

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2012.04.004

入侵生物福寿螺抗逆性的研究进展

吴帆¹, 李海云^{1*}, 赵鑫¹, 章家恩², 罗明珠²

¹华南农业大学动物科学学院; ²华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广东 广州 510642

摘要: 福寿螺因具有较强的环境适应能力, 在热带、亚热带地区大量繁殖, 造成生态危害, 被定义为恶性外来入侵物种。世界遭入侵的地区均采取了各种措施消灭福寿螺, 但防治成效不大, 因为其具有很强的抗逆性, 如福寿螺能适应39℃的极端高温, 能够忍受长达14 d的干旱, 抵抗pH 4.5~9.4的酸碱侵蚀, 并能抵抗化学药剂、细菌、寄生虫的威胁。因此, 研究其抗逆性及其机制将有助于找到更有效的防治方法。本文综述了国内外有关福寿螺抗物理(低温、高温、干旱)、化学(酸碱性、药物)、生物(细菌和寄生虫、捕食者)因素的研究成果, 旨在为防治福寿螺提供理论基础, 也为进一步研究福寿螺的抗逆性提供参考。目前的研究表明, 福寿螺的抗逆性由外界环境因子诱发, 环境因子促成其生理状态, 如代谢途径、糖类和氨基酸积累等的改变, 这些变化由基因调控, 可遗传给后代; 外界环境因子还能引起福寿螺对逆境的行为适应性、调节产卵量等。

关键词: 福寿螺; 抗逆性; 物理因素; 化学因素; 生物因素; 生物入侵

The research progress of resistance of *Pomacea canaliculata*

Fan WU¹, Hai-yun LI^{1*}, Xin ZHAO¹, Jia-en ZHANG², Ming-zhu LUO²

¹College of Animal Science, South China Agriculture University; ²Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China

Abstract: *Pomacea canaliculata* is defined as an invasive species, because it has a strong environmental adaptability. *P. canaliculata* blooms in tropical, subtropical regions and causes ecological damage. All regions of the world have taken various measures to eliminate *P. canaliculata* but they have usually been ineffective. Because *P. canaliculata* has a strong resistance, it could tolerate extreme high temperature of 39℃ and a long time drought of 14 days. In addition, *P. canaliculata* also can resist pH 4.5~9.4 acid-base erosion and kinds of threats of chemicals, bacteria and parasites. The article reviews relevant research on resistance or tolerance in *P. canaliculata* against physical, chemical and biological factors. The environmental factors induce physiological changes in *P. canaliculata*, including metabolic pathways, the accumulation of sugars and amino acids. *P. canaliculata* can also adapt to adversity by behavioural changes and adjust their reproductive strategy.

Key words: *Pomacea canaliculata*; resistance; physical factor; chemical factor; biotic factor; biological invasion

福寿螺 *Pomacea canaliculata* Lamarck 又名大瓶螺、苹果螺、苹果蜗牛, 隶属于软体动物门腹足纲瓶螺科, 是原产于南美洲亚马逊河流域的一种水生生物。20世纪80年代, 福寿螺作为高蛋白特种经济动物, 被引入我国养殖。因过度盲目引种养殖、腥味太浓、口味欠佳、市场销售状况差等原因而遭到弃养, 最终在自然环境中大量繁殖, 造成生态危害。2000年, 国际自然保护联盟外来入侵物种专家委员会将其列为世界100种恶性外来入侵物种之一。2003年中华人民共和国环境保护总局将福寿螺列

入首批入侵中国的16种“危害最大的外来物种”之一(杨叶欣等, 2010)。

福寿螺入侵的危害性主要表现在3个方面: (1)危害农作物, 由于福寿螺食性广, 喜欢啃食水生农作物, 其中, 水稻受害最重, 据报道, 水稻受害株率一般为7%~15%, 最高达64%(章家恩等, 2010), 福寿螺已经成为我国南方水稻种植区的一大灾患; (2)破坏生态平衡, 福寿螺具有较强的繁殖能力和环境适应能力, 在适宜的环境中定居后可大量繁殖, 与当地水生生物争夺生存资源, 威胁当地

