



· 综述 ·

中国淡水鱼类寄生虫研究七十年

李明¹, 李文祥¹, 赵威山¹, 周伟钿^{1,2}, 步夏莲^{1,2},
吴山功¹, 邹红¹, 王桂堂^{1*}

(1. 中国科学院水生生物研究所, 水产品种创制与高效养殖重点实验室, 湖北 武汉 430072;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 寄生虫是水产养殖中最主要的病原类群之一, 对鱼类苗种直至成鱼各个阶段的危害都十分严重。我国的鱼病学即是从鱼类寄生虫的研究发端并逐步发展起来的。本文从病原生物学、生态学、药理学、免疫学四个方面回顾了我国淡水鱼类寄生虫自新中国建立初期至今 70 年间 (1953 年—2023 年) 的研究历程和已取得的成绩, 并对未来的发展趋势和前沿热点进行了展望。本文为从事鱼类寄生虫学以及水产其他相关研究的读者提供了关于中国鱼类寄生虫研究的历史、现在发展水平和未来发展动向等较为全面的素材。

关键词: 鱼类寄生虫; 病原生物学; 生态学; 药理学; 免疫学

中图分类号: S 941.5

文献标志码: A

我国是世界上养鱼历史最悠久的国家, 养鱼的记录可以追溯到三千多年前的殷末周初; 至公元前 5 世纪的春秋时期, 范蠡根据劳动人民的生产经验编著的《养鱼经》更是世界上最早的养鱼专著。经过长期的养鱼实践, 我国人民积累了丰富的技术经验; 特别是新中国建立以来, 通过科学研究与生产实践的密切结合, 鱼类养殖业得到了长足发展, 取得了举世瞩目的成就。

养殖总是伴随着疾病的发生, 鱼类养殖业的发展史也是同鱼类疾病斗争的历史。从公元 11 世纪的宋代开始, 我国就有了关于鱼类寄生虫病的零星记载。如宋代苏轼在《物类相感志》中曾有“鱼瘦而生白点者名虱, 用枫树皮投水中则愈”的记载; 明代徐光启在《农政全书》中曾有“池瘦伤鱼令生虱。……以松毛遍池中浮之则除”的记载。但真正把鱼类疾病作为一门科学进行研究却是在

新中国成立以后。在我国鱼病学的形成过程中, 由寄生原生动植物引起的鱼类疾病的研究起着先鞭的作用: 1953 年倪达书领导的鱼病组在中国科学院水生生物研究所菱湖工作站对草鱼 (*Ctenopharyngodon idella*) 鳃隐鞭虫 (*Cryptobia branchialis*) 的研究, 不仅开启了我国鱼类寄生虫的研究, 更是成为我国鱼病学创立的发端^[1-2]。

在此后的七十年研究历程中, 经过几代人的不懈努力, 我国的鱼类寄生虫研究作为鱼病学研究的重要组成部分从无到有、由浅入深地蓬勃发展起来, 在病原生物学、生态学、药理学和免疫学等方面都取得了丰硕的研究成果和应用成效。囿于篇幅, 本文仅从以下几个方面对我国淡水鱼类寄生虫的研究历程、已取得的成绩以及前沿热点进行简单的概述和展望。

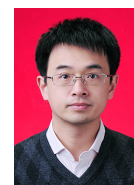
收稿日期: 2023-10-06 修回日期: 2023-10-17

资助项目: 国家自然科学基金 (32230109); 国家大宗淡水鱼产业技术体系 (CARS-45)

第一作者: 李明 (照片), 从事水产动物寄生虫研究, E-mail: liming@ihb.ac.cn;

李文祥, 从事水产动物寄生虫研究, E-mail: liwx@ihb.ac.cn

通信作者: 王桂堂, 从事水产动物寄生虫研究, E-mail: gtwang@ihb.ac.cn



1 病原生物学

1.1 分类学

分类学研究是所有生物学研究的基础, 是通过物种多样性进行调查、研究、命名, 并通过表型与基因型相结合的综合分析, 推断其演化种系的亲缘关系, 将其梳理成有序等级的分类系统。

在鱼类寄生虫中, 常将原生生物界的寄生虫称为鱼类寄生原生动物, 动物界的扁形动物门(Platyhelminthes)、线虫动物门(Nematoda)、棘头动物门(Acanthocephala)、环节动物门(Annelida)的寄生虫俗称为鱼类寄生蠕虫, 节肢动物门(Arthropoda)甲壳纲(Crustacea)的寄生虫俗称为鱼类寄生甲壳动物。

早期鱼类寄生虫的经典分类学研究多基于对虫体的显微和超微水平的外部形态和内部结构特征的描述和比较。在鱼类寄生原生动物的分类学研究方面, 中国科学院水生生物研究所做了大量开创性工作, 厘清、鉴定了大量淡水鱼类的鞭毛虫、肉足虫、纤毛虫和粘孢子虫类(现归为后生动物的刺胞动物门)。继倪达书^[3-4]对草鱼鳃隐鞭虫的研究之后, 陈启鏊^[5-7]对青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)等主要养殖鱼类的寄生原生动物进行了详细的研究, 记述了寄生原生动物共 52 种。倪达书等^[8]详尽研究了多子小瓜虫(*Ichthyophthirius multifiliis*)不同发育阶段的形态特征, 首次发现幼虫期具有尾毛结构, 并认为多子小瓜虫应归于凹口科(Ophryoglenidae)而非裸口科(Holophryidae), 这些观点至今仍被接受。有关车轮虫和固着纤毛虫类的分类学研究则集中体现在沈韞芬等^[9]编著的《中国动物志·纤毛门·寡膜纲·缘毛目》中。20 世纪 60 年代之后, 由于粘孢子虫对养殖鱼类造成的巨大危害, 其研究因此受到重视。以陈启鏊等^[10]为代表的一批科研人员对我国寄生于近 300 种淡水鱼类的粘孢子虫进行了系统调查和详细的分类学研究, 形成了专著《中国动物志·粘体动物门·粘孢子纲》。该著作记述了中国淡水鱼类寄生粘孢子虫 575 种, 含新种 213 种, 此项工作还获得了 2000 年中国科学院自然科学二等奖。在鱼类寄生蠕虫的分类学研究方面, 新中国成立后, 伍惠生^[11]最早报道了我国淡水鱼类寄生线虫, 总结了我国鱼类寄生线虫种类及其宿主。潘金培等^[12]描述了寄生于鱼类眼球水

晶体内的湖北复口吸虫(*Diplostomulum hupehensis*)和倪氏复口吸虫(*D. niedashui*); 在国际上首次发现了鱼类体外寄生复殖吸虫-微黄鳞居吸虫(*Squamacola parvovitellaria*), 并建立新科新属: 鳞居科(Squamacolidae)鳞居属。汪溥钦^[13]描述了多种淡水鱼类寄生复殖吸虫新种; 王桂堂等^[14]建立了牛首科(Bucephalidae)吸虫新的分类系统, 将其分为 7 个亚科, 24 个属。吴宝华等^[15]总结了单殖吸虫的分类系统, 整理描述了 500 多种鱼类单殖吸虫种类, 编写了《中国动物志·扁形动物门·单殖吸虫纲》。杨潼^[16]总结了环节动物门蛭纲(Hirudinea)的分类系统和形态特征, 编写了《中国动物志·环节动物门·蛭纲》。在寄生甲壳动物的分类学研究方面, 尹文英^[17]描述了淡水鱼类寄生桡足类的外部形态、内部结构、生活习性, 并进行了分类整理; 匡溥人等^[18]编写了《中国经济动物志·淡水鱼类寄生甲壳动物》。这些成就为我国后来的鱼类寄生虫学和寄生虫病研究奠定了坚实的基础。

20 世纪末期开始, 分子标记(18S rDNA、ITS、COI 等)因其在隐存种挖掘、同物异名厘定和原有分类系统梳理方面的突出优势, 逐渐被广泛用于鱼类寄生虫种类鉴定和系统发育关系探讨, 并迅速发展为主流手段之一。在这个方面, 我国科学工作者也开展了大量的研究工作。如鉴定了严重危害我国养殖异育银鲫(*Carassius auratus gibelio*)的“喉孢子虫病”病原——洪湖碘泡虫(*Myxobolus honghuensis*)、“肤孢子虫病”病原——武汉单极虫(*Thelohanelles wuhanensis*)、“腹孢子虫病”病原——吴李碘泡虫(*M. wulii*)^[19-21]等; 分析了淡水鱼类锥虫的分类现状与系统发育关系^[22]; 确认了十六线斜管虫(*Chilodonella hexasticha*)和鱼斜管虫(*C. piscicola*)是对鱼类有严重危害的两个完全不同的种^[23]; 首次提出了双线绦虫属(*Digramma*)是舌状绦虫属(*Ligula*)的同物异名^[24], 并通过比较线粒体基因组进行了验证^[25]; 探讨了嗜子宫线虫科(Philometridae)系统发生地位, 重构了旋尾目线虫(Spirurida)的系统发育关系^[26-27]; 通过 rDNA 序列、线粒体基因组比对和感染实验, 提出锚头蚤(*Lernaea*)头角不是可靠的分类特征^[28-30]等等。

近几年来随着高通量测序和组学技术的发展, 系统发育基因组学应运而生; 该方法主要是利用全基因组/转录组或者细胞器基因组水平的海量数据进行系统发育分析, 既包括了大量的序列结构

信息, 同时还蕴藏着有关重复基因、DNA 片段缺失/插入、转座子丢失/插入等信息, 为系统发育研究提供了丰富的资料。如通过测定近 30 种关键物种的线粒体基因组, 探讨了扁形动物门的系统发育关系, 并利用线粒体基因排列重构了扁形动物的祖先基因顺序^[31-32]。另外, 单细胞转录组测序技术的建立与完善, 也为不能或难以进行纯培养的单细胞生物的系统学研究提供了良好的技术储备。如通过整合鲢肠袋虫单细胞转录组及其他 26 种纤毛虫的组学数据, 开展了鲢肠袋虫 (*Balanitidium ctenopharyngodoni*) 系统发育基因组学的研究, 发现鲢肠袋虫与漫游虫 (*Litonotus*) 的分类位置较为接近^[33]。

形态学分类和分子鉴定是寄生虫种类鉴定的基础, 而准确鉴别病原体是精准防控相应疾病的关键。七十年来, 我国鱼类寄生虫分类学研究的深厚积淀, 为寄生虫病的防控打下了坚实的基础; 同时相关鱼类寄生虫的研究成果也形成了一系列著作, 如潘金培主编的《鱼病诊断与防治手册》^[34]、张剑英等编著的《鱼类寄生虫与寄生虫病》^[35]、沈韞芬主编的《原生动动物学》^[36]、汪建国主编的《鱼病学》^[37]、王桂堂等编著的《淡水鱼类重要寄生虫病诊断手册》^[38]等, 已成为相关领域学者和生产一线技术人员常用的参考工具书。

1.2 生活史

寄生虫的生活史 (又称发育史) 是指寄生虫完成一代生长、发育、繁殖和宿主转换的完整过程, 是寄生虫个体生存和种群延续的基础。相关的研究内容包括寄生虫的生长、发育、繁殖, 感染宿主的阶段、方式、途径、中间宿主 (或传播媒介), 在宿主体内的移行、靶向部位以及脱离宿主的方式等。

鱼类寄生原生动物的生活史通常较为简单, 为直接发育型 (不需要中间宿主, 但有的需要传播媒介)。多数种类可直接在鱼体以二分裂的方式进行无性生殖, 如波豆虫、车轮虫、斜管虫等; 有一些种类则分为若干个形态构造和生活习性差异显著的生活史阶段, 如倪达书等^[8]对多子小瓜虫的生活史进行了详细研究, 将其个体发育过程分为掠食体 (自由生活具有感染性的幼虫阶段)、滋养体 (寄生于鱼体的发育和成熟阶段) 和包囊 (静息状态下的繁殖阶段) 三个主要阶段; 而掠食体作为小瓜虫生活史中的薄弱环节成为药物防控和生

态防控小瓜虫病的首选阶段。还有一些种类生活史的完成需要借助其他生物作为传播媒介, 如锥虫 (*Trypanosoma*) 需要借助水蛭的叮咬、吸血而在不同鱼类宿主之间传播^[39]。因此, 通过杀灭水蛭切断锥虫的传播途径也可以有效控制鱼类锥虫病的流行。

粘孢子虫多数具有复杂的两宿主生活史。其有性生殖发生于水生无脊椎动物宿主 (主要为底栖寡、多毛类) 阶段, 释放出的放射孢子虫侵染宿主鱼鳃、皮肤或鳍。王桂堂等^[40]在国内首次发现并报道了 1 种三突放射孢子虫, 其后国内研究人员在放射孢子虫方面开展了大量研究, 迄今已发现放射孢子虫 20 余种^[41], 掌握了严重危害鲤 (*Cyprinus carpio*)、鲫 (*Carassius auratus*) 养殖的吉陶单极虫 (*T. kitauei*)、武汉单极虫、吴李碘泡虫等病原的两宿主生活史特征。粘孢子虫除了通过放射孢子虫进行传播之外, 近年来还发现部分类群存在鱼-鱼之间的水平传播^[42] 以及经过鱼卵的垂直传播途径^[43-44]。

