

DOI: 10.5846/stxb201112241967

张宾 胡春祥¹ 石进 蒋丽雅 汤宗斌 石敬夫 赵莉茵. 线虫转型发育和寄主识别的化学通讯研究进展. 生态学报 2013 33(7): 2003–2012.

Zhang B, Hu C X, Shi J, Jiang L Y, Tang Z B, Shi J F, Zhao L L. Research progress on chemical communication of development and host-finding of nematodes. Acta Ecologica Sinica 2013 33(7): 2003–2012.

线虫转型发育和寄主识别的化学通讯研究进展

张 宾^{1,2}, 胡春祥¹, 石 进³, 蒋丽雅⁴, 汤宗斌⁵, 石敬夫⁶, 赵莉茵^{2,*}

(1. 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040; 2. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101;

3. 安徽省国有林管理局, 合肥 230001; 4. 安徽省林业有害生物防治检疫局, 合肥 230031;

5. 合肥市森林病虫害防治检疫站, 合肥 230031; 6. 安徽省全椒县森林病虫害防治检疫站, 全椒 239500)

摘要: 线虫是一类低等无脊椎动物, 在自然界分布很广。因为线虫通常生活在土壤或寄生物中, 没有适宜的视觉或听觉系统, 接收环境信号的重要途径就是借助于其精细的化学感受系统。研究表明, 线虫能够通过识别挥发性物质来引导一系列行为: 取食、交配、产卵和驱避有毒物质、避免高种群密度等。目前, 对线虫化学感受机制的研究越来越被人们所重视, 也取得了一些突破性进展。综合近年来已有的研究成果, 从发育调控机制、寄主识别机制、化学感受机理等方面进行了详细系统的总结, 并对未来研究和线虫防治进行了展望。

关键词: 线虫; 化学感受; 发育调控; 寄主识别; 化学通讯

Research progress on chemical communication of development and host-finding of nematodes

ZHANG Bin^{1,2}, HU Chunxiang¹, SHI Jin³, JIANG Liya⁴, TANG Zongbin⁵, SHI Jingfu⁶, ZHAO Lilin^{2,*}

1 College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Administration of State-owned Forests of Anhui Province Hefei 230001, China

4 Bureau of Forest Pest and Disease Control and Quarantine of Anhui Province Hefei 230031, China

5 Station of Forest Pest and Disease Control and Quarantine of Hefei Hefei 230031, China

6 Station of Forest Pest and Disease Control and Quarantine of Quanjiao Quanjiao 239500, China

Abstract: Nematodes are globally distributed invertebrates, which are often found living in soil or as parasites of animals, insects and plants. They lack vision and hearing systems, so the survival of both free-living and parasitic nematodes depends on well developed chemosensation and chemotaxis systems. Nematodes utilize chemical signals in their environment to detect food sources, potential hosts, noxious compounds, reproductive partners and sometimes to enable them to choose between alternative developmental states. Interest in the mechanisms involved in chemosensing and identification of the discrete components of the chemical signals has steadily increased over the past few decades. Here we have summarized and evaluated recent discoveries and advances in this field, involving the mechanism of developmental regulation, the recognition of hosts, the construction and function of the chemoreceptor system, signal transduction, the prospects for related research and the control of harmful nematodes based on chemical ecology. The pheromonal cues that indicate overcrowding, high temperature, or starvation can trigger the nematodes to enter into diapause and enhance longevity by modulating endocrine signaling and gene expression. The genetic and molecular basis of phenotypic plasticity has been

基金项目: 林业公益性行业科研专项(201004003); 国家自然科学基金(30970369, 31221091, 31272323); 国家重点基础研究发展计划 973 项目(2009CB119200); 中国科学院创新工程项目(KSCX2-EW-J-2)

收稿日期: 2011-12-24; 修订日期: 2012-10-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoll@ioz.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

studied extensively in *Caenorhabditis elegans*, and recently, it was discovered that pheromones called ascarosides secreted by *C. elegans* themselves induce formation of the dauer stage and the four chemoreceptors of the dauer juveniles. Recognition of hosts by nematodes is very specific and the chemical signals from the hosts, as well as the chemoreceptors of the nematodes play key roles in this process. Both free-living and parasitic nematodes can sense chemical signals comprised of water soluble and/or volatile compounds. The chemotaxis of *C. elegans* has been studied for over 30 years and inducing substances identified thus far include salt ion (Na^+ , Li^+ , Cl^- , OH^-), amino acid, nucleotides, biotin and some volatiles (pyrazine, diacetyl, benzaldehyde, 2,4,5-trimethylthiazole, isoamylalcohol, 2,3-pentanedione). Another example is *Bursaphelenchus xylophilus*, the pinewood nematode, which is a plant parasitic nematode that is transmitted via *Monochamus* beetles. The chemical relationships within this system has been under investigation for several years, but no conclusive results regarding the discrete signaling molecules involved and their roles within the system have been obtained to date. Electrophysiological analyses indicated that different responses to chemical signals are due to differences in the chemoreceptors of various species of nematodes, which are composed by amphid and phasmid. Specific chemoreceptors in the neurons recognize particular compounds, and the neurons work collectively to receive chemical signals, and then activate a response through signal transduction. Nematodes, especially plant parasitic nematodes, cause huge economic damages every year, as advances in the study of the chemosensation mechanism are made, more effective strategies based on chemical ecology may be devised, thus replacing traditional control methods utilized today.

