

昆虫的黑化机理^{*}

朱福兴^{**} 李建洪 王 沫

(华中农业大学植物科学技术学院 武汉 430070)

Mechanism for insect melanism. ZHU Fu-Xing^{**}, LI Jian-Hong, WANG Mo (College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract Melanism is a phenomenon of body-color variability in insects. In this review, we summarized effects of industrial pollution, hormone and temperature on insect melanism. New progresses in terms of metabolism of pigment precursor such as dopa, dopamine, $N\beta$ -alanyl dopamine (NBAD), N -acetyl dopamine (NADA) in pigmentation and melanism mutation and heredity of melanism have been simply described.

Key words insect melanism, pigmentation, melanism mutation

摘 要 昆虫的黑化是昆虫出现的一种体色变异。文章介绍工业污染、激素和温度等对昆虫黑化的影响、昆虫色素形成中多巴、多巴胺、 $N\beta$ -丙酰多巴胺(NBAD)和 N -乙酰多巴胺(NADA)等色素前体的代谢、昆虫的黑化突变以及昆虫黑化的遗传。

关键词 昆虫黑化, 色素形成, 黑化突变

昆虫的黑化(melanism)指昆虫表皮色素形成(pigmentation)过程中大部分或完全黑化的现象。昆虫的黑化可以表现为种内的形态多型性,也可表现为相近种之间的特定形态差异^[1]。因基因突变而使原本正常体色发生的黑化,往往与外界环境因素特别是环境污染有一定的关系,是昆虫在适应环境的过程中基因发生突变而形成的新基因型。在昆虫中,黑化现象是很普遍的,在欧洲和北美洲具有黑化现象的昆虫有200多种^[2]。发生黑化的昆虫多属鳞翅目 Lepidoptera、双翅目 Diptera 和鞘翅目 Coleoptera。昆虫的黑化现象多数产生于野外自然种群,也有少数产生于室内种群。黑化特征多表现在成虫期,也有表现于蛹期的。如在地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 中,除发现有成虫黑化突变品系外,也发现有蛹黑化突变品系^[3]。我国的昆虫学家,也在室内种群中发现了黑化粘虫 *Mythimna separata* 成虫^[4]、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 蛹和成虫^[5]和甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 蛹的黑化现象。

根据野外的观察和实验室内的研究,昆虫的黑化在昆虫的体温调节、拟态、防止体内水分

散失、防紫外线、防寄生物的侵染以及免疫防御中起到一定的作用^[6]。然而,昆虫黑化的作用因具体情况不同而有所不同,没有哪一个作用是绝对的。例如,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和吉川氏果蝇 *D. kikkawai* 在较冷的地区一般较易发生黑化,然而,在热带地区,也发现一些发生黑化现象的昆虫^[6]。一些生长在高海拔地区或多雨地区的昆虫以及背景色较黑的蝶类和蛾类,为了较好地吸收能量,也会产生黑化^[2]。

1 影响昆虫黑化的因素

1.1 工业污染与昆虫的黑化

过去人们一直认为昆虫的黑化与工业污染有一定的关系。有人将因工业污染而使昆虫黑化的现象称为工业黑化(industrial melanism)。作为工业黑化的例子引用最多的是桦尺蠖 *Biston betularia*。工业污染物,虽然被广泛认为

* 国家自然科学基金(30471147)资助项目。

** 通讯作者, E-mail: zhufuxing@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2006-04-18, 修回日期: 2006-05-29, 2006-06-12, 再修回

