

DOI: 10.12264/JFSC2020-0130

## 西藏黑斑原鲢消化道寄生蠕虫的分布类型及种间关系

潘瑛子<sup>1</sup>, 付佩佩<sup>2,3</sup>, 王且鲁<sup>1</sup>, 周建设<sup>1</sup>, 牟振波<sup>1</sup>, 胡光冉<sup>2,3</sup>

1. 西藏自治区农牧科学院水产科学研究所, 西藏土著鱼类繁育与利用技术工程研究中心, 西藏 拉萨 850032;
2. 中国科学院水生生物研究所, 农业农村部水产养殖病害防控重点实验室, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 湖北 武汉 430072;
3. 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 黑斑原鲢(*Glyptosternum maculatum*)是中国唯一的原鲢属鱼类, 在中国仅分布于西藏的雅鲁藏布江。在2019年5—8月对383尾黑斑原鲢消化道寄生蠕虫种类调查鉴定的基础上, 对其感染数量的频率分布进行了统计, 并分别用方差均值比和 $\chi^2$ 检验、共感染频率统计等方法对各寄生蠕虫种群的空间分布类型及消化道寄生蠕虫群落的种间关系进行了分析和判定。结果显示, 深槽绦虫未定种(*Bathybothrium* sp.)、原头绦虫未定种(*Proteocephalus* sp.)和杆咽线虫未定种(*Rhabdochona* sp.)的分布模式为均匀分布; 异肉吸虫未定种(*Allocreadium* sp.)、新棘吻虫未定种(*Neoechinorhynchus* sp.)、裸鲤棘头虫(*Echinorhynchus gymnocyprii*)和*Contracaecum eudyptulae*呈聚集分布。异肉吸虫未定种与裸鲤棘头虫、新棘吻虫未定种与深槽绦虫未定种、新棘吻虫未定种与原头绦虫未定种、新棘吻虫未定种与异肉吸虫未定种, 以及新棘吻虫未定种与杆咽线虫未定种间均为正关联; 裸鲤棘头虫与异肉吸虫未定种间为负关联; 其他寄生蠕虫物种两两之间不存在相互关联。共感染频率分布显示被感染的宿主多数只感染1种寄生虫, 同时感染2种以上寄生虫的宿主约占被感染宿主群体的1/3, 其中, 共感染的最大物种数为4种, 但频率只为1, 以2种物种共同感染的情况居多。

**关键词:** 黑斑原鲢; 消化道寄生蠕虫; 频率分布; 分布类型; 种间关系; 西藏

中图分类号: S941

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)02-0231-08

黑斑原鲢(*Glyptosternum maculatum*)隶属于鲇形目(Siluriformes), 鲃科(Sisoridae), 原鲃属, 是目前已知的3种鲃科鱼类中仅在中国分布的种, 并且只分布于西藏的雅鲁藏布江<sup>[1-3]</sup>。黑斑原鲢消化道寄生蠕虫的群落结构和感染情况已有研究<sup>[4]</sup>, 但寄生蠕虫种群的分布类型及群落的种间关系却未见报道。

种群分布类型是指在特定时间内, 组成种群的个体在其生活空间中的位置格局, 可以分为随机分布、均匀分布和聚集分布3种类型<sup>[5-6]</sup>。在鱼类寄生虫种群中, 随机分布一般难以见到, 均匀分布和聚集分布更为普遍。引起不同分布类型的原因非常多, 许多研究者从不同角度提出了自己

的见解, 归根结底, 这些因素均是与寄主相关的因素, 或(和)与寄生虫相关的因素。种间关系是指同一宿主群体中、不同寄生虫种群间的相互关系, 这种关系主要体现为不同寄生虫种群对食物资源和空间生态位的竞争, 可以用种间关联程度衡量<sup>[7]</sup>。不同寄生蠕虫间的共感染频率也可以在一定程度上反映种间关系<sup>[7]</sup>。

本研究在对黑斑原鲢消化道寄生蠕虫种类调查鉴定的基础上, 对其感染强度的频率分布进行统计, 并对各种群的空间分布类型及群落的种间关系进行分析和判定, 以进一步弄清黑斑原鲢消化道寄生蠕虫的种群特点及群落特征, 旨为西藏地区土著鱼类寄生虫病的生态防控提供支撑。

收稿日期: 2020-06-02; 修订日期: 2020-08-04.

基金项目: 西藏自治区重点研发及转化项目.