Key Words: Nematodes; chemosensation; development control; host recognition; chemical communication

线虫是一类低等无脊椎动物,在自然界分布很广,占据了陆地和海洋的大部分生境^[1]。一部分线虫可以独立生存,称为自由生活线虫;另一部分采用寄生策略,以植物和动物作为寄主。线虫通常生活在土壤或寄生物中,没有适宜的视觉或听觉系统,接收环境信号的重要途径是其精细的化学感受系统^[2-5]。面对错综复杂的外部环境,线虫能够充分利用周围的环境信息,采取多种多样的生存策略,完成生活史。由此可见,感受系统的形成对于线虫的生存至关重要^[6]。研究表明,线虫能够通过嗅觉感受(识别挥发性物质)来引导其一系列行为:取食、交配、产卵和驱避有毒物质、避免高种群密度等,最终得以持续生存^[3-5]。在进化过程中,化学感受系统越来越精细,并已经成为重要的神经感受工具,不仅能导致线虫行为的改变,还能调控线虫的发育途径。在不良环境中,线虫选择由繁殖周期虫态转型发育为滞育周期虫态,以提高对不利环境的抗性^[2,4-5]。

目前,对线虫化学感受机制的研究越来越被人们所重视,也取得了一些突破性进展,包括发育调控机制、寄主识别机制、化学感受机理等。

1 化学通讯与线虫转型发育

线虫可以通过识别环境信号决定进入两种不同的发育周期:繁殖周期和扩散周期(植物寄生线虫一般称为寄生期)。在适宜的生存环境中,线虫进入繁殖周期,经过3—4次蜕皮,发育为成虫。随着环境恶化,环境信号和信息物质诱导线虫改变自身的发育模式,进入扩散周期,从而使线虫具备长期生存或移动扩散的特性,有机会转移到新寄主,增加生存机会^[7-8]。进入扩散周期能够从根本上使寄生线虫的发育与适宜寄主的季节变换相一致^[9]。

Sommerville 和 Davey 认为,线虫发育从繁殖周期向扩散周期转化,提高了线虫的生存机会^[8]。扩散周期虫态(植物寄生线虫一般称为寄生期幼虫)是转移寄主、完成侵染循环所必需的侵染虫态,依靠激活线虫体内一种生存增强型信号途径而形成^[10-11]。

线虫是否转型进扩散周期虫态的首要条件就是化学信息感应^[8]。在环境信号的诱导刺激下,线虫分泌化学信息物质,并在个体间进行信息交流。环境信号包括化学信息、温度、种群密度等^[8,12-13]。是否进入扩散周期发育阶段的决定性因素主要是化学信息物质浓度和持续时间^[7]。在足够浓度化学信息物质持续刺激下,线虫启动特殊信号传导途径,改变体内激素水平,并使系统代谢降低和形态过程改变,从而进入扩散周期,

提高对恶劣环境的抗性^[7,14]。

线虫转型发育并进入扩散周期的基本原理是一致的,扩散周期虫态因线虫种类不同而不同。秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)的扩散周期虫态是三龄幼虫 J_{III},诱导信息物质属于种内信息素,调控因子是高温、种群密度和食物缺乏^[7],在信息素刺激下,分散型二龄幼虫 J_{II}直接蜕皮形成 J_{III}。植物寄生线虫松材线虫(*Brusaphelenchus xylophilus*)采取了另一种特殊生存策略^[7],与秀丽隐杆线虫相对应的两个侵染虫态分别为分散型三龄线虫 J_{III}和持久性四龄线虫 J_{IV}。J_{III}形成的诱导信息素是种内信息素,调控因子是低温、种群密度和食物缺乏,并不直接形成 J_{IV},但能长期生存。J_{III}蜕皮形成 J_{IV}的诱导信息素是媒介天牛的特异种间信息物质^[15-16]。动物寄生线虫圆形线虫(*Pristionchus pacificus*)的生活史与秀丽隐杆线虫相似,不同于*C. elegans*的是,它形成扩散虫态后进入金龟子科甲虫(Scarab beetles)体内,一直到甲虫死亡后,再取食甲虫尸体上腐生的微生物并继续发育^[17-18]。

20世纪80年代以来,调控线虫扩散虫态形成的信息物质鉴定一直是人们研究的重点,但是,由于线虫个体微小和生存环境的特殊,分离技术瓶颈难以突破。直到2005年Jeong等才分离鉴定出第1个线虫诱导滞育信息素:秀丽隐杆线虫诱导侵染虫态 J_{III}形成的信息素:(2)-(6R)-(3,5-dihydroxy-6-methyltetrahydropyran-2-yloxy) heptanoic acid,属于一种脂肪酸衍生物。这篇论文的发表为今后的相关研究指引了方向,此后很多报道都证明了茴香脂肪酸衍生物可以引起秀丽隐杆线虫转型^[19]。

2 化学通讯与线虫寄主识别

线虫具有复杂、独特的化学感应机制,能识别繁杂的化学物质,并做出多种相应的行为反应^[4-5]。运动是线虫侵染和取食的必要条件。寄生线虫在环境恶化时会进入扩散周期,形成一个甚至更多的侵染虫态,进行转移寄主^[4]。

侵染虫态能够成功识别寄主,并选择适宜进攻部位,甚至能够产生朝向新寄主的跳跃行为^[20-21]。在此过程中,寄主化学信号以及线虫化学感受扮演了重要的角色。线虫可以从众多物质中识别出一种目标气味^[3]。植物寄生线虫大多生活在充满空气、含一定水分的土壤环境中。因此,影响寄主识别的化学信号主要包括挥发性和水溶性两类化合物^[4,20]。其中,水溶性化合物能在土壤中缓慢释放,提供短距离化学感受信息;挥发性物质传播迅速,比水溶性物质扩散率高4个数量级,提供远距离化学信息^[21]。线虫与昆虫、脊椎动物类似,能感受脂肪和芳香族化合物,包括醛、酯、酮、醇、羧酸、胺类、氯化物和硫化物^[4,22]。

