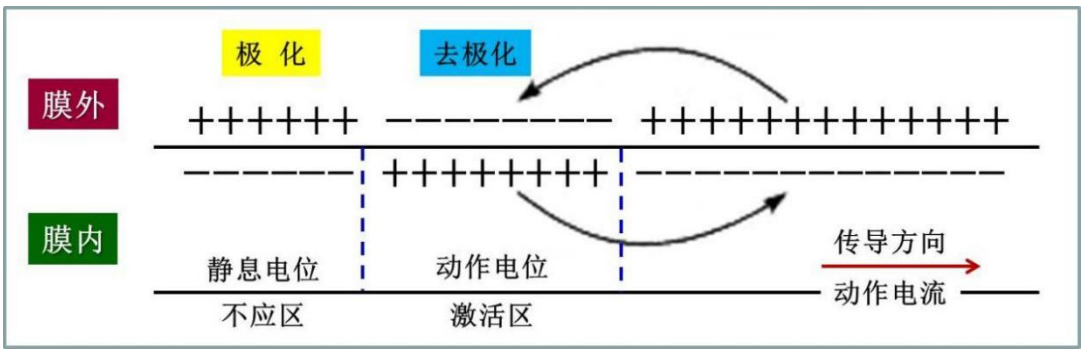


图　轴突的神经传导示意图（仿 Nation，2002）

二、突触传导

神经元之间在组织学上的间断性，使动作电位不能直接通过一个神经元到另一个神经元，即不能通过突触，必须借助神经递质进行传递。

（一）突触的概念

突触（synapse）是神经元之间、神经与肌肉之间、神经与腺体之间的连接点，是神经传导的联络区。

（二）突触的结构

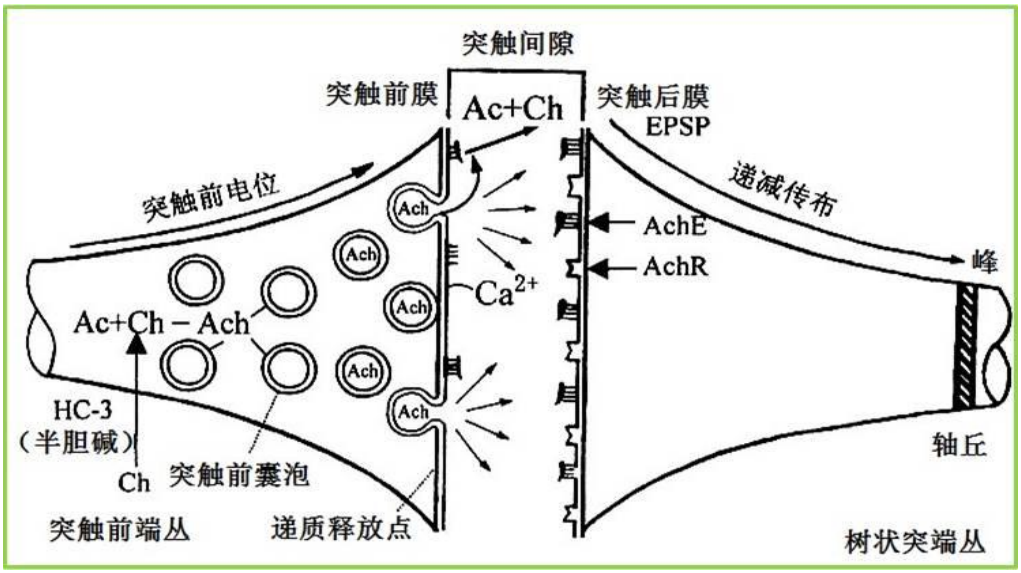


图 突触化学传导示意图（仿 Shankland et al.）

突触前膜：其内有囊泡、泡内含递质乙酰胆碱（Ach）。

突触后膜：内含乙酰胆碱受体（Ach 受体）和乙酰胆碱酯酶（AchE）

突触间隙：一般 20~30nm，神经~神经之间 100~200Å；神经~肌肉之间 50~250 Å。

一个神经元细胞通常可与多个神经细胞形成输入或输出突触；一个神经元的轴突、侧支、端丛和树状突的任何一个部位都能形成突触，主要是端丛和树状突。

（三）突触的类型

突触分化学突触和电突触。

电突触：间隙很窄，大约 3.5nm，靠直接电耦合即可传递信息，且速度很快，但在昆虫中极少存在。

化学突触：间隙较宽，大约 20~30nm，靠化学递质传递神经活动信息，速度较慢，在昆虫在普遍存在。

（四）突触传导过程

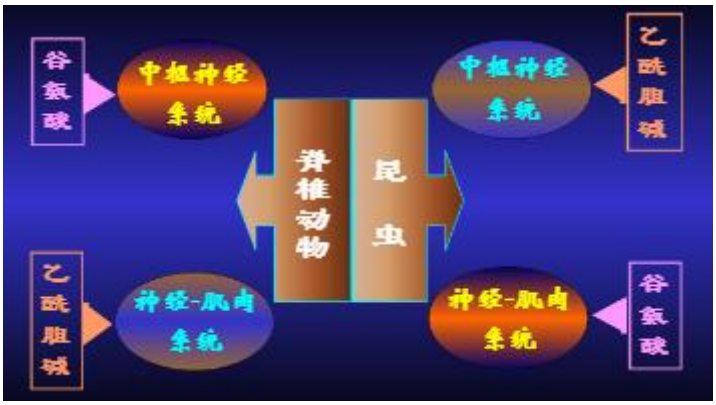
当神经受到刺激时→兴奋→端丛→突触前膜去极化→Ca^{2+}通道开放→释放传递物→ Ach →扩散进入突触间隙→ Ach 作用于突触后膜 Ach 受体，并与受体结合→突触后膜对 Na^{+}、K^{+}通透性增加→突触后膜去极化→ 产生动作电位→产生兴奋→神经冲动传到下一个神经元→开始新的传导。

冲动在神经元之间的传导是化学传导，递质主要是 Ach。神经递质除 Ach 外，还有谷氨酸盐和 γ~氨基丁酸。

Ach 在完成一次突触传导后，在 1~2 毫秒内迅速消失，所以一次兴奋只起一次作用。Ach 消失原因：Ach 在作用于突触后膜的瞬间，Ach 本身被吸附在神经末梢表面的 AchE 所水解为胆碱和乙酸，而失去了传递冲动的作用，但胆碱、乙酸又可被突触前膜重新摄取，参与合成 Ach，贮存备用。



知识拓展：昆虫神经递质与脊椎动物的不同



第四节 化学药剂对昆虫神经系统的作用

神经毒剂是目前品种最多、开发应用最广的一类杀虫剂。该类药剂主要以神经系统为把标，破坏正常的神经传导，引起神经系统中毒死亡。

然而昆虫在进化过程中，能够通过基因突变改变神经系统功能靶标对杀虫剂的敏感性，形成很强的抗药性。所以，深入研究昆虫神经系统的结构组成、传导机制和特点，不仅有利于杀虫剂毒理学的友展，同时也为新型高效神经毒剂的开发及害虫抗药性的治理提供理论依据。

一、对轴突传导的影响

拟除虫菊酯类杀虫剂，主要作用于轴突膜上的离子通道（主要是 Na^{+}通道），通过延迟 Na^{+}通道的关闭，使负后电位上升到去极化的阈值，导致重复后放，破坏神经传导引起中毒。

二、对乙酰胆碱酯酶的影响

有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂，都是乙酰胆碱酯酶的抑制剂，进入突触间隙后，能象 Ach 那样与 AchE 结合，且结合后很难水解，结果使酶的正常作用受阻，造成突触部位的 Ach 大量积累，致使昆虫过度兴奋，行动失调，最后麻痹死亡。

三、对乙酰胆碱受体的影响

沙蚕毒素（杀虫双、杀虫丹）和吡虫啉等氯化烟酰类化合物，主要作用于神经突触后膜上的 Ach 受体，前者抑制突触后膜的兴奋性，使昆虫瘫痪死亡，后者则增加突触后膜的兴奋性，使昆虫不断出现神经冲动，产生颤抖症状，随之发生痉挛，最后麻痹而死。

四、对突触后膜的影响

阿维菌素类杀虫剂的作用靶标是神经—肌肉接点的突触后膜，阻断神经与肌肉间的联系，破坏肌肉的兴奋收缩功能，使昆虫中毒死亡。

知识卡片：神经毒剂之父——施拉德尔

1934 年，年轻的德国化学家格哈德·施拉德尔（Gerhard Schrader）供职于德国法本化学公司（IG Farben），他接受上级的命令，研发新型杀虫剂。当年的德国战略家认为德国应尽量减少对外国的粮食依赖，用新型杀虫剂减少农业害虫，成了重要的“国家任务”。施拉德尔尝试合成了几种含氟、含硫的化合物，但效果都一般，于是他决定在磷和氰化物上碰碰运气，1936 年 12 月 23 号成功合成了名为“Preparation 9/91”的化合物，这是种剧毒物质，其稀溶液除了能杀死粮食害虫，还会导致人呕吐、呼吸急促、瞳孔扩张、流口水、出汗、腹泻，能杀死猿猴等哺乳动物。但施拉德尔的成果并未被上司认可，因为公司需要的是只杀灭虫子的药物，而不是什么都能毒死的毒药。鉴于这种分子对人类的猛烈毒性，法本公司向德国军方汇报了这一情况。

德国军方科学家首先分析了施拉德尔的“Preparation 9/91”，可能是震惊于它的毒性，纳粹科学家给这个分子起的名字塔崩（tabun）来源于禁忌（taboo）一词。两年后，施拉德尔又合成了一种新的试剂“Substance 146”，其毒性是塔崩的两倍，这种新毒剂便是大名鼎鼎的沙林（sarin）毒素，它们都成为了研究化学武器的园林，施拉德尔也因此被称为“神经毒剂之父”。

第十八章 昆虫的感觉器官

目的要求；

掌握昆虫成像原理

主要内容：

昆虫的感受器官的构造、种类及昆虫的成像原理。

昆虫在自然环境中除了有效地躲避各种危险外，还要完成种种目的性行为，如觅食、寻偶、交配、产卵以及迁飞、休眠、滞育等多种生命活动，这些都需要灵敏的感觉应对环境。昆虫在长期进化过程中，形成了一系列适合自身特点和生活方式的感觉器官，并表现出惊人的灵敏度。昆虫的感觉器官与神经系统和分泌系统协调作用，共同调节和控制昆虫的生理和行为反应。

感觉器官（感受器，sensory organ）接受体内、外各种刺激，并将产生的反应传给神经的重要结构，属外周神经系统，一种感觉器官一般只对一种特定的刺激产生反应。昆虫的感觉器是由体壁的皮细胞及其表皮部分特化形成的结构，各种类型的感受器通常着生在体躯的特定部位，主要分布于体躯和附肢的体壁中，即发布于体外，称外感器；以及由外胚层形成的消化道和生殖道等部位中，即发布于体内，称内感器。

第一节 感受器的基本结构及作用机理

昆虫的感受器作为感觉系统中的一个基本单位，既能独立行使感觉功能，又能组成复杂的感觉器官。

一、感受器的基本结构

昆虫的感受器可分为由体壁的皮细胞特化而成的接受部分和由神经细胞形成的感受部分。最简单的形式仅包含一个感觉神经细胞（如双极神经元），其端突连接着表皮突起，而感觉神经纤维（轴突）则延伸入中枢神经节内。

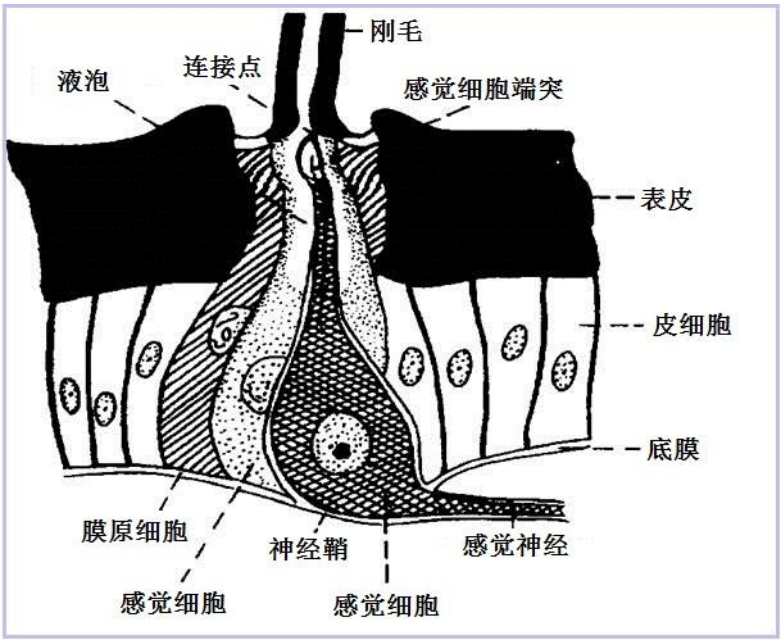


图 感受器的结构

（一）皮细胞特化

皮细胞特化形成感受器的接受部分，主要为膜原细胞、毛原细胞。

（二）感觉细胞

神经细胞特化形成感觉细胞，形成感受器的感受部分。

（三）体壁特化

体壁在形态上发生特化，成为膜质或突出形成具有感觉作用的外长物。

二、感受器的种类

感觉器分布于体躯各部位，结构比较复杂，分工比较专一。

（一）按感受器接受刺激的性质分

1、视觉器

感受光波刺激的感觉器官。

2、感触器

感受虫体内外的机械刺激（包括物体的接触、身体张力、空气压力和水波的振动等）的感觉器官。

3、化感器

感觉化学物质刺激的感觉器官。

4、听觉器

感受物质振动频率和强度的感觉器官。

5、温湿度感受器

感觉温湿度变化刺激的感觉器官。

（二）按感受器的形状分

感受器按形状可以分为多种类型，这些类型又可根据其与体表的位置关系分为 3 大类。

1、突出于表皮外

包括毛状感受器、锥状感受器、鳞状感受器。

毛状感受器： 感觉神经细胞的端突连接于一根体毛基部，形成的感受器为毛状感受器。

锥状感受器： 感觉神经细胞的端突连接于锥形或栓状体皮突起，形成的感受器为锥状感受器。

鳞状感受器： 感觉神经细胞的端突连接于鳞片，形成的感受器为鳞状感受器。

2、凹陷于体表下

包括坛状感受器、瓮状感受器，陷在体壁的腔内。

3、外表无突起

包括板状感受器、钟状感受器、剑梢感受器（剑梢感受器常附在较柔软的表皮下，一个感觉神经细胞常与另外两个细胞套连成杆状结构。）

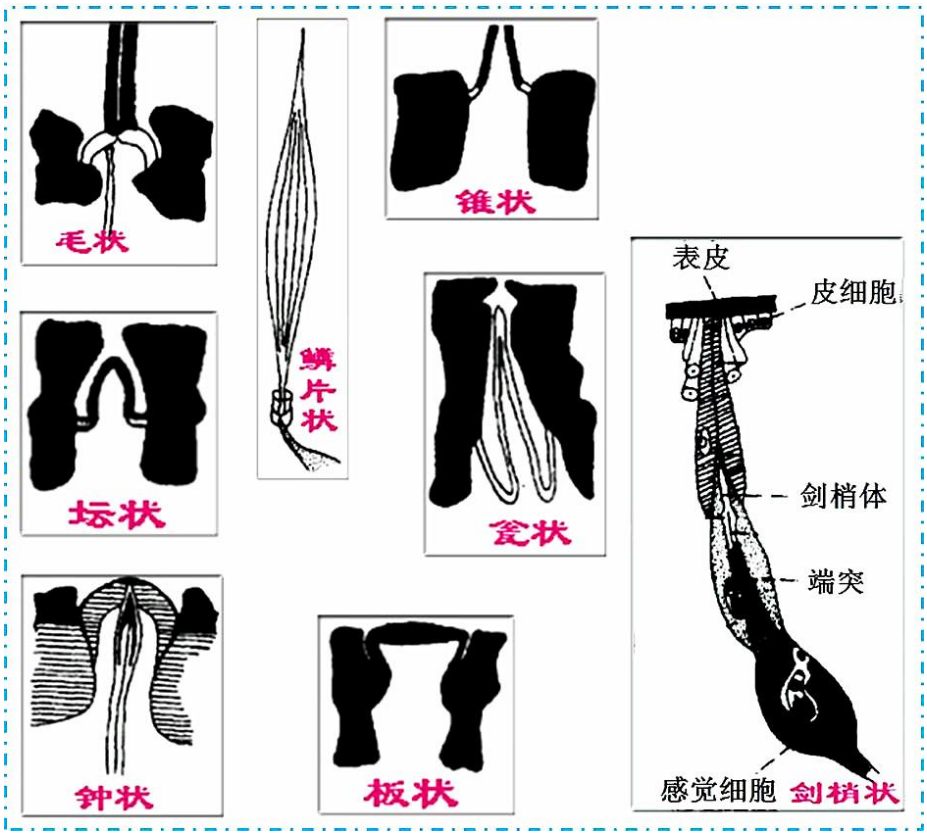


图 不同形状的感受器（仿各作者）

感觉器的形状并不反应它的功能，外形极相似的感觉器，其功能可能完全不同。

三、昆虫感受器感受刺激的机理

昆虫对刺激的反应分为 3 个过程：（1）感受器对刺激的接受，（2）传导，（3）对刺激产生适应性反应。这 3 个过程在昆虫中分别由感觉器官、神经系统和组织来完成（即反射弧，下图）。

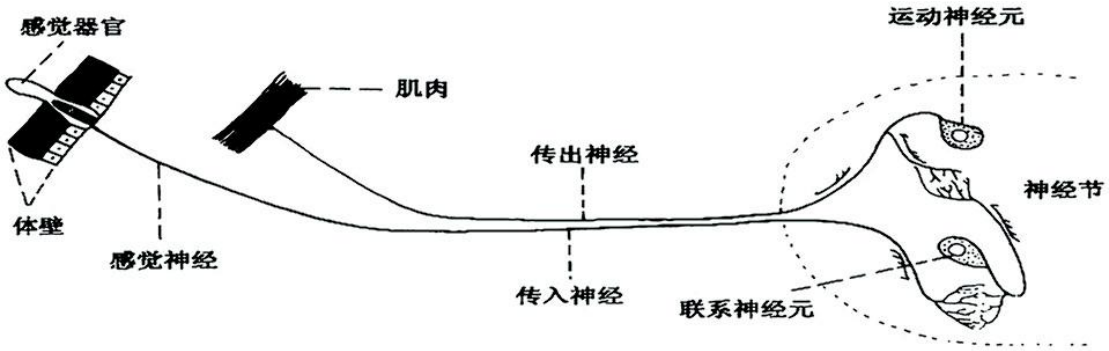


图 昆虫神经系统的反射弧（仿 Imms）

感觉器分布于体躯各部位，结构比较复杂，分工比较专一。感受器的功能是将特定性质的刺激转化成神经脉冲，并向中枢神经系统输入，以调控神经、运动和内分泌系统。

当感受器接受到足以激起反应的刺激后，其表面的膜产生激应性（对刺激反应的能力），引起感受器膜电位的改变，产生动作电位，脉冲沿着感觉神经元的端突或树状突，传导到神经细胞体附近的电激应区，引起传入神经纤维产生神经冲动。

神经冲动的频率与感觉器动作电位的幅度成正比，并迅速地达到高峰，然后下降保持在一个稳定的水平。直到刺激消除为止。

感受器膜上含有大量独立的感受点，每一个点都可产生电位的改变，所以感受器产生动作电位的大小，取决于被激发感受点数量的多少。

第二节　昆虫主要的感受器

昆虫感受器根据其接受刺激的性质，可分为机械感受器、化学感受器、视觉感受器、听觉感受器和温湿感受器。

一、视觉感受器

昆虫的视觉感受器（视觉器）是感受光波的刺激的器官，其功能是通过集光器和感觉神经元（视觉细胞）感受光波刺激，并将刺激传递给中枢神经系统引起视觉反应。

视觉器包括复眼和单眼。复眼只有成虫和不全变态的若虫和稚虫才有，弹尾目昆虫、穴居昆虫等常无。单眼又分背单眼和侧单眼，背单眼存在于成虫或若虫，侧单眼存在于幼虫，一般 1~6 对。复眼与背单眼或十分退化。穴居昆虫或栖息于黑暗环境中的昆虫，视觉器常退化或消失，靠体壁感受光波的刺激。

（一）昆虫视觉器的基本结构

昆虫的视觉器差异很大，但都由集光部分和感光部分组成，另有色素细胞存在。

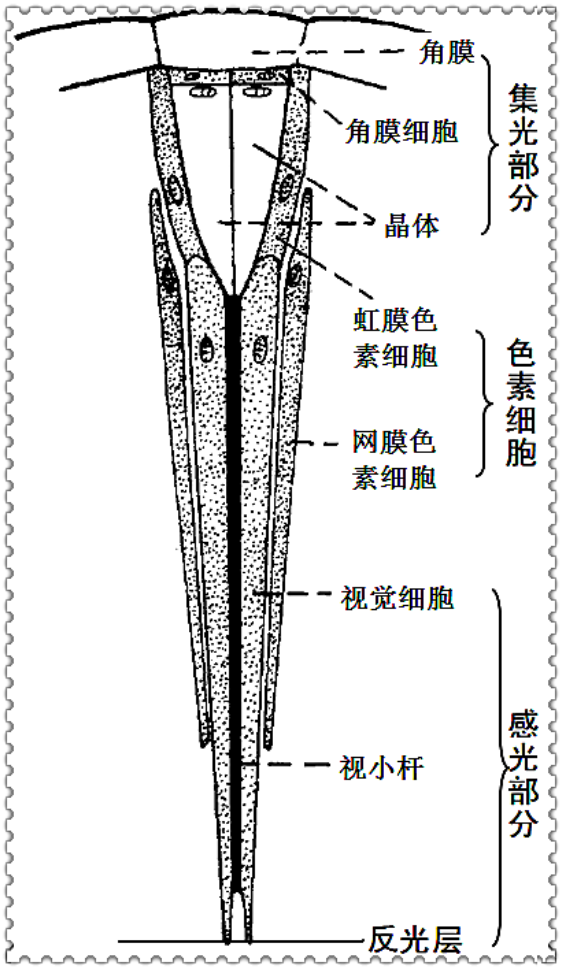


图 昆虫视觉器的基本构造（仿 Imms）

1、集光部分

是由特化的皮细胞及其分泌物形成的透明结构，作用是传递和聚集光波，包括角膜透镜和晶体。

2、感光部分

由感觉神经细胞集成的视杆（视觉柱），其轴突集成的视神经，以及微气管构成的反光层组成。

3、色素细胞

位于角膜和视杆外面，主要是感受光波能量和产生神经冲动。

（二）复眼的结构和视觉

复眼是昆虫主要的视觉器。

1、复眼的构造

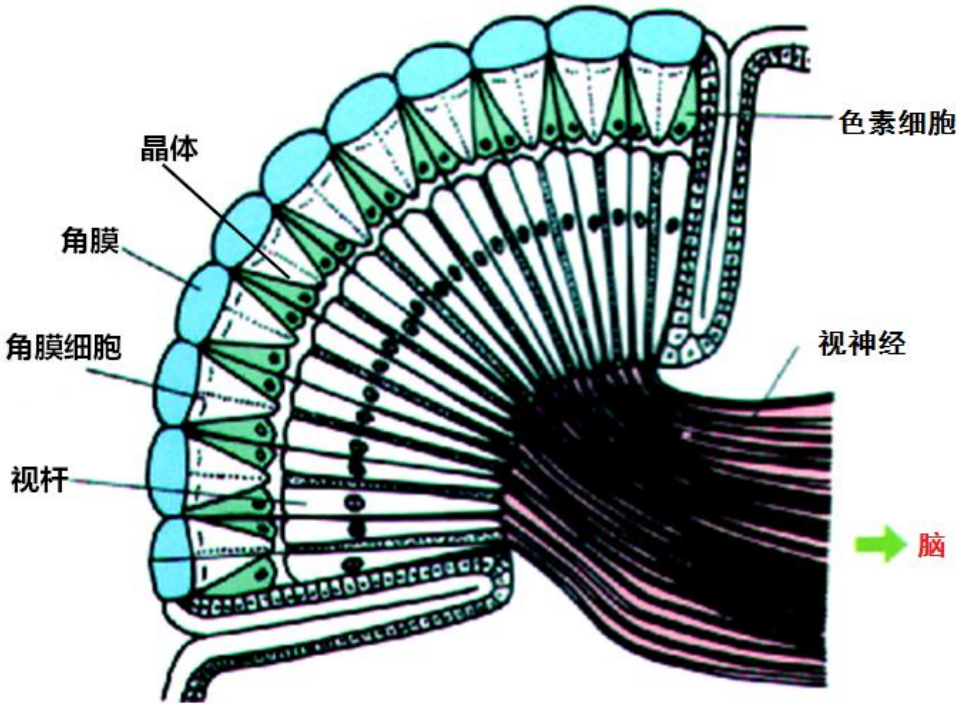


图 昆虫复眼切面模式图（仿 Weber）

复眼由许多小眼（ommatidia）组成，小眼的数量在不同的昆虫间差异大，一种工蚁只有 1 个，蜻蜓大约 10 000~28 000 个，蛾类 12 000~17 000 个。

每一小眼表面透明的部分称小眼面。小眼面一般为六角形，不同昆虫复眼的小眼面大小变化很大。

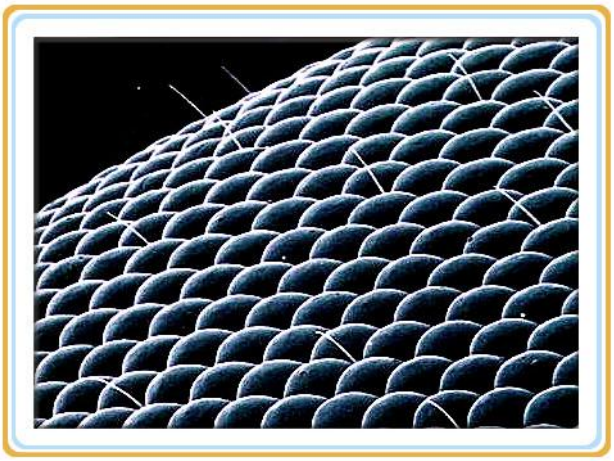


图 构成昆虫眼的小眼的小眼面

小眼自外向内分为角膜、角膜细胞、晶体、视杆、色素细胞和底膜 6 部分。

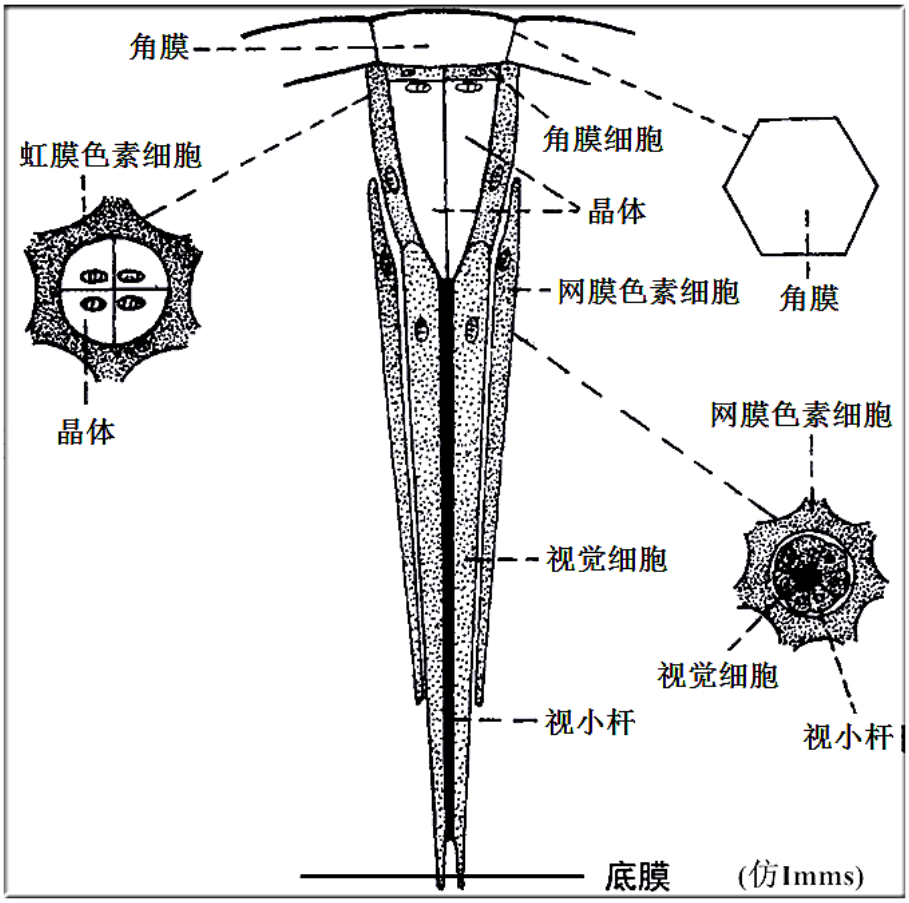


图 昆虫复眼中小眼的结构（仿 Imms）

（1）角膜（cornea）

是小眼透明的表皮，常为双凸透镜，由体壁表皮特化而成，可允许光波穿透和产生折射。

（2）角膜细胞（corneagenous cell）

位于角膜下，是分泌角膜的皮细胞，每个小眼一般具有 2 个角膜细胞。

（3）晶体（cone）

位于角膜下，一般由 4 个透明细胞组成，呈倒圆锥形，由角膜细胞特化而成。

（4）视杆（retinula，视觉柱）

位于晶体和底膜之间，是感觉光波的主要部分，由 8 个长形感觉细胞形成，其内缘分泌物为视小杆（rhabdom）。

（5）色素细胞（pigment cell）

可使相邻小眼彼比隔离，不致受到折射光的干扰。色素在细胞内的上下移动，可调节感受光量的大小。围绕在角膜细胞和晶体周围的为虹膜色素细胞，在视杆外围的为网膜色素细胞。

（6）底膜（basement membrane）

位于底部，由微气管构成的反光层，能将透入的光波再次反射到视杆上，增加视神经的感受性。

2、复眼的成像原理

复眼由于球面大而视野广阔。组成复眼的小眼数目越多，成像越清晰。昼夜活动规律不同的昆虫，其复眼的成像原理不同。

（1）并列像（嵌影说）

日出性的昆虫，其小眼视杆较短，紧接晶体之下，晶体四周有色素细胞，每一个小眼只接受垂直于小眼的光线的光点，所有的光点并列成镶嵌成并列像。

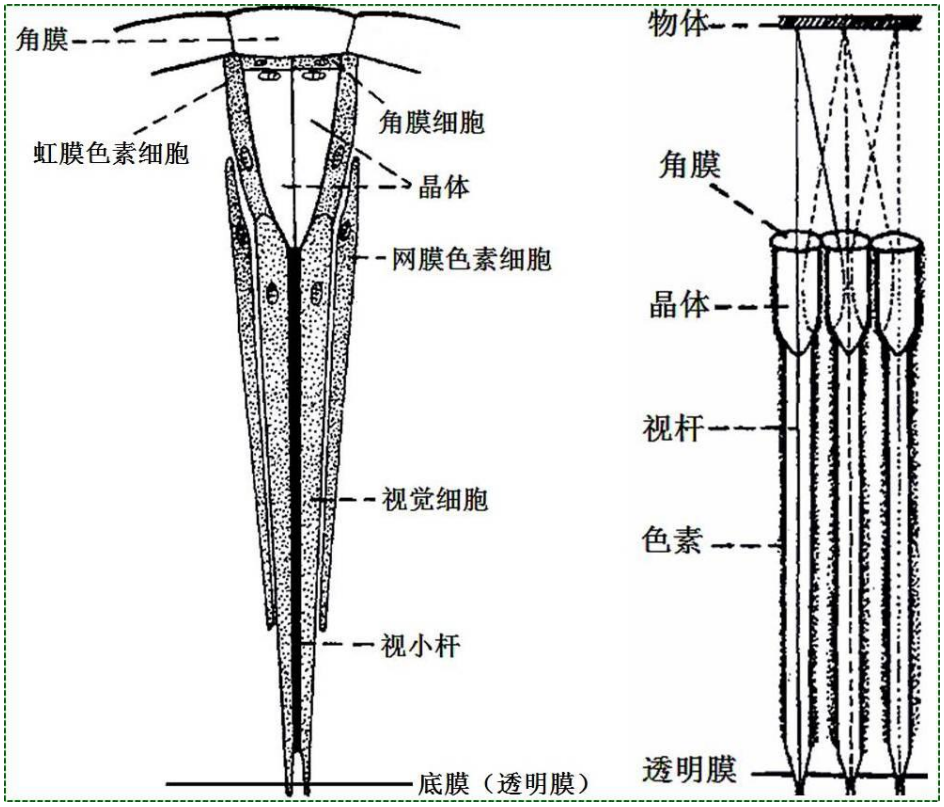


图 并列像眼的结构

（2）重叠像（叠影说）

夜出性的昆虫，其小眼极度延长，视杆不紧接晶体，其间相隔一段纤维状透明介质，色素细胞内的色素颗粒可随光的强弱而移动，每一个小眼能同时接受几个光点，而构成重叠像。

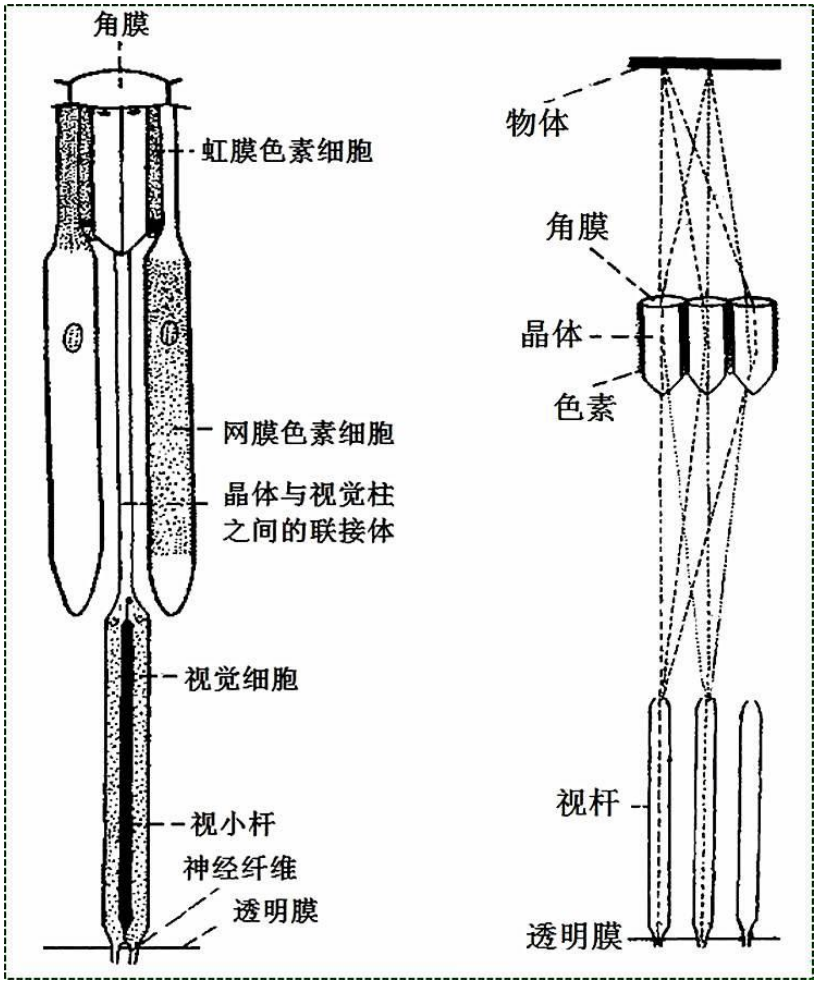


图 重叠像眼的结构

（3）并列像+重叠像

昼夜活动的昆虫，小眼的角膜色素细胞和网膜色素细胞内色素颗粒可随着光线的强弱而移动。光线弱时色素颗粒向上移，形成重叠像；光线强时色素颗粒向下移，形成并列像。

（三）单眼的结构和视觉

1、背单眼

无晶体，有角膜、角膜细胞、视杆、色素细胞。不能成像，只能感受光度的变化（如闪光）、光源的方向和对某些波长的光波产生反应，提高复眼的感光能力；并可改变肌肉的紧张度，对昆虫飞行产生定位作用。

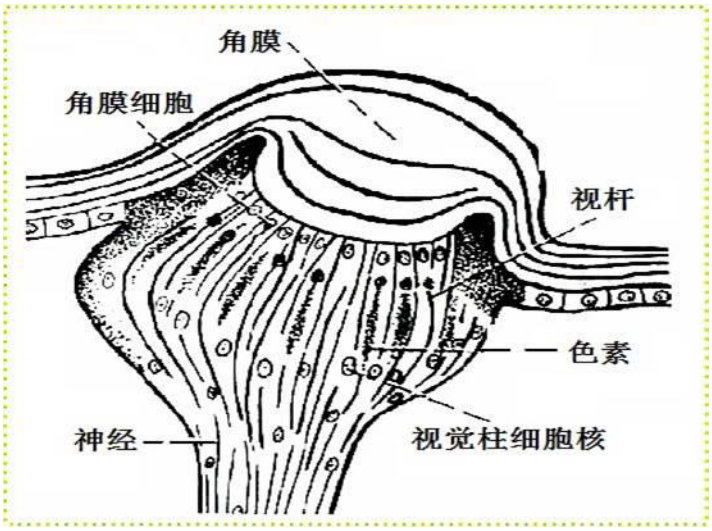


图　昆虫背单眼的结构

2、侧单眼

结构与小眼基本相同，可形成倒象（并列像）和感觉光的强弱，空隙靠头部的移动来弥补，是幼虫期的唯一感光器。

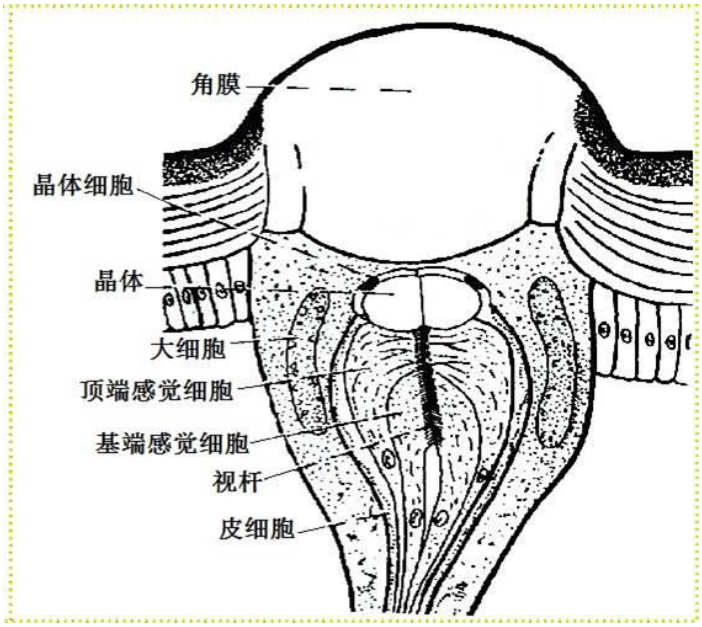


图　昆虫背单眼的结构

（四）昆虫的视力

昆虫的复眼没有调节焦距的结构，但可以通过色素颗粒的移动和视杆感光机制发生化学反应的变化来适应光强弱的变化。

昆虫的视力较差，相当于近视眼，只是人眼的 1/80~1/60，蜻蜓的视力距离为 4.5~6m，家蝇为 40~70cm；昆虫对动的物体的感受能力大于不动的物体；昆虫的可见光区更偏向人眼可见光区的短波段，蜜蜂、蚕蛹等不能辨别长光波，是红色盲；趋光性昆虫能见到 330~400nm 的短光波紫外线，故用黑光灯诱杀。

知识卡片：黑灯光诱杀

黑光灯（black light lamp）一种发射人眼看不见的、波长在 365 nm 左右的紫外线的电光源。黑光灯具有很强的诱虫作用，是杀虫用灯的理想光源。黑光灯的诱虫原理是因为昆虫的复眼对波长 365 nm 的紫外线辐射非常敏感，尤其是飞翔的昆虫。人眼看不见的紫外线，对昆虫就

是可见的。昆虫的向光性使得夜间野外的黑光灯具有强烈的诱虫作用。黑光灯诱杀害虫的技术在农业上的应用非常广泛。田间害虫约占 84%，益虫占 16%。一盏 20W 的黑光灯可管理 50 亩农作物，一夜的诱虫数高达 4~5kg。利用黑光灯诱杀害虫，不仅杀虫效率高，而且使用方便，没有污染，可节约大量农药。如果使用紫外线金属卤化物灯作黑光灯光源，由于辐射能量大，功率高，一盏灯可以管理上千亩地。使用大功率黑光灯，田间布灯少，供电线路简单，使用管理更为方便。所以大功率的长波紫外线金属卤化物灯如稼一铝灯是一种很有发展前途的黑光灯光源。黑光灯的种类较多，按光源类型分有高压汞灯黑光灯、荧光低压汞灯黑光灯和金属卤化物灯黑光灯三类；按供电电源分类有交流供电黑光灯和直流供电黑光灯两类。

二、机械感受器

又称感触器，主要感受内外环境的机械刺激，包括物体的接触、身体张力、空气压力和水波的振动等。

在体壁上的感触器，大多数是毛状感触器，也有钟状感触器，这两类最常见。

（一）毛状感触器

表皮突起大多为刚毛状，也有刺状或鳞片状，分布于体躯各部位和附肢上，如翅基、触角、产卵器及尾须等部位。触角上的毛状感触器对气流的压力比较敏感；尾须上的能够感受低频率的音波或气流压力。

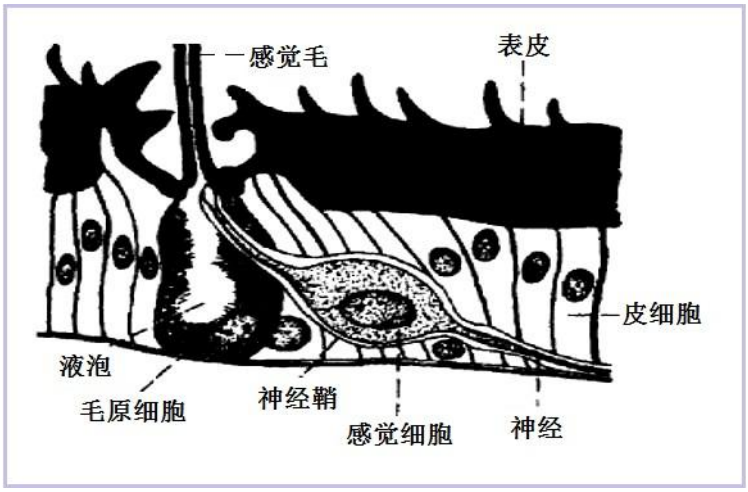


图　毛状感触器的一般构造

（二）钟状感触器

表面无感觉毛，而是特化成圆形或椭圆形薄壁的钟状构造，而四周的体壁加厚，由神经细胞的端突延伸到钟状表皮区与之相连。分布于体躯各部位，如翅基、平衡棒、尾须、气管鳃等。主要是感受空气或水的压力。

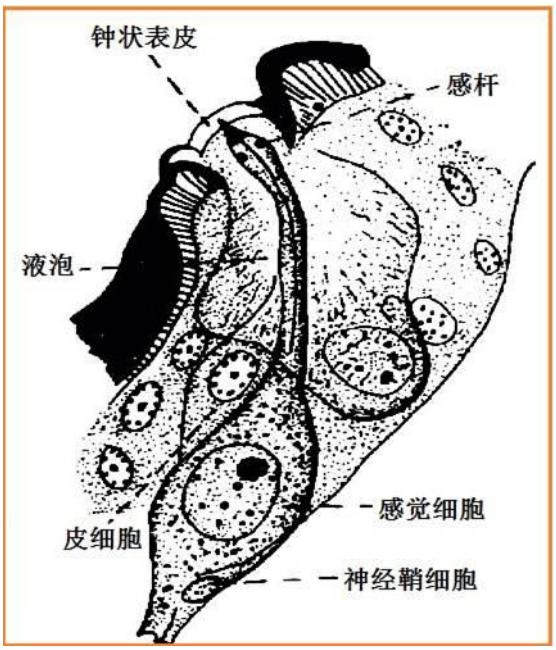


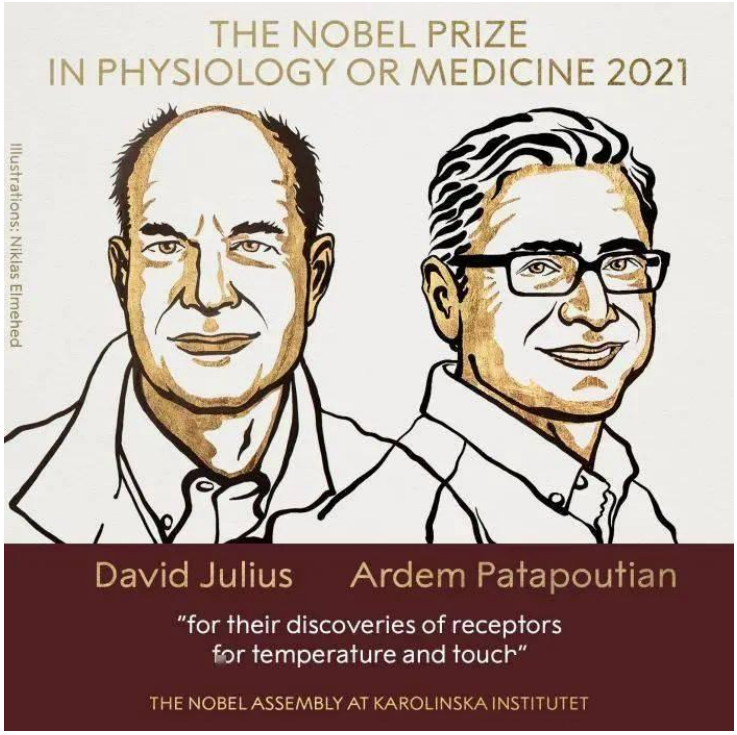
图　钟状感触器的一般构造

知识拓展——感受器与诺贝尔奖

2021 年 10 月 4 日，2021 年诺贝尔生理学或医学奖揭晓，授予 2 位美国科学家戴维·朱利叶斯（David Julius）和阿代姆·帕塔博蒂安(Ardem Patapoutian)，表彰他们在人体感受器方面的研究的研究：发现了人类感知温度、压力和疼痛的分子机制，他们的研究帮我们感知世界，感受温度和压力，为与触觉相关的生理疾病研究提供了重要依据，

朱利叶斯利用辣椒素确定了皮肤神经末梢中对热反应的传感器。

帕塔博蒂安则利用压敏细胞发现了一类新的传感器，对皮肤和内部器官的机械刺激作出反应。



三、听觉感受器

感受物质的振动频率和强度，主要是感受声波的刺激，常见类型有听觉毛、江氏器和鼓膜听

器。

（一）听觉毛

一般为长而易动的毛状感受器，同时也是感触器，多位于虫体的暴露部位。灵敏度较低，为400~1500Hz。人耳能听到的音波强度，听觉毛无感觉。

（二）江氏器

以剑梢感受器为主，位于触角的梗节上，是听觉器中最敏感的一种，灵敏度可达人耳的听觉，在 350~550Hz 范围内反应最灵敏。多数昆虫用以控制触角的方位和活动，雄蚊具有听觉的功能。

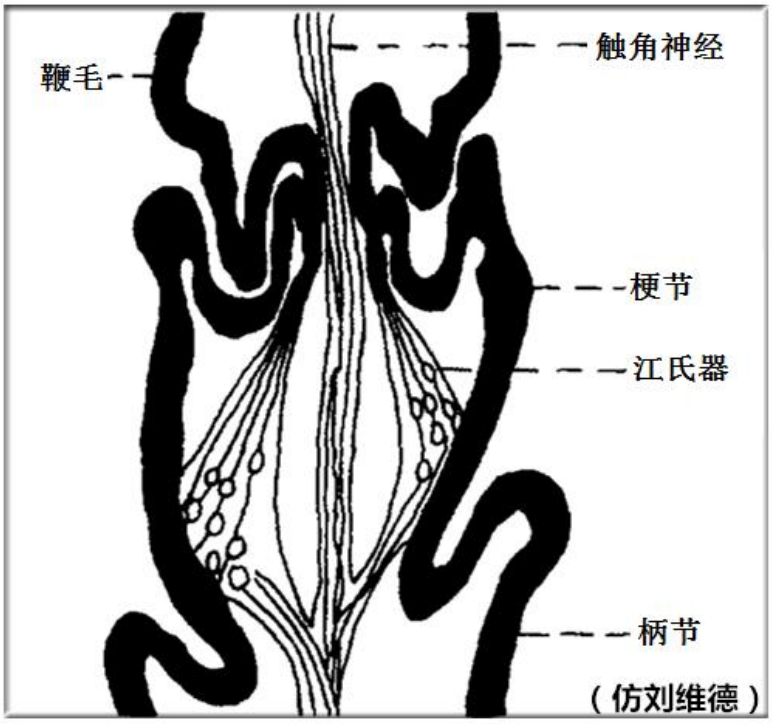


图 大头丽蝇（*Chrysomya megacephala*）触角基部的江氏器（仿刘维德）

（三）鼓膜听器

具有一个略低于周围体壁的听膜或鼓膜，其内壁联着剑梢感受器组成的听体，普遍存在于具有发声能力的昆虫中，如步甲的位于颈膜，蟋蟀、螽斯的在前足，水生蝽类的在中胸，夜蛾的在后胸，蝉、蝗虫、螟蛾、尺蛾和虎甲的在腹部。

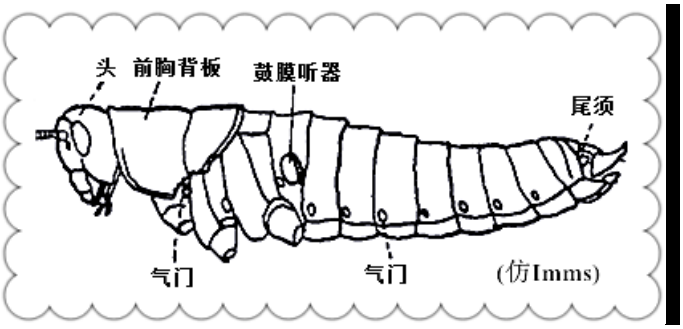




图　蝗虫腹部侧面的鼓膜听器　　图 家蟋蟀前足胫节的鼓膜听器

知识卡片：蚜虫和知了的听器



四、化学感受器

主要感受化学物质的刺激，昆虫的觅食、求偶、产卵、选择栖境、寻找寄主等都与化感器有关。化感器的表皮部分多为薄壁或兼有微孔的结构，可以是毛状、锥状、坛状、瓮状及板状等。化感器的表皮很薄，化学物质容易渗入；在化感器的表皮结构中，往往含有感觉细胞的细微树状突，并有微孔与之相连，以提高灵敏度。

化感器依其功能分为嗅觉器和味觉器，两者间并无决然界限。

（一）嗅觉器

主要分布在触角上，其次在下颚须和下唇须，感受气态分子即挥发性。在化学通讯中起作用，对昆虫寻找异性、食物及选择食料植物产卵等极为重要。

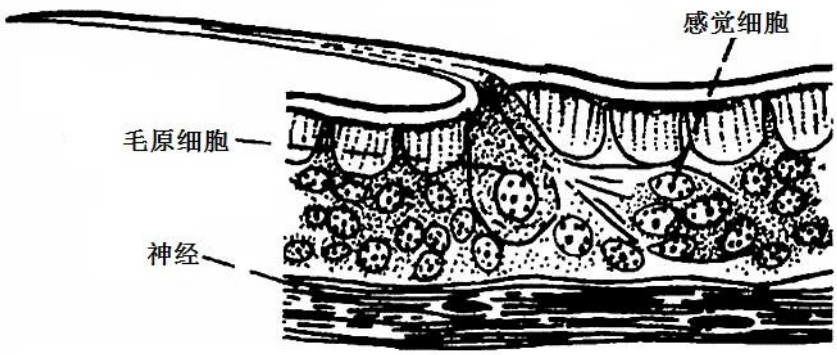
（二）味觉器

多位于口器上，触角、足跗节、产卵器上也有分布，通过接触感受固态和液态物质分子。与昆虫的取食和产卵有关，传递重要信息。许多昆虫足的跗节和中垫上有味觉器，当接触到药物时就会中毒，蝇类及蜜蜂的跗节接触到糖水等，喙就会伸出来。

五、温湿感受器

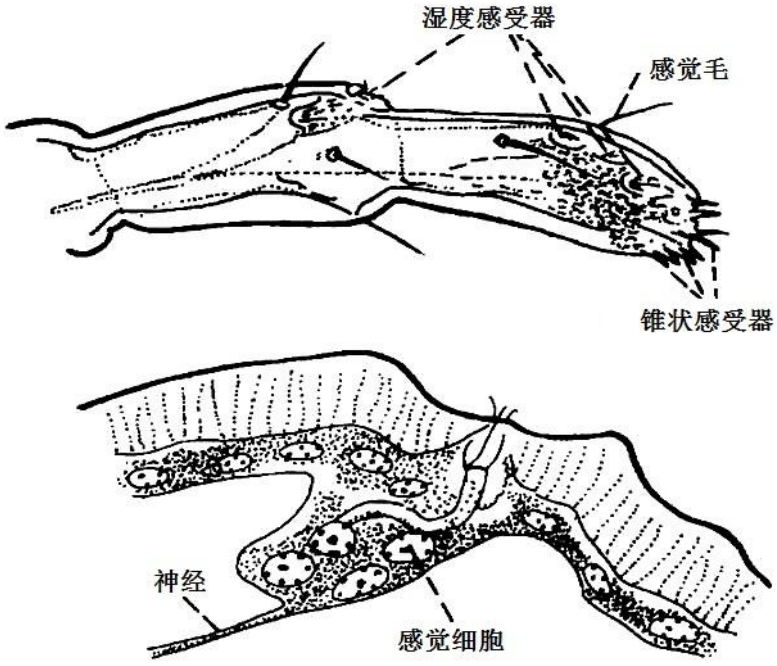
许多昆虫具有感受温度和湿度的感觉器，为昆虫提供环境中的温湿度信息，以利于昆虫寻找适宜的栖息环境。

温度感觉器对昆虫尤为重要，因为昆虫属于变温动物，其作用是感受环境温度的微小变化，一般分布于昆虫整个体躯上，而以跗节和触角为多，多为毛状感受器。



普热猎蝽触角上的温度感受器

土栖昆虫、库蚊、蜜蜂等对湿度比较敏感，能够感受到 0.5%的湿度差异，或借助湿度感觉器找到相当远距离的水源。湿度感觉器主要分布在触角上，多为锥状或薄膜状。



人虱触角上的湿度感受器

知识卡片：臭虫名字的来源

臭虫，半翅目（Hemiptera）臭虫科（Cimicidae），吸食人和温血动物的血液，昼伏夜出，吸血后即躲藏不出，所吸血需数天才能消化。体扁宽，长 4~5mm，红褐色，翅退化呈鳞状。臭虫在我国古时又称床虱、壁虱。

臭虫若虫的腹部背面或成虫的胸部腹面有一对半月形的臭腺，能分泌一种异常臭液，此种臭液有防御天敌和促进交配之用，臭虫爬过的地方，都留下难闻的臭气，使它臭名远扬。

世界性分布，全世界已知臭虫约有 74 种，但嗜吸人血的只有温带臭虫和热带臭虫两种。在我国，温带臭虫分布于南北各地，热带臭虫只分布于长江以南地区，两者都是危害人类健康的害虫。臭虫会传播多种疾病，如回归热、麻风、鼠疫、小儿麻痹、结核病、锥虫病、东方疖、黑热病等。

知识拓展：美国臭虫泛滥成灾

课外作业：

1、什么是昆虫的感受器？分布于何处？对其如何分类？比较功能与结构间的关系？

2、昆虫的听觉器主要包括哪些类型？举例说明。
3、详细阐述昆虫复眼的结构和成像原理。
4、昆虫单眼与复眼在结构和视觉上有何异同？

第十九章　昆虫生殖系统

目的要求：
1、掌握雌雄生殖系统的基本组成
2、了解精子和卵子的形成
主要内容：

昆虫的生殖系统不同于其它生理系统，它的作用对本身的生长发育关系并不明显，它主要是产生卵子和精子，繁殖后代、延续种族的器官。

生殖系统包括内外两部分，即外生殖器和内生殖器。昆虫性别不同，生殖系统存在差异：

表　雌雄两性昆虫生殖系统的比较

生殖系统	雌性	雄性	作用	来源
内生殖器	卵巢（1 对）	睾丸（1 对）	精子或卵子发生、贮存、增殖、发育和成熟	中胚层
	侧输卵管（1 对）	输精管（1 对）	暂存和运送精子或卵细胞	中胚层
	中输卵管（1 条）	射精管（1 条）	排卵或排精	外胚层
	附腺，黏腺	附腺	分泌胶质等物质，保护精子或卵子；形成卵壳、卵囊或精珠等	中胚层或外胚层，根据位置而定
外生殖器	产卵器	交尾器	两性昆虫的交配和授精	

第一节　昆虫的内生殖器

一、雌性内生殖器官
（一）雌性内生殖器官的构造

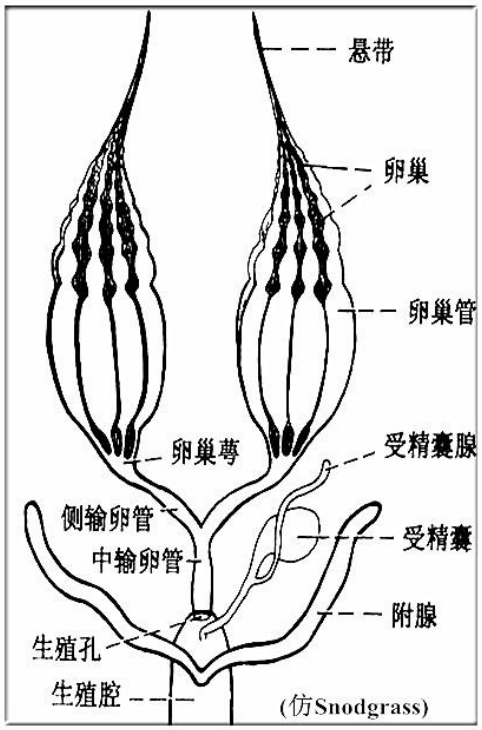


图　昆虫雌性生殖系统的模式结构（仿 Snodgrass）

雌性昆虫的内生殖器官主要包括以下几个部分：

1、卵巢（ovary）

1 对，是雌性昆虫内生殖器官的主体。

2、侧输卵管（lateral oviduct）

2 根，连接卵巢和中输卵管，前端常膨大呈囊状的卵巢萼，可暂时贮存卵子，其顶端常具附腺。

3、中输卵管（common oviduct）

1 根，原始昆虫无中输卵管，是在演化过程中由一系列体壁内陷形成的后生通道，开口于生殖孔，是排卵通道，一般生殖孔不直接开口于体壁表面，而是特化为交尾囊连通外界。

4、交尾囊（bursa copulatrix）

第八腹节体壁内陷形成，基端为原始的生殖孔，以阴门开口于体外，又分为：生殖腔（gential chamber），囊状，后端开口较大；阴道（vagina），管状，后端开口较小。鳞翅目、毛翅目、鞘翅目等部分昆虫阴道延伸到第九腹节并开口于这一节，而阴道在第八腹节上的原始开口并不封闭，仍保留作交尾孔，第九腹节的开口则用于产卵，特称为产卵孔。

5、受精囊（spermatotheca）

第八腹节的腹板内陷形成，接受和贮藏精子。常有附腺，分泌物可为精子提供养分和能量。

6、附腺（accessory gland）

开口于生殖腔，1~2 对，分泌胶质，与产卵有关，保护或粘附卵粒。

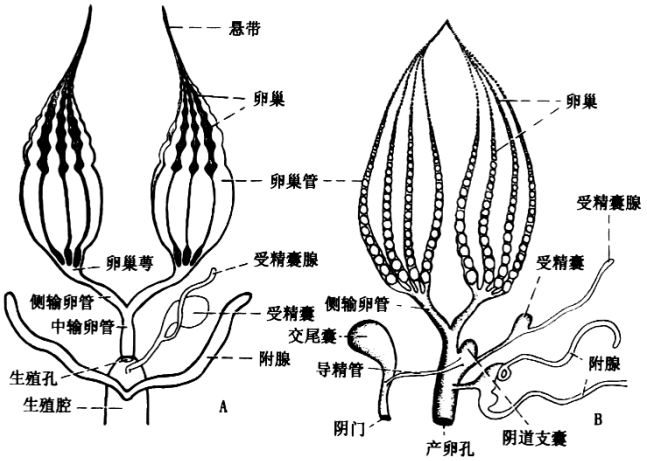


图 18-1　昆虫雌性生殖系统的结构

A. 模式结构；B. 鳞翅目昆虫雌性生殖系统的基本结构（A. 仿 Snodgrass；B. 仿 Eidmann）

（二）卵巢的基本结构

位于体躯腹部后端的消化道背侧，由一群管状的卵巢管所组成。

1、卵巢管的数目

一般由 4~8 根构成。昆虫种类间差异较大，舌蝇和部分有性蚜仅 1 根；羊虱蝇和犬虱蝇 2 根；鳞翅目 4 根；蜚蠊目 6~8 根；膜翅目、双翅目 100~200 根；部分白蚁 2400 根以上。

2、卵巢管的结构

典型的卵巢管分为端丝、卵巢管本部和卵巢管柄三个部分。

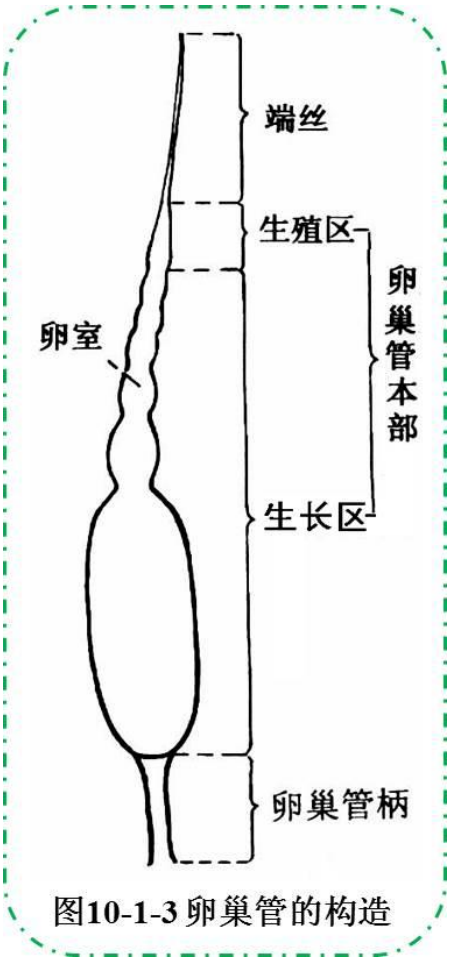


图 卵巢管的基本构造

（1）端丝：卵巢管前端伸出的细长丝，端丝集合到一起成悬带，附着于邻近的脂肪体上、体壁内面或背膈上，用于固定卵巢位置。有些昆虫两个卵巢上的悬带常联成中悬带附于背血管的腹壁下。

（2）卵巢管本部：卵巢管的主要部分，是卵子发生和发育的部位。根据卵细胞发育的程度，分为：

①生殖区（原卵区）：位于卵巢管本部的最前端，含有正在分裂的生殖细胞。生殖细胞经分裂形成卵原细胞，卵原细胞继续发育，成为原始的卵母细胞；部分种类昆虫的卵原细胞还可以分化为滋养细胞，为卵母细胞提供营养。

②生长区（卵黄区）：位于卵巢管本部的基半部，生长着卵母细胞，每一卵母细胞的四周还包围着一层卵泡细胞。由于卵母细胞的生长发育，使生长区延伸成一系列由小而大的卵室，其中卵母细胞逐渐沉积卵黄，并由卵泡细胞分泌卵壳，最后形成成熟的卵。在最末一个卵室的下端，卵泡又集成卵管塞，封闭卵巢管本部的出口。卵管塞在昆虫即将产第 1 粒卵之前，即行溶解。

（3）卵巢管柄：为薄壁的管道，连接于卵巢管本部的后端与侧输卵管之间。

3、卵巢管的类型

卵巢管根据是否有滋养细胞分为无滋式和有滋式。

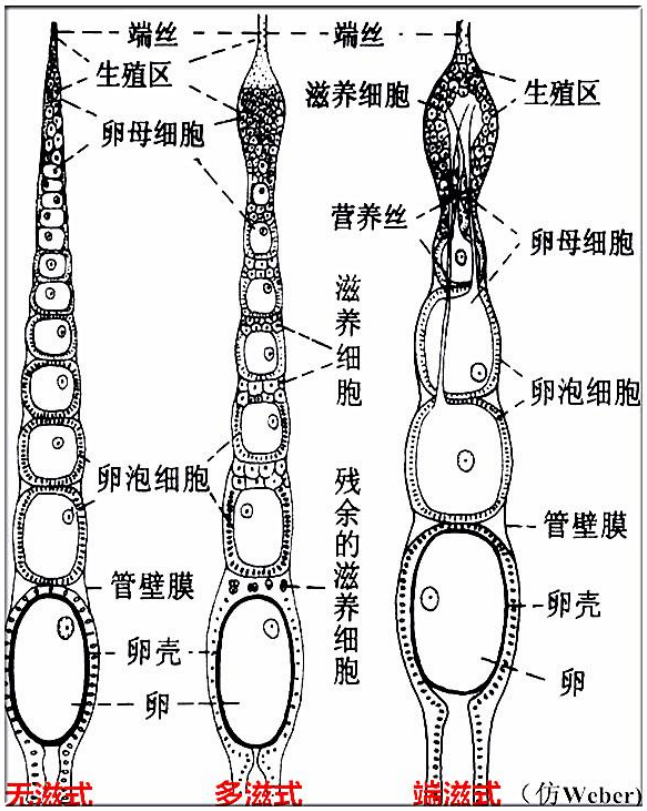


图 昆虫卵巢管的主要类型（仿 Weber）

（1）无滋式：无滋养细胞，卵母细胞周围被卵泡细胞包被，获取营养靠卵泡细胞吸取血液中的养料。存在于较低等的昆虫种类，如无翅亚纲、蜉蝣目、蜻蜓目、直翅目等。

（2）有滋式：有滋养细胞，卵母细胞的营养由滋养细胞提供，又分为多滋式和端滋式。

多滋式：卵母细胞与滋养细胞交替排列，卵母细胞以原生质丝与邻近的滋养细胞相连通，获取营养。多为革翅目、虱目、脉翅目、部分鞘翅目、鳞翅目及双翅目。滋养细胞多由卵原细胞分化而来，少数由卵泡细胞转化而成。每一卵母细胞伴随的滋养细胞有一定的数目，多数情况下滋养细胞与卵母细胞之比等于 1 或大于 1，如革翅目和摇蚊为 1:1，羽虱目为 5:1，按蚊为 7:1，蜜蜂为 48:1。

端滋式：滋养细胞位于生殖区内，通过原生质丝形成的滋养丝与卵母细胞相连通，供给营养，直至卵发育成熟。多见于半翅目和鞘翅目肉食亚目昆虫。

二、雄性内生殖器官

（一）雌性内生殖器官的构造

雄性昆虫的内生殖器官的构造如下图。

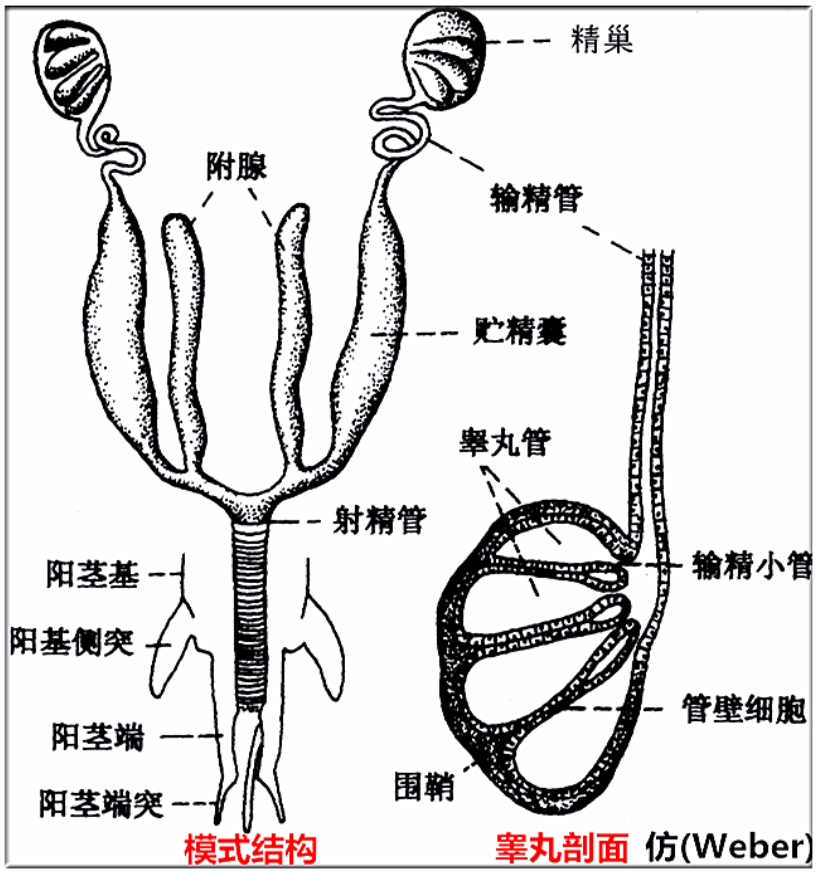


图 昆虫雄性生殖系统的结构（仿 Weber）

1、精巢（testes）

也叫睾丸，1 对，由精巢小管组成，是雄性昆虫内生殖器官的主体。

2、输精管（vas deferens）

1 对，从精巢基部引出的细长管道，相对于雌性的侧输卵管，常有一部分膨大成囊状，称贮精囊。

3、射精管（ejaculatory duct）

1 根，形态学上相当于雌性的中输卵管，第九腹节后端内陷而成，末端开口于体壁外突的阳茎内。

4、雄性附腺（accessory gland）

1 对，位置不同，来源就不同。包括中胚层附腺（mesodenia）和外胚层附腺（ectadenia）两种。一般位于输精管和射精管的交界处，其分泌的粘液主要用于浸浴精子、形成包围精子的特殊薄囊，即精珠。

（二）精巢和精巢小管

精巢相当于雌性的卵巢，一般一对，由精巢小管组成。较高等昆虫的精巢包被在一层围膜内，而无翅亚纲和襀翅目的则不包被。精巢小管的基部有一段短小柄状的输精小管与输精管连通。精巢小管的数量在不同种类的昆虫中差异较大，鞘翅目肉食亚目仅 1 条，而蝗科昆虫多达 100 多条。

精巢小管按照生殖细胞在睾丸管内的发育程度，可分 4 个区域，但分区不明显。

1、精原区

位于精巢小管顶部，含有大量的精原细胞。

2、生长区

生殖区之下，1 个精原细胞经过 6~8 次分裂形成 64~256 个精母细胞。

3、成熟区

生长区之下，精母细胞继续进行 2 次成熟分裂形成 4 个精细胞。

4、转化区

睾丸管的最下端，精细胞转化成具有鞭毛的精子。

第二节　昆虫的交配和授精

一、交配

性成熟的昆虫在一定的环境下，释放性外激素发声等求偶信息，吸引异性进行交配。多数昆虫选择与幼虫取食有观点场所作为交配场所，便于后代找到食物。多数昆虫一生可进行多次甚至几百次上千次的交配，但蜉蝣、石蝇等昆虫则一生只进行 1 次。

（一）引起交配的因素

昆虫进行交配的活动行为主要包括以下 5 种。

表　引起雌性虫交配活动的主要因素比较

活动行为	行为主体	作用	代表昆虫
成群飞舞	雄虫	吸引雌虫	毛翅目、襀翅目、蜉蝣目、双翅目等
鸣叫	雄虫	发出特殊振幅和频率的声波吸引雌虫	蝉、蟋蟀、蝗虫等
发光	雌性	吸引雄虫	萤火虫等
色彩	雌性	吸引雄虫	鳞翅目、鞘翅目等
气味	雌虫	吸引雄虫，雌性散发的性外激素是引发交配的主要刺激物	灯丝虫 *Arctias selene*、绝大多数昆虫

（二）昆虫交配时的特殊取食习性

蝎蛉科和蚊蝎蛉科昆虫在交配和求偶的过程中，具有非常有趣的献礼行为，雄虫会将唾液腺分泌的唾液球送给雌虫，否则交尾不会顺利进行。

树蟋交配时雌虫取食雄虫后肠内腺体的分泌物。

螳螂交配时，咬食雄虫头部，主要是移除咽下神经节对最后一个复合神经节的抑制作用，促使雄虫增强性活动，保证完成交配过程。

二、授精方式

1、授精概念

两性交配时，雄虫将精液注入雌虫的生殖器官内，并贮存一受精囊中，这个过程称为授精。

2、授精的方式

一般情况下，在生殖腔或阴道中完成；鳞翅目和很多鞘翅目昆虫在交配囊中进行；少数昆虫授精方式特殊，如①弹尾目昆虫以口器浸沾精液注入雌性的生殖孔中，②蜻蜓雄虫将精液注入腹部基部的特殊交尾结构中，然后再将这一交尾器插入雌虫阴道中进行交尾，③鳞翅目、脉翅目、毛翅目、膜翅目、鞘翅目的部分昆虫，其雄虫将包被有精液的精珠注入雌虫体内。

三、排卵和受精

1、排卵

昆虫的卵成熟后，冲破卵巢管下端的卵巢塞进入侧输卵管，并沿着中输卵管进入阴道或生殖腔，将卵排除体外的过程，称为排卵。

2、受精

雄性精核与卵核结合形成合核的过程，称为受精。当卵子经过受精囊时，精子被释放并进入卵子，两者的细胞核结合，完成受精过程。受精卵在适宜条件下，开始胚胎发育。

第三节　昆虫生殖的调控

昆虫在长期的进化过程中形成了一系列生殖调控机制，以保证种族的延续。

一、影响生殖的内在因素

激素和神经系统是控制昆虫生殖的关键。昆虫是神经系统可以监测外部环境和内部生理状态，并通过神经中枢的综合作用，适时地释放特定等等激素，调控生殖细胞的发生和生殖行为。

1、激素的调控

保幼激素和脱皮激素是调节和控制生殖的主要激素，它们通过调节卵黄沉积、精子形成和附腺功能等实施对昆虫生殖的调控。大部分昆虫能利用咽侧体分泌的保幼激素来激发脂防体和卵泡细胞合成卵黄原蛋白，刺激卵泡细胞进行卵黄沉积，从而使卵母细胞积聚卵黄转变为成熟的卵。有一些昆虫，如伊蚊、丽蝇和蟋蟀等，在成虫期能利用卵巢分泌脱皮激素，控制卵的发育和卵黄的沉积。此外，精子发生也受到激素的控制，如吸血蝽和蝗虫，脱皮激素可以刺激精原细胞的分裂，促进精子发生；而保幼激素可以拮抗脱皮激素，抑制精原细胞的分裂。

2、神经的调控

昆虫的交配和产卵行为是中枢神经系统编码的本能行为，主要由咽下神经节和生殖节的腹神经节控制。激素可以启动这些编码程序，从而对交配和产卵行为进行调控。例如，家蚕在交配授精后，进入雌体内的雄性附腺分泌物，可以刺激心侧体释放激素，进一步刺激腹神经节，启动产卵。许多蛾类，都通过中枢神经系统分泌的神经肽类激素控制性信息素的合成和释放，这是控制昆虫交配的关键激素物质。对不少昆虫来说交配受精是必需的产卵刺激。有的昆虫，如床虱，不经交配受精，其卵子便不发育；大多数鳞翅目昆虫，不进行正常交配授精，只能产出少量的卵。

二、影响昆虫生殖的外部因素

温度和营养等外部环境因素除了通过影响昆虫的生长发育来影响生殖外，还可以直接影响昆虫生殖细胞的发生及发育。

1、温度的影响

昆虫的雄虫对不正常的气温反应极为灵敏，精巢管内的精子在高温下失去活动力。自然界高温造成的昆虫不育通常都是由于雄性功能异常所致。例如，当温度超过 32℃时，小地老虎和东方粘虫产生大量的畸形精细胞囊，精子形成受阻，核与鞭毛明显缩短。雌性昆虫在适宜的温度下，温度越高产卵越快，但超过了适宜温度，产卵率会急剧下降。例如，高温对大蚕（*Antheraea yamamai*）卵巢生长发育有明显的影响，3、4 龄幼虫卵巢生长发育在 20～29℃范围内随温度的提高而加快，32℃下则略有下降；5 龄幼虫生长发育在 29℃和 32℃下明显受阻。

2、营养的影响

从幼虫中后期至成虫期，昆虫雌性和雄性内生殖器的发育要持续间，因此，营养的质和量对这一发育过程有很大的影响。一般情况下，营养对雄虫的生影响较小，而对雌虫的产卵量影响显著。蛋白质、糖分、脂肪和维生素对雌虫的产卵量和卵的发育都有很大的关系，尤其是成虫期需要取食补充营养的昆虫，食物营养的丰歉，与其产卵量直接相关。例如，许多夜蛾类害虫的发生量，明显受成虫发生期开花植物的影响。

复习思考题：

1、详细叙述卵巢管的结构及各部分的功用？列表比较三种类型卵巢管的异同？

2、详细叙述精巢小管的结构及各部分的功用？构造上与卵巢管有无相似之处？

3、列表比较雌性生殖器官与雄性生殖器官组成上的异同。

4、授精与受精的区别是什么?

