

蛾类性信息素研究进展

韦 卫, 赵莉蔺, 孙江华*

(中国科学院动物研究所, 农业虫鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100080)

摘要: 蛾类是昆虫性信息素中研究较多的类群, 已有 565 种的性信息素成份被鉴定, 其相关研究在害虫监测和防治上得到实际应用的同时, 已涉及到生态、生化、遗传等诸多方面, 特别是在物种多样性的化学表达及物种的生殖隔离现象的分子水平的表达上, 提供了研究的典范。本文将介绍蛾类性信息素的多样性、性信息素化学结构鉴定、微量成分的作用、合成性信息素的利用、性信息素生物合成酶、性信息素生产的调节机制及性信息素的感受机制等方面的研究现状和存在的问题。

关键词: 蛾类; 昆虫性信息素; 生物合成; 生殖隔离; 性信息素生物合成酶; 性信息素结合蛋白质

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2006)05-0850-09

Recent advances on lepidopterous (moths) sex pheromones

WEI Wei, ZHAO Li-Lin, SUN Jiang-Hua* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Among many kinds of insect semiochemicals, lepidopterous sex pheromones have been studied at the most depth and identified from females of more than 565 species in the world. However, scientists continue to be surprised at the diversity of the chemical structures of the pheromone components and their elaborate blending to produce species-specific communication systems, which play an important role in the reproductive isolation of sympatric insects. The studies of lepidopterous sex pheromones are related with ecology, biochemistry and genetics. In this paper we briefly reviewed and discussed the advances in moths' sex pheromone diversity, sex pheromone molecule structure identification, microcomponent function, application of synthetical sex pheromones, sex pheromone product enzymes, sex pheromone product regulative mechanism and sex pheromone receipt mechanism.

Key words: Lepidoptera; sex pheromones; biosynthesis; reproductive isolation; pheromone binding protein; pheromone biosynthesis activation neuropeptide

地球上的生物经几十亿年的进化, 形成了今天生物多样化的格局, 每一种生物都在进化中形成了自己种群的信息联络方式。在种类上最为繁多的昆虫界, 同种之间一种重主要信息联络方式是靠信息素来进行的。从家蚕 *Bombyx mori* 雌蛾性信息素的鉴定开始, 昆虫信息素的研究已有 40 多年。随着分析手法与技术的改进, 昆虫性信息素的鉴定已取得了很大进展, 如钻蛀性昆虫的聚集信息素, 蚂蚁类社会性昆虫的女王信息素和道路标识信息素, 蚜虫等被捕食时释放的警报信息素等等已被鉴定。在昆虫信息素研究中, 蛾类性信息素的研究开展最早也较为详尽, 不仅在害虫的预报和防治上得到了应用, 更

在物种多样性的化学表达及物种的生殖隔离现象在分子水平的阐明上, 提供了研究的典范(赵新成和王琛柱, 2006)。另外, 在信息素的生物合成和触角对信息素的识别机制方面, 人们用家蚕和烟草夜蛾 *Helicoverpa zea* 作模式材料也作了深入的研究。近几年, 蛾类昆虫性信息素的研究发展很快, 已涉及到了生态、生化、遗传、蛋白质和信号传递等诸多方面, 有必要对其研究现状和存在问题有一个全面的了解。

1 蛾类昆虫性信息素的多样性

昆虫是地球上物种量最为丰富的类群, 已记录

基金项目: 国家重点基础研究发展规划“973”项目(2006CB102006)

作者简介: 韦卫, 男, 1961 年 5 月生, 贵州望谟人, 博士, 高级工程师, 从事昆虫化学生态学研究, E-mail: weiwei@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: sunjh@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2005-12-12; 接受日期 Accepted: 2006-07-13

的有 93 万种,占地球生物种类的 $2/3 \sim 3/4$ (李典谟等, 2004)。鳞翅目是仅次于鞘翅目(甲虫类)的昆虫大类群,已被记载的有 20 万种,其中我国已记录的有 19293 种(李典谟等, 2004)。从家蚕雌蛾性信息素的成分鉴定为开始,昆虫信息素的研究已有 40 多年(Butenandt *et al.*, 1959)。现在全世界已有 565 种雌蛾的性信息素被鉴定,其中 105 种在中国有分布。野外诱引试验中,1237 种雄蛾被人工合成的性引诱剂所诱引,其中我国有分布的为 38 种(Arn *et al.*, 2005)。已被鉴定的雌蛾性信息素在组成成份和比例上都不尽相同,具有种的特异性,蛾类性信息素是生物多样性在化学信息联络上的完美体现。

从化学结构来看,已被鉴定性信息素的蛾类种类中的 75% 类同于家蚕和二化螟 *Chilo suppressalis*。性信息素分子具有末端功能基,其分子结构几乎都是 10~18 个碳链,有 1~2 个双键的直链一级醇、或是其乙酰酯或醛的衍生物,被称之为类型 1 (Type 1)。类型 1 的信息素主要属于 15 总科的 22 个科(包括含有许多重要害虫的卷叶蛾科、螟蛾科及夜蛾科),其性信息素的主要成分如图 1(A) 所示,性信息素成分因种而异,如家蚕的为反 10,顺 12-十六碳二烯醇($E10, Z12-16 :OH$) (Butenandt *et al.*, 1959),烟草潜叶蛾 *Phthorimaea operculella* 的为反 4,顺 7-十三碳二烯乙酸酯($E4, Z7-13 :OAc$)和反 4,顺 11-十六碳三烯乙酸酯($E4, Z7, Z10-13 :OAc$) (Yamaoka *et al.*, 1990),二化螟的为顺 11-十六碳烯醛($Z11-16 :Ald$)和顺 13-十八碳烯醛($Z13-18 :Ald$) (Nesbitt *et al.*, 1975)。

