

DOI: 10.13376/j.cbls/2019073

文章编号: 1004-0374(2019)06-0609-11

章鱼胺对昆虫性信息素感受、生殖行为和精卵排放的调控

熊佳新¹, 姜宏健¹, 嵇保中^{1*}, 刘曙雯², 王 怡¹

(1 南京林业大学林学院, 南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; 2 南京中山陵园管理局, 南京 210014)

摘要: 章鱼胺在昆虫生殖活动中发挥重要的调控作用。章鱼胺可以降低昆虫对性信息素感受的反应阈值, 提高感受的敏感性。章鱼胺与输卵管上皮细胞受体 OAMB 和 Oct β 2R 结合, 激活 Ca²⁺/钙调蛋白依赖性蛋白激酶 II 和蛋白激酶 A, 可促进肌肉松弛和输卵管管腔液体分泌。章鱼胺还能促进受精囊和卵巢围鞘的收缩。通过雌性生殖系统不同部位收缩与松弛的偶联, 实现精卵排放和受精。此外, 章鱼胺也可调控昆虫的求偶、抚育等生殖行为, 可通过抑制腺苷酸环化酶的活性调节性信息素的合成和交配后效应。章鱼胺调控昆虫性信息素感受、生殖行为和精卵排放的研究虽然取得了显著进展, 但相关机理和信号转导途径等仍需进一步探索。章鱼胺对昆虫生殖调控方面的研究将为查明昆虫生殖机制和杀虫剂开发提供重要理论参考。

关键词: 章鱼胺; 昆虫生殖调控; 性信息素感受; 生殖行为; 精卵排放

中图分类号: TQ46; Q964 文献标志码: A

Modulatory effects of octopamine on the sexual pheromone perception, reproductive behaviors and liberation of sperms and eggs in insects

XIONG Jia-Xin¹, JIANG Hong-Jian¹, JI Bao-Zhong^{1*}, LIU Shu-Wen², WANG Yi¹

(1 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2 The Administration Bureau of Dr. Sun Yat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: Octopamine (OA) plays a crucial role in the regulation of reproductive activities in insects. It can decrease the response thresholds and enhance the sensibility of olfactory to sex pheromones. By binding to OAMB and Oct β 2R receptors on the oviduct epithelium, OA activates Ca²⁺/calmodulin-sensitive kinase II and protein kinase A, and triggers muscle relaxation and fluid secretion to the oviduct lumen. Meanwhile, it can stimulate spermathecae and ovarian sheath contractions. The contraction-relaxation coupling of different parts in female reproductive system makes it possible to ovulate, release sperms and fertilize eggs. Additionally, OA is also involved in courtship, parenting and other reproductive behaviors. For example, OA modulates the synthesis of sex pheromone and the post-mating responses by inhibiting adenylate cyclase activity. Although significant progress has been made in the above-mentioned studies, the mechanisms and signal transduction pathways are still need to be further explored. The studies mentioned above provide important references for researches on the reproductive mechanism and insecticide development in insects.

Key words: octopamine; regulation of insect reproduction; sex pheromone perception; reproductive behaviors; liberation of sperms and eggs

收稿日期: 2019-03-14; 修回日期: 2019-04-08

基金项目: 南京林业大学南方现代林业协同创新中心资助项目、高等学校博士学科点专项科研项目(2012320411-0001); 江苏省自然科学基金项目(BK2012816); 南京市建委、中山陵园管理局资助课题(201409); 江苏省农业科技自主创新项目[CX (16)1005]

*通信作者: E-mail: jbz9885@njfu.edu.cn

章鱼胺 (octopamine, OA, Oct) 又称奥克巴胺、真蛸胺、羟苯乙醇胺、酚乙醇胺。根据羟基在苯环上的位置, OA 有对、间、邻 3 种异构体, 分别称为对-章鱼胺 (para-octopamine, p-OA)、间-章鱼胺 (meta-octopamine, m-OA) 和邻-章鱼胺 (ortho-octopamine, o-OA), 每种异构体又以 D (-)、L (+) 对映体形式存在, 不同异构体和对映体在细胞信号转导过程中的活性存在差异 (图 1)^[1]。

虽然用 L-多巴注射处理东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 后在其脑和咽下神经节中检测到 p-OA 和 m-OA^[2], 但一般认为无脊椎动物体内的 OA 为 p-OA, 即 1-(4-羟基苯基)-2-氨基乙醇, 而在哺乳动物体内 3 种异构体均存在。脊椎动物神经系统的 OA 仅为痕迹量, 属于类交感神经胺, 可代替去甲肾上腺素、多巴胺 (dopamine, DA)、5-羟色胺 (5-hydroxytryptamine, 5-HT) 贮存在囊泡内, 与其他儿茶酚胺共同释放, 其生理效应和受体尚不明确, 因此, 脊椎动物体内的 OA 也被称为“假神经递质”^[1,3]。无脊椎动物体内的 OA 作为神经递质、神经调质或神经激素, 调控多种行为和生理过程。作为神经激素, OA 也被称为昆虫胁迫激素 (insect stress hormone), 与哺乳动物的下丘脑-垂体-肾上腺系统相当, 昆虫通过 OA- 激脂激素 (adipokinetic hormone) 对环境胁迫作出应答, 提高血淋巴内 OA 含量以满足机体对脂肪、糖等能量物质动用和增强免疫等方面的需求^[4]。作为神经递质, OA 调节昆虫内分泌器官活动和发光器官的发光。作为神经调质, OA 调节脂肪体、输卵管、心脏、感觉器官等的肌肉活动, 以及运动、梳理、求偶、舞蹈、螫刺、同巢个体识别、个体劳动分化、食物选择、学习和记忆等昆虫行为^[1,5]。对 OA 的研究不仅对探索昆虫生命活动规律具有重要意义, 同时由于高等动物和昆虫等节肢动物体内 OA 含量和功能的差异, OA 代谢途径及其受体在杀虫剂开发方面的潜力一直备

受关注^[5-6]。此前, 潘灿平等^[3,6]曾综述昆虫体内 OA 的分布、功能、作用机理及其受体等方面的研究进展, 吴顺凡等^[5]综述了昆虫体内 OA 和酪胺 (tyramine, TA) 的研究进展, 2018 年, 申王尚等^[7]评述了生物胺对昆虫生殖的影响。本文评述 OA 调控昆虫性信息素感受、生殖行为和精卵排放等方面的研究进展。

1 OA对昆虫性信息素感受的调控

1.1 调控现象

受 OA 促进蜜蜂 *Apis mellifera*^[8] 和伏蝇 *Phormia regina*^[9] 取食行为的启发, Linn 和 Roelofs^[10] 在研究亚致死剂量神经活性化合物对梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 性信息素反应阈值影响时, 选择 OA 作为一种供试药剂。他们通过点滴处理、风洞仪检测, 比较了 OA 等神经活性化合物对梨小食心虫雄蛾性信息素反应阈值的影响, 发现 OA 处理不仅可以增加性信息素源定向飞行的雄蛾数量, 还导致雄蛾起飞行为的显著改变。处理的雄蛾不再出现典型的振翅/步行激活反应, 而是从静止状态直接起飞。提高处理浓度可以增加定向飞行雄蛾的数量, 延长雄蛾对性信息素源反应的时间。此外, OA 的效果可被拮抗剂育亨宾 (yohimbine) 和赛庚啉 (cyproheptadine) 逆转^[10]。这一发现引起了他们的注意, 在对粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 雄蛾的研究中发现 OA 可诱导对嗅觉信号的超敏感, 导致启动反应峰的性信息素剂量显著降低, 改进雄蛾对性信息素源的定向反应, 但不影响雄蛾对性信息素反应的昼夜节律^[11]。国内的相关研究也发现以 2 $\mu\text{g}/\text{mL}$ OA 用量进行食料添加, 能极显著提高暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* 雄虫对性信息素的定位能力, 对性信息素的选择系数显著高于对照组, 而 OA 受体拮抗剂米安色林 (mianserin) 则减弱了这种作用^[12]。家蚕 *Bombyx mori* 雄蛾触角长毛状感器含有两种受

