

南极鱼类后生动物寄生虫研究进展: 线虫、绦虫与桡足类

朱国平^{1,2,3,4} 宁 静^{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. 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: 极端的环境造就了南极独特的生物群体, 其中鱼类是南大洋生态系统中最具多样性的脊椎动物, 也是许多寄生虫的中间或终末宿主。南极鱼类寄生虫种类丰富, 是南大洋海洋生物多样性的的重要组成部分。探究南极鱼类及其寄生虫的营养关系可为阐释南极海洋生态系统功能及其变动提供重要的生态数据。虽然关于南极鱼类寄生虫的研究已有一百多年的历史, 但这些研究主要集中在寄生虫的种类鉴定、区系调查和组织病理等方面。由于南极鱼类寄生虫研究跨度时间长、地域范围广, 相关研究较为零散。文章综述了南极鱼类寄生线虫、绦虫以及桡足类的种类组成、宿主范围和地理分布等方面的研究, 并对今后开展南极鱼类寄生虫研究工作提出了展望。

关键词: 寄生虫; 桡足类; 线虫; 绦虫; 寄生关系; 南极鱼类

中图分类号: S941.5

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2022)04-0432-15

因受极端气候影响, 地处南极大陆周边的南大洋形成了较为特殊的海洋环境。南大洋极端的环境导致该地区生物多样性较低, 但其环境的特殊性促使栖息在该地区的生物形成了独特且复杂的适应性^[1]。鱼类是南大洋物种多样性最高的脊椎动物, 目前已发现的南极鱼类约322种^[2], 且多数为南极特有种^[3]。其中, 部分南极鱼类具有较高的商业价值, 是全球南极渔业的重要捕捞对象, 如犬牙南极鱼属和南极冰鱼科鱼类。

因受南极极端气候的限制, 针对南极生物开展实地研究通常较为困难。但过去百余年的南极探索仍极大地提升了人类对极端条件下南极生物生长和繁殖策略的理解, 其中就包括南极鱼类寄生虫。针对南极鱼类寄生虫的研究已有较长的历史, 主要集中在特定寄生虫类群的分类学研究、新物种的描述^[4-6]、线虫幼虫的分子鉴定^[7]和寄生虫引起寄主的病理学变化^[8]等方面。南极寄生虫学的工作开展相对较晚, 直到1855年, 才首次出现有关南极海洋生物寄生虫的报道^[9]。关于早期南极寄

生虫的少数调查多来自南极探险途中收集到的宿主样品, 且内容也局限在寄生虫的形态学描述上^[10-12]。自1960年开始, 有关南极寄生虫的文献开始增多, 1970年后更为明显, 尤其是南极鱼类的寄生虫^[1]。1980年, 德国生态学家Siegel^[13]首次使用寄生虫作为生物标记研究了南极冰鱼的种群区分。在此之后, 南极寄生虫开始被广泛用作生物标记, 为研究人员提供宿主迁移和种群结构方面的支撑信息^[14,15]。至21世纪, 新的寄生虫物种陆续在南大洋和南极被发现, 但近些年分类学研究的速度逐渐减缓, 生态学方面的研究逐渐增加^[1]。寄生虫不再作为单独的研究对象, 而是与宿主、环境等联系起来。除了被用作宿主生物地理学生物标记^[16]以及重金属生物标记^[16]外, 一些学者还对南极鱼类寄生虫进行了群落分析, 如Muñoz等^[18]比较了同一海域内两种同属南极鱼类的体内寄生虫群落, 发现寄生虫种类和感染丰度相似, 认为这两种同属鱼类利用资源的方式相似。

寄生虫已被作为生物标记广泛应用于研究宿主种群, 南极寄生虫也是如此。根据MacKenzie等^[20]

收稿日期: 2021-02-02; 修订日期: 2021-12-10

基金项目: 国家自然科学基金(41776185); 国家重点研发计划(2018YFC1406801); 自然资源部国家海洋局极地办极地协同创新平台建设(JDXT2019-07)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (41776185); National Key R & D Program of China (2018YFC1406801); Polar Collaborative Innovation Platform Construction Project of State Oceanic Administration of the Ministry of Natural Resources (JDXT2019-07)]

通信作者: 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

的归纳, 可作为生物标记的寄生虫应具备以下5个条件: (1)研究区域内的不同地区感染程度存在显著差异; (2)具有较长的寿命; (3)感染程度不随时间变化; (4)具有易于检测和识别的特征; (5)无严重致病性。使用寄生虫作为生物标记主要有两种研究方法: 第一种是根据上述标准选择寄生虫, 并针对这些寄生虫对不同种类的宿主进行了研究^[21, 22]; 第二种方法则是使用更复杂的统计技术分析整个寄生虫群体^[23, 24]。Brickle等^[25]对马尔维纳斯群岛小鳞犬牙南极鱼(*Dissostichus eleginoides*)的寄生虫种群进行了研究, 并利用线虫和棘头虫作为生物标记判断宿主种群来源, 但两种方法的研究结果均对其中一个种群来源判断错误。Mike等^[16]利用复殖吸虫作为生物标记确定了麦克默多湾东、西两岸伯氏肩孔南极鱼(*Trematomus bernacchii*)的种群分离程度, 东岸和西岸种群之间感染率的差异表明, 底栖成年鱼类不会轻易由海峡一侧移动到另一侧, 且感染率差异的原因为区域性富营养化导致宿主摄食发生变化, 进而影响寄生虫对宿主的选择所致。

南极鱼类寄生虫的研究范围越来越广, 在南极鱼类种群区分和环境评估等方面的作用也越来越受到重视。本文总结了关于南极鱼类寄生虫的研究进展, 重点总结了3类主要寄生虫——线虫、绦虫和寄生性桡足类的种类组成、宿主范围和地理分布, 探讨了今后重点研究方向, 以便了解南极鱼类寄生虫多样性及寄生虫与南极鱼类和极端环境之间的关系, 并为南极鱼类的种群研究和环境评估提供基础数据。

1 线虫

1.1 种类组成

线虫是动物界物种数量最丰富的类群之一, 分布于地球上不同的环境中, 其中部分种类寄生鱼类, 是鱼类寄生虫类群的重要组成部分。目前, 南极鱼类体内寄生的线虫有4科9属13种, 旋尾目线虫包括南极鱼拟蛔线虫(*Ascarophis nototheniae* Johnston & Mawson, 1945)和隔膜囊居线虫(*Cystidicola beatriceinsleyae* Holloway & Klewer, 1969), 蛔目线虫含内弯宫脂线虫(*Hysterothylacium aduncum* Rudolphi, 1802)、威德尔海副尖样线虫(*Paranisakiopsis weddelliensis* Rocka, 2002)和长尾鳕副尖样线虫(*P. macruri* (Linstow) Johnston & Mawson, 1945)等(表1), 嘴刺目线虫包括毛细线虫属(*Capillaria* (*Procapillaria*) sp.)。其中, 异尖线虫幼虫在南极和亚南极硬骨鱼类中普遍存在, 主要包括异尖线虫(*Anisakis* spp.)、对盲囊线虫(*Contracaecum* sp.)、

拟地新线虫(*Pseudoterranova decipiens*)和内弯宫脂线虫(*Hysterothylacium aduncum*)等^[19]。

寄生在南极鱼类的线虫生活史较为复杂。以异尖线虫为例, 线虫卵随海洋哺乳动物(鲸、海豹等)的粪便排入海洋中, 并在水中孵化为2期幼虫^[20]。营自由生活的2期或3期幼虫被甲壳类等第一中间宿主吞食, 当这些感染线虫幼虫的甲壳类动物被第二中间宿主鱼类和头足类动物摄食后, 即被感染。感染了线虫的鱼类或头足类动物被终末宿主(海洋哺乳动物、鸟类或鱼类)捕食, 并在后者体内发育为成虫^[21]。