线虫寄主识别具有高度特异性^[23]。不同寄主植物的根分泌物对线虫的吸引有一定专化性,并有一些特异的寄主定位次生代谢物质,如马铃薯根浸出液能够引诱马铃薯线虫(*Globodera rostochiensis*)并引起该线虫化感器的电生理反应^[24]。不同种类线虫的化学趋性也有所不同。昆虫寄生线虫——嗜菌异小杆线虫(*Heterorhabditis bacteriophora*)对强烈引诱自由生活线虫——秀丽隐杆线虫的物质没有趋向反应^[22]。同种线虫不同龄期有时会表现不同的趋性。嗜菌异小杆线虫繁殖周期的引诱物质包括乙醇、尿酸和CO₂,而扩散周期的侵染虫态被1-庚醇(1-heptanol)、1-辛醇(1-octanol)和1-壬醇(1-nonanol)强烈吸引^[22,25]。马铃薯根浸出液对马铃薯线虫(*Globodera rostochiensis*)寄生期幼虫具有引诱作用,雄虫能识别并趋向于雌虫性信息素^[24-25]。可以看到,寄生性线虫的化学趋性,尤其是扩散周期侵染虫态的寄主识别具有很高的特异性^[3,22,26]。但是,目前大部分化学信息物质研究结果仍局限在一些普遍的引诱剂如CO₂、盐类、乙酰胆碱、氨基酸等^[27-29],特异性信息物质成分很少被分离鉴定。

2.1 直接识别

自由生活线虫能够直接感受环境中寄主或食物的大量水溶性和挥发性化合物。秀丽隐杆线虫在土壤中的化学趋向研究已达30多年^[22]。研究结果发现,引诱物质包括盐离子Na⁺、Li⁺、Cl⁻、OH⁻,氨基酸(amino acids):赖氨酸、组氨酸、半胱氨酸,核苷酸(nucleotides):cAMP、cGMP,生物素和一些挥发性物质:吡嗪(pyrazine),联乙醚(diacetyl)、安息香醛(benzaldehyde)、2,4,5-三甲基噻唑(2,4,5-trimethylthiazole)、异戊基乙醇(isoamylalcohol)和2,3-戊二酮(2,3-pentanedione)等^[22,30-31]。很多分解有机质的细菌作为秀丽隐杆

线虫的食物,其代谢产物:醛、酯、酮、醇、羧酸和碳水化合物对秀丽隐杆线虫也具有强烈的吸引作用^[32]。

与自由生活线虫不同的是,寄生线虫必须调整它们的化学感受系统,对寄主特异性信号进行准确定位,具有更为复杂、专一的化学感受机制^[3]。

植物寄生线虫,大多属于专性寄生,包括3个较大的目:三矛目(Triplonchida)、矛线目(Dorylaimida)和垫刃目(Tylenchida)^[33]。其中,前两个目的线虫属于根外寄生,垫刃目线虫属于体内寄生。体内寄生线虫与寄主之间具有最密切、复杂的关系^[33]。

大部分植物寄生线虫通过直接侵染植物根系来转移寄主。在进化过程中,有的种类已经形成与寄主细胞之间以复杂的协同进化关系来维持长久的寄生生境^[13]。植物寄生线虫寄生期幼虫能通过对寄主特异指纹化学信息物作出准确而快速的反应,使自身的寄生生活史与寄主植物生活史保持协调一致。寄生期幼虫定位寄主行为虽种间有所不同,但大部分属于一种被动扩散^[34],主要的化学趋向因子来自寄主^[35]。其中,寄主根的伸长区对线虫具有引诱作用^[3,26,36]。

2.2 间接识别

2.2.1 昆虫病原线虫对植物信号的利用

昆虫病原线虫主要包括斯氏线虫属(*Steinernema*)和异小杆线虫属(*Heterorhabditis*),具有更为严密的化学感受系统^[4,22]。当处于同一生活环境中,这两个属的广食性昆虫病原线虫采取各自不同的识别寄主策略^[37-38]。斯氏线虫属采取消极“埋伏”策略,如当小地老虎(*Agrotis ipsilon*) 在根表层取食时小卷蛾斯氏线虫(*Steinernema carpocapsae*) 直接进行侵染^[37];而异小杆线虫属采用积极“巡航策略”(cruiser strategy),如异小杆线虫(*Heterorhabditis bacteriophora*) 等进行寄主定位时,并不直接趋向寄主昆虫,而是在土壤中搜索远距离深土层的昆虫寄主葡萄根象甲(*Otiorynchus sulcatus*)^[37]。异小杆线虫能对植物以及植物与昆虫的混合体产生聚集反应,而对昆虫本身并无明显反应,说明昆虫寄生线虫首先远距离识别昆虫的寄主植物,尤其是昆虫取食过的寄主植物,然后近距离侵染寄生昆虫^[39-40]。这样,异小杆线虫把植物根作为一条“高速路”,接近并侵染深土层的多种昆虫^[22]。

2005年Rasmann等在《Nature》报道了植物根中对昆虫寄生线虫具有引诱作用的化学物质。玉米根叶甲(*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) 幼虫取食后,玉米根释放出的石竹烯(*E*)-caryophyllene能够吸引远距离异小杆线虫,进而能够使线虫近距离侵染玉米根叶甲^[41]。这是首次从化学分子水平阐明了昆虫寄生线虫、昆虫和植物之间的化学通讯。

2.2.2 植物寄生线虫对昆虫信号的利用

在动物界,线虫和昆虫是种群数量占优势的两大类群。线虫与昆虫之间的相互关系也构成了生态系统多样性种间联系的一个极其有意义的部分。大多数昆虫体内具有一个适合线虫移动的微环境,线虫可以在其中取食、移动和栖息^[42]。线虫和昆虫的关系,除了寄生(以昆虫为食物)之外,还包括携带关系(昆虫作为传播媒介,并不提供营养)和携带兼营养关系(昆虫作为传播媒介,死亡后又为线虫提供营养)^[42]。

