

沙蚕科性信息素的种间作用*

朱明远 杨宇 吴宝铃

(国家海洋局第一海洋研究所, 青岛)

摘 要 本文对海洋多毛类沙蚕科4属7种沙蚕: 褐片阔沙蚕(*Platynereis dumerilii*)、双管阔沙蚕(*P. bicanaliculata*)、日本刺沙蚕(*Neanthes japonica*)、琥珀刺沙蚕(*N. succinea*)、多齿围沙蚕(*Perinereis nuntia*)、绿沙蚕(*Nereis virens*)和涂沙蚕(*N. fucata*)性信息素的种间作用进行了电生理和行为反应的研究。结果表明, 同属的双管阔沙蚕和褐片阔沙蚕及日本刺沙蚕和琥珀刺沙蚕的异沙蚕体的体腔液可以互相诱导异性的异沙蚕体发生婚舞(nuptial dance)和释放配子; 雌性或多齿围沙蚕, 雄性的绿沙蚕和涂沙蚕的异沙蚕体体腔液分别可以诱导异性褐片阔沙蚕异沙蚕体发生婚舞并释放配子; 但雌性或多齿围沙蚕, 雄性的日本刺沙蚕, 琥珀刺沙蚕和涂沙蚕的异沙蚕体的体腔液却不能诱导异性多齿围沙蚕的异沙蚕体发生婚舞或释放配子。不过, 雌性褐片阔沙蚕异沙蚕体的体腔液能引起雄性多齿围沙蚕异沙蚕体脑电活性的增强。

关键词 沙蚕 性信息素

前 言

Karlson和Lüscher^{1,2}认为信息素是指生物释放的, 对同种其他个体的行为能产生影响的化学物质。随着对信息素研究的深入, 人们发现在不同种的昆虫中存在着结构和功能相同的信息素^{3,4}。因此, 信息素的作用不再限于种内了。在海洋生物中, Zeeck等人^{5,6}也报道了5-甲基-3-庚酮对褐片阔沙蚕和琥珀刺沙蚕都有性信息素的作用, 控制异沙蚕体的婚舞行为。

海洋多毛类沙蚕特殊的生殖行为, 早就为人们所注意, 也为研究性信息素通讯提供了条件。大部分沙蚕科动物在性成熟以前生活于底质中, 雌雄个体在形态上没有区别; 到生殖季节, 性成熟的个体发生变态, 其形态和性成熟前截然不同, 雌雄差别也很明显, 变态后的沙蚕称为异沙蚕体(heteronereis)。异沙蚕体在海面游动的现象称为群浮(swarming), 当

*本文于1990-12-10收到, 修改稿于1992-03-10收到。

①国家自然科学基金资助项目。

雌雄异沙蚕体在海面接近时, 会围绕对方作半径很小(1~2cm)的上下游动, 然后分别释放配子。沙蚕这种游小圆的生殖行为称为婚舞(nuptial dance)^[1]。群浮和婚舞是研究沙蚕性信息素通讯的重要的行为方式检测指标。Lillie和Just^[2]发现, 群浮的异沙蚕体在有异性体腔液存在时释放配子, 据此, 他们推断沙蚕释放配子的过程是受存在于异沙蚕体体腔液中的性信息素来控制的。进一步的研究证实, 沙蚕的性信息素存在于异沙蚕体体腔液中, 是小分子, 低极性的化合物(Boilly-Marer)^[3-5]。Zeeck等^[1,2]1988年第一次从褐片阔沙蚕异沙蚕体的体腔液中提取并鉴定出6-甲基-3庚酮是一种性信息素。

Boilly-Marer^[3,5]报道, 成熟的雌性和雄性独齿围沙蚕(*Parinereis cultrifera*)的体腔液分别能引起异性游沙蚕(*Nereis pelagica*)、斑沙蚕(*N. irrorata*)和长须沙蚕(*N. longisima*)脑电发放频率的增加; 雌性或雄性褐片阔沙蚕的体腔液对异性琥珀刺沙蚕, 雌性或雄性斑沙蚕的体腔液对异性游沙蚕也有相同的作用。这就表明许多种沙蚕的异沙蚕体可以感受存在于不同种异性异沙蚕体体腔液中的性信息素, 尽管它们生活于不同的生境(如琥珀刺沙蚕和独齿围沙蚕), 或者在不同的季节群浮(如游沙蚕和独齿围沙蚕, 游沙蚕和斑沙蚕)。