1.2 宿主范围及地理分布

目前, 在南极硬骨鱼类中发现的线虫有5科9属13种, 宿主涉及南极鱼亚目、鲉形目、鳕形目和灯笼鱼目鱼类, 其中南极鱼亚目鱼类居首(表1)。南极鱼拟蛔线虫为南极鱼亚目和鲉形目鱼类常见的寄生虫, 常分布在南极和亚南极的不同海区^[22]。有报道称, 隔膜囊居线虫在南极麦克默多海峡的伊氏狼绵鲷(*Lycodichthys dearborni* DeWitt, 1962)和威德尔海东部的南极真狼绵鲷(*Lycodichthys antarcticus* Pappenheim, 1911)体内出现^[23, 24]。内弯宫脂线虫为南极常见的寄生虫, 南设得兰群岛和南乔治亚岛附近的南极鱼科、龙躄科、鳕冰鱼科和绵鲷科等鱼类宿主均被该寄生虫感染; 与其他线虫不同, 内弯宫脂线虫广布于世界范围内^[22]。弗氏肠盲囊线虫是南极辐合区附近海域南极鱼类体内常见的寄生虫, 但次南极水域鱼类尚无该寄生虫报道^[25]。威德尔海副尖样线虫和毛细线虫仅出现在威德尔海怀氏长尾鳕(*Macrourus whitsoni* Regan, 1913)体内^[24]。长尾鳕副尖样线虫和尖尾无须鳕副尖样线虫均出现于南极海域的长尾鳕体内^[26]。内弯宫脂线虫、异尖线虫、拟地新线虫和对盲囊线虫多以幼虫形式出现在南极鱼类体内, 宿主范围涉及南极大部分硬骨鱼, 如南极鱼科、鳕冰鱼科、龙躄科、南极鳕科鱼类等。对盲囊线虫主要分布在南设得兰群岛、罗斯海、威德尔海和次南极阿根廷水域^[27]。西南极地区和次南极地区拟地新线虫数量较丰富, 但威德尔海域附近较罕见^[19]。内弯宫脂线虫、异尖线虫、拟地新线虫、对盲囊线虫和毛细线虫均为广布性物种, 存在于自北向南的许多水生生物宿主中^[26]。而南极鱼拟蛔线虫、隔膜囊居线虫、威德尔海副尖样线虫、长尾鳕副尖样线虫、尖尾无须鳕副尖样线虫和弗氏肠盲囊线虫则为南极海域的特有种。

1.3 研究进展

1855年, 英国学者Baird首次由一只南极带回的

表 1 南极鱼类线虫寄生虫、宿主、寄生部位

Tab. 1 Hosts and parasitic sites of nematode in Antarctic fish species

寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference	寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference
旋尾目 Spirurida				花纹南极鱼 <i>Notothenia rossii</i>			
南极鱼拟蛔线虫	南极鱼亚目Notothenioidei	胃, 小肠, 幽门盲囊	[32—34]	尼氏拟南极鱼 <i>Nototheniops nybelini</i>			
<i>Ascarophis nototheniae</i>	南极鱼科Nototheniidae			侧纹南极鱼 <i>Pleurogramma antarcticum</i>			
Johnston & Mawson, 1945	鳕冰鱼科 Channichthyidae			伯氏肩孔南极鱼 <i>Trematomus bernacchii</i>			
	龙躄科Bathydraconidae			汉氏拟肩孔南极鱼 <i>T. hansonii</i>			
	绵鲷科Zoarcidae			鲈形目Perciformes			[45]
	鲉形目Scorpaeniformes			绵鲷科Zoarcidae			
	南鲉科Congiopodidae			多椎蛇绵鲷 <i>Lycenchelus aratrirrostris</i>			
隔膜囊居线虫	南极鱼亚目Notothenioidei	小肠, 胃	[23, 24]	鳕形目Gadiformes			[45]
<i>Comephoronema beatriceinsleyae</i>	绵鲷科Zoarcidae			鳕科Gadidae			
Holloway & Klewer, 1969	伊氏狼绵鲷 <i>Lycodichthys dearborni</i>			南蓝鳕 <i>Micromesistius australis</i>			
	南极真狼绵鲷 <i>L. antarcticus</i>			拟地新线虫	南极鱼亚目Notothenioidei	体腔, 肝, 胃, 肠	[47, 52—54]
蛔目				<i>Pseudoterranova decipiens</i> (Krabbe, 1878)	龙躄科Bathydraconidae		
Ascaridida				Gibson, 1983			
内弯宫脂线虫	南极鱼亚目	胃, 肠和幽门盲肠	[35, 36]	天鹅龙躄 <i>Cynodraco mawsoni</i>			
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	Notothenioidei			尖头裸龙躄 <i>Gymnodraco acuticeps</i>			
Rudolphi, 1802	南极鱼科			副带腭鱼 <i>Parachaenichthys charcoti</i>			
	Nototheniidae			拉氏拟龙躄 <i>Racovitzia glacialis</i>			
	莫氏犬齿南极鱼 <i>Dissostichus mawsoni</i>			棘龙躄 <i>Acanthodraco dewitti</i>			
	小鳞犬齿南极鱼 <i>D. eleginoides</i>			管鳞阿氏龙躄 <i>Artedidraco orianae</i>			
	裸身雅南极鱼 <i>Lindbergichthys nudifrons</i>			南极鱼科Nototheniidae			[34, 45, 49, 50]
	拉氏雅南极鱼 <i>Nototheniops larseni</i>						
	大鳞雅南极鱼 <i>Lepidonotothen squamifrons</i>			小鳞犬牙南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>			
	伯氏肩孔南极鱼 <i>Trematomus bernacchii</i>			鳞头犬牙南极鱼 <i>D. mawsoni</i>			
	斯氏拟肩孔南极鱼 <i>T. scotti</i>			伯氏固南极鱼 <i>T. bernacchii</i>			
	革首南极鱼 <i>Notothenia coriiceps</i>			隆头南极鱼 <i>Gobionotothen gibberifrons</i>			
	龙躄科Bathydraconidae			头孔裸南极鱼 <i>Harpagifer georgianus</i>			
	扁嘴副带腭鱼 <i>Parachaenichthys charcoti</i>						
	犁齿龙躄 <i>Vomeridens infusciipinnis</i>			大鳞雅南极鱼 <i>Lepidonotothen squamifrons</i>			
	鳕冰鱼科			拉森氏拟南极鱼 <i>L. larseni</i>			
	Channichthyidae			裸身雅南极鱼 <i>L. nudifrons</i>			
	头带冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>						

续表 1

寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference	寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference
	南极小带腭鱼 <i>Cryodraco antarcticus</i> 眼斑雪冰鱼 <i>Chionodraco rastrispinosus</i> 绵鲷科Zoarcidae				革首南极鱼 <i>Notothenia coriiceps</i> 花纹南极鱼 <i>N. rossii</i>		
	黑腭蛇绵鲷 <i>Lycenchelys nigripalatium</i> 蛇绵鲷属 <i>Lycenchelys</i> sp. 鲉形目Scorpaeniformes				鳕冰鱼科 Channichthyidae 头带冰鱼 <i>Chaenoccephalus aceratus</i> 威氏棘冰鱼 <i>Chaenodraco wilsoni</i> 裘氏鳕头冰鱼 <i>Champsoccephalus gunnari</i> 眼斑雪冰鱼 <i>Chionodraco rastrispinosus</i> 独角雪冰鱼 <i>C. hamatus</i>		[45, 47, 50]
	狮子鱼科Liparidae 狮子鱼属 <i>Liparis</i> sp.				南极小带腭鱼 <i>Cryodraco antarcticus</i> 鲈形目Perciformes		[20, 45, 50]
威德尔海副尖 样线虫 <i>Paranisakiopsis weddelliensis</i> Rocka, 2002	鳕形目 Gadiformes 长尾鳕科Macrouridae 怀氏长尾鳕 <i>Macrourus whitsoni</i>	幽门盲囊	[24]		阿氏龙膺科 Artedidraconidae		
长尾鳕副尖样 线虫 <i>P. macruri</i> Johnston & Mawson, 1945	鳕形目 Gadiformes 长尾鳕科Macrouridae	胃, 肠	[26]		长胸鳕阿氏龙膺 <i>Artedidraco skottsbergi</i> 长背多罗龙膺 <i>Dolliodraco largedorsalis</i> 龙膺科Bathydraconidae		
	龙嘴雪冰鱼 <i>C. myersi</i>				天鹅龙膺 <i>Cygnodraco mawsoni</i> 绵鲷科Zoarcidae		
尖尾无须鳕副 尖样线虫 <i>P. macrurouidei</i> Johnston & Mawson, 1945	鳕形目 Gadiformes 长尾鳕科Macrouridae		[26]		多椎蛇绵鲷 <i>Lycenchelys aratrirostris</i>		
弗氏肠盲囊线 虫 <i>Dichelyne fraseri</i> Baylis, 1929	南极鱼亚目Notothenioidei 鳕冰鱼科 Channichthyidae 龙膺科Bathydraconidae	肠	[35, 37—43]		鳕形目Gadiformes		[50]
	南极鱼科Notothenioidei				南极鳕科 Muraenolepididae 小眼鳗鳞鳕 <i>Muraenolepis microps</i>		
	裸南极鱼科 Harpagiferidae			派氏异尖线虫 <i>Anisakis pegreffii</i> Campana-Rouget & Biocca, 1955	灯笼鱼目Myctophiformes		[51]
双盲小口线虫 <i>Contracaecum osculatum</i> (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920	南极鱼亚目Notothenioidei 龙膺科Bathydraconidae 尖头裸龙膺 <i>Gymnodraco acuticeps</i>	肠, 肝, 胃壁, 体腔			灯笼鱼科Myctophidae 尼氏裸灯鱼 <i>Gymnoscopelus nicholsi</i>		
				伯兰大异尖线 虫 <i>A. berlandi</i> Mattiucci, Cipriani, Webb, Paoletti, Marcer, Bellisario, Gibson & Nascetti, 2014	鳕形目Gadiformes		[52]

