

CAMBRIDGE

[英] Michael Lehane 著

马晓光 李金有 主译

吸血昆虫生物学 (第二版)

The Biology of Blood-Sucking in Insects

Second Edition

 中国标准出版社

Q96
20131

P1

阅 览

吸血昆虫生物学

(第二版)

[英] M. J. Lehane 著

马晓光 李金有 主译



中国标准出版社

北 京

图书在版编目 (CIP) 数据

吸血昆虫生物学 / 马晓光, 李金有主译. —北京: 中国质检出版社, 2013.3

ISBN 978-7-5026-3749-1

I. ①吸… II. ①马… ②李… III. ①吸血昆虫—生物学 IV. ①Q96

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 025867 号

北京市版权局著作权合同登记号: 图字 01-2013-0374 号

This is a simplified Chinese edition of the following title published by Cambridge University Press:

The Biology of Blood-Sucking in Insects Second Edition (Michael Lehane)

ISBN 0-521-54395-9

This book is in copyright. Subject to statutory exception and to the provision of relevant collective licensing agreements, no reproduction of any part may take place without the written permission of Cambridge University Press.

This simplified Chinese edition for the People's Republic of China (excluding Hong Kong, Macau and Taiwan) is published by arrangement with the Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, United Kingdom.

© Cambridge University Press and Standards Press of China, 2013

This simplified Chinese edition is authorized for sale in the People's Republic of China (excluding Hong Kong, Macau and Taiwan) only. Unauthorised export of this simplified Chinese edition is a violation of the Copyright Act. No part of this publication may be reproduced or distributed by any means, or stored in a database or retrieval system, without the prior written permission of Cambridge University Press and Standards Press of China.

www.cambridge.org

Information on this title: www.cambridge.org/9780521836081

中国标准出版社出版发行

北京市朝阳区和平里西街甲 2 号 (100013)

北京市西城区三里河北街 16 号 (100045)

网址 www.spc.net.cn

总编室: (010) 64275323 发行中心: (010) 51780235

读者服务部: (010) 68523946

中国标准出版社秦皇岛印刷厂印刷

各地新华书店经销

*

开本 1000 × 1400 B5 印张 9.125 字数 332 千字

2013 年 3 月第一版 2013 年 3 月第一次印刷

*

定价: 40.00 元

如有印装差错 由本社发行中心调换

版权专有 侵权必究

举报电话: (010) 68510107

译者名单

主 译：马晓光 李金有

译 者：（按姓氏笔画为序）

马爱敏 于珊珊 王 林 王轶亮 孙丽萍
刘 丰 刘静远 许丽波 杨 宇 袁雄峰

校 对：郭天宇

第二版说明

吸血昆虫能传播多种导致人类衰竭性的疾病，例如疟疾、锥虫病、丝虫病、利什曼病、登革、恙虫病和鼠疫等。另外，这些昆虫造成农业经济损失的主要原因是它们不仅通过叮咬对家畜造成直接危害，还能传播锥虫病等多种动物疾病。《吸血昆虫生物学》（第二版）通过独特的视角评论吸血昆虫生命活动的普遍生物学问题，重点讨论了这些有趣的昆虫为了适应其吸血习性而产生的生物学特征。本书的前几章简要阐述了吸血昆虫的医学、社会及经济领域的重要性，然后介绍了吸血习性进化、觅食偏好、宿主定位、吸血方式及各种为适应其吸血取食特点的生理功能；为便于对本书介绍的几类不同昆虫进行参考，最后几章对吸血昆虫传播寄生虫及寄主与昆虫相互作用进行讨论。

作为第二版，本书对 1991 年出版的《吸血昆虫生物学》第一版进行了全面更新，以清晰、简洁的写作方式，并辅以插图和照片简要介绍了这类重要昆虫。该书可作为医学、兽医寄生虫学、昆虫学本科生和研究生的扩展读物。

