

科技前沿

昆虫与植物的协同进化：寄主植物—铃夜蛾—寄生蜂相互作用^{*}

王琛柱^{**} 钦俊德

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100080)

Insect-plant co-evolution; multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. WANG Chen-Zhu^{**}, QIN Jun-De (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract In the field of insect-plant interactions the theory of co-evolution proposed by Ehrlich and Raven in 1964 and the theory of sequential evolution by Jemy in 1976 have stimulated many studies over recent decades. Concerning the two theories several major questions are brought forward: (1) How insect herbivores select host plants? (2) Do secondary compounds protect plants from attacking of insect herbivores? (3) Do insect herbivores adapt to plant chemical defenses? (4) What pattern is the evolution of host range in insect herbivores specialization or generalization? Focused on the above questions the results in the studies of tritrophic interactions concerning *Helicoverpa* species were discussed. Based on the co-evolution and sequential evolution theories and the considerable advances made in tritrophic interactions recently, a new hypothesis called multitrophic co-evolution is proposed. The multitrophic co-evolution hypothesis accepts that plant secondary compounds play an important role in chemical defense of plants and host selection of insect herbivores but expands the interacting insect-plant system to the multitrophic system in which the impact of the third trophic level and host shift on the evolution of insect host range are emphasized.

Key words co-evolution, sequential evolution, *Helicoverpa*, multitrophic co-evolution hypothesis

摘 要 近数 10 年内, Ehrlich 和 Raven 于 1964 年提出的协同进化理论及 Jemy 于 1976 年提出的顺序进化理论极大地促进了对昆虫与植物相互作用的研究。文章首先简要介绍有关理论, 对植食性昆虫与植物关系研究的若干核心问题进行评述。主要问题包括(1)植食性昆虫如何选择寄主植物?(2)植物次生物质是否作为植物防御昆虫取食的重要屏障?(3)昆虫能否适应植物的化学防御?(4)植食性昆虫寄主范围是否是从广到专演化的? 随之, 作者结合对铃夜蛾 *Helicoverpa* 系统研究取得的结果, 对上述问题做了进一步的论证和阐述。最后, 在继承协同进化、顺序进化等理论精髓的基础上, 根据当今三营养级相互作用领域的研究新进展, 提出一个新的假说, 即多营养级协同进化假说。该假说肯定植物次生物质在植物防御和昆虫识别寄主植物上的重要作用, 同时把其他营养级并列放入交互作用的系统, 特别强调第三营养级在昆虫与植物关系演化过程中的参与和寄主转移与昆虫食性专化和广化的联系。

关键词 协同进化, 顺序进化, 铃夜蛾属, 多营养级协同进化假说

生物间在漫长进化过程中形成的相互作用关系, 是物种赖以生存的根本, 是环境稳定的基础。认识和掌握物种间的相互关系及其协同进化规律, 是生物科学交叉研究领域的重要内容, 也是实现社会可持续发展的需要。过去, 人类

^{*} 国家自然科学基金重点项目 (30330100) 和创新研究群体科学基金项目 (30621003); 本文为《昆虫知识》编委会特邀稿件。

^{**} E-mail: czwang@ioz.ac.cn

收稿日期: 2007-04-04, 接受日期: 2007-04-20

由于对这种内在相互作用关系的无知和漠视,采取不适当的措施如化学农药的滥用,导致害虫抗性增强、天敌被杀伤、新害虫暴发、生态系统损坏,造成人类的粮食、资源、环境等危机愈加严重。

植物和昆虫是陆地生态系统的重要组成。植物是最基本的生物组成,通过光合作用生产维持生态系统的营养物质;昆虫作为动物界种类最多的类群,其中约 $1/2$ 取食植物,据估计可消耗 $1/10$ 的植物产量;植物面对巨大的自然选择压力,演化了丰富多样、极其微妙的防御机制。植物与昆虫在种类与生活的多样化,成为研究生物间并行演化的重要基础^[1]。为此,生物进化理论在昆虫与植物关系研究领域得到了空前的发展。具有里程碑式意义的协同进化(co-evolution)理论是 Ehrlich 和 Raven 对粉蝶与其寄主植物关系的研究后首次提出的^[2]。这一理论影响深远,并渗透到生物学的其它各个领域。此后,随着昆虫与植物关系研究的拓展和深入,协同进化理论得到不断发展和补充,如 Jemmy 提出的顺序进化(sequential evolution)^[3], van Valen、Fox 和 Thompson 等提出的弥散协同进化(diffuse co-evolution)及协同进化的地理马赛克理论(geographic mosaic theory of co-evolution)等^[4~7]。昆虫与植物的关系及其演化反映了许多重要的进化生物学问题,其中的规律对生物多样性保护、有效合理地控制害虫,实现农林牧业的可持续发展有重要现实意义。

1 理论背景

Ehrlich 和 Raven 根据对粉蝶与其寄主十字花科植物关系的研究,首次提出协同进化理论^[3]。他们认为,种子植物通过偶然的遗传突变与基因重组,产生一系列的次生物质,使植物不为昆虫所嗜食,因此进入新的适应域;相应地,昆虫种群通过基因突变或基因重组,产生新的适应性而进入新的适应域,并开始种系分化;成对的交互作用的结果造成昆虫食性的专化、形成动植物生态关系多样性(图 1)。协同进化理论强调植物次生物质在植食性昆虫与植物的