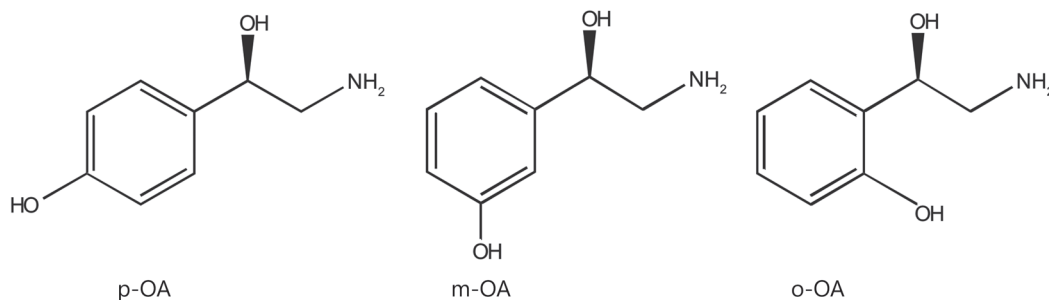


图1 OA的三种异构体^[1]

体神经元, 分别感受雌蛾释放的性信息素组分蚕蛾醇和蚕蛾醛。雌蛾触角相应的受体神经元则分别感受苯甲酸和 2,6-二甲基-5-庚烯-2-醇。注射 OA 处理可显著增加雄蛾蚕蛾醇和蚕蛾醛诱导的受体电位和神经脉冲反应振幅, 但雌蛾对苯甲酸和 2,6-二甲基-5-庚烯-2-醇不受影响^[13]。OA 对昆虫性信息素感受能力的促进与光周期信号有关。对舞毒蛾 *Lymantria dispar* 雄蛾头部进行 OA 注射, 可显著增强雄蛾对性信息素的敏感性, 在暗期开始前注射处理效果最明显^[14]。OA 对粉纹夜蛾雄蛾感受性信息素能力的增强也是由暗期信号触发的, 光周期暗期的开始阶段属于关键期, 在此期间启动多种生理过程, 进而影响雄蛾多种暗期行为的反应阈值, 包括雄蛾对性信息素敏感性的提高^[15]。类似的促进效果还见于多音天蚕 *Antheraea polyphemus*^[16] 和甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae*^[17]; 但上述 OA 的作用似乎只对性信息素有效, 对一般气味分子无效。美洲大蠊 *Periplaneta americana* 的性信息素感器既可以感受性信息素, 还可以感受一般气味分子(桉油醇), 但外源 OA 仅提高美洲大蠊对两种性信息素组分的反应, 对桉油醇的反应没有影响^[18-20]。表明上述 OA 的作用似乎只对性信息素有效, 对一般气味分子无效。

激素和生物胺对昆虫嗅觉反应和行为的调节, 也称为神经元可塑性 (neuronal plasticity) 和嗅觉指导行为的可塑性 (plasticity of olfactory-guided behavior)。保幼激素、蜕皮激素、OA、DA 等均参与昆虫神经元可塑性调节^[21-22]。OA 可调节昆虫触角的敏感性^[23], 酪胺- β -羟化酶 (tyramine- β -hydroxylase, T β h) 基因突变体果蝇缺乏 OA, 表现出触角敏感性降低及雌性不育^[24]。OA 可能是以神经激素的方式促进昆虫对性信息素的感受效果。OA 释放进入触角淋巴可能改变了触角的功能模式, 调节触角对特定信息素组分和环境气味成分的敏感性, 以适应昆虫特定的生理和行为需求^[20]。美洲大蠊触角基部有辅助搏动器官, 称为触角搏动器 (antennal pulsatile organ) 或触角心脏 (antennal heart), 左右触角的辅搏器之间有肌肉联系, 通过肌肉的张弛控制两侧搏动器内血淋巴的进出。辅搏器壁上有许多神经分泌末梢, 是 OA 的释放位点。通过放射酶学和高效液相色谱检测, 发现辅搏器血淋巴液中存在高含量的 OA, 推测触角辅搏器血淋巴液中的 OA 被泵进触角后, 作用于感觉神经元受体而发挥调节效果, 美洲大蠊触角神经元数量存在显著的性二型现象, 雄

虫约为雌虫的 2 倍^[25-26], 从而为上述推断提供了支持。OA 对蜜蜂感受能力的促进包括嗅觉和味觉感受, 并通过与 5-HT 相互拮抗进行调节。OA 可以加强触角、喙对嗅觉和味觉的反应, 以及触角反应的方向特异性和脑对学习信号的贮存和检索能力, 5-HT 则具有抑制效果^[27]。通过伸喙反应检测表明, OA 和 TA 能显著降低蜜蜂嗅觉味觉效应阈, 而 DA 则具有相反的效果^[28-29]。OA 对嗅觉、味觉感受的调节还影响工蜂的劳动分化。蜂巢内的幼虫信息素 (brood pheromone) 是采集工蜂分化的活化因子, 蜂巢内原有较老采集蜂的存在则是新采集蜂分化的抑制因子。OA 处理可以增强工蜂对幼虫信息素的反应, 降低对蜂巢内抑制因子的反应, 从而调节工蜂的行为发育^[30-31]。OA 对昆虫性信息素感受不仅具有促进作用, 也有报道认为其可以降低昆虫对性信息素的敏感性。白蜡丽细蛾 *Caloptilia fraxinella* 成虫夏季羽化后, 需要经历约 9 个月的生殖滞育, 到来年春季滞育结束, 开始生殖活动。雄蛾对雌蛾性信息素的反应是可塑的, 繁殖期最敏锐。在秋季用 OA 处理并不能增强雄蛾对性信息素的反应, 在有些试验中, 还降低了雄蛾对性信息素的反应。OA 的作用可能是降低雄蛾对信息素反应的敏感性, 以维持生殖滞育^[32]。

1.2 可能的调控机制

昆虫嗅觉感器由嗅觉受体神经元 (olfactory receptor neurons, ORNs) 和 3 种辅助细胞 (accessory cells), 即鞘原细胞、毛原细胞和膜原细胞组成。OA 对性信息素感受的调节过程是作用于嗅觉受体神经元, 还是作用于辅助细胞, 不同作者的研究结果存在差异。烟草天蛾 *Manduca sexta* 雄蛾触角性信息素毛状感器静息电位由感器辅助细胞 V-ATP 酶 (vacuolar-type ATPases) 产生, OA 可以降低静息电位的振幅, 减弱感器的电阻, 并呈现剂量效应, 5-HT 可以改变静息电位的峰形, 但不改变感器的电阻。由此认为, OA、5-HT 均作用于感器的辅助细胞, 但在调节静息电位时具有不同的靶标^[33]。而 2009 年, Flecke 和 Stengl^[34], 以及 2010 年, Stengl^[35] 研究发现, OA 还可影响雄性烟草天蛾感器上 ORNs, 并且这种影响与光周期信号有关。在光照期间, OA 可增加性信息素感器 ORNs 细胞膜的初始动作电位频率; 而在暗期, 可能因为雌虫在夜间阶段性释放性信息素吸引雄虫, 此时雄虫触角对信息素的敏感性达到最大, 其内源 OA 的含量高, 外源 OA 的注射处理没有作用。OA 处理可提高美洲大蠊触

