

饥饿和交配对小地老虎飞行肌发育的影响^{*}

王伟 尹姣 曹雅忠 李克斌^{**}

(中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室 北京 100193)

摘要 小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemburg) 成虫飞行肌的发育常受一些因素影响而发生变化,为探讨饥饿和交配行为对飞行肌发育的影响,通过电子显微镜对雌虫飞行肌(背纵肌)的肌原纤维、线粒体结构进行观察,结果显示:4日龄饥饿雌虫,肌原纤维直径、肌节长度、肌原纤维体积均显著($P < 0.05$)小于取食的。7日龄饥饿雌虫肌原纤维直径、肌节长度、肌原纤维体积分数较4日龄的差异均不显著($P \geq 0.05$),而7日龄饥饿的肌原纤维直径显著($P < 0.05$)大于7日龄取食的;羽化10 d后,饥饿雌虫肌节长度显著($P < 0.05$)大于取食雌虫的,而肌纤维体积分数和线粒体体积分数均却小于后者。7、10、13日龄交配雌虫肌原纤维横切直径分别显著($P < 0.05$)小于同日龄非交配的;7、10、13日龄交配雌虫肌原纤维体积分数显著($P < 0.05$)小于非交配的,线粒体体积分数虽然无差异($P \geq 0.05$),但是交配雌虫的早在4日龄便已明显($P < 0.05$)减小。上述结果表明:正常取食的小地老虎飞行肌4日龄后会发生降解现象;饥饿抑制飞行肌前期发育和中期的降解,而促进成虫末期肌原纤维的分解;交配能促进飞行肌的降解。

关键词 小地老虎, 饥饿, 交配, 飞行肌超微结构, 飞行肌降解

The effect of feeding and mating on the development of flight muscle in *Agrotis ypsilon*

WANG Wei YIN Jiao CAO Ya-Zhong LI Ke-Bin^{**}

(State Key Laboratory for Biology of Plant Disease and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract The development of flight muscles in adult *Agrotis ypsilon* (Rottemburg) can be influenced by a number of factors. The effects of feeding and mating behavior on the development of flight muscles, the structure of muscle fibres and mitochondria in flight muscles (dorsal longitudinal flight muscles) were observed using electron microscopy. By day 4 of the adult stage, the myofibrillar diameter, sarcomere length and myofibrillar volume fractions of hungry females were significantly less than those of feeding females. The myofibrillar diameter, sarcomere length and myofibrillar volume fractions of 7-day-old females without food were not significantly different from those of 4-day-old feeding females, but their myofibrillar diameter was significantly longer than those of 7-day-old females with food. 10 days after emergence, the sarcomere length of hungry females was significantly different from that of feeding females, and myofibrillar volume fractions and mitochondria volume fractions were both significantly lower than those of feeding females. Myofibrillar diameters of mating females 7, 10 and 13 days, respectively, after emergence were significantly smaller than those of unmated moths of the same ages. Myofibrillar volume fractions of mating females 7, 10 and 13 days after emergence were significantly less than those of unmated moths. Although mitochondria volume fractions showed no differences between these two groups at these ages, those of mating moths were significantly lower as early as 4 days after emergence. These results show that flight muscles of feeding females begin to degenerate after 4 days, and that hunger affects the development of flight muscles, preventing their degeneration in more mature moths but promotes their degeneration at the end of adult life. Mating also promotes degeneration of flight muscles.

Key words *Agrotis ypsilon*, unfeeding, mating, ultrastructure of flight muscle, degeneration of flight muscle

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(201003025)。

^{**}通讯作者, E-mail:likebin54@163.com, kbli@ippcaas.cn

收稿日期:2013-03-25,接受日期:2013-04-19

小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg) 属鳞翅目,夜蛾科,是世界性重要迁飞害虫(贾佩华,1961;旷昌炽,1982;曹雅忠等,1990)。幼虫主要在夜间取食,具有食量大,食谱广的特点,可以危害 106 多种经济作物(魏鸿钧等,1989);成虫具有极强的飞行能力,振翅频率高达 140 Hz,肌肉收缩频率 100 ~ 150 Hz,飞行速度高达 70 m/min,可连续飞行 10 h,最长达 40 h,如此强大的飞翔能力与其飞行肌的内部结构紧密相关(曹雅忠,1994;罗礼智,1996b)。此外,其发生规律及生理特性与粘虫很相似,表现出同步发生现象(王荫长,1980)。目前,对小地老虎的控制,还以化学药剂为主,而幼虫对许多药剂已产生了一定的抗药性,给有效防治带来了困难。因此,对其迁飞生理的研究,既有助于完善昆虫迁飞理论,又有助于提高测报和防治水平。

飞行肌由肌原纤维构成,其中包含多种结构蛋白(杨璞等,2005; Craig and Woodhead, 2006; John, 2010),通过粗、细肌丝交叉收缩,为昆虫飞行提供强大的飞行动力(Martyn, 2002; Belinda and Annalisa, 2011; Kenneth, 2011),昆虫飞行肌的发育状况能反应出昆虫的迁飞能力。背纵肌是飞行肌的核心部分,其中肌原纤维和线粒体的生理特征是飞行肌生理活性的重要表现。国内学者已经对划蝽 *Cenocorixa bifida* (Acton and Scudder, 1969)、果蝇 *Drosophila* (Mary and Clifford, 1993)、沙漠蝗虫 *Schistocerca gregaria* (Wang *et al.*, 1993)、粘虫 *Mythimna separa* (罗礼智和李光博, 1996)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (吴孔明和郭予元, 1997)、东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) (刘辉等, 2008) 等迁飞性害虫的超微结构进行观察,分析了它们的生理特性。人们在 20 世纪初就发现,昆虫在迁飞或滞育之后,飞行肌会发生降解,飞行能力大幅下降(Janet, 1907; Feytaud, 1912; Hocking, 1952; Johnson, 1953)。此后,昆虫就不再远距离迁飞,开始转向生殖。飞行肌发生降解的基本特征有肌纤维变松散,粗、细肌丝减少,线粒体裂解,肌质膜破碎等(Richard, 2001)。飞行肌降解受诸多因素的调控,如遗传基因、激素水平(Unnithan and Nair, 1977)、杀虫剂的影响、取食和交配行为、种群密度等(Johnson, 1953, 1959; John and Catherrine, 1968; Jones *et al.*, 1978; 曹雅忠, 1990; Kobayashi and Ishikawa, 1993; 杨璞等, 2005;

Ling and Zhang, 2011)。本试验选取饥饿和交配两个因素,来研究二者对飞行肌发育的影响,以期探究昆虫迁飞的生理机制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

小地老虎在室内(25 ± 1) °C, 60% ~ 80% RH, L:D = 14:10 条件下饲养,3 龄前幼虫集中饲养于罐头瓶中,瓶底垫一块卫生纸,放适量菜叶,每日更换菜叶,瓶口用套有纱布的橡皮筋固定,3 龄末单头饲养于牙签盒中,牙签盒内装 2/3 体积的沙壤土,直至化蛹,蛹期用湿毛巾覆盖牙签盒以保湿,每日更换毛巾。选用重 350 ~ 450 mg 的蛹,在羽化后,雌雄虫分开,并用 10% 的蜂蜜水单头饲养于透明罩内,待用。

