

# 昆虫对气味分子的感受机制\*

李 慧 王满囤\*\* 张国安

( 华中农业大学植物科技学院 武汉 430070 )

**Odors perception mechanism of insects.** LI Hui , WANG Man-Qun \*\* , ZHANG Guo-An ( *College of Plant Science and Technology , Huazhong Agricultural University , Wuhan 430070 , China* )

**Abstract** Odor perception of insects is a large and complex system , involving many kinds of proteins such as odorant binding proteins , odorant receptor and odorant-degrading esterase etc. Insect perceive the external environment through small odorants which carry information( signature ) of potential mates , prey , food sources , oviposition sites , etc. Revealing the mechanism of odor perception in insects will result in a deeper understanding of insect behaviour. The progress on odorant recognition , odorant-receptor interaction at the molecular level and the mechanism of electrical-chemo signal transduction were reviewed in this paper.

**Key words** odor perception mechanism , odorant binding proteins , odorant receptor , electrical-chemo signal transduction

**摘 要** 昆虫对外界气味的感受作用是一个庞大而复杂的体系 , 多种蛋白参与了这一过程。其中包括气味结合蛋白 , 气味结合蛋白受体 , 气味降解酶等多种蛋白。昆虫不仅可以通过外界气味分子携带的信息来识别配偶 , 天敌 , 还可以通过对外界环境特征的识别来寻找食物来源 , 产卵等。明确昆虫的化学感受机制不仅可以帮助我们理解昆虫的行为 , 还有助于深入了解动物的行为机制。文章综述昆虫对气味分子的识别、气味分子在昆虫体内的运输以及电化学信号传导机制等方面的进展。

**关键词** 感受机制 , 气味结合蛋白 , 气味受体 , 电化学信号传导

昆虫在长期进化过程中 , 形成了高度专一、灵敏的嗅觉感受系统 , 凭借这种复杂而精确的嗅觉感受系统 , 昆虫识别和鉴定来自种内、种间以及外界环境中的特异性的化学信息物质 , 并将这些外界的化学信息转化为体内的电信号 , 启动特定的信号传导途径 , 并由此表现出相应的行为反应 , 如寻找食物和配偶、搜寻产卵及生殖场所、躲避外界不利环境的伤害等<sup>[1]</sup>。研究昆虫对外界信息的识别机制 , 阐明昆虫对外界刺激行为反应本质 , 不仅为害虫防治和预测预报提供了新的思路和途径 , 而且还为研究脊椎动物及人的嗅觉行为提供了理想的模型。对于大多数昆虫而言 , 嗅觉感器主要分布于昆虫的触角 , 但是也有一小部分分布于头部的附属器官如下颚须、下唇须等 , 同时在昆虫的翅、足、生殖器上也有分布<sup>[2,3]</sup>。嗅觉感器中的多种蛋白参与了昆虫对外界信息的识别过程 , 主要有气

味结合蛋白( odorant binding proteins , OBPs ) , 化学感受蛋白( chemosensory proteins , CSPs ) , 气味受体( odorant receptors , ORs ) 和气味降解酶( odor degrading enzymes , ODEs ) 等<sup>[4,5]</sup>。目前对于昆虫嗅觉研究有了一定的了解 , 但具体的反应机理仍然不是很清楚 , 本文综述最近几年关于昆虫气味识别 , 气味分子在昆虫体内的运输以及电化学信号传导的最新研究进展。

## 1 昆虫对气味分子的识别

空气中的气味分子和化学物质隐藏有外部环境丰富的信息。为了对外部环境变化做出行

\* 国家自然科学基金项目( 30840065 ) 国家“ 十一五 ”科技支撑计划课题( 2006BAD08A12 )。

\*\*通讯作者 E-mail : mqwang@mail.hzau.edu.cn

收稿日期 2009-03-25 修回日期 2009-04-20 2009-06-02 再修回

为反应,昆虫外周嗅觉感受系统首先要提供快速而可靠的外界信息,同时对外界的气味信息学习记忆并引导昆虫作出相应行为反应<sup>[6]</sup>。虽然昆虫的中枢神经将不同的化学刺激经过一系列的加工转换为相应的行为反应,但嗅觉受体神经元却决定着气味的识别。昆虫识别气味分子谱系的大小和精确度取决于有多少种类的嗅觉受体神经元以及它们如何对应于不同的化学信息。嗅觉神经元加工气味信息,支持细胞分泌相关蛋白,共同完成昆虫对气味分子的识别<sup>[7]</sup>。

### 1.1 昆虫的嗅觉感器

在昆虫发育早期,会形成一簇嗅觉感受器前体细胞,这些细胞最终形成了嗅觉感器<sup>[8,9]</sup>。昆虫的嗅觉感器是1个内部中空的内腔,充满着感器淋巴液,双向感觉神经元浸润在淋巴液中。典型的昆虫嗅觉感器通常含有1个或数个嗅觉神经元和至少3个支持细胞,神经元上具有高度发达的树突(图1A)。嗅觉感器表皮上面分布有很多微孔,气味分子通过微孔进入感器后,与分布于淋巴液中的OBPs结合,启动嗅觉反应<sup>[10]</sup>。

嗅觉感器分成2种不同的超微结构:双层和单层<sup>[11]</sup>,前者主要是一些小的具有同一形状的感器,后者则表现为多种形状。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的遗传学实验也表明在其不同的发育阶段可以呈现为单层和双层2种不同类型的感器<sup>[12,13]</sup>。

嗅觉感器有多种形态,包括毛形感器、刺形感器、锥形感器、腔锥形感器、耳形感器等。毛形感器与特异性的性信息素识别有关,锥形感器和腔锥形感器则主要用于识别普通的气味分子,刺形感器可能具有机械和味觉感受的功能<sup>[14,15]</sup>。一般情况下与气味分子和性信息素识别有关的嗅觉感器主要分布于昆虫的触角,接触性嗅觉感器则主要分布于附节和口器等器官中<sup>[2,3]</sup>。

### 1.2 昆虫嗅觉相关蛋白

**1.2.1 气味结合蛋白 OBPs** OBPs是由嗅觉感器内部的支持细胞分泌的,浸润于感器淋巴

液中并分布在感觉神经元轴突周围的一种小的球形的、水溶性酸性蛋白。其分子量大约在14 kDa左右,等电点在4.0~5.2之间,包含有120~150个氨基酸<sup>[16,17]</sup>。几乎所有的OBPs中都含有6个保守的半胱氨酸。

根据N-端序列分析,第一次在鳞翅目昆虫中将OBP分为3个亚族:性信息素结合蛋白(PBPs),普通气味结合蛋白GOBP1和GOBP2。世界上第一个被鉴定出的昆虫OBPs是多音天蚕蛾 *Antheraea polyphemus* 的性外激素结合蛋白(pheromone binding proteins, PBPs),这个蛋白被命名为ApoPBp,分子量为14 kDa,特异的在雄虫触角中表达,是触角中含量最丰富的水溶性蛋白,而GOBP1和GOBP2在雌雄虫的触角表达量相当,这也暗示PBPs与性信息素识别有关,而GOBPs则与植物的挥发性气味识别有关<sup>[18]</sup>。

