

综 述

寄生鱼类的六鞭毛虫超微结构及系统发育

吴英松 鲁义善 汪建国
(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

ULTRASTRUCTURE AND PHYLOGENY OF *HEXAMITA* PARASITIC IN FISHES

WU Ying-Song, LU Yi-Shan and WANG Jiar-Guo
(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词: 六鞭毛虫; 超微结构; 系统发育

Key words: *Hexamita*; Ultrastructure; Phylogeny

中图分类号: Q959.11 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2003)02-0201-007

根据原生动物学家协会出版的最新分类方案, 六鞭毛虫隶属于原生动物亚界(Protozoa) 六鞭毛虫科(Hexamitidae)^[1,2]。1838年, Dujardin 在研究青蛙肠道里的一种寄生鞭毛虫及积水里两种自由生活的鞭毛虫时, 创立了六鞭毛虫属(*Hexamita*), 齐钟彦称为六前鞭虫属^[3]。Prowazek 在研究老鼠肠道里的一种新鞭毛虫时建立八鞭毛属(*Octomitus*)。Lavier 根据核鞭毛虫的形态等特征, 建立了旋核六鞭毛虫属(*Spiroucleus*)^[4]。现在, 一般认为寄生鱼类的六鞭毛虫均隶属于上述 3 属。分布较广, 欧、亚、美、非等地区均有报道。其中六鞭毛虫属的种类最为普遍。

1 研究概况

自 Moore 首次报道寄生于虹鳟(Rainbow trout) 的六鞭毛虫^[5]至今, 已报道寄生在鱼类的六鞭毛虫有 35 种(表 1)^[6-9]。它们一般寄生在鱼的肠道, 特别是后肠, 但也有寄生于胃、幽门盲囊、肝、胆囊、血液和膀胱等, 且也有极少数几种营自由生活。六鞭毛虫是一类具八根鞭毛, 两个胞核, 两套附胞器(Accessory organelles), 呈两侧轴状对称的原生动物。个体一般很小, 运动较快。Dobell, Alexieff, Swezy,

Davis, Bishop 和 Brugerolle 等对六鞭毛虫的生活史进行了初步的研究。但各有自己的观点。Davis 认为鲑六鞭毛虫(*Hexamita salmonis*) 存在细胞内阶段, 还可在胞囊中进行分裂^[10]。Bishop 认为一种蚂蟥体内的 *H. gigas* 进行的是细胞外的纵二分裂。在分裂过程中, 没有中心体形成, 见不到染色体的形成^[11]。Swezy 和 Alexieff 认为六鞭毛虫在分裂过程中能形成染色体和有丝分裂的纺锤体^[12,13]。肖武汉和李连祥对显著六鞭毛虫 *CH. nobillis* 的分裂过程进行了观察, 将其分裂过程分为七个时期: 早前期、前期、前中期、中期、后期、末期、胞质分裂期^[14]。一般认为寄生于鱼类的六鞭毛虫只有一个宿主, 直接传播。滋养体在鱼肠道中以纵二分裂的方式繁殖, 且可随粪便排入水中, 鱼通过吞食滋养体, 经过前肠, 中肠, 到达后肠生长、繁殖。同时滋养体在鱼肠道中能形成胞囊, 也可通过胞囊进行传播。Uzmann 和 Ayduk 在厌氧条件下获得鲑六鞭毛虫(*H. salmonis*) 的体外无菌纯培养^[15]。Khouw 等描述了从加拿大牡蛎(*Crassostrea virginica*) 中取得的尼尔逊六鞭毛虫(*H. nelsoni* syn. *H. inflata*) 的无菌培养^[16]。Sarah L. Poynton 等对扭转旋核六鞭毛虫(*Spiroucleus vortens*)

收稿日期: 2001-08-04; 修订日期: 2002-10-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39370095, 39870123)

