

文章编号: 1000-7423(2014)-05-0385-04

【综述】

蜱类越冬生理生态适应机制概述

于志军, 杨小龙, 陈洁, 刘敬泽*

【提要】 本文概述了近年来蜱类低温生物学研究现状及发展趋势, 从蜱类的越冬行为适应机制和生理生化适应机制两方面入手, 详细介绍蜱类的耐寒性、耐受低温的生理生化机制及滞育与越冬的关系等方面的研究现状及进展, 以为揭示蜱类响应低温的分子调控机制提供理论基础。

【关键词】 蜱; 耐寒性; 越冬; 滞育

中图分类号: R384.41 文献标识码: A

An Overview on the Physiological and Ecological Adaptation Mechanisms of the Overwinter Ticks

YU Zhi-jun, YANG Xiao-long, CHEN Jie, LIU Jing-ze*

(College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China)

【Abstract】 The current paper introduces the recent research and development on the cryobiology of ticks, based on their overwinter behavior strategy and biochemical and physiological adaptation mechanisms, and provides detail information on the cold hardiness, biochemical and physiological mechanisms, the relationship between cold hardiness and diapause, which will give theoretical clues for subsequent research on the molecular regulation of cold hardiness of ticks.

【Key words】 Tick; Cold hardiness; Overwinter; Diapause

Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31400342), the Natural Science Research Programs of Educational Department of Hebei Province (No. Q2012072), the Doctoral Fund of Hebei Normal University (No. L2011B13) and the Key Science Fund of Hebei Normal University (No. L2012Z05).

* Corresponding author, E-mail: liujingze@mail.hebtu.edu.cn

蜱类是专性吸血的非永久性体外寄生动物, 呈全世界广泛分布, 由其传播的病原体种类较多, 对人类健康和畜牧业生产危害较大^[1,2]。蜱类的宿主范围广泛、生活周期复杂, 一般来说其2/3以上的生命周期都处于非寄生阶段, 周期性变化的宿主、生境和温湿度等生物和环境因子对蜱类生活史具有重要影响^[3,4]。与其它节肢动物类似, 在温带和寒带地区的冬季同样是制约蜱类种群发生、分布和扩散的关键因素^[5], 进而制约蜱媒疾病的传播和扩散^[6]。因此明确蜱类越冬生理生态适应机制对于了解和掌握蜱类种群扩散规律及地理分布极限具有重要意义, 同时可为制定蜱类综合防控措施及控制蜱媒疾病传播提供基础资料。

蜱类在长期的进化过程中形成了一系列低温适应机制, 这些机制大致可以分为两类: 一是行为机制或生态适应机制, 即当冬季低温来临前蜱类会寻找庇护

微生境躲避; 二是生理或生化机制, 即蜱类经寒冷锻炼后耐寒性提高或进入滞育状态, 在微生境甚或直接在宿主体表滞育越冬等, 这些越冬机制会因蜱的种类、环境条件及宿主种类的不同而存在差异, 同时也会对蜱类的生活史、地理分布和种群动态等产生明显影响。

1 蜱类越冬行为适应机制

微生境条件是制约蜱类分布、生存和生殖的重要因素^[7], 因此蜱类根据栖息生境的不同可分为巢栖性蜱和非巢栖性蜱。巢栖性蜱多栖息在宿主的洞穴或巢穴等微生境条件相对温和的环境, 大多属硬蜱科除硬蜱属外的种类。而非巢栖性蜱多在森林、草原或低矮灌木丛等开阔、暴露的生境中, 温湿度等环境条件变化相对剧烈, 夏季脱水或冬季体液结冰致死, 需在适宜的庇护微生境中度过, 几乎所有的软蜱和硬蜱属的多数种类属于此^[8]。

蜱越冬地主要为枯枝落叶层或树洞及地隙等处, 如全沟硬蜱 (*Ixodes persulcatus*) 以幼蜱、若蜱和饥

基金项目: 国家自然科学基金 (No. 31400342); 河北省教育厅自然科学基金 (No. Q2012072); 河北师范大学博士基金 (No. L2011B13); 河北师范大学重点科研基金 (No. L2012Z05)

