

青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫群落研究^{*}

杨廷宝 廖翔华

(中山大学生命科学院, 广州 510275)

摘要 青海湖裸鲤体腔为三种寄生蠕虫寄生, 即裂头绦虫裂头蚴, 舌状绦虫裂头蚴和对盲囊线虫的三期幼虫。这几种蠕虫在不同大小的青海湖裸鲤中数量差异很大。将其看作一个组分群落, 并根据其发生数量进行模糊聚类和极点排序, 结果将其分为二个亚组分群落, 即体长小于150mm的青海湖裸鲤体腔蠕虫亚组分群落和体长大于150mm的个体的体腔蠕虫亚组分群落。这与宿主的行为和食性改变有密切关系。舌状绦虫与另两种蠕虫间有显著负协调关系。

关键词 青海湖裸鲤, 寄生蠕虫, 种间协调系数, 聚类分析, 极点排序

青海湖裸鲤和高原硬刺条鳅是青海湖中生活的仅有两种鱼^[1], 其中前者是我国西北地区重要的经济鱼类。廖翔华等研究了青海湖裸鲤的一种体腔寄生蠕虫——舌状绦虫的种群生物学(待发表)。本研究的目的是通过取样调查不同大小的青海湖裸鲤体腔的各种蠕虫, 研究随青海湖裸鲤的生长, 其体腔蠕虫在群落水平的变化。在寄生虫群落生态学研究, 通常将一宿主种群的某一特定位置(如肠道、体腔、皮肤等)的所有寄生虫(多指蠕虫)看作一个组分群落(Component community), 而在宿主体水平研究的寄生虫的群落为下群落(Infracommunity)^[2,3], 在宿主群落水平研究的寄生蠕虫群落即为组合群落(Compound community)。本文引用这个概念, 将青海湖裸鲤种群的体腔寄生蠕虫看作一个组分群落对其进行研究。

1 材料和方法

野外取样工作在青海湖渔场完成, 体长小于200mm的青海湖裸鲤全是用刺网从湖边挂取, 体长大于200mm的鱼从青海湖鱼场捕捞船上随机挑取。取得的标本带回工作室进行常规鱼类性状测定记录, 从体腔仔细检取计数各种寄生蠕虫。寄生蠕虫标本经生理盐水清洗数次后用70%的酒精固定和保存。种间协调关系的计算用统计学上 2×2 列联表的方法, 用 X^2 检验检验其关联的显著程度^[4]。群落的模糊聚类分析是根据各群落间的相似程度将群落分成若干组, 使组内的群落间尽量相似, 而组间的群落间尽量相异, 从而实现对群落比较客观的分类。将这种分类结果与环境因子结合起来分析, 有助于刻划群落变化与环境的关系。

^{*}国家自然科学基金项目(编号: 39500021)。

1998-06-15收到修改稿

体腔寄生蠕虫的直接环境是宿主的生理及生态状态。由于青海湖裸鲤年龄鉴定的模糊性较大，我们根据宿主的体长将青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫群落分为 9 个子群(Subgroups)，它们是 G1 ($0 \leq L \leq 50\text{mm}$)、G2 ($50 < L \leq 100\text{mm}$)、G3 ($100 < L \leq 150\text{mm}$)、G4 ($150 < L \leq 200\text{mm}$)、G5 ($200 < L \leq 250\text{mm}$)、G6 ($250 < L \leq 300\text{mm}$)、G7 ($300 < L \leq 350\text{mm}$)、G8 ($350 < L \leq 400\text{mm}$)、G9 ($L > 400\text{mm}$)。

模糊聚类分析的相似系数选用群落系数 $C^{[4]}$ ，聚类的原理为模糊等价关系传递闭包原理，即在相容矩阵累积自乘时以乘取小，加取大的方式，直到自乘的结果等于自身^[5]。

极点排序即将每一个子群以座标空间的一个点表示，直观的显示其子群间的相互关系^[4]。本文也是用群落系数表示子群间的相似系数，然后转换成相异系数进行极点排序。

2 结果

2.1 青海湖裸鲤体腔寄主蠕虫组分群落的一般特征

从 699 尾不同体长的青海湖裸鲤的体腔共取得 3 种寄生蠕虫幼虫，它们是舌状绦虫 (*Ligula intestinalis*.) 裂头蚴，裂头绦虫 (*Diphyllobothrium* sp.) 裂头蚴，对盲囊线虫 (*Contracaecum rudolphii*.) 三期幼虫，它们虽都在鱼的体腔寄生，但各有其独特的生活方式。

