

昆蟲的行爲與激素(上)

文·圖／顧世紅

摘要

昆蟲成功立足於地球至今已有近三億五千萬年的歷史，昆蟲雖小，但體內卻有複雜的內分泌體系，就完全變態的昆蟲而言，幾丁質外表皮的保護及通過由幼蟲至蛹的轉變來完成整個生命週期是其適應地球環境變遷的兩大生存秘訣，對其生理機制的探討，有助於充分瞭解生物之進化機制等有關生命現象的基本原理，而且在實際應用上也具有重要意義。在益蟲如家蠶等的利用方面，可以通過給予青春激素類似物等來調節其生長，使其為人類生產更多更好的產品；在害蟲防治方面，可以利用各種激素及其類似物或拮抗劑等，以「非農藥」的方法有效的來防治害蟲。除了調控昆蟲生長、發育及繁殖的生理過程外，內分泌激素也調控了昆蟲的行爲，本期介紹調控昆蟲行爲的多種激素。

關鍵詞：昆蟲、行爲、蛻皮激素、蛻殼激素、鞣化激素

昆蟲的生命過程與行爲

在多變的大自然中，生活著一類體型微小、色彩斑斕、形態各異、生機勃勃的小動物－昆蟲(圖1)，牠們的種類繁多，達一百多萬種，占整個動物種類的四分之三以上，牠們自立足於地球以來，成功適應地球環境之變遷。地球上的每一個角落幾乎都有昆蟲的蹤影，提供了昆蟲學家挖掘不完的研究題材，更可一探其演變的機制。提到昆蟲的行爲，你我的腦中會浮現出什麼景象呢？是翩翩起舞的蝴蝶？還是正在找尋花蜜的蜜蜂？在昆蟲的生命過程中，有哪些行爲與昆蟲的生存息息相關？其實昆蟲的行爲都與取食、生長與繁殖後代密切相關。自卵孵化後，幼蟲即不斷地進食，透過蛻皮與變態，最終羽化為成蟲，然後找尋配偶，完成交配產卵的重責大任。現在讓我們來看看昆蟲體內的激素是如何控制著昆蟲的行爲。



圖 1. 蝗蟲正在尋找食物

蛻皮與變態

由於昆蟲的表皮層幾丁質成份很高，使其伸展及擴張能力受限，因此，限制了體內組織器官的長大，所以昆蟲在幼蟲期常常需要蛻皮(圖2)，形成更大的表皮層，以滿足體內組織器官進一步的生長，這就是爲什麼昆蟲在幼蟲期要蛻皮的原因。當幼蟲經過多次蛻皮後，必須進行體內組織器官的改組，進行變態，以形成成蟲的組織器官。昆蟲的生長、蛻皮與變態受體內一系列激素所控制。

昆蟲的前胸腺會分泌蛻皮激素，直接誘發蛻皮與變態，蛻皮激素爲類固醇類的化合物，是由德國學者 Butenandt 及 Karlson 教授在 1954 年從 50 萬隻雌蠶蛾中萃取出，並鑑定出它的化學結構。前胸腺之蛻皮激素分泌又受腦神經分泌細胞所分泌的促前胸腺激素所控制(圖 3)。另外，昆蟲的蛻皮除了幼蟲蛻皮外，還有化

蛹以及蛹變成蟲的變態蛻皮。那麼，這些性質不同的蛻皮又是由什麼因素所控制的呢？原來，除了腦所分泌的促前胸腺激素及前胸腺所分泌的蛻皮激素外，昆蟲的蛻皮與變態還受到另一重要內分泌器官(即咽側體)的調控，咽側體的功能是英國的醫生 Wigglesworth 在 1930 年代所做的一系列研究中發現的。Wigglesworth 利用吸血椿象(*Rhodnius prolixus*)進行了很多實驗，他將該蟲的 3 齡或 4 齡幼蟲去除頭部，發現剩下的胸腹部就不會再進行幼蟲蛻皮，而直接變態成很小的早熟成蟲(又稱早熟變態)，這是因為斷頭時將腦後方的一對小器官(即咽側體)一起去掉的緣故。但是，如果斷頭時仍將咽側體留在胸腹部，早熟變態就不會發生。一般而言，該蟲之 5 齡幼蟲為最後一齡幼蟲，但如果將 5 齡幼蟲與 3 齡或 4 齡幼蟲進行併體實驗(即通過玻璃管使蟲體合併在一起，使兩者有血液之交流)，或者將 3 齡(或 4 齡)幼蟲之咽側體移植到 5 齡幼蟲，那麼，該 5 齡幼蟲就還會再進行一次幼蟲蛻皮，而產生超齡(即 6 齡)幼蟲。Wigglesworth 從上述實驗中得出一個結論，即幼蟲期之早期(1-4 齡)的咽側體可能分泌一種抑制激素，抑制了幼蟲轉變為成蟲的變態；但到了 5 齡幼蟲之中期，咽側體的分泌活性就停止了，因此幼蟲就進行了變態的蛻皮。後來這種抑制性的激素在其他許多種昆蟲中都得到了證實，且定名為青春激素(juvenile hormone, 簡稱 JH)。Wigglesworth 儘管在 30 年代他很年輕的時候就發現了該激素的存在，後來的 50 多年間，他一直以吸血椿象為實驗材料進行研究，直到 90 多歲臨終的幾個月前，還一直進行著研究工作，不愧為大師級的昆蟲學前輩。