5、昆虫的生殖受哪些因素影响？详细说明。

第二十章 昆虫激素的分泌系统

昆虫的一切生命活动都是在激素的参与下完成的，昆虫的激素和信息素都是由昆虫的特殊器官分泌的、作用于本身或同种异体的活性化学物。

第一节 内分泌细胞和器官

昆虫的内分泌系统主要由神经分泌细胞、内分泌器官等组成。

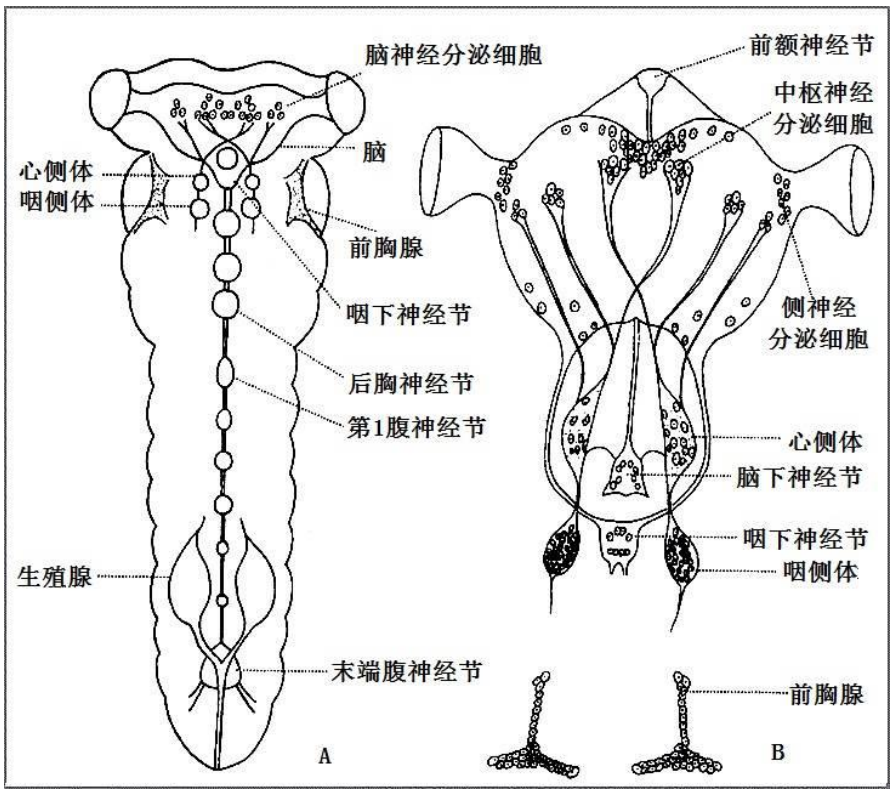


图 昆虫内分泌系统（仿郭郛）

A. 模式结构 B.昆虫头部和胸部内分泌器官中分泌细胞模式图

一、脑神经分泌细胞（neurosecretory cell，NSC）

是位于脑内背面的大型神经细胞。

分泌脑激素（又称活化激素，brain hormone，BH），其中促前胸腺激素（PTTH)）可激发和活化咽侧体和前胸腺，促使分泌保幼激素和脱皮激素。

二、心侧体（corpus cardiacum，CC）

是一对光亮、乳白色的小球体，在前脑后方，有神经分别与脑、咽侧体及后头神经节相连。心侧体一般认为是脑激素的贮存体，本身还能产生一种激素（如利尿激素、心跳加速因子、脂肪动员激素等），可影响心脏搏动和消化道的蠕动，刺激脂肪体释放海藻糖进入血液。

三、咽侧体（corpus allatum，CA）

是一对卵圆形的腺体，位于心侧体的侧下方，有一根咽侧体神经与心侧体相连。是分泌保幼

激素（JH）的中心，当其受到脑激素刺激即分泌 JH。

四、前胸腺（prothoracic gland）

一般位于头部或前胸两则，是一对透明、带状的细胞群体。具有分泌脱皮激素（MH）的作用，但受脑激素的控制。

五、咽喉下神经节（suboesophageal gland）

分泌卵滞育激素以调节家蚕卵的滞育。

第二节　昆虫的激素

昆虫激素（insect hormone）是指由内分泌器官分泌的，通过血液运送到作用部位，调节和控制昆虫生理、发育和行为活动、具有高度活性的微量化学物质。昆虫激素根据作用对象，分为内激素和外激素。

一、内激素

（一）内激素的作用

是由一种昆虫个体的分泌腺体所分泌到体内，经血液运送到靶器官或靶细胞，在个体内协调个体的生理和行为活动，如生长、发育、变态、滞育、交配、生殖等。

（二）内激素的种类

昆虫的激素种类已达 20 多种，最主要的当属促前胸腺激素、保幼激素和脱皮激素。

1、促前胸腺激素（prothoracotropic hormone，PTTH）

又称促脱皮激素，旧称脑激素，是第一个被发现的昆虫激素，是由脑内神经分泌细胞产生的一种多肽类激素，主要由前脑侧区的神经分泌细胞分泌，贮存于心侧体。

促前胸腺激素为促激素、活化激素，激发和活化咽侧体和前胸腺，促使分泌 JH 和 MH，具有周期性。

2、保幼激素（juvenile hormone，JH）

由咽侧体分泌，为半倍萜类化合物，主要包括 JHI、JHII、JHIII和 JH0。

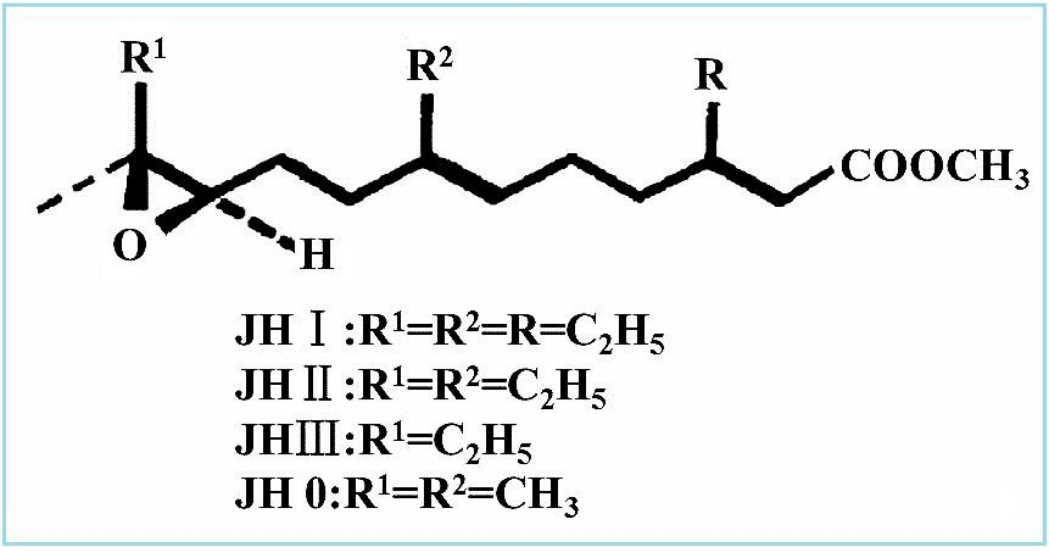


图　保幼激素的化学结构

保幼激素具有维持幼虫特征、阻止变态发生的作用，可促进合成幼虫的表皮和结构，刺激和保持前胸腺活性，抑制“成虫器官芽”的生长和分化，从而使虫体保持原来的幼期状态。

保幼激素的分泌具有周期性，且在不同种类和不同虫期，保幼激素的结构和含量不同，这显示出种的特异性。

3、脱皮激素（molting hormone，MH）

又称“蜕皮激素”。来源于前胸腺，又称脱皮甾醇或脱皮酮，为 27C 类固醇，分为 α~脱皮激素和 β~脱皮激素，α~脱皮激素是一种“激素原”，本身没有活性，必须转化为 β~脱皮激素才具有活性。

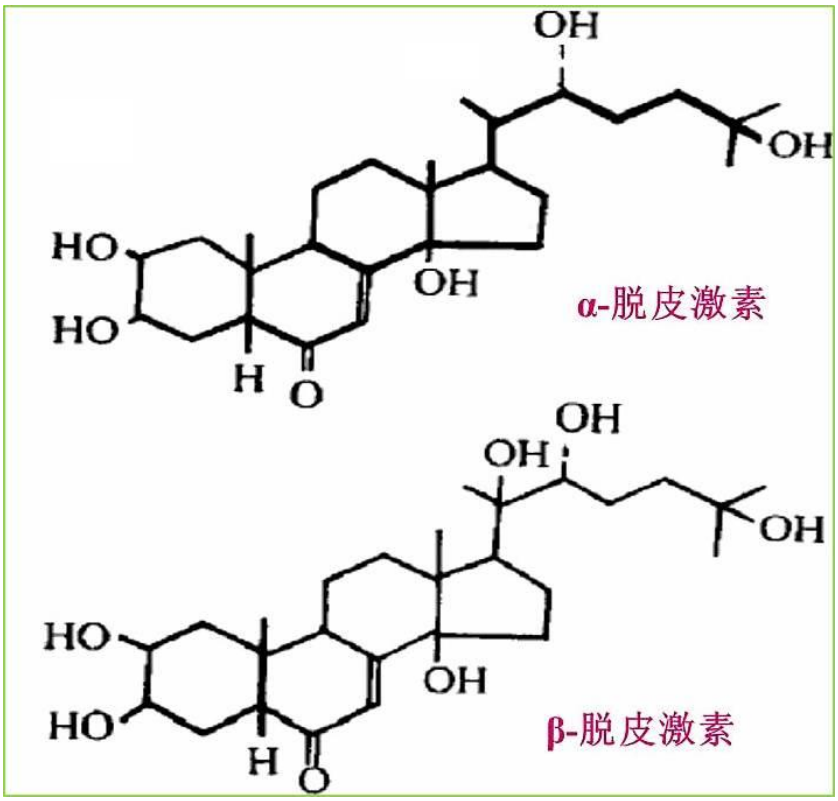


图　脱皮激素的化学结构

脱皮激素的作用是在保幼激素协调下使昆虫脱皮，还有增高细胞呼吸代谢的作用。

MH 主要作用在于激发蜕皮过程。当昆虫变为成虫时前胸腺退化或消失，所以成虫不继续脱皮。

二、昆虫的外激素

昆虫的外激素（pheromone）又称信息素（message），是由一种昆虫个体的分泌腺体所分泌到体外，能影响同种（也可能是异种）其他个体的行为、发育和生殖等的化学物质，具有刺激或抑制两方面的作用。一般由雌蛾腹部末端的第八、九腹节的节间膜内的腺体产生，由昆虫分泌到体外，借助空气分散传播。

（一）外激素的种类

昆虫的外激素根据其作用的昆虫种类分为种内信息素和种间信息素。

1、种内信息素

（1）性信息素 sex pheromone 也叫性外激素

性外激素是昆虫分泌的借以在同种两性之间互通性信息的化学物质，起性引诱剂的作用，主要由雌性分泌，成分多为萜类或脂肪酸。

性外激素的特点为专一性强，灵敏度高。一种昆虫分泌的性外激素只对本种昆虫的异性个体起作用。外激素灵敏度高表现之一为距离远：雄性天蚕蛾、枯叶蛾，能被 4km 以外的雌蛾引诱，前来交配；绿尾大蚕蛾雌蛾把 11km 外的雄蛾吸引过来。表现之二为微量：雄蚕蛾可感受到 1 个分子的性信息素；一只雌蛾仅分泌 0.1μg，足以引诱 100 万只雄蛾；一只关在笼子里的雌松树锯蝇，它的气味能招引约 1 亿只雄锯蝇。

（2）追踪信息素 trial pheromone 也叫跟踪信息素

蚁、蜜蜂、白蚁等社会性昆虫分泌，用其标记路线，使其他个体按原路找到合适的食物。蚁从杜氏腺和毒腺分泌，蜜蜂从发香腺分泌，白蚁则从腹板腺分泌，组成成分为牻牛儿醇等。许多昆虫的性信息素都有专一性，而追迹信息素无专一性。

（3）告警信息素 alarm pheromone

部分昆虫在受到惊扰时会释放告警信息素。有一种斑点紫苜蓿蚜虫，当受到“敌人”侵袭时，立即释放出一小滴液体，使附近的蚜虫停止进食而离去，该液体物质为一种倍半萜类，是一种高度不稳定的烃

（4）聚集信息素（aggregation pheromone）也叫集合信息素

昆虫依靠分泌聚集信息素招引同种其他个体前来一起栖息，共同取食，攻击异种对象，从而形成种群聚集。聚集信息素能在同一性别或异性，同龄或异龄之间传递信息，对该种内个体的发育行为产生影响，在白蚁、蜜蜂、蚂蚁等昆虫的群体生活中起重要作用。

知识扩展：中科院康乐院士团队成功揭秘蝗灾的“罪魁祸首”

康乐院士等团队首次发现蝗虫聚集分子及配体，对于预防蝗灾指出了新方向。蝗灾困扰着世界各地的农业和环境安全，飞蝗聚群成灾机理研究一直备受关注。中国科学家历时数十年持续研究，最近取得里程碑突破——发现化合物 4~乙烯基苯甲醚（4~vinylanisole，4VA）对群居型和散居型飞蝗的不同发育阶段和性别都有很强的吸引力，并定位蝗虫锥形感器中的嗅觉受体 OR35 是 4VA 的特异性受体。信息素的聚集在蝗虫从单只形态向毁灭性的群居形态的过渡，以及大规模虫群的形成中起着至关重要的作用。2020 年 8 月 12 日，中国科学院动物研究所康乐院士等在 Nature 在线发表题为“4~Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts”的研究论文，该研究使用行为分析、电生理记录、嗅觉受体表征和野外实验，证明了 4~乙烯基茴香醚（4VA），也称为 4~甲氧基苯乙烯）是蝗虫（*Locusta migratoria*）的聚集信息素；不论年龄和性别，群居蝗虫和孤立蝗虫都强烈被 4VA 吸引；尽管它是专门由群居蝗虫释放的，但 4 到 5 个孤立蝗虫的聚集可以触发 4VA 的产生；它特别引起触角上的碱度感官反应；该研究还确定 OR35 为 4VA 的特定嗅觉受体；使用 CRISPR–Cas9 敲除 OR35 显著降低了触角的电生理反应，并削弱了 4VA 行为吸引力；野外诱捕实验证明了 4VA 对实验种群和野生种群的吸引力。这些发现确定了蝗虫聚集信息素，并为开发新型蝗虫控制策略提供了见识。这不仅是在昆虫界，也是在动物界第一次发现 4VA。中国科学家团队的最新研究不仅揭示蝗虫群居的奥秘，而且使蝗虫的绿色和可持续防控成为可能。康乐院士指出，4VA 和它的受体的发现，将极大改变防治蝗虫的对策和技术，这项研究成果将从多个方面改变人们控制蝗灾的理念和方法。



知识卡片：人物介绍~康乐院士



康乐，男，1959 年 4 月出生于内蒙古呼和浩特，原籍河北省唐县，杰出青年基金获得者，国家有突出贡献的中青年专家。生态学家和昆虫学家，中国科学院院士、发展中国家科学院院士，研究员，博士生导师，中国科学院动物研究所所长，中国科学院北京生命科学研究院院长，中国科学院大学生命科学学院院长，河北大学校长。

康乐主要从事昆虫生态基因组学研究。将分子生物学与生态学结合，系统研究昆虫适应性和成灾机理，在蝗虫两型转变的行为遗传学、抗寒性、化学生态学等方面取得系统性创新成果；首次发现嗅觉感受蛋白基因和多巴胺代谢途径对飞蝗型变的启动和维持机制以及型变的表观遗传规律，阐明地理种群变异、抗冻物质、热激蛋白等对抗寒性的作用；揭示植物、昆虫、天敌的化学联系以及植物防御对策间的平衡关系。在相关领域发表 SCI 论文 200 篇，发表在包括 Science, Nature Communication, PNAS 等重要刊物上，总引用 4800 余次，是 Elsevier 选出的农业和生物学高被引科学家，多次获国家自然科学奖。

在科学研究中要有长期坚守的精神——康乐。

2、种间信息素

（1）利（益）它素：是一种昆虫释放出的、能引起对另一种昆虫个体行为发生反应的化学物质，其行为反应有利于接受者，这种化学物质称为利它素。如蚜虫分泌的蜜露可吸引蚂蚁前来取食。

（2）利（益）己素：也是一种昆虫释放出的、能引起另一种昆虫个体行为发生反应的化学物质，其行为反应有利于释放者，这种化学物质称为利己素。如瓢虫、芫菁等受到威胁时，会从腹部末端释放气体保护自己。

（二）昆虫的外分泌腺体

昆虫的外分泌腺体可以在昆虫的各个部位，如头部、胸部、腹部、足和翅上等。

（三）昆虫信息素的化学组成及其特点

昆虫信息素是带有挥发油性质的化学物质，具有香味或臭味，是多种成分的混合物。多数是长链的不饱和醇、乙酸酯或醛类。

信息素在化学结构上的微小变动，都会引起失去全部或大部分的引诱活性，或者相反。

第三节　昆虫激素的作用机制

昆虫激素在昆虫的生长发育和行为活动中发挥着重要作用，其调节和控制作用具有一定的规律。

一、昆虫激素的作用过程

（一）内激素的作用过程

1、活化过程

当昆虫接受各种刺激，促使脑神经分泌细胞开始分泌活动，使脑神经分泌分泌物逐渐积累。脑神经分泌物为促激素，活化其他内分泌器官的活动。

2、激素的分泌、结合和运动过程

内分泌器官接受脑神经分泌物的刺激后，内分泌细胞产生特有的激素，再与载体蛋白结合形成复合体，靠体液运送到靶细胞。

3、激素对靶子器的作用过程

当激素被载体带到靶细胞时，与细胞膜上的特殊受体结合，经受体进入细胞质后作用于染色体上某些特定位点，使染色体产生膨突现象，并转录 mRNA，最后经核糖体翻译成蛋白质。

（二）外激素的作用过程

主要包括信息素的释放、传递和接受 3 部分组成。信息素的释放通常由外分泌腺体和能使化合物分子传递到周围介质中去的特化器一起组成。传递介质则主要根据昆虫的生活方式不同，可以是空气或水，也可以是相关的其他物质。接受部分为嗅觉器官和味觉器官。

二、昆虫激素对变态的调节

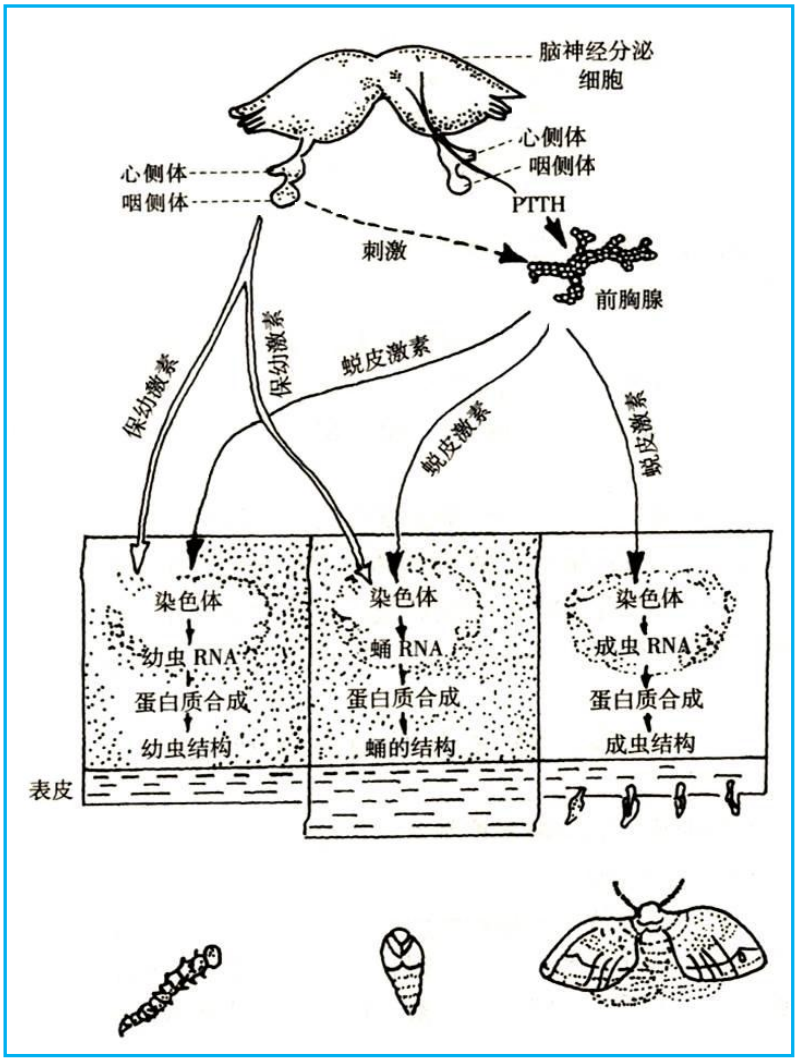


图 昆虫变态的激素调节（仿 Gilbert）

参与调节昆虫变态的激素有促前胸腺激素、脱皮激素和保幼激素。促前胸腺激素在保幼激素与脱皮激素的调节过程中起主导作用，其分泌是时间、成分和数量的差异决定着保幼激素与脱皮激素在体液中的含量和相对比例。脱皮激素启动与调整脱皮过程，其作用是在保幼激素协调下进行的；保幼激素规定在每次脱皮后昆虫的发育方向，即发育为幼虫或产生变态形成蛹和成虫。保幼激素是一种调节剂，它能促使幼虫结构的生长发育，同时抑制成虫结构的分化和发育。在一定量脱皮激素和一定浓度的保幼激素相互作用下，细胞核的特定信息物质（mRNA）被传入细胞质，导致形成幼虫（若虫）或蛹，或成虫表皮的生化合成。

MH 与 JH 共同作用，其动态平衡可导致三种变态方向：

- JH 浓度高，MH：幼期→幼期
- JH 浓度低，MH：幼虫→蛹
- JH 浓度无：MH：蛹→成虫

MH 主要作用在于激发蜕皮过程。当昆虫变为成虫时前胸腺退化或消失，所以成虫不继续脱皮。

第四节　昆虫激素的应用

昆虫激素是由昆虫自身分泌并影响其变态、发育、繁殖或互相传递信息的微量化学物质。当它的分泌受到抑制或增加时，昆虫的发育或正常活动即受阻碍、干扰。昆虫激素在害虫防治等工作中被广泛应用。

一、用于害虫防治

保幼激素类农药：人工合成的保幼激素类似物，比天然保幼激素活性高几百倍，现已有不少种类，其中有的对蚊类幼虫、贮粮害虫和温室内同翅目害虫有较高的药效。

灭幼脲类农药：属于抗蜕皮激素类农药，抑制几丁质的合成，对变态昆虫，特别是鳞翅目幼虫表现为很好的杀虫活性。

性信息素诱杀：利用含性信息素或类似物的诱虫灯或诱捕器，可大量诱杀美国白蛾、芳香木蠹蛾、仓储螟蛾等等。

性信息素迷向：在一定的区域内，大量释放性信息素，可扰乱害虫雌、雄之间的正常求偶行为，从而失掉繁殖力。

二、用于预测预报

利用含性信息素或类似物的诱集器，诱集昆虫，根据昆虫的种类和数量以及虫态等，对害虫做出预测预报。

三、用于蚕桑业

保幼激素也可用于家蚕饲养，使桑蚕摄食后延迟化蛹，从而增加蚕丝的产量。

知识卡片：昆虫激素类农药

昆虫激素类农药属于一种新型农药，主要为人工合成的仿昆虫激素。在多种昆虫激素中只有一部分可用作农药。其特点是活性高、用量少（一般在 1μg 以下的剂量即发生作用）、专一性强、无公害。利用昆虫激素防治害虫，以提高综合防治效果，这是植保工作的一条新途径。由于这类药剂与传统杀虫剂毒杀害虫的致死作用不同，故也称作“软杀虫剂”，主要可分内激素类农药和外激素类农药。

内激素类农药：70 年代后逐步被用作农药。主要包括：①保幼激素类农药。昆虫化蛹前用保幼激素处理，可使化蛹不正常而死亡；成虫期用保幼激素处理，可使其不产卵或产卵后不孵化。人工合成的保幼激素类似物，比天然保幼激素活性高几百倍。②蜕皮激素类农药。这类激素结构较复杂，合成困难，且不能从昆虫体壁外渗入，某些昆虫（如蝗虫）在消化道内也不吸收，因而至今尚难实际应用。③抗蜕皮激素类农药：主要指灭幼脲类，具有抗几丁质合成作用，使昆虫蜕皮时不能形成新表皮，变态受阻而死亡；用灭幼脲类处理成虫，可抑制成虫产卵或产卵后不孵化。

外激素类农药：种类很多，多数已能人工合成，用作农药时有 3 方面的作用：①测报虫情。将微量性信息素吸收在载体内，制成诱捕器，根据诱捕某种害虫的数量可预报虫情，确定施药适期。②诱杀。在有信息素的捕获器中，加一些杀虫剂，可诱杀成虫，从而减轻幼虫的危害。③迷向。在一定的区域内，大量释放性信息素，可扰乱害虫雌、雄之间的正常求偶行为，从而失掉繁殖力。

课后作业：

1、列表比较 PTTH、JH 和 MH 三种激素的来源、贮存位置、化学成分、种类、功能和特点等？

2、用流线图画出昆虫激素的作用过程。

3、阐述激素对变态的调节过程。

4、什么是信息素？总结信息素的种类和功能，尤其详细介绍性外激素的成分、特点和功能。

5、举例说明昆虫激素的应用。

第五篇　昆虫生物学

一、什么是昆虫生物学？

昆虫生物学是研究昆虫生命特性的科学。

包括昆虫从生殖、胚胎发育、胚后发育直至成虫各时期的生命特性，即昆虫的个体发育史。

二、研究昆虫生物学的意义

研究昆虫生物学不仅可以了解昆虫生命活动及其演化的奥秘，而且可以把生物学知识用于人类改善自然的活动中。害虫防治、益虫利用、环境保护等都需要弄清昆虫生活习性，在此基础上才能达到事半功倍的效果，如小地老虎和粘虫等害虫的控制，可利用其趋化性，用糖醋液诱杀；再如白蜡虫等益虫的利用，则是利用了其若虫阶段分泌蜡丝形成蜡花的特性，从蜡花中提取工业、军事、文教事业等广泛应用的白蜡。另外，昆虫的生物学知识在仿生学、航空航天乃至刑事侦破等领域也有巨大的应用价值。如苍蝇，根据其复眼，发明了蝇眼透镜，用于蝇眼照相机；根据其后翅，发明了振动陀螺仪，用于火箭；根据其幼虫在尸体上的发生情况，进行刑事侦破等。

第二十一章 昆虫的生殖方法

基本要求与基本知识点：了解昆虫的生殖方式。

基本概念：两性生殖、孤雌生殖、多胚生殖、胎生。

教学重点和难点：生殖方式的生物学意义。

第一节 昆虫的性别

根据卵巢与精巢是否存于同一个体中，昆虫的个体性别形式分为雌雄异体和雌雄同体。雌雄异体包括雌性、雄性，雌雄同体又分真正的雌雄同体、雌雄嵌体，另外还有雌雄间体。

一、雌性（female）

雌性常用符号"♀"表示。大多数种类中，雌性成虫略比同种的雄性个体大，颜色较暗淡，活动能力较差，寿命较长。

二、雄性（male）

雄性常用"♂"表示。多数昆虫的雄性个体比同种雌性体小，色泽鲜艳，活动能力强，寿命短。

雌雄两性的差异主要表现在生殖器官的形态上。

同种的雌、雄个体除生殖器官的结构差异外，在第二性征上的不同主要表现在个体大小、颜色、活动能力和寿命长短等方面。

表 1 雌雄第二性征上的区别

比较项目	雌性	雄性
个体大小	大	小
颜色	较暗淡	鲜艳
活动能力	较差	强

寿命	较长	短

但也存在特殊的例子，如锹甲，则是雌小雄大。

三、雌雄同体（hermaphrodite）

雌雄同体是指在正常情况下卵巢与精巢并存于同一个体中的现象，昆虫纲仅见于襀翅目、同翅目、双翅目中。雌雄同体又分两种情况：

（一）非功能性雌雄同体

迁襀 *Perla marginata*“雄虫”的睾丸末端有较发达的卵巢管，但卵巢管中卵的染色体数却与雄性相同，后期不能成熟且不具受精功能。这种情况下实际上只能异体授精，所以称其为非功能性雌雄同体。

Perla marginata 成虫在五月至八月间的山区河流中可以见到。雄虫长 15-20mm，雌虫长 19-25mm。幼虫需要三年长能变成成虫，它们生活在山区河流里的石头下。这类昆虫以其他水生昆虫的幼虫为食。

（二）功能性雌雄同体

有两种情况：

1、吹绵蚧的功能性雌雄同体

吹绵蚧（*Icerya purchasi*）有两种不同的个体，其中 90%以上的个体是雌雄同体，其余为雄性个体，而没有真正的雌性个体。

雌雄同体个体的生殖腺外面部分的生殖细胞形成卵，内部的生殖细胞形成精子，可进行自体受精产生雌雄同体的后代，所以称其为功能性雌雄同体。但偶然也会有少数卵细胞可不经受精作用直接就发育为雄性个体，这些雄虫可以与雌雄同体的个体进行交配，而雌雄同体的个体间彼此不能交配。

2、双翅目膨腹蠹蝇科一些种类的功能性雌雄同体

双翅目膨腹蠹蝇科 Termitoxeniidae 其同一个体中既有雌性生殖系统，又有雄性生殖系统，但雌性生殖孔和雄性生殖孔是完全分开的，其中睾丸先成熟，卵巢后成熟，它们不仅可以异体受精，而且可以自体受精，可有效地繁殖下一代，所以也称其为功能性雌雄同体。

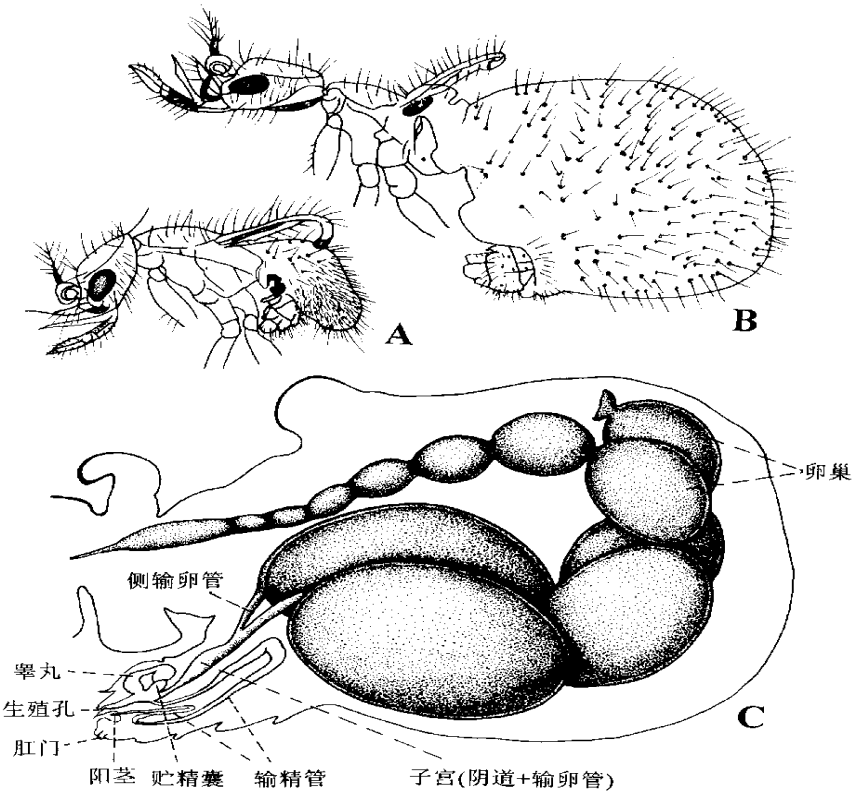


图 双翅目膨腹蜚蠊科 Termitoxeniidae 昆虫的雌雄同体（仿 Reichensperger& Mergelsberg）

A. 幼“雄性”；B. 成“雌性”；C. 雌性腹部剖面图

四、雌雄嵌体（gynandromorph）

雌雄嵌体不同于雌雄同体。

雌雄嵌体是一种由有明显界限的雌雄两性的特征分布在体躯两半的并生体；如被收集视为珍宝的“阴阳蝶”。这种现象是由于卵裂时性染色体的不等分布而产生的，据说产生的机会只有万分之一。

雌雄嵌体的形成同遗传学大有关系，这也是学术界一直在探讨的问题。有一种解释供参考：蝶类的性别是由细胞核中的“性染色体”决定的。雄蝶细胞中有两条Z染色体；雌蝶细胞中有一条Z染色体和一条W染色体，Z染色体决定着雄性，W染色体决定着雌性。当一个还有ZW染色体的受精卵，在早期细胞分裂中，如果有一个细胞因意外的原因失去了W染色体，这样就形成了一半细胞有W染色体，另一半细胞却没有W染色体。前一半发育成为雌性，后一半就发育成为雄性。这样，一只蝴蝶就会变成一半雄、一半雌的“雌雄嵌合体”了，即“阴阳蝶”。

雌雄嵌合体的蝴蝶被人们称为阴阳蝶

五、雌雄间体（intersex）

雌雄间体的性别形式在昆虫中是不存在的，只存在于黄鳝上。

黄鳝：一种鱼，身体像蛇，但没有鳞，富含的 DHA 和卵磷脂是构成人体各器官组织细胞膜的主要成分，也是脑细胞不可缺少的营养。

黄鳝不像多数脊椎动物那样终生属于一个性别，而是前半生为雌性，后半生为雄性，其中间转变阶段叫雌雄间体，这种由雌到雄的转变叫“性逆转现象”。在达到性成熟的黄鳝群体中，较小的个体是雌性，较大的个体主要是雄性，两者间的个体被称为“雌雄间体”，而这种呈雌雄间体的性腺组织实际上是一个动态过程，在这个生理变化过程中，有功能的雌性转变为有功能的雄性。黄鳝的幼体性腺逐步从原始生殖母细胞到分化成卵母细胞，黄鳝从幼体进入成体，性腺发育成典型的具有卵母细胞和卵细胞的卵巢，以后又逐渐发展到变成成熟卵，这就决定第一次进入性腺发育成熟的个体都是雌鳝。雌鳝产卵后，可以明显地发现性腺中的卵巢部分开始退化，起源于细胞索中的精巢组织开始发生，并逐步分枝和增大，即性腺向着雄性化方向发展，这一阶段的黄鳝即处于雌雄间体状态。这以后卵巢完全退化消失，而精巢组织充分发育，并产生发育良好的精原细胞，直到形成成熟的精子，这时的黄鳝个体已转化为典型的雄性。

课程思政——世界首位受官方承认的"中性人"

澳大利亚新南威尔士州政府为诺里·梅·韦尔比颁发新身份证明文件，“性别”一栏标注:性别不详。梅-韦尔比成为世界首位受官方承认的“中性人”。梅·韦尔比 1962 年出生于英国佩斯利，当时性别为男性。孩提时代，他随家人移民到澳大利亚，并在 28 岁时做了变性手术，成为“女儿身”。梅·韦尔比对新性别仍不满意，几年后停止服用雌激素药片。如今，医生也无法确定“她”到底是男是女。

官方承认“中性”性别，是为了不再让其因“性别争议”影响正常生活。传承下来的社会规则虽然绝大多数是不可改变的，但是随着社会越来越尊重个人平等的权利，部分规则也的确在改变，所以对于变性人，我们作为旁观者必须尊重他们的选择，虽然我们可能不能完全理解他们，但是我们必须接受他们的想法和做法。

第二节 昆虫的生殖方法

一、昆虫生殖方式的分类

昆虫生殖方式从不同的角度可以分为不同的类型。

1、根据生殖的个体分

可分为单体生殖和双体生殖，前者包括雌雄同体的自体受精和孤雌生殖，后者包括两性生殖及雌雄同体的异体受精。

2、根据受精的机制分

生殖方法可分两性生殖（sexual reproduction）和孤雌生殖（parthenogenesis）两类。

3、根据产生后代的个数分

可分单胚生殖（monembryony）和多胚生殖（polyembryony）。前者即每胎繁殖 1 个新个体，后者为每胎繁殖 2 个及 2 个以上新个体。

4、根据生殖的虫态分

按能进行生殖的虫态则分为成体生殖与幼体生殖（paedogenesis）两类。

5、根据产生后代的虫态分

若按产生后代的虫态则可分卵生（oviparity）和胎生（viviparity）。

不同的生殖方法，反应了它对不同外界环境的适应。

二、昆虫主要的生殖方式

昆虫的生殖方法是极其多样的，主要介绍以下四种：两性生殖、孤雌生殖、多胚生殖和胎生。

（一）两性生殖

雌雄昆虫经过交配，产生受精卵才能正常发育成新个体，这样的生殖叫“两性生殖”。

这种生殖方式在昆虫纲中极为常见，为绝大多数昆虫所具有。

昆虫的绝大多数种类进行两性生殖和卵生，即须经过雌雄两性交配，雌性个体产生的卵子受精之

后，方能正常发育成新个体。
两性生殖与其它各种生殖方式在本质上的区别是，卵通常必须接受了精子以后，卵核才能进行成熟分裂；而雄虫在排精时，精子已经是进行过减数分裂的单倍体生殖细胞。

两性、卵生的生殖方式应该是最原始的，其他特殊的生殖方式均由两性生殖演变而来。该种生殖方式拥有♀♂的基因组合，更有利于物种进化。

（二）孤雌生殖

卵不经过受精就能发育成新个体，这种现象统称为“孤雌生殖”。
1、常见孤雌生殖类型

（1）偶发性孤雌生殖

在正常情况下是两性生殖，但在环境条件等其它因素影响下，偶而可出现不受精卵发育成新个体的现象。

如家蚕，正常环境条件下，行两性生殖，当环境温度为 40℃以上的高温、或用化学药物（酸、醇）处理时，则可行孤雌生殖。

（2）经常性孤雌生殖

以孤雌生殖作为经常的生殖方法。

与偶发性孤雌生殖的区别在于：它每个世代都有孤雌生殖现象存在。

如蜜蜂，其受精卵发育成雌蜂，而非受精卵发育成雄蜂 。

还有一些经常性孤雌生殖的昆虫，在自然情况下雄虫极少，有的甚至雄虫还没有发现过。这些种类的生殖完全或几乎完全通过孤雌生殖。如一些粉虱、介壳虫、蓟马、蓑蛾、叶蜂、瘿蜂（没食子蜂）、小蜂、竹节虫等，都有这类情况。

（3）周期性的孤雌生殖

孤雌生殖和两性生殖随季节的变迁而交替进行，即所谓“异态交替”。一年当中固定的一些世代进行两性生殖，而其它的一些世代进行孤雌生殖。如蚜虫，在春季~秋季的危害期，进行孤雌生殖；而秋末和冬季的越冬期，进行两性生殖，以受精卵越冬。

（4）地理性的孤雌生殖

昆虫的两个变型中一个行两性生殖，而另一个行孤雌生殖。
例如蓑蛾 *Cochliotheca crenulella*，中欧和西亚变型行孤雌生殖，意大利和法国变型行两性生殖。
2、孤雌生殖的生物学意义
长期以来，人们认为孤雌生殖的昆虫由于没有雌雄的基因组合，进化只能沿着单系突变的积累进行，是进化上的“死胡同”，但近年的研究表明，某些孤雌生殖昆虫的基因分化水平相当高。
孤雌生殖是对付恶劣环境和扩大分布的有利适应。因为当遇到不适宜的环境条件而造成大量死亡的时候，孤雌生殖的昆虫也更容易保留它的种群。即使只有一个雌虫被带到新的地区，就有可能在这个地区繁殖起来。

孤雌生殖是昆虫长期为生存而斗争的过程中适应环境的结果，它对昆虫种群的繁盛起着很大的作用。首先，这种生殖方式有利于昆虫的分布；第 2，孤雌生殖方式使昆虫更能充分地利用有利的自然条件；第 3，周期性孤雌生殖的昆虫具有复杂的生活史，异态交替现象能使昆虫更好地发挥两种生殖方式的优势。

（三）多胚生殖

是指一个卵产生两个或更多个胚胎（即新个体）的生殖方法。

常见于膜翅目的一些寄生性蜂类，如小蜂科、赤眼蜂科、小茧蜂科、姬蜂科、细蜂科等类群，捻翅目昆虫中也存在多胚生殖的种类。这种生殖方式多与寄生及胎生相关，有时还与孤雌生殖相连，如有的寄生蜂一次可在寄主里产卵 1~8 个，既有受精卵，也有非受精卵，受精卵发育成雌蜂，非受精卵发育成雄蜂。

一个卵形成胚胎的数目变化很大，如寄生黑赤瘿蚊的细蜂（*Platygaster hiemalis*）1 个卵只形成 2 个胚胎，寄生于松毛虫的赤眼蜂（*Trichogramma dendrolimi* Matsumura）1 个卵可产生 60 个以上新个体，寄生于甘蓝银纹夜蛾的金小蜂（*Litomastix truncatellus*）可产生多达 2000 个胚胎，寄生于美国白蛾的周氏啮小蜂（*Chouioia cunea* Yang）1 个卵可产生多达 5000 个胚胎。

多胚生殖的卵在成熟分裂时，极体不消失，它们集中于卵的一端并继续分裂，逐渐形成包在胚胎外的滋养羊膜。胚胎通过滋养羊膜从寄主体内吸取所需要的营养，孵化为幼虫后继续取食寄主组织，直到把寄主柔软的部分吃光才化蛹；此时，寄主实为一个装满寄生物蛹体的表皮袋。

多胚生殖可以认为是对活物寄生的一种适应。因为寄生性昆虫将卵产在寄主体内后，如果只产 1 粒卵，且只产生 1 个新个体，若该卵在发育过程中死亡，那么寄生则没有成功；但如果 1 卵产生多个个体，在发育过程中只要有 1 个新个体成活，那么寄生则是成功的。

（四）胎生

多数昆虫成虫产下的是卵，而也有一些昆虫可以从母体直接生出幼虫或若虫来，这种生殖方法叫胎生。

1、胎生的类型

胎生昆虫根据离开母体前的营养方式的不同，又可分为四种类型：

（1）卵胎生

昆虫卵里有足够营养供给胚胎发育，不需要母体另外供给营养。而它的整个胚胎发育期是在母体内完成的，卵就在母体内孵化，刚孵化的幼虫（或若虫）被产出。这种胎生，从胚胎营养来源来说，同卵生没有多大区别，所以称它为卵胎生。例如：介壳虫、蓟马、肉蝇、家蝇、寄蝇等中均有进行卵胎生的。

（2）腺营养胎生

卵内也有足够的营养完成胚胎发育，卵在母体内完成胚胎发育，但幼虫孵化出来后，并不马上离开母体，而是寄居在母体阴道膨大而成的“子宫”内，靠母体腺体的分泌物来获得营养，至幼虫接近老熟时才产出体外，所以把这种胎生称为“腺营养胎生”。如双翅目的家蝇科舌蝇属和蛹生类都属这一类型。

（3）幼体生殖

少数昆虫在母体尚未达到成虫阶段，还处于幼虫期时就进行生殖，称为幼体生殖。凡进行幼体生殖的昆虫，产出的都不是卵，而是幼虫，所以幼体生殖也是胎生的一种形式。也可以看做孤雌生殖的一种类型。

如：瘿蚊科、摇蚊科的部分种类，卵巢没有排卵的卵巢管，当幼虫期卵发育成熟后，卵巢破裂，将卵释放到血腔中，卵从血腔中吸取营养来完成胚胎发育（又称血腔营养胎生），幼虫孵化后就吃母体的组织，以后再突破母体而出，进行自由生活。瘿蚊夏季产生雌雄两种蛹，变为成虫后进行两性生殖。其它的季节则进行幼体生殖。

（4）伪胎盘营养胎生

这类昆虫的卵无卵壳，也无卵黄，靠一种伪胎盘的构造从母体吸取营养。

例如：蚜虫在行孤雌生殖时，同时也进行伪胎盘营养胎生。

2、胎生的生物学意义

胎生是保护卵而产生的适应性生殖方式，因为从定义可以看出，胎生产出的是幼虫，而卵是在母体内完成发育的，外界环境对卵的影响几乎为“0”，保证了卵的成活。尤其是幼体生殖，其兼有孤雌生殖及胎生的优点。

思考题

（1）如何理解昆虫的性别形式，昆虫的性别形式有几类？

（2）分析两性生殖、孤雌生殖、多胚生殖和胎生的生物学意义？

（3）何谓孤雌生殖？常见孤雌生殖有几种类型？

第二十二章　昆虫的胚前发育

基本要求：掌握卵的构造，了解卵的类型，了解昆虫产卵方式

教学重点和难点：昆虫产卵表现出的适应性。

昆虫个体发育过程常常是以胚胎发育为基点，把胚胎发育前的卵和精子的形成期，称为昆虫的胚前发育，而把胚胎完成后到性成熟的过程称为胚后发育。对于昆虫的胚前发育，主要包括两大内容，即卵和精子。

第一节 昆虫的卵

卵是昆虫个体发育的第一个虫态，也是一个表面不活动的虫态。

一、卵的形成

卵的形成又称卵子发生，开始于原卵区内卵原细胞的原始分裂所产生的卵母细胞。在学习昆虫生殖系统是，已经介绍过这部分内容，现简单复习一下。昆虫卵巢管有两大类型：无滋式和有滋式，有滋式又分多滋式和端滋式，则卵的形成存在两个途径。

途径一，在无滋式卵巢管中，卵原细胞经过分裂形成卵母细胞，卵母细胞被卵泡细胞包围，卵泡细胞直接从血液中吸取营养物质供给卵母细胞，促其发育。

途径二，在有滋式卵巢管中，卵原细胞进行不断的有丝分裂形成大量的子细胞，其中一个发育成卵母细胞，其余的都分化成滋养细胞，为卵母细胞提供营养，促其发育。

卵母细胞由生殖区进入生长区后，大量吸收并合成营养物质，细胞体迅速变大。经过一段营养物质的吸收和合成，当组成卵黄物质的沉积接近尾声时，最外面的卵质层形成卵黄膜，而在其外面由卵泡细胞分泌和沉积成虫卵壳。到达最后一个卵室，卵发育成熟，卵泡囊破裂，卵从封闭的卵巢管柄进入有伸缩性的侧输卵管中。

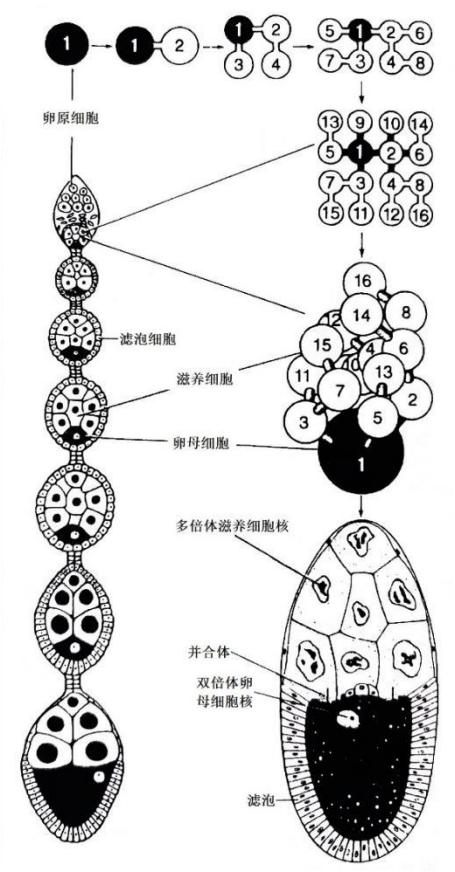


图 果蝇卵的发生（仿 Muller）

不同生殖类型、不同昆虫种类，卵形成的速度与方式有所不同。

二、卵的外部形态

（一）卵的大小

昆虫的卵都比较小，大多数卵长在 1.5~2.5mm，但相对于高等动物来说，又是很大的。昆虫卵的大小与昆虫自身的大小和产卵量等有关。

（二）卵的形状

昆虫卵的形状是多种多样的，一般为卵圆形或肾形，也有其它形状。

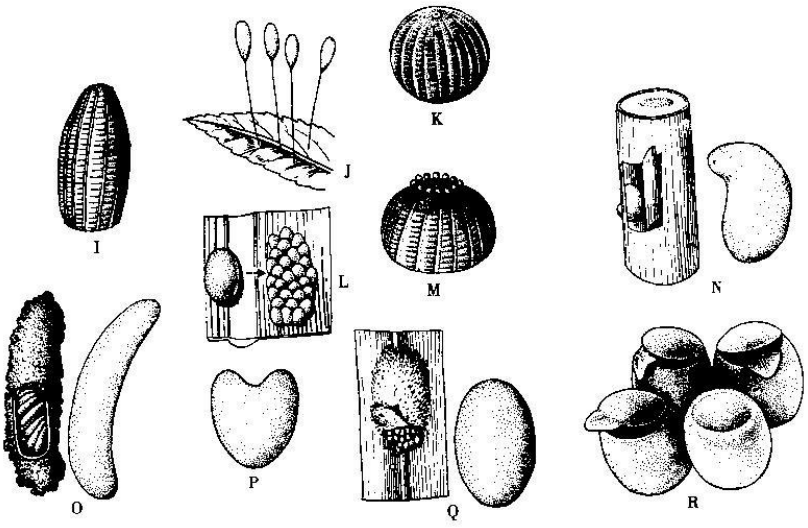


图 昆虫卵的形状

（三）卵的颜色

大部分昆虫卵，初产时呈乳白色或淡黄色，以后随着卵的发育颜色逐渐加深，孵化前变得更深。因此，根据卵的色泽可以推断昆虫卵的发育进度。

三、卵的基本构造

昆虫的卵（ovum 或 egg）是一个大型细胞。

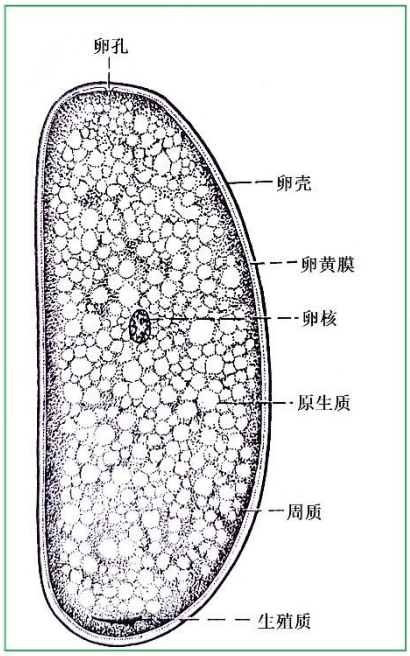


图　昆虫卵的结构（仿 Johannsen & Butt)

1、卵壳

最外面包有一层起保护作用的卵壳（chorion），卵壳是由卵巢管中卵泡细胞所分泌形成的，有保护卵和防止卵内水分过量蒸发的作用。卵壳结构复杂，可分为若干层次，如吸血蝽的卵壳由外向内可分为抗性外卵壳层、软外卵壳层、软内卵壳层、琥珀层、外多元酚层、鞣化蛋白质层、内多元酚层等共 7 层。

2、卵黄膜

卵壳下为一薄层的卵黄膜（vitelline membrane），卵黄膜内包围着卵核、原生质和丰富的卵黄。

3、卵黄+原生质

卵黄是供胚胎发育用的营养物质，原生质呈网状，卵黄在原生质网络的空隙中。

4、卵核

卵末受精时，其细胞核位于卵的中央。

5、周质

紧贴着卵黄膜下的原生质中没有卵黄，这部分原生质称为周质（periplasm）。

6、卵孔

在卵端部，有一个或若干个贯通卵壳的小孔称为卵孔（micropyle），是卵受精时，精子进入卵内的通道，所以也有人称为精孔或受精孔。卵孔附近区域常有放射状、菊花状等刻纹，可作为鉴别不同虫种卵的依据之一。卵孔只终止于蜡层，当精子进入并穿破蜡层数小时后，蜡层又重新愈合。雌虫产卵时，其附腺分泌由鞣化蛋白组成的粘胶层（粘胶层可以阻止杀卵剂的侵入）附着于卵壳外面，卵孔也为之封闭。部分半翅目昆虫卵的端部有卵盖（operculum），便于卵的孵化。

7、生殖质

卵的基部常较端部粗，内部有生殖质，负责以后发育过程中生殖器官的形成。

8、呼吸孔

昆虫卵体上往往还有几个至几百个呼吸孔（aeropyle）。

四、昆虫的产卵方式

（一）昆虫的产卵方式

昆虫的产卵方式随种类而异。

根据卵的排列分为散产（如绿豆象的卵）和聚集成块（如舞毒蛾、玉米螟的卵）；根据产卵的场所分为产于暴露的地方（如稻螟、天幕毛虫、绿豆象的卵）、产于隐蔽的场所（如蝗虫、梨蜡象的卵）和产于寄主组织内（如蚤斯、叶蝉、飞虱、叶蜂等的卵）。

（二）昆虫产卵的适应性

大多数昆虫在产卵方式上往往表现出高度的选择性和适应性。

1、产在物体表面的卵或卵块外常有覆盖物如三化螟的卵块表面有黄褐色的茸毛；螳螂的卵产在坚硬的卵囊里，蝗虫的卵也包在卵囊里；苹果巢蛾的卵上覆盖红色胶质物，干后形成卵鞘，色似寄主枝条。这些覆盖物或囊被，可以避免水分的过量蒸发，还可以保护卵不受天敌加害。

2、昆虫产卵还往往为它的下一代寻找食物提供方便

如菜粉蝶在十字花科蔬菜上产卵、二十八星瓢虫在茄科植物上产卵、寄生蜂在它幼虫的寄主体上产卵、实蝇到它幼虫取食的果实上去产卵、吃蚜虫的瓢虫在蚜虫多的植物上产卵、三化螟在水稻上产卵、菊小筒天牛在菊枝中产卵等等。

3、有的产卵方式同减少卵的受害有关

如玉米螟的卵上下重叠，上面的卵起到了保护下面的卵使之不受寄生蜂侵害的作用；草蛉产卵时，先分泌一点粘胶，随腹部上翘拉成一条细丝，卵即产在细丝顶上，这种产卵方式有利于防止其他捕食性昆虫的捕食和防止先孵出来的幼虫将其余的卵吃掉。

课程思政——伟大的母爱

昆虫的成虫产卵时想尽办法保护卵，体现了“母爱”，这与人类母亲的“母爱”是一样的，都是伟大的。歌颂母爱的名言如：世界上的一切光荣和骄傲，都来自母亲（高尔基）；世界上有一种最美丽的声音，那便是母亲的呼唤（但丁）；母爱是世间最伟大的力量（米尔）；世界上一切其他都是假的，空的，唯有母亲才是真的，永恒的，不灭的（印度）；没有无私的，自我牺牲的母爱的帮助，孩子的心灵将是一片荒漠（英国）。歌唱母爱的歌曲也很多，大家都会唱的如《世上只有妈妈好》《妈妈的吻》《听妈妈的话》等。

第二节 昆虫的精子

昆虫的精子（sperm）由于体小、不是子代载体等因素，长期以来没能受到足够的重视。随着扫描电子显微镜和透射电子显微镜的应用，昆虫精子学（insect spermiology）才得以发展。

一、精子的形成

精子的形成（spermigenesis）即精子发生（spermatoge-nesis），有的学者把精子发生作为精子形成的初期阶段。一般情况下，位于精巢小管顶端生殖区（又叫原精区、增殖区）里有许多原始生殖细胞，围绕着一个源于中胚层的巨大端细胞（apical cell），原始生殖细胞分裂后分别产生一个新的原始生殖细胞和一个精原细胞，每个精原细胞被来源于中胚层的多个细胞所包围，分别形成独立的育精囊（spermatocyst）。在生长区，育精囊中的精原细胞经 6~8 次分裂，产生 64~256 个双倍体的精母细胞（spermatocyte）。在成熟区，初级精母细胞进入生长后期，

进行两次成熟分裂，使每一个初级精母细胞形成 4 个单倍体的精细胞（sperm cell）。在转化区或贮精囊中，精细胞渐变成各种各样的精子，包括细胞核物质的浓缩，鞭毛的出现等。

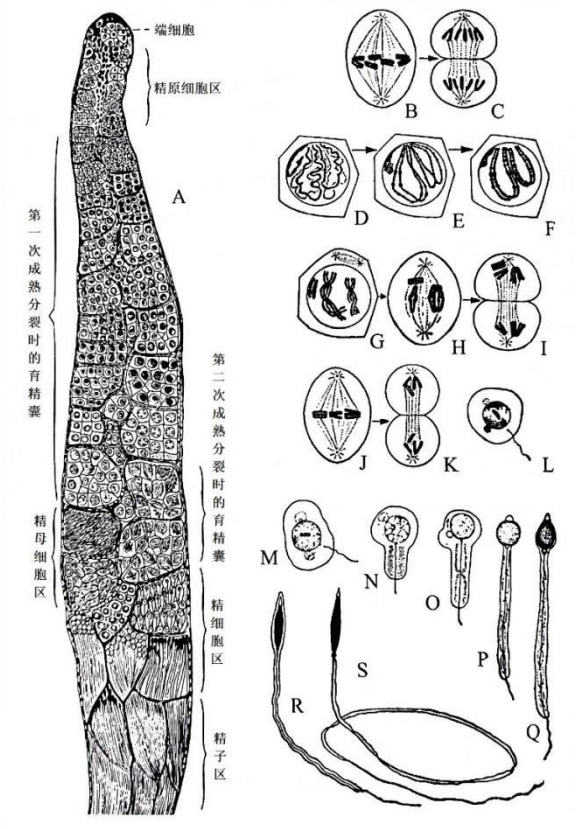


图 昆虫精子的形成（据 Weber & Schroders）

二、昆虫精子的类型与基本结构

（一）昆虫精子的类型

1、昆虫精子的数量

昆虫的精子数与高等动物相比少得多，但与同种昆虫所产的卵数相比又多得多。昆虫的精子多以精子束（sperm bundle）的形式存在，已报道种类精子束在 16~65536 个。

2、昆虫精子的大小

昆虫精子的大小差别很大，鞭毛型精子的长在 11μm~15mm 之间，长度相差 1000 多倍，直径一般不超过 1μm，但大部分昆虫的精子长在 300μm 左右。

3、昆虫精子的二型现象

一般情况下，同种的精子在大小形状上基本相似。

但也有二型现象，即昆虫的精子在大小或结构上存在差异的现象叫精子二型现象（sperm dimorphism）。如果蝇 *Drosophila subobscura* 及 *D. bifasciata* 的精子有长、短之分；许多鳞翅目昆虫（蝶或蛾）中同种个体间存在着具核精子（eupyrene sperm）和无核精子（apyrene sperm）之分，具核精子也称真精子（euspermatozoon）具有生殖能力，无核精子也称副精子（paraspermatozoon）则有辅助具核精子受精及营养功能。

4、昆虫精子的分类

昆虫的精子形态复杂多样，根据鞭毛的有无可以把昆虫的精子分为无鞭毛精子和鞭毛精子。

（1）无鞭毛精子（aflagellate sperm）

存在于原尾目、蜉蝣目、等翅目、同翅目、鞘翅目和毛翅目 6 大类昆虫中。

（2）鞭毛精子（flagellate sperm）

又分为单鞭毛精子、双鞭毛精子、多鞭毛精子，大多数昆虫的精子为单鞭毛精子。

（二）精子的基本结构

昆虫精子基本组成部分为头部和尾部。

1、头部

又包括顶体（acrosoma）和核（nucleus）两部分。顶体位于最前端，有的昆虫精子无顶体；核多较长，核质密而匀，由单倍体的 DNA 组成。

2、尾部

包括中心粒联体（centriolar adjunct）和鞭毛。中心粒联体也称颈，是连接头和鞭毛的桥梁。

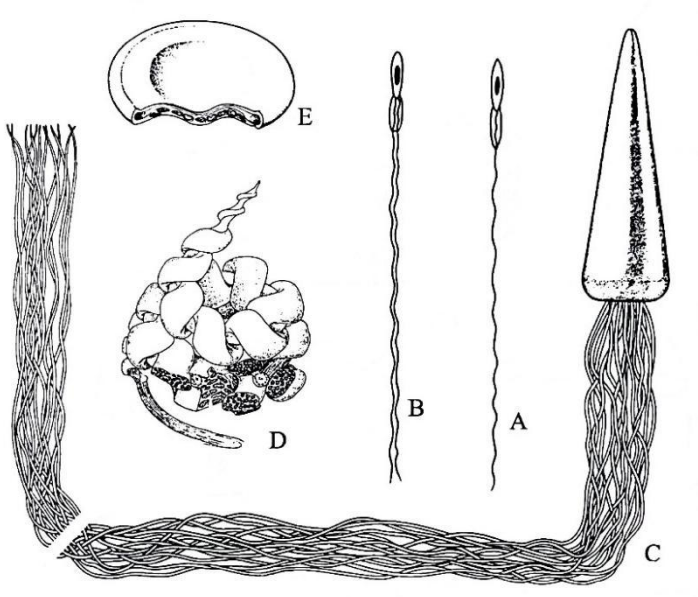


图 昆虫精子的类型（仿各作者）

A.单鞭毛精子；B.双鞭毛精子；C. 一种白蚁多鞭毛精子；

D.一种原尾目昆虫的精子；E.另一种原尾目昆虫的无鞭毛精子

思考题

1、绘卵的基本构造图，并标注出各部分名称。

2、阐述昆虫在产卵方式上表现出的高度选择性和适应性。

3、何谓昆虫精子的二型现象？昆虫精子如何分类，分几类？

第二十三章 昆虫的胚胎发育

昆虫个体发育过程常常是以胚胎发育为基点的。胚胎发育过程包括从卵到孵化。除孤雌生殖外，昆虫的胚胎发育必须经过受精后才开始。

昆虫受精（fertilization）过程为：

（1）精子进入卵里：卵从卵巢管排出，向下经过受精囊口的时候，精子由受精囊出来，由卵孔进入卵里（不只一个）。

（2）卵核进行两次分裂，形成一个成熟的卵核。

（3）精子与成熟的卵核结合 ，成为合核（也称合子 zygote）。合核的第一次分裂标准着新个体胚胎发育的开始。

课程思政——我国的生育政策

生育政策是一个国家或地区依据社会经济发展和资源环境承受能力所确立的涉及一个时期的人口再生产调节政策，是社会政策的重要组成部分，它通过影响人口再生产过程而对人口数量、人口结构和人口质量起着决定性作用。

