

青海湖裸鲤寄生舌状绦虫的 空间格局研究

杨廷宝 廖翔华

(中山大学生物系 广州 510275)

提 要

舌状绦虫裂头蚴只寄生在体长小于 220mm 的青海湖裸鲤中, 其种群在宿主种群中呈聚集分布。其聚集分布的强度随寄生虫种群平均密度的增加而降低。由于舌状绦虫在宿主体腔生长, 产生明显的空间拥挤效应, 可能导致宿主死亡或被食鱼鸟类捕食而转移到终末宿主中。在体长小于 120mm 的宿生中, 密度依赖的死亡过程可能是使聚集强度降低的原因; 而体长 140—200mm 的鱼中, 则是非密度依赖的全死过程使聚集强度增加。

关键词 青海湖裸鲤, 舌状绦虫, 空间格局, 死亡系数

舌状绦虫 (*Ligula* sp.) 隶属于假叶目, 舌状绦虫科, 是北半球广泛分布的寄生蠕虫, 它的终末宿主包括秋沙鸭 (*Mergansus*)、翠鸟和燕鸥^[1]。在前苏联还记载有其它许多种类的鸟可作为其终末宿主, 这种绦虫的裂头蚴可以寄生在许多不同种类的鱼类。其第一中间宿主为剑水蚤^[2], 有关舌状绦虫的生物学和对欧洲渔业和鱼类宿主的影响已有许多研究报告^[3]。另外, Kennedy 等对舌状绦虫在拟鲤 (*Rutilus rutilus* L.) 中的种群建立和动态进行了长期的研究^[4]。国内有关舌状绦虫的研究主要集中于分布区系的调查^[5]。本文主要研究这种大型寄生蠕虫在青海湖裸鲤 [*Gymnocypris przewalskii przewalskii* (Kessler)] 种群中的分布型。

1 材料和方法

由于舌状绦虫裂头蚴只在体长小于 220mm 的青海湖裸鲤中寄生, 所有这个长度段的鱼全部是用刺网或捞网从湖边捕获, 捕到的裸鲤立即带回工作室, 量体长、称体重, 然后小心剖开腹腔, 仔细检查体腔内脏器间的舌状绦虫, 计数并称宿主体内寄生的舌状绦虫的重量。

由于青海湖裸鲤在青海湖中生活周期长, 生长缓慢, 同时对其准确鉴定年龄难度较大^[6], 因此研究舌状绦虫在宿主中的分布格局须考虑时间变化特征。本文先将 20—220mm 体长的青海湖裸鲤样本按体长 20mm 组距分成 10 个体长组。对于每一组均计

算其寄生舌状绦虫的种群聚集强度指标。它们是样本方差 V / 均值 \bar{x} , 扩散性指标 I_d , 负二项参数 K 和平均拥挤 X^* ^[7]。寄生虫在宿主种群中的频率分布可以直观显示寄生虫与宿主之间的关系。舌状绦虫在青海湖裸鲤中的频率分布以组为单位进行了计算。Taylor 幂法则是利用方差 V 与均值 \bar{x} 之间的幂函数关系 $V = a\bar{x}^b$, 以参数 a, b 的值刻划种群平均密度与分布聚集强度的关系。

平均拥挤度 X^* 与平均密度 \bar{x} 的回归分析法是用平均拥挤度 X^* 与平均值 \bar{x} 的关系揭示种群空间格局机理。死亡因素在空间格局变化中的作用以死亡系数 γ (Index of mortality) 表示:

$$\gamma = \frac{X^* \cdot \bar{x}_0}{X_0^* \cdot \bar{x}}$$

X^* ——平均拥挤度; X_0^* ——是参照 0 时的平均拥挤度

\bar{x} ——平均密度, \bar{x}_0 ——参照 0 时的平均密度

其判断准则是:

$\gamma = 1$, 死亡以密度独立的方式起作用

$\gamma < 1$, 死亡以密度依赖的方式起作用

$\gamma > 1$, 死亡或者以密度依赖相反的方式起作用, 全死或全不死的方式作用于群体体。

2 结果

2.1 舌状绦虫裂头蚴种群在宿主中的分布频率

寄生虫在宿主种群中的数量分布可以直接由宿主种群中感染量不同的宿主个体所占比例看出。因此对于研究取样的 864 尾青海湖裸鲤经按体长分组的每一组均按寄生虫数进行频次统计(图 1)。由图 1 可以看出, 体长小于 120mm 的宿主中, 其舌频率分布的尾随着宿主体长增加而增加。在体长 140—220mm 的宿主中, 其频率分布的尾逐渐缩短, 这个过程与前面的变化过程相反。直观上, 其聚集强度有一个由大到小再到大的过程。

