

DOI: 10.12264/JFSC2021-0070

西藏羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫的种群生态

潘瑛子, 杨欣兰, 曾本和, 牟振波

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

摘要: 高原裸鲤(*Gymnocypris waddellii*)是西藏高原重要的土著裂腹鱼类, 本研究调查了藏南内流湖泊羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫的种群生态学, 对 180 尾高原裸鲤寄生蠕虫进行种类鉴定和感染数量统计分析。结果显示, 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫由 5 个物种构成, 分别为聂氏拟短节绦虫(*Parabrevicolex niepini*)、对盲囊线虫(*Contracaecum eudyptulae*)、束首线虫未定种(*Streptocara* sp.)、新棘吻虫未定种(*Neoechinorhynchus* sp.)和异肉吸虫属未定种(*Allocreadium* sp.)。新棘吻虫未定种的感染率最高, 聂氏拟短节绦虫的感染强度和平均丰度最高, 束首线虫未定种的感染率、感染强度和平均丰度最低。独立样本 *T* 检验表明, 各个肠道寄生蠕虫种群感染高原裸鲤群体的平均丰度均不存在宿主雌雄间的显著性差异($P>0.05$)。相关性分析结果显示各种群感染数量与宿主全长也不存在显著相关($P>0.05$)。用方差均值比分析 5 个种群的分布类型, 结果显示均呈聚集分布。将各个种群感染宿主数量的频率分别与负二项分布进行拟合, 用 χ^2 检验判断结果的显著性, 发现聂氏拟短节绦虫和束首线虫未定种种群虽然呈聚集分布, 但并不符合负二项分布。5 个种群中均以未感染的宿主频次为最高, 在感染情况下, 聂氏拟短节绦虫以感染 1~5 条的宿主出现频次最高, *C. eudyptulae* 和异肉吸虫未定种以感染 1 条的宿主出现频次最高, 束首线虫未定种感染数量为 1~6 条的宿主出现频次均较低且相近, 新棘吻虫未定种感染 1~2 条的宿主出现频次最高。本研究为摸清各肠道寄生蠕虫种群的基本情况, 进一步了解西藏土著鱼类寄生虫的区系组成及特点, 深入研究高原隆起、西藏特殊地理环境与寄生虫之间的关系累积了资料。

关键词: 羊卓雍错; 高原裸鲤; 寄生蠕虫; 种群生态; 宿主频次分布; 空间动态; 分布类型; 西藏

中图分类号: S941

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)01-0149-08

羊卓雍错(Yamdrok Lake)位于西藏自治区市浪卡子县($90^{\circ}21'E \sim 91^{\circ}05'E$, $28^{\circ}16'N \sim 29^{\circ}11'N$), 平均海拔 4441 m, 面积约 638.0 km^2 (长 74.0 km, 平均宽 8.6 km, 最大宽 33.0 km), 岸线长 410.0 km^[1], 属于藏南内流湖区, 是雅鲁藏布江南岸、喜马拉雅山北麓最大的内流湖泊, 依赖地表径流补给, 主要的入湖河流有 6 条^[1-2]。湖区属藏南山地灌丛草原半干旱气候, 年均气温 2.4 °C, 湖水 pH 为 9.2~9.3, 矿化度 1.62~1.89 g/L, 属硫酸盐类微咸水湖^[1]。高原裸鲤(*Gymnocypris waddellii*)隶属于鲤科(Cyprinidae)、裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)、裸鲤属^[3], 分布于藏南水系^[4], 是羊卓雍错中唯一的裂腹鱼^[5]。高原裸鲤是随着青藏高原的隆升

而出现, 并随着高原的急剧抬升而特化的类群^[6], 主要以小型浮游动物轮虫类等为食物, 兼食小型无脊椎动物^[5]。高原裸鲤被《中国生物多样性红色名录》^[7]定为易危物种(VU), 但对其基础生物学的研究却非常有限, 仅见于同为藏南内流湖泊的哲古错^[8]。该研究显示, 哲古错高原裸鲤种群年齡结构简单化, 繁殖力较低, 对繁殖场所的要求较高, 对生存环境变化较为敏感, 所以, 尽管现阶段对该种群的开发程度不高, 但还是应该采取措施, 对其种群进行科学而合理的保护^[8]。

西藏河流与湖泊众多, 鱼类组成独具特色, 但对西藏土著鱼类寄生虫的关注却很少。关于高原裸鲤寄生蠕虫的报道仅见于哲古错, 该研究在

收稿日期: 2021-02-19; 修订日期: 2021-04-28.

