

文章编号: 1674-5566(2024)04-1043-10

DOI: 10.12024/jsou.20231004333

头足类海洋动物中寄生虫研究进展

方舟^{1,2,3,4}, 舒月¹

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 农业农村部大洋渔业可持续利用重点实验室, 上海 201306)

摘要: 头足类是海洋生态系统中重要组成部分之一, 以头足类为中间宿主或终末宿主的寄生虫广泛存在于海洋食物链的不同营养级中。由于寄生虫生活史的特殊性, 其生命周期会贯穿宿主的整个或部分生活史, 对宿主的生长和生存产生极大的影响。目前针对寄生于头足类的寄生虫研究主要集中于种类组成、生活史、感染状况等方面。因此, 本文对头足类动物感染寄生虫的研究现状进行了总结。结果显示, 感染头足类的寄生虫类群主要有二胚虫、绦虫和线虫等。二胚虫不仅是头足类所特有的寄生虫, 同时其终末宿主也均为头足类, 其成熟与繁殖都在头足类肾脏中进行。而作为中间宿主, 头足类极易被绦虫和线虫的幼体所感染, 且感染率相对较高, 感染部位主要是胃壁和体腔。线虫是头足类感染寄生虫物种中最丰富和最常见的种类之一, 会对宿主产生重要的病理影响。其他种类的寄生虫也会在一定程度上影响头足类的生理特征。目前针对头足类中的寄生虫研究仍处于初级阶段, 因此在后续的研究中, 建议加快建立头足类中寄生虫开放数据库, 扩充并共享寄生虫的种类信息; 深入探究头足类中寄生虫种类的生命过程, 进一步了解其在宿主生长过程中所产生的影响; 尝试利用头足类中的寄生虫作为宿主种群划分的生物标记, 为头足类的渔业可持续开发利用提供新思路。

关键词: 头足类; 寄生虫; 种类组成; 生活史过程; 感染状况

中图分类号: S 941.5 **文献标志码:** A

头足类(Cephalopod)现存约800余种, 分布于太平洋、大西洋和印度洋等各大海域, 其生物量极为丰富, 且生命周期短、生长速度快, 是海洋中最具潜力的蛋白质资源之一, 并且在海洋生态系统的营养结构中发挥着至关重要的作用^[1]。头足类幼时大多以小型甲壳动物为食, 成年后凭借着可伸缩的腕和触腕以及高超的伪装技术, 可以捕获较大的海洋生物^[2-3]。因此, 头足类在食物链中既可以被大型食肉鱼类、海鸟和海洋哺乳动物等顶端食肉动物所捕食, 又可以充当顶级捕食者, 成为小型自游生物和许多顶级捕食者之间的关键联系, 在食物网的能量传递和营养转移中发挥重要作用^[4-5]。此外, 头足类具有重要的营养价值和商业价值, 蛋白质含量高, 是人类食用的重要海洋生物资源, 年捕捞量超过400万t, 上岸量

占海洋渔业总上岸量的15%, 经济价值占海洋渔业总价值的20%^[6]。

近年来, 头足类在渔业生态和商业价值中的重要性日益凸显, 这也促使人们去更深入地了解头足类的潜在威胁因素。寄生虫作为头足类健康的威胁因素之一, 理应引起重视。寄生虫的存在会给宿主带来一系列的危害, 如健康水平降低、繁殖能力下降、生长速度减慢等, 甚至会导致头足类种群密度降低。所以, 开展头足类动物中的寄生虫研究有着极为重要的生态意义。本文主要从寄生于头足类的寄生虫种类、寄生虫生活史过程、感染状况等方面, 对头足类动物中的寄生虫研究进行总结, 并提出后续的研究展望。此外, 通过对头足类动物感染寄生虫的深入研究, 可以帮助“崧航号”等远洋调查船在海洋资源调查中更准确地评

收稿日期: 2023-10-19 修回日期: 2024-02-26

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(42306117); 上海市科技创新行动计划(19DZ1207502); 农业农村部海外渔业开发重点实验室开放基金(LOF 2021-01)

作者简介: 方舟(1988—), 男, 副教授, 研究方向为渔业资源生物学。E-mail: zfang@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

估头足类作为寄生虫宿主的感染状况,可为海洋渔业资源的管理和保护提供科学依据。

1 头足类动物中的寄生虫概述

头足类是目前海洋渔业中开发潜力最大的资源之一,也是我国远洋渔业主要的捕捞对象之一。头足纲分为鹦鹉螺亚纲(Nautiloidea)和蛸亚纲(Coleoidea),依据触手的形态和数量蛸亚纲分为十腕总目(Decabrachia)和八腕总目(Octobrachia),十腕总目中的柔鱼科(Ommastrephidae)、枪乌贼科(Loliginidae)、乌贼科(Sepiidae)和八腕总目中的蛸科(Octopodidae)是最具代表性的种类,这4个类群有着较高的经济价值且资源量极为丰富,产量之和占头足类总产量的90%以上^[7]。

头足类动物受寄生虫感染的情况与其他海洋动物存在着一定的差异,相对于其他海洋动物来说,头足类不仅有着独特的形态特征,还具有高级的感官辨别能力、学习能力和执行复杂任务的能力^[1]。头足类(除鹦鹉螺亚纲外)外壳的退化致使头足类神经和肌肉高度发育,加快了运动速度。随着运动能力的提高,头足类的分布范围得以扩大,捕食和被捕食的概率也随之增加,从而增强了寄生虫传播的可能性。其次,皮肤的进化致使头足类能够高效伪装和信号传递,但同时也会导致皮肤容易受到损伤,提高了寄生虫的感染率^[8]。不仅如此,一些寄生虫可以影响头足类宿主的行为或外观,使其寄生的宿主更容易被终末宿主捕食,从而完成其生命周期^[9-10]。

