

鲻鱼 (*Mugil cephalus*) 寄生蠕虫群落生态研究

吴金英¹, 吕军仪^{1,2}, 曾华¹, 杨大伟¹, 陈志胜¹

(1 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 2 中山大学生物防治国家重点实验室, 广州 510275)

摘要: 从 1017 尾鲻鱼 (*Mugil cephalus*) 肠道内获得寄生蠕虫 9 种, 均为常见种类, 即复殖吸虫 (Digeneans) 8 种, 鞭头虫 (Acanthocephala) 1 种, 总感染率为 24.0%, 平均感染强度 8.73, 种群平均密度 2.10, 其中惠东拟囊腔吸虫 (*Saccocoelioides huidongensis*) 的感染率、感染强度和平均密度最大。鲻鱼寄生蠕虫群落多样性指数为 2.0193, 群落均匀度指标为 0.6370。鲻鱼感染寄生蠕虫种数在 1~3 种之间, 优势种 1 种, 为惠东拟囊腔吸虫; 次优势种 3 种, 分别为蟠长尾吸虫 (*Elonginus mugilis*)、单睾椭囊吸虫 (*Elliptoburso singlorchis*) 和圆颤针鱼新棘吻虫 (*Neoechinorhynchus tylosuri*); 非优势种 5 种, 分别为楔形单腔吸虫 (*Haplosplanchnus cuneatus*)、长形单腔吸虫 (*Haplosplanchnus elongatus*)、双睾原单腔吸虫 (*Prohaplosplanchnus diorchis*)、粤东纵睾吸虫 (*Tandemorchis yuedongensis*) 和浦里单腔吸虫 (*Haplosplanchnus purii*)。鲻鱼寄生蠕虫复合群落和组分群落在一年四季中均由 9 种蠕虫组成, 其感染率、平均感染强度和平均密度变化各有所不同, 即从夏季开始, 鲔鱼寄生蠕虫总感染率和各组分群落的平均密度则逐渐增高, 冬季达到一个高峰, 随后逐渐下降; 鲔鱼寄生蠕虫复合群落的平均密度从冬季开始逐渐下降, 至秋季为最低; 而圆颤针鱼新棘吻虫的感染率的四季变化与 8 种吸虫的变化趋势差异较大, 即从春末开始增大, 夏季达最大值, 随后维持在一个较高水平上, 至春初则有所下降。9 种寄生蠕虫的种间协调关系经卡方值测定, 呈无明显协调关系。各种寄生蠕虫的种群分布均为聚集分布。

关键词: 鲔鱼; 寄生蠕虫; 群落生态

Studies on community ecology of helminthes parasitic in *Mugil cephalus* in Guangdong Province, China

WU Jin-Ying¹, LÜ Jun-Yi², ZENG Hua¹, YANG Da-Wei¹, CHEN Zhi-Sheng¹ (1. School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275 China; 2. State Key Lab. for Biocontrol, Zhongshan University, Guangzhou 510275 China)

Abstract: Nine species of helminthes, including 8 digeneans and 1 acanthocephala were collected from 1017 *Mugil cephalus*. The component communities were dominated by digeneans. The total infection rate was 24.0%, the mean intensity of infection and the abundance of the helminthes were 8.73 and 2.10, respectively. Among the 9 species sampled, *Saccocoelioides huidongensis* had the highest total infection rate, mean infection intensity and abundance. The species diversity and equitability index of helminth communities was 2.0193 and 0.6370, respectively. *Mugil cephalus* were infected by 1 to 3 species of helminthes which was all aggregated. In the helminth component communities, *Saccocoelioides huidongensis* was dominant species. *Elonginus mugilis*, *Elliptoburso singlorchis* and *Neoechinorhynchus tylosuri* were subdominant species and the others were non-dominant species, which were *Haplosplanchnus cuneatus*, *Haplosplanchnus elongatus*, *Prohaplosplanchnus diorchis*, *Tandemorchis yuedongensis*, *Haplosplanchnus purii* respectively. The total prevalence of helminthes and mean abundance of component community increased from summer, and reached a maximum value in winter, and then decreased. The mean abundance if compound community of helminthes decreased from winter, and reached a minimum value in autumn. The prevalence of *Neoechinorhynchus tylosuri* was different from the other eight species of digeneans. Interspe-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (No. 39170605)

收稿日期: 1999-05-17; **修订日期:** 2000-12-02

作者简介: 吴金英 (1963~), 女, 广东湛江人, 硕士, 副研究员。主要从事鱼病学和鱼类生理生态学研究。

cific association analysis indicated that there were not significant positive or negative associations among 9 helminth species.

