
* 综 述 *

单殖吸虫生物学及生态学

夏晓勤 王伟俊

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

THE BIOLOGY AND ECOLOGY OF MONOGENEA

Xia Xiaoqin and Wang Weijun

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 单殖吸虫, 种群, 生态, 环境因子

Key words Monogenea, Population, Ecology, Environmental factor

单殖吸虫是隶属于扁形动物门的一大类蠕虫。前苏联学者 Bychowsky^[1] 在其分类系统里将单殖吸虫作为一个纲——单殖纲 (Monogenoidea), Yamaguti^[2] 则把它作为一个目来处理。陈心陶等所编著的《中国动物志》中把单殖吸虫作为吸虫纲 (Trematoda) 下面的一个亚纲, 即单殖亚纲 (Monogenea)。

人们对单殖吸虫的研究历史较长, 据记载^[3], 人类所发现的第一种单殖吸虫是 1776 年 Muller 在丹麦的 *Hippoglossus vulgaris* 鱼体上发现的。他当时以为是一种水蛭, 并命名为 *Hirudo hippoglossi*, 直到 1818 年才由 Blainville 改正过来, 定名为内吸虫 *Entobdella hippoglossi*。自此以后即陆续有单殖吸虫的种类发现。

本世纪六十年代以前, 单殖吸虫的研究基本上处在积累材料的阶段, 人们从对新种形态结构及生活史的研究中积累关于单殖吸虫的知识, 这是单殖吸虫研究的形态与分类学阶段。Sproston^[3] 系统地整理了前人的工作, 表明人们对单殖吸虫的研究已全面展开, 而 Bychowsky^[1] 的分类系统则可作为整个分类学阶段的总结。六十年代以后, 大量的工作集中在单殖吸虫的生理、行为方面进行。Kearn^[4-6] 对鲷内吸虫 (*E. soleae*) 作了相当出色的研究。他从该虫的呼吸、营养、生活史以及理化因子对其生理、孵化的影响等作了详尽的研究。对单殖吸虫的研究深入到了生理学这一层次。

自七十年代以来, 整个寄生虫的生态学研究获得了极大的发展。人们一方面以流行病学的方法为寄生虫-宿主种群建立了大量的数学模型^[7], 同时也全面展开了对寄生虫

本文的撰写中, 蒙本所聂品博士和姚卫建先生提供部分文献资料, 特此致谢!

1996年6月12日收到。

生态行为的实验研究。季节动态、生态位、种间关系以及寄生虫-宿主的相互关系是单殖吸虫生态学研究中的几个主要方面。人们从生态学的角度更为全面地认识单殖吸虫,从而增强了对单殖吸虫病害的控制能力。

我国进行单殖吸虫研究始于 1948 年,由尹文英与 Sproston^[8] 合作在华东地区报道过少数种类。目前的研究还主要限于淡水单殖吸虫的形态与分类研究,海水方面仅有零星的种类报道,近年来才开始生态学方面的研究。本世纪五十年代以后,随着鱼类寄生虫学研究的活跃开展,单殖吸虫研究也取得较快的进展。郎所、吴宝华、张剑英、林慕恩以及前苏联学者古瑟夫等人相继报道了大量的种类。到 1985 年为止,我国已发现单殖吸虫 24 科, 108 属^[9]。目前单殖吸虫在我国各地引起广泛的养殖鱼类流行病,如虹鳟三代虫病,长吻鲈盘钩虫病,白鲢指环虫病,鳊鱼锚首虫病,以及多种名贵海水养殖鱼类(如鲈鱼、鳊鱼、石斑鱼等)的海盘虫病、鳞盘虫病和双阴道虫病等。单殖吸虫类疾病已成为制约我国集约化养殖业发展的主要病害之一,今后有必要全面加强对单殖吸虫的研究。

1 单殖吸虫的生活史、宿主及寄生部位

单殖吸虫是单性世代吸虫,生活史中没有世代交替。除三代虫为“胎生”外,其他的单殖吸虫都是卵生。成虫通过自体交配或异体交配而受精,然后产下的卵可能附着在宿主的寄生部位上,也可能落入水体之中。在一定的条件下,卵孵化出来可以自由游泳的纤毛幼虫,纤毛幼虫在水体中活跃地游动,伺机感染宿主。感染宿主后迁移到特定的寄生部位,并在此生长发育为成虫,并产卵而开始新一轮的生活史。三代虫的生活史过程有很大的不同:成虫体内一般已经有了一个胚胎,胚胎体内一般又有一个胚胎,所以得名“三代虫”,甚至有人观察到有四代同体的情况。幼虫刚产下时体内即已有了一个胚胎。“胎生”的特点使得三代虫产下后一般是感染母代所在的宿主,因此三代虫在宿主种群中的传播一般被认为是通过宿主接触而完成。

