

天目山蛭PAE行为谱的初步研究

程小洁, 徐金屏, 金银霜, 刘家茹, 吴清姐, 伍丽艳, 刘志霄*

吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首

收稿日期: 2022年5月17日; 录用日期: 2022年6月22日; 发布日期: 2022年6月29日

摘要

天目山蛭(*Haemadipsa tianmushana*)是中国的特有蛭种, 在我国南方的一些山林中较为常见, 其吸血习性对当地群众的生产与生活造成了不同程度的危害。近年, 我们在湖南西北部的4个国家级自然保护区对其行为发生状态、程式和环境进行观察, 共分辨和记录到7种姿势、32种动作、32种环境和27种行为, 将这些行为归为休息、运动、觅食、防御、调温、生殖和排遗7类, 进而构建了基于PAE编码系统的行为谱, 为蛭类的行为生态学提供了新的资料, 有助于蛭类行为比较及行为发育方面的深入研究, 对于山蛭危害的防治也有理论意义。

关键词

天目山蛭, 行为谱, PAE编码系统

A Preliminary Investigation into the PAE Ethogram of *Haemadipsa tianmushana*

Xiaojie Cheng, Jinping Xu, Yinshuang Jin, Jiaru Liu, Qingjie Wu, Liyan Wu, Zhixiao Liu*

College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou Hunan

Received: May 17th, 2022; accepted: Jun. 22nd, 2022; published: Jun. 29th, 2022

Abstract

Haemadipsa tianmushana is an endemic leech species in China, which is common in some mountain forests in southern China, and its blood-sucking habit has caused varying degrees of harm to the production and life of local people. In recent years, we have investigated the behavioral oc-

*通讯作者。

文章引用: 程小洁, 徐金屏, 金银霜, 刘家茹, 吴清姐, 伍丽艳, 刘志霄. 天目山蛭 PAE 行为谱的初步研究[J]. 世界生态学, 2022, 11(3): 217-233. DOI: 10.12677/ije.2022.113026

currence status, program and environment of *Haemadipsa tianmushana* in the four national nature reserves in northwestern Hunan province, and discriminated and recorded a total of 7 postures, 32 movements, 32 environments and 27 behaviors, and classified these behaviors into 7 categories including resting, locomotion, foraging, defense, thermoregulation, reproduction and excretion, and then constructed an ethogram of this leech species based on the PAE coding system. This paper provided some basic information on the behavioral ecology of leeches and contributed to in-depth research on behavioral comparison and development of leeches, as well as had theoretic significance for the prevention and control of land leeches.

Keywords

Haemadipsa tianmushana, Ethogram, PAE Coding System

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

自 17 世纪以来,有关动物行为的研究一直备受关注[1],主要原因在于研究动物行为不仅有助于濒危动物的保护和有害动物的防治[2],还有助于经济动物(如畜类、禽类、鱼类等水产动物等)的人工养殖[3]。此外,动物行为在地震预测中也有一定的应用价值[4]。可是,对于动物行为的分类及描述在很长的一段时间内,一直没有统一的方法。1936 年, Makkink 首次提出了行为谱概念,之后,相继发表了许多动物行为谱的研究论文[5]。

然而,首次对动物行为进行系统编码的是我国学者蒋志刚研究员,他创造性地提出了麋鹿的 PAE 编码系统。该编码系统区分并确定了动物行为的“姿势”(Posture)、“动作”(Act)和“环境”(Environment)三要素的关系,可避免因混淆这三者而出现更多的行为描述混乱。对动物行为进行系统编码还有助于详细而准确地描述动物的各种行为模式,探讨动物行为的功能,以及行为之间的相互转化等行为学问题[6]。

关于蛭类生活习性的研究很早就有文献记载[7],但时至今日,对于蛭类的基础生态生物学研究及其在医学上的应用仍在不断深入[8] [9] [10] [11]。有关蛭类行为的研究,虽有一些报道[11]-[16],但仅伍丽艳初步编制了栖息于溶洞中专门吸食翼手目动物(蝙蝠)血液的中国洞蛭属(*Sinospelaeobdella*)的模式种武陵洞蛭(*S. wulingensis*)的 PAE 行为谱[17]。迄今,对于更广泛分布在洞外生境中的山蛭属(*Haemadipsa*)的 PAE 行为谱还缺乏专门的研究。不同的蛭类既可能存在共同的或普遍性的行为模式,也必定存在行为方式上的一些差异,因此不同蛭类属种之间的比较研究有助于揭示蛭类的行为发育规律,具有重要的生态生物学意义。

山蛭主要分布于潮湿的山区林草、灌丛及路边,嗜吸人体、畜禽及野生动物的血液[7],对于野生动物的健康和山区群众的生产与生活具有严重的危害[18] [19] [20] [21]。为防治山蛭,许多学者做了大量的实验并尝试了许多的药剂[7] [11] [22],但化学防治在一定程度上也可能造成某种程度上的环境污染,因此今后应着重研究物理防治和生物防治的原理与方法,而研究和编制山蛭的 PAE 行为谱不仅具有重要的行为生态学意义,也可为山蛭的防治提供理论依据。

天目山蛭(*H. tianmushana*)是山蛭科(Haemadipsidae)山蛭属的代表性种类,仅见于我国,广泛分布于华中、华南和西南地区的一些山林中[7],且对当地群众具有较大的危害[19] [20] [21]。因此,对于天目山

蛭 PAE 行为谱的研究不仅具有理论意义,也是一种现实需要。

2. 研究方法

2.1. 研究区域概况

选取有天目山蛭分布的湖南白云山、小溪、八大公山和壶瓶山 4 个国家级自然保护区作为野外研究区域。白云山保护区(109°16'35"~109°32'52"E, 28°37'42"~28°50'58"N)地处武陵山脉南坡中段,位于湘西土家族苗族自治州(以下简称“湘西州”)保靖县境内,海拔高达 1320 m,属亚热带山地季风湿润性气候,年均气温 10.8℃~14.1℃,年均降雨量 1530~1710 mm,主要植被为常绿阔叶林、落叶阔叶混交林和次生阔叶林[23] [24]。八大公山保护区(29°39'18"~29°49'48"N, 109°41'45"~110°09'50"E)地处武陵山脉北端,距湖南省张家界市桑植县城 85 km,海拔 395~1890 m,属北亚热带与中亚热带、东部季风气候与大陆性气候交替的过渡地带,年均气温 11.5℃,年均降雨量约 2105 mm,主要植被为原生性常绿阔叶林[25]。小溪保护区(110°6'50"~110°21'35"E, 28°42' 15"~28°53'55"N)地处武陵山脉中段,位于湘西州永顺县境内,海拔约为 162~1327 m,属亚热带季风湿润性气候,年均气温 12~14℃,年降雨量 1300~1400 mm,主要植被为常绿阔叶原始次生林[26]。壶瓶山保护区(110°29'~110°59'E, 29°50'~30°09'N)地处武陵山脉东北端,位于湖南省常德市石门县境内,海拔 220~2098 m,属亚热带山地气候,年均气温 9.2℃,年均降雨量 1750 mm,主要植被为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林和山地灌丛草甸[27]。

2.2. 访问调查

在野外调查开始前,2~3 人一组,按照事前准备好的调查问卷,对当地群众进行访问调查,重点了解天目山蛭的分布区域、出现时间、生活习性、数量变化及其对人们的生产、生活和畜禽健康所造成的危害情况,以便于野外工作的前期准备。