续表 1

寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference	寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference
双盲辐射节线虫 <i>C. radiatum</i> (Linstow, 1907) Baylis, 1920	天鹅龙螈 <i>Cygnodraco mawsoni</i>			南极鳕科 Muraenolepididae			
	扁嘴副带腭鱼 <i>Parachaenichthys charcoti</i>			短须鳗鳞鳕 <i>M. marmoratus</i>			
	鳕冰鱼科 Channichthyidae			简单异尖线虫 <i>A. simplex</i> Rudolphi, 1809	灯笼鱼目 Myctophiformes		[48, 51]
	南极小带腭鱼 <i>Cryodraco antarcticus</i>			灯笼鱼科 Myctophidae			
	头带冰鱼 <i>Chionodraco myersi</i>			卡氏电灯鱼 <i>Electrona carlsbergi</i>			
	独角雪冰鱼 <i>Chionodraco hamatus</i>			尼氏裸灯鱼 <i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	南极鱼亚目 Nototheniidae		[35]
	新拟水螈 <i>Neopagetopsis onah</i>			南极鱼科 Nototheniidae			
	威氏棘冰鱼 <i>C. wilsoni</i>			小鳞犬牙南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>			
	拟冰螈 <i>Pagetopsis macropterus</i>			革首南极鱼 <i>Notothenia coriiceps</i>			[53]
	博氏南冰螈 <i>Pagothenia borchgrevinki</i>			南极鳕科 Muraenolepididae			[54]
其他对盲囊线虫 <i>Contracaecum</i> sp.	云纹拟冰螈 <i>Pagetopsis maculatus</i>			龙首长尾鳕 <i>Macrourus carinatus</i>			
	南极鱼科 Nototheniidae			其他异尖线虫 <i>Anisakis</i> sp.	南极鱼亚目 Nototheniidae		[55]
	真鳞肩孔南极鱼 <i>Trematomus eulepidotus</i>			鳕冰鱼科 Channichthyidae			
	伯氏固南极鱼 <i>T. bernacchii</i>			独角冰鱼 <i>Channichthys rhinoceratus</i>			
	哈氏固南极鱼 <i>T. hansonii</i>			鸭嘴冰鱼 <i>C. velifer</i>			
	纽氏带齿南极鱼 <i>T. newnesi</i>			头带冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>			[45]
	鳕形目 Gadiformes			裘氏鳕头冰鱼 <i>Champsocephalus gunnari</i>			[56]
	南极鳕科 Muraenolepididae			南极鱼科 Nototheniidae			[55]
	南极鱼亚目 Nototheniidae		[44—46]	小鳞犬牙南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>			
	龙螈科 Bathydraconidae			莫氏犬齿南极鱼 <i>D. mawsoni</i>			[45]
棘龙螈 <i>Acanthodraco dewitti</i>	棘龙螈 <i>Acanthodraco dewitti</i>			大鳞雅南极鱼 <i>Lepidonotothen squamifrons</i>			
	天鹅龙螈 <i>Cygnodraco mawsoni</i>			尖吻鲷南极鱼 <i>Notothenia acuta</i>			[55, 57]
	尖头裸龙螈 <i>Gymnodraco acuticeps</i>			革首南极鱼 <i>N. coriiceps</i>			[57]
	拟冰螈 <i>Pagetopsis macropterus</i>			多鳍南极鱼 <i>N. neglecta</i>			[58]
	扁嘴副带腭鱼 <i>Parachaenichthys charcoti</i>			花纹南极鱼 <i>N. rossii</i>			[55]
	鳕冰鱼科 Channichthyidae		[45, 47]	灯笼鱼目 Myctophiformes			[45]

续表 1

寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference	寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Infection site	来源 Reference
头带冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>				灯笼鱼科Myctophidae			
威氏棘冰鱼 <i>Chaenodraco wilsoni</i>				南极电灯鱼 <i>Electrona antarctica</i>			
裘氏鳄头冰鱼 <i>Champscephalus gunnari</i>				鳕形目 Gadiformes			[59]
眼斑雪冰鱼 <i>Chiondraco rastrispinosus</i>				无须鳕科Merlucciidae			
独角雪冰鱼 <i>Chionodraco hamatus</i>				阿根廷无须鳕 <i>Merluccius hubbsi</i>			
南极小带腭鱼 <i>Cryodraco antarcticus</i>				鳕科Gadidae			[45]
南极鱼科Notothenioidei			[34, 45—49]	南蓝鳕 <i>Micromesistius australis</i>			
小鳞犬牙南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>				嘴刺目Enoplida			
隆头南极鱼 <i>Gobionotothen gibberifrons</i>				毛细线虫属 <i>Capillaria</i> (<i>Procapillaria</i>) sp. Moravec, 1987	鳕形目Gadiformes		[24]
真裸南极鱼 <i>Harpagifer antarcticus</i>				长尾鳕科Macrouridae			
头孔裸南极鱼 <i>H. georgianus</i>				怀氏长尾鳕 <i>Macrourus whitsoni</i>			
裸身雅南极鱼 <i>Lepidonotothen nudifrons</i>							

港海豹(*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758)标本身上发现了一种线虫(*Ascaris similis* Baird, 1853)^[9]。20世纪初期, 对于南极线虫的研究几乎均为南极考察途中新物种的发现。1907年, 苏格兰寄生虫学家Linstow^[28]报道了苏格兰国家南极考察期间由南极鱼类身上采集到的一些线虫; 同年, Railliet和Henry^[29]在一次南极考察中也收集到了3种新发现的寄生线虫。至20世纪中后期, 南极寄生虫研究开始蓬勃发展, 其中也包括鱼类线虫研究^[1]。除了描述新物种和特定宿主的寄生类群外, 研究人员还展开了线虫的遗传和生态学研究, 对南极异尖线虫种群的遗传变异进行了评价, 发现南极线虫种群的遗传多样性显著高于北极海域, 异尖线虫及其遗传多样性水平可能是海洋食物网完整性和海洋生态系统生物多样性的合适指标^[30]。20世纪末, 出现了关于南极鱼体液中抗体对线虫特异性的研究; 研究表明, 南极鱼类血浆中存在线虫特异性抗体, 宿主胆汁和血浆中抗寄生抗体的存在与线虫的寄生有关^[31]。2009年, Rokick^[21]研究了气候变化对极地异尖线虫传播的影响, 发现全球气候变暖将导致异尖线虫发育速度加快, 寿命减少, 死亡率增加, 并对极地海洋生物寄生线虫的种群结构造成一定的影响。