作者单位: 河北师范大学生命科学院, 石家庄 050024

* 通讯作者, E-mail: liujingze@mail.hebtu.edu.cn

饿成蜱在自然界越冬, 主要栖息在林区雪被下的枯枝落叶层中。亚东璃眼蜱 (*Hyalomma asiaticum kozlovi*) 生活史各阶段均能在枯枝落叶层下或树洞及地隙中越冬。卡耶花蜱 (*Amblyomma cajennense*) 雌蜱越冬时能进入丛生草根周围的土壤, 深度约 5 cm, 这能够有效保持其身体水分, 从而延长存活时间, 直到有利环境条件到来^[10]。蓖子硬蜱 (*Ixodes ricinus*) 在非寄生阶段主要栖息在常年覆盖有落叶层的林地植被部, 湿度一般不低于 80%, 身体水分可保持平衡, 各生活史阶段均能以饱血或饥饿状态越冬^[11], 其越冬地同样为土壤上层或植被落叶层, 深度约 5~7 cm^[12], 积雪的覆盖可以提高其越冬存活率^[13]。森林革蜱 (*Dermacentor silvarum*) 以饥饿成蜱在植被落叶层越冬, 越冬成活率达 90%^[14]。长角血蜱 (*Haemaphysalis longicornis*) 以饥饿若蜱或成蜱在植被落叶层越冬^[15]。

2 蜱类越冬生理适应机制

2.1 蜱类的耐寒性 零度以下的低温及其引发的体液含水量变化是制约温带和极地节肢动物越冬种群增长和扩散的主要因素^[16]。传统的耐寒性机制是根据节肢动物降低体液结冰能力的不同划分为不耐结冰型和耐受结冰型两类, 不耐结冰型节肢动物对体液中冰晶的形成导致的损伤特别敏感, 但通过降低过冷却点以避免结冰。耐结冰型的种类能够忍受细胞外液结冰而不致死, 但过冷却能力较差^[17]。

蜱作为专性吸血的体外寄生动物, 生活史大部分时间处于非寄生阶段, 各个生活史阶段均不能忍受体液或组织结冰, 但多数蜱类具有相对较高的过冷却耐受, 表明其通过不耐结冰型耐寒机制抵御零度以下低温^[18]。如 Dautel 等^[19]测定了 9 种不同地理起源的蜱类的过冷却点, 表明多数蜱类的过冷却点在 -17 °C 以下, 且地理起源和光周期变化不会影响蜱类的过冷却点。

过冷却在昆虫耐寒性中发挥着重要作用^[16], 但是蜱类相对较高的过冷却耐受能力所产生的生物学作用尚不明确。Dautel 等^[11]对翘缘锐缘蜱 (*Argas reflexus*) 和蓖子硬蜱的耐寒性研究表明, 其半数致死温度分别接近各自的过冷却点, 进而提出蜱类的过冷却点可能代表了其低温存活的下限。Dörr 等^[18]在研究边缘革蜱 (*Dermacentor marginatus*) 的耐寒性时也提出同样的观点, 认为蜱类的过冷却点在生态背景下不具有预测价值, 仅代表低温存活下限。同时也有研究表明, 血红扇头蜱 (*Rhipicephalus sanguineus*) 和变异革蜱 (*Dermacentor variabilis*) 的半数致死温度远远高于其各自过冷却点, 如血红扇头蜱饱血若蜱过冷却点为 -20.4 °C, 半数致死温度却在 -5 °C 附近; 变异革蜱过冷