本文研究了褐片阔沙蚕, 双管阔沙蚕(阔沙蚕属), 多齿围沙蚕(围沙蚕属), 日本刺沙蚕, 琥珀刺沙蚕(刺沙蚕属)、绿沙蚕、徐沙蚕(沙蚕属)这4属7种沙蚕种间的性信息素电生理作用和行为反应。这些沙蚕分布于不同的地理区域, 生境和生殖季节也不相同, 研究结果, 既肯定了不同种沙蚕之间存在着性信息的种间作用, 也表明性信息素有种的特异性。这一研究加深了我们对海洋无脊椎动物化学通讯的了解。

1 材料和方法

双管阔沙蚕, 多齿围沙蚕, 日本刺沙蚕采于青岛沿海, 及时空运到德国奥尔登堡大学Zeeck教授实验室。褐片阔沙蚕, 琥珀刺沙蚕, 绿沙蚕和徐沙蚕采于北海德国沿岸, 分别按Goerke^[6,7]描述的方法培养于实验室不同温度条件下使其群浮。群浮的异沙蚕体用于收集体腔液和作为生物检测的材料。

1.1 行为反应的生物检测

将日落(实验室关灯)后2~4h内出现群浮的异沙蚕体移到盛有100cm³海水的玻璃皿中, 观察异沙蚕体的群浮行为, 然后加入不同种异性异沙蚕体的体腔液, 数量为1条异沙蚕体体腔液的10%左右, 观察异沙蚕体游动速度的变化, 是否发生婚舞和释放配子。在实验结束前加入一定量(1条异沙蚕体体腔液的5%左右)同种异性异沙蚕体的体腔液作为对照^[1]。

1.2 电生理的生物检测

依照Boilly-Marer和Lanalle^[1]的方法, 取完整的异沙蚕体在解剖镜下打洞的背腹, 暴露出脑, 将银电极(0.1mm F)固定在脑上; 参考电极(Hg/HgCl₂), 沙蚕周围的河水中(7mm³), 以上装置用法拉第盒(Faraday cage)屏蔽起来, 使

前级放大器Goullid-11507-58, 放大器Goullid-13-4015-8和数值储存示波器Goullid-1125及打印机。

实验开始时, 先记录海水刺激时异沙蚕体脑电位的水平, 然后加入不同种异性异沙蚕体的体腔液(数量为1条异沙蚕体体腔液的10%左右), 加入后在不同时间记录脑电位的发放, 实验结束时加入一定量(1条异沙蚕体体腔液的5%左右)同种异性异沙蚕体的体腔液作为对照^[12]。

根据Botly-Marer^[6]的研究结果, 凡能引起异沙蚕体发生婚舞或释放配子的体腔液, 一定能引起它的电生理反应, 所以, 对出现行为反应的实验组, 不再重复电生理生物检测。限于实验材料, 本实验只研究了雄性多齿围沙蚕对雌性褐片阔沙蚕体腔液的电生理反应, 而对其他没有行为反应的不同种沙蚕之间性信息素的电生理生物检测没有进行。

2 结果

2.1 不同种异性异沙蚕体腔液作用的行为反应

实验结果表明, 雌性日本刺沙蚕的体腔液能诱发同属雄性琥珀刺沙蚕的异沙蚕体发生婚舞和释放配子; 雌性或雄性双管阔沙蚕的体腔液分别能诱导同属异性的褐片阔沙蚕的异沙蚕体发生婚舞和释放配子; 雌性或雄性的褐片阔沙蚕的体腔液也能诱导异性双管阔沙蚕的异沙蚕体发生婚舞和释放配子。雌性或雄性多齿围沙蚕、雄性绿沙蚕和雄性涂沙蚕异沙蚕体的体腔液都可以诱导异性褐片阔沙蚕异沙蚕体发生婚舞和释放配子。在上述实验中, 在加入不同种异性的异沙蚕体的体腔液以后, 试验动物立即开始游小圈(婚舞), 5~10s后释放配子, 这是与同种异性异沙蚕体的体腔液作用相一致的。

