

# 福寿螺应对天敌的响应策略与机制研究进展

郭靖<sup>1</sup> 章家恩<sup>2,3\*</sup>

(<sup>1</sup>韶关学院英东生物与农业学院, 广东韶关 512005; <sup>2</sup>华南农业大学资源环境学院, 广州 510642; <sup>3</sup>广东省生态循环农业重点实验室, 广州 510642)

**摘要** 福寿螺(*Pomacea canaliculata*)作为一种世界性入侵生物,1981年引入我国大陆,严重危害水生作物生产和生态系统功能。福寿螺在入侵过程中,其表型可塑性可能在增强其环境适应性和耐受性方面扮演着重要角色。猎物对天敌诱导的防御响应是其表型可塑性中的一种表现形式。本文从福寿螺的行为(防御、生长、繁殖、后天性学习)、形态(壳形状、壳强度)和生理生化(卵、抗氧化系统)等3个方面对福寿螺应对天敌胁迫的响应策略与机制进行了总结和归纳,强调了福寿螺应对天敌胁迫的响应多样性和性别差异性,并讨论了天敌诱导下福寿螺的能量分配与权衡机制。在此基础上,对福寿螺与天敌互作机制、生物防治技术开发和效果评估等方面进行了展望。

**关键词** 福寿螺; 天敌; 防御策略; 响应机制; 表型可塑性

**Research advances on response strategies of *Pomacea canaliculata* to predator stress and the involved mechanism.** GUO Jing<sup>1</sup>, ZHANG Jia-en<sup>2,3\*</sup> (<sup>1</sup>Henry Fok College of Biology and Agriculture, Shaoguan University, Shaoguan 512005, Guangdong, China; <sup>2</sup>College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; <sup>3</sup>Guangdong Provincial Key Laboratory of Eco-Circular Agriculture, Guangzhou 510642, China).

**Abstract:** The apple snail, *Pomacea canaliculata*, is a cosmopolitan alien invasive species. It was introduced to mainland China in 1981 and has caused serious damage to aquatic crop production and ecosystem functioning. Phenotypic plasticity may play an important role during the invasion of *P. canaliculata*, which help invaders to increase their environmental adaptation and tolerance. Phenotypic plasticity frequently involves predator-induced defenses. In this paper, the response strategies and underlying mechanisms of *P. canaliculata* against predator stresses were reviewed and summarized from three aspects: behaviors (defense, growth, reproduction, learned predator recognition), morphology (shell shape and strength), and physiology and biochemistry (eggs, antioxidant system). The response diversity and sexual dimorphism of *P. canaliculata* under predation were highlighted, and the predator-induced energy distribution and trade-off mechanisms were discussed. Finally, we proposed research priorities on the interaction mechanisms of *P. canaliculata* with its predators, technological developments and performance evaluation of biological control.

**Key words:** *Pomacea canaliculata*; natural enemy; defense strategy; response mechanism; phenotypic plasticity.

外来生物入侵是导致全球生物多样性下降的关

键要素之一,极大地威胁着生态系统稳定性,已造成巨大的生态损失与经济损失(陈宝明等,2016)。对许多外来入侵物种而言,表型可塑性在增强其入侵成功率上扮演着重要角色(Davidson *et al.*, 2011; Kistner *et al.*, 2013)。由于奠基者效应,入侵种群通常具有较低的遗传多样性(Guo, 2006),且入侵种

国家自然科学基金(31901229, 31870525)、广东省科技计划项目(2019B030301007)、广东省普通高校毕业生创新人才项目(2018KQNCX235)、韶关学院科研项目重点项目(SZ2018KJ01)、韶关学院人才引进科研启动项目和广东省生态循环农业重点实验室基金资助。

收稿日期: 2020-02-11 接受日期: 2020-05-18

\* 通讯作者 E-mail: jeanzh@scau.edu.cn

没有经历过新入侵生境带来的选择压力(Pérez *et al.*, 2006)。表型可塑性是生物适应环境变化的重要生态对策,通常是指一个有机体(遗传学个体)受不同环境的影响改变自身行为、形态和生理而产生不同表现型的现象(施建敏等, 2014)。表型可塑性能够帮助入侵种增强其环境耐受性,并扩大入侵种对新生境的生态适应性和入侵性(Tamburi *et al.*, 2011; Ouellette-Plante *et al.*, 2017)。

福寿螺(*Pomacea canaliculata*)原产于南美洲亚马逊河流域,被世界自然保护联盟列入世界范围内100种危害最为严重的入侵物种之一(Lowe *et al.*, 2000)。自1979年进入我国台湾以来,福寿螺通过水产贸易和观赏水族动物贸易途径成功入侵东亚和东南亚10多个国家(Hayes *et al.*, 2008),严重危害水生作物生产和水生生态系统。福寿螺表型可塑性强,来自不同洲的种群间表现出生长和繁殖差异(Lach *et al.*, 2000)。由于福寿螺的低移动性,不同种群容易表现出表型差异(Guo *et al.*, 2019b),同一生境条件下不同取样点之间福寿螺表型性状存在很大变异(徐猛等, 2015),甚至种群内部福寿螺亦会表现出较大幅度的表型变异,这种变异无法仅靠地理因素解释(Torres *et al.*, 2011)。福寿螺可能利用其表型可塑性优势,在不同生境迅速定殖并扩散(Guo *et al.*, 2019b)。

天敌诱导防御是表型可塑性中的一种常见表现形式,猎物通常表现出包括行为、形态和生理防御特征在内的多样化表现型以应对捕食危机(Bucciarelli *et al.*, 2017)。研究入侵生物在天敌胁迫下的表型可塑性对于治理入侵生物,以及准确评估和预测天敌的控制效果具有重要的价值。福寿螺具有个体较小、行动缓慢、形态性状简单且易于分析等特点,是用于探究入侵动物表型可塑性的最佳材料之一。福寿螺主要入侵亚洲东南部,这是全球生物多样性最为丰富的地区之一。研究发现。能够有效控制福寿螺的天敌资源至少有数十种(郭靖等, 2015),但阻止不了福寿螺泛滥成灾。表型可塑性强的福寿螺会采取一定的策略来缓解天敌胁迫对其种群发展的抑制作用。当前亟待对天敌胁迫下的福寿螺表型可塑性响应开展深入研究。本文综合国内外已有研究,从福寿螺的行为、形态和生理生化等3个方面对福寿螺应对天敌胁迫的响应策略与机制进行了总结和归纳,并指出未来在福寿螺与天敌互作机制、生物防治技术开发和效果评估等方面应着重研究的方向。

