

鮰类寄生六鞭毛虫系统发育的研究

肖武汉 汪建国

(中国科学院水生生物研究所, 武汉, 430072)

摘要: 利用分支系统学(Cladistics)的原理和方法, 选取光镜下的24个性状, 对鮰亚科17种寄生六鞭毛虫进行了系统发育分析, 初步阐明了这17种六鞭毛虫相互间的亲缘关系。结果还表明, 鮰亚科寄生六鞭毛虫的分化较晚; 一些明显特征: 如杆状条纹, 是进化适应的结果, 具有系统学意义。还通过对寄生六鞭毛虫在鮰亚科鱼类中的区系分布特点分析, 探讨了宿主相互间的亲缘关系。结果表明: 寄生六鞭毛虫的区系分布能够反映宿主相互间的亲缘关系。湖北圆吻鮰应划归鮰属。在鮰亚科中, 似鳊和圆吻鮰的分化较早。

关键词: 六鞭毛虫, 系统发育, 鮰亚科, 共同进化

中图分类号: Q959.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2000)02-0122-06

六鞭毛虫属(*Hexamita*)隶属于动鞭纲(Zoomastigophora)、双体目(Diplomonadida)、六鞭毛科(Hexamitidae)^[1]。除极少数营自由生活外, 绝大多数寄生于一些无脊椎动物和脊椎动物体内, 鱼类是其主要寄主类群之一。自 Moore 首次报道寄生于鲑鳟鱼体内的鲑六鞭毛虫(*Hexamita salmonis*)始^[2], 迄今, 已报道寄生于鱼类的六鞭毛虫共计30余种^[3-6]。近年来, 作者较系统地开展了鱼类寄生六鞭毛虫研究, 特别在鮰亚科鱼类, 发现了特有的寄生六鞭毛虫17种^[7]。为了阐明这17种六鞭毛虫相互间的亲缘关系以及它们与宿主间的关系, 作者尝试应用分支系统学(Cladistic)原理和方法, 初步分析了这17个种的系统发育并探讨它们与宿主间的关系。

1 材料和方法

1.1 材料 细鳞鮰(*Xenocypris microlepis* Bleeker)、黄尾鮰(*Xenocypris davidi* Bleeker)、银鮰(*Xenocypris argentea* Günther)、湖北圆吻鮰(*Distoechodon hupeinensis* Yih)、圆吻鮰(*Distoechodon tumirostris* Peters)和刺鳊(*Acanthobrama simoni* Bleeker)取自本所关桥实验场, 其余均购自湖北武汉、洪湖、梁子湖、湖南衡阳、岳阳, 福建建瓯和四川乐山等地。

1.2 染色和观察 剪取鱼的中后肠, 刮出少量粘液于载玻片上, 加少量生理盐水于显微镜下观察, 发现有大量虫体时, 盖玻片涂片, Holland's液固定, 依改进的蛋白银染色法染

收稿日期: 1998-07-15; 修订日期: 1999-06-23

基金项目: 国家自然科学基金资助项目, 项目编号: 39370095, 39870123

作者简介: 肖武汉(1968—), 男, 湖北省安陆市人, 博士, 主要从事细胞生物学研究

色^[8], 光镜下观察、绘图。

1.3 六鞭毛虫属系统发育分析 六鞭毛虫属前端具两卵形、球形或杆状核, 并通过它们的中部相对, 两胞口管纵形穿过身体并在后端开口, 开口一般呈漏斗状, 这些特征很明显地区别于六鞭毛科其它属, 因此六鞭毛虫属为一单系群(Monophyletic), 可利用分支系统学方法来分析它们的系统演化。

