

鱼类三代虫研究进展*

周晓杨^① 张其中^{①②**}

(^①西南师范大学生命科学学院 重庆市水产科学技术重点实验室 重庆 400715;

^②暨南大学水生生物研究所 广州 510632)

摘要:三代虫是一类常见的鱼类体表寄生虫,广泛寄生于各种鱼类,其危害近年有加剧之势,对鱼类养殖业造成较大威胁。本文从三代虫的分类方法、种群动态和引起寄主免疫反应等方面综述了鱼类三代虫研究现状及发展趋势。

关键词: 鱼类;三代虫;三代虫病

中图分类号: S941, R38 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)02-89-05

Progress of the Studies on *Gyrodactylus* Parasitizing Fishes

ZHOU Xiao-Yang^① ZHANG Qi-Zhong^{①②}

(^① College of Life Science, Southwest China Normal University, Key Laboratory of Fishery Science & Technology, Chongqing 400715;

^② Hydrobiology Institute of Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Abstract: *Gyrodactylus* are a group of common viviparous monogenean parasites, living mainly on the skin, fins and gills of freshwater and marine fishes. In recent years, gyrodactyliasis has been becoming more and more serious. This paper reviewed the taxonomic methods, biology, epizootiology of *Gyrodactylus* spp. and the immune response of the fish hosts against *Gyrodactylus* spp..

Key words: Fish; *Gyrodactylus*; Gyrodactyliasis

三代虫(*Gyrodactylus* spp.)隶属于扁形动物门、吸虫纲、单殖亚纲、三代虫目、三代虫科^[1],是一类常见的鱼类体外寄生虫。主要寄生在鱼体表和鳃,广泛分布于世界各地海水和淡水水域,能寄生于绝大多数野生及养殖鱼类,已见报道的有400余种^[2]。三代虫以多胚同体(polyembryony)的胎生方式进行繁殖,种群增长速度快,传播迅速。近年来,随着渔业养殖密度不断提高,三代虫引起的疾病越来越严重,给渔业生产造成极大危害^[3-6]。自1832年Nordmann描述首例三代虫(*G. wagneri*)以来,开展了大量三代虫及其引起疾病的研究,在诸多方面,尤其是在三代虫形态结构、分类和种群动态方面取得了丰硕成果。近年,由于分子生物学和免疫学技术的不断发展,宿主鱼抗三代虫的免疫反应及其机制正成为研究热点。

1 三代虫的危害及在口岸检疫中的重要性

三代虫对鱼类的危害以 *G. salaris* 对挪威鲑科鱼

的危害最为严重和典型。*G. salaris* 是20世纪70年代从瑞典引种鲑鱼(*Salmo salar*)时带进挪威的,仅两年就使挪威野生大西洋鲑科鱼幼鱼数量下降了50%,1994年调查显示该三代虫已遍及挪威37条河流,37个渔场,挪威河的鲑鱼几乎全军覆没,鲑鱼养殖业遭到毁灭性打击^[3-5]。*G. salaris* 在瑞典本土并未影响鲑鱼养殖业,而被引入挪威后,却对野生及养殖鲑鱼都造成了严重危害,因此,引起人们对鱼类三代虫病的普遍关注。目前 *G. salaris* 已被列为口岸检疫对象之一^[7],其它种类的三代虫虽未被列为口岸检疫对象,但也应引起高度重视。

* 重庆市应用基础资助项目;

** 通讯作者, E-mail: zhangqzdr@sohu.com;

第一作者简介 周晓杨,女,26岁,硕士研究生;主要从事水生动物病害研究; E-mail: zhouxyz1019@sohu.com。

收稿日期:2003-05-20,修回日期:2003-09-20

三代虫通过其主要附着器官——后吸器的边缘小钩刺入鱼体体表进行寄生生活^[8],引起宿主鱼皮肤损伤,降低鱼体对细菌、霉菌和病毒的抵抗力,增加宿主鱼继发感染其它疾病的机会。

大量三代虫寄生影响寄主的形态、行为、生理和结构。*G. turnbulli* 改变雄性寄主在繁殖季节的体色和性行为,使它们对雌鱼的吸引力下降^[9]。古雪夫三代虫(*G. gussevi*)造成南方大口鲶(*Silurus meridionalis*)颌须变软、变白和断裂以及体表溃烂^[10]。*G. salmonis* 造成寄主高达 15%~44% 的死亡,病鱼体表失去光泽,游动极不正常,食欲减退,鱼体瘦弱,呼吸困难,上皮层变薄,杯状细胞数量减少,肾结构受损^[6]。被 *G. salaris* 寄生的大西洋幼鲑上皮细胞层数增多,上皮变厚^[11]。*G. bychowskii* 寄生在鲑鱼鳃上,寄生部位及附近的鳃组织均出现增生现象^[12]。

