

DOI: 10.12264/JFSC2020-0225

南极磷虾寄生虫多样性与生态学研究进展：簇虫、线虫和纤毛虫

朱国平^{1, 2, 3, 4}, 董佳琪^{1, 2}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 上海海洋大学极地研究中心, 上海 201306;
3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室极地海洋生态系统研究室, 上海 201306;
4. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306

摘要: 南极磷虾广泛栖息于环南极水域, 其生物量极为丰富, 为世界上最大的动物蛋白质来源之一。以磷虾(如三刺磷虾 *Euphausia triacantha*、瓦氏磷虾 *E. vallentini*、长额樱磷虾 *Thysanoessa macrura* 以及南极大磷虾 *Euphausia superba*)为中间宿主或终末宿主的寄生虫广泛存在于南大洋食物网的不同营养级生物中, 是形成南极生物多样性的重要组成部分。为了充分了解南极磷虾寄生虫的类型、生态特性以及感染机制等, 本文对其种类多样性、生命周期、寄生部位、影响机制、宿主多样性等方面进行系统总结与分析。结果显示, 南极磷虾寄生虫多样性主要集中在同种磷虾感染多种寄生虫以及同种寄生虫感染多种磷虾等; 磷虾体内寄生虫的传播途径基本上为沿食物网传播; 体内寄生虫对宿主的危害大于体外寄生虫; 宿主体长越长, 感染寄生虫越多等。针对今后的研究, 建议重点开展感染机制、发现新寄生虫或宿主等方面的工作, 而利用寄生虫作为生态指示物种开展气候变化对南极的影响将有较好的研究前景。

关键词: 南极磷虾; 寄生虫; 簇虫; 线虫; 纤毛虫

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)03-0380-09

南大洋共栖息着南极大磷虾(*Euphausia superba*)、晶磷虾(*E. cystallorophisa*)、冷磷虾(*E. friacantha*)、三刺磷虾(*E. triacantha*)、瓦氏磷虾(*E. vallentini*)、长额磷虾(*E. longirosteis*)、长额樱磷虾(*Thysanoessa macrura*)和近樱磷虾(*T. vicini*)等 8 种磷虾类, 统称为南极磷虾。作为南极食物链中的关键环节^[1], 其数量极为庞大, 且呈环南极分布^[2], 是多种南极生物, 如鲸、海豹、鱼类和鸟类等的主要食物来源, 被称为南极生态系统中的关键物种^[3]。此外, 南极大磷虾还具有重要的商业价值和营养价值, 主要用作高端水产养殖饲料^[4], 是世界上最大的动物蛋白质来源^[5]。近年来, 随着我国对南极磷虾资源的开发, 国内对于南极磷虾投入了极大的关注, 有关南极磷虾的研究出现了

暴发式增长, 研究内容也涵盖了诸多领域, 如资源变动^[2]、行为特性^[6]等。通过中国知网(CNKI)数据库统计显示, 截至 2020 年 6 月 23 日, 有关南极磷虾的研究论文达到 679 篇(主题词为“南极磷虾”), 2012—2019 年期间的年发文量均超过 50 篇。

寄生关系广泛存在于自然界中, 寄生虫数量超过了通过其他营养策略, 如化学营养、自养营养、共食营养、食草性、杂食性和食肉性等方式获得能量的物种的总和^[7]。仅以海洋为例, 据估计, 目前约 140 万种海洋生物中, 寄生虫的比例约占 40%, 而通过其他所有营养策略获取能量的物种总和仅占 60%; 关于食物链的研究显示, 食物链中约 75% 的链接涉及寄生虫^[8-11]。寄生虫会给宿主带来一系列危害, 如健康水平降低、繁殖能力

收稿日期: 2020-07-22; 修订日期: 2020-11-13.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41776185); 国家重点研发计划项目(2018YFC1406801); 自然资源部国家海洋局极地办极地协同创新平台建设项目(JDXT2019-07).

作者简介: 朱国平, 教授, 博士生导师, 主要从事生物海洋学与极地生物学研究. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

下降、生长速度减慢和体型改变等,并进一步导致种群密度降低^[12-13]。因此,生态学家已经认识到寄生虫和疾病在调节动物种群方面所产生的显著影响^[10,14]。作为一种生活在南大洋的甲壳类生物,磷虾体内同样存在寄生虫。这些寄生在磷虾体内的寄生虫可通过食物链传播,由摄食磷虾的次级消费者逐步“传递”到更高级的动物,从而威胁到整个南极海洋生态系统。因此,开展南极磷虾寄生虫研究有着极为重要的生态意义。此外,尽管国内关于南极磷虾的研究涉及面较广,但现有关于南极磷虾寄生虫的报道较少。鉴于此,本文主要从寄生在南极磷虾体内的寄生虫种类、多样性及其生活史过程、感染状况等方面对磷虾类的寄生虫研究进行总结,以期对南极磷虾及其寄生虫进行更深入的研究提供基础性信息,以及对南极磷虾资源商业化利用提供参考数据。