本书作者 MIKE LEHANE 为利物浦热带医学院的分子昆虫学和寄生虫学教授。

序言

吸血昆虫是人与家畜体表的一类小型寄生虫，是重要的医学媒介。吸血昆虫不仅能够传播人畜共患病，而且对农业生产也有重要影响。它们的活动会直接导致牛奶和肉类产量的下降，还可危及皮革、羊毛以及其他农畜产品的生产。因此，对这类昆虫的研究早已得到重视，许多医学昆虫学和兽医昆虫学的书籍也已经出版，但这些书籍大多是从昆虫分类学的角度出发，对每一种吸血昆虫的生活史、生态学、与疾病的关系及其经济重要性做详细的描述。而本书与以往类似的研究性书籍不同，是采用设置话题的方式来讨论吸血昆虫的相关生物学特性。为此，我总结了有关微小昆虫的一些生物学方面的知识，并以此为参考，结合研究得出了吸血昆虫的一些习性。例如，我在书中详细讨论了吸血昆虫的吸血和消化能力，因为这反映了昆虫一些特殊的生理需求，但有关呼吸的内容却未提及，这是由于它不是研究吸血昆虫的重点。为了更好地体现这一点，在本书第二版发行时，我将题目稍做修改，对吸血昆虫的研究问题有选择性地进行了讨论，并根据问题的重要性确定各章节内容的详略。我希望能在今后的研究工作中继续保持热情，并不断完善有关吸血昆虫研究的各方面内容。与第一版不同，从第二版内容中可以看出在过去的十二年里研究者应用分子生物学的方法研究吸血昆虫，该类研究对昆虫学的研究产生了革命性的影响。

传统的医学昆虫学或是兽医昆虫学书籍主要是介绍一些基本的生物学信息。尽管本书在内容结构上不同于传统类书籍，但在第九章，对于每一种吸血昆虫，我都作了大概的介绍，目的是为下面的内容做铺垫，或是对一些已明确分类地位但较为特殊的吸血昆虫的基本知识再作简要的阐述。当然，我们也可以从很多医学昆虫学或是兽医昆虫学相关的书籍中获得更多关于吸血昆虫的基本信息。

本书主要是为在校和已毕业的大学生服务，但从内容上看，它是一本学科交叉性较强的专业书籍，涉及了生理学和生态学、行为学和细胞生物学的内容，因此，我希望这本书能对那些对其他研究领域也感兴趣的专家学者有所帮助。本书吸收了其他有关吸血昆虫书籍和相关学科研究的精华内容并进行了总结，这些信息对于非专业人士是很难得到的。为方便读者进一步了解其感兴趣的相关内容，我已将比较有价值的参考文献在书后列出，并在文中标明。在完成本书的写作内容时我参考了大量书籍，但还是会遗漏很多重要或是有趣的资料，在此对我的读者以及同行表示歉意。书中不同章节所讨论的许多话题之间是相互关联的，为避免重复叙述，采用图片代替说明。同时，我希望书中给出的参考文献能够对读者有用。

与其他昆虫的相关研究相比,目前,对于吸血昆虫只开展了少数几个种的研究,这是一件非常遗憾的事。因此,在本书中几乎每一页都会以舌蝇和蚊虫这些典型的吸血昆虫来举例说明,但对于这些研究模型是否具有代表性,仍需进一步观察。在可能的情况下,我会尝试着用一般模型来阐述整个吸血类昆虫的共性。为此,根据吸血昆虫的生物学行为,我将吸血昆虫重新分为3个类别以方便叙述:临时体外寄生、永久体外寄生、定期体外寄生。临时体外寄生类吸血昆虫活动自由,如虻类、蚊类、吸血性臭虫和蚋等,只有在需要吸血时才在宿主体表短暂停留。但我将舌蝇也归为此类,尽管发现雄性的舌蝇大部分时间都和宿主密切接触。永久体外寄生类吸血昆虫的整个生活史都在宿主体表完成,如虱子、羊蛭、跳蚤等。定期体外寄生类吸血昆虫会在宿主体表停留相当一段时间,并不只是因为需要吸血而暂时寄生于宿主体表,它们大部分时间是离开宿主活动的。像这类吸血昆虫包括许多种类的跳蚤和一些蝇生类的双翅目昆虫。将吸血昆虫分为三类仅仅是为了更好地进行概括描述,因此对于某种吸血昆虫具体应该归为哪一类并不是很严格,因为可能有些昆虫既可以归为第一类又可以归为其他类。