2015年和2017年, 意大利寄生虫学家Mattiucci等^[1, 7]在物种和基因水平上对南极地区异尖线虫属的生物多样性进行了评估, 分别总结了异尖线虫、拟地新线虫和对盲囊线虫的分类学以及鉴定它们的分子方法, 并记录了其地理分布及宿主的相关生态学数据。

关于南极鱼类线虫的研究, 前期的研究重点多在分类学方面, 后期随着对南极生物关注度的提高, 开始有了分子生态学、生态学和免疫学的研究, 并逐渐将异尖线虫作为生物标记。异尖线虫的分子生态学是近年来南极寄生虫的研究热点, 了解异尖线虫及其遗传多样性有助于了解它们的时空分布, 也与其宿主、种群变化、海洋生态系统及食物网有关^[1]。

2 绦虫

2.1 种类组成

绦虫隶属于扁形动物门(Platyhelminthes)、绦虫纲(Cestoda), 是鱼类重要的寄生虫类群。按照南极地区绦虫终末宿主的不同, 分为南极硬骨鱼的绦虫和南极软骨鱼的绦虫。目前, 南极软骨鱼类(以鳕为代表)体内共发现绦虫11种, 均为南极特有

种。四叶目绦虫有南极瘤槽绦虫(*Onchobothrium antarcticum* Wojciechowska, 1990)、乔氏叶槽绦虫(*Phyllobothrium georgiense* Wojciechowska, 1991)、谢氏叶槽绦虫(*Phyllobothrium siedleckii* Wojciechowska, 1991)等, 双叶目绦虫有棘头棘槽绦虫(*Echinobothrium acanthocolle* Wojciechowska, 1991; 表 2)。南极硬骨鱼类体内共发现4种绦虫, 其中头

槽目绦虫有克氏头槽绦虫(*Bothriocephalus kerguelensis* Prudhoe, 1969)、南极头槽绦虫(*Bothriocephalus antarcticus* Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995)、约氏副头槽绦虫(*Parabothriocephalus johnstoni* Prudhoe, 1969), 另外一种为裂头目裂头科绦虫(*Diphyllobothriidae* gen. sp; 表 2)。绦虫幼虫常出现于南极的硬骨鱼类中, 在南极和亚南极硬

表 2 南极软骨鱼和硬骨鱼中的绦虫寄生虫

Tab. 2 Cestode found in Antarctic cartilaginous and teleost hosts

寄生虫Parasite	宿主Host		来源Reference
四叶目Tetraphyllidea	软骨鱼宿主Cartilaginous hosts		
南极瘤槽绦虫 <i>Onchobothrium antarcticum</i> Wojciechowska, 1990	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>Bathyrageatonii</i> [73, 74] 马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i>
乔氏叶槽绦虫 <i>Phyllobothrium georgiense</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	鳐科 Rajidae	乔治亚鳐 <i>Amblyraja georgiana</i> [75]
	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>B. eatonii</i> 马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i>
谢氏叶槽绦虫 <i>P. siedleckii</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>B. eatonii</i> [74, 75] 马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i>
乐氏叶槽绦虫 <i>P. rakusai</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i> [75]
阿克托维斯基叶槽绦虫 <i>P. arctowskii</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	鳐科 Rajidae	深海鳐属 <i>Bathyragea</i> sp. 2 [74, 75]
南极圭多绦虫 <i>Guidus antarcticus</i> (Wojciechowska, 1991) Ivanov, 2006	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>B. eatonii</i> [76] 马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i>
阿氏圭多绦虫 <i>Guidus awii</i> (Rocka & Zdzitowiecki, 1998) Ivanov, 2006	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i> [74]
设得兰伪花槽绦虫 <i>Pseudanthobothrium shetlandicum</i> Wojciechowska, 1990	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>B. eatonii</i> [77] 马氏深海鳐 <i>B. maccaini</i>
		鳐科 Rajidae	乔治亚鳐 <i>Amblyraja georgiana</i>
南乔治亚伪花槽绦虫 <i>Pseudanthobothrium notogeorgianum</i> Wojciechowska, 1990	鳐形目Rajiformes	鳐科 Rajidae	乔治亚鳐 <i>A. georgiana</i> [77]
小伪花槽绦虫 <i>Pseudanthobothrium minutum</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	单鳍鳐科 Arhynchobatidae	伊氏深海鳐 <i>B. eatonii</i> [76]
双叶目Diphyllyidea			
棘头棘槽绦虫 <i>Echinobothrium acanthocolle</i> Wojciechowska, 1991	鳐形目Rajiformes	鳐科 Rajidae	乔治亚鳐 <i>A. georgiana</i> [76]
头槽目Bothriocephalidea	硬骨鱼宿主Teleost hosts		
克氏头槽绦虫 <i>Bothriocephalus kerguelensis</i> Prudhoe, 1969	南极鱼亚目 Notothenioidei	南极鱼科 Nototheniidae	蓝鳃南极鱼 <i>Notothenia cyanobranca</i> [61]
南极头槽绦虫 <i>B. antarcticus</i> Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995	南极鱼亚目 Notothenioidei	鳄冰鱼科 Channichthyidae	鳄头冰鱼 <i>Champscephalus gunnari</i> [78] 独角冰鱼 <i>Channichthys rhinoceros</i>
约氏副头槽绦虫 <i>Parabothriocephalus johnstoni</i> Prudhoe, 1969	鳕形目 Gadiformes	长尾鳕科 Macrouridae	怀氏长吻鳕 <i>Macrourus whitsoni</i> [61, 63, 74] 大眼长尾鳕 <i>M. holotrachys</i>
裂头目Diphyllobothriidea			
裂头科 <i>Diphyllobothriidae</i> Lühe, 1910	南极鱼亚目 Notothenioidei	鳄冰鱼科Channichthyidae	独角雪冰鱼 <i>Chionodraco hamatus</i> [52, 79]

骨鱼类中共发现了5种形态的绦虫幼虫, 其成虫均寄生于鳕^[1]。

绦虫主要依赖食物网传递实现寄主的转移。绦虫卵随粪便排入水中, 在卵内发育成六钩蚴, 有的发育成钩球蚴并由卵中孵化出来, 有的则不孵化而留在卵内, 直到被合适的宿主摄食。在六钩蚴阶段后, 不同绦虫目的幼虫发育阶段各不相同^[60]。以鳕作为终末宿主的绦虫通常以甲壳类动物作为第一中间宿主, 硬骨鱼类作为第二中间宿主或转续宿主^[1]。

2.2 地理分布及宿主特异性

目前, 南极硬骨鱼中共发现4种绦虫, 宿主隶属于南极鱼亚目(南极鱼科、鳕冰鱼科)和鳕形目(长尾鳕科、南极鳕科)鱼类, 主要分布在赫德岛和凯尔盖朗群岛水域。南极软骨鱼类中发现的11种绦虫均寄生鳕形目鱼类, 如伊氏深海鳕(*Bathyrja jaeatoni* Günther, 1876)、马氏深海鳕(*Bathyrja maccaini* Springer, 1971)和乔治亚鳕(*Amblyraja georgiana* Norman, 1938)等, 其分布集中在威德尔海、南设得兰群岛和南乔治亚岛^[61-63]等海域, 这些绦虫为南极软骨鱼的特有种。迄今为止, 仅来自南设得兰群岛和南乔治亚岛水域的鳕以及威德尔海的一些鳕样本上发现寄生了绦虫。由于研究信息较为零散, 目前无法全面地描述绦虫的地理分布^[22]。

2.3 研究进展

1907年, 苏格兰寄生虫学家Linstow首次在南乔治亚岛沿岸未辨认的鳕体内发现了齿缘叶槽绦虫(*Phyllobothrium dentatum* Linstow, 1907), 但对该寄生虫的描述非常有限^[64]。直到20世纪90年代初, 研究人员才在南极鳕类身上发现了绦虫^[1]。20世纪80年代以来, 新的绦虫物种不断在南极鱼类体内发现, 多是描述南极某一地区鱼类身上寄生的绦虫。1993年, Wojciechowska对南极硬骨鱼的四叶目绦虫进行了研究, 包括形态学鉴定和不同鱼种的感染情况^[65-67]。2014年, Laskowski等^[68]利用分子鉴定的方法确定了寄生在金钟湾南极硬骨鱼中的寄生虫为南极瘤槽绦虫幼虫。关于南极鱼类绦虫的研究较为有限, 主要为新物种的发现、鉴定^[68]及新的分类方法^[69-72]等。