包括尺蛾科、毒蛾科及灯蛾科在内的其他 3 总科 5 个科蛾类的性信息素为分子末端无功能基的多烯或单烯烃以及由具有环氧结构化合物,被称之为类型 2 (Type 2)。具有此类化学结构性信息素的种类占已被鉴定性信息素的蛾类种类的 15%。如图 1 (B) 所示,此类性信息素主要为碳链长 17~23 顺式构型的多烯烃或是其氧环化合物。例如瘤尺蠖蛾 *Ascotis selenaria cretacea* 的性信息素为顺 3,顺 6,顺 9-十九碳三烯($Z3, Z6, Z9-19 :H$)和氧环 3,顺 6,顺 9-十九碳二烯($epo3, Z6, Z9-19 :H$) (Ando *et al.*, 1997),桑尺蠖蛾 *Hemerophila atrilineata* 的为顺式氧环 9,顺 6-十八碳烯($Z6, epo9-18 :H$)和顺式氧环 9,顺 6,顺 3-十八碳二烯($Z3, Z6, epo9-18 :H$) (Tan *et al.*, 1996)。此类群的性信息素也表现了多样性,其中,毒蛾科昆虫的性信息素具有 2 个氧环以及 11-位有 trans-氧环(Wakamura *et al.*, 2002)。另外,有的蛾类

性信息素属于有侧链的化合物。如图 1(C) 所示,夜蛾科的北美洲飞蛾 *Scoliopteryx libatrix* 为 $Z6, Me13-21 :H$ (Subchev and Jurenka, 2001),舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的为 $Me2, epo7-18 :H$ (Bierl *et al.*, 1970),灯蛾科 *Holomelina aurantiaca* 的性信息素为 $Me2-17 :H$ (Roelofs and Cardé, 1971)。此外,还有比较特殊的性信息素,如二级醇(毛顶蛾科)、不饱和酮(果蛀蛾科)及三键的化合物(舟蛾科)。

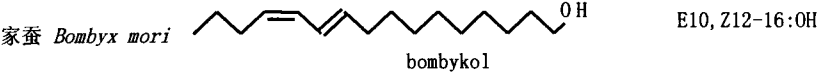
2 性信息素化学结构鉴定要点

蛾类性信息素具有挥发性,其化学结构的鉴定用气质联用(GC-MS)进行分析十分有效(Huang *et al.*, 1998)。如夜蛾科类比较大型的雌蛾一头可有 10~100 ng 的主要成分,在气相色谱触角电位监测检出仪(GC-EAD)和 GC-MS 联用分析时,一头雌蛾性信息素腺的抽取量一般就可得到该虫的性信息素成分的多寡和主次反应峰及这些成分的化学结构信息,虽尚远不能完成信息素的鉴定,但已可提供性信息素成分的寻找、合成及诱芯制作时性信息素成分的比例等诸多信息。包括化学源和电子轰击源在内的气质联用分析一般在分子量、双键数及功能基上没有问题,但是双键位置的直接鉴定比较困难。Type 1 型的一个双键化合物通常用二甲基二硫醚(dimethyl disulfide, DMDS)衍生化后才能用 GC-MS 分析双键的位置,但此法不适用于共轭双键及分子中两个以上的双键的定位,必须部分还原后再用 DMDS 法鉴定。共轭双键化合物可用 MTAD 衍生化再用 GC-MS 分析进行双键定位(McElfresh and Milar, 1999),而含两个以上双键的化合物必需部分氢化后再用 DMDS 法或臭氧介法进行双键定位。以上三种方法都需要一定量的化合物,对于性信息素含量低的蛾类,十分不便。新的双键位置定位的方法的探索十分必要。

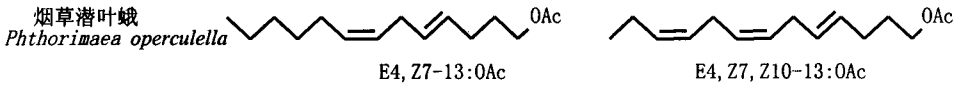
Type 2 型性信息素是含有氧环结构的化合物具有不对称中心,在有高纯度合成性信息素的基础上,简便的立体结构鉴定法的探索很有必要。如今,市面上还没有可以把各种各样的氧环化合物分离开来的手性毛细管-GC 分离柱。但研究表明,正相和反相的色谱柱联用的情况下,用手性 HPLC 可分取光学异构体(Pu *et al.*, 1999)。所以,化学结构的 LC-MS 分析方法也具有探索的前景。