2.2 舌状绦虫裂头蚴种群在宿主中分布的聚集强度参数

反映种群分布聚集强度的参数很多, 它们从不同角度反映了种群的生物学过程, 不同体长组的青海湖裸鲤中, 舌状绦虫种群分布聚集强度参数见表 1 所示。

方差 V 与均值 \bar{x} 之比是种群生态学中衡量种群分布型的简单方法, 若 V 与 \bar{x} 的比值大于 1, 则表示种群为聚集分布, 等于 1 则为随机分布, 小于 1 表示均匀分布, 表 1 中 V 与 \bar{x} 的比值都大于 1, 说明舌状绦虫种群在青海湖裸鲤中的分布均为聚集分布。

扩散性指标描述种群分布的非随机程度, 它的最大特点是不受样方大小影响, 可以直接比较, 用 I_d 的值判断分布型的方法与方差均值比相同。由表 1 的 I_d 值可知, 在各长度段的裸鲤中, I_d 值均大于 1, 这说明舌状绦虫种群在各长度段的宿主中都是聚集分布的; 从 I_d 值的相对大小还可以看出, 聚集强度在宿主体长小于 120mm 中随着宿主体长的增加而降低, 体长大于 140mm 时, 则随宿主体长的增加而降低。聚集强度的这种变化是与密度的变化相似的。负二项参数 k 也可以表征聚集分布的程度, 只是 k 值的大小与所表

征的强度呈反比,表1中k的大小变化正好与 I_b 值和方差均值比值相反。即表1中k值表示的聚集强度变化趋势与方差均值比和扩散性指标所表示的相同。

表1 舌状绦虫种群在宿主中分布的聚集强度指标

Tab.1 The index of aggregation of *Ligula* sp. in *G.przewalskii przewalskii*

鱼体长(mm) Body length of fish	平均密度 \bar{x} Mean density	方差 V Variance	平均拥挤度 X* Mean crowding	扩散性指标 I_b Index of dispersion	负二项参数 k Parameter k of negative binomial distribution	$\sqrt{\bar{x}}$
20 < L < 40	1.0653	14.0109	13.1509	12.4030	0.0877	13.1517
40 < L < 60	0.9551	7.8850	8.1647	8.5995	0.1316	8.2560
60 < L < 80	2.8507	55.4622	21.0157	7.4108	0.1545	19.4553
80 < L < 100	5.0000	100.7042	23.8611	4.7855	0.2612	20.1408
100 < L < 120	6.9556	53.1344	13.4249	1.9363	1.0477	7.6391
120 < L < 140	9.4154	34.8092	12.0556	1.2825	3.4910	3.6971
140 < L < 160	6.2099	34.3429	10.6720	1.7220	1.3707	5.5304
160 < L < 180	3.0217	20.2440	8.5755	2.8585	0.5302	6.6994
180 < L < 200	0.3556	2.0980	5.1250	15.3750	0.0726	5.9006
200 < L < 220	0.1077	0.2538	1.4286	15.4762	0.0794	2.3571

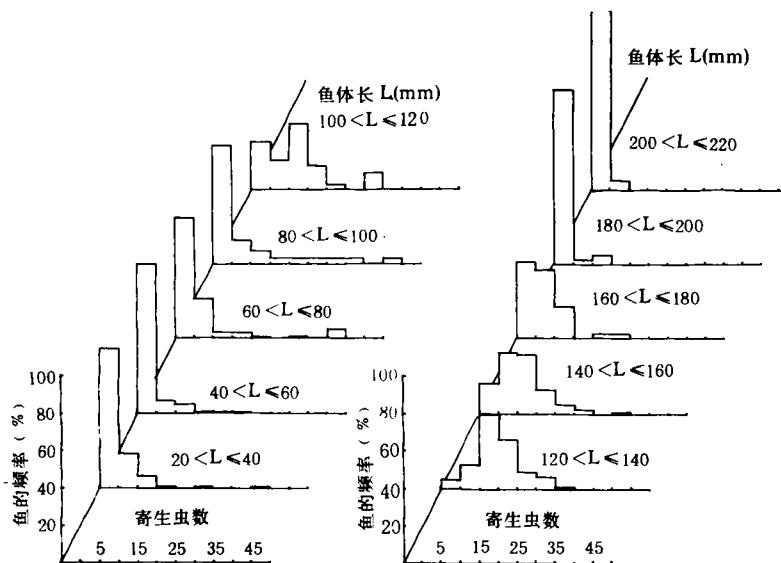


图1 舌状绦虫种群在青海湖裸鲤中的分布频率

Fig.1 Frequency distribution of *Ligula* sp. population in *G.przewalskii przewalskii*