致谢

我希望能在此感谢在我写此书以及第一版时给予我帮助的人们，特别是 P.Billingsley, A.Blackwell, J.Brady, H.Briegel, I.Burgess, E.Bursell, R.Dillon, J.D.Edman, R.Galun, A.G.Gatehouse, M.Gaunt, M.Gillies, R.H.Gooding, M.Greaves, C.Green, M.Hafner, J.Hogsette, H.Hurd, A.M.Jordan, K.C.Kim, J.Kingsolver, M.Klowden, A.M.Lackie, B.R.Laurence, E.Levashina, A.G.Marshall, P.Mellor, D.Molyneux, P.Morrison, W.A.Nelson, G. O’Meara, G.S.Paulson, G.Port, N.A.Ratcliffe, J.M.Ribeiro, P.Rossignol, M.Rothschild, W.Rudin, C.J.Schofield, M.W.Service, J.J.B.Smith, W.Takken, S.Torr, G.A.Vale以及J.Waage。另外，感谢Paula Hynes, Maria Turton, Paula Dwyer和 Dafydd Roberts对本书插图提供的帮助。最后，将我最深的感谢送给我的家人，特别是Stella，没有他们给予的鼓励、支持以及帮助，这本书不可能完成。

目录

1	吸血昆虫的重要性	1
2	吸血昆虫习性的进化	5
2.1	与脊椎动物间密切联系	5
2.2	表皮穿刺现象的形态学预适应	9
3	吸血昆虫的觅食偏好	11
3.1	寄主的选择	11
3.2	寄主选择和复合种	19
4	寄主定位	21
4.1	寻找宿主的行为模式	21
4.2	食欲搜索	22
4.3	活动与定向	25
4.4	吸引	38
4.5	寄主间的运动	41
5	血餐的摄入	44
5.1	探寻刺激物	44
5.2	口器	45
5.3	脊椎动物止血	49
5.4	寄主疼痛	52
5.5	吸血昆虫唾液里的抗凝血和抗疼痛因子	52
5.6	诱食剂	58
5.7	血液摄入量	59
6	血餐的管理	65
6.1	中肠的解剖	65
6.2	血液食物	67
6.3	生殖滋养协调	75
6.4	营养	76
6.5	血液食物中的宿主激素	81
6.6	血液食物中资源的分配	83
6.7	自育	86
7	宿主与昆虫的相互作用	91
7.1	昆虫在宿主体表的分布	92

7.2	形态学特异化	94
7.3	宿主免疫应答和昆虫唾液的分泌	99
7.4	宿主的行为防卫	106
7.5	密度依赖效应对昆虫吸血成功率的影响	113
8	经吸血昆虫传播的寄生虫	120
8.1	传播途径	120
8.2	媒介和寄生虫的专属关系	131
8.3	媒介和寄生虫关系的起源	136
8.4	寄生虫与媒介昆虫接触的策略	138
8.5	寄生虫与脊椎动物宿主联系的策略	144
8.6	由寄生虫引起的媒介昆虫的病理变化	146
8.7	媒介免疫机制	150
9	吸血昆虫类群	164
9.1	昆虫的分类	164
9.2	虱目	166
9.3	半翅目	169
9.4	隐翅目	172
9.5	双翅目	176
9.6	其他类群	207
	参考文献	208

1 吸血昆虫的重要性

昆虫是陆地上重要的多细胞生命形式之一。昆虫纲包括超过 75 万个已描述物种。据估计，现有物种总数在 100 万 ~1000 万之间。据计算，多达 10^{19} 个昆虫个体处于存活状态 (McGavin, 2001)，人均可拥有两亿个昆虫！据估计，昆虫纲中的 5 个目 14000 个物种靠血液生存 (Adams, 1999)。但是，只有 300 个 ~400 个物种经常性地吸食我们的血液，这些吸血昆虫对于人类极其重要。