## 1 行为特征及响应

### 1.1 防御行为

在长期的生存适应和进化过程中,福寿螺会表现出相应的防御天敌的行为策略,其能够感知到捕食者的出现并做出防御反应(表1)。福寿螺在遭遇天敌直接袭击时,往往会采取原位避敌策略(紧闭厖甲)来摆脱天敌。研究发现,绿河鲃(*Tetraodon nigroviridis*)会利用自身锋利的牙齿和快速的攻击能力直接袭击活动状态的福寿螺,而福寿螺在遭受捕食时,会迅速紧闭厖甲,并在原位保持不动,以躲避绿河鲃的捕杀,但福寿螺的厖甲和壳开口端的边缘留下了多处遭天敌咬食而出现的壳破损(Guo *et al.*, 2016)。室内模拟实验发现,在与绿河鲃共存的24 h内,超过95%的福寿螺一直处于紧闭厖甲的状态(Guo *et al.*, 2016)。类似地,福寿螺随着与红耳龟(*Trachemys scripta elegans*)共存的时间延长,壳受损的情况逐渐加重,多为其厖甲边缘遭啃食(郭靖等, 2016; Guo *et al.*, 2019b);宽体金线蛭(*Whitmania pigra*)在捕食福寿螺时,会将头部深入螺壳内,直接吸食福寿螺的软体组织(Guo *et al.*, 2017b),福寿螺同样会紧闭厖甲,试图将水蛭挤出体外。

被捕食者在遭受天敌捕杀时,会释放捕食风险信号并逐渐扩散,一定范围内的同种个体感知后,会迅速表现出逃逸行为(Daleo *et al.*, 2012)。室内模拟实验及野外调查研究均发现,福寿螺对遭受捕食或人工破碎的同种个体释放的化学信号有明显的警戒响应,会采取多样化的逃逸避敌策略远离危险区(表1)。幼螺(壳高 $\leq 10$  mm)往往会爬出水面躲避天敌的捕杀(Ichinose *et al.*, 2003; Carlsson *et al.*, 2004),成年福寿螺个体(壳高 $\geq 25$  mm)则会沉入水底(Carlsson *et al.*, 2004),或自埋于泥沙中进行防御(Yoshie *et al.*, 2008; Aizaki *et al.*, 2009; Guo *et al.*, 2017a),或快速爬离危险区(Xu *et al.*, 2014)。另外, Ichinose(2002)研究发现,将不同日龄的福寿螺置于3日龄福寿螺的水浸提液中,15日龄以下的福寿螺行为响应强度明显高于30和60日龄螺。

除了个体大小和年龄差异以外,福寿螺应对天敌的行为响应还受多个因素的影响。其一是性别, Xu等(2014)研究发现,雌螺在感应到同种个体遭草龟(*Chinemys reevesii*)捕食时释放的警戒信号后,会表现出明显高于雄螺的警戒响应强度,雌螺逃逸得更为迅速。室内模拟条件下,将雌雄福寿螺与草

表 1 福寿螺的行为特征与对天敌的诱导响应  
Table 1 Behavioral characteristics of *Pomacea canaliculata* and its predator-induced response

类别 Response aspects of snails	行为 Behavior of snails	可能原因/意义 Possible motivation/ significance	特点 Snails response characteristics	参考文献 References
防御 Defense	紧闭厖甲 Close opercula	躲避天敌从壳口攻击 Avoid attacks from aperture by predators	快速 Rapidly	Guo <i>et al.</i> , 2016, 2017b
	爬出水面 Crawl out of the water	躲避天敌攻击 Avoid attacks from predators	多见于幼螺(壳高≤10 mm) Commonly found among juvenile snails (≤10 mm shell height)	Ichinose <i>et al.</i> , 2003; Carlsson <i>et al.</i> , 2004
	沉入水底 Sink into the water	躲避天敌攻击 Avoid attacks from predators	多见于成螺(壳高≥25 mm) Commonly found among adult snails (≥25 mm shell height)	Carlsson <i>et al.</i> , 2004
	自埋 Self-burial	躲避天敌攻击 Avoid attacks from predators	多见于成螺(壳高≥25 mm),且雌性 反应强于雄性 Commonly found among adult snails (≥25 mm shell height), females respond to predation risk more strongly than males	Yoshie <i>et al.</i> , 2008; Aizaki <i>et al.</i> , 2009; Xu <i>et al.</i> , 2014; Guo <i>et al.</i> , 2017a
	远离危险区 Escape far away from the danger zone	躲避天敌攻击 Avoid attacks from predators	雌性逃离速度快于雄性 Females escape more rapidly than males	Xu <i>et al.</i> , 2014
生长 Growth 繁殖 Reproduction	摄食减少 Reduce feeding	躲避天敌攻击 Avoid attacks from predators	雌性生长慢于雄性 Females grow more slowly than males	Guo <i>et al.</i> , 2017a
	脱离水体产卵 Lay eggs out of water	避免水中天敌的侵害 Avoid hazards from predators in water	—	郭靖等, 2014b
	夜间产卵 Lay eggs at night	天敌多为昼行性动物 Miss the active time of mostly diurnal predators	—	刘巧等, 2016
	雌性个体储精 Store sperms in females	减少天敌对交配行为的干扰 Reduce interference from predators on snails mating	一次交配可能使整个生命周期分泌 的卵细胞受精 One time copulation might ensure the fertilization of ova produced during the entire lifetime of females	Burela <i>et al.</i> , 2011
	产卵优先 Lay eggs in priority	延续种群发展 Continue population development	—	Guo <i>et al.</i> , 2017a
	雄性个体主动寻求交配 Seek copulation actively in males	降低雌性个体被天敌发现的 可能性 Reduce the likelihood of being caught of females by predators	—	徐武兵等, 2011
	天敌识别 Learn to rapidly recognize predators	有利于再次遭遇时尽早躲避 Conducive to escape earlier in the case of predator exposure	—	Aizaki <i>et al.</i> , 2010