相互作用关系中的重要性,得到学术界的广泛关注,并大大促进了昆虫与植物关系领域研究的进展。

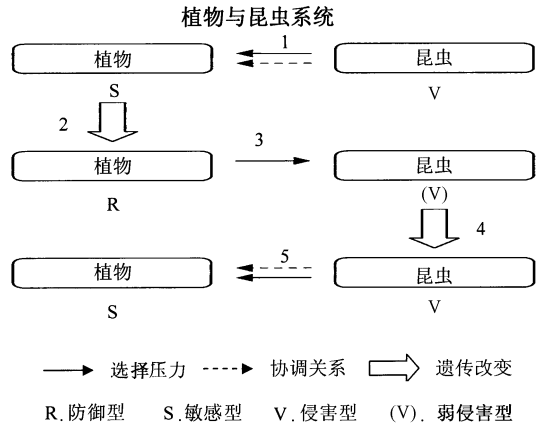


图 1 Ehrlich 和 Raven^[2] 提出的昆虫与植物协同进化模式(序号表示进化的步骤)

对于 Ehrlich 和 Raven 的协同进化理念,学术界多数人能接受,植食性昆虫与植物都影响着对方的进化。但是在一个给定的系统中,这种影响是否为交互适应从而形成成对的进化关系?到目前为止,从严格意义上支持这种成对协同进化的例证很少。显而易见,协同进化理论需要在不断的研究中得到补充和发展。匈牙利著名昆虫学家 Jemmy 在从事多年叶甲与茄科植物关系的研究后,认为昆虫与植物对对方进化施加的影响并不对等,植物的进化是包括昆虫、微生物在内的很多生物的胁迫的结果,单就植食性昆虫对植物的进化的影响似乎不明显,相反昆虫的进化是跟随着植物的进化而进行的,由此他提出了顺序进化理论(图 2)^[3]。这一理论强调昆虫对寄主植物选择机制的重要性,特别是昆虫对寄主植物次生物质的识别。

对 Ehrlich 和 Raven 协同进化理论的一个重要发展,是基于这样一个问题,即一种昆虫与其寄主植物成对的相互作用,是否也会波及群落中其它的昆虫与植物,由此产生弥散性的影响,而限于某些昆虫与其寄主植物成对的关系,于是弥散协同进化的理论被提出^[4]。该理论认为群落中的不同种类的相互作用非常密切,其

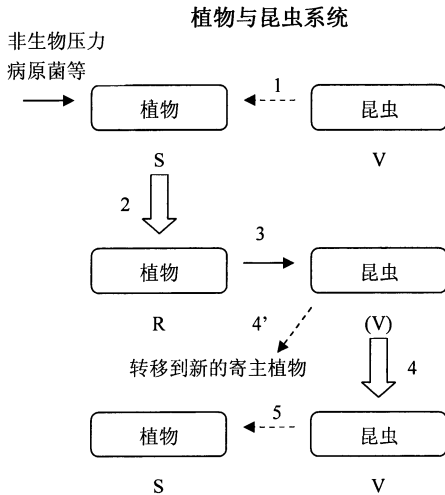


图2 Jemy^[3]提出的昆虫与植物顺序进化模式(序号表示进化的步骤,图中注解同图1)

中之一发生变化必然会影响其它种类。弥散的协同进化似乎更为常见,如不同植物演化具有相同的防御系统(如单宁),很多昆虫种间也产生相似的适应机制。协同进化的地理马赛克理论则认为多数昆虫与植物种群间的相互作用表现为一种进化的、动态的地理马赛克。有协同进化的热区,那里有交互选择,也有冷区,没有交互的选择。

上述理论的提出和发展,都是基于对特定系统内昆虫与植物相互作用机制的深入研究后得出的。至今这些理论仍是昆虫学、植物学以及进化生物学领域交叉研究的热点,学者们关注的若干焦点问题讨论如下。

2 重要问题

2.1 植食性昆虫如何选择和适应寄主植物？ 次生物质在其中起什么作用？

昆虫对寄主植物的选择, 尽管受到多种因素如种间竞争、天敌作用等的影响, 但起决定作用的是植物的理化性质。在植物的理化性质中, 目前认为差异最大、对昆虫产生决定性影响的是植物含有的种类繁多的次生物质。它们具有种属特异性, 造成植物种类特有的气味和味道, 影响昆虫或其他有机体的行为、生长和群体生物学。气味物质引起昆虫逆风飞翔的行

为,主要是由其触角上的嗅觉传感器在起作用^[8];到达植物上以后,嗅觉和味觉的传感器对植物内外化学成分进行检验,决定是否采纳这种植物作为寄主。在昆虫味觉感受器内,已证明有专门感受植物次生物质的神经细胞的存在^[9,10]。Ehrlich 和 Raven 重视次生物质的防御作用,而 Jermy 则重视昆虫对植物的感受识别。其实,二者并不对立,而应相互结合,研究昆虫食性演化应把昆虫对植物的感受识别和营养适应联系起来才是完整的。昆虫选择寄主植物的步骤可作如下推测:首先是昆虫的遗传变异改变昆虫对植物的感受和识别机制,而生态因素的自然选择作用,决定昆虫这种基因型能否继续维持下去;如果能,则营养和代谢因素进一步的适应,使昆虫巩固与新寄主植物的关系。