3 寄生桡足类

3.1 种类组成及其宿主范围、地理分布

桡足类在水生系统中扮演着重要的角色, 除了作为一些鱼类的摄食对象, 有些种类也是绦虫和线虫等的中间宿主, 而有些种类则直接寄生于鱼类^[80]。南极鱼类的寄生桡足类共有8种, 其中管口水虱目有盖氏背瘤近臂颚虱(*Eubrachiella gaini dorsituber-*

culata Kabata & Gusev, 1966)、盖氏近臂颚虱(*Eubrachiella gaini* Quidor, 1913)、南极近臂颚虱(*Eubrachiella antarctica* Quidor, 1906)、多瘤锤虱(*Sphyrion lumpi* Krøyer, 1845)和南极芍刺鱼蚤(*Paeonocanthus antarcticensis* Hewitt, 1965), 剑水蚤目有结节叉软刺鱼蚤(*Chondracanthodes tuberosus* Kabata & Gusev, 1966)和半月T形鱼蚤(*Diocus semilunaris* Kabata & Gusev, 1966), 颚虱目有钩柱颚虱(*Clavella adunca* Strøm, 1762; 表 3)。

南极近臂颚虱是南极鱼类中最常见的体外寄生虫之一^[81], 宿主涉及南极鱼科、鳕冰鱼科和渊龙鳕科。研究表明, 盖氏近臂颚虱在鳕冰鱼科鱼类宿主中分布较为广泛^[36]。目前所有已知的结节叉软刺鱼蚤宿主均属于同一属^[82]——长尾鳕属; 这种寄生虫分布广泛, 甚至出现在北大西洋的北大西洋长尾鳕(*Macrourus berglax* Lacepède, 1801)中^[82]。除了分布于南极水域以外, 钩柱颚虱还出现在北大西洋和北太平洋海域^[84, 84]。

目前发现的8种南极桡足类寄生虫的寄主包括南极鱼亚目、鳕形目和胡瓜鱼目的鱼类, 其中鳕冰鱼科有6种, 南极鱼科有4种, 龙鳕科2种, 长尾鳕科1种, 深海鲑科1种(表 3)。

3.2 研究进展

关于南极寄生桡足类的研究主要集中在新物种的描述^[81]。1965年, 新西兰寄生虫学家Hewitt在别林斯高晋海南极深海鳕(*Bathylagus antarcticus* Günther, 1878)身上发现了一种新的寄生桡足类(*Periplexis antarcticensis*)^[85]。同年, 波兰寄生虫学家Kabata^[87]在东南极普里兹湾外水域也发现了同一种鱼类感染的这种寄生虫, 并将其命名为新种——*Paeonocanthus tricornutus* gen. et sp. nov. 14年后, Kabata^[86]意识到他鉴定的所谓新种事实上与Hewitt^[78]相同, 但考虑到他发现的时间稍晚, 便建议将该种确定为*Paeonocanthus antarcticensis* Hewitt, 1965。1986年, Sosiński等^[88]在南极冰鱼体内发现了盖氏近臂颚虱。1991年, Rokicki等^[88]对寄生在花纹南极鱼上的南极近臂颚虱进行了研究, 并发现这种桡足类寄生虫的感染率与宿主环境和宿主体长有关。除了物种的描述, 也涉及生物标记, 如Smith等^[81]曾将寄生在罗斯海的鳞头犬牙南极鱼的南极近臂颚虱作为一种生物标记, 用于辅助鱼类种群识别。

4 结论

南极鱼类寄生虫作为南极海域生物多样性的的重要组成部分, 有着关键的生态作用和科研价值。目前所知的寄生虫种类较为丰富, 发现南极哺乳动

物体内的寄生虫常利用南极鱼类(尤其是南极鱼科和鳕冰鱼科)作为中间宿主,而后进入终末宿主体内。南极大部分鱼类寄生虫的宿主特异性较低,尤其是中间宿主。因宿主的食性和深度区域差异,多

种寄生虫组合已成为高纬度海域南极鱼类典型的寄生模式^[90,91]。

目前,全球对南极鱼类的区系组成、生物量、繁殖、地理分布和摄食生态学的研究已较为丰富,

表 3 南极硬骨鱼的桡足类寄生虫、宿主和寄生部位

Tab. 3 Hosts and parasitic sites of the copepods in Antarctic teleosts

寄生虫Parasite	宿主Host	寄生部位 Attachment site	来源 Reference
管口水虱目 Siphonostomatoida			
盖氏背瘤近臂颚虱 <i>Eubrachiella gaini dorsituberculata</i> Kabata & Gusev, 1966	鳕冰鱼科 Channichthyidae	独角冰鱼 <i>Channichthys rhinocerus</i>	嘴, 鳃弓 [25]
南极近臂颚虱 <i>Eubrachiella antarctica</i> (Quidor, 1906)	南极鱼科 Nototheniidae	小鳞犬齿南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>	嘴 [25, 81]
		鳞头犬牙南极鱼 <i>D. mawsoni</i>	体表 [81]
		花纹南极鱼 <i>Notothenia rossi</i>	嘴 [81]
		多鳍南极鱼 <i>N. neglecta</i>	嘴 [81]
		雅南极鱼 <i>Lepidonotothen kemp</i>	尾鳍 [81]
		冈氏南美南极鱼 <i>Patagonotothen brevicaudaguntheri</i>	背鳍, 尾鳍 [81]
		汉氏拟肩孔南极鱼 <i>Pagothenia hanson</i>	体表, 尾鳍, 胸鳍, 背鳍, 腹鳍 [81]
		隆头南极鱼 <i>Gobionotothen gibberifrons</i>	体表 [81]
	鳕冰鱼科 Channichthyidae	南乔治亚拟冰鱼 <i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	体表 [14]
		裘氏鳕头冰鱼 <i>Champsocephalus gunnari</i>	[81]
		头带冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>	[81]
		眼斑雪冰鱼 <i>Chionodracon rastrospinosus</i>	[81]
		威氏棘冰鱼 <i>Chaenodracon wilsoni</i>	[81]
	渊龙螭科 Bathydraconidae	扁嘴副带腭鱼 <i>Parachaenichthys charcoti</i>	体表 [90]
盖氏近臂颚虱 <i>Eubrachiella gaini</i> Quidor, 1913	南极鱼科 Nototheniidae	吻鳞肩孔南极鱼 <i>Trematomus lepidorhinus</i>	胸部, 尾鳍 [25]
		斯氏带齿南极鱼 <i>T. scottii</i>	[25]
	鳕冰鱼科 Channichthyidae	头带冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>	体表 [82]
多瘤锤虱 <i>Sphyrion lumpi</i> Krøyer, 1845	长尾鳕科 Macrouridae	大眼长尾鳕 <i>M. holotrachys</i>	体表 [25]
南极芍刺鱼蚤 <i>Paenocanthus antarcticensis</i> Hewitt, 1965	深海鲑科 Bathylagidae	南极深海鲑 <i>Bathylagus antarcticus</i>	体表 [81]
剑水蚤目 Cyclopoida			
结节叉软刺鱼蚤 <i>Chondracanthodes tuberosifurcatus</i> Kabata & Gusev, 1966	长尾鳕科 Macrouridae	大眼长尾鳕 <i>Macrourus holotrachys</i>	嘴, 鳃盖 [81]
		怀氏长尾鳕 <i>M. whitsoni</i>	鳃盖 [82]
半月T形鱼蚤 <i>Diocus semilunaris</i> Kabata & Gusev, 1966	长尾鳕科 Macrouridae	大眼长尾鳕 <i>M. holotrachys</i>	嘴 [25]
颚虱目 Lernaeopodidae			
钩柱颚虱 <i>Clavella adunca</i> Strøm, 1762	长尾鳕科 Macrouridae	大眼长尾鳕 <i>M. holotrachys</i>	嘴, 鳃 [25]
		怀氏长尾鳕 <i>M. whitsoni</i>	口腔 [82]
	南极鱼科 Nototheniidae	洛氏拟肩孔南极鱼 <i>Trematomus loennbergi</i>	[81]