作者简介: 吴英松(1974—), 男, 浙江省义乌市人; 博士; 现在中国人民解放军第一军医大学工作

通讯作者: 汪建国, 研究员 Email: wangjg@ihb.ac.cn

成功地进行了原代培养和传代培养^[9]。六鞭毛虫的存在对鱼类影响如何, Moore, Davis, Amlacher, Molnar, Ferguson, Poynton 和 Morrison 等都研究过, 但存在不同观点。Moore 认为鲑六鞭毛虫是导致许多北美养殖场鲑鳟鱼类严重损失的病因, 病鱼没有食欲, 身体消瘦、头很大。Davis 认为鲑六鞭毛虫可进入鱼的肠道上皮组织, 进行分裂繁殖, 其结果造成上皮组织的坏死。Amlacher 认为, 池塘养殖的一些鱼类, 如食蚊鱼、金鱼等, 六鞭毛虫的感染能够在肠道和膀胱的连接处产生肿胀及其他病理变化, 引起肾小管萎缩和坏死。Molnar 认为一种六鞭毛虫能使草鱼、天使鱼和水族箱中的其他一些鱼类发病, 它除了寄生于鱼的肠道外, 还能侵入鱼的血液、肝脏和胆囊处, 并引起这些器官发生病变。Ferguson 证实通过施用吡喹酮杀死鲑六鞭毛虫后, 鱼苗的死亡率大大降低, 因此他认为在一定的环境条件下, 六鞭毛虫的重要性不可低估。Poynton 和 Morrison 发现突瘤旋核六鞭毛虫 (*Spironucleus torosa*) 紧靠肠上皮细胞的微绒毛, 不侵入上皮细胞, 但他认为突瘤旋核六鞭毛虫似乎能够破坏微绒毛的膜, 摄食宿主细胞的胞质, 对微绒毛产生功能和结构的损害。现一般认为, 六鞭毛虫作为鱼类病原体证据还不充分。一般认为无害或是起帮凶作用。汪建国¹⁾在稻田和池养草鱼种的肠道中发现中华六鞭毛虫 (*H. sinensis* Chen, 1956) 的数量远远超过其他种类的原生动物, 而且越到后肠越多, 尤其是在成网状的未被消化的残渣物中数量更大而无致鱼生病的症状。这一现象可能符合“凡是吃植物的动物大多数有许多原生动物在它们的消化道中, 大家都推测这可能与消化植物的纤维有关”^[17]的观点, 也就是说, 中华六鞭毛虫生活于草鱼肠道中似乎是属于共生现象¹⁾。

2 超微结构

Chase 和 Erlandsen 分别对 *H. muris*; Brugerout 等对六鞭毛虫属的一些种类; Ferguson 对鲑六鞭毛虫^[18]; Papayanni, Poynton 和 Morrison 对突瘤旋核六鞭毛虫^[19]; Sarah 等对扭转旋核六鞭毛虫, 肖武汉、李连祥对透明六鞭毛虫 (*H. transparentus*)、鲷六鞭毛虫 (*H. xenocyprini*) 和显著六鞭毛虫进行超微结构方面的研究^[20, 21, 8]。现将对他们的结果作一概述。

虫体两棒状胞核在前端彼此靠近, 后方分开。核膜双层, 虫体呈梨形或卵圆形或长形。八根鞭毛

发自两个相对的毛基复合体 (Kinetosomal complexes) 六根前鞭毛, 两根后鞭毛 (又称回返鞭毛, Recurrent Flagellum), 每一核鞭毛体 (Karyomastigonts) 的基体位于核前端核膜上的杯状凹陷处。每个核鞭毛体有四个毛基粒, 其间以嗜钨细丝相连, 分成两部分, 前面一对为第一, 第二前鞭毛毛基体 (K_1, K_2), 后面一对是第三前鞭毛毛体 (K_3) 和回返鞭毛毛基体。每根鞭毛的鞭毛组成方式均为 $9+2$ 结构, 两根 R 鞭毛穿过胞体伸向体后, 其着生面与两核所在的平面成一角度, 两根 R 鞭毛在穿过胞体过程中, 伴随着一些附属胞器, 如索状微管带 (Funis), 核下微管 (Infranuclear microtubules), U 形条纹板 (Striated lamella), 管状内陷 (Invagination) 的质膜。每一核鞭毛体有一束核上微管 (Supranuclear microtubules), 通过一短纤丝连接毛基体 K_1 , 它们继续向前延伸, 在核的上方弯曲, 沿着核的前表面伸展, 夹在核和细胞膜之间, 这结构在八鞭毛属 (*Octomitus*) 中减少而在贾第虫属 (*Giardia kunstler*) 中广泛发展。核下微管起始点与 R 毛基体相连, 并以纤丝附着于 K_1 上, 两条对称的纤维束, 向后延伸一定距离, 然后往侧面弯曲成弓形, 相互交叉, 分别在两核下延长, 接近细胞膜时, 后转与胞口管相连, 索状微管带 (Funis) 起始于 R 毛基体周围的一新月嗜钨结构, 沿 R 鞭毛到达体后, 在那里微管分散或再往前延伸一定距离, 参与胞口结构。纹状根纤丝 (Striated rootlet fibril) 与 R 毛基体相连, 向后延伸, 经常在胞体后端扩大, 参与胞口结构。包围着 R 鞭毛的细胞膜和其外围的附胞器构成了两胞口管, 向前直达核区, 开口于虫体的后端, 两 R 鞭毛从虫体后端两胞口管的中间伸出体外。虫体后端有一 U 型条纹板。伴随着索状微管带和核下微管, U 型条纹板的开口面正对中间。在胞口管的前端, U 型条纹板的开口面, 胞口管管壁向胞质凹陷, 发生内吞作用 (Endocytosis) 胞质中一般分布一些消化泡 (Digestive vacuole), 空泡 (Vacuole) 及脂粒 (Lipid inclusive), 粗面内质网 (RER) 主要集中在胞口管周围。鲷六鞭毛虫仅在胞质外缘稀疏地分布着一些少量条状粗面内质网, 这与其他种显著不同^[21]。另外, 一般六鞭毛虫不存在高尔基体和线粒体 (显著六鞭毛虫, 存在线粒体和高尔基体。寄生于鱼类的六鞭毛虫大多属于六鞭毛虫属和旋核六鞭毛虫属, 属于八鞭毛虫属的很少见。