收稿日期(Received): 2012-10-05 接受日期(Accepted): 2012-11-05

基金项目: 国家自然科学基金—广东联合基金项目(U1131006)

作者简介: 吴帆, 男, 硕士。研究方向: 动物生理与发育。E-mail: 593115167@qq.com

* 通讯作者(Author for correspondence), E-mail: hyli@scau.edu.cn

物种的生存,破坏原有的生态平衡;(3)危害人类健康,福寿螺作为广州管圆线虫 *Angiostrongylus cantonensis* Chen 的中间宿主传播管圆线虫病,其大规模扩散有利于管圆线虫的生存和传播,直接危害人类健康。因此,防止福寿螺的大面积暴发具有重大意义(李小慧等,2009)。

目前,国内外学者研究了各种综合防治措施控制福寿螺的暴发,如物理防治、农业防治、药剂防治、生物防治等,但尚未有效控制福寿螺的危害(王志高等,2009)。究其原因是福寿螺具有很强的环境适应能力,能够有效应对不利条件。但我国对福寿螺生态适应性及其抗逆性的报道较少(章家恩和方丽,2008)。因此,本文对国内外有关福寿螺抗逆性研究的文献进行综述,旨在为防治福寿螺提供理论基础,也为进一步研究福寿螺抗逆性提供参考。

1 福寿螺抗物理因素

1.1 抗低温

我国学者研究了各种环境因子对福寿螺的影响,如光照、水质、食物、温度等。其中,温度对福寿螺的生长繁殖作用最大,是福寿螺在我国生存的限制因子(杨叶欣等,2010),尤其是冬季低温严重制约福寿螺的扩散。周卫川等(2003)和董胜张等(2010)研究都证实,温度低于12℃时,福寿螺的生理活动基本停止。在我国,福寿螺不能越冬的地区占80.60%,冬季结冰的水域福寿螺不能存活(董胜张等,2010)。低温胁迫对动物的伤害主要表现在2个方面:(1)影响酶的活性,甚至造成酶失活,从而影响动物的生理功能;(2)使组织内水分结冰,冰晶刺破细胞膜,造成机体不可逆损伤。福寿螺是变温动物,环境温度对其有明显影响,因此在进化过程中福寿螺形成了耐低温机制。

福寿螺对低温适应主要表现在改变代谢途径和积累代谢产物。Matsukura *et al.* (2008)研究指出,福寿螺在冬季来临前,随着温度的降低,其抗低温能力加强,同时伴随着体内甘油、谷氨酰胺、肌糖原含量的增多和肝糖原、苯丙氨酸含量的减少。Matsukura *et al.* (2009)进一步研究发现,经低温驯化处理后,福寿螺肾脏后腔的葡萄糖浓度和消化腺内甘油浓度明显高于未经低温驯化的福寿螺,表明福寿螺在低温下糖代谢途径发生了改变。福寿螺体内小分子量化合物的积累可能是其抗低温能力

增强的因素,但每种化合物的具体功能未知,因此研究这些小分子化合物的功能有助于揭示福寿螺抗低温的机理。

1.2 抗高温

高温对动物的损伤也表现在对酶活力的影响,过高的温度造成酶失活,从而影响生理功能,但亚致死高温的诱导可提高软体动物对高温的耐受性。Seuffert *et al.* (2010)研究发现,福寿螺经过高温诱导后,其抗高温的性能会提高;Tomanek & Somero (1999)通过对4种软体动物的热诱导试验发现,经过热诱导处理后,瓦螺属 *Tegula* 的抗高温能力得到了提高,并伴随体内热激蛋白含量的增多。自Mathur & Kumar (1962)发现热激蛋白后,越来越多的研究都证实热激蛋白在软体动物抗高温生理中发挥巨大作用(张其中等,2005; Dubeau *et al.*, 1998; Tedengren *et al.*, 1999)。

