

昆虫保幼激素及其类似物的应用研究进展

刘建涛, 赵利, 苏伟 (江西科技师范学院生命科学学院, 江西南昌 330013)

摘要 介绍了昆虫保幼激素及其类似物应用于杀虫剂和昆虫生长调节剂的研究情况, 并展望了昆虫保幼激素及其类似物的应用前景。

关键词 昆虫保幼激素及其类似物; 杀虫剂; 昆虫生长调节剂; 应用研究

中图分类号 Q966 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2006)11-2446-03

Research Progress in the Juvenile Hormone Application and its Analogs

LIU Jian-tao et al (School of Life Science, Jiangxi Normal University of Science and Technology, Nanchang, Jiangxi 330013)

Abstract In the review the application research progress of juvenile hormone and its analogs were described. On the base of those, the research on juvenile hormone and its analogs as insecticide and insect growth regulator was reviewed in detail. As a result, the exploitation and application prospect of juvenile hormone and its analogs were expected.

Key words Juvenile hormone and its analogs; Insecticide; Insect growth regulator; Application research

昆虫保幼激素(Juvenile hormone, JH)是由咽侧体合成并分泌到血淋巴中的生理活性物质^[1], JH的化学结构是一种半萜半烯类化合物。目前已发现7种天然JH, 它们是JH0、JHI、JHII、JHIII、4-methyl-JHI、JHIII-bisepoxide和Methyl farnesoate等^[1-3]。保幼激素具有保持幼虫形态、性状, 促进生殖腺成熟、成虫滞育和产生信息素等功能^[3]。基于此人们研究发展了保幼激素结构类似物(Juvenile hormone analogs, JHAs)。

最近几年来保幼激素及其类似物的研究应用取得了一定的进展。昆虫保幼激素及其类似物的应用大致可分为昆虫杀虫剂和昆虫生长调节剂两个方面。笔者对这两个方面作一简要综述, 以促进昆虫保幼激素及其类似物的研究应用。

1 昆虫保幼激素及其类似物杀虫剂

昆虫保幼激素是一种半萜半烯类化合物, JH的合成途径会因昆虫种类的不同而异^[4,5]。昆虫保幼激素对昆虫具有广泛的生理调节功能。动物中只在节肢动物中发现昆虫保幼激素, 但是在一种名叫莎草的植物中也发现保幼激素III的存在^[6]。因为保幼激素的独特性使其作为杀虫剂可以有效地防治抗性害虫, 并且其对非目标生物低毒或无毒, 是一类具有良好应用前景的新型生物农药。

1.1 保幼激素类似物杀虫剂 杀虫剂的毒性主要来自于其与昆虫的重要目标大分子的相互作用, 使大分子失去活性。例如, 有机磷酸酯或者氨基酸盐类杀虫剂能结合昆虫神经肌肉中的乙酰胆碱脂酶、磷酸化该酶从而使其失去活性^[7]。目前具有保幼激素活性的杀虫剂按其结构和来源可分为3类:

保幼激素结构类似物, 此类是以JH结构为先导模拟合成的具有一定活性的样品, 如Methoprene、Kinoprene(ZR-777)、Pyriproxyfen等; 保幼激素活性类似物, 是根据其JH活性来考虑, 并且结构上完全不同于JH, 如Fenoxycarb、哒嗪酮类化合物等; 植物源具保幼激素活性物。目前从植物中分离出具保幼激素活性的化合物超过16种^[8,9]。第1个被正式登记注册的保幼激素及其类似物杀虫剂是烯虫酯(methoprene)^[9]。烯虫酯是一典型的保幼激素结构类似物。早期开

发的品种大部分是保幼激素结构类似物, 近期则开发保幼激素活性类似物杀虫剂, 如哒幼酮(NC 激170)、双氧威(fenoxycarb)、吡丙醚(pyriproxyfen)等。这些保幼激素类似物杀虫剂广泛地应用于农林及卫生害虫的防治^[10]。

1.2 保幼激素类似物杀虫剂的作用机制 对保幼激素及其类似物杀虫剂的作用机制了解的并不是十分清楚, 目前的研究主要是针对保幼激素。最近发现在许多种昆虫中保幼激素能调控特定基因的复制^[11-16]。推测保幼激素通过调控某些DNA结合蛋白来控制依赖保幼激素基因的表达^[12]。保幼激素影响较少的基因复制, 但它作用时间较长, 不仅在幼虫期也在成虫期影响基因复制^[17]。也有研究表明保幼激素可能调节目标细胞的细胞膜以及二级信号传导^[18-21]。它不仅作为信号在分子水平, 同样在其他水平也存在作用^[22]。因此在雄性附属腺和卵母细胞信号传导膜水平显示保幼激素的多功能性。也有学者认为保幼激素的作用与线粒体有一定的关系^[23]。

