

车轮虫分类与系统发育研究进展

龚迎春^{1,2}, 余育和^{1,*}

(1. 中国科学院水生生物研究所 原生动物分类与生态组, 湖北 武汉 430072; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 车轮虫属一大类寄生性纤毛虫原生动物, 可不同程度地给宿主造成危害, 故对其研究既具有理论意义, 又具有经济价值。文中简单回顾了车轮虫的分类研究和系统发育研究的历史。在分类学研究领域方面, 全面介绍了目前车轮虫科已发现属的寄生部位和地理分布等; 而系统发育研究领域方面, 则介绍了车轮虫研究在萌芽期、探索期和发展期这三个时期的进展, 包括形态学和分子生物学两方面的研究内容。并对该领域今后应进行的研究提出了建议。

关键词: 车轮虫; 分类; 系统发育; 齿体; 口围带; 核糖体小亚基

中图分类号: Q959.117.609

文献标识码: A

文章编号: 0254–5853 (2007) 02–0217–08

Progress in the Taxonomy and Phylogeny of Trichodinids

GONG Ying-chun^{1,2}, YU Yu-he^{1,*}

(1. Laboratory of Taxonomy and Ecology of Protozoa, Institute of Hydrobiology,

the Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Trichodinids (Ciliophora: Peritrichida) are one of the most common parasitic ciliates, which can cause serious diseases in aquaculture animals of both marine and freshwater environments. Therefore the study of these ciliates is necessary in order to prevent and control such diseases. Here we review the history of the taxonomy and phylogeny of the trichodinids. Under taxonomy, we introduce the parasitic positions and geographic distribution of trichodinids. Furthermore, we summarize a three-stage pylogenetic process based on morphological and molecular characters. Finally, we make some suggestions on the future study of the taxonomy and phylogeny of trichodinids.

Key words: Trichodinids; Taxonomy; Phylogeny; Denticle; Adoral rows of Cilia; SSU rRNA

车轮虫是一大类具有附着盘结构且可自由运动的寄生性纤毛虫原生动物, 广泛寄生于淡海水鱼类、贝类、甲壳类、两栖类等的鳃、皮肤、鳍、膀胱、输尿管、生殖系统等部位, 涵盖海水、淡水、半咸水及陆生宿主等各种生境, 可导致宿主严重的组织病变 (Lom, 1973; Xu et al, 2000a), 从而可导致世界养殖业造成很大的经济损失 (Chen, 1964; Hoole et al, 2001; Huang, 1993)。因此, 对车轮虫的研究既具有理论意义, 又有经济价值。

早期, 在车轮虫的分类和系统发育领域方面的研究, 主要依赖于对齿体结构和口围带绕度等形态特征的比较 (Basson & Van As, 1989; Lom, 1958;

Raabe, 1963)。随着生物数学的发展及计算机的广泛应用, 传统分类完成了向数值分类及支序分类的过渡。20 世纪末 Xu (1999) 依据 8 个主要形态学性状对游泳亚目内 11 属 (包括车轮虫科的 10 个属) 的系统关系做了探讨, 开拓了数值分类学在车轮虫系统发育研究的新思路。随着分子系统学研究方法的发展和对车轮虫认识的不断深入, 人们也开始利用核酸分子结构信息构建车轮虫的分子系统发育树 (Gong et al, 2006)。本文通过近 50 年的文献, 对车轮虫的分类及系统发育研究进展进行简要分析。

* 收稿日期: 2006–11–10; 接受日期: 2006–12–28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270164)

* 通讯作者 (corresponding author), E-mail: yhyu@ihb.ac.cn

1 车轮虫的分类学研究

自从 Ehrenberg (1838) 首次报道虱性车轮虫 (*Trichodina pediculus*), 有关车轮虫的研究即相继开展。早期的经典分类学工作主要依据对活体的观察获取信息, 且没有统一的鉴定特征以描述物种, 故同物异名和异物同名现象不断出现 (Xu, 1999)。20 世纪 50 年代末, 由于国际上普遍采用了 Lom (1958) 所倡导的“统一的特定方法”, 即采用银染标本和统一的统计方法对在属间区分和种类鉴别上具有重要意义的附着盘齿体结构进行了新的揭示和比较描述, 由此有关车轮虫的研究开始了其“现代化”过程。自至 20 世纪 70 年代, 许多已知车轮虫得到了重新定义和确认, 同时发现了大量新物种 (Kazubski, 1958, 1967, 1971; Lom, 1959, 1960, 1962, 1963, 1964, 1970a, b; Raabe, 1958, 1959, 1964; Stein, 1967, 1976, 1979)。嗣后, Van As & Basson (1989) 提出了一种从车轮虫附着盘中央引线至齿沟边缘的“定位描述法”, 丰富和补充了 Lom (1958) 对齿体比较描述的不足, 使得经典形态学研究方法进一步规范化, 从而对寄生车轮虫的区系与分类学研究开始了又一个非常活跃的时期, 由此发现许多新物种, 构建了许多新阶元 (Arthur & Lom, 1984; Basson & Van As, 1987, 1989, 1991, 1992, 1993; Mitra & Haldar, 2004, 2005; Mitra & Yopadhyay, 2006; Özer 2003; Van As & Basson, 1989, 1990, 1992, 1993, 1996; Xu et al, 1999a, b, 2000b, 2001, 2002)。

目前车轮虫被广泛地认定为一个科, 即车轮虫科 (*Trichodinidae* Claus, 1874), 依据齿体形态和口围区绕度, 该科已发现 10 属共 260 多种车轮虫 (Basson & Van As, 1989; Gong et al, 2005; Xu et al, 2000c), 在我国仅发现 5 属近 80 种车轮虫 (Shen & Gu, in press; Tao & Zhao, 2006)。依据 Corliss (1979, 1994) 其分类系统如下:

寡膜纲 Oligohymenophora de Puytorac et al, 1974

缘毛目 Peritrichia Stein, 1859

固着亚目 Sessilina Kahl, 1933

游泳亚目 Mobilina Kahl, 1933

科 1 壶形虫科 Urceolariidae Dujardin, 1840

壶形虫属 *Urceolaria* Stein, 1867

科 2 车轮虫科 Trichodinidae Claus, 1874

两分虫属 *Dipartiella* Stein, 1961

偏车轮虫属 *Hemitrichodina* Basson and Van As, 1989

拟车轮虫属 *Paratrichodina* Lom, 1963

纤车轮虫属 *Pallitrichodina* Van As and Basson, 1993

半车轮虫属 *Semitrichodina* Kazubski, 1958

车轮虫属 *Trichodina* Ehrenberg, 1838

小车轮虫属 *Trichodinella* Šrámek-Hušek, 1953

高纤虫属 *Trichodoxa* Sirgel, 1983

三分虫属 *Tripartiella* Lom, 1959

旋带虫属 *Vauchomia* Mueller, 1938

两分虫属 *Dipartiella* Stein, 1961: 本属仅含一种, 即简单两分虫 (*D. simplex*, Raabe 1959), 发现于波罗的海的黑鰕虎鱼 (Raabe, 1959) 和青岛越冬的海水鲈鱼和真鲷的鳃丝上 (Xu et al, 1999a)。

偏车轮虫属 *Hemitrichodina* Basson & Van As, 1989: 本属仅含一种, 即强壮偏车轮虫 (*H. robusta* Basson & Van As, 1989), 目前仅见于南非的淡水鱼 *Marcusenius macrolepidodus*, *Micralestes acutidens* 和 *Hepsetus odoe* 的皮肤及鳍上, 偶见于鳃丝上 (Basson & Van As, 1989; Van As & Basson, 1992)。

拟车轮虫属 *Paratrichodina* Lom, 1963: 本属已描述的种类有 10 种, 主要寄生于淡水鱼类的鳃表或寄生于其膀胱和输尿管中, 目前在欧亚大陆、美洲、非洲和印度等地均有报道 (Basson & Van As, 1989; Mitra & Yopadhyay, 2006; Xu et al, 2001)。其中在我国仅发现 4 种: 球核拟车轮虫 *P. globonuclea* Lom, 1963 (Xu et al, 2001)、斜拟车轮虫 *P. oblique* (Xu et al, 2001)、柯氏拟车轮虫 *P. corlissi* Lom & Haldar, 1977 (Shen & Gu, in press)、无棘拟车轮虫 *P. incisca* Lom, 1963 (Shen & Gu, in press)。

纤车轮虫属 *Pallitrichodina* Van As & Basson, 1993: 本属仅报道两种, 仅见于毛里求斯和台湾的陆生玛瑙螺 *Achatina fulica* 的外套腔内 (Van As & Basson, 1993)。

半车轮虫属 *Semitrichodina* Kazubski, 1958: 本属仅报道两种, 见于捷克斯洛伐克和波兰的陆生蛞蝓 *Limax marimus*, *Bielzia coerulans* 的生殖系统内 (Basson & Van As, 1989; Kazubski, 1958)。

车轮虫属 *Trichodina* Ehrenberg, 1830: 本属为车轮虫科中最大的一个属, 迄今已报道的种类超过 200 种, 发现于除北极以外的各大陆中 (Basson & Van As, 1989; Xu, 1999; Xu et al, 2000a)。在我国已发现近 70 种 (Chen, 1955, 1956a, b, 1963; Li, 1990, 2001; Xu, 1999; Xu et al, 1999a, b, 2000b, 2001, 2002)。

小车轮虫属 *Trichodinella* Šrámek-Hušek, 1953:

本属已发现 10 种以上的有效种，都为鱼类鳃表的专性寄生虫，没有特殊的地理分布（Basson & Van As, 1989）。在我国发现 4 种：眉溪小车轮虫 *T. myakkae* Mueller, 1937（Chen, 1973），流行小车轮虫 *T. epizootica*（Raabe, 1950）Šrámek-Hušek, 1953（Tao & Zhao, 2006），劳牧小车轮虫 *T. lomi* Xu, Song & Warren, 1999（Xu et al, 1999b），卡普小车轮虫 *T. carpi* Duncan, 1977（Tang et al, 2005）。

高纤虫属 *Trichodoxa* Sirgel, 1983：本属仅报道两种，均发现于南非陆生腹足类的生殖系统（Sirgel, 1983）。三分虫属 *Tripartiella* Lom, 1959：本属约发现 15 种，主要为淡水鱼鳃表的寄生虫（Basson & Van As, 1989）。目前国内仅报道一种，即大型三分虫 *T. macrosoma* Basson & Van As, 1987（Tao & Zhao, 2006）。

旋带虫属 *Vauchomia* Mueller, 1938：本属目前仅发现两种，均报道自美国淡水鱼类的膀胱和输尿管中（Basson & Van As, 1989）。

2 车轮虫的系统发育学研究

2.1 萌芽期

20 世纪 60 年代左右，为车轮虫分类学研究的活跃时期，车轮虫系统学研究仅限于依据形态特征将其划分到相应的类群中，有少数学者开始尝试探讨类群间的亲缘关系。Raabe（1963）首次较全面地探讨了车轮虫亚科（即现在的车轮虫科）各属之间的相互关系。他将 360°（400°）作为车轮虫亚科口围带进化的最初形式，且将具有这种口围带的车