2.2 植物次生物质是否作为植物防御昆虫取食的重要屏障？防御采用怎样的方式？

有关植物中存在的形形色色的次生物质如萜类、酚类、生物碱、糖苷等对昆虫防御作用的研究,成为该领域持续 20 年的热点,研究表明次生物质确实在保护植物、减少昆虫和其它动物的取食方面起重要作用。例如, Berenbaum 利用凤蝶与伞形花科植物香豆素相互作用系统的研究,发现香豆素是这类植物的主要次生物质,具代表性的有三类:羟基香豆素,线型香豆素和角型呋喃香豆素,三者对昆虫的毒性依次升高,呋喃香豆素还是光敏性毒素,经紫外线照射后对昆虫的毒性显著增加;而这类植物的专食性昆虫对毒素产生了很强的适应性,有的昆虫如织叶蛾 *Depressaria pastinacella* 在取食前先将叶片卷起,而后入内取食,以避免紫外线对毒素毒性的诱导;有的昆虫如乌凤蝶 *Papilio polyxenes* 则发展了以细胞色素 P450 氧化酶为主的解毒机制,该种酶可打开毒素内的呋喃环,而不适应的昆虫则在其上很难生存,这是协同进化理论典型的例证^[11~13]。在我国,这方面研究起步较晚,赵善欢、钦俊德院士率先开展了这方面的工作。钦俊德的专著《昆虫与植物的关系:论昆虫与植物的相互作用及其演化》大大推动了我国这一领域的研究^[14],有关植物次生物

质如印楝素、川楝素、番茄苷、烟碱、棉酚、根皮苷、黑芥子苷酸钾、丁布等在昆虫与植物关系中作用的研究时有报道^[15~21]。

植物在演化过程中,对化学防御的投入从经济有效出发,有的形成了诱导性防御,即只有在昆虫前来取食时才产生防御物质。植物如何“感知”昆虫的危害并能主动地启动诱导防御系统,成为当今昆虫与植物关系研究的热点问题。Green 等在研究马铃薯与马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 的关系中发现,植物能被虫害诱导产生新的化学防御^[22]。随着生化和分子生物学技术的发展,诱导反应的整个机制日益明确。当昆虫取食时,水解植物细胞壁后得到的寡聚的半乳糖醛酸片段,激发受伤组织周围的蛋白酶抑制素基因;与此同时,内源产生的一种 systemin 的多肽运输于整个植株,并激活依赖于茉莉酸的信号传递级联反应系统,启动远离伤口组织的蛋白酶抑制素基因的表达,使得蛋白酶抑制素在植物体内的含量在短期内迅速上升,阻止昆虫的进一步侵害^[23]。这方面的研究为当今转蛋白酶抑制素基因抗虫植物的成功奠定了重要基础^[24]。此外,还发现,烟草天蛾 *Manduca sexta* 可诱导烟草体内烟碱等次生物质的含量增加,昆虫唾液及反吐液中的脂肪酸衍生物(fatty acid-amino acid conjugate, FAC)是诱导植物防御的必要因子,其诱导机制与依赖于茉莉酸的信号传导途径也有关^[25,26];植物甚至可以被虫害诱导产生警告和求救信号物质,不仅能“告知”邻近的植物产生防御,而且可招引昆虫天敌的造访^[27]。植物防御物质的作用机制及其防御上的时空动态成为昆虫与植物协同进化研究的前沿课题。

2.3 昆虫能否适应植物的化学防御?怎样适应?

植食性昆虫能否对植物次生物质产生适应?回答是肯定的。十字花科植物内含有有毒次生物质——葡糖黑芥子苷盐(glucosinates),但取食该类植物的昆虫不仅不受毒害,反而把它作为引诱刺激取食的线索。昆虫能在行为上对植物体内变动的次生化学物质进行躲避,而更

多见的是在生理生化上增强解毒作用^[28~30]。昆虫对植物的诱导防御也能产生适应。Musser 等发现,美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 唾液中的一种葡萄糖氧化酶,当昆虫取食时该酶能抑制烟草(*Nicotine tabacum*)启动其诱导防御系统,这种功能是通过直接抑制茉莉酸信号的生成或作用于其它信号途径而实现的^[31];不仅如此,昆虫在取食时可探测到引起植物防御反应的信号(茉莉酸和水杨酸盐),这些信号物质可活化美洲棉铃虫的4种细胞色素P450的基因,增强自身的解毒能力^[32]。在我们研究大豆蛋白酶抑制素对昆虫的作用机制时,发现棉铃虫中肠蛋白酶活性不仅不下降,反而有显著升高,这是否是一种适应,详细的机制亟待研究^[16]。

2.4 植食性昆虫寄主范围是否是从广到专演化的?