2.3. 野外行为学数据采集与现场试验

野外调查期间,我们在使用笔和表(或纸)实时观察记录天目山蛭行为的基础上,考虑到山蛭大部分的行为都具有时间短、变化快的特点,又进一步利用智能手机、佳能全画幅专业单反 EOS 5d markIV 相机和佳能 EF 24~70 mm f/2.8L 镜头对处于自然状态、测试状态或试验状态下的天目山蛭进行实时行为的连续摄录,以便于事后在室内能够反复将视频回放细看,从而对其行为构件、行为过程与行为模式进行详细描述。自然状态下的天目山蛭是指该山蛭没有被触碰到,也没有受到惊吓,在其自然栖息地中进行着正常的活动。

结合访问调查,以当地人作为向导,先对保护区内天目山蛭的分布区域进行预察,然后选择具有代表性的地点进行数据采集和现场测试,分别采取随机取样、目标取样和扫描取样的方式选取自然状态下的山蛭,进行观察、拍摄、测试和实验。

将人作为受试动物,先后以 5 cm、10 cm、15 cm、20 cm、25 cm、30 cm、35 cm、40 cm 作为测试距离,观察测试在不同距离情况下山蛭的行为反应。经多次测试,确定人在距离山蛭大约 30 cm 时,山蛭没有出现反应,也即山蛭没有改变原来的正常活动,并没有出现探贴行为。因此,对山蛭的观察和拍摄距离应该至少是 30 cm。

通常 2 人一组,对山蛭的行为进行观察记录,综合采取随机取样、目标取样和扫描取样的方式观察、记录天目山蛭的各种行为。进入有山蛭活动的区域后,先用眼睛观察,直到发现一只处于自然状态下的山蛭。一人按照事先准备好的山蛭行为观察记录表,对天目山蛭的行为过程、行为模式及行为环境进行分辨、描述和记录。另一人用手机或相机对山蛭的行为过程进行连续摄录(连续记录法),以获取行为过程

及行为模式的完整数据。

对于具有代表性的特定研究对象的特定行为,如山蛭幼体和成体在觅食与运动行为上的差异,我们采取目标取样及行为取样法进行研究。在观察幼体和成体觅食行为上的差异时,先将鸡、兔等宿主动物放在有山蛭活动的地方,引诱山蛭爬向宿主动物,观察并摄录幼体和成体从发现宿主动物,到向宿主动物爬行,再到爬上宿主动物身上吸血的行为过程。

基于访问调查,选择人们常用的预防被山蛭吸咬的化学药品(如盐、硫酸铜、风油精等)进行试验。试验时,采集实验地点的一小块表层土放在无盖缸中。用水稀释过的盐在土层上均匀地撒出一个圆圈,留一个不沾盐的出口。找一条自然状态下的天目山蛭,以其周围的枯枝或落叶作为转移物,将其引诱到转移物上(不能触碰到山蛭或使其受到惊吓),再将载有天目山蛭的转移物放在上述圆圈的中心位置,观察记录山蛭爬至有盐区时的行为反应,或观察山蛭是否会避开盐而从出口爬出。用其他化学药品代替盐执行上面相同的步骤,观察记录山蛭的行为反应,特别是异常行为。

针对天目山蛭的觅食行为模式和寄(宿)主选择性,分别用蛙、鱼、鼠、兔、鸡、蝙蝠等脊椎动物(基于访问调查,选择常被吸咬、不被吸咬及不确定是否被吸咬的动物)作为受试物种,先将其装在套袋或铁丝框中,再把套袋或铁丝框随机放置在有天目山蛭分布的区域,仔细观察并记录天目山蛭对于不同受试动物所表现出的觅食行为差异,同时记录天目山蛭对不同受试动物的吸血情况。

2.4. 室内研究

对于从野外采集带回室内的活体标本,在实验室模拟其野生环境,以进一步观察其行为要素、行为过程与行为模式。除肉眼实时观察外,主要使用智能手机和相机进行拍摄记录。最后,对于室内和野外拍摄的视频及照片进行反复仔细观看和比对,提取行为要素,以补充修正在室内或野外时未及时观察记录到的或有偏差的行为要素和行为模式。

3. 结果与分析

3.1. 天目山蛭行为姿势的定义与编码

通过野外研究和在室内模拟场景下反复的行为观察与分析,共分辨和记录到天目山蛭的7种基本姿势(图1):卧、倒挂、贴、爬、立、拱、倚。其中,卧、倒挂、贴属于静态姿势;爬、立、拱、倚属于动态姿势。各姿势的定义和编码如表1所示。

Table 1. Definition of basic postures and their codes (P code) of *Haemadipsa tianmushana*

表 1. 天目山蛭基本姿势的定义及编码(P 码)

姿势 Posture	定义 Definition	编码 Code
卧 Lying	指山蛭将前(口)吸盘、后(尾)吸盘及整个身体附着在支持物上,呈静卧状态	1
倒挂 Hanging upsidedown	指山蛭将后(尾)吸盘固定于支持物上,身体呈倒悬状	2
贴 Attaching	指山蛭将口(前)吸盘扩大,贴附在物体上的状态	3
爬 Crawling	指蛭体伸长,然后缩短,口吸盘和后吸盘交替固着于支持物上,蛭体发生位移	4
立 Erecting	指山蛭以后(尾)吸盘或前(口)吸盘固着于支持物上,蛭体克服重力离开支持物的表面	5
拱 Arching	指山蛭以后(尾)吸盘和前(口)吸盘同时固着于支持物上,蛭体中段弯折,整个身体呈拱状	6
倚 Leaning	指蛭体靠在支持物上,但前(口)吸盘、后(尾)吸盘没有吸附在支持物上	7



Figure 1. Seven basic postures of *Haemadipsa tianmushana*. (a): Lying; (b): Hanging upsidedown; (c): Attaching; (d): Crawling; (e): Erecting; (f): Arching; (g): Leaning. In Photo (d), the posterior sucker was placed behind the oral sucker in its inchworm crawling process, making the body extremely bent. In Photo (g), the rapid contraction of longitudinal muscles of the leech after being stimulated, presenting a “leaning” posture

图 1. 天目山蛭的 7 种基本姿势。(a): 卧; (b): 倒挂; (c): 贴; (d): 爬; (e): 立; (f): 拱; (g): 倚。(d)图是山蛭在尺蠖状爬行过程中, 后吸盘被放置在口吸盘的后面, 使得身体呈极度弯曲时的状态。(g)图是山蛭受到刺激后, 纵肌快速收缩, 呈现“倚”的姿势。

3.2. 天目山蛭行为动作的定义与编码

按照动作发生部位的不同(头部、体部、肛门部、尾吸盘), 初步分辨和记录到天目山蛭的 32 种动作, 对这些动作进行定义和编码, 如表 2 所示。

Table 2. Definition of basic acts and their codes (A code) of *Haemadipsa tianmushana*

表 2. 天目山蛭基本动作的定义及编码(A 码)

动作 Act	定义 Definition	编码 Code
头部(体节 I-VI) Head (Somite I-VI)		
吸 Suck	口吸盘边膜与物体接触, 随后口吸盘中部肌肉凸压向物体, 对物体产生正压力, 随即蛭体向前伸展致使口吸盘腔内成为真空, 口吸盘对物体产生吸附力	1
咬 Cut	颚齿牢固地压在宿主的皮肤上, 并通过咽部肌肉的收缩和舒张带动颚片, 使颚齿来回移动, 割破宿主的皮肤, 形成一个切口	2
吞咽 Swallow	咽壁上的放射肌、环肌不断收缩和舒张, 使咽腔扩大和缩小, 形成真空泵, 把从切口处流出的血液吸入口腔	3
贴附 Attach	山蛭将口吸盘贴附于物体表面的动作	4
擦蹭 Scratch	口吸盘在物体表面擦一下, 把粘附在口吸盘上的异物蹭掉	5
探测 Detect	山蛭用头部的感受器以感受或探索周围环境中相关信息的变化	6
洗擦 Clean	口吸盘从蛭体的腹面由后往前滑至支持物的表面	7