Key words: *Mugil cephalus*; helminth; community ecology

文章编号:1000-0933(2001)05-01003-06 中图分类号:Q178.1,Q18 文献标识码:A

有关鱼类寄生蠕虫群落生态学研究,绝大部分集中于淡水鱼类^[1~5],海水鱼类寄生蠕虫群落生态学研究也颇多^[6~7]。然而,国内有关鲻鱼寄生蠕虫仅限于形态分类学方面^[8~12]。

在调查广东沿海鱼类寄生蠕虫区系的基础上,以群落生态学原理和统计生态学方法,计算了鲻鱼寄生蠕虫感染率、感染强度、平均密度、种群分布类型、频次分布和种间协调系数等重要特征值。探讨在一定条件下鲻鱼寄生蠕虫种群和群落结构特征及其与宿主的关系。

1 材料和方法

1.1 鲻鱼的捕获及处理

从1994年1月~1994年12月在广东汕尾市品清湖用人围拉网方式捕获鲻鱼70~98尾/月,共捕获鲻鱼1017尾。测量鲻鱼全长,标准体长,称体重,完整地取下内脏,将肠道内容物置于培养皿内,冲洗干净,在立体显微镜下挑取虫体,逐一计数,做好记录。

1.2 蠕虫种群特征值计算方法

1.2.1 分布类型及其检验 $DI = \text{方差}(S^2)/\text{均值}(\bar{X})$, $DI < 1$ 为均匀分布; $DI > 1$ 为聚集分布, $DI = 1$ 为随机分布; 用 $d = \sqrt{2\bar{X}^2} - \sqrt{2N-3}$ 对分布类型的吻合性进行检验, $d < -1.96$, 接受均匀分布, $d > 1.96$, 接受聚集分布, $d < 1.96$, 接受随机分布(式中, DI 为分布指数, $S^2 = DI \cdot (N-1)$, N 为样本总数)^[13]。

1.2.2 聚集指数 用格林指数 $GI = (DI-1)/(n_i-1)$, 式中 n_i 为第 i 种蠕虫个体总数^[13]。

1.2.3 感染指数 $Z = n_i \cdot (P_i/N^2)$ 其中 P_i 为第 i 种蠕虫感染的宿主数^[14]。

1.2.4 优势度指数 用 Berge-Parker 指数表示^[15], $d = N_{\max}/N_i$ (N_i 为群落中所有蠕虫的个体总数, N_{\max} 为优势种的个体总数)。

1.2.5 重要值指标 以 $I = Q_i \cdot X_i \cdot M$ 确定优势种($I > 1.0$)和次优势种($0.1 < I < 1.0$), 式中 Q_i 为第 i 种蠕虫感染率, X_i 为该蠕虫平均感染强度, M 为成熟系数, 若某种蠕虫有一条以上成熟虫体, 则 $M=1$, 否则 $M=0$ ^[6]。

1.3 鲻鱼寄生蠕虫群落中的种间关系

1.3.1 种间协调系数计算及检测 采用统计学中 2×2 列联表法, 然后用 χ^2 检验其关联的显著程度^[16], 两物种的关联程度可用协调系数 V 表示:

$$V = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

$V > 0$ 为正协调关系; $V < 0$ 为负协调关系; $V = 0$ 为种间无协调关系。

关联系数 V 的显著性检验采用 χ^2 检验:

$$\chi^2 = n(ad - bc)^2 / (a+b)(c+d)(a+c)(b+d)$$

1.4 群落的均匀度与多样性指数^[13,14,16]

