

两种盾盘吸虫的生活史及吸虫纲 系统发生的讨论

唐仲璋 唐崇惕

(厦门大学生物系寄生动物研究室)

提 要

1.本文记述分布在我国的盾盘吸虫六种：贝居腹盾吸虫 (*Aspidogaster conchicola* K. Baer); 黑龙江腹盾吸虫 (*Aspidogaster amurensis* Achmerov, 1956); 饭岛腹盾吸虫 (*Aspidogaster ijimai* Kawamura, 1913); 印度腹盾吸虫 (*Aspidogaster indica* Dayal, 1943); 中华杯盾吸虫 (*Cotylaspis sinensis* Faust and Tang, 1936) 及东方簇盾吸虫 (*Lophotaspis orientalis* Faust and Tang, 1936)。对各虫种的形态特征作简单描述。

2.印度腹盾吸虫的生殖细胞发生及早期胚胎发育经详细观察，本文简单介绍此种吸虫的精子及卵子发生、受精卵发育达到杯状蚴过程及各发育期的形态特点。

3.本文报道东方簇盾吸虫的各发育期虫体的构造特征，并简单介绍杯状蚴侵入其贝类宿主的途径和寄生部位。

4.本文对盾盘吸虫的分类及系统发生等问题进行讨论。

盾盘类吸虫在吸虫纲分类及系统发生问题上具有独特的位置和重要的含义。这一亚纲包括有盾腹科 (Aspidogastridae Poche, 1907), 列杯科 (Stichocotylidae Faust and Tang, 1936)^[13] 及皱腹科 (Rugogastridae Schell, 1973)。由于近年来新种类的增加，已有 12 属 30 多种了。自从前世纪初叶 von Baer (1826) 发现贝居腹盾 (*Aspidogaster conchicola*) 以来，盾盘类在整个吸虫纲的演变以及和单殖及复殖亚纲关系问题吸引很多学者的注意，它所隶属的地位迭经讨论，有的把它归于单殖类，有的把它归于复殖类。自从盾盘亚纲 (Aspidogastrea) 建立以后得到广泛的分类学者的同意 (Dawes, 1941; Dollfus, 1953; Skrjabin, 1952^[6,8,30])，但进一步对它生物学问题的了解尚嫌不足。直至最近，这一类代表古代吸虫的特点又被提出，认为它的位置接近于复殖类演化的根 (Close to the root of Digenea)。可能是极古年代以前的“原复殖类” (prodigenea) 的模型。所谓“原复殖类”是近代复殖类所从出的类群 (Rohde, 1971, 1972, 1973)^[25,26,28]。

本世纪以来，对于吸虫纲的分类，蠕虫学者不断提出新的要求，从比较形态学及比较胚胎学的观点来探讨一个能代表真正亲缘关系的自然系统，那就有必要认真地考察吸虫纲演化的问题了。生物学是紧密地联系着历史的科学，从演化历史的考察借以解决现存吸虫类的生物学问题，例如世代交替、无脊椎动物和脊椎动物宿主孰先孰后的问题等，对它们进行研究是有必要的。

一个生物学中重要的原理“个体发生复述了种族的发生”曾被用为探讨某一种族类系统发生的根据，可是被认为富有启发性意义的盾盘类，虽其直接发育特点已被认识，完整的生活史探求还很少有人问津。参考以往的有关论述多根据片段的观察，Aubert (1855)^[2]、Voeltzkow (1888)^[33] 曾叙述贝居腹盾的发育，Faust (1922)^[12] 观察刚由卵孵出的幼虫，William (1942)^[34] 对贝居腹盾的发育也作了分期的描述。Wharton (1939)^[37] 从大蠵龟 [*Caretta caretta* (L.)] 及一种海产贝类 [*Fasciolaria gigas* (L.)] 分别找到一种簇盾吸虫 (*Lophotaspis vallei* Stossich, 1899) 的成虫和幼虫。这些报告均失之简略。近年来较为详细的生活史叙述有印度腹盾 [*Aspidogaster indica* (Dayal, 1943)]^[7]，多杯盾盘 (*Mulicotyle purvisi* Dawes, 1941) 及孟特尔瓣口 (*Lobatostoma manteri* Rohde, 1973) (Rai, 1964; Rohde, 1971, 1973)^[22, 26, 28]。

复殖类卵子和精子发育经报告的据 Gresson (1964)^[16] 的记载有 60 种，分隶 23 科，蝶虫类的生殖细胞的发生也有报告 (Young, 1923; Douglas, 1963)。单殖类如多盘虫 (*Polystomum integerrimum* Rud.) 及三代虫 (*Gyrodactylus elegans* v. Nordmann) 的生殖细胞发育在本世纪初期即已详细考察 (Goldschmidt, 1902; Kathariner, 1904)^[15, 17]，在吸虫纲中只有盾盘类在这方面的研究尚付阙如。最近虽有 Rohde (1973)^[28] 对于孟氏瓣口的卵子发育有了叙述，但也极为简略。

多年来我们在福建搜集本类吸虫，采集到六种，并从事有关生活史方面的考察，对其中一种进行了卵子和精子发育、受精和早期胚胎发育的观察。在另一种则详细地观察它在贝类宿主体内生长的状况。现将试验及研究结果分别简述于后。

材 料 与 方 法

成虫标本用洋红及苏木精染色，整体封片，幼虫包括杯状蚴及其他发育期的形态构造系用活体观察。在贝类宿主体内寄生位置的考察系用解剖及切片方法进行研究。用作细胞学观察的虫体系采自鳊鱼、河蚬、淡水壳菜，经解剖后在子宫初段的卵子取出后用片压法 (Squash method) 醋酸苔红素 (Aceto-orcin) 染色，或用 Bouin 氏固定液固定后石蜡封存作连续切片，并用铁矾苏木精染色。生殖细胞分裂各期系用油浸镜观察。各图均用绘图器描绘。

试 验 及 研 究 结 果

(一) 中国盾盘吸虫种类记录

我国盾盘吸虫种类已往报告的文献较少。我们在福建省闽江流域找到有五种，加上黑龙江及湖北省报告的 *Aspidogaster amurensis* 共有六种。兹简略叙述如下，测量数字以毫米计算。

1. 贝居腹盾 (*Aspidogaster conchicola* K. Baer) (图版 II:7, 8)

本种盾盘吸虫系 Faust (1922)^[12] 首先在北京及长沙找到，寄生于青鱼 [*Mylopharyn-*

godon piceus (Richardson)] 及鳌 (*Amyda sinensis*)，并于两种田螺 *Vivipara lapillorum* 及 *V. catayensis* 和瓣鳃类的 *Unio* sp. 均有发现。本虫在福州的河蚌 (*Anodonta woodiana*) 极为常见，寄生在围心腔内常百数十条在一起。此外，偶然亦能在田螺 (*Vivipara quadrata*) 体内找到，但数目都不过是一、两个。

本虫种的劳氏管接于输卵管弯折处，末部延至体的后端并膨大成一盲囊。输卵管有许多膜瓣分开的隔室，它们显然不是完全分隔的，因为卵细胞可以通过并到达卵膜和子宫。输卵管壁有纤毛，它们的闪动使成熟卵排出。卵黄腺总管开口于输卵管较后的一段。其他内部器官构造和以往的叙述一样。

2. 黑龙江腹盾 (*Aspidogaster amurensis* Achmerov, 1956)

本种吸虫最早在东北发现，寄生在鲤鱼及草鱼肠内 (Achmerov, 1959)。在南方湖北省花马湖亦有记载(湖北省水生生物研究所, 1973)。

3. 饭岛腹盾 (*Aspidogaster ijimai* Kawamura, 1913) (图版 I:1)

本虫前经日本 Kawamura 发现和描述。兹据福建标本补充叙述如次：虫体作梭形，盾盘后的体部逐渐尖削，体大 $2.625—3.634 \times 1.065—1.351$ 。口部边缘作波状凹凸，并可向外翻出，直径 $0.380—0.475$ 。咽椭圆形，直径 $0.193—0.227$ ，紧接着一个细长的袋形肠管延至体的后端。盾盘前半较阔，后半逐渐窄小，有小吸盘四排，总数 46 个。整个盾盘占腹面中央部位，其长度 $1.427—1.903$ 。盾盘周围在各小盘相隔处均有小乳突一个，称边缘感觉器 (Marginal organ)，其数约 26 个。睾丸巨大，椭圆形，位于体腹面， $0.723—0.875 \times 0.323—0.399$ 。输精管从睾丸前方发出至后方膨大为屈曲的贮精囊，经四、五度环绕曲折而接于阴茎囊。阴茎囊匏状， $0.742—1.332 \times 0.228—0.323$ ，其中阴茎长 $0.473—0.761$ 。阴茎囊基部围绕有许多单细胞的摄护腺，其范围宽约 $0.589—0.856$ 。阴茎囊和子宫末端均开口于体前方 $1/4$ 水平、盾盘右侧的生殖孔。卵巢椭圆形，一端膨大，另一端向前曲折形成输卵管继而向后回绕。在卵巢后方有一个圆形的受精囊接于劳氏管，劳氏管细长，向后延展至体后端与排泄管连合。卵黄腺分布于体后方 $2/5$ 的位置，圆形的丛粒散布在肠管两侧，卵黄腺管斜向前方，汇集于输卵管成为卵黄总管通于卵膜。子宫屈曲向后，延到体后端又向前盘旋于睾丸和阴茎囊右侧而开口于生殖孔。卵大 $0.068—0.081 \times 0.032—0.047$ 。

终末宿主：鲤鱼 (*Cyprinus carpio* Linnaeus)。

寄生部位：肠管。

4. 印度腹盾 (*Aspidogaster indica* Dayal, 1943) (图版 I:2)

本种盾盘吸虫系在印度北部勒克脑 (Lucknow) 地方发现，宿主系 *Barbus tor*。福建的标本叙述如下：成虫长椭圆形，大 $2.120—3.541 \times 0.914—1.504$ 。盾盘大 $2.171—3.027 \times 0.914—1.504$ ，除口部和咽外全身几被遮满；盾盘长度与体长比为 $0.81—0.93:1$ (平均 $0.87:1$)。口吸盘位于顶端， $0.171—0.286 \times 0.209—0.267$ ；咽 $0.171—0.209 \times 0.171—0.209$ ；肠管囊状， $1.923—2.205 \times 0.190—0.305$ ，盲端达睾丸后方。盾盘周围一圈小吸盘数 32—

