

Fischparasiten der bathydemersalen Zone: Charakterisierung, Verbreitungsmuster und Lebenszyklen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Esra Kellermanns
aus Mönchengladbach

2009

Aus dem Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Gedruckt mit der Genehmigung der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent: Prof. Dr. H.W. Palm

Koreferent: Prof. Dr. H. Mehlhorn

Tag der mündlichen Prüfung: 23.04.2009

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei Prof. Dr. H. Mehlhorn (Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie der Heinrich-Heine-Universität) für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und die Aufnahme in seine Arbeitsgruppe bedanken.

Ein besonderer Dank gilt PD Dr. S. Klimpel (Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie der Heinrich-Heine-Universität) für das in mich gesetzte Vertrauen, das Probenmaterial im Rahmen des DFG-Projektes „Besiedlung und Lebenszyklen von Tiefseefischparasiten im Gebiet des Mittelatlantischen Rückens (MAR), Nordatlantik“ zu bearbeiten. Bedanken möchte ich mich vor allem auch für seine ständige Diskussionsbereitschaft und konstruktive Kritik, die mir das Anfertigen dieser Arbeit ermöglichte.

Ebenfalls bedanken möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. H.W. Palm (Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf), der mein Interesse für die Marine Parasitologie geweckt hat und mich mit anregenden Ideen unterstützte.

Bedanken möchte ich mich auch bei allen Kollegen der Arbeitsgruppe. Danke für das angenehme Arbeitsklima, das Erdulden meiner Launen sowie das Korrekturlesen und Hilfe jeglicher Art: Maike Förster, Sonja Kleinertz, Markus Busch, Stephan Theisen, Lisa Verweyen, David Pothmann und Martha Machalica.

Herrn Köhler danke ich für die Ablichtung meiner Crustaceen.

Zudem möchte ich mich ganz herzlich bei meiner Freundin und Leidensgenossin Eleni Schmidt bedanken, die trotz eigenem Stress immer für mich da war und mich oft vor Dummheiten bewahrt hat.

Bedanken möchte ich mich zudem bei den Mitarbeitern des Projekts MAR-Eco in Bergen (Norwegen) für die freundliche Aufnahme, die Hilfsbereitschaft und eine wirklich tolle Zeit in Bergen: Gunnar Langhelle, Ingvar Byrkjedal, Thomas De Lange Wenneck und Dr. Odd Aksel Bergstad. Thank you for a really great time.

Herrn Dr. František Moravec (Institute of Parasitology, Czech Republic) danke ich für die Hilfe bei der Identifizierung der Nematoda *Ascarophis longiovata* und *Neoscarophis longispicula*.

Ebenfalls bedanken möchte ich mich bei Prof. Boxshall (Natural History Museum, London), der mir bei der Identifizierung der Crustacea geholfen hat.

Allen voran gilt mein besonderer Dank meinem Ehemann Dave für seine fortwährende Unterstützung, sein unendliches Verständnis und seine Geduld während der letzten drei Jahre.

Meiner Mamuschka möchte ich für ihre bedingungslose und stetige Unterstützung sowie ihren moralischen Aufbau während der Zeit meines Studiums und vorallem in den letzten drei Jahren danken.

Bei meiner Schwiegermutter bedanke ich mich für ihre moralische Unterstützung während der letzten drei Jahre.

Danke!

Finanzielle Unterstützung wurde gewährt durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) und die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG).

Nichts in der Biologie ergibt einen Sinn, außer im Lichte der Evolution.

Theodosius Dobzhansky
(russ. Genetiker, Zoologe und Evolutionsbiologe)

I. Inhaltsverzeichnis

Danksagung

Inhaltsverzeichnis.....	I
Abkürzungsverzeichnis.....	II
Publikationen im Rahmen dieser Promotion.....	III
1. Einleitung.....	1
1.1 Verbreitung von Fischparasiten in der Tiefsee.....	2
1.2 Faunenzusammensetzung in Fischen der bathydemersalen Zone.....	3
1.2.1 Tiefseeparasiten in der bathydemersalen Zone.....	3
1.2.2 Anisakide Nematoden in der bathydemersalen Zone.....	3
1.3 Fischparasiten des Mittel-Atlantischen Rückens (MAR).....	5
1.4 Zielsetzung.....	6
2. Material und Methoden.....	8
2.1. Untersuchungsgebiet und seine Charakterisierung.....	8
2.1.1 Ostgrönlandsee.....	9
2.1.2 Mittel-Atlantischer Rücken (MAR).....	9
2.1.3 Norwegische Rinne.....	10
2.2 Probennahme.....	10
2.3 Fangmethode / Untersuchungsmaterial.....	11
2.3.1 Ostgrönlandsee.....	11
2.3.2 Mittel-Atlantischer Rücken.....	11
2.3.3 Norwegische Rinne.....	12
2.4 Untersuchungsmethoden.....	12
2.4.1 Parasitologische Untersuchungen.....	12
a. Untersuchungsmethodik.....	12
b. Datenerhebung.....	12
2.4.2 Nahrungsökologische Untersuchungen.....	14
a. Untersuchungsmethodik.....	14
b. Datenerhebung.....	14
2.5 Fixierungs- und Präparationsmethoden.....	15
2.6 Färbemethode und Anfertigung von Dauerpräparaten.....	17
2.6.1 Salzsäure-Karmin-Färbung.....	17
2.6.2 Aufhellung der Parasiten.....	17
2.6.3 Glycerinpräparate.....	17

2.7 Molekularbiologische Untersuchungen.....	18
2.7.1 Material.....	18
2.7.2 DNA-Präparation.....	19
2.7.3 Durchführung.....	20
2.7.4 Aufreinigung.....	21
2.7.5 Sequenzierung und Auswertung.....	21
3. Ergebnisse.....	22
3.1 Nachgewiesene Parasitenarten.....	22
3.1.1 Parasitenfauna der bathydemersalen Zone.....	24
3.1.2 Parasitenfauna der pelagischen Zone.....	24
3.1.3 Verbreitung generalistischer und spezifischer Parasitenarten.....	28
3.1.4 Einzelartbeschreibung.....	31
Fototafeln (Digenea).....	57
Fototafeln (Monogenea).....	62
Fototafeln (Cestoda).....	68
Fototafeln (Nematoda).....	82
Fototafeln (Acanthocephala).....	85
Fototafeln (Crustacea).....	88
3.2 Molekularbiologische Untersuchungen.....	89
3.2.1 DNA-Isolierung.....	89
3.2.2 DNA-Amplifikation.....	89
3.2.3 Identifizierung.....	89
3.3 Nahrungsökologische Untersuchungen.....	94
3.3.1 Nachgewiesene Nahrungsbestandteile.....	94
3.3.2 Nahrungsbestandteile bathydemersaler Fische.....	95
3.3.3 Nahrungsbestandteile pelagischer Fische.....	96
4. Diskussion.....	98
4.1. Fischparasitengemeinschaft.....	98
4.1.1 Vergleich der bathydemersalen Zone mit dem Pelagial.....	100
4.1.2 Verbreitung generalistischer und spezifischer Parasitenarten.....	101
4.2 Anisakide Nematoden in der Tiefsee.....	104
4.2.1 Lebenszyklus und Verbreitung von <i>Pseudoterranova decipiens</i>	105
4.2.2 Lebenszyklus und Verbreitung von <i>Anisakis simplex</i>	111
4.3 Besiedlung von Fischparasiten in bathydemersalen Fischen.....	119
5. Zusammenfassung.....	123
6. Summary.....	125

7. Literaturverzeichnis.....	126
-------------------------------------	------------

Anhang

1. Abbildungsverzeichnis
2. Tabellenverzeichnis
3. Veröffentlichungen

II. Abkürzungsverzeichnis

A	Adultstadium, Appendix
Abb.	Abbildung
AN	Anus
B	Bothrie
BFA	Bundesforschungsanstalt
BM	Biomasse
bp	Basenpaare
BS	Bauchsaugnapf
BU	Bulbus
BZ	Bohrzahn
bzw.	beziehungsweise
C	Caecum
C	Cirrus-Sack
ca.	circa
cm	Zentimeter
D	Darm / Parasitendiversität
dest.	Destilliert
DG	Darmgewicht
DNA	Desoxyribonucleic acid
dNTP	Desoxynucleotide
E	Eier, Ecsoma, Evenness (Dominanzindex)
EP	Exkretionsporus
et al.	et alii = und andere
evtl.	Eventuell
F	Frequency of occurrence
FAO	Food and Agriculture Organisation of the United Nations
g	Gramm, Erdbeschleunigung
GÖ	Geschlechtsöffnung
GO	Gonadengewicht
GP	Genitalporus
H	Hoden, Haken
h	hour = Stunde
H'	Shannon-Wiener-Index (Diversitätsindex)
HR	Hakenring
I	Intensität

II. Abkürzungsverzeichnis

ICES	International Council for the Exploration of the Sea
indet.	Unbestimmt
IRI	Index of relative importance
ITS	Internal Transcribed Spacer
K	Kaktusschwanz
K	Kiemen, Konditionsfaktor
kg	Kilogramm
km	Kilometer
km ²	Quadratkilometer
kn	Knoten
kV	Kilovolt
L	Länge, Primordiallyppen
L ₃	drittes Larvenstadium
LG	Lebergewicht
m, M	Meter
m ²	Quadratmeter
mA	Milliampere
MAR	Mittel-Atlantischer Rücken
max.	maximal
mFT	mittlere Fangtiefe
MG leer	Magengewicht leer
MG	Magengewicht
MgCl ₂	Magnesiumchlorid
M _i	Anzahl der Mägen mit Beutegruppe (i)
mI	mittlere Intensität
Mill.	Milliarden
min	Minute
ml	Milliliter
mm	Millimeter
MNAW	North Atlantic midwater
MÖ	Mundöffnung
MS	Markstrang, Mundsaugnapf
mtDNA	mitochondriale DNA
M _Σ	Anzahl Mägen mit Nahrung
n	Anzahl
N, NR	Nervenring
N%	Numerical percentage of prey

II. Abkürzungsverzeichnis

NaCl	Natriumchlorid
NAFO	Northwest Atlantic Fisheries Organization
ND	Norwegische Rinne
ng	Nanogramm
N_i	Anzahl der Beute (i)
N_Σ	Gesamtzahl der aufgenommenen Beuteorganismen
°	Grad
Ø	Durchschnitt
Ö	Oesophagus
O	Ovar, Oesophagus
°C	Grad Celsius
OGS	Ostgrönlandsee
OP	Opisthaptor
OV	Ovar
P	Pharynx / Proglottide / Proboscis / Prävalenz
P%	Prävalenz
PAL	Präanallänge
PCR	Polymerase Chain Reaction= Polymerase Ketten Reaktion
PG	Pylorusgewicht
p_i	relativer Anteil einer Parasitenart aus der Gesamtheit der Parasitenarten
psu	practical salinity unit
rDNA	ribosomale DNA
REM	Rasterelektronenmikroskop
s	Anzahl der Parasiten in der Probe
S	Saugnapf, Svedberg-Konstante, Spiculi
<i>s.l.</i>	sensu lato
<i>s.s.</i>	sensu strictu
S1-S4	Saugnäpfe 1-4
SA	Saugnäpfe
SD	Standardabweichung
SG	Schlachtgewicht
SK	Sklerit
sog.	so genannte
sp.	Species = Art
spp.	Species = Arten
ssDNA	single strand desoxyribonucleic acid
T	Tentakeln

II. Abkürzungsverzeichnis

t	Tonnen
Tab.	Tabelle
TG	Totalgewicht
TL	Totallänge
TS	Tentakelscheide
U	Uterus
u.a.	unter anderem
V	Vitellarien, Ventrikel
VTG	Verdauungstrakt
W%	Weight percentage of prey
W_i	Gewicht der Beute (i)
W_s	Wirtsspezifität
W_Σ	Gewicht der gesamten Beuteorganismen
Z	Zementdrüsen
z.B.	zum Beispiel
μg	Mikrogramm
μl	Mikrometer
%	Prozent
>	Größer
<	Kleiner
\leq	Kleiner gleich
\geq	Größer gleich
λ	Lambda = Wellenlänge

III. Publikationen im Rahmen dieser Promotion

Publikationen in referierten Zeitschriften:

- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., **Kellermanns E.**, Rückert S. (2006). Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Research Part I*, 53: 1167-1181.
- Kellermanns E.**, Klimpel S., Palm H.W. (2007). Molecular identification of ascaridoid nematodes from the deep-sea onion-eye grenadier (*Macrourus berglax*) from the East Greenland Sea. *Deep-Sea Research Part I*, 54: 2194-2202.
- Klimpel S., **Kellermanns E.**, Palm H.W., Moravec F. (2007). Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurolicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (s.s.) from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology*, 152: 725–732.
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., **Kellermanns E.** (2008). Fish parasites in the bathyal zone: The halosaur *Halosauropsis macrochir* (Günther, 1878) from the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research Part II*, 55: 229–235.
- Klimpel S., **Kellermanns E.**, Palm H.W. (2008). The role of pelagic swarm fish (Myctophidae: Teleostei) in the oceanic life cycle of *Anisakis* sibling species at the Mid-Atlantic Ridge, Central Atlantic. *Parasitology Research*, 104: 43-53.
- Kellermanns E.**, Klimpel S., Palm H.W. (2009). Parasite fauna of the Mediterranean grenadier *Coryphaenoides mediterraneus* (Giglioli, 1893) from the Mid-Atlantic Ridge (MAR). *Acta Parasitologica*, 54: 158–164.

Poster:

- Klimpel S., **Kellermanns E.**, Busch M.W., Palm H.W. (2007). Metazoan parasite fauna of *Macrourus berglax* and other macrourids of the North Atlantic. 7. Internationale Fischparasitologische Symposium, 24.-28. September 2007 in Viterbo, Italien, Deutsche Zoologische Gesellschaft (DZG) 100. Konferenz, 21.-24. September 2007 in Köln, Deutschland.
- Klimpel S., Busch M.W., **Kellermanns E.**, Palm H.W. (2007). Demersal fish parasite fauna around the South Shetland Islands: High species richness and low host specificity in deep Antarctic Waters. 7. Internationale Fischparasitologische Symposium, 24.-28. September 2007 in Viterbo, Italien, Deutsche Zoologische Gesellschaft (DZG) 100. Konferenz, 21.-24. September 2007 in Köln, Deutschland.

1. Einleitung

1. Einleitung

Die Ozeane, welche mehr als zwei Drittel der Erde bedecken, spielen eine wichtige Rolle als Nahrungs- und Eiweisslieferant (Angel 1993). So wurden 2006 laut FAO (Food and Agriculture Organization) weltweit 67.390.197t marine Fische gefangen. Der größte Teil dieser Fische stammt aus den flachen Küstenregionen bzw. den Schelfmeeren, wodurch diese Gebiete zu den wissenschaftlich am besten untersuchten Regionen gehören. Dem gegenüber stehen weitestgehend unerforschte marine Systeme, wie beispielsweise die Tiefsee. Hier gibt es noch zahlreiche unentdeckte Organismen und wissenschaftliche Fragestellungen, die u.a. mit Hilfe neuer Technologien erforscht werden müssen.

Wir wissen heute, dass die Tiefsee kein homogenes Ökosystem darstellt, sondern sich in unterschiedliche Zonen aufteilen lässt (Bray et al. 1999): Mesopelagial (200-1000m), Bathypelagial (1000-4000m), Abyssopelagial (4000-6000m) und Hadalpelagial (>6000m). Zudem wird unterschieden zwischen dem Pelagial, also der freien Wassersäule, und dem Benthos, dem Meeresgrund. Während im Pelagial aufgrund der geringer werdenden Lichtintensität auch die Nährstoffdichte mit zunehmender Tiefe abnimmt, wird im Benthos ein erneuter Anstieg der Biomasse verzeichnet (Haedrich 1996). Der Grund hierfür liegt im vertikalen Energietransfer, der durch die Vertikalwanderung vollziehenden Tiefseefische und/oder durch das Absinken von organischem Material bedingt ist (Tyler 1995). Die unterschiedlichen Bedingungen des Pelagials und des Benthos haben dazu geführt, dass auch die Fische in pelagische und benthische Fischarten unterschieden werden (Haedrich 1996). Zudem trennt man zwischen benthischen und bathydemersalen Fischen. Letztere leben und fressen in einer Tiefe unterhalb von 200m am Meeresgrund (Froese & Pauly 2008). Sie sind optimal an die jeweiligen Bedingungen ihres Ökosystems angepasst. Bedingt durch die Nährstoffverteilung ist sowohl im Pelagial als auch im Benthos ein Absinken der Abundanz (Häufigkeit) und Biomasse der Fische mit zunehmender Tiefe zu verzeichnen, wobei benthische/bathydemersale Tiefseefische weit höhere Werte aufweisen als pelagische Tiefseefische aus denselben Tiefenzonen (Haedrich 1996).

Weltweit sind derzeit ungefähr 30.600 Fischarten bekannt, von denen allein 14.000 Arten im marinen System vorkommen (Froese & Pauly 2008). Fische sind bedeutende Wirte für marine Parasiten. So wird die Gesamtzahl der protozoischen und metazoischen Fischparasiten auf ca. 100.000, ein großer Teil davon aus dem marinen Milieu, geschätzt (Palm & Klimpel 2007). Sie haben einen grossen Anteil an der marinen Biodiversität (Mancogliese 1995), da sie in der Lage sind einen (monoxen) oder mehrere (heteroxen) Wirte zu befallen (Mehlhorn & Piekarski 2002). Dabei stellen sie je nach parasitärem Stadium den ersten-, zweiten-, paratenischen-, Transport-, Fehl- oder Endwirt dar (Rohde 2005). Die meisten Parasiten besitzen komplexe Lebenszyklen mit individuellen Unterschieden in ihrer Entwicklung, die sowohl freilebende als auch parasitäre Stadien einschließen. Ihre Populationsstruktur ist komplex, da sie zum einen von ihren Endwirten abhängig sind und zum anderen Wirtswechselzyklen vollziehen (Rohde 2005). Dieser Wirtswechsel stellt ein Risiko für den Parasiten dar. Zudem kann es durch Überlappungen geeigneter und potentiell neuer Wirte sowie durch Änderungen der ökologischen Bedingungen zu neuen Parasit-Wirt Kombinationen kommen (Parker et al. 2003). Die Anpassung an den

1. Einleitung

Wirt kann dabei sowohl beim Endwirt (z.B. die Nematoden-Art *Anisakis simplex* (s.l.) = Cetaceen) als auch beim Zwischenwirt (z.B. die Digeneen-Art *Derogenes varicus* = Mollusken) erfolgen. In einigen Fällen können die Anpassungen soweit führen, dass der neue Wirt zwingend notwendig (obligat) für den Vollzug des parasitären Lebenszyklus (z.B. *Derogenes varicus*) ist (Mehlhorn & Piekarski 2002; Parker et al. 2003).

Als Überträger von Parasiten im marinen Ökosystem spielen vor allem Crustaceen (Krebse) als Nahrungsbestandteil vieler Knochenfische eine wichtige Rolle (Campbell et al. 1980; MacKenzie 2002; Noble 1960; Rohde 2005). Dies zeigt sich vor allem im Benthos, in dem das Vorkommen der Crustaceen und zugleich auch der Parasitengroßgruppen Digenea, Nematoda und Acanthocephala dominiert (Rohde 2005). Das Benthos bietet zahlreiche ökologische Nischen, die von verschiedenen Organismen wie Mollusken, Crustaceen und Teleostei besiedelt werden können. Dies wiederum ermöglicht zahlreichen Parasiten sich den jeweiligen Bedingungen anzupassen und gegebenenfalls zu spezialisieren (Parker et al. 2003). Die Diversität des benthopelagischen Ökosystems und das Vorkommen zahlreicher Parasitenarten stellt somit ideale Bedingungen zur Untersuchung der komplexen parasitischen Lebenszyklen dar.

1.1 Verbreitung von Fischparasiten in der Tiefsee

Obwohl Fischparasiten einen wesentlichen Anteil an der Biodiversität der Tiefsee haben, wurden von den derzeit ca. 4200 bekannten Tiefsee-Fischarten lediglich 421 Arten auf ihre Parasitenfauna untersucht (Klimpel et al. 2001; 2006). In diesen sind über 621 verschiedene metazoische Parasitenarten (marin) nachgewiesen, was durchschnittlich 1,5 Parasitenarten in jeder untersuchten Tiefseefischart entspricht (Klimpel et al. 2001; Palm & Klimpel 2008).

In Abhängigkeit von ihrer Ökologie weisen Tiefseefische unterschiedliche Parasitenfaunen auf. Die Fische des Mesopelagials sind zum Beispiel durch das Vorkommen vieler parasitischer Helminthenlarven, insbesondere der Nematoden, charakterisiert (Klimpel et al. 2001; 2006). Sofern vorhanden, haben adulte Parasiten in diesen Fischen zumeist eine geringe Wirtsspezifität (Campbell 1990; Klimpel et al. 2006). Das Bathypelagial weist eine weniger diverse Parasitenfauna auf (Klimpel et al. 2006). Die Parasitenfaunen des Meso- und Bathypelagials sind zwar ähnlich, doch unterscheiden sich diese Zonen in Bezug auf die vorkommenden Befallshäufigkeiten. Insbesondere das Bathypelagial ist durch eine geringe Parasitenprävalenz charakterisiert (Gartner & Zwerner 1989). Das Benthos weist eine stärkere metazoische Parasitenfauna mit direkter Abhängigkeit zu der höheren Fischdichte auf (Campbell 1990; Klimpel et al. 2006). Die Infektionsrate der Fische mit Parasiten im Benthos ist im Vergleich zum Meso- und Bathypelagial deutlich höher (Gartner & Zwerner 1989). Vor allem das Vorkommen der Parasitentaxa Digenea, Cestoda und Nematoda charakterisiert die Parasitenfauna der Tiefsee (Campbell et al. 1980; Klimpel et al. 2001). Innerhalb der Digeneen dominieren dabei die Familien Derogenidae, Hemiuridae, Lepocreadiidae, Fellodistomidae, Opecoelidae und Zoogonidae (Klimpel et al. 2001). Die Ordnungen Tetracystida, Trypanorhyncha und Bothriocephalidea sind die dominierenden Vertreter der

1. Einleitung

Cestoden, während Anisakidae und Rhabdochonidae die dominierenden Familien innerhalb der Nematoden darstellen (Klimpel et al. 2001).

Bentho-/bathydemersale Fische sind stärker parasitiert als pelagische, da die Verfügbarkeit potentieller Wirte sowie die Wahrscheinlichkeit von Wirt-zu-Wirt-Übertragungen im Benthos höher ist (Campbell 1990; Gartner & Zwerner 1989; Klimpel et al. 2006). Die hohe Parasitendiversität im Benthos wird durch die hohe Diversität langlebiger, benthischer Invertebraten begünstigt (Rohde 2005). Obwohl sich einige Parasiten in ihrer Lebensweise ähneln (Wirtsabhängigkeit, Übertragung über das Nahrungsnetz), unterscheiden sie sich dennoch stark in ihren Eigenschaften wie beispielsweise ihrer Wirtsspezifität (Haedrich 1996). Eine geringe Wirtsspezifität ermöglicht es Parasiten neue ökologische Nischen und Wirte zu besiedeln (Palm & Klimpel 2007). Dem entsprechend müsste der Anteil an Generalisten in der Tiefsee verhältnismäßig groß sein, da die Organismendichte im Vergleich zu den Küstenregionen sehr gering ist. Spezialisten könnten unter diesen Bedingungen Schwierigkeiten bei der Wirtsfindung haben, wodurch diese möglicherweise in geringeren Häufigkeiten vorkommen. Vergleichende Untersuchungen zur Spezifität der einzelnen Parasitengruppen bzw. der Zusammensetzung aus Generalisten und Spezialisten liegen bisher nicht vor.

1.2 Faunenzusammensetzung in Fischen der bathydemersalen Zone

1.2.1 Tiefseeparasiten in der bathydemersalen Zone

Bisherige parasitologische Untersuchungen in der bathydemersalen Zone erfolgten häufig als begleitende Studien zur Ökologie der Fischfauna der Tiefsee (z.B. Jørgensen 1996). So liegen umfassende parasitologische Untersuchungsergebnisse aus dem Bereich der Tiefenzone unter 2000m im Atlantik, im Gebiet vor Nordamerika und Europa vor (Klimpel et al. 2001). Aufgrund von Identifizierungsproblemen wurden die meisten Parasitenarten in vielen Studien nur bis zur Großgruppe bestimmt. Detaillierte taxonomische Untersuchungen gibt es erst seit einigen Jahren (z.B. Palm 2004).

Parasitologische Untersuchungen setzen eine eindeutige Identifizierung der nachgewiesenen Parasitenarten voraus, da häufig mehrere Arten einer Gattung in dem gleichen Fisch parasitieren können (Klimpel et al. 2001; Palm & Klimpel 2007). Aktuelle Bestimmungsliteratur über trypanorhynche Cestoden (Palm 2004), Trematoden (Gibson et al. 2002; Jones et al. 2005), Nematoden (Anderson 2000), Acanthocephalen (Golvan 1969) und Crustaceen (Kabata 1961; 1992) ermöglicht inzwischen eine taxonomische Bestimmung auch in den Tiefenwasserzonen der Weltmeere, wodurch sich eindeutige Daten zum Wirtsspektrum und zur Verteilung der Parasitenarten gewinnen lassen. Durch die Bestimmung der ökologischen Parameter wie z.B. der Prävalenz und Intensität (Bush et al. 1997) lassen sich inzwischen die verschiedenen Ökosysteme vergleichend analysieren.

1.2.2 Anisakide Nematoden in der bathydemersalen Zone

Anisakide Nematoden sind eine weltweit vorkommende Nematodengruppe, welche sich morphologisch sehr ähneln. Innerhalb der einzelnen Gattungen lassen sich die Arten oftmals nicht unterscheiden.

1. Einleitung

Während die adulten Nematoden in Meeressäugern parasitieren, finden sich die Larvenstadien in einer großen Anzahl von verschiedenen Wirbellosen und in vielen Fischarten. Aufgrund dieser Lebensweise ist die Parasitengruppe besonders für die Analyse von Parasiten-Lebenszyklen in den ozeanischen Bereichen der Weltmeere geeignet.

Heutzutage werden molekularbiologische Methoden genutzt, um Artenkomplexe zu differenzieren. Derartige Artenkomplexe wurden bisher für die wichtigsten anisakiden Nematodenarten nachgewiesen (z.B. *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.)). Für den Nachweis der jeweiligen kryptischen bzw. Schwesterarten lassen sich verschiedene molekularbiologische Techniken verwenden. Derzeit wird vor allem die Analyse der rDNA und mtDNA genutzt (D'Amelio et al. 2000; Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007; 2008; Marques et al. 2006; Martin-Sánchez et al. 2005; Mattiucci et al. 1997; 2007).

Mit der Untersuchung der rDNA und mtDNA konnte (Abollo et al. 2001b; Mattiucci et al. 1997; Mattiucci & Nascetti 2008; Zhu et al. 1998; 2002) gezeigt werden, dass die bis dato als Kosmopolit angesehene Art *Anisakis simplex* eigentlich einen Komplex aus mehreren sehr ähnlichen Arten/Schwesterarten (*Anisakis simplex* (s.s.), *A. pegreffii*, *A. simplex* C) darstellt (Marques et al. 2006; Mattiucci et al. 1997). Die Arten dieses Komplexes wiederum sind nicht kosmopolitisch verbreitet, sondern auf verschiedene geographische Regionen verteilt (Klimpel et al. 2008; Marques et al. 2006; Mattiucci & Nascetti 2008; Mattiucci et al. 1997; Mattiucci et al. 2007). So konnte gezeigt werden, dass *A. simplex* (s.s.) zwischen 35°N und dem Nord-Polarkreis vorkommt, während *A. pegreffii* hauptsächlich um Italien und zwischen 35° und 55°N und *A. simplex* C im Pazifik und an der Atlantischen Küste um Süd-Afrika verbreitet ist (Klimpel et al. 2008; Mattiucci & Nascetti 2008). Verschiedene Invertebraten dienen *Anisakis* spp. als erste Zwischenwirte, größere Crustaceen sowie Teleostei als zweite Zwischen- oder paratenische Wirte und verschiedene Cetaceen als Endwirte (Klimpel et al. 2004; Køie 1993a; b; Køie 2001). Der anisakide Nematoden-Komplex *Pseudoterranova decipiens* setzt sich aus 5 Arten/Schwesterarten (*P. decipiens* (s.s.), *P. krabbei*, *P. bulbosa*, *P. azarasi*, *P. decipiens* E) zusammen, die ebenfalls Unterschiede und Begrenzungen in ihrer geographischen Verbreitung aufweisen (Mattiucci & Nascetti 2008; Zhu et al. 2002). *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) ist ebenfalls kosmopolitisch (Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2008). Diesem anisakiden Nematoden dienen benthische Copepoden als erste Zwischenwirte. Amphipoden, Isopoden und Polychaeten stellen die zweiten Zwischenwirte dar während benthische bzw. benthopelagische Teleostei als Transport- oder Stapelwirte fungieren (Marcogliese & McClelland 1992; McClelland 2002; Palm 1999). Pinnipedia stellen die Endwirte dar (Marcogliese & McClelland 1992; McClelland 1980).

Die geographische Verbreitung der jeweiligen Schwesterarten lässt auf mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Verbreitungsmuster schließen (Farjallah et al. 2008). Es ist bekannt, dass die verschiedenen Schwesterarten in ihren Lebenszyklen unterschiedliche End- und Zwischen- bzw. paratenische Wirte benötigen (Mattiucci & Nascetti 2006; Mattiucci et al. 1997). Die Variationen in ihren Lebenszyklen stellen einen möglichen Grund für die verschiedenen Verbreitungsmuster der

1. Einleitung

Schwesterarten dar (Mattiucci & Nascetti 2008). Die Unterschiede in der Nutzung verschiedener Wirte und ihrer Verbreitungsmuster läßt den Schluß zu, dass sich die Nematoden-Komplexe durch Selektion den jeweiligen Gegebenheiten angepasst haben, um ihr Fortbestehen zu gewährleisten. Untersuchungen lassen vermuten, dass innerhalb des jeweiligen Anisakiden-Komplexes eine genetische Diversität besteht (Mattiucci & Nascetti 2007), die bis zur „reproduktiven Isolation“ geführt hat (Valentini et al. 2006). Mattiucci und Nascetti (2007) vermuten, dass Unterschiede in der genetischen Diversität zu einem großen Teil durch Störungen im jeweiligen Ökosystem (z.B. Überfischung, Wasserverschmutzung) bedingt werden. Somit sollten die Schwesterarten der Anisakiden-Komplexe in der Antarktis (ungestört) eine wesentlich höhere genetische Diversität aufweisen als in arktischen Bereichen und der Tiefsee (Mattiucci & Nascetti 2007).

Aufgrund der ozeanischen Lebensweise vieler anisakider Nematoden ist zu vermuten, dass sich diese Parasitenarten auch im Bereich des MAR häufig und in vielen verschiedenen Fischarten nachweisen lassen. Dabei könnte der Befall mit anisakiden Nematoden Aufschlüsse über mögliche Übertragungswege bzw. Lebenszyklusstrategien fischparasitischer Nematoden geben.

1.3 Fischparasiten des Mittel-Atlantischen Rückens (MAR)

Aufgrund ihrer vielfältigen Wirtsbeziehungen unterscheiden sich Parasiten der einzelnen Tiefenzonen, sowohl bezüglich ihrer Anzahl als auch in ihrer Diversität (Gartner & Zwerner 1989). Entsprechendes gilt für die jeweiligen Verbreitungsmuster im Atlantischen Ozean. Dieser stellt keine homogene Wassermasse dar, sondern weist in den verschiedenen geographischen Längen und Breiten unterschiedliche ökologische Bedingungen (z.B. Geomorphologie, Temperatur, Strömungen, usw.) auf (Nils et al. 2005). Diese Bedingungen wirken sich auch auf die Zusammensetzung und Verbreitung der marinen Parasitenfauna aus.

In der Grönlandsee, dem südlichsten Arm des arktischen Ozeans und nördlichsten Ausläufer des MAR, dominieren vor allem Fische wie der Grönland Heilbutt, Dorsch und Rotbarsch (Food and Agriculture Organization FAO). Die Produktivität des Gebietes und die Verteilung der dort vorkommenden Arten wird insbesondere durch die unterschiedlichen Strömungen sowie die nordatlantische Zirkulation reguliert (Buch et al. 2003). Sie sorgen für eine Durchmischung und Umschichtung des Nordatlantiks (Nils et al. 2005; Pickart et al. 2003). Die ständige Umschichtung und die daraus resultierende Umverteilung der Biomasse sorgt für eine hohe Produktivität und Biodiversität in diesem Bereich des Atlantiks (Pickart et al. 2003). Bisherige wissenschaftliche Untersuchungen beziehen sich vor allem auf den Bereich der nördlichen und westlichen Grönlandsee, mit Schwerpunkten in Ozeanographie (z.B. Pickart et al. 2003; 2005), Fischökologie (z.B. Large et al. 2003), Fischbiologie (z.B. Haedrich & Merrett 1988; Jørgensen 1996) und Parasitologie (z.B. Campbell & Munroe 1977; Hogans 1986 a; b; Zubchenko 1981). Parasitologische Untersuchungen in der Ostgrönlandsee gibt es nur wenige (z.B. Klimpel et al. 2006; Palm & Klimpel 2008). Klimpel et al. (2006) konnten belegen, dass die Parasitenfauna meso- und bathypelagischer Tiefseefische nur aus wenigen, weit verbreiteten und

1. Einleitung

unspezifischen Arten besteht, während die demersale Parasitenfauna sich aus vielen verschiedenen, nicht sehr spezifischen Arten zusammensetzt.

Es wird vermutet, dass sich die Entwicklung der Tiefseefischparasiten in der Ostgrönlandsee zusammen mit ihren Wirten vom Schelf in Richtung Tiefsee vollzogen hat (Palm & Klimpel 2008). Dieser Prozess wird auch für andere ozeanische Gebiete wie dem Mittel-Atlantischen Rücken (MAR) angenommen. Der MAR ist ein Unterwassergebirge in der Mitte des Atlantischen Ozean, das sich von Island bis südlich der Azoren erstreckt und durch die Charlie-Gibbs-Fracture Zone (52°-53°N; 30°-35°E) in einen nördlichen und einen südlichen Teil aufgeteilt wird (Søiland et al. 2008). Die charakteristischen Merkmale sind vor allem eine komplexe Bathymetrie, eine große Distanz zum Festland und die Interaktion mit der Subpolar-Front (King et al. 2006). Ebenso wie bei der Grönlandsee handelt es sich bei dem MAR um ein diverses Habitat, das mit zahlreichen Hai- und Knochenfischfamilien wie z.B. Dalatiidae, Bathylagidae, Melamphaidae, Myctophidae, Stomiidae (pelagisch) und Macrouridae (benthisch) besiedelt ist (Bergstad et al. 2008). Neue Untersuchungen konnten zeigen, dass drei dominierende Wassermassen im MAR vorherrschen (MNAW, SAIW und NACW) und dass die Arten-Zusammensetzung, Biomasse und Abundanz von Fischen und anderen Organismen sich mit zunehmender Tiefe ändert bzw. abnimmt (z.B. Bergstad et al. 2008; Felley et al. 2008; Gaard et al. 2008; Søiland et al. 2008). Über die Verbreitung und Verteilung der Parasitenfauna am MAR (Bray et al. 1999; Justine et al. 2002) ist derzeit nicht viel bekannt. Es wird jedoch vermutet, dass aufgrund der hohen Biodiversität (z.B. Crustaceen, Teleostei), ähnlich wie in der Grönlandsee, eine Entwicklung von Generalisten zu ausgesprochenen Spezialisten stattgefunden hat (Palm & Klimpel 2008).

1.4 Zielsetzung

Aufgrund der Geomorphologie und der geographischen Lage im Zentralatlantik und den daraus resultierenden einzigartigen ökologischen Nischen ist der MAR auch für parasitologische Untersuchungen von großem Interesse. Das Gebiet ermöglicht die Untersuchung unterschiedlicher bathydemersaler Fische, die verschiedenen ökologischen Bedingungen ausgesetzt sind. Durch diese kommt es zu Differenzierungen in den Lebenszyklen der Parasiten, was wiederum zu unterschiedlichen Faunenzusammensetzungen führt. Die isolierte ozeanische Lage ermöglicht weitergehende Erkenntnisse über die Ausbreitungsmöglichkeiten und Mechanismen, welche Fischparasiten für die Besiedlung der Tiefsee nutzen.

Fischparasitologische Untersuchungen am Mittel-Atlantischen Rücken (MAR) bieten die Möglichkeit, Informationen über Besiedlungsmuster und Artenzusammensetzung von Fischparasiten im zentralen Atlantik zu gewinnen. Informationen über die zentralen ozeanischen Bereiche und umgebende Tiefsee liegen bisher nur bedingt vor. Diese fischparasitologischen Untersuchungen an bathydemersalen Tiefseefischen des MAR sollen klären,

- welche Parasitenarten sich am MAR in den jeweiligen Untersuchungsgebieten nachweisen lassen,

1. Einleitung

- ob sich die Verbreitungsmuster der einzelnen Parasitentaxa am MAR im Vergleich zu anderen Regionen des Atlantischen Ozeans unterscheiden,
- welches Verhältnis von generalistischen und spezifischen Parasitenarten in der bathydemersalen Zone vorliegt,
- welche Arten anisakider Nematoden am MAR, insbesondere in der bathydemersalen Zone, vorkommen,
- welche Lebenszyklusstrategien von anisakiden Nematoden verfolgt werden,
- und wie die Besiedlung bathydemersaler Macrouridae durch Fischparasiten stattgefunden hat.

Des Weiteren sind die nachgewiesenen Fischparasitenarten eindeutig zu identifizieren und zu dokumentieren. Somit soll diese Arbeit zukünftigen Wissenschaftlern ermöglichen, unsere noch lückenhaften Kenntnisse über Tiefseefischparasiten zu erweitern. Es ist zu erwarten, dass die hiermit nachgewiesenen Parasitierungsmuster bathydemersaler Fische weitere Vorgehensweisen und zukünftige Arbeitshypothesen erkennen lassen.

2. Material und Methoden

2.1. Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Das vorliegende Material stammt aus den Gebieten östliche Grönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegische Rinne (Atlantischer Ozean). In Abbildung 1 sind die Untersuchungsgebiete und die Herkunft des Untersuchungsmaterials dargestellt.

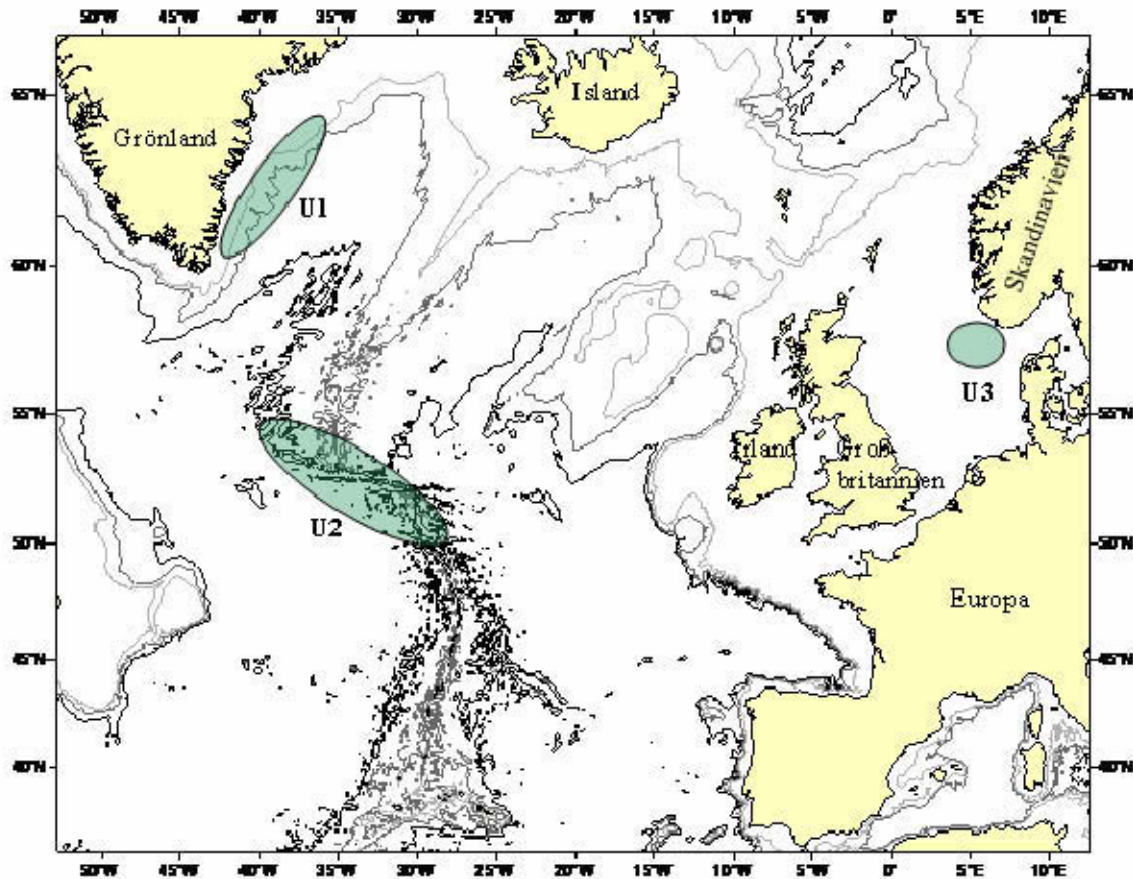


Abb. 1: Geographische Lage der Untersuchungsgebiete. Dargestellt sind die untersuchten Bereiche des Atlantischen Ozeans. U1: Grönlandsee; U2: Mittel-Atlantischer Rücken; U3: Norwegische Rinne.

Der Atlantische Ozean stellt den zweitgrößten Ozean der Welt dar und erstreckt sich von der Arktis bis zur Antarktis (Stenseth et al. 2004). Zahlreiche topographische Eigenschaften unterscheiden ihn beispielsweise von dem Pazifischen- oder Indischen Ozean (Stenseth et al. 2004). Diese Unterschiede, sowie die starke industrielle Nutzung des Atlantischen Ozeans, stellen die Grundlage zahlreicher Forschungsgebiete wie beispielsweise der Ozeanographie (z.B. Pickart et al. 2003; Pickart et al. 2005; Søiland et al. 2008), Fischökologie (z.B. Bergstad et al. 2008; Large et al. 2003), Fischbiologie (z.B. Bergstad et al. 2008; Haedrich und Merrett 1988; Jørgensen 1996), sowie der Parasitologie (z.B. Campbell und Munroe 1977; Hogans 1986a; b; Zubchenko 1981) dar. Im Folgenden werden die charakteristischen Eigenschaften der einzelnen Untersuchungsgebiete des Atlantischen Ozeans kurz vorgestellt.

2. Material und Methoden

2.1.1 Ostgrönlandsee

Die Ostgrönlandsee bildet den nördlichsten Arm des arktischen Ozeans vor Island. Das Untersuchungsgebiet vor Ostgrönland weist eine durchschnittliche Tiefe von 1450m (max. 4800m) auf (Greenland Sea 2008). Die Ostgrönlandsee besitzt eine charakteristische Dynamik die durch die Kombination aus polarer Oberflächenströmung, Nordatlantikströmung, Irmingerströmung sowie dem „Greenland-Tip-Jet“ (Wind) hervorgerufen wird. Diese Strömungen, die u.a durch die höhere Dichte der oberen Wassermassen zustande kommen, sind für die Umschichtung des Nordatlantiks verantwortlich (Pickart et al. 2003). Auf Grund dessen und der daraus resultierenden Zirkulation der Biomasse hat dieses Untersuchungsgebiet eine hohe Biodiversität.

Für die Fischereiindustrie stellt das Gebiet auf Grund seines reichen Fischvorkommens ein ideales Fanggebiet dar. Die Produktivität und die Verteilung der dort vorkommenden Arten wird durch die vorherrschenden Strömungen sowie durch die nordatlantische Zirkulation reguliert (Buch et al. 2003). Das starke industrielle Interesse (Fischerei) an dem Gebiet vor Ostgrönland, zeigt sich auch im Bereich der marinen Forschung. Aufgrund des hohen Bedarfs an Fisch sind die meisten kommerziell genutzten Fischarten überfischt. Moderne Fischereibetriebe sind auf der ständigen Suche nach neuen Fischressourcen, die auch die Tiefsee mit einbeziehen. Durch Beantwortung vielerlei Fragestellungen aus den Bereichen der Fischparasitologie, Biologie und Ökologie ist die marine Forschung an einer effektiven Nutzung dieser Bestände beteiligt.

2.1.2 Mittel-Atlantischer Rücken (MAR)

Der Mittel-Atlantische Rücken ist ein Unterwasserberg in 4000m Wassertiefe entlang des zentralen Atlantischen Ozeans (Fossen et al. 2008). Eine komplexe Bathymetrie, große Distanz zum Festland sowie seine Interaktionen mit der Sub-Polar-Front stellen die charakteristischen Merkmale dar (King et al. 2006). Ein weiteres Merkmal des MAR ist die Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ), die bei 52°-53°N und 30°-35°O liegt. Sie teilt den MAR in eine nördliche und südliche Hälfte und weist eine Tiefe von 700-4500m auf.

Der MAR ist weitestgehend unerforscht. Aktuelle Untersuchungen haben gezeigt, dass dieser aufgrund seiner charakteristischen Merkmale einen möglichen Einfluß auf die Verbreitung und Verteilung der pelagischen und bathydemersalen Fischfauna hat (z.B. Sutton et al. 2008). Die unterschiedlichen ökologischen Nischen des MAR bieten zahlreichen pelagischen und bathydemersalen Fischen wie z.B. Bathylagiden, Dalatiiden, Myctophiden, Stomiiden, Melamphaiden (pelagisch) und Macrouriden sowie Halosauriden (bathydemersal) geeignete Lebensräume (z.B. Bergstad et al. 2008; Sutton et al. 2008). Aufgrund seiner Geomorphologie, der geographischen Lage und den damit verbundenen einzigartigen ökologischen Nischen ist der MAR sowohl für die Fischökologie als auch für die marine Parasitologie von großem Interesse.

2. Material und Methoden

2.1.3 Norwegische Rinne

Die Norwegische Rinne stellt einen ausgedehnten Schelfkanal dar, der von der Norwegischen See bis hin zum nordöstlichen Teil der Nordsee und dem südlichen Teil Norwegens verläuft. Das Untersuchungsgebiet vor Norwegen weist eine durchschnittliche Tiefe von 150-700m auf (Klimpel et al. 2004). Die Länge der Norwegischen Rinne beträgt in etwa 700km und hat an ihrem nördlichen Ende am europäischen Kontinentalschelf eine Breite von 180km. Innerhalb der Rinne fließt der Norwegische Strom, dessen Strömung warmes Wasser von der Nordsee in das europäische Nordmeer und die Barentssee transportiert (Hardisty 1990).

Die Norwegische Rinne wird neben der Fischereiindustrie auch von der Rohstoffindustrie genutzt. Durch die Gas- und Ölförderung bedingt gibt es etwa 500 Förderplattformen und tausende Kilometer lange Pipelines, die das Ökosystem gefährden (Holler 2008). Die industrielle Nutzung dieses Gebietes hat auch das Interesse der marinen Wissenschaften geweckt. Mit Beantwortung vielerlei Fragestellungen aus den Bereichen der Ökologie, Biologie sowie der Parasitologie ist die marine Forschung an einer effektiven Nutzung dieser Ressourcen und deren Erhalt beteiligt.

2.2 Probennahme

Für die vorliegende Dissertation standen sechs Tiefseefischarten – *Macrourus berglax*, *Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir* (bathydemersal), *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, *Maurolicus muelleri* (pelagisch) – aus verschiedenen Regionen des Atlantischen Ozeans zur Verfügung. Die Tiefseefische wurden während internationaler Forschungsfahrten mit dem Fischerei-Forschungsschiff Walther Herwig III der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Hamburg (BFA-Fischerei Hamburg), dem Forschungsschiff G.O. Sars im internationalen Forschungsprojekt MAR-ECO (Teilbereich des Forschungsprogramms „Census of Marine Life“) und dem Forschungsschiff Heinke der Biologischen Anstalt Helgoland (AWI, Bremerhaven) gefangen. Die untersuchten Tiefseefisch-Arten sind zusammen mit Angaben über die Herkunft, Anzahl, Tiefe und Tiefenzone zusammenfassend in Tabelle 1 aufgeführt.

Tab. 1: Angaben über die Fischart, Anzahl der untersuchten Fische, Jahr, Fanggebiet, Fangtiefe [m], Tiefenzone und Forschungsschiff. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, *: Diese Exemplare des *Macrouriden* wurden nur auf anisakide Nematoden untersucht.

Fischart	Anzahl	Jahr	Gebiet	Fangtiefe [m]	Tiefenzone	Forschungsschiff
<i>Macrourus berglax</i> *	35	2001	OGS	329-405	bathydemersal	Walther Herwig III
<i>Macrourus berglax</i>	35	2002	OGS	278-387	bathydemersal	Walther Herwig III
<i>Macrourus berglax</i> *	35	2003	OGS	340-413	bathydemersal	Walther Herwig III
<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	38	2004	MAR	1670-3512	bathydemersal	G.O. Sars
<i>Halosauropsis macrochir</i>	42	2004	MAR	2660-2670	bathydemersal	G.O. Sars
<i>Myctophum punctatum</i>	89	2004	MAR	300-800	mesopelagisch	G.O. Sars
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	74	2004	MAR	300-800	mesopelagisch	G.O. Sars
<i>Maurolicus muelleri</i>	100	2004	MAR	1630-1650	mesopelagisch	G.O. Sars
<i>Maurolicus muelleri</i>	100	2001	ND	175-215	mesopelagisch	Heinke

2.3 Fangmethode / Untersuchungsmaterial

Die Probennahmen für die vorliegende Dissertation wurden zwischen 2001 und 2004 vor Ostgrönland, dem Mittel-Atlantischen Rücken und der Norwegischen Rinne durchgeführt. Die für die Untersuchungen vorgesehenen Tiefseefische wurden unmittelbar nach dem Fang in Plastiktüten mit Beschriftungsetiketten zu je einem bis fünf Tieren separiert und direkt an Bord bei -30°C tiefgefroren. Nach jeder Forschungsfahrt wurden die Fische in Styroporkisten auf Trockeneis in das Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf transportiert und in Tiefkühltruhen bei -20°C bis zur weiteren Bearbeitung gelagert. Die vom Mittel-Atlantischen Rücken stammenden Fische wurden im Bergen Museum der Universität Bergen (Norwegen) untersucht. Insgesamt standen für die vorliegende Arbeit 548 Fische zur Verfügung. In den folgenden Abschnitten werden die jeweiligen Fangmethoden erläutert.

2.3.1 Ostgrönlandsee

Die Fische (*Macrourus berglax*) wurden an Bord des Forschungsschiffes Walther Herwig III der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Hamburg (BFA-Fischerei) mit Hilfe eines 150 Fuß Grundschleppnetzes (Standardkonfiguration) gefangen. Die Maschenweite des Steertes (hintere Ende des Netzes, in dem sich die gefangenen Fische ansammeln) betrug 11mm. Das Gewicht der zwei Polyvalent-Bretter (Scheerbretter) betrug jeweils 1500kg. Jedes Scheerbrett hatte eine Fläche von $4,5\text{m}^2$. Das Fischereigeschirr wurde mit einer Schiffsgeschwindigkeit von 3-4 Knoten (kn) für jeweils 30-60min geschleppt.

2.3.2 Mittel-Atlantischer Rücken

Für die vorliegende Dissertation wurden am Mittel-Atlantischen Rücken sowohl benthische (*Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir*) als auch pelagische (*Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) Tiefseefische untersucht. Die Fische wurden an Bord des Forschungsschiffes G.O. Sars im Rahmen des internationalen Forschungsprojektes MAR-ECO (Teilbereich des Forschungsprogramms „Census of Marine Life“) gefangen.

Die benthischen Tiefseefische wurden mit einem Grundschleppnetz (Campelen 1800 Schrimp-Grundnetz) gefangen. Die Maschenweite des Steertes betrug 11mm. Das Gewicht der Scheerbretter betrug jeweils 2250kg. Diese hatten eine Fläche von $6,7\text{m}^2$. Das Fischereigeschirr wurde mit einer Schiffsgeschwindigkeit von 1,5 - 2,5 Knoten (kn) für jeweils 60min geschleppt.

Die pelagischen Fische wurden mit unterschiedlichen pelagischen Netzen (Aakra-Netz, Egersund-Netz) gefangen. Das Aakra-Netz hatte eine vertikale Netzöffnung von 20-35m, einem Umfang von 110m und eine Steert-Maschenweite von 22mm. Die vertikale Netzöffnung des Egersund-Netzes beträgt dagegen 90-180m, mit einem Umfang von 150m und eine Steert-Maschenweite von 50mm. Das Fischernetz wurde mit einer Schiffsgeschwindigkeit von 2,8-2,9 Knoten (kn) für jeweils 60min geschleppt.

2. Material und Methoden

2.3.3 Norwegische Rinne

Die Fische (*Maurollicus muelleri*) wurden an Bord des Forschungsschiffs Heinke der Biologischen Anstalt Helgoland (AWI, Bremerhaven) mit einem pelagischen Netz (Kombinetz) gefangen. Die Maschenweite des Netzes betrug 10mm und wurde mit einer Schiffsgeschwindigkeit von 3 Knoten (kn) für jeweils 30min geschleppt.

2.4 Untersuchungsmethoden

2.4.1 Parasitologische Untersuchungen

a) Untersuchungsmethodik

Die parasitologischen Untersuchungen wurden nach Standardverfahren durchgeführt. Zu Beginn wurden die Standardgrößen wie Totallänge (TL in cm), Präanallänge (PAL in cm) und Totalgewicht (TG in g) der Fische ermittelt. Nach der Untersuchung von Haut, Flossen, Nase und Mund auf Ektoparasiten, wurden die Kiemen entnommen, in physiologische Kochsalzlösung überführt und mit Hilfe eines Stereomikroskop (Wild M3Z Heerbrug Switzerland, TYPE-S) bei 6-12facher Vergrößerung auf Parasiten untersucht. Im Anschluß wurde die Leibeshöhle ventral durch einen medianen Schnitt (Anus bis Unterkiefer) geöffnet, so dass der Verdauungstrakt (VTG in g), die Leber (LG in g) und die Gonaden (GO in g) entnommen und ihr Gewicht bestimmt und protokolliert werden konnten. Die inneren Organe wurden bis zur weiteren Untersuchung in physiologische Kochsalzlösung (0,9%iges NaCl) überführt. Die Kiemen wurden zusammen mit dem „ausgenommenen“ Fisch (ohne Herz und Niere) gewogen und das Schlachtgewicht (SG in g) protokolliert. Der Verdauungstrakt, sowie Leber und Gonaden wurden auf parasitäre Entwicklungsstadien untersucht. Dabei wurden der Sitz und die Anzahl von freien, enzystierten oder eingekapselten Parasiten protokolliert. Die Parasiten wurden isoliert und nach ihrer Fixierung durch 4%iges Formaldehyd in einem Gemisch aus 70%igem Alkohol und 4%igem Glycerin für die spätere lichtmikroskopische Untersuchung aufbewahrt. Für weiterführende genetische Analysen des Parasitenmaterials wurde ein Teil der Tiere direkt in absolutem Alkohol fixiert und gelagert.

b) Datenerhebung

Zur Bestimmung der isolierten Ekto- und Endoparasiten wurden Originalbeschreibungen sowie relevante Literatur verwendet: Bray (2004), Campbell (1992), Gibson et al. (2002), Køie (1979, 1983, 1984), Øresland (1986) für Digenea; Boeger & Kritsky (1993), Pascoe (1987), Rubec & Dronen (1994) für Monogenea; Beveridge (1990), Bray et al. (1994), Chambers et al. (2000), Dollfus (1942), Palm (1995, 2004), Rees (1941), Reimer (1970) und Smith (1985) für Cestoda; Beverly-Burton & Pippy (1977), Hays et al. (1998a, b), Hurst (1984), Køie (1993a, b, 2001), Moravec (1994) sowie Peter & Cabaret (1995) für Nematoda; Boxshall (persönliche Mitteilung) und Kabata (1961, 1992) für Crustacea.

Für die Berechnung der Befallszahlen wurden Prävalenzen (P%), Intensitäten (I), mittlere Intensitäten (mI), Standardabweichungen (SD) sowie der Spezifitätsindex (W_s) getrennt nach

2. Material und Methoden

taxonomischen Gruppen berechnet. Die parasitologischen Fachbegriffe folgen den Definitionen von Bush et al. (1997), Caira et al. (2003) und Margolis et al. (1982) und werden im Folgenden kurz erläutert.

Prävalenz (P%):

Mit der Prävalenz wird das Produkt (in %) aus der Anzahl der Wirtstiere mit mindestens einem Parasiten einer Art dividiert durch die Anzahl der untersuchten Wirtstiere bezeichnet.

Intensität/ mittlere Intensität (I/ mI):

Die Intensität gibt die Anzahl -als Bereich- an Parasitenindividuen einer Art auf/in einem einzelnen infizierten Wirt an, während die mittlere Intensität die durchschnittliche Anzahl -als Zahl ohne Einheit- an Parasitenindividuen einer Art in den befallenen Fischen angibt.

Standardabweichung (SD):

Die Standardabweichung ist ein Maß für die Streubreite der Werte eines Merkmals (Parasitenart) rund um den Mittelwert (arithmetisches Mittel). Sie ist für eine Zufallsvariable x definiert als die positive Quadratwurzel aus deren Varianz, und wird wie folgt berechnet:

$$\sigma_x = \sqrt{((\mu - x_1)^2 + (\mu - x_2)^2 + \dots + (\mu - x_n)^2) / n}$$

Dabei gibt σ_x die Standardabweichung und μ den Mittelwert des untersuchten Merkmals (Parasitenart) an.

Diversitätsindex (H'):

Der Diversitätsindex H' (auch als Shannon-Wiener-Index bekannt) beschreibt die Artenvielfalt in einem Untersuchungsgebiet. Er liefert Informationen über die Besiedlungsstruktur. Mit dem Lebensraum wird dabei der jeweilige Fisch und mit der Lebensgemeinschaft die auf dem Wirt vorkommenden Parasiten bezeichnet. Sein Wert kann zwischen 0 und 4,6 liegen. Existiert nur eine Art auf dem Wirt, nimmt er den Wert 0 an. Leben dagegen mehrere Arten auf dem Wirt, so nimmt er einen Wert gegen 4,6 an.

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Dabei gibt H' den Diversitätsindex an und p_i den relativen Anteil einer Parasitenart aus der Gesamtheit der gefundenen Parasitenarten.

Dominanzindex (E):

Der Dominanzindex (Evenness) berechnet sich aus dem Diversitätsindex. Er macht zusätzlich Angaben über die Individuenzahl der Parasiten-Arten und die Häufigkeit mit der diese auftreten. Der Dominanzindex wird in Analysen von Lebensgemeinschaften berechnet, da große Schwankungen in der Individuenzahl der vorkommenden Arten im Diversitätsindex nicht berücksichtigt werden. Die Werte des

2. Material und Methoden

Dominanzindex liegen zwischen 0 und 1. Nähert sich der Index gegen 0 dominiert eine oder wenige Arten in ihrer Individuenzahl, liegt er dagegen näher 1, ähneln sich die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Individuenzahl.

$$E = H' / \ln s$$

Dabei steht E für den Dominanzindex, H' für den Diversitätsindex und s für die Artenzahl der Parasiten in der Probe.

Spezifitätsindex (Ws):

Dieser Index gibt die phylogenetische Spezifität der untersuchten Parasitenarten wieder. Er ermöglicht die Einordnung der Parasiten in generalistische bzw. spezifische Arten, indem er davon ausgeht, dass ein Parasit mit geringer Spezifität auf höherem taxonomischem Niveau (z.B. Klasse, Ordnung) unterschiedliche Wirtsarten parasitiert. Wirtsspezifische Parasiten befallen nur eine oder wenige Arten (z.B. innerhalb einer Gattung). Der Index wurde mit dem Program Specificity v1.0 von Holsinger errechnet (Caira et al. 2003).

2.4.2 Nahrungsökologische Untersuchungen

a) Untersuchungsmethodik

Die Bearbeitung der Mägen erfolgte nach einem einheitlichen Schema. Fischspezifische Daten wie Totallänge, Totalgewicht, Geschlecht etc. wurden während der parasitologischen Untersuchungen dokumentiert. Im Labor erfolgte die Bearbeitung der Mägen gleichzeitig mit den parasitologischen Untersuchungen. Diese Vorgehensweise ermöglichte eine schnelle und umfassende Bearbeitung des Probenmaterials.

Die Qualität der Mageninhaltsanalysen stand im direkten Zusammenhang mit dem Verdauungsgrad und dem Frischegrad der untersuchten Fische. Es wurde das Nassgewicht des gesamten Mageninhalts sowie die Partialgewichte (jeweils in g) und die Anzahlen der Nahrungspartikel, die isoliert werden konnten und sich zuordnen ließen, ermittelt. Die verbleibenden Magenproben wurden systematischen Gruppen zugeordnet und soweit wie möglich bis auf Artniveau bestimmt. Zur Aufbewahrung wurden die Nahrungsorganismen in 70%igen Alkohol überführt. Für die Identifizierung der Nahrungspartikel stand umfangreiche Bestimmungsliteratur zur Verfügung.

b) Datenerhebung

Die isolierten Nahrungsbestandteile wurden mit Hilfe gängiger Bestimmungsliteratur (z.B. Schaefer 1994) bis zur Art bestimmt. Bei den Nahrungsbestandteilen, bei denen dies auf Grund des Verdauungsprozesses im Magen nicht möglich war, wurden die Mageninhalte bis zur Ordnung oder bis zum nächstmöglichen Taxon bestimmt.

2. Material und Methoden

Zur Analyse der isolierten Mageninhalte wurden Berechnungen bezüglich ihres Gewichts, Anzahl und Häufigkeit durchgeführt. Die nahrungsökologischen Fachbegriffe folgen den Definitionen von Hyslop (1980), Margolis et al. (1982) Möller und Anders (1983) und Pinkas et al. (1971) und werden im Folgenden kurz erläutert.

Prozentuales Vorkommen (Frequency of occurrence, F%):

Der Wert F (in %) gibt Auskunft darüber, wie häufig der Nahrungsbestandteil i in den untersuchten Fischmägen (mit Nahrung) vorkommt.

$$[\%]F = M_i / M_{\Sigma} * 100$$

Dabei steht M_i für die Anzahl der Mägen welche die Beutegruppe i enthalten und M_{Σ} für die Summe an Mägen gefüllt mit Nahrung.

Prozentualer Gewichtsanteil an der Nahrung (Weight percentage of prey, W%):

Der Wert W (in %) liefert Informationen darüber, wie groß der prozentuale Gewichtsanteil der Beute i in den untersuchten Fischen ist.

$$[\%]W = W_i / W_{\Sigma} * 100$$

Dabei stellt W_i das Gewicht (g) der Beute i und W_{Σ} das Gewicht der gesamten Beuteorganismen in den untersuchten Fischmägen dar.

Prozentualer Anteil (Anzahl) eines Beuteorganismus an der Nahrung (Numerical percentage of prey, N):

Der Wert N (in %) gibt an, wie hoch die Anzahl der Beutegruppe i im Vergleich zur Gesamtanzahl der Nahrungsbestandteile in den Mägen ist.

$$[\%]N = N_i / N_{\Sigma} * 100$$

Dabei steht N_i für die Anzahl der Beute i und N_{Σ} für die Gesamtzahl der aufgenommenen Beuteorganismen in den untersuchten Mägen.

Index der relativen Bedeutung (Index of relative importance, IRI):

Der IRI berechnet sich aus F, N und W. Er gibt Auskunft darüber, welche Gesamtbedeutung dem jeweiligen Nahrungsbestandteil zukommt.

$$IRI = (N_{\%} + W_{\%}) * F_{\%}$$

2.5 Fixierungs- und Präparationsmethoden

Die isolierten Parasiten wurden vor der weiteren Bearbeitung von Geweberesten bzw. Nahrungsresten ihrer Wirte befreit. Die Präparation der vorgefundenen Parasiten wird im Folgenden detailliert dargestellt.

2. Material und Methoden

a) *Trematoda (Digenea)*: Die Parasiten wurden in physiologischer NaCl-Lösung gespült und zur Fixierung in ein Blockschälchen mit 4% Formaldehyd gelegt. Nach ca. 1h wurden die Digenea zur Aufbewahrung in einem Schraubdeckelgläschen, das ein Gemisch aus Ethanol und Glycerin (70% Ethanol, 4% Glycerin) enthielt, überführt.

b) *Trematoda (Monogenea)*: Die Monogenea wurden unter dem Binokular (WILD M 38, Heerbrugg Schweiz) bei 12-25-facher Vergrößerung auf einem Objektträger in einen Tropfen physiologischer NaCl-Lösung überführt. Um das spätere Bestimmen der Monogenea zu ermöglichen wurden diese so ausgerichtet, dass alle nötigen Bestimmungsmerkmale sichtbar waren. Um einen Abstand zwischen Parasit und Deckgläschen zu schaffen, wurden die Deckgläschen an allen vier Kanten mit kleinen Knetmassstückchen (Fimo) versehen und auf dem Objektträger vorsichtig angedrückt. Anschließend wurde zur Fixierung etwas 4%iges Formaldehyd auf den Objektträger getropft und mit einem Stück Filterpapier unter dem Deckglas durchgezogen. Nach einer Einwirkzeit von ca. 1h wurden die Parasiten in Schraubdeckelgläschen in ein Ethanol-Glycerin-Gemisch überführt.

c) *Cestoda*: Die vorgefundenen Cestoden wurden zunächst frei präpariert und mit physiologischer NaCl-Lösung abgespült worden. Die auf diese Weise gereinigten Cestoda wurden wie in Kapitel 2.4a schon beschrieben fixiert und je nach Größe, entweder in Schnappdeckelgläschen oder Schraubdeckelgläschen, in dem Ethanol-Glycerin-Gemisch aufbewahrt.

d) *Nematoda*: Einkapselte Nematoden sind zunächst mit Hilfe von zwei Dumont-Pinzetten unter 12-40-facher Vergrößerung aus den Kapseln befreit worden. Anschließend wurden die Parasiten mit physiologischer NaCl-Lösung abgespült. Diese, sowie die Nematoden aus Magen, Darm und Pylorus (ebenfalls gereinigt), wurden zur Fixierung in ein Blockschälchen mit einigen Tropfen 4%igem Formaldehyd überführt. Die Aufbewahrung der Parasiten erfolgte wie in Kapitel 2.4a beschrieben.

e) *Acanthocephala*: Nach Befreiung der Acanthocephalen von Darmbestandteilen ihrer Wirte, wurden sie zunächst in einer kleinen Petrischale mit dest. Wasser für eine Stunde gelagert. Daran anschließend folgte die Fixierung und Aufbewahrung (je nach Größe und Anzahl der Parasiten) wie in Kapitel 2.4a beschrieben.

f) *Crustacea*: Isolierte Crustaceen wurden mit physiologischer NaCl-Lösung gespült und in Blockschälchen mit 4%igem Formaldehyd fixiert. Anschließend wurden die Parasiten in Schraubdeckelgläschen (enthält Ethanol-Glycerin-Gemisch) überführt und aufbewahrt.

2.6 Färbemethode und Anfertigung von Dauerpräparaten

2.6.1 Salzsäure-Karmin-Färbung

Diese Färbemethode lässt sich besonders gut zur Erkennung/Identifizierung der Bestimmungsmerkmale (innere Organe) bei Digenea, Monogenea und Cestoda verwenden. In dieser Arbeit ist die Färbemethode nach Mayer-Schuberg (In: Reichenow et al. 1969) durchgeführt worden. Diese Methode eignet sich vor allem für eine schnelle Färbung der Geschlechtsorgane. Für die Färbung verwendet man die im Ethanol-Glycerin-Gemisch aufbewahrten Parasiten. Die Dauer der Färbezeit beträgt je nach Größe der Parasiten 5-10min. Die Parasiten wurden im Anschluss an die Färbung in 70%-igem Ethanol gewaschen und durch eine aufsteigende Ethanolreihe (70%, 80%, 90%, 100%) entwässert. Anschließend wurden die Parasiten in ein Gemisch aus Ethanol-Eugenol (Verhältnis 1:1) und danach in reines Eugenol überführt. Die nach dieser Methode gefärbten Parasiten konnten danach zu Dauerpräparaten (siehe 2.6.3) verarbeitet werden.

2.6.2 Aufhellung der Parasiten

Die Aufhellung der Parasiten dient der besseren Erkennung von inneren Strukturen, die man zu ihrer genauen Bestimmung benötigt. Die Aufhellung wurde nach einer Beschreibung von Riemann (1988) durchgeführt. Die dabei verwendete Flüssigkeit besitzt einen ähnlichen Brechungsindex wie das Cytoplasma der Parasiten und dringt bei der Behandlung in das Gewebe der Parasiten ein.

Im ersten Schritt wurden die einzelnen Digeneen, Monogeneen, Cestoden, Nematoden und Acanthocephalen aus den Schraubdeckelgläschen in Blockschälchen, welche ein Gemisch aus Ethanol-Glycerin (70%iges Ethanol, 4% Glycerin) enthielten, überführt. Im nächsten Schritt wurden die Blockschälchen mit den Parasiten über Nacht im Wärmeschrank bei 35°C aufbewahrt. Auf diese Weise verdunstet das Ethanol und das Präparat verbleibt im Glycerin. Die mit dieser Methode aufgehellten Helminthen wurden anschließend zur Herstellung von Dauerpräparaten verwendet.

2.6.3 Glycerinpräparate

Aus einigen der isolierten Parasiten wurden Glycerin-Dauerpräparate nach einem Protokoll von Riemann (1988) erstellt. Derart hergestellte Dauerpräparate sind nach Angaben von Riemann jahrzehntelang haltbar. Zur Herstellung der Präparate wurde ein mit Ethanol gereinigter Objektträger mit einem Tropfen Glycerin versehen. Vorhandene Luftblasen wurden mit einer Präpariernadel entfernt. Der einzubettende Parasit wurde in diesen Tropfen überführt und vorsichtig mit zwei Präpariernadeln ausgerichtet, damit alle wichtigen Strukturen die zur Bestimmung benötigt werden, zu erkennen waren. Im nächsten Schritt wurde ein Deckgläschen dessen Größe auf den jeweiligen Parasiten abgestimmt war (18x18mm, 24x60mm) an allen vier Ecken mit Knetmassstückchen in geeigneter Dicke versehen, um den nötigen Abstand zum Präparat zu gewährleisten. Das Deckgläschen wurde mit zwei Ecken auf den Objektträger aufgelegt und mit Hilfe einer Präpariernadel vorsichtig und blasenfrei über das Präparat gelegt. Anschließend wurden unter dem Binokular die vier Ecken des Deckgläschens mit einer Präpariernadel auf den Objektträger angedrückt, bis das Präparat dazwischen gut fixiert war. Der Objektträger, mit dem fixierten Parasiten,

2. Material und Methoden

wurde an den Deckglasrändern mit Paraffinplättchen versehen und auf eine auf 60°C erhitze Wärmeplatte gelegt. Die Paraffinplättchen schmolzen durch die Hitze der Wärmeplatte und das Paraffin konnte sich so rund um den Glycerintropfen unter dem Deckgläschen verteilen. Nach dem Abkühlen des Objektträgers wurden die Ränder des Deckgläschens mit Klarlack versiegelt. Die eingebetteten Parasiten wurden im nächsten Schritt unter dem Lichtmikroskop bestimmt.

2.7 Molekularbiologische Untersuchungen

2.7.1 Material

a) Nematoden-Material: Für die DNA-Analysen standen Nematodalarven (L₃) aus den Untersuchungsgebieten Grönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegische Rinne zur Verfügung. Die Nematoda wurden nach ihrer Isolierung aus den Wirten von Geweberesten befreit und bis zur weiteren Verwendung in 70%igen Ethanol mit 4% Glycerin gelagert (Kapitel 2.5 d). Eine Übersicht des verwendeten Nematodamaterials ist in der Tabelle 2 aufgeführt (siehe auch: Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007; 2008).

Tab. 2: Angaben zu den molekularbiologisch untersuchten ascaridoiden Nematoden. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne.

Parasitenart	Anzahl	Fischart	Gebiet
<i>Anisakis simplex</i>	6	<i>Macrourus berglax</i>	OGS
<i>Pseudoterranova decipiens</i>	6	<i>Macrourus berglax</i>	OGS
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	6	<i>Macrourus berglax</i>	OGS
<i>Anisakis simplex</i>	4	<i>Myctophum punctatum</i>	MAR
<i>Anisakis simplex</i>	4	<i>Notoscopelus kroyeri</i>	MAR
<i>Anisakis simplex</i>	15	<i>Maurolicus muelleri</i>	MAR
<i>Anisakis simplex</i>	15	<i>Maurolicus muelleri</i>	ND

b) Chemikalien: Alle verwendeten Chemikalien wurden, wenn nicht anders angegeben, in höchstmöglichem Reinheitsgrad von dem Herstellern QIAGEN GmbH (Hilden) bzw. Peqlab Biotechnologie GmbH (Erlangen) bezogen.

c) Gelelektrophorese: Zur Herstellung der Elektrophoresegele wurde Agarose der Firma Peqlab Biotechnologie GmbH (Erlangen) verwendet. Für die Erstellung der 1%igen Gele wurden 30ml TAE-Pufferzusammen mit 0,3g Agarose zum Kochen gebracht. Nach Zugabe von 0,6µl Ethidiumbromid wurde das Gemisch vorsichtig in eine Gelkammer gegossen.

d) Nukleotide: Die für die PCR benötigten Nucleotide wurden in Form eines Kits von der Firma Peqlab Biotechnologie GmbH (Erlangen) bezogen.

e) Primer (DNA-Oligonukleotide): Die zur Amplifizierung der ITS1-, 5,8S und ITS2- Region benötigten spezifischen Primer wurden früheren Untersuchungen entnommen (Shi 2004, Zhu et al. 1998, 2000).

Diese wurden von der Firma **MWG-BIOTECH AG (Ebersberg)** synthetisiert. Die Sequenzen der verwendeten Primer lauten:

NC5E: 5'-GTA GAA CCT GCG GAA GGA TCA TT-3'

NC2E: 5'-TTA GTT TC TTT CCT CCG CT-3'

NC13: 5'-ATC GAT GAA GAA CGC AGC-3'

NC13R: 5'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT-3'

XZ1R: 5'-GGA ATG AAC CCG ATG GCG CAA T-3'

f) DNA-Längenstandard: Für die amplifizierten DNA-Fragmente wurde ein Längenstandard (100bp) der Firma Peqlab Biotechnologie GmbH (Erlangen) verwendet.

g) Polymerase: Die PCR-Reaktion wurde mit dem peqGOLD HotStart-Mix Y Kit der Firma Peqlab Biotechnologie GmbH (Erlangen) durchgeführt. Für die Amplifizierungsreaktion wurde eine Konzentration von 2,5 units/ μ l des Kits eingesetzt.

h) Verwendete Geräte:

Beckman Microfug® R Centrifuge

Eppendorf (1,5) Thermomixer comfort

Biometra UNO-Thermoblock

2.7.2 DNA-Präparation

Die in dem Ethanolgemisch gelagerten Nematoden wurden mit einer Schere in kleine Abschnitte zerteilt und in ein Eppendorf-Gefäß überführt. Diesem wurde als nächstes 200 μ l des TL-Puffers und 25 μ l OBTM Proteinase zugefügt. Das Gemisch wurde für drei Stunden zur Inkubation in ein Wärmebad (55°C) gestellt. Anschließend wurde die Proteinaseaktivität durch Zufügen von 220 μ l BL-Puffer und erneutes Erwärmen in einem Wärmebad (70°C für 10min) gestoppt. Danach wurden 220 μ l Ethanol (absolut) zugeführt und vermischt. Im nächsten Schritt wurde die Probe in eine HiBind[®]-DNA-Säule überführt und abzentrifugiert (1min bei 8000x g). Dies wurde unter Zugabe von 600 μ l DNA-Waschpuffer zwei mal wiederholt. Im Anschluß an die Waschschrte wurde die HiBind[®]-DNA-Säule durch Zentrifugieren für zwei Minuten bei maximaler Geschwindigkeit vollständig getrocknet. Als nächstes wurde die HiBind[®]-DNA-Säule in ein herkömmliches Eppendorf-Gefäß eingesetzt und nach Zugabe von 200 μ l Elutionspuffer erneut zentrifugiert (1min bei 8000x g). Nach Wiederholen des letzten Schrittes wurde die Probe direkt in einer PCR-Reaktion weiterverwendet oder für die spätere Anwendung im Gefrierfach bei -22°C gelagert.

2.7.3 Durchführung

Vor der eigentlichen PCR-Reaktion wurde die Probe mit Hilfe eines Spektrometers (Make) photometrisch auf ihren DNA-Gehalt und ihre Reinheit überprüft. Dabei sollte die DNA-Menge $\leq 1 \mu\text{g}$ / Reaktion betragen. In der PCR wird mit Hilfe spezifischer Primer und einer hitzestabilen Taq-Polymerase eine gewünschte Sequenz des Templates (DNA-Matrize) selektiv und exponentiell vervielfältigt. Bei optimalen Bedingungen kann theoretisch eine Anreicherung um den Faktor 10^6 erreicht werden. Da die Zyklusausbeute jedoch variiert und nicht 100% beträgt (meist 85%), erhält man eine Amplifikationsrate von ca. 10^5 . Die PCR-Reaktion basiert auf drei sich wiederholenden Teilschritten mit jeweils unterschiedlichen Temperaturen.

