

第12章 变态和滞育

12.1 动物变态的基本特征

12.2 昆虫的变态

12.3 两栖动物的变态

12.4 昆虫滞育

- 12.4.1 卵滞育
- 12.4.2 幼虫滞育
- 12.4.3 蛹滞育
- 12.4.4 成虫滞育

12.1 动物变态的基本特征

- 1) 变态 (metamorphosis) 与动物的系统进化没有直接和必然的联系, 许多门类动物都有变态现象 (如腔肠动物、软体动物、环节动物、棘皮动物、节肢动物、脊椎动物), 而同一门类动物中又有可能同时存在变态与不变态的不同物种 (两栖动物)

- 2) 变态现象具有多型性 (如节肢动物的渐变态、半变态、全变态)
- 3) 高等动物的变态均采用激素诱导启动 (细胞分化的远程控制) 和全局发育控制的机制

昆虫变态类型

- **增节变态:** 从幼虫发育至成虫期的过程中只是腹部体节数逐渐增加, 其余不变。
- **表变态:** 幼虫与成虫形态基本相同, 只是个体大小和性器官成熟度不一样, 且成虫期继续蜕皮。
- **不完全变态:** 卵、幼虫、成虫。
 - 半变态: 指幼虫水生, 成虫陆生。
 - 渐变态: 幼虫与成虫在形态和生活习性方面都很相似。
 - 过渐变态: 未龄若虫变为成虫前要经历一个不食且相对静止的时期, 类似全变态昆虫的蛹期, 但若虫的翅着生在体外, 肉眼可见。
- **原变态:** 幼虫需经过一个短暂的亚成虫阶段, 再经过一次蜕皮才能转变为成虫
- **完全变态:** 卵、幼虫、蛹、成虫。

12.2 昆虫的变态

- 果蝇是全变态昆虫。
- 在果蝇幼虫阶段, 体内存在有各种不同的成体结构的原基, 称为**成虫盘**、成虫岛或者成虫环, 各自对应于不同的成体结构, 如分别称为**翅成虫盘**、**肢体成虫盘**等。

- **蛹**为全变态昆虫的特定变态发育阶段, 此时幼虫原有的结构出现重大的改造和重建, 各成虫盘迅速发育, 显出成体的结构特征, 一些幼体特有的组织结构解体消失 (如消化道的一些部位), 某些器官系统进行了重新改造 (如神经系统)。

肢体与翅成虫盘的发育定位

A: 在Hox基因产物的诱导下，出现十字交叉的dpp（横）wg（竖）基因表达带，诱发交叉区细胞distal-less基因表达（灰色细胞）

B: 随后，横向表达Dpp的细胞带向背部移动，并“携带”部分distal-less基因表达细胞向背部迁移

C: 留在原处的distal-less基因表达细胞成为肢体成虫盘前体细胞，迁移的distal-less基因表达细胞成为翅成虫盘前体细胞

与肢体成虫盘轴向决定相关的基因

A 成虫盘后侧细胞engrailed基因诱导hedgehog (Hh) 基因表达，导致背侧前后边缘出现一条dpp基因表达带，腹前面近后侧处出现wg基因表达的区域

B 转基因方法使wg基因在背部区域表达形成一个新的肢体轴

C 使dpp基因异位表达同样形成一个新肢体

激素对蜕皮和变态过程的控制

A 咽侧体产生保幼激素；

B 在促前胸腺激素作用下前胸腺产生蜕皮激素并在脂肪体的线粒体中转化为羧基蜕皮激素

C 由于保幼激素和羧基蜕皮激素不同条件的作用，分别启动幼虫维持、蛹化、蜕皮等发育程序

蛙从蝌蚪变态为成体 许多方面发生了重大的改变

系统	幼体	成体
运动系统	水生，尾，鳍	陆生，无尾，四足
呼吸系统	鳃，肺，皮肤，幼体血红蛋白	皮肤，肺，成体血红蛋白
循环系统	主动脉弓，主动脉，前、后、总心静脉	心脏，颈动脉弓，颈静脉弓
消化系统	植食，长的螺旋消化道，小嘴-角颚，唇齿	肉食-短的肠道-大嘴，长舌
神经系统	没有瞬膜，视紫质，有侧线系统。	发育出眼肌，瞬膜，视紫红质，侧线消失
排泄系统	大量氮，少量尿素	尿素
皮肤	薄，双层上皮，真皮薄，无粘液腺/粒状腺	含角蛋白鳞片皮肤，含粘液腺和粒状腺、分泌抗菌生物多肽