因为对保幼激素的作用机制了解的不是十分清楚, 从而使保幼激素类似物杀虫剂的毒理研究有待深入。有些相关的问题需要学者去深入了解, 如为什么有许多化合物能够具有像保幼激素那样的作用, 很明显的一个例子就是哺乳动物的雌性激素, 它也能起到相似的作用^[24]; 如何解释不同的昆虫对保幼激素类似物的反应不同, 也就是面临着在什么情况下该使用保幼激素类似物杀虫剂的问题^[25]; 还有保幼激素类似物杀虫剂的安全问题, 虽然早先的研究证明保幼激素类似物对人很安全, 但也有报道为杀灭蚊子向池塘喷洒保幼激素类似物杀虫剂, 发现池塘里出现残废的青蛙^[26], 因此有必要对保幼激素及其类似物对脊椎动物的影响进行更深入的研究。同样对于喷洒到土地里的保幼激素及其类似物的降解和对土壤里的微生物种群的影响也应给予重视^[27]。

2 保幼激素及其类似物作为昆虫生长调节剂

保幼激素本身就是一种昆虫生长激素, 具有促进生殖腺成熟、产生信息素、促进昆虫神经发展等多种生理功能, 因此人们在利用其作为杀虫剂的同时也在研究利用它来调节昆虫的生长发育。这些研究大致分为几个方面: 直接用保幼激素及其类似物来处理昆虫和测定在特定情况下的保幼激素及其类似物的浓度。

2.1 直接用保幼激素及其类似物处理昆虫 人们在生产

作者简介 刘建涛(1978-), 男, 江西景德镇人, 硕士, 助教, 从事昆虫资源方面的研究。

收稿日期 2006-03-21

中,希望利用保幼激素及其类似物来调节目标昆虫的生长发育,因此大部分研究集中在一些资源昆虫,如蜜蜂、天蚕等。

保幼激素及其类似物对多种昆虫有促进雌性生殖系统发育和调节卵黄原蛋白合成的作用,因此可通过用保幼激素及其类似物处理蜂王以促进其生殖。用保幼激素类似物 ZR-512 处理蜂王幼虫后的蜂王初生重显著增加,胚后发育期延长。在蜜蜂人工育王过程中,以保幼激素类似物 ZR-512 处理蜂王,发现可使其交配时间提前 24~26 h,有效产卵量每天增加 184.25~193.5 粒^[28]。用保幼激素及其类似物处理蜜蜂幼虫能提早其觅食时间,促进育婴蜂的发育及行为的形成^[29]。JHB 处理可诱导部分滞育的三带 库蚊转入发育状态,解除滞育的个体卵巢第一滤泡增大,增加体内 RNA 量,但对卵巢蛋白的含量没有影响^[30]。用保幼激素处理德国小蠊 *Blattella germanica* 发现引起卵黄原蛋白的合成,说明德国小蠊在幼虫期没合成卵黄原蛋白是因为没有分泌足够的保幼激素,从而说明保幼激素能促进卵黄原蛋白的合成^[31]。

保幼激素及其类似物不仅对昆虫具有增强生殖,同时还可以对其他动物如节肢动物罗氏沼虾等有相似的作用。罗氏沼虾离体卵巢小块培养,保幼激素类似物 ZR-515 对卵黄发生前期和卵黄发生期卵母细胞卵径增大均有极显著刺激作用^[32]。滴加 JHA-ZR515 红螯螯虾体表,红螯螯虾的产卵率在 15 d 内达到 42.15%,比对照组的 32.15% 高。JHA-ZR515 对诱导红螯螯虾的同步产卵有一定的作用。而且亲虾不受破坏,成活率高^[33]。

由此可以看到,保幼激素及其类似物能够促进昆虫等的雌性生殖系统发育,但同时也存在其他的效果,如用保幼激素类似物处理刚羽化的德国小蠊的雌虫,导致不育^[34]。对竹节虫 *Omphisa fuscidentalis* 研究发现,组织对保幼激素的敏感并非随着滞育的发展而发展,滞育的结束也并非简单地归于激素的不足^[35]。对蜜蜂 *Apis mellifera* 局部应用保幼激素类似物,可导致蛹的蜕皮激素高峰推迟 4 d^[36]。用浓度 100 ng/g JH 体外注射对虾,对其卵巢的发育作用不明显^[37]。