鱼类寄生蠕虫和甲壳动物的生活史通常较为复杂, 多为间接发育型 (其中很多种类还需要中间宿主)。多数种类在整个生活史过程中需经过几个发育阶段, 且需更换中间宿主, 寄生蠕虫的中间宿主多为腹足类、瓣鳃类、桡足类和水生昆虫等。潘金培等^[12]研究了引起鱼类“白内障”的复口吸虫的生活史和防治方法, 后来孙军等^[45]弄清了复口吸虫在鱼体内的移行途径。廖翔华^[46]弄清了扁弯口吸虫的生活史, 其第一中间宿主为螺类, 在第二中间宿主鱼类的肌肉中发育为囊蚴, 并在终末宿主鹭鸟 (*Ardeidae*) 咽喉中发育为成虫 (最新研究将我国鲤科鱼类寄生的扁弯口吸虫确定为中华弯口吸虫新种^[47])。廖翔华等^[48]系统研究了寄生于草鱼的九江头槽绦虫 (*Bothriocephalus gowkongensis*) [现更名为鳞头槽绦虫 (*Schyzocotyle acheilognathi*)] 的生活史, 提出了生石灰清塘和 50 天“封塘”育苗的生态防治该绦虫病的方法。伍惠生等^[49]在我国最早报道了嗜子宫线虫的生活史。尹文英^[17]描述了淡水鱼类寄生桡足类生活史各发育阶段的形态特征; 潘金培等^[50]详细研究了鲢、鳙寄生锚头蚤的生活史, 并根据发育阶段提出了不同的用药策略。此外, 一些学者还研究了寄生于日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 的球状鳗居线虫 (*Anguillicola globiceps*)^[51]、寄生于黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*) 和鳊 (*Siniperca chuatsi*) 的范尼道佛吸虫 (*Doll-*

fustrema vaneyi)^[52] 以及寄生于多种鱼类的胃瘤线虫 (*Eustrongylides ignotus*)^[53] 等的生活史。

鱼类寄生虫的生活史既反映了寄生虫与宿主和外界水环境的相互作用, 也浓缩了寄生虫物种进化的演变历程。研究寄生虫的生活史, 可透过其个体发育过程探讨其物种的起源与进化历程。另一方面, 生活史的各发育阶段也是寄生虫传播的重要环节, 加强鱼类寄生虫生活史的研究可为鱼类寄生虫病生态防控、免疫防控和药物防控提供重要的理论基础。

1.3 病理学与生理学

病理学主要研究鱼类疾病发生的原因、疾病过程中所发生的机体细胞、组织、器官的结构、功能和代谢等方面的变化及其规律, 揭示疾病发生原因、致病机制和病理变化, 为疾病诊断和危害评价提供依据。

寄生虫主要是通过机械性刺激和损伤、掠夺营养、压迫和阻塞以及毒素作用等对宿主的细胞、组织、器官乃至系统造成损害。吴宝华等^[54] 研究了引起白鲢“疯狂病”的鲢碘泡虫 (*M. drjagini*) 对宿主各器官的病理损伤, 发现鲢碘泡虫主要侵袭和危害宿主的神经系统。黄琪琰等^[55-57] 在鱼类寄生虫病理学方面开展了很多工作: 比较了几种粘孢子虫病引起的鱼类组织病理变化, 描述了胞囊的形成和消失的全过程及胞囊的结构; 研究了草鱼的鳃隐鞭虫病、车轮虫病、小瓜虫病、指环虫病、三代虫病及中华鲩病 6 种寄生虫病的组织病理变化, 发现鳃部寄生虫均可引起鳃组织发生炎症反应, 黏液分泌增多, 嗜酸性细胞和淋巴细胞浸润, 但又因病原体种类不同, 病理变化也有很大差异; 还研究了患棘头虫病的病鱼器官(肠、肝脏、胰脏、肾脏)及血液病理变化, 发现肉芽组织主要是由大量新生的毛细血管和成纤维细胞组成, 并有大量嗜酸性粒细胞和淋巴细胞等炎症细胞浸润。谢海侠等^[58] 发现强壮粗体虫的寄生引起了鳃肠上皮细胞脱落、肠固有膜层结缔组织增生及白细胞向病灶处浸润, 并观察到嗜酸性粒细胞附着在与肠上皮及固有膜接触的虫体的体壁及吻部。

鱼类寄生虫的病理学研究的是寄生虫对宿主的危害, 而鱼类寄生虫的生理学则是研究寄生虫从宿主获取营养物质维持自身生命活动的过程。主要包括寄生虫的摄食并通过一系列有序的生化反应进行物质代谢和能量代谢, 实现寄生虫的运

动、呼吸、消化、排泄、生殖等各种生理功能。

鱼类寄生虫主要通过两种方式摄取营养物质: 一种是吞噬营养(又称动物性营养), 即寄生虫通过吞噬作用完成摄食。寄生纤毛虫通过胞口、胞咽以及一些特化结构(口围盘、咽篮等)实现对食物的摄取和吞咽^[59-60]。肉足虫类则是通过原质质的流动, 使虫体表面生出无定形的指状、叶状或针状的伪足, 包围营养物质并陷入体内形成食物泡, 完成摄食活动^[37]。另一种方式是渗透营养(又称腐生性营养), 即寄生虫通过体表的渗透作用吸收宿主呈溶解状态的营养物质。寄生鞭毛虫常通过质膜的选择性吸收从宿主直接获取液态的养料^[37]。绦虫在长期的寄生适应性进化过程中, 消化系统退化, 依靠体表皮层直接从宿主的消化道中获取营养^[61]。

由于绝大多数鱼类寄生虫的不可培养性以及技术手段的限制, 鱼类寄生虫营养代谢方面的研究一直非常匮乏。近年来组学技术的发展为研究鱼类寄生虫的物质代谢和能量代谢提供了契机。如 Zhao 等^[62]、Bu 等^[63-64] 围绕类线粒体胞器 (mitochondrion-related organelles, MROs) 开展能量代谢通路重建与比较分析等, 为研究寄生虫线粒体适应寄生生活方式的机制提供了新的思路。

鱼类寄生虫的病理学和生理学是分别从鱼类宿主和寄生虫病原两个视角来阐述二者之间的相互影响。在世界范围内, 鱼类病理学的发展史并不长; 1975 年, Ribelin W.E. 和 Migaki G. 编著的《鱼类病理学》是其发展至关重要的里程碑。国内鱼类病理学的发展历程中, 以黄琪琰^[65]、汪开毓等^[66] 为代表的一批科研工作者作出了很大贡献, 对许多鱼类疾病的发病机制和病理变化特征做了系统性的研究和描述。而鱼类寄生虫生理学方面的研究相较于医学和兽医寄生虫而言仍然十分匮乏, 未来应加强这方面的研究。寄生虫的重要生理活动、内在规律及产生机制的阐明, 将非常有助于揭示鱼类寄生虫的致病机制和研制高效、精准的抗寄生虫药物。

1.4 人工培养

寄生虫的人工培养是寄生虫学研究中的重要内容, 在研究寄生虫的检测、生活史、生态、代谢、排泄和分泌产物的特征, 及对管理、控制和预防寄生虫病等方面均能起到重大作用^[67]。此外, 寄生虫人工培养系统在疫苗研制、抗药性检测、

治疗药物筛选、流行病学和基因组学研究等方面也是十分重要的实验平台。寄生虫人工培养的目的是为寄生虫的实验生物学研究提供易于操作的、发育阶段明确的实验材料^[68]。

寄生虫人工培养根据是否有宿主参与可分为体外培养和在体培养。体外培养的优势则在于能够快速获得连续的、没有宿主细胞污染的寄生虫, 但建立体外培养系统并非易事^[69]。与体外培养相比, 在体培养的难度相对较小且有它独特的优点, 比如在杀虫药物筛选方面, 在体培养比体外培养系统更有优势, 因为它可以直接用于杀虫药物的筛选, 而体外培养系统在筛选药物时, 只能得出间接的杀虫效果: 由于宿主会为寄生虫提供特殊的微环境, 能杀灭离体寄生虫的药物不代表也能杀死在体寄生虫^[70]。对于具有复杂生活史的寄生虫, 目前仍不能实现其全生活史过程的体外培养, 因此通常采用体外培养和在体培养相结合的手段来维持寄生虫种群。

对于生活史较为简单的鱼类寄生原生动, 通常采用体外培养的方法来获得大量虫体。Bu等^[71]首次证明了钩刺斜管虫是一种兼性寄生虫, 并利用麦粒培养基建立了离体培养体系和“金鱼—钩刺斜管虫”回感模型; 同时利用上述系统分析比较了钩刺斜管虫在寄生生活和自由生活两种状态下转录组的差异^[63]。Wang等^[72]成功摸索出了鲩肠袋虫的体外培养技术, 建立了鲩肠袋虫的单细胞克隆系, 这是国际上首例水产动物肠道寄生虫的体外培养; 基于这一培养系统, 研究了鲩肠袋虫的细胞内细菌变化规律、可能的感染机制以及对草鱼后肠的适应性进化机制^[73-74]。多子小瓜虫由于在鱼类养殖中巨大的危害性, 很多学者开展过其人工培养方面的研究工作^[75-76]。小瓜虫具有相对复杂的生活史, 即包囊孵化为掠食体阶段需在水体中完成, 因此通常在体外模拟包囊孵化条件, 以同步小瓜虫的发育周期, 获得大量的同一阶段虫体开展进一步研究。Li等^[77]对上述典型虫种的体外培养、在体培养和(超低温)保存技术的最新研究进展进行了全面的梳理和总结。

对于生活史相对复杂的鱼类寄生蠕虫, 通常采用在体培养或者在体/体外相结合的方法来进行人工培养。三代虫(*Gyrodactylus*)因其独特的卵胎生的繁殖方式和依靠宿主接触的传播方式可实现连续传代的在体培养和保种。Zhou等^[78-79]利用三代虫在体培养系统对三代虫的生活史、种群动态

和药物筛选等方面进行了深入的研究。指环虫依靠虫卵孵化的纤毛幼虫感染鱼类, 张效平等^[80]采用体外与在体相结合的方法进行人工培养, 即在体外首先将卵孵化为纤毛幼虫, 而后再去感染宿主, 收集成虫后再产卵, 从而在可控条件下完成指环虫的整个生活史。

持续、充足的虫体供应是深入开展鱼类寄生虫致病机制研究、替代药物筛选和生态防控技术研发和疫苗研制的基础和关键保障。受限于很多鱼类寄生虫的基本生长环境条件未知, 且相当多寄生虫的生活史尚不明确, 在探索培养条件时要充分考虑每个阶段生活的微环境, 体外培养系统对这方面的要求更为严格。再者, 培养条件的摸索耗时耗力, 因此寄生虫的人工培养仍有很长的路要走。

2 生态学(含流行病学)

寄生虫生态学主要是研究寄生虫与寄生虫、寄生虫与宿主以及寄生虫与环境之间的相互作用关系, 为寄生虫病生态防控提供理论基础。尽管我国从20世纪50年代开始, 就对鱼类寄生虫的生活史和寄生虫区系进行了较多的研究, 但对鱼类寄生虫生态学系统地开展研究始于20世纪90年代。聂品^[81]发表了寄生虫种群生态学的综述, 把当时国际上鱼类寄生虫生态学的先进理念引入我国, 随后率领团队用定量研究方法开展了鱼类寄生虫种群生态学^[82-84]和群落生态学研究^[85-86], 为我国鱼类寄生虫的生态学研究奠定了基础。

2.1 种群生态学

温度、盐度、水流和光照等环境因子直接影响着寄生虫的繁殖、生长和感染, 从而影响寄生虫种群动态。我国学者在这方面开展了一系列研究工作, 如聂品等^[82, 87-88]研究了寄生于鳃部的河鲈锚首虫(*Ancyrocephalus mogurndae*)的种群生物学和摄食特点; 大多数单殖吸虫寄生在鱼类体表, 通常表现出明显的季节发生规律, 如草鱼、鲢、鲫鳃部寄生的绝大多数指环虫种类在冬末春初就有较高的感染, 且在秋季有一个小的感染高峰, 比通常在养殖生产中指环虫病的防控时间要早1~2个月^[89-91]; 体内寄生蠕虫的发育、中间宿主种群数量都受到水温影响, 因此其感染也表现出较强的季节性, 如在广东, 鲮头槽绦虫感染当年和1冬龄草鱼, 且在春末夏初有较高的感染强