- **Denaturierung:** Hier werden die DNA-Doppelstränge in Einzelstränge aufgeschmolzen.
- **Annealing:** Die eingesetzten Oligonucleotide verschmelzen mit den DNA-Matrizensträngen.
- **Elongation:** Hier werden die Matrizenstränge durch DNA-Polymerase kopiert.

Ein PCR-Ansatz (26 μl) setzt sich dabei aus folgenden Reagenzien zusammen:

13 μl Master-Mix	(enthält dNTP, MgCl_2 , Puffer, Taq-Pol)
3 μl reverse Primer	
3 μl sense Primer	
2 μl Wasser	
5 μl Template (DNA-Probe)	

Zusätzlich wurde eine Nullprobe (enthält Wasser anstatt der DNA) eingesetzt, um evtl. entstandene Kontaminationen (Verunreinigungen) ermitteln zu können. Die Reaktionsansätze wurden in einem automatischen Thermocycler (Advanced Primus 96) inkubiert. Für die Reaktion wurde eine Zykluszahl von 30 eingesetzt. Die Wahl des Reaktionsablaufs war wie folgt:

95°C für 15min	Denaturierung
94°C für 1min	Denaturierung (erzeugt ssDNA)
55°C für 1min	Annealing (Primer binden an ssDNA)
72°C für 1min	Elongation
72°C für 5min	Elongation (Taq-Polymerase-Optimum)
4°C bis Ende	Kühlung

Die Produkte der PCR-Reaktion wurden zur Kontrolle des Ergebnisses durch eine Agarose-Gelelektrophorese überprüft.

2.7.4 Aufreinigung

Vor der Aufreinigung des PCR-Produktes, wurde zunächst das Volumen der Probe bestimmt. Im Anschluß wurde das gleiche Volumen XP1-Puffer mit der Probe vermischt und durchgemischt. Im nächsten Schritt wurde die Probe in eine HiBind[®]-Säule überführt und abzentrifugiert (1min bei 10.000x g). Dies wurde unter Zugabe von 600µl SPW-Waschpuffer zwei mal wiederholt. Im Anschluß an die Waschschrirte wurde die HiBind[®]- Säule durch Zentrifugieren für eine Minute bei 10.000x g vollständig getrocknet. Als nächstes wurde die HiBind[®]-DNA-Säule in ein herkömmliches Eppendorf-Gefäß eingesetzt und nach Zugabe von 50µl Elutions-Puffer erneut zentrifugiert (1min bei 10.000x g).

2.7.5 Sequenzierung und Auswertung

Nach der Aufreinigung des PCR-Produktes wurde der DNA-Gehalt der Probe mit Hilfe eines Photometers (GeneQuant) von Pharmacia bestimmt, gegebenenfalls mit Hilfe eines Speed Vac[®] SPD111V-Gerätes eingengt und nach Zugabe der Primer (Kapitel 2.7.1e) an die Firma Seqlab (Sequence Laboratories Göttingen GmbH) geschickt. Nach Erhalt der Sequenzen wurden diese mit Hilfe der von NCBI geführten GenBank identifiziert. Mit CLUSTAL W (1,83) wurden ein Alignment der Sequenzen erstellt.

3. Ergebnisse

3. Ergebnisse

Für die vorliegende Dissertation wurden insgesamt 548 Tiefseefische aus den Gebieten Ostgrönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegische Rinne auf ihre Parasitenfauna und Nahrungsbestandteile untersucht. Dabei wurden drei Fischarten aus der bathydemersalen Zone - 105 *Macrourus berglax* (Macrouridae) aus der Ostgrönlandsee, 32 *Coryphaenoides mediterraneus* (Macrouridae) und 48 *Halosauropsis macrochir* (Halosauridae) aus dem Mittel-Atlantischen Rücken - und drei, als Vergleich zum Benthal dienende Fische der pelagischen Zone - 89 *Myctophum punctatum* und 74 *Notoscopelus kroyeri* (Myctophidae), sowie 100 *Maurolicus muelleri* (Sternoptychidae) aus dem Bereich des Mittel-Atlantischen Rückens und 100 *Maurolicus muelleri* (Sternoptychidae) aus der Norwegischen Rinne – untersucht. Die vorgefundenen Parasiten sowie Nahrungsbestandteile wurden bis zur Art bestimmt. In einzelnen Fällen, in denen dies nicht möglich war, wurde bis zur Gattung oder einem höheren Taxon bestimmt. Im Folgenden werden für die untersuchten Tiefseefische die biologischen Standardparameter wie die Totallänge, Präanallänge (bei Macrouriden) und das Totalgewicht angegeben (Tab. 3).

Tab. 3: Biologische Daten der untersuchten Tiefseefische *Macrourus berglax*, *Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*. TL: Totallänge (Bereich / Durchschnittswert), PAL: Präanallänge (Bereich / Durchschnittswert), TG: Totalgewicht (Bereich / Durchschnittswert), *: 70 Exemplare des Macrouriden wurden nur auf anisakide Nematoden untersucht.

Fischart	Anzahl	TL (cm)	PAL (cm)	TG (g)
<i>Macrourus berglax</i> *	105	36,4-62,2	3,3-14,6	93,0-11150,4
		38,6	6,1	391,7
<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	38	29,8-58,5	1,4-5,0	81,4- 950,0
		42,9	2,9	323,9
<i>Halosauropsis macrochir</i>	42	30,0-58,9	-	14,4-206,2
		48,9	-	100,9
<i>Myctophum punctatum</i>	89	7,1-9,1	-	-
		8,2	-	-
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	74	8,3-12,1	-	-
		10	-	-
<i>Maurolicus muelleri</i>	100	4,1-6,3	-	0,5-2,6
		5,6	-	1,3

3.1 Nachgewiesene Parasitenarten

In der vorliegenden Dissertation konnten in den Untersuchungsgebieten Ostgrönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegische Rinne insgesamt 42 Parasitenarten / -taxa nachgewiesen werden. Dabei setzte sich die Parasitenfauna der untersuchten Tiefseefische aus Digeneen (18 Arten), Monogeneen (2 Arten), Cestoden (4 Arten), Nematoden (13 Arten), Acanthocephalen (2 Arten) und Crustaceen (3 Arten) zusammen. Von diesen wiesen 5 Arten / Taxa eine ektoparasitische und 38 eine endoparasitische Lebensweise auf. Die in den sechs untersuchten Tiefseefischarten nachgewiesenen Parasitenarten / -taxa aus den drei Untersuchungsgebieten des Atlantischen Ozeans sind in der Tabelle 4 aufgelistet.

3. Ergebnisse

Tab. 4: Nachgewiesene Parasitenarten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	Parasitenart	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	<i>Allopodocotyle margolisi</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Brachyphallus crenatus</i> a	-	-	-	-	-	-	*
	<i>Degeneria halosauri</i> a	-	-	*	-	-	-	-
	<i>Derogenes varicus</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i> a	-	-	*	-	-	-	-
	<i>Genolinea laticauda</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Gibsonia borealis</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Glomericirrus macrouri</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca minuta</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca phycidis</i> a	*	-	*	*	*	-	-
	<i>Lecithaster confusus</i> a	-	-	-	-	-	-	*
	<i>Lepidapedon beveridgei</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Lepidapedon</i> sp. a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Lethadena</i> sp. a	-	-	-	*	*	-	-
	<i>Steringophorus thulini</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Steringophorus</i> sp. a	-	-	*	-	-	-	-
	<i>Steringotrema pagelli</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Steringotrema</i> sp. a	-	*	-	-	-	-	-
Digenea indet.	*	*	*	-	-	-	-	
Monogenea	<i>Cyclocotyloides bergstadi</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Macrouridophora macruri</i> a	*	-	-	-	-	-	-
Cestoda	<i>Grillotia erinaceus</i> l	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Grillotia</i> cf. <i>rowei</i> l	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Parabothriocephalus macruri</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Scolex pleuronectis</i> l	*	*	*	*	*	*	*
Nematoda	<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) l	*	-	-	*	*	*	*
	<i>Anisakis</i> sp. l	-	*	*	-	-	-	-
	<i>Ascarophis longiovata</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Ascarophis</i> sp. a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria gracilis</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria</i> sp. a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Comephoronema macrochiri</i> a	-	-	*	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> l/a	*	*	-	-	-	-	*
	<i>Hysterothylacium</i> sp. l	-	-	*	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis macrouri</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis longispicula</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Pseudoterranova decipiens</i> (s.s.) l	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Spinitectus oviflagellis</i> a	*	*	-	-	-	-	-
Nematoda indet.	*	*	*	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus gadi</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Echinorhynchus</i> sp. a	-	-	*	-	-	-	-
Crustacea	<i>Chondracanthodes deflexus</i> a	-	*	-	-	-	-	-
	<i>Chondracanthodes radiatus</i> a	*	-	-	-	-	-	-
	<i>Clavella adunca</i> a	*	-	-	-	-	-	-

3.1.1 Parasitenfauna der bathydemersalen Zone

In der vorliegenden Arbeit wurden aus der bathydemersalen Zone die drei Tiefseefischarten *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) untersucht. Es konnten 20 (*M. berglax*), 16 (*C. mediterraneus*) und 9 (*H. macrochir*) Parasitenarten nachgewiesen werden. Dabei setzte sich die Parasitenfauna der untersuchten Tiefseefische aus den Parasitentaxa Digenea, Monogenea, Cestoda, Nematoda, Acantocephala und Crustacea zusammen, wobei die Digeneen und Nematoden die meisten Arten aufwiesen (Tab. 5, 6, 7). In Tabelle 5, 6 und 7 sind die Prävalenzen, die mittlere Intensitäten und Intensitäten der aus den bathydemersalen Tiefseefischen isolierten Parasitenarten / -taxa für die unterschiedlichen Regionen des Atlantischen Ozeans, aufgelistet.

Der Macrouride *M. berglax* wies die höchste Parasitendiversität auf, gefolgt von *C. mediterraneus*. Der bathydemersale Tiefseefisch *H. macrochir* dagegen wies die geringste Parasitendiversität auf. Mit Ausnahme von *Allopodocotyle margolisi*, *Degeneria halosauri*, *Derogenes varicus*, *Gonocerca phycidis* (Digenea), *Scolex pleuronectis* (Cestoda), *Anisakis simplex* (s.s.), *Ascarophis longiovata*, *Ascarophis* sp., *Capillaria gracilis*, *Neoascarophis macrouri*, *Spinitectus oviflagellis* (Nematoda) und *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) traten alle Parasitenarten / -taxa mit geringen Prävalenzen auf (<50,0%). Dabei wiesen *D. varicus* (77,1%), *N. macrouri* (73,3%), *S. oviflagellis* (60,0%) und *E. gadi* (94,3%) die höchsten Prävalenzen in *M. berglax* auf. In *C. mediterraneus* dominierten dagegen die Parasitenarten *S. pleuronectis* (86,8%) und *A. longiovata* (68,4%), während *D. halosauri* (100,0%) die dominierende Parasitenart in *H. macrochir* darstellte.

3.1.2 Parasitenfauna der pelagischen Zone

In der vorliegenden Arbeit wurden aus der pelagischen Zone die drei Tiefseefischarten *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne) untersucht. Es konnten vier (*M. punctatum*), vier (*N. kroyeri*) und zwei bzw. fünf (*M. muelleri*) Parasitenarten nachgewiesen werden. Dabei setzte sich die Parasitenfauna der untersuchten Tiefseefische aus den Parasitentaxa Digenea, Cestoda und Nematoda zusammen, wobei die Digeneen und Nematoden die meisten Arten aufwiesen (Tab. 5, 6, 7). In Tabelle 5, 6 und 7 sind die Prävalenzen, die mittlere Intensitäten und Intensitäten der aus den pelagischen Tiefseefischen isolierten Parasitenarten / -taxa für die unterschiedlichen Regionen des Atlantischen Ozeans aufgelistet.

Der Sternoptychide *M. muelleri* aus der Norwegischen Rinne wies die höchste Parasitendiversität auf, gefolgt von *M. punctatum* und *N. kroyeri*. Der pelagische Tiefseefisch *M. muelleri* aus dem MAR dagegen wies die geringste Parasitendiversität auf. Mit Ausnahme von *Anisakis simplex* (s.s.) und *Hysterothylacium aduncum* traten alle Parasitenarten / -taxa mit geringen Prävalenzen auf (<50,0%). Dabei wiesen *A. simplex* (s.s.) (100%) die höchsten Prävalenzen in *M. punctatum* und *N. kroyeri* auf. *Hysterothylacium aduncum* (100%) dominierte dagegen in *M. muelleri* aus der Norwegischen Rinne.

3. Ergebnisse

Tab. 5 Prävalenzen der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemersalen Tiefseefischen *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	Parasitenart	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	<i>Allopodocotyle margolisi</i> a	-	50.0	-	-	-	-	-
	<i>Brachyphallus crenatus</i> a	-	-	-	-	-	-	4.0
	<i>Degeneria halosauri</i> a	-	-	100.0	-	-	-	-
	<i>Derogenes varicus</i> a	77.1	-	-	-	-	-	-
	<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i> a	-	-	9.5	-	-	-	-
	<i>Genolinea laticauda</i> a	31.4	-	-	-	-	-	-
	<i>Gibsonia borealis</i> a	27.6	-	-	-	-	-	-
	<i>Glomericirrus macrouri</i> a	-	42.0	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca minuta</i> a	-	36.8	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca phycidis</i> a	50.5	-	7.1	3.4	2.7	-	-
	<i>Lecithaster confusus</i> a	-	-	-	-	-	-	12.0
	<i>Lepidapedon beveridgei</i> a	-	7.9	-	-	-	-	-
	<i>Lepidapedon</i> sp. a	4.8	-	-	-	-	-	-
	<i>Lethadena</i> sp. a	-	-	-	7.9	8.1	-	-
	<i>Steringophorus thulini</i> a	-	18.4	-	-	-	-	-
	<i>Steringophorus</i> sp. a	-	-	54.8	-	-	-	-
	<i>Steringotrema pagelli</i> a	1.0	-	-	-	-	-	-
<i>Steringotrema</i> sp. a	-	18.4	-	-	-	-	-	
Digenea indet.	5.7	7.9	7.1	-	-	-	-	
Monogenea	<i>Cyclocotyloides bergstadi</i> a	-	5.3	-	-	-	-	-
	<i>Macrouridophora macruri</i> a	11.4	-	-	-	-	-	-
Cestoda	<i>Grillotia erinaceus</i> l	2.9	-	-	-	-	-	-
	<i>Grillotia</i> cf. <i>rowei</i> l	-	44.7	-	-	-	-	-
	<i>Parabothriocephalus macruri</i> a	6.7	-	-	-	-	-	-
	<i>Scolex pleuronectis</i> l	2.9	86.8	16.7	23.6	20.3	24.0	20.0
Nematoda	<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) l	53.3	-	-	100.0	100.0	19.0	24.0
	<i>Anisakis</i> sp. l	-	23.7	9.5	-	-	-	-
	<i>Ascarophis longiovata</i> a	-	68.4	-	-	-	-	-
	<i>Ascarophis</i> sp. a	55.2	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria gracilis</i> a	51.4	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria</i> sp. a	-	2.6	-	-	-	-	-
	<i>Comephoronema macrochiri</i> a	-	-	57.1	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> l/a	45.7	10.5	-	-	-	-	100.0
	<i>Hysterothylacium</i> sp. l	-	-	14.3	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis macrouri</i> a	73.3	-	-	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis longispicula</i> a	-	23.7	-	-	-	-	-
	<i>Pseudoterranova decipiens</i> (s.s.) l	32.4	-	-	-	-	-	-
<i>Spinitectus oviflagellis</i> a	60.0	2.6	-	-	-	-	-	
Nematoda indet.	29.5	15.8	7.1	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus gadi</i> a	94.3	-	-	-	-	-	-
	<i>Echinorhynchus</i> sp. a	-	-	2.4	-	-	-	-
Crustacea	<i>Chondracanthodes deflexus</i> a	-	5.3	-	-	-	-	-
	<i>Chondracanthodes radiatus</i> a	3.8	-	-	-	-	-	-
	<i>Clavella adunca</i> a	31.4	-	-	-	-	-	-

3. Ergebnisse

Tab. 6 Mittlere Intensitäten der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemersalen Tiefseefischen *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	Parasitenart	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	<i>Allopodocotyle margolisi</i> a	-	2.9	-	-	-	-	-
	<i>Brachyphallus crenatus</i> a	-	-	-	-	-	-	1.0
	<i>Degeneria halosauri</i> a	-	-	3.6	-	-	-	-
	<i>Derogenes varicus</i> a	8.4	-	-	-	-	-	-
	<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i> a	-	-	1.8	-	-	-	-
	<i>Genolinea laticauda</i> a	4.9	-	-	-	-	-	-
	<i>Gibsonia borealis</i> a	3.7	-	-	-	-	-	-
	<i>Glomericirrus macrouri</i> a	-	1.5	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca minuta</i> a	-	1.5	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca phycidis</i> a	4.9	-	1.0	1.0	1.0	-	-
	<i>Lecithaster confusus</i> a	-	-	-	-	-	-	1.1
	<i>Lepidapedon beveridgei</i> a	-	2.7	-	-	-	-	-
	<i>Lepidapedon</i> sp. a	2.0	-	-	-	-	-	-
	<i>Lethadena</i> sp. a	-	-	-	1.2	1.0	-	-
	<i>Steringophorus thulini</i> a	-	2.3	-	-	-	-	-
	<i>Steringophorus</i> sp. a	-	-	1.4	-	-	-	-
	<i>Steringotrema pagelli</i> a	2.0	-	-	-	-	-	-
<i>Steringotrema</i> sp. a	-	3.3	-	-	-	-	-	
Digenea indet.	1.0	1.0	1.5	-	-	-	-	
Monogenea	<i>Cyclocotylodes bergstadi</i> a	-	1.0	-	-	-	-	-
	<i>Macrouridophora macruri</i> a	1.8	-	-	-	-	-	-
Cestoda	<i>Grillotia erinaceus</i> l	1.0	-	-	-	-	-	-
	<i>Grillotia</i> cf. <i>rowei</i> l	-	2.8	-	-	-	-	-
	<i>Parabothriocephalus macruri</i> a	2.1	-	-	-	-	-	-
	<i>Scolex pleuronectis</i> l	2.0	17.3	1.4	1.0	1.0	1.7	1.4
Nematoda	<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) l	3.1	-	-	3.2	3.0	1.0	1.3
	<i>Anisakis</i> sp. l	-	2.0	1.0	-	-	-	-
	<i>Ascarophis longiovata</i> a	-	14.3	-	-	-	-	-
	<i>Ascarophis</i> sp. a	6.9	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria gracilis</i> a	3.9	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria</i> sp. a	-	2.0	-	-	-	-	-
	<i>Comephoronema macrochiri</i> a	-	-	2.6	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> l/a	2.8	2.0	-	-	-	-	5.2
	<i>Hysterothylacium</i> sp. l	-	-	1.5	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis macrouri</i> a	22.4	-	-	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis longispicula</i> a	-	4.7	-	-	-	-	-
	<i>Pseudoterranova decipiens</i> (s.s.) l	2.1	-	-	-	-	-	-
	<i>Spinitectus oviflagellis</i> a	21.1	2.0	-	-	-	-	-
Nematoda indet.	1.3	1.2	1.0	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus gadi</i> a	21.3	-	-	-	-	-	-
	<i>Echinorhynchus</i> sp. a	-	-	20.0	-	-	-	-
Crustacea	<i>Chondracanthodes deflexus</i> a	-	1.0	-	-	-	-	-
	<i>Chondracanthodes radiatus</i> a	1.0	-	-	-	-	-	-
	<i>Clavella adunca</i> a	2.2	-	-	-	-	-	-

3. Ergebnisse

Tab. 7: Intensitäten der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemersalen Tiefseefischen *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurollicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurollicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	Parasitenart	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	<i>Allopodocotyle margolisi</i> a	-	1-10	-	-	-	-	-
	<i>Brachyphallus crenatus</i> a	-	-	-	-	-	-	1,0 (1)
	<i>Degeneria halosauri</i> a	-	-	1-12	-	-	-	-
	<i>Derogenes varicus</i> a	1-69	-	-	-	-	-	-
	<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i> a	-	-	1-3	-	-	-	-
	<i>Genolinea laticauda</i> a	1-10	-	-	-	-	-	-
	<i>Gibsonia borealis</i> a	1-46	-	-	-	-	-	-
	<i>Glomicirrus macrouri</i> a	-	1-3	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca minuta</i> a	-	1-3	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca phycidis</i> a	1-36	-	1	1	1	-	-
	<i>Lecithaster confusus</i> a	-	-	-	-	-	-	1-2
	<i>Lepidapedon beveridgei</i> a	-	2-3	-	-	-	-	-
	<i>Lepidapedon</i> sp. a	1-5	-	-	-	-	-	-
	<i>Lethadena</i> sp. a	-	-	-	1-2	1	-	-
	<i>Stringophorus thulini</i> a	-	1-5	-	-	-	-	-
	<i>Stringophorus</i> sp. a	-	-	1-3	-	-	-	-
	<i>Stringotrema pagelli</i> a	2	-	-	-	-	-	-
<i>Stringotrema</i> sp. a	-	1-7	-	-	-	-	-	
Digenea indet.	1-2	1	1-2	-	-	-	-	
Monogenea	<i>Cyclocotyloides bergstadi</i> a	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Macrouridophora macruri</i> a	1-3	-	-	-	-	-	-
Cestoda	<i>Grillotia erinaceus</i> l	1	-	-	-	-	-	-
	<i>Grillotia</i> cf. <i>rowei</i> l	-	1-16	-	-	-	-	-
	<i>Parabothriocephalus macruri</i> a	1-5	-	-	-	-	-	-
	<i>Scolex pleuronectis</i> l	1-4	1-91	1-3	1	1	1-4	1-4
Nematoda	<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) l	1-31	-	-	1-8	1-6	1	1-3
	<i>Anisakis</i> sp. l	-	1-5	1	-	-	-	-
	<i>Ascarophis longiovata</i> a	-	1-74	-	-	-	-	-
	<i>Ascarophis</i> sp. a	1-34	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria gracilis</i> a	1-32	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria</i> sp. a	-	2	-	-	-	-	-
	<i>Comephoronema macrochiri</i> a	-	-	1-10	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> l/a	1-9	1-4	-	-	-	-	1-7
	<i>Hysterothylacium</i> sp. l	-	-	1-3	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis macrouri</i> a	1-411	-	-	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis longispicula</i> a	-	1-15	-	-	-	-	-
	<i>Pseudoterranova decipiens</i> (s.s.) l	1-8	-	-	-	-	-	-
<i>Spinitectus oviflagellis</i> a	1-599	2	-	-	-	-	-	
Nematoda indet.	1-3	1-2	1	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus gadi</i> a	1-104	-	-	-	-	-	-
	<i>Echinorhynchus</i> sp. a	-	-	2	-	-	-	-
Crustacea	<i>Chondracanthodes deflexus</i> a	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Chondracanthodes radiatus</i> a	1	-	-	-	-	-	-
	<i>Clavella adunca</i> a	1-7	-	-	-	-	-	-

3. Ergebnisse

3.1.3 Verbreitung generalistischer und spezifischer Parasitenarten

Im Folgenden werden die nach Cairra et al. (2003) berechneten Spezifitätsgrade der aus den untersuchten Tiefseefischarten isolierten Parasitenarten einzeln betrachtet. Der Grad der Parasiten-Spezifität ist für alle untersuchten Fische und Gebiete in Tabelle 8 aufgelistet.

Macrourus berglax

Insgesamt konnten aus den 105 untersuchten *Macrourus berglax* 20 verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *M. berglax* aus überwiegend generalistischen Parasitenarten zusammensetzt (Tab. 8). Mit Ausnahme von *Genolinea laticauda* und *Neoascarophis macrouri*, die einen Spezifitätsindex von 0,000 aufwiesen, zeigten alle übrigen Parasitenarten nur eine geringe (Werte >0,000-5,574) oder keine Spezifität (Werte >5,574) zum Wirt auf (Tab. 8).

Coryphaenoides mediterraneus

Insgesamt konnten aus den 38 untersuchten *Coryphaenoides mediterraneus* 16 verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *C. mediterraneus* aus überwiegend generalistischen Parasitenarten zusammensetzt (Tab. 8). Mit Ausnahme von *Allopodocotyle margolisi*, *Ascarophis longiovata* und *Neoascarophis longispicula*, die einen Spezifitätsindex von 0,000 aufwiesen, zeigten alle übrigen Parasitenarten nur eine geringe (Werte >0,000-5,574) oder keine Spezifität (Werte >5,574) zum Wirt auf (Tab. 8).

Halosauropsis macrochir

Insgesamt konnten aus den 42 untersuchten *Halosauropsis macrochir* neun verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *H. macrochir* aus überwiegend generalistischen Parasitenarten zusammensetzt (Tab. 8). Mit Ausnahme von *Degeneria halosauri*, *Gaevskajatrema halosauropsi* und *Comephoronema macrochiri*, die einen Spezifitätsindex von 0,000 aufwiesen, wiesen alle übrigen Parasitenarten nur eine geringe (Werte > 0,000-5,574) oder keine Spezifität (Werte >5,574) zum Wirt auf (Tab. 8).

Myctophum punctatum

Insgesamt konnten aus den 89 untersuchten *Myctophum punctatum* vier verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *M. punctatum* ausschließlich aus generalistischen Parasitenarten zusammensetzt (Tab. 8). Mit Ausnahme von *Lethadena* sp., der einen Spezifitätsindex von 5,574 aufwies (metastenoxyen), waren sämtliche übrigen Parasitenarten wirtsunspezifisch (Werte >5,574) (Tab. 8).

3. Ergebnisse

Tab. 8: Spezifitätsindex der nachgewiesenen Parasiten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). Die Werte wurden mit Hilfe der Parasitennachweise in Klimpel et al. (2001) ermittelt. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	Parasitenart	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	<i>Allopodocotyle margolisi</i> a	-	0.000	-	-	-	-	-
	<i>Brachyphallus crenatus</i> a	-	-	-	-	-	-	8.133
	<i>Degeneria halosauri</i> a	-	-	0.000	-	-	-	-
	<i>Derogenes varicus</i> a	9.448	-	-	-	-	-	-
	<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i> a	-	-	0.000	-	-	-	-
	<i>Genolinea laticauda</i> a	8.259	-	-	-	-	-	-
	<i>Gibsonia borealis</i> a	0.000	-	-	-	-	-	-
	<i>Glomicirrus macrouri</i> a	-	8.134	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca minuta</i> a	-	3.000	-	-	-	-	-
	<i>Gonocerca phycidis</i> a	7.962	-	7.962	7.962	7.962	-	-
	<i>Lecithaster confusus</i> a	-	-	-	-	-	-	6.610
	<i>Lepidapedon beveridgei</i> a	-	5.876	-	-	-	-	-
	<i>Lepidapedon</i> sp. a	8.257	-	-	-	-	-	-
	<i>Lethadena</i> sp. a	-	-	-	5.574	5.574	-	-
	<i>Steringophorus</i> sp. a	-	-	8.257	-	-	-	-
<i>Steringophorus thulini</i> a	-	5.578	-	-	-	-	-	
<i>Steringotrema pagelli</i> a	7.667	-	-	-	-	-	-	
<i>Steringotrema</i> sp. a	-	7.660	-	-	-	-	-	
Monogenea	<i>Cyclcotyloides</i> sp. a	-	3.000	-	-	-	-	-
	<i>Macrouridophora macruri</i> a	3.000	-	-	-	-	-	-
Cestoda	<i>Grillotia erinaceus</i> l	8.756	-	-	-	-	-	-
	<i>Grillotia</i> cf. <i>rowei</i> l	-	3.302	-	-	-	-	-
	<i>Parabothriocephalus macruri</i> a	3.000	-	-	-	-	-	-
Nematoda	<i>Anisakis simplex</i> l	9.448	-	-	9.448	9.448	9.448	9.448
	<i>Anisakis</i> sp. l	-	9.485	9.485	-	-	-	-
	<i>Ascarophis</i> sp. a	7.961	-	-	-	-	-	-
	<i>Ascarophis longiovata</i> a	-	0.000	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria gracilis</i> a	5.577	-	-	-	-	-	-
	<i>Capillaria</i> sp. a	-	7.962	-	-	-	-	-
	<i>Comephoronema macrochiri</i> a	-	-	0.000	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> a	8.603	8.603	8.603	-	-	-	-
	<i>Hysterothylacium aduncum</i> l	8.499	8.499	-	-	-	-	8.499
	<i>Hysterothylacium</i> sp. l	-	-	5.574	-	-	-	-
	<i>Neoascarophis macrouri</i> a	0.000	-	-	-	-	-	-
<i>Neoascarophis longispicula</i> a	-	0.000	-	-	-	-	-	
<i>Pseudoterranova decipiens</i> l	8.137	-	-	-	-	-	-	
<i>Spinitectus oviflagellis</i> a	7.962	7.962	-	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Echinorhynchus gadi</i> a	8.433	-	-	-	-	-	-
	<i>Echinorhynchus</i> sp. a	-	-	8.257	-	-	-	-
Crustacea	<i>Chondracanthodes deflexus</i> a	-	5.575	-	-	-	-	-
	<i>Chondracanthodes radiatus</i> a	3.001	-	-	-	-	-	-
	<i>Clavella adunca</i> a	3.002	-	-	-	-	-	-

3. Ergebnisse

Notoscopelus kroyeri

Insgesamt konnten aus den 74 untersuchten *Notoscopelus kroyeri* vier verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *N. kroyeri* ausschließlich aus generalistischen Parasitenarten zusammensetzt (Tab. 8). Mit Ausnahme von *Lethadena* sp., der einen Spezifitätsindex von 5,574 aufwies (metastenoxen), wiesen alle übrigen Parasitenarten keine Spezifität (Werte >5,574) zum Wirt auf (Tab. 8).

Maurolicus muelleri (MAR)

Insgesamt konnten aus den 100 untersuchten *Maurolicus muelleri* zwei verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Der Spezifitätsindex konnte nur für *Anisakis simplex* (s.s.) berechnet werden, da es sich bei *Scolex pleuronectis* um einen Überbegriff für Cestoden-Larven der Ordnung Tetraphyllidea handelt. Die Berechnung der Spezifität von *Anisakis simplex* (s.s.) zeigte, dass sich die Parasitenfauna von *M. muelleri* ausschließlich aus generalistischen Parasitenarten (9,448) zusammensetzt (Tab. 8).

Maurolicus muelleri (ND)

Insgesamt konnten aus den 100 untersuchten *Maurolicus muelleri* vier verschiedene Parasitenarten / -taxa isoliert und identifiziert werden. Die Analysen zur Spezifität der einzelnen Parasitenarten zeigten, dass sich die Parasitenfauna von *M. muelleri* ausschließlich aus generalistischen Parasitenarten mit einem Spezifitätsindex von >6,610 (euryxen) zusammensetzt (Tab. 8).

Allgemein betrachtet setzt sich die Parasitenfauna der untersuchten bathydemersalen Tiefseefische mit einigen wenigen Ausnahmen (Tab. 8) aus meso-, metastenoxenen (stenoxene Parasiten) und euryxenen Parasitenarten zusammen. Die Parasitenfauna der pelagischen Tiefseefische beinhaltet dagegen rein euryxene Parasitenarten (Tab. 9). Ihre Parasitenfauna weist somit eine rein generalistische Lebensweise auf.

Tab. 9: Spezifitätsgrade der nachgewiesenen Parasiten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosaurus macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). Die Werte wurden mit Hilfe der Parasitennachweise in Klimpel et al. (2001) ermittelt. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Parasitentaxa	OGS		MAR				ND
	<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Digenea	eury xen	metastenoxen	metastenoxen	eury xen	eury xen	----	eury xen
Monogenea	metastenoxen	mesostenoxen	----	----	----	----	----
Cestoda	eury xen	metastenoxen	----	----	----	----	----
Nematoda (l)	eury xen	eury xen	eury xen	eury xen	eury xen	eury xen	eury xen
Nematoda (a)	metastenoxen	metastenoxen	----	----	----	----	----
Acanthocephala	eury xen	----	----	----	----	----	----
Crustacea	----	eury xen	----	----	----	----	----

3. Ergebnisse

3.1.4 Einzelartbeschreibung

In dieser Arbeit wurden insgesamt 42 verschiedene metazoische Parasitenarten /-taxa nachgewiesen. Diese ließen sich den Digenea, Monogenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala und Crustacea zuordnen (siehe Kapitel 3.1). Diagnostisch lassen sich diese Parasitentaxa anhand der Merkmale zwei Saugnäpfe und ein gegabelter Darm (Digenea), ein bis drei die Mundöffnung umgebenden Saugnäpfe (Prohaptor) und einen Opisthaptor (hintere Halteapparat) (Monogenea), ein Scolex, eine Proliferationzone und eine Strobila (Cestoda), eine zylindrisch bis fadenartige Gestalt, meist drei Lippen und einen den Wurm durchziehenden Darm (Nematoda), eine zylindrische unsegmentierte Gestalt, eine Proboscis und ein fehlender Darm (Acanthocephala), ein Exoskelett, eine Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen und zwei Paar Antennen (Crustacea) erkennen.

Im Folgenden werden sämtliche der im Rahmen dieser Arbeit isolierten Parasitenarten charakterisiert und beschrieben. Bildtafeln und Zeichnungen sollen die Wiedererkennung der nachgewiesenen Taxa eindeutig sicherstellen. Dabei erfolgt die Beschreibung entsprechend der jeweiligen Parasitentaxa. Arten innerhalb einer Familie sind alphabetisch aufgeführt. Vor der eigentlichen Beschreibung folgen Angaben über bekannte Wirte (Fische), Sitz der Parasiten im Wirt, Entwicklungsstadium, Verbreitung sowie Tiefenhorizonte, in denen die Parasitenart bereits nachgewiesen wurde. Die Tiefenhorizonte sind unterteilt nach den jeweiligen Einzelnachweisen, gefolgt vom Tiefenbereich (durch rot markierten Balken).

A) Digenea

Ordnung: Hemiuriformes

Familie: Derogenidae

Derogenes varicus (Müller, 1780) Looss, 1901

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Anarhichas denticulatus*, *A. lupus*, *A. minor*, *Anoplopoma fimbria*, *Antimora rostrata*, *Aptocyclus ventricosus*, *Caelorinchus parallelus*, *Channichthys rhinocerotus*, *Coryphaenoides rupestris*, *Dissostichus eleginoides*, *Helicolenus dactylopterus*, *Macrourus berglax*, *Macruromus magellanicus*, *Merluccius albidus*, *M. australis*, *Molva molva*, *Nezumia bairdii*, *Phycis blennoides*, *P. chesteri*, *Polymixia nobilis*, *Sebastes aleutianus*, *S.*

alutus, *S. borealis*, *S. diploproa*, *S. marinus*, *S. mentella*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. zacentrus*, *Selachophidium guentheri*, *Trachyrincus scabrus*, *Zanclorhynchus spinifer* (Klimpel et al. 2001).

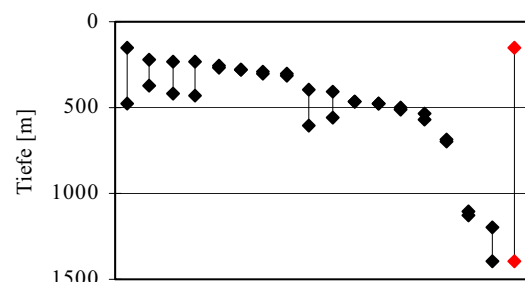


Abb. 2: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *D. varicus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Verbreitung: Barentsmeer, Golf von Biskaya, Flämische Kappe, Falkland Patagonien Schelf, Funk Inseln, Gohavn, Heard Inseln, Küste vor Argentinien, Schottischer Schelf-Bereich, südliches Labrador, Nordsee, Tortugas, West Küste Grönlands, (Atlantischer Ozean), British Columbia, Cape Ommaney, Icy Bay, La Pérouse Bank, Küste vor Chile, Küste vor Hokkaido, Queen Charlotte Inseln, Santa Maria Inseln, Strait of Georgia, Vancouver Inseln (Pazifischer Ozean), Kerguelen Island, Küste vor Mosambique (Indischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 131-361m (MacKenzie & Longshaw 1995), 147-472m, 236-702m (Bourgeois & Ni 1984), 180-1100m (Bray 2004), 190-454m (Zdzitowiecki & Pisano 1996), 223-369m (Moran et al. 1996), 280m (Bray 1979), 400-600m (Zubchenko 1981), 480m (Bray 1973), 540-575m (Manter 1934), 650-1500m (Rodriguez & George-Nascimento 1966), 1100-1130m, 1200-1400m (Zubchenko 1981) (Abb. 2).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Körperform von *Derogenes varicus* ist länglich-oval und weist ein zugespitztes Hinterende sowie eine behakte Körperoberfläche auf. Der Mundsaugnapf (MS) ist kleiner als der Bauchsaugnapf (BS). Er besitzt einen kräftigen Pharynx (P), dem ein kurzer Oesophagus folgt. Diesem schließt sich ein gegabelter, lang gestreckter Darm (D) an, der fast bis zum Körperende reicht. Die beiden globulären Hoden (H) liegen nebeneinander und sind dicht hinter dem Bauchsaugnapf angeordnet. Zwischen dem Bauchsaugnapf und den Hoden liegt das Ovar (O). Oberhalb des Ovars liegen zwei ungelappte, rundliche Vitellarien (V). Der gewundene Uterus (U) reicht bis zum Körperende und ist mit großen Eiern gefüllt. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden.

Messungen: In Tabelle 10 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *D. varicus* zusammengefasst.

Bemerkungen: *Derogenes varicus* zählt zu den weltweit verbreiteten Parasiten. Die hier vorliegenden Exemplare ließen sich auf Grund der Originalbeschreibung dieser Art zuordnen. Insbesondere die Ausdehnung des Uterus ist artspezifisch.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

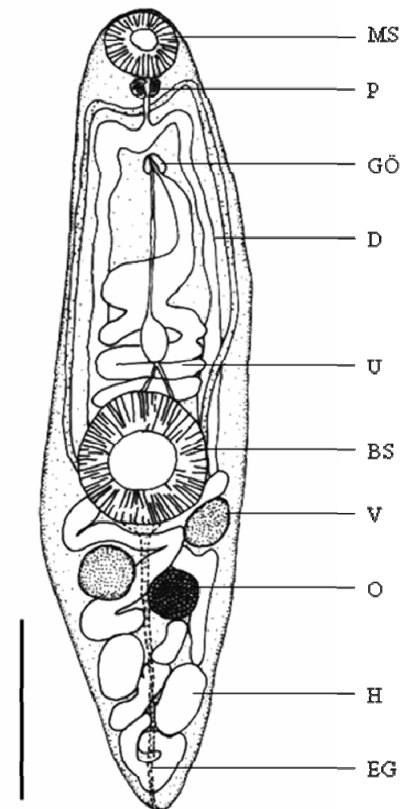


Abb. 3: Habitus des digenen Trematoden *Derogenes varicus*. Balken: 0,6mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, GÖ: Geschlechtsöffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Nachweisliteratur: Bourgeois & Ni (1984); Bray (1979; 1973; 2004); Brinkmann (1975); Klimpel et al. (2001; 2006); MacKenzie & Longshaw (1995); Manter (1934); Moran et al. (1996); Polyanski (1966); Rodriguez & George-Nascimento (1996); Zdzitowiecki & Pisano (1996); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 3, Fototafel 1A.

Tab. 10: Morphometrische Daten (in mm) zu *D. varicus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	–	4	5	L	–	1,05	1,10	–	0,99-1,18	0,72-1,37
max. Körperbreite	–	4	5	B	–	0,30	0,31	–	0,30-0,31	0,24-0,35
Mundsaugnapf	–	4	5	L	–	0,11	0,13	–	0,11	0,11-0,15
	–	4	5	B	–	0,13	0,15	–	0,11-0,15	0,11-0,19
Bauchsaugnapf	–	4	5	L	–	0,20	0,24	–	0,19-0,23	0,19-0,27
	–	4	5	B	–	0,16	0,22	–	0,15-0,19	0,19-0,27
Pharynx	–	4	5	L	–	0,05	0,05	–	0,04-0,06	0,04-0,06
Hoden	–	4	5	L	–	0,07	0,09	–	0,06-0,08	0,06-0,12
	–	4	5	B	–	0,07	0,06	–	0,05-0,072	0,05-0,07
Eier	–	4	5	L	–	0,05	0,05	–	0,04-0,060	0,04-0,06
	–	4	5	B	–	0,03	0,03	–	0,02-0,04	0,02-0,04

Gonocerca minuta Campbell & Munroe, 1977

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Nezumia bairdi* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Hudson Canyon (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 260-1965m (Campbell et al. 1980),
1396-4815m (Campbell & Munroe 1997) (Abb. 4).

Beschreibung / Charakterisierung:

Gonocerca minuta besitzt eine längliche Körperform mit zugespitztem Hinterende. Die Körperoberfläche weist keine Haken auf. Der Bauchsaugnapf (BS) bildet den Körperabschnitt mit der höchsten Breite und ist größer als der Mundsaugnapf (MS). Dem kurzen Pharynx schließen sich zwei lang gestreckte Darmschenkel (D) an, die fast bis zum Körperende

reichen. Hinter dem Bauchsaugnapf liegt das Ovar (O), von dem der mit Eiern gefüllte und bis zum Pharynx reichende Uterus (U) abgeht. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Hinter dem Ovar liegen zwei globuläre Vitellarien (V) hinter denen sich die beiden Hoden (H) befinden.

Messungen: In Tabelle 11 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *G. minuta* zusammengefasst.

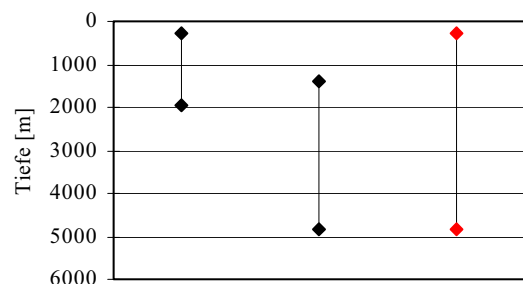


Abb. 4: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. minuta* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Gonocerca minuta* zuordnen. Insbesondere die diagonale Stellung der Hoden im posterioren Körperabschnitt sowie die Lage des Ovars und der Vitellarien stimmen mit der Beschreibung in der Originalliteratur überein.

Bestimmungsliteratur: Campbell & Munroe (1977).

Nachweisliteratur: Campbell & Munroe (1977); Campbell et al. (1980); Kellermanns et al. (2009); Klimpel et al. (2001).

Abbildung: Abb. 5, Fototafel 1B.

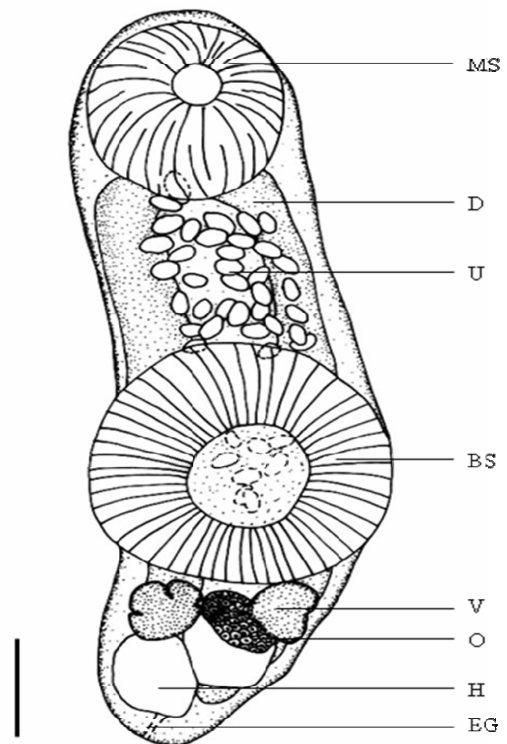


Abb. 5: Habitus des digenen Trematoden *Gonocerca minuta*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, U: Uterus, V: Vitellarien.

Tab. 11: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. minuta*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	L	7,80	1,50-4,10
max. Körperbreite	5	B	0,67	0,30-1,40
Mundsaugnapf	5	L	0,43	0,20-0,60
	5	B	0,42	0,30-0,50
Bauchsaugnapf	5	L	0,70	0,30-0,90
	5	B	0,70	0,30-0,90
Pharynx	5	L	0,80	0,20-1,30
Hoden	5	L	0,37	0,20-0,60
	5	B	0,33	0,20-0,50
Eier	5	L	0,07	0,05-0,10
	5	B	0,05	0,05-0,07

Gonocerca phycidis* Manter, 1925*Sitz im Wirt:** Magen**Stadium im Wirt:** adult

Tiefseefischwirte: *Anarhichas lupus*, *Bathygadus macrops*, *Caelorinchus caelorinchus*, *C. fasciatus*, *C. japonicus*, *Caelorinchus* sp., *Chaenocephalus aceratus*, *Channichthys rhinoceratus*, *Chionodraco rastrispinosus*, *Coryphaenoides armatus*, *C. carapinus*, *C. marginatus*, *C. mexicanus*, *C. rupestris*, *C. zaniophorus*, *Cryodraco antarcticus*, *Dissostichus eleginoides*, *Ebinania vermiculata*, *Hallosauropsis macrochir*, *Macrourus berglax*, *M. carinatus*, *M. holotrachys*, *M. whitsoni*, *Malacocephalus laevis*, *M. occidentalis*, *Merluccius australis*, *Nezumia aequalis*, *N. bairdi*, *Trematomus bernacchii*, *T. loennbergii* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Anton Dohrn Bank, Hudson Canyon, Küste vor Argentinien, Falkland Inseln, Falkland Patagonien Schelf, Funk Insel Bank, Golf von Mexiko, Karibische See, Labradorsee, New York Bucht, Nord-Schottland Rinne, Tortugas (Atlantischer Ozean), Küste vor Chile, Santa Maria Inseln, Suruga Bucht (Pazifischer Ozean), Admiralty Bucht, Halley Bucht, Heard Inseln, Kap Norvegia, McMurdo Sound, südliche Georgia Inseln, Südliche Shetlandinseln, Weddellmeer (Antarktis), Kerguelen Insel, Ob Bank, Lena Bank (Indischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 50-500m (Zdzitowiecki 1991), 131-361m (MacKenzie & Longshaw 1995), 200-234m (Gibson 1976), 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 200-4900m (Bray 2004), 260-1965m (Campbell et al. 1980), 200-1000m (Machida & Kamegai 1997), 284m (Bray 1979), 300m (Zdzitowiecki & Cielecka 1998), 375m, 430-612m, 491m, 728m, 1064m, 1170m (Blend 1966), 420-1960m (Campbell et al. 1980), 465m, 590m (Zdzitowiecki 1997), 500m (Zdzitowiecki & Cielecka 1998), 548m (Manter 1934), 620-640m (Walter et al. 2002), 625m, 655m (Blend 1996), 630m (Zdzitowiecki & Cielecka 1997a), 650-1500m (Rodriguez & George-Nascimento 1996), 840m (Szuks 1980), 1250-2740m, 1500-5179m, 1885-4815m (Campbell et al. 1980), 1396-4815m (Campbell & Munroe 1977) (Abb. 6).

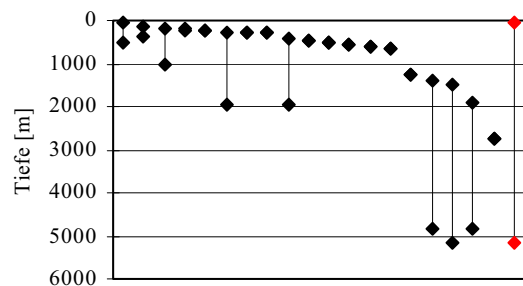


Abb. 6: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. phycidis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Beschreibung/Charakterisierung:

Gonocerca phycidis weist eine längliche Körperform mit zugespitztem Hinterende auf. Seine Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf (BS) bildet den breitesten Körperabschnitt und ist größer als der Mundsaugnapf (MS). Dem kurzen Pharynx (P) schließen sich zwei lang gestreckte Darmschenkel (D) an, die fast bis zum Körperende reichen. Hinter dem Bauchsaugnapf liegt das Ovar (O), von dem der mit Eiern gefüllte und bis zum Pharynx reichende Uterus (U) abgeht. Ein Cirrus-Sack

3. Ergebnisse

(C) ist vorhanden. Hinter dem Ovar liegen zwei globuläre Vitellarien (V) hinter denen sich die zwei großen Hoden (H) befinden.

Messungen: In Tabelle 12 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *G. phycidis* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Gonocerca phycidis* zuordnen. Dabei waren insbesondere die charakteristische Stellung der Hoden hinter den Vitellarien am Körperende zur Bestimmung der Art von nutzen.

Bestimmungsliteratur: Campbell & Munroe (1977); Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Blend (1996); Bray (1979; 2004); Campbell & Munroe (1977); Campbell et al. (1980); Gaevskaya & Rodjuk (1988); Gibson (1976); Klimpel et al. (2001; 2006); Machida & Kamegai (1997); MacKenzie & Longshaw (1995); Manter (1934); Rodriguez & George-Nascimento (1996); Szuks (1980); Walter et al. (2002); Zdzitowieki (1991); Zdzitowiecki & Cielecka (1997a; 1997b; 1998).

Abbildung: Abb. 7, Fototafel 1C.

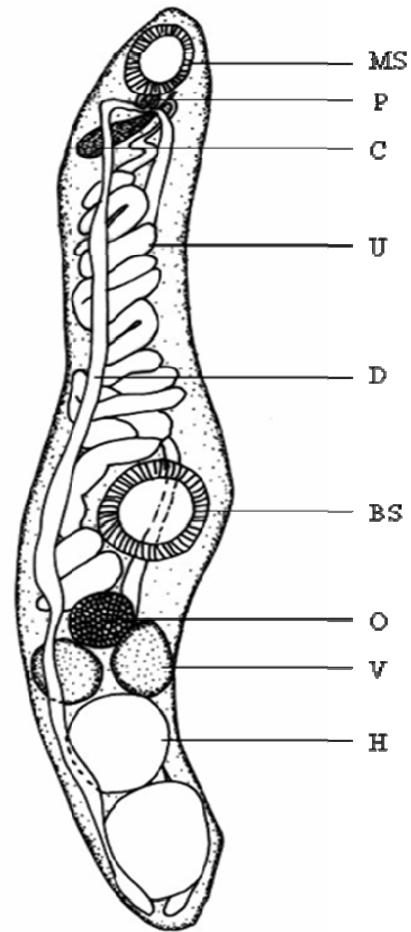


Abb. 7: Habitus des digenen Trematoden *Gonocerca phycidis*. Balken: 1,6mm. BS: Bauchsaugnapf, C: Cirrus-Sack, D: Darm, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

Tab. 12: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. phycidis*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	5	5	5	L	3,53	3,11	3,24	2,39-4,18	0,95-5,05	2,39-4,18
max. Körperbreite	5	5	5	B	1,63	2,56	1,58	0,78-2,55	0,87-3,76	0,78-2,36
Mundsaugnapf	5	5	5	L	0,37	0,37	0,33	0,30-0,42	0,15-0,61	0,27-0,42
	5	5	5	B	0,28	0,41	0,27	0,11-0,34	0,15-0,68	0,11-0,34
Bauchsaugnapf	5	5	5	L	0,72	0,66	0,62	0,49-0,99	0,27-1,03	0,49-0,76
	5	5	5	B	0,38	0,62	0,46	0,49-0,87	0,27-0,99	0,49-0,87
Pharynx	5	5	5	L	0,12	0,11	0,11	0,10-0,14	0,06-0,17	0,10-0,14
Hoden	5	5	5	L	0,33	0,40	0,31	0,23-0,40	0,12-0,66	0,23-0,40
	5	5	5	B	0,30	0,33	0,27	0,19-0,36	0,10-0,54	0,19-0,31
Eier	5	5	5	L	0,05	0,04	0,05	0,04-0,06	0,04-0,05	0,04-0,06
	5	5	5	B	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02

3. Ergebnisse

Familie: Hemiuridae

Brachyphallus crenatus (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirt: *Anaplopoma fimbria*, *Dissostichus eleginoides*, *Macrourus carinatus*, *Macrourus holotrachys*, *Sebastes marinus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Falkland, Patagonisches Schelf (Atlantischer Ozean), Küste vor Neuseeland, Queen Charlotte Inseln, Queen Charlotte Sound, Santa Maria Insel, Vancouver (Pazifischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 307-309m, 650-1500m (Rodrigues & George-Nascimento 1996) (Abb. 8).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die isolierten *Brachyphallus crenatus* besitzen eine lang gestreckte Körperform. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich am Ende des ersten Drittels des vorderen Körperbereichs und ist minimal größer als der Mundsaugnapf (MS). Vom Mundsaugnapf aus geht das Ende des Pharynx (P) ab, an den sich ein kurzer Oesophagus anschließt. Der nun folgende Darm (D) gabelt sich links und rechts und reicht bis zum Eksoma (E) am hinteren Körperende. Die Hoden (H) sind in Höhe der Körpermitte angeordnet. Der Uterus (U) beginnt unterhalb des Ovars (O) und läuft anschließend cranial weiter. *B. crenatus* besitzt zwei Vitellarien (V). Diese sind tandemartig hinter dem Bauchsaugnapf angeordnet.

Messungen: In Tabelle 13 sind die morphometrischen Daten der aus *Maurolicus muelleri* isolierten *B. crenatus* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Brachyphallus crenatus* zuordnen. Insbesondere das Vorhandensein eines Eksomas sowie die gelappte

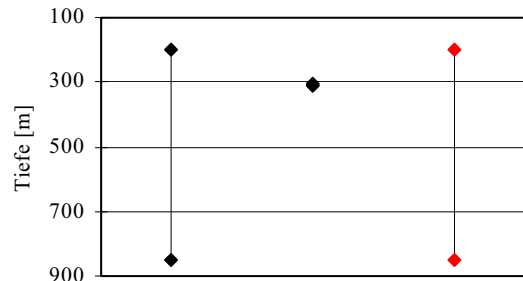


Abb. 8: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *B. crenatus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

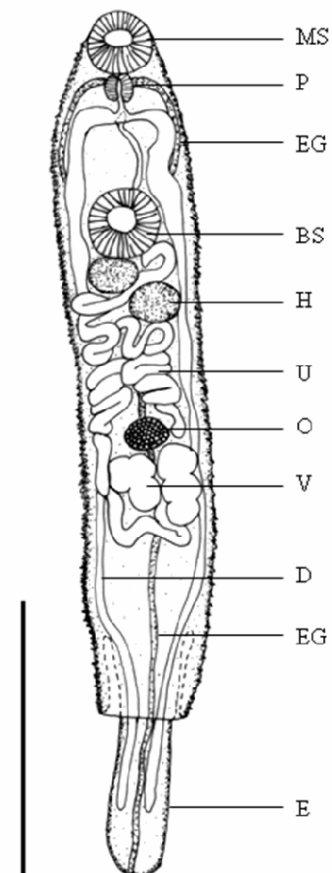


Abb. 9: Habitus des digenen Trematoden *Brachyphallus crenatus*. Balken: 0,5mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, E: Eksoma, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Struktur der Vitellarien stimmten mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Gaevskaya & Rodjuk (1988); Klimpel et al. (2001; 2007); Rodrigues & George-Nascimento (1996).

Abbildung: Abb. 9, Fototafel 1D.

Tab. 13: Morphometrische Daten (in mm) zu *B. crenatus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	1	L	1,29	1,30
max. Körperbreite	1	B	0,19	0,19
Mundsaugnapf	1	L	0,08	0,08
	1	B	0,08	0,08
Bauchsaugnapf	1	L	0,15	0,15
	1	B	0,11	0,11
Pharynx	1	L	0,04	0,04
Hoden	1	L	0,04	0,04
	1	B	0,04	0,04
Eier	1	L	-	-
	1	B	-	-
Eksoma	1	L	0,27	0,28

***Genolinea laticauda* Manter, 1925**

Sitz im Wirt: Magen, Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirt: *Macrourus berglax*, *Nezumia bairdii*, *Phycis chesteri* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Funk Insel Bank, südliche Labradorsee, schottisches Schelf (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 180-1000m (Bray 2004), 284m, 232m (Bray 1979), 400-450m (Zubchenko 1981) (Abb. 10).

Beschreibung / Charakterisierung:

Genolinea laticauda besitzt eine lang gestreckte Körperform. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich am Ende des vorderen Körperdrittels und ist größer als der Mundsaugnapf (MS). Vom Mundsaugnapf ausgeht das Ende des Pharynx (P) ab. An den Pharynx schließt sich ein kurzer Oesophagus an. Der nun folgende Darm (D) gabelt sich links und rechts und reicht bis zum hinteren Körperende. Die Hoden (H)

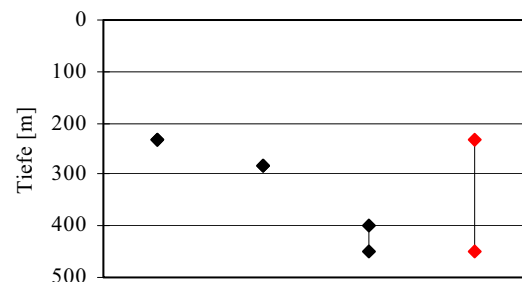


Abb. 10: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. laticauda* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

sind in Höhe der Körpermitte tandemartig angeordnet. Der Uterus (U) liegt vor dem Ovar (O). Der Digenee besitzt zwei Vitellarien (V). Diese sind tandemartig hinter dem Ovar angeordnet.

Messungen: In Tabelle 14 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *G. laticauda* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Genolinea laticauda* zuordnen. Dabei stimmten insbesondere Merkmale wie der weit vorne, im ersten Körperdrittel liegende Bauchsaugnapf sowie die in der Körpermitte liegenden Hoden, welche durch den Uterus voneinander getrennt werden, mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Bray (1979); Klimpel et al. (2001; 2006); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 11, Fototafel 1E.

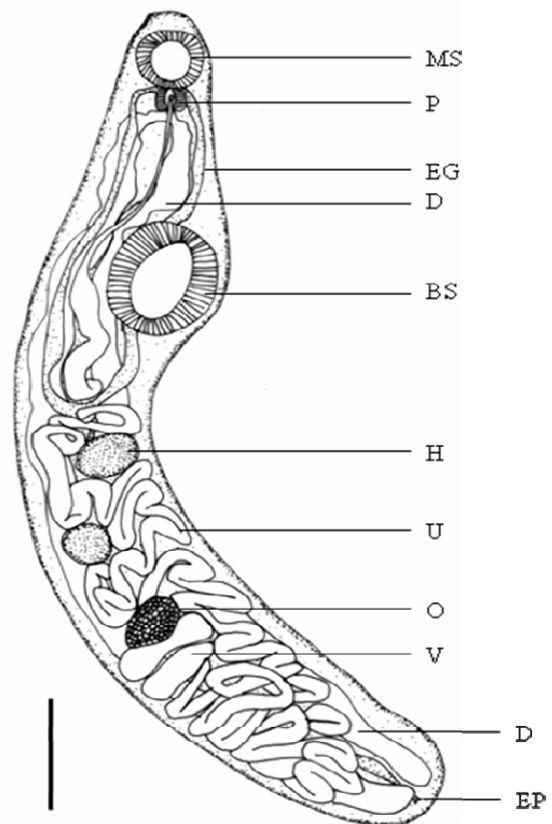


Abb. 11: Habitus des digenen Trematoden *Genolinea laticauda*. Balken: 0,2mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

Tab. 14: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. laticauda*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	5	5	5	L	1,55	2,20	1,99	1,18-2,09	1,29-2,81	1,60-2,24
max. Körperbreite	5	5	5	B	0,36	0,49	0,40	0,26-0,46	0,42-0,60	0,30-0,52
Mundsaugnapf	5	5	5	L	0,10	0,12	0,09	0,08-0,11	0,08-0,15	0,08-0,11
	5	5	5	B	0,11	0,15	0,14	0,078-0,15	0,15	0,11-0,15
Bauchsaugnapf	5	5	5	L	0,19	0,29	0,21	0,11-0,23	0,19-0,27	0,19-0,23
	5	5	5	B	0,21	0,24	0,23	0,15-0,27	0,19-0,30	0,19-0,27
Pharynx	5	5	5	L	0,06	0,07	0,07	0,05-0,07	0,06-0,08	0,06-0,08
Hoden	5	5	5	L	0,09	0,12	0,03	0,07-0,12	0,06-0,24	0,05-0,14
	5	5	5	B	0,38	0,17	0,10	0,05-0,32	0,11-0,29	0,01-0,17
Eier	5	5	5	L	0,03	0,03	0,03	0,02-0,06	0,02-0,04	0,02-0,04
	5	5	5	B	0,01	0,01	0,01	0,01-0,02	0,01	0,01-0,02

Glomericirrus macrouri (Gaevsкая, 1975) Gaevsкая, 1979

Sitz im Wirt: Magen, Darm, Leibeshöhle

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirt: *Caelorinchus caelorinchus*, *C. caribbaeus*, *Coryphaenoides rupestris*, *Cryodraco antarcticus*, *Dolloidraco longedorsalis*, *Hoplostethus atlanticus*, *Macrourus carinatus*, *M. holotrachys*, *M. whitsoni*, *Malacocephalus occidentalis*, *Nezumia aequalis*, *N. bairdii*, *Trachyrincus scabrus*, *Trematomus eulpidotus*, *T. lepidorhinus*, *T. loennbergii* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Davis Strasse, Falkland, Faroe Inseln, Flanen Inseln, Flemisch Cap Bank, Grand Bank, Golf von Mexiko, Labrador, Neufundland Bank, Rockall, Rosemary Bank, St. Kilda, Tory Insel (Atlantischer Ozean), Admiralty Bay, Halley Bay, Kap Norwegia, Süd-Shetland Inseln, Weddell Meer (Antarktis) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 50-500m (Zdzitowiecki 1991), 200-850m (Gaevsкая & Rodjuk 1988), 245-590m (Zdzitowiecki 1997), 329-347m, 364m, 375m, 448m, 473m, 475m, 519m, 534m (Blend 1996), 620-640m (Walter et al. 2002), 625m, 630m, 870m, 1540m (Zdzitowiecki & Cielecka 1997a), 640m, 820-860m, 900-920m, 970-1025m, 880-1000m, 1120-1140m, 1300-1320m (Gibson & Bray 1986), 1100-1130m (Zubchenko 1981) (Abb. 12).

Beschreibung / Charakterisierung:

Der Körper ist abgeflacht und gestreckt. Der Mundsaugnapf (MS) liegt subterminal und ist kleiner als der Bauchsaugnapf (BS). Vom Mundsaugnapf ausgeht das Ende des Pharynx (P) ab, an den sich ein kurzer Oesophagus anschließt. Der nun folgende Darm (D) gabelt sich links und rechts und reicht bis zum hinteren Körperende. Der Darm reicht bis ins Eksoma (E) am hinteren Körperende und beinhaltet am ventralen Ende einen Exkretionsporus (EP). Die Hoden

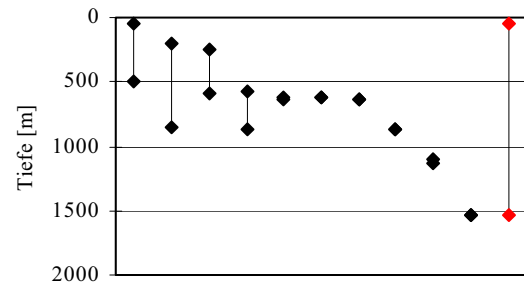


Abb. 12: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. macrouri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

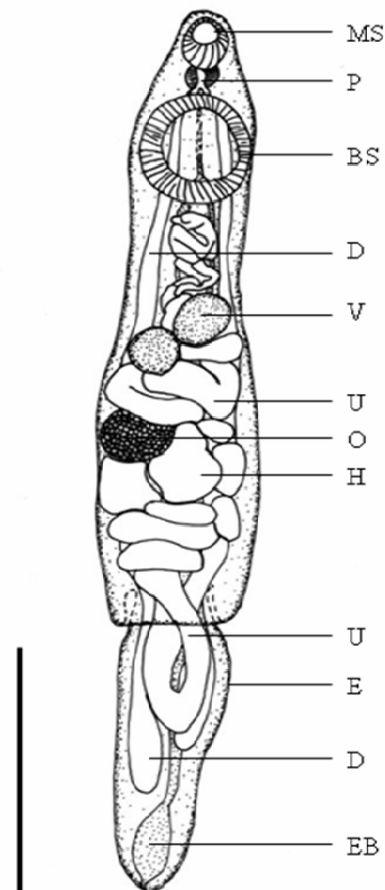


Abb. 13: Habitus des digenen Trematoden *Glomericirrus macrouri*. Balken: 0,5mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, E: Eksoma, EB: Exkretionsblase, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U; Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

(H) sind in Höhe der Körpermitte tandemartig angeordnet. Ein Cirrus-Sack ist ausgebildet. Das Ovar (O) liegt im mittleren Körperdrittel über den Hoden. Die zwei Vitellarien (V) liegen tandemartig oberhalb des Ovars. Der Uterus (U) nimmt den gesamten Körper bis zum Bauchsaugnapf ein und ist mit Eiern gefüllt.

Messungen: In Tabelle 15 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *G. macrouri* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Glomericirrus macrouri* zuordnen. Insbesondere das Vorhandensein eines Eksomas sowie die in der hinteren Körperhälfte unter dem Ovar liegenden Hoden stimmten mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson & Bray (1986).

Nachweisliteratur: Blend (1996); Gaevskaya & Rodjuk (1988); Gibson & Bray (1986); Kellermanns et al. (2009); Walter et al. (2002); Zdzitowiecki (1991; 1997); Zdzitowiecki & Cielecka (1997a); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 13, Fototafel 1F.

Tab. 15: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. macrouri*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	L	1,30	1,10-1,40
max. Körperbreite	5	B	0,30	0,29-0,31
Mundsaugnapf	5	L	0,10	0,10
	5	B	0,13	0,11-0,14
Bauchsaugnapf	5	L	0,20	0,19-0,21
	5	B	0,22	0,20-0,23
Pharynx	5	L	0,05	0,05
Hoden	5	L	0,13	0,13
	5	B	0,18	0,18
Eier	5	L	0,02	0,02
	5	B	0,02	0,02

3. Ergebnisse

***Lethadena* sp.**

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefschwirt: *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* (Klimpel et al. 2008a).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer-Rücken (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2008a).

Tiefenverteilung: 300-800m (Klimpel et al. 2008a)

(Abb. 14).

Beschreibung / Charakterisierung:

Der Körper ist abgeflacht und gestreckt. Der Mundsaugnapf ist kleiner als der Bauchsaugnapf. Vom Mundsaugnapf aus geht das Ende des Pharynx ab, an den sich ein kurzer Ösophagus anschließt. Der Darm gabelt sich links und rechts und reicht bis zum hinteren Körperende in das Eksoma. Die Hoden liegen horizontal versetzt hinter dem Bauchsaugnapf. Das Ovar liegt in der Körpermitte über den Vitellarien.

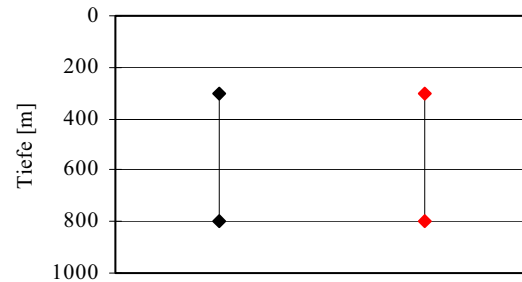


Abb. 14: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lethadena* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Messungen: In Tabelle 16 sind die morphometrischen Daten der aus *Myctophum punctatum* isolierten *Lethadena* sp. zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Gattung *Lethadena* zuordnen. Insbesondere das Vorhandensein eines gut entwickelten Eksomas, in welches die ungelappten, ovalen Vitellarien reichen sowie die in der Nähe des Mundsaugnapfes bzw. Pharynx liegende Geschlechtsöffnung stimmten mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Gibson et al. (2002); Klimpel et al. (2008a).

Tab. 16: Morphometrische Daten (in mm) zu *Lethadena* sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	1	L	2,81	2,81
max. Körperlänge	1	B	-	-
Mundsaugnapf	1	L	0,23	0,23
	1	B	0,19	0,19
Bauchsaugnapf	1	L	0,30	0,30
	1	B	0,27	0,27
Pharynx	1	L	-	-
Hoden	1	L	0,23	0,23
	1	B	0,23	0,23
Eier	1	L	-	-
	1	B	1,29	1,30

3. Ergebnisse

Familie: Lecithasteridae

Lecithaster confusus Odhner, 1905

Sitz im Wirt: Magen, Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirt: *Maurolicus muelleri* (Klimpel et al. 2004).

Verbreitung: Norwegische Rinne (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2004).

Tiefenverteilung: 175-215m (Klimpel et al. 2004) (Abb. 15).

Beschreibung / Charakterisierung:

Der Körper ist oval und spitzt sich nach hinten zu. Der Bauchsaugnapf (BS) ist ca. doppelt so groß wie der Mundsaugnapf (MS). Vom Mundsaugnapf aus geht der Pharynx (P) ab, an den sich ein kurzer Oesophagus anschließt. Der Darm (D) gabelt sich links und rechts vom Oesophagus ab. Die zwei Hoden (H) liegen hinter dem Bauchsaugnapf und sind tandemartig angeordnet. Der Uterus (U) nimmt den gesamten Körper bis zum Bauchsaugnapf ein. Unterhalb der Hoden liegt das Ovar (O). Die Vitellarien (V) liegen in Form von sieben kleinen Lappen unter dem Ovar.

Messungen: In Tabelle 17 sind die morphometrischen Daten der aus *Maurolicus muelleri* isolierten *Lecithaster confusus* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Lecithaster confusus* zuordnen. Insbesondere die sternförmige Gestalt der Vitellarien, bestehend aus sieben Lappen und die präovariale Stellung der Hoden stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Gibson et al. (2002); Klimpel et al. (2001; 2004).

Abbildung: Abb. 16, Fototafel 2A.

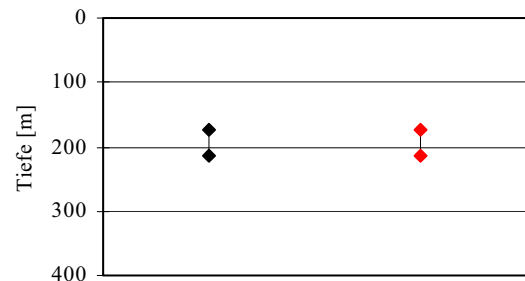


Abb. 15: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *L. confusus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

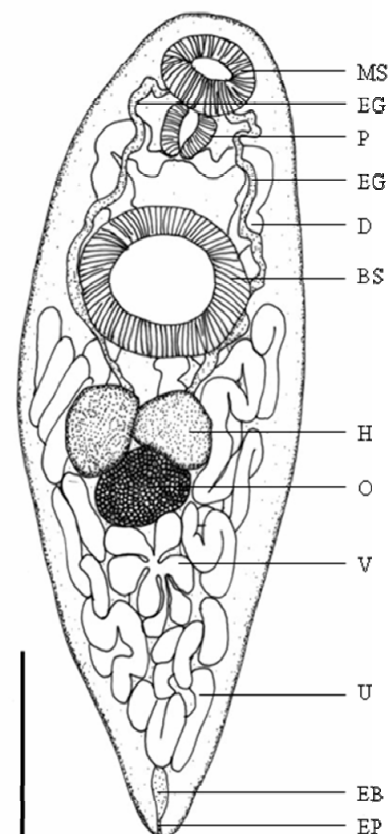


Abb. 16: Habitus des digenen Trematoden *Lecithaster confusus*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EB: Exkretionsblase, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Tab. 17: Morphometrische Daten (in mm) zu *L. confusus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	2	L	0,68	0,61-0,76
max. Körperbreite	2	B	0,27	0,23-0,30
Mundsaugnapf	2	L	0,07	0,06-0,08
	2	B	0,07	0,06-0,08
Bauchsaugnapf	2	L	0,13	0,11-0,15
	2	B	0,13	0,08-0,19
Pharynx	2	L	0,04	0,04
Hoden	2	L	-	-
	2	B	-	-
Eier	2	L	0,04	0,04
	2	B	0,04	0,04

Ordnung: Lepocreadiformes

Familie: Lepocreadiidae

Gibsonia borealis Campbell, 1992

Sitz im Wirt: Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirt: *Macrourus berglax* (Klimpel et al. 2001; 2006).

Verbreitung: Flämische Kappe, Neufundland, Ostgrönland (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001; 2006).

Tiefenverteilung: 425-464m, 514-521m (Campbell 1992) (Abb. 17).

Beschreibung / Charakterisierung:

Gibsonia borealis weist eine lange und gestreckte

Körperform auf. Die vordere Körperregion ist dreieckig und breiter als der hintere Körperabschnitt. Beginnend am posterioren Ende des Bauchsaugnapfs (BS) ist der hintere Körperabschnitt länglich und schmal. Bauch- und Mundsaugnapf (MS) sind in etwa gleich groß. Seine Körperoberfläche ist mit Haken versehen. Diese sind im vorderen Abschnitt in horizontalen Reihen angeordnet, in Höhe des Ovars (O) reduziert und im posterioren Körperabschnitt nur noch spärlich vorhanden. Der Digenee besitzt sowohl einen Präpharynx als auch einen Pharynx (P). Der Darm (D) gabelt sich (vom Oesophagus (OE) aus) links und rechts und reicht bis zum Körperende. Die zwei Hoden (H) sind tandemartig im hinteren Körperdrittel hinter dem Ovar angeordnet. Der Uterus nimmt den gesamten Körper bis zum Bauchsaugnapf ein und ist mit Eiern gefüllt. Die Vitellarien (V) verlaufen rechts und links und reichen bis

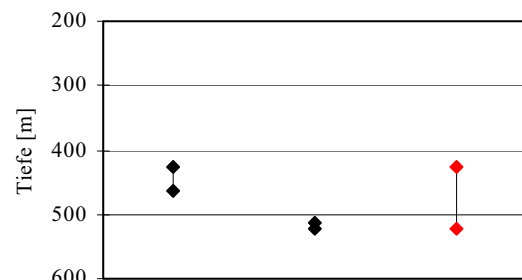


Abb. 17: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. borealis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

zum Bauchsaugnapf. Ein Cirrus-Sack ist ausgebildet.

Ein Exkretionsporus (EP) liegt am posterioren Ende.

Messungen: In Tabelle 18 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Gibsonia borealis* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Gibsonia borealis* zuordnen. Insbesondere der breite dreieckige Vorderkörper sowie die horizontal angeordneten Stacheln des Teguments am Vorderkörper stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Campbell (1992).

Nachweisliteratur: Campbell (1992); Klimpel et al. (2001; 2006).

Abbildung: Abb. 18, Fototafel 2B.

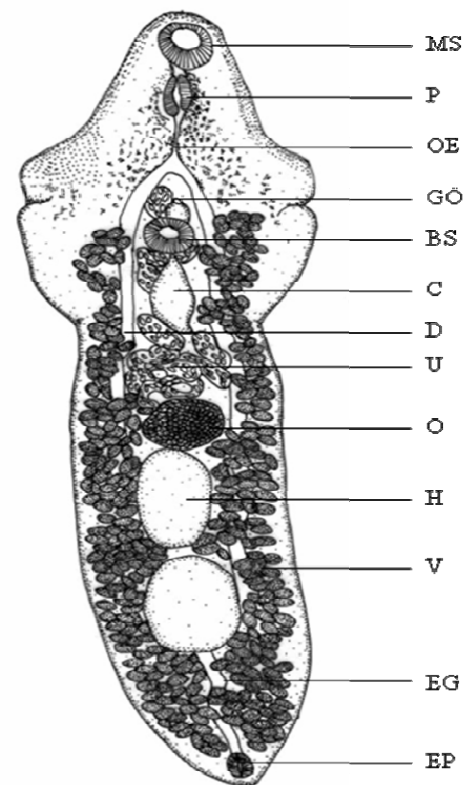


Abb. 18: Habitus des digenen Trematoden *Gibsonia borealis*. Balken: 0,4mm. BS: Bauchsaugnapf, C: Cirrus-Sack, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, GÖ: Geschlechtsöffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pylorus, U: Uterus mit Eiern, V: Vitellarien.

Tab. 18: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. borealis*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	5	5	5	L	2,49	2,16	2,14	2,01-3,12	1,75-2,39	1,71-2,55
max. Körperbreite	5	5	5	B	0,75	0,68	0,66	0,65-0,99	0,61-0,76	0,57-0,80
Mundsaugnapf	5	5	5	L	0,17	0,16	0,15	0,14-0,20	0,14-0,17	0,13-0,18
	5	5	5	B	0,19	0,16	0,16	0,14-0,24	0,14-0,18	0,14-0,18
Bauchsaugnapf	5	5	5	L	0,13	0,11	0,12	0,12-0,18	0,10-0,12	0,11-0,13
	5	5	5	B	0,14	0,09	0,13	0,12-0,18	0,07-0,11	0,12-0,16
Pharynx	5	5	5	L	0,11	0,11	0,11	0,10-0,13	0,10-0,12	0,08-0,13
Hoden	5	5	5	L	0,26	0,22	0,22	0,23-0,30	0,15-0,23	0,23-0,42
	5	5	5	B	0,15	0,14	0,13	0,11-0,19	0,11-0,15	0,08-0,15
Eier	5	5	5	L	0,06	0,06	0,06	0,05-0,07	0,05-0,07	0,05-0,06
	5	5	5	B	0,05	0,04	0,04	0,04-0,05	0,04	0,04-0,05

Lepidapedon beveridgei Campbell & Bray, 1993

Sitz im Wirt: Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides armatus*, *C. mediterraneus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Goban Spur, New York Bucht, Porcupine Bank, Rockall Trough (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 2000m, 2450m, 2890m, 3100m, 4000m (Bray & Gibson 1995), 2481m, 2603m, 2833m, 3740m (Campbell & Bray 1993) (Abb. 19).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Körperform von *Lepidapedon beveridgei* ist lang gestreckt, schmal und leicht abgeflacht. Die Körperoberfläche des Digeneen ist mit kleinen Häkchen versehen. Ein Präpharynx und Pharynx (P) sind vorhanden. Der Darm (D) gabelt sich links und rechts vom Oesophagus ab. Mund- und Bauchsaugnapf (MS und BS) sind ungefähr gleich groß ausgebildet. Der Bauchsaugnapf liegt am posterioren Ende des ersten Körperdrittels. In der posterioren Hälfte des Hinterendes liegen die Hoden (H). Das Ovar (O) besitzt eine ovale Form. Der Uterus (U) ist mit zahlreichen Eiern gefüllt. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden.