是一些昆虫如桦尺蠖黑化的主要原因,但是应用这些污染物处理桦尺蠖并不能直接诱导黑化现象的产生^[7]。工业污染与昆虫的黑化存在一定关系,但仍需进一步证实。

1.2 激素与昆虫的黑化

激素对昆虫的体色有一定的影响。昆虫黑色素的形成受多种激素的影响。保幼激素(juvenile hormone, JH)已被证实能诱导飞蝗 *Locusta migratoria* L. 散居型绿色的出现。有研究者已从飞蝗心侧体成功地分离出一种神经肽——黑化诱导激素([His⁷]-corazonin),并用白化型进行了检测,证实了这种黑化诱导激素可以诱导飞蝗黑化现象的产生^[8]。把烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫咽侧体摘除以降低其保幼激素的水平后,其表皮细胞中多巴脱羧酶(dopa decarboxylase, DDC)的活性升高,多巴胺的含量也随之升高。由于缺少了保幼激素,还使其体内合成一种特殊的酚氧化酶(phenol oxidases, PO),将多巴胺氧化成相应的醌,最终产生黑色素,使幼虫表现出黑化^[9]。

1.3 食物与昆虫的黑化

用不同饲料喂养棉铃虫幼虫发现,用嫩棉叶喂养的幼虫以黑色、红色、绿色、绿褐色为主,其中黑色比率最高,达 32.3%;用人工饲料喂养的幼虫以绿褐色、黑色、红色、灰褐色为主^[10],其中绿褐色比率最高。由此可见,食物可影响棉铃虫幼虫的体色。

1.4 温度与昆虫的黑化

昆虫作为变温动物,有时在生长发育过程中通过黑化作用增加对能量的吸收,从而适应外界的环境。君主斑蝶 *Danaus plexippus* 的幼虫在较低的温度下发生黑化,体色较黑,而在较高的温度下体色较淡,其雄成虫翅的颜色也表现出同样的趋势,但也有例外,其雌成虫在温度较高的条件下更易黑化^[11]。

除上述因素外,其它地理环境因素如海拔高度、环境湿度等也可使昆虫产生黑化现象^[4]。多数学者认为,生物的表现型是基因型与环境条件共同作用的结果^[12]。

2 昆虫色素形成的机理

昆虫的黑化是昆虫体内重要而特殊的免疫防御机制。昆虫的黑化与黑色素(melanin)密切相关。黑色素是一类不规则的光吸收多聚物^[13]。昆虫的黑化与脊椎动物的黑化有所不同。

昆虫表皮鞣化(cuticle tanning)过程中的色素前体(pigment precursor)均来自于酪氨酸。昆虫体壁的颜色受黑色素以及由酪氨酸转化而来的其它色素的影响。酪氨酸在酪氨酸羟化酶(tyrosine hydroxylase, TH)的作用下转化为多巴(dopa),多巴在多巴脱羧酶(DDC)的作用下转化成多巴胺(dopamine)。多巴胺在NBAD合成酶(*N*-β-alanyl-dopamine-synthase, 简称NBAD synthase 或BAS)的作用下,与β-丙氨酸结合生成了*N*-β丙酰多巴胺(*N*-β-alanyl dopamine, 简称NBAD)。多巴胺也可以在芳香烷基胺*N*-乙酰基转移酶(arylalkylamine *N*-acetyl transferase, 简称aaNAT)的作用下转化为*N*-乙酰多巴胺(*N*-acetyl dopamine, 简称NADA)。多巴、多巴胺、*N*-β丙酰多巴胺(NBAD)和*N*-乙酰多巴胺(NADA)都可称为色称前体^[9]。NBAD和NADA在酚氧化酶的作用下分别氧化成相应的醌,醌可以参与表皮的鞣化,也可以在醌异构酶(quinone isomerase)的作用下转化成甲基醌,甲基醌可参与表皮的鞣化,甲基醌也可在甲基醌异构酶(quinone methide isomerase)的作用下转化成脱氢*N*-乙酰多巴胺(dehydro *N*-acyldopamine),脱氢*N*-乙酰多巴胺在酚氧化酶的作用下氧化成甲基醌亚酰胺(quinone methide imine amide),甲基醌亚酰胺作为2价交联剂(NBAD和NADA氧化的产物——相应的醌及甲基醌均为1价交联剂),参与表皮的鞣化^[14]。黑腹果蝇的色素形成见图1。