1 南极磷虾寄生虫概述

迄今为止,已在 8 种南极磷虾中的南极大磷虾、长额樱磷虾、瓦氏磷虾和三刺磷虾等体内检测出寄生虫。尽管磷虾体内也发现了细菌^[15-16]、真菌^[17]等所谓的“寄生生物”,但相关的研究较为有限。因此,根据狭义上的寄生虫定义以及目前在南极磷虾体内所发现的寄生虫种类,本研究主要关注南极磷虾体内的簇虫、线虫、纤毛虫三类,而根据寄生部位又可将其分为体内寄生虫和体外寄生虫两类。簇虫寄生范围最广且种类最多,共有 4 种分布在不同磷虾种体内,且均寄生于宿主体内的消化系统,寄生阶段基本相同^[18-27];线虫有 2 种,出现在瓦氏磷虾和南极大磷虾中,寄生阶段相似^[28-29];纤毛虫仅在南极大磷虾中检测到,共有 3 种,根据寄生部位,可将其划分为体外和体内两种寄生虫,目前对其寄生阶段尚不清楚^[30-34]。为了更为全面地了解南极磷虾类与这三类寄生虫之间的寄生-寄主关系,本文将从各种寄生虫感染磷虾的基本状况、寄生虫生命周期以及寄生虫对寄主造成的影响等几个方面进行总结(表 1)。

簇虫作为一种原生生物孢子纲单细胞寄生虫,生活史共分 5 个阶段。簇虫具有较大的细胞外摄食阶段(滋养体)、单主寄生性生命周期和感染无

脊椎类宿主等显著特征^[35]。其中,作为簇虫特殊摄食阶段特征的滋养体与分子发育数据相结合,便可用于物种划分和进化史重建等^[36]。目前,利用光学显微镜,依据滋养体与生命周期的显著特征(即有无卵片发育)等对簇虫进行分类^[37]。据此,簇虫亚纲可分为 3 个目,其中有卵片发育(核分裂后随著胞质之裂)为裂簇虫目(Schizogregarinida)或称弓簇虫目(Archigregarinida);无卵片发育为真簇虫目(Eugregarinida);而新簇虫目(Neogregarinida)在无性阶段出现卵片发育,每个配子母细胞产生一个孢子。线虫动物门是动物界最大的门之一,广泛分布于各种生境中,主营自由生活和寄生生活^[38]。因大部分体型为圆柱形,故又称为圆虫(roundworms)。

线虫属于线虫动物门,是数量最丰富的物种之一,具有高度的多样性。线虫拥有众多物种分类系统,其中嘴刺亚目(Enoplata),色矛亚目(Chromadorata),带首总科(Desmoscolecita)和单宫亚目(Monhysterata)也是现在进行线虫分类的依据之一,但因线虫分布广泛、种类繁多等原因,仍有众多线虫未被准确描述和分类,所以线虫分类系统还需继续完善和更新^[39]。

纤毛虫是属于纤毛门(Ciliophora)的一种真核单细胞生物,具有核双态、接合生殖和皮膜结构复杂的显著特征。该种基本上栖息于地球上所有环境中,其中生活在海洋中的寄生虫被称为海洋纤毛虫^[40]。纤毛虫曾一直利用形态学分析进行分类;20 世纪后期,标记性基因的引入成为其分类的主要手段,但因目前大部分纤毛虫仍未开展分类学研究,以及关于此类寄生虫的进化史缺少关键节点信息,所以纤毛虫分类研究仍受到了限制^[41]。

2 簇虫

簇虫是南极磷虾体内种类最丰富的寄生虫,也是目前研究最多的寄生虫。簇虫属于顶复亚门,为寄生于海洋、淡水和陆地无脊椎动物体内的大型单细胞寄生虫^[42-43]。寄生于甲壳类动物的簇虫共有 4 种^[43],其中仅头胞科簇虫会感染磷虾。1985 年,Avdeev^[18]首次在南极大磷虾体内观察到簇虫。作为体内寄生虫,簇虫寄生于磷虾的消化系统,主要寄生部位包括胃、肠和消化腺(肝胰腺)

表 1 南大洋磷虾寄生虫种类及其寄生特征
Tab. 1 Species and parasitic features for parasites of Euphausiids in the Southern Ocean

宿主	寄生虫种类	寄生虫阶段	寄生部位	参考文献
三刺磷虾 <i>Euphausia triacantha</i>	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体(gamonts)	消化系统	[27]
	异尖线虫	第三幼虫阶段	—	[28]
瓦氏磷虾 <i>Euphausia vallentini</i>	<i>Anisakis</i> sp.			
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体(gamonts)	消化系统	[27]
	南极洲头胞簇虫 <i>Cephaloidophora antarctica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[21]
长额樱磷虾 <i>Thysanoessa macrura</i>	樱磷虾头胞簇虫 <i>Cephaloidophora thysanoessae</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体(gamonts)	消化系统	[21]
	樱磷虾头胞簇虫 <i>Cephaloidophora thysanoessae</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体(gamonts)	消化系统	[27]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[18]
	印度洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora indica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[18]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[19]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[20]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[22]
	印度洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora indica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[22]
南极大磷虾 <i>Euphausia superba</i>	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[23]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[24]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[25]
	太平洋头胞簇虫 <i>Cephaloidophora pacifica</i>	子孢子(sporozoites)、滋养体(cephalins)、配子体 (gamonts)	消化系统	[26]
	后口类纤毛虫 <i>Foettingeriidae</i>	—	—	[31]
	后口类纤毛虫 <i>Foettingeriidae</i>	—	—	[32]
	假丘类纤毛虫 <i>Pseudocollinia</i>	—	—	[30]
	后口类纤毛虫 <i>Foettingeriidae</i>	—	附肢	[33]
	吸管虫属纤毛虫 <i>Ephelota</i> sp.	—	角质层	[14]
	未识别线虫幼体 unidentified Nematode larvae	第三幼虫阶段	—	[29]

注：“—”表示未提供该信息
Notes: “—” indicates this information has not provided.