绝大部分单殖吸虫是外寄生虫,典型寄主是鱼,亦有少数种类寄生于甲壳纲(Crustacea)(如鳃上的 *Metagyrodactylus*)、头足纲(Cephalopoda)、两栖纲(Amphibia)和爬行纲(Reptilza)^[11-10]。典型寄生部位为鱼鳃,少数寄生于向外界开口的部位,如鼻腔、鳍、鳃、咽腔和尿囊等处,极少数种属成为内寄生虫,寄生于鱼的胃及体腔、肾,如:豚环虫(*Enterogyrus popernai*)寄生于丽鱼科鱼类(*Etioplos suratensis*)胃中,网杯虫(*Pictocotyle coeliaca*)寄生于鳙鱼(*Raja naovus*)体腔内,*Protopolystoma*寄生于 *Xenopus* 的肾脏, *Pseudodiplorchis americanus* 寄生于两栖类的膀胱,甚至偶尔有些单殖吸虫能寄生于鱼的血液。

2 营养

单殖吸虫的食物为上皮细胞、腺体分泌物、血液中的一种或这几种(因寄生虫不同而异)的混合物。不少单殖吸虫,如坏鳃指环虫(*Dactylogyrus vastator*),四钩科(Tetraonchidae),鞋口虫科(Calceostomatidae),单杯科(Monocotylidae),某些 Tristomidae 和另一些较接近的科中的各个种主要以血为食;三代虫科

(Gyrodactylidae) 几乎仅摄食粘液和上皮细胞; 多盘虫科 (Polystomidae) 和双髻虫科 (Sphyranuridae) 主要也是食血, 很多进化地位较高等的单殖吸虫也以食血为主。从现象来看, 寄生于皮肤的种类多以食血为主, 而寄生于鳃的种类有均等的机会吞噬血和粘液, 而寄生部位与外界接触较少的单殖吸虫则可能赖血生存^[11]。

从六十年代到九十年代, Halton^[11], Tocque^[12] 等人对 *P. americanus*, 梅氏八铯吸虫 (*Diclidophora merlangi*) 等的研究, 详细地阐明了血液的吸收过程: 血细胞在消化道前肠内即破碎, 进入肠支后已成为大分子的混合物, 由肠壁细胞通过胞吞后, 进行细胞内消化。不能消化的血红素残余通过胞吐排出, Halton 等人的工作表明, 单殖吸虫体表可吸收某些低分子营养物质 (葡萄糖和某些中性氨基酸)。

3 生物学特征

3.1 寿命和发育速率

Bychowsky^[1] 认为一些单殖吸虫的寿命少于一年, 如指环虫科 (Dactylogyridae) 和三代虫科中的大多数种类; 亦有很多种可活数年。指环虫 *D. iwanowi* Bychowsky 寿命不少于两年。双身虫 *Diplozoon paradoxus* 在第二年开始产卵, 并且第一次产卵后至少可活一年以上。钩铯虫 *Mazocraes alosae* (寄生于 *Caspian herrings*) 感染一龄以上的宿主, 随二龄或三龄宿主的产卵死亡而死亡。在正常情况下, 大部分坏鳃指环虫可活 25—40d, 然而也有些个体无疑可活过一个冬季, 寿命达 6—7 个月。伸展指环虫 (*D. extensus*) 的整个生命周期 (从卵产下到成虫老死) 一般为 42d^[13]。在 $12\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下, 鲟内吸虫自感染后约 8.5d 开始产卵, 大约可在宿主上存活 6 个半月。

寄生于 *Stizostedion lucioperca* (L.) 的锚首虫 *Ancyrocephalus paradoxus* 一年可繁殖三代, 而同一海湾的某种双身虫仅有两代。温度是决定单殖吸虫繁殖代数的主要因子, 亦有意见认为鱼类的性激素会影响单殖吸虫发育^[1]。

多盘虫 *Polystoma integerrimum* 是一种比较特殊的情况, 它有两种存在形态: 感染早期蝌蚪的个体将以“鳃型” *P. integerrimum* 的形态存在, 感染晚期蝌蚪的个体则可以发育到其高级形态。虽然该虫只能感染蝌蚪, 但经常可在六龄的青蛙上找到该虫, 可见在合适条件下可活不少于 5—6 年。另一方面, 同种 *P. integerrimum* 以鳃寄生虫的形式寄生于蝌蚪的鳃上时, 寿命不长于两个月, 随着蝌蚪的内鳃消亡而消亡。

宿主死亡后, 寄生于其上的单殖吸虫一般存活时间不长, 但在鱼死亡后 24 h 内仍可能找到活的虫体。

纤毛幼虫的寿命在单殖吸虫的不同种类之间有很大的不同, *Encotyllabe caballeri* 和 *E. caranxi* 的幼虫在卵壳内可活数周, 温度约 $26\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[14]。 *E. hippoglossi* 幼虫可活过 24 h, 温度为 $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[15]。小鞘指环虫 (*D. vaginulatus*) 的幼虫寿命有较大的个体差异, $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右有的纤毛幼虫在孵出后 1 h 内死亡, 有的则可存活达 78 h 之久¹⁾。