一是建国初到文革前的“从限制节育到节制生育”人口政策（1950～1965 年）：新中国成立之初，百废待兴，生产技术落后，国家需要大量劳动力投入生产和建设，人多就是力量的观念一时间深入人心。但很快国家意识到了人口与经济发展的关系，提出在城市和人口稠密的农村进行节制生育。

二是文革时期“从节育到计划生育”的人口控制政策（1966～1976 年）：适当控制人口自然增长率，国务院成立了计划生育领导小组，形成了“晚、稀、少”（晚：晚结婚，男不得早于 25 周岁，女不得早于 23 周岁，城市可略高；稀：两胎间隔 4 年左右；少：最多生两个孩子）的生育政策方针。

三是过激指标与随后的政策波动（1977～1988 年）：计划生育工作出现了比较激进的做法，激化了干群矛盾，影响了社会稳定。1984 年后党中央调整计生政策，适当放宽农村群众生育第二胎的政策。

四是“晚婚、晚育、少生、优生”的多元化计划生育政策（1988 年至今）：随着计划生育政策的进一步实施，人口老龄化加剧、性别比失调严重、社会抚养费的征收等问题也接踵而至，国家调整完善生育政策，实施一对夫妻两个孩子政策，现在鼓励生育三胎。

第一节 胚胎发育的过程

新个体在短时间内从一个细胞发育成内外器官俱全的胚胎，要经过一系列复杂的变化，即胚胎发育是一个复杂的过程。为了方便，将整个胚胎发育过程，分成几个阶段来介绍，但所介绍的顺序并不代表发育中的先后次序。

一、卵裂和胚盘的形成

（一）卵裂

卵核和精子形成合核后，合核开始分裂成很多子核，这一过程称为卵裂或卵裂期。

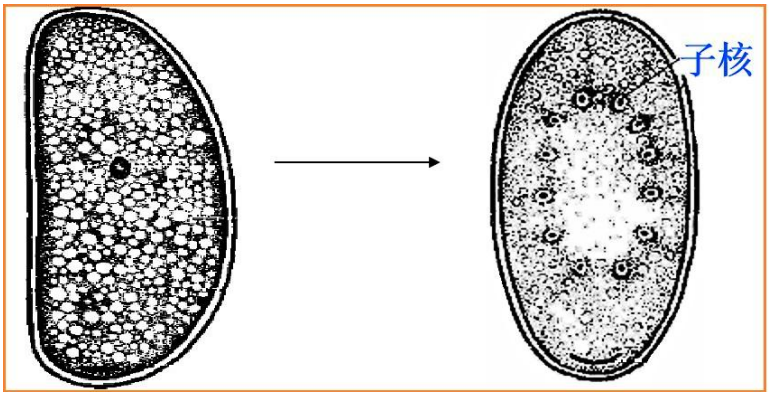


图　昆虫的卵裂

昆虫的卵裂有两种方式，完全卵裂和表面卵裂。

1、完全卵裂（total cleavage）

卵内全部物质分裂为大致相同大小的两个子细胞的卵裂方式为完全卵裂。常见于弹尾目昆虫胚胎发育初期和寄生性半翅目与膜翅目昆虫中。

2、表面卵裂（superficial cleavage）

卵内全部物质非均等分裂，细胞分裂主要在卵的外层进行，这种卵裂方式为表面卵裂。大多数昆虫的卵裂方式属于该方式。

（二）胚盘的形成

子核进一步分裂，并向卵的周缘方向移动，最后（64 个子核期或 1024 个子核期）进入周质内，逐步形成围绕卵黄的单层细胞，即为胚盘（blastoderm）。

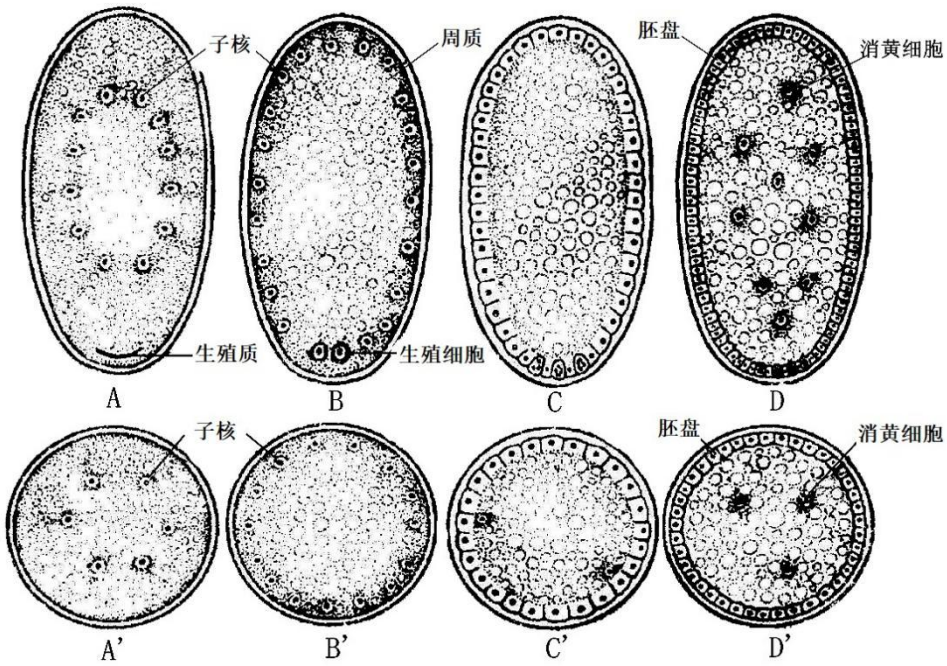


图　昆虫胚盘的形成（仿管致和）

A-A′ 合子分裂成若干子核；B-B′ 子核向周缘移动至周质；C-C′ 子核间出现细胞壁；D-D′ 胚盘形成；A-D 纵切面；A′-D′ 横切面

合核分裂后→部分子核向周围移动→进入周质→单层的细胞层→胚盘。

在卵裂时，并非所有的子核都迁往周质形成胚盘。在胚盘形成的同时，还有三种细胞形成。

1、初生消黄细胞（初生卵黄胞，primary vitellophages）

在形成胚盘时，留在卵黄内的部分子核形成的消化卵黄的细胞，以供给胚胎营养。

2、次生消黄细胞（次生卵黄胞，seconday vitellophages）

在胚盘形成后，部分子核又从卵的周缘回到卵黄内，形成消化卵黄的细胞，也未胚胎提给营养。

3、生殖细胞

在胚盘形成的过程中，卵基部的生殖质分化形成生殖细胞。

二、胚带、胚层及胚膜的形成

（一）胚带的形成

胚盘形成后，细胞开始分化，位于卵腹面的胚盘细胞逐渐加厚变大，成为以后发育成胚胎的细胞带，称为胚带（germ band）。胚带是以后发育成“虫体”的主要部分。

（二）胚层的形成

胚带由前向后，沿中线向里凹陷成沟，沟两侧的胚带相向合拢，形成双层（derm）。其中，凹陷的胚带称为中板，两侧的胚带叫侧板。侧板相向延伸愈合成为胚胎的外层，中板两端也在腹面相遇愈合成为胚胎的双层细胞的里层。外层即为以后的外胚层（edtoderm），里层进一步分化为中带和侧带，中带成为内胚层（emdoderm），侧带成为中胚层（mesoderm）

胚层还有两种形成方式：长复式和内裂式。长复式胚层分化是在中胚层，内陷时侧板相向延伸，愈合后覆盖在中板之外；内裂式胚层分化则是中板向里分裂出一群细胞而形成里层，原来的胚带为外层。

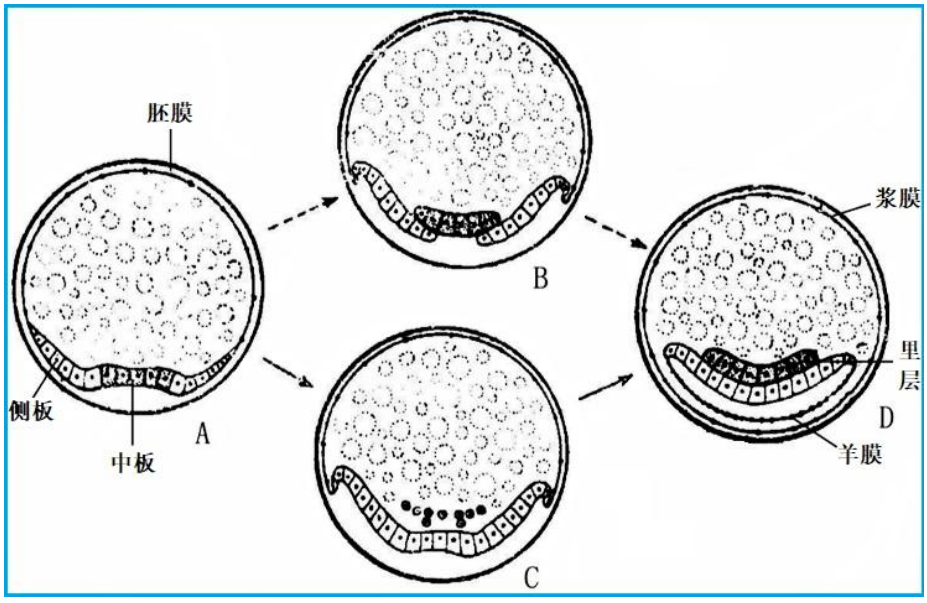


图　昆虫胚层分化方式（仿管致和）

A→B→D 为长复式；A→C→D 为内裂式

（三）胚膜的形成

多数昆虫在形成胚层时，整个胚胎向里陷入，已经薄化的胚带以外的胚盘细胞逐渐伸向胚胎的腹面而愈合，形成很薄的两层膜，即胚膜，外面的胚膜称浆膜（serosa），里面的胚膜称羊膜（amnion）。胚胎和羊膜间的腔称羊膜腔（amniotic cavity），腔内的液体为羊水（amniotic fluid），羊水起保护胚胎的作用。

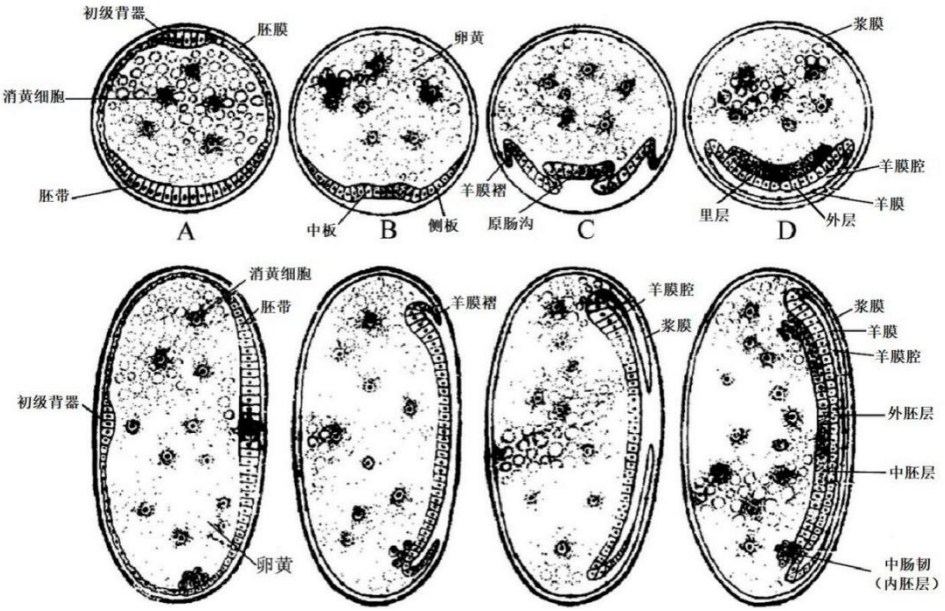


图　昆虫胚带、胚膜及胚层的形成（仿管致和）

三、胚胎的分节和附肢的形成

（一）胚胎的分节

在胚层分化完成以后，胚胎开始分节，一般先是中胚层分节，然后是外胚层。胚带前端较宽的部分称为原头，其上发生上唇、口、眼、触角等；较窄的部分称原躯，其上发生颚叶、胸部和腹部。

多数昆虫原躯的分节是由前向后逐渐发展的，前 6 节加原头形成头部，次 3 节发展成为胸部，后 12 节发展成为腹部。但一些甲虫的分节是由胸部开始，逐渐向前、后两端进行。

（二）附肢的形成

胚胎分节后，在每一个体节上发生一对囊状突起，以后伸延、分节成为附肢。多数昆虫附肢的分节也由前向后进行的。

在昆虫孵化时，组成头部体节的附肢，分别形成口器和触角；组成胸部三体节的附肢，发育成三对胸足；而腹部部分附肢形成外生殖器和尾须。

（三）胚胎发育过程

1、胚胎发育过程的划分

按分节和附肢发生的次序，胚胎发育可以分成三个连续的阶段，即原足期、多足期和寡足期。

（1）原足期

胚胎没有分节或分节不明显，仅头、胸形成初生附肢。

（2）多足期

头、胸已分节形成附肢，腹部也分节，每一腹节上出现有 1 对附肢。

（3）寡足期

胚胎具有明显的分节，但腹部附肢退化消失。

2、决定胚胎发育过程的因素

胚胎发育三个时期的出现和卵中卵黄的数量有直接关系，即卵黄含量的多少决定胚胎发育终止的时期。

（1）卵黄含量丰富的昆虫，胚胎能完成上述三个发育期，形成与成虫接近仅有胸足的寡足型幼虫，　　如：不全变态类与鞘翅目幼虫。

（2）卵黄含量较少，胚胎能完成上述二个发育期，在即有胸足又有腹足的多足期孵化，形成多足型幼虫，如：鳞翅目、膜翅目叶蜂类幼虫。

（3）卵黄含量很少，胚胎发育只能达到原足期，所孵化出来的为原足型幼虫。

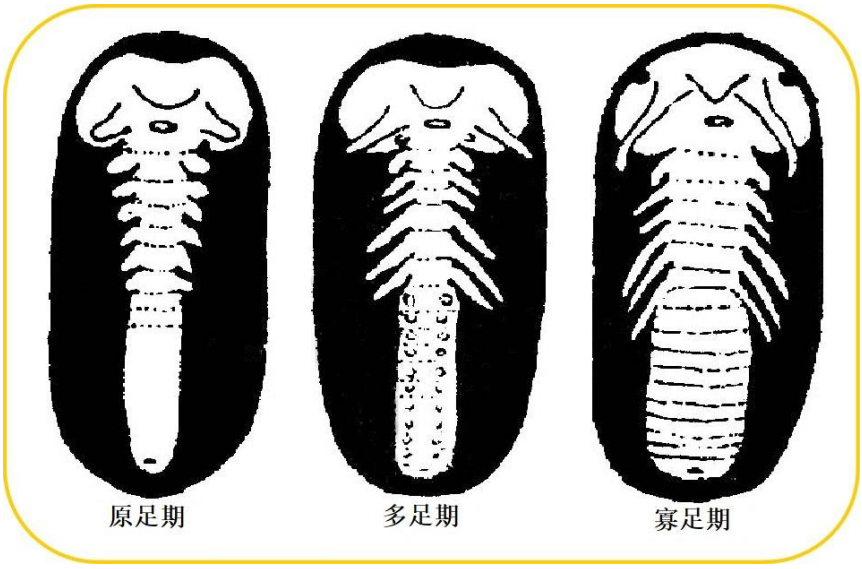


图 昆虫胚胎发育过程

四、器官系统的形成

昆虫器官系统的发育进程几乎是同时进行的，为了说明清楚，按以下顺序介绍。

（一）体腔

在胚体分节以后，大部分体节的左右侧带各发生一个空腔，称为体腔囊。体腔囊逐渐膨大，向卵的背面接近，最后两侧体腔囊之间通道打开，前后体节的体腔囊间的横壁也逐渐变薄消失，终至前后体腔囊间也相通，这就形成了昆虫的体腔。

（二）体壁

在体腔囊形成的同时，胚层中的外层向卵的背部生长，在卵的背部相互接近，然后由前至后地愈合形成昆虫体壁。

（三）消化系统

在胚胎开始分节的时候，胚胎的前端和后端的外胚层向内凹陷成为管状构造，前端的叫口道，后端的叫肛道，以后分别发育成消化道的前肠和后肠，在外胚层内陷的同时，处于口道和肛道附近的内胚层细胞相向分裂，先在腹面连接，然后向两侧分裂再于背面愈合，形成中肠。在幼虫孵化之前，前、中、后肠之间界限打开，形成一个完整的消化系统。一些幼虫不自由取食的蜂类，中肠与后肠到化蛹时才沟通。

（四）排泄器官

在消化道将要形成时，于中、后肠交界处，由后肠细胞向外产生突起，将来形成马氏管，所以马氏管也属于外胚层。

（五）呼吸系统

在外胚层背合的过程中，中、后胸腹部各节两侧的外胚层内陷，由浅入深形成气管，并发生很多分支气管，分别向背腹面延伸，在身体侧面打开体节与体节间界限，使前后体节间的气管相接沟通，成为气管的纵干。原来外胚层内陷的入口，即发展为以后的气门。

（六）循环系统

体腔囊形成后，在体腔囊的外侧背、腹壁相接处有大核细胞，为心母细胞，随着两体腔囊在背部的接近，每边的心母细胞排成新月形，凹面相向，最后在背中线处相互愈合成一纵管，即为心脏。心脏前方的大动脉则由头部的体腔囊向后增长所形成，最后与心脏相接成为完整的背血管。

血细胞为体腔囊内侧壁的分散细胞所形成。

（七）神经系统

在口道和肛道形成之前，外胚层在腹面中线凹陷成一条纵沟，称神经沟，在神经沟两侧的外胚层，分化成小型的体壁细胞和大型的神经母细胞，神经母细胞按体节形成一系列的神经节。各神经节之间由神经索相连，最后整个神经系统和外胚层形成的体壁分开，陷入到体腔内。

整个神经系统都由外胚层形成，包括：感觉器官、神经细胞、神经节、神经索。

（八）生殖系统

在体腔囊形成时，它的部分背壁形成生殖脊（另外部分体腔囊背壁以后成为包在消化道外的内脏肌），将来与生殖细胞共同形成卵巢或睾丸。生殖脊的后端形成侧生殖管。同外胚层内陷形成的中生殖管相接并沟通，形成完整的生殖系统。

昆虫的器官系统均由不同的胚层形成，其中：

外胚层形成：体壁、前肠、后肠、唾腺、气管、马氏管、神经系统、中输卵管 （射精管或中生殖管）、附腺。

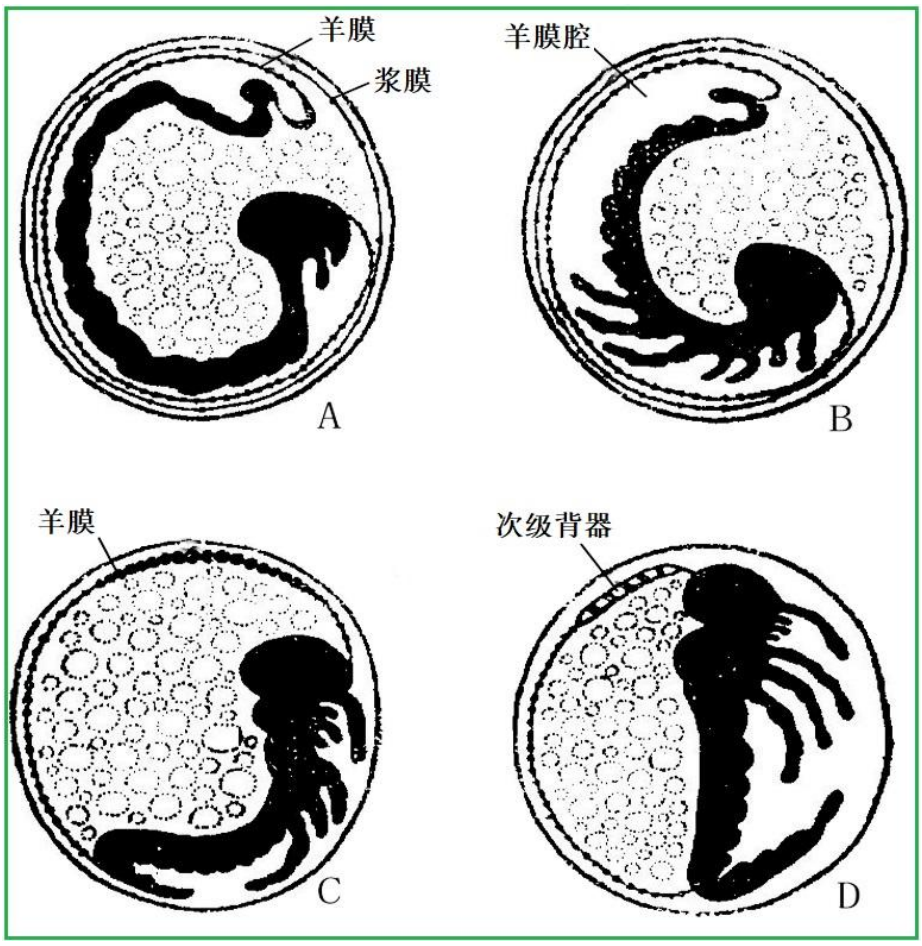
中胚层形成：体腔、肌肉、脂肪体、背血管、血细胞、侧生殖管、卵巢（睾丸）、附腺。

内胚层形成：中肠。

五、胚动和胚膜消失

（一）胚动（blastokinesis）

胚动是指在胚胎发育过程中，胚胎在卵内发生不同程度位置移动的现象。



图昆虫的胚动过程（仿 Johannsen & Butt）

多数短胚带昆虫（不全变态昆虫），如直翅目、蜻蜓目和半翅目的许多昆虫等，它们的卵黄多，胚带短，胚动幅度较大。在胚膜形成时，胚带的尾端逐渐向卵黄内陷入，除头端外，整个胚带陷入卵黄内，而且随着陷入程度的加强，胚带渐渐沿卵的后端倒退，直到整个胚胎的方向

倒转为止，即胚胎的头端由原来的指向前端变为指向后端，胚胎的背面转而朝向卵的腹面，以后又恢复到原位。但螳螂例外，其胚动只是胚带在卵黄表面的移动，由卵的腹面迁至卵的背面，而不沉入卵黄。以上这些昆虫的卵称为短胚型卵。

多数长胚带昆虫（全变态昆虫），胚动幅度较大。除卵形长的双翅目和膜翅目的胚胎在发育过程中沿着卵的长轴作 180 度的转动外，多数种类是原先弯向卵背面的胚带尾端，先缩短再伸长并弯向腹面，所以使原来位于卵腹面的胚带就迁移到卵的背面，只作短距离的移动而不沉入卵黄内。以上这些昆虫的卵称为长胚型卵。

（二）背合

随着胚胎发育的进程，位于卵腹面的胚带及由其分化形成的外胚层、中胚层和内胚层，都围绕着卵黄向背面发育而伸展，使胚胎部分越长越大，而卵黄则由于作为营养物质逐渐被利用而逐渐减少，最后胚胎的两侧向卵的背面伸至背中线而闭合，形成一个完整的胚胎，这一过程称为背合（dorsal enclosure）。多数昆虫的尾端发育较快，背合也较早，然后向前至胸部。在胸部前端最后有一未背合的小孔，称为脐孔，至孵化前才完全闭合。背合的完成也标志着体壁和体腔的形成。

（三）胚膜消失

在胚胎发育的中后期，浆膜和羊膜从它们的愈合处破裂。随着背合的进行，最后被牵引到胚胎的背面，呈管状下陷于卵黄中，退缩为背器（dorsalorgan）。随着体壁的背合形成，背器也逐渐离解，并全部为卵黄所吸收。

胚膜消失的情况因虫而异，一般的昆虫羊膜和浆膜全部消失；有些昆虫（如摇蚊等）其羊膜保留，浆膜消失；也有些昆虫（如叶甲等）其浆膜保留，羊膜消失；而鳞翅目昆虫的羊膜和浆膜均保留，并往往有一部分卵黄被夹存于两膜之间，所以其初孵幼虫常取食卵壳作为最早的养料。

第二节 胚胎发育的遗传背景

一、影响昆虫胚胎发育的因子

生物的表现型（phenotype）是基因型（genotype）与环境综合作用的结果，昆虫的胚胎发育也不例外。通常人们以为核 DNA 包含了所有影响发育的信息，实际情况却不是如此。外界的环境因子，如光照、温度、湿度等物理因子，寄主、共生物等生物因子以及细胞质 DNA、细胞质 RNA 等细胞因子等都会影响到昆虫胚胎发育情况。

二、昆虫胚胎发育的基因控制

绝大多数昆虫胚胎发育的基因控制尚属未知，但近年来对果蝇胚胎发育的分子遗传学研究表明果蝇的胚胎发生至少要受 3 类基因的控制。这 3 类基因是母体基因或称母体效应基因、合子基因或体节形成基因及同源异形基因或选择基因。

（一）母体基因或称母体效应基因

在卵母细胞中表达，划分出胚胎形体模式或基因表达模式的总体格局，确定胚胎的体轴（包括前后和背腹）。

（二）合子基因或体节形成基因

在受精后表达，主要在胚盘形成后起作用，决定体躯的分节及各节极性，奠定胚胎形成的大局。

（三）同源异形基因或选择基因

决定体节的形态发育，而其对数目、大小和极性不起作用，其表达受合子基因和其他同源异形基因的影响。

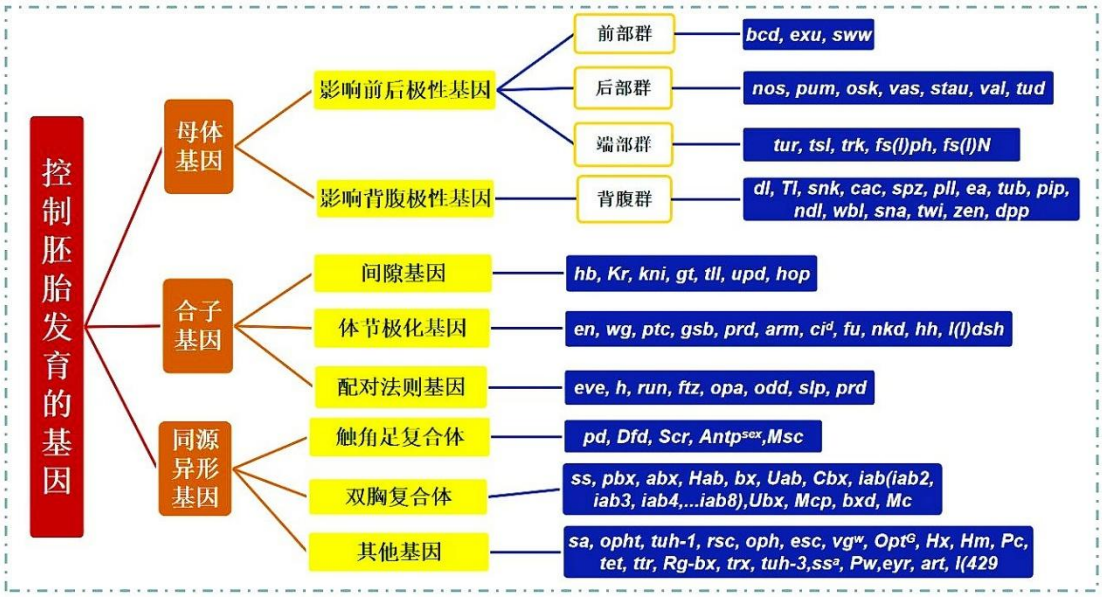


图　控制胚胎发育的基因

思考题

1、简述胚层的形成过程。

2、简述胚胎的发育过程，分析卵黄含量与胚胎发育终止期的关系。

3、胚膜为什么消失？昆虫胚膜消失的方式有几种？

第二十四章　昆虫的胚后发育

基本要求：了解并掌握孵化和变态的概念；掌握变态、幼虫和蛹的类型；了解生长与蜕皮、龄与龄期、蛹化和羽化不同。

教学重点和难点:变态的概念及类型。

昆虫由卵中孵出来，一直到羽化为成虫的整个发育过程，称为胚后发育。胚后发育整个发育过程中的虫态统称为“幼期”。

胚后发育的时间因昆虫的种类不同而不同，多数昆虫的胚后发育期为数周或数月；有些昆虫的较短，如蝇类为几天；有些昆虫的则较长，如一些叩头虫、金龟子、天牛等为 4~5 年，如美洲的十七年蝉长达 17 年。

影响胚后发育长短的因子包括昆虫本身的遗传性和外界环境（主要为温湿度）。

第一节　昆虫的孵化

一、孵化的概念

昆虫在完成胚胎发育后破卵而出的过程，称为孵化。

多数昆虫完成胚胎发育后马上孵化，但也有不马上出卵的。如：舞毒蛾、天幕毛虫等，已经完成发育的胚胎就留在卵里越冬，到第 2 年才孵化。所以这些昆虫虽说以卵越冬的，而实际上是以未离卵的幼期越冬的。

二、孵化的方法

昆虫幼虫破卵的方式是多样的，主要有以下三类方式。

（一）体内某器官产生的酶

如蝗虫，其腹部第 1 附肢处产生一定的酶，消解卵壳。

（二）特殊构造

1、破卵器

昆虫多在头部具有破卵器，破卵器呈刺状、脊状、囊状等，如半翅目，蚤目，脉翅目等。

2、卵盖

半翅目的卵上有盖，该处易于破裂。

（三）本身动作

鳞翅目、双翅目（口钩）昆虫，幼虫用上颚咬破卵壳，借此孵化。绝大多数昆虫，通过吞食卵内的液体，促使消化道膨胀，借肌肉活动产生压力，从而破壳而出。

第二节 昆虫的变态及其类型

一、变态的概念

昆虫从幼期状态改变为成虫状态的胚后发育过程中，在形态上、生理机能上都有显著的改变，这种现象叫变态。

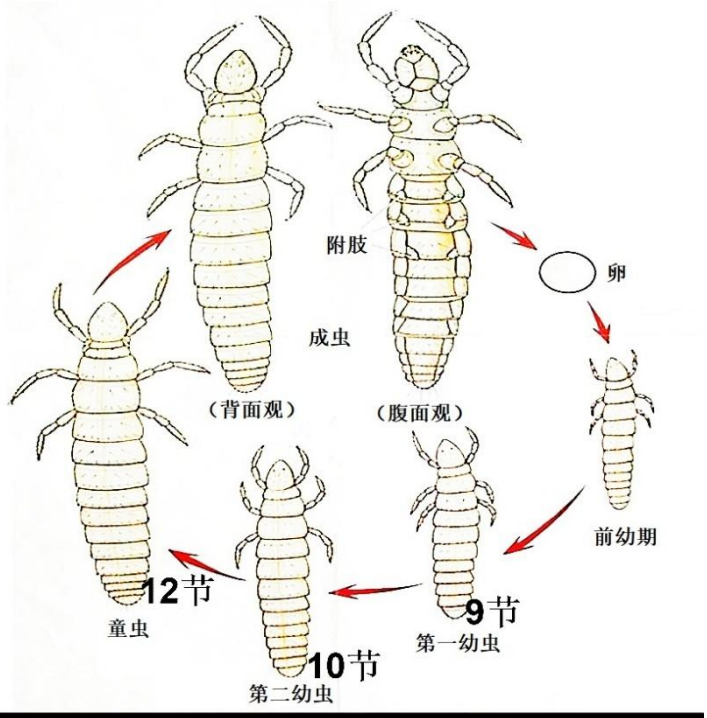
课程思政——心理变态

昆虫的变态是其个体发育过程中的变化，是生命的需要，是有利的行为。而我们日常提到的“变态”则指人的心理方面的不正常，有一定程度的扭曲，偏离心理学上的相对正常，通常带有贬义。“变态”者脱离常规，与大部分分人的行为，认知，和感受背道而驰。他们往往比较脆弱和不易融入环境，从而造成生活中各种他人不常发生的问题。对于这部分人，我们要耐心帮扶，不能硬碰硬，而是要慢慢引导，帮助其解决心理问题，助其正常成长。

二、变态类型

根据各虫态体节数目的变化、虫态的分化及翅的发生等特征，主要分为增节变态、表变态（无变态）、原变态、不全变态和全变态五种基本类型。

（一）增节变态



原尾目的增节变态

图 原尾目的增节变态

增节变态（anamorphosis）的特征是幼期和成虫期除个体大小和性器官发育程度的差别外，腹部体节的数目随蜕皮而逐渐增多：初孵化时只有 9 节，最后逐渐增加到 12 节（增加的 3 节均为第 8 腹节增生而来）。

该变态类型是从多足纲演化过程中，保留下来的一种原始变态类型，昆虫纲中只有原尾目属于这一类型。

（二）表变态

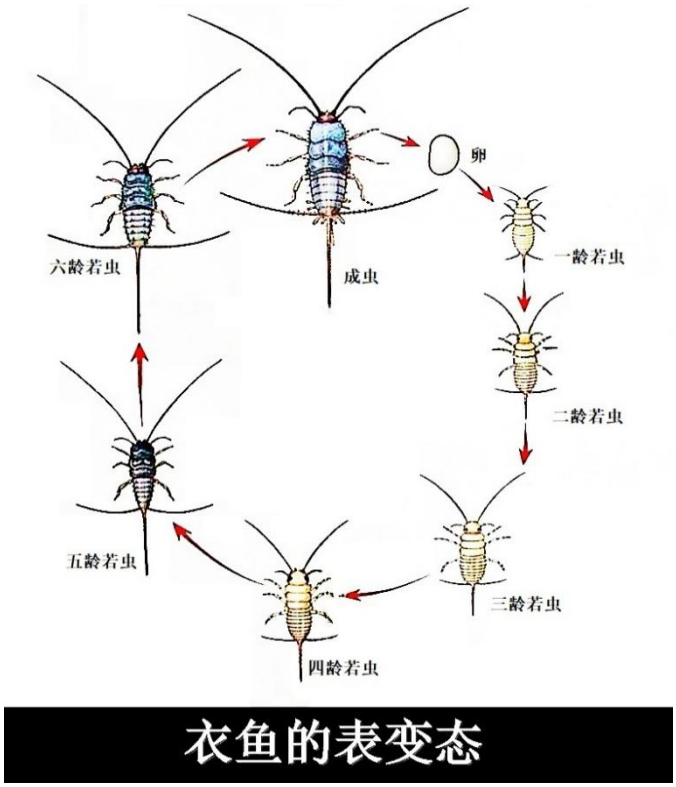


图 衣鱼的表变态

表变态（epimorphosis）的主要特征是幼期和成虫除体躯大小和性器官发育程度的差别外，在外形上无显著差异，腹部体节数目也相同，但成虫期还继续蜕皮。

该变态类型也是比较原始的变态类型，无翅亚纲中除原尾目外其余各目（弹尾目、双尾目、衣鱼目、石蛃目）皆属此变态方式。

（三）原变态

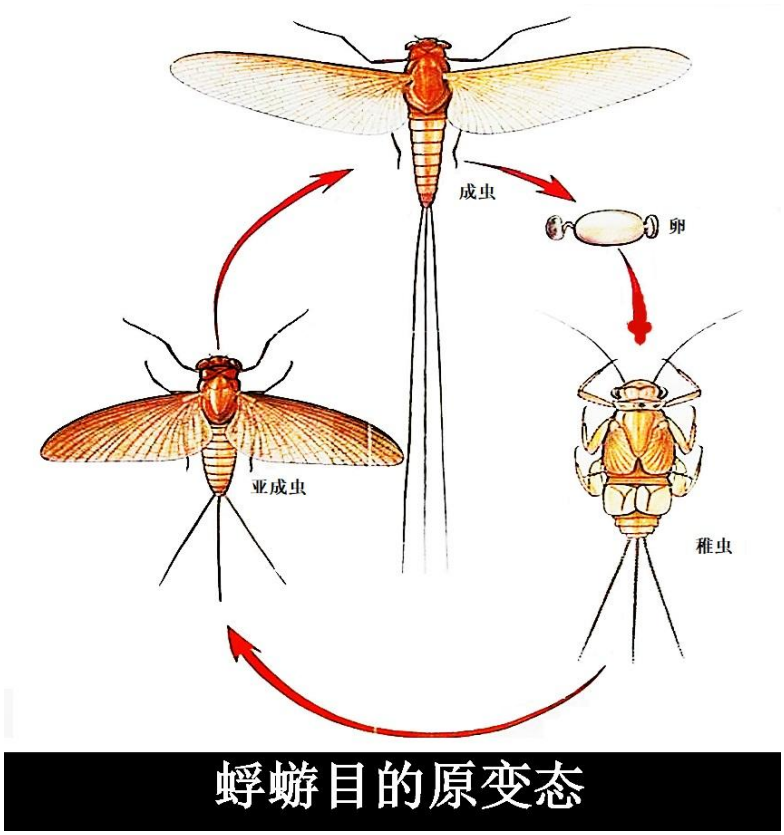


图 浮游目的原变态

原变态（prometamorphosis）的特征是从幼期变为成虫要经过一个“亚成虫期”。亚成虫期是一个很短的虫期，有的不到 1 小时，有的一天左右，它在外形上与成虫一样，性器官及其它构造与成虫期无区别，只是体色较浅、足较短，多呈静止状态，所以亚成虫期的存在只能看作是成虫的继续蜕皮。

该变态类型是表变态类演化到有翅昆虫时保留下来的原始特性，是从无翅到有翅的过渡类型，亦较原始，仅见于蜉蝣目（其幼期虫态称“稚虫”）。

（四）不全变态

1、不全变态的特性

不全变态（incomplete metamorphosis）又称直接变态，其特征是：成虫的特征随着幼虫的生长发育而逐步显现，翅在幼虫的体外发育，一生只经过卵期、幼虫期、成虫期 3 个虫期。

不全变态是有翅亚纲中较低等的昆虫（有翅亚纲外翅部除蜉蝣目以外）所具有的。

原变态类和不全变态类的昆虫，由于它们的翅都在幼虫期的体外发育，所以在分类上把它们都归在有翅亚纲的外翅部。

不全变态与原变态的主要区别在于成虫不再蜕皮，其幼虫属寡足型。

2、不全变态的类型

（1）渐变态

该变态类型的幼虫和成虫均为的陆生，两者在形态和生活习性上极为相似，所不同的是性器官和翅未发育完全；此类幼虫称“若虫”；如直翅目、半翅目、螳螂目、蜚蠊目等昆虫。

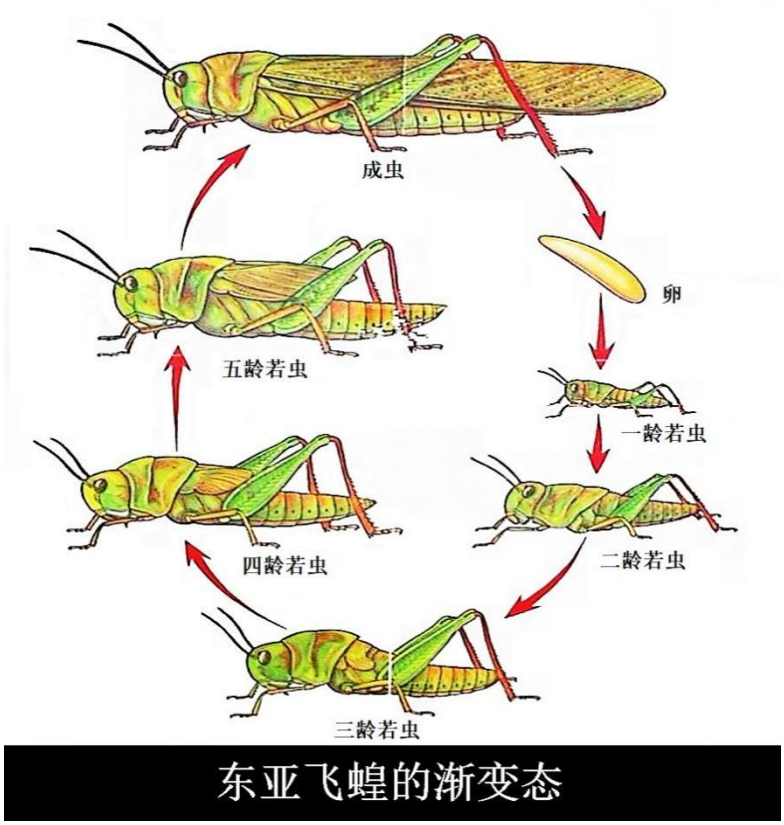


图 东亚飞蝗的渐变态

（2）半变态

其幼虫水生，成虫陆生，两者在形态和生活习性上皆然不同；此类幼虫称“稚虫”；如蜻蜓目、襀翅目等昆虫。

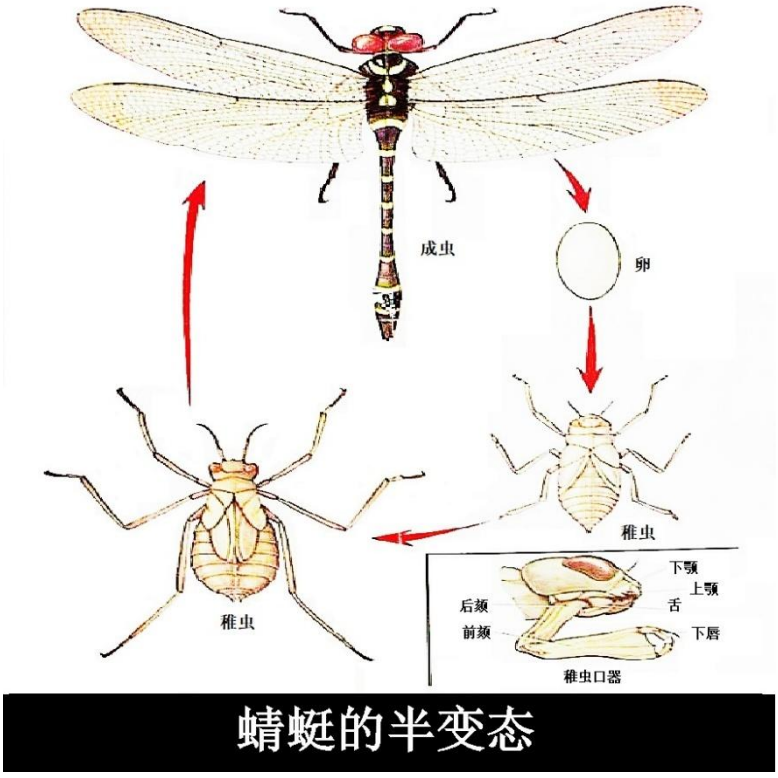


图 蜻蜓的半变态

（3）过渐变态

其若虫在转变为成虫前有一个不食不动的类似蛹的时期，一生经过卵期、若虫期、拟蛹期和成虫期。该变态是不全变态向全变态过渡的中间类型；如缨翅目、同翅目的一部分（粉虱科、雄性介壳虫）等昆虫。

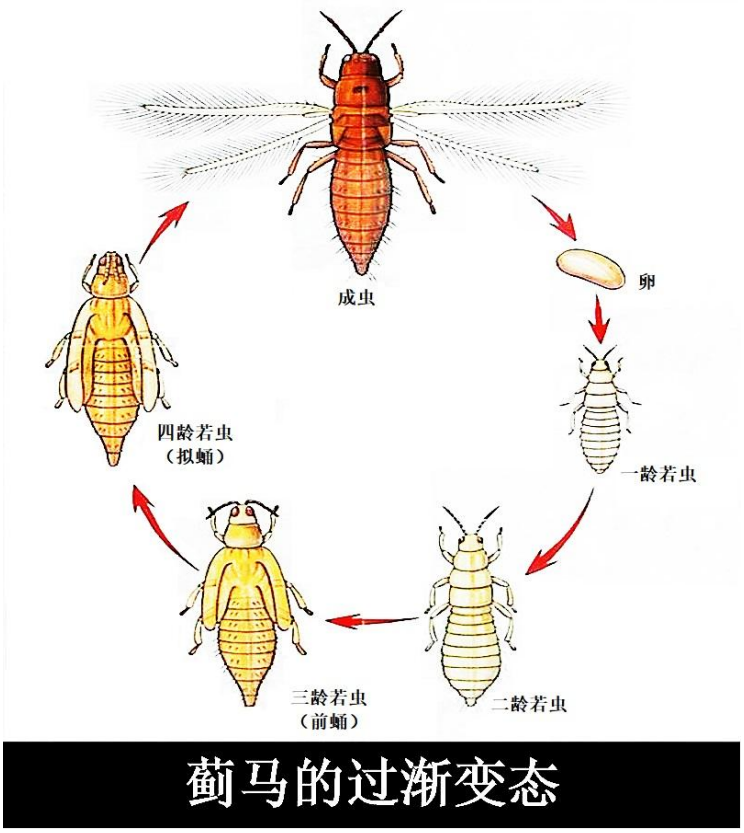


图 蓟马的过渐变态

（五）全变态

1、全变态的特性

全变态（complete metamorphosis）的特征是：成虫和幼虫两者在形态上、生活习性上完全不同（幼虫无复眼、只具侧单眼；成、幼虫口器常常不一致）；幼虫体表无翅芽、翅在体内发育；一生经过卵期、若虫期、蛹期和成虫期 4 个不同的虫期。

这类变态包括有翅亚纲中较高等的各目（分类上归属内翅部）。

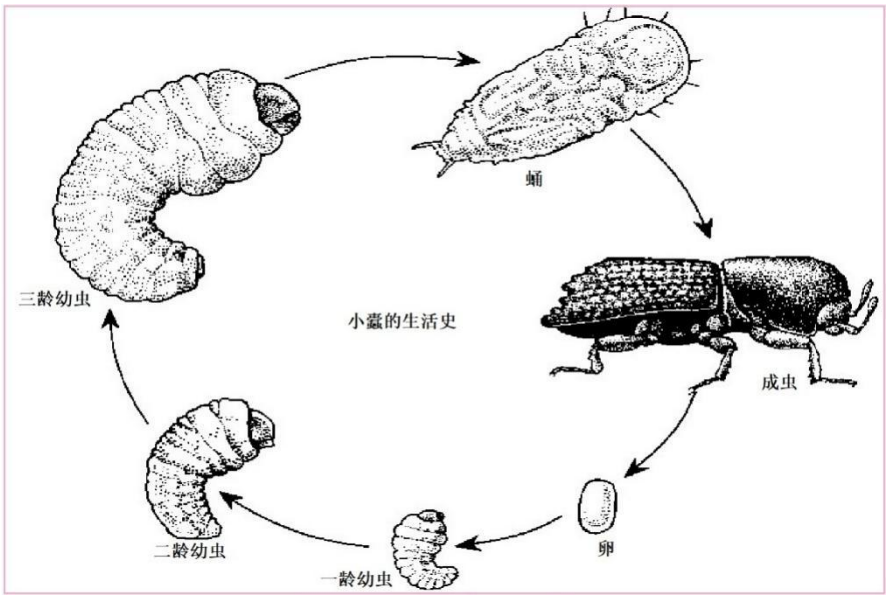


图 鞘翅目的全变态

2、复变态

有些全变态昆虫各龄幼虫的生活方式不同，形态上也发生了明显的分化，因而发育过程比一般全变态类昆虫更为复杂，特称为复变态，如芫菁（成虫植食性，幼虫肉食性）：其一龄幼虫具有三对发达的胸足，称三爪幼虫，可到处爬行，利于寻找食物（以蝗虫卵为主）；一旦找到食物后，幼虫便停留于此，于是逐渐变成行动缓慢、胸足退化的蛴螬型幼虫；幼虫老熟时，离开食物，深入土中，转变为胸足更加退化的、不食不动的伪蛹；以此越冬，翌年再化蛹。

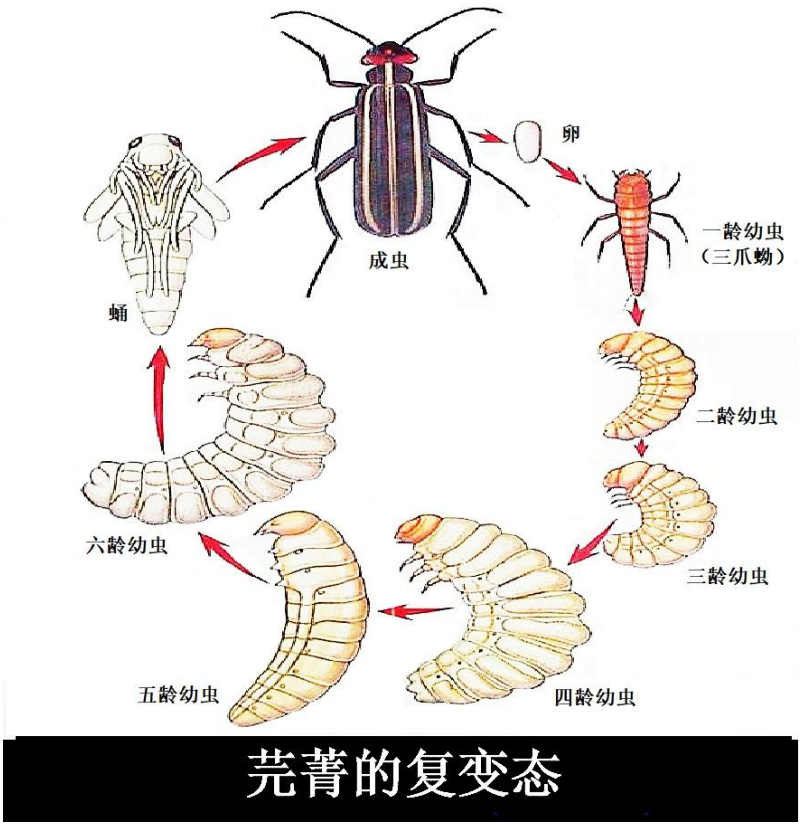


图 芫菁的复变态

3、全变态的生物学意义

在五种变态中，以全变态最为进化，其成虫和幼虫两者在形态上、食性上、生活习性上存在分化，很大程度上避免了同种昆虫对食物资源和活动空间等方面的竞争，这是全变态类昆虫种类占据昆虫纲 80%以上比例的主要原因之一。

三、变态时的器官变化

（一）变态类型与变化幅度

增节变态、表变态、原变态和不全变态类昆虫的幼虫，其外形、内部组织器官及习性等与成虫极为相似，其转变为成虫时，外部构造及内部组织器官只需经过一系列渐进的改变即可；即变化小，是逐渐进行的。

但全变态类的幼虫，外部构造和内部组织器官与成虫差异极大，其转变为成虫则需经历深刻的变化，因为全变态类幼虫的体壁、触角、眼、口器、足等外部构造都要转变为成虫相应的构造，同时成虫还发生了幼虫期没有的翅和外生殖器，所以变化大。成虫的外形和内部组织器官在幼虫体内逐渐发生，而内部组织器官的改造则主要集中在蛹内进行。

（二）内部器官变化

昆虫内部器官的变化，要经过组织解离（histolysis）和组织发生（histogenesis）两个过程来完成。

1、组织解离

指幼虫的某些组织器官以自溶方式和由吞噬细胞的作用而破坏，并作为形成成虫组织器官所需的养分。

2、组织发生

指成虫组织器官的形成，在幼虫体内相应的器官壁上存有一群细胞组成的成虫芽，逐渐分裂和分化成为成虫的组织器官。

3、两者关系

组织解离和组织发生是同时进行，互相衔接的。背血管、中枢神经系统和呼吸系统一般不经过组织解离和彻底破坏，只在蛹期进行连续生长和组织分化即可，因为这些器官若解离或停止活动，实际上就意味着个体的死亡。马氏管、脂肪体和部分肌肉，可能也只有很小的变化；而皮细胞层、消化道、腺体和某些肌肉等往往需全部重新形成。

第三节 昆虫的幼虫期

一、生长与蜕皮

（一）生长

幼虫孵化之后要进行取食，同时伴随着身体体积和重量上的增加，这一过程称为生长。

如家蚕，老熟幼虫的体长是初孵幼虫的 24 倍，而体重可增至 10000 多倍。

（二）蜕皮

1、蜕皮概念

昆虫自卵中孵出后，随着虫体的生长，经过一定时间，重新形成新表皮而将旧表皮脱去的过程称为蜕皮，脱下的旧表皮称为蜕。

2、蜕皮次数

（1）蜕皮次数与昆虫种类的关系

昆虫蜕皮的次数因种类而异，有翅亚纲多在 4~12 次之间，如直翅目、鳞翅目常为 4~5 次。也有很多极端的例子，如双尾目的双尾虫和铗尾虫仅蜕皮 1 次，蝇类蜕皮 2 次，蜻蜓蜕皮 15 次，蜉蝣目昆虫需蜕皮 20 多次，而衣鱼一生蜕皮 50~60 次。

（2）同种昆虫不同个体间蜕皮次数的差异

同种昆虫不同的个体间蜕皮次数也存在差异，原因在于：

①雌雄性别不同：如衣鱼、蝗虫等，雌虫往往比雄虫多蜕皮 1~2 次。

②营养条件不同：如网衣蛾，正常情况下蜕皮 4 次，而饥饿时可蜕皮 40 多次。

③环境温度不同：如菜粉蝶，温度为 14~15℃时蜕皮 5 次，15~20℃时蜕皮 4 次，22~27℃时蜕皮 3 次。

3、蜕皮类型

昆虫的蜕皮，根据蜕皮的性质可分为 3 类。

（1）生长蜕皮

昆虫蜕皮后，依然保持幼虫状态，只是龄期增大，这种伴随着生长的蜕皮，则称为生长蜕皮。

（2）变态蜕皮

昆虫蜕皮后，就变成了蛹或成虫，这样的蜕皮并不伴随着生长，而是同变态联系在一起的，这种蜕皮称变态蜕皮。

（3）生态蜕皮

因环境条件改变后而增加的那部分蜕皮，被称为生态蜕皮。蜕皮后，昆虫依然保持幼虫状态。

（三）虫龄及龄期

虫体的大小或生长的进程用“虫龄”表示。刚从卵中孵化出来到第一次蜕皮以前的幼虫称“一龄幼虫”，经第一次蜕皮后的幼虫称为“二龄幼虫”，余类推。而相邻两次蜕皮之间所经历的时间，称“龄期”。

种内同一龄幼虫个体间的体长常有所差异，但头壳宽度，一般变异很小，可以此作为识别“虫龄”的重要依据之一。Dyar（1890）曾对 28 种鳞翅目幼虫头壳宽度进行了逐龄测量，发现各龄间头壳宽度按一定几何级数（常为 1.2~1.4）增长，即各龄幼虫的头壳宽度之比为一常数，即：上一龄头壳宽/下一龄头壳宽=常数，这一规律称为“戴氏律”（Dyarfs Law）。“戴氏律”虽然有其局限性，但在实践中仍有一定应用价值，可用于推知幼虫的“虫龄”。

如大粉蝶，一龄幼虫头宽 0.4mm，最后两龄 1.8mm 和 3.0mm。则 1.8:3.0=0.6 以此推算：

四龄幼虫头宽为：3.0×0.6=1.8mm

三龄幼虫头宽为：1.8×0.6=1.08（1.1）mm

二龄幼虫头宽为：1.08×0.6=0.65（0.72）mm

一龄幼虫头宽为：0.65×0.6=0.39（0.4）mm

二、幼虫类型

（一）决定幼虫类型的因素

由于全变态类昆虫种类多，生境、食性、习性等差异大，所以其幼虫的形态比若虫和稚虫等复杂。

全变态昆虫的幼虫类型分化取决于两个主要因素。

1、胚胎发育终止于什么阶段

胚胎发育终止于寡足期、多足期还是原足期？这决定着幼虫的类型。

2、对食性及生活环境的适应所产生的变异

但这些变异都是在胚胎发育终止期形成的基本类型的基础上产生的。

（二）幼虫的类型

知识拓展:昆虫变态与幼虫类型

根据昆虫变态类型的不同，可把昆虫幼虫分为 5 种类型。

1、原型幼虫：指无翅亚纲增节变态和表变态的幼虫，幼虫腹部除外生殖器外还有附肢，也称“若虫”。

2、同型幼虫：渐变态类的昆虫，成、幼虫相似，幼虫只有生殖器官和翅发育不全，也称“若虫”。

3、亚同型幼虫：半变态昆虫因幼虫水生而出现了一些变异，就食性而言成、幼虫基本相同，因此同渐变态类的同型幼虫有很多相似处，故称为亚同型幼虫，也称“稚虫”。

4、过渡型幼虫：原变态的蜉蝣目昆虫，这类幼虫腹部具有附肢演变成的气管鳃（多足型的）。这类昆虫实质上还保留着一些无翅亚纲昆虫的特性，所以被称为过渡型幼虫或蜉型幼虫，也称“稚虫”。

5、异型幼虫：全变态类的幼虫，不论是外型还是内部构造，以至于生活环境、习性等，都同成虫有很大差异。所以全变态类的幼虫可统称为异型幼虫，即“幼虫”，其共同特点是：一概没有复眼，一概没有外生翅芽。

根据胚胎发育程度和胚后发育中的适应将幼虫分为 4 个类型：

1、原足型幼虫

该幼虫在胚胎发育早期（原足期）孵化，腹部附肢未发生或腹部分节尚未完成，胸足只是简单的突起，神经系统、呼吸系统、口器都发育不全；营寄生生活，通过体壁吸收寄主的营养，如膜翅目内寄生昆虫幼虫。

2、多足型幼虫

该幼虫在胚胎发育中期（多足期）孵化，除胸足外，腹部均有多对附肢，神经系统、呼吸系统、口器等发育完全。一般为植食性昆虫，根据腹部的构造分为 2 类：

（1）蛞型幼虫（campodeiform larvae）

胸足和腹足较长，体略扁，如脉翅目、广翅目等昆虫幼虫。

（2）蠋型幼虫（eruciform larvae）

胸足和腹足较短，体圆筒形。如鳞翅目（腹足 2~5 对）和膜翅目叶蜂科（腹足 6~8 对）昆虫幼虫。

3、寡足型幼虫

该幼虫在胚胎发育晚期（寡足期）孵化，除胸足外，腹部附肢消失，神经系统、呼吸系统、口器等发育完全，如鞘翅目、毛翅目等昆虫幼虫。

常根据其体型和胸足的发达程度分为以下 3 种类型。

（1）步甲型幼虫（carabiform larvae）

其幼虫为前口式，胸足发达，行动迅速；大多数为捕食性昆虫，如步行虫、一些瓢虫、草蛉和蚁蛉的幼虫。

（2）蛴螬型幼虫（scarabaeform larvae）

幼虫体肥胖，呈“C”形弯曲，行动迟缓，如金龟子幼虫。

（3）叩甲型幼虫（elateriform larvae）

幼虫体细长，略扁平，胸部和腹部粗细相仿，胸足较短，如叩头虫、拟步行虫等幼虫。

（4）扁型幼虫（platyform larvae）

幼虫体扁平，胸足有或退化，如一些扁泥甲科及花甲科幼虫。

4、无足型幼虫

体无任何附肢，多由多足型或寡足型幼虫附肢消失而形成。按照头部的发达程度，分为 3 类。

（1）全头无足型（eucephalous larvae）

头部骨化，全部露出体外，如跳蚤、膜翅目的细腰亚目幼虫。

（2）半头无足型（hemicephalous larvae）

头部仅前端骨化，外露，后端常缩入胸部，如双翅目短角亚目（虻）幼虫。

（3）无头无足型（acephalous larvae）

蛆型，头部十分退化，全部缩入胸部，仅外露口钩，如蝇类幼虫。

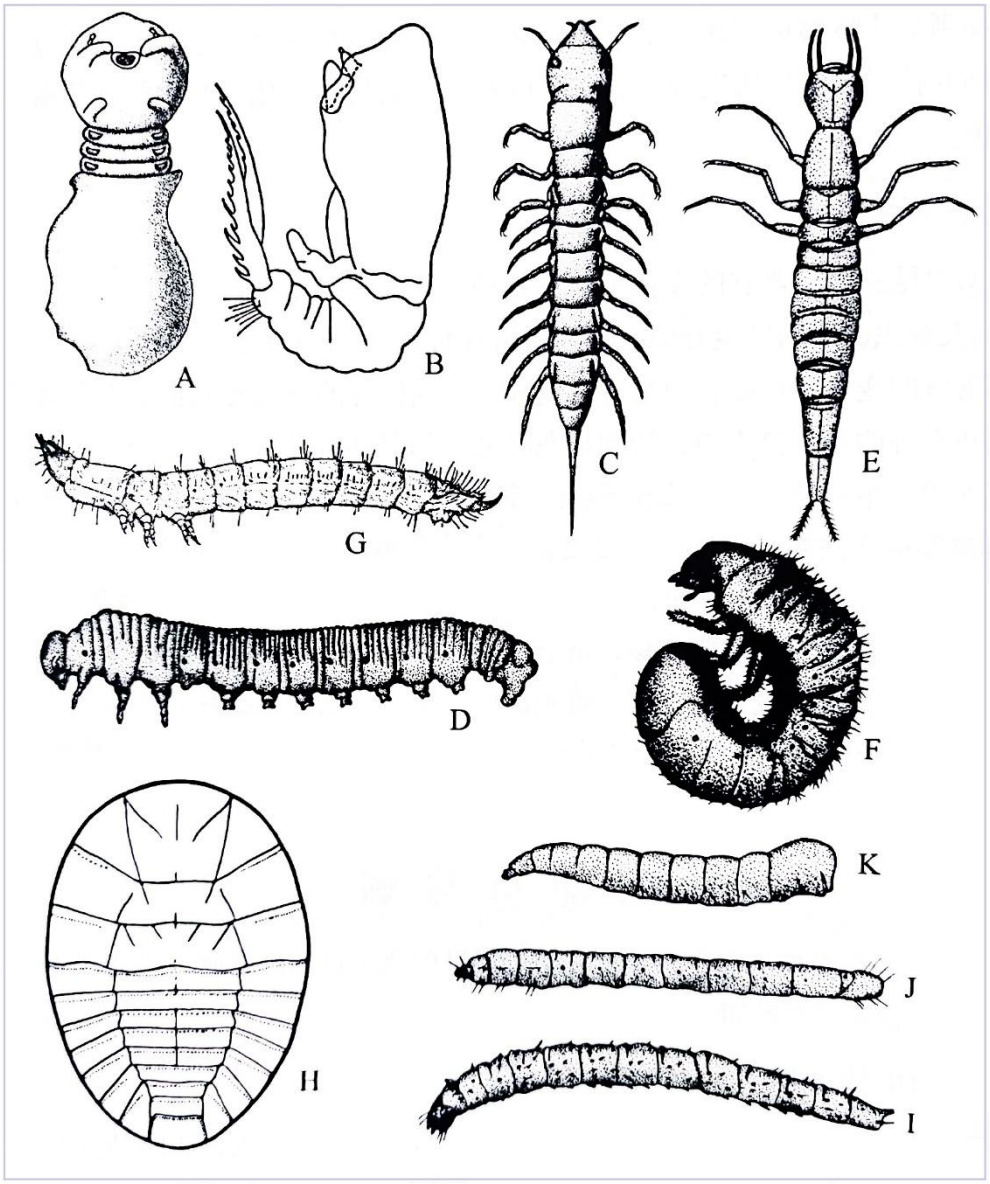


图 幼虫的类型（仿各作者）

A-B.原足型幼虫；C.蚜型幼虫；D.蠋型幼虫；E.步甲型幼虫；F.蛴螬型幼虫；

G.叩甲型幼虫；H.扁型幼虫；I. 全头无足型幼虫；J. 半头无足型幼虫；K. 无头无足型幼虫

第四节 昆虫的蛹期

一、蛹

是全变态类昆虫的幼虫转变为成虫的过程中，所必须经过的一个静止虫态；是幼虫的器官组织解离，成虫的组织发生的时期；一般都是不食不动的，多数有坚硬体壁和保护物（蛹茧、蛹室等），这样可以保护其内部改革顺利进行。

蛹茧：很多脉翅目、鳞翅目的蛾类和膜翅目幼虫在化蛹前吐丝作茧。有的茧纯粹由丝作成；有的则用缀合土粒、食物的碎屑、体毛、排泄物等作茧。一般昆虫的丝是由下唇腺特化的丝腺所分泌的，但脉翅目幼虫的丝则是由马氏管通过肛门分泌的。

蛹室：甲虫、叶蜂和蛾类等在土里化蛹的昆虫，常常分泌粘液和土粒(或间有丝)等混合后，筑成内壁光滑的土室，即蛹室。

在蛹期，外观上不吃不动，其体内部则进行着剧烈的旧组织解离和新组织发生的新陈代谢作用，以形成成虫的组织器官。在旧组织被破坏，新的成虫器官尚未形成时，蛹的代谢率降得很低，使整个蛹期的呼吸率呈典型“U”形曲线。

蛹的抗逆力一般都比较强，且多有保护物或隐藏于蔽护场所，所以许多种类的昆虫常以蛹的虫态躲过不良环境或季节，如越冬等。

蔽护场所：如树皮下、砖石缝内、土壤内、卷叶内、隧道内等。

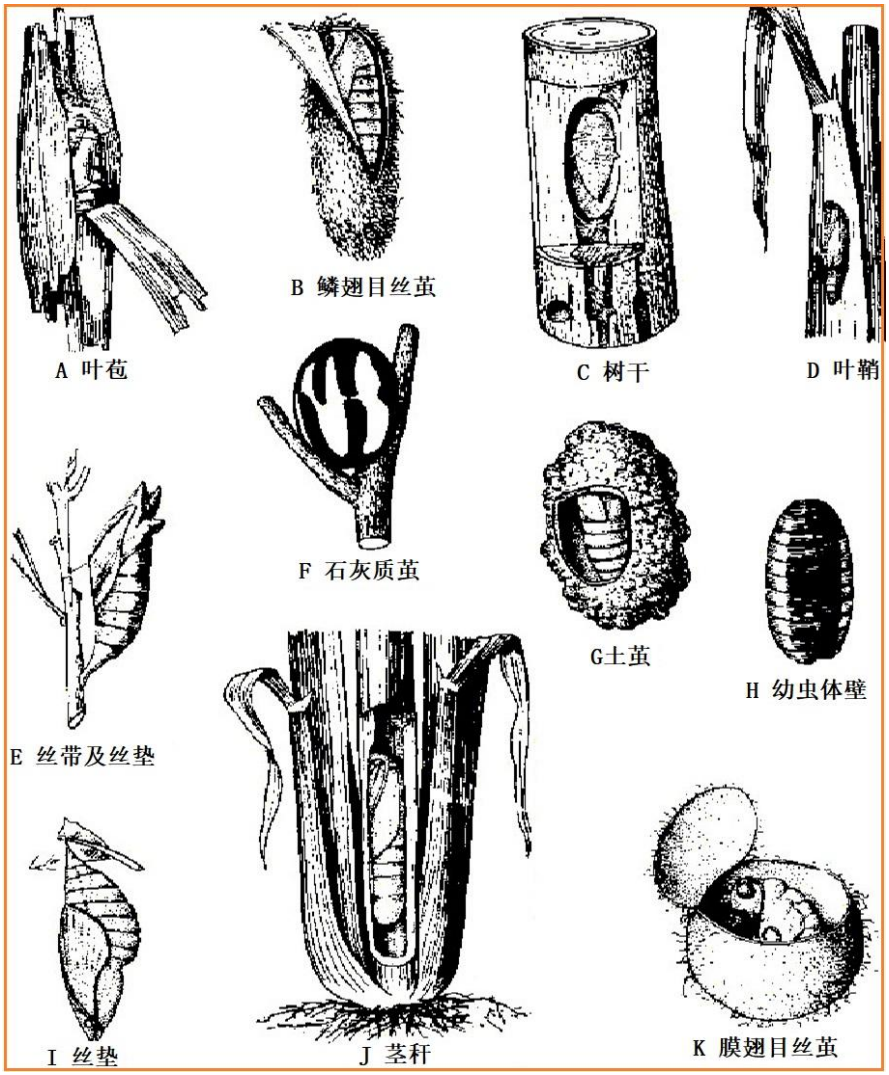


图 蛹以及保护物

二、化蛹

全变态昆虫从自由生活的幼虫变为不食不动的蛹的过程叫“蛹化”或“化蛹”。

多数昆虫末龄幼虫在化蛹前，常先停止取食，寻找适宜的化蛹场所，有的还吐丝作茧或建造土室等，随后幼虫身体缩短，体色变淡，不再活动，此时称前蛹；最后，脱去表皮变为蛹。前蛹实际上是未龄幼虫化蛹前的静止时期，此时幼虫表皮已部分脱离，成虫的翅和附肢等已翻出体外，只是被末龄幼虫的表皮所掩盖，需待蜕皮后才变成蛹。

在幼虫生长过程中，成虫器官仅以皮细胞群存在于幼虫体壁下，称为成虫器官芽（imaginal buds）。当幼虫发育到后期，器官芽迅速生长，到前蛹期已从体壁下翻出来，化蛹后便已发育成为成虫的器官。