却点为 -22 °C, 但在 0 °C 就已经出现很高的死亡率^[19]。

蜱类的生理年龄和生活史阶段对其低温耐受性也有一定的影响^[12,18]。如边缘革蜱饥饿成蜱在 -10 °C 时, 半数致死时间为 4~5 个月, 而幼蜱和若蜱则仅几天, 且 -15 °C 为各阶段蜱的致死温度。在 ≤10 °C 时, 饱血幼蜱和若蜱不发生蜕皮, 成蜱不产卵, 但产卵能力可在 10 °C 时维持 6 个月, 5 °C 时 5 个月, 0 °C 时 3 个月, 即使在 -10 °C 时仍可维持 2 个月, 其产卵量和可育性卵的数量不会大幅下降, 保证了边缘革蜱以饥饿或饱血成蜱度过极端恶劣的冬季后, 种群密度所受的影响较小, 对于维持种群稳定具有重要作用^[18]。

2.2 蜱类耐寒的生理生化适应机制 过冷却点的降低是不耐结冰型节肢动物避免体液结冰的主要方式, 而虫体抵御低温维持过冷却状态主要 3 种: 即晶核 (冰核) 物质的处理、体内水分的排除和抗寒物质的积累^[20]。过冷却点的降低主要由低分子多元醇类物质 (如甘油、糖类等) 完成, 而相对高分子量抗冻蛋白类物质通过降低血淋巴冰点以维持机体过冷却状态^[21]。蜱类采取不耐结冰型耐寒策略, 具有相对较高的过冷却能力, 但其抵御低温的特定机制尚未明了。

昆虫在低温条件下对水分的调节和利用一直以来备受关注, 机体通过失去水分, 血淋巴溶液浓度增加, 耐寒性增强, 存活率提高, 如赤松毛虫 (*Dendrolimus spectabilis*) 在越冬滞育期到来之前体内水分大量排出, 诱导抗冻物质的合成, 进而提高其耐寒性^[22]。蜱类在冬季维持水分平衡的机制可能与昆虫等其他节肢动物有所不同, 如变异革蜱和美洲花蜱 (*Amblyomma americanum*) 越冬过程中含水量增加, 而其死亡率却没有显著变化^[23], 美洲花蜱卵水浸没 1 周仍具可育性^[24], 血红扇头蜱饱血成蜱可在水下存活 2~3 d^[25]。

细胞中的脂类对无脊椎动物的耐寒性具有重要作用, 在冬季低温条件下, 脂类成分的变化不仅可以使细胞膜发生相变, 而且可以保证生物体有足够的代谢动力, 从而使其能够更好的适应低温环境, 提高耐寒性^[26], 如美洲花蜱越冬期脂类含量增加^[27]。脂类代谢后产生的甘油同时是碳水化合物的中间产物, 能够在细胞内很快合成, 起保护作用, 之后又能很快被有效地重新利用^[28], 因此许多昆虫将甘油作为低分子抗冻保护剂^[29]。已有的研究表明, 变异革蜱经 -5 °C 或 -10 °C 低温处理 2 h 后, 甘油和山梨醇含量明显增加^[23], 表明甘油和山梨醇共同作用可提高蜱的耐寒性。而南极地区的尤润硬蜱 (*Ixodes uriae*) 经实验室低温驯化后, 甘油含量未检测到明显变化, 但推测血淋巴中可能有抗冻蛋白积累^[30]。对比研究发现, 尤润硬蜱低温处理前

已具备较高的甘油含量,表明尤润硬蜱具有较强的耐寒性。蜱类抗冻蛋白的表达已在美洲花蜱^[31]和肩突硬蜱 (*Ixodes scapularis*)^[32]中检测到,且肩突硬蜱抗冻蛋白的表达可提高其低温存活率^[33]。其他多元醇类抗冻保护剂是否在蜱类耐寒性中发挥作用,以及其体内晶核物质如何发生变化,尚未有研究报道。