1.4.1 用 Shanon-Wiener Index 描述群落多样性

$$H = - \sum_{i=1}^s (P_i) \cdot \log_2 P_i = 3.3219 \left[\lg N - \left(\sum_{i=1}^s n_i \cdot \lg n_i \right) / N \right]$$

式中, s 为种数; P_i 为第 i 种蠕虫的个体比例, $P_i = n_i/N$; n_i 为第 i 种蠕虫的个体数; N 为样本个体总数。

1.4.2 用实测多样性与最大多样性之比表示群落均匀度指数

$$E = H/H_{\max} (H_{\max} = \log_2 s)$$

2 结果

2.1 鲻鱼寄生蠕虫群落的物种组成

从1017尾鲻鱼获得9种蠕虫,总共有蠕虫2131条(表1),平均感染率24.0%,感染强度8.73,平均密

度2.10,感染率大于2.0%以上的有5种,其中以惠东拟囊腔吸虫(*Saccocoeloides huidongensis*)的感染率、感染强度和平均密度最大,其次是圆颤针鱼新棘吻虫(*Neoechinorhynchus tylosuri*)。鲻鱼感染寄生蠕虫种类在1~3种之间,其中感染1种的占62.1%,感染2种的占36.6%,感染3种的占1.3%,感染强度在1~5条占频次最高(表2),占75.8%。鲻鱼寄生蠕虫群落多样性指数2.0193,群落均匀度指数0.6370。

表1 鲻鱼肠道内寄生蠕虫感染情况

Table 1 The infections of helminths parasitic in intestine of *Mugil cephalus*

蠕虫种类 Species	感染率 Infection rate(%)	感染强度 Intensity		平均密度 Abundance	
		n_i/p_i	\bar{X}	n_i/N	\bar{X}
楔形单腔吸虫 I **	2.36	77/24	3.21	77/1017	0.08
长形单腔吸虫 II	1.47	61/15	4.07	61/1017	0.06
双睾原单腔吸虫 III	1.77	70/18	3.89	70/1017	0.07
鲻长尾吸虫 IV	2.36	156/24	6.50	156/1017	0.15
惠东拟囊腔吸虫 V	6.88	1322/70	18.89	1322/1017	1.30
粤东纵睾吸虫 VI	1.88	68/19	3.58	68/1017	0.07
单睾椭囊吸虫 VII	2.16	154/22	7.00	154/1017	0.15
浦里单腔吸虫 VIII	0.79	30/8	3.75	30/1017	0.03
圆颤针鱼新棘吻虫 IX	4.33	193/44	4.39	193/1017	0.19
平均 Average	24.00	2131/244	8.73	2131/1017	2.10
群落多样性指数 Species diversity				2.0193	
群落均匀度指数 equitability index				0.6370	

* P_i 为感染的宿主数 No. of positive hosts; N 为样本容量 No. of sampled fish; n_i 为第 i 种蠕虫的个体数 No. of individual helminth species. ** I : *Haplosplanchnus cuneatus*; II : *Haplosplanchnus elongatus*; III : *Prohaplosplanchnus diorchis*; IV : *Elonginus mugilus*; V : *Saccocoeloides huidongensis*; VI : *Tandemorchis yuedongensis*; VII : *Elliptobursa singlorchis*; VIII : *Haplosplanchnus purii*; IX : *Neoechinorhynchus tylosuri*. 以下同 The same below.

表2 鲻鱼感染寄生蠕虫种类和感染强度的频次分布

Table 2 The frequency distributions of species and intensity of helminths parasitic in *Mugil cephalus*

蠕虫种类 Species	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
宿主频次 Frequency of hosts	34	23	26	36	82	24	29	10	65
感染强度 Intensity	1~5	5~10	10~15	15~20	20~25	25~30	30~35	>35	
宿主频次 Frequency of hosts	272	37	13	14	9	5	2	7	

2.2 鲻鱼寄生蠕虫群落的种间关系

鲻鱼9种寄生蠕虫种间协调系数值和 X^2 值见表3。

样本自由度 $n=2-1=1$,查 X^2 值表,得 $X_{0.05}^2=3.8410$, $X_{0.01}^2=6.6350$,由表3可以看出,鲻鱼肠道内9种寄生蠕虫间的协调关系在 $X_{0.05}^2$ 和 $X_{0.01}^2$ 水平上不显著。表明鲻鱼体内寄生蠕虫之间并没有明显的排斥作用或协同作用。

