

水生无脊椎动物的化学通讯

邱高峰 堵南山 赖伟

(华东师范大学生物学系 上海 200062)

关键词 水生无脊椎动物 化学通讯 信息素 利己素 利它素

陆生无脊椎动物昆虫化学通讯的研究已经取得了蓬勃发展,迄今为止已被分离、纯化和鉴定的昆虫信息物质有百余种,利用昆虫信息物质在害虫测报和防治上也卓有成效^[1,2,3],然而有关水生无脊椎动物化学通讯的研究因分析技术的困难远远落后于昆虫化学通讯的研究^[4]。化学通讯既是一种原始但又是很有有效的通讯方式,它主宰着水生无脊椎动物生命活动中多种重要行为,如捕食、寻找配偶、固着定向、群聚、共栖、共生与寄生、告警和防御等等。自1966年美国夏威夷大学的Ryan教授用行为学实验首次证实了红星梭子蟹(*poruns sanguinolentus*)的性信息物质存在后,各国科学家竟相对其他水生无脊椎动物种类的化学信息物质特别是甲壳动物性信息物质进行了大量研究,随着其他相关学科的发展,鉴定、筛选化学信息物质的组分,试图解开化学通讯的真正行为学含义等研究,已成为现代生命科学的研究前沿。我国有关这方面的研究至今很少有人问津,本文试图从最基本概念出发介绍近年来有关这方面的研究状况,以期达到抛砖引玉之效。

1 化学通讯中信息物质的种类和定义

在自然界,由于某一生物有机体身体某一部分(如腺体)分泌、释放化学信息物质,通过一定的中间媒介(如水)被另一有机体接受后,引起接受者产生一系列行为或生理上反应的过程谓之化学通讯(chemical communication),这种行为或生理上的反应对一方或双方均有利,都具有适应性的意义。例如,群居生活的绿海

葵(*Anthopleura elegantissima*)当其中一个个体受到损伤后,能向周围环境释放一种报警物质——绿海葵素,其它同种个体接受这种物质后,触手和身体立刻收缩,以免也遭伤害,具有保护性的适应意义。化学通讯的主要特点就是利用化学物质作为通讯信号。信号传递是通过分子扩散来完成的,因此化学通讯有一定的作用空间(active space),即作为信号的化学物质分子浓度必须达到能使接受者作出反应的阈值之上的范围。作用空间与以下因素有关:(1)化学信息物质的扩散特性,分子大,扩散慢,反之则扩散快;(2)水流速度;(3)化学信息物质释放量;(4)化学信息物质的消退速度;(5)释放者与接受者之间的距离;(6)接受者的敏感度,即使接受者起反应的阈值浓度。关于通讯中的化学信息物质的分类方法有多种,有的依照化学信息物质所诱导的行为特征进行分类,如取食剂、引诱剂、驱避剂等,但这种划分方式过于简单化,因为同一化学信息物质有时能引起多种行为反应^[5]。本文采用目前人们普遍接受的分类方法,依化学信息物质的功能和作用范围分为:信息素(pheromone)、利己素(alleromone)和利它素(kairomone)等3种类型。

1.1 信息素 信息素一词,词首来源于希腊语“pherein”具有传递、运载之意,词尾来自于“hormone”,具有刺激、兴奋之意,所以信息素的字面解释就是“传递刺激”。Karlson & Luscher (1959)首次提出了这一词及其生物学定义,认为信息素是同种有机体之间的化学通讯

信息物质或信号,由一个有机体释放后,能引起同种接受者产生行为或生理上的反应。尽管当今行为学领域对许多行为学概念、术语等产生争议,但是由于信息素这一定义能较准确地说明信息素的行为学意义,因此至今仍一直沿用。随着分析化学技术的发展,特别是在昆虫信息素分析方面,人们对信息素的化学性质和结构的认识逐渐深入,现知信息素是由C、H、O等化学元素组成的有机分子,大多为萜烯或胆甾醇化合物的衍生物,碳原子个数从5至20个不等。依作用方式及产生效果不同信息素可划分为信号信息素(signalling pheromones)和诱导信息素(priming pheromones)2种类型。