3.2 产卵速率

Bychowsky^[1] 把产卵分为两种情况: 一、产卵季节性很强, 只在某特定时期产卵。

1) 夏晓勤等, 鲢指环虫病的研究: 小鞘指环虫的存活时间。(待发表)

事先积累大量卵, 产卵的速率很快。二、产卵的季节性弱。卵一经形成即产出, 产卵速率较稳定、慢, 易受温度影响。

Kearn 发现产卵能力随着单殖吸虫的个体长大而增强。中等大小的鳃内吸虫 (长约 5 mm) 在 12 °C 下日产卵 30 枚, 体长 6 mm 的个体可超过 60 枚, 对于较小的个体, 卵壳形成后, 停留在卵腔中的时间和排出卵后保持空卵腔的时间均较长。卵形成的时间在各大小的个体中均较稳定 (4—6 min), 随着虫体增大, 其卵也有明显的小幅度的增大。今田良造^[16]的工作表明: 鳃伪指环虫 *Pseudodactylogyrus anguillae* (= *P. microrchis*) 在 10 °C 下日产卵 1.2 枚, 20 °C 下 9.6 枚, 28 °C 下 7.7 枚。

按 Bychowsky 等^[1]的观察, 单殖吸虫虫卵的形成时间一般较短, 坏鳃指环虫为 4—20 min, *P. integerrimum* 有时可少至 1—1.5 min, 指环虫属的个体几乎整个夏天都能比较稳定地产卵。在与自然条件接近时, 坏鳃指环虫的产卵能力与年龄和环境中的氧压有密切关系, 但并非完全依赖于它们。通常, 个体在寄生后第八天开始产卵, 当水温在 12—18 °C 时, 前十天日产卵 4—10 枚。氧压降低和水温升高都提高产卵量, 这大概就是在人工条件 (对单殖吸虫来说, 一般是不利条件) 下可得大量虫卵的原因。

3.3 孵化率及孵化速率

卵产下后的发育时间在很大程度上依赖于温度。通常, 在正常温度 (因种而异) 下, 发育持续 3—35 d。

坏鳃指环虫在水温为 4 °C 时不孵化, 8 °C 时需 27—28 d, 12 °C 时 10—11 d, 16 °C 时 6—7 d, 20 °C 时 5 d, 24 °C 时 4 d, 28 °C 时 3 d^[1]。

秉伪指环虫 (*P. bini*) 在室温下 6—7 d 即可孵化, 孵化率为 58.3%^[17]; 鳃伪指环虫在 20 °C 需 5—8 d, 28—30 °C 时需 2—5 d, 10 °C 时 40 d 仍不能孵出^[16]。指环虫在 22—23 °C 约需 3 d^[13], *Dictyocotyle coeliaca* 在 10 °C 需 16—21 d^[18]。

4 环境因子对单殖吸虫的影响

4.1 光照

光从几方面对单殖吸虫产生影响。

4.1.1 影响孵化 从已有的资料来看, 光照对纤毛幼虫从卵中的钻出过程有重要影响。若将 *Axine* 的很多种的卵置于黑暗中, 可使其幼虫的出现推迟很长一段时间^[1]。光对 *E. hippoglossi* 的孵化有决定性影响, 当在 7 °C 以 12 h 为间隔交替以光照和黑暗处理虫卵时, 幼虫大多在黑暗期开始后两小时的时候出现, 但机械扰动可使幼虫在光照和黑暗下均不能大量出现。在 12 h 的光照期中若插入 5—25 min 的黑暗期, 则幼虫亦不能大量孵出^[15]。三种 *Diclidophora* 在 13 °C 以 12 h 为间隔交替以明暗处理时, 在 Arboath 收集的 *D. merlangi* 大多在光照期前 4—6 h 时孵出, 亦有证据表明此情况有季节变动。在 Plymouth 收集的则大多在光照期前 2 h 孵出。其宿主为 flat-fish, 为黑暗摄食习性。 *D. luscae* 在昏暗中孵出, 而 *D. denticulata* 在把灯光关掉之后才孵出^[19]。

4.1.2 对纤毛幼虫的影响 按照 Bychowsky^[1]的观点, 单殖吸虫的幼虫存在两个时期。纤毛幼虫的前期具有强正趋光性, 且此时幼虫尾部的锚钩尚未打开, 没有感染宿主的能力, 这样有利于幼虫的扩散。经一段时间后, 正趋光性消失或减弱, 在大多数情况下,