轮虫属作为车轮虫亚科中进化最早的属，并推测口围带向两个相反的方向演化：一方面口围带不断减短至 180°—270°，甚至是 100°；另一方面口围带的度数不断增加直到 720°。依据口围带的演化趋势，并结合其他形态特征，Raabe 分析了车轮虫亚科各属之间可能的亲缘关系（图 1）。在该关系图中一个分支为 *Trichodina* 进化为口围带较短的 *Dipartiella*, *Trichodinella*, *Tripartiella*，虽然 *Semitrichodina* 口围带也不到 180°，却偏离了这个分支，这主要是因为前 3 个属不仅具有较短的口围带，而且具有不发达的齿体，而 *Semitrichodina* 却具有如同 *Trichodina* 一样发达的齿体。而另一方面，车轮虫向相反方向进化为另一支，该分支包括了具有较长口围带的 *Paravauchomia*（540°）和 *Vauchomia*（720°）。本图 1 中 *Paravaucomia* 和 *Poljanskina* 是 Raabe（1963）建立的新属，两者分别指前人所鉴定的尿管车轮虫 *Trichodina urinaria* Dogiel, 1940 和卵形车轮虫 *Trichodina oviducti* Poljansky, 1955，但 *Paravaucomia* 和 *Poljanskina* 的提出没有得到其他学者的普遍认可。

2.2 探索期

Xu（1999）首次将数值分类学应用到车轮虫的系统发育研究中：依据齿钩、齿锥和齿棘的有无或发达程度、齿棘的弯曲和突起、口围绕体的绕度、单复动基列长之比及从体的表面微纤维系统等 8 个主要形态学性状对游泳亚目内 11 属（包括车轮虫科内的 10 个属）的系统关系做了探讨。该聚类分析结果表明，游泳亚目大体可划分 4 大类：

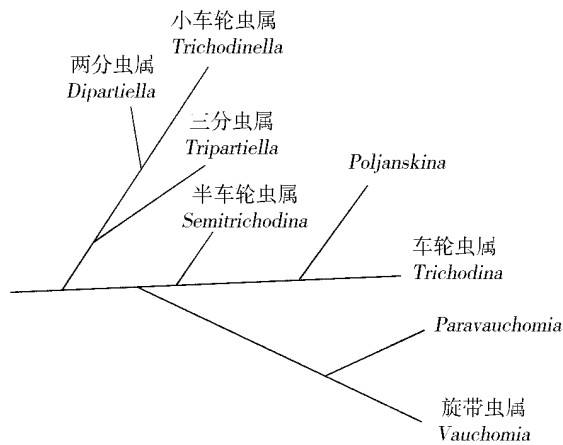


图 1 车轮虫亚科内各属间系统关系图（引自 Raabe, 1963）

Fig. 1 Phylogenetic diagram of Trichodininae (redrawn from Raabe, 1963)

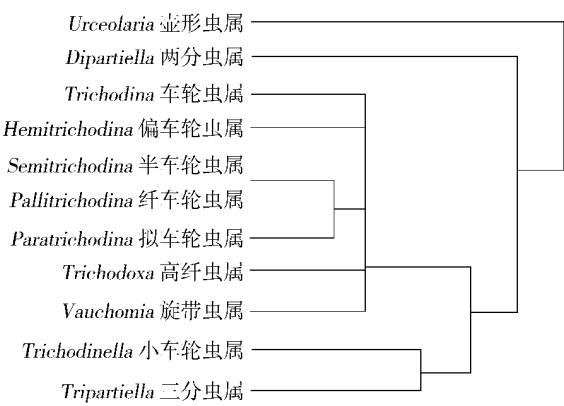


图 2 游泳亚目内 11 属间相似性聚类图（引自 Xu, 1999）

Fig. 2 Cluster analysis of the morphological similarities of 11 genera of Mobilina (redrawn from Xu, 1999)

壶形虫属类、两分虫属类、小车轮虫属—三分虫属类，以及半车轮虫属—纤车轮虫属—拟车轮虫属—高纤虫属—旋带虫属—车轮虫属—偏车轮虫属类(图 2)。在该研究中，不仅选取了尽可能多的形态特征，而且包括了目前车轮虫科内已发现的所有属，因此聚类分析结果在一定程度上反映了车轮虫科内各属之间的系统关系，从而对各属间亲缘关系的比较研究及阶元的划分具有非常重要的参考价值。

Xu et al (2000c) 将游泳亚目的 11 个属的齿体分为 6 种类型(图 3)：壶形虫型、两分虫型、小车轮虫型、三分虫型、车轮虫型和偏车轮虫型。他们认为两分虫属的齿体在车轮虫科各属中结构最简单，且与壶形虫属最相似，很有可能是由壶形虫属的齿体演化而来；小分虫属和三分虫属都具有发达的齿钩和发育不全的齿锥和齿棘，在演化上这两个属的齿体较之两分虫属更为完备，应属于一种过渡类型；半车轮虫属、拟车轮虫属、纤车轮虫属、高纤虫属、旋带虫属和车轮虫属的共同之处是齿体具有完备的齿钩、齿锥和齿棘，它们都属于车轮虫型，很可能是车轮虫科中最为进化的类型；偏车轮虫属的齿锥和齿棘非常发达，齿钩则退化为极小的三角状，是车轮虫科中唯一具有退化齿棘的属(Basson & Van As, 1989)，然而依据齿体形态以及口围带绕度，偏车轮虫属与车轮虫属亲缘关系最近，很可能是由车轮虫属演化而来。Xu et al (2001c) 最后总结认为，若游泳亚目是一个单系类群，依据齿体形态特征，其可能的进化路线为：壶形虫属—两分虫属—小车轮虫属—三分虫属—车

轮虫属—(?)—偏车轮虫属。

Raabe (1963) 主要依据口围区的进化趋势探讨各属间的相互关系。Gong et al (2005) 认为，虽然齿体结构特征和口围带绕度是车轮虫分类系统建立的基础，但口围区结构出现于所有缘毛目纤毛虫，而齿体仅为车轮虫所具有，所以后者为车轮虫的衍征，因此利用齿体进行系统发育研究可建立出更能反映车轮虫进化的自然分类系统。基于车轮虫科各属齿体的个体发育过程十分相似，且属间齿体的主要区别在于成熟齿体各部分的发达程度的不同，Gong et al (2004) 曾提出用齿体特征量化法来研究车轮虫各属间的相互关系，该方法是以前车轮虫的衍征—齿体为研究目标，将齿体分割成齿钩、齿锥、齿棘三部分，求出每一部分占所在齿体的面积百分比，以及所有齿体的总面积占齿体环的面积百分比(如图 4a, b)，从而将齿体的形态特征转化为数量特征。

