

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.20085

西藏哲古措 2 种土著鱼类消化道寄生蠕虫的群落结构及感染状况

潘瑛子¹, 付佩佩^{2,3}, 周建设¹, 刘飞¹, 王且鲁¹, 扎西拉姆¹, 陈美群¹, 王万良¹

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: 为了解西藏哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的群落结构及季节动态, 于 2018 年 9 月(秋季)和 12 月(冬季)、2019 年 3 月(春季)和 6 月(夏季)对哲古措进行了 4 个季节的采样调查。共采集到 2 种土著鱼类, 分别为高原裸鲤(*Gymnocypris waddellii*)和异尾高原鳅(*Triplophysa stewartii*), 与原来的记录不同。在高原裸鲤的消化道中采集到了 5 种寄生蠕虫, 分别为聂氏拟短结绦虫(*Parabreviscolex niepini*)、新棘吻虫未定种(*Neoechinorhynchus* sp.)、异肉吸虫未定种(*Allocreadium* sp.)、对盲囊线虫未定种线虫(*Contracaecum* sp.)和束首线虫未定种(*Streptocara* sp.), 并对形态特征进行了描述。本研究发现, 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的物种组成具有一定地域性, 大部分为广布性寄生虫, 鸟类在其传播过程中起到了重要作用。经过分析, 高原裸鲤消化道寄生蠕虫群落的 Shannon-Wiener 多样性指数为 0.70~1.27, 显示了较高的群落多样性, Berger-Parker 优势度指数为 0.38~0.76, 优势群为线虫。线虫表现出一定的季节消长规律: 秋季为周年最高, 冬季下降, 春季上升, 夏季降至最低, 推测与水温、中间宿主的种群数量、线虫的生命周期和鱼类宿主繁殖期的行为等有关。复殖吸虫、绦虫和棘头虫四季的感染率均在 10%以内浮动, 平均丰度也较低。异尾高原鳅的消化道中未发现任何寄生蠕虫, 推测与宿主肠道空间大小、摄食量和分布空间的差异有关。本研究通过对西藏湖泊土著鱼类寄生蠕虫的调查与分析, 旨在为深入了解西藏寄生虫的组成特点、研究青藏高原隆升对寄生虫与鱼类宿主协同进化提供基础理论依据。

关键词: 哲古措; 土著鱼类; 寄生蠕虫; 寄生虫群落; 季节动态; 西藏

中图分类号: S941

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)11-1295-10

群落(community)是一定区域内所栖息的各种生物的自然组合, 群落内生物物种的多少以及每个物种种群数量的大小, 均会影响该群落的复杂性和多样性^[1]。鱼类寄生蠕虫包括线虫动物门(Nematoda)、棘头动物门(Acanthocephala)、环节动物门(Annelida)的蛭纲(Hirudinea)以及扁形动物门(Platyhelminthes)的绦虫纲(Cestoda)、单殖吸虫纲(Monogenea)和吸虫纲(Trematoda)^[1], 这些生物构成了特殊的寄生蠕虫群落, 受宿主种类、年龄、食性和生活方式等的影响。鱼类消化道寄生蠕虫

一般需要中间宿主才能完成其生命周期, 水环境中浮游动物和底栖生物等中间宿主的种类和数量, 以及宿主鱼类的食性等均影响着消化道寄生蠕虫的群落结构。

西藏地处青藏高原, 地理环境特殊, 水资源丰富, 鱼类资源组成独具特点。西藏土著鱼类寄生虫研究刚刚起步, 有限研究主要集中在寄生虫新种的发现及描述^[2-4], 群落结构的研究报道仅见于雅鲁藏布江支流拉萨河^[5]。该研究对拉萨河土著鱼类体内(包括腹腔和消化道)寄生蠕虫进行

收稿日期: 2020-03-20; 修订日期: 2020-05-09.

基金项目: 西藏自治区自然科学基金项目(XZ2018ZRG-42); 农业农村部财政专项(西藏重点水域渔业资源与环境调查).

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

了调查,对群落结构进行了分析,发现绦虫 3 种、棘头虫 3 种、线虫 3 种及存在形态差异的裂腹鱼复殖吸虫共 10 种,6 种土著鱼类寄生蠕虫的 Shannon-Wiener 多样性指数介于 0.29~1.54,寄生物种数为 4~6 种, Berger-Parker 优势度指数介于 0.37~0.93,优势类群为线虫和棘头虫^[5]。西藏是地球上海拔最高、数量最多、面积最大的高原湖群区,湖泊类型复杂多样,从成因来看,有构造湖、堰塞湖和冰川湖;从矿化度区分,有淡水湖、咸水湖和盐湖;按湖水进排情况,有内流湖和外流湖^[6-7]。关于西藏湖泊土著鱼类寄生蠕虫的研究,以及与拉萨河在环境和土著鱼种类等方面均存在差异的湖泊,寄生蠕虫的种类组成、多样性、优势种类及感染等情况均未见报道。

哲古措(Lake Chugutso)位于西藏自治区山南市措美县中部,坐标为 91°38'E~91°42'E, 28°36'N~28°45'N,呈南北向延伸,湖面面积 56.8 km²,湖面海拔 4611 m, pH 7.7, 矿化度 523 mg/L, 为淡水湖^[6-7]。湖区属藏南山地灌丛草原半干旱气候,年均气温约 4.0 ℃,湖水主要依靠地表径流补给,以西岸入湖的业久曲最大,入湖处有三角洲湿地,无湖水流出,为典型内流湖泊^[8]。湖中土著鱼类包括拉萨裸裂尻指名亚种(*Schizopygopsis younghusbandi*)、拉萨裸裂尻山南亚种(*S. younghusbandi shannaensis*)和细尾高原鳅(*Triplophysa stenura*) 3 种^[8]。本研究通过对哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫进行调查,旨在摸清种类组成,形成对应的宿主名录,掌握群落多样性及优势类群,明晰各类寄生蠕虫种群随季节的动态变化,总结哲古措寄生蠕虫的区系特点,为了解西藏鱼类寄生虫种类,研究青藏高原隆升对寄生虫与鱼类宿主协同进化提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 鱼类的采集