龟共养 1 周后,更多的雌螺逃至安全区,使得其存活率明显高于雄螺 (Xu *et al.*, 2014)。其二是天敌种类,福寿螺能够感知到攀鲈 (*Anabas testudineus*) 和欧洲丁鲷 (*Tinca tinca*) 取食螺时释放的化学信息素,并表现出明显的逃逸行为,却对湿地蟹 (*Esantheiphusa nimoafi*) 释放的化学信息素无明显行为响应 (Carlsson *et al.*, 2004)。此外,幼螺在感知到草龟制造的捕食风险后,偏向自埋于泥沙中,而在感知到鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 取食螺时释放的化学信息素时,则偏向于爬出水面 (Ueshima *et al.*, 2015)。值得注意的是,不管福寿螺应对何种天敌产生的捕食风险,引起其行为响应的警戒信号可能主要是来自于同种个体被天敌取食或人为破碎时释放的,而非天敌本

身释放的信息素 (Ueshima *et al.*, 2015)。其三,福寿螺的行为响应强度会受人为破碎的同种个体的大小的影响,当福寿螺与被破碎的同种个体的大小相仿时,会表现出更激烈的逃逸行为响应 (Ichinose, 2002)。其四,福寿螺的行为响应会受暴露时间的影响,3 日龄幼螺在感知到同日龄的同种个体遭破碎时释放的警戒信号后,60%~90%的个体会在 1 h 内爬出水面,当时间延长至 24 h 时,爬出水面的个体下降至 40% (Ichinose *et al.*, 2003)。

1.2 生长繁殖行为

福寿螺的快速生长和高繁殖能力对于其成功入侵淡水生态系统并建立自然种群至关重要 (Song *et al.*, 2014; Guo *et al.*, 2017a)。福寿螺通常营水生



活,但会脱离水体进行产卵,这样可避免螺卵在孵化期遭受水中天敌的侵害(郭靖等,2014b)。另有研究发现,福寿螺的天敌资源多为昼行性动物(郭靖等,2015),而雌螺会选择夜间或黎明产卵(刘巧等,2016),这样可降低天敌对雌性成螺的捕食几率及降低对其产卵行为的干扰。另外,福寿螺交配时长多为数小时,甚至长达20 h,其中精子转移占据了交配过程中80%以上的时间,且雌螺具备储精能力,这使得一次交配可能满足雌螺整个生命周期分泌的数千个卵细胞的受精(Burela *et al.*, 2011),因而可减少雌雄福寿螺交配而被直接捕杀的风险,以及天敌对福寿螺繁衍后代的干扰(表1)。

福寿螺在摄食生长方面存在着性别差异,雌螺的生长速度快于雄螺,这得益于雌螺具有更高的摄食率和食物转化效率(Tamburi *et al.*, 2009; 徐武昌等,2011),但在天敌胁迫下,雌螺生长速度反而慢于雄螺(Guo *et al.*, 2017a),原因可能但不限于以下两个方面:一是雌螺应对捕食风险的行为响应更为强烈,自埋于泥沙中的雌螺数量多于雄螺(Xu *et al.*, 2014),或自埋时间长于雄螺,进而使得雌螺摄食时间和总量少于雄螺,从而导致雌螺生长速度更为受限;二是雌螺在感知到捕食风险后,会加大繁殖投入,进而使其自身生长受到抑制,而雄螺繁殖投入相对较小,体重增长未受到明显影响(Guo *et al.*, 2017a)。值得一提的是,Guo等(2017a)研究发现,将雌螺置于红耳龟制造的捕食风险下,尽管最终生长速率和产卵总量均受到抑制,但前期雌螺的产卵块数明显增多,这可能表明了雌螺在察觉到自身生命遭受威胁时,会优先进行产卵,以延续种群发展(表1)。由此可见,福寿螺在捕食风险下生长的性别差异和优先产卵行为均体现了福寿螺应对天敌胁迫的生长-繁殖权衡机制。

在捕食风险下,福寿螺产卵的位置高度没有受到天敌存在的影响,这可能是由于福寿螺爬出水面时即已脱离捕食危机(Guo *et al.*, 2017a)。但是,福寿螺在捕食风险下所产的卵块孵化历期会延长,换言之,幼螺在更为安全的离水环境下生存的时间增多,这降低了螺卵成为水中捕食者的猎物的可能性(Guo *et al.*, 2017a)。此外,当雌、雄成螺相遇时,往往是雄螺主动寻找雌螺交配,既相对地保存了雌螺的能量(徐武昌等,2011),亦可能降低被天敌发现的可能性(表1)。在福寿螺自然种群中,雌雄比往往远大于1,这有助于提高种群的繁殖能力和数量

规模(Guo *et al.*, 2019a),并能更好地应对天敌胁迫对种群发展的负面影响。

### 1.3 学习行为

研究发现(表1),将幼螺置于人工破碎的同种个体和单一天敌(鲤鱼或草龟)存在的环境中(幼螺和天敌之间用带网孔的篮子隔开,以模拟捕食风险),之后再将幼螺暴露在鲤鱼或草龟单独存在的生境中。相对于前后两个阶段天敌不一致的情况,幼螺一直暴露在鲤鱼(或草龟)存在的条件下,会表现出更强的行为警戒响应,表明福寿螺能通过联想学习对天敌进行识别(Aizaki *et al.*, 2010)。