三代虫及其引起的疾病在我国各养殖区均有发现,其中以湖北、广东两省最严重^[13]。近年古雪夫三代虫引起的疾病在我国越来越流行,成为名特养殖鱼类——南方大口鲶苗种阶段的主要疾病,常造成大批死亡^[10]。

2 三代虫分类方法

2.1 形态学分类及参数 三代虫后吸器(又称后吸盘)的几丁质构造和交配囊是形态学分类的主要依据^[1,13,14]。后吸器由一对中央大钩(hamulus)、八对边缘小钩(marginal hook)、背连接片(dorsal bar)和腹连接片(ventral bar)各一片组成,现在普遍采用的方法是测量上述几丁质构造的大小^[13,14]。交配囊的形状大小以及交配囊内大刺、小刺的形状大小和数目等参数也是分类的依据^[13]。

2.2 分子标记 自分子生物技术应用于分类学以来,对部分在形态学分类上存有异议的三代虫采用分子生物学手段进行确认。目前应用于三代虫种类识别的分子标记主要有 18S rRNA 基因中的 V4 区域^[15,16]、rRNA 基因重复单位中的内部转录间隔区 1 和 2(internal transcription spacer 1, 2; ITS-1, ITS-2)^[16-20]。如:Zitara 研究发现 *G. arcuatus*、*G. branchicu* 的 ITS-1 和 ITS-2 表现了明显的种间差异^[17];Cunningham 发现 *G. salaris*、*G. derjavini* 和 *G. truttae* 在 18S rRNA 基因中 V4 序列上存在较大差异,可用于这几种三代虫的识别^[15]。

除上述分子标记外,三代虫线粒体基因组之间虽然基因数量相近,但在基因组织排列方式以及基因表达模式等方面有明显差异,可用于三代虫种类鉴别^[21]。

3 三代虫的繁殖特性

三代虫是雌雄同体(hermaphrodite)的胎生性寄生虫,具有独特生殖现象——超胎生(hyperviviparity)^[13]和幼体生殖能力^[22],其子代(第一代胎儿)在母体内未出生就孕育有自身的胎儿(第二代胎儿),有些甚至孕育有第三、第四代胎儿。三代虫雌性生殖系统先发育成熟,虫体第二胎子代开始发育后,雄性生殖系统才发育成熟^[22-24]。胚胎中心的细胞簇发育形成三代虫第一胎子代,且在其母体还处于幼虫阶段就出生了,属无性繁殖^[22-24],其后的子代由位于卵细胞形成区的生殖细胞分化形成^[22]。第一胎子代出生后,位于卵细胞形成区的大卵母细胞进入子宫发育成第二胎胎儿,由于三代虫雄性生殖系统是第二胎胎儿开始发育后才成熟的,所以第二胎子代可能是孤雌生殖产生。第三胎及其后的子代既可经孤雌生殖又可由精卵结合形成受精卵而产生^[22-24],但决定其选择何种生殖方式的因素和机理还不清楚。三代虫个体在整个生命周期中通常生育 2~4 胎子代^[24,25],但子代三代虫在母体内就孕育有自身的胎儿,出生后 24 h 内就可产出自身第一胎子代^[23],以此类推,所以三代虫繁衍能力很强,能产生大量后代^[24]。

4 三代虫的种群生态

4.1 环境因子对三代虫的影响

4.1.1 温度 三代虫受温度影响表现在以下几方面:(1)温度影响三代虫个体生物学特征:①三代虫后吸器的几丁质构造、大小与水温高低呈负相关^[26];②三代虫个体生长速度与水温呈正相关,水温高时个体增长速度快^[27];③三代虫平均寿命与水温呈负相关^[26,27],水温低时三代虫平均寿命较长,Dmitrieva 认为三代虫平均寿命可作为对环境适应程度的指标^[26];(2)温度影响三代虫繁殖,在适宜温度范围内三代虫个体产生后代数较多^[27];虫体生殖期的长短和产出每代所需时间与水温高低呈负相关关系^[27];水温高有利于三代虫繁殖^[28,29];(3)温度影响三代虫种群动态:种群增长速率与水温呈正相关^[27-29],水温的变化也影响三代虫种群动态,Gelnar 发现水温 12~18℃ 逐渐上升时 *G. gobiensis* 在寄主体表寄生数量逐渐下降,反之又会上升^[30];(4)温度影响三代虫的传播速度,三代虫病的流行强度与水温变化一致,温暖季节有利于三代虫传播^[28];但不同种三代虫流行季节不同,*G. pterygialis* 在冬春两季盛行,而 *G. salaris* 则在夏秋季快速增殖^[31]。

