



УДК [597.2/.5:576.895](269)

## ЦЕСТОДЫ РЫБ АНТАРКТИКИ И СУБАНТАРКТИКИ: ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2020 г. Т. А. Полякова<sup>1</sup>, И. И. Гордеев<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Москва, Российская Федерация

<sup>3</sup>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация  
E-mail: [polyakova-acant@yandex.ru](mailto:polyakova-acant@yandex.ru)

Поступила в редакцию 22.09.2020; после доработки 08.11.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Первые сведения о цестодах рыб Антарктики и Субантарктики появились в начале XX века: от неизвестной акулы была описана цестода *Phyllobothrium dentatum*. Пик активности изучения антарктических цестод пришёлся на 1990–2006 гг. В этот период опубликованы значимые работы, посвящённые описанию новых видов, изучению их жизненных циклов, гостальности цестод — паразитов рыб, их географическому распространению. Существенный вклад в изучение цестод хрящевых рыб внесла группа польских учёных во главе с А. Войцеховской (Рока). Проанализировано систематическое положение 21 вида цестод из 13 родов 8 семейств 6 отрядов. Фауна цестод изучена менее чем у 7 % от ихтиофауны данного региона, в то время как потенциальные окончательные и промежуточные хозяева остаются неисследованными. Наибольшее количество видов цестод (12) зарегистрировано у четырёх видов скатов семейства Rajidae. В кишечнике костистых рыб обнаружено восемь видов цестод, достигающих половой зрелости: *Bothriocephalus antarcticus*, *B. kerguelensis*, *Bothriocephalus* sp., *Parabothriocephalus johnstoni*, *P. macruri*, *Clestobothrium crassiceps*, *Neobothriocephalus* sp. и *Eubothrium* sp. В костистых рыбах зарегистрированы личинки пяти видов цестод (*Onchobothrium antarcticum*, *Grillotia* (*Grillotia*) *erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis*, *Calyptrobthrium* sp. и *Hepatoxylon trichiuri*), заканчивающих своё развитие в хрящевых рыбах. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, для пяти не установлено систематическое положение. Фауна цестод характеризуется высоким уровнем эндемизма: 67 % от всей фауны не встречается севернее Субантарктики. В наибольшей степени исследованиями охвачены прибрежные области в Атлантическом и Индийском секторах Антарктики. Разнообразие цестод хрящевых рыб, обитающих в Антарктике и Субантарктике, недооценено: к настоящему времени изучена всего треть видов этих рыб. Генетические исследования антарктических цестод только начали развиваться. Известны рибосомальные последовательности из области D1–D3 рДНК 28S лишь для двух видов — *Onchobothrium antarcticum* от вторых промежуточных (*Notothenia rossii* и *Dissostichus mawsoni*) и окончательного хозяев (*Bathyraja eatonii*), а также личинок цестоды *Calyptrobthrium* sp. от вторых промежуточных хозяев (*D. mawsoni* и *Muraenolepis marmorata*). В дальнейшем основные направления изучения фауны цестод следует развивать в сочетании с морфологическими, фаунистическими, генетическими и экологическими исследованиями.

**Ключевые слова:** цестоды, рыбы, фауна, систематика, эндемизм, Антарктика, Субантарктика

Паразитические организмы являются представителями различных систематических групп беспозвоночных животных и составляют значительную часть видового разнообразия любой экосистемы (Fonseca et al., 2010). Некоторые расчёты показывают, что в настоящее время паразитов как минимум на 50 % больше (описано 75 тыс. видов), чем свободноживущих животных (Poulin & Morand, 2000, 2004). По предварительным подсчётам, при увеличении интенсивности исследований паразитов, населяющих позвоночных животных, количество их видов может достигнуть 300 тыс. (de Meeus & Renaud, 2002 ; Dobson et al., 2008). Влияние паразитов на своих хозяев распространяется как вверх, так и вниз по пищевым сетям, что отражается на всех элементах экосистемы. Подобно свободноживущим организмам, паразиты подвержены воздействию биотических и абиотических факторов окружающей среды и являются эффективными индикаторами многих аспектов биологии хозяина. Кроме того, они могут выступать в роли маркеров состояния свободноживущей биоты сообществ. Таким образом, паразитов следует обязательно учитывать при исследовании состояния разнообразия любого биологического сообщества.

Антарктика — это уникальный и малоизученный регион, в котором зарегистрировано большое число эндемиков. Особенности антарктических вод (стабильно невысокая температура и, как следствие, хорошая растворимость в воде кислорода; узкий шельф; сезонные колебания освещённости) способствовали появлению уникальных адаптаций и высокой степени эндемизма как среди представителей местной фауны, так и среди их паразитов (Bargelloni et al., 1994 ; Eastman, 1993 ; Klimpel & Pal, 2011 ; Kock, 1992 ; Rocka, 2006). В силу неблагоприятных климатических условий в течение большей части года, морская антарктическая фауна, в том числе фауна паразитов, по многим аспектам ещё не изучена.

Согласно современным данным, ихтиофауна в пределах зоны антарктической конвергенции представлена 374 видами из 47 семейств, включая 14 видов хрящевых рыб (Chondrichthyes) (Duhamel et al., 2014 ; FishBase..., 2019). Из всего разнообразия антарктических рыб более 115 видов относятся к эндемичному семейству Nototheniidae Günther, 1861. В указанной зоне хрящевые рыбы представлены акулами (5 видов из 3 семейств) и скатами (10 из 2). Акулы предпочитают тёплые воды; они в основном были выловлены в северной части Южного океана, в демерсальной зоне островов. До сих пор известна только одна поимка акулы в южной части Антарктики — в море Росса (Rocka, 2003).

Целью данной работы было оценить разнообразие фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики, а также степень изученности цестод, уровень эндемизма их фауны и перспективы дальнейшего их исследования.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данном исследовании мы постарались максимально охватить наиболее важные и значимые работы по цестодам рыб Антарктики и Субантарктики, провести оценку разнообразия этих гельминтов у разных хозяев и выделить перспективные направления исследования. Для простоты восприятия приводим объединённый список видов цестод у окончательных хозяев — рыб (табл. 1), за исключением разнообразных по строению форм личинок цестод, обнаруженных у костистых рыб данного региона, которые в полном объёме представлены в аннотированной работе (Oğuz et al., 2015, см. табл. 1).

Районы исследования цестод рыб — Атлантический, Индийский и Тихоокеанский сектора Антарктики и Субантарктика (рис. 1). Проанализировано систематическое положение 21 вида цестод из 13 родов 8 семейств 6 отрядов, а также их позвоночных хозяев по WoRMS (<http://www.marinespecies.org>) и другим источникам (Квач і Кузьміна, 2020 ; Klimpel et al., 2017 ; Kuzmina et al., 2020 ; Muñoz & Cartes, 2020 ; Oğuz et al., 2015).