Messungen: In Tabelle 19 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Lepidapedon beveridgei* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Lepidapedon beveridgei* zuordnen. Insbesondere die langgestreckte Körperform, das im Vorderkörper gestachelte Tegument sowie das Vorhandensein eines Präpharynx stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Bray & Gibson (1995); Campbell & Bray (1993).

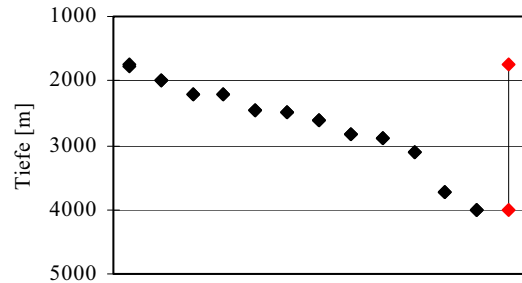


Abb. 19: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *L. beveridgei* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

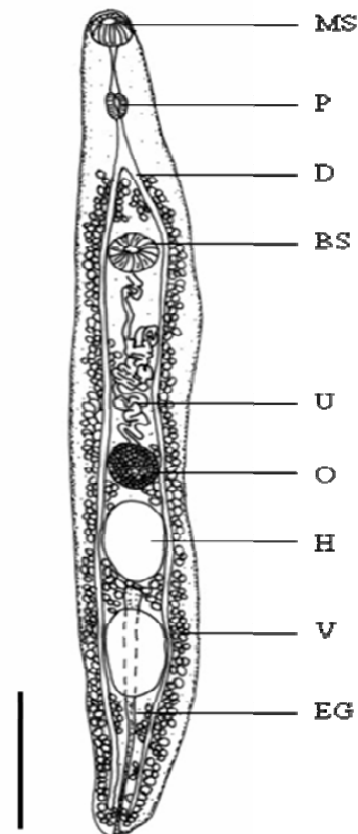


Abb. 20: Habitus des digenen Trematoden *Lepidapedon beveridgei*. Balken: 0,2mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Nachweisliteratur: Bray & Gibson (1995); Campbell & Bray (1993); Kellermanns et al. (2009); Klimpel et al. (2001).

Abbildung: Abb. 20, Fototafel 2C.

Tab. 19: Morphometrische Daten (in mm) zu *L. beveridgei*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	L	3,63	2,55-5,32
max. Körperbreite	5	B	0,37	0,34-0,49
Mundsaugnapf	5	L	0,17	0,11-0,23
	5	B	0,15	0,15
Bauchsaugnapf	5	L	0,16	0,15-0,19
	5	B	0,18	0,15-0,19
Pharynx	5	L	0,11	0,08-0,15
Hoden	5	L	0,304	0,18-0,42
	5	B	0,209	0,15-0,30
Eier	5	L	0,038	0,038
	5	B	0,038	0,038

Lepidapedon sp.

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Antimora rostrata*, *Caelorinchus caelorinchus*, *C. gilberti*, *Caelorinchus* sp., *Coryphaenoides armatus*, *C. carapinus*, *C. guentheri*, *C. leptolepis*, *C. zaniophorus*, *Dissostichus eleginoides*, *Macrourus berglax*, *Nezumia bairdii*, *N. cyrano* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Golf von Mexiko, New York Bucht, Porcupine Bank, Rockall Trough, Südgeorgien (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 260-1965m, 828-2967m, 1250-2740m, 1885-4815m (Campbell et al. 1980), 500m, 516-540m (Heath 1989), 655m, 695m, 1170m (Blend 1996), 2220m, 2880m, 2890m, 4100m (Bray & Gibson 1995) (Abb. 21).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Körperform von *Lepidapedon* sp. ist lang gestreckt, schmal und leicht abgeflacht. Die Körperoberfläche ist mit kleinen Häkchen versehen. Dem langen Präpharynx schließt sich der Pharynx an.

Der darauf folgende Oesophagus ist lang. Der Präpharynx ist genau so lang wie der Oesophagus. Mund- und Bauchsaugnapf sind ungefähr gleich groß ausgebildet. In der posterioren Hälfte des Hinterendes liegen zwei tandemartig angeordneten Hoden. Das Ovar besitzt eine ovale Form. Es wird durch

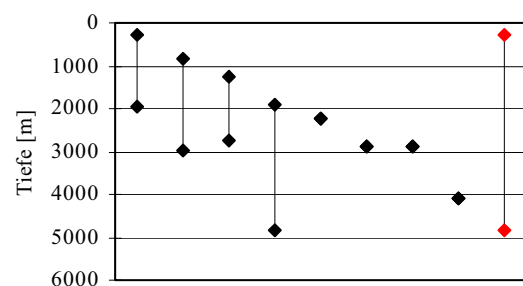


Abb. 21: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lepidapedon* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Vitellinfollikel von den anterior zu ihnen liegenden Hoden getrennt. Der Uterus liegt präovarial und ist mit zahlreichen Eiern gefüllt. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden.

Messungen: In Tabelle 20 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Lepidapedon* sp. zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Gattung *Lepidapedon* zuordnen. Insbesondere die langgestreckte Körperform, das gestachelte Tegument im Bereich des Vorderkörpers sowie die I-förmige Exkretionsblase stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Bray & Gibson (1995).

Nachweisliteratur: Blend (1996); Bray & Gibson (1995) Campbell et al. (1980); Heath (1989); Klimpel et al. (2006).

Tab. 20: Morphometrische Daten (in mm) zu *Lepidapedon* sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	–	–	1	L	–	–	2,39	–	–	2,39
max. Körperbreite	–	–	1	B	–	–	0,38	–	–	0,38
Mundsaugnapf	–	–	1	L	–	–	0,10	–	–	0,10
	–	–	1	B	–	–	0,10	–	–	0,10
Bauchsaugnapf	–	–	1	L	–	–	0,30	–	–	0,30
	–	–	1	B	–	–	0,24	–	–	0,24
Pharynx	–	–	1	L	–	–	0,06	–	–	0,06
Hoden	–	–	1	L	–	–	0,27	–	–	0,27
	–	–	1	B	–	–	0,16	–	–	0,16
Eier	–	–	1	L	–	–	0,08	–	–	0,08
	–	–	1	B	–	–	0,04	–	–	0,04

Ordnung: Plagiorchiiformes

Familie: Gorgoderidae

Degeneria halosauri (Bell, 1887) Campbell, 1977

Sitz im Wirt: Ureter

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Halosauropsis macrochir* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: New York Bucht, Hudson Canyon (Campbell 1977; Campbell et al. 1980).

Tiefenverteilung: 1500-5179m (Campbell et al. 1980), 1691-2654m (Campbell 1977) (Abb. 22).

Beschreibung / Charakterisierung:

Degeneria halosauri besitzt eine gedrungene und keulenartige Körperform. Die Körperoberfläche ist

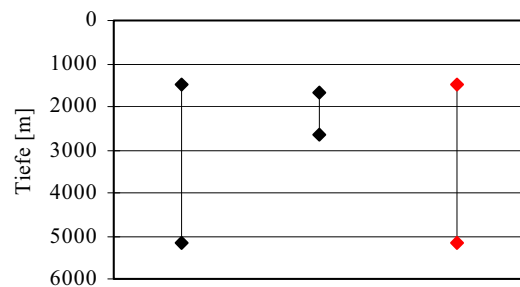


Abb. 22: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *D. halosauri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

unbehakt. Der Mundsaugnapf (MS) liegt ventroterminal. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich in der Körpermitte und ist in etwa genauso groß wie der Mundsaugnapf. Ein Pharynx (P) ist vorhanden. Diesem folgt ein kurzer Oesophagus (OE), von dem rechts und links die zwei Darmschenkel (D) abgehen. Die Darmschenkel reichen bis an das hintere Körperende. Die beiden Hoden (H) sind gelappt und liegen in der Körpermitte. Oberhalb des linken Hoden liegt das Ovar (O). Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Die Vitellarien (V) sind gelappt und liegen unterhalb des Bauchsaugnapfs. Der mit Eiern gefüllte Uterus (U) gabelt sich am posterioren Ende und reicht bis über den Bauchsaugnapf. **Messungen:** In Tabelle 21 sind die morphometrischen Daten der aus *Halosauropsis macrochir* isolierten *Degeneria halosauri* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Degeneria halosauri* zuordnen. Insbesondere die gedrungene, keulenförmige Körperform sowie die im Hinterkörper, schräg, ventral zum Darm liegenden Hoden, welche charakteristischerweise aus 7-12 großen unregelmäßigen Lappen bestehen, stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Campbell (1977c); Campbell et al. (1980).

Nachweisliteratur: Campbell (1977c); Campbell et al. (1980); Klimpel et al. (2001; 2008b).

Abbildung: Abb. 23, Fototafel 2D.

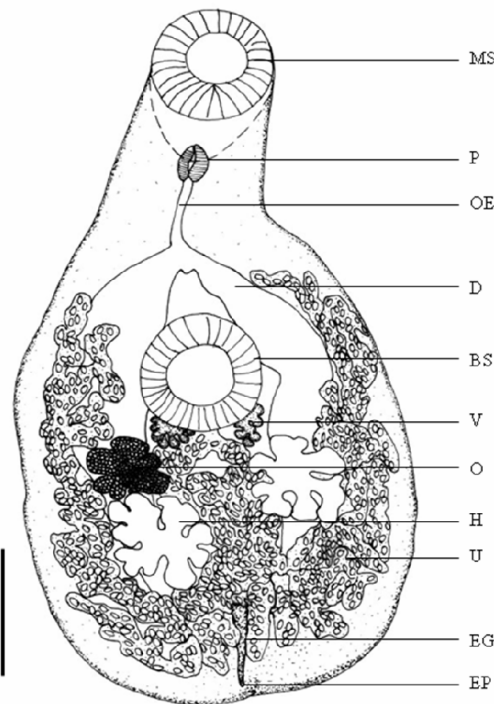


Abb. 23: Habitus des digenen Trematoden *Degeneria halosauri*. Balken: 1,0mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsblase, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien.

Tab. 21: Morphometrische Daten (in mm) zu *D. halosauri*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	1	L	5,36	5,37
max. Körperbreite	1	B	3,04	3,05
Mundsaugnapf	1	L	1,41	1,41
	1	B	1,33	1,33
Bauchsaugnapf	1	L	0,99	0,100
	1	B	1,03	1,04
Pharynx	1	L	0,27	0,28
Hoden	1	L	1,03	1,04
	1	B	0,61	0,61
Eier	1	L	0,08	0,08
	1	B	0,04	0,04

3. Ergebnisse

Familie: Opecoelidae

Allopodocotyle margolisi Gibson, 1995

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides mediterraneus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Rockall Trough (Gibson 1995).

Tiefenverteilung: 1745-1760m, 2220m, 2195m (Gibson 1995) (Abb. 24).

Beschreibung / Charakterisierung:

Allopodocotyle margolisi besitzt eine dorso-ventral abgeflachte längliche Körperform. Die Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich im ersten oberen Körperdrittel und ist größer als der Mundsaugnapf (MS). Ein langer Pharynx (P) mit kurzem Präpharynx ist vorhanden. Diesem folgt ein relativ langer Oesophagus (OE), von dem rechts und links die zwei Darmschenkel abgehen. Die Darmschenkel (D) reichen bis an das hintere Körperende. Die beiden Hoden (H) sind oval und liegen mittig zwischen Bauchsaugnapf und Körperhinterende. Über den Hoden liegt das Ovar (O). Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Der mit Eiern gefüllte Uterus (U) reicht bis zum Oesophagus.

Messungen: In Tabelle 22 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Allopodocotyle margolisi* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Allopodocotyle margolisi* zuordnen. Insbesondere der stärker zugespitzte Vorderkörper, in dem sich sowohl der Mundsaugnapf als auch der deutlich größere Bauchsaugnapf befinden, sowie die I-förmige Exkretionsblase, welche bis zu den Hoden und dorsal zum Ovar reichen, stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson (1995).

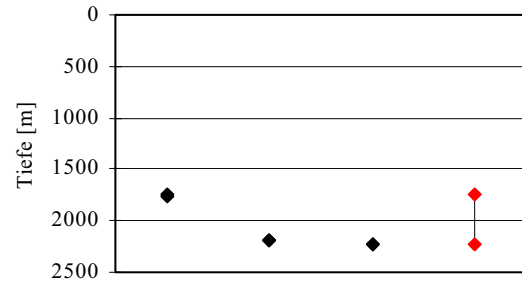


Abb. 24: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *A. margolisi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

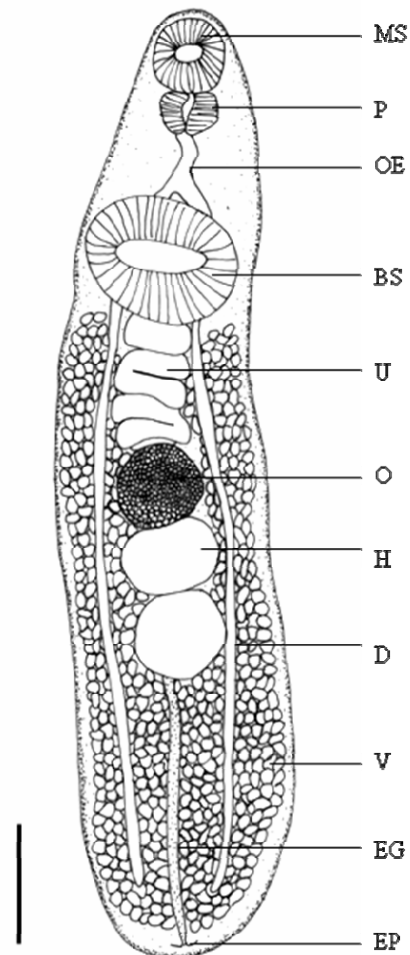


Abb. 25: Habitus des digenen Trematoden *Allopodocotyle margolisi*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Nachweisliteratur: Gibson (1995); Kellermanns et al. (2009); Klimpel et al. (2001).

Abbildung: Abb. 25, Fototafel 2E.

Tab. 22: Morphometrische Daten (in mm) zu *A. margolisi*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	L	6,13	5,60-6,40
max. Körperbreite	5	B	3,40	1,60-3,40
Mundsaugnapf	5	L	0,38	0,38
	5	B	0,31	0,31
Bauchsaugnapf	5	L	0,66	0,49-0,99
	5	B	0,51	0,31-0,88
Pharynx	5	L	0,72	0,11-0,15
Hoden	5	L	0,67	0,60-0,80
	5	B	0,60	0,60
Eier	5	L	0,05	0,04-0,05
	5	B	0,05	0,05

Gaevskajatrema halosauropsi Bray & Campbell 1996

Sitz im Wirt: Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Halosauropsis macrochir*
(Klumpel et al. 2001).

Verbreitung: Goban Spur, Rockall Trough (Bray & Campbell 1996).

Tiefenverteilung: 1908m, 2570m, 2293m (Bray & Campbell 1996) (Abb. 26).

Beschreibung / Charakterisierung:

Gaevskajatrema halosauropsi besitzt eine gedrungene und ovale Körperform. Die Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich in der Körpermitte und ist um ein Vielfaches größer als der Mundsaugnapf (MS) (nimmt zwei Drittel der ventralen Körperhälfte ein). Ein kurzer Präpharynx ist vorhanden. Dem Pharynx (P) folgt ein langer Oesophagus (OE), von dem rechts und links die zwei Darmschenkel (D) abgehen. Die Darmschenkel reichen bis an das hintere Körperende. Die beiden Hoden (H) liegen tandemartig am posterioren Ende. Die zwei Hoden liegen hinter dem Bauchsaugnapf im hinteren Körperdrittel diagonal übereinander und füllen diesen fast komplett aus. Lateral zum anterioren Hoden liegt das fast ebenso große Ovar (O). Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Der mit Eiern gefüllte Uterus (U) reicht bis zum Oesophagus.

Messungen: Die einzigen Exemplare dieses Digeneen wurden zur Bestätigung der identifizierten Art an Herrn Dr. Bray (Natural History Museum, London) gesendet.

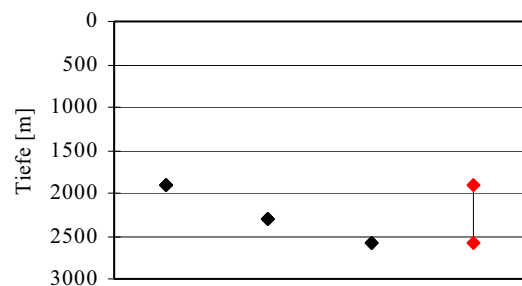


Abb. 26: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *G. halosauropsi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Gaevskajatrema halosauropsis* zuordnen. Insbesondere der in der Körpermitte liegende deutlich größere Bauchsaugnapf, das Vorhandensein eines Präpharynx sowie die zwei schrägen, unregelmäßig gelappten Hoden, welche den überwiegenden Teil des Hinterkörpers einnehmen, stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Bray & Campbell (1996).

Nachweisliteratur: Bray & Campbell (1996); Klimpel et al. (2001; 2008b).

Abbildung: Abb. 27 (verändert nach Bray & Campbell (1996)).

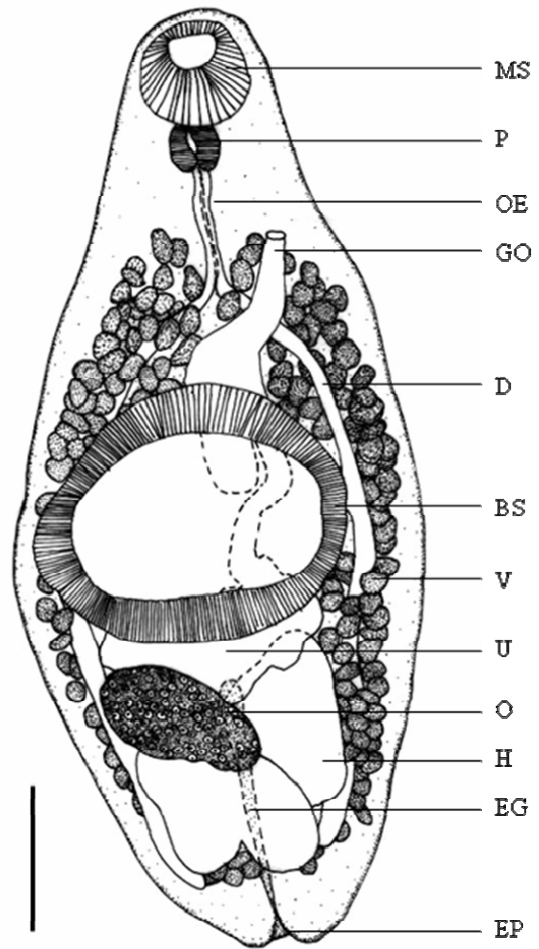


Abb. 27: Habitus des digenen Trematoden *Gaevskajatrema halosauropsis*. Balken: 0,4mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, GO: Geschlechtsöffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, OE: Oesophagus, O: Ovar, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien. Verändert nach Bray & Campbell (1996).

3. Ergebnisse

Ordnung: Strigeiformes

Familie: Fellodistomidae

Steringophorus thulini Bray & Gibson, 1980

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides brevibarbis*, *C. leptolepis*, *C. mediterraneus*, *C. profundicolus*, *Gaidropsarus argentatus*, *Trachyrincus murrayi*, *T. scabrus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Goban Spur, Porcupine Meeresboden, Rockall Trough, Rona, St. Kilda (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 1090-1110m, 1310-1445m (Bray & Gibson 1995), 1300-1330m, 1745-1760m, 2220m, 2880m, 4100m, 4838-4854m, 4865m (Bray 1995) (Abb. 28).

Beschreibung / Charakterisierung:

Steringophorus thulini besitzt eine ovale Körperform. Die Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf (BS) befindet sich nahe der Körpermitte und ist nur geringfügig größer als der Mundsaugnapf (MS). Ein Pharynx (P) ist vorhanden. Diesem folgt ein Oesophagus (OE), von dem rechts und links die zwei Darmschenkel (D) abgehen. Die Darmschenkel reichen nicht an das hintere Körperende. Die beiden Hoden (H) liegen unterhalb des Bauchsaugnapfes. Oberhalb der Hoden liegen rechts und links vom Bauchsaugnapf die Vitellarien (V). Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Der größte Anteil des mit Eiern gefüllten Uterus (U) befindet sich im hinteren Körperdrittel.

Messungen: In Tabelle 23 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Steringophorus thulini* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art

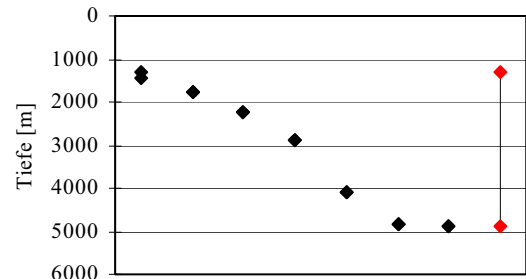


Abb. 28: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *S. thulini* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

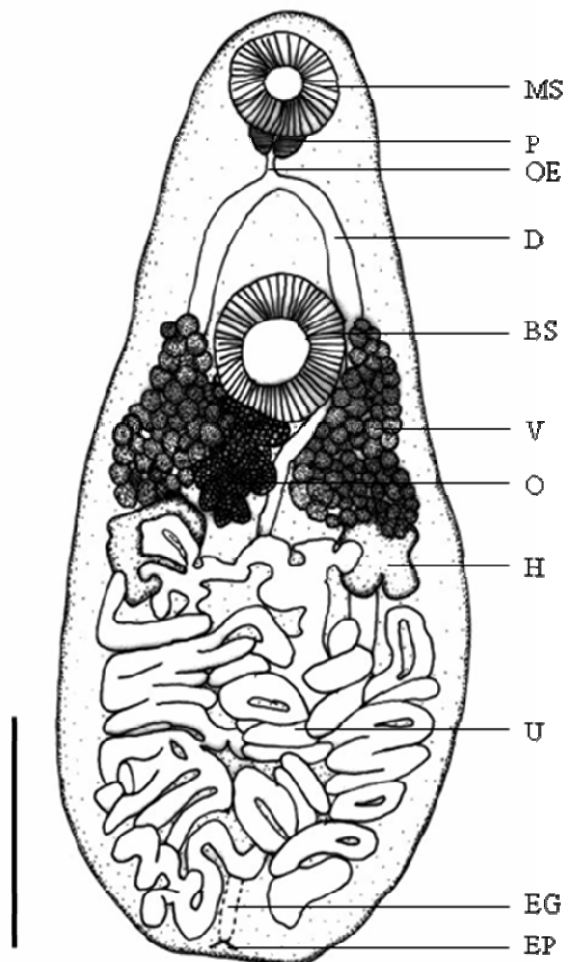


Abb. 29: Habitus des digenen Trematoden *Steringophorus thulini*. Balken: 0,3mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien.

3. Ergebnisse

Steringophorus thulini zuordnen. Insbesondere das große mehrfach gelappte Ovar, welches anteriomedian rechts zu den Hoden liegt und anterior die posterioren Grenzen des Bauchsaugnapfs überlappt, das Vorhandensein eines kurzen Präpharynx sowie die Y-förmige Exkretionsblase stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Bray (1995b).

Nachweisliteratur: Bray (1995b); Bray & Gibson (1995); Kellermanns et al. (2009).

Abbildung: Abb. 29, Fototafel 2F.

Tab. 23: Morphometrische Daten (in mm) zu *S. thulini*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	L	2,93	2,20-3,30
max. Körperbreite	5	B	1,67	1,00-1,50
Mundsaugnapf	5	L	0,23	0,20-0,30
	5	B	0,23	0,20-0,30
Bauchsaugnapf	5	L	0,36	0,30-0,40
	5	B	0,36	0,30-0,42
Pharynx	5	L	0,17	0,05-0,20
Hoden	5	L	0,23	0,10-0,30
	5	B	0,47	0,30-0,60
Eier	5	L	0,04	0,04-0,05
	5	B	0,04	0,04-0,05

***Steringophorus* sp.**

Sitz im Wirt: Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Antimora rostrata*, *Coryphaenoides carapinus*, *C. mexicanus*, *C. rupestris*, *Dicrolene intronigra*, *Halosauropsis macrochir*, *Monomitopus agassizii*, *Scopelogadus beanii*, *Xenodermichthys* sp. (Klimpel et al. 2001)

Verbreitung: New York Bucht, Golf von Mexiko, Küste vor Neufundland, Tortugas (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 109-3083m (Gartner & Zwerner 1989), 390m (Bray 1973), 764-841m (Blend 1996), 720-1960m, 828-2967m, 1250-2740m, 1500-5179m (Campbell et al. 1980), 1064m (Harris & Dronen 1999) (Abb. 30).

Beschreibung / Charakterisierung:

Der Digene besitzt eine ovale Körperform. Die Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf befindet sich nahe der Körpermitte und ist nur geringfügig größer als der Mundsaugnapf. Ein Pharynx ist vorhanden. Diesem folgt ein Oesophagus, von dem rechts und links die zwei Darmschenkel abgehen. Die

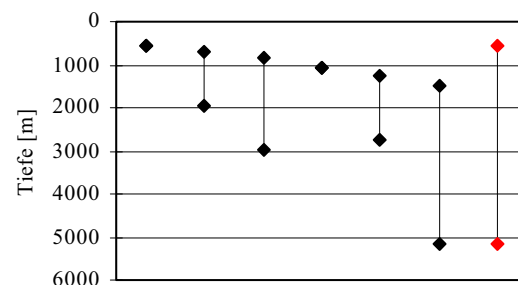


Abb. 30: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Steringophorus* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

beiden Hoden liegen unterhalb des Bauchsaugnapfes. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Der größte Anteil des mit Eiern gefüllten Uterus befindet sich im hinteren Körperdrittel.

Messungen: In Tabelle 24 sind die morphometrischen Daten der aus *Halosauropsis macrochir* isolierten *Steringophorus* sp. zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Gattung *Steringophorus* zuordnen. Insbesondere das prätesticulär positionierte, mehrfach gelappte Ovar sowie die in zwei lateralen Feldern angeordneten und in der Höhe der Darmgabelung, posterior zu den Hoden positionierten Vitellarien stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Gibson et al. (2002).

Nachweisliteratur: Blend (1996); Bray (1973); Campbell et al. (1980); Gartner & Zwerner (1989); Harris & Dronen (1999); Klimpel et al. (2008b).

Tab. 24: Morphometrische Daten (in mm) zu *Steringophorus* sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	1	L	2,73	2,73
max. Körperbreite	1	B	1,59	1,59
Mundsaugnapf	1	L	0,19	0,19
	1	B	0,18	0,18
Bauchsaugnapf	1	L	0,36	0,36
	1	B	0,35	0,35
Pharynx	1	L	0,09	0,09
Hoden	1	L	-	-
	1	B	-	-
Eier	1	L	0,03	0,03
	1	B	0,04	0,04

Steringotrema sp.

Sitz im Wirt: Magen, Darm

Stadium im Wirt: adult

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides mediterraneus*, *Leptagonus decagonus* (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer-Rücken, Barentsmeer (Atlantischer Ozean) (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 1670-3512m (Kellermanns et al. akzeptiert) (Abb. 31).

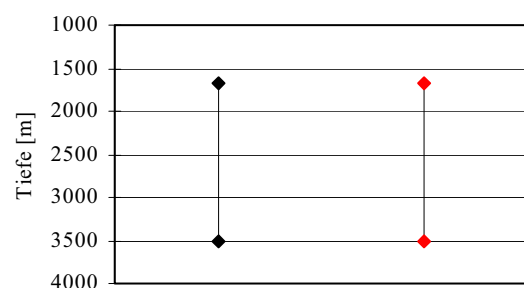


Abb. 31: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Steringotrema* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Beschreibung / Charakterisierung:

Der Digenee besitzt eine gedrungene und ovale Körperform. Die Körperoberfläche ist unbehakt. Der Bauchsaugnapf befindet sich in der Körpermitte und ist um ein vielfaches größer als der Mundsaugnapf. Ein kurzer Pharynx ist vorhanden. Diesem folgt ein langer Oesophagus, von dem rechts und links die zwei Darmschenkel abgehen. Die Darmschenkel reichen bis an das hintere Körperende. Die beiden Hoden sind oval und liegen am posterioren Ende hinter dem Bauchsaugnapf. Zwischen den Hoden liegt das Ovar. Ein Cirrus-Sack ist vorhanden. Der mit Eiern gefüllte Uterus gabelt sich am posterioren Ende und reicht bis zum Oesophagus.

Messungen: In Tabelle 25 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Steringotrema* sp. zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Gattung *Steringotrema* zuordnen. Insbesondere der deutlich größere, in der Körpermitte positionierte Bauchsaugnapf, der Uterus, welcher überwiegend posttestikulär den meisten Raum des Hinterkörpers einnimmt sowie die zahlreichen, gedeckelten Eier stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

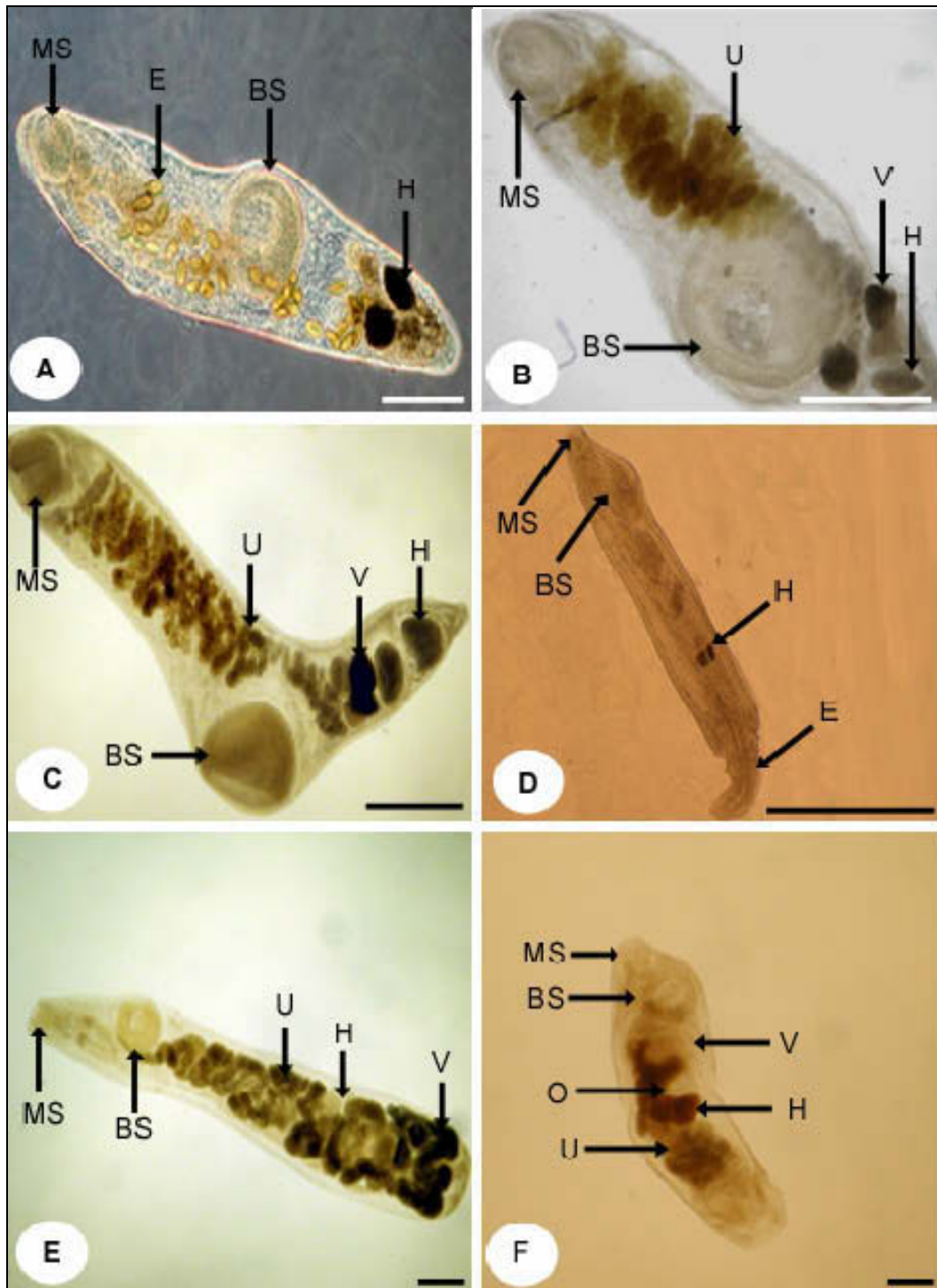
Bestimmungsliteratur: Bray & Gibson (1980).

Nachweisliteratur: Kellermanns et al. (2009); Klimpel et al. (2001); Polyanski (1966).

Tab. 25: Morphometrische Daten (in mm) zu *Steringotrema* sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

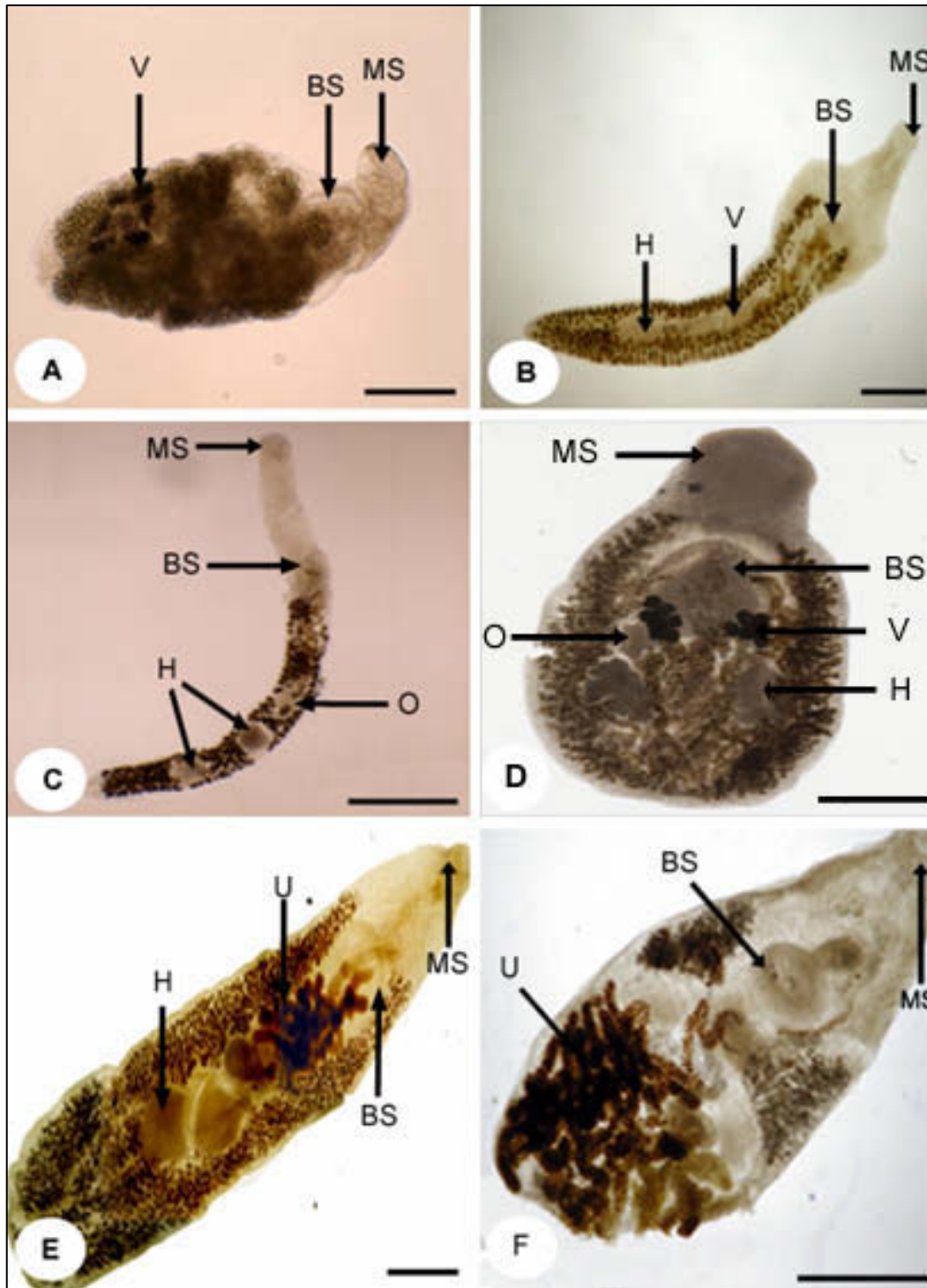
Messung	n	L/B	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	1	L	2,60	2,60
max. Körperbreite	1	B	1,30	1,30
Mundsaugnapf	1	L	0,40	0,40
	1	B	0,38	0,38
Bauchsaugnapf	1	L	0,80	0,80
	1	B	0,90	0,90
Pharynx	1	L	0,20	0,20
Hoden	1	L	-	-
	1	B	-	-
Eier	1	L	0,05	0,05
	1	B	0,06	0,06

3. Ergebnisse



Fototafel 1: Digenea. **Bild A:** Habitus von *Derogenes varicus*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), die Eier (E) und die paarigen Hoden (H) zu erkennen. (Balken 0,2mm). **Bild B:** Habitus von *Gonocerca minuta*. Die Ventralansicht zeigt Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), den Uterus (U), die paarigen Hoden (H) und die Vitellarien (V). (Balken 0,2 mm). **Bild C:** Habitus von *Gonocerca phycidis*. In der Lateralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), Uterus (U), die paarigen Hoden (H) und die Vitellarien (V) zu erkennen. (Balken 0,8mm). **Bild D:** Habitus von *Brachyphallus crenatus*. Die Ventralansicht zeigt Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), die paarigen Hoden (H) und das Ecsoma (E). (Balken 1,0mm). **Bild E:** Habitus von *Genolinea laticauda*. Die Ventralansicht zeigt Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), den Uterus (U), die paarigen Hoden (H) und die Vitellarien (V). (Balken 0,2mm). **Bild F:** Habitus von *Glomeriurus macrouri*. Die Ventralansicht zeigt Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), Vitellarien (V), Hoden (H), Ovar (O) und Uterus (U). (Balken 0,4mm).

3. Ergebnisse



Fototafel 2: Digenea. **Bild A:** Habitus von *Lecithaster confusus*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS) und die Vitellarien (V) zu erkennen (Balken 0,1mm). **Bild B:** Habitus von *Gibsonia borealis*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), die Vitellarien (V) und die paarigen Hoden zu erkennen (Balken 0,3mm). **Bild C:** Habitus von *Lepidapedon beveridgei*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), die Vitellarien (V), das Ovar (O) und die paarigen Hoden (H) zu erkennen (Balken 0,2mm). **Bild D:** Habitus von *Degeneria halosauri* in der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), und der Uterus (U) zu erkennen (Balken 0,7mm). **Bild E:** Habitus von *Allopodocotyle margolisi*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), die paarigen Hoden (H) und der Uterus (U) zu erkennen (Balken 0,1mm). **Bild F:** Habitus von *Steringophorus thulini*. In der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS), und der Uterus (U) zu erkennen (Balken 0,1mm). **Bild F:** Habitus von *Steringophorus thulini* in der Ventralansicht sind Mund- (MS) und Bauchsaugnapf (BS) und der Uterus (U) zu erkennen (Balken 0,3mm).

3. Ergebnisse

B) Monogenea

Ordnung: Mazocraeidea

Familie: Diclidophoridae

Cyclocotyloides bergstadi Kritsky & Klimpel, 2007

Sitz im Wirt: Kiemen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides brevibarbis*, *C. carapinus* (Kritsky & Klimpel 2007).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer Rücken (Atlantischer Ozean) (Kritsky & Klimpel 2007).

Tiefenverteilung: 2305-2374m (Kritsky & Klimpel 2007) (Abb. 32).

Beschreibung / Charakterisierung:

Cyclocotyloides bergstadi besitzt einen langgestreckten Körper. Am Vorderende befinden sich zwei muskuläre Saugnäpfe. Die Mundöffnung (M) liegt subterminal. Der Darm gabelt sich hinter dem Pharynx am Oesophagus in zwei Darmschenkel, die seitlich den Körper durchziehen und bis zum Opisthaptor von Vitellarien (V) umgeben sind. Hier vereinigen sie sich und verlaufen bis zum Appendix. Der Opisthaptor besteht aus zwei symmetrischen Schläuchen, von denen jeder vier Saugnäpfe (S1-S4) mit je einem Sklerit besitzt.

Messungen: In Tabelle 26 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Cyclocotyloides bergstadi* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Cyclocotyloides bergstadi* zuordnen. Insbesondere der finger-förmige Haptor mit den vier subgleichen Haken sowie das Fehlen eines subterminalen Höckers stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Kritsky & Klimpel (2007).

Nachweisliteratur: Kellermanns et al. (2009);

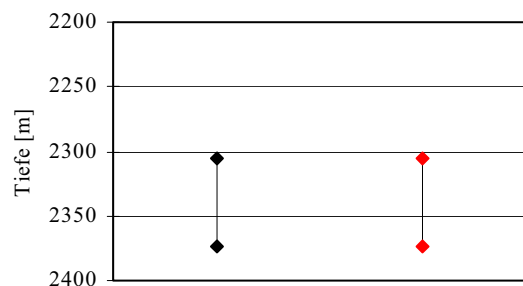


Abb. 32: Tiefenbereiche, in denen der monogene Trematode *C. bergstadi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

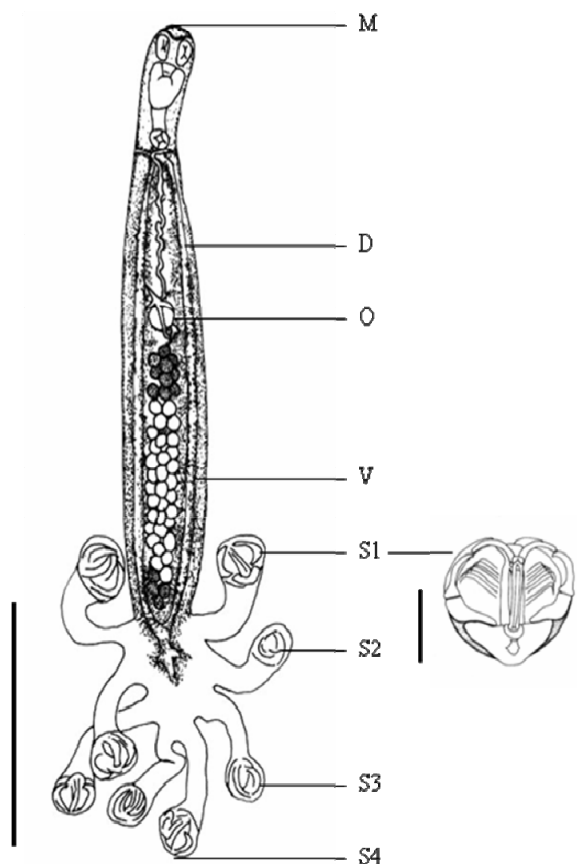


Abb. 33: Habitus des monogenen Trematoden *Cyclocotyloides bergstadi*. Balken: 1,0mm (gesamt), 100µm (Sklerit). D: Darm, M: Mundöffnung, O: Ovar, S1-S4: Saugnaf 1 bis 4, V: Vitellarien. Verändert nach Kritsky & Klimpel (2007).

3. Ergebnisse

Kritsky & Klimpel (2007).

Abbildung: Abb. 33 (verändert nach Kritsky & Klimpel 2007), Fototafel 3A.

Tab. 26: Morphometrische Daten (in µm) zu *C. bergstadi*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Untersuchter Bereich	n	Mittelwert	Bereich
Körper (L)	1	2393	2393
Körper (B)	1	285	285
Haptor (L)	1	423	423
Haken (B)	1	196	196
Sklerit anterior (L)	1	141	141
Sklerit posterior (L)	1	95	95
Sklerit anterolateral (L)	1	100	100
Sklerit proximal, posteriolateral (L)	1	59	59
Sklerit distal posteriolateral (L)	1	62	62
Ankersichel (L)	1	10	10
Ankerarm (L)	1	23	23
Domus (L)	1	11	11
Prohaptorsaugnapf (L)	1	94	94
Prohaptorsaugnapf (B)	1	67	67
Pharynx (B)	1	145	145
Geschlechtssaugnapf (B)	1	71	71
Germarium (B)	1	170	170
Eier (L)	1	396	396
Eier (B)	1	62	62
Hoden (B)	1	55	55

Macrouridophora macruri (Brinkmann, 1942) Rubec & Dronen, 1994

Sitz im Wirt: Kiemen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides rupestris* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Bill Bailey's Bank, Flämische Kappe, Davis Strasse, Große Neufundland Bank, Küste vor Grönland, Labradorsee, Lousy Bank, New York Bucht, Nord Grand Bank, Rosemary Bank (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 420-1960m (Campbell et al. 1980), 500-1500m (Pascoe 1987), 520m, 550m, 840m (Szuks 1980) (Abb. 34).

Beschreibung / Charakterisierung:

Macrouridophora macruri besitzt einen länglichen Körper. Die Mundöffnung (M) liegt subterminal. Die Genitalpore (GP) liegt unterhalb der Mundöffnung. Der Darm (D) gabelt sich hinter dem Pharynx in zwei Darmschenkel, die seitlich den Körper durchziehen und bis zum Opisthaptor von Vitellarien umgeben

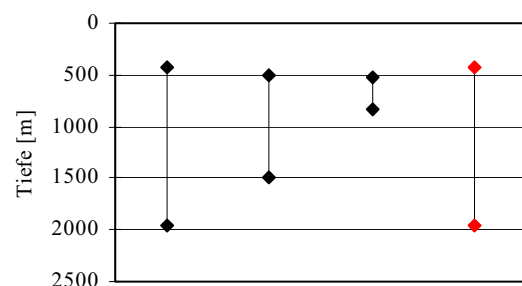


Abb. 34: Tiefenbereiche, in denen der monogene Trematode *M. macruri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

sind. Hier vereinigen sie sich und verlaufen bis zum Appendix. Der Opisthaptor besteht aus zwei symmetrischen handförmigen Schläuchen, von denen jeder vier Saugnäpfe (S1-S4) mit je einem Sklerit besitzt. Ursprung des Opisthaptors ist eine V-förmige Vertiefung an der ventralen Körperoberfläche.

Messungen: In Tabelle 27 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Macrouridophora macruri* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Macrouridophora macruri* zuordnen. Insbesondere der Haptor mit den vier langen, unterschiedlich gestreckten, traubenartigen Haken stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Pascoe (1987); Rubec und Dronen (1994).

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1980); Klimpel et al. (2006); Pascoe (1987); Szuks (1980).

Abbildung: Abb. 35, Fototafel 3B.

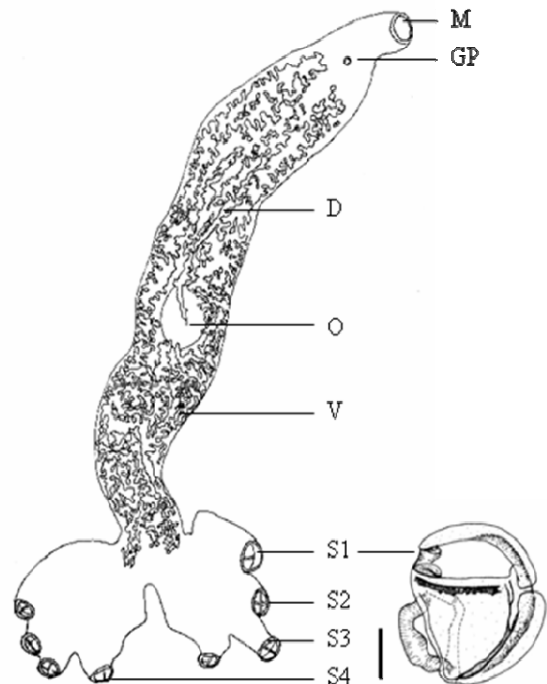
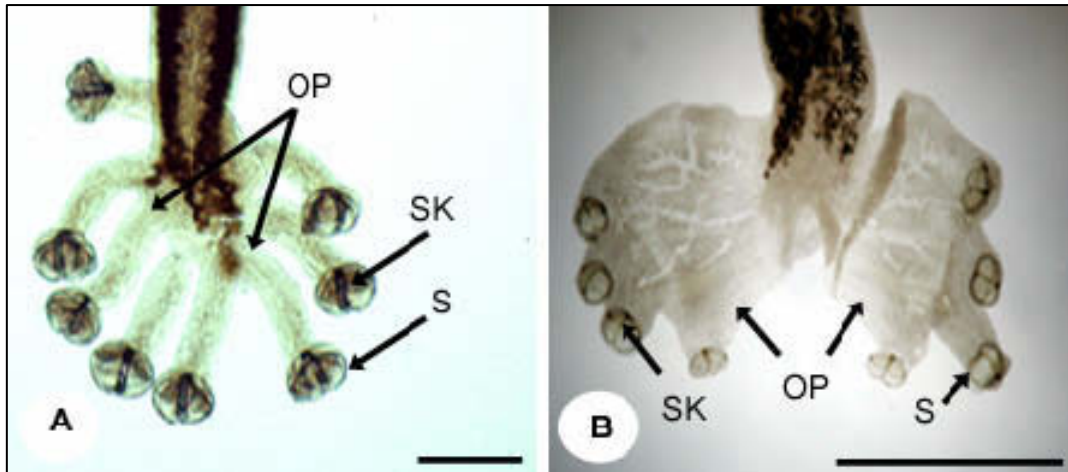


Abb. 35: Habitus des monogenen Trematoden *Macrouridophora macruri*. Balken: 3,2mm (gesamt), 0,05mm (Sklerit). D: Darm, GP: Genitalpore, M: Mundöffnung, O: Ovar, S1-S4: Saugnapf 1-4, V: Vitellarien.

Tab. 27: Morphometrische Daten (in mm) zu *M. macruri*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	2	2	1	L	11,59	10,45	7,22	9,880-13,300	7,980-12,920	7,220
max. Körperbreite	2	2	1	B	1,99	2,22	1,14	1,520-2,470	1,406-3,040	3,040
Saugnapf	4	4	2	L	3,71	0,16	0,32	3,65-3,76	0,10-0,23	0,32
	4	4	2	B	6,71	0,17	0,32	6,57-6,84	0,18-0,24	0,30-0,34
Opisthaptor	2	2	1	L	0,20	2,08	0,48	0,17-0,24	0,50-3,65	0,48
	2	2	1	B	0,17	5,04	3,04	0,14-0,18	3,23-6,84	3,04
Ø der haptoralen Saugnapfe 1(1')	3	4	2	L	0,37	0,31	0,20	0,35-0,41	0,20-0,46	0,18-0,22
	3	4	2	B	0,62	0,46	0,26	0,55-0,67	0,26-0,62	0,23-0,29
Ø der haptoralen Saugnapfe 2(2')	4	4	2	L	0,42	0,32	0,22	0,41-0,44	0,19-0,43	0,22
	4	4	2	B	0,53	0,42	0,64	0,48-0,56	0,26-0,59	0,24-0,29
Ø der haptoralen Saugnapfe 3(3')	4	4	2	L	0,44	0,33	0,20	0,37-0,48	0,17-0,48	0,19-0,20
	4	4	2	B	0,56	0,44	0,27	0,48-0,60	0,25-0,59	0,25-0,29
Ø der haptoralen Saugnapfe 4(4')	4	4	2	L	0,36	0,25	0,18	0,30-0,41	0,13-0,36	0,17-0,19
	4	4	2	B	0,53	0,42	0,28	0,50-0,56	0,25-0,60	0,28
Genitalplatte	1	2	1	L	2,16	0,18	0,12	0,22	0,12-0,24	0,12
	1	2	1	B	0,23	0,20	0,16	0,23	0,13-0,28	0,16
Pharynx	2	2	2	L	0,58	0,48	0,36	0,55-0,60	0,29-0,68	0,36
	2	2	2	B	0,49	0,39	0,26	0,47-0,50	0,26-0,52	0,26

3. Ergebnisse



Fototafel 3: Monogenea. **Bild A:** Detailaufnahme von *Cyclocotyloides bergstadi*. Abgebildet sind der Opisthaptor (OP), Saugnapf (S) und Sklerit (SK). (Balken 0,4mm). **Bild B:** Detailaufnahme von *Macrouroidophora macruri*. Abgebildet sind der Opisthaptor (OP), Saugnapf (S) und Sklerit (SK). (Balken 3,5mm).

C) Cestoda

Ordnung: Trypanorhyncha

Familie: Lacisthorynchidae

Grillotia erinaceus (van Beneden, 1858) Guiart, 1927

Sitz im Wirt: Leber (eingekapselt)

Stadium im Wirt: Plerocercoid

Tiefseefischwirte: *Anarhichas lupus*, *Caelorinchus fasciatus*, *Dipturus oxyrinchus*, *Dissostichus eleginoides*, *Leucoraja fullonica*, *Macrourus berglax*, *M. carinatus*, *Micromesistius poutassou*, *Nezumia bairdii* (Klimpel et al. 2001; 2006).

Verbreitung: Falkland Patagonien Schelf, Falkland Inseln, Flämische Kappe, Nordsee, Norwegen, Ostgrönland, Walvis Bay, Küste vor Großbritannien, (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001; 2006).

Tiefenverteilung: 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 1100-1130m (Zubchenko 1981) (Abb. 36).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Scolices des Cestoden sind acraspedot und besitzen zwei Bothrien (B). Die Pars vaginalis ist ca. doppelt so lang wie die Pars bothridialis. Die Tentakelscheiden (TS) verlaufen leicht gewunden durch den Scolex. Die Prebulben-Organen sowie die Drüsenzellen in den Bulben (BU) fehlen. Die metabasale Behakung der Tentakeln (T) ist heteroacanth multitypica und heteromorph; die Haken sind hohl mit halb spindelartigen Reihen mit je vier Grundhaken. Die Reihen beginnen auf der internen Seite. Haken 1(1')

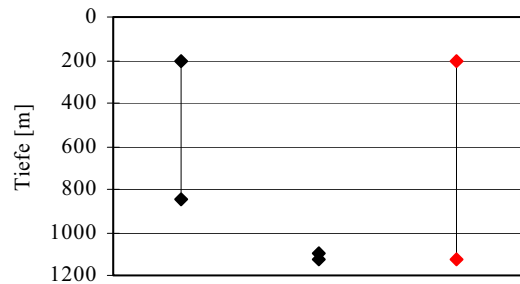


Abb. 36: Tiefenbereiche, in denen der Cestode *G. erinaceus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

werden durch unterschiedliche Abstände von Hakenfortsätzen separiert ($L = 0,053-0,072\text{mm}$). Die Hakenfortsätze der Haken $2(2')$ verlaufen wie die der Haken $1(1')$, sind aber basal kürzer ($L = 0,048-0,050\text{mm}$). Haken $3(3')$ sind aufrecht und falciform ($L = 0,024-0,031\text{mm}$). Haken $4(4')$ sind spiniform und auf der externen Seite posterior versetzt ($L = 0,048-0,053\text{mm}$). Von der bothrialen oder antibothrialen Seite betrachtet sind zwei bis drei Reihen mit ein bis drei Haken zwischen der Grundreihe beginnend bei Haken $2(2')$ zu erkennen. Zwischengeschaltete Haken sind spiniform. Auf der Innenseite sind 3-4 verlängerte Hakenpaare mit quer orientierter Basis. Der kreisende Bereich der Innenseite ist ohne Haken. Die äußere Seite ist bedeckt mit spindelartigen kleinen Haken.

Messungen: In Tabelle 28 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Grillotia erinaceus* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Grillotia erinaceus* zuordnen. Insbesondere der acraspedote Scolex mit den zwei Saugnäpfen und der heteroacanth multitypica und heteromorphen Behakung stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Palm (2004).

Nachweisliteratur: Gaevskaya & Rodjuk (1988); Klimpel et al. (2006); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 37, Fototafel 4A.

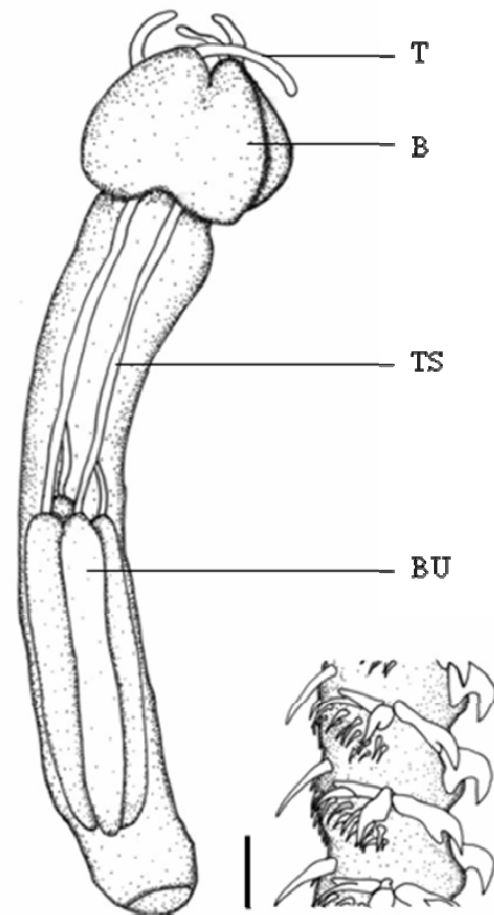


Abb. 37: Habitus des Cestoden *Grillotia erinaceus*. Balken: 3,2mm (gesamt), 0,08mm (Tentakel). B: Bothrien, BU: Bulben, T: Tentakel, TS: Tentakelscheide.

Tab. 28: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. erinaceus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	-	-	1	-	-	8,66	-	-	8,66
max. Körperbreite	-	-	1	-	-	2,39	-	-	2,39
Scolex	-	-	1	-	-	7,98	-	-	7,98
Strobila	-	-	1	-	-	0,68	-	-	0,68
Pars bothridialis	-	-	1	-	-	1,90	-	-	1,90
Pars vaginalis	-	-	1	-	-	5,05	-	-	5,05
Pars bulbosa	-	-	1	-	-	3,04	-	-	3,04
Pars postbulbosa	-	-	1	-	-	0,27	-	-	0,27
Tentakelscheidenbreite	-	-	1	-	-	0,20	-	-	0,20

Grillotia rowei Campbell, 1977

Sitz im Wirt: Leibeshöhle, Leber (eingekapselt)

Stadium im Wirt: Plerocercoid

Tiefseefischwirte: *Bathyraja richardsoni*, *Caelorinchus fasciatus*, *Coryphaenoides armatus*, *C. brevibarbis*, *C. carapinus*, *C. leptolepis*, *Trachyrincus murrayi* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Hudson Canyon, New York Bight (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 1885-4815m (Campbell et al. 1980), 1947-4815m (Campbell 1977a) (Abb. 38).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Scolices des Cestoden sind acraspedot und besitzen zwei Bothrien (B). Die Pars vaginalis ist ca. doppelt so lang wie die Pars bothridialis. Die Tentakelscheiden (TS) verlaufen leicht gewunden durch den Scolex. Die Prebulben-Organen sowie die Drüsenzellen in den Bulben (BU) fehlen. Die metabasale Behakung der Tentakeln (T) ist heteroacanth multiatypisch und heteromorph. Die Haken sind hohl mit halb spindelartigen Reihen mit je sechs bis sieben Grundhaken. Die Reihen beginnen auf der internen Seite. Haken 1(1') werden durch unterschiedliche Abstände von Hakenfortsätzen separiert (L= 0,057-0,065mm). Die Hakenfortsätze der Haken 2(2') verlaufen wie die der Haken 1(1'), sind aber basal kürzer (L= 0,050-0,070mm). Haken 3(3') sind aufrecht und falciform (L= 0,026-0,043mm). Haken 4(4') sind spiniform und auf der externen Seite posterior versetzt (L= 0,026-0,031mm). Haken 5(5') und 6(6') sind wie die zwischengeschalteten Haken geformt. Von der bothrialen oder antibothrialen Seite betrachtet ist eine Reihe mit zwischengeschalteten Haken und einem weiter posterior verschobenen Haken. Zwischen-geschaltete Haken sind spiniform geformt.

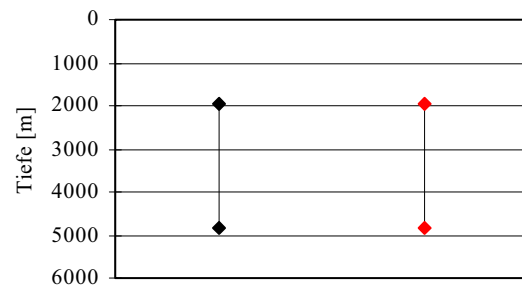


Abb. 38: Tiefenbereiche, in denen der Cestode *G. rowei* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

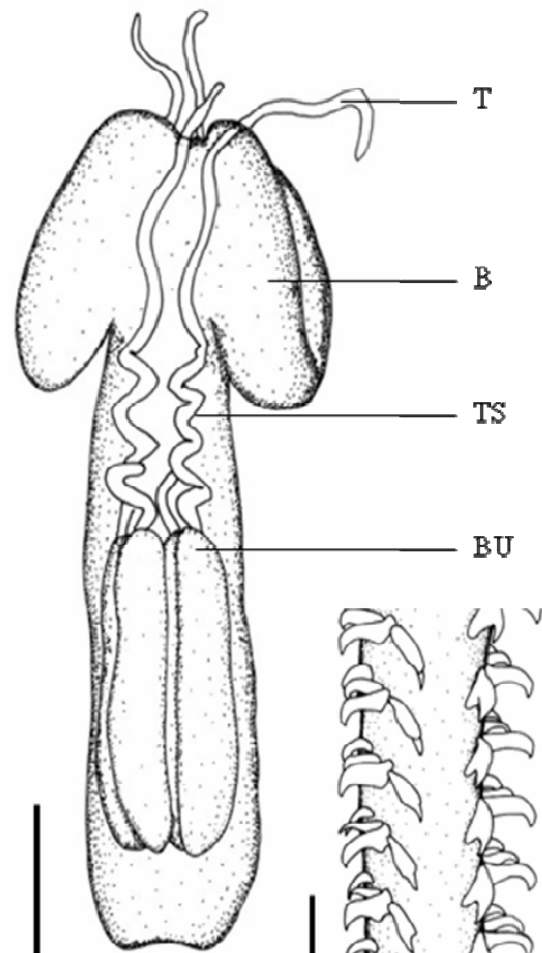


Abb. 39: Habitus des Cestoden *Grillotia rowei*. Balken: 0,1mm (gesamt), 0,05mm (Tentakel). B: Bothrien, BU: Bulben, T: Tentakeln, TS: Tentakelscheide.

3. Ergebnisse

Messungen: In Tabelle 29 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Grillotia rowei* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Grillotia rowei* zuordnen. Insbesondere die Anzahl der Haken stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Palm (2004).

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1980); Campbell (1977a); Kellermanns et al. (2009).

Abbildung: Abb. 39, Fototafel 4B.

Tab. 29: Morphometrische Daten (in mm) zu *G. rowei*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	5	2,94	2,10-3,80
max. Körperbreite	5	0,78	1,30-1,70
Scolex	5	2,94	2,10-3,80
Strobila	5	-	-
Pars bothridialis	5	1,24	0,90-1,50
Pars vaginalis	5	1,88	1,20-2,70
Pars bulbosa	5	0,92	0,80-1,30
Pars postbulbosa	5	-	-
Tentakelscheidenbreite	5	0,11	0,10-0,12

Ordnung: Tetrphyllidae

Familie: Phyllobothriidae

Tetrphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*) (Müller, 1788)

Sitz im Wirt: Pylorus

Stadium im Wirt: Larve

Tiefseefischwirte: *Anarhichas denticulatus*, *A. minor*, *Benthodesmus elongatus*, *Berxy splendens*, *Borostomias antarcticus*, *Brosme brosme*, *Caelorinchus flabellispinus*, *C. gilberti*, *Ceratoscopelus maderensis*, *C. warmingii*, *Chaenocephalus aceratus*, *Channichthys rhinoceratus*, *Chascanopsetta lugubris*, *Chauliodus sloani*, *Chlorophthalmus agassizi*, *Coryphaenoides rupestris*, *Cottunculus microps*, *Dissostichus eleginoides*, *Electrona carlsbergi*, *Epigonus telescopus*, *Gymnoscopelus bolini*, *Gymnoscopelus* sp., *Hoplichthys haswelli*, *Hoplostethus atlanticus*, *H. mediterraneus*, *Idiacanthus atlanticus*, *Lampanyctus macdonaldi*, *Lepidorhynchus denticulatus*, *Lycodes vahlii*, *Macrourus berglax*, *M. carinatus*, *M. whitsoni*, *Malacocephalus laevis*, *Maurolicus muelleri*, *Melanostomias bartonbeani*, *Merluccius capensis*, *M. paradoxus*, *Micromesistius poutassou*, *Neopinnula orientalis*, *Neoscombrops annectens*, *Nezumia bairdii*, *Paralepis elongata*, *Pleurogramma antarcticum*, *Polymixia nobilis*, *Sebastes marinus*, *S. mentella*, *Selachophidium guentheri*, *Symbolophorus barnardi*, *Synagrops japonicus*, *Thyrsoideus marleyi*, *Tripteroptychus gilchristi*, *Zenion japonicum* (Klimpel et al. 2001).

3. Ergebnisse

Verbreitung: Küste vor Australien, Barentssee, Cap Blank, Englischer Kanal, Falkland Inseln, Falkland Patagonien Schelf, Grand Bank, Davis Strasse, Golf von St. Lawrence, Labrador, Norwegen, Küste vor Namibia, Küste vor Neufundland, St. Pierre Bank (Atlantischer Ozean), Kerguelen Inseln, Ob Bank, Lena Bank, Skiff Bank, Küste von Mosambique, westliche Indien-Rinne (Indischer Ozean), New South Wales (Pazifischer Ozean), Admiralty Bucht, Elefant Inseln, Joinville Schelf, Südgeorgien, Weddell See (Antarktis) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 20-300m, 20-400m, 147-472m, 236-420m, 255-269m, 291-301m, 300-800m, 307-309m, 400-800m, 404-560m, 480-540m, 500m, 516-540m (Heath 1989), 100-305m, 673-717m, 675-703m (Bartsch 1985), 135-460m (Reimer 1993), 200-850m (Gaevskaya Rodjuk 1988), 223-369m (Moran et al. 1996), 400-450m, 400-600m (Zubchenko 1981), 620-640m (Walter et al. 2002), 236-426m, 686-702m (Bourgeois & Ni 1984), 1000m (Sewell & Lester 1988) (Abb. 40).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Körperform dieser Larvalstadien ist unsegmentiert. Sie besitzen in der Scolexregion vier Bothridien (laterale Saugnäpfe) die von Larve zu Larve in Form und Größe unterschiedlich sein können. Die Bothridien treten als mono-, bi- und triculärer Typ auf. Zusätzlich ist ein apikaler Terminalsaugnapf vorhanden. Die Scolexregion geht direkt in den Rumpf über. In diesem Entwicklungsstadium sind noch keine Genitalanlagen ausgebildet. Zwischengeschaltete Haken sind spiniform.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Familie Tetraphyllidea zuordnen. Insbesondere die charakteristische Form und Ausprägung des Scolex stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Chambers et al. (2000); Reimer (1970).

Nachweisliteratur: Bartsch (1985); Bourgeois & Ni

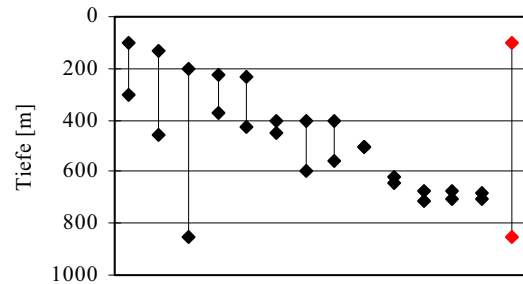


Abb. 40: Tiefenbereiche, in denen der Cestode *S. pleuronectis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

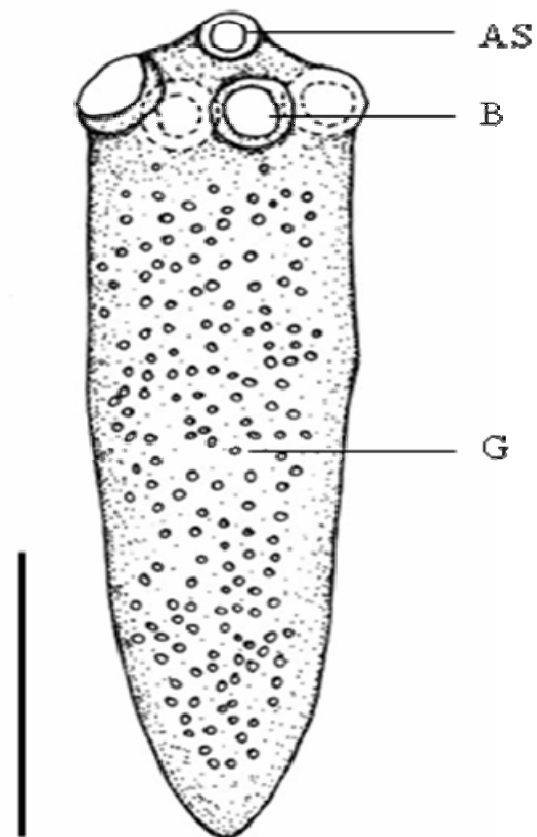


Abb. 41: Habitus des Cestoden *Scolex pleuronectis*. Balken: 0,4mm. AS: apikaler Saugnapf, B: Bothrien, G: Granula.

3. Ergebnisse

(1984); Gaevskaya & Rodjuk (1988); Heath (1989); Klimpel et al. (2006); Moran et al. (1996); Reimer (1993); Sewell & Lester (1988); Walter et al. (2002); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 41, Fototafel 4C.

Ordnung: Pseudophyllidea

Familie: Echinophallidae

Parabothriocephalus macruri Campbell, Correia & Haedrich, 1982

Sitz im Wirt: Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Macrourus berglax*, *M. carinatus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Flämische Kappe, Falkland Inseln (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 367-390m, 425-464m (Campbell et al. 1982) (Abb. 42).

Beschreibung / Charakterisierung:

Parabothriocephalus macruri besteht aus bis zu 840 Segmenten / Proglotiden (P). Die Strobila ist filiform. Der Scolex (S) erscheint langgestreckt und besitzt eine spitze Form. Die Bothrien sind flach. Die Hoden sind sphärisch oder subsphärisch und verlaufen kontinuierlich von einem Segment zum nächsten. Der Cirrus-Sack ist pyriform und verläuft quer. Das Ovar (O) besteht aus zwei unsymmetrischen Lappen. Diese Art besitzt keinen Spinkter und kein Receptaculum seminis. Der Uterus (U) verläuft anterolateral und mündet in die Uteruspore. Der Genitalporus liegt dorso-submarginal.

Messungen: In Tabelle 30 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Parabothriocephalus macruri* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Parabothriocephalus macruri* zuordnen. Insbesondere die charakteristische Form und Ausprägung des

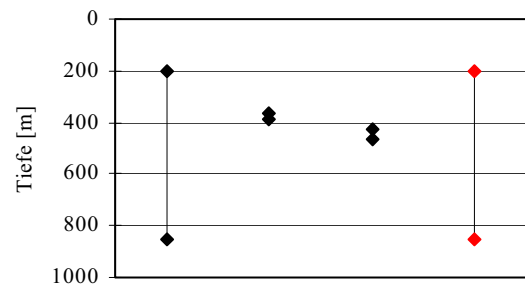


Abb. 42: Tiefenbereiche, in denen der Cestode *P. macruri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

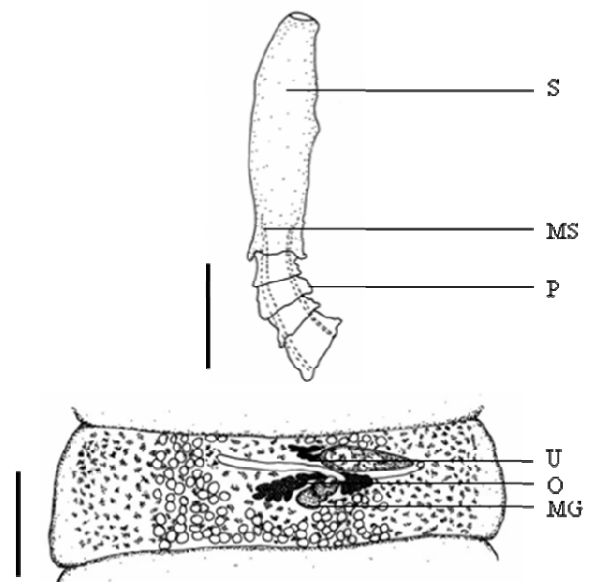


Abb. 43: Detailzeichnung des Cestoden *Parabothriocephalus macruri*. Balken: 0,7mm (gesamt), 0,04mm (Proglottide). MG: Mehli'sche Drüse, MS: Markstrang, O: Ovar, P: Proglottide, S: Scolex, U: Uterus.

3. Ergebnisse

Scolex und die Anzahl der Proglottiden stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

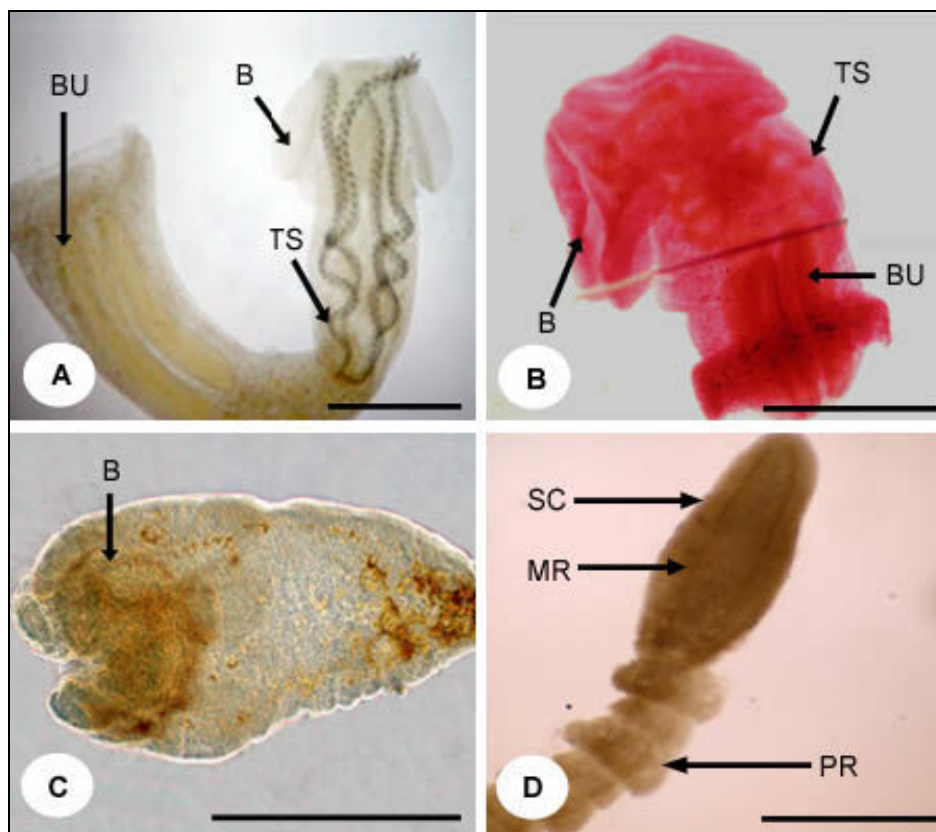
Bestimmungsliteratur: Campbell et al. (1982).

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1982); Klimpel et al. (2001; 2006).

Abbildung: Abb. 43, Fototafel 4D.

Tab. 30: Morphometrische Daten (in mm) zu *P. macruri*; n: Anzahl der Messunge.

Messung	n			Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Scolex Länge	-	1	-	-	0,99	-	-	0,99	-
Scolex Breite	-	1	-	-	0,42	-	-	0,42	-
Proglottide Länge	-	1	-	-	3,04	-	-	3,04	-
Proglottide Breite	-	1	-	-	0,46	-	-	0,46	-
Eier Länge	-	1	-	-	0,06	-	-	0,06	-
Eier Breite	-	1	-	-	0,04	-	-	0,04	-



Fototafel 4: Cestoda. **Bild A:** Habitus von *Grillotia rowei*. Zu erkennen sind Bulben (BU), Tentakelscheide (TS) und Bothridien (B). (Balken 0,8mm). **Bild B:** Habitus von *Grillotia erinaceus*. Zu erkennen sind Bulben (BU), Tentakelscheide (TS) und Bothridien (B). (Balken 1,9mm). **Bild C:** Habitus von *Scolex pleuronectis* mit Bothridie (B). (Balken 1,5mm). **Bild D:** Detailaufnahme von *Parabothriocephalus macruri*. Abgebildet sind der Scolex (SC), der Markstrang (MR) und einige Proglottiden. (PR) (Balken 1,5mm).

3. Ergebnisse

D) Nematoda

Ordnung: Enoplida

Familie: Capillariidae

Capillaria gracilis (Bellingham, 1840) Travassos, 1915

Sitz im Wirt: Magen, Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Macrourus berglax*, *Merluccius albidus*, *M. capensis*, *M. paradoxus*, *Nezumia bairdii* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: südliche Labradorsee, schottisches Shelf, Küste vor Namibia (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 135-460m (Reimer 1993), 325-450m (Reimer 1991), 400-600m (Zubchenko 1981) (Abb. 44).