1.1.1 信号信息素 又称释放信息素(releaser pheromones),作为一种化学信号,它起着激发作用,触发接受者产生直接的可逆行为反应。在动物界,信号信息素分布最广,研究得也最多。在化学通讯中,它可作为性引诱物、群聚诱导物、追踪信号、报警信号等,分别称为性信息素(sex pheromones)、群聚信息素(aggregation pheromones)、追踪信息素(trail pheromones)、告警信息素(alarm pheromones)等。营集群生活的蔓足类藤壶,其腺介幼体须经过一段时间的自由游泳生活阶段后,才长出外壳固着在岩石或其他基质上。有趣的是,腺介幼体的固着地点总是选择在已有藤壶栖居的地方,原因在于成熟的藤壶个体能释放一种信息物质,吸引腺介幼体前来定居。十足类甲壳动物及环节动物沙蚕在生殖季节,雌雄个体主要依性信息素相互接近,以完成交配过程。

1.1.2 诱导信息素 诱导信息素不能使接受者产生直接且迅速的行为反应,而是要经过一段

较长时间的诱导作用,才能引起接受者生理上调整和改变,而且这种调整和改变一般是不可逆的。伯蝮(*Bonellia fuliginosa*)的性别是由其幼体所固着的对象决定的。若幼体固着在同种成熟的雌体上,则发育成为寄生于雌体内且体型较小得多的雄性个体;若固着于其他种生物或非生命的基质上,则将来发育为雌体。发生这种性别决定的主要原因是因为成熟雌体能分泌一种诱导幼体发育成雄个体的信息物质,而其他种生物或非生命基质诚然是无法分泌这种诱导信息素的。

1.2 利己素 与信息素不同,利己素是一种异种间进行化学通讯的信号,即是由一种有机体释放后而引起另一物种(接受者)行为反应的化学物质,而且这种行为反应有利于释放者自己,因此利己素大多是作为一种防御和驱避物质,从而使得生命个体在种间竞争中得以生存。许多身体柔软、体表无坚硬外壳包被及营固着或运动缓慢的水生无脊椎动物,因为在身体结构上缺少有力的防御武器或无迅速逃跑能力,经常受到鱼类等其他水生生物的威胁,为了免遭伤害,它们往往与鱼等入侵者展开“化学战”,向周围环境释放大量的驱避物质甚至毒素,使人侵者掉头逃跑或产生中毒,这些驱避物质就是所谓的利己素。海鸡冠能产生一种促使捕食者厌食的物质(又称厌食剂)——类萜。鱼等掠食者嗅到这种物质后即产生厌食效应,海鸡冠从而得以生存免遭吞食。棘皮动物海参和海星在遇到敌害时,能释放溶血和溶胞毒素,其主要活性成分是三倍萜烯糖苷类化合物。图1和图2所示的分别是有一种海参(*Thelotrema ananas*)和长棘海星(*Acanthaster planci*)分离得到