雌性或雄性褐片阔沙蚕、雄性琥珀刺沙蚕、日本刺沙蚕和涂沙蚕异沙蚕体的体腔液不能引起异性多齿围沙蚕的异沙蚕体发生婚舞或释放配子。在这些实验结束前, 加入同种异性异沙蚕体的体腔液以后, 试验动物立即出现婚舞并释放配子(表1)。

2.2 不同种异性异沙蚕体腔液作用的电生理反应

雌性褐片阔沙蚕的体腔液能引起雄性多齿围沙蚕异沙蚕体脑电发放频率增加, 振幅增大(图1)。由图1可以看出, 在加入异性褐片阔沙蚕异沙蚕体体腔液之前, 雄性多齿围沙蚕异沙蚕体的脑电位处于基础水平, 加入体腔液后, 脑电位发放频率立即增加, 可达20次/min, 振幅在加入后2min左右达到最大, 为10 μ V左右, 15min以后逐渐减弱, 这一过程是与图2所示的同种雌性多齿围沙蚕异沙蚕体体腔液引起雄性多齿围沙蚕异沙蚕体的脑电变化基本上一致的。

表1 沙蚕科不同种沙蚕之间性信息素的行为反应

体腔液	褐片阔沙蚕 <i>Platynereis dumerilii</i>				双管阔沙蚕 <i>Platynereis bicanaliculata</i>				琥珀刺沙蚕 <i>Neanthes succinea</i>				多齿阔沙蚕 <i>Perinereis nuntia</i>			
	♀	♂	数量		♀	♂	数量		♀	♂	数量		♀	♂	数量	
			♀	♂			♀	♂			♀	♂			♀	♂
褐片阔沙蚕 <i>Platynereis dumerilii</i>	♀				+		10						-		10	
	♂				+		10						-		10	
双管阔沙蚕 <i>Platynereis bicanaliculata</i>	♀		+				10									
	♂		+				10									
多齿阔沙蚕 <i>Perinereis nuntia</i>	♀		+				10									
	♂		+				20									
日本刺沙蚕 <i>Neanthes japonica</i>	♀								+							
	♂												-		10	
琥珀刺沙蚕 <i>Neanthes succinea</i>	♀															
	♂												-		10	
绿沙蚕 <i>Nereis virens</i>	♀															
	♂		+				10									
涂沙蚕 <i>Nereis lucaei</i>	♀															
	♂		+				10						-		10	

+：发生婚舞并释放配子；-：婚舞行为没有改变，不发生婚舞也不释放配子；空白：没有进行实验。

3 讨论

自从70年代法国女科学家Boilly-Maree证实沙蚕的性信息素存在于异沙蚕体的体腔液中以来，许多科学家进行了从异沙蚕体腔液中提取信息素并鉴定其化学结构的研究，Zueck等人1988年首次确定了5-甲基-3-庚酮是存在于褐片阔沙蚕体腔液中的一种性信息素，我们在提取多齿阔沙蚕体腔液挥发性物质的实验中，也证实了5-甲基-3-庚酮的存在并证明对多齿阔沙蚕的婚舞有诱导作用（待发表）。但是性信息素的提取和纯化仍然是一项相当复杂和困难的工作，因此，本实验使用的是未经提取的异沙蚕体腔液。诚然，这样所得的结果是性信息素组（sex pheromone bouquet）对繁殖过程的综合性的控制作用，而不是一种信息素的作用。