Continued

体部(体节 VII~XXIV) Body (Somite VII~XXIV)		
伸 Stretch	外环肌和背腹肌收缩, 内纵肌松弛, 蛭体变得细长	8
缩 Shrink	内纵肌收缩, 外环肌松弛, 蛭体变得粗短	9
抬 Raise	外环肌收缩、斜肌伸长、腹面内纵肌伸长、背面内纵肌缩短, 使身体前段举起而离开支持物的表面	10
左侧弯 Bend left	体部长轴向左侧发生弯曲	11
右侧弯 Bend right	体部长轴向右侧发生弯曲	12
腹向弯 Bend venter	体部长轴向腹面发生弯曲	13
背向弯 Bend backside	体部长轴向背面发生弯曲	14
偏移 Skew	体部前段或某些节段向某一方位发生偏移	15
摆 Swing	体部前段左右慢摆动或快摆动	16
甩 Throw	体部前段无规律地甩动	17
转 Turn	体部以尾吸盘为中心轴旋转一定的角度	18
倾倒 Topple and fall	口吸盘和尾吸盘快速收缩, 同时蛭体向一边倒下	19
卷曲 Curl	身体一端弯向腹面, 身体盘曲成圆球形	20
抖 Tremble	山蛭全身发抖, 肌肉紧张	21
抵 Resist	两条山蛭的体部环带区及前段腹面相贴并产生相互作用力	22
拔 Pull	体部从前至后或从后至前缩短, 使尾吸盘或口吸盘从被固着的物体上松脱	23
贴 Attach	山蛭的体部贴向物体的表面	24
插入 Insert	两条山蛭交配时, 供体的阴茎插入受体的阴道	25
射精 Ejaculate	交配过程中, 供体将精液通过阴茎排入受体的阴道内	26
环带区膨大 Swollen of Clitellum	交配完成后, 蛭体的环带部位逐渐膨大	27
产卵 laying eggs	具有环带的繁殖体的阴道管收缩, 从雌孔排出含卵液	28
肛门部(体节 XXV~XXVII) Anus (Somite XXV~XXVII)		
排粪 Defecate	将未被消化和吸收的食物残渣、消化道分泌物、无机盐及水等组成的混合物从肛门排出体外	29
尾吸盘(体节 XXVIII~XXXIV) Tail suction cup (Somite XXVIII~XXXIV)		
吸 Suck	尾吸盘边膜与物体接触, 随即尾吸盘中部肌肉凸压向物体, 对物体产生正压力, 随后蛭体向后致使尾吸盘腔内成为真空, 尾吸盘对物体产生吸附力	30
贴附 Attach	山蛭将尾吸盘贴附于物体表面的动作	31
洗擦 Clean	尾吸盘从蛭体的腹面由前至后滑至支持物的表面	32

3.3. 天目山蛭行为发生的环境及编码

共分辨和记录到天目山蛭行为发生的环境 32 种, 其中生物环境 14 种, 非生物环境 18 种, 对这些环境进行编码, 如表 3 所示。

Table 3. Behavioral environments and their codes (E code) of *Haemadipsa tianmushana*
表 3. 天目山蛭行为发生的环境及其编码(E 码)

环境 Environment	生物环境 Biotic (E1)	非生物环境 Abiotic (E2)	编码 Code
草丛中 Grass-plexus	+		1
草被下 Sod	+		2
灌木丛中 Bush	+		3
竹林中 Amboo grove	+		4
苔藓中 Moss	+		5
枯枝落叶下 Dry branches and fallen leaves	+		6
腐木上 Rottenwood	+		7
山溪边 Brookside	+		8
田间及村间小路上 Path in field and country	+		9
公路上 Highway	+		10
石缝里 Stone crevices	+		11
土缝里 Soil cracks	+		12
房屋内 House	+		13
房屋周围的空地上 Open spaces around houses	+		14
屋瓦上 Roof tile	+		15
畜栏边及畜栏内 Oxer	+		16
堆肥底层 Bottom layer of compost	+		17
幼体 Young		+	18
亚成体 Subadult		+	19
繁殖体 Breeding individual		+	20
卵茧 Cocoon		+	21
牛 Cattle		+	22
羊 Sheep		+	23
狗 Dog		+	24
野猪及家猪 Boar and pig		+	25
兔 Rabbit		+	26
鸡 Chook		+	27
蟾蜍 Toad		+	28
青蛙 Frog		+	29
老鹰 Eagle		+	30
人或其他动物 Human or other animals		+	31
其他 Other	+		32

3.4. 天目山蛭行为的 PAE 编码

将所有观察到的 27 种行为划分为 7 大基本类型：休息行为、运动行为、觅食行为、防御行为、调温行为、生殖行为和排遗行为(表 4)。

Table 4. PAE coding system of behaviors of *Haemadipsa tianmushana*

表 4. 天目山蛭行为的 PAE 编码系统

行为 Behavior	PAE 编码		
	P 码	A 码	E 码
一、休息行为 Resting behavior			
1 一字卧 Lying in line	1	1, 8, 30	E1~17
2 弓形卧 Lying in arch	1	1, 9, 13, 30	E1~17
3 贴附卧 Lying while attaching something	1, 3	1, 9, 24, 30	E1~17
二、运动行为 Locomotion behavior			
4 蠕虫式爬行 Worm-crawling	4	1, 8, 9, 23, 30	E1~17, 22~32
5 尺蠖式爬行 Inchworm-crawling	4	1, 10, 13, 15, 23, 30	E1, 3~16, 22~32
6 卷曲爬行 Curly crawling	4	1, 8, 9, 13, 20, 23, 30	E1, 3, 4, 6, 7, 8, 16, 22~32
7 钻 Drilling	4	1, 8, 9, 10, 23, 30	E11, E12
三、觅食行为 Foraging behavior			
8 唤醒 Rousing	1, 5	6, 8, 10, 30	E1~17
9 观望 Waiting and seeing	5	6, 8, 10, 15, 16, 30	E1~17
10 探贴 Attaching while detecting	5	4, 8, 9, 10, 15, 30	E1, 3~16, 22~32
11 探吸 Sucking while detecting	5	1, 2, 6, 8, 9, 10, 15, 16, 23, 30	E22~32
12 点式偏移 Skewing to orientation	2, 5, 6	8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 30	E1~32
13 准备狩猎 Ready to hunt	5	6, 8, 10, 30	E1, 3~16
14 一字卧吸食 Sucking while lying in line	1	1, 2, 3, 9, 30	E22~31
15 弓形卧吸食 Sucking while lying in arch	1	1, 2, 3, 9, 13, 30	E22~31
16 弓形拱吸食 Sucking while arching	6	1, 2, 3, 9, 13, 30	E22~31
17 L 形拱吸食 Sucking while arching in L-shaped	6	1, 2, 3, 9, 13, 30	E22~31
四、防御行为 Defense behavior			
18 惊恐 Shocking	5	9, 30	E1, 3~17, 22~32
19 扭曲 Contorting	7	8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 19	E1~17, 22~32
20 蜷缩 Crouching	7	20	E9, 10, 13~16, 27, 31
五、调温行为 Thermo-regulatory behavior			
21 颤抖 Shivering	5	9, 21, 30	E1~17
22 瘫痪 Palsying	7	19	E1~17, 22~32