此时的幼虫已获得了负趋光性。幼虫期主要以这种状态存在。Kearn^[6]对鲷内吸虫的研究结果与 Bychowsky 的有四处不同: (一) 在纤毛幼虫的整个存活期间, 光正趋期和光负趋期以较小的间隔交替发生; (二) 一部分幼虫一经孵出即呈现出光负趋性; (三) 临死的幼虫仍可能有短期的光正趋性; (四) 纤毛幼虫在孵出后两分钟内即可感染宿主, 其后端锚钩只有当它以前吸器吸住宿主后方可打开。这种分歧很可能源于这样一个事实: Bychowsky 的结论主要是依据对指环虫科和 *Nitzschia sturionis* 的研究而得出, 而 Kearn 的研究对象是很具独特性的。鲷内吸虫的宿主比目鱼 (Soleae) 是一种海水底栖鱼类, 这种鱼白天大部分时间潜伏在海底, 甚至是埋在淤泥里, 晚上的运动也只是离底数厘米。故该虫的纤毛幼虫须上下窜动搜索才有可能遇到宿主, 而这种反复的上下运动可能就是由对光的交替反应所控制^[20] (抑或是由一种内在的时钟机制所控制?—作者)。光线对单殖吸虫幼虫的侵袭是一个限制因子^[21], 在阳光直射下, 坏鳃指环虫与伸展指环虫对鲤 (*Cyprinus carpio*) 的感染强度均下降。

4.1.3 光对成虫的影响 *Encotyllabe caballeroi* (Capsalid) 附着于两种硬骨鱼的咽齿板上, 当突然施加一个较强的灯光刺激时, 虫体迅速收缩, 其身体的大部分缩入裂缝, 几不可见。60—100 s 后才舒展开来, 恢复正常活动。若在恢复过程中熄灭灯光, 则虫体可立刻舒展开。已适应了灯光的个体对无灯光不敏感。据认为这种表现与宿主的行为有关, 可能是为了防止宿主鱼的口腔清理动物 (如一些甲壳动物、“清理鱼”等) 的侵害^[22]。

4.2 重力

重力对其他寄生虫 (如复殖吸虫) 的影响已有若干研究。在单殖吸虫方面, 仅 Kearn^[6]探讨了重力对鲷内吸虫的影响, 他认为重力负趋性可使在水底淤泥里孵出的幼虫向上运动并附着于宿主之上。在实验条件下, 其幼虫曾表现出重力正趋性, 从水的上层游向器皿底部。Kearn 认为这种正趋性与纤毛幼虫的水平运动一起, 对那些不在宿主鲷身体底下孵化出来的幼虫具有意义。

4.3 氧气

单殖吸虫通过皮层摄取氧。不同单殖吸虫对氧的需求有明显的不同。这种需求与其寄生部位及其宿主的生态位密切相关。一般来说, 寄生于底栖宿主皮肤的单殖吸虫具有较强的耐低氧的能力, 而寄生于鳃的单殖吸虫则由于其正常情况下均有充足的氧, 故可能不耐低氧。在静水富氧的水体中, 鱼类往往寄生有较多的单殖吸虫, 在有特殊呼吸适应的宿主则较少, 这说明单殖吸虫一般是需要有充足氧气供应的^[21]。

伸展指环虫对低氧压敏感, 水体中溶氧的下降能显著地降低其种群大小^[1], 但在以色列已有获得了抗低氧压的能力、可抵抗长达 6 d 的低氧压的报道^[23]。

Kearn^[4]对鲷内吸虫身体的波状运动作过研究, 认为这种波状运动实质上就是单殖吸虫的呼吸运动。通过这种运动, 形成一股通过其腹面的水流, 其皮肤可以从水流中获得氧。这种运动随着环境中氧分压的下降而加强, 同时该虫还可将身体进一步变扁, 以扩大其表面积。这种运动通常见于 *E. squamula*、*E. diadema* 和 *Myliobatis aquila*, 宿主都是鲷类。还有另外一些不同科的单殖吸虫亦有类似的运动: *Acanthocotyle* sp., *Pseudocotyles quatiniae* 和 *Leptocotyle minor*, 这些寄生虫的宿主都是底栖鱼类, 而靠近海底的水层含氧是很低的。

Houlihan 和 Macdonald^[24] 将鳎内吸虫和梅氏八铁吸虫对氧的反应作了对比, 发现后者呼吸速率随着水中氧分压降低而急剧下降, 产卵过程在氧分压稍微低于空气饱和度时即几乎停止, 而前者在两方面均看不出明显变化。这显然应从两者所处的生态环境来解释。后者寄生在 pelagic fish 的鳃上, 正常情况下供氧充足, 所以本身并无有效的调节氧获取的手段, 而前者正好相反。当然情况并非总是如此。水中溶氧可影响 *D. solidus* 在鳃上的分布, 当溶氧量减少时, 寄生虫将移动到第一片鳃和第四片鳃的鳃丝尖端以获取更多的氧, 反之, 当溶氧上升时, 个体返回其正常位置, 亦即第二、三片鳃的鳃丝中部甚至基部。但这种现象在坏鳃指环虫中没有发现, 这说明不同的单殖吸虫对氧的敏感是不一样的^[1]。