三、蛹的类型

根据蛹壳、附肢、翅与身体主体的接触情况等，常将昆虫的蛹分为 3 类。

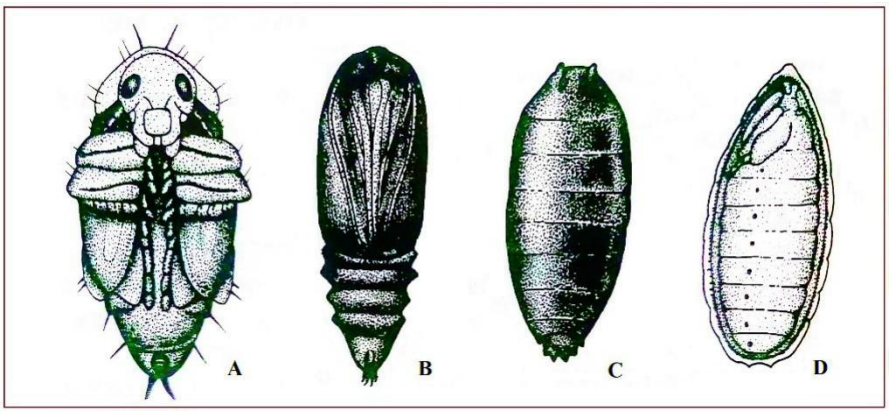


图 昆虫蛹的类型（仿各作者）

A.离蛹；B.被蛹；C.围蛹；D.围蛹的透视

1、离蛹（exarate pupae）

附肢和翅不贴附在身体上，可以活动，腹节间也能自由活动，又称裸蛹，如鞘翅目、膜翅目等昆虫的蛹。

2、被蛹（obtect pupae）

附肢和翅等都紧贴于蛹体上，不能活动，腹节多数或全部不能扭动，如鳞翅目、蚊等昆虫的蛹。

3、围蛹（coarctate pupae）

实际上是离蛹，但蛹体外由末龄幼虫表皮形成的囊所包围，如蝇的蛹。

知识拓展：蝴蝶的蛹

蝴蝶的蛹为被蛹，根据蛹体的颜色和存在方式，又分为以下几种主要类型。

金蛹：一些蛱蝶和斑蝶的蛹有美丽的金属光泽，叫金蛹。

缢蛹：凤蝶和粉蝶的蛹以腹末臀棘附着于物体上，胸腹部间缠以 1 根丝，蛹体斜立状，叫缢蛹。

悬蛹：眼蝶、斑蝶、灰蝶和蛱蝶的蛹以腹末臀棘附着于物体上，把身体倒挂起来，叫悬蛹。

思考题

1、何谓变态？列表比较不同变态类型的特征。

2、何谓蜕皮？昆虫蜕皮的类型有几种？

3、根据胚胎发育程度和胚后发育中的适应幼虫可分为几种类型？简述每种类型的主要特征。

4、昆虫的蛹有几种类型？每种类型的特征如何？蛹期的生物学意义如何？

第二十五章　昆虫的生活史

基本要求与基本知识点：了解并掌握昆虫的生命周期，昆虫的生活史，休眠和滞育。

基本概念：羽化，性二型，世代、年生活史，世代交替，化性，休眠、滞育等。

教学重点和难点：休眠和滞育的异同。

生活史是生物学概念之一，它可定义为物种的生长、分化、生殖、休眠和迁移等各种过程的整体格局。

不同的昆虫具有不同的生活史特征，例如一年生、二年生和多年生的，一年中只生殖一次的和多次的，有休眠的和无休眠的等等。有卵、幼虫、蛹和成虫各个阶段的完全变态昆虫，有多寄生和复杂生活史的寄生性昆虫，等等，彼此间生活史的差别是很明显的。

比较不同昆虫的生活史特征，揭示其相似性和分异性，通过联系其栖息地环境条件、分类地位等，探究其适应性和在生存竞争中的意义，是现代昆虫“生物学+生态学”的重要任务之一。

第一节 成虫的生物学

对于绝大多数昆虫而言，成虫是其一生所要经历的最后一个虫态，肩负着繁衍种族的使命。

一、羽化

（一）羽化概念

成虫从它的前一虫态蜕皮而出的过程，统称为羽化。

（二）羽化方法

1、非全变态类昆虫的羽化

非全变态昆虫羽化前常常先寻找适当的场所，胸足一般对称地固定在某一物体上，胸部与头部的表皮从背面中部裂开，成虫的头和胸部先伸出，然后全体脱出。

2、全变态类昆虫的羽化

羽化前，蛹的颜色加深。羽化时，成虫靠体液的压力及身体的扭动使蛹皮沿胸部背中线（如鳞翅目）或附肢粘附的部位裂开，或用额囊顶破蛹壳（如双翅目蝇类）等。

3、做茧化蛹昆虫的羽化

这类昆虫常以成虫的上颚咬破茧壁（如鞘翅目、膜翅目），或用头、翅基的破茧器（如脉翅目、毛翅目）破坏茧壁，或分泌涎液溶解丝茧（如家蚕、柞蚕）等。

4、隐蔽场所化蛹昆虫的羽化

这类昆虫在羽化前后往往有一个离开蛹化环境的对策和过程。如在树干或茎秆中化蛹的鳞翅目昆虫，在化蛹前幼虫会预先做好“羽化孔”，在羽化孔附件化蛹，羽化前借助蛹腹节的扭动及刺突的帮助“爬”到羽化孔。在土中化蛹的昆虫，一般羽化后钻出地面，而没有钻掘能力的（如部分蛾类）则在化蛹前由幼虫做好直达地表的通道。

（三）初羽化成虫的特征

体壁色浅而柔软，翅和附肢均未伸展，常停留在蜕上或附近。开始不活动，然后通过吞吸空气或水、肌肉收缩等，使翅和附肢伸展，体壁鞣化变硬，体色变暗，开始活动。

课程思政——小孩和他的一剪

有个小孩在草地上发现了一个蛹，他捡回家，要看蛹如何羽化成蝴蝶。过了几天，蛹上出现了一道小裂缝，里面的蝴蝶挣扎了好几个小时，身体似乎被什么东西卡住了，一直出不来。

小孩心不忍，心想：我必须助它一臂之力。所以，他拿起剪刀把蛹剪开，帮助蝴蝶脱蛹而出；可是它的身体臃肿，翅膀干瘦，根本飞不起来。

小孩以为几小时之后蝴蝶的翅膀会自动舒展开来，可是他的希望落空了，一切依旧，那只蝴蝶注定要拖著臃肿的身子与干瘪的翅膀，爬行一生，永远无法开展飞翔。

大自然的道理是非常奥妙的，每一生命的成长都充满了神奇与庄严，瓜熟坠地，水到渠成。蝴蝶一定得在蛹中痛苦的挣扎，一直到它的双翅强壮了，才会破蛹而出。小孩善意的一剪，反而害了它的一生。

从这个故事里，我们可体会出拔苗助长、欲速不达的真缔。煎熬、磨练、挫折、挣扎，这些都是成长必经的过程。

急于成功的人，别忘了日本名将德川家的一句名言：人生必须背负重担，一步一步慢慢地走。作家周宁说：慢慢地走，稳稳地走，总有一天，你会发现自己是那走得最远的人。

二、雌雄二型和多型现象

（一）性二型（雌雄二型）

有些昆虫的成虫，雌雄两性除性器官构造（第一性征）不同外，还在个体的大小、体形、颜色等（第二性征）方面有显著差异，这种现象称为雌雄二型。

（性腺和外生殖器，为第一性征；触角形状、体形大小、体色、复眼数量大小等，为第二性征）。

短额负蝗的大小：雌性大，雄性小；

介壳虫的翅：雄性有翅，雌性无翅；

锹甲的上颚：雄性发达，雌性较小；

丝带凤蝶前翅基色：雄性白色，雌性黑褐色；

蛾类的翅疆：雄性 2 根以上，雌性 1 根；

蚊的触角：雄性环毛状，雌性线状；

蟋蟀、蝼蛄、螽斯、蝉的发音器：雄性有，雌性无。

（二）性多型（多型现象）

1、概念

性多型指同种昆虫在同一性别的个体中在第二性征上出现不同类型的分化现象。

多型现象可出现在成虫、卵、幼虫（若虫）和蛹等不同虫期。

2、分类

昆虫本身的遗传物质、激素动态和外部气候条件、食物等均可造成多型现象，这些因子的综合作用使昆虫的多型现象与特定的季节及地理位置相适应。据此，可把性多型分为不同类型。

（1）遗传多型性 Genetic polymorphism

遗传因素决定的，主要存在于社会性昆虫中，如白蚁、蜜蜂、蚂蚁等。白蚁分可生殖型和非生殖型，可生殖型包括蚁王（雄性）、蚁后（雌性，长翅后脱翅）、繁殖蚁（雌性，短翅或无翅），非生殖型包括工蚁（雌性）、兵蚁（雌性或雄性）。蜜蜂分蜂王（雄性）、蚁后（雌性）、工蜂（雌性，筑巢、酿蜜、饲养幼蜂）。

蜜蜂：雄蜂王　雌蜂后

雌工蜂（筑巢、酿蜜、饲养幼蜂）

白蚁 — 可生殖型 — 蚁王（雄性）

白蚁 — 可生殖型 — 蚁后（雌性，长翅后脱翅）

白蚁 — 可生殖型 — 繁殖蚁（雌性，短翅或无翅）

白蚁 — 非生殖型 — 工蚁（雌性）

白蚁 — 非生殖型 — 兵蚁（雌性或雄性）

蚜虫也具有遗传多型性，其雌蚜，既有有翅雌蚜也有无翅雌蚜。蚜虫的有翅型和无翅型，即与食物的数量和质量有关，同时也受遗传因素控制。

（2）环境多型性或非遗传多型性 Environmental polymorphism or polyphenism phenotype

气候条件、食物条件等环境因素决定的。如蜘蛱蝶成虫分春型和夏型，梨木虱成虫分夏型和冬型，桃潜叶蛾成虫也分夏型和冬型。

三、成虫的生活

成虫的生活或生命活动——交配、生殖、获取补充营养等，集中地表现了它的全部生活意义，即繁殖后代。因此，大多数昆虫产卵完毕后很快就死去，但当得不到产卵机会时，例如没有适宜的产卵寄主等，雌虫会延长寿命，待完成生殖“使命”再死。雄虫的寿命一般地比雌虫短些。“社会性”昆虫的成虫有照顾子代的特殊作用，所以它们的寿命比一般昆虫长得多。

（一）昆虫的性成熟

1、性成熟的概念

性成熟是指成虫体内的性细胞——精子和卵发育的成熟。

一般刚羽化的成虫，其性细胞尚未完全成熟。不同种类或同种昆虫的不同性别，性成熟的早晚也有差别，通常雄虫性成熟较雌虫为早。全变态昆虫的雄虫往往在羽化时精子已成熟，而且离开睾丸，贮存于贮精囊中。

2、性成熟的决定因素

成虫性成熟所需营养主要在幼虫阶段积累，所以性成熟的早晚在很大程度上取决于幼虫期的营养。

（1）幼虫期积累的营养充足

如家蚕、舞毒蛾等成虫的口器退化，不需取食，羽化时性已成熟便能交配产卵，寿命很短，常只有数天，甚至数小时。蜉蝣就有“朝生暮死”之称，就是因其羽化后，性已成熟，羽化当日即交配产卵，并很快死亡。

（2）幼虫期积累的营养不足

大多数昆虫，尤其是直翅目、半翅目、鞘翅目、鳞翅目夜蛾科等昆虫，在幼虫期积累的营养不足，其成虫羽化后性尚未成熟，需要继续取食，才能达到性成熟。这种对性细胞的发育不可缺少的成虫期营养，称为“补充营养”。

（3）需特殊刺激

有些昆虫的性成熟还需有一定特殊的刺激才能完成，如东亚飞蝗、粘虫等，必须经过长距离的迁飞；一些雌蚊、跳蚤必须经过吸血刺激；飞蝗的雌虫必须经过交配接受雄虫体表的外激素刺激，才能达到性成熟。

3、交配

昆虫性成熟后就要进行交配，其交配次数因种类而异，有的一生只交配 1 次，有的交配多次。一般雄虫交配次数比雌虫多，如棉红铃虫雌虫一般交配 1~2 次，雄虫交配 1~8 次；稻瘿蚊雌虫一般交配 1 次，多的 2~3 次，雄虫可交配 8 次。每种昆虫一生交配的次数是由种的特性决定的。

（二）昆虫的生殖力

1、生殖力的概念

昆虫的生殖力，即昆虫产卵繁殖的能力。

2、生殖力的决定因素

不同种类间昆虫生殖力有非常大的差异，但总的来说都是相当高的。

生殖力的大小决定于种或种群的遗传性和生活条件两个基本因素。

遗传性：卵巢管数目及每个卵巢管能产的卵数

外界生存条件：食料充足与否；温度、光照条件等。

也就是说，昆虫只有在最适宜的环境条件下才能实现它的最大生殖力。每种昆虫有它一定的卵巢构造，卵巢管的多少，以及每个卵巢管内所能产生的卵数，这是决定昆虫潜在生殖能力的物质基础。如东亚飞蝗（*Locusta migratoria manilensis*）一生平均产 6 个卵块（每块平均约 70 个卵），梨圆蚧（*Quadraspidiotus perniciosus*）一生产卵 400~500 粒，粘虫（*Mythimna*

separata）通常可产卵 500~600 粒，棉铃虫（*Heliothis armigera*）可产 2700~3000 粒，等等。但另一些昆虫的生殖力与它们相比显然小得多，如麦红吸浆虫（*Sitodiplosis mossllana*）通常一生只产 50~60 粒卵，棉蚜（*Aphis gossypii*）的胎生雌蚜一生能产 60 左右仔蚜，卵生雌蚜只能产 4~8 粒卵。

第二节 昆虫的世代和生活年史

一、世代与生活年史

（一）世代（generation）

1、世代

一个新个体（卵或幼虫、若虫、稚虫）从离开母体发育到性成熟产生后代止的个体发育史称为一个世代，又称生活周期（1ife cycle）。

不同的昆虫种类，其完成一个世代所需的时间不同；气候等因子也是决定世代长短的因素。如粘虫，在东北北部一年 2 代，东北南部一年 3 代，华北一年 3~4 代，华南一年 6 代。

2、化性

是指昆虫，尤其是具有滞育特性的昆虫在 1 年内发生的世代数。

昆虫种类不同，其完成一个世代所需的时间不同，在一年内能完成的世代数也不同，即出现了化性。

（1）一化性昆虫（univo1tine）

一年只完成 1 代的昆虫，如大地老虎、天幕毛虫、大豆食心虫、梨茎蜂、舞毒蛾等。

（2）二化性昆虫

一年发生两代的昆虫，如东亚飞蝗，二化螟等。

（3）多化性昆虫

一年完成 3 代或 3 代以上的昆虫，如蝇、蚜虫。

（4）半化性昆虫

两年才完成 1 代的昆虫，如大黑鳃金龟。

（5）部化性昆虫

两年以上才完成 1 个世代的昆虫，如十七年蝉、蝼蛄等。

3、世代重叠 Generation overlapping

二化性和多化性昆虫，常由于成虫发生期和产卵期长，或越冬虫态出蛰期不集中，造成前后两个世代明显重叠的现象称“世代重叠”。如小菜蛾，在杭州 9 月份可有 8 个世代混合出现。在这种情况下，世代划分就很困难。

4、局部世代 partial generation

同种昆虫在同一地区出现不同化性的现象称“局都世代”。

如棉铃虫，在河北和河南等地一年发生 4 代，以蛹越冬；但有部分第 4 代的蛹羽化为成虫并产卵发育为第 5 代幼虫，然而由于气温降低等而死亡，形成不完整的第 5 代。

5、世代交替 alternation of generations

一些多化性昆虫在年生活史中出现两性生殖世代与孤雌生殖世代交替的现象，称为世代交替或异态交替。蚜虫、瘿蚊、瘿蜂的世代交替最为常见，尤其是蚜虫常表现出多型和不同世代间生活习性的明显差异。如棉蚜（*Aphis gossypii*），一般全年发生 20~30 代，秋末以受精卵在寄主上越冬。翌年春天至秋初，以孤雌胎生的方式产生无翅蚜进行危害、产生有翅蚜在第 1、第 2 寄主间迁移；夏末秋初，以两性生殖的方式产卵，在寄主上越冬。

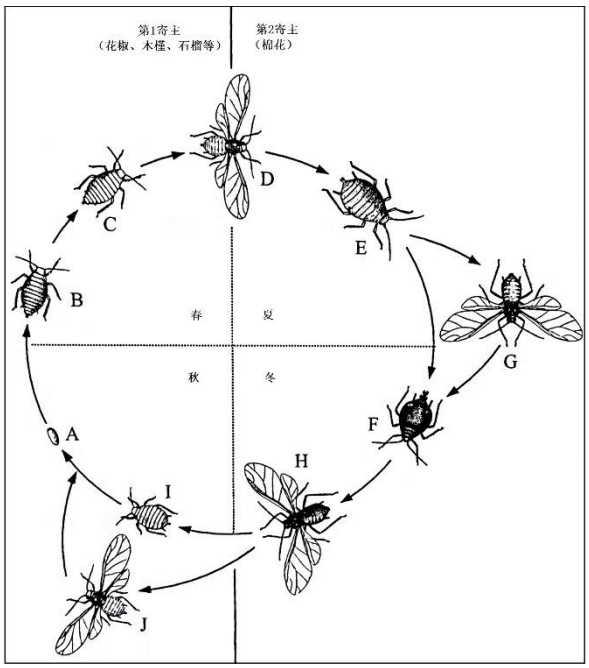


图 棉蚜的生活史（仿彩万志）示世代交替现象

（二）生活年史

1、概念

昆虫的生活史（1ife history）是指昆虫个体发育的全过程。

昆虫的年生活史（或生活年史）是指昆虫在 1 年中的生活史，即从越冬虫态（卵、幼虫、蛹或成虫）越冬后复苏起，至翌年越冬复苏前的全过程。

2、年生活史与世代的关系

一化性昆虫，其年生活史与世代相同；多化性昆虫，其年生活史包括多个世代；部化性昆虫，其年生活史只包括部分虫态的生长发育过程。

3、生活史的表示方法

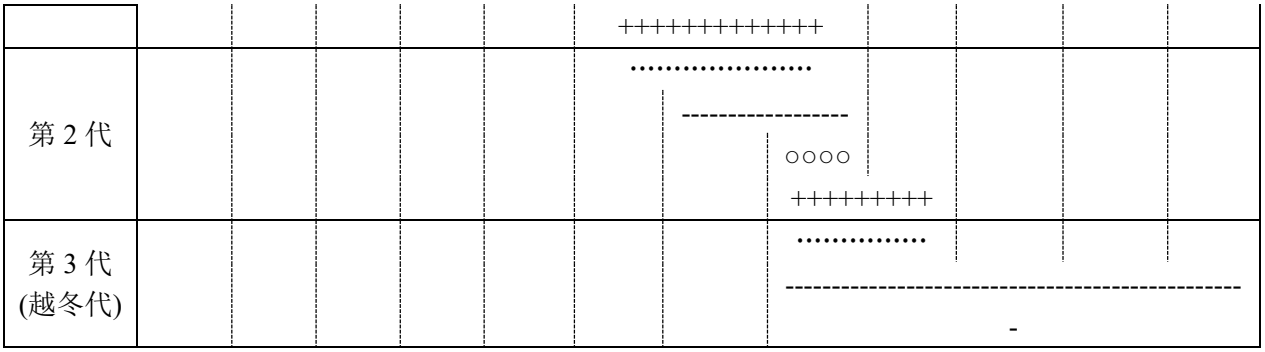
为了清楚地描述昆虫在 1 年中的生活史特征，往往采用图、表、公式等方式来表达或图表混合的形式来表达。

昆虫生活史表格主要有两种。第 1 种是以月份为列，以虫态为行，将各代各虫态发生的时间范围在表中标出。第 1 种是以月份为列，以世代和虫态为行，用不同的符合或字母表示不同的虫态，并将各代各虫态发生的时间范围在表中标出（如下表），这种方法特别适合多化性昆虫生活史的表达。

表 1 亚洲玉米螟在山东的年生活史

世代	月份											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
越冬代	----------				○○○○○○○○							
					+++++++++							
第 1 代					…….							

						○○○○○○○○○○○○						



注：“·”表示卵，“-”表示幼虫，“○”表示蛹，“+”表示成虫。

二、休眠和滞育

昆虫同别的节肢动物一样，在一年的发生过程中，在隆冬或盛夏季节，往往有一段或长或短的生长发育停滞的时期（即通常所谓的越冬或越夏），根据产生或消除的条件以及昆虫对这些条件的反应，可把生长发育的停滞现象划分为休眠和滞育两类。

（一）休眠

休眠（dormancy），又称蛰伏，是由外界不良的环境条件直接引起的暂时性生命活动停滞现象。

这种生长发育的停止，并非遗传因素所控制，当不良环境条件消除后，昆虫能马上恢复生长发育。

引起休眠的原因有温度、湿度及食物等，其中温度最为主要。

有些昆虫需要在一定的虫态（或虫龄）进行休眠，如东亚飞蝗在卵期休眠；有的昆虫在任何虫态（或虫龄）都可休眠，如小地老虎在我国江淮流域以南，成虫、幼虫、蛹均可休眠越冬。由于不同虫态的生理特点不同，在休眠期内的死亡情况也不同，因此，以何种虫态休眠在一定程度上会影响休眠后昆虫种群的基数。

（二）滞育

1、滞育的特点

滞育（diapause）是昆虫在光周期和温度变化等外界因子诱导下，通过体内生理编码过程控制的发育停滞现象。

滞育可以说是由环境条件引起的，但不是不良的环境条件直接引起的。滞育是昆虫对外界环境长期适应的结果，而不是对环境的一种临时适应措施，一旦进入滞育，即使消除不良环境条件给以最适宜的条件，昆虫也不会马上恢复生长发育。

滞育具有一定的遗传稳定性，具有滞育特性的昆虫都有固定的滞育虫态，亲缘关系相近的昆虫可能会有不同的滞育虫态，通常同一世代只有一次滞育，但也有在一个世代出现两次滞育的昆虫。

2、滞育的分类

昆虫的滞育分兼性滞育和专性滞育两类。

（1）兼性滞育（facuitative diapause）

又称任意性滞育，滞育不一定每个世代都发生。这种滞育类型的昆虫为多化性昆虫，滞育的虫态固定，但世代不定，如桃小食心虫，在北方主要以一代、少数以二代幼虫越冬。

兼性滞育昆虫的滞育虫态因种类而异，可出现在任何虫态或虫龄，如家蚕为卵、桃蛀果蛾为幼虫、菜粉蝶为蛹，蝽蟓为成虫。

成虫期滞育主要表现为性腺的滞育，即生殖腺 （卵巢或辜丸）停止发育，不能交配产卵，但有的仍可取食，如七星瓢虫的滞育成虫当气温适宜时，虽能活动取食，但不交配产卵。

（2）专性滞育（obligatory diapause）

又称确定性滞育、绝对滞育，是昆虫在同一世代的固定虫态出现的滞育。这种滞育类型的昆

虫严格为一年发生 1 代，滞育世代和虫态均固定。不论当时外界环境条件如何，按期进入滞育，已成为种的巩固的遗传性。如舞毒蛾一年发生 1 代，在 6 月下旬至 7 月上旬产卵，此时尽管环境条件是适宜的，但也不再进行生长发育，而以卵进入越冬状态。

3、引起滞育的环境条件

引起昆虫滞育的重要生态因素有光周期、温度、食物等，而内在因素则是激素。

（1）光周期

对昆虫滞育产生影响的光周期（Photoperiod）是指一昼夜中的光照时数与黑暗时数的节律，一般以光照时数表示，光周期的变化是引起昆虫滞育的主要因素。

引起昆虫种群中 50％的个体进入滞育的光照时数，称为“临界光周期”（critical photoperiod）。不同种或同种不同地理种群的昆虫，其临界光周期不同，如三化螟的南京种群为 13 小时 30 分，广州种群为 12 小时。

对光周期敏感，感受光照刺激的虫态，称为“临界光照虫态”。临界光照虫态常常是滞育虫态的前一虫态，如家蚕以卵滞育，其临界光照虫态为上一代成虫；亚洲玉米螟以老熟幼虫滞育，其临界光照虫态为 3～4 龄幼虫；棉铃虫以蛹滞育，其临界光照虫态为 1～5 龄幼虫。处于临界光照虫态的昆虫对光的反应极为敏感，一般只需 l～2Lx（勒克斯）的光照度就能发生作用，如钻入苹果内的梨小食心虫，当果面的光照度只有 1～3Lx 时，即能对光作出反应。

根据昆虫滞育对光周期的反应，可将昆虫分为以下 4 种滞育类型。

①短日照滞育型：即长日照发育型。其特点是昆虫滞育的个体数随日照时数的减少而增多。通常光周期长于 12～16 小时，仍可继续发育而不滞育。一般冬季滞育的昆虫，如亚洲玉米螟等属于此类型。

②长日照滞育型：即短日照发育型。其特点是昆虫滞育的个体数随日照时数的增加而增多。通常光周期短于 12 小时，仍可继续发育而不滞育。一些夏季滞育的昆虫，如小麦吸浆虫等属于此类型。

③中间型：光周期过短或过长均可引起滞育，只有在相当窄的光周期范围内才不滞育。如桃小食心虫在 25℃时，光照短于 13 小时，老熟幼虫全部滞育；光照长于 17 小时，半数以上滞育；而光照为 15 小时时，则大部分不滞育。

④无光周期反应型：光周期变化对滞育没有影响，如苹果舞毒蛾、丁香天蛾等。

（2）温度

对兼性滞育的昆虫而言，低温能诱导冬季滞育的发生，高温能诱导夏季滞育的发生。

在自然界中，温度一般是结合光周期的变化而影响昆虫滞育的。温度大致每升高或降低 5℃，短日照滞育型昆虫的临界光周期减少或增长 1～1.5 小时。如棉铃虫老熟幼虫在 20℃下，其临界光周期为 14～15 小时；在 25℃下，为 13～14 小时；当温度升至 28℃时，即使是 12 小时的短日照，滞育蛹的比例也少于 50％。高温和长日照结合，可引起长日照滞育型昆虫的夏季滞育。

（3）食物

昆虫取食不适宜的食物或食物不足，也是促进滞育的因素。如七星瓢虫成虫在食物不足时，雌虫卵巢停止发育或退化，而导致滞育。

在自然界中，植物性食物是随季节变化而变化的。当秋季到来时，光周期逐渐缩短，温度逐渐下降，植物逐渐老化，含水量有所下降，昆虫取食后代谢作用缓慢，促进其滞育。如棉红铃虫幼虫取食含水量分别为 70％~80％、50％~60％、30％~40％和 10％~20％的棉籽，其滞育率分别为 5％、27％、60％和 66％。

4、滞育的解除

滞育的昆虫必须经过一段时期的滞育代谢后，才能解除滞育，恢复活动。温度、湿度和关照是解除滞育的重要因子。冬季滞育的昆虫（多数冬季滞育的昆虫，到冬至日基本上都已解除滞育，但当时气温过低而不能恢复正常活动。）解除滞育最适的温度比其正常发育所需的温度低，但一

般在 0℃以上，如家蚕的滞育卵，解除滞育最适温度为 7℃。少数种类的昆虫，在滞育过程中对光周期的反应一直是敏感的，如蟋蟀等，当春天光照时数超过临界光周期时才能解除滞育。还有一些昆虫，如亚洲玉米螟、三化螟等，其滞育幼虫需要补充一定的水分才能解除滞育。

滞育昆虫在恢复发育前常需要一定时间和条件以完成特殊的生理变化，这段时间称为滞育进展期。此期的最适温度及其历时长短，和昆虫的地理分布有密切关系；分布在低温地区昆虫的滞育进展期的适温比较低，时间比较长；分布在温暖地区昆虫的滞育进展期的适温较高，并且历时较短。

5、滞育的激素调控

引起和解除昆虫滞育的生态环境条件都是外因，必须通过内因才起作用。引起和解除昆虫滞育的内因是激素。

以卵滞育的昆虫，其临界光照虫态为上一代成虫。引起昆虫卵滞育是雌虫的感觉器官接受外界环境的刺激，使脑的神经分泌细胞分泌脑激素，活化咽下神经节，使之分泌滞育激素，通过血液传递至卵，使之产下的卵成为滞育卵。

滞育激素：滞育激素可由咽下神经节、食管下神经节、胸神经节等分泌，为多肽类物质，有两个有效成分，即滞育激素 A 和滞育激素 B，分子量分别为 3300 Da 和 2000Da。

滞育激素除诱导蚕卵滞育外，还能通过代谢的调节提高滞育卵的存活率。滞育激素能够刺激体液中 3-羟基犬尿氨酸输入蛹卵巢中，增加卵巢中发育卵的 3-羟基犬尿氨酸的积累，并转化为滞育卵的眼色素，从而使卵的颜色变暗；也能提高卵巢中海藻糖酶的活性，导致脂肪体中糖原储存减少而在卵巢中大量积累；还可轻微提高卵中脂肪的含量。

幼虫或蛹的滞育昆虫，则是由于脑神经分泌细胞停止活动，不分泌脑激素（促前胸腺激素），前胸腺不被活化，不能分泌蜕皮激素，使幼虫和蛹的发育受到抑制，而形成滞育幼虫和滞育蛹。

以成虫滞育的昆虫，是由于脑神经分泌细胞的分泌受到抑制，不能分泌脑激素，咽侧体不被活化，不能分泌保幼激素，使性腺和性细胞发育受到抑制而滞育。

（三）生物学意义

休眠和滞育都是不良的环境条件引起，虫体均处于不吃不动、生长发育停滞状态，此时昆虫体内维持基础代谢。

休眠和滞育都是昆虫长期适应外界环境变化的产物，是昆虫抵御不良环境条件的重要生存对策之一。昆虫进入滞育前，体内脂肪、糖原等贮存量逐渐增加，总含水量逐渐减少，而结合水的比例则逐渐提高。进入滞育时新陈代谢作用降低到最低，生长发育停滞，呼吸强度减弱，虫体含水量下降，脂肪含量增高，某些酶系活性降低，抗寒性和抗药性等抗逆力增强。休眠与滞育相比，其对不良环境的抵抗能力较弱。

思考题

1、何谓羽化？简述昆虫羽化的不同方式及特点？

2、何谓昆虫的性二型和性多型？性多型有如何分类？

3、何谓化性？据此如何对昆虫进行分类？

4、何谓滞育？昆虫的滞育有几种类型？其特征如何？

5、内因和外因如何影响昆虫的滞育？分析机理。

6、比较休眠与滞育的异同，分析两者的生物学意义。

第二十六章 昆虫的习性与行为

昆虫的习性（habits）是昆虫种或种群具有的生物学特性，亲缘关系相近的昆虫往往具有相似的习性。行为（behavior）是昆虫的感觉器官接触刺激后通过神经系统的综合而使效应器产生的反应。

研究昆虫习性和行为的科学称“昆虫行为学（insect ethology）”，自 1973 年 Frisch、Lorenz 和 Tinbergen 以其出色的行为学研究获得诺贝尔奖后，昆虫行为学的研究进行非常迅速，目前该方向仍是昆虫学的研究热点。昆虫的习性和行为，是昆虫生物学特性的重要组成部分。昆虫种类多，其习性和行为也是非常复杂的。

第一节 昆虫的基本行为模式

行为模式是指行为活动发生、进行和完成的某种固有方式。从行为的产生方面考虑，昆虫的行为分为两类：一类是与生俱有的或定型的行为，如本能、趋性等；一类是后天获得的学习性行为。

一、昆虫的本能

本能又称先天行为(innate behavior)，是由遗传因子决定的固有的行为。分为反射、取食、趋性和定向活动等。

（一）反射

由 1 个感受器和 1 个效应器完成。完成反射的物质基础是反射弧(reflex arc)

（二）定向

昆虫接受环境中的化学或物理刺激，从而做出调整其位置或姿势的行为反应。

依据定向行为的作用或生物学意义，分为对食物或寄主的定向、对配偶的定向、对巢穴的定向及对迁飞方向的定向等。

根据昆虫接受刺激和产生感觉的性质，分为嗅觉定向、听觉定向、视觉定向和磁场定向等

按感觉能力和行为方式，分为扩散、趋性和伪装等。

二、昆虫的学习行为

（一）学习行为

昆虫通过学习和训练而获得的行为称“学习行为”。该行为是昆虫后天获得的行为，包括印记学习、习惯化、条件反射、尝试与错误和推理等。昆虫学习分为条件反射、器械学习、惊吓逃避学习和嗅觉条件反射。如螳螂通过训练可以学会走迷宫，蟋蟀通过训练能够打斗，蜜蜂通过训练能叠罗汉，跳蚤通过训练能翻单杠、拉车和拉旋转木马等，如下图。



图 昆虫的学习行为

昆虫的学习行为与昆虫由于生长发育而发生的行为变化完全不同，它是可以较持久保留的，如谷象的学习行为可以由幼虫传给成虫等。

昆虫的学习能力在不同类群中存在差异，这与昆虫的记忆直接有关。一般来说，社会性昆虫的记忆能力比栖息性昆虫强，因而前者学习也就比后者快，如蜜蜂和妈蚁的学习能力较强，行为

也较复杂。另外，同种昆虫在不同发育阶段的学习能力也差异很大，昆虫行为的可塑性通常还与习惯有关。

（二）学习行为的特征

学习行为具有 3 个特征：

①重复的经历会导致行为的改变；

②学习反应是可以被遗忘的；

③昆虫有一定的学习临界期限，即学习致使行为反应的改变会随着经历的增加而达到渐近线。

三、昆虫活动的节律

（一）昆虫活动的节律

昆虫在长期的进化过程中形成了与自然中昼夜变化规律、季节变化规律等相吻合的变化规律，即行为周期性。

昆虫活动的时间节律，按其性质可分为外生性节律（exogenous rhythm）和内生性节律（endogenous rhythm）两类。

外生性节律也称为昼夜节律（diurnal rhythm），其对外界环境条件可产生直接反应，如蛾类白天潜伏、晚上活动，蝶类则相反。如将其置于恒定条件（如连续黑暗或连续光照）下，它们原有的昼夜活动节律就会消失。

内生性节律也称为时辰节律（circadian rhythm），是昆虫体内具有真正的指示时间节律的机制。如昆虫的运动、取食、羽化、以及萤火虫发光等节律，即使在恒定条件下原有的节律也不会消失。

（二）昆虫钟

生物钟（biological clock）是生物由于长期受地球自转和公转引起的昼夜和季节变化的影响，海洋生物受月球运动引起的潮汐和月周期性的影响，而发展起能适应这些环境周期变化的时间节律。

昆虫的生命活动和行为如趋光性、体色的变化、迁移、取食、孵化、羽化、交配等，也都表现出一定的时间节律，并构成种的生物学特性，称为昆虫钟（insect clock）。

昆虫钟（insect clock）是昆虫体内的生物钟（biological clock），即昆虫生命活动和行为的时间节律。

昆虫钟是一个复杂的生理过程，它控制着昆虫的生理机制的节律，使昆虫的活动和行为表现出时间上的节律反应，保证昆虫活动与季节变化的一致性，也保证种间节律的一致性，对昆虫的定向和定位活动也起着重要作用。

昆虫钟具有机械钟的类似性质，可以对时、拨动和调整。光周期的变化是引起昆虫钟重新调时的信号，温度的高低影响昆虫钟走的快慢，温度降至一定的程度可使之停摆，温度回升又可使之重新摆动；昆虫的中枢神经系统和内分泌系统在控制其生理和行为的节律上，是昆虫钟的控制机制。

（三）昆虫活动的昼夜节律

绝大多数昆虫的活动都有其固定的昼夜节律。

根据昆虫活动的昼夜节律，可以把昆虫分为 4 类：

①日出性昆虫：把白昼活动的昆虫称为日出性昆虫。

②夜出性昆虫：把夜间活动的昆虫称为夜出性昆虫。

③昼夜活动的昆虫：如某些天蛾、大蚕蛾和蚂蚁等，它们白天黑夜均可活动。

④弱光性昆虫：只在弱光下（如黎明时、黄昏时）活动的，则称弱光性昆虫，如蚊（傍晚活动）。

由于大自然中昼夜的长短变化是随季节而变化的，所以很多昆虫的活动节律也表现出明显的季节性。多化性昆虫，各世代对昼夜变化的反应也不相同，主要表现在迁移、滞育、交配、生殖等方面。

昆虫的昼夜活动节律，表面上看似乎是光的影响，但在实际上昼夜间还有很多其它的因素，例如温度和湿度的变化、食物成分的变化、异性释放外激素的生理条件等，它们也对昆虫的昼夜活动节律产生相应的影响。

四、昆虫行为产生的机制

昆虫的行为复杂多样，无论哪种行为都是在内因和外因的共同作用下经过无数神经综合活动后而产生的。

昆虫行为的产生受到 4 个方面的影响：刺激源的存在、感觉器官的感知、神经系统的传导与评判及效应器官的运动（具体见神经系统），其均以昆虫的生理状况为基础。如普热猎蝽（*Rhodnius prolixus*）的取食行为：寄主或食物源的温度梯度、CO_2 浓度、寄主体味、视觉等决定是否试刺，食物的组成（如刺激吸食的核苷酸浓度与性质）、渗透压、pH 值、离子种类与浓度等决定是否吸食，猎蝽本身的生理状况（如前一次取食后所经历时间的长短、虫态与前一次蜕皮的时间等）决定对是否需要食物，猎蝽腹部的大小及伸张能力决定吸食量的限度。

第二节 昆虫的食性与取食行为

一、昆虫食性的特点

昆虫在长期演化过程中，对取食食物的种类形成了特定的选择性。

（一）食性

食性（food habit）即昆虫在自然情况下的取食习性，包括食物的种类、性质、来源和获取食物的方式等。

（二）食性的特点

不同种类的昆虫，取食食物的种类和范围不同，同种昆虫的不同虫态的食性也不完全一样，有的甚至差异很大。许多完全变态的昆虫，其成虫期与幼虫期的食性完全不同，其他变态类昆虫的成虫与若虫（或稚虫）的食性相似。

由于许多完全变态昆虫种类在其整个生活史周期内不同的生长发育阶段占据不同营养层，而使其食性的分类显得错综复杂，如蚊子，其幼虫孑孓以浮游生物及悬浮有机质为食，成虫则吸食脊椎动物和无脊椎动物的血，且仅雌成虫吸食血液，因此，同种昆虫的不同性别之间其食性也存在差异。

昆虫的食性无严格界限，但昆虫的食性有其稳定性，也有一定的可塑性。在食料改变和缺乏正常食物时，其食性可被迫改变和发生变化。近半个世纪，随着昆虫营养生理、生物防治等研究的深入，国内外已研制出多种昆虫的人工饲料，如玉米螟、大蜡螟、棉铃虫、斜纹夜蛾等等。

二、食性与昆虫类型划分

昆虫食性的分化是昆虫多样性产生的主要原因之一。

（一）按食物的性质划分

根据昆虫取食食物的性质，可把昆虫分为植食性、腐食性、肉食性、杂食性几个主要类型。

1、植食性

以活体植物为食的昆虫称为食植类昆虫，即植食性昆虫（phytophagous insect 或 herbivore），这些昆虫多数是经济作物的害虫，约占昆虫总数的 40%～50%。

2、肉食性

捕食它种昆虫或以其组织为食的昆虫，简单地说以动物的活体为食的昆虫，称为食肉类昆虫，即肉食性昆虫(carnivore)，它们多为益虫。

根据其取食和生活方式又可分为捕食性和寄生性两类。捕食性昆虫是捕食它种昆虫作为食物的昆虫，其身体一般大于捕食对象，如螳螂、瓢虫、草蛉、步甲等；寄生性昆虫是指生活于它种昆虫或动物的体表或体内并从后者获得营养物质的昆虫，如寄生蜂类、寄生蝇类等。

3、腐食性

取食已死亡或腐烂的动物性或植物性物质（包括动物尸体、粪便或腐败植物落叶）的昆虫称为腐食类昆虫，即腐食性昆虫(saprophage)，它们在生态循环中起着重要作用。如埋葬虫、果蝇、蜣螂等。

4、杂食性

能以各种植物和（或）动物为食的昆虫称为杂食类昆虫，即杂食性昆虫(omnivore)。如蜚蠊、蚂蚁、蟋蟀等。

（二）按食物的范围划分

根据昆虫取食食物范围的广、狭，可把昆虫分为单食性、寡食性、多食性几个主要类型。

1、单食性

单食性昆虫具高度特化的食性，仅以 1 种或极近缘的少数几种植物或动物为食，如三化螟，取食水稻及与其近缘的野生稻；落叶松鞘蛾幼虫，仅取食落叶松；豌豆象只取食豌豆。

2、寡食性

以动物或植物的一个科或近缘科为食物的昆虫。如小菜蛾能取食十字花科 39 种植物，菜粉蝶取食十字花科植物，棉大卷叶螟取食锦葵科植物等。

3、多食性

以多科动物或植物为食物的昆虫。如美国白蛾至少可取食 200 多种林木、果树、农作物和野生植物，棉蚜能取食 74 科 285 种植物，玉米螟取食 40 科 181 属 200 多种植物；地老虎，除危害禾本科的麦类和杂粮作物外，也危害锦葵科的棉花、豆科的苜蓿和十字花科的蔬菜等作物。

三、昆虫的取食行为

大多数昆虫在其整个生活史周期内均需取食，以补充其生长发育所需的营养。

昆虫的取食是一个非常复杂的过程，昆虫在摄取食物过程中所表现出的觅食行为多种多样，但觅食步骤大体相似，植食性昆虫取食一般经过兴奋、试探与选择、进食、清洁等过程，而捕食性昆虫的取食过程一般要经过兴奋、接近、试探和猛扑、麻醉猎物、进食、抛开猎物、清洁等步骤。有些捕食性昆虫还具有将被食猎物空壳背在自己体背上的习性，如部分猎蝽的若虫和部分草蛉的幼虫等。

知识拓展——昆虫的觅食策略

不同的昆虫在觅食过程中拥有各自不同的觅食策略（foraging strategy），即为达到最大的觅食效率所采用的方法和措施。

昆虫对食物有一定的选择性，昆虫种类多，不同昆虫用以识别和选择食物的方法不同，但多以化学刺激作为最主要的诱导因素。如植食性昆虫通常以植物的次生物质作为信息化合物或取食刺激剂；捕食性昆虫则多以猎物的气味作为刺激取食的因子，当把猎物的体液涂到与猎物相同或不同的人工模型或其他物体上，均能引起猎物的取食反应。

在食物的定位过程中，不同种类的昆虫表现出的行为也存在很大差异。有的昆虫表现出积极的搜索行为，主动去寻找食物（如大多数捕食性昆虫）；有的则采取坐享其成的方式，如盗食寄生（cleptoparasitism），即寄生者产卵于宿主巢内，幼虫孵化后首先杀害宿主幼虫，取而代之地利用宿主储粮完成其发育的现象；有的则与其它生物不同程度地生活在一起，即共生。

在社会性昆虫的觅食策略中，多数具有集体取食行为，如蜜蜂寻找蜜源等。而交哺现象（trophallaxis），即昆虫种内或种间的液体食物相互交换，并借以传达有关信息的现象，在社会性昆虫中也是最为常见的。

第三节 昆虫的趋性

一、趋性

趋性（taxis）是指昆虫对某种刺激有定向性活动的现象。

趋性行为系遗传性状，是因具有适应意义而被自然选择所保留下来的，是本能行为中最简单的一种。

二、趋性的划分

按照反应方向，可将趋性分为正趋性、负趋性。趋向运动称为正趋性，负向运动称为负趋性。

按照刺激源。可将趋性分为趋光性（phototaxis）、趋化性（chemotaxis）、趋温性（thermotaxis）、趋暗性（skototaxis）、趋荫性（phototeletaxis）、趋声性（phonotaxis）、趋湿性（hydrotaxis）、趋触性（thigmotaxis）、趋风性（amenotaxis）与趋流性（rheotaxis）等。

趋光性是指昆虫对光的刺激所产生的趋向或背向运动，如飞蛾扑火属于正趋光性，蜚蠊避光为负趋光性等。趋化性是昆虫对一些化学刺激所表现出的反应，通常与觅食、求偶、避敌、寻找产卵场所等有关。如菜粉蝶喜在含有芥子油（芥苷）的十字花科植物上产卵；蚂蚁喜欢糖蜜等。趋温性是指昆虫对温度刺激所表现出的定向运动，

三、趋性的可塑性

不论何种趋性，往往都是相对的，对刺激的强度或浓度都有一定程度的可塑性。趋温性昆虫对温度是有一定要求的，一些外寄生性昆虫要求最适宜的温度为寄主的体温，如臭虫对温度很敏感，它会离开一个发烧的病人而选择一个有正常体温的健康人，这正是它们扩散传播传染病的方式之一。趋光性昆虫对光的波长和光的强度也有选择性，蚜虫黑夜不起飞，白天起飞，而且光对其迁飞有一定的导向作用；蝴蝶多在白天活动，但夜里光源较强时，距离光源较近的部分蛱蝶和粉蝶具有微弱的趋光性。昆虫对化学刺激也具有相似的反应，如浓度过高的性引诱剂不但起不到引诱作用，反而会成为抑制剂。

四、趋性的应用

了解昆虫的趋性，可以帮助我们管理昆虫，人们利用昆虫的趋性可以采集标本，检查检疫性昆虫，进行害虫和天敌的预测预报，诱杀害虫等。多数夜间活动的昆虫对灯光表现出正的趋光性，特别是对紫外光最敏感，所以常用黑光灯来诱杀或诱集昆虫；蚜虫类对黄色光反应最强烈，常用黄盘诱蚜；冠蜂对蓝色反应强烈，可以用蓝盘光来诱集。根据趋化性，可利用粘虫、小地老虎等一些夜蛾对糖醋液的正趋性进行诱杀；还可利用性信息激素（性引诱剂 Pheromone mass trapping）诱集美国白蛾，芳香木蠹蛾等，进行预测预报和防控。

第四节 昆虫的群集与转移

一、群集性

（一）昆虫的群集性

昆虫的群集性（aggregation）是指同种昆虫的大量个体高密度地聚集在一起的现象。如越冬的瓢虫、茶翅蝽、舟形毛虫等。

许多昆虫在其生活史的某一阶段都有群集习性，为集中消灭害虫提供了方便。

昆虫的群集多由信息素控制，因而在群集的个体中常常伴随着聚集信息素的释放。

（二）群集性的划分

群集通常可分为会集、聚集、临时性群集和永久性群集等不同类型。

1、会集

会集（assembling）指同种个体的聚合，通常特指多头雄虫向未交配成熟雌虫的趋集。

会集现象在昆虫中十分常见，其重要生物学意义是加大雄虫在其种群中的影响程度和范围。例如，发生在东南亚地区的同步发光的萤火虫，为了吸引雌性常会聚集在一起发光，以扩大其吸引雌虫的范围。

2、聚集

聚集（aggregation）泛指同种昆虫个体（而不是某一性别）的聚合，而且这种聚合通常在行动上无组织，在个体之间无协作关系。例如，小蠹虫通常是聚集在一起共同危害树木的。先到的小蠹在资源利用上会有竞争优势，因此短时间内小蠹就会大量的聚集在所危害的树木上，被称为“密集进攻”。当 1 棵树上的虫口密度达到一定程度时，密度不会再上升。

另外，蚜虫也常常聚集在植株的某个部位，这通常是由于孤雌生殖产生的若蚜没有从营胎生生殖的母体周围扩散造成的。蚜虫的聚集不仅仅由雌蚜及它们的子代所造成，而且可能来源于特定种类扩散迁飞后或其它聚集体分裂后的重新聚集。例如，槭多态毛蚜（*Periphyllus acericola*）的夏蛰若蚜如果被迫扩散，也会重新组合成紧密的群体；有翅胎生的枫长管蚜（*Drepanosiphum platanoides*）会降落在挪威槭树叶片上并聚集起来。

3、临时性群集

临时性群集是指昆虫只在某一虫态或某一段时间内群集在一起，过后就分散生活的现象。例如马铃薯瓢虫、榆蓝叶甲等的群集越冬习性，天幕毛虫幼虫在树杈结网，并集合栖息在网内，均为临时性群集。

4、永久性群集

永久性群集是指昆虫终生生活在一起的群集现象。如蜜蜂、蚂蚁等真社会性昆虫为典型的永久性群集。

飞蝗也属于群集性害虫，但有群居型和散居型之别，且二者是可以互相转化的。飞蝗的群集是蝗蝻粪便中含有一种引起群集的外激素——蝗呱酚（locustol）的缘故。虫口密度越大，越容易引起群集，而且越集越多。对这种群集，只有大量消灭蝗蝻，使虫口密度变得稀少，才能使其转化为散居型。多数昆虫的永久性群集主要是由于视觉器或嗅觉器受到环境的刺激，引起虫体内特殊的生理反应，并产生外激素的作用所造成的。

二、昆虫的转移

（一）昆虫转移的意义

1、昆虫的转移

转移（displacement）是指在一定环境条件影响下，昆虫从出发地迁出或从外地迁入的行为活动，是昆虫种群行为之一。

引起昆虫转移的原因有 3 种情况，即：借助于风力，水流和认为携带造成的被动转移；昆虫的主动移动发生的转移；由昆虫被动移动和主动移动结合而造成的转移。

一般可将昆虫的移动分为两类：一类是微小范围的移动，即仅局限于本地，而且无法预测其移动方向的移动。如蝴蝶从 1 株植物飞向另 1 株植物，间歇性地取食花蜜，在适合的寄主上产卵，即是这类移动类型的典型例子。但该类移动的发生并非是偶然性的，因为它涉及到昆虫对各种刺激的积极反应。另一类是大范围的移动，即真正意义上的迁移，其主要行为学模式是从 1 个生境迁往另 1 个生境。昆虫可以从通过自然选择塑造的这种适应性行为中获得生态及遗传利益。

2、转移的意义

昆虫的转移扩散对种群数量调节、寻觅适宜生境和增加后代存活率等有重要意义。

（1）生物学意义

昆虫转移的主要生物学意义，是选择适宜的场所越冬、产卵、觅食和求偶等。

就进化而言，转移的持续性是建立在是否对物种存活有利的基础上的，昆虫迁移有利于种群间个体得到交换，可防止因长期近亲繁殖而产生的不良后果。因此，迁移的利益必须大于因迁移而造成的生理损耗及数量损失。

（2）生态学意义

从生态学意义上看，转移可使物种从拥挤不堪、食物和水等生命必需品缺乏的生境迁出，从而找到新的资源丰富的栖息地，维持正常分布区以外的暂时性种群，扩大种群的分布区。昆虫的主动转移是种的遗传性，使昆虫分布有一定的区域，并在特定区域或寄主上表现出一定的分布型；但被动转移是外界干预而引发的过程，可使昆虫突破特定的地理阻隔或生物抑制，不仅扩大其分布区域，同时常常造成害虫在新分布区的猖獗，从而加大其危害。在动植物及其产品出入境时，需要对某些害虫实行检疫措施，以控制其传播与蔓延。

（二）昆虫转移的方式

昆虫的转移包括迁飞、扩散和携播，其中迁飞和扩散统称为迁移，是主动的；携播则是被动的。但是，并非所有的昆虫都需要迁移。只有那些占有短暂栖息地的种类才必须经常有规律地迁移；而对于占有永久性栖息地的昆虫来说，只需小范围的转移即可达到扩散的目的。

昆虫的迁移一般包括 3 个过程，即迁出、过境和迁入。迁出是指某一种群的个体从发生地向外迁出的行为；过境是指某一迁移种群只在该地过境而不停留下来生活与繁殖；迁入则指某一迁移种群的个体是由彼地迁入此地，并停留下来生活与繁殖。

迁移规律是物种在长期进化中形成的，并具有周期性。根据迁移周期间隔的长短，可分为年度迁移、季节迁移、白天迁移、夜间迁移、变态迁移等。年迁移和季节迁移通常可包括纬度或海拔高度的改变，其迁移距离较大，有的甚至可跨越海洋做洲际迁移，如沙漠蝗等。通常，某些迁移种群可通过迁移进行生境转移，进入越冬区域或越夏区域，以寻求适宜的生境，保存其种群或繁衍后代。

1、扩散

（1）扩散的定义

扩散（dispersion）是指昆虫群体在一定时间内发生空间位置变化的现象。昆虫的扩散受自身生理状况、适应环境能力、外界环境条件的控制，人类活动等也会直接或间接地影响昆虫的扩散。

（2）扩散的类型

根据扩散的原因可将扩散分为主动扩散和被动扩散两类。

①主动扩散

主动扩散是昆虫群体因密度效应或因觅食、求偶、寻找产卵场所等由原发地向周边地区转移、分散的过程。例如，蚜虫因原来的聚集地密度过大，而出现有翅蚜，有翅蚜飞到临近植株上继续以无翅蚜的形式繁殖，即属主动扩散的典型例子；再如，当蜂巢中出现两个蜂王时，蜜蜂就会出现分群现象，即其中的 1 个蜂王带领一部分蜜蜂离开原来的蜂群，也是一种主动扩散。

②被动扩散

被动扩散是由于水力、风力、动物或人类活动而导致昆虫由原发地向其它地区转移、分散的过程。例如许多鳞翅目幼虫可吐丝下垂并靠风力传播；人类活动（如货物运输、种苗调运等）有时也无意中帮助了一些昆虫的扩散。

2、迁飞

（1）迁飞的定义

迁飞（migration）是指昆虫成群而有规律地从一个发生地持续长距离地转移到另一个发生地的现象。迁飞在昆虫中十分常见，如东亚飞蝗、粘虫、稻纵卷叶螟、褐飞虱等。

（2）迁飞的动力

昆虫在迁飞过程中主要消耗的是脂肪，如蝗虫、蝴蝶和一些甲虫均以脂肪做能源物质。但在一些蝇类中则主要消耗糖类。还有一些昆虫，如棉铃虫，迁飞开始时以糖类作燃料，待糖类消耗完后再使用脂类。

然而，能源物质是有限的，迁飞昆虫特别是长距离迁飞昆虫还需借助于外部能量，风便是其中的一种形式。但是风不能完全决定昆虫迁移方向，因为风力有时候会将它们带到不利的环境。例如，1 种瓢虫（*Vanessa cardui*），具有很强的定向飞行能力，早春人们可以看到成群的成虫由发生地墨西哥向北飞；学者们也曾报道许多蝴蝶无论风向如何都向北飞。

许多飞行能力弱的昆虫亦可以借助于风力完成迁飞过程。例如，蚜虫能够借用时速大约每小时 2 英里的风；迁移性个体具有很强的趋光性，当遇到天空的亮光时，它们便起飞，加速水平飞行以获得升力，然后将它们带到高空而飞越数英里；而当达到顺风飞行时，蚜虫便开始震动翅膀以稳定飞行，1~2 个小时后慢慢地到合适的植物上降落下来。

（3）迁飞的类型

迁飞昆虫常可分为 4 种类型。

①无固定繁育基地的连续性迁飞型

这类迁飞昆虫无固定的繁育基地，可连续几代发生迁飞，每一代都可以有不同的繁育基地。这类昆虫的成虫寿命较短（常局限在一个季节内），从某一代的发生地迁飞到新的地区去产卵繁殖，产卵后成虫随即死亡。农业昆虫中的大多数迁飞性种类都属于此类型，如粘虫、稻纵卷叶螟、甜菜夜蛾、稻褐飞虱等。

②有固定繁育基地的迁飞型

这类迁飞昆虫有一定的特别适生的繁育基地。大多数飞蝗属于这种类型，其繁育基地称为“蝗区”，飞蝗只有在这些基地上才能大量繁殖，并形成巨大的能够迁飞的群居型飞蝗群体。

③越冬或越夏迁飞型

这类昆虫的迁飞都发生在越冬或越夏期前后。这类昆虫的成虫寿命较长，成虫从发生地区迁向越冬（夏）地区，在那里度过其滞育阶段，滞育结束后又迁回原来发生地产卵繁殖。如七星瓢虫和异色瓢虫等。

④蚜虫迁飞型

蚜虫在生境恶化时，常出现大量有翅型成虫，以便迁飞或扩散到新的生境繁殖后代。特别是有季节性寄主转移的蚜虫种类，如棉蚜、桃蚜等。蚜虫本身的飞翔能力很弱，一般一次飞行不超过 3 米，且总是靠近地面飞行，所以应当把它看作是扩散，而不是迁飞。然而，由于蚜虫体小而轻，翅面相对较大，所以在有一定风力的情况下，当它脱离寄主而起飞时，常会被上升气流带到上空，并在高空顺风漂流，作长距离迁飞。此外，有翅蚜一般必须经过迁飞到新的生境定居下来后才进行生殖，开始生殖后便不再迁飞。这些情况都和许多迁飞昆虫相似，因此又应当把它看作是迁飞，即以自主扩散开始，以随风迁飞告终的一种特殊迁飞类型。

3、携播

携播（phoresy）是指 1 种生物附着于它种生物并随之转移，但并不以后者为食的的现象。其中，螨和昆虫之间的携播现象是比较普遍的。携播螨和携带它们的昆虫之间的联系是多种多样的，从非专性携播（non-specific or euryxenous horesy）、半专性携播（hemi-specific phoresy）过渡到专性携播（specific or stenoxenous phoresy），其间逐渐发展到有构造、行为、季节及生活史的协同。例如，叶端玉曾报道蚤类可以携播粉螨休眠体，这种粉螨并不以蚤类为食。

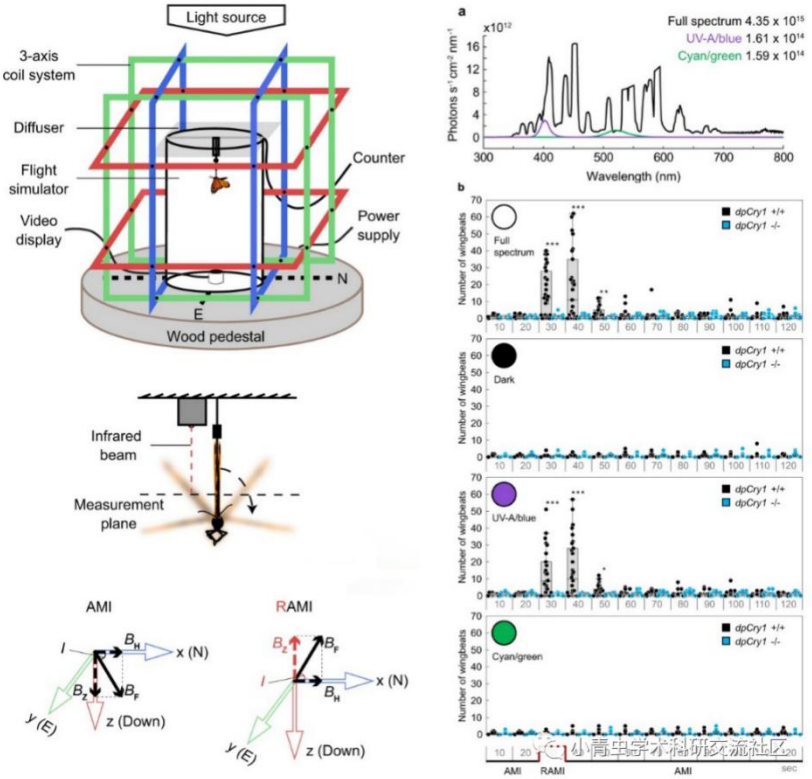
知识拓展：

南京农业大学在迁飞昆虫磁感受机制研究方面取得新进展（2021.2.7）





2021 年初，南京农业大学植物保护学院昆虫信息生态实验室在 Nature Communications 在线发表了题为《Cryptochrome 1 mediates light-dependent inclination magnetosensing in monarch butterflies》的迁飞昆虫磁感受机制研究新进展。该研究揭示了迁飞昆虫帝王蝶的 I 型隐花色素蛋白（Cryptochrome 1，CRY1）在感知地球磁场磁倾角变化过程发挥关键作用，有助于迁徙性动物磁定向（导航）涉及的“第六感”——即磁感受（Magnetoreception）之谜的揭示，并为“基于自由基对”的量子生物学磁感受机制假说提供了进一步佐证。



许多动物可以通过获取和利用地球磁场的矢量信息进行定向和导航，然而目前对于生物磁感受的分子机制和细胞生物学基础信息仍知之甚少。迄今为止，被研究人员广泛接受的一种解释生物磁感受机制的生物物理模型认为：磁感受可通过 CRY 光致激发形成的磁敏感性自由基对的量子效应实现。之前，以上磁感受机制生物物理模型的主要证据来源于模式物种果蝇的反向遗传学研究，认为对 UV-A/蓝光敏感的 CRY1 参与动物磁感受。而令人惊讶的是，在随后基于果蝇的磁感受转基因研究体系中发现，对光不敏感的帝王蝶的 II 型隐花色素蛋白 CRY2 似乎也在磁感受中发挥关键作用。本项工作以帝王蝶为对象，通过建立新的反向遗传行为学实验体系研究发现：帝王蝶以依赖 UV-A /蓝光波段和 CRY1 而非 CRY2 的方式响应地球磁场磁倾角的变化，且高度表达 CRY1 的触角和复眼均为其行使磁感受功能的重要器官。 本项研究认为，只有光敏感型 CRY（如迁飞昆虫中的 CRY1 和鸟类中的 CRY4）在动物光依赖的基于磁倾角的磁感受过程中发挥作用。

该论文以万贵钧博士为第一作者和共同通讯作者，南京农业大学为共同完成单位，美国德克萨斯农工大学（Texas A&M University）Christine Merlin 副教授为共同通讯作者。万贵钧博士在开展本项为期 3 年的国际合作研究前，一直致力于迁飞害虫的磁生物学和磁响应机制研究，并在博士生导师陈法军教授、翟保平教授以及国内主要合作导师潘卫东研究员的指导下，率先系统开展了水稻重大迁飞害虫稻飞虱的迁飞调控磁响应机制研究，为害虫迁飞为害的分子调控机制研究开辟了新思路，并有望服务于迁飞害虫的预测预报及其防控。

德克萨斯农工大学（Texas A&M University）的 Ashley N. Hayden 和 Samantha E. Iiams 也参与了本项工作。本研究得到了国家自然科学基金青年基金(31701787)、美国国家科学基金（IOS-1456985）和 Klingenstein-Simons 神经科学奖的资助。

原文链接：

https://doi.org/10.1038/s41467-021-21002-z

第五节 昆虫的防御行为

在漫长的自然进化过程中，昆虫逐渐形成了与之相适应的一整套防御体系。为了生存，昆虫必须抵御外界的各种侵扰。从内部系统防御机制，到各种行为、结构、色彩防御机制，无一不是昆虫长期适应环境的结果。本章着重介绍昆虫各种外部防御机制。

昆虫对于捕食者的防御（defense）可分为以下五种：行为防御、结构防御、化学防御、色彩防御和群体防御等。实际上，每种昆虫可同时采用几种防御机制，亦或仅采用 1 种，而每种防御机制的使用均与昆虫的行为密不可分。例如，昆虫的保护色须在与保护色相对应的环境中才有用，这就需要昆虫寻找并滞留在这种环境中。

一、行为防御

行为防御（behavioral defense）是指昆虫通过各种具体的行为方式进行防御。例如逃跑、假死、恫吓和利用防御物伪装等。

（一）逃跑

许多昆虫都采取逃跑（flee）方式来躲避敌害。一般昆虫体小，加速度大，其身体特点非常适于这种方式，如蝇类和蝗虫等。蝗虫有 1 对发达的跳跃足和 1 对发达的后翅，因而可以轻易逃脱天敌的追捕；蚜虫则可通过“骤跳”来逃避瓢虫幼虫的捕食。

（二）假死

假死（death feigning）是指昆虫受到某种刺激而突然停止活动、佯装死亡的现象，是许多鞘翅目成虫和鳞翅目幼虫的防御方式。

具有假死性的昆虫，当受到突然刺激时，身体卷缩，静止不动或从原栖息处突然跌落下来呈“死亡”状，稍后又恢复常态而离去。因为许多天敌通常是不取食死亡的猎物的，所以假死是这些昆虫躲避敌害的有效方式。

根据昆虫的假死性，我们可以利用触动或震落法采集标本或进行害虫的测报与防治等。

（三）恫吓

有些昆虫在受到惊扰时，能作出各种威胁的姿势或鸣叫来防御，以有效地吓退捕食者的进攻。有的昆虫还由于奇特的形状和鲜艳的颜色，有些昆虫的防御姿势模拟了其它动物的防御行为。如巴西有一种天蛾的幼虫，当栖息在树干上时，会混杂在环境中，若受到惊扰就会象小蛇一样扭动身躯，腹末犹如蛇头一般，令袭击者望而生畏）。天牛科成虫在受到攻击时可以发出鸣叫来威吓捕食者。

（四）伪装

伪装（camouflaging）是指昆虫利用环境中的防御物伪装自己的现象。多为幼虫或若虫具有，常见于半翅目，脉翅目，鳞翅目等类群。

昆虫可利用的防御物有自然防御物和昆虫自身建造的防御物两种。钻蛀性昆虫可通过取食树干而钻蛀到树干内以躲避敌害，如天牛科幼虫。有些昆虫还可以分泌泡沫状物来保护自己，如沫蝉（下图）。



图 沫蝉的伪装

不少鳞翅目幼虫主要利用外部防御物来保护自己，有的将防御物的外壳附着在固定物上；而有的则背负移动，当昆虫化蛹时，外壳又成了很好的蛹室，如袋蛾。水生昆虫石蛾（caddisfly）可以利用各种材料，如树枝、桠枝、沙粒和小石子来建造外壳并在里边化蛹。有些昆虫可以利用食物残骸来保护自己，例如曼陀罗甲虫（Chrysomelidae，叶甲科）的幼虫将取食的植物残渣积累在背面，残渣中含有大量的生物碱，能使捕食者产生厌恶。

伪装可进一步发展为筑巢习性，如一些毛翅目幼虫和鳞翅目蓑蛾科昆虫等。

二、结构防御

结构防御（structural defense）是指昆虫利用身体某些特化的部位来防御天敌捕食或侵袭的防御行为。

昆虫用于防御的特化结构很多，如硬化的表皮、特化的头部、特化的口器、发达如钳的尾须。有毒腺的刚毛、带有胫刺的足等等。例如，有些鞘翅目昆虫表皮的坚硬程度，即使用大头针也无法刺穿。有些蚂蚁的头部异常骨化，且呈扁平状，可以用来堵住巢穴的入口，以防入侵 。

三、群体防御

群体防御（group defense）是指昆虫以群体出击的方式进行防御的行为。例如蜂类、蚁类的护巢行为便是一种典型群体防御。

群体防御多见于真社会性昆虫，但其它昆虫也有这种行为。例如，锯角叶蜂 Neodiprion 和 Diprion 属的几种幼虫可以一起拉伸头尾部，从口中吐出粘性的胶状物，以有效地防范寄生和捕食。当幼虫散开时，一些小型捕食性天敌昆虫又可以攻击该幼虫并将其拉出而不惊动相邻的幼虫。相反，若幼虫紧密地凑在一起，该天敌就很难拖走其中的幼虫，即使拖走，也会被涂满幼虫分泌的粘性物质。

四、化学防御

化学防御（chemical defense）是指昆虫利用各种化学物质进行的防御行为。这类化学物质的来源有两个方面：一是昆虫腺体分泌的内源性物质；一是昆虫从外部环境中获得的外源性物质。根据其化学性质，这些物质可分为毒性物质和非毒性物质。非毒性物质又可分为气味物质和驱避物质。

（一）使用非毒性物质的防御行为

非毒性物质可以是昆虫表皮的腺体分泌的，也可以是昆虫从食物中精炼出来的。例如，大斑眼蝶的成幼虫均可从所取食的植物马利筋中分离出强心苷。许多昆虫，如蟑螂、蠼螋和一些鞘翅目昆虫，自身就有独特的臭味，不断地释放到体表。

利用非毒性物质进行防御的最典型的例子是气步甲（即短鞘步甲 *Pheropsophus jessoensis* Mor），俗名是放屁虫，当其释放臭气时还会伴随着一声爆响。当遇到敌害时，气步甲的腹部末端就会翘起瞄准目标，这时储存在体内的氢醌和过氧化氢被运输到表皮腔内，在酶的催化下发生反应，随后将反应生成的醌类物质释放开来。

实际上，许多非毒性物质在高浓度下也具有毒性。如芫菁科昆虫分泌的斑蝥素对皮肤有刺激性，可引起使皮肤溃烂；蚂蚁可以分泌蚁酸来防御敌害。有的蚂蚁还可以将蚁酸喷射达 30cm 远，而有的则通过上颚咬开的伤口将蚁酸直接作用于皮下组织。

（二）使用毒性物质的防御行为

从广义上，毒性物质应包括具刺的上皮细胞分泌的物质、口器注射的唾液中的物质和鳞翅目昆虫毒毛腺分泌的有毒物质。

有的毒性物质可以降解机体组织，如捕食性昆虫唾液中的毒性物质。有的毒性物质则可以麻痹对方，如寄生蜂可以先用麻醉剂将寄主麻痹，然后再在其上产卵。有些麻痹物质仅对几个寄主有效，这种特殊性与化合物的性质有关而与寄生物的寄主选择无关。许多毒性物质是不稳定的，只产生暂时的麻痹作用，以供产卵，而有些毒性物质则会产生永久性麻痹作用。

五、色彩防御

色彩防御（coloration defense）是指昆虫利用身体的颜色来进行防御的行为。能起防御作用的虫体色彩有：保护色、瞬彩、警戒色和拟态等。

（一）保护色

保护色是指某些动物具有同它的生活环境中的背景相似的颜色。保护色有利于躲避天敌的视线而得到保护自己的效果。

昆虫通过具有与所处环境相一致的体色而达到隐蔽的作用，有些昆虫的体色可随环境颜色的改变而随时改变。如菜粉蝶蛹的颜色因化蛹场所的背景颜色的不同而异，在青色甘蓝叶上的蛹常为绿色或蓝绿色，而在灰褐色篱笆或土墙上的蛹多呈褐色；Philippiaeris 属的一种蝗虫具有从亮土黄色到深绿色的体色，并且身上布满斑点，这正与其所栖息的沙漠地相适应。例如，有些蝗虫体色可以由白色变黄褐色直至变黑，以适应周围变化了的颜色，如下图。