度, 在 2 龄草鱼中则没有感染^[92]。

生境对寄生虫的影响还体现在分子水平上, 种群遗传常用于寄生虫的分子流行病学研究。如我国学者研究发现, 不同水系对杜父鱼驼形线虫 (*Camallanus cotti*) 种群遗传多样性产生明显的影响, 而在同一水系的的不同宿主中没有遗传分化^[93]; 生境片段化也明显影响了黄颡鱼前驼形线虫 (*Procamallanus fulvidraconis*) 种群的遗传分化^[94]。

在鱼类寄生虫种群与宿主相互作用方面, 我国学者的研究证实了宿主密度、行为、免疫力等都影响着寄生虫种群的繁殖、发育、感染和存活, 从而影响寄生虫的种群分布模式; 而寄生虫感染也会影响宿主的繁殖、生长和存活, 从而调节宿主种群, 鱼类寄生虫空间分布通常表现为聚集分布模式^[95]。寄生虫频率分布以及聚集度与宿主年龄的关系可用来推测寄生于鲢、鳙的鲢中华鳋 (*Sinergasilus polycolpus*)、寄生于黄颡鱼的巴氏叶形吸虫 (*Phyllodistomum pawlovskii*) 是否引起了宿主死亡^[84, 96]。

消化道寄生虫和肠道菌群占据着相同的生态位, 它们密切接触, 难免会发生相互作用, 如我国学者研究发现, 日本许氏绦虫 (*Khawia japonensis*)^[97]和鳞头槽绦虫^[61]的寄生虽然没有显著影响鲤和草鱼的肠道菌群多样性, 但都改变了菌群组成, 同时发现了一些与绦虫感染相关的肠道微生物种类和致病菌, 这有可能为鱼类肠道寄生虫病的综合防治提供新的思路。

2.2 群落生态学

鱼类寄生虫区系调查, 是寄生虫群落生态学研究的基础。它不仅为寄生虫种类鉴定提供详细数据, 而且为渔业资源保护与开发、养殖鱼类寄生虫病的防控提供重要参考。最早于 19 世纪 50 年代, 中国科学院水生生物研究所 (以下简称水生所) 与苏联科学院合作调查了辽河鱼类寄生虫区系, 并出版了《中国淡水鱼类寄生虫论文集》^[98]。1963 年, 水生所联合国内多家单位, 对湖北省重点养殖地区的湖泊、水库和池塘进行了鱼类病原调查, 并编写了后来影响巨大的《湖北省鱼病原区系图志》^[99]。1988—1990 年, 水生所在开展西南武陵山区生物资源调查时, 对该地区四大水系中 100 多种鱼类的寄生虫种类及其分布进行了详细的描述, 撰写了“武陵山地区鱼类寄生虫区系”报告^[100]。除以上这些较大规模的区系调查外, 我国鱼类寄

生虫研究者还分别在其他地区进行过一些较小规模的调查, 如武夷山鱼类寄生蠕虫^[13], 洪泽湖鱼类寄生蠕虫^[101], 洪湖鱼类寄生虫种类组成^[102], 保安湖鱼类寄生虫区系^[103], 丹江口水库鱼类寄生虫^[104-105]; 青藏高原鱼类寄生虫种类^[106-107]; 新疆鱼类寄生虫区系^[108]等。

地理阻隔、盐度等环境因素影响鱼类寄生虫群落结构, 寄生虫群落组成和多样性也常用于环境评价和生物指示。Nie 等^[85]通过分析长江中下游不同湖泊中鲤消化道寄生蠕虫群落结构, 认为湖泊环境和生物组成是造成寄生虫群落结构差异的主要原因。Li 等^[109]通过比较通江湖泊和阻隔中黄颡鱼寄生虫群落组成和多样性, 评价了江湖阻隔对寄生虫群落的影响; 盐度会影响寄生虫的存活, 通过调查不同生态型和不同洄游距离刀鲚寄生虫群落的组成特征, 探讨了这些寄生虫作为生物标记在鱼类种群区分和鱼类洄游时间、路线推测中的作用^[110-112]。马幸荣等^[113]、Li 等^[114]认为水体富营养化可能是造成野生和人工养殖条件下鲫鳃部寄生指环虫的群落结构差异的主要原因等。卢明森等^[115]发现绝大多数体内寄生蠕虫都是通过鱼类摄食传播, 因此肉食性鱼类鳃的消化道寄生蠕虫群落具有较高的多样性。

随着寄生虫调查涉及鱼类宿主种类和区域的增加, 一些新的寄生虫种和属不断被发现和报道, 进一步丰富了对鱼类寄生虫物种多样性的认识, 也加深了对鱼类寄生虫群落生态学的理解。

2.3 实验生态学

实验生态学是寄生虫生物学、生态学和寄生虫病防控的重要研究手段, 它对我们了解寄生虫生活史、生态习性以及进行杀虫药物筛选等至关重要。我国在鱼类寄生虫实验生态学方面开展的工作还较少, 而且基本上集中在近 10 年。寄生虫在体外培养和体感染系统是进行寄生虫实验生态学的重要平台。Zhang 等^[116]利用金鱼-坏鳃指环虫感染系统研究了温度对坏鳃指环虫产卵、孵化和发育的影响, 发现指环虫一旦离开鱼体, 存在应激产卵现象; 明确了坏鳃指环虫在 20°C 条件下生活史周期为 8~10 d, 据此提出了指环虫病防治需要连续用药 2 次, 且间隔约 7 d; 同时也发现坏鳃指环虫虫卵在短暂的室温孵育后放入 5°C 低温条件仍能正常发育, 解释了指环虫在冬末春初有较高感染丰度的原因^[117]。Zhou 等^[79]、Jin 等^[118]利用

金鱼-小林三代虫 (*G. kobayashii*) 感染系统研究了宿主种群大小和宿主密度对三代虫传播的影响, 提出了三代虫在一定宿主密度下是密度制约传播, 当宿主密度达到一定阈值后三代虫传播成为频率制约模式; 并通过不同传播力鱼类与金鱼的混养, 发现加入低传播力鱼类可显著减少三代虫传播, 而无传播力宿主则没有起到稀释效应作用。实验生态学结果不仅可直接应用于生态防控, 而且拓展了我国寄生虫生态学的研究手段和研究范围。

2.4 生态防控发展前景

在当前养殖条件下, 寄生虫病发生非常频繁和严重, 但由于寄生虫复杂可变的抗原以及免疫逃避机制, 目前还缺乏有效的寄生虫疫苗; 另外, 由于水产高效杀虫药物的缺乏, 以及寄生虫易产生抗药性等原因, 使得寄生虫病的药物防控愈发困难。加之近年来水产养殖模式和理念不断革新, 现代渔业朝着生态化、有机化和设施化、智能化的方向发展。在此形势下, 寄生虫病的生物防治或生态防控显得更加重要。

建立无特定疫病苗种场, 避免养殖鱼类苗种携带特定寄生虫病原, 是从源头控制寄生虫病传播的重要生态防控途径之一; 研究寄生虫的生活史, 以及寄生虫繁殖、传播与环境的关系, 切断传播途径, 是生态防控手段之二; 研究鱼类养殖密度、鱼类混养对寄生虫传播的影响, 通过合理的鱼类养殖模式来减少寄生虫的传播, 是生态防控手段之三。因此, 要实现鱼类寄生虫病的生态防控, 首先必须在上述的寄生虫生活史、寄生虫传播规律、寄生虫与宿主关系、寄生虫与环境关系等基础研究方面打下坚实的基础, 然后才能发展出高效、科学的生态防控技术, 达到综合防控寄生虫病的目的。

3 药理学

3.1 抗寄生虫药物的种类及其作用机理

药物防控是鱼类寄生虫病防治不可缺少的手段。中国鱼病学自创立之初, 就着眼于理论联系实际, 急生产之所急, 解决渔业生产中遇到的实际问题, 因此杀虫药物的筛选也是最早进行的工作之一。我国最早研究的寄生原生动物病是草鱼苗种的鳃隐鞭虫病, 倪达书^[3-4]在研究过程中找到了用 0.7 mg/L 的硫酸铜全池泼洒以杀灭鳃隐鞭虫

的有效方法, 同时发明了简易的药物挂袋法并在生产应用中证明有良好的治疗效果。针对这种鱼类寄生虫病防治方法的建立, 实际上也标志着我国鱼病防治工作迈出的第一步。此后, 在江苏、浙江、广东等地的池塘养殖过程中先后发现不少种类的寄生原生动物也能引起草鱼发病, 特别是车轮虫、小瓜虫、斜管虫、吸管虫、杯体虫等引起的病害非常广泛, 这些寄生虫病经硫酸铜治疗, 除小瓜虫外, 均取得同样的良好效果。小瓜虫病作为一种世界性鱼病, 对淡水养殖鱼类危害巨大, 倪达书等^[8]曾试验用醋酸亚汞杀灭此虫, 效果良好, 并在很长一段时间内作为杀灭小瓜虫的特效药使用。但由于汞制剂对人体有较大的毒害作用, 极易产生富集性中毒或致畸、致癌, 已经禁止使用。我国在鱼类蠕虫病药物防治方面最早是关于鲢头槽绦虫病的研究。廖翔华等^[48]对引起草鱼种大量死亡的鲢头槽绦虫病防治方法进行了研究, 发现以槟榔粉治疗后感染率减低 4.8%~45%。在鱼类寄生甲壳动物病的防治方面, 经徐墨耕等^[119]摸索出硫酸铜和硫酸亚铁合剂 (体积比 5:2) 对中华蚤有显著的杀灭效果, 并一直沿用至 20 世纪 80 年代以后。尹文英^[120]筛选了“六六六”(六氯环己烷) 可有效杀灭虱, 在 20 世纪 70 年代以前生产上广为应用; 但由于其致癌性, 现已被禁止使用并为敌百虫所代替。潘金培等^[50]研究了锚头蚤的寿命并将其成虫分为“童虫”、“壮虫”和“老虫”三种形态, 发现 0.3~0.5 mg/L 的晶体敌百虫全池泼洒可有效控制鲢鳙锚头蚤病, 这种方法也延续至今。在早期对粘孢子虫病的防治方面, 吴宝华等^[121]探讨了鲢碘泡虫在池塘条件下的发生、发展规律及其季节性生长动态, 并筛选了粉剂敌百虫和磷酸氯喹两种有效的治疗药物; 但是由于当时对粘孢子虫的生活史还不清楚, 所以这种防治鱼类粘孢子虫病的方法并没有被广泛证实和使用。我国鱼病防治的早期阶段, 药物基本上移植于医药、兽药及部分农药, 但由于鱼类的病原体与人、畜禽和农作物等的病原体有较大差别, 所以大部分药物要么毒性大、要么污染水体、要么效果欠佳, 到现在仍在使用的药物种类较少。

水产病害防控药物 (以下简称渔药) 的研究和使用在近二十年的发展历程中逐步正规化, 并在药物作用机制、给药方式、剂型、疗程、休药期等方面逐渐形成了自己的特色, 1998 年以后我国陆续出版了《渔药手册》^[122]、《新编渔药手册》^[123]、

《渔药药剂学》^[124]、《渔药药效学》^[125]、《渔药药理学与毒理学》^[126]等一系列著作。根据药理作用和寄生虫种类的不同,也逐步发展出了抗鱼类寄生原生动物类药物、驱杀鱼类寄生蠕虫类药物和驱杀鱼类寄生甲壳动物药物等。但是在抗鱼类寄生原生动物类药物方面,对许多原虫病目前仍缺乏理想的药物,如小瓜虫病和粘孢子虫病等虽然不能说完全无药可医,但效果显著的药物仍在寻找当中。目前常用的抗鱼类寄生原生动物药物主要有硫酸锌粉、硫酸锌三氯异氰尿酸粉、硫酸铜硫酸亚铁粉、盐酸氯苯胍粉、地克珠利预混剂等^[123]。硫酸铜和硫酸锌都属于重金属盐类杀虫剂,其中 Cu^{2+} 可与虫体蛋白质结合形成络合物(螯合物),使蛋白质变性、沉淀,配合硫酸亚铁的组织收敛作用,可起到很好的杀虫作用; Zn^{2+} 与虫体蛋白质结合形成蛋白盐使其沉淀,同时易与虫体细胞一些活性酶的巯基结合而使其失活;地克珠利属于三嗪类光谱抗球虫药,目前主要用于防治鲤科鱼类的粘孢子虫病^[127];盐酸氯苯胍则属于胍基衍生物杀虫剂,通过干扰内质网的高尔基体,抑制氧化磷酸化反应和ATP酶的活性,也用于治疗鱼类的粘孢子虫病^[128]。在驱杀鱼类寄生蠕虫类药物方面,常用药物有敌百虫溶液/精制敌百虫粉、甲苯咪唑溶液/复方甲苯咪唑粉、(复方)阿苯达唑粉、吡喹酮预混剂、阿维菌素溶液、伊维菌素溶液、盐酸左旋咪唑片。它们的作用机制包括以下三方面:(1)抑制虫体内某些酶的活性,如敌百虫属于有机磷类杀虫剂,通过抑制虫体的胆碱酯酶活性,致使虫体内乙酰胆碱积聚,继而导致虫体死亡^[129]。(2)干扰虫体的代谢,如甲苯咪唑与阿苯达唑粉属于苯并咪唑类驱虫杀虫剂,通过与寄生虫细胞微管蛋白结合,阻碍寄生虫细胞微管系统的形成,从而发挥作用^[130];吡喹酮能够使虫体表膜去极化而阻断糖代谢,致使虫体死亡^[131]。(3)影响神经肌肉系统的正常功能,如阿维菌素与伊维菌素属于抗生素类杀虫剂,通过与虫体的神经-肌肉突触的特定定位点结合,导致正常的动作电位不能释放,最终引起虫体麻痹死亡^[132]。驱杀鱼类寄生甲壳动物药物常用的有:高效氯氰菊酯溶液、氰戊菊酯溶液、溴氰菊酯溶液、辛硫磷溶液、敌百虫溶液/精制敌百虫粉。这些药物主要作用机制包括两方面:(1)抑制虫体内某些酶的活性,如辛硫磷通过抑制虫体的胆碱酯酶活性而破坏正常的

