

蜚类的信息素及生物学作用

刘敬泽 姜在阶

(北京师范大学生物系 北京 100875)

关键词 蜚类 信息类 生物学作用

信息素是携带信息的化学物质,用来调节动物行为和生理过程。这些化学信号被大多数动物所利用以调节它们行为的许多方面如交配、采集食物、集合等重要活动。在某些种类中,多种化学物质按一定的顺序等级产生,从而形成一种精确的化学通讯语言。和物理通讯相比,化学通讯是动物通讯的主要形式。通常把这些携带信息的化学物质称为化学信息素(semiochemicals)。化学信息素可用于种内和种间。到目前为止,研究最清楚的化学信息素有三类:(1)信息素(pheromones),用于影响种内其他个体和对有利机能的调节,如性信息素;(2)异源信息素(allomones),它们是种间化学物质,对释放者有利,所以又称为利己素,如阻止捕食者和有害动物的防卫化合物;(3)种间激素(kairmones),它们对接收者有利,所以又称为利他素,如吸引捕食者或寄生物的宿主气味。在昆虫中发现的化学信息素大多数是信息素和异源信息素。

蜚类也具有化学信息素,特别是信息素,来调节它们的行为以提高存活率、成功地寻找配

偶和对宿主的识别。和昆虫相比,对蜚类信息素的知识则了解得很少,但信息素在这类寄生动物的生活周期中具有重要的作用。

自 Berger⁽¹⁾首次在蜚类中发现性信息素2,6-二氯酚以来,已在蜚类中发现四类信息素。(1)集合信息素(assembly pheromones);(2)聚集-叮咬信息素(aggregation-attachment pheromones)(3)性信息素(sex pheromones)和(4)引物信息素(primer pheromones)。

本文就蜚类信息素的提取、分离和鉴定方法及信息素的种类和生物学作用加以综述。

1 信息素的提取和分离鉴定

1.1 提取

广泛用于提取信息素的方法有两种:(1)溶剂提取和(2)释放物的收集。

1.1.1 溶剂提取

* 中国国家自然科学基金(39370116);

第一作者介绍:刘敬泽,男,33岁,讲师,博士;

收稿日期:1996-01-18,修回日期:1996-04-08。

用溶剂提取,溶剂的选择将依信息素的化学性质而不同。对于中性或极性低的化合物(如脂类),己烷、二乙醚、苯和二氯甲烷最好。提取时往往需要用大量的个体,如几百个甚至几千个。Berger^[1]提取性信息素 2,6-二氯酚时,把 5,000 只美洲花蜱(*Amblyomma americanum*)雌虫浸在 1.5L 的苯中。

被提取的样品浸在溶剂中的提取方法称为萃取。多数情况下,这种方法能充分地把信息素萃取出来,但常常需要同时使用其他方法以提高获得的效率,如匀浆、高频率超声或定期地冻结和解冻。有时可把动物产生信息素的器官解剖下来提取,以获得更富有意义的量。Allan^[2]等分离和鉴定生殖器信息素时,把数百个吸血雌蜱的生殖腺解剖下来用于提取。

信息素还可以通过冲洗蜱接触的表面收集。如收集集合信息素鸟嘌呤或其他嘌呤化合物时,把蜱放在滤纸上,然后冲洗滤纸就可获得。

1.1.2 释放物的收集

与溶剂提取相比,释放物的收集降低了成分多样性。Golub^[3]等设计了一种方法,让气流通过虫体并引导气流经过溶剂(如己烷)或一种含有高浓缩材料的吸气罩系统以得到挥发性的信息素。由于蜱类寄生在宿主身上,给收集工作带来了不便。即使在这种情况下,一些研究者还是设计了收集挥发性信息素的方法。Apps^[4]把一个杯状的收集管放在被蜱感染的牛体上,用氰基丙烯酸酯粘合剂固定,收集管的外端用聚四氟乙烯封住并留两个开口,其中一个开口让外界气流进入,另一开口用于固定引导气流流出的玻璃管,让气流经过溶剂,挥发性信息素便收集到溶剂中。

1.2 生物测定

信息素进一步分离鉴定之前,必须确定原始提取物的活性。这个工作要靠生物测定来做。有时用一个简单的生物测定便可获得充分的信息资料,如用一个 Y-形管,一边用粗提物处理,另一边是未处理的对照,比较蜱接触的频次就可知道粗提物是否有生物活性。但是,设