Continued

六、生殖行为 Reproductive behavior			
23 亲吻 Kissing	5	1, 8, 10, 14, 21, 30	E1, 3~8, 11, 12, 19, 20
24 交媾 Copulating	5	1, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 21, 25, 26, 30	E1, 3~8, 11, 12, 19, 20
25 产茧 Laying cocoons	3	4, 8, 9, 11, 12, 13, 24, 28, 30	E2, 7, 11, 12, 20
七、排遗行为 Excreting behavior			
26 爬行时排粪 Defecating while crawling	4	8, 9, 29	E1~17
27 静卧时排粪 Defecating while lying	1	8, 9, 29	E1~17

3.4.1. 休息行为

休息行为是指山蛭在特定的环境中，身体放松并维持一定姿势不变的现象。山蛭休息行为的基本表现方式是静卧休息，包括一字卧、弓形卧和贴附卧(图 2)。一字卧是指山蛭的口、尾吸盘都吸附于支持物的表面，蛭体伸展，呈现“一”字型。弓形卧是指山蛭的口、尾吸盘都吸附于支持物的表面，蛭体缩短，腹向弯曲为弓形。贴附卧是指山蛭的口、尾吸盘都吸附于支持物的表面，蛭体缩短，贴附在支持物上，蛭体的形状取决于其吸盘吸附的位置和支持物的形状，这种类型的静卧休息更为常见。

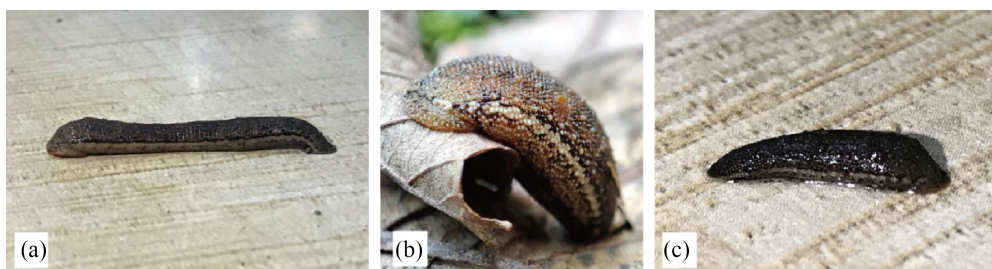


Figure 2. Resting behaviors of *Haemadipsa tianmushana*. (a) Lying in line; (b) Lying in arch; (c) Lying while attaching something

图 2. 天目山蛭的休息行为。(a) 一字卧；(b) 弓形卧；(c) 贴附卧

3.4.2. 运动行为

运动行为是指山蛭改变其位置，蛭体发生位移的过程，包括尺蠖式爬行、蠕虫式爬行、卷曲爬行和钻(图 3)，在不同的情况下表现出不同的运动行为方式，其中尺蠖式爬行较为常见。尺蠖式爬行和蠕虫式爬行都是以口、尾吸盘交替使用来进行位移。但是，前者是像尺蠖一样运动，即口吸盘先固定，蛭体前段的体节迅速缩短并产生拉力，把尾吸盘拔出，蛭体后段因拉力和惯性而抬高，接下来蛭体腹向弯曲，尾吸盘固定在口吸盘的后面，然后口吸盘松脱，蛭体尽可能向前伸展，如此交替吸附前进，使身体发生位移，这种方式的爬行速度较快。而后者是指山蛭将身体平铺于支持物的表面，口吸盘固定，蛭体体节由前端开始逐步往后端缩短，从前端拉动尾吸盘，使其松脱并水平向前，然后尾吸盘吸附于离口吸盘后面有一定距离的支持物的表面，重复这一动作程式来改变自身的位置，这种方式的爬行速度较慢[28]。卷曲爬行是指山蛭从低处向高处发生位移时，其口吸盘松脱，蛭体斜向上伸展，随后，口吸盘吸附于高处的支持物的表面，蛭体体节由前端逐步往后端缩短，产生拉力，使尾吸盘松脱，并拉引蛭体从尾吸盘由后端向前端开始进行腹向卷曲，卷曲到一定的高度后，尾吸盘在口吸盘后面合适的位置吸附，这种爬行方式只发生在特定环境中。钻与尺蠖式爬行相似，不同的是，尺蠖式爬行发生的范围更广，钻仅发生在

土缝和石缝中，有高度的限制，因此山蛭在钻时蛭体后段不能抬至尺蠖式爬行时那样的高度，且尾吸盘是在离口吸盘后面有一段距离的支持物表面进行吸附。

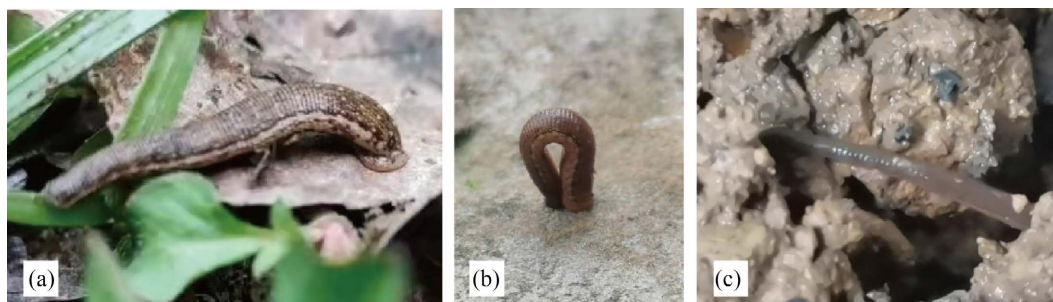


Figure 3. Locomotion behaviors of *Haemadipsa tianmushana*. (a) Worm-crawling; (b) Inchworm-crawling; (c) Drilling. Notes: In Photo C, the leech was drilling into the soil cracks

图 3. 天目山蛭的运动行为。(a) 蠕虫式爬行；(b) 尺蠖式爬行；(c) 钻。注：(c)图是山蛭正在土缝之间“钻”

3.4.3. 觅食行为

1) 觅食行为是指山蛭在周围环境中探测、搜寻、抵近和摄取食物以维持其新陈代谢和生长发育需要的姿势和动作过程(图 4)，以下是其觅食行为的基本程式：感受到可能的宿主动物(食源刺激)到来的初步反应：当可能的宿主动物(如牛、羊、狗或人等)在一定的范围内靠近山蛭时，其振动、气味、暖湿气流或影子等信息将山蛭唤醒。通常的情况是，不急于进食或不需进食的山蛭对这类刺激没有反应或反应较慢，而处于饥饿状态的山蛭反应较快，表现为身体的前段迅速伸展，并抬起。当人陆续经过有山蛭的地方时，第一个人走过去，山蛭通常马上会被唤醒，而迅速爬上第二个人和第三个人的鞋上。

