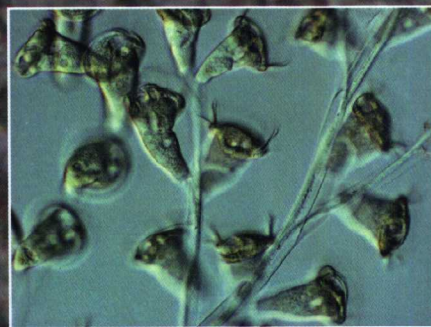
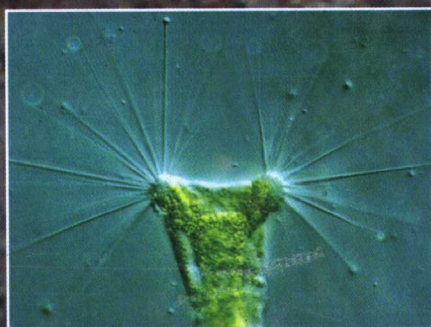
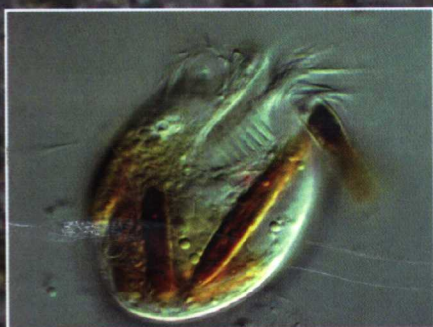


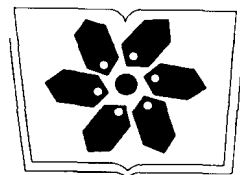
Pathogenic Protozoa in Mariculture

海水养殖中的 危害性原生动物

宋微波 等著



科学出版社
www.sciencep.com



中国科学院科学出版基金资助出版

中国科学院科学出版基金 “长江学者奖励计划” 资助

海水养殖中的危害性原生动物

宋微波

赵元 著 徐奎栋 胡晓钟 龚 骏 著

科 学 出 版 社

北 京

Pathogenic Protozoa in Mariculture

by
Weibo Song

Yuanjun Zhao, Kuidong Xu,
Xiaozhong Hu & Jun Gong

Science Press
Beijing

内 容 简 介

本书以第一手资料为基础,系统总结了作者近年来在海水养殖病害及危害性原生动物领域中的研究成果。论述了我国北方海水养殖中常见的经济鱼类、贝类、对虾等的各类寄生性及其它危害性原生动物的病原学、宿主分布、危害性,以及开展相关研究的基本方法学等。鉴于许多海洋寄生性原生动物均为世界性分布,可能有更多的病原种类尚待发现,因此在本书中的最后一篇中,还对国际范围内迄今所知的两大类主要寄生原生动物(粘孢子虫和车轮虫类纤毛虫)的分布及宿主情况进行了介绍。各篇章以宿主为主线,围绕不同的病原生物而自成体系,同时篇章间又密切相关,体现了全书统一的学术思想。

本书虽然以病原生物的鉴别为中心,但同时包含了利用现代技术对其病害生物学、方法学与文献检索、分布以及生态地理学等所开展的工作,是一从专业和学术角度出发,国内迄今第一部较为全面地涉及海水养殖中危害性原生动物研究的专著。作为一部应用与基础理论并重的著述,作者在强调学术性的同时也充分考虑了其适用性和通用性,即力求简洁明了。

本书除可作为有关高等院校病害生物学教学的辅助性教材外,还可作为从事海水养殖以及水产病害防治工作的从业人员、相关学科的研究工作者或研究生等的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

海水养殖中的危害性原生动物/宋微波 赵元君 徐奎栋 胡晓钟
龚 骏著. —北京:科学出版社, 2003. 10

ISBN 7-03-011510-4

I. 海… II. ①宋…②赵…③徐…④胡…⑤龚… III. 海水养殖-原虫感染 IV. S94

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 042537 号

责任编辑:高 锋/责任校对:包志虹

责任印制:刘士平/封面设计:黄华斌

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003 年 10 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003 年 10 月第一次印刷 印张:32

印数:1—1 000 字数:850 000

定价:95.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

前 言

海洋原生动物中的许多门类,包括广义的“孢子虫”(顶复门、微孢子门、奇异孢子门、粘体门等)、肉鞭类(肉足鞭毛门)以及纤毛虫(纤毛门)等类群均可专性或兼性寄生/栖生于海水经济动物的体内外,从而直接或间接地构成对宿主的危害。

目前国内围绕该类海洋病害生物的研究仍处于初级的资料积累阶段,由于观察者经验尤其是文献资料的限制(该类工作者通常为从事水产养殖研究或非原生动物学领域的病害学研究者),致使在为数不多的相关报道中普遍存在着不同程度的错误和混乱。而参考资料的严重缺乏,使得国内目前有关对该类海洋病原生物的有关调查鉴定以及防治工作实际上处于一种无案可稽的状态。