## 2 形态特征及响应

### 2.1 壳形状

同种生物不同性别个体所表现出来的体型大小、外部形状及其他表型方面的差异称为性别二态性。研究发现,福寿螺在壳形状方面表现出性别差异(郭靖等,2014a),形状上的差异导致雌雄福寿螺在天敌胁迫下表现出形态响应差异(Guo *et al.*, 2019b)。如表2所示,在没有天敌存在的情况下,雄螺螺壳的高宽比高于雌螺,这种差异与福寿螺个体尺寸关系不大,主要是雌雄螺自身性状决定的(郭靖等,2014a; Guo *et al.*, 2019b)。而在天敌胁迫下,福寿螺表现出形态响应性别差异,雄螺螺壳的高宽比变化不明显,雌螺螺壳的高宽比明显增加(Guo *et al.*, 2019b)。换言之,雌螺在天敌胁迫下整个壳外部形态变得更狭长。相对狭窄的壳也使得雌螺更容易进入避难所(如生境中各种狭缝),从而更有利于躲避天敌的捕杀(Moreno-Rueda, 2009)。

此外,福寿螺会通过紧闭厖甲来躲避天敌的袭击。研究发现,不管天敌胁迫是否存在,雌螺的厖甲面积均小于雄螺,且福寿螺在红耳龟制造的捕食风险下生存一个月时间内,雌雄螺的厖甲面积均明显变小(以壳高为参照,Guo *et al.*, 2019b)。厖甲面积变小也有利于螺抵抗通过壳口端来取食螺的天敌(Rochette *et al.*, 2007)。从应对天敌胁迫的角度来看,雌螺在高宽比和厖甲面积上均表现出优于雄螺的形态响应,这能在一定程度上减少天敌通过壳口对其捕杀的概率,有利于福寿螺(尤其是雌螺)对其种群增长和延续的贡献。

### 2.2 壳强度

不同天敌捕杀福寿螺的策略可能不一样,除了通过壳口袭击福寿螺外,多数天敌会采取破壳的方

式直接吞食福寿螺。壳强度(抗压能力)越高,福寿螺更有机会抵抗天敌的捕杀。研究发现,在红耳龟制造的捕食风险下 30 d 后,福寿螺的壳强度明显增加(Guo *et al.*, 2019b)。一方面是由于福寿螺壳重量占比(壳重/体重)的增加,壳重量占比越高,意味着螺壳越重而软体部分更轻,越重的壳可能需要天敌用更大的力量去压碎(Jordaens *et al.*, 2006),另一方面是福寿螺壳厚度和无机质含量均有增加的趋势,碳酸钙是组成壳最主要的无机成分,而钙在壳强度方面扮演关键角色(Jordaens *et al.*, 2006)。但考虑到福寿螺的摄食和生长在捕食风险下会受到抑制(Guo *et al.*, 2017a),且更厚更重的壳会使得福寿螺个体在日常活动中消耗更多的能量(Brookes *et al.*, 2007),故多方面的能量需求阻碍了福寿螺对壳防御的投入。由此可见,福寿螺在捕食风险下面临复杂的能量投入权衡(Guo *et al.*, 2019b)。

不管天敌是否存在,雄螺的壳强度高于雌螺(表 2),原因是多方面的。其一,雄螺的壳厚于雌螺(Guo *et al.*, 2019b),壳厚度是决定抗压能力的关键因素(Jordaens *et al.*, 2006; Lakowitz *et al.*, 2008)。其二,雄螺壳的钙化率高于雌螺,这可能是由于雌螺需要投入大量碳酸钙制造卵壳,并为胚胎的壳的形

成提供钙质储备(Tamburi *et al.*, 2012),这可能导致雌螺出现相对于雄螺更低的钙含量和更薄的壳。其三,雌螺的壳重量占比低于雄螺,低的壳重量占比意味着更多的内部空间可用,这有利于软体部分生长和繁殖产出(Trussell *et al.*, 2000)。福寿螺在壳强度的性别差异可能反映出福寿螺在壳形态防御和繁殖上的权衡(Guo *et al.*, 2019b)。

虽然雄螺的壳强度优于雌螺,但雌螺在遭受捕食危机时反应更为敏捷,逃逸速度亦更快(Xu *et al.*, 2014),这可能意味着福寿螺在应对捕食风险时会面临行为防御和形态防御间的权衡,已在数种软体动物中发现行为逃逸和形态防御呈负相关关系(Cotton *et al.*, 2004)。此外,壳厚的雄螺可能需要比雌螺爬行更远的距离寻求交配机会(徐武兵等, 2011),这可能促使福寿螺种群朝雄性特异性壳形态防御方向进化(Meuthen *et al.*, 2018),壳薄的雌螺则可能投入更多的能量用于繁殖(Guo *et al.*, 2019b)。

3 生理生化特征及响应

3.1 卵

福寿螺卵块因卵红蛋白的存在,呈现鲜明的粉红色,可能对陆生捕食者形成一种警示作用,以避免

表 2 福寿螺的形态特征与天敌诱导响应  
Table 2 Morphological characteristics of *Pomacea canaliculata* and its predator-induced response