1.4 性状的选取与极性的确定 选取与六鞭毛虫系统发育有重要关系的 24 个性状用于分析, 它们均为光镜下的形态学特征。六鞭毛科和双体目的系统发育已得到阐明, 认为 *Trepomonas* 属比 *Hexamita* 属更原始, 因此选取活泼锥滴虫 (*Trepomonas agilis*) 作为外类群(Outgroup), 并结合考虑六鞭毛虫适应寄生生活的演化趋势^[9], 以及个体发育的证据确定性状的极性。祖征(Plesiomorphy)编码为“0”, 衍征(Apomorphy)编码为“1, 2…”等正整数, 分别代表该性状的不同进化程度, “?”表示性状的不确定。

1. 虫体体外有无被囊: 有被囊(0)→无被囊(1);
2. 虫体表膜结构: 具致密杆状条纹(0)→光滑(1);
3. 虫体表膜下结构: 具长细条纹(0)→具短杆状条纹(1)→光滑(2);
4. 胞质组成: 具规则球形颗粒(0)→具不规则食物粒或短杆状体(1)→光滑(2);
5. 有无伸缩泡: 有伸缩泡(0)→无伸缩泡(1);
6. 核的形状: 球形(0)→长卵形(1)→长棒状;
7. 身体形状: 长形(0)→长卵形(1)→椭圆形或球形(2);
8. 虫体末端形状: 平截(0)→圆滑(1);
9. 虫体前端形状: 平截(0)→圆滑(1);
10. 两核前端相互位置: 分开(0)→靠近(1);
11. 身体形态变化: 稳定(0)→易变(1);
12. 后鞭毛从两核间伸出情形: 在两核外侧(0)→在两核之间(1);
13. 轴索穿过胞体情形: 靠近体表(0)→靠近胞体中间(1);
14. 胞体中轴索形状: 弯曲或不达身体最后端(0)→较平直(1);
15. 轴索在胞体后端伸出情形: 分开(0)→靠近(1);
16. 尾裂大小: 大(0)→小(1);
17. 轴索粗细: 粗(0)→细(1);
18. 两毛基复合体间位置: 分开(0)→靠近(1);
19. 前后鞭毛长度比: 前鞭毛长于后鞭毛(大于 1.2 倍)(0)→相等(0.8~1.2 倍)→前鞭毛短于后鞭毛(0.8:1)(2);
20. 前鞭毛与体长比: 前鞭毛长于身体(大于 1.2 倍)(0)→相等(0.8~1.2 倍)→前鞭毛短于身体(0.8:1)(2);
21. 后鞭毛与体长比: 后鞭毛长于身体(大于 1.2 倍)(0)→相等(0.8~1.2 倍)→后鞭毛短于身体(0.8:1)(2);
22. 表膜下是否存在倪氏小管: 存在(0)→不存在(1);
23. 轴索银染状况: 不着色宽带(0)→深染(1);
24. 核中有无深染区: 无(0)→有(1)。

表1 24个特征在*T. agilis* 和17种六鞭毛虫中的性状分布

Tab.1 Matrix of 24 characters and their states for 18 species used in phylogenetic analysis

物种 Species	特征 Characters																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0
2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
3	1	0	2	2	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	0
4	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
5	1	0	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	2	2	0	1	0	0
6	1	0	2	2	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0
7	1	0	2	2	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
8	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
9	1	0	2	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
10	1	1	0	2	1	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0
11	0	1	2	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
12	1	1	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
13	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1
14	1	1	2	2	1	0	2	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1
15	1	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
16	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
17	1	1	2	2	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
18	1	1	2	2	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1

