

昆虫嗅觉机理的几种假说

杜家纬

(中国科学院上海昆虫研究所)

长期以来,人们已经知道昆虫是借助于头部的一对触角来辨别生境中的各种化学信息。有关昆虫嗅觉方面的研究可追溯到 1837 年莱费伯首先发现昆虫雌雄间的通信联系依赖于雌蛾腹部释放出来的化学气味。一个多世纪以来,嗅觉机理的研究主要局限于阐述触角是嗅觉的主要感觉器官,描述触角的形态以及化学分子和嗅觉器官间的相互关系。

自从 1957 年舒奈德采用电生理方法将氯化银电极插入雄性家蚕触角两端,成功地记录了触角电位后^[1],许多研究者广泛采用触角电位来研究昆虫信息素及其类似物间的生物活性关系。1961 年莫里等人进一步将微电极插到“大型”锥形感觉器官(简称感器)内,开始从单细胞水平研究化学感觉器(简称化感器)的功能和特异性。同时,由于扫描电镜的出现使人们能够对触角表面密布的各种化感器的形态和构造作微观的了解。

目前,许多研究者在从事昆虫和化学气味环境的相互关系、影响嗅觉细胞的内在因素、嗅觉细胞的特异性、受体蛋白的选择性等方面的研究时,从不同角度对昆虫的嗅觉过程提出多种假说,其中主要有:生物“天线”理论、红外通信理论、信息-受体“相嵌”理论、信息分子和受体蛋白间的能量传递机理等。

一、生物“天线”理论

英文版 Webster's 大辞典中,对“Antenna”一词的解释有两个:(1)节肢动物头部上的一对可活动的感觉器官;(2)发射或接收无线电波的金属装置。

无线电天线是接收无线电波的,而昆虫触

角却是化学气味的感觉器官,两者间毫无共同之处。但美国学者卡拉汉根据几十年的研究发现,昆虫触角表面的化感器形态、排列和表面结构、性质和目前无线电工程中采用的各种天线极为相似,因而提出了昆虫触角是一种生物“天线”。

天线是接收或发射电磁波能量的系统,根据传送和耦合方式不同可分为天线和波导两种。一般来讲,天线是通过空间来耦合电磁波能量的,而波导则是直接耦合电磁波能量的。对昆虫触角上的化感器而言,如果气味分子所发射的电磁波能量通过空间耦合的话,那末这种化感器确实可称为生物“天线”,当然无论它们之间相距的是毫米或更小的间距,总存在一个空间间隙。假如气味分子是直接和化感器表面接触来传输电磁波能量的话,则化感器实属一种波导。

通过对化感器的形态和表面性质的大量研究和分析,证明它具有解电体性质,解电常数为 2.5—4,恰好符合解电体天线材料的最佳性能,具有接收电磁波能量的能力。同时,触角表面丛生的各种奇异形态的化感器在当今的天线设计工程手册中都可找到它的副本。

据导航天线设计参数来看,昆虫触角的大多数化感器正是一类带较大口径(具较窄的定向宽度)而长度不超过两倍波长的锥形感器。例如,毛形感器的长度一般在 6—160 微米;锥形感器则在 2—8 微米间。当长度为 160 微米的毛形感器,二倍波长时谐振于 80 微米。从天线频率可推测化感器具检测远红外(1—30 微米)或中近红外的能力。这一推测和昆虫信息素分子所发射的红外光谱频率相吻合。

图 1 和图 2 列出了各种化感器的形态和相对应的目前广泛使用的天线式样^[2]。天线工程中一般使用毫米或厘米波段的频率。就昆虫而言,可能是使用红外波长的一种解电型天线。目前的许多研究发现有些种类昆虫对红外的某特定波长有行为反应。

用扫描电镜观察化感器的表面结构发现它具有光滑、等角、波纹化、螺旋形和沟型等结构特点。此外,化感器的阵列对“谐振”或“吸收”气味分子群的电磁波能量也许还有重要意义,如膜翅目中普遍存在螺旋形天线阵列。