类别 Indicator	性状 Character/ index	无天敌胁迫 Without predator stress	天敌胁迫 Under predator stress	可能原因/意义 Possible intention/significance	参考文献 References
壳形状 Shell shape	高宽比 Aspect ratio	雄性>雌性 Higher in males	雄性无明显变化,雌性增加 No obvious changes in males, but an increase in females	壳高宽比大有利于进入狭缝生境躲避 Easy for snails with high aspect ratio to enter narrow habitats to avoid predator	Moreno-Rueda, 2009; Guo <i>et al.</i> , 2019b
	厖甲面积 Opercular area	雄性>雌性 Larger in males	雌雄均减小;雄性>雌性 Decrease in both males and females, but still larger in males	厖甲面积小有利于抵御天敌从壳口攻击 Conducive for snails with small operculum to avoid attacks from aperture by predators	Rochette <i>et al.</i> , 2007; Guo <i>et al.</i> , 2019b
壳强度 Shell strength	抗压能力 Anti-pressure capacity	雄性>雌性 Higher in males	雄性增加,雌性无明显变化;雄性 >雌性 An increase and higher in males, but no obvious changes in fe- males	壳强度高使壳不易被天敌咬碎 Higher shell strength of snails, more difficult to be crushed by predators	Guo <i>et al.</i> , 2019b
	壳厚度 Shell thickness	雄性>雌性 Thicker in males	无明显变化;雄性>雌性 No obvious change, but still thicker in males	壳厚度增加可提升壳抗压能力 Increased shell thickness may improve shell anti-pressure capacity	Jordaens <i>et al.</i> , 2006; Lakowitz <i>et al.</i> , 2008; Guo <i>et al.</i> , 2019b
	钙化率 Calcification rate	雄性>雌性 Higher in males	无明显变化 No obvious change for males and fe- males	雌性需要投入更多的碳酸钙用于制造卵壳 及胚胎壳的形成;钙化率增加可提升壳抗压 能力 Females need more CaCO <sub>3</sub> inputs for eggshells and embryonic shell growth. In- creased calcification rate may improve shell anti-pressure capacity	Jordaens <i>et al.</i> , 2006; Tamburi <i>et al.</i> , 2012; Guo <i>et al.</i> , 2019b
	壳重/体重 Shell mass/ body mass	雄性>雌性 Higher in males	雌雄均增加;雄性>雌性 An increase in males and females, but still higher in males	壳重量占比高可提升壳抗压能力;壳重量占 比低于软体部生长、繁殖产出、逃离危险 High shell mass ratio may improve shell anti- pressure capacity, while low shell mass ratio is conducive for snails to improve tissue growth and reproductivity, and flee from dangers	Trussell <i>et al.</i> , 2000; Jordaens <i>et al.</i> , 2006; Xu <i>et al.</i> , 2014; Guo <i>et al.</i> , 2019b

卵块遭受破坏 (Frassa *et al.*, 2010; 刘巧等, 2016)。同时, 福寿螺卵中含有抗营养、抗消化和神经毒素物质 (Dreon *et al.*, 2013; 刘巧等, 2016)。Dreon 等 (2014) 发现, 将福寿螺卵周液掺入大鼠食料中投喂 4 d 后, 大鼠肠道形态和生长率均受到明显影响, 进而使捕食者营养吸收能力受到限制; 而福寿螺卵中的卵红蛋白能抑制大鼠胃肠道中蛋白质的水解 (Dreon *et al.*, 2010), 同时卵中的低聚物糖脂蛋白 PcPV2 能导致小鼠钙失衡, 使得相关的神经细胞坏死, 进而使得小鼠中枢神经系统无法正常运行 (Heras *et al.*, 2008)。由此可见, 福寿螺卵的警戒色及其中的多种化学毒素使其具有自我保护作用, 目前仅发现同型巴蜗牛 (*Bradybaena similis*)、发光陆螺 (*Quantula striata*)、热带火蚁 (*Solenopsis geminata*)、螽斯 (*Conocephalous longipennis*) 等 4 种天敌能取食福寿螺卵 (郭靖等, 2015)。

### 3.2 抗氧化系统

在天敌胁迫下, 福寿螺个体生长受到抑制。捕食风险会造成被捕食者新陈代谢的增加, 使得细胞活性氧含量升高, 而抗氧化酶作为防止氧化应激破坏细胞结构的第一道防线, 尽可能使机体维持在正常水平 (Korsloot *et al.*, 2004)。成年福寿螺在捕食风险下的一个月后, SOD 活力维持在正常水平, 雄螺 CAT 活力降低, 雌螺 CAT 活力略微下降。这可能是由于被捕食者需要将更多的能量投入到自身生长, 以便更好地应对捕食风险 (Slos *et al.*, 2008), 或投入到繁殖中, 以便产生更多的后代, 这也体现了福寿螺应对天敌胁迫时的有限能量投入的权衡策略。SOD 催化  $O_2^-$  歧化为  $H_2O_2$ , 随后被 CAT 催化成  $H_2O$  和  $O_2$ , 从而达到解毒的目的 (Felton *et al.*, 1995), 而  $O_2^-$  比  $H_2O_2$  对机体的损伤会更大 (Korsloot *et al.*, 2004), 被捕食者可能更倾向于优先避免 SOD 减少 (Slos *et al.*, 2008)。不光是 SOD、CAT, 雌螺肝组织内 GSH、PCO 含量亦未出现明显变化, 表明雌螺的抗氧化系统并未在捕食风险下激活。而雄螺的 GSH 和 PCO 含量均升高, GSH 具有抗氧化作用和广谱解毒功能, 捕食风险下 GSH 含量的升高有利于清除细胞内活性氧, 能够在一定程度上缓解捕食风险对雄螺的氧化损伤; PCO 是蛋白质氧化损伤的敏感指标 (Monaghan *et al.*, 2009), 其升高表明 GSH 的升高并不能阻止雄螺抗氧化损伤的发生。总的来说, 抗氧化系统能够在一定程度上减轻但不能完全抑制活性氧的氧化作用 (Pamplona *et al.*, 2011)。

雌雄福寿螺在捕食风险下的抗氧化差异可能跟两者的寿命和健康状况有关, 而健康状况又跟寿命有很强的关联性 (Slos *et al.*, 2009)。刘军等 (2012) 研究发现, 雌螺与雄螺的平均寿命分别为 2.40 和 1.98 年, 而抗氧化酶在抗衰老中可能起到关键的作用 (Martin *et al.*, 2006)。雌螺的抗氧化能力强于雄螺可能跟其蛋白腺等有关, 雌螺合成的卵周液中的卵红蛋白是一种含类胡萝卜素的蛋白, 卵粒中类胡萝卜素 (虾青素等) 具有强的抗氧化损伤能力 (Dreon *et al.*, 2004, 2006)。

## 4 研究展望

福寿螺采取多样化的防御行为摆脱天敌的捕杀或威胁, 势必会导致摄食时间减少、摄食不足等问题。那么, 福寿螺是如何分配利用有限的能量来应对天敌胁迫的? 目前发现, 福寿螺在天敌胁迫下存在雄性生长快于雌性、雌性优先产卵的生长-繁殖权衡, 以及壳形态防御与繁殖、行为防御之间的权衡, 然而, 这些均只是从福寿螺的某一角度或两个方面来进行分析, 实质上能量分配必然是全方位、一体化的。因此, 有关福寿螺在天敌胁迫下的生长、繁殖、行为防御、壳形态防御、生理防御等方面的能量投入优化分配与权衡策略, 以及天敌胁迫下福寿螺种群的快速进化潜力与机制需要进一步探究, 这将为更好地理解福寿螺的表型可塑性、入侵性及其应对天敌胁迫的防御响应机制提供科学依据。