头足类是球虫纲(Coccidea)、二胚虫目(Dicyemida)、单殖吸虫纲(Monogenea)和甲壳纲(Crustacea)物种的终末宿主,同时也是复殖吸虫纲(Digenea)、绦虫纲(Cestoda)和线虫纲(Nematoda)物种的中间宿主^[11]。头足类寄生的寄生虫种类不同,寄生特征也不同。球虫纲物种主要寄生于头足类的消化道,造成宿主消化道组织和超微结构的损伤^[12]。二胚虫目物种主要寄生于头足类的肾组织,具有宿主特异性^[13-14]。头足类中吸虫的感染率较低,关于单殖吸虫的研究报告较少,仅在头足类的体腔、鳃和触腕中发现过单殖吸虫^[11]。相对单殖吸虫,复殖吸虫感染头足类的现象较为常见,但感染的寄生虫种类还不明确。在60余种头足类中都发现过感染绦虫的

现象,主要寄生于消化道器官,感染率和感染强度都较高^[11]。线虫也是头足类最常感染的寄生虫,线虫的感染会破坏宿主的性腺组织,对宿主的影响较大^[15]。寄生于海洋生物中的异尖线虫活幼虫被人类摄入后,容易引发一种人畜共患病即异尖线虫病,会对人类的健康造成严重危害,被感染的患者会出现皮疹、呕吐、腹泻和呼吸困难等症状,严重的会造成休克性致死^[16-17]。甲壳纲动物主要寄生在头足类的皮肤和体腔中,可以在头足类的皮肤、外套腔和鳃上移动^[11,18],但对宿主并不会造成机械损伤。

2 头足类感染寄生虫的种类占比情况和地理分布情况

TEDESCO等^[19]编制了全球头足类动物中的寄生虫目录,目录中记录了从1684—2017年间头足类动物中的寄生虫数目和种类数量的变化趋势以及地理分布。TEDESCO等^[19]整理了492篇文献,报告了695个头足类宿主感染寄生虫的情况。图1展示了目录中头足类的两个主要宿主类群(八腕总目、十腕总目)的寄生虫感染情况,就感染数量占比而言,感染八腕总目的寄生虫中,数量占比最高的是二胚虫^[19]。感染十腕总目的寄生虫中,数量占比最高的是绦虫,其次是线虫。

头足类感染寄生虫的地理分布研究表明^[19],寄生虫记录数量最多的海域是地中海,其次是东北大西洋。西北太平洋的寄生虫种类数量与地中海和东北大西洋相当,但是记录的总数量却只占二者的一半左右。原因是地中海和东北大西洋具有独特的地质历史和海域环境,使得这些海域中头足类的物种丰富度极高^[20],而宿主的多样性往往与寄生虫多样性之间相互关联,所以地中海和东北大西洋记录的头足类中寄生虫数量与种类数量也就更多。有研究表明,宿主的生态位是决定其感染寄生虫类群的主要因素^[21],此外,地理因素在影响宿主感染寄生虫的种类组成和丰富度方面也发挥着关键作用^[22]。不仅如此,气候变化和人类活动会通过影响寄生虫的自由生活阶段、宿主的迁移模式或数量,而直接或间接地影响寄生虫的数量和分布^[23-24]。

3 头足类动物中的寄生虫的主要类别

结合上述内容,二胚虫、绦虫和线虫感染头

足类的感染率较高。二胚虫与宿主之间存在特异性关联,二胚虫的宿主特异性不仅影响其与宿主之间的进化关系,还可能影响二胚虫在宿主间的传播。绦虫和线虫寄生在头足类体内,消耗头足类宿主的能量储备,影响头足类宿主的生长发育。因此,下文重点针对具有代表性

的二胚虫、绦虫和线虫的感染情况进行详细阐述。并简要介绍寄生于头足类肾囊中的纤毛虫^[25-26],寄生于头足类消化道中的聚合球虫^[27],寄生于头足类肌肉但难以被鉴别的吸虫^[11,28],附着在宿主皮肤且具有高度宿主特异性的甲壳动物^[11,29]。