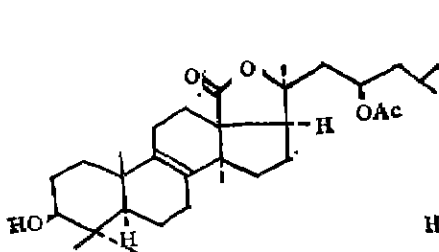


图1

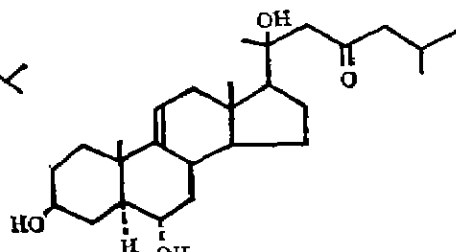


图2

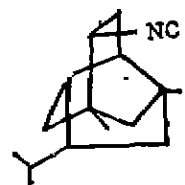


图3

的毒素的化学结构^[5,6]。值得指出的是, 驱避物质和毒素不仅限于从释放者自身合成得到, 还可以从释放者捕掠的食物中得到。叶海牛 (*Phyllidia varicosa*) 吞食一种膜海绵 (*Hymeniaciaon* sp.) 后, 从膜海绵获得大量毒素, 并把它贮存起来, 遇到敌害时, 又能把贮存的毒素释放出来, 对鱼和甲壳动物具有毒害和致死作用^[7], 这种毒素已由 Burreson 等分离出来, 其化学结构如图 3, 它是一种倍半萜类化合物。

1.3 利它素 利它素亦是一种异种间化学通讯的信号物质, 有人把它与利己素一起统称为它感化学信息物质 (allelochemic), 但与利己素恰恰相反, 利它素释放的结果却是有利于接受者。如一种裸鳃类 (*Phestilla sibogae*) 幼体必须在滨珊瑚 (*Porites compressa*) 释放的某种诱导化合物的作用下才行变态^[8], 这种化合物的化学性质及结构现仍还不清楚。还有的利它素是作为捕食者的摄食引诱物 (又称诱食剂)。大多数水生动物主要依靠嗅觉和味觉寻找食物, 不同的水生动物对化学因子的嗜好性是不同的^[9,10]。多隆冠螺 (*Cassis tuberosa*) 主要捕食一种棘皮动物长海胆 (*Echinometra lucunter*), 而极少食用其它种属海胆^[11], 主要是由于长海胆分泌释放某种化学物质, 吸引了多隆冠螺前来掠食; 海星 (*Asterias rubens*) 也是在紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 散发的化学因子吸引下前去捕食的, 而且有实验证明这种化学因子的释放具有高度的季节性, 可见化学因子的释放是一个主动释放的过程。这种利它素的释放对释放者个体显然不利, 而有利于接受者 (捕食者)。

2 甲壳动物的信息素

2.1 性信息素 甲壳动物是水生无脊椎动物中的重要类群, 目前有关水生甲壳动物化学通讯的研究主要以十足类性信息素为主, 这方面的专门研究始于 60 年代。在 1966 年以前, 对于十足类甲壳动物两性在交配时如何相互识别的问题存在两种不同看法: 一种观点认为雌体被雄体抓住后出现的顺从行为 (submissive be-

havior) 是向雄体显示性别的表现, 依这种看法, 两性识别是通过视觉通讯完成的; 另一种观点则认为雌雄性识别是通过化学通讯来完成的; 但这种看法当时尚无实验证据。直到 1966 年, Ryan 利用对比行为实验方法才证实了红星梭子蟹性信息素的存在^[12]。当把雄蟹放入正处于蜕皮前期的雌蟹生活过的水中后, 雄蟹表现出特有的交配前期行为 (premating behavior), 即身体抬高, 以步足趾端行走, 红色大螯往前伸, 企图抓住与之接近的任何其他蟹。而雌蟹在对照组雌蟹未生活过的水中不表现任何特殊的交配前期行为。Christoffson (1970) 也以红星梭子蟹为材料进一步研究发现, 雌体能够控制性信息素的释放。由此可见, 十足类性信息素是主动释放出具有信使作用的化学物质, 决不是偶然释放的代谢产物。Kittredge 等 (1971) 研究粗腿厚纹蟹 (*Pachygrapsus crassipes*) 的交配行为时也得到存在性信息素的证据, 而且发现厚纹蟹的性信息素不仅能激起同种雄蟹产生反应, 还能促使另一种黄道蟹 (*Cancer antennarius*) 产生交配前期行为。他们还以蜕皮激素作为行为实验, 结果蜕皮激素既可激起粗腿厚纹蟹交配反应, 也对二种黄道蟹 (*C. antennarius*, *C. anthonyi*) 有性引诱作用^[13], 但以蜕皮激素及其类似物对已被证明存在性信息素通讯的美洲海龙虾 (*Homarus americanus*) 进行实验时却未得到正反应的性引诱效果。Dunham 对蜕皮激素是否就是性信息素的问题展开了详细评述, 详见文献^[14]。