作者简介: 潘瑛子(1984-), 女, 助理研究员, 硕士, 专业方向为高原鱼类养殖与病害. E-mail: pyingzi\_tibet@163.com

## 1 材料与方法

### 1.1 寄生蠕虫样品的采集

样品采集于 2019 年 5—8 月在西藏自治区农牧科学院水产科学研究所雅鲁藏布江渔业资源繁育基地内进行。测量黑斑原鲢的全长、体重,并做好记录,然后将其胃及肠道剪开,用手术刀刮取内容物置于 10 cm×10 cm 的玻璃板中央,盖上相同大小的玻璃板,压平后在重庆光电 HG880323 便携式解剖镜下进行观察,鉴定寄生虫的种类,并记录每条黑斑原鲢各种寄生虫的数量。

### 1.2 寄生蠕虫感染数量的频率分布

将寄生于黑斑原鲢消化道的每种寄生蠕虫的感染数量从小到大排列,统计每个感染数量出现的宿主次数,填入频率分布表中。

### 1.3 寄生蠕虫种群分布类型的判定

各寄生蠕虫种群的分布类型用方均比,即方差与平均值的比值来衡量。 $V/\bar{X} < 1$ , 为均匀分布; $V/\bar{X} = 1$ , 为随机分布; $V/\bar{X} > 1$ , 为聚集分布<sup>[5]</sup>。计算聚集度指数 CI 和平均拥挤度  $m^*$ , 其中, $CI = V/\bar{X} - 1$ ,  $m^* = \bar{X} + (V/\bar{X} - 1)$ <sup>[5]</sup>。

### 1.4 寄生蠕虫种间关联性的分析

寄生蠕虫物种两两之间关系用  $\chi^2$  检验,  $\chi^2 = N(ad-bc)^2 / (a+b)(c+d)(a+c)(b+d)$ , 其中,  $a$  为物种 A 与物种 B 同时出现的宿主数量,  $b$  为物种 A 出现而物种 B 不出现的宿主数量,  $c$  为物种 B 出现而物种 A 不出现的宿主数量,  $d$  为物种 A 与物种 B 均不出现的宿主数量<sup>[5]</sup>。得到  $\chi^2$  值后, 查  $\chi^2$  在  $P = 0.05$  的置信水平上, 当自由度  $df=1$  时的  $\chi^2$  理论值。若计算得到的  $\chi^2$  值大于该理论值, 说明两个物种相互关联。再比较  $a'$  与  $a$  的大小, 若  $a' < a$ , 两个物种为正关联; 若  $a' > a$ , 两个物种为负关联, 其中,  $a' = (a+b)(a+c)/N$ ,  $N$  为宿主样本的总数<sup>[6]</sup>。关联程度的大小用关联指数  $I$  进行测定, 选用 Ochiai 指数:  $I = a / \sqrt{a+b} \sqrt{a+c}$ <sup>[5-6]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫的种类

在解剖的 383 尾黑斑原鲢消化道中, 共采集到 7 种寄生蠕虫。其中, 绦虫 2 种, 分别为头槽目

(Bothriocephalidea) 三枝钩科 (Triaenophoridae) 深槽绦虫属 (*Bathybothrium*) 未定种和原头目 (Proteocephalidea) 原头科 (Proteocephalidae) 原头绦虫属 (*Proteocephalus*) 未定种; 复殖吸虫 1 种, 为异肉科 (Allocreadiidae) 异肉吸虫属 (*Allocreadium*) 未定种; 棘头虫 2 种, 分别是始新棘头虫纲 (Eoacanthocephala) 新棘头虫目 (Neoacanthocephala) 新棘头虫科 (Neoechinorhynchidae) 新棘头虫属 (*Neoechinorhynchus*) 未定种和古棘头虫纲 (Palaeacanthocephala) 棘头目 (Echinorhynchidea) 棘头科 (Echinorhynchidae) 棘头虫属 (*Echinorhynchus*) 的裸鲤棘头虫 (*Echinorhynchus gymnocyprii*); 线虫 2 种, 分别为蛔目 (Ascaridida) 异尖科 (Anisakidae) 对盲囊线虫属 (*Contraecaecum*) 的 *Contraecaecum eudyptulae* 和旋尾目 (Spirurida) 杆咽科 (Rhabdochonidae) 杆咽线虫属 (*Rhabdochona*) 未定种<sup>[4]</sup>。

### 2.2 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫感染数量的频率分布

从表 1 可以看出, 这 7 种寄生蠕虫均以未感染的宿主频率最高。在感染情况下, 以感染 1 条寄生虫的宿主频率最高; 原头绦虫未定种、新棘头虫未定种和 *Contraecaecum eudyptulae* 在一个宿主中寄生 2~3 条的频率也较高; 一个宿主中寄生超过 5 条蠕虫的频率大幅减小。其中, 深槽绦虫未定种基本为 1 个宿主仅携带 1 条寄生虫。