34个；中部垂直的长方形小盘二列，各13—15个。整个盾盘的小盘总数58—64，最常见为62。边缘各个小盘之间有小乳突。卵巢椭圆形，顶端膨大，所含的细胞体形较小。卵巢基部折叠的输卵管内含有具巨大胞核的卵细胞。卵巢大 $0.286—0.434 \times 0.190—0.286$ （平均 0.364×0.231 ）。劳氏管细长约1毫米，其一端与输卵管相接，另一端向后延到近体后端与排泄囊相通。卵黄腺丛粒分散地分布在体中横线至睾丸后方。横卵黄管在卵巢后方汇合成为卵黄囊而通于输卵管。睾丸较大， $0.928—0.857 \times 0.438—0.552$ （平均 0.721×0.499 ），其长宽度均约等于卵巢的两倍。两个小输精管向前汇合成大输精管，约在体中部膨大成为曲折的贮精囊，延至体前方 $1/3$ 处接于阴茎囊。阴茎囊基部为许多腺细胞所簇拥，阴茎囊具两个管壁，内有由许多椭圆形细胞构成的前列腺管，在其前方有弯曲细长的阴茎；阴茎囊末部内壁倒生着许多笠形小刺。阴茎囊开口与子宫末端开口相接，位于咽后近中央位置，其末部常能从开口处翻出。子宫末端膨大部分有腺体围绕，大 $0.400—0.628 \times 0.209—0.343$ （平均 0.546×0.254 ）。排泄系统具由两侧小囊愈合而成的排泄囊，常可见囊已经愈合而尚有两个排泄孔的个体。排泄囊两侧通于膨大的排泄管，该管弯曲向前至体前端 $1/3$ 处直径突然变细向后转折，短距离后又向前方伸至咽的两侧，旋即扭曲向后分为前后两支，前后支均循该管旁边前后延展，然后再分为更小的收集管，最末的焰细胞具三分支，其基本结构和贝居腹盾一样。卵椭圆形，大 $0.077—0.103 \times 0.056—0.061$ 。

终末宿主：三角鲂 [*Megalobrama terminalis* (Rich.)]；赤眼鳟 [*Squaliobarbus curriculus* (Rich.)]。

寄生部位：肠管。

贝类宿主：淡水壳菜 [*Limnoperna lacustris* (v. Martens)] (图版 III:8)。

在贝类宿主的寄生部位：肾腔、围心腔。

5. 中华杯盾 (*Cotylaspis sinensis* Faust and Tang, 1936) (图版 I:3)

本种盾盘吸虫体大 $1.5—4.5 \times 1.16—2.57$ ，盾盘巨大，边缘小吸盘数20—21，中央长方形小盘7—8个，周围各小吸盘之间有很小的瓶状边缘感觉器。虫体后方膨大，前方窄长突出，口开于顶端。咽大 0.1×0.12 ，肠管袋形，盲端达体后端 $1/4$ 处。睾丸巨大横椭圆形，位于体中央后半， 0.38×0.47 。输出管从睾丸一边发出，在距离不远处接于膨大而屈曲的贮精囊。贮精囊前段较细，接于一个梨形的阴茎囊，囊内有前列腺及其前方的射精管。囊内不具阴茎，雌雄生殖孔并列于咽和肠管交接处的侧方。卵巢椭圆形，位于盾盘前半的左侧或右侧。输卵管系卵巢折叠的一部分，具有不完全的横隔，它似乎是纵列卵细胞排出后遗留的空隙。有劳氏管与这一段相接，劳氏管细长，其后端接于排泄囊。子宫含卵三、四个，二、三屈折后向前延展至生殖孔。卵黄腺丛粒圆形或椭圆形，分布于体两侧，自盾盘前缘水平开始沿着周围小盘内线，在睾丸后方连接作半圆圈。横走的卵黄管在睾丸前缘向中央汇合成总管进入卵模。卵大 $0.162—0.182 \times 0.098—0.112$ 。

6. 东方簇盾 (*Lophotaspis orientalis* Faust and Tang, 1936) (图版 III:6)

完全成熟的虫体淡红色，外表作圆筒状，前端细削，后端钝圆。体大 6.5×2.5 ，咽

0.5 × 0.7, 肠管袋状, 4.6 × 0.5, 延至近体后端。盾盘长椭圆形, 周围有小吸盘 39 个, 中央二纵列 35 个, 共有小盘 74 个。中央两列小盘其周围有指状突起环绕, 共有 90 多个, 与 *Lophotaspis interiora* 相较这突起要细弱得多。睾丸圆形, 直径 0.7, 位于体后端 1/4 处。二根小输出管从睾丸前缘发出, 在很短距离内便汇合为输精管, 后者管径较粗, 实际上有贮精囊的作用。不具阴茎囊及摄护腺, 只由输精管向前延展至咽前缘腹面开口。卵巢椭圆形, 0.25 × 0.30, 顶部膨大, 前方基部后折成输卵管, 管弯曲处和开口于体背面的劳氏管相接, 在短距离内又与卵黄总管遇合。卵黄腺丛粒圆形紧密相接, 分布在体两侧, 前方始于体中段较前的位置, 后端则达睾丸后方, 左右两束相接触。卵黄横管在睾丸前相连接成卵黄积聚及总管。子宫左右弯曲, 在虫体一侧与输精管并行, 向前到咽前缘开口。

终末宿主: 河鳌 [*Amyda tuberculata* (Cantor)] (= *Trionyx sinensis* Wiegmann)。

贝类宿主: 河蚬 [*Corbicula fluminea* (Müller)] (图版 III:7)。

(二) 印度腹盾的生殖细胞发生和早期胚体

1. 生殖细胞发生(图版 IV:1—19)

从鳊鱼肠内得到的印度腹盾用切片的方法观察其精子和卵子发生的情况。精原细胞(图版 IV:1)在睾丸的表部, 体质较小, 它们分裂为次级及三级精原细胞(Secondary and tertiary spermatogonium), 在切片标本中表现为 8 个、16 个或更多的细胞群。在细胞较窄的一端, 细胞质互相连接着。它们分裂为初级精母细胞(Primary spermatocyte), 经第一次成熟分裂而成为次级精母细胞(Secondary spermatocyte), 成熟分裂可在接近表部的细胞中看到。分裂前期的阶段从细线期(Leptotene)、双线期(Diplotene)到终变期(Diakinesis)都可以看到其半数染色体数目为 6, 亦有看到 5 个或多至 7 个的。染色体形状有作环形、单个或重复的叉纽。它们常作辐射状排列, 再一次的成熟分裂成为精细胞(Spermatids), 成丛地充满在睾丸内面, 常数以 16 个以上的精细胞连在一起。精细胞形成精子时, 细胞核逐渐延长, 初作卵形, 继为蝌蚪形, 后来只有屈曲状的核质从细胞脱出, 剩下了细胞质的残余。丝状的精子一束一束地充满睾丸内。它们由输精管输送而到贮精囊内。用醋酸苔红素染色的精子比用苏木精染色的体质显得略为粗大。精子在高倍放大时可见一端有较粗大的头部。

卵子发生开始于卵巢前方近末端处细胞的分裂, 它们分裂增多并成为体质较大的细胞。卵原细胞不容易辨认出来, 卵母细胞形成后逐渐增大, 这样细胞充满整个卵巢, 在输卵管基部的细胞比在前端的要大好几倍。已经进入子宫内的卵, 经解剖出来并用醋酸苔红素染色, 依顺序排列来观察它们的变化。卵母细胞具有很大的胞核、内含偏于一边的圆形的核仁。网状染色质分散在胞核内面。卵巢内的卵母细胞在未经排出时没有变化, 在越过输卵管而到达子宫时经精子钻入后, 成熟分裂立即开始。在子宫基部(卵膜内)很薄的卵壳已经形成, 内含有 15—20 个卵黄细胞和一些精子。钻入卵的细胞质内的精子成为一个不规则形状的染色质颗粒。同时卵细胞内的核膜和核仁消失了, 细胞内出现细线期二价染色体(Pachytene-bivalents), 它们或是散开, 或是集中在细胞的中部。这时钻入的精子也形成条状或仍作粒状的染色质埋存在卵细胞的胞质内。卵细胞内出现的细线期染色

体每个分隔为偶线期 (Zygotene)。核膜消失后双线期二价染色体集中在赤道板上。每个染色体膨大，中间的分隔更明显。它们开始扭曲随着染色体膨大而缩短，表现出各种状态，有作环形、十字形、单个或两个纽圈形。在成熟分裂的前期阶段，染色体的数目最清晰可见，数目 5—7 个，6 个最多。它们经过终变期的变化随即进入中期，染色体更为缩短了，它们紧密地连在一起。分裂进行后第一个极体 (Polocyte) 形成了。第二次成熟分裂前期，单价的染色体形状较细小，染色亦较淡。在子宫内两次成熟分裂紧接在一起，没有看到分裂间期，因为第二次成熟分裂非常迅速，染色体形态变化不容易观察得清楚。在解剖出来子宫内的卵和整体封片的标本内部能观察到紧接在下面的是雌雄原核的出现，雄原核略小，两核内均有圆形的核仁。两核出现后经历的时间较长，在子宫初段这一期的卵子数目较多，在卵的边缘可见有两个极体附着在外面。说明在整个受精过程中这一段状态历时较久。

2. 早期胚体发育(图版 V:4—14)

紧接着两个原核形成之后，核的合并和第一个卵裂随即开始。雌核和雄核在未合并之前，两个染色体组出现了(图版 V:4)，它们结合成为受精卵的核，在核膜消失时细线期染色体出现，它们分散在细胞质内，继而集中在赤道板上而经历偶线期、粗线期和双线期(图版 V:5—7)。这时每一染色体含有一串念珠样的染色质粒 (Chromomeres)，随着体积增大，整条染色体缩短、扭曲，形成多样的形状。二倍染色体数 $2n = 12$ 或 $2n = 14$ 。经过终变期后完成了第一个卵裂，形成了一大一小的两个分裂球(图版 V:8)，旋即发生第二个卵裂(分裂发生在大的分裂球)，形成了 3 个细胞期(图版 V:9, 10)。它们几乎是同样的大小。随后它们中间的一个又分裂成为大小不同的细胞，小的就是第一个发生的小裂球 (Micromeres)，这是四个细胞期。在我们观察的材料中，4 个细胞期以后看到的是 7 个细胞期，含有 3 个大裂球 (Macromere)，2 个中裂球 (Mesomere) 和 2 个小裂球 (Micromere)，分裂总是发生于较大的裂球。具有 11 个细胞期的胚胎含有 2 个大裂球、6 个中裂球和 4 个小裂球，在 19 个细胞期所有细胞大小较为均等(图版 V:11—14)。胚的中央有一个略大的细胞正在分裂。这样的各个胚胎细胞的增殖方式说明了各个细胞都在分裂，只是迟速略有不同。