1.2 试验处理

饥饿处理:将单头雌蛾置于透明罩内,给予清水,每天更换一次。分别设 0 (<8 h)、4(96 h)、7(168 h) 和 10(240 h) 4 个日龄段,分别检测飞行肌。饥饿成虫几乎都不能活到 13 d。

取食及非交配处理:将单头雌虫置于透明罩内,给予 10% 的蜂蜜水,每天更换一次。设取食 1(24 h)、4(96 h)、7(168 h)、10(240 h) 和 13(312 h) 5 个日龄段,分别检测飞行肌。

交配处理:每个透明罩内分别放雌、雄各一头,给予 10% 的蜂蜜水,每天更换一次。设 4(96 h)、7(168 h)、10(240 h) 和 13(312 h) 4 日龄段,分别检测飞行肌。确定雌虫交配以解剖检查有精包为准。

1.3 飞行肌样品的制备与电镜观察

分别取不同日龄的雌成虫,饥饿与取食,交配与否,每个处理分别取 3 头。在解剖镜下分离出背纵肌,用 2.5% 戊二醛固定过夜,倒掉固定液,用 pH 7.3 磷酸缓冲液漂洗样品,1% 的锇酸溶液固定样品 1 ~ 2 h,再用磷酸缓冲液漂洗样品 3 次,梯度乙醇溶液进行脱水处理,丙酮清洗,环氧树脂包埋样品,70 °C 加热过夜。LEICA EMMZ6 超薄切片机切片,切片厚度约 300 ~ 500 Å,再用醋酸铀和醋酸铅染色,Hitachi 7500 电子透射显微镜观察。

1.4 电镜照片分析

背纵肌肌原纤维纵切面肌节长度和横切直径由电镜照片的比例计算出。纵切面肌节长度为两

个 Z-带(暗带)之间的距离,横切面的直径为椭圆形(或多角形)横切面的最长轴(罗礼智,1996)。根据 Steer(1981)立体学原理方法对照片中各组分体积百分比含量(体积分数)进行估算。每个观测值参考电镜照片 5 张以上。应用 SAS 9.1 数据分析软件在 $P=0.05$ 和 $P=0.01$ 两个水平上采用 Duncan's 多重比较法对各种处理进行差异分析。

2 结果与分析

2.1 饥饿对小地老虎飞行肌发育的影响

2.1.1 肌原纤维直径变化 表 1 显示饥饿的小地老虎肌原纤维直径变化幅度不大,总体趋势是

前期稍增大,之后又减小到最初水平以下。正常取食的雌虫肌原纤维直径,经 24 h 后迅速增大,由初羽化的平均 $1.2\text{ }\mu\text{m}$ 增加到 $1.59\text{ }\mu\text{m}$,结构变得致密,变化差异极显著($P<0.01$),而饥饿的肌原纤维间隙大,其直径仅增大到 $1.31\text{ }\mu\text{m}$,显著($P<0.05$)小于取食的;4 日龄二者差异显著,饥饿的肌原纤维发生了少量的降解,其中出现了白色空缺,且间隙大,不如取食的饱满、紧凑(图 9:B,D)。4 到 7 日龄饥饿的变化差异不显著,至 10 日龄时才显著下降,而取食的从 4 至 7 日龄时便已显著减小。

表 1 饥饿处理对肌原纤维直径变化的影响
Table 1 The effect of starvation on myofibrils diameter

处理 Treatments	不同日龄肌原纤维横切直径(μm) Myofibrils diameter					
	0	1 日龄	4 日龄	7 日龄	10 日龄	13 日龄
取食 Feeding	1.20 ± 0.10 aBC	1.59 ± 0.12aA	1.45 ± 0.10aA	1.29 ± 0.09aB	1.04 ± 0.12aCD	1.00 ± 0.16D
饥饿 Starvation	1.20 ± 0.10aABC	1.31 ± 0.11bA	1.12 ± 0.14bAB	1.10 ± 0.08bBC	1.08 ± 0.10aC	—

注:表中数据为平均值 ± 标准差。数据后标有不同小写字母表示为同一列数据间的差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示同一行数据间的差异显著($P<0.05$)。下表同。

Data in the table are mean ± SD, and followed by different lower-case letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level, while followed by different capital letters indicate significant difference in the same row at 0.05 level. The same below.

2.1.2 肌节长度变化 肌原纤维肌节长度变化与直径变化情况相似(表 2)。羽化取食 1 d 后雌虫肌节增长至 $2.98\text{ }\mu\text{m}$,极显著($P<0.01$)的大于饥饿的 $2.3\text{ }\mu\text{m}$ 。4 日龄饥饿的肌节长度显著($P<0.05$)小于取食的;7 日龄时饥饿的肌节长度又稍

大于取食的,但二者差异不显著($P\geq 0.05$),与 1 日龄相比,取食的减小程度比饥饿的大。10 日龄饥饿的肌节长度显著($P<0.05$)的大于取食的,即 7 ~ 10 日龄饥饿雌虫的肌原纤维长度变化较小。

表 2 饥饿处理对肌节长度变化的影响
Table 2 The effect of starvation on the length of sarcomere

处理 Treatments	不同日龄肌节长度(μm) The length of sarcomere					
	0	1 日龄	4 日龄	7 日龄	10 日龄	13 日龄
取食 Feeding	2.26 ± 0.16aB	2.98 ± 0.15aA	2.23 ± 0.04aB	2.03 ± 0.39aBC	1.83 ± 0.11bCD	1.88 ± 0.14D
饥饿 Starvation	2.26 ± 0.16aA	2.30 ± 0.23bA	2.11 ± 0.06bAB	2.09 ± 0.12aAB	2.06 ± 0.09aB	—

2.1.3 肌原纤维体积分数变化 从肌原纤维体积分数变化来看(表3),雌蛾的肌原纤维体积分数在各观测日龄中,取食均大于饥饿的,其中在4日龄和10日龄取食的均显著($P<0.05$)大于饥饿处理雌蛾的。饥饿的肌原纤维体积分数最大值为1日龄46.99%,取食的肌原纤维体积分数最大值为4日龄的52.37%,表明4日龄前取食的肌原纤维体积分数一直在增加,而饥饿的在逐渐减小;

10日龄饥饿的肌原纤维体积分数降至35.13%,取食的为37.53%,二者差异显著($P<0.05$),即饥饿的肌原纤维含量减少的幅度较大。从电镜照片明显看出,饥饿成虫末期(10日龄)粗、细肌丝大量降解,肌原纤维中呈现出空缺,内含物大幅减少,而取食的至13日龄时部分肌原纤维才开始大量降解(图9:E,F)。

表3 饥饿处理对肌原纤维体积分数变化的影响

Table 3 The effect of starvation on the volume fractions of myofibrils

处理 Treatments	不同日龄肌原纤维体积分数(%) The volume fractions of myofibrils					
	0	1日龄	4日龄	7日龄	10日龄	13日龄
取食 Feeding	45.54 ± 1.61aB	48.82 ± 1.41aA	52.37 ± 1.59aA	42.94 ± 1.43aB	37.53 ± 1.42aCD	36.66 ± 0.70D
饥饿 Starvation	45.54 ± 1.61aAB	46.99 ± 1.02aA	42.50 ± 1.76bBC	41.88 ± 1.04aC	35.13 ± 0.87bD	—