甲状腺素对其靶基因的转录控制 ——低浓度甲状腺素

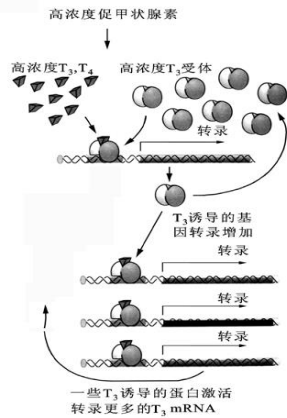
变态前，甲状腺素和甲状腺素受体均以低浓度存在于蝌蚪体内，因低于诱导甲状腺素靶基因启动的阈值，所有的相关基因保持沉默

一中浓度甲状腺素

变态开始，促甲状腺素分泌量增加，激发甲状腺大量分泌甲状腺素，并与甲状腺素受体结合，启动甲状腺素受体基因的表达，形成正反馈调节，使甲状腺素受体含量快速增加，甲状腺素与甲状腺素受体复合物开始激活变态调控基因的表达

—高浓度甲状腺素

变态高潮迅速到来，大量的甲状腺素与甲状腺素受体复合体全面激活变态调控基因，并且一些靶基因产物反馈激活甲状腺产生分泌更多的甲状腺素，即在总体规模上启动正反馈的调节机制，加速变态发育的进程



12.4 昆虫滞育

休眠和滞育

昆虫停滞生长发育实际上有两种情况：

- 一种为**休眠**，常常是由不良的环境条件直接引起的。
- 另一种情况为**滞育**，滞育常不是由不利环境条件直接引起，而是昆虫本身已具有一定的遗传稳定性，当昆虫进入滞育后，即使给以最适条件，也不能马上恢复生长发育。滞育一般有固定的虫态。

所谓**滞育**是指周期性出现，比休眠更深的新陈代谢受抑制的生理状态，是对于有节奏重复到来的不良环境条件历史性的反应，是昆虫对环境条件长期适应的结果。在自然情况下滞育的解除要求一定的时间和一定的条件，并由激素控制。

滞育的发生有两种类型，

- ◆ 一类是某种昆虫一个世代的某一虫态所有的个体都发生滞育，称为**必发滞育**或**专性滞育**。多发生于一化性的昆虫，
- ◆ 另一类是某种昆虫某一代、虫态和个体发生滞育，或者是一种昆虫的某一代的虫体发生滞育，而不是所有世代皆如此，称为**偶发滞育**或**兼性滞育**，多发生于多化性的昆虫。

环境因子和滞育的关系

- 1) **光周期**：长昼长或短昼长。
- 2) **温度**：低温，高温。
- 3) **食物**：食物的质和量对滞育也能产生影响。所取食植物成分的节季节性变化也能给植食性昆虫滞育诱导提供重要的环境信号(如用某种植物的叶子饲养皱纹菜蛾成虫，此虫能正常生殖，然而即使在长光照下，用种子饲养则进入滞育状态)。

4) 昆虫的滞育与遗传, 性别和母本史也有一定的关系。

- ◆多数昆虫含有滞育基因, 具有滞育能力, 如棉红蜘蛛的“滞育”由显性基因控制, “非滞育”由多个隐性基因控制。
- ◆少数昆虫不具有滞育基因, 缺乏滞育能力。
- ◆在滞育反应中, 性别的不同是普遍的: 如一种绿蝇的雄虫比雌虫更容易进入滞育。
- ◆在少数种类中, 母本接受的光周期信号可决定其后代能否进入滞育。
- ◆极个别的情况表现出母亲的滞育史影响其后代的滞育。

昆虫滞育的基本类型

根据滞育所发生的虫态的不同可将昆虫滞育分为四种类型:

卵滞育、幼虫滞育、
蛹滞育和成虫滞育。

12.4.1 卵滞育

卵滞育就是指在卵期的某一阶段, 胚胎停止生长发育, 必须经过一定的时间或某些条件的刺激才能进一步发育。在多数情况下, 卵的滞育发生在胚的神经内分泌系统还未成熟之前, 致使胚胎缺乏光感受器和成熟的神经内分泌系统, 故胚胎对滞育的调节在很大程度上取决于母本。