圖 2. 進入蛻皮期的蠶寶寶幼蟲

▼家蠶幼蟲內分泌器官模式圖

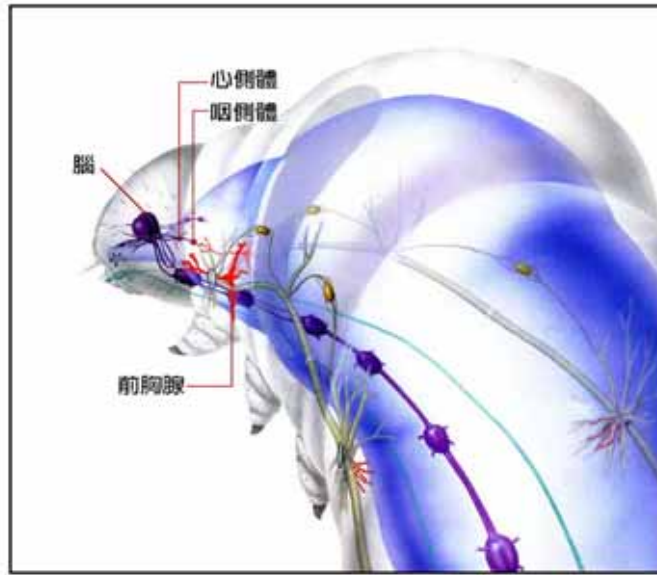


圖 3. 蠶寶寶的主要內分泌器官模式圖

蛻殼相關的激素

隨著幼蟲不斷地取食，體內組織器官的生長量增加，新表皮的合成基本完成後，幼蟲就要準備蛻皮了。蛻皮這一過程看似簡單，其實是由一連串環環相扣的步驟所構成，包括蛻皮前的身體收縮，蛻皮前行為、蛻皮行為及蛻皮後行為等。蛻殼激素是在每齡末期引起昆蟲蛻殼行為並控制有關生理變化的激素，蛻殼激素已經在家蠶及煙草天蛾中得到純化，分別由 61 和 62 個氨基酸組成，兩者之氨基酸序列具 80% 的同源性，C 端的氨基酸是表達生物活性所必需的，在家蠶及煙草天蛾中，是由腦中部的兩對神經分泌細胞所合成，在蛻皮或羽化前，經心側體釋放至血淋巴中，用來調控蛻皮過程的發生。蛻殼激素的釋放與蛻皮激素濃度下降密切相關。在昆蟲的生命過程中，有幼蟲轉變為幼蟲，幼蟲轉變為蛹或蛹轉變為成蟲的蛻皮，蛻皮時都需要蛻去舊殼這一行為，一般來說，我們將調節從蛹殼或未齡幼蟲(指不完全變態類昆蟲)舊殼中羽化的蛻殼激素，特別稱為羽化激素(圖 4)。



圖 4. 家蠶破繭而出羽化的過程

昆蟲的蛻殼及羽化都在一天中特定的時段進行，如羽化都在清晨進行，以避免陽光之照射，這一節律性與蛻殼激素之週期性釋放密切相關。研究還顯示，蛻殼激素的釋放受另外的多種激素所控制，如蛻殼激發激素，該激素由位於每一體節的成對內分泌腺—表氣管腺體中的 Inka 細胞所釋放，作用於昆蟲的中樞神經系統，引起蛻皮前及蛻皮中的一系列行為反應。

鞣化激素

剛蛻皮的昆蟲，表皮既嫩又薄，很容易受傷，因此昆蟲蛻皮後，需要使新的表皮變硬而穩定下來，在此過程中表皮蛋白發生交聯。鞣化激素(bursicon) 即為在昆蟲蛻皮後，使昆蟲表皮硬化及展翅的蛋白類激素，其分子量約 3000 道爾頓，它在昆蟲蛻皮後的表皮硬化過程中起著關鍵作用，通過此激素的作用，新表皮出現骨化和暗化的現象。測定煙草天蛾成蟲血淋巴中鞣化激素的濃度結果顯示，羽化後 2 分鐘內開始升高，4-12 分鐘達到最高值，2 小時後又快速下降。在蝗蟲及蟑螂中發現，所蛻去的舊殼離開新形成之表皮會誘發鞣化激素的釋放。蒼蠅羽化時不使其接觸到泥沙或鋸屑，會延遲鞣化激素的釋放，導致成蟲表皮硬化變慢。因為鞣化激素為與蛻皮相關的激素，在螃蟹及蝦子等無脊椎動物中也存在十分相

似的激素(圖 5)。



圖 5. 蜘蛛、蠍子等無脊椎動物中也存在與蛻皮相關的鞣化激素