在植食性昆虫中,大多数是专食性的,它们只取食植物的某一科中有限的一种或数种植物,而取食不同科多种植物的广食性昆虫仅占很小比例。因此,不少生物学家认为昆虫是从广食性向专食性演化的。是什么原因导致这种格局?这是当今昆虫与植物协同进化领域研究的中心问题之一。根据 Ehrlich 和 Raven 的协同进化理论,决定昆虫食性的主要是植物化学成分,其中主要是次生物质,因此广食性的昆虫,须在行为和生理上适应植物多样的化学防御,而这种投入应是高代价的;而专食性的昆虫则正好相反,寄主专一性应给昆虫带来生理和生态上的补偿。Bernays 研究表明,昆虫食性专化可减少被天敌捕食和寄生的机会,天敌对昆虫食物广度的演化有重要作用^[33]。广食性和专食性昆虫所接触的次生物质,在种类和数量上有明显的差异,是否在进化过程中对次生物质采取了不同的适应对策?广食性昆虫的适应机制是否多样化?专食性昆虫的适应方式是否更为特化?天敌在植食性昆虫食性专化上起怎样的作用?回答这些命题,选择合适的研究系统至关重要。

3 铃夜蛾属昆虫与寄主植物和寄生蜂间的相互作用

在协同进化研究中,多数选择的研究对象是寄生关系专化的种类,而对那些寄主范围较广的种类则避而远之,事实上广食性的种类在进化过程可能采取不同的策略,因此在协同进化研究中,选择系统发育关系相近但寄主范围差异明显的物种进行比较研究,有可能对协同进化理论的发展做出重要贡献。

在我国发生的铃夜蛾属 *Helicoverpa* 2 种昆虫,为研究植物的化学防御与昆虫的适应机理、昆虫食性的遗传和演化提供了理想的研究素材。这 2 种昆虫,一种是棉铃虫 *Helicoverpa armigera*, 另一种是烟青虫 *Helicoverpa assulta*。它们亲缘关系极近,取食行为也很相似,均嗜食草本植物的花与果实,但寄主范围却截然不同。烟青虫的寄主范围窄,只取食 1 个科——茄科的少数几种植物如烟草和辣椒;棉铃虫的寄主范围则甚广,取食至少 30 科 200 余种植物。2 种昆虫都是我国的农业大害虫,尤其是棉铃虫,1992 年在我国暴发造成直接经济损失逾百亿元。棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chlorideae* 是棉铃虫和烟青虫的重要天敌。在农业生态系中,昆虫之所以成灾,与其对栽培作物的适应有很大关系,这种适应是动态的,并符合协同进化规律。

在国家自然科学基金的支持下,我们多年来对棉铃虫和烟青虫与寄主植物的关系进行了比较研究,为前面提出的若干问题寻找答案,目前已取得一些阶段性研究结果。

3.1 铃夜蛾对寄主植物的选择和适应

2 种昆虫在棉花、番茄、烟草和辣椒上的产卵和取食选择差异很大,嗜好程度分别为:棉铃虫,棉花=番茄=烟草>>辣椒;烟青虫,烟草>辣椒>>棉花=番茄。经测试 2 种昆虫对 36 种植物挥发性物质的 EAG 反应,发现烟青虫对其中 35 种的反应活性高于棉铃虫;剂量与活性回归分析表明,烟青虫在低浓度下对叶青醇的嗅觉敏感性显著高于棉铃虫。用蔗糖、肌醇、

单宁、棉酚、番茄苷、烟碱、辣椒素、印楝素刺激幼虫下颚外颚叶上 2 对栓锥感器,结果表明:2 种昆虫均有对蔗糖、肌醇、印楝素敏感的细胞,且分布位置相同。棉酚、单宁、烟碱、番茄苷、辣椒素等植物次生物质,对 2 种昆虫刺激取食素引发神经脉冲的抑制表现出很大差异;对于棉铃虫,辣椒素的抑制作用很强,棉酚的抑制作用很弱,而对于烟青虫,单宁和棉酚的抑制作用很强,烟碱和辣椒素的抑制作用很弱,反映出二者分别对各自寄主植物体内的次生物质在味觉上有很好的适应性^[10]。用分别添加棉酚、烟碱、番茄苷和辣椒素的人工饲料饲养烟青虫和棉铃虫 5 龄幼虫 48 h,结果表明,在一定浓度下,棉酚显著降低烟青虫的相对消化率,但对棉铃虫却有助食作用。番茄苷抑制烟青虫的取食和生长,对其近似消化率和食物利用率也有显著的抑制作用,但对棉铃虫的各营养指标无显著影响;烟碱对烟青虫和棉铃虫的相对生长率均无影响;辣椒素使烟青虫的取食量有大幅度的提高,对棉铃虫的取食量无影响,但引起相对消化率的提高。由此可见,棉铃虫对 4 种次生物质有普遍的适应性,而烟青虫只对寄主植物所含的烟碱和辣椒素有较好的适应性^[34]。

棉铃虫和烟青虫取食都能够强烈地诱导烟草叶片烟碱和茉莉酸含量的升高,脂氧合酶、多酚氧化酶、蛋白酶抑制素和过氧化物酶的活性增加,但其增加量不同。其中最为显著的是:棉铃虫取食后的烟草其烟碱含量显著低于烟青虫取食后的含量^[35]。进一步研究发现,棉铃虫和烟青虫下唇腺提取液中也存在葡萄糖氧化酶,该酶与抑制烟草叶片烟碱的诱导合成密切相关,棉铃虫下唇腺中该酶的活性显著高于烟青虫的^[36]。这种酶是一种糖蛋白,主要存在于下唇腺,酶反应的最适 pH 值为 7.0,最适反应温度是 35℃,D-葡萄糖是它的最适底物。