我们在盾盘类卵的发育中见到了与复殖类吸虫卵发育的不同特点，复殖类虫卵的早期胚胎发育中很早就有分化出较大的保持生殖能力的“繁衍细胞”，这在盾盘类发育中没有发生。盾盘类无多胚生殖现象。

随着胚胎的发育，卵壳也跟着膨大起来，胚细胞分裂到 30 个以上时，整个胚形成了椭圆的细胞团，所含的各个细胞大小均等。此胚随后长大成为圆形，当发育接近完成，杯状蚴雏体逐渐显现。此时有了前端的分化，前方的口吸盘和后端的吸盘逐渐形成。具有成熟杯状蚴的卵比在子宫基部的卵要大好几倍，卵内幼虫体折叠，口吸盘几占卵一小半的位置；咽、袋形的肠管及后端的吸盘均透显出来。卵的前端具卵盖(图版 I:4)。

从卵孵出的幼虫(杯状蚴)大 0.150×0.058 ，体表具透明的角质膜。杯状蚴(图版 I:5)不同于复殖类的毛蚴，其全体光滑不具纤毛板。巨大的口吸盘直径约 0.050；咽 0.018×0.025 ；肠管袋状，大 0.035×0.030 。腹吸盘是盾盘的最早形式，圆形，直径 0.050。在体

中部具单细胞的穿刺腺三对，位于肠管两旁，其腺管开口在前端顶部。在腹吸盘前方背部近中央部位有两个排泄孔。排泄系统结构与贝居腹盾及东方簇盾的杯状蚴一样，两孔各接于大排泄管，向前延展至口吸盘后缘水平处，向后屈折到中段分为三支小管，接连于三个巨大的焰细胞，分布于口吸盘，咽及排泄孔的外侧。

印度腹盾的杯状蚴用两个吸盘交互吸着匍匐爬行，从吸水管侵入其贝类宿主体内，在宿主的肾腔、围心腔中发育到成虫。印度腹盾的贝类宿主为淡水壳菜 (*Limnoperna lacustris* (v. Martens)，我们从它们体内找到本吸虫的早期幼虫。这些早期幼虫体大 $0.95-1.00 \times 0.65-0.75$ ，口吸盘 $0.10-0.12 \times 0.20-0.25$ ，咽直径 0.1，肠管 0.30—0.58。盾盘刚刚开始发育，大 $0.50-0.80 \times 0.30-0.35$ ，中央两列的纵格已经出现，各列数目为 10—12 个(图版 IV:6, 7)。

我们把印度腹盾的生殖细胞发生和受精现象和前人观察的吸虫类这方面的状况相比较，其主要特征大体相同。首先关于染色体数目，印度腹盾的单倍染色体 (haploid) 数为 6 个，但有的卵细胞及精母细胞其染色体有多一个或少一个的，这样不规则的染色体数目时有观察到。Sanderson (1959) 报告一种寄生于蛙的复殖吸虫 *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800)，在减数分裂时染色体数也有不规则的现象。在压片标本里计算其卵细胞和精原细胞的染色体单倍体最常见的为 10，但也有看到 9 或 11 个的不整齐的染色体数目。所以她写 *H. cylindracea* 的二倍染色体数为 $2n = 20$, $2n = 18$ 或 $2n = 22$ 的。她考虑这现象的解释虽然不能完全否定技术操作引起的可能性，但由于吸虫类染色体特点的成分更多。Britt (1947)^[3] 研究并总结 35 种吸虫的染色体数目，这些吸虫隶属于 25 属 8 个科。据他考察吸虫纲、蝶虫纲的染色体，尚未发现有多倍体 (Polyploidy) 现象，只发现有非整倍体 (Aneuploidy)，即正常的染色体数之外，常有多 1 个或少 1 个染色体的现象，间亦有差 2 个的例子。非整倍体是染色体组不完整的状态。二倍体中成对染色体的成员增加了或减少了。减少 1 个的叫做二倍减一 (monosomic diploid)，即 $2n - 1$ 。如果增加 1 个染色体，这叫做二倍加一 (trisomic diploid)，即 $2n + 1$ 。此外，还可以有二倍加二 (tetrasomic)，即 $2n + 2$ ，即当中有一个染色体的数目是 4。还有双二倍加一 (double trisomic) 即 $2n + 1 + 1$ ，当中有两种染色体的数目是 3。

上述染色体的非整倍体的例子在植物方面曾经报告的有曼陀罗 (*Datura*)、玉蜀黍 (*Zea mays*) 及月见草 (*Oenothera lamarckiana*) 等；动物方面曾经报告的有果蝇 (*Drosophila melanogaster*)。

(三) 东方簇盾的生活史

东方簇盾的终末宿主以前报告的为河蟹，近年来在闽江下游地带发现河蚬充当它重要的宿主，不但幼虫在它体内能发育且能长成到非常成熟和能产卵的阶段。自从这一贝类宿主发现之后，我们有了阐发其整个发育史的机会。盾盘类系直接发育，这一点早经蠕虫学者推测到了，但对整个生活史的观察，完成的却不多。我们进行数千河蚬的解剖，观察了各期发育的虫体和它们连续生长的情况。

1. 卵的发育

卵的大小在子宫初段与末段差别甚大。在子宫初段只含有一个细胞

的卵子，一端有卵盖，大 $0.112—0.138 \times 0.042—0.063$ ；在子宫末段胚胎已成熟的卵子大 $0.154—0.168 \times 0.070—0.084$ 。卵内完全发育的幼虫，其口吸盘、眼点、咽、后端吸盘以及具有纤毛的体表细胞均可透过卵壳窥见，幼虫头部向卵盖的一端（图版 II:3）。卵在水中不久即打开卵盖，幼虫因纤毛的鼓动而旋即脱壳而出（图版 II:1）。

2. 杯状蚴 (Cotylocidium) 盾盘吸虫类的幼虫称杯状蚴。此名系 Wootton (1966) 所创设，和复殖类的毛蚴 (miracidium) 及单殖类的钩毛蚴 (oncomiracidium) 相并立。东方簇盾的杯状蚴从卵中孵出后长度为 $0.154—0.265$ ，宽度为 $0.070—0.112$ (图版 II:2)。虫体的构造已具有成虫的基本形式。体表有角质膜，但它与贝居腹盾的杯状蚴不一样，体的中段两侧生有 4 块纤毛板，后端两旁及当中也有 4 块。体旁纤毛板直径约为 0.022。口吸盘巨大，直径 0.075，口腔宽度为 0.022。咽大 0.021×0.025 ，紧接在口吸盘后方；肠管袋状， 0.075×0.058 ，肠壁由大型的上皮细胞构成，壁的厚度约 0.009。体后端腹面有圆形的吸盘，直径 0.056。眼点有二，位于口吸盘后缘，由许多黑色素颗粒构成。在眼点前侧有杯状浅凹，有类似晶体的构造。排泄系统分左右两侧，它是盾盘类三分支排泄管的最简单的形式。排泄囊两个，开口于腹吸盘前两旁，各连接于向前延展的排泄管，到咽的水平线时向内并向后屈曲到体的中部分为三支小管，各接于一个焰细胞。焰细胞巨大，胞体具有能伸缩的假足，向漏斗状的小管中有纤毛闪动着。最前方的一对焰细胞位于口吸盘两侧，第二对焰细胞位于肠管前缘两旁，第三对在体后方排泄囊外侧。排泄总管在转折处有三个纤毛丛，其末端指向后方，与管内排泄液的流动系同一方向，纤毛不断闪动形成所谓火焰管 (flamiferous tube)。排泄囊圆形，囊的中央有一巨孔，并有一块具折光的颗粒，它可能是排泄物质的凝聚。神经系统包括有绕咽喉的神经结 (circumesophageal commissure)，以及向前方及后方的神经索。在虫体两侧有若干形状颇大的表皮下细胞，它们是充满于虫体的柔软组织。

3. 杯状蚴侵入贝类宿主的途径和寄生部位 东方簇盾的杯状蚴孵出后在水中游动，体延展作筒形。幼虫有强烈的趋光性，常聚集在玻璃器向光的边缘，其眼点显然是对光线反应的感受器。东方簇盾的杯状蚴具眼点，又具有体表纤毛板，它们在水中孵出并游动。它们侵入河蚬体内的途径可能是和水流一起经吸水管进入宿主体内，可能经鳃室，由与此相通的肾孔而至肾腔 (renal cavity)，继乃侵入围心腔 (pericardial cavity)，在那里长大为成虫。在河蚬体内见到成虫附着在围心腔壁上 (图版 II:6)，它们可能对周围的组织有破坏作用。盾盘类吸虫的杯状蚴可由于其构造特点及在水虫孵化习性不同而有不同的侵入贝类宿主或终末宿主的方式。有的杯状蚴不具纤毛板和眼点，它们在水中孵出后进行匍匐爬行。印度腹盾的杯状蚴具有单细胞的穿刺腺，这可能在宿主体内移行有作用。孟特尔瓣口排出的成熟虫卵在稀释的海水中不孵出杯状蚴，当此虫卵和其贝类宿主放在同样海水中，随后解剖螺体，在其胃中和消化腺内发现有卵及孵出的杯状蚴。

4. 东方簇盾在河蚬体内的发育 杯状蚴达到河蚬的肾腔和围心腔后逐渐长大和发育，随着虫体增大其体内各器官及盾盘亦逐渐发育完整 (图版 II:4, 5; 图版 III:1—5) (表 1)。从东方簇盾童虫到成虫的发育过程可见到其盾盘上各小盘逐渐形成，数目虽逐渐增加，但会有所差异，与虫体的大小不完全成正比。因此，在日本发现的 *Lophotaspis corbiculae* Moriya, 1944，其宿主也是一种河蚬 (*Corbicula leana*)。盾盘上具有的小盘 53 个，这一种

表1 东方簇盾在河蚬体内的发育

不同大小的虫体号	虫体长宽	咽	肠管	生殖腺	盾盘长宽	盾盘上小盘数		
						边缘小盘	中央纵列小盘	总数
A	0.879×0.581	0.199×0.132	0.500×0.400	未发生	0.300×0.249	8	4	12
B	1.328×0.713	0.198×0.231	0.900×0.450	未发生	0.500×0.250	14	10	24
C	1.992×0.946	0.199×0.249	1.500×0.500	未发生	0.713×0.415	28	20	48
D	2.400×1.100	0.300×0.320	1.700×0.550	生殖原基开始发展	1.200×0.450	32	26	58
E	2.800×1.300	0.300×0.330	2.000×0.300	睾丸: 0.200×0.150 卵巢不明显	1.650×0.550	33	26	59
F	3.700×1.600	0.400×0.480	2.700×0.450	睾丸: 0.320×0.280 卵巢: 0.150×0.100	2.400×0.800	33	30	63
G	4.300×1.800	0.420×0.500	3.400×0.450	睾丸: 0.330×0.500 卵巢: 0.280×0.200	2.250×0.800	28	22	50
H	4.900×2.200	0.400×0.500	4.000×0.340	睾丸: 0.400×0.300 卵巢: 0.350×0.250	2.820×0.900	32	26	58