2.1 鲷六鞭毛虫 (*H. xenocyprini* Chen, 1984)^[21]

虫体呈长卵形, 两个棒状胞核, 前端尖细, 后端

1) 汪建国. 稻田和池养草鱼种类间寄生原生动物种群消长的研究. 鱼病简讯, 1985, (3): 17-20.

钝圆, 平行地排列虫体前端。核膜双层, 具核孔, 核质不均匀, 电子致密区域呈不规则形状。K₁ 与 K₂, K₃ 与 R 两两垂直正交。两根回返鞭毛在两核之间穿过虫体, 伸向体后, 伴随着附胞器。鞭毛区的横切面, 呈半环状。两 R 鞭毛, 从虫体后端两胞口的正中间伸出体外。胞质中除不均匀地分布着一些致密电子颗粒外, 还有许多大小不等, 圆形或卵形的空泡。虫体最前端胞质稀疏。

表膜单层。表膜上, 除虫体最前端外, 都均匀分布着一层杆状体, 它就是在光镜下所见到的棒状条纹。杆状体紧靠表膜。在与表膜接触处。表膜稍向后凹陷。虫体横切面呈圆形, 杆状体像一根根小棒, 中间较粗两头较细。在表膜下, 均匀分布着一些微管, 一般与杆状体处于平行状态, 微管中央电子致密。在适当的切片位置, 可以发现一些微管似一管状通道直达表膜, 还可以看到微管穿过表膜与杆状体的双层膜相通的现象。

2.2 长形六鞭毛虫(*H. longiformis* Li & Nie, 1995)

虫体呈长杆状, 中间粗, 两头细。长茄形的两个胞核, 前端细, 彼此分开; 后端粗, 在后端相互靠近, 最末端亦分开。核膜双层, 核质较均匀。两 R 鞭毛在两核间外侧穿过胞体, 伸向体后。内吞作用存在于胞口管的顶端部分, 条纹板的开口面。胞质中分布着一些消化泡、空泡和类脂体。表膜上和表膜下的结构类似于鲷六鞭毛虫, 但在虫体的纵切面, 杆状体呈长棒状, 在虫体的横切面杆状体呈圆形, 这说明长形六鞭毛虫的杆状体排列方向与身体的纵轴平行。没有见到粗面内质网。

2.3 被囊六鞭毛虫(*H. capsularis* Xiao & Li, 1994)

虫体呈长卵形, 两胞核卵圆形, 在中间彼此靠近, 两端分开; 核膜双层, 核质中分布着一些电子致密颗粒; 在核的内侧和下缘, 有一行核下微管。K₁ 与 K₂, K₃ 与 R 鞭毛毛基体都相互垂直正交。两 R 鞭毛在两核间外侧穿过虫体, 伸向体后。内吞作用存在于胞口管的顶端部分, 条纹板的开口面。胞质中除一些电子致密颗粒外, 还分布着一些消化泡、空泡和类脂体。在虫体后部两 R 鞭毛之间, 有一些细纤维(Fibrils) 相连。

表膜单层。在表膜外, 有一双层膜, 称为被囊(Capsule), 内层较厚, 外层较薄。被囊与虫体之间的空隙可发生较大的变化, 在有些部位与虫体表膜紧密相连, 有些部位与虫体表膜分的很开。鞭毛穿过被囊伸出体外。在有的虫体中部, 虫体连同被囊向内发生转曲, 形成内凹(Depression)。

2.4 透明六鞭毛虫(*H. transparenta* Xiao & Li, 1993)^[20]

虫体呈卵形。两棒状胞核在前端彼此靠近, 后端呈“八”字形分开; 核膜双层, 核中有一明显的核仁(Nucleous), 核的内侧和下缘有一行核下微管。虫体前端有两个相对的毛基复合体, 每一毛基复合体有 4 个毛基体, K₁ 与 K₂ 垂直正交, K₃ 与 R 毛基体成一定角度(小于 90°)。两 R 毛基体在两核间, 穿过胞体, 伸向体后。R 鞭毛的横切面区域, 呈半环状, 在一层细胞膜的外围包围着 U 形条纹板、索状微管带和核下微管。胞质中分布着一些食物泡和空泡。在核的下缘和 R 鞭毛附近, 有丰富的粗面内质网。虫体表膜薄、光滑。