(A)类型1 Type 1

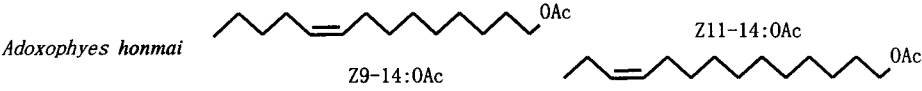
蚕蛾科 Bombycidae



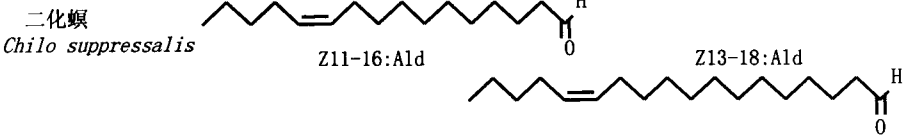
麦蛾科 Gelechiidae



卷蛾科 Tortricidae

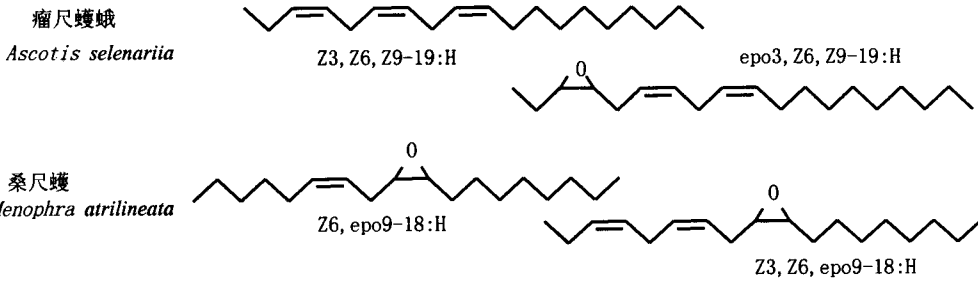


螟蛾科 Pyralidae



(B)类型2 Type 2

尺蛾科 Geometridae

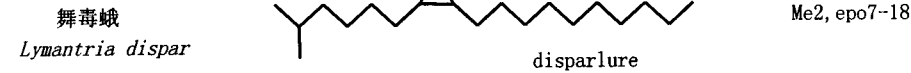


(C)其他类型 Others

夜蛾科 Noctuidae



毒蛾科 Lymantriidae



灯蛾科 Arctiidae

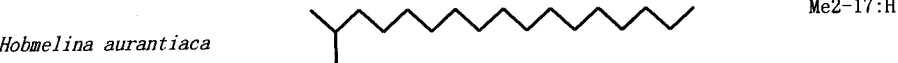


图1 蛾类性信息素的不同类型

Fig. 1 Representative lepidopteran pheromones and their abbreviations

(A)类型1,其分子结构具有末端功能基团;(B)类型2,其分子结构具有末端功能基团;

(C)其他类型,其分子结构具有甲基侧链。(A) Type 1 components with a terminal functional group,

(B) Type 2 components without a terminal functional group, and (C) Others with a methyl-branched chain.

3 微量成分的作用

性信息素成分的生物鉴定法之一,电气生理学

方法即触角电位图(electroantennogram, EAG)是常用的性信息素成分的生物活性鉴定法,通常,此种方法能确定蛾类昆虫性信息素的组成成分的多寡和主次。气相色谱(GC)的色谱柱分流后可与触角电位

监测检出器连接而得到的气相色谱触角电位监测检出仪具有更高的敏感性(Hummel and Miller, 1984),能检出通常在 GC 的火焰离子检测器(FID)上无法看到检出峰的超微量成分。GC-MS 和 GC-EAD 联合使用时,在方便快速地得到性信息素的组成成分的多寡和化学结构信息的同时,一些新的有影响的微量成分也可以被发现。这些微量成分在蛾类的生殖行为中有何作用还未被阐明。如葫芦夜蛾的性腺抽出物中鉴定出 8 种单烯化合物,但在野外雄蛾的诱引实验中,其中 3 种成分制成的诱芯就有很好的效果,而其他成分可以不要(Inomata *et al.*, 2000)。这些不要的微量成分,如果从近缘种具有生殖隔离的现象出发,考虑具有使其他种的雄蛾不要靠近的作用。这样,性信息素同种内的正趋化性(诱引性)得到研究的同时,对其他种的雄虫的负趋化性(趋避性)也有研究的必要。

4 合成性信息素的利用

利用合成性信息素的强引诱性,包含 Type 1 型的性信息素在诱捕器诱芯和交尾干扰剂(disruptant)都在监测和防治的实际中得到了应用(Noguchi, 1999)。虽然难以想象昆虫会对信息素制剂产生抗性,但最近在日本,棉褐带卷蛾 *Adoxophyes orana* 被报道有这种现象,其原因是在生产应用中使用了卷叶蛾类的一种共同干扰成份而引起的。我国赤松毛虫的主要性信息素成分(Z5-E7-12:OH)在加上两种次要成分(Z5-E7-12:OAc 和 Z5-E7-12:OPr)后,田间诱蛾效果增加(孔祥波等,2003)。针对这种情况,交尾干扰剂的制作中应考虑应用与发生地种群的性信息素成分相近的配方。但在赤松毛虫的最佳诱引配方中加入 Z5-E7-12:Ald,田间诱蛾效果反而下降,而且 GC-EAD 测不到 Z5-E7-12:Ald 的生理反应(孔祥波等,2003),基于这种现象,目前合成性信息素的干扰作用的机理尚未完全阐明,但可把诱引试验中的结果应用到干扰剂的成分选择中。在过去的干扰试验中,单成分也可得到良好的干扰效果,由此可见,合成物干扰剂可以作为一种阻挡雌蛾的正常信息素向雄蛾传递的罩子来考虑。所以用接近天然性信息素成分配方来制作干扰剂时,还应该测试雄蛾对干扰剂的兴奋度。现在 Type 2 型性信息素的干扰剂还没有进入生产实用阶段,但在瘤尺蠖蛾(性信息素为 epo3, Z6, Z9-19:H)的茶园干扰试验中,性信息素的位置异构体(Z3, epo6, Z9-19:H 和 Z3, Z6, epo9-19:H)及其混合物的氧环化合物具有显著的干

扰效果(Witjaksono *et al.*, 1999; Ohtani *et al.*, 2001),这种位置异构体能被雄蛾感觉到,具有负的趋化性。

5 性信息素生物合成相关的生物合成酶

性信息素生物合成相关的生物合成酶的研究和性信息素的直接防治利用虽无关系,但通过对生物合成酶的抑制而达到害虫管理是一条可行之路。几十万种蛾类昆虫的生殖隔离,表现在种的性信息素的特异性上,这种特异性又是由生物合成酶的的特异性所决定,可见蛾类昆虫的性信息素的生物合成酶也是十分繁多的。