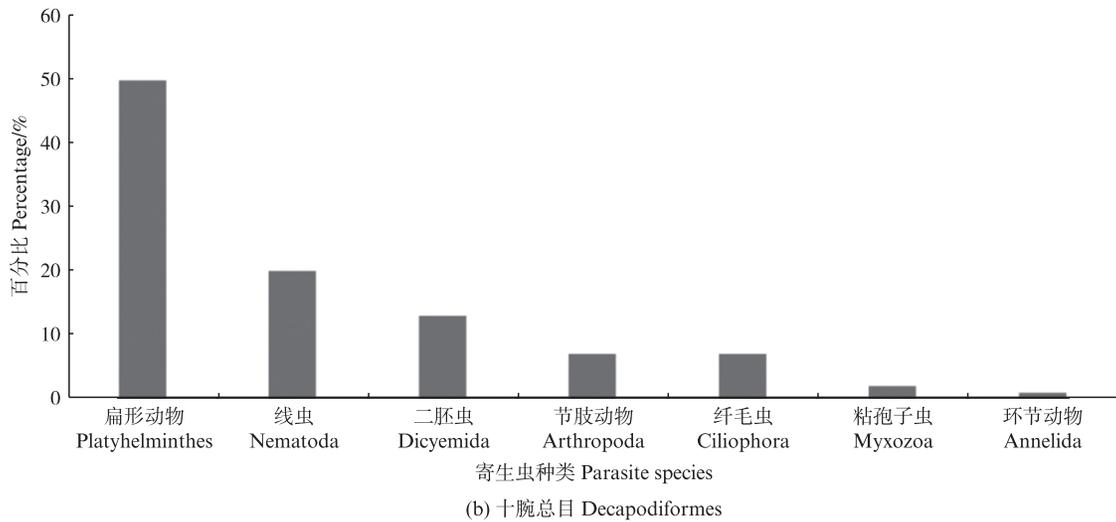
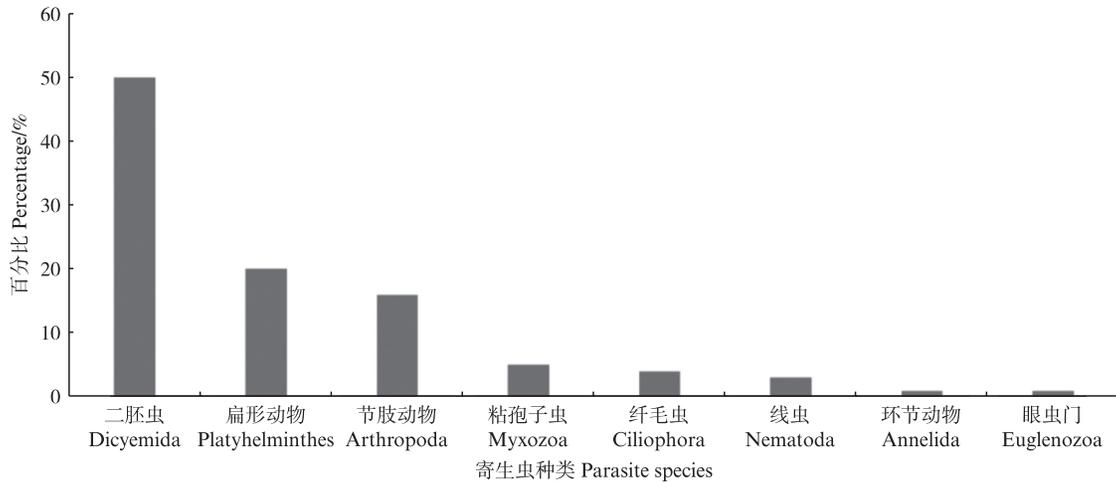


图1 八腕总目和十腕总目中宿主感染寄生虫种类的占比分布
Fig. 1 Percentage distribution of parasite–host associations in Octopodiformes and Decapodiformes

3.1 二胚虫

头足类的肾脏由肾复合体和鳃心复合体组成,尿液储存在肾囊中。在尿液释放之前,充满液体的肾囊腔为多种内共生体提供了生存空间^[30]。二胚虫是头足类中最常见且最具特征性的寄生虫,广泛寄生于底栖头足类的肾囊中^[31]。到目前为止,已经在鄂霍次克海、日本海、西太平洋和东太平洋、南太平洋、北印度洋、地中海、西

大西洋和东大西洋、墨西哥湾和南极洋等海域的头足类肾囊中,发现了149种二胚虫^[32-34]。

3.1.1 生命周期

为了能够适应头足类的肾器官,二胚虫在不同的生命周期中,具有阶段性特征^[34]。第一阶段是蠕形阶段,在这一阶段,二胚虫以无性形成的蠕形胚胎形式存在,并最终有线形或菱形存在;第二阶段是由受精卵发育而成的营养胚胎。从

无性生殖模式到有性生殖模式的转变可能是由于高密度寄生现象所引起的^[35]。蠕形阶段的二胚虫仅存在于头足类的肾囊,而第二阶段的类囊状胚胎则可以从头足类体内逃逸到海中,寻找新的宿主。

3.1.2 感染情况

仅在日本海域所捕获的头足类中,就发现了约80余种二胚虫。MOTOKAWA等^[36]的研究表明,2017年在日本海域捕获的25种头足类中,检测出50余种二胚虫。2018年,FURUYA^[37]在日本海域所捕获的两种头足类中发现了11种二胚虫新种。2022年,FURUYA等^[38]在日本熊野海捕获的7种头足类中发现了14种二胚虫新种,平均在单个宿主标本中可以检测到2-3个二胚虫物种,其中大多数二胚虫表现出高度的宿主特异性。

从科属来看,不同科的头足类受二胚虫的感染情况不同。FINN等^[39]调查了8个科共38种头足类感染二胚虫的情况,在这8个科中,乌贼科、耳乌贼科(Sepiolidae)、后耳乌贼科(Sepiadariidae)和蛸科的头足类中均发现感染二胚虫。大王乌贼科(Architeuthidae)、枪乌贼科和微鳍乌贼科(Idiosepiidae)以及船蛸科(Argonautidae)的所有个体均未检测到二胚虫的存在,可能是二胚虫并不适应存活于这几种头足类的肾囊中。

从纬度分布来看,头足类对二胚虫的易感性随着纬度的降低而降低。在温带所检测的11个二胚虫物种中,有10种(90.9%)能感染头足类,在亚热带所检测的9种二胚虫中,有6种(66.6%)能感染头足类,在热带检测的7种二胚虫中,只有3种(42.8%)能感染头足类。热带地区头足类肾脏中的二胚虫感染密度通常低于温带,这与不同纬度的头足类肾囊结构不同有关,宿主栖息环境纬度越低,其肾囊越不适宜二胚虫的生存^[39]。

3.2 绦虫

头足类是绦虫的第二和第三中间宿主或转续宿主,可以作为重要媒介将绦虫转运到其他中间宿主或直接传递给终末宿主^[40]。锥吻目(Trypanorhyncha)和四叶目(Tetraphyllidea)的多形类绦虫幼虫数量占比较多,通常在头足类消化道中发现其幼虫后期阶段,主要部位为胃和肠道,在口腔和体腔中也偶有发现^[41]。