2.5 巨大六鞭毛虫(*H. gigantic* Li & Nie, 1995)

虫体横切面呈圆形, R 鞭毛的横切面区域呈半环状, 被 U 形条纹板、索状微管带和核下微管包围。体内分布着丰富的杆状共生菌。胞质不均匀, 电子密度低的区域与电子密度高的区域分界明显。在电子密度低的区域, 分布着许多点状颗粒。胞质中还有一些大小不一的空泡。在 R 鞭毛附近存在粗面内质网。表膜单层, 光滑。

2.6 鲑六鞭毛虫(*H. salmonis* Moore, 1922)^[18]

虫体长形或梨形, 核椭圆形, 核内有一明显的核内体。体表光滑, 无边脊, 后端较钝, 有一漏斗形的尾突出物。胞质不均匀, 两根 R 鞭毛彼此接近穿过虫体从体后伸出, 两胞口管在两核之间穿过胞体。

2.7 显著六鞭毛虫(*H. nobilis* Li & Nie, 1995)^[5]

虫体呈长卵形, 体表光滑, 两个胞核杆状, 胞质中发表着许多大小不一的食物颗粒, 在每个毛基复合体中, 前面三个呈“品”字形排列, 每根鞭毛的外周还有副轴杆(Paraxial rod), R 鞭毛区其横断面呈半环状, 很似人的外耳壳, 左右口管及 R 鞭毛组成的复合体外形结构相似, 但其方向则相反。从六鞭毛虫的纵切面观察, 在每根鞭毛的基部还有较细的微丝与 R 鞭毛相联。

两核长椭圆形, 彼此平行, 从顶切面观察, 两胞核彼此犬牙相接, 呈“变形虫”式的紧合。核膜双层, 呈波浪状地紧绕其核。核内染色质均匀致密。胞质中除致密的电子质粒外, 还有许多大小不等, 圆形或卵形的消化泡, 其中有的是细菌, 有的是未被消化的藻类, 还有椭圆形或卵形的核糖体、类脂体和空泡。粗面内质网位于 R 鞭毛的外侧。线粒体位于虫体周边的胞质内。高尔基体 1 个, 明显。在两核之间下方有一条较明显。电子粒致密的饰板(Plaque)。表膜很

薄,单层,表面光滑,其下方是单层排列的表面下微管。特别引人注目的,其粗面内质网附近的胞质和表膜向体突出,形成左右对称,大小相似的瘤状物突起。

2.8 扭转旋核六鞭毛虫(*S. vortens* Sarach et al., 1995)^[28]

虫体梨形,一些虫体前鞭毛不等长,一根较短,二根较长,后鞭毛也不等长,鞭毛前端圆滑,中部宽,后端尖细。虫体表面有二行复合纵边脊,每个脊起源于前鞭毛基体的下面,沿体表向前通过表面着生处到达胞口的开口处,之后,拐弯通到身体的另一面,再拐弯回到起点,典型的复合纵边脊是沿体表直的通过,但有些是弯曲的,反时针从胞体前端出发。每个复合纵边脊由一个较宽的中心部分及周围较窄的边脊组成,中心部左边的边脊比其右边的边脊要宽,右边脊较长,在鞭毛窝开口处通过身体的另一面返回,中心部分比边脊要平滑。中心部分由表膜纤维状结构组成,在横切面下,这种结构由二个平行的窄带组成,而边脊由微管组成。右边脊比左边脊微管数目要多。

二个长形核在前端彼此靠近,核前端胞质均匀,后端呈泡沫状。两根R鞭毛在两核之间沿细胞表面通向体后,核下微管,索状微管带和条纹板包围着R鞭毛。在胞体后端有两个乳头。

2.9 突瘤旋核六鞭毛虫(*S. torosa* Poyton & Morrison, 1990)^[19]

虫体梨形或长形,虫体后端有一个渐细的尾突出物,它的每边有一圆形或戒指状的边脊,R鞭毛从每个边脊中伸出体外,并且在胞口开口处被许多呈对称排列的微管和条纹板包围,边脊通常平滑,偶尔一些个体褶皱。

核长形,前毛基体不被微纤丝包围,其附近存在许多纤维束。在横切面上,可见核上微管伸到两核前端,呈倒U或V形。在接近索状微管带起源处存在斜条纹,在胞口边上有一束电子致密带。胞质均匀,粗面内质网在核后方周围大量存在,有时可在胞质中发现细菌。

六鞭毛虫属的主要特征为:(1)虫体有两个胞核呈“八”字形位于前端;(2)有两个胞口管开口在虫体后端;(3)虫体前端有两个相对毛基复合体,每个毛基复合体有4个生毛体,前面三个向外长出三根前鞭毛,另一个在体内向后延伸出后鞭毛;(4)体内两根R鞭毛形成的轴索一般平行排列,位置稍有变动,不发生交叉。旋核六鞭毛虫属的主要特征为:(1)两个胞核作S状扭转成互相重叠;(2)后鞭毛在体内形成管状轴索,平行或斜对称通向后方;(3)虫

