

Wolbachia 属共生菌及其对节肢动物宿主适合度的影响

褚 栋^{1,2} 张友军^{1*} 毕玉平² 付海滨³

(¹ 中国农业科学院蔬菜花卉研究所 北京 100081)

(² 山东省农业科学院高新技术研究中心 济南 250100)

(³ 沈阳农业大学植物保护学院 沈阳 110161)

摘 要: *Wolbachia* 是广泛分布于节肢动物体生殖组织内呈母质遗传的一类共生细菌。近 30 多年来,大量的研究主要集中在 *Wolbachia* 对宿主生殖方式的调控方面,近年来的研究发现,*Wolbachia* 对节肢动物宿主的适合度具有不同程度的影响。现对 *Wolbachia* 的宿主分布、存在部位及其对节肢动物宿主种群适合度的影响等方面进行了综述,探讨了 *Wolbachia* 在该领域的研究意义和潜在的应用价值。

关键词: *Wolbachia*; 节肢动物; 适合度

中图分类号: Q93 文献标识码: A 文章编号: 0001-6209(2005)05-0817-04

Wolbachia 是广泛分布于节肢动物体生殖组织内呈母质遗传的一类共生细菌,属于原细菌(Proteobacteria)的 α 亚门。1924 年, Hertig 和 Wolbach 在尖音库蚊(*Culex pipiens*)的生殖组织里首次发现了该共生菌,但是直到 20 世纪 70 年代才引起人们的广泛关注^[1]。

近 30 多年来,大量的研究主要集中在 *Wolbachia* 对宿主生殖方式的调控方面,如诱导宿主胞质不亲和(CI)、孤雌生殖(PI)等^[1,2]。近年来的研究发现 *Wolbachia* 对宿主的适合度具有不同程度的影响。现对 *Wolbachia* 的宿主分布、存在部位及其对节肢动物宿主种群适合度的不同程度的影响等方面进行了综述,探讨了 *Wolbachia* 在该领域的研究意义和潜在的应用价值。

1 *Wolbachia* 属共生菌的宿主范围及其存在部位

Wolbachia 的宿主范围十分广泛,它除了在昆虫、螨、等足动物等节肢动物门广泛分布外,还在线虫体内发现该共生菌^[3]。一些研究发现,在不同地区昆虫种类一般有 16%~22% 的感染率^[2,4],陆地等足动物约有 35% 的感染率^[5],使用长 PCR 方法发现一些地区节肢动物体种类的感染率高达 76%^[6]。同时,该共生菌在同一物种中的感染率也是很高的,如印度尼西亚蚂蚁感染率为 50%^[7],蜘蛛螨和捕食螨感染率分别约为 38%、60%^[8],烟粉虱种群感染率达 35%^[9]。

研究表明,*Wolbachia* 除了存在于宿主生殖组织中^[10,11],还存在于宿主非生殖组织中,如滤泡上皮细胞^[12]、头、胸、腹、唾液腺、消化道组织^[10]、中肠、胸部肌肉组织^[11]、血细胞^[13]、神经组织^[13,14],*Wolbachia* 共生菌不仅仅存在于宿主生殖组织中,暗示着该菌可能还具有除了调控宿主生殖方式以外的其他功能。

2 *Wolbachia* 属共生菌对节肢动物宿主适合度的影响

近年来的资料表明,一些 *Wolbachia* 品系除了具有调控节肢动物宿主生殖方式的作用以外,对宿主种群适合度存在不同程度的影响。适合度是指昆虫等生物在生存环境中能生存并把它特性传给下一代的相对能力,一般包括生活力和繁殖力等;生活力一般以成活率、寿命、生长发育速度表示,繁殖力则以产生后代数量表示^[15]。许多事例中,某些 *Wolbachia* 品系对宿主适合度没有显著的影响^[6,16],而某些 *Wolbachia* 品系则对宿主适合度有一定的影响。