等^[19,25-26,44]；寄生于长额樱磷虾体内的未成熟配子体由隔膜、前胞、后胞和核组成；寄生于瓦氏磷虾体内的成熟配子体由液泡、致密颗粒、前胞和后胞组成^[27]。所有簇虫均为营养传输^[26,45]，虽然迄今仅在全球 7 种磷虾体内发现簇虫，但其所采取的营养传输途径会致所有磷虾种类均可能受

到感染。在被报道的 7 种磷虾中, 簇虫主要感染其小肠和消化腺(感染率通常高于 80%~90%), 且这种感染基本涵盖了磷虾的所有生活史阶段, 包括节胸幼体和带叉幼体阶段、幼体以及成体等。

2.1 生命周期

簇虫拥有位于细胞外的配子体, 这是它与其他大多数顶复虫类的最大区别。这些配子体通常尺寸较大, 且可以移动。簇虫的生命周期共分为 5 个阶段, 其中前三个阶段(子孢子、滋养体和配子体)发生在消化道内, 后两个阶段(配子囊和卵囊, 后者有时也被报道为孢子囊)发生在宿主体外。后两个阶段还可能会感染中间宿主, 如桡足类; 此时, 卵囊进入宿主小肠后, 子孢子脱出卵囊, 并接触肠道上皮细胞(成为滋养体阶段), 而滋养体通常寄于宿主的肠道上皮或游离于肠腔内^[25]。通过观察被感染的活体磷虾可以发现, 外型似黑点的簇虫在肠道内移动, 有时与粪便的移动方向相反, 或在胰腺内移动^[7]。早期发育阶段主要寄生在肠壁的细胞内, 配子体阶段多见于肠腔和胰腺的憩室内。利用扫描电镜和透射电镜观察可以发现, 憩室内的配子体可以损伤参与营养吸收的微绒毛, 降低微绒毛各种酶的分泌, 同时还会损伤肝细胞; 因此, 簇虫会对宿主的营养状况造成负面影响^[25]。成熟后, 配子体纵向结合产生二倍体生殖配子囊, 并分布在宿主粪便中; 数天后, 为了延续生命周期, 配子囊会释放有传染性的卵囊到环境中, 而当其他磷虾接触到这些卵囊后便会被感染。

2.2 感染状况

Avdeev 等^[21]首次描述了感染南极大磷虾的 2 种簇虫——太平洋头胞簇虫(*Cephaloidophora pacifica*)和印度洋头胞簇虫(*Cephaloidophora indica*), 并发现太平洋头胞簇虫的感染率更高。太平洋头胞簇虫主要寄生于南极大磷虾、三刺磷虾、瓦式磷虾和长额樱磷虾等的消化道中。太平洋头胞簇虫广泛分布于南太平洋, 高度聚集, 是栖息在海洋寄主中的典型寄生虫^[23-26,45]。对于南极大磷虾而言, 太平洋头胞簇虫对其感染强度因海区而异, 通常感染强度处于单只磷虾 80~500 个簇虫细胞之间, 最高感染强度甚至达到每只磷虾存在 8505

个簇虫细胞^[18,23-24,45]。Avdeev 等^[20]认为, 太平洋头胞簇虫的致病性与肝胰腺的颜色和稳定性有关, 即当感染强度超过每只磷虾 180 个簇虫时, 被感染个体的肝胰腺组织会遭到破坏, 而当感染强度超过每只磷虾 600 个簇虫时, 被感染个体的肝胰腺组织会被完全破坏, 形态上失去紧凑性。此外, 樱磷虾头胞簇虫(*Cephaloidophora thysanoessae*)寄生在长额樱磷虾, 但至今仍不清楚其对宿主产生的影响^[27]。

簇虫会通过抢夺磷虾体内的营养物质协助其自身生长和发育; 因此, 它的存在会对磷虾产生危害。当寄生在磷虾体内的簇虫达到一定数量时, 其甚至会造成宿主死亡。当簇虫对磷虾产生危害时, 宿主自身的行为习惯和生理特征也会对寄生虫的感染率产生影响。集群是磷虾的代表性特征, 而这种特征及其巨大的生物量均会增加寄生虫对磷虾的感染率^[46]。研究表明, 多种因素会对簇虫的感染率产生影响^[26,45]。夏季, 簇虫的感染率高于冬季, 而随着寄主体长的增加, 簇虫的感染率也随之升高^[26]。因为磷虾具有蜕皮特性, 簇虫为防止脱离宿主, 其配子阶段可能会移动到蜕皮过程无法影响到的部位^[45]。

3 线虫

线虫的多样性极为丰富, 迄今至少已发现 40000 种, 分属 256 科 2271 属。全球共 17 种磷虾体内发现了线虫^[7], 而对于生活在南大洋的磷虾来说, 目前仅在南极大磷虾体内发现了线虫。线虫虫体大小不一, 绝大多数呈长圆筒形, 两端尖细, 无纤毛, 不分节, 两侧对称。头部有口、唇片和乳突。雌虫尾部大多尖直, 雄虫尾部弯曲或有交合伞, 肛门位于体的后端腹面。线虫为大型寄生虫, 有时它的体长甚至超过了浮游性宿主的体长, 这也是为什么同一只磷虾宿主体内通常只出现一只线虫的原因。但这并不代表所有线虫个体均较大, Gómez-Gutiérrez 等^[47]曾在刚孵化的南极大磷虾胚胎中找到一只小型线虫(体长小于 400 μm)。一般认为, 异尖线虫是一种特异性较低的寄生虫, 会以转续宿主、中间宿主和最终宿主的方式感染多个宿主。