**Таблица 1.** Фауна половозрелых цестод рыб Антарктики и Субантарктики**Table 1.** Fauna of mature cestodes of Antarctic and Subantarctic fish

Вид цестод	Статус вида	Хозяин	Районы находок	Авторы
<b>“Tetraphyllidea” Van Beneden, 1850 relics</b>				
<i>Dinobothrium septaria</i> Van Beneden, 1889	valid	<i>Lamna nasus</i> (Bonnater, 1788)	ЮГ, о-в Кергелен	[45]
<b>Onchoproteocephalidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson &amp; Littlewood, 2014</b>				
<i>Onchobothrium antarcticum</i> Wojciechowska, 1990	valid	<i>Bathyraja eatonii</i> (Günther, 1876), <i>B. maccaini</i> S. Springer, 1971	ЮШО	[61]
			море Уэдделла	[48]
<b>Phyllobothriidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson &amp; Littlewood, 2014</b>				
<i>Phyllobothrium georgiense</i> * Wojciechowska, 1991	incertae sedis	<i>Amblyraja georgiana</i> (Norman, 1938)	шельф ЮГ	[55]
<i>Ph. siedleckii</i> Wojciechowska, 1991		<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	ЮШО море Уэдделла	[48]
<i>Ph. rakusai</i> Wojciechowska, 1991		<i>B. maccaini</i>	ЮШО	[55]
<i>Ph. arctowskii</i> Wojciechowska, 1991		<i>Bathyraja</i> sp. 2	море Уэдделла	[48]
<i>Phyllobothrium</i> sp.	–	<i>B. eatoni</i>	плато о-ва Хёрд	[61]
<i>Guidus antarcticus</i> (Wojciechowska, 1991)	valid	<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	ЮШО	[56]
<i>G. awii</i> (Rocka & Zdzitowiecki, 1998)	valid	<i>B. maccaini</i>	море Уэдделла	[48]
<b>Rhinebothriidea Healy, Caira, Jensen, Webster &amp; Littlewood, 2009</b>				
<i>Notomegarchynchus shetlandicum</i> (Wojciechowska, 1990)	valid	<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	бухта Адмиралтейства, о-в Мордвинова	[25]
<i>Pseudanthobothrium minutum</i> Wojciechowska, 1991	valid	<i>B. eatonii</i>	ЮШО	[56]
<i>Ps. notogeorgianum</i> Wojciechowska, 1990	valid	<i>A. georgiana</i>	шельф ЮГ, о-в Жуэнвиль, ЮШО	[54]
<b>Diphyllidea Van Beneden in Carus, 1863</b>				
<i>Echinobothrium acanthocolle</i> Wojciechowska, 1991	valid	<i>A. georgiana</i>	шельф ЮГ	[45 ; 56]
<b>Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec &amp; Bray, 2008</b>				
<i>Bothriocephalus kerguelensis</i> Prudhoe, 1969	valid	<i>Notothenia cyanobranca</i> Richardson, 1844, <i>N. rossi</i> Richardson, 1844	Кергеленский субрегион	[43]
<i>B. antarcticus</i> Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995	valid	<i>Champscephalus gunnari</i> Lönnberg, 1905, <i>Channichthys rhinoceratus</i> Richardson, 1844	Кергеленский субрегион, о-в Хёрд	[61]
<i>Bothriocephalus</i> sp.	–	Нет данных	Кергеленский субрегион	[5 ; 35]
			Нет данных	[61]
<i>Parabothriocephalus macruri</i> Campbell, Correia & Haedrich, 1982	valid	<i>Macrourus berglax</i> Lacépède, 1801	Нет данных	[14]
		<i>Mac. carinatus</i> (Günther, 1878)	Фолклендские острова	[1]

Продолжение на следующей странице...

Вид цестод	Статус вида	Хозяин	Районы находок	Авторы
<i>Parabothriocephalus johnstoni</i> Prudhoe, 1969	valid	<i>Mac. whitsoni</i> (Regan, 1913), <i>Mac. holotrachys</i> Günther, 1878	Индийский сектор Южного океана	[43]
			море Уэдделла	[48]
			о-в Хёрд, о-в Кергелен	[30]
		<i>Mac. whitsoni</i>	море Уэдделла, ЮШО	[52]
			о-в Кинг-Джордж, о-в Мордвинова	[37]
<i>Clestobothrium crassiceps</i> (Rud., 1819)	valid	<i>Dissostichus eleginoides</i> Smitt, 1898	Фолклендские острова	[12]
			ЮГ	[3]
		<i>Merluccius hubbsi</i> Marini, 1933	Патагонский шельф	[44]
<i>Neobothriocephalus</i> sp.	–	Нет данных	Кергеленский субрегион	[5]
<i>Eubothrium</i> sp.	–	<i>N. rossii</i>	о-в Крозе, банка Обь	[9]
			о-в Хёрд, о-в Крозе	[8]
		<i>Lepidonotothen squamifrons</i> (Günther, 1880)	о-в Крозе, банки Скиф, Обь, Лена	[8 ; 9]

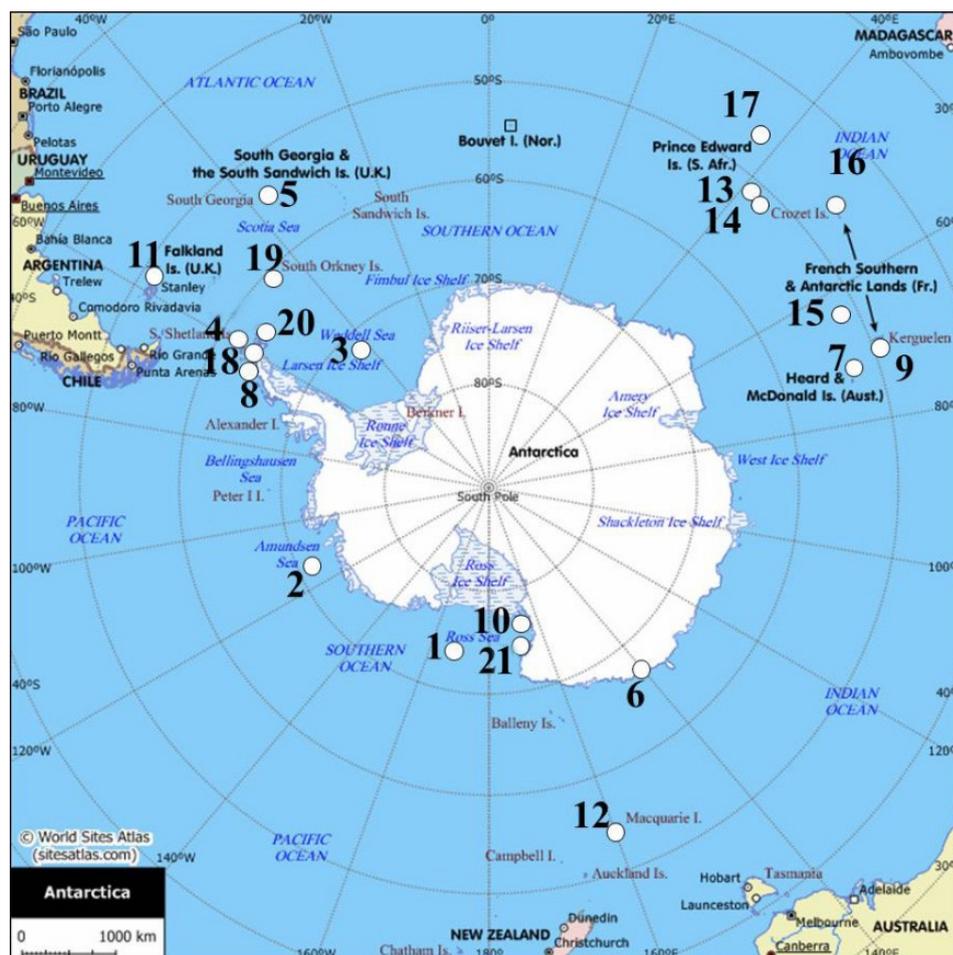
**Примечание:** \* систематика цестод рода *Phyllobothrium* по (Wojciechowska, 1993c); ЮГ — остров Южная Георгия; ЮШО — Южные Шетландские острова.

**Note:** \* taxonomy of cestodes of the genus *Phyllobothrium* according to (Wojciechowska, 1993c); ЮГ is South Georgia Island; ЮШО is South Shetland Islands.