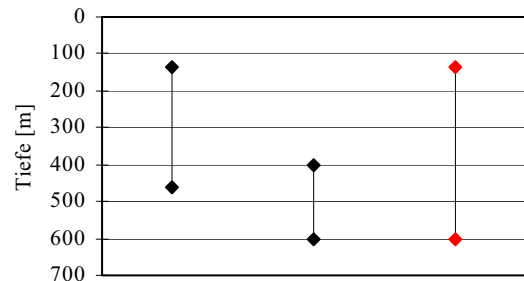


Abb. 44: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *C. gracilis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die Körperform ist dünn und haarförmig. Sie besitzen ein langes und schmales Vorderende. Die Mundregion besitzt keine Mundpapillen. Der Oesophagus erscheint lang, mit einem muskulösen und drüsigen Bereich. Der Oesophagus geht in das Stichosom (enthalten längliche Stichocysten) über. Der Nervenring umgibt den oberen Bereich des muskulösen Oesophagus. Das Stichosom geht in der Körpermitte in den Darm über. Die Männchen sind kürzer als die Weibchen. Das Hinterende der Männchen besitzt zwei große ventrolaterale Ausstülpungen die mit einem kutikulären Rand und mit zwei großen Papillen versehen sind. Der Anus liegt bei beiden Geschlechtern subterminal. Die Weibchen besitzen einen Vulvalappen der zwischen dem Stichosom und dem Darm liegt. Der Uterus reicht bis zum Körperende und ist mit großen ovalen hintereinander liegenden Eiern (E) gefüllt.

Messungen: In Tabelle 31 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Capillaria gracilis* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Capillaria gracilis* zuordnen. Insbesondere die dünne, lange Körperform sowie die trichuride Form der Eier, welche in der Mitte leicht eingeschnürt sind und an jedem der Pole einen Propf aufweisen stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Køie (1993b; 2001a).

Nachweisliteratur: Klimpel et al. (2001; 2006); Reimer (1991; 1993); Zubchenko (1981).

Abbildung: Fototafel 5A.

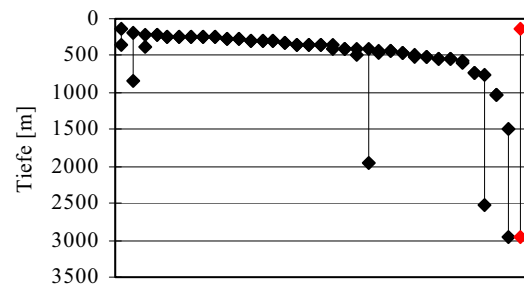
3. Ergebnisse

Tab. 31: Morphometrische Daten (in mm) zu *C. gracilis*; n: Anzahl der Messungen.

Messung	n			Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	-	3	-	-	41,56	-	-	9,23-21,58	-
max. Körperlänge	-	1	-	-	0,04	-	-	-	-
Länge des Oesophagus	-	3	-	-	1,75	-	-	0,08-1,44	-
Länge Vorderende-Nervenring	-	3	-	-	0,76	-	-	-	-
Länge Pharynx	-	3	-	-	-	-	-	0,12-0,91	-
Eier	-	3	-	-	0,52	-	-	-	-
Spiculi	-	3	-	-	-	-	-	0,04	-

Ordnung: Ascaridida**Familie:** Anisakidae*Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) Dujardin, 1845**Sitz im Wirt:** Leibeshöhle, Leber, Pylorus, Darm**Stadium im Wirt:** Larvenstadium 3 (L₃).

Tiefseefischwirte: *Alepocephalus agassizii*, *Anarhichas lupus*, *Argentina silus*, *Arctodiellus atlanticus*, *Bathysaurus ferox*, *Brosme brosme*, *Conger conger*, *Coryphaenoides rupestris*, *Dissostichus eleginoides*, *Gaidropsarus argentatus*, *Genypterus blacodes*, *Helicolenus dactylopterus*, *Lepidion eques*, *Lepidorhombus whiffiagonis*, *Lycodes frigidus*, *L. Seminudus*, *Macrourus carinatus*, *Macruronus novaezelandiae*, *Merluccius australis*, *M. capensis*, *M. gayi*, *Micromesistius poutassou*, *Molva dipterygia*, *Sebastes marinus*, *S. mentella* (Klimpel et al. 2001).

**Abb. 45:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *A. simplex* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Verbreitung: Küste vor Argentinien, Küste vor Namibia, Faroe Inseln, Falkland Patagonien Schelf, Küste vor Norwegen, Küste vor Spanien, New York Bucht, nördliche Küste Irlands, Nordsee Südgeorgien (Atlantischer Ozean), Auckland Inseln, Küste vor Chile, Lena Bank, Ob Bank, Santa Maria Inseln, Süd Inseln (Indischer Ozean), Lingurian See (Mittelmeer) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 131-361m (MacKenzie & Longshaw 1995), 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 223-369m (Moran et al. 1996), 236m, 240m, 243m, 250m, 264m, 276m, 288m, 291m, 298m, 321m, 342m, 362m, 347m, 432m, 461m, 522m, 532m, 545m, 727m, 1030m, 1540m (Køie 1993), 365-400m, 417m, 420-482m, 423-454m, 480-510m, 570-592m (Grabda & Slósarczyk 1981), 650-1500m (Rodriguez & George-Nascimento 1996), 420-1960m, 768-2530m, 1500-2967m (Campbell et al. 1980) (Abb. 45).

Beschreibung / Charakterisierung:

Anisakis simplex besitzt eine lang gestreckte Körperform. Um die Mundöffnung von *A. simplex* liegen eine dorsale und zwei ventrolaterale Lippen. Die L₃ ist gekennzeichnet durch einen Bohrzahn gegenüber der dorsalen Primordiallippe. Unterhalb des Bohrzahnes, zwischen den ventrolateralen Lippen, mündet

3. Ergebnisse

der Exkretionsgang in einer Exkretionsöffnung nach außen. Der lang gestreckte Oesophagus (Proventrikulus) ist im vorderen Bereich von einem Nervenring umgeben. Im Anschluss an den Oesophagus folgt ein relativ breiter glandulärer Ventrikel ohne Caecum und Appendix. Der anschließende Darm mündet ventral in einer Rektalöffnung am abgerundeten und Mucron tragenden Hinterende.

Bemerkungen: Die molekularbiologische Analyse der mir vorliegenden Exemplare dieses Nematoden ließen sich der auf NCBI aufgeführten Sequenz (AB277822) zuordnen. *Anisakis simplex* zählt zu den weltweit verbreiteten Parasitenarten. Er ist durch seinen ausgeprägten, drüsigen Ventrikel und anhand der fehlenden vorderen Darmstrukturen zu erkennen. Larvale *A. simplex* zeigen eine spiralförmige Körpergestalt, die sie von einem Großteil anderer Nematoda-Gattungen unterscheidet. Die L₃ ist außerdem durch einen Bohrzahn am Vorderende und ein Mucron am Hinterende charakterisiert.

Bestimmungsliteratur: Beverly-Burton & Pippy (1977); Hays et al. (1998a; b); Hurst (1984); Klimpel et al. (2004); Køie (1993a; b; 2001b); Nagasawa (1989); Smith (1983).

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1980); Gaevskaya & Rodjuk (1988); Grabda & Slósarczyk (1981); Kellermanns et al. (2007); Klimpel et al. (2007; 2008a); Køie (1993); MacKenzie & Longshaw (1995); Moran et al. (1996); Rodriguez & George-Nascimento (1996).

Abbildung: Da eine genaue Bestimmung dieses Nematoden rein morphologisch schwierig ist, wurden einige Exemplare dieses Nematoden mit molekularbiologischen Methoden bis zur Art bestimmt (siehe Kapitel 3.2).

Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981

Sitz im Wirt: Leibeshöhle, Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Larvenstadium 3 (L₃), adult

Tiefseefischwirte: *Alepocephalus agassizii*, *Anarhichas denticulatus*, *A. lupus*, *Argentina silus*, *Artediellus atlanticus*, *Bassanago bulbiceps*, *Bathysaurus ferox*, *Brosme brosme*, *Chlorophthalmus nigripinnis*, *Conger conger*, *Coryphaenoides rupestris*, *Cottunculus microps*, *Dissostichus eleginoides*, *Gaidropsarus argentatus*, *Genypterus blacodes*, *Hellicolenus dactylopterus*, *Lepidion eques*, *Lepidorhombus whiffiagonis*, *Lophius piscatorius*, *Lycodapus mandibularis*, *Lycodes vahlii*, *Macrourus berglax*, *M. carinatus*, *Macruronus novaezelandiae*, *Merluccius australis*, *Micromesistius poutassou*, *Molva dypterygia*, *M. molva*, *Nezumia bairdii*, *Phycis chesteri*, *Rhinochimaera atlantica*, *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. diploproa*, *S. marinus*, *S. mentella*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. zacentrus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Anton Dohrn Bank, Barrentssee, Davis Straße, Falkland Patagonien Schelf, Faroe Island, Flämische Kappe, Golf von St. Lawrence, Korsfjorden Küste vor Spanien, Labradorsee, N. Grand Bank, Küste vor Norwegen, Moray Firth, Nordküste Irlands, Neufundland, Norwegen, New York Bucht, Orkney Island, Scotian Shelf, Südgeorgien (Atlantischer Ozean), Auckland-, South Island, British

3. Ergebnisse

Columbia, Cape Ommaney, Icy Bucht, La Pérouse Bank, Straße von Georgia, Küste vor Chile, Küste vor Argentinien, Monterey Bay, New south Wales (Pazifischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 0-800m (Anderson 1980), 131-361m (MacKenzie & Longshaw 1995), 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 223-369m, 236-426m, 404-560m, 686-702m (Bourgeois & Ni 1984), 321m, 342m, 347m, 362m, 432m, 461m, 522m, 532m, 545m, 727m, 1030m (Køie 1993), 400-450m, 400-600m, 1100-1130m, 1200-1400m, (Zubchenko 1981), 423-454m, 480-540m, 516-540m (Heath 1989), 365-400m, 417m, 420-482m, 423-454m, 480-510m, 570-592m (Grabda & Slósarczyk 1981), 680m (Noble et al. 1972), 260-1965m, 420-1960m, 768-2530m, 1500-2967m (Campbell et al. 1980) (Abb. 46).

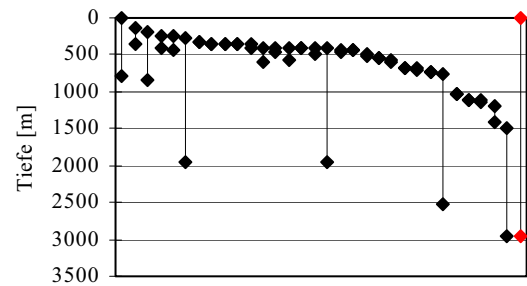


Abb. 46: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *H. aduncum* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die L₃ besitzt drei Primordiallyppen (L) (zwei ventral, eine dorsal) am Vorderende. Ein Bohr Zahn an der Primordiallyppe und ein Mucron am Hinterende sind stets vorhanden. Der Exkretionsporus liegt auf Ebene des Nervenrings (NR). An der Übergangsstelle zwischen Oesophagus (OE) und Darm (D) verläuft dorsal ein Caecum (C) und posterior ein Appendix (A) (länger als Caecum). Die Vorderdarmstrukturen sind durch einen Ventrikel (V) getrennt. Die L₄ sowie die adulten Exemplare besitzen einen gut erkennbaren Kaktusschwanz, der bei der L₃ unter der Cutikula zu finden ist. Männliche Exemplare besitzen gebogene Spiculae, während bei den Weibchen im Inneren stark aufgewundene Eischnüre zu erkennen sind.

Messungen: In Tabelle 32 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Hysterothylacium aduncum* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Hysterothylacium aduncum* zuordnen. Insbesondere die charakteristischen Vorderdarmstrukturen wie Caecum, Vestibulum, Appendix sowie das Vorhandensein eines Kaktusschwanzes und die Lage des Exkretionsporus

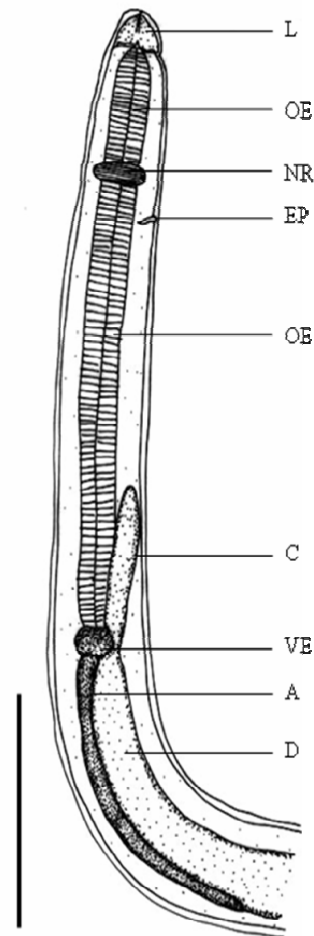


Abb. 47: Detailzeichnung des Nematoden *Hysterothylacium aduncum*. Balken: 0,4mm. A: Appendix, C: Caecum, D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippen, NR: Nervring, OE: Oesophagus, VE: Ventrikel.

3. Ergebnisse

stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Køie (1993a); Navone et al. (1998).

Nachweisliteratur: Anderson (1980); Bourgeois & Ni (1984); Campbell et al. (1980); Gaevskaya & Rodjuk (1988); Grabda & Slósarczyk (1981); Heath (1989); Kellermanns et al. (2007); Klimpel et al. (2006); Køie (1993); MacKenzie & Longshaw (1995); Noble et al. (1972); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 47, Fototafel 5B.

Tab. 32: Morphometrische Daten (in mm) zu *H. aduncum*; n: Anzahl der Messungen.

Messung	n			Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	-	4	-	-	19,18	-	-	14,71-23,60	-
max. Körperlänge	-	4	-	-	0,27	-	-	0,19-0,35	-
Länge des Oesophagus	-	4	-	-	1,81	-	-	0,28-3,38	-
Länge Vorderende-Nervenring	-	4	-	-	-	-	-	-	-
Länge Pharynx	-	4	-	-	0,16	-	-	0,06-0,34	-
Eier	-	4	-	-	-	-	-	-	-
Spiculi	-	4	-	-	-	-	-	-	-

***Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) Gibson & Colin, 1982**

Sitz im Wirt: Leibeshöhle, Leber, Darm (eingekapselt/frei)

Stadium im Wirt: larval und adult

Tiefseefischwirte: *Chaenocephalus aceratus*, *Cryodraco antarcticus*, *Dissostichus eleginoides*, *Dolloidraco longedorsalis*, *Genypterus blacodes*, *Macruronus novaezelandiae*, *Nezumia bairdii*, *Pagetopsis maculatus*, *Sebastes mentella*, *Trematomus lepidorhinus*, *Trematomus scotti* (Klompel et al. 2001).

Verbreitung: Golf von St. Lawrence, südliche Labradorsee, Weddell See, Südgeorgien (Atlantischer Ozean), Aukland Islands, (Antarktis), Lena Bank, South Island (Indischer Ozean) (Klompel et al. 2001).

Tiefenverbreitung: 182-710m (Palm et al. 1994), 223-369m (Moran et al. 1996), 251-270m, 287-288m, 305-329m, 408-409m, 430-434m (Bartsch 1985), 400-450m (Zubchenko 1981), 417m, 420-482m, 570-592m (Grabda & Slósarczyk 1981), 500m (Rohde et al. 1995) (Abb. 48).

Beschreibung / Charakterisierung:

Die L₃ besitzt drei Primordiallippen (zwei ventral, eine dorsal) am Vorderende. Am ventralen Rand der Lippe befindet sich der dreieckige, kutikuläre

Bohrzahn. Der Oesophagus besteht aus einem muskulösen und drüsigen Bereich. An der Übergangsstelle zwischen Oesophagus und Darm verläuft dorsal ein Caecum. Zwischen den Subventrallippen liegt der Exkretionsporus. Das Hinterende ist stumpf und konisch mit kurzem Mucron.

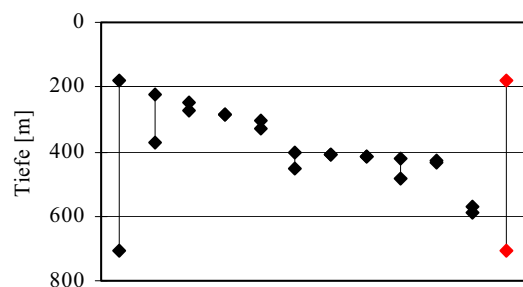


Abb. 48: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *P. decipiens* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Bemerkungen: Die molekularbiologische Analyse der hier vorliegenden Exemplare dieses Nematoden ließen sich der auf NCBI aufgeführten DNA-Sequenz (AB277824) zuordnen. *Pseudoterranova decipiens* ist durch die charakteristische Vorderdarmstruktur sowie das Vorhandensein eines Bohrzahns in der L₃ zu erkennen.

Bestimmungsliteratur: Køie (1993b).

Nachweisliteratur: Bartsch (1985); Grabda & Słószarczyk (1981); Kellermanns et al. (2007); Klimpel et al. (2001; 2006); Moran et al. (1996); Palm et al. (1994); Rohde et al. (1995); Zubchenko (1981).

Abbildung: Da eine genaue Bestimmung dieses Nematoden rein morphologisch schwierig ist, wurden einige Exemplare dieses Nematoden mit molekularbiologischen Methoden bis zur Art bestimmt (Kapitel 3.2).

Ordnung: Spirurida

Familie: Cystidicolidae

Ascarophis arctica Polyanski, 1952

Sitz im Wirt: Magen, Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Macrourus berglax* (Klimpel et al. 2006).

Verbreitung: Faroe Inseln, Grönlandsee (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2006; Køie 1993b).

Tiefenverteilung: 278-413m (Klimpel et al. 2006) (Abb. 49).

Beschreibung / Charakterisierung:

Ascarophis arctica besitzt eine langgestreckte filiforme Körperform und eine Cuticula mit transversaler Ringelung. Das Vorderende trägt zwei charakteristische, die terminale Mundöffnung umgebende Lippen (L). Die Lippen sind mit je einem Stachel versehen. Die breiteste Körperstelle liegt im Bereich des Hinterendes. Der Oesophagus (OE) ist lang und besteht aus einem kurzen, muskulösen und einem langen, drüsigen Bereich. Der Nervenring (NR) liegt im vorderen Bereich des muskulösen Oesophagus. Auf den Oesophagus folgt der Darm (D). Der posteriore Exkretionsporus (EP) liegt zentral zwischen Nervenring und muskulösem Oesophagus. Die Männchen sind durch zwei ungleiche Spiculi und leicht eingerollte, mit paarigen Analpapillen versehenen Hinterenden ausgezeichnet. Statt diesen, besitzen die Weibchen eine kleine kugelförmige Wölbung am Körperende.

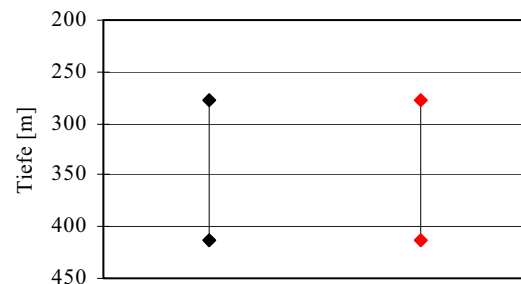


Abb. 49: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *A. arctica* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Messungen: In Tabelle 33 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Ascarophis arctica* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Ascarophis arctica* zuordnen. Insbesondere die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane sowie die Spiculi-Morphologie stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Køie (1993b); Fagerholm & Berland (1988).

Nachweisliteratur: Fagerholm & Berland (1988); Klimpel et al. (2006); Køie (1993b).

Abbildung: Abb. 50, Fototafel 5C.

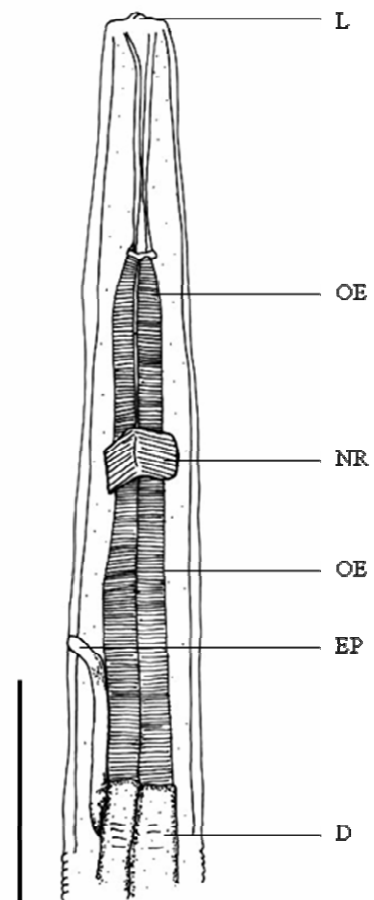


Abb. 50: Detailzeichnung des Nematoden *Ascarophis arctica*. Balken: 0,1mm. D: Darm, L: Lippe, NR: Nervenring, OE: Oesophagus, EP: Exkretionsporus.

Tab. 33: Morphometrische Daten (in mm) zu *A. arctica*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	5	5	5	L	7,49	8,4	7,16	5,62-10,22	4,98-13,00	3,31-13,38
max. Breite	5	5	5	L	0,11	0,11	0,12	0,08-0,15	0,08-0,19	0,05-0,19
Länge Vorderende-Oesophagusende	5	5	5	L	1,92	1,65	1,02	1,41-2,39	0,60-2,55	0,23-2,20
Länge Vorderende-Nervenring	5	5	5	L	0,19	0,18	0,28	0,16-0,22	0,17-0,20	0,07-0,80

Ascarophis longiovata Moravec & Klimpel, 2008

Sitz im Wirt: Magen, Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides mediterraneus* (Kellermanns et al. 2009).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer Rücken (Atlantischer Ozean) (Kellermanns et al. 2009).

Tiefenverteilung: 1670-3512m (Kellermanns et al. 2009) (Abb. 51).

Beschreibung / Charakterisierung:

Ascarophis longiovata besitzt eine langgestreckte filiforme Körperform und eine Kuticula mit transversaler Ringelung. Das Vorderende trägt zwei charakteristische, die terminale Mundöffnung umgebende Lippen (L). Die Lippen sind mit je einem Stachel versehen. Die breiteste Körperstelle liegt im Bereich des Hinterendes. Der Oesophagus (OE) ist lang und besteht aus einem kurzen, muskulösen und einem langen, drüsigen Bereich. Der Nervenring (NR) liegt im vorderen Bereich des muskulösen Oesophagus. Auf den Oesophagus folgt der Darm. Der posteriore Exkretionsporus (EP) liegt zentral zwischen Nervenring und muskulösem Oesophagus. Die Männchen sind durch zwei Spiculi und einem korkenzieherartig eingerollten, mit paarigen Analpapillen versehenen Hinterende ausgezeichnet. Statt diesen, besitzen die Weibchen eine kleine kugelförmige Wölbung am Körperende.

Messungen: In Tabelle 34 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Ascarophis longiovata* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Ascarophis longiovata* zuordnen. Insbesondere die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane sowie die Spiculi-Morphologie stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Moravec & Klimpel (2008).

Nachweisliteratur: Kellermanns et al. (2009); Moravec & Klimpel (2008).

Abbildung: Abb. 52.

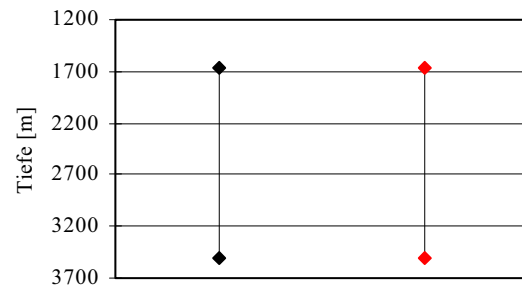


Abb. 51: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *A. longiovata* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

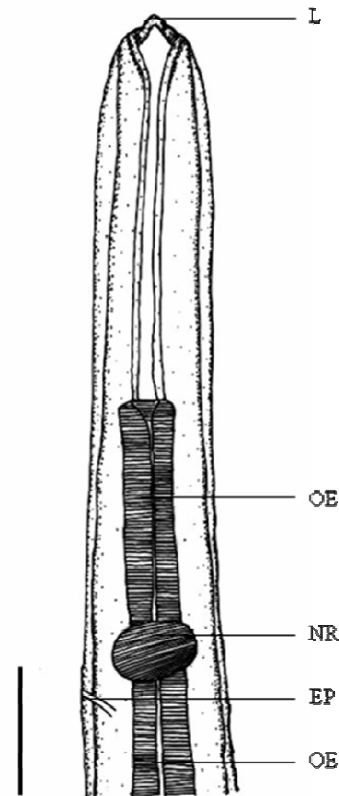


Abb. 52: Detailzeichnung des Nematoden *Ascarophis longiovata*. Balken: 0,001mm. EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervenring, OE: Oesophagus.

3. Ergebnisse

Tab. 34: Morphometrische Daten (in mm) zu *A. longiovata*; n: Anzahl der Messungen.

Messung	n	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	7	9,36	6,10-11,90
max. Körperbreite	7	0,16	0,10-0,20
Pharynx	7	0,02	0,01-0,04
Länge des Oesophagus	7	0,51	0,20-0,60
Länge Vorderende-Nervenring	7	0,11	0,01-0,10
Eier	7	0,10	0,10
Spiculi	-	-	-

Comephoronema macrochiri Moravec & Klimpel, 2007

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Halosaurus macrochir* (Moravec & Klimpel 2007).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer Rücken (Atlantischer Ozean) (Moravec & Klimpel 2007).

Tiefenverteilung: 2660-2670m (Moravec & Klimpel 2007) (Abb. 53).

Beschreibung / Charakterisierung:

Comephoronema macrochiri besitzt eine langgestreckte filiforme Körperform und eine Kuticula mit transversaler Ringelung. Das Vorderende trägt zwei charakteristische, die terminale Mundöffnung umgebende Lippen (L). Die Lippen sind mit je einem Stachel versehen. Die breiteste Körperstelle liegt im Bereich des Hinterendes. Der Oesophagus (OE) ist lang und besteht aus einem kurzen, muskulösen und einem langen, drüsigen Bereich. Der Nervenring (NR) liegt im vorderen Bereich des muskulösen Oesophagus. Auf den Oesophagus folgt der Darm (D). Der posteriore Exkretionsporus (EP) liegt zentral zwischen Nervenring und Oesophagus (am anterioren Ende). Die Männchen sind durch zwei ungleiche Spiculi und leicht eingerollte, mit paarigen Analpapillen versehenen Hinterenden ausgezeichnet.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art

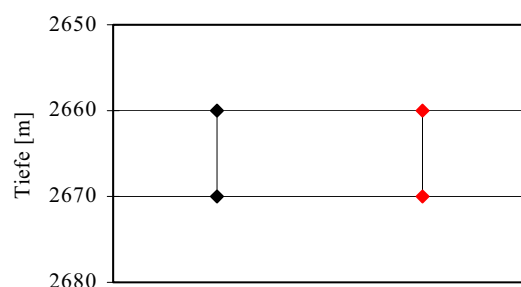


Abb. 53: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *C. macrochiri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

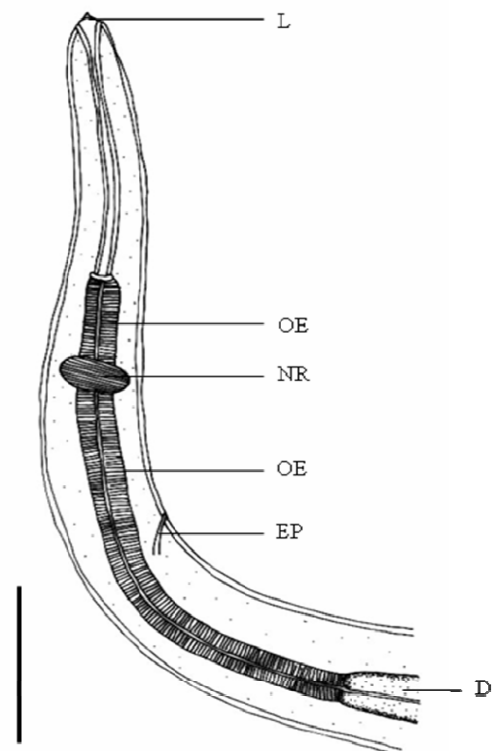


Abb. 54: Detailzeichnung des Nematoden *Comephoronema macrochiri*. Balken: 0,001mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervenring, OE: Oesophagus.

3. Ergebnisse

Comephoronema macrochiri zuordnen. Die Originalliteratur wurde mittels des in der vorliegenden Arbeit isolierten Materials erstellt.

Bestimmungsliteratur: Moravec & Klimpel (2007).

Nachweisliteratur: Kellermanns et al. (2009); Moravec & Klimpel (2007).

Abbildung: Abb. 54 (verändert nach Moravec & Klimpel 2007).

Neoscarophis longispicula Moravec & Klimpel, 2008

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides mediterraneus* (Kellermanns et al. 2009).

Verbreitung: Mittel-Atlantischer Rücken (Atlantischer Ozean) (Kellermanns et al. 2009).

Tiefenverteilung: 1670-3512m (Kellermanns et al. 2009) (Abb. 55).

Beschreibung / Charakterisierung:

Neoscarophis longispicula besitzt eine langgestreckte filiforme Körperform und eine Kuticula mit transversaler Ringelung. Das Vorderende trägt zwei charakteristische, die terminale Mundöffnung umgebende Lippen (L). Die Lippen sind mit je einem Stachel versehen. Die breiteste Körperstelle liegt im Bereich des Hinterendes. Der Oesophagus (OE) ist lang und besteht aus einem kurzen, muskulösen und einem langen, drüsigen Bereich. Der Nervenring (NR) liegt im vorderen Bereich des muskulösen Oesophagus. Auf den Oesophagus folgt der Darm. Der posteriore Exkretionsporus (EP) liegt zentral zwischen Nervenring und muskulösem Oesophagus. Die Männchen sind durch zwei ungleiche Spiculi und einem leicht eingerollten, mit paarigen Analpapillen versehenen Hinterende ausgezeichnet.

Messungen: In Tabelle 35 sind die morphometrischen Daten der aus *Coryphaenoides mediterraneus* isolierten *Neoscarophis longispicula*

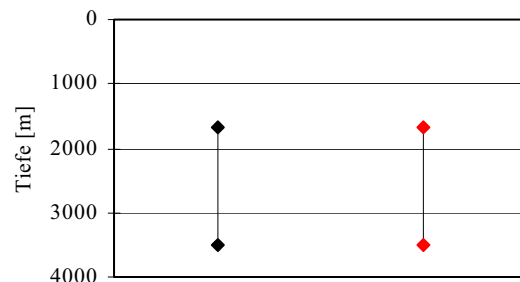


Abb. 55: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *N. longiovata* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

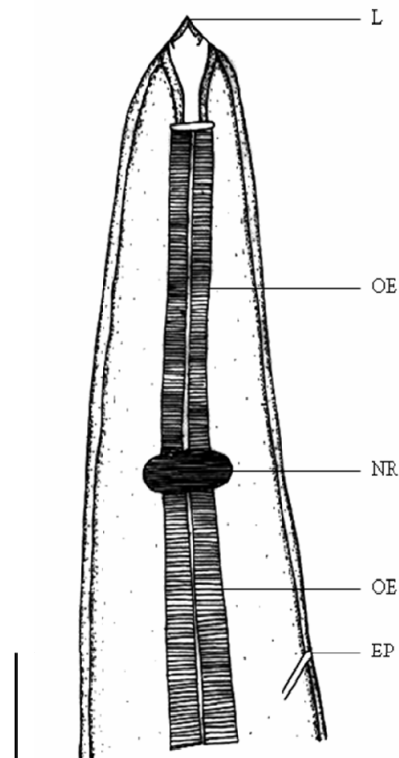


Abb. 56: Detailzeichnung des Nematoden *Neoscarophis longispicula*. Balken: 0,001mm. EP: Exkretionsporus L: Lippe, NR: Nervenring, OE: Oesophagus.

3. Ergebnisse

zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Neoscarophis longispicula* zuordnen. Insbesondere die Länge des Oesophagus sowie die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Moravec & Klimpel (2008).

Nachweisliteratur: Kellermanns et al. (2009).

Abbildung: Abb. 56.

Tab. 35: Morphometrische Daten (in mm) zu *N. longispicula*; n: Anzahl der Messungen.

Messung	n	Mittelwert	Bereich
Gesamtlänge	6	11,78	7,90-14,40
max. Körperbreite	6	0,33	0,20-0,50
Pharynx	6	0,04	0,02-0,06
Länge des Oesophagus	6	0,67	0,50-0,80
Länge Vorderende-Nervenring	6	0,09	0,04-0,10
Eier	3	0,11	0,10-0,13
Spiculi	2	0,25	0,20-0,30

Neoscarophis macrouri Moravec, Klimpel & Kara, 2005

Sitz im Wirt: Magen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Macrourus berglax*

Verbreitung: Ostgrönlandsee (Moravec et al. 2006).

Tiefenverteilung: 151-413m (Moravec et al. 2006) (Abb. 57).

Beschreibung / Charakterisierung:

Neoscarophis macrouri besitzt eine langgestreckte filiforme Körperform und eine Kuticula mit transversaler Ringelung. Das Vorderende trägt zwei, die terminale Mundöffnung umgebende Lippen (L). Die Lippen sind mit je einem Stachel versehen. Die

breiteste Körperstelle liegt im Bereich des Hinterendes. Der Oesophagus (OE) besteht aus einem kurzen, muskulösen und einem fünf bis sechs mal längeren, drüsigen Bereich. Der Nervenring (NR) liegt im vorderen Bereich des muskulösen Oesophagus. Auf den Oesophagus folgt der Darm (D). Der posteriore Exkretionsporus (EP) liegt zentral zwischen Nervenring und Oesophagus. Die Männchen sind durch zwei ungleiche Spiculi und leicht eingerollte, mit paarigen Analpapillen versehenen Hinterenden ausgezeichnet.

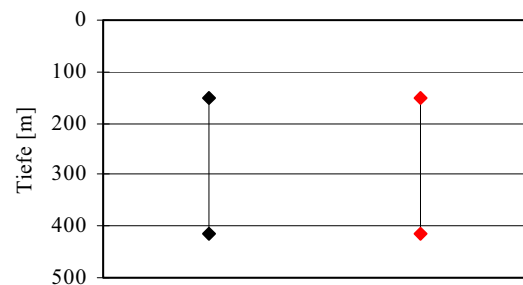


Abb. 57: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *N. macrouri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

Messungen: In Tabelle 36 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Neoascarophis macrouri* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Neoascarophis macrouri* zuordnen. Insbesondere die Position der Vulva in der Nähe des posterioren Körperendes stimmt mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Moravec et al. 2006.

Nachweisliteratur: Klimpel et al. (2006); Moravec et al. (2006).

Abbildung: Abb. 58, Fototafel 5C.

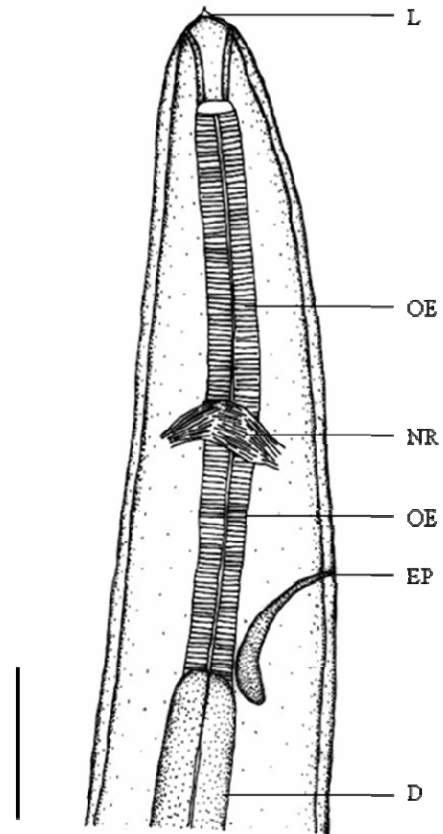


Abb. 58: Detailzeichnung des Nematoden *Neoascarophis macrouri*. Balken: 0,001mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippen, NR: Nervenring, OE: Oesophagus.

Tab. 36: Morphometrische Daten (in mm) zu *N. macrouri*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge	5	5	5	L	5,71	6,1	6,33	5,21-6,00	4,37-9,65	5,43-7,56
Länge Vorderende-Oesophagusende	5	5	5	L	0,91	1,04	0,88	0,68-1,15	0,49-1,61	0,67-1,16
Länge Vorderende-Nervenring	5	5	5	L	0,07	0,07	0,07	0,06-0,08	0,05-0,10	0,06-0,10
Pharynx	5	5	5	L	0,39	0,25	0,27	0,20-0,72	0,18-0,31	0,22-0,36
Eier	5	5	5	L	0,14	0,13	0,12	0,11-0,15	0,11-0,15	0,04-0,15
Spiculi	5	5	5	L	0,14	0,35	0,13	0,11-0,15	0,15-0,53	0,05-0,19

Spinitectus oviflagellis (Fourment, 1883) Rahman, 1964

Sitz im Wirt: Magen, Pylorus, Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides armatus*, *C. carapinus*, *Lepidion eques*, *Molva dypterygia* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Färöer Inseln, New York Bucht (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 347m, 727m (Køie 1993), 1250-2740m, 1885-4815m (Campbell et al. 1980) (Abb. 57).

Beschreibung / Charakterisierung:

Spinitectus oviflagellis besitzt eine lange und dünne Körperform. Die Körperoberfläche ist mit quer verlaufenden Hakenringen versehen. Diese bestehen aus je 18-20 Haken. Der Mund weist vier Zähnchen ähnliche Auswüchse auf. Auf den kurzen Pharynx folgt ein langer Oesophagus (OE). Ungefähr im ersten Drittel des Oesophagus ist der Nervenring (NR) zu erkennen. Die Hoden sind einfach und liegen hinter der Verbindung zwischen Oesophagus und Darm (D). Die Männchen besitzen zwei unterschiedlich lange Spiculi. Einer der Spiculi ist durch ein stumpfes Ende charakterisiert. Das Hinterende weist vier Paar präanale und sechs Paar postanale Papillen auf. Das Hinterende der Männchen ist im Gegensatz zu dem der Weibchen eingerollt.

Messungen: In Tabelle 37 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Spinitectus oviflagellis* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Spinitectus oviflagellis* zuordnen. Insbesondere die Hakenringe auf der Körperoberfläche, die Anzahl der Haken sowie die Spiculi stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Køie (1993b); Rahman (1964).

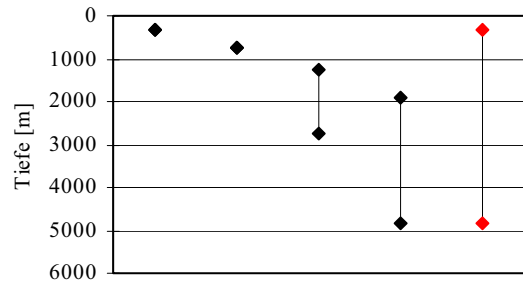


Abb. 59: Tiefenbereiche, in denen der Nematode *S. oviflagellis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

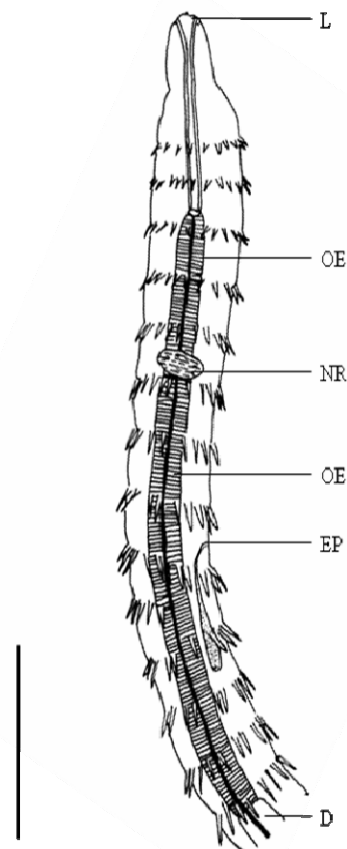


Abb. 60: Detailzeichnung des Nematoden *Spinitectus oviflagellis*. Balken: 0,1mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervenring, OE: Oesophagus.

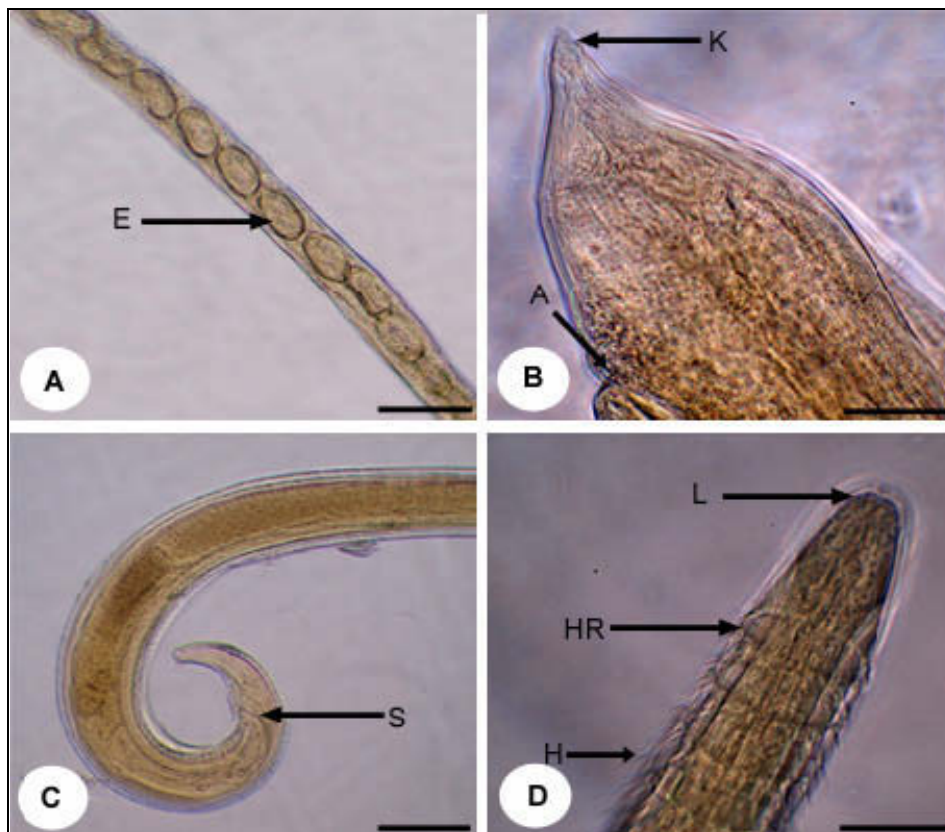
3. Ergebnisse

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1980); Klimpel et al. (2006); K oie (1993).

Abbildung: Abb. 60, Fototafel 5D.

Tab. 37: Morphometrische Daten (in mm) zu *S. oviflagellis*; n: Anzahl der Messungen.

Messung	n			Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtl�nge	5	-	-	6,60	-	-	5,05-7,71	-	-
max. K�rperl�nge	5	-	-	0,06	-	-	0,04-0,08	-	-
L�nge des Oesophagus	5	-	-	3,50	-	-	3,37-3,62	-	-
L�nge Vorderende-Nervenring	5	-	-	0,77	-	-	0,15-1,79	-	-
L�nge Pharynx	5	-	-	-	-	-	-	-	-
Eier	5	-	-	-	-	-	-	-	-
Spiculi	5	-	-	-	-	-	-	-	-



Fototafel 5: Nematoda. Bild A: Detailaufnahme von *Capillaria gracilis*. Abgebildet sind die Eier (E). (Balken 0,2mm). Bild B: Detailaufnahme von *Hysterothylacium aduncum*. Abgebildet sind der Kaktusschwanz (K) und der Anus (A). (Balken 0,1mm). Bild C: Detailaufnahme von *Neoscarophis macrouri*. Abgebildet sind die eingezogenen Spiculi (S). (Balken 0,2mm). Bild D: Detailaufnahme von *Spinitectus oviflagellis*. Abgebildet sind die Lippen (L), der Hakenring (HR) und Haken (H). (Balken 0,05mm).

3. Ergebnisse

E) Acanthocephala

Ordnung: Echinorhynchida

Familie: Echinorhynchidae

Echinorhynchus gadi Zoega in Müller, 1776

Sitz im Wirt: Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Anarhichas denticulatus*, *A. lupus*, *Aptocyclus ventricosus*, *Brosme brosme*, *Careproctus trachysoma*, *Chlorophthalmus albatrossis*, *Coryphaenoides rupestris*, *Leptagonus decagonus*, *Lophius litulon*, *Macrourus berglax*, *Micromesistius pou-tassou*, *Nemichthys scolopaceus*, *Nezumia bairdii*, *Physiculus japonica*, *Phycis chesteri*, *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. borealis*, *S. diploproa*, *S. proriger*, *S. zacentrus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Barentssee, East Horn, Flämische Kappe, Golf von St. Lawrence, Labradorsee, Norfolk Submarine Canyon, schottisches Schelf, (Atlantischer Ozean), British Columbia, Cape Ommaney, Icy Bay, La Pérouse Bank, Straße von Georgia, Küste vor Japan (Pazifischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 109-3083m (Gartner & Zwerner 1989), 340m (Kabata 1961), 400-600m, 1100-1130m, 1200-1400m (Zubchenko 1981), 520m (Szuks 1980) (Abb. 61).

Beschreibung / Charakterisierung:

Echinorhynchus gadi besitzt eine lang gestreckte Körperform ohne Stachel. Die Proboscis (P) ist schlank, zylindrisch und mit 12-22 longitudinalen Reihen mit je 10-15 Haken versehen. Die Haken der Proboscis sind uniform und endständig reduziert. Die Männchen sind kürzer als die Weibchen. Die Hoden (H) sind eiförmig, gestreckt und tandemartig in Höhe der Körpermitte angeordnet. Hinter den Hoden, in der Nähe des posterioren Körperendes sind sechs linear angeordnete Zementdrüsen (Z) zu erkennen. Die Weibchen enthalten lang gestreckte, spindelförmige

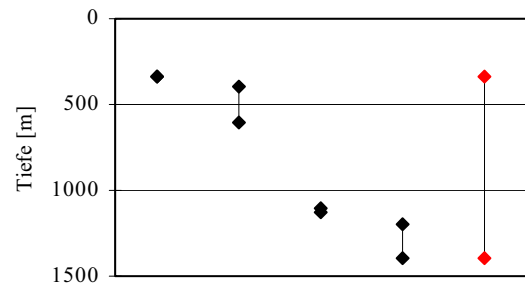


Abb. 61: Tiefenbereiche, in denen der Acanthocephale *E. gadi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

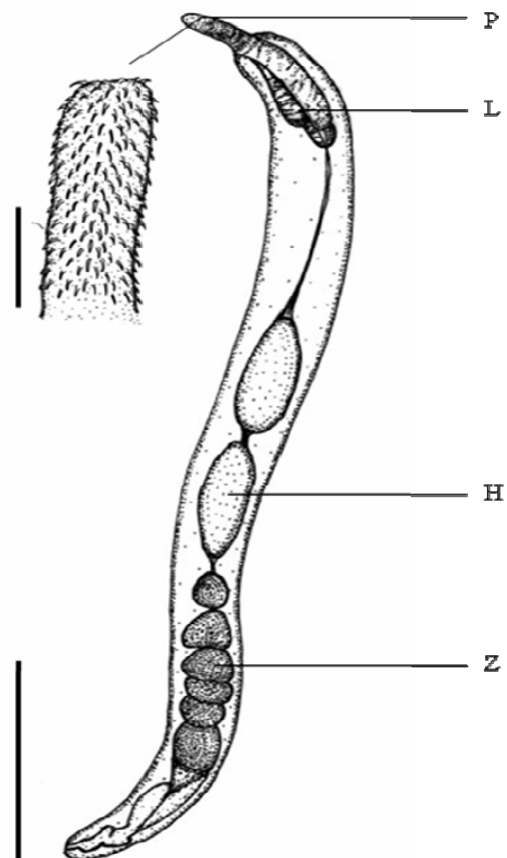


Abb. 62: Detailzeichnung des Acanthocephalen *Echinorhynchus gadi*. Balken: 1,7mm (gesamt), 0,25mm (Proboscis). H: Hoden, L: Lemnisk, P: Proboscis, Z: Zementdrüsen.

3. Ergebnisse

Eier. Die Geschlechtsöffnung des Acanthocephalen liegt terminal.

Messungen: In Tabelle 38 sind die morphometrischen Daten der aus *Macrourus berglax* isolierten *Spinitectus oviflagellis* zusammengefasst.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare ließen sich an Hand der Originalliteratur der Art *Echinorhynchus gadi* zuordnen. Insbesondere die Anzahl der Haken pro Reihe, die Hakenform und Größe sowie die linear angeordneten Zementdrüsen stimmen mit der in der Originalliteratur aufgeführten Beschreibung überein.

Bestimmungsliteratur: Wayland et al. (1997).

Nachweisliteratur: Gartner & Zwerner (1989); Kabata (1961); Klimpel et al. (2006); Szuks (1980); Zubchenko (1981).

Abbildung: Abb. 62, Fototafel 6A, B.

Tab. 38: Morphometrische Daten (in mm) zu *E. gadi*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.

Messung	n			L/B	Mittelwert			Bereich		
	2001	2002	2003		2001	2002	2003	2001	2002	2003
Gesamtlänge (ohne Proboscis)	5	5	5	L	8,54	7,84	8,071	5,78-10,64	5,74-10,75	5,78-10,03
max. Breite	5	5	5	L	0,81	0,83	0,88	0,65-1,03	0,57-1,10	0,80-1,03
Lemniski	5	5	5	L	0,40	0,43	0,43	0,30-0,49	0,34-0,46	0,34-0,53
Hoden	5	5	5	L	0,81	0,69	0,73	0,38-0,99	0,61-0,76	0,76-0,87
				B	0,28	0,25	0,27	0,23-0,34	0,23-0,30	0,15-0,34
Proboscis	5	5	5	L	0,86	0,97	0,85	0,68-1,22	0,72-1,10	0,72-0,99

Echinorhynchus sp.

Sitz im Wirt: Darm

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Caelorinchus flabellispinus*, *C. parallelus*, *Chascanopsetta lugubris*, *Coryphaenoides carapinus*, *Hoplostethus atlanticus*, *Lycodonus mirabilis*, *Macrourus berglax*, *Nezumia bairdii*, *Pachycara bulbiceps*, *Trematomus scotti* (Klimpel et al. 2001).

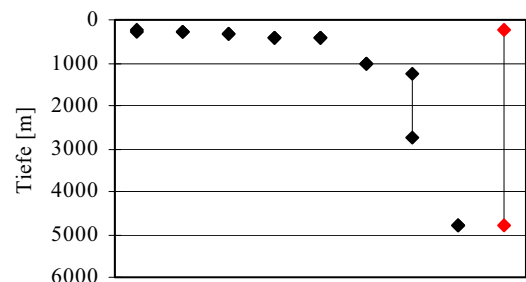


Abb. 63: Tiefenbereiche, in denen der Acanthocephale *Echinorhynchus* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Verbreitung: New York Bucht, Küste vor Neufundland (Atlantischer Ozean), Küste vor Monaco (Mittelmeer), Küste vor Australien (Pazifischer Ozean)

Küste vor Australien, Küste vor Mosambique (Indischer Ozean), Weddell Meer (Antarktis) (Klimpel et al. 2001).

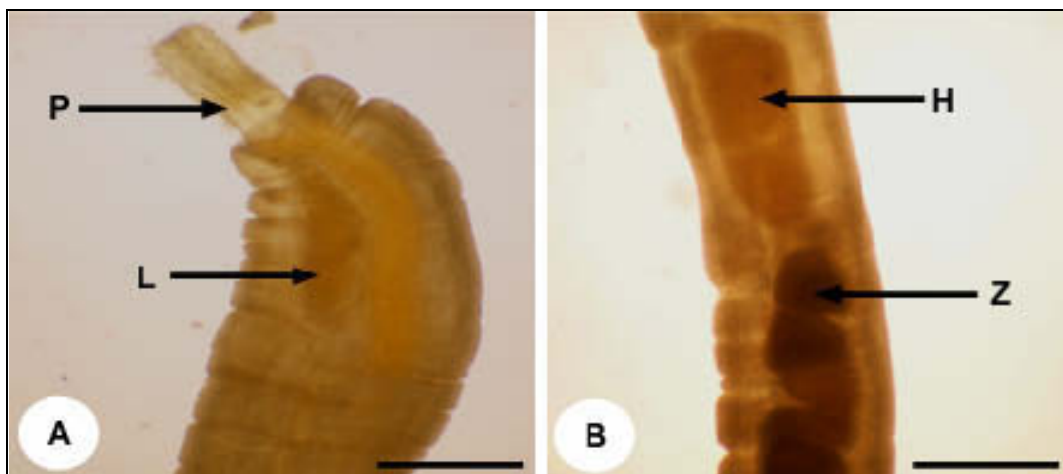
Tiefenverteilung: 251-270m, 287-288m, 305-329m, 408-409m, 430-434m, 435-565m (Bartsch 1985), 1000m (Sewell & Lester 1988), 1250-2740m (Campbell et al. 1980), 4785m (Dollfus 1931) (Abb. 63).

3. Ergebnisse

Beschreibung / Charakterisierung: *Echinorhynchus* sp. besitzt eine langgestreckte Körperform ohne Stachel. Die Proboscis (P) ist schlank. Die Haken der Proboscis sind uniform. Die Hoden (H) sind eiförmig, gestreckt und tandemartig in Höhe der Körpermitte angeordnet. Hinter den Hoden, in der Nähe des posterioren Körperendes, liegen die Zementdrüsen.

Bestimmungsliteratur: Wayland et al. (1997).

Nachweisliteratur: Bartsch (1985); Campbell et al. (1980); Klimpel et al. (2008b); Sewell & Lester (1988).



Fototafel 6: Acanthocephala. Detailaufnahme von *Echinorhynchus gadi*. **Bild A:** Abgebildet sind die Proboscis (P) und die Lemniskien (L). (Balken 0,4mm). **Bild B:** Abgebildet sind der untere Hoden (H) und die Zementdrüsen (Z). (Balken 0,4mm).

F) Crustacea

Ordnung: Copepoda

Familie: Chondracanthidae

Chondracanthodes deflexus Wilson, 1932

Sitz im Wirt: Kiemen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Antimora rostrata*, *Coryphaenoides armatus*, *C. brevibarbis*, *C. carapinus*, *C. leptolepis*, *Nezumia bairdii* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: New York Bight (Atlantischer Ozean), Honshu Insel (Pazifischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 260-1965m, 1250-2740m, 1885-4815m, 2737-2780m, 3287-3314m (Campbell et al. 1980), 1250-2350m, 1328-1463m, 2504m, 2370-2416m, 2495-2568m, 2568-2495m, 2580-2638m,

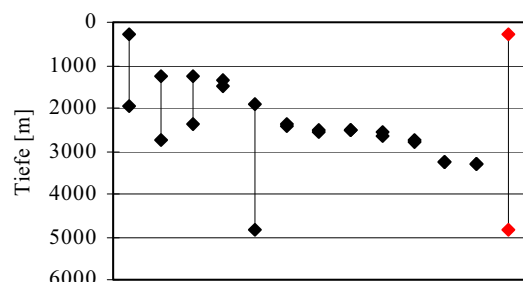


Abb. 64: Tiefenbereiche, in denen der Crustacea *C. deflexus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

3. Ergebnisse

3239-3248m, 4200m (Ho 1985) (Abb. 64).

Beschreibung / Charakterisierung:

Chondracanthodes deflexus besitzt einen deutlich in Cephalothorax und Thorax gegliederten Körper. Kopf und Rumpf sind mit lateralen Anhängen versehen und ein Hals ist nicht ausgebildet. Die Mundöffnung befindet sich im ventralen Bereich des Kopfes in der Nähe der segmentierten Antennen. Das erste Antennenpaar ist dickwandig und segmentiert. Das Abdomen ist sehr kurz. Die Eischläuche sind kürzer als der Rumpf und mit zahlreichen Eiern gefüllt.

Bestimmungsliteratur: Wilson (1932). Dieser Crustacea wurde zur Bestätigung der identifizierten Art an Herrn Prof. Boxshall (Natur-Historisches Museum, London) gesendet.

Nachweisliteratur: Campbell et al. (1980); Ho (1985); Kellermanns et al. (2009).

Abbildung: Fototafel 7A.

Chondracanthodes radiatus (Müller, 1776) Yamaguti, 1963

Sitz im Wirt: Kiemen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefischwirte: *Coryphaenoides rupestris*, *Macrourus berglax*, *M. carinatus* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Labradorsee, Grand Bank (Atlantischer Ozean) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 425-464m, 512-521m, 970-1294m (Ho 1985) (Abb. 65).

Beschreibung / Charakterisierung:

Chondracanthodes radiatus besitzt einen deutlich in Cephalothorax und Thorax gegliederten Körper. Sein

Kopf und Rumpf sind mit lateralen Anhängen versehen. Der Crustacea weist keinen Hals auf. Die Mundöffnung befindet sich im ventralen Bereich des Kopfes in der Nähe der segmentierten Antennen. Das erste Antennenpaar ist dickwandig und segmentiert. Das Abdomen ist sehr kurz. Die Eischläuche sind kürzer als der Rumpf und mit zahlreichen Eiern gefüllt.

Bestimmungsliteratur: Yamaguti (1963). Dieser Crustacea wurde zur Bestätigung der identifizierten Art an Herrn Prof. Boxshall (Natur-Historisches Museum, London) gesendet.

Nachweisliteratur: Ho (1985); Klimpel et al. (2006).

Abbildung: Fototafel 7B.

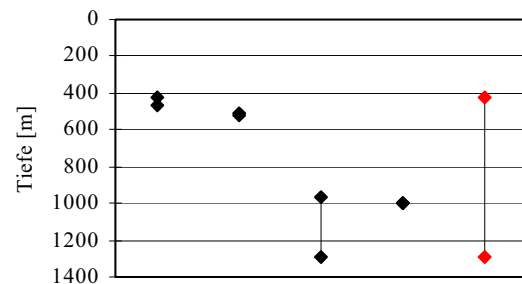


Abb. 65: Tiefenbereiche, in denen der Crustacea *C. radiatus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

Familie: Lernaepodidae

Clavella adunca (Strøm, 1762) Dollfus, 1953

Sitz im Wirt: Kiemen

Stadium im Wirt: Adultus

Tiefseefishwirte: *Coryphaenoides rupestris*, *Coryphaenoides* sp., *Macrourus berglax*, *M. carinatus*, *M. holotrachys*, *M. whitsoni* (Klimpel et al. 2001).

Verbreitung: Falkland Insel, Flämische Kappe, Labradorsee, Grand Bank, (Atlantischer Ozean), Küste vor Chile (Pazifischer Ozean), Halley Bucht, South Shetland Islands, Heard Island Schelf (Antarktis) (Klimpel et al. 2001).

Tiefenverteilung: 200-500m (Rohde et al. 1998), 200-850m (Gaevskaya & Rodjuk 1988), 400-600m, 1200-1400m (Zubchenko 1981), 403-408m, 425-464m, 514-521m, 715-720m, 808-811m, 970-1294m (Ho 1985), 570-861m, 620-640m (Walter et al. 2002) (Abb. 66).

Beschreibung / Charakterisierung:

Clavella adunca besitzt einen deutlich in Cephalothorax und Thorax gegliederten Körper. Der Cephalothorax ist lang gestreckt, zylindrisch und getrennt vom Rumpf. Der Rumpf besitzt eine ovoide Form und keine Anhänge. Die Antennenpaare sind segmentiert. Die dünnen Eischläuche sind länger als der Rumpf und mit zahlreichen Eiern gefüllt.

Bestimmungsliteratur: Kabata (1992).

Nachweisliteratur: Gaevskaya & Rodjuk (1988); Ho (1985); Klimpel et al. (2006); Rohde et al. (1998); Walter et al. (2002).

Abbildung: Abb. 67.

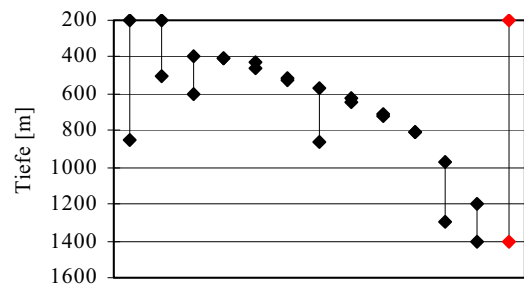


Abb. 66: Tiefenbereiche, in denen der Crustacea *C. adunca* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert).

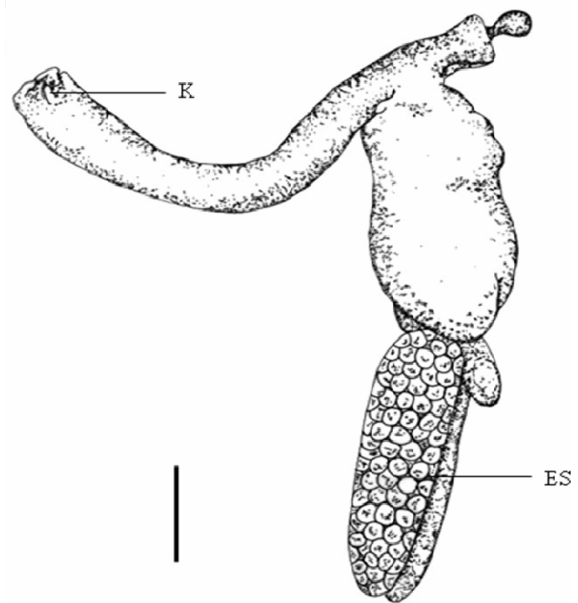
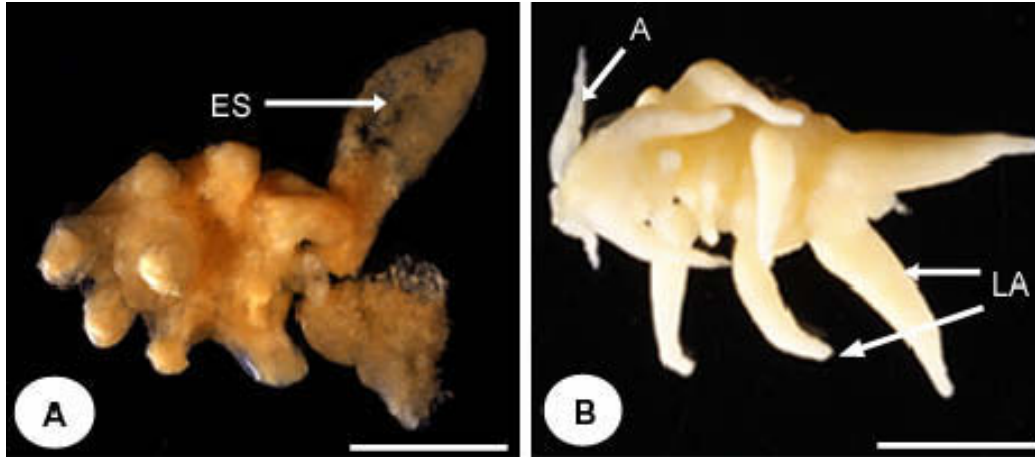


Abb. 67: Detailzeichnung des Crustacea *Clavella adunca*. Balken: 1,0mm. K: Kopf, ES: Eischläuche.

3. Ergebnisse



Fototafel 7: Crustacea. Bild A: Habitus von *Chondracanthodes deflexus*. Zu erkennen sind die Eischläuche (ES). (Balken 0,4mm). **Bild B:** Habitus von *Chondracanthodes radiatus*. Zu erkennen sind die Antenne (A) und lateralen Anhänge (LA). (Balken 0,4mm).

3. Ergebnisse

3.2 Molekularbiologische Untersuchungen

3.2.1 DNA-Isolierung

Die DNA-Isolierung führte bei allen verwendeten ascaridoiden Nematoden (Tab. 2) zu einer ausreichenden Menge an isolierter DNA. Eine photometrische Konzentrationsbestimmung der gewonnenen DNA ergab für *Anisakis simplex* (s.s.) durchschnittlich einen Wert von 44,87µg/ml, für *Hysterothylacium aduncum* 31,15µg/ml und für *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) 184,8µg/ml. Der ermittelte Reinheitsgrad war in den meisten Fällen ausreichend hoch (>1,6), um sie im nächsten Schritt (DNA-Amplifizierung) in die PCR einzusetzen. Bei unzureichender Reinheit der Probe wurde diese bei 15.000 x g für eine Stunde zentrifugiert und der Überstand in die PCR-Reaktion eingesetzt.

3.2.2 DNA-Amplifizierung

Nach der PCR-Reaktion wurden qualitative Nachweise der PCR-Produkte mit Hilfe von Agarose-Gelelektrophoresen durchgeführt (siehe 2.7.3). Diese belegten, dass die verwendeten Primer (siehe Kapitel 2.7.1e) spezifisch amplifizierten. Die PCR-Reaktion ergab für *Anisakis simplex* (s.s.) durchschnittlich einen DNA-Gehalt von 139,4µg/ml, für *Hysterothylacium aduncum* 135,7µg/ml und für *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) betrug der Wert 136,0µg/ml. Es wurden 5,5µg/ml des PCR-Produktes von *A. simplex* (s.s.) (0,77ng), *H. aduncum* (0,75ng) und *P. decipiens* (s.s.) (0,75ng) auf das Agarosegel (1%ig) aufgetragen. Die Auftrennung auf dem Agarosegel ergab, dass der untersuchte Abschnitt (ITS1, 5,8S und ITS2) für *A. simplex* (s.s.), *H. aduncum* und *P. decipiens* (s.s.) zwischen 900 und 1000bp groß ist (Abb. 68).

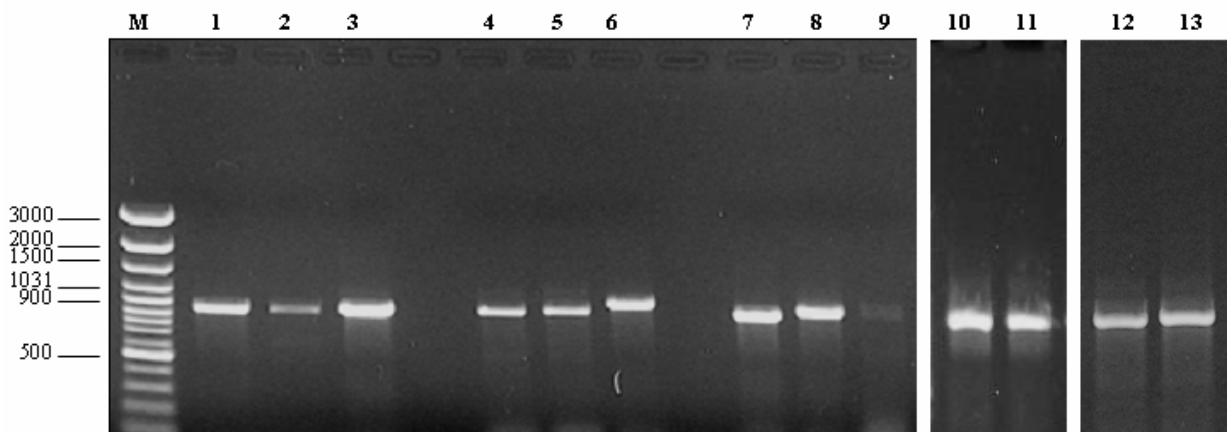


Abb. 68: Dargestellt ist ein 1%iges Agarosegel der PCR-Produkte der ascaridoiden Nematoden. Spur M zeigt den Basenpaarleiter. Die PCR-Produkte von *Anisakis simplex* (s.s.) sind in der Spur 1-3 (*Macrourus berglax*), 10-11 (*Maurolicus muelleri*), 12 (*Myctophum punctatum*) und 13 (*Notoscopelus kroyeri*) zu sehen. *Hysterothylacium aduncum* ist in den Spuren 4-6 (*Macrourus berglax*) und *Pseudoterraneus decipiens* (s.s.) ist in den Spuren 7-9 (*Macrourus berglax*) zu erkennen.

3. Ergebnisse

3.2.3 Identifizierung

Im Rahmen dieser Dissertation wurden 56 ascaridoide Nematoden zwecks Identifizierung molekularbiologisch untersucht (Tab. 2). Der Vergleich der Nematoden-Sequenzen mit den in Datenbanken (GenBank) erhältlichen Sequenzen ergab, dass es sich bei den ascaridoiden Nematoden aus *Macrourus berglax* aus der Ostgrönlandsee um die Arten *Anisakis simplex* (s.s.), *Hysterothylacium aduncum* und *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) handelte (Kellermanns et al. 2007). Vom Mittel-Atlantischen Rücken konnten die isolierten anisakiden Nematoden aus den Tiefseefischen *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* als *Anisakis simplex* (s.s.) identifiziert werden (Klimpel et al. 2007). Die aus *Maurolicus muelleri* aus der Norwegischen Rinne isolierten Nematoden konnten ebenfalls der Art *Anisakis simplex* (s.s.) zugeordnet werden (Klimpel et al. 2008a).

Im Folgenden sind die Sequenzvergleiche sowie Angaben zur Länge und GC-Gehalt der Sequenzen für die Nematoden aus der jeweiligen Fischart aufgeführt. Diese befinden sich zudem in den Publikationen, welche im Verlauf dieser Dissertation bereits veröffentlicht wurden (Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007; 2008a).

Macrourus berglax

In *Macrourus berglax* konnten drei verschiedene ascaridoide Nematoden isoliert werden. Es handelte sich dabei um die Arten *Anisakis simplex* (s.s.), *Hysterothylacium aduncum* und *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) (Kellermanns et al. 2007). Innerhalb der anisakiden Nematoden, welche Komplexe aus mehreren Schwesterarten bilden können (*Anisakis simplex* (s.l.) und *Pseudoterranova decipiens* (s.l.)), konnten keine weiteren Vertreter nachgewiesen werden (Tab. 39; Abb. 69; Kellermanns et al. 2007).

Tab. 39: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal transcribed spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal transcribed spacer) Region der aus *Macrourus berglax* isolierten Nematoden *Anisakis simplex* (s.s.): *A. simplex* (s.s.), *Pseudoterranova decipiens* (s.s.): *P. decipiens* (s.s.) und *Hysterothylacium aduncum*: *H. aduncum*. Veröffentlicht in Kellermanns et al. (2007).

Nematoda-Art	ITS-1		5,8S		ITS-2	
	Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C
<i>A. simplex</i> (s.s.)	362	46,9	157	51,6	307	42,4
<i>P. decipiens</i> (s.s.)	323	48,3	157	51,6	300	43,6
<i>H. aduncum</i>	401	50,6	157	51,6	281	49,8

Die Länge des PCR-Produktes (ITS-2, 5,8S und ITS-2) einschließlich der flankierenden Regionen betrug in etwa 950bp. Dabei lag die Sequenzlänge je nach Parasitenart zwischen 910-952bp (*A. simplex* (s.s.)), 917-950bp (*P. decipiens* (s.s.)) und 914-952bp (*H. aduncum*). Der durchschnittliche GC-Gehalt betrug dagegen 42,4-51,6% (*A. simplex* (s.s.)), 43,6-51,6% (*P. decipiens* (s.s.)) und 49,8-50,9% (*H. aduncum*) (Kellermanns et al. 2007). Die Länge der ITS-1 und ITS-2 Regionen lag je nach Parasitenart zwischen 323-401bp und 281-307bp, während die 5,8S Sequenz konstant 157bp betrug (Tab. 39; Kellermanns et al. 2007).

3. Ergebnisse

Tab. 40: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal transcribed spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal transcribed spacer) Region der aus *Maurolicus muelleri* identifizierten Nematoden *A. simplex*: *Anisakis simplex* (s.s.), MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2007).

Nematoda-Art	Untersuchungsgebiet	ITS-1		5,8S		ITS-2	
		Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C
<i>A. simplex</i>	MAR	361	47,1	157	50,9-51,6	290	36,3-41,4
<i>A. simplex</i>	ND	361	46,8-47,1	157	51,6	306	42,1-42,7

Die Länge des PCR-Produktes (ITS-2, 5,8S und ITS-2) einschließlich der flankierenden Regionen betrug in etwa 899-918bp. Der durchschnittliche GC-Gehalt der Sequenzen reichte von 36,3-51,6% (Klimpel et al. 2007). Die Länge der ITS-1 Region betrug in beiden Untersuchungsgebieten 362bp, während die Länge der ITS-2 Region je nach Untersuchungsgebiet zwischen 254-331bp betrug (Klimpel et al. 2007). Die 5,8S Sequenz betrug bei allen Parasiten 157bp (Tab. 40; Klimpel et al. 2007).



Abb. 70: Alignment der ITS-2 (second internal transcribed spacer) Region der aus *Maurolicus muelleri* isolierten Nematoden *Anisakis simplex* (s.s.). AsMAR2: *Anisakis simplex* (s.s.) aus dem Mittel-Atlantischen Rücken, AsND2: *Anisakis simplex* (s.s.) aus der Norwegischen Rinne, Ref: Referenz Sequenz (Abe et al. 2005). Unterschiede in den Sequenzen sind grün markiert. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2007).

Myctophum punctatum und *Notoscopelus kroyeri*

Aus *Myctophum punctatum* und *Notoscopelus kroyeri* konnte lediglich eine anisakide Nematoden-Art isoliert werden. Es handelte sich dabei sowohl bei *M. punctatum* als auch bei *N. kroyeri* um die Art *Anisakis simplex* (s.s) (Klimpel et al. 2008a). Es konnte kein weiterer Vertreter der Gattung *Anisakis* in den beiden untersuchten Tiefseefischen nachgewiesen werden (Tab. 41; Abb. 71; Klimpel et al. 2008a).

3. Ergebnisse

Tab. 41: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal transcribed spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal transcribed spacer) Region der aus *Myctophum punctatum* und *Notoscopelus kroyeri* isolierten Nematoden. AsMP1: *Anisakis simplex* (s.s.) aus *Myctophum punctatum*, AsNK1: *Anisakis simplex* (s.s.) aus *Notoscopelus kroyeri*. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2008a).

Nematoda-Art	ITS-1		5,8S		ITS-2	
	Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C	Länge (bp)	G+C
AsMP1	365	47,1	157	51,6	308	41,9
AsNK1	365	47,1	157	51,6	308	41,9

Die Länge des PCR-Produktes (ITS-2, 5,8S und ITS-2) einschließlich der flankierenden Regionen betrug in etwa 916-922bp. Der durchschnittliche GC-Gehalt der Sequenzen reichte von 44,7-45,4% (Klimpel et al. 2008a). Die Länge der ITS-1 Region betrug in beiden Tiefseefischen 365bp, während die Länge der ITS-2 Region immer 308bp betrug (Klimpel et al. 2008a). Die 5,8S Sequenz betrug bei allen Parasiten 157bp (Tab. 41; Klimpel et al. 2008a).



Abb. 71: Alignment der ITS-1 (first internal transcribed spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal transcribed spacer) Region der aus *Myctophum punctatum* und *Notoscopelus kroyeri* isolierten Nematoden. AsMP1: *Anisakis simplex* (s.s.) aus *Myctophum punctatum*, AsNK1: *Notoscopelus kroyeri*. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2008a).

3. Ergebnisse

3.3 Nahrungsökologische Untersuchungen

3.3.1 Nachgewiesene Nahrungsbestandteile

In der vorliegenden Dissertation konnten in den Untersuchungsgebieten Ostgrönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegische Rinne insgesamt 26 verschiedene Nahrungsbestandteile aus den Mägen der untersuchten Tiefseefische isoliert werden (Tab. 42). Die höchste Anzahl an unterschiedlichen Beuteorganismen befand sich in den Tiefseefischen *Halosaurus macrochir* aus dem Mittel-Atlantischen Rücken und *Macrourus berglax* aus der Ostgrönlandsee mit je 15 bzw. 13 unterschiedlichen Beuteorganismen (Tab. 42; Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2007; 2008a; b).

Tab 42: Nachgewiesene Nahrungsbestandteile aus den Fischen der untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosaurus macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurollicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurollicus muelleri*). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne.

Taxa	Nahrungsbestandteile	OGS	MAR					ND
		<i>M. berglax</i>	<i>C. mediterraneus</i>	<i>H. macrochir</i>	<i>M. punctatum</i>	<i>N. kroyeri</i>	<i>M. muelleri</i>	<i>M. muelleri</i>
Protozoa	Foraminifera			*				
Cnidaria	Anthozoa	*						
Mollusca	<i>Bathypolypus arcticus</i>	*						
	Cephalopoda		*					
	Bivalvia			*				
	Mollusca indet.	*						
Annelida	Polychaeta	*		*				
Crustacea	Ostracoda			*	*	*		
	<i>Gigantocypris</i> sp.			*				
	<i>Calanus finmarchicus</i>							*
	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>							*
	Copepoda			*	*	*	*	
	Euphausiacea	*		*		*		
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>							*
	<i>Pandalus</i> spp.	*						
	Sergestidae			*				
	Decapoda			*	*	*		
	Cumacea			*				
	Tanaidacea			*				
	Isopoda	*		*				
	Hyperidae	*		*	*	*		
	Gammaridae	*		*				
	Amphipoda	*		*	*	*		
Crustacea indet.	*	*	*			*	*	
Echinodermata	Echinodermata indet.			*				
	Ophiuroidea	*						
Teleostei	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	*						
	Macrouridae	*						
	Teleostei indet.	*						
Andere	Steine			*				

3. Ergebnisse

Die Nahrungsbestandteile konnten den Großgruppen Protozoa, Cnidaria, Mollusca, Annelida, Crustacea, Echinodermata und Teleostei zugeordnet werden. Auf Grund des hohen Verdauungsgrades konnten lediglich fünf Nahrungsbestandteile bis zur Art (1 Mollusca, 3 Crustacea, 1 Teleostei) und zwei bis zur Gattung (2 Crustacea) bestimmt werden. Die übrigen Organismen wurden bis zur Ordnung oder höheren Taxa bestimmt.