目前普遍认为昆虫OBPs具有相似的生理功能,主要是结合和运输气味分子<sup>[19]</sup>。但到目前为止,仅有几个研究对OBPs在昆虫嗅觉反应中的功能提供了直接的证据。LUSH是存在于黑腹果蝇中的1种OBPs, Kim等发现LUSH可改变果蝇对乙醇的行为反应<sup>[20,21]</sup>。Obp57d和Obp57e则是在果蝇 *D. sechellia* 产卵场所的选择中起作用,在产卵场所偏好性测试中,突变型果蝇对脂肪酸表现出更强的偏好性,暗示Obp57d和Obp57e在果蝇对C6~C9类脂肪酸的主动偏好性的抑制作用有关<sup>[22,23]</sup>。这表明OBPs不仅起到载体运输的作用,还可能具有识别不同信息化学物质的作用。

**1.2.2 化学感受蛋白 CSPs** 与OBPs能够识别环境中大量挥发性气味物质不同,CSPs可以识别外界环境中大量非挥发性化学物质。CSPs与OBPs有一些共同点:二者都是小型的高度可溶性的蛋白,都有疏水性的结合位点,但是化学感受蛋白CSPs更短(大约120个氨基酸左右),仅有4个保守的半胱氨酸形成2个二硫键。

Dmelos-d是第一个被发现的CSPs,1994年由McKenna等通过差减cDNA(subtractive

cDNA methods)方法在成年黑腹果蝇触角中发现的<sup>[24]</sup>。随后,OS-D 类似蛋白陆续在不同的昆虫,如墨西哥仙人掌螟 *Cactoblastis cactorum*<sup>[25]</sup>,甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae*<sup>[26]</sup>,烟草天蛾 *Manduca sexta*<sup>[27]</sup>,竹节虫 *Eurycantha calcarata*<sup>[28]</sup>和胡蜂 *Polistes dominulus*<sup>[29]</sup>的触角、唇须和喙中被发现。由于此类蛋白主要存在于昆虫的各种化学感受器中,并且与感受外部环境的化学刺激有关,所以统称之为 CSPs。

免疫组织定位研究发现 CSPs 同样分布于感器淋巴液里,这表明 CSPs 具有嗅觉功能<sup>[30]</sup>,也有研究表明触角中的 CSPs 能够结合性信息化合物<sup>[26]</sup>。PameP10,一种从蟑螂再生足部分出的 CSPs,在蟑螂再生足中的浓度比在正常足中高 30 倍,因此认为 CSPs 能够促进表皮再生<sup>[31]</sup>。DmelpelIII 和 Dmelpkh3 作为一种时钟转换因子可以调节昆虫的生理节奏,并且 Dmelpkh3 还作为背部转换因子参与胚胎和组织发育<sup>[32]</sup>。此外,当分别用病毒和细菌处理后,还发现 DmelpelIII 和 Dmelpkh3 在免疫应答反应中起作用,可以识别入侵的病原微生物<sup>[33]</sup>。在鳞翅目昆虫中,CSPs 在胸部、腹部、腿部和头部中均有表达<sup>[34,35]</sup>,而 MbraCSPA6 则在性腺中表达。可见与多在触角中表达的 OBPs 相比,CSPs 的表达部位更广泛,这种广泛表达的特性对昆虫可能具有重要的生态进化意义:可使昆虫广泛感知和识别不同部位接触到的复杂的环境化学刺激信息并及时诱导昆虫作出合适的行为反应。

**1.2.3 气味受体 ORs** ORs 的基本功能即是分析外界的化学气味分子的构像,将不同化学气味分子转换成可以活化不同类型 ORs 的气味分子组合型,也即所谓的受体编码模型来分析外界的信息<sup>[36,37]</sup>。目前,至少已经在 4 个目(鞘翅目、鳞翅目、双翅目和膜翅目)的 12 种昆虫中发现有气味受体的存在。在黑腹果蝇的全基因组序列中至少已经鉴定出 62 个候选气味受体基因<sup>[38,39]</sup>。

昆虫气味受体也被认为属于 G 蛋白偶联受体,具有 7 次跨膜结构域。亲水性实验和抗

体标记实验表明,与脊椎动物 G 蛋白偶联受体和其他物种的气味受体不同,昆虫气味受体 N 末端位于细胞膜内,C 末端在细胞膜外<sup>[40]</sup>。昆虫气味受体分为两类:一类是普通气味受体;另一类成为 Or83b 蛋白<sup>[41]</sup>。对昆虫而言,Or83b 受体蛋白只有 1 种,并且 Or83b 受体在大部分的嗅觉神经元中与普通气味受体共表达<sup>[15,38]</sup>。Or83b 在不同昆虫嗅觉感觉神经元中普遍表达(并不是所有的感觉神经元),具有高度的保守性。这表明 Or83b 并不像普通的 ORs 家族一样处于不同的高度选择压力下。有人推测 Or83b 是一种伴侣蛋白,果蝇缺失 Or83b 后,ORs 不能够感受运送到感觉神经元膜上的气味分子<sup>[41]</sup>。最新研究表明,Or83b 只是一个伴侣蛋白,本身没有任何作用,必须要与 ORs 形成复合体才能发挥作用<sup>[42,43]</sup>。

但是并不是所有昆虫的嗅觉感觉神经元都表达 Or83b 蛋白。例如,当果蝇缺失 Or83b 蛋白时,对在大型的锥形感器中 ab1c 感觉神经元(对 CO<sub>2</sub> 的探测非常重要)的功能并没有影响<sup>[41]</sup>。对果蝇普通气味受体在异源细胞系表达的研究发现,在 Or83b 不表达而只有普通 ORs 表达时,爪蟾卵母细胞(*Xenopus laevis* oocytes)仍然能够产生气味特异性的动作电位。嗅觉感觉神经元在缺失 Or83b 基因后仍然能够产生自发的动作电位,这些资料暗示 Or83b 非依赖性的动作电位可能也在气味信号传导过程中起着非常重要的作用<sup>[44]</sup>。

**1.2.4 气味降解酶 ODEs** 昆虫的嗅觉反应包括一系列连续的反应:包括气味分子的结合,气味分子在感器淋巴液内的运输,气味分子与受体的结合,信号的转化,传导与终止。其中,信号的终止在嗅觉反应中起着非常重要的作用,不仅避免了嗅觉器官受到连续的化学刺激同时还减小了信号饱和性的干扰。研究表明,对气味分子的酶解参与了信号终止反应,这包括外源和内源气味降解酶 ODEs<sup>[45]</sup>。