**История развития исследований цестод рыб.** Согласно сводке Саутвелла (1925), первые сведения о цестодах рыб Антарктики и Субантарктики появились в начале XX века. Они связаны с описанием *Phyllobothrium dentatum* Linstow, 1907 из неизвестной акулы, выловленной у побережья Южной Георгии во время Шотландской национальной антарктической экспедиции (1902–1904). Современное систематическое положение этого вида неоднозначно. Саутвелл (1925), Ямагути (1959) и Рока (2003 ; 2006) считают его *species inquirenda*. В монографии Рунке (2017) он отсутствует в списке валидных таксонов и видов неясного систематического положения отряда Phyllobothriidea.

Наиболее существенный вклад в развитие исследований цестод хрящевых рыб региона внесла Войцеховская (1990a ; 1990b ; 1991a ; 1991b ; 1993a ; 1993b ; 1993c) с соавторами (1994 ; 1995). Из описанных ею десяти новых видов цестод от четырёх видов скатов из семейства Rajidae Blainville, 1816 в настоящее время валидными признаны шесть (табл. 1). Среди её более поздних исследований, опубликованных уже под фамилией Рока (2014 ; 2005 ; 2007 ; 2003 ; 2006 ; 2017 ; 1998), особый интерес представляет работа (2006), посвящённая изучению жизненных циклов, а также специфичности и географическому распределению гельминтов рыб Антарктики.

Первые работы, посвящённые цестодам костистых рыб Антарктики и Субантарктики, опубликованы в конце 1960-х гг. Прюдо (1969) описал *Parabothriocephalus johnstoni* Prudhoe, 1969 от макруросов и *Bothriocephalus kerguelensis* Prudhoe, 1969 от нототениевых рыб в районе о-ва Кергелен. Позже Реймер и Йенсен (1974) обнаружили *Clestobothrium crassiceps* (Rud., 1819) у *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 на Патагонском шельфе. Описанием ещё одного вида — *Parabothriocephalus macruri* Campbell, Correia & Haedrich, 1982 от *Macrourus berglax* Lacépède, 1801 — ознаменовались 1980-е гг. (Campbell et al., 1982). Эту находку подтвердили А. В. Гаевская и Г. Н. Родюк от другого вида хозяина — *Macrourus carinatus* Günther, 1878 (Гаевская и Родюк, 1988).



**Рис. 1.** Районы сборов цестод рыб в Антарктике и Субантарктике: Атлантический (3–5, 8, 11, 18–20), Индийский (6, 7, 9, 13–17) и Тихоокеанский (1, 2, 10, 12, 21) сектора. 1 — море Росса; 2 — море Амундсена; 3 — море Уэдделла; 4 — Южные Шетланские острова (о-в Десепшен, о-в Кинг-Джордж, Адмиралтейский залив и о-в Мордвинова); 5 — Южная Георгия (залив Кемберленд); 6 — Земля Адели; 7 — о-в Хёрд; 8 — архипелаг Мельхиор; 9 — о-в Кергелен; 10 — пролив Мак-Мёрдо; 11 — Фолклендские острова; 12 — о-в Маккуори; 13 — банка Обь (гайот); 14 — банка Лена; 15 — банка Скиф; 16 — о-в Крозе; 17 — о-в Принц Эдуард; 18 — пролив Брансфилд; 19 — Южные Оркнейские острова (о-в Сигню); 20 — о-в Жуэнвиль; 21 — бухта Terra Nova

**Fig. 1.** Sampling localities of cestodes of Antarctic and Subantarctic fish: the Atlantic (3–5, 8, 11, and 18–20), Indian (6, 7, 9, and 13–17), and Pacific (1, 2, 10, 12, and 21) sectors. 1 – Ross Sea; 2 – Amundsen Sea; 3 – Weddell Sea; 4 – South Shetland Islands (Deception Island, King George Island, Admiralty Bay, and Elephant Island); 5 – South Georgia (Cumberland Bay); 6 – Adélie Land; 7 – Heard Island; 8 – Archipelago Melchior; 9 – Kerguelen Island; 10 – McMurdo Sound; 11 – Falkland Islands; 12 – Macquarie Island; 13 – Ob Bank (guyot); 14 – Lena Bank; 15 – Skif Bank; 16 – Crozet Islands; 17 – Prince Edward Islands; 18 – Bransfield Strait; 19 – South Orkney Islands (Signy Island); 20 – Joinville Island; 21 – Terra Nova Bay

В тот же период в серии работ А. М. Парухина (1981 ; 1982) и В. Н. Лядова (1981 ; 1985) в районе о-ва Кергелен отмечены половозрелые цестоды, не определённые до вида: *Bothriocephalus* sp., *Neobothriocephalus* sp. и *Eubothrium* sp. Последний из описанных видов антарктических цестод — *Bothriocephalus antarcticus* Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995 — обнаружен Войцеховской с соавторами (1995) от *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 и *Channichthys rhinocerus* Richardson, 1844, выловленных у о-ва Хёрд (Индийский сектор Антарктики).

С 1965 г. опубликовано большое число статей о нахождении разнообразных личинок цестод у костистых рыб данного региона. В общем объёме выделяются труды польских учёных, в частности серия работ Войцеховской с соавторами (1993a ; 1993b ; 1993c ; 1994), в которых изучены

вариации форм личинок цестод из отрядов Tetraphyllidea Carus, 1863 и Tetrabothriidea Baer, 1954. Авторы попытались систематизировать многообразие форм личинок цестод указанных выше отрядов, поскольку в большинстве случаев морфология личиночных стадий существенно отличается от морфологии взрослых особей. В настоящее время из состава Tetraphyllidea выделено ещё три отряда (Caira et al., 2014) (Onchoproteocephalidea, Phyllobothriidea и Rhinebothriidea), поэтому фактически Войцеховская и др. (1993a ; 1993b ; 1993c ; 1994) анализировали разнообразие морфологии личинок цестод пяти отрядов. Работы Здзитовецкого с соавторами (2001 ; 2004 ; 1999 ; 1997 ; 1998) и Ласковски с соавторами (2005 ; 2007) посвящены изучению гельминтофауны отдельных видов рыб, у которых регистрируют личинки цестод, определённые только до отрядов, а также показателям их численности. Среди отечественных исследований следует выделить работы А. М. Парухина и В. Н. Лядова (1981 ; 1986 ; 1981 ; 1982 ; 1985) и А. В. Гаевской с соавторами (1988 ; 1987 ; 1990), посвящённые изучению гельминтов рыб, в том числе взрослых и личинок цестод, в Кергеленском субрегионе, Фолклендско-Патагонском районе, на о-ве Южная Георгия, а также на банках Обь и Лена.

Существенный интерес представляет работа Ласковски и Рока (2014) по молекулярной идентификации плероцеркоидов из *Notothenia rossii* Richardson, 1844. Авторами показана коспецифичность плероцеркоидов и взрослых особей *Onchobothrium antarcticum* Wojciechowska, 1990 от ската *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876), выловленного в Атлантическом секторе Антарктики. В работах И. И. Гордеева и С. Г. Соколова (2016 ; 2017) приведены данные по гельминтофауне костистых рыб *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937 и *Muraenolepis marmorata* Günther, 1880 из Тихоокеанского сектора Антарктики. Авторами подтверждена, в том числе методами молекулярной генетики, принадлежность найденных плероцеркоидов к виду *Onch. antarcticum*. Эти данные расширили сведения о видовом составе вторых промежуточных хозяев, участвующих в реализации жизненного цикла цестоды *Onch. antarcticum* в Антарктике. Особый интерес работа представляет ещё и в связи с первой находкой личинок цестоды *Calyptrbothrium* sp. у *D. mawsoni* и *M. marmorata*, подтверждённой молекулярно-генетическими данными. При этом взрослые цестоды *Calyptrbothrium* Monticelli, 1893 до сих пор не были зарегистрированы у хрящевых рыб Антарктики и Субантарктики. Следует подчеркнуть, что *Calyptrbothrium* spp. являются космополитами, паразитами скатов Torpedinidae Henle, 1834, встречающихся в умеренных и тропических морях.

