

# 吸血节肢动物吸食刺激剂的研究进展

黄国城

节肢动物虽小,但吸食过程同样要在中枢神经系统统一支配下经内外感受器和神经反馈环的共同调节来完成。在吸血的种类中,许多因子可以制约这种行为,如温度即是引起“探查”反应的主要因素(Friend & Smith, 1977),而吸食刺激剂(phagostimulant)则是诱发吸食的一种化学因子,系指能刺激节肢动物化学感受器而增进食欲、提高食量之类的化学物质。与化学诱引剂(嗅觉刺激剂)不同的是,它属于一种味觉刺激剂。吸血过程一般包括寻觅、降落、探查、刺穿、抽样、吸食和吸食终止等程序,刺激剂仅对其中的抽样、吸食及其行为继续等起诱发作用。近二十年来,由于应用了电视、录象等现代技术,推动了本项研究,但尚限于如猎蝽(半翅目)、蚊、蝇(双翅目)和蜱类等少数种类。至今有关的英文文献,约有200余篇。主要作者有: Friend、Smith、Galun 和 Langley 等。现将国外的研究概况介绍如下:

**一、吸食刺激剂的种类** 早在1915年 Yorke 和 Blacklock 就发现刺激舌蝇吸食的因子与血细胞有关; Hosoi (1959) 进一步发现血球中 ATP 对尖音库蚊(*Culex pipiens*)有刺激作用,之后也发现其它一些物质有类似作用。迄今被研究的吸血节肢动物有: 猎蝽、蚊、舌蝇、蚋、虻、蚤和蜱等,尤以前三种被研究得较多。Langley (1976) 根据化学性质和生理作用,将吸食刺激剂分为: 多肽类、高能磷酸盐、氨基酸、糖和盐类,现归纳列表于后。

从下表可见,高能磷酸盐在刺激剂中居于首位,如多种核苷酸对猎蝽均有刺激效果,次黄苷(I)、鸟苷(G)、胞苷(C)和尿苷(U)磷酸亦同样有效。刺激效力依次排列为: A(TETRA)P > ATP >> dATP > CTP = ADP = GTP > CDP > ITP > cAMP = UTP > dADP > IDP > GDP >> AMP; ATP, ADP, GTP 和 DPNH 对蜱,腺嘌呤核苷酸对舌蝇等均有效,但虫种间仍有差异,只有 ATP, ADP 和 AMP 对埃及伊蚊有效,而它们对条纹斑虻、无饰脉毛蚊(*Culiseta inornata*)却无效;对印鼠客蚤有效的亦只有 ATP。

**二、影响吸食刺激剂作用的因素** 已了解到下列因素如 1. 环境因素(温、湿度、皮膜质地、厚度和膜温等); 2. 食物因素(成分、浓度、渗透压和 pH 值等); 3. 昆虫生理状况(虫龄、饥饿等)均对刺激剂的作用产生影响。目前系统探求这些因素的资料不多,有的仅注意到渗透压和 pH 的影响。虽证据尚不很充足,作用亦因虫种而异,但基本上仍倾向于肯定这两种因素的作用。

1. 有效渗透压(tonicity) Galun (1966) 认为影响效果的因素主要是食物有效渗透压而不是食物溶质的种类,如含 ATP 的氯化钠或蔗糖等渗溶液均能刺激舌蝇饱食,不含