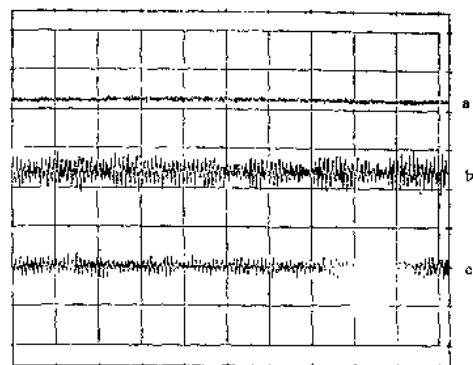


图1 雄性多齿围沙蚕对异性褐片阔沙蚕体腔液的反应

a. 对照 b. 加入体腔液后2min c. 10min的反应

纵坐标: $10\mu\text{V}/\text{格}$ 横坐标: $500\text{ms}/\text{格}$

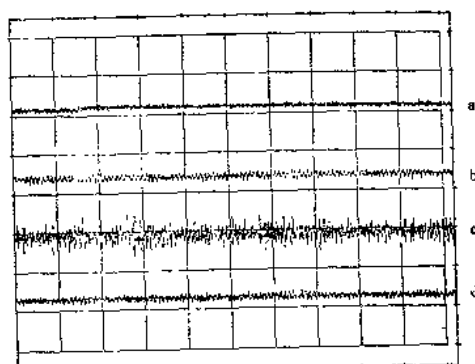


图2 雄性多齿围沙蚕对同种异性体腔液的反应

a. 对照 b. 加入体腔液后30s c. 3min

d. 20min后的反应 纵坐标: $10\mu\text{V}/\text{格}$

横坐标: $500\text{ms}/\text{格}$

信息素通讯对于生物来说是一种古老而又重要的化学通讯方式。在一些低等生物例如褐藻、腔肠动物中已经鉴定出性信息素的化学结构或发现有性信息素的存在^[14, 15]。本实验结果证明在6种不同组合的不同种沙蚕之间存在着性信息素的相互作用。这样, 我们可以认为在生物进化过程中, 信息素通讯是比较保守的, 即在一些已形成生殖隔离的不同种生物之间, 它们的信息素通讯系统却仍然有相互诱导繁殖过程的作用。有研究表明, 甚至海洋生物和陆地生物可以有化学结构十分相近的信息素^[16]。那末, 不同种生物之间性信息素有相互诱导的作用是否会破坏生殖隔离呢? 对这一问题的答案是否定的。首先, 像我们研究中所采用的4属7种沙蚕是分布于不同的地理区域, 它们的生境和繁殖季节也各不相同。褐片阔沙蚕是在热带、亚热带分布较广的暖水种, 三大洋沿岸均有分布; 以欧洲沿岸最多, 栖息于潮间带下区到浅水水域, 秋季9~10月群浮。双管阔沙蚕的生境和褐片阔沙蚕相似, 地理分布主要在太平洋沿岸, 在春季水温上升的4~5月份群浮。多齿围沙蚕生活于泥-沙-砾石底质的潮间带上区, 以泥沙中有机碎屑、细菌和原生动物为食, 在夏季6~8月群浮。日本刺沙蚕是广盐性的河口种, 生活于松软的淤泥中, 春季3月份群浮, 生殖时由河口向外海迁移, 地理分布为中国和日本的特有种。琥珀刺沙蚕广泛分布于欧洲沿岸, 是北海和地中海的优势种, 能在各种生境中生活, 当海水温度达到 $16\sim 22^{\circ}\text{C}$ 时群浮, 群浮时间可延续好几个月。涂沙蚕生活于北海, 平时和寄居蟹共生于一种螺的壳内, 群浮时从壳内钻出, 群浮水温 $8\sim 12^{\circ}\text{C}$, 可持续几个星期。绿沙蚕生活于欧洲沿岸, 群浮水温 $6\sim 8^{\circ}\text{C}$, 群浮时间只有几天^[17]。其次, Zeeck等人的研究表明, 尽管5-甲基-3-庚酮对褐片阔沙蚕和琥珀刺沙蚕都有诱导婚舞作用, 但是作用的阈值浓度却有大约25倍的差别^[18]。

另一方面, 在我们进行的实验中有4种情况不是同一属的2种沙蚕的性信息素没有相互诱导婚舞的作用。这说明随着生物的演化, 信息素通讯系统还是随之变化的。

多齿围沙蚕异沙蚕体的体腔液可以引起异性褐片阔沙蚕异沙蚕体发生婚舞并释放配子, 而褐片阔沙蚕异沙蚕体的体腔液则只能增加异性多齿围沙蚕异沙蚕体的脑电活性而不能诱导婚舞和释放配子。根据这一结果, 我们可以推论多齿围沙蚕的性信息素组合在保留了褐片阔沙蚕性信息素组合各种组分的基础上还可能增加了新的组分。