2000 年我们成功地对棉铃虫与烟青虫进行正反杂交并获得子一代;子一代与棉铃虫回交,获得回交后代^[37]。研究表明,雌性棉铃虫与雄性烟青虫的杂交子一代包括可育的雄性和生殖器畸形的个体,但没有雌性。雌性烟青虫

与雄性棉铃虫的反交子一代既有雄性也有雌性,并可获得回交代和 F_2 代^[38]。种间杂交的突破为研究它们在寄主植物选择上差异的遗传基础奠定了方法学的基础^[39]。通过比较棉铃虫、烟青虫、 F_1 代、 F_2 代和回交代幼虫对棉花和辣椒叶片的取食选择行为,发现其选择取食行为呈常染色体遗传,并显示有部分母体效应,不受性染色体控制^[40]。

3.2 寄主植物对铃夜蛾的化学防御

植物对昆虫的化学防御机制是普遍存在的,对铃夜蛾昆虫也不例外。棉花中主要存在 2 种次生物质,棉酚和单宁,达到一定的浓度均对幼虫生长产生抑制作用,而且两因子的抗虫作用是累加的,但在品种内两因子的含量呈负相关。这些次生物质在棉花花蕾和铃的外围组织如苞叶、花萼、花瓣、铃皮中的含量相对较高^[30]。而在烟草中的化学防御是可诱导的,当遭到昆虫取食,根部启动对烟碱的合成,整个植株在之后烟碱的含量会显著增高^[35]。

植物不仅有直接防御,而且能产生间接防御,通过释放求救信号招引昆虫的天敌。我们的研究结果证明了棉铃虫的寄主植物中这种间接防御机制的存在,发现被棉铃虫取食后的烟草和玉米比未受损害的植物更能吸引姬蜂,但姬蜂对昆虫取食和机械损害的植物的选择没有偏向,机械损伤也能吸引姬蜂^[41,42]。2 种植物被损伤后都能够释放出大量的绿叶气味,这些气味的组成和含量尽管因不同的昆虫危害而有差别,但多数组分间的比例较一致,因此推断该寄生蜂主要利用这些共有的气味化合物及其比例来寻找寄主昆虫。

进一步研究发现,一些伤诱导的植物绿叶气味还在植物与邻近的相同和不同植物之间的通讯联系中充当信使^[43]。用伤诱导的植物绿叶气味化合物处理玉米,可以诱发玉米释放出乙酸酯和萜类化合物 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(DMNT)。用单个的醇、醛化合物处理玉米,可导致玉米释放出对应的乙酸酯化合物。用顺-3-己烯基乙酸酯和乙酸己酯处理玉米,可从玉米中回收到这 2 种化合物。饱和的醇类

化合物不能诱导 DMNT 的释放,不饱和的 C_6 -醇中只有双键位置在第 2 和第 3,或第 3 和第 4 个碳原子之间的化合物能够诱导 DMNT 的释放。有 5 或 6 个碳原子的饱和或不饱和醛都能诱导玉米释放出 DMNT,但 C_7 的饱和醛却不能。烷基部分含有双键的顺-3-己烯基乙酸酯也能诱导 DMNT 的活性。

3.3 棉铃虫齿唇姬蜂对寄主棉铃虫的分子适应

寄生幼虫的内寄生蜂一般属容生型(koinobionts),即寄主幼虫被寄生后,将继续取食、生长一段时间,随后才在某一虫态死亡。与抑生型(idiobionts)寄生蜂相比,容生型寄生蜂同寄主在免疫和生理上的关系更为密切,是进行寄主与寄生蜂相互作用研究的理想材料。容生型寄生关系的建立是寄生蜂在行为、免疫和生理上对寄主适应的统一,其中寄生蜂能否有效抑制寄主的免疫反应是寄生成败的重要环节。寄生蜂卵以及随后孵化的幼蜂进入寄主体内,将面临来自寄主免疫系统的攻击^[3]。寄主昆虫的免疫系统包括细胞免疫(血细胞的包囊反应)和体液免疫(酚氧化酶原级联系统)。当较大的异物进入寄主的血腔后,血细胞中的颗粒细胞和浆细胞即粘附于异物的表面,形成由多层血细胞包被的包囊(capsule)结构;同时酚氧化酶原级联系统被激活,催化 L-酪氨酸生成黑色素,对异物的表面进行黑化作用(melanization)^[44,45]。内寄生蜂能够寄生寄主,必然通过某些方式有效地抑制寄主的这 2 种免疫反应。在寄生蜂体内一种免疫抑制因子——多分 DNA 病毒的存在,成为 20 世纪后半叶在昆虫学领域的一个重大发现。