目前一些昆虫 ODEs 在分子水平上已经被鉴定出来,像细胞色素 P450、谷胱甘肽-S-转移酶等生物转换酶,研究表明,这些酶均参与了气

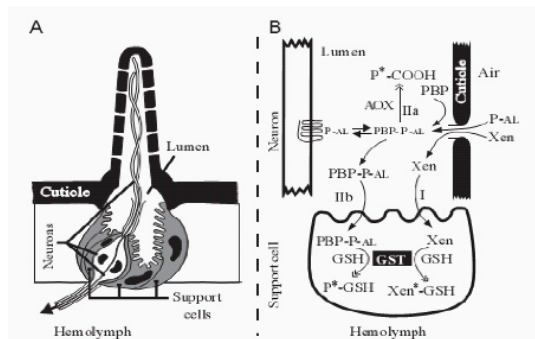


图1 A. 嗅觉感器模式图

B. ODEs 作用模型<sup>[57]</sup>

味分子及外源有毒物质的酶解作用<sup>[46,47]</sup>。随后其他一些参与气味分子降解的 ODEs 也陆续被鉴定出来,包括酯酶,乙醇脱氢酶,乙醛氧化酶等<sup>[48,49]</sup>。在鳞翅目昆虫中发现 ODEs 能够降解保证种间通讯的性信息化合物,包括酯类、醇类和胆碱类等多种性信息素。如甘蓝夜蛾触角中编码细胞色素 P450 氧化还原酶基因,在触角中特异性高水平表达,研究表明该基因可能与触角中气味分子的清除有关<sup>[50]</sup>。Rybczynski 等发现在烟草天蛾触角中存在 1 种乙醛氧化酶 AOX,在触角中特异性表达并特异性的分泌到嗅觉感器淋巴液中,进一步的分析表明 AOX 具有时空表达特异性,与哺乳动物和果蝇 AOXs 属于同一家族,能够特异性地降解烟草天蛾性信息素——蚕蛾醇<sup>[51]</sup>。

## 2 气味分子在昆虫体内的运输机制

气味分子穿过嗅觉感器上的微孔进入感器后,必须穿过亲水性的淋巴液才能到达嗅觉受体。但气味分子多是疏水性分子,昆虫利用气味结合蛋白和气味分子形成复合物,运输气味分子到达气味受体,同时避免气味分子被淋巴液内的气味降解酶降解。气味分子在体内的运输包括 3 个主要的步骤(1)OBPs 捕获通过感器表面微孔进入内腔的气味分子(2)OBPs 与气味分子形成复合物,穿过脂溶性的感器淋巴液扩散到亲脂性的受体膜表面(3)OBPs 构像发生改变,气味分子与受体结合。

### 2.1 气味结合蛋白对气味分子的探测与结合

Steinbrecht 发现,在家蚕和其他几种蛾类中 PBP 参与了气味分子的识别:即气味分子进入感器后,PBP 对气味分子的结合具有一定的选择性<sup>[19,52]</sup>。

荧光结合试验表明,伏蝇 *Phormia regina* 性信息素结合蛋白 CRLBP 的配体结合兜能够很好的与荧光配体 7-羟基香豆素(7-HC)结合,7-HC 通过与气味结合蛋白的 Thr8 和 Glu107 形成氢键,紧密的结合到结合兜内部的疏水性表面,通过非变性凝胶电泳,发现 7-HC 与 CRLBP 的复合物紧密的结合在一起形成一条带。光谱分析表明,CRLBP 蛋白三维结构具有一定程度的可变性,并不对某个特定的气味分子有严谨的结合性,而是其三维结构在内部疏水位点的结合兜部位有相当的可变性,可以和不同的气味分子相结合;并且其配体结合兜内表面并不是像家蚕 PBP 一样是脂溶性的,而是通过与配体之间的氢键形成稳定的复合物<sup>[53]</sup>。对果蝇的研究发现,LUSH 能够识别 VA。VA 是一种诱导果蝇聚集并可抑制雄性果蝇交配行为的性信息素,缺失 LUSH 蛋白的突变性果蝇,VA 不能诱导其聚集行为,甚至不能在对 VA 敏感的神经元细胞膜上产生动作电位<sup>[54]</sup>。

Tsuchihara 等对伏蝇的气味陷阱实验证实:昆虫 OBPs 对气味分子的吸收并不是被动的无差别的吸收过程,而是对配体的主动选择,合适的气味分子与 OBPs 的配体结合兜形成复合物,完成对气味分子的探测与识别<sup>[55]</sup>。

### 2.2 气味分子在体内的运输

OBPs 作为载体可以结合通过感器上的微孔进入到淋巴液中的疏水性的气味分子,并负责将气味分子运送到嗅觉神经元上的 ORs 上<sup>[56~59]</sup>。与脂溶性的气味分子结合后,形成水溶性的复合物穿过感器淋巴液后到达 ORs。

越来越多的实验表明,pH 引发的 OBPs 构像改变在配体的运输和释放过程中起着非常重要的作用<sup>[58,60,61]</sup>。圆二色性和荧光光谱分析表明,家蚕 PBP 的三级结构对于 pH 的变化相当敏感,其构象在 pH 5.0~6.0 之间发生变化,蜜

蜂和冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* OBP 构像也已证明会随着 pH 发生变化<sup>[62, 63]</sup>, 表明依赖于 pH 值的构像多态性可能是这类蛋白的共同特征。结合试验显示家蚕 PBPs 与配体的结合发生在感器淋巴液的 pH 环境下, 当 pH 值低于 5.0 时, OBP 不与配体发生结合<sup>[58]</sup>。pH 的改变导致了 PBP 的 Asp63, Glu65, His69, His70, His95 和 Glu98 之间的盐键不稳定, 进而导致其结合能力的改变。因此, PBP 对其配体的结合和释放与其在感器淋巴液和气味受体表面的 pH 值发生改变有关, 这个发现与假设一致, 即 pH 依赖性的 OBP 构像改变与 OBP-配体复合物在和带负电荷的气味受体表面结合后发生的配体释放有关<sup>[64]</sup>。

X-射线衍射分析表明家蚕的 PBP1 具有 6 个  $\alpha$ -螺旋, 其中的 4 个反向平行  $\alpha$ -螺旋 ( $\alpha 1$ 、 $\alpha 4$ 、 $\alpha 5$ 、 $\alpha 6$ ) 形成了一个类似烧瓶状的一端狭窄的性信息素结合位点, 另外的一个在 C 端的  $\alpha$ -螺旋则覆盖了这个狭窄的结合位点。脂溶性的气味分子通过结合到该位点上进入到 BmPBP 内部形成复合物, 运输气味分子顺利通过水溶性的淋巴液并免受 ODEs 的降解, 当 BmPBP 接近树突膜上的气味受体后, 膜表面的负电荷导致复合物附近的 pH 值降低, 引起 BmPBP 构像发生改变, 导致配体被释放出来并刺激气味受体, 信息素结合蛋白依靠 pH 值变化提供的能量来改变自身构型, 以此来完成对信息素的结合和释放<sup>[64, 65]</sup>。