Type 1 型的性信息素生物合成途径以图 2 (A)所示的瘦银锭夜蛾 *Thysanoplusia intermixta* 为例:1)饱和和脂肪酸的合成;2)双键的导入;3) β -氧化后而使碳链缩短(或伸长);4)功能基的形成。以上生物合成途径已用标识化合物的追踪试验完全证明(Ono *et al.*, 2002)。此种昆虫的性信息素的 3 成分虽有不同位置的 Z-键,但都是 Δ -11 脱氢不饱和酶的作用而形成。根据已鉴定的蛾类昆虫的性信息素的化学结构,几乎所有位置都能找到双键的存在。同时多种蛾类说明存在着许多不同的脱不饱和酶,这些不同的酶选择不同位置的化学反应机理非常值得研究。最近 Δ -11 脱不饱和酶的遗传基因在甘蓝银纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 和家蚕中已被复制出来(Knippl *et al.*, 1998; Moto *et al.*, 2004)。在性信息素中(E)-体的双键也是存在的,其脱不饱和酶与(Z)-体的脱不饱和酶有何区别?蛾类昆虫用于生物合成的植物源脂肪酸的碳链是偶数的,奇数的碳链的性信息素的生物合成途径是怎样的?有许多近缘种的蛾类昆虫的性信息素的成分相同,而区别在于成分的比例各异,这在欧洲的黄地老虎与亚洲的实蛾夜蛾亚科蛾类昆虫上研究较多,但多是在性信息素的成分比例差异和遗传变异方面,即从遗传变异的角度来说明(赵新成和王琛柱,2006)。但是性信息素成分的比例是在昆虫什么器官,合成途径的什么阶段,由什么酶来决定方面的研究尚未见报道。对具有性信息素成分,顺式氧环 9,顺 6-十八碳烯(Z6, epo9-18:H)和顺式氧环 9,顺 6,顺 3-十八碳二烯(Z3, Z6, epo9-18:H)的比例为 1:10 的桑尺蠖蛾(Tan *et al.*, 1996)的性信息素腺,投与同等比例的标识性信息素生物合成前体,得到同等比例的两种性信息素成分(Wei *et al.*, 2004)。可见桑尺蠖蛾的性信息素腺及其中的氧化酶对性信息素的成分比例不起决定作

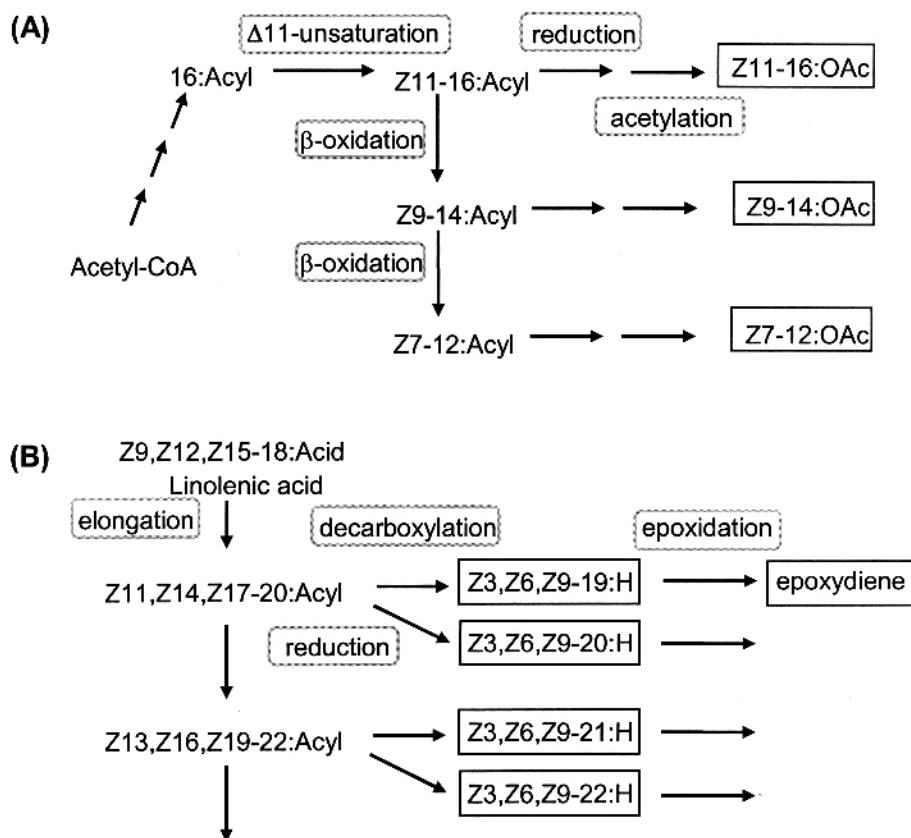


图 2 类型 1(A)和类型 2(B)的蛾类昆虫性信息素的生物合成途径

Fig. 2 Biosynthetic pathways for components of the type 1 sex pheromone produced in *Macdunnoughia confusa* (Noctuidae, Plusiinae) (A), and for trienes and epoxydienes of the type 2 sex pheromones (B)

性信息素及其生成前体缩写字母及符号的意义说明如下：“Z”表示分子中有双键结构，“Z”后的数字表示双键所在的位置，“-”号后的数字表示化合物中组成碳链的碳原子数；“Acyl”表示化合物的功能基团为酰基；“OAc”表示化合物为乙酯；“H”表示化合物的末端为氢原子。The pheromone components and biosynthetic intermediates are abbreviated as follows: Z = (Z)-configuration of double bond, number before hyphen = double bond position, number after hyphen = carbon number of a straight chain, Acyl = acyl derivative (probably with CoA), OAc = acetate, and H = hydrocarbon.

用。蛾类昆虫的性信息素的各成分比是通过什么生化机制确立的？这些都有待于研究。

在图 2 (B)所示的是含有氧环结构的 Type2 型性信息素的生物合成途径构想图。Type 2 型性信息素的生物合成利用具有这种特征的双键位置的亚麻酸(linolenic acid)作为最初原料,经过:1)碳链的伸长;2)脱羧反应(奇数碳链的形成)或还原反应使羟基消失(偶数碳链的形成);3)氧环形成。但目前使用标识的亚麻酸来处理性腺体尚未得到任何形式的氧环型信息素。但舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的性信息素的生物合成前体——不饱和碳氢化合物在雌蛾体液中被发现(Jurenka and Subchev, 2000),此研究者推测:此生物合成前体在结色细胞中被合成后被转移到性信息素腺中被氧化再分泌到体外。后来的工作又实证了这种推测(Jurenka *et al.*, 2003)。在同时期的研究中,在瘤尺蠖蛾 桑尺蠖蛾和胡麻斑灯