我们利用棉铃虫齿唇姬蜂-棉铃虫系统,经负染电镜观察发现在棉铃虫齿唇姬蜂雌蜂卵巢内亦含有多分 DNA 病毒(CcIV),这是我国在这方面的首例报道^[46]。CcIV 基因组含有 20~21 个 DNA 分子,大小 3~26 kb 不等,这些 DNA 分子以非等摩尔数存在。寄生后第 1 天和第 2 天 CcIV 在寄主血细胞中大量表达,之后表达量减少。CcIV 的表达产物大小从 0.6 kb 到 7 kb,

共 11 条带,其中以大约 1.0 kb 的基因表达量最为丰富。取寄生后 24 h 的寄主血细胞,提取 RNA,通过一系列过程构建了 CcIV 的表达文库,以 TripLEX2 插入子为引物做 PCR 然后进行 Southern 杂交,筛选到了一个表达量最为丰富的基因, CcIV 1.0^[47]。根据该基因序列推断,其编码的蛋白有一个半胱氨酸富含区,应属 *cys* 基因家族。近期,我们通过 RACE 扩增又得到 2 个 *vankyrin* 基因,分别命名为 CcIV *vankyrin* 1 和 *vankyrin* 2,其开放阅读框分别为 507 bp 和 468 bp,分别编码 168 和 155 个氨基酸。通过实时荧光定量 PCR 检测, CcIV *vankyrin* 1 和 *vankyrin* 2 基因在整个寄生过程中都能表达,且主要在血细胞中表达。二者有 2 个表达峰,在寄生后 30 min 时表达量最高,拷贝数分别达到 6.28×10^4 和 1.51×10^5 ,在寄生后 2 天还有一个表达峰,但基因的表达量要低一个数量级。这一结果暗示, CcIV 对寄主幼虫的免疫抑制可能在寄生的早期阶段就已经在起作用^[48]。

3.4 广食性棉铃虫与专食性烟青虫的演化关系

昆虫寄主范围的演化是由广到专还是由专到广,一直是昆虫与植物关系研究领域的争论焦点。一般认为,昆虫寄主植物的专化 (specialization) 是演化的趋势。然而,我们在研究棉铃虫和烟青虫的性信息素生物合成途径时获得的结果,给我们认识 2 种昆虫的演化关系提供了线索。我们发现,棉铃虫以饱和十六酸为底物,经 $\Delta 11$ 脱饱和化及其后的还原和末端氧化反应合成其性信息素主要组分 Z11-16:Ald; 同时以饱和十八酸为底物,经 $\Delta 11$ 脱饱和化和一轮碳链缩短反应,以及其后的还原和末端氧化形成次要组分 Z9-16:Ald。因此, $\Delta 11$ 脱饱和酶是棉铃虫性信息素生物合成系统唯一的脱饱和酶。烟青虫以饱和十六酸为底物,分别通过 $\Delta 9$ 和 $\Delta 11$ 脱饱和化,及其后的还原和末端氧化反应合成其性信息素主要组分 Z9-16:Ald 和次要主分 Z11-16:Ald; 同时,作用于 Z11-18:Acid 的碳链缩短反应也可少量发生,用来形成少量的 Z9-16:Ald。可见, $\Delta 9$ 和

$\Delta 11$ 脱饱和酶共存于烟青虫性信息素生物合成系统,但以 $\Delta 9$ 脱饱和酶为主。根据脂肪酰辅酶 A 脱饱和酶分子生物学方面的证据,烟青虫中存在的 $\Delta 9$ 脱饱和酶基因族在一定程度上代表了原始祖先的特性,而棉铃虫中存在的 $\Delta 11$ 脱饱和酶基因族则是在此基础上演化的。我们推测,阿根廷的 *Helicoverpa gelatopoeon* 应只有 $\Delta 9$ 脱饱和酶,是这个属最古老的种;其次应是烟青虫,其 $\Delta 9$ 和 $\Delta 11$ 脱饱和酶并存,但以 $\Delta 9$ 脱饱和酶为主;接下来为美洲棉铃虫, $\Delta 9$ 和 $\Delta 11$ 脱饱和酶并存,但以 $\Delta 11$ 脱饱和酶为主;最进化的是棉铃虫,因为 $\Delta 11$ 脱饱和酶是其性信息素合成唯一的脱饱和酶^[49]。

4 多营养级协同进化假说的提出

早在 1980 年, Price 等就指出,不考虑第三营养级,即昆虫天敌的作用,昆虫与植物关系的研究是不完整的^[50]。考虑到近年来在三营养级相互作用研究方面取得的成果,我们认为有必要在协同进化理论中包含其他营养级,特别是第三营养级的参与。在综合 Ehrlich 和 Raven 的协同进化理论及 Jermy 的顺序进化理论的基础上,尝试从多营养级互作的角度提出这样一个新的假说,称之为多营养级协同进化 (multitrophic co-evolution) 假说。该假说的主要设想陈述如下(图 3)。

在多营养级系统内,植物—昆虫—天敌的关系是核心架构。其中,多营养级间的交互作用是生物协同进化的驱动力。昆虫与植物关系的进化模式分以下步骤: (1) 昆虫(棉铃虫)选择寄主植物,主要依赖高度进化的嗅觉和味觉系统来识别寄主植物,并在生理上加以适应。(2) 寄主植物(棉花,烟草,玉米等)因昆虫和其他的选择压力而产生遗传改变,一方面产生直接化学防御(组成型防御,如棉酚;诱导型防御,如烟碱),抑制昆虫的进一步取食;另一方面产生间接防御,释放求救信号,招引昆虫天敌(如棉铃虫齿唇姬蜂)来访,这种信号甚至还可在邻近的植物间传递,这样使植物进入一个新的适应域。(3) 对于植物的直接防御和间接防御,昆虫可通过基因重