分别于 2018 年 9 月(秋季)、12 月(冬季)和 2019 年 3 月(春季)、6 月(夏季)到哲古措采集鱼类。裂腹鱼用刺网、高原鳅用地笼捕捞。冬、春两季湖面大部分区域结冰,因湖岸水浅,冰层很薄,人走过会把冰层踩穿,难以将船拖至湖中心未结冰

的水域下网。只能向湖中心方向行走一段再破冰下网。将采捕到的裂腹鱼放入网兜暂养在湖中,待数量超过 30 尾后,装入活体运输打包袋,充氧带回拉萨。

1.2 消化道寄生蠕虫的检查和保存

寄生蠕虫检查在西藏自治区农牧科学水产科学研究所病理实验室内进行,死鱼放入装有冰板的冷藏箱,当天解剖,活鱼则用大收纳箱装水充氧暂养,尽快解剖。用剪刀分别剪开裂腹鱼的肠道、高原鳅的胃和肠道,用手术刀刮取内容物和黏液置于 10 cm×10 cm 的玻璃板中央,盖上相同大小玻璃板,通过挤压将内容物和黏液分散展开,以便于观察。用重庆光电 HG880323 便携式解剖镜进行寄生虫检查。

根据形态特征将收集到的蠕虫分类,放入不同培养皿中。用 0.65% 的生理盐水清洗虫体,清洗干净后将大部分虫体保存在 70% 酒精中,用于形态观察,余下的保存在无水乙醇中,用于线粒体 DNA 测序。

1.3 消化道寄生蠕虫的种类鉴定

消化道寄生蠕虫的种类鉴定使用形态学和分子生物学相结合的方法。形态学中对属和种的判断参考书籍^[1,9-10]中各类寄生蠕虫的分类检索表和形态特征。测序使用 Sanger 法,线虫测序的线粒体基因为 12S,将获取的基因序列在 NCBI 数据库中进行比对。

1.4 数据统计、分析及图像处理

统计鱼类样本总数、被感染的鱼类样本数以及寄生蠕虫的种类和寄生数量,计算感染强度、感染率和平均丰度。其中,感染强度为某种寄生虫感染数量最小值和最大值的范围,感染率= N'/N ,平均丰度= n'/N , N' 为被某种寄生虫感染的鱼类样本数, N 为鱼类样本总数, n' 为某种寄生虫的总数^[1]。组分群落多样性和优势度分别用 Shannon-Wiener 指数和 Berger-Parker 指数来衡量^[1], Shannon-Wiener 指数 $SW = -\sum p_i \ln p_i$, p_i 为第 i 种寄生虫的数量与所有寄生虫数量的比值, Berger-Parker 指数 $BP = n_{\max}/n$, n 是所有寄生虫个体数量的总和, $n_{\max}$ 是感染丰度最大的一类寄生虫数量。用 WPS 表格 2019 进行数据统计和分析,用 OLYMPUS SZX16 体视显微镜和 cellSens Entry 图像分析软件

拍照, 用 Adobe PhotoShop CS6 进行图片处理及寄生蠕虫结构示意图绘制。

2 结果与分析

2.1 宿主鉴定

通过鉴定, 哲古措中的土著鱼类为 2 种, 一种是裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)裂腹鱼属(*Schizothorax*)的高原裸鲤(*Gymnocypris waddellii*), 另一种是鳅科(Cobitidae)高原鳅属(*Triplophysa*)的异尾高原鳅(*Triplophysa stewartii*), 与已有记录不同, 未发现外来鱼类。

2.2 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的种类组成

共解剖高原裸鲤 134 尾, 发现消化道寄生蠕虫 5 种, 其中绦虫 1 种, 复殖吸虫 1 种, 线虫 2 种, 棘头虫 1 种。绦虫为聂氏拟短结绦虫(*Parabreviscolex niepini*)^[4], 棘头虫、复殖吸虫和 2 种线虫均为未定种。共解剖异尾高原鳅 279 尾, 胃肠道中未发现任何寄生蠕虫。

2.2.1 聂氏拟短结绦虫 单体节绦虫, 隶属于鲤蠹目(Caryophyllidea)头颊绦虫科(Capingentidae)拟短节绦虫属(*Parabreviscolex*)。李文祥等^[5]在 2004 年对西藏拉萨河鱼类内寄生蠕虫调查中最先报道此虫。2015 年, Xi 等^[4]在雅鲁藏布江林芝江段的拉萨裂腹鱼和拉萨裸裂尻肠道中也发现了此虫, 根据头节的形态、子宫圈和阴茎囊的相对位置、卵黄腺的分布、生殖孔的数量和排布、卵巢的形状与头颊绦虫科已知其他属特征的差异, 并结合分子生物学方法, 将此虫列入新属新种, 并公布了详细形态及结构示意图。