12.4.1.1 家蚕滞育的概述

- ◆在商业化的家蚕的二化品系中, 长光照和高温作用于胚和早龄幼虫可使长大的雌成虫产滞育卵。
- ◆卵的发育命运(滞育或非滞育)主要与雌虫食管下神经节释放的滞育激素有关, 在滞育激素影响下, 卵巢管产滞育卵; 在滞育激素缺乏, 且保幼激素出现的同时, 卵巢管则产非滞育卵。
- ◆脑可调节食管下神经节释放滞育激素。

12.4.1.2 滞育激素释放的调节位点

- ◆脑和食管下神经节为滞育激素释放的调节位点。
- ◆滞育激素起源于食管下神经节。食管下神经节是否释放滞育激素由脑决定。
- ◆在“滞育生产者”中脑促进激素释放, 而在“非滞育生产者”中阻止激素释放。

12.4.1.3 滞育激素

滞育激素(diapause hormone, DH)是在以家蚕为模型的卵滞育类型中起主要调节作用的一种神经肽, 是研究的较为清楚的一种肽激素。

12.4.1.3.1 来源

- ◆在家蚕中已经鉴定出DH是由食管下神经节里的一对大神经分泌细胞所释放的。
- ◆除了食管下神经节中具有较高的DH活性外，家蚕蛹脑的抽提物亦显示出DH活性，DH或其前体很有可能是在脑中合成然后通过轴突小路传导到食管下神经节的。
- ◆脑既是DH(或前体)合成的位点又是调节食管下神经节中的DH释放的位点。目前已知神经递质 γ -氨基丁酸(GABA)可控制家蚕的食管下神经节中的DH的释放。

- ◆在家蚕的幼虫、蛹和成虫的脑-食管下神经节的抽提物中均发现了DH活性，雄虫也产生DH。
- ◆同样DH可从产非滞育卵的蚕蛹或蛾的食管下神经节中提取，并且活性与产滞育卵的一样高。
- ◆通常情况下，激素效价的控制由激素合成速率决定，但家蚕的DH并非如此。这种激素可被不同年龄、性别和品系的昆虫合成，其效价的控制主要由激素是否释放或释放速率所决定。

- ◆DH活性在其它几种蛾类的食管下神经节中已经被发现。舞毒蛾、日本榨蚕、榨蚕，欧洲松毛虫、美洲大蠹虫。
- ◆在除了家蚕以外的其它物种中，这些具有DH活性的因子的化学特性及生物学意义还很不清楚。但家蚕中的DH已被证明可参与多种代谢作用。
- ◆推测DH的最初功能可能是参与代谢的调节，以后随着进化，才具有调节滞育的作用。

12.4.1.3.2 理化特性

- ◆测定DH提取物活性的最简便的技术就是：将供试物质注射进产非滞育卵的雌蛹体内使之交配产卵，观察卵滞育与否。
- ◆通过观察所产卵的颜色即可决定滞育与否，滞育卵由于眼色素的积累而呈现出黑色，而非滞育卵则是淡淡的黄色。卵巢的眼色素前体3-羟基犬尿素和糖原的水平也可用来作为早期检查激素活性的指标。
- ◆Isobe等用甲醇-二氯甲烷从100万个家蚕的头部抽提出30克包含有30000 DH单位的固体，含有二个活性成分：DH-A和DH-B，分子量分别为3300、2000，DH-B与DH-A相比有较高的活性。

- ◆DH-A和DH-B具有相同的氨基酸部分，均由14种氨基酸组成，DH-B缺乏DH-A中所具有的两种氨基糖并且没有自由的氨基或羟基末端。但DH-A中氨基糖的组分对于激素的活性并不是必须的。
- ◆DH是由24个氨基酸组成，其末端氨基酸次序与促性外激素生物合成的神经肽的非常相似。
- ◆纯化的DH制品对温度和光照极其敏感，如用60℃处理5小时，或者在水银灯下照2小时，活性完全消失。当纯化的DH制品注射进虫体内时也会很快失活，但通过使用牛血清白蛋白或其它高分子量的蛋白作为载体注射的DH活性可被提高2倍。

12.4.1.3.4 靶器官

- ◆卵巢
- ◆卵母细胞，而不作用于滋卵细胞，滤泡细胞或卵巢的其它组分
- ◆DH对重量小于250ug或大于750ug的卵母细胞也不发生作用，仅仅作用于重量大约500ug左右的卵母细胞