蛾的体液中,发现了性信息素的生物合成前体,并用重氢标识的合成化合物证明了瘤尺蠖蛾的生物合成前体从体液到性信息素腺的转移(Wei *et al.*, 2003)。在应用标记不饱和碳氢化合物于性信息素腺的标记试验中,氧化反应已被确证。这种氧化酶只对特定位置的双键进行氧化,但对反应底物的碳链长度不作严格的选择(Miyamoto *et al.*, 1999)。在图 2 (B)所示的是含有氧环结构的 Type 2 型性信息素的生物合成途径构想图中,除了 Z3,Z6,Z9-19:H 被氧化生成 epox3,Z6,Z9-19:H 这一生物合成阶段被实证外(Miyamoto *et al.*, 1999),其他的生物合成阶段尚未被实证。

6 性信息素合成生产的调节机制

雌蛾随感觉光周期而合成生产和释放性信息

素,而性信息素的合成生产和释放受到食道下神经节(SG)分泌的性信息素生物合成激肽(pheromone biosynthesis activation neuropeptide, PBAN)的控制。PBAN 由 33 个氨基酸残基构成,如表 1 所示,已有家蚕等 11 种蛾类昆虫的 PBAN 的氨基酸序列被明确(家蚕 34 个),这些 PBAN 在氨基酸序列上有所不同,都含有氨基化的 5 氨基酸的激活末端 Phe Ser Pro Arg Leu-NH₂ 氨基化的神经活性肽(Davis *et al.*, 1992)。最新的研究手法是利用 RT-PCR 法增殖了 cDNA 的遗传基因,由此确定 PBAN 的氨基酸序列。

由去掉头部会使雌蛾的性信息素的合成生产量显著下降而知道 SG 分泌的 PBAN 直接控制着性信息素的合成生产和释放。同时交尾后性信息素的合成生产量急减,交尾的刺激使 SG 停止分泌 PBAN (Ando *et al.*, 1996)。虽然有报道烟草夜蛾在交尾时雄蛾把抑制性信息素生物合成肽(pheromonstatic peptide)输送到雌蛾体内(Kingan *et al.*, 1995),但在其它蛾类的研究中尚未得到确认。如今, PBAN 活化性信息素生物合成的反应阶段的研究很多,但不同的种得到的结果各异。例如,在夜盗蛾 *Mamestra brassicae* 中作用于脂肪酸的合成中或之前的酶促反应(Jacquin *et al.*, 1994);家蚕是作用于性信息素的官能基形成的最后阶段,即蚕蛾酸被还原为蚕蛾醇的阶段(Ozawa *et al.*, 1993);而甘蓝银纹夜蛾的 PBAN 是活化储藏性信息素腺中的性信息素的释放(Zhao and Haynes, 1997)。最近的研究表明,尺蛾科的瘤尺蠖蛾的 PBAN 则是活化生物合成前体从体液到性腺的输送过程(Wei *et al.*, 2004)。家蚕等许多昆虫的性信息素腺在离体培养时, PBAN 存在的情况下,性信息素的生物合成被活化,可确定 PBAN 标靶器官为性信息素腺体;而在烟草夜蛾的实验中, PBAN 作用于腹部末端的神经节活化性腺的二次传递信号的分(Teal *et al.*, 1989)。与此相对的是 Jurenka 等(1991)却认为在此种昆虫中, PBAN 直接作用于信息素腺体细胞。究竟 PBAN 是直接还是间接作用于信息素腺体细胞上还需等待这样的实验:看 PBAN 是否能与其受体结合(Rafaeli and Jurenka, 2003)。PBAN 在受体细胞内的信号传递方式在家蚕的研究中也被探明(Matsumoto and Yoshiga, 2001)。PBAN 的受体蛋白(G protein-coupled receptor)在烟草夜蛾的性腺体中已被鉴定,受体蛋白受到 PBAN 的作用,然后调节钙离子进入细胞膜内(Choi *et al.*, 2003)。在性信息素属于 Type 2 型的尺蛾科昆虫瘤尺蠖蛾和桑尺蠖蛾的研究中, PBAN 作用于生物合

成前体进入性信息素腺的通道(Wei *et al.*, 2004)。但目前与 Type 2 的性信息素生物合成相关 PBAN 的研究报道较少。

如表 1 所示,在已被明确的 PBAN 的氨基酸序列的 11 种昆虫中 10 种属于性信息素为 Type 1 型的蛾类昆虫,但属于 Type 1 型的蛾类昆虫家蚕的 PBAN 能很好地使性信息素为 Type 2 型的蛾类昆虫瘤尺蠖蛾和桑尺蠖蛾的性信息素生物合成得到恢复(Wei *et al.*, 2004)。可见 PBAN 的激活末端 Phe Ser Pro Arg Leu-NH₂ 氨基在蛾类昆虫的性信息素生物合成中具有共同活性。最近,日本的国家理化研究所把 PBAN 的激活末端 Phe Ser Pro Arg Leu-NH₂ 氨基组装在芳香基团上,这种 PBAN 具有生物活性,这种 PBAN 的合成较为简单。