Pesenti 等根据多肽链的长度, 将这类 PBPs 分为三类: 除了上述 BmorPBP 这类长链的 PBPs 外 ( $\sim 160$  个氨基酸残基), 还报道有一类中等长度的 PBPs ( $\sim 120$  个氨基酸残基), 包括有从果蝇分离出的 LUSH 蛋白, 从蜜蜂分离出的 ASP1 蛋白和从冈比亚按蚊分离出的 AgamPBP 蛋白; 第三类 PBPs 属于短链 PBPs, 只有大约 110 个氨基酸残基, 目前只有 1 种, 在蟑螂发现的 LmaPBP 蛋白<sup>[61~68]</sup>。随后有关 OBP 结构的研究表明, 足够长的 C 端形成  $\alpha$  螺旋覆盖性信息素结合位点并不是所有 OBP 的特点。对冈比亚按蚊的研究发现, AgamOBP1 以二聚体的

形式存在 2 个单体形成了一个很长的两端开口的具有亲水特性通道的二聚体结构, 与家蚕 BmPBP 单体结构不同的是, AgamOBP1 在 C 端并不足以形成一个完整的  $\alpha$  螺旋结构, 只是形成了一个环状结构, pH 的降低导致该环状结构的打开并从配体结合处移开, 使结合通道暴露, 降低对配体的亲和力。圆二色性分析显示, 与家蚕 BmPBP 和 ApolPBP1 类似, AgamOBP1 构像的改变也是依赖于 pH 值的变化, 导致对配体亲和能力的降低<sup>[61]</sup>。虽然二者的 C 端结构不同, 但均是由于 pH 的降低引发构像的改变, 导致配体的释放。而对于蜜蜂的研究表明, ASP1 与配体的结合也依赖于其 C 端构像的改变, 但是与其他 PBPs 不同的是 ASP1 在低 pH 环境下, 与配体有较强的结合能力, 当 pH 升高 ( $> 7.0$ ) 时, 构像发生改变, 配体被释放出来<sup>[68]</sup>。亲缘关系如此之远的不同物种的 OBP 具有相同的特性, 表明 OBP 这种构型随 pH 变化而改变, 运输气味分子穿过淋巴液到气味受体后并释放的机制在昆虫中具有普遍性。

## 2.3 气味分子与气味受体的结合

一旦气味混合物的信息分布于不同的 ORs 通道, 即产生一个独特的感知及重新分组过程。这一重新分组的过程可能发生在昆虫触角叶的嗅小球部位。昆虫的触角叶包含有一类物种特异性的嗅小球, 可以收集汇聚的同种化学信号。同时发现气味分子对昆虫的刺激与信号的转换是由位于嗅觉感觉神经元轴突上的气味受体完成的<sup>[57]</sup>。

目前所有研究均表明气味分子必须和气味结合蛋白形成复合物, 穿过感器淋巴液到达气味受体, 气味分子随即结合到气味受体上。但对于气味分子如何作用于气味受体有不同的看法。Vogt 认为首先气味分子与 OBP 形成复合物, 在穿过水溶性的感器淋巴液后, 气味分子即从 OBP 上解离下来, OBP 游离于淋巴液内, 气味分子则单独结合在气味受体上<sup>[69]</sup>; Ziegelberger 在多音天蚕蛾的灌注实验中发现, PBP 存在 2 种型态 (氧化型与还原型), 还原型的 PBP 与性信息素结合后即变为氧化型, 氧化

型的 PBP 与气味分子的复合物结合非常稳定,穿过亲水性液体后,复合物并不解体,复合物中的氧化型的 PBP 自发的活化受体细胞,随后 PBP-性信息素复合物失活终止性信息素的刺激<sup>[70]</sup>,而 Rogers 等在蚕蛾触角发现了一种新的膜蛋白 snmp-1,属于 CD36 膜受体蛋白家族,提出了一个新的观点,认为气味分子-OBP 复合物穿过感器淋巴液后,首先与感觉神经元膜蛋白 snmp-1 结合,使复合物固定在膜表面,随后气味分子释放出来并在 snmp-1 的作用下,与附近的气味受体结合<sup>[71]</sup>。随着 pH 会引发 OBPs 的构像发生改变的现象的发现,人们越来越倾向于认为 OBPs 先与气味分子形成复合物,穿过亲水性液体后到达气味受体,由于气味受体表面有负电荷,导致复合物所处环境的 pH 发生改变,进而引起 OBPs 构像发生变化,气味分子与 OBPs 解离后与气味受体结合<sup>[64~66]</sup>。

## 2.4 气味分子的失活

由于风向和风力的原因,空气中气味分子的浓度和气味分子的种类变化很快,为了在飞行中快速而准确的感知这种变化,昆虫需要一种快速失活分布于感器里的气味分子的机制,以最大限度地感知进入感器的气味分子浓度的变化。同时,为了保持气味受体的敏感性,避免长时间的处于刺激状态,受体上的气味分子也需要快速的失活。关于气味分子和性信息素失活的机理目前有多种模型。一种模型认为在 ODEs 的作用下,气味分子或性信息素最终被酶解时期永久的失活。Rogers 等(图 1B)认为,醛类性信息素 P-AL 与性信息素结合蛋白 PBP 结合后,形成水溶性的复合物 PBP-P-AL,并运载性信息素穿过水溶性的感器淋巴液到达感觉神经膜受体,该复合物与膜受体结合后,性信息素随即被分布在感器内腔中的乙醛氧化酶 AOX 失活(途径 II a)或者被分布于支持细胞中的谷胱甘肽-S-转移酶 GSTs 失活(途径 II b)。AOX 使性信息素转变成没有活性的羧酸类化合物 P\*(未失活的性信息素)-COOH, GSTs 则催化性信息素生成谷胱甘肽性信息素缀合物 P\*-GSH<sup>[46]</sup>。

Kaissling 提出了 PBP 的载体-清除模型(carrier-to-scavenger model)。Ziegelberger 在多音大蚕蛾中发现 PBP 存在 2 种型态:还原型(分子内部有 1 到 2 个二硫键)和氧化型(分子内不存在 3 个二硫键)。该模型认为性信息素进入到感器内腔后首先与还原型的 PBP 结合形成复合物, PBP 作为载体运输气味分子穿过亲水性的感器淋巴液与气味受体结合形成三体复合物,催化 PBP 变成氧化型,氧化型的 PBP 作为清除剂使性信息素失活。该模型强调是由于 PBP 型态的改变导致气味分子的失活,而不是由于气味降解酶的酶降解作用<sup>[59,70]</sup>。

## 3 电化学信号传导

当外界气味分子与感觉神经元上的气味受体结合并刺激感觉神经元,感觉神经元将化学刺激转变为电信号,电信号以动作电位的形式沿轴突传播到达更高一级的感觉中心,并在这里对各种电信号进行整合,释放神经冲动,使昆虫产生特定的生理和行为反应。最新研究表明,电化学信号的传导过程在不同动物间均是由 ORs 介导的 G 蛋白偶联反应。从线虫到脊椎动物, ORs 均是跨膜 7 次的 G 蛋白偶联受体(GPCRs),通过 G 蛋白的活化,产生第二信使,引发级联反应, cAMP 途径和 IP3 级联反应是其两种主要的信号传导途径。