组或突变产生新的适应,如棉铃虫用下唇腺中的葡萄糖氧化酶抑制寄主植物烟草体内烟碱的合成,对天敌则产生行为适应和免疫反应;昆虫也有可能为躲避寄主植物和天敌的胁迫而转移到新的寄主植物上。(4)植物和天敌对昆虫产生新的适应对策,如烟草对于昆虫的取食,把重要能源糖类转运到根部加以贮藏,等到急需时之用^[5];寄生蜂则利用多分DNA病毒等因子,有效抑制棉铃虫的免疫反应,但寄生蜂同样也可发生寄主的转移。(5)多个营养级间如此反复地进行交互作用,驱动着昆虫与植物关系的演化。(6)演化的过程伴随着昆虫的寄主转移,结果导致有的昆虫的寄主范围变广,而有的变窄。在多数情况下,昆虫食性的专化是演化的重要策略,但在不稳定的环境条件下,一些昆虫(如棉铃虫)食性的广化也不失是一种正确的演化策略,这样可以减小依赖于专一的寄主作为自身生态和进化命运的风险。

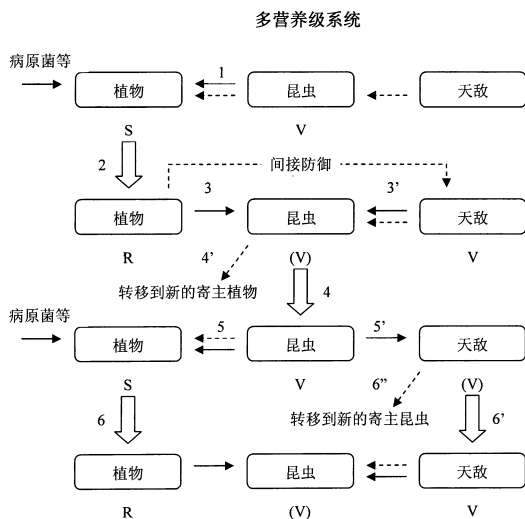


图3 三营养级协同进化模式

(序号表示进化的步骤,图中注解同图1)

5 进一步研究的问题

多营养级构成的食物链是一个极其复杂的系统,研究没有止境。在这个系统内,植物—昆虫—天敌的相互作用依然是研究的重点。在三营养级研究系统中,值得进一步研究的问题很

多,主要包括:

(1)昆虫在与植物建立寄生关系过程中,其行为识别与生理适应,何者在先?

(2)昆虫对寄主植物的关键信息物质如何进行嗅觉和味觉编码?广食性昆虫与专食性昆虫有何差异?遗传基础是什么?

(3)植物可诱导的化学防御是通过怎样的信号途径产生的?

(4)植物的间接防御在自然条件下对植物的防卫效果究竟怎样?

(5)植物次生物质和天敌如何决定昆虫的食物广度?在食性演化过程中2种因素何者更为重要?

(6)昆虫食性的专化或广化对昆虫的生存和繁衍带来怎样的利与弊?在同域物种形成中起什么作用?

对这些问题的进一步回答,无疑将使我们进一步了解昆虫与植物相互作用机制,检验三营养级协同进化假说,并为有效合理地有害虫进行综合治理提供新的思路和方法。

参考文献

- 1 钦俊德,王琛柱.昆虫学报,2001,44(3):360~365.
- 2 Ehrlich P. R., Raven P. H. *Evolution*, 1964, 18: 586~608.
- 3 Jenny T. *Symp. Biol. Hung.*, 1976, 16: 109~113.
- 4 Fox L. R. *Ecology*, 1988, 69: 906~907.
- 5 van Valen L. *Ecol. Theory*, 1973, 1: 1~30.
- 6 Thompson J. N. *Trends Ecol. Evol.*, 1989, 4: 179~183.
- 7 Thompson J. N. *OIKOS*, 1999, 84: 5~16.
- 8 Krieger J., Breer H. *Science*, 1999, 286: 720~723.
- 9 Schoonhoven L. M. *Ada Zool. Acad. Scient. Hung.*, 2002, 48: 215~263.
- 10 汤德良,王琛柱,罗林儿,钦俊德.中国科学,2000,30(5):511~516.
- 11 Berenbaum M., Feeny P. *Science*, 1981, 212: 927~929.
- 12 Berenbaum M. *Evolution*, 1983, 29: 659~680.
- 13 Berenbaum M., Zangerl A. R. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95: 13 743~13 748.
- 14 钦俊德.昆虫与植物的关系:论昆虫与植物的相互作用及其演化.北京:科学出版社,1987.
- 15 赵善欢,张兴,刘秀琼,黄端平.昆虫学报,1984,27(3):241~247.
- 16 王琛柱,项秀芬,张书芳,钦俊德.昆虫学报,1995,38(3):272~273.
- 17 王琛柱,钦俊德.昆虫学报,1996,38(4):337~341.
- 18 Wang C. Z., Yang Q. H., Zhou M. Z. *Entomol. Sin.*, 1997, 4(2): 53~55.
- 19 阎凤鸣,许崇任,李松岗,林昌善.昆虫学报,1995,38(3):380~382.