2.1.4 线粒体体积分数变化 表4显示,饥饿雌虫线粒体体积分数变化呈迅速下降趋势,1日龄饥饿和取食的线粒体体积分数由初羽化的35.95%分别降至27.11%、27.99%,虽4日龄取食的和饥饿的线粒体体积分数又有所增大,但依然小于初始水平;从7日龄开始,同日龄饥饿的和取食的线

粒体体积分数出现显著差异($P<0.05$),饥饿7日龄的线粒体体积分数显著($P<0.05$)小于取食的。之后,到10日龄饥饿的线粒体体积分数也显著($P<0.05$)小于取食的。电镜照中10日龄饥饿的线粒体已出现大量裂解(图9:E),而取食的13日龄时线粒体才出现大量裂解(图9:F)。

表4 饥饿处理对线粒体体积分数变化的影响

Table 4 The effect of starvation on the volume fractions of mitochondria

处理 Treatments	不同日龄线粒体体积分数(%) The volume fractions of mitochondria					
	0	1日龄	4日龄	7日龄	10日龄	13日龄
取食 Feeding	35.95 ± 0.88aA	27.99 ± 0.75aC	31.25 ± 1.16aB	28.85 ± 1.13aBC	24.94 ± 0.85bD	13.75 ± 0.95D
饥饿 Starvation	35.95 ± 0.88aA	27.11 ± 0.84aC	29.90 ± 0.97aB	21.59 ± 1.17bD	19.79 ± 0.90aD	—

2.1.5 肌原纤维直径与肌节长度比以及肌原纤维与线粒体体积分数之和 饥饿雌虫肌原纤维直径与肌节长度比变化情况与取食的不同(图1)。饥饿的先于1日龄减小,之后又增加,后期再略微下降,而取食的1日龄与初羽化相比较小,保持平稳,之后变化与饥饿的类似。从处于高峰的4日龄来看,饥饿雌虫肌原纤维直径与肌节长度比为

0.59,而取食的为0.65;7至10日龄饥饿的稍微减小,保持相对稳定,但是肌原纤维含量已经大幅下降(图版9:E)。图2显示,饥饿雌虫肌原纤维与线粒体体积分数之和表现为持续下降的趋势,10日龄时已降至59.22%;但取食的先于4日龄增大到83.62%,之后连续下降,10日龄减小到53.47%,到13日龄

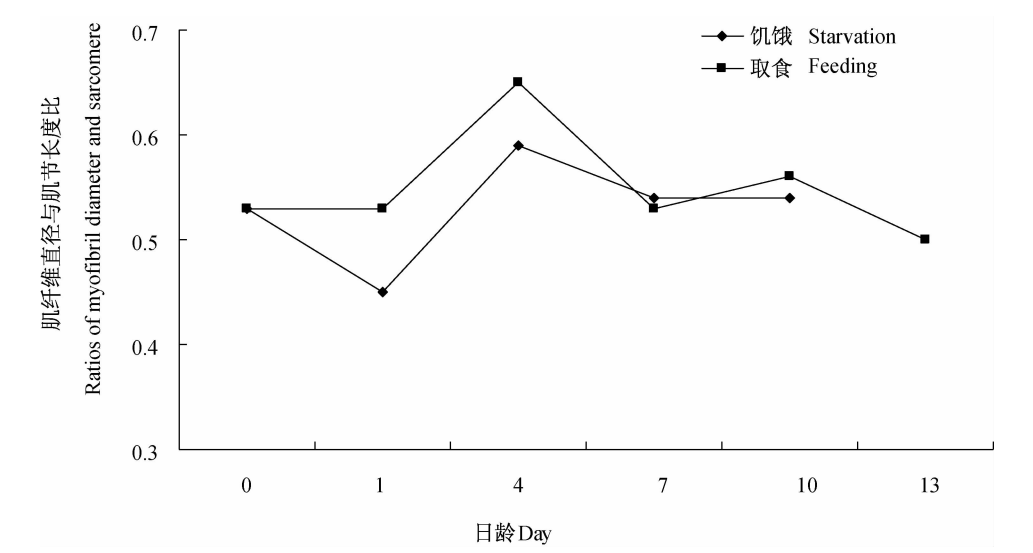


图 1 肌原纤维直径与肌节长度比的变化趋势

Fig.1 The changes of ratios of myofibril diameter and sarcomere length

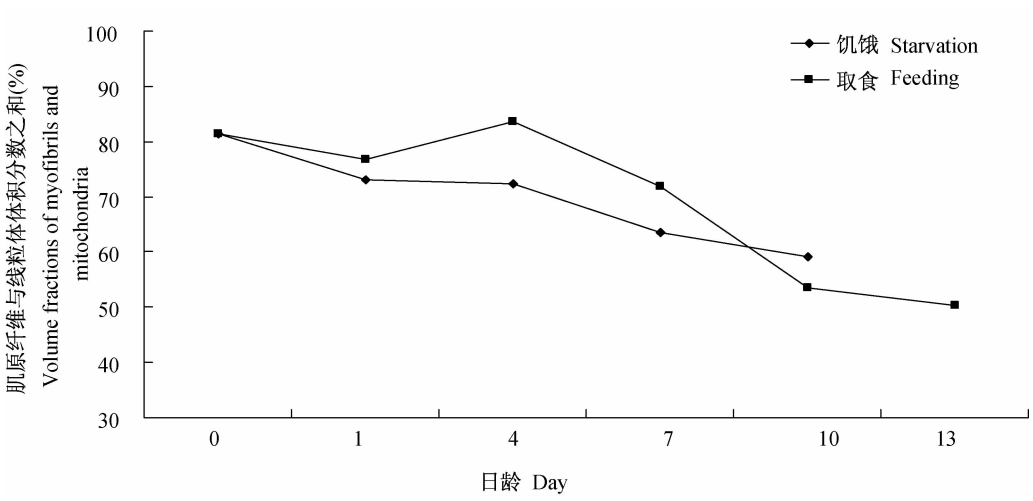


图 2 肌原纤维与线粒体体积分数之和的变化取食

Fig.2 The changes of the volume fractions of myofibrils and mitochondria

又减少 3.06%。饥饿雌虫飞行肌含量始终在减少,但变化比较平缓;而取食的在前期有个增加的过程,后期又呈下降趋势,总体曲线波动较大。

2.2 交配行为对小地老虎飞行肌发育的影响

2.2.1 肌原纤维直径变化 图 3 显示,交配与非交配两种处理雌蛾在羽化后到 1 日龄其肌原纤维直径均显著增加,然后均呈下降趋势。其中,交配后小地老虎雌虫飞行肌横切直径在 4 日龄时减小至 1.34 μm ,小于非交配的 1.45 μm ,但二者差异不显著($P\geq 0.05$);4 到 13 日龄,交配的非交配

的均持续减小,但从 7 日龄开始,交配的始终显著小于非交配的($P < 0.05$)。到 13 日龄非交配的雌虫肌原纤维横切直径减小至 1.03 μm ,而交配的仅为 0.88 μm ,直径严重缩小(图 10:E)。