4.4 盐度

根据 Bychowsky^[1] 的研究, 盐度对感染率影响很大。在爱热海的淡水区, 指环虫 *D. simplicimalleata* 的感染率为 80%, 而在严格的海水区仅为 40%, 淡水中则达 99.3%。在 Barabinskaya steppe 湖的研究也表明盐度对指环虫科的感染率有很明显的影响。在 Bolshoi Chan 和 Mali Chan 最咸的部分, 单殖吸虫几乎绝迹。然而, 也有一些种类却对盐度不敏感。很多种三代虫 (*Gyrodactylus*) 在淡水、海水中均可寄生于三脊刺鱼。若将感染有某种三代虫的刺鱼从淡水移到海水, 三代虫在发生一个短时间的“盐休克”之后, 又能开始正常活动, 并未表现出遭受过任何损害的迹象。从海水到淡水的试验结果也是一样。

根据单殖吸虫对盐度的敏感性, 可以利用盐度来控制某些单殖吸虫的危害。

4.5 粘液

一部分单殖吸虫的孵化必须有宿主鱼的粘液刺激^[17], 粘液的作用可能是刺激幼虫释放某种孵化酶, 溶解卵盖粘合物, 以便打开卵盖而钻出。这类单殖吸虫如, *Squalonchocotyle torpedinis*, *Microcotyle salpae*, *Acanthocotyle lobianchi* 和鳎内吸虫。一些研究表明, 即使是同属的单殖吸虫, 对粘液的反应也可能是不一样的。如寄生于鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 的秉伪指环虫需要宿主粘液刺激才能孵化, 而 *P. microchis* 就不需要粘液刺激。粘液在内吸虫幼虫寻找宿主的过程中起重要作用^[20]; 但 *Discocotyle sagittata* 的幼虫对其宿主 trout 的粘液并无正趋性^[25], Bove^[26] 对寄生于 bream 的双身虫的研究亦是如此。

宿主并非只通过粘液对寄生虫发生影响。对于 *Portopolystoma xenopi* 对 *Xenopus* 的生殖孔的入侵并沿输尿管上升到肾脏的过程, 人们普遍认为是某种化学物质起着定向作用^[27]。

4.6 温度

由于单殖吸虫主要是作为一种外寄生虫, 故其生活史的每一阶段都极大地受制于温度, 产卵、孵化和纤毛幼虫的发育生长速率及幼虫与成虫寿命无不与温度密切相关^[21]。一般温度越低, 各方面的速率也随之降低, 寿命则延长。单殖吸虫对于外界环境的永久性改变能表现一定的适应能力。感染鲤的伸展指环虫在欧洲的最适温度为 13—17℃, 高温 (20—25℃) 是其种群增长的限制因子, 在 17℃, 其孵化能力随温度上升而下降^[28]。但传入以色列三十年后, 该虫的孵化在夏季的正常水温 (24—28℃) 能维持正常水平^[21]。下面还将讨论温度对单殖吸虫种群动态的影响。

4.7 机械扰动

对单殖吸虫来说, 水流也在其生活史过程中发生作用。水流一方面有利于幼虫的散布, 但也可能冲走幼虫^[21]。*P. integerrimum* 的钩毛蚴在水中随机运动到宿主鳃边后, 行为突然发生变化, 迅速运动到很接近鳃盖的位置, 停留数秒, 等鳃张开时, 迅速钻入^[29]。双身虫的钩毛蚴则是随机运动至宿主口前方的水流带后, 即停止运动, 为水流带入口中, 但在舒缓的水中又开始运动^[26]。

根据 Kearn 的观察, 水流对某些单殖吸虫的孵化也产生影响。

5 感染方式

单殖吸虫对宿主的感染有二种方式。第一种也是最主要的方式, 是由自由游泳的纤毛幼虫从水体中直接吸附到宿主上而完成; 第二种方式是在鱼体相互接触时由已感染的宿主个体转移到新的宿主上。从已有的资料来看, 第一种方式为绝大多数单殖吸虫的唯一感染方式, 但“胎生”的种类——三代虫似乎仅以第二种方式感染宿主。Bychowsky^[1]曾提到三代虫属有很多种类寄生一段时间后会离开宿主, 它们能够在水中活跃地移动 12—14 h, 并且可能具有重新感染宿主的能力。Sproston^[3]发现在水族箱中, 未感染的比目鱼 *Solea solea* 和 *S. lascaris* 可从感染的 *S. solea* 上获得鲷内吸虫; Kearn^[30]用水族箱进行的试验中, 通过使 *S. solea* 相互接触, 也成功地使鲷内吸虫的成虫和未成熟个体感染到了新宿主之上。按 Llewellyn^[31], 现代的单殖吸虫成虫不能游泳, 但 Kearn 和 Whittington^[32]在澳大利亚发现内吸虫某个种的未成熟个体可活跃地游泳, 他们认为该虫的这种本领很可能使之具有重新感染新宿主的 가 능性, 但须进一步的研究才能下结论。