董胜张等(2010)研究发现,不同地区的福寿螺经36和39℃高温处理18 d后,在39℃下,南宁地区福寿螺的存活率为23.3%,而36℃下的存活率达到83.3%,从而证实入侵我国的福寿螺已经形成不同耐温性的种群。福寿螺的抗高温能力可能与热激蛋白的表达有关,因此,可以通过试验检验高温胁迫是否可以诱导福寿螺热激蛋白的表达,以及表达的部位和表达量。另外,福寿螺对高温的抗性也表现在行为适应上,当温度过高,福寿螺会爬行到阴凉处或深水处躲避,长时间的高温会促使福寿螺进入夏眠状态,夏眠中的福寿螺活动能力减少,尿酸积累,耐受性增强(潘颖瑛等,2008; Giraud-Billoud *et al.*, 2011)。

1.3 抗干旱

干旱对任何生物都是致命的,对水生生物更明显,但福寿螺对干旱胁迫有一套适应机制。傅先源和王洪全(1999)发现,休眠是福寿螺临时抵抗干旱环境的一种保护性适应能力,休眠时福寿螺分泌粘液将厣口封闭,减少水分蒸发,并使呼吸、心跳及新陈代谢等速率降到最低水平,以减少能量消耗。同时,福寿螺能够消除夏眠期间的氧化损伤。Giraud-Billoud *et al.* (2012)测定了夏眠期间和复苏后的福寿螺的氧化指标,发现其体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、尿酸、还原型谷胱甘肽、热激蛋白(Hsp70和Hsp90)的含量有所变化,

从而推断这一系列的抗氧化物和分子参与了福寿螺的夏眠周期,从而使其能够抵御干旱环境。另外,福寿螺对干旱的耐性很强,谌江华等(2011)测试了福寿螺幼螺对干旱的耐受性,发现幼螺干旱1~8 d后,存活率达50%,干旱14 d仍有1%的幼螺存活。

2 福寿螺抗化学因素

2.1 抗酸碱性

软体动物贝壳的主要成分是碳酸钙,因此在贝壳形成过程中其对酸碱性十分敏感(Burton, 1982)。淡水螺 *Planorbella trivolvis* Say 对环境酸碱性适应范围广,在 pH 4.5~9.4 均可生存(刘月英, 1979),高 pH 对淡水肺螺的一些种类没有不利影响,但 pH 过低会造成幼螺的贝壳薄而脆,死亡率高(刘保元, 1993)。Douglas-Hunter (1990) 研究发现,淡水螺在低 pH 值(4.6 和 4.7)下,成螺的生长速率和产卵量下降,认为造成产卵量下降的原因可能是低的 pH 抑制其囊胚或更早期的发育。另外,酸性环境下,一些重金属离子对软体动物的毒害会加大(Pynnonen, 1995);魏若飞等(1991)研究表明,酸碱度能影响氨氮对福寿螺的毒性。从上述研究情况来看,酸碱环境对软体动物的影响是致命的,而福寿螺对酸碱胁迫有一定的抵御能力。当环境过酸或过碱时,福寿螺会选择逃离或分泌粘液并关闭厣甲。研究发现,当 pH > 10 时,福寿螺从刚接触高 pH 环境到 96 h 内一直是紧闭厣甲,直至死亡(尹绍武等,2000)。福寿螺应对突然的大幅度酸碱变化会有行为趋避,但对小幅度的酸碱变化是否有生理上的应对措施还有待证实。总体来说,福寿螺对环境强烈的酸碱变化只是消极应对,其生长繁殖仍会受到影响。因此,在农田休耕期内施有机肥,降低土壤酸碱度,可能会对福寿螺的繁殖产生一定干扰。

2.2 抗药物

目前,常用的杀螺化学药物有45%三苯醋锡、五氯酚钠、硫酸铜、95%巴丹原粉、巴丹、呋喃丹、毒杀芬等,它们的作用机理不尽相同。对于化学药物,福寿螺没有有效的防御机制。吴鸾玉(2007)研究表明,在低浓度药物作用下,福寿螺会爬动以躲避不利环境;而在高浓度条件下,其立即关闭厣甲停止活动,可短时间抵抗药物的危害,但随着时间的延长,福寿螺仍会死亡。