2.2.2 肌节长度变化 两种处理雌蛾的肌节长度在 1 日龄均为高峰(图 4)。与 1 日龄相比 4 日龄交配的非交配雌虫的肌节长度均显著减小($P < 0.05$),4 日龄和 7 日龄交配雌虫的均显著小于同日龄非交配的($P < 0.05$)。7 日龄交配的减小至 1.65 μm ,非交配的仍保持着 2.03 μm ,显著大

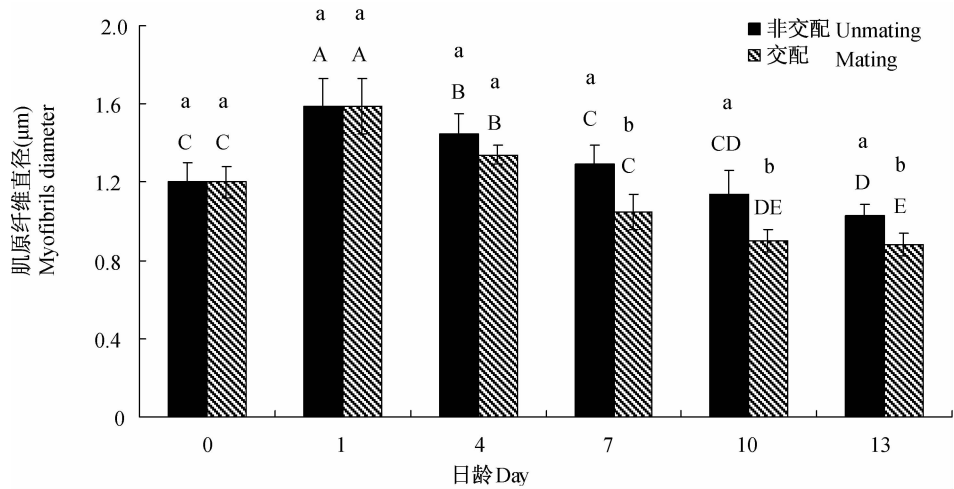


图3 交配对肌原纤维直径变化的影响

Fig. 3 The effect of mating on myofibrils diameter

注:图中数据为平均值 $\pm$ 标准差,标有不同小写字母表示为同一组数据间的差异显著($P < 0.05$);不同大写字母表示同一处理数据间的差异显著($P < 0.05$)。下图同。

Data are shown as means $\pm$ SD, and with different lower-case letters indicate significant difference for the same column at 0.05 level, while with different capital letters with indicate significant difference for the same treatment at 0.05 level. The same below.

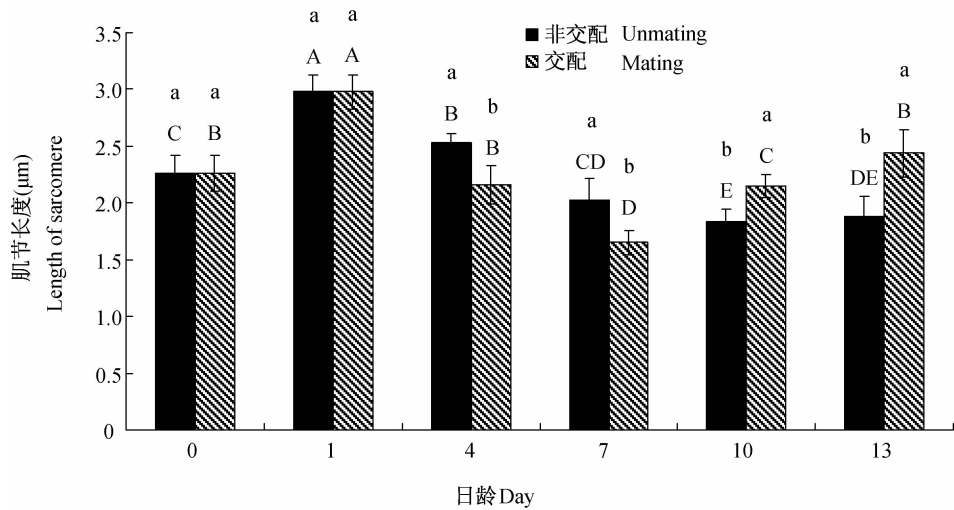


图4 交配对肌节长度变化的影响

Fig. 4 The effect of mating on the length of sarcomere

于交配的($P < 0.05$)。10 日龄至 13 日龄,交配的和非交配的肌节长度又增加,但交配的显著($P < 0.05$)大于非交配的。10 日龄交配的电镜照中已经看不到肌质网了(图版 10:D),飞行肌已经变得很萎缩,降解后粗、细肌丝连接松弛,致使肌节变长;肌丝间变得相当松散(图 10:E)。

2.2.3 线粒体体积分数变化 线粒体体积分数变化情况如图 5 所示,交配雌虫线粒体体积分数持续下降,非交配的前期增大,之后减小。与初羽化相比,1 日龄时线粒体体积分数显著减小($P < 0.05$);交配的 4 日龄和 7 日龄线粒体体积分数均显著($P < 0.05$)小于非交配的。可以看出,交配雌

虫线粒体体积分数下降开始的早,且减小的程度较大,交配行为促进了雌虫飞行肌线粒体大量分解,13 日龄已经很少看到线粒体了,非交配的仍有很多线粒体(图 10:E,F)。

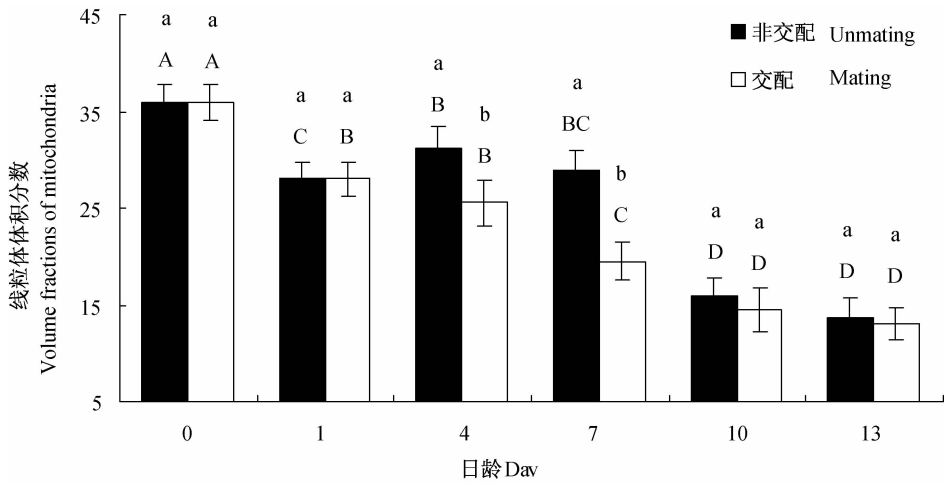


图 5 交配对线粒体体积分数变化的影响
Fig.5 The effect of mating on the volume fractions of mitochondria

2.2.4 肌原纤维体积分数变化 肌原纤维含量与线粒体体积变化不同(图 6),交配的与非交配的肌原纤维含量在前期均增加,中后期下降。与前一观察日龄相比,交配的及非交配的在 4 日龄时变化不同,前者稍微减小,后者略微增加,但二者变化均不显著($P \geq 0.05$);从 7 日龄开始交配的