2.1 促进节肢动物宿主繁殖力

一些 *Wolbachia* 品系能够提高节肢动物雌性宿主的生殖力,如实验表明 *Wolbachia* 可提高宿主灰飞虱的生殖力^[17];摩洛哥赤眼蜂(*Trichogramma bourarachae*)中 *Wolbachia* 能够提高雌性个体繁殖率^[18],感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂其繁殖率约是未感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂的 2 倍^[19]。某些 *Wolbachia* 品系能够提高节肢动物雄性宿主的生育能力,如突眼蝇(*Sericornis beccarii*)雄性个体在消除 *Wolbachia* 后,生育力明显下降^[20];粉甲(*Tribolium confusum*)雌性个体与感染 *Wolbachia* 的雄性个体和未感染 *Wolbachia* 的雄性个体交配,感染 *Wolbachia* 的雄性个体的精子在竞争中取胜而使大多数卵子受精^[21]。

2.2 对节肢动物宿主种群适合度的负面影响

2.2.1 对节肢动物宿主生物学特性的影响

目前对宿主生物学具有负面影响的 *Wolbachia* 品系的宿主主要集中在双翅目和膜翅目,它们对宿主生物学的负面影响主要有以下几个方面:

首先,对宿主生殖具有负面影响;如在尖音库蚊(*Cx. pipiens*)中,*Wolbachia* 可能通过抑制精子细胞的成熟而对幼蚊具有致病性,其蛹的滋养细胞、睾丸中存在病状细胞,成熟

基金项目: 国家 973 项目(2002CB111400)

* 通讯作者。Tel: 86-10-68919518; E-mail: zhangyj@mail.caas.net.cn

作者简介: 褚 栋(1977-),男,山东人,副研究员,博士,研究方向为入侵生物学与昆虫分子生态学。E-mail: chinchudong@sina.com.cn

收稿日期: 2005-02-23, 修回日期: 2005-04-21

精子中也发现了严重被危害的精原细胞^[22];果蝇(*Drosophila simulans*)的寄生蜂(*Leptopilina heterotoma*)工蜂被 *Wolbachia* 感染后其生殖力减少 8%^[23]和果蝇(*D. simulans*)生殖力的减少程度^[24, 25]是一致的,研究发现,*Wolbachia* 感染率较高的蚂蚁(*Formica truncorum*)工蚁种群繁殖数量降低,回归分析表明工蚁成虫全部被感染时,种群生殖力可能大约是未感染种群的一半^[26]。

其次,降低宿主的生命历程,在黑腹果蝇中发现的一个 *Wolbachia* 品系能够显著降低该宿主的生命历程,尽管该共生菌品系在卵细胞中数量很多,但不能引起宿主的胞质不亲和(CI),而是引起该宿主大脑、视网膜、肌肉组织的退化甚至早期死亡的,许多果蝇品系难以维持,可能源于 *Wolbachia* 对宿主生命历程和行为的影响^[25]。

再次,对宿主运动能力等其他生物学具有负面影响,如感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂 *Trichogramma cordubensis* 和 *T. deio* 低于未感染种群的扩散能力^[27],寄生蜂(*L. heterotoma*)工蜂被 *Wolbachia* 感染后其成虫存活率、运动能力也明显降低^[23];

Wolbachia 对宿主生物学产生负面影响的机理研究尚未开展。*Wolbachia* 对寄生蜂(*L. heterotoma*)工蜂最大的危害是导致其运动量的减少, Fleury 等^[23]认为可能是由于 *Wolbachia* 降低了宿主的能量支出或该菌释放毒素引起的,而运动量的减少直接影响其行为,对该寄生蜂有效寻觅资源以及寻找性伙伴的定位能力具有负面影响。Wenseleers 等^[26]也认为蚂蚁(*F. truncorum*)工蚁生殖力的降低可能是由于 *Wolbachia* 影响了宿主的生理代谢。