图 蝗虫的保护色

色彩防御这不但要求昆虫体色与环境一致，还要求昆虫在形状和行为上也要相匹配，即拟态与保护色常联在一起，以获得更好的保护效果，这在枯叶蝶、尺蠖、竹节虫、螽斯等昆虫中较普遍。例如，枯叶蝶（*Kalima* spp.）停息时双翅竖立，翅背面极似枯叶，甚至有树叶病斑状的斑点，如下图；尺蠖在树枝上栖息时，以腹足和臀足固定在枝条上，身体斜立如枝条。



图 中国枯叶蝶

昆虫的这种适应性是在选择压力下长期进化的结果，同样的环境会使不同的昆虫产生相同的色彩模式。

（二）警戒色

警戒色（warning color）是指昆虫的鲜艳色彩或斑纹，具有使天敌不敢冒然取食或厌恶的防御行为，如一些鳞翅目、双翅目、半翅目和鞘翅目昆虫等。



有些昆虫既具有同背景相似的保护色，又具有同背景形成鲜明对照的警戒色。如一些蛾类，前翅有与环境相似的色斑，后翅上有类似鸟、兽类的眼睛的斑纹，眼斑有警戒色作用，可吓退袭击者，如下图。



图 昆虫的警戒色

（三）瞬彩

瞬彩（flash coloring）是指平时隐而不露，只有当受到威胁时才突然显露的色彩，瞬彩能对天敌或骚扰者起惊吓作用。

即使是最好的伪装，昆虫也难以蒙混过关。当昆虫的伪装被天敌识破时，有些昆虫还可采用瞬彩来进行防御。昆虫的这种由隐蔽到惊现的剧烈色彩变化，可以惊扰捕食者，干扰其捕食行为。例如，当蝗虫栖息在植物上时，会用混隐色将自己很好地伪装起来，当受到捕食者惊动时，蝗虫便突然飞起并亮出艳丽的后翅，使捕食者的视觉发生急剧变化而干扰其捕食。再如柳杨紫目天蛾（*Smerinthus ocellstus* L.）的后翅上有一对明亮的眼斑，当休息时眼斑隐藏起来，使用保护色来伪装自己，但受到惊扰便会突然亮出眼斑（眼斑既有警戒色作用，同时有瞬彩作用）以惊吓侵扰者。所以瞬彩的作用主要是通过干扰侵扰者的搜索图像而产生惊吓作用。

（四）拟态

1、拟态的概念

拟态（mimicry）是指一种生物模拟另一种生物或环境中的其他物体，从而获得保护自己免受伤害的现象。

拟态对昆虫的取食、避敌、求偶等生命活动有着重要的生物学意义。拟态可以发生在分子、个体及群体等水平上；昆虫的各个虫态均可拟态；所拟的对象可以是周围物体或生物的形状、颜色、化学成分、声音、发光及行为等，但最常见的拟态是同时模拟模型的形和色。



食蚜蝇——蜜蜂



竹节虫叶螨　　竹节虫杆螨



角蝉-玫瑰

2、拟态的分类

拟态主要有贝氏拟态、米勒拟态等类型。

（1）贝氏拟态

贝氏拟态（Batesian mimicry）是指捕食者的可食者模仿有显著色型的不可食者的拟态。该现象首先由英国博物学家 Henry W Bates 发现，并以其名字命名。

在贝氏拟态中，一般模拟者的数量少于被模拟者，这样才可能保护模拟者不被捕食。例如君主斑蝶的幼虫因取食萝摩草而使得成虫血液中含有一种毒糖苷，能使取食它的鸟类呕吐；而“模拟”君主斑蝶的北美副王蛱蝶无毒。因此，如果鸟类先吃过北美副王蛱蝶，那么以后君主斑蝶也会受到袭击；但是，若先吃过君主斑蝶，鸟类会中毒呕吐，以后就不敢伤害这两种蝴蝶。

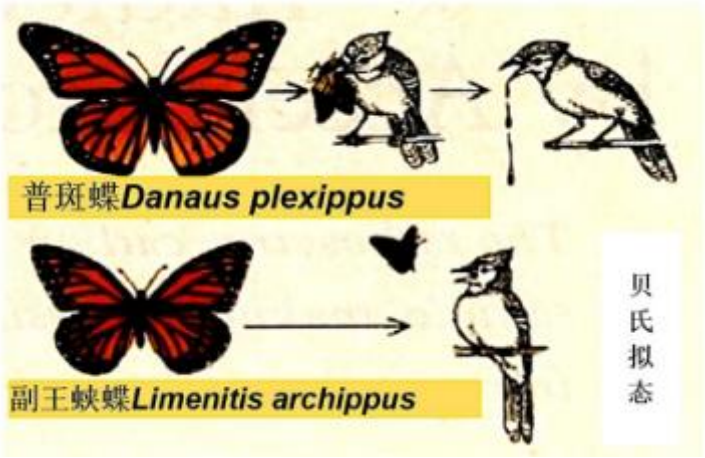


图 昆虫的贝氏拟态

（2）米勒拟态

博物学家 Müller 发现有些拟态无论是模拟者还是被模拟者均为不可食的，因此，后来人们把这种拟态命名为米勒拟态（Müllerian mimicry）。其定义为，数种关系不密切且均不合天敌

口味的昆虫彼此间的拟态，捕食者尝试其中 1 种后即不再攻击其它种的现象。昆虫采用这种拟态更有效，因为只要捕食者捕食了任何 1 种就不会再去尝试捕食具有米勒拟态的其它种。米勒拟态的各种昆虫不但色彩相似，形态也类似。在红萤科（Lycidae）、蜂类、蚁类中均可见到这种拟态现象。

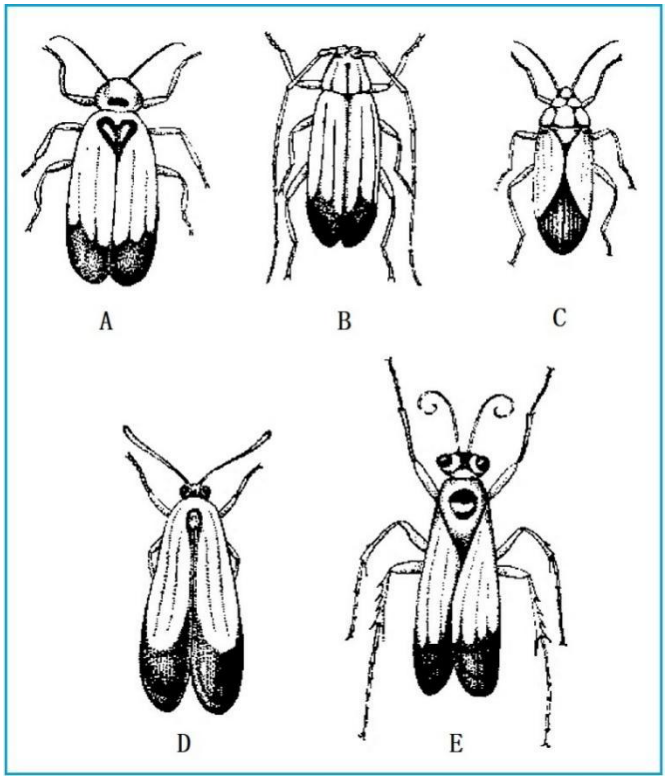


图 昆虫的米勒拟态（仿 Wickler）
A.难食的软壳甲虫；B.天牛；C.蝽；D.斑蛾；E.蛛蜂

第六节 昆虫的通讯交流

每种昆虫都有自己的通讯系统以满足各自特定的需要，使同种昆虫个体间在一定空间内协调发展，同时通讯信号对昆虫种间关系也有一定的影响。在几乎所有昆虫的生殖中，信息交流都起着非常重要的作用。信息交流也能使昆虫个体聚集，从而提高资源的利用效率，克服寄主的抗性，提高存活率，在社会性昆虫中还能促进个体的协作。昆虫主要利用化学、听觉、视觉和触觉等方式进行信息交流，很多昆虫还能将这些信息交流方式结合起来完成一个完整的生物学功能。

一、化学通讯

化学通讯（chemical communication）是指以挥发性化学物质为媒介的通讯方式，是昆虫最常见和最有效的通讯方式。

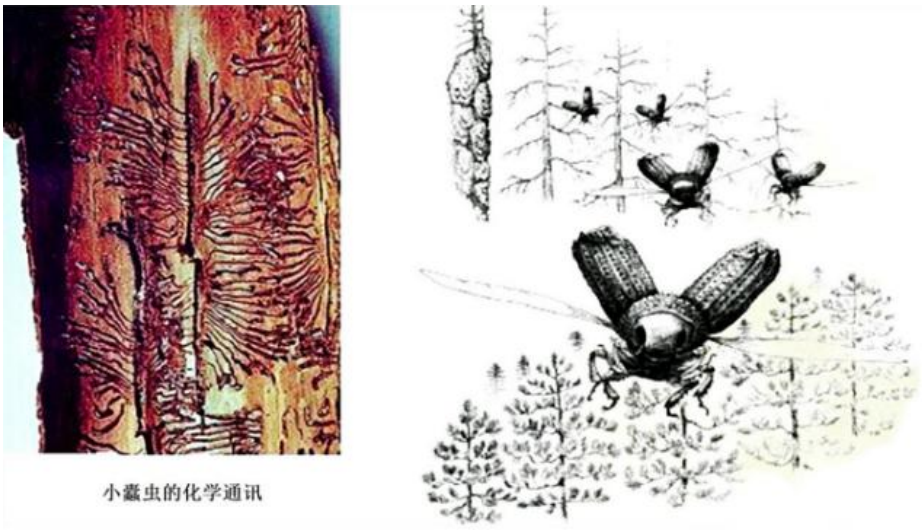


图 小蠹虫的化学通讯

化学通讯的优点是传送距离远、特异性高、隐蔽性好。该通讯方式在昆虫的生殖、觅食、追踪、聚集、报警、调整种群密度等方面起着重要作用；对进行两性生殖而雌虫无翅不能飞翔的昆虫，化学通讯更为重要。例如，在小蠹虫科的一些种类中，当一个小蠹虫被松树释放的挥发性化学物质（觅食）引诱来后，它就释放信息素招引同种其他个体（聚集），接着它们蛀坑道、交配和产卵（生殖），然后释放信息素阻止其他个体以免密度过高（调节），如上图；在社会性昆虫中，化学通讯控制着巢群内个体的分型或分级、协调着巢群中各个体的活动与行为，使整个群体能有条不紊地生存和发展。

许多昆虫都利用性信息素进行生殖通讯交流，其中研究的较多的是蝶类和蛾类。在一些多次交配的鳞翅目昆虫中，雌虫能在数天内持续释放性信息素，以保证获得多只雄虫的精子，通过精子竞争来获得最优基因。在蛾类中，雄蛾通过羽状触角上数以千计的嗅觉感受器来探测雌蛾释放的性信息素分子。当 1 头栖息的雄蛾探测到雌蛾释放的性信息素分子时，就会立即做出振翅反应，并立即起飞觅迹飞行，直到发现雌蛾。

二、视觉通讯

（一）视觉通讯及特点

视觉通讯（visual communication）是最复杂的一种通讯交流方式，是指以特殊光学信号为媒介的通讯方式。在视觉通讯系统中，昆虫需在持续变动的视觉背景中搜寻移动的、潜在的个体。

视觉通讯是昆虫近距离通讯的一种常见方式；但在萤火虫等发光昆虫中，它可以是远距离的通讯方式。

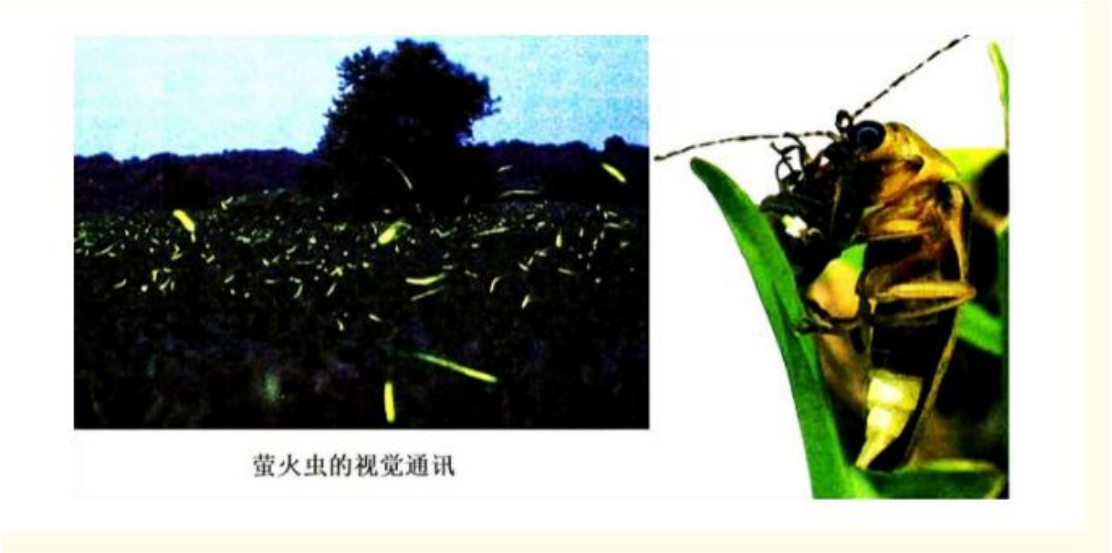


图 萤火虫的视觉通讯

雄性蝴蝶常靠视觉判别近距离飞舞的雌性蝴蝶，视觉在蝴蝶等昆虫的求爱行为中起着重要的作用。

在蝴蝶等部分昆虫中，雄性个体常有较雌性更鲜艳的体色，可能在示爱时有取悦对方的作用，与昆虫的视觉兴奋有关。

（二）昆虫的发光

昆虫发光包括生物发光和非生物发光。

1、生物发光

生物发光（bioluminescence），即自身发光，光由虫体上专门的发光器官产生，并被其它个体（主要是异性）的视觉器官所接收，从而引起相应的行为活动。最常见的生物发光昆虫是萤火虫，其成虫的生物发光主要用于两性之间的通讯交流。

萤火虫视觉通讯的适应性：萤的种类很多，起发光器官的着生部位因种类而异，通常位于胸、腹或尾等处；发光器官所发出连续闪光的长短、脉冲光（单次闪光）的次数、每个脉冲光的延续时间及相互间隔等也因种类而不同。

在生殖季节，雌雄两性的通讯方式主要分为两类：一类是歇落的雌虫发出光信号，引诱正在飞行的雄虫；另一类是飞行的雄虫先发信号，歇落的雌虫再发出反应信号吸引雄虫。由于适应两性间的光通讯联系，萤类复眼的形态和功能在雌雄间有显著差别，雄虫复眼发达，由较多的小眼组成，以适于探测发光雌虫的位置。

自身发光的昆虫存在于弹尾目、同翅目、鞘翅目和双翅目中，其中以鞘翅目种类居多。发光的虫态有卵、幼虫（或若虫）及成虫。发光的部位可在头、胸、腹，甚至全身。发光的时间有的是受到刺激时、有的仅限于交配求偶时，有的则在捕食或遇敌时。

2、非生物发光

如一些弹尾目昆虫的发光是新陈代谢的副产物；一些昆虫被发光的细菌侵染后也能发光，但这种发光不具有通讯交流的功能。

（三）昆虫发光和视觉通讯的意义

1、防御

发光比起昆虫的发音及化学通讯似乎增加了被捕食的危险，但具有发光特性的昆虫往往味道不好，反而提高了其防御性能；昆虫的突然发光还可吓退捕食者；昆虫的发光还可起到报警的作用。

2、求偶

在萤火虫中，有的雌雄两性都发光，有的仅雌萤发光，其闪光是一种性信号，具有种的特异性，因此它们能准确地确定异性的位置并飞去交配。但是，一些种类的雌萤火虫可模仿近缘种的闪光，吸引异种的雄性，然后捕杀对方。

3、捕食

新西兰的一种柄蕈菌蚊生活在阴暗潮湿的岩洞，幼虫可吐丝知网，每逢夜晚，幼虫发光，被吸引来的小飞虫粘在丝上而被其取食。

知识拓展——其他的视觉通讯

一、反射光谱或反射图样通讯

虫体和植物体的反射光谱或反射图样，是许多昆虫寻找异性和食物的重要信号。例如，菜粉蝶属许多雌蝶的翅对近紫外线的反射力很强；而雄蝶的翅鳞内有吸收紫外线的色素，对紫外线的反射力很弱。由于昆虫能感受紫外线，因而在含紫外线的阳光照射下，两性差别十分明显，使得雄蝶容易辨别和接近同种雌蝶。白纹粉蝶雌蝶翅的反面对紫外线的反射力强于雄蝶。而许多“硫磺”蝶雄蝶的情况恰恰相反，即雌蝶翅对紫外线的反射力比雄翅弱。因而两者诱发雄蝶求爱行为的信号也完全不同。

在蜜蜂的采食活动中，花朵的颜色是重要的信号。有些花朵反射的可见光并无区别，但蜜蜂能够分辨出紫外线的不同。由于蜜蜂能识别花种，所以当它在 1 种花上发现蜜源时，就会连续几天在这种花上采食。

二、运动姿态通讯

昆虫的运动姿态也是 1 种引起视觉刺激的重要来源。例如，在生殖期间，雄性豹纹蝶会灵活地追赶许多橙色或黄褐色的运动目标。只有当距离目标 10 厘米以内而未感觉雌蝶气味时才离去。如果用纸模型做目标，模型的面积越大，动荡率越大，雄蝶的反应越强烈。与此相似，雄蝇也追赶飞行的雌蝇。用 1 根细线在空中迅速拉动一些小黑纸球，能引诱雄蝇飞随其后并抓住纸球。物体的形状也可以向昆虫提供选择寄主的信息。将球状果实模型挂在结有成熟咖啡果的树上，对于地中海实蝇的引诱力比同等面积的方块、长方或圆柱形模型的引诱力强得多。

三、听觉通讯

（一）听觉通讯及特点

或称声通讯（acoustic communication），是指以声频信号为媒介的通讯方式。

听觉通讯主要功能是在昆虫的生殖、聚集和报警中起重要作用。例如雄蚊群的“嗡嗡”声吸引雌蚊前来交配；雄蝉的“知知”声引诱雌蝉来交尾等，如下图。

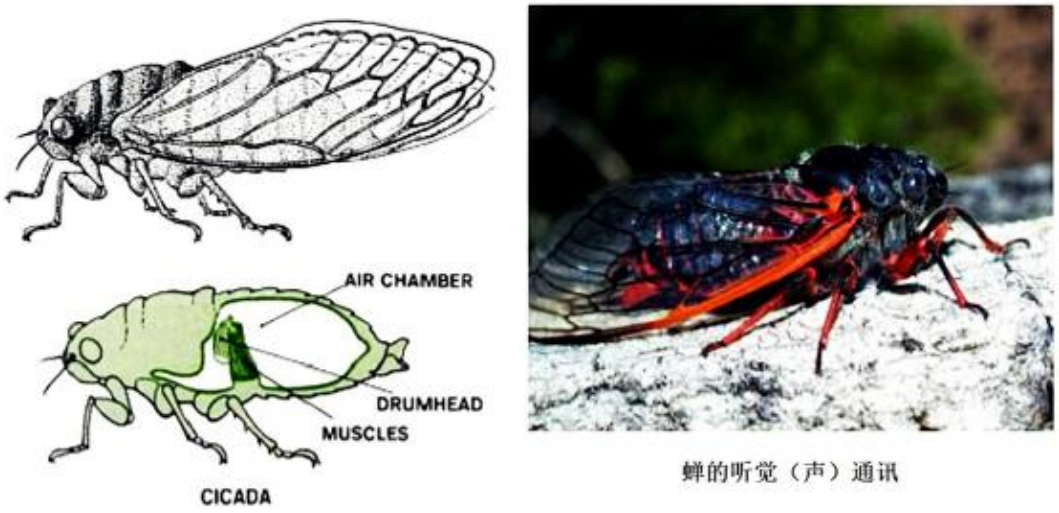


图 知了的声音通讯

昆虫在不同行为机理控制下，依种类或生理状态不同可发出不同频率、强度和波形（或脉冲

图形）的鸣声，鸣声忽停忽现有精确的时间性，以达到准确的通讯交流目的。许多昆虫，如叶蝉、飞虱等还能发出人耳听不到的声音进行通讯。

听觉通讯是昆虫近距离和较远距离的有效通讯方式之一，但通常情况下，鸣声传播的有效距离不及信息素传播得远。

昆虫在声通讯中，常见的声音信号有召唤、求偶、争斗、遇险告警、拒绝排斥等，昆虫声通讯的重要生物学意义在于种内的信息交流。但有些昆虫还能鉴别异类发生的声信息，例如夜蛾类的听觉器官能侦听 30 米以外的蝙蝠在利用回声定位捕食飞行中的蛾类时发出的超声波，并能利用足的摩擦发出干扰波，以迷惑蝙蝠而迅速逃逸。同样，一些以昆虫为食的捕食者，也能探测到昆虫的发声，从而发现猎物。

知识拓展——声信号的类型及作用

昆虫在声通讯中，常见的声音信号有召唤、求偶、争斗、遇险告警、拒绝排斥等。如常见的蚱蝉雄成虫，在召引雌虫时不停地发出召唤鸣声，并有一呼群鸣的习性。雄蟋蟀在召唤异性时，不断的高声鸣叫，待雌蟋蟀接近后又立刻发出求偶声，声音变低，且多为连绵不断的颤音；此时若两雄相遇，则往往会发出争斗，鸣声短促而激昂，两只雄性斗蟀相遇交战，战败者退却，胜者则继续高声鸣叫以示胜利。再如，东亚飞蝗和淡色库蚊也能利用鸣声联系。性成熟的东亚飞蝗，不仅雄虫不断地鸣叫，雌蝗被雄蝗抱住时也会发出鸣叫声，随后交配；淡色库蚊的飞翔声，尽管其基波和谐波在两性间没有差异，但其谱图和波形不完全相同，雌蚊的飞翔声可以引诱雄蚊与之交配。不少昆虫能发出遇险告警信号，例如常见的悦声螽斯，当几只雄虫在同一地点鸣叫时，若其中 1 只遇险，就会发出告警信号，附近的螽斯立刻停止鸣叫。再如，白蚁种群中若有少数公蚁或兵蚁受到侵犯时，就会用身体前部做迅速而剧烈的上下颤动，并用上颚连续撞击地面发出声音，而刺激巢内所有个体做出同样反应，发出一片“沙沙……”声。

（二）昆虫发声

一些发声昆虫，能发出某种特异性的声音序列或“歌”来传递信息。发声，有的是虫体其它活动的副产物，如飞行、敲打地面、摩擦身体、鼓膜振动、气流快速运动等；有的则是虫体上着生的特殊装置——发声器发出的声音。

1、摩擦发声

以虫体构造的某一部分摩擦发声的昆虫多见于直翅目的某些类群中。如螽斯和蟋蟀在 1 对前翅（覆翅）上特化成摩擦器和音锉，二者组成发声器官，以两翅的交替移动而发声；某些蝗虫的发声器官，多是由后足腿节内侧上的音齿与前翅上凸起的翅脉组成的，但也有以后足与后翅摩擦发声者；除直翅目外，鞘翅目中的某些类群也多以摩擦方式发声。这种摩擦发声的原理，犹如指甲在梳齿上来回划动所发出的声音。

2、鼓膜振动发声

以鼓膜振动发声的典型代表是同翅目中的蝉科昆虫。蝉在第 1 腹节腹面两侧形成特化的发声器官，即由圆片形的角质膜构成的鼓膜。在每一鼓膜的内方生有 1 个内突，内突上着生有肌肉。当肌肉收缩时，牵动鼓膜向内凹陷，而肌肉松弛时，鼓膜又复原。就这样借肌肉的交替收缩与松弛引起鼓膜高频率的振动，产生连续而缠绵的蝉鸣声。此外，在鳞翅目的一些蛾类中，也有类似的鼓膜发声器官。

3、翅振发声

许多没有特化发音器官的昆虫，主要通过翅振动空气所发出的声音来探测定位同种个体，如双翅目的雄性蚊虫，能准确分辨出性成熟和性未成熟的雌蚊所发出的翅振声频，并趋向性成熟的雌蚊。此外，还有一些种类的昆虫能够利用身体的某一部分敲击物体而发声，以向其它个体传递信息，如某些蝗虫以后足胫节敲击地面，可引起两性个体的聚集。

（三）听觉器

用声音通讯的昆虫，具有特殊的接受声信号的感受器—听觉器。如蚊虫靠触角上的江氏器接受声信号，蝗虫的听觉器位于腹部第 1 节背板的两侧，螽斯和蟋蟀的听觉器着生在前足胫节上。这些听觉器通常能起到接受和过滤声音的作用，能从背景噪声中分辨出重要的声音成分，使之成为有用的通讯信号。

当昆虫接受到种特异性声信号后，其听觉感受器将信号转化为神经脉冲，从声波中吸收能量，并将这种能量转化成机械能。机械能给感觉神经元以足够的刺激，并引起一个神经脉冲的释放。当神经脉冲传入到中枢神经系统并通过信息处理后，再通过运动神经元向外发出行动指令，使昆虫向声源方向移动。

四、触觉通讯

触觉通讯（tactile communication）以接触感觉作为媒介的通讯方式，也就是昆虫靠身体的相互接触传递信息的通讯方式。

触觉通讯只有当同种或不同种的个体接触时才能发生，是昆虫种内或种间近距离的重要通讯方式。如蚂蚁通过用触角触碰同类的触角来告诉对方食物的性质、大小、距离等信息，如下图。

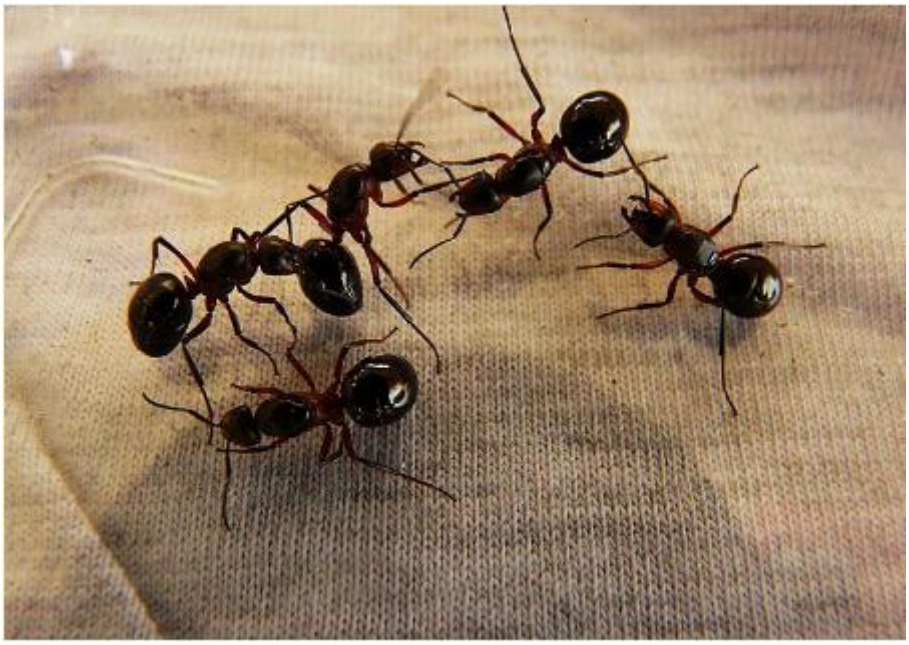


图 蚂蚁的触觉通讯

通常情况下，触觉通讯交流只有在昆虫利用其它通讯交流方式使分散的个体聚集后才会发生。特别是在求偶及性兴奋行为中，昆虫会采用精确而复杂的触觉通讯交流。例如，在果蝇科，雄蝇被雌蝇吸引，但最终种的辨认还需雄蝇用前足正确的拍打雌蝇。

五、行为通讯

行为通讯（Behavior communication）是以行为作为媒介的通讯方式。

大家最熟悉的是蜜蜂的舞蹈，它可以告诉其它个体关于蜜源和水的数量和位置，如下图。当蜜源距蜂巢不足 60～100 米时，觅食回来的蜜蜂跳圆舞（round dance）；当蜜源距蜂巢远于 100 米时，觅食回来的蜜蜂跳摇摆舞（waggle dance）。同时，蜜蜂的舞蹈角度、频率、圈数及跳舞姿态等则可以进一步告诉对方准确的位置和蜜源的数量等信息。德国著名昆虫学家和动物行为学家弗里希（Karl Ritter von Frisch）和 Lorenz、Tinbergen 因这一重大发现而荣获 1973 年度诺贝尔医学、生理学奖。

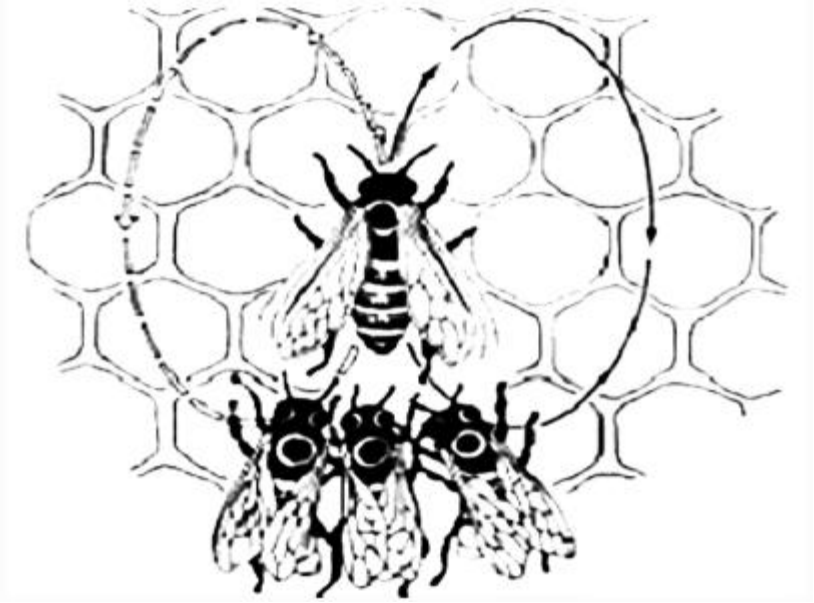


图 蜜蜂的行为通讯

六、种间传讯

昆虫种间的通讯方式主要指触觉通讯。

蚂蚁通过触角拍打蚜虫或其它同翅目昆虫的腹部可使对方分泌出蚂蚁喜食的蜜露；寄生蜂通过触角敲打植物表面以寻找寄主，或通过触角敲打寄主表面以识别寄主等。触觉通讯在寄生蜂的寄主识别和很多昆虫求偶及性兴奋行为中起着非常重要的作用（下图）。



图 昆虫的种间通讯

在昆虫复杂的生活中，它们不是孤立地使用上述单一的一种通讯方式，而是综合地使用两种或两种以上的通讯方式来协调完成种内或种间的信息交流。

第七节 昆虫的交配行为

一、昆虫的婚配方式

昆虫的婚配方式包括单配偶制和多配偶制，后者又分一雄多雌制和一雌多雄制。

二、两性的聚集

大多数两性生殖的昆虫在求偶及交配之前一般要经过两性聚集。

（一）最简单的两性聚集

最简单的两性聚集形式是主动寻找配偶或等待 1 个配偶从其附近经过。例如，在一些半翅目昆虫中，雄虫接近任何 1 个近似大小的移动对象时，只有在近距离范围内才能判断它是否为同类。在许多昆虫种群中，雄虫只有在得到确切的视觉刺激后，才会对 1 个对象作出反应。例如，蜻蜓目中 Lestidae 的雄虫只接近象蜻蜓一样飞行并拥有透明翅的对象，而 Calopteryx 属的未交配雄虫只对那些大小、飞行节律、翅的颜色以及透明度近似的对象作出反应。

（二）婚飞

蜉蝣、石蛾、石蝇以及许多较为低等的双翅目长角亚目昆虫具有婚飞的群体繁殖行为（下图）。



图 蜉蝣的交配行为

参与婚飞的昆虫通常只有雄虫，一般源于一定数量的同种昆虫个体对 1 个视觉目标的反应，而不是针对其它个体的聚集反应。引起婚飞的目标迥异，可以是植物阴影中的 1 小片阳光，或天空映照下树枝的轮廓，也可以是具有明显地理特征的山尖等。婚飞昆虫的飞行主要靠风来平衡，以使飞行的群体基本保持不散。在许多情况下，山的轮廓常常成为昆虫比较明显的目标，例如一些蝴蝶、蚂蚁和飞行能力强的蝇类等，常聚集在山顶。

在婚飞过程中，参与飞行个体经常上下翻飞或从一边飞到另一边，作出不同的舞蹈动作。一般认为，昆虫的婚飞行为是为了提高性兴奋程度，或增强附近雌虫接收到的信号。在婚飞群体附近或中间见到有雌虫出现时，雄虫便会之交配。在某些昆虫种类中，其雌雄虫对 1 个视觉目标的反应，是引起分散的异性聚集到一起的有效方式。

三、交配行为

几乎所有的高等昆虫都具有真正意义上的交配行为。昆虫的交配行为复杂多变，其交配方

式多种多样。交配的过程与取食的过程颇为相似，一般包括兴奋、接近、求爱、跨骑、拥抱、交合、清洁等步骤。昆虫求爱的方式多种多样，包括舞蹈、发音、触摸，甚至送“彩礼”，如一些长蝽的雄虫向雌虫求爱时常送给雌虫一粒她喜欢吃的无花果种子，并先注入唾液，使种子适合雌虫取食；如雌褐蛉（*Hylobittacus apicalis*）所选择的配偶通常是 1 只能为它提供 1 个最大猎物供其在交配中食用的雄褐蛉，雄褐蛉所提供的猎物越大，雌褐蛉允其交配的时间就越长，被受精的卵数就越多。

影响昆虫交配行为的因子包括资源（食物）情况和个体控制配偶的能力。

第八节 昆虫的社会行为

一、社会行为

社会行为（social behavior）是指同一种群的昆虫相互协作所表现出的各种行为方式。社会行为包括求偶行为、交配行为、繁殖行为、双亲行为等与性别有关的行为，以及领域行为、社会等级等与性别无直接关系的行为。

由于对食物和栖息地的要求相同，即生存所需资源的生态位相同，同一昆虫种群内部个体之间对于资源的要求既有相容的一面，如合作（下图），又有不相容的一面，即竞争。合作和冲突是维持昆虫社会稳定的两个不可分割的方面。所以按利害关系，社会行为又可分为竞争关系、利他关系及合作关系等。领域的划分和各种社会组织又都是社会行为的结果。



图 蚂蚁的社会行为

二、社会性昆虫

社会性昆虫（social insects）是指以族群的形式生活在一起，成员分化成若干品级或型，各司特殊职能的昆虫。

（一）社会性昆虫的特征及类型

1、社会性昆虫的特征

①作为 1 个统一单位或群体共同生活的亲代和后代存在世代重叠；

②在群体内出现劳动分工，繁殖后代并不由所有个体执行；

③群体合力逐渐形成一些防卫结构或巢的形式。

2、社会性昆虫的类型

通常，可将社会性昆虫分为：

（1）真社会性昆虫（eusocial insect）

即由不同世代个体组成、营高级群体生活、成员间分工协作，共同完成群体各项工作的社会性昆虫。

（2）类社会性昆虫（parasocial insect）

指仅由少数同世代的成虫组成的昆虫群体。

（3）亚社会性昆虫（subsocial insect）

指在群体生活中虽已出现族群形式，但成员之间没有严格的社会等级和分工。

（4）半社会性昆虫（semisocial insect）

即群居在一起，除互相协作照料后代外，已有初步社会分工。

（5）准社会性昆虫（quasisocial insect）

即同世代雌虫合作建巢、共同饲育幼虫。如隧蜂。

一般认为真正的社会性昆虫仅仅存在于等翅目和膜翅目中，其中比较典型的代表是社会性蜜蜂、黄蜂、蚂蚁和白蚁。

（二）典型的社会性昆虫

一般认为真正的社会性昆虫仅仅存在于等翅目和膜翅目中，其中比较典型的代表是社会性蜜蜂、黄蜂、蚂蚁和白蚁。

1、社会性蜜蜂

蜜蜂的群体通常很大。每个健壮的蜂群内有 1 只体形大而且生殖机能完善的雌蜂，即蜂王；数只较蜂王更为强壮的雄蜂；以及大约 4~8 万只体形较小、不能生殖的雌蜂即工蜂。未受精卵发育成雄蜂。工蜂负责采集食物、加工花粉、照顾幼蜂、修筑和保护蜂巢等工作。雄蜂不参加任何劳作。

课程思政——蜜蜂消失的启示 https://mp.weixin.qq.com/s/lj7JVyqmfToGQ8kYWfcc5A

2、社会性黄蜂

社会性黄蜂称土蜂。在土壤的天然空腔、小动物的废弃巢穴、木堆以及垃圾等处栖居。巢群的规模较小，群体内的个体数很少超过数百只。相对地说，其类型分化和分工不够细致和严格。蜂王是雌蜂，除负责产卵外，在蜂群建立后仍继续建筑卵室。新生的工蜂留在巢内的时间长，其中最小的一般不离巢，只从事各项哺育工作。多数体形较大的工蜂白天大部分时间外出采集花粉和花蜜，为蜂群提供食物。少数体形较大工蜂的可承担防御的职责，在大蜂群中，此类守卫蜂一般在巢口，防止寄生物的入侵以及其它巢群的蜂偷窃贮存的食物。工蜂都是雌性的。

3、蚂蚁

蚂蚁类型分化也很复杂。群体中包括几只无翅雌蚁，几只或许多有翅雌蚁和雄蚁以及数千只雌性工蚁。工蚁并不完全一样，从体形上可分为大工蚁、中工蚁和小工蚁。在建巢活动中，小工蚁的工作速度和衔土量最多，中工蚁其次，大工蚁最差。工蚁的活动不仅由本身的条件所决定，也受其它工蚁的影响。例如，在几只工蚁合作时，领先行动的工蚁对于其它工蚁有促进作用，而迟钝的工蚁对于其它工蚁则有相反的作用。

4、白蚁

白蚁群体中有 1 对或 1 对以上具有生殖能力的蚁后和蚁王；负责守卫的兵蚁具有强大的上颚或锥状能分泌酸性毒液的颚管；工蚁有雌有雄，从事筑巢、采食、喂养其它成员和照顾蚁卵等工作，数量最多。有时还有不少有翅的繁殖蚁，在一定的季节飞离母巢创建新群。有些种类的群体中，兵蚁和工蚁的体形都有大小之分。

巢穴的地点、规模和结构也随种类而不同。木材、树干和土壤中都可能存在白蚁巢；有时耸立于平地之上，高达数米。如下图



有翅型白蚁



无翅型白蚁





蚁冢

黑翅土白蚁深居地下，群体很大，有的多达 200 万只。蚁后和蚁王栖居在扁形厚壁的坚硬土腔内，又称王宫。王宫位于直径长约 1 米的主巢内，巢中有泥片搭成的精致骨架。主巢有隧道通往几个或几十个副巢，大的副巢直径达 40 厘米左右。主巢和许多副巢中都有一种多孔海绵样的物体，称为菌圃，它是由工蚁用植物碎片、唾液和粪粒等制成的。菌圃上长满一层菌丝，菌丝又相互连接生出许多小白球，分布于菌圃内外的凸凹面上，菌圃可做白蚁的食物。这种白蚁一般要钻出地面来采集植物，但它们回避日光，在行经路上或活动场所中，总用泥土搭成管状或片状的遮蔽物，也称泥线或泥被。不过这些都只是临时性的建筑。

三、竞争行为

社会性昆虫在生存和繁衍后代的过程中，需要保护食物、巢穴、配偶等资源，当同种其它个体或异种动物对有限的共同资源有相同需要时，就会发生种内或种间竞争。

知识拓展——社会昆虫内部的利益冲突

社会昆虫内部的利益冲突有以下几种方式。

（一）群体与群体之间

昆虫各群体之间为了争夺筑巢地点、觅食区和职虫总是表现出强烈的竞争。例如，蜜蚁（*Myrmecocystus mimicus*）的 1 个群体通常是起始于几个小群体，每一个小群体约有 2~4 只奠基雌蚁。每个雌蚁是难以单独建群的，因为它的巢和后代常遭到附近同种蚁群的袭击和劫掠。

（二）王虫与王虫之间

在群体的早期发展阶段，蜂王（或蚁王）常为巢穴的控制权而展开激烈的竞争。例如，当长足胡蜂（*Polistes metricus*）的巢穴较密集时，单个雌蜂所建的巢常常遭到侵占，因此通常我们所见到的都是由多个雌蜂共建巢穴。巢被强占了的雌蜂要么作为 1 个从属个体与优势雌蜂生活在一起，要么离开自己的巢试图去接管另一个巢，也可能会被工蜂杀死。

（三）职虫与过剩王虫之间

社会性昆虫群体内存在冲突的 1 个最常见的原因是存在多个王虫。多个王虫的存在比 1 个王虫多次交配更能降低职虫与其喂养的幼虫之间的亲缘关系。一般说来，在多王的群体中，王虫死后将由其姐妹取代其位置，但是在单王的群体内，王虫死后是由职虫的姐妹取代其位置。由多个雌蜂共建的巢穴，在第一批后代成长起来以后，这些奠基雌蜂往往被无情的职虫杀死，王位将由 1 只有生殖能力的职虫接替（通常是在婚飞以后）。

（四）职虫与王虫之间

在很多种类的社会性昆虫当中，王虫与有潜在产卵能力的职虫之间也存在明显的利益冲突，特别是当群体很大，职虫难以接触到王虫时。外貌似蜂王的工蜂往往受到蜂王的猛烈攻击，而由它产的卵常被蜂王或其它工蜂吃掉。

（五）职虫与职虫之间

在职虫之间也常常为竞争产卵机会和竞争 1 个更有利于王位的位置而发生冲突。有 1 种小家蚁（Leptothorax），工蚁中往往存在着一个永久性的优势等级，优势个体比从属个体能得到更多的食物，因此卵巢也能发育得更好，甚至在有蚁王存在的情况下，它们所产的卵也能占到较大比例。

四、利他与合作行为

1、利他行为

利他行为（altruism）是指一个个体以牺牲自己的适应来增加、促进或提高另一个个体的适应。利他行为的主要结果，损失了基因的适应能力，缩短了生命周期，或留下更少的后代。通过互惠、亲缘选择和回报行为可以提高个体间的合作水平。在 1 个群体中，个体之间反复地相遇和存在与它们之间的密切亲缘关系也有利于合作行为的发生和发展。

工蚁以保护食物来源和保护富有生殖力的蚁后为首要职责。为了达到这些目标，它们会即刻牺牲自己。蚂蚁在发现有侵略者通往蚁后居所的入口时，会从头上喷射出弹状物。

2、合作行为

群居昆虫组织形态的进化甚至伴随着不同种类间的合作。1 只独行的蚂蚁，做不了什么事情；几十只凑到一起，可以搬动 1 头死蛾；当有数千只蚂蚁形成群体时，它们就可以建造蚁丘。

昆虫社会行为的研究者们发现，蚂蚁群体中总有少数“懒蚂蚁”，它们不参加搬运已经发现的食物，老在那里东游西逛。把这些“懒蚂蚁”集中起来独立生活，其中多数会参加劳动，却仍

有一定比例的“懒蚂蚁”。经过深入研究，人们才明白这是蚂蚁社会长期演化的结果。原来，这些“懒蚂蚁”是寻求新食物源的尖兵。没有它们的劳动，大批蚂蚁就会在搬完一处食物后歇下来等待。那些没有“懒蚂蚁”的种群，早在生存竞争中灭绝了。

为什么社会性昆虫分工明确呢?有人认为这是它们的本能；但更多的人则认为是由于它们各阶层成员之间存在着“食物互惠”的关系。以蜜蜂为例，蜂王在产卵前，工蜂把蜂房打扫得干干净净；蜂王在产卵时总有很多工蜂照料它；蜂王休息时，工蜂轮流喂养它；当蜂王在巢中行走时，巢内其它蜂都给它让路，如此等等。这是因为蜂王本身能从口器中的上颚腺分泌出一种特殊物质即“蜂后质”，遍布到蜂王全身，工蜂喜欢这种物质，并经常在蜂王身体上舐食。这种物质可以阻止工蜂卵巢发育，同时还具有指挥工蜂行为的功能，使蜂群内形成不同阶层。实际上是一种行为调节激素（一种不饱和脂肪酸）。白蚁和蚂蚁的蚁后也能分泌这种激素物质。关于社会性昆虫的行为调节激素的本质和调节机制仍是昆虫行为学家们研究的热点。

五、社会性昆虫的通讯交流

从功能上划分，社会性昆虫的通讯交流方式主要有告警、征召、辨认、食物交换、饲养和群体效应等。

（一）告警和聚集

社会性昆虫通常利用告警和聚集（alarm and assembly）通讯交流手段进行防卫和觅食。例如，当 1 个入侵者遭到 1 只工蜂的螫刺后，工蜂的杜氏腺就会释放出告警信息素--挥发性的异戊乙酸酯。这种告警信息素会使其它工蜂趋向释放源，并进行集体防卫。

（二）征召结集

征召（recruitment）是指社会性昆虫召集同巢成员协力完成某项工作，如筑巢、食物搬运行为等。例如，蚂蚁在采集食物时，用一种标迹信息素在地上标记路线来召集在巢内的蚂蚁。

（三）种的辨认

在社会性昆虫通讯交流系统中，种的辨认（recognition）占有极其重要的地位。例如，在 1 个蜂巢内，同伴间的辨认比较谨慎，其它种的入侵者会很快被逐出，而辨认同种不同巢的蜂就复杂的多。当蜜源充足时，1 个蜂巢可能会接受来自于另 1 个蜂巢的蜂，而当蜜源稀少时，陌生的蜂和前来掠夺食物的蜂就会遭到激烈的抵抗。每个蜂巢没有固定的辨认气味，但蜜蜂会借助于采集的花粉和花蜜的气味来进行辨认。根据蜂王分泌出的气味，工蜂不仅能辨认蜂王，而且还能判断蜂王的生殖状况。

思考题

1、何谓食性？根据食性如何对昆虫进行分类？

2、何谓趋性？趋性在害虫防治和利用方面有哪些应用？

3、何谓扩散和迁飞？两种有何异同？

4、何谓拟态？拟态如何分类？拟态的生物学意义如何？

5、详细叙述昆虫通讯方式的特点、生物学意义。

6、如何理解昆虫的学习行为？

第六篇　昆虫生态学

昆虫生态学（insect ecology）是昆虫学的一个重要分支，是研究昆虫与周围环境相互关系（作用机理于规律）的学科。

昆虫生态学的主要任务是研究昆虫对不同生态环境的适应性及变异现象，分析昆虫种内、种间关系及其对环境条件反应的行为机制，研究昆虫种群在不同地域、环境和时间、空间内的数量动态规律，昆虫在所处群落和生态系统中的地位、作用，以及改变自然环境后昆虫生存和数量变动状况等，为环境保护、资源昆虫的保护利用、昆虫区系、害虫综合治理、预测预报等提供理论依据。

昆虫生态学是进行害虫持续治理和益虫高效利用的基础，在生产应用上具有重要的实践意义：（1）害虫的发生期和发生量预测与其发生所需环境条件密切相关；（2）植物检疫对象（害虫）的决定与害虫种群研究和发生规律（与环境条件有关）是不可分割的；（3）用于防治害虫的垦荒、轮作等农业技术防治措施的应用都离不开生态学的研究基础，与昆虫生物因子关系密切；（4）生物防治方法的推广与应用与生物群落、种间关系息息相关，也决定于环境条件，是害虫天敌研究重要性的具体体现；（5）化学防治方法的选择与使用如果不注意天敌的保护，则违背了防治的初衷，使用效果还决定于环境条件；（6）益虫（或害虫）的饲养和生产只有了解其生长发育所需环境条件，才能达到最佳效果。

知识拓展——昆虫生态学的分支

昆虫生态学研究的内容，按对象的层次可分为：

（1）个体生态学（autecology of insects），是以昆虫个体为对象，研究某种昆虫对环境条件的适应性和可塑性，以及环境因素对其形态、生长发育、繁殖、存活、习性、行为等的影响。

（2）昆虫种群生态学（population ecology of insects），是以昆虫种群为对象，研究在一定环境和时间、空间条件下，昆虫种群数量变动及其变动的原因。

（3）昆虫群落生态学（community ecology of insects），是以群落为对象，研究在一定区域和时间、空间内，昆虫所处群落的结构、功能、演替及其原因等。

（4）生态系统生态学（ecosystem ecology），是以生态系统为对象，研究昆虫在该生态系统中的地位和作用。

由于昆虫生态学与其它学科间相互渗透，引用其它基础学科和应用学科的理论、方法研究昆虫生态学，而形成了许多分支学科，一般有:

昆虫实验生态学（experimental ecology of insects）

昆虫物理生态学（physical ecology of insects）

昆虫化学生态学（chemical ecology of insects）

昆虫数学生态学（mathematical ecology of insects）

昆虫地理生态学（geograph—ic ecology ofinsects）

昆虫遗传生态学（genetic ecology of insects）

昆虫古生态学（paleoecology of insects）

昆虫比较生态学（comparative ecology of insects）

昆虫行为生态学（be—havior ecology of insects）

昆虫经济生态学（economical ecology of insects）等。

昆虫生态学是生态学的重要组成部分，昆虫是生态环境的一份子，生态多样性包括昆虫多样性。

课程思政——生态文明与生态文明建设

生态文明是人类文明的一种形态，是人类文明发展的一个新的阶段，即工业文明之后的文明形态，是人类遵循人、自然、社会和谐发展这一客观规律而取得的物质与精神成果的总和。

生态文明强调人的自觉与自律，强调人与自然环境的相互依存、相互促进、共处共融，既追求人与生态的和谐，也追求人与人的和谐，它以尊重和维护自然为前提，以人与人、人与自然、人与社会和谐共生为宗旨，以建立可持续的生产方式和消费方式为内涵，以引导人们走上持续、和谐的发展道路为着眼点。

生态文明是人类对传统文明形态特别是工业文明进行深刻反思的成果，是人类文明形态和文明发展理念、道路和模式的重大进步，是人类文明发展的历史趋势，反映了一个社会的文明进步状态。

建设生态文明，是中华民族永续发展的千年大计，关系人民福祉，关乎民族未来，功在当代，利在千秋。面对资源约束趋紧、环境污染严重、生态系统退化的严峻形势，必须树立尊重自然、顺应自然、保护自然的生态文明理念，把生态文明建设放在突出地位，融入经济建设、政治建设、文化建设、社会建设各方面和全过程，努力建设美丽中国，实现中华民族永续发展。党的十七届四中全会把生态文明建设提升到与经济建设、政治建设、文化建设、社会建设并列的战略高度，也就是说生态文明建设是“五位一体”建设目标的重要组成部分。“五位一体”建设目标就像五根巨大的支柱，共同支撑着中国社会的全面进步。

2012 年 11 月，党的十八大从新的历史起点出发，做出“大力推进生态文明建设”的战略决策。生态文明建设其实就是把可持续发展提升到绿色发展高度，为后人“乘凉”而“种树”，就是不给后人留下遗憾而是留下更多的生态资产。生态文明建设是中国特色社会主义事业的重要内容，事关“两个一百年”奋斗目标（在中国共产党成立一百年时全面建成小康社会，在新中国成立一百年时建成富强民主文明和谐的社会主义现代化国家）和中华民族伟大复兴中国梦（2012 年 11 月 29 日，习近平在参观《复兴之路》展览时提出：“实现中华民族伟大复兴，就是中华民族近代以来最伟大的梦想）的实现。党中央、国务院高度重视生态文明建设，先后出台了一系列重大决策部署，推动生态文明建设取得了重大进展和积极成效。



第二十七章 生态因子对昆虫的影响

环境是某一特定生物体或生物群体以外的空间中直接或间接影响着生物体或生物群体生长的一切事物的综合。生物与环境相互联系、相互作用，构成统一的整体。环境是个“复合体”，环境是相对于某个主体而言的，主体不同，环境的大小、内容等也就不同。

课程思政——人类命运共同体

2012 年 11 月中共十八大报告中提到：“这个世界，各国相互联系、相互依存的程度空前加深，人类生活在同一个地球村里，生活在历史和现实交汇的同一个时空里，越来越成为你中有我、我中有你的命运共同体。”习近平在外交场合也多次倡导“人类命运共同体”。在 2015 年第 70 届联合国大会讲话中，习近平强调：“当今世界，各国相互依存、休戚与共。我们要继承和弘扬联合国宪章的宗旨和原则，构建以合作共赢为核心的新型国际关系，打造人类命运共同体。” 中共十九大报告再次呼吁各国人民同心协力“构建人类命运共同体”。

“人类命运共同体”是中国领导人对走和平发展道路、奉行合作共赢的开放战略、恪守维护世界和平、促进共同发展外交宗旨的承诺，包括共同、综合、合作、可持续的安全观，公平、开放、包容、共赢的发展观，和而不同、兼收并蓄的文明交流，以及尊重自然、环境友好的生态文明。

中国倡导构建人类命运共同体，是一个振聋发聩的时代强音，它将会引导和激励各国人民共同致力于建设一个持久和平、普遍安全、共同繁荣、开放包容、清洁美丽的世界，这不仅会造福中国人民，也将造福世界人民。这是中国对当今世界的卓越贡献，且将不断绽放思想光芒，其时代价值和历史价值将是永恒的。

第一节 生态因子的作用特点

生态环境是由许多生态因子综合而成，生态因子在综合条件下表现出各自作用。

一、生态因子及类型

生态因子（ecological factors）是指环境中对某一特点生物体或生物群体的生长、发育、生殖、分布等有直接或间接影响的环境要素。

构成昆虫生存环境条件总体的各种生态环境因素，按其性质可以分为两大类，一类是非生

物因素，即气候因素，或称为无机因素，主要有温度、湿度、降水、光、风等。另一类是生物因素，即有机因素，主要包括昆虫的食物和天敌。所谓土壤因素则是既包括非生物因素（如土壤温度、湿度、理化性质等）、又包括生物因素（如土壤微生物、动物、植物）的综合因素。人为因素则主要是指人类在生产实践活动中对昆虫所产生的影响。

二、昆虫生态因子的作用特点

生态环境是各类生态因子组成的“复合体”，因此不同的生态因子间相互作用相互制约，其作用的一般特征表现为以下 6 点：综合性、不等性、不可代替性、补偿性、限制性和阶段性。

（一）综合性

环境中的各种生态因子不是孤立存在的，而是互相联系和制约的，任何一种任何一个单因子的变化，都可能引起其他因子不同程度的变化及其反作用。

（二）不等性

在一定条件下起综合作用的诸多生态因子中，对某一特定的生物体或生物群体的影响是有一定差别的，其中有一个或几个起决定性作用的生态因子称为主导因子。主导因子常常是直接作用的生态因子，其发生变化往往会引起其他因子也发生变化。

生态因子的主次在一定条件下是可以发生转化的，处于不同生长时期和条件下的生物对生态因子的要求和反应不同 ，某种特定条件下的主导因子在另一条件下会降为次要因子。

（三）不可替代性

环境中各种生态因子对生物的作用虽然不尽相同，但都各具有重要性，尤其是作为主导因子的因子，如果缺少，便会影响生物的正常生长发育，甚至造成其生病或死亡。所以从总体上来说生态因子是不可替代的。

（四）互补性

虽然各种生态因子在总体上不可替代，但在局部是能补偿的。例如，在某一由多个生态因子综合作用的过程中，由于某因子的量上的不足，可以由其他因子来补偿，以获得相似的生态效应。生态因子的补偿作用只能在一定范围内作部分补偿，而不能以一个因子来代替另一个因子，且因子之间的补偿作用也不是经常存在的。

（五）限制性

任何一种生态因子的量（或质）不足或过多对目标生物的生长发育都会产生不利影响，当接近或超过目标生物的耐受范围时，就会对目标生物的生长发育产生限制作用。

（六）阶段性

由于生物生长发育不同阶段对生态因子的要求不同，因此，生态因子的作用也具有阶段性，这种阶段性是由生态环境的规律性的变化所造成的。例如，光周期对滞育性昆虫的作用就具有明显的阶段性。

第二节 气候因素对昆虫的影响

气候因素主要包括温度、湿度和降雨、光照、气流（风）、气压等。这些因素在自然界中常相互影响并共同作用于昆虫。气候因素可直接影响昆虫的生长、发育、繁殖、存活、分布、行为和种群数量动态等，也能通过对昆虫的寄主（食物）、天敌等的作用而间接影响昆虫。

一、温度对昆虫的影响

温度是太阳辐射能的一种表现形式，是表示物体冷热程度的物理量。温度不仅能直接影响昆虫的代谢率，而且还对昆虫的分布、活动、生长、发育、生殖、遗传、生存和行为等起着重要作用，同时也能通过影响昆虫取食的植物或其它寄主，对昆虫起间接作用。

（一）昆虫体温的调节

昆虫是变温动物，对保持和调节体温的能力不强，昆虫的体温随着环境温度的变化而变化，同时体内的各种代谢过程、尤其是速度也发生改变。

昆虫生命活动所需要的热能，主要来源于太阳的辐射热，其次是昆虫本身产生的代谢热。昆虫体积小，相对表面积大，其热能散失的主要途径是通过体壁向外传导、辐射、水分的蒸发等。

昆虫对保持和调节体温的能力较差，主要通过改变呼吸强度和水分蒸发强度来调节体温，如在温度较高的情况下，通过体水蒸发和增强呼吸散热，使昆虫体温暂时降低；在温度较低的情况下，通过产生代谢热，使昆虫体温略高于环境温度。

昆虫也可通过改变行为调节体温，如，蜜蜂在初冬温度低到 14℃，在蜂房内密集成团，这样体温可以保持在 24~25℃，外界温度越低，蜂群越密集；当夏季高温时，工蜂通过振翅通风，使蜂房温度下降。

昆虫还可以通过选择适宜的栖息场所，以保持适宜的体温，如一些蝗虫中午温度高时，常将身体直向太阳，而上午或下午温度较低时，则将身体横向太阳；蛴螬和蝼蛄等地下害虫，在冬季常下潜到温度较高的土层越冬；异色瓢虫在冬季则成群迁到山区岩石缝洞中过冬；七星瓢虫在夏季高温时往往向山上凉爽处转移。

昆虫体温调节的幅度较小，可使体温与环境温度相差±1~2℃。

（二）昆虫对温度的适应范围

昆虫在一定的温度范围（温区）内才能进行正常的生长发育，超过这一温度范围，其生长发育将受到抑制，甚至死亡。昆虫对温度的适应范围可分为 5 个温区。



1、 致死高温区

一般为 45～60℃。

在此温区内，昆虫经过较短的时间后便死亡，原因在于高温直接破坏酶的活性、引起蛋白质变性等，这种破坏是不可逆的，高温引起有机体的损伤也是不可恢复的。其上限温度称为最

高致死温度，是理论上的最速致死高温。

2、亚致死高温区

也称为临界致死高温区，一般为 40～45℃。

在此温区内，由于不适宜的高温，昆虫的生长发育和繁殖受到明显抑制。如高温持续时间过长，昆虫呈热昏迷状态或死亡；如在短时间内温度恢复正常，昆虫仍可恢复正常状态，但部分机能可能受到损伤，特别是生殖机能最敏感。昆虫的死亡取决于高温的强度和持续的时间。

3、适温区

适温区也称为有效温区。在温带，一般为 8～40℃。

在此温区内，昆虫的生命活动都可正常进行，但其发育的速度则有所差异，所以又可分为以下 3 个温区。

（1）高适温区

温度约为 30～40℃。在此温区内，昆虫的发育速度随着温度的升高而减慢。此温区的上限，称为最高有效温度或高温临界，此时，昆虫的发育速度迟缓，或寿命缩短、繁殖力受到抑制。

（2）最适温区

一般为 20～30℃。在此温区内，昆虫发育速度适宜，并随着温度升高而加速，寿命适中，繁殖力最大，死亡率最小。

（3）低适温区

—般为 8～20℃。在此温区内，昆虫的发育速度随着温度降低而减慢，繁殖力也随之下降，甚至不能繁殖。此温区的下限，称为最低有效温度，只有高于这一温度，昆虫才开始发育，故也称为发育始点（发育起点）温度（development zero，C）。

4、亚致死低温区

也称为临界致死低温区，一般为 8～－10℃。

在此温区内，昆虫呈冷昏迷状态。如持续时间较短，当温度恢复正常时，昆虫可恢复正常状态；如持续时间过长，也可造成死亡。昆虫的死亡取决于低温的强度和持续的时间。

5、致死低温区

一般为－10～－40℃。

在此温区内，由于昆虫体液大量冰冻结晶，原生质受到机械损伤、脱水和生理结构遭到破坏，细胞膜受到破损等，从而引起昆虫组织或细胞内部产生不可复原的变化而导致昆虫死亡。其下限温度称为最低致死温度，是理论上的最速致死低温。

不同种的昆虫或同种昆虫的不同发育阶段（虫期）和不同生理状态（如生长发育期、滞育期），在不同的环境条件下（如季节、场所、外界温度变化速率等），其对温度的适应范围是不同的。昆虫对环境温度变化的适应性表现，也称为昆虫的温度生态可塑性。

（三）温度对昆虫发育的关系和有效积温法则

1、温度与昆虫发育的关系

温度（平均温度）对昆虫发育速度的影响显著，是影响其发生期的重要生态环境因素。昆虫的发育速度（V）以发育时间（发育历期，N）的倒数表示，即 V＝1 / N。

发育历期是指昆虫完成一定的发育阶段（一个世代、一个虫期或一个龄期）所经历的时间，以“日、天”为单位。

发育速率是指在单位时间（如日、天）内能完成一定发育阶段的进程。

昆虫的新陈代谢，是在各种酶和激素的作用下进行的一系列生物化学反应，在一定的温度范围内，生物化学反应速度随温度的增高而加速。所以昆虫的发育速度在一定温度范围内，也随温度的增高而加快，二者成正比关系；而昆虫的发育时间则相反，随温度的增高而缩短，二者成反比关系。

2、有效积温法则

（1）有效积温的法则

积温：积温的概念是在植物学上 Reaumer（1735 年）提出来的，他认为，生物在生长发育过程中须从外界摄取一定的热量，其完成某一发育阶段所摄取的总热量是一个常数。

一般用有效积温法则（law of effective accumulative temperature）来表示昆虫发育速度与温度的关系。昆虫和其它生物一样，完成一定的发育阶段（如卵、各龄幼虫、幼虫期、蛹、成虫产卵前期或一个世代），均需要一定的温度积累，这一温度积累即为有效积温。

公式：K=N（T-C）

式中：K-有效积温（日度）；N-发育历期（天、日）；T-环境温度（℃）；C-发育起点温度（℃）。

对于同一昆虫的同一虫态或世代，C 值和 K 值为常数。

上式为一双曲线图象。为了计算统计方便，也可转换为直线公式表示，因 V＝1 / N，故：

T＝C＋KV

一般用实验法测得昆虫的发育始点（C，截距）和有效积温（K，斜率）这两个生物学常数，常用的实验法有定温法和变温法。

知识拓展——测定昆虫发育始点和有效积温的方法

定温法：在不同温度的温箱（灵敏度±0.5℃）内饲养昆虫，观察其在不同定位下的发育历期。此法简便易行，实验所需时间较短，但所获得的结果与实际有差异，为了减少差异，实验处理数越多越好，至少 5 个处理。

变温法又分人工变温法和自然变温法。

人工变温法：在人工气候室内模拟自然界气温的季节和昼夜变化饲养昆虫，以获得多组不同日平均温度下的发育历期；或在温箱内饲养，作人工级跳式变温处理，如将供试昆虫每天经过 6~10 小时较高的温度，14~18 小时较低的温度，用加权平均法求得日平均温度，获得多组在不同日平均温度下的发育历期。

自然变温法：不需恒温设备，将供试昆虫分期分批在自然条件下饲养，利用自然界季节性和昼夜的温度变化，获得在不同日平均温度下的发育历期，温度组合最好在 10 组或以上。这种方法要求饲养温度（或季节）差异越大越好，最好与昆虫实际发生的季节相吻合。此法简便易行，所获得的结果比较符合实际，但实验所需时间较长。

（2）有效积温的法则的应用

有效积温法则主要可应用于以下方面。

①推算昆虫的发育始点（C）和有效积温（K）

采用最小二乘法得经验公式：

$$C = \frac{\Sigma V^2 \Sigma T - \Sigma V \Sigma VT}{n\Sigma V^2 - (\Sigma V)^2}$$

$$K = \frac{n\Sigma VT - \Sigma V \Sigma T}{n\Sigma V^2 - (\Sigma V)^2}$$

n 为试验的处理数，一般为 5 个处理，处理数越多，计算出来的发育始点（C）和有效积温（K）越接近理论值。

②估测昆虫在某一地区发生的世代数

设某地对某虫一年可提供的有效积温（$K_{年}$），昆虫完成一代的有效积温（$K_{世}$），则：世代数（D）= $K_{年}/K_{世}$。$K_{年}$通过气象资料获得。

如，已知山东省泰安地区 1~12 月份的月平均温度依次为-1.8、-0.4、-6.1、14.6、20.0、25.4、26.4、26.3、20.4、14.2、6.43 和 0.8℃，并已知小地老虎完成一代的发育始点（C）为 11.84℃、有效积温（K）为 504.47 日度。试问小地老虎在该地区一年可发生几代?

$K_{年}$=30(14.6-11.84)+31(20.0-11.84)+30(25.4-11.84)+31(26.4-11.84)+31(26.3-11.84)+30(20.4-11.84)+31(14.2-11.84)=1980.7 日度

代数（D）= $K_{年}/K_{世}$=1980.7/504.47=3.926，即一年可以发生 4 代。

③预测昆虫的发生期

如 7 月 l0 日调查，正是深点食螨瓢虫的产卵盛期，7 月中旬气象预报平均气温为 28℃，试预测其第 l 龄幼虫盛期？已知深点食螨瓢虫卵的发育始点为 15.46℃，完成卵期要求的有效温为 58.04 日度。

∵K＝N（T-C）

∴N= K/(T-C)

即 N＝58.06 / (28-l 5.46)＝4.6（天），故 7 月 15 日为其第 1 龄幼虫发生盛期。

④控制昆虫的发育进度

在利用天敌昆虫进行害虫防治时，天敌昆虫往往通过人工饲养来获得充足的数量，足量的天敌往往在其休眠或滞育或抗逆力强的虫态保存在冷库中，以便于在害虫的发生期适时释放，发挥防虫效果。

如松毛虫赤眼蜂全代的发育起点温度为 10.34℃，有效积温为 161.36 日度，现需要 20 天后放蜂，试问自当日起在何种温度下饲养，才能不误放蜂日期要求？

∵K＝N（T—C）

∴T= K/ N+C=161.36/20+10.34=18.4℃

即需在 18.4℃下饲养，即可满足放蜂的要求。

⑤预测昆虫在地理上分布的界限

根据 $K_{年}$与 $K_{世}$，还可以预测昆虫的地理发布的北界。如果某地的全年有效积温（$K_{年}$）低于昆虫完成一代的有效积温（$K_{世}$），即 $K_{年}<K_{世}$，D＜1，意味着在该地全年有效积温总和不能满足该虫完成一个世代的积温，即该虫在该地 1 年内不能完成一代，说明该地没有该虫的分布。这种界限分布主要适合一年发生一代或多代的昆虫，对于多年发生一代的昆虫不适合；预测昆虫地理分布的界限主要是预测北界，因为越往南年积温越高。

⑥利用于选择和引进天敌

选择和引进天敌昆虫时，应考虑其与所控制害虫的发育始点相一致，如果天敌和害虫的发育起点差异较大，就会导致两种昆虫发育速度在时间上的不一致，而达不到控制害虫的目的，故引进和利用这种天敌时，应人工饲养释放才能收到控害效果。

如吹绵蚧的发育起点为 0℃，而其天敌澳洲瓢虫为 9℃，因此吹绵蚧在低温下能发育，而澳洲瓢虫则不能，由于这两种昆虫在生活史上有着季节性的差异，需人工控制饲养才能达到效果。

（3）有效积温法则的局限性

有效积温法则在应用上还有其局限性，主要是：

①一年严格发生 1 代的专性滞育的昆虫、多年发生 1 代的昆虫和具有定向迁飞习性而在本地不能越冬的昆虫，利用有效积温法则推测其一年发生代数则无意义。

②一些有效积温的材料是在室内恒温无其他因素影响下取得的，而实际上昆虫是在自然界的变温下和多因素交互影响下生长发育的。在定温和自然变温下，昆虫的发育速度有所不同；温度虽然是影响昆虫发育速度的主要因素，但湿度、食料等也有一定的影响。故在应用时，应全面分析，注意修正。

③昆虫的不同地理种群的发育始点不完全相同，如二化螟卵、幼虫和蛹的发育始点在我国长沙测定分别为 9.9、14.8 和 10.9℃，而在日本测定分别为 10~12℃、l0~12℃和 10.0℃。

④昆虫栖息场所的小气候温度与百叶箱测得的大气温度有所差异，应找出它们的相关性，测报时予以修正。

（四）高温和低温对昆虫的影响

高温和低温对昆虫的存活影响很大，是昆虫种群数量变动的重要环境因素之一。

1、高温与耐热

（1）高温对昆虫的影响

高温可以抑制昆虫的发育，使其体重减轻，死亡率增加，而且还有一定的后遗作用，特别是对其成虫的影响，或引起发育不全，体小，翅不能正常展开；或性腺发育受到抑制，不孕卵数量增多等。当昆虫进入高温致死温区内时，经较短的时间即将死亡。

多数昆虫在 39~54℃下都将死亡，但昆虫因种类和生活环境而致死高温有所不同。如生活在温泉中的水蝇科幼虫能忍受 55~65℃的高温；粘虫不耐热，其初孵幼虫在 35℃下即全部死

亡，在 30℃时死亡率达 44％。此外，同种昆虫不同发育阶段的忍耐能力也不相同。

（2）高温致死的原因

高温对昆虫的致死原因主要有：

①温度升高引起体内水分过量蒸发而使昆虫死亡。但在自然界这一情况是比较复杂的，昆虫致死除受高温强度、持续时间、取食方式（如刺吸液体食物的昆虫不易致死）、体壁保水机制等影响外、与环境湿度密切相关。

②高温使虫体内蛋白质凝固、变性而致死。蛋白质凝结温度的高低均含水量有关，蛋白质含水量多时。凝结温度低；含水量少时，凝结温度高。

③在不太高的温度下，高温能破坏细胞的线粒体；抑制酶、激素的活性；高温在一定程度上力口速了各生理过程的个协调。如不能供应足够的氧气，不能排泄更多的代谢产物而引起中毒，以及造成神经系统的麻痹等。

2、低温与耐寒

（1）低温对昆虫的影响

昆虫在发育起点温度下，随着温度的降低，其生长发育减慢至停止，代谢水平下降而进入麻痹状态（有的昆虫进入休眠或滞育）。当温度继续下降，体液冰冻结晶，原生质脱水变性、机械损伤和生理结构（包括细胞膜）严重损伤等而引起死亡。

昆虫的耐寒力较耐热力较强，即昆虫忍受低温强度和持续时间的能力相对较强。这主要是昆虫的体液内含有大量糖、脂肪、蛋白质等化学物质，与原生质形成—定的有机结构，使其体液可以忍受 0℃以下的一定低温而不结冰，这一现象称为过冷却现象。

不同昆虫种类、同种昆虫的不同发育阶段、体内生理状态、生活条件（不同季节）、降温的速度等，都可影响昆虫过冷却点的高低，如昆虫体内脂肪、糖类的累积和游离水的减少及集合水的增加，都可使结冰点和过冷却点的温度降低而增强耐寒性。所以，昆虫过冷却点的高低是其耐寒力的重要标志。

俄国物理学家巴赫梅捷夫 1898 年利用热电偶法，在-20℃的环境温度下，测量大戟天蛾蛹的体温变化和体液结冰温度，并于 1907 年创立了“过冷却理论”（supercooling theory），即“复苏现象”（anabiosis）理论。他发现当体温下降到 0℃时（N_0），昆虫体液并不结冰；当体温下降至 T1 时，其体温突然上升（此时体液开始结冰而放出凝固热），但体温只能暂短地上升至接近 0℃（N_2），随即下降，体液并开始结冰，体温降至 T_2（与 T_1 为同一温度）时，昆虫死亡。N_2 表示体液开始结冰，称为体液结冰点；T_1 称为过冷却点（supercoo1ing piont）或临界点；T_2 称为死亡点。在 N_1～N_2 温度范围内，体液处于过冷却阶段；在 N_2～T_2 温度范围内，体液进入结冰阶段，其中在 0～T_2 温度范围内，昆虫处于冷昏迷状态（假死状态），一般当环境恢复正常，昆虫可复苏而恢复正常；但体温降低至 T_2 温度以下时，昆虫—般不能再复苏而死。

（2）低温对昆虫致死的原因

低温对昆虫的致死原因，因昆虫种类和低温强度、持续时间而不同。一般有两种情况.