2.3 鲻鱼寄生蠕虫群落分布类型

为了进一步了解鲻鱼肠道内9种寄生蠕虫的分布类型,对其种群的若干特征值进行统计(表4),从表4中可以看出,鲻鱼蠕虫群落中的各种群均为聚集分布($DI>1$, d 值均大于1.96)。

聚集程度最高的种类有鲻长尾吸虫和浦里单腔吸虫;各种群的感染指数、优势度指标及重要值等均以惠东拟囊腔吸虫为最高。从各种群的重要值来看,优势种有1种:惠东拟囊腔吸虫(*Saccocoeloides huidongensis*)($I>1.0$),次优势种有3种:鲻长尾吸虫(*Elonginus mugilus*)、单睾椭囊吸虫(*Elliptobursa singlorchis*)和圆颤针鱼新棘吻虫(*Neoechinorhynchus tylosuri*)($0.1<I<1.0$),非优势种有5种:楔形单腔吸虫(*Haplosplanchnus cuneatus*)、长形单腔吸虫(*Haplosplanchnus elongatus*)、双睾原单腔吸虫(*Prohaplosplanchnus diorchis*)、粤东纵睾吸虫(*Tandemorchis yuedongensis*)和浦里单腔吸虫(*Haplosplanchnus purii*)($I<0.1$)。

2.4 鲻鱼寄生蠕虫复合群落的季节性变化

鲻鱼寄生蠕虫的复合群落在四季中均由9种蠕虫组成,但其感染率、平均感染强度和平均密度变化幅

度则有所不同。从该复合群落中则可以发现从夏季开始,鲻鱼中的蠕虫总感染率逐渐增高,冬季达到一个高峰,随后逐渐下降;平均感染强度从春季到夏季逐渐增加,随后逐渐下降,至冬季则为最低值;然而平均密度则从冬季开始逐渐下降,至秋季为最低值(表 5)。

表 3 鲻鱼寄生蠕虫群落的种间协调系数和卡方值

Table 3 The interspecific coordinate coefficient and χ^2 -value of helminth community from *Mugil cephalus*

V-value	χ^2 -value								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
I	0.6311	0.3473	0.0097	0.1026	0.1590	0.1929	0.0649	0.2370	
II	0.3488		0.9731	0.1256	0.5000	0.0962	0.1166	0.0392	0.1701
III	-0.1253	-0.1368		0.1496	0.5925	0.1146	0.1390	0.0007	0.3261
IV	-0.0348	-0.1253	0.1368		0.2243	0.0676	0.0027	0.0641	0.0195
V	-0.3203	-0.2500	-0.2721	-0.1674		0.3120	0.5004	0.2555	0.0155
VI	-0.1410	-0.1096	-0.1197	-0.0919	-0.1975		0.0573	0.0491	0.3415
VII	-0.1553	-0.1207	-0.1318	-0.0183	-0.2501	-0.0846		0.0217	0.0010
VIII	-0.0901	-0.0700	-0.0093	-0.0331	-0.1787	-0.0783	0.0520		0.1399
IX	0.1721	-0.1458	-0.2019	-0.0494	-0.0439	-0.2066	-0.0111	-0.1323	

表 4 鲻鱼寄生蠕虫种群特征值指标

Table 4 The index of characteristic values of helminth populations parasitic in *Mugil cephalus*

蠕虫种类 Species	均值 Mean (X)	方差 Variance (S^2)	分布指数 Distribution index(DI)	d	聚集指数 Aggregation index	重要值 Important value	优势度指标 Dominance index	感染指数 Infection index
I	0.08	0.21	2.63	28.04	0.018	0.076	0.036	0.002
II	0.06	0.22	3.67	41.29	0.045	0.060	0.029	0.001
III	0.07	0.28	4.00	45.09	0.043	0.069	0.033	0.001
IV	0.15	1.39	9.27	92.18	0.053	0.153	0.073	0.004
V	1.30	45.97	35.37	223.02	0.026	1.300	0.620	0.089
VI	0.07	0.30	4.28	48.19	0.049	0.067	0.032	0.001
VII	0.15	1.13	7.53	78.63	0.043	0.151	0.072	0.003
VIII	0.03	0.10	3.33	37.19	0.080	0.030	0.014	0.000
IX	0.19	1.37	7.21	75.97	0.032	0.190	0.091	0.008