植物寄生线虫与昆虫之间的携带关系最为特殊,伞滑刃属线虫的侵染需要鞘翅目昆虫作为携带者^[43]。其中,松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner) Nickle)、拟松材线虫(*B. mucronatus*)、伪伞滑刃线虫(*B. fraudulentus*)和锥尾伞滑刃线虫(*B. conicaudatus*)被称为“*xylophilus* group”^[44]。“*xylophilus* group”并不象大多数植物寄生线虫,直接识别定位新寄主,进行被动扩散,而是依靠沟胫天牛族(Lamiini)天牛的携带,间接传播到新寄主。“*xylophilus* group”寄生期四龄幼虫能够准确定位并大量聚集在天牛体内。天牛作为传播媒介并不提供营养。“*xylophilus* group”起源于共同的祖先,并与沟胫天牛族之间形成特殊的共生关系^[45-51]。

生物之间的共生关系分为细胞内共生、有机质内共生、种间共生和种群间共生关系^[52]。从进化角度上,种群间的共生关系属于最为高级的共生关系^[45]。“*xylophilus* group”与媒介天牛之间的互惠互利就属于一类种群间的共生关系^[52]。*Pristionchus*属线虫和金龟子、马铃薯甲虫之间是携带兼营养关系^[42]。人们在物种进

化领域对这种关系的研究比较活跃^[53]。这类线虫嗅觉系统高度多样化,涉及调控线虫、寄主之间的相互作用。*Pristionchu* 属线虫对昆虫特异信息物质及环境中的植物挥发物表现出独特的化学趋向,与秀丽隐杆线虫相比,无论是引诱剂的种类,还是线虫反应速度、方式和反应的浓度范围都有所不同^[42]。

3 线虫化学感受机理与信号传递

嗅觉系统能够使生物发现并鉴别成千上万种分子,尤其是有机分子。无论是低等动物——线虫,还是高等动物——人,对有机物具有相似的基本感受机制^[54]。最近人们应用电生理学技术分析线虫对不同化学刺激的反应。电生理学分析表明,线虫对化学信息物质识别的差异是由于化学感受反应的差异造成的^[55]。

3.1 化学感受系统

线虫化学感受器官主要包括化感器和尾感器。位于线虫尾部的尾感器在分类学上非常重要。线虫因有无尾感器被分成两个主要类群:尾感器纲和无尾感器纲。大部分植物寄生线虫属于尾感器纲,少数属于无尾感器纲^[4,22]。

线虫头部两侧唇的外侧各具有一个侧器,被称为化感器。化感器是最重要而复杂的感觉器官,是线虫头部侧面特化的囊状构造,神经末梢与腺细胞的联合体,通过突出的孔与外界相通。每个化感器包括一个腺体鞘细胞、一个突出的孔和一些树状突。树状突浸泡在鞘细胞表面产生的分泌液中^[4,22]。大多数线虫包含 7 个树状突。其中 2—5 个来自同一束化感器神经元,并在线虫头部形成其它结构^[54]。

化感器孔是体表的一个内陷物,呈囊状、管状、螺旋状、圆盘状等各种形态,是线虫分类的重要依据之一。

化感器腺体鞘细胞可以产生分泌物。分泌物成分因线虫种类不同而不同,包含各种特殊功能糖蛋白凝集素。寄生线虫分泌物中含有乙酰胆碱酶^[55],是神经生理学上重要的神经脉冲传导物质。

线虫神经元的结构简单,只有一个或两个不分叉的突起。形成或接受突触连结,但其基本功能与其他动物相似,具有主要的神经递质(乙酰胆碱、五羟色胺、多巴胺、谷氨酰胺等)^[56]。

3.1.1 化学感受系统在线虫不同发育阶段的变化

Matsuura 等认为,随着发育进程的改变,线虫化学感受机制发生了相应的改变。许多线虫化感器发生结构改变能够为阶段性特殊功能服务。尤其是繁殖和扩散等不同生活周期之间具有不同的化感器结构和功能^[57]。超微结构能够显示出化感器结构和功能的变化。人们可以把化感器发挥作用的龄期作为感觉干扰防治的目标。例如马铃薯线虫(*Globodera rostochiensis*)没有孵化时化感器没有分泌物质,处于皱缩状态,对马铃薯根浸提液没有反应。一旦卵孵化,化感器便具备定位寄主的功能。秀丽隐杆线虫幼虫和成虫的神经系统也是不同的^[3,57]。

3.1.2 化学感受系统控制线虫识别化学信息物质

秀丽隐杆线虫化感器包括 11 对化学感受神经元^[20,58]。通过激光突变鉴定针对挥发性和水溶性物质的神经元发现,识别水溶性物质的 8 对神经元具有简单的单个或两个感觉毛端,具有两种不同的输出途径。识别大多数挥发性物质的 3 对神经元 AWA、AWB、AWC,具有精细的类似翅膀、平坦的感觉毛端,附在化感器腺体鞘细胞上。附属纤毛对感受挥发性物质起重要作用,较大的表面积使这 3 对神经元能充分接收挥发性物质信号。其中 AWA 和 AWC 可以识别引诱物质,而 AWB 识别忌避物质^[54,59-60]。最近发现 BAG 神经元负责部分寄主识别功能^[29]。

3.1.3 化学感受系统控制线虫进入扩散周期

秀丽隐杆线虫控制扩散虫态形成的基因缺失体在化感器超微结构上受损,意味着化感器调节扩散虫态的形成^[61]。线虫通常利用化学感受和温度感受来控制扩散周期形成^[62]。秀丽隐杆线虫侵染虫态形成过程的分子机制已得到广泛研究^[63],有两类神经元发挥作用:一类是化学感受神经元,识别种内信息物质;另一类是温度感受神经元,同时也具有化感功能。犬钩口线虫(*Ancylostoma caninum*)包含翅状和指状化感神经元。指状化感神经元是主要的温度感受器。翅状神经元 ADF 和 ASI 控制线虫侵染虫态形成并进入扩散周期。成对的 ASJ 神经元控制从扩散周期恢复发育状态,转入繁殖周期^[54]。ASI 神经元中有 4 种受体 srbc-64、srbc-66、

srg-36 和 srg-37 被鉴定参与感受转型信息素^[64-65]。

3.2 信号传递过程

线虫通过对外界化学信号的接收、传递,进而改变自身的行为和发育。

化学感受生理生化过程在秀丽隐杆线虫中研究的比较深入,包括以下两个步骤^[54]:(1) 化学信号分子与化感器分泌蛋白相接触并结合^[3],这些分泌蛋白的特殊性质能够增强线虫嗅觉感受效果;(2) 通过特殊转换途径,外界化学分子信息转换为神经信号,被线虫化感器神经元识别;神经元和化学信息分子之间相互作用,刺激 GTP 联接的蛋白(G 蛋白)活性,通过 G 蛋白信号途径转换为神经信号^[4,22]。