4.1.2 盐度 适宜的水体盐度对三代虫几丁质结构发

育有利,过高、过低的盐度均不利于三代虫发育^[27],但总体来说,三代虫对盐度不是特别敏感。多种三代虫在淡水和海水中均可寄生于三棘刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)。将感染了三代虫的刺鱼从淡水转移到海水,虫体出现一短期“盐休克”后,又能恢复正常活动,并未表现出遭受任何损伤的迹象,与从海水到淡水的试验结果一致^[25]。

4.1.3 其它环境因子 溶氧、pH值等水环境因子和地理因素对三代虫均有一定的影响。Dmitrieva认为环境条件越有利,三代虫后吸器几丁质构造发育得越充分,不利的环境减少三代虫胚胎发育时间,降低生长率,但提高了繁殖速度^[26]。Cunningham用RAPD法分析来自不同地理位置的*G. salaris*的遗传图谱,证明地理条件不同会引起同种三代虫形态变异^[32]。Zitara也发现不同地理位置的*G. arcuatus*在形态上有差异^[17]。

4.2 寄主鱼对三代虫的影响 三代虫表现出明显的寄主特异性,在已记载的400多种三代虫中,总体的寄主种类谱广,但就某一种三代虫而言其寄主种类较单一,多数三代虫仅有一种寄主鱼(402种三代虫中71%仅有一种寄主鱼),少数三代虫(如*G. alviga*)有较广的寄主种类谱^[2]。

寄生于寄主体表偏好部位的三代虫明显大于寄生于寄主体表其它部位的虫体^[33-35],同种三代虫寄生不同寄主时,表现出不同的繁殖力、生长率和死亡率^[34,35]。寄主体表结构影响三代虫种群动态,Gelnar发现低水温时三代虫在有鳞和无鳞鱼体表种群增殖情况一致,而在高水温条件下三代虫仅在无鳞鱼体表大量繁殖^[36]。寄主年龄和个体大小对三代虫感染强度均有影响,幼龄寄主比成年寄主易感染且强度大^[34],感染密度与寄主个体大小成反比^[37]。研究发现寄主身体状况不同,三代虫感染强度也有差异,*G. gobiensis*对处于饥饿、缺氧状态的寄主更易感,种群增殖速度更快^[38]。寄主鱼单养或混养的养殖模式也影响三代虫的生长、繁殖和死亡^[27,39]。

三代虫在寄主体表的总体变化规律是:感染后一段时期内三代虫密度持续上升,达一峰值后虫体密度逐渐下降,直至保持一低密度感染或完全消失^[37,40]。这种变化提示宿主存在抗三代虫免疫反应。

多种迹象表明三代虫对其在寄主体表的寄生部位具有选择性,即首先寄生于其偏好部位,然后向其它部位扩展^[39-41]。如:*G. colemanensis*对幼鲑鱼头部最敏感,随着感染进行,经体表最终分布于寄主各鳍或鳍条边缘,其中尾鳍、胸鳍和臀鳍虫体数量最多^[39]。张其中发现古雪夫三代虫最先感染南方大口鲈上颌须和臀

鳍,其次是尾鳍和其它部位^[10]。*G. derjavini*感染虹鳟(*Salmo gairdneri*)的偏好部位是胸鳍、腹鳍和臀鳍,后期扩展到角膜和尾鳍^[41]。

5 宿主鱼抗三代虫的免疫反应

5.1 补体效应 研究表明,补体是鱼类抗三代虫免疫的重要效应因子,其激活途径为旁路途径(alternative pathway)^[42,43]。三代虫对补体极为敏感,补体在体外对三代虫有明显杀伤效应^[42,43]。免疫细胞化学分析(immuno-cytochemical assays)和凝集素结合试验(lectin-binding assays)显示,补体中C3因子直接与虫体体表富含甘露糖、半乳糖及其衍生物的区域结合,C3因子是激活补体系统并发挥杀伤效应的关键因子^[43]。