舌状绦虫游离生活于体腔内的内脏和肠系膜间，不具囊被，呈白色宽面条状，个体可以很大，伸展时长度可超过 500mm，虫间相互缠结，时常充满整个腹腔，偶有钻进肌肉的情况。裂头绦虫的裂头蚴在青海湖裸鲤体腔寄生时，其外被厚的囊，囊为圆球形，黄豆粒大小，不能动，囊连附于肠壁或内脏的系膜。对盲囊线虫在宿主体腔内寄生时，有透明的薄囊包被，呈圆薄饼状附于肠壁，囊直径一般 1—2mm，挑开囊壁，线虫幼虫出来，略有活动。

2.2 三种体腔寄生蠕虫的感染率和感染强度

青海湖裸鲤的三种体腔寄生蠕虫在不同大小的鱼中的发生数量差异很大，它们的变

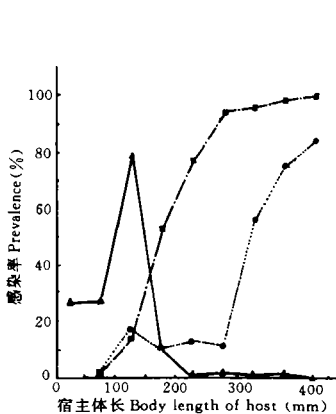


图1 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫的感染率
Fig.1 The prevalence of the cavity helminths of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*
.....▲..... 舌状绦虫 *ligula intestinalis*
--□-- 裂头绦虫 *Diphyllobothrium* sp
.....●..... 对盲囊线虫 *Contracaecum rudolphii*

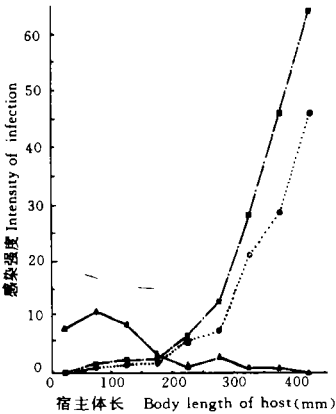


图2 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫的感染强度
Fig.2 The mean intensity of the cavity helminths of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*
图注同图1.

化在一定程度上反映了青海湖裸鲤体腔蠕虫组分群落的变化动态过程。三种体腔寄生蠕虫在不同大小的鱼中感染率和感染强度如图 1、2 所示。

由图 1、2 可知,在体长小于 150mm 的宿主中,舌状绦虫的感染率和感染强度都较高,裂头绦虫和对盲囊线虫的感染率和感染强度都非常低;在体长大于 150mm 的宿主中,舌状绦虫的感染率和感染强度都降到非常低,而裂头绦虫和对盲囊线虫的感染率和感染强度都随宿主体长增加而迅速升高。

2.3 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫的种间协调关系

在一个生物群落中,由于物种间的相互作用,有些物种趋向于同时出现,有些物种间则呈现相反的情况,另外一些物种间则互不相关。群落中的这种关系在数量上常用种间协调系数来描述。对青海湖裸鲤的三种体腔寄生蠕虫之间协调系数和检验卡方值进行了计算(表 1)。

表1 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫的种间协调系数(表左下)和卡方值(表右上)
Tab.1 The interspecific coefficient of association and X² value of the cavity helminths of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*

卡方值 X ² Value 协调 系数	舌状绦虫 <i>Ligula intestinalis</i>	裂头绦虫 <i>Diphyllbothrium</i>	对盲囊线虫 <i>Contracaecum rudolphii</i>
舌状绦虫 <i>Ligula</i> sp.		129.8469	26.8528
裂头绦虫 <i>Diphyllbothrium</i> sp.	-0.4310		0.4026
对盲囊线虫 <i>Contracaecum</i> sp.	-0.1960	0.0240	

由表 1 的结果,查卡方值表(0.05 和 0.01 检验水平的卡方值分别为 3.8 和 6.6,自由度为 1)可知,舌状绦虫与裂头绦虫之间和舌状绦虫与对盲囊线虫之间的负协调关系显著,裂头绦虫与对盲囊线虫之间的协调关系不显著。

2.4 青海湖裸鲤寄生蠕虫组分群落的模糊聚类

表2 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫的平均密度
Tab.2 The abundance of the cavity helminthe of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*