保幼激素及其类似物直接处理昆虫等所产生的效果是多样的,因此在考察其效果时也应该考虑一些相关的因素,比如保幼激素及其类似物施用的浓度等。

2.2 测定在特定情况下的保幼激素及其类似物的浓度 人们在直接使用保幼激素处理的同时也在从其他角度来研究保幼激素的应用,如测定目标昆虫在特定情况下的保幼激素的浓度、分布等情况。特定的情况比如离体咽侧体、基因突变、滞育、病毒侵染等等。

家蚕卵内的保幼激素含量变化与胚胎发育阶段有关,测定几种滞育性卵胚胎发育过程中的保幼激素的含量变化,包括即时浸酸卵、冷藏浸酸卵和越年卵,发现在即时浸酸卵中蚕卵内存在 3 种 JH,而且其含量在胚胎发育期间的变化幅度很大^[38]。对 3 个变种蟋蟀飞行肌肉和翅膀的保幼激素及其分泌情况进行测量,发现 JH 可能与昆虫的飞行能力有关^[39]。测定褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 1~5 龄若虫体内的保幼激素浓度,发现褐飞虱雌、雄 4 龄若虫期及雄虫的 5 龄若虫初期,短、长翅型间体内保幼激素浓度差异明显。对超过 500 只具飞行能力和不具飞行能力的雌性蟋蟀体内的血淋巴中保幼

激素浓度测定,发现具飞行能力的其血淋巴中的保幼激素的浓度每天存在一个巨大的摆动循环,而不具飞行能力的则每天血淋巴中保幼激素的浓度变化不大,推测因为保幼激素调控飞行行为,所以出现不同飞行能力的种中血淋巴的保幼激素的浓度变化不同^[40]。

对蜜蜂保幼激素测定研究发现,保幼激素不仅能调控卵巢的发育,而且在控制分工方面起着明显的作用,同日龄的无王群工蜂要比有王群工蜂的卵巢发育更快和含更高的保幼激素分泌率及血淋巴保幼激素的浓度。功能完好的蜂王在其卵巢内有成熟的卵,但保幼激素分泌率很低。在工蜂保幼激素浓度和卵巢发育之间存在一个明显的线性回归^[41]。另外保幼激素可能与蜜蜂的攻击性规律有联系,具有较高保幼激素水平的老蜂较低保幼激素水平的幼蜂的攻击性高。隔离的蜜蜂相对于蜂群中饲养的蜜蜂的保幼激素水平要高,守卫蜂的保幼激素浓度也比其他蜂的高^[42]。

采用放射化学的方法测定黄粉虫咽侧体 (*Corpora allate*, CA) 体外保幼激素合成的情况,发现 CA 在离体条件下,培养 3 h 即可,再增加培养时间保幼激素的合成基本维持不变。一对 CA 左右两侧的保幼激素合成是随机的^[43]。羽化后 2 d 的棉铃虫雌成虫的 CA,以不同时间进行体外培养,结果表明 CA 可以连续释放保幼激素,CA 释放保幼激素量可随培养时间的延长呈上升趋势,培养 4 h 保幼激素释放量稍有降低^[44]。

在昆虫痘病毒 *C. fumiferana* 侵染的情况下,对云杉蚜虫 *Choristoneura fumiferana* 进行测定,发现其中有高水平的保幼激素酯酶 (JHE)、DAPI mRNA 以及低水平的 CHR3 mRNA,从而显示其保幼激素的浓度增高^[45]。这样昆虫痘病毒可能是通过调控云杉蚜虫体内的激素水平来阻止云杉蚜虫的变形。

3 展望

保幼激素具有多种生理调节功能,不论是直接用保幼激素处理还是测定在各种情况下昆虫体内外的保幼激素水平,人们从多个方面来了解发掘保幼激素的各种功能,这将有助于在实际生产生活中更适宜地运用保幼激素和开发出新型的无毒无污染的生物农药。保幼激素的作用机制目前并不明了,需要人们对保幼激素作用机制不断地深入了解,以促进保幼激素的合理运用和天然生物农药的开发。