В последние годы появляются обобщающие работы, посвящённые изучению не только гельминтофауны отдельных видов костистых рыб, но и их роли в трансмиссии личинок гельминтов разных таксонов к окончательным хозяевам (рыбы, птицы, млекопитающие), а также структуре сообществ и патогенному воздействию гельминтов на их хозяев. К таким публикациям относятся статьи Брикля с соавторами (2005 ; 2006), в которых на примере разных гельминтов, в том числе личинок трипаноринх (*Grillotia (Grillotia) erinaceus* (Van Beneden, 1858) Guiart, 1927 и *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802) Bosc, 1811), дифиллоботриид и тетрафиллид, изучены изменения фауны и структуры сообществ паразитов патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 в зависимости от длины тела, пола, сезона и глубины обитания хозяина.

Исследование сообществ паразитов *Notothenia coriiceps* J. Richardson, 1844 в зависимости от её размера продолжено в работе Т. Кузьминой с соавторами (2020). Кроме ранее отмеченных гельминтов, у этого хозяина авторы обнаружили личинки цестод отрядов Diphyllbothriidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (*Diphyllbothrium* sp.) и Tetraphyllidea (три морфотипа — с монокулярными, билочулярными и трилокулярными ботридиями). Среди найденных личинок цестод доминирующей группой по численности оказались *Diphyllbothrium* sp., окончательными хозяевами которых являются морские млекопитающие. Обнаружено, что с возрастом рыб увеличивается интенсивность заражённости *Diphyllbothrium* sp. и личинками тетрафиллид.

В работах Пальма с соавторами (1998 ; 2007) изучены возможные пути реализации жизненных циклов некоторых гельминтов в Антарктике и выявлено, что личинки паразитов млекопитающих, например личинки цестод отряда *Diphyllobothriidea*, используют костистых рыб, особенно из семейств *Nototheniidae* и *Channichthyidae* T. N. Gill, 1861, в качестве транзитных хозяев. Авторы утверждают, что некоторые гельминты костистых рыб, к примеру личинки цестод отряда *Tetraphyllidea*, параллельно освоили различные бентические системы хозяев, чтобы достичь своих окончательных хозяев — хрящевых рыб. В другой публикации Уолтер с соавторами (2002), проанализировав видовой состав паразитов у трёх видов макруросов из двух районов Антарктики, выявили факторы, способствующие сходству фаун паразитов, — схожесть питания и миграций макруросов, а также их тесные филогенетические связи. Санторо с соавторами (2013) изучили патологические изменения у пяти видов костистых рыб в результате паразитирования личинок *Diphyllobothriidea* и *Tetraphyllidea* (с монолокулярными и биллокулярными ботридиями).

Муњос и Картес (2020) проанализировали разнообразие и численность эндопаразитов рыб из антарктической и субантарктической зон и выявили, что большее количество видов паразитов характерно для рыб, обитающих в Антарктике. Авторами высказано предположение, что высокая численность паразитов в антарктических рыбах вызвана симпатрическим видообразованием в определённых паразитарных линиях или освоением новых ресурсов, что способствует появлению большего числа видов паразитов, чем в субантарктических средах.

На основании вышеизложенного мы можем резюмировать, что Атлантический и Индийский сектора Антарктики более полно охвачены исследованиями, чем Тихоокеанский. Наибольшее количество половозрелых цестод у костистых рыб зафиксировано в Индийском секторе (табл. 1). Всё отмеченное выше свидетельствует о разрозненности проводимых исследований антарктических цестод и о необходимости более тщательных и планомерных работ для получения полной фаунистической картины.

**Биоразнообразие цестод рыб Антарктики и Субантарктики.** Паразиты Антарктики и Субантарктики представлены разнообразными таксонами; они встречаются как в беспозвоночных, так и в позвоночных животных. Бóльшую часть фауны морских позвоночных животных региона составляют рыбы: их отмечено 374 вида (Duhamel et al., 2014 ; Eastman, 1993). В настоящее время у 135 видов антарктических рыб обнаружено 189 видов паразитических организмов из 11 таксономических групп (*Coccidia* — 6 видов; *Microsporidia* — 2; *Myxosporea* — 13; *Monogenea* — 23; *Trematoda* — 65; *Cestoda* — 21; *Nematoda* — 14; *Acanthocephala* — 19; *Hirudinea* — 16; *Copepoda* — 7; *Isopoda* — 3). Таким образом, на наличие паразитов обследовано чуть больше трети от всей ихтиофауны этого региона. Доля цестод, зарегистрированных в рыбах Антарктики и Субантарктики, составляет 11 % от известных в данном районе видов паразитов, что свидетельствует о недостаточной изученности фауны этих гельминтов.

Согласно недавно опубликованной сводке по антарктическим цестодам (Rocka, 2017), в спиральном кишечнике 5 видов хрящевых рыб обнаружено 12 видов из 5 отрядов (табл. 1). Наибольшее видовое богатство отмечено среди отрядов *Phyllobothriidea* (*Phyllobothrium* Van Beneden, 1850 — 4 вида; *Guidus* Ivanov, 2006 — 2) и *Rhinebothriidea* (*Pseudanthobothrium* Baer, 1956 — 2; *Notomegarhynchus* Ivanov & Campbell, 2002 — 1). Наименьшее количество видов цестод (по одному) зарегистрировано из отрядов *Onchoproteocephalidea* (*Onchobothrium* de Blainville, 1828) и *Diphyllidea* (*Echinobothrium* Van Beneden, 1849). Среди 12 видов цестод только у семи признано систематическое положение (табл. 1); статус остальных — *incertae sedis* (Ruhnke et al., 2017).

В костистых рыбах Антарктики и Субантарктики паразитируют восемь видов цестод из пяти родов отряда *Bothriocephalidea* (табл. 1), которые достигают в кишечнике этих хозяев половой зрелости (Парухин и Лядов, 1981, 1982 ; Rocka, 2017). Так, у костистых рыб зарегистрировано

три вида цестод из рода *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808, два вида — из рода *Parabothriocephalus* Yamaguti, 1934, по одному — из родов *Clestobothrium* Lühe, 1899, *Neobothriocephalus* Mateo & Bullock, 1966 и *Eubothrium* Nybelin, 1922. Находки взрослых цестод рода *Eubothrium* (табл. 1) в кишечнике нототениевых рыб в Антарктике (Парухин и Лядов, 1981, 1982) уникальны: повторно этих цестод не отмечали у рыб данного семейства (Kuchta & Scholz, 2017). В настоящее время признано систематическое положение только шести видов цестод рода *Eubothrium*, которые встречаются у лососевых, тресковых, осетровых, сельдевых, бельдюговых, корюшковых, гольяновых и волосозубовых рыб (Kuchta & Scholz, 2017). Кроме взрослых цестод, в кишечнике костистых рыб находили разнообразные по строению формы личинок неясной видовой принадлежности (Oğuz et al., 2015). Личинки цестод только пяти видов, для которых окончательными хозяевами являются хрящевые рыбы, были идентифицированы: *Onchobothrium antarcticum*, *Calyptrbothrium* sp., *Grillotia (Grillotia) erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis* (Van Beneden, 1858) Pintner, 1913 и *Hepatoxylon trichiuri* (Гаевская и Родюк, 1988 ; Гаевская и др., 1990 ; Brickle et al., 2005 ; Brickle, 2006 ; Gordeev & Sokolov, 2016, 2017).