植物提取物是一类较为环保的杀螺剂,对其他生物的毒害作用较化学药剂低。目前,能够杀灭福寿螺的植物提取物较多,按其有效成分可分为生物碱类、萜类、黄酮类、光活化毒素类,可作用于消化系统、呼吸系统、神经肌肉系统等(付秀芹, 2006; Dai et al., 2011)。与化学药物一样,福寿螺对植物杀虫剂也没有有效的防御机制,仅有行为规避反应。

3 福寿螺抗生物因素

3.1 抗细菌和寄生虫

福寿螺与其他软体动物一样,对入侵的细菌等异物有非特异性免疫作用。软体动物的免疫方式有细胞免疫和体液免疫。细胞免疫功能的完成主要依靠吞噬作用;体液免疫则主要以凝集素、抗菌肽、溶菌酶、酚氧化酶等诸多非特异性免疫因子的综合作用而完成(彭怀明和周书林,2010)。吴鸾玉(2007)研究表明,福寿螺血清中含有大量能够抑制病原微生物的活性物质,对金黄色葡萄球菌、赤皮病病原菌具有较强的抑制效果,但对绿脓杆菌的抑制效果较弱。因此,可以根据福寿螺的免疫特性,筛选针对福寿螺的特异性致病菌。软体动物除了依靠自身的免疫系统抵御外界有害细菌的威胁外,还能依靠与自己共生的有益菌来抵抗有害菌。Romanenko et al. (2008) 从软体动物毛蚶 *Scapharca subcrenata* Lischke 中分离的可培养的异养菌具有抗菌活性、溶血性和表面活性,证实这可能与毛蚶的抗菌能力有关。福寿螺作为软体动物中的一个类群,其体内是否也像毛蚶一样共生着一类有益菌,还需进一步研究。

福寿螺是广州管圆线虫的重要中间宿主,广州管圆线虫可感染人,造成脑膜炎(杨发柱等,2001)。自 1998 年首次从温州福寿螺体内发现广州管圆线虫幼虫以来,关于广州管圆线虫感染福寿螺的报道越来越多,但尚没有关于其感染机制和福寿螺遭感染死亡的报道,且感染率不高,广州地区的感染率约为 3.08%,远低于同地区褐云玛瑙螺 *Achatina fulica* Ferussac 的感染率(22.6%)(陈楚炫等,2012)。目前,对福寿螺因感染寄生虫、病原菌而产生的疾病缺乏系统的研究。

3.2 抗捕食者

福寿螺的天敌很多,如鸭子、水龟、蛇、鱼类等

都可捕食其幼螺(周卫川等,2009)。因此,福寿螺进化出了与此相适应的生殖策略,即提高产卵量和提高孵化成活率。Ng & Tan (2011)研究了福寿螺卵抗捕食者的策略,发现福寿螺卵内含有难以被消化的蛋白质和对小鼠致命的神经毒素,且螺卵呈鲜红色,对摄食者有警示作用。Nils (2004)研究发现,福寿螺能感知鱼类释放的化学信息素,当有肉食鱼类出现时,幼螺爬出水面逃避,成螺则沉入水底逃避,但福寿螺不能感知螃蟹等天敌的信息素。

4 小结与展望

较强的环境适应能力和抗逆性是福寿螺能在许多地区造成生态危害的主要原因。其抗逆性由外界环境因子诱发,环境因子促成其生理状态,如代谢途径、糖类和氨基酸积累等的改变,而这些是由基因调控的,并可遗传给后代。因此,可用分子生物学的方法分离鉴定福寿螺的抗逆性基因,以此来认识其抗逆性机理。目前,植物的抗逆性基因研究引起了科学家的广泛关注,并取得了一定成果,如植物的抗寒冻、抗旱、耐盐基因等(梁慧敏等,2003);动物抗性基因的研究及应用早已在畜禽养殖育种中得以应用,如动物热应激基因、抗寄生虫基因、抗大肠杆菌基因等(安立龙和效梅,1996)。这些对研究福寿螺抗逆性有一定的借鉴意义,如果能够分离鉴定福寿螺的抗逆性基因,可用基因工程技术改造福寿螺,抑制其抗性基因的表达,为消灭福寿螺提供便利条件。虽然福寿螺对细菌、寄生虫的抗性较强,但是对某些类型的细菌不具免疫性。因此,可尝试用一些针对性的致病菌感染福寿螺,或用病毒来破坏其免疫系统,造成其免疫缺陷,达到防治目的。