6 种群的季节变动

大多数淡水单殖吸虫种群有明显的季节性变动^[33], 变动的情况很复杂, 即使是同一属的不同种类, 也可能有很大的差别, 并且感染率与丰度的变化不一定一致。Prost^[34]发现大多数单殖吸虫能够在晚春找到, 她用水温对宿主行为的影响来解释: 冬天鱼类一般聚集成群生活, 使得寄生虫的感染成功率提高, 种群得以发展, 春天达到高峰; 而夏天宿主的分散生活, 使单殖吸虫在种群逐步减小, 导致了秋冬两季的低感染度。Dzika^[35]则认为种群量下降是由于寄生虫的繁殖能力下降所致。Chubb^[33]认为影响种群季节变动的原因有水体中溶氧、水温等非生物因子和宿主的种类、行为、迁移、免疫等生物因子以及这些因子的相互作用, 在这些因子中, 水温起主要作用, Bauer^[36]通过对恒温水体和变温水体的对比研究证明了这点。但水温的作用并非总是很直接的, 对于有特殊寄生部位的种类, 如埃及寄生于 *Tilapia* spp. 胃部的一种锚首虫科单殖吸虫 (*Enterogyrus cichlidarum*), 如果不考虑水温对宿主行为与生理的影响, 则不能令人满意地说明其种群的季节变动情况^[37]。

7 种群的空间分布与竞争

生物个体的空间分布形式有三种: 均匀分布 (方差 < 平均数)、随机分布 (方差 = 平均数) 和聚集分布 (方差 > 平均数)。寄生虫的种群可分为总种群 (Suprapopulation)

和内种群 (Intrapopulation)^[38]。寄生虫的总种群在宿主种群中的分布比较单一, 几乎都是高度离散的, 即, 少数的宿主上寄生了多数的寄生虫个体, 属于聚集分布类型。聚集分布可由宿主行为、感染期的空间分布, 或宿主的易感性等因素而致, 其流行病学的意义在于寄生虫在对整个宿主种群只产生很小影响的条件下获得自身种群的延续。关于单殖吸虫种群分布的资料较少。从已有的数据来看, 单殖吸虫在宿主种群中的分布也是非齐性的, 如三代虫^[39]。

寄生虫内种群在宿主上的分布是一个很有趣的问题。寄生于鱼鳃上的单殖吸虫, 对鳃片的左右、内外位置和同一鳃片的不同位置都可能表现出不同的兴趣。按 Ramasamy^[40]等人的观点, 可能有三方面的因素在影响单殖吸虫的空间分布: (一) 种内和种间竞争; (二) 流经鳃片表面的水流; (三) 单殖吸虫的生殖策略。此外, 如前所述, 水中的溶氧水平肯定也能对某些单殖吸虫的空间分布产生影响, 并使得这种分布处在动态变化之中。Arme 和 Halton^[41]认为在复杂的感染中, 已存在的寄生虫会影响新来寄生虫的定居。但有时甚至在生态位重叠的情况下, 也检测不到明显的种间关系。针对这种情况, Rohda^[42]提出种内联系 (主要是交配) 可能起着重要影响。Llewellyn^[43]认为, 水流在不同鳃片的不同部位有不同的流量与流速, 使得钩毛蚴对鱼鳃各部位的接触机会不均等, 并且对小生境的氧分压、机械稳定性产生影响, 使不适合该生境的寄生虫个体迁移出去。Wootton^[44]运用 Paling 所创的“寄生虫标记”法研究指环虫 *D. amphibothrium* 在 ruffe 鳃上的分布, 发现大多数个体选择了一个承受较小机械压力的环境, 从而证实了水流的作用。Buchman^[45]在对寄生于鳗鲡的伪指环虫的研究中, 发现鳗伪指环虫喜欢寄生在左鳃上, 并且大多数寄生在第三、四片鳃上; 而秉伪指环虫多见于右鳃, 并且主要寄生在第一、二片鳃上。亦有研究表明某些单殖吸虫在鳃上的分布是随机的^[46]。

竞争是生物种群及个体之间的一种重要关系。对寄生虫来说, 其生态位较窄, 竞争尤其重要。Dobson^[7]通过分析认为, 寄生虫在宿主种群内的分布是决定不同种寄生虫能否共存的最重要的因子。如果两种寄生虫在同种寄生种群中是聚集分布的, 那么其共存是完全可能的。分析结果与高斯原理相符合。在多数情况下, 寄生虫之间的竞争表现对生活空间 (生态位) 的争夺, 这时, 寄生虫竞争能力的种间差异起着重要的作用, 而且这种竞争能力的差异可能还会随着季节而变化。如 *D. microcanthus* 在 *D. similis* 发生的高峰期被局限于第四片鳃上^[47]。与这种资源性 (生活空间) 竞争相比, 非资源性竞争在单殖吸虫的种间关系中也有同样重要的意义, 如感染了坏鳃指环虫的鲤往往只轻微感染或根本没有感染伸展指环虫; 同样, 感染了伸展指环虫的鲤没有或几乎没有感染坏鳃指环虫。在实验室条件下, 将重感染了伸展指环虫的鲤暴露于坏鳃指环虫中后, 后者将取代前者, 伸展指环虫的数量降至低的水平, 甚至完全消失。其原因是坏鳃指环虫引起鳃组织发生了很大的病理变化, 使伸展指环虫不能继续生存。在重感染的情况下, 甚至连坏鳃指环虫自身也不能生存^[48]。