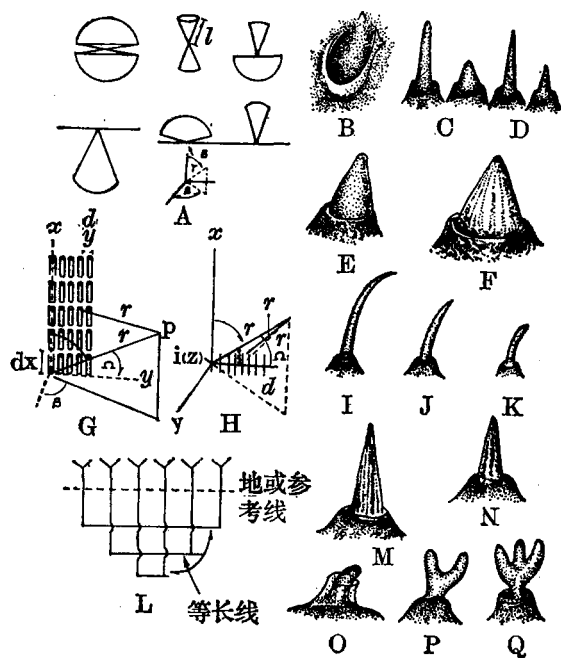


图 1 解电微波天线阵列和化感器形态比较

- A. 微波天线采用的天线透镜几何结构
B.E.F. 光滑和沟纹化锥形感器(棒型天线)
C.D. 短锥形特化型感器(短型天线)
G. 二维共线阵列 H. Z 型方向电流分布阵列
I.J.K. 不同大小和形态的毛形感器(弯曲型棒形天线)
L. 倒向阵列 M.N 短点沟纹锥形感器(桩栅天线)

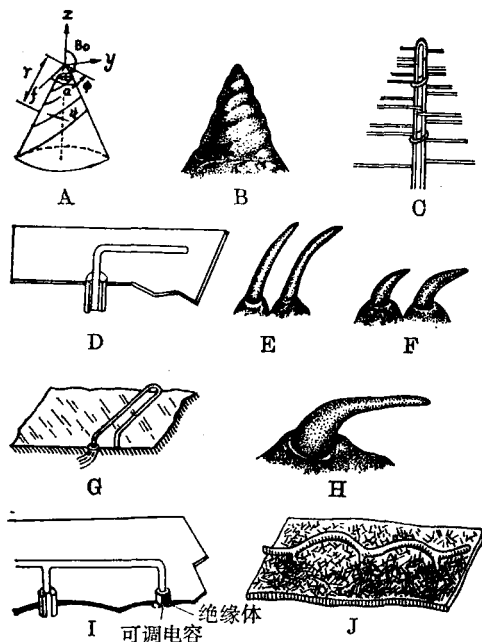


图 2 人造解电型或微波的某些特殊天线和化感器的形态比较

- A.B.C. 等角螺旋天线阵列
D.E.F. 携带式弯形天线
G.H. 弯曲单极天线
I.J. 携带式环形天线

分子在远红外光谱,特别是 10 微米范围内具有发光能力。1975 年卡拉汉采用高分辨力福里哀转换红外分析干涉技术对粉纹夜蛾的信息素在气体状态时能否发射窄带高能射线进行了测定,结果表明信息素分子经黑体照射半小时后,在 554.63cm^{-1} 处逸射低能量红外线。

因此,有人曾提出一种设想,把合成的信息素封入红外或微波发射元件中(例如半导体锗),形成一个微电极或者使用 β 射线照射以激发信息素分子逸射特定红外线,作为红外线或微波等离子体。如果这种设想能付诸于实现的话,那就可以制成对各种害虫具高度特异性的电子诱捕器^[3]。

1982 年年底美国报纸 The Miami Herald 刊登了一则消息:佛罗里达州立大学的科学家利用现代激光技术使昆虫信息素合成物能逸射出引诱雄蛾的红外线。他们采用一种蓝色光照射装有人工合成的粉纹夜蛾信息素的玻璃小瓶,激发信息素分子逸射红外线,其颜色酷似常见