基金项目: 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, 研究方向为高原鱼类养殖与病害. E-mail: pyingzi_tibet@163.com

高原裸鲤的消化道中采集到了 5 种寄生蠕虫, 对寄生蠕虫的形态特征进行了描述; 除对盲囊线虫未定种(*Contracaecum* sp.)和束首线虫未定种(*Streptocara* sp.)的总感染率为 12.70%~38.46% 外, 异肉吸虫未定种(*Allocreadium* sp.)、聂氏拟短节绦虫(*Parabreviscolex niepini*)和新棘吻虫未定种(*Neoechinorhynchus* sp.)四季的感染率均在 10% 以内浮动, 平均丰度也较低^[9]。此外, 也仅拉萨河土著鱼类^[10]和分布在雅鲁藏布江的黑斑原𬶐^[11-12]有与寄生蠕虫生态学相关的报道。寄生虫种群生态学是寄生虫生态学研究的关键问题之一, 与寄生虫种群的发展动态和进化历程息息相关, 通过对西藏鱼类寄生虫种群生态开展相关研究, 不仅可以掌握某一时空同一种群所有个体的分布特征, 也可以明确寄生虫种群的消长规律等, 对于了解西藏鱼类寄生虫的多样性, 从而研究寄生虫与寄生虫、寄生虫与宿主、寄生虫与环境之间的关系具有重要意义。

本研究通过采样鉴定和统计分析, 对高原裸鲤肠道寄生蠕虫的种类、感染情况和分布类型等种群生态内容进行了研究, 以了解肠道各寄生蠕虫种群的基本情况, 这将有助于摸清西藏土著鱼类寄生虫的物种多样性, 掌握区系组成特点, 进一步探索西藏特殊地理环境、特有鱼类与寄生虫之间的关系。

1 材料与方法

1.1 采样方法

采样于 2020 年 7 月在西藏自治区农牧科学院水产科学研究所病理实验室进行。将高原裸鲤肠道剪开, 用手术刀刮取内容物和肠道内壁黏液置于 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, 挑取虫体并记录数量。

1.2 物种鉴定

借助重庆光电 HG880323 便携式解剖镜和 Nikon 光学显微镜进行形态学鉴定。主要参考《鱼病学》^[13]、《鱼类寄生虫与寄生虫病》^[14]、《鱼类寄生虫学》^[15]中分类检索表和形态特征描述对寄生蠕虫进行分类和科属鉴定。使用 Sanger 法进行

测序, 将获取的 18S rDNA 序列或 ITS 序列在 NCBI 数据库中进行比对, 对种进行确定。

1.3 数据处理

统计感染强度, 计算感染率、平均丰度、方差与平均值的比值(V/\bar{X} , 简称方均比), 计算公式和统计、判定方法如下^[13,15-16]。

(1) 感染强度为某种寄生虫感染数量最小值和最大值的范围。

$$(2) \text{感染率} = N_i / N$$

$$(3) \text{平均丰度} = n_i / N$$

(4) 各寄生蠕虫种群分布类型的判定: $V/\bar{X} < 1$, 为均匀分布; $V/\bar{X} = 1$, 为随机分布; $V/\bar{X} > 1$, 为聚集分布。

上述式中, N 为宿主鱼类样本总数, N_i 为被第 i 种寄生蠕虫感染的宿主样本数, n_i 为第 i 种寄生蠕虫的总数, V 为方差, \bar{X} 为各寄生蠕虫种群的平均个体数, V/\bar{X} 即为方均比。

2 结果与分析

2.1 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种类组成

共检查高原裸鲤 180 尾, 其中雌性 120 尾, 雄性 60 尾, 全长介于 22.20~49.20 cm, 平均全长(36.76±4.18) cm, 体重介于 77.3~896.7 g, 平均体重(425.92±148.27) g。发现肠道寄生蠕虫 5 种, 包括绦虫 1 种, 线虫 2 种, 棘头虫 1 种, 复殖吸虫 1 种。

2.1.1 绦虫 经形态鉴定, 该虫为鲤蠹目(Caryophyllidea)头颊绦虫科(Capingentidae)拟短节绦虫属(*Parabreviscolex*)的聂氏拟短节绦虫(*Parabreviscolex niepini*)^[2], 经 18S rDNA 序列比对, 与聂氏拟短节绦虫(KY224739.1)一致性为 99.87%, 与形态鉴定结果一致。