有资料表明昆虫电化学信号的传导与普通的信号传导途径不同。首先,昆虫的 ORs 与其他物种的 ORs 缺乏同源性,其次其拓扑结构与普通的 ORs 完全相反, N 端在膜内,而 C 端则暴露在感觉神经元膜表面<sup>[40]</sup>。昆虫 ORs 在介导气味分子的信号传递时,必须与 Or83b 形成异源二聚体, Sato 和 Wicher 2 个不同的小组于 2008 年同时发布了一个新的模型: ORs 通过与 Or83b 形成二聚体后,组成了一个配体门离子通道,进行信号传递<sup>[42,43]</sup>。

利用膜片钳技术(patch-clamping)测定特异表达果蝇 ORs 和 Or83b 基因的培养细胞的膜电位的变化, Sato 小组和 Wicher 小组提出了一个昆虫信号传导的新模型(图 2)。2 个小组

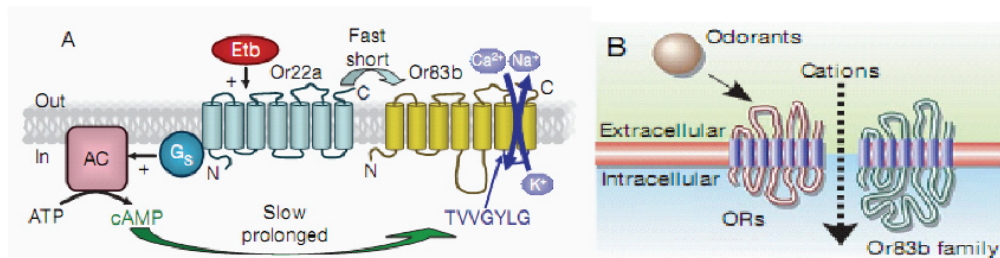


图2 2种昆虫信号传导模型 A:OR-Or83b 异源二聚体双重模式<sup>[54]</sup> B:直接配体门离子通道<sup>[53]</sup>

同时证明只有在培养的细胞中同时表达 ORs 和 Or83b(二者形成异源二聚体)时,才会在膜离子通道内有电流的产生(从细胞内到细胞膜表面),二者的研究显示 ORs-Or83b 异源二聚体形成非选择性的阳离子通道,允许  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  和  $\text{Ca}^{2+}$  的通过。Wicher 等提出了一个双重模型:气味分子与气味受体结合后,当气味分子浓度较低时,ORs 活化 G 蛋白,产生 cAMP 作为第二信使,但 cAMP 并不按照传统的信号传导途径引起级联反应,而是缓慢作用于 Or83b 配体门离子通道,引起  $\text{Na}^+$  和  $\text{Ca}^{2+}$  内流,导致膜去极化,产生一个持续而长久的动作电位,而当气味分子浓度较高时,ORs 直接活化 Or83b 配体门离子通道,这时产生的却是一个快速而短暂的动作电位。Sato 小组重复了 Wicher 小组的试验,但是却提出了完全不同的观点:Ors-Or83b 异源二聚体形成了一个非选择性的阳离子通道,气味分子直接作用于 Ors 后,不需要借助于 G 蛋白形成第二信使,直接使配体门离子通道打开,阳离子进入到细胞内,从而产生动作电位。然而 2 个小组都同意 Or83b 形成异源二聚体的配体门离子通道,而不需要传统的信号传导级联反应,通过打开配体门离子通道,直接产生动作电位是昆虫电信号传导的分子基础,这表明昆虫具有与其他物种完全不同的信号传导策略<sup>[42, 43]</sup>。

2 个小组均明确提出气味分子与气味受体结合后,打开配体门离子通道,产生动作电位进行信号传导,但是有关气味受体的活化机制却不清楚。Laughlin 小组通过对果蝇的 LUSH 蛋白的研究表明,并不是气味分子引发的气味受

体的活化,而是由于气味分子与 LUSH 蛋白结合后,导致 LUSH 构像发生能够改变,由失活型转变为活化型,进而导致气味受体的活化。cVA 是雄性果蝇分泌的一种性信息素,介导这果蝇的多种行为,包括聚集、配偶识别和交配行为等<sup>[54, 72]</sup>。研究发现,由于确实 LUSH 蛋白, LUSH 突变型果蝇对 cVA 不敏感,当将 LUSH 重组蛋白加入到 LUSH 突变型果蝇体内,突变型果蝇与野生型果蝇一样对 cVA 表现出敏感性。X-射线分析表明, LUSH 蛋白为哑铃型结构,有 6 个  $\alpha$  螺旋, cVA 与 LUSH 中央的配体结合兜结合后, cVA 与 F121 发生反应,引发位于 117~121 间的  $\alpha 6$  螺旋构像发生重大改变,同时 cVA 与 F36、L31 和 R30 的结合也导致  $\alpha 2$  和  $\alpha 3$  构像发生改变。螺旋的变化导致整个 LUSH 蛋白构像发生改变,在蛋白表面产生一个小的内折。LUSH 蛋白构像的改变导致气味受体被激活,不仅提高了气味受体对性信息素的敏感性,还加强了对性信息素的识别能力<sup>[64]</sup>。

这种独特的信号传导机制确保昆虫快速产生动作电位,使得神经冲动迅速到达大脑中枢神经,指导昆虫能够对外部环境变化产生精确的行为反应,在昆虫行为生态学方面具有重要意义。

## 4 结论与展望

自 20 世纪 50 年代末期至今,随着功能基因组与解剖学等手段的综合运用,有关昆虫如何识别气味分子,气味结合蛋白对分子的运输和释放机制以及电化学信号传导机制等方面均有了深入的研究,并有效的进行了整合,我们对

于昆虫嗅觉系统的分子和细胞功能有了深刻的认识。但是仍然存在许多问题,比如在嘈杂的背景环境下如何感受特定的信号,嗅觉感觉神经元如何选择特定的气味受体基因进行表达,化学信息如何进行整合,转化为电信号并传导到中枢神经,采用何种方式失活气味分子等。一个重大的挑战即是阐明顺式和反式作用因子如何共同作用于气味受体基因,使其对特定的气味分子的刺激做出有效的应答。同时,化学信息在每一个特定的信号传导过程中如何被翻译,使昆虫最终作出最适的行为反应也是急需回答的问题。通过对这些问题的研究,不仅有利于对脊椎动物乃至人的嗅觉的机理的研究,还可以为开发和筛选新型的绿色、环保药剂,进行有效的害虫防治提供新的理论依据。