3.2.1 生命周期

KLOTZ等^[42]认为在四叶目叶槽科(Phyllobothridae)绦虫的生命周期中,甲壳纲动物是第一中间宿主,感染绦虫的原尾蚴阶段。硬骨鱼、海龟或乌贼是第二中间宿主,感染绦虫的裂头蚴阶段。海洋哺乳动物作为第三中间宿主或转续宿主,可以同时被裂头蚴和绦虫后期幼虫所寄生。鲨鱼是终末宿主,被绦虫成虫所寄生^[42-43]。乌贼作为第二中间宿主,感染绦虫的裂头蚴阶段,需要不断地提供营养。裂头蚴已具成虫形,白色,带状,伸缩活动能力很强,会对乌贼造成机械损伤。

3.2.2 感染情况

LEE等^[44]报道了锥吻目无囊亚目(Acystidea)触鸥科(Tentaculariidae)尼伯绦虫(*Nybelinia surmenicola*)对太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)的感染情况,在39尾受检鱿鱼中,有25尾检测到感染尼伯绦虫,感染率为64.1%,每只受检鱿鱼平均感染7条尼伯绦虫幼虫,均为裂头蚴阶段,尼伯绦虫主要寄生在太平洋褶柔鱼的胃黏膜上、胃外壁或者游离在体腔中。

TEDESCO等^[41]在第勒尼安海域中采集了32尾真蛸(*Octopus vulgaris*)样本,在对样本解剖的过程中,检查体腔和消化道器官中是否感染绦虫。结果显示,44%的样本(14尾)中检测到绦虫幼虫,受感染的真蛸平均每尾寄生1-3条绦虫幼虫,主要感染部位是真蛸的消化道。TEDESCO等^[41]根据绦虫幼虫的形态进行判别,判断出样本主要感染了两个不同目的绦虫,从9尾真蛸的肠道中发现了19条原头目(Proteocephalidea)幼虫,患病率为28%;在4尾章鱼的肠道中发现了5条四叶目幼虫,患病率为13%。此外,并未检测到不同目绦虫幼虫同时感染同一个头足类的情况。

3.3 线虫

线虫是头足类感染寄生虫物种中最丰富和最常见的种类之一,会对宿主产生重要的病理影响,如生殖腺包囊化,甚至剥离生殖器官^[15,45]。线虫幼虫通常寄生于头足类的内脏和肌肉组织中,由于线虫体型较大,易被辨别^[11]。寄生于某些头足类物种中的简单异尖线虫(*Anisakis simplex*)已被确认为人畜共患病物种,人类皮肤暴露在水环境中,可能会被异尖线虫幼虫直接感染。通过食用生的或未煮熟的且感染线虫活幼虫的头足类,

也可能间接感染异尖线虫活幼虫。异尖线虫的活幼虫进入人体后,会引起人类的过敏反应或胃肠道问题^[46-47],就线虫对人类健康引起的威胁而言,研究头足类受寄生虫感染的情况,以及寄生虫对宿主的影响就尤为重要。

3.3.1 生命周期

线虫通过食物网进行传播,具有复杂的生命周期,涉及到多个宿主。线虫的第一中间宿主为甲壳纲动物,第二中间宿主多为乌贼和海鱼。乌贼通过吞食甲壳纲动物,感染线虫第三期幼虫阶段,幼虫寄生于乌贼的肌肉或腹腔中,虫体盘曲,包被于白色半透明或不透明的纤维囊内。鲸鱼和海豚等海洋哺乳动物通过捕食头足类和其他海洋鱼类感染线虫,虫体钻入鲸鱼和海豚等的胃壁,在胃内经过两次蜕皮,最终发育为成虫^[17,48]。

3.3.2 感染情况

迄今为止,已报道六种异尖线虫属物种,较为常见的是简单异尖线虫、布兰地异尖线虫(*A. berlandi*)、娜氏异尖线虫(*A. nascettii*),其中最为常见的是简单异尖线虫。宿主多为钩乌贼(*Ancistroteuthis lichtensteini*)、帆乌贼(*Histioteuthis bonnellii*)、科氏滑柔鱼(*Illex coindetii*)、褶柔鱼(*T. sagittatus*)等^[17]。CIPRIANI等^[49]曾对大西洋北部圣基尔达群岛中捕获的98尾褶柔鱼进行寄生虫检测,在样本鱼内脏和腹腔中共检测出689条线虫,感染率达到90.7%,54.4%的线虫都寄生于胃表面,根据形态学分析,检测到的所有线虫都属于简单异尖线虫的第三期幼虫。

MENCONI等^[50]调查了科氏滑柔鱼感染线虫的情况,在利古里亚海两个渔场中捕获了745尾样本,检测到9尾感染线虫,其中感染宫脂属线虫的有6尾,感染率为0.8%,感染异尖线虫属的有3尾,感染率为0.4%。经过解剖实验发现,线虫幼虫都包裹在腹腔内壁的薄膜中,并没有穿透肌肉。不过,也有已发表的数据表明科氏滑柔鱼有更高的线虫感染率。GESTAL等^[51]发现于第勒尼安海捕捞的科氏滑柔鱼感染宫脂属线虫的感染率为28%;感染异尖线虫属的感染率为4.8%。ANGELUCCI等^[52]在撒丁岛海采集的4尾科氏滑柔鱼样本中发现,异尖线虫属的感染率为50%。对于同一物种感染相同寄生虫,却出现感染率不同的情况,可能是由于不同海域的海水环境条件不同,影响了线虫的生命周期,从而影响了寄生