1. 活泼锥滴虫 (*Trepomonas agilis*)； 2. 显著六鞭毛虫 (*Hexamita nobilis*)； 3. 变形六鞭毛虫 (*H. variformis*)； 4. 多态六鞭毛虫 (*H. polymorphola*)； 5. 长形六鞭毛虫 (*H. longiformis*)； 6. 鲍六鞭毛虫 (*H. xenocyprii*)； 7. 杆状六鞭毛虫 (*H. rodiformis*)； 8. 洪湖六鞭毛虫 (*H. honghuensis*)； 9. 卵形六鞭毛虫 (*H. oviformis*)； 10. 球形六鞭毛虫 (*H. globulus*)； 11. 被囊六鞭毛虫 (*H. capsularis*)； 12. 轴状六鞭毛虫 (*H. axostyles*)； 13. 巨大六鞭毛虫 (*H. giganti*)； 14. 梁子湖六鞭毛虫 (*H. liangzihuensis*)； 15. 关桥六鞭毛虫 (*H. guanqiaoenensis*)； 16. 透明六鞭毛虫 (*H. transparenta*)； 17. 武昌六鞭毛虫 (*H. wuchangensis*)； 18. 泡行六鞭毛虫 (*H. vesiformis*)

表2 17种六瓣毛虫在宿主中的分布

Tab.2 Distribution of 17 species of *Hexamita* in hosts

1.5 性状的分布及分支分析 根据上述性状分析, 确定 18 个种的性状分布(表 1)。利用 PAUP3.1.1 构建鲷类寄生六鞭毛虫 17 个种的分支图(Cladogram)。

1.6 六鞭毛虫在宿主中分布及依据 六鞭毛虫在宿主中的区系组成推测宿主的系统发育:首先鉴定每种宿主寄生六鞭毛虫的种类(宿主个体数不少于 20 条);将每种寄生虫作为一特有该种寄生虫寄生时记为“1”,无该种寄生虫寄生时记为“0”,编制矩阵(见表 2),利用 PAUP 3.1.1^[10]进行分支分析。

2 结果与讨论

2.1 鲷类寄生六鞭毛虫的系统发育

以活泼锥滴虫(*T. agilis*)为外群,在简约原则下,利用 PAUP3.1.1 中的 Heuristic search, 基于上述矩阵构建的简约树如图 1。从分支图上可以看到: 17 种六鞭毛虫间的分化

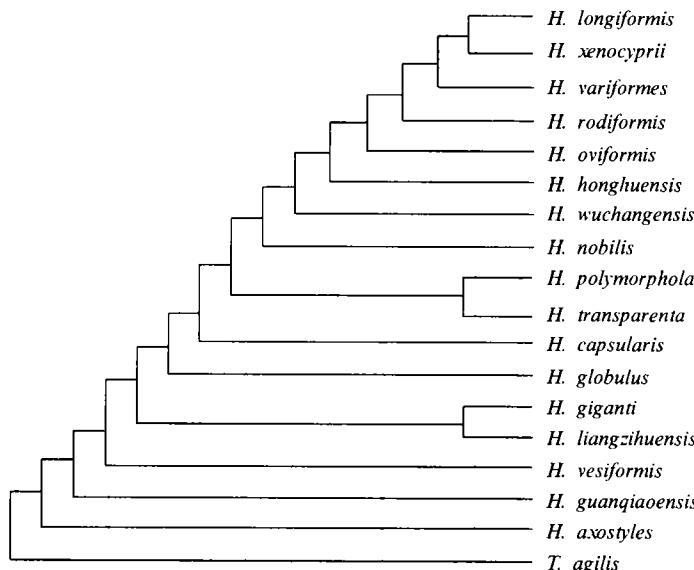


图1 基于 24 个特征矩阵得到的鲷类寄生六鞭毛虫 17 个种的严格一致简约树。

Fig.1 Strict consensus parsimony tree obtained using PAUP 3.1.1 based on the matrix of 24 characters in Table 1.