2.3 滞育与越冬的关系 滞育是一种特殊形式的休眠,能够保证节肢动物成功越冬,而且会在一定程度上增加耐寒性^[34],是昆虫和蜱螨常见的适应策略^[35]。但目前滞育与耐寒性之间的关系还不明确,在低温生物学研究中尚存争议^[36]。有研究者认为两者密切相关,而也有认为两者是独立的^[29],其相互关系依物种不同而定^[37]。滞育作为蜱类生活史中常见的适应策略,包括行为滞育和形态发生滞育,多数蜱类通过滞育度过外界不利条件,包括寒冷的冬季或炎热干旱的夏季,进而调整其种群发生与增长。如森林革蜱以行为滞育越冬,边缘革蜱以形态发生滞育越冬,而长角血蜱越冬过程不出现滞育行为。低温对蜱类的滞育具有重要调节作用,如低温可终止森林革蜱饱血成蜱的滞育^[38],但可诱导翘缘锐缘蜱幼蜱和红润硬蜱 (*Ixodes rubicundus*) 若蜱的滞育起始^[11],因此蜱类滞育与蜱类低温生物学的关系尚不明了。

3 结语

有关昆虫低温生物学的研究已广泛开展,而蜱类作为重要的媒介生物^[39,40],其耐寒性高低不仅决定着其种群发生、分布与扩散,同时对蜱媒疾病的传播与扩散具有重要影响,但研究才刚刚起步,尚有许多问题亟待解决。蜱类耐寒性虽与其它昆虫具有一定的相似性,但在许多方面又存在差别,随着分子生物学和组学技术的不断发展,挖掘蜱类低温响应的功能基因、信号通路和关键代谢物等研究将逐步开展,研究结果对于丰富节肢动物耐寒性理论,深入揭示蜱类耐受冬季低温的本质和掌握蜱类种群扩散规律,及明确全球气候变化背景下蜱类的地理分布极限具有重要意义,并为制定有效的蜱类综合防控措施及控制蜱媒疾病传播提供基础资料。

参 考 文 献

[1] Dantas-Torres F, Chomel BB, Otranto D. Ticks and tick-borne diseases: a one health perspective [J]. Trends Parasitol, 2012, 28(10): 437-446.
 [2] Wu XB, Na RH, Wei SS, et al. Distribution of tick-borne diseases in China[J]. Parasit Vectors, 2013, 6: 119-127.
 [3] Sonenshine DE, Roe EM. Biology of Ticks[M]. Vol. I. 2nd ed. New York: Oxford University Press, 2013: 209-345.
 [4] 张渝疆,曹汉礼,戴翔,等.塔里木盆地蜱类群落的分型和多样