12.4.1.3.6 滞育的解除

- ◆滞育的家蚕卵若未经冷冻，放在25℃下将不能终止滞育。
- ◆多数卵必需经过3个月的5℃的冷冻后才能开始发育。
- ◆若卵经过盐酸处理，则不需经过冷冻就能开始发育。
- ◆外源激素蜕皮素，ZR-515在卵期注射能促使滞育卵活化，5'-环腺苷酸也有类似作用，但5'-环鸟苷酸对滞育胚的活化不产生影响。

12.4.2 幼虫滞育

- ◆幼虫各个龄期均可发生滞育，但最多的是在最后一龄幼虫期。多数情况下最后一龄幼虫在化蛹前将打破滞育并主动取食。
- ◆在鳞翅目中，幼虫生活的晚期雄性腺就开始发生分化。因此滞育开始时，精子发生可能已经进入较高级的阶段。滞育可使精子发生处于静止状态并且较高级的精母细胞可能退化、被再度吸收。
- ◆雌性性腺发育仅在蛹期阶段才开始，故幼虫滞育对雌性生殖系统的发生分化有很小的影响。

- ◆幼虫滞育由母体决定并不象胚胎滞育里那么多见。然而也存在着几个著名的母体决定的例子，特别在寄生的膜翅目和双翅目丽蝇科中。
- ◆直接对幼虫滞育进行调节的激素在母体或非母体决定的物种中可能是同样的。
- ◆决定滞育的外界环境因素最终有可能都是通过脑、咽侧体等神经内分泌中心来发挥作用的。

12.4.2.1 脑的作用

- ◆脑作为环境信息的直接受体和调节前胸腺及咽侧体的中心，是幼虫滞育的主要调节者。
- ◆促前胸腺激素 (PTTH) 的积累和最终的释放。
- ◆将玉米螟滞育幼虫的脑植入其它滞育幼虫中发现可立即诱导化蛹。说明滞育脑完全有能力促进发育。这些种类的虫脑需接受到合适的环境信号(长光照)才能释放PTTH，外科手术期间可能破坏了脑的正常的分泌屏障，致使滞育脑中所积累的PTTH大量释放出来，从而促进滞育幼虫的发育。

12.4.2.4 调控机制的多样化

从已有的研究资料来看，**脑—前胸腺轴的抑制是幼虫滞育所具有的共同特点**，然而，对于不同的虫种来说，**JH参与滞育调节的程度很不一样**，据此，幼虫滞育的调控机制可分为4类：

- (1)母体决定；
- (2)JH参与滞育的启动和维持；
- (3)JH仅参与滞育的启动；
- (4)JH无明显作用。

12.4.3 蛹滞育

- ◆在**鳞翅目**和**双翅目**中，蛹滞育的例子非常普遍。蛹滞育在鞘翅目中明显缺乏，并且在膜翅目中也很少见。
- ◆蛹滞育由于发生在蛹期，无取食现象，活动极其微弱，**代谢最为经济节省**，如几种滞育的鳞翅目昆虫蛹的氧耗率大约15u1/克体重/小时，仅为所报道的滞育幼虫和成虫的代谢率的1/10左右。
- ◆蛹滞育和幼虫滞育一样，都表现出昆虫未成熟阶段期间的发育停止，其滞育调节同样包含脑、前胸腺和咽侧体的作用，但主要以**脑和前胸腺的协调控制**为主，且调节机制复杂多样，同样无法用单一的模式来概括。

12.4.3.1 脑的作用

- ◆ 脑通过对PTTH合成和释放的控制来参与滞育调节的。在非滞育个体中，脑在化蛹前后释放启动成虫发育所需的PTTH。若在PTTH释放前，将脑摘除，蛹则显现出与滞育非常相似的状态，且能维持好几个月。
- ◆ 滞育蛹在成虫发育被启动前，同样需要脑释放PTTH。脑何时激活前胸腺？种与种间表现出明显不同：
 - 借古比天蚕脑通常在**滞育的末端**对前胸腺产生作用。
 - 菜粉蝶等多数种类，脑通常在**滞育中期**对前胸腺产生刺激作用。
 - 美洲棉铃虫脑通常在**滞育早期**对前胸腺产生作用。