虫对宿主的感染。

3.4 其他物种

纤毛虫是感染头足类最常见的寄生虫之一,根据在宿主中的寄生部位不同分为两种类型:一种是体内寄生虫,寄生在头足类的消化道中;另一种是体外寄生虫,寄生在头足类的鳃和皮肤上。FORSYTHE等^[53]发现钩毛虫科(*Ancistrocomidae*)寄生在加利福尼亚双斑蛸(*O. bimaculoides*)的皮肤和鳃上,在乌贼中未观察到任何钩毛虫科物种。许多寄生虫物种均可以同时寄生于头足类和鱼类中,但寡膜纲(*Opalinopsidae*)只感染头足类动物,不会感染鱼类,因此,寡膜纲是头足类动物中继二胚虫之后最具特征的寄生虫^[54]。

LLEWELLYN^[55]报告了头足类动物体内寄生单殖吸虫的情况。*Isancistrum subulatae*寄生于锥异尾枪乌贼(*Alloteuthis subulata*)的腕和触腕中,*I. loliginis*寄生于锥异尾枪乌贼外套腔和鳃上。由于寄生于头足类组织中的单殖吸虫纤细、体积小、组织黏液层厚,因此很难被识别到^[56]。约有20种头足类宿主感染复殖吸虫,感染率较低并且种类难以被鉴别^[11]。

小型甲壳类广泛分布在海洋中,由于体型较小,许多甲壳类动物营寄生生活。在早期文献中,西班牙西北部的英吉利海峡、地中海和大西洋的章鱼中均发现了环状桡足类成虫,它们在章鱼的皮肤、外套腔和鳃上移动,并以黏液为食。在东北大西洋温带水域的几种头足类鳃中,经常发生有桡足类寄生的现象,并且它们之间的寄生关系具有高度特异性^[18]。桡足类寄生虫的时空分布揭示了一种明显的聚集性和季节性寄生模式,与它们在头足类鳃中的交配行为非常吻合^[56]。

4 结论与展望

感染头足类的寄生虫主要有二胚虫、绦虫和线虫这三大类。二胚虫是头足类种群所特有的寄生虫,成熟与繁殖都在头足类的肾脏中进行。头足类是二胚虫的终末宿主,但由于二胚虫个体极小,仅由20~30个细胞组成,所以不容易被识别。绦虫是感染头足类物种最多的寄生虫,感染率也相对较高。头足类作为绦虫的中间宿主,在绦虫的裂头蚴阶段被感染,感染部位主要是头足

类的胃壁和体腔。由于绦虫幼虫体型较大,能够被人类肉眼所识别,所以在实验过程中容易被发现。感染头足类的线虫中,最常见的是简单异尖线虫。头足类作为简单异尖线虫的中间宿主,容易被简单异尖线虫幼虫所感染,感染部位主要是胃外壁。在实验过程中,可观察到简单异尖线虫第三期幼虫集中围绕着胃和盲肠表面覆盖的情形。目前经研究鉴定,二胚虫寄生于头足类但不会对宿主造成机械损伤,而绦虫和线虫不仅会对宿主产生机械损伤还会汲取宿主的营养。关于头足类动物中的寄生虫研究目前仍处于初级阶段,后续将从以下几个方面开展研究。

4.1 加快建立头足类中寄生虫开放数据库

现阶段开展头足类动物中的寄生虫研究,只能通过现有的寄生虫标本和NCBI基因数据库中的资料进行^[57],处于关键信息匮乏、资料冗杂的局面,后续可以通过实验室网络加快建立开放数据库,共享资料从而减少研究工作和研究成本,最大限度地整理和利用数据。同时,还应考虑建立头足类动物以及头足类动物中的寄生虫的数据库,扩展分子条形码管理数据库。目前已有团队准备开发一个头足类动物中寄生虫和其他病原体的在线数据库,该数据库将包括头足类受病原体感染的临床表现、解剖病理情况以及死亡率等信息,还涉及相关头足类病原体和疾病的图集。这些研究可以促进病原体的评估,并能提高头足类病原体早期诊断的准确性。

4.2 深入探究头足类中寄生虫种类和生命过程

近年来,传统的外部形态学鉴定方法已经不再适用于头足类动物中寄生虫的分类鉴定,分子生物学技术迅速发展的背景下,分子遗传学标记已经被逐渐应用到生物的种群结构研究之中。目前较为主流的DNA分子标记有DNA指纹、限制性片段长度多态性、微卫星DNA、线粒体DNA序列多态性等。ANDERSON^[58]运用CO I和16SrDNA两个线粒体基因序列对枪乌贼科系统发育进行了研究,提出了一种新的枪乌贼科分类方法,我们可以借鉴分子生物学方法来提高头足类动物中寄生虫种类鉴定的准确性和高效性。

其次,许多头足类动物中寄生虫的生命周期和传播途径仍不清楚。例如,二胚虫的传播方法完全未知^[59],据统计,能够叙述其完整生命周期的寄生虫占寄生虫总类别的5%以下^[60]。对于寄

生虫来说,寄生虫成虫的特性决定着是否可以用传统方法来识别、检测这些寄生虫的数量,而寄生虫成虫多出现在哺乳动物中,但是海洋哺乳动物寄生虫学研究还处于起步阶段^[60],所以对头足类动物中寄生虫的成体阶段的了解甚少^[42]。之后可以使用分子生物学工具与系统发育相结合的方法,研究海洋寄生虫完整的生命周期,同时有助于识别寄生虫传播途径,研究寄生虫与宿主之间的相互作用关系^[61]。

4.3 尝试利用头足类中的寄生虫作为划分宿主种群组成的生物标记

已有相关研究开始利用寄生虫的宿主特异性,帮助学者了解相关宿主的种群结构、系统地理分布、迁移模式和一般生物学信息,还有助于预测寄生虫感染新的种群、地理区域和宿主的可能性。随着全球气候变化的加速以及人们对海洋生物蛋白质利用的不断增加,人畜共患病频发,因此海洋寄生虫疾病也越来越被重视,这种预测宿主感染寄生虫情况的能力也变得越来越重要^[62]。