本文于1980年7月收到。

本文承高巨真、谭景琬副教授指导并审阅,特此致谢。

吸食刺激剂种类及作用效果

| 吸食刺激剂名称     | 虫 种                                           | 主 要 效 果                                                                                                | 作者及年代                               |
|-------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| 还原型<br>谷胱甘肽 | 蜱<br>( <i>Ornithodoros tholozani</i> )        | $10^{-2}$ M GSH 吸食率 70%                                                                                | Galun & Kindler, 1965<br>1966, 1968 |
|             | 波斯锐缘蜱<br>( <i>Argas persicus</i> )            | 类似上述结果                                                                                                 |                                     |
|             | 非洲钝缘蜱<br>( <i>O. moubata</i> )                | 同上                                                                                                     |                                     |
| 高能磷酸盐       | 长红猎蝽<br>( <i>Rhodnius. prolixus</i> )         | A (TETRA) P ( $3.2 \times 10^{-6}$ M) > ATP ( $3.8 \times 10^{-6}$ M) > AMP ( $0.63 \times 10^{-3}$ M) | Friend, 1965; Friend & Smith 1971   |
|             | 舌 蝇<br>( <i>Glossina. austeni</i> )           | 在含钠盐的核苷酸中吸食率各为 95% ( $10^{-3}$ M ATP), 54% ( $10^{-3}$ M ADP), 92% ( $10^{-2}$ M AMP)                  | Galun & Margalit, 1969              |
|             | 刺舌蝇<br>( <i>G. morsitans</i> )                | $10^{-3}$ M ATP 吸食率 98.6%                                                                              | Mitchell 等, 1976;<br>Langley, 1972  |
|             | 埃及伊蚊<br>( <i>Aedes aegypti</i> )              | $10^{-2}$ M 核苷酸的吸食率各为 A (TETRA) P (85%), ATP (85%), ADP (76%), AMP (70%)                               | Galun 等, 1963                       |
|             | 淡色库蚊<br>( <i>Culex pipiens var. pallens</i> ) | 吸食率各为: 64% ( $10^{-4}$ M AMP), 60% ( $10^{-3}$ M dAMP), 50% ( $10^{-4}$ M ADP + 6.1% AMP)              | Hosoi, 1959                         |
|             | 媚 蚋<br>( <i>Simulium venustum</i> )           | $10^{-4}$ M ADP 吸食率 94%<br>$10^{-4}$ M ATP 吸食率 90%                                                     | Sutcliffe & McIver, 1975, 1979      |
|             | 印鼠客蚤<br>( <i>Xenopsylla cheopis</i> )         | 血细胞吸食量为血浆的两倍                                                                                           | Galun, 1966                         |
|             | 蜱<br>( <i>O. tholozani</i> )                  | 含葡萄糖吸食液吸食率各为: 85% ( $10^{-3}$ M ATP), 60% ( $10^{-3}$ M DPNH)                                          | Galun & Kindler, 1968               |
|             | 同上                                            | 含葡萄糖的盐水中, $10^{-2}$ M L-氨基酸: 亮氨酸, 异亮氨酸和天冬氨酸吸食率各为 73%, 68%, 55%                                         | Galun & Kindler, 1968               |
| 糖           | 条纹斑蛇<br>( <i>Chrysops vittatus</i> )          | 0.25M 葡萄糖吸食率 100%;<br>0.25M 葡萄糖 + 人血, 吸食率 100%;<br>0.5M 蔗糖吸食率 98%                                      | Lall, 1969                          |
|             | 印鼠客蚤<br>( <i>X. cheopis</i> )                 | 等渗蔗糖或乳糖吸食效果与吸食血浆或血清相似。                                                                                 | Galun, 1966                         |
|             | 蜱<br>( <i>O. tholozani</i> )                  | $10^{-3}$ M ATP + 葡萄糖, 吸食率 85%, $10^{-3}$ M ATP, 吸食率 2%                                                | Galun & Kindler, 1968               |
| 盐           | 印鼠客蚤<br>( <i>X. cheopis</i> )                 | 含微量阴离子的钠盐吸食效果与吸食血浆相似                                                                                   | Galun, 1966                         |
|             | 刺舌蝇<br>( <i>O. morsitans</i> )                | 等渗 NaCl, KCl 吸食率 50% 以上                                                                                | Langley, 1972                       |

注: 谷胱甘肽 = GSH; 腺苷一磷酸 = AMP 腺苷二磷酸 = ADP 腺苷三磷酸 = ATP 腺苷四磷酸 = A (TETRA) P 还原二磷酸吡啶核苷酸 = DPNH 脱氧腺苷酸 = dAMP

ATP 的钠盐或蔗糖等渗溶液亦能被印鼠客蚤明显摄食, 上述溶液对猎蝽也十分有效, 但氯化钠溶液浓度如在 0.15 M 上下波动时吸食则差, 这一结论亦适用于蜱。但埃及伊蚊对

食物溶质种类却有要求：对含足量 AMP、ADP 或 ATP 的氯化钠等渗溶液吸食率超过 70%，而氯化钠如以非电解质或其它电解质代替氯化钠时，尽管保持等渗，反应仍明显降低 (Galun, 1967)。这些结果至少可看出食物的有效渗透压对刺激的影响是显著的，而埃及伊蚊对氯化钠似有特殊的需求。总之在调配食物时，其渗透压必须与脊椎动物血液保持相当，这似乎是基本条件之一。

2. pH 值 猎蝽吸食率因食物的 pH 值和渗透压而异，对 pH7.0 左右的食物吸食最佳；Galun 和 Margalit (1970) 亦证明舌蝇对 pH5.6—11 的食物吸食率超过 70%，pH 低于 4 时吸食几乎完全受抑。测定表明，昆虫体上 ATP 感受器的敏感 pH 值为 7.2—7.4，此值与脊椎动物血液的 pH 值相近，即取食的最佳 pH 值。

三、吸食刺激剂的作用机理 观察发现昆虫在拒食或吸食前需吸入少许食物进行抽样和尝味。Smith 和 Friend (1970) 证明 ATP 对猎蝽的作用是引起并延长其咽泵的有规律活动。随着对 ATP 化学性质及其代谢作用的进一步了解和各类感受器的陆续发现，已有较多资料说明能通过口器感受器的功能来解释其机制。