2.5 鲻鱼寄生蠕虫组分群落季节性动态

鲻鱼寄生蠕虫组分群落种群数量季节性变化,楔形单腔吸虫、长形单腔吸虫、双睾原单腔吸虫、蟠长尾吸虫、惠东拟囊腔吸虫、粤东纵睾吸虫、单睾椭囊吸虫和浦里单腔吸虫等 8 种吸虫与复合群落季节性变化有相似趋势,即各种吸虫感染率和平均密度,从夏季开始逐渐增大,冬季达到一个高峰,往后又逐渐呈下降趋势(图 1、图 2);但惠东拟囊腔吸虫的平均密度与其他 7 种吸虫变化则有较大差异,即从秋季开始逐渐增加,春季达到最大值,随后略有下降。而圆颚针鱼新棘吻虫感染率和平均密度的四季变化与其他 8 种吸虫的变化趋势差异性较大,即感染率从春末开始增大,夏季达最大值,随后维持在一个较高的水平上,至春初则有所下降;而平均密度从春季开始增大,秋季达一个峰值,随后呈下降趋势。

3 讨论

特定水域鱼类寄生蠕虫的种类组成,或寄生虫区系,从寄生虫群落生态的观点来看就是复合群落。广东沿海鲻鱼寄生蠕虫种类以复殖吸虫类为主,其次为棘头虫组成,总感染率 24%,其中感染率大于 2%以上的有 5 种,可以认为是常见种,感染强度颇大,在鲻鱼的增养殖过程中应注意加以防治。

研究结果表明,广东沿海鲻鱼寄生蠕虫各种群的频次分布均为聚集分布。寄生虫常见种反映的是其感染率,优势种反映的是感染强度,从鲻鱼寄生蠕虫种群特征值指标中,尤其以重要值为依据,判定优势种有 1 种,次优势种有 3 种,非优势种有 5 种,其种类基本与常见种吻合。

鲻鱼寄生蠕虫种间关系卡方值检验均无明显的协调关系。表明寄生蠕虫种群之间并没有明显的排斥作用,即一种寄生虫的感染并不会减少其它寄生蠕虫感染的机会和对它们在时间上、空间上的排斥作用,