Rohde^[49]认为对于寄生于海水鱼鳃上的单殖吸虫来说, 种内关系比种间关系在确定其生态位上起更大的作用, 这主要是由于这些寄生虫群落的多样性与丰度均太低的缘故。

参 考 文 献

- [1] Bychowsky B E. Monogenetic Trematodes, their Classification and Phylogeny. Moscow: Leningrad. Academy of Sciences, U. S. S. R (in Russian), 1957.
- [2] Yamaguti S. Systema Helminthum. Vol. IV. New York, Interscience Publishers. 1963.
- [3] Sproston N G. A synopsis of the monogenetic trematodes. Transactions of the Zoological Society of London, 1946, **25**: 185—600.
- [4] Kearns G C. Breathing movements in *Entobdella soleae* (Trematoda, Monogenea) from the skin of the common sole. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1962, **42**: 93—104.
- [5] Kearns G C. The physiology and behaviour of the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* in relation to its host (*Solea solea*). In: Ecology and Physiology of Parasites, a Symposium (Edited by Fallis A M.), Toronto, Canada, University of Toronto Press, 1971, 161—187.
- [6] Kearns G C. Light and gravity responses of the oncomiracidium of *Entobdella soleae* and their role in host location. *Parasitology*, 1980, **81**: 71—89.
- [7] Dobson A P. The population dynamics of competition between parasites. *Parasitology*, 1985, **91**: 317—347.
- [8] Yin W-Y & Sproston N G. Studies on the monogenetic trematodes of China *Sinensia*, 1948, **19**: 61—85.
- [9] 张剑英. 我国鱼类单殖吸虫科与属. 集水学刊, 1985, **1**: 35—38.
- [10] 潘炯华、张剑英、黎振昌等. 鱼类寄生虫学. 北京, 科学出版社, 1990.
- [11] Smyth J D & Halton D W. The Physiology of Trematodes. Cambridge, Cambridge University Press, 1983.
- [12] Tocque K & Tinsley R C. Ingestion of host blood by the monogenean *Pseudodiploorchis americanus*: a quantitative analysis. *Parasitology*, 1992, **104**: 283—289.
- [13] Prost M. Investigations on the development and pathogenicity of *Dactylogyrus anchoratus* (Duj., 1845) and *D. extensus* Mueller et V. Cleave, 1932 for breeding carps. *Acta Parasitologica Polonica*, 1963, **11**: 17—47.
- [14] Whittington I D & Kearns G C. The eggs and oncomiracidia of *Encotylabes* spp. and the relationship between encotylabines and other capsalid monogeneans. *Parasitology*, 1992, **104**: 253—261.
- [15] Kearns G C. Nocturnal hatching in the monogenean skin parasite *Entobdella hippoglossi* from the halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. *Parasitology*, 1974, **68**: 161—172.
- [16] 今田良造 & 室贺清邦. 养殖ウナギの鰓に寄生する *Pseudodactylogyrus* (单生目) —— 1. 寄生数の季节的变化. 日本水产学会志, 1977, **43**(12): 1397—1401.
- [17] 钱宝珍、吴宝华. 鳃寄生伪指环虫(单殖吸虫)的危害性、生物学和治疗试验. 动物学报, 1984, **30**(2): 173—180.
- [18] Kearns G C. The larvae of the monocotylid monogeneans *Dictyocotyle coeliaca* and *Calicotyle kroeyeri*. *Parasitology*, 1970, **61**: 153—160.
- [19] MacDonald S. Hatching rhythms in three species of *Diclidophora* (Monogenea) with observations on host behaviour. *Parasitology*, 1975, **71**: 211—228.
- [20] Kearns G C. Experiments on host-finding and host-specificity in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae*. *Parasitology*, 1967, **57**: 585—605.
- [21] 郎 所. 环境因子对淡水鱼类寄生虫的影响. 寄生虫学专业学术讨论会论文摘要汇编. 北京, 科学出版社, 1964, 44—54.
- [22] Kearns G C & Whittington I D. A response to light in an adult encotylabine (Capsalid) Monogenean from the pharyngeal tooth pads of some marine teleost fishes. *International Journal for Parasitology*, 1992, **22**(1): 119—121.
- [23] Paperna I. Adaptation of *Dactylogyrus extensus* (Mueller and Van Cleave, 1932) to ecological conditions of artificial ponds in Israel. *Journal of Parasitology*, 1964, **50**(1): 90—93.
- [24] Houlihan D F & MacDonald S. *Diclidophora merlangi* and *Entobdella soleae*: egg production and oxygen consumption at different oxygen partial pressures. *Experimental Parasitology*, 1979, **48**: 109—117.
- [25] Paling J E. The manner of infection of trout gills by the monogenean parasite *Dicocotyle sagittata*. *J. Zool. Lond.*, 1969, **159**: 293—309.