2.2.2 棘头虫 隶属于始新棘头虫纲(Eoacanthocephala)新棘头虫目(Neoacanthocephala)新棘吻科(Neoechinorhynchidae)新棘吻虫属(*Neoechinorhynchus*)。淡黄色, 体表光滑无棘, 外形似香蕉, 略向腹面弯曲, 体长介于 3.20~10.69 mm, 雌虫大于雄虫。体壁可见椭圆形巨核, 腹面 1 个, 背面 4~5 个。吻短而小, 呈膨大的球状。吻钩呈螺旋状排列, 6 列, 每列 3 个, 共 18 个; 第一行吻钩较宽大, 第二、三行吻钩等大, 小于第一行吻钩。吻腺两根, 呈棒状, 一根有巨核 1 个, 另一根有巨核 2 个; 吻腺在个体间的长度存在较大差异, 长的可

超过躯干中部, 短的不及躯干中部。雌虫体腔内可见椭圆形卵, 分散排布; 体腔底端可见棒棒糖状的生殖系统。雄虫的 2 个睾丸相连, 位于躯干中部略偏下位置; 睾丸下方为黏液腺, 呈合体体结构; 黏液贮囊颜色较深, 有时与黏液腺重叠, 有时位于黏液腺下方, 并伸出一条同样颜色的黏液腺管, 其两侧为白色的贮精囊; 雄虫交接可伸出体外, 囊呈钟罩状(图 1)。

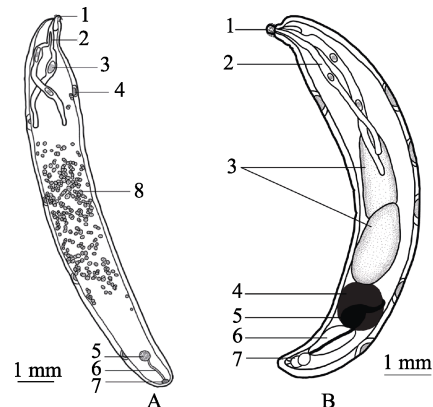


图 1 新棘吻虫未定种

- A. 雌虫: 1. 吻; 2. 吻腺; 3. 吻腺巨核; 4. 体壁大核;
5. 子宫钟; 6. 子宫; 7. 阴道; 8. 卵。
B. 雄虫: 1. 吻; 2. 吻腺; 3. 睾丸; 4. 粘液腺;
5. 粘液腺贮囊; 6. 贮精囊; 7. 交接囊。

Fig. 1 *Neoechinorhynchus* sp.

- A. female: 1. proboscis; 2. lemniscus; 3. giant nucleus of lemniscus; 4. somatic giant nucleus; 5. uterine bell; 6. uterine; 7. vagina; 8. eggs.
B. male: 1. proboscis; 2. lemniscus; 3. testes; 4. cement gland; 5. cement reservoir; 6. seminal vesicle; 7. copulatory bursa.

2.2.3 复殖吸虫 隶属于异肉科(Allocreadiidae), 异肉吸虫属(*Allocreadium*)。虫体较肥厚, 向头尾两端延长, 无棘, 体白色, 略透明。吸盘与咽发育良好。腹吸盘位于体前端, 身体最宽处位于腹吸盘后端。肠分支, 前端从腹吸盘处开始, 沿睾丸两侧向下延伸至体后端。睾丸 2 个, 椭圆形, 紧挨一起, 后睾丸大于前睾丸, 卵巢位于腹吸盘与前睾丸之间, 椭圆形, 比前睾丸小, 下方有一个大小相近的受精囊。阴茎囊位于食道与腹吸盘交汇处。卵黄腺发达, 从腹吸盘前端沿体两侧一直延伸至体末端。排泄囊位于体末端。成熟虫卵椭圆形, 透明或淡棕色, 数量众多, 密布于腹吸盘与前睾丸之间(图 2)。

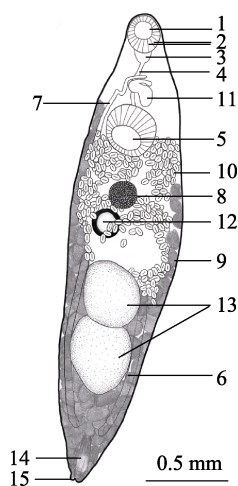


图 2 异肉吸虫未定种

1. 口; 2. 口吸盘; 3. 咽; 4. 食道; 5. 腹吸盘; 6. 肠道;
7. 子宫; 8. 卵巢; 9. 卵黄腺; 10. 卵; 11. 阴茎囊;
12. 受精囊; 13. 睾丸; 14. 排泄囊; 15. 排泄孔。

Fig. 2 *Allocreadium* sp.

1. mouth; 2. oral sucker; 3. pharynx; 4. esophagus; 5. ventral sucker; 6. intestinal canal; 7. uterine; 8. ovary; 9. vitelline follicles; 10. eggs; 11. cirrus sac; 12. seminal receptacle; 13. testes;
14. excretory vesic; 15. excretory holes.