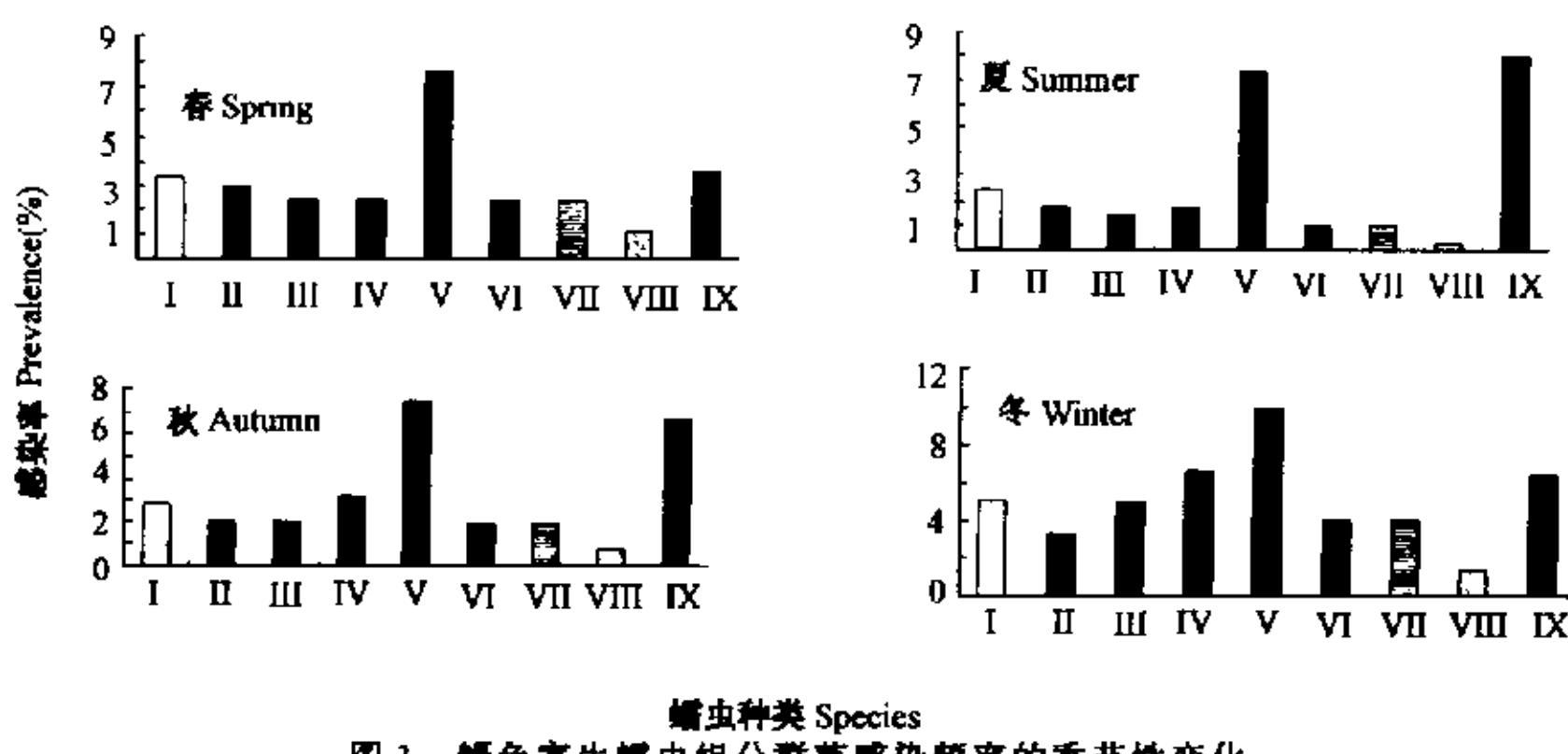


图 1 鲻鱼寄生蠕虫组分群落感染频率的季节性变化
Fig. 1 The seasonal changes of prevalence of component community of helminthes in *Mugil cephalus*