目前提出触角相当于电磁波接收系统是仅仅就其形态特征而言,尚未涉及内部细胞和受体部位的检测方式。

在这里还必须讨论一下化学分子在某种特定条件下能否逸射红外线的问题。

1973 年莫唐纳德报道了许多有机化合物

的氖灯,雄蛾感受到这种红外交配信号,即从远处飞向发光小瓶。卡拉汉博士声称昆虫的触角可借助于光波方式来接收雌蛾释放的求偶信号,而不是和信息素分子的直接接触。这一研究成功是昆虫信息素研究中的重大突破,尽管在嗅觉理论上还有很大的争论^[4]。

按 A. 圣乔其著的“生物能力学”观点:分子通过对光子的吸收或发射给我们以信息。如果一个光子和一个分子相遇,但没有碰到一个能够吸收光子能量的电子,那末这个光子将穿过分子,而不对分子产生任何扰动。但是如果它碰到了这样的电子,那末这个电子就将吸收光子,并被激发到较高的能级。一种物质要能够传递 E 能量,它必须能够接受光子。光的吸收可以告诉我们一个分子能够接受什么样的能量。这就是说分子可以通过发射或吸收光子来传递信息。

二、红外通信理论

微波、红外和紫外线都是电磁波。有人推测昆虫的触角可能就是一种微弱电磁波接收机,而信息素分子本身是一个电磁波发射器。它的根据是化学分子和原子的振动和旋转会产生极微弱的电磁波;譬如分子振动会逸射红外线,而分子旋转产生微波,特别是一些直链不饱和化合物的分子旋转产生较强的微波,值得注意的是目前已知大部分鳞翅目昆虫信息素的化学结构均属直链脂族化合物。不同化学结构的分子会逸射出不同频率的红外线和微波,而昆虫触角上所具有的大小不等的化感器是对某一特定波长的红外和微波起同步作用的接收器。

1974 年加拿大学者赖特根据大量的实验数据提出分子的低频振动频率在昆虫嗅觉上起作用。他把昆虫引诱剂分子的远红外光谱分成:“有效频率”和“无效频率”。前者在引诱活性上起主要作用;凡具有相同“有效频率”的其它化合物,即使结构与原来引诱剂相差很大也呈现强烈的引诱作用^[5,6]。

例如,一种地中海实蝇的引诱剂是三甲基实蝇诱(Trimedlure 叔丁基-4-氯代-2-甲基-环

己基羧酸),一种商品化引诱剂。而其异构体(氯原子的空间位置不同)完全没有引诱作用。赖特将两个异构体的远红外光谱和从 67 个实蝇引诱剂试验统计出来的“有效频率”进行比较发现,结构上完全不同的三氯代苯也是地中海实蝇的强烈引诱剂。从图 3 中可看出三氯代苯的远红外光谱明显地具有“有效频率”。实验还发现在 172cm^{-1} 处为“无效频率”,如果在实蝇引诱剂中加入频率接近于 172cm^{-1} 的化合物后,引诱效果大幅度降低。

根据分子低频振动理论来推测、设计和筛选出四个化学结构不同的化合物,试验它们对一种胡蜂的引诱作用,结果表明其中有两个具有很高的引诱作用。又如一种蚁类 (*Iridomyrmex pruinosus*) 的告警信息素为 2-庚酮。根据这个理论也发现了三个结构上完全不同而仅仅是“有效频率”相同的告警信息素。特别是一种油橄榄实蝇,通过筛选发现一种高-半胱氨酸丙硫酮酸盐具有强引诱作用,而这个化合物仅仅是在远红外光谱上和油橄榄实蝇引诱剂相似,化学结构完全不同,一般很难想象它能引诱这种昆虫。

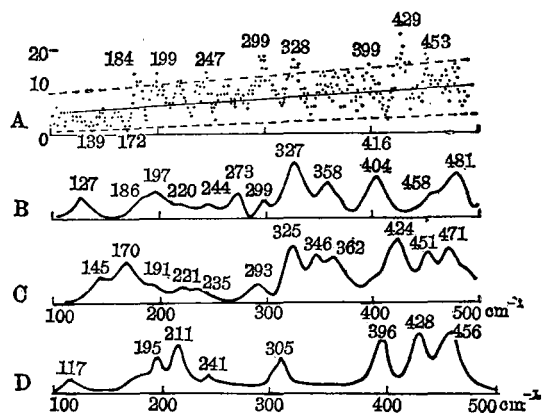


图 3 三甲基实蝇诱及其异构体的远红外光谱

- A. 上虚线为“有效频率”;下虚线为“无效频率”
- B. 三甲基实蝇诱
- C. 三甲基实蝇诱异构体
- D. 三氯代苯

据推测这种远红外光谱通讯机理是:在昆虫的感觉细胞上存在着多种类型的受体分子,它们不断地在振动,并各自“调谐”在某一狭窄的振动频带内。当带有 H.L.M 信息的分子接