神经传导,引起虫体死亡。(2)引起虫体神经细胞膜钠离子通道功能异常,如菊酯类接触寄生虫后选择性作用于虫体神经细胞膜上的钠离子通道,造成钠离子持续内流,引起虫体过度兴奋、痉挛,最后麻痹而死^[133]。

在化学药物广泛应用的今天,人类出于对化学药物负面影响的担忧及对回归自然的追求,天然药物近年来又重获青睐,除了努力开发天然物质作为新药外,还研制化学药物与天然药物的复合制剂,这已成为人药及兽药的发展趋势之一,在渔药方面也有同样的苗头。近年来,国内鱼病学工作者在驱杀鱼类寄生虫的中草药筛选方面也做了许多努力,筛选了很多潜在替代药物,如博落回(*Macleaya cordata*)、苦参(*Sophora flavescens*)、百部(*Stemona japonica*)、贯众(*Cyrtomium fortunei*)、黄花烟草(*Nicotiana rustica*)、黄连(*Coptis chinensis*)、曼陀罗(*Datura stramonium*)、鸦胆子(*Brucea javanica*)、木通(*Akebia quinata*)、槟榔(*Areca catechu*)、重楼(*Paris spp.*)等的原粉或有效成分提取物^[75, 134-138]。

但是,目前真正能够产业化应用的具有高效杀虫效果的鱼类寄生虫病专用天然药物产品仍然寥寥无几。与人用和兽用天然药物相比,我国抗鱼类寄生虫天然药物的研究目前还处于起步摸索阶段,对其有效杀虫成分的化学结构分析、提取和纯化、人工合成、抗虫机制、药物代谢与残留、对环境生态的影响等的研究,还有很长的路要走。

3.2 鱼类寄生虫的抗药性及其控制策略

寄生虫抗药性是指经药物作用后寄生虫产生对药物敏感性下降的现象。随着水产养殖业中抗虫药物的长期、频繁、大量使用,鱼类寄生虫抗药性越来越普遍和严重,不仅影响寄生虫病的防治效果,还带来环境污染和食品安全问题。因此,控制寄生虫抗药性的产生是提高鱼类寄生虫病防治效果的一个重要措施。

迄今为止,我国鱼类寄生虫抗药性研究几乎是空白。李文祥等^[139]对寄生虫抗药性产生的机制及其控制策略进行了综述。抗药性产生的机制主要有三种:一是基于改变穿透性的抗药性机制,即通过虫体的渗透屏障结构和成分的改变,来减少杀虫药物在虫体内的渗透率和残留量,主要包括减少药物的表皮渗透,以及增加药物的运输和排出;二是基于靶标修饰的抗药性机制,即虫体

中与杀虫剂作用的靶标分子发生突变或者表达水平的改变, 减少了与杀虫药物结合, 从而降低对药物的敏感性; 三是基于增加新陈代谢的抗药性机制, 即通过虫体内解毒酶系表达量或活性的增加来提高虫体对杀虫剂的降解能力, 使药物失活。

在我国, 几乎只有零星的涉及鱼类寄生虫抗药现象的发现的报道, 对抗药机制的研究还没有。如发现在欧洲鳗鲡 (*A. anguilla*) 集约化养殖中, 拟指环虫对多种药物都产生了严重的抗药性^[140]。对寄生虫抗药性产生的分子机制研究尚未涉及, 仅在模式动物——秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 上做过最粗浅的尝试^[141]。鉴于此, 选择合适的寄生虫类群, 开展鱼类寄生虫抗药性研究, 是我国鱼类寄生虫病防治中亟待开展的基础工作, 建议从以下几个方面入手: (1) 建立抗药性的检测方法, 在重点养殖区域调查鱼类寄生虫抗药性产生的基本情况; (2) 针对抗药寄生虫, 鉴定抗药性基因, 阐明抗药机制; (3) 将抗药性基因作为抗药性治疗或研发新型药物的靶标; (4) 研究寄生虫抗药性产生规律, 建立合理的药物轮用和组合策略, 避免或减缓抗药性产生^[139]。

4 免疫学

4.1 鱼类寄生虫抗原

寄生虫抗原在寄生虫与宿主之间的免疫互动中起着至关重要的作用。国外对鱼类寄生虫抗原的研究相对较多, 早在 20 世纪 70—80 年代便报道了寄生纤毛虫虫膜表面存在抗原性蛋白, 能够使免疫动物产生具有凝集作用的特异性抗体, 对免疫动物起到保护作用^[142-143]。相对而言, 国内关于鱼类寄生虫抗原的研究不多, 且只限于少数几种关注度较高的寄生虫。如吴英松等^[144]研究发现粘孢子虫具有属特异性抗原, 并且发现寄生于鲫的圆形碘泡虫 (*M. rotundus*) 在不同的发育时期存在共同抗原, 能刺激机体产生特异性抗体; Xu 等^[145]研究了多子小瓜虫 ARS-6 株系抑动抗原 (i-抗原) 基因的分子特征, 阐明其与 G5 株系的 i-抗原同源性较高, 但关于分子调控机制仍有待进一步研究; 此外, 华支睾吸虫 (*Clonorchis sinensis*) 的半胱氨酸蛋白酶^[146]、烯醇化酶^[147]等具有重要生理功能的蛋白酶类被鉴定并证实是寄生虫在宿主体内生存、发育的关键酶, 可作为疫苗的候选抗原。

寄生虫的抗原多样且复杂, 宿主的免疫系统通过特异抗原识别寄生虫; 同时, 寄生虫也能利用抗原变异逃避宿主的免疫攻击。挖掘更多的寄生虫保护性抗原, 深入了解抗原的变异机制是研究寄生虫免疫的必经之路, 将非常有助于寄生虫疫苗的研制及寄生虫病的防控。

4.2 抗寄生虫免疫

鱼类应对寄生虫感染的免疫机制主要包括非特异性免疫与特异性免疫两个大的方面。

非特异性免疫是机体抵御感染的第一道防线, 寄生虫感染能导致宿主产生非特异性免疫反应, 包括激发宿主单核细胞的吞噬、消化作用和大幅增加血液中的白细胞数量、嗜中性粒细胞和淋巴细胞数量, 上调非特异性免疫基因 (如 Toll 样受体等) 的表达等。到目前为止, 国内研究人员对淡水鱼类寄生虫引起宿主非特异性免疫的报道还不多, 主要有纤毛虫, 如多子小瓜虫、四膜虫等^[148-150]; 粘孢子虫, 如吉陶单极虫、野鲤碘泡虫 (*M. koi*) 等^[151-152]; 单殖吸虫, 如三代虫、中型指环虫 (*Dactylogyrus intermedius*) 等^[153-154]; 以及头槽绦虫^[61, 155]、锚头蚤^[50]等。这些研究均表明非特异性免疫在鱼类抗寄生虫感染的过程中发挥着积极且可能是主导的作用。然而, 除了少数工作外, 目前我国对寄生虫感染引起的非特异性免疫的研究还不够深入, 需要在未来的研究中加强这方面的工作。

特异性免疫是机体免疫系统受到病原体刺激后, 获得针对特定病原体的抗感染能力, 分为 T 淋巴细胞介导的细胞免疫以及 B 淋巴细胞介导的体液免疫等, 二者相互联系且密切相关。国内研究人员对淡水鱼类寄生虫特异性免疫的报道很少, 主要有圆形碘泡虫^[144]、多子小瓜虫^[156] 和华支睾吸虫^[157]、异沟盘虫 (*Heterobothrium okamotoi*)^[158]、头槽绦虫^[155] 等。上述研究表明, 鱼类寄生虫 (感染宿主或注射虫体匀浆) 能通过刺激宿主使宿主体内的特异性抗体滴度升高。但是这些特异性抗体是否能有效抵御寄生虫的感染, 或抗感染的能力有多强, 目前还没有定论。与鱼类寄生虫的非特异性免疫一样, 我国对鱼类抗寄生虫感染的特异性免疫研究也才刚刚起步, 今后还有很长的路要走。

总之, 增强鱼类的免疫防御能力可以有效增强鱼类抗寄生虫感染的能力, 随着鱼类基因组数据的完善和寄生虫免疫学研究的深入, 未来我们

可以更好地了解鱼类对寄生虫感染的抗性机制, 这将有助于我们筛选和培育对特定寄生虫抗性更强的品种, 或者研制出抗寄生虫病的生物制品(包括疫苗)。

4.3 鱼类寄生虫的免疫逃避机制

免疫逃避是寄生虫与宿主在长期相互适应的过程中, 进化出的逃避宿主免疫攻击的能力, 有助于寄生虫在宿主体内长期定居、发育、生存和繁殖。总体而言, 寄生虫主要有三种方式来逃避宿主的免疫系统: 组织学隔离、改变表面抗原、抑制宿主免疫应答^[159]。但国内关于鱼类寄生虫免疫逃避机制的研究几为空白, 亟需加强这方面研究力量的投入。现代生物学技术的快速发展为我们从分子水平研究鱼类寄生虫的免疫逃避机制提供了良好契机, 尤其使得高通量筛选、鉴定与鱼类寄生虫免疫逃避相关的基因或蛋白分子成为可能。希望在不久的将来, 国内的科研工作者能在鱼类寄生虫的免疫逃避机制研究方面取得突破, 为抗鱼类寄生虫新药的研发和疫苗开发提供重要参考。

4.4 抗鱼类寄生虫的疫苗

目前, 全世界还都没有在渔业生产实践中可使用的鱼类寄生虫病疫苗。我国在鱼类寄生虫病疫苗的研究方面, 也只有一些为数不多的尝试性工作。如 Mo 等^[160] 等利用模式动物——四膜虫作为表达载体制备重组疫苗, 试图用于寄生纤毛虫病的防治; 柯翎等^[161] 提取了四膜虫细胞膜表面的小瓜虫抑动抗原, 以 Quil-A 作为佐剂, 将其制成免疫刺激复合物, 通过免疫试验证实其对鱼体感染小瓜虫有一定的免疫保护力; 闫春梅等^[162] 研究了小瓜虫抑动蛋白基因核酸疫苗对小瓜虫病的免疫保护效果, 表明其可显著降低鱼体死亡率, 这些研究均为小瓜虫重组疫苗研发与应用奠定了一定的基础。另外, Xu 等^[145] 报道其制备的小瓜虫灭活疫苗及活虫疫苗经腹腔注射后对斑点叉尾鲷 (*Ictalurus punctatus*) 均有保护作用, 且活虫疫苗保护效果高于灭活疫苗。Zhou 等^[163] 利用钩刺斜管虫 (*C. uncinata*) 制备的灭活疫苗经腹腔注射锦鲤后, 使其产生抗小瓜虫病的交叉保护作用, 证实了疫苗的保护效果与注射的虫量有很大关系。目前, 对鱼类的后生动物寄生虫疫苗的研究则更少见报道, 仅有一例关于华支睾吸虫的报道: 通过筛选华支睾吸虫合适的抗原基因或蛋白酶, 然后

以枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) 作为传递系统, 试图通过分子生物学方法开发重组疫苗^[147], 经口服给药后成功诱导了草鱼的先天和适应性免疫, 但其保护功效和机制仍需进一步探索。

相对于病毒和细菌, 寄生虫进化地位高、抗原更复杂、免疫逃避机制更完善, 因此, 抗寄生虫疫苗的研制, 更具有艰巨性和长期性, 可以说目前大家仍在黑暗中探索。接下来也许只有利用快速发展的组学技术(基因组、转录组、蛋白组)筛选出更多有效的寄生虫靶抗原, 以此增加寄生虫疫苗研发更多的可能性和研发效率, 才能迎来鱼类寄生虫疫苗研究取得突破的曙光。

5 发展趋势与展望

尽管建国七十多年来, 我国鱼类寄生虫学研究取得了令全世界瞩目的成就, 但要做到真正认识寄生及寄生虫的“本质”, 有效控制鱼类寄生虫病, 在今后的工作中, 我们必须加强以下研究:

①鱼类寄生虫病的精确诊断。诊断是防控的基础, 基于对鱼类寄生虫的形态学、病理学和分子标记的研究, 发展以形态和病理诊断为主, 以分子标记为辅的精确、快速诊断技术; 建立水体中重要寄生虫 eDNA 检测技术, 研究 eDNA 与疾病发生的关系, 建立疾病的早期诊断和预警机制, 为寄生虫病的精确用药提供依据。

②鱼类寄生虫标准化实验模型构建。通过建立标准化的鱼类寄生虫培养体系和人工感染模型, 在可控条件下进行寄生虫的生态学、生理学和药理学的理论研究, 并以此模型进行寄生虫病的药物筛选、药物评价和检测, 以及生态防控方法的评估, 以建立绿色高效的鱼类寄生虫病防治方法。

③鱼类寄生虫病的生态防控。重视对鱼类寄生虫的种群生态学、群落生态学、生活史、寄生虫-宿主相互关系、环境影响因子以及流行病学的研究, 找到更多鱼类寄生虫病的生态防控手段, 使生态防控成为最主流的防控方法, 以保障水产养殖业的绿色可持续发展。

④鱼类寄生虫病的药物防控。加强抗寄生虫药物的筛选与人工合成、药理、药代等方面基础研究, 努力开发“三效”(高效、速效、长效)、“三小”(毒性小、副作用小、用量小)抗寄生虫药物。同时, 研究寄生虫的抗药性产生规律和抗药性机制, 保护现有杀虫药物的有效性。

⑤鱼类寄生虫病的免疫防控。挖掘寄生虫与宿主长期相互适应过程中形成的抗原变异和逃避宿主免疫的机制, 为疫苗的研发奠定基础; 加快鱼类寄生虫疫苗和免疫增强剂的研发速度, 以替代抗鱼类寄生虫药物使用的强度和频度; 在基础免疫学、基因组/转录组学等的基础上, 运用基因编辑等分子辅助育种手段培育抗寄生虫病的鱼类新品种。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 中科院水生生物研究所概况. 水生所 1955 年所概况和工作总结 [R]. 水生生物研究所档案 (G202-49 A 综合管理类). 中国科学院信息情报中心档案馆. Overview of the Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences. Overview and work summary of Institute of Hydrobiology in 1955[R]. Archives of Institute of Hydrobiology (G202-49 A comprehensive management). Archives of Information Center of Chinese Academy of Sciences (in Chinese).
- [2] 韩玉芬. 菱湖鱼病工作站: 现代科学改造中国传统养鱼业的序曲[J]. 水生生物学报, 2020, 44(5): 1028-1039. Han Y F. Linghu fish disease research station: the overture of modern scientific transformation of Chinese traditional fish farming industry[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2020, 44(5): 1028-1039 (in Chinese).
- [3] 倪达书. 中国科学院水生生物研究所四年来的鱼病防治工作[J]. 科学通报, 1954(11): 43-46. Nie D S. Prevention and control of fish diseases in the Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences in the past four years[J]. Science Bulletin, 1954(11): 43-46 (in Chinese).
- [4] 倪达书. 一九五三年鱼病防治工作报告[J]. 水生生物学集刊, 1955(1): 7-23. Nie D S. Report on the prevention and control of fish diseases in 1953[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1955(1): 7-23 (in Chinese).
- [5] 陈启鏊. 青、鲢、鳙、鳊等家鱼寄生原生动物的研究 I. 寄生鲢鱼的原生动物[J]. 水生生物学集刊, 1955(2): 123-164. Chen C L. 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 Hydrobiologica Sinica, 1955(2): 123-164 (in Chinese).
- [6] 陈启鏊. 青、鲢、鳙、鳊等家鱼寄生原生动物的研究 II. 寄生青鱼的原生动物[J]. 水生生物学集刊, 1956(1): 19-42. Chen C L. The protozoan parasites from four species of chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*: II. The protozoan parasites of *Mylopharyngodon piceus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1956(1): 19-42 (in Chinese).
- [7] 陈启鏊. 青、鲢、鳙、鳊等家鱼寄生原生动物的研究 III. 寄生鳙和鳊的原生动物[J]. 水生生物学集刊, 1956(2): 279-298. Chen C L. The protozoan parasites from four species of chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. III. The protozoan parasites of *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys moli*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1956(2): 279-298 (in Chinese).
- [8] 倪达书, 李连祥. 多子小瓜虫的形态、生活史及其防治方法和一新种的描述[J]. 水生生物学集刊, 1960(2): 197-215. Nie D S, Li L S. Studies on the morphology and life cycle of *Ichthyophthirius multifiliis* and its control, with a description of a new species[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1960(2): 197-215 (in Chinese).
- [9] 沈韞芬, 顾曼如. 中国动物志·无脊椎动物·第 45 卷·纤毛门·寡膜纲·缘毛目 [M]. 北京: 科学出版社, 2016. Shen Y F, Gu M R. Fauna sinica, Vol. 45, Invertebrata Ciliophora, Oligohymenophorea Peritrichida[M]. Beijing: Science Press, 2016 (in Chinese).
- [10] 陈启鏊, 马成伦. 中国动物志·粘体动物门·粘孢子纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1998. Chen C L, Ma C L. Fauna sinica, Myxospora, Myxospora[M]. Beijing: Science Press, 1998 (in Chinese).
- [11] 伍惠生. 中国淡水鱼的寄生线虫 I [J]. 水生生物学集刊, 1956(1): 99-106. Wu H S. Studies on the parasitic nematodes of freshwater fishes in China 1[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1956(1): 99-106 (in Chinese).
- [12] 潘金培, 王伟俊. 复口吸虫病的研究及其防治方法, 包括二新种的描述[J]. 水生生物学集刊, 1963(1): 1-

- 45.
- Pan J P, Wang W J. Studies on diplostomatosis and its control, with descriptions of two new species[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1963(1): 1-45 (in Chinese).
- [13] 汪溥钦. 福建淡水鱼类寄生吸虫的一些新种记述[J]. 福建师大学报(自然科学版), 1981(2): 81-90.
- Wang P Q. Notes on some trematodes from freshwater fishes in Fujian province[J]. Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition), 1981(2): 81-90 (in Chinese).
- [14] 王桂堂, 王伟俊. 牛首科吸虫的系统分类研究[J]. 水生生物学报, 1998, 22: 89-99.
- Wang G T, Wang W J. A systematic taxonomic study on trematoda in Bucephalidae[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22: 89-99 (in Chinese).
- [15] 吴宝华, 郎所, 王伟俊, 等. 中国动物志·扁形动物门·单殖吸虫纲 [M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- Wu B H, Lang S, Wang W J, et al. Fauna sinica, Platyhelminthes, Monogenea[M]. Beijing: Science Press, 2000 (in Chinese).
- [16] 杨潼. 中国动物志·环节动物门·蛭纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- Yang T. Fauna sinica, Annelida, Clitellata[M]. Beijing: Science Press, 1996 (in Chinese).
- [17] 尹文英. 中国淡水鱼寄生桡足类蚤科的研究[J]. 水生生物学集刊, 1956(2): 209-270.
- Ying W Y. Studies on the ergasilidae (parasitic copepoda) from the fresh-water fishes of China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1956(2): 209-270 (in Chinese).
- [18] 匡溥人, 钱金会. 中国经济动物志: 淡水鱼类寄生甲壳动物 [M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- Kuang P R, Qian J H. Economic fauna of China: parasitic Crustacea of freshwater fish[M]. Beijing: Science Press, 1991 (in Chinese).
- [19] Liu Y, Whipps C M, Gu Z M, et al. *Myxobolus honghuensis* n. sp. (Myxosporaea: Bivalvulida) parasitizing the pharynx of allogynogenetic gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) from Honghu Lake, China[J]. Parasitology research, 2012, 110(4): 1331-1336.
- [20] Zhang J Y, Yokoyama H, Wang J G, et al. Utilization of tissue habitats by *Myxobolus wulii* Landsberg & Lom, 1991 in different carp hosts and disease resistance in allogynogenetic gibel carp: redescription of *M. wulii* from China and Japan[J]. Journal of Fish Diseases, 2010, 33(1): 57-68.
- [21] 竹攸汀, 陆宏达, 蔡水局. 武汉单极虫(粘体门, 双壳目)的重描述及基于18S rDNA序列系统发育分析[J]. 动物分类学报, 2012, 37(4): 681-686.
- Zhu Y T, Lu H D, Cai S J. Redescription of *Thelohanellus wuhamensis* Xiao et Chen (Myxozoa, Myxosporaea) infecting allogynogenetic crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) and phylogenetic analysis based on 18S rDNA sequence[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2012, 37(4): 681-686 (in Chinese).
- [22] Gu Z M, Wang J G, Li M, et al. Morphological and genetic differences of *Trypanosoma* in some Chinese freshwater fishes: difficulties of species identification[J]. Parasitology Research, 2007, 101(3): 723-730.
- [23] Li M, Wang R Q, Gomes G B, et al. Epidemiology and identification of two species of *Chilodonella* affecting farmed fishes in China[J]. Veterinary Parasitology, 2018, 264: 8-17.
- [24] Luo H Y, Nie P, Yao W J, et al. Is the genus *Digramma* synonymous to the genus *Ligula* (Cestoda: Diphyllobothriidae)? Evidence from ITS and 5' end 28S rDNA sequences[J]. Parasitology Research, 2003, 89(5): 419-421.
- [25] Li W X, Fu P P, Zhang D, et al. Comparative mitogenomics supports synonymy of the genera *Ligula* and *Digramma* (Cestoda: Diphyllobothriidae)[J]. Parasites & Vectors, 2018, 11(1): 324.
- [26] 吴山功, 王桂堂, 李文祥, 等. 中国9种嗜子宫线虫系统发育的初步研究[J]. 水生生物学报, 2005, 29(5): 571-575.
- Wu S G, Wang G T, Li W X, et al. A preliminary study on phylogeny of nine *Philometrids* in China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(5): 571-575 (in Chinese).
- [27] Zou H, Lei H P, Chen R, et al. Evolutionary rates of mitochondrial sequences and gene orders in *Spirurina* (Nematoda) are episodic but synchronised[J]. Water Biology and Security, 2022, 1(2): 100033.
- [28] Song Y, Wang G T, Yao W J, et al. Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences[J]. Parasitology Research, 2008, 102(2): 299-306.
- [29] Hua C J, Zhang D, Zou H, et al. Morphology is not a reliable taxonomic tool for the genus *Lernaea*: molecular data and experimental infection reveal that *L. cyprinacea* and *L. cruciata* are conspecific[J]. Parasites & 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- Vectors, 2019, 12(1): 579.
- [30] Zou H, Jakovlić I, Zhang D, *et al.* Architectural instability, inverted skews and mitochondrial phylogenomics of Isopoda: outgroup choice affects the long-branch attraction artefacts[J]. *Royal Society Open Science*, 2020, 7(2): 191887.
- [31] Li W X, Zhang D, Boyce K, *et al.* The complete mitochondrial DNA of three monozoic tapeworms in the Caryophyllidea: a mitogenomic perspective on the phylogeny of eucestodes[J]. *Parasites & Vectors*, 2017, 10(1): 314.
- [32] Zhang D, Li W X, Zou H, *et al.* Homoplasy or pleiomorphy? Reconstruction of the evolutionary history of mitochondrial gene order rearrangements in the subphylum Neodermata[J]. *International Journal for Parasitology*, 2019, 49(10): 819-829.
- [33] Sun Z Y, Jiang C Q, Feng J M, *et al.* Phylogenomic analysis of *Balantidium ctenopharyngodoni* (Ciliophora, Litostomatea) based on single-cell transcriptome sequencing[J]. *Parasite*, 2017, 24: 43.
- [34] 潘金培. 鱼病诊断与防治手册 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1988.
- Pan J P. Handbook for diagnosis and prevention of fish diseases[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1988 (in Chinese).
- [35] 张剑英, 邱兆祉, 丁雪娟, 等. 鱼类寄生虫与寄生虫病 [M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- Zhang J Y, Qiu Z Z, Ding X J, *et al.* Parasites and parasitic diseases of fishes[M]. Beijing: Science Press, 1999 (in Chinese).
- [36] 沈韞芬. 原生动物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- Shen Y F. Protozoology[M]. Beijing: Science Press, 1999 (in Chinese).
- [37] 汪建国. 鱼病学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2013.
- Wang J G. Ichthyopathology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013 (in Chinese).
- [38] 王桂堂, 李文祥, 邹红, 等. 淡水鱼类重要寄生虫病诊断手册 [M]. 北京: 科学出版社, 2017.
- Wang G T, Li W X, Zou H, *et al.* Diagnostic handbook of important parasitic diseases in freshwater fishes[M]. Beijing: Science Press, 2017 (in Chinese).
- [39] 顾泽茂. 鱼类锥虫分类与系统发育研究 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2007.
- Gu Z M. Taxonomic and phylogenetic study of fish trypanosomes[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2007 (in Chinese).
- [40] 王桂堂, 姚卫建. 放射孢子虫在中国的首次发现(英文)[J]. *水生生物学报*, 2000, 24(2): 198-200.
- Wang G T, Yao W J. First report on the actinosporean in oligochaetes in China[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, 24(2): 198-200 (in Chinese).
- [41] 高志鹏, 杨坤, 陈凯, 等. 几种放射孢子虫的形态特征和分子鉴定[J]. *水生生物学报*, 2021, 45(2): 446-454.
- Gao Z P, Yang K, Chen K, *et al.* Morphological characters and dna identification of several actinosporean collected from oligochaete *Branchiura sowerbyi*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, 45(2): 446-454 (in Chinese).
- [42] 赵丹丹. 几种淡水粘体动物的生活史及其放射孢子虫集合群的分类学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- Zhao D D. Life cycle of several freshwater myxozoans and taxonomy of actinosporean collective groups[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017 (in Chinese).
- [43] Wang S J, Zhang B, Guo Q X, *et al.* Molecular and light microscopy evidence for the transfer of *Myxobolus honghuensis* from *Carassius auratus gibelio* broodfish to progeny[J]. *Journal of Fish Diseases*, 2020, 43(10): 1177-1184.
- [44] 杨坤, 翟凯旋, 习丙文, 等. 异育银鲫寄生洪湖碘泡虫的鱼卵传播途径[J]. *中国水产科学*, 2021, 28(12): 1612-1620.
- Yang K, Zhai K X, Xi B W, *et al.* Transovarial transmission of *Myxobolus honghuensis* in gibel carp, *Carassius auratus gibelio* (Bloch)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(12): 1612-1620 (in Chinese).
- [45] 孙军, 姚卫建, 聂品. 倪氏复口吸虫在稀有鮡鲫体内的移行及对其耳石微结构的影响[J]. *水生生物学报*, 2003, 27(4): 333-338.
- Sun J, Yao W J, Nie P. Migration of *Diplostomum niedashui cercariae* in the rare minnow *Gobiocypris rarus* with observation on the parasite-induced otolith checks[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, 27(4): 333-338 (in Chinese).
- [46] 廖翔华. 扁弯口吸虫 *Clinostomum complanatum* (Rud.) 的生物学(I. 生活史)[J]. *武夷科学*, 1992, 9: 99-133.
- Liao X H. The biology of *Clinostomum complanatum* (Rud.) (I. Life history)[J]. *Wuyi Science Journal*, 1992, 9: 99-133 (in Chinese).
- [47] Locke S A, Caffara M, Barčák D, *et al.* A new species