2.3 Taylor 幂法分析

由于单指标方法往往受密度等因素的影响,因而引用双指标分析的Taylor幂法则,即根据种群样本的方差 V 与均值 \bar{x} 的关系: $V = a\bar{x}^b$

经对数变换为 $\lg V = \lg a + b \lg \bar{x}$

由表 1 中的 V 与 \bar{x} 值, 经回归计算得:

$r = 0.8722 \quad \lg a = 0.9611 \quad b = 0.9393$

自由度 $n = 10 - 2 = 8 \quad r = 0.8722 > 0.765 = r_{0.01}$, 相关关系在 0.01 检验水平显著。

由 Taylor 判断法则, $\lg a > 0, b < 1$ 说明舌状绦虫种群在宿主种群中的分布在各密度下都呈聚集状态, 且聚集强度随平均密度的增高而降低。

2.4 平均拥挤度 X^* 与平均密度 \bar{x} 的关系

平均拥挤度与平均密度的关系一般为: $X^* = \alpha + \beta \bar{x}$

由表 1 中的 X^* 和 \bar{x} 值, 经回归分析得:

$r = 0.4130 \quad \alpha = 8.5880 \quad \beta = 0.8792$

对于 $n = 10 - 2 = 8$, 因 $r = 0.4130 < 0.632 = r_{0.05}$, 因而 X^* 与 \bar{x} 之间的直线相关关系在 0.05 检验水平不显著。但由 α 和 β 的值仍可看出: $\alpha > 0$ 说明舌状绦虫种群在青海湖裸鲤中的分布为正集合性的, 即为聚集分布的, 而 $\beta < 1$ 则表示由于竞争或其它一些原因, 在一个单位中, 寄生虫出现的最大数量是受限的。

2.5 舌状绦虫种群的死亡系数

舌状绦虫裂头蚴种群的“死亡”包括两方面的内容, 一种是有感染鱼被终末宿主鸟类吞食, 而使舌状绦虫转移到终末宿主, 另一种则是因宿主的自然死亡而使所携带的舌状绦虫也同时死亡。死亡过程对寄生虫在宿主中的分布型的影响可以通过死亡系数来表示。

由表 1 中的平均拥挤度 X^* 值和平均密度值 \bar{x} 计算出宿主各长度段之间的死亡系数(表 2)。由表 2 的死亡系数 r 值, 在体长小于 140mm 的宿主中, r 值都小于 1, 说明在这个长度段, 舌状绦虫的死亡过程是密度依赖性的, 也就是宿主个体感染舌状绦虫数量对宿主的死亡起较重要的作用, 这种死亡过程将使种群分布的聚集强度降低。体长 120~200mm 的鱼(不包括体长 200—220mm 的鱼, 是因该体长组中极少有感染舌状绦虫)中, r 值都小于 1, 说明舌状绦虫的死亡不是密度依赖的, 而是相反的全死全不死的过程, 也就是说感染数量已不再是引起死亡(或向终宿主转移)的主要原因。这一结果和实际观察的结果是一致的, 在体长大于 120mm 的宿主中, 舌状绦虫的个体很大, 即使是虫数很少, 也会使鱼腹腔充胀, 仅在边缘浅水区缓慢游泳, 这样的鱼极易为终末宿主吞食。

表 2 舌状绦虫种群在青海湖裸鲤中的死亡系数

Tab.2 The index of mortality of *Ligula* sp. in *G. przewalskii przewalskii*

鱼体长变化 Change of fish body length	死亡系数 Index of mortality
20—40(mm)→40—60(mm)	0.6925
40—60(mm)→60—80(mm)	0.8623
60—80(mm)→80—100(mm)	0.6473
80—100(mm)→100—1200(mm)	0.4044
100—120(mm)→120—140(mm)	0.6634
120—140(mm)→140—160(mm)	1.3422
140—160(mm)→160—180(mm)	1.6514
160—180(mm)→180—200(mm)	5.0790
180—200(mm)→200—220(mm)	0.9203

3 讨论

3.1 舌状绦虫种群在青海湖裸鲤中呈聚集分布,也就是说大多数鱼不感染或只感染少量的舌状绦虫,少数个体的感染数量较大。这种分布模式是寄生虫种群在宿主中分布的普遍形式,产生这种分布型的因素很多,如宿主对寄生虫易感性的差异,寄生虫在宿主体内的直接繁殖,宿主对寄生虫的制约和消灭作用等。实验生态学的研究表明:宿主行为的异源性、感染期寄生虫空间分布的聚集性可以引起寄生虫种群在宿主种群中的聚集分布^[8]。随机的感染过程也可引起聚集分布。对于舌状绦虫在青海湖裸鲤中的寄生情况而言,其聚集分布型式的产生可能与下列因素有关。