### 参 考 文 献

- Field L. M. , Pickett J. A. , Wadhams L. J. Molecules studies in insect olfaction. *Insec Mol. Biol.* ,2000 ,**9**( 6 ) : 545 ~ 551.
- de Bruyne M. , Clyne P. J. , Carlson J. R. Odor coding in a model olfactory organ : the *Drosophila* maxillary palp. *Neuroscience* ,1999 ,**19**( 11 ) : 4 520 ~ 4 532.
- Kwon H. W. , Lu T. , Rützler M. , et al. Olfactory responses in a gustatory organ of the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* ,2006 ,**103**( 36 ) : 13 526 ~ 13 531.
- Pelosi P. , Maida R. Odorant-binding proteins in insects. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* ,1995 ,**111**( 3 ) : 503 ~ 514.
- Vogt R. G. Odorant binding protein homologues of the malaria mosquito *Anopheles gambiae* ; possible orthologues of the OS-E and OS-F OBPs of *Drosophila melanogaster*. *J. Chem. Ecol.* ,2002 ,**28**( 11 ) : 2 371 ~ 2 376.
- de Bruyne M. , Baker T. C. Odor detection in insects : volatile codes. *J. Chem. Ecol.* ,2008 ,**34**( 7 ) : 882 ~ 897.
- Park S. K. , Shanbhag S. R. , Dubin A. E. , et al. Inactivation of olfactory sensilla of a single morphological type differentially affects the response of *Drosophila* to odors. *J. Neurobiol.* ,2002 ,**51**( 3 ) : 248 ~ 260.
- Ray K. , Rodrigues V. Cellular events during development of olfactory sense organs in *Drosophila melanogaster*. *Dev. Biol.* ,1995 ,**167**( 2 ) : 426 ~ 438.
- Endo K. , Aoki T. , Yoda Y. , et al. Notch signal organizes the *Drosophila* olfactory circuitry by diversifying the sensory neuronal lineages. *Nat. Neurosci.* ,2007 ,**10**( 2 ) : 153 ~ 160.
- Franco M. D. , Bohbot J. , Fernandez K. , et al. Sensory cell proliferation within the olfactory epithelium of developing adult *Manduca sexta*. *PLoS ONE Olfact. Cell Prolifer.* ,2007 ,**2**( 2 ) : e215 ~ 230.
- Altner H. , Loftus R. Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo- and hygroreceptors and its functional significance. *Int. Rev. Cytol.* ,1980 ,**67** : 69 ~ 139.
- Gupta B. P. , Rodrigues V. Atonal is a proneural gene for a subset of olfactory sense organs in *Drosophila*. *Genes Cells* ,1997 ,**2**( 3 ) : 225 ~ 233.
- Goulding S. E. , zur Lage P. , Jarman A. P. Aoms , a proneural gene for *Drosophila* olfactory sense organs that is regulated by lozenge. *Neuron* ,2000 ,**25**( 1 ) : 69 ~ 78.
- Benton R. Sensitivity and specificity in *Drosophila* pheromone perception. *Trends in Neurosci.* ,2007 ,**30**( 10 ) : 512 ~ 519.
- Smith D. P. Odor and pheromone detection in *Drosophila melanogaster*. *Pflug. Arch.* ,2007 ,**454**( 5 ) : 749 ~ 758.
- Vogt R. G. , Riddiford L. M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* ,1981 ,**293**( 5 828 ) : 161 ~ 163.
- Steinbrecht R. A. , Laue M. , Ziegelberger G. Immunolocalization of pheromone-binding protein and general odorant-binding protein in olfactory sensilla of the silk moths *Antheraea* and *Bombyx*. *Cell Tissue Res.* ,1995 ,**282**( 2 ) : 203 ~ 217.
- Vogt R. G. , Prestwich G. D. , Lerner M. R. Odorant-binding-protein subfamilies associate with distinct classes of olfactory receptor neurons in insects. *J. Neurobiol.* ,1991 ,**22**( 1 ) : 74 ~ 84.
- Steinbrecht R. A. Odorant-binding proteins : expression and function. *Ann. N Y Acad. Sci.* ,1998 ,**855** : 323 ~ 332.
- Kim M. S. , Repp A. , Smith D. P. LUSH Odorant-binding protein mediates chemosensory responses to alcohols in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* ,1998 ,**150**( 2 ) : 711 ~ 721.
- Kim M. S. , Smith D. P. The invertebrate odorant-binding protein LUSH is required for normal olfactory behavior in *Drosophila*. *Chem. Senses* ,2001 ,**26**( 2 ) : 195 ~ 199.
- Matsuo T. , Sugaya S. , Yasukawa J. , et al. Odorant-binding proteins OBP57d and OBP57e affect taste perception and host-plant preference in *Drosophila sechellia*. *PLoS Biol.* ,2007 ,**5**( 5 ) : e118.
- Harada E. , Haba D. , Aigaki T. , et al. Behavioral analyses of mutants for two odorant-binding protein genes ,Obp57d and Obp57e , in *Drosophila melanogaster*. *Genes Genet. Syst.* ,2008 ,**83**( 3 ) : 257 ~ 264.
- McKenna M. P. , Hekmat-Scafe D. S. , Gaines P. , et al. Putative *Drosophila* pheromone-binding proteins expressed in