但关于南极鱼类寄生虫的信息仍较缺乏, 尤其是寄生虫生态学、生活史和地理分布等方面的研究还非常有限。此外, 对南极一些深海水域鱼类寄生虫学调查仅限于单一物种, 如怀氏长尾鳕^[82]和拟地新线虫的水平垂直分布^[50, 91]。造成这种局面的主要原因可能是南极调查的时空局限性。过去数十年的南极科学调查多发生在南极夏季, 调查区域也多局限在南极大西洋扇区。南极深海及冰下水域的调查更是缺乏。这些限制使得研究人员难以获取足够的南极鱼类样本开展寄生虫研究。因此, 总的来讲, 关于南极鱼类寄生虫的研究仍处于发展阶段, 需要针对更多的鱼类(包括数量和种类)开展寄生虫研究。鉴于此, 需要开展南极其他季节, 尤其是冬季南极鱼类寄生虫种类及其丰度的研究, 以更好地阐释南极鱼类越冬过程中营养动力学动态及其与寄生虫的营养关系。而除线虫、绦虫与桡足类等后生性寄生虫外, 南极鱼类其他类型的寄生虫也应予以关注。许多南极鱼类与南极磷虾(*Euphausia superba*)混栖在一起, 因此在南极开展近周年的南极磷虾渔业为拓展南极鱼类寄生虫季节性研究提供了极好的取样机遇和平台。此外, 开展大西洋扇区以外其他区域的南极鱼类寄生虫研究也非常迫切。尤其地, 与其他区域相比, 极地气候变化更为明显, 作为对这种变化的响应, 分布于南极海域鱼类宿主及其寄生虫分布也会随之发生了相应的变化。因此, 南极鱼类寄生虫, 尤其是南极特有种, 可以作为这些环境变化的敏感指标^[1]。考虑到全球变化日益显著, 且南大洋及南极环境对这种变化的响应会更为敏感, 故利用寄生虫作为生物标记, 开展南极生态系统对气候变化的响应和南极鱼类种群变动的研究将会有较为广阔的前景。

参考文献:

- [1] Klimpel S, Kuhn T, Mehlhorn H. Introduction: Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean [M]. Switzerland: Springer International Publishing, 2017: 7-31, 77-140.
- [2] Eastman J T. The nature of the diversity of Antarctic fishes [J]. *Polar Biology*, 2005, **28**(2): 93-107.
- [3] Arntz W, Gutt J, Klages M. Antarctic marine biodiversity an overview [R]//Battaglia B, Valencia J, Walton D (Eds.), Antarctic communities: Proceedings of 6th SCAR Biology Symposium, Venice 1994. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 464.
- [4] Lanfranchi A L, Timi J T. A New Species of Heterosentis Van Cleave, 1931 (Acanthocephala, Arhythmacanthidae), a Parasite of Pinguipedid Fishes in the Southwest Atlantic [J]. *Journal of Parasitology*, 2011, **97**(1): 111-115.
- [5] Jeżewski W, Zdzitowiecki K, Laskowski Z. Description of a new digenean (Zoogonidae) genus and species from sub-Antarctic fish *Patagonotothen tessellata* [J]. *Journal of Parasitology*, 2009, **95**(6): 1489-1492.
- [6] Laskowski Z, Jeżewski W, Zdzitowiecki K. Description of a New Opecoelid Trematode Species from Nototheniid Fish in the Beagle Channel (Sub-Antarctica) [J]. *Journal of Parasitology*, 2013, **99**(3): 487-489.
- [7] Mattiucci S, Cipriani P, Paoletti M, et al. Temporal stability of parasite distribution and genetic variability values of *Contracaecum osculatum* sp. D and *C. osculatum* sp. E (Nematoda: Anisakidae) from fish of the Ross Sea (Antarctica) [J]. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2015, **4**(3): 356-367.
- [8] Santoro M, Mattiucci S, Work T, et al. Parasitic infection by larval helminths in Antarctic fishes: Pathological changes and impact on the host body condition index [J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2013, **105**(2): 139-148.
- [9] Baird W. Description of some new species of Entozoa from the collection of the British Museum [J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 1855, **15**(2): 69-76.
- [10] von Graff L. Report of the scientific results of the voyage of H. M. S. 'Challenger' during the year 1873-1876 [R]. New York: Johnson Reprint Corporation, 1884(10): 82.
- [11] Bürger O. Südgeorgische und andere exotische Nemertinen [J]. *Zoologische Jahrbücher*, 1893(7): 207-240.
- [12] Linstow O V. Helminthen von Südgeorgien. Nach der Ausbeute der Deutschen Expedition von 1882-1883 [J]. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten*, 1892(9): 59-77.
- [13] Siegel V. Parasite tags for some Antarctic channichthyid fish [J]. *Archiv Fur Fischereiwissenschaft*, 1980, **31**(2): 97-103.
- [14] Kuhn T, Zizka V M A, Münster J, et al. Lighten up the dark: metazoan parasites as indicators for the ecology of Antarctic crocodile icefish (Channichthyidae) from the north-west Antarctic Peninsula [J]. *Peer J*, 2018(6): e4638.
- [15] Moser M, Cowen R K. The effects of periodic eutrophication on parasitism and stock identification of *Trematodus bernacchii* (Pisces: Nototheniidae) in McMurdo Sound, Antarctica [J]. *Journal of Parasitology*, 1991, **77**(4): 551-556.
- [16] Lanfranchi A L, Braicovich P E, Cantatore D M P, et al. Influence of confluent marine currents in an ecotonal region of the South-West Atlantic on the distribution of larval anisakids (Nematoda: Anisakidae) [J]. *Parasites & Vectors*, 2018, **11**(1): 583.
- [17] Sures B, Reimann N. Analysis of trace metals in the Antarctic host-parasite system *Notothenia coriiceps* and *Aspersentis megarhynchus* (Acanthocephala) caught at King George Island, South Shetland Islands [J]. *Polar Biology*, 2003, **26**(10): 680-686.
- [18] Muñoz G, Rebolledo M. Comparison of the parasite community of two notothenids, *Notothenia rossii* and *N. coriiceps* (Pisces: Nototheniidae), from King George Island, Antarctica [J]. *Journal of Helminthology*, 2019, **93**(6): 732-737.