2.2.4 线虫 经形态观察, 哲古措高原裸鲤消化道中的线虫有两种, 一种略长, 有唇瓣, 尾部较尖, 体表具环纹; 另一种体型相对细小一些, 头部有一小突起, 未见唇瓣, 尾部钝圆, 体表也具有环纹(图 3)。测序结果在 NCBI 数据库中进行比对, 发现这两种线虫与鲁道夫对盲囊线虫(*Contracaecum rudolphii*)(Accession JN986596.1)和束首线虫属(*Streptocara*)来源不明线虫(Accession FJ426248.1)一致性最高, 分别为 94.29%和 94.28%。因而将这两种线虫分别归为尾感器亚纲(Phasmodia)蛔目(Ascaridida)异尖科(Anisakidae)对盲囊线虫属(*Contracaecum*)未定种(Accession MT335815~MT335816)和尾感器亚纲旋尾目(Spirurida)华首科(Acuariidae)束首线虫属未定种(Accession MT350402~MT350407)。

2.3 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫不同季节的感染情况

哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫不同季节的感染情况见表 1。

2.3.1 寄生蠕虫种类 春季和夏季四类寄生虫均被检出, 秋季和冬季未发现绦虫。

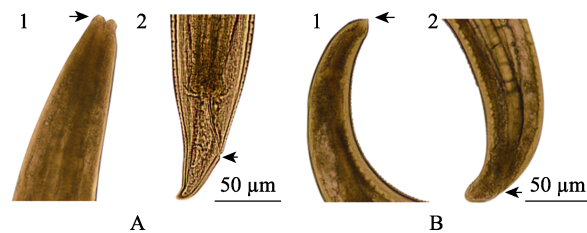


图 3 哲古措高原裸鲤消化道寄生的两种线虫

A. 对盲囊线虫未定种: 1. 头部; 2. 尾部;

B. 束首线虫未定种: 1. 头部; 2. 尾部。

箭头分别指向头部和泄殖孔。

Fig. 3 Two gastrointestinal nematodes of *Cymnocypris waddellii* in Lake Chugutso

A. *Contracaecum* sp.: 1. head; 2. end. B. *Streptocara* sp.: 1. head; 2. end. The arrows point to the heads and the excretory holes, respectively.

2.3.2 感染率 线虫在 4 个季节中的感染率均远远高于其他三类寄生蠕虫, 以秋季最高, 冬季下降, 春季上升, 夏季降至最低, 呈现出一定的季节性; 复殖吸虫、绦虫和棘头虫四季的感染率均在 10%以内浮动。

2.3.3 感染强度 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫感染强度均较低, 大部分感染 1~2 条, 仅复殖吸虫在春季时感染强度为 5~6 条。

2.3.4 平均丰度 4 个季节均以线虫的平均丰度为最高, 并显现出与感染率相同的季节变化趋势, 即秋季最高, 夏季最低, 冬、春两季上下浮动。

2.4 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫不同季节的群落特征

哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫不同季节的群落特征见表 2。Shannon-Wiener 多样性指数在春季最高, 为 1.27, 夏季和秋季持续下降, 冬季上升, 为 0.85。线虫的 Berger-Parker 优势度指数介于 0.38~0.76, 在春、夏、秋、冬四季中均为优势种。

3 讨论

3.1 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫种类特点

在中国其他地区常见的鲤科鱼类消化道寄生蠕虫, 绦虫如鲤蠢目的中华许氏绦虫(*Khawia sinensis*)和梭形纽带绦虫(*Atractolytocetus* sp.)、头槽目(Bothriocephalidea)的鳞头槽绦虫(*Bothriocephalus acheilognathi*), 复殖吸虫如日本侧殖吸虫(*Asymphylodors japonica*), 线虫如毛细线虫属(*Capillaria*)的种类等, 在哲古措土著鱼类中并未发现, 物种

表 1 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫不同季节的感染情况

Tab. 1 Seasonal occurrence of helminths in gastrointestinal of *Cymnocypris waddellii* from Lake Chugutso

季节 season	寄生蠕虫种类 parasitic worm	样本总数/尾 sample size	被感染样本数/尾 infected sample size	感染率/% prevalence	感染强度 intensity	平均丰度 mean abundance
秋季 autumn	绦虫 Cestode	39	—	—	—	—
	复殖吸虫 Digenea		2	5.13	1~3	0.10±0.50
	线虫 Nematode		15	38.46	1~2	0.49±0.68
	棘头虫 Acanthocephalan		2	5.13	1	0.05±0.22
冬季 winter	绦虫 Cestode	31	—	—	—	—
	复殖吸虫 Digenea		1	3.23	1	0.03±0.18
	线虫 Nematode		5	16.13	1~2	0.19±0.48
	棘头虫 Acanthocephalan		2	6.45	1	0.06±0.25
春季 spring	绦虫 Cestode	32	2	6.25	1~2	0.09±0.39
	复殖吸虫 Digenea		2	6.25	5~6	0.34±1.36
	线虫 Nematode		8	25.0	1~4	0.38±0.83
	棘头虫 Acanthocephalan		3	9.38	1~3	0.19±0.64
夏季 summer	绦虫 Cestode	63	1	1.59	1	0.02±0.13
	复殖吸虫 Digenea		1	1.59	1	0.02±0.13
	线虫 Nematode		8	12.70	1~2	0.14±0.40
	棘头虫 Acanthocephalan		2	3.17	1	0.03±0.18

表 2 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫的多样性及优势类群

Tab. 2 Diversity and dominant group of *Cymnocypris waddellii*'s gastrointestinal helminths in Lake Chugutso

季节 season	寄生虫种类数 total number of species	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Berger-Parker 指数 Berger-Parker index	优势类群 dominant group
秋季 autumn	3	0.70	0.76	线虫 Nematode
冬季 winter	3	0.85	0.67	线虫 Nematode
春季 spring	4	1.27	0.38	线虫 Nematode
夏季 summer	4	0.94	0.69	线虫 Nematode