- of *Clinostomum* Leidy, 1856 in East Asia based on genomic and morphological data[J]. *Parasitology Research*, 2019, 118(12): 3253-3265.
- [48] 廖翔华, 施臻章. 广东的鱼苗病一、广东九江头槽绦虫(*Bothriocephalus gowkongensis* Yeh)的生活史、生态及其防治[J]. 水生生物学集刊, 1956(2): 129-185.
- Liao X H, Shi L Z. Contribution to the biology and control of *Bothriocephalus gowkongensis* Yeh, a tape-worm parasitic in the young grass carp (*Ctenopharyngodon idellus* C. and V.) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1956(2): 129-185 (in Chinese).
- [49] 伍惠生, 黄知行. 藤本嗜子宫线虫与民间有关鳃鲙幼鱼的传说[J]. 动物学杂志, 1964(2): 86-87.
- Wu H S, Huang Z X. Legends about *Philometra fujimotoi* Furuyama, 1932 and juveniles of *Anguilla japonica* [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 1964(2): 86-87 (in Chinese).
- [50] 潘金培, 杨潼, 徐恭爱. 鲢、鳙锚头蚤的生物学及其防治的研究[J]. 水生生物学集刊, 1979, 6(4): 377-392.
- Pan J P, Yang T, Xu G A. Studies on the biology of the parasitic copepod, *Lernaea polymorpha* of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and Big-head (*Aristichthys nobilis*) and its control [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1979, 6(4): 377-392 (in Chinese).
- [51] 汪溥钦, 赵玉如. 球头鳃居线虫的生活史研究[J]. 动物学报, 1980, 26(3): 243-249.
- Wang P Q, Zhao Y R. Observations on the life history of *Ancuillicola globiceps* (Nematoda: Anguillicolidae) [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1980, 26(3): 243-249 (in Chinese).
- [52] 王桂堂, 王伟俊. 范尼道佛吸虫的生活史研究[J]. 水生生物学报, 2000, 24(6): 644-647.
- Wang G T, Wang W J. The life cycle of *Dollfusotrema vaneyi* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, 24(6): 644-647 (in Chinese).
- [53] Xiong F, Wang G T, Wu S G, et al. Development of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda: Dioctophmida) in domestic ducks (*Anas platyrhynchos domestica* (L.)) [J]. *Journal of Parasitology*, 2009, 95(5): 1035-1039.
- [54] 吴宝华, 张贞华, 张炯, 等. 杭州地区白鲢疯狂病的研究[J]. 动物学报, 1975, 21(2): 190-196.
- Wu B H, Zhang Z H, Zhang J, et al. Twist disease of *Hypophthalmichthys molitrix* in hangchow region of Chekiang province [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1975, 21(2): 190-196 (in Chinese).
- [55] 黄琪琰, 郑德崇, 刘丽燕, 等. 几种粘孢子虫病的组织病理比较研究[J]. 淡水渔业, 1991(2): 3-5.
- Huang Q Y, Zheng D C, Liu L Y, et al. Comparative studies on the histopathology of several Myxosporidiosis [J]. *Freshwater Fisheries*, 1991(2): 3-5 (in Chinese).
- [56] 黄琪琰, 郑德崇, 刘丽燕. 寄生虫引起的草鱼鳃病的组织病理比较研究[J]. 上海水产大学学报, 1993, 2(1): 48-51.
- Huang Q Y, Zheng D C, Liu L Y. The comparative studies on the gill diseases caused by parasites in grass carp in histopathology [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1993, 2(1): 48-51 (in Chinese).
- [57] 黄琪琰, 郑德崇, 范丽萍, 等. 鲤鱼棘头虫病的病理及预防[J]. 水产学报, 1989, 13(4): 308-315.
- Huang Q Y, Zheng D C, Fan L P, et al. The pathology and prevention of Acanthocephaliosis for the carp [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1989, 13(4): 308-315 (in Chinese).
- [58] 谢海侠, 高谦, 聂品. 强壮粗体虫寄生引起的鳃肠道病理[J]. 水生生物学报, 2005, 29(2): 137-141.
- Xie H X, Gao Q, Nie P. Intestinal pathology of the mandarin fish *Siniperca chuatsi* infected naturally with the acanthocephalan *Hebesomea violentum* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, 29(2): 137-141 (in Chinese).
- [59] Li M, Ponce - Gordo F, Grim J N, et al. Morphological redescription of *Opalina undulata* Nie 1932 from *Fejervarya limnocharis* with molecular phylogenetic study of Opalinids (Heterokonta, Opalineae) [J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2018, 65(6): 783-791.
- [60] Li M, Wang C, Grim J N, et al. Ultrastructural study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) from China with an emphasis on its vestibulum [J]. *Acta Parasitologica*, 2014, 59(3): 413-419.
- [61] Fu P P, Xiong F, Wu S G, et al. Effects of *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934) infection on the intestinal microbiota, growth and immune reactions of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) [J]. *PLoS One*, 2022, 17(4): e0266766.
- [62] Zhao W S, Bu X L, Zou H, et al. The genome of the mitochondrion-related organelle in *Cepedea longa*, a large endosymbiotic Opalinid inhabiting the recta of frogs [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(21): 13472.
- [63] Bu X L, Zhao W S, Li M, et al. Transcriptomic differences between free-living and parasitic *Chilodonella uncinata* (Alveolata, Ciliophora) [J]. *Microorganisms*, 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 2022, 10(8): 1646.
- [64] Bu X L, Zhao W S, Li W X, *et al.* Mitochondrial metabolism of the facultative parasite *Chilodonella uncinata* (Alveolata, Ciliophora)[J]. *Parasites & Vectors*, 2023, 16(1): 92.
- [65] 黄琪琰. 水产动物疾病学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1993.
- Huang Q Y. Aquatic animal diseases[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1993 (in Chinese).
- [66] 汪开毓, 黄小丽. 鱼类病理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2022.
- Wang K Y, Huang X L. Fish pathology[J]. Beijing: China Agriculture Press, 2022 (in Chinese).
- [67] Ahmed N H. Cultivation of parasites[J]. *Tropical Parasitology*, 2014, 4(2): 80-89.
- [68] Hutson K S, Cable J, Grutter A S, *et al.* Aquatic parasite cultures and their applications[J]. *Trends in Parasitology*, 2018, 34(12): 1082-1096.
- [69] Visvesvara G S, Garcia L S. Culture of protozoan parasites[J]. *Clinical Microbiology Reviews*, 2002, 15(3): 327-328.
- [70] Trujillo-González A, Constantinoiu C C, Rowe R, *et al.* Tracking transparent monogenean parasites on fish from infection to maturity[J]. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2015, 4(3): 316-322.
- [71] Bu X L, Wang R Q, Gomes G B, *et al.* First record of facultative parasitism of *Chilodonella uncinata* based on goldfish (*Carassius auratus*) infection model[J]. *Aquaculture*, 2021, 538: 736535.
- [72] Wang G T, Zhao W S, Li M, *et al.* Medium for culturing *Balantidium ctenopharyngodoni* *in vitro*, method for preparing the medium and method for culturing *Balantidium ctenopharyngodoni* *in vitro*: US, 20210144977[P]. 2021-05-20.
- [73] Zhao W S, Li M, Xiong F, *et al.* Identification of intracellular bacteria in the ciliate *Balantidium ctenopharyngodoni* (Ciliophora, Litostomatea)[J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2020, 67(4): 417-426.
- [74] Zhao W S, Li M, Hu G R, *et al.* An infection mechanism of *Balantidium ctenopharyngodoni*, based on its prevalence and *in vitro* cultivation[J]. *Aquaculture*, 2022, 548: 737686.
- [75] Huang K, Hu G R, Wang R Q, *et al.* *In vitro* assessment of berberine against *Ichthyophthirius multifiliis* in goldfish[J]. *Pathogens*, 2022, 11(10): 1207.
- [76] Yang H, Wang Z, Xiao J Y, *et al.* Integrated morphological and transcriptome profiles reveal a highly-developed extrusome system associated to virulence in the notorious fish parasite, *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. *Virulence*, 2023, 14(1): 2242622.
- [77] Li M, Bastos Gomes G, Zhao W S, *et al.* Cultivation of fish ciliate parasites: progress and prospects[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2023, 15(1): 142-162.
- [78] Zhou S, Li W X, Wang Y Q, *et al.* Anthelmintic efficacies of three common disinfectants and extracts of four traditional Chinese medicinal plants against *Gyrodactylus kobayashii* (Monogenea) in goldfish (*Carassius auratus*)[J]. *Aquaculture*, 2017, 466: 72-77.
- [79] Zhou S, Zou H, Wu S G, *et al.* Effects of goldfish (*Carassius auratus*) population size and body condition on the transmission of *Gyrodactylus kobayashii* (Monogenea)[J]. *Parasitology*, 2017, 144(9): 1221-1228.
- [80] 张效平, 李文祥, 艾桃山, 等. 温度对中型指环虫产卵和孵化的影响[J]. *水生生物学报*, 2013, 37(3): 495-500.
- Zhang X P, Li W X, Ai T S, *et al.* Effects of temperature on egg production and hatching of *Dactylogyrus intermedius*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(3): 495-500 (in Chinese).
- [81] 聂品. 寄生虫种群生态研究的综述[J]. *水生生物学报*, 1990, 14(4): 359-367.
- Nie P. A brief review on the population ecology of parasites[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1990, 14(4): 359-367 (in Chinese).
- [82] Nie P. Co-occurrence and microhabitat of *Ancyrocephalus mogurndae* (Monogenea) and *Henneguya weishanensis* (Myxosporea) on gills of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi*[J]. *Folia Parasitologica*, 1996, 43(4): 272-276.
- [83] Wang G T, Yao W J, Nie P. Seasonal occurrence of *Dollfustrema vaneyi* (Digenea: Bucephalidae) metacercariae in the bullhead catfish *Pseudobagrus fulvidraco* in a reservoir in China[J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2001, 44(2): 127-131.
- [84] Wang G T, Li W X, Yao W J, *et al.* Mortalities induced by the copepod *Sinergasilus polycolpus* in farmed silver and bighead carp in a reservoir[J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2002, 48(3): 237-239.
- [85] Nie P, Yao W J, Gao Q, *et al.* Diversity of intestinal