2.2.2 对节肢动物宿主种群生态学影响: *Wolbachia* 除了能够对宿主生物学直接产生影响外,也可能对宿主种群产生深远的生态学影响。一些对外来生物在入侵地和原产地 *Wolbachia* 感染率的比较研究结果表明该共生菌可能是一些外来生物种群在原产地增长的限制因子。由于生物入侵的过程、种群遗传结构和社会组织结构影响了 *Wolbachia* 共生菌在原产地和入侵地的分布,其入侵种群往往很少受到该共生菌的感染,可能是由于节肢动物宿主逃脱了该共生菌的负面影响而能够在入侵地区迅速定殖、扩散、爆发^[28]。因此,可以推测 *Wolbachia* 对宿主种群生态学具有深远的影响。外来生物逃离 *Wolbachia* 感染是其成功入侵的机制支持了近年来得到重视的生物入侵机制“逃离天敌假说”^[29, 30]。

对一些著名的入侵生物在原产地和入侵地被 *Wolbachia* 的感染率检测发现,原产地种群的感染率远远高于入侵种群,如 Shoemaker 等^[31]研究表明火蚁(*Solenopsis invicta* 与 *Solenopsis richteri*)的入侵种群中完全没有 *Wolbachia* 感染,而在原产地的许多火蚁种群有 *Wolbachia* 感染,近年来,在入侵生物阿根廷蚂蚁(*Linepithema humile*)和 B 型烟粉虱(*Bemisia tabaci*)的研究中也发现了同样的现象。Tsutsui 等^[28]研究发现阿根廷蚂蚁原产地 11 个种群中有 4 个种群被 *Wolbachia* 感染,而 21 个入侵种群中仅有 1 个种群被感染;B 型烟粉虱是一种世界性的入侵害虫^[32],Nirgianaki 等^[33]的研究表明 13 个 B 型烟粉虱种群中仅有原产地之一的也门 1 个种群被

Wolbachia 感染,在 26 个非 B 型烟粉虱(非入侵种群)中则有 10 个种群被 *Wolbachia* 感染。

我们最近的研究结果和 Nirgianaki 等^[33]的研究结果是一致的,我们的实验发现 B 型烟粉虱的 14 个入侵种群均未被 *Wolbachia* 感染,在 4 个非 B 型烟粉虱种群(非入侵种群)中有两个种群被 *Wolbachia* 感染(另文发表),结合 Nirgianaki 等^[33]的研究结果可知,B 型烟粉虱的入侵种群被 *Wolbachia* 感染的比例低于原产地种群的感染率,而且远远低于其它非 B 型烟粉虱(非入侵种群)的感染率。因此可以推测 B 型烟粉虱可能逃离了 *Wolbachia* 的负面影响,而成为世界性的入侵害虫^[32];同时在入侵我国的 Q 型烟粉虱种群^[34]中也发现了这种现象。目前,*Wolbachia* 对入侵我国外来 B 型烟粉虱适合度的影响机理尚未明确,我们认为这种影响机理可能是来自两个方面的因素:一方面,可能外来 B 型烟粉虱逃避了 *Wolbachia* 感染而导致的生理代谢的负面影响;另一方面,*Wolbachia* 感染烟粉虱所导致的生殖隔离可能促进了外来 B 型烟粉虱的入侵;已有研究表明 B 型烟粉虱和多数非 B 型烟粉虱能够产生生殖隔离^[35],又由于 B 型烟粉虱存在生物学上的优势,从而使得 B 型烟粉虱通过生殖干涉的形式成功入侵世界各地,而 De Barro 和 Hart^[35]认为 *Wolbachia* 可能是 B 型和许多非 B 型烟粉虱生殖隔离的重要因素之一。