化学感受信号转换途径的第 1 步是化学配合基与受体蛋白的偶联^[54];第 2 步是 7 个跨膜域受体,如 ODR-10 与 G 蛋白相偶联^[66]。AWA 中联乙醯识别模型为:联乙醯被 ODR-10 受体蛋白发现,再通过 ODR-3 G 蛋白与包含 OSM-9 的通道相连。

3.3 化学感受机理

秀丽隐杆线虫具有简单而灵敏的化学感受系统。老鼠识别上千种化学物质需要 107 个神经元,果蝇发现同样多的化学物质需要 1000 个神经元,而秀丽隐杆线虫能够利用 20—30 个神经元来发现上千种化学物质^[54]。

很多受体蛋白都出现在感觉毛中。现在已经发现 odr 基因系列是线虫识别挥发性物质的受体蛋白特殊基因组,大部分涉及内嗅觉神经元的变化。

秀丽隐杆线虫能够鉴别同一个神经元接收到的很多气味信号,单个神经元能表达多种受体^[54]。例如,联乙醯和吡嗪都是秀丽隐杆线虫 AWA 神经元能感受的引诱剂。吡嗪存在情况下,线虫依然能够对一系列梯度的联乙醯产生反应,意味着联乙醯和吡嗪各自具有特异受体^[67]。

秀丽隐杆线虫一种气味分子被成对神经元中表达的单个受体识别,来驱动单一信号输出。同样的受体能够在很多神经元中表达,单个气味分子刺激具有多个受体识别。联乙醯受体 ODR-10 能够识别那些与联乙醯结构相同的物质,并且联乙醯能够被其它受体识别^[67-68]。

理论上讲,这样一个“组合译码”方案应该比单个受体识别提供更多的气味信息。化学感受是一个至关重要的收集信息的方式。因为线虫缺乏复杂的大脑,需在神经外围进行更多的处理和控制。也许大量受体和 G 蛋白能够使每一个单个神经元在内外环境联系中更好地适应外界环境。秀丽隐杆线虫很可能利用混合译码来翻译自然混合气味的刺激^[54]。

不同动物之间化学感受机制很类似。虽然精密度和复杂程度有所不同,但是哺乳动物和秀丽隐杆线虫具有相近数量的受体^[54]。随着进化,化学感受受体已经各自成倍增加。这些受体基因能够在基因组中成簇出现,意味着它们的形成具有同样的机制。基因组中 G 蛋白偶联的受体基因首建者特别易于复制和突变^[69]。随着这些基因快速复制和多样化,它们产生出大量不同的化学感受受体,为化学感受系统提供了很大的识别能力^[54]。线虫和脊椎动物会利用大量的 G 蛋白与繁多的族受体偶联来发现化学信号。不同点在于受体种类,以及使用的能量分别为 cGMP 和 cAMP^[54]。

与线虫相比,脊椎动物每个神经元只能表达一种嗅觉受体^[70-71]。脊椎动物受体在神经元连接网络中起作用。所有嗅觉神经元对于同一种突触后靶标表达一种特殊的受体反应,通过受体表达的改变进行调控^[72-73]。而秀丽隐杆线虫受体还没有发现在神经元连接网络起重要作用^[54,60]。

4 线虫化学通讯研究应用

植物寄生线虫在全世界范围造成巨大经济损失。目前常用的防治线虫的方法包括间作轮作,杀线虫剂应用和培育抗性品种,但都有一定局限性^[74]。急需寻找和开发新型的、更为有效的控制策略^[75]。

近年来随着线虫化学感受机制研究的深入,让人们越来越认识到化学通讯应用在线虫防治中的巨大潜力,认为化学通讯观念的应用将引发一系列新的防治措施^[3]。

植物和寄生线虫之间互作机制研究的逐步深入,为防治线虫病害提供了许多新思路。在生活史的特殊时

期例如寄主选择、寻找食物源或寻找配偶时,线虫对化学感受干扰尤其敏感。结合线虫的独特生活史,释放天然化学信息物,如线虫性信息素或寄主释放物,以达到人为干扰线虫行为的目的。性引诱剂香兰酸作为田间生物控制因子来控制大豆孢囊线虫(*Heterodera glycines*);利用CO₂的释放来增加捕食线虫真菌颗粒剂的使用效率;调节温度和CO₂梯度来增加贝尔曼漏斗法的提取效率;应用凝结素(lectins)来阻断化学感受功能;利用硝酸铵(ammonium nitrate)和其它忌避剂盐类来保护植物的根;应用引诱剂丹宁酸(tannic acid)放入土壤来作为线虫干扰剂;通过间作另一种植物,释放的刺激物散发到生境中能够扰乱线虫对寄主释放气味的识别。各种植物根渗出液的混合物能够减少(*R. reniformis*)对番茄根的侵染^[76]。