构成上具有一定的地域性。而且广布性寄生虫较多, 聂氏拟短结绦虫、新棘吻虫未定种和对盲囊线虫未定种在作者对西藏不同河流和湖泊的采样中均被发现过, 这可能与鸟类的迁徙活动密切相关。调查显示, 哲古措所处的喜马拉雅山原湖盆宽谷区域有鸟类 75 种, 多为过境鸟, 并有少量留鸟^[11]。像斑头雁从青海湖沿青藏-印度路线向西南方向迁徙, 西藏的河流与湖泊是它们的停歇补给地或越冬地^[12], 采样中也发现哲古措有赤麻鸭和斑头雁等候鸟。而鸟类是一些寄生虫的终末宿主, 其迁移能力使这类寄生虫随之扩散, 可见迁徙鸟类对寄生蠕虫的传播起到了重要的作用。

3.2 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的群落多样性特点

青海湖、雅鲁藏布江支流拉萨河和哲古措均

位于青藏高原, 生活着适应高原环境的冷水性特有土著鱼类。将这些土著鱼类与中国其他地区湖泊、水库鱼类的消化道寄生蠕虫物种数及多样性指数进行比较 (表 3), 可以发现, 哲古措高原裸鲤消化道寄生蠕虫的物种数和物种组成与其他两个高原水域相似, 群落多样性水平较高。一般认为, 肉食性鱼类处于高营养级, 可通过摄食其他鱼类而获得更多的寄生虫, 消化道寄生蠕虫的多样性和丰富度均较高^[13]。鳊^[14]、马口鱼^[15]和黄颡鱼^[16]均属于肉食性鱼类, 因而消化道寄生蠕虫的物种数会更多。鲤^[17-19]与青海湖裸鲤^[20]、高原裸鲤同属于杂食性鱼类, 但鲤与这些青藏高原土著鱼类消化道寄生蠕虫物种数及多样性指数却呈现出明显差异, 这可能与生存水域的水体生态环境、中间宿主的种类及数量等有关。

表 3 青藏高原土著鱼类与中国其他地区湖泊、水库鱼类消化道寄生蠕虫物种数及多样性指数比较
Tab. 3 Comparison species number and diversity index comparison of fishes' gastrointestinal helminthes in Qinghai-Tibet Plateau with those in lakes and reservoirs from other regions of China

水域 water area	采样时间 sampling time	宿主 host	消化道寄生虫物种数 total number of gastrointestinal species	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	文献来源 literature source
青海湖甘子河流域 Ganzi River basin of Qinghai Lake	2013 年	青海湖裸鲤 <i>Gymnocypris przewalskii</i>	5	—	[20]
拉萨河 Lhasa River	2004 年 7 月	拉萨裸裂尻 <i>Schizopygopsis younghusbandi</i>	6	1.54	[5]
		双须叶须鱼 <i>Ptychobarbus dipogon</i>	4	—	
		高原裸鲤 <i>Gymnocypris waddellii</i>	5	—	
		尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewartii</i>	5	—	
		巨须裂腹鱼 <i>Schizothorax macropogon</i>	4	1.24	
		双须叶须鱼 <i>Ptychobarbus dipogon</i>	0	0	
		细尾高原鳅 <i>Triplophysa stenura</i>	4	—	
哲古措 Lake Chuguco	2018 年 9 月、12 月 2019 年 3 月、6 月	高原裸鲤 <i>Cymnocypris waddellii</i>	5	0.70–1.27	本文
梁子湖 Liangzi Lake	2012 年 11 月	鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	7	0.31	[14]
洞庭湖 Dongting Lake			9	0.16	
鄱阳湖 Poyang Lake			9	0.41	
丹江口水库 Danjiangkou reservoir	2004 年 8 月— 2005 年 11 月	马口鱼 <i>opsariichthys bidens</i>	14	1.20	[15]
鄱阳湖 Poyang Lake	2004 年 2 月	黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	8	0.58	[16]
洞庭湖 Dongting Lake			7	0.18	
牛山湖 Niushan Lake			8	0.53	
洪湖 Honghu Lake			6	0.22	
保安湖 Baoan Lake			8	0.62	
汤逊湖 Tangxun Lake			7	0.83	
梁子湖 Liangzi Lake			8	0.57	
丹江口水库 Danjiangkou reservoir	2004 年 2、5、8、10、12 月, 2005 年 2、5、8、11 月	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	11	4.63	[17]
太白湖 Taibai Lake	2015 年 12 月	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	3	—	[18]
轻岗湖 Qinggang Lake	1998 年 1 月	鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	1	0.95	[19]
洋澜湖 Yanglan Lake			1	0.75	
通湖 Tonghu Lake			6	0.58	
南湖 Nanhu Lake			4	0.64	
牛山湖 Niushan Lake			7	0.54	
花马湖 Huama Lake			4	0.64	

3.3 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的感染特点

青海湖裸鲤消化道寄生蠕虫感染率, 青海新棘吻虫为 43.75%~53.13%, 另一种棘头虫为 31.25%~53.13%, 线虫为 18.75%~84.38%^[20]; 拉萨河 6 种

土著鱼类消化道寄生蠕虫感染率, 聂氏拟短结绦虫为 25.90%, 青海新棘吻虫为 30.00%~77.80%, 裂腹鱼的异肉吸虫为 12.50%~33.30%, 线虫为 20.00%~70.70%^[5]; 哲古措高原裸鲤消化道中, 聂