角嗅觉传感器放电速率,以及对性信息素和背景活性刺激反应的脉冲频率。触角离体灌注实验表明 OA 可直接影响性信息素传感器的脉冲放电活性,作用的可能机制是受体细胞膜的去极化^[19]。由于 OA 影响传感器对性信息素的感受,而不影响同一传感器对桉油醇的感受,认为这种差异可能是由 ORNs 膜上不同的受体造成的^[20]。用 OA 对甘蓝夜蛾触角基部进行注射处理,可以提高传感器细胞对性信息素组分的反应。在没有性信息素存在时,OA 处理也可增加感觉细胞的背景放电活性,并呈现浓度和时间效应。OA 激动剂可乐宁 (clonidine) 对嗅觉神经元背景放电活性的促进作用比 OA 更强,而 OA 拮抗剂冬眠硫磷 (chlorpromazine) 则能阻断上述效应。因此,认为 OA 对性信息素感受的促进可能是对 ORNs 的直接作用,也可能是对神经元周围辅助细胞的作用^[17]。甘蓝夜蛾雄蛾触角毛状嗅觉传感器分为长毛和短毛类,分别感受性信息素不同组分以及其他气味物质,雌蛾触角的毛状嗅觉传感器主要感受植物气味。克隆获得的 OA 受体基因属于章鱼胺/酪胺受体,该基因在脑、雌雄蛾的触角和喙均有表达,雌蛾触角内的表达较雄蛾的弱。原位杂交检测表明:该基因在雄蛾触角不同类型毛状传感器以及雌蛾触角毛状传感器中均有表达,说明性信息素和一般气味物质的嗅觉传感器都是 OA 的作用靶标,这与 Pophof^[13] 对家蚕的研究结果不同^[36-37]。甘蓝夜蛾触角还存在承担机械/接触化学感受的刺形感器 (sensilla chaetica),但该类感器中没有 OA 受体基因表达,说明 OA 对触角嗅觉传感器的作用具有专一性。此外,在高倍放大时可见 OA 受体基因在嗅觉神经元细胞体、树突、轴突均有表达,说明 OA 是直接调节嗅觉神经元的敏感性,而不是作用于神经元辅助细胞^[36-37]。这与 Dolzer 等^[33] 对烟草天蛾的研究结果不同。

从烟草天蛾触角克隆的 OA 受体序列与其他昆虫 α -肾上腺素样 OA 受体序列 (OctaR) 高度相似,应用受体激动剂处理可以诱导细胞内环磷酸腺苷 (adenosine 3',5'-cyclic monophosphate, cAMP) 和 Ca^{2+} 水平的提高,其机制可能是通过 ORNs 细胞膜上嗅觉受体共表达受体 (odorant receptor co-receptor, Orco) 的代谢活化,最终导致 ORNs 敏感性改变^[20]。可能涉及以下两种信号转导途径:(1) 激活膜上的 G_s 蛋白可活化膜上的腺苷酸环化酶 (adenylate cyclase, AC) 催化 ATP 形成 cAMP, cAMP 与 Orco 上的配体结合区域结合打开 Orco 阳离子通道,使胞外 Ca^{2+} 流入胞内;(2) 激活 G_q 蛋白可活化膜上的磷脂

酶 C β (phospholipase C β , PLC β), 将膜上的 4,5-二磷酸磷脂酰肌醇 (phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate, PIP₂) 分解成三磷酸肌醇 (inositol triphosphate, IP₃) 和二酰基甘油 (diacylglycerol, DAG), IP₃ 激活质膜上选择性和非选择性 Ca^{2+} 通道及胞内内质网的 Ca^{2+} 通道,使细胞内外钙库内的 Ca^{2+} 大量涌入细胞质内,活化质膜的蛋白激酶 C (protein kinase C, PKC), PKC 激活阳离子通道,并使 Orco 发生磷酸化从而增加电导,改变自发和背景放电活性,从而改变嗅觉敏感性^[38-40]。OA 激活的信号转导系统涉及的第二信使物质包括 Ca^{2+} 、cAMP、IP₃、DAG 等。OA 对烟草天蛾嗅觉感受神经元的调节作用有可能涉及 G_s 蛋白、cAMP、蛋白激酶 A (protein kinase A, PKA) 信号转导途径,也可能涉及 G_q 蛋白、磷脂酶 C、IP₃、 Ca^{2+} 信号途径^[5,41-43]。采用酶联免疫吸附测定烟草天蛾触角内 OA 和第二信使物质的含量,OA 处理可以提高触角内 cAMP 和 IP₃ 的含量。此外,触角内 OA 浓度峰值与 cAMP 浓度峰值以及蛾类活动活跃期一致。雄蛾飞行活跃期 IP₃ 含量最高,蛾类取食活跃期 IP₃ 含量最低^[44]。此外,OA 还可促进柄节与梗节之间的肌肉收缩,加快触角的运动,从而调节触角的敏感性^[20,45]。

2 OA对昆虫生殖行为的调控

2.1 求偶与抚育行为的调控

OA 可以增强昆虫的攻击性,这种攻击性与资源保护、配偶竞争有关^[46-49]。OA 还能增强蜜蜂雄蜂生殖飞行的能力。蜜蜂雄蜂羽化后依赖工蜂喂食,约 8 日龄达到性成熟,进行婚飞并与蜂王交配。羽化后至性成熟期间,雄蜂脑内 OA 的前体酪胺呈日龄依赖性下降,而 OA 的含量逐步增加,在中-后胸神经节内 OA 含量也呈日龄依赖性增加。对 7-8 日龄雄蜂进行 OA 注射处理可以加强雄蜂飞行启动和持续飞行能力,缩短开始飞行前的时间,增加翅振的时间^[50]。用纳升注射器将 OA 注射入雌性家蟋蟀 *Acheta domesticus* 的前胸神经节中,5~10 d 后,对雄性的求偶发声反应明显下降^[51]。果蝇 (*Drosophila* sp.) 雄蝇在向已交配雌蝇求偶遭拒后,即使遇到乐于接受求偶的未交配雌蝇,雄蝇的求偶行为也会受到抑制,称为求偶条件化 (courtship conditioning) 或求偶学习 (courtship learning),即从求偶挫折中学会少求偶甚至不求偶。这种求偶条件化受 OA 调节, *Tb1h* 突变体雄蝇没有合成 OA 的能力,求偶学习能力受到损害,遭受求偶挫折后仍然继续求偶。中枢

神经系统转 *Tbh* 基因表达可以挽救上述求偶学习能力损害的突变体表型, 而章鱼胺能神经元的钝化可以模拟 *Tbh* 突变体的表型。章鱼胺能神经元的瞬时激活不仅能减少雄蝇对未交配雌蝇的求偶, 而且能产生求偶条件化。删除脑蘑菇体中 OA 受体 OAMB (octopamine receptor in mushroom bodies) 的编码基因则可干扰求偶条件化, 使表达 OAMB 的神经元钝化也能消除求偶条件化。这些结果表明, OA 是通过脑蘑菇体中表达 OAMB 受体的特定神经元调节雄蝇的求偶行为^[52]。埋葬甲 *Nicrophorus vespilloides* 是一种亚社会性昆虫, 生殖期间雌虫经历发现并保护子代个体食物资源、与雄虫结伴抚育子代等角色转变, 在此期间伴随着守护资源时的攻击性和结伴抚幼期间的宽容性行为改变。这些角色和行为转化均与 OA 调节有关, OA 对不同生殖行为的调节是在不同生殖背景条件下通过不同受体介导而实现的。交配雌虫 OA 受体基因 *Octβ1R* 和 *Octβ2R* 表达量较高, *Octβ3R* 的表达受食物资源是否存在的影响, 形成互助群体时表达量较低。在食物资源和配偶雄虫存在的条件下, 已交配雌虫脑内 *OctaR* 和 *TYRRI* 表达相对较低^[53]。然而, 在埋葬甲 *Nicrophorus orbicollis* 中, 结伴抚育的雌雄个体与未抚育个体相比, 其脑内 OA 水平没有明显变化^[54]。