线虫作为一类简单的模式动物,在进化过程中形成了精细的化学感受系统,能够通过识别周围的环境信息物质对行为和发育状态进行调整。其化学通讯研究对于揭示生物间联系和个体发育机制具有特殊意义。但是线虫化学生态学整体研究发展缓慢,分离技术不成熟,种特异性信息物质难以被鉴定。进而使得神经生物学研究遭到了一定的阻力,直到近两年才有所突破。两篇具有代表性的论文在《Nature》上的发表^[12,41],充分表明了线虫化学通讯研究的重要意义,也说明线虫化学生态学逐渐进入了迅速发展时期,为今后的研究指引了方向,提供了必要的技术和理论参考。

近年来化学通讯观念被应用于松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)的取样和在树体内的空间分布研究中^[77-79],为线虫的取样提供了新的思路。尽管如此,化学通讯在线虫综合治理措施中还没有得到大面积应用,在线虫调查、监测、检疫,甚至防治具有很大的发展空间和潜力。而且现有基础研究和实验技术不能全面评价新型治理方法的潜力,还需要深入研究天然化学物质对线虫神经系统的影响,了解生物控制和环境生态机理,发展生物控制技术。

线虫化学通讯研究的基础和前提就是对特异性信息物质的分离鉴定。这需要多学科的交叉,并引进气相色谱、高效液相色谱、质谱和核磁共振等精密分析仪器用于昆虫信息素、神经传递素、激素和类固醇的分离鉴定,为线虫化学通讯研究服务。

References:

- [1] Poinar G O Jr. The natural history of nematodes. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1983.
- [2] Huettel R N. Chemical communicators in Nematodes. Journal of Nematology, 1986, 18(1): 3-8.
- [3] Perry R N. Chemoreception in plant parasitic nematodes. Annual Review of Phytopathology, 1996, 34(1): 181-199.
- [4] O'Halloran D M, Burnell A M. An investigation of chemotaxis in the insect parasitic nematode *Heterorhabditis bacteriophora*. Parasitology, 2003, 127(4): 375-385.
- [5] Bargmann C I. Chemosensation in *C. elegans* //The *C. Elegans* Research Community, ed. WormBook. 2006. <http://www.wormbook.org>.
- [6] Lessing D, Carlson J R. Chemosensory behavior: the path from stimulus to response. Current Opinion in Neurobiology, 1999, 9(6): 766-771.
- [7] Riddle D L, Georgi L L. Advances in research on *Caenorhabditis elegans*: application to plant parasitic nematodes. Annual Review of Phytopathology, 1990, 28(1): 247-269.
- [8] Sommerville R I, Davey K G. Diapause in parasitic nematodes: a review. Canadian Journal of Zoology, 2002, 80(11): 1817-1840.
- [9] Michel J F. Arrested development of nematodes and some related phenomena. Advances in Parasitology, 1974, 12: 279-366.
- [10] Vanfleteren J R, Braeckman B P. Mechanisms of life span determination in *Caenorhabditis elegans*. Neurobiology of Aging, 1999, 20(5): 487-502.
- [11] Braeckman B P, Vanfleteren J R. Genetic control of longevity in *C. elegans*. Experimental Gerontology, 2007, 42(1/2): 90-98.
- [12] Jeong P Y, Jung M, Yim Y H, Kim H, Park M, Hong E, Lee W, Kim Y H, Kim K, Paik Y K. Chemical structure and biological activity of the *Caenorhabditis elegans* dauer-inducing pheromone. Nature, 2005, 433(7025): 541-545.
- [13] Olsen D P, Phu D, Libby L J M, Cormier J A, Montez K M, Ryder E F, Politz S M. Chemosensory control of surface antigen switching in the nematode *Caenorhabditis elegans*. Genes, Brain and Behavior, 2007, 6(3): 240-252.
- [14] Rea S L. Metabolism in the *Caenorhabditis elegans* Mit mutants. Experimental Gerontology, 2005, 40(11): 841-849.
- [15] Linit M J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system. Journal of Nematology, 1988, 20(2): 227-235.
- [16] Dwinell L D. The pinewood nematode: regulation and mitigation. Annual Review of Phytopathology, 1997, 35: 153-166.
- [17] Ogawa A, Streit A, Antebi A, Sommer R J. A Conserved Endocrine mechanism controls the formation of dauer and infective larvae in nematodes.