12.4.3.2 前胸腺的作用

Williams (1947,1952)利用H. cecropia的蛹滞育令人信服地证明了**前胸腺为脑作用的靶器官**。为了在H. cecropia中启动滞育蛹的发育，除了需要一个活化的脑之外，还必须要有前胸腺的存在。

Meola和Adkisson(1977)进一步证实前胸腺在启动美洲棉铃虫滞育蛹的成虫发育中的必要性。当年幼的滞育蛹被摘除前胸腺后，即使转移到有利的环境条件下，亦将永远不能发育，但这种蛹一旦接受前胸腺的移植或类固醇蜕皮素的注射后，则可立即发育。

12.4.4 成虫滞育

- ◆ 鞘翅目，鳞翅目，双翅目，同翅亚目，半翅目，直翅目，脉翅目，毛翅目，以及蝉目中，普遍存在着成虫滞育的现象。
- ◆ 成虫滞育的最大特点是生殖的抑制。在成虫羽化时，虽然雌虫卵巢的原卵区里已经产生初阶卵母细胞，但大多数昆虫的卵黄蛋白的合成和吸收仍然没完成；而雄虫的成熟精子虽在成虫羽化时也已出现，但副腺退化，腺体产物仍没被合成。通过副腺的退化和性行为的缺乏通常可鉴定雄虫的滞育。

- ◆ 正常的生殖过程需要完成一个有次序的生理和行为事件。雌成虫通常寻找一顿蛋白餐以提供卵成熟所必需的原料；代谢器官必须能够生产成熟卵，精子和副腺分泌物；且昆虫必须有性活动。

- ◆ 因此在生殖过程中的许多环节中，只要其中任何一个环节被阻断，即能达到抑制生殖的目的。

- ◆ 对于大多数种类，仅仅生殖的某一个方面被抑制是很难鉴定的。成虫滞育通常包含许多特点，如马铃薯叶甲：**停止取食，变成正趋地性，潜到地里，飞翔肌退化，性活动停止，卵不能成熟，脂类和糖原水平提高，代谢速度被抑制。**

- ◆ 在某些种类中，滞育表现出明显的**性别差异**。

- ◆ 在极端的事例中，滞育可能仅仅发生在雌虫中。如埃及树蝗即使雌虫在滞育状态下，雄虫仍保留着充分的性活动。

- ◆ 在许多胡蜂科、蜜蜂科的社会性昆虫和以成虫越冬的蚊子中，雄虫在雌虫还未进入滞育状态时，就使其受精，然后本身死去，不进入滞育状态。

12.4.4.1 咽侧体的作用

在许多成虫中，保幼激素(ЖН)作为生殖的主要调节者，预示着咽侧体在调节成虫滞育方面可能起着某种重要的作用

12.4.4.1.1 咽侧体活性

- ◆ 咽侧体在成虫滞育期间通常比在生殖活动期间小。

- ◆ 咽侧体的外科摘除和移植实验进一步证明了咽侧体在成虫滞育期间是无活性的。维持在非滞育条件下的马铃薯叶甲雌成虫，当咽侧体被摘除时，可表现出滞育的特征：出现挖洞行为，氧耗率下降等，如用早熟素II选择性地破坏咽侧体，也可诱出相似的反应。

◆用生物测定，放射免疫测定，和气相色谱—质谱等方法，人们成功地测定了马铃薯叶甲血淋巴中的JH滴度。短日照甲虫的血淋巴在滞育期间活性很快下降到检测不出的水平。

◆通过马铃薯叶甲的咽侧体的体外培养，发现取自发育成虫的腺体，体外合成率高；而取自滞育成虫的腺体，合成速度极低，几乎检测不到JH的活性。

12.4.4.1.2 对外源保幼激素的反应

◆保幼激素及其类似物在多数种类中具有解除成虫滞育的作用。

◆剂量反应关系通常很明显。

◆用JH处理滞育个体所导致的生殖活动的恢复，只能视为滞育的暂时中止，而不是滞育的完全终结。



滞育棉铃虫化蛹17天后的前胸腺(X40) (染色30分钟)

问题与思考

1. 昆虫变态可分为哪5种类型？
2. 果蝇胸部体节足和翅成虫盘分化和定位的分子机制。
3. 简述两栖动物变态的激素调控机制。
4. 什么叫滞育，有哪些类型？
5. 影响滞育的主要环境因子有哪些？
6. 简述滞育激素的来源、理化特性和作用靶标。