I ~ IX 蠕虫种类见表 1. Species see table 1

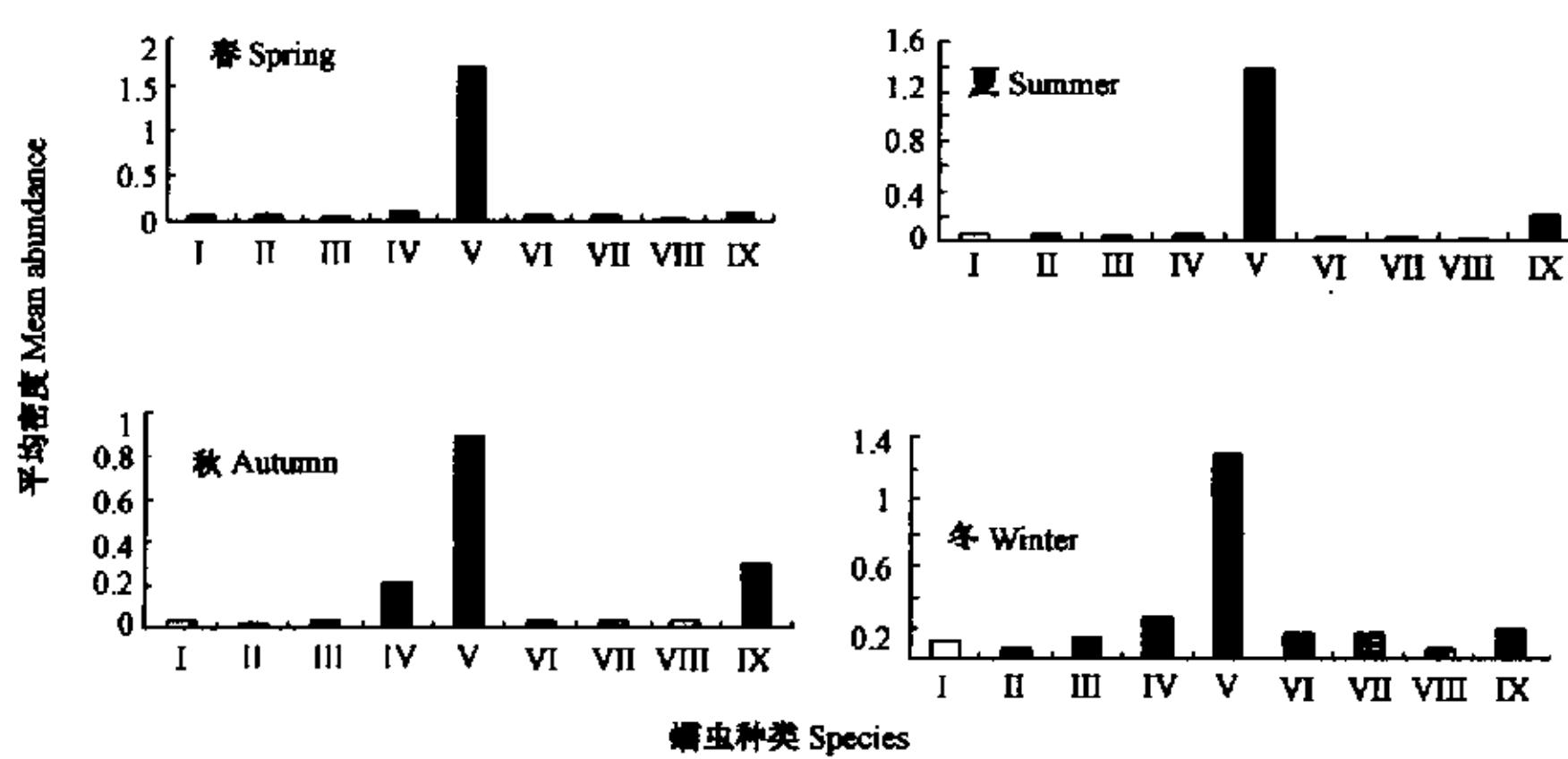


图 2 鲻鱼寄生蠕虫组分群落种群密度季节性变化
Fig. 2 The seasonal fluctuation of mean abundance of component community of helminthes in *Mugil cephalus*

I ~ IX 蠕虫种类见表 1. Species see table 1

这可能与宿主的行为和寄生蠕虫的第一中间宿主的分布有密切关系。

表 5 鲻鱼寄生蠕虫复合群落的季节性动态变化

Table 5 The seasonal dynamics changes of the compound community of helminthes parasitic in *Mugil cephalus* population

	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
样本数 ^① (尾)	243	283	253	238
感染样本数 ^② (尾)	53	49	53	89
感染率 ^③ (%)	21.8	17.3	20.2	37.4
蠕虫总数 ^④ (个)	536	541	459	595
感染强度 ^⑤	1~81	1~101	1~30	1~52
平均感染强度 ^⑥	10.11±16.90	11.04±15.69	8.66±7.73	6.69±8.61
平均密度 ^⑦	2.21±8.88	1.91±7.71	1.81±4.98	2.50±6.17

① No. of fish sampled; ② No. of positive fish; ③ Prevalence; ④ No. of total helminths; ⑤ Intensity; ⑥ Mean intensity; ⑦ Mean abundance

鲻鱼寄生蠕虫种间协调系数指标表明,从宿主频次方面和反映感染强度的关联系数看,该寄生蠕虫群

落种间关系程度很低。具有相同生态位的蠕虫种间关系多呈不显著负相关,这符合生态学的规律。研究结果表明,鲻鱼寄生蠕虫群落中的各种群同时感染宿主并建立相对稳定关系的可能性不大,仅有少数种类才具有同时感染宿主的可能,这从感染寄生蠕虫种类数的宿主频次分布上也得到证实。即感染1种蠕虫的宿主频次最高,感染寄生蠕虫种在1~3种之间。