人类在一个充满了吸血昆虫的世界中进化。可能从人类诞生的初期，昆虫就开始用叮咬的方式来烦扰人类，并传播人类寄生虫病。当人类从猎手进化为宿主，吸血昆虫为了自身利益以降低物种繁殖力的方式发起了新一轮冲击。鉴于它们令人烦恼的特点，有理由假设，人类从一开始就与吸血昆虫处于敌对状态。近年来，由于它们引发的疾病数目不断增加，人类对它们在疾病传播中的作用以及对农业生产的危害认识得更加全面了，从而使得两者的敌对状态更加激化。尽管我们对昆虫及其刺食结构进化方面的认识有了显著进展，但是在这场古老的敌对战斗中，仍然没有任何迹象显示出谁是最终的赢家。

许多热衷自然的观察者，在未获得确凿的科学证据前，就怀疑昆虫以某种方式与很多种人类和家畜的发热性疾病有关。探险家 Alexander von Humboldt 曾在南美洲奥里诺科河流域的部落中记录过此类信息。伟大的德国细菌学家 Robert Koch 曾报告，当他们向平原前进的过程中，在东非乌桑巴拉山脉的部落中遇见的蚊子是疟疾的病原 (Nuttall, 1899)。Richard Burton 爵士在东非旅行中记录了类似的证据：蚊子是索马里兰各部落中出现发热性疾病的原因 (Burton, 1860)。许多在东非和西非舌蝇地带附近生活的人认为，人类昏睡病和动物那加那病与舌蝇有关。在西方北美的畜牧场，场主们在尚未经试验确认前就坚信德克萨斯牛热病是由壁虱 (属蛛形纲，而不是昆虫纲) 传播的。

昆虫作为疾病传播媒介直到 19 世纪末才获得科学验证。其关键性发现是由一位当时在中国从事海关与税务服务的名叫 Patrick Manson 的苏格兰医生获得的。他发现吴策丝虫的幼虫阶段是在库蚊属的尖音库蚊和致乏库蚊体内发育的 (Manson, 1878)。这是奠定医学昆虫学和兽医昆虫学基础的一系列重大调查活动的开始。这个时代的一些重大发现的摘要在表 1.1 中列出。重要虫媒传播疾病

（见表 1.2）的主要媒介昆虫现在已经确定。这份列表很重要，它概括了医学界的重大灾害：疟疾、昏睡病、利什曼病、盘尾丝虫病、象皮肿、黄热病和登革热，以及兽医学疾病那加那病、苏拉病、苏马病、蓝舌病、非洲马病和裂谷热（虱子携带的梨浆虫）。

表 1.1 奠定医疗与家畜昆虫学基础的早期调查摘要

日期	来源	项 目
1978	Manson	吴策线虫在蚊子体内的生长
1893	Smith, Kilbourne	二联巴贝虫和德克萨斯牛热病病原虫通过壁虱和具环牛蜱的传播
1895	Bruce	舌蝇传播的那加那病
1897	Ross	在蚊子体内观察到的疟疾寄生虫的生长
1898	Ross	蚊子传播的禽疟
1898	Simond	跳蚤传播的老鼠瘟疫
1899	Grassi, Bignami, Bastianelli	按蚊属是人类疟疾的传播媒介
1900	Reed 等	埃及小体属伊蚊对黄热病的传播
1902	Graham	蚊子对登革热病的传播
1903	Bruce, Nabarro	舌蝇向人体传播昏睡病
1903	Marchoux, Salimbeni	波斯锐缘蜱对家禽螺旋菌和鹅包柔氏螺旋体菌的传播
1907	Mackie	白虱传播螺旋菌引发的复发性发热病
1909	Chagas	克氏锥虫、查格斯病病原虫，由猎蝽科昆虫传播