- [19] Rocka A. Nematodes of the Antarctic fishes [J]. *Polish Polar Research*, 2004, **25**(2): 135-152.
- [20] Klöser H, Plötz J, Palm H, *et al.* Adjustment of anisakid nematode life cycles to the high Antarctic food web as shown by *Contracaecum radiatum* and *C. osculatum* in the Weddell Sea [J]. *Antarctic Science*, 1992, **4**(2): 171-178.
- [21] Rokicki J. Effects of climatic changes on anisakid nematodes in polar regions [J]. *Polar Science*, 2009, **3**(3): 197-201.
- [22] Rocka A. Helminths of Antarctic fishes: Life cycle biology, specificity and geographical distribution [J]. *Acta Parasitologica*, 2006, **51**(1): 26-35.
- [23] Holloway H L, Klewer H L. *Rhabdochona beatriceinsleyae* n. sp. (Nematoda: Spiruridea: Rhabdochonidae), from the Antarctic Zoarcid, *Rhigophila dearborni* [J]. *Transactions of the American Microscopical Society*, 1969, **88**(4): 460-471.
- [24] Rocka A. Nematodes of fishes in the Weddell Sea (Antarctic) [J]. *Acta Parasitologica*, 2002, **47**(4): 294-299.
- [25] Rohde K, Ho J, Smales L, *et al.* Parasites of Antarctic fishes: Monogenea, Copepoda and Acanthocephala [J]. *Marine and Freshwater Research*, 1998, **49**(2): 121.
- [26] Noble E R. Parasites and Fishes in a Deep-sea Environment [M]//Russell F S, Yonge M (Eds.), *Advances in Marine Biology*. San Diego: Academic Press, 1973: 121-195.
- [27] Fischer W, Hureau J C. FAO species identification sheets for fishery purposes [A]//Fischer W, Hureau J C (Eds.), *Southern Ocean (fishing areas 48, 58 and 88) (CCAMLR Convention Area)* [M]. Rome: FAO, 1985: 233-470.
- [28] Linstow V. Nematodes of the Scottish National Antarctic Expedition, 1902-1904 [J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1906, **26**(1): 464-472.
- [29] Railliet A, Henry A. Némathelminthes parasites. Expéd Antarct Française (1903-1905) [A]//Calvet L (Eds.), *Expéd Antarct Française (1903-1905)* [M]. Paris: Masse et Cie, 1907: 1-15.
- [30] Mattiucci S, Nascetti G. Genetic diversity and infection levels of anisakid nematodes parasitic in fish and marine mammals from Boreal and Austral hemispheres [J]. *Veterinary Parasitology*, 2007, **148**(1): 43-57.
- [31] Coscia M R, Oreste U. Plasma and bile antibodies of the teleost *Trematomus bernacchii* specific for the nematode *Pseudoterranova decipiens* [J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2000, **41**(1): 37-42.
- [32] Gaevskaya A V, Rodjuk G N. Ecological-geographical characters of parasite fauna of muraenolepids (Pisces: Muraenolepidae) [J]. *Ekologiya Morya*, 1997(46): 28-31.
- [33] Rocka A. Biometrical variability and occurrence of *Ascarophis nototheniae* (Nematoda, Cystidicolidae), a parasitic nematode of Antarctic and subantarctic fishes [J]. *Acta Parasitologica*, 1999, **44**(3): 188-192.
- [34] Zdzitowiecki K, Zadrózný T. Endoparasitic worms of *Harpagifer antarcticus* Nybelin, 1947 off the South Shetland Islands (Antarctic) [J]. *Acta Parasitologica*, 1999(44): 125-130.
- [35] Gaevskaya A V, Rodyuk G N, Parukhin A M. Peculiarities and formation of parasitofauna of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* [J]. *Biologiya Morya-Marine Biology*, 1990(4): 23-28.
- [36] Oguz M C, Heckmann R, Cheng C, *et al.* Ecto and endoparasites of some fishes from the Antarctic Region [J]. *Parasitology*, 2012, **13**(3): 119-128.
- [37] Baylis H A. Parasitic nematoda and Acanthocephala collected in 1925-1927 [J]. *Discovery Reports*, 1929(1): 541-559.
- [38] Parukhin A M, Sysa V N. The question of infection of fish of the suborder Notothenioidei of subantarctic waters [A]. *Trudy Nauchnoj Konferencii Parazitologov USSR 2* [M]. Kiev: Naukova Dumka, 1975: 97-99.
- [39] Zdzitowiecki K. Wstępne badania nad pasożytami ryb okolic południowych Sztetlandów i południowej Georgii (Antarktyka) [J]. *Kosmos*, 1978(27): 651-659.
- [40] Parukhin A M, Lyadov V N. Helminth fauna of food Nototheniidae fishes from Kerguelen region [J]. *Ekologiya Morya*, 1982(10): 49-57.
- [41] Rodjuk G. Parasitic Fauna of the Fishes of the Atlantic Part of the Antarctic (South Georgia Island and South Shetland Isles) [R]//Hargis Jr, William J (Eds.), *Parasitology and Pathology of Marine Organisms of the World Ocean* [C]. Washington: NOAA Technical Reports NMFS, 1985: 31-32.
- [42] Reimer L V. Helminthen von Fischen der Antarktis [J]. *Fischerei-Forschung*, 1987(25): 36-40.
- [43] Zdzitowiecki K, Cielecka D. Morphology and occurrence of *Dichelyne (Cucullanellus) fraseri* (Baylis, 1929), a parasitic nematode of Antarctic and sub-Antarctic fishes [J]. *Acta Parasitologica*, 1996(41): 30-37.
- [44] Zdzitowiecki K. New data on the occurrence of fish endoparasitic worms off Adelie Land, Antarctica [J]. *Polish Polar Research*, 2001, **22**(2): 159-165.
- [45] Rokicki J, Rodjuk G, Zdzitowiecki K, *et al.* Larval ascariid nematodes (Anisakidae) in fish from the South Shetland Islands (Southern Ocean) [J]. *Polish Polar Research*, 2009, **30**(1): 49-58.
- [46] Laskowski Z, Zdzitowiecki K. The helminth fauna of some notothenioid fishes collected from the shelf of Argentine Islands, West Antarctica [J]. *Polish Polar Research*, 2005, **26**(4): 315-324.
- [47] Zdzitowiecki K, Rocka A, Pisano E, *et al.* A list of fish parasitic worms collected off Adelie Land (Antarctic) [J]. *Acta Parasitologica*, 1998, **43**(2): 71-74.
- [48] Ruhl H A, Hastings P A, Zarubick L A, *et al.* Fish populations of Port Foster, Deception Island, Antarctica and vicinity [J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2003, **50**(10/11): 1843-1858.
- [49] Brickle P, Mackenzie K, Pike A. Variations in the parasite fauna of the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898), with length, season, and depth of habitat around the Falkland Islands [J]. *Journal of Parasitology*, 2006, **92**(2): 282-291.
- [50] Palm H W. Ecology of *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Anisakidae) from Antarctic