在黑腹果蝇中,多巴在Yellow、Yellow-f1、Yellow-f2蛋白和酚氧化酶的作用下,转化成黑色的多巴黑色素(dopa melanin);同样,多巴胺在酚氧化酶和其它酶的作用下转化成褐色或黑色的多巴胺黑色素(dopamine melanin);多巴胺也

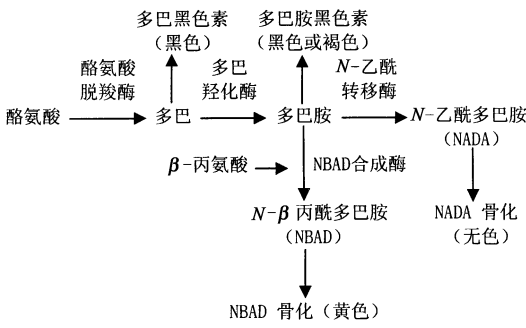


图 1 黑腹果蝇的色素形成 (此图参照文献^[9])

可在 *ebony* 基因的表达产物(具有 NBAD 合成酶的活性)的作用与下 β-丙氨酸结合转化成 NBAD, NBAD 在酚氧化酶的作用下参与表皮鞣化, 一般表现出黄色; 最后, 多巴胺也可在芳香胺基 N-乙酰基转移酶 (aaNAT) 的作用下, 转化成 NADA, NADA 在酚氧化酶的作用下生成 N-乙酰多巴醌 (NADA-quinone), N-乙酰多巴醌与蛋白质交联参与骨化 (sclerotization), 一般认为主要生成无色或透明的表皮。在黑腹果蝇中, *yellow* 蛋白和 *ebony* 蛋白对体色的调控具有相反的作用, 它们协同作用, 共同影响着表皮的颜色^[9]。昆虫黑色素的形成是通过多巴和多巴胺分别氧化形成的多巴醌和多巴胺醌的聚合反应生成的。

色素前体虽然有报道认为可以在昆虫的不同组织中合成, 但现有的实验表明主要在表皮细胞内合成, 色素前体合成所需要的大多数酶的活性也限于其表达的细胞内^[9]。色素的生物合成及其相关的酶在多数昆虫中具有较高的保守性^[15]。这些色素前体可能通过血淋巴系统转运到表皮中; 也可能是通过表皮细胞的分泌作用直接扩散到表皮中, 其扩散距离往往非常有限, 只有几个细胞直径的距离。黑腹果蝇的翅在颜色形成中, 黑色素前体的运输或扩散可能与翅脉有关^[16]。Hiruma 等的研究表明, 昆虫的表皮细胞吸收血淋巴中的多巴, 然后在表皮细胞中由多巴脱羧酶 (DDC) 转化成多巴胺, 在表皮细胞中转化来的多巴胺以及从血淋巴中吸收的多巴胺被转运到表皮的黑色素前体微粒 (premelanin granules) 中, 然后在酚氧化酶 (PO)

的作用下转化成黑色素^[17]。表皮中某一区域的体色由合成色素的多种酶以及各种色素前体的相对含量共同决定的^[18]。

在昆虫新表皮鞣化和骨化之前, 其血淋巴中这些色素前体的含量明显增高, 色素前体通常和血淋巴中的糖苷或硫酸盐结合。当表皮鞣化时, 这些色素前体和其结合的配体分离, 被转运到表皮中^[19]。色素前体在一种细胞外蛋白酶——酚氧化酶 (PO) 的作用下转化成相应的醌, 最后和表皮蛋白或多肽的氨基酸或几丁质聚合生成黄色到深褐色的壳硬蛋白 (sclerotin), 使表皮骨化并表现出不同的体色^[20]。