①在发育起点温度下不太低的低温内，昆虫体内生理代谢减弱，但各种代谢下降的速度不一致而造成生理失调，致使昆虫养分消耗较大，体质虚弱，在较长时间内不能恢复正常而死亡。如蜜蜂在 l～8℃下，因低温影响其糖的代谢和消化器官的吸收而死亡；杂拟谷盗在 7℃以下几星期内逐渐死亡。

②在发育起点温度下很低的温度内，昆虫致死的原因主要是体液结冰，引起原生质脱水，造成原生质和质膜的质壁分离，破坏组织和细胞膜的生理结构等。

（五）温度对昆虫繁殖的影响

昆虫繁殖也要求一定的适温范围，但该范围较生长发育的适温范围为窄，一般接近于昆虫生长发育的最适温度范围。在此范围内，昆虫的繁殖力随温度的升高而增强。如小地老虎成虫产卵的适宜温度为15～22℃，当平均温度高于26℃时，其交配率下降22.3％～50％；当平均温度达30℃时，成虫不能产卵。

昆虫的成虫在较低的温度下虽能生存，寿命也较长，但其性腺不能发育成熟，不能交配产卵，或产卵极少而多为不孕卵；在过高温度下，成虫寿命短，特别是雄虫精子不易发育形成，或失去活力，也影响交配行为，而引起雌虫产下的卵多为未受精卵。

二、湿度和降水对昆虫的影响

湿度问题即水的问题。水分是昆虫维持生命活动的介质，如消化作用的进行，营养物质的运输，废物的排出，以及体温的调节等都与水分直接相关；同时水也是影响昆虫种群数量动态的重要环境因素。

（一）昆虫获取和散失水分的方式

一般情况下，虫体的含水量占体重的50%左右。

1、昆虫获取水分的途径

①从食物或饮水中获取水分：这是昆虫主要的取水方式，一般取食含水量多的食物，虫体含水量也较高；取食含水量较少的食物，虫体含水量也较低。蜜蜂须经常饮水。

②利用代谢水：从自身生物氧化过程中获得水分，例如一些沙漠昆虫。

③通过体壁渗透吸收附在上面的水分。

2、昆虫散失水分的方式

①消化、排泄系统的失水：与虫粪一齐排出体外。

②呼吸系统的失水：气管壁水分蒸发量特别大。

③通过体壁失水:一般是在体壁受损伤的情况下。

（二）湿度对昆虫的影响

1、湿度的影响特点

不同种类的昆虫和同种昆虫的不同发育阶段，都有其一定的适湿范围，高湿或低温对其生长发育，特别是对其繁殖和存活影响较大。同时，湿度和降水还可通过天敌和食物间接地对昆虫发生影响。

湿度对昆虫发育速度的影响远不如温度明显，主要是因为其血液有一定的调节代谢水的能力和在其发育期间食物含水量充足，所以只有在湿度过高或过低而且持续一定时间，其影响才比较明显。

2、湿度对昆虫的影响

（1）对产卵、孵化、脱皮、羽化和展翅等的影响

这主要是因为偏低的湿度使虫体水分消耗较多，血液中的水还要补充组织代谢对水的要求，在虫体内不能形成足够的液压，从而对昆虫的产卵、孵化、脱皮、羽化和展翅等发生不利的影响。

如东亚飞蝗卵在30℃时，土壤含水量在15％～18％范围内发育正常，但土壤含水量下降至4％时，不仅孵化率低，而且孵化时间大大延迟。

（2）对生殖的影响

湿度对昆虫的繁殖影响显著。昆虫生长发育一般在 70%~90%的相对湿度条件下均可正常生长。但湿度对昆虫繁殖的影响较大，只有在较高的湿度条件下，昆虫的繁殖量较大。

如粘虫成虫在16～30℃范围内，湿度愈大，产卵愈多；当温度为 25℃时，在相对湿度 90％时的产卵量比在相对湿度 60％以下的产卵量约增加 1 倍。米象虽耐干旱，但须在相对湿度 60％以上才能产卵，其产卵量随湿度的增高而增多。

干旱主要影响成虫的交配行为和使其寿命缩短，如粘虫、稻纵卷叶螟等在相对湿度低于 60％～80％时，交配率很低。但干旱可使蚜虫、叶螨的寄主植物体内水解酶增加，促使其可溶性糖类浓度提高，有利于蚜、蜗的营养代谢，使之大量繁殖，造成大发生。

（3）对存活的影响

湿度对昆虫存活的影响也很显著，一般在较高的湿度条件下，昆虫卵的孵化率较高。如粘虫卵在 23℃下，相对湿度为 18％、50％、75％、80％和 95％时，其孵化率分别为 0％、20％、60％、76.7％和 76.73％，表明粘虫卵在适温范围内，其孵化率随着湿度的增加而提高。

（4）对种群数量动态的影响

降雨持续日期、次数以及降雨量的大小，对昆虫种类数量动态的影响更为密切。降雨对于与土壤直接有关的昆虫往往有很大的影响。如春季 3、4 月间适当降雨，对促进小麦吸浆虫休眠幼虫出土有利，常为当年发生危害程度的决定因素。特别是暴雨对一些小型昆虫（如蚜、螨类等）和一些昆虫卵（如棉铃虫等）有机械冲刷和粘着于土表的作用，造成死亡，可导致其种群密度的下降。

（三）昆虫对环境湿度要求特点

1、土栖性昆虫或生活于土中的虫期

如果相对湿度低于 100%，由于水分散失而体重下降，甚至由于失水而死亡或虫卵干缩。如金龟幼虫、叩甲幼虫、一些土中化蛹的夜蛾蛹、蝗虫的卵等。

2、水生昆虫

水生昆虫可以通过体壁吸收水分，当离开水面时容易失水死亡 ，如蜻蜓的稚虫、蚊子的幼虫等。

3、钻蛀于浆果内、茎内的昆虫

在钻蛀生活的虫期，同样适于 100%的相对湿度。如三化螟的蛹，在 100%湿度下蛹期会缩短。

4、裸露生活在植物上的昆虫或虫期

一般湿度越高发育历期越短，但还要考虑环境温度和最适度的问题。如亚洲飞蝗，30~35℃条件下，相对湿度 35%时不能完成发育；45%时发育历期 36~43 天；70%时发育期为 32~37 天，且成活率较高；100%时发育期 25~31 天，但成活率较低。

三、光对昆虫的影响

在自然界，光和热是太阳辐射到地球上的两种热能状态。昆虫可以从太阳的辐射热中直接吸收热能。植物通过光合作用制造养分，供给植食性昆虫食物，昆虫也可从太阳辐射热中，间接获得能量。所以光是生态系统中能的主要来源。此外，光的性质、强度和光周期对昆虫的趋性、滞育、行为等也有重要的影响。

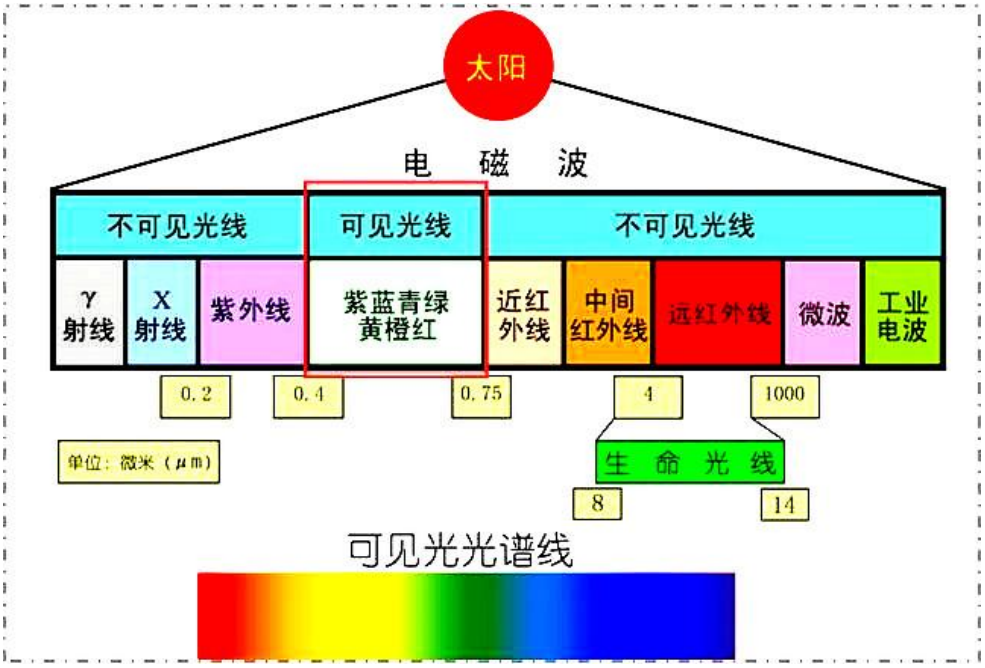
（一）光的性质

光的性质即光的波长，昆虫可见光波的范围与人不同。一般人眼可见光（对于可见光的范围没有一个明确的界限）波长在 380~760nm 之间，对红色最为敏感，对紫外光和红外光均不可

见；昆虫可见波长范围在 250~700nm 之间，对紫外光敏感，而对红外光不可见。如蜜蜂可见波长范围为 297～650nm；果蝇甚至可见 257nm 的波长。

知识拓展——光的波长

电磁波包括的范围很广，如无线电波、红外线、可见光、紫外线、X 射线、γ 射线、r 射线等，电磁波在真空中的传播速度约为每秒 30 万公里。依照波长的长短以及波源的不同，电磁波可大致分为：不可见光线、可见光线，具体如下图。



可见光是电磁波谱中人眼可以感知的部分，可见光谱没有精确的范围;一般人的眼睛可以感知的电磁波的波长在 400~760nm 之间，但还有一些人能够感知到波长大约在 380~780nm 之间的电磁波。

正常视力的人眼对波长约为 555nm 的电磁波最为敏感，这种电磁波处于光学频谱的绿光区域。人眼可以看见的光的范围受大气层影响。大气层对于大部分的电磁辐射来讲都是不透明的，只有可见光波段和其他少数如无线电通讯波段等例外。最近的一项研究发现，可见光也有可能“透视”肉身。

可见光辐射一般指太阳辐射光谱中 0.38~0.76 微米波谱段的辐射，由紫、蓝、青、绿、黄、橙、红等七色光组成。是绿色植物进行光合作用所必须的和有效的太阳辐射能。到达地表面上的可见光辐射随大气浑浊度、太阳高度、云量和天气状况而变化。可见光辐射约占总辐射的 45~50%。

可见光的光谱

颜色	波长	频率
红色	约625—740 nm	约480—405 THz
橙色	约590—625 nm	约510—480 THz
黄色	约565—590 nm	约530—510 THz
绿色	约500—565 nm	约600—530 THz
蓝色	约485—500 nm	约620—600 THz
靛色	约440—485 nm	约680—620 THz
紫色	约380—440 nm	约790—680 THz

昆虫的趋光性与光的波长关系密切。

许多昆虫都具有不同程度的趋光性，并对光的波长具有选择性。一些夜间活动的昆虫对紫外光最敏感，如棉铃虫和烟青虫分别对光波 330nm 和 365nm 趋性为强。测报上使用的黑光灯波长在 360～400nm 之间，比白炽灯诱集昆虫的数量多、范围广。黑光灯结合白炽灯或高压萤火灯（高压汞灯）诱集昆虫的效果更好。

蚜虫对粉红色有正趋性，对银白色、黑色有负趋性，故可利用银灰色塑料薄膜等隔行铺于烟苗、蔬菜等行间，忌避防治蚜虫为害。黄色对蚜虫的飞行活动有突然抑制作用，类似某些物理刺激而引起昆虫的假死性，据此可利用“黄皿诱蚜”进行测报和“黄板诱蚜”进行防治。

（二）光的强度

光的强度也就是光亮度或光照度。光强度的单位常用勒克斯（Lux 或 lx，即米烛光）表示。1Lux 就是指 1 个国际烛光在 1m 距离处的亮度。

光强度主要影响昆虫昼夜的活动和行为，如交配、产卵、取食、栖息等。

按照昆虫生活与光强度的关系（其中温度也有一定的影响），可以把昆虫分为：白昼活动（如蝶类、蝇类、蚜虫等）、夜间活动（如夜蛾科、螟蛾科及多数金龟科昆虫等）、黄昏活动（弱光活动，如小麦吸浆虫、蚊等）和昼夜活动（如某些天蛾科、大蚕蛾科、蚕蛾科等昆虫）4 类。

上述 4 类昆虫在活动期内，由于光强度的强弱，各自的活动情况也不尽相同。

如小麦吸浆虫主要在暗（弱）光下（小于 1Lux）活动；蚊多在 0.5～1.5Lux 下活动，强光和完全黑暗的条件下活动较少。夜间活动的一些蛾类，多自傍晚起开始交配、产卵，暗光是产卵的必要条件。不少蛾类在黑夜扑灯最多，有云的月夜次之，强月光下最少。松毛虫幼虫主要在白昼取食，每小时约取食 17.7min，而夜晚只取食 4.2min；而柞蚕幼虫白昼与夜晚取食的时间相似，前者每小时约取食 24.5min，后者约 23.2min。蚜虫有翅蚜在黑暗中不起飞，每天上午和下午出现两次起飞高峰，中午光强度超过 10 000Lx 时，对其起飞有抑制作用；在无风的情况下，光源对蚜虫的迁飞有一定的导向作用。

光强度与昆虫活动的关系，不仅因虫种而异，而且同种昆虫的不同发育阶段也有所不同。如家蚕成虫主要在白天交配，但在暗光下产卵最多，强光有抑制产卵的作用；其幼虫则昼夜均可取食。

（三）光周期

自然界的光照有年和日的周期变化，即有光周期的日变化和年变化（季节变化）。

光周期以每日光照时数为单位，主要对昆虫的生活节律起着一种信息反应。昆虫对生活环境光周期变化节律的适应所产生的各种反应，称为光周期反应（photoper indical reaction），或光周期现象（photoperiodism）。许多昆虫的地理分布、形态特征、年生活史、滞育特性、行为以及蚜虫的季节性多型现象等，都与光周期的变化有着密切的关系。

光周期的变化是诱导昆虫滞育的主要环境因素。对昆虫体内色素的变化也产生影响，如菜粉蝶蛹在长日照下呈绿色，在短日照下则呈褐色。光周期对一些迁飞性昆虫行为有影响，如夏季长日照和高温引起稻纵卷叶螟向北迁飞，秋季短日照和低温引起其向南迁飞。

光周期对蚜虫季节性多型起着重要作用，如豌豆蚜若蚜在短日照（每日 8 小时日照）、温度 20℃时，产生有性蚜繁殖后代；而在长日照（每日 16 小时日照）、温度 25～26℃或 29～30℃时，产生无性蚜繁殖后代。棉蚜在短日照结合低温、食物不适宜的条件下，不仅导致产生有翅型，而且产生有性蚜，交配产卵越冬。

四、风对昆虫的影响

（一）风对昆虫的间接影响

风与蒸发量的关系密切，从而对湿度产生影响；蒸发量大又会引起温度的下降，因此，风可通过影响环境温湿度进而影响昆虫体内水分含量和体温高低，从而影响生长发育和繁殖。

（二）风对昆虫的直接影响

1、主要影响昆虫的扩散和迁移

风对昆虫扩散和迁移的作用是明显的，许多昆虫，尤其是小型昆虫和不善飞行的昆虫，均可借助风力进行传播，如一些蚊、蝇类可被风带到 25~1680km 以外；蚜虫可借风迁移 1220~1440km 的距离；一些无翅昆虫，可攀附于枯枝落叶上随上升气流而到达高空传播到远方。

风加速了昆虫了传播，从而也加大了昆虫的分布范围。

2、影响个别昆虫的形态

在强风的长期作用下，昆虫会通过改变形态以适应环境。如达尔文描述：在太平洋一些小岛上的昆虫形态上发生了变化，一般表现在翅的退化或翅特别发达，这样可以保证不被风吹到海里。

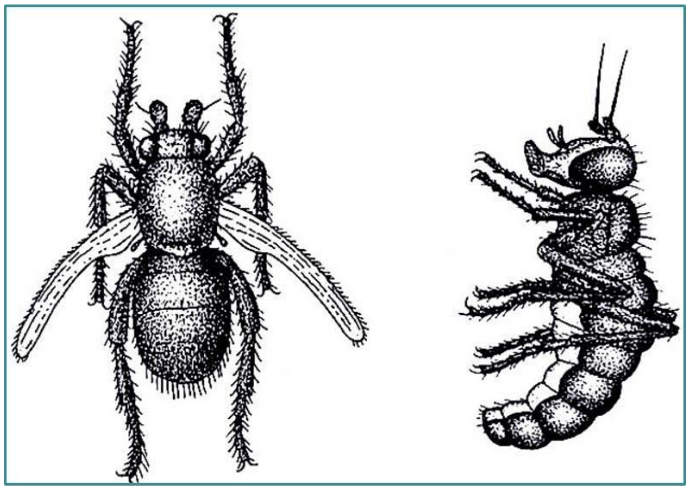


图 风对昆虫形态的影响-克格伦岛上翅不发达的蝇（仿 Veselov）

3、引起昆虫的死亡

暴风雨不但影响昆虫的活动，还常常引起昆虫的死亡。特别是华南及沿海地区的台风对昆

虫死亡的影响尤为突出。

第三节 土壤因子对昆虫的影响

土壤与昆虫的关系十分密切，它即能通过生长的植物对昆虫发生间接的影响，又是一些昆虫生活的场所。有的昆虫终生生活在土壤中，或仅个别发育阶段或时期在土外生活和活动，如蝼蛄、金针虫、蛴螬、地蛆等，农业上称为地下害虫；一些害虫则仅在土中化蛹，其他的虫期均生活在土壤外，如粘虫；还有许多昆虫则只是以某一虫期潜伏在土壤中越夏和越冬。

土壤与地上环境有很大的不同。它是一个由固体、液体、气体三种物态组成的复杂体系，形成了土壤的特定温湿度、通气状况、物理的和化学的特征。

课程思政——耕地保护

土地资源指可供农、林、牧业或其它各利用的土地，是人类生存的基本资料和劳动对象。中国国土辽阔，土地资源总量丰富，而且土地利用类型齐全，这为中国因地制宜全面发展农、林、牧、副、渔业生产提供了有利条件，但是中国人均土地资源占有量小，而且各类土地所占的比例不尽合理，主要是耕地、林地少、难利用土地多，后备土地资源不足，特别是人与耕地的矛盾尤为突出。

中国耕地面积居世界第 4 位，林地居第 8 位，草地居第 2 位，但人均占有量很低。世界人均耕地 0.37 公顷，中国人均仅 0.1 公顷，人均草地世界平均为 0.76 公顷，中国为 0.35 公顷。发达国家 1 公顷耕地负担 1.8 人，发展中国家负担 4 人，中国则需负担 8 人，其压力之大可见一斑；另外中国耕地还有一部分土地质量较差。在现有耕地中，涝洼地占 4.0%，盐碱地占 6.7%，水土流失地占 6.7%，红壤低产地占 12%，次生潜育性水稻土为 6.7%，各类低产地合计 5.4 亿亩。尽管中国已解决了世界 1/5 人口的温饱问题，但也应注意到，中国非农业用地逐年增加，人均耕地将逐年减少，土地的人口压力将愈来愈大。

耕地保护的重要意义在于以下 4 个方面。

1、耕地保护关系到国家粮食安全。国以民为本，民以食为天，土为粮之母。耕地是粮食安全的载体。13 亿人口的吃饭问题，始终是我国一件头等重要的大事，保证国家粮食安全，最根本的是保护耕地。

2、耕地保护事关经济社会可持续发展。经济社会的可持续发展，农业是基础，粮食是关键。土地作为一种自然资源，具有不可移动性、地域性、整体性、有限性特征，耕地遭污染和破坏，具有一定的不可逆性。因此，通过严格耕地保护，保证对耕地的永续利用，有利于促进社会经济的可持续发展。

3、耕地保护事关社会和谐稳定。实践证明，耕地得到有效保护，稳固粮食生产，在保障人民生活、保持社会和谐稳定方面发挥了重要作用。粮食安全如果出现问题，就是全局性的问题，就会影响经济平稳健康发展和社会和谐稳定。

4、耕地保护对生态环境保护具有重要作用。“人、山、水、林、田、湖”是一个生命共同体，作为耕地的“田”本身也是一个生态系统，耕地保护必须以保护和改善生态环境、防止水土流失等为前提，保护耕地就是保护生态环境。

我们植保工作者，在指导用药上，要注意各类药剂对土壤质量的影响，为耕地保护尽责尽力。

一、土壤温、湿度对昆虫的影响

和大气温湿度一样，土壤温湿度也可以影响昆虫的生存，生长发育和繁殖力。现主要阐述土壤内温湿度变化的特点及其对土壤昆虫活动的影响。

（一）土壤温度对昆虫的影响

1、土壤温度的变化特点

土壤温度来源于太阳辐射热和土壤中有机质腐烂产生的热。但前者是主要的来源，所以土表温度在白天受太阳辐射而增高，热由外向内传导，夜间则表层温度冷却轻快，热由内向外发散。因此土表层的温度昼夜变化很大，甚至超过气温的变化。但愈往土壤深层则温度变化愈小，在地面向下 1m 深处，昼夜几乎没有什么温差。土壤温度在一年内的变化也是表层大于深层。土壤类型、物理性质以及土表植被情况，都会影响土温的高低。

2、土壤温度对昆虫活动的影响

土栖昆虫在土壤中的活动，常常随着土层温度的变化而呈现出垂直方向的变化。秋季土壤表层温度随气温下降而降低时，昆虫向土壤下层移动，气温愈低，潜伏愈深；春季天气渐暖，土表温度也逐渐回升，昆虫则逐渐向上层移动。如沟金针虫，在秋末表层土温 1.5℃时，即潜到 27～23cm 土层处越冬，翌年初春土壤温度回升至 6～7℃时，才开始上升活动和为害。

了解土壤温度的变化和土栖昆虫垂直活动规律，在防治上具有较重要的意义。

（二）土壤湿度对昆虫的影响

1、土壤湿度的变化特点

土壤湿度包括土壤水分和土壤空隙内的空气湿度，这主要取决于降水量和灌溉。土壤空气中的湿度，除表土层外，一般总是处于饱和状态，因此土栖昆虫不会因土壤湿度过低而死亡。许多昆虫的不活动虫期，如卵和蛹期常以土壤作为栖境，避免了大气干燥对它不利的影响。

2、土壤湿度对昆虫的影响

（1）土壤温度影响着土栖昆虫的分布

如细胸金针虫和小地老虎多发生于土壤湿度大的地方或低洼地；而沟金针虫多发生于旱地高原。

（2）土壤含水量影响着地下害虫的活动

土壤含水量与地下害虫的活动为害有密切关系。如沟金针虫在春季干旱年份，虽然土温已适于活动，由于表土层缺水，影响了幼虫的上升。另一方面，土壤水分过多，则不利于地下害虫的生活，如及时灌水，可使金针虫下移，起到暂时防虫保苗的作用。如果实行水旱轮作，使田里有一个长期的淹水条件，可以显著减少旱作阶段的地下害虫。

（3）土壤含水量影响着土中过冬昆虫的出土数量和时间

在土壤过冬的昆虫，其出土的数量和时间受土壤含水量的影响十分明显。如小麦红吸浆虫幼虫在 3、4 月间遇到土壤水份不足时，就停止化蛹，继续滞育，土壤长期干燥，甚至可滞育几年。

（4）土壤含水量影响着土内产卵昆虫的产卵情况

在土壤内产卵的昆虫，产卵时对土壤含水量也有一定要求。如东亚飞煌产卵的适宜含水量，砂土为 10％～20％，壤土为 15％～18％，粘土为 18％～20％。

（5）土壤湿度影响着土壤昆虫的罹病情况

土壤湿度过大，往往使土壤昆虫易于罹病死亡。

二、土壤理化性质对昆虫的影响

土壤理化性质主要包括土壤成分、通气性、团粒结构、土壤的酸碱度、含盐量等，对昆虫的种类和数量都有很大的影响。

（一）土壤质地对昆虫的影响

土壤的质地和结构与地下害虫的分布和活动关系密切。如华北蝼蛄主要分布在淮河以北的

砂壤，土地区，而东方蝼蛄则主要分布在土壤较粘重的地区。对体型较大的金龟幼，疏松的砂土和壤土对其活动有利。蝼蛄喜欢生活在含砂质较多而较湿润的土壤中，尤其是经过耕犁、施有厩肥的松软土壤内；而在粘性大而坚实的土壤中发生很少。但有些昆虫，如黄守瓜则喜欢生活在粘土内。其在粘土中的化蛹率和羽化率都较高。

（二）土壤酸碱度对昆虫的影响

土壤的酸碱度对一些昆虫的生活影响也很大。如沟金针虫喜欢在酸性缺钙的土壤中生活，而细胸金针虫则喜欢生活在带碱性的土壤中。小麦红吸浆虫的幼虫多在 pH7～11 的土壤中生活，在 pH3～6 的土壤中则不能存活，故主要发生在偏碱性的土壤中。葱蝇喜欢在强酸性土壤中产卵，单雌产卵量为 126 粒，而在中性和碱性土壤中，产卵量分别为 78 粒和 24 粒。

（三）土壤含盐量对昆虫的影响

土壤含盐量是影响东亚飞蝗发生的重要因素。如土壤含盐量在 0.25％以下时，雌蝗产卵选择不明显；在 0.3％～0.5％时，产卵选择性逐渐明显；在 0.6％时，选择性很明显，仅达 9％；含盐量达 0.8％以上的土壤不适宜飞蝗产卵和卵的成活；当表土含盐量高达 2％以上时，常构成寸草不生的光板地，飞蝗极少在这类地区产卵。

三、土壤有机物与昆虫的关系

1、施肥对土栖昆虫密度的影响

生活在土壤内的昆虫，有的以植物的根系为食料，有的以土壤中的腐植质为食料。所以在施肥的土壤中，昆虫密度比没有施肥的为多，特别是施以有机肥料的更多。

2、土栖昆虫对土壤肥力的影响

一些腐食性昆虫在其牛命活动过程中，将一部分有机物转化为可以被植物利用的可给态化合物，这对土壤肥力的形成起着一定的作用。

土栖昆虫在土壤中的活动，增加了土壤的隙度，使土壤微生物的好气性过程加强，更有利于有机物的分解。

有些土栖昆虫的消化道内存有大量的土壤微生物和共生微生物，它的的粪便就为土壤积累了腐植质，从而使土壤肥力得以提高。

土栖螨类和线虫对土壤腐植质的积累也有很大的作用。所以在防治地下害虫和一些根病时，应避免盲目灌施农药，以减少对有益的土栖动物和微生物的杀伤，防止恶化土壤环境和降低土壤肥力。

第四节 生物因素对昆虫的影响

生物因素是指环境中的所有生物由于其生命活动，而对某种生物（某种昆虫）所产生的直接和间接影响，以及该种生物（昆虫）个体间的相互影响。这些影响主要表现在营养联系上，如种间竞争、种内竞争及共生、共栖等。其中食物和天敌是生物因素中的两个最为重要的因素。

一、生物因素对昆虫影响的特点

生物因素对昆虫的生长发育、繁殖、存活、行为等关系密切，制约着昆虫种群的数量动态。与非生物因素相较，生物因素对昆虫的影响有以下特点。

1、非全体性

非生物因素对昆虫的影响是比较均匀的，如温度、湿度、降水等对昆虫种群中各个个体的影响是基本—致的，其中虽然可能与某些个体所处的微气候环境不同而有某些差异，但这种差异相对说来是不明显的。生物因素在一般情况下，只影响昆虫的某些个体。如在同一生境内，昆虫获得食料的个体是不均衡的；只有在极个别的情况下，昆虫种群的全部个体才能被其天敌

所捕食或寄生。

2、密度制约性

非生物因素对昆虫的影响与昆虫种群个体数量无关。但生物因素对昆虫影响的程度，则与昆虫种群个体数量关系密切。如在一定空间范围内，寄主愈多，昆虫愈容易找到食物，既种间竞争小；特别是昆虫天敌受昆虫种群数量多少的影响很大。所以，非生物因素也称为非密度制约因素，生物因素也称为密度制约因素。

3、相互性

非生物因素一般只是单方面对昆虫发生影响，而生物因素对昆虫的影响则是相互之间。如某种昆虫的天敌数量增多，其种群数量即将随之下降；昆虫种群数量下降，势必造成其天敌的食物不足，天敌数量也随之下降，而又导致该种昆虫种群数量的增多。

4、不等性

非生物因素的作用可以遍及整个生物群落的各个物种，影响相当稳定；生物因素的相互关系只涉及与其密切相关的物质或种群，而对整个生物群落发生的影响程度不一。

5、生物因素受非生物因素影响

生物因素对某种昆虫来讲虽是一种环境因素，但它又受非生物因素的影响，即非生物因素可以通过生物因素对某种昆虫产生间接的影响。

二、食物因素对昆虫的影响

食物是一种营养性环境因素，食物的质量和数量影响昆虫的分布、生长、发育、存活和繁殖，从而影响种群密度。昆虫对食物的适应，可引起食性分化和种型分化。食物联系是表达生物种间关系的基础。

课程思政——粮食安全

国以民为本，民以食为天。粮食是食品，也是特殊的商品，是关系国计民生的其他物质都替代不了的重要物质，是经济发展和政治稳定的重要物质保证。因此，粮食安全尤为重要，任何时候都要狠抓粮食安全。

中国人口占世界的近 1/5，粮食产量约占世界的 1/4。中国依靠自己的力量端牢自己的饭碗，实现了由“吃不饱”到“吃得饱”，并且“吃得好”的历史性转变。这既是中国人民自己发展取得的伟大成就，也是为世界粮食安全作出的重大贡献。

党的十八大以来，党中央把粮食安全作为治国理政的头等大事，提出了“确保谷物基本自给、口粮绝对安全”的新粮食安全观，确立了以我为主、立足国内、确保产能、适度进口、科技支撑的国家粮食安全战略，走出了一条中国特色粮食安全之路。

（1）我国粮食产量高、库存充足。2004 年以来，我国粮食生产实现了“连年丰”。粮食总产量 2015 年以来稳定在 6.5 亿吨以上，口粮实现完全自给，谷物自给率一直保持在 95%以上。2018 年以来全国共有标准粮食仓房仓容 6.7 亿吨，库存充足。

（2）我国粮食市场供应稳、粮食价格稳。与近年国际市场粮价几次“过山车”式的大幅波动相比，我国粮价总体保持平稳，在合理区间内小幅波动。

（3）我国粮食保障能力、调控能力不断增强。包括“粮食安全省长责任制”的建立健全，进一步压实了维护国家粮食安全的责任，形成了中央和地方共同负责、高效协同的局面。此外，宏观调控手段更为灵活，政策工具箱更加丰富，推动粮食收储制度改革、实施政府储备吞吐调节、大力发展粮食产业经济、统筹国内国际两个市场等。

展望未来，中国有条件、有能力、有信心依靠自身力量筑牢国家粮食安全防线。

粮食安全与我们大学生也息息相关，我们大学生作为中国的公民，尤其是我们学农、学植物保护的大学生，更应该为粮食安全做出自己的贡献：平时要注意节约粮食、爱惜粮食；学习上，认真学习专业知识，锻炼专业能力，提高专业本领，为将来的工作奠定基础；将来工作后，更应该用自己的专业为粮食安全保驾护航。

http://cn.chinadaily.com.cn/a/202204/11/WS6253eb97a3101c3ee7acfe77.html 习近平：只有攥紧中国种子，才能端稳中国饭碗

（一）食物对昆虫的影响特点

食物的质量和数量影响着昆虫的生长发育速度、繁殖量和存活率。当食物质量高、数量丰时，昆虫的生长发育速度快、繁殖量大、存活率高、自然死亡率低；反之，当食物质量低、数量歉时，昆虫的生长发育速度慢、繁殖量小、存活率低、自然死亡率高。

各种昆虫都有其适宜的食物。虽然杂食性和多食性的昆虫可取食多种食物，但它们仍都有各自的最嗜食的植物或动物种类。昆虫取食嗜食的食物，其发育、生长快，死亡率低，繁殖力高。

取食同一种植物的不同器官，对昆虫的发育历期、成活率、性比、繁殖力等都有明显的影响。如棉铃虫饲以棉花蕾铃和心叶，其生长发育状况表现出较明显的差异。

研究食性和食物因素对植食性昆虫的影响，在农业生产上有重要的意义。可以据此预测引进新的作物后，可能发生的害虫优势种类；可以据害虫的食性的最适范围，改进耕作制度和选用抗虫品种等，以创造不利于害虫的生存条件。

（二）植物的抗虫性

1、植物的抗虫性

植物抗虫性（Plant resistance to insect）是指同种植物在某种害虫为害较严重的情况下，某些品种或植株能避免受害、耐害、或虽受害而有补偿能力的特性，即指植物具有影响昆虫危害程度的遗传特性。

在田间与其它种植物或品种相比，受害轻或损失小的植物或品种称为抗虫性植物或抗虫性品种。针对某种害虫选育和种植抗虫性品种，是农业害虫综合防治中的一项重要措施。

2、植物的抗虫机制

植物抗虫性是害虫与寄主植物之间，在一定条件下相互作用的表现。就植物而言，其抗虫机制表现为不选择性、抗生性和耐害性 3 个方面，又称 “抗虫三机制”。

（1）不选择性

不选择性（nonpreference）是指植物使昆虫不趋向其上栖息、产卵或取食的—些特性。

如植物不具备引诱昆虫产卵或取食的化学物质或物理性状；或者植物具有拒避产卵或抗拒取食的特殊化学物质或物理性状；或者由于植物的物侯特性，使其某些生育期与昆虫产卵期或为害期不一致；或者由于植物的生长特性，所形成的小生态环境不适合昆虫的生存等，从而避免或减轻了害虫的为害。

（2）抗生性

抗生性（antibiosis）是指有些植物或品种含有对昆虫有毒的化学物质，或缺乏昆虫生长发育所必要的营养物质，或虽有营养物质而不能为昆虫所利用，或由于对昆虫产生不利的物理、机械作用等，而引起昆虫死亡率高、繁殖力低、生长发育延迟或不能完成发育的一些特性。

（3）耐害性

耐害性（to1erance）是指植物受害后，具有很强的增殖和补偿能力，而不致在产量上有显著的影响。如—些禾谷类作物品种受到蛀茎害虫为害时，虽被害茎枯死，但可分蘖补偿，减少损失。

植物的抗虫机制，是其对植食性昆虫在食物选择过程适应的结果。植物的抗虫机制，与昆虫选择食物的阶段一样，常互有交错，难以截然分开；抗虫三机制，有时在一种植物或品种上全部表现出来，有时只表现其一。

知识拓展——昆虫对植物的选择

昆虫对植物的选择可分为 4 个基本阶段：

（1）产卵的选择

昆虫与取食的植物对小生境条件的要求是一致的；或者取食的植物构成了昆虫选择的生境；取食植物的色泽和气味对成虫的刺激作用，引起昆虫趋近于这些植物产卵。

（2）取食的选择

植物表面的物理状态常常对昆虫是否开始取食起着重要的作用；植物组织的特殊化学物质和物理状态对是否继续取食起着重要的作用。

（3）营养的选择

昆虫取食后的营养效应对幼虫期的生长发育速度、变态、生殖力等方面都会发生影响，因而对种群的数量增减起着重要的作用。

（4）特殊物质的选择

不同种类植物的特殊物质，除对昆虫的行为反应起刺激作用外，还有一些特殊物质对一些昆虫是必需的。如合成激素的物质如果缺乏将对发育产生不利的影响；如果植物含有对该种昆虫的有毒物质，或在昆虫取食后植物产生有毒物质或其他机械反应，可能引起昆虫不取食甚至死亡。

三、天敌因素对昆虫的影响

昆虫在生长发育过程中，常由于其它生物的捕食或寄生而死亡，这些生物称为昆虫的天敌（natural enemies）。一种昆虫，每一虫期都可以遭受天敌的侵袭而引起大量的死亡，因此，天敌是抑制害虫种群数量的重要生态因子。

昆虫的大敌主要包括致病微生物、天敌昆虫和食虫动物 3 类，它们是影响昆虫种群数量变动的重要因素。

（一）致病微生物

致病微生物主要有细菌、真菌和病毒，但习惯上也将线虫、原生动物归于致病微生物，此外立克次体等对昆虫也有致病作用。

立克次氏体（Rickettsia）为革兰氏阴性菌，是一类专性寄生于真核细胞内的 G-原核生物，是介于细菌与病毒之间，而接近于细菌的一类原核生物。一般呈球状或杆状，是专性细胞内寄生物，主要寄生于节肢动物，有的会通过蚤、虱、蜱、螨传入人体、如斑疹伤寒、战壕热。1909 年，美国病理学家霍华德·泰勒·立克次（Howard Taylor Ricketts）（1871-1910 年）首次发现洛基山斑疹伤寒的独特病原体并被它夺取生命，故名立克次氏体。

1、细菌

昆虫病原细菌（entomopathogenic bacteria）已知约有 99 余种，分属于芽孢杆菌科

（Bacillaceae）、肠杆菌科（Enterobacteriaceae）、假单胞菌科（Pseudomonadaceae）等。研究和应用较多的是芽孢杆菌，如苏芸金杆菌（*Bacillus thuringiens*）和日本金龟芽孢杆菌（*B.popilliae*）等。

细菌致病的昆虫其特征是：行动迟缓，食欲减迟，死后身体软化和变黑；内脏常软化；带粘性，有臭味。

2、真菌

昆虫病原真菌（entomopathogenic fungi）也称虫生菌，种类繁多，已记载有 900 余种，分布于真菌界各亚门的 l00 多个属中，其中主要的属为：接合菌亚门的虫生霉（Entomophthora），子囊菌亚门的虫草菌（Cordyceps），半知菌亚门的白僵菌（Beauveria）、绿僵菌（Metarhjzium）、多毛孢（Hirsutella）、轮枝孢（Verticillum）等属。

真菌通过昆虫的体壁（尤其是节间膜、气门）进入虫体内，利用虫体的血淋巴为营养进行生长和繁殖，菌丝贯穿各个组织而引起昆虫死亡；或分泌产生毒素引起昆虫死亡。由于虫体内充满真菌菌丝，致使虫体僵硬，一些菌丝穿出体壁甚至包围整个虫体，外表可见不同颜色的菌丝和孢子，并借助风力、水流等继续传播。

大多数真菌可以在人工培养基上大规模生产制成菌剂而广泛应用，如白僵菌、绿僵菌、莱氏野村菌等。

3、病毒

昆虫病毒（insect pathogenic viruses）与其它病毒一样，无细胞结构，核心为核糖核酸（RNA）或脱氧核糖核酸（DNA），外面为蛋白质分子构成的被壳，核心和被壳构成病毒的单位——病毒粒子；只能在活的寄上细胞内复制增殖。昆虫病毒可分为包含体病毒和无包含体病毒两类，前者大都能在细胞内形成蛋白质结晶状的包含体，后者则无。我国已知昆虫和蜱螨类病毒 200 多种。常见的昆虫病毒主要属于有包含体类的核型多角体病毒（NPV）、质型多角体病毒（CPV）和颗粒体病毒（GV），是研究和开发应用的重点。

昆虫病毒的研究发端于家蚕的病害，中国陈旉所著《农书》(1149)中即有关于家蚕"高节"、"脚肿"病的记载，即中国农民俗称的"脓病"。20 世纪初才证明"脓病"病原是核型多角体。以后逐渐开展了对农林害虫与医学昆虫病毒病的研究。直到 40 年代第一次分离提纯出家蚕核型多角体病毒后，昆虫病毒才真正进入病毒学研究的时代。

核型多角体病毒：一类专性昆虫病毒，呈十二面体、四角体、五角体、六角体等，直径 0.5-15uM，包埋多个病毒粒子。主要用于防治农业和林业害虫。中国自己分离培养，大面积田间治虫取得良好效果的有棉铃虫、桑毛虫、斜纹夜蛾、舞毒蛾的核型多角体病毒。棉铃虫核型多角体病毒已在约 20 个国家用于防治棉花、高粱、玉米、烟草、西红柿的棉铃虫。

质型多角体病毒：包涵体为多角体，直径 0.5~25μm；病毒粒子为球状正二十面体，病毒核酸为分段双链 RNA。中国已从 30 种昆虫中发现了质型多角体病毒，并在防治害虫上已取得了进展，如山东利用赤松毛虫 CPV 大面积防治赤松毛虫，广东和云南分别利用马尾松毛虫和文山松毛虫 CPV 防治松毛虫，都取得了较好的效果。

颗粒体病毒：病毒粒子外面的蛋白质包含体呈颗粒状，大小不甚一致，大致在 180~195nm×360~376nm，，每个颗粒体内包含一个病毒粒子。利用颗粒体病毒防除菜粉蝶、小菜蛾、黄地老虎和茶小卷叶蛾等，都取得了较好的效果。

昆虫病毒具有专化性，不能利用人工培养基培养，只能在该种昆虫的组织细胞内增值；在自然条件下只能侵染一种昆虫，人工接种下可能会扩大寄主范围。

在自然界，昆虫病毒主要通过带有病毒的食物，接触罹病昆虫、虫尸及昆虫排泄物传播；同时因为昆虫病毒可交叉感染，专一性强，不会杀死害虫的天敌，因此利用病毒防治害虫，用量很少就可取得良好的效果，而且持效时间很长。但必须进行活体培养，且病毒在紫外光下易

被破坏而失活，因而在应用上受到一定的限制。

4、线虫

昆虫病原线虫（entomopathogenic nematode）属线虫动物门、线虫纲。在自然界已知寄生于昆虫的线虫有数百种，其中主要是索线虫总科的索线虫科 Mermithidae 和小杆总科中的斯氏线虫科、异小杆线虫科。索线虫总科幼虫穿过体壁进入寄主体内，发育到成熟前脱离寄主入土，寄主随即死亡；小杆线虫总科幼虫与细菌共生，线虫幼虫侵入寄主体内后，细菌排至寄主血体腔内，引起败血病死亡，而线虫在寄主尸体内发育成熟。

5、原生动物

原生动物可引起昆虫死亡，最常见的有家蚕微粒子病，其病原为微孢子虫目的家蚕微孢子虫 *Nosema bombycis*；蜜蜂幼虫腐烂病，其病原为蜜蜂微孢子虫 *Nosema apis* 等。

一些原生动物还可与昆虫共生，如白蚁消化道中的鞭毛虫，能分泌消化植物纤维的酶，有利于白蚁取食；鞭毛虫以白蚁消化道为栖境，并从中摄取营养，两者互利。

（二）天敌昆虫

1、天敌昆虫的应用

利用天敌昆虫防治害虫是一项特殊的防治方法，可以减少环境污染，维持生态平衡。我国天敌昆虫的扩繁与利用取得了显著的成效，如从国外引进的防治苹果绵蚜虫的日光蜂，防治吹绵蚧的澳洲瓢虫、孟氏隐唇瓢虫，防治温室白粉虱的丽蚜小蜂，防治李始叶螨的西方盲走螨，防治二斑叶螨的智利小植绥螨，防治松突圆蚧的花角蚜小蜂，防治天牛的管氏肿腿蜂和川硬皮肿腿蜂等。

70 年代以来，我国已成功地人工大量饲养赤眼蜂、平腹小蜂、草蛉、七星瓢虫、丽蚜小蜂、食蚜瘿蚊、小花蝽、智利小植绥螨、西方盲走螨、侧沟茧蜂等捕食或寄生性天敌昆虫。

其实，天敌昆虫只是相对的，当一个地方的天敌昆虫太多的时候，也可能出现成灾的情况。这时就成了害虫了。大自然处在一个动态的平衡之中，当一个地方的害虫全部消灭后，天敌昆虫也就失去了食物来源，也会紧接着灭绝。

2、天敌昆虫的分类

天敌昆虫一般可分为捕食性天敌昆虫和寄生性天放昆虫两大类。

两者的主要区别是：

（1）捕食性天敌昆虫身体一般比猎物昆虫大，而寄生性天敌昆虫比寄主昆虫小。

（2）捕食性天敌昆虫通常需捕食许多头猎物才能完成个体发育，而寄生性天敌昆虫只需寄生于 1 头寄主内即可完成个体发育。

（3）捕食性天敌昆虫可使猎物立即致死，而寄生性天敌昆虫需经过一段时间才能使寄主致死。

（4）捕食性天敌昆虫在捕食时可自由活动，而寄生性天敌昆虫在寄生时不离开寄主的身体。

（5）捕食性天敌昆虫的成虫和幼虫的食物（猎物）一般是相同的，而寄生性天敌昆虫的成虫和幼虫的食物一般不相同。

课程思政——我国古代劳动人民的智慧《以虫治虫》

《以虫治虫》选自《梦溪笔谈》卷二十四《杂志》，文章记叙宋神宗元丰年间庆州地区秋田中“傍不肯”消灭“子方虫”，从而使农作物获得丰收的事例，说明开展生物防治，利用某些农作

物害虫的天敌消灭虫害，是促进农业增产的一项有效措施，符合大自然的规律。

《梦溪笔谈》是北宋科学家沈括所著的笔记体著作。大约成书于 1086 年-1093 年，收录了沈括一生的所见所闻和见解，被西方学者称为中国古代的百科全书，包括《笔谈》、《补笔谈》、《续笔谈》三部分，内容涉及天文、数学、物理、化学、生物、地质、地理、气象、医药、农学、工程技术、文学、史事、音乐和美术等。

作品原文：《以虫治虫》

元丰中，庆州界生子方虫，方为秋田之害。忽有一虫生，如土中狗蝎，其喙有钳，千万蔽地；遇子方虫，则以钳搏之，悉为两段。旬日子方皆尽，岁以大穰。其虫旧曾有之，土人谓之“傍不肯”。

作品释文：

宋神宗元丰年间，庆州地区出现了子方虫，正要危害秋田里的庄稼。忽然有一种昆虫出现了，样子长得像泥土里的“狗蝎”，它们的嘴上长有钳，成千上万遮蔽了大地；这种虫遇上子方虫，就用钳子和它搏斗，子方虫全都被咬成两段。十天后，子方虫全被杀尽，年成因此而获得庄稼大丰收。这种虫过去曾经有过，当地的人称它为“傍不肯”。

元丰：宋神宗赵顼年号(1078-1085)。

庆州：宋代州名，辖境相当于今甘肃庆阳、合水、华池诸县。

子方虫：也作“虱蚨虫”，今称黏虫，危害麦类、玉米、高粱、水稻等多种作物。

狗蝎（gǒu xiē）：学名蠼螋（qú sǒu），属于革翅目的昆虫，口器咀嚼式，有强大铗状尾须一对，能夹人、物，杂食性或肉食性。

傍（páng）不肯：虫名，狗蝎的俗名，子方虫的天敌，意思是这虫旁边容不得害虫。

（三）食虫动物

食虫动物是指天敌昆虫以外的—些捕食昆虫的动物，主要包括蛛形纲、鸟纲和两栖纲中的一些动物。

1、蜘蛛

蜘蛛对人类有益又有害，但就其贡献而言，主要是益虫。各种农作物上的蜘蛛近百种，均以昆虫为食，但食性不专一，其取食对象常与其捕食习性和栖居环境有关。蜘蛛的食性杂，不会由于某种害虫的数量减少而找不到寄主造成数量锐减，因此对害虫的种群数量会起着经常性的抑制作用。

常见的蜘蛛种类包括，结盘形大网的圆蛛、金蛛、蛸蛛等；不洁网的狼蛛、猫蛛等；结不规则小网的微蛛、小金蛛等。

例如：蟹蛛不会用网猎取食物，它的捕食方法是：埋伏在花的后面等猎物经过，然后上去在它颈部轻轻一刺，可别小看这轻轻的一刺，这能致它的猎物于死地。

2、鱼

大部分捕食昆虫的鱼，只吃水中的昆虫，对于停留在岸边和掠过水面的陆生昆虫是不闻不问的。

例如：射水鱼（*Toxotes jaculatrix*）大多生活在印度洋到太平洋一带的热带沿海以及江河中，是一种咸淡水鱼，是一种小型的观赏鱼类。射水鱼以捕食昆虫为主。射水鱼的子弹是一股水珠，而且命中率很高。当射水鱼在靠近岸边的水中游动时，眼睛只盯着水面的上空或岸边草丛中。栖息在岸边和水草的蚊、蝇等昆虫，一旦被射水鱼盯上可就在劫难逃了。它会慢慢地靠

近昆虫，当昆虫进入射程以后，它突然从嘴中喷射出一股水珠，水珠以飞快的速度射中昆虫。水珠落回水里以后，水中就多了一具小蚊虫的尸体。

3、蜥蜴

蜥蜴 (Lizard)，俗称"四脚蛇"又称"蛇舅母"，在世界各地均有分布。属于冷血爬虫类，其种类繁多，在地球上分布大约有 3000 种左右，我国已知的有 150 余种。大多分布在热带和亚热带，其生活环境多样，主要是陆栖，也有树栖、半水栖和土中穴居。多数以昆虫和蛛形类为食，也有少数种类兼食植物。许多蜥蜴能变换它们的颜色以因应环境的变化或压力，例如变色龙。

4、鸟

鸟类对清除害虫的作用是显著的，一些主要以昆虫为食的绣眼鸟、白脸山雀、夜鹰等一天的捕虫量相当于或超过其体重，育雏期间的捕食量更大。

啄木鸟是著名的森林益鸟，觅食天牛、吉丁虫、透翅蛾、蝽虫等有害虫，每天能吃掉 1500 条左右。由于啄木鸟食量大和活动范围广，在 13.3 公顷的森林中，若有一对啄木鸟栖息，一个冬天就可啄食吉丁虫 90%以上。除消灭树皮下的害虫外，其凿木的痕迹也可作为森林卫生采伐的指示剂。

啄木鸟具有极为高超的捕虫本领，因为它的嘴强直而尖，不仅能啄开树皮，而且也能啄开坚硬的木质部分，很像木工用的凿子，它的舌细长而柔软，能长长地伸出嘴的外面，还有一对很长的舌角骨，围在头骨的外面，起到特殊的弹簧作用，舌骨角的曲张，可以使舌头伸缩自如，舌尖角质化，有成排的倒须钩和粘液，非常适合钩取树干上的昆虫及幼虫。当遇到虫子躲藏在树干深部的通道中时，它还会巧施“击鼓驱虫”的妙计，用嘴在通道处敲击，发出特异的、使害虫产生恐惧的击鼓声，使害虫在声波的刺激下，昏头转向，四处窜动，往往企图逃出洞口，而恰好被等在这里的啄木鸟擒而食之。

啄木鸟往往把整株树的蛀虫彻底消灭才转移到另一棵树上，碰到虫害严重的树，就会在这棵树上连续工作上几天，直到全部清除害虫为止。

课程思政——啄木鸟不会脑震荡的原因及对人类生命保护装置设计的启示

1979 年，学者开始研究“啄木鸟不会脑震荡的原因”，香港工业大学的张明是参与研究的合作者之一，这项研究将对人类生命保护装置的设计，甚至一些工业设计有着重要帮助。

啄木鸟每天敲击树木约为 500~600 次，啄木的频率极快，这样它的头部则不可避免地要受到非常剧烈的震动，但它既不会得脑震荡，也不会头痛。原来在啄木鸟的头上至少有三层防震装置，它的头骨结构疏松而充满空气，头骨的内部还有一层坚韧的外脑膜，在外脑膜和脑髓之间有一条狭窄的空隙，里面含有液体，减低了震波的流体传动，起到了消震的作用。由于突然旋转的运动比直线的水平运动更容易造成脑损伤，所以在它头的两侧都生有发达而强有力的肌肉，可以起到防震、消震的作用。

这种精妙的防震设置原理，给防震工程学提供了安全运动防护帽和防震盔的正确设计方案，现代的防护帽都具有一个坚硬的外壳，里面为一个松软的套具，它们之间留有一定的空隙，帽中再加上一个防护领圈，以防止在突然碰撞时造成旋转运动，这些都是从啄木鸟的习性和解剖学研究中所得到的启示。

5、兽类

蝙蝠是食虫兽的代表，主要捕食空中飞翔的昆虫；一些土拨鼠也常捕食金龟子幼虫。

食蚁兽（*Myrmecophagidae*）属于哺乳纲贫齿目，一般无牙，仅 3 属 4 种，只生活于美洲，以蚂蚁和白蚁和及其他昆虫为食，食量很大，一天能吃 20000 只左右。

一头食蚁兽的舌头能惊人地伸到 60cm 长，并能以一分钟 150 次的频率伸缩。舌头上遍布小刺并有大量的粘液，蚂蚁被粘住后将无法逃脱。食蚁兽食量很大，一次可食一磅（454g）重的蚂蚁，在抑制蚁害方面有益。一头食蚁兽在一个蚁穴中只吃 140 天左右的蚂蚁，吃完后就离开再另换一个蚁穴。靠这种吃法，它可以保证自己领地内蚁穴中的蚂蚁存活下去，以便它长期有蚂蚁可食。

20 世纪 70 年代被列为濒临绝种的世界保护动物。

本章思考题

1、何谓生态因子？如何分类？

2、简述昆虫生态因子的作用特点？

3、简述气候因子对昆虫的影响。

4、详细叙述昆虫对环境温度适应范围的分区情况及表现。

5、何谓有效积温？公式如何？其有哪些方面的应用？

6、昆虫如何获得水分和散失水分？

7、昆虫对环境湿度有何要求特点？

8、何谓光周期？其如何影响昆虫？

9、简述土壤湿度对昆虫的影响特点。

10、详细叙述生物因素对昆虫的影响特点。

11、何谓抗虫性？详细叙述植物的抗虫机制。

12、何谓天敌昆虫？比较捕食性天敌昆虫和寄生性天放昆虫的区别。

第二十八章 昆虫种群及其变动

在自然界中，同种昆虫是以群体（种群）的形式存在和适应环境变化的。研究昆虫种群的结构及其数量在时间和空间内的发展趋势，是预测预报和防治害虫、保护利用天敌昆虫的重要理论基础。

第一节 昆虫种群及数量变动

一、种群的概念及特性

（一）种群的概念

种群（population）是指在一定的生活环境内、占有—定空间的同种生物个体的总和，是种（species）下的分类单元，是种在自然界存在的基本单位，也是生态学研究的基本单位。

（二）种群的特性

1、种群具有种的一般生物学属性

如形态结构、生活方式、遗传性相同，以及与其它种存在严格的生殖隔离。

2、种群具有群体自身的生物学属性

如出生率、死亡率、性比、平均寿命、年龄组成、基因频率、繁殖速率、密度及数量变动、空间分布、迁移率、滞育率等。

3、种群的生态特性

同—种的种群在长期的地理隔离或寄主食物特化的情况下，也会使同种种群之间在生活习性、生理、生态特性，甚至在形态结构或遗传上发生—定的变异。所以，可以认为种群是在一定环境条件下种的生态特性的表现。

（1）地理种群

由于长期的地理隔离而形成的种群，称为“地理种群”或“地理宗”。一般形成地理种群的地理区域距离是比较远的。

如棉铃虫在前苏联高加索地区，20℃时引起蛹滞育的临界光周期为 14 小时 30 分；而在江苏扬州同样温度下为 12 小时 30 分。

在同一地理种群内，又可分为不同的生态种群，如在江苏二化螟的山区种群和平原种群的发育时期不同，前者较后者常提早 2～3 天。

（2）食物种群

由于以寄主食物为主而形成的不同种群，称为“食物种群”或“食物宗”（寄主宗）。

如苹果绵蚜在原产地美国须在苹果和美洲榆两种寄主植物上完成其世代交替（其有性世代发生在美洲榆上），但传入欧洲后，因无美洲榆而逐渐适应在苹果上完成世代交替，形成了两个不同的食物种群。

（3）混合种群

有时需要研究两种或两种以上的种群，特称为“混合种群”（mixed population）。

如在研究害虫生物防治或综合防治时，就需要考虑害虫和天敌等两种或两种以上种群的数量变动。

二、昆虫种群的结构和数量变动

种群在生态学理论上是一抽象概念，但对某种昆虫来说，是指具体而客观存在的群体。昆虫种群是—个自动调节系统，也具有群体信息传递、行为适应、数量反馈控制的功能。

（一）昆虫种群的结构

组成种群的生物个体，由于性别不同、年龄不同，所以在某些生物学特征方面存在差异。例如，多数蛾类昆虫的成虫不再取食作物，但具有繁殖能力，而幼虫则危害作物，但不具有繁殖能力等。因此，在昆虫种群动态研究中，对种群结构的研究是很重要的。

昆虫种群的结构即昆虫种群的组成，是指种群内生物学特性、对环境适应能力或在形态上完全相同的个体群在总体中所占的比例。其中主要是性比和年龄组配。

1、性比

性比（sex ratio）是指成虫或蛹雌性与雄性个体数量的比值，或以雌虫率表示。

昆虫的性别依种类不同而不同，同一种群的性比也会因环境因素的变化而发生变化。大多数昆虫自然种群的性比为 1：1 左右。食物不足、营养不良，可使性比明显变小。

对于营孤雌生殖的昆虫，如蚜虫、介壳虫、蓟马等，因其种群在大部分时间中只有雌性个体存在，所以在分析种群结构时，可以忽略其性比。

2、年龄组配

年龄组配（age distribution）是指—个自然种群中昆虫各发育阶段（如卵、幼虫、蛹、成虫）、或同一发育阶段不同发育进度（各虫期）的数量比例或占的百分率，即各年龄组（各虫态、各虫期）的相对比例或百分率。

昆虫的自然种群，尤其是世代重叠比例明显的种群内，一般都包含有不同年龄的个体，不同年龄的个体对作物的危害程度不同、抗逆性不同、栖息习性不同，甚至空间分布状况也不同。

此外，由于一些昆虫具有多型现象而产生各种生物型，如有翅型和无翅型、长翅型和短翅型、群居型和散居型等，其在种群中的比例或百分率，也影响种群的变化。

（二）昆虫种群的数量变动

昆虫种群数量的变动主要取决于种群基数、繁殖速率、死亡率和迁移率。

1、种群基数

种群基数（N）指前一代或前一时期某发育阶段（卵、幼虫、蛹或成虫）在一定空间的平均数量，也常用种群密度表示，是表示种群动态最基本的指标。

种群基数是估测其下—代或后—时期种群数量变动的基础数据，应注意取样调查的准确性和代表性。

对于一般昆虫，尤其是一些扩散能力强或具有迁飞性昆虫的成虫，常用种群相对密度表示，如每亩虫数、每株虫数、有虫株率等，也可用单位时间内黑光灯诱集上代总量作为下代的种群基数。

课程思政——人口普查

全国人口普查是由国家来制订统一的时间节点和统一的方法、项目、调查表，严格按照指令依法对全国现有人口普遍地、逐户逐人地进行全项调查登记，普查重点是了解各地人口发展变化、性别比例、出生性别比等。

全国人口普查属于国情调查，是当今世界各国广泛采用的搜集人口资料的一种最基本的科学方法，是提供全国人口数据的主要来源。

新中国成立后，相继进行过七次全国性的人口普查。

第一次人口普查：1953 年 7 月 1 日零时为标准时间，调查项目包括本户地址、姓名、性别、年龄、民族、与户主关系等 6 项，在新中国历史上第一次查清了中国人口底数。

第二次人口普查：1964 年 7 月 1 日零时为标准时间，增加了本人成分、文化程度、职业 3 个调查项目。

第三次人口普查：1982 年 7 月 1 日零时为标准时间，调查项目增加到 19 项，还第一次使用电子计算机进行数据处理。

第四次人口普查：1990 年 7 月 1 日零时为标准时间，登记的项目共 21 项，是以往历次人口普查调查项目最多的一次。

第五次人口普查：2000 年 11 月 1 日零时为标准时间，普查项目增加到 49 项，并首次采用光电录入技术，将为中国经济社会进一步发展提供重要的人口依据。

第六次人口普查：2010 年 11 月 1 日零时为标准时间，这是我国进入 21 世纪后进行的第一次全国范围的人口普查。

第七次人口普查：2020 年 11 月 1 日零时为标准时间，彻查人口出生变动情况以及房屋情况，内容包括：姓名、公民身份证号码、性别、年龄、民族、受教育程度、行业、职业、迁移流动、婚姻生育、死亡、住房情况等。

普查目的：第七次全国人口普查是在中国特色社会主义进入新时代开展的重大国情国力调

查，将全面查清中国人口数量、结构、分布、城乡住房等方面情况，为完善人口发展战略和政策体系，促进人口长期均衡发展，科学制定国民经济和社会发展规划，推动经济高质量发展，开启全面建设社会主义现代化国家新征程，向第二个百年奋斗目标进军，提供科学准确的统计信息支持。

普查结果：全国人口共 141178 万人；男性 723339956 人，占 51.24%；女性 688438768 人，占 48.76%；总人口性别比为 105.07 (以女性为 100，男性对女性的比例)；0-14 岁人口占 17.95%，15-59 岁人口占比 63.35%，60 岁及以上人口占 18.7%，65 岁及以上人口占 13.5%，人口老龄化程度进一步加深；具有大学文化程度的人口为 21836 万人，人口素质不断提高；东部地区人口占 39.93%，中部地区占 25.83%，西部地区占 27.12%，东北地区占 6.98%；居住在城镇的人口为 90199 万人，占 63.89%；居住在乡村的人口为 50979 万人，占 36.11%。

作为中国公民，我们要依法参与人口普查；同时我们要了解我们的人口现状，相应国家的号召，为我国人口组成的改善和人口素质的提高贡献力量。

2、繁殖速率

繁殖速率（R）是指一种昆虫种群在单位时间内增长的个体数量的最高理论倍数，它反映了种群个体数量增加的能力，是种群数量增长的固有能力。

繁殖速率的大小主要取决于种群的生殖力（出生率）、性比和一年发生代数。

其中出生率为单位时间内种群新出生的个体数，有生理出生率和生态出生率之分。生理出生率是指种群在理想的条件下（即无任何生态因子限制，只受生理状况影响）种群的最高出生率，这是一个理论常数；生态出生率也称实际出生率，是指在特点的生态条件下种群的实际出生率。

繁殖速率（R）为昆虫一年中其种群个体数量增加的理论值，但在自然界实际情况绝不会如此，因为各代的生殖力（即生态生殖力）、性比均不相同，同时雌虫的产卵率、昆虫的死亡率也因环境因素而不同，这对种群变动的影响都很大，故实际繁殖速率要小的多。

3、死亡率

种群的死亡率（d）和生殖力是种群的两个复杂的特性。一般用在一定时间内种群死亡个体数占总数的百分率表示。

种群的死亡率和生殖力（出生率）一样，是指在一定环境条件和时间下的种群死亡率，即生态死亡率（ecologicalmortality），它是因时间、环境条件而变化的。也常用存活率（S）来表示环境因素对昆虫种群数量变动的影响，即 S＝1-d。

4、迁移率

昆虫种群的个体迁移，尤以具翅成虫的活动性，常影响种群的数量变动。一般以迁移率（M）表示，迁移率为在一定时间内迁出个体数量和迁入个体数量之差占总体的百分率。一般情况下种群无明显的扩散和迁移，其迁移率可视为零。

昆虫的种群数量变动也可用种群消长指数（I_n）表示。消长指数是指种群至第 n 代（或第 n 个发育阶段）时的数量与种群起始的数量之比，如 I＝1，表示该种群经 n 代后，数量未变；若 I＞1 或＜1，则表示该种群经几代后，其数量增加或下降。

三、昆虫种群数量的季节消长类型

昆虫的种群数量是随季节的变化而消长波动的，这种波动在一定空间内常有相对的稳定性，因而形成了昆虫种群的季节消长类型。一年发生 1 代的昆虫，其季节消长型比较稳定；一年发生多代的昆虫则较复杂，而且常因地理条件和在当地—年发生代数的不同，其种群数量的消长变化较大。

可将一些重要的农业害虫种群数量的季节消长归纳为以下 3 个类型。

（一）单峰型

单峰由是指一年内昆虫种群数量只出现一次高峰。

又可划分为前峰型（斜坡型）和中峰型（抛物线型）两类。前者是在生长季节前期出现种群数量高峰，如粘虫、麦叶蜂、稻蓟马、稻小潜蝇、豌豆潜叶蝇、桃小食心虫等；后者是在生长季节中期出现高峰，前、后期种群数量较少，如稻苞虫、高粱蚜、大豆蚜、斜纹夜蛾、银纹夜蛾、甜菜夜蛾等。

（二）双峰型

双峰型是在生长季节前、后期（春、秋季）各出现一次高峰，因而又称为马鞍型。如小地老虎、麦长管蚜、菜粉蝶、萝卜蚜、桃蚜等。

（三）多峰型

多峰型是昆虫种群数量逐级递增，出现多次峰期，因而又称为阶梯上升型或波浪型。如三化螟、亚洲玉米螟、棉铃虫、棉红铃虫等。

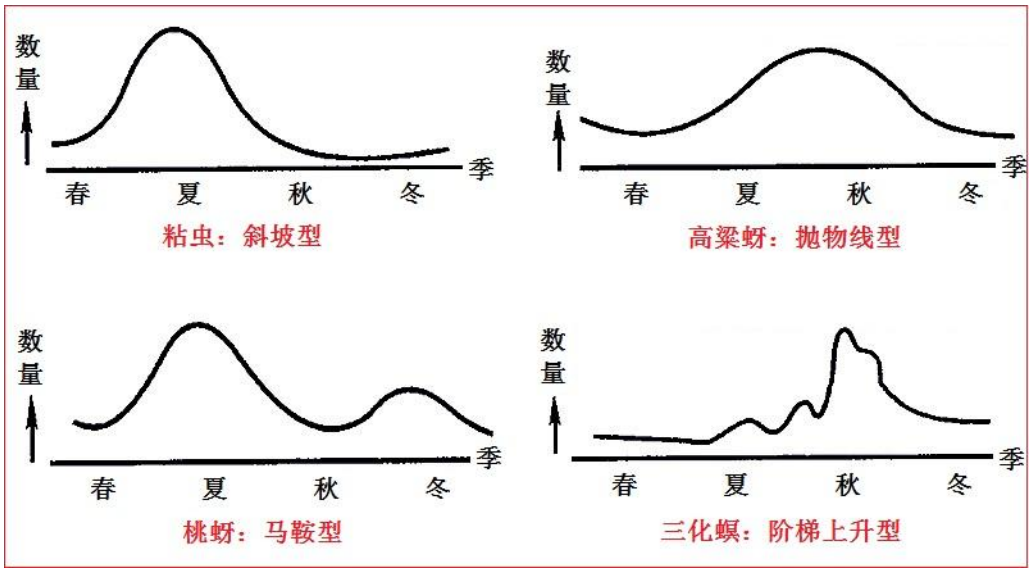


图 昆虫种群数量的季节消长类型

属于上述季节消长型的昆虫，其种群数量常因分布的地区、年份以及耕作制度等不同而发生变动，应研究找出变动的主导因素，以作为测报和防治的依据。

第二节 昆虫种群生命表

一、昆虫的生命表及其意义

生命表（life table）是指按特定的种群年龄（发育阶段）或生长时间，研究分析种群的死亡率（存活率）、死亡原因、死亡年龄等的一览表。

昆虫种群生命表适合分析害虫种群的整个生命过程，了解昆虫的发展趋势，探讨昆虫种群数量变动机制，从中找到自然状态下引起害虫种群死亡的主要原因，然后将其应用于害虫种群的控制；用于建立种群生命过程的数学模型，为害虫数量测报、控制模型的组建提供依据；用于选择防治对策，评价各种害虫治理措施的实施效果。

二、昆虫的生命表的类型

生命表按用途、内容可分为特定时间生命表、特定年龄生命表 2 种基本类型和平均生命表。.