在一些昆虫中已发现对 ATP 敏感的感受器：Gernet 和 Buerger (1966) 曾描述 22 种蚊虫食窦泵上的感受器，其内唇感觉器能支配血食入胃；舌蝇唇瓣上 8 类感觉器中有 2 类分别管理刺穿和尝味 (Mitchell, 1976)；猎蝽内唇上有 8 类感觉器对血液内化学因子敏感 (Friend & Smith, 1972)；蝉有 2 类分别对 GSH、ATP、DPNH 和氨基酸敏感的感受器 (Galun & Kindler, 1968)。

目前有关刺激剂作用机理问题尚在探讨之中，大体围绕着刺激分子在感受细胞上的作用特点而展开讨论。几种假说说法不一，皆非完备无缺，由于虫种间本身存在着吸食差异，因此很难得出一种共同的解释理论。现将一些假说要点介绍如下：

Galun (1967) 根据蚊虫的研究提出一种“螯合”理论。她认为 ATP 是种强螯合剂，附着于感受部位后与膜上二价离子 (可能是  $Zn^{++}$ ) 起螯合反应，由于离子脱位使  $Na^+$  注入、 $K^+$  流出，从而使感受器膜去极化。其证据是：核苷酸盐的刺激效力可能与它们的螯合力有关；ATP 与  $Ni^{++}$ 、 $Zn^{++}$  或  $Co^{++}$  预先螯合将抑制蚊虫饱食；螯合剂 EDTA 亦能产生一定的饱食反应；食物中  $Na^+$  如被  $K^+$ 、 $Ca^{++}$  或  $Mg^{++}$  所取代，饱食亦受抑。本假说并不适用于舌蝇，因 ATP 与  $Ca^{++}$ 、 $Co^{++}$ 、 $Mn^{++}$ 、 $Zn^{++}$  等的预先螯合未能抑制饱食，而当食物中氯化钠被氯化钾或葡萄糖代替时，则可获最佳效果。

另一种则是“分子结构模型”理论。猎蝽对各种核苷酸的反应差异在某种意义上大致与它们的分子结构和 ATP 之间的倾向性差异有关 (见图 1)。核苷酸 [除 A (TETRA)P 外] 中碱基、糖基和磷酸根三部分对刺激似乎最有影响，而其中又以磷酸根数目和碱基组成更为重要，分子中 A 位置如失去一个磷酸根，刺激效力 ( $ED_{50}$ ) 则下降 (ATP:ADP = 11, ATP > GTP > ITP)；如 F 位置失去一个氧原子，则 ATP: dATP = 7.4；除 CDP 外，如上述两部分同时发生变化则效力更低下 (ATP: dADP = 40, ATP: IDP = 45, ATP: GDP = 52)，因此存在一种刺激分子和感受器蛋白质之间主要在嘌呤上  $NH_2$  基团，末端磷酸根和核糖上 OH 基团等特定部位相互作用的结构模型 (Langley, 1976)，即刺激效力取决于刺激分子和感受部位分子结构上的“吻合”程度。

Smith 和 Friend (1972) 研究猎蝽发现，cAMP (刺激剂) 的真正效力比其从分子结构

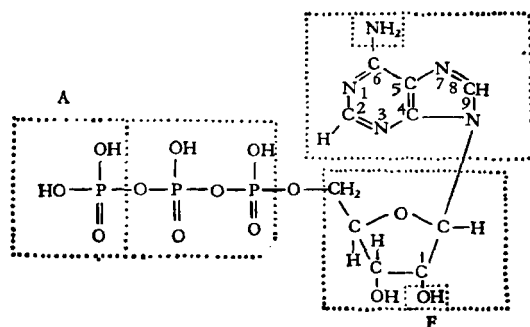


图1 ATP 分子结构式

推算至少高 5 倍多,而在其它生物体中已证明它可充任细胞内信使作用,参与化学感受的能量转导过程。在食物中加进茶叶碱和咖啡碱后,阻止了磷酸二酯酶作用(正常情况下该酶能破坏 cAMP),减低 cAMP 破坏率,提高昆虫(对 ATP 或 ADP)敏感性 1—2 倍,因此认为刺激分子(如 ATP)暂时可被结合在感受器暴露表面上引起细胞某些构象变化,激活邻近膜内腺苷酸环化酶,细胞内 ATP 转化为 cAMP,后者扩散到具“正常”细胞外环境的其它部位,改变细胞膜离子渗透性,最终产生发生器和锋电位及其电流传导。这种能量转导作用机理亦适用于阐明伊蚊、蜚的吸食反应。应用抑制剂研究证实蜚、麻蝇感受细胞构象变化的同时伴随着感受器上 SH 基团暴露 (Galun & kindler, 1968); 从蜚触角中已能分离出感受器蛋白质(富含含硫的氨基酸),进而说明 SH 基团在感受器内实际充当萘醌的信使作用 (Singer 等, 1975)。