及非交配的均明显减小($P < 0.05$)。从 7 日龄至 13 日龄,交配雌虫肌原纤维体积分数均小于非交配的($P < 0.05$);13 日龄非交配的已降至 36.66%,交配的仅为 29.40%,大部分已被分解掉,出现空白(图 10:E)。

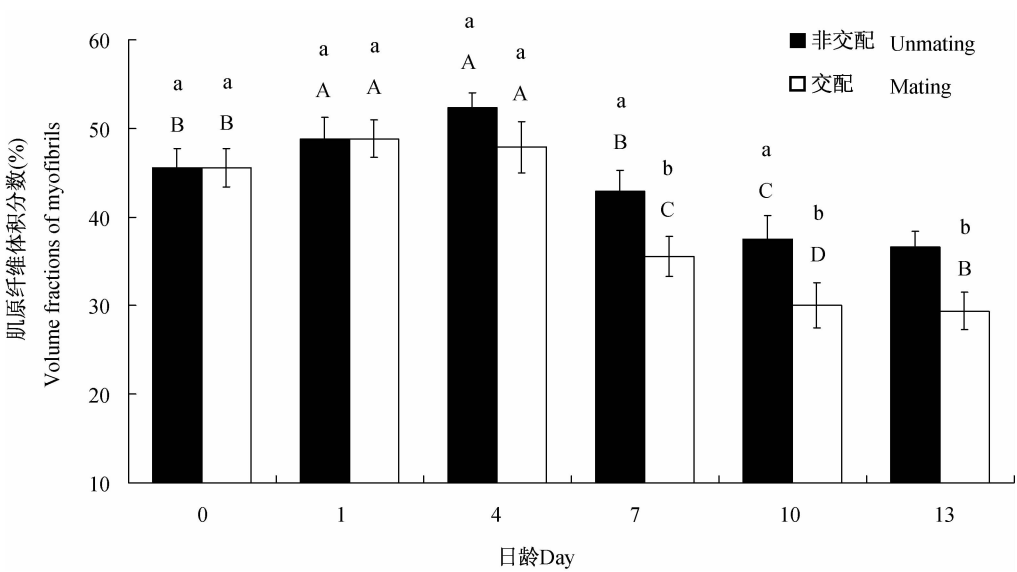


图 6 交配对肌原纤维体积分数变化的影响
Fig.6 The effect of mating the volume fractions of myofibrils

2.2.5 肌原纤维直径与肌节长度比及线粒体与肌原纤维体积分数之和变化 图 7 显示肌原纤维直径与肌节长度比,交配的比非交配的变化波动较大,非交配的在 4 日龄先增大,7 日龄却明显的减小,之后的 10 日龄时才略有增加。交配的肌原纤维直径与肌节长度比 4 至 7 日龄一直增加,之后大幅下降;而非交配的基本保持在一定(0.5 ~

0.6)的水平,随雌蛾龄期的增加变化较为平稳。
交配雌虫线粒体和肌原纤维体积分数之和随日龄增加而持续减小,非交配的先增加,之后下降至一定水平(图 8)。4 至 13 日龄,交配雌虫的线粒体和肌原纤维体积分数始终较为明显小于非交配的,交配的最小时为 42.42%,比同日龄取食的小近 8%。

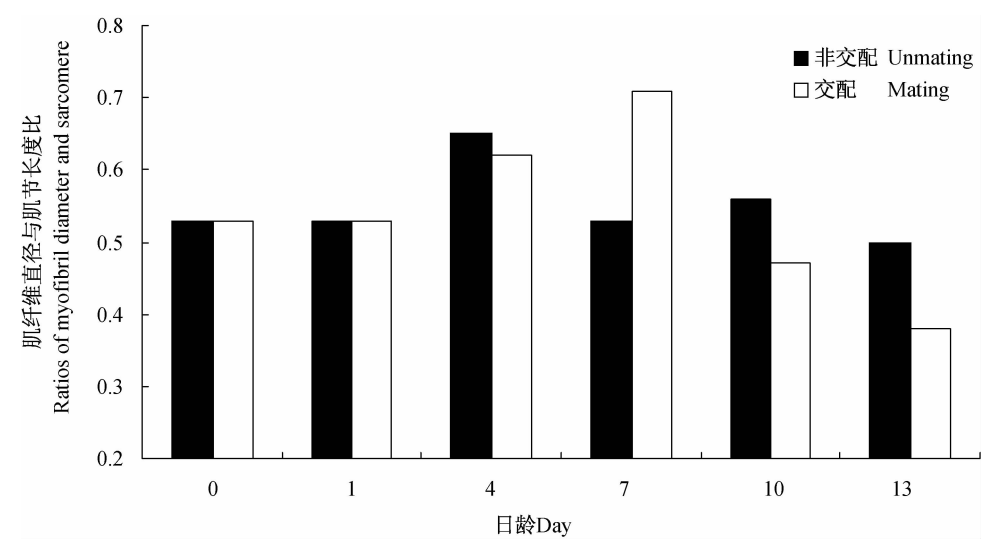


图 7 肌原纤维直径与肌节长度比的变化趋势
Fig.7 The changes of ratios of myofibril diameter and sarcomere length

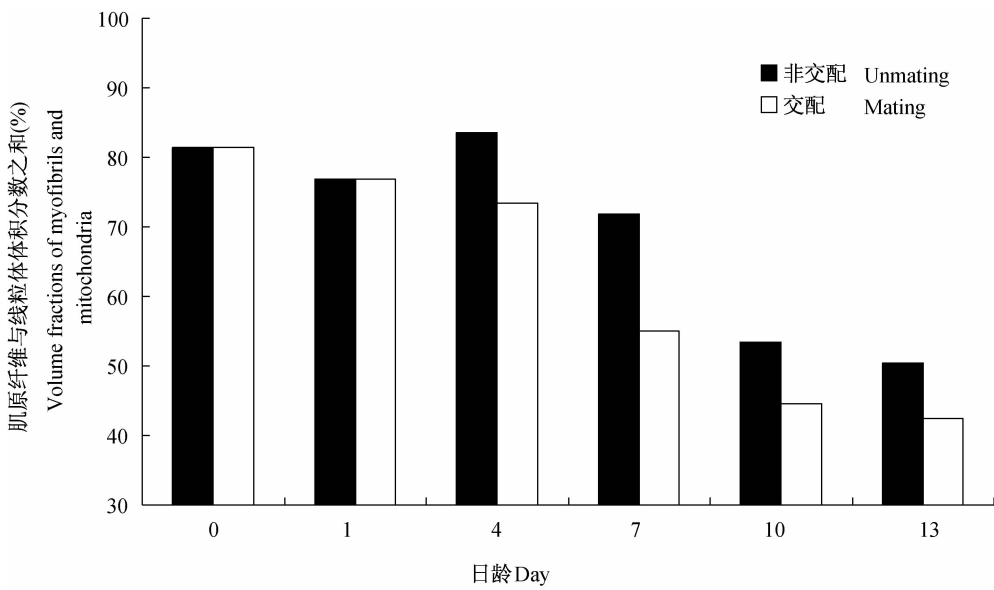


图 8 肌原纤维与线粒体体积分数之和的变化趋势
Fig.8 The changes of the volume fractions of myofibrils and mitochondria