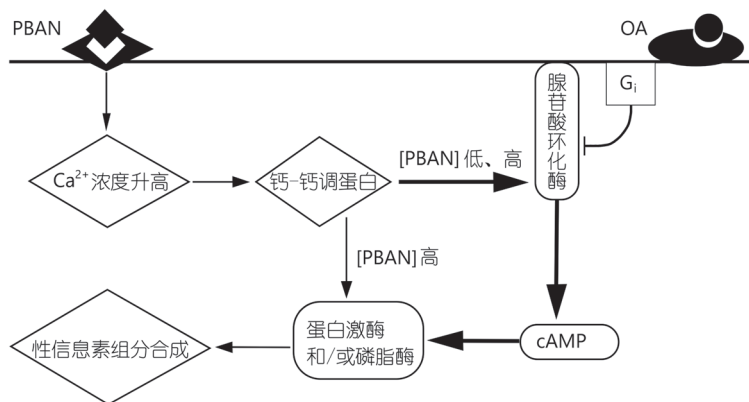
2.2 交配后行为的调控

交配会引起雌虫生理和行为上的改变, 如提高雌虫产卵量、降低再交配吸引力等, 这些“交配后效应”是由起源于雄虫, 通过交配传输给雌虫的“交配因子”(mating factor)引起的^[55-56]。OA 可以调节雌虫的交配后行为。用 OA 注射处理可以降低绿豆象 *Callosobruchus chinensis* 雌虫的交配接受度^[57], 增加盲蝽 *Trigonotylus caelestialium* 雌虫的产卵量, 并呈剂量依赖性和可重复性效果^[58]。豆荚草盲蝽 *Lygus hesperus* 雌虫有持续数日的交配后效应期, 交配可使雌虫头部 OA 含量下降, 进而促进产卵。用 OA 注射处理并不影响未交配雌虫的性接受度, 但处理后 24 h 雌虫的产卵量下降^[59]。果蝇 (*Drosophila* spp.) 精液中含有类激素原蛋白 (ovulin), 在交配过程中 ovulin 随精液转移到雌虫生殖道内, 一部分 ovulin 留在雌虫生殖道内, 在此处被剪切、修饰过的 ovulin 开始在卵巢基部积累, 作用于卵巢肌肉系统, 刺激卵巢释放成熟卵; 另一部分 ovulin 通过生殖腔后壁进入血淋巴, 到达神经系统或内分泌系统内的靶标刺激产卵^[60]。ovulin 对果蝇排卵的促进作用是通过雌虫 OA 信号介导的。增加 OA 神经元兴

奋性可以补偿交配期间 ovulin 获得的不足。交配后 ovulin 诱导的输卵管肌肉松弛可以通过活化 OA 神经元实现, 并出现了正常的 OA 代谢产物^[61]。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 酪胺-β-羟化酶突变体 (*Tbh^{nm18}*) 体内缺乏 OA, 交配后的突变体雌虫性接受度提高, 交配后反应被打断。用 OA 进行饲料添加可挽救上述突变体表型, 诱导出交配间隔期增加、产卵器伸出、雄虫求偶和交配百分率下降等交配后反应, 并使未交配雌虫产卵。双性基因 (doublesex, *dsx*) 是建立性特异性神经回路控制雌性行为的关键基因, 雌蝇交配后反应中的 OA 信号通路与 *dsx* 神经元件有关, 腹神经节中存在一群 OA/*dsx*⁺ 神经细胞, 交配导致 OA/*dsx*⁺ 神经元信号增强, 进而调节交配后行为^[62]。

2.3 对性信息素合成的调控

除了“交配因子”的作用, 有些昆虫的“交配后效应”还涉及 OA 对性信息素合成的调控。OA 可以促进烟芽夜蛾 *Helicoverpa virescens* 和美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 性信息素的合成^[63]。美洲棉铃虫未交配雌蛾在光期一般不产生信息素, 但 OA 注射处理 2 日龄光期雌虫可诱导信息素产生, 对高日龄开始飞行和产卵的雌虫则无效。对暗期的 2 日龄烟芽夜蛾雌蛾离体腹部 OA 处理也可以促进性信息素的合成, 对光期腹部则无效^[64]。在对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 性信息素腺体进行离体培养研究中, 人们发现章鱼胺能抑制性信息素合成激活肽 (pheromone biosynthesis activating neuropeptide, PBAN) 对信息素合成的促进作用, OA 拮抗剂酚妥拉明 (phentolamine) 和育亨宾可以逆转这种抑制作用^[65]。PBAN 与膜受体作用使细胞内 Ca^{2+} 水平升高, 激活钙调蛋白, 对 *H. armigera* 性信息素生物合成的促进有 2 种途径: (1) 钙调蛋白作用于蛋白激酶和 (或) 磷脂酶, 进而增加脂肪酸合成酶系中乙酰辅酶 A 羧化酶的活性, 促进性信息素合成。该途径只在高 PBAN 浓度时进行。(2) 钙调蛋白作用于 AC, 产生 cAMP, cAMP 激活蛋白激酶或磷脂酶, 进而促进性信息素的合成。该途径在高、低 PBAN 浓度时均可运行。初羽化雌蛾体内 PBAN 含量较低, OA 能够抑制性信息素的生物合成, 即 OA 与性信息素细胞膜受体作用, 激活与 AC 负偶联的 G_i 蛋白, 抑制胞内 AC 的活性, 对第 2 种途径产生抑制。随着成虫发育, PBAN 浓度增加可以克服 OA 的抑制效果, 主要通过第 1 种途径促进性信息素合成 (图 2)^[66-67]。



细箭头：途径1，粗箭头：途径2；PBAN：性信息素合成激活肽；G_i：与腺苷酸环化酶负偶联的G蛋白；cAMP：环磷酸腺苷；OA：章鱼胺。

图2 PBAN和OA调控性信息素合成的可能途径(参考Rafaeli等^[66]和穆兰芳等^[67]修改)

3 OA对昆虫受精囊、输卵管肌肉运动的调控

3.1 调控现象

OA对昆虫生殖系统的调节是对内脏肌运动调节的一部分^[68]，OA对昆虫肌肉活动的调节作用是由Hoyle等于1975年证实的，他们发现沙漠蝗*Schistocerca gregaria*和东方小翅大蚱*Romalea microptera*背部不成对中间神经元(dorsal unpaired median neurons, DUM)可抑制后胸跗节伸肌收缩的节律，这种现象可被低浓度OA、高浓度的DA或去甲肾上腺素模拟，用氘标记的酪氨酸检测这些生物胺合成情况，在神经元细胞体和轴突中均发现有OA合成，但没有发现DA或去甲肾上腺素，说明DUM是章鱼胺能的^[69-70]。之后，1978年，Evans和O'Shea^[71]，以及1985年，Orchard和Lange^[72]分别在对沙漠蝗和东亚飞蝗的研究中获得了类似的结果。OA对昆虫受精作用的调节则是1997年，Evans等^[73]在对伏蝇*P. regina*的研究中发现的。取食含蛋白质饲料是伏蝇雌成虫交配受精的前提，此类雌虫称为性接受性雌虫。如果只取食含糖饲料，雌虫不会交配受精，称为性不接受(sexually unreceptive)雌虫。用OA和OA激动剂可乐宁、萘甲唑林(naphazoline)注射处理性不接受雌虫，与雄蝇合笼后解剖检查受精囊内精子情况，发现OA及其激动剂可以促进性不接受雌虫的受精^[73]。东亚飞蝗受精囊端部为受精囊体，其后依次为受精囊管弯管区和直管区，直管基部开口于中输卵管。控制受精囊肌肉活动的神经活性物质，包括FMRF酰胺关联肽(FMRFamide-related peptides, FaRPs)、直肠肽(proctolin)、甲壳动物心脏活性肽(crustacean cardioactive peptide, CCAP)、

5-HT、OA、DA等，FaRPs对肌肉收缩起抑制作用，直肠肽、CCAP、5-HT、OA、DA则起促进作用。支配受精囊肌肉收缩的章鱼胺能神经元来自第8腹节神经节，用OA处理可增加受精囊收缩频率和幅度，OA拮抗剂酚妥拉明可消除OA的促进作用^[74-75]。在不同昆虫中，生物胺对精子贮存和释放的调节存在一定差异。黑腹果蝇雌虫的精子贮存器官包括一个纳精囊(seminal receptacle)和一对受精囊(spermathecae)，雌蝇体内OA和TA的缺乏对交配后精液的运输贮存没有影响，但贮存精子的释放需要OA和TA的协同作用。缺乏OA只会抑制纳精囊内精子的释放，缺乏TA和OA则抑制纳精囊和受精囊内精子的释放^[76-77]。OA对受精囊收缩的促进作用可能是通过octβR介导的。OA可以增加东亚飞蝗受精囊组织细胞内cAMP含量，以囊体部位增加最多，其次为受精囊管弯管和直管部位^[74]。黑腹果蝇雌蝇生殖道内octβ2R广泛表达，在输卵管和受精囊组织表达量最高。缺乏octβ2R表达的雌蝇不能正常排卵和受精^[78]。