判定这些疾病的扩散范围是非常困难的，甚至对人类疾病也是如此。原因之一是健康统计是针对一个移动的目标，尤其是针对那些像黄热病一样的流行病。但是问题在于这些病媒传播疾病往往发生于不发达世界的中心地带，由于各种原因，通常很难对其数据进行精确的统计。因此，关于一种疾病蔓延的数字通常都不是完全可靠的，而在很大程度上是依靠专家的经验推测的估计值。表 1.2 列出了一组人类主要病媒传播疾病。显而易见，正如我们刚刚所指出的，对数字的诠释是需要慎重的。

吸血昆虫在农业上造成的损失非常严重（见表 1.3），原因之一就在于吸血可引起寄生虫传播。最著名的案例是锥虫病，由舌蝇跨越非洲 900 万 km² 传播而来（Hursey, 2001），并且经评估全年造成的农业损失达 45 亿美元之多（Budd, 1999）。但也有相反的观点认为，正是舌蝇阻止了因过度放牧而造成大区域的沙

漠化，并成为非洲狩猎动物的救星。该争论已被约旦明确化（1986）。其他有关昆虫传播疾病造成巨大损失的例子还有，1960年在土耳其、塞浦路斯和印度有20万~30万匹马因感染库蠓属昆虫传播的非洲马病所造成的死亡（Huq, 1961; Shahan 和 Giltner, 1945）；1930~1945年期间，在美国因蚊子传播的东方及西方马脑炎的死亡马科动物估计有30万之多（Shahan 和 giltner, 1945）。

表 1.2 全面评估主要病媒传播疾病流行、危险期和失能调整寿命年（DALYs）中的病媒数量，以百万单位计（M）。（DALYs 是在 1990 年世界银行发展报告中被作为评估一种疾病对公众健康所造成的负担而引入的。它们经常被用于比较以及选择优先方面。）

疾病	流行	危险	失能调整寿命年	主要分布地区	主要病媒
疟疾	273M	2100M	42M	热带和亚热带	按蚊
盘尾丝虫病	18M	120M	1M	热带非洲、也门、拉丁美洲	黑蝇（蚋属）
淋巴丝虫病	120M	1100M	5.6M	非洲，亚洲和南美	各种蚊子
非洲锥虫病	0.5M	50M	2M	撒哈拉沙漠以南非洲	舌蝇
查格斯病	16M~18M	120M	0.7M	中美洲和南美洲	锥猎蝽亚科虫类
利什曼病	12M	350M	2M	非洲、亚洲和拉丁美洲	白蛉
登革热	50M	3000M	0.5M	亚洲、非洲和美洲	各种蚊子

大部分数据来自截至 2002 年 12 月 11 日的世界卫生组织网页：<http://www.who.int/tdr/media/image.html>。

表 1.3 吸血昆虫造成的农业生产损失评估

昆虫	年份	主要被感染动物	损失估值 / 百万美元	地理区域
扰血蝇（角蝇）	1991	牛	800	美国
厩螫蝇	1965	牛	142	美国
牛虻	1965	牛	40	美国
蚊子	1965	牛	25	美国
羊蝇蝇	1965	绵羊	9.4	美国
白虱	1965	牛	47	美国
		绵羊	47	
		猪	3	
		山羊	0.8	
舌蝇	1999	牛	4500	撒哈拉以南非洲
昆虫，虱子，螨虫	1994		3000	美国

信息来源: Budd, 1999; Geden 和 Hogsette, 1994; Kunz 等, 1991; Steelman, 1976。

发达国家通常对昆虫本身造成的直接损失给予极大的关注，在特殊情况下对昆虫的统计是以被其杀死的家畜数量来统计的。举例来说，1923年在罗马尼亚以及1934年在南斯拉夫，分别有16000只和13900只动物因蚋属墨蚊爆发而死亡（Baranov, 1935; Cuyrea 和 Dinulescu, 1924）。较常见的的损失不是源自动物的死亡而是源自动物的不适。虻类和叮咬蝇类致痛的叮咬可导致产奶量下降、体重增加减少或饲料转化率下降就是很好的例子。相关损失评估在美国已经完成（Steelman, 1976）。较新的评估显示，昆虫、虱子和螨使美国家畜生产商每年额外付出30亿美元的代价（Geden 和 Hogsette, 1994）。在美国，虻是一种主要的畜牧害虫，估计每年造成的损失超过8亿美元（Kunz 等, 1991）。损失是由饲料转化率降低、体重增加减少和产奶量减少以及宿主的血液流失、烦躁、暴怒和行为性防卫反应所造成的。