### 2.3 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫种群的分布类型

黑斑原鲢消化道各寄生蠕虫种群的方均比  $V/\bar{X}$ 、聚集度指数 CI 和平均拥挤度  $m^*$  如表 2 所示。深槽绦虫未定种、原头绦虫未定种和杆咽线虫未定种的方均比分别为 0.14、0.80 和 0.33, 均小于 1, 呈均匀分布; 异肉吸虫未定种、新棘头虫未定种、裸鲤棘头虫和 *Contraecaecum eudyptulae* 的方均比均大于 1, 呈聚集分布。

从方差均值比和聚集指数可以看出, 在聚集分布的 4 种蠕虫中, 种群聚集程度从高到低依次为 *Contraecaecum eudyptulae*、异肉吸虫未定种、新棘头虫未定种和裸鲤棘头虫。7 种寄生蠕虫的种群平均拥挤度从高到低依次为 *Contraecaecum eudyptulae*、裸鲤棘头虫、异肉吸虫未定种、新棘

表 1 黑斑原鲑消化道寄生蠕虫感染数量的频率分布

Tab. 1 Frequency distribution of gastrointestinal helminth infection numbers in *Glyptosternum maculatum*

物种 species	寄生蠕虫感染数量 number of infecting helminth																			
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
I	358	24		1																
II	353	21	5	2	1		1													
III	364	12	2	2	1				1		1									
IV	314	40	13	8	2	4					1			1						
V	381	1					1													
VI	291	69	12	4	3	1							1	1						1
VII	374	7	1	1																

注: I. 深槽绦虫未定种; II. 原头绦虫未定种; III. 异肉吸虫未定种; IV. 新棘吻虫未定种; V. 裸鲤棘头虫; VI. 对盲囊线虫 *Contraecaecum eudyptulae*; VII. 杆咽线虫未定种. 空格代表频率为 0.

Note: I. *Bathybothrium* sp.; II. *Proteocephalus* sp.; III. *Allocreadium* sp.; IV. *Neoechinorhynchus* sp.; V. *Echinorhynchus gymnocyprii*; VI. *Contraecaecum eudyptulae*; VII. *Rhabdochona* sp. The space represents a frequency of 0.

表 2 黑斑原鲑消化道寄生蠕虫种群的分布类型

Tab. 2 Distribution patterns of gastrointestinal helminth populations of *Glyptosternum maculatum*

种名 species	方均比 $V/\bar{X}$	聚集度 指数 CI	平均拥挤 度 $m^*$
深槽绦虫未定种 <i>Bathybothrium</i> sp.	0.14	-0.86	0.22
原头绦虫未定种 <i>Proteocephalus</i> sp.	0.80	-0.20	1.36
异肉吸虫未定种 <i>Allocreadium</i> sp.	2.64	1.64	3.95
新棘吻虫未定种 <i>Neoechinorhynchus</i> sp.	1.96	0.96	3.01
裸鲤棘头虫 <i>Echinorhynchus gymnocyprii</i>	1.79	0.79	4.29
<i>Contraecaecum eudyptulae</i>	3.62	2.62	4.42
杆咽线虫未定种 <i>Rhabdochona</i> sp.	0.33	-0.67	0.67

吻虫未定种、原头绦虫未定种、杆咽线虫未定种和深槽绦虫未定种。

2.4 黑斑原鲑消化道寄生蠕虫群落的种间关系

2.4.1 黑斑原鲑消化道寄生蠕虫群落的种间关联

将黑斑原鲑消化道寄生蠕虫物种两两进行关联性分析, 用  $\chi^2$  检验判断两个物种间是否存在关联, 计算所得的  $\chi^2$  值见表 3。P=0.05, 自由度 df=1 时, 从  $\chi^2$  表中查到  $\chi^2$  理论值为 3.84。当计算所得的  $\chi^2$  值>3.84 时, 说明两个物种相互关联。从表 3 可见, 青海线新棘吻虫与 4 种寄生蠕虫物种间存在关联, 异肉吸虫未定种与 2 种寄生蠕虫物种间存在关联。

新棘吻虫未定种与深槽绦虫未定种间,  $a'=4.50$ ,  $a=11$ ,  $a'<a$ , 两个种为正关联, 关联指数  $I=0.26$ ; 新棘吻虫未定种与原头绦虫未定种间,