近十几年来,作者先后在多项国家自然科学基金项目、“长江学者奖励计划”、教育部重点基金以及国家“973”项目(重大基础研究项目)的资助下,多角度地开展了对海水养殖环境中主要经济贝类、对虾以及鱼类的寄生及危害性原生动物的研究。这项工作的目的在于,为国内海水养殖生产实践中该类病害生物的调查和防治提供第一手的基础资料和理论依据,填补国内该领域研究的相关空白。需要明确指出的是,本书不是一份国内外有关专著或教材所述及资料的集成和汇编。由于在作者以前(以及以外)国内相关的研究极少(如迄今某些有关鱼类微孢子虫、对虾纤毛虫或近年来有关贝类帕金虫的报道等),为追求文责自负与资信可靠这两个宗旨的统一,本书所收录的内容完全依据于作者第一手的研究资料并仅选取经过严格核实的工作。做出这一选择的理由还在于,作者相信,给出谬误的信息所造成的危害可能更甚于不作为。

由于这项工作开展的历史仍较短,许多研究(包括更广泛的病害调查和病原介绍、若干存疑种的核实等)尚待深入和扩展,尤其对其危害规律、致病性及机理的探讨无疑仍有待于后续工作的补足。但鉴于当前我国水产养殖实践中对该领域文献资料的迫切需求(作者近年来不断地被敦促以尽早为国内同行提供一份有关的专著或手册),我们惟有不揣浅薄,将我们的阶段性所得连同众多同仁的期待汇集如斯。事实上,本书在内容编排上已显露出这是一份“不求完璧”的应急操作,而这无疑有悖于一个系统工程之正常节奏——虽然我们希望它的面世不仅仅作为一份“聊胜于无”的权宜。但如果换一个角度去理解,则本书的付梓仍具有某些合理性:这像一个因种种原因而无法如期到位的展览,先打开一扇备受关注的橱窗,以便让观众在期许中等待着后续布置的完成。

本书作者除署名者外,我们还要感谢中国海洋大学原生动物学研究室的马洪钢、朱明壮两位老师协助完成了大部分章节的图版编排和加工。本书的出版得到了中国科学院出版社出版基金和“长江学者奖励计划”项目的资助,在此特别鸣谢。

对于任何性质的批评,我们都谨此敬致在先的谢意,这将有助于使我们在做出“责任与义务优先于对完美的追求”的这一无奈的选择后在未来的工作中加以完备。

著者 谨识

2003年2月于青岛

For citation:

**Weibo Song et al. Marked
Pathogenic Protozoa in Mariculture
Science Press, Beijing, 2003**

For correspondence:

Prof. Dr. Weibo Song
Laboratory of Protozoology,
Ocean University of China
Qingdao 266003
P. R. China

Fax: + 86 532 2879091

E-mail: wsong@ouc.edu.cn

Financially supported by “Science Publication Foundation, Chinese Academy of Sciences” and
“the Chueng Kong Scholarship Programme”

目 录

前言

绪论.....	1
1 关于海洋病害性纤毛虫原生动物	2
2 关于海洋鱼类的寄生粘孢子虫	4

第一篇 对虾养殖中的危害性原生动物

第1章 共栖于对虾体表的缘毛类纤毛虫	13
1.1 固着亚目缘毛类纤毛虫的特征与鉴定方法学.....	13
1.2 对虾体表习见类群的种属特征描述.....	18
第2章 对虾育苗与养殖水体中的盾纤目纤毛虫	49
2.1 盾纤目纤毛虫的一般特征.....	49
2.2 有关科、属级阶元的系统归属.....	51
2.3 国内对虾养殖水体中的已知类群及种属鉴定.....	51
第3章 对虾养殖中自由生活的危害性纤毛虫	71
3.1 目级阶元的一般特征.....	71
3.2 国内已知类群的形态学特征.....	76

第二篇 海洋贝类的危害性原生动物

第4章 海水养殖贝类的寄生性纤毛虫.....	115
4.1 寄生性吻毛目纤毛虫	117
4.2 寄生性盾纤类纤毛虫	123
4.3 贝类体表的缘毛类纤毛虫	134
第5章 扇贝养殖水体中的危害性纤毛虫.....	145
5.1 目级阶元的一般特征	147
5.2 形态学描述	148

第三篇 海洋经济鱼类的危害性原生动物

第6章 黄渤海沿岸鱼类的寄生粘孢子虫.....	181
6.1 粘体门原生动物的一般特征	181
6.2 黄渤海鱼类寄生粘孢子虫的病原学描述	182
第7章 海洋鱼类的外寄生纤毛虫.....	232
7.1 黄渤海区经济鱼类的寄生纤毛虫之病原描述	234
7.2 有关纤毛虫病原的寄主专一性	261