2.1.2 线虫 经形态鉴定, 体型较为粗壮的线虫为蛔目(Ascaridida)异尖科(Anisakidae)对盲囊线虫属(*Contracaecum*)的 *Contracaecum eudyptulae*, 体型较小的线虫为旋尾目(Spirurida)华首科(Acariidae)束首线虫属(*Streptocara*)未定种。这两种线虫在西藏土著鱼类中较为常见。经比对, 前者的 18S rDNA 序列与 *C. eudyptulae* 的一致性为 100% (EF180072.1), 后者的 18S rDNA 序列与哲

古错高原裸鲤寄生的束首线虫未定种(MW832240)进行比较,一致性为100%。

2.1.3 棘头虫 经形态鉴定,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*), 18S rDNA序列与同属的青海新棘吻虫(*Neoechinorhynchus qinghaiensis*) (MW144440.1)一致性最高,为99.21%,但二者体型大小存在明显差异。将此虫的ITS区域与青海新棘吻虫(MW851291)进行比对,一致性仅为94.85%,支持形态鉴定结果,二者同属不同种。

2.1.4 复殖吸虫 经形态鉴定,隶属于异肉科(Allocreadiidae)异肉吸虫属(*Allocreadium*), 18S与同属的条纹异肉吸虫(*Allocreadium neotenicum*) (JX983204.1)一致性最高,为99.01%。但考虑两个虫种的宿主差异性,将此虫暂定为未定种。

2.2 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群的感染情况

从表1可见,在羊卓雍错高原裸鲤5个肠道寄生蠕虫种群中,感染率最高的是新棘吻虫未定种,感染强度和平均丰度最高的为聂氏拟短节绦

虫,而感染率、感染强度和平均丰度最低的均为束首线虫未定种。

对每种肠道寄生蠕虫在高原裸鲤雌雄群体中的平均丰度进行独立样本T检验(置信度95%),结果显示均不存在显著性差异。

2.3 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群感染数量与宿主全长的关系

将宿主肠道寄生蠕虫各种群的感染数量与宿主全长进行相关性分析,以判断是否存在显著相关及相关的正负。结果显示,双尾检验的相伴概率值均大于0.05,5个种群的感染数量与宿主全长之间不存在显著相关(表2)。

2.4 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群的分布类型

羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种群的方均比 V/\bar{X} 见表3。聂氏拟短节绦虫、*C. eudyptulae*、束首线虫未定种、新棘吻虫未定种和异肉吸虫未定种的方均比均大于1,呈聚集分布。

羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群感染数量的宿主频次分布如图1所示,5个寄生蠕虫种群中均以未感染的宿主频次为最高;在感染情况

表1 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群的感染情况
Tab. 1 Infection of intestinal helminth populations of *Gymnocypris waddelli* in Yamdrok Lake

肠道寄生蠕虫种群 intestinal helminth population	寄生蠕虫数量 numbers of helminths	被感染的宿主 数量/尾 numbers of infected host	感染率/% prevalence	感染强度 intensity	平均丰度 mean abundance
聂氏拟短节绦虫 <i>Parabreviscolex niepini</i>	461	47	26.11	1~72	2.56±8.70
<i>Contracaecum eudyptulae</i>	84	28	15.56	1~17	0.47±1.73
束首线虫未定种 <i>Streptocara</i> sp.	21	5	2.78	2~6	0.12±0.73
新棘吻虫未定种 <i>Neoechinorhynchus</i> sp.	237	56	31.11	1~24	1.32±3.26
异肉吸虫未定种 <i>Allocreadium</i> sp.	115	33	18.33	1~16	0.64±2.26

表2 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群感染数量与宿主全长的相关性分析
Tab. 2 Correlation analysis between the number of intestinal helminths and total length of *Gymnocypris waddelli* in Yamdrok Lake

肠道寄生蠕虫种群 intestinal helminth population	Pearson 相关性 Pearson correlation	显著性(双侧) significance (bilateral)
聂氏拟短节绦虫 <i>Parabreviscolex niepini</i>	0.04	0.62
<i>Contracaecum eudyptulae</i>	0.04	0.58
束首线虫未定种 <i>Streptocara</i> sp.	-0.05	0.51
新棘吻虫未定种 <i>Neoechinorhynchus</i> sp.	-0.09	0.22
异肉吸虫未定种 <i>Allocreadium</i> sp.	-0.01	0.88