3 研究意义及应用前景

Wolbachia 对节肢动物宿主适合度影响的研究,不仅对于认识 *Wolbachia* 的生物学具有重要意义,而且在害虫及其所携带的病害防治方面具有广阔的应用前景^[27, 30]。例如,*Wolbachia* 能够对宿主的适合度有负面影响,尽管这种现象被发现的时间比较短,科研人员已经开始了利用 *Wolbachia* 这种生物学特性的应用研究^[36, 37]。O'Neill 课题组正在探索利用一种使黑腹果蝇的寿命缩短 50%的 *Wolbachia* 毒力株,使昆虫能够提前死亡,在一定的条件下,疾病的传播减少 80%~100%,他们已成功地在实验室内使多种果蝇感染了 *Wolbachia* 毒力株,而且同样地缩短其寿命,他们现在正在探索是否能在蚊子中建立类似的模型^[36]。

Wolbachia 对节肢动物宿主适合度影响的深入研究,尤其通过外来生物入侵的未感染种群和原产地感染种群的生物学以及生态学的比较,为了解 *Wolbachia* 与宿主之间的复杂关系提供了捷径。目前,许多外来生物传入我国不同地区并迅速扩散也为揭示 *Wolbachia* 对宿主的影响提供了理想材料,对于阐明外来有害生物的入侵机制,研制开发外来入侵生物的持续有效控制技术具有重要意义^[32]。

同时,这方面的研究对于 *Wolbachia* 的横向研究也具有重要的理论意义。数十年来,人们一直将导致人们失明的河盲病(盘尾丝虫病)归咎于寄生线虫(*Onchocerca volvulus*)。然而研究发现导致人们失明的真正原因可能是该线虫的共生菌 *Wolbachia*,它破坏了人的免疫系统从而使眼睛失明^[38]。通过对有害 *Wolbachia* 对节肢动物宿主的影响机理研究,对于了解引起人们疾病的线虫致病机理及其防治具有借鉴作用。

4 结束语

综上所述, *Wolbachia* 的节肢动物宿主十分广泛, 而且其感染的部位不仅存在于宿主生殖组织中, 而且还存在于其非生殖组织中。不同的 *Wolbachia* 品系不仅仅能够调控宿主的各种生殖方式, 而且能够对宿主的适合度具有不同程度的影响。 *Wolbachia* 对节肢动物宿主适合度影响的深入研究, 在害虫及其所携带疾病的防治、外来生物入侵机制以及横向研究等领域具有重要的意义。

当前, 尽管 *Wolbachia* 对宿主的适合度能够产生影响的现象已引起人们关注, 然而许多问题尚需进一步的研究, 如 *Wolbachia* 对宿主适合度产生负面影响的生理生化机制, *Wolbachia* 在种内和种间的传播方式以及感染宿主对种群生态的影响, *Wolbachia* 在害虫生物防治中如何利用等等问题; 这些问题的解决将会加速 *Wolbachia* 在害虫防治中的应用。