3.1 生命周期

线虫具有复杂的生命周期,包括多个中间宿主、最终宿主以及转续宿主,尽管线虫仅能在此类转续宿主体内维持而不能发育。线虫共有 5 个发育阶段,依照蜕皮阶段将其划分为 L_1 至 L_5 阶段,其中 L_5 即为成虫。成体线虫会感染脊椎动物,并通过生殖感染最终宿主的任何器官。目前研究最多的线虫为异尖线虫(*Anisakis* sp.),作为中间宿主和转续宿主,甲壳类动物、鱼类和乌贼等均会被异尖线虫所感染,而鲸类动物通常为最终寄主^[48-50]。Hays 等^[49]表示,磷虾才是真正的中间宿主,因为磷虾体内的线虫幼虫呈现出形态上的发育,而其他转续宿主中的异尖线虫则较少或根本无形态上的变化。

3.2 感染状况

异尖线虫第三幼虫阶段(L_3)会感染带叉幼体、未成体和成体阶段的磷虾个体^[5]。Oshima 等^[50]首次针对生活在太平洋水域的拟磷虾(*Euphausia similis*)和太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)开展了线虫的感染实验。但对于南极磷虾而言,线虫只是其中间宿主,因此线虫对南极磷虾产生的危害较小。关于磷虾体内寄生虫相关研究较少,过去仅在南极磷虾的卵内发现了线虫;最近,Cleary 等^[51]利用分子生物技术才首次在成年磷虾体内发现线虫的存在。

4 纤毛虫

Rakusa-Suszczewski 等^[32]首次在南极大磷虾身上发现。当纤毛虫为南极大磷虾体外寄生虫时,其对宿主基本上不造成伤害。1996 年, Rakusa-Suszczewski^[31]首次确定了假丘类纤毛虫会感染南极大磷虾。

部分离口目纤毛虫寄生于南极磷虾中,其主要以海洋甲壳类动物共生生物的形式出现,这使得它们的生活史较为复杂,且寄生的时机与宿主的蜕壳时期有着直接的关系。磷虾体内的离口目纤毛虫展现出特殊的取食策略。目前将寄生于磷虾的离口目纤毛虫分成两类,即(1)渗出性纤毛虫(表生纤毛虫),可能起源于外骨骼上的食腐动物,但采取目前较为少见的食腐动物取食方式,(2)噬

组织的内寄生纤毛虫^[14,52-53]。在两类离口目纤毛虫中,渗出性纤毛虫的后口类纤毛虫和内寄生纤毛虫的假丘类纤毛虫寄生于南极大磷虾。

4.1 生命周期

寄生于南极大磷虾的后口类纤毛虫共有 4 个发育阶段,包括帚体期、滋养体、包囊期和感染性幼虫期。南极大磷虾感染帚体囊后,寄生于其腹足的刚毛上,之后变为滋养体,滋养体以磷虾脱壳后产生的液体为食^[33]。然而,迄今为止,鲜有关于包囊期和感染性幼虫期的研究^[57]。

假丘类纤毛虫与后口类纤毛虫均分成 4 个发育阶段,但各发育阶段感染途径和过程不同。帚体期纤毛虫感染成年磷虾,进入磷虾体内后,滋养体纤毛虫吸取营养并成长为包囊期纤毛虫,进一步分裂转化为感染性幼虫期纤毛虫。一旦宿主大部分组织被其消耗殆尽,宿主的头胸部就会破裂,释放出所有自由游动的感染性幼虫期纤毛虫,宿主外壳的破裂速度较快,几分钟内就会仅留下一具宿主的空骨架。目前尚不清楚磷虾宿主临死前的游泳状态,因为这时纤毛虫已将它们的大部分组织和器官转化为其用于自身生长发育、繁殖等所需的能量。在磷虾宿主死亡后 6~12 个小时内,这些自由游动的感染性幼虫期纤毛虫与细菌会形成细菌-纤毛虫丝状体,而在这丝状体形成过程中,感染性幼虫期又被包在囊内并转变为帚体期^[52,58-60]。

吸管虫共有两个生活史阶段,分别为具有松散的、触手状摄食形式的滋养体阶段以及具有能动性纤毛的游动孢子体阶段^[54-56]。

4.2 感染状况

对于外寄生虫而言,成虫的感染率大于幼虫,而感染水平与磷虾蜕皮间期有着较强的关系。大多数蜕皮发生前南极大磷虾体内至少存在一只寄生虫,而脱壳结束后则未发现有感染迹象。对于磷虾成体,处于产卵状态的雌虾明显比产卵后的雌虾更易受到感染,而感染严重的个体均为眼球直径较大(年龄较大)的雄性成体^[34]。

假丘类纤毛虫为一种专门噬组织的内寄生虫,以宿主的组织为食,并在其体内繁殖,直到将宿主组织消耗殆尽后便破壳而出。假丘类纤毛虫会为了自身的传播转化宿主所有的能量。但因宿主所产