表 3 黑斑原鲑消化道寄生蠕虫种群的种间  $\chi^2$  值

Tab. 3  $\chi^2$  values of gastrointestinal helminth populations of *Glyptosternum maculatum*

种群 population	I	II	III	IV	V	VI	VII
I							
II	2.27						
III	0.05	1.75					
IV	<b>12.23</b>	<b>9.15</b>	<b>21.59</b>				
V	1.40	0.17	<b>9.47</b>	1.39			
VI	2.10	0.29	3.58	2.85	0.63		
VII	0.32	0.78	0.74	<b>8.79</b>	0.05	2.91	

注: I: 深槽绦虫未定种; II: 原头绦虫未定种; III: 异肉吸虫未定种; IV: 新棘吻虫未定种; V: 裸鲤棘头虫; VI: 对盲囊线虫 *Contraecaecum eudyptulae*; VII: 杆咽线虫未定种. 表中粗体数字表示大于 3.84 的  $\chi^2$  值.

Note: I: *Bathybothrium* sp.; II: *Proteocephalus* sp.; III: *Allocreadium* sp.; IV: *Neoechinorhynchus* sp.; V: *Echinorhynchus gymnocyprii*; VI: *Contraecaecum eudyptulae*; VII: *Rhabdochona* sp.. Bold numbers in tab. 3 represent  $\chi^2$  values greater than 3.84.

$a'=7.20$ ,  $a=14$ ,  $a'<a$ , 两个种为正关联,  $I=0.27$ ; 新棘吻虫未定种与异肉吸虫未定种间,  $a'=4.56$ ,  $a=13$ ,  $a'<a$ , 两个种为正关联,  $I=0.31$ ; 杆咽线虫未定种与新棘吻虫未定种间,  $a'=1.62$ ,  $a=5$ ,  $a'<a$ , 两个种为正关联,  $I=0.20$ ; 裸鲤棘头虫与异肉吸虫未定种间,  $a'=0.10$ ,  $a=0$ ,  $a'>a$ , 两个种为负关联,  $I=0$ 。关联程度最高的两个物种为新棘吻虫未定种与异肉吸虫未定种, 关联程度最低的为裸鲤棘头虫与异肉吸虫未定种。

其他寄生蠕虫物种间的  $\chi^2$  值  $<3.84$ , 说明两个

物种间不存在相互关联。

**2.4.2 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫共感染的频率分布** 从表 4 可见, 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫群落中, 除未被感染的宿主外, 以 1 个宿主只被单种寄生虫感染的情况为主, 约占被感染宿主总数的 63.10%。共同感染的情况虽然存在但频率不高, 4 种物种共同感染的频率为 1, 只占被感染宿主总数的 0.60%; 3 种寄生蠕虫共同感染的频率为 14, 约占被感染宿主总数的 8.33%; 2 种共同感染的频率为 47, 占被感染宿主总数的 27.98%。

表 4 黑斑原鲢消化道寄生蠕虫共感染的频率分布

Tab. 4 Frequency distribution of gastrointestinal helminths' co-infection in *Glyptosternum maculatum*

指标 item	共感染的物种数 numbers of co-infected species number				
	0	1	2	3	4
共感染的频率分布 frequency distribution of co-infection	215	106	47	14	1
共感染频率的百分比/% percentage of co-infection frequencies	-	63.10	27.98	8.33	0.60

### 3 讨论

#### 3.1 关于寄生虫种群的分布类型

寄生于黑斑原鲢消化道的异肉吸虫未定种、新棘吻虫未定种、裸鲤棘头虫和 *Contracaecum eudyptulae* 呈聚集分布, 这意味着上述几种寄生蠕虫种群中的绝大部分个体寄生于少量宿主体内, 大量的宿主不感染或只感染少量的寄生蠕虫。寄生虫的大量感染虽然可能导致宿主个体的死亡, 但对宿主种群的影响却很小, 甚至可以被忽略<sup>[7]</sup>。这是寄生虫与宿主长期协同进化的适应性机制, 可有效降低寄生虫种群对宿主种群的负面影响<sup>[7]</sup>。此外, 有研究表明, 感染阶段的聚集分布, 有利于寄生虫突破宿主防御而在宿主体内存活<sup>[8]</sup>。聚集分布在后生寄生虫种群中被广泛地观察到<sup>[9-16]</sup>, 被认为是寄生的典型特征<sup>[10]</sup>, 这种反复出现的现象也被总结为寄生虫生态学中的普遍规律<sup>[17]</sup>, 是由于宿主个体接触到的某种寄生虫数量的差异<sup>[15,18]</sup>和宿主对这种寄生虫感染敏感程度的不同<sup>[15,19-20]</sup>而产生。此外, 宿主通过免疫应答等反应消灭寄生虫的能力大小和寄生虫在宿主体内的直接繁殖等也被认为是引起聚集分布的原因<sup>[21]</sup>。