吸血昆虫给我们带来的极度困扰常常被它们在医学与兽医学领域的重要性所掩盖。在世界的某些地方，某些特定的时间，由于吸血昆虫密度过高，如果不穿防护服，人们很难或无法户外活动。举例来说，有观点认为库蠓属无斑点蠓的叮咬导致夏季数月苏格兰林业工时损失20%（Hendry 和 Godwin, 1988）。在很多高纬度地区，昆虫活跃的夏季像这样的灾害很寻常，在很多热带较潮湿的地区同样如此。绝大多数人较少体验到这些烦扰，因此，人们比较容易理解引发经济损失或某种农业害虫的概念，而对有害昆虫概念的理解比较困难。可将昆虫引发的骚扰视作是一种耐受阈值，这样就可以将其视为一组具有较宽上下限的变量；蚊子对于街道上的乞丐或许仅仅是小有不便，但对于宫殿中的王子却是无法容忍的。

我认为，至少在发达国家，我们对有害昆虫的不容忍度要增强。原因在于：大众对昆虫在疾病传播中重要性的认识已有显著性增强（有时过于夸张）；不断增加的卫生学与清洁方面的压力和城市化的发展，使吸血昆虫对许多人来说不再是熟客，而不是像在农村经济模式下我们祖辈每日都要面对的蚊子了。对有害昆虫耐受性的降低会引发各种问题。休闲时间的延长和流动性的增强意味着在发达国家中，有许多人能花费更多的时间前往更远的地方。相关国家经常急切地推广和发展它们的旅游产业，这就给有害昆虫的防治带来了压力。这种情况能在诸如法国南部卡马尔戈、苏格兰高地（Blackwell, 2000）、巴哈马群岛、新西兰（Blackwell 和 Page, 2003）、佛罗里达和加勒比的许多地区看到（Linley 和 Davies, 1971）。另外，人口的增长使人们对曾经因有害昆虫问题而被搁置一旁的边缘地区的需求增加。在这种没有昆虫防治投入的土地上发展度假休闲、商业或住宅业，会对发展商、用户或买方造成重大损失。

2 吸血昆虫习性的进化

普遍认为,在侏罗纪和白垩纪(14500万~6500万年前),节肢动物中血液寄生现象增加了至少6倍(Balashov, 1984; Ribeiro, 1995)。不完整的昆虫化石记录表明,检测工作、多样化形态、昆虫的生存模式及某些情况下昆虫与脊椎动物的关系都影响着人们对吸血昆虫习性进化的认识。从对昆虫化石的认真解读中能够得到比较合理且十分可信的关于吸血昆虫进化的解释。昆虫化石证明了吸血昆虫习性的进化只在几种场合出现,每一次只有一至两条主要路径(Waage, 1979),下面将对此进行讨论。昆虫分子分类学正开始从其“通天塔”阶段显露出来(Caterino等, 2000),并且将在确定吸血昆虫进化路径的细节方面做出重大贡献(Esseghir等, 1997; Hafner等, 1994; Lanzaro等, 1998; Mans等, 2002; Sallum等, 2002)。在研究更新世晚期的白蛉以及出自东地中海次区域后继物种的扩散形态中所遇到的物种瓶颈问题,可望通过昆虫分子分类学得到解决(Esseghir等, 1997)。