氏拟短结绦的感染率为 0~6.25%, 新棘吻虫未定种为 3.17%~9.38%, 高原裸鲤的异肉吸虫属吸虫为 1.59%~6.25%, 线虫为 12.70%~38.46%。通过比较可以发现, 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫感染率要低得多, 且平均丰度也较低。这可能与 3 个水域的水体生态环境、中间宿主的种类和数量密切相关。青海湖海拔 3000~3500 m, 浮游生物有包括桡足类在内的 10 种, 生物密度 138.00~376.00 ind/L^[21], 大型底栖生物有包括寡毛类、甲壳纲、水生昆虫和软体动物在内的 28 种, 生物密度 331.20~1562.70 ind/m²^[22]。拉萨河海拔 3580~5200 m, 春季时浮游动物共有 51 种属, 生物密度 45.00~125.00 ind/L^[23], 8 月大型底栖生物共有包括水生昆虫、软体动物门和环节动物门等在内的 41 种属, 生物密度 3.00~1250.00 ind/m²^[24]。哲古措海拔 4611 m, 调查中共发现浮游动物 26 种属, 生物密度 1.84~18.67 ind/L, 大型底栖生物包括节肢动物门、软体动物门和环节动物门在内的 5 种, 生物密度 4.00~296.00 ind/m²。哲古措浮游动物和大型底栖生物的密度明显小于青海湖和拉萨河, 长达半年时间的冰冻及低温可能是限制中间宿主种群数量的重要原因, 中间宿主数量的匮乏使消化道寄生蠕虫感染率和平均丰度均保持在较低水平。

优势类群线虫的数量表现出一定的季节消长规律: 春季比冬季略高, 夏季明显降低, 秋季种群数量上升为周年最高。一般认为, 温度和对中间宿主的利用是影响寄生虫种群季节动态的最主要因素^[1]。哲古措一年四季气温均较低, 尤以冬、春两季气温为最低, 湖面大部分区域结冰, 水温也处于最低范围(表 4), 而水温会直接影响中间宿主的种群数量, 过高或过低都不利于其生长繁殖^[25], 5 月底、6 月初气温回升, 冰雪消融, 地表径流补给增大, 可能导致中间宿主密度降低, 从而使线虫数量随之降低; 这种状况可能随着气温的不断回升和中间宿主的大量繁殖逐渐改变, 线虫数量在 9 月出现了明显的上升。也有研究认为鱼类在入夏后捕食量增大, 感染寄生虫的机会增多, 但由于滞后效应, 从秋季开始感染率和平均丰度才表现出显著增大^[13]。而且, 哲古措水深较浅, 丰水期湖中心深度亦不超过 2 m, 加之冬、春两季湖

面大部分区域结冰, 高原裸鲤的活动场所被限制, 向湖中水深较深的地方聚集, 而候鸟也会在这些未完全结冰、鱼类又较多的地方摄食、栖息, 粪便中的虫卵随之排入湖水中, 故而冬季也保持了一定的平均丰度, 累积效应使平均丰度在春季呈现上升趋势; 随着湖水的解冻, 夏季高原裸鲤活动范围变大了许多, 平均丰度反而降低了。除上述原因外, 夏季高原裸鲤感染线虫的平均丰度较低可能还与寄生虫的消亡有关系。多数线虫的生命周期为 1 年^[26], 夏季时, 可能线虫成虫中的绝大部分已经死亡, 而幼虫还在第一中间宿主内发育, 因而感染第二宿主鱼类的平均丰度较低; 秋季平均丰度上升至周年最高, 也说明一定数量的幼虫成功感染了第二宿主高原裸鲤并在其体内继续发育。此外, 鱼类消化道寄生蠕虫的种群动态也与宿主的行为有关^[1]。6 月时高原裸鲤进入繁殖期^[8], 鱼类繁殖期的行为也会影响寄生虫的数量。在对挪威沙鰕虎鱼寄生的一种三代虫季节动态的研究发现, 在 6 月繁殖高峰时, 雄鱼寄生的数量明显高于雌鱼, 但 7 月繁殖期结束后, 雄鱼寄生的数量反而低于雌鱼, 推测主要与雌雄在不同时间的行为差异有关^[27]。

表 4 哲古措四季的水温情况
Tab. 4 Water temperature of Lake Chugusto in four seasons

季节 season	秋季 autumn	冬季 winter	春季 spring	夏季 summer
水温/℃ water temperature	10.2~13.2	0	0	11.9~22.4

注: 此处测量的是湖岸边浅层水温
Note: This is the shallow water temperature along the shore of Lake Chugusto.

哲古措中另外一种土著鱼类异尾高原鳅也以浮游动物和底栖生物为食^[4], 但相比高原裸鲤消化道中发现了 5 种寄生蠕虫, 异尾高原鳅消化道中却未发现任何寄生蠕虫, 且四季皆如此。青海湖与哲古措一样, 湖中生活着一种裂腹鱼和一种高原鳅, 对棘头虫感染情况的研究结果也与哲古措类似, 青海湖裸鲤的感染率明显高于高原硬刺条鳅(*Nemachilus scleropterus*), 推测这种现象与宿主肠道空间大小、摄食量和分布空间的差异有关^[28]。相似地, 首先, 哲古措高原裸鲤平均全长为(26.83±6.15) cm, 异尾高原鳅平均全长为(11.07±

1.17) cm, 高原裸鲤体型远大于异尾高原鳅, 其消化道长度也远高于异尾高原鳅消化道长度, 能为寄生蠕虫提供更为宽广的生活空间。哲古措 5 种寄生蠕虫的感染率和感染强度相对较低, 为了保证种群的繁衍, 可能会选择更有利于生长繁殖的宿主消化道环境。其次, 高原裸鲤摄食量远大于异尾高原鳅, 获得感染的机率也更大。再次, 高原裸鲤在非冰封季节可全湖分布, 而鳅科鱼类一般分布于入水口和湖边的浅水区, 因而高原裸鲤被感染的机会更多。