子群 Subgroups	样本数 Sample number	舌状绦虫 <i>Ligula intestinalis</i>	裂头绦虫 <i>Diphyllbothrium</i> sp.	对盲囊线虫 <i>Contracaecum rudolphie</i>
G1	19	2.0000	0.0000	0.0000
G2	115	2.8522	0.0261	0.0174
G3	52	7.5000	0.3077	0.3077
G4	68	0.3235	1.5735	0.1912
G5	139	0.0072	5.0144	0.8273
G6	89	0.0337	11.8202	0.8090
G7	119	0.0084	26.9748	12.0252
G8	68	0.0147	45.3088	21.4265
G9	26	0.0000	64.9231	43.3077

表3 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫各子组分群落间的相似、相异系数

Tab.3 The similarity and distinct coefficient between subcomponent communities of the cavity helminths of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*

相异系数 Distinct coefficient 相似系数 Similarity coefficient	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9
G1		0.1830	0.6064	0.8417	0.9982	0.9954	0.9996	0.9996	1.0000
G2	0.8170		0.4741	0.8527	0.8840	0.9901	0.9975	0.9983	0.9992
G3	0.3954	0.5259		0.8388	0.9108	0.9375	0.9735	0.9832	0.9894
G4	0.1583	0.1473	0.1612		0.5535	0.7562	0.9137	0.9483	0.9680
G5	0.0018	0.1160	0.0892	0.4465		0.3701	0.7392	0.8389	0.8976
G6	0.0046	0.0099	0.0625	0.2438	0.6299		0.5109	0.6816	0.7911
G7	0.0004	0.0025	0.0265	0.0863	0.2608	0.4891		0.2623	0.4702
G8	0.0004	0.0017	0.0168	0.0517	0.1611	0.3184	0.7377		0.2372
G9	0.0008	0.0106	0.0320	0.1024	0.2089	0.5298	0.7628		

以人为分成的 9 个子群中各种寄生蠕虫的平均密度作为聚类分析的群落属性特征(表 2)。计算的各群落系数作为相似系数(表 3 左下)。换成相异系数(表 3 右上)。

根据子群间的相似系数,进行模糊聚类计算,可得出在不同截距水平合并的树状分枝图(图 3)。选用不同的截距水平 p 可将青海湖裸鲤的体腔寄生蠕虫组分群落分成不同的亚群,有关 p 的选择,曾有报道建议用邻近节点相距最大的中值作为截距水平 p^[6],本文中 $p = (0.1612 + 0.4465) / 2 = 0.30385$,用这个 p 值则可将青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫组分群落分为两个亚群或组群(Group)。它们是:(1)体长 0—150mm 的青海湖裸鲤的体腔寄生蠕虫亚组分群落,由表 2 的平均密度值可知,这一亚群中,舌状绦虫占绝对优势,另外两种蠕虫的数量极低。(2)体长大于 150mm 的青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫亚组分群落,结合表 2 可以发现,这一亚群中,舌状绦虫的数量很少,而另两种蠕虫的数量占优势。

2.5 青海湖裸鲤寄生蠕虫组分群落的极点排序

由表 3 各子群间的相异系数值,计算各子群的相异总值,在 x 轴上的座标和在 y 轴上的座标及吻合性差度值,由表 4 的 x、y 值计算各子群在排序空间的两两间距 d(表 5),计算两子群间的点间距与对应相异系数间相关系数得:

$r = 0.9027 > 0.9$

说明二维空间的排序有效(图 4)。

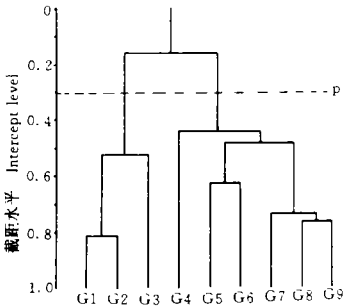


图3 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫组分群落的聚类分枝树

Fig.3 The cluster tree of the cavity helminth component community of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*

表4 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫各子组分群落的极点排序参数

Tab.4 The parameter of two-dimensional ordination of sub-component communities of the cavity helminths of *G. przewalskii przewalskii*

	相异总值 Total distinct value	x 值 Value in coordinate x	吻合性差度值 Deviation value of anastomosis	y 值 Value in coordinate y
G1	8.5969	0.1752	0.5805	0.9982
G2	6.3789	0.1037	0.4626	0.8738
G3	6.7137	0.0000	0.0000	0.7304
G4	6.6729	0.3767	0.7494	0.2977
G5	6.1923	0.5068	0.7568	0.0000
G6	6.0329	0.6226	0.7009	0.0714
G7	5.8670	0.8619	0.4526	0.2723
G8	5.9449	0.9548	0.2347	0.3511
G9	6.3527	0.9894	0.0000	0.4018