可能是东方簇盾的同物异名。东方簇盾只能在不定温的脊椎动物肠内生活，鸟类和哺乳类从未有盾盘吸虫类寄生。我们有一位同学曾吞食四个成熟的东方簇盾吸虫，结果证实不能感染。

讨 论

盾盘类吸虫的分类位置曾经是蠕虫学者长期讨论的问题。有的把盾盘类归于单殖类，有的把它归于复殖类。Leuckart 认为它与复殖类有较密切的亲缘。不但在构造方面且从寄生宿主是软体动物这一点来说都可作这样的推论。但从生殖方式的特点看这问题，它不具无性繁殖世代，不应归于复殖亚纲。盾盘类成虫没有后端的吸具和单殖类所特有的生在吸具上的小钩，排泄孔位置也不像单殖类不在体前方而在体后端，因此，本类吸虫也不能归于单殖类。关于发育史方面早在十九世纪中后期 Aubert (1855)^[2] 和 Voeltzkow (1888)^[3] 已经知道贝居腹盾的生活史没有无性繁殖世代。Faust (1922)^[12] 曾经观察该吸虫的幼虫期已具有成虫的雏形，而不同于毛蚴的形状，因而很明显的是直接发育的证据。根据这些而建立了独立的盾盘亚纲。

盾盘类吸虫被认为是吸虫纲中古老的族类，在构造上它有单一的袋状的肠管及桶状的大咽 (doliiform type of pharynx)，这都和切头目 (Tremocephala) 及单肠目 (Rhabdo-

coelida) 涡虫的构造极为类似。Rohde (1971) 报告盾盘类神经节较简单。此外, 焰细胞巨大, 胞体具有能伸缩的假足, 收集管基本分支数为三。从生活史来看, 本类吸虫还没有无性生殖的繁衍方式, 这说明它们对寄生生活的适应只是停留在较原始的状态。盾盘类杯状蚴如何侵入贝类宿主, 学者们看法尚不一致, 杯状蚴移行到围心腔及肾腔的途径尚须考察。Voeltzkow (1888) 认为由肠道迁移最为可能, 根据是在进行感染试验后二次分别在肠管中找到 1—2 条小虫, 他认为肠管与围心腔接触处管壁较薄, 杯状蚴容易从这里钻出。关于杯状蚴从肾孔钻入的可能性, 他认为肾管太小并且管内纤毛摆动的方向系向外的, 与虫体进入的方向相反。Wootton (1966) 报告西方杯腹吸虫 [*Cotylogaster (Cotylogasteroides) occidentalis*] 开始发育是在胃区。Rohde (1973)^[28] 提出曼特尔瓣口的卵是被宿主吞食, 杯状蚴在肠管内孵出并从肠管移行到消化腺, 他认为贝类宿主吞食虫卵而得感染的方式可能是吸虫类原先感染软体动物宿主的形式。但 Pearson (1970, 1972) 在他的复殖类生活方式的系统发生一文中却提出另一看法, 认为扁形动物最早可能系贝类的体外寄生虫, 盾盘类幼虫是从体表侵入贝类宿主的。如前所述, 我们观察盾盘类吸虫的杯状蚴有两种, 一种具眼点和纤毛板的, 一种不具眼点和纤毛板。前者可能有一段自由活动的时期, 侵入宿主的方式可能是经吸水管而入; 后者匍匐爬行, 可能系从体表钻入, 也可能未孵出以前卵子被贝类宿主吞食。小杯盾吸虫 (*Cotylaspis insignis*) 曾经记载附着宿主体表生活, 也能侵入体内, 此方式证实了 Pearson 的设想。

印度腹盾在淡水壳菜 [*Limnoperna lacustris* (v. Martens)] 体内发育, 但较少找到完全成熟的虫体; 而在三角鲂和赤眼鳟体内发育为完全成熟的较多。这一点与东方簇盾绝大多数在贝类宿主河蚬体内发育成熟是很不相同的。像印度腹盾的状况在其他盾盘类也有, 如 *Cotylogaster occidentalis* 在鱼类宿主 *Aplodinotus grunniens* 脊椎动物体内比在贝类宿主 *Lampsilis siliquoidea* 体内的成熟虫体不但数量更多, 而且个体也更大 (Fredericksen, 1972)^[44]。由此例子可以看出专性的寄生虫 (obligatory parasite) 是怎样通过兼性的寄生虫 (facultative parasite) 的阶段而演化成的。

盾盘类也有须经过第二个中间宿主的, 如列杯属的 *Stichocotyle nephropis*, 尚有甲壳类的宿主 *Nephrops norvegicus* 及 *Homarus americanus*, 囊蚴在它们体内形成。很明显, 这一吸虫已发展到具有两个无脊椎动物宿主和一个脊椎动物宿主的阶段。

在盾盘类某些构造看来, 可以说它已脱去了单肠类一般的体制, 改变了生殖腺左右对称的形状, 卵巢和睾丸只剩下一边。卵巢有折叠的构造, 说明它是从条状的生殖腺转变来的, 膨大的末端弯曲下来成为椭圆形的卵巢, 输卵管具隔室。Rohde 认为分隔室的输卵管是为着阻止精子的通过。看来这说法不够完善, 因为输卵管在形状上各室虽有隔膜, 卵细胞仍能排出和通过。输卵管原是雌性腺体, 即卵巢的基部, 它含有较成熟的卵细胞, 这些隔室原是卵细胞排出后留下的空隙。劳氏管在簇盾属是较短而且其开口在体背面, 而腹盾属和杯盾属中的印度腹盾、贝居腹盾、饭岛腹盾及中华杯盾的劳氏管均较长, 并开口于后端; 贝居腹盾通于一个凹状的窝, *A. limacoides* 也如是, 其余各种则开口于排泄囊。饭岛腹盾的劳氏管在前方靠近输卵管处接于受精囊, 其他各种无此构造。杯盾属的劳氏管过去未经人观察, 据 Osborn (1903) 有关该属特征的记述是写作不具劳氏管, 而我们在中华杯盾观察到此构造。所以本属的特征应描述此一构造。

在本项研究中看到盾盘类的受精现象和其他扁体动物无甚区别。Britt (1947)^[3] 对于复殖类吸虫染色体曾加综述和讨论，认为吸虫有固定的染色体数目和形态，可作分类的根据。Walton (1959)^[35] 考察各类寄生虫的染色体，看出了在同一属下面各种类的染色体有很大的一致性。作者为着要和复殖吸虫作比较曾观察平睾吸虫 (*Parorchis acanthus*) 的生殖细胞发生和受精现象，与 Rees (1939)^[23] 的叙述一致，该吸虫单数的染色体为 11。整个减数分裂和受精过程在盾盘类和复殖类是没有差别的。

在发育方面盾盘类的杯状蚴与各类吸虫幼虫比较具有系统发生方面的意义。杯状蚴的构造与单殖类的钩毛蚴、切头涡虫的幼虫以及复殖类的毛蚴比较可以看到它们之间相似和差异之处。如杯状蚴的大形的咽和袋状肠管，在钩毛蚴和切头涡虫幼虫都有类似的构造。有些种类杯状蚴具纤毛板似钩毛蚴，但前者不具有后者所特有的后端吸器 (chaptor) 和生在上面的小钩。在排泄系统方面杯状蚴较似复殖类毛蚴而不同于钩毛蚴和切头涡虫。钩毛蚴的排泄孔在咽的两侧，约在体中段前面，长成的单殖类排泄孔移至体前方两侧；钩毛蚴的焰细胞有 5—10 对，在咽的前方两侧细管常汇合为一，至眼点前方分作一或两个分支。切头涡虫的焰细胞极小，常 8—9 个聚成细胞丛 (flame cell bulb) 在体前方，每一触手都有一、二支小排泄管伸入 (唐仲璋、1959)¹⁾。这些和杯状蚴的排泄系统很不相同。

杯状蚴除排泄系统较似复殖类毛蚴外，其他构造都有区别，其中最重要的在于胚细胞方面。毛蚴在发育期间很早就分出胚细胞 (germinal cell)，其他外胚层细胞分化为腺细胞、神经细胞及肌肉细胞等，只有胚细胞没有分化，它们或迟或早分裂成小胚球，发育为母胞蚴或母雷蚴。这些胚细胞有的分布在毛蚴体后部 (如血吸虫)，有的已发育为胚球 (如肝片吸虫、棘口吸虫)，有的则能提早成熟发育为小雷蚴 (如平睾吸虫、环肠吸虫)，其他有些毛蚴体形较小，也至少有 3—5 个胚细胞在体后方。这样的特点在盾盘类的杯状蚴不具有。“多胚生殖” (Polyembryony) 是复殖类在贝类宿主体内无性生殖的方式，它和成虫体内用有性生殖方法相间而形成世代交替。无性生殖在动物界中是较为常见的现象，在寄生虫生活史中亦常见，例如疟原虫一类的孢子虫，盾盘类在软体动物体内没有营无性繁殖，说明了它还不像复殖类那样深度的适应于寄生生活。

一般蠕虫学者认为吸虫类是从涡虫类演化来的。但是它和其他扁形动物一样，没有骨骼和外壳可资保存，在古代化石遗迹中找不到这一类的动物。所以这一方面的考察只能凭借现存种类的比较。在各类动植物中由于发展的不同，存在着高级和低级的种类，提供了探讨种族演化的线索。盾盘类由于它的构造和特殊的发育方式，被认为具有原始的吸虫类的特征。正如 Leuckart (1879) 所说的整个盾盘吸虫的结构有似一个雷蚴的形状。直至最近被认为是原复殖类吸虫的模型。整个盾盘亚纲种类较少，截至目前为止，已经发现的只有 38 种，分隶于 3 科、12 属 (表 2)。它们分布于亚洲、大洋洲、欧洲和南北美洲。亚洲方面，我国、苏联、印度、日本、斯里兰卡及马来西亚等地均有报告。在淡水、海洋均有记录。说明本类吸虫曾经广泛地分布于全球，推想在古代它们必定相当繁盛地生存着，而现在却剩下较少的种类了。