由于对沙蚕性信息素的化学结构缺乏更多的了解,以及实验动物的种类和个体数量的限制,本文对沙蚕科动物性信息素种间作用的探讨还是初步的,有待于深入。但是,本项研究仍然有助于加深我们对海洋无脊椎动物的性信息素通讯及其对繁殖过程控制作用的了解。

衷心地感谢德国奥尔登堡大学海洋生物与化学研究所所长 W. Zeeck 教授对本研究的指导, J. Hardege 和 H. Bartels-Hardege 提供部分实验材料, 国家海洋局第一海洋研究所丘建文、陆华、丁志虎、同一梅等同志为笔者采集和寄运部分生物材料, 在此一并致谢。

参考文献

- 1 Karlson P. and M. Luscher. 'Pheromones' in new term of a class of biologically active substances. *Nature*, 1959, 183, 55-56
- 2 Rayne T. L. Pheromone perception. *Pheromones*, North-Holland publishing company, Amsterdam, London, 1974, 86-249
- 3 Zeeck E., J. Hardege, H. Bartels-Hardege. Sex pheromones and reproductive isolation in two nereid species *Nereis succinea* and *Platynereis dumerilii*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1980, 07, 183-188
- 4 吴宝特, 孙瑞平, 杨德刚. 中国近海沙蚕科研究. 北京: 海洋出版社, 1984, 4-41
- 5 Lillit F. R. and E. F. Just. Breeding habits of the heteronereid form of *Nereis limbata* at Whitstable, *Mass. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1913, 24, 147-159
- 6 Boilly-Marer Y. Recherches experimentales sur la danse nuptiale de *Platynereis dumerilii* Audouin et Milne Edwards (Annelide Polychete), origine et modalites de la substance excitatrice. *Chim. Biol. Mar.*, 1964, 10, 259-269
- 7 Boilly-Marer Y. Etude ultrastructurale des cirres parapodiaux de Nereidians atiques (Annelides Polychetes). *Z. Zellforsch.*, 1972a, 131, 308-327
- 8 Boilly-Marer Y. Etude morphologique et histologique des cirres parapodiaux atiques et epitiques de Nereidae (Annelides Polychetes). *Arch. Biol.*, 1972b, 83, 179-205
- 9 Boilly-Marer Y. Electrophysiological responses of heteronereids stimulated with sex pheromones. *J. Exp. Zool.*, 1978, 205, 119-124
- 10 Boilly-Marer Y. and B. Lussalle. Electrophysiological responses of the central nervous system in the presence of homospecific and heterospecific sex pheromones in nereids (Annelides Polychaeta). *J. Exp. Zool.*, 1980, 213, 33-39
- 11 Boilly-Marer Y. and M. F. Lhomme. Sex pheromones in the marine annelid *Platynereis dumerilii* Aud. and M. Edw. *Advances in Invertebrate Reproduction IV*, Elsevier, Amsterdam, 1980, 494
- 12 Zeeck E., J. Hardege, H. Bartels-Hardege, G. Wesselmann. Sex pheromones in a marine polychaete: determination of the chemical structure. *J. Exp. Zool.*, 1985, 248, 285-292
- 13 Goerke H. *Nereis virens* (Polychaeta) in marine pollution research: culture methods and administration of a polychlorinated biphenyl. *Veroff Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 1979, 17, 151-158
- 14 Müller D. G., G. Gassmann, F. J. Marner, W. Boland and L. Jaenicke. The sperm attractant of the marine brown alga *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *Science*, 1982, 218, 1118-1120
- 15 Schaefer P. J. Chemical communication of marine invertebrates. *BioScience*, 1977, 27, 564-568
- 16 McGurk D. J., J. Frust, E. Eisenbraun, K. Vick, W. A. Drew and J. Young. Volatile compounds: identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants. *J. Insect. Physiol.*, 1966, 12, 1435-1441
- 17 Goerke H. Temperature-dependence of swarming in North Sea Nereidae. *Polychaete Reproduction*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1984, 39-43