- waters [J]. *Parasitology Research*, 1999, **85**(8-9): 638-646.
- [51] Gordeev I I, Sokolov S G. Helminths and the feeding habits of the marbled moray cod *Muraenolepis marmorata* Gunther, 1880 (Gadiformes, Muraenolepididae) in the Ross Sea (Southern Ocean) [J]. *Polar Biology*, 2017, **40**(6): 1311-1318.
- [52] Klimpel S, Busch M W, Kuhn T, *et al.* The *Anisakis simplex* complex off the South Shetland Islands (Antarctica): endemic populations versus introduction through migratory hosts [J]. *Marine Ecology Progress*, 2010(403): 1-11.
- [53] Dzido J, Kijewska A, Rokicka M, *et al.* Report on anisakid nematodes in polar regions – Preliminary results [J]. *Polar Science*, 2009, **3**(3): 207-211.
- [54] Gaevskaya V A, Rodyuk G N. Ecological Characteristics of the Parasite Fauna of *Macrourus carinatus* Gunther [J]. *Biologicheskie Nauki (Moscow)*, 1988(2): 21-25.
- [55] Parukhin A M, Liadov V N. Parasitofauna of *Notthenioidei* from waters of the Atlantic and Indian Oceans [J]. *Vestnik Zoologii*, 1981(3): 90-94.
- [56] Liadov V N, Parukhin A M, Mironova V A. Helminth fauna of fishes of the family Chaenichthyidae from the region of Kerguelen Islands [J]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1981(60): 142-144.
- [57] Zdzitowiecki K, Laskowski Z. Helminths of an Antarctic fish, *Notthenia coriiceps*, from the Vernadsky Station (Western Antarctica) in comparison with Admiralty Bay (South Shetland Islands) [J]. *Helminthologia*, 2004, **41**(4): 201-207.
- [58] Hoogesteger J N, White M G. Notes on parasite infestation of inshore fish at Signy Island, South Orkney Islands [J]. *Br Antarctic Surv Bull*, 1981(54): 23-31.
- [59] Reimer L W, Jessen O. Ein Beitrag zur Parasitenfauna von *Merluccius hubbsi* Marini [J]. *Wiss. Z. Pad. Hochsch. "Liseloune-Hermann"*. *Gustrow*, 1974(2): 53-64.
- [60] Klimpel S, Kuhn T, Münster J, *et al.* Parasites of Marine Fish and Cephalopods [M]. Switzerland: Springer International Publishing, 2019: 48-53.
- [61] Prudhoe S. Cestodes from fish, birds and whales [J]. *Reports B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition, Series B*, 1969: 171-193.
- [62] Wojciechowska A, Zdzitowiecki K. Cestodes of Antarctic seals [J]. *Acta Parasitologica*, 1995, **40**(3): 125-131.
- [63] Kuchta R, Scholz T, Bray R A. Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnoses and keys to families and genera [J]. *Systematic Parasitology*, 2008, **71**(2): 81-136.
- [64] Southwell T. A monograph on the Tetracanthellidae with notes on related cestodes [J]. *Nature*, 1925: 116.
- [65] Wojciechowska A. The tetracanthellid and tetracanthid cercoids from Antarctic bony fishes. I. Morphology. Identification with adult forms [J]. *Cell Biochemistry & Function*, 1993, **38**(2): 15-22.
- [66] Wojciechowska A. The tetracanthellid and tetracanthid cercoids from Antarctic bony fishes. II. Occurrence of cercoids in various fish species [J]. *Acta Parasitologica*, 1993: 113-118.
- [67] Wojciechowska A. The tetracanthellid and tetracanthid cercoids from Antarctic bony fishes. III. Infection of *Notthenia neglecta* and *N. rossii* in Admiralty Bay [J]. *Acta Parasitologica*, 1993, **38**(4): 166-169.
- [68] Laskowski Z, Rocka A. Molecular identification larvae of *Onchobothrium antarcticum* (Cestoda: Tetracanthellidae) from marbled rockcod, *Notthenia rossii*, in Admiralty Bay (King George Island, Antarctica) [J]. *Acta Parasitologica*, 2014, **59**(4): 767-772.
- [69] Healy C J, Caira J N, Jensen K, *et al.* Proposal for a new tapeworm order, Rhinebothriidea [J]. *International Journal for Parasitology*, 2009, **39**(4): 497-511.
- [70] Ruhnke T R. Tapeworms of Elasmobranchs (Part III) A Monograph on the Phyllobothriidae (Platyhelminthes, Cestoda) [J]. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 2011(25): 1-208.
- [71] Caira J N, Jensen K, Waeschenbach A, *et al.* Orders out of chaos—molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships [J]. *International Journal for Parasitology*, 2014, **44**(1): 55-73.
- [72] Ruhnke T R, Caira J N, Cox A. The cestode order Rhinebothriidea no longer family-less: A molecular phylogenetic investigation with erection of two new families and description of eight new species of Anthocephalum [J]. *Zootaxa*, 2015, **3904**(1): 51-81.
- [73] Wojciechowska A. *Onchobothrium antarcticum* sp. n. (Tetracanthellidae) from *Bathyrja eatonii* (Günther, 1876) and a plerocercoid from Notthenioidea (South Shetlands, Antarctic) [J]. *Acta Parasitologica*, 1990(35): 113-117.
- [74] Rocka A, Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes of the Weddell Sea [J]. *Acta Parasitologica*, 1998, **43**(2): 64-70.
- [75] Wojciechowska A. New species of the genus Phyllobothrium (Cestoda, Tetracanthellidae) from Antarctic batoid fishes [J]. *Acta Parasitol Polonica*, 1991(36): 63-68.
- [76] Wojciechowska A. Some tetracanthellid and diphyllid cestodes from Antarctic batoid fishes [J]. *Acta Parasitol Polonica*, 1991(36): 69-74.
- [77] Wojciechowska A. *Pseudanthobothrium shetlandicum* sp. n. and *P. notogeorgianum* sp. np. (Tetracanthellidae) from rays in the regions of the South Shetlands and South Georgia (Antarctic) [J]. *Acta Parasitologica Polonica*, 1990: 181-186.
- [78] Wojciechowska A, Pisano E, Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes at the Heard Island (Subantarctic) [J]. *Polish Polar Research*, 1995(16): 205-212.
- [79] Santoro M, Mattiucci S, Cipriani P, *et al.* Parasite communities of icefish (*Chionodraco hamatus*) in the Ross Sea (Antarctica): influence of the host sex on the helminth infracommunity structure [J]. *PLoS One*, 2014, **9**(2): e88876.
- [80] Song Y. Phylogenetic study of parasitic copepods in the Ergasilidae and Lernaeidae on freshwater fish in China [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences. 2006: 1. [宋英. 鳃科和锚头鳃科寄生桡足类的系统发育 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2006: 1.]

- [81] Janusz J, Sosiński J. *Eubrachiella antarctica* (Quidor, 1906) (Copepoda)-levels of infection in selected fish species of the family Nototheniidae [J]. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 1999, **29**(2): 43-52.
- [82] Walter T, Palm H, Piepiorka S, *et al.* Parasites of the Antarctic rattail *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae, Gadiformes) [J]. *Polar Biology*, 2002, **25**(9): 633-640.
- [83] Noble E R. Parasites and fishes in a deep-sea environment [J]. *Advances in Marine Biology*, 1973: 121-195.
- [84] Polyanskii Y I. Parasites of the fish of the Barents Sea. [J]. *Israel Program for Scientific Translations*, 1966: 158.
- [85] Yamaguti S. Parasitic Copepoda and Branchiura of Fishes [M]. New York: Interscience Publishers, 1963: 1104.
- [86] Hewitt G C. A new species of Periplexis (Sphyrriidae, Copepoda) from the southern ocean. [J]. *Trans Roy Soc N Z*, 1965(6): 103-106.
- [87] Kabata Z. Parasitic copepoda of fishes. I [J]. *Rep BANZ Antarc Res Exped*, 1965(6): 1-16.
- [88] Sosiński J, Janusz J. The occurrence of the parasite *Eubrachiella gaini* Quidor, 1913 in Antarctic fishes of the family Chaenichthyidae [J]. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, 1986, **16**(1): 87-105.
- [89] Rokicki J, Zdzitowiecki K. Dynamics of *Eubrachiella antarctica* (Quidor, 1906) (Copepoda) occurrence in *Notothenia rossii marmorata* (Fischer, 1885) [J]. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 1991, **21**(2): 45-52.
- [90] Münster J, Kochmann J, Grigat J, *et al.* Parasite fauna of the Antarctic dragonfish *Parachaenichthys charcoti* (Perciformes: Bathydraconidae) and closely related Bathydraconidae from the Antarctic Peninsula, Southern Ocean [J]. *Parasites & Vectors*, 2017, **10**(1): 235.
- [91] Palm H W, Klimpel S, Walter T. Demersal fish parasite fauna around the South Shetland Islands: high species richness and low host specificity in deep Antarctic waters [J]. *Polar Biology*, 2007, **30**(12): 1513-1522.
- [92] Palm H, Andersen K, Klöser H, *et al.* Occurrence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) in fish from the Southeastern Weddell Sea (Antarctic) [J]. *Polar Biology*, 1994, **14**(8): 539-544.

METAZOAN PARASITES OF ANTARCTIC FISHES: A REVIEW ON NEMATODE, CESTODE AND COPEPOD

ZHU Guo-Ping^{1, 2, 3, 4} and NING Jing^{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: The extreme environment creates a unique biome in Antarctica, with Southern Ocean fish being the most diverse vertebrate and intermediate and final host of many parasites. The parasite ecology, biogeography, and parasite-host relationship in the Southern Ocean have received little attention, despite the abundance of parasites in Antarctic fish and an important component of the region's marine biodiversity. Studies have been conducted on the parasites of Antarctic fish, but those studies are mainly focus on species identification, fauna investigation and histopathology. Studies of parasites in Antarctic fish have mainly focused on species identification, fauna surveys and histopathology. Therefore, this review summarizes the progress about parasites in the Antarctic fish in the past over one century, mainly focusing on the species composition and host's geographical distribution of the three main parasites in Antarctic fish, i.e., nematodes, cestodes and parasitic copepods. Generally, to survive in the Antarctic region, parasites must either closely associate with their hosts throughout the entire life cycle or develop physiological adaptations to survive in the marine habitat. For nematodes, 13 species from 9 genera and 3 orders, i.e., Spirurida, Ascaridida and Enoplida, are observed in Antarctic fishes. For cestodes, 15 species from 4 orders, i.e., Tetraphyllidea, Diphyllidea, Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea, occur in Antarctic fishes. For copepods, 8 species from 3 orders, i.e., Siphonostomatoida, Cyclopoida and Lernaepodidae, use Antarctic fishes as hosts. Antarctic mammalian parasites were found to utilize fish, especially the nototheniids and channichthyids, as a common transmission route into their final hosts. The perspectives on parasites of Antarctic fish provide scientific reference to understand the diversity of parasite in Antarctic fishes and the relationship between Antarctic fish and extreme environment.

Key words: Parasite; Copepod; Nematode; Cestode; Host-parasite relationship; Antarctic fish