- helminth communities of carp from six lakes in the flood plain of the Yangtze River, China[J]. *Journal of Fish Biology*, 1999, 54(1): 171-180.
- [86] Nie P. Communities of intestinal helminths of carp, *Cyprinus carpio*, in highland lakes in Yunnan province of Southwest China[J]. *Acta Parasitologica*, 1995, 40(3): 148-151.
- [87] 聂品, 郭琼林, 姚卫建. 寄生鳊鱼鳃部河鲈锚首吸虫的摄食特点[J]. *水生生物学报*, 1996, 20(4): 297-301.
Nie P, Guo Q L, Yao W J. The nutrition of a monogenean, *Ancyrocephalus mogurnda gussev* parasitic on gills of the Mandarin fish, *Siniperca chuatsi* (basilewsky)[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(4): 297-301 (in Chinese).
- [88] 夏晓勤, 聂品, 姚卫建. 光照、温度及宿主粘液对河鲈锚首吸虫卵孵化的影响[J]. *水生生物学报*, 1996, 20(2): 195-196.
Xia X Q, Nie P, Yao W J. Effects of light, temperature and host mucus on the egg hatching of *Ancyrocephalus mogurndae* (monogenea)[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(2): 195-196 (in Chinese).
- [89] 姚卫建, 聂品. 鲢和草鱼鳃部寄生单殖吸虫的种群分布和季节动态[J]. *水生生物学报*, 2004, 28(6): 664-667.
Yao W J, Nie P. Population distribution and seasonal alternation of two species of monogeneans on the gills of *Hypophthalmichthys molitrix* and *Ctenopharyngodon idellus*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(6): 664-667 (in Chinese).
- [90] Yang B J, Zou H, Zhou S, *et al.* Seasonal dynamics and spatial distribution of the *Dactylogyrus* species on the gills of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) from a fish pond in Wuhan, China[J]. *Journal of Parasitology*, 2016, 102(5): 507-513.
- [91] Li W X, Yang B J, Cheng J W, *et al.* Seasonal dynamics of *Dactylogyrus* species (Monogenea: Dactylogyridae) on wild and farmed goldfish (*Carassius auratus*): implication for prevention of dactylogyriasis[J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 26: 101327.
- [92] Liao X H. Population dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi* (Eucestoda: Bothriocephalidae) in juvenile grass carp *Ctenopharyngodon idellus* in pond culture in South China[J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2002, 48(2): 154-166.
- [93] Wu S G, Wang G T, Xi B W, *et al.* Population genetic structure of the parasitic nematode *Camallanus cotti* inferred from DNA sequences of ITS1 rDNA and the mitochondrial *COI* gene[J]. *Veterinary Parasitology*, 2009, 164(2-4): 248-256.
- [94] Li W X, Wang G T, Nie P. Genetic variation of fish parasite populations in historically connected habitats: undetected habitat fragmentation effect on populations of the nematode *Procamallanus fulvidraconis* in the catfish *Pelteobagrus fulvidraco*[J]. *Journal of Parasitology*, 2008, 94(3): 643-647.
- [95] 李文祥, 王桂堂. 寄生虫对宿主种群的调节[J]. *水生生物学报*, 2002, 26(5): 550-554.
Li W X, Wang G T. Regulation of parasites on host population: a brief review[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, 26(5): 550-554 (in Chinese).
- [96] Li W X, Wang G T, Yao W J, *et al.* Seasonal dynamics and distribution of the digenean *Phyllodistomum pawlovskii* (Trematoda: Gorgoderidae) in the Bullhead catfish, *Pseudobagrus fulvidraco*, in a lake of China[J]. *Journal of Parasitology*, 2005, 91(4): 850-853.
- [97] Fu P P, Xiong F, Feng W W, *et al.* Effect of intestinal tapeworms on the gut microbiota of the common carp, *Cyprinus carpio*[J]. *Parasites & Vectors*, 2019, 12(1): 252.
- [98] 中国科学院水生生物研究所. 中国淡水鱼类寄生虫论文集 [M]. 北京: 农业出版社, 1984.
Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences. Collected papers on parasites in freshwater fish in China[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1984 (in Chinese).
- [99] 中国科学院水生生物研究所. 湖北省鱼病病原区系图志 [M]. 北京: 科学出版社, 1973.
Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences. Flora of fish disease pathogens in Hubei Province[M]. Beijing: Science Press, 1973 (in Chinese).
- [100] 王伟俊, 李连祥, 余仪, 等. 武陵山地区鱼类寄生虫区系 [M]//宋大祥. 西南武陵山地区无脊椎动物. 北京: 科学出版社, 1997.
Wang W J, Li L X, Yu Y, *et al.* Fish parasite fauna in the Wuling Mountain Area[M]//Song D X. Invertebrates in the Wuling Mountain Area of the Southwest Mountain Area. Beijing: Science Press, 1997 (in Chinese).
- [101] 汪溥钦, 赵玉如, 陈清泉, 等. 洪泽湖鱼类寄生蠕虫区系和五新种记述[J]. *福建师大学报(自然科学版)*, 1983(2): 125-131.
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- Wang P Q, Zhao Y R, Chen Q Q, *et al.* Notes on some species of parasitic helminths from freshwater fishes and five new species in Hongze Lake[J]. Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition), 1983(2): 125-131 (in Chinese).
- [102] 王伟俊, 姚卫建, 刘建雄, 等. 洪湖鱼类寄生虫的种类组成 [M]//陈宜瑜, 许蕴珩. 洪湖水生生物及其资源开发. 北京: 科学出版社, 1995: 322-334.
- Wang W J, Yao W J, Liu J X, *et al.* Species composition of parasites of fish in Honghu Lake[M]//Chen Y Y, Xu Y D. Hydrobiology and Resources Exploitation in Honghu Lake. Beijing: Science Press, 1995: 322-334 (in Chinese).
- [103] 伍惠生, 李连祥, 冯伟, 等. 保安湖鱼类寄生虫区系的初步研究 [M]//胡传林, 黄祥飞. 保安湖渔业生态和渔业开发技术研究文集. 北京: 科学出版社, 1991: 160-170.
- Wu H S, Li L X, Feng W, *et al.* A preliminary study on the parasitic fauna of fish in Bao'an Lake[M]//Hu C L, Huang X F. Collected papers on fishery ecology and fishery development technology in Bao'an Lake. Beijing: Science Press, 1991: 160-170 (in Chinese).
- [104] 高典, 王桂堂, 吴山功, 等. 丹江口水库三种鲤科鱼类寄生木村小棘吻虫的季节动态[J]. 水生生物学报, 2008, 32(1): 1-5.
- Gao D, Wang G T, Wu S G, *et al.* Seasonal dynamics of *Micracanthorhynchina motomurai* (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) in three cyprinids from the Danjiangkou reservoir[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2008, 32(1): 1-5 (in Chinese).
- [105] 习丙文, 王桂堂, 吴山功, 等. 丹江口水库马口鱼肠道寄生蠕虫群落结构[J]. 水生生物学报, 2009, 33(2): 177-182.
- Xi B W, Wang G T, Wu S G, *et al.* Community structure of the intestinal helminths of the Chinese hook-nout carp, *Opsariichthys bidens* (Günther), from the Danjiangkou reservoir[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2009, 33(2): 177-182 (in Chinese).
- [106] 李文祥, 张立强, 高谦, 等. 西藏拉萨河鱼类内寄生蠕虫的种类组成及其群落特征[J]. 动物学杂志, 2008, 43(2): 1-8.
- Li W X, Zhang L Q, Gao Q, *et al.* Endohelminths and their community characteristics in fish of the Lhasa River in Tibet of China[J]. Chinese Journal of Zoology, 2008, 43(2): 1-8 (in Chinese).
- [107] 潘瑛子, 付佩佩, 陈美群. 西藏鱼类寄生虫区系研究现状与影响因素分析[J]. 中国水产科学, 2019, 26(6): 1230-1238.
- Pan Y Z, Fu P P, Chen M Q. Current situations in fauna of fish parasite in Tibet and its potential impact factors[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(6): 1230-1238 (in Chinese).
- [108] 岳城, 黄燕, 王莲芳, 等. 新疆吉力湖鱼类寄生虫区系调查[J]. 中国兽医科技, 1998, 28(12): 17-19.
- Yue C, Huang Y, Wang L F, *et al.* Investigation on the parasite fauna of fish in Jili Lake, Xinjiang[J]. Chinese Veterinary Science, 1998, 28(12): 17-19 (in Chinese).
- [109] Li W X, Nie P, Wang G T, *et al.* Communities of gastrointestinal helminths of fish in historically connected habitats: habitat fragmentation effect in a carnivorous catfish *Pelteobagrus fulvidraco* from seven lakes in flood plain of the Yangtze River, China[J]. Parasites & Vectors, 2009, 2(1): 22.
- [110] Li W X, Zou H, Wu S G, *et al.* Richness and diversity of helminth communities in the Japanese grenadier anchovy, *Coilia nasus*, during its anadromous migration in the Yangtze River, China[J]. Journal of Parasitology, 2012, 98(3): 449-452.
- [111] 李文祥, 王桂堂. 洄游型、淡水型和陆封型刀鲚的寄生蠕虫群落结构[J]. 动物学杂志, 2014, 49(2): 233-243.
- Li W X, Wang G T. Helminth communities in *Coilia nasus* from anadromous, freshwater and landlocked stocks[J]. Chinese Journal of Zoology, 2014, 49(2): 233-243 (in Chinese).
- [112] 代培, 马凤娇, 田佳丽, 等. 长江安庆段刀鲚寄生线虫群落结构及感染特征[J]. 水生生物学报, 2023, 47(6): 917-923.
- Dai P, Ma F J, Tian J L, *et al.* Community structure and infection characteristics of nematodes in the *Coilia nasus* in Anqing section of the Yangtze river[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2023, 47(6): 917-923 (in Chinese).
- [113] 马幸荣, 王桂堂, 邹红, 等. 野生与人工养殖鲫鳃部寄生指环虫的群落结构[J]. 水生生物学报, 2014, 38(1): 137-141.
- Ma X R, Wang G T, Zou H, *et al.* Community structure of the *Dactylogyrus* species on the gills of wild and cultured crucian carp (*Carassius auratus*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(1): 137-141 (in Chinese).
- [114] Li W X, Zou H, Wu S G, *et al.* Composition and

- diversity of communities of *Dactylogyrus* spp. in wild and farmed goldfish *Carassius auratus*[J]. *Journal of Parasitology*, 2018, 104(4): 353-358.
- [115] 卢明森, 李文祥, 王微微, 等. 长江中下游三个湖泊中鳅消化道寄生蠕虫群落的组成与多样性[J]. *水生生物学报*, 2015, 39(2): 301-306.
- Lu M M, Li W X, Wang W W, *et al.* Composition and diversity of helminth communities in alimentary tracts of the mandarin fish *Siniperca chuatsi* from three lakes in the floodplain of the Yangtze river in China[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, 39(2): 301-306 (in Chinese).
- [116] Zhang X P, Shang B D, Wang G T, *et al.* The effects of temperature on egg laying, egg hatching and larval development of *Dactylogyrus vastator*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, 39(6): 1177-1183.
- [117] Zhang X P, Shang B D, Cheng Y Y, *et al.* Effects of different regimes of low temperature on egg hatching of *Dactylogyrus vastator* (Monogenea: Dactylogyridae)[J]. *Experimental Parasitology*, 2022, 240: 108333.
- [118] Jin X, Zou H, Li M, *et al.* Population growth of *Gyrodactylus kobayashii* in goldfish (*Carassius auratus*) associated with host density[J]. *Parasitology*, 2022, 149(8): 1057-1064.
- [119] 徐墨耕, 任云峯. 中华鱼蚤化学治理的初步报告[J]. *水生生物学集刊*, 1955(2): 57-59.
- Xu M G, Ren Y F. A preliminary report on the chemical control of the parasitic copepod, *Sinergasilus yui*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1955(2): 57-59 (in Chinese).
- [120] 尹文英. "六六六"杀灭鳃和龙虱科幼虫——水蜈蚣的试验及其实际应用[J]. *水生生物学报*, 1955(2): 165-176.
- Yin W Y. On the suspension of "666" for the control of *Arculus* and some insect larvae[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1955(2): 165-176 (in Chinese).
- [121] 吴宝华, 王淑霞, 陈毓山, 等. 杭州地区白鲢疯狂病病原体的研究[J]. *动物学报*, 1979, 25(1): 53-57.
- Wu B H, Wang S X, Chen Y S, *et al.* On the pathogenic agent of the twist disease of the silver carp in Hangzhou region of Zhe Jiang province[J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1979, 25(1): 53-57 (in Chinese).
- [122] 农业部《渔药手册》编撰委员会. 渔药手册[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1998.
- Compilation Committee of the "Fishery Medicine Handbook" of the Ministry of Agriculture. Fishery medicine handbook[M]. Beijing: Science and Technology of China Press, 1998 (in Chinese).
- [123] 农业部《新编渔药手册》编撰委员会. 新编渔药手册[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- Compilation Committee of the "New Fishery Medicine Handbook" of the Ministry of Agriculture. New fishery medicine handbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005 (in Chinese).
- [124] 汪建国, 陈昌福, 王玉堂, 等. 渔药药剂学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
- Wang J G, Chen C F, Wang Y T, *et al.* Fishery pharmacology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008 (in Chinese).
- [125] 汪建国, 王玉堂, 陈昌福. 渔药药效学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- Wang J G, Wang Y T, Chen C F. Pharmacodynamics of fishery drugs[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011 (in Chinese).
- [126] 汪开毓, 汪建国, 王玉堂. 渔药药理学与毒理学[M]. 长春: 吉林人民出版社, 2013.
- Wang K Y, Wang J G, Wang Y T. Research on pharmacology and toxicology of fishery drugs[M]. Changchun: Jilin People's Publishing House, 2013 (in Chinese).
- [127] 刘永涛, 艾晓辉, 李乐, 等. 超高效液相色谱法测定鱼体组织中地克珠利残留量[J]. *分析试验室*, 2014, 33(4): 420-423.
- Liu Y T, Ai X H, Li L, *et al.* Determination of diclazuril residues in fish tissues by UPLC-TUV[J]. *Chinese Journal of Analysis Laboratory*, 2014, 33(4): 420-423 (in Chinese).
- [128] 吴仕辉, 陈昆慈, 戴晓欣, 等. 分散固相萃取/高效液相色谱法测定水产品中氯苯胍的残留量[J]. *分析测试学报*, 2011, 30(12): 1356-1361.
- Wu S H, Chen K C, Dai X X, *et al.* Determination of robenidine in fishery products by high performance liquid chromatography with dispersive solid phase extraction[J]. *Journal of Instrumental Analysis*, 2011, 30(12): 1356-1361 (in Chinese).
- [129] De Araújo P A, Maciel - Honda P O, De Oliveira Costa - Fernandes T, *et al.* Efficacy of chlorine, sodium chloride and trichlorfon baths against monogenean *Dawestrema cycloancistrum* parasite of pirarucu *Arapaima gigas*[J]. *Journal of Fish Diseases*, 2023, 46(2): 113-126.