5.2 粘液细胞 寄主体表粘液对三代虫有一定杀伤效应^[42],表皮粘液细胞(mucus cells)在抗三代虫过程中发挥重要作用^[41,42,44,45]。但不同报道的结论有所差异,其机理还有待进一步研究。*G. derjavini*感染虹鳟鱼初始阶段表皮粘液细胞数量略有上升,证明粘液细胞参与了寄主抗三代虫反应,但随着感染继续进行,粘液细胞释放内含物而耗竭,最终粘液细胞数目减少^[44],感染三代虫的鲑鱼上皮粘液细胞密度最终也呈相同下降趋势^[45]。这种现象的原因还不清楚。但Appleby研究感染*G. salaris*的大西洋幼鲑,却没有观察到粘液细胞数量变化,粘液细胞数与虫体密度也无相关性^[11]。

5.3 特异性免疫 有现象显示鱼类特异性免疫在抗三代虫中发挥了重要作用。Scott等^[46]研究发现一种胎生鱼(*Pocilia reticulata*)在感染*G. bullatarudis*恢复后,抗三代虫能力显著高于对照组(naive group),但这种抗虫力在4~6周后逐步消失。虹鳟鱼在抗*G. derjavini*的过程中也有相似现象出现^[44],提示鱼类受三代虫诱导产生了特异免疫和暂时的免疫记忆。

6 展望

人们在对三代虫及三代虫病的长期研究过程中获得了有关三代虫的大量资料,但这对深入了解三代虫和防治三代虫病还远远不够,今后应加强以下几方面研究。

6.1 分子生物学方法在三代虫分类中的应用 三代虫种的正确识别对有效治疗三代虫病,尤其在口岸检疫中具有重要意义。由于部分三代虫种间形态及生物学特性差异很小,这给传统形态学分类造成一定困难,因此,需要用分子生物学方法从遗传物质上鉴别种类。这方面研究才刚刚起步,需加强。除目前常用的18S rRNA基因中的V4区域、rRNA基因重复单位中的ITS-1

和 ITS-2 标记以外,应寻找多态性更丰富的种特异性分子标记,这对三代虫种类识别和建立正确的分类系统具有实际价值。

6.2 三代虫繁殖机理的进一步研究 三代虫雌性生殖系统先发育成熟,具有幼体生殖能力和多胎同体的繁殖特性,是动物界中独特的生殖现象。因此阐明三代虫的繁殖机理对补充动物胚胎学知识具有重要理论意义。目前,有关三代虫繁殖的报道零星,该方面的研究值得深入。

6.3 抗三代虫免疫机制的进一步研究和建立免疫抗虫新技术 目前,抗三代虫免疫的研究还处在起步阶段,对鱼类抗三代虫免疫机制的深入研究和建立免疫抗虫新技术将是研究的热点。