昆虫蛹和成虫的表皮骨化中, 需要充足的 β-丙氨酸与多巴胺结合生成 NBAD, 其表皮颜色的形成除需要相关的酶和色素前体外, 还需要一种转运机制把这些色素前体转运到表皮中。曾发现一个地中海实蝇的白色蛹突变品系 (*white pupa*), 当其蛹表皮骨化时, 其血淋巴中 NBAD 的含量明显高于正常品系, 但其表皮中 NBAD 的量却明显低于正常品系, 由于表皮中缺少 NBAD, 造成蛹表皮不能正常的骨化, 颜色表现为无色或透明, 很明显, 是因为 NBAD 从血淋巴向表皮转移功能的缺失, 造成了这种白化蛹的出现^[21]。

3 昆虫黑化突变的机理

昆虫正常的体色受多种因子的影响, 当其中某一色素前体含量发生改变或色素合成中某一酶系发生突变都会影响到昆虫的体色。

对地中海实蝇蛹黑化突变品系的黑化机理研究表明, 正常品系体内 β-丙氨酸的含量比黑化突变品系的高, β-丙氨酸和多巴胺结合生成 β-丙酰多巴胺 (NBAD), NBAD 参与表皮的骨化, 一般形成黄色的体色。但在黑色品系中, 可能由于 β-丙氨酸合成酶功能的缺失或 β-丙氨酸代谢酶活性的增强, 使得 β-丙氨酸的含量明显比正常品系的低。在黑腹果蝇的黑化突变品系中, β-丙氨酸含量的降低是由于 β-丙氨酸转氨酶使得 β-丙氨酸代谢增强造成的。由于没有充足的 β-丙氨酸和多巴胺结

合,使得黑色品系中多巴胺的含量明显高于正常品系,没有被结合的高浓度的多巴胺转向黑色素的合成,从而导致地中海实蝇突变品系蛹的黑化。在黑色品系的预蛹期用微量注射器注入适量的 β -丙氨酸,可使其体内的多巴胺含量基本降到正常品系的水平,并且可以完全或部分地恢复到正常品系的体色^[3]。对烟草天蛾^[21]、黑腹果蝇^[23]、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*^[24]、德国小蠊 *Blattella germanica*^[25] 黑化机理的研究表明,它们表皮内高浓度的多巴胺含量导致了高浓度黑色素的产生,最终导致了黑化。

对柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 幼虫体色色斑的研究发现,其幼虫色斑与酪氨酸羟化酶 (TH)、多巴脱羧酶 (DDC) 和 *ebony* 酶 (具有 NBAD 合成酶活性) 的活性密切相关,表皮细胞中如果只表达 TH 和 DDC,而不表达 *ebony*,那么将产生黑色色斑;如果表皮中 TH, DDC, *ebony* 都表达,那么将产生红褐色色斑, *ebony* 只在红褐色色斑的表皮部分表达。在黑腹果蝇的腹部和虎凤蝶 *P. glaucus* 的翅, *ebony* 的表达都与浅色色素和表皮的骨化密切相关,表明 *ebony* 的表达产物可能起到阻止多巴胺向黑色素转化的作用^[26]。在黑腹果蝇的腹部, *ebony* 的表达可屏蔽黑化的产生^[18]。

对虎凤蝶的黑化机理研究表明,黑化是由于一种参与酪氨酸代谢的关键酶 *N*-丙酰多巴胺合成酶 (BAS, 即 NBAD 合成酶) 活性受到了抑制,使多巴胺不能合成 NBAD,从而使多巴胺含量升高,过多的多巴胺便转向黑色素的合成,从而使虎凤蝶的翅原本黄色的部分几乎全部黑化。在黑化替代部分,其翅鳞片的成熟明显延迟^[27]。