特别是在小种群和有限时间尺度下,寄生虫通常被用作渔业资源评估的标记,比如,异尖线虫已被用作生物标记,用以识别地中海中上层和底层鱼类的亚种群^[63]。不过,在头足类中相关研究还较少,主要是由于该分支内的分类学尚未得到很好的解决。二胚虫与一些头足类宿主具有高度的特异性,可以利用这一点,对某些底栖头足类动物类群起到标记作用^[64],用以更加高效地识别目标种群,这将成为头足类种群研究的一个新方向。

4.4 推进在渔业生产中的实际应用

针对头足类动物中的寄生虫研究在实际渔业生产操作具有重要应用价值。基于对头足类中寄生虫状况的了解,远洋渔船作业人员可以通过观察和抽检的方式,在捕捞过程中快速了解并加强对头足类动物寄生虫感染情况的监测。通过定期监测和快速检测头足类样本的寄生虫感染情况,可以及时识别和处理感染个体,防止因寄生虫感染而影响渔获物的质量和安全。同时,通过了解寄生虫的种类组成和地理分布,相关渔业企业可以通过数据优化捕捞方案,避开高感染区域,确保渔业资源的可持续利用。

参考文献:

- [1] 李纲,曹洋铭,陈新军. 头足类资源评估模型及其影响因素的研究进展[J]. 上海海洋大学学报, 2023, 32(6): 1245-1254.
- LI G, CAO Y M, CHEN X J. A brief review of stock assessment methods for cephalopod and related influencing factors [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2023, 32(6): 1245-1254.
- [2] RODHOUSE P G, NIGMATULLIN C M. Role as consumers [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1996, 351(1343): 1003-1022.
- [3] RUIZ-COOLEY R I, MARKAIDA U, GENDRON D, et al. Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2006, 86(2): 437-445.
- [4] 李云凯, 贡艺, 陈新军. 稳定同位素技术在头足类摄食生态学研究中的应用[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1541-1546.
- LI Y K, GONG Y, CHEN X J. Applications of stable isotope analysis in the trophic ecology studies of cephalopods [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(5): 1541-1546.
- [5] NEIRA S, ARANCIBIA H. Food web and fish stock changes in central Chile: comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predation, the environment, and fisheries [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 103-112.
- [6] HUNSICKER M E, ESSINGTON T E, AYDIN K Y, et al. Predatory role of the commander squid *Berryteuthis magister* in the eastern Bering Sea: insights from stable isotopes and food habits [J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 415: 91-108.
- [7] 叶守建, 周劲望, 杨铭霞, 等. 全球头足类资源开发现状分析及发展建议[J]. 渔业信息与战略, 2014, 29(1): 11-17.
- YE S J, ZHOU J W, YANG M X, et al. Exploitation of cephalopod resources in the world and development suggestion [J]. Fishery Information & Strategy, 2014, 29(1): 11-17.
- [8] CASTILLO M G, SALAZAR K A, JOFFE N R. The immune response of cephalopods from head to foot [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2015, 46(1): 145-160.
- [9] LAFFERTY K D. The evolution of trophic transmission [J]. Parasitology Today, 1999, 15(3): 111-115.
- [10] HEIL M. Host manipulation by parasites: cases, patterns, and remaining doubts [J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2016, 4: 80.
- [11] HOCHBERG F G. Diseases caused by protists and mesozoans [M]//KINNE O. Diseases of Marine Animals. Hamburg, Germany: Biologische Anstalt Helgoland, 1990: 47-227.
- [12] GESTAL C, ABOLLO E, PASCUAL S. Observations on associated histopathology with *Aggregata octopiana* infection (Protista: Apicomplexa) in *Octopus vulgaris* [J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2002, 50(1): 45-49.
- [13] KATAYAMA T, WADA H, FURUYA H, et al. Phylogenetic position of the dicyemid Mesozoa inferred from 18S rDNA sequences [J]. The Biological Bulletin, 1995, 189(2): 81-90.
- [14] FURUYA H, OTA M, KIMURA R, et al. Renal organs of cephalopods: a habitat for dicyemids and chromidinids [J]. Journal of Morphology, 2004, 262(2): 629-643.
- [15] PALOMBA M, MATTIUCCI S, CROCCETTA F, et al. Insights into the role of deep-sea squids of the genus *Histioteuthis* (Histioteuthidae) in the life cycle of ascaridoid parasites in the Central Mediterranean Sea waters [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 7135.
- [16] BAO M, PIERCE G J, PASCUAL S, et al. Assessing the risk of an emerging zoonosis of worldwide concern: anisakiasis [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 43699.
- [17] 朱国平, 郑智泓, 钱胡蕊, 等. 西白令海狭鳃肝脏异尖线虫感染特性的影响因素分析[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(2): 471-478.
- ZHU G P, ZHENG Z H, QIAN H R, et al. Factors impacting infection characteristics of *Anisakis* sp. in liver of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in the western Bering Sea [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(2): 471-478.
- [18] PASCUAL S, HOCHBERG F G. Marine parasites as biological tags of cephalopod hosts [J]. Parasitology Today, 1996, 12(8): 324-327.
- [19] TEDESCO P, BEVILACQUA S, FIORITO G, et al. Global patterns of parasite diversity in cephalopods [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 11303.
- [20] ROSA R, PISSARRA V, BORGES F O, et al. Global patterns of species richness in coastal cephalopods [J]. Frontiers in Marine Science, 2019, 6: 469.
- [21] GONZÁLEZ A F, PASCUAL S, GESTAL C, et al. What makes a cephalopod a suitable host for parasite? The case of Galician waters [J]. Fisheries Research, 2003, 60(1): 177-183.
- [22] BOWER J R, MIYAHARA K. The diamond squid (*Thysanoteuthis rhombus*): a review of the fishery and recent research in Japan [J]. Fisheries Research, 2005, 73(1/2): 1-11.
- [23] MEHLHORN H. Progress in parasitology [M]. New York: Springer, 2011.
- [24] LAFFERTY K D, KURIS A M. How environmental stress affects the impacts of parasites [J]. Limnology and