参 考 文 献

- [1] 湖北省水生生物研究所. 湖北省鱼病病原区系图志. 北京:科学出版社,1973, 151 ~ 153.
- [2] Bakke T A, Harris P D, Cable J. Host specificity dynamics: observations on Gyrodactylidae monogeneans. *Int J Parasitol*, 2002, **32**(3): 281 ~ 308.
- [3] Mo T A. Status of *Gyrodactylus salaris* problems and research in Norway. In: Pike A W, Lewis J W eds. Parasitic Diseases of Fish. Great Britain: Samara Publishing Ltd, 1994, 43 ~ 56.
- [4] Johnsen B O, Jensen A. Infestations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers. *J Fish Biol*, 1986, **29**: 233 ~ 241.
- [5] Johnson B O, Jensen A J. The *Gyrodactylus* story in Norway. *Aquaculture*, 1991, **98**: 289 ~ 302.
- [6] Cusack R, Cone D K. *Gyrodactylus salmons* (Yin and Sproston, 1948) parasitizing fry of *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *J Wildfish Dis*, 1986, **22**(2): 209 ~ 213.
- [7] Kay J W, Shinn A P, Sommerville C. Towards an Automated system for the identification of notifiable pathogens: using *Gyrodactylus salaris* as an example. *Parasitol Today*, 1999, **15**(5): 201 ~ 206.
- [8] Cone D K. Pathology of five species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea). *Can J Zool*, 1988, **62**: 1 084 ~ 1 088.
- [9] Lopez S. Parasitized female guppies do not prefer showy males. *Anim Behav*, 1999, **57**(5): 1 129 ~ 1 134.
- [10] 张其中. 南方鲶的三代虫病研究. 西南师范大学学报, 1999, **24**(4): 468 ~ 472.
- [11] Appleby C, Mo T A, Aase I L. The effect of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) on the epidermis of Atlantic salmon, *Salmo salar*, parr in the river Batnfjordselva, Norway. *J Parasitol*, 1997, **83**(6): 1 173 ~ 1 174.
- [12] Bruno D W, Collins C M, Cunningham C O, et al. *Gyrodactylus bychowskii* (Monogenea: Gyrodactylidae) from sea-caged Atlantic salmon *Salmo salar* in Scotland: occurrence and ribosomal RNA sequence analysis. *Dis Aquat Organ*, 2001, **45**(3): 191 ~ 196.
- [13] 张剑英,邱兆祉,丁雪娟等. 鱼类寄生虫与寄生虫病. 北京:科学出版社, 1999, 197 ~ 201.
- [14] Harris P D. Species of *Gyrodactylus* (Monogenea, Gyrodactylidae) from freshwater fishes in southern England, with a description of *G. rogatensis* n. sp. From the bullhead *Cottus gobio*. *J Nat Hist*, 1985, **19**: 791 ~ 809.
- [15] Cunningham C O, Gillivray D M, et al. Discrimination between *Gyrodactylus salaris*, *G. derjavini* and *G. truttae* (Platyhelminthes: Monogenea) using restriction fragment length polymorphisms and an oligonucleotide probe within the small subunit ribosomal RNA gene. *Parasitology*, 1995, **111**: 87 ~ 94.
- [16] Matejusova I, Gelnar M, Beath A J, et al. Molecular markers for gyrodactylids (Gyrodactylidae: Monogenea) from five fish families (Teleostei). *Int J Parasitol*, 2001, **31**(7): 738 ~ 745.
- [17] Zitara M S, Arndt A, Geets A, Hellemans B, et al. The nuclear rDNA region of *Gyrodactylus arcuatus* and *G. branchicus* (Monogenea: Gyrodactylidae). *J Parasitol*, 2000, **86**(6): 1 368 ~ 1 373.
- [18] Zietara M S, Huysse T, Lumme J, et al. Deep divergence among subgenera of *Gyrodactylus* inferred from rDNA ITS region. *Parasitology*, 2002, **124**: 39 ~ 52.
- [19] Cunningham C O. Species variation within the internal transcribed spacer (ITS) region of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) ribosomal RNA genes. *J Parasitol*, 1997, **83**(2): 215 ~ 219.
- [20] Cunningham C O, Aliesky H, Collins C M. Sequence and secondary structure variation in the *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) ribosomal RNA gene array. *J Parasitol*, 2000, **86**(3): 567 ~ 576.
- [21] Jean E, Feagin. Mitochondrial genome diversity in parasites. *Int J Parasitol*, 2000, **30**: 371 ~ 390.
- [22] Cable J, Harris P D. Gyrodactylidae developmental biology: historical review, current status and future trends. *Int J Parasitol*, 2002, **32**(3): 255 ~ 280.
- [23] Harris P D, Jansen P A, Bakke T A. The population age structure and reproductive biology of *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Monogenea). *Parasitology*, 1994, **108**(2): 167 ~ 173.
- [24] Harris P D. Ecological and genetic evidence for clonal