在以往研究中, 福寿螺感知到的天敌胁迫往往来自于受损的同种个体 (人工破碎或天敌咬食), 但不能排除天敌的气味、分泌物或排泄物可能对福寿螺造成影响。而且, 现有研究表明, 福寿螺应对天敌的行为响应跟天敌种类、遭捕食的同种个体大小等诸多因素有关。事实上, 不同天敌对福寿螺的捕食方式、控制效果不一, 产生的胁迫作用亦会不同, 甚至天敌对不同大小的福寿螺可能采取差异化的捕食策略。因此, 不同天敌对福寿螺产生胁迫和捕食的具体生境条件、防控效应及过程调控的关键参数尚需要今后开展系统深入的研究, 从而为探寻福寿螺的生物与生态防治技术提供理论依据。此外, 以往研究多局限于室内模拟实验, 在生物与生物之间、生物与环境之间相互关系错综复杂的野外条件下, 天敌胁迫对福寿螺的影响作用效果以及福寿螺的响应策略与机制需进一步研究和评估。

目前关于天敌对福寿螺的控制效果往往局限于



直接捕食作用。事实上,天敌制造的捕食风险仍可能会通过抑制福寿螺生长、繁殖和幼螺生存等来间接减少福寿螺种群增长和扩散(Guo *et al.*, 2017a), 尽管福寿螺应对天敌的多重响应策略与机制会降低其被天敌捕食的概率。Preisser 等(2005)通过统计相关论文发现,捕食风险对被捕食者种群的间接抑制效果至少占直接捕食效应的 50%以上,且捕食风险对维持捕食者和被捕食者种群的相对稳定有重要意义,其影响力会随着被捕食者数量的增多而增加(Ydenberg *et al.*, 2004)。因此,对于泛滥成灾的福寿螺而言,天敌对其控制效果与机制更需将间接的“威慑”驱避效应和捕食风险考虑在内,今后应加大该方面的深入研究。

性别二态性可能会导致捕食风险的性别特异性(Costantini *et al.*, 2007; Owen-Smith, 2008),同时,雌雄个体在种群生存和繁衍中的功能差异,使得生物在应对天敌胁迫时亦可能展现可塑性响应的性别差异(Meuthen *et al.*, 2018)。已有研究表明,福寿螺存在性别二态性,且在天敌胁迫下表现出行为、形态和生理生化等方面的性别差异性响应。这种差异可能会导致捕食和防御的性别偏差(Xu *et al.*, 2014),进一步引起猎物种群性比发生变化(Hirst *et al.*, 2010)。性比是决定入侵生物繁殖产出和危害程度的关键因素之一(Guo *et al.*, 2019a),福寿螺出生时性比无明显偏差,而在自然成年种群中往往雌雄比大于 1(Xu *et al.*, 2014),结合福寿螺的繁殖习性考虑,这使得福寿螺种群更容易繁殖和暴发。因此,今后在探究福寿螺乃至其他入侵生物与天敌的互作机制时,应将其性别差异纳入其中。

同时,在福寿螺的生物防控关键技术与生产实践应用方面,今后需加大以下几方面的研究:(1)适宜于不同土地利用生境(如稻田、池塘、沟渠等)下高效防控福寿螺的专一性/非专一性天敌物种的优化筛选应用,包括天敌种类、投放比例、原位管护方式、防控效果等;(2)天敌释放的信息素、分泌物、干扰素等化学物质的提取、收集、释放或人工合成关键技术的研发与生产应用;(3)直接捕食、攻击杀灭、行为和信号威慑驱避或寄生福寿螺卵的天敌生物资源的筛选、培育与释放应用;(4)多种天敌在福寿螺防控中的组合应用,以及天敌防控与其他环境友好型技术(物理防控、农艺防控等)的组合应用研究。