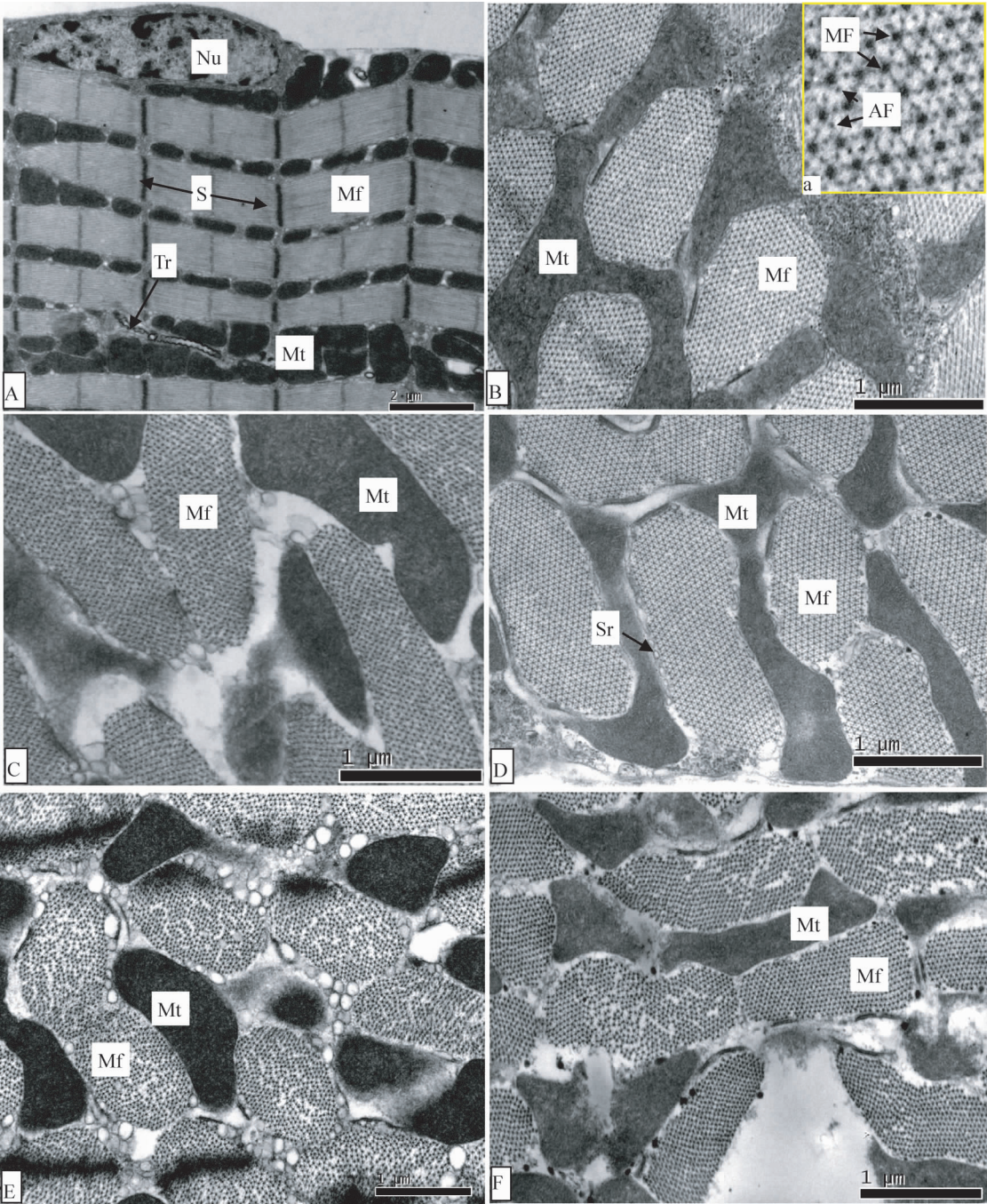


图 9 小地老虎雌蛾饥饿与取食处理的飞行肌超微结构

Fig.9 Ultrastructure of the flight muscles in hungry or feeding female adults *Agrotis ypsilon*

A, B 分别为初羽化(0 日龄)雌虫背纵肌纵、横切;a 为肌原纤维粗、细丝的结构;C, D, E, F 分别为 4 日龄饥饿、4 日龄取食、10 日龄饥饿、13 日龄取食(对照)的雌虫背纵肌横切。Mf:肌原纤维;Mt:线粒体;Tr:微气管;S:肌节长度;Nu:细胞核;Sr:肌质网;MF:粗肌丝;AF:细肌丝。
A: longitudinal section; B: cross section (0 day); a indicates myosin filament and actin filament; C, D, E, F indicate 4-day hungry, 4-day feeding, 10-day hungry, 13-day feeding cross sections, respectively; Mf: myofibril; Mt: mitochondria; Tr:tracheole; S: length of myotome; Nu: nucleus; Sr: sarcoplasmic reticulum; MF: myosin filament; AF: actin filament.