与增加受精囊肌肉收缩的作用不同，OA对蝗虫输卵管肌肉收缩表现为抑制作用^[75]。这种对输卵管肌肉自发性收缩的抑制在厩螫蝇*Stomoxys calcitrans*^[79]、东亚飞蝗^[80]、吸血蝽*Rhodnius prolixus*^[81]、黄粉虫*Tenebrio molitor*^[68]等昆虫中都已经得到证实。OA对昆虫排卵过程调节机制的研究也是围绕受体及细胞内信号通路开展的。根据新的分类方法，OA受体分为OctαR、OctβR和TyrR三类，OctαR再分为Octα₁-R和Octα₂-R两个亚类，OctβR有Octβ1R、Octβ2R、Octβ3R和Octβ4R四个亚类，TyrR有TA1、TA2和TA3三个亚类，在昆虫生殖系统中已

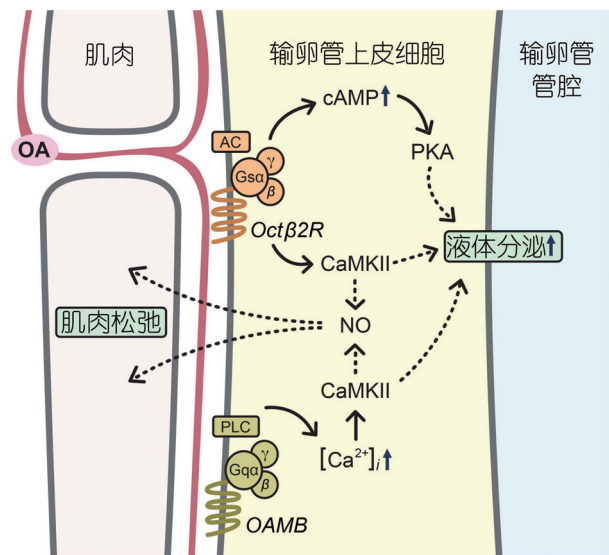
经发现 Octa₁-R、Octβ2R 和 TA1 三类受体^[82-86]。研究较早、发现较多的为章鱼胺 β- 肾上腺素样受体 (OctβR; OA-2)。早期研究发现, OA 可以提高东亚飞蝗侧输卵管组织内 cAMP 含量, 并呈剂量依赖性方式, 磷酸二酯酶抑制剂 3- 异丁基-1- 甲基黄嘌呤 (3-isobutyl- 1-methylxanthine, IBMX) 可增强 OA 的效果^[87]。药理学研究表明, 许多胺能拮抗剂能阻断 OA 诱导的 cAMP 水平的提高, 如酚妥拉明、芦竹碱 (gramine)、灭吐灵 (metoclopramide)、米安色林等, 因而推测东亚飞蝗侧输卵管组织内的 OA 受体属于 OA-2 受体, 即目前所认为的 OctβR 受体^[88]。Octβ2R 对黑腹果蝇和褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 雌虫排卵和受精具有关键作用^[78,89-90]。与排卵有关的另一类 OA 受体为 OAMB, OAMB 在脑蘑菇体、胸腹神经节、雌虫生殖系统、卵巢内成熟卵中均有表达, 但因在脑蘑菇体中的高表达而得名。OA 与 OAMB 结合可导致细胞内 cAMP 和 Ca²⁺ 水平的升高, *oamb* 突变体雌虫活力正常, 没有明显的解剖缺陷, 能正常求偶和交配, 但不能排卵, 使许多成熟卵滞留在卵巢内^[91]。Li 等^[78]认为, OAMB 类似哺乳动物的 OctaR。此外, 还从东亚飞蝗克隆获得一种可能的 OA/TA 受体。受体 cDNA 长约 3.1 kb, 编码 484 氨基酸残基, 其序列与已知的 G 蛋白偶联受体的氨基酸序列, 尤其是与 OA/TA 受体序列类似, RT-PCR 和 RNA 印迹表明, 该受体 mRNA 在输卵管、脑、腹神经索和中肠组织中表达^[92]。

3.2 调控机制假说

昆虫的排卵和卵受精是一个复杂的生理过程, 许多激素在不同时刻参与过程的控制。经典的保幼激素和蜕皮激素是在较长的时间维度上控制生殖系统的发育, 排卵和受精等即时性活动则由交配因子、直肠肽、胺能和谷氨酸神经元释放的神经调质等进行控制^[78,93-94]。果蝇精液中含有 ovulin, 经交配进入雌虫生殖道, 形成促进排卵的初始信号。ovulin 可以增加支配输卵管上皮细胞的 OA 神经元兴奋性, 增加输卵管上的神经突触位点和 OA 信号^[60-61]。输卵管上皮细胞膜上存在 OAMB 和 Octβ2R 两种 OA 受体, OAMB 有 OAMB-AS 和 OAMB-K3 两个转录本亚型, 两个亚型在离体条件下可提高细胞内钙离子浓度或提高细胞内钙离子和 cAMP 浓度的能力, 但都能通过细胞内 Ca²⁺ 信号调控排卵^[95]。ovulin 活化章鱼胺能神经元释放的 OA 与 OAMB 结合后, 通过调节 G_s 蛋白激活 AC 的活性, 诱导 ATP 产生 cAMP, 并激活 G_q 蛋白偶联的 PLC 活性, 进

而将一种膜结合底物——PIP₂ 水解为 IP₃ 和 DAG。IP₃ 通过结合内质网膜上的特异性受体, 将门控 Ca²⁺ 通道打开, 从而使 Ca²⁺ 从细胞器内释放到细胞质中, 提高细胞质内的 Ca²⁺ 水平。进而活化 Ca²⁺/钙调蛋白依赖性蛋白激酶 II (Ca²⁺/calmodulin-sensitive kinase II, CaMKII), 被活化的 CaMKII 可能作用于—氧化氮合酶 (NOS), 合成并释放出一氧化氮 (NO) 进入输卵管上皮细胞外侧的肌肉系统, 导致肌肉松弛。同时, CaMKII 还可能促进输卵管上皮细胞分泌粘性液体进入输卵管管腔, 形成适合卵滑行的管腔环境。OA 与输卵管上皮细胞膜的 Octβ2R 结合后, 可以启动两条信号通路: 一条是通过调节 G_s 蛋白激活 AC 的活性, 诱导 ATP 产生 cAMP, cAMP 通过激发 PKA 的活性, 促进输卵管上皮细胞分泌黏液进入输卵管管腔; 另一条则通过活化 CaMKII 活性, 形成 NO 并促进上皮细胞分泌黏液 (图 3)^[42,78,82,89,95]。

卵的排放过程涉及卵巢与输卵管的协调, 果蝇卵巢外包被有肌肉围鞘, 围鞘有胺能神经支配, 释放的 OA 可以加强卵巢围鞘收缩, 而 OA 对输卵管的作用则为抑制收缩, 促进松弛。这种 OA 导致的加强卵巢围鞘收缩与促进输卵管松弛相偶联的情况, 称为 OA 作用的组织特异性模型, 可以促进卵



实线箭头表示该过程已经证实; 虚线箭头表示该过程尚待实验证实; OA: 章鱼胺能神经元; AC: 腺苷酸环化酶; G_s: 激活腺苷酸环化酶的G蛋白; Octβ2R: 章鱼胺β-肾上腺素受体; cAMP: 环磷酸腺苷; PKA: 蛋白激酶A; PLC: 磷脂酶C; CaMK II: Ca²⁺/钙调蛋白依赖性蛋白激酶 II; G_q: 磷脂酶C偶联G蛋白; OAMB: 脑蘑菇体内高表达的OA受体; NO: 一氧化氮; [Ca²⁺]_i: 细胞内钙离子