20 阳冬梅, 罗林儿, 阎凤鸣, 程会文, 周培爱. 科学通报, 1997, **42**(1): 81~84.

21 李绍文. 生态生物化学. 北京: 北京大学出版社. 2001.

22 Green T. R., Ryan C. A. *Science* 1972, **175**: 776~777.

23 Ryan C. A. *Biochemistry*, 1988, **27**: 8 879~8 883.

24 Hilder V. A., Gatehouse A. M. R., Sheeman S. E., Barker R. F., Boulter D. *Nature*, 1987, **330**: 160~163.

25 Baldwin I.T. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1998, **95**: 8 113~8 118.

26 Baldwin I. T., Halitschke R., Kessler A., Schittko U. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2001, **4**: 351~358.

27 Tumlinson J. H., Turlings T. C. J., Lewis W. J. *Science*, 1990, **250**: 1 251~1 253.

28 Lindroth R. L. *Oecologia (Berl)*, 1989, **81**: 219.

29 Zangerl A. R. *Ecology*, 1993 **74**(1): 47~54.

30 王琛柱, 查利文, 杨奇华. 昆虫学报, 1997, **40**(增): 55~60.

31 Musser R. O., Hum-Musser S. M., Eichenseer H., Peiffer M., Gary E., *et al.* *Nature*, 2002, **416**: 599~600.

32 Li X., Schuler M. A., Berenbaum M. R. *Nature*, 2002, **419** (17): 712~715.

33 Bernays E. A. *BioScience* 1998 **48**: 35~44.

34 董钧锋, 张继红, 王琛柱. 昆虫学报, 2002, **45**(3): 296~300.

35 Zong N., Wang C. Z. *Planta*, 2007, DOI 10.1007/s00425~006~0459~x.

36 宗娜, 王琛柱. 科学通报, 2004, **49**(14): 1 380~1 385.

37 王琛柱, 董钧锋. 科学通报, 2000 **45**(20): 2 209~2 212.

38 Zhao X. C., Dong J.F., Tang Q. B., Yan Y. H., Gelbic I., *et al.* *Bull. Entomol. Res.*, 2005 **95**: 409~416.

39 王琛柱. 科学通报, 2006, **51**(21): 2 573~2 575.

40 Tang Q. B., Jiang J.W., Yan Y.H., van Ioon J. J. A., Wang C. Z. *Entomol. Exp. Appl.*, 2006, **118**: 221~228.

41 颜增光, 阎云花, 王琛柱. 科学通报, 2005, **50**(12): 1 220~1 227.

42 Yan Z.G., Wang C. Z. *Entomol. Exp. Appl.*, 2006, **118**: 87~96.

43 Yan Z.G., Wang C. Z. *Phytochemistry*, 2006, **67**: 34~42.

44 Quicke D. L. J. *Parasitic Wasps*. London: Chapman & Hall. 1997.

45 蒲蛰龙. 昆虫病理学. 广州: 广东科技出版社. 1994.

46 Yin L. H., Zhang C., Qin J. D., Wang C. Z. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 2003, **52**(2): 104~113.

47 Zhang C., Wang C. Z. *DNA Sequence*, 2003, **14**(6): 413~419.

48 Tian S.P., Zhang J.H., Wang C. Z. J. *Insect Physiol.*, 2007 (in press)

49 Wang H. L., Zhao C. H., Wang C. Z. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2005, **35**(6): 575~583.

50 Price P. W., Bouton C. E., Gross P., McPherson B. A., Thompson J.N., *et al.* *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, **11**: 41~65.

51 Schwachtje J., Minchin P.E. H., Jahnke S., van Dongen J. T., Schittko U., *et al.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, **103**: 12 935~12 940.

整合昆虫发育生物学和果蝇遗传学来研究昆虫发育与变态^{*}

李 胜^{**}

(中国科学院上海生命科学研究院 植物生理生态研究所 昆虫发育生物学和果蝇遗传实验室 上海 200032)

Synergism of insect developmental biology and *Drosophila* genetics for studying insect development and metamorphosis Li Sheng^{**} (*Insect Development Biology and Drosophila Genetics Laboratory, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China*)

Abstract Body size of mature animal (insect) is determined by two factors: growth duration and rate. Ecdysone and juvenile hormone coordinately regulate insect development and metamorphosis and eventually determine insect growth duration; while insulin, nutrition, and cell-contact signals modulate cell division, growth, differentiation, and death, and eventually determine insect growth rate. It was recently reported that ecdysone and insulin signals crosstalk with each other to control insect body size. Fat body and nutritional metabolism are key players to integrate these two signals. Scientists shall synergize insect developmental biology and *Drosophila* genetics, focus on the two factors growth duration and rate, point out nutritional metabolism and fat body, for the research purpose of insect development

^{*} 本文为《昆虫知识》编委会特邀稿件。

^{**}E-mail: shengli@sippe.ac.cn

收稿日期: 2007-01-22, 修回日期: 2007-02-01