3.1.1 感染源的不均匀性。舌状绦虫的第一中间宿主是剑水蚤,鱼类宿主因为吞食含有原尾蚴的剑水蚤而获得感染。而在青海湖中,剑水蚤的种类和数量都很少,且在湖中的分布极不均匀。这将使感染过程的随机性增加。

3.1.2 宿主分布区的改变。已观察到体长小于 120mm 的青海湖裸鲤常群集在湖边。

3.1.3 感染后病鱼的行为异常变化。已感染的宿主,尤其感染量大或所含舌状绦虫个体大的病鱼常离群在湖边表层游动,易被终末宿主鸟类所捕食。同时,这种行为改变使有感染的鱼更易获得新的感染。另外,青海湖裸鲤食性的分化也可能引起感染过程的不均匀性。寄生虫在宿主种群中的分布形式会随着宿主种群、寄生虫种群、两种群间的相互作用以及环境条件的变化而变化,即频率分布会因时间和空间的不同而不同^[9]。

3.2 舌状绦虫裂头蚴在宿主种群中的分布型式与宿主体长及自身密度的关系是:在宿主体长小于 120mm 时,聚集分布的强度随平均密度的增加而降低,在这体长段宿主中,虽然舌状绦虫的随机感染增加聚集分布的聚集强度,但密度依赖的死亡过程又使聚集强度降低。即感染量大的鱼相对来说更易为终末宿主食鱼鸟类所捕食;在体长 140mm 至 200mm 的宿主中,舌状绦虫聚集分布的强度随平均密度的降低而增高。这除了与前面讨论的已感染病鱼的行为改变有关外,还与其舌状绦虫随宿主死亡或被鸟类所捕食的过程是非密度依赖性的有关。即宿主体内舌状绦虫的个体大小和在宿主体腔的充塞程度对宿主的死亡起主要作用。从频率分布变化结果可知,在这个体长段的宿主中,尽管宿主感染舌状绦虫的数量已极小,但死亡过程仍使频率分布不断缩短。这一结果与 Pennycoek 的研究结果一致^[10]。

参 考 文 献

- [1] Szalai A J, Yang X, Dick T A. Changes in numbers and growth of *Ligula intestinalis* in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*), and their roles in transmission. *J. Parasitol.* 1989, 75(4): 571—576.
- [2] Dubinina M N. Tapeworms (Cestoda, Ligulidae) of the fauna of the U. S. S. R. New Delhi: Amerind. 1980.
- [3] Wyatt R A, Kennedy C R. The effects of a change in the growth rate of roach, *Rutilus rutilus* (L.) on the biology of the fish tapeworm *Ligula intestinalis* (L.). *J. Fish Biol.* 1988, 33: 45—57.
- [4] Kennedy C R, Burrough R J. The establishment and unsequent history of a population of *Ligula intestinalis* in roach *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.* 1981, 19: 105—126.
- [5] Liao Xianhua, Liang Zhixin. Distribution of Ligulid tapeworms in China. *J. Parasit.* 1987, 73(1): 36—48.
- [6] 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。1975。
- [7] 赵志模等。生态学引论。重庆:科学技术文献出版社重庆分社。1984。

- [8] Anderson R M, May R M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I: Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, 1978, **47**: 219—247.
- [9] Anderson R M, Gordon D M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 1982, **85**: 373—398.
- [10] Scott M E. Reproductive potential of *Gyrodactylus bullatirudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology*, 1982, **85**: 217—236.

STUDIES ON THE SPATIAL PATTERN OF *LIGULA* SP. POPULATION IN *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII* *PRZEWALSKII* IN QINGHAI LAKE

Yang Tingbao and Liao Xianghua

(*Zhongshan University, Guangzhou, 510275*)

Abstract

The plerocercoids of *Ligula* sp. are found in *Gymnocypris przewalskii przewalskii* in body length less than 220mm in Qinghai Lake. The over-dispersion of the cestode population in the fish population was observed. The degree of the overdispersion decreases with the increase of the mean density. The crowding effect with the growth of cestode in the cavity of the fish might have resulted in the death of the fish. With fish less than 120mm in body length, The decrease may result from density-dependent mortality; whereas in fish between 120—220mm in body length, the degree of aggregation increases with the decrease of the mean density on account of either inversely density-dependent mortality or all-or-none type mortality.

Key words *Gymnocypris przewalskii przewalskii*, *Ligula* sp., Spatial pattern, Index of mortality.