4 昆虫黑化的遗传

大多数昆虫的黑化是受单基因控制的,并遵循孟德尔显性遗传规律。也有一些昆虫的黑化是受多基因调控的。

地中海实蝇的一个黑化突变品系,其黑化突变基因 (*niger*) 是隐性遗传,而另一个突变品

系则为半显性遗传^[3]。桦尺蠖体色从灰白到完全黑化的变化是连续的,表现型差异是由于位于同一个位点上 5 个等位基因作用的结果^[6]。模毒蛾 *Lymantria monacha* 的黑化是受 2 个常染色体基因和 1 个性染色体基因调控。霜尺蠖 *Phigalia pedaria* 黑化的遗传是雌性连锁遗传。虎凤蝶黑化突变品系受 Y-连锁 (雌性连锁) 的黑化基因 (*black*) 控制,因此,黑化雌性个体的后代雌性个体也总是黑化型的^[27]。

总之,昆虫的黑化是昆虫适应外界环境的一种变异现象,工业污染、激素、食物、温度等都会影响到昆虫的黑化。昆虫的黑化是由合成色素的多种酶以及各种色素前体的相对含量共同决定的,多数情况下,昆虫的黑化往往与多巴胺含量升高有关^[3]。目前昆虫黑化现象的研究还不系统,由昆虫黑化引起的相应生理、生化的变化以及黑化机理等方面的还有待进一步深入的研究。黑化昆虫作为一种宝贵的生物学研究材料被研究者开发利用,随着对昆虫黑化现象研究范围的扩大和研究程度的深入,这将促进昆虫生物学相关学科的发展。

参 考 文 献

- 1 True J. R. *Trends Ecol. Evol.*, 2003 **18**(12): 640~647.
- 2 Majerus M. E. N. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press 1998 1~212.
- 3 Wappner P., Hopkins T. L., Kramer K. J., Cladera J. L., Manso F. J. *Insect Physiol.*, 1996 **42**(5): 455~461.
- 4 刘红兵, 罗礼智. 昆虫学报, 2004 **47**(3): 287~292.
- 5 Wang M., Ma W. H., Chen L. Z., Zhu F. X., Li J. H. *Russ. J. Genet.*, 2005, **41**(5): 567~569.
- 6 Wittkopp P. J., Carroll S. B., Kopp A. *Trends Genet.*, 2003, **19**(9): 495~504.
- 7 Cook L. M. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2000 **69**(3): 431~441.
- 8 朱道弘, 阳伯苏. 动物学研究, 2004, **25**(5): 460~464.
- 9 Hiruma K., Riddiford L. M. *Dev. Biol.*, 1990, **138**(1): 214~224.
- 10 尹新明, 崔岩, 李秀杰, 王桂香, 马明理. 河南农业大学学报, 2000, **34**(3): 226~228 235.
- 11 Davis A. K., Farrey B. D., Altizer S. J. *Them. Biol.*, 2005, **30**(5): 410~421.
- 12 程茂高, 乔卿梅, 原国辉. 昆虫知识, 2005, **42**(5): 502~505.
- 13 杨松. 国外医学寄生虫病分册, 2003, **30**(4): 164~167.
- 14 Sugumaran M., Nellaippan K., Valivittan K. *Arch. Biochem. Biophys.*, 2000 **379**(2): 252~260.

15 Kåyser H. Pigments In: Kerkut G. A., Gilbert L. I. (ed.), *Compar. Insect Physiol., Biochem., and Pharmacol.*, Pergamon Press, 1985. 367 ~ 415.