依据寄生虫和宿主平行演化的原理，考察宿主也可以推测寄生虫演化的陈迹。分析

1) 切头涡虫 (*Tremocephala semperi* Weber, 1889) 在福建的发现及其生物学的研究，福建师范学院学报 1959 年自然科学版，41—56 页。

表2 盾盘亚纲吸虫名录

1. Aspidogastridae F. Poche, 1907 腹盾科	
Aspidogaster Baer, 1827 腹盾属	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer, 1827 <i>A. amurensis</i> Achmerov, 1956 <i>A. antipai</i> Lepsi, 1932 <i>A. decatis</i> Eckmann, 1932 <i>A. enneatis</i> Eckmann, 1932 <i>A. indica</i> Dayal, 1945 <i>A. ijimai</i> Kawamura, 1915 <i>A. limacoides</i> Diesing, 1834 <i>A. piscicola</i> Rawat, 1948 <i>Cotylaspis insignis</i> Leidy, 1857 <i>C. anodontae</i> (Osborn, 1898) <i>C. cokeri</i> Barker et Pearson, 1914 <i>C. lenoiri</i> (Poerier, 1886) Nickerson, 1902 <i>C. sinensis</i> Faust et Tang, 1939 <i>C. stunkardi</i> Rumbold, 1928 <i>C. reeffootensis</i> Najarian, 1961 <i>Cotylogaster michaelis</i> Monticelli, 1892 <i>C. occidentalis</i> Nickerson, 1899 <i>C. busiri</i> Siddiqi and Cable, 1960 <i>Cotylogasteroides barrovi</i> Huehner and Etges, 1972 <i>Lobostoma kemostoma</i> (McCallum et McCallum, 1913) <i>L. manteri</i> Rohde, 1973 <i>L. ringens</i> (Linton, 1905) <i>L. pacificum</i> Manter, 1940 <i>Lissemysia indica</i> Sinha, 1935 <i>L. mehrai</i> Srivastava et Singh, 1959 <i>L. ovata</i> Tandon, 1949 <i>L. sinhai</i> Srivastava et Singh, 1959 <i>Lophotaspis vallei</i> (Stossich, 1899) <i>L. interiora</i> Ward et Hopkins, 1931 <i>L. macdonaldi</i> (Monticelli, 1891) <i>L. margaritiferae</i> (Shipley et Hornell, 1904) <i>L. orientalis</i> Faust et Tang, 1936 <i>Macraspis elegans</i> Olsson, 1869 <i>Multicotyle purvisi</i> Ben Dawes, 1941 <i>Multicalyx cristata</i> Faust et Tang, 1936
2. Stichocotylidae Faust et Tang, 1936 列杯科	
Stichocotyle Cunningham, 1884 列杯属	<i>Stichocotyle nephropis</i> Cunningham, 1884
3. Rugogastridae Schell, 1973 皱腹科	
Rugogaster Schell, 1973 皱腹属	<i>Rugogaster hydrolagi</i> Schell, 1973

盾盘类的贝类宿主,如 *Unio*, *Anodonta*, *Amblema*, *Pleuroblema*, *Quadrula*, *Lampsilis*, *Obovaria*, *Leptodes* 各属以及其他珠蚌科(Unionidae)的种类,属于真瓣鳃目(Eulamellibranchia)裂齿亚目的 *Schizodonita*。另有 *Corbicula*, *Aducna*, *Cardium* 属于异柱目(Anisomyaria)。只有少数种类属于腹足类的如 *Fasciolaria*, *Melo*(= *Goniobasis*), *Cleopatra*, *Vivipara* 等,

这说明盾盘类和复殖类吸虫虽然同样以软体动物为宿主。但前者所寄生的大多数属于瓣鳃类，而后者虽然也有一些寄生于瓣鳃类，却绝大多数寄生于腹足类。

盾盘类的脊椎动物宿主包括淡水及海洋的鱼类和爬行类。鱼类方面有鲤科的好几个属，其他有鲹科、鲷科、鲶科、𩽾𩾌科、石首鱼科以及板鳃类的星鲨、鳐、犁头鳐、牛鼻鲼和银鲛等。爬行类宿主有记载的有9个属，包括龟、鳖、大蟾龟等。所以这一类吸虫的宿主仅限于不定温的脊椎动物，鸟类和哺乳类没有充当宿主的记录。复殖亚纲吸虫中只有腹口目的中间宿主都是瓣鳃类软体动物，终末宿主也只限于鱼类和极少数的两栖类；前口目的复殖吸虫中间宿主少部分为瓣鳃类，大部分则为腹足类软体动物。终末宿主则各类的脊椎动物均有。

Szidat 曾假设“较为专化的宿主，其寄生虫也较为专化；反之，较为原始的宿主，其寄生虫也较为原始”。Fahrenholz 的假设“现代寄生虫的祖先在古时也寄生于现在宿主的祖先”。这两个假设虽然有很多例外，但提供了寄生虫和宿主平行演化的概念，对于了解吸虫纲的系统发生是有帮助的。我们得出的结论是：盾盘亚纲是吸虫纲中较为古老的族类，关于它们的生物学研究对这一类寄生蠕虫的演化有很大的启发意义。

参 考 文 献*

- [1] Anderson, M. G., 1935. Gametogenesis in the primary generation of a digenetic trematode, *Proterometra macrostoma* Horsfall, 1933. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 54: 271—297.
- [2] Aubert, A., 1855. Ueber das Wassergefäßsystem, die Geschlechtsverhältnisse, die Eibildung und die Entwicklung des *Aspidogaster conchicola* mit Berücksichtigung und Vergleichung anderer Trematoden. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 6: 349—376.
- [3] Britt, H. G., 1947. Chromosomes of digenetic trematodes. *Amer. Nat.*, 81: 276—296.
- [4] Bychowsky, I. & B. Bychowsky, 1934. Über die morphologie und die systematik des *Aspidogaster limacoides* Diesing. *Z. Parasitenk.*, 7: 125—137.
- [5] Cable, R. M., 1931. Studies on the germ cell cycle of *Cryptocotyle lingua* Creplin. I. gametogenesis in the adult. *Quar. J. Micr. Sci.*, 74: 563—589.
- [6] Dawes, B., 1941. On *Multicotyle purvisi* n. g. n. sp., an Aspidogastrid trematode from the river turtle *Siebenrockiella crassicollis* in Malaya. *Parasitol.*, 33: 300—305.
- [7] Dayal, J., 1943. On a new trematode, *Aspidogaster indicum* n. sp. from the intestine of a fresh-water fish, *Bardus tor* (Ham.). *Proc. Nat. Acad. Sci. India*, 18: Pt. 1. 20—24.
- [8] Dollfus (Robert-Ph.), 1953. Miseillanea helminthologica maroccana. V. Presence du Maroc d'*Aspidogaster conchicola* von Baer 1826 (Trematoda: Aspidogastrida) Archives de l'Institut Pasteur du Maroc. T. IV. Cahier, 8, 5—12, 1953, 492—495.
- [9] Dollfus (Robert-Ph.), 1956. Système de la sous-classe des Aspidogastrida E. C. Faust et C. C. Tang, 1936. *Annales de parasitologie humaine et comparée*, 31(1—2): 11—13.
- [10] Dollfus (Robert-Ph.), 1958. Sur *Macraspis cristata* (E. C. Faust et C. C. Tang 1936) H. W. Mautner, 1936 et sur une emendation nécessaire à ma définition de la famille des Aspidogastridae (Trematoda). *Annales de Parasitologie humaine et comparée*, 33(3): 227—231.
- [11] Dollfus (Robert-Ph.), 1958. Trematodes. Sous-Classe Aspidogastrida. *Annales de Parasitologie humaine et comparée*, 33(4): 305—395.
- [12] Faust, E. C., 1922. Notes on the excretory system in *Aspidogaster conchicola*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 41: 113—117.
- [13] Faust, E. C. et C. C. Tang, 1936. Notes on new Aspidogastrid species with a consideration of the phylogeny of the group. *Parasitol.*, 28: 487—501.
- [14] Fredericksen, D. W., 1972. Morphology and Taxonomy of *Cotylogaster occidentalis* (Trematoda: Aspidogastridae). *J. Parasitol.*, 58: 1110—1116.

*有一些文献作者没有直接引用。

- [15] Goldschmidt, R., 1902. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. *Ztschr. Wissensch. Zool.*, **71**: 397—444.
- [16] Gresson, R. A. R., 1964. Oogenesis and the hermaphroditic Digenea (Trematoda). *Parasitol.*, **54**: 409—421.
- [17] Kathariner, L., 1904. Ueber die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* v. Nrdm. *Zool. Jb. Festchr. Weismann*, Suppl. 7: 519—550.
- [18] Llewellyn, J., 1963. Larvae and larval development of Monogeneans. *Advances in Parasitology* (Edited by Ben Dawes) I: 287—326.
- [19] Najarian, H. H., 1961. New aspidogastrid trematode *Cotylaspis reelfootensis*, from some Tennessee Mussels. *J. Parasitol.*, **47**(3): 515—520.
- [20] Nez, M. M. & R. B. Short, 1957. Gametogenesis in *Schistosomatium douthitti* (Cort) (Schistosomatidae: Trematoda) *J. Parasitol.*, **43**: 167—182.
- [21] Ogren, R. E., 1956. Development and morphology of the oncosphere of *Mesocestoides corti*, a tapeworm of mammals. *J. Parasitol.*, **42**: 414—424.
- [22] Rai, S. L., 1964. Morphology and life history of *Aspidogaster indicum* Dayal, 1943 (Trematoda: Aspidogastridae). *Indian Journal of Helminthology*, **16**: 100—141.
- [23] Rees, G., 1939. Studies on the germ cell cycle of the digenetic trematode. *Parorchis acanthus* Nicoll Part I. Anatomy of the genitalia and gametogenesis in the adult. *Parasitol.*, **31**: 417—433.
- [24] Rees, G., 1940. Germ cell cycle of the digenetic trematode, *Parorchis acanthus* Nicoll. Part II. Structure of the miracidium and germinal development in the larval stages. *Parasitol.*, **32**: 372—391.
- [25] Rohde, K., 1972. The Aspidogastrea, especially *Multicotyle purvisi* Dawes. *Advances in Parasitology*, **10**: 77—151.
- [26] Rohde, K., 1971. Phylogenetic origin of trematodes. In *Perspektiven der Cercarienforschung* ed. K. Odening *Parasitologische Schriftenreihe*, **21**: 17—27.
- [27] Rohde, K., 1971. Untersuchungen an *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941. (Trematoda: Aspidogastrea) I. Entwicklung und Morphologie. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie)* **88**: 138—187.
- [28] Rohde, K., 1973. Structure and development of *Lobalostoma manteri* sp. nov. (Trematoda: Aspidogastrea) from the Great Barrier Reef, Australia. *Parasitol.*, **66**(1): 63—85.
- [29] Sanderson, A. R., 1959. Maturation and fertilization in two digenetic trematodes. “*Haplometra cylindracea*” (Zeder 1800) and “*Fasciola hepatica*” (L.). Proceed. Roy. Soc. Edinburgh (Sec. B) *Biology*, **67** Part II. 6: 83—98.
- [30] Skrjabin, K. I., 1952. Aspidogastrea Faust and Tang. 1936. In Trematodes of Animals and man. *Elements of Trematodology*, **6**: 5—149.
- [31] Stunkard, H. W., 1962. *Taenicotyle* nom. nov. for *Macraspis* Olsson, 1869, preoccupied and systematic position of the Aspidothorea. *Biol. Bull.*, **122**: 137—148.
- [32] Stunkard, H. W., 1963. Systematics, Taxonomy, and Nomenclature of the Trematoda. *The Quat. Rev. of Biol.*, **38**(3): 221—233.
- [33] Voeltzkow, A., 1888. Aspidogaster conchicola. *Arb. Zool-Zool. Inst. Wuzzourgi*, **8**: 249—289.
- [34] Von Baer, K. E., 1826. Sur les entozoaires ou vers intestinaux. *Bull. Sci. Nat. geol., Paris*, **9**: 123—126.
- [35] Walton, A. C., 1959. Some parasites and their chromosomes. *J. Parasitol.*, **45**: 1—20.
- [36] Williams, C. O., 1942. Observations of the life history and taxonomic relationships of the trematode, *Aspidogaster conchicola*. *J. Parasitol.*, **28**: 467—475.
- [37] Wharton, C. W., 1939. Studies on *Lophotaspis*. *Jour. Parasit.*, **25**.
- [38] Woottton, D. M., 1966. The Cotylocidum larva of *Cotylogasteroides occidentalis* (Nickerson, 1902) Yamaguti, 1963 (Aspidogastridae, Aspidocotylea: Trematoda). First Internat'l Cong. Parasit. (Rome, 1964) Proc. I: 547—548.