参考文献

- 安立龙, 效梅. 1996. 畜禽抗性分子育种研究进展. 黄牛杂志, 22(4): 15-19.
- 陈楚炫, 何惠芳, 殷竹, 周锦桓, 李诗群, 李芳慧, 陈炯明, 朱伟金, 钟秀明, 杨凯莹, 刘桂平, 贾润, 陈婉彤, 李晓梅, 陈玉端, 罗晓东, 陈代雄, 沈浩贤. 2012. 广州市番禺地区褐云玛瑙螺和福寿螺广州管圆线虫感染情况调查. 中国血吸虫病防治杂志, 24(3): 336-338.
- 湛江华, 姚冬明, 刘芳睿, 陈若霞. 2011. 福寿螺卵和幼螺抗逆性的初步研究. 浙江农业科学, (4): 902-905.
- 董胜张, 白旭, 潘颖瑛, 俞晓平. 2010. 温度胁迫对我国不同地理种群福寿螺生长及存活的影响. 湖北农业科学, 49(11): 2878-2882.
- 傅先源, 王洪全. 1999. 温度对福寿螺生长发育的影响. 水产学报, 23(1): 21-26.
- 付秀芹. 2006. 植物杀虫剂研究概况. 武汉生物工程学院学报, 2(1): 55-59.
- 李小慧, 胡隐昌, 宋红梅, 王培欣, 汪学杰, 牟希东, 刘超, 罗建仁. 2009. 中国福寿螺的入侵现状及防治方法研究进展. 中国农学通报, 25(14): 229-232.
- 梁慧敏, 夏阳, 王太明. 2003. 植物抗寒冻、抗旱、耐盐基因工程研究进展. 草业学报, 12(3): 1-7.
- 刘保元. 1993. 酸性水对淡水螺类存活、生长与繁殖的影响. 应用生态学报, 4(3): 313-318.
- 刘月英. 1979. 中国经济动物志(淡水软体动物). 北京: 科学出版社.
- 潘颖瑛, 董胜张, 俞晓平. 2008. 温度胁迫对福寿螺生长、摄食及存活的影响. 植物保护学报, 35(3): 239-244.
- 彭怀明, 周书林. 2010. 软体动物免疫功能研究进展. 动物医学进展, 31(8): 79-83.
- 王志高, 谭济才, 刘军, 钟浪. 2009. 福寿螺综合防治研究进展. 中国农学通报, 25(12): 201-205.
- 魏若飞, 吕豪, 张俭波. 1991. 大瓶螺对几种理化因子的耐性实验. 水产科学, 10(4): 9-12.
- 吴鸾玉. 2007. 杀螺剂对螺类的影响和福寿螺抗菌活性物质的研究. 福州: 福建师范大学.
- 杨发柱, 张莹珍, 黄晓红, 屠昭平. 2001. 福建省广州管圆线虫的研究. 海峡预防医学杂志, 7(1): 11-14.
- 杨叶欣, 胡隐昌, 李小慧, 汪学杰, 牟希东, 宋红梅, 王培欣, 刘超, 罗建仁. 2010. 福寿螺在中国的入侵历史、扩散规律和危害的调查分析. 中国农学通报, 25(6): 245-250.
- 尹绍武, 颜亨梅, 王洪全, 许芳. 2000. 福寿螺的生物学研究. 湖南师范大学自然科学学报, 23(2): 76-82.
- 章家恩, 方丽. 2008. 关于我国农田福寿螺生物入侵需要加以研究的生态学问题. 中国生态农业学报, 16(6): 1585-1589.
- 章家恩, 赵本良, 罗明珠, 何铭谦, 宋春秀. 2010. 外来生物福寿螺入侵的生态风险及其评价探讨. 佛山科学技术学院学报: 自然科学版, 28(5): 1-6.
- 张其中, 邱马银, 吴信忠, 潘金培. 2005. 热休克诱导近江牡蛎对高温的耐受性. 生态科学, 24(1): 35-37.
- 周卫川, 余书生, 肖琼. 2009. 福寿螺天敌资源. 亚热带农业研究, 5(1): 39-43.
- 周卫川, 吴宇芬, 杨佳琪. 2003. 福寿螺在中国的适生性研究. 福建农业学报, 18(1): 25-28.
- Burton T M. 1982. The effects of acidification on stream ecosystems // D'Itri F M. Acid Precipitation: Effects on Ecological