16 True J. R., Kramer K. J. *Curr. Biol.*, 1999, 9(23): 1 382~ 1 391.

17 Hinuma K., Riddiford L. M. *Dev. Biol.*, 1985, 110(2): 509 ~ 513.

18 Wittkopp P. J., True J. R., Camoll S. B. *Development*, 2002, 129(8): 1 849 ~ 1 858.

19 Hopkins T. L., Kramer K. J. *Annu. Rev. Entomol.*, 1992, 37: 273 ~ 302.

20 Wright T. R. F. *Adv. Genet.*, 1987, 24: 127 ~ 222.

21 Wappner P., Kramer K. J., Hopkins T. L. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1995, 25(3): 365 ~ 373.

22 Hopkins T. L., Morgan T. D., Kramer K. J. *Insect Biochem.*, 1984, 14(5): 533 ~ 540.

23 Jacobs M. E. *J. Insect Physiol.*, 1985, 31(6): 509 ~ 515.

24 Roseland C. R., Dramer K. J., Hopkins T. L. *Insect Biochem.*, 1987, 17(1): 21 ~ 28.

25 Czaplá T. H., Hopkins T. L., Kramer K. J. *J. Insect Physiol.*, 1990, 36(9): 647 ~ 654.

26 Futahashi R., Fujiwara H. *Dev. Genes. Evol.*, 2005, 215 (10): 519 ~ 529.

27 Koch P. B., Behnecke B., ffrendh-Constant R. H. *Curr. Biol.*, 2000, 10(10): 591 ~ 594.

信息与动态

2002 年国家自然科学基金资助的与昆虫学相关的项目

项目号	项目	主持人	单位	经费 (万)
重点项目				
30230060	外来动物对入侵区域内生物多样性的影响	张润志	中国科学院动物研究所	150
30230070	昆虫对有毒化学物质的分子适应及其机理	程家安	浙江大学	170
自由申请项目				
30270057	文山松毛虫质型多角体病毒全基因组序列分析	彭辉银	中国科学院武汉病毒研究所	20
30270058	棉铃虫单核衣壳核多角体病毒 <i>fp-25</i> 基因的功能研究	孙修炼	中国科学院武汉病毒研究所	20
30270062	与粉虱传双生病毒伴随的 DNA β 分子 C1ORF 的功能研究	周雪平	浙江大学	20
30270137	虫害与茉莉酸诱导的水稻化学防御机制研究	张古忍	中山大学	20
30270166	中国及周边地区蝇科的系统分类和生物学研究	薛万琦	沈阳师范学院	19
30270167	花蝽科(狭义)世界范围属级阶元的修订和系统发育研究	卜文俊	南开大学	20
30270168	基于分子位点和数学形态学的昆虫系统发育研究	沈佐锐	中国农业大学	7
30270171	蚜总科昆虫的系统发育——基于形态学和分子系统学资料	乔格侠	中国科学院动物研究所	24
30270172	亚洲蒙古高原蝗总科区系结构、起源与演化的研究	李鸿昌	中国科学院动物研究所	17
30270176	中国殃叶蝉亚科区系分类及系统发育分析	李子忠	贵州大学	14
30270177	赤眼蜂科系统分类与分子系统学研究	林乃铨	福建农林大学	21
30270178	中国牙甲总科昆虫区系研究	贾凤龙	中山大学	19
30270179	北京及其周边地区蚜虫物种多样性研究	张广学	中国科学院动物研究所	15
30270180	我国甲螨的分类研究	陈 军	中国科学院动物研究所	7
30270181	中国羽蛾科昆虫的区系分类研究	武春生	中国科学院动物研究所	15
30270186	果蝇亚属的系统分类研究	张文霞	北京大学	15
30270187	中国蚤蝇科昆虫区系分类研究	刘广纯	沈阳大学	15
30270188	中国尖腹隐翅虫分类研究	李利珍	上海师范大学	16
30270189	中国鞘蛾科分类修订与幼期形态学研究	李后魂	南开大学	15
30270190	中国水生半翅目分类学研究	刘国卿	南开大学	15
30270191	中国天牛科天牛亚科系统分类研究	陈 力	西南农业大学	15
30270192	中国露螽科分类研究	石福明	西南农业大学	7
30270193	中国家蚕抗菌肽 CM4 抗真菌作用机制的研究	张双全	南京师范大学	23
30270199	共生菌对褐飞虱致害性变异的作用及其分子生物学机理	俞晓平	浙江省农业科学院	20
30270214	阳春砂仁传粉昆虫的生态学及人工释放技术研究	张文庆	中山大学	7