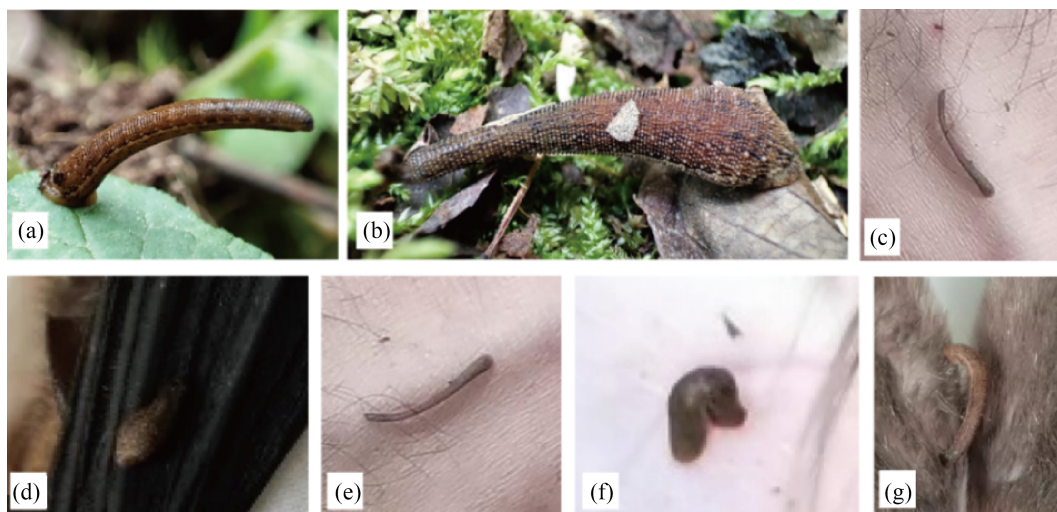


Figure 4. Foraging behaviors of *Haemadipsa tianmushana*. (a) Waiting and seeing; (b) Sucking while detecting; (c) Sucking while detecting; (d) Sucking while lying in line; (e) Sucking while lying in arch; (f) Sucking while arching in L-shaped). Notes: In Photos (c), (e) and (f), the leeches were sucking blood from human skin. In Photo (d), the leech was sucking blood from a bat's wing membrane. In Photo (g), the leech was sucking blood from a rabbit's ear

图 4. 天目山蛭的觅食行为。(a) 观望；(b) 探贴；(c) 探吸；(d) 一字卧吸食；(e) 弓形卧吸食；(f) 弓形拱吸食。注：(c)、(e)和(f)图是山蛭正在人的皮肤上吸食血液；(d)图是山蛭正在蝙蝠的翼膜上吸食血液；(g)图是山蛭正在兔耳上吸食血液

2) 对可能的宿主动物进行定向定位的探测运动: 当山蛭感受到可能的宿主动物的刺激而又不知其方向和位置时, 山蛭的身体开始摆动, 以身体的前段向周围的各个方位进行探贴, 即山蛭用尾吸盘吸附于支持物的表面, 随即抬起蛭体的前段, 并不时地以口吸盘点贴于物体的表面, 用头部的感受器感受或探察周围环境中相关信息的变化, 然后山蛭对支持物表面的其他位点重复以上的动作。当宿主动物离山蛭的距离较远, 刺激强度不够时, 山蛭会快速向宿主方向爬去, 并在一个合适的位置守候, 准备随时出击, 此时山蛭的尾吸盘固着于支持物的表面, 蛭体呈笔直状竖立, 而蛭体与支持物之间的角度会随山蛭感受到的刺激方位及强度的变化而变化。若刺激信号变弱或消失, 山蛭随后会呈现观望状态, 即其尾吸盘固着于支持物的表面, 身体后段收缩且立住不动, 而身体前段伸长且与身体后段的角度随山蛭感受到的刺激方位及强度的变化而变化。若是十几分钟后刺激都没有增强, 山蛭则会爬向其休息的地方。当宿主动物离山蛭的距离较近, 刺激较为强烈时, 山蛭会在一个确定的方位进行探贴, 并用口吸盘吸附在支持物的表面, 开始朝此方向爬行, 这表明山蛭已经感觉到了宿主动物的方位。

3) 向宿主动物爬行: 山蛭的口吸盘吸附于支持物的表面以后, 随即向宿主动物的方向爬行, 主要是尺蠖式爬行。在爬行过程中, 山蛭会抬起蛭体的前段进行探贴、摆动和点式偏移以对宿主动物重新定位, 并确定下一处爬行点。爬行过程中, 若刺激信号变弱或消失, 山蛭会变成观望状态, 直到感受到一定程度的刺激; 若一直感受不到一定强度的刺激, 十几分钟后, 山蛭会爬向其栖息的场所。

4) 对宿主动物进行识别: 当爬至宿主动物躯体的周围时, 山蛭的尾吸盘会紧紧地固着于支持物的表面, 蛭体向上或斜向上伸展, 以探贴的方式对宿主动物进行识别。当山蛭在探贴时就已确定不是其食源时, 会很快离开。当爬到可能的宿主身上, 通过爬行和探贴, 如果确定不是其食源或不利于其吸食时, 便爬下后离开。如果确定是其食源, 就会不断爬行和探贴, 寻找合适的吸血位置。随着山蛭的生长发育, 其对宿主的辨别能力逐渐增强。

5) 寻找到适合的位置后吸血: 当山蛭确定该动物是合适的食源后, 会对其进行探吸, 即以口吸盘不断地在其体表的不同部位进行试探, 时不时地尝试着吸吮。山蛭对人等毛发稀疏的宿主动物的探吸通常花费的时间很少, 但对兔、鸡等毛发或羽毛较长或密集的宿主动物进行探吸时, 花费的时间较长。一般会爬到皮薄毛稀和血管丰富(如兔耳, 鸡冠)之处, 咬开皮肤后吸血。在野外, 已观察到三种吸血或吸食行为: 弓形卧吸血是指蛭体腹向弯曲, 呈弓形卧状在宿主身上吸血的行为; 弓形拱吸血是指山蛭的口、尾吸盘固着于宿主的身上, 蛭体中段在空中呈弓形而不接触宿主; L形拱吸血与弓形拱吸血类似, 其区别在于蛭体的中段在空中呈L形。

3.4.4. 防御行为

防御行为是指山蛭为了减少自身被外界不利环境因素所伤害而发生的行为。在野外, 主要观察到惊恐、扭曲和蜷缩(图 5(a)~(c))三种行为。惊恐是指山蛭受到一定程度的刺激后, 纵肌强烈收缩, 身体僵住的行为。扭曲是指山蛭在爬行过程中, 遇到一些突发状况或碰到化学物质时所表现的行为, 例如, 口吸盘粘上不稳固的异物后或者在探吸时口吸盘碰到盐、硫酸铜等化学物质时, 尾吸盘会从被固着的物体上松脱, 身体向一边倾倒并扭曲。蜷缩是指山蛭遇到极强烈的有害刺激时所呈现的行为, 例如, 当家鸡把山蛭误当作食物, 把山蛭啄了一下后, 山蛭的身体会立即向腹部蜷缩起来, 由于腹侧纵肌的紧张性收缩, 蛭体形成球状, 以保护身体的腹侧。

3.4.5. 调温行为

调温行为是指山蛭为应对外界环境温度的变化所做出的适应性身体调整, 包括升温调节和降温调节两个方面。目前已观察到颤抖和瘫痪(图 5(d))两种行为。颤抖是指山蛭在一定的低温条件下所呈现的全身发抖的行为, 而瘫痪是指在较高的温度条件下, 其肌肉痉挛, 运动变得不可能, 最终导致其身体呈现瘫