- a subregion of the olfactory system. *J. Biol. Chem.*, 1994, **269**( 23 ): 16 340 ~ 16 347.
- 25 Maleszka R. , Stange G. Molecular cloning , by a novel approach , of a cDNA encoding a putative olfactory protein in the labial palps of the moth *Cactoblastis cactorum*. *Gene* , 1997 , **202**( 1 ~ 2 ) : 39 ~ 43.
- 26 Nagnan-Le Meillour P. , Cain A. H. , Jacquin-Joly E. , et al. Chemosensory proteins from the proboscis of *Mamestra brassicae*. *Chem. Senses* , 2000 , **25**( 5 ) : 541 ~ 553.
- 27 Robertson H. M. , Martos R. , Sears C. R. , et al. Diversity of odourant binding proteins revealed by an expressed sequence tag project on male *Manduca sexta* moth antennae. *Insect Mol. Biol.* , 1999 , **8**( 4 ) : 501 ~ 518.
- 28 Marchese S. , Angeli S. , Andolfo A. , et al. Soluble proteins from chemosensory organs of *Eurycantha calcarata*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2000 , **30**( 11 ) : 1 091 ~ 1 098.
- 29 Ishida Y. , Chiang V. , Leal W. S. Protein that makes sense in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* , 2002 , **89**( 11 ) : 505 ~ 507.
- 30 Monteforti G. , Angeli S. , Petacchi R. , et al. Ultrastructural characterization of antennal sensilla and immunocytochemical localization of a chemosensory protein in *Carausius morosus*. *Arthropod Struct. Dev.* , 2002 , **30**( 3 ) : 219 ~ 205.
- 31 Kitabayashi A. N. , Arai T. , Kubo T. , et al. Molecular cloning of cDNA for p10 , a novel protein that increases in the regenerating legs of *Periplaneta americana*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1998 , **28**( 10 ) : 785 ~ 790.
- 32 Claridge-Chang A. , Wijnen H. , Naef F. , et al. Circadian regulation of gene expression systems in the *Drosophila* head. *Neuron* , 2001 , **32**( 4 ) : 657 ~ 671.
- 33 Stathopoulos A. , Van Drenth M. , Erives A. , et al. Whole genome analysis of dorsal-ventra patterning in the *Drosophila* embryo. *Cell* , 2002 , **111**( 5 ) : 687 ~ 701.
- 34 Picimbon J. F. , Dietrich K. , Krieger J. , et al. Identity and expression pattern of chemosensory proteins in *Heliothis virescens*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2001 , **31**( 12 ) : 1 173 ~ 1 181.
- 35 Picimbon J. F. , Dietrich K. , Breer H. , et al. Chemosensory proteins of *Locusta migratoria*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2000 , **30**( 3 ) : 233 ~ 241.
- 36 Ma M. , Shepherd G. M. Functional mosaic organization of mouse olfactory receptor neurons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2000 , **97**( 23 ) : 12 869 ~ 12 874.
- 37 Hallem E. A. , Carlson J. R. Coding of odors by a receptor repertoire. *Cell* , 2006 , **125**( 1 ) : 143 ~ 160.
- 38 Robertson H. M. , Warr C. G. , Carlson J. R. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2003 , **100**( Suppl 2 ) : 14 537 ~ 14 542.
- 39 Jones W. D. , Nguyen T. A. , Kloss B. , et al. Functional conservation of an insect odorant receptor gene across 250 million years of evolution. *Curr. Biol.* , 2005 , **15**( 4 ) : 119 ~ 121.
- 40 Benton R. , Sachse S. , Michnick S. W. , et al. Atypical membrane topology and heteromeric function of drosophila odorant receptors in vivo. *PLoS Biol.* , 2006 , **4**( 2 ) : e20.
- 41 Larsson M. C. , Domingos A. I. , Jones W. D. , et al. Or83b encodes a broadly expressed odorant receptor essential for *Drosophila* olfaction. *Neuron* , 2004 , **43**( 5 ) : 703 ~ 714.
- 42 Sato K. , Pellegrino M. , Nakagawa T. , et al. Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature* , 2008 , **452**( 7 190 ) : 1 002 ~ 1 006.
- 43 Wicher D. , Schäfer R. , Bauernfeind R. , et al. *Drosophila* odorant receptors are both ligand-gated and cyclic-nucleotide-activated cation channels. *Nature* , 2008 , **452**( 7 190 ) : 1 007 ~ 1 011.
- 44 Wetzel C. H. , Behrendt H. J. , Gisselmann G. , et al. Functional expression and characterization of a *Drosophila* odorant receptor in a heterologous cell system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2001 , **98**( 16 ) : 9 377 ~ 9 380.
- 45 Maïbèche-Coisne M. , Merlin C. , François M. C. , et al. P450 and P450 reductase cDNAs from the moth *Mamestra brassicae* : cloning and expression patterns in male antennae. *Gene* , 2005 , **346** : 195 ~ 203.
- 46 Rogers M. E. , Jani M. K. , Vogt R. G. An olfactory-specific glutathione S-transferase in the sphinx moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* , 1999 , **202**( Pt 12 ) : 1 625 ~ 1 637.
- 47 Merlin C. , François M. C. , Bozzolan F. , et al. A new aldehyde oxidase selectively expressed in chemosensory organs of insects. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* , 2005 , **332**( 1 ) : 4 ~ 10.
- 48 Vogt R. G. , Riddiford L. M. , Prestwich G. D. Kinetic properties of a sex pheromone-degrading enzyme : the sensillar esterase of *Antheraea polyphemus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 1985 , **82**( 24 ) : 8 827 ~ 8 831.
- 49 Rybczynski R. , Vogt R. G. , Lerner M. R. Antennal-specific pheromone-degrading aldehyde oxidases from the moths *Antheraea polyphemus* and *Bombyx mori*. *J. Biol. Chem.* , 1990 , **265**( 32 ) : 19 712 ~ 19 715.
- 50 Maïbèche-Coisne M. , Jacquin-Joly E. , François M. C. , et al. cDNA cloning of biotransformation enzymes belonging to the cytochrome P450 family in the antennae of the noctuid moth *Mamestra brassicae*. *Insect Mol. Biol.* , 2002 , **11**( 3 ) : 273 ~ 281.
- 51 Rybczynski R. , Reagan J. , Lerner M. R. A pheromone-degrading aldehyde oxidase in the antennae of the moth *Manduca sexta*. *J. Neurosci.* , 1989 , **9**( 4 ) : 1 341 ~ 1 353.
- 52 Steinbrecht R. A. Are odorant-binding proteins involved in