计一个能表达信息素所调节的特征性行为的生物测定,就可以获得更进一步的信息。如在确定集合信息素时,可在一个模拟的草地、培养皿或宿主主体上进行以观察蜱的集合行为。在性信息素的生物测定时,把雌蜱处死,然后把同种部分吸血雌蜱的粗提物涂在其上来恢复雄蜱的反应,如寻找配偶的雄蜱试图和处死的雌蜱交配。

生物测定是鉴定信息素过程中一个关键步骤。这样的分析必须准确、可靠,结果能重现,并且容易操作。设计的方法还应能表达剂量/反应关系。

1.3 分离和鉴定

分离和鉴定信息素需要一系列的过程。每一步要进行生物测定以证实样品继续保持生物活性。生物测定是整个过程中的一种基本方法。为保持活性,样品应在低温下保存。下面以脂类为例,说明分离和鉴定信息素的基本方法。

用合适溶剂得到的粗提物浓缩后首先进行液-液分离,如使用不同极性的溶剂。充分振荡后,让混合物静止、液体分层,取出每一层一等份进行生物测定。通过连续稀释就能确定最有效的馏分。这是一个很重要的概念,因为两层的直接分析可能没有任何差别。两层可能都给出正结果,由于足够的信息素量在两层中可能都出现而产生生物学效应。但是,通过稀释每一层并分析每一份稀释物,就能确定哪一层具有最高活性,具最高活性的一层称为活性馏份;其他层应保存起来(有些信息素是两种或多种化合物的混合物)。活性馏份可进一步用酸/碱/中性溶液分离,根据相对酸度的不同,分子就被分离到不同的基质中。分离后产生三种馏份:(1)中性馏份,如链烷、链烯、酮和中性酯等;(2)酸性馏份,如羧酸、酚等;(3)硷性馏份,如胺等。每一馏份的连续稀释物再进行生物测定,把活性最高的馏份保留下来。进一步分离可用薄层层析(Thin layer chromatography, TLC)、气相色谱(Gas chromatography, GC)和高效液相色谱(High performance liquid chromatography, HPLC)来做。TLC 是一种简便、花费

低、用于检测样品纯度的方法,用真实的标准物还能确定样品中的化合物属于哪一类。如果需要,可把每个点取下来做进一步分析。选用 GC 或 HPLC 分析样品,依其挥发性而定。GC 的灵敏度高,可用火焰离子检测器或衍生后用电子捕获检测器检测,但被检测的成分必须能挥发,其缺点是容易毁坏样品。HPLC 可检测非挥发性的成分,不毁坏样品,但灵敏度较低、检测器受限制。GC 和 HPLC 还不能对样品中的有效成分进行结构鉴定。确定结构时用质谱 (Mass spetry, MS)。有关化合物中各官能团在分子中的位置可用红外光谱 (Infrared spectroscopy, IS) 或核磁共振 (Nuclear magnetic resonance, NMR) 来确定。

2 信息素的类型及其生物学作用

2.1 集合信息素

集合信息素是蜱类中广泛存在的一类化学物质,已在 14 种软蜱和 6 种硬蜱中发现^[5]。它们诱导自然界中自由生活的蜱群集并影响生活中每一期的行为。当蜱遇到分泌集合信息素的个体时,它们就抑制其活动而保持不动。大量的个体常常彼此接触在一起,因而称之为集合。集合一般发生在地窖、壁架下、裂缝等环境压力较小的地方,这种行为对存活有利并增加了和宿主接触的机会。集合是一种弱刺激,多数情况下容易被更强烈的刺激如饥饿或性需求所取代。集合信息素是种间的,没有种的区别。在蓖子硬蜱 (*Ixodes ricinus*) 和六角硬蜱 (*I. hexagonus*), 集合信息素既吸引雄蜱、雌蜱表现出集合的作用又引起交配表现出性信息素的作用^[6]。吸血能抑制集合行为。

在多数种类中,集合信息素的成分是鸟嘌呤 (guanine)^[7]、鸟嘌呤在浓度很低时 (8×10^{-12} mole/cm²) 就有活性,能诱导软蜱波斯锐缘蜱 (*A. persicus*)、扇头蜱 (*Rhipicephalus appendiculatus*) 和花蜱 (*Amblyomma cohaerans*) 的集合。波斯锐缘蜱对嘌呤 (purine) 和氨盐 (ammonium salts) 有强烈的反应。在这些蜱中,鸟嘌呤可能只是集合信息素的一种成分,其