LIFE HISTORIES OF TWO SPECIES OF ASPIDOGASTRIDS AND THE PHYLOGENY OF THE GROUP

Tang Zhongzhang and Tang Chongti

(Parasitology Research Laboratory, Dept. of Biology Xiamen University, Fujian)

Abstract

Trematodes belonging to the subclass Aspidogastrea are of extreme phylogenetic interest. They were regarded to be a group of trematodes intermediate in systematic position between Digenea and Monogenea. After its establishment in 1936, it had been widely accepted by helminthologists (Dawes, 1941; Dollfus, 1953; Skrjabin, 1952; Chauhan, 1954; Rohde, 1971, 1973). However, knowledge regarding their biology and epizootics is not much. Life cycles are only known for a few of them such as *Aspidogaster conchicola* K. Baer (See Aubert, 1855; Voeltzkow, 1888; Williams, 1842), *Aspidogaster indica* Dayal (See Rai, 1964), *Multicotyle purvisi* Dawes (See Rohde, 1971) and *Lobatostoma manteri* Rohde (See Rohde, 1973). More recent approach to the problem is to study them as an ancient group of trematodes probably occupying a phylogenetic position "close to the root of Digenea" as Rohde (1973) has expressed it.

For more than thirty years we have been collecting specimens and accumulating data on this interesting branch of flatworms with a purpose to study it as a model of pre-existing group of digenetic trematodes so as to understand their origin and evolution. Altogether five species of Aspidogastrids were collected by us from Fujian (Fukien) province. In addition there were recorded the occurrences of *Aspidogaster amurensis* Achmerov, 1956 in Heilungjiang and in Hubei province. The five species occurring in Fujian are as follows:

Aspidogaster conchicola K. Baer

Aspidogaster indica J. Dayal

Aspidogaster ijimai Kawamura

Cotylaspis sinensis Faust and Tang

Lophotaspis orientalis Faust and Tang

Of these *A. ijimai* Kawamura and *A. indica* Dayal are reported for the first time in China. Life cycles of two species, *Lophotaspis orientalis* and *Aspidogaster indica*, were elucidated. For the former the molluscan host is *Corbicula fluminea* Müller and vertebrate host is *Amyda tuberculata* (Cantor) (= *Trionyx sinensis* Weigmann) and for the latter the molluscan host is *Littorina lacustris* (v. Martens) and the vertebrate hosts are two species of fresh-water fishes, *Megalobrama terminalis* (Rich.) and *Squaliobarbus curriculus* (Rich.).

Observations were made on the gametogenesis of *Aspidogaster indica*. The phenomenon of maturation and fertilization were studied. The primary spermatogonia occur on the periphery of the testis. They appear as masses of cells beneath the wall and are comparatively small in size. They divide by ordinary mitotic divisions to form the se-

secondary and tertiary spermatogonia. The primary spermatocytes are formed by the division of the tertiary spermatogonia and often appear in a cluster of cells connected together by cytoplasmic strands. Meiotic division occurs in primary spermatocytes to form secondary spermatocytes, which also appear as syncytial rosettes. The secondary spermatocytes, by mitotic division, give rise to spermatids, the nuclei of which elongate and gradually rupture the cytoplasm and extend beyond the cell body. After nuclear elongation they transform to be spermatozoa which are filamentous with swollen heads. The spermatozoa slough off from the cytoplasmic residue and gather together in bundles filling diffusely in different portions of the testis.

Oogonia occur in the anteriormost of the ovary. They form a layer of small cells surrounding the periphery of the organ. These cells divide in ordinary division and become oocytes which are much larger than the oogonia. They are usually found in the interphase condition. The chromatin materials spread over the nucleus irregularly like black reticulum with a round nucleolus placed eccentrically. Maturation prophase of oocyte does proceed beyond pachytene, while the oocyte is still in the ovary. As it enters the proximal portion of the uterus, the penetration of the spermatozoon occurs. The penetrated spermatozoon appears as a small irregular mass of chromatin material embedded in the ooplasm. During maturation division the first change in the nucleus is the formation of chromosome filaments, which gather to the central part of the cell, the nuclear membrane having disappeared. In prophase the chromosomes which first appear in pachytene now contract into diplotene-bivalents and appear in various shapes such as rings, crosses, single or double twisting loops etc. The tetrads are in this condition at the end of the prophase, and then become more and more compact until the typical solid forms appearing in the meiotic metaphase. With the formation of the first polar body, chromosomes, which are now in diad, appear more diminutive and are stained more faintly. The maturation follows the first without interkinesis. Since it is rapidly completed, no clear chromosome counts are possible. The first and second polar bodies were observed in our squashes to one side of the egg cell or may detach and scattered themselves among the yolk nuclei. It was determined that the haploid number is 6, but some oocytes show 7 or 5. Such variations in number may be due to faulty technique, or to the natural phenomenon of chromosome behavior in trematodes, as reported by other investigators in trematode cytology. After the formation of male and female pronuclei, the fertilized ovum soon enters into the first cleavage division. The two pronuclei are resolved into two separate groups of chromosomes. Of the two such genomes the male chromosomes are much smaller. Their fusion gives birth to a zygote, the first cell of the next generation.

In the first cleavage division the zygote first shows chromosomes in thin filaments distributed in the cell at random. They pass into pachytene and diplotene stages and then arrange themselves on the equatorial zone. Subsequently the cell divides unequally into one large and one small blastomeres. The second cleavage division occurs in the larger blastomere resulting in three cells of nearly the same size. Then one of the newly formed blastomeres divides unequally into one large and one small cell. The latter is the first formed micromere. The next stage observed is an embryo with 7 cells of different sizes, consisting of 3 macromeres, 2 mesomeres and 2 micromeres. In the embryo of 11 cells there are one macromere, 6 mesomeres and 4 micromeres. The embryo with 19

cells possesses its cell elements much closer in size, with larger ones about as large as mesomeres. Such pattern of embryonic development indicates that its components undergo cell divisions not in synchrony but at different rates, some being more rapidly while others lagging behind. But gradually they turn to be of the same size.

Although gametogenesis has been extensively studied in Digenetic trematodes, none has been made in Aspidogastrids. Gresson (1964) has made a review, in which are listed 60 species of Digenea the gametogenesis of which has been described. They belong to 54 genera and 23 families. Monogenetic trematodes, such as *Gyrodactylus elegans* and *Polystoma integerrimum* were studied with regard to gametogenesis and development in the early part of the present century (Kathariner, 1904; Goldschmidt, 1902; Gille, 1914). It can be seen that the basic procedures of fertilization and embryonic development are fundamentally the same in these groups of helminth parasites.

The development of *Lophotaspis orientalis* was further traced in its intramollusean phase. While the direct development of this group of trematodes has been universally accepted, our observation on its successive growing stages gave actual proof for this conception. The different stages marked A-H (fig. 2, 4, 5; fig. 3, 1—5) were tabulated with measurements. Special emphasis was made on the number of alveoli in the sucking disk of each stage. The sucking disk is a well developed adhesive organ adapted for the locomotion on the tissue surface of its molluscan host. As shown by its genealogy, this complicated organ was derived from a simple posterior sucker.

Discussions were made on the phylogeny and taxonomic relationships of Aspidogastrea to other groups of helminthes. The eotylocidia of both species were studied and compared with the miracidia of the Digeneans, oncomiracidia of the Monogeneans and the larvae of the *Tremocephala* species. The archaic characters of the larval structure are represented by the rhabdocoelic digestive gut, the large doliiform type of pharynx and pigmented eye-spots etc. With regard to the adult structure and habitat the close resemblance of Aspidogastrea to Digenea impressed some eminent helminthologists like Leuckart and Braun. Leuckart (1879) expressed the idea that the Aspidogastrids are essentially mature rediae. Recently Stunkard (1962; 1963) affirmed that the affinities of the Aspidogastrids are clearly with the Digenea. As believed by many helminthologists, the parasitic flatworms, especially trematodes might have arisen from dalyellloid rhabdocoels, to which the Aspidogastrids are much alike. It is therefore, highly rewarding to consider the Aspidogastrids as the forerunner of the present-day Digenea, the model of an ancient group, the hypothetical Prodigenea.

Needless to say, in contrast to alternation of generations, the direct development of Aspidogastrea is an important distinguishing feature separating it from Digenea. With Monogenea it differs in several important aspects: the absence of posterior haptor and chitinous hooks, the posterior position of excretory pores, etc. It seems, therefore, an independent status of Aspidogastrea is justified.