体后方形成“V”状的褶皱。这三个属之间的主要区别在核的形态和位置,尾裂的存在状况等^[22]。六鞭毛虫属的种类的核呈卵圆形,尾裂明显。旋核六鞭毛虫属最显著特征是核呈香肠形,并相互扭转,顶面观呈“S”形,尾裂不明显。有些种类如扭转旋核六鞭毛虫和优雅旋核六鞭毛虫(*Spironudeus elegans* Lavier)有两个复合侧脊^[19,9]。八鞭毛虫属显著特征是核呈卵圆形,尾裂不明显。根据这些特点以及其他一些结构可以把三个属分开。另外,各个种之间可根据虫体的大小、形状,胞核的大小、形状、排列,R鞭毛或轴索及其末端有无嗜银结构,表膜内有无条纹或菌体等可把各个种分开。李连祥、倪达书曾对六鞭毛科18个新种进行研究^[7]。

3 系统发育

六鞭毛虫属或旋核六鞭毛虫属各为一单系群(Monophyletic group),因此,可利用支序分类学方法对它们的系统演化进行分析。可选取与它们的系统发育有重要关系的一些性状用于分支分析,但仅靠光镜下的形态学性状是不够的,必须用一些电镜下超微结构性状来进行分支分析。遗憾的是,在很长一段时间,由于六鞭毛虫分类上的混乱,给研究六鞭毛虫的系统发育造成很大的困难。

Brugerolle等^[23-26]利用电镜,曾对双体目鞭毛虫进行了系统的研究,获得的超微结构特征与光镜下的一些性状相结合,能清楚地将每个属分开。他们还推测了双滴目的进化途径为:*Trepomonas-Hexamita-Spironudeus-Octomitus-Giardia*。且说明在进化过程中最明显的变化是胞咽的持续减少直至完全消失(*Octomitus*和*Giardia*已缺乏胞口),活动性降低直至发展成为通过特殊的附着胞器固着于寄主肠道上(*Giardia*已形成附属盘固定于寄主的肠粘膜上)。

Siddall等^[27]利用支序分类学方法,对双体目鞭毛虫进行了系统发育的研究。他们选择了23个性状进行分析。这23个性状分别为:(1)在一些鞭毛上有无像鳍状的突出物;(2)核上动体窝;(3)形态学上的对称;(4)内质网;(5)毛基体K₁和K₂的位置;(6)胞口开处;(7)起源于动基体KR的轴索;(8)存在于毛基体前端的鞭毛数;(9)毛基体的位置;(10)相对核后R鞭毛的位置;(11)核上纤维的近端部位;(12)次生直微管;(13)胞咽;(14)R鞭毛长度;(15)核的形状;(16)核下纤维;(17)直纤维中心微管组织;(18)胞口下再弯曲的直纤维;(19)与直纤维相连的微管的远端部分的联系;(20)内纤

维板; (21) 鞭毛是否穿过矢状平面; (22) 动胞相对于核中心的位置; (23) 在核上纤维近端的微管束。获得了系统发育支序图(图 1)。

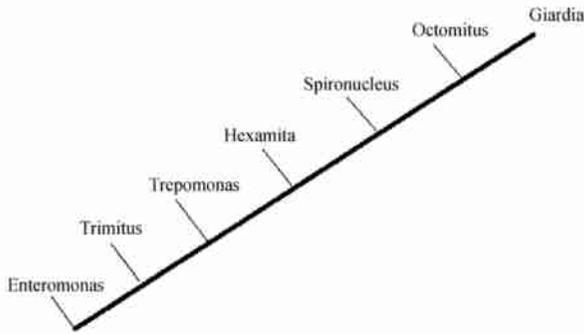


图 1 Bngerollet et al. 推测双滴目的进化途径

Fig. 1 "Schema évolutif" proposed by Brugerollet et al. for the Diplozoa

肖武汉等^[28]利用支序系统学(Cladistics)的原理和方法,选取光镜下的 24 个性状,对鲷亚科 17 种寄生六鞭毛虫进行了系统发育分析,并以活泼锥滴虫(*T. agilis*)为外群,阐明了 17 种六鞭毛虫相互间的亲缘关系。

鲷亚科寄生六鞭毛虫的分化较晚;一些明显特征:如杆状条纹,是进化适应的结果,具有系统学意义。还通过对寄生六鞭毛虫在鲷亚科鱼类中的区系分布特点分析,探讨了宿主相互间的亲缘关系。寄生六鞭毛虫的区系分布能够反映宿主相互间的亲缘关系。湖北圆吻鲷应归属于鲷属。在鲷亚科中,似鳊和圆吻鲷的分化较早。