- Systems. Ann Arbor Press, Ann Arbor, MI, USA, 209–235.
- Dai L P, Wang W X, Dong X J, Hu R Y and Nan X Y. 2011. Molluscicidal activity of cardiac glycosides from *Nerium indicum* against *Pomacea canaliculata* and its implications for the mechanisms of toxicity. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 32: 226–232.
- Douglas-Hunter R. 1990. Effects of low pH and low calcium concentration on the pulmonate snail *Planorbella trivolvis*: a laboratory study. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1578–1583.
- Dubeau S F, Pan F and Tremblay G C. 1998. Thermal shock of salmon in vivo induces the heat shock protein hsp 70 and confers protection against osmotic shock. *Aquaculture*, 168: 311–323.
- Giraud-Billoud M, Abud M A and Cueto J A. 2011. Uric acid deposits and estivation in the invasive apple-snail, *Pomacea canaliculata*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 158: 506–512.
- Mathur R S and Kumar T C A. 1962. A new puffing pattern induced by temperature shock and DNP in *Drosophila*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 18: 571–573.
- Matsukura K, Tsumuki H and Izumi Y. 2009. Physiological response to low temperature in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *The Journal of Experimental Biology*, 212: 2558–2563.
- Matsukura K, Tsumuki H, Izumi Y and Takashi W. 2008. Changes in chemical components in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in relation to the development of its cold hardiness. *Cryobiology*, 56: 131–137.
- Giraud-Billoud M, Vega I A, Rinaldi T M E, Abud M A, Calderón M L and Castro-Vazquez A. 2012. Antioxidant and molecular chaperone defenses during estivation and arousal in the South American apple-snail *Pomacea canaliculata*. *The Journal of Experimental Biology*, 215: 2925–2936.
- Ng T H and Tan S K. 2011. Observations of land snail feeding on the eggs of *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Mollusca: Gastropoda). *Nature in Singapore*, 4: 79–83.
- Nils C. 2004. Lethal and non-lethal effects of multiple indigenous predators on the invasive golden apple snail (*Pomacea canaliculata*). *Freshwater Biology*, 49: 1269–1279.
- Pynnonen K. 1995. Effect of pH, hardness and maternal pre-exposure on the toxicity of Cd, Cu and Zn to the glochidial larvae of a freshwater clam anodonta cygnea. *Water Research*, 29: 247–254.
- Romanenko L A, Uchino M, Kalinovskaya N I and Mikhailov V V. 2008. Isolation, phylogenetic analysis and screening of marine mollusc-associated bacteria for antimicrobial, hemolytic and surface activities. *Microbiological Research*, 163: 633–644.
- Seuffert M E, Burela S and Martín P R. 2010. Influence of water temperature on the activity of the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) at its southern most limit (Southern Pampas, Argentina). *Journal of Thermal Biology*, 35: 77–84.
- Tedengren M, Olsson B and Reimer O. 1999. Heat pretreatment increases cadmium resistance and HSP70 levels in Baltic Sea mussels. *Aquatic Toxicol*, 48: 1–12.
- Tomanek L and Somero G N. 1999. Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: implications for limits of thermotolerance and biogeography. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 2925–2936.

(责任编辑:杨郁霞)