由于性信息素分泌量甚微, 加之化学分析技术上的困难, 关于甲壳动物性信息素的纯化及化学性质和结构的研究进展缓慢。McLeese *et al.* 以处在蜕皮前期的雌性海龙虾的尿液、肌肉、眼柄、卵巢及此种虾生活过水中试图提取性信息素, 并以这些粗提物作引诱实验均未能成功^[15]。Rajulu (1973) 却发现一种蟹 (*Paratelphusa hydrodomus*) 在蜕皮前期其触角腺中出现一种特有的荧光物质具有较强的引诱效果^[16], 这种荧光物质的化学结构如图 4。

性信息素与生殖隔离的关系大多是以淡水

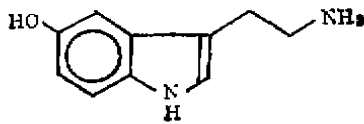


图 4

螯虾为材料进行研究的。在自然种群中,形态、行为相似的螯虾种类通常分布在同一地区,极少形成杂交种^[17], Fitzpatrick (1967) 认为螯虾产生这种生殖隔离的主要因素是化学信息素的特异性,这一观点得到了实验证据的支持^[18,19],然而后来在生长在同一地区的螯虾野生种群中找到了杂交种^[20,21],在实验室的条件下也人工诱导出了螯虾的杂交种^[22],而且行为研究表明^[18,19,23],螯虾的性信息素通讯不仅存在于种内,还存在于种间。可见,性信息素可能并非是所有螯虾生殖隔离的主要因素,关于这方面的研究仍在继续。

2.2 惊恐信息素 (disturbance pheromones)

又称紧张信息素 (stress pheromones), 一些虾蟹在受到非伤害性刺激时 (如寄居蟹在螺壳中被外拉), 能释放一种化学信息物质, 被同种个体接受后, 能引起后者产生警戒行为或逃离反应。目前仅见在螯虾和寄居蟹有这方面的报道^[24,25]。

2.3 幼体释放信息素 (larval-release pheromones)

大多数十足类甲壳动物在繁殖时母体有抱卵的特性, 而卵孵化时幼体的释放与潮汐、昼夜及月度节律有关, 但近年研究发现一种蟹 (*Rhithropanopeus harrissi*) 的幼体释放是由信息素控制的^[26]。正进行孵化的卵分泌的信息素被母蟹接受后, 母蟹腹部产生前后扑打的行为反应, 从而保证了幼体能在短时间内完全被冲散开并释放出去, 这种幼体释放信息素已被鉴定出是一种含精氨酸的短肽, 其类似物浓度在 10^{-15} mol/L 时仍能激起母蟹腹部产生扑打行为反应^[27]。

2.4 母子行为 螯虾的母子行为在十足目中最为复杂, 这与它们的繁殖习性是分不开的。在淡水螯虾的胚胎孵化后, 其幼体并不像其他十足类那样浮游生活, 而是仍附着于母体的腹

肢上直到第四期幼体。尽管这些幼体要离开母体出去觅食, 但它们在觅食后能依母体分泌释放的信息素找到自己的“母亲”, 回到母体的腹肢上攀缘^[28]。淡水螯虾这种母子行为中的化学通讯对于保护幼体, 使之免遭掠食者吞食具有重要意义。

3 结 语

水生无脊椎动物的化学通讯主宰着水生无脊椎动物生命过程中多种重要行为, 特别是对于生活于海洋深处的种类及视觉弱或无视觉的种类, 通过视觉通讯是不可能的, 与陆生种类相比, 化学通讯具有更重要的生态意义。研究化学通讯不仅有助于揭开水生无脊椎动物的行为生态学、生理学等诸方面奥秘, 而且在生产实践中也有其重要意义。目前, 由于化学分析技术上的困难, 提纯信息素的工作进展不快, 对信息素释放, 接受部位了解得也不多^[29,30], 有待于进一步探索。在昆虫, 人们利用性信息素诱杀害虫取得了可喜成果, 我们相信在不远的将来, 利用水生无脊椎动物信息素在水产捕捞业和养殖业以及保护水产资源、防范有害水生动物等各方面同样能取得令人鼓舞的战绩。