近受体部位时,选择性地和受体分子相互作用,进行能量交换'(见图4)。其能量交换的过程可用图5来表示。图5 A表示感觉细胞膜上的受体A和B,它是由 $(m+n)$ 和 $(m-n)$ 个循环数基团组成的。这些基团可能是次甲基,单糖或共轭双烯等。A和B受体分子仅作某特定频率的横向振动,即:

$$V_A = K/(m+n) \cdots \cdots$$

A受体分子的振动频率

$$V_B = K/(m-n) \cdots \cdots$$

B受体分子的振动频率

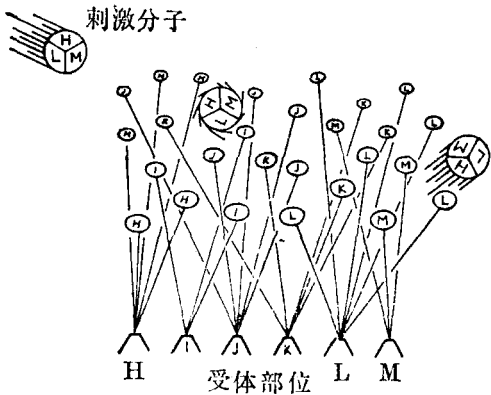


图4 红外线通讯的嗅觉机理模式

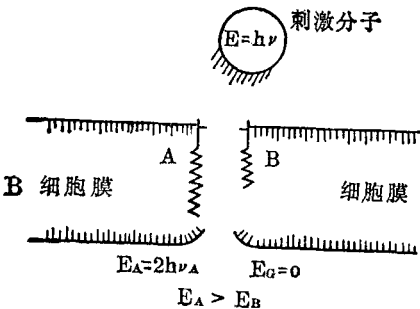
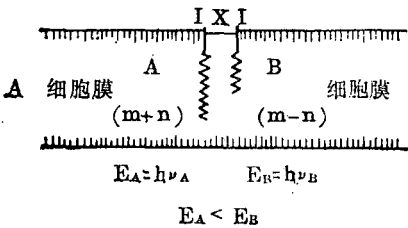


图5 信息分子和受体分子间的相互作用模式

其中: K 为常数,取决于A和B受体分子的结构性质和弹性。图中 x 处为A和B受体分子的交联部位,其振动频率为A和B受体分子振动频率之差,即

$$V_d = V_B - V_A \cdots \cdots$$

x 处的振动频率

当信息分子接近 x 处时,只要信息分子的特定振动频率和 x 处的差频 V_d 数相同,就会从高能受体分子B中转移一个量子的能量给受体A,并带走一个量子的能量 $h\nu_d$,见图5。其结果导致能量不平衡,使A和B受体分子间的隔离结构I能量改变,最后 x 键断裂,细胞膜的离子通道被打开,产生一个电生理的动作电位。

三、信息-受体“相嵌”理论

根据大量的电生理实验表明:昆虫触角上存在着各种功能专一的感觉细胞类型,每种类型的细胞膜表面又具有若干特殊的受体部位或分子。因此,每种感觉细胞类型都对某类气味物质有反应。目前,根据感觉细胞对气味的反应谱可将昆虫触角上的感觉细胞分成三十余种类型。例如蝗虫,有四种感觉细胞类型:脂肪酸型、胺基型和 III, IV 型细胞。脂肪酸型感觉细胞对一系列短碳链的脂肪酸有反应,如甲酸、乙酸、丙酸、丁酸和辛酸等。而胺基型感觉细胞主要对胺类化合物具有专一性反应。一种蜜蜂共有十种感觉细胞,分别对酸类、醋酸酯类、萜烯类、短碳链醇和酮有反应。美洲大蠊有四种感觉细胞,一种黑草蚁有十一种感觉细胞^[7]。