表 3 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群的方均比

Tab. 3 Variance to mean ratio of intestinal helminth populations in *Gymnocypris waddelli* in Yamdrok Lake

肠道寄生蠕虫种群 intestinal helminth population	聂氏拟短节绦虫 <i>Parabreviscolex niepini</i>	<i>Contracaecum eudyptulae</i>	束首线虫未定种 <i>Streptocara</i> sp.	新棘吻虫未定种 <i>Neoechinorhynchus</i> sp.	异肉吸虫未定种 <i>Allocreadium</i> sp.
方均比 variance to mean ratio	29.42	6.39	4.50	8.02	7.96

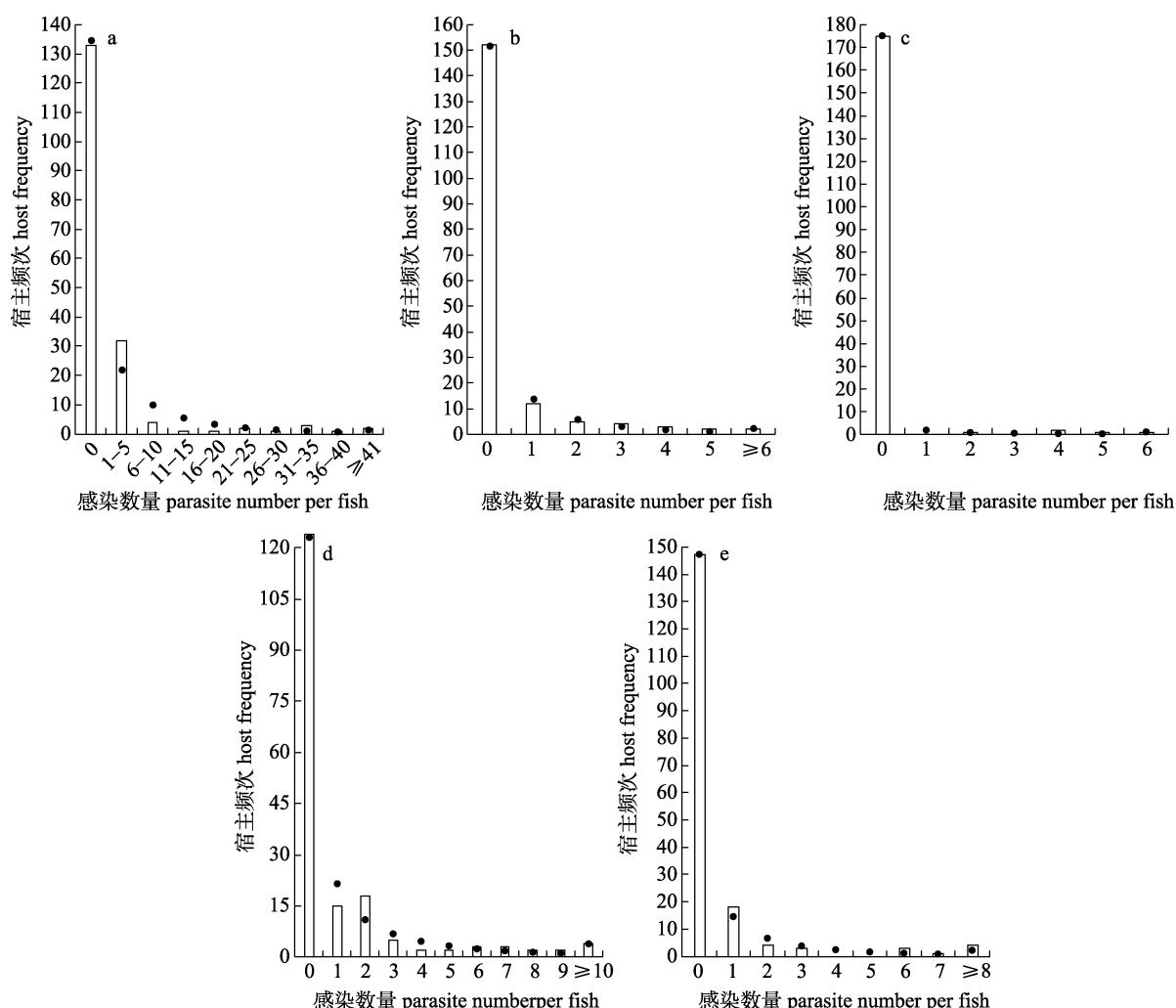


图 1 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种群感染的宿主频次分布

- a. 聂氏拟短节绦虫; b. 对盲囊线虫; c. 束首线虫未定种; d. 新棘吻虫未定种;
- e. 异肉吸虫未定种。白柱表示实际的宿主频率，黑点表示期望的宿主频率。