不甚明显,难以将他们分为不同的群,这一方面可能说明寄生六鞭毛虫的分化较晚,另一方面可能还表明寄生六鞭毛虫仍在继续分化。轴状六鞭毛虫最为原始,这与寄生六鞭毛虫适应寄生生活的演化趋势是一致的。现一般认为,寄生虫是由自由生活的种类演化而来。自由生活的六鞭毛虫,由于摄食的需要,具有较大的胞口,这表现在围绕后鞭毛的胞口管较大。这种大胞口管,在染色过程中,由于其对着色物质的特异性亲和作用,使得染色后,形成一粗大的轴。可能由于轴状六鞭毛虫与自由生活的六鞭毛虫亲缘关系较近,因而具有粗大的胞口管。长形六鞭毛虫和鲷六鞭毛虫、多态六鞭毛虫和透明六鞭毛虫、巨大六鞭毛虫和梁子湖六鞭毛虫有最近的亲缘关系。体表具杆状条纹的长形六鞭毛虫、鲷六鞭毛虫、变形六鞭毛虫和杆状六鞭毛虫在分支图上都聚在一起,可能说明体表的杆状条纹这一性状,是系统进化的结果。

鱼类寄生六鞭毛虫自 Moore 首次报道以来,共计 30 种,一般情况是一种鱼类只有一种六鞭毛虫的寄生。但对于鮰类,则极为特殊。一种宿主最多可被 14 种寄生六鞭毛虫寄生(银鮰)。往往在一条鱼上,最多可同时寄生 5—6 种六鞭毛虫。这似乎表明某些鮰类有特别适合六鞭毛虫在其体内进化发展的条件。其确切的原因还有待进一步阐明。这种现象为进一步探讨鮰亚科鱼类与寄生六鞭毛虫的协同进化提供了条件。

2.2 寄生六鞭毛虫与鮰亚科鱼类的协同进化

通过对现有鮰亚科鱼类寄生六鞭毛虫的调查,作者发现鮰亚科有的种类寄生六鞭毛虫的种类多,有的种类寄生六鞭毛虫种类少,有的种类没有六鞭毛虫的寄生;有的宿生种类间共同寄生的六鞭毛虫种类多,有的宿主种类间共同寄生的六鞭毛虫的种类少。这种寄生六鞭毛虫在宿主中的分布区系,似乎可反映宿主相互间的关系。为进一步阐明寄生虫区系与宿主相互间的关系,作者依据宿主的寄生虫组成特点,赋与宿主特征值。以似鮈和圆吻鮰为外群,利用 PAUP3.1.1,得到宿主关系的一棵简约树,并对这棵树进行了 100 次自助(Bootstrap)再抽样统计分析,图 2 中各枝上的数字为这一统计分析对该枝的支持百分

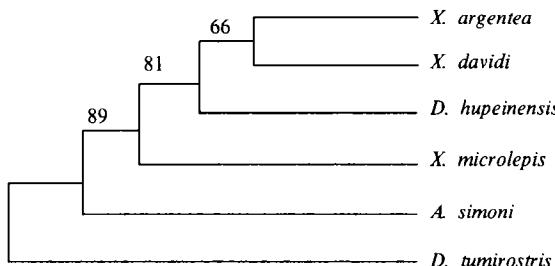


图2 基于寄生虫区系组成构建的鮰亚科简约系统树

Fig.2 Strict consensus parsimony tree of Xenocyprinae obtained using PAUP 3.1.1 based on the fauna of parasitic *Hexamita*.

比。树的枝长为 19, CI = 0.895, HI = 0.105, RC = 0.696。产生的 1000 棵随机树都向左偏斜, gl = -0.760551, 说明这组数据含良好的系统发育信息^[11]。

在宿主系统树上,黄尾鮰首先与银鮰聚在一起,再与湖北圆吻鮰组成一枝后与细鳞鮰相聚。刺鮈与圆吻鮰的分化较早。这一结果与曹丽琴等通过对鮰亚科形态特征分析得到的结果基本一致。该结果说明鮰亚科寄生六鞭毛虫的区系组成能够反映宿主的系统进化。湖北圆吻鮰与鮰属种类亲缘关系较近,而与圆吻鮰的关系较远。因而,湖北圆吻鮰的系统位置值得重新考虑。通过进一步考察湖北圆吻鮰的形态特征,作者发现除下咽齿的行数,湖北圆吻鮰与圆吻鮰一样外,湖北圆吻鮰的其它特征都相似于鮰属种类。通过寄生虫区系特征,作者初步认为湖北圆吻鮰应属于鮰属,而不属于圆吻鮰属。