参考文献

- [1] 徐豫松,徐俊良.昆虫保幼激素研究新进展[J].中国蚕业,2001,22(1):56-57.
- [2] BERNHARD STEINER, RITA PHSTER WILHELM, CHRISTA GROS SNIK LAUS BURGIN, et al. Titres of juvenile hormone I, II and III in *Spodoptera littoralis* (Noctuidae) from the egg to the pupal moult and their modification by the egg-larval parasitoid *Chelonus inaritus* (Braconidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1999, 45:401-413.
- [3] BERNARD MAUCHAMP, ERIC DARROUZET, KALMES R, et al. 4'-OH-JH III: an additional hydroxylated juvenile hormone produced by locust corpora allata in vitro [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1999, 29: 475-480.
- [4] KETHID D R, LI Y, PALLI S R. Protein kinase C mediated phosphorylation blocks juvenile hormone action [J]. *Mol Cell Endocrinol*, 2006, 247(1-2): 127-134.
- [5] HALARNKAR P P, SCHOOLEY D A. Reversed-phase liquid chromatographic separation of juvenile hormone and its metabolites, and its application for an in vivo juvenile hormone catabolism study in *Manduca sexta* [J]. *Anal Biochem*, 1990, 188(2): 394-397.
- [6] HALARNKAR P P, SCHOOLEY D A. A comparative catabolism study of