第四篇 寄生原生动物的系统修订、研究方法学与名录

第 8 章 双壳目粘孢子虫的属级阶元修订·····	265
8.1 粘孢子虫研究的方法学·····	265
8.2 双壳目的目下系统·····	269
8.3 双壳目粘孢子虫属级定义与形态学特征·····	272
第 9 章 游走亚目纤毛虫研究的方法学与科属厘定·····	291
9.1 观察与染色方法·····	292
9.2 游走亚目纤毛虫的形态学与分类特征·····	294
9.3 游走亚目纤毛虫的纤毛图式及核器·····	303
9.4 游走亚目的亚目下系统及科属特征·····	306
第 10 章 世界海洋鱼类粘孢子虫原生动物的种类与分布·····	315
10.1 粘孢子虫的系统位置·····	315
10.2 海洋鱼类粘孢子虫各科种类数量·····	318
10.3 海洋鱼类粘孢子虫在世界各海区的分布状况·····	318
10.4 海洋鱼类粘孢子虫的种类及分布·····	319
第 11 章 寄生车轮虫的种类与分布·····	429
11.1 车轮虫的系统地位及种类分布特点·····	430
11.2 寄生车轮虫的种类与分布 I. 水生与陆生贝类的寄生车轮虫·····	432
11.3 寄生车轮虫的种类与分布 II. 海水鱼类的寄生车轮虫·····	437
11.4 寄生车轮虫的种类与分布 III. 淡水鱼类的寄生车轮虫·····	450
11.5 寄生车轮虫的种类与分布 IV. 以两栖类及其它动物为宿主的种类·····	473

图版

Contents

Introduction	1
Part 1 Pathogenic and other harmful ciliated protozoa in shrimp farming	
Chapter 1 Ectocommensal peritrichs on the cultured shrimps (<i>Weibo Song</i>)	13
Chapter 2 Scuticociliates in shrimp-farming waters (<i>Weibo Song</i>)	49
Chapter 3 Free-living pathogenic ciliates in shrimp-farming waters (<i>Weibo Song</i>) ...	71
Part 2 Parasitic and pathogenic ciliates in mollusc farming	
Chapter 4 Parasitic ciliates of cultured molluscs (<i>Kuidong Xu & Weibo Song</i>)	115
Chapter 5 Pathogenic ciliates in scallop-farming waters (<i>Xiaozhong Hu, Jun Gong & Weibo Song</i>)	145
Part 3 Pathogenic protozoa of marine fishes	
Chapter 6 Myxosporea of marine fishes in the Yellow Sea and Bohai Sea (<i>Yuanjun Zhao & Weibo Song</i>)	181
Chapter 7 Ectoparasitic ciliates of marine fishes (<i>Kuidong Xu & Weibo Song</i>) ...	232
Part 4 General information about marine parasitic protozoa	
Chapter 8 Systematic revision on the order Bivalvida (Myxosporea) (<i>Yuanjun Zhao & Weibo Song</i>)	265
Chapter 9 Brief introduction to the mobiline peritrich ciliates with revision of their systematics at the generic level (<i>Kuidong Xu & Weibo Song</i>)	291
Chapter 10 Distribution and revised checklist of the marine myxozoa of the world (<i>Yuanjun Zhao & Weibo Song</i>)	315
Chapter 11 Distribution and revised checklist of the trichodinid ciliates of the world (<i>Kuidong Xu & Weibo Song</i>)	429
Plate	

绪 论

宋微波 赵元荃 徐奎栋

目 录

1. 关于海洋病害性纤毛虫原生动物	2
1.1 研究历史与概况	2
1.2 我们当前所面临的任务	3
2. 关于海洋鱼类的寄生粘孢子虫	4
2.1 有关粘孢子虫的分类和系统学研究	4
2.2 有关粘孢子虫的生活史以及寄主选择机制研究	5
2.3 粘孢子虫的病害学及免疫学研究	8
2.4 我国粘孢子虫原生动物的研究概况	8
参考文献	9

海洋原生动物系指以海洋及近岸环境（包含河口地带等低盐水体）为栖息地的各类营自由生活或寄生于该环境内各类宿主体内外的原生动物，在系统分类学上涉及原生动物亚界内几乎所有的门类。这其中的许多类群，如寄生生活的肉鞭门种类（阿米巴类肉足虫、蛙片虫、动体目鞭毛虫等）、部分纤毛门种类（包括吸管虫）以及广义的“孢子虫类”（顶复门、奇异孢子门、粘体门、微孢子门等类群）均可专性或兼性寄生或栖生于海洋动物的体内外。或虽为自由生活类群，但因大量滋生于特定的环境中（如封闭或半封闭的海水经济动物的养殖/育苗水体），从而构成对宿主的直接或间接危害。

与水产养殖中其它的寄生虫病害相似，由寄生或危害性原生动物所引起的水产动物病害通常表现为渐进性发生并且传播和发展较为缓慢，而极少像病毒或原核类微生物所引起的病害那样表现有暴发性和迅速传播等特征，因此常常为人所忽视而低估其潜在的危害。

在我国，目前对海洋中病害性原生动物的研究仍处于起步状态，其主要原因在于该类病原普遍个体微小，许多结构特征因无法通过直视辨认（即便在显微镜下）而需借助多种技术进行研究，因而给病原鉴定带来诸多限制。此外，我国长期以来缺乏对该类群的研究，而这项工作对于技术、经验和资料的依赖又是如此大，以致于在无研究背景和师承条件下难以开展。而国外包括日本及欧美国家长期以来有关海洋种类尤其是养殖环境中的经济鱼类、贝类和对虾类之寄生虫的报道同样欠缺有加。由于参考资料严重缺乏，国内现今养殖生产中对于该类病原生物的调查鉴定以至防治工作实际处于一种无案可稽的状态。