异肉吸虫未定种、新棘吻虫未定种、裸鲤棘

头虫和 *Contracaecum eudyptulae* 在生理和生命周期等自身特性方面存在差异, 但它们在相同的时间、相同的地点寄生于相同的宿主种群, 而且呈现出相同的分布类型, 这提示着可能与宿主相关的因素在此过程中发挥了更为重要的作用。但这 4 种寄生蠕虫的聚集程度存在差别, 这表明聚集程度的大小可能受与寄生虫相关因素的影响更大。Matthee 等<sup>[22]</sup>的研究结果支持上述判断, 认为聚集程度的差异是由于不同寄生虫的生活史特性差异引起的。但 Lester<sup>[23]</sup>通过分析海洋鱼类 38 个寄生虫物种, 发现聚集程度较高的物种一般都具有复杂的生命周期, 生命周期中早期宿主的数量决定了聚集程度的高低; Poulin<sup>[15]</sup>研究发现唯一影响聚集水平的因素是宿主的样本量, 宿主的样本量越大, 寄生虫聚集的程度就越高, 与寄生虫是否处于不同发育阶段以及感染途径的差异无关。而 Do Amarante 等<sup>[24]</sup>对 73 个鱼类物种共计 3746 个宿主的寄生虫进行了分析, 发现淡水鱼类和集群鱼类的寄生虫聚集程度较高, 且因性别、栖息地和食性的不同而不同, 此外, 宿主鱼类体长的大小和寄生虫种群中幼虫数量的多少与聚集程度呈正相关。可见, 寄生虫的聚集程度受环境、宿主与寄生虫种类及自身特性等多种因素的影

响,是由许多与宿主或(和)寄生虫相关的因素共同决定的。Crofton<sup>[10]</sup>提出,中等程度的聚集可能更受选择青睐,因为当聚集程度过高时,寄生虫会因其自身诱导的宿主死亡而导致自身死亡;而当聚集程度太低时,雌雄异体的寄生虫交配概率也会很低,不利于种群的繁衍。

深槽绦虫未定种、原头绦虫未定种和杆咽线虫未定种呈均匀分布,Anderson 等<sup>[21]</sup>认为产生这种分布的影响因素主要是寄生虫的密度依赖性,以及寄生虫与宿主的死亡。Luong 等<sup>[25]</sup>则认为产生均匀分布的主要原因是种内竞争和宿主免疫。

### 3.2 关于消化道寄生虫群落的种间关系

对于黑斑原鲢消化道寄生蠕虫群落,种间关系存在正关联和负关联,也有物种间不存在显著关联。总结以往研究,粤东汕尾市品清湖鲮(*Mugil cephalus*)消化道中 9 种寄生蠕虫两两间不存在显著关联<sup>[26]</sup>。这意味着某种寄生虫的感染并不会对其他寄生虫的感染造成影响,寄生虫之间不存在相互依存或排斥。该研究指出鲮消化道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,仅有少数物种才具有同时感染宿主的可能<sup>[25]</sup>。丹江口水库鲤(*Cyprinus carpio*)消化道中的 9 种寄生蠕虫种间存在正关联,推测具有正关联的两个寄生虫物种间可能存在食物联系或具有相似的生存环境条件需求<sup>[27]</sup>。丹江口水库马口鱼(*Opsariichthys bidens*)寄生蠕虫群落中 4 个核心种之间具有显著的正关联或负关联,认为当寄生群落的物种比较丰富且感染率和感染强度均较高时,往往存在种间相互作用:种间的正关联通常是由于物种间的相互依赖或寄生虫在宿主体内具有相同的生活周期,而负关联则是由于物种间的相互排斥、竞争或他感作用,寄生虫生活周期的差异也可能是引起负关联的原因之一<sup>[28]</sup>。

黑斑原鲢消化道寄生蠕虫中,新棘吻虫未定种与裸鲤棘头虫可共同寄生于同一宿主消化道中,但种间无相互关联,青海湖的土著鱼类也报道过相同情况。杨廷宝<sup>[29]</sup>的研究表明,新棘吻虫未定种和裸鲤棘头虫共同感染青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)时,新棘吻虫未定种在肠道中的分布位置明显后移,共同感染高原硬刺条鳅(*Nemachilus*