1、特定时间生命表

该生命表以相等的时间为间距，调查记录各时间间距内种群的存活数、繁殖量。

该生命表能够反映种群的内禀增长率和周限增长率，可用于建立数量预测模型

适用于具有稳定年龄组配和世代完全重叠的昆虫种群的研究。

内禀增长率（r_m）：在理想的环境条件下，允许种群无限制地增长时的种群出生率；对于一个年龄结构稳定的种群，内禀增长率为常数。

周限增长率（λ）：种群在单位时间内增长倍数的理论值。

2、特定年龄生命表

该生命表按年龄或发育阶段顺序，系统地记载种群的死亡原因和死亡数量而整理成的生命表。

该生命表可反映种群在各发育阶段的变动规律，用于分析影响种群数量变动的重要因素及关键因子，及估计种群的发展趋势和建立预测模型。

适用于世代离散的昆虫种群的研究。

知识拓展——常用特定年龄种群生命表中的组成要素

举例：常用特定年龄种群生命表中的组成要素，一般包括以下各项：

（1）虫期（发育阶段，x）

从卵期开始，按发育阶段顺序依次排列。也可根据一些昆虫种群数量变动的特点，设孵化期，或将几个幼虫龄期合为一个虫期。

（2）在 x 虫期开始的存活数（l_x）

一般第 1 个虫期（卵期）的存活数最好折算为 1000，以便于以后计算。

（3）x 虫期内的死亡原因（d_xF）。

（4）每一虫期内死亡数（d_x）

应包括不同死亡原因下的死亡数。

（5）x 虫期内的死亡率（q_x）。

（6）x 虫期内的存活率（S_x）。

最后分析下代种群数量动态趋势，或进一步分析影响种群数量动态的关键虫期和关键致死因素，为预测和防治提供依据。

表 在甘蓝上的小菜蛾第 2 代各阶段生命表（Harcourt，1961）

期限/x		**每一期限开始时的生存数（百株）/l_x**	**引起死亡的有关因子/ d_xF**	**每一期限内的死亡数/d_x**	**死亡百分率/(d_x/ l_x×100) (100 q_x)**	**存活率/ S_x (1- q_x)**
卵		1580	未受精	25	1.6	0.984
幼虫/L	第 1 期/L_1	1555	降雨 0.03m	1199	77.1	0.229
	第 2 期/L_2	356	降雨 0.13m	36	10.1	0.854
			小茧蜂（*Microplilis*	52/88	14.6/24.7	0.753

			plutellae）			
	第 3 期/L_3	268	姬蜂（Diadromas plutellae）	69	25.7	0.743
蛹/*P*		199	姬蜂（Diadromas plutellae）	92	46.2	0.538
蛾/*A*(性比=54:53)		107	性别	1	0.9	0.991
雌蛾×2		106	生殖力减退	78	73.6	0.264
正常雌蛾×2		28	成虫死亡	20	71.4	0.286
全代				1572	99.5	

注：成虫最高生殖力（*F*）=216 粒/雌蛾；成虫平均生殖力=57 粒/雌蛾.

3、平均生命表

如果对同一种群在相同地点进行多年、多次的观察和研究，积累了多个性质相同的生命表，可组建平均生命表。

方法：一是将多年同一世代生命表中各栏目相同性质的数据平均，作为平均生命表的数据；二是将若干年内所有生命表中相同性质的数据平均，作为平均生命表的数据。

平均生命表反映了一个地区的对象种群在几年内种群数量变动的总趋势，对于害虫种群动态的分析、各生态因子对害虫种群数量控制作用的评价、以及种群动态的数学模拟工作都是重要的资料。

适用于世代半重叠的昆虫种群研究。

三、生命表的组建步骤

1、设计和制订调查及试验方案

包括研究虫种的习性、生活史、分布状态、寄主、天敌、环境因素等。

2、方案的实施

调查取样要稳定，记载必须详细。

3、数据处理

按照格式绘制生命表，对调研数据进行处理。

4、数据分析

对生命表中的资料和数据进行分析，确定各参数和因素对种群动态影响程度的大小。

5、建立模型

对关键因子与种群数量的关系进行重复试验，建立相关模型。

6、模型优化

进行综合分析，建立种群变动规律的最优模型。

四、生命表的分析

（一）种群发展趋势指数

种群发展趋势指数（*I*，index of population trend）是估计未来或下一代该种群数量增减的指标值，用当代某一虫态（或发育阶段）与次代同一虫态（或发育阶段）的种群数量之比表示。

I 值可以用世代内各虫期的存活率和繁殖力的乘积来表示。

I 值在研究种群数量变化方面具有重要意义：当 *I*=1 时，种群下一代的数量与当代相似；当 *I*>1 时，下一代种群数量将比当代有所增加，例如，*I*=5 时，表示下一代种群数量将为当代的 5 倍；当 *I*<1 时，下一代种群数量将比当代减少，如 *I*=0.7686，表示下一代种群数量只为当代的 76.86%。

此外，在害虫综合治理工作中，应用主要害虫的 *I* 值作为指标，有助于合理评价各类防治措施的实际防治效果。

（二）生态因子对种群数量控制作用分析

种群发展趋势指数 *I* 值只反映了种群数量发展的趋势，未能分辨出生态因子对当代种群数量的控制及对下一代种群发展趋势的影响。

生态因子对种群数量控制作用大小用控制指数（IPC(S_i) ，index of population contuol）表示，其含义为：若排除因子 *i* 对种群引起的死亡，则种群发展趋势指数将增加为原来 *I* 值的 IPC(S_i)倍。

应用控制指数可以定量地估计各有关生态因子对种群数量的控制作用，IPC 越大，说明其对应的生态因子对种群数量的控制作用越大。

生态因子对种群数量控制作用分析还可以应用于对防治措施的效果评价，以及不同生态系统对害虫控制效果的评价。

（三）关键因子和关键虫期分析

对昆虫种群数量变动作用影响最大的因子称为关键因子；在昆虫一个世代所经历的若干个虫期中，对整个种群的数量变动影响最大的虫期称为关键虫期。

关键虫期与关键因子的关系相当密切，关键虫期内必包含有关键因子。

关键因子的主要特点是“变”，它在年份间的致死作用的大小有明显变动，由于这种变动有力地影响种群从世代到世代的数量变动。为了准确地进行关键因子分析，必须具备多年的同次世代的生命表，至少 5 年，越多越好，否则无法体现关键因子的特征，无法把关键因子检出。

关键因子分析对害虫防治策略的研究和最优数量预测模型的建立都有重要意义。

（四）致死因子的作用与种群密度关系的分析

研究致死因子对种群的作用与种群密度之间的关系，有助于种群数量稳定机制的了解。

1、致死因子与种群密度的关系

死亡率与种群密度相关程度及类型如下：

完全补偿：也称严格补偿，即因子对种群的制约作用是受密度决定的稳定值。该因子称完全补偿因子，它对种群具有最大的稳定效果。

过度补偿：随种群死亡数量的增加，种群密度将更快的增大。该因子称过度补偿因子。

不足补偿：也称弱补偿，随种群密度的增加，种群死亡数量将快速增大。该因子称不足补偿因子，它可以对种群由于其他因子引起的数量波动做弱补偿。

2、密度制约方式

直接密度制约因子：在该因子的作用下，种群的死亡率随密度增加而增加。

逆密度制约因子：在该因子的作用下，种群死亡率随密度增加而减少。

延滞密度制约因子：在该因子的作用下，种群数量会发生周期性变化。

非密度制约因子：该因子所引起的种群死亡率与种群密度无关。在自然界，影响种群动态的关键因子常常是非密度制约因子。

第三节 昆虫种群分布型及生态对策

昆虫种群由于自身的生物学特征和环境因素的影响，其个体在空间的散布状况表现出一定的规律性。

一、昆虫种群分布型的意义及类型

（一）昆虫种群分布型的意义

昆虫种群分布型（distribution pattern of insects population）是指昆虫的个体在一定时间和空间内的分布形式。一般指昆虫在某一时刻位置的排列方式，反映昆虫的空间结构，故也称为空间格局（spatial pattern）；在统计学上，指抽样单位中所得随机变量取各种可能值的概率分配方式，以反映抽样单位的抽样性质和数量，故也称为空间分布（spatial distribution）。

昆虫种群分布型因不同种类、同种昆虫不同发育阶段、密度、寄主生育期、栖息地环境等不同而有所差异。了解昆虫种群空间分布型，对正确制订调查方法和估计昆虫数量动态等有着重要意义。

（二）昆虫种群空间分布的类型

昆虫种群空间分布型一般分为均匀分布、随机分布和聚集分布等类型。

1、均匀分布

又称正二项分布（positive binomialdistribution），其个体分布一般是稀疏的，但是均匀的，在单位（样方）中个体出现的概率（P）与不出现的概率（Q）是完全或几乎相等的。

属于这种分布形式的昆虫种群比较罕见。

2、随机分布

随机分布（random distribution）又称泊松分布（Poisson distribution），种群中的个体占据空间任何一点的概率相等，任何一个个体的存在决不影响其它个体的分布。

随机分布是昆虫种群空间分布较为常见的分布形式。

3、聚集分布

聚集分布（aggregateddistribution）是指种群内个体间互不独立，可因环境的不均匀或个体本身的行为等原因，呈现明显的聚集现象。总体中一个或多个个体的存在影响其它个体在同一取样单位中的出现概率。

聚集分布是昆虫种群最为常见的分布形式，属于这类分布的又有核心分布和嵌纹分布。

（1）核心分布

核心分布（contagious distribution）又称奈曼分布（Negman distribution）。个体是密集的，分布是不均匀的，个体在单位中出现和不出现的概率是不相等的。个体在单位栖息形成很多大小略相等的核心（集团），核心与核心之间个体的分布则是随机的。

（2）嵌纹分布

嵌纹分布（mosaic distribution）又称负二项分布（negative hinomialdistribution）。个体是密集的，分布是极不均匀的。个体在单位中形成疏密相间、大小不同的集团，呈嵌纹状。

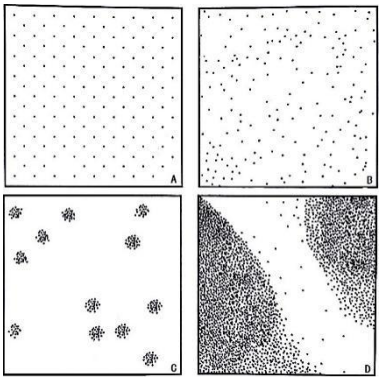


图　昆虫的理论分布型

A.均匀分布；B.随机分布；C. 核心分布；D. 嵌纹分布

二、昆虫种群的生态对策

（一）生态对策的意义

生态对策（ecological strategy）又称为生活史对策（1ife history strategy），指昆虫适应环境并朝着有利于其繁殖的方向发展的过程，是昆虫在进化过程中，经自然选择获得的对不同生境的适应方式。

生态对策是物种在不同栖境环境下长期演化的结果，是昆虫对其生态环境适应能力的体现，是种群的一种遗传学特性。

（二）生态对策的类型

昆虫和其它生物一样，在能量分配上有一定的协调性，在生殖上耗去的能量较多，在生存机能上耗去的能量相对较少。如昆虫有很好的照顾后代的能力，其本身繁殖能力就相对较小；昆虫迁飞型个体具有远距离迁飞能力，则其繁殖能力也相对较小。

1、生态对策的决定因素

昆虫种群的大小和变化速度主要取决于昆虫种群的内禀增长率（r）和环境容量（k）。

（1）种群的内禀增长率

种群的内禀增长率（r）是指在特定的环境条件下，具有稳定年龄组配的种群的最大瞬间增长速率。

（2）环境容量

环境容量（k）是指在食物、天敌等各种环境因素的制约下，种群可能达到最大稳定的数量。

（3）种群的内禀增长率与环境容量的关系

r 反映了昆虫种群的增长速率，k 反映了昆虫种群发展的最大范围。所以，当 k 值保持一定时，r 值愈大，种群增长速率愈快，种群愈不稳定；当 r 值保持一定时，k 值愈大，种群发展的范围愈大，种群愈趋向稳定。

2、生态对策的类型

根据 r 值与 K 值的大小，可将昆虫种群基本上分为两个生态对策类型。

表 k-对策和 r-对策昆虫的特征比较

指标	r-对策昆虫	k-对策昆虫

个体大小	较小	大
世代周期	短	较长
年发生代数	较多	少
寿命	较短	长
繁殖力	较大	小
死亡率	较高	较低
食性	较广	较为专一
活动能力	较强	较弱
躲避天敌方式	活动	隐蔽性生活
种群稳定性	差，不稳定，变幅较大	强，比较稳定，变幅小
种群恢复能力	强，在短期内迅速恢复	差，短期内难以恢复

昆虫的生态对策反映在昆虫身体的大小、繁殖周期（世代数）、生殖力、寿命、躲避天敌能力、迁飞扩散能力、分布范围等方面，以使其最大限度地适应环境和合理地利用能源。

（1）k—对策者

k—对策者（k—strategists）的 r 值较小，而相应 k 值较大，种群数量比较稳定。

属于此种类型的昆虫，一般个体较大，世代周期较长，一年发生代数较少，寿命较长，繁殖力较小，死亡率较低，食性较为专一，活动能力较弱，常以荫蔽性生活方式躲避天敌。其种群水平一般变幅不大，当种群数量一旦下降至平衡水平以下时，在短期内不易迅速恢复。

典型的昆虫种类如金龟类、天牛类、麦叶蜂、十七年蝉等。

（2）r—对策者

r—对策者（r—strategists）的 r 值较大，k 值相应较小，种群数量经常处于不稳定状态，变幅较大，易于突然上升和突然下降。一般种群数量下降后，在短期内易于迅速恢复。

属于此种类型的昆虫，一般个体较小，世代周期短，一年发生代数较多，寿命较短，繁殖力较大，死亡率较高，食性较广，特别是活动能力较强。其活动能力强（如扩散、迁飞）不仅有利于摆脱种群密度过大而造成食源不足，去寻找新的食源，而且有利于躲避天敌。

典型的如蚜虫类、螨类、沙漠蝗、棉铃虫、小地老虎、家蝇等。

（3） r—k 连续系统

实际上生物的生态对策从 k—对策型到 r—对策型是一个连续的系统，称为 r—k 连续系统。

在这个系统中，按照 k—类选择和 r—类选择的不同程度排列着各种各样的生物，除极端的 k—对策型和极端的 r—对策型外，存有许多过渡的中间型。所以这两种对策型的划分也是相对的，如在大的分类单位中，可把脊椎动物作为 k—对策型，把昆虫作为 r—对策型；蚜虫在昆虫中属于极端 r—对策型，但在蚜虫类中，杏蚜和松蚜的体型大，繁殖力小，就倾向于 k—对策型。

（三）昆虫的生态对策和防治策略

根据上述 k—对策型和 r—对策型的特点，可供制定农林害虫防治策略时参考。

1、r—对策害虫的防治策略

一般 r—对策害虫其繁殖力较大，大发生频率高，种群恢复能力强，许多种类扩散迁移能力强，常为暴发性害虫，虽有天敌侵袭，但在其大发生之前的控制作用常比较小。故对此类害虫的防治策略应采取以农业防治为基础，化学防治与生物防治并重的综合防治。

单纯的化学防治，则由于此类昆虫的繁殖能力强、种群易于在短期内迅速恢复，特别是容易产生抗药性，因而往往控制效果不显著。但在大发生的情况下，化学防治可迅速压低其种群数量。

应研究保护利用和释放 r—对策型的天敌昆虫，充分发挥生物防治的控制效应。

2、 k—对策害虫的防治策略

对 k—对策型害虫，虽然其繁殖力低，种群密度一般较低，但常直接为害农作物和林木的花、果实、枝干，造成的经济损失大。故对其防治策略应为以农业防治为基础，重视化学防治，采用荫蔽性、局部性施药，坚持连年防治，以持续压低种群密度，因其种群密度一旦压低，不易在短期内恢复；当其种群密度处于相当低时，应重视保护利用天敌，或进行不育防治或遗传防治，以彻底控制害虫的发生。

3、中间类型害虫的防治策略

对于一些属于中间型的害虫，利用生物防治往往可以收到良好的效果；利用化学防治这些害虫很可能造成再猖獗。

目前，对昆虫生态对策的研究，尤其是利用害虫生态对策作为制定防治策略的一项依据尚处于起始阶段。但随着对害虫和天敌昆虫种群生态对策的研究，必将推动害虫综合防治进一步的发展。

本章思考题

1、何谓种群？其特征如何？

2、试述昆虫种群的结构组成？

3、简述农业害虫种群数量的季节消长模型的意义和特点。

4、何谓昆虫的生命表？其意义何在？

5、何谓昆虫种群分布型？简述研究昆虫种群分布型的意义？

6、何谓生态对策？详细论述生态对策的决定因素？

7、比较 k-对策和 r-对策昆虫的特征表现？

第二十九章 生物群落和生态系统

群落是指某一地域或生境内各种生物种群集合的群体，生态系统则是侧重研究某一地域或生境内生物群落与无机环境的关系，并强调物质循环和能量流动。二者虽是两个不同的概念，但它们实际上是一个完整的、统一的生态学分支，有时有些难以细分。

第一节 生物群落及其演替

一、生物群落的概念和基本特征

（一）生物群落的概念

生物群落（biocoenosis）是指一定地段或一定生境内各种生物种群构成的结构单元。

在自然景观中，不论在原始的或经人为改造的生境内，都有多种植物、动物和微生物生活在一起，它们之间有着复杂的相互联系、相互依存、相互制约的关系。

生物群落这一名称的范围可广可狭，如稻田生物群落、苹果园生物群落等；或稻田昆虫群落、苹果园昆虫生物群落等；或稻田飞虱类群落、苹果园蚜虫群落等。

（二）生物群落的基本特征

生物群落的基本特征主要表现在以下 6 个方面。

1、生物群落中所有的生物间具有能量和物质的联系

一个生物群落中所有的生物彼此之间具有能量和物质的联系，构成一个复杂的生物种的集合体。如森林群落中各类动物与森林植物、各类动物之间及各类植物之间，存在着捕食、竞争、寄生、共生、传粉等种间的各种相互关系。

2、生物群落与其环境有着不可分割性

生境特征决定生物群落类别，群落也决定着生境的许多特征。生物群落与环境有着密切联系，并相互作用。

3、群落中各个生物成员在群落中的重要性不同

如常常一个或几个优势种可能决定群落的特征。

4、同一地域的同一群落都具有其时间和空间结构的特点

群落结构的最明显的特点就是具有分层现象，如一个森林群落常可以划分为乔木层、灌木层、草木层、苔藓、地衣层等；在同一植物上各种昆虫的生态位有所不同。群落的时间格局表现为昼夜和季节的变化可以引起生物组成的变动。

5、生物群落的松散性和模糊性

群落结构一般指其分层结构和物种组成，但其结构常随环境的变化而改变，故种群的结构总是表现出松散性。

在两个生物群落之间，不论是垂直分布或水平分布的地域内，其交界处两个生物群落的交错区，形成群落边界的模糊性。

6、群落的演替

群落随时间而变化的动态特征，称为群落演替。群落演替的速度因群落的组成和环境变化的幅度而不同，有的几年，有的几十年甚至几百年才能出现。

二、群落的营养结构

（一）群落的格局

生物在环境中分布及其与周围环境之间的相互关系所形成的结构，称为群落的格局。

群落的格局重要的有 4 类。

1、分层格局（stratification pattern）

即群落的垂直分层结构。

2、带状格局（zonation pattern）

即群落的水平离散结构。

3、活动性格局（activity pattern）

又称时间格局，即群落的周期性结构。

4.、食物网格局（foodweb Pattern）

即群落的营养结构（trophic structure）。

（二）群落的营养结构

营养关系是群落内各生物成员之间的最重要的联系，是群落赖以生存的基础，也是了解生态系统中能量流动的核心。

分析群落的营养关系，就可以了解其营养结构。营养结构可用食物链、食物网和生态金字塔来表征。

1、食物链和食物网

（1）食物链

食物链（food chain）表示植食性动物取食植物、肉食性动物取食植食性动物、另一种肉食性动物取食肉食性动物之间的食物联系。

如棉蚜为害棉花，七星瓢虫捕食棉蚜，麻雀捕食七星瓢虫，鹰又捕食麻雀等，一环接一环，形成一条以食物为联系的链。

大多数昆虫都处于食物链的第 2 环（害虫）和第 3 环（天敌昆虫）上，通常是食物链的重要成员之一。食物链的第 l 环多为绿色植物，但也可为死的有机体，如植物的枯枝落叶、动物的尸体和排泄物、动植物的加工产品等。

课程思政——食物链的启示

生物之间存在着及其密切的依存关系，食物链中的任何一方面出现问题都会引起整个生态系统的平衡；食物链上环-环之间的密切关系，往往也被科学利用。

（1）食物链与物种保护

因此食物链有累积和放大的效应。DDT 被食物链的低级部分（植物）吸收，虽然浓度很低，不影响其生长，但其上一环如兔子吃了后很难排泄，日积月累，DDT 在它体内逐渐积累，在上一环如鹰吃大量的兔子，DDT 也在鹰体内进一步积累。

美国国鸟白头鹰之所以面临灭绝，并不是被人捕杀，而是因为有害化学物质 DDT 逐步在其体内积累，导致生下的蛋皆是软壳，无法孵化。

这提醒我们植保人，在研制开发利用农药时，一定要减少环境污染，关注食物链关系，注重生物保护，开发绿色环保型农药。

DDT 又叫滴滴涕，化学名为双对氯苯基三氯乙烷（Dichlorodiphenyltrichloroethane），化学式$(ClC_6H_4)_2CH(CCl_3)$，是有机氯类杀虫剂，是有效的杀虫剂，也是不易分解的有机农药。为 20 世纪上半叶防止农业病虫害，减轻疟疾伤寒等蚊蝇传播的疾病危害起到了不小的作用。但由于其对环境污染过于严重，目前很多国家和地区已经禁止使用。世界卫生组织于 2002 年宣布，重新启用 DDT 用于控制蚊子的繁殖以及预防疟疾，登革热，黄热病等在世界范围的卷土重来。

（2）食物链与生物防治

害虫生物防治就是利用害虫的上一环生物对其的作用来防治害虫，大致可以分为以虫治虫、以鸟治虫和以菌治虫三大类，它是降低害虫等有害生物种群密度的一种方法。它利用了生物物种间的相互关系，以一种或一类生物抑制另一种或另一类生物。它的最大优点是不污染环境，保护有益动物，有利于环境保护。

（3）食物链与自身强大

人是大自然的一分子，每个人都是社会团体中的一份子。人与人之间也类似“食物链”，有

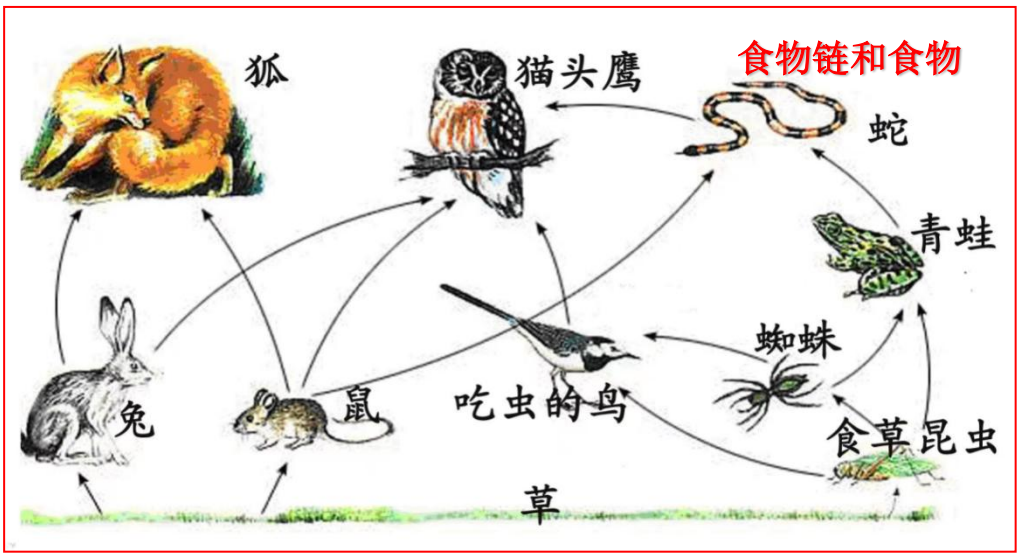
上下级关系、有长幼之分；有好坏之别、有强弱之差……我们要以成功人士、好同学为榜样，向其看齐，通过自己的努力赶超他；我们不能以强欺弱，贬低暂时落后的同学，要团结互助，齐心协力，共同进步，让自己所在团队（环境）有秩序的发展。

食物链给我们的启示，还有哪些？请同学们思考。

（2）食物网

在自然界中，群落中不可能只存在一条食物链。如在棉田内，为害棉花的有棉蚜、棉叶螨、棉蓟马、棉盲蝽、棉铃虫、红铃虫等，它们各有其天敌，天敌又各有自己的天敌，所以以棉花为中心，有许多条食物链，构成了食物网（food web）。

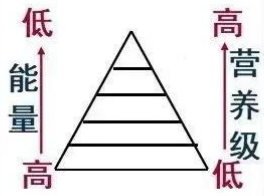
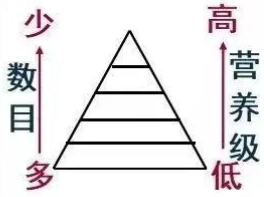
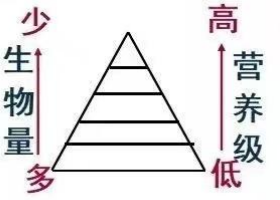
在一般情况下，食物链上的各种生物的数量保持着相对的动态平衡，如果其中一环发生变动，则影响到整条食物链，甚至整个食物网上生物种类的重新配置和数量的变动。了解作为第2环的害虫和第3环的天敌在种类和数量上的变动规律，对其测报和综合防治等都有重要的意义。



2、生态金字塔

生态金字塔又称为生态锥体。群落内各条食物链上的各级（各环）生物的数量、生物量或单位面积、单位时间内所吸收的能量可以反映出群落的营养结构。如果将第1级生物（生产者，多为绿色植物）作为底层、植食性动物和肉食性动物依次向上排列，则呈塔形（或锥形），该种图象称为生态金字塔（ecological pyramid）或生态锥体。

生态金字塔有以下3种基本类型。

	能量金字塔	数量金字塔	生物量金字塔
含义	用能量值作量化指标	用数量值作量化指标	用生物量值作量化指标
图形			
特点	永远呈正金字塔形	一般呈正金字塔形，但有时例外（如树上的鸟和虫）	一般呈正金字塔形，但有时例外（如海洋中某一时间浮游植物可能低于浮游动物）

（1）数量金字塔

数量金字塔以各相继营养级别的生物个体数量表示。

第 1 级生物（即生产者）为塔底，其数量最多，第 2 级植食性动物和以后各级肉食性动物数量依次减少，最末级（塔顶）数量最少，呈一正的数量金字塔形。

但如果第 1 级生物个体很大，数量少（如大树、各种农作物），而第 2 级生物（如害虫）和以后各级生物（如寄生性天敌）的个体依次渐小、数量渐多，这样就形成一倒的数量金字塔形。

数量金字塔不能表明能量的传递，而且各级生物间数量的变化和差异很大，过分强调了小形生物个体数量，故用于表示整个群落的营养结构尚有一定的局限性。

（2）生物量金字塔

生物量金字塔以各级生物的干重来表示各营养级别的生物总量。

一般第 1 级绿色植物的生物量大于植食性动物的生物量，而植食性动物的生物量又大于肉食性动物的生物量，依次类推，故生物量金字塔也呈一正金字塔形。

但在湖泊和海洋的生物群落中，如第 1 级为十分微小的藻类，其生活周期短，繁殖快，只能积累很少量的有机物质，相反浮游动物取食其强度大，体形亦为大，故就现存量来讲，则呈倒的生物量金字塔形。

生物量金字塔过分强调了大形生物体的重要性。

（3）能量金字塔

能量金字塔以各营养级上通过的能流或生产力来表示。

构成能量金字塔的依据是单位面积、单位时间所产生的生物量，或作为食物的物质流经食物链的速度。

虽然有些生物个体很小，但它们同化和传递的总能量却多于那些比它们大得多的生物，即不受生物个体大小的影响。每个营养级别流出的能量总是要小于流入这个营养级别的能量，因此能量金字塔都呈正金字塔形。

能量金字塔提供了群落营养结构的最好的图象。

三、群落的演替

（一）群落演替的基本概念

群落演替（community succession）又称生态演替（ecological succession），是指在一定区域内，群落随时间而发生变化，由一种类型转变为另一种类型的生态过程。

群关于落演替应的基本观点有 3 个。

（1）演替是群落组成有规律的、顺序的向一定方向发展的过程，是可以预见的。

（2）演替是由群落引起物理环境改变的结果，即演替是由群落控制的，一般是不可逆的。

（3）演替以形成稳定的生态系统，即由顶极群落所形成的系统为其发展的顶点。

在特定的地区内，群落由一种类型转变为另一种类型的整个取代顺序，称为演替系列（sere）。演替过程可分为若干不同阶段，称为系列更替（serechange）。在演替初期称为先锋期（pioneer stage）；演替中期称为发展期（develpmental stage）；发展到最后的稳定系统，称为系列顶极（seral clihlax）或顶极群落（climax community）。

（二）群落演替的分类

1、根据演替出现的起始点分

可以将群落演替分为原生演替（Primary succession）和次生演替（secondary succession）两类。

原生演替开始于从未被生物占据过的区域，又称初级演替。如在岩石、沙丘、冰川泥上开始演替。其演替速度缓慢，所需时间漫长。

次生演替是指在原来就有生物群落或曾经被生物占据过的地方发生演替，又称次级演替。如火烧演替、弃耕演替、放牧演替等。其演替速度较迅速，所需时间相对较短。

2、根据引起演替的原因分

可以分为内因性演替（endogenetic succession）和外因性演替（exogenetic succession）。

内因性演替是由于群落内部不同物种的竞争、抑制或生命活动，而改变环境条件引起的演替。

外因性演替指非生物因素变动而引起的演替，如海岸的升降、河流的冲积、沙丘的移动、大气候的变化等。

3、根据群落代谢的特征分

可以分为自养性演替（autotrophic suceession）和异养性演替（heterotrophic succession）。

自养性演替指群落中主要生物以增加光合作用产物的方式进行的演替，如由裸岩—地衣—苔藓—草本植物—灌木—森林的过程。

异养性演替则相反，如受污染的水体，在那里细菌和真菌的分解作用特别强，使得群落中有机物的量由于腐败分解而逐渐减少。

知识拓展——生境、生活小区和生态位

1、生境

生物的居住场所，即生物生活的地方，称为生境（habitat），或称为栖息地。

生境的两种概念，即对生物种群来讲，生境包括其它生物和非生物环境；而对生物群落来讲，生境只包括非生物环境。

2、生活小区

在生境内主要环境状况一致的，称为生活小区（biotype）。即生活小区是指具有相似土壤和气候条件，栖息着一定动植物群体的场所。如同一地区的森林又可分为松林、杨林等，农田又可分为麦田、稻田、棉田等，果园又可分为苹果园、桃园等。

生活小区是在生境内生物群落的居住单位。有时，就同一物种而言，可有不同的生活小区，如棉铃虫可分别居住于棉田、麦田、玉米田等。

3、生态位

生态位（ecological niche）是指各物种在生活小区内占据资源的部位。

一般强调生物有机体在群落中的功能作用，一个动物的生态位表明它在生物环境中的地位及它与食物、天敌的关系，并与种间竞争的概念相联系，应从空间、资源利用等多方面考虑物种的生态位。

如果按物种对空间或资源占据或利用的程度，可将生态位分为基础生态位（fundamental niche）和实际生态位（realized niche）。前者指该物种能占据空间或利用资源的最大程度，后者指由于竞争者的存在，该物种实际占据的空间或利用的资源。

如果按影响生态位的环境因素个数，可将生态位分为一维生态位（one-dimensionalniche）、二维生态位（two-dimensionalniche）、三维生态位（three-dimensional niche）和多维生态位（multidimensional niche）。一维生态位如温度生态位、湿度生态位、时间生态位等，所谓温度生态位即研究物种对温度的需要，确定该物种在温度方面的忍受幅度，或者说确定该物种在温度这个维度上所占据的生态位。二维生态位如温度—湿度生态位、温度—食物部位生态位等。三维生态位如温度—湿度—食物部位生态位等。多维生态位是指研究受 3 个以上环境因素影响的生态位，如温度—湿度—食物部位—时间生态位等。

对一维生态位常用生态位宽度（niche breadth）和生态位重叠（niche overlap）两项定量指标，比较群落中各物种占据空间的大小或利用资源的多少。如某物种对温度的适应幅度广，或在寄主植物上分布范围大（即占据资源范围大），则该物种的生态位宽度指数大；反之则小。如某物种与另一物种适应于同一温度范围，或分布于寄主植物的同一部位（即利用相同等级资源）的数量多，则这两个物种的生态位重叠指数则大；反之则小。

四、群落多样性、稳定性和相似性

群落多样性、稳定性和相似性都是反映群落特征的一种标志。

（一）群落多样性

群落多样性（diversity of community）是群落中物种数和各物种个体数构成群落结构特征的一种表示方法。

一个群落中如有多个物种，而且各物种的数量较均匀，则该群落具有高的多样性；如果一个群落中物种少，而且各物种的数量不均匀，则该群落的多样性较低。所以群落多样性是把物种数和均匀度结合起来考虑的统计量。但有时出现一个物种数少而均匀度高的群落，其多样性可能与另一物种数多而均匀低的群落的多样性相似。

群落多样性是比较群落稳定性的一种指标，在评价害虫综合治理的生态效益中有着重要的意义。

（二）群落稳定性

群落稳定性（stability of community）是指群落抑制物种种群波动和从扰动中恢复平稳状态的能力。它包括群落现状稳定性、时间过程稳定性、抗扰动能力稳定性和扰动后恢复平稳的稳定性等 4 种情况。

群落稳定性和生态系统的稳定性具有同一概念，主要包括两种能力，即抵抗力和恢复力。

1、抵抗力

所谓抵抗力（resistance）即抗变能力，表示群落抵抗扰动、维持群落结构和功能、保持现状的能力。如森林与草原相比，前者更能忍受温度的剧烈变动，也较能抵抗干旱和病虫危害，而后者则受到低温、干旱、病虫等灾害扰动时，其结构和功能就容易遭到破坏。

2、恢复力

所谓恢复力（resilience）表示群落在遭受扰动以后恢复原状的能力。恢复得越快，群落也越稳定。故从恢复力考虑，草原的受扰动后恢复平稳的稳定性又较森林为高。

群落稳定性这两个相互排斥的方面，表明具有高抵抗力稳定性的群落，其恢复力稳定性较低；具有高恢复力稳定性的群落，其抵抗力稳定性较低。在研究各种群落的稳定性时，应予以辩证分析。

一般认为群落的结构越复杂，多样性越高，群落也越为稳定，并把群落多样性作为其稳定性的一个重要尺度。如用香农一维纳多样性指数表示群落的稳定性。但部分学者认为从理论上讲，在更多样化的系统中，一个生态关系复杂的网络，可导致种群急剧波动，而不是使种群更加稳定，所以复杂的系统比简单的系统更不稳定；但总的趋势仍然认为，高度多样性是稳定自然系统的特征之一。

（三）群落相似性

群落相似性（similarity of community）是指不同群落结构特征的相似程度。常用群落相似性系数（coefficient of similarity）表示，以比较不同空间昆虫群落结构的异同。

1、共有种相似

根据不同群落中共有种的多少，比较其相似程度。如 A、B、C 三个群落的种类数基本一致，但群落 A 与 B 的共有种数多，群落 B 与 C 的共有种数少，则可以认为群落 A 与 B 的相似性较大，群落 B 与 C 的相似性较小。

2、种组成相似

在物种构成相近似的群落中，宜用物种总数和共有种数的综合性指标，即群落相似性系数，表示种组成相似程度。

常用方法有：

（1）杰卡特（Jaccad）群落相似性系数　其公式为：Cj=j／（a 十 b—j）

（2）索雷申（Sorensen）群落相似性系数　其公式为：Cs＝2j／（a 十 b）

（3）芒福德（Mountford）群落相似性系数　其公式为：Cm＝2j/[2ab 一（a 十 b）j]

以上各式中，j 为群落 A 与 B 的共有种数；a 为群落 A 含有的全部种数；b 为群落 B 含有的全部种数。

上述杰卡特群落相似性系数（Cj）和索雷申群落相似性系数（Cs）的最大值均为 1；芒福德群落相似性系数（Cm）的最大值为∞。当两个群落所含有的种完全相同时，其系数为最大值；当两个群落所含有的种完全不同时，其系数为 0；系数自 0 至最大值之间，顺次表示两个群落相似程度的大小。

第二节 生态系统与农业生态系统

一、生态系统的基本概念

生态系统（ecosystem）是指在一定空间内，生物群落与非生物环境之间通过物质循环、能

量流动和信息联系等过程，结合而成的生态单元，即生物群落与其环境条件所形成的统一整体。

自然界中有森林、草原、荒漠、江河、湖泊、海洋等，森林又可分为乔木、灌木等，它们在外貌特征、生物群落组成、以及物质循环（物流）、能量流动（能流）和信息联系（信息流）等方面虽有所不同，但都有其生物群落与环境之间通过物流、能流、信息流等而形成的统一整体，即各种不同的生态系统。就生态系统本身而言，它不可能显示出其具体范围的大小，只是由于人们研究的对象、目的、内容、方式的不同，而划分所研究的生态系统范围有大有小而已。

生态系统不是静止不变的，而是一个动态的系统。如果系统中某一要素（如生物群落中的某些成员、非生物环境中的某些生态因素）发生变化时，就可能通过物流、能流、信息流等的相应改变，而影响其它因素，进而引起整个生态系统的变化。

二、生态系统的基本结构

生态系统的结构是指系统中各种成分及其相互关系和联结的形式。

从组织水平考虑，生态系统的生物成分可分为个体、种群、群落和生态系统。某些较大的生态系统常可分成若干亚系统（子系统）。

从空间结构考虑，陆地生态系统可分为光合作用层（即生产层，主要由绿色植物组成）和分解层（主要由分解者组成）。

从营养功能考虑，生态系统的结构包含 4 个主要成分，即非生物环境、生产者、消费者和分解者。

1、非生物环境

包括土壤、水等的理化性质和成分，构成植物生长和动物活动的空间；物质代谢的环境，如太阳能、CO_2、O_2、N_2、无机盐、水等；生物代谢的媒介物质，如无机元素、无机化合物和有机物质（如蛋白质、糖类、脂肪、腐植酸等）；气候条件。

2、生产者

生产者（productors）即自养生物（autotrophs），是指能利用太阳能，经过光合作用，将 CO_2 和水合成碳水化合物的绿色植物。它可通过进一步合成脂肪和蛋白质供其自身的建造，也为生态系统中的消费者和分解者提供营养。

3、消费者

消费者（consumers）是指那些不能从无机物质制造有机物质、直接或间接依赖生产制造的有机物质而生活的生物，即异养生物（heterotrophs）。

消费者一般指大型消费者（macroconsumers），即以其它生物或生物残体为食的动物。可分为：

（1）食草动物（herbivores），称为一级消费者，指直接以植物体为营养的动物。陆地上的食草动物主要是植食性昆虫和植食性哺乳动物。

（2）食肉动物（carnivores），称为二级消费者，指以草食性动物为食的动物。陆地上的食肉动物如害虫的天敌昆虫、鸟类等。

（3）顶极食肉动物（topcarnivores），指以食肉动物为食的动物，称为三级消费者，如天敌昆虫的寄生性和捕食性动物。

实际上二级消费者以后，还有若干级消费者，可按序称为三级、四级、五级、……消费者。同时有些消费者是杂食动物（omnivores），即既食植物，又食动物。

4、分解者

分解者（decomposers）是指小型消费者（microcoosumers），又称腐养者（saprothrophs），主要指细菌和真菌等小型异养生物。它们能分解动物尸体或植物枯死枝叶，吸收其中一些分解产物，释放出能为生产者所利用的简单化合物或无机物。

三、生态系统的基本功能

生态系统的基本功能是指系统之中和系统之间的物流和能流的运动过程。与生产者、消费者和分解者 3 种成分相对应，其基本功能过程可分为生产（production）、消费（consumption）和分解（decomposition）3 个过程。由于消费过程是食草动物和食肉动物将生产者已经生物合成的有机物质及贮存于其中的能量，按照一定途径在生态系统中运动，所以生态系统中实际上最基本的功能过程是生产过程和分解过程。

1、生产过程

生产过程是指生产者（自养生物）以无机物为原料，制造有机物并固定能量的过程。自然生态系统中最主要的生产过程是含有叶绿素的植物，经光合作用制造有机物的过程。

此外，光合细菌（photosynthetic bacteria），如绿色或紫色硫磺细菌（多数水生）也可在光线透过而缺氧的场合下，合成有机物质。

2、分解过程

分解过程是指将复杂的有机物质分解成简单的无机物质的过程。广义地讲，即释放能量于环境中的生物氧化过程。最主要的分解过程为有氧呼吸，它是与光合作用相反的过程。

生态系统中的大多数生物都以有氧呼吸这种方式进行呼吸，分解有机物质。此外，少数腐生生物（如一些细菌、真菌、原生动物）以无氧呼吸分解有机物质；酵母菌在缺氧、有酶的情况下，进行发酵作用（属不完全呼吸作用），将有机物质分解为醇类和有机酸等。

生态系统的生产过程和分解过程的强度，即生产量和呼吸量的比值可表明生态系统的发展状况。如生产量大于呼吸量，则生态系统的有机物质越来越多；反之，则有机物质越来越少；生产量与呼吸量大致相等，则生态系统处于平衡状态。

四、生态系统的类型

1、根据物流和能流状况分

可将生态系统分为封闭生态系统（closed ecosystem）和开放生态系统（opened ecosystem）两类。

封闭生态系统是指一种有边界的系统，其边界能阻止系统与周围环境之间的物质交换，但能量可以进入。这种生态系统在自然界没有，只有象完全封闭的宇宙船可归于此类系统。

开放生态系统指边界开放的系统，即物质和能量能与四周环境进行交换。如森林、草原、农田、湖泊、海洋等生态系统。但是如原始森林、仓库、温室等的生态系统开放的程度较差。

2、按照人类对生态系统影响的大小分

可分为自然生态系统（naturalecosystem）和人工生态系统（artificial ecosystem）两类。

自然生态系统如热带雨林、荒漠草原、珊瑚礁等都是典型的自然生态系统。

人工生态系统如农业生态系统、城市生态系统等都属于人工生态系统。

由于目前在地球上很难找到不受人类活动影响的场所，所以以上这两类生态系统的界限颇难划分，只是受人类活动影响的程度有所不同，故也可划分为受改变生态系统（modified ecosystem）和受控制生态系统（contro11ed ecosystem）。

3、按照生态系统所在环境的性质分

（1）淡水生态系统（freshwater ecosystem），又分为溪涧生态系统、湖泊生态系统、河流生态系统等。

（2）海洋生态系统（marine ecosystem）。

（3）陆地生态系统（terrestrialecosystem），又分为森林生态系统、农田生态系统、牧场生态系统等。

4、按照生态系统中生物所占的位置分

（1）植物生态系统（P1ant ecosystem），是最基础的生态系统。植物（尤以绿色植物）占主要位置，如农由、森林等，其中昆虫为二级或三级、四级、……消费者。

（2）动物生态系统（animal ecosystem），其中动物占主要地位，如牧场、渔场等。其中心问题是如何使更多的初级生产量转化为次级生产量（肉、蛋、奶、鱼等）。

（3）社会生态系统（social ecosystem），也称人类生态系统，是以人类及其活动为中心的生态系统，如城镇、工矿等。

五、农业生态系统

1、农业生态系统的理解

农业生态系统（agroecosystem）是指人类从事农业生态活动下，所形成的的生态系统。广义的农业生态系统包括种植业、饲养业和农畜产品加工业等活动所形成的系统，狭义的农业生态系统则指由于各种种植业活动所形成的农田生态系统，如稻由、麦田、果园、菜园、茶园等农田生态系统。

2、农业生态系统的特点

农业生态系统与自然生态系统相较，主要有以下几个不同特点：

（1）植物单一

种植的植物单一，其生长发育进度整齐；植物种间竞争较少；各农田生态系统的分界明显。

（2）稳定性差

以人们选定的种植植物为中心所形成的生物群落中，生物类群贫乏，营养层次简短，食物链环数目少，系统内部自我调节的机能较差，系统的稳定性差，易受不良环境因素的影响。

（3）易遭破坏

由于种植的植物（生产者）种类单一，数量多，往往导致一些一级消费者（如害虫）数量多，危害重，成为优势种害虫，而需要防治，尤其使用化学防治法，常使这一系统遭到破坏，失去平衡。

（4）演替不连续

种植的植物生长时间短，如一年生的作物、蔬菜和多年生的果树，而使群落的演替时间短或不连续。

（5）施肥灌水

由于系统内的一些产品（如种子、果实、叶、根等）被人们收获而离开系统，故必须采取施肥、灌水等手段，以维持系统中正常的物流和能流，保证高的生产力。

（6）复合系统

农业生态系统结构因社会（人类）的需要、经济效益而发生变化，故实际上是社会—经济—自然生态系统组成的复合系统。所以人们对农业生态系统的影响，可能是积极的建设作用，也可能是消极的破坏作用。

3、农业生态系统的防治原则

进行农业害虫综合防治或综合治理时，必须考虑农业生态系统的特点。因此设计农业害虫综合防治的原则如下。

（1）使生态系统和农业生态系统向着有利于人类的方向发展。

（2）以农业防治措施为基础，充分发挥自然控制因素（如作为二级消费者的害虫天敌和不利于害虫发生的气候因素等）的控害作用，协调运用化学、生物、物理等防治措施。

（3）将害虫的危害控制在经济允许水平以下，并逐渐向着以农田所有有害生物为防治对象的、区域性的综合治理的方向发展。

课程思政——生态保护与公民生态环境行为规范

我们中国生态环境保护总体目标是通过生态环境保护，遏制生态环境破坏，减轻自然灾害的危害；促进自然资源的合理、科学利用，实现自然生态系统良性循环；维护国家生态环境安全，确保国民经济和社会的可持续发展。到 2030 年，全面遏制生态环境恶化的趋势，使重要生态功能区、物种丰富区和重点资源开发区的生态环境得到有效保护，各大水系的一级支流源头区和国家重点保护湿地的生态环境得到改善;部分重要生态系统得到重建与恢复；全国 50%的县(市、区)实现秀美山川、自然生态系统良性循环，30%以上的城市达到生态城市和园林城市标准。到 2050 年，力争全国生态环境得到全面改善，实现城乡环境清洁和自然生态系统良性循环，全国大部分地区实现秀美山川的宏伟目标。

生态文明是我们党探寻新的发展路径，处理人与自然关系的最新理念，集中体现了我们党长期执政的强烈责任担当，深刻反映了我们党以人为本、增进民生福祉的伟大情怀，全面展示了我们党解决生态环境问题的鲜明态度和坚定决心。生态文明现已成为社会的主流思想和核心价值观，引领和改变人们的生产生活方式；生态文明建设得到国际社会的普遍关注和广泛认同，并成为引领未来全球发展的理念和行动。

生态保护必须统筹好发展与保护关系，必须以绿色发展、循环发展、低碳发展为基本路径，把节约环保融入经济社会发展的各个方面和全过程，实现两者的内在统一、相互促进和协调共进。

保护环境是我国的基本国策，为整合分散的生态环境保护职责，2018 年 3 月根据第十三届全国人民代表大会第一次会议批准的国务院机构改革方案设立“中华人民共和国生态环境部”，作为国务院组成部门。

https://www.mee.gov.cn/中华人民共和国生态环境部





生态环境是人类生存，生产和生活的必备条件，人与环境“水乳交融”，人与自然和谐共处，保护环境就是保护人类自己。生态环境建设的力量源泉在于大众，广大民众积极参与的环境保护方法才是彻底改善生态环境的方法。

为牢固树立社会主义生态文明观，推动形成人与自然和谐发展现代化建设新格局，倡导简约适度、绿色低碳的生活方式，引领公民践行生态环境责任，携手共建天蓝、地绿、水清的美丽中国，2018 年 6 月 4 日生态环境部、中央文明办、教育部、共青团中央、全国妇联编制了《公民生态环境行为规范（试行）》。



公民生态环境行为规范（ 试 行 ）

第一条 关注生态环境。关注环境质量、自然生态和能源资源状况，了解政府和企业发布的生态环境信息，学习生态环境科学、法律法规和政策、环境健康风险防范等方面知识，树立良好的生态价值观，提升自身生态环境保护意识和生态文明素养。

第二条 节约能源资源。合理设定空调温度，夏季不低于 26 度，冬季不高于 20 度，及时关闭电器电源，多走楼梯少乘电梯，人走关灯，一水多用，节约用纸，按需点餐不浪费。

第三条 践行绿色消费。优先选择绿色产品，尽量购买耐用品，少购买使用一次性用品和过度包装商品，不跟风购买更新换代快的电子产品，外出自带购物袋、水杯等，闲置物品改造利用或交流捐赠。

第四条 选择低碳出行。优先步行、骑行或公共交通出行，多使用共享交通工具，家庭用车优先选择新能源汽车或节能型汽车。

第五条 分类投放垃圾。学习并掌握垃圾分类和回收利用知识，按标志单独投放有害垃圾，分类投放其他生活垃圾，不乱扔、乱放。

第六条 减少污染产生。不焚烧垃圾、秸秆，少烧散煤，少燃放烟花爆竹，抵制露天烧烤，减少油烟排放，少用化学洗涤剂，少用化肥农药，避免噪声扰民。

第七条 呵护自然生态。爱护山水林田湖草生态系统，积极参与义务植树，保护野生动植物，不破坏野生动植物栖息地，不随意进入自然保护区，不购买、不使用珍稀野生动植物制品，拒食珍稀野生动植物。

第八条 参加环保实践。积极传播生态环境保护和生态文明理念，参加各类环保志愿服务活动，主动为生态环境保护工作提出建议。

第九条 参与监督举报。遵守生态环境法律法规，履行生态环境保护义务，积极参与和监督生态环境保护工作，劝阻、制止或通过“12369”平台举报破坏生态环境及影响公众健康的行为。

第十条 共建美丽中国。坚持简约适度、绿色低碳的生活与工作方式，自觉做生态环境保护的倡导者、行动者、示范者，共建天蓝、地绿、水清的美好家园。

我们大学生作为优质公民，一定要响应国家号召，以身作则，践行“公民生态环境行为规范”，为生态环境保护尽一份力量。

本章思考题

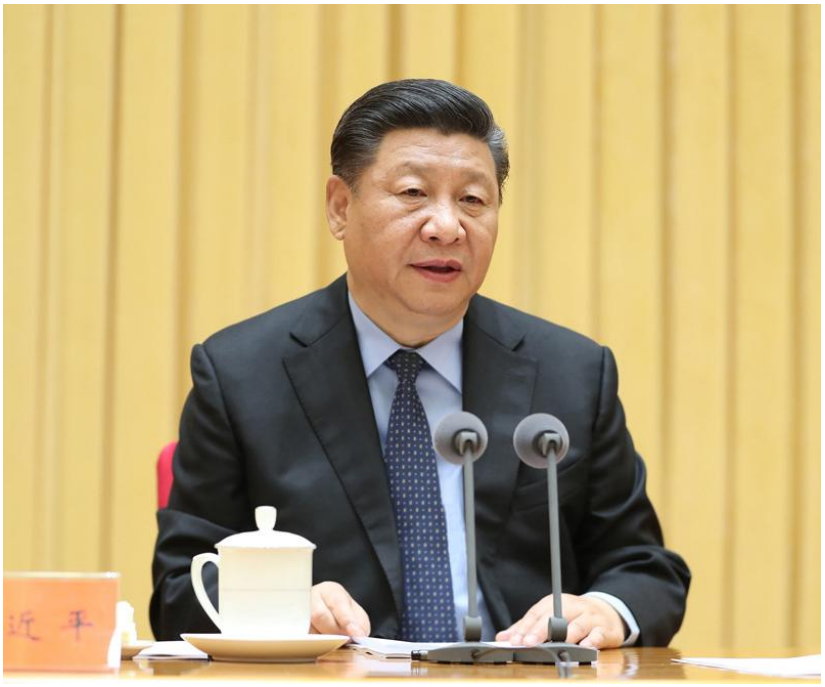
1、何谓生物群落？其基本特点如何？

2、何谓生态系统？其基本功能如何？

3、何谓农业生态系统？其主要特点如何？

习近平出席全国生态环境保护大会并发表重要讲话

2018-05-19 18:25 来源： 新华社



5 月 18 日至 19 日，全国生态环境保护大会在北京召开。中共中央总书记、国家主席、中央军委主席习近平出席会议并发表重要讲话。新华社记者 王晔 摄

新华社北京 5 月 19 日电（记者 赵超、董峻）全国生态环境保护大会 18 日至 19 日在北京召开。中共中央总书记、国家主席、中央军委主席习近平出席会议并发表重要讲话。他强调，要自觉把经济社会发展同生态文明建设统筹起来，充分发挥党的领导和我国社会主义制度能够集中力量办大事的政治优势，充分利用改革开放 40 年来积累的坚实物质基础，加大力度推进生态文明建设、解决生态环境问题，坚决打好污染防治攻坚战，推动我国生态文明建设迈上新台阶。

中共中央政治局常委、国务院总理李克强在会上讲话。中共中央政治局常委、全国政协主席汪洋，中共中央政治局常委、中央书记处书记王沪宁，中共中央政治局常委、中央纪委书记赵乐际出席会议。中共中央政治局常委、国务院副总理韩正作总结讲话。

习近平在讲话中强调，生态文明建设是关系中华民族永续发展的根本大计。中华民族向来尊重自然、热爱自然，绵延 5000 多年的中华文明孕育着丰富的生态文化。生态兴则文明兴，生态衰则文明衰。党的十八大以来，我们开展一系列根本性、开创性、长远性工作，加快推进生态文明顶层设计和制度体系建设，加强法治建设，建立并实施中央环境保护督察制度，大力推动绿色发展，深入实施大气、水、土壤污染防治三大行动计划，率先发布《中国落实 2030 年可持续发展议程国别方案》，实施《国家应对气候变化规划（2014－2020 年）》，推动生态环境保护发生历史性、转折性、全局性变化。

习近平指出，总体上看，我国生态环境质量持续好转，出现了稳中向好趋势，但成效并不稳固。生态文明建设正处于压力叠加、负重前行的关键期，已进入提供更多优质生态产品以满足人民日益增长的优美生态环境需要的攻坚期，也到了有条件有能力解决生态环境突出问题的窗口期。我国经济已由高速增长阶段转向高质量发展阶段，需要跨越一些常规性和非常规性关口。我们必须咬紧牙关，爬过这个坡，迈过这道坎。

习近平强调，生态环境是关系党的使命宗旨的重大政治问题，也是关系民生的重大社会问题。广大人民群众热切期盼加快提高生态环境质量。我们要积极回应人民群众所想、所盼、所

急，大力推进生态文明建设，提供更多优质生态产品，不断满足人民群众日益增长的优美生态环境需要。

习近平指出，新时代推进生态文明建设，必须坚持好以下原则。一是坚持人与自然和谐共生，坚持节约优先、保护优先、自然恢复为主的方针，像保护眼睛一样保护生态环境，像对待生命一样对待生态环境，让自然生态美景永驻人间，还自然以宁静、和谐、美丽。二是绿水青山就是金山银山，贯彻创新、协调、绿色、开放、共享的发展理念，加快形成节约资源和保护环境的空间格局、产业结构、生产方式、生活方式，给自然生态留下休养生息的时间和空间。三是良好生态环境是最普惠的民生福祉，坚持生态惠民、生态利民、生态为民，重点解决损害群众健康的突出环境问题，不断满足人民日益增长的优美生态环境需要。四是山水林田湖草是生命共同体，要统筹兼顾、整体施策、多措并举，全方位、全地域、全过程开展生态文明建设。五是用最严格制度最严密法治保护生态环境，加快制度创新，强化制度执行，让制度成为刚性的约束和不可触碰的高压线。六是共谋全球生态文明建设，深度参与全球环境治理，形成世界环境保护和可持续发展的解决方案，引导应对气候变化国际合作。

习近平强调，要加快构建生态文明体系，加快建立健全以生态价值观念为准则的生态文化体系，以产业生态化和生态产业化为主体的生态经济体系，以改善生态环境质量为核心的目标责任体系，以治理体系和治理能力现代化为保障的生态文明制度体系，以生态系统良性循环和环境风险有效防控为重点的生态安全体系。要通过加快构建生态文明体系，确保到2035年，生态环境质量实现根本好转，美丽中国目标基本实现。到本世纪中叶，物质文明、政治文明、精神文明、社会文明、生态文明全面提升，绿色发展方式和生活方式全面形成，人与自然和谐共生，生态环境领域国家治理体系和治理能力现代化全面实现，建成美丽中国。

习近平指出，要全面推动绿色发展。绿色发展是构建高质量现代化经济体系的必然要求，是解决污染问题的根本之策。重点是调整经济结构和能源结构，优化国土空间开发布局，调整区域流域产业布局，培育壮大节能环保产业、清洁生产产业、清洁能源产业，推进资源全面节约和循环利用，实现生产系统和生活系统循环链接，倡导简约适度、绿色低碳的生活方式，反对奢侈浪费和不合理消费。

习近平强调，要把解决突出生态环境问题作为民生优先领域。坚决打赢蓝天保卫战是重中之重，要以空气质量明显改善为刚性要求，强化联防联控，基本消除重污染天气，还老百姓蓝天白云、繁星闪烁。要深入实施水污染防治行动计划，保障饮用水安全，基本消灭城市黑臭水体，还给老百姓清水绿岸、鱼翔浅底的景象。要全面落实土壤污染防治行动计划，突出重点区域、行业和污染物，强化土壤污染管控和修复，有效防范风险，让老百姓吃得放心、住得安心。要持续开展农村人居环境整治行动，打造美丽乡村，为老百姓留住鸟语花香田园风光。

习近平指出，要有效防范生态环境风险。生态环境安全是国家安全的重要组成部分，是经济社会持续健康发展的重要保障。要把生态环境风险纳入常态化管理，系统构建全过程、多层级生态环境风险防范体系。要加快推进生态文明体制改革，抓好已出台改革举措的落地，及时制定新的改革方案。

习近平强调，要提高环境治理水平。要充分运用市场化手段，完善资源环境价格机制，采取多种方式支持政府和社会资本合作项目，加大重大项目科技攻关，对涉及经济社会发展的重大生态环境问题开展对策性研究。要实施积极应对气候变化国家战略，推动和引导建立公平合理、合作共赢的全球气候治理体系，彰显我国负责任大国形象，推动构建人类命运共同体。

习近平强调，打好污染防治攻坚战时间紧、任务重、难度大，是一场大仗、硬仗、苦仗，必须加强党的领导。各地区各部门要增强“四个意识”，坚决维护党中央权威和集中统一领导，坚决担负起生态文明建设的政治责任。地方各级党委和政府主要领导是本行政区域生态环境保护第一责任人，各相关部门要履行好生态环境保护职责，使各部门守土有责、守土尽责，分工协作、共同发力。要建立科学合理的考核评价体系，考核结果作为各级领导班子和领导干部奖

惩和提拔使用的重要依据。对那些损害生态环境的领导干部，要真追责、敢追责、严追责，做到终身追责。要建设一支生态环境保护铁军，政治强、本领高、作风硬、敢担当，特别能吃苦、特别能战斗、特别能奉献。各级党委和政府要关心、支持生态环境保护队伍建设，主动为敢干事、能干事的干部撑腰打气。

第七篇 昆虫分子生物学

分子生物学（molecular biology）在广义上是指在分子水平阐明生物学规律的科学，即研究蛋白质及核酸等生物大分子的形态、结构与功能的科学，它与遗传学和生物化学领域具有重叠和交叉；而在狭义上，分子生物学主要是指核酸生物学（biology of nucleic acid），主要研究DNA 和基因的结构、复制和转录，蛋白质的合成（RNA 的翻译），基因表达的调控等，其中也涉及与这些过程有关的蛋白质和酶的结构与功能。随着分子生物学在理论与技术方面的飞速发展，它已应用于生命科学的几乎所有领域，尤其是人类医学及农业科学，包括昆虫学。昆虫分子生物学是将分子生物学技术应用于昆虫学研究，以深化对昆虫生命本质的了解，分为基础和应用两方面的研究。基础方面主要研究昆虫基因组（genome）和基因的组织、结构、定位、功能、表达、调节、进化等，在分子水平上解答昆虫学传统学科所难以解答的问题；应用方面主要是根据基础研究中在分子水平的新发现，通过基因工程、基因转移等手段，研究、设计害虫治理的新对策，及保护、改良益虫的新途径，其目标就是昆虫的生物工程。

第三十章 昆虫分子系统发育学

生物系统学（Biological Systematics）是一门研究地球上的生命在过去和现在的多样化以及生物之间在演化过程中的关系的学科。生物之间的关系可以直观地用进化树（Evolutionary Tree）来表示。系统发生由两部分内容组成，即分枝顺序（表示群组之间的关系）和分枝长度（表示进化的数量）。物种和生物高级分类群的系统树用来研究特征（特别是形态解剖学和分子特征）的进化以及生物有机体的分布[生物地理学（biogeog raphy）。生物系统学领域涵盖的研究内容包括：①命名；②记述；③保藏；④分类鉴定，包括鉴定检索表及其分布资料的提供；⑤研究进化史；⑥研究环境适应。自 20 世纪 70 年代中期以来，分子生物学获得了突飞猛进的发展，实际上，目前系统发生研究几乎毫无例外地涉及分子的成分。现代系统发育学中的研究重点已不再是生物的形态学特征或其他特征，而是生物大分子尤其是序列，对物种基因序列的系统发育分析又称为分子系统学。昆虫分子系统学（insect molecular systematics）已经取得了显著的进步，包括数据产生的技术与数据分析的方法。近年来积累的大量 DNA 序列数据几乎涵盖绝大多数主要的昆虫类群。通过对这些序列数据进行分析和利用，使形态学和生态学数据更有价值，也促进了进化生物学的发展。

第一节 蛋白质的分子系统学方法

20 世纪 60 年代　蛋白质分子系统学研究以组织匀浆液中可溶性蛋白质的免疫学方法为主。以后又发展了纯蛋白的微量补体技术。70 年代产生了单克隆抗体技术使免疫（血清）系统学方法更加准确可靠。70～80 年代主要以等位酶基因电泳为主以后蛋白质序列和立体结构数据也用于系统学研究中。到目前为止蛋白质分子系统学研究方法可归为四类：免疫学（血清学）方法、电泳方法、一级结构分析方法和立体结构分析方法。

血清系统学（Systematic Serology）是应用抗体、抗原反应特征来研究蛋白质之间或有机体之间进化关系的学科。Nuttall 等（1904）首先采用沉淀实验方法比较动物界主要门中科级阶元之间的亲缘关系；Stephen 等（1974）、Brown 和 Largley（1979）、Spicer 等（1988）采用免疫沉淀法对昆虫纲的部分昆虫进行系统发育研究；Fink 和 Broemer（1973）、Collier 和 Maclntayre

（1977）、Beerley 和 Willson（1982）用微量补体固定技术昆虫纲部分昆虫的亲缘关系进行研究。

等位酶是最主要的蛋白质标记，支持分离介质为淀粉、聚丙烯酰胺和乙酸纤维素。等位酶是生物界广泛存在的一种酶形式，是生物体长期进化过程中对机体内复杂代谢方式的一种适应，具有重要的生物学意义。该技术从 60 年代中期就开始应用于果蝇的分子系统学研究　随后在很多昆虫的分类和进化研究中得到广泛应用。目前广泛应用于昆虫分类学研究：鳞翅目蝶类、夜蛾科昆虫、双翅目蚊类、膜翅目赤眼蜂、同翅目蚜虫和双翅目蝇类、鞘翅目小蠹科等。等位酶电泳技术提供了一种较为快速简便地识别昆虫自然群体结构、变异的时空分布、生物型及近缘种手段。该技术的优点是仪器设备简单、费用较少、较短时间的预电泳和反应材料的长生命周期。这种方法的缺点是较少的探测酶位点，仅能检测到核酸组成的 1/6 需要新鲜的实验材料或较低的温度保存（-25℃）。另外有些酶反应混合物含有剧毒，如肽酶。

3、蛋白质一级结构

蛋白质是结构基因表达的产物，结构基因的变异会导致蛋白质分子的变异。不同种属生物的功能相同的蛋白质分子其一级结构有种属差异差异的大小反映了种属之间的亲缘关系和蛋白质分子进化的规律。在这些蛋白质的一级结构中，有一些位置上的氨基酸残基不因种属来源的不同而改变，即在进化过程中始终保持不变。由此可见，利用蛋白质一级结构进行分子系统学的研究极有意义，而且根据其序列建系统树有两大优点，即蛋白质中位点变化的规律可用经验模型描述物种间无明显的氨基酸偏爱性。目前，依据一级结构进行昆虫分子进化的研究尚未见报道。

第二节 核酸的分子系统学方法

根据核酸结构进行分子系统学研究开始于 70 年代。最早是测定基因组大小和基因组杂交等。1979 年 RFLP 开始应用于分子系统学研究。1985 年 PCR 技术和 DNAfp 的出现扩展了分子系统学的方法和对象。90 年代　RAPD-PCR、AFLP、微卫星和小卫星 DNA 的 DNAfp 及 DNA 序列分析技术成为分子系统学的主要方法。

1、限制性片段长度多态性

70 年代后期 Maniatis 指出限制性片段长度多态性（RestrictionFragment Length Polymorphism，RFLP）的存在，其遗传本质是由单碱基突变或结构重排引起（图 30-2）。目前典型的 RFLP 研究都选择 mtDNA 进行，由此获得的数据包括限制性位点变异（物理图谱）、片段长度多态性及基因组大小变异。目前大多数 mtDNA 的 RFLP 研究都是在种内或近缘种。应用 RFLP 方法进行昆虫分子系统学研究的主要昆虫有：双翅目中的果蝇科、膜翅目蜜蜂科和胡蜂科、同翅目各种蚜虫、直翅目蝗科和蜢科和鳞翅目的夜蛾科等。

2、色体原位杂交

染色体原位杂交是细胞学方法和分子杂交技术相结合的产物，是指利用特异性核酸片段作探针，直接同染色体的 DNA 片段杂交，在染色体上显示特异的 DNA 或 RNA。最初是采用同位素标记探针，杂交后通过放射性自显影显示出杂交信号。以非放射性大分子如生物素、地高辛等标记特异性核苷酸片段，杂交信号经酶联显色荧光显示的杂交技术，特别是荧光原位杂交技术。应用这种方法鉴定出亲缘关系远近的有双翅目的蚊子：从中华按蚊基因库中筛选出特异 DNA 片段，可检测任何发育时期的中华按蚊。

3、DNA 指纹图谱技术

DNA 指纹（DNA fingerprint DNAfp）图谱技术是用标记的探针（小卫星探针、串联重复序列探针）同基因组 DNA 杂交。通过放射自显影得到的杂交信号如同人的指纹一样具有高度特异性。因其在个体和群体间具有高度特异性和丰富的多态性，许多研究者利用指纹图谱进行物种的鉴定和亲缘关系远近的分析。用探针杂交鉴定双翅目的按蚊属近缘种类；鳞翅目中采用几个随机引物设计的特异指纹能鉴别不同的蚕品种；同翅目中的蚜虫、膜翅目蜜蜂也都有过采用 DNA 图谱技术进行物种系统分类的报道。

4、随机扩增多态性 DNA 的聚合酶链式反应技术

随机扩增多态性 DNA 的聚合酶链式反应（Random Amplified Polymorphic DNA-Poly merase Chain Reaction，RAPD-PCR）技术用于昆虫不同物种间的鉴别比较，检测了种内不同生物型之间以及同一生物型内不同个体扩增产物的多态性、种内不同个体之间扩增产物的多态性。Kambhampati 等（1992）将 RAPD 技术用于鉴定和区别蚊子的种和种群，Stevens 等（1995）根据 RAPD 分析鉴别蝇类种群的遗传结构；Chapco 等（1992、1994）用 RAPD-PCR 研究直翅目中的黑蝗族的种内地理变异和种属间的演化关系，刘春宇（1997）等用 RAPD 技术进行不同科的家蚕和蓖麻蚕基因组的检测。