- Oceanography, 1999, 44(3part2): 925-931.
- [25] CATALANO S R. A review of the families, genera and species of Dicyemida Van Beneden, 1876 [J]. Zootaxa, 2012, 3479(1): 1-32.
- [26] SOUIDENNE D, FLORENT I, DELLINGER M, et al. Diversity of apostome ciliates, *Chromidina* spp. (Oligohymenophorea, Opalinopsidae), parasites of cephalopods of the Mediterranean Sea [J]. Parasite, 2016, 23: 33.
- [27] GESTAL C, PASCUAL S, HOCHBERG F G. *Aggregata bathytherma* sp. nov. (Apicomplexa: Aggregatidae), a new coccidian parasite associated with a deep-sea hydrothermal vent octopus [J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2010, 91(3): 237-242.
- [28] SHUKHGALTER O A, NIGMATULLIN C M. Parasitic helminths of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in open waters of the central east Pacific [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 95-110.
- [29] HUMES A G, VOIGHT J R. *Cholidya polypi* (Copepoda: Harpacticoida: Tisbidae), a parasite of deep-sea octopuses in the North Atlantic and northeastern Pacific [J]. Ophelia, 1997, 46(1): 65-81.
- [30] FURUYA H, HOCHBERG F G, TSUNEKI K. Cell number and cellular composition in infusoriform larvae of dicyemid mesozoans (Phylum Dicyemida) [J]. Zoological Science, 2004, 21(8): 877-889.
- [31] KOBAYASHI M, FURUYA H, HOLLAND P W H. Dicyemids are higher animals [J]. Nature, 1999, 401(6755): 762.
- [32] FURUYA H, TSUNEKI K. Biology of dicyemid mesozoans [J]. Zoological Science, 2003, 20(5): 519-532.
- [33] CATALANO A. Patterns of graduate students' information seeking behavior: a meta-synthesis of the literature [J]. Journal of Documentation, 2013, 69(2): 243-274.
- [34] LECLERCQ C, SADOUL N, MONT L, et al. Comparison of right ventricular septal pacing and right ventricular apical pacing in patients receiving cardiac resynchronization therapy defibrillators: the SEPTAL CRT Study [J]. European Heart Journal, 2016, 37(5): 473-483.
- [35] LAPAN E A, MOROWITZ H J. The dicyemid mesozoa as an integrated system for morphogenetic studies. I. Description isolation and maintenance [J]. Journal of Experimental Zoology, 1975, 193(2): 147-159.
- [36] MOTOKAWA M, KAJIHARA H. Species diversity of animals in Japan [M]. Tokyo: Springer, 2017.
- [37] FURUYA H. Eleven new species of dicyemids (Phylum Dicyemida) from *Octopus longispadiceus* and *O. tenuicirrus* (Mollusca: Cephalopoda: Octopoda) in Japanese waters [J]. Species Diversity, 2018, 23(2): 143-179.
- [38] FURUYA H, MORITAKI T. Fourteen new species of dicyemids (Phylum: Dicyemida) from seven species of decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) in the Kumano Sea, Japan [J]. Species Diversity, 2022, 27(1): 181-226.
- [39] FINN J K, HOCHBERG F G, NORMAN M D. Phylum Dicyemida in Australian waters: first record and distribution across diverse cephalopod hosts [J]. Phuket Marine Biology Research Center Bulletin, 2005, 66(8): 83-96.
- [40] AZNAR F J, AGUSTÍ C, LITTLEWOOD D T J, et al. Insight into the role of cetaceans in the life cycle of the tetraphyllideans (Platyhelminthes: Cestoda) [J]. International Journal for Parasitology, 2007, 37(2): 243-255.
- [41] TEDESCO P, CAFFARA M, GUSTINELLI A, et al. Metacestodes of Elasmobranch tapeworms in *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) from Central Mediterranean-SEM and molecular data [J]. Animals, 2020, 10(11): 2038.
- [42] KLOTZ D, HIRZMANN J, BAUER C, et al. Subcutaneous merocercoids of *Clistobothrium* sp. in two Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*) [J]. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 2018, 7(1): 99-105.
- [43] PALM H W. Trypanorhynch cestodes of commercial fishes from northeast Brazilian coastal waters [J]. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 1997, 92(1): 69-79.
- [44] LEE J Y, KIM J W, PARK G M. Plerocercoids of *Nybelinia surmenicola* (Cestoda: Tentacularidae) in Squids, *Todarodes pacificus*, from East Sea, the Republic of Korea [J]. The Korean Journal of Parasitology, 2016, 54(2): 221-224.
- [45] ABOLLO E, GESTAL C, PASCUAL S. *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective [J]. Parasitology Research, 2001, 87(6): 492-499.
- [46] AUDICANA M T, ANSOTEGUI I J, DE CORRES L F, et al. *Anisakis simplex*: dangerous—dead and alive? [J]. Trends in Parasitology, 2002, 18(1): 20-25.
- [47] MATTIUCCI S, FAZII P, DE ROSA A, et al. Anisakiasis and gastroallergic reactions associated with *Anisakis pegreffii* infection, Italy [J]. Emerging Infectious Diseases, 2013, 19(3): 496-499.
- [48] BRUSCHI F. Helminth infections and their impact on global public health [M]. Vienna: Springer, 2014.
- [49] CIPRIANI P, PALOMBA M, GIULIETTI L, et al. *Anisakis simplex* (s. s.) larvae (Nematoda: Anisakidae) hidden in the mantle of European flying squid *Todarodes sagittatus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in NE Atlantic Ocean: food safety implications [J]. International Journal of Food Microbiology, 2021, 339: 109021.