表5 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫各子组分群落在极点排序空间的点间距

Tab.5 The distance between the spots of sub-component communities of the cavity helminths of *G. przewalskii przewalskii* in two-dimensional ordination space

	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9
G1									
G2	0.1435								
G3	0.3200	0.1770							
G4	0.7289	0.6375	0.5737						
G5	1.0518	0.9623	0.8890	0.3249					
G6	1.0291	0.9556	0.9066	0.3342	0.1360				
G7	0.9992	0.9678	0.9761	0.4859	0.4475	0.3125			
G8	1.0132	0.9988	1.0274	0.5806	0.5692	0.4343	0.1218		
G9	1.0093	1.0036	1.0425	0.6215	0.6280	0.4937	0.1817	0.0614	

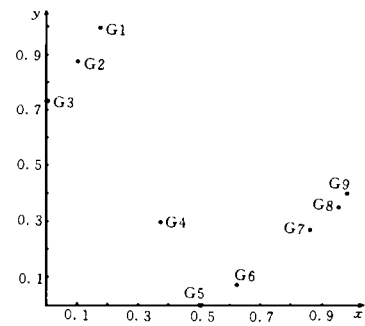


图4 青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫组分群落的二维极点排序图

Fig.4 Two-dimensional ordination of the cavity helminth component community of *G. przewalskii przewalskii*

由极点排序的结果,我们可以直观地看出:青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫组分群落各子群间的相互关系,G1、G2、G3 之间,G7、G8、G9 之间,G5、G6 之间的距离相对较近。

为了较为客观的从空间距离分类,我们选用相邻两子群间距离落差最大的两个距离的平均值来划定类别。从表 5 可以看出,G4 与 G5 间距与 G4 与 G3 间距落差最大,其均值为 $(0.177 + 0.5737) / 2 = 0.3754$,按照这个划分标准,相邻两点间距大于这个值的点不能划为一群,小于这个值的则可划分一群。由此方法可以将青海湖裸鲤寄生蠕虫组分群落的子群归为二个亚群,G1、G2、G3 为一个亚群,G4、G5、G6、G7、G8、G9 为一个亚群,这

与模糊聚类的结果相同。

3. 讨论

有关鱼类寄生蠕虫群落的研究, Kennedy 等曾将多种鱼类消化道的寄生蠕虫群落(多个组分群落)与多种鸟类消化道的寄生蠕虫群落进行比较研究^[7], 结果表明, 宿主食性的广泛性, 行为散布力, 肠道的生理复杂性等影响群落的多样性和种类数。一个蠕虫组分群落, 由于宿主的生态和生理特性的变化, 其蠕虫群落也会改变, 对组分群落进行分组研究, 尚未见报道。青海湖裸鲤特殊的生活习性使其成为研究寄生蠕虫组分群落变化和进行分类的很好宿主。因为青海湖裸鲤在青海湖生活时, 生长极其缓慢, 一尾一斤左右的鱼(体长 300mm 左右), 一般需 10 年左右。在这漫长的生长过程中, 其生活习性(食性、分布位置等)会变化, 同时其繁殖活动中成鱼要溯河上游到周围的淡水河流中进行, 然后成鱼和鱼苗又从淡水河流游向湖中。这一些变化无疑会影响其体腔寄生蠕虫之间的关系。

舌状绦虫裂头蚴、阔节裂头绦虫裂头蚴和对盲囊线虫的三期幼虫构成了青海湖裸鲤的体腔寄生蠕虫组分群落, 它们在不同大小的鱼中的寄生数量存在明显的变化。从感染率、感染强度的直观变化及聚类分析和极点排序的结果可知, 它们的变化转折点是体长 150mm 左右的鱼。即在体长小于 150mm 的青海湖裸鲤中, 舌状绦虫的感染率、感染强度和平均密度都较高, 而另两种体腔寄生蠕虫的感染率、感染强度和平均密度都极低。在体长大于 150mm 的宿主中, 舌状绦虫的上述三个指标都很快降低而接近于零。另两种体腔寄生蠕虫的上述三个指标则是随宿主体长增加而迅速增加。这种变化关系反映在寄生虫种间协调关系上, 即是舌状绦虫与另两种体腔寄生蠕虫之间都存在明显的负协调关系。三种体腔寄生蠕虫均以青海湖裸鲤作为第二中间宿主, 它们的第一中间宿主都可以是多种剑水蚤, 青海湖裸鲤因为吞食含有原尾蚴或线虫二期幼虫的剑水蚤而获得感染^[8], 只是在青海湖中, 这几种蠕虫对第一中间宿主的选择性及每种中间宿主在湖中的分布与幼鱼分布的关系尚未进行系统研究。但是鱼类行为分布变化、剑水蚤类在湖中分布的不均性、三种寄生蠕虫个体大小及寄生特点(生活状态)的差异性与青海湖裸鲤体腔寄生蠕虫组分群落的变化和分亚群的结果是有关系的。青海湖的桡足类甲壳动物种类十分贫乏, 仅六个种, 且其在湖中的分布是有区域性的, 青海湖裸鲤的幼鱼(1⁺, 2⁺)常在河口或湖边的表层成群活动, 随着长大, 逐渐向中间深层过渡。而边缘和河口是三种体腔寄生蠕虫的终宿主鸟类集中活动的地方。这种行为变化可能会引起宿主感染这三种体腔寄生蠕虫的机会改变。青海湖裸鲤的食性、肠长/体长比、腮耙结构也随着生长而变化, 体长大于 150mm 左右的鱼的摄食器官基本上趋于稳定, 不再有明显变化。这种改变过程似乎与其体腔寄生蠕虫亚组分群落的分界点相吻合。