本书所介绍的病害类原生动物包括了目前国内海水养殖中最常见且危害性较大的两个门类，即纤毛虫和粘孢子虫，其中前者广泛见于贝类、鱼类和甲壳动物体表或体内，

而后者则几乎无例外地专性寄生于鱼类的体内或腔内。

在纤毛虫原生动物中, 真正意义上的寄生种类仅为少数(如寄生于鱼、贝类鳃表的吻毛类、触毛类、少数缘毛类等), 它们可能往往并不表现出十分显著的宿主专一性, 但危害性却较高, 如在鱼类、贝类和对虾的育苗与养殖过程中往往导致严重的病害发生。而其它许多危害性种类在严格意义上应属于外共栖生活, 但因其常存在于宿主的敏感或要害部位(如鳃表、感官或运动器官表面)而危及养殖动物正常的呼吸、运动、摄食以及其它生理活动, 即以间接方式危及宿主。部分种类属于兼性或机会寄生种(如某些甲壳动物体内“机会寄生”的盾纤类), 即在通常情形下营完全的自由生活, 但在特定的条件下(如宿主因伤残而招致病原的侵入)则会在宿主体内或表浅部位大量滋生, 从而构成对养殖动物的直接危害。此外, 大部分营自由生活或“非专性寄生”的纤毛虫普遍偏好富营养环境, 可在高污染水体内部形成优势种群, 因此常可加剧水质的恶化, 或对水产养殖中的某些环节(如饵料培养等)产生破坏作用, 故通常在生产实践中也被视为有害类群。

在寄生的粘孢子虫类的研究方面, 与淡水宿主(主要为鱼类)的病害学成果相比较, 有关海洋鱼类体内的粘孢子虫之危害性和病原学以及病害情况, 除作者等在本书内的报道外, 国内迄今所开展的工作仍极少(谢杏人、陈启鏊, 1988; Wu *et al.*, 1991, 1993, 1994; Zhao *et al.*, 2000)。

1. 关于海洋病害性纤毛虫原生动物

1.1 研究历史与概况

纤毛虫(ciliates)在分类学上隶属于原生动物亚界之纤毛门(Ciliophora), 是原生动物各门中特化程度最高也是最复杂的一大类群。迄今已知者约 9000 余种, 命名者则超过 15 000 种, 其中至少有约 1/3 生活在海洋中, 包括本书中所涉及的各类经济动物养殖中的危害性种类。本门动物的基本特点为: 在其生活史中至少在某一时期存在纤毛或纤毛器(由纤毛进一步特化而成的具特殊功能的“小器官”)作为运动和摄食胞器, 具两型核(司营养的多倍体的大核和司生殖的二倍体小核), 无性分裂通常为横二分裂, 有性生殖为独特的接合生殖(即不发生两配合细胞的融合现象, 而是在交换单倍体的动核后相互分开, 同时伴有复杂的接合前和接合后的细胞及核的分裂过程)。

如前所述, 纤毛虫中有一部分种类可对水生经济动物造成直接或间接的危害作用。作为水产养殖实践中的病害原生动物, 国际间对该类群的研究和报道至少已有 200 年的历史。这包括最初的病原观察、描述和记录, 直到今天涉及病理病害学、流行病学、细胞与免疫学、寄生生物学、致病机理、地理分布、宿主专一性以及诊断与防治技术研究等。

人们对海洋环境中各类危害性纤毛虫的研究可追溯至 19 世纪。到 20 世纪中叶, 法国学者 Chatton 和 Lwoff 对地中海沿岸贝类的寄生及共栖生触毛类纤毛虫做了较为全面的报道。此后, 丹麦原生动物学家 Fenchel 对斯堪的那维亚地区沿岸的贝类寄生与共栖

纤毛虫进行了系统的区系与生态学研究。波兰学者 Raabe 对主要为 20 世纪 70 年代以前的触毛类工作予以了回顾性的总结。在海洋寄生缘毛类研究方面, Raabe 等对波罗的海的贝类寄生车轮虫类开展了大量优秀的研究工作。对鱼类和甲壳类之寄生纤毛虫的研究主要是在前苏联和中、东欧地区开展的, 这些工作迄今至少已涉及管口类、缘毛类、漏斗毛类、膜口类、盾纤类、异毛类等多个类群的纤毛虫。但迄今国际间研究最为广泛同时工作最为系统的仍是淡水鱼类之寄生种类 (Arthur & Lom, 1984; Basson & Van As, 1987, 1993; Basson *et al.*, 1983, 1990; Dietz, 1964; Haider, 1964; Kazubski, 1980, 1991; Lom & Dykova, 1992; Precht, 1935; Stein, 1984; Stiller, 1970; Van As & Basson, 1996)。

由于因种种原因, 国外近半个世纪以来关于海水寄生类群的研究基本处于停滞或空白状态 (包括海水养殖业开展比较普遍的日本及其它东南亚国家和地区在内), 就大部分海水养殖动物而言, 人们对于栖息在其体内外的该类寄生虫的了解相对仍然极少 (Imai *et al.*, 1991)。