- [50] MENCONI V, PASTORINO P, BURIOLI E A V, et al. Occurrence of ascaridoid nematodes in *Illex coindetii*, a commercially relevant cephalopod species from the Ligurian Sea (Northwest Mediterranean Sea) [J]. Food Control, 2020, 116: 107311.
- [51] GESTAL C, BELCARI P, ABOLLO E, et al. Parasites of cephalopods in the northern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): new host records and host specificity [J]. Scientia Marina, 1999, 63(1): 39-43.
- [52] ANGELUCCI G, MELONI M, MERELLA P, et al. Prevalence of *Anisakis* spp. and *Hysterothylacium* spp. larvae in teleosts and cephalopods sampled from waters off Sardinia [J]. Journal of Food Protection, 2011, 74(10): 1769-1775.
- [53] FORSYTHE J W, HANLON R T, BULLIS R A, et al. *Octopus bimaculoides* (Pickford & McConnaughey, 1949): a marine invertebrate host for ectoparasitic protozoans [J]. Journal of Fish Diseases, 1991, 14(4): 431-442.
- [54] GESTAL C, PASCUAL S, GUERRA Á, et al. Handbook of pathogens and diseases in cephalopods [M]. Cham: Springer, 2019.
- [55] LLEWELLYN J. The biology of *Isancistrum subulatae* n. sp., a monogenean parasitic on the squid, *Alloteuthis subulata*, at Plymouth [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1984, 64(2): 285-302.
- [56] PASCUAL S, GONZÁLEZ A F, GESTAL C, et al. Epidemiology of *Pennella* sp. (Crustacea: Copepoda), in exploited *Illex coindetii* stock in the NE Atlantic [J]. Scientia Marina, 2001, 65(4): 307-312.
- [57] ROUMBEDAKIS K, DRÁBKOVÁ M, TYML T, et al. A perspective around cephalopods and their parasites, and suggestions on how to increase knowledge in the field [J]. Frontiers in Physiology, 2018, 9: 1573.
- [58] ANDERSON F E. Phylogenetic relationships among loliginid squids (Cephalopoda: Myopsida) based on analyses of multiple data sets [J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2000, 130(4): 603-633.
- [59] CATALANO S R, WHITTINGTON I D, DONNELLAN S C, et al. Using the giant Australian cuttlefish (*Sepia apama*) mass breeding aggregation to explore the life cycle of dicyemid parasites [J]. Acta Parasitologica, 2013, 58(4): 599-602.
- [60] POULIN R, BLASCO-COSTA I, RANDHAWA H S. Integrating parasitology and marine ecology: seven challenges towards greater synergy [J]. Journal of Sea Research, 2016, 113: 3-10.
- [61] RANDHAWA H S, BRICKLE P. Larval parasite gene sequence data reveal cryptic trophic links in life cycles of porbeagle shark tapeworms [J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 431: 215-222.
- [62] POULIN R, MOUILLOT D. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity [J]. Parasitology, 2003, 126(5): 473-480.
- [63] MATTIUCCI S, CIMMARUTA R, CIPRIANI P, et al. Integrating *Anisakis* spp. parasites data and host genetic structure in the frame of a holistic approach for stock identification of selected Mediterranean Sea fish species [J]. Parasitology, 2015, 142(1): 90-108.
- [64] CATALANO S R, WHITTINGTON I D, DONNELLAN S C, et al. Parasites as biological tags to assess host population structure: guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach [J]. International Journal for Parasitology, 2014, 3(2): 220-226.

Progress of the studies on parasites in Cephalopods

FANG Zhou^{1,2,3,4}, SHU Yue¹

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Oceanic Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

Abstract: Cephalopods are widely distributed in the world's oceans and are among the most important species in the marine ecosystem due to their short life cycle, fast growth rate and extremely rich biomass. Like other marine organisms, cephalopods are at risk of being infected by parasites, often acting as either intermediate or final hosts for different species of parasites. Due to the unique life cycle of parasites, their life cycle can run through the entire or partial life cycle of the host, greatly affecting the growth and survival of cephalopods. Currently, research on parasites in cephalopods mainly focuses on species composition, life history, infection status, and other aspects. This article summarizes the current research status of parasitic infections in cephalopod marine animals. The results show that the main parasites infecting cephalopods are Dicyemida, Cestoda and Nematoda. Dicyemida parasitize cephalopods characteristically, with maturation and reproduction taking place exclusively in the kidneys of cephalopods. Available statistics show that there are 149 species of Dicyemida infecting cephalopods, mainly found within the Sea of Japan, with fewer species found at lower latitudes. Cephalopods, as intermediate hosts, are also susceptible to infection by Cestoda larvae and have a high infection rate. Cestoda mainly parasitize the digestive tract of cephalopods. Due to the large size, stretching, and mobility of Cestoda larvae, they are prone to cause mechanical damage to the host. Nematodes are another common parasites infecting cephalopods, and are primarily ingested as third-stage larvae of Nematodes, which mostly parasitize the stomach and cecum. Nematodes are among the most abundant and common species of cephalopod parasitic infections, and can have significant pathological effects on the host. Other types of parasites can also affect the physiological characteristics of cephalopods to a certain extent. Research on parasites in cephalopods is still in its early stages. Therefore, future research should focus on accelerating the establishment of an open database of parasites in cephalopods, expanding and sharing information on parasite species. It is also important to deeply explore the life processes of parasitic species in cephalopods to further understand their impact on host growth. Additionally, using parasites in cephalopods to divide population composition can provide new ideas for the sustainable development and utilization of cephalopod fisheries.

Key words: Cephalopod; parasites; species composition; life history process; infection status