另外 Siddall 等认为两 R 鞭毛从两核外侧伸向体后是祖征态(Pleisimorphy),从两核间伸向体后是衍征

态(Apomorphy)。并且认为在原生动物个体发育过程中,祖先种由单核状态发育到后代的双核状态是进化中的发育差时的结果。核上微管转化成附属盘,也是一种进化的表现。双滴目鞭毛虫可能是由原始的 *Enteromonas* 自我复制、不完全分裂演化而来。还认为六鞭毛虫的虫体两核着生面与两 R 鞭毛着生面成一定角度,不同的种类,这一角度可能不一样,角度的变化,或许能够反映六鞭毛虫属的一种系统进化趋势^[27]。观察到体表有杆状体的虫体,体内很少见到粗面内质网;体表无杆状体的虫体,体内粗面内质网丰富,这说明体表无杆状体的虫体体内多肽的合成比体表有杆状体虫体多肽的合成旺盛,这是否能说明像鲷六鞭毛虫表膜披有杆状体的种类是属于比较原始的类型,还有待于研究。除了形态特色,也可根据同工酶电泳分析再加上分子技术进行系统发育的研究,用 DNA、RNA 序列分析来区分种、属及进行系统发育研究是非常有前景的。以前学者只限于在属水平上的系统发育的研究,而在种水平上未见正式报道。

随着电子显微镜的应用,超微结构特征的不断清楚,将会使鱼类寄生六鞭毛虫各种类相互之间的亲缘关系显的更为清楚,所得到的系统发育支序图也将更为合理。

通过对寄生六鞭毛虫超微结构的比较找出能够反映系统发育的性状,利用分支系统学原理,探讨鱼类寄生六鞭毛虫的系统发育规律,揭示其系统进化途径。在支序分类中,可将建立的数据矩阵输入计算机,用 Henning 86 软件进行处理,可得出系统发育分支图。

表 1 鱼类寄生六鞭毛虫

Tab. 1 *Hexamita* parasitic in fishes

编号 No.	种类 Species	宿主及寄生部位 Host and Site
1.	鲑六鞭毛虫 <i>H. salmonis</i> Moore, 1923	<i>Salmo sasta</i> 幽门盲囊和肠腔 <i>Salmo leuercensis</i> 幽门盲囊和肠腔 <i>Salmo fario</i> 幽门盲囊和肠腔 红点鲑 <i>Salvelius fontinalis</i> 幽门盲囊和肠腔 湖红点鲑 <i>Cristivomer mamocycush</i> 幽门盲囊和肠腔
2.	鳊六鞭毛虫 <i>H. mugilis</i> Lavier, 1936	鳊 <i>Mugil chdo</i>
3.	六鞭毛虫 <i>H. phyaldis</i> Lavier, 1936	<i>Phycis mediterranea</i>
4.	中华六鞭毛虫 <i>H. sinensis</i> chen, 1984	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i> 肠道
5.	鲷六鞭毛虫 <i>H. xenocyprini</i> chen, 1984	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 肠道 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 肠道 细鳞斜颌鲷 <i>Xenocypris microlepis</i> 肠道
6.	透明六鞭毛虫 <i>H. transparentus</i> Xiao & Li, 1993	细鳞斜颌鲷 <i>Xenocypris microlepis</i> 肠道 银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠

续表

编号 No.	种类 Species	宿主及寄生部位 Host and Site
7.	长形六鞭毛虫 <i>H. longiformis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后道
8.	卵形六鞭毛虫 <i>H. oviformis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
9.	杆状六鞭毛虫 <i>H. rodiformis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
10.	显著六鞭毛虫 <i>H. nobillisi</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠 细鳞斜颌鲷 <i>Xenopris microlepis</i> 后肠
11.	洪湖六鞭毛虫 <i>H. honghuensis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
12.	泡形六鞭毛虫 <i>H. Vesiformis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
13.	武昌六鞭毛虫 <i>H. wuchangensis</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
14.	球形六鞭毛虫 <i>H. globulus</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠 黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
15.	江西六鞭毛虫 <i>H. jiangxiensis</i> Li & Nie, 1995	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i> 后肠
16.	鲂六鞭毛虫 <i>H. megalobrama</i> Li & Nie, 1995	团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i> 后肠 鲫 <i>Carassius auratus</i> 后肠 中华倒刺鲃 <i>Spinibarichthys sinensis</i> 后肠
17.	鳢六鞭毛虫 <i>H. ophiocéphala</i> Li & Nie, 1995	鳢 <i>Ophiocéphalus argus</i> 后肠
18.	六鞭毛虫 <i>H. hemiculteri</i> Li & Nie, 1995	条 <i>Hemiculter leucisculus</i> 后肠
19.	多态六鞭毛虫 <i>H. polymorphala</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
20.	巨大六鞭毛虫 <i>H. giganti</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
21.	轴杆六鞭毛虫 <i>H. axostylus</i> Li & Nie, 1995	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
22.	变形六鞭毛虫 <i>H. variformis</i> Xiao, wang & Li ^[29]	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
23.	关桥六鞭毛虫 <i>H. guanqiaoensis</i> Xiao, wang & Li ^[29]	细鳞斜颌鲷 <i>Xenopris microlepis</i> 后肠
24.	梁子湖六鞭毛虫 <i>H. liangzihuensis</i> Xiao, wang & Li ^[29]	黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
25.	被囊六鞭毛虫 <i>H. capsularis</i> Xiao & Li, 1994	黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
26.	优雅旋核六鞭毛虫 <i>S. elegans</i> Lavier, 1936	天使鱼 <i>Pterophyllum scalare</i> 肠道 鲂 <i>Barbus barbus</i> 肠道
27.	鳗鲡旋核六鞭毛虫 <i>S. anguillae</i> Einszporn Orecka, 1976	鳗鲡 <i>Anguilla anguilla</i> 肝、肾、脾
28.	游动旋核六鞭毛虫 <i>S. mobilis</i> Wierzbicka & Einszporn Orecka, 1998	鳗鲡 <i>Anguilla anguilla</i> 肠道
29.	突瘤旋核六鞭毛虫 <i>S. torsa</i> Poyton & Morrison, 1990	大西洋 <i>Gadus morhua</i> 直肠 黑线 <i>Melanogrammus aeglefinus</i> 直肠
30.	鲢旋核六鞭毛虫 <i>S. ctenopharyngodoni</i> Li & Nie	草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i> 后肠
31.	鲫旋核六鞭毛虫 <i>S. carassii</i> Li & Nie, 1991	鲫 <i>Carassius auratus</i> 后肠 鲤 <i>Cyprinus carpio</i> 后肠
32.	中华旋核六鞭毛虫 <i>S. sinensis</i> Li & Nie, 1991	黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠
33.	扭转旋核六鞭毛虫 <i>S. vortens</i> Sarah et al, 1995	天使鱼 <i>Pterophyllum scalare</i> 肠腔
34.	颗粒旋核六鞭毛虫 <i>S. granulatis</i> Xiao, wang & Li ^[29]	银鲷 <i>Xenocypris argentea</i> 后肠
35.	微小旋核六鞭毛虫 <i>S. minutus</i> Xiao, wang & Li ^[29]	黄尾密鲷 <i>Xenocypris davidi</i> 后肠

参考文献:

- Beijing, China, 1999. [齐钟彦主编. 新拉汉无脊椎动物名称[M]. 北京: 科学出版社, 1999]
- [1] John J Lee. Seymour. H. Hutner & Eugene. C. Bovee. An illustrated Guide to the Protozoa[M]. 130—134. 1985
- [2] Shen Y F et al. Protozoology[M]. Science Press. Beijing, China. 1999. [中国原生动物学会编著. 原生动物学[M]. 北京: 科学出版社, 1999]
- [3] Qi Z Y. Latin Chinese invertebrate names. [M]. Science Press.
- [4] Lavier G. Sur quelques flagelles intestinaux de poissons marins[J]. *Ann. Parasitol.*, 1936, **14**: 278—289
- [5] Moore E. *Octomitus salmonis*, a new species of intestinal parasite in trout[J]. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1992, **52**: 74—97
- [6] Chen Q L. Parasitic flagellates of fishes from Liao He (Liaoh River) of China. Parasitic organisms of freshwater fish of China, 1984.