3.4 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的区系特点

综上所述, 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的物种组成具有一定的地域性, 大部分为广布性寄生虫, 鸟类在其传播过程中起到了重要作用; 虽然哲古措土著鱼类物种较少, 但其消化道寄生蠕虫有相对丰富的物种, 呈现出较高的群落多样性; 哲古措土著鱼类消化道寄生蠕虫的主要宿主是高原裸鲤, 5 种寄生蠕虫的感染率和感染强度均相对较低, 优势类群线虫的数量消长具有一定的季节性。

参考文献:

- [1] 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.]
- [2] Kuang P R. The description of two *Tracheliastes* (parasitic copepodas)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1964, 5(1): 55-62. [匡溥人. 两种马颈鱼虱(寄生桡足类)的记述[J]. 水生生物学集刊, 1964, 5(1): 55-62.]
- [3] Li P, Xi B W, Zhao X, et al. *Myxobolus linzhiensis* n. sp. (Myxozoa: Myxobolidae) from the gill filament of *Schizothorax oconnori* Lloyd (Cyprinidae: Schizothoracinae) in Tibet, China: Morphological and molecular characterization[J]. Parasitology Research, 2017, 116(11): 3097-3103.
- [4] Xi B W, Oros M, Chen K, et al. A new monozoic tapeworm, *Parabreviscolex niepini* n. g., n. sp. (Cestoda: Caryophyllidea), from schizothoracine fishes (Cyprinidae: Schizothoracinae) in Tibet, China[J]. Parasitology Research, 2018, 117(2): 347-354.
- [5] Li W X, Zhang L Q, Gao Q, et al. Endohelminths and their community characteristics in fish of the Lhasa River in Tibet of China[J]. Chinese Journal of Zoology, 2008, 43(2): 1-8. [李文祥, 张立强, 高谦, 等. 西藏拉萨河鱼类内寄生蠕虫的种类组成及其群落特征[J]. 动物学杂志, 2008, 43(2): 1-8.]
- [6] Qinghai-Tibet Plateau Comprehensive Scientific Investigation Team, Chinese Academy of Sciences. Rivers and Lakes in Tibet[M]. Beijing: Science Press, 1984. [中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏河流与湖泊[M]. 北京: 科学出版社, 1984.]
- [7] Wang S M, Dou H S. Records of Lakes in China[M]. Beijing: Science Press, 1996: 430. [王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志[M]. 北京: 科学出版社, 1996: 430.]
- [8] Ji F, Li L. Atlas of Fishes of the Tibet Plateau[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2017. [纪锋, 李雷. 西藏鱼类图集[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017.]
- [9] Zhang J Y, Qiu Z Z, Ding X J, et al. Fish parasites and parasitic diseases[M]. Beijing: Science Press, 1999: 291-656. [张剑英, 邱兆祉, 丁雪娟, 等. 鱼类寄生虫与寄生虫病[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 291-656.]
- [10] Hubei Institute of Hydrobiology. Diagrams and explanations of the Pathogeny of Fish Disease in Hubei Province. Beijing: Science Press, 1973: 158-215. [湖北省水生生物研究所. 湖北省鱼病病原区系图志[M]. 北京: 科学出版社, 1973: 158-215.]
- [11] Yang L, Samchuedrolma, Wen D M. Preliminary report of bird resources survey in Shannan region of Tibet[J]. Tibet Science and Technology, 2013(6): 29-30, 32. [杨乐, 仓决卓玛, 闻冬梅. 西藏山南地区鸟类资源调查初报[J]. 西藏科技, 2013(6): 29-30, 32.]
- [12] Liu D P. Breeding movement and migration of bar-headed goose (*Anser indicus*) at Qinghai Lake and spatial-temporal relationship with HPAI outbreaks[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2010. [刘冬平. 青海湖斑头雁的繁殖期活动性、迁徙路线及其与禽流感暴发的时空关系[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.]
- [13] Chen H W, Liu W C, Davis A J, et al. Network position of hosts in food webs and their parasite diversity[J]. Oikos, 2008, 117(12): 1847-1855.
- [14] Lu M M, Li W X, Wang W W, et al. Composition and diversity of helminth communities in alimentary tracts of the mandarin fish *Siniperca chuatsi* from three lakes in the floodplain of the Yangtze River in China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(2): 301-306. [卢明森, 李文祥, 王微微, 等. 长江中下游三个湖泊中鳊消化道寄生蠕虫群落的组成与多样性[J]. 水生生物学报, 2015, 39(2): 301-306.]
- [15] Xi B W, Wang G T, Wu S G, et al. Community structure of the intestinal helminths of the Chinese hook snout carp *Opsariichthys bidens* (Gunther), 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.]