生的能量有限, 故若宿主种群的生产力越高, 寄生虫存活的时间就越长, 由此产生的传播阶段也就越多。此外, 较大的宿主中的寄生虫所转化的能量会较小的或营养不良的宿主更高; 因此, 通常来说, 纤毛虫会选择种群密度较大的宿主以维持其种群的繁衍^[53,58,61]。感染了假丘类纤毛虫的磷虾会出现明显的病理变化。这种病理变化较易检测, 因为由磷虾外形特征可以发现它们失去了透明度, 身体呈米黄色(早期感染阶段)或橙色(晚期感染阶段), 并出现特征性的头胸部肿胀^[15,60]。若观察到被感染的活体磷虾, 会发现假丘类纤毛虫可“从容地”在宿主的腹肢、血腔和躯干内游动。迄今尚不清楚晚期感染者身体为何会变为橙色的病理机制, 初步推断这可能为寄生虫的免疫反应所致^[60]。

5 总结与展望

寄生于南大洋磷虾中的簇虫共 4 种, 均为内寄生虫, 宿主南极磷虾有南极大磷虾、三刺磷虾、瓦式磷虾和长额樱磷虾等。线虫共 2 种, 宿主为瓦式磷虾和南极大磷虾。纤毛虫共 3 种, 均寄生于南极大磷虾中。对于线虫而言, 南极磷虾仅为其中间宿主, 它会通过食物链等一些途径传播, 最终将鲸类作为其最终宿主。

尽管南大洋一半的磷虾种类均感染了寄生虫, 但与其他物种相比, 作为终末宿主或中间宿主的磷虾感染的寄生虫种类(3 种)仍较少。但这并不意味着目前仅有这些寄生虫感染了磷虾或除南极大磷虾、三刺磷虾、瓦式磷虾和长额樱磷虾等磷虾种类外, 其它南极磷虾类未感染寄生虫。原因至少包括以下几个方面: (1)总的来讲, 有关南极磷虾寄生虫的研究较为有限, 且研究的历史也较短。虽然人类探索南极已达百余年, 但针对南极磷虾寄生虫的研究也才 30 余年。考虑到南极磷虾资源分布的环南极特征以及目前仍无法深入探测覆冰区南极磷虾的状况, 有关南极磷虾寄生虫的研究仍需大力加强。(2)磷虾种类体型差异。通常, 寿命较长或体积更大的磷虾比寿命较短或体积更小的磷虾可提供更多的寄生位置^[62], 如与三刺磷虾相比, 由南极大磷虾体内检测出的寄生虫种类

更多, 但因为技术等原因, 针对较小个体的磷虾, 发现寄生虫的难度会更大。(3)南极特殊的地理位置和环境特征。南极和南大洋远离人类大陆, 常年冰雪覆盖, 生活环境极其恶劣; 因此, 适应这种环境的生物种类多样性要低于温带和热带。此外, 恶劣的环境条件也使得现有的磷虾寄生虫研究基本上局限于南极夏季, 关于其他季节磷虾寄生虫的研究仍有待加强。(4)关于磷虾寄生虫的研究氛围尚未形成, 相关工作仍处于初步发展阶段。国际上仅少数实验室开展南大洋磷虾类的寄生虫研究, 而国内在此方面几乎处于空白阶段。考虑到磷虾在南大洋生态系统中所起到的关键作用, 尤其是全球变化已对南大洋所产生不可预测的影响, 我们需要从以下几个方面进一步开展南大洋磷虾类寄生虫的研究: (1)需从时间、空间(水平和垂直)和生活史阶段三个维度开展研究。因南极磷虾呈环南极分布, 故南大洋各海区均可成为采样地点。南极特殊的地理位置使得冬季进行采样受到限制, 现有文献中样本多采集于夏、春、秋季, 较少来自冬季, 且缺少同一年度中各个季节的样本。磷虾一般在海面以下 200 m 以上水层集群, 而雌虾排卵后, 卵会下沉至海面下 1000 m 左右, 卵上浮过程即为磷虾发育的过程; 因此, 可通过改变采样深度采集处于不同生命阶段的磷虾个体。到目前为止, 仅有簇虫的生活史阶段较为完整, 线虫和纤毛虫的生活史阶段有待完善。(2)需进一步加强国际合作。类似于其他南极研究, 有关南极磷虾寄生虫的研究更需要国际合作才能够完成, 这是因为: 一方面, 目前掌握南极磷虾寄生虫识别技术的机构非常有限; 另一方面, 南极磷虾样本, 尤其是跨海区、多季节的样本获取极为不易。(3)需加强寄生虫感染机制的研究。如线虫在南极磷虾体内的感染机制等亟待深入。(4)加强寄生虫生态学研究。考虑到寄生虫与磷虾之间的生态关系以及磷虾在食物缺乏的情况下可能以海洋细菌等为食物^[63], 这需要明确两者的营养生态关系, 相关工作有助于磷虾种群动态的监测。随着时间推移, 磷虾分布的热(冷)点, 数量变多, 面积变小, 局部聚集性减弱^[64], 寄生虫作为一种生物标记, 也许可以较好地解释这种变化, 故以寄

生虫作为一种生物标记了解其宿主的特性将是未来研究领域的新方向。

参考文献:

- [1] Zhu G P. Population biology of Antarctic krill *Euphausia superba*. I-Age, growth and mortality[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(5): 862-868. [朱国平. 南极磷虾种群生物学研究进展 I—年龄、生长与死亡[J]. 水生生物学报, 2011, 35(5): 862-868.]
- [2] Yang X M, Zhu G P. Oscillation mode analysis on the time series of Antarctic krill (*Euphausia superba*) catch rate in the Atlantic Sector of Antarctic Ocean[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(6): 1274-1283. [杨晓明, 朱国平. 南极大西洋扇区南极磷虾渔获率序列的振荡模态分析[J]. 中国水产科学, 2013, 20(6): 1274-1283.]
- [3] Quetin L B, Ross R M, Fritsen C H, et al. Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: Can we predict the future?[J]. Antarctic Science, 2007, 19(2): 253-266.
- [4] Nicol S, Foster J. The fishery for Antarctic krill: Its current status and management regime[M]//Biology and Ecology of Antarctic Krill. Cham: Springer, 2016: 387-421.
- [5] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E A, et al. A re-appraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2009, 56(5): 727-740.
- [6] Xu P X, Li Y C, Zhu G P, et al. Observation on behaviours of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in lighting condition[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2): 300-305. [徐鹏翔, 李莹春, 朱国平, 等. 光照条件下南极磷虾的行为观察[J]. 水产学报, 2012, 36(2): 300-305.]
- [7] Gómez-Gutiérrez J, Kawaguchi S, Morales-Ávila J R. Global Diversity and Ecological Function of Parasites of Euphausiids[M]. Cham: Springer, 2017: 116.
- [8] Poulin R. Are there general laws in parasite ecology?[J]. Parasitology, 2007, 134(Pt 6): 763-776.
- [9] Dobson A, Lafferty K D, Kuris A M, et al. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts?[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(Suppl 1): 11482-11489.
- [10] Kuris A M, Hechinger R F, Shaw J C, et al. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries[J]. Nature, 2008, 454(7203): 515-518.
- [11] Kamiya T, O'Dwyer K, Nakagawa S, et al. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts[J]. Biological Reviews, 2014, 89(1): 123-134.
- [12] Hamner W M. Aspects of schooling in *Euphausia superba*[J]. Journal of Crustacean Biology, 1984, 4(5): 67-74.
- [13] Liu Z J, Xu L X, Zhu G P. Behavioral and physiological ecology of Antarctic krill (*Euphausia superba*): A review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12): 4344-4352. [刘子俊, 许柳雄, 朱国平. 南极磷虾行为与生理生态学研究进展[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4344-4352.]
- [14] Gómez-Gutiérrez J, Peterson W T, De Robertis A, et al. Mass mortality of krill caused by parasitoid ciliates[J]. Science, 2003, 301(5631): 339.
- [15] Denner E B M, Mark B, Busse H J, et al. *Psychrobacter proteolyticus* sp. nov., a psychrotrophic, halotolerant bacterium isolated from the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, excreting a cold-adapted metalloprotease[J]. Systematic and Applied Microbiology, 2001, 24(1): 44-53.
- [16] Gómez-Gutiérrez J, López-Cortés A, Aguilar-Méndez M J, et al. Histophagous ciliate *Pseudocollinia brintoni* and bacterial assemblage interaction with krill *Nyctiphanes simplex*. I. Transmission process[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2015, 116(3): 213-225.
- [17] Turkiewicz M, Galas E, Kalinowska H. Microflora of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. Acta Microbiologica Polonica, 1982, 31(2): 175-184.
- [18] Avdeev V V. New species of gregarines of genus *Cephaloidophora* parasites of *Euphausia superba*[J]. Parasitology, 1985, 19: 72-75.
- [19] Avdeev V V. Certain specific characteristics of the development of gregarine *Cephaloidophora*, a parasite of *Euphausia superba*[J]. Parasitology, 1987, 21(4): 580-582.
- [20] Avdeev V V, Vagin A V. Pathogenic effect of gregarine *Cephaloidophora pacifica* Avdeev on the organism *Euphausia superba* Dana[J]. Parasitologiya, 1987, 21(6): 741-743.
- [21] Avdeev V V, Avdeeva N V. On gregarine fauna from planktonic crustaceans from the Antarctic[C]//Parasites of Animals and Plants. Vladivostok: Far East Division of Russian Academy of Science, 1989: 40-44.
- [22] Spiridonov V A. A scenario of the late-Pleistocene-Holocene changes in the distributional range of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. Marine Ecology, 1996, 17(1-3): 519-541.
- [23] Takahashi K T, Kawaguchi S, Kobayashi M, et al. The variability in abundance of eugregarines living in the Antarctic krill[J]. Polar Bioscience, 2004, 17: 16-25.
- [24] Takahashi K T, Kobayashi M, Kawaguchi S, et al. Circumpolar occurrence of eugregarinid protozoan *Cephaloidophora pacifica* associated with Antarctic krill, *Euphausia superba*[J]. Antarctic Science, 2008, 20(5): 437-440.
- [25] Takahashi K T, Kawaguchi S, Toda T. Observation by electron microscopy of a gregarine parasite of Antarctic krill: Its histological aspects and ecological explanations[J]. Polar Biology, 2009, 32(4): 637-644.
- [26] Takahashi K T, Kawaguchi S, Kobayashi M, et al. Eugregarine infection within the digestive tract of larval Antarctic krill, *Euphausia superba*[J]. Polar Biology, 2011, 34(8): 1167-1174.
- [27] Wallis J R, Smith A J R, Kawaguchi S. Discovery of gregarine parasitism in some Southern Ocean krill (*Euphausiacea*) and the salp *Salpa thompsoni*[J]. Polar Biology, 2017, 40(9): 1913-1917.
- [28] Kagei N. Euphausiids and their parasites (I)[J]. Geiken Tsushin, 1979, 328: 53-62.
- [29] Miwa S, Kamaishi T, Matsuyama T, et al. Histopathology of Antarctic krill, *Euphausia superba*, bearing black spots[J].