3.3.2 Nahrungsbestandteile bathydemersaler Fische

In der vorliegenden Arbeit wurden aus der bathydemersalen Zone die drei Tiefseefische *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosaurus macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) untersucht (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008b). Die aus den Mägen isolierten Nahrungsbestandteile konnten den Großgruppen Protozoa, Cnidaria, Mollusca, Annelida, Crustacea, Echinodermata und Teleostei zugeordnet werden. In der Tabelle 43 sind das prozentuale Vorkommen sowie die prozentuale Anzahl der in den Mägen der bathydemersalen Tiefseefische vorgefundenen Nahrungsorganismen aufgeführt.

Der Halosauride *H. macrochir* wies die meisten unterschiedlichen Beuteorganismen auf, gefolgt von dem Macrouriden *M. berglax*. Der Macrouride *C. mediterraneus* wies die geringste Anzahl unterschiedlicher Beuteorganismen auf (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008b). Aus den Mägen der 35 untersuchten *M. berglax* aus der Ostgrönlandsee konnten 15 unterschiedliche Nahrungsbestandteile isoliert und identifiziert werden. Mit sechs unterschiedlichen Organismen stellen Crustaceen den Nahrungsbestandteil mit der höchsten Diversität dar (Tab. 41; Klimpel et al. 2006). Die aus dem Mittel-Atlantischen Rücken stammenden 38 Exemplare des Macrouriden *C. mediterraneus* wiesen lediglich zwei unterschiedliche Beuteorganismen auf. Aufgrund des hohen Verdauungsgrades konnten diese nur bis zur Klasse bzw. Großgruppe (Cephalopoda und Crustacea) identifiziert werden (Kellermanns et al. 2009). Die 42 untersuchten Exemplare des Halosauriden *H. macrochir* aus dem Mittel-Atlantischen Rücken wiesen insgesamt 15 unterschiedlichen Nahrungsbestandteile auf. Mit 12 unterschiedlichen Organismen stellen Crustaceen den Nahrungsbestandteil mit der höchsten Diversität dar. Protozoen, Mollusken, Anneliden und Echinodermaten ließen aufgrund des hohen Verdauungsgrades keine genauere Identifizierung zu (Klimpel et al. 2008b). Insgesamt setzte sich die Nahrung der untersuchten bathydemersalen Tiefseefische mit Ausnahme der Großgruppen Mollusca und Crustacea (siehe Kapitel 3.3.2) aus unterschiedlichen Beuteorganismen auf Großgruppenebene zusammen (Tab. 43; Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008b).

3. Ergebnisse

Tab. 43: Prozentuales Vorkommen (F%) und prozentuale Anzahl (N%) der aus den Mägen der untersuchten bathydemersalen Tiefseefische *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) isolierten Nahrungsbestandteile. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, F [%]: Prozentuales Vorkommen des Beuteorganismus, N [%]: prozentuale Anzahl des Beuteorganismus.

Taxa	Nahrungsbestandteile	OGS		MAR			
		<i>M. berglax</i>		<i>C. mediterraneus</i>		<i>H. macrochir</i>	
		F [%]	N [%]	F [%]	N [%]	F [%]	N [%]
Protozoa	Foraminifera	-	-	-	-	15,8	28,2
Cnidaria	Anthozoa	5,9	3,3	-	-	-	-
Mollusca	<i>Bathypolypus arcticus</i>	5,9	0,6	-	-	-	-
	Cephalopoda	-	-	25,0	25,0	-	-
	Bivalvia	-	-	-	-	5,3	0,5
	Mollusca indet.	8,8	0,9	-	-	-	-
Annelida	Polychaeta	44,1	6,2	-	-	34,2	3,8
Crustacea	Ostracoda	-	-	-	-	13,2	0,9
	<i>Gigantocypris</i> sp.	-	-	-	-	42,1	7,1
	<i>Calanus finmarchicus</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	-	-	-	-	-	-
	Copepoda	-	-	-	-	74,2	8,0
	Euphausiacea	44,1	11,3	-	-	7,9	0,7
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>Pandalus</i> spp.	2,9	0,3	-	-	-	-
	Sergestidae	-	-	-	-	2,6	0,2
	Decapoda	-	-	-	-	23,7	2,3
	Cumacea	-	-	-	-	7,8	0,9
	Tanaidacea	-	-	-	-	29,0	4,3
	Isopoda	35,3	16,3	-	-	81,6	15,5
	Hyperiididae	47,1	24,9	-	-	10,5	0,9
	Gammaridae	17,6	29,4	-	-	81,6	11,8
	Amphipoda	11,8	2,4	-	-	73,7	10,9
Crustacea indet.	41,2	8,6	75,0	75,0	36,8	3,2	
Echinodermata	Echinodermata indet.	-	-	-	-	5,3	0,4
	Ophiuroidae	67,6	19,0	-	-	-	-
Teleostei	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	5,9	0,6	-	-	-	-
	Macrouridae	2,9	0,3	-	-	-	-
	Teleostei indet.	20,6	2,4	-	-	-	-
Andere	Steine	-	-	-	-	5,3	0,4

3.3.3 Nahrungsbestandteile pelagischer Fische

In der vorliegenden Arbeit wurden aus der pelagischen Zone die drei Tiefseefische *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne) untersucht (Klimpel et al. 2007; 2008a). Die aus den Mägen isolierten Nahrungsbestandteile zählten alle zu der Großgruppe der Crustaceen. In Tabelle 44 sind das Prozentuale Vorkommen sowie die prozentuale Anzahl der in den Mägen der pelagischen Tiefseefische vorgefundenen Nahrungsorganismen aufgeführt.

3. Ergebnisse

Tab. 44: Prozentuale Vorkommen (F%) und prozentuale Anzahl (N%) der aus den Mägen der untersuchten pelagischen Tiefseefische *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne) isolierten Nahrungsbestandteile. MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne F [%]: prozentuale Vorkommen des Beuteorganismus, N [%]: prozentuale Anzahl des Beuteorganismus.

Taxa	Nahrungsbestandteile	MAR						ND	
		<i>M. punctatum</i>		<i>N. kroyeri</i>		<i>M. muelleri</i>		<i>M. muelleri</i>	
		F [%]	N [%]	F [%]	N [%]	F [%]	N [%]	F [%]	N [%]
Crustacea	Ostracoda	6,7	0,8	2,7	0,7	-	-	-	-
	<i>Calanus finmarchicus</i>	-	-	-	-	-	-	73,5	87,4
	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	-	-	-	-	-	-	17,7	8,7
	Copepoda	100,0	73,0	100,0	82,9	6,7	43,3	-	-
	Euphausiacea	-	-	23,0	1,5	-	-	-	-
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	-	-	-	-	-	-	17,7	3,0
	Decapoda	10,1	1,4	9,5	0,6	-	-	-	-
	Hyperiididae	44,9	22,1	85,1	13,1	-	-	-	-
	Amphipoda	19,1	2,6	17,6	1,4	-	-	-	-
	Crustacea indet.	-	-	-	-	93,3	56,7	5,9	1,0

Der Myctophide *Notoscopelus kroyeri* wies die größte Anzahl unterschiedlicher Beuteorganismen auf, gefolgt von dem Myctophiden *Myctophum punctatum* und dem Sternoptychiden *Maurolicus muelleri* aus der Norwegischen Rinne. *Maurolicus muelleri* aus dem Mittel-Atlantischen Rücken wies die geringste Anzahl unterschiedlicher Beuteorganismen auf (Klimpel et al. 2007; 2008a). Aus den Mägen der 89 untersuchten *Myctophum punctatum* aus dem Mittel-Atlantischen Rücken konnten fünf unterschiedliche Nahrungsbestandteile isoliert und identifiziert werden (Tab. 44; Klimpel et al. 2008a). Die 74 Exemplare des Myctophiden *Notoscopelus kroyeri* wiesen sechs unterschiedliche Beuteorganismen auf (Tab. 44; Klimpel et al. 2008a). Der aus dem Mittel-Atlantischen Rücken stammende *Maurolicus muelleri* (100 Exemplare) wies lediglich einen bis zur Ordnung identifizierbaren Beuteorganismus auf (Klimpel et al. 2007). Mit drei unterschiedlichen Beuteorganismen war die Nahrungszusammensetzung der aus der Norwegischen Rinne stammenden *M. muelleri* diverser als die der *M. muelleri* aus dem MAR (Klimpel et al. 2007).

4. Diskussion

Die Parasitenfauna eines Fisches steht im direkten Zusammenhang mit seiner Ökologie (Palm 2004). Es besteht eine enge Interaktion zwischen der Nahrung und dem Parasitenbefall von Tiefseefischen, die häufig als Zwischen-, Stapel- oder Endwirte der Parasiten fungieren (z.B. Klimpel et al. 2003). So werden die im Benthos dominierenden Crustaceen von den Parasitengroßgruppen Digenea, Nematoda und Acanthocephala als Zwischenwirte genutzt (Rohde 2005). Aufgrund dieses Zusammenspiels eignen sich Parasiten als Indikatoren biotischer und abiotischer Faktoren (MacKenzie 2002; Williams et al. 1992) und lassen sich zur Klärung vieler meeresökologischer und evolutiver Prozesse nutzen. Die bathydemersale Zone ist diesbezüglich von großem Interesse, da in dieser eine im Vergleich zum Pelagial höhere Biodiversität (z.B. Molusken, Crustaceen, Teleostei) vorherrscht (Noble 1973). Diese Diversität spiegelt sich auch in der Parasitenfauna von bathydemersalen Fischen wieder (Klimpel et al. 2006). Ein Grund hierfür liegt in der Verfügbarkeit potentieller Wirte und der dadurch bedingten höheren Wahrscheinlichkeit von Wirt-zu-Wirt Übertragungen (Campbell 1990; Gartner & Zwerner 1989). Um ihren Fortbestand zu sichern, sind Parasiten an die jeweiligen Bedingungen ihres Ökosystems angepasst. Dies führt zu dem Prozess der kumulativen Evolution (Palm 2004; Palm & Klimpel 2007), bei dem die Parasitendiversität kontinuierlich zunimmt und ein größeres Spektrum an Wirten befällt (Palm & Klimpel 2007). Die Antriebskraft hierbei stellen generalistische Parasitenarten dar, die in der Lage sind, neuartige Wirte zu befallen (Palm & Klimpel 2007).

Entsprechende Belege über die Verbreitung von generalistischen und spezifischen Parasitenarten gibt es bis auf die Arbeiten über trypanorhynche Cestoden nicht (Palm 2004; Palm & Cairn 2008). Über die Verbreitung generalistischer und spezifischer Parasiten in der Tiefsee ist derzeit nichts bekannt. Die vorliegende Arbeit zeigt, dass die Parasitenfauna bathydemersaler Tiefseefische von generalistischen Parasiten dominiert wird. Eine Spezifizierung von Parasiten in der Tiefsee ist eher die Ausnahme und Generalisten dominieren zonenübergreifend.

4.1. Fischparasitengemeinschaft

Ozeanische Gebirge wie der Mittel-Atlantische Rücken (MAR) und seine Ausläufer (z.B. Große Meteor Bank) bieten zahlreichen Organismen diverse Lebensräume (Klimpel et al. 2006). Obwohl der MAR ähnliche Tiefenbereiche aufweist wie die Kontinentalhänge, bietet er den dort lebenden Tiefseefischen ein geringeres Nahrungsangebot (Bergstad et al. 2008). Nichts desto trotz ist die bathydemersale Zone des MAR mit 18 Fischfamilien durch eine hohe Fischbiomasse und -abundanz charakterisiert (Bergstad et al. 2008). Vor allem Macrouridae aber auch Halosauridae stehen repräsentativ für die bathydemersale Fischfauna des MAR. Aufgrund der andersartigen Geomorphologie des MAR lassen sich, im Vergleich zu anderen geographischen Regionen (z.B. Kontinentalhang versus MAR), auch Unterschiede in den Fischparasitengemeinschaften vermuten. Um dies zu überprüfen, wurde die Parasitenzusammensetzung von Tiefseefischen der bathydemersalen Zone am MAR charakterisiert und mit derjenigen des Kontinentalhanges an der Ostgrönlandsee verglichen. Es wurden ein Macrouride und ein Halosauride aus

4. Diskussion

dem MAR sowie ein Macrouride aus der Grönlandsee auf ihre Parasitenfauna und Nahrungszusammensetzung untersucht (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008b). Die Macrouriden wiesen mit 20 (*Macrourus berglax* aus der Ostgrönlandsee) und 16 (*Coryphaenoides mediterraneus* vom MAR) verschiedenen Parasitenarten die höchste Parasitendiversität auf. Mit neun Arten war die Parasitendiversität des Halosauriden (*Halosauropsis macrochir* aus dem MAR) deutlich geringer (Klimpel et al. 2008b). Die Parasitenfauna der bathydemersalen Zone ist in der Ostgrönlandsee vor allem durch den starken Befall mit verschiedenen Nematoden-Arten, mit dem Acanthocephalen *Echinorhynchus gadi* und mit unterschiedlichen Digeneen-Arten charakterisiert (Klimpel et al. 2006). Am MAR hingegen dominieren vor allem Digeneen und Nematoden (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2008b). Die hier untersuchten Macrouriden (abundante, weltweit verbreitete Tiefseefische, mit überwiegend bathydemersaler Lebensweise) (Froese & Pauly 2008), wiesen eine für bathydemersale Tiefseefische typische Parasitenfauna, bestehend aus zahlreichen Digeneen- und Nematoden-Arten sowie Cestoden und Acanthocephalen, auf (Klimpel et al. 2001).

Bereits in früheren Untersuchungen wurde gezeigt, dass die Parasitenfauna macrourider Fische hoch divers ist und in direktem Zusammenhang mit der Nahrungsökologie der Fische steht (Campbell et al. 1980; Walter et al. 2002; Zubchenko 1981). Walter et al. (2002) wiesen nach, dass sich die Parasitenfauna der Macrouriden im Gegensatz zu anderen Fischfamilien untereinander stärker ähnelt. Sowohl bei der Parasitenfauna von *Macrourus whitsoni* als auch bei der anderer Macrouriden aus dem subantarktischen Ozean zeigte sich eine hohe Übereinstimmung (Walter et al. 2002). Auch für *M. berglax* wurde durch Zubchenko (1981) eine hoch diverse Parasitenfauna nachgewiesen. Die hier untersuchten Tiefseefische belegen die Annahme, dass die Parasitenfauna eines Fisches von dessen Nahrungsökologie abhängt (Klimpel et al. 2006). So wiesen beide Macrouriden im Vergleich zu *H. macrochir* (Halosauridae) eine hoch diverse Parasitenfauna auf (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006, 2008b). Zwar war die Nahrungszusammensetzung von *C. mediterraneus* mit Cephalopoden und Crustaceen nicht divers, jedoch stellen vor allem Crustaceen wichtige Zwischenwirte verschiedener Parasitentaxa dar (Marcogliese 2002; Zander & Reimer 2002). Eine weitere Bestätigung für die Annahme bilden die in *M. berglax* und *H. macrochir* nachgewiesenen Acanthocephalen, die in dem Macrouriden *C. mediterraneus* fehlten. Für diese Parasiten wird ein benthischer Lebenszyklus angenommen, in dem benthische Invertebraten als obligatorische Zwischenwirte fungieren (Klimpel et al. 2006; 2008b). Das Fehlen der Acanthocephalen in *C. mediterraneus* lässt somit vermuten, dass sich die Nahrungszusammensetzung dieser Art von der der Macrouriden an den Kontinentelhängen unterscheidet. Beispielsweise konnten keine Anneliden oder Echinodermaten in den Mägen von *C. mediterraneus* nachgewiesen werden. Beide Nahrungsorganismen treten jedoch sowohl in *M. berglax* als auch *H. macrochir* auf. Dies legt die Vermutung nahe, dass das von Bergstad et al. (2008) aufgeführte geringe Nahrungsangebot am MAR zu einem Ausweichen der dort lebenden Fische auf andere Nahrungsorganismen geführt hat, was sich wie im Beispiel von *C. mediterraneus* durch das Fehlen von z.B. Acanthocephalen in der Parasitenfauna widerspiegelt.

4. Diskussion

Insgesamt konnte trotz geringer Unterschiede in der Parasitenzusammensetzung eine für die bathydemersale Zone typische Fischparasitenfauna nachgewiesen werden. Wie auch für andere ozeanische Regionen beschrieben, besteht die Parasitenfauna der bathydemersalen Zone am MAR aus zahlreichen Digeneen- und Nematoden-Arten sowie aus Cestoden und Acanthocephalen (Klimpel et al. 2001).

4.1.1 Vergleich der bathydemersalen Zone mit dem Pelagial

Im vorangegangenen Abschnitt wurde gezeigt, dass die Parasitenfauna bathydemersaler Tiefseefische in direktem Zusammenhang mit deren Nahrungsökologie steht (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008a; b). Im Folgenden wird aufgeführt, wie sich die Parasitenfauna bathydemersaler und pelagischer Tiefseefische am Mittel-Atlantischen Rücken (MAR) unterscheidet und wie diese mit der Biodiversität der jeweiligen Tiefenzone in Zusammenhang steht. Zu diesem Zweck wurde die Parasitenfauna von drei pelagischen Tiefseefischen des MAR untersucht und mit denjenigen der bathydemersalen Zone (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2007; 2008a; b) verglichen.

Aufgrund der charakteristischen Geomorphologie des MAR unterscheidet sich das darüber liegende pelagische Ökosystem von demjenigen anderer ozeanischer Gebiete. Es wird vermutet, dass die besondere Hydrographie und biotischen Gegebenheiten des MAR sich auf die Ökologie der pelagischen Fische auswirkt, da diese in der Nähe der bathydemersalen Zone, aber auch weiter im Epipelagial, der euphotischen Zone, vorkommen (Sutton et al. 2008). Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Sternoptychiden (MAR und Norwegische Rinne) mit zwei und fünf (Klimpel et al. 2007) sowie die Myctophiden mit vier verschiedenen Parasitenarten (Klimpel et al. 2008a) wiesen eine geringere Parasitendiversität auf als Fische der bathydemersalen Zone (Tab. 4). Sie ist vor allem durch den Befall mit der Cestoden-Larve *Tetraphyllidea* indet. und dem Nematoden *Anisakis simplex* (s.s.) sowie wenigen Digeneen charakterisiert. Auch im Pelagial zeigte sich, dass die Parasitenfauna von Fischen aus ein und derselben Familie untereinander eine stärkere Ähnlichkeit aufwies als zu Fischen desselben Tiefenbereiches einer anderen Familie (Klimpel et al. 2007; 2008a). So zeigten die beiden Myctophiden eine identische Parasitenzusammensetzung (Digeneen, Cestoden, Nematoden) mit geringfügigen Unterschieden in den Befallszahlen, während sich *Maurolicus muelleri* (Sternoptychidae) am MAR durch das Fehlen von Digeneen von den Myctophiden unterschied. Dies ist auf die fast identische Nahrungszusammensetzung beider Myctophiden zurückzuführen (Klimpel et al. 2008a). Gleichzeitig konnte der Nachweis erbracht werden, dass die Parasitenfauna wie hier bei *M. muelleri* auch innerhalb der eigenen Art stark variieren kann (Klimpel et al. 2007). In den *M. muelleri* aus der Norwegischen Rinne konnten die Digeneen-Arten *Brachyphallus crenatus* und *Lecithaster confusus* und der Nematode *Hysterothylacium aduncum* nachgewiesen werden, die in den Exemplaren am MAR fehlten. Der Grund für die intra- und interfamiliären Unterschiede liegt in den unterschiedlichen Tiefenbereichen, aus denen die Fische stammen, da das Nahrungsangebot in den einzelnen Zonen variiert (Abb. 72). Während *M. muelleri* am MAR lediglich Copepoden und Euphausiaceen in den untersuchten Mägen aufwies, ließen

4. Diskussion

sich in den Mägen von *M. muelleri* aus der Norwegischen Rinne verschiedene Copepoden-Arten und in den Mägen der Myctophiden zusätzlich Ostracoden, Hyperiidien, Amphipoden und Decapoden nachweisen (Klimpel et al. 2004; 2007). Trotz der Unterschiede steht die Parasitenfauna der hier untersuchten pelagischen Tiefseefische aus dem MAR – bestehend aus larvalen Cestoden und Nematoden und nur wenigen Digeneen – repräsentativ für eine pelagische Parasitenfauna von Tiefseefischen (Klimpel et al. 2001).

In der Ostgrönlandsee konnte ein direkter Zusammenhang zwischen der Parasitendiversität und der Nahrungsökologie der Fische aufgezeigt werden (Klimpel et al. 2006). Dieser Sachverhalt konnte auch für den MAR erbracht werden (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2007; 2008a; b). Die Parasitenfauna von Tiefseefischen ist auch am MAR abhängig von der Nahrungsökologie der jeweils untersuchten Fischart, welche wiederum von den charakteristischen Bedingungen in der jeweiligen Tiefe abhängt. Am MAR wiesen bathydemersale Fische - wie bereits in der Ostgrönlandsee aufgezeigt (Klimpel et al. 2006) - eine deutlich höhere Parasitendiversität auf, als Fische des Pelagials. Die höhere Parasitendiversität steht im direkten Zusammenhang mit der Diversität der aufgenommenen Nahrung. So hatten bathydemersale Fische am MAR neben einer hohen Parasitendiversität immer eine diversere Nahrungszusammensetzung, bestehend aus verschiedenen Taxa (Mollusca, Annelida, Crustacea, Echinodermata und Teleostei) (Tab. 43; Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2008b). Im Pelagial enthielten die Mägen ausschließlich Crustaceen (Tab. 44; Klimpel et al. 2007; 2008a). Die für bathydemersale und pelagische Fische typische Nahrungsökologie führt dazu, dass auch am MAR die Parasitenfauna von Tiefseefischen charakteristisch für die jeweilige Tiefenzone ist. So konnten in der bathydemersalen Zone des MAR zahlreiche verschiedene larvale und adulte Digeneen- und Nematoden-Arten sowie einige Cestoden und Acanthocephalen nachgewiesen werden, während das Pelagial hauptsächlich durch einige wenige larvale Cestoden- und Nematoden-Arten dominiert wurde (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006; 2007; 2008a; b). Diese Verteilung von Fischparasitengemeinschaften ist auch für andere ozeanische Regionen dokumentiert (Klimpel et al. 2001).

4.1.2 Verbreitung generalistischer und spezifischer Parasitenarten

Anhand der untersuchten Fische aus unterschiedlichen Tiefenzonen und Gebieten des Atlantischen Ozeans wurde dargestellt, wie die Parasitenfauna eines Fisches mit der Tiefenverteilung ihrer Wirte (Fische), und somit mit deren Nahrungsökologie, zusammenhängt. Durch die höhere Verfügbarkeit potenzieller Wirte nimmt auch die Wahrscheinlichkeit von Wirt-zu-Wirt Übertragungen zu (Campbell 1990; Gartner & Zwerner 1989; Klimpel et al. 2006). Dies wirkt sich positiv auf die Parasitenverbreitung und Parasitendiversität aus (Abb. 72). In diesem Zusammenhang spielt vor allem die Wirtsspezifität eine große Rolle, da eine geringe Wirtsspezifität dem Parasiten die Möglichkeit zur Eingliederung in neue Nischen bietet (Palm & Klimpel 2007). So können generalistische Parasiten im Vergleich zu spezifischen Parasiten ein größeres Spektrum an Wirten befallen. Spezifische Parasiten weisen hingegen zahlreiche

4. Diskussion

Anpassungen an ihre Wirte auf, die in extremen Fällen dazu führen, dass ein bestimmter Wirt obligat, also zwingend notwendig für die Abwicklung des Lebenszyklus ist (Rohde 2005). Im Falle der Digeneen haben die Anpassungen dazu geführt, dass bestimmte Mollusken-Arten als erste Zwischenwirte obligat sind (Køie 1979).

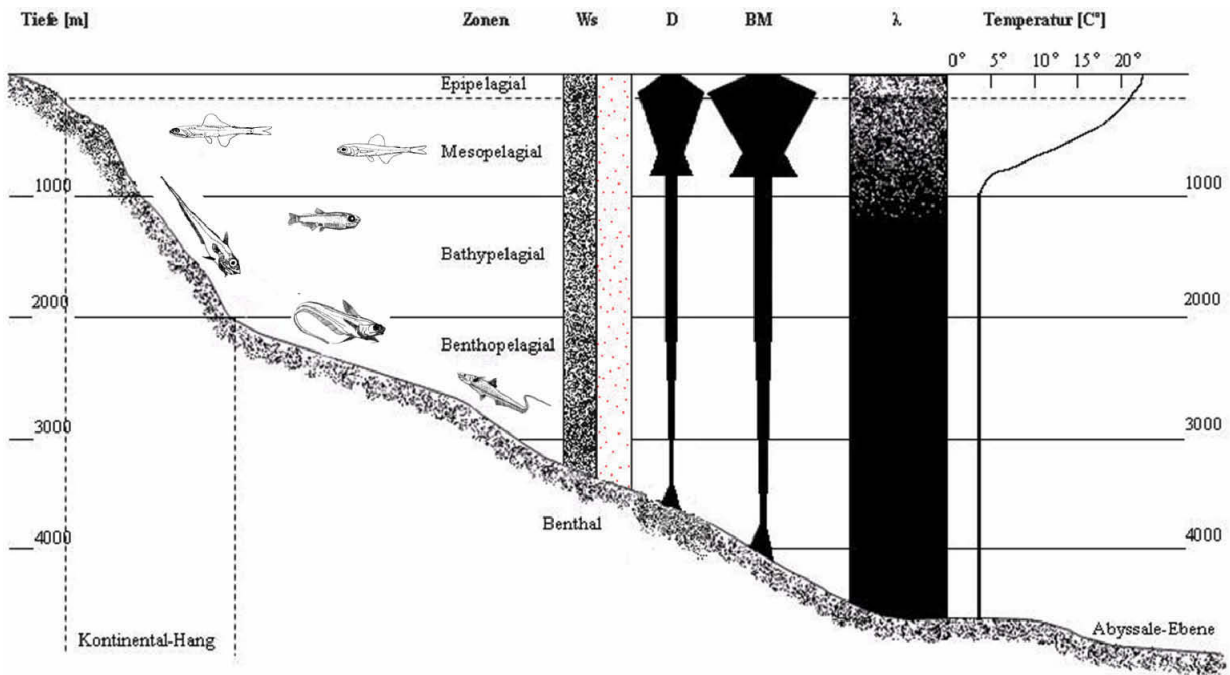


Abb. 72: Schematische Darstellung der allgemeinen Abhängigkeit der Parasitendiversität (D) von der Biomasse (BM), welche ihrerseits abhängig ist vom Licht (λ) und der Temperatur ($^{\circ}\text{C}$). Links neben der Verteilung der Parasitendiversität ist das zonenübergreifende Verbreitungsmuster generalistischer (schwarz) und spezifischer (rot) Parasitenarten dargestellt (Ws). Verändert nach Noble (1973).

Um zu klären, welches Verhältnis von generalistischen zu spezifischen Parasitenarten in der bathydemersalen Zone herrscht, wurde die Wirtsspezifität der vorgefundenen Parasitenarten nach dem Spezifitätsindex von Caira et al. (2003) berechnet (Tab. 8). Dieser Index gibt die phylogenetische Spezifität der untersuchten Parasitenarten wieder. Er ermöglicht eine Einordnung der Parasiten in generalistische bzw. spezifische Parasitenarten, indem er davon ausgeht, dass ein Parasit mit geringer Spezifität auf höherem taxonomischen Niveau (z.B. Klasse, Ordnung) als weniger wirtsspezifisch angesehen werden kann, und ein Parasit mit geringer Spezifität auf einem niedrigeren taxonomischen Niveau (z.B. Gattung, Art) eine höhere Spezifität zum Wirt aufweist (Caira et al. 2003). Somit werden Parasiten, die nur in einer Wirtsart vorkommen, als oioxen (W_s : 0,0000) bezeichnet. Unter dem Begriff stenoxen werden mesostenoxene (W_s : 0,0000-3,0004) Parasiten – Parasiten, die Wirtsarten einer Gattung infizieren – und metastenoxene (W_s : 3,0004-5,5743) Parasiten – Parasiten die Wirte einer Familie infestieren – zusammengefasst. Euryxene (W_s : >5,5743) Parasiten befallen dagegen Wirte einer Ordnung oder höhere Taxa (Caira et al. 2003). Diese Berechnungen verdeutlichen, dass sich die Parasitenfauna der untersuchten Fische hauptsächlich aus adulten Generalisten zusammensetzt (Tab. 8). Dies gilt sowohl für die bathydemersale Zone als auch für das Pelagial. Die untersuchten Macrouriden *M. berglax* und *C.*

4. Diskussion

mediterraneus sowie *H. macrochir* (Halosauridae) zeigten, dass die metazoischen Endoparasiten dieser Fische überwiegend aus euryxenen und stenoxenen, also generalistischen Arten besteht, unabhängig davon ob es sich um larvale oder adulte Stadien der Parasiten handelt (Tab. 8, 9). Die Spezifität ihrer Ektoparasiten (Monogenea, Crustacea) war dagegen deutlich erhöht (Tab. 9). Im Vergleich hierzu konnten in der pelagischen Zone des MAR nur euryxene Parasitenarten in den untersuchten Fischen nachgewiesen werden (Tab. 9).

Die Untersuchung der Spezifitätsgrade ist von besonderer Bedeutung für die Klärung von Fragestellungen über die Parasitenökologie und -evolution. Dass die Parasitenfauna des marinen Ökosystems von Generalisten dominiert wird, wurde bereits von verschiedenen Autoren angedeutet (z.B. Marcogliese 2002; Palm & Klimpel 2007). Ein konkreter Grund hierfür wurde jedoch nicht genannt. Vielmehr handelte es sich um Vermutungen, dass beispielsweise Parasiten mit komplexen Lebenszyklen durch den Wirtswechsel einem höheren Risiko unterliegen, in den falschen Wirt zu gelangen (Marcogliese 2007; Parker et al. 2003). Da generalistische Parasiten in der Tiefsee dominieren, ist davon auszugehen, dass sich diese Lebensweise in dieser Umgebung bewährt hat. Geht man davon aus, dass zwischen bereits existierenden und potentiell neuen Wirten aufgrund trophischer Interaktionen besondere Überlappungen existieren, gibt es drei Möglichkeiten, wie sich neue Wirte etablieren können (Parker et al. 2003). Eine dieser Möglichkeiten stellt die laterale Eingliederung (lateral incorporation) dar, die besagt, dass zu einem Zeitpunkt in der Entwicklung des Parasiten ein weiterer Wirt in den Lebenszyklus aufgenommen wird. Palm & Klimpel (2007) formulieren über diese Möglichkeit ihre Vermutung der kumulativen Evolution, bei der generalistische Parasitenarten in der Lage sind, kontinuierlich diverser zu werden und ein immer größeres Spektrum an Wirten in ihrem Lebenszyklus befallen. Die Koevolution zwischen einem Parasiten und seinem Wirt ist ein ständiges „Wettrüsten“ (Nuismer & Otto 2005). Damit ein heteroxener (mehrere Wirte einbeziehender) Parasit seinen Lebenszyklus vollziehen kann, ist er von der Ökologie, insbesondere der Nahrungsökologie seines Wirtes abhängig (Marcogliese 2002). In diesem Zusammenhang spielt die Diversität sowie die Stabilität des Lebensraums (also der ökologischen Nische des Wirtes) eine große Rolle. Sowohl die Ostgrönlandsee als auch der MAR weisen eine hohe Fischdiversität und -abundanz auf, die unterschiedlichen biotischen Faktoren unterliegen (Bergstad et al. 2008; Pickart et al. 2003). Trotz alledem ist die bathydemersale Zone und das Pelagial durch das Vorkommen überwiegend generalistischer Parasitenarten gekennzeichnet. Ähnlich der bathydemersalen Zone weisen tropische Gewässer eine konstant hohe Biodiversität auf, in der die Länge der Nahrungsketten und somit Wirt-zu-Wirt Übertragungen stark variieren können (Marcogliese 2002). Die Produktivität polarer Systeme wie der Antarktis kann mit tropischen Systemen konkurrieren, mit der Einschränkung, dass die Produktivität saisonalen Schwankungen unterliegt. Küstenregionen hingegen weisen kurze Nahrungsketten auf (Marcogliese 2002). In tropischen und subtropischen Gewässern dominieren vor allem Parasiten mit einem pelagischen Lebenszyklus (Marcogliese 2002). In anderen Regionen, beispielsweise dem zentralen Atlantik, kommen vor allem Parasiten mit benthischen Lebenszyklen vor (Marcogliese 2002). Je mehr Wirte in einem Lebenszyklus involviert sind, desto größer

4. Diskussion

ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Parasit in einen Fehlwirt gelangt und sich nicht weiterentwickeln kann. Sowohl die Parasiten der bathydemersalen Zone als auch die der pelagischen Zone weisen Lebenszyklen auf, die lange Nahrungsketten involvieren (Marcogliese 2002). Es konnte gezeigt werden, dass sowohl in der Ostgrönlandsee als auch am MAR die bathydemersale Zone sowie das Pelagial von generalistische Parasitenarten dominiert wird (Tab. 8, 9). Zieht man hinzu, dass die vorgefundenen Parasitenarten meist komplexe Lebenszyklen aufweisen, kann der Grund hierfür in dem Risiko eines Wirtswechsels gesehen werden. Das zonenübergreifende Vorkommen vieler generalistischer und nur weniger spezifischer Parasitenarten ist darauf zurückzuführen, dass in der Regel für die gegenseitige Nischenabgrenzung ähnlicher, aber im gleichen geographischen Raum lebender (sympatrischer) Arten nur eine begrenzte Anzahl von Umweltfaktoren (meist Nahrungsangebot) entscheidend sind (Wehner & Gehring 1995). Treten in verschiedenen geographischen Regionen ähnliche Kombinationen von Umweltfaktoren auf, so bilden sich auch ähnliche Nischen. Die dominierende Stellung generalistischer Parasitenarten im untersuchten marinen Tiefenbereich kann somit auf die Ökologie ihrer Wirte zurückgeführt werden. Dementsprechend müssen Parasiten dem Risiko wechselnder Milieubedingungen bestmöglich angepasst sein. Das ständige Wettrüsten zwischen Wirt und Parasit – Red-Queen Hypothese (Decaestecker et al. 2007; Lively & Dybdahl 2000) – ist nur mit einer generalistischen Lebensweise zu bewältigen. Vor allem in einem extremen Ökosystem wie der bathydemersalen Zone, in der nur geringe Temperaturen, völlige Dunkelheit und extreme Druckverhältnisse herrschen, ist eine generalistische Lebensweise der Parasiten zum Erhalt der eigenen Population unumgänglich.

4.2 Anisakide Nematoden in der Tiefsee

Als Merkmal phylogenetischer Prozesse können gleichermaßen morphologische Strukturen, physiologische Prozesse, Verhaltensabläufe oder aber molekulare Vergleiche genutzt werden (Wehner & Gehring 1995). Aufgrund der Problematik bei rein morphologischen Bestimmungen von Nematoden wurden in den letzten Jahren immer häufiger molekularbiologische Methoden (mtDNA *cox2*-, SSCP-, PCR-, PCR-RFLP-Analysen) zur Identifizierung der anisakiden Nematoden herangezogen. Diese Untersuchungen haben gezeigt, dass es sich bei den im Rahmen dieser Arbeit vorgefundenen Gattungen *Anisakis* und *Pseudoterranova* um Artenkomplexe handelt, die zudem auch ein geographisch begrenztes Vorkommen aufweisen (z.B. Klimpel et al. 2008a; Mattiucci & Nascetti 2008).

In der vorliegenden Arbeit stellen anisakide Nematoden ein dominierendes Parasitentaxon dar. Sie konnten in sämtlichen untersuchten Tiefseefischen sowie Regionen des Atlantischen Ozeans dokumentiert werden. Der Nematode *Anisakis simplex* (s.l.) wurde in jedem Untersuchungsgebiet nachgewiesen, während *Pseudoterranova decipiens* nur in der Ostgrönlandsee vorkam (Kellermanns et al. 2007; 2009; Klimpel et al. 2006; 2007; 2008a; b). Im Folgenden soll gezeigt werden, welche anisakiden Schwesterarten am MAR vorkommen und welche Lebenszyklusstrategien diese verfolgen.

4. Diskussion

4.2.1 Lebenszyklus und Verbreitung von *Pseudoterranova decipiens* (s.l.)

Die Arten der Gattung *Pseudoterranova* kommen weltweit vor. Der Nachweis des Robbenwurms *Pseudoterranova decipiens* konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit lediglich für den Macrouriden *Macrourus berglax* aus der Ostgrönlandsee erbracht werden. Der Nematode *P. decipiens* (s.l.), der stellvertretend für den *Pseudoterranova*-Komplex steht, ist kosmopolitisch (Kellermanns et al. 2007). Benthische Copepoden dienen *P. decipiens* (s.l.) als erste Zwischenwirte, wohingegen Amphipoden, Iso-

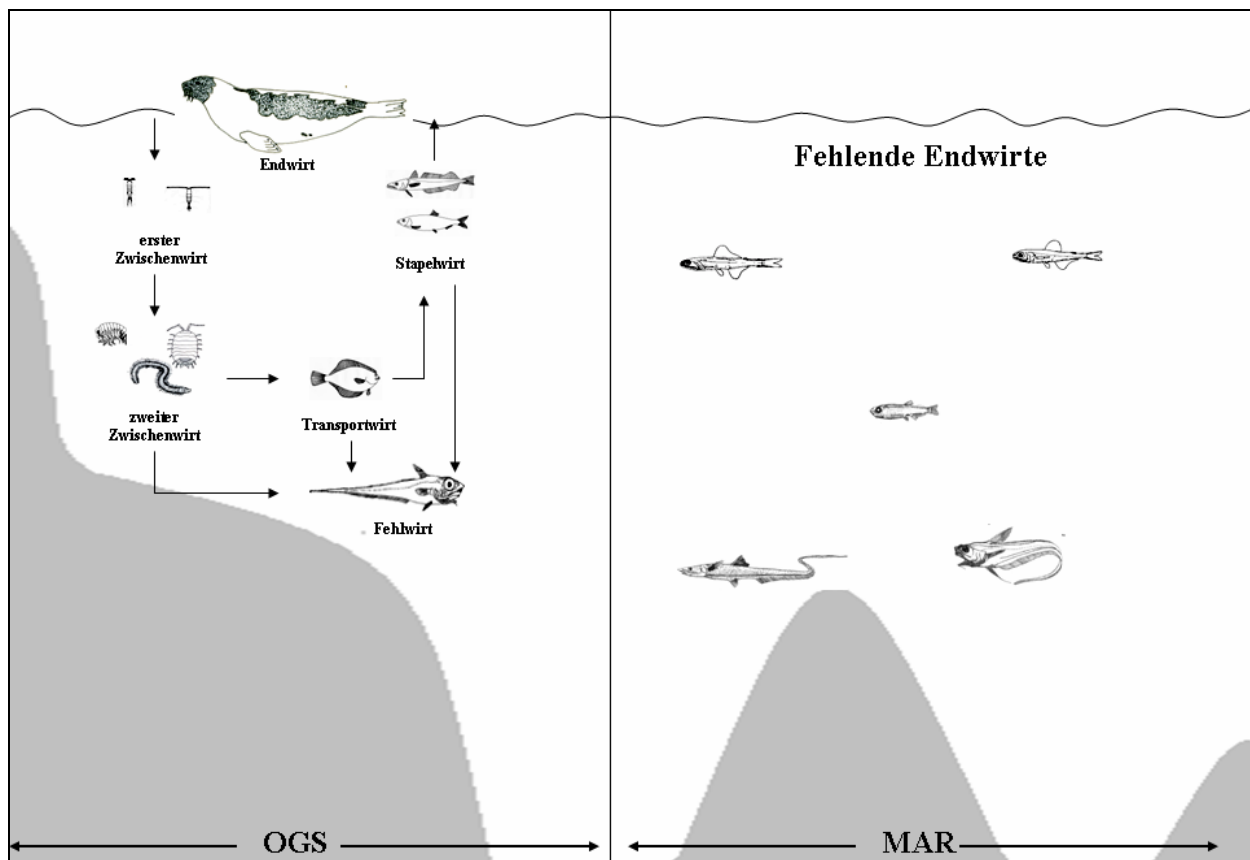


Abb. 73: Lebenszyklus des anisakiden Nematoden *Pseudoterranova decipiens* (s.s.). Endwirte sind Pinnipedia. Erste Zwischenwirte sind benthische Copepoden. Als zweite Zwischenwirte fungieren Amphipoden, Isopoden und Polychaeten, während benthische bzw. benthopelagische Teleostei als Transport oder Stapelwirte genutzt werden. Der Nachweis des anisakiden Nematoden in dem Macrouriden *Macrourus berglax* deutet auf einen Fehlwirt hin. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken.

poden, Polychaeten und benthische bzw. benthopelagische Teleostei als zweite Zwischenwirte und letztere auch als Transport- oder Stapelwirte fungieren (Marcogliese & McClelland 1992; McClelland 2002; Palm 1999). Robben stellen die Endwirte dar (Abb. 73; Marcogliese & McClelland 1992; McClelland 1980; Palm 1999). *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) stellt einen Komplex bestehend aus sechs Schwesterarten (*P. decipiens* (s.s.), *P. azarasi*, *P. krabbei*, *P. bulbosa* und *P. decipiens* E und *P. cattani*) dar, die in ihrem Vorkommen auf bestimmte ozeanische Regionen begrenzt sind (Mattiucci & Nascetti 2008; Zhu et al. 2002).

4. Diskussion

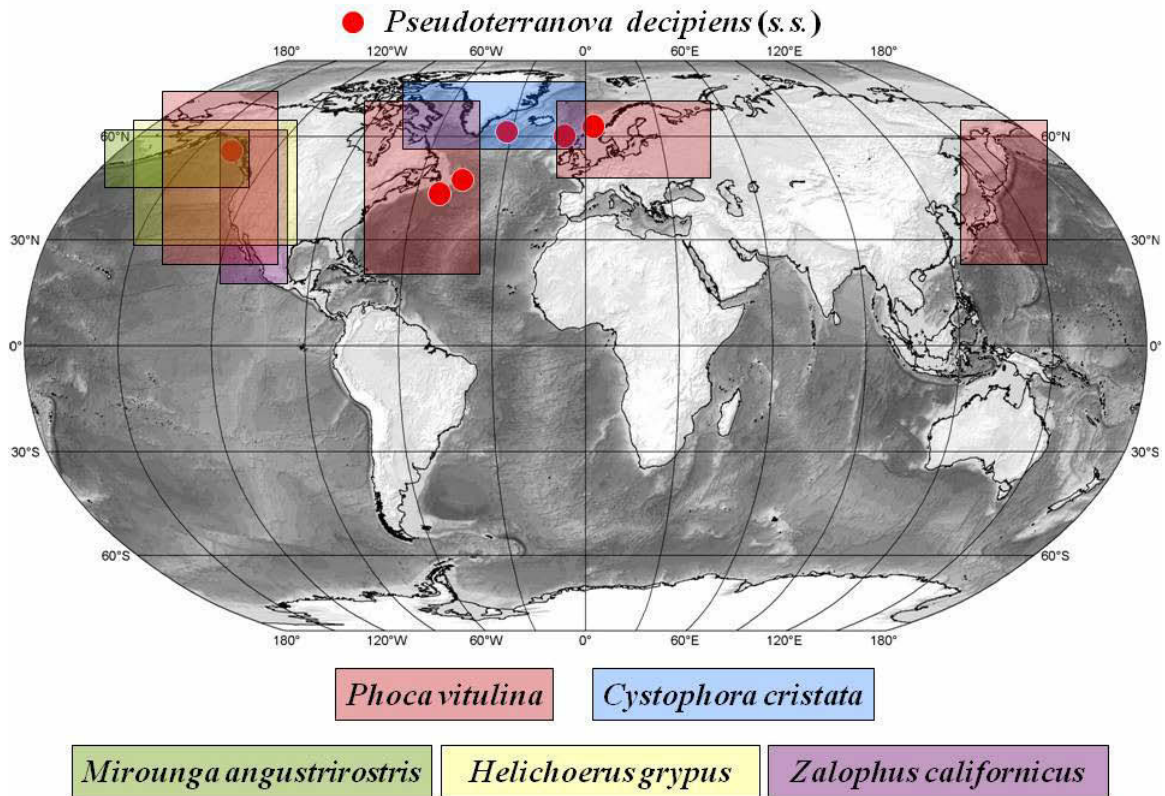


Abb. 74: Vorkommen von *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) (rote Kreise) und seiner potentiellen Entwirte, den Phociden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke), *Cystophora cristata* (blaues Rechteck), *Mitounga angustirostris* (grünes Rechteck), *Helichoerus grypus* (gelbes Rechteck) und der Oteridae (Endwirt) *Zalophus californicus* (lila Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

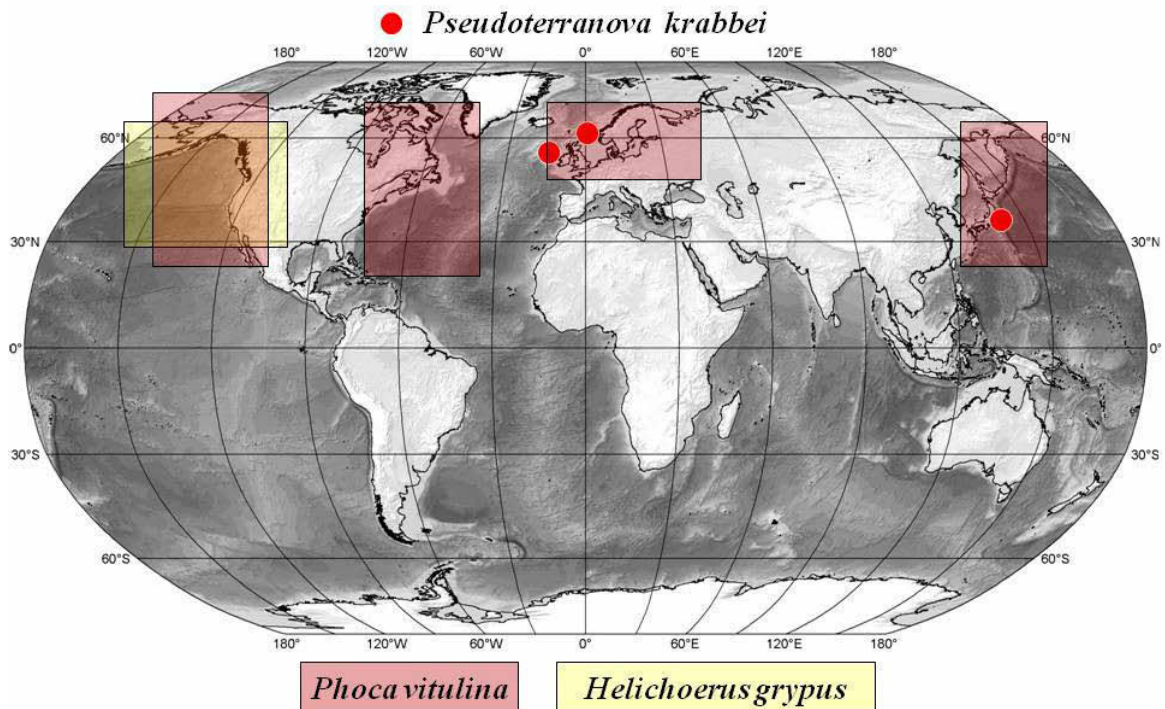


Abb. 75: Vorkommen von *Pseudoterranova krabbei* (rote Kreise) und seiner potentiellen Entwirte, den Phociden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke) und *Helichoerus grypus* (gelbes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

4. Diskussion

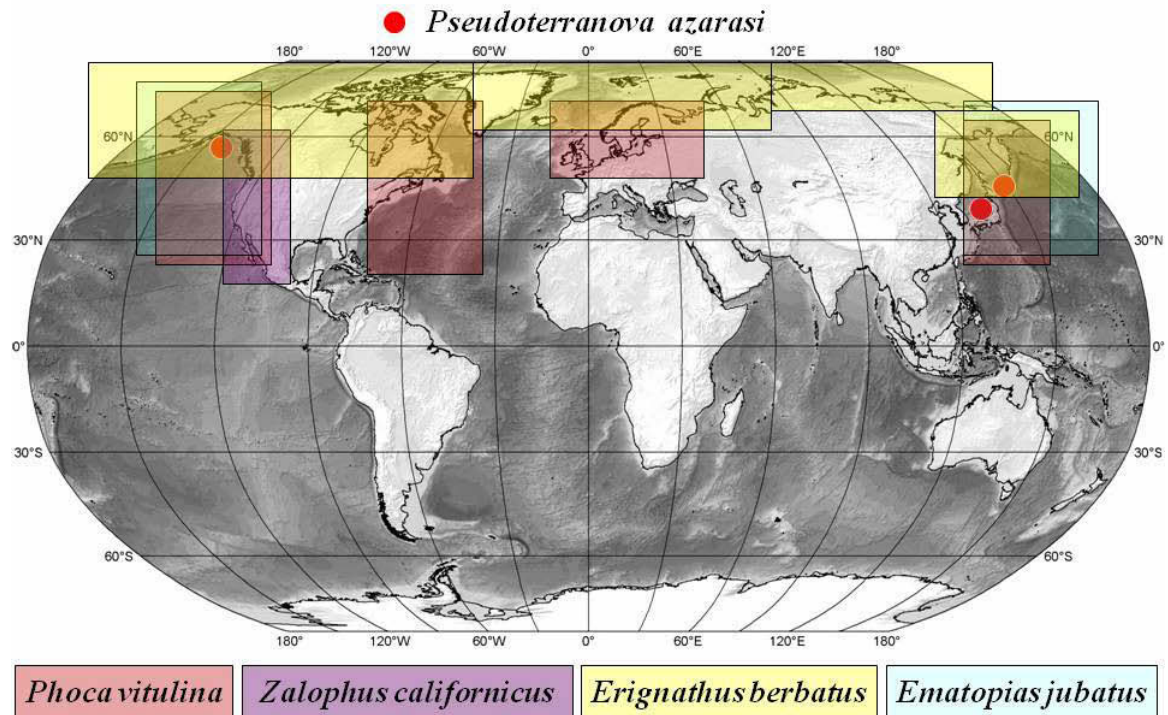


Abb. 76: Vorkommen von *Pseudoterranova azarasi* (rote Kreise) und seiner potentiellen Entwirte, den Phociden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke), *Zalophus californicus* (lila Rechteck), *Erignathus barbatus* (gelbe Rechtecke) und der Oteridae (Endwirt) *Ematopias jubatus*. Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

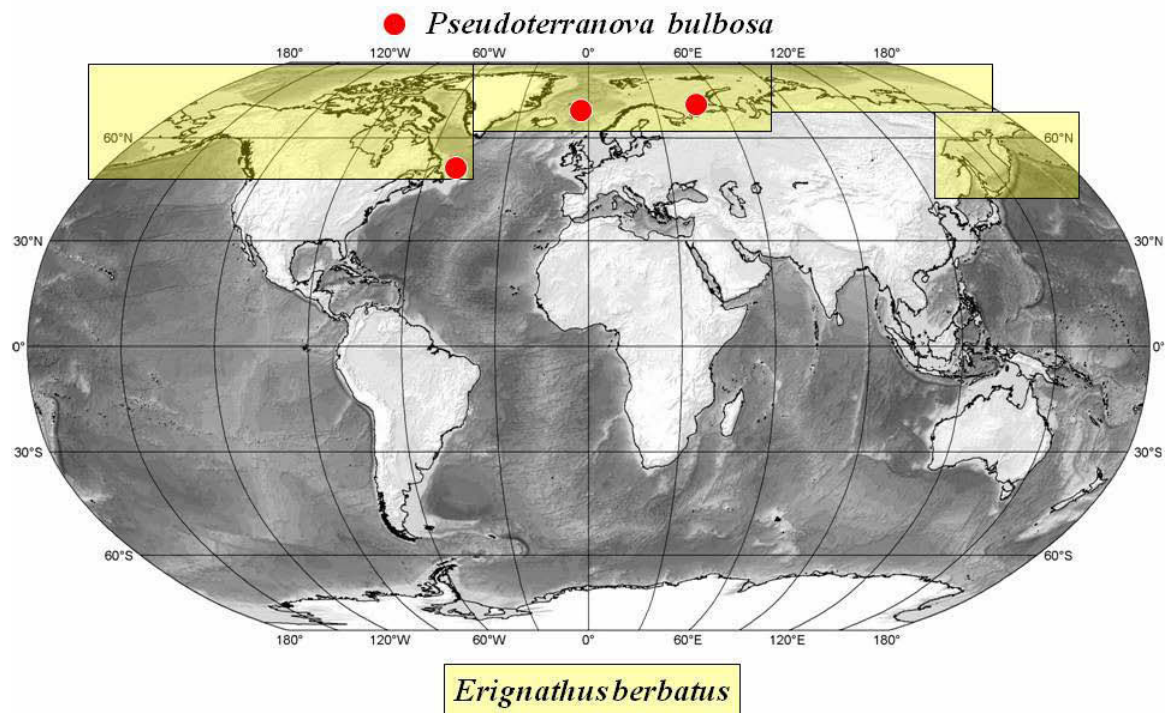


Abb. 77: Vorkommen von *Pseudoterranova bulbosa* (rote Kreise) und seines potentiellen Entwirtes, dem Phociden (Endwirt) *Erignathus barbatus* (gelbe Rechtecke). Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

4. Diskussion

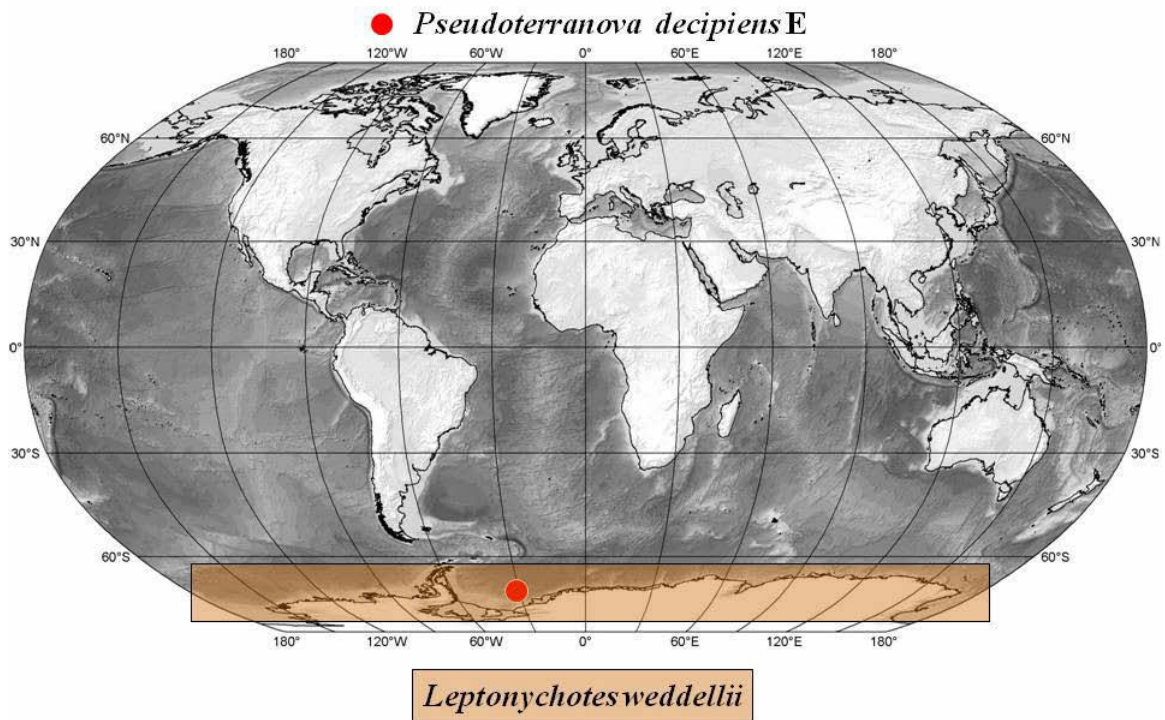


Abb. 78: Vorkommen von *Pseudoterranova decipiens* E (roter Kreis) und seines potentiellen Entwirtes, dem Phociden (Endwirt) *Leptonychotes weddellii* (hell braunes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

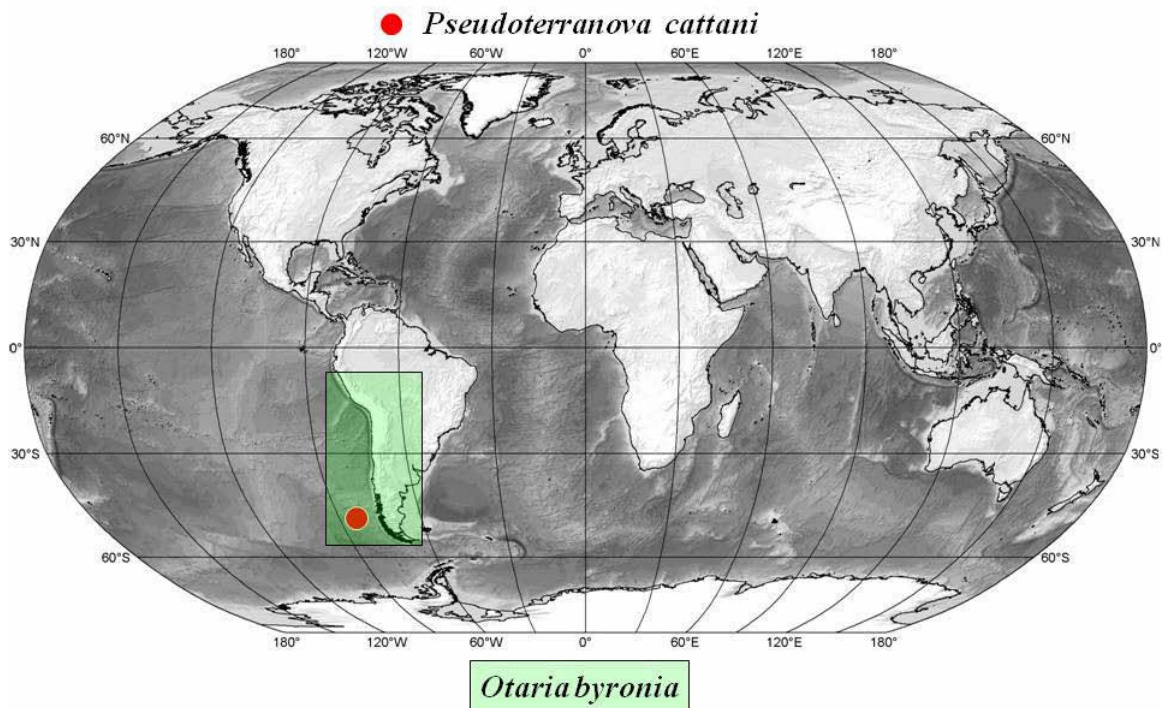


Abb. 79: Vorkommen von *Pseudoterranova cattani* (roter Kreis) und seines potentiellen Entwirtes, dem Oteriden (Endwirt) *Otaria byronia* (mint grünes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti (2007, 2008).

4. Diskussion

Die molekularbiologischen Untersuchungen ergaben, dass *M. berglax* lediglich mit der Art *P. decipiens* (s.s.) infiziert war (Kellermanns et al. 2007). Bisherige Untersuchungen ergaben, dass das Vorkommen der einzelnen Schwesterarten mit dem Vorkommen ihrer Endwirte korreliert (z.B. Mattiucci & Nascetti 2007). So konnte *P. decipiens* E bisweilen nur in der Antarktis nachgewiesen werden, in einem Gebiet, in dem *Leptonychotes weddellii* (Weddellrobbe) vorkommt (Abb. 78). Die Schwesterarten *P. bulbosa* und *P. cattani* sind in Abhängigkeit ihrer Endwirte (*Erignathus barbatus* (Bartrobbe) und *Otaria byronia* (Mähnenrobbe)) im Atlantischen bzw. Pazifischen Ozean zu finden (Abb. 77, 79). *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) wurde bisher im Nordost-Atlantik und Pazifik nachgewiesen (Abb. 74). Im Atlantischen Ozean kommt *P. decipiens* (s.s.) zusammen mit *P. azarasi* (Abb. 76) und *P. krabbei* (Abb. 75), oftmals in den selben Endwirten (*Phoca vitulina* (Seehund), *Halichoerus grypus* (Graurobbe) und *Zalophus californicus* (Kalifornischer Seelöwe)) vor (Mattiucci et al. 1998; Mattiucci & Nascetti 2008; Paggi et al. 1991). Trotz gemeinsamer Zwischenwirte (Gadidae und Pleuronectidae) von *P. decipiens* (s.s.), *P. azarasi*, *P. krabbei* und *P. bulbosa* (Mattiucci & Nascetti 2008) konnte in *M. berglax* nur *P. decipiens* (s.s.) nachgewiesen werden. Dieser Nachweis ist höchstwahrscheinlich auf das Vorkommen von *Phoca vitulina* (Seehund) und *Cystophora cristata* (Mützenrobbe) zurückzuführen (Abb. 74). Der fehlende Nachweis von *P. azarasi*, *P. krabbei* und *P. bulbosa* in der Ostgrönlandsee könnte damit zusammenhängen, dass *M. berglax* einen Fehlwirt im Lebenszyklus des Parasiten darstellt (Abb. 73). Der Graurobbe *Halichoerus grypus* kommt neben *Arctocephalus gazella* (Antarktische Pelzrobbe), *Leptonychotes weddellii* (Weddellrobbe) sowie dem Seeelefanten *Mirounga leonina* (Marcogliese & McClelland 1992; McClelland 1980; Palm 1999) bei der Verbreitung der *Pseudoterranova*-Arten / -Schwesterarten die größte Bedeutung als Endwirt zu. Das Fehlen von *Pseudoterranova* am MAR ist auf das Fehlen natürlicher Lebensbedingungen für die Robben zurückzuführen. Die Untersuchungen an *M. berglax* aus der Ostgrönlandsee lassen den Schluss zu, dass für *P. decipiens* (s.s.) ein rein benthischer Lebenszyklus postuliert werden kann (Abb. 73). Dies wird zudem durch das Fehlen von *Pseudoterranova* in dem mesopelagischen *M. muelleri* aus der Norwegischen Rinne bestärkt. Die Abbildungen 74 bis 79 verdeutlichen, dass die Verbreitung der einzelnen *Pseudoterranova*-Arten mit der geographischen Verbreitung ihrer Endwirte zusammenhängt.

Tab. 45: In der Literatur aufgeführte Nachweise der Gattung *Pseudoterranova* in Pinnipedia. Die Daten stammen aus der Arbeit von Mattiucci & Nascetti 2008.

Pinnipedia	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	<i>P. krabbei</i>	<i>P. bulbosa</i>	<i>P. azarasi</i>	<i>P. decipiens</i> E	<i>P. cattani</i>
Phocidae						
<i>Erignathus barbatus</i>			*	*		
<i>Halichoerus grypus</i>	*	*				
<i>Leptonychotes weddellii</i>					*	
<i>Phoca vitulina</i>	*	*				
<i>Phoca vitulina richardsii</i>	*			*		
<i>Cystophora cristata</i>	*					
<i>Mirounga angustirostris</i>	*					
Otariidae						
<i>Ematopias jubatus</i>				*		
<i>Otaria byronia</i>						*
<i>Zalophus californicus</i>	*			*		

4. Diskussion

Derzeit gibt es alleine fünf Wirtsnachweise, in denen Phociden als Endwirte der Schwesterart *P. decipiens* (s.s.) fungieren (Tab. 45). Phocidae weisen 17 Arten auf (Reeves et al. 1992). Alleine sieben Arten dienen als Endwirte für insgesamt fünf Schwesterarten des *Pseudoterranova*-Komplexes (Tab. 45, Abb. 80). Im Vergleich hierzu spielen lediglich drei von 15 bekannten Otariidae-Arten als Endwirte für drei Schwesterarten des *Pseudoterranova*-Komplexes eine Rolle (Tab. 45; Abb. 80). Die Familie Phocidae ist mit 1.820.000 gezählten Tieren deutlich dominanter vertreten als Otariiden mit 740.000 gezählten Tieren (Abb. 80; Reeves et al. 1992). Die weltweite Verbreitung und die Häufigkeit, mit der Phociden vorkommen, scheinen somit auch eine Rolle bei der Verbreitung des *Pseudoterranova*-Komplexes zu spielen. Tabelle 45 und Abbildung 80 verdeutlichen diese Abhängigkeit.

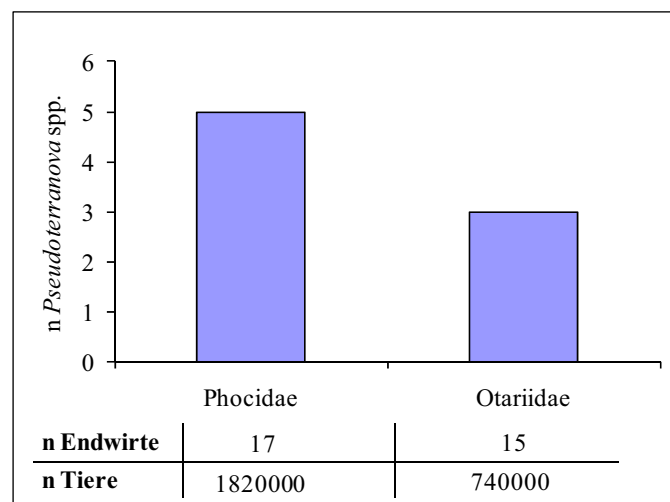


Abb. 80: Anzahl der *Pseudoterranova*-Arten in den Endwirten Phocidae und Otariidae. n: Artenzahl der Endwirte und bekannte Tierzahl aus Reeves et al. (1992).

Bevor man erkannte, dass es sich bei dem Nematoden *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) um einen Komplex aus mehreren Schwesterarten handelt, wurde dieser als kosmopoliter Parasit mit einer generalistischen Lebensweise eingestuft. Wie im oberen Abschnitt ausgeführt, hängt die Verbreitung des *Pseudoterranova*-Komplexes mit der Verbreitung ihrer Endwirte zusammen. Einige Vertreter des Komplexes finden sich zudem nur in Phociden oder Otariiden. Dies weist auf eine Spezifizierung des Nematoden-Komplexes auf den Endwirt hin. So ließen sich die Schwesterarten *P. krabbei*, *P. bulbosa* und *P. decipiens* E bisweilen nur in Phociden nachweisen, während *P. cattani* nur aus der Endwirtfamilie Otariidae isoliert werden konnte (Mattiucci & Nascetti 2008). Lediglich *P. decipiens* (s.s.) und *P. azarasi* wurden in beiden Pinnipedia-Familien nachgewiesen, wodurch sich innerhalb der Pinnipeden eine geringere Spezifität zum Endwirt vermuten läßt. Obwohl die einzelnen Vertreter des *Pseudoterranova*-Komplexes begrenzt in verschiedenen ozeanischen Regionen vorkommen und einige Vertreter nur in Phociden oder Otariiden nachgewiesen werden konnten, sind die einzelnen Schwesterarten als generalistisch einzustufen. Die Lebenszyklen der einzelnen Vertreter sind derzeit nicht ausreichend untersucht. Jedoch konnte durch Mattiucci und Nascetti (2008) gezeigt werden, dass diese Parasiten in einer Vielzahl von unterschiedlichen Fischen vorkommen. In den Fischen konnten zudem oft

4. Diskussion

verschiedene Schwesterarten des Komplexes nachgewiesen werden. Dies legt die Vermutung nahe, dass sich die einzelnen Vertreter des Komplexes auch in ähnlichen Zwischenwirten aufhalten, welche den infizierten Fischen als Nahrung dienen. Dies weist auf die Nutzung ähnlicher Nischen und Lebensweisen hin. Somit kann eine generalistische Lebensweise für die Vertreter des *Pseudoterranova*-Komplexes postuliert werden. Das Fehlen von anderen Vertretern des Komplexes in *M. berglax* (nur *P. decipiens* (s.s.)) ist somit auf seine Stellung als Fehlwirt zurückzuführen.

Allgemein konnte gezeigt werden, dass die Schwesterarten des *Pseudoterranova*-Komplexes in Abhängigkeit ihrer Endwirte vorkommen. Dies zeigte sich durch das Fehlen dieser Arten im Atlantischen Ozean im Bereich des MAR, während hingegen am Kontinentalhang der Ostgrönlandsee die Schwesterart *P. decipiens* (s.s.) nachgewiesen werden konnte. Der fehlende Nachweis anderer Vertreter des *Pseudoterranova*-Komplexes in *M. berglax* und die geringe Wahrscheinlichkeit der Übertragung auf einen Endwirt verdeutlicht, dass es sich bei dem Macrouriden um einen Fehlwirt für diesen Parasiten handelt.

4.2.2 Lebenszyklus und Verbreitung von *Anisakis simplex* (s.l.)

Die Arten der Gattung *Anisakis* kommen ebenfalls weltweit vor. Der Nematode *Anisakis simplex* (s.l.), der stellvertretend für den *A. simplex*-Komplex steht, ist zwischen dem 35°N und dem Nord-Polarkreis verbreitet und kommt sowohl im Osten und Westen des Atlantischen Ozeans als auch im Pazifischen Ozean vor (Mattiucci & Nascetti 2006). Verschiedene Invertebraten dienen *A. simplex* (s.l.) als erste Zwischenwirte, größere Crustaceen sowie Teleostei als zweite Zwischen- oder paratenische Wirte (Klimpel et al. 2004; Køie 1993a; b; 2001). Endwirte stellen Cetaceen dar (Abb. 81). Die molekularbiologischen Untersuchungen ergaben, dass in allen drei Untersuchungsgebieten sowohl benthische als auch pelagische Tiefseefische mit *A. simplex* (s.s.) des *A. simplex*-Komplexes infestiert waren (Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007; 2008a). In der Literatur wird für *A. simplex* (s.s.) ein benthischer bzw. demersaler Lebenszyklus postuliert (z.B. Abollo et al. 2001a; Mattiucci et al. 1997). Der Nachweis von *A. simplex* (s.s.) in mesopelagischen Fischen ist jedoch ein Beleg für den pelagischen Lebenszyklus des Nematoden (Klimpel et al. 2008a). Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Sternoptychiden und Myctophiden stellen mesopelagische Tiefseefische dar, deren vertikale Wanderungen bis ins Epipelagial bzw. Bathypelagial reichen (Klimpel et al. 2007). Ein Vordringen in die benthale Zone ist nicht bekannt. Auch der Nachweis des Nematoden in dem bathydemersalen Tiefseefisch *M. berglax* unterstreicht diese Annahme. Da *M. berglax* bislang nicht im Nahrungsspektrum von Cetaceen (Endwirt) nachgewiesen werden konnte, ist davon auszugehen, dass dieser Tiefseefisch einen Fehlwirt darstellt (Abb. 81; Kellermanns et al. 2007). Somit läßt sich schließen, dass es sich bei dem Lebenszyklus von *A. simplex* (s.s.) um einen echten pelagischen Zyklus handelt (Klimpel et al. 2008a).

4. Diskussion

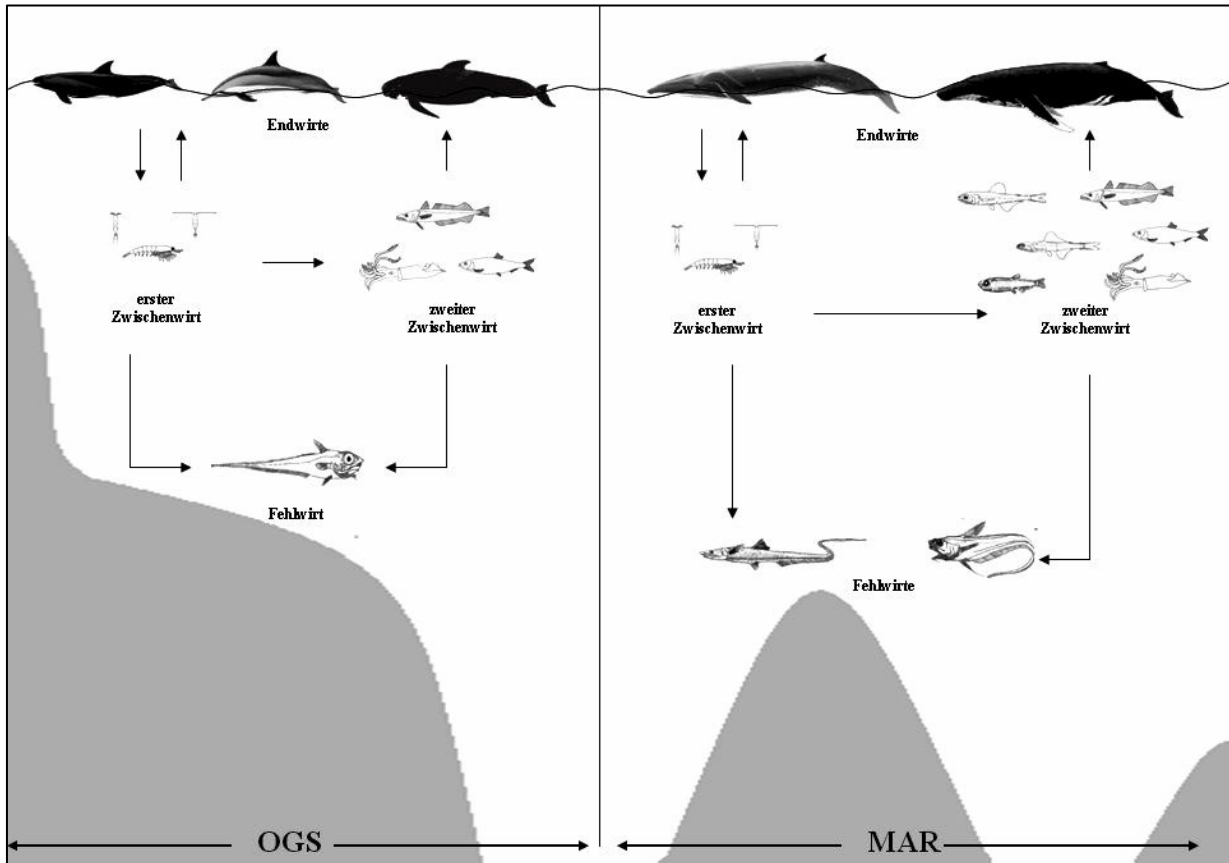


Abb. 81: Lebenszyklus des anisakiden Nematoden *Anisakis simplex* (s.s.). Endwirte sind Cetaceen der Familie Phocaeidae, Delphinidae und Balaenopteridae (von links nach rechts). Erste Zwischenwirte sind verschiedene Invertebraten wie z.B. calanoide Copepoden und Euphausiaceen und als zweite Zwischenwirte dienen z.B. Cephalopoden und verschiedene Teleostei wie z.B. der untersuchte *Maurolicus muelleri*. Die untersuchten Macrouriden und Halosauriden stellen Fehlwirte dar. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken.

Parasiten, welche wie *Anisakis simplex* (s.l.) aus verschiedenen Arten / Schwesterarten bestehen, weisen genetische Diversitäten auf, welche zum einen durch den genetischen Fluss und zum anderen von der Populationsgröße beeinflusst werden (Mattiucci et al. 2007). Um die genetische Diversität der anisakiden Komplexe nachzuvollziehen ist es wichtig, die parasitären Adaptationsprozesse an die verschiedenen Wirte und deren Umgebung zu verstehen (Mattiucci et al. 2007). Die acht bekannten *Anisakis*-Arten / -Schwesterarten *A. simplex* (s.s.), *A. pegreffii*, *A. simplex* C, *A. typica*, *A. ziphidarum*, *A. paggiae*, *A. brevispiculata* und *A. physeteris* bilden zwei Komplexe aus je drei Schwesterarten und zwei einzelne Arten ohne Komplexbildung. Ihre Endwirte (Cetaceen) sind weltweit verbreitet, während die einzelnen Vertreter des Komplexes in ihrer geographischen Verbreitung begrenzt zu sein scheinen (Abb. 82-89).