- odorant discrimination? *Chem. Senses*, 1996, **21**( 6 ): 719 ~ 727.
- 53 Ozaki M. , Morisaki K. , Idei W. , *et al.* Aputative lipophilic stimulant carrier protein commonly found in the taste and olfactory systems. A unique member of the pheromone-binding protein super family. *Eur. J. Biochem.* , 1995 , **230** ( 1 ) , 298 ~ 308.
  - 54 Ejima A. , Smith B. P. , Lucas C. , *et al.* Generalization of courtship learning in *Drosophila* is mediated by cis-vaccenyl acetate. *Curr. Biol.* , 2007 , **17**( 7 ) : 599 ~ 605.
  - 55 Tsuchihara K. , Fujikawa K. , Ishiguro M. , *et al.* An odorant-binding protein facilitates odorant transfer from air to hydrophilic surroundings in the blowfly. *Chem. Senses* , 2005 , **30**( 7 ) : 559 ~ 564
  - 56 Vogt R. G. , Callahan F. E. , Rogers M. E. , *et al.* Odorant binding protein diversity and distribution among the insect orders , as indicated by LAP , an OBP-related protein of the true bug *Lygus lineolaris*. *Chem. Senses* , 1999 , **24**( 5 ) : 481 ~ 495.
  - 57 Krieger J. , Breer H. Olfactory reception in invertebrates. *Science* , 1999 , **286**( 5 440 ) : 720 ~ 723.
  - 58 Wojtasek H. , Leal W. S. Conformational change in the pheromone-binding protein from *Bombyx mori* induced by pH and by interaction with membranes. *J. Biol. Chem.* , 1999 , **274**( 43 ) : 30 950 ~ 30 956.
  - 59 Kaissling K. E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths : a kinetic model. *Chem. Senses* , 2001 , **26**( 2 ) : 125 ~ 150.
  - 60 Horst R. , Damberger F. , Luginbühl P. , *et al.* NMR structure reveals intramolecular regulation mechanism for pheromone binding and release. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2001 , **98**( 25 ) : 14 374 ~ 14 379.
  - 61 Wogulis M. , Morgan T. , Ishida Y. , *et al.* The crystal structure of an odorant binding protein from *Anopheles gambiae* : Evidence for a common ligand release mechanism. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* , 2006 , **339**( 1 ) : 157 ~ 164.
  - 62 Briand L. , Nespoulous C. , Huet J. C. , *et al.* Ligand binding and physico-chemical properties of ASP2 , a recombinant odorant-binding protein from honeybee ( *Apis mellifera* L. ). *Eur. J. Biochem.* , 2001 , **268**( 3 ) : 752 ~ 760.
  - 63 Andronopoulou E. , Labropoulou V. , Douris V. , *et al.* Specific interactions among odorant-binding proteins of the African malaria vector *Anopheles gambiae*. *Insect Mol. Biol.* , 2006 , **15**( 6 ) : 797 ~ 811.
  - 64 Laughlin J. D. , Ha T. S. , Jones D. N. , *et al.* Activation of pheromone-sensitive neurons is mediated by conformational activation of pheromone-binding protein. *Cell* , 2008 , **133** ( 7 ) : 1 255 ~ 1 265.
  - 65 Mohanty S. , Zubkov S. , Gronenborn A. M. The solution NMR structure of *Antheraea polyphemus* PBP provides new insight into pheromone recognition by pheromone-binding proteins. *J. Mol. Biol.* , 2004 , **337**( 2 ) : 443 ~ 451.
  - 66 Kruse S. W. , Zhao R. , Smith D. P. , *et al.* Structure of a specific alcohol-binding site defined by the odorant binding protein LUSH from *Drosophila melanogaster*. *Nat. Struct. Biol.* , 2003 , **10**( 9 ) : 694 ~ 700.
  - 67 Lartigue A. , Gruez A. , Briand L. , *et al.* Sulfur single-wavelength anomalous diffraction crystal structure of a pheromone-binding protein from the honeybee *Apis mellifera*. *J. Biol. Chem.* , 2004 , **279**( 6 ) : 4 459 ~ 4 464.
  - 68 Pesenti M. E. , Spinelli S. , Bezirard V. , *et al.* Structural basis of the honey bee PBP pheromone and pH-induced conformational change. *J. Mol. Biol.* , 2008 , **380**( 1 ) : 158 ~ 169.
  - 69 Vogt R. G. Molecular genetics of moth olfaction : a model for cellular identity and temporal assembly of the nervous system. In : Goldsmith M. R. , Vilkins A. S. ( eds ) , *Molecular Model Systems in the Lepidoptera*. Cambridge : Cambridge University Press , 1995. 341 ~ 367.
  - 70 Ziegelberger G. The multiple role of the pheromone-binding protein in olfactory transduction. In : *Olfaction in Mosquito-Host Interactions* , Ciba Foundation Sym 200( Bock G. R. , Gardew G. eds. ) , Wiley & Sons , Chichester. 1996. 267 ~ 280.
  - 71 Rogers M. E. , Sun M. , Lerner M. R. , *et al.* Snmp-1 , a novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins. *J. Biol. Chem.* , 1997 , **272**( 23 ) : 14 792 ~ 14 799.
  - 72 Kurtovic A. , Widmer A. , Dickson B. J. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone. *Nature* , 2007 , **446**( 7 135 ) : 542 ~ 546.
  - 73 张龙. 昆虫感觉气味的细胞与分子机制研究进展. 昆虫知识 , 2009 , **46**( 4 ) : 509 ~ 517.

# 蜣螂的生态价值和保护意义\*

白 明\*\* 杨星科\*\*\*

(中国科学院动物研究所 北京 100101)

**Ecological value and conservation significances of dung beetles.** BAI Ming\*\*, YANG Xing-Ke\*\*\*(*Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*)

**Abstract** Dung beetles are prime contributors to the cyclic breakdown of organic wastes and to the redistribution of biologically useful substances in communities. The ecological values of dung beetles were reviewed, including dung transferring to underground, secondary seed dispersers, pollination, biological control, intermediate hosts of parasites, broadly applications, bionic and theory importance. The imminency and signification of dung beetles conservation were proposed.

**Key words** dung beetle, ecological system, conservation, biodiversity

**摘 要** 蜣螂通常以粪便或腐殖质为食,在生态系统平衡中具有重要的作用。文章系统介绍蜣螂的生态价值,包括转运粪便到地下、对种子二次传播的作用、传粉作用、对有害生物的控制作用和寄生虫的中间宿主,以及广阔的开发应用前景、重要仿生学意义和重大理论意义,并进一步提出蜣螂保护的迫切性和重要意义。

**关键词** 蜣螂,生态系统,保护,生物多样性

蜣螂(dung beetle)全世界约有5 000种,近240属,分布很广,除海洋和南极洲外均有分布,甚至在北极圈内、沙漠中也有分布。古埃及人观察到蜣螂具滚粪球(rolling dung ball)的行为(封面),并把这种行为与太阳的东升西落联系起来,所以在埃及神话传说中,蜣螂是太阳神(the God of Sol-Escarabajo),负责太阳的升落,所以蜣螂也被称为圣甲虫。然而正是这圣甲虫,由于其以粪便为食的习性,令很多人无法接受,在有些国家的文化中认为蜣螂是邪恶的象征,是魔鬼。不论其在各地文化中的角色如何,它们在生态系统平衡中起着重要的作用。

## 1 蜣螂在生态系统中的作用

### 1.1 转运粪便到地下

**1.1.1 对粪便及腐殖质的分解** 草地牛粪的堆积能提高牛粪堆下土壤水分、有机质、全氮、全磷和全钾的含量,降低土壤pH值,因而改善土壤理化性质,利于周围植物生长。但是新鲜牛粪质地粘稠,破碎化和分解速度缓慢,造成牛

粪下植物缺氧、少光而死亡。牛粪堆积导致植物生长面积变小,只能延及到牛粪堆外围3~5 cm处,造成其影响范围内的草地生产力降低,并且导致牲畜拒绝取食牛粪周围的牧草面积高达牛粪面积的17.5倍<sup>[1]</sup>,因此会造成草地资源浪费。仅美国每年蜣螂转运家畜粪便这一过程的就可避免损失约38万美元(表1)<sup>[2]</sup>。

蜣螂对哺乳动物粪便的快速破碎化、营养物质转移起到关键作用。哺乳动物粪便经过蜣螂的消化系统后,仅少量被吸收消化,大部分被蜣螂排泄到土壤中,这无疑增加了土壤的肥力。另外蜣螂在土壤中掘洞,也疏松了土壤。刘新民分析了在试验条件和自然状况下马(牛)粪的水分丢失和化学成分变化的特点以及与蜣螂的关系。结果表明,试验条件下,无蜣螂作用

\* 国家基础科学人才培养基金(NSFC-J0630964/J0109)。

\*\*E-mail: baim@ioz.ac.cn

\*\*\*通讯作者,E-mail: yangxk@ioz.ac.cn

收稿日期 2008-12-04 修回日期 2008-12-19