痪状态。

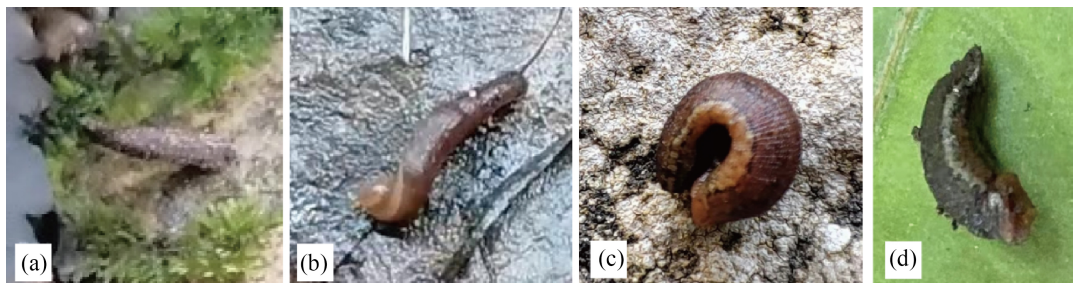


Figure 5. Shocking (a), contorting (b), crouching (c) and palsying (d) behaviors of *Haemadipsa tianmushana*
图 5. 天目山蛭的惊恐(a)、扭曲(b)、蜷缩(c)和瘫痪行为(d)

3.4.6. 生殖行为

是指山蛭在繁殖期发生的与繁殖直接相关的高度专门化的动作过程与活动，包括亲吻、交媾、产茧等。亲吻行为(图 6(a))是指两条山蛭的尾吸盘固着，蛭体悬空且其环带区的前段腹面相贴，以口吸盘相互吮吸，一前一后互抵，此运动很像交媾，但不是真正的交媾，而是交媾行为的前奏。交媾行为(图 6(b))是指两条山蛭的尾吸盘固着，以口吸盘互吻一段时间之后，其生殖孔也相对着紧贴在一起，身体前端弧形紧贴而作波浪状收缩，然后供体山蛭的雄性生殖孔周围鼓起如黄豆大凸出，由于身体前后不断有节奏的波浪状收缩，使凸起逐渐体表化，最后把精液排到受体的雌孔内；真正的交媾在于雄孔有小黄豆状凸出，并排出精液。

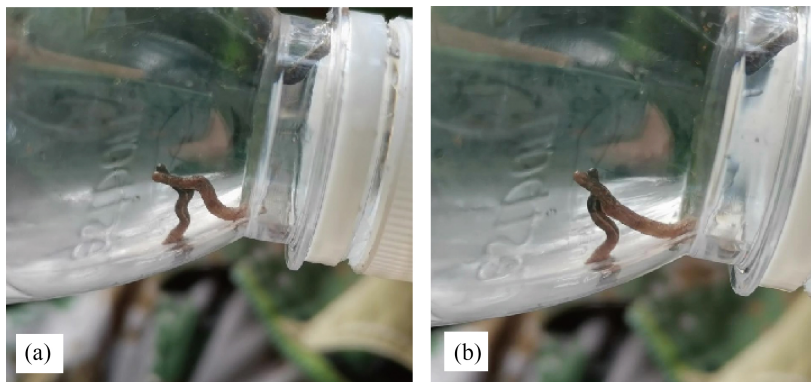


Figure 6. Kissing (a) and copulating (b) behaviors of *Haemadipsa tianmushana*
图 6. 天目山蛭的亲吻行为(a)和交媾行为(b)

产茧行为是指山蛭先用前吸盘的卷缠动作作为产茧准备一个合适的场所。产卵时，环带区前、后的肌肉持续慢收缩，雌孔也缓慢地排出透明粘液，形成许多小泡，随着排出的粘液增多，小泡也从两侧背逐渐将环带区包住。之后，排出一些淡黄色较浓的内含受精卵的粘液。含卵液排完后，生殖孔前段稍微抬起以离开支持物，而后段仍紧贴着支持物。这时会继续排出一些粘液，形成小泡。由于身体的前段不时地左右慢移动，这些粘液小泡逐渐把身体的背腹两侧缠绕成圈，里面为淡黄色的粘液，外面为透明的小泡。排完后，山蛭的前端向后慢慢地退缩，而长椭圆形的卵袋位置不变，最后头部退出，前吸盘上的腺体分泌一个栓，把孔塞住，形成一个椭圆形的卵袋或卵茧。刚形成的卵袋表面有许多透明的小泡，24 小时后转变为棕色，且硬而不透明[16] [28]。

3.4.7. 排遗行为

排遗行为是指山蛭将食物经消化道消化吸收之后的食物残渣以粪便的形式排出体外的过程，包括爬行时排粪和静卧时排粪 2 种排粪方式。

3.4.8. 不同行为的差异

除休息行为外，其他的行为都是天目山蛭在“运动”，因其主要生态功能的不同而被划分为不同的行为类型。在休息和运动时，山蛭的口、尾吸盘都可以吸附于支持物表面，但休息时山蛭是静止的，而在运动时，其口、尾吸盘是交替吸附于支持物的表面，且伴随着“拔”的动作。在觅食和生殖行为中，尾吸盘都吸附于支持物表面，口吸盘根据行为需求有时吸附于支持物表面；且山蛭每次吸食时，都是直到吸饱后才离开，饱餐后可以长期不进行觅食活动，而生殖行为一般发生在春季饱餐之后。防御和调温行为都是山蛭在遭遇不利环境因素时所发生的行为，若该不利环境因素在山蛭的适应调整范围内，山蛭的尾吸盘可以吸附于支持物表面，身体做出相应的调整；若超出山蛭的调整范围，山蛭无法控制身体而“倾倒”在支持物表面，口、尾吸盘都不能吸附；排遗行为与其他行为不同的是，山蛭在排遗时身体会不断地伸缩。

4. 讨论

动物行为的辨别、分类和编码是动物行为学研究的重要内容，而行为谱的编制是动物行为生态学研究的基础性工作[29] [30] [31]。然而，迄今国内外对于 PAE 行为编码分类系统的研究主要见于哺乳动物和鸟类等脊椎动物类群，对于无脊椎动物几乎还是空白。

蛭类是具有吸血习性的特殊的无脊椎动物类群，而山蛭科又是主要的陆生蛭类，其下分为 2 颚类组和 3 颚类组，天目山蛭和武陵洞蛭则分属于 3 颚类组的山蛭属和中国洞蛭属[32]，它们生活在完全不同的环境中，面临着不同的选择压力，因此其行为也存在一定的差异。

4.1. 天目山蛭与武陵洞蛭的行为比较

天目山蛭的微生物境比洞蛭复杂，因此其行为也更为复杂，我们初步分辨和记录到天目山蛭 7 种姿势、32 种动作、32 种环境和 27 种行为，而武陵洞蛭仅有 5 种姿势、22 种动作、11 种环境和 18 种行为[17]。此外，依据行为的功能，我们还分辨出山蛭的 7 个行为类型。

本文首次描述了天目山蛭“拱”和“倚”的姿势。山蛭在宿主身上吸血时，可能是为了吸血的方便，有时会呈现“拱”着吸血的姿势。在遇到一定程度的外界刺激后，山蛭通常会因纵肌的快速收缩而倾倒，以至呈现“倚”的姿势。可是，对于武陵洞蛭而言，由于受到自身重力的影响，其口吸盘和尾吸盘至少一个必须吸附在洞顶壁才不至于掉落到地面，因此不可能出现“倚”的姿势。

蝙蝠可能是洞蛭唯一的食物来源。在吸食蝙蝠血液时，洞蛭必须将尾吸盘固着在洞顶壁，身体呈倒挂伸展状以吸食蝙蝠翼膜或后足上的血液，因此尚未发现洞蛭呈现“拱”状的吸血姿势。但在尺蠖状运动期间，洞蛭也呈现“高拱状”的快速动作过程。