Помимо фауны, жизненных циклов и экологии цестод гидробионтов Антарктики и Субантарктики, в последние годы авторы изучают филогению этих гельминтов. Исследование генетического разнообразия антарктических цестод лишь начало развиваться. На данный момент известны данные рибосомальных последовательностей из области D1–D3 рДНК 28S только для двух видов — *Onchobothrium antarcticum* от вторых промежуточных (*Notothenia rossii*, *Dissostichus mawsoni*) и окончательного хозяев (*Bathyraja eatonii*), а также личинок *Calyptrbothrium* sp. от вторых промежуточных хозяев (*D. mawsoni* и *Muraenolepis marmorata*) (Gordeev & Sokolov, 2016, 2017 ; Laskowski & Rocka, 2014).

Биоразнообразие цестод хрящевых рыб Антарктики и Субантарктики изучено фрагментарно. В пределах зоны антарктической конвергенции обитает 15 видов хрящевых рыб (5 видов акул, 10 видов скатов) (Duhamel et al., 2014 ; FishBase..., 2019), и только для 5 видов (4 вида скатов, 1 вид акулы) имеются сведения об их зараженности цестодами. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, для 5 не установлено систематическое положение. Таксономическая идентификация этих гельминтов часто затруднена из-за их плохой морфологической сохранности и непригодности для генетических исследований.

**Эндемизм фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики.** Эндемизм паразитов беспозвоночных и позвоночных животных Антарктики и Субантарктики изучен недостаточно. Согласно Рока (2006), все цестоды, обнаруженные у хрящевых рыб, являются эндемиками данного региона, кроме *Dinobothrium septaria*, зарегистрированного ещё и в большой белой акуле *Carcharodon carcharias* (L., 1758) в северо-западной Атлантике, Вудс-Хоул, Массачусетс (Dailey & Vogelbein, 1990). Отметим, что *Ph. georgiense* ранее считали эндемиком Антарктики. Между тем недавно он был обнаружен у ската *Bathyraja sexoculata* Mysawa, Orlov, Orlova, Gordeev, Ishihara, 2020 в водах о-ва Симушир в северо-западной части Тихого океана (Gordeev & Polyakova, 2020), что позволяет считать его распространение биполярным. Следовательно, эндемиками хрящевых рыб являются 11 видов цестод (табл. 1).

У костистых рыб эндемики представлены половозрелыми цестодами — антарктическим видом *Parabothriocephalus johnstoni* и субантарктическими *Bothriocephalus kerguelensis* (Prudhoe, 1969) и *B. antarcticus* (Wojciechowska et al., 1995). Кроме того, в костистых рыбах данного региона встречаются биполярный вид *Parabothriocephalus macruri* и космополит *Clestobothrium crassiceps* (Wojciechowska et al., 1995).

Проанализированные данные свидетельствуют о высоком эндемизме фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики (67 % от всей фауны цестод): из 21 вида цестод 14 не встречаются севернее этого региона.

**Изучение личиночных стадий развития цестод у рыб Антарктики и Субантарктики.**

В антарктических костистых рыбах часто встречаются личинки цестод разного строения (Rocka, 2003, 2006, 2017). Определение систематического положения этих личинок, паразитирующих на стадии процеркоида и плероцеркоида в ракообразных и в костистых рыбах, представляет собой весьма сложную задачу, поскольку их сколексы по своему строению существенно отличаются от таковых у взрослых особей. В настоящий момент выделено на основе разного строения сколекса множество разнообразных форм личинок цестод (cercoid I, II, III, IV, V, VI; cercoid VIII (без ботрий); monolocular, bilocular и др.) (Wojciechowska, 1993a, b, c ; Wojciechowska et al., 1994). Полный перечень морфологических вариаций личинок цестод с указанием хозяев, в которых они были найдены, приведён в аннотированном списке паразитов гидробионтов Антарктики, составленном Огузом с соавторами (2015, см. табл. 1). Следует отметить, что подобная классификация разными исследователями личинок цестод без установления их таксономической принадлежности, в частности на основе молекулярно-генетических данных, приводит к существенной путанице.

Неоднократно исследователи пытались систематизировать и определить разнообразных личинок цестод у костистых рыб региона. Наиболее признанными оказались работы Рока (2003 ; 2006), в которых выделены пять морфотипов личинок: церкоиды с разделёнными ботридиями на одну, две и три локулы; церкоиды с неразделёнными ботридиями и крючковидными выступами; церкоиды с субцилиндрическими ботридиями. Рока предположила, что церкоиды с не разделёнными на локулы ботридиями являются представителями рода *Anthocephalum* Linton, 1890, а церкоиды с билочулярными ботридиями — личинками цестод из родов *Pseudanthobothrium* Baer, 1956, *Notomegarhynchus* Ivanov & Campbell, 2002 и *Anthobothrium* Van Beneden, 1850. Следует отметить, что взрослые цестоды родов *Anthocephalum* и *Anthobothrium* у скатов Антарктики и Субантарктики до сих пор не обнаружены, поэтому подтвердить это предположение пока не представляется возможным.

С помощью молекулярно-генетических методов (Laskowski & Rocka, 2014) была доказана принадлежность церкоидов с трилокулярными ботридиями, паразитирующих в костистых рыбах, к виду *Onchobothrium antarcticum* (Oncobothriidae) из спирального кишечника скатов. Также Рока предположила, что церкоиды с неразделёнными ботридиями и крючковидными выступами принадлежат к виду *Dinobothrium septaria* — паразиту пелагической акулы *Lamna nasus* (Bonnatere, 1788). И, наконец, личинки цестод последнего морфотипа — церкоиды с субцилиндрическими ботридиями — являются, вероятно, представителями рода *Guidus* Ivanov, 2006 (син. *Marsupiobothrium* Yamaguti, 1952). Данное предположение подтверждено нахождением у антарктических скатов двух видов цестод этого рода (табл. 1). Другой распространённой личиночной формой цестод, встречающейся у костистых рыб, являются личинки Diphyllobothriidae, дефинитивные хозяева которых — тюлени и птицы (2006, см. табл. V). Плероцеркоиды без ботридий, найденные в кишечниках костистых рыб в водах о-ва Южная Георгия, похожи на плероцеркоидов семейства Tetrabothriidae — обычных паразитов антарктических птиц и млекопитающих (Rocka, 2006). Рока предположила, что нахождение разных личинок цестод у костистых рыб — эндемиков Антарктики свидетельствует о том, что в данном регионе реализуются полные жизненные циклы большинства цестод (Rocka, 2006).

**Заключение.** Фаунистические и таксономические исследования антарктических цестод остаются единичными, несмотря на разнообразие этих гельминтов в водах Антарктики и Субантарктики. В 25 видах рыб Антарктики и Субантарктики встречается на разных стадиях развития 21 вид цестод. Фауна цестод изучена менее чем у 7 % рыб данного региона, в то время как потенциальные окончательные и промежуточные хозяева остаются неисследованными. Среди рыб Антарктики и Субантарктики наибольшее видовое богатство цестод (12 видов) обнаружено у 4 видов скатов семейства Rajidae. В костистых рыбах найдено 8 видов половозрелых цестод