他未知的成分也可能存在。Otierno^[7] 等提出,以鸟嘌呤作为信息素的蜱有丰富的体表水分,信息素来自于血餐代谢。

尽管在硬蜱和软蜱中广泛存在集合信息素,但并不是任何一种蜱中都存在。在变异革蜱 (*Dermacentor variabilis*) 和安氏革蜱 (*D. andersoni*) 没有发现这类信息素。

2.2 聚集-叮咬信息素

聚集-叮咬信息素由吸血的雄蜱产生,诱导其他蜱在其寄生的宿主皮肤上叮咬,这类信息素是一类挥发性的化学物质,溶于有机溶剂。它们吸引其他饥饿的雄蜱和雌蜱,有时甚至吸引若虫。早期报道这类信息素是种内的,诱导种内个体聚集叮咬,但后来发现在彩饰花蜱 (*Amblyomma variegatum*) 和希伯莱花蜱 (*A. hebraeum*) 中是种间的^[8]。聚集叮咬信息素是一类很强的引诱物,诱导雌蜱和雄蜱强有力的寻找行为,在花蜱属 (*Amblyomma*) 某些种类中,如果没有吸血的雄蜱,雌蜱将不能附着在宿主上吸血。

在彩饰花蜱,这类信息素的成份有对硝基苯酚 (p-nitrophenol)、水杨酸甲酯 (methylsalicylate) 和壬酸 (pelargonic acid), 彼此间有精确的比例。雄蜱吸血 5d 分泌, 8-9d 达到高峰^[8]。各种化合物分别调节行为的不同方面,对硝基苯酚激发搜寻和聚集行为,水杨酸甲酯和壬酸诱导攀援和抱握行为。这类信息能吸引 3m 以外的个体。

2.3 性信息素

性信息素为单一化合物或几种化合物的混合物,由吸血的雌蜱产生用于引导雄蜱完成求偶和交配过程。多数种类在求偶早期分泌一种挥发性吸引性信息素 (attractant sex pheromone, ASP), 其主要成分是 2, 6-二氯酚 (2, 6-dichlorophenol)^[11], 雌蜱在吸血后交配前不断地释放^[9], 其有效距离为几厘米。Wood^[10] 等报道苯酚 (phenol) 和对甲酚 (p-cresol) 是几种非洲硬蜱吸引性信息素的成分。2, 6-二氯酚在 5 属 14 种硬蜱中存在^[5]。在后沟类硬蜱 (*Metastriata*), 被吸引性信息素激发的雄蜱很快在宿主

体上移动以寻找分泌的雌蜱,雄蜱方向的确定依赖于信息素浓度梯度的变化。2,6-二氯酚是种间的,多数种类的雄蜱都能被吸引,但嗜驼璃眼蜱(*Hyalomma dromedarii*)和璃眼蜱(*H. anatolicum excavatum*)例外,它们在同一宿主相同位置上吸血,前者的雌蜱释放高浓度的ASP来驱赶后者的雄蜱。而前者的雄蜱被同种的雌蜱所吸引,但不能感受后者释放的低浓度ASP^[11]。这两种蜱已发生种间隔离,使配偶在求偶过程的开始就能区分同种个体。雄蜱到达分泌ASP的雌蜱附近时,必须感受第二种性信息素-攀援性信息素(Mounting sex pheromone, MSP)以识别雌蜱是期望的配偶。雄蜱和雌蜱接触后探测其身体表面的化学物质,攀援到雌蜱,用口器和足接触到雌体表面并寻找生殖孔。用有机溶剂擦洗变异革蜱和安氏革蜱雌蜱以除去体表的脂类,则消除这一反应,即使2,6-二氯酚存在雄蜱也不能区分雌蜱^[12]。施加吸血雌蜱的提取物能恢复这一反应,表明引起雄蜱攀援的刺激物是信息素而不是雌蜱的某些身体特征。MSP的成分是固醇酯(steryl esters),变异革蜱的MSP是油酸胆固醇酯(cholesteryl oleat)^[13]。在属的水平上,MSP差异很大,如安氏革蜱的MSP比美洲花蜱高2-10倍,而在属内差异不大。MSP在后沟类硬蜱中广泛存在,它的产生与吸血有关。革蜱属的某些种类如变异革蜱和安氏革蜱,交配行为的完成依赖于雄蜱对第三类性信息素-生殖器性信息素(genital sex pheromone, GSP)的识别^[14]。GSP种的特异性很高,当把变异革蜱和安氏革蜱的雄蜱暴露在异种的雌蜱时,对生殖孔简单的刺探后就离开此雌蜱。雄蜱用螯趾上的味觉感受器感受GSP,去掉螯趾的雄蜱不能成功地和雌蜱交配。