5、扩增片段长度多态性

扩增片段长度多态性（Amplified Frag ment Length Polymophism，AFLP）是由 VOS.P 和 Zebeau M 等将 RFLP 分析法和 PCR 法结合起来，发展的一种新的基因组 DNA 多态性分析技术。该技术的优点是:所需的 DNA 量少，不需 Southern 杂交，实验结果稳定，重复性较好，表现孟德尔遗传，每个 AFLP 反应可以检测的位点 50~100 个，多态性强，适宜于遗传多样性分析、种质鉴定、分子系统学研究。Reineke 等（1999）对鳞翅目昆虫中的毒蛾科遗传多样性和种群结构进行研究，98 个 Oem1co1 来自欧洲、亚洲和北美的样品用 5 个 AFLP 引物进行扩增，检测到 481 个多态性和 8 个单态性片段。来自地理区域较近的欧洲舞毒蛾个体几乎聚在一类，个体分支上德国南部的 22 个相邻利样与他们的起源地区相同。

6、DNA 的序列分析

核酸序列分析是指通过测定核酸序列来比较同源分子之间的相互关系的方法。比较不同类群个体的同源的核酸的核苷酸序列，据此建立分子系统发育树，并推断类群间的演化关系，是目前分子进化和系统发育研究的热点。DNA 序列分析可以保证使某一区段每个核苷酸位置上出现的变异都被发现。近年来测序与 PCR 及 RFLP 技术相结合，可以快速经济地测量大量个体，是今后有发展前途的方法。研究结果表明，每个基因均能以其自身特有的平均进化速率，可用于不同水平的系统发育研究；不同基因间的进化速率不同，同一基因不同区段的核苷酸的保守程度也不一样，这种保守性与编码蛋白质或 RNA 的二级结构有关。快速进化的基因或核苷酸区段（如 mtDNAIRNA 的 IGS 区域）适合于种内或近缘种的系统发育分析；慢速进化的基因（如 rDNA 及其产物 rRNA）适合于远缘种类或高级阶元的系统发育。昆虫线粒体 DNA（mtDNA）的全部或部分序列分析已在几个目的类群中研究过，目前数种果蝇、蜜蜂、飞蝗、蚊子 mtDNA 的全部序列已经搞清。昆虫的 rRNA 由于分布广，进化保守，易于分离和测序，故被广泛地应用于高级阶元的系统发育，如凤蝶总科、双翅目、半翅目昆虫的系统分类研究。

第三十一章 昆虫变态发育的分子基础

昆虫变态发育使得昆虫成为地球陆地上种类最多、数量最大、分布最广、生活环境最多样化的一群生物。所谓变态是指昆虫在其生命周期中不同发育时期表现出完全不同的形态、结构、功能和生活习性的变化。对于全变态昆虫来说，其一生中经历了卵、幼虫、蛹和成虫等发

育阶段（图 31-1）。许多昆虫常常有多个幼虫期，例如，家蚕有 5 个幼虫期。我们把从前一个幼虫期向后一个幼虫期的转变过程称为蜕皮（Ecdysis，Molting）；而把末龄幼虫化蛹，以及蛹向成虫转变的过程称为变态（Metamorphosis）。虽然昆虫的蜕皮和变态过程具有相似的地方，例如，都发生旧表皮脱落，新表皮形成；都受到昆虫激素的调控，但是，这两个过程仍有很大的区别。幼虫蜕皮过程通常不涉及新器官的形成，只是幼虫组织器官更新和个体的生长；而变态过程中，往往幼虫组织器官会退化，成虫器官形成和性成熟。

随着现代生物学的快速发展，昆虫变态发育的内部调控机理正逐渐被揭示。越来越多的证据表明，昆虫变态受到多种激素、基因、营养和能量等的共同调控。调控昆虫变态最主要的激素包括促前胸腺激素（Prothoracicotropic hormone，PTTH）、蜕皮激素（Ecdysone）和保幼激素（Juvenilehormone，JH）。促前胸腺激素的主要作用是启动蜕皮激素的合成及分泌，蜕皮激素诱导昆虫的蜕皮和变态，保幼激素则阻止蜕皮激素引起的变态，使幼虫蜕皮后仍维持幼虫状态。保幼激素和蜕皮激素作用于昆虫的许多生理过程，例如变态、生殖、食物消化等等。其中对于昆虫变态发育的调控，是由保幼激素和蜕皮激素相互协同完成的。当昆虫体内保幼激素水平较高时，昆虫只会从上一个龄期的幼虫向下一个龄期的幼虫发育，而不会进入下一个虫态；只有体内保幼激素水平下降同时蜕皮激素水平增高的情况下，才会出现全变态昆虫的幼虫发育为蛹，或者不全变态昆虫的幼虫发育为成虫。

第一节 保幼激素对昆虫变态的调控机制

保幼激素由昆虫咽侧体（corpora allata，CA）细胞合成分泌，调控幼虫生长特性、促进卵巢成熟以及阻碍幼虫过早的进入下一龄期的作用，JH 还参与昆虫体型外观、蜕皮、滞育以及刺激雌性成虫体内卵黄形成等生理生化过程。

1、保幼激素的合成

昆虫体内已经发现 7 种保幼激素，包括 JH0、JHI、JHII、JHIII、4-methyl-JHI、JHB3 和 JHSB3。JHI 为蜕皮激素主要成分，而半翅目昆虫不能合成 JH，通过合成 JHSB3 来替代 JHIII 的调控作用；JH0 主要调控鳞翅目昆虫胚胎的发育；JHI 和 JHII 主要调控鳞翅目昆虫幼虫的生长发育；JHB3 和 JHI 共存于果蝇等较高等的双翅目昆虫体内。此外，甲基法尼酯（MF）在果蝇和蟑螂等昆虫和一部分甲壳虫体内与 JH 有相似的作用。

JH 合成通路包括三个过程，第一步是甲羟戊酸（MVA）途径:由乙酰辅酶 A（acetyl-CoA）开始，经过 AACT.HMGS.HMGR.MVk.PMK、MVD、IPI 及 FPPS 催化形成法呢焦磷酸；第二步是法呢酸（Farnesoic）途径:FDPS、FO 及 FD 酶催化法呢焦磷酸生成法呢酸；第三步是 JH 途径:法呢酸分别被 FAMET、CYP15-A1 或 CYP15C1JHAMT 催化形成 JH，细胞色素氧化酶 CYP 是一种广泛存在于动植物体内的催化酶，具有重要的催化作用。

2、保幼激素的合成调控

JH 的合成受促咽侧神经肽 AT、抑咽侧神经肽 AST）、短神经肽 F（sNPF）、蜕皮触发激素 ETH、谷氨酸盐 Glutamate、胰岛素（Insulin 等的调控。sNPF 在 MVA 途径抑制 JH 合成，同时 AT 正向调控 sNPF、而 AST 负向调控 sNPF；glutamate 通过调控 JHAMT 来调控 JH 的合成；Insulin 调控胰岛素受体（InR）参与还原性辅酶 A（CoA）基因表达，而 CoA 调控 sNPF 和 HMGR 来调控 JH 合成；ETH 参与 20E 对 JH 调控的过程。保幼激素酯酶（JHE）、环氧化物水解酶（JHEH）、保幼激素二醇激酶（JHDK）、转录因子（FoxO）等基因参与了 JH 的水解过程；Krippel-homologl（Kr-hI）是 JH 信号通路中下游关键应答基因，Kr-h1 编码含有 CH 锌指结构的转录因子调控 JH 的合成，组蛋白乙酰转移酶结合蛋白（CBP）具有上调 Kr-h1 的表达。

3、保幼激素受体

保幼激素结合蛋白（JHBP）、载脂蛋白（Lipophorin）和六聚体蛋白（Hexameric protein）与

JH 特异性结合，使 JH 不被降解。bHLH-PAS 转录因子家族中 Met 是 JH 主要的受体蛋白，由 *Methoprene-tolerant*（*Met*）基因编码，bHLH-PAS 中 bHLH 为 DNA 结合结构域，PAS 则为信号感受结构域，褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 中，Met 蛋白有 4 个结构域，分别是 bHLH、PAS-A、PAS-B 和 PAC。Met 同家族的转录因子 Taiman、类固醇激素受体共激活物（SRC）、转录因子（BFtz-F1）结合的类固醇激素受体共激活物（FISC）或 Cyclin（CYC）与 Met 结合形成转录复合体，传导 JH 信号，维持幼虫状态。

第二节 蜕皮激素对昆虫变态的调控机制

1、蜕皮激素的合成

前胸腺细胞（PG）内吞固醇类物质，经转运蛋白（NPC1）转运至内质网；在内质网上胆固醇被硫铁氧化酶（Neverland）氧化为 7-脱氢胆固醇;短链脱氢酶（Shroud）、细胞色素 P450 羟化酶（Spookier，Cyp6t3）催化 7-脱氢胆固醇生成 5B-Ketodiol，但是此过程“Black Box”仍未清楚；细胞色素 P450 羟化酶 Phan-tom（Cyp306a1）。Disembodied （Cyp302a1）和 Shadow（Cyp315a1）催化 5p-Ketodiol 生成无生物活性的 x-蜕皮甾酮。PG 释放 a-蜕皮甾酮到血淋巴，随着体液循环进入靶细胞，在细胞质内被细胞色素 P450 羟化酶 Shade （Cyp314a1）催化生成具有生物活性 p-蜕皮甾酮（20E）。

2、蜕皮激素合成的调控

20E 合成分泌受神经因子、胰岛素信号、PTTH、TOR 信号、JH 的反馈作用、NO 信号以及 Activin 等多方面的综合调控。

2.1 PTTH 和 PTSP 对 20E 合成的调控

促前胸腺激素（prothoracicotropic hormone，PTTH）是由昆虫脑神经细胞合成分泌的促激素，具有促进合成 20E 的作用。在鳞翅目昆虫中，前体 PTTH 被释放到血淋巴中经过加工形成 PTTH 并运送到 PG；但果蝇中，脑和环腺相邻，脑中的神经分泌细胞会直接合成并分泌具有生物活性的 PTTH 作用于 RG。PTTH 到 PG 后，PTTH 结合位于细胞膜上的酪氨酸激酶受体 Torso，PTTH-Torso 复合物激活 Ras、Raf、ERK 等信号分子来激活 MAPK 信号通路。MAPK 信号通路控制磷酸化激素受体 4（HR4）来调控 CYP6t3 的转录，同时磷酸化核糖体蛋白 S6（ribosomal protein S6，Rp-S6）和 el-F4E 结合蛋白（elF4E-binding protein，4E-BP）来调控 20E 的合成。抑前胸腺肽（prothoracicostatic peptide，PTSP）是一种对 20E 合成有抑制作用的神经肽。研究显示，PTSP 可损坏 PG 细胞膜的 Ca2+通道蛋白和抑制 PTTH 控制 MAPK 磷酸化 Rp-S6 来调控 20E 合成。

2.2 Insulin、TOR 和 NO 信号对 20E 合成的调控

昆虫胰岛素类似物 Insulinlike peptides（ILP）或 Insulin-related peptides（IRP）具有调控 20E 合成的功能。果蝇中的 ILPs 与 PG 中胰岛素受体 InR 结合可以激活 PI3K-Akt 信号传导通路，上调 20E 合成酶基因表达。家蚕中 PI3K-Akt 信号通路能够激活 TOR 信号，通过磷酸化 4E-BP 和 Rp-S6 来调控 20E 的合成。此外，瘦素受体重叠转录物（LepRoT）可以上调 PI3K 的表达，同时下调 FoxO 的表达，FoxO 具有抑制 TOR 信号的作用。NO 可以调节激素受体 3（HR3）和蜕皮激素诱导蛋白 5（E75）激活 BFtz-F1 表达，BFtz-F1 调控 Phantom 与 Disembodied 的表达来调控 20E 的合成。

3、蜕皮激素受体蛋白

昆虫蜕皮激素受体（EcR）属于核受体（nuclear re-ceptor，NR），NR 可以结合启动子、增强子以及 DNA 特异性激活因子从而激活或阻遏靶基因的转录。EcR 与超气门蛋白（USP）形成异

源二聚体 EcR/USP，EcR/USP 含有配体结合结构域（LBD）和 DNA 结合结构域（DBD），LBD 与 20E 高度亲和，DBD 通过识别下游基因启动子中的顺式调控元件来调控下游基因的转录。EcR 基因能够编码三种不同蛋白 EcR-A、EcR-B1 和 EcR-B2，都能与 USP 特异结合形成异源二聚体受体。在果蝇中，EcR-A 主要调控昆虫器官的原基（翅原基）的发育。EcR-B1 表达于幼虫的主要组织，下调 EcR-B1 的表达将阻断昆虫变态发育。家蚕和斜纹夜蛾中 EcR-B1/USP 在幼-蛹变态过程中高表达，USP 存在亚型基因 USP1 和 USP2，研究表明 EcR-B1/USP1 基因能调控 20E 初级应答，具组织特异性，与新组织的重建有关系。果蝇 EcR 基因的表达受到抑制将会导致成虫新组织无法形成，且幼虫旧组织无法凋亡，同时 USP 是果蝇视色素 X 受体（RXR）的同源体，对果蝇的胚胎发育及变态发育有重要作用。梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 的 USP 基因表达降低将会导致变态过程中化蛹时间增长，蛹死亡率升高。

第三节 保幼激素和蜕皮激素对昆虫变态的联合调控机制

昆虫咽侧体合成并分泌 JH，在血淋巴中形成 JH-JHBP 聚合物，随着体液循环，JH-JHBP 识别结合靶细胞，JH 脱离 JHBP 进入细胞质，与 Met 结合激活下游信号。果蝇生殖细胞表达因子（germ-cell expression，GCE）具有和 Met 相似的作用，当胞质内 JH 浓度较低时，Met 聚合为同源二聚体 Met-Met 或者异源二聚体 Met-Gce，当胞质内 JH 浓度较高时，JH 与 Met 结合，导致 Met-Met/Met-Gce 解离，随后 Met 结合 SRC 或 FISC 等形成转录复合体 Met/SRC 或 Met/FISC 结合到下游基因 JH 反应元件 JHRR（位于 Kr-h1 启动子区域，包含 3 个 E-box-like 序列）区域，调控 Kr-h1 的表达。

20E 调控 G 蛋白偶联受体（GPCR）能够迅速增加胞内环腺苷酸（cAMP）和 Ca+水平，激活蛋白激酶 A（PKA）和蛋白激酶 C（PKC）途径。20E 激活 PKA 途径使 20E 诱导 PKA 产生 PKA 催化亚基 1（PKAC1），PKAC1 诱导 cAMP 应答元件结合蛋白（CREB）磷酸化产生 P-CREB，P-CREB 结合 DNA 上的应答元件（CRE）以增强 20E 应答基因的转录；20E 上调 Ca-激活 PKC 途径使 USP 蛋白磷酸化结合 EcR 复合物 EcR/USP，20E 与 EcR/USP 受体结合后通过 EcRE 激活下游信号通路。初级应答过程中，初级应答基因 E74、E75、E93 和 Br-C 受 20E 的调控从而引起下游及其次级应答基因的转录，E74 和 E75 为血红素传感器，E74 有 E74A 和 E74B 两个亚型，E74A 的表达量与 20E 滴度呈正相关，而 E74B 的表达量则与 20E 滴度呈负相关。E75 有 E75A、E75B 及 E75C 三个亚型，具有调节蜕皮、变态及生殖的作用。Br-C 的 N 末端含有 BTB/POZ 结构域，C 末端则含锌指结构域，这两种结构域分别赋予了 Br-C 与其它蛋白相互作用和 DNA 序列结合的功能，磷酸化后可以穿过核膜进入细胞核，并调控下游基因开始转录，E93 基因的表达可以决定昆虫变态的起始，E93 的表达量可以预测昆虫变态发生的起始时间点。次级应答过程中，Ftz-F1、HR3、HR4 是 20E 次级应答基因，Ftz-F1 能够编码 aFtz-F1 和 pFtz-F1 两种结构蛋白，而 BFtz-F1 主要在变态及预蛹期发挥调控作用，在果蝇中，E75 与 HR3/NO 相互作用抑制 20E 对 BFtz-F1 的诱导，保证 BFtz-F1 能够在适当的时间点调节 20E 滴度。末龄幼虫期 BFtz-F1 重新诱导 E74A 和 E75A，激活 E93 控制预蛹-蛹的变态。JH 和 20E 影响着彼此的生物合成，又协同调控昆虫的变态发育。在果蝇和赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 中 20E 初级应答基因 Br-C 被鉴定为蛹期特异性因子“pupal specifer"，JH/Met 上调 PG 中 Kr-hl 的表达来抑制 Br-C 的表达和 20E 生物合成，从而阻止幼虫变态使其维持幼虫状态。在全变态昆虫或半变态昆虫中，20E 初级应答基因 E93 被鉴定为成虫特异性分子“adult specifier”，20E-EcR/USP 诱导 E93 的表达，但是 E93 的转录活性因其与 USP 的物理结合而减弱，JH/Met 上调 Kr-h1 的表达来抑制 E93 的表达，从而阻止半变态昆虫幼虫一成虫和全变态昆虫蛹-成虫的变态，使其维持幼虫或者蛹态，因此 JH 初级应答基因 Krüppel-homolog1（Kr-h1）被鉴定为抗变态因子“antimetamorphic factor”。

第三十二章 昆虫行为的分子基础

动物行为学家认为，行为是基因与环境因子后天共同作用的结果。影响行为的环境因子很多，如细胞内的化学环境、发育过程中有机体所经历的激素和物理条件以及与其他有机体之间的相互作用。研究行为的遗传与进化，是从基因水平和进化的角度考察昆虫与其环境之间的相互作用机制，包括直接的和进化的机制，涉及昆虫的适应（如生存和生殖、发育及其生理和生物学机制）、种间关系（如捕食、寄生和竞争）以及群落生态关系等。大量传统的行为遗传学证据表明，动物的某些行为似乎是受遗传（基因）控制的。基因的功能源于它们在染色体上的精确位点。二倍体生物在每一位点存在两个等位基因（由父母各提供 1 个）。两个等位基因之间的关系可能是累加的，这意味着表型介于两者之间。

第一节 昆虫迁飞行为的分子基础

迁飞是昆虫长期适应资源与环境的季节性变化所形成的一种行为策略。迁飞昆虫不仅通过迁飞逃避不良环境，也因其极高的繁殖力确保种群在新的生境中实现快速增长甚至暴发成灾，对整个自然生态系统和农业生态系统影响甚大。昆虫迁飞是在长期进化过程中形成的一种生存对策，长期以来，飞蝗、粘虫、草地螟、稻飞虱、稻纵卷叶螟、棉铃虫等迁飞性害虫一直是我国主要农作物上的重大害虫。昆虫迁飞与种群暴发成灾有关，其迁飞行为的发生与调控机制一直是国内外昆虫迁飞研究领域中的热点。从感受不良环境信号到决定迁飞，从起飞、飞行、降落到决定继续迁飞或终止迁飞，这一系列过程受昆虫内分泌、表观等诸多因素的调控，但其背后的分子机制有待深入研究。

Johnson 提出的大多数迁飞昆虫中存在“卵子发生-飞行拮抗综合症”，表明迁飞不仅仅是一种简单的运动，同时也是一种在自然选择压力下形成的一种适应性生活史策略。昆虫迁飞常常发生成虫幼嫩时期，在雌虫中更为明显，这种适应性是建立在雌虫卵巢和飞行器官发育的关系基础上，认为迁飞与生殖是在能源物质动用方面存在“生理开关”，并将“卵子发生-飞行拮抗综合症”与生活史结构相联系。因此，很有可能组成迁飞综合症的各个特征共同受基因调控，在这些特征之间可能存在着遗传相关。但无论是在种群内还是在种群间，通过自然选择形成的迁飞行为与生活史结构的关系存在大量的变异，这也是昆虫为了适应不同的栖息地环境而形成的生物多样性。在大多数情况下，与迁飞相关的性状一般是连续变化的数量性状，受多基因控制并不遵循孟德尔分离规律，数量性状之间也可能存在相关性。

1、昆虫翅型分化的分子基础

昆虫翅型分化必然与昆虫感受营养的信号转导通路相关。其中胰岛素通路主要感受各种糖和环境压力等变化的信号。对于存在翅型分化的昆虫，翅型差异意味着迁飞型和居留型的区别，迁飞行为分子机制的研究也因此主要集中在翅型分化上。作为质量性状的翅型分化（翅膀的长短、有无）虽然在少数的昆虫中受单基因控制，并且遵循孟德尔式分离规律。如车轴草根瘤象甲 *Sitona hispidula* Fab.短翅型基因是显性基因的孟德尔式分离，在步甲 *Pterostichus anthracinusiu* 也存在同样的情况。但大多数昆虫翅型分化主要受多基因控制。如水黾 *Limnopotus canaliculatus* 经过选择试验，长翅型比例可由 60%增加到 85%。褐飞虱翅型分化受位于常染色体和性染色体的两对基因控制，经多代选择长翅型比例可由原来的 57%增加到 97%，短翅型比例可由.50%增加到 93%。昆虫翅型分化必然与昆虫感受营养的信号转导通路相关，其中胰岛素通路主要感受各种糖和环境压力等变化的信号，被证实与多数昆虫的翅型分化相关，如褐飞虱、豌豆蚜以及红肩美姬缘蝽。以褐飞虱为例，两个胰岛素受体 InR1 和 InR2 通过调节叉头基因 *FOXC* 的活性控制其翅型发育。具体来说，不良环境诱导分泌性脑细胞分泌胰岛素样肽（Insulin-like peptides，ILPs），胰岛素样肽作用于翅芽部位的胰岛素受体。InR1 通过激活 PI3K-Akt 信号级联导致长翅型个体，而 InR2 是该途径的负调节剂，抑制胰岛素信号通路，导致短翅型个体产生。当胰岛素受体 2 含量低时，胰

岛素信号转导通路开启，褐飞虱发育为长翅型；而当胰岛素受体 2 含量高时，胰岛素受体 1 信号活性受到抑制，褐飞虱发育为短翅型。此外，也有研究表明蜕皮激素和保幼激素参与了翅型分化的调控过程。

除了内分泌调控因子之外 microRNA 也被证实参与翅型分化的调控。microRNA 通过抑制蛋白质的翻译来调节基因表达，在表观调控中具有重要作用。褐色鱼桔蚜在拥挤环境下会下调 *miR-9b* 基因的表达，使得 ABC 转运蛋白（AcABCG4）上调，从而激活胰岛素信号通路，产生高比例的有翅后代。在褐飞虱体内也发现了一个 mircoRNA（*miR-34*）能够与胰岛素通路、保幼激素、蜕皮激素等形成一个正向调控回路，协同调控褐飞虱的翅型分化。具体描述为，不良环境诱导分泌性脑细胞分泌胰岛素样肽（Insulin-like peptides，ILPs），胰岛素样肽作用于翅芽部位的胰岛素受体。*InR*1 通过激活 PI3K-Akt 信号级联导致长翅型个体，而 *InR*2 是该途径的负调节剂，抑制胰岛素信号通路，导致短翅型个体产生。

2、飞行行为的遗传调控

既然昆虫的迁飞行为是适应环境的变化而通过自然选择形成的一种生存对策，那么其行为的发生不仅会受环境因素的影响，而且还会受到遗传因素的调控。作为数量性状的飞行能力（飞行时间、距离），虽然在少数昆虫中由单基因调控，但大多数昆虫的飞行能力是由多基因控制的，选择试验是揭示多基因控制的最直接的方法，如马利筋长蝽迁飞种群选择试验在一代内能将飞行超过 30 min 或更长的个体比例从 25%上升到 60%。白背飞虱 *Sogatellafurcifera* 飞行能力的双向选择有利于飞行能力弱的个体，即选择能降低种群内迁飞个体的频率。黄地老虎 *Agrotis segeum* 和小地老虎 *Agrotis ipsilon* 飞行能力双向选择有利于飞行能力弱的个体，而对飞行能力强的个体选择响应较低。斑蝶 *Occidryas editha* 种群中存在不同迁飞型比例部分是由于遗传成分作用的。加州天幕毛虫 *Malacosoma californica* 亲本“活跃”的成虫产生的后代“活跃”个体增加，反之亦然。

3、生殖行为的遗传调控

由于大多数迁飞昆虫迁飞行为的发生是在成虫幼嫩时期，因此迁飞昆虫一般有较长的产卵前期，产卵前期对昆虫飞行能力的表达有显著的影响，因而与昆虫迁飞有密切的关系。保幼激素与生殖调控密切相关，早期研究认为保幼激素的滴度变化决定了昆虫迁飞还是居留。通常认为低滴度的保幼激素有利于昆虫迁飞。东方粘虫居留型个体中保幼激素滴度显著高于迁飞型个体，利用保幼激素类似物处理 1 日龄雌成虫显著增加其繁殖能力并抑制其飞行能力，导致迁飞型个体转变为居留型。东方粘虫和一点粘虫的促咽侧体素基因 mRNA 表达量与保幼激素水平成正相关，在羽化初期（0-1 日龄）注射促咽侧体素可促使迁飞型个体居留繁殖，不仅表明保幼激素可能参与迁飞与生殖的协同调控，也表明羽化初期是鳞翅目昆虫决定迁飞的关键敏感期。在棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 具有长距离飞行能力的个体中，促咽侧体素受体（*BNGR-A16*）的表达显著下调。

4、分子调控及其研究发展趋势

近年来，昆虫迁飞习性的组学机制研究不断增多，丰富了人们对昆虫迁飞习性基因调控机制的认识。如编码君主斑蝶时钟的主要转录抑制因子—II 型类脊椎动物隐花色素基因（*cryptochrome*2）与其迁飞行为密切相关，而包括与肌肉形成相关的 *collagen* IV 家族基因在内的基因组区域展现出显著的选择信号，表明与飞行相关的肌肉发育进化是君主斑蝶实现长距离迁飞的主要适应性选择。斑蝶属 *Danaus* 的基因组重测序和群体遗传学分析表明现存的君主斑蝶起源于北美地区且其祖先属于迁飞型。而东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 则具有群居型、散居型和中间型之分，群居型具有长距离迁飞习性。比较基因组学分析表明，与能量消耗和解毒有关的基因在蝗虫中呈现特异性扩增，揭示了蝗虫的长距离飞行能力和植食性的基因组特性。随着群体密度

变化，蝗虫群居型和散居型之间发生转换，且嗅觉系统、非编码 RNA、神经递质多巴胺合成及代谢通路均参与调控了蝗虫群居型和散居型的转换。为适应长距离迁飞，稻纵卷叶螟进化出迁飞-生殖间的能量代偿机制，即通过卵巢滞育保证在迁飞过程中有足够的能量。

第二节 昆虫嗅觉行为的分子基础

昆虫对挥发性化学信息素的感觉，主要是通过位于触角上特化的嗅觉器官--嗅觉感器（olfactorysensilla）介导的。昆虫的气味受体是对食物、配偶和产卵场所高度敏感的探测器。在昆虫中，气味受体都是由高度多样的基因家族所编码的七跨膜区受体蛋白。确定这些受体的化学特异性和功能性质有助于深刻理解昆虫嗅觉编码的分子机制。

1、嗅觉器官和嗅觉神经元

昆虫的嗅觉系统主要包括 2 种嗅觉器官：触角（antenna）和下颚须（mxillary palp），它们的表面都覆盖着感受器（sensilla）。果蝇成虫感受器的每个纤毛包含 4 个嗅觉神经元（olfactory receptor neutrons，ORNs）。感受器的表面布满可以通过气味分子的小孔或者通道，嗅觉神经元细胞体位于感受器的下方，毗邻辅助细胞。这些辅助细胞可以分泌气味结合蛋白（odorant-binding proteins，OBPs）进入淋巴液，嗅觉神经元树突浸润其中。普遍认为气味分子透过感受器的表面的小孔或者通道进入触角或下颚须在 OBPs 运输气味通过淋巴液到达树突细胞膜的嗅觉受体（olfactory receptors，ORs）。嗅觉神经元可以处理气味信息并传递信息到大脑的触角神经叶。大多数昆虫的嗅觉感受器分为 3 种形态：锥形感受器（Basiconic sensilla）位于触角和下颚须可以探查到酯类、醇类和醛类气味；毛状感受器（Trichoid sensilla）位于触角可探查性信息素；腔锥状感受器（Coeloconic sensilla）位于触角可以探测到酸类和胺类气味。雌性冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 触角上的嗅觉感受器是雄蚊的 3~4 倍，这种差异可能是由于雌蚊需要依靠嗅觉系统寻找吸血宿主。另外，昆虫幼虫阶段的嗅觉系统比成虫阶段简单许多，这也许说明在昆虫不同生命阶段，其对嗅觉功能需求的不同。例如，成虫需要通过间歇性的、不同浓度的气味刺激，经过较长的距离才能找到食物、配偶或产卵地，而幼虫的食物通常在其附近。

2、气味结合蛋白

嗅觉结合蛋白是一类多基因家族蛋白。根据其结构、功能、结合配体以及在组织中分布的差异，主要分为气味结合蛋白（OBPs）、信息素结合蛋白（pheromone binding proteins，PBPs）、化学感受蛋白（chemosensory proteins，CSPs）。嗅觉感受器是一个内部充满淋巴的腔隙，嗅觉神经元树突浸润在淋巴中，空气中疏水性气味分子到达 ORs 之前必须依赖载体才能经过淋巴液。OBPs 作为一种亲水性的小分子蛋白，起运输气味分子的作用。OBPs 的同源性不高，但每组蛋白氨基酸序列较为相似性，但冈比亚按蚊（33 种）、埃及伊蚊（*Aedes aegypti*）（34 种）、致倦库蚊（*Culex pipiens* quinquefasciatus）（55 种）的 OBPs 蛋白一级结构同源性差别很大（20%~80%），虽然它们具有共同的保守结构，即具有 2~3 个保守的二硫键把 6 个 α-螺旋连接成特定的三维空间结构。不同昆虫蛋白一级结构的差异，预示着不同的 OBPs 的功能差别较大。针对于蚊虫的研究发现，通过 RNAi 技术降低触角上特定 OBP 基因的转录水平后，触角电位图（electroantennogram，EAG）显示蚊虫触角对特定气体分子的电信号明显减弱或者缺失。因此，OBPs 能够影响昆虫的气体识别功能。另外，由于 ORs 周围有大量的气体降解酶，OBPs 除了能够运输疏水性气味分子外，还能保护其不被降解。

3、嗅觉受体

分布在昆虫嗅觉神经元 ORNs 上的嗅觉受体 ORs 是处理气味信息的枢纽，其基本功能是识别外界的气味，并且将这些化学信号转化为电信号。目前，已从冈比亚按蚊、埃及伊蚊和致倦库

蚊的基因组中分别鉴定出 ORs 基因 79、131 和 177 个。一般而言，昆虫的 ORs 是 7 次跨膜结构的 G 蛋白偶联受体（G-protein coupled receptor，GPCR），与典型的 GPCR 不同，ORs 的 N 末端存在于胞内，C 末端在胞外。这些 ORs 分为 2 类：一类属于传统的配体型气味受体（odorant receptors，ORx），另一类属于嗅觉受体共表达受体（odorant receptor co-receptor）简称 Orco。昆虫的觅食、寻找配偶、产卵地选择、躲避不良刺激等嗅觉行为都与 ORx 对气味分子的识别密切相关。例如，雌性冈比亚按蚊特异性表达的 AgOR1 具有寻找吸血宿主气味的功能，CquiOR10 与雌雄致倦库蚊寻找产卵地有关，Cqui0R136 与驱避剂的识别有关。嗅觉受体共表达受体 Orco 是一个比较特殊的受体，在昆虫的幼虫和成虫两个不同发育阶段的大部分 ORNs 上皆有表达，且在不同物种间具有氨基酸序列的高度保守性。Orco 基因的高度保守性和广泛表达性提示了 Orco 可能是嗅觉功能的重要组成元件。研究发现，Orco 不与气味分子结合，但可以形成异源或者同源复合体，具有气味依赖的离子门控通道的作用，在传递气味刺激信号中起着非常重要的作用。Orco 还可以形成同源复合物，同样具有离子通道的功能。

研究人员对 Orco 介导的离子门控通道的工作机制进行深入研究。虽然气味不能直接与 Orco 结合引起离子门控通道的开放，但是可以增加细胞膜对于环鸟甘酸（cyelic guanosinemonophosphate，cCMP）和环腺苷酸（cyclic adenosine monophosphate，cAMP）的渗透时间。黑腹果蝇的 Orco 离子通道具有五个蛋白激酶 C（PKC）磷酸化位点，控制其环核苷酸敏感性。五个 PKC 磷酸化位点全部突变将几乎消除环状核苷酸门控通道作用。因此，只有在 PKC 磷酸化后，Orco 才能直接激活 cAMP 通道，导致环化核苷酸通道的开放，Ca^{2+}和 Na^{+}进入细胞，神经元细胞去极化。随 Ca^{2+}的浓度增加，CI^{-}通道被激活，CI^{-}流出胞外，细胞进一步去极化，产生动作电位。

4、小结

昆虫的嗅觉系统主要包括 ORs、OBPs 以及相关是 ORNs。研究发现 OBPs 是启动嗅觉的钥匙，OBPs 够快速地结合与释放气体分子，起到运输气味的作用。而 ORs 则是嗅觉产生的门户，ORx 可以识别气味分子，而 Orco 是嗅觉功能的最重要的因子，起到启动嗅觉功能的作用。两者在功能上相互协调，从而对昆虫的多项生命活动如寻找配偶、食物、吸血宿主和产卵地等起着重要作用。目前针对于昆虫嗅觉的认知已经有了很大的进步，但是仍然有很多未知领域有待研究。比如，ORs 的 3D 结构，配体结合位置，以及信息传导机制。对于昆虫嗅觉系统结构和功能的研究，有利于深入地了解昆虫的生态习性，有助于寻找新的防控手段干扰昆虫的各种有害行为。

第三十三章 昆虫抗药性的分子基础

随着杀虫剂种类的增加及广泛和高剂量使用，有害昆虫对某种杀虫剂的耐受能力明显增强而产生的抗药性问题日益突出，迫切需要研究昆虫抗药性机制。目前昆虫抗药性研究主要包括生理生化研究和分子生物学研究，包括代谢抗性研究和靶标抗性研究。关于昆虫代谢抗性研究集中在三大解毒酶家族：细胞色素 P450 酶系（cytochrome P450，P450s）、谷胱甘肽-S-转移酶（glutathione S-transferases，GSTs）、非特异性酯酶（esterases，ESTs）；关于昆虫靶标抗性研究则集中在杀虫剂三大作用靶标：乙酰胆碱酯酶（acetylcholinestrase，AChE）、电压门控钠离子通道（voltagegated sodium channel，VGSC）和 γ-氨基丁酸氯离子通道受体（γ-aminobutyric acid，GABA）受体。随着分子生物学实验技术的发展和完善，越来越多的学者开始着手研究产生昆虫抗药性的遗传基础，试图从基因表达和基因调控的角度阐述抗性产生和发展规律。目前普遍认为，在基因水平上，抗性形成大致有 3 种基本机制：（1）基因的扩增（gene amplfication）；（2）基因表达的改变（alered expression）；（3）基因结构的改变（stucture change）。

第一节 化谢抗性的分子生物学机制

1、细胞色素 P450 氧化酶系 P450s

P450 是昆虫体内主要解毒酶系，被认为是昆虫对杀虫剂产生抗性的主要机制之一。P450s 是生物体内广泛分布的多功能氧化酶系的末端氧化酶，主要参与外源性和内源性化合物的合成与分解代谢。抗性昆虫中 P450 的代谢解毒作用增强有两类可能的机制，一是 P450 催化活性增强，二是 P450 酶量增加。催化活性增强的根源在于 P450 结构的变化，可能涉及氨基酸替换、选择性拼接或形成嵌合体，而 P450 酶量增加涉及到 P450 基因拷贝数的增加以及 P450 基因的表达上调。*P450*s 基因是一个庞大的家族，在昆虫中已克隆了 4 个基因家族，分属于 CYP4、CYP6、CYP9 和 CYP18 家族。

P450 基因拷贝数增加涉及的分子事件包括基因复制（gene duplication）或基因扩增（gene amplification），即在基因组中产生一个或多个附加的 P450 基因。P450 基因在转录层面的上调表达是 P450 介导抗药性的最普遍机制。昆虫抗药性相关 P450 基因的转录上调由顺式调控元件与反式作用因子相互作用得以实现。P450 基因调控区存在着许多顺式调控元件，包括启动子、增强子、沉默子和转座子。P450 基因的上调表达可能是由于调控区 DNA 序列的核苷酸插入、缺失或者碱基替换而增加调控元件与转录因子的结合能力，或产生新的调控元件（增强子、启动子），或破坏沉默子的结合位点。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster Cyp6a2* 基因的过量表达与该基因 5’侧翼区存在完整的 CncC:Maf 转录因子结合位点相关联，该结合位点的存在赋予 *Cyp6a2* 基因启动子更强的转录活性。家蝇 *Musca domestica* 拟除虫菊酯类抗性品系 LPR 的 *CYP6D1* 基因的 5’侧翼区包含一段 15bp 的插入，该 15bp 插入破坏了一个转录抑制子 mdGfi-1（为 C2H2 型锌指蛋白）的结合位点，从而降低了 mdGfi-1 对 *CYP6D1* 基因转录活性的抑制作用，导致 *CYP6D1* mRNA 水平的增加。

桃蚜 *Myzus persicae*、棉蚜 *Aphis gossypii* 和豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的 *CYP6CY3* 基因的过量表达与其启动子区的微卫星 AC（n）重复的长度有关。在桃蚜基因组中至少有 5 个 *CYP6CY3* 基因拷贝，这些 CYP6CY3 基因上游调控区 DNA 序列包含 AC（n）重复，并表现出 AC（n）重复长度的多态性，当 AC（n）重复长度达到 94 bp 时，可以增强 *CYP6CY3* 的启动子活性。致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 拟除虫菊酯抗性相关的 *CYP9M10* 基因转录起始位点上游第 27 位的核苷酸发生了由鸟嘌呤向腺嘌呤的突变，由此增强了其转录活性。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 吡虫啉抗性相关基因 *CYP6ER1* 和 *CYP6AY1* 的启动子区 DNA 序列的改变与基因过量表达以及对吡虫啉的抗性相关。

转座子（transposable elements，TEs），也称跳跃基因（jumping gene），是顺式调控元件的丰富来源。TEs 可以改变昆虫基因组结构，影响基因的表达。昆虫 P450 基因往往拥有更丰富的转座子。有事例表明转座子插入可以上调 P450 的表达而产生抗药性。DDT 抗性黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster Cyp6g1* 基因的 5’端非翻译区存在一个转座子插入[Accord，为长末端重复序列（long terminal repeat，LTR）类型]，该转座子的存在与 DDT 抗性呈正相关。转座子 Accord 自身带有转录增强子，使 *Cyp6g1* 基因在果蝇的中肠和脂肪体等组织中特异性过量表达。在果蝇 DDT 抗性品系 *Cyp6g1* 调控区插入的转座子 Accord 中发现了两个附加的转座子（P-element 和 HMS-Beagle），它们的存在进一步增强了 *Cyp6g1* 的表达。

P450s 的持续性高表达使昆虫对不同种类的杀虫剂产生了交叉抗性。来自刚果的冈比亚按蚊与致死按蚊体内 *CYP6M2* 与 *CYP6PI* 高表达，对 DDT 和溴氰菊酯均表现出高抗性。不同昆虫即使对同一种杀虫剂产生抗性，其发挥抗性作用的 *P450s* 也可能不同，家蝇对新烟碱类杀虫剂（吡虫啉）的抗性与 *CYP4g98*、*CYP6g4* 基因的显著表达紧密相关，而黑腹果蝇对吡虫啉的抗性则与

CYP6g1 高表达有关。棉铃虫 CYP6AE 基因簇编码的 P450 对杀虫剂的解毒代谢能力，利用 CRSPR/Cas9 基因编辑技术敲除该基因可提高棉铃虫对顺式氰戊菊酯和茚虫威的敏感性，据此确定体外表达 *CYP6AE* 的代谢抗性与 5 个 P450 基因有关。

1、谷胱甘肽 S 转移酶 GSTs

GSTs 是一种多功能超家族解毒酶系，在生物体内广泛分布。GSTs 在昆虫体内主要催化还原型谷胱甘肽（glutathione，GSH）的巯基与亲电子类毒性物质（杀虫剂）发生轭合反应，将毒性较低的轭合物排出胞外以达到解毒目的。GSTs 可分为 3 类：第 1 类为 Delta 亚族，第 2 类包括 4 个亚族（Sigma、Omega、Theta 和 Zeta），第 3 类为 Epsilon 亚族，其中第 1 类 Delta 和第 3 类 Epsilon 亚族是昆虫特异性亚族。以 GSTs 为基础的昆虫抗药性机制主要是由于 *GSTs* 基因高表达使昆虫对杀虫剂的解毒代谢增强，此外 GSTs 等位基因突变所导致的 GSTs 酶活力增加也是抗药性产生的关键因素之一。昆虫在 GSTs 的作用下对多种杀虫剂（有机磷、有机氯、拟除虫菊酯类）产生了高水平的抗性。

东方果蝇 *Bactrocera dorsalis* 体内的 17 个 GSTs 基因在接触马拉硫磷后 9 个表达上调，接触高效氯氰菊酯后 3 个 *GSTs* 基因（*BdGSTe4*、*BdGSTe9* 与 *BdGST1*）表达上调，使东方果蝇对有机磷类、拟除虫菊酯类杀虫剂的解毒代谢能力增强。来自科拖努的冈比亚按蚊 DDT 抗性种群体内 *GSTE2* 与 *GSTD3* 表达水平分别是敏感品系的 4.4 和 3.5 倍，马朗维尔抗性种群体内 *GSTE2* 与 *GSTD3* 的表达量分别是敏感品系的 1.2 和 2.5 倍，证实 *GSTs* 基因的高表达与抗药性水平正相关。烟粉虱 *Bemisia tabaci* Gennadius 的吡虫啉抗性品系中的 *GST-d7* 的表达量相对于敏感品系上调了 4.39 倍，敲减 *GST-d7* 后，抗性品系的致死率从 11.83%提高到 25.49%，敏感品系的致死率从 51.17%提高到 80.60%

2、非专一性酯酶 ESTs

ESTs 是昆虫体内另一种重要的解毒酶系，可通过水解酯类化合物（杀虫剂等）的酯键将其解毒代谢并排出体外。昆虫体内的 ESTs 主要有 3 类，其中羧酸酯酶（carboxylesterases，CCEs，CarEs）在杀虫剂抗性中作用最显著。酯酶主要对含有酯键的有机磷类、拟除虫菊酯类以及氨基甲酸酯类杀虫剂进行解毒代谢。ESTs 所介导的昆虫抗药性分子机制是由 ESTs 表达量增加与基因突变引起，而酯酶基因扩增是导致 ESTs 表达上调的主要原因。白纹伊蚊 *Aedes albopictus* 双硫磷抗性种群中 *CCEae3a* 与 *CCEae6a* 基因共同扩增引起羧酸酯酶高表达，增强了蚊虫对有机磷类杀虫剂的抗性。褐飞虱羧酸酯酶基因在毒死蜱抗性品系中高表达，该基因的 RNAi 显著提高了褐飞虱对毒死蜱的敏感性，朱砂叶螨阿维菌素抗性品系的羧酸脂酶上升了 2.7 倍，水解酶抑制剂磷酸三苯酯可部分抑制其对阿维菌素的抗性。

第二节 靶标抗性的分子生物学机制

靶标抗性是指昆虫对各类杀虫剂作用的靶标位点敏感度降低而引起的抗性，主要包括 3 大类：乙酰胆碱酯酶（acetylcholinestrase，AChE）、电压门控钠离子通道（voltagegated sodium channel，VGSC）和 γ-氨基丁酸（γ-aminobutyric acid，GABA）受体。

1、乙酰胆碱酯酶 AChE

乙酰胆碱酯酶 AChE 是一种重要的丝氨酸水解酶，其主要功能是在神经传导中将神经递质乙酰胆碱（acetylcholine，ACh）催化水解成乙酸和胆碱，及时终止神经冲动以维持正常的神经传导。同时，AChE 也是有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂的作用靶标，而 *AChE* 基因突变所导致的靶标敏感性下降是昆虫抗药性产生的重要机制。二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 敏感品系 AChE 活性为抗性种群的 3 倍，抗性品系 *ace-I* 基因突变导致杀虫剂抗性。经 PCR-RFLP 分析发现，中华按

蚊 *Anopheles sinesis* 的有机磷及氨基甲酸酯类杀虫剂抗性种群体内 *ace-1* 基因存在 G119S 突变，谷氨酸被丝氨酸所取代，增强了蚊虫对杀虫剂的抗药性。另有研究表明，单个点突变不表现抗性或只表现为较低抗性，而几种不同突变的组合则可产生高水平抗性。与敏感品系相比，对有机磷杀虫剂表现抗性的家蝇 AChE 基因的 le82-Me82、Gly262-Al262 和 Phe327-Tyr327 发生了突变。目前已有 60 种以上的昆虫对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂产生抗性是由于编码 AChE 基因突变造成的。

2、神经轴突钠离子通道 VGSC

VGSC 是拟除虫菊酯类、有机氯类杀虫剂的主要靶标位点，是一种大型跨膜蛋白，由 2000 多个氨基酸残基组成，排列于 4 个同源结构域内，每个结构域又分为 6 个亚区，它们都是跨膜的 α 螺旋，且氨基酸顺序相似。这 24 个跨膜螺旋和交联环排列形成一个电压门控钠离子选择性孔，其上有多个不同的天然毒素、杀虫剂和药物作用靶标部位，它们可延迟钠离子通道活阀门的关闭而导致 VGSC 的持续活化，扰乱昆虫正常的生理过程直至死亡。钠离子通道基因突变可降低其对杀虫剂的亲和性，从而产生靶标抗性或击倒抗性（Knock down resistance Kdr）。在家蝇中已经鉴定了一些 Kdr 等位基因，包括可引起高抗性的超 Kdr 基因。关于 Kdr 机制的学说有 3 种：膜磷脂双分子层的变异，钠通道密度下降，钠通道的基因发生突变。对 10 多种昆虫的研究表明，钠离子通道基因发生点突变与昆虫对菊酯类杀虫剂的抗性密切相关。通过 RT-PCR 扩增的方法，已经获得了编码溴氰菊酯抗性和敏感品系棉铃虫钠离子通道域 II-V 的 DNA 片段。核苷酸序列及推导的氨基酸序列分析结果表明，溴氰菊酯抗性品系棉铃虫钠离子通道基因不存在其他昆虫中报道的 Kdr 和超 Kdr 抗性突变。由于昆虫钠离子通道高度保守，因此，该突变很可能与棉铃虫对溴氰菊酯的抗性有关。另外，通过 PCR 扩增的方法，克隆了棉铃虫钠离子通道域 II-V 的基因片段，该片段全长 7334bp 包含有 13 个外显子和 12 个内含子，与果蝇和烟蚜夜蛾相比，内含子在基因中的位置基本一致，进一步表明昆虫钠离子通道基因在进化过程中高度保守。与钠离子通道基因的变化密切相关。目前，钠离子通道基因部分片段克隆的分离研究均表明击倒抗性位点与钠离子通道基因位置是一致的或紧密连锁的。通过研究德国蜚蠊敏感品系和击倒抗性品系的钠离子通道 para 基因发现，碱基序列在 2979 位发生了变化（Gly 变为 Cys），导致通道蛋白 993 位亮氨酸变为苯丙氨酸，除上述突变外，还有蛋氨酸变为苏氨酸的替换。采用 RT-PCR 技术，测定实验室标准敏感种群和对菊酯神经不敏感的棉铃虫抗性品系的钠离子通道 para 基因序列时发现，有 2 个氨基酸发生突变（Asp 变 Val，Gh 变为 Gly），表明基因突变产生变异通道蛋白是抗性产生的重要原因。这些结果表明，由于昆虫体内 VGSC 基因突变而导致其对杀虫剂的亲和性降低是抗药性产生的重要机制。

3 、γ-氨基丁酸（GABA）受体一氯离子通道复合体

γ一氨基丁酸（γ-amimobutyricacid GABA）是昆虫中枢神经系统中主要的抑制性神经递质，是由谷氨酸在谷氨酸脱羧酶的作用下脱羧而形成的。在昆虫的 GABA 传递系统中与昆虫毒理学关系最密切的是 GABA 受体。GABA 受体为 γ-氨基丁酸门控氯离子通道，也是某些杀虫剂（环戊二烯类、苯基吡咄类、阿维菌素类等）的重要靶标之一，此受体被破坏后使神经冲动的正常传导受阻。GABA 受体氯离子通道相关的抗性主要是由于基因突变导致 GABA 受体与杀虫剂的亲和性降低，从而不能抑制 GABA 受体的氯离子转运。

Ffrench-Constant 等通过 PCR 扩增及 DNA 测序发现，与敏感品系 cDNA 相比，果蝇抗性种群 GABA 受体基因 *Rdl* 单个碱基对的差异引起了氨基酸突变（第 302 氨基酸位置上的丙氨酸突变成了丝氨酸），直接导致果蝇对环戊二烯类杀虫剂产生高抗性，之后在其他昆虫体内也检测到与果蝇相似的突变。因此，GABA 受体上 Rdl 基因突变是导致昆虫对拟除虫菊酯类和烟碱类杀虫剂产生靶标抗性的重要机制。

第三十四章 基因组学在昆虫学的应用

近年来与基因组学相关的 DNA 测序技术和生物信息学得到快速发展，为昆虫基因组学的兴起奠定了坚实的技术基础。昆虫基因组学研究的流程通常是测序-组装-注释-结构基因组学分析-功能基因组学、比较基因组学分析-多组学联合分析。黑腹果蝇作为昆虫基因组学研究的先驱，其基因组测序对全基因组鸟枪法测序策略（WGS）进行了成功尝试，为基因组学领域带来了里程碑式的策略革新，极大地加速了“人类基因组计划”等项目的进程，因此昆虫基因组学的研究，不仅促进了昆虫学的发展，更革命性地改变了基因组测序的策略，推动了整个基因组学领域的前进.

2000 年以来， 果蝇、蚊类、蜜蜂、家蚕、豌豆蚜、帝王蝶、小菜蛾、东亚飞蝗、褐飞虱等一大批重要昆虫的基因组相继得到破译。昆虫基因组测序研究从组学角度系统揭示昆虫环境适应性和遗传进化机制. 截至 2020 年 8 月，NCBI-genome 数据库，已登陆了涉及 15 个目、约 200 个物种的昆虫基因组测序项目，此外还有部分昆虫物种的基因组研究成果已发表但序列尚未公布。

第一节 模式昆虫基因组学

1、黑腹果蝇

黑腹果蝇作为重要的模式生物，是首个完成全基因组测序的昆虫物种，也是继酿酒酵母和秀丽线虫之后第 3 个完成基因组测序的真核生物。该基因组测序首次尝试了全基因组鸟枪法的策略，使测序进程提前了 1 年。黑腹果蝇的常染色质区约 180Mb，测得到了 13601 个基因。通过功能注释，鉴定了与 DNA 复制、染色体行为、转录和基因调控等相关的蛋白家族，并与酵母、线虫及脊椎动物进行了比较分析；糖通透酶（sugar permease）、线粒体载体蛋白和 ATP 结合转运子等跨膜蛋白家族在编码基因中占很大比例，表明膜蛋白在生命活动中的重要作用；细胞色素 P450 超家族共鉴定出 90 个基因，分属 25 个家族，其中 *CYP4* 和 *CYP6* 家族的成员最多，占 P450 基因总数的 1/2，在生物合成代谢通路中，鉴定出 31 种三酰甘油脂肪酶（triacylglycerol lipases）和 32 种二磷酸尿苷糖基转移酶（uridine diphosphate glycosyltransferase，UGT），分别参与脂类分解和甾醇糖苷合成。

2007 年，Drosophila Genome Consortium 发布了 10 种果蝇的测序，这些果蝇生存环境各异，相应的形态、行为学特性也有很大差别，比较基因组学研究表明，其在基因组大小、基因数量、转座子分布及密码子使用等方面表现出高度保守的特性，但在一些蛋白编码基因、非编码 RNA、顺式调节区存在非中性变异，许多涉及环境互作和生殖的基因进化较快，这可能是不同种类果蝇在生态学、行为学上差异的分子基础。借助 12 种果蝇的基因组做了基因家族进化分析，结果表明，尽管基因总数相近，但种间同一基因家族内的扩张或收缩却普遍存在，蛋白编码基因的分化甚至比 microRNA 更普遍，表面上果蝇基因数量的保守掩盖了种间基因快速进化的本质，而这种基因频繁的增减翻覆可能是造成种间形态、生理、代谢上差别的重要原因。

2、家蚕 *Bombyx mori*

家蚕是昆虫分子生物学和系统进化研究中常用的模式生物，同时也是重要的产丝昆虫和生物反应器，2004 年中国和日本的研究人员几乎同时报道了家蚕基因组测序成果，这是中国破译的首个昆虫基因组，对农业昆虫基因组学的研究具有重要参考价值，也使我国在这一领域走在了世界前列。家蚕基因组草图包含已知家蚕基因的 90.9%，估计基因总数为 18510 个，比黑腹果蝇的多。家蚕估计总基因组大小为 428.7Mb，分别比果蝇和按蚊的基因组大 3.6 倍和 1.54 倍。家蚕共有 28 条染色体，其测序工作采用鸟枪法策略。2008 年 International Silkworm Genome Consortium 在 fosmid BAC 文库测序的基础上，将两个数据库融合，得到 432Mb 大小的家蚕基因组精细图，

并将 87%的 scaffold 定位到了 28 条染色体上，家蚕基因组中重复序列相对果蝇、按蚊较多，约占 43.6%、注释得到 14623 个基因，其中超过 3000 个为家蚕特有.基因组中特有的 tRNA 和丝胶基因簇的存在，可能与家蚕的产丝功能相关。同时发现了一种新的、起源于细菌的蔗糖酶可能与专食桑叶习性和生物碱解毒代谢有关，对 40 种野生品系家蚕进行了重测序，并与之前的家蚕基因组比对，构建了家蚕单碱基分辨率的遗传变异图谱，据此鉴定出 1600 万个单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphisms， SNP），以及诸多诸多插入缺失（InDel）或结构变异（structuralvariation），该研究发现驯化品系与野生品系在遗传上有很大不同，但同时二者也保留了较高水平的遗传可变性，这表明家蚕的驯化是一个涉及大量个体的短期事件；同时在丝腺、中肠和精巢中筛出 354 个在家蚕驯化过程中可能起重要作用的基因。另外，对 41 种家蚕或野蚕线粒体基因组的比较和系统进化分析表明，现有的家蚕品系是由中国野蚕品系进化而来的，家蚕祖先的线粒体在进化中没有发生大规模重组事件，且二者种群数量都未经历过膨胀或缩减，但在分化中，驯化品系的线粒体基因 cytochromeb 明显受到正向选择作用。这些研究更加清晰准确地展示了家蚕的进化历史，解决了关于驯化家蚕起源的争论.

3、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*

赤拟谷盗是鞘翅目中重要的储粮害虫，能在极端缺水的环境中生存，危害仓储食品而造成严重的经济损失，同时也是一种通用的模式生物，在遗传学、免疫学等研究领域占有重要地位.2008 年，Richards 等人报道了赤拟谷盗基因组，得到约 160Mb 的基因组图谱和 16404 个预测基因，并通过高密度遗传图谱将 90%的序列定位到 10 个连锁群上，化学感受、细胞色素 P450、利尿激素-抗利尿激素化学受体等基因家族的膨胀体现了赤拟谷盗对仓储环境的适应.此外，赤拟谷盗基因组内包含 3 个与 SID-1 多跨膜蛋白类似的编码基因，该类蛋白在秀丽线虫中与 dsRNA 吸收有关，因此赤拟谷盗体内可能具备系统化的 RNAi 体系.赤拟谷盗是首个完成基因组测序的鞘翅目昆虫，该基因组有助于提高仓储害虫的防治水平，而且作为比果蝇更接近于高等动物的模式生物，赤拟谷盗基因组为高等动物的研究提供了良好的遗传系统.

第二节 卫生害虫基因组学

卫生害虫的基因组学研究主要涉及双翅目蚊虫类以及虱目的人体虱，它们携带多种人类疾病的致病病原，在长期协同进化中形成了良好的共生关系，且生存能力和入侵扩散能力强、基因组学的研究有助于人类深入了解宿主昆虫生物学特性以及病原物与宿主相互适应的机制，为控制疾病传播奠定基础。

1、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*

冈比亚按蚊是疟疾的主要传播媒介，与疟原虫具有频繁的互作和专性适应，同时也在进化上影响着病原与动物宿主，作为重要的卫生害虫，冈比亚按蚊是第一个完成解析的蚊虫类基因组，并经多次完善得到染色体级别的精细图。冈比亚按蚊基因组序列草图于 2002 年测定完成，所测定的基因组序列总计为 278Mb，通过对基因组序列的分析，预测出约 14000 个编码蛋白的转录本（即基因）。冈比亚按蚊与果蝇都属于双翅目昆虫，但它们的基因组大小却相差极大。这种差异可能是由于按蚊基因组增益或果蝇基因组丢失所造成的。根据现有的资料，蚊科（Culicidae）所有种类的基因组都比果蝇的大，如按蚊属的基因组估计在 240~290Mb，而所有其他蚊种的基因组都在 500Mb 以上。相反，果蝇属（Drosophila）昆虫的基因组一般都为 230Mb 或更大，但黑腹果蝇基因组在近期进化过程中发生了严重缩减。与果蝇相比，丝氨酸蛋白酶以及先天免疫相关基因家族的膨胀可能与按蚊的取食行为以及病原-按蚊-动物寄主的频繁互作有关；涉及视觉系统、细胞黏附及糖降解的基因家族膨胀，可能是按蚊频繁搜寻食物行为的分子基础；而转座子、解毒酶系、编码唾液腺成分以及合成分解代谢酶系的基因的过量表达可能与其较强抗药性相关。冈比

亚按蚊有 M 和 S 两个分子亚型，二者在幼虫行为选择和成虫繁殖行为上出现分化，两个种群间的基因交流极其有限，因此很难凭此解释亚型形成的复杂过程。通过两个亚型的比较基因组学研究，观察到两个种群间存在大量异质性的基因组分化并发现了种群内的选择性清除（selective sweep）的证据，通过选择性清除，某些优势基因可在种群中相对较快地扩散，这可能是原始种群产生分化、最终导致两个亚型形成的分子机制。研究比较了按蚊属物种在基因组层面上的保守与分化，通过对比与生殖、免疫应答、杀虫剂抗药性和化学感受机制相关的基因，揭示了不同按蚊在生存环境、病原-介体-寄主互作以及传毒能力方面的差异分子机制.

2、埃及伊蚊 Aedes aegypti

埃及伊蚊是登革热和黄热病的主要传播媒介，为探究其高效携带、传播病原菌的机制，提高对此类传染病的防治水平。2007 年 Nene 等人完成了埃及伊蚊基因组的测序，得到 1.38Gb 的基因组和 15419 个预测基因，其基因组内转座子含量达到 47%，这是导致伊蚊基因组膨胀的主要原因，但转座子对伊蚊与按蚊的基因组共线性的影响较小，埃及伊蚊与冈比亚按蚊在基因密度上有所差别，气味结合蛋白、细胞色素 P450 及表皮蛋白等基因的拷贝数增加，基因组大小及基因数目的差异有助于解释二者不同的生物学特性，例如，对不同血液偏好性的不同、在选择宿主时的行为差异、传播特定病原体时个体能力的差别等。这冈比亚按蚊和埃及伊蚊约在 25 亿年前发生了分歧。通过比较它们的基因组，发现二者有相当大的相似性，但也存在许多差异。这些差异很可能反映了它们不同的生态学和生活策略所导致的选择及其随后适应的结果。二者基因组之间几乎有一半的基因属于直系同源基因（orthologous gene），平均序列相似性约为 56%。按蚊与果蝇序列联配分析结果显示，二者的直系同源基因只保留了一半的内含子/外显子结构。据估计，每一基因每 1.25 亿年就有 1 个内含子发生增益或丢失，该进化速率是相当惊人的。

第三节 社会性昆虫的比较基因组学

社会性昆虫具有高度社会化的组织，其种群中具有严密的等级分化、劳动分工以及哺育异己后代的行为，这种特性被称为真社会性 eusociality。昆虫真社会性的起源与进化是昆虫学及进化生物学关注的焦点之一，对社会性昆虫的比较基因组学研究有助于理解昆虫社会行为的演化模式。真社会性昆虫主要包括等翅目的白蚁和膜翅目中的蚂蚁、胡蜂和蜜蜂。

1、蜜蜂 *Apis mellifera*

西方蜜蜂是第一个完成全基因组测序的社会性昆虫，与果蝇比，其基因组中大多数细胞信号通路的基因高度保守，但体内控制生理节奏、衰老、RNA 干扰及 DNA 甲基化的基因相差较大，反而与人类等脊椎动物的同类基因更为接近，此外解毒酶、表皮蛋白相关家族的收缩能够解释蜜蜂对杀虫剂的敏感性。西方蜜蜂的基因组草图于 2006 年完成，所测基因组为 236Mb。西方蜜蜂具有 16 条染色体，所有染色体都采用细菌人工染色体（BAC）荧光原位杂交（FISH）进行了鉴定。蜜蜂在 3 亿年前从双翅目和鳞翅目分化出来，而它与人类的共同祖先可追溯到 6 亿年前。蜜蜂属（*Apis*）是蜜蜂中古老的一支。蜜蜂首先在欧亚大陆热带地区演化，然后向北和向西迁移，并于 1 万年前的更新世末到达欧洲。关于 A.mellifera 的起源，有人说是在亚洲，也有人说是在中东甚至非洲。起源后，它们随着人类酿蜜活动被传播到世界各地。

蜜蜂基因组具有新奇的特点，这为研究其生物学提供了令人着迷的新视点。这些特点主要包括:①与其他已测定昆虫基因组相比，蜜蜂基因组富含 A+T，并具有 A+T 含量上的空间异质性。蜜蜂基因组含 67%的 A+T，而果蝇和按蚊基因组分别只含有 58%和 56%。②蜜蜂基因组富含 CpG 二核苷酸（或称 CpG 岛），其 CpG 的含量是期望值（从单核苷酸估计）的 1.67 倍，而其他真核生物基因组的 CpG 含量一般不足或最多接近期望值。甲基化胞嘧啶（Me-C）已知是高突变的，而甲基化胞嘧啶可能突变为 T，进一步促使碱基组成偏向 A+T。③在蜜蜂基因组中鉴定的

转座子几乎全是 mariner（广泛分布于节肢动物和其他动物）家族成员，但基本上缺乏其他主要的转座子类型。④蜜蜂基因组较果蝇和按蚊基因组进化速率更慢。⑤采用新的基于基因组的单核苷酸多态性（SNPs）种群遗传学分析方法支持了 Amellifera 起源于非洲的假说。

为了测定基因组的进化速率，可以选择在许多不同物种中保守的单拷贝直系同源基因来进行比较。通过比较昆虫与人类单一拷贝直系同源基因，发现蜜蜂与人类序列的平均一致性 47.5%大大高于果蝇与人类的序列一致性（44.5%），也高于按蚊与人类的序列一致性（46.6%）。这说明果蝇基因组的进化速率最快，而蜜蜂基因组是目前已测序昆虫中进化速率最慢的。

2、白蚁

白蚁属等翅目，与膜翅目社会性昆虫分属不同的进化分支，但却进化出与蜜蜂、蚂蚁等类似的社会习性，因此是研究社会性进化的重要材料。白蚁另一个显著特性在于其种群中存在雄性蚁王，终生保持可育，能多次交配，而膜翅目种群中没有长久可育的雄性个体，雄蜂（雄蚁）一般只能单次交配。2014 年首个白蚁一湿木白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 的基因组测序完成，与膜翅目社会性昆虫的比较基因组学分析表明，湿木白蚁基因组中与雄性生殖相关的基因家族显著扩张，且这些基因在蚁王中是上调表达的，这可能是蚁王长期存在和多次交配的原因之一；化学受体家族成员数量的差异可能与湿木白蚁隐蔽的生活环境有关；而湿木白蚁与决定个体发育方向的基因家族的数量和表达水平与膜翅目社会性昆虫类似，白蚁基因组的破译为理解白蚁独特的生殖生物学和社会性昆虫的分子进化提供了关键信息，也有助于人们寻找控制白蚁的新策略。对两种社会性进化复杂度不同的白蚁做了比较基因组学研究，湿木白蚁较原始，社会等级简单，所有工蚁均具备全能性，能发育成各种等级的个体，而大白蚁在进化上更高级，具有更为复杂的社会结构，其工蚁形态高度分化，且不能转变成具有繁殖能力的蚁后。对通讯、免疫防御、交配以及共生相关基因家族的分析表明，尽管两种白蚁社会性分化程度差异明显，然而在多数家族中二者的基因组成没有太大差异，只是在基因结构和转座子上有所不同，进而预测转座子、表观调控以及雄性生殖等方面的差异，可能与社会习性的分化更加相关。

随着测序技术的发展和测序物种的增加，大量社会性昆虫基因组的横向比较逐渐成为社会性进化研究的主要手段之一。2013 年，Simola 等人对 8 种社会性昆虫（7 种蚂蚁和西方蜜蜂）以及 22 种独居性昆虫进行了比较基因组学研究，发现社会性昆虫基因的表达调控和种系特异性基因与独居性昆虫明显不同，基因调控的改变是真社会性起源的关键因素，而种系特异性基因的组成差异则与社会性的种系特异性更加相关。2014 年，对 7 个已公布的蚂蚁基因组以及部分蜜蜂和果蝇的基因组做了比较，寻找其中被正向选择的蛋白编码基因，得出的结果颠覆了之前对于昆虫社会性演化的认知：①与果蝇类似，蚂蚁、蜜蜂的免疫相关基因在进化中也受到正向选择，而不像之前认为的，社会性昆虫由于存在清洁卫生的行为而降低了对免疫基因的选择压；②膜翅目昆虫中的嗅觉和神经发生基因在其社会性进化之前就开始受正向选择而富集，即社会习性的产生和进化并非是这些基因家族扩张的起因；③通过比较发现了蚂蚁特有的基因组进化特征，最典型的是线粒体功能相关基因受到反复的正向选择。随着越来越多的社会性昆虫基因组测序完成，基因组学、比较基因组学以及表观遗传学的研究将为深入理解昆虫真社会性的演化提供更多线索。

第四节 农业昆虫基因组学

模式物种基因组图谱的公布和后基因组时代的发展，为许多重要农业害虫的基因组学研究提供了可能和便利.近年来，越来越多的害虫基因组得到解析，有助于深入理解害虫发生的分子基础、遗传机制和进化过程，为害虫持续控制提供新思路和新技术。自家蚕基因组完成后，我国昆虫基因组学逐步兴起，2009 年至今，我国科学家相继开展了小菜蛾、东亚飞蝗、褐飞虱等多种重

要农业害虫的基因组学研究并取得了丰硕成果。

1、小菜蛾基因组

2013 年，福建农业大学领衔完成了小菜蛾基因组的破译，其基因组大小约 343Mb，预测出 18071 个蛋白质编码基因，其中 1412 个是小菜蛾特有的。通过不同种群个体基因组检测，研究人员鉴别了测序小菜蛾 Fuzhou-S 品系的全基因组水平多态性，这可能是小菜蛾具有广泛适应性的重要遗传学基础，结合转录组学的研究发现，小菜蛾中肠内的硫代葡萄糖苷硫酸酯酶和硫酸酯酶修饰因子 I 在幼虫时期的协同表达是决定小菜蛾能够取食十字花科蔬菜的关键，对于小菜蛾强大的植物解毒能力与抗药性，除细胞色素 P450、谷胱甘肽转移酶和羧基酯酶三大水解酶家族外，ATP 结合转运子的扩张可能具有更加重要的意义，小菜蛾基因组的研究，阐明了小菜蛾对植食性的适应以及昆虫与寄主植物协同进化的分子机理，解释了小菜蛾耐药性强的机制，为后续与抗药性和食性等生长发育密切相关基因的功能基因组学和遗传学研究奠定了基础。

2、东亚飞蝗基因组

东亚飞蝗是重大迁飞性害虫，且存在群居型与散居型两种可相互转换的形态，散居型转为群居型是其聚集起飞、爆发为害的前提。为解释其二型性转变机制，研究人员通过构建 BAC 文库和 WGS 测序，得到约 6.3Gb 大小的飞蝗基因组框架图，这是迄今已公布的最大的昆虫基因组[]飞蝗基因组中有大量的重复序列，其中 DNA 转座子和反转录转座子居多，分别占基因组的 24%和 17%，且它们的丢失率较低.蝗虫基因组中遍布重复序列的意义可有有两点：①直翅目在进化上处于比较基部的位置，重复序列受到的进化选择压较小；②出于适应环境的需要而采取的策略，它们保留一些序列以便保持一定的可塑性，更好地应对环境变化。东亚飞蝗之所以能够对农业造成重大危害，主要原因在于蝗群的长途迁飞能力和为迁飞供能的大量摄食的能力，而两种形态的飞蝗中，群居型的迁飞能力显著强于散居型。通过分析东亚飞蝗基因组信息，发现了多个与脂肪酸代谢相关的基因，这些基因组成了高效的能量供应体系，保证迁飞对能量的需求；UGT 和酯酶基因家族显著膨胀，这有助于东亚飞蝗快速降解禾本科植物中的次生代谢物，提高摄食量，对飞蝗群居型和散居型个体脑组织进行的转录组和甲基化对比分析，发现二者脑部基因表达具有显著差异，与神经发育和可塑性调控相关的多个基因呈现不同的甲基化模式；与激酶、信号转导蛋白、微管蛋白等相关的基因转录以及可变剪接情况也多有不同。