2.1 与脊椎动物间密切联系

在第一条进化路径中,没有特化吸血器官而不能迅速适应吸血生活的昆虫,通过长期与脊椎动物的共同生活,发展成为吸血昆虫。脊椎动物宿主的巢穴和洞穴对昆虫的吸引是此类联系的最常见形式。脊椎动物巢穴吸引昆虫可能由于潮湿、温暖的环境对绝大多数的昆虫来说是非常有益的。在某些情况下,昆虫也需选择半干燥或干燥的巢穴作为栖息地。再者,在脊椎动物的巢穴中存有丰富的食物,这也可能是巢穴吸引昆虫的原因。巢穴中高富集度的有机物质易吸引很多昆虫,如啮虫。实际上,啮虫可能已经开始对其与这种栖息地之间的联系感到非常亲切,以致它与鸟类和哺乳动物之间发展出一种携播联系,即在它们的皮毛之间爬行,被它们从一个巢穴转移至另一个巢穴(Mockford, 1967; Mockford, 1971; Pearman, 1960)。

昆虫最初以粪便、真菌或其他有机碎屑为食的时候,在巢穴中经常会遇到相当数量的皮肤残屑或毛发。对覆盖在身体外表的残屑经常性的意外摄取可能会导

致昆虫个体生理系统产生有效利用这一物质的能力。由于行为适应性的原因，随后昆虫偶尔直接从宿主身上取食。我们很容易看到行为适应性与携播习性是如何同步进行的。形态学与伴随的行为适应性，使昆虫对皮肤和毛发有效的摄取增加，同时在宿主处停留的时间延长。

口器因生存方式的改变而出现，昆虫的主要食物来自皮肤与毛发，当然大多数肯定是咀嚼式食物，就像我们今天看到的那些禽虱。虽然这些口器不是用来划开皮肤的，但有些禽虱确实以血液为食。火鸡短角鸟虱，现存的一种禽虱，存于雏鸡的羽毛中或皮肤上。该昆虫经常穿透真皮层而摄取其赖以生存的血液（Emmerson 等，1973）。血液比皮肤具有更高的营养价值且更易消化。这在以血液为食的吸虱亚目与以皮肤为食的禽虱繁殖力增强的对比中有所反映（Marshall，1981）。

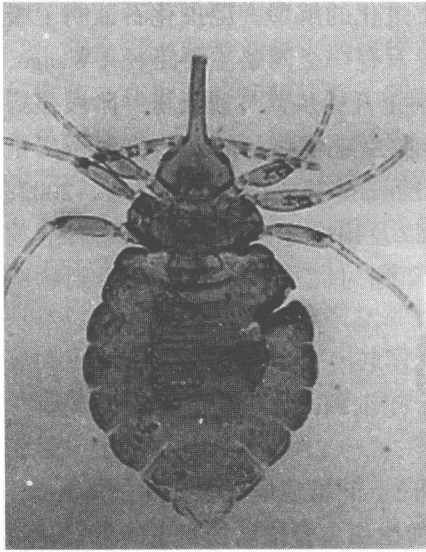


图 2.1 尽管吸血虱属霍普金斯式虱具有典型禽虱的咀嚼式口器，却很少以血液为食。该咀嚼式口器的末端生有一个独特的加长喙，可很好地配合昆虫穿透疣猪宿主的厚皮到达蓄血的真皮层（Vince Smith 提供）

一旦昆虫与血液有规律地接触，高营养价值的血液将更有助于这一昆虫种群的发展。这一现象可能会通过生理、行为和形态的适应，首先以兼性血液寄生的方式快速发展，并最终在某些昆虫中以专性寄生方式存在。从以皮肤为食到以血液为食的进化方式，最初在禽虱目象虱亚目中的成员，如吸血虱属象虱中被发现。该昆虫拥有典型的禽虱目咀嚼式口器（见图 2.1），但主要用途并不是摄取血液（Ferris，1931；Mukerji 和 Sen-Sarma，1955）。昆虫设法使用口器末端延长的喙，穿透厚厚的外皮而获取真皮层中的血液。

普遍认为血液寄生虱最初是经上述途径从一种以巢穴为居且独立生存的虱类祖先进化而来的（Kim，1985 年）。我们虽不知道从自由穴居者到寄生虫的变化出自何时，但是猜测可能要追溯到中生代（22500 万 ~6500 万年前）昆虫在陆地穴居或群居脊柱动物的出现时期。因此虱子的出现可能早于哺乳动物和鸟类，并寄生在它们的爬行动物祖先身上（Hopkins，1949；Rothschild 和 Clay，1952）。那种昆虫祖先的寄生形式极有可能沿着哺乳动物进化的路径得以扩展。特定脊椎动物宿主身上的生殖隔离现象推动了皮外永久性寄生虫物种的快速形成，该现象可很好地表明地理生殖隔离的