就动作而言，山蛭比洞蛭更为多样，尤其是头部和体部的动作更为丰富。本文还描述了山蛭的“探测”、“擦蹭”和“洗擦”动作。“探测”是指山蛭举起或摆动头部，以头部感受器探索周围环境信息的变化。山蛭在爬行过程中经常需要借助“擦蹭”的动作将口吸盘上粘附的异物弄掉，以免影响口吸盘的粘附能力和身体的运动。蛭类的粘液腺可分泌大量的粘液以保持体表湿润，便于呼吸、排泄、渗透压调节、物种识别及抵御微生物侵害[12]在较为干燥的环境中，山蛭的“洗擦”动作更为频繁。而武陵洞蛭栖息在气温相对稳定，湿度相对较高的洞穴中，因此其“洗擦”动作较为少见。

山蛭的体部还可表现出“背向弯”、“甩”、“转”、“倾倒”、“卷曲”、“抖”等动作。其中“甩”、“倾倒”、“卷曲”和“抖”都是其在特定情况下,受到较强烈的刺激时所呈现的动作。在山蛭呈现观望状态或在高处与低处之间进行探贴时,会出现“背向弯”的动作,洞蛭则由于受到自身重力的影响,在洞顶时通常不会呈现“背向弯”,而当其在岩壁或钟乳石上活动时虽然可以“背向弯”,但该动作一般发生在幼体身上。在探吸的过程中,由于所受刺激方向的改变,山蛭和洞蛭都会“转”向,山蛭通常以尾吸盘为中轴旋转 $90^{\circ}\sim 120^{\circ}$,偶尔会出现 360° 的旋转。然而,由于受到重力的影响,洞蛭“转”的角度会受到某些限制,通常是 $0\sim 90^{\circ}$,最大为 120° 左右。

在行为方面,天目山蛭与武陵洞蛭也有差异。山蛭的微生物境较为多样和多变,应对环境因子变化的行为较为明显而特别,如防御行为(惊恐、扭曲、蜷缩)和调温行为(颤抖和瘫痪)。在运动行为方面,山蛭也出现了“卷曲爬行”与“钻”两种特殊的行为。

山蛭和洞蛭的休息行为也有所不同。洞蛭已经适应于在洞顶壁“倒挂休息”,而对山蛭而言,“倒挂”只会让其全身的肌肉处于紧张状态,不可能“安静地休息”。

在觅食行为方面,山蛭吸血时呈现多种行为状态,除了“弓形卧吸食”,我们还观察到了“弓形拱吸食”与“L形拱吸食”。特别值得注意的是,已知洞蛭仅吸食蝙蝠的血液,其栖息环境中的生物因子与非生物因子相对简单且稳定,而山蛭生活环境复杂,易受土壤、植被、水源、食源、捕食者、气候、气象等多种环境因子的影响,因此“唤醒”、“准备狩猎”和“观望”等使山蛭保持警惕的觅食行为的发生频率较高,而这些行为发生的频率又存在个体差异。

4.2. 天目山蛭幼体和成体的行为差异

天目山蛭的幼体和成体在运动行为方面也呈现一定的差异。可能是吸盘发育不完全、吸附力不足、缺乏运动经验,并且急于觅食的缘故,幼体在爬行时都显得特别急躁,而且不稳,容易歪倒。成体通常是通过腹向弯曲来完成尺蠖式运动的,而幼体是先背向弯曲使蛭体后段相对前移,再通过腹向弯曲来完成尺蠖式运动。我们认为,幼体可能存在运动行为模式与尾吸盘及肌肉系统发育的相关性问题,而这种相关性可能具有形态与行为生态方面的进化适应意义,值得深入研究。

访问调查、野外观察与现场试验还发现,山蛭惯常爬上牛、羊等放牧性家畜的身上吸血,而罕见其爬上兔、鸡、鸭等动物的身上吸血。其原因可能是,牛、羊在吃草时,通常会较长时间地停留在一个地方,这有利于其爬上牛、羊的肢体。尤其是,牛通常取食地面低矮的草被,而隐藏于草丛中的山蛭会乘机吸附在牛的口鼻部吸血;羊则惯常取食较高的灌木枝叶及草被,其口鼻部被山蛭吸血的情况较为少见。

观察还发现,兔和鸡的活动较为灵活,幼蛭若有机会遇到兔、鸡,通常在识别、探吸之后,并不会爬上兔或鸡的身体,而是在识别完成之后随即离开。但成蛭爬上兔、鸡的身体之后,因为兔的毛被和鸡的羽被浓密而松软,爬行时吸盘吸不稳,整个身体也不稳,运动很不正常,通常需要经过多次试探,找到合适的吸附点,以尺蠖式和蠕动式交替运动的方式才能实现位移,并且需要花费很长的时间才可能穿过毛被或羽被找到合适的吸血部位。

伍丽艳等观察发现[17],当洞蛭幼体吸血时,蝙蝠的反应较为强烈,而洞蛭成体吸血时,蝙蝠似乎感受不到正在被吸血,其原因可能是,洞蛭幼体口腔腺中麻醉剂的含量较低、功效不足或尚未出现。至于山蛭幼体是否也有类似于洞蛭幼体的这种情况,值得进一步地观察与研究。

4.3. 天目山蛭的趋触性和避光性

对于同样的刺激,处于不同生理状态和生长阶段的天目山蛭表现出的趋触性也不同。除了与繁殖有关的复杂且难以观察的行为外,广义上山蛭或处于饥饿状态,会对任何适当的食源刺激做出反应;或处

于不急于进食或不需要进食的状态，而隐藏于“安全之处”。

处于不急于进食或不需要进食状态的大多数个体是不久前进食过的个体或繁殖体，它们表现出明显的趋触性，此时它们会躲避光线，爬到石块下、枯枝落叶间或草丛中，使身体与物体或地面紧密接触，并且对化学或振动刺激不太敏感[16]。可是，在饥饿状态下，山蛭可能会为了获得食物而改变其正常的避光习性，可能会出现宿主动物经常活动却有光照的地方，以伺机捕食。

4.4. 天目山蛭的防治

调查发现，近年在这 4 个保护区内，山蛭的数量及危害情况都有增多的趋势。下雨天，可爬到房屋边、畜栏内、房屋内或屋瓦上躲避或隐藏，不仅牛、羊、猪、狗等牲畜饱受其折磨，人体也深受其害，有时还可能爬到人的背部、胸部(乳房)、颈部甚至脸上去吸血，有的群众身上被咬噬过的咬痕多达 40~50 处。

对于山蛭的防治，老百姓也有一些自己的做法，有的将裤脚塞入袜内、内衣塞入裤内以减少皮肤的暴露[33] [34]，甚至再绑上绑腿或缠上胶带等进一步加强防护；有的在裤脚及鞋袜上涂抹一些食盐、风油精等化学药品进行驱避，这些土办法虽然有一定的作用，但通常还是防不胜防，山蛭总是在不知不觉中就爬上了身。有的人甚至还将磷苯二甲酸二甲酯、蚂蟥驱避剂等药物涂抹在衣物或皮肤上，但每隔 4 小时就要补涂[33] [35]。谭恩光曾做了不同农药对海南山蛭毒力的测定，结果发现“速灭杀丁”对山蛭的毒杀作用最大[22]。可是，山蛭的栖息地通常都是牛、羊等家畜或野生动物活动频繁的场所，农药很可能会对家畜、野生动物及人体的健康造成不同程度的危害，因此不宜提倡以农药或化学方法防治山蛭。