性分析[J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2006, 24(6): 404-409.
 [5] Randolph SE. Tick ecology processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors[J]. Parasitology, 2004, 129(Suppl): S37-S65.
 [6] Gray JS, Dautel H, Estrada-Peña A, et al. Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe [J]. Interdiscip Perspect Infect Dis, 2009, 2009: 593232.
 [7] Pfäffle M, Littwin N, Muders SV, et al. The ecology of tick-borne diseases[J]. Inter J Parasitol, 2013, 43(12): 1059-1077.
 [8] 刘敬泽,杨晓军. 蜱类学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2013: 147-162.
 [9] 邓国藩,姜在阶. 中国经济昆虫志(第三十九册)蜱螨亚纲 硬蜱科[M]. 北京: 科学出版社, 1991: 5-12.
 [10] Oliveira PR, Borges LMF, Lopes CML, et al. Population dynamics of the free-living stages of *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) (Acari: Ixodidae) on pastures of Pedro Leopoldo, Minas Gerais State, Brazil[J]. Vet Parasitol, 2000, 92(4): 295-301.
 [11] Dautel H, Knülle W. Cold hardiness, supercooling ability and causes of low-temperature mortality in the soft tick, *Argas reflexus*, and the hard tick, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodoidea) from Central Europe[J]. J Insect Physiol, 1997, 43(9): 843-854.
 [12] Herrmann C, Gern L. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold conditions is negatively influenced by frequent temperature variations [J]. Ticks Tick Borne Dis, 2013, 4(5): 445-451.
 [13] Medlock JM, Hansford KM, Bormane A, et al. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe[J]. Parasit Vectors, 2013, 6(1): 1-11.
 [14] Yu Z, Zheng H, Chen Z, et al. The life cycle and biological characteristics of *Dermacentor silvarum* Olenov (Acari: Ixodidae) under field conditions[J]. Vet Parasitol, 2010, 168(3-4): 323-328.
 [15] Zheng H, Yu Z, Zhou L, et al. Seasonal abundance and activity of the hard tick *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) in North China[J]. Exp Appl Acarol, 2012, 56(2): 133-141.
 [16] Storey KB, Storey JM. Molecular biology of freezing tolerance[J]. Compr Physiol, 2013, 3(3): 1283-1308.
 [17] Bale JS, Hayward SAL. Insect overwintering in a changing climate[J]. J Exp Biol, 2010, 213(6): 980-994.
 [18] Dörr B, Gothe R. Cold-hardiness of *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae)[J]. Exp Appl Acarol, 2001, 25(2): 151-169.
 [19] Dantel H, Knülle W. The supercooling ability of ticks (Acari, Ixodoidea)[J]. J Comp Physiol B Biochem Syst Environ Physiol, 1996, 166(8): 517-524.
 [20] 鞠瑞亭,杜予州. 昆虫过冷却点的测定及抗寒机制研究概述[J]. 武夷科学, 2002, 18(12): 252-256.
 [21] Izumi Y, Sonoda S, Yoshida H, et al. Role of membrane transport of water and glycerol in the freeze tolerance of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae)[J]. J Insect Physiol, 2006, 52(2): 215-220.
 [22] 韩瑞东,孙绪良,许永玉,等. 赤松毛虫越冬幼虫生化物质变化与抗寒性的关系[J]. 生态学报, 2005, 25(6): 1353-1356.
 [23] Hwang KLH. Physiological diversity and temperature hardening in adult tick *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae)[D]. Columbus: The Ohio State University, 2006.
 [24] Yoder JA, Rausch BA, Hedges BZ, et al. The effects of water exposure, soil conditions, and fungus exposure on hatching of the larval lone star tick, *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae)[J]. Inter J Acarol, 2012, 38(4): 344-352.
 [25] Giannelli A, Dantas-Torres F, Otranto D. Underwater survival of *Rhipicephalus sanguineus* (Acari: Ixodidae)[J]. Exp Appl Acarol, 2012, 57(2): 171-178.
 [26] Holmstrup M, Sørensen LI, Bindesbøl A, et al. Cold acclimation and lipid composition in the earthworm *Dendrobaena octae-*

- [28] Xu P, Widmer G, Wang Y, *et al.* The genome of *Cryptosporidium hominis*[J]. Nature, 2004, 431: 1107-1112.
- [29] Mogi T, Kita K. Diversity in mitochondrial metabolic pathways in parasitic protists *Plasmodium* and *Cryptosporidium* [J]. Parasitol Int, 2010, 59(3): 305-312.
- [30] Putignani L, Tait A, Smith HV, *et al.* Characterization of a mitochondrion-like organelle in *Cryptosporidium parvum*[J]. Parasitology, 2004, 129(1): 1-18.
- [31] Riordan CE, Ault JG, Langreth SG, *et al.* *Cryptosporidium parvum* Cpn60 targets a relict organelle[J]. Curr Genet, 2003, 44(3): 138-147.
- [32] Slapeta J, Keithly S. *Cryptosporidium parvum* mitochondrial-type HSP70 targets homologous and heterologous mitochondria[J]. Eukaryot Cell, 2004, 3(2): 483-494.
- [33] 林立鹏. 家蚕微孢子虫纺锤体相关基因的鉴定及其蛋白定位研究[D]. 重庆: 西南大学, 2012.
- [34] Andersson SG, Kurland CG. Reductive evolution of resident genomes [J]. Trends Microbiol, 1998, 6(7): 263-268.
- [35] Berg OG, Kurland CG. Why mitochondrial genes are most often found in nuclei?[J]. Mol Biol Evol, 2000, 17(6): 951-961.
- [36] Lopez JV, Yuhki N, Masuda R, *et al.* A recent transfer and tandem amplification of mitochondrial DNA to the nuclear genome of the domestic cat[J]. J Mol Evol, 1994, 39(2): 174-190.
- [37] Bensasson D, Zhang D, Hartl DL, *et al.* Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses[J]. Trends Ecol Evol, 2001, 16(6): 314-321.
- [38] Hikosaka K, Kita K, Tanabe K. Diversity of mitochondrial genome structure in the phylum Apicomplexa [J]. Mol Biochem Parasit, 2013, 118(1): 26-33.
- [39] Janouskovec J, Horak A, Obornik M, *et al.* A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids[J]. PNAS, 2010, 107(24): 10949-10954.
- [40] Waller RF, Jackson CJ. Dinoflagellate mitochondrial genomes: stretching the rules of molecular biology[J]. Bioessays, 2009, 31(2): 237-245.