- [16] Li W X, Nie P, Wang G T, et al. Communities of gastrointestinal helminths of fish in historically connected habitats: Habitat fragmentation effect in a carnivorous catfish *Pelteobagrus fulvidraco* from seven lakes in flood plain of the Yangtze River, China[J]. *Parasites & Vectors*, 2009, 2(1): 22.
- [17] 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.]
- [18] Zhao W S, Zhou S, Zhang D, et al. Investigation on parasitic helminths species in commercial fishes from Taibai Lake[J]. *Freshwater Fisheries*, 2017, 47(3): 52-57. [赵威山, 周顺, 张东, 等. 太白湖主要经济鱼类寄生蠕虫种类调查[J]. *淡水渔业*, 2017, 47(3): 52-57.]
- [19] Nie P, Yao W J, Gao Q, et al. Diversity of intestinal helminth communities of carp from six lakes in the flood plain of the Yangtze River, China[J]. *Journal of Fish Biology*, 1999, 54(1): 171-180.
- [20] Li Y, Li C Z, Kang M, et al. Preliminary investigation and seasonal dynamics of endoparasites in the *Gymnocypris przewalskii* from Ganzi River basin of Qinghai Lake[J]. *Scientific Fish Farming*, 2014(12): 54-55. [李英, 李长忠, 康明, 等. 青海湖甘子河流域裸鲤体内寄生虫的初步调查及季节动态研究[J]. *科学养鱼*, 2014(12): 54-55.]
- [21] Yang J X, Qi H F, Shi J Q, et al. Hydrobiont investigation of Qinghai Lake in summer[J]. *Qinghai Science and Technology*, 2008, 15(6): 19-25. [杨建新, 祁洪芳, 史建全, 等. 青海湖夏季水生生物调查[J]. *青海科技*, 2008, 15(6): 19-25.]
- [22] Meng X L, He Y B, Song Z Y, et al. Structure and spatial distribution patterns of macrozoobenthos in Qinghai Lake area[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(5): 819-827. [孟星亮, 何玉邦, 宋卓彦, 等. 青海湖区大型底栖动物群落结构与空间分布格局[J]. *水生生物学报*, 2014, 38(5): 819-827.]
- [23] Zhang J Y, Gao Z, Shen H B, et al. Community structure characteristics of plankton in Lhasa River in spring[J]. *Freshwater Fisheries*, 2017, 47(4): 23-28, 62. [张军燕, 高志, 沈红保, 等. 拉萨河春季浮游生物群落结构特征研究[J]. *淡水渔业*, 2017, 47(4): 23-28, 62.]
- [24] Chen L, Wang D B, Jun S. Macroinvertebrate community structure and relationships with environmental factors in the Lhasa River basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(3): 757-769. [陈丽, 王东波, 君珊. 拉萨河流域大型底栖动物群落结构及其与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2019, 39(3): 757-769.]
- [25] Yang X L. Research on ecology with spatial and temporal distribution characteristics of protozoan community in Basum-Tso (Lake)[D]. Lhasa: Tibet University, 2019. [杨欣兰. 巴松措(湖)原生动物生态学与群落时空分布特征研究[D]. 拉萨: 西藏大学, 2019.]
- [26] Li W X. Ecology of endohelminths in the yellowhead catfish, *Pelteobagrus fulvidraco*[D]. Wuhan: Graduate School of Chinese Academy of Sciences (Institute of Hydrobiology), 2005. [李文祥. 黄颡鱼体内寄生蠕虫的生态学研究[D]. 武汉: 中国科学院研究生院(水生生物研究所), 2005.]
- [27] Appleby C. Population dynamics of *Gyrodactylus* sp. (Monogenea) infecting the sand goby in the Oslo Fjord, Norway[J]. *Journal of Fish Biology*, 1996, 49(3): 402-410.
- [28] 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.]

Community structure and seasonal dynamics of gastrointestinal helminths in two native fish species in Lake Chugutso, Tibet

PAN Yingzi¹, FU Peipei^{2,3}, ZHOU Jianshe¹, LIU Fei¹, WANG Qielu¹, Tashilhamo¹, CHEN Meiqun¹, WANG Wanliang¹

1. Institute of Fishery Sciences, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Tibet Native 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: To understand the community structure and seasonal dynamics of gastrointestinal helminths of native fishes in Lake Chugutso, Tibet, four seasons of sampling investigation were conducted in September (Autumn) and December (winter) 2018, March (spring) and June (summer) 2019. Two native fish species, *Gymnocypris waddellii* and *Triplophysa stewartii*, were collected, which were different from the original records. Five different gastrointestinal helminths were found in *G. waddellii*, including *Parabreviscolex niepini*, *Neoechinorhynchus* sp., *Alloclonium* sp., *Contracaecum* sp., and *Streptacera* sp.. Their morphological characteristics were described, and structure diagrams of some species were drawn. We found that the gastrointestinal helminth composition of *G. waddellii* in Chugutso Lake was regional and most are widespread parasites, where birds play an important role in their transmission. The Shannon-Wiener diversity index for gastrointestinal helminths of *G. waddellii* was 0.70–1.27. Compared with the species number and diversity index of gastrointestinal helminths in lakes and reservoirs from other regions of China, they were relatively abundant species and showed a high community diversity, although there were fewer native fish species in Chugutso Lake. The Berger-Parker dominance index was 0.38 – 0.76, and nematodes were the dominant group. The numbers of nematode population dynamics showed certain seasonality: the highest abundance in autumn and lowest in summer, with a decrease in winter, and increase in spring. It is possible that the nematode population dynamics is related to water temperature, number of intermediate hosts, nematode life cycle, and fish host behavior during the breeding period. The infection rates of digenea, cestodes, and acanthocephalans were <10% in four seasons, and the mean abundance was also low. Freezing temperatures and hypothermia in winter may limit the number of intermediate host populations, and result in low infection rates and mean abundance of gastrointestinal parasites. No gastrointestinal helminths were found in *T. stewartii*, which was possibly related to the differences of gastrointestinal space size, food intake, and fish host habitat. The purpose of this study was to provide a theoretical basis for further understanding the parasite composition and characteristics in Tibet and the coevolution of parasites and fish hosts in the Qinghai Tibet Plateau.

Key words: Lake Chugutso; native fish; parasitic helminths; parasite community; seasonal dynamics; Tibet

Corresponding author: PAN Yingzi. E-mail: pyingzi_tibet@163.com