4. Diskussion

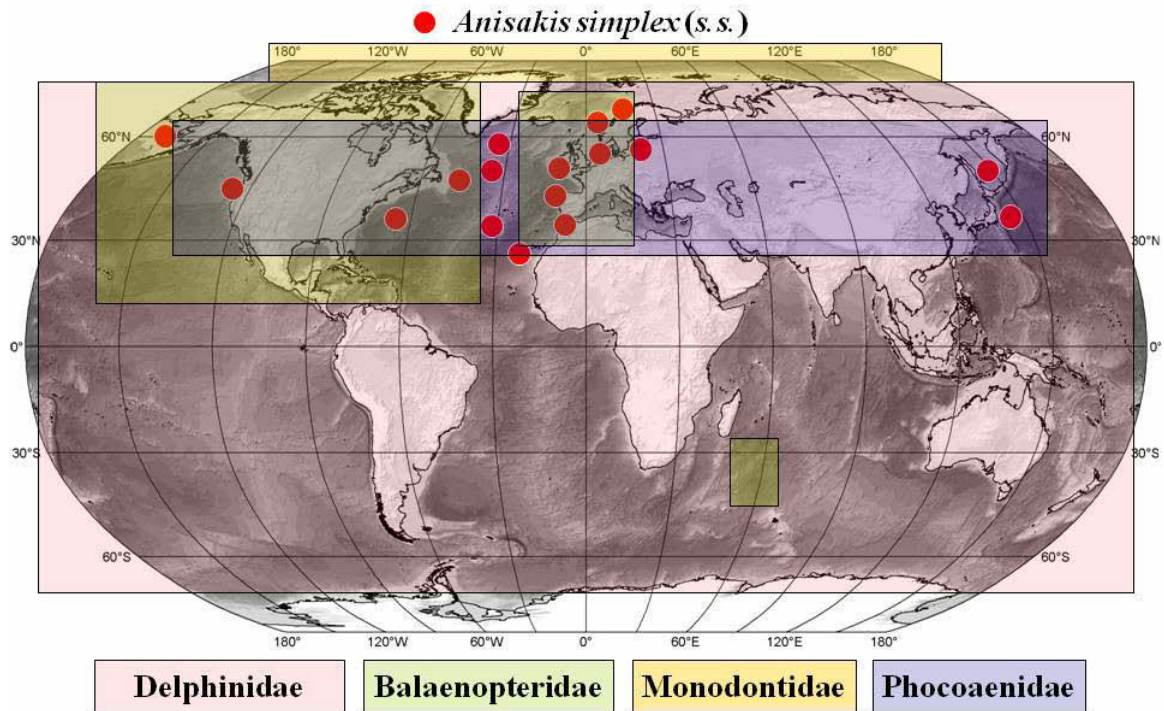


Abb. 82: Vorkommen von *Anisakis simplex* (s.s.) (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Delphinidae (hell rotes Rechtecke), Balaenopteridae (grüne Rechtecke), Monodontidae (gelbe Rechtecke) und Phocoenidae (blaue Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

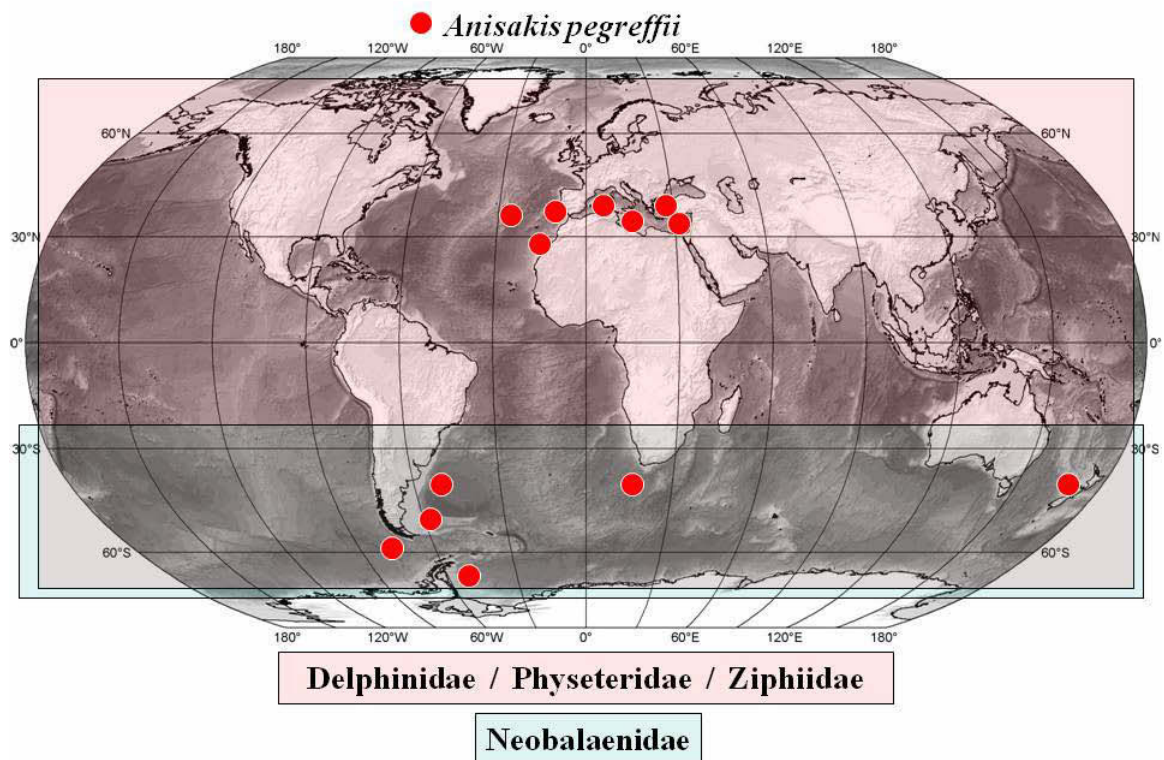


Abb. 83: Vorkommen von *Anisakis pegreffii* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Delphinidae, Physeteridae und Ziphiidae (hell rotes Rechtecke) und Neobalaenidae (hell blaue Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

4. Diskussion

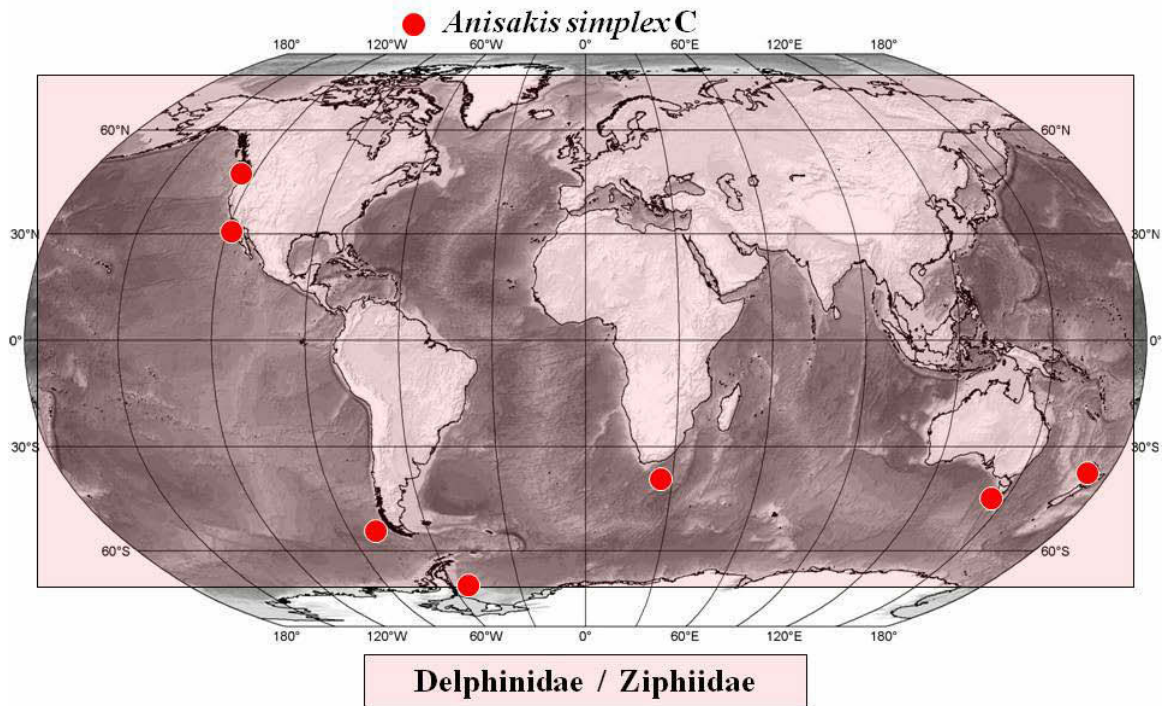


Abb. 84: Vorkommen von *Anisakis simplex* C (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Delphinidae und Ziphiidae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

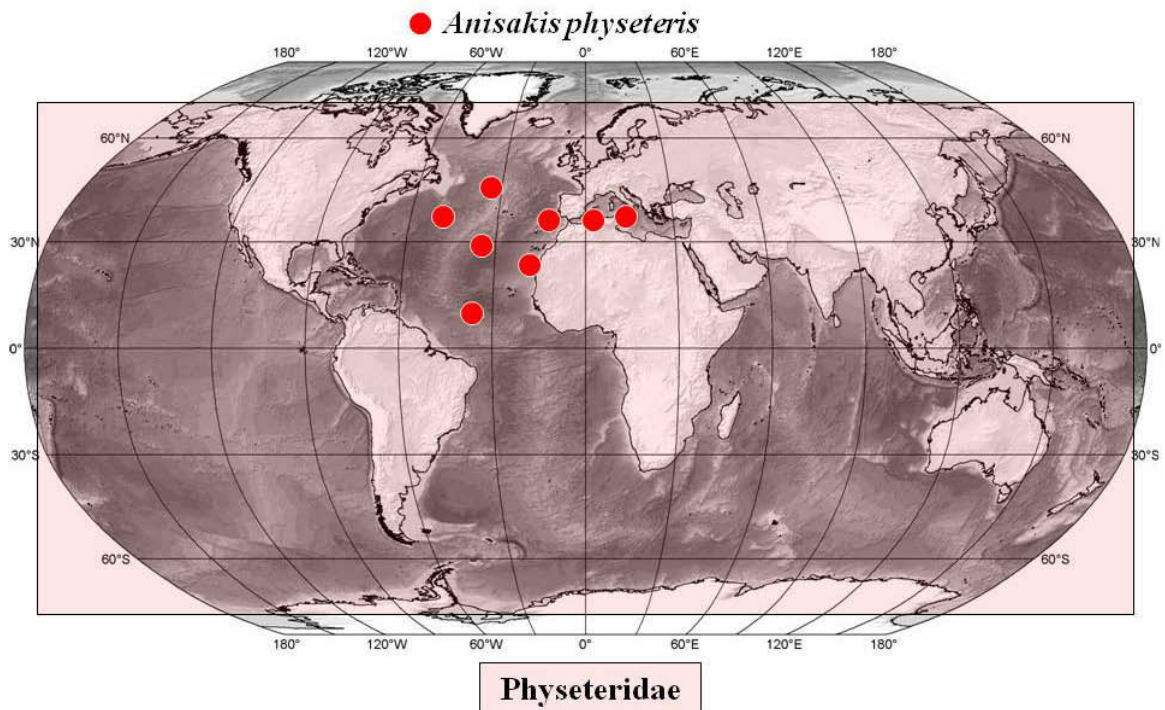


Abb. 85: Vorkommen von *Anisakis physeteris* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Physeteridae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

4. Diskussion

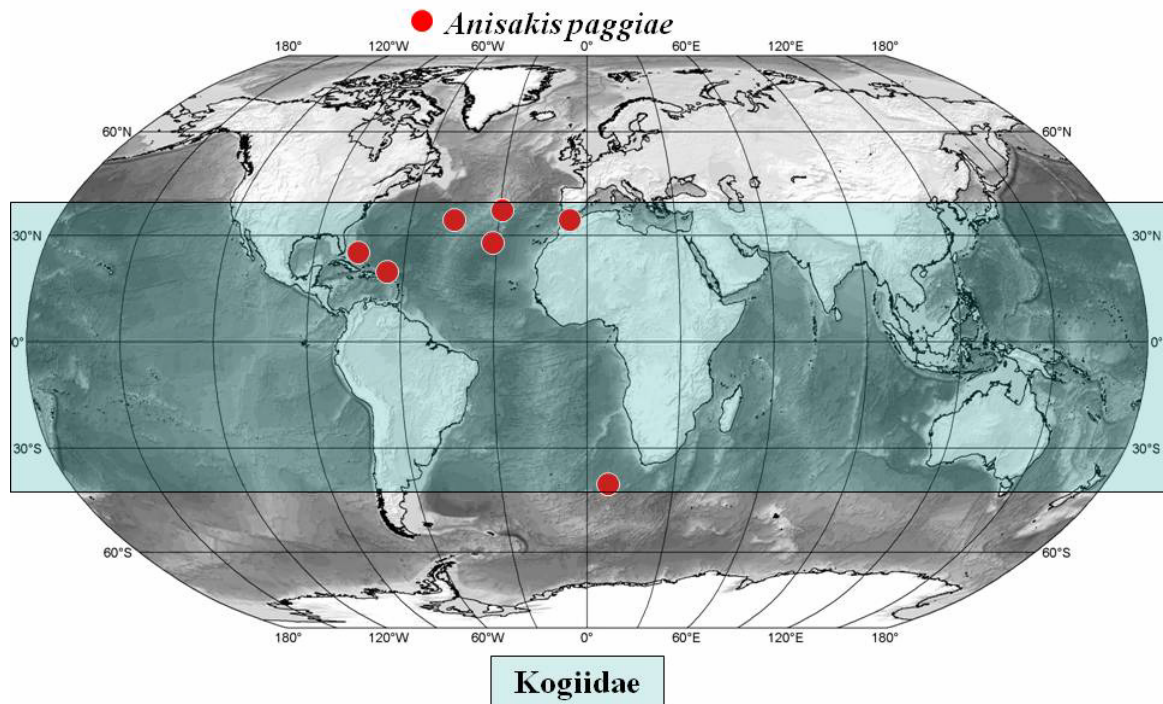


Abb. 86: Vorkommen von *Anisakis paggiae* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Kogiidae (hell blaues Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

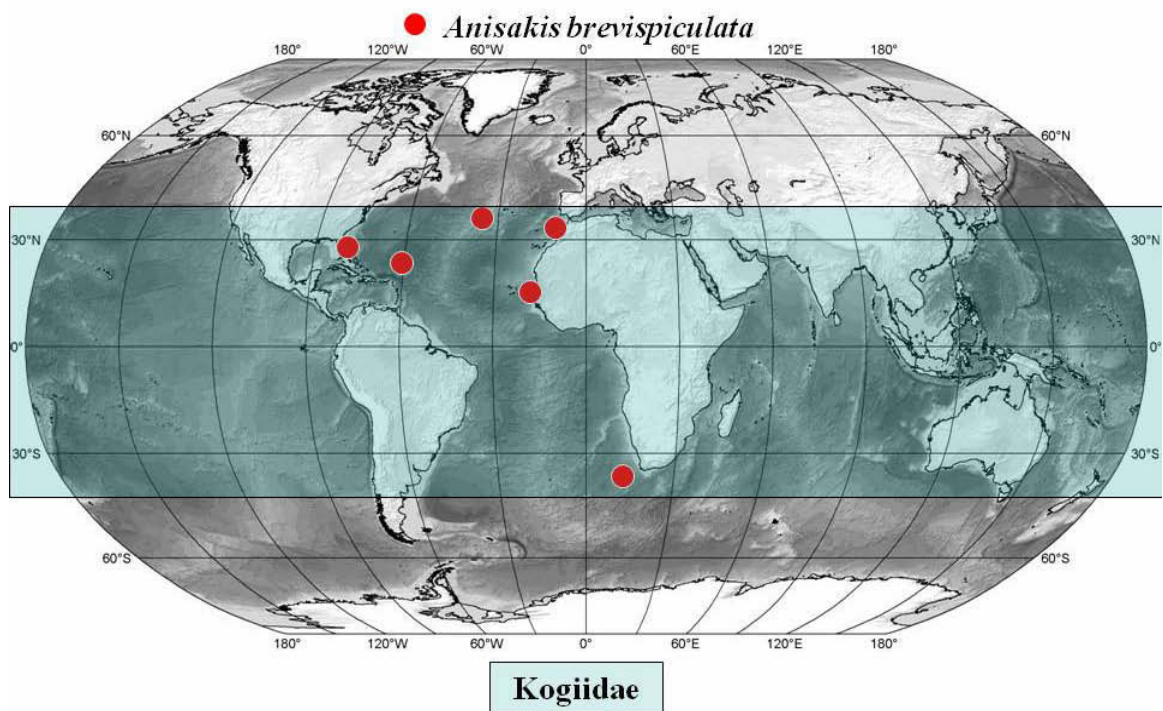


Abb. 87: Vorkommen von *Anisakis brevispiculata* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Kogiidae (hell blaues Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

4. Diskussion

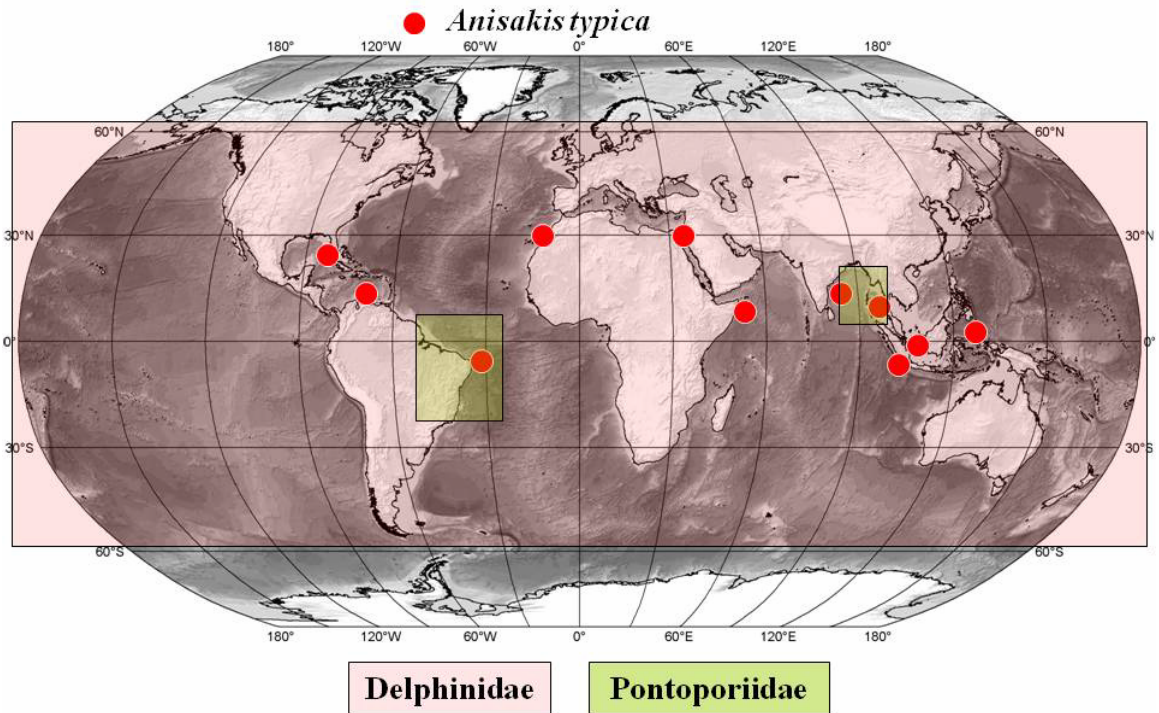


Abb. 88: Vorkommen von *Anisakis typica* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Delphinidae (hell rotes Rechteck) und Pontoporiidae (grüne Rechtecke). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

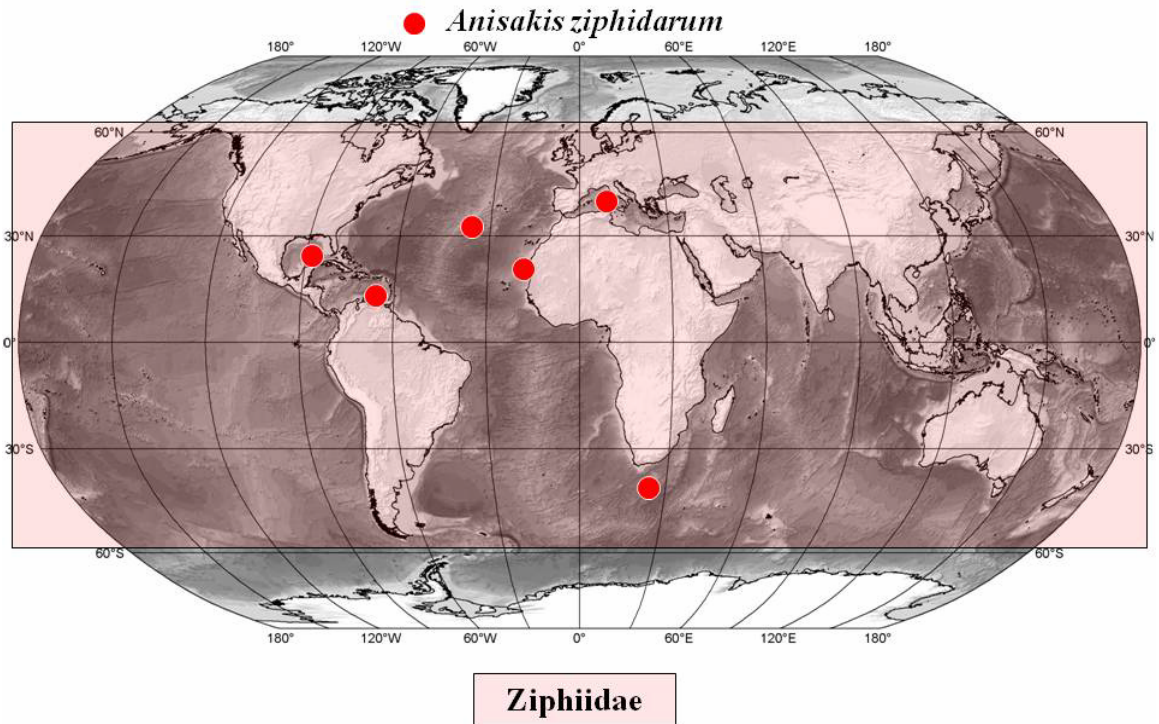


Abb. 89: Vorkommen von *Anisakis ziphiidarum* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea), den Ziphiidae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti (2007; 2008).

Der aus *A. simplex* (s.s.), *A. pegreffii* und *A. simplex* C bestehende *Anisakis simplex*-Komplex

4. Diskussion

nutzt vor allem Delphiniden als Endwirte. Wie in Abbildung 82 zu erkennen, kommt *A. simplex* (s.s.) insbesondere in den nördlichen und östlichen Bereichen des Atlantischen Ozeans aber auch im Pazifik vor. Man findet ihn jedoch auch am MAR. Als Endwirte von *A. simplex* (s.s.) kommen neben Delphiniden auch Monodontiden, Phocaeniden und Balaenopteriden vor (Klimpel et al. 2008a). Diese Cetaceen-Familien sind zwar in einigen Fällen nur in bestimmten Regionen vorzufinden, jedoch kann man insgesamt von einem weltweiten Vorkommen der Endwirte von *A. simplex* (s.s.) sprechen (Abb. 82). Ähnliches gilt für die anderen beiden Vertreter des *Anisakis simplex*-Komplexes. Der Nematode *A. pegreffii* wurde bisher nur in Delphiniden, Ziphiiden, Physeteriden und Neobalaeniden nachgewiesen (Abb. 83; Klimpel et al. 2008a; Mattiucci & Nascetti 2008). Diese sind weltweit verbreitet, während *A. pegreffii* nur an den Küsten vor Italien, Argentinien, Brasilien, Südafrika und Neuseeland zu finden ist. Delphiniden und Ziphiiden stellen auch die Endwirte der Schwesterart *A. simplex* C dar (Abb. 84). Beide Familien sind in allen Meeren der Erde vertreten, während *A. simplex* C nur im Pazifik, der atlantischen Küste Süd-Afrikas, im Weddell-See und vor Australien und Neuseeland zu finden ist (Klimpel et al. 2008a).

Der *Anisakis physeteris*-Komplex setzt sich aus den Schwesterarten *A. physeteris*, *A. paggiae* und *A. brevispiculata* zusammen. Dabei stellen Physeteriden die Endwirte des anisakiden *A. physeteris* dar, während *A. paggiae* und *A. brevispiculata* Kogiiden als Endwirte nutzen (Abb. 85, 86, 87). Physeteriden kommen weltweit vor. Die von ihnen verbreiteten *A. physeteris* dagegen findet man nur im Atlantischen Ozean und im Mittelmeer (Abb. 85). Die Kogiiden kommen zentral sowohl im Pazifischen und Atlantischen Ozean, als auch im Indischen Ozean vor (Abb. 86, 87; Culik & Wurtz 2005). Die von ihnen verbreiteten Anisakiden *A. paggiae* und *A. brevispiculata* sind jedoch nur im Zentrum des Atlantischen Ozeans und vor der Küste Südafrikas vertreten (Abb. 86, 87).

Der Nematode *A. typica* kommt sowohl in Delphiniden als auch in Pontoporiiden vor (Mattiucci & Nascetti 2008). Erst kürzlich wurde eine mögliche Schwesterart in Indonesien nachgewiesen (Palm et al. 2008). Die Delphiniden sind weltweit verbreitet und die Pontoporiiden kommen im Atlantik vor der brasilianischen Küste und im Indischen Ozean zwischen Indien und China vor (Culik & Wurtz 2005). *Anisakis typica* findet man küstennah im tropischen Bereich des Atlantischen, Indischen und Pazifischen Ozeans (Abb. 88). *Anisakis ziphidarum* (ohne Komplexbildung) wird lediglich von Cetaceen der Familie Ziphiidae verbreitet. Ziphiiden kommen weltweit vor, während man den Nematoden im Atlantischen Ozean, küstennah vor Nord- und Südamerika, Afrika und im Mittelmeer nachgewiesen hat (Abb. 89).

Die Abbildungen 82-89 verdeutlichen, dass die Verbreitung der einzelnen *Anisakis*-Arten /-Schwesterarten nicht direkt mit der geographischen Verbreitung ihrer Endwirte zusammenhängt. Auch bei Heranziehen der bekannten Biomasseverteilungen von Cetaceen sowie der vorhandenen Artenzahl der Familien lassen sich keine Zusammenhänge bezüglich des Endwirt- und Nematoden-Vorkommens erkennen. Delphiniden (733.799 Tiere; 32 Arten) weisen einen ebenso diversen Befall mit verschiedenen *Anisakis*-Arten /-Schwesterarten auf wie z.B. Ziphiiden (2.400 Tiere; 19 Arten) oder Kogiiden (650 Tiere; 2 Arten) und umgekehrt (Balaenopteriden und Pontoporiiden) (Abb. 90; Culik & Wurtz 2005).

4. Diskussion

Betrachtet man das Vorkommen der einzelnen *Anisakis* Arten / -Schwesterarten in ihren Endwirten, erkennt man dennoch eine gewisse Spezifität zum Endwirt (Klimpel et al. 2008a). So kommen die Vertreter des *Anisakis physeteris*-Komplexes nur in Physeteriden (*A. physeteris*) bzw. Kogiiden vor (*A. brevispiculata* und *A. paggiae*). *Anisakis typica* hingegen ist nur in Delphiniden und Pontoporiden und *A. ziphidarum* nur in Ziphiiden zu finden. Der *Anisakis simplex*-Komplex wurde dagegen in sieben Cetacea-Familien nachgewiesen, was auf eine geringere Endwirtspezifität deutet (Klimpel et al. 2008a).

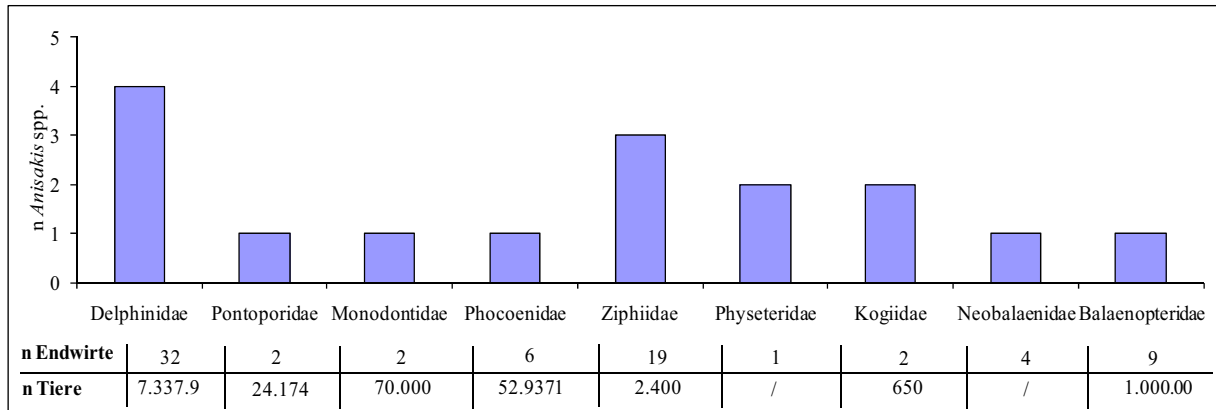


Abb. 90: Anzahl der *Anisakis*-Arten in den Endwirten Delphinidae, Pontoporidae, Monodontidae, Phocoenidae, Ziphiidae, Physeteridae, Kogiidae, Neobalaenidae und Balaenopteridae. n: Artenzahl der Endwirte und bekannte Tierzahl aus Culik & Wurtz (2005).

Da anscheinend kein Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der Endwirte und der Nematoden besteht, ging man zunächst davon aus, dass die geographische Begrenzung der Gattung *Anisakis* auf die genetische inter- und intraspezifische Diversität der Parasiten zurückzuführen sei (Mattiucci & Nascetti 2008). Die genetische Diversität einer Parasitenpopulation spiegelt in der Regel Adaptionen und Spezifikationen des Parasiten an unterschiedliche Wirte wider. So konnte für *A. simplex* (s.s.) eine starke genetische Diversität aufgezeigt werden, die ihrer geographischen Distanz ähnelte (Mattiucci & Nascetti 2008). Es wurde zunächst vermutet, dass diese genetische Diversität der Grund für das geographisch begrenzte Vorkommen der einzelnen *Anisakis*-Arten / -Schwesterarten war (Mattiucci & Nascetti 2008). Andere *Anisakis*-Arten wie beispielsweise *A. pegreffii* und *A. typica* wiesen jedoch trotz geographischer Distanzen eine genetische Homogenität auf (Mattiucci & Nascetti 2008). Im Gegensatz hierzu konnten Palm et al. (2008) zeigen, dass vor der indonesischen Küste die Art *A. typica* eine stärkere genetische Diversität aufwies als für den Atlantischen Ozean bekannt war. Die Autoren nehmen an, dass diese, bedingt durch die Wanderungen der End- und Zwischenwirte, auf einem höheren Genfluss der Parasitenpopulation beruht (Palm et al. 2008). Die inter- und intraspezifischen Unterschiede in der genetischen Diversität scheinen somit keinen Einfluß auf die geographische Verbreitung der *Anisakis*-Arten / -Schwesterarten zu haben. Mattiucci & Nascetti (2008) vermuten, dass es sich wahrscheinlich um homogenisierende Effekte im Genfluss handelt, die durch die unterschiedliche Verbreitung von Zwischenwirten, paratenischen Wirten und Endwirten begünstigt wird. Diese Vermutung wird durch die Unterschiede bezüglich der Präferenz für bestimmte Zwischen-, paratenische-

4. Diskussion

und Endwirte der jeweiligen *Anisakis*-Arten / -Schwesterarten bestärkt. So wird angenommen, dass in dem Lebenszyklus von *A. physeteris* eher Cephalopoden als Teleostei von Bedeutung sind (Mattiucci et al. 2001, 2004) und sowohl *A. simplex* (s.s.) als auch *A. pegreffii* pelagische und mesopelagische Organismen zur Vollendung des Lebenszyklus nutzen (Klimpel et al. 2007; 2008a; Mattiucci & Nascetti 2008). Bisherige Untersuchungen der Zwischen- und paratenischen Wirte weisen keinen eindeutigen Zusammenhang bezüglich ihres Vorkommens und der Verbreitung der verschiedenen *Anisakis*-Arten auf (Mattiucci & Nascetti 2008).

Allgemein konnte gezeigt werden, dass im Atlantischen Ozean *A. simplex* (s.s.) die dominierende Art der Gattung *Anisakis* darstellt. Das häufige Vorkommen der Nematoden-Art wird aufgrund einer im Vergleich zu den anderen Vertretern der Gattung geringeren Endwirtspezifität erreicht. Die untersuchten bathydemersalen und pelagischen Tiefseefische verdeutlichen, dass der Lebenszyklus von *A. simplex* (s.s.) eine Vielzahl von Zwischenwirten beinhaltet (Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007; 2008a). Der Nachweis von *A. simplex* (s.s.) in pelagischen Fischen am MAR, insbesondere in den untersuchten Myctophiden, deutet darauf hin, dass dieser Nematode einen pelagischen Lebenszyklus verfolgt. Diese Annahme wird zudem durch die Fehlwirtstellung der untersuchten bathydemersalen Fische an der Ostgrönlandsee und am MAR untermauert.

4.3 Besiedlung von Fischparasiten in bathydemersalen Fischen

In den vorangegangenen Abschnitten wurde diskutiert, dass die bathydemersale Zone im Vergleich zum Pelagial eine deutlich höhere Parasitendiversität mit höheren Befallsraten aufweist (Tab. 4, 5). Dabei dominieren insbesondere Parasiten mit einer generalistischen Lebensweise (Tab. 8, 9). Da die Zusammensetzung einer Parasitenfauna und deren Lebensweise (generalistisch oder spezifisch) Aufschlüsse über mögliche Besiedlungsmuster dieser gibt, soll im Folgenden aufgezeigt werden, wie die Besiedlung der bathydemersalenden Macrouriden durch Fischparasiten stattgefunden hat.

Evolutive Prozesse in Parasiten, die zur Besiedlung eines Habitats führen, verlaufen im allgemeinen zusammen mit denen ihrer Wirte. Dabei findet ein ständiges Wettrüsten (Red-Queen Hypothese) zwischen dem Parasiten und dem Wirt statt (Nuismer & Otto 2005). Da Parasiten von der Ökologie ihrer Wirte abhängig sind, führen ähnliche Kombinationen von Umweltfaktoren auch zur Bildung und Nutzung ähnlicher Nischen. So vermuten Palm & Klimpel (2008), dass Parasiten bathydemersaler Tiefseefische ähnliche Lebenszyklusstrategien verfolgen. In den Untersuchungsgebieten Ostgrönlandsee und MAR konnte gezeigt werden, dass die Parasitenfauna bathydemersaler Fische und die Verteilung generalistischer und spezifischer Parasitenarten nicht von unterschiedlichen geographischen Bedingungen sondern vielmehr von ihrer Wirtsökologie abhängt. Dabei wiesen vor allem die Parasitenfaunen der Macrouriden starke Ähnlichkeiten auf (Kellermanns et al. 2009; Klimpel et al. 2006). Palm & Klimpel (2008) vermuten, dass die Entwicklung der Tiefseeparasiten in der Ostgrönlandsee sich zusammen mit der ihrer Wirte, von Generalisten zu Spezialisten, vom Schelf in Richtung Tiefsee vollzogen hat. Dabei stellen Generalisten die Antriebskraft bei der Besiedlung neuer

4. Diskussion

Wirte und Habitate dar (Palm & Klimpel 2008). Diesen evolutiven Prozess postulieren sie auch für andere Regionen des Atlantischen Ozeans wie z.B. dem MAR. Ähnlich vorangegangener Untersuchungen wiesen die Macrouriden aus der Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*) und dem MAR (*Coryphaenoides mediterraneus*) eine hoch diverse Parasitenfauna auf (Klimpel et al. 2001; Palm & Klimpel 2008; Walter et al. 2002; Zubchenko 1981). Dabei dominierten insbesondere die Parasitentaxa Digenea und Nematoda, mit Prevalenzen über 50 % (Tab. 5). Der Vergleich zwischen der Parasitenfauna von *M. berglax* und *C. mediterraneus* mit der anderer Macrouriden zeigte, dass zwei Parasiten (*Gibsonia borealis*, *Neoscarophis macrouri*) spezifisch in *M. berglax* vorkamen, während drei Parasiten (*Allopodocotyle margolisi*, *Ascarophis longiovata*, *Neoscarophis longispicula*) spezifisch für *C. mediterraneus* waren (Klimpel et al. 2001). Im Vergleich zu weltweit verbreiteten Macrouriden weisen die Parasiten der hier untersuchten Fische eine eher geringe Wirtsspezifität auf (Abb. 91). Die einzelnen Parasitenarten in *M. berglax* und *C. mediterraneus* repräsentieren zum größten Teil adulte und generalistische Parasitenarten, und nur in einzelnen Fällen sind spezifische Arten vertreten (Tab. 8). Im Vergleich hierzu haben vorangegangene Untersuchungen zur Parasitenfauna von *M. berglax* gezeigt, dass die Parasitenfauna des Macrouriden in der Ostgrönlandsee aus überwiegend adulten, spezifischen und weniger generalistischen Arten zusammengesetzt war (Palm & Klimpel 2008). In der vorliegenden Arbeit besteht die Parasitenfauna beider Macrouriden (*M. berglax* und *C. mediterraneus*) jedoch aus Arten, die auch in anderen Macrouriden (3 und 3 Parasitenarten), Gadiformen (3 und 2 Parasitenarten) oder Teleostei (10 und 8 Parasitenarten) vorkommen.

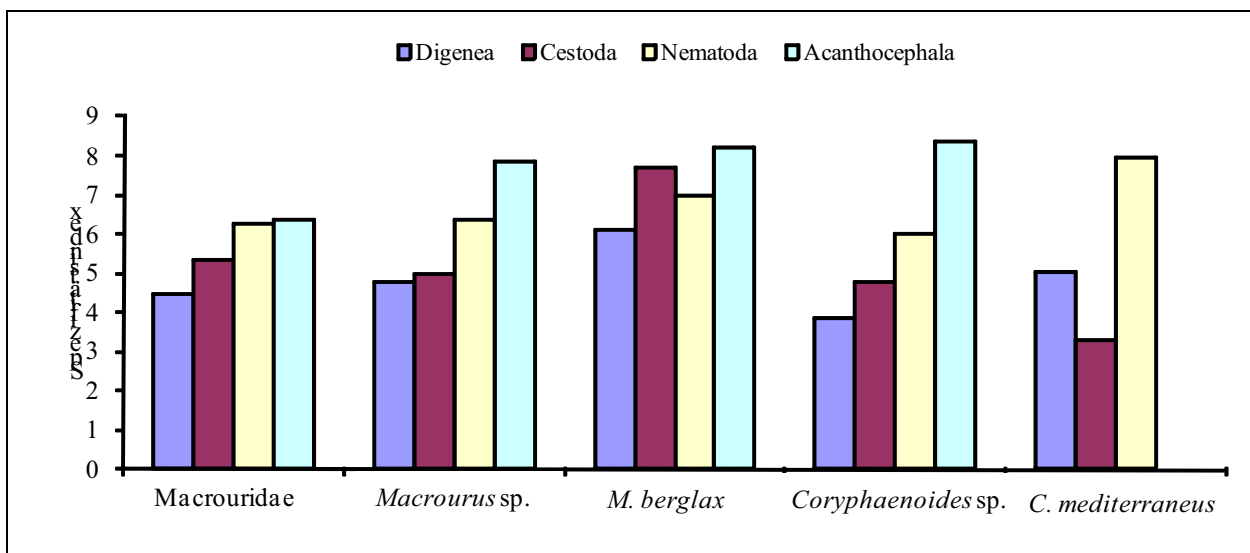


Abb. 91: Spezifitätsvergleich zwischen den endoparasitischen Taxa von *Macrourus berglax* und *Coryphaenoides mediterraneus* mit denen anderer *Macrourus*, *Coryphaenoides* und Macrouridae (Daten aus Klimpel et al. 2001).

Parasiten mit heteroxenen Lebenszyklen sind von der Nahrungsökologie der Fische (Wirte) abhängig. Dies wiederum hat zur Folge, dass generalistische Parasitenarten in der Tiefsee dominieren, da diese Lebensweise für den Abschluss des Lebenszyklus von Vorteil ist (siehe Kapitel 4.1.2).

4. Diskussion

Vorangegangene Untersuchungen haben gezeigt, dass z.B. Digeneen sich nicht spontan in der Tiefsee entwickelt haben (Bray et al. 1999; Cribb et al. 2001). Vielmehr wird vermutet, dass die Entwicklung von Parasiten zusammen mit ihren Wirten stattgefunden hat (Palm & Klimpel 2008). Dieser Verlauf hat zu der Entwicklung charakteristischer Parasitenfaunen in den unterschiedlichen Tiefenzonen geführt (siehe Kapitel 4.1). So besteht die bathydemersale Zone typischerweise aus zahlreichen verschiedenen Digeneen und Nematoden sowie einigen Cestoden und Acanthocephalen (Klimpel et al. 2001). Betrachtet man Generalisten als die Antriebskraft, die zur Entwicklung verschiedener Parasitenfaunen geführt hat, ist davon auszugehen, dass insbesondere dominierende Parasitentaxa in einem Ökosystem auch mehr Spezialisten aufweisen als weniger vertretene Taxa. Dies hängt mit dem evolutiven Vorteil, den Generalisten gegenüber Spezialisten aufweisen, zusammen (Dönges 1988). Ein Parasit mit einem komplexen Lebenszyklus benötigt mehrere verschiedene Wirte um seine Entwicklung abzuschließen (Mehlhorn & Piekarski 2002; Rohde 2005). Gelangt der Parasit in einen Fehlwirt, kann dieser sich nicht zum adulten Stadium weiterentwickeln (Parker et al. 2003). Der Lebenszyklus ist in einem solchen Fall unterbrochen und der Parasit kann sich nicht fortpflanzen (dead end) (Mehlhorn & Piekarski 2002). Geschieht dies mehrfach, ist die „Existenz“ der Parasitenart gefährdet und kann in extremen Fällen (plötzliches Fehlen der Endwirte) zum Aussterben der Art führen. Die Wahrscheinlichkeit eines Parasiten mit einem Wirtswechsel seinen Lebenszyklus zu vollenden steigt, sobald er nicht von einem bestimmten Wirt abhängig ist (Marcogliese 2002). Generalistische Parasiten finden daher eher potentielle Wirte um den Lebenszyklus zu vollziehen als spezifische Parasitenarten (Marcogliese 2002; Palm & Klimpel 2007; Zander 1997). Wird nun ein neuer Wirt von einem generalistischen Parasiten eingenommen, so finden auch immer gewisse Anpassungen statt. Diese Anpassungen führen wiederum dazu, dass sich aus einer ursprünglich generalistischen Parasitenart ein spezifischer Parasit entwickelt bzw. entwickeln kann (Palm & Klimpel 2007). Bei der Betrachtung der hier untersuchten Macrouriden fällt auf, dass die einzigen spezifischen Parasitenarten von Digeneen und Nematoden repräsentiert werden. Diese Großgruppen stellen die dominierenden Parasitentaxa der bathydemersalen Zone dar (Tab. 4, 5). Zusammen mit der geringen Spezifität der übrigen Taxa (Abb. 91) kann somit eine Entwicklung von Generalisten zu Spezialisten angenommen werden.

Macrouriden sind abundante Vertreter der Ordnung Gadiformes und weltweit verbreitet. Sie sind typische Vertreter der bathydemersalen Zone deren Entwicklung von Kontinentalhängen in die Tiefsee verlief und dabei zu den heute 285 bekannten Arten geführt hat (Froese & Pauly 2008; Palm & Klimpel 2008). Für die Parasitenfauna von *M. berglax* wurde eine Entwicklung zusammen mit ihrem Wirt vom Kontinentalhang der Ostgrönlandsee in die Tiefsee postuliert (Palm & Klimpel 2008). Die Parasitenfauna der hier untersuchten *M. berglax* bestätigt diese Annahme aufgrund einiger hoch spezifischer Parasitenarten, die in gadiformen Fischen der flacheren Tiefenzonen fehlen. Die Vermutung, dass die Entwicklung von Parasiten in der bathydemersalen Zone des MAR ähnlich verlaufen ist, kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Der Macrouride *C. mediterraneus* wies eine hoch diverse Parasitenfauna bestehend aus überwiegend adulten generalistischen und nur einigen wenigen spezifischen

5. Zusammenfassung

Um die Parasitenzusammensetzung von Tiefseefischen der bathydemersalen Zone zu charakterisieren und Verbreitungsmuster der Parasiten sowie deren Lebenszyklus-Strategien aufzuzeigen, wurden im Rahmen dieser Dissertation sechs Tiefseefischarten (*Macrourus berglax*, *Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosaurus macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurollicus muelleri*) aus verschiedenen Regionen des Atlantischen Ozeans (Ostgrönlandsee, Mittel-Atlantischer Rücken und Norwegischen Rinne) auf ihre Parasitenfauna und Nahrungszusammensetzung untersucht. Meine Untersuchungen zeigen, dass die Parasitenfauna von Tiefseefischen innerhalb des MAR denen anderer Bereiche des Atlantischen Ozeans ähnelt. Des Weiteren zeigen sie, dass der Parasitenbefall von Tiefseefischen von der Nahrungsökologie des jeweiligen Fisches abhängt. Bathydemersale Fische zeigten neben einer hohen Parasitendiversität (20, 16 und 9 Arten) auch immer eine diverse Nahrungszusammensetzung, bestehend aus verschiedenen Taxa (Molluska, Annelida, Crustacea, Echinodermata und Teleostei). Im Pelagial hingegen enthielten die Mägen ausschließlich Crustaceen. Die Nahrungsökologie der Fische führt dazu, dass auch in verschiedenen Regionen des Atlantischen Ozeans die Parasitenfauna charakteristisch für die jeweilige Tiefenzone ist. Die bathydemersale Zone ist insbesondere durch das Dominieren verschiedener adulter und larvaler Digeneen und Nematoden sowie Cestoden und Acanthocephalen gekennzeichnet. Für das Pelagial sind dagegen nur einige wenige larvale Cestoden- und Nematoden-Arten charakteristisch.

Die Verbreitung von Tiefseefischparasiten ist neben der Nahrungsökologie der Fische (Wirte) vor allem von der Biodiversität der untersuchten Tiefenzone abhängig. Insbesondere Parasiten mit komplexen Lebenszyklen sind auf das Vorkommen verschiedener Zwischenwirte angewiesen. Diese Abhängigkeit stellt einen möglichen Grund für das zonenübergreifende Vorkommen von Parasiten mit generalistischer Lebensweise dar. Lange Nahrungsketten erhöhen das Risiko in einen Fehlwirt zu gelangen. Das Leben in einem extremen Ökosystem wie das der bathydemersalen Zone und das ständige Wettrüsten zwischen Wirt und Parasit ist nur durch eine generalistische Lebensweise möglich. Generalistische Parasiten sind somit den wechselnden Milieubedingungen bestmöglichst angepasst.

Anisakide Nematoden konnten in allen untersuchten Regionen des Atlantischen Ozeans nachgewiesen werden. Sie stellen die dominierenden Parasiten dar. Für *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) konnte eine generalistische Lebensweise aufgezeigt werden, dessen Verbreitung zudem von dem Vorkommen seines Endwirtes abhängt. Der Nematoda *Anisakis simplex* (s.s.) weist ebenfalls eine generalistische Lebensweise auf. Bei seiner Verbreitung scheinen jedoch neben seiner Endwirtspezifität noch weitere Faktoren beteiligt zu sein, da sein Vorkommen nicht mit dem seiner Endwirte korreliert.

Meine Untersuchungen zeigen, dass die einzigen spezifischen Parasitenarten in der bathydemersalen Zone von den dominierenden Parasitentaxa Digenea und Nematoda repräsentiert werden. In Verbindung mit der geringen Spezifität der übrigen Parasitentaxa kann eine Entwicklung der Parasiten von Generalisten zu Spezialisten, vom Kontinentalhang in Richtung Tiefsee angenommen werden. Es konnte gezeigt werden, dass Fischparasiten auch am Mittel-Atlantischen Rücken (MAR) den Tiefseefischen (Wirte) in

5. Zusammenfassung

ihrer Entwicklung folgten. Somit konnte auch für den MAR eine koevolutive Entwicklung zwischen Wirt und Parasit von den Kontinentalhängen in Richtung Tiefsee aufgezeigt werden.

6. Summary

6. Summary

To characterize the parasite fauna, their distribution patterns and life-cycles, six deep-sea fish species (*Macrourus berglax*, *Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosaurus macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) - derived from the bathydemersal zone of different areas from the Atlantic Ocean (East Greenland-Sea, Mid-Atlantic-Ridge and Norwegian Deep) - have been examined according to parasitological as well as fish ecological parameters. The analyses show that the parasite fauna in deep-sea fishes within the MAR is similar to these from other Atlantic localities. They also show that parasite infestation of deep-sea fishes depends on the feeding ecology of the examined fishes. According to this, bathydemersal fish showed, beside high parasite diversity also always a diverse food composition, consisting of different taxa (mollusca, annelida, crustacea, echinodermata and teleostei). However, the stomach of pelagic fishes contained only crustacean. The characteristic feeding ecology of bathydemersal and pelagic fish leads to the characteristic parasite fauna found in deep-sea fishes from different areas of the Atlantic Ocean, which are representatives for the particular depth zone. Adult and larval digeneans and nematodes as well as cestodes and acanthocephalan are predominant representatives of the bathydemersal zone. In the pelagic zone basically few larval cestodes and nematodes occur.

Beside the feeding ecology of their hosts, the distribution of deep-sea fish parasites depends also on the biodiversity of the particular depth zone. Especially parasites with complex life-cycles are dependent on the occurrence of different intermediate hosts. This represents a possible reason for the zone overlapping occurrence of parasites with a generalistic mode of life. Long food chains enhance the risk of ingestion by a false host. A life in an extreme ecosystem like the bathydemersal zone, as well as the constant arms race between the host and the parasite is only possible with a generalistic way of life. Generalistic parasites are best adapted to changing environmental conditions.

Anisakid nematodes could be detected in all examined regions of the Atlantic Ocean. They are the dominant parasite species in the present study. *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) represents a generalist whose distribution depends on the occurrence of their final hosts. *Anisakis simplex* (s.s.) also represents a generalist but in contrast to *P. decipiens* (s.s.) the occurrence of *A. simplex* (s.s.) seems not exclusively depends on the occurrence of their final hosts.

The analysis of the present results shows that specific parasite species in the bathydemersal zone are represented by typically predominant parasite taxa like digeneans and nematodes. In combination with low specificity of the other parasite taxa, a development from generalist to specialist from the continental shelf into the deep-sea can be assumed. It could be concluded that fish parasites of the Mid-Atlantic-Ridge (MAR) also evolve along with their hosts. Altogether a co-evaluative development between the fish hosts and their parasites from the continental shelf into the deep-sea could be assumed.

7. Literaturverzeichnis

Abollo E., Gestal C., Pascual S. (2001a) *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective. *Parasitology Research* 87: 492-499.

Abollo E., Paggi L., Pascual S., D'Amelio S. (2001b) Fitness of the marine parasitic complex *Anisakis simplex* s. str. in temperate waters of the NE Atlantic. *Diseases of Aquatic Organisms* 45: 131-139.

Anderson R.C. (2000) Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. CAB International, Wallingford: 650 Seiten.

Angel M.V. (1993) Biodiversity of the pelagic ocean. *Conservation Biology* 7: 760-772.

Bartsch A. (1985) Vergleichende Untersuchungen zum Parasitenbefall von *Pleurogramma antarcticum* und *Trematomus scotti* (Pisces: Nototheniidae) aus der östlichen und südlichen Weddell-See (Antarktis). M.Sc. thesis, University Bochum: 1-94.

Bergstad O.A., Menezes G., Høines Å.S. (2008) Demersal fish on a mid-ocean ridge: Distribution patterns and structuring factors. *Deep-Sea Research II* 55: 185-202.

Beveridge I. (1990) Revision of the family Gilquiniidae Dollfus (Cestoda: Trypanorhyncha) from elasmobranch fishes. *Australian Journal of Zoology* 37: 481-520.

Beverley-Burton M., Pippy J.H.C. (1977) Morphometric variation among larval *Anisakis simplex* (Nematoda: Ascaridoidea) from fishes of the North Atlantic and their use as biological indicators of host stocks. *Environmental Biology of Fish* 2: 309-314.

Blend C.K. (1996) The digenetic trematodes parasitizing macrourid fishes from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea: an examination of their systematics, zoogeography and host-parasite ecology. M.Sc. thesis, Texas A&M University: 1-305 Seiten.

Boeger W.A., Kritsky D. (1993) Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Plathelminthes). *Systematic Parasitology* 26: 1-32.

Bourgeois C.E., Ni I.H. (1984) Metazoan parasites of Northwest Atlantic redfishes (*Sebastes* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 62: 1879-1885.

Bray R.A. (1973) Some digenetic trematodes in fishes from the Bay of Biscay and nearby waters. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 26: 151-183.

Bray R.A. (1979) Digenea in marine fishes from the eastern seaboard of Canada. *Journal of Natural History* 13: 399-431.

Bray R.A. (1995a) Annotated checklist of digenean parasites of Macrouridae (Teleostei, Gadiformes). *Acta Parasitologica* 40: 168-192.

Bray R.A. (1995b) *Steringophorus* Odhner, 1905 (Digenea: Fellodistomidae) in deep-sea fishes from the northeastern Atlantic, with the description of *Steringophorus margolisi* n. sp. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 52: 71-77.

Bray R.A. (2004) The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. *Folia Parasitologica* 51: 268-274.

Bray R.A., Campbell R.A. (1995) Fellodistomidae and Zoogonidae (Digenea) of deep-sea fishes of the NW Atlantic Ocean. *Systematic Parasitology* 31: 201-213.

Bray R.A., Campbell R.A. (1996) New plagioporines (Digenea: Opecoelidae) from deep-sea fishes of the North Atlantic Ocean. *Systematic Parasitology* 33: 101-113.

7. Literaturverzeichnis

- Bray R.A., Soto A., Rollinson D. (1994) The status and composition of the genus *Steringophorus* Odhner, 1905 (Digenea: Fellodistomidae), based on partial small subunit rRNA sequences. *International Journal of Parasitology* 24: 433-435.
- Bray R.A., Gibson D.I. (1995) The Lepocreadiidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic: a review of the genus *Lepidapedon* Stafford, 1904. *Systematic Parasitology* 31: 81-132.
- Bray R.A., Littlewood D.T.J., Herniou E.A., Williams B., Henderson R.E. (1999) Digenean parasites of deep-sea teleosts: a review and case studies of intrageneric phylogenies. *Parasitology* 199: 125-144.
- Brinkmann A. (1975) Trematodes from Greenland. *Meddelelser om Grønland udgivne af Kommissionen for Videnskabelige Undersøgelser i Grønland* 205: 1-88.
- Buch E., Nielsen M.H., Pedersen S.A. (2003) On the coupling between climate, hydrography and recruitment variability of fishery resource of West Greenland. *ICES Marine Science Symposia* 219: 231-240.
- Busch M.W., Klimpel S., Sutton T., Piatkowski U. (2008) Parasites of the deep-sea smelt *Bathylagus euryops* (Argentiniformes: Microstomatidae) from the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ). *Marine Biology Research* 4: 313-317.
- Bush O., Lafferty A.D., Lotz J.M., Shostak A.W. (1997) Parasitology meets ecology on his own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Caira J.N., Jensen K., Holsinger K.E. (2003) On a new index of host specificity. In: Combes C. & Jordan J. (Herausgeber), *Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. Tome I (Livre homage á Louis Euzet)*. PUP Presses, Perpignan, France: 161-201.
- Campbell R.A. (1977a) New tetraphyllidean and trypanorhynch cestodes from deep-sea skates in the western north Atlantic. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington* 44: 191-197.
- Campbell R.A. (1977b) A new family of pseudophyllidean cestodes from the deep-sea teleost *Acanthochaenus lutkenii* Gill 1884. *The Journal of Parasitology* 63: 301-305.
- Campbell R.A. (1977c) *Degeneria halosauri* (Bell 1887) gen. et comb. N. (Digenea: Gorgoderidae) from the deep-sea teleost *Halosauropsis macrochir*. *The Journal of Parasitology* 63: 76-79.
- Campbell R.A. (1990) Deep water parasites. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee* 65: 65-68.
- Campbell R.A. (1992) A new digenetic Trematode, *Gibsonia borealis* sp. n. (Lepocreadiidae: Lepidapedinae), parasitic in the rattail *Macrourus berglax* from the Flemish Cap off Newfoundland. *Journal of the Helminthological Society Washington* 59: 5-8.
- Campbell R.A., Bray R.A. (1993) *Lepidapedon* spp. (Digenea: Lepocreadiidae) from deep-sea gadiform fishes of the NW Atlantic Ocean, including four new species. *Systematic Parasitology* 24: 99-110.
- Campbell R.A., Munroe T.A. (1977) New hemiurid trematodes from deep-sea benthic fishes in the western north Atlantic. *Journal of Parasitology* 63: 285-294.
- Campbell R.A., Haedrich R.L., Munroe T.A. (1980) Parasitism and ecology relationships among deep-sea benthic fishes. *Marine Biology* 57: 301-313.
- Campbell R.A., Correia S.J., Haedrich R.L. (1982) A new monogenean and cestode from the deep-sea fish, *Macrourus berglax* Lacépède, 1802, from the Flemish Cap off Newfoundland. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington* 49: 169-175.
- Chambers C.B., Cribb T.H., Jones M.K. (2000) Tetraphyllidean metacestodes of teleosts of the Great Barrier Reef, and their use of in vitro cultivation to identify them. *Folia Parasitologica* 47: 285-292.

7. Literaturverzeichnis

- Cribb T.H., Bray R.A., Littlewood D.T.J., Pichelin S.P., Herniou E.A. (2001) The Digenea. In: Littlewood D.T.J., Bray R.A. (Herausgeber), *Interrelationships of the Platyhelminthes*. London, Taylor & Francis: 168-185.
- Culik M.B., Wurtz M. (2005) Review of small Cetaceans: distribution, behaviour, migration and threats: 177. UN Environment Programme- Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (UNEP-CMS) Auflage 1: 355 Seiten.
- D'Amelio S., Mathiopoulos K.D., Santos C.P., Pugachev O.N., Webb S.C., Picanço M., Paggi L. (2000) Genetic markers in ribosomal DNA for the identification of members of the genus *Anisakis* (Nematoda: Ascaridoidea) defined by polymerase chain reaction-based restriction fragment length polymorphism. *International Journal of Parasitology* 30: 223-226.
- Decaestecker E., Gaba S., Raeymaekers J.A.M., Stock R., Van Kerckhoven L., Ebert D., Meester L.D. (2007) Host-parasite 'Red Queen' dynamics archived in pond sediment. *Nature* 450: 870-873.
- Dollfus R.P. (1942) Études critiques sur les Tétrarhynques du Muséum de Paris. *Archivus du Muséum National d' Histoire naturelle* 19: 466 Seiten.
- Dönges J. (1988) *Parasitologie*. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York, Auflage 2: 350 Seiten.
- Fagerholm H.P., Berland B. (1988) Description of *Ascarophis arctica* Poljansky, 1952 (Nematoda: Cystidicolidae) in Baltic Sea fishes. *Systematic Parasitology* 11: 151-158.
- Farjallah S., Slimane B.B., Busi M., Paggi L., Amor N., Blel H., Said K., D'Amelio S. (2008) Occurrence and molecular identification of *Anisakis* spp. from the North African coasts of the Mediterranean Sea. *Parasitology Research* 102: 371-379.
- Felley J.D., Vecchione M., Wilson R.R. Jr. (2008) Small-scale distribution of deep-sea demersal nekton and other megafauna in the Charlie-Gibbs Fracture Zone of the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research II* 55: 153-160.
- Fossen I., Cotton C.F., Bergstad O.A., Dyb J.E. (2008) Species composition and distribution patterns of fishes captured by longlines on the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research II* 55: 203-217.
- Froese R., Pauly D. (Herausgeber.) (2008) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2008).
- Gaard E., Gislason A., Falkenhaug T., Sjøiland H., Musaeva E., Vereshchaka A., Vinogradov G. (2008) Horizontal and vertical copepod distribution and abundance on the Mid-Atlantic Ridge in June 2004. *Deep-Sea Research II* 55: 59-71.
- Gaevskaya A.V., Rodjuk G.N. (1988) Ecological characteristics of parasitefauna found on the south Atlantic *Macrourus carinatus* (Günther 1878). *Parazitologiya* 2: 21-25.
- Gartner J.V., Zwerner D.E. (1989) The parasite fauna of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *Journal of Fish Biology* 34: 79-95.
- Gibson D.I. (1976) Monogenea and digenea from fishes. *Discovery Reports* 36: 179-266.
- Gibson D.I. (1995) *Allopodocotyle margolisi* n. sp. (Digenea: Opecolidae) from the deep-sea fish *Coryphaenoides (Chalinura) mediterraneus* in the northeastern Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 90-94.
- Gibson D.I., Bray R.A. (1986) The Hemiuridea (Digenea) of the fishes from the north-east Atlantic. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 51: 1-125.
- Gibson D.I., Jones A., Bray R.A. (2002) *Keys to the trematodes*. CAB International Wallingford Volume 1: 521 Seiten.

7. Literaturverzeichnis

- Golvan Y.J. (1969) Systématique des acanthocéphales. Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle Serie A, Zoologie, Paris: 373 Seiten.
- Grabda J., Slósarczyk W. (1981) Parasites of marine fishes from New Zealand. Acta Parasitologica et Piscatoria 11: 85-103.
- Greenland Sea (2008) Encyclopedia Britannica. Retrieved September 6, 2008 from Encyclopedia Britannica Premium Service. [http://www.britanica.com/EBchecked/topic/245318/Greenland Sea](http://www.britanica.com/EBchecked/topic/245318/Greenland%20Sea).
- Haedrich R.L. (1996) Deep-water fishes: evolution and adaptation in the earth's largest living space. Journal of Fish Biology 49: 40-53.
- Haedrich R.L., Merrett N.R. (1988) Summary atlas of deep-living demersal fishes in the North Atlantic Basin. Journal of Natural History 22: 1325-1362.
- Hardisty J. (1990) The British Seas. An introduction to the oceanography and resources of the north-west European continental shelf. Routledge, London und New York: 288 Seiten.
- Harris C.E., Dronen N.O. (1999) *Megentero manteri* n. sp. and *Steringophorus* sp. (Digenea: Fellodistomidae) from *Monomitopus agassizzi* (Ophidiidae) in the Gulf of Mexico. Systematic Parasitology 44: 153-156.
- Hays R., Measures L.N., Huot J. (1998a) Capelin (*Mallotus villosus*) and herring (*Clupea herangus*) as paratenic hosts of *Anisakis simplex*, a parasite of beluga (*Delphinapterus leucas*) in the St. Lawrence estuary. Canadian Journal of Zoology 76: 1226-1235.
- Hays R., Measures L.N., Huot J. (1998b) Euphausiids as intermediate host of *Anisakis simplex* in the St. Lawrence estuary. Canadian Journal of Zoology 76: 1226-1235.
- Heath B.M. (1989) A study of endoparasitic helminths of deep sea fishes from southeastern Australia: Taxonomy, zoogeography and host-parasite ecology. Ph.D. thesis, University of New England, Armidale, Australia: 1-360 Seiten.
- Ho J.S. (1985) Copepod parasites of deep-sea benthic fishes from the western north Atlantic. Parasitology 90: 485-497.
- Hogans W.E. (1986a) *Paenocanthus antarcticensis* (Copepoda: Sphyrriidae) parasitic on the bathypelagic fish *Bathylagus euryops* in the northwest Atlantic Ocean. Sarsia 71: 305-307.
- Hogans W.E. (1986b) The appendages of *Lophoura tetraphylla* Ho, 1985 (Copepoda: Sphyrriidae) a parasite of *Antimora rostrata* in deep waters of the Northwest Atlantic Ocean. Proceedings of the Nova Scotian Institute of Science 36: 127-130.
- Holler H. (2008) Alarm für Nord- und Ostsee. <http://www.greenpeace.de>.
- Hurst R.J. (1984) Identification and description of larval *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Anisakidae: Nematoda) from New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 18: 177-186.
- Hyslop E.J. (1980) Stomach content analysis - a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17: 411-429.
- Jones A., Bray R.A., Gibson D.I. (2005) Keys to the trematodes. CAB International Wallingford Volume 2: 745 Seiten.
- Jørgensen O.A. (1996) Distribution and biology of grenadiers (Macrouridae) in West Greenland waters. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 18: 7-29.

7. Literaturverzeichnis

- Justine J.J., Cassone J., Petter A. (2002) *Moravecnema segonzaci* gen. et sp. n. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Pachycara thermophilum* (Zoarcidae), a deep-sea hydrothermal vent fish from the Mid-Atlantic Ocean. *Folia Parasitologica* 49: 299-303.
- Kabata Z. (1961) A new genus and species of trematode parasitic in *Macrourus fabricii* (Sundeval), a deep-sea fish. *Proceedings of the Zoological Society of London* 136: 285-292.
- Kabata Z. (1992) Copepods parasitic on fishes: keys and notes for the identification of the species. *Synopses of the British Fauna (New Series)*, Herausgeber: Kermack D.M., Barnes R.S.K. und Crothers J.H. 47: 264 Seiten.
- Kellermanns E., Klimpel S., Palm H.W. (2007) Molecular identification of ascaridoid nematodes from the deep-sea onion-eye grenadier (*Macrourus berglax*) from the East Greenland Sea. *Deep-Sea Research Part I* 54: 2194-2202.
- Kellermanns E., Klimpel S., Palm H.W. (2009) Parasite fauna of the Mediterranean grenadier *Coryphaenoides mediterraneus* (Giglioli, 1893) from the Mid-Atlantic Ridge (MAR). *Folia Parasitologica*, 54: 158–164.
- King N.J., Bagley P.M., Priede I.G. (2006) Depth zonation and latitudinal distribution of deep-sea scavenging demersal fishes of the Mid-Atlantic Ridge, 42 to 53°N. *Marine Ecology Progress Series* 319: 263-274.
- Klimpel S., Seehagen A., Palm H.W., Rosenthal H. (2001) Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos Verlag Berlin: 315 Seiten.
- Klimpel S., Palm H.W., Seehagen, A. (2003) Metazoan parasites and food composition of juvenile *Etmopterus spinax* (L.,1758) (Dalatiidae, Squaliformes) from the Norwegian Deep. *Parasitology Research* 89: 245–251.
- Klimpel S., Palm H.W., Rückert S., Piatkowski H. (2004) The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitology Research* 94: 1-9.
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., Kellermanns E., Rückert S. (2006) Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Research Part I* 53: 1167-1181.
- Klimpel S., Kellermanns E., Palm H.W., Moravec F. (2007) Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Mauroliticus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (s.s.) from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology* 152: 725–732.
- Klimpel S., Kellermanns E., Palm H.W. (2008a) The role of pelagic swarm fish (Myctophidae: Teleostei) in the oceanic life cycle of *Anisakis* sibling species at the Mid-Atlantic Ridge, Central Atlantic. *Parasitology Research* 104: 43-53.
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., Kellermanns E. (2008b) Fish parasites in the bathyal zone: The halosaur *Halosauropsis macrochir* (Günther, 1878) from the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research Part II*, 55: 229–235.
- Køie M. (1979) On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Loos, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Parasitology Research* 59: 67-78.
- Køie M. (1983) Digenetic trematodes from *Limanda limanda* (L.) (Osteichthyes, Pleuronectidae) from Danish and adjacent Waters, with special reference to their Life-History. *Ophelia* 22: 201-228.
- Køie M. (1984) Digenetic trematodes from *Gadus morhua* L. (Osteichthyes, Gadidae) from Danish waters. *Information. Ophelia* 23: 195-222.
- Køie M. (1985) On the morphology and life-history of *Lepidapedon elongatum* (Lebour, 1908) Nicoll, 1910 (Trematoda, Lepocreadiidae). *Ophelia* 24 : 135-153.

7. Literaturverzeichnis

- Køie M. (1993a) Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Canadian Journal of Zoology* 71: 1289-1296.
- Køie M. (1993b) Nematode parasites in teleosts from 0 to 1540m depth off the Faroe Islands (the north Atlantic). *Ophelia* 38: 217-243.
- Køie M. (2001a) The life-cycle of *Capillaria graciles* (Capillariidae), a nematode parasite of gadoid fish. *Sarsia* 86: 383-387.
- Køie M. (2001b) Experimental infection of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheated and large third-stage larvae of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Parasitology Research* 87: 32-36.
- Kritsky D.C., Klimpel S. (2007) *Cyclocotyloides bergstadi* n. sp. (Monogeneoidea: Diclidophoridae: Diclidophoropsinae) from the Gills of Grenadier, *Coryphaenoides brevibarbis* (Teleostei: Macrouridae), in the Northeast Atlantic Ocean. *Comparative Parasitology* 74: 23-30.
- Large P.A., Hammer C., Bergstad O.A., Gordon J.D.M., Lorange P. (2003) Deep-water fisheries of the Northeast Atlantic: II Assessment and management approaches. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 31: 151-163.
- Lively C.M., Dybdahl M.F. (2000) Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature* 405: 679-681.
- Machida M., Kamegai S. (1997) Digenean trematodes from deep-sea fishes of Suruga Bay, central Japan. *National Science Museum Monographs* 12: 19-30.
- MacKenzie K. (2002) Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. *Parasitology* 124: 153-163.
- MacKenzie K., Longshaw M. (1995) Parasite of the hakes *Merluccius australis* and *M. hubbsi* in the waters around the Falkland Islands, southern Chile and Argentina, with an assessment of their potential value as biological tags. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 213-224.
- Manter H.W. (1934) Some digenetic trematodes from deep-water fishes of Tortugas, Florida. *Papers from the Tortugas Laboratory of Carnegie Institution of Washington* 28: 257-345.
- Marcogliese D.J. (1995) The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5: 336-371.
- Marcogliese D.J. (2002) Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 124: 83-99.
- Marcogliese D.J. (2007) Evolution of parasitic life in the ocean: paratenic hosts enhance lateral incorporation. *Trends in Parasitology* 23: 519-521.
- Marcogliese D.J., McClelland G. (1992) *Corynosoma wegneri* (Acanthocephala: Polymorphidea) and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) larvae in Scotian shelf groundfish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 49: 2062-2069.
- Margolis L., Esch G.W., Holmes J.C., Kuries A.M., Schad G.A. (1982) The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Marques J.F., Cabral H.N., Busi M., D'Amelio S. (2006) Molecular identification of *Anisakis* species from Pleuronectiformes off the Portuguese coast. *Journal of Helminthology* 80: 47-51.

7. Literaturverzeichnis

- Martin-Sánchez J., Artacho-Reinoso M.E., Díaz-Gavilán M., Valero-López A. (2005) Structure of *Anisakis simplex* s.l. population in a region sympatric for *A. pegreffii* and *A. simplex* s.s. Absence of reproductive isolation between both species. *Molecular Biochemical Parasitology* 141: 155-162.
- Mattiucci S., Nascetti G. (2006) Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* 13: 99-113.
- Mattiucci S., Nascetti G. (2007) Genetic diversity and identification levels of anisakid nematodes parasitic in fish and marine mammals from boreal and austral hemispheres. *Veterinary Parasitology* 148: 43-57.
- Mattiucci S., Nascetti G. (2008) Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes, with implications for their evolutionary, ecology and host-parasite co-evolutionary processes. *Advances in Parasitology* 66: 47-148.
- Mattiucci S., Nascetti G., Cianchi R., Paggi L., Arduino P., Margolis L., Bratney J., Webb S.C., D'Amelio S., Orecchia P., Bullini L. (1997) Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Parasitology Research* 83: 401-416.
- Mattiucci S., Paggi L., Nascetti G., Ishikura H., Kikuchi K., Sato N., Cianchi R., Bullini L. (1998) Allozyme and morphological identification of *Anisakis*, *Contracaecum* and *Pseudoterranova* from Japanese waters (Nematoda, Ascaridoidea). *Systematic Parasitology* 40: 81-92.
- Mattiucci S., Paggi L., Nascetti G., Abollo E., Webb S.C., Pascual S., Cianchi R., Bullini L. (2001) Genetic divergence and reproductive isolation between *Anisakis brevispiculata* and *Anisakis physeteris* (Nematoda: Anisakidae). *International Journal for Parasitology* 31: 9-14.
- Mattiucci S., Abaunza P., Ramadori L., Nascetti G. (2004) Genetic identification of *Anisakis* larvae in European hake from Atlantic and Mediterranean Waters for stock recognition. *Journal of Fish Biology* 65: 495-510.
- Mattiucci S., Paoletti M., Damiano S., Nascetti G. (2007) Molecular detection of sibling species in anisakid nematodes. *Parasitologia* 49:147-153.
- McClelland G. (1980) *Phocanema decipiens*: growth, reproduction and survival in seals. *Experimental Parasitology* 49: 175-187.
- McClelland G. (2002) The trouble with sealworms (*Pseudoterranova decipiens* species complex, Nematoda): a review. *Parasitology* 124: 183-203.
- Mehlhorn H., Piekarski G. (2002) Grundriss der Parasitenkunde. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Auflage 6: 516 Seiten.
- Moran J.D.W., Arthur J.R., Burt M.D.B. (1996) Parasites of sharp-beaked redfishes (*Sebastes fasciatus* and *Sebastes mentella*) collected from the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1821-1826.
- Moravec F. (1994) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academy of Sciences of the Czech Republic. Academic Praha: 473 Seiten.
- Moravec F., Klimpel S. (2007) A new species of *Comephoronema* (Nematoda: Cystidicolidae) from the stomach of the abyssal halosaur *Halosauropsis macrochir* (Teleostei) from the Mid-Atlantic Ridge. *Journal of Parasitology* 93: 901-906.
- Moravec F., Klimpel S. (2009) Two new species of cystidicolid nematodes from the digestive tract of the deep-sea fish *Coryphaenoides mediterraneus* (Giglio) (Macrouridae) from the Mid-Atlantic-Ridge. *Systematic Parasitology* 73: 37-47.

7. Literaturverzeichnis

- Moravec F., Klimpel S., Kara E. (2006) *Neoscarophis macrouri* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from the stomach of *Macrourus berglax* (Macrouridae) in the eastern Greenland Sea. *Systematic Parasitology* 63: 231-237.
- Möller H., Anders K. (1983) *Krankheiten und Parasiten der Meeresfische*. Verlag Heino Möller Kiel: 258 Seiten.
- Nagasawa K. (1989) The lifecycle of *Anisakis simplex*. In: Möller H. (Herausgeber) *Nematode problems in North Atlantic fish*. The International Council for the Exploration of the Sea CM/F6: 3-7.
- Navone G.T., Sardella N.H., Timi J.T. (1998) Larvae and adults of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda : Anisakidae) in fishes and crustaceans in the South West Atlantic. *Parasite* 5: 127-136.
- Nils C.S., Ottersen G., Hurrell J.W., Belgrano A. (2005) *Marine ecosystems and climate variation*. Oxford University Press 1: 252 Seiten.
- Noble E.R. (1960) Fishes and their parasite-mix as objects for ecological studies. *Ecology* 41: 593-596.
- Noble E.R. (1973) Parasites and fishes in a deep-sea environment. *Advances in Marine Biology* 11: 121-195.
- Noble E.R., Orias J.D., Rodella T.D. (1972) Parasitic fauna of the deepsea fish, *Macrourus rupestris* (Gunnerus) from Korsfjorden, Norway. *Sarsia* 50:47-50.
- Nuismer S.L., Otto S.P. (2005) Host-parasite interactions and the evolution of gene expression. *PLoS Biology* 3: 1283-1288.
- Øresland V. (1986) Parasites of the chaetognath *Sagitta setosa* in the Western English Chanel. *Marine Biology* 92: 87-91.
- Paggi L., Nascetti G., Ciachi R., Orecchia P., Mattiucci S., D'Amelio S., Berland B., Bratney J., Smith J.W., Bullini L. (1991) Genetic evidence for three species within *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridida, Ascaridoidea) in the North Atlantic and Norwegian and Barent Seas. *International Journal of Parasitology* 21: 195-212.
- Palm H.W. (1995) *Untersuchungen zur Systematik von Rüsselbandwürmern (Cestoda: Trypanorhyncha) aus atlantischen Fischen*. Ph.D. thesis, Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrecht-Universität Kiel 275: 1-238.
- Palm H.W. (1999) Ecology of *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Anisakidae) from Antarctic waters. *Parasitology Research* 85: 638-646.
- Palm H.W. (2004) *The Trypanorhyncha Diesing, 1863*. PKSPL-IPB Press, Bogor: 710 Seiten.
- Palm H.W., Andersen K., Klöser H., Plötz J. (1994) Occurrence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) in fish from the southern Weddell Sea (Antarctic). *Polar Biology* 14: 539-544.
- Palm H.W., Caira J.N. (2008) Host specificity of adult versus larval cestodes of the elasmobranch tapeworm order Trypanorhyncha. *International Journal for Parasitology* 38: 381-388.
- Palm H.W., Klimpel S. (2007) Evolution of parasitic life in the ocean. *Trends in Parasitology* 23: 10-12.
- Palm H.W., Klimpel S. (2008) Metazoan fish parasites of *Macrourus berglax* Lacepède, 1801 and other rattails in the North Atlantic: Exploration of the deep-sea from the continental shelf. *Deep-Sea Research Part II* 55: 236-242.
- Palm H.W., Damriyasa I.M., Linda, Oka I.B.M. (2008) Molecular genotyping of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Ascarioidea: Anisakidae) larvae from marine fish of Balinese and Javanese waters, Indonesia. *Helminthologia* 45: 3-12.

7. Literaturverzeichnis

- Parker G.A., Chubb J.C., Ball M.A., Roberts G.N. (2003) Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature* 425: 480-484.
- Pascoe P.L. (1987) Monogenean parasites of deep-sea fishes from the Rockall Trough (N. E. Atlantic) including a new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 67: 603-622.
- Peter A.J., Cabaret J. (1995) Ascaridoid nematodes of teleostean fishes from the eastern North Atlantic and seas of the Europe. *Parasite* 2: 217-230.
- Pickart R.S., Spall M.A., Ribergaard M.H., Moore G.W.K., Milliff R.F. (2003) Deep convection in the Irminger Sea forced by the Greenland Tip Jet. *Nature* 424: 152-156.
- Pickart R.S., Torres D.J., Frantantoni P.S. (2005) The east Greenland spill jet. *Journal of Physical Oceanography* 35: 1037-1052.
- Pinkas L., Oliphant M.D., Iverson I.L.K. (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *California Fish and Game* 152: 1-105.
- Polyanski Y.I. (1966) Parasites of the fish of the Brents Sea. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 19: 1-155.
- Rahman H. (1964) On the morphology of the hitherto undescribed male of *Spinitectus oviflagellis* Fourment, 1884 (Nematoda: Rhabdochoniidae). *Parasitology* 54: 695-698.
- Rees G. (1941) The scolex of *Aporhynchus norvegicus* (olss.). *Parasitology* 33: 433-438.
- Reeves R.R., Stewart B.S., Leatherwood S. (1992) *The Sierra Club Handbook of Seals and Sirenians*. Sierra Club Books: 376 Seiten.
- Reichenow E., Vogel H., Weyer F. (1969) *Leitfaden zur Untersuchung der tierischen Parasiten des Menschen und der Haustiere*. Johann Ambrosius Barth Leipzig: 418 Seiten.
- Reimer L.W. (1970) Digene Trematoden und Cestoden der Ostseefische als natürliche Fischmarken der Ostsee. *Parasitologische Schriftenreihe* 20: 1-144.
- Reimer L.W. (1991) *Capillaria merlucii* spec. nov. aus den Seehecht *Merluccius capensis* und *M. paradoxus* von Küstengewässern Namibias. *Angewandte Parasitologie* 32: 33-37.
- Reimer L.W. (1993) Parasites of *Merluccius capensis* and *M. paradoxus* from the coast of Namibia. *Applied Parasitology* 34: 143-150.
- Riemann F. (1988) Nematoda. In: Higgins RP., Thiel H. (Herausgeber) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 239-301.
- Rodriguez L., George-Nascimento M. (1996) La fauna de parásitos metazoos del bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 (Pisces: Nototheniidae) en Chile central: aspectos taxonómicos, ecológicos y zoogeográficos. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 21-33.
- Rohde K. (2005) *Marine Parasitology*. CSIRO Publishing Australia: 565 Seiten.
- Rohde K., Hayward C., Heap M. (1995) Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes. *International Journal of Parasitology* 25: 945-970.
- Rohde K., Ho J.S., Smales L., Williams R. (1998) Parasites of Antarctic fishes: Monogenea, Copepoda and Acanthocephala. *Marine Freshwater Research* 49: 121-125.
- Rubec L.A., Dronen N.O. (1994) Revision of the genus *Diclidophora* Krøyer, 1838 (Monogenea: Diclidophoridae), with the proposal of *Macrouridophora* n. g. *Systematic Parasitology* 28: 159-185.