我国对于自由生活的海洋纤毛虫原生动物的研究自 20 世纪 20~30 年代始逐步开展起来, 而围绕该类病害原生动物的主要工作和进展则是起自 50 年代, 且几乎仅限于淡水鱼类的危害类群。对于海洋中各类宿主与寄生虫的研究起步很晚: 80 年代初随着我国海水养殖业的兴起, 养殖动物的纤毛虫病害才开始逐渐引起人们的关注 (黄琪琰, 1993; 孟庆显, 1988)。由于研究历史短, 加之我国在海洋类群上的研究力量相对较薄弱, 故有关海洋寄生纤毛虫原生动物的研究至今仍处于缺乏深入和系统性的状态。目前国内在部分海水鱼类以及对虾类的瓣体虫、丽克虫、隐核虫、盾纤类及缘毛类纤毛虫病等的病原鉴定、生活史、危害及防治研究已有了一定的基础, 而对于我国海洋贝类的危害性纤毛虫研究而言, 则仍属探索阶段, 许多工作仍在开展之中。

1.2 我们当前所面临的任务

随着我国海水养殖业的发展, 在经济动物的养殖和育苗水环境中由纤毛虫所致的危害从发生范围和危害程度上显示出日益严重的趋势。现有的研究表明, 盾纤类纤毛虫是导致牙鲆等体表溃疡病并直接构成幼鱼死亡的主要原因; 寄生于越冬亲虾血淋巴内的蟹栖拟阿脑虫曾造成对虾育苗生产的重大损失; 而各类固着生活的缘毛类纤毛虫如聚缩虫等对于养殖动物 (尤其是虾、蟹类甲壳动物) 所造成的危害则早已为人们所熟知。此外, 海水养殖贝类外套腔及鳃表的寄生车轮虫及触毛类纤毛虫目前虽所知不多, 但由其造成的危害已呈明显的上升和严重化趋势。国内有报道表明, 周丛纤毛虫在基质上的大量存在会严重影响附着性贝类幼体的附着与变态; 一些外寄生盾纤类和缘毛类可导致扇贝和牡蛎育苗期的幼贝滞育直至死亡; 皱纹盘鲍外套腔鳃表寄生的鲍鱼钩虫已成为养殖鲍鱼夏季高水温及小潮期窒息死亡的重要原因之一。

国内目前在海洋纤毛虫尤其是病害类群研究中所面临的突出矛盾在于对该类病害之危害性的认知不足以及对病原的鉴定存在较多的困难和误区。

导致这种问题发生的因素或困难至少来自两个方面: 第一, 由于细胞的高度特化,

纤毛虫原生动物不仅在活体形态学上表现了极大的多样性,同时在细胞/亚细胞结构水平上(尤其是细胞器水平上)也产生了十分复杂的分化,而后者往往系更为重要(更为可靠)的分类鉴定特征而且基本为必须借助特别研究方法方能辨识的一些性状,如纤毛图式以及银线系结构等。因此,对病原的鉴定在很大程度上依赖于技术和研究者的经验,这使得本项工作的开展和普及受到了严重的限制。困难的另一方面来自国内可用资料的匮乏。通常说来,在文献充分的条件下,大部分常见性病原仍可由非专业人员在文献的帮助下得到大概的确认。

我国当今的状况是,包括最基本的病原鉴定或其它相关的资料在目前均非常欠缺甚至完全不具备。由此所产生的后果是:在缺乏基本设备(如显微镜)、参考文献和原始材料处理常识的情况下,从事基层工作的从业者不仅难以独立做出基本的病原判断,甚至在发现了病情后常因处理失当而失去了获得第一手数据和可用材料的机会。

摆在我们面前的任务因此至少也应包括两个方面,即合格的研究队伍的建立和培养,以及有关基本资料、文献与理论数据的提供与完善化。对于后者,除有赖于大量的第一手工作的积累外,围绕海洋病害原生动物的病理学、流行病学、免疫学、寄生生物学、诊断技术等系统性资料的获得在目前显得尤为需要。

2. 关于海洋鱼类的寄生粘孢子虫

国际间有关粘孢子虫(粘体门 Myxozoa)的研究始于19世纪初。200年来,人们对于粘孢子虫的研究大概经历了三个阶段:自19世纪后期至20世纪初期为第一阶段,此期的主要代表人物有 Bütschli, Thelohan, Auerbach, Kudo 和 Fujita, 他们的工作分别涉及了欧美地区以及日本沿海鱼类寄生粘孢子虫的病原调查/观察和描述。

20世纪30年代至80年代为粘孢子虫学研究发展的第二阶段,美国学者 Kudo 等人的工作代表了当时对北美地区粘孢子虫研究的主要成果。而同期的 Dogiel, Achmerov 以及 Schulman 则对前苏联地区的淡水及海洋鱼类的寄生粘孢子虫做了较为系统的探讨。以后又有 Kovaleva, Lom, Meglitsch, Tripathi 以及中国学者陈启鏊、马成伦、谢杏人等人分别对太平洋及邻近海域、北大西洋沿岸、欧洲大陆、新西兰、印度及中国海淡水粘孢子虫以及粘孢子虫病所开展的研究和报道,这些工作大都以日志形式整理成专著并对于今天粘孢子虫学的研究和发展起了重要的推动作用。

90年代以后进入第三阶段,此期工作的主要特点是运用新技术对粘孢子虫生活史及其病害诊断学进行了更为深入的探讨,并将研究重心聚焦在若干热点或疑难问题上,以借助现代手段来解决当今粘孢子虫研究的悬疑。