7 性信息素的感受机制

最初在蛾类昆虫多声大蚕蛾 *Antheraea polyphemus* 的触角上发现了 55000 感觉毛(sensory hairs)的存在(Vogt and Riddiford, 1981);随后发现了被包围在感器淋巴液(sensillum lymph)中的树状突起(dendrites)(Vogt *et al.*, 1989)。为了确定蛾类性信息素的受体,在毒蛾科的舞毒蛾 *Lymantria dispar* 上进行了氘标记的性信息素光亲和实验(Vogt *et al.*, 1988)。当时虽未确定受体蛋白,但这个实验证明了性信息素结合蛋白质(pheromone binding protein, PBP)存在于雄蛾触角的毛形感器。此后,用 RT-PCR 法克隆了 11 科 20 种昆虫的 PBP 的 cDNA 的碱基编码,从而得知了这些昆虫的 PBP 的氨基酸的序列,家蚕的 PBP 由 142 个氨基酸组成。PBP 的功能是把疏水性的性信息素分子运送到受体蛋白上,同时把信号传递后降解的性信息素分子从受体蛋白上移走(Prestwich, 1996)。这 20 种昆虫的 PBP 的氨基酸序列有 50% 的一致性,特别是共同具有 6 个巯基丙氨酸,这 6 个氨基酸形成的 3 个 S-S 的结合构成了可装载性信息素分子的 3 维构造(Sandler *et al.*, 2000)。以家蚕的 PBP 的立体构造为例, S-S 的结合为 19-59, 50-108 及 97-117 的序号的氨基酸之间,同时具有 7 个 α -螺旋构造(α_1a : 2-13, α_1b : 17-22, α_2 : 29-34, α_3 : 47-58, α_4 : 71-79, α_5 : 85-100, α_6 : 108-124)(Sandler *et al.*, 2000)。家蚕性信息素分子的氢氧基和 α_3 螺旋构造的 Ser56 上的氢结合,而其分子的双键部分被 α_1a 螺旋构造的 Phe12 和 α_6 螺旋构造的 Phe118 的苯环夹住,从而使家蚕性信息素分子能被家蚕的 PBP 所装载(Sandler *et al.*, 2000)。而进

表 1 11 种蛾类昆虫的性信息素生物合成激肽(PBAN)的氨基酸序列

Table 1 Alignment of amino acid sequences predicted for PBANs of seven lepidopteran species

科名	种名	氨基酸序列										Amino acid sequence (→ C-terminal side)										同源性									
		Species										Homology (%)																			
Family		1	10	20	25	33																									
蚕蛾科 Bombycidae	家蚕	Leu	Ser	Glu	Asp	Met	Pro	Ala	Thr	Pro	Ala	Asp	Gln	Glu	Met	Glu	Ser	Arg	~	Thr	Arg	Tyr	Phe	Ser	Pro	Arg	Leu	-NH ₂			
	<i>Bombyx mori</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Val	*	*	*	~	*	*	*	*	*	*	*	*	-NH ₂	94		
	野桑蚕																														
	<i>B. mandarina</i>																														
毒蛾科 Lymantriidae	舞毒蛾	Ala	Ala	Asp	*	*	*	*	Met	*	*	*	*	Val	*	Arg	*	Glu	*	Gln	Ile	Asp	*	*	Asn	Lys	*	*	-NH ₂	67	
	小地老虎	*	Ala	Asp	*	Thr	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	76	
	<i>Agrotis ipsilon</i>																														
夜蛾科 Noctuidae	美洲棉铃虫	*	*	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	Gln	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	79	
	<i>Heliconerpa zea</i>																														
	烟草夜蛾	*	*	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	Gln	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	79
	<i>H. assulta</i>																														
	棉铃虫	*	*	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	Gln	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	79
	<i>H. armigera</i>																														
	烟草夜蛾	*	Ala	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	Gln	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	Arg	*	Lys	*	-NH ₂	73
	<i>Heliothis virescens</i>																														
	菜青虫	*	Ala	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Arg	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	79	
	<i>Manestra brassicae</i>																														
	灰翅夜蛾	*	Ala	Asp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Leu	*	Arg	*	*	*	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	76
	<i>Spodoptera littoralis</i>																														
卷蛾科 Tortricidae	梨小食心虫	Gln	*	*	*	*	Ala	Val	*	Ser	Ser	*	*	Val	*	Arg	Gln	*	Met	Ser	Gln	Ile	Asp	*	*	*	Lys	*	*	-NH ₂	64
	<i>Adoxophyes honmai</i>																														

，*
'号表示所在位的氨基酸和家蚕的相同；最后划线部分为带有酰胺的激活性信息素合成的五个氨基酸残基。

* means the same amino acid as *B. mori*. Underlined five amino acid residues at the amidated carbonyl-terminus are essential for pheromonotropic activity.

一步的研究表明,pH 的变化会引起 PBP 的结构发生变化而引起对性信息素分子的装载(家蚕的 PBP 在 pH 为 7 时)和释放(家蚕的 PBP 在 pH 为 4 时)(Horst *et al.* , 2001)。

8 结语

利用昆虫性信息素对有害昆虫进行管理,是保护环境有效控制害虫的可行途径之一。昆虫性信息素的相关研究也拓宽了生态、生化、遗传等方面的研究。但这些研究都建立在昆虫性信息素鉴定的基础研究之上。在我国,就蛾类昆虫来说,记录的有一万多种,有许多种是我国的特有种,性信息素的鉴定只能由我国的科研工作者来完成。但从昆虫信息素数据库(www-pherolist.slu.se)来看,已鉴定的 565 种蛾类昆虫的性信息素(2005 年底止),由我国大陆的科研工作者鉴定的只有 24 种。我国有许多常发性的农林及仓储蛾类害虫的性信息素尚未鉴定,另外,国外鉴定而我国有分布的种,是否具有地理变异也尚需确定。特别是在灯蛾科、尺蛾科和毒蛾科的性信息素鉴定方面与国外尚存在一定的差距。据最新版的蛾类昆虫志,国内已有灯蛾科 558 种,尺蛾科 715 种和毒蛾科 343 种被记录。可见我国的蛾类性信息素鉴定工作急需加强。

在蛾类性信息素引诱剂的开发利用方面,隔海相邻的日本已有 44 种制剂投放市场(<http://www.jppn.ne.jp/shuppan/yosokuzai.html>)。而我国尚无或上市的生产蛾类性信息素公司,蛾类性信息素引诱剂的开发利用也急需加强。

从本文所引用的文献就可以看出,蛾类性信息素的其他相关研究方面也是国外走在前面。家蚕是华夏祖先最早驯化的经济昆虫,其个体大和易于人工饲养使其成为不可多得的模式昆虫,从性信息素的鉴定到生化、遗传等方面的研究都已取得无以替代的成果。蛾类昆虫种的多样性也体现在性信息素的生物合成途径上,以家蚕一类 Type 1 型(主要为蚕蛾科和夜蛾科)的性信息素的生物合成途径基本解明;但属于 Type 2 型的,如灯蛾科、尺蛾科和毒蛾科的性信息素的生物合成途径尚未全部解明,如找到一好的模式种,仍可取得领先的研究成果。

参 考 文 献 (References)

Ando T, Kasuga K, Yajima Y, Kataoka H, Suzuki A, 1996. Termination of sex pheromone production in mated females of the silkworm moth. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 31 : 207 – 219.
Ando T, Ohtani K, Yamamoto M, Miyamoto T, Qin XR, Witjaksono, 1997.