鲻鱼寄生蠕虫复合群落的季节性变化与寄生蠕虫组分群落的动态变化呈明显季节性变化,即从夏季开始寄生蠕虫复合群落和组分群落的种群均逐渐快速增大,其原因是这些寄生蠕虫均为肠道寄生虫,这与鲻鱼在进入夏季的捕食量增大,相对获得感染机会增加,并累积有关,而到冬季时,群落种群达到一个高峰。此后,逐渐呈下降趋势,这与冬—春是广东沿海最低气温时期,部分已感染的鲻鱼死亡或被捕捞(迁出)有关,与Esch在研究淡水鱼类蠕虫群落变化有相似之处^[1]。鲻鱼寄生蠕虫惠东拟囊腔吸虫种群平均密度与其他7种吸虫的差异原因可能是中间宿主(一种贝类*Venerupis* spp.)是该环境中的优势种,终年存在有关;而圆颤针鱼新棘吻虫的中间宿主为一种大镖蚤(*Macrocylops* spp.),春季夏初大量繁殖为该湖区的优势种,而从秋季后密度则明显降低,因此,可能造成圆颤针鱼新棘吻虫的种群变化与其他8种吸虫又有差异的原因之一。

从鲻鱼寄生蠕虫群落的各种群频次分布中表明,多数宿主不感染或只感染少量的寄生蠕虫,而较大量的寄生蠕虫只寄生于少数的宿主中,这种寄生现象有利于寄生蠕虫种群的繁盛和种的延续,是寄生虫对宿主长期适应的结果。

参考文献

- [1] Esch G W. Pattern in helminth community in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, 1988, **96**: 519~532.
- [2] Nie P and Kennedy C R. Seasonal population dynamics of *Paraquimperia tenerrima* (Linstow) (Nematoda) in the European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) in three localities of southwest England. *Journal of Fish Biology*, 1991a, **39**: 441~449.
- [3] Nie P and Kennedy C R. Occurrence and seasonal dynamics of *Pseudocotylogyrus anguillae* (Yin & Sprostons) (Monogenea) in eel, *Anguilla anguilla* (L.), in England. *Journal of Fish Biology*, 1991b, **39**: 897~900.
- [4] Kennedy C R. The dynamics of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in a small stream: long-term changes in richness and structure. *Parasitology*, 1993, **107**: 71~78.
- [5] Salgado-Maldonado G and Kennedy C R. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology*, 1997, **114**: 581~590.
- [6] Custer J W. Ecological analysis of helminth populations of wild canids from the gulf coastal prairies of Texas and Louisiana. *J. Parasitology*, 1981, **67**: 289~307.
- [7] Rohde K. *Ecology of Marine Parasites*. St. Lucia, Queensland Univ. Queensland Press. 1982.
- [8] 汪溥钦. 福建棘头虫记述. 动物分类学报, 1966, **3**(1): 1~17.
- [9] 唐仲璋, 林秀敏. 中国单腔科三新种—新属的叙述. 动物学报, 1978, **24**(3): 203~211.
- [10] 吕军仪. 广东滩涂经济鱼类寄生吸虫 I. 隐殖科和单孔科吸虫(复殖目). 动物分类学报, 1993, **18**(3): 287~293.
- [11] 吕军仪. 广东滩涂经济鱼类寄生吸虫 III. 单孔科、单腔科和八睾科吸虫的研究. 动物分类学报, 1995, **20**(2): 141~152.
- [12] 吴金英, 吕军仪, 朱天武. 广东滩涂经济鱼类寄生吸虫独睾科一新属一新种记述(复殖目). 动物分类学报, 1996, **21**(3): 277~282.
- [13] Ludwig J A and Reynolds J F. 李育中, 等译. 统计生态学. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1991. 10~24.
- [14] Pence D B. Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the rolling plains of Texas. *J. Parasitology*, 1980, **66**: 115~120.
- [15] Southwood T R E. *Ecological Methods*. 2nd ed. London: Chapman and Hall Press. 1978.
- [16] 赵志模, 郭依泉. 群落生态学原理与方法. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1990. 73~192.