作为一大类重要的病害生物,人们已对其投入了较长期的关注,因此也使得在研究领域的专门化和深入化上较之对病害纤毛虫的研究有更多的积累。

2.1 有关粘孢子虫的分类和系统学研究

有关粘孢子虫的分类学工作,近些年仍然陆续有新阶元的发现,这些报道主要集中在

在一些过去研究较少的地区或生境。迄今为止,全世界已发表的粘孢子虫共计约 62 属、1200 余种。同时,学者们依据不同分类特征,各自提出了不同的分类系统安排(Büschli, 1882; Thelohan, 1895; Auerbach, 1910; Kudo, 1966; Meglitsch, 1960; Schulman, 1966, 1984; Lom & Noble, 1984; Lom & Dykova, 1992; 陈启鏊、谢杏人, 1982; 陈启鏊、马成伦, 1998)。

在粘孢子虫的形态学研究的基础上,20 世纪 60 年代初起, Schulman 等首先利用电子显微镜来观察和研究粘孢子虫的亚显微结构,而在最近的一二十年间,分子生物学方法也开始大量应用于该领域。借助电子显微镜技术以及分子生物学等现代研究手段,人们现今对粘孢子虫的营养体、孢子结构、功能形态学以及系统学已有了更深入的了解。

与大多数其它类群的原生动物不一样,粘孢子虫在形态学、个体发育方面有许多特点,由于它们结构简单、具有变形虫状的孢质,人们将之列入“原生动物”中;它们因同时具多细胞起源的特点,有些学者又认为它们应属于原生动物中的另类或极端类群,因此有关该类动物的系统位置仍属未定。目前,人们正试图利用分子生物学的方法对该类问题进行探讨,并有国外学者称已找到了粘孢子虫为后生动物的分子生物学证据(Smothers *et al.*, 1994)。

对粘孢子虫进行核糖体小亚单位 DNA 的测序,然后对其进行了系统学的研究,从而探讨粘孢子虫阶元间的亲缘关系。这对粘孢子虫的分子系统学研究无疑是一个良好的开端。人们运用分子生物学方法对脑粘体虫和放射孢子虫及其它一些粘孢子虫的 SSUrRNA 进行了基因序列分析,发现脑粘体虫与其相应的放射孢子虫的 SSUrRNA 的基因序列的相似性达到 99.8%,而与其它两种碘泡虫相似性仅有 89.9% 和 77.8%;认为这两种生物体应是同种生物体的不同发育阶段。这个结果将可能使得现有的粘孢子虫和放射孢子虫的分类系统出现一些饶有兴趣的研究热点。

截至 2000 年 6 月在 Genebank 中已有约 60 余种粘体门动物的基因序列结构被登录,其中约 40 种属于粘孢子纲的种类,这对粘孢子虫分子系统学研究奠定了很好的基础。而分子系统学工作的进一步开展将对于粘孢子虫在泛生物界中的地位以及与放射孢子虫之间的关系等热点问题可能给出更合理的解释。

2.2 有关粘孢子虫的生活史以及寄主选择机制研究

对粘孢子虫生活史虽研究较早,但国际间至今仍对某些中间环节尚未明了。目前人们对其生活史的中间环节研究主要集中在三点,即:中间寄主、进入鱼体后定居靶寄生部位之前的发育过程以及孢子如何发生。

中间寄主问题 这是生活史研究的热点问题之一。对是否存在中间寄主以及是否必需以寡毛类环节动物为中间寄主,各家学者长期看法不一。一部分学者认为鱼类感染粘孢子虫不需中间寄主,是孢子经老化后靠直接吞食孢子或通过鳃上皮或体表而感染,主要代表有 Polyanski 等。另一部分学者如 Schaperclaus 等用孢子直接感染鱼体均未获得成功,因此他们认为中间寄主是必需的。

Markiw 和 Wolf 的工作是对粘孢子虫生活史研究的一个重大贡献,他们通过对淡水

中的脑粘体虫的生活史进行研究,发现脑粘体虫以寡毛类的颤蚓为中间寄主,并在颤蚓肠道黏膜内发育成“放射孢子虫 *Triactinomyxon gyrosalmo*”,鲑鳟鱼吞食颤蚓后,“放射孢子虫”进入鱼体内继续发育成脑粘体虫。免疫荧光实验结果也揭示了粘孢子虫与中间寄主颤蚓存在着密切的关系,表明它们可能是同一生物体的不同发育阶段。

随后,Hamilton 和 Yokoyama 所分别开展的研究也证明粘孢子虫的生活史中确实存在“放射孢子虫”阶段和中间寄主寡毛类。此外,Lom 等对“放射孢子虫”和脑粘体虫孢子的结构以及形成过程分别进行了亚显微结构水平的比较,发现两者间孢子的形成过程极为相似,因此也进一步支持 Wolf 和 Markiw 的观点可能是正确的。

另有一些研究同时也表明,在不同种类显然存在不同的生活史。例如曾美棣等将饼形碘泡虫的孢子感染中间宿主寡毛类,一定时间后采取光学显微镜或免疫技术对感染后的寡毛类进行检查,但均没有发现“放射孢子虫”这一形态的存在。