и 5 видов личинок цестод. Наиболее интенсивные исследования цестод рыб проводили в Атлантическом и Индийском секторах Антарктики. Тихоокеанский сектор из-за низкой степени изученности фауны цестод рыб является самым перспективным. Биоразнообразие цестод хрящевых рыб недооценено. Цестоды изучены только у 5 из 15 видов скатов и акул, то есть на наличие цестод обследована лишь треть от всей фауны хрящевых рыб. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, 5 имеют неясное систематическое положение. Фауна цестод характеризуется высоким уровнем эндемизма: 67 % их видов не встречается севернее Субантарктики. Несмотря на то, что фаунистические и экологические исследования цестод рыб Антарктики и Субантарктики проводят более 100 лет и уже накоплен существенный багаж знаний в этой области, до сих пор мало сделано для генетического подтверждения систематической принадлежности ранее обнаруженных видов. Генетические исследования цестод только начали развиваться. Известны рибосомальные последовательности лишь для 2 из 21 вида цестод, то есть молекулярно-генетические данные имеются менее чем для 10 % от всей цестодофауны. В дальнейшем основные направления изучения фауны цестод следует развивать в сочетании с морфологическими, фаунистическими, генетическими и экологическими исследованиями. Экологическое направление, как и генетическое, особенно перспективно, поскольку данные о паразито-хозяйинных отношениях цестод с окончательными хозяевами — хрящевыми рыбами — отсутствуют. Нет сведений о влиянии физиологических характеристик окончательных хозяев (пол, размер/возраст, возрастные изменения питания, степень зрелости) на численность цестод и её сезонную динамику, на их меж- и внутривидовые отношения и т. п. Кроме того, молекулярные данные о скрытом биоразнообразии паразитов, в частности цестод, могут быть полезными для изучения видообразования и географического распространения криптических видов паразитов.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2) и «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» (№ гос. регистрации АААА-А19-119100290162-0).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Экологическая характеристика паразитофауны южноатлантического макруруса (*Macrourus carinatus* Gunther) // *Биологические науки : научные доклады высшей школы*. 1988. № 2. С. 21–25. [Gaevskaya A. V., Rodyuk G. N. The parasitofauna ecological characteristic of *Macrourus carinatus* Gunther. *Biologicheskie nauki : nauchnye doklady vysshei shkoly*, 1988, no. 2, pp. 21–25. (in Russ.)]
2. Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Эколого-географические особенности паразитофауны угретресковых (Pisces: Muraenolepidae) // *Экология моря*. 1997. Вып. 46. С. 28–31. [Gaevskaya A. V., Rodjuk G. N. Ecological-geographical characters of parasite fauna of muraenolepids (Pisces: Muraenolepidae). *Ekologiya morya*, 1997, iss. 46, pp. 28–31. (in Russ.)]
3. Гаевская А. В., Родюк Г. Н., Парухин А. М. Особенности и формирование паразитофауны патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* // *Биология моря*. 1990. № 4. С. 23–28. [Gaevskaya A. V., Rodyuk G. N., Parukhin A. M. Peculiarities and formation of parasitofauna of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*. *Biologiya morya*, 1990, no. 4, pp. 23–28. (in Russ.)]
4. Квач Ю., Кузьмина Т. Паразитологічні дослідження в Антарктиці: огляд проблематики та перспективи // *Український антарктичний журнал*. 2020. № 1. С. 102–110. [Kvach Y., Kuzmina T. Parasitological research in Antarctica: Review of the issues and future prospects. *Ukrainskii Antarkticheskii Zhurnal*, 2020, no. 1, pp. 102–110. (in Ukr.)]. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2020.383>

5. Лядов В. Н. Зоогеографическая характеристика гельминтов рыб Антарктической зоны Мирового океана // *Симпозиум по паразитологии и патологии морских организмов*, Ленинград, 13–16 октября 1981 г. : тезисы докладов советских участников. Ленинград : Наука, 1981. С. 58–61. [Lyadov V. N. Zoogeograficheskaya kharakteristika gel'mintov ryb Antarkticheskoi zony Mirovogo okeana. In: *Simpozium po parazitologii i patologii morskikh organizmov*, Leningrad, 13–16 Oct. 1981 : tezisy dokladov sovetskikh uchastnikov. Leningrad : Nauka, 1981, pp. 58–61. (in Russ.)]
6. Лядов В. Н., Парухин А. М., Миронова А. В. Гельминтофауна промысловых рыб семейства Chaenichthyidae из района островов Кергелен // *Зоологический журнал*. 1981. Т. 60, вып. 1. С. 142–144. [Lyadov V. N., Parukhin A. M., Mironova A. V. Helminth fauna of fishes of the family Chaenichthyidae from the region of Kergelen islands. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 1, pp. 142–144. (in Russ.)]
7. Парухин А. М. Особенности гельминтофауны промысловых нототениевых рыб Субантарктического сектора Индийского океана // *Вестник зоологии*. 1986. № 3. С. 6–10. [Parukhin A. M. Peculiarities of nototheniid fish helminth fauna in Subantarctic sector of Indian ocean. *Vestnik zoologii*, 1986, no. 3, pp. 6–10. (in Russ.)]
8. Парухин А. М., Лядов В. Н. Паразитофауна нототениевидных рыб (Notothenioidei) из вод Атлантического и Индийского океанов // *Вестник зоологии*. 1981. № 3. С. 90–94. [Parukhin A. M., Lyadov V. N. Parasitofauna of Notothenioidei from waters of the Atlantic and Indian oceans. *Vestnik zoologii*, 1981, no. 3, pp. 90–94. (in Russ.)]
9. Парухин А. М., Лядов В. Н. Гельминтофауна промысловых рыб семейства Nototheniidae Кергеленской подобласти // *Экология моря*. 1982. Вып. 10. С. 49–56. [Parukhin A. M., Lyadov V. N. Helminth fauna of food Nototheniidae fishes from Kerguelen subregion. *Ekologiya morya*, 1982, iss. 10, pp. 49–56. (in Russ.)]
10. Bargelloni L., Ritchie P. A., Patarnello T., Battaglia B., Lambert D. M., Meyer A. Molecular evolution at subzero temperatures: Mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycopeptides. *Molecular Biology and Evolution*, 1994, vol. 11, pp. 854–863. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040168>
11. Brickle P., MacKenzie K., Pike A. Parasites of the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides* Smitt 1898, in different parts of the Subantarctic. *Polar Biology*, 2005, vol. 28, pp. 663–671. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0737-2>
12. 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. *Journal of Parasitology*, 2006, vol. 92, iss. 2, pp. 282–291. <https://doi.org/10.1645/GE-539R.1>
13. Caira J. N., Jensen K., Waeschenbach A., Olson P. D., Littlewood D. T. J. Orders out of chaos – Molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships. *International Journal for Parasitology*, 2014, vol. 44, iss. 1, pp. 55–73. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.10.004>
14. Campbell R. A., Correia S. J., Haedrich R. L. A new monogenean and cestode from the deep-sea fish, *Macrourus berglax* Lacépède, 1802, from the Flemish Cap off Newfoundland. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 1982, vol. 49, no. 2, pp. 169–175.
15. Dailey M. D., Vogelbein W. *Clistobothrium carcharodoni* gen. et sp. n. (Cestoda: Tetraphyllidea) from the spiral valve of the Great White Shark (*Carcharodon carcharias*). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 1990, vol. 57, no. 2, pp. 108–112.
16. de Meeus T., Renaud F. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology*, 2002, vol. 18, iss. 6, pp. 247–251. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(02\)02269-9](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(02)02269-9)
17. Dobson A., Lafferty K. D., Kuris A. M., Hechinger R. F., Jetz W. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, vol. 105, iss. 1, pp. 11482–11489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>
18. Duhamel G., Hulley P.-A., Causse R., Koubbi P., Vacchi M., Pruvost P., Vigetta S., Irissou J.-O., Mormede S., Belchier M., Dettai A., Detrich H. W., Gutt J., Jones C. D., Kock K.-H., Lopez Abellan L. J., Van de Putte A. Biogeographic patterns of fish. In: *Biogeographic*