电生理的研究还表明:气味分子的功能团是感受作用特异性的基本要素,功能团及其位置的改变直接影响到生物活性。同时,气味分子的形状、碳链长短、功能团多少、结构的柔性和旋转性等也都是影响生物活性的重要因素。

据此推测昆虫触角感受和辨别大量气味物质的基本原理如图6。

设有一个化感器由感觉细胞类型 I 和 II 所组成;细胞类型 I 只对气味分子 a_1 和 a_2 的刺激

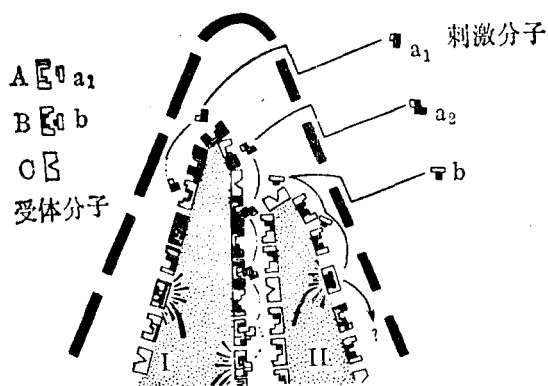


图6 昆虫的嗅觉机理模型

产生兴奋,而细胞类型 II 仅对 b 分子的作用有反应。当气味分子 a_1 、 a_2 和 b 被触角吸附后,迅速扩散进入化感器内,和相应的受体分子相互作用,从而诱发受体分子的构型发生变化,并控制细胞膜的离子渗透方式。

同时,气味分子-受体间的相互作用并非单纯地由一个气味分子和一个受体分子间的相互作用,而可理解成一个气味分子和若干受体分子所进行的多次相互作用,它在电生理上的反应仍是一个综合性效应。这种作用方式称作“多点相互作用”。

从这种观点出发,感觉细胞的特异性又可用不同的结合机率来表达。对气味分子而言,结合机率显然取决于受体分子以及其本身的立体化学特性。

气味分子和受体分子间的相互作用按“多点相互作用”的观点可描述为一种分子间,由很弱的化学键所控制的相互作用,例如电子极化和偶极距的作用,它并不影响气味分子的本身结构。

四、信息分子和受体蛋白间的能量传递机理

目前已证明许多生物体中存在受体蛋白,它在生物体的特殊内在功能上起着巨大作用。

这种理论认为嗅觉感受过程实质上是化学信息和受体蛋白大分子间的电子转移能量传递的过程,就是说昆虫的嗅觉或味觉作用主要依

赖于化学信息和受体蛋白间的给电子或受电子相互作用所引起的电荷分布变化,这种变化调节了树突膜的极化程度而导致感觉细胞产生动作电位。

1976 年美国威斯康星大学拉塞尔实验室从美洲蜉蝣触角上获得一种盐溶性蛋白类物质,它具有与美洲蜉蝣信息素结合的能力。据分析,它是一种含硫类脂蛋白质,称为膜结合型蛋白体。它可用 0.6% 的去垢剂或 8M 的尿素溶液从触角中溶解出来,再用蔗糖密度梯度离心法分离出来。

通过对受体蛋白中的硫基和信息素萜酮的结合和反应部位的作用以及受体蛋白的电化学极谱特性漂移等的研究提出美洲蜉蝣的嗅觉感受作用的过程是:

挥发性的美洲蜉蝣信息素 (1, 4-萜酮) 在空间对流扩散到达化感器表面。雄性美洲蜉蝣触角上的化感器呈锥形;表皮壁厚 2700 埃;中间有 100—125 埃直径的孔,孔内有 4—5 条孔管,一直伸延到感觉神经的树突膜表面。按物理定律得知,含信息素分子的气流在吸附表面的特定流量基本上和锥形腔的半径成反比,故化感器捕获信息素分子的能力要比触角壁高。一旦信息素分子吸附在化感器表面,即作二维平面扩散,当信息素分子接近孔时就会碰到从孔中流出的含硫基或巯基的蛋白盐性物质,含硫蛋白和给电子或受电子的信息素分子发生种种相互作用而引起整个化感器内部的电子分布变化,导致感觉细胞产生兴奋。