## 结 语

吸血节肢动物吸食刺激剂种类较多,一般认为 ATP 最佳,一些核苷及其磷酸盐对其它非吸血种类亦有作用。

本研究及其技术正逐渐成为一个新的领域,它将为经济地发展昆虫人工养殖奠定基础,亦为昆虫营养行为生理研究创造条件。围绕着刺激分子在感受器上的作用机理尚在探讨之中。

吸血昆虫离体养殖应用刺激剂既要考虑取食效果,又要考虑刺激物对昆虫营养的需求,代谢以及繁殖等方面的影响,以便合理应用它,在无动物宿主条件下发挥其特有的功用。

## 参 考 文 献

- Friend, W. G. 1965 The gorging response in *Rhodnius prolixus* Stål. *Can. J. Zool.* 43: 125—32.  
 Friend, W. G. & J. J. B. Smith 1971 Feeding in *Rhodnius prolixus*: potencies of nucleotide phosphates in initiating gorging. *J. Ins. Physiol.* 17: 1315—20.  
 Friend, W. G., J. J. B. Smith 1972 Feeding stimuli and techniques for studying the feeding of haemaphagous arthropods under artificial conditions, with special reference to *Rhodnius prolixus*. In *Insect and Mite Nutrition*, ed. J. G. Rodriguez, pp. 241—56. Amsterdam: North Holland. 702 pp.

- Friend, W. G. & J. J. B. Smith 1977 Factors affecting feeding by bloodsucking insects. *Ann. Rev. Entomol.* 22: 309—31.
- Galun, R. 1966 Feeding stimulants of the rat flea *Xenopsylla cheopis* Roth. *Life Sci.* 5: 1335—42.
- Galun, R. 1967 Feeding stimuli and artificial feeding. *Bull. WHO* 36: 590—3.
- Galun, R. et al. 1963 Feeding response in *Aedes aegypti*: stimulation by adenosine triphosphate. *Science* 142: 1674—5.
- Galun, R. & S. H. Kindler, 1968 Chemical basis of feeding in the tick *Ornithodoros tholozani*. *J. Ins. Physiol.* 14: 1409—21.
- Galun, R. & J. Margalit 1969 Adenine nucleotides as feeding stimulants of the tsetse fly *Glossina austeni* Newst. *Nature*. Lond, 222: 583—4.
- Galun, R. & J. Margalit. 1970 Some properties of the ATP receptors of *Glossina austeni*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* 64: 171—4.
- Hosoi, T. 1959 Identification of blood components which induce gorging of the mosquito. *J. Ins. Physiol.* 3: 191—218.
- Langley, P. A. 1972 The role of physical and chemical stimuli in the development of in vitro feeding techniques for tsetse flies, *Glossina* spp. (Dipt., Glossinidae). *Bull. Ent. Res.* 62: 215—28.
- Langley, P. A. 1976 Initiation and regulation of ingestion by haematophagous arthropods. *J. Med. Ent.* 13(2): 121—30.
- Mitchell, B. K. 1976 Physiology of an ATP receptor in labellar sensilla of the tsetse fly *Glossina morsitans* Westw. *J. Exp. Biol.* 65: 259—71.
- Mitchell, B. K. et al. 1976 A comparison of the feeding behaviour in feneral and postteneral *Glossina morsitans* (Diptera, Glossinidae) using an artificial membrane. *Ent. Exp. Appl.* 20: 105—12.
- Singer, G. et al. 1975 Sulphy-dryl groups and the quinone receptor in insect olfaction and gustation. *Nature*, Lond. 256: 222—3.
- Smith, J. J. B., W. G. Friend 1972 Chemoreception in the bloodfeeding bug *Rhodnius prolixus*: a possible role of cyclic AMP. *J. Ins. Physiol.* 18: 2337—42.
- Smith, J. J. B., W. G. Friend 1976 Further studies on potencies of nucleotides as gorging stimuli during feeding in *Rhodnius prolixus*. *J. Ins. Physiol.* 22: 607—11.
- Sutcliffe, J. F. & S. B. McIver 1979 Experiments on biting and gorging behaviour in the black fly, *Simulium venustum*. *Physiol. Ent.* 4(4): 393—400.

## PROGRESS IN THE STUDIES ON THE PHAGOSTIMULANTS OF HAEMATOPHAGOUS ARTHROPODS

HUANG GUO-CHENG

This is a review on the results of the researches in the past two decades on the phagostimulants of haematophagous arthropods. The discussion is divided into the following topics: (1) the kinds of phagostimulants, (2) factors influencing the effects of phagostimulants, (3) the modes of action of the phagostimulants.