## 参考文献

陈宝明, 彭少麟, 吴秀平, 等. 2016. 近 20 年外来生物入侵

- 危害与风险评估文献计量分析. 生态学报, **36**(12): 6677–6685. [Chen BM, Peng SL, Wu XP, *et al.* 2016. A bibliometric analysis of researches on topics related to the ecological damage caused by and risk assessments of exotic invasive species from 1995 to 2014. *Acta Ecologica Sinica*, **36**(12): 6677–6685.]
- 郭靖, 陈敏, 王玥, 等. 2014a. 雌雄福寿螺摄食生长及形态性状差异研究. 广东农业科学, **41**(8): 96–100. [Guo J, Chen M, Wang Y, *et al.* 2014a. Sex-related differences in feeding, growth and morphological characteristics of *Pomacea canaliculata*. *Guangdong Agricultural Sciences*, **41**(8): 96–100.]
- 郭靖, 张春霞, 章家恩, 等. 2016. 巴西龟对福寿螺的直接捕食及间接干扰效应. 华南农业大学学报, **37**(6): 59–64. [Guo J, Zhang CX, Zhang JE, *et al.* 2016. Predation and indirect interference effects of *Trachemys scripta elegans* on *Pomacea canaliculata*. *Journal of South China Agricultural University*, **37**(6): 59–64.]
- 郭靖, 章家恩. 2014b. 福寿螺入侵机制的研究进展. 生态学杂志, **33**(3): 806–815. [Guo J, Zhang JE. 2014b. Research progress on invasion mechanisms of *Pomacea canaliculata*. *Chinese Journal of Ecology*, **33**(3): 806–815.]
- 郭靖, 章家恩. 2015. 福寿螺的生物防治现状、问题与对策. 生态学杂志, **34**(10): 2943–2950. [Guo J, Zhang JE. 2015. Status, problems and countermeasures in biological control of *Pomacea canaliculata*. *Chinese Journal of Ecology*, **34**(10): 2943–2950.]
- 刘军, 何跃进, 谭济才, 等. 2012. 自然条件下福寿螺繁殖特性. 应用生态学报, **23**(2): 559–565. [Liu J, He YJ, Tan JC, *et al.* 2012. Characteristics of *Pomacea canaliculata* reproduction under natural conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **23**(2): 559–565.]
- 刘巧, 赵柳兰, 杨淞, 等. 2016. 福寿螺卵抗逆性研究进展. 生态学杂志, **35**(4): 1072–1079. [Liu Q, Zhao LL, Yang S, *et al.* 2016. Research progress on the stress resistance of *Pomacea canaliculata* eggs. *Chinese Journal of Ecology*, **35**(4): 1072–1079.]
- 施建敏, 叶学华, 陈伏生, 等. 2014. 竹类植物对异质生境的适应——表型可塑性. 生态学报, **34**(20): 5687–5695. [Shi JM, Ye XH, Chen FS, *et al.* 2014. Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: Phenotypic plasticity. *Acta Ecologica Sinica*, **34**(20): 5687–5695.]
- 徐猛, 罗渡, 顾党恩, 等. 2015. 福寿螺表型性状的空间尺度变异. 生态学报, **35**(7): 2331–2338. [Xu M, Luo D, Gu DE, *et al.* 2015. Variability in phenotypic traits of the apple snail (*Pomacea canaliculata*, Ampullariidae) at different spatial scales. *Acta Ecologica Sinica*, **35**(7): 2331–2338.]
- 徐武兵, 钟秋华, 李林峰, 等. 2011. 雌雄福寿螺取食和对异性选择行为的差异. 生态学杂志, **30**(11): 2528–2533. [Xu WB, Zhong QH, Li LF, *et al.* 2011. Differences of female and male *Pomacea canaliculata* in foraging and heterosexual choice. *Chinese Journal of Ecology*, **30**(11):

2528–2533.]

- Aizaki K, Yusa Y. 2009. Field observations of the alarm response to crushed conspecifics in the freshwater snail *Pomacea canaliculata*: Effects of habitat, vegetation, and body size. *Journal of Ethology*, **27**: 175–180.
- Aizaki K, Yusa Y. 2010. Learned predator recognition in a freshwater snail, *Pomacea canaliculata*. *Malacologia*, **52**: 21–29.
- Brookes JI, Rochette R. 2007. Mechanism of a plastic phenotypic response: Predator-induced shell thickening in the intertidal gastropod *Littorina obtusata*. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**: 1015–1027.
- Bucciarelli GM, Shaffer HB, Green DB, *et al.* 2017. An amphibian chemical defense phenotype is inducible across life history stages. *Scientific Reports*, **7**: 8185.
- Burela S, Martín PR. 2011. Evolutionary and functional significance of lengthy copulations in a promiscuous apple snail, *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies*, **77**: 54–64.
- Carlsson N, Kestrup A, Martensson M, *et al.* 2004. Lethal and non-lethal effects of multiple indigenous predators on the invasive golden apple snail (*Pomacea canaliculata*). *Freshwater Biology*, **49**: 1269–1279.
- Costantini D, Bruner E, Fanfani A, *et al.* 2007. Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften*, **94**: 1015–1020.
- Cotton PA, Rundle SD, Smith KE. 2004. Trait compensation in marine gastropods: shell shape, avoidance behavior, and susceptibility to predation. *Ecology*, **85**: 1581–1584.
- Daleo P, Alberti J, Avaca MS, *et al.* 2012. Avoidance of feeding opportunities by the whelk *Buccinanops globulosum* in the presence of damaged conspecifics. *Marine Biology*, **159**: 2359–2365.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, **14**: 419–431.
- Dreon MS, Frassa MV, Ceolín M, *et al.* 2013. Novel animal defenses against predation: A snail egg neurotoxin combining lectin and pore-forming chains that resembles plant defense and bacteria attack toxins. *PLoS ONE*, **8**: e63782.
- Dreon MS, Fernández PE, Gimeno EJ, *et al.* 2014. Insights into embryo defenses of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*: egg mass ingestion affects rat intestine morphology and growth. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, **8**: e2961.
- Dreon MS, Heras H, Pollero RJ. 2004. Characterization of the major egg glycolipoproteins from the perivitellin fluid of the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Molecular Reproduction Development*, **68**: 359–364.
- Dreon MS, Heras H, Pollero RJ. 2006. Biochemical composition, tissue origin and functional properties of egg perivitellins from *Pomacea canaliculata*. *Biocell*, **30**: 359–365.
- Dreon MS, Ituarte S, Heras H. 2010. The role of the proteinase inhibitor ovomucin in apple snail eggs resembles plant embryo defense against predation. *PLoS ONE*, **5**: e15059.
- Felton GW, Summers CB. 1995. Antioxidant systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **29**: 187–197.
- Frassa MV, Ceolín M, Dreon MS, *et al.* 2010. Structure and stability of the neurotoxin PV2 from the eggs of the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biochimica et Biophysica Acta: Proteins and Proteomics*, **1804**: 1492–1499.
- Guo J, Martín PR, Zhang C, *et al.* 2017a. Predation risk affects growth and reproduction of an invasive snail and its lethal effect depends on prey size. *PLoS ONE*, **12**: e0187747.
- Guo J, Xu W, Martín PR, *et al.* 2019a. Sex differences in cold hardiness and desiccation tolerance of invasive apple snails in South China. *Malacologia*, **62**: 215–224.
- Guo J, Zhang C, Xiang Y, *et al.* 2017b. Biological control of the exotic invasive snail *Pomacea canaliculata* with the indigenous medicinal leech *Whitmania pigra*. *Biocontrol Science and Technology*, **27**: 1071–1081.
- Guo J, Zhang C, Zhang J, *et al.* 2019b. Sex differences in the morphological defenses of an invasive snail: Dimorphism and predator-induced plasticity. *Freshwater Science*, **38**: 582–590.
- Guo J, Zhang J, Zhao B, *et al.* 2016. The role of spotted green pufferfish *Tetraodon nigroviridis* in controlling golden apple snail *Pomacea canaliculata*: An effective biological control approach involving a new agent. *Biocontrol Science and Technology*, **26**: 1100–1112.
- Guo Q. 2006. Intercontinental biotic invasions: What can we learn from native populations and habitats? *Biological Invasions*, **8**: 1451–1459.
- Hayes KA, Joshi RC, Thiengo SC, *et al.* 2008. Out of South America: Multiple origins of non-native apple snails in Asia. *Diversity and Distributions*, **14**: 701–712.
- Heras H, Frassa MV, Fernández PE, *et al.* 2008. First egg protein with a neurotoxic effect on mice. *Toxicon*, **52**: 481–488.
- Hirst AG, Bonnet D, Conway DVP, *et al.* 2010. Does predation control adult sex ratios and longevities in marine pelagic copepods? *Limnology and Oceanography*, **55**: 2193–2206.
- Ichinose K. 2002. Influence of age and body size on alarm responses in a freshwater snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Chemical Ecology*, **28**: 2017–2028.
- Ichinose K, Yusa Y, Yoshida K. 2003. Alarm response of hatchlings of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), to aqueous extracts of other individuals. *Ecological Research*, **18**: 213–219.
- Jordaens K, de Wolf H, Vandecasteele B, *et al.* 2006. Associations between shell strength, shell morphology and heavy metals in the land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae). *Science of the Total Environment*, **363**: 285–293.
- Kistner EJ, Dybdahl MF. 2013. Adaptive responses and invasion: The role of plasticity and evolution in snail shell morphology. *Ecology and Evolution*, **3**: 424–436.