- Current Biology ,2009 ,19(1) : 67–71.
- [18] Kwon E S ,Narasimhan S D ,Yen K ,Tissenbaum H A. A new DAF-16 isoform regulates longevity. Nature ,2010 ,466(7305) : 498–502.
- [19] Butcher R A ,Fujita M ,Schoreder F C ,Clardy J. Small-molecule pheromones that control dauer development in *Caenorhabditis elegans*. Nature Chemical Biology ,2007 ,3(7) : 420–422.
- [20] Bargmann C I ,Mori I. Chemotaxis and thermotaxis // Riddle D L ,Blumenthal T ,Meyer B J ,Preiss J R ,eds. *C. Elegans II*. Cold Spring ,New York: Harbor Press ,1997: 717–738.
- [21] Chen Z X ,Chen S Y ,Dickson D W. Nematology: Advance and prospect 1: Morphology ,physiology and ecology of nematode. Beijing: Tsinghua University Press ,2004.
- [22] O'Halloran D M ,Fitzpatrick D A ,Burnell A M. The chemosensory system of *Caenorhabditis elegans* and other nematodes // Dicke M ,Takken W ,eds. Chemical Ecology: From Gene to Ecosystem. Netherlands: Springer ,2006: 71–88.
- [23] Saux R L ,Quénéhévé P. Differential chemotactic responses of two plant-parasitic nematodes ,*Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* , to some inorganic ions. Nematology ,2002 ,4(1) : 99–105.
- [24] Clarke A J ,Hennessy J. Movement of *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) juveniles stimulated by potato-root exudate. Nematologica ,1984 ,30(2) : 206–212.
- [25] Riga E ,Perry R N ,Barrett J ,Johnston M R L. Electrophysiological responses of males of the potato cyst nematodes ,*Globodera rostochiensis* and *G. pallida* , to their sex pheromones. Parasitology ,1996 ,112(2) : 239–246.
- [26] Zuckerman B M ,Jansson H B. Nematode chemotaxis and possible mechanisms of host/prey recognition. Annual Review of Phytopathology ,1984 ,22: 95–113.
- [27] Rolfe R N ,Barrett J ,Perry R N. Analysis of chemosensory responses of second stage juveniles of *Globodera rostochiensis* using electrophysiological techniques. Nematology ,2000 ,2(5) : 523–533.
- [28] Brown F D ,D'Anna I ,Sommer R J. Host-finding behaviour in the nematode *Pristionchus pacificus*. Proceedings of the National Academy of Sciences ,2011 ,278(1722) : 3260–3269.
- [29] Hallem E A ,Dillman A R ,Hong A V ,Zhang Y J ,Yano J M ,DeMarco S F ,Sternberg P W. A sensory code for host seeking in parasitic nematodes. Current Biology ,2011 ,21(5) : 377–383.
- [30] Tajima T ,Watanabe N ,Kogawa Y ,Takiguchi N ,Kato J ,Ikeda T ,Kuroda A ,Ohtake H. Chemotaxis of the nematode *Caenorhabditis elegans* toward cycloheximide and quinine hydrochloride. Journal of Bioscience and Bioengineering ,2001 ,91(3) : 322–324.
- [31] Shingai R ,Wakabayashi T ,Sakata K ,Matsuura T. Chemotaxis of *Caenorhabditis elegans* during simultaneous presentation of two water-soluble attractants ,L-lysine and chloride ions. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology ,2005 ,142(3) : 308–317.
- [32] Schöller C ,Molin S ,Wilkins K. Volatile metabolites from some gram-negative bacteria. Chemosphere ,1997 ,35(7) : 1487–1495.
- [33] Tytgat T ,De Meutter J ,Gheysen G ,Coomans A. Sedentary endoparasitic nematodes as a model for other plant parasitic nematodes. Nematology ,2000 ,2(1) : 113–121.
- [34] Prot J C. Migration of plant-parasitic nematodes towards plant roots. Revue de Nématologie ,1980 ,3(2) : 305–318.
- [35] Riga E. Sensory responses of plant parasitic nematodes to semiochemicals. Nematology Monographs and Perspectives ,2004 ,2: 695–706.
- [36] Zhao X W ,Schmitt M ,Hawes M C. Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior. Phytopathology ,2000 ,90(11) : 1239–1245.
- [37] Kaya H K ,Burlando T M ,Thruston G S. Two entomopathogenic nematode species with different search strategies for insect suppression. Environmental Entomology ,1993 ,22(4) : 859–864.
- [38] Grewal P S ,Lewis E E ,Gaugler R ,Campbell J F. Host finding behaviour as a predictor of foraging strategy in entomopathogenic nematodes. Parasitology ,1994 ,108(2) : 207–215.
- [39] van Tol R W H M ,van Der Sommen A T C ,Boff M I C ,van Bezooijen J ,Sabelis M W ,Smits P H. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. Ecology Letters ,2001 ,4(4) : 292–294.
- [40] Boff M I C ,van Tol R W H M ,Smits P H. Behavioural response of *Heterorhabditis megidis* towards plant roots and insect larvae. BioControl ,2002 ,47(1) : 67–83
- [41] Rasmann S ,Köllner T G ,Degenhardt J ,Hiltbold I ,Toepfer S ,Kuhlmann U ,Gershenson J ,Turlings T C J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. Nature ,2005 ,434(7034) : 732–737.
- [42] Hong R L ,Sommer R J. Chemoattraction in *Pristionchus* nematodes and implications for insect recognition. Current Biology ,2006 ,16(23) : 2359–2365.
- [43] Giblin R M. Association of *Bursaphelenchus* sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) with nitidulid beetles (Coleoptera: Nitidulidae) . Revue de