Gong et al (2005) 采用此量化法对车轮虫科各属的齿体的特征进行数量化，并采用 UPGMA (非加权配对平均法) 对各个属的量化值进行相似性聚类分析和系统发育分析。所构建系统关系图(图 5) 显示，车轮虫科内 10 个属分为三大枝：两分虫属、小车轮虫属和三分虫属聚为一小枝，其中两分虫属与外类群壶形虫属相距最近；偏车轮虫属单独聚为一枝，它与外类群相距最远；其余车轮虫属等

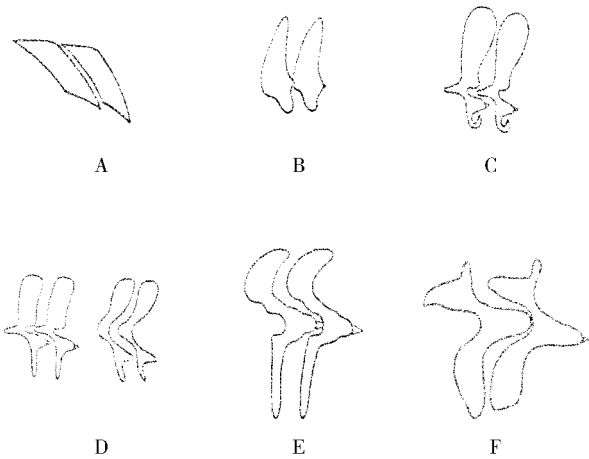


图 3 游走亚目的六种齿型 (引自 Xu et al, 2000c)

Fig. 3 Schematic of six types of denticles in mobiline Peritrichs (redrawn from Xu et al, 2000c)

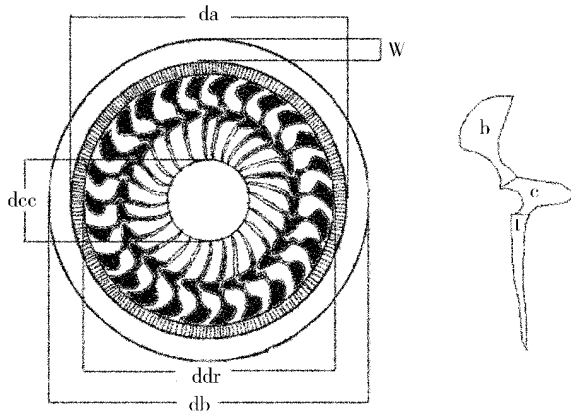


图 4 齿体特征量化图 (引自 Gong et al, 2004)

Fig. 4 Quantitative diagram illustrating denticulating characters of trichodinids (Redrawn from Gong et al, 2004)
da: 附着盘直径 (Adhesive diameter); db: 虫体直径 (Body diameter); dcc: 中央区 (Central circle diameter); ddr: 齿体环直径 (Excircle of denticle ring diameter); w: 缘膜宽 (Border membrane width); b: 齿钩 (Blade); c: 齿锥 (Central part); t: 齿棘 (Thorn)。

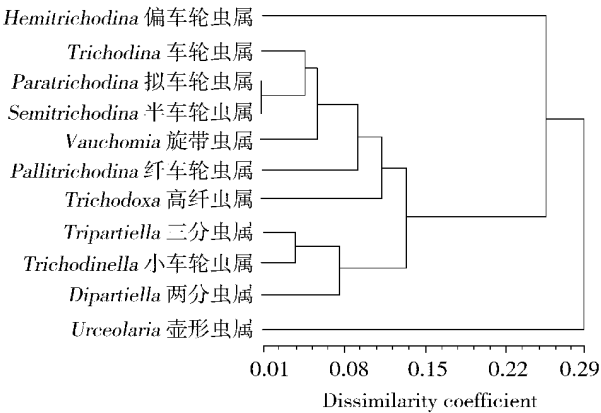


图 5 车轮虫科亲缘关系图 (引自 Gong et al, 2005)
Fig. 5 Dendrogram of the family Trichodinidae (redrawn from Gong et al, 2005)

6 个属构成一大枝。此研究结果表明，两分虫属较早从祖先种分化出来，是车轮虫科中进化最早的属，而偏车轮虫属进化最晚，是车轮虫科中最特化的属。该结论与 Xu (1999) 依据 8 个主要形态学性状对车轮虫科各属间的相互关系的探讨所得出的结论基本一致。而结合每个属的齿体形态，Gong et al (2005) 推测出齿体的演变规律为：随着车轮虫的进化，齿钩不断退化，表现为齿钩面积比例下降，而齿棘越来越发达，表现为齿棘面积比例的增加，对于齿锥则在进化中面积比例变化不大。

齿体特征量化法的引入为车轮虫的系统发育研究提供了新的思路，也为齿体的进化作了新的解释。但是其方法的可行性仍需要更多的实验结果，如：一些分子生物学数据的验证。

2.3 发展期

生物系统发育是一个非常复杂的问题，仅仅依据有限形态特征来重构车轮虫系统进化是远远不够的 (Gong et al, 2005)。生物信息大分子可提供大量进化信息，核糖体小亚基 rRNA 基因 (SSU rRNA) 是最早也是目前最常用的系统发育标记之一。自 Elwood et al (1985) 利用 SSU rRNA 基因序列作为分子标记对纤毛虫系统发育关系进行研究以来，分子系统发育学在纤毛虫各阶元系统发育研究中得到了广泛的应用。近年来，这趋势已拓展至非培养的自然种群，隶属于缘毛目的固着亚目，其中已有 17 个物种的 SSU rRNA 基因被测序并被应用于系统进化研究 (Miao et al, 2004, 2005)。然而，对隶属于缘毛目的游泳亚目，相关分子系统发育的研究却不多。Gong et al (2006) 对车轮虫分子系统发育作了一些