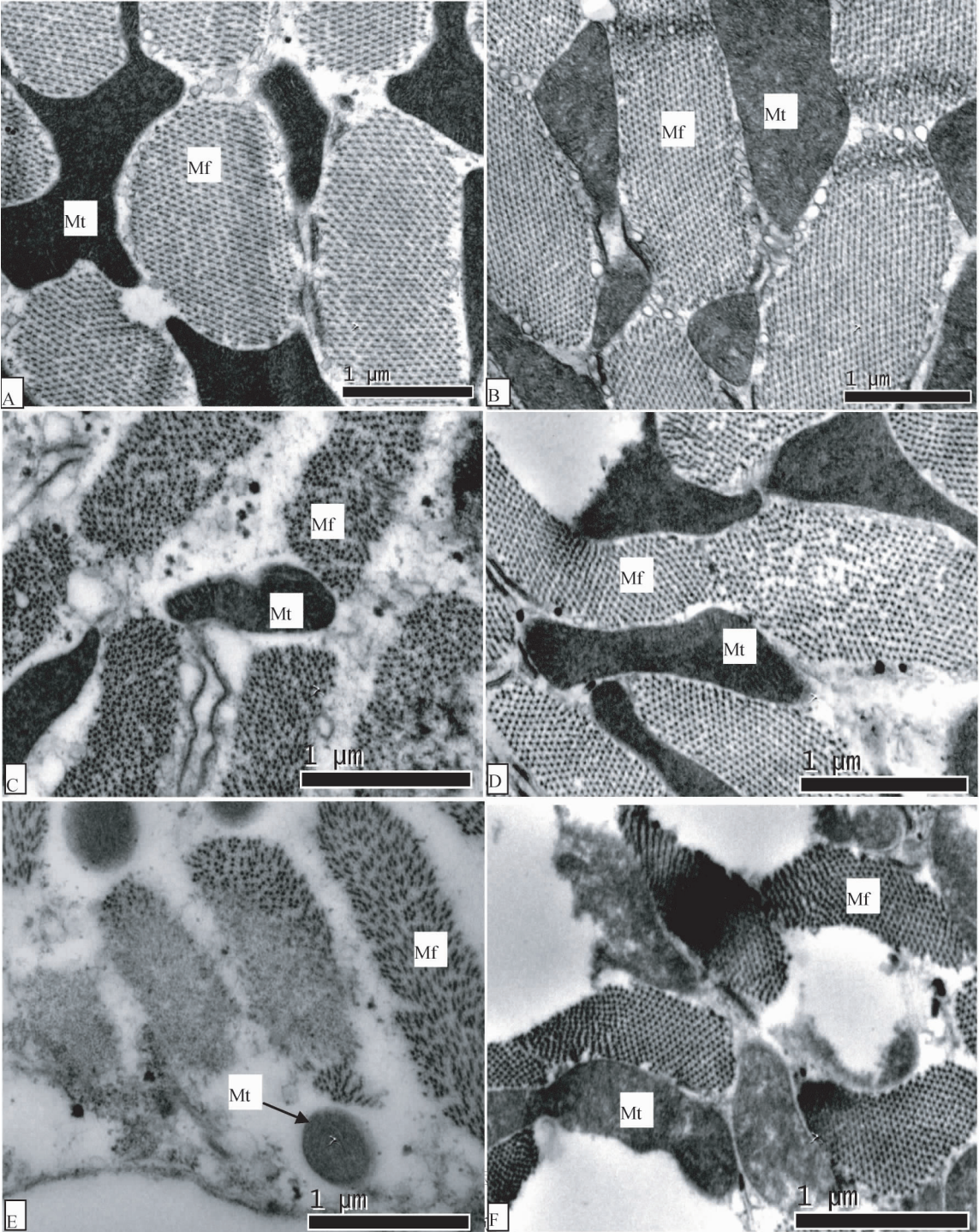


图 10 小地老虎雌蛾交配与非交配处理的飞行肌超微结构

Fig. 10 Ultrastructure of the flight muscles in mating or not mating female adults *Agrotis ypsilon*

A, B 分别为 4 日龄交配与非交配雌虫的背纵肌横切; C, D 分别为 10 日龄交配与非交配雌虫的背纵肌横切; E, F 分别为 13 日龄交配与非交配雌虫的背纵肌横切。Mf: 肌原纤维; Mt: 线粒体。

A, B indicate cross sections of 4-day mating and non mating females, respectively; C, D indicate cross sections of 10-day mating and non mating females, respectively; E, F indicate cross sections of 13-day mating and non mating females, respectively. Mf: myofibril; Mt: mitochondria.

3 讨论

背纵肌是小地老虎飞行肌的重要组成部分,肌原纤维和线粒体又是背纵肌中两个主要组成部分,也是昆虫飞行生理系统中动力来源的核心,二者的生理变化,直接反映出昆虫的飞行能力。飞行肌结构并不是始终保持不变,现已发现舌蝇、飞蝗、沙漠蝗的飞行肌,成虫生活史前期肌原纤维及线粒体大小、体积等仍在增大,背纵肌肌肉重量增加,而到了后期飞行肌含量下降,发生降解(Finlayson, 1975; Cotton and Anstce, 1990; Wang *et al.*, 1993);在鳞翅目中也有类似的现象,如小地老虎(王荫长, 1986)、粘虫(罗礼智, 1996)等。

饥饿影响一些昆虫飞行肌的发育。张蕾等(2006)研究一日龄饥饿对粘虫飞行能力的影响,发现饥饿处理的成虫飞行时间和飞行距离与对照相比差异显著减小。曹雅忠等(1990)关于粘虫成虫补充营养对飞行能力影响的研究结果表明,饥饿 48 h 的成虫飞行能力,显著弱于取食蜂蜜和蔗糖等糖类营养物质的。本试验从生理学和超微结构角度研究表明,小地老虎雌虫羽化后可立即取食补充营养,完善其飞行肌的发育,而饥饿处理的个体在羽化初期飞行肌发育缓慢,其肌原纤维各指标均不如取食的。Bertram 和 Yoshio (1972)研究成虫伏蝇 *Phormia regina* 飞行肌降解时发现,有大量的糖元颗粒从分解的线粒体中散落到肌纤维间隙。从 10 日龄小地老虎雌成虫的电镜照片可以看出,饥饿雌虫的肌纤维间见到线粒体裂解释放出糖元。由于一直未从外界取得营养,到生活末期饥饿成虫就大量分解自身肌原纤维等结构物质,转化成可利用的能源物质,以弥补营养的短缺。可见,饥饿影响小地老虎雌虫飞行肌前期的发育,并促进成虫末期肌原纤维的分解。

交配也影响着昆虫的飞行肌发育。Togbara 等(2009)对红火蚁研究发现,交配能够诱导飞行肌细胞裂解,使飞行肌发生降解。飞行肌降解产物被转移到生殖等方面重新利用(Nair and Prabhu, 1985; Dingle, 1996; Hanski *et al.*, 2006)。李克斌(2001)研究了粘虫的飞行肌降解,在生殖系统与血淋巴中检测到飞行肌降解产物。本研究发现,交配的小地老虎雌虫前期飞行肌的增加量小,随日龄增加,雌虫生殖系统逐渐发育成熟,交配后生命活动中心转向生殖,从而抑制了飞行肌

发育。在雌虫生活中期(7 日龄)交配的飞行肌已经发生降解,线粒体大量降解,供能能力骤减,且交配的降解程度大于非交配的;同时雌虫正处于产卵盛期,平均产卵量可达 1 626.25 粒(向玉勇等, 2010),如此强的产卵力需要大量的能量和物质基础。由以上结果可推测:交配促使雌虫的肌纤维、线粒体快速分解。

线粒体为肌原纤维收缩提供能量,肌原纤维为昆虫的飞翔提供动力(Huxley, 1957; Tribe and Doree, 1972; 罗礼智和李光博, 1996)。肌原纤维直径与肌节长度比值能在一定程度上反映肌原纤维的结构特征和生理性能。本项研究显示,初期处理与对照无差异性,到中期(4 日龄至 7 日龄)处理雌虫的肌原纤维与线粒体体积分数之和及肌原纤维直径与肌节长度比都与对照不同,综合来看,处理的飞行肌已经开始降解;飞行肌发育末期,虽然饥饿雌虫的肌原纤维与线粒体体积分数之和高于取食的,饥饿的肌原纤维降解的较少,但直径与肌节长度的比却小于后者,此时饥饿的雌虫飞行肌降解;后期交配雌虫飞行肌大量降解导致粗、细肌丝间隙变大,肌节长度减小幅度大于肌原纤维直径减小的幅度,造成二者比值相对增加。

总之,本项研究从超微结构上发现,小地老虎飞行肌在发育过程中不仅是变化的,而且受到环境和自身行为等的影响。在自然界中昆虫常会处于半饥饿状态(非饱食状态),这种半饥饿对小地老虎飞行肌发育是否有影响。此外,小地老虎雌蛾可多次进行交配,交配次数对飞行肌降解的影响又如何?还有交配的雄虫飞行肌变化是否与雌虫相同?要回答这些问题,还需要开展进一步深入的研究。

参考文献 (References)

- Acton AB, Scudder GGE, 1969. The ultrastructure of the flight muscle polymorphism in *Cenocorixa bifida* (Hung.) (Heteroptera, Corixidae). *Z. Morph. Tiere*, 65 (4): 327 - 335.
- Belinda B, Annalisa P, 2011. Regulating the contraction of insect flight muscle. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 32(4/5): 303 - 313.
- Bertram S, Yoshio S, 1972. Degenerative changes in the mitochondria of flight muscle from aging blowflies. *Cell Biol.*, 52(2): 465 - 477.