参 考 文 献

- 1 李绍文. 生态生物化学(五); 生态学杂志 1990, 9(2): 66—71.
- 2 杜家纬编. 昆虫信息素及其应用. 中国林业出版社. 1988, 1—8.
- 3 Mitchell, E. R. (Ed) Management of insect pests with semiochemicals. Plenum Press, New York. 1981.
- 4 Scheuer, P. J. *Biosci.* 1977, 27(10):664—668.
- 5 Kelecem, A., D. Daloz, and B. Tursh. *Tetrahydro-* 1976, 32:1213—1219.
- 6 Kitagawa, I., M. Kobayashi, T. Sugawara *et al.* *Tetrahydro-* Lett, 1975, 967—970.
- 7 Burreson, B. J., P. J. Scheuer, J. Finer, *et al.* *J. Am. Chem. Soc.* 1975, 97: 4763—4764.
- 8 Hadfield, M. G. Chemical interactions in larval settling of a marine gastropod. In D. J. Faulkner and W. Fenical (Eds). *Marine Natural Products Chemistry*. Plenum Press, New York, pp. 1977, 403—413.
- 9 宋天复. 水产学报, 1987, 11(4): 359—368.
- 10 Laverack, M. S. *Comp. Biochem. Physiol.* 1963, 13: 301—321.

- 11 Hughes, R. N. and H. P. I. Hughes, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1971, 7: 305—314.
- 12 Ryan, E. P. *Science* 1966, 151:340—341.
- 13 Kittredge, J. S., M. Terry, and F. T. Takahashi, *Fish. Bull.* 1971, 69:337—343.
- 14 Dunham, P. J. *Biol. Revi.* 1978, 53: 555—583.
- 15 Mcleese, D.W., R.L. Spraggine, A. K. Bose *et al.* *Mar. Behavi. Physiol.* 1977, 4:219—232.
- 16 Rajulu, G.S., G. Santhanakrishnan, and S. Shyamalanath, *Curr. Sci.* 1973, 42:467—468.
- 17 Fitzpatrick, J. F., Jr. *Ohio J. Scienc.* 1967, 67: 129—172.
- 18 Bechler, D. L., Xuehai, D. *Crustaceana* 1988, 54(2): 153—162.
- 19 Tierney, A. J. and D. W. Dunham *J. Crust. Biol.* 1982, 2:544—548.
- 20 Capelli, G. M., and J. F. Capelli. *Crustaceana*. 1980, 32: 121—132.
- 21 Smith, D. G. *Amer. Midl. Natur.* 1981, 105:405—407.
- 22 Berrill, M., *J. Crust. Biol.* 1985, 5:347—349.
- 23 Tierney, A. J. and D. W. Dunham *Amer. Midl. Natur.* 1984, 111: 304—310.
- 24 Hazlett, B. A. *J. Chem. Ecol.* 1985, 11:1695.
- 25 Hazlett, B.A. *Crustaceana* 1990, 58(3):314—310
- 26 Rittschof, D. *et al.* *Chem. Sens.* 1985, 10:567—577.
- 27 Rittschof, D. *et al.* *Chem. Sens.* 1989, 14:137—140.
- 28 Little, E.E. *Nature* (London) 1975, 255:400—401.
- 29 邱高峰, 赖伟, 邓雪怀等。克氏原螯虾化学感受器的初步研究 中国科协首届青年学术年会上海生命与科技及生物技术卫星会议论文集 上海科学技术出版社1992, 55—59。
- 30 Tierney, A.J., C. S. Thompson and D. W. Dunham. *J. Crust. Biol.* 1984, 4:554—559.