*scleropterus*)时,新棘吻虫未定种的感染强度显著下降。可见,这两种棘头虫在长期的共同寄生和相互竞争过程中,相互适应形成了较为稳定的种间关系,在青海湖裸鲤消化道中,新棘吻虫未定种以改变寄生区域的方式协同;而对于高原硬刺条鳅,因其体型相对小,肠道相对短,寄生虫的生活空间相对拥挤,新棘吻虫未定种便采用降低寄生数量的生存策略。一项研究结果指出,在同一宿主中,寄生虫之间的拮抗作用可以表现为直接竞争或交互隔离,也可能两种方式同时存在。交互隔离体现在一年中寄生宿主的时间、寄生宿主的年龄范围、在宿主体内的寄生区域或对宿主体内资源的需求等方面的差异<sup>[30]</sup>。新棘吻虫未定种与裸鲤棘头虫可能通过交互隔离的方式减小竞争,达到共存的目的。深槽绦虫未定种与原头绦虫未定种、*Contracaecum eudypulae* 与杆咽线虫未定种间,均没有共同寄生于同一宿主消化道中的现象,这可能是由于相同种类间的直接竞争,导致劣势竞争者只能感染尚未被优势竞争者感染的宿主。此外,新棘吻虫未定种与 4 种物种间具有正关联,是黑斑原鲢消化道寄生蠕虫群落中,种间存在关联最多的物种。

寄生虫在宿主体内共存的模式取决于物种间的交互作用,这种交互作用可以是消极的,也可以是积极的。一般而言,强烈的竞争可能导致种间的相互排斥,而积极的方式,例如交互隔离等适应方式则促进物种的共存<sup>[30]</sup>。当然,即使物种间存在竞争,但仍可能共存<sup>[30]</sup>。此外,聚集分布也被认为是影响共感染的因素,寄生虫物种聚集程度越高,共感染发生的概率就越低<sup>[31]</sup>。黑斑原鲢消化道寄生蠕虫的共感染,当 3 种及以上的寄生蠕虫共存时,基本以 3 种组合出现,即:新棘吻虫未定种+*Contracaecum eudypulae*+异肉吸虫未定种,新棘吻虫未定种+*Contracaecum eudypulae*+深槽绦虫未定种,新棘吻虫未定种+异肉吸虫未定种+原头绦虫未定种。当组合中存在 1 种绦虫,有 *Contracaecum eudypulae* 时,深槽绦虫未定种出现的频率更高;有异肉吸虫未定种时,原头绦虫未定种出现的频率更高。而这两种组合中都有新棘吻虫未定种。当 2 种寄生蠕虫共存时,几乎

所有组合里都有新棘吻虫未定种和(或) *Contracaecum eudypuluae*。异肉吸虫未定种和深槽绦虫未定种均可与这两种寄生蠕虫共存; 原头绦虫也可与新棘吻虫未定种或 *Contracaecum eudypuluae* 共存, 但与新棘吻虫未定种共存的频率更高。

Holmes<sup>[32]</sup>在对大量的寄生案例分析总结后指出, 寄生虫群落是成熟的而非“年轻的”或“开拓性的”, 是通过各个寄生虫物种间的相互作用建立起来的。