- Atlas of the Southern Ocean* / С. De Broyer, P. Koubbi et al. (Eds). Cambridge, UK : Scientific Committee on Antarctic Research, 2014, chap. 7, pp. 328–362.
19. Eastman J. T. *Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment*. San Diego : Academic Press, 1993, 322 p.
  20. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Version (12.2019) : [official site], 2019. URL: <https://www.fishbase.se/> [accessed: 02.09.2020].
  21. Fonseca V. G., Carvalho G. R., Sung W., Johnson H. F., Power D. M., Neill S. P., Packer M., Blaxter M. L., Lamshead P. J. D., Thomas W. K., Creer S. Second-generation environmental sequencing unmasks marine metazoan biodiversity. *Nature Communications*, 2010, vol. 1, art. no. 98 (8 p.). <http://doi.org/10.1038/ncomms1095>
  22. Gordeev I., Polyakova T. Helminths and the stomach contentment of *Bathyraja* sp. (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Simushir Island area (Pacific Ocean). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2020, vol. 13, iss. 2, pp. 306–309. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.03.005>
  23. Gordeev I. I., Sokolov S. G. Parasites of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* (Norman, 1937) (Perciformes, Nototheniidae). *Polar Research*, 2016, vol. 35, art. no. 29364 (5 p.). <http://doi.org/10.3402/polar.v35.29364>
  24. Gordeev I. I., Sokolov S. G. Helminths and the feeding habits of the marbled moray cod *Muraenolepis marmorata* Günther, 1880 (Gadiformes, Muraenolepididae) in the Ross Sea (Southern Ocean). *Polar Biology*, 2017, vol. 40, iss. 6, pp. 1311–1318. <http://doi.org/10.1007/s00300-016-2055-2>
  25. Ivanov V. A., Campbell R. A. *Notomegarhynchus navonae* n. gen. and n. sp. (Eucestoda: Tetrathyridida), from skates (Rajidae: Arhynchobatidae) in the Southern Hemisphere. *Journal of Parasitology*, 2002, vol. 88, no. 2, pp. 340–349. <https://doi.org/10.2307/3285586>
  26. Klimpel S., Kuhn T., Mehlhorn H. (Eds). *Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean*. Cham, Switzerland : Springer International Publishing, 2017, 226 p. (Parasitology Research Monographs ; vol. 9).
  27. Klimpel S., Palm H. W. Anisakid nematode (Ascaridoidea) life cycles and distribution: Increasing zoonotic potential in the time of climate change? In: *Progress in Parasitology*. Berlin ; Heidelberg : Springer, 2011, pp. 201–222. (Parasitology Research Monographs ; vol. 2). [https://doi.org/10.1007/978-3-642-21396-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-642-21396-0_11)
  28. Kock K. H. *Antarctic Fish and Fisheries*. Cambridge : Cambridge University Press, 1992, 359 p.
  29. Kuchta R., Scholz T. Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008. In: *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms From Vertebrate Bowels of the Earth* / J. N. Caira, K. Jensen (Eds) ; University of Kansas, Natural History Museum. Landisville, Pennsylvania : Yurchak Printing, Inc., 2017, pp. 29–46. (Special Publication ; no. 25).
  30. 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. *Systematic Parasitology*, 2008, vol. 71, iss. 2, pp. 81–136. <https://doi.org/10.1007/s11230-008-9153-7>
  31. Kuzmina T. A., Salganskij O. O., Lisitsyna O. I., Korol E. M. Helminths of Antarctic rockcod *Notothenia coriiceps* (Perciformes, Nototheniidae) from the Akademik Vernadsky station area (Argentine islands, west Antarctica): New data on the parasite community. *Zoology*, 2020, vol. 54, no. 2, pp. 99–110. <http://doi.org/10.15407/zoo2020.02.099>
  32. Laskowski Z., Rocka A. Molecular identification larvae of *Onchobothrium antarcticum* Cestoda: Tetrathyridida) from marbled rockcod, *Notothenia rossii*, in Admiralty Bay (King George Island, Antarctica). *Acta Parasitologica*, 2014, vol. 59, iss. 4, pp. 767–772. <https://doi.org/10.2478/s11686-014-0301-8>
  33. Laskowski Z., Rocka A., Zdzitowiecki K. New data on the occurrence of internal parasitic worms in the *Gymnodraco acuticeps* and *Cygnodraco mawsoni* (Bathydraconidae) fish in the Ross Sea, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2005, vol. 26, no. 1, pp. 37–40.
  34. Laskowski Z., Rocka A., Zdzitowiecki K., Ozouf-Costaz C. Occurrence of endoparasitic worms in dusky notothen, *Trematomus newnesi* (Actinopterygii Nototheniidae), at Adélie Land, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2007, vol. 28, no. 1, pp. 37–42.
  35. Lyadov V. N. Zoogeographical characteristics of the helminths of fishes from the Antarctic zone of the World Ocean. In: *Parasitology and Pathology of Marine Organisms of the World Ocean*

- / H. S. Hargis, Jr. (Ed.). Seattle, Washington : US Department of Commerce, 1985, pp. 41–43. (NOAA Technical Report NMFS ; vol. 25).
36. Muñoz G., Cartes F. D. Endoparasitic diversity from the Southern Ocean: Is it really low in Antarctic fish? *Journal of Helminthology*, 2020, vol. 94, art. no. e180. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000590>
37. Münster J., Kochmann J., Klimpel S., Klapper R., Kuhn T. Parasite fauna of Antarctic *Macrourus whitsoni* (Gadiformes: Macrouridae) in comparison with closely related macrourids. *Parasites & Vectors*, 2016, vol. 9, art. no. 403 (11 p.). <http://doi.org/10.1186/s13071-016-1688-x>
38. Oğuz M. C., Tepe Y., Belk M. C., Heckmann R. A., Aslan B., Gürgen M., Bray R. A., Akgül Ü. Metazoan parasites of Antarctic fishes. *Türkiye Parazitoloji Derneği*, 2015, vol. 39, no. 2, pp. 174–178. <http://doi.org/10.5152/tpd.2015.3661>
39. Palm H. W., Reimann N., Spindler M., Plötz J. The role of the rock cod *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844 in the life-cycle of Antarctic parasites. *Polar Biology*, 1998, vol. 19, iss. 6, pp. 399–406. <https://doi.org/10.1007/s003000050265>
40. 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. *Polar Biology*, 2007, vol. 30, iss. 12, pp. 1513–1522. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0312-0>
41. Poulin R., Morand S. Diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 2000, vol. 75, no. 3, pp. 277–293. <https://doi.org/10.1086/393500>
42. Poulin R., Morand S. *Parasite biodiversity*. Washington, DC : Smithsonian Institution Books, 2004, 216 p.
43. Prudhoe S. Cestodes from fish, birds and whales. *Reports (British Australian and New Zealand Antarctic Research Expedition 1929–1931, Ser. B.)*, 1969, vol. 8, pt. 9, pp. 171–193.
44. Reimer L. W., Jessen O. Ein Beitrag zur Parasitenfauna von *Merluccius hubbsi* Marini. *Wissenschaftsbereich Zoologie Pädagogischen Hochschule Güstrow*, 1974, vol. 2, pp. 53–64.
45. Rocka A. Cestodes of the Antarctic fishes. *Polish Polar Research*, 2003, vol. 24, no. 3–4, pp. 261–276.
46. Rocka A. Helminths of Antarctic fishes: Life cycle biology, specificity, and geographical distribution. *Acta Parasitologica*, 2006, vol. 51, iss. 1, pp. 26–35. <https://doi.org/10.2478/s11686-006-0003-y>
47. Rocka A. Cestodes and nematodes of Antarctic fishes and birds. In: *Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean* / S. Klimpel, T. Kuhn, H. Mehlhorn (Eds). Cham, Switzerland : Springer, 2017, chap. 6, pp. 77–107. (Parasitology Research Monographs ; vol. 9). <http://doi.org/10.1007/978-3-319-46343-8>
48. Rocka A., Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes of the Weddell Sea. *Acta Parasitologica*, 1998, vol. 43, pp. 64–70.
49. Ruhnke T. R., Caira J. N., Pickering M. Phyllobothriidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson & Littlewood, 2014. In: *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms From Vertebrate Bowels of the Earth* / J. N. Caira, K. Jensen (Eds) ; University of Kansas, Natural History Museum. Landisville, Pennsylvania : Yurchak Printing, Inc., 2017, pp. 305–326. (Special Publication ; no. 25).
50. Santoro M., Mattiucci S., Work T., Cimmaruta R., Nardi V., Cipriani P., Bellisario B., Nascetti G. Parasitic infection by larval helminths in Antarctic fishes: Pathological changes and impact on the host body condition index. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2013, vol. 105, no. 2, pp. 139–148. <http://doi.org/10.3354/dao02626>
51. Southwell T. *A Monograph on the Tetraphyllidea With Notes on Related Cestodes*. Liverpool : University Press of Liverpool, Ltd. ; London : Hodder and Stoughton, Ltd., 1925, 368 p. (Memoirs of the Liverpool School of Tropical Medicine, New Series ; no. 2).
52. Walter T., Palm H. W., Piepiorka S., Rückert S. Parasites of the Antarctic rattail *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae, Gadiformes). *Polar Biology*, 2002, vol. 25, iss. 9, pp. 633–640. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0407-6>
53. Wojciechowska A. *Onchobothrium antarcticum* sp. n. (Tetraphyllidea) from *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876) and a plerocercoid from *Notothenioidea* (South Shetlands, Antarctic). *Acta Parasitologica Polonica*, 1990a, vol. 35, no. 2, pp. 113–117.
54. Wojciechowska A. *Pseudanthobothrium shetlandicum* sp. n. and *P. notogeorgianum* sp. n. (Tetraphyllidea) from rays in the regions of the South Shetlands and South Georgia (Antarctic). *Acta*