对生物系统来讲,一个分子上的电子转移到另一个分子上就会获得或失去能量;分子间的电子转移会使分子的激发态发挥作用。同时,由于分子给出电子或接受电子,其本身的能级要发生一系列变化,这种能级的变化直接影响到受体分子的生物功能。信息分子和受体蛋白间的电子转移必须是两个分子间电子云交盖。由于大多数昆虫信息素都带有双键和巯基,分子中存在“ π ”键共轭系统,很容易和巯基 (SH 基) 或二硫基 (-S-S-) 形成络合物而进行电子转移。

细胞色素 c_3 ——生物体内的电子载体

朱长喜

(中国科学院上海植物生理研究所)

五十年代初人们才认识到 c 型细胞色素不仅存在于好氧生物体内,也存在于光合细菌中。1954 年 Posgate^[1] 和 Ishimoto^[2] 几乎同时在各自的实验室内,从硫酸盐还原细菌中 (*Desulfovibrio*) 获得一类新型细胞色素 c , 称之为细胞色素 c_3 , 它与线粒体细胞色素 c 相比,具有以下显著特征: 1) 有较低的标准氧化还原电位,通常在 -210mV 左右; 2) 每分子细胞色素 c_3 至少含有两个血红素。随着研究的深入,人们相继在光合细菌和蓝绿细菌中也发现细胞色素 c_3 的存在^[3,4], 它的结构与细胞色素 c 有很大不同,在生理电子传递链上也行使不同的功能,特别是在细菌氢代谢过程中,起关键作用,因此近年来愈来愈引起人们的兴趣。

本文拟就细胞色素 c_3 在细菌氢代谢过程中的生理功能、化学结构、氧化还原电位以及某些波谱特性等方面研究的进展,作简单概述。

从美洲蜉蝣雄性触角上取得的分子量为 280,000 的含硫受体蛋白大分子,在无氧条件下易和信息素分子形成络合物,并诱导出 30—33 毫伏的漂移电位。化学信息分子和受体蛋白间的电子转移引起电子分布的变化,这样就可能调节感觉细胞树突膜的极化程度。

迄今为止,嗅觉机理的理论研究还处于萌芽期。对气味分子和感觉细胞间的原始相互作用开始有所认识;对于雄蛾循信息素传来的方向飞往雌蛾处的巨大效应仍然还有许多问题没有解决;特别是当几个分子、几百个分子的信息素化合物被雄蛾的触角感受后,到底怎么会引

一、细胞色素 c_3 的生理功能

硫酸盐还原细菌含有富集量的细胞色素 c_3 , 虽然随其种族来源不同有所不同,但一般每克菌体内都含有 $10-20\text{n mol}$, 其他光合细菌和蓝绿细菌含量较少,因此硫酸盐还原细菌的细胞色素 c_3 首先被发现,并且对其生理功能以及其他特性也研究的比较深入。现已证明细胞色素 c_3 能作为电子载体参与这些细菌低电位的氧化还原反应^[4,5]。不同种硫酸盐还原细菌的纯化氢酶所催化的放氢反应,仅仅在细胞色素 c_3 存在,或者人工电子载体甲基紫精存在时,才能以较高的反应速率进行,而其他天然电子载体例如铁氧还蛋白,黄素蛋白,它们虽然也有较低的氧化还原电位,但不能参与氢酶的放氢反应。而且细胞色素 c_3 在氢气相下,能直接被氢酶还原,因此它是硫酸盐还原细菌氢酶的天

起整个有机体如此复杂的行为反应,至今还不十分清楚。

参 考 文 献

- [1] Schneider, D. Z. *Vgl. Physiol.* 40, 8—41, 1975.
- [2] Callahan, P. S. *J. Insect Morphol. and Embryol.* 4, 381—430, 1975.
- [3] 杜家纬:《现代通信》5, 14—15, 1981.
- [4] The Miami Herald, *Sunday, Dec.* 5(7B) 1982.
- [5] Wright R. H. *J. Theor. Biol.* 64, 473—502, 1977.
- [6] Wright, R. H. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 237, 129—141, 1974.
- [7] Kafka, W. A. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 237, 115—128, 1974.

[本文于 1985 年 2 月 26 日收到]