参 考 文 献

- [1] Stouthamer R, Breeuwer J A J, Hurst G D D. *Wolbachia pipientis*: Microbial Manipulator of Reproduction. *Ann Rev Microbiol*, 1999, **53**: 71 - 102.
- [2] Werren J H. Biology of *Wolbachia*. *Ann Rev Entom*, 1997 **42**: 587 - 609.
- [3] Bandi C, Anderson T J, Genchi C, et al. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 1998, **265** (1413): 2407 - 2413.
- [4] Werren J H, Windsor D W. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? *Proc R Soc Lond B*, 2000 **267**: 1277 - 1285.
- [5] Bouchon D, Rigaud T, Juchault P. Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans: molecular identification and host feminization. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 1998 **265**: 1081 - 1090.
- [6] Jeyaprakash A, Hoy M A. Long PCR improves *Wolbachia* DNA amplification: wsp sequences found in 76% of sixty-three arthropod species. *Insect Mol Biol*, 2000, **9**: 393 - 405.
- [7] Wenseleers T, Ito F, van Borm S, et al. Widespread occurrence of the micro-organism *Wolbachia* in ants. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 1998 **265**: 1447 - 1452.
- [8] Breeuwer J A J, Jacobs G. *Wolbachia* intracellular manipulators of mite reproduction. *Exp Appl Acarol*, 1996 **20**: 421 - 434.
- [9] Zchori-Fein E, Brown J K. Diversity of prokaryotes associated with *Bemisia tabaci* Genn. (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ann Entom Soc Am*, 2002, **95**: 711 - 718.
- [10] 廖 珊, 康 琳, 陈小爱, 等. *Wolbachia* 在灰飞虱体内的分布. *复旦学报* 2001 **40**(5): 539 - 543.
- [11] 宋社吾, 赵彤言, 董言德, 等. *Wolbachia* 的 *wsp* 基因片段在我国尖音库蚊复合组蚊虫中的 PCR 扩增. *寄生虫与医学昆虫学报* 2000 **1**(1): 26 - 32.
- [12] Wright J D, Barr A R. The ultrastructure and symbiotic relationships of *Wolbachia* of mosquitoes of the *Aedes scutellaris* group. *J Ultrastruct Res*, 1980 **72**: 52 - 64.
- [13] Rigaud T, Souty-Grosset C, Raimond R, et al. Feminizing endocytobiosis in the terrestrial Crustacean *Armadillidium vulgare* Latr. (Isopoda): Recent Acquisitions. *Endocyt Cel Re*, 1991 **7**: 259 - 273.
- [14] Louis C, Nigro L. Ultrastructural evidence of *Wolbachia* Rickettsiales in *Drosophila simulans* and their relationships with unidirectional cross-incompatibility. *J Invert Pathol*, 1989 **54**: 39 - 44.
- [15] 顾晓军, 田素芬. 害虫适合度与害虫生态控制. *世界科技研究与发展* 2001 **23**(2): 70 - 73.
- [16] Weeks A R, Reynolds K T, Hoffmann A A. *Wolbachia* dynamics and host effects: what has (and has not) been demonstrated. *Trends in Ecol & Evol*, 2002, **17**: 257 - 262.
- [17] 崔建平, 仲 泉, 李文卓, 等. 灰飞虱 *Wolbachia* 群体生物学的遗传特性研究. *复旦学报*, 1998 **37**(4): 542 - 546.
- [18] Vavre F, Girin C, Boulétreau M. Phylogenetic status of a fecundity-enhancing *Wolbachia* that does not induce thelytoky in *Trichogramma*. *Insect Mol Biol*, 1999 **8**: 67 - 72.
- [19] Girin C, Boulétreau M. Microorganism-associated variation in host infestation efficiency in a parasitoid wasp, *Trichogramma bourarachae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Experientia*, 1995 **51**: 398 - 401.
- [20] Hariri A R, Werren J H, Wilkinson G S. Distribution and reproductive effects of *Wolbachia* in stalk eyed flies (Diptera: Diopsidae). *Heredity*, 1998 **81**: 254 - 260.
- [21] Wade M, Chang N. Increased male fertility in *Tribolium confusum* beetles after infection with the intracellular parasite *Wolbachia*. *Nature*, 1995 **377**: 72 - 74.
- [22] Wright J D, Barr A R. The ultrastructure and symbiotic relationships of *Wolbachia* of mosquitoes of the *Aedes scutellaris* group. *J Ultrastruct Res*, 1980 **72**: 52 - 64.
- [23] Fleury F, Vavre F, Ris N, et al. Physiological cost induced by the maternally-transmitted endosymbiont *Wolbachia* in the *Drosophila* parasitoid *Leptopilina heterotoma*. *Parasitol*, 2000, **121**: 493 - 500.
- [24] Hoffmann A A, Turelli M, Harshman L G. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*. *Genetics*, 1990, **126**: 933 - 948.
- [25] Min K T, Benzer S. Genetics *Wolbachia*, normally a symbiont of *Drosophila*, can be virulent, causing degeneration and early death. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, **94**(20): 10792 - 10796.
- [26] Wenseleers T, Sundström L, Billen J. Deleterious *Wolbachia* in the ant *Formica truncorum*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2002, **269**: 623 - 629.
- [27] Silva I M M S, van Meer M M M, Roskam M M, et al. Biological control potential of *Wolbachia* infected (unisexual) versus uninfected (sexual) wasps: laboratory and greenhouse evaluation of *Trichogramma cordubensis* and *T. deion* strains. *BioControl*, 2000, **110**: 223 - 238.
- [28] Tsutsui N D, Kauppinen S N, Oyafuso A F, et al. The distribution and evolutionary history of *Wolbachia* infection in native and introduced populations of the invasive argentine ant (*Linepithema humile*). *Mol Ecol*, 2003 **12**(11): 3057 - 3068.
- [29] Mitchell C E, Power A G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 2003, **421**: 625 - 626.
- [30] Torchin M E, Lafferty K D, Dobson A P, et al. Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 2003 **421**: 628 - 630.
- [31] Shoemaker D D, Ross K G, Keller L, et al. *Wolbachia* infections in native and introduced populations of fire ants (*Solenopsis* spp.). *Insect Mol Biol*, 2000 **9**: 661 - 673.
- [32] 褚 栋, 张友军, 丛 斌, 等. 世界性重要害虫 B 型烟粉虱的入侵机制. *昆虫学报* 2004 **47**(3): 400 - 406.