尽管关于寄生虫与宿主协同进化已有大量的报道,但关于利用寄生虫区系来探讨宿主的系统进化关系,还未见报道,本研究显示这种方法是可行的。该现象可能也代表了宿主与寄生虫协同进化的另一种情况。作者认为:如果某一类群的宿主,具有特殊的寄生虫区系,那么,寄生虫区系组成能够反映宿主的系统关系。其原因可能有:(1)宿主亲缘关系越近,其基因结构越相似,导致其体内的生理、生化条件也越相似,这有利于亲缘关系较近的寄生虫种类在其体内生存和进化发展,以及再次感染;(2)宿主的亲缘关系越近,其分化

时间越晚,因而保留相同的寄生虫种类越多。

参 考 文 献

- [1] Lee J J, Hunter S H, Bovee E C (eds). An illustrated guide to the protozoa [M]. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, 66044 U.S.A. 1985, 130—144
- [2] Moore E. *Octomitus salmonis*, a new species of intestinal parasite in trout [J]. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1922, 52:74—87
- [3] Lavier G. Sur quelques falgelles intestinaux de poissons marins [J]. *Ann. Parasitol.*, 1936a, 14:278—288
- [4] Lavier G. Sur la structure des flagelles du genre *Hexamita* Duj [J]. *C.R. Soc. Biol.*, (Paris), 1936b, 121: 1177—1181
- [5] 陈启盛. 辽河鱼类寄生鞭毛虫[A]. 中国淡水鱼类寄生虫论文集[C]. 北京: 农业出版社. 1984, 1—8
- [6] 李连祥、倪达书. 鱼类寄生六鞭毛虫的研究[J]. 动物分类学报, 1995, 20(1): 6—28
- [7] Xiao W, Li L, A light and transmission electronmicroscopic study of *Hexamita capsularis* sp. nov. (Diplomonadida: *Hexamita*) in fish (*Xenocypris dividi*) [J]. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1994, 12(3):208—212
- [8] 肖武汉、李连祥. 鲤斜管虫的形态和形态发生[J]. 水生生物学报, 1995, 19(3):269—274
- [9] Siddall M E, Hong H, Desser S S. Phylogenetic analysis of the Diplomonadida (Wenyon, 1968) Brugerolle, 1975: Evidence for heterochrony in protozoa and against *Giardia lamblia* as a “missing link” [J]. *J. Protozool.*, 1993, 29:72—80
- [10] Swofford D. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1s. Illinois Natural History Survey, Champaign, 1993
- [11] Hillis D M, Huelsenbeck J P. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis [J]. *J. hered.*, 1992, 83:189—195

PHYLOGENY OF *HEXAMITA* PARASITIC IN XENOCYPRINAE BASED ON CLADISTIC ANALYSIS OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS WITH CONSIDERATION OF COEVOLUTION BETWEEN HOSTS AND HOST-PARASITES

XIAO Wu-han and WANG Jian-guo

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract: Based on 24 morphological characteristics, the phylogeny of *Hexamita* parasitic in Xenocyprinae was primarily illustrated through cladistic analysis. The results showed that the speciation of parasitic *Hexamita* was very late, and some characteristics, such as rod-like striations were evolutionary character. Furthermore, based on the fauna of parasites, the phylogenetic relationship of Xenocyprinae was constructed. The results showed *Distoechodon hupeinensis* might be distinguished to the genus *Xenocypris*, and the origination of *Pseudobrama simoni* and *D. tumirostris* was earlier.

Key words: *Hexamita*, Phylogeny, Xenocyprinae, Coevolution