7. Literaturverzeichnis

- Schaefer M. (1994) Brohmer - Fauna von Deutschland. Quelle & Meyer Verlag Heidelberg, Wiesbaden. 19. Auflage: 705 Seiten.
- Sewell K.B., Lester R.J.G. (1988) The numbers of selected parasites in Australian and New Zealand samples of orange roughy *Hoplostethus atlanticus*, 1983-1986. Technical Report Marine Laboratories Department Sea Fisheries Tasmania 26: 1-38.
- Smith J.W. (1983) *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea): Morphology and morphometry of larvae from euphausiids and fish, and a review of the life-history and ecology. *Journal of Helminthology* 57: 205-224.
- Smith R.M. (1985) *Aporhynchus norvegicus* and other cestodes from spiny shark. *Inf. Åbo. Akad. Parasitology International* 18: 13-14.
- Søiland H., Budgell W.P., Knutsen Ø. (2008) The physical oceanographic conditions along the Mid-Atlantic Ridge north of the Azores in June-July 2004. *Deep-Sea Research Part II* 55: 31-44.
- Stenseth N.C., Otterson G., Hurrell J.W., Belgrano A. (2004) Marine ecosystem and climate variation. Oxford University Press: 252 Seiten.
- Sutton T.T., Porteiro F.M., Heino M., Byrkjedal I., Langhelle G., Anderson C.I.H., Horne J., Søiland H., Falkenhaus T., Godø O.R., Bergstad O.A. (2008) Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep-Sea Research II* 55: 161-184.
- Szuks H. (1980) Die Verwendbarkeit von Parasiten zur Gruppentrennung beim Grenadierfisch *Macrourus rupestris*. *Angewandte Parasitologie* 21: 211-214.
- Tyler P.A. (1995) Conditions for the existence of life at the deep-sea floor: an update. *Oceanography and Marine Biology* 33: 221-224.
- Valentini A., Mattiucci S., Bondanelli P., Webb S.C., Mignucci-Giannone A.A., Colom-Llavina M.M., Nascetti G. (2006) Genetic relationship among *Anisakis* species (Nematoda: Anisakidae) inferred from mitochondrial *cox2* sequences, and comparison with allozym data. *Journal of Parasitology* 92: 156-166.
- Walter T., Palm H.W., Piepiorka S., Rückert S. (2002) Parasites of the Antarctic rattail *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae, Gadiformes). *Polar Biology* 25: 633-640.
- Wayland M.T., Gibson D.I., Sommerville C. (1997) *Echinorhynchus trachyrinci* n. sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from macrourid fishes of the Northeast Atlantic. *Systematic Parasitology* 37: 59-66.
- Wehner R., Gehring W. (1995) Zoologie. 23. Auflage. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York: 861 Seiten.
- Williams H.H., MacKenzie K., McCarthy A.M. (1992) Parasites as biological indicators of the population, migration, diet and phylogenetics of fish. *Fish Biology and Fisheries* 2: 144-176.
- Zander C.D. (1997) Parasit-Wirt-Beziehungen. Einführung in die ökologische Parasitologie. Springer Verlag: 184 Seiten.
- Zander C.D., Reimer L.W. (2002) Parasitism at the ecosystem level in the Baltic Sea. *Parasitology* 124: 119-139.
- Zdzitowiecki K. (1991) Occurrence of digeneans in open sea fishes off South Shetland Islands and South Georgia, and a list of fish digeneans in the Antarctic. *Polish Polar Research* 12: 55-72.
- Zdzitowiecki K. (1997) Digenea of fishes of the Weddell Sea VI. The superfamily Hemiuroidea. *Acta Parasitologica* 42: 219-224.
- Zdzitowiecki K., Cielecka D. (1997a) Digenea of fishes of the Weddell Sea. I. Parasites of *Macrourus whitsoni* (Gadiformes, Macrouridae). *Acta Parasitologica* 42: 23-30.

7. Literaturverzeichnis

Zdzitowiecki K., Cielecka D. (1997b) Digenea of fishes of the Weddell Sea. III. The Lepocreadiidae (genera *Neolepidapedon* and *Lepidapedon*), parasites of Notothenioidea. *Acta Parasitologica* 42: 84-91.

Zdzitowiecki K., Cielecka D. (1998) Morphology and occurrence of *Dichelyne* (*Cucullanellus*) *fraseri* (Baylis, 1929), a parasitic nematode of Antarctic and sub-Antarctic fishes. *Acta Parasitologica* 41: 30-37.

Zdzitowiecki K., Pisano E. (1996) New records of digenea infection elasmobranch and teleost fish off Heard Island (Kerguelen sub-region, sub-Antarctic). *Archive of Fishery and Marine Research* 43: 265-272.

Zhu X.Q., Gasser R.B., Podolska M., Chilton N.B. (1998) Characterisation of anisakid nematodes with zoonotic potential by nuclear ribosomal DNA sequences. *International Journal of Parasitology* 28: 1911-1921.

Zhu X.Q., D'Amelio S., Palm H.W., Paggi L., George-Nascimento M., Gasser R.B. (2002) SSCP-based identification of members within the *Pseudoterranova decipiens* complex (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) using genetic markers in the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. *Parasitology* 124: 615-623.

Zubchenko A.V. (1981) Parasitic fauna of some Macrouridae in the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 2: 67-72.

ANHANG

Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1:** Geographische Lage der Untersuchungsgebiete. Dargestellt sind die untersuchten Bereiche des Atlantischen Ozeans. U1: Grönlandsee; U2: Mittel-Atlantischer Rücken; U3: Norwegische Rinne. 8
- Abb. 2:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Derogenes varicus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 31
- Abb. 3:** Habitus des digenen Trematoden *Derogenes varicus*. Balken: 0,6mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, GÖ: Geschlechtsöffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien. 32
- Abb. 4:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Gonocerca minuta* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 33
- Abb. 5:** Habitus des digenen Trematoden *Gonocerca minuta*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, U: Uterus, V: Vitellarien. 34
- Abb. 6:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Gonocerca phycidis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 35
- Abb. 7:** Habitus des digenen Trematoden *Gonocerca phycidis*. Balken: 1,6mm. BS: Bauchsaugnapf, C: Cirrus-Sack, D: Darm, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien. 36
- Abb. 8:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Brachyphallus crenatus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 37
- Abb. 9:** Habitus des digenen Trematoden *Brachyphallus crenatus*. Balken: 0,5mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, E: Eksoma, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O:

- Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien. 37
- Abb. 10:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Genolinea laticauda* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 38
- Abb. 11:** Habitus des digenen Trematoden *Genolinea laticauda*. Balken: 0,2mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mund-saugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, V: Vitellarien. 39
- Abb. 12:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Glomicirrus macrouri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 40
- Abb. 13:** Habitus des digenen Trematoden *Glomicirrus macrouri*. Balken: 0,5mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, E: Eksoma, EB: Exkretionsblase, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U; Uterus, V: Vitella-rien. 40
- Abb. 14:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lethadena* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 42
- Abb. 15:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lecithaster confusus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 43
- Abb. 16:** Habitus des digenen Trematoden *Lecithaster confusus*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EB: Exkretionsblase, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, H: Hoden, MS: Mund-saugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitella-rien. 43
- Abb. 17:** Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Gibsonia borealis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 44
- Abb. 18:** Habitus des digenen Trematoden *Gibsonia borealis*. Balken: 0,4mm. BS: Bauchsaugnapf, C: Cirrus-Sack, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, GÖ: Geschlechtsöffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pylorus, U:

Uterus mit Eiern, V: Vitellarien. 45

Abb. 19: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lepidapedon beveridgei* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 46

Abb. 20: Habitus des digenen Trematoden *Lepidapedon beveridgei*. Balken: 0,2mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, H: Hoden, MS: Mund-saugnapf, O: Ovar, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien. 46

Abb. 21: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Lepidapedon* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 47

Abb. 22: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Degeneria halosauri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 48

Abb. 23: Habitus des digenen Trematoden *Degeneria halosauri*. Balken: 1,0mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsblase, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pylorus, U: Uterus, V: Vitellarien. 49

Abb. 24: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Allopodocotyle margolisi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 50

Abb. 25: Habitus des digenen Trematoden *Allopodocotyle margolisi*. Balken: 0,1mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien. 50

Abb. 26: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Gaevskajatrema halosauropsis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 51

Abb. 27: Habitus des digenen Trematoden *Gaevskajatrema halosauropsis*. Balken: 0,4mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, GO: Geschlechts-

öffnung, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, OE: Oesophagus, O: Ovar, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien. Verändert nach Bray & Campbell (1996). 52

Abb. 28: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Steringophorus thulini* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 53

Abb. 29: Habitus des digenen Trematoden *Steringophorus thulini*. Balken: 0,3mm. BS: Bauchsaugnapf, D: Darm, EG: Exkretionsgang, EP: Exkretionsporus, H: Hoden, MS: Mundsaugnapf, O: Ovar, OE: Oesophagus, P: Pharynx, U: Uterus, V: Vitellarien. 53

Abb. 30: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Steringophorus* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 54

Abb. 31: Tiefenbereiche, in denen der digene Trematode *Steringoterma* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 55

Abb. 32: Tiefenbereiche, in denen der monogene Trematode *Cyclocotyloides bergstadi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 59

Abb. 33: Habitus des monogenen Trematoden *Cyclocotyloides bergstadi*. Balken: 1,0mm (gesamt), 100µm (Sklerit). D: Darm, M: Mundöffnung, O: Ovar, S1-S4: Saugnapf 1 bis 4, V: Vitellarien. Verändert nach Kritsky & Klimpel (2007). 59

Abb. 34: Tiefenbereiche, in denen der monogene Trematode *Macrouridophora macruri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 60

Abb. 35: Habitus des monogenen Trematoden *Macrouridophora macruri*. Balken: 3,2mm (gesamt) 0,05mm (Sklerit). D: Darm, GP: Genitalpore, M: Mundöffnung, O: Ovar, S1-S4: Saugnapf 1-4, V: Vitellarien. 61

Abb. 36: Tiefenbereiche, in denen der Cestode *Grillotia erinaceus* nachgewiesen wurde. Der

- letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 62
- Abb. 37:** Habitus des Cestoden *Grillotia erinaceus*. Balken: 3,2mm (gesamt), 0,08mm (Tentakel). B: Bothrien, BU: Bulben, T: Tentakel, TS: Tentakelscheide. 63
- Abb. 38:** Tiefenbereiche, in denen der Cestode *Grillotia rowei* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 64
- Abb. 39:** Habitus des Cestoden *Grillotia rowei*. Balken: 0,1mm (gesamt), 0,05mm (Tentakel). B: Bothrien, BU: Bulben, T: Tentakeln, TS: Tentakelscheide. 64
- Abb. 40:** Tiefenbereiche, in denen der Cestode *Scolex pleuronectis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 66
- Abb. 41:** Habitus des Cestoden *Scolex pleuronectis*. Balken: 0,4mm. AS: apikaler Saugnapf, B: Bothrien, G: Granula. 66
- Abb. 42:** Tiefenbereiche, in denen der Cestode *Parabothriocephalus macruri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 67
- Abb. 43:** Detailzeichnung des Cestoden *Parabothriocephalus macruri*. Balken: 0,7mm (gesamt), 0,04mm (Proglottide). MG: Malphigische Gefäß, MS: Markstrang, O: Ovar, P: Proglottide, S: Scolex, U: Uterus. 67
- Abb. 44:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Capillaria gracilis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 69
- Abb. 45:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Anisakis simplex* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 70
- Abb. 46:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Hysterothylacium aduncum* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 72
- Abb. 47:** Detailzeichnung des Nematoden *Hysterothylacium aduncum*. Balken: 0,4mm. A:

- Apendix, C: Caecum, D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippen, NR: Nervring, OE: Oesophagus, VE: Ventrikel. 72
- Abb. 48:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Pseudoterranova decipiens* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 73
- Abb. 49:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Ascarophis arctica* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 74
- Abb. 50:** Detailzeichnung des Nematoden *Ascarophis arctica*. Balken: 0,1mm. D: Darm, L: Lippe, NR: Nervring, OE: Oesophagus, EP: Exkretionsporus. 75
- Abb. 51:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Ascarophis longiovata* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 76
- Abb. 52:** Detailzeichnung des Nematoden *Ascarophis longiovata*. Balken: 0,001mm. EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervring, OE: Oesophagus. 76
- Abb. 53:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Comephoronema macrochiri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 77
- Abb. 54:** Detailzeichnung des Nematoden *Comephoronema macrochiri*. Balken: 0,001mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervring, OE: Oesophagus. 77
- Abb. 55:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Neoscarophis longiovata* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 78
- Abb. 56:** Detailzeichnung des Nematoden *Neoscarophis longispicula*. Balken: 0,001mm. EP: Exkretionsporus L: Lippe, NR: Nervring, OE: Oesophagus. 78
- Abb. 57:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Neoscarophis macrouri* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 79

- Abb. 58:** Detailzeichnung des Nematoden *Neoascarophis macrouri*. Balken: 0,001mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippen, NR: Nervring, OE: Oesophagus. 80
- Abb. 59:** Tiefenbereiche, in denen der Nematode *Spinitectus oviflagellis* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 81
- Abb. 60:** Detailzeichnung des Nematoden *Spinitectus oviflagellis*. Balken: 0,1mm. D: Darm, EP: Exkretionsporus, L: Lippe, NR: Nervring, OE: Oesophagus. 81
- Abb. 61:** Tiefenbereiche, in denen der Acanthocephale *Echinorhynchus gadi* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 83
- Abb. 62:** Detailzeichnung des Acanthocephalen *Echinorhynchus gadi*. Balken: 1,7mm (gesamt), 0,25mm (Proboscis). H: Hoden, L: Lemnisk, P: Proboscis, Z: Zementdrüsen. 83
- Abb. 63:** Tiefenbereiche, in denen der Acanthocephale *Echinorhynchus* sp. nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 84
- Abb. 64:** Tiefenbereiche, in denen der Crustacee *Chondracanthodes deflexus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 85
- Abb. 65:** Tiefenbereiche, in denen der Crustacee *Chondracanthodes radiatus* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 86
- Abb. 66:** Tiefenbereiche, in denen der Crustacee *Clavella adunca* nachgewiesen wurde. Der letzte Balken gibt den gesamten Tiefenhorizont der bekannten Funde an (rot markiert). 87
- Abb. 67:** Detailzeichnung des Crustaceen *Clavella adunca*. Balken: 1,0mm. K: Kopf, ES: Eischläuche. 87
- Abb. 68:** Dargestellt ist ein 1%-iges Agarosegel der PCR-Produkte der ascaridoiden Nematoden. Spur M zeigt den Basenpaarleiter. Die PCR-Produkte von *Anisakis simplex* (s.s.) 89

sind in der Spur 1-3 (*Macrourus berglax*), 10-11 (*Maurolicus muelleri*), 12 (*Myctophum punctatum*) und 13 (*Notoscopelus kroyeri*) zu sehen. *Hysterothylacium aduncum* ist in den Spuren 4-6 (*Macrourus berglax*) und *Pseudoterraneus decipiens* (*s.s.*) ist in den Spuren 7-9 (*Macrourus berglax*) zu erkennen.

Abb. 69: Alignment der ITS-1 (first internal spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal spacer) Region der aus *Macrourus berglax* isolierten Nematoden *Anisakis simplex* (*s.s.*): Asim, *Pseudoterranova decipiens* (*s.s.*): Pdec und *Hysterothylacium aduncum*: Hadu. Unterschiede in den Sequenzen sind grün markiert. Veröffentlicht in Kellermanns et al. (2007).

91

Abb. 70: Alignment der ITS-2 (second internal spacer) Region der aus *Maurolicus muelleri* isolierten Nematoden *Anisakis simplex* (*s.s.*). AsMAR2: *Anisakis simplex* (*s.s.*) aus dem Mittel-Atlantischen Rücken, AsND2: *Anisakis simplex* (*s.s.*) aus der Norwegischen Rinne, Ref: Referenz Sequenz (Abe et al. 2005). Unterschiede in den Sequenzen sind grün markiert. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2007).

92

Abb. 71: Alignment der ITS-1 (first internal spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal spacer) Region der aus *Myctophum punctatum* und *Notoscopelus kroyeri* isolierten Nematoden. AsMP1: *Anisakis simplex* (*s.s.*) aus *Myctophum punctatum*, AsNK1: *Notoscopelus kroyeri*. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2008a).

93

Abb. 72: Schematische Darstellung der allgemeinen Abhängigkeit der Parasitendiversität (D) von der Biomasse (BM), welche ihrerseits abhängig ist vom Licht (λ) und der Temperatur ($^{\circ}\text{C}$). Links neben der Verteilung der Parasitendiversität ist das zonenübergreifende Verbreitungsmuster generalistischer (schwarz) und spezifischer (rot) Parasitenarten dargestellt (Ws). Verändert nach Noble (1973).

102

Abb. 73: Lebenszyklus des anisakiden Nematoden *Pseudoterranova decipiens* (*s.s.*). Endwirte sind Pinnipedia. Erste Zwischenwirte sind benthische Copepoden. Als zweite Zwischenwirte fungieren Amphipoden, Isopoden und Polychaeten, während benthische bzw. benthopelagische Teleostei als Transport oder Stapelwirte genutzt werden. Der Nachweis des anisakiden Nematoden in dem Macrouriden *Macrourus berglax* deutet auf einen Fehlwirt hin. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken.

105

Abb. 74: Vorkommen von *Pseudoterranova decipiens* (*s.s.*) (rote Kreise) und seiner

106

poterntiellen Entwirte. Die Phociiden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke), *Cyctophora cristata* (blaues Rechteck), *Mitounga angustirostris* (grünes Rechteck), *Helichoerus grypus* (gelbes Rechteck) und der Oteridae (Endwirt) *Zalophus californicus* (lila Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008.

Abb. 75: Vorkommen von *Pseudoterranova krabbei* (rote Kreise) und seiner poterntiellen Entwirte. Die Phociiden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke) und *Helichoerus grypus* (gelbes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008. 106

Abb. 76: Vorkommen von *Pseudoterranova azarasi* (rote Kreise) und seiner poterntiellen Entwirte. Die Phociiden (Endwirte) *Phoca vitula* (hell rote Rechtecke), *Zalophus californicus* (lila Rechteck), *Erignathus barbatus* (gelbe Rechtecke) und der Oteridae (Endwirt) *Ematopias jubatus*. Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008. 107

Abb. 77: Vorkommen von *Pseudoterranova bulbosa* (rote Kreise) und seines poterntiellen Entwirtes. Der Phociide (Endwirt) *Erignathus barbatus* (gelbe Rechtecke). Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008. 107

Abb. 78: Vorkommen von *Pseudoterranova decipiens* E (roter Kreis) und seines poterntiellen Entwirtes. Der Phociidae (Endwirt) *Leptonychotes weddellii* (hell braunes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008. 108

Abb. 79: Vorkommen von *Pseudoterranova cattani* (roter Kreis) und seines poterntiellen Entwirtes. Der Oteridae (Endwirt) *Otaria byronia* (mint grünes Rechteck). Verändert nach Mattiucci & Nascetti 2007, 2008. 108

Abb. 80: Anzahl der *Pseudoterranova*-Arten in den Endwirten Phocidae und Otariidae. n: Artenzahl der Endwirte und bekannte Tierzahl aus Reeves et al. (1992). 110

Abb. 81: Lebenszyklus des anisakiden Nematoden *Anisakis simplex* (s.s.). Endwirte sind Cetaceen der Familie Phocaenidae, Delphinidae und Balaenopteridae (von links nach rechts). Erste Zwischenwirte sind verschiedene Invertebraten wie z.B. calanoide Copepoden und Euphausiaceen und als zweite Zwischenwirte dienen z.B. Cephalopoden und verschiedene Teleostei wie z.B. der untersuchte *Maurolicus muelleri*. Die untersuchten Macrouriden und Halosauriden stellen Fehlwirte dar. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken. 112

- Abb. 82:** Vorkommen von *Anisakis simplex* (s.s.) (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea). Delphinidae (hell rotes Rechtecke), Balaenopteridae (grüne Rechtecke), Monodontidae (gelbe Rechtecke) und Phocoenidae (blaue Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 113
- Abb. 83:** Vorkommen von *Anisakis pegreffii* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea). Delphinidae, Physeteridae und Ziphiidae (hell rotes Rechtecke) und Neobalaenidae (hell blaue Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 113
- Abb. 84:** Vorkommen von *Anisakis simplex* C (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea). Delphinidae, und Ziphiidae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 114
- Abb. 85:** Vorkommen von *Anisakis physeteris* (rote Kreise) in seinem potentiellen Endwirt (Cetacea). Physeteridae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 114
- Abb. 86:** Vorkommen von *Anisakis paggiae* (rote Kreise) in seinem potentiellen Endwirt (Cetacea). Kogiidae (hell blaues Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 115
- Abb. 87:** Vorkommen von *Anisakis brevispiculata* (rote Kreise) in seinem potentiellen Endwirt (Cetacea). Kogiidae (hell blaues Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 115
- Abb. 88:** Vorkommen von *Anisakis typica* (rote Kreise) in seinen potentiellen Endwirten (Cetacea). Delphinidae (hell rotes Rechteck) und Pontoporidae (grüne Rechtecke). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 116
- Abb. 89:** Vorkommen von *Anisakis ziphidarum* (rote Kreise) in seinem potentiellen Endwirt (Cetacea). Ziphiidae (hell rotes Rechteck). Verändert nach Klimpel et al. (2008a); Mattiucci & Nascetti 2007; 2008. 116
- Abb. 90:** Anzahl der *Anisakis*-Arten in den Endwirten Delphinidae, Pontoporidae, Monodontidae, Phocoenidae, Ziphiidae, Physeteridae, Kogiidae, Neobalaenidae und 118

Balaenopteridae. n: Artenzahl der Endwirte und bekannte Tierzahl aus Culik & Wurtz (2005).

Abb. 91: Spezifitätsvergleich zwischen den endoparasitischen Taxa von *Macrourus berglax* und *Coryphaenoides mediterraneus* mit denen anderer *Macrourus*, *Coryphaenoides* und Macrouridae (Daten aus Klimpel et al. 2001).

120

Abb. 92: Schematische Darstellung der Parasitenbesiedlung in Macrouridae. Generalisten dominieren das marine Milieu. Mit zunehmender Spezialisierung der Fischarten spezifizieren sich auch ihre Parasiten. Die Parasitenfauna von *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee) und *Coryphaenoides mediterraneus* (MAR) wird dominiert von adulten und larvalen Generalisten. Spezifische Parasitenarten bilden eine Minderheit (*M. berglax* zwei spezifische und *C. mediterraneus* drei spezifische Parasitenarten). Die Entwicklung der Parasiten verläuft zusammen mit ihren Wirten, vom Kontinentalhang in die Tiefsee, von Generalisten zu Spezialisten. Verändert nach Palm & Klimpel (2007). MAR: Mittel-Atlantischer Rücken.

122

Tabellenverzeichnis

- Tab. 1:** Angaben über die Fischart, Anzahl der untersuchten Fische, Jahr, Fanggebiet, Fangtiefe [m], Tiefenzone und Forschungsschiff. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, *: Diese Exemplare des Macrouriden wurden nur auf anisakide Nematoden untersucht. 10
- Tab. 2:** Angaben zu den molekularbiologisch untersuchten ascaridoiden Nematoden. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. 18
- Tab. 3:** Biologische Daten für die untersuchten Tiefseefische *Macrourus berglax*, *Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*. TL: Totallänge (Bereich / Durchschnittswert), PAL: Präanallänge (Bereich / Durchschnittswert), TG: Totalgewicht (Bereich / Durchschnittswert), *: 70 Exemplare des Macrouriden wurden nur auf anisakide Nematoden untersucht. 22
- Tab. 4:** Nachgewiesene Parasitenarten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. a: Adultus, l: Larve. 23
- Tab. 5:** Prävalenz der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemeresalen Tiefseefischen *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve. 25
- Tab. 6:** Mittlere Intensität der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemeresalen Tiefseefischen *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve. 26
- Tab. 7:** Intensität der Parasitenarten aus den untersuchten bathydemeresalen Tiefseefischen 27

Macrourus berglax (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) und den pelagischen Tiefseefischen, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve.

Tab. 8: Spezifitätsindex der nachgewiesenen Parasiten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). Die Werte wurden mit Hilfe der Parasitennachweise in Klimpel et al. (2001) ermittelt. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve. 29

Tab. 9: Spezifitätsgrade der nachgewiesenen Parasiten aus den untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). Die Werte wurden mit Hilfe der Parasitennachweise in Klimpel et al. (2001) ermittelt. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne, a: Adultus, l: Larve. 30

Tab. 10: Morphometrische Daten (in mm) zu *Derogenes varicus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 33

Tab. 11: Morphometrische Daten (in mm) zu *Gonocerca minuta*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 34

Tab. 12: Morphometrische Daten (in mm) zu *Gonocerca phycidis*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 36

Tab. 13: Morphometrische Daten (in mm) zu *Brachyphallus crenatus*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 38

Tab. 14: Morphometrische Daten (in mm) zu *Genolinea laticauda*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 39

Tab. 15: Morphometrische Daten (in mm) zu *Glomericirrus macrouri*; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite. 41

Tab. 16: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Lethadena</i> sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	42
Tab. 17: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Lecithaster confusus</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	44
Tab. 18: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Gibsonia borealis</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	45
Tab. 19: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Lepidapedon beveridgei</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	47
Tab. 20: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Lepidapedon</i> sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	48
Tab. 21: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Degeneria halosauri</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	49
Tab. 22: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Allopodocotyle margolisi</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	51
Tab. 23: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Steringophorus thulini</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	54
Tab. 24: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Steringophorus</i> sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	55
Tab. 25: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Steringotrema</i> sp.; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	56
Tab. 26: Morphometrische Daten (in µm) zu <i>Cyclocotyloides bergstadi</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	60
Tab. 27: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Macrouridophora macruri</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	61

Tab. 28: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Grillotia erinaceus</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	63
Tab. 29: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Grillotia rowei</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	65
Tab. 30: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Parabothriocephalus macruri</i> ; n: Anzahl der Messungen.	68
Tab. 31: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Capillaria gracilis</i> ; n: Anzahl der Messungen.	70
Tab. 32: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Hysterothylacium aduncum</i> ; n: Anzahl der Messungen.	73
Tab. 33: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Ascarophis arctica</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	75
Tab. 34: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Ascarophis longiovata</i> ; n: Anzahl der Messungen.	77
Tab. 35: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Neoascarophis longispicula</i> ; n: Anzahl der Messungen.	79
Tab. 36: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Neoascarophis macrouri</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	80
Tab. 37: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Spinitectus oviflagellis</i> ; n: Anzahl der Messungen.	82
Tab. 38: Morphometrische Daten (in mm) zu <i>Echinorhynchus gadi</i> ; n: Anzahl der Messungen, L: Länge, B: Breite.	84
Tab. 39: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal spacer) Region der aus <i>Macrourus berglax</i> isolierten Nematoden <i>Anisakis simplex</i> (s.s.): <i>A. simplex</i> (s.s.), <i>Pseudoterranova decipiens</i> (s.s.): <i>P. decipiens</i> (s.s.) und <i>Hysterothylacium aduncum</i> : <i>H. aduncum</i> . Veröffentlicht in Kellermanns et al. (2007).	90

Tab. 40: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal spacer) Region der aus *Maurolicus muelleri* identifizierten Nematoden *A. simplex: Anisakis simplex (s.s.)*, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2007). 92

Tab. 41: Durchschnittliche Länge (bp) und GC-Gehalt (%) der ITS-1 (first internal spacer), 5,8S und ITS-2 (second internal spacer) Region der aus *Myctophum punctatum* und *Notoscopelus kroyeri* isolierten Nematoden. AsMP1: *Anisakis simplex (s.s.)* aus *Myctophum punctatum*, AsNK1: *Anisakis simplex (s.s.)* aus *Notoscopelus kroyeri*. Veröffentlicht in Klimpel et al. (2008a). 93

Tabelle 42: Nachgewiesene Nahrungsbestandteile aus den Fischen der untersuchten Regionen Ostgrönlandsee (*Macrourus berglax*), Mittel-Atlantischer Rücken (*Coryphaenoides mediterraneus*, *Halosauropsis macrochir*, *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri* und *Maurolicus muelleri*) und Norwegische Rinne (*Maurolicus muelleri*). OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne. 94

Tab. 43: Prozentuales Vorkommen (F%) und prozentuale Anzahl (N%) der aus den Mägen der untersuchten bathydemresalen Tiefseefische *Macrourus berglax* (Ostgrönlandsee), *Coryphaenoides mediterraneus* und *Halosauropsis macrochir* (Mittel-Atlantischer Rücken) isolierten Nahrungsbestandteile. OGS: Ostgrönlandsee, MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, F [%]: Prozentuales Vorkommen des Beuteorganismus, N [%]: prozentuale Anzahl des Beuteorganismus. 96

Tab. 44: Prozentuales Vorkommen (F%) und prozentuale Anzahl (N%) der aus den Mägen der untersuchten pelagischen Tiefseefische *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, *Maurolicus muelleri* (Mittel-Atlantischer Rücken) und *Maurolicus muelleri* (Norwegische Rinne) isolierten Nahrungsbestandteile. MAR: Mittel-Atlantischer Rücken, ND: Norwegische Rinne F [%]: Prozentuales Vorkommen des Beuteorganismus, N [%]: prozentuale Anzahl des Beuteorganismus. 97

Tab. 45: In der Literatur aufgeführte Nachweise der Gattung *Pseudoterranova* in Pinnipedia. Die Daten stammen aus der Arbeit von Mattiucci & Nascetti 2008. 109



Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish

Sven Klimpel^{a,*}, Harry Wilhelm Palm^a, Markus Wilhelm Busch^a,
Esra Kellermanns^a, Sonja Rückert^{a,b}

^a*Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf, Universitätsstr. 1,
D-40225 Düsseldorf, Germany*

^b*Center for Tropical Marine Ecology, Fahrenheitstr. 6, D-28359 Bremen, Germany*

Received 24 January 2006; received in revised form 11 May 2006; accepted 23 May 2006

Abstract

A total of 219 deep-sea fishes belonging to five families were examined for the parasite fauna and stomach contents. The demersal fish *Macrourus berglax*, bathypelagic *Bathylagus euryops*, and mesopelagic *Argentina silus*, *Borostomias antarcticus*, *Chauliodus sloani*, and *Lampanyctus macdonaldi* were caught at 243–708 m trawling depth in the Greenland and the Irminger Sea in 2002. A total of 21 different parasite species, six Digenea, one Monogenea, two Cestoda, seven Nematoda, one Acanthocephala, and four Crustacea, were found. The parasite diversity in the meso- and bathypelagic environment was less diverse in comparison to the benthic. *Macrourus berglax* had the highest diversity (20 species), usually carrying 4–10 different parasite species (mean 7.1), whereas *Bathylagus euryops* harbored up to three and *Argentina silus*, *Borostomias antarcticus*, *Chauliodus sloani* and *Lampanyctus macdonaldi* each up to two species. Most Digenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala, and Crustacea are known from a wide host range. Several of the encountered parasites occurred at a very low prevalence (<10%), indicating that the studied deep-sea fishes are most probably not instrumental to complete the parasite life cycles in the area of investigation. It is suggested that the lack of nutrients in the meso- and bathypelagic limits the abundance of potential first intermediate hosts of nematodes and cestodes, resulting in low infestation rates even of widely distributed, non-specific species. In contrast, the higher biomass in the benthic deep-sea environment increases the availability of potential intermediate hosts, such as molluscs for the digeneans, resulting in increased parasite diversity. Because many deep-sea fish have a generalistic feeding behavior, the observed different parasite diversity reflects a different depth range of the fish and not necessarily a specific fish feeding ecology.

© 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Greenland and Irminger Sea; Deep-sea fish; Metazoan parasites; Parasite diversity; Food composition

1. Introduction

The ocean is the largest ecosystem on earth. More than two thirds of the world's surface is covered by the sea with an average depth of 3800 m (Angel, 1993). The deep-sea below 200 m depth is characterized by the absence of sunlight, low

*Corresponding author. Tel.: +49 211 8110521;

fax: +49 211 8114499.

E-mail address: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de
(S. Klimpel).

temperature, high pressure, reasonably good oxygenation and physical homogeneity (Noble, 1973; Tyler, 1995). The mesopelagial (200–1000 m) is illuminated by diffuse light, and nutrients are available but scarce. The bathypelagial (1000–4000 m) is completely dark and can be characterized by food shortage (Castro and Huber, 1997). Jointly, these layers represent the largest area of the deep-sea (Bray et al., 1999). The abyssopelagial (4000–6000 m) and hadalpelagial (>6000 m) are also characterized by the scarcity of food. Bioluminescence and glowing black smokers are the only sources of light in the deep sea.

In the early 19th century, it was assumed that life did not exist in the deep sea below 700 m (Andres, 1996). Only during the following decades did it gradually become clear that the diversity of the deep-sea, and the upper abyssal zone in particular, surpasses that of some shallow-water habitats. This understanding was one of the principal foundations for the “Time-Stability Hypothesis” by Sanders (1969), who assumed that environmental stability and prolonged lack of habitat disturbance result in high species diversity. The scarcity of food in the highly stable deep-sea environment enables the formation of small niches, with the apportionment of the available resources. However, the general scarcity of food in the deep sea seems to make any specialization disadvantageous, resulting in an apparently low structural complexity of the food web. Because of the absence of light and the constant environmental conditions, the principal factors determining the settlement of organisms are food availability and water movement.

The Arctic deep-sea in general has the same characteristics as other deep-sea regions. However, as a zone of thermohaline convection, this part of the ocean has very characteristic water conditions and movements. Within the Arctic, the Greenland Sea is one of the most heavily exploited parts of the Atlantic Ocean. It is a dynamic region that is influenced by winds and several important currents, such as the East Greenland Current and the Irminger Current. Amongst others, they are responsible for the deep-sea convection in the North Atlantic (Pickart et al., 2003). Because of the strong demand for fish, all of the most common fish stocks are over-exploited. Modern fisheries are in search of new fishing grounds, including the deep-sea. This necessitates a better understanding of the exploitable fish species, including their biology and ecology.

The global fish fauna comprises approximately 29,000 species (Froese and Pauly, 2005). Of these, perhaps 10–15% (3800–4200 species) live in the deep-sea. Such limited diversity is somewhat surprising, considering the size of this ecosystem. Consequently, deep-sea fish species are likely to be very widespread, and their populations are very large but dispersed. Fish parasites are highly adapted to their fish hosts and often follow the natural food web to complete their life cycles. A low specialization in terms of the feeding ecology of the potential deep-sea fish hosts would allow low host specificity of the parasites, enabling them to infest a wide range of different hosts. Consequently, deep-sea fish parasites might be represented also by less diverse but widely distributed species.

Deep-sea fish parasites have been often neglected, although they represent an integral part of the deep-sea environment and form an essential part of marine biodiversity. While the knowledge of parasites is sufficient for commercially important fish species, the great majority of deep-sea fish has never been investigated in this respect. The studies so far show conflicting evidence. Orias et al. (1978) studied 84 bathypelagic fishes from the eastern Atlantic and found a low prevalence of 5%. Noble and Orias (1975) recorded a higher infestation of bathypelagic *Melanostigma pammelas* in comparison to mesopelagic specimens in the eastern Pacific Ocean. In contrast, Campbell et al. (1980) recorded high parasite prevalence in 1712 benthic deep-sea fish. The authors concluded that benthic deep-sea fish have a diverse parasite fauna consisting of adult as well as larval forms, whereas pelagic deep-sea fish mainly harbor larval Cestoda and Nematoda. After Marcogliese (2002), the parasite diversity decreases with depth to increase again close to the sea floor. In total, 421 species, less than 10% of the known number of deep-sea fishes, have been studied for metazoan parasites so far. These hosts harbor 621 different parasite species, with 1.5 parasite species per fish species (Klimpel et al., 2001).

According to food availability and consequently feeding ecology, meso-, bathypelagic and demersal fish follow different habits. This must be reflected also in their parasite fauna and diversity. The present study examined the parasite fauna of six different Arctic deep-sea fish species belonging to different oceanic environments between the east Greenland and the Irminger Sea, North Atlantic. The mesopelagial was represented by *Argentina silus* (Argentinidae), *Borostomias antarcticus* (Stomiidae),

Chauliodus sloani (Stomiidae), and *Lampanyctus macdonaldi* (Myctophidae), and the bathypelagic by *Bathylagus euryops* (Bathylagidae). *Macrourus berglax* (Macrouridae), the most frequent demersal species at the sampled locality, was studied for comparison. The parasite diversity, species composition and fish feeding ecology were studied in order to clarify possible differences or similarities in terms of parasite diversity, transfer mechanisms and life-cycles within the different habitats.

2. Materials and methods

2.1. Sample collection

Fish samples were collected in 2002 (between 23 October and 14 November) on board the German research vessel *Walther Herwig III* during international ICES and NAFO surveys within the east Greenland Sea and the Irminger Sea (Fig. 1). The deep-sea fish were caught with a Gloria net and a benthopelagic net at a trawling speed of approximately 4 knots. A total of 219 deep-sea fishes belonging to five families were examined for the parasite fauna and stomach contents. *Bathylagus euryops* Goode & Bean, 1896 (68 specimens), *Borostomias antarcticus* (Lönnerberg, 1905) (10), *Chauliodus sloani* Bloch & Schneider, 1801 (21)

and *Lampanyctus macdonaldi* (Goode & Bean, 1896) (45) were caught at 700 m mean trawling depth (trawling depth range 680–708 m, Station 1, bottom depth range: 2900–3200 m), while *Argentina silus* (Ascanius, 1775) (40) was caught at 249 m mean trawling depth (trawling depth range 243–252 m, Station 1). The demersal fish *Macrourus berglax* Lacepède, 1801 (35) was caught at 334 m mean trawling depth (trawling depth range 278–387 m, Stations 2–9, bottom depth range 280–409 m). All fishes were deep frozen at -40°C immediately after catch for subsequent examinations. Prior to examination, each fish specimen was defrosted to $0-1^{\circ}\text{C}$. Morphometrical data such as standard length (SL) or, in the case of *Macrourus berglax*, the pre-anal length (PAL) and total weight (TW) were recorded to the nearest 0.1 cm and 0.1 g (Table 1).

2.2. Parasitological examination

The eyes, skin, fins, gills, nostrils, and mouth cavity of each fish specimen were studied for ectoparasites. The body cavity was opened to examine microscopically the liver, stomach, pyloric caeca, intestine, and gonads for endoparasites. The stomach weight was taken before and after the examination (to the nearest 0.001 g). The stomach content was removed and all food items were sorted

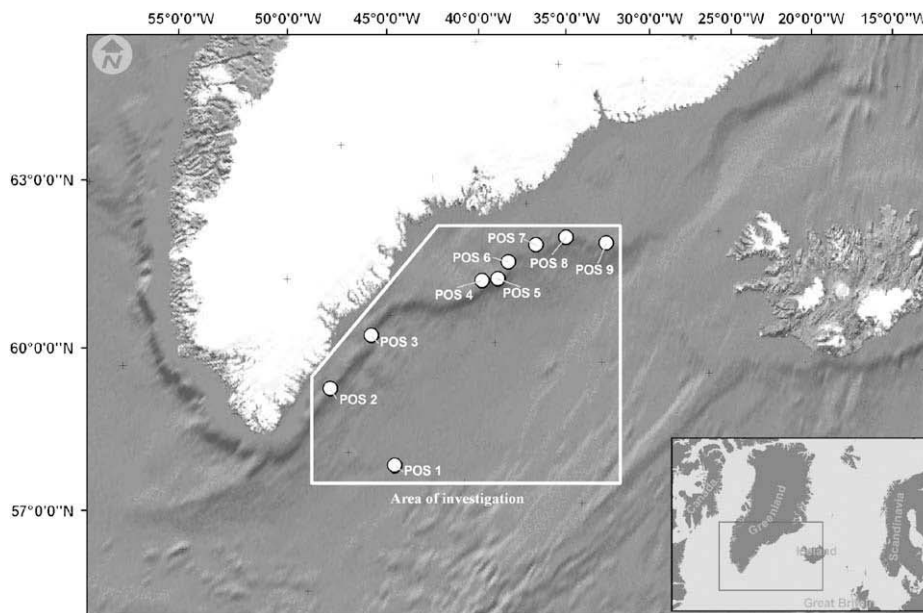


Fig. 1. Map of the area of investigation. POS, position.

Table 1
Number, mean length, and mean weight (range in parentheses) of the studied Arctic deep-sea fish

Fish species	<i>n</i>	PAL/SL (cm)	TW (g)
<i>Macrourus berglax</i>	35	6.1 (3.3–14.6)	391.7 (93.0–1150.4)
<i>Bathylagus euryops</i>	68	14.0 (9.8–18.0)	27.4 (6.7–58.4)
<i>Argentina silus</i>	40	13.4 (8.8–15.2)	22.5 (5.4–32.4)
<i>Borostomias antarcticus</i>	10	23.8 (17.3–30.8)	96.3 (19.2–229.5)
<i>Chauliodus sloani</i>	21	21.3 (12.8–28.1)	28.6 (3.6–73.4)
<i>Lampanyctus macdonaldi</i>	45	13.0 (11.0–14.9)	22.7 (13.2–31.4)

PAL, pre-anal length (*Macrourus berglax*); SL, standard length (all other fish species); TW, total weight.

and identified to the lowest possible taxonomic level, and grouped into taxonomic categories.

The isolated parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol/5% glycerine. For identification purposes, nematodes were dehydrated in a graded ethanol series and transferred to 100% glycerine (Riemann, 1988). Digenea and Cestoda were stained with acetic carmine, dehydrated, cleared with Eugenol or Creosote, and mounted in Canada balsam. Parasite identification literature included original descriptions. The parasitological terminology used follows Bush et al. (1997): prevalence (*P*) is the number of infected fish with one or more individuals of a particular parasite species (or taxonomic group) divided by the number of hosts examined (expressed as a percentage); intensity (of infection, *I*) is the number of individuals of a particular parasite species in a single infected host (expressed as a numerical range); and mean intensity (of infection, *mI*) is the average intensity, in other words, it is the total number of parasites of a particular species found in a sample divided by the number of infected hosts. The term transport host is used for an intermediate host where no further larval development occurs. The diversity of the metazoan parasite fauna of each fish species was estimated by using the Shannon–Wiener diversity index (*H'*) and the evenness index (*E*) of Pielou (Magurran, 1988):

$$H' = H_s = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad E = H_s / \ln s,$$

where *H_s* is the diversity index, *p_i* the proportion of the individual (*i*th) species to the total, *s* is the total number of species in the community (species richness).

2.3. Analysis of the stomach contents

The numerical percentage of prey *N*(%), the weight percentage of prey *W*(%) and the frequency of occurrence *F*(%) were determined from the stomach contents (Hyslop, 1980). Using these three indices, an index of relative importance IRI (Pinkas et al., 1971) was calculated. The importance of a specific prey item increases with higher values for *N*, *W*, *F* and IRI:

$$\text{Frequency of occurrence : } F(\%) = M_i / M \times 100,$$

where *M_i* is the number of stomachs containing prey component *i* and *M* is the number of stomachs containing food.

Numerical percentage of prey *i*:

$$N(\%) = N_i / N_{\Sigma} \times 100,$$

where *N_i* is the number of prey specimen of prey group *i* and *N_Σ* is the total number of prey detected.

Weight percentage of prey *i* :

$$W(\%) = W_i / W_{\Sigma} \times 100,$$

where *W_i* is the weight (g) of prey group *i* and *W_Σ* is the TW (g) of prey detected.

$$\text{Index of relative importance : } IRI = (N + W) \times F.$$

3. Results

The analysis of 219 deep-sea fishes from different deep-sea environments in the Greenland and the Irminger Sea (Table 1) revealed high parasite diversity in the bottom-dwelling *Macrourus berglax* in comparison to the other pelagic deep-sea fish. A total of 20 different parasite species were found. The

Table 2
Numerical percentage of prey *i* (*N%*), weight percentage of prey *i* (*W%*), frequency of occurrence (*F%*), and the index of relative importance (*IRI*) of the food items identified from the stomach contents of the Arctic deep-sea fish

Prey category	Fish species																			
	<i>Macrourus berglax</i>			<i>Bathylagus euryops</i>			<i>Argentina silus</i>			<i>Borostomias antarcticus</i>			<i>Chauliodus sloani</i>			<i>Lampanyctus macdonaldi</i>				
	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>	<i>N%</i>	<i>W%</i>	<i>IRI</i>		
Cnidaria																				
Anthozoa	3.3	0.1	5.9	20																
Mollusca																				
<i>Bathypolypus arcticus</i>	0.6	1.8	5.9	14																
Cephalopoda																				
Mollusca indet.	0.9	0.4	8.8	11																
Annelida																				
Polychaeta	6.2	32.0	44.1	1685																
Crustacea																				
Copepoda					18.2	2.7	19.0	397	33.3	1.1	30.8	1059	40.0	4.1	50.0	2205				
Euphausiacea	11.3	10.1	44.1	944	18.2	18.9	19.0	705	26.7	63.4	30.8	2775								
<i>Pasiphaea multidentata</i>																				
<i>Pandalus</i> spp.	0.3	1.8	2.9	6																
Decapoda																				
<i>Themisto abyssorum</i>													13.3	28.5	15.4	644				
<i>Themisto gaudichaudi</i>																				
<i>Themisto</i> sp.																				
Hyperiidae	24.9	4.8	47.1	1401																
Gammaridae	29.4	0.9	17.6	535																
Amphipoda indet.	2.4	0.8	11.8	37																
Isopoda	16.3	20.0	35.3	1281																
Ostracoda					4.5	0.5	4.8	24												
Crustacea indet.	8.6	4.0	41.2	517	59.1	77.9	61.9	8480	26.7	7.0	30.8	1038								
Echinodermata																				
Ophiuroidea																				
Teleostei	19.0	13.4	67.6	2188																
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	0.6	0.7	5.9	7																
Macrouridae	0.3	2.6	2.9	9																
Fish indet.	2.4	6.7	20.6	188									60.0	95.9	75.0	11693	75.0	21.6	75.0	7245

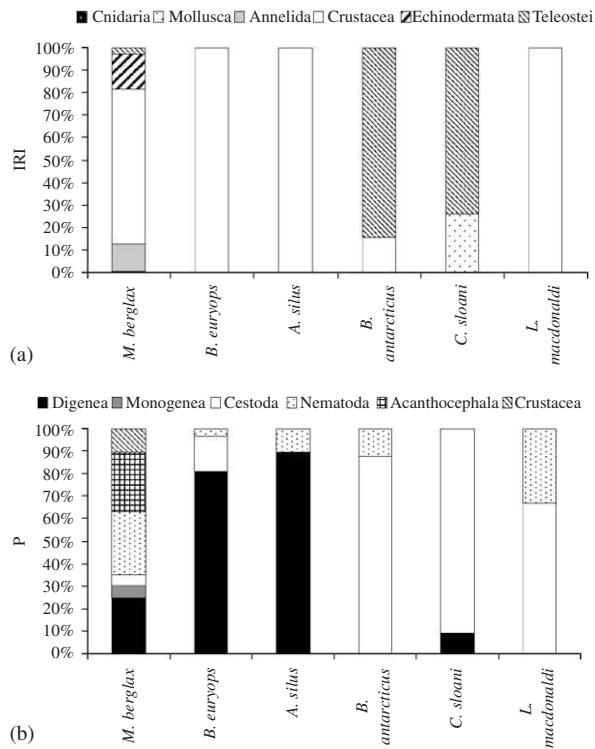


Fig. 2. (a) Food composition (IRI) of the six investigated fish species. (b) Composition of the parasite groups infecting the investigated fish species.

prevalence, intensity, and mean intensity for each parasite and fish species are given in Table 3. Six different groups of prey items were identified, belonging to the Cnidaria, Mollusca, Annelida, Crustacea, Echinodermata, and Teleostei. Table 2 provides a detailed information on the stomach contents of the examined fish. Fig. 2a illustrates the higher taxonomic groups of the identified prey items for each fish species.

3.1. Parasite diversity

Macrourus berglax usually carried 4–10 (mean 7.1) different parasite species, whereas *Bathylagus euryops* harbored up to three and *Argentina silus*, *Borostomias antarcticus*, *Chauliodus sloani* and *Lampanyctus macdonaldi* up to two species (mean below 1; Figs. 3 and 4a–f). The diversity was high in the demersal *Macrourus berglax* ($H' = 2.335$, $E = 0.779$) in comparison to the other bathy- and mesopelagic fishes. The diversity was clearly lower in *Bathylagus euryops* ($H' = 0.173$, $E = 0.649$), *Argentina silus* ($H' = 0.263$, $E = 0.379$), *Borostomias antarcticus* ($H' = 0.255$, $E = 0.368$), *Chauliodus sloani* ($H' = 0.255$, $E = 0.368$), and *Lampanyctus macdonaldi* ($H' = 0.682$, $E = 0.984$).

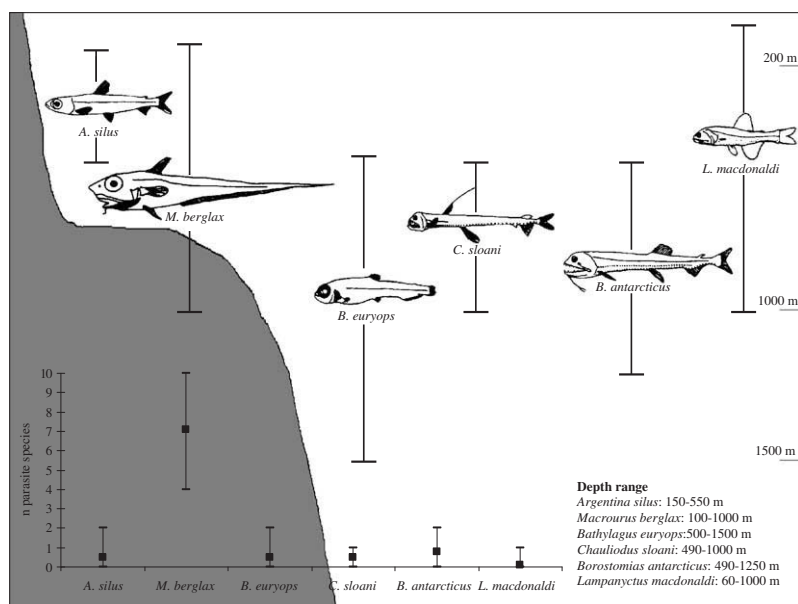


Fig. 3. Schematic representation of the depth range and the mean depth (represented by the mapped fishes) and the parasite diversity of the six analyzed Arctic deep-sea fish. Mean number of the different parasite species (■) and range (I) are given.

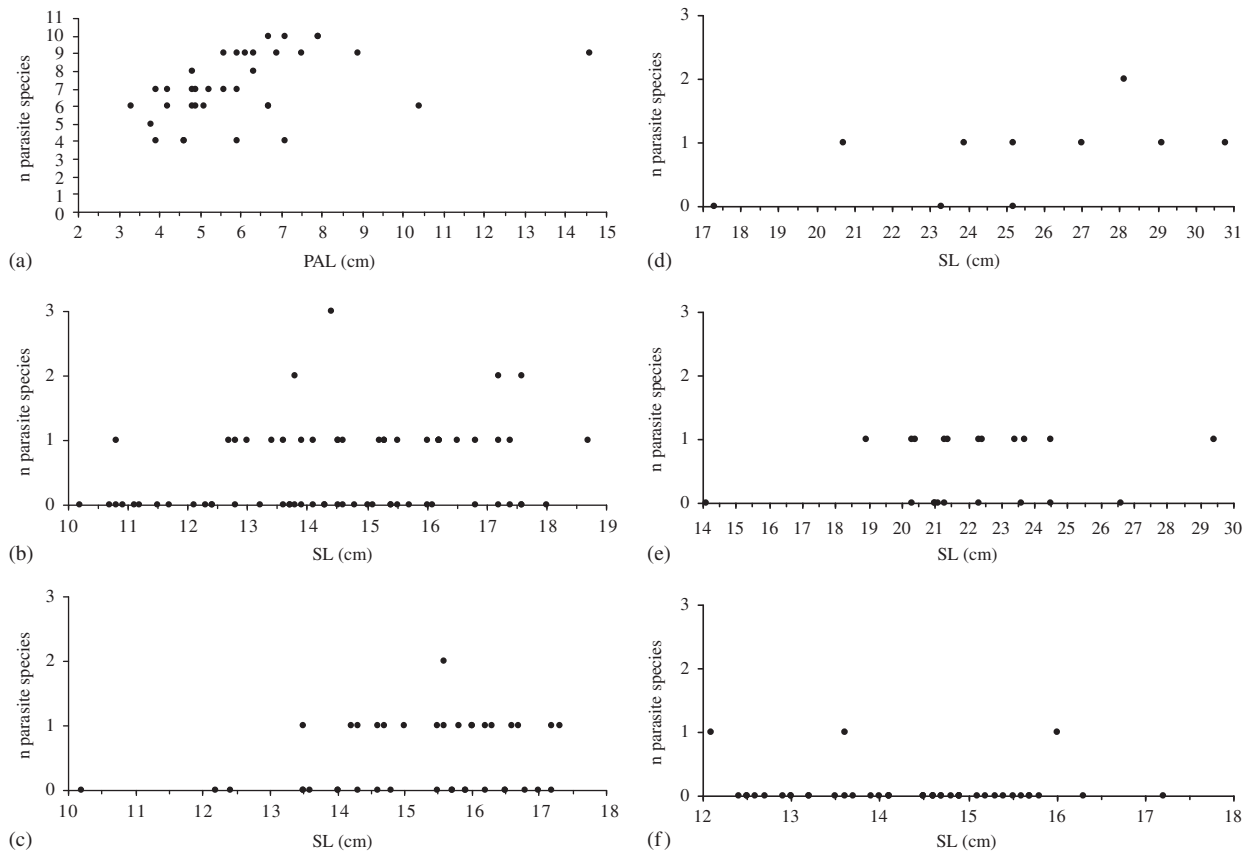


Fig. 4. Number of different parasite species in comparison to the fish length. (a) *Macrourus berglax*; (b) *Bathylagus euryops*; (c) *Argentina sius*; (d) *Borostomias antarcticus*; (e) *Chauliodus sloani*; (f) *Lampanyctus macdonaldi*. PAL, pre-anal length; SL, standard length.

3.2. Parasite composition and stomach contents

3.2.1. *Macrourus berglax* (a demersal nonmigrant) (Tables 2 and 3; Figs. 2a and b)

The parasite fauna of *Macrourus berglax* consisted of 20 different parasite species. The predominant parasites were the Digenea and Nematoda. The Digenea (*Derogenes varicus*, *Genolinea laticauda*, *Gibsonia borealis*, *Gonocerca phycidis*, and *Lepidapedon* sp.) were adult and located in the digestive tract. The highest infestation rates were calculated for *Genolinea laticauda*, *Gibsonia borealis* and *Gonocerca phycidis*. Only one adult Monogenea, *Macrouridophora macruri*, was found on the gills. Two larval (*Grillotia erimaceus*, Tetrphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*)) and one adult Cestoda (*Parabothriocephalus macruri*) were detected with low infestation rates. Seven Nematoda, *Anisakis simplex*, *Ascarophis* sp., *Capillaria gracilis*, *Hysterothylacium aduncum*, *Neoscarophis macrouri*, *Pseudoterranova decipiens*, and *Spinitectus oviflagellis*

were found. *Anisakis simplex*, *Hysterothylacium aduncum* and *Pseudoterranova decipiens* were isolated as larval stages, whereas the other nematodes as well as *Hysterothylacium aduncum* were in the adult stage. The adult Nematoda were located in the stomach (-wall), pyloric ceca and intestine, while the larvae were found exclusively in or on the organs of the body cavity. The adult stage of *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) was located in the intestine. The adult Crustacea *Clavella adunca* and *Chondracanthodes radiatus* were located on the gills.

A total of 15 different food items (groups) belonging to the Crustacea, Echinodermata, Annelida, Cnidaria, Mollusca, and fish were identified. Of these, the diet of *Macrourus berglax* consisted predominantly of Crustacea, represented by Decapoda, Amphipoda, Isopoda, and Euphausiacea. Numerically, Gammaridae, Hyperiididae, Ophiuroidea, Isopoda, and Euphausiacea were dominant. In wet weight (*W*), the Polychaeta were followed by

Table 3
Prevalence (P), mean intensity (mI), and intensity (I) of infestation of the Arctic deep-sea fish

Parasite species	Fish species																		
	<i>Macrourus berglax</i>			<i>Bathylagus euryops</i>			<i>Argentina silus</i>			<i>Borostomias antarcticus</i>			<i>Chauliodus sloani</i>			<i>Lampanyctus macdonaldi</i>			
	adult/ larva	P (%)	mI I	adult/ larva	P (%)	mI I	adult/ larva	P (%)	mI I	adult/ larva	P (%)	mI I	adult/ larva	P (%)	mI I	adult/ larva	P (%)	mI I	
Digenea																			
<i>Derogenes varicus</i>	a	20.0	3.4	1–10									a	4.8	1.0	1			
<i>Genolinea laticauda</i>	a	42.9	7.4	1–46															
<i>Gibsonia borealis</i>	a	42.9	8.2	2–27															
<i>Gonocerca phycidis</i>	a	62.9	2.1	1–10															
<i>Lecitophyllum botryophorum</i>				a	38.2	1.2	1–2												
<i>Lepidapedon</i> sp.	a	2.9	5.0	5															
Digenea indet.	a	5.7	1.0	1															
Monogenea																			
<i>Macrorhynchophora macruri</i>	a	20.0	2.0	1–3															
Cestoda																			
<i>Grillotia erinaceus</i>	l	2.9	1.0	1															
<i>Parabothriocephalus macruri</i>	a	8.6	1.3	1–2															
Bothriocephalidae indet.																			
Tetraphyllidea indet.	l	5.7	2.5	1–4															
(<i>Scolex pleuronectis</i>)																			
Nematoda																			
<i>Anisakis simplex</i>	l	42.9	3.1	1–12	l	1.5	1.0	1	1	5.0	1.0	1	1	10.0	1.0	1			
<i>Ascarophis</i> sp.	a	37.1	4.2	1–12															
<i>Capillaria gracilis</i>	a	65.8	6.1	1–32															
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	a/l	28.6	2.2	1–7															
<i>Neoscarophis macruri</i>	a	71.4	13.6	1–37															
<i>Pseudoterranova decipiens</i>	l	34.3	2.3	1–8															
<i>Spinitectus oviflagellis</i>	a	40.0	8.6	1–49															
Nematoda indet.	l	60.0	1.3	1–3															
Acanthocephala																			
<i>Echinorhynchus gadi</i>	a	94.3	17.0	1–102															
Crustacea																			
<i>Clavella adunca</i>	a	37.1	1.8	1–4															
<i>Chondracanthodes radiatus</i>	a	5.7	1.0	1															

a, adult; l, larva; pa, pre-adult.

Isopoda, Ophiuroidea, Euphausiacea, and fish. The frequencies of occurrence (F) were highest for the Ophiuroidea, followed by Hyperiididae, Euphausiacea, Polychaeta, Isopoda, and fish. The Crustacea indet. (IRI 9632), especially Amphipoda, Euphausiacea and Isopoda, was the most important prey item for *Macrourus berglax*, followed by Echinodermata (2188), Annelida (1685), and fish (393). Prey species composition showed that the dominant identifiable food items were crustaceans.

3.2.2. *Bathylagus euryops* (a bathypelagic semi-migrant) (Tables 2 and 3; Fig. 2a and b)

Three different parasite species were isolated from *Bathylagus euryops*. The adult stage of the Digenea *Lecitophyllum botryophorum* was located in the stomach and intestine. An unidentified preadult of the Pseudophyllidea was collected from the stomach. The isolated parasites had two shallow bothria and an apical disk, similar to *Philobythos atlanticus* (Fig. 10.28 in Khalil et al., 1994). The identification, however, could not be confirmed with the lack of developed genitalia. A single third-stage larva of *Anisakis simplex* was encapsulated in the body cavity. *Bathylagus euryops* is the final (definitive) host for *Lecitophyllum botryophorum*, possibly the final host or the intermediate host for the preadult Cestoda and a transport host for *Anisakis simplex*.

Four groups of prey items were identified: Euphausiacea, Copepoda, Ostracoda, and Crustacea indet. Numerically, the Crustacea indet. was the most predominant, followed by Copepoda, Euphausiacea, and Ostracoda. In weight (W), Crustacea indet. and Euphausiacea exceeded the Copepoda and Ostracoda. The frequencies of occurrence (F) were highest for the Crustacea indet., followed by the Euphausiacea, Copepoda, and Ostracoda. The IRI was 8480 for Crustacea indet., 705 for Euphausiacea, 397 for Copepoda, and 24 for Ostracoda, indicating that the first was the main prey item.

3.2.3. *Argentina silus* (a mesopelagic non-migrant) (Tables 2 and 3; Fig. 2a and b)

Two different parasite species were found in *Argentina silus*: one Digenea and one Nematoda. The predominant parasite was *Derozenes varicus* (Digenea), and the adult stages were found in the stomach. The third-stage larvae of the anisakid Nematoda *Anisakis simplex* was encapsulated in the liver. *Argentina silus* is the final host for *D. varicus* and a transport host for *Anisakis simplex*.

All prey items belonged to the Crustacea, mainly Euphausiacea and Copepoda, with Decapoda having minor importance. Numerically, the Copepoda were dominant. In wet weight (W), the Euphausiacea were followed by the Decapoda, Crustacea indet., and Copepoda. The frequency of occurrence (F) was highest for the Euphausiacea, followed by Copepoda, Decapoda, and Crustacea indet. The IRI for Euphausiacea was 2775, followed by Copepoda (1059), Crustacea indet. (1038), and Decapoda (644), indicating that euphausiids were the main prey item of *Argentina silus*.

3.2.4. *Borostomias antarcticus* (a mesopelagic semi-migrant) (Tables 2 and 3; Fig. 2a and b)

Two different parasite species were recorded, one Cestoda and one Nematoda. The intestinal lumen of *Borostomias antarcticus* was infested with unidentified tetraphyllidean larvae (*Scolex pleuronectis*). These tetraphyllideans are distributed circumpolar and have been found in various fish species (e.g., Klimpel et al., 2001). However, further identification is not possible without strobila characters or knowledge of the life cycle. Third-stage larvae of the nematode *Anisakis simplex* were found in the body cavity encapsulated outside the intestine. *Borostomias antarcticus* serves as an intermediate host for *Scolex pleuronectis* and as a transport host for *Anisakis simplex*.

Borostomias antarcticus preyed almost exclusively on fish and Copepoda (IRI values were 11,693 for fish and 2205 for Copepoda).

3.2.5. *Chauliodus sloani* (a mesopelagic semi-migrant) (Tables 2 and 3; Fig. 2a and b)

Two different parasite species were found, one adult Digenea and one larval Cestoda. *Derozenes varicus* was located in the stomach and the larval tetraphyllidean cestode (*Scolex pleuronectis*) was found in the lumen of the stomach and intestine.

The prey group composition consists mostly of fishes. Numerically and according to the most frequent prey organism, fishes were followed by the Cephalopoda. By wet weight (W), Cephalopoda was the most important food item. The IRI indicates that *Chauliodus sloani* preyed mainly on fishes (7245) and Cephalopoda (2585).

3.2.6. *Lampanyctus macdonaldi* (a mesopelagic migrant) (Tables 2 and 3; Fig. 2a and b)

Only two parasite species, one Cestoda and one Nematoda, were found with very low infestation

rates. Tetracystid larval stages (*Scolex pleuronectis*) were found in the pyloric ceca. The liver and intestine of one single *Lampanyctus macdonaldi* was infested by four so far unidentified Nematoda.

The diet consisted exclusively of crustaceans, belonging to the Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, and Decapoda. Specimens of *Lampanyctus macdonaldi* preyed mainly upon pelagic Amphipoda of the genus *Themisto*. Copepoda, Hyperiididae, and Euphausiacea had the highest numerical percentage of prey. By wet weight, the Decapoda *Pasiphaea multidentata* were followed by Euphausiacea, *Themisto gaudichaudi*, Hyperiididae, and Copepoda. The frequency of occurrence was highest for the Copepoda, followed by the Hyperiididae, *Themisto gaudichaudi*, and Euphausiacea. The IRI for Copepoda was 1673, followed by Hyperiididae (994), *Themisto gaudichaudi* (874), Euphausiacea (726), and *Pasiphaea multidentata* (113).

4. Discussion

This is the first parasitological study on six different Arctic deep-sea fish species in the East Greenland and the Irminger Sea. According to differences in their diet, migration habits, and habitat, the different fish show remarkable differences in the parasite species composition.

4.1. *Macrourus berglax*

The demersal *Macrourus berglax* is widely distributed in temperate and Arctic waters in the North Atlantic Ocean (Froese and Pauly, 2005). It belongs to the non-migratory, benthopelagic deep-sea fishes living at depths between 100 and 1000 m, but prefers a depth range of 300–500 m (Froese and Pauly, 2005) (Fig. 3). The parasite fauna as well as the food composition of *Macrourus berglax* is highly diverse (present study; Zubchenko, 1981; Klimpel et al., 2001). A total of 20 different parasite species occurred on or in the examined *Macrourus berglax*. Zubchenko (1981) similarly reported 20 parasite species from a sample of 30 fish specimens from the northwest Atlantic, with benthic organisms being the intermediate hosts for many of them.

Almost all helminth parasites encountered during the present study are known or believed to use planktonic and/or benthic invertebrates as first or second intermediate hosts. These include the species of the Digenea, Cestoda, Nematoda and Acanthocephala. The Digenea, such as *Derogenes varicus*,

use demersal and planktonic Copepoda as the second intermediate hosts, and all three recorded that Cestoda use Copepoda as first intermediate hosts. The third-stage larvae of the nematode *Anisakis simplex* have been found primarily in larger deep-sea Copepoda and Euphausiacea (Klimpel et al., 2004), and *Hysterothylacium aduncum* also uses various planktonic and benthic invertebrates (crustaceans and non-crustaceans) as obligatory intermediate hosts (Køie, 1993; Klimpel and Rückert, 2005). Other nematodes, e.g., *Capillaria gracilis*, use oligochaete (and chironomid) as first intermediate hosts and fish as obligatory second intermediate hosts (Køie, 2001a), while *Echinorhynchus gadi*, *Ascarophis* sp., and *Pseudoterranova decipiens* use benthic Crustacea as obligatory intermediate hosts. Most of the above parasites (not all) may also be acquired and accumulated by *Macrourus berglax* as paratenic host through predation on infected macro-invertebrates and small fish, such as capelin (*Mallotus villosus*), pearlside (*Maurolicus muelleri*) and Myctophidae. According to the recorded parasite fauna, *Macrourus berglax* has the main function as final host for its deep-sea parasites, with only two Cestoda (unidentified Tetracystididae (*Scolex pleuronectis*), *Grillotia erinaceus*) and two Nematoda (*Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens*) infesting this fish as intermediate or paratenic host. Elasmobranchii serve as final hosts for the Cestoda species, where they mature in the stomach or spiral valve (Khalil et al., 1994; Klimpel et al., 2003; Palm, 2004). The life-cycle includes Crustacea as first and larger invertebrates or fish as second intermediate hosts (Khalil et al., 1994; Palm, 2004). *Macrourus berglax* acquires these parasites by feeding on the intermediate hosts and acts likewise as second intermediate or paratenic host. *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* use various invertebrates as first intermediate hosts and larger Crustacea and fishes as second intermediate or paratenic hosts. Final hosts for *Anisakis simplex* are mainly Cetacea, while pinnipeds are the final host for *Pseudoterranova decipiens* (Palm, 1999; Køie, 2001b; Klimpel et al., 2004). The final hosts are abundant inshore or during their seasonal migrations through the eastern Greenland Sea. The recorded ectoparasites, the monogenean *Macrouridophora macruri* and the two Crustacea (*Clavella adunca* and *Chondracanthodes radiatus*) were previously described from fishes of the family Macrouridae (Rubec and Dronen, 1994; Klimpel et al., 2001). Because the Monogenea have direct

life-cycles, they are considered host specific, and *Macrouridophora macruri* is a typical ectoparasite of *Macrourus berglax* and other macrourids.

The high parasite diversity of *Macrourus berglax* corresponds to a highly diverse diet. Crustacea were the predominant food items, followed by Ophiuroidea (Echinodermata), and Polychaeta (Annelida). Crustacea were also frequently recorded from other regions such as the northeast Atlantic, Mediterranean Sea, and Indian Ocean, the Barents and the Labrador Sea (Geistdoerfer, 1979) and Buffin Island (Konstantinov and Podrazhanskaya, 1972). The diet of *Macrourus berglax* changes with the size of the fish from smaller prey items to large fishes and squid, similar to other Macrouridae. Almost all identifiable prey items were deep-sea pelagic or hyperbenthic species, such as Hyperiididae, other Amphipoda, Euphausiacea, and pelagic fish larvae (e.g., *Hippoglossoides platessoides*). Many of these organisms do not carry out daily vertical migrations that could bring them in close proximity to the bottom. It can be concluded that in the East Greenland and the Irminger Sea, the demersal *Macrourus berglax* forages also within the water column and not only at the sea floor. The access to pelagic and bathypelagic intermediate hosts also explains the observed high parasite diversity and the important function of *Macrourus berglax* as a host for deep-sea parasites.

4.2. *Bathylagus euryops*

The bathypelagic *Bathylagus euryops* is distributed in the North Atlantic Ocean and occurs down to a depth of 1500 m (Froese and Pauly, 2005) (Fig. 3). The distribution in the Irminger Sea is relatively uniform, with a preferred depth below 500 m (Sigurðsson et al., 2002). The dominant parasite was the digenetic Trematoda *Lecithophyllum botryophorum*. Gajevskaja (1989) redescribed *Lecithophyllum botryophorum* in *Bathylagus euryops* from the northeast Atlantic, however, giving no infestation rates. *Lecithophyllum botryophorum* is a typical deep-sea parasite species. The deepest host record is noted for the deep-sea fish *Alepocephalus bairdii* at 1653 m (Bray, 2004), which corresponds to the depth distribution of *Bathylagus euryops*.

Less than 1% of the molluscs in shallow waters are Scaphopoda that are known to be first intermediate hosts for *Lecithophyllum botryophorum* (Køie et al., 2002). Their abundance increases with water depths (Gage and Tyler, 1991).

The preadult Cestoda in the stomach belonged to the Pseudophyllidea. Within that order of tapeworms, pelagic Crustacea harbor the proceroid and serve as first intermediate hosts. The plerocercoids develop in planktivorous fish (second intermediate hosts), while the adult Cestoda mature in piscivorous fishes as final hosts (Khalil et al., 1994). The preadult specimens resembled *Philobythos atlanticus*, a typical pseudophyllid (Philobythiidae) from deep-sea fishes and also from *Macrourus berglax*. In this case, *Bathylagus euryops* could serve as intermediate host, with *Macrourus berglax* being final host in the region. However, other pseudophyllids such as *Parabothriocephalus* spp. (Echinophallidae) and *Eubothrium* sp. (Triaenophoridae) have also been recorded from *Macrourus berglax* and other deep-sea fish. Thus, the bathypelagic *Bathylagus euryops* might also serve as an important intermediate host for these deep-sea pseudophyllids, or even represent a new final host.

Mauchline and Gordon (1983) analysed 175 *Bathylagus euryops* and found that the stomachs contained 61.5% of unidentified tissue, which is close to our results (69.1%). However, the food composition of *Bathylagus euryops* during the present study consisted exclusively of Crustacea, such as Euphausiacea and Copepoda. While scaphopods are intermediate hosts for *Lecithophyllum botryophorum*, copepods can be considered as first intermediate hosts for the pseudophyllid cestode, and Euphausiacea and Copepoda as first intermediate host for the Nematoda *Anisakis simplex*. In the latter case, this fish species might serve as second intermediate (Copepoda) or a transport host (Euphausiacea).

4.3. *Argentina silus*

The mesopelagic *Argentina silus* is distributed in the eastern and western Atlantic (Froese and Pauly, 2005) and occurs at depths between 140 and 1400 m (Johannessen and Monstad, 2003) (Fig. 3). The vertical distribution of *Argentina silus* varies during its lifetime. In Norwegian waters, juveniles occur at 200–300 m, and adults are common in deeper waters (Johannessen and Monstad, 2003).

Only two parasite species were detected, the Digenea *D. varicus* and the Nematoda *Anisakis simplex*. *D. varicus* is one of the most widespread (Køie, 1979) and least host-specific Digenea in fish (Køie, 2000). Mollusca (Gastropoda) act as first obligatory intermediate hosts. Køie (1979)

demonstrated that Copepoda (Calanoida) get infested with free-swimming cercariae and function as intermediate hosts. The life cycle of *Anisakis simplex* varies with habitat. Calanoid Copepoda or Euphausiacea are first intermediate hosts for *Anisakis simplex* third-stage larvae at different localities (Klimpel et al., 2003, 2004). Small pelagic fish species, such as pearlside (*Maurolicus muelleri*), and Cephalopoda act as obligatory (second) intermediate or transport hosts, while Cetacea and sometimes Pinnipedia are definitive hosts (e.g., Klimpel et al., 2003, 2004). Studies on *Argentina silus* along the Scotian Shelf and St. Pierre Bank revealed that young specimens are mid-water plankton feeders (Scott, 1969). Cohen (1958) found digested “shrimp-like crustaceans”, which are supposed to be Euphausiacea in the stomach of western Atlantic specimens. The stomach contents also revealed fragments of salps and Ctenophora (Mauchline and Gordon, 1983). During the present study, only crustaceans were identified in the stomachs of *Argentina silus*. The predominant prey was Euphausiacea, followed by Copepoda. While the copepods can be considered as second intermediate hosts for *D. varicus*, both crustacean groups represent important first and second intermediate hosts for *Anisakis simplex* in the studied area.

4.4. *Borostomias antarcticus*

The mesopelagic *Borostomias antarcticus* is distributed in the eastern Atlantic and from Greenland south to the Bay of Biscay (Froese and Pauly, 2005) at a depth between 500 and 1200 m (Roberts, 1991) (Fig. 3). Sigurðsson et al., (2002) reported that they belong to a group of most common species with a relatively uniform distribution in the Irminger Sea.

Borostomias antarcticus preys mainly upon pelagic fishes and Crustacea (Froese and Pauly, 2005). Stomach analyses of *Borostomias antarcticus* from the Rockall Through contained semi-digested Mysidacea (Mauchline and Gordon, 1983), and Copepoda and fishes were the dominant prey items during the present study. While the Copepoda serve as intermediate hosts for the anisakid *Anisakis simplex* (see above), the predatory *Borostomias antarcticus* acquires and accumulates larval tetraphyllideans in high numbers by ingesting copepods or small pelagic fish species that are infested and serve as carriers. These cestodes are very common in all kinds of predatory oceanic fish and also in the deep-sea (e.g., Klimpel et al., 2001). Marine

Crustacea (Copepoda) are probably first intermediate hosts, different fish species act as second intermediate hosts, and Elasmobranchii serve as final hosts.

4.5. *Chauliodus sloani*

The mesopelagic *Chauliodus sloani* is distributed in the North Atlantic, the Mediterranean Sea and the Indian Ocean (Froese and Pauly, 2005) at a depth of 500 m (Sigurðsson et al., 2002) (Fig. 3). The predominant parasites were unidentified tetraphyllidean larvae (*Scolex pleuronectis*) from the intestine at a prevalence of 47.6%. Gartner and Zwerner (1989) already detected tetraphyllideans in the intestine of the same species. In addition, we isolated the Digenea *D. varicus* from the stomach at a prevalence of 4.8%. These data also correspond to the findings of Gartner and Zwerner (1989) in the western North Atlantic. The authors recorded one unidentified Digenea species in *Chauliodus sloani* at a prevalence of 2.8%.

Williams et al. (2001) examined the stomach of 57 *Chauliodus sloani* from the southern Tasmanian Sea and found Myctophiformes and Stomiiformes fish as main food items. During the present study, the stomachs of three specimens of *Chauliodus sloani* contained fragments of fish, and a further specimen fragments of Cephalopoda. Consequently, *Chauliodus sloani* seems to accumulate tetraphyllideans by ingesting infected juvenile fish or Cephalopoda. The small infestation rate with *D. varicus* can be explained by the separation of the mollusc first intermediate hosts from the mesopelagic environment (Køie, 1979).