Fig. 1 Host frequency distribution of intestinal helminths populations of *Gymnocypris waddelli* in Yamdrok Lake

a. *Parabreviscolex niepini*; b. *Contracaecum eudyptulae*; c. *Streptocara* sp.; d. *Neoechinorhynchus* sp.;
e. *Allocreadium* sp.. White bars represent observed frequency and black dots represent expected frequency.

下, 聂氏拟短节绦虫的感染强度较大, 以感染 1~5 条的宿主出现频次最高, *C. eudyptulae* 和异肉吸虫未定种以感染 1 条的宿主出现频次最高, 束首线虫未定种在感染数量为 1~6 条时的宿主出现频次均较低且相近, 新棘吻虫未定种感染 1~2 条

的宿主出现频次最高。

将各个种群感染数量的宿主出现频次分别与负二项分布进行拟合, 用 χ^2 检验判断结果的显著性(表 4), 其中, 聂氏拟短节绦虫和束首线虫未定种种群虽然呈聚集分布, 但并不符合负二项分布。

表4 羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群感染数量的宿主频次与负二项分布的拟合结果

Tab. 4 Fitting results of the host frequency and negative binomial distribution of intestinal helminths of *Gymnocypris waddelli* in Yamdrok Lake

肠道寄生蠕虫种群 intestinal helminth population	实际卡方值 observed χ^2	理论卡方值 expected $\chi^2_{0.05, df}$	是否符合负二项分布 whether fits negative binomial distribution
聂氏拟短节绦虫 <i>Parabreviscolex niepini</i>	20.12	14.07	no ($P=0.01$)
<i>Contracaecum eudyptulae</i>	1.95	9.45	yes ($P=0.74$)
束首线虫未定种 <i>Streptocara</i> sp.	11.99	9.45	no ($P=0.02$)
新棘吻虫未定种 <i>Neoechinorhynchus</i> sp.	11.32	15.51	yes ($P=0.18$)
异肉吸虫未定种 <i>Allocereadium</i> sp.	10.98	12.59	yes ($P=0.09$)

3 讨论

3.1 关于羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种群的感染情况

感染情况的研究结果显示,对于羊卓雍错高原裸鲤雌雄群体,各肠道寄生蠕虫种群感染的平均丰度均不存在显著性差异。6—8月是羊卓雍错高原裸鲤的繁殖期^[3],根据实地观察,性成熟个体会逆流集群至入湖河流中,本研究中的高原裸鲤全部采集至河道中,为繁殖群体。在对挪威某个峡湾沙虎鱼 *Pomatoschistus minutus* 寄生某种三代虫种群动态的研究中,发现在繁殖期时,雄鱼寄生的数量明显高于雌鱼,推测主要与在繁殖时期雌雄宿主的行为差异有关^[17]。肠道寄生蠕虫主要是由于鱼类摄食感染有寄生虫幼虫的中间宿主而感染,各种群在羊卓雍错高原裸鲤繁殖群体雌雄宿主间不存在差异,可能提示着繁殖期雌雄群体间的摄食习惯并未产生明显差异。

感染情况的研究结果还显示,羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫各种群感染数量与宿主全长均不存在显著相关。Poulin^[18-19]认为,在同一宿主种群中,体型较大的个体可为寄生蠕虫提供更大的生存空间,因其往往具有更大的摄食强度、更广泛的食物来源和更多样化的活动空间,会比体型较小的个体面临更大的感染风险,从而拥有更多数量的寄生蠕虫;此外,生活时间越长,累积效应也越明显。很多研究也证实了这一观点^[20-24],但本研究却显示不存在显著相关,具体原因还需要进一步深入分析研究。