- 1—8. [陈启鏊. 辽河鱼类寄生鞭毛虫. 中国淡水鱼类寄生虫论文集. 1984. 1—8]
- [7] Li L X & Nie D S. Notes on the parasitic Hexamitids of fishes with descriptions of 18 new species (Zoomastigophores: Biplomadida: Hexamitidae) [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1995, **20**(1): 6—28. [李连祥, 倪达书. 鱼类寄生六鞭毛虫的研究(动鞭纲, 双滴虫目, 六鞭毛科) [J]. 动物分类学报, 1995, **20**(1): 6—28]
- [8] Li L X. Ultrastructural observation on the *Hexamita nobillis* Li [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1995, **19**(3): 263—268. [李连祥. 显著六鞭毛虫超微结构的观察 [J]. 水生生物学报, 1995, **19**(3): 263—268]
- [9] Sarah L, Poynton et al. *Spironudeus vortens* n. sp. from the Freshwater Angelfish *Pterophllum scalare*: Morphology and Culture [J]. *J. Euk. Microbiol.*, 1995, **42**(6): 731—742
- [10] Davis H S. *Ocotomitus salmonis*, a parasitic flagellate of trout [J]. *Bull. U. S. Bur. Fish*, 1925, **42**: 9—26
- [11] Bishop A. The morphology and division of *Hexamita gigas*. n. sp. (flagellate) [J]. *Parasitology*, 1933, **25**: 163—170
- [12] Swezy O. Binary and multiple fission in Hexamitus [J]. *Univ. Calif. Pub Zool.*, 1915, **16**: 71
- [13] Alexeieff A. Sur la division de *Hexamitus intestinalis* Dujardin [J]. *C. R. Soc. Biol.*, 1908, **65**: 402
- [14] Xiao W H, Li L X. Observations on the division of *Hexamita nobillis* [C]. Transactions of reseaches on fish diseases (I), 1993. 60—63. [肖武汉, 李连祥. 显著六鞭毛虫分裂过程的观察. 鱼病学研究论文集(第一辑), 1993, 60—63]
- [15] Uzman J R and S H Hayduk. In vitro culture of the flagellate protozoan *Hexamita salmonis* [J]. *Science*, 1963, **140**(3564): 290—292
- [16] Khouw B T, Mccurdy H D & Drinnan R E. The axenic culture of *Hexamita inflata* from *Crassostrea virginica* [J]. *Can. J. Microbiol.*, 1968, **14**: 184—185
- [17] Telang T R. The importance of studying protozoology to “Life Science” [C]. First congress of Chinese protozoological society, 1—6. East China Normal University Publishing House. Shanghai, China. 1982. [张作人. 原生动物学的研究在“生命科学”上的重要意义 [C]. 中国原生动物学学会第一次学术讨论会论文摘要汇编, 上海: 华东师范大学出版社. 1982]
- [18] Ferguso H W. Scanning and transmission electron microscopical observations on *Hexamita salmonis* (Moore, 1922) related to mortalities in rainbow trout fry *Salmo gairdneri* Richardson [J]. *J. Fish Dis.*, 1979, **2**: 57—67
- [19] Poynton S L. & Morrison C. Morphology of diplomonads flagellates: *Spironudeus tortosa* n. sp. from Atlantic Cod *Gadus morhua* L. and Haddock *Medanogrammus aeglefinus* (L.) and *Hexamita salmonis* Moore from Brook Trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) [J]. *J. Protozool.*, 1990, **37**: 369—384
- [20] Xiao Wuhan & Li Lianxiang. *Hexamita transparentus* sp. nov. and its Ultrastructure [C]. Transactions of reseaches on fish diseases (I), 1993. 52—55. [肖武汉, 李连祥. 透明六鞭毛虫新种及其超微结构 [C]. 鱼病学研究论文集, 1993. 52—55]
- [21] Xiao Wuhan & Li Lianxiang. An Ultrastructural study of *Hexamita xenocyprini* Chen [C]. Transactions of reseaches on fish diseases (I), 1993. 56—59. [肖武汉, 李连祥. 鲷六鞭毛虫的超微结构 [C]. 鱼病学研究论文集, 1993. 56—59]
- [22] Kulda J & Lom J. Remark on the diplomastigine flagellates from the intestine of fishes [J]. *Parasitology*, 1964, **54**: 753—762
- [23] Brugerolle G. Contribution a l' etude cytologique et phyl' etique des diprozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, Dargeard, 1910) III. Etude ultrastructurale du genre *Hexamita* (Dujardin, 1838) [J]. *Protistologica*, 1974, **X**: 83—90
- [24] Brugerolle G. Contribution a l' etude cytologique et phyl' etique des diprozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, Dargeard, 1910) VI. Caracteres generaux des diprozoaires [J]. *Protistologica*, 1975, **XI**: 111—118
- [25] Brugerolle G, Joyon J & Oktem N. Contribution a l' etude cytologique et phyl' etique des diprozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, Dargeard, 1910) II. Etude ultrastructurale du genre *Spironucleus* (Lavier, 1936) [J]. *Protistologica*, 1979, **IX**: 495—502
- [26] Brugerolle G. Etude ultrastructurale du Genre *Enteromonas* de fonsena (Zoomastigophorea) et Revision de l' ordre des Diplomonadida Wernon [J]. *J. Protozool.*, 1975, **22**(4): 468—475
- [27] Siddall, et al. Phylogenetic analysis of the *Diplomonadida* (Wernon, 1926) Brugerolle, 1975: Evidence for Heterochrony in protozoa and against *Giardia lamblia* as a “missing link” [J]. *J. protozool.*, 1992, **39**(3): 361—367
- [28] Xiao Wuhan & Wang Jianguo. Phylogeny of *hexamita* parasitic in xenocyprinae based on cladistic analysis of morphological characteristics with consideration of coevolution between hosts and hostparasites [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, **24**(2): 122—127. [肖武汉, 汪建国. 鲷类寄生六鞭毛虫系统发育的研究 [J]. 水生生物学报, 2000, **24**(2): 122—127]
- [29] Xiao W H, Wang J G, Li L X. Descriptions of five new species of parasitic flagellate belonging to Hexamitidae in fishes [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2002, **26**(5): 509—512