Sex pheromone of Japanese giant looper, *Ascotis selenaria cretacea* : identification and field tests. *J. Chem. Ecol.* , 23 : 2 413 – 2 423.
Am H, T th M, Priesner E, 2005. Internet data base. <http://www-pherolist.slu.se/>.
Bierl BA, Beroza M, Collier CW, 1970. Potent sex attractant of the gypsy moth : its isolation, identification, and synthesis. *Science* , 170 : 87 – 89
Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, Hecker E, 1959. Überden Sexual-Lockstoffdes Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch.* , 14b : 283 – 284.
Choi MY, Fuerst EJ, Rafaeli A, Jurenka R, 2003. Identification of a G protein-coupled receptor for pheromone biosynthesis activating neuropeptide from pheromone glands of the moth *Helicoverpa zea* . *PNAS* , 100 : 9 721 – 9 726.
Davis MT, Vakharia VN, Henry J, Kempe TG, Raina AK, 1992. Molecular cloning of the pheromone biosynthesis-activating neuropeptide in *Helicoverpa zea* . *PNAS* , 89(1) : 142 – 146.
Horst R, Damberger F, Luginb hl P, G ntert P, Peng G, Nikonova L, Leal WS, Wüthrich K, 2001. NMR structure reveals intramolecular regulation mechanism for pheromone binding and release. *PNAS* , 98 (25) : 14 374 – 14 379.
Huang Y, Tatsuki S, Kim CG, Hoshizaki S, Ishikawa Y, 1998. Identification of the sex pheromone of *Ostrinia palustralis* . *Entomologia Experimentalis et Applicata* . , 86 : 313 – 318.
Hummel HE, Miller TA, 1984. Techniques in Pheromone Research. Springer-Vergal.
Inomata S, Komoda M, Watanabe H, Nomura M, Ando T, 2000. Identification of sex pheromones of *Anadeuidia peponis* and *Macdunnoughia confusa* , and field tests of their role in reproductive isolation of closely related Plusiinae moths. *J. Chem. Ecol.* , 26 : 443 – 454.
Jacquin E, Jurenka RA, Ljungberg H, Nagnan P, L fstedt C, Descoins C, Roelofs WL, 1994. Control of sex pheromone biosynthesis in the moth *Mamestra brassicae* by the pheromone biosynthesis activating neuropeptide. *Insect Biochem. Molec. Biol.* , 24 : 203 – 211.
Jurenka RA, Jacquin E, Roelofs WL, 1991. Control of the pheromone biosynthetic pathway in *Helicoverpa zea* by the pheromone biosynthesis activating neuropeptide. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 17 : 81 – 91.
Jurenka RA, Subchev M, 2000. Identification of cuticular hydrocarbons and the alkene precursor to the pheromone in hemolymph of the female gypsy moth, *Lymantria dispar* . *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 43 : 108 – 115.
Jurenka RA, Subchev M, Abad JL, Choi MY, Fabriàs G, 2003. Sex pheromone biosynthetic pathway for disparlure in the gypsy moth, *Lymantria dispar* . *PNAS* , 100 : 809 – 814.
Kingan TG, Bodnar WM, Raina AK, Shabanowitz J, Hunt DF, 1995. The loss of female sex pheromone after mating in the corn earworm moth *Helicoverpa zea* : Identification of a male pheromonostatic peptide. *PNAS* , 92 : 5 082 – 5 086.
Knippl DC, Rosenfield CL, Miller SJ, Liu W, Tang J, Ma P WK, Poelofs WL, 1998. Cloning and functional expression of a cDNA encoding a pheromone gland-specific acyl-CoA Δ^{11} -desaturase of the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* . *PNAS* , 95 : 15 287 – 15 292.
Kong XB, Zhao CH, Sun YP, Feng SQ, Wu HS, 2003. Identification of the pine caterpillar moth, *dendrolimus spectabilis* sex pheromone : components eletrophysiological activity and field effects. *Acta Entomol.*