总之,肠道寄生蠕虫物种间的竞争^[25],宿主

食性与觅食策略随年龄、体型或性别的变化^[19,23-24],以及中间宿主的种群数量变动^[13]等,都可能引起寄生蠕虫种群感染情况的变化。

3.2 关于羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种群的分布类型

羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫5个种群均呈聚集分布。聚集分布是鱼类寄生蠕虫种群中最常见的分布模式,是由于寄生蠕虫对宿主种群的不均匀利用,使得大多数宿主未被感染或仅感染很少数量的同时,少部分宿主却聚集了大量个体^[18-19,26],一般认为与宿主易感程度、寄生虫在宿主体内的繁殖能力以及宿主通过免疫应答或其他机制消灭寄生虫的能力等因素有关^[27],同时,宿主在时间和空间上的分布不均,也会引起宿主个体接触寄生虫种类及数量的差异,此外,寄生虫生活史特征等自身特性也被认为是引起聚集分布的潜在原因^[18]。

3.3 关于羊卓雍错高原裸鲤肠道寄生蠕虫种群感染宿主的频率分布

5个寄生蠕虫种群中,未感染的宿主出现频次均为最高,说明感染集中于少部分宿主个体。在被感染时,除束首线虫未定种在感染数量为1~6条时的宿主出现频次均较低且相近外,其他4个寄生蠕虫种群均以感染1条、1~2条或1~5条的宿主出现频次为最高。也就是说,大部分宿主都只感染很少数量的某种寄生蠕虫,这可能与宿主的自身免疫和寄生虫的种间竞争有关。宿主的免疫应答会限制体内寄生蠕虫种群的增长。寄生蠕虫感染后会吸附于宿主的消化道壁黏膜,从而引起寄生部位组织的炎症,这是宿主对外来生物

入侵及物理伤害免疫反应的表现^[28-35]。普遍情况下, 最先入侵的蠕虫可以长时间存活, 而在随后的感染中, 同种蠕虫将会面临宿主免疫反应的增强, 从而降低感染的成功率^[28]。宿主防御与寄生蠕虫感染的博弈过程中, 可能将每种寄生蠕虫数量控制在较小范围内, 使其对宿主的正常生活无影响或影响很小。如果宿主对某种寄生蠕虫先天性和获得性免疫的效果均较差, 那将会被这种寄生蠕虫更多个体所感染。当某种寄生蠕虫大量寄生于某个宿主时, 种内竞争可能导致某些寄生蠕虫个体的死亡, 也可能导致所有或部分寄生蠕虫生长发育的停滞, 使其个体变小, 繁殖力降低^[13]。寄生蠕虫种群数量的增加还很可能引起宿主行为的变化, 使其更容易被捕食, 从而降低寄生蠕虫的种群数量^[13]。因而, 极端强度的寄生只会在极少数宿主个体上出现, 感染数量的宿主出现频次可能是宿主与寄生虫双向调控的结果。

参考文献:

- [1] Wang S M, Dou H S. Lakes of China[M]. Beijing: Science Press, 1998. [王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志. 北京: 科学出版社, 1998.]
- [2] Qinghai-Tibet Plateau Comprehensive Scientific Investigation Team, Chinese Academy of Sciences. Rivers and Lakes in Tibet[M]. Beijing: Science Press, 1984: 159-168. [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: 159-168.]
- [3] Bureau of Water Production in Xizang Autonomous Region. Fishes and Fish Resources in Xizang, China[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 134-136. [西藏自治区水产局. 西藏鱼类及其资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 134-136.]
- [4] Wu Y F, Tan Q J. Characteristics of the fish-fauna of the characteristics of Qinghai-Xizang Plateau and its geological distribution and formation[J]. Acta Zoologica Sinica, 1991, 37(2): 135-152. [武云飞, 谭齐佳. 青藏高原鱼类区系特征及其形成的地史原因分析[J]. 动物学报, 1991, 37(2): 135-152.]
- [5] Ji F, Li L. Atlas of Fishes of the Xizang Plateau[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2017: 48, 99. [纪锋, 李雷. 西藏鱼类图集[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 48, 99.]
- [6] Chen Y Y, Chen Y F, Liu H Z. Studies on the position of the Qinghai-Xizang Plateau region in zoogeographic divisions and its eastern demarcation line[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1996, 20(2): 97-103. [陈宜瑜, 陈毅峰, 刘焕章. 青藏高原动物地理区的地位和东部界线问题[J]. 水生生物学报, 1996, 20(2): 97-103.]
- [7] Red list of China's biodiversity — volume of vertebrate[R/OL]. Ministry of Environmental Protection, Chinese Academy of Sciences, 2015. <http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201505/W020150525496758954804.pdf>. [中国生物多样性红色名录—脊椎动物卷[R/OL]. 环境保护部, 中国科学院, 2015. [http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201505/W020150525496758954804.pdf.\]](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201505/W020150525496758954804.pdf)
- [8] Tan B Z. Study on the age, growth, reproduction and population dynamics of *Gymnocypris waddelli* in the Zhegu Lake, Tibet[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020: 11-39. [谭博真. 哲古错高原裸鲤年龄、生长、繁殖和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020: 11-39.]
- [9] Pan Y Z, Fu P P, Zhou J S, et al. Community structure and seasonal dynamics of gastrointestinal helminths in two native fish species in Lake Chugutso, Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(11): 1295-1304. [潘瑛子, 付佩佩, 周建设, 等. 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[J]. 中国水产科学, 2020, 27(11): 1295-1304.]
- [10] 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.]
- [11] Pan Y Z. Community structure and infection of gastrointestinal helminths in *Glyptosternon maculatum* from Tibet Autonomous Region, China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(5): 1034-1044. [潘瑛子. 西藏黑斑原𬶐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): 1034-1044.]
- [12] Pan Y Z, Fu P P, Wang Q L, et al. Distribution patterns and interspecific relationships of gastrointestinal helminths in *Glyptosternum maculatum* from Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(2): 231-238. [潘瑛子, 付佩佩, 王且鲁, 等. 西藏黑斑原𬶐消化道寄生蠕虫的分布类型及种间关系[J]. 中国水产科学, 2021, 28(2): 231-238.]
- [13] Wang J G. Ichthyopathology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013: 473-601, 638-648. [汪建国. 鱼病学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013: 473-601, 638-648.]
- [14] 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.]

- [15] Yang X L. Fish Parasitology[M]. Beijing: Science Press, 2018: 42-55, 144-219. [杨先乐. 鱼类寄生虫学[M]. 北京: 科学出版社, 2018: 42-55, 144-219.]
- [16] Qin L. Statistical Ecology[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2009: 42-47. [覃林. 统计生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2009: 42-47.]
- [17] 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.
- [18] Poulin R. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples[J]. Parasitology, 2013, 140(4): 541-546.
- [19] Poulin R. Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: Biological and statistical causes[J]. Journal of Fish Biology, 2000, 56(1): 123-137.
- [20] D'Silva J, Bhuiyan A I, Bristow G A. Distribution of helminth parasites in size groups and organs of hilsa shad, *Tenualoosa ilisha*[J]. Dhaka University Journal of Biological Sciences, 2012, 21(1): 55-66.
- [21] Koyun M, Altunel F N. Metazoan parasites of bleak (*Alburnus alburnus*), crucian carp (*Carassius carassius*) and golden carp (*Carassius auratus*) in Enne Dam Lake, Turkey[J]. International Journal of Zoological Research, 2007, 3(2): 94-100.
- [22] Zelmer D A, Arai H P. The contributions of host age and size to the aggregated distribution of parasites in yellow perch, *Perca flavescens*, from Garner Lake, Alberta, Canada[J]. The Journal of Parasitology, 1998, 84(1): 24-28.
- [23] Lo C M, Morand S, Galzin R. Parasite diversity\host age and size relationship in three coral-reef fishes from French Polynesia[J]. International Journal for Parasitology, 1998, 28(11): 1695-1708.
- [24] Cannon L R G. Diet and intestinal helminths in a population of perch, *Perca flavescens*[J]. Journal of Fish Biology, 1973, 5(4): 447-457.
- [25] Esch G W, Shostak A W, Marcogliese D J, et al. Patterns and processes in helminth parasite communities: An overview[M]// Parasite Communities: Patterns and Processes. Dordrecht: Springer, 1990: 1-19.
- [26] Poulin R. The disparity between observed and uniform distributions: A new look at parasite aggregation[J]. International Journal for Parasitology, 1993, 23(7): 937-944.
- [27] 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.
- [28] Buchmann K. Fish immune responses against endoparasitic nematodes – experimental models[J]. Journal of Fish Diseases, 2012, 35(9): 623-635.
- [29] Dezfuli B S, Bosi G, DePasquale J A, et al. Fish innate immunity against intestinal helminths[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2016, 50: 274-287.
- [30] Dezfuli B S, Manera M, Bosi G, et al. *Anguilla anguilla* intestinal immune response to natural infection with *Contracaecum rudolphii* A larvae[J]. Journal of Fish Diseases, 2016, 39(10): 1187-1200.
- [31] Dezfuli B S, Bo T, Lorenzoni M, et al. Fine structure and cellular responses at the host-parasite interface in a range of fish-helminth systems[J]. Veterinary Parasitology, 2015, 208(3-4): 272-279.
- [32] Dezfuli B S, Manera M, Giari L, et al. Occurrence of immune cells in the intestinal wall of *Squalius cephalus* infected with *Pomphorhynchus laevis*[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2015, 47(1): 556-564.
- [33] Dezfuli B S, Lui A, Giari L, et al. Innate immune defence mechanisms of tench, *Tinca tinca* (L.), naturally infected with the tapeworm *Monobothrium wageneri*[J]. Parasite Immunology, 2012, 34(11): 511-519.
- [34] Dezfuli B S, Pironi F, Campisi M, et al. The response of intestinal mucous cells to the presence of enteric helminths: Their distribution, histochemistry and fine structure[J]. Journal of Fish Diseases, 2010, 33(6): 481-488.
- [35] Dezfuli B S, Lui A, Giovinazzo G, et al. Intestinal inflammatory response of powan *Coregonus lavaretus* (Pisces) to the presence of acanthocephalan infections[J]. Parasitology, 2009, 136(8): 929-937.