- reproduction in *Gyrodactylus gasterostei* Glaser, 1974. *Int J Parasitol*, 1998, **28**(10): 1 595 ~ 1 607.
- [25] Lester R J G, Adams J R. *Gyrodactylus alexanderi*: reproduction, mortality, and effect on its host *Gasterosteus aculeatus*. *Can J Zool*, 1974, **52**: 827 ~ 833.
- [26] Dmitrieva E, Dimitrov G. Variability in the taxonomic characters of Black Sea gyrodactylids (Monogenea). *Syst Parasitol*, 2002, **51**(3): 199 ~ 206.
- [27] Jansen P A, Bakke T A. Temperature-dependent reproduction and survival of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Platyhelminthes: Monogenea) on Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Parasitology*, 1991, **102** (1): 105 ~ 112.
- [28] Mo T A. Seasonal occurrence of *Gyrodactylus derjavini* (Monogenea) on brown trout, *Salmo trutta*, and Atlantic salmon, *S. salar*, in the Sandvikselva river, Norway. *J Parasitol*, 1997, **83**(6): 1 025 ~ 1 029.
- [29] Andersen P S, Buchmann K. Temperature dependent population growth of *Gyrodactylus derjavini* on rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J Helminthol*, 1998, **72**(1): 9 ~ 14.
- [30] Gelnar M. Experimental verification of the effect of constant and changing water temperature on the micropopulation growth in *Gyrodactylus gobiensis* Glaser, 1974 (Monogenea) parasitizing gudgeon (*Gobio gobio* L.). *Folia Parasitol*, 1991, **38**(2): 123 ~ 131.
- [31] Hodneland K, Nilsen F. On the occurrence and morphology of *Gyrodactylus pterygialis* from saithe *Pollachius virens* in a Norwegian fjord. *J Parasitol*, 1994, **80**(6): 938 ~ 945.
- [32] Cunningham C O, Mo T A. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of three Norwegian *Gyrodactylus salaris* (Monogenea: Gyrodactylidae). *J Parasitol*, 1997, **83** (2): 311 ~ 314.
- [33] Geets A, Appleby C, Ollevier F. Host-dependent and seasonal variation in opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus* cf. *arcuatus* from three *Pomatoschistus* spp. and *G. arcuatus* from *Gasterosteus aculeatus*: a multivariate approach. *Parasitology*, 1999, **119** (1): 27 ~ 40.
- [34] Cable J, Harris P D, Bakke T A. Population growth of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) on Norwegian and Baltic Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks. *Parasitology*, 2000, **121** (6): 621 ~ 629.
- [35] Scott M E, Anderson R M. The population dynamics of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) within laboratory populations of the fish host *Poecilia reticulata*. *Parasitology*, 1984, **89** (1): 159 ~ 194.
- [36] Gelnar M. Experimental verification of the effect of the form (scaly or scaleless) of carp host (*C. carpio* L) on the growth rate of micropopulations of *Gyrodactylus*. *Folia Parasitol*, 1987, **34**(4): 305 ~ 309.
- [37] Cusack R. Development of infections of *Gyrodactylus colemanensis* Mizelle and Kritsky, 1967 (Monogenea) and the effect on fry of *Salmo gairdneri* Richardson. *J Parasitol*, 1986, **72**(5): 663 ~ 668.
- [38] Gelnar M. Experimental verification of the effect of physical condition of *Gobio gobio* (L.) on the growth rate of micropopulations of *Gyrodactylus gobiensis* Glaser, 1974 (Monogenea). *Folia Parasitol*, 1987, **34**(3): 211 ~ 217.
- [39] Cone D K, Cusack R. Infrapopulation dispersal of *Gyrodactylus colemanensis* (Monogenea) on fry of *Salmo gairdneri*. *J Parasitol*, 1989, **75**(5): 702 ~ 706.
- [40] Richards G R, Chubb J C. Longer-term population dynamics of *Gyrodactylus bullatarudis* and *G. turnbulli* (Monogenea) on adult guppies (*Poecilia reticulata*) in 50-L experimental arenas. *Parasitol Res*, 1998, **84**(9): 753 ~ 756.
- [41] Buchmann K, Bresciani J. Microenvironment of *Gyrodactylus derjavini* on rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: association between mucous cell density in skin and site selection. *Parasitol Res*, 1998, **84**(1): 17 ~ 24.
- [42] Harris P D, Soleng A, Bakke T A. Killing of *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea) mediated by host complement. *Parasitology*, 1998, **117**: 137 ~ 143.
- [43] Buchmann K. Binding and lethal effect of complement from *Oncorhynchus mykiss* on *Gyrodactylus derjavini* (Platyhelminthes: Monogenea). *Dis Aquat Organ*, 1998, **32**(3): 195 ~ 200.
- [44] Lindstrom T, Buchmann K. Acquired resistance in rainbow trout against *Gyrodactylus derjavini*. *J Helminthol*, 2000, **74** (2): 155 ~ 160.
- [45] Wells P R, Cone D K. Experimental studies on the effect of *Gyrodactylus colemanensis* and *G. salmons* (Monogenea) on density of mucous cell in the epidermis of fry of *Oncorhynchus mykiss*. *J Fish Biol*, 1990, **36**: 599 ~ 603.
- [46] Scott M. Dynamic of challenge infections of *Gyrodactylus bullatarudis* Turnbull (Monogenea) on guppies, *Poecilia reticulata* (Peters). *J Fish Dis*, 1985, **8**: 495 ~ 503.