- Sin.*, 46(2): 131–137. [孔祥波, 赵成华, 孙永平, 冯世强, 吴海山, 2003. 赤松毛虫性信息素次要组分的鉴定. *昆虫学报*, 46(2): 131–137]
- Li DM, Wu YJ, Wu CS, Yang GH, Zhang JT, 2004. The Newly Studies of Entomology. Beijing: China Agriculture Science Technique Press. 177–179. [李典谟, 伍一军, 武春生, 杨冠煌, 张金桐 主编, 2004. 当代昆虫学研究. 北京: 中国农业科学技术出版社. 177–179]
- Matsumoto S, Yoshiga T, 2001. The mechanism of sex pheromone production on silkworm moth, *Bombyx mori* related pheromone biosynthesis activation neuropeptide. *Chem. Biol.*, 39: 4–6. [松本正吾 吉贺豊司, 2001. 昆虫フェロモン 生の分子機構はどこまでわかったかーカイコガ性フェロモン産生系に関する神経ホルモン PBANとその周辺. *化学と生物*, 39: 4–6]
- McElfresh JS, Milar JG, 1999. Sex pheromone of the common sheep moth, *Hemilenca eglanterina*, from the San Gabriel mountains of California. *J. Chem. Ecol.*, 25: 687–709.
- Miyamoto T, Yamamoto M, Ono A, Ohtani K, Ando T, 1999. Substrate specificity of the epoxidation reaction in sex pheromone biosynthesis of the Japanese giant looper (Lepidoptera: Geometridae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 29: 63–69.
- Moto K, Suzuki MG, Joe HJ, Kurata R, Takahashi S, Yamamoto M, Okano K, Imai K, Ando T, Matsumoto S, 2004. Involvement of a bifunctional fatty-acyl desaturase in the biosynthesis of the silkworm, *Bombyx mori*, sex pheromone. *PNAS*, 23: 8 631–8 636.
- Nesbitt BF, Beever PS, Hall DR, Lester R, Dyck VA, 1975. Identification of the female sex pheromones of the moth, *Chilo suppressalis*. *J. Insect Physiol.*, 21: 1 883–1 886.
- Noguchi H, 1999. The recent status and problems on the use of sex pheromone for the pest control. *Plant Protection*, 53(10): 398–402. [野口浩, 1999. 性フェロモン利用による害虫防除の現状と課題. *植物防疫*, 53(10): 398–402]
- Ohtani K, Witjaksono, Fukumoto T, Mochizuki F, Yamamoto M, Ando T, 2001. Mating disruption of the Japanese giant looper in tea gardens permeated with synthetic pheromone and related compounds. *Entomol. Exp. Appl.*, 100(2): 203–209.
- Ono A, Imai T, Inomata S, Watanabe A, Ando T, 2002. Biosynthetic pathway for production of a conjugated dienyl sex pheromone of a Plusiinae moth, *Thysanoplusia intermixta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 32 (6): 701–708.
- Ozawa RA, Ando T, Nagasawa H, Kataoka H, Suzuki A, 1993. Reduction of the Acyl group: The critical step in bombykol biosynthesis regulated in vitro by neuropeptide hormone in the pheromone gland of *Bombyx mori*. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 57: 2 144–2 147.
- Prestwich GD, 1996. Proteins that smell: pheromone recognition and signal transduction. *Bioorg. Med. Chem.*, 4: 505–513.
- Pu GQ, Yamamoto M, Takeuchi Y, Yamazawa H, Ando T, 1999. Resolution of epoxydienes by reversed-phase chiral HPLC and its application to stereochemistry assignment of Mulberry looper sex pheromone. *J. Chem. Ecol.*, 25 (5): 1 151–1 162.
- Rafaeli, Jurenka, 2003. PBAN regulation of pheromone biosynthesis in female moths. In: Blomquist GJ ed. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*. 106–135.
- Roelofs WL, Card RT, 1971. Hydrocarbon sex pheromone in the tiger moth (Arcitidae). *Science*, 171: 684–689.
- Sandler BH, Nikonova L, Leal WS, Clardy J, 2000. Structure of the pheromone-binding-protein-bombykol complex. *Chem. Biol.*, 7: 143–151.
- Subchev M, Jurenka RA, 2001. Sex pheromone levels in pheromone glands and identification of the pheromone and hydrocarbons in the hemolymph of the moth *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 47: 35–43.
- Tan ZX, Gries R, Gries G, Lin GQ, Pu GQ, Slessor KN, Li JX, 1996. Sex pheromone components of mulberry looper, *Hemerophila atrilineata* Butler (Lepidoptera: Geometridae). *J. Chem. Ecol.*, 22: 2 263–2 271.
- Teal PEA, Tumlinson JH, Oberlander H, 1989. Neural regulation of sex pheromone biosynthesis in *Heliothis* moths. *PNAS*, 86: 2 488–2 492.
- Vogt RG, Koehne AC, Dubnau JT, Prestwich GD, 1989. Expression of pheromone binding proteins during antennae development in the gypsy moth *Lymantria dispar*. *Journal of Neuroscience*, 9: 3 332–3 346.
- Vogt RG, Prestwich GD, Riddiford LM, 1988. Sex-pheromone receptor proteins: visualization using a radiolabeled photoaffinity analog. *Journal of Biological Chemistry*, 263: 3 952–3 959.
- Vogt RG, Riddiford LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293: 161–163.
- Wakamura S, Arakaki N, Yamzawa H, Nakajima N, Yamamoto M, Ando T, 2002. Identification of epoxyhenicoxadiene and novel diepoxy derivatives as sex pheromone components of the clear-winged tussock moth *Perina nuda*. *J. Chem. Ecol.*, 28(3): 449–467.
- Wei W, 2004. Study on Biosynthesis of Lepidopteran Sex Pheromones Including an Epoxyalkenyl Structure and Mechanism of Its Regulation. PhD Thesis, Tokyo University of Agriculture and Technology.
- Wei W, Miyamoto T, Endo M, Murakawa T, Pu GQ, Ando T, 2003. Polyunsaturated hydrocarbons in the hemolymph: biosynthetic precursors of epoxy pheromones of geometrid and arctiid moths. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 33: 397–405.
- Wei W, Yamamoto M, Asato T, Fujii T, Pu GQ, Ando T, 2004. Selectivity and neuroendocrine regulation of the precursor uptake by pheromone glands from hemolymph in geometrid female moths, which secrete epoxyalkenyl sex pheromones. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 34 (11): 1 215–1 224.
- Witjaksono, Ohtani K, Yamamoto M, Miyamoto T, Ando T, 1999. Responses of Japanese giant looper male moth to synthetic sex pheromone and related compounds. *J. Chem. Ecol.*, 25: 1 633–1 642.
- Yamaoka R, Kuwabara Y, Ogawa M, Nakamura S, Muneyuki R, 1990. Isolation and identification of the female sex pheromone of the potato tuberwormmoth, *Phthorimaea operculella* (Zeller). *Agric. Biol. Chem.*, 40: 1 971–1 977.
- Zhao JZ, Haynes KF, 1997. Dose PBAN play an alternative role of controlling pheromone emission in the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 43: 695–700.
- Zhao XC, Wang CZ, 2006. Inheritance and evolution of the sex pheromone communication system of lepidopterous moths. *Acta Entomol. Sin.*, 49 (2): 323–332. [赵新成, 王琛柱, 2006. 蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化. *昆虫学报*, 49(2): 323–332]