尝试性探索，测得显著车轮虫 *Trichodina nobilis* (AY 102172)，网状车轮虫 *T. reticulata* (AY741784)，异齿车轮虫 *T. heterodentata* (AY 788099) 和眉溪小车轮虫 *Trichodinella myakkae* (AY 102176) 核糖体小亚基 rRNA 基因的全序列，在一定程度上填补了游泳亚目纤毛虫分子数据的空缺。由所构建系统发育树显示：(1) 游泳亚目与固着亚目不成为姊妹群，即缘毛类不是一个单系的类群；(2) 游泳亚目在寡膜纲中较早分化出来，而同属缘毛目的固着亚目却很晚才分化，位于分枝的顶端。这与寄生性的游走亚目纤毛虫是从自由生活的固着亚目纤毛虫进化而来的传统观点 (Lom, 1973；Raabe, 1963, 1964) 是相冲突的。此外该研究还对车轮虫属种间的关系进行了探讨，发现车轮虫属中附着盘中央具有颗粒结构的网状车轮虫未与其他不具有这种结构的车轮虫聚在一起，而是被隶属于小车轮虫属的眉溪小车轮虫所隔开。这种颗粒结构为新的齿体产生时旧齿体的残余物，具有较高的种的稳定性，因此一直以来被作为种类鉴定的一个重要特征，尤其是 Gong et al (2006) 的研究还表明这种颗粒物结构具有更为重要的系统学意义，有可能作为属间区分的鉴定特征。

该研究第一次将分子生物学手段引入到车轮虫的系统发育研究中，因此具有非常重要的意义。由于其结果与传统观点有很大差异，因此很有必要进一步开展研究。

3 车轮虫研究小结与展望

纵观车轮虫的分类和系统发育研究历史，我们可看出对车轮虫分类学的研究一直受到人们的关注，自 20 世纪 50 年代至今，几乎每年均有新种的报道和对已发现种的再描述，但由于资料分散，且缺乏汇集性总结，历史遗留的同物异名和异物同名等现象依然没有得到彻底地清理。因此，当前车轮虫分类学家所面临的非常重要的任务，即是对已报道的车轮虫进行全面而系统地整理和清点，鉴定出有效种和有效属。最近有学者提出利用 DNA 条形码 (DNA barcoding, Hebert et al, 2003) 进行分类鉴定，这项技术得到很多生物学家的关注 (Scicluna et al, 2006)，我们也可将此方法应用到车轮虫的分类鉴定中去，借此能对这一复杂类群进行修订，这项工作十分艰巨，尚需世界同行的共同努力。

与分类学研究比较，车轮虫的系统学发育学研究起步较晚，且没有得到足够的重视。由目前的研

究结果看,依据形态特征进行系统发育学研究仅能对车轮虫科属间的相互关系进行初步地探讨;由于此方法受限制于所选择的鉴别性状及由于性状的重要性不同而采取的主观加权处理,可能无法区分由趋同或趋异而掩盖了的进化关系 (Song, 1995)。分子生物学方法的引入打破了经典分类学的樊篱,利用各种分子标记,不仅可以进一步验证属间及种间的相互关系,而且可探讨其在高阶元所处的分类地位。比较依据形态特征和分子信息研究车轮虫的系统进化这两方面的研究现状,分子系统发育学研究将成为一个必然趋势。由于用于 DNA 提取的样品采集的较困难,目前用于分子系统学研究的种类

很少,而车轮虫为寄生性的,且个体很小,采集和分离都十分困难,目前尚未找到合理的方法培养,若能寻到一种人工培养的方法,将对车轮虫的研究起到非常重要的推动作用。

展望车轮虫的分类和系统发育研究,除坚持进行新种记录和对已有种再描述这类长期基础性工作外,重点将集中在运用系统发育的方法,结合形态、生态、生理、分子等证据,以获得一些主要的进化形式和系统关系,用以解决尚未解决的问题,如缘毛亚纲的单系性,齿体和口围区绕度的进化规律以及附着盘中央颗粒结构的系统学意义等,从而对这一复杂类群进行修订。

参考文献:

- Arthur JR, Lom J. 1984. Trichodinid protozoa (Ciliophora: Peritrichida) from freshwater fishes of Rybinsk reservoir, USSR [J]. *J Protozool*, **31**: 82-91.
- Basson L, Van As JG. 1987. Trichodinid (Ciliophora: Peritricha) gill parasites of freshwater fish in South Africa [J]. *Syst Parasitol*, **9**: 143-151.
- Basson L, Van As JG. 1989. Differential diagnosis of the genera in the family Trichodinidae (Ciliophora: Peritricha) with the description of a new genus ectoparasitic on freshwater fish from southern Africa [J]. *Syst Parasitol*, **15**: 153-160.
- Basson L, Van As JG. 1991. Trichodinidae (Ciliophora: Peritricha) from a calanoid copepod and catfish in South Africa with notes on host specificity [J]. *Syst Parasitol*, **18**: 147-158.
- Basson L, Van As JG. 1992. A redescription of *Trichodina oxystelis* Sandon, 1965 (Ciliophora: Peritrichida), a parasite of the marine prosobranch *Oxystele* from southern Africa [J]. *Syst Parasitol*, **22**: 231-237.
- Basson L, Van As JG. 1993. First record of the *European trichodinids* (Ciliophora: Peritrichida), *Trichodina acuta* Lom, 1961 and *T. reticulata* Hirschmann et Patsch, 1955 in South Africa [J]. *Acta Protozool*, **32**: 101-105.
- Chen QL. 1955. The protozoan parasites from four species of Chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon aethiops*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*, I. The protozoan parasites of *Ctenopharyngodon idellus* [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, (2): 123-164. [陈启镛. 1955. 青、鲢、鳊、鳙等四种家鱼寄生原生动物的研究, I. 寄生鲢鱼的原生动物. 水生生物学集刊, (2): 123-164.]
- Chen QL. 1956a. The protozoan parasites from four species of Chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon aethiops*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*, II. The protozoan parasites of *Mylopharyngodon piceus* [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, (1): 19-42. [陈启镛. 1956. 青、鲢、鳊、鳙等四种家鱼寄生原生动物的研究, II. 寄生青鱼的原生动物. 水生生物学集刊, (1): 19-42.]
- Chen QL. 1956b. The protozoan parasites from four species of Chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon aethiops*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*, III. The protozoan parasites of *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix* [J]. *Acta Hydrobiol Sinica*, (2): 279-298. [陈启镛. 1956. 青、鲢、鳊、鳙等四种家鱼寄生原生动物的研究, III. 寄生鳊和鳊的原生动物. 水生生物学集刊, (2): 279-298.]
- Chen QL. 1963. Studies on ectoparasitic trichodinids from freshwater fish, tadpole and crustacean in China [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, (3): 99-114. [陈启镛. 1963. 鱼类、蝌蚪和甲壳动物体外寄生车轮虫 (*Trichodina*) 的研究. 水生生物学集刊, (3): 99-114.]
- Chen QL. 1973. Protozoa [A]. In: Institute of Hydrobiology Chinese Academy of Sciences. The Fauna of Pathogens in Fishes in Hubei Province [C]. Beijing: Science Press, 106. [陈启镛. 1973. 原生动物. 见: 中国科学院水生生物研究所. 1973. 湖北省鱼病病原区系图志. 北京: 科学出版社, 106.]
- Chen YH. 1964. The prevalence and control of trichodinids [J]. *Chn J Zool*, **1**: 32-35. [陈英鸿. 1964. 车轮虫病的流行及其防治工作. 动物学杂志, **1**: 32-35.]
- Corliss JO. 1979. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification and Guide to the Literature [M]. New York: Pergamon Press, 455.
- Corliss JO. 1994. An interim utilitarian ("user-friendly") hierarchical classification and characterization of the protists [J]. *Acta Protozool*, **33**: 1-51.
- Ehrenberg CG. 1838. Die Infusionstierchen als Vollkommene Organismen [M]. Leipzig: Leopold Voss, 621.
- Elwood HJ, Olsen GJ, Sogin ML. 1985. The small subunit RNA gene sequences from the hypotrichous ciliates *Oxytricha nova* and *Stylonychia pustulata* [J]. *J Mol Biol Evol*, **2**: 399-410.
- Gong YC, Yu YH, Feng WS, Shen YF. 2005. Phylogenetic relationships among Trichodinidae (Ciliophora: Peritricha) derived from the characteristic values of denticles [J]. *Acta Protozool*, **44**: 237-243.
- Gong YC, Yu YH, Shen YF. 2004. Quantitative analysis of *Trichodina* denticulating characters and phylogenetic relationship studies on interspecies and intraspecies [J]. *Acta Hydrobiol Sinica*, **28** (3): 225-233. [龚迎春, 余育和, 沈毓芳. 2004. 车轮虫齿体特征的量化及其种内种间系统发育的研究. 水生生物学报, **28** (3): 225-233.]
- Gong YC, Yu YH, Villalobo E, Zhu FY, Feng WS. 2006. Reevaluation of the phylogenetic relationship between mobilin and sessiline peritrichs (Ciliophora, Oligohymenophorea) based on sequences of 18S small subunit rRNA genes [J]. *J Eukaryot Microbiol*, **53** (5): 397-403.
- Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes [J]. *Proc R Soc Lond B*, **270**: 313