### 参考文献:

- [1] Pan Y Z, Liu H P, Zhou J S, et al. Sexual dimorphism in sexually mature *Glyptosternum maculatum* in Tibet Autonomous Region, China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(6): 1203-1209. [潘瑛子, 刘海平, 周建设, 等. 西藏黑斑原鲌繁殖群体两性异形研究[J]. 水生生物学报, 2018, 42(6): 1203-1209.]
- [2] Pan Y Z, Li B H, Kelsang G, et al. Embryonic development of *Glyptosternum maculatum* in Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1205-1215. [潘瑛子, 李宝海, 格桑加措, 等. 西藏黑斑原鲌胚胎发育观察[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1205-1215.]
- [3] Pan Y Z, Liu H P, Zhu T B. Morphological variations between two wild groups of *Glyptosternum maculatum* in Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 823-833. [潘瑛子, 刘海平, 朱挺兵. 黑斑原鲌两个野生群体的形态差异[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 823-833.]
- [4] Pan Y Z. Community structure and infection of gastrointestinal helminths in *Glyptosternum maculatum* from Tibet[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(5). DOI: 10.7541/2021.2020.176. [潘瑛子. 西藏黑斑原鲌消化道寄生蠕虫的群落结构和感染情况[J]. 水生生物学报, 2021, 45(5). DOI: 10.7541/2021.2020.176.]
- [5] Zhang J T. Quantitative Ecology[M]. Beijing: Science Press, 2018. [张金屯. 数量生态学[M]. 3版. 北京: 科学出版社, 2018.]
- [6] Guo S L, Yu J, Chen G Q. Ecological Data Analyses: Methods, Programs and Software[M]. Beijing: Science Press, 2015: 53-54. [郭水良, 于晶, 陈国奇. 生态学数据分析: 方法、程序与软件[M]. 北京: 科学出版社, 2015: 53-54.]
- [7] Wang J G. Ichthyopathology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013: 473-606. [汪建国. 鱼病学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013:473-606.]
- [8] Morrill A, Forbes M R. Aggregation of infective stages of parasites as an adaptation and its implications for the study of parasite-host interactions[J]. The American Naturalist, 2016, 187(2): 225-235.
- [9] Taylor L R. Aggregation, variance and the mean[J]. Nature, 1961, 189(4766): 732-735.
- [10] Crofton H D. A quantitative approach to parasitism[J]. Parasitology, 1971, 62(2): 179-193.
- [11] Pennycuik L. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution[J]. Parasitology, 1971, 63(3): 389-406.
- [12] Shaw D J, Dobson A P. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: A quantitative review[J]. Parasitology, 1995, 111(S1): S111-S127.
- [13] Shaw D J, Grenfell B T, Dobson A P. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations[J]. Parasitology, 1998, 117(Pt 6): 597-610.
- [14] Marques J F, Santos M J, Cabral H N. Aggregation patterns of macroendoparasites in phylogenetically related fish hosts[J]. Parasitology, 2010, 137(11): 1671-1680.
- [15] Poulin R. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples[J]. Parasitology, 2013, 140(4): 541-546.
- [16] Sarabeev V, Balbuena J A, Morand S. Testing the enemy release hypothesis: Abundance and distribution patterns of helminth communities in grey mullets (Teleostei: Mugilidae) reveal the success of invasive species[J]. International Journal for Parasitology, 2017, 47(10-11): 687-696.
- [17] Poulin R. Are there general laws in parasite ecology?[J]. Parasitology, 2007, 134(6): 763-776.
- [18] Karvonen A, Hudson P J, Seppälä O, et al. Transmission dynamics of a trematode parasite: Exposure, acquired resistance and parasite aggregation[J]. Parasitology Research, 2004, 92(3): 183-188.
- [19] Nie P. A brief review on the population ecology of parasites[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1990, 14(4): 359-367. [聂品. 寄生虫种群生态研究的综述[J]. 水生生物学报, 1990, 14(4): 359-367.]
- [20] Galvani A P. Immunity, antigenic heterogeneity, and aggregation of helminth parasites[J]. The Journal of Parasitology, 2003, 89(2): 232-241.
- [21] Anderson R M, Gordon D M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities[J]. Parasitology, 1982, 85(2): 373-398.
- [22] Matthee S, Krasnov B R. Searching for generality in the patterns of parasite abundance and distribution: Ectoparasites of a South African rodent, *Rhabdomys pumilio*[J]. International Journal for Parasitology, 2009, 39(7): 781-788.
- [23] Lester R J G. Overdispersion in marine fish parasites[J].

- Journal of Parasitology, 2012, 98(4): 718-721.
- [24] Do Amarante C F D, de Souza Tassinari W, Luque J L, et al. Factors associated with parasite aggregation levels in fishes from Brazil[J]. Revista Brasileira De Parasitologia Veterinária, 2015, 24(2): 174-182.
- [25] Luong L, Vigliotti B, Grear D A, et al. Exceptions to the rule: Why parasites are not always aggregated[C]//Proceedings of the 95th ESA Annual Convention, Washington D C, 2010.
- [26] Wu J Y, Lü J Y, Zeng H, et al. Studies on community ecology of helminthes parasitic in *Mugil cephalus* in Guangdong Province, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(6): 1003-1008. [吴金英, 吕军仪, 曾华, 等. 鲮鱼(*Mugil cephalus*)寄生蠕虫群落生态研究[J]. 生态学报, 2001, 21(6): 1003-1008.]
- [27] Gao D, Wang G T, Wu S G, et al. Community structure and seasonal dynamics of intestinal helminths in the common carp from the Danjiangkou Reservoir, China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(3): 482-488. [高典, 王桂堂, 吴山功, 等. 丹江口水库鲤肠道寄生蠕虫群落结构与季节动态[J]. 水生生物学报, 2012, 36(3): 482-488.]
- [28] Xi B W, Wang G T, Wu S G, et al. Community structure of the intestinal helminths of the Chinese hooksnout carp, *Opsariichthys bidens* (Günther), from the Danjiangkou Reservoir[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2009, 33(2): 177-182. [习丙文, 王桂堂, 吴山功, 等. 丹江口水库马口鱼肠道寄生蠕虫群落结构[J]. 水生生物学报, 2009, 33(2): 177-182.]
- [29] Yang T B. Studies on the site selection of Acanthocephalan worms of fishes in the intestine of hosts in the Qinghai Lake[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 1995, 34(2): 79-83. [杨廷宝. 青海湖鱼类寄生棘头虫在宿主肠中的位置选择[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1995, 34(2): 79-83.]
- [30] Krasnov B R, Stanko M, Khokhlova I S, et al. Aggregation and species coexistence in fleas parasitic on small mammals[J]. Ecography, 2006, 29(2): 159-168.
- [31] Morrill A, Dargent F, Forbes M R. Explaining parasite aggregation: More than one parasite species at a time[J]. International Journal for Parasitology, 2017, 47(4): 185-188.
- [32] Holmes J C. Site selection by parasitic helminths: Interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities[J]. Canadian Journal of Zoology, 1973, 51(3): 333-347.