图3 昆虫排卵过程中输卵管松弛的工作模型^[89]

由卵巢管向输卵管的移动^[96]。OA 通常还与促进输卵管收缩的激素偶联, 以实现排卵后输卵管的复原。支配果蝇输卵管上皮神经元既是章鱼胺能的, 也是谷氨酸能的, OA 诱导输卵管松弛, 谷氨酸盐则促进输卵管收缩^[94]。东亚飞蝗 OA 诱导输卵管松弛, 收缩则由直肠肽诱导^[93]。吸血蝽输卵管松弛由 OA/TA 诱导, 收缩则由 FMRF 酰胺样肽 (FMRFamide-like peptides, FLPs) 诱导^[81,97]。

与上述不同, OA 对双斑蟋 *Gryllus bimaculatus* 的侧输卵管自发性收缩的频率和强度均有增强效果, 并呈现剂量效应。这种效应可以被 OA 拮抗剂依匹斯汀 (epinastine) 抑制。cAMP 类似物 8-Br-cAMP (8-bromo adenosine 3',5'-cyclic monophosphate sodium salt) 和 PKA 抑制剂 H89 (N-[2-(p-Bromocinnamylamino) ethyl]-5-isoquinolinesulfonamide·2HCl hydrate) 对 OA 诱导的收缩没有影响, 但可被磷酸肌醇特异性 PLC 抑制剂 U73122 (1-[6-[(17 β)-3-methoxyestra-1,3,5(10)-trien-17-yl]amino]hexyl]-1H-pyrrole-2,5-dione) 抑制, 收缩频率的增加可以通过鱼尼丁受体拮抗剂对细胞进行前处理而抑制, 收缩幅度的增加可以通过 2-氨基乙基联苯基硼酸酯 (2-aminoethoxydiphenyl borate, 2-APB) 对细胞进行前处理而抑制。表明 OA 促进侧输卵管收缩可能是通过磷酸肌醇特异性 PLC 信号途径介导, 从 IP₃ 受体释放的 Ca²⁺ 可能有助于自发性节律收缩幅度的调节, 而从鱼尼丁受体释放的 Ca²⁺ 可能有助于自发性节律收缩频率的调整^[98]。

4 结语

OA 对昆虫性信息素感受、生殖行为和精卵排放调控的研究不仅取得了显著的理论进展, 还展示出较为清晰的应用前景。植物精油是一类有待开发的植物源杀虫剂, 具有高度选择性, 不会对人畜造成危害, 安全无污染, 害虫不易产生抗药性等特点, 其作用靶标即为 OA 受体^[99-100]。OA 在哺乳动物和节肢动物体内的含量和功能存在显著差异, 对 OA 的研究有助于了解小分子神经化合物在昆虫中的功能, 发现更为理想的杀虫剂作用靶标和活性前体。这些工作无论对植物保护、细胞生物学、还是昆虫生理学等领域的研究, 都具有重要意义和应用前景^[5]。特异性植物源挥发物和 OA 受体结合, 降低性信息素接收神经元对性信息素的反应阈值, 增强性信息素接收神经元敏感性, 是特异性植物源挥发物对昆虫信息素具有增效作用的主要机理^[101]。进一步研究 OA 与昆虫性信息素之间的互作机制, 可

以为提高昆虫性信息素引诱剂的仿真程度, 开发新型高效昆虫引诱剂提供理论基础。

OA 对昆虫生殖的调控虽然取得了许多进展, 但在将问题引向深入的同时, 又产生了许多新的科学问题。虽然有些昆虫中证实 OA 可以促进昆虫对性信息素的感受^[10,15-17], 但也发现在有些昆虫中 OA 降低了昆虫对性信息素感受能力^[32]。这种“双向调节”的机理有待阐明。OA 对昆虫排卵的调控虽然取得了重要进展, 但细胞内信号转导中的许多步骤, 如 CaMKII \rightarrow NO, NO \rightarrow 肌肉松弛, CaMKII 和 PKA \rightarrow 分泌液体进入管腔等均有待实验证实。排卵受精是雌性生殖系统各部分高度协调的过程, 目前已经发现了 OA 作用的组织特异性模式, 如通过卵巢围鞘肌肉收缩的加强与输卵管松弛的偶合使排卵变得容易^[96]。而 OA 对卵巢围鞘、受精囊以及有些昆虫的输卵管^[98] 自发性节律收缩的促进作用, 其受体和信号转导机制目前还不太了解。

[参 考 文 献]

- [1] Farooqui T. Review of octopamine in insect nervous systems. *Open Access Insect Physiol*, 2012, 4: 1-17
- [2] David JC, Coulon JF, Lafon-Cazal M, et al. Can L-dopa be a precursor of m-octopamine in the cephalic ganglions of the locust *Locusta migratoria* L.? *Experientia*, 1981, 37: 804-5
- [3] 潘灿平, 李维喜, 张卢军, 等. 昆虫体内章鱼胺的分布、功能及其研究进展. *昆虫知识*, 2005, 42: 369-74
- [4] Novikova ES, Zhukovskaya MI. Octopamine, the insect stress hormone, alters grooming pattern in the cockroach *Periplaneta americana*. *J Evol Biochem Physiol*, 2015, 51: 160-2
- [5] 吴顺凡, 郭建洋, 黄佳, 等. 昆虫体内章鱼胺和酪胺的研究进展. *昆虫学报*, 2010, 53: 1157-66
- [6] 潘灿平, 陈馥衡. 章鱼胺的作用机理及其受体的研究进展. *农药学报*, 1999, 1: 1-7
- [7] 申王尚, 陈鹏, 陈萍. 生物胺对昆虫生殖影响的研究进展. *农业生物技术学报*, 2018, 26: 1979-88
- [8] Mercer AR, Menzel R. The effects of biogenic amines on conditioned and unconditioned responses to olfactory stimuli in the honeybee *Apis mellifera*. *J Comp Physiol*, 1982, 145: 363-68
- [9] Long TF, Murdock LL. Stimulation of blowfly feeding behavior by octopaminergic drugs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1983, 80: 4159-63
- [10] Linn CE, Roelofs WL. Sublethal effects of neuroactive compounds on pheromone response thresholds in male oriental fruit moths. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1984, 1: 331-44
- [11] Linn CE, Roelofs WL. Modulatory effects of octopamine and serotonin on male sensitivity and periodicity of response to sex pheromone in the cabbage looper moth,