- Cotton G, Anstce JH, 1990. A structural and biochemical study on the effects of methoprene on flight muscle development in *Locusta migratoria* L. *J. Insect Physiol.*, 36 (12):959 – 969.
- Craig R, Woodhead JL, 2006. Structure and function of myosin filaments. *Curr. Opin. Struct. Biol.*, 16(2):204 – 212.
- Dingle H, 1996. Migration; the Biology of Life on the Move. Oxford: Oxford University Press. 1 – 480.
- Feytaud J, 1912. Contribution a l'etude du *Termite luefuge* (Anatomie, Foundation de Colonies Nouvelle-s). *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, 13:481 – 607.
- Finlayson LH, 1975. Development and degeneration// Usherwood PNR (ed.). *Insect Muscle*. London: Academic Press. 75 – 149.
- Hanski I, Saastamoinen M, Ovaskainen O, 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *J. Anim. Ecol.*, 75(1):91 – 100.
- Hocking B, 1952. Autolysis of flight muscles in mosquito. *Nature*, 169(4313):1101.
- Huxley HE, 1957. The double array of filaments in cross-striated muscle. *J. Biophysic. Biochem. Cytol.*, 3(5):631 – 647.
- Janet C, 1907. Anatomie du Corselet et Histolysis des Muscles Vibrateurs apres le Vol Nup tial chez la Fourmi (*Lasius Niger*). Paris:Limoges. 1 – 186.
- John HB, Catherine ES, 1968. Induction of flight muscle degeneration by sythetic juvenile hormone in *Ips confusus* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Comp. Physiol.*, 61 (3): 1432 – 1435.
- John LC, Lori RN, David WM, Jim OV, 2010. Flightin is necessary for length determination, structural integrity, and large bending stiffness of insect flight muscle thick filaments. *J. Mol. Biol.*, 395(2):340 – 348.
- Johnson B, 1953. Flight muscle autolysis and reproduction in aphids. *Nature*, 172(4383):813.
- Johnson B, 1959. Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids-2. Histology and control of muscle breakdown. *Insect Physiol.*, 3:367 – 377.
- Jones RG, Davis WL, Hung AC, Vinson SB, 1978. Insemination-induced histolysis of the flight musculature in fire ants (*Solenopsis* spp.): An ultrastructural tudy. *Amer. J. Anatom.*, 151(4):603 – 610.
- Kenneth CH, 2011. Steric blocking mechanism explains stretch activation in insect flight muscle. *PNAS*, 108(1):7 – 8.
- Kobayashi M, Ishikawa H, 1993. Breakdown of indirect flight muscles of alate Aphids (*Acyrtosiphon pisum*) in relation to their flight, feeding and reproductive behavior. *J. Insect Physiol.*, 39(7):549 – 554.
- Ling SF, Zhang RJ, 2011. Effect of fipronil on brain and muscle ultrastructure of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera:Delphacidae). *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 74 (5):1348 – 1354.
- Martyn DA, Chase PB, Regnier M, Gordon AM, 2002. A simple model with myofilament compliance predicts activation-dependent crossbridge kinetics in skinned skeletal fibers. *Biophys. J.*, 83(6):3425 – 3434.
- Mary CR, Clifford B, 1993. Ultrastructure of developing flight muscle in *Drosophila*. I. assembly of myofibrils. *Dev. Biol.*, 160(2):443 – 465.
- Nair CNM, Prabhu KK, 1985. Enty of proteins from degenerating flight muscles into oocytes in *Dysdercus cingulatus*. *J. Insect Physiol.*, 31 (2):383 – 388.
- Richard AL, Zahra Z, 2001. Programmed cell death and apoptosis; origins of the theory. *Mol. Cell Biol.*, 2(7):545 – 550.
- Steer MW, 1981. Understanding Cell Structure. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 126.
- Toghara A, Johnston JS, Bradleigh VS, 2009. Initiation of flight muscle apoptosis and wing casting in the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 34(1):79 – 85.
- Tribe MA, Doreen EA, 1972. Biochemical and structural variations in the flight muscle mitochondria of aging blowflies, *Calliphora erythrocephala*. *J. Cell Sci.*, 10(2): 443 – 469.
- Unnithan GC, Nair DrKK, 1977. Ultrastructure of juvenile hormone-induced degenerating flight muscles in a bark beetle, *Ips paraconfusus*. *Cell Tiss. Res.*, 185(4):481 – 490.
- Wang ZX, Chen XM, Haunerland NH, 1993. Flight muscle development in juvenile and adult forms of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Insect Physiol.*, 39(4):325 – 333.
- 曹雅忠, 1994. 小地老虎飞翔行为的观察. 昆虫知识, 31 (2):71 – 73.
- 曹雅忠, 程登发, 倪汉祥, 李光博, 1990. 补充营养对粘虫飞翔力效应的研究. 北京昆虫学会成立四十周年学术讨论会. 北京. 422 – 427.
- 曹雅忠, 李裕嫦, 贾佩华, 1992. 小地老虎迁出与迁人区成虫种群动态的分析. 昆虫知识, 2:90 – 92.
- 贾佩华, 1961. 地老虎的发生及其防治//中国农业科学院植物保护研究所主编. 中国植物保护科学. 北京:科学出版社.

出版社. 1154 – 1566.

旷昌炽, 1982. 贡嘎雪山小地老虎迁飞考察. 昆虫知识, 19 (3):1 – 8.

李克斌, 罗礼智, 曹雅忠, 胡毅, 2001. 粘虫飞行肌降解与生殖关系的初步研究. 中国学术期刊文摘 (科技快报), 7 (5):662 – 664.

刘辉, 李克斌, 尹姣, 杜桂林, 曹雅忠, 2008. 群居型与散居型东亚飞蝗雌成虫飞行肌的超微结构. 昆虫学报, 51 (10):1033 – 1038.

罗礼智, 1996. 粘虫蛾飞行肌的发育:超微结构特征分析. 昆虫学报, 39 (4):366 – 374.

罗礼智, 李光博, 1996. 粘虫蛾飞行肌超微结构的研究. 昆虫学报, 39 (2):141 – 148.

王荫长, 1980. 小地老虎与粘虫发蛾期同步现象的探讨. 植物保护学报, 7 (4):247 – 251.

王荫长, 1986. 小地老虎飞行肌的超微结构与飞行能力的研究. 昆虫学报, 29 (3):252 – 258.

魏鸿钧, 张治良, 王荫长, 1989. 中国地下害虫. 上海:上海科学技术出版社. 275.

吴孔明, 郭予元, 1997. 棉铃虫飞翔肌的超微结构. 昆虫学报, 40 (增刊):79 – 83.

向玉勇, 杨茂发, 李子忠, 2010. 交配对小地老虎成虫寿命和繁殖的影响. 四川动物, 29 (1):85 – 86.

杨璞, 余海忠, 程家安, 祝增荣, 2005. 昆虫飞行肌蛋白质. 昆虫知识, 42 (6):726 – 731.

张蕾, 罗礼智, 江幸福, 胡毅, 2006. 一日龄饥饿对粘虫成虫卵巢发育和飞行能力的影响. 昆虫学报, 49 (6):895 – 902.