野外观察发现，山蛭通常隐藏在动物或人体经常路过或频繁活动的场所，平时以静息状态藏于草丛中、枯枝落叶间或石块下，一旦周围出现来自宿主的信息(如地面或植被的震动、呼吸气流、身体热量、光照、阴影等)，山蛭通常会在数秒钟内被唤醒，并很快呈现对宿主的探测和抵近行为状态或行为模式。因此，如果能够弄清山蛭对上述环境因子变化的敏感性或回避性，例如掌握山蛭对地面、植被、动物体传递的震波或声波的敏感或回避波段，就可利用声震或电击原理发明“防蛭鞋”、“防蛭袜”、“防蛭服”或“驱蛭器”等专门的防蛭产品，以解决蛭区群众日常生产与生活所遇，尤其是边防战士常年驻防，或战争期间士兵执行潜伏等特殊任务时所面临的“蛭害”难题。

5. 结论

本文对分布于湖南西北部 4 个国家级自然保护区境内的天目山蛭的行为系统进行了较为详细的观察，共分辨和记录到 7 种姿势、32 种动作、32 种环境和 27 种行为，将这些行为归为休息、运动、觅食、防御、调温、生殖和排遗 7 类，进而构建了基于 PAE 编码系统的行为谱。天目山蛭和武陵洞蛭属于山蛭科的不同属种，由于它们的生活环境显著不同，行为也存在明显的差异，天目山蛭的微生物境比武陵洞蛭复杂，因此其行为系统也更为复杂。

致 谢

野外工作期间，得到本院荀二娜博士、吴涛老师和袁小玥、蒋能、刘航宇、宋金津等同学，以及保护区康祖杰、黄太福、谷志容、汪承龙等领导、护林员及周边群众的支持与帮助，谨此一并致谢。

基金项目

国家自然科学基金项目(13560130, 32160241)、国家自然科学基金重点国际(地区)合作与交流项目(31961123003)委托子项目、湖南省自然科学基金项目(2021JJ30554)。

参考文献

- [1] 路可心. 动物行为学的形成与发展分析[J]. 南方农机, 2018, 49(4): 182.
- [2] 李保国. 奇妙的动物行为[J]. 大自然, 2019(5): 1.
- [3] 李为, 荣宽, 覃丽蓉, 李威威, 段明, 张堂林, 刘家寿. 水产动物行为及其在渔业中的应用研究进展[J]. 水生生物学报, 2021, 45(5): 1171-1180.
- [4] 周攀, 易立. 震前动物行为异常观测研究综述[J]. 云南师范大学学报(自然科版), 1991(2): 60-68.
- [5] 吴福星, 王先艳, 闫晨曦, 祝茜. 抗风浪海水网箱中南瓶鼻海豚行为谱的初步构建[J]. 台湾海峡, 2012, 31(4): 523-529.
- [6] 蒋志刚. 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统[J]. 兽类学报, 2000(1): 1-12.
- [7] 杨潼. 中国动物志, 环节动物门, 蛭纲[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 1-283.
- [8] 杨秀娟, 曹志勇, 黄伟, 陈琛, 邓斌, 谭敬仪, 赵红波. 不同体重菲牛蛭氨基酸及水蛭素含量的差异性研究[J]. 饲料工业, 2020, 41(8): 40-47.
- [9] 丁月珠, 段天璇, 单宇, 王雄飞, 杨欢, 袁瑞娟. 宽体金线蛭与菲牛蛭抗凝血酶活性及抗凝机制比较研究[J]. 中国药师, 2016, 19(9): 1621-1624.
- [10] 万明. 宽体金线蛭抗凝血活性寡肽研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 湖北中医药大学, 2012.
- [11] 谭恩光. 中国蛭类动物生态地理类群特征及其防护医用研究进展[J]. 生态学报, 2008, 28(12): 6272-6281.
- [12] Sawyer, R.T. (1986) Leech Biology and Behaviour. Oxford University Press, Oxford, 646-706.
- [13] Anholt, B.R. (1986) Prey Selection in the Predatory Leech *Nepheleopsis obscura* in Relation to Three Alternative Models of Foraging. *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 649-655. <https://doi.org/10.1139/z86-096>
- [14] Blinn, D.W., Pinney, C. and Wagner, V.T. (1988) Intraspecific Discrimination of Amphipod Prey by a Freshwater Leech through Mechanoreception. *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 427-430. <https://doi.org/10.1139/z88-061>
- [15] Ronald, W.D. and Claudia, E.K. (1989) Foraging Activity of Two Species of Predatory Leeches Exposed to Active and Sedentary Prey. *Oecologia*, **81**, 329-334. <https://doi.org/10.1007/BF00377079>
- [16] 谭恩光, 陈晶, 黄立英, 钱月桃. 海南山蛭的行为及其生态学意义[J]. 海南大学学报(自然科学版), 1994, 12(1): 25-32.
- [17] 伍丽艳, 刘力, 任伯淞, 严思思, 刘志霄. 基于 PAE 编码系统对武陵洞蛭行为谱的初步研究[J/OL]. 生命科学研究, 2022: 1-20. <https://doi.org/10.16605/j.cnki.1007-7847.2021.08.0191>
- [18] 谭恩光. 橡胶林内人类活动对海南山蛭种群数量的影响[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2003(1): 27-30.
- [19] 陈广文, 陈晓虹, 和振武, 许人和, 朱东明. 河南省的山蛭及其吸血习性观察[J]. 动物学杂志, 1998(2): 48-49.
- [20] 朱曦. 浙江林区有害动物——天目山蛭 *Haemadipsa tianmushana*[J]. 浙江林业科技, 1981(4): 169-168.
- [21] 陈浩利, 刘传杰. 太行山区山蚂蝗的危害及其生态调查研究[J]. 河南预防医学杂志, 1996(5): 326.
- [22] 谭恩光, 梁传精. 不同农药对海南山蛭毒力测定及其防治研究[J]. 应用生态学报, 2001(2): 266-268.
- [23] 宿秀江, 何建军, 薛亚东, 刘芳, 龙凤菊. 白云山自然保护区雉类对生境的选择[J]. 湖南林业科技, 2016, 43(2): 26-33.
- [24] 宿秀江, 万鑫, 向魁文, 颜绍旭. 白云山自然保护区蕨类植物生境因子与多样性的关系分析[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(5): 40-45+66.
- [25] 王忠诚, 华华, 王淮永, 张展. 八大公山国家级自然保护区林地水源涵养功能研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(2): 95-101.
- [26] 张世鑫, 刘世彪, 张代贵. 湖南小溪国家级自然保护区植物多样性研究[J]. 生命科学研究, 2009, 13(2): 122-127.
- [27] 于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 陈振法, 邓忠次. 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查[J]. 兽类学报, 2018, 38(1): 104-112.
- [28] 宋大祥. 蚂蝗[M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [29] Martin, P. and Bateson, P. (1993) Measuring Behaviour, an Introduction Guide. 2nd Edition, Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139168342>
- [30] Lehner, P.N. (1996) Handbook of Ethological Methods. 2nd Edition, Cambridge University Press, Cambridge.
- [31] 田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 刘金栋. 基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱[J]. 兽类学报, 2011, 31(2): 125-140.

-
- [32] 黄太福. 洞栖性蝙蝠的数量调查与食蝠血洞蛭的新发现[D]: [硕士学位论文]. 吉首: 吉首大学, 2019: 28.
- [33] 龚建章. 我国南方三种蚂蟥的生活习性及其防治[J]. 人民军医, 1964(6): 45-46.
- [34] 张志文, 李全岳, 吴益群. 山蚂蟥叮咬伤的防治[J]. 蛇志, 1996(4): 51.
- [35] 黄清臻, 范顺良, 杨振洲, 石华, 韩华, 李彦, 贾瑞忠, 史慧勤. 旱蚂蟥危害调查与驱避药物现场试验效果观察[J]. 中华卫生杀虫药械, 2012, 18(6): 481-482.