GSP为多成分的信息素^[5],其主要成分之一是长链饱和脂肪酸(C14:0, C16:0, C18:0, C20:0, C22:0)。在功能团中,链的长度和饱和性对信息素作用效果影响很大。Taylor^[15]等报道蛻皮甾类是生殖器信息素的一种成分。蛻皮甾类广泛存在于蜱类并在雌蜱吸血期含量增

加^[16],雄蜱对蛻皮酮和20-羟基蛻皮酮具高的敏感性。GSP的其他成分还不清楚。

参 考 文 献

- Berger, R. S. 2, 6-dichlorophenol, sex pheromone of the lone star tick. *Science* 1972, 177: 704 - 705.
- Allan, S. A., J. S. Phillips and D. Taylor *et al.* Genital sex pheromones of ixodid ticks; evidence for the role of fatty acids from the anterior reproductive tract in mating of *Dermacentor variabilis* and *Dermacentor andersoni*. *J. Insect Physiol.* 1988, 34: 315 - 323.
- Golub, M. A. and I. Weatherston. techniques for extracting and collecting sex pheromones from live insects and from artificial sources. In: Hummel, H. E. and T. A. Miller eds., *Techniques in Pheromone Research*. 1984 pp 223 - 285. Springer-Verlag, New York
- Apps P. J., H. W. Viljoen and V. Pretorius. Aggregation pheromones of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*: identification of candidates for bioassay Onderstepoort J. Vet Res. 1988 55: 135 - 137.
- Sonenshtine, D. E. Pheromones and other semiochemicals of the Acari. *Annu Rev Entomol.* 1985, 30: 1 - 28.
- Graf, J. F. Ecologie and ethologie d' *Ixodes ricinus* L. en Suisse. (Ixodoidea: ixodidae). cinquieme note: mise en evidence d' une pheromone sexuelle chez ixodes ricinus. *Acarologia* 1975, 17: 436 - 441
- Otiemo, D. A., A. Hassanali and F. D. Obenchain. Identification of guanine as an assembly pheromone of ticks *Insect Sci. Applic.* 1985 6: 667 - 670.
- Rechav, Y., R. A. I. Noval and J. H. Oliver. Interspecific mating of *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 1982 19: 139 - 42.
- Sonenshtine, D. E. Tick pheromones. In: Harris, K. F. ed., *Current Topics in Vector Research*. Vol. 2 Praeger, New York, 1984 pp: 225 - 263.
- Wood, W. F., M. G. Leahy and R. Galun. Phenols as pheromones of ixodid ticks: a general phenomenon? *J. Chem. Ecol.* 1975 1: 501 - 509.
- Silverstein, R. M., J. R. West and D. E. Sonenshtine *et al.* Occurrence of 2, 6-dichlorophenol in hard ticks, *Hyalomma dromedarii* and *Hyalomma anatolicum excavatum*, and its role in mating. *J. Chem. Ecol.* 1983 9: 1543 - 1549.
- Hamilton, J. G. C. and D. E. Sonenshtine. Evidence for the occurrence of mounting sex pheromone on body surface of female *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). *J. Chem. Ecol.* 1988 14: 401 - 410.
- Hamilton, J. G. C., D. E. Sonenshtine and W. R. Lusby.

- Cholesteryl oleat: mounting sex pheromone of the hard tick *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). *J. Insect Physiol.*, 1989 **35**: 873 - 879.
- 14 Sonenshine, D. E. Biology of ticks. Volume 1, Oxford University Press, New York, 1991 pp: 349 - 356.
- 15 Taylor, D. Evidence for the role of ecdysteroids in the genital sex pheromone of two species of hard ticks, *Dermacentor variabilis* (Say) and *Dermacentor andersoni* Stiles. Ph. D dissertation. Old Dominion 1989 University, Norfolk, Virginia, USA.
- 16 Dees, W. H., D. E. Sonenshine and E. Breidling Ecdysteroids in the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae) during different periods of tick development *J. Med. Entomol.* 1984 **21**: 514 - 523.