- Korsloot A, van Gesterl CAM, van Straalen NM. 2004. Environmental Stress and Cellular Response in Arthropods. Florida: CRC Press.
- Lach L, Britton DK, Rundell RJ, *et al.* 2000. Food preference and reproductive plasticity in an invasive snail. *Biological Invasions*, **2**: 279–288.
- Lakowitz T, Brönmark C, Nyström P. 2008. Tuning in to multiple predators: Conflicting demands for shell morphology in a freshwater snail. *Freshwater Biology*, **53**: 2184–2191.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, *et al.* 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: A selection from the global invasive species database. Auckland, New Zealand: Invasive Species Specialist Group.
- Martin I, Grotewiel MS. 2006. Oxidative damage and age-related functional declines. *Mechanisms of Ageing and Development*, **127**: 411–423.
- Meuthen D, Baldauf SA, Bakker TCM, *et al.* 2018. Neglected patterns of variation in phenotypic plasticity: Age- and sex-specific antipredator plasticity in a cichlid fish. *The American Naturalist*, **191**: 475–490.
- Monaghan P, Metcalfe NB, Torres R. 2009. Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: Mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters*, **12**: 75–92.
- Moreno-Rueda G. 2009. Disruptive selection by predation offsets stabilizing selection on shell morphology in the land snail *Iberus g. gualtieranus*. *Evolutionary Ecology*, **23**: 463–471.
- Ouellette-Plante J, Morden AL, Johnson LE, *et al.* 2017. Acclimation by invasive mussels: Spatiotemporal variation in phenotypic response to turbidity. *Freshwater Science*, **36**: 325–337.
- Owen-Smith N. 2008. Changing vulnerability to predation related to season and sex in an African ungulate assemblage. *Oikos*, **117**: 602–610.
- Pamplona R, Costantini D. 2011. Molecular and structural antioxidant defense against oxidative stress in animals. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **301**: 843–863.
- Pérez JE, Nirchio M, Alfonsi C, *et al.* 2006. The biology of invasions: The genetic adaptation paradox. *Biological Invasions*, **8**: 1115–1121.
- Preisser EL, Bolnick DI, Benard MF. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, **86**: 501–509.
- Rochette R, Doyle SP, Edgell TC. 2007. Ecological interaction between an invasive decapod and a native gastropod: Predator foraging tactics and prey architectural defenses. *Marine Ecology Progress Series*, **330**: 179–188.
- Slos S, De Meester L, Stoks R. 2009. Food level and sex shape predator-induced physiological stress: Immune defence and antioxidant defence. *Oecologia*, **161**: 461–467.
- Slos S, Stoks R. 2008. Predation risk induces stress proteins and reduces antioxidant defense. *Functional Ecology*, **22**: 637–642.
- Song HM, Mu XD, Gu DE, *et al.* 2014. Molecular characteristics of the HSP70 gene and its differential expression in female and male golden apple snails (*Pomacea canaliculata*) under temperature stimulation. *Cell Stress and Chaperones*, **19**: 579–589.
- Tamburi NE, Martín PR. 2009. Feeding rates and food conversion efficiencies in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, **51**: 221–232.
- Tamburi NE, Martín PR. 2011. Effects of food availability on reproductive output, offspring quality and reproductive efficiency in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biological Invasions*, **13**: 2351–2360.
- Torres MAJ, Joshi RC, Sebastian LS, *et al.* 2011. Geographic phenetic variation in the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae) based on geometric approaches to morphometrics. *Advances in Environmental Sciences*, **3**: 243–258.
- Trussell GC, Smith LD. 2000. Induced defenses in response to an invading crab predator: An explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**: 2123–2127.
- Ueshima E, Yusa Y. 2015. Antipredator behaviour in response to single or combined predator cues in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*, **81**: 51–57.
- Xu W, Zhang J, Du S, *et al.* 2014. Sex differences in alarm response and predation risk in the freshwater snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*, **80**: 117–122.
- Ydenberg RC, Butler RW, Lank DB, *et al.* 2004. Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**: 1263–1269.
- Yoshie H, Yusa Y. 2008. Effects of predation on the exotic freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) by the indigenous turtle *Chinemys reevesii* (Testudines: Geoemydidae). *Applied Entomology and Zoology*, **43**: 475–482.

作者简介 郭靖,男,1989年生,博士,讲师,主要从事农业生态学和入侵生物等方面的研究。E-mail: jingaj@163.com

责任编辑 李凤芹