有关中间宿主的选择,Kent 的研究显示,一些海生粘孢子虫并非以寡毛类,而是借助于其它一些无脊椎动物作为中间宿主。

此外,有证据表明,某些粘孢子虫可能已进化到不需中间寄主,即采用直接传播的方式。如 Diamant 通过对寄生于海水鱼体内的两极虫生活史进行研究,发现孢子可直接从感染鱼传播到未感染鱼,这可能是海水鱼中寄生粘孢子虫生活史的一个新的模式。

未明血液生物体和鳔生原生动物的悬疑 “未明血液生物体”(unidentified blood organism, UBO) 首先在欧洲鲤鱼血液中被发现。以后相继在其它地区鲤鱼血液中也发现在形态特征和发育过程与 UBO 相似的不明生物体,被认为与 UBO 是同一类生物体。此后国际间发现这种“未明血液生物体”经常出现在肾居球孢虫寄生的鲤鱼血液中,经感染、注射试验这种生物体能发育为肾居球孢虫的早期发育阶段。

人们对几种鲤科鱼类血液中 UBO 所进行的形态学和发育等方面的研究发现,其超微结构特征与球孢虫相似,推测它很可能是球孢虫在血液中的前期发育阶段,是球孢虫属发育过程的一个特定阶段。

我国学者也对 UBO 的形态特征、发育过程、季节动态及其与碘泡虫的关系等进行了探讨,但至今尚未发现由球孢虫引起的肾增生肿大病,也未发现有球孢虫在鲤鱼肾脏寄生。在 UBO 严重感染的鲤鱼鱼种阶段鳔寄生者主要是野鲤碘泡虫和饼形碘泡虫等种类,但通过比较 UBO 和碘泡虫的形态特征,发现上述碘泡虫产孢营养体的形态与成熟 UBO 释放出来的复合次级细胞或早期 UBO 形态十分相似,这显示血液中的 UBO 很可能是碘泡虫的早期发育阶段。据此推断 UBO 不仅是球孢虫的早期发育阶段,也可能是碘泡虫的早期发育阶段。

鳔炎病 (swim bladder inflammation, SBI) 最早是在鲤鱼中发现的。直至 20 世纪 80 年代才确认是一种原生动物 (简称 SBP) 所致。研究表明,SBP 常为处于不同发育阶段的多细胞生物体,随发育阶段的不同,呈现不同的形态特征。同时有证据显示,SBP 可能是寄生在鲤鱼肾脏中的肾居球孢虫在鳔壁的前期发育阶段,抑或 SBP 与肾居球孢虫、UBO 一起构成同一生物体的不同发育阶段。球孢虫进入血液后形成 UBO,再到达鳔管,形成鳔生原生动物,接下来再发育成肾居球孢虫的孢子。按照这一推测,鳔生原生动物可能与 UBO 一样,不仅是球孢虫的早期发育阶段,也可能是碘泡虫的早期发育

阶段。

除 UBO 和 SBP 以外, 一种分类位置未定的粘孢子虫被认为可引起鱼的肾脏增生病 (PKD)。其主要危害对象是分布在欧洲、北美洲等地的虹鳟鱼类和鲑科鱼类, 此病最明显的特征是鱼体肾脏高度膨大。组织学研究证实 PKD 是由粘孢子虫 (统称 PKX) 所引起的, 该病原通常具多核的细胞, 有伪足, 内有许多小的电子致密体, 但迄今仍不能确定其准确的分类地位。该类在“高级阶段”存在极囊、极丝 (但孢子的形成未观察到), 故一般推断其可能是球孢虫、小囊虫或冠孢虫的前期发育阶段。但由于出现在鲑科鱼类中的类似病症与寄生在其内的三种球孢虫并不相关, 因此, PKX 可能是球孢虫的早期发育阶段这一说法至今尚无法确认。

孢子发生 这是粘孢子虫生活史中的另一个重要环节。此过程主要是在寄主体内完成。20 世纪初以来, 已有较多的报道。其发生的模式基本可总结如下: 从孢子释放出的孢质双核融合 (自配), 到达靶寄生部位; 核分裂分化, 发育为营养体 (或孢囊); 随着营养体的长大, 在营养体 (或孢囊) 中产生泛孢子母细胞; 泛孢子母细胞中核再分裂分化形成极囊细胞、成壳片细胞和孢子质, 而后形成孢子; 大生殖细胞进行连续的核分裂, 成为产孢体; 核分裂达 12 核时, 产孢体内分化为 10 个细胞: 4 个成极囊细胞, 4 个成壳片细胞和 2 个双核的孢子质细胞。这些细胞均分为两组, 从而形成双生孢子型的泛孢子母细胞。

粘孢子虫孢子母细胞的形成有两种基本模式: 一种模式为孢子通过两个生殖细胞的联合, 形成泛孢子母细胞形式产生孢子, 如四极虫、尾孢虫、碘孢虫、粘体虫和楚克拉虫属等; 另一种模式为孢子生殖细胞直接在营养体内产生一个、两个或多个孢子、不形成泛孢子母细胞, 如球孢虫、角形虫、库道虫、薄壳虫等属。小囊虫、戴维虫等也属直接产生孢子、不形成泛孢子母细胞的模式。