## Distribution patterns and interspecific relationships of gastrointestinal helminths in *Glyptosternum maculatum* from Tibet

PAN Yingzi<sup>1</sup>, FU Peipei<sup>2,3</sup>, WANG Qielu<sup>1</sup>, ZHOU Jianshe<sup>1</sup>, MU Zhenbo<sup>1</sup>, HU Guangran<sup>2,3</sup>

1. Institute of Fishery Sciences, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences; Tibet indigenous Fish Breeding and Utilization Technology Engineering Research center, Lhasa 850032, China;
2. Key Laboratory of Aquaculture Disease Control, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology; Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;
3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** *Glyptosternum maculatum* is a cold-water fish species adapted to plateau environments, belonging to the family Sisoridae within the order Siluriformes. Comprising only three recognized species, *Glyptosternum* is the most primitive genus of sisorid catfishes. *G. maculatum* are uniquely endemic to the Yarlung Tsangpo (Brahmaputra) river system and the surrounding waters in China and India. Based on the investigation and identification of gastrointestinal helminths in 383 individuals of *G. maculatum* from May to August 2019, a total of seven parasitic worms were collected, including two species of tapeworms, *Bathybothrium* sp. and *Proteocephalus* sp.; two species of acanthocephalans, *Neoechinorhynchus* sp. and *Echinorhynchus gymnocyprii*; two species of nematodes, *Contracaecum eudypuluae* and *Rhabdochona* sp.; and one species of digenea, an *Allocreadium* sp. Likewise, the frequency distribution of the number of gastrointestinal helminths was analyzed; distribution patterns were determined from the variance mean ratio, and the interspecific relationships were analyzed using  $\chi^2$ -test and co-infection frequency statistics, respectively. Our results showed that the frequency of single infection was the highest among the seven gastrointestinal helminths of *G. maculatum*, and the frequency of more than five parasites in one host was greatly reduced. The distribution patterns of *Bathybothrium* sp., *Proteocephalus* sp., and *Rhabdochona* sp. were regular, whereas the distribution of *Allocreadium* sp., *Neoechinorhynchus* sp., *E. gymnocyprii*, and *Contracaecum* sp. was aggregated. There was a positive correlation between *Neoechinorhynchus* sp. and *Bathybothrium* sp., *Neoechinorhynchus* sp. and *Proteocephalus* sp., *Neoechinorhynchus* sp. and *Allocreadium* sp., and *Rhabdochona* sp. and *Neoechinorhynchus* sp., as well as a negative correlation between *E. gymnocyprii* and *Allocreadium* sp. There was no correlation between the two species of other gastrointestinal helminths. The frequency distribution of gastrointestinal helminth co-infection in *G. maculatum* showed that most of the infected hosts were only infected with one parasite, with hosts infected with more than two kinds of parasites accounting for only one-third of the infected host group. Among them, the maximum number of co-infection species was four; however, there was only one such instance, and most hosts were co-infected by two species. The results of this study help us to further understand the population characteristics and community characteristics of gastrointestinal helminths in *G. maculatum* and provide support for the ecological control of helminthiasis in native fishes in Tibet.

**Key words:** *Glyptosternum maculatum*; gastrointestinal helminths; frequency distribution; distribution patterns; interspecific relationship; Tibet

**Corresponding author:** PAN Yingzi. E-mail: pyingzi\_tibet@163.com