效果。宿主与永久性（和联系程度较低的暂时性）外皮寄生虫的共生进化可能促使虱子与其他皮外寄生虫形式物种的快速形成。有关虱子共生物种形成的证据存在一定错误。线粒体细胞色素氧化酶 I 基因序列分析显示，衣囊鼠科粗毛囊地鼠属和平齿囊地鼠属与它们身上的羽虱之间存在共生物种形成现象（见图 2.2）（Hafner 等，1994）。共生物种形成论预测，羽虱与囊地鼠物种之间存在时间上的一致性。这一论点出自对物种分子状态的分析，其中虱子的同类替代率数量级相对囊地鼠大致上要高一些。这使得两个种群各个时期每一代的差异处于平行状态，暗示两个物种中每一代的突变率是相等的。尽管袖珍囊地鼠与其羽虱的例子很有说服力，但仍不能作为普及共生物种形成论的通用案例而得到认可。分子学研究显示，划分来自同样宿主的物种及其血统的传统生物分类学可产生一定的误导作用，而且并非所有物种都与上述共生进化模式相适应（Johnson 等，2002a; Johnson 等，2002b）。

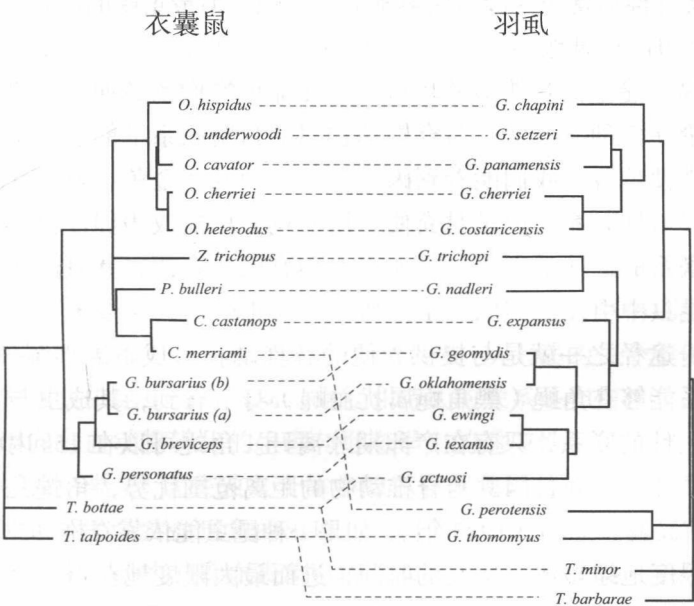


图 2.2 基于核苷酸序列数据列出的衣囊鼠及其羽虱的种系发育（Hafner 等，1994）。该表展示出基于多种种系发育分析方式生成的复合树，划线的长度与基因改变的推断数值是成比例的。衣囊鼠属包括粗毛囊鼠属、裸尾囊鼠属、墨西哥囊鼠属、火山口囊鼠属、平齿囊鼠属和东囊鼠属。东囊鼠属平原囊鼠由两个亚种代表（a= 东囊鼠属平原囊鼠；b= 东囊鼠属平原囊鼠）。羽虱属是平齿囊鼠属和东囊鼠属寄生虫。被称作“COMPONENT”的程序可被用于记录两个复合树各分支结构间的重大相似性。因为宿主树和寄生虫树产生自基于相同基因的 DNA 序列（细胞色素 C 氧化酶亚单元 I），DNA 进化率能够在两组中进行对比。基于这些数据，Hafner 等人于 1994 年在关于共生进化是否正在发生的预言中估计，在这一基因段羽虱的进化大约比衣囊鼠已快了 10 倍。但是在 Hafner 的其他相关文件（1996 年）中确没有见到