近 20 年来, 由于现代技术的应用, 对粘孢子虫的孢子发生有了更深入的研究, 发现不同属或同一属内的不同种类, 其发生并不完全相同。电子显微镜观察发现, 孢子是以两个独立的单核孢质细胞的形式存在, 或是以一个双核孢质细胞的形式存在; 粘孢子虫的超微结构还揭示了孢子发生过程中有两型生殖细胞的分化, 由一型细胞包围另一型细胞从而形成泛孢子母细胞, 这种包围行为就像极囊一样是粘孢子虫的一个特征。

后期孢子的发育过程, 目前一般认为有双孢型孢子母体发育模式、单孢型孢子母体发育模式和四孢子型孢子母体发育模式 (谢杏人, 1993)。

粘孢子虫的寄主与栖息部位的选择性 有关粘孢子虫感染寄主的方式, 目前一般认为是孢子散落在水环境中, 通过或不通过中间寄主的发育后, 再感染鱼类寄主; 进入鱼体后的粘孢子虫, 其内的变形虫状胚质从壳瓣中逸出, 进入血液循环系统, 形成未明血液生物体, 而后进行多次无性繁殖。可能在某种因子的诱导下, 到达宿主的靶寄生部位, 从而定居、生长。因此, 在粘孢子虫离开中间寄主 (如存在时) 的生活史后期, 至少包括两次选择过程, 即对宿主的选择和在宿主体内合适的寄生部位选择。然而, 人们目前对于这其中的机制了解的还太少, 对许多现象的解释依然属于假说性的。

迄今的资料显示, 各类粘孢子虫中均有大量种类寄生在鱼类的胆囊中, 这种情况表明胆汁对粘孢子虫可能存在某种明确的影响。胆汁是一复杂的有机酸混合物, 其中的胆

盐通常认为对寄生虫的定居和发育具有重要的影响或干扰作用。前者的作用包括：1) 影响虫体膜的通透性；2) 溶解虫体的表层；3) 与寄主的消化酶协同作用以阻止寄生的发生；4) 影响虫体代谢 (Chappell, 1982)。

许多粘孢子虫选择胆囊为寄生部位，这除去说明其已成功地完备了自我保护功能而可以不受其影响地生活在其中外，直接利用胆汁作为营养来源可能同样是一重要原因。从生存环境上来讲，胆囊作为一个免疫活动较为薄弱的内腔系统，由于不像消化道那样时刻处于蠕动状态而具强烈的外排作用（这显然对于不具运动能力的粘孢子虫是一不利因素），从而为寄生虫提供了一个较为稳定的生存空间。自然选择的结果，那些不受胆汁影响的种类成为成功的栖息者。考虑到同一寄主胆囊内往往有不同种类的存在，而同一寄生虫又可生活在不同寄主的胆囊内，这些可能都说明寄生虫对寄生部位的选择的确存在积极的适应现象。换言之，寄生虫对宿主和寄生部位的选择应是一主动适应的过程。

粘孢子虫一旦侵入鱼体，直到移行至其所趋嗜的器官或微小生境，这种移行形式是属于个体发生性的，因为移行中总是伴随着虫体的生长及发育，如 UBO 的多次无性繁殖。不同种类的移行可能是按恒定途径进行的，移行中的粘孢子虫或许能识别寄主的某些序贯性刺激。这些刺激能协助虫体决定其准确无误的移行形式，乃至最终到达所定居的靶寄生部位。

2.3 粘孢子虫的病害学及免疫学研究

粘孢子虫的许多种类都可以引起鱼类的粘孢子虫病并给水产养殖业带来重大损失。

作为典型的粘孢子虫病，饼形碘泡虫已知可引起草鱼的肠道、鳃等器官病变；鲢碘泡虫为引发鲢鱼疯狂病的病原；宜宾碘泡虫可引起鲤鱼的肿瘤病并成为幼鱼重要的致死原因之一。脑粘体虫广泛分布在世界各地，引起鲢鳙鱼类的打转病；安永七囊虫可造成花鲈的大批死亡；在北美银大麻哈鱼肾脏内的一种小囊虫可引起寄主鱼的慢性肾脏增生病，并可导致较高的死亡率。

有些种类过去曾被认为是非致病或低致病性的，由于各种因素也可能引起病害。新近有报道光滑单极虫在日本即引起鲤鱼严重的出血性单极虫病。

由于该类虫体抗原的变异性以及生活史尚不清楚等原因，使得粘孢子虫病至今仍未有有效的药物治疗方法。目前人们在寻求粘孢子虫病的控制与预防途径方面，主要诉诸于免疫学方法，如利用单克隆抗体技术来检测种特异性抗原，利用 ELSIA, IFAT 等方法检测种之间的交叉免疫特性等。近来，人们利用 DNA 探针原位杂交技术来检测粘孢子虫和 PKX 的同源性，这对病原鉴定及粘孢子虫病的防治具有重要意义，也为粘孢子虫病的诊断和防治开辟了一条新途径。

2.4 我国粘孢子虫原生动物的研究概况

在我国，对粘孢子虫的研究始于 20 世纪 30 年代后期。自 50 年代开始，在倪达书、