- 321.
- Huang QY. 1993. Aquatic Livestock Pathology [M]. Shanghai : Shanghai Science Technology Press, 179-192. [黄琪琰. 1993. 水产动物疾病学. 上海 : 上海科学技术出版社, 179-192.]
- Hoole D, Bucke D, Burgess P, Wellby I. 2001. Diseases of *Carp* and other Cyprinid fishes [M]. UK : Blackwell Science, 1-264.
- Kazubski SL. 1958. *Semitrichodina* gen. nov. *sphaeronuclea* (Lom, 1956) (Peritricha-Urceolariidae) in *Schistophallus orientalis* Cless. (Plumonata-Zonitidae) in Poland [J]. *Bull Acad Polon Sci*, **6**: 109-112.
- Kazubski SL. 1967. Study on the growth of skeletal elements in *Trichodina pediculus* Ehrbg [J]. *Acta Protozool*, **5**: 37-48.
- Kazubski SL. 1971. Morphological variability of *Semitrichodina sphaeronuclea* (Lom, 1956) [J]. *Acta Protozool*, **8**: 251-259.
- Li LX. 1990. Studies on a new speices of *Trichodinids*, *Trichodina carassii* sp. nov. [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, **14** (4): 353-358. [李连祥. 1990. 鲫鱼寄生车轮虫一新种的研究. 水生生物学报, **14** (4): 353-358.]
- Li LX. 2001. Description of two new species of trichodinids from freshwater fishes, *Ctenogobius giurnus* Retter [J]. *Acta Hydrobiol Sinica*, **25** (2): 88-92. [李连祥, 2001. 瑕虎鱼寄生车轮虫两新种的记述. 水生生物学报, **25** (2): 88-92.]
- Lom J. 1958. A contribution to the systematics and morphology of endoparasitic trichodinids from amphibians with a proposal of uniform specific characteristics [J]. *J Protozool*, **5**: 251-263.
- Lom J. 1959. On the systematics of the genus *Trichodinella* Šrámek-Husék (= *Brachyspira* Raabe) [J]. *Acta Parasitol Polon*, **7**: 573-590.
- Lom J. 1960. On two endozoic trichodinids, *Trichodina urinaria* Dogiel, 1940 and *Trichodina polycirra* sp. n. (Contribution to the knowledge of trichodinids, III) [J]. *Acta Parasitol Polon*, **8**: 169-180.
- Lom J. 1962. Trichodinid ciliates from fishes of the Rumanian Black Sea coast [J]. *Parasitol*, **52**: 49-61.
- Lom J. 1963. The ciliates of the family Urceolariidae inhabiting gills of fishes (The *Trichodinella*-group) [J]. *Vest Ceskoslovenske Spol Zool*, **27**: 7-19.
- Lom J. 1964. The morphology and morphogenesis of the buccal ciliary organelles in some peritrichous ciliates [J]. *Arch Protistenk Bd*, **107**: 131-162.
- Lom J. 1970a. Trichodinid ciliates (Peritrichida: Urceolariidae) from some marine fishes [J]. *Folia Parasitol*, **14**: 113-125.
- Lom J. 1970b. Observations on trichodinid ciliates from freshwater fishes [J]. *Arch Protistenk Bd*, **112**: 153-177.
- Lom J. 1973. The adhesive disc of *Trichodinella epizootica*-ultrastructure and injury to the host tissue [J]. *Folia Parasitol*, **20**: 193-202.
- Lom J, Haldar DP. 1977. Ciliates of the genera *Trichodinella*, *Tripartiella* and *Paratrichodina* (Peritricha, Mobilina) invading fish gills [J]. *Folia Parasitol*, **24**: 193-210.
- Miao W, Feng W, Yu Y, Zhang X, Shen Y. 2004. Phylogenetic relationships of the subclass Peritricha (Oligohymenophorea, Ciliophora) inferred from small subunit rRNA gene sequences [J]. *J Euk Microbiol*, **51**: 180-186.
- Miao W, Yu Y, Shen Y. 2001. Phylogenetic relationships of the subclass Peritrichia (Oligohymenophorea, Ciliophora) with emphasis on the genus *Epistylis*, inferred from small subunit rRNA gene sequences [J]. *J Euk Microbiol*, **48**: 583-587.
- Mitra AK, Haldar DP. 2004. First record of *Trichodinella epizootica* (Raabe, 1950) Šrámek-Hušek, 1953, with description of *Trichodina notopteridae* sp. n. (Ciliophora: Peritrichida) from freshwater fishes of India [J]. *Acta Protozool*, **43**: 269-274.
- Mitra AK, Haldar DP. 2005. Descriptions of two new species of the genus *Trichodina* Ehrenberg, 1838 (Protozoa: Ciliophora: Peritrichida) from Indian fresh water fishes [J]. *Acta Protozool*, **44**: 159-165.
- Mitra AK, Band Yopadhyay PK. 2006. *Trichodina haldari* n. sp. and *Paratrichodina bassonae* n. sp. (Ciliophora: Peritrichida) from Indian fresh water fishes [J]. *Acta Protozool*, **45**: 289-294.
- Mueller JF. 1938. A new species of *Trichodina* (Ciliata) from the urinary tract of the muskalonge, with a repartition of the genus [J]. *J Parasitol*, **23**: 251-260.
- Özer A. 2003. The occurrence of *Trichodina domerguei* Wallengren, 1987 and *Trichodina tenuidens* Fauré-Fremiet, 1944 (Peritrichia) on three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., 1758 found in a brackish and freshwater environment [J]. *Acta Protozool*, **42**: 41-46.
- Raabe Z. 1958. On some species of *Trichodina* (Ciliata-Peritricha) of gills of Adriatic fishes [J]. *Acta Parasitol Polon*, **6**: 355-361.
- Raabe Z. 1959. Urceolariidae of gills of Gobiidae and Cottidae from the Baltic Sea [J]. *Acta Parasitol Polon*, **7**: 441-452.
- Raabe Z. 1963. Systematics of the family Urceolariidae Dujardin 1841 [J]. *Acta Protozool*, **1**: 121-138.
- Raabe Z. 1964. The taxonomic position and rank of Peritricha [J]. *Acta Protozool*, **2**: 19-32.
- Seicluna SM, Tawari B, Clark CG. 2006. DNA barcoding of blastocysts [J]. *Protist*, **157** (1): 77-85.
- Shen YF, Gu MR. Fauna Sinica, Ciliophora: Oligohymenophorea, Peritrichida [M]. Beijing: Science Press. (in Press). [沈惕芬, 顾曼如. 中国动物志, 纤毛虫门: 寡膜纲, 缘毛目. 北京: 科学出版社 (待出版)]
- Sirgel WF. 1983. A new ciliate genus *Trichodoxa* n. g. (Ciliate, Peritricha, Mobilina, Trichodinidae) with two new species from the genital system of terrestrial pulmonates [J]. *J Protozool*, **30**: 118-125.
- Song WB. 1995. Preliminary studies on the phylogenetic relationship of genera within the family Euplotidae (Ciliophora, Hypotrichida) [J]. *Oceanol Limnol Sin*, **26**: 527-534. [宋微波. 1995. 游仆虫科下阶元系统关系的探讨 (纤毛门, 腹毛目). 海洋与湖沼, **26**: 527-534.]
- Šrámek-Hušek R. 1953. Zur Frage der Taxonomie und der Pathogenität unserer ektoparasitischen Urceolariiden [J]. *Folia Zool Entomol*, **2**: 167-180.
- Stein GA. 1961. K sistematike Urceolariidae (Infusoria-Peritricha) [J]. *Zool Žurn*, **40**: 1137-1142.
- Stein GA. 1967. Parasitic ciliates (Peritricha, Urceolariidae) of some fishes of the Kamchatka [J]. *Acta Protozool*, **4**: 291-305.
- Stein GA. 1976. Parasitic ciliates (Peritricha, Urceolariidae) of fishes of the White Sea [J]. *Acta Protozool*, **15**: 447-468.
- Stein GA. 1979. New date on parasitic ciliates (Peritricha, Urceolariidae) of fishes of the basins of Pacific Ocean [J]. *Acta Protozool*, **18**: 531-552.
- Tang FH, Zhao YJ, Tang AK. 2005. Presence of ectoparasitic trichodinids (Ciliophora, Oligohymenophorea, Peritrichida) on the gills of cultured freshwater fish, *Carassius auratus* in Chongqing, China, with the description a new species of the genus *Trichodina* [J]. *Acta Zootax Sin*, **30** (1): 35-40.
- Tao YF, Zhao YJ. 2006. Ectoparasitic trichodinids (Protozoa, Ciliophora, Peritrichida) from some freshwater fishes in the Chongqing area, China, with description of a new species of the genus *Trichodina* Ehrenberg, 1838 [J]. *Acta Zootax Sin*, **31** (4): 784-789. [陶燕飞, 赵元君. 2006. 寄生于重庆地区鲢、鳊及草鱼五种外寄生车轮虫的描述. 动物分类学报. **31** (4): 784-789.]
- Van As JG, Basson L. 1989. A further contribution to the taxonomy of the Trichodinidae (Ciliophora: Peritricha) and a review of the taxonomic status of some fish ectoparasitic trichodinids [J]. *Syst Parasitol*, **14**: 157-179.
- Van As JG, Basson L. 1990. An articulated internal skeleton resembling a spinal column in a ciliated protozoan [J]. *Naturwissenschaften*, **77**: 229-231.
- Van As JG, Basson L. 1992. Trichodinidae ectoparasites (Ciliophora:

- Peritrichida) of freshwater fishes of the Zambezi River System, with a reappraisal of host specificity [J]. *Syst Parasitol*, **22**:81–109.
- Van As JG, Basson L. 1993. On the biology of *Pallitrichodina rogenae* gen. n., sp. n. and *P. stephani* sp. n. (Ciliophora: Peritricha), mantle cavity symbionts of the Giant African Snail *Achatina* in Mauritius and Taiwan [J]. *Acta Protozool*, **32**:47–62.
- Van As JG, Basson L. 1996. An endosymbiotic trichodinid, *Trichodina rhinobatae* sp. n. (Ciliophora: Peritricha) found in the Lesser Guitartfish *Rhinobatos annulatus*, Smith, 1841 (Rajiformes: Rhinobatidae) from the South African coast [J]. *Acta Protozool*, **35**:61–67.
- Xu KD. 1999. Parasitic and Commensal Ciliated Protozoa from Marine Molluscs and Fishes off the Coast of the Yellow Sea and the Bohai Bay, with the Review of Mobiline Peritrichous Ciliates (Protozoa, Ciliophora) [D]. Ph. D. thesis, Ocean University of Qingdao. [徐奎栋. 1999. 黄渤海常见经济贝类及鱼类的危害性纤毛虫原生动物的研究. 青岛海洋大学博士学位论文.]
- Xu KD, Meng FL, Song WB. 2000a. Scanning electron microscopic observations on the histopathology of trichodiniasis of the mariculture fish, *Lateolabrax japonicus* [J]. *J Ocean Univ Qingdao*, **30**:418–422. [徐奎栋, 孟繁林, 宋微波. 2000. 鲈鱼的腮寄生车轮虫病及扫描电镜观察. 青岛海洋大学学报, **30**:418–422.]
- Xu KD, Song WB, Warren A. 1999a. Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) from the gills of cultured marine fishes in China, with the description of *Trichodinella lomi* n. sp. [J]. *Syst Parasitol*, **42**:219–227.
- Xu KD, Song WB, Warren A. 1999b. Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) from the gills of mariculture molluscs in China, with the description of four new species of *Trichodina* Ehrenberg, 1838 [J]. *Syst Parasitol*, **42**:229–237.
- Xu KD, Song WB, Warren A. 2000b. Observations on trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) from the gills of mariculture molluscs in China, with the description of three new species of *Trichodina* Ehrenberg, 1838 [J]. *Syst Parasitol*, **45**:17–24.
- Xu KD, Song WB, Warren A, Choi JK. 2001. Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) of some marine fishes from coastal regions of the Yellow Sea and Bohai Sea [J]. *Syst Parasitol*, **50**:69–79.
- Xu KD, Song WB, Warren A. 2002. Taxonomy of trichodinids from the gills of marine fishes in coastal regions of the Yellow Sea, with descriptions of two new species of *Trichodina* Ehrenberg, 1830 (Protozoa: Ciliophora: Peritrichia) [J]. *Syst Parasitol*, **51**:107–120.
- Xu KD, Song WB, Lei YL, Choi JK, Warren A. 2000c. Diagnoses and probable phylogenetic relationships of the genera in the family Trichodinidae (Ciliophora, Peritrichia) [J]. *Yellow Sea (J Int Soc Yellow Sea Res)*, **6**:42–49.

本刊编委赖仞研究员在动物抗菌肽方面取得重要成果

中国科学院“百人计划”获得者、中国科学院昆明动物研究所赖仞研究员领导的研究团队与张亚平院士及郑永唐研究员合作，在动物来源的抗菌肽研究方面取得重要进展：在一个两栖动物个体中发现了 107 种新型的抗菌肽类似多肽（占全世界已知抗菌肽总数的 10% 以上），克隆了 372 条抗菌肽基因，属于 30 个不同的多肽家族，是目前世界上发现的最丰富的抗菌肽资源。他们对不同家族的抗菌肽样多肽进行了抗菌机制研究。该成果为开发设计新型抗感染药物提供了大量新的多肽来源。该研究成果近期发表在国际著名杂志 *Mol Cell Proteomics* (IF 9.8) (2007 Jan 31; [Epub ahead of print]) 上。国际同行的评价是：“This is a very fascinating paper. The extreme diversity is most exciting”。