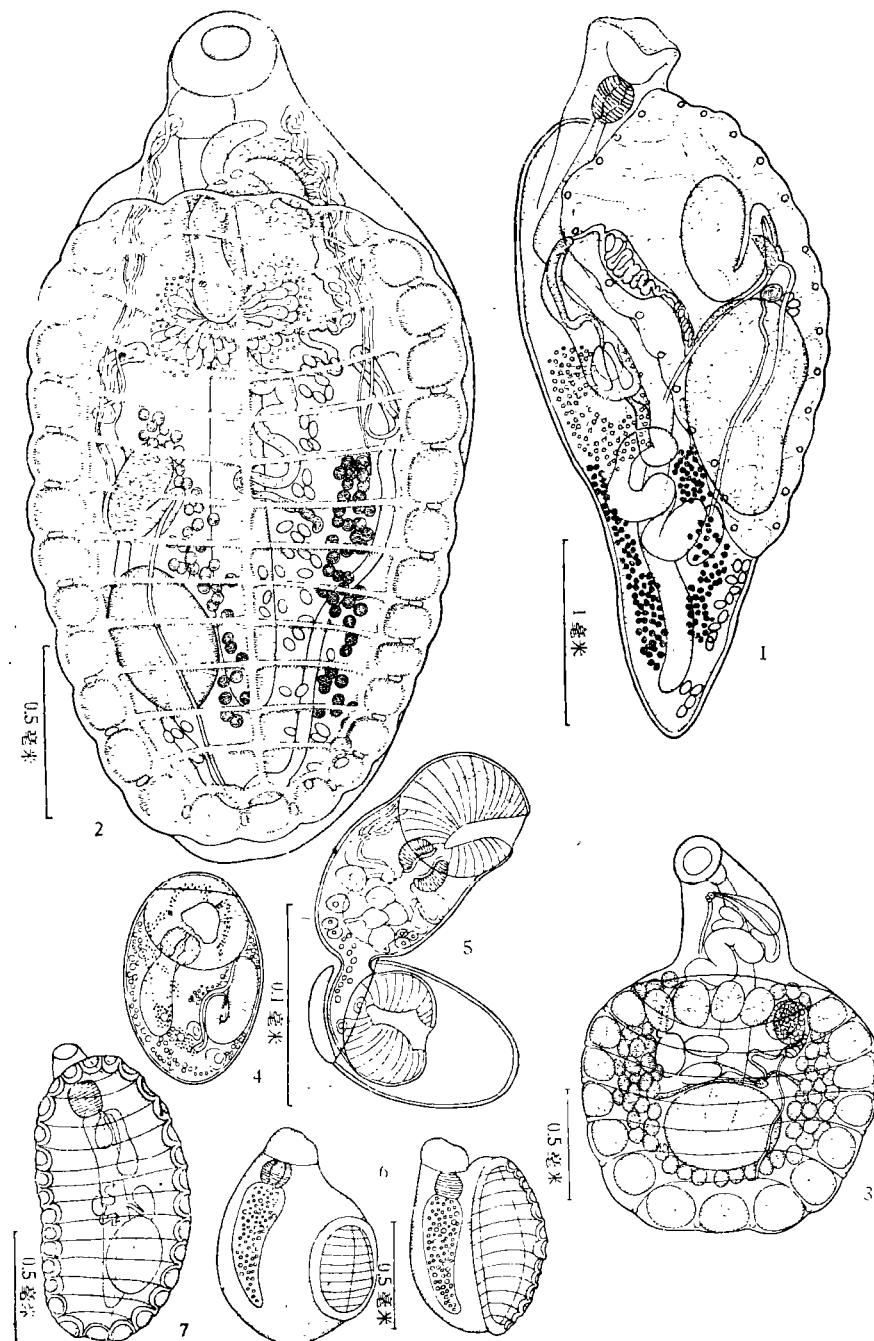


图 1 饭岛腹盾吸虫

图 2 印度腹盾吸虫

图 3 中华杯盾吸虫

图 4 印度腹盾吸虫卵子

图 5 印度腹盾吸虫杯状蚴从卵孵出

图 6 印度腹盾吸虫杯状蚴在贝类宿主体内发育的第一阶段

图 7 印度腹盾吸虫在贝类宿主生殖腺开始发育的阶段

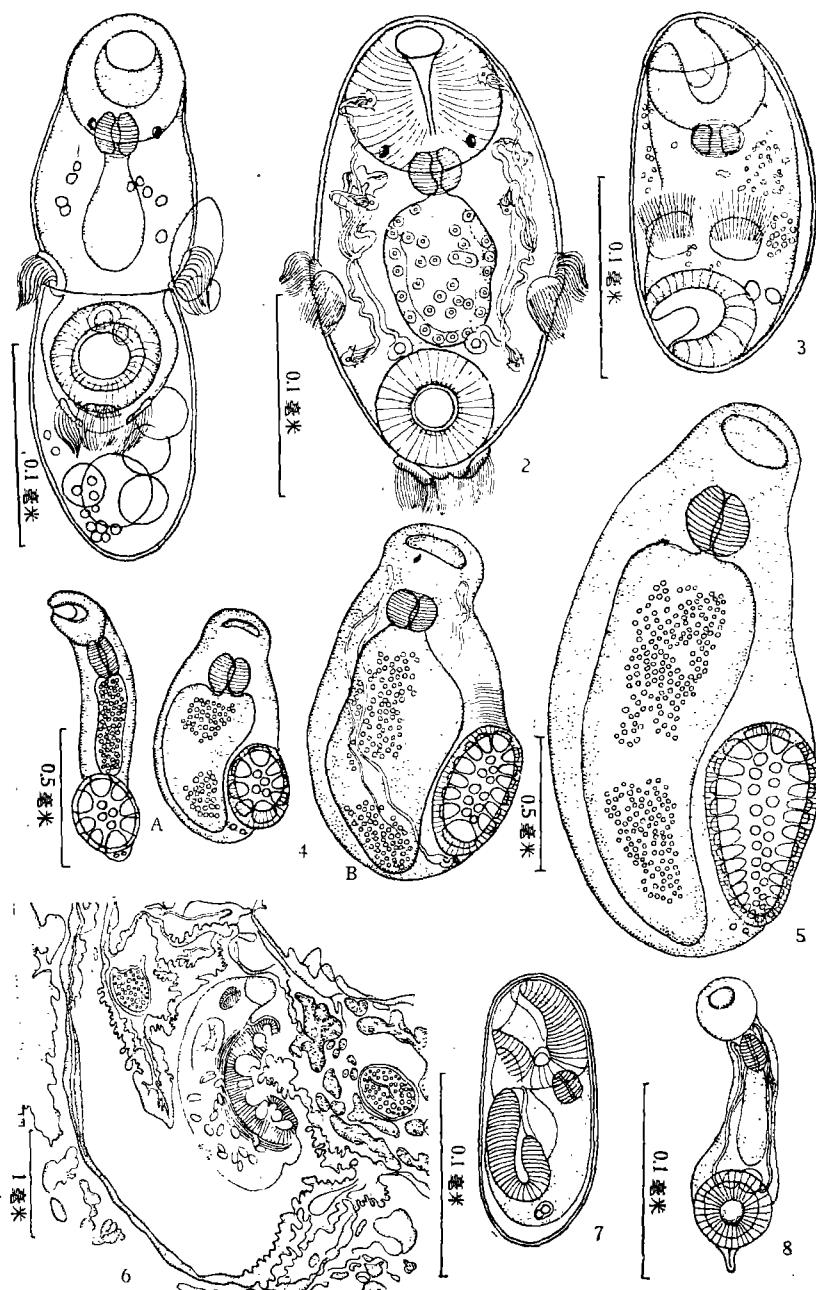


图1 簇盾吸虫杯状蚴从卵孵出

图2 簇盾吸虫杯状蚴

图3 簇盾吸虫含有杯状蚴的卵子

图4 簇盾吸虫杯状蚴在贝类宿主体中早期发育：A. 边缘小盘8个；B. 边缘小盘有14个

图5 簇盾吸虫杯状蚴在贝类宿主体中早期发育，边缘小盘有28个

图6 河蚬围心腔的断面示腔内的簇盾吸虫

图7 贝居腹盾吸虫的卵子内含杯状蚴

图8 贝居腹盾吸虫的杯状蚴

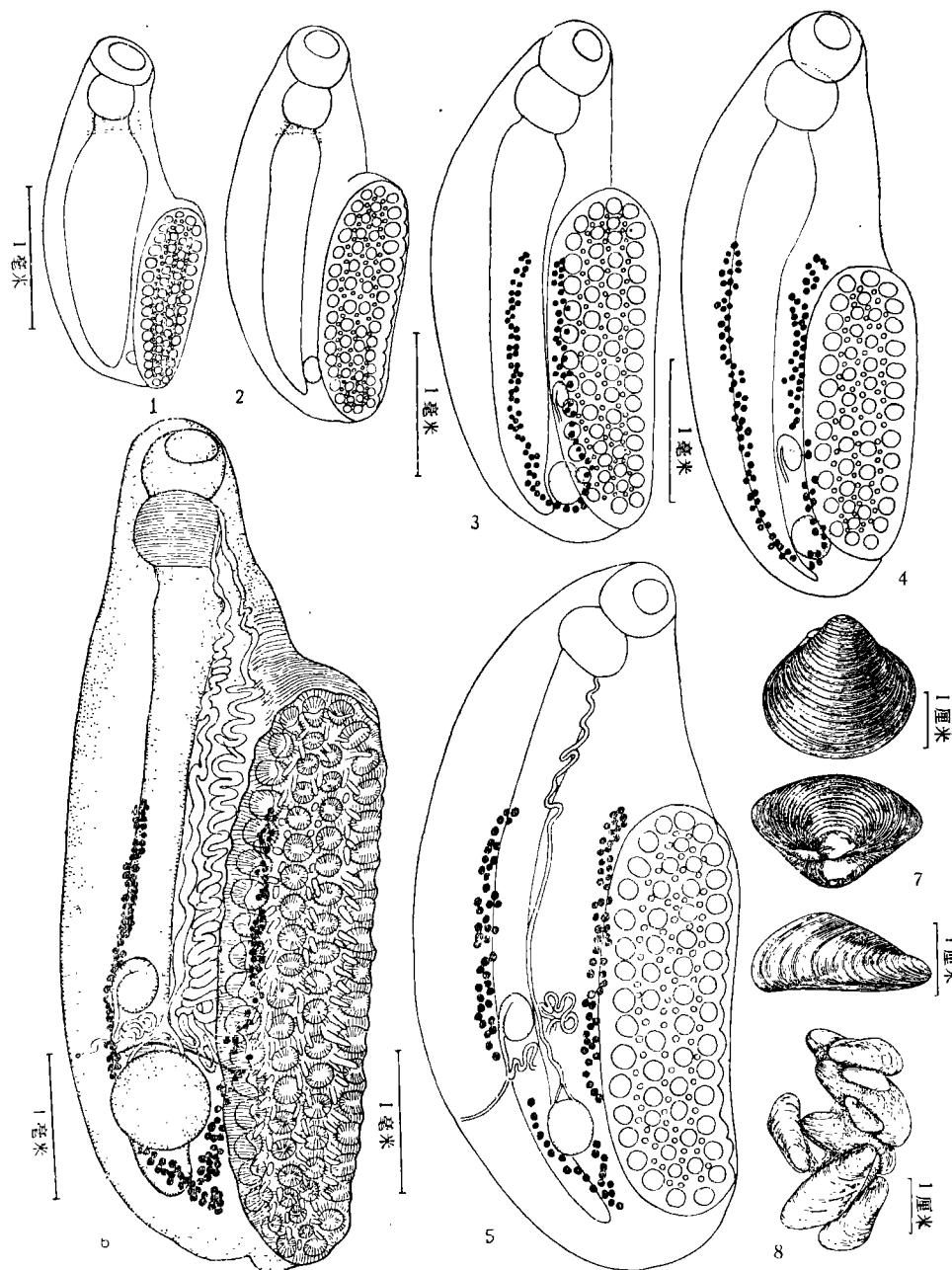
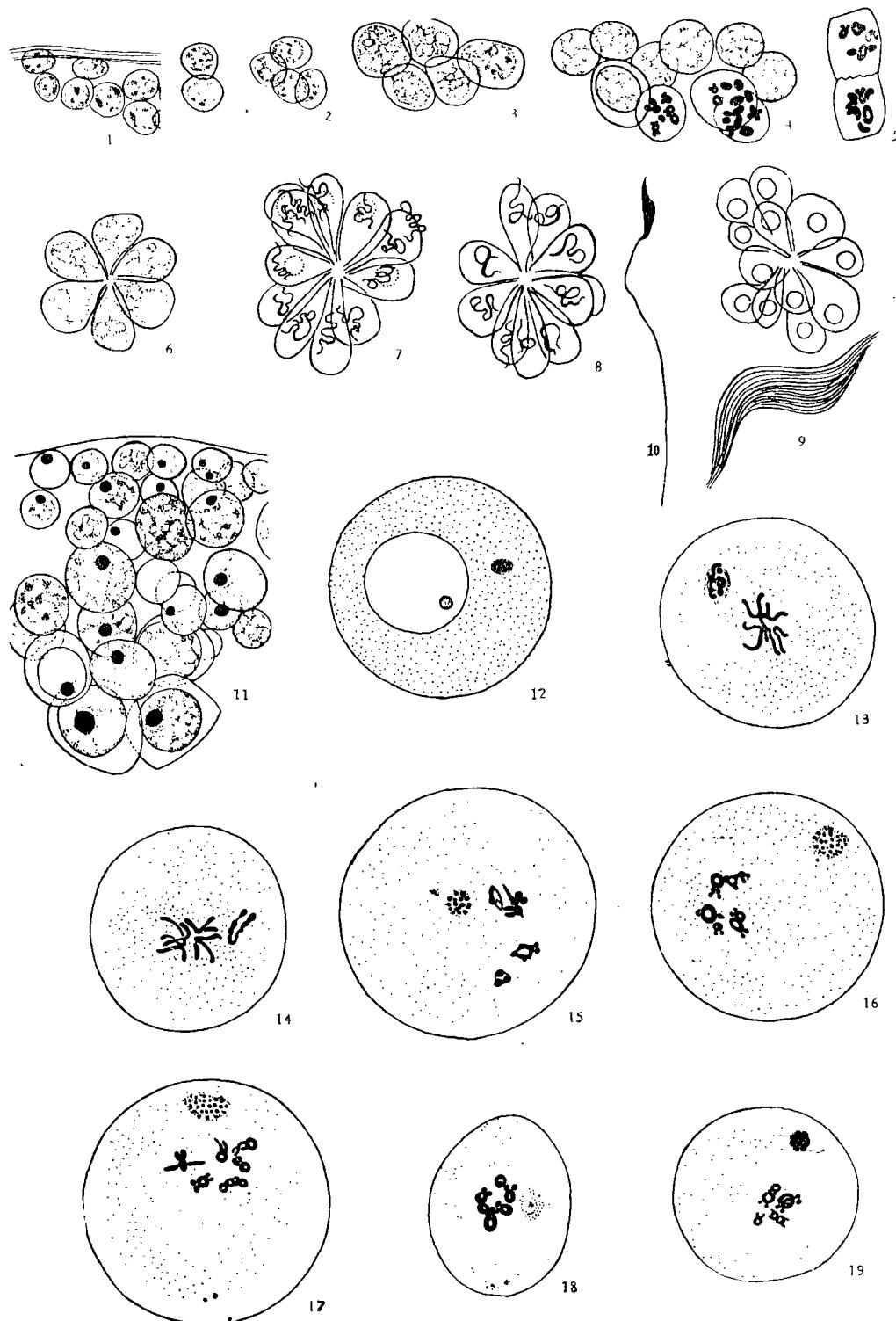


图 1—5 簇盾吸虫在贝类宿主体内生殖腺发育各期

图 6 簇盾吸虫成虫

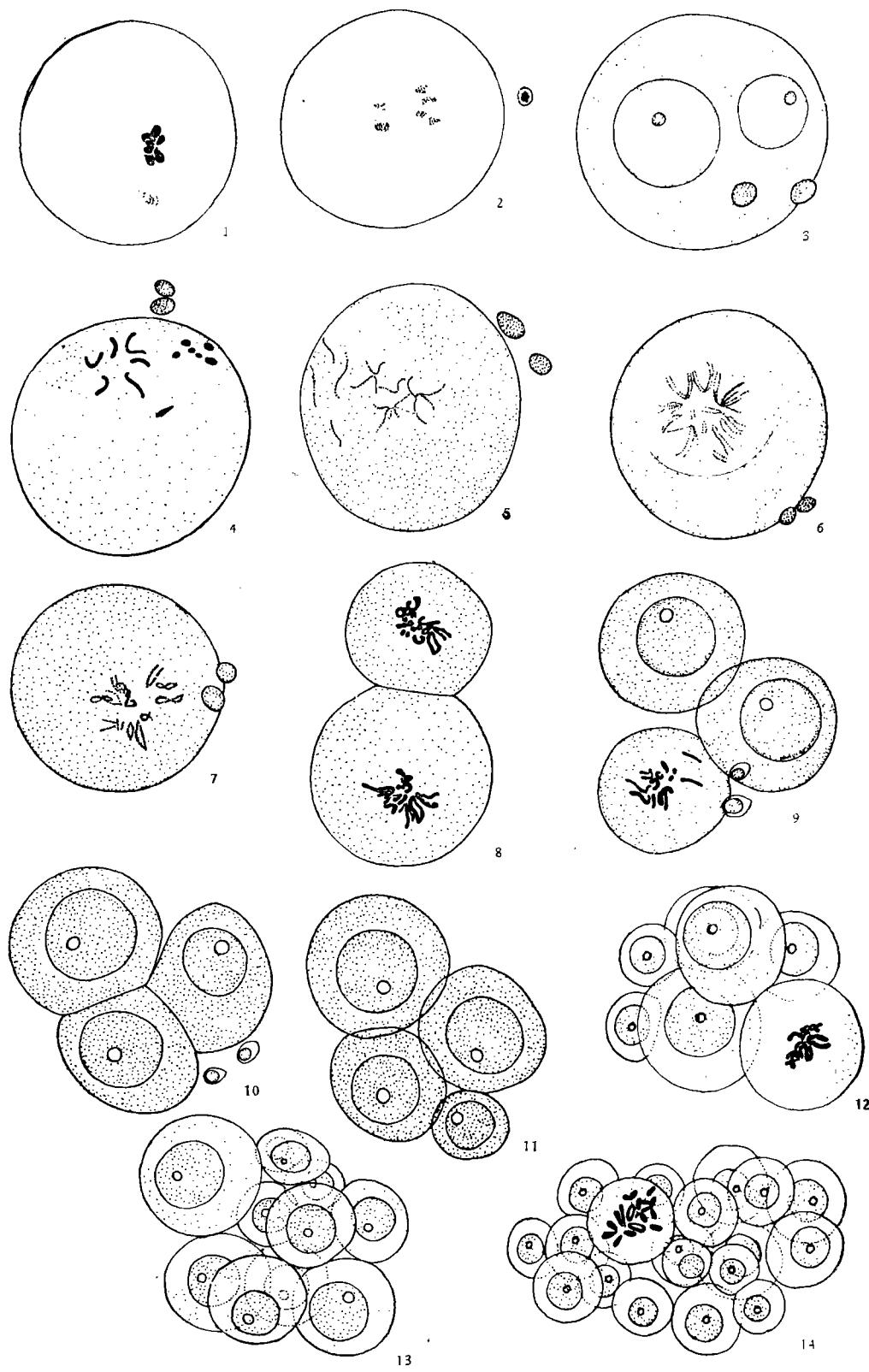