Population ecology of intestinal helminths of *Gymnocypris waddellii* in Yamdrok Lake, Tibet

PAN Yingzi, YANG Xinlan, ZENG Benhe, MOU Zhenbo

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

Abstract: Studying the ecology of fish parasite population is useful to understand the distribution characteristics of all individuals of the same population in a certain time and space, in addition to the growth and decline of the parasite population. In addition, it is important to study the relationship among parasite, host, and environment. There are many rivers and lakes in Tibet with a unique fish composition. However, little attention has been paid to the parasites of the indigenous fish in Tibet, and the research on the population ecology is very limited. Only the native fish in Lhasa River and Lake Chugutso and *Glyptosternum maculatum* in the Yarlung Zangbo River have been reported. Yamdrok Lake is located in the south of Tibet, and it is the largest lakes in the south of the Yarlung Zangbo River and the north of the Himalayas. *Gymnocypris waddellii* is the only Schizothorax fish in this lake with no known studies on its parasites. In this study, we evaluated the status of intestinal helminths of *G. waddellii* in Yamdrok Lake to further understand the fauna composition and characteristics of parasites of native fishes in Tibet. Our study may contribute to further research about fish, parasites, plateau uplift, and special geographical environments. We dissected 180 *G. waddellii* individuals in July 2020, identified and counted the parasitic helminths, and analyzed their spatial dynamics and distribution patterns. We found five intestinal helminths species: *Parabreviscolex niepini*, *Contracaecum eudyptulae*, *Streptocara* sp., *Neoechinorhynchus* sp., and *Allocreadium* sp. The prevalence of *Neoechinorhynchus* sp. was the highest; the infection intensity and mean abundance of *P. niepini* was the highest; and the prevalence, infection intensity, and mean abundance of *Streptocara* sp. were the lowest. Moreover, *t*-test of independent samples showed that there was no significant difference in the mean abundance of male and female populations infected with intestinal helminths. The results of correlation analysis showed that there was no significant correlation between the total length of the host and the number of intestinal helminths. Distribution patterns of the five populations were analyzed by variance mean ratio, and the results showed that they were aggregated. The host frequencies in each population were fitted with a negative binomial distribution, and the significance of the results was analyzed using χ^2 -test. Although the populations of *P. niepini* and *Streptocara* sp. were aggregated, they did not conform to the negative binomial distribution. Among the five populations, the uninfected hosts had the highest frequency. In case of infection, the host frequency of *P. niepini* infected with 1–5 was the highest, *C. eudyptulae* and *Allocreadium* sp. infected with 1 was the highest, *Neoechinorhynchus* sp. infected with 1–2 was the highest, and the host frequency of *Streptocara* sp. was lower and similar when the number of infections was 1–6.

Key words: Yamdrok Lake; *Gymnocypris waddellii*; parasitic helminths; population ecology; host frequency distribution; spatial dynamics; distribution pattern; Tibet

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