- Journal of Invertebrate Pathology, 2008, 98(3): 280-286.
- [30] Stankovic A, Rakusa-Suszczewski S. Parasitic protozoa on appendages and inside the body of *Euphausia superba* Dana[J]. Polish Polar Research, 1996, 17: 169-171.
- [31] Rakusa-Suszczewski S, Filcek K. Protozoa on the body of *Euphausia superba* Dana from Admiralty Bay (the South Shetland Island)[J]. Acta Protozoologica, 1988, 27: 21-30.
- [32] Rakusa-Suszczewski S, Nemoto T. Ciliates associations on the body of krill (*Euphausia superba* Dana)[J]. Acta Protozoologica, 1989, 28: 77-86.
- [33] Stankovic A, Borsuk P, Koper M, et al. Studies on *Ephelota* sp., an epizotic suctorian found on Antarctic krill[J]. Polar Biology, 2002, 25(11): 827-832.
- [34] Tarling G A, Cuzin-Roudy J. External parasite infestation depends on moult-frequency and age in Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. Polar Biology, 2008, 31(2): 121-130.
- [35] Leander B S. Marine gregarines: Evolutionary prelude to the apicomplexan radiation?[J]. Trends in Parasitology, 2008, 24(2): 60-67.
- [36] Iritani D, Wakeman K C, Leander B S. Molecular phylogenetic positions of two new marine gregarines (Apicomplexa)—*Paralecudina ananke* n. sp. and *Lecudina caspera* n. sp.—from the intestine of *Lumbrineris inflata* (Polychaeta) show patterns of co-evolution[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2018, 65(2): 211-219.
- [37] Simdyanov T G, Guillou L, Diakin A Y, et al. A new view on the morphology and phylogeny of eugregarines suggested by the evidence from the gregarine *Ancora sagittata* (Leuckart, 1860) Labbé, 1899 (Apicomplexa: Eugregarinida)[J]. PeerJ, 2017, 5: e3354.
- [38] Moens T, Braeckman U, Derycke S, et al. Ecology of free-living marine nematodes[M]//Handbook of Zoology. Berlin: De Gruyter, 2013: 109-152.
- [39] Zhang Z N, Zhou H. The systematics of free-living marine nematodes[J]. Journal of Ocean University of Qingdao, 2003, 33(6): 891-900. [张志南, 周红. 自由生活海洋线虫的系统分类学[J]. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2003, 33(6): 891-900.]
- [40] Canals O, Obiol A, Muhovic I, et al. Ciliate diversity and distribution across horizontal and vertical scales in the open ocean[J]. Molecular Ecology, 2020, 29(15): 2824-2839.
- [41] Yi Z Z, Miao M, Gao S, et al. On molecular biology of ciliated protozoa: Frontier areas and progresses[J]. Chinese Science Bulletin, 2016, 61(20): 2227-2238. [伊珍珍, 苗苗, 高珊, 等. 纤毛虫原生动物的分子生物学研究: 若干热点领域及新进展[J]. 科学通报, 2016, 61(20): 2227-2238.]
- [42] Clopton R E. Phylum Apicomplexa Levine, 1970: Order Eugregarinorida Léger, 1900[M]//Illustrated Guide to the Protozoa. Kansas: Society of Protozoologists, 2002: 205-288.
- [43] Rueckert S, Simdyanov T G, Aleoshin V V, et al. Identification of a divergent environmental DNA sequence clade using the phylogeny of gregarine parasites (Apicomplexa) from crustacean hosts[J]. PLoS One, 2011, 6(3): e18163.
- [44] Kawaguchi S, Hosie G, Nicol S, et al. Do gregarines cause damage to midgut gland and intestinal epithelium of Antarctic krill?[R]. Santa Barbara: International Symposium of Krill, 1999.
- [45] Takahashi K T, Kawaguchi S, Kobayashi M, et al. Parasitic eugregarines change their spatial distribution within the host digestive tract of Antarctic krill, *Euphausia superba*[J]. Polar Biology, 2003, 26(7): 468-473.
- [46] Gómez-Gutiérrez J, Robinson C J, Kawaguchi S, et al. Parasite diversity of *Nyctiphanes simplex* and *Nematoscelis difficilis* (Crustacea: Euphausiacea) along the northwestern coast of Mexico[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2010, 88(3): 249-266.
- [47] Gómez-Gutiérrez J, Morales-Ávila J R. Parasites and diseases[M]//Biology and Ecology of Antarctic Krill. Heidelberg: Springer, 2016: 351-386.
- [48] Smith J W. *Thysanoessa inermis* and *T. longicaudata* (Euphausiidae) as first intermediate hosts of *Anisakis* sp. (Nematoda: Ascaridata) in the northern North Sea, to the north of Scotland and at Faroe[J]. Nature, 1971, 234(5330): 478.
- [49] Hays R, Measures L N, Huot J. Euphausiids as intermediate hosts of *Anisakis simplex* in the St. Lawrence estuary[J]. Canadian Journal of Zoology, 1998, 76(7): 1226-1235.
- [50] Oshima T, Kobayashi A, Kumada M, et al. Experimental infection with second stage larva of *Anisakis* sp. on *Euphausia similis* and *Euphausia pacifica*[J]. Japanese Journal of Parasitology, 1968, 17: 585-586.
- [51] Cleary A C, Casas M C, Durbin E G, et al. Parasites in Antarctic krill guts inferred from DNA sequences[J]. Antarctic Science, 2019, 31(1): 16-22.
- [52] Gómez-Gutiérrez J, Peterson W T, Morado J F. Discovery of a ciliate parasitoid of euphausiids off Oregon, USA: *Collinia oregonensis* n. sp. (Apostomatida: Colliniidae)[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2006, 71: 33-49.
- [53] Bradbury P C. Parasitic Protozoa of molluscs and Crustacea[M]//Parasitic Protozoa. Amsterdam: Elsevier, 1994: 139-264.
- [54] Dovgal I V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora)[J]. Protistology, 2002, 2(4): 194-270.
- [55] Zhao X L, Miao M, Chen X R, et al. A phylogenetic reconsideration of suctorian ciliates (Protista, Ciliophora, Phyllopharyngea) based on small subunit rRNA gene sequences[J]. Zoologica Scripta, 2014, 43(2): 206-216.
- [56] Endo Y, Fujii D, Nishitani G, et al. Life cycle of the suctorian ciliate *Ephelota plana* attached to the krill *Euphausia pacifica*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2017, 486: 368-372.
- [57] Landers S C, Gómez-Gutiérrez J, Peterson W T. *Gymnodinioides pacifica*, n. sp., an exuviotrophic ciliated protozoan (Ciliophora, Apostomatida) from Euphausiids of the north-eastern Pacific[J]. European Journal of Protistology, 2006, 42(2): 97-106.
- [58] Gómez-Gutiérrez J, Strüder-Kypke M, Lynn D, et al. *Pseudocollinia brintoni* gen. nov. sp. nov. (Apostomatida: Colliniidae) a parasitoid ciliate infecting the euphausiid *Nyctiphanes simplex*[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2012,