- isoleucine by insect and mammalian tissues [J]. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 1995, 110(2): 357-365.
- [7] BEDEA J C, GOODMAN W G, TOBEA S S. Developmental distribution of insect juvenile hormone III in the sedge, *Cyperus iria* L [J]. *Phytochemistry*, 1999, 52: 1269-1274.
- [8] CORBETT C E. Anesthesiology in the Faculdade de medicina da universidade de sao paulo and gl soares bairao [J]. *Rev Paul Med*, 1974, 83(6): 313-316.
- [9] 蒋志胜, 尚稚珍. 具保幼激素活性的昆虫生长调节剂研究 [J]. *世界农业*, 1996(6): 39-40.
- [10] 史卫国, 黄清臻. 具保幼激素活性的昆虫生长调节剂在媒介昆虫防治上的应用 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1999, 10(1): 75-77.
- [11] 周忠实, 邓国荣. 昆虫生长调节剂研究与应用概况 [J]. *广西农业科学*, 2003(1): 34-36.
- [12] ZHOUS, ZHANG J, HIRAI M, et al. Locust DNA binding protein involved in gene regulation by juvenile hormone [J]. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2002, 190: 177-185.
- [13] ZHOUS, ZHANG J, FAM M D, et al. Sequences of elongation factors 1 and 1 are stimulated by juvenile hormone in *Locusta migratoria* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32: 1567-1576.
- [14] JOSHUA K, YOUNG A, WALTER G, et al. Allodic variation in the hemolymph juvenile hormone binding protein gene of *Manduca sexta* [J]. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2003, 208: 41-50.
- [15] BASAK S C, NATARAJAN R, MILLS D, et al. Quantitative structure activity relationship modeling of insect juvenile hormone activity of 2,4-dienotes using computed molecular descriptors [J]. *SAR QSAR Environ Res*, 2005, 16(6): 581-606.
- [16] BERGER E M, DUBROVSKY E B. Juvenile hormone molecular actions and interactions during development of *Drosophila melanogaster* [J]. *Vitam Horm*, 2005, 73: 175-215.
- [17] GRACE JONES, METEK WOZNAK, YANXIA CHU, et al. Juvenile hormone III-dependent conformational changes of the nuclear receptor ultraspiracle [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2001, 32: 33-49.
- [18] BARBARA STAY. A review of the role of neurosecretion in the control of juvenile hormone synthesis: a tribute to Berta Scharrer [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30: 653-662.
- [19] PAUL A NEESE, DANIEL E SONENSHINE, VASANT L KALLAPUR, et al. Absence of insect juvenile hormones in the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae), and in *Ornithodoros parkeri* Cooley (Acari: Argasidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46: 477-490.
- [20] YAMAMOTO K, CHADAREMANA, PELLEGRINI M. Juvenile hormone action mediated in male accessory glands of *Drosophila* by calcium and kinase C [J]. *Science*, 1988, 239: 916-919.
- [21] SEVALA V L, DAVEY K G, PRESTWICH G D. Photoaffinity labeling and characterization of a juvenile hormone binding protein in the membranes of follicle cells of *Locusta migratoria* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1995, 25: 267-273.
- [22] WHEELER D E, NJHOUT H F. A perspective for understanding the modes of juvenile hormone action as a lipid signaling system [J]. *Bio Essays*, 2003, 25: 994-1001.
- [23] WYATT G R, DAVEY K G. Cellular and molecular actions of juvenile hormone II. Roles of juvenile hormone in adult insects [J]. *Advances in Insect Physiology*, 1996, 26: 151-155.
- [24] MELLERS O. Xenestrogens: mechanisms of action and detection methods [J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2004, 378(3): 582-587.
- [25] DAVEY K G. Do thyroid hormones function in insects [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30: 877-884.
- [26] SESSIONS S K, FRANSEN R A, HORNER V L. Morphological clues from multilegged frogs: Are retinoids to blame [J]. *Science*, 1999, 284: 800-802.
- [27] THOMAS G WILSON. The molecular site of action of juvenile hormone and juvenile hormone insecticides during metamorphosis: how these compounds kill insects [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2004, 50: 111-121.
- [28] 龚蜜, 周冰峰. 保幼激素类似物(ZR512)对意蜂蜂王发育调控作用的研究 [J]. *中国养蜂*, 1997(3): 4-6.
- [29] MICHELLE MELEKONCH, KATARZYNA JEZ, ALLAN J ROSS, et al. Larval juvenile hormone treatment affects pre-adult development, but not adult age at onset of foraging in worker honey bees (*Apis mellifera*) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49: 359-366.
- [30] 董言德, 薛瑞德. 保幼激素III对三带库蚊滞育发生期间卵巢滤泡和体内RNA变化的影响 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1998, 9(3): 161-164.
- [31] CRUZ J, MARIIND, PASCUAL N, et al. Quantity does matter. Juvenile hormone and the onset of vitellogenesis in the German cockroach [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, 33: 1219-1225.
- [32] 赵维信, 安苗. 外源激素和眼柄提取物对罗氏沼虾卵母细胞的离体诱导作用 [J]. *上海水产大学学报*, 1996, 5(4): 221-225.
- [33] 罗宇良, 陈孝煊, 吴志新. 人工诱导红螯螯虾同步产卵的初步研究 [J]. *水利渔业*, 1999, 19(2): 3-4.
- [34] 于长明, 刘泉, 李成文. 保幼激素类似物对德国小蠊卵黄发生及繁殖的影响 [J]. *昆虫学报*, 1999, 42(4): 353-357.
- [35] TIPPAWAN SINGTRIPCP, YASUNORI ODA, SOMSAK WANICHACHEEWA, et al. Sensitivities to juvenile hormone and ecdysteroid in the diapause larvae of *Onchisa fuscidentalis* based on the hemolymph trehalose dynamics index [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48: 817-824.
- [36] ZUFELATO M S, BITONDI M M G, SIMOES Z L P, et al. The juvenile hormone analog pyriproxyfen affects ecdysteroid-dependent cuticle melanization and shifts the pupal ecdysteroid peak in the honey bee (*Apis mellifera*) [J]. *Arthropod Structure & Development*, 2000, 29: 111-119.
- [37] 蔡生力, 杨丛海. 17-羟孕酮对离体培养的对虾卵巢组织发育的促进作用 [J]. *海洋水产研究*, 2000, 21(2): 7-11.
- [38] 李晚忱, 吴玉澄. 家蚕滞育性卵胚胎发育过程中蜕皮激素和保幼激素含量的变化 [J]. *蚕业科学*, 1999, 25(2): 97-101.
- [39] GRETCHEN CIPPER, ANTHONY J ZERA, DAVID W BORST. Juvenile hormone titer and morph-specific reproduction in the wing polymorphic cricket, *Gryllus firmus* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46: 585-596.
- [40] 戴华国, 吴晓毅, 武淑文. 褐飞虱体内保幼激素滴度变化及其与翅型分化的关系 [J]. *昆虫学报*, 2001, 44(1): 27-32.
- [41] GUY BLOCH, DAVID W BORST, ZHI-YONG HANG, et al. Juvenile hormone titers, juvenile hormone biosynthesis, ovarian development and social environment in *Bombus terrestris* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46: 47-57.
- [42] PEARCE A N, HUANG Z Y, BREED M D. Juvenile hormone and aggression in honey bees [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47: 1243-1247.
- [43] 欧阳迎春, 唐爽. 离体黄粉虫(*Tenebrio molitor* L.)成虫咽侧体的活性研究 [J]. *河北农业大学学报*, 2003, 26(1): 47-49, 60.
- [44] 关雪辰, 朱典辉, 陈建新. 棉铃虫体外保幼激素生物合成及对卵成熟的调节 [J]. *动物学报*, 1998, 44(1): 107-108.
- [45] PALI S R, LADD T R, TOMKINS W L, et al. *Christoreura funiferana* entomopoxvirus prevents metamorphosis and modulates juvenile hormone and ecdysteroid titers [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30: 869-876.