图 7 河蚬 *Corbicula fluminea*

图 8 淡水壳菜 *Limnoperna lacustris*



印度腹盾吸虫精子及卵子发生及早期胚体发生

图1 睾丸表部的精原细胞 图2 次级精原细胞、三级精原细胞 图3 初级精母细胞(8个细胞中的5个) 图4 精母细胞的减数分裂 图5 两个各具6个染色体的精母细胞 图6 次级精母细胞, 放射状排列, 中央细胞盾联在一起 图7 精细胞16个一丛中的11个, 示细胞核中染色质逐渐延长 图8 精细胞中染色质延长的进一步的状态 图9 细胞质的残余, 精子已脱离、聚成一束 图10 精子放大示膨大的头部 图11 近输卵管基部的卵巢断面, 示大小不同的卵母细胞 图12 子宫内, 精子已钻入卵细胞 图13, 14 减数分裂细线期
图15—17 双线期(醋酸苔红素染色的压片标本) 图18, 19 双线期(铁苏木精染色的切片标本). 各有六个染色体



印度腹盾吸虫精子及卵子发生及早期胚胎发生

图1 中期 图2 第一个极体形成 图3 雌雄原核形成 图4 雌雄原核在未合并前的
两组染色体 图5, 6 第一个卵裂的细线期 图7 第一个卵裂的双线期 图8 两个细胞期
图9, 10 三个细胞期 图11 四个细胞期 图12 七个细胞期 图13 十一
个细胞期 图14 十九个细胞期