- [26] Bovet J. Contribution a la morphologie et a la biologie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832. *Bull. Soc. neuchatel.*, 1967, **90**: 63—159.
- [27] Llewellyn J. Behaviour of monogeneans. In *Behavioural Aspects of Parasite Transmission* (ed. E. U. Canning and C. A. Wright). *Zoological Journal of the Linnean Society* (Supplement 1), 1972, **51**: 19—30.
- [28] Bauer O N & Nikolskaya N P. *Dactylogyrus solidus* Achm. Its biology, development and its importance in fish culture. (Russian text.) *Trudy Probl. i Tematich. Sovesh. Zool. Inst. Acad. Nauk S. S. S. R.*, 1954, **4**: 99—109.
- [29] Llewellyn J. Host-specificity in monogenetic trematodes. In *First Symposium on Host Specificity among Parasites of Vertebrates*, Neuchatel, 1957, 199—212.
- [30] Kearn G C. The monogenean skin parasite *Entobdella soleae*: movement of adults and juveniles from host to host (*Solea solea*). *International Journal for Parasitology*, 1988, **18**(3): 313—319.
- [31] Llewellyn J. Biology of monogeneans. *Parasitology*, 1981, **82**: 57—68.
- [32] Kearn G C & Whittington I D. Swimming in a sub-adult monogenean of the genus *Entobdella*. *International Journal for Parasitology*, 1991, **21**(6): 739—741.
- [33] Chubb J C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. I. Monogenea. *Advances in parasitology*, 1977, **15**: 133—199.
- [34] Prost M. Monogenoidea skrzeli ryb wisly. *Acta Parasitologica Polonica*, 1957, **5**: 299—395.
- [35] Dzika E. Annual occurrence dynamics of common monogeneans on the gills of bream from the lake Goslawskie (Poland). *Acta Parasitologica Polonica*, 1987, **32**(2): 121—137.
- [36] Bauer O N & Karimov S B. Patterns of parasitic infections of fishes in a water body with constant temperature. *Journal of Fish Biology*, 1990, **36**: 1—8.
- [37] Khidr A A. Population dynamics of *Enterogyrus cichlidarum* (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the stomach of *Tilapia* spp. in egypt. *International Journal for Parasitology*, 1990, **20**(6): 741—745.
- [38] Margolis L, Esch G W, Holmes J C, Kurlis A M & Schad G A. The use of ecological terms in parasitology *Journal of Parasitology*, 1982, **68**(1): 131—133.
- [39] Scott M E. Temporal changes in aggregation: a laboratory study. *Parasitology*, 1987, **94**: 583—595.
- [40] Ramasamy P, Ramalingam K, Hanna R E B & Halton D W. Microhabitats of gill parasites (Monogenea and Copepoda) of teleosts (*Scomberoides* spp.). *International Journal for Parasitology*, 1985, **15**(4): 385—397.
- [41] Arme C & Halton D W. Observations on the occurrence of *Diclidophora merlangi* (Trematoda: Monogenea) on the gills of whiting, *Gadus merlangus*. *Journal of Fish Biology*, 1972, **4**: 27—32.
- [42] Rohde K. Comparative studies on microhabitat utilization by ectoparasites of some marine fishes from the North Sea and Papua New Guinea. *Zoologischer Anzeiger*, 1980, **204**: 27—63.
- [43] Llewellyn J. The host-specificity, micro-ecology, adhesive attitudes, and comparative morphology of some trematode gill parasites. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1956, **35**: 113—127.
- [44] Wootton R. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *Journal of Helminthology*, 1974, **48**: 167—174.
- [45] Buchmann K. Spatial distribution of *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* (Monogenea) on the gills of the european eel, *Anguilla anguilla*. *Journal of Fish Biology*, 1988, **32**: 801—802.
- [46] Dzika E & Szymanski S. Co-occurrence and distribution of Monogenea of the genus *Dactylogyrus* on gills of the bream *Abramis brama* L.. *Acta Parasitologica Polonica*, 1989, **34**(1): 1—14.
- [47] Koskivaara M, Valtanen E T & Vuori K-M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* species (Monogenea) on the gills of roach. *Parasitology*, 1992, **104**: 273—281.
- [48] Paperna I. Competitive exclusion of *Dactylogyrus extensus* by *Dactylogyrus tustator* (Trematoda, Monogenea) on the gills of reared carp. *Journal of Parasitology*, 1964, **50**(1): 94—98.
- [49] Rohde K. Intra- and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *OIKOS*, 1991, **60**(1): 91—104.