- 99(1): 57-78.
- [59] Gregori M, González Á F, Pascual S. The role of mesozooplankton as intermediate hosts of symbionts in NE Atlantic Ecosystems: parasites and epibionts[R]. Valencia: 9th International Symposium of fish Parasites, 2015.
- [60] Gregori M, Roura Á, González Á F, et al. *Anisakis simplex* Complex (Nematoda: Anisakidae) in zooplankton communities from temperate NE Atlantic waters[J]. Journal of Natural History, 2015, 49(13-14): 755-773.
- [61] Gómez-Gutiérrez J, Del Angel-Rodríguez J, Tremblay N, et al. Histophagous ciliate *Pseudocollinia brintoni* and bacterial assemblage interaction with krill *Nyctiphanes simplex*: II. Host responses[J]. Diseases of Aquatic Organisms, 2015, 16(3): 227-336.
- [62] Kuris A M, Blaustein A R, Alio J J. Hosts as islands[J]. The American Naturalist, 1980, 116(4): 570-586.
- [63] Zhu G P, Zhu X Y. Population biology of Antarctic krill (*Euphausia superba*) III—Feeding ecology[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2014, 38(6): 1152-1160. [朱国平, 朱小艳. 南极磷虾种群生物学研究进展 III—摄食[J]. 水生生物学报, 2014, 38(6): 1152-1160.]
- [64] Liu H, Zhu G P. Spatial-temporal variation in hotspot and coldspot of Antarctic krill distribution in recent 100 years[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 1015-1022. [刘慧, 朱国平. 近百年来南极磷虾分布冷热点的时空变动[J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 1015-1022.]

Diversity and ecology of gregarine, nematode, and ciliate parasites in Euphausiids in the Antarctic-A review

ZHU Guoping^{1, 2, 3, 4}, DONG Jiaqi^{1, 2}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Polar Marine Ecosystem Lab, The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
4. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China

Abstract: Krill widely inhabit the circumpolar waters at very high biomasses and comprise one of the largest animal protein sources in the world. Parasites that use Euphausiid krill species (such as *Euphausia superba*, *E. vallentini*, *E. triacantha*, and *Thysanoessa macrura*) as intermediate or terminal hosts widely exist in animals at different trophic levels in the food web of the Southern Ocean and comprise an important part of the Antarctic biodiversity. In order to fully understand the biological features, ecological characteristics, and infection mechanisms of parasites of krill, this review systematically summarizes the species compositions, life cycles, parasitic tissues, and infection mechanisms of the dominant parasite species (gregarine, nematode, and ciliate) of Euphausiids and the diversity of host species. The results indicate that parasite diversity is mainly concentrated in the same kind of krill species, as krill species are often infected by multiple species of parasites, and the same parasite species can infect multiple species of krill. The endoparasites of krill can easily spread through the food web, and the damage caused to hosts is greater for endoparasites than that for ectoparasites. Furthermore, the number of parasites increases with the increasing size of infected hosts. We recommended that future studies focus on the infection mechanism of parasites and the discovery of new parasites or hosts. We also believe future studies could use parasites as ecological indicators to better understand the impact of climate change on the Antarctic ecosystem.

Key words: Antarctic krill; parasite; gregarine; nematode; ciliate

Corresponding author: ZHU Guoping. E-mail: ghzhu@shou.edu.cn