- [130] Gupta G, Chatterjee A, Kumar M, *et al.* Efficacy of single and multiple doses of fenbendazole against gill parasites (*Dactylogyrus* sp.) of *Labeo rohita* (Hamilton, 1822) and its physio - metabolic effects on the fish[J]. *Aquaculture Research*, 2020, 51(3): 1190-1199.
- [131] Norbury L J, Shirakashi S, Power C, *et al.* Praziquantel use in aquaculture –current status and emerging issues[J]. *International Journal for Parasitology: Drugs and Drug Resistance*, 2022, 18: 87-102.
- [132] Evans K S, Wit J, Stevens L, *et al.* Two novel loci underlie natural differences in *Caenorhabditis elegans* abamectin responses[J]. *PLoS Pathogens*, 2021, 17(3): e1009297.
- [133] Soderlund D M. Molecular mechanisms of pyrethroid insecticide neurotoxicity: recent advances[J]. *Archives of Toxicology*, 2012, 86(2): 165-181.
- [134] Yao J Y, Shen J Y, Li X L, *et al.* Effect of sanguinarine from the leaves of *Macleaya cordata* against *Ichthyophthirius multifiliis* in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. *Parasitology Research*, 2010, 107(5): 1035-1042.
- [135] Yao J Y, Zhou Z M, Li X L, *et al.* Antiparasitic efficacy of dihydroanguinarine and dihydrochelerythrine from *Macleaya microcarpa* against *Ichthyophthirius multifiliis* in richadsin (*Squaliobarbus curriculus*)[J]. *Veterinary Parasitology*, 2011, 183(1-2): 8-13.
- [136] Ling F, Lu C, Tu X, *et al.* Antiprotozoal screening of traditional medicinal plants: evaluation of crude extract of *Psoralea corylifolia* against *Ichthyophthirius multifiliis* in goldfish[J]. *Parasitology Research*, 2013, 112(6): 2331-2340.
- [137] Zhang Q Z, Xu D H, Klesius P H. Evaluation of an antiparasitic compound extracted from *Galla chinensis* against fish parasite *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. *Veterinary Parasitology*, 2013, 198(1-2): 45-53.
- [138] Fu Y W, Wang B, Zhang Q Z, *et al.* Efficacy and antiparasitic mechanism of 10-gingerol isolated from ginger *Zingiber officinale* against *Ichthyophthirius multifiliis* in grass carp[J]. *Veterinary Parasitology*, 2019, 265: 74-84.
- [139] 李文祥, 王浩, 习丙文, 等. 寄生虫抗药性及其对水产动物寄生虫病药物防治的启示 [J/OL]. 水生生物学报, 2024, 48(2): 1-10. (2023-10-12). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1230.q.20231010.1542.004.html>.
Li W X, Wang H, Xi B W, *et al.* Parasite drug resistance and its enlightenment for anthelmintic therapy of parasitic diseases in aquaculture[J/OL]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, 48(2): 1-10. (2023-10-12). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1230.q.20231010.1542.004.html> (in Chinese).
- [140] 姜礼燾, 朱伟. 鳃拟指环虫的抗药性及防治对策[J]. 内陆水产, 2007, 32(2): 36-37.
Jiang L F, Zhu W. Drug resistance and control strategies of the *Psuedodactylogyrus* on *Anguilla anguilla*[J]. *Inland Fisheries*, 2007, 32(2): 36-37 (in Chinese).
- [141] 陈星桃, 王桂堂. 秀丽隐杆线虫经福尔马林处理后上调表达基因的分析[J]. 水生生物学报, 2010, 34(1): 35-42.
Chen X T, Wang G T. Analysis of up-regulated genes in *Caenorhabditis elegans* treated with formalin[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(1): 35-42 (in Chinese).
- [142] Hansma H G, Kung C. Studies of the cell surface of *Paramecium*. Ciliary membrane proteins and immobilization antigens[J]. *Biochemical Journal*, 1975, 152(3): 523-528.
- [143] Bannon G A, Perkins-Dameron R, Allen-Nash A. Structure and expression of two temperature-specific surface proteins in the ciliated protozoan *Tetrahymena thermophila*[J]. *Molecular Cellular Biology*, 1986, 6(9): 3240-3245.
- [144] 吴英松, 汪建国. 圆形碘泡虫免疫原性的研究[J]. 水生生物学报, 2000, 24(3): 246-251.
Wu Y S, Wang J G. The immunogenicity of *Myxobolus rotundus* Nemezcsek, 1911[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, 24(3): 246-251 (in Chinese).
- [145] Xu D H, Klesius P H, Shoemaker C A. Effect of immunization of channel catfish with inactivated trophonts on serum and cutaneous antibody titers and survival against *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2009, 26(4): 614-618.
- [146] 蒋守富, 张述义, 蔡黎, 等. 华支睾吸虫几种重要蛋白的分子生物学研究进展[J]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2003, 21(1): 50-54.
Jiang S F, Zhang S Y, Cai L, *et al.* Research progress in molecular biology of important proteins of *Clonorchis sinensis*[J]. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 2003, 21(1): 50-54 (in Chinese).
- [147] Jiang H Y, Chen T J, Sun H C, *et al.* Immune response induced by oral delivery of *Bacillus subtilis* spores expressing enolase of *Clonorchis sinensis* in grass carps

- (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2017, 60: 318-325.
- [148] Zhao F, Li Y W, Pan H J, et al. Expression profiles of toll-like receptors in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) after infection with *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2013, 35(3): 993-997.
- [149] Zhang X T, Ding L G, Yu Y Y, et al. The change of teleost skin commensal microbiota is associated with skin mucosal transcriptomic responses during parasitic infection by *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. Frontiers in Immunology, 2018, 9: 2972.
- [150] Wang Z, Dong Z D, Zhang D W, et al. Histopathological parameters, antioxidant enzyme levels, transcriptome, and hematology parameters of Amur minnow (*Phoxinus lagowskii*) infection with *Tetrahymena pyriformis*[J]. Aquaculture International, 2021, 29(6): 2635-2659.
- [151] 周玉, 杨振国, 张凯, 等. 鲤吉陶单极虫病血液学研究[J]. 湖北农业科学, 2001(6): 72-74.
Zhou Y, Yang Z G, Zhang K, et al. Studies on the hematological pathology of common carp parasited by *Thelohanellus kitauei*[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2001(6): 72-74 (in Chinese).
- [152] Xie X R, Yang M Y, Xiao W H. The immunoreaction of car s white blood cell to unidentified blood organism (UBO)[J]. Transactions of Researches on Fish Diseases, 1993, 1: 72-76.
- [153] Lu C, Ling F, Ji J, et al. Expression of immune-related genes in goldfish gills induced by *Dactylogyrus intermedius* infections[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2013, 34(1): 372-377.
- [154] Zhou S, Li W X, Zou H, et al. Expression analysis of immune genes in goldfish (*Carassius auratus*) infected with the monogenean parasite *Gyrodactylus kobayashii*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 77: 40-45.
- [155] Nie P, Hoole D. Antibody response of carp, *Cyprinus carpio* to the cestode, *Bothriocephalus acheilognathi* [J]. Parasitology, 1999, 118(6): 635-639.
- [156] Xu D H, Moreira G S A, Shoemaker C A, et al. Expression of immune genes in systemic and mucosal immune tissues of channel catfish vaccinated with live theronts of *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2017, 66: 540-547.
- [157] Zhou X Y, Jiang H Y, Tang Z L, et al. Acquisition of HRP conjunct IgG anti-IgMs from most widely cultured freshwater fishes in China and its immunoreactivity[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2021, 93(S3): e20191024.
- [158] Wang G T, Kim J H, Sameshima M, et al. Detection of antibodies against the monogenean *Heterobothrium okamotoi* in tiger puffer by ELISA[J]. Fish Pathology, 1997, 32(3): 179-180.
- [159] 杨先乐. 鱼类寄生虫学[M]. 北京: 科学出版社, 2018.
Yang X L. Fish parasitology[M]. Beijing: Science Press, 2018 (in Chinese).
- [160] Mo Z Q, Wu H C, Hu Y T, et al. Protection of grouper against *Cryptocaryon irritans* by immunization with *Tetrahymena thermophila* and protective cross-reactive antigen identification[J]. Frontiers in Immunology, 2022, 13: 891643.
- [161] 柯翎, 陈如敬, 刘晓东, 等. 重组多子小瓜虫抑动抗原 ISCOMs制备[J]. 中国水产科学, 2011, 18(4): 924-928.
Ke L, Chen R J, Liu X D, et al. Preparation of recombinant immobilization antigen of *Ichthyophthirius multifiliis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(4): 924-928 (in Chinese).
- [162] 闫春梅, 郑伟, 张雅斌, 等. 小瓜虫抑动蛋白基因核酸疫苗制备[J]. 中国兽医学报, 2014, 34(12): 1940-1944.
Yan C M, Zheng W, Zhang Y B, et al. DNA vaccine preparation of ichthyophthirius immobilization protein[J]. Chinese Journal of Veterinary Science, 2014, 34(12): 1940-1944 (in Chinese).
- [163] Zhou W T, Yang S M, Huang K, et al. Can *Chilodonella uncinata* induce cross-protection in koi carp (*Cyprinus carpio*) against *Ichthyophthirius multifiliis*? Evidence from immune response and challenge experiments[J]. Aquaculture, 2024, 579: 740198.

Seventy years of development of freshwater fish parasitology in China

LI Ming¹, LI Wenxiang¹, ZHAO Weishan¹, ZHOU Weitian^{1,2}, BU Xialian^{1,2},
WU Shangong¹, ZOU Hong¹, WANG Guitang^{1*}

(1. Key Laboratory of Breeding Biotechnology and Sustainable Aquaculture, Institute of Hydrobiology,

Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Fish diseases caused by parasites are considered one of the major causes of mortality in aquaculture, which can harm fish of various life stages from juvenile to adult fish. The study of fish diseases in China just started from the identification of a flagellated parasite *Cryptobia branchialis* Nie, 1955, which caused severe disease and death of grass carp fingerlings. During the past seventy years (1953-2023), China has made tremendous achievements in fish parasitology and formed a complete scientific system. In this paper, seventy years of research progress and achievements of freshwater fish parasitology in China are reviewed from four aspects, including pathogenic biology, ecology, pharmacology, and immunology. Prospects for future development trends and cutting-edge hotspots are also discussed herein. This article provides readers majoring in fish parasitology and other related fields with comprehensive materials to fully understand the history, current status, and future development trends of fish parasitology in China.

Key words: fish parasites; pathogenic biology; ecology; pharmacology; immunology

Corresponding author: WANG Guitang. E-mail: gtwang@ihb.ac.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (32230109); Earmarked Fund for CARS (CARS-45)