三种体腔寄生蠕虫自身形态和生活方式的差异性对于其组成的组分群落的影响主要表现在寄生虫对宿主危害程度的不同和宿主可容纳的数量差异。舌状绦虫在鱼体腔中寄生, 以游离存在, 且个体可以很长, 相互缠结, 充满整个腹腔, 将直接影响鱼的生理活动。而且腹腔充满舌状绦虫的青海湖裸鲤一般在湖边表层缓慢游动, 很难到水中下层, 这样, 就容易被终末宿主鸟类吞食或因风浪作用撞击岸边而死。舌状绦虫不能因为鱼类宿主间吞食作用而转移, 在我们的取样过程中, 曾从体长 400mm 左右的青海湖裸鲤取得小鱼残

片和未消化完的舌状绦虫残片。这些特点决定了幼鱼时期感染上舌状绦虫的个体的命运是死亡或被鸟食。至于体长大于 200mm 的青海湖裸鲤极少感染上舌状绦虫可能与肠壁加厚使其原尾蚴无法穿透和免疫抵抗机制有关,这点尚有待进一步研究。另外两种体腔寄生蠕虫是以成囊形式附于肠系膜上,体积要相对小些,即使感染量很大也无明显的空间拥挤作用。而且作为在体腔成囊存在幼虫,只要它们的宿主存在,随着感染的不断累加使其数量随宿主生活时间的增加而增加。

参 考 文 献

- [1] 青海生物研究所. 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学. 北京: 科学出版社. 1974
- [2] Holmes J C. The structure of helminth community. *J. Parasitol.*, 1987, 17: 203—208
- [3] Kennedy C R. Helminth communities in freshwater fish: In: *Parasite Communities: Patterns and Processes* (Edited by Esch, G. W., Bush, A.O. & Aho, J.M.). London: Chapman and Hall. 1990
- [4] 赵志模, 周新远. 生态学引论. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社. 1984
- [5] 贺仲雄. 模糊数学及其应用. 天津: 天津科学出版社. 1984
- [6] 钟 扬, 陈家宽, 黄德世. 数量分类的方法与程序, 武汉: 武汉大学出版社. 1990: 75
- [7] Kennedy C R, et al. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology*, 1986, 93: 205—217.
- [8] 潘炯华, 张剑英, 黎振昌等. 鱼类寄生虫学. 北京: 科学出版社, 1990

STUDIES ON THE CAVITY HELMINTH COMMUNITY OF *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII PRZEWALSKII* IN QINGHAI LAKE

Yang Tingbao and Liao Xianghua

(School of life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract The cavity of *Gymnocypris przewalskii przewalskii* is parasitized by three helminths, the plerocercoids of *Ligula intestinalis* and *Diphylobothrium* sp. and the third-stage larvae of *Contracaecum rudolphii*. The abundance of these helminths in different size of fish is different. By means of fuzzy cluster and pole ordination, the component community can be divided into two groups ie helminths in hosts less than 150 mm in body length and those in hosts more than 150 mm, which is related to the ecological conversion of the host with the growth. The negative association between *Ligula intestinalis* and *Diphylobothrium* sp. and between *Ligula intestinalis* and *Contracaecum rudolphii* are obvious.

Key words *Gymnocypris przewalskii przewalskii*, Helminths, Interspecific association, Fuzzy cluster, Pole ordination