- Trichoplusia ni*. Arch Insect Biochem Physiol, 1986, 3: 161-71
- [12] 刘丹丹. 暗黑绒金龟体内章鱼胺的时空分析及功能研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016
- [13] Pophof B. Octopamine enhances moth olfactory responses to pheromones, but not those to general odorants. J Comp Physiol A, 2002, 188: 659-62
- [14] Linn CE, Campbell MG, Roelofs WL. Photoperiod cues and the modulatory action of octopamine and 5-hydroxytryptamine on locomotor and pheromone response in male gypsy moths, *Lymantria dispar*. Arch Insect Biochem Physiol, 1992, 20: 265-84
- [15] Linn CE, Campbell MG, Poole KR, et al. Effects of photoperiod on the circadian timing of pheromone response in male *Trichoplusia ni*: relationship to the modulatory action of octopamine. J Insect Physiol, 1996, 42: 881-91
- [16] Pophof B. Octopamine modulates the sensitivity of silkmoth pheromone receptor neurons. J Comp Physiol A, 2000, 186: 307-13
- [17] Grosmaître X, Marion-Poll F, Renou M. Biogenic amines modulate olfactory receptor neurons firing activity in *Mamestra brassicae*. Chem Senses, 2001, 26: 653-61
- [18] Zhukovskaya MI. Modulation by octopamine of olfactory responses to nonpheromone odorants in the cockroach, *Periplaneta americana* L. Chem Senses, 2012, 37: 421-9
- [19] Zhukovskaya MI, Kapitsky SV. Activity modulation in cockroach sensillum: the role of octopamine. J Insect Physiol, 2006, 52: 76-86
- [20] Zhukovskaya MI, Polyanovsky AD. Biogenic amines in insect antennae. Front Syst Neurosci, 2017, 11: 45
- [21] Abrieux A, Duportets L, Debernard S, et al. The GPCR membrane receptor, DopEcR, mediates the actions of both dopamine and ecdysone to control sex pheromone perception in an insect. Front Behav Neurosci, 2014, 8: 312
- [22] Abrieux A, Debernard S, Maria A, et al. Involvement of the G-protein-coupled dopamine/ecdysteroid receptor DopEcR in the behavioral response to sex pheromone in an insect. PLoS One, 2013, 8: e72785
- [23] Antemann V, Pass G, Pflüger HJ. Octopaminergic innervation and a neurohaemal release site in the antennal heart of the locust *Schistocerca gregaria*. J Comp Physiol A, 2018, 204: 131-43
- [24] Iliadi KG, Iliadi N, Boulianne GL. *Drosophila* mutants lacking octopamine exhibit impairment in aversive olfactory associative learning. Eur J Neurosci, 2017, 46: 2080-7
- [25] Beattie TM. Autolysis in axon terminals of a new neurohaemal organ in the cockroach *Periplaneta americana*. Tissue Cell, 1976, 8: 305-10
- [26] Pass G, Sperk G, Agricola H, et al. Octopamine in a neurohaemal area within the antennal heart of the American cockroach. J Exp Biol, 1988, 135: 495-8
- [27] Erber J, Kloppenburg P, Scheidler A. Neuromodulation by serotonin and octopamine in the honeybee: behaviour, neuroanatomy and electrophysiology. Experientia, 1993, 49: 1073-83
- [28] Scheiner R, Plückerhahn S, Öney B, et al. Behavioural pharmacology of octopamine, tyramine and dopamine in honey bees. Behav Brain Res, 2002, 136: 545-53
- [29] 刘芳, 湛毅, 陈文锋, 等. 多巴胺在蜂学研究中的应用. 中国蜂业, 2008, 59: 30-2
- [30] Barron AB, Schulz DJ, Robinson GE. Octopamine modulates responsiveness to foraging-related stimuli in honey bees (*Apis mellifera*). J Comp Physiol A, 2002, 188: 603-10
- [31] Schulz DJ, Barron AB, Robinson GE. A role for octopamine in honey bee division of labor. Brain Behav Evol, 2002, 60: 350-9
- [32] Lemmen JK, Evenden ML. The roles of juvenile hormone and biogenic amines on pheromone response plasticity and diapause termination in male *Caloptilia fraxinella*. Entomol Exp Appl, 2016, 158: 184-201
- [33] Dolzer J, Krannich S, Fischer K, et al. Oscillations of the transepithelial potential of moth olfactory sensilla are influenced by octopamine and serotonin. J Exp Biol, 2001, 204: 2781-94
- [34] Flecke C, Stengl M. Octopamine and tyramine modulate pheromone-sensitive olfactory sensilla of the hawkmoth *Manduca sexta* in a time-dependent manner. J Comp Physiol A, 2009, 195: 529-45
- [35] Stengl M. Pheromone transduction in moths. Front Cell Neurosci, 2010, 4: 133
- [36] Brigaud I, Grosmaître X, François MC, et al. Cloning and expression pattern of a putative octopamine/tyramine receptor in antennae of the noctuid moth *Mamestra brassicae*. Cell Tissue Res, 2009, 335: 455-63
- [37] Jørgensen K, Almaas TJ, Marion-Poll F, et al. Electrophysiological characterization of responses from gustatory receptor neurons of *sensilla chaetica* in the moth *Heliothis virescens*. Chem Senses, 2007, 32: 863-79
- [38] Dacks AM, Dacks JB, Christensen TA, et al. The cloning of one putative octopamine receptor and two putative serotonin receptors from the tobacco hawkmoth, *Manduca sexta*. Insect Biochem Mol Biol, 2006, 36: 741-7
- [39] Getahun MN, Olsson SB, Lavista-Llanos S, et al. Insect odorant response sensitivity is tuned by metabotropically autoregulated olfactory receptors. PLoS One, 2013, 8: e58889
- [40] Stengl M, Funk NW. The role of the coreceptor Orco in insect olfactory transduction. J Comp Physiol A, 2013, 199: 897-909
- [41] Farooqui T. Octopamine-mediated neuromodulation of insect senses. Neurochem Res, 2007, 32: 1511-29
- [42] 李慧敏. 桔小实蝇章鱼胺受体基因 *BdOctβ1R* 和 *BdOctβ2R* 的生理功能及药理学特性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017
- [43] 刘小强, 蒋红波, 李慧敏, 等. 赤拟谷盗章鱼胺受体3 (*TcOctβR3*) cDNA克隆、表达及功能. 中国农业科学, 2018, 51: 1315-24
- [44] Schendzielorz T, Schirmer K, Stolte P, et al. Octopamine regulates antennal sensory neurons via daytime-dependent changes in cAMP and IP₃ levels in the hawkmoth *Manduca sexta*. PLoS One, 2015, 10: e0121230