- Nématologie, 1985, 8(4): 369–375.
- [44] Kanzaki N, Futai K. A PCR primer set for determination of phylogenetic relationship of *Bursaphelenchus* species within the *xylophilus* group. *Nematology*, 2002, 4(1): 35–41.
- [45] Kanzaki N, Futai K. Life History of *Bursaphelenchus conicaudatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in relation to the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotheta hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematology*, 2001, 3(5): 473–479.
- [46] Giblin-Davis R M, Davies K A, Morris K, Thomas W K. Evolution of parasitism in insect-transmitted plant nematodes. *Journal of Nematology*, 2003, 35(2): 133–141.
- [47] Michod R E. Individuality, immortality, and sex // Keller L, ed. *Levels of Selection in Evolution: Monographs in Behavior and Ecology*. New Jersey: Princeton University Press, 1999: 53–74.
- [48] Miyazaki M, Oda K, Yamaguchi A. Behavior of *Bursaphelenchus lignicolus* to unsaturated fatty acids. *Journal of the Japan Wood Research Society*, 1977, 23(5): 254–261.
- [49] Bolla J A, Bramble J, Bolla R I. Attraction of *Bursaphelenchus xylophilus*, Pathotype MPS-1, to *Monochamus carolinensis* larvae. *Japanese Journal of Nematology*, 1989, 19: 32–37.
- [50] Chen X Y, Xu R M, Xie B Y. The role of chemical communication in the infection and spread of pine wood nematodes (*Bursaphelenchus xylophilus*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 339–345.
- [51] Necibi S, Limit M J. Effect of *Monochamus carolinensis* on *Bursaphelenchus xylophilus* dispersal stage formation. *Journal of Nematology*, 1998, 30(2): 246–254.
- [52] Giblin-Davis R M. Nematodes as mutualists: where and how did these associations evolve? *Nematology Monographs and Perspectives*, 2004, 2: 383–394.
- [53] Simpson P. Evolution of development in closely related species of flies and worms. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3(12): 907–991.
- [54] Troemel E R. Chemosensory signaling in *C. elegans*. *BioEssays*, 1999, 21(12): 1011–1020.
- [55] Duan YX, Wu G. *Plant nematode disease prevention and control*. Beijing: The Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2002.
- [56] Wang Y H. *Caenorhabditis elegans*—a simplest model for the study of nervous system. *Chinese Journal of Neuroscience*, 2000, 16(1): 60–64.
- [57] Matsuura T, Endo S, Iwamoto R, Takahashi H, Ichinose M. Developmental changes in chemotactic response and choice of two attractants, sodium acetate and diacetyl, in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 2007, 147(4): 920–927.
- [58] Bargmann C I, Horvitz H R. Control of larval development by chemosensory neurons in *Caenorhabditis elegans*. *Science*, 1991, 251(4998): 1243–1246.
- [59] Bargmann C I, Hartwig E, Horvitz H R. Odorant-selective genes and neurons mediate olfaction in *C. elegans*. *Cell*, 1993, 74(3): 515–527.
- [60] Troemel E R, Kimmel B E, Bargmann C I. Reprogramming chemotaxis responses: sensory neurons define olfactory preferences in *C. elegans*. *Cell*, 1997, 91(2): 161–169.
- [61] Liu W Z. *Plant pathogenic nematodes*. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [62] Sommer R J, Ogawa A. Hormone signaling and phenotypic plasticity in nematode development and evolution. *Current Biology*, 2011, 21(18): R758–R766.
- [63] Fielenbach N, Antebi A. *C. elegans* dauer formation and the molecular basis of plasticity. *Genes Development*, 2008, 22: 2149–2165.
- [64] McGrath P T, Xu Y F, Ailion M, Garrison J L, Butcher R A, Bargmann C I. Parallel evolution of domesticated *Caenorhabditis* species targets pheromone receptor genes. *Nature*, 2011, 477(7364): 321–325.
- [65] Kim K, Sato K, Shibuya M, Zeiger D M, Butcher R A, Ragains J R, Clardy J, Touhara K, Sengupta P. Two chemoreceptors mediate developmental effects of dauer pheromone in *C. elegans*. *Science*, 2009, 326(5955): 994–998.
- [66] Zhang Y N, Chou J H, Bradley J, Bargmann C I, Zinn K. The *C. elegans* 7-transmembrane protein ODR-10 functions as an odorant receptor in mammalian cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(22): 12162–12167.
- [67] Sengupta P, Chou J H, Bargmann C I. Odr-10 encodes a seven transmembrane domain olfactory receptor required for responses to the odorant diacetyl. *Cell*, 1996, 84(6): 899–909.
- [68] Chou J H, Troemel E R, Sengupta P, Colbert H A, Tong L, Tobin D M, Roayaie K, Crump J G, Dwyer N D, Bargmann C I. Olfactory recognition and discrimination in *Caenorhabditis elegans*. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1996, 61: 157–164.
- [69] The *C. elegans* Sequencing Consortium. Genome sequence of the nematode *Caenorhabditis elegans*: a platform for investigating biology. *Science*, 1998, 282(5396): 2012–2018.
- [70] Buck L, Axel R. A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell*, 1991, 65(1): 175–187.
- [71] Malnic B, Hirono J, Sato T, Buck L B. Combinatorial receptor codes for odors. *Cell*, 1999, 96(5): 713–723.

- [72] Mombaerts P , Wang F , Dulac C , Chao S K , Nemes A , Mendelsohn M , Edmondson J , Axel R. Visualizing an olfactory sensory map. *Cell* ,1996 , 87(4) : 675-686.
- [73] Wang F , Nemes A , Mendelsohn M , Axel R. Odorant receptors govern the formation of a precise topographic map. *Cell* ,1998 ,93(1) : 47-60.
- [74] Sasser J N , Freckman D W. A world perspective on nematology: the role of the society // Veeck J A , Dickson D W , Hyattsville M D , eds. *Vistas on Nematology*. Orlando: Society of Nematologists ,1987: 7-14.
- [75] Williamson V M. Plant nematode resistance genes. *Current Opinion in Plant Biology* ,1999 ,2(4) : 327-331.
- [76] Chitwood D J. Phytochemical based strategies for nematode control. *Annual Review of Phytopathology* ,2002 ,40: 221-249.
- [77] Zhao L L , Jiang P , Humble L M , Sun J H. Within-tree distribution and attractant sampling of propagative pinewood nematode , *Bursaphelenchus xylophilus*: an early diagnosis approach. *Forest Ecology and Management* ,2009 ,258(9) : 1932-1937.
- [78] Zhao L L , Wei W , Kang L , Sun J H. Chemotaxis of the pinewood nematode , *Bursaphelenchus xylophilus* , to volatiles associated with host pine , *Pinus massoniana* , and its vector *Monochamus alternatus*. *Journal of Chemical Ecology* ,2007 ,33(6) : 1207-1216.
- [79] Zhao L L , Wei W , Liu X Z , Sun J H. A novel rapid sampling method for pinewood nematode , *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Parasitaphelenchidae) . *Canadian Journal of Forest Research* ,2007 ,37(10) : 1867-1872.

参考文献:

- [21] 陈忠孝,陈森玉,迪克森 D W. 线虫学: 进展和前景卷 1: 形态学、生理学和生态学. 北京: 清华大学出版社,2004.
- [50] 成新跃,徐汝梅,谢丙炎. 化学通讯在松材线虫侵染和扩散中的作用. *生态学报*,2005 ,25(2) : 339-345.
- [55] 段玉玺,吴刚. 植物线虫病防治. 北京: 中国农业科技出版社,2002.
- [56] 王亚辉. 秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) ——一个研究神经系统的最简单模型. *科学通报* ,2000 ,16: 60-64.
- [61] 刘维志. 植物病原线虫学. 北京: 中国农业出版社,2000.