(收稿日期: 2014-03-27 编辑: 瞿麟平)

(上接第 387 页)

- dra*[J]. Comp Biochem Physiol A, 2007, 147(4): 911-919.
- [27] Stewart Jr RL. Overwintering ecology and physiology of *Amblyomma americanum* and *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae) in Central Ohio[D]. Columbus: The Ohio State University, 1998.
- [28] 陶云霞, 严绍颐. 动物抗低温机制的研究 [J]. 中国生物工程杂志, 1990, 10(1): 26-30.
- [29] Denlinger DL. Relationship between Cold Hardiness and Diapause [M]//Lee RE Jr, Denlinger DL. Insects at Low Temperature. New York: Chapman & Hall, 1991: 174-198.
- [30] Lee RE Jr, Baust JG. Cold-hardiness in the Antarctic tick, *Ixodes uriae*[J]. Physiol Zool, 1987, 60: 499-506.
- [31] Hill CA, Gutierrez JA. Analysis of the expressed genome of the lone star tick, *Amblyomma americanum*(Acari: Ixodidae) using an expressed sequence tag approach [J]. Micro Comp Genomics, 2000, 5(2): 89-101.
- [32] Neelakanta G, Sultana H, Fish D, *et al.* *Anaplasma phagocytophilum* induces *Ixodes scapularis* ticks to express an antifreeze glycoprotein gene that enhances their survival in the cold [J]. J Clin Invest, 2010, 120(9): 3179-3190.
- [33] Neelakanta G, Hudson AM, Sultana H, *et al.* Expression of *Ixodes scapularis* antifreeze glycoprotein enhances cold tolerance in *Drosophila melanogaster*[J]. PLoS One, 2012, 7(3): e33447.
- [34] Denlinger DL, Lee RE Jr. Low Temperature Biology of Insects [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 59-342.
- [35] Belozherov VN. Diapause and quiescence as two main kinds of dormancy and their significance in life cycles of mites and ticks (Chelicerata: Arachnida: Acari), Part 1. Acariformes[J]. Acarina, 2008, 16(2): 79-130.
- [36] Hodkova M, Hodek I. Temperature regulation of supercooling and gut nucleation in relation to diapause of *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera)[J]. Cryobiology, 1997, 34(1): 70-79.
- [37] Goto M, Sekine Y, Outa H, *et al.* Relationships between cold hardiness and diapause, and between glycerol and free amino acid contents in overwintering larvae of the oriental corn borer, *Ostrinia furnacalis*[J]. J Insect Physiol, 2001, 47(2): 157-165.
- [38] Liu J, Liu Z, Zhang Y, *et al.* Biology of *Dermacentor silvarum* (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions[J]. Exp Appl Acarol, 2005, 36(1-2): 131-138.
- [39] 罗建勋, 殷宏, 刘光远, 等. 我国牛羊梨形虫病病原的收集与鉴定[J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2006, 24(Suppl): S48-S53.
- [40] 危芙蓉, 兰勤娴, 朱丹, 等. 中国部分地区警犬体表寄生蜱的巴贝虫感染情况调查 [J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2012, 30(5): 390-392.

(收稿日期: 2014-04-09 编辑: 瞿麟平)