- [33] Nirgianaki A , Banks G K , Frohlich D R , *et al.* *Wolbachia* infections of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Curr Microbio* , 2003 **47** (2) 93 – 101.
- [34] 褚 栋 , 张友军 丛 斌 等. 烟粉虱不同地理种群的 mtDNA COI 基因序列分析及其系统发育. *中国农业科学* , 2005 **38** (1) 76 – 85.
- [35] De Barro P J , Hart P J. Mating interactions between two biotypes of the whitefly , *Bemisia tabaci* (Hemiptera :Aleyrodidae) in Australia. *Bul Entom Res* , 2000 **90**(2) :103 – 112.
- [36] Zimmer C. *Wolbachia* : A tale of sex and survival. *Science* , 2001 , **292**(5519) :1093 – 1095.
- [37] Enserink M. Mosquito engineering. Building a disease-fighting mosquito. *Science* , 2000 , **290**(5491) :440 – 441.
- [38] Saint Andre A , Blackwell N M , Hall L R , *et al.* The role of endosymbiotic *Wolbachia* bacteria in the pathogenesis of river blindness. *Science* , 2002 , **295**(5561) :1892 – 1895.

Wolbachia endosymbionts and their effects on the fitness of the arthropod hosts

CHU Dong^{1,2} ZHANG You-jun^{1*} BI Yu-ping² FU Hai-bin³

(¹ Institute of Vegetables and Flowers , Chinese Academy of Agricultural Sciences , Beijing 100081 , China)

(² High-tech Research Center , Shandong Academy of Agricultural Sciences , Jinan 250100 , China)

(³ College of Plant Protection , Shenyang Agricultural University , Shenyang 110161 , China)

Abstract : *Wolbachia* are common and maternally inherited bacteria found in reproductive tissue of a wide range of arthropod species. A tremendous amount of progress on their manipulating reproduction of their host has been made over the past 30 years. Recent surveys have found that they could effect the fitness of their hosts. The recent advances on *Wolbachia* distribution , locality and their effects on the fitness of hosts are reviewed , and the significance and potential implications of the fields are discussed.

Key words : *Wolbachia* , Arthropod , Fitness

Foundation item : Key Project of Chinese National Programs for Fundamental Research and Development (2002CB111400)

* Corresponding author. Tel 86-10-68919518 ; E-mail : zhangyj@mail.caas.net.cn

Received date 02-23-2005