- [45] Allgäuer C, Honegger HW. The antennal motor system of crickets: modulation of muscle contractions by a common inhibitor, DUM neurons, and proctolin. *J Comp Physiol A*, 1993, 173: 485-94
- [46] Hoyer SC, Eckart A, Herrel A, et al. Octopamine in male aggression of *Drosophila*. *Curr Biol*, 2008, 18: 159-67
- [47] Zhou C, Rao Y, Rao Y. A subset of octopaminergic neurons are important for *Drosophila* aggression. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 1059-67
- [48] Rillich J, Schildberger K, Stevenson PA. Octopamine and occupancy: an aminergic mechanism for intruder-resident aggression in crickets. *Proc R Soc B*, 2011, 278: 1873-80
- [49] 康玮楠. 长颚斗蟋的打斗行为及其CDM调控机制[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2017
- [50] Mezawa R, Akasaka S, Nagao T, et al. Neuroendocrine mechanisms underlying regulation of mating flight behaviors in male honey bees (*Apis mellifera* L.). *Gen Comp Endocr*, 2013, 186: 108-15
- [51] Magno D. The role of octopamine in syllable-period selective phonotaxis in female cricket *Acheta domestica* [D]. Berrien Springs: Andrew University, 2017
- [52] Zhou C, Huang H, Kim SM, et al. Molecular genetic analysis of sexual rejection: roles of octopamine and its receptor OAMB in *Drosophila* courtship conditioning. *J Neurosci*, 2012, 32: 14281-7
- [53] Cunningham CB, Douthit MK, Moore AJ. Octopaminergic gene expression and flexible social behavior in the subsocial burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Insect Mol Biol*, 2014, 23: 391-404
- [54] Panaitof SC, Yaeger JDW, Speer JP, et al. Biparental behavior in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*: a role for dopamine? *Curr Zool*, 2016, 62: 285-91
- [55] 司胜利, 杜家伟. 昆虫交配因子及其分子基础. *生命科学*, 1999, 11: 41-4
- [56] 华荣胜, 戚志良, 时连根. 昆虫交配因子的研究进展. *科技通报*, 2010, 26: 556-9
- [57] Yamane T, Miyatake T. Reduced female mating receptivity and activation of oviposition in two *Callosobruchus* species due to injection of biogenic amines. *J Insect Physiol*, 2010, 56: 271-6
- [58] Yamane T. Effects of the biogenic amines on female oviposition behavior in the rice leaf bug *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). *Entomol News*, 2013, 123: 161-7
- [59] Brent CS, Miyasaki K, Vuong C, et al. Regulatory roles of biogenic amines and juvenile hormone in the reproductive behavior of the western tarnished plant bug (*Lygus hesperus*). *J Comp Physiol B*, 2016, 186: 169-79
- [60] 高洁, 嵇保中, 刘曙雯, 等. 昆虫雄性附腺功能蛋白研究进展. *生命科学*, 2008, 20: 618-24
- [61] Rubinstein CD, Wolfner MF. *Drosophila* seminal protein ovulin mediates ovulation through female octopamine neuronal signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 17420-5
- [62] Rezával C, Nojima T, Neville MC, et al. Sexually dimorphic octopaminergic neurons modulate female postmating behaviors in *Drosophila*. *Curr Biol*, 2014, 24: 725-30
- [63] Christensen TA, Itagaki H, Teal PEA, et al. Innervation and neural regulation of the sex pheromone gland in female *Heliothis* moths. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 4971-5
- [64] Christensen TA, Lehman HK, Teal PEA, et al. Diel changes in the presence and physiological actions of octopamine in the female sex-pheromone glands of heliothine moths. *Insect Biochem Mol Biol*, 1992, 22: 841-9
- [65] Rafaeli A, Gileadi C. Modulation of the PBAN-stimulated pheromonotropic activity in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochem Mol Biol*, 1995, 25: 827-34
- [66] Rafaeli A, Gileadi C. Down regulation of pheromone biosynthesis: cellular mechanisms of pheromonostatic responses. *Insect Biochem Mol Biol*, 1996, 26: 797-807
- [67] 穆兰芳, 董双林, 刘慕兰, 等. 铃夜蛾属昆虫性信息素生物合成及内分泌调控. *昆虫知识*, 2005, 42: 128-31
- [68] Chowański S, Spochacz M, Szymczak M, et al. Effect of biogenic amines on the contractile activity of visceral muscles in the beetle *Tenebrio molitor*. *Bull Insectol*, 2017, 70: 209-20
- [69] Hoyle G. Evidence that insect dorsal unpaired median (DUM) neurons are octopaminergic. *J Exp Zool*, 1975, 193: 425-31
- [70] Hoyle G, Barker DL. Synthesis of octopamine by insect dorsal median unpaired neurons. *J Exp Zool*, 1975, 193: 433-9
- [71] Evans PD, O'Shea M. The identification of an octopaminergic neurone and the modulation of a myogenic rhythm in the locust. *J Exp Biol*, 1978, 73: 235-60
- [72] Orchard I, Lange AB. Evidence for octopaminergic modulation of an insect visceral muscle. *J Neurobiol*, 1985, 16: 171-81
- [73] Evans BP, Stoffolano JG, Yin CM, et al. A pharmacological and endocrinological study of female insemination in *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae). *J Insect Behav*, 1997, 10: 493-508
- [74] Clark J, Lange AB. Octopamine modulates spermathecal muscle contractions in *Locusta migratoria*. *J Comp Physiol A*, 2003, 189: 105-14
- [75] Lange AB, Silva RD. Neural and hormonal control of muscular activity of the spermatheca in the locust, *Locusta migratoria*. *Peptides*, 2007, 28: 174-84
- [76] Avila FW, Bloch Qazi MC, Dustin Rubinstein C, et al. A requirement for the neuromodulators octopamine and tyramine in *Drosophila melanogaster* female sperm storage. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 4562-7
- [77] White SL. Investigating the female's role in sperm competition in *Drosophila melanogaster* [D]. New York: Cornell University, 2017
- [78] Li Y, Fink C, El-Kholy S, et al. The octopamine receptor oct2R is essential for ovulation and fertilization in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Arch Insect Biochem Physiol*, 2015, 88: 168-78
- [79] Cook BJ, Wagner RM. Some pharmacological properties of the oviduct muscularis of the stable fly *Stomoxys*

- calcitrans*. Comp Biochem Physiol, 1992, 102C: 273-80
- [80] Lange AB, Tsang PKC. Biochemical and physiological effects of octopamine and selected octopamine agonists on the oviducts of *Locusta migratoria*. J Insect Physiol, 1993, 39: 393-400
- [81] Hana S, Lange AB. Octopamine and tyramine regulate the activity of reproductive visceral muscles in the adult female blood-feeding bug, *Rhodnius prolixus*. J Exp Biol, 2017, 220: 1830-6
- [82] 吴顺凡. 二化螟体内生物胺受体的药理学与生理学研究[D]. 浙江: 浙江大学, 2013
- [83] Hana S, Lange AB. Cloning and functional characterization of Oct β 2-receptor and Tyr1-receptor in the Chagas disease vector, *Rhodnius prolixus*. Front Physiol, 2017, 8: 744
- [84] Wu SF, Xu G, Qi YX, et al. Two splicing variants of a novel family of octopamine receptors with different signaling properties. J Neurochem, 2014, 129: 37-47
- [85] Hana S. The role of octopamine and tyramine in the adult female reproductive system of *Rhodnius prolixus* [D]. Toronto: University of Toronto, 2017
- [86] Qi YX, Zeng T, Wang L, et al. Biogenic amine signaling systems in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*—possible contributors to worker division of labor. Gen Comp Endocrinol, 2018, 262: 59-70
- [87] Lange AB, Orchard I. Identified octopaminergic neurons modulate contractions of locust visceral muscle *via* adenosine 3', 5'-monophosphate (cyclic AMP). Brain Res, 1986, 363: 340-9
- [88] Orchard I, Lange AB. Pharmacological profile of octopamine receptors on the lateral oviducts of the locust, *Locusta migratoria*. J Insect Physiol, 1986, 32: 741-5
- [89] Lim J, Sabandal PR, Fernandez A, et al. The octopamine receptor Oct β 2R regulates ovulation in *Drosophila melanogaster*. PLoS One, 2014, 9: e104441
- [90] Wu SF, Jv XM, Li J, et al. Pharmacological characterisation and functional roles for egg-laying of a β -adrenergic-like octopamine receptor in the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Insect Biochem Mol Biol, 2017, 87: 55-64
- [91] Lee HG, Seong CS, Kim YC, et al. Octopamine receptor OAMB is required for ovulation in *Drosophila melanogaster*. Dev Biol, 2003, 264: 179-90
- [92] Molaei G, Paluzzi JP, Bendena WG, et al. Isolation, cloning, and tissue expression of a putative octopamine/tyramine receptor from locust visceral muscle tissues. Arch Insect Biochem Physiol, 2005, 59: 132-49
- [93] Nykamp DA, Lange AB. Interaction between octopamine and proctolin on the oviducts of *Locusta migratoria*. J Insect Physiol, 2000, 46: 809-16
- [94] Rodríguez-Valentín R, López-González I, Jorquera R, et al. Oviduct contraction in *Drosophila* is modulated by a neural network that is both, octopaminergic and glutamatergic. J Cell Physiol, 2006, 209: 183-98
- [95] Lee HG, Rohila S, Han KA. The octopamine receptor OAMB mediates ovulation *via* Ca²⁺/calmodulin-dependent protein kinase II in the *Drosophila* oviduct epithelium. PLoS One, 2009, 4: e4716
- [96] Middleton CA, Nongthomba U, Parry K, et al. Neuromuscular organization and aminergic modulation of contractions in the *Drosophila* ovary. BMC Biol, 2006, 4: 17
- [97] Sedra L, Lange AB. The female reproductive system of the kissing bug, *Rhodnius prolixus*: arrangements of muscles, distribution and myoactivity of two endogenous FMRFamide-like peptides. Peptides, 2014, 53: 140-7
- [98] Tamashiro H, Yoshino M. Signaling pathway underlying the octopaminergic modulation of myogenic contraction in the cricket lateral oviduct. J Insect Physiol, 2014, 71: 30-6
- [99] 邓鸿飞, 桑晓清, 周利娟. 植物源次生代谢物质的杀虫作用机制. 世界农药, 2011, 33: 17-21
- [100] 苏柳, 钱文焱, 国金昱, 等. 植物精油防治害虫及作用机理研究进展. 内蒙古林业科技, 2018, 44: 61-4
- [101] 王振华, 赵晖, 李金甫, 等. 植物源挥发物对昆虫信息素的增效作用及其增效机制. 应用生态学报, 2008, 19: 2533-7