- Parasitologica Polonica*, 1990b, vol. 35, no. 3, pp. 181–186.
55. Wojciechowska A. New species of the genus *Phyllobothrium* (Cestoda, Tetraphyllidea) from Antarctic batoid fishes. *Acta Parasitologica Polonica*, 1991a, vol. 36, no. 2, pp. 63–68.
56. Wojciechowska A. Some tetraphyllidean and diphyllidean cestodes from Antarctic batoid fishes. *Acta Parasitologica Polonica*, 1991b, vol. 36, no. 2, pp. 69–74.
57. Wojciechowska A. The tetraphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. I. Morphology. Identification with adult forms. *Acta Parasitologica*, 1993a, vol. 38, no. 1, pp. 15–22.
58. Wojciechowska A. The tetraphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. II. Occurrence of cercoids in various fish species. *Acta Parasitologica*, 1993b, vol. 38, no. 3, pp. 113–118.
59. Wojciechowska A. The tetraphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. III. Infection of *Notothenia neglecta* and *N. rossii* in Admiralty Bay. *Acta Parasitologica*, 1993c, vol. 38, no. 4, pp. 166–169.
60. Wojciechowska A., Zdzitowiecki K., Pisano E., Vacchi M. The tetraphyllidean cercoids from bony fishes occurring in the Ross Sea (Antarctic). *Acta Parasitologica*, 1994, vol. 39, no. 1, pp. 13–15.
61. Wojciechowska A., Pisano E., Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes at the Heard Island (Subantarctic). *Polish Polar Research*, 1995, vol. 16, pp. 205–212.
62. Yamaguti S. *Systema Helminthum*. Vol. II. *The Cestodes of Vertebrates*. New York : Interscience Publishers, 1959, 860 p.
63. Zdzitowiecki K. New data on the occurrence of fish endoparasitic worms off Adelie Land, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2001, vol. 22, no. 2, pp. 159–165.
64. Zdzitowiecki K., Laskowski Z. Helminths of an Antarctic fish, *Notothenia coriiceps*, from the Vernadsky Station (Western Antarctica) in comparison with Admiralty Bay (South Shetland Islands). *Helminthologia*, 2004, vol. 41, pp. 201–207.
65. Zdzitowiecki K., Zadrozny T. Endoparasitic worms of *Harpagifer antarcticus* off the South Shetland Islands (Antarctic). *Acta Parasitologica*, 1999, vol. 44, no. 2, pp. 125–130.
66. Zdzitowiecki K., White M. G., Rocka A. Digenean, monogenean, and cestode infection of inshore fish at the South Orkney Islands. *Acta Parasitologica*, 1997, vol. 42, no. 1, pp. 18–22.
67. Zdzitowiecki K., Rocka A., Pisano E., Ozouf-Costaz C. A list of fish parasitic worms collected off Adélie Land (Antarctica). *Acta Parasitologica*, 1998, vol. 43, no. 2, pp. 71–74.

## CESTODES OF ANTARCTIC AND SUBANTARCTIC FISH: HISTORY AND PROSPECTS OF RESEARCH

T. A. Polyakova<sup>1</sup> and I. I. Gordeev<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russian Federation

<sup>3</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

E-mail: [polyakova-acant@yandex.ru](mailto:polyakova-acant@yandex.ru)

The first information about cestodes of Antarctic and Subantarctic fish appeared at the beginning of the XX century: a cestode *Phyllobothrium dentatum* from an unknown shark was described. Peak of activity of studying Antarctic cestodes fell on 1990–2006. During this period, significant works were published, devoted to description of new species, their life cycles, host specificity of cestodes – fish parasites, and their geographical distribution. A notable contribution to the study of elasmobranch cestodes was made by a group of Polish scientists, headed by Wojciechowska (Rocka). Systematic position of 21 cestode species from 13 genera of 8 families of 6 orders was analyzed. Cestode fauna has been studied in less than 7 % of the total ichthyofauna of this area, while potential definitive and intermediate hosts remain unexplored. The largest number of cestode species (12) was recorded in four ray species of the family Rajidae. Eight cestode species, reaching sexual maturity, have been registered in intestines of teleosts: *Bothriocephalus antarcticus*, *B. kerguelensis*, *Bothriocephalus* sp., *Parabothriocephalus johnstoni*, *P. macruri*, *Clestophthrium crassiceps*, *Neobothriocephalus* sp., and *Eubothrium* sp. Larvae of five

cestode species (*Onchobothrium antarcticum*, *Grillotia (Grillotia) erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis*, *Calyptrorhynchium* sp., and *Hepatoxylon trichiuri*), ending their development in elasmobranchs, were found in teleosts. Systematic position of 5 cestode species out of 12, found in rays, is unidentified. Cestode fauna is characterized by a high level of endemism: 67 % of the total cestode fauna is not found to the north of Subantarctic. Coastal areas, mostly covered by research, are those in the Atlantic and Indian sectors of Antarctic. The biodiversity of elasmobranch cestodes, inhabiting Antarctic and Subantarctic, is underestimated, since only one third of species of these fish have been studied so far. Genetic studies of Antarctic cestodes have just begun to develop. Ribosomal sequences from D1–D3 fragments of 28S rDNA are known for 2 species only: *Onchobothrium antarcticum* from the second intermediate (*Notothenia rossii* and *Dissostichus mawsoni*) and definitive hosts (*Bathyrhaja eatonii*), as well as larvae of *Calyptrorhynchium* sp. from the second intermediate hosts (*D. mawsoni* and *Muraenolepis marmorata*). The main directions of further research on cestode fauna should be developed in combination with morphological, faunistic, genetic, and ecological studies.

**Keywords:** cestodes, fish, fauna, taxonomy, endemism, Antarctic, Subantarctic