4.6. *Lampanyctus macdonaldi*

The mesopelagic *Lampanyctus macdonaldi* is distributed in the North Atlantic Ocean, at the Antarctic polar front and between the subtropical convergence and Antarctic polar front (Hulley, 1984). In the Irminger Sea, this fish is a component of the deep-scattering layer at a depth range of 60–1000 m (Hulley, 1984; Magnússon, 1996; Sigurðsson et al., 2002) (Fig. 3).

The examined specimens of *Lampanyctus macdonaldi* revealed only two parasite species. One fish harbored three unidentified Nematoda within a cyst and one nematode in the intestine. Two further specimens were infested with larval stages of Tetraphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*). Gartner

and Zwerner (1989) examined 14 *Lampanyctus macdonaldi* from the Norfolk Submarine Canyon and detected only two *Ichthyophonus* and an unidentified cyst. The specimens had a mean SL of 10.1 cm and were smaller than our fish. The results of *Lampanyctus macdonaldi* contradict those from the other meso- and bathypelagic fishes. Although *Lampanyctus macdonaldi* had most stomachs filled with food (48.1%), this species showed the lowest parasite load. Stomach content analyses of *Lampanyctus macdonaldi* are quite rare and identified Mysidacea as the main food item (Mauchline, 1982). Our fish contained Copepoda, Euphausiacea, and Amphipoda instead. *Lampanyctus macdonaldi* is an extremely offshore (open-water) pelagic fish showing vertical migration at night (Hulley, 1984; Sigurðsson et al., 2002). At night, juvenile fish rise to the plankton-rich epipelagic nearly 60 m under the sea surface, while the adult fish stay at a depth of 250 m (Froese and Pauly, 2005). The low parasite infestation rate can be explained by the large distance of the typical habitat of *Lampanyctus macdonaldi* from both the sea floor and the continental shelf, limiting its access to infested fish parasite intermediate hosts.

5. Conclusion

Species diversity of marine fish parasites depends on the specific feeding behavior of the hosts, the availability of intermediate and final hosts, depth distribution, and host migration. Similarities in diet and habitat of potential host species result in a similar or even identical parasite fauna. In contrast, hosts with different food preferences may have large differences in their parasite fauna. Within the East Greenland and the Irminger Sea, a combination of different factors, especially the availability of the intermediate hosts and the habitat preferences of the fish, can be seen as the main reason for the observed infestation patterns.

The majority of parasites reported from the six different fish species show little host specificity, having been reported from a wide variety of hosts (e.g., Klimpel et al., 2001). These include most Digenea, most Cestoda, most Nematoda, Acanthocephala, and two Crustacea. Only *Gibsonia borealis* and *Neoscarophis macrouri* are specific to *Macrourus berglax*. *Parabothriocephalus macruri* and *Spinitectus oviflagellis* also infest other macrourids and gadiforms. Several of the encountered parasites occurred at a very low prevalence (< 10%). This

might indicate that the studied deep-sea fishes are not instrumental for the completion of the parasite life-cycles within the area of investigation.

In general, the parasite fauna of the mesopelagic (*Argentina silus*, *Borostomias antarcticus*, *Chauliodus sloani*, *Lampanyctus macdonaldi*) and bathypelagic (*Bathylagus euryops*) deep-sea fishes are quite similar, while the parasite fauna of the demersal deep-sea fish (*Macrourus berglax*) is rather different. As suggested by Gartner and Zwerner (1989), the parasitism between benthic and meso- and bathypelagic fish is different. The observed differences are the result of ecological differences among the six species. The depth distributions of the meso- and bathypelagic species overlap considerably, and some of the fishes undergo diurnal migrations within the water column for feeding. However, both groups have only few and widely distributed non-specific parasites. This can be explained only by difficulties of the parasites to infest meso- or bathypelagic hosts due to low feeding (transmission) rates of the fish or by the general lack of parasites (low abundance) within the meso- and bathypelagic environment. In contrast, the demersal macrourid showed high parasite diversity, obviously being accessible by a wide range of different, and often also less host-specific, parasite species. The demersal as well as pelagic feeding behavior of *Macrourus berglax* results in an increased ingestion rate of potential intermediate hosts. In addition, the sea floor environment contains a higher biomass, resulting in the availability of more intermediate and final hosts.

The parasite composition of the six studied Arctic deep-sea fish in the East Greenland and the Irminger Sea supports the statement by Marcogliese (2002) that the parasite diversity decreases with depth to increase again close to the sea floor. It is suggested that the lack of nutrients in the meso- and bathypelagic limits the abundance of potential first intermediate hosts, resulting in low infestation rates even of widely distributed, non-specific parasites. In contrast, the higher biomass in the benthic deep-sea environment increases the availability of potential intermediate hosts, resulting in increased parasite diversity. Consequently, the deep-sea parasite diversity seems to be less dependent on a characteristic fish feeding ecology. It more likely reflects the specific depth range of the fish species, either being restricted to the meso- or bathypelagic or reaching into the benthic or epipelagic environment. Further studies are needed to verify this assumption with

further deep-sea fish species with different feeding ecologies and from other deep-sea environments.

Acknowledgements

We would like to thank S. Hauschildt for kindly editing an earlier draft of the manuscript and L. Ungerechts (Institute of Geography, Heinrich-Heine-University, Düsseldorf) for providing the map of the area of investigation. Thanks are due to U. Piatkowski (IfM-Geomar, Kiel) for cephalopod species identification, G. Boxshall (Natural History Museum, London) for the parasitic crustacean identification, and F. Moravec (Institute of Parasitology, Czech Republic) for nematode identification. The scientific staff and the crew of the research vessel *Walther Herwig III* are thanked for their help during the collection of the material. This study was partly supported by the international project Mar-Eco coordinated by the University of Bergen and the Institute of Marine Research of Norway and the DAAD (German Academic Exchange Service, Klimpel D/05/51605).

References

- Andres, H.G., 1996. Biodiversität in der Tiefsee. Meer und Museum 12, 79–83.
- Angel, M.V., 1993. Biodiversity of the pelagic ocean. Conservation Biology 7 (4), 760–772.
- Bray, R.A., 2004. The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. Folia Parasitologica 51, 268–274.
- Bray, R.A., Littlewood, D.T.D., Herniou, E.A., Williams, B., Henderson, R.E., 1999. Digenean parasites of deep-sea teleosts: a review and case studies of intrageneric phylogenies. Parasitology 119, 125–144.
- Bush, O., Lafferty, A.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology 83 (4), 575–583.
- Campbell, R.A., Haedrich, R.L., Munroe, T.A., 1980. Parasitism and ecological relationship among deep-sea benthic fishes. Marine Biology 57, 301–313.
- Castro, P., Huber, M.E., 1997. Marine Biology. WCB Mc Graw-Hill, New York, pp. 1–464.
- Cohen, D.M., 1958. A revision of the fishes of the sub family Argentinae. Bulletin of the Florida State Museum, Biologica Sciences Series 3, 93–172.
- Froese, R., Pauly, D. (Eds.), 2005. Fishbase. www.fishbase.org (accessed February 2005).
- Gage, J.D., Tyler, P.A., 1991. Deep-Sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deepsea Floor. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–504.
- Gajevskaja, A.V., 1989. Revision of the genus *Lecithophyllum* (Trematoda, Lecithasteridae). Zoologicheskij Zhurnal 68 (3), 130–134.
- Gartner, J.V., Zwerner, D.E., 1989. The parasite fauna of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. Journal of Fish Biology 34, 79–95.
- Geistdoerfer, P., 1979. New data on the reproduction of macrourids (Teleostei, Gadiformes). Sarsia 64, 109–112.
- Hulley, P.A., 1984. Myctophidae. In: Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E. (Eds.), Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris pp. 429–483.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach content analysis—a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17, 411–429.
- Johannessen, A., Monstad, T., 2003. Distribution, growth and exploitation of greater silver smelt (*Argentina silus* (Ascanius, 1775)) in Norwegian Waters 1980–83. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 31, 319–332.
- Khalil, L.F., Jones, A., Bray, R.A., 1994. Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, Wallingford, pp. 1–751.
- Klimpel, S., Rückert, S., 2005. Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. Parasitology Research 97, 141–149.
- Klimpel, S., Seehagen, A., Palm, H.W., Rosenthal, H., 2001. Deep-water Metazoan Fish Parasites of the World. Logos, Berlin, pp. 1–316.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Seehagen, A., 2003. Metazoan parasites and food composition of juvenile *Etmopterus spinax* (L., 1758) (Dalatiidae, Squaliformes) from the Norwegian Deep. Parasitology Research 89, 245–251.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Rückert, S., Piatkowski, U., 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). Parasitology Research 94, 1–9.
- Køie, M., 1979. On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Mueller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridea). Zeitschrift für Parasitenkunde 59, 67–78.
- Køie, M., 1993. Aspects of the lifecycle of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda: Ascaridoidea, Anisakidae). Canadian Journal of Zoology 71, 1289–1296.
- Køie, M., 2000. Metazoan parasites of teleost fishes from Atlantic Waters off the Faroe Islands. Ophelia 52, 25–44.
- Køie, M., 2001a. The life-cycle of *Capillaria gracilis* (Capillariidae), a nematode parasite of gadoid fish. Sarsia 86, 383–387.
- Køie, M., 2001b. Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheated and large third-stage larvae of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). Parasitology Research 87, 32–36.
- Køie, M., Karlsbakk, E., Nylund, A., 2002. A cystophorous cercaria and metacercaria in *Antalis entalis* (L.) (Mollusca, Scaphopoda) in Norwegian Waters, the larval stage of *Lecithophyllum botryophorum* (Olsson, 1868) (Digenea, Lecithasteridae). Sarsia 87, 302–311.
- Konstantinov, K.G., Podrazhanskaya, S.G., 1972. Nutrition and food interrelations of grenadier (*Macrourus rupestris*) and other deepwater fishes of Northwest Atlantic. Trudy Pinro 28, 96–106 [Translated from Russian. Fisheries Research Board of Canada, Translated Series 2537].
- Magnússon, J., 1996. The deep scattering layers in the Irminger Sea. Journal of Fish Biology 49, 182–191.
- Magurran, A.E., 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Croom Helm, London.

- Marcogliese, D.J., 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 124, 83–99.
- Mauchline, J., 1982. Growth and breeding of meso- and bathypelagic organisms of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean and evidence of seasonality. *Marine Biology* 93, 85–99.
- Mauchline, J., Gordon, J.D.M., 1983. Diets of clupeoid, stomiatoid and salmonoid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 77, 67–78.
- Noble, E.R., 1973. Parasites and fishes in a deep-sea environment. *Advanced Marine Biology* 11, 121–195.
- Noble, E.R., Orias, J.D., 1975. Parasitism in the bathypelagic fish *Melanostigma pammelas*. *International Journal for Parasitology* 5, 89–93.
- Orias, J.D., Noble, E.R., Alderson, G.D., 1978. Parasitism in some atlantic bathypelagic fishes with a description of *Lecitophyllum irelandeum* sp. n. (Trematoda). *Journal of Parasitology* 64 (1), 49–51.
- Palm, H.W., 1999. Ecology of *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Anisakidae) from Antarctic waters. *Parasitology Research* 85, 638–646.
- Palm, H.W., 2004. The Trypanorhyncha Diesing, 1863. PKSPL-IPB Press, Bogor.
- Pickart, R.S., Spall, M.A., Ribergaard, M.H., Moore, G.W.K., Milliff, M.F., 2003. Deep convection in the Irminger Sea forced by the Greenland Tip Jet. *Nature* 424, 152–156.
- Pinkas, L., Oliphant, M.D., Iverson, I.L.K., 1971. Food habits of Albacore, bluefin tuna and bonito in Californian Waters. *California Fish and Game* 152, 1–105.
- Riemann, F., 1988. Nematoda. In: Higgins, R.P., Thiel, H. (Eds.), *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 293–301.
- Roberts, C.D., 1991. Fishes of the Chatham Islands, New Zealand: a trawl survey and summary of the ichthyofauna. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25, 1–19.
- Rubec, L.A., Dronen, N.O., 1994. Revision of the genus *Diclidophora* Krøyer, 1838 (Monogenea: Diclidophoridae), with the proposal of *Macrouroidophora* n. g. *Systematic Parasitology* 28, 159–185.
- Sanders, H.L., 1969. Benthic marine diversity and the stability-time-hypothesis. *Brookhaven Symposia in Biology* 22, 71–81.
- Scott, J.S., 1969. Trematode populations in the Atlantic Argentina, *Argentina silus*, and their use as biological indicators. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (4), 879–891.
- Sigurðsson, T., Jónson, G., Pálson, J., 2002. Deep scattering layer over Reykjanes Ridge and in the Irminger Sea. *International Council for the Exploration of the Sea C.M. 2002/M 09*, pp. 1–22.
- Tyler, P.A., 1995. Conditions for the existence of life at the deep-sea floor: an update. *Oceanography and Marine Biology* 33, 221–244.
- Williams, A., Koslow, J.A., Terauds, A., Haskard, K., 2001. Feeding ecology of five fishes from the mid-slope micronecton community off southern Tasmania, Australia. *Marine Biology* 139, 1177–1192.
- Zubchenko, A.V., 1981. Parasitic fauna of some Macrouridae in the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 2, 67–72.



Molecular identification of ascaridoid nematodes from the deep-sea onion-eye grenadier (*Macrourus berglax*) from the East Greenland Sea

Esra Kellermanns, Sven Klimpel*, Harry Wilhelm Palm

*Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf,
Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, Germany*

Received 13 March 2007; received in revised form 6 September 2007; accepted 11 September 2007
Available online 17 September 2007

Abstract

Macrourus berglax from the East Greenland Sea was studied for the presence of ascaridoid nematodes in 2001, 2002 and 2003. The fishes were collected between 278 and 413 m water depth using a benthopelagic net. Based on the amplification of the internal transcribed spacer ITS-1, 5.8S, ITS-2 and flanking sequences (= ITS+), three ascaridoid nematode species were identified. The prevalence of infestation during the 3 years ranged from 42.9% to 62.9% and 22.9% to 40.0% for the anisakids *Anisakis simplex* (s.s.) and *Pseudoterranova decipiens* (s.s.), respectively, and from 28.6% to 60.0% for the raphidascarid *Hysterothylacium aduncum*. A total of 18 specimens, two of each species and examination year, revealed no sibling species, suggesting a limited distribution of other ascaridoid siblings into the deep sea. The ITS-1, 5.8S and ITS-2 sequences of *A. simplex* (s.s.) from the East Greenland Sea did not differ from previously published sequence data (GenBank) from other regions in the Atlantic and Pacific oceans. The sequences of *P. decipiens* (s.s.) corresponded most closely to those of specimens from Richardson Bay, western Pacific, and differed in four positions (0.5%). They corresponded least to those of specimens from Japan (1.5%). The sequence data for *H. aduncum* differed in two positions in the ITS-1 (0.2%) and three positions in the ITS-2 (0.3%) from sequences from Japan. A high genetic similarity between the regions can be explained by (a) extensive final host migration in the case of *A. simplex* (s.s.), (b) an overlapping distribution of final host populations along the continental shelves for *P. decipiens* (s.s.) and (c) a low host specificity and large population size in the intermediate and final hosts for *H. aduncum*. The occurrence of the identified species in the macrourid fish underlines the potential of cosmopolitan ascaridoid nematodes to distribute not only horizontally but also vertically in the deep sea.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: East Greenland Sea; Deep-sea fish; Ascaridoid nematodes; *Anisakis simplex* (s.s.); *Pseudoterranova decipiens* (s.s.); *Hysterothylacium aduncum*; Internal transcribed spacer; Ribosomal DNA; Zoogeography; Parasitic nematode distribution

1. Introduction

Adult nematodes of the superfamily Ascaridoidea are large intestinal roundworms that use vertebrates, especially fish and mammals, as definitive

*Corresponding author. Tel.: +49 211 8110521;
fax: +49 211 8114499.

E-mail address: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de
(S. Klimpel).

hosts. The superfamily contains approximately 52 genera, and many species of these nematodes are highly prevalent within their intermediate and final hosts (e.g. Nadler and Hudspeth, 2000; Marques et al., 2006). The most common species are *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens* and *Hysterothylacium aduncum*. With the first two being zoonotic parasites, they have been studied extensively with respect to morphology (e.g. Køie, 1993; Palm et al., 1994), geographical and host distribution (e.g. Marcogliese, 1995; Klimpel, 2005; Klimpel et al., 2006), genetic structure (e.g. Marques et al., 2006; Mattiucci et al., 1997), host pathogenesis (e.g. Abollo et al., 2001) and life cycles (e.g. Køie, 1993; McClelland, 2002; Klimpel et al., 2004).

Identification and differentiation of the larval stages within the genera *Anisakis*, *Pseudoterranova* and *Hysterothylacium* on morphology alone are neither easy nor always possible. The accurate identification of ascaridoids to species level, however, is the prerequisite for a better understanding of their systematics, geographical distribution and life cycle. Consequently, molecular identification techniques have been developed to provide alternative methods for better identification. Especially, the polymerase chain reaction (PCR) linked to restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP) analysis of the internal transcribed spacers (ITS-1, ITS-2) and the 5.8S rDNA has been successfully applied for the identification and differentiation of ascaridoid nematodes (D'Amelio et al., 2000; Martin-Sánchez et al., 2005; Pontes et al., 2005). Those authors demonstrated that the morphospecies *A. simplex* and *P. decipiens* are complexes of sibling species (e.g. Abollo et al., 2003) that are morphologically very similar but genetically different, and have distinct host preferences and geographical distribution (e.g. Marques et al., 2006). Molecular analyses of the *A. simplex* complex identified at least three sibling species (*A. simplex* (s.s.), *A. pegreffii*, *A. simplex* C) in the Atlantic Ocean and three siblings of the *P. decipiens* complex (*P. krabbei*, *P. decipiens* (s.s.), *P. bulbosa*) in the North Atlantic, the Norwegian Sea and the Barents Sea (e.g. Nascetti et al., 1986; Zhu et al., 2002). In the case of *H. aduncum*, sibling species have not yet been identified. Congeners such as *H. fabri* consist of at least three siblings with little host specificity (Martin-Sánchez et al., 2003). The fact that *H. aduncum* is also a nematode with remarkably low host specificity and that other *Hysterothylacium* siblings have been recognized leads to the assump-

tion that *H. aduncum* might represent a sibling species complex (Balbuena et al., 1998).

The life cycles of ascaridoid nematodes and their sibling species in different geographical regions are not fully understood. Ecological surveys, such as in the Norwegian Deep, Baltic Sea and North Atlantic Ocean, and laboratory experiments suggest that they involve three different final hosts. The adults parasitize in the digestive tract of their final hosts, especially cetaceans (toothed and baleen whales) for *A. simplex*, pinnipeds (e.g. seals) for *P. decipiens* and fishes of different trophic levels for *H. aduncum* (e.g. Klimpel et al., 2004; Klimpel and Rückert, 2005). Morphologically, larval stages of these ascaridoids have been recorded from a wide variety of teleost and invertebrate intermediate hosts, and also from the deep sea (Klimpel et al., 2001). Recently *A. simplex* (s.s.) has been identified genetically from *Maurollicus muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge in over 1600 m water depth (Klimpel et al., 2007). Palm and Klimpel (in press) reported *A. simplex*, *P. decipiens* and *H. aduncum*, based on morphology, from the deep-sea macrourid *Macrourus berglax* but provided no molecular confirmation. The present study presents the first molecular identification of ascaridoid nematodes from the deep water environment in the East Greenland Sea. Specimens from *M. berglax* that were sampled during 3 consecutive years were studied in order to detect possible (sibling) species variation.

2. Materials and methods

2.1. Sample collection

Fish samples were collected in 2001 (between 24 and 27 October), 2002 (between 23 October and 03 November) and 2003 (between 28 October and 10 November) on board of the German research vessel *Walther Herwig III* during surveys of the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) and the Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) within the East Greenland Sea (Fig. 1) (Palm and Klimpel, in press). The fishes were caught with a benthopelagic net at a trawling speed of approximately 4 knots. A total of 105 onion-eye grenadiers, *M. berglax*, 35 specimens in each year, were caught at 361 m mean trawling depth (trawling depth range: 329–405 m) in 2001, 334 m (278–387 m) in 2002 and 377 m (340–413 m) in 2003. All fishes were deep frozen at -40°C immediately after catch

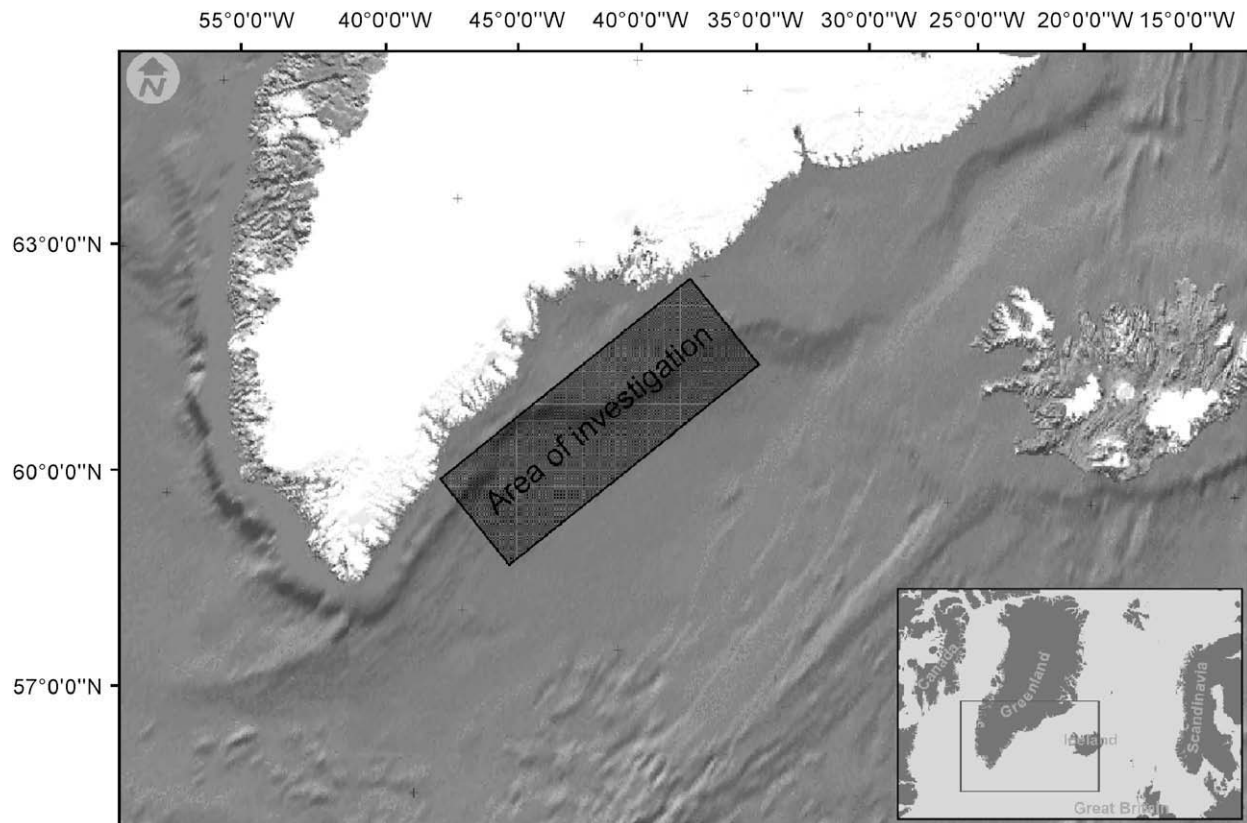


Fig. 1. Map of the area of investigation.

for subsequent examinations. Prior to examination, each fish specimen was defrosted at 0–1 °C.

2.2. *Ascaridoid nematode isolation and molecular analyses*

Nematodes isolated from the examined *M. berglax* were identified morphologically by existing keys and descriptions (Palm and Klimpel, in press). After isolation and identification, the nematodes were freed from host tissue and stored in 96% ethanol. Genomic DNA was isolated and purified from individual larvae (*A. simplex* (s.s.) and *P. decipiens* (s.s.), third stage larvae; *H. aduncum*, third and fourth stage larvae) with a genomic DNA extraction kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) according to the instructions of the manufacturer. The rDNA region comprising the ITS-1, 5.8S, ITS-2 and flanking sequences (= ITS+) was amplified using the previously described primers NC5 (5'-GTA GGT GAA CCT GCG GAA GGA TCA TT-3') and NC2 (5'-TTA GTT TCT TTT CCT CCG CT-3') (Zhu et al.,

2000). Each PCR (26 µl) included 13 µl Master-Mix (QIAGEN GmbH, Hilden, Germany) containing dNTP, MgCl₂, buffer and taq-polymerase, 3 µl of each primer, 2 µl distilled water and 5 µl genomic DNA. Each PCR was performed in a thermocycler (Biometra, Germany) under the following conditions: after an initial denaturation at 95 °C for 15 min, 30 cycles of 94 °C for 1 min (denaturation), 55 °C for 1 min (annealing), 72 °C for 1 min (extension), followed by a final extension at 72 °C for 5 min. Samples without DNA were included in each PCR run. PCR products were checked on 1% agarose gels. A 100-bp ladder marker (peqGOLD, Erlangen, Germany) was used to estimate the size of the PCR products. To identify the ascaridoid nematodes the PCR products were purified with EZNA Cycle-Pure Kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany). Afterwards a total volume of 7 µl, including 2 µl primer (individually) and 5 µl of the PCR product (250 ng/µl), was sequenced by Seqlab (Goettingen GmbH, Germany). Both spacers and the 5.8S gene from each PCR product were sequenced in both directions,

using primers NC5, NC13 (forward; 5'-ATC GAT GAA GAA CGC AGC-3'), NC13R (reverse; 5'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT-3'), XZ1R (reverse; 5'-GGA ATG AAC CCG ATG GCG CAA T-3') and NC2. The obtained sequences were identified via GenBank (BLAST) and aligned with previously characterized sequences of ascaridoid nematodes using CLUSTAL W (1.83) multiple sequence alignments (Thompson et al., 1994). Pairwise comparison was made on the basis of sequence differences (D) using the formula $D = 1 - (M/L)$ (Chilton et al., 1995), where M is the number of alignment positions at which the two species have a base in common, and L is the total number of alignment positions over which the two species are compared. These comparisons were performed independently for the sequence of each spacer, the 5.8S gene and combined sequence data for all three regions. Among the observed ascaridoids the nucleotide sequence of all three regions was compared. Resulting sequence data of ascaridoids from the East Greenland Sea were compared with previously published sequence data in GenBank to analyze intraspecific differences among the specimens.

3. Results

3.1. Ascaridoid nematode parasite fauna

As previously described by Palm and Klimpel (in press) the parasite fauna of *M. berglax* (35 species of each year) was highly diverse. The most abundant parasite taxon were the nematodes of the superfamily Ascaridoidea, especially the anisakids *A. simplex* (s.s.) and *P. decipiens* (s.s.) as well as the raphidascarid *H. aduncum*, which co-occur in the same specimen. The prevalence, intensity and mean intensity (in parentheses) of infestation for the respective nematode species were similar during the 3 years and for the three species (see Palm and Klimpel, in press), ranging from 42.9% to 62.9% and 1–31 (2.6–3.6) for *A. simplex* (s.s.), 22.9% to 40.0% and 1–8 (1.3–2.5) for *P. decipiens* (s.s.) and 28.6% to 60.0% and 1–9 (1.5–4.2) for *H. aduncum*.

3.2. Molecular analysis of the ascaridoid nematodes

A total of 18 specimens, two from each of the three ascaridoid species and examination year, were used for molecular identification. The sequence analyses of the nematodes demonstrated that in all

years we identified *A. simplex* (s.s.), *P. decipiens* (s.s.) and *H. aduncum*. For all three species, the amplified PCR product did not vary in size on the agarose gel. The lengths of the PCR product including the three regions with flanking sequences were ~950 bp long, depending on the species (*A. simplex* (s.s.) 910–952 bp, *P. decipiens* (s.s.) 917–950 bp, *H. aduncum* 914–952 bp). The G+C contents for the ITS-1, 5.8S and ITS-2 of rDNA ranged from 42.4% to 51.6% for *A. simplex* (s.s.), 43.6% to 51.6% for *P. decipiens* (s.s.) and 49.8% to 50.9% for *H. aduncum*. The length of the ITS-1 and ITS-2 sequences ranged from 323 to 401 bp and 281 to 307 bp, depending on the individual sequence, whereas all 5.8S sequences were 157 bp long, for all three species and years (Table 1). The alignment of the ITS-1, 5.8S and ITS-2 consensus sequences of one specimen each (from the year 2002) of *A. simplex* (s.s.), *P. decipiens* (s.s.) and *H. aduncum* is given in Fig. 2. Pairwise comparison of the ITS-1, 5.8S and ITS-2 is given in Table 2. Sequence differences between species for the ITS-1 (19.3–47.5%) and ITS-2 (44.1–59.5%) were greater than that for the 5.8S gene (0–3.8%).

Comparison of the ITS-1, 5.8S and ITS-2 sequence data of ascaridoid nematodes from the East Greenland Sea and those of previously published sequences from the Atlantic and Pacific Ocean (GenBank) showed no differences for *A. simplex* (s.s.) (0%, Mid-Atlantic Ridge and Norwegian Deep, Klimpel et al., 2007; 0%, Japan, Abe et al., 2005). The sequences of *P. decipiens* (s.s.) from the East Greenland Sea corresponded most with a sequence published from Richardson Bay, CA, USA (AY825253), and differed in four positions (0.5%). They differed in 11 (1.5%) positions in specimens collected from Monterey, CA, USA (AY821747) and Japan (AB277824). *H. aduncum*

Table 1

Average length (in bp) and G+C content (in %) of the first internal spacer (ITS-1), 5.8S and second internal spacer (ITS-2) rDNA sequences of the third stage larvae of *Anisakis simplex* (s.s.) and *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) and the third/ fourth stage larvae of *Hysterothylacium aduncum*

Species	ITS-1		5.8S		ITS-2	
	Length	G+C	Length	G+C	Length	G+C
<i>A. simplex</i> (s.s.)	362	46.9	157	51.6	307	42.4
<i>P. decipiens</i> (s.s.)	323	48.3	157	51.6	300	43.6
<i>H. aduncum</i>	401	50.6	157	50.9	281	49.8

Table 2

Pairwise comparison of the sequence differences (%) among *Anisakis simplex* (s.s.), *Pseudoterranova decipiens* (s.s.) and *Hysterothylacium aduncum* for the first internal transcript spacer, 5.8S and second internal transcript spacer and for all rDNA sequences combined

rDNA region	Species	<i>A. simplex</i> (s.s.)	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	<i>H. aduncum</i>
ITS-1	<i>A. simplex</i> (s.s.)	–	19.3	47.5
	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	19.3	–	44.9
	<i>H. aduncum</i>	47.5	44.9	–
5.8S	<i>A. simplex</i> (s.s.)	–	–	3.8
	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	–	–	3.8
	<i>H. aduncum</i>	3.8	3.8	–
ITS-2	<i>A. simplex</i> (s.s.)	–	44.1	56.3
	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	44.1	–	59.5
	<i>H. aduncum</i>	56.3	60	–
ITS-1, 5.8S, ITS-2	<i>A. simplex</i> (s.s.)	–	25.5	43.0
	<i>P. decipiens</i> (s.s.)	25.5	–	43.3
	<i>H. aduncum</i>	43.0	43.4	–

was compared with a sequence from Japan (AB277826). Only two positions in the ITS-1 (0.2%) and three positions in the ITS-2 (0.3%) differed from the sequences of *H. aduncum* from the East Greenland Sea. These differences were within an acceptable range (Zhu et al., 2000, 2002), so that the sequence of *P. decipiens* corresponded to those of the Richardson Bay and the sequence of *H. aduncum* to the one from Japan.

4. Discussion

This is the first molecular identification of ascaridoid nematodes from a deep-sea environment in the East Greenland Sea. The analyzed specimens from *M. berglax* could be identified as *A. simplex* (s.s.), *P. decipiens* (s.s.) and *H. aduncum*, and, based on our molecular data, no further sibling species could be detected. The ITS-1, 5.8S and ITS-2 sequences of *A. simplex* (s.s.) did not differ from previously published sequence data (GenBank), and the sequences of *P. decipiens* (s.s.) and *H. aduncum* were very similar to specimens from the USA and Japan. We thus detected a high similarity of the East Greenland Sea specimens to those from other geographical regions.

The length of the PCR product was similar to the results of Zhu et al. (1998; 2002). Sequence differences in the ITS-2 region were greater than that for the ITS-1 and 5.8S region. Differences in the ITS-1 and ITS-2 were highest between *A. simplex* (s.s.) and *H. aduncum* followed by differences between *H. aduncum* and *P. decipiens* (s.s.).

This result is different from those of Shih (2004), who reported a higher similarity between *H. aduncum* and *P. decipiens* (s.s.) in the analyzed regions. The 5.8S gene of *A. simplex* (s.s.) and *P. decipiens* (s.s.) was identical, whereas *H. aduncum* differed by 3.8%. This underlines the ITS-1 to ITS-2 region as a highly conserved region and suggests a low genetic variation in each *A. simplex* (s.s.), each *P. decipiens* (s.s.) and each *H. aduncum*.

A. simplex is a complex of sibling species with differences in their distribution and life-cycle strategies. *A. simplex* (s.s.) occurs predominantly in the North Atlantic and Pacific Oceans and has a pelagic life cycle (e.g. Klimpel et al., 2004), whereas *A. pegreffii* occurs in the Mediterranean Sea, northeast Atlantic and Southern Hemisphere, and similarly follows a pelagic life cycle (Mattiucci et al., 1997; Mattiucci and Nascetti, 2006). *A. simplex* C is also common in the Pacific Ocean (Pacific coast of Canada) and in the Southern Hemisphere (Mattiucci et al., 1997; Mattiucci and Nascetti, 2006). Our findings correspond to those of Klimpel et al. (2007), who examined *M. muelleri* (pearlside) from the Mid-Atlantic Ridge (1630–1650 m water depth) and the Norwegian Deep (175–215 m). The authors also identified *A. simplex* (s.s.) in both regions, and the comparison of the specimens from the East Greenland Sea, Mid-Atlantic Ridge, the Norwegian Deep and Japan showed no sequence difference in the ITS-1, 5.8S and ITS-2 regions.

P. decipiens is a cosmopolitan nematode that occurs in many hosts, mainly pinnipeds, from the boreal to the Antarctic regions. Likewise *A. simplex*,

the sealworm *P. decipiens* is a complex of sibling species. *P. decipiens* (s.s.) and *P. bulbosa* are distributed in the North Atlantic, Canadian Atlantic and the Norwegian and Barents Seas, whereas *P. krabbei* occurs in the North Atlantic and the Norwegian and Barents Seas. *P. decipiens* E has been identified in Antarctic waters, *P. cattani* in the Pacific Ocean and *P. azarasi* in Arctic–Boreal and Japanese waters (Zhu et al., 2002). In the East Greenland Sea, only minor differences could be detected between the sequences of our examples and those from California and Japan, verifying the occurrence of *P. decipiens* (s.s.) also in deep waters of the East Greenland Sea. Palm et al. (1994) and Palm (1999) likewise recorded *P. decipiens* E down to 710 m water depth in the eastern Weddell Sea and 820 m off the South Shetland Islands.

H. aduncum is one of the most ubiquitous helminth species in the North Atlantic that was also detected from the Pacific Ocean (Shih, 2004). In the North Atlantic and the Baltic Sea, *H. aduncum* is the only recognized species, but the taxonomy is still unresolved (e.g. Klimpel and Rückert, 2005). Until now most authors have believed that there is a single species of *H. aduncum* parasitizing marine teleosts, while other authors, such as Hartwich (1975), recognized three species: *H. aduncum* mainly from clupeids, *H. gadi* from gadoid fishes and *H. auctum* from *Zoarces viviparous* (eelpout) and several flatfishes of the Pleuronectiformes (Balbuena et al., 1998; Klimpel and Rückert, 2005). Likewise, Petter and Cabaret (1995) recorded differences between specimens collected from different fish species and proposed two subspecies (*H. aduncum aduncum*, *H. aduncum gadi*). As in *P. decipiens* (s.s.) there exists a high genetic similarity between the sequences of *H. aduncum* from the East Greenland Sea and the sequence data from Japan, suggesting the wide range of distribution for this fish parasitic nematode.

5. Conclusion

All three identified ascaridoid nematodes show wide distribution patterns while maintaining a high degree of genetic similarity. The studied ITS-1, 5.8S and ITS-2 sequences were highly similar to those of the specimens from other geographical regions and suggest high genetic homogeneity. This might be caused by (a) extensive final host migration in the case of *A. simplex* (s.s.), (b) an overlapping distribution of final host populations along the

continental shelves for *P. decipiens* (s.s.) and (c) a low host specificity and large population size in the intermediate and final hosts for *H. aduncum*. We cannot explain, however, why no further sibling species that occur commonly in North Atlantic fish could be recorded within the present study. This warrants further investigation, involving more hosts, regions and annual comparison.

Macrourids are one of the most important deep water fish families and are distributed in all oceans from the Arctic to Antarctic regions (Carrassón and Matallanas, 2002). They are entirely marine and have their greatest diversity on the upper continental and insular slopes, down to at least 4000 m (e.g. Jørgensen, 1996; Froese and Pauly, 2007). Our results confirm the dispersal of the generalistic ascaridoids *A. simplex* (s.s.), *P. decipiens* (s.s.) and *H. aduncum* into the deep-sea environment in the North Atlantic, as suggested by Palm and Klimpel (in press). Though having very different life cycles, pelagic (*A. simplex* (s.s.)), benthopelagic (*H. aduncum*) and benthic (*P. decipiens* (s.s.)), all three nematode species infect *M. berglax* at the studied deep water locality. This suggests the ability of the benthodemersal *M. berglax* to either feed in the upper pelagic environment, or to have access to infected pelagic invertebrates during their regular vertical migration.

Acknowledgments

We would like to thank L. Ungerechts (Institute of Geography, Heinrich-Heine-University, Düsseldorf) for providing the map of the area of investigation. The scientific staff and crew of the research vessel *Walther Herwig III* are thanked for their support during the sample collection. The present study was supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1).

References

- Abe, N., Ohya, N., Yanagiguchi, R., 2005. Molecular characterization of *Anisakis pegreffii* larvae in Pacific cod in Japan. *Journal of Helminthology* 79, 303–306.
- Abollo, E., Gestal, C., Pascual, S., 2001. *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective. *Parasitology Research* 87, 492–499.
- Abollo, E., Paggi, L., Pascual, S., D'Amelio, S., 2003. Occurrence of recombinant genotypes of *Anisakis simplex* s.s. and *Anisakis pegreffii* (Nematoda: Anisakidae) in an area of sympatry. *Infection, Genetics and Evolution* 3, 175–181.

- Balbuena, J.A., Karlsbakk, E., Saksvik, M., Kvenseseth, A.M., Nylund, A., 1998. New data on the early development of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisakidae). *Journal of Parasitology* 84, 615–617.
- Carrassón, M., Matallanas, J., 2002. Diets of deep-sea macrourid fishes in the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 234, 215–228.
- Chilton, N.B., Gasser, R.B., Beveridge, I., 1995. Differences in a ribosomal DNA sequence of morphologically indistinguishable species within the *Hypodontus macropi* complex (Nematoda: Strongyloidea). *International Journal of Parasitology* 25, 647–651.
- D'Amelio, S., Mathiopoulos, K.D., Santos, C.P., Pugachev, O.N., Webb, S.C., Picanço, M., Paggi, L., 2000. Genetic markers in ribosomal DNA for the identification of members of the genus *Anisakis* (Nematoda: Ascaridoidea) defined by polymerase chain reaction-based restriction fragment length polymorphism. *International Journal of Parasitology* 30, 223–226.
- Froese, R., Pauly, D. (Eds.), 2007. Fishbase. World Wide Web Electronic Publication. <www.Fishbase.org>, version (04/2007).
- Hartwich, G., 1975. Schlauchwürmer, Nematelminthes, Rund- oder Fadenwürmer, Nematoda parasitische Rundwürmer von Wirbeltieren. I. Rhabditida und Ascaridida. *Die Tierwelt Deutschlands*, vol. 1. Fischer, Jena.
- Jørgensen, O.A., 1996. Distribution and biology of grenadiers (Macrouridae) in West Greenland waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 18, 7–29.
- Klimpel, S., 2005. Distribution of nematodes of the family Anisakidae in commercially important fish species from the central and northern North Sea. *Zeitschrift für Fischkunde* 7, 161–168.
- Klimpel, S., Rückert, S., 2005. Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitology Research* 97, 340–343.
- Klimpel, S., Seehagen, A., Palm, H.W., Rosenthal, H., 2001. Deep-Water Metazoan Fish Parasites of the World. Logos Verlag, Berlin, 316pp.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Rückert, S., Piatkowski, U., 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitology Research* 94, 1–9.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Busch, M.W., Kellermanns, E., Rückert, S., 2006. Fish parasites in the Arctic deep-sea: poor diversity in meso-/bathypelagial vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Research I* 53, 1167–1181.
- Klimpel, S., Kellermanns, E., Palm, H.W., Moravec, F., 2007. Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurollicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (s.s.) from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology* 152, 725–732.
- Køie, M., 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Canadian Journal of Zoology* 71, 1289–1296.
- Marcogliese, D.J., 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Review in Fish Biology and Fisheries* 5, 336–371.
- Marques, J.F., Cabral, H.N., Busi, M., D'Amelio, S., 2006. Molecular identification of *Anisakis* species from Pleuronectiformes off the Portuguese coast. *Journal of Helminthology* 80, 47–51.
- Martin-Sánchez, J., Díaz-Gavilán, M., Artacho, M.E., Valero, A., 2003. Molecular arguments for considering *Hysterothylacium fabri* (Nematoda: Anisakidae) a complex of sibling species. *Parasitology Research* 89, 214–220.
- Martin-Sánchez, J., Artacho-Reinoso, M.E., Díaz-Gavilán, M., Valero-López, A., 2005. Structure of *Anisakis simplex* s.l. population in a region sympatric for *A. pegreffii* and *A. simplex* s.s. Absence of reproductive isolation between both species. *Molecular and Biochemical Parasitology* 141, 155–162.
- Mattiucci, S., Nascetti, G., 2006. Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* 13, 99–113.
- Mattiucci, S., Nascetti, G., Cianchi, R., Paggi, L., Arduino, P., Margolis, L., Bratney, J., Webb, S.C., D'Amelio, S., Orecchia, P., Bullini, L., 1997. Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Parasitology Research* 83, 401–416.
- McClelland, G., 2002. The trouble with sealworms (*Pseudoterranova decipiens* species complex, Nematoda): a review. *Parasitology* 124, S183–S203.
- Nadler, S.A., Hudspeth, D.S.S., 2000. Phylogeny of the Ascaridoidea (Nematoda: Ascaridida) based on three genes and morphology: hypotheses of structural and sequence evolution. *Journal of Parasitology* 86, 380–393.
- Nascetti, G., Paggi, L., Orecchia, P., Smith, J.W., Mattiucci, S., Bullini, L., 1986. Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* complex (Ascaridida: Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic. *International Journal of Parasitology* 16, 633–640.
- Palm, H.W., 1999. Ecology of *Pseudoterranova decipiens* Krabbe, 1878 (Nematoda: Anisakidae) from Antarctic waters. *Parasitology Research* 85, 638–646.
- Palm, H.W., Klimpel, S., in press. Metazoan fish parasites of *Macrourus berglax* Lacepède, 1801 and other macrourids of the North Atlantic: Invasion of the deep-sea from the continental shelf. *Deep-Sea Research II*.
- Palm, H.W., Andersen, K., Klöser, H., Plötz, J., 1994. Occurrence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) in fish from the south-eastern Weddell Sea (Antarctic). *Polar Biology* 14, 539–544.
- Petter, A.J., Cabaret, J., 1995. Ascaridoid nematodes of teleostean fishes from the eastern North Atlantic and seas of the north of Europe. *Parasite* 2, 217–230.
- Pontes, T., D'Amelio, S., Costa, G., Paggi, L., 2005. Molecular characterization of larval anisakid nematodes from marine fishes of Madeira by a PCR-based approach, with evidence for a new species. *Journal of Parasitology* 91, 1430–1434.
- Shih, H.H., 2004. Parasitic helminth fauna of the cutlass fish, *Trichiurus lepturus* L., and the differentiation of four anisakid nematode third-stage larvae by nuclear ribosomal DNA sequences. *Parasitology Research* 93, 188–195.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., Gibson, T.J., 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22, 4673–4680.
- Zhu, X.Q., Gasser, R.B., Podolska, M., Chilton, N.B., 1998. Characterisation of anisakid nematodes with zoonotic poten-

- tial by nuclear ribosomal DNA sequences. *International Journal of Parasitology* 28, 1911–1921.
- Zhu, X.Q., Gasser, R.B., Jacobs, D.E., Hung, G.C., Chilton, N.B., 2000. Relationships among some ascaridoid nematodes based on ribosomal DNA sequence data. *Parasitology Research* 86, 738–744.
- Zhu, X.Q., D'Amelio, S., Palm, H.W., Paggi, L., George-Nascimento, M., Gasser, R.B., 2002. SSCP-based identification of members within the *Pseudoterranova decipiens* complex (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) using genetic markers in the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. *Parasitology* 124, 615–623.

Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurolicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (s.s.) from the Mid-Atlantic Ridge

Sven Klimpel · Esra Kellermanns · Harry W. Palm · František Moravec

Received: 6 November 2006 / Accepted: 4 May 2007 / Published online: 30 May 2007
© Springer-Verlag 2007

Abstract A total of 200 *Maurolicus muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND) were studied for parasitic helminths. Two different metazoans were isolated from the MAR and five species from the ND. The predominant parasite species in both areas were tetrathyllidean cestode larvae (*Scolex pleuronectis*) and the anisakid nematode *Anisakis simplex sensu stricto* (s.s.), the latter being identified using genetic analysis of the internal transcribed spacer (ITS-1, ITS-2) and 5.8S regions of the rDNA. The parasite fauna of *M. muelleri* from the MAR was less species rich in comparison to ND, due to the deep-sea and oceanic environment. The digeneans *Brachyphallus crenatus* and *Lecithaster confusus* as well as the raphidascariid fish nematode *Hysterothylacium aduncum* were only collected from the ND. This can be explained either by the deep origin of the sampled fish specimens or the lack of suitable intermediate or final hosts in the region. Based on the frequent occurrence of *A. simplex* (s.s.) around the MAR and the ND, a pelagic life cycle is suggested at both localities, involving baleen and toothed whales as final and pelagic and mesopelagic fish and invertebrates as intermediate or paratenic hosts.

Introduction

Fish parasitological research in recent years mainly focused on the analysis and description of species that occur on or in the vicinity of the continental shelf regions. The deep-sea, the outer continental shelf regions or the Central Oceans have been less studied due to difficulties to obtain sufficient material (Klimpel et al. 2001). The Mid-Atlantic Ridge (MAR) system in the Atlantic Ocean is widely unknown in terms of parasites that inhabit oceanic or deep-sea fish in that region. A first fish parasitological examination from the MAR was carried out by Justine et al. (2002), who studied the zoarcid deep-sea hydrothermal vent fish *Pachycara thermophilum* from the Central Atlantic Ocean at 3,008–3,510 m water depth. The authors described a new nematode species, adding that only a single acanthocephalan has been described from another hydrothermal vent system, however, from the Central Pacific. No further records of the helminth fish parasite fauna from the MAR exist.

Helminth fish parasites can be widely distributed with an oceanic or even with a cosmopolitan distribution pattern. For example, the anisakid nematodes of the *Anisakis simplex* complex have been recorded from the North Atlantic and Pacific Ocean (Mattiucci et al. 1997). Genetic markers from multilocus allozyme electrophoresis have demonstrated that the morphospecies *A. simplex* is a complex of sibling species: (1) *A. simplex* (s.s.) from the North Atlantic and Pacific Ocean, (2) *A. pegreffii* from the Mediterranean Sea, North-East Atlantic and the Southern hemisphere and (3) *A. simplex* C from the Pacific coast of Canada and the Southern hemisphere (e.g. Mattiucci et al. 1997). These sibling species are morphologically very similar but genetically different and have distinct host preferences and geographical distributions (Marques et al. 2006). Mattiucci et al. (1997) suggested a mainly benthic or demersal life-cycle

Communicated by M. Wahl.

S. Klimpel (✉) · E. Kellermanns · H. W. Palm
Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology,
Heinrich-Heine-University Düsseldorf, Universitätsstrasse 1,
40225 Düsseldorf, Germany
e-mail: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de

F. Moravec
Institute of Parasitology, Academy of Science
of the Czech Republic, Branišovská 31,
37005 Ceske Budejovice, Czech Republic

for *A. simplex* (*s.s.*) and a mainly pelagic life-cycle for *A. pegreffii*. In contrast, Klimpel et al. (2004) proposed a pelagic life-cycle for *A. simplex* in the Norwegian Deep (ND), however, did not further identify the sibling species. From the Central Atlantic, e.g. around the MAR, no data on the occurrence of the *A. simplex* complex exist.

Mesopelagic fish species represent an important component of the oceanic community. The majority of these fishes exhibit extensive diurnal vertical migrations, from daytime water depths below 500 m into the productive surface layers at night (Pusch et al. 2004). They represent an important link between predators of higher trophic levels (e.g. whales, seabirds, piscivorous fishes) and zooplankton (Pusch et al. 2004), thus being important for the transmission of fish helminths into the final host. One of the most abundant fish species around the MAR is the mesopelagic pearlside *M. muelleri* (Sternoptychidae) (e.g. Badcock 1984; Bergstad 1990), feeding mostly on copepods and euphausiids (Rasmussen and Giske 1994; Klimpel et al. 2003). Previous parasitological investigations show that *M. muelleri* is heavily infested with different parasite species in the Herdlefjorden (western Norway) and the ND (Hamre and Karslbakk 2002; Klimpel et al. 2004).

The purpose of the present study was: (1) to identify the metazoan parasite fauna of *M. muelleri* from the MAR; (2) a genetic analysis of *A. simplex* (*s.s.*) from the MAR and from a new sample from the ND; (3) an analysis of the stomach content of both samples from the MAR and ND in order to (4) identify the transfer mechanism of the parasitic helminths at both localities. Finally, the parasite fauna from the MAR and the ND were compared in order to better understand the life-cycles and zoogeographical distribution of the collected parasites.

Materials and methods

Collection of samples

A total of 100 *M. muelleri* was sampled in June 2004 on board of the Norwegian research vessel G.O. Sars during the field phase of the international project MAR-ECO along the Mid-Atlantic Ridge (MAR). In May 2001, 100 *M. muelleri* were collected on board of the German research vessel RV Heinke during an annual cruise in the Norwegian Deep (ND) (see Klimpel et al. 2004). The Station of the MAR was located at 52°58N and 34°52W whereas the station in the ND was located south-east of Norway at 57°42N and 06°53E (Fig. 1). *M. muelleri* was collected at a water depth between 1,630 and 1,650 m at the MAR and between 175 and 215 m at the ND, respectively. In both areas the fish was caught by using pelagic nets (Åkra trawl at MAR; Kombitrawl 10 at ND) and at a trawling time of approx.

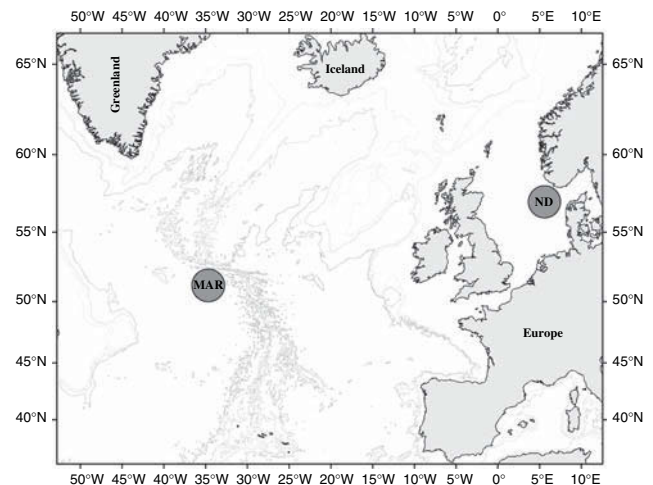


Fig. 1 Area of investigation with both sampling stations included the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

60 min in MAR and approx. 30 min in ND. All fishes were deep frozen at -20°C immediately after the catch for subsequent examination in the laboratory.

Parasitological examination

Prior to fish examination the morphometrical fish data, total length (TL) and total weight (TW), were recorded to the nearest 0.1 cm and 0.001 g, respectively. The eyes, skin, fins, gills, nostrils and mouth cavity of each fish specimen were studied for ectoparasites. The body cavity was opened to examine microscopically the liver, stomach, pyloric caeca, intestine and gonads for endoparasites. The stomach content was removed and all food items were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level, and grouped into taxonomic categories.

The isolated parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol/5% glycerine or in the case of anisakid nematodes some specimens were stored in 96% ethanol. For identification purposes, some nematodes were dehydrated in a graded ethanol series and transferred to 100% glycerine (Riemann 1988). Digenea and Cestoda were stained with Acetic carmine, dehydrated, cleared with Euge-nol or Creosote and mounted on Canada balsam. Parasite identification literature included Gibson et al. (2002) and Kjøie (1992) for Digenea, Khalil et al. (1994) for Cestoda and Kjøie (1993), Anderson (2000), Klimpel et al. (2004) and Abe et al. (2005) for Nematoda. The parasitological terminology used follows Bush et al. (1997).

PCR amplification and sequencing of ITS-1, 5.8S and ITS-2

Nematodes isolated from the examined *M. muelleri* were identified morphologically by existing keys and descriptions.

After isolation and identification the anisakid nematodes were fixed and stored in 96% ethanol. A total of 30 specimens of the nematode *A. simplex* (s.s.), two from each of the investigated areas, the Mid-Atlantic Ridge and the Norwegian Deep (AsMAR1-AsMAR15, AsND1-AsND15), were used for molecular identification. Genomic DNA was isolated and purified from individual larvae by using a genomic DNA extraction kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) according to the instructions of the manufacturer. The rDNA region comprising the ITS-1, 5.8 S, ITS-2 and flanking sequences (=ITS+) was amplified by using the previously described primers NC5 (5'-GTA GGT GAA CCT GCG GAA GGA TCA TT-3') and NC2 (5'-TTA GTT TCT TTT CCT CCG CT-3') (Zhu et al. 2000). PCR-reactions (26 µl) included 13 µl Master-Mix (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) containing dNTP, MgCl₂, Buffer and Taq-Polymerase, 3 µl of each primer, 2 µl dest. water and 5 µl genomic DNA. Each PCR reaction was performed in a thermocycler (Biometra, Germany) under the following conditions: after initial denaturation at 95°C for 15 min, 30 cycles at 94°C for 1 min (denaturation), 55°C for 1 min (annealing), 72°C for 1 min (extension), followed by a final extension at 72°C for 5 min. Samples without DNA were included in each PCR run. PCR products were checked on 1% agarose gels. A 100-bp ladder marker (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) was used to estimate the size of the PCR products. To identify the anisakid nematodes, the PCR products were purified with E.Z.N.A. Cycle-Pure Kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany). Afterwards a total volume of 7 µl, including 2 µl primer (individually) and 5 µl of the PCR product (250 ng/µl) were sequenced by SeqLab (Goettingen GmbH, Germany). Both spacers and the 5.8 S gene were sequenced in both directions from each PCR product, using primers NC5, NC13 (forward 5'-ATC GAT GAA GAA CGC AGC-3'), NC13R (reverse; 5'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT-3'), XZ1R (reverse; 5'-GGA ATG AAC CCG ATG GCG CAA T-3')

and NC2. The obtained sequences were identified via GenBank and aligned with previously characterized sequences of the *Anisakis simplex* complex, using CLUSTAL W (1.83) Multiple Sequence Alignments (Thompson et al. 1994).

Analysis of the stomach contents

Subsamples of 40 fish specimens from the MAR and 50 specimens from the ND were analyzed for stomach contents. In order to determine the relative importance of food items, the frequency of occurrence of each prey item *i* (%F_{*i*}) and its percentage by number (%N) was calculated (Hyslop 1980). %F_{*i*} was calculated as the number of stomachs with prey item *i* compared to all non-empty stomachs; %N was calculated as the number of prey item *i* compared to the total number of all prey items (Hyslop 1980).

Results

Parasite fauna of *M. muelleri*

Mid-Atlantic Ridge (MAR)

The parasite fauna of *M. muelleri* with total lengths between 4.1 and 6.3 cm (mean 5.6 cm) and total weights ranging from 0.494 to 2.630 g (mean 1.337 g) consisted of two different parasite species (Table 1). The third-stage larvae (L3) of the anisakid nematode *Anisakis simplex* (s.s.) (molecular analysis see below) were found in or on the organs of the body cavity. Larval tetraphyllidean cestodes (*Scolex pleuronectis*) were found in the lumen of the intestine. These tetraphyllideans are distributed circumpolar and have been found in various fish species (e.g. Klimpel et al. 2001). However, further identification is not possible without strobila characters or knowledge of the life-cycle.

Table 1 Prevalence (*P*), intensity (*I*), and mean intensity (mI ± SD) of infestation of *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Geographical region parasite species	Adult/ larva	Mid-Atlantic Ridge (MAR)			Norwegian Deep (ND)		
		<i>P</i> (%)	<i>I</i>	mI (±SD)	<i>P</i> (%)	<i>I</i>	mI (±SD)
Digenea							
<i>Brachyphallus crenatus</i>	a				4.0	1	1.0(±0.20)
<i>Lecithaster confuses</i>	a				12.0	1–2	1.1(±0.36)
Cestoda							
Tetraphyllidea indet. (<i>Scolex pleuronectis</i>)	1	24.0	1–4	1.7(±0.69)	20.0	1–4	1.4(±0.67)
Nematoda							
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.)	1	19.0	1	1.0(±0.42)	24.0	1–3	1.3(±0.61)
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	1				100.0	1–7	5.2(±1.63)

a adult, l larva

Table 2 Average length (in bp) and G + C contents (in %) of the ITS-1 (partial sequence), 5.8S and ITS-2 (complete sequence) rDNA sequences of the third stage larvae of *Anisakis simplex* (s.s.) isolated from *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Parasite species	Geographical origin	ITS-1		5.8S		ITS-2	
		Length	G + C	Length	G + C	Length	G + C
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.)	MAR	362	47.1	157	50.9–51.6	326	36.3–41.4
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.)	ND	362	46.8–47.1	157	51.6	331	42.1–42.7

Norwegian Deep (ND)

Five different parasite species were found in *M. muelleri* with total lengths between 5.0 and 6.4 cm (mean 5.9 cm) and total weights between 0.989 and 2.693 g (mean 1.803 g) (Table 1). Both Digenea, *Brachyphallus crenatus* and *Lecithaster confusus*, were adult and were located either in the stomach or in the intestine, respectively. The intestinal lumen of *M. muelleri* was infested with unidentified tetrahyllidean larvae (*S. pleuronectis*), that were the predominant parasites together with the nematodes. Nematoda consisted of the anisakid species *A. simplex* (s.s.) (molecular analysis see below) and the raphidascarid species *H. aduncum*. The third-stage larvae (L3) of *A. simplex* (s.s.) were found in or on the organs of the body cavity. Third-/fourth-stage larvae (L3/L4) of *H. aduncum* specimens were isolated exclusively from the organs of the body cavity.

Molecular analysis of the *Anisakis simplex* complex

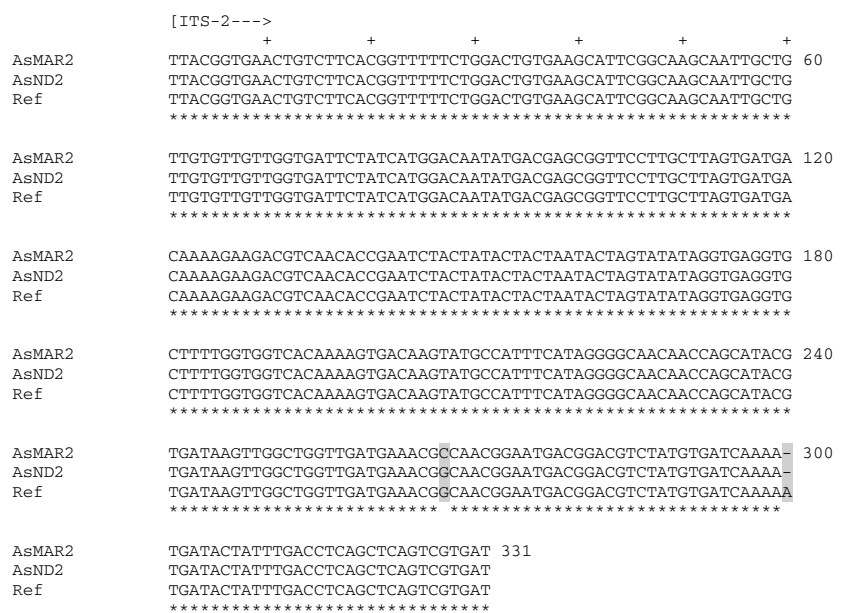
The ITS-1, 5.8 S and ITS-2 rDNA sequences were determined for 15 anisakid nematodes from MAR (AsMAR1-AsMAR15) and 15 from the ND (AsND1-AsND15). For the three rDNA regions no size variation was detected on

the agarose gels among any of the 30 samples. The identification via GenBank showed that all 30 samples belong to *A. simplex* (s.s.). Pairwise comparison with other species of the *A. simplex* complex showed more differences than with *A. simplex* (s.s.). Table 2 shows the characteristics for each individual. The G + C contents for the three regions of rDNA of all individuals ranged from 36.3 to 51.6%. The length of the ITS-1 sequence was 362 bp for both sampling areas whereas the ITS-2 sequences ranged from 254 to 331 bp, depending on the sampling area. The length of the 5.8 S sequence of the samples was 157 bp, respectively. Sequence differences between the ITS-2 (MAR 0.6%, ND 0.3%) were greater than for the ITS-1 (0.0%) and 5.8 S gene (0.0%). The polymorphism in the ITS-2 is negligibly low and the alignment of the ITS-2 consensus sequence of one example of *A. simplex* (s.s.) from the MAR and from the ND are given in Fig. 2. *A. simplex* (s.s.) was found with similar infestation rates in *M. muelleri* from both areas (see Table 1).

Stomach contents of *M. muelleri*

A total of 25 *M. muelleri* specimens from the MAR had empty stomachs, while 15 had food items in the stomach.

Fig. 2 Alignment of the ITS-2 (complete sequence) consensus sequence for third stage larva of *Anisakis simplex* (s.s.) (As) from the Mid-Atlantic Ridge (MAR), Norwegian Deep (ND) and reference (Ref) of Abe et al. (2005). The numbers refer to the alignment position and the asterisk indicates differences among the two localities



The diet consisted exclusively of crustaceans, belonging to the Copepoda and Crustacea indet (Table 3). The frequency of occurrence ($F_i\%$) and numerically ($N\%$) was highest for the Crustacea indet., followed by the Copepoda.

A total of 16 *M. muelleri* specimens from the ND had empty stomachs, while 34 had one or more food items in their stomachs. All prey items belonged to the Crustacea, mainly Copepoda and Euphausiacea (Table 3). Numerically ($N\%$), the Copepoda *Calanus finmarchicus* was dominant, followed by the copepod *Paraeuchaeta (Euchaeta) norvegica* and the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica*. The frequency of occurrence ($F_i\%$) was highest for the Euphausiacea, followed by Copepoda, and Crustacea indet.

Discussion

Maurolicus muelleri from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) as well as from the Norwegian Deep (ND) were both infected with the anisakid nematode *Anisakis simplex* based on morphological characters. The identification and differentiation of the larval stages within the genus *Anisakis* on morphology alone, however, is neither easy nor always possible. Molecular techniques have provided alternative methods for easier parasite identification (e.g. McManus and Bowles 1996; Abollo et al. 2003; Marques et al. 2006). Genetic analyses of the *A. simplex* complex classify at least three sibling species in the Atlantic Ocean: *A. simplex* (*s.s.*) (formerly *A. simplex* B), *A. pegreffii* (formerly *A. simplex* A) and *A. simplex* C (Nascetti et al. 1986). Within the present study we amplified the ITS-1, 5.8 S, and ITS-2 rDNA regions with earlier described primers (Zhu et al. 1998, 2000). The length of the PCR products of *A. simplex* (*s.s.*) from MAR and ND including the ITS-1, 5.8 S and ITS-2 were 899–918 bp long, respectively, thus corresponding to the results by Zhu et al. (1998). Sequence differences between the ITS-2 (MAR 0.6%, ND 0.3%) regions were greater than for the ITS-1 (0.0%) and 5.8 S gene (0.0%),

similarly than recorded from other specimens from *A. simplex* (*s.s.*). These sequence differences in the ITS-2 between the *A. simplex* (*s.s.*) of both studied area are within the range of that established among members of anisakid nematodes (Zhu et al. 2002). Polymorphism has been shown to exist in the ITS of other parasitic nematodes and appears to be a consequence of DNA turnover mechanisms e.g. gene conversion and transposition (Zhu et al. 1998).

Solely two positions in the ITS-2 sequence of AsMAR2 (pos. 267 and 300) differ from the reference (Ref) sequence (Abe et al. 2005). Position 267 differed from any of the currently described sibling species within the *A. simplex* complex. The only difference in the sequence of AsND2 from Ref-sequence was on pos. 300 and is the same with pos. 267 of Ref-sequence (Fig. 2). The sequences of *A. simplex* from both areas corresponded (MAR 98.0% identities; ND 99.0% identities) to previously described sequences of *A. simplex* (*s.s.*) (Abe et al. 2005).

In contrast to Marques et al. (2006) and Abe et al. (2005), no hybrids or other sibling species, such as *A. pegreffii*, could be detected in the 30 samples from *M. muelleri* from both localities. The former authors could demonstrate that hybrids of the *A. simplex* complex only occur if *A. simplex* (*s.s.*) and sibling species occur in the same fish species and the same area. The absence of hybrids associated with the absence of sibling species within the present study might be explained by the presence of similar suitable final hosts for *A. simplex* (*s.s.*) at both localities. The MAR as well as the ND are typical pelagic systems with a temporal occurrence of the cetacean final hosts during their extensive long-range migrations. Main definitive hosts, such as *Phocoena phocoena* (Harbour porpoise), *Globicephala melas* (Long-finned pilot whale), *Grampus griseus* (Risso's dolphin), *Pseudorca crassidens* (False killer whale), *Orcinus orca* (Killer whale) and *Balaenoptera acutorostrata* (Minke whale) are abundant at the MAR and the ND (Reid et al. 2003), and are heavily infested with *A. simplex* (*s.s.*) (Mattiucci et al. 1997; Gibson et al. 1998).

Table 3 Frequency of occurrence (F_i) and numerical percentage of prey i (N) of the food items identified from the stomach contents of *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Geographical region prey item	Mid-Atlantic Ridge (MAR)		Norwegian Deep (ND)	
	F_i (%)	N (%)	F_i (%)	N (%)
Copepoda				
<i>Calanus finmarchicus</i>			73.53	87.38
<i>Paraeuchaeta (Euchaeta) norvegica</i>			17.65	8.68
Copepoda (Calanoida)	6.67	43.32		
Euphausiacea				
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>			17.65	2.96
Crustacea indet.	93.33	56.68	5.88	0.99

Mattiucci et al. (1997) suggested and Abollo et al. (2001) supported that *A. simplex* (s.s.) has a benthic or demersal life-cycle, while *A. pegreffii* mainly follows a pelagic life-cycle. *A. pegreffii* has been recorded from the Mediterranean Sea and was suggested to occur from the North Atlantic to the Australian Sea, thus also being able to occur at the MAR. The studied *M. muelleri* is a strictly mesopelagic fish species that migrates into the shallower parts of the mesopelagial and into the epipelagial, but does not live demersal. It feeds only on pelagic invertebrates that can serve as parasite transmitters. Thus, the fish ecology would favor infestation with *A. pegreffii* instead of *A. simplex* (s.s.) at the studied locality at the MAR. However, we could only isolate *A. simplex* (s.s.) with relatively high infestation rates. Therefore we cannot support a benthic or demersal life-cycle for *A. simplex* (s.s.) within the studied oceanic environments. A recent publication on the diet composition and the trophic level of marine mammals (whales and seals) demonstrated that the final hosts of *A. simplex* (s.s.) mainly feed on pelagic invertebrates and vertebrates such as larger zooplankton, squids and pelagic fish (Pauly et al. 1998). Klimpel et al. (2004) proposed a pelagic life-cycle for *A. simplex* in the ND, involving the pelagic copepode *Paraeuchaeta* (*Euchaeta*) *norvegica* as first intermediate and the mesopelagic *M. muelleri* as second intermediate host. These nematodes were identified as *A. simplex* (s.s.) within the present study and we propose a similar pelagic life-cycle for these species at the MAR.

The mesopelagic *M. muelleri* is distributed in the North and Central Atlantic Ocean and occurs down to a water depth of 1,500 m (Froese and Pauly 2007), but rather between 100 and 400 m by day with a dusk migration into the upper 100 m (Badcock 1984). The distribution in the ND is relatively shallower, with preferred water depths between 150 and 250 m during the day and between 10 and 40 m at night (e.g. Kaartvedt et al. 1998). Previous parasitological and ecological investigations show that *M. muelleri* is heavily infested with different parasite species and that this fish species feeds primarily on copepods and euphausiids (e.g. Hamre and Karlsbakk 2002; Klimpel et al. 2001, 2004). Our results from the MAR show that only two parasite species occurred in the sampled fish. *A. simplex* (s.s.) as well as the tetraphyllidean cestode larvae (*Scolex pleuronectis*) are also common in the ND within the present and previous studies (Klimpel et al. 2004). The presence of the cestode order Tetraphyllidea in relatively high number in both areas is not surprising, since these cestodes are very common in all kinds of predatory oceanic fish and also in the deep-sea (e.g. Klimpel et al. 2001). Their life-cycle is still unresolved, marine Crustacea (Copepoda) are probably first intermediate and different fish species serve as second intermediate and elasmobranchs as final hosts.

Both fish samples from the MAR and the ND had a similar size range and also harboured similar prey items. As typical zooplankton feeders with small fish size, a parasite accumulation in *M. muelleri* as a paratenic host can be excluded to explain the higher parasite species richness in the ND compared to the MAR. Thus, any difference must be linked to the absence of important intermediate or final hosts in the deep water system around the MAR. Almost all encountered helminth parasites are known or believed to use planktonic invertebrates as intermediate hosts. These include *Brachyphallus crenatus*, *Lecithaster confusus* (both Digenea) and *A. simplex* (s.s.). *B. crenatus* is a typical pelagic parasite species of marine fishes with an Arctic-boreal distribution and a depth range from shallow waters down to several hundred meters into the mesopelagic zone (Kjøie 1992; Bray 2004). The life-cycle includes the gastropod *Retusa obtusa* (Opisthobranchia) as obligatory first intermediate host and pelagic invertebrates as second intermediate hosts (Kjøie 1992). The geographical distribution of *B. crenatus* in the definitive fish hosts corresponds with the distribution of the gastropod host, because *R. obtusa* occurs from Greenland to Scandinavian waters from the shallow down to 300 m water depth (Thompson 1988; Kjøie 1992). The occurrence of the suitable first intermediate host can explain the presence of *B. crenatus* in fish from the ND as well as the absence of this parasite in the MAR down to approx. 1,600 m. The life-cycle of *L. confusus* also includes a gastropod as first and smaller pelagic invertebrates as second intermediate hosts. Hunningen and Cable (1943) demonstrated that Copepoda (Calanoida) get infested with free-swimming cercariae and function as intermediate hosts. Because copepods as second intermediate hosts play a pivotal role as food item over the total lifespan of *M. muelleri*, the absence of a suitable first intermediate host in the deep-sea might be considered as the reason for the absence of this trematode species in the MAR.

Both collected nematodes are abundant parasites of invertebrate and vertebrate hosts throughout the entire Atlantic Ocean (Klimpel et al. 2006a, b). The third-stage larvae (L3) of *A. simplex* have been found primarily in small shallow water copepods, in larger deep-sea copepods (*Paraeuchaeta* (*Euchaeta*) *norvegica*) and in many euphausiid species (Hays et al. 1998; Klimpel et al. 2004; Smith and Snyder 2005, discussion see above), and occurred at both studied localities. The fish nematode *Hysterothylacium aduncum* uses various inshore pelagic and benthic invertebrates (crustaceans and non-crustaceans) as obligatory intermediate hosts (Kjøie 1993; Klimpel and Rückert 2005), and was absent in MAR. The diet of *M. muelleri* consists of crustacean zooplankton organisms, with calanoid copepods as the dominant prey item. In particular geographical areas, seasons or stratified waters (e.g. fronts), hyperiids, chaetognaths and euphausiids are included in the

diet and act as intermediate hosts for *H. aduncum* (Hamre and Karslbakk 2002; Klimpel and Rückert 2005). The mature adult stages of *H. aduncum* are commonly found in the digestive tracts of many different marine fish as final hosts. The absence of *H. aduncum* at the MAR can be either explained by the absence of suitable final hosts at the studied locality at the MAR, or by the deep origin of the sampled fish specimens, where the abundance of nematodes is significantly decreasing with water depth (data taken from Klimpel et al. 2001).

Summarizing the above, *M. muelleri* from the MAR has a relatively poor parasite fauna in comparison to the NE Atlantic continental shelf region. This is similar to the results by Reimer (1975) who investigated *M. muelleri* from the Northwest African coast. He recorded the digenean *Lecithaster confusus* and the nematode genus *Contra-caecum*, two parasite species from deeper waters between 300 and 550 m. The depth limits add the vertical distribution of the collected pelagic parasite species, though most of them are known for a wide range of zoogeographical distribution. Studies from other regions and different depths along the MAR must further clarify the ability of originally continental or oceanic parasites to invade the deep-sea.

Acknowledgments We would like to thank Prof. R. Gasser for helpful comments of an earlier draft of the manuscript. The scientific staff and the crew of the Norwegian research vessel G.O. Sars are thanked for their help during the collection of the material. This study was initiated by the international Census of Marine Life project Mar-Eco coordinated by the Institute of Marine Research in Bergen, Norway. The present study was supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1, PA 664/4-1) and the German Academic Exchange Service (DAAD Klimpel D/05/51605).

References

- Abe N, Ohya N, Yanagiguchi R (2005) Molecular characterization of *Anisakis pegreffii* larvae in Pacific cod in Japan. *J Helminthol* 79:303–306
- Abollo E, Gestal C, Pascual S (2001) *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective. *Parasitol Res* 87:492–499
- Abollo E, Paggi L, Pascual S, D'Amelio S (2003) Occurrence of recombinant genotypes of *Anisakis simplex* s.s. and *Anisakis pegreffii* (Nematoda: Anisakidae) in an area of sympatry. *Infect Genet Evol* 3:175–181
- Anderson RC (2000) Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Oxford University Press/CAB International, Wallingford
- Badcock J (1984) Sternopychidae. In: Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) *Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean*. UNESCO, Paris, pp 311–312
- Bergstad OA (1990) Ecology of the fishes of the Norwegian Deep: distribution and species assemblage. *Neth J Sea Res* 25:237–266
- Bray RA (2004) The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. *Folia Parasitol* 51:268–274
- Bush O, Lafferty AD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575–583
- Froese R, Pauly D (2007) FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://www.fishbase.org>, version 01/2007
- Gibson DI, Harris EA, Bray RA, Jepson PD, Kuiken T, Baker JR, Simpson VR (1998) A survey of the helminth parasites of cetaceans stranded on the coast of England and Wales during the period 1990–1994. *J Zool (Lond)* 244:563–574
- Gibson DI, Jones A, Bray RA (2002) Keys to the Trematoda, vol 1. CAB International and The Natural History Museum London, Wallingford
- Hamre LA, Karslbakk E (2002) Metazoan parasites of *Maurolicus muelleri* (Gmelin) (Sternopychidae) in Herdlefjorden, western Norway. *Sarsia* 87:47–54
- Hays R, Measures LN, Huot J (1998) Euphausiids as intermediate hosts of *Anisakis simplex* in the St Lawrence estuary. *Can J Zool* 76:1226–1235
- Hunnington AV, Cable RM (1943) The life history of *Lecithaster confusus* Odhner (Trematoda: Hemiuridae). *J Parasitol* 29:71–79
- Hyslop EJ (1980) Stomach content analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429
- Justine JL, Cassone J, Petter A (2002) *Moravecinema segonzaci* gen. et sp. n. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Pachycara thermophilum* (Zoarcidae), a deep-sea hydrothermal vent fish from the Mid-Atlantic Ridge. *Folia Parasitol* 49:299–303
- Kaartvedt S, Knust T, Holst JC (1998) Schooling of the vertically migrating mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in light summer nights. *Mar Ecol Prog Ser* 170:287–290
- Khalil LF, Jones A, Bray RA (1994) Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford
- Klimpel S, Rückert S (2005) Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitol Res* 97:141–149
- Klimpel S, Seehagen A, Palm HW, Rosenthal H (2001) Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos Verlag Berlin
- Klimpel S, Palm HW, Seehagen A (2003) Metazoan parasites and food composition of juvenile *Etmopterus spinax* (L., 1758) (Dalatiidae, Squaliformes) from the Norwegian Deep. *Parasitol Res* 89:245–251
- Klimpel S, Palm HW, Rückert S, Piatkowski U (2004) The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitol Res* 94:1–9
- Klimpel S, Palm HW, Busch MW, Kellermanns E, Rückert S (2006a) Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in meso-/bathypelagial vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Res Pt I* 53:1167–1181
- Klimpel S, Rückert S, Piatkowski U, Palm HW, Hanel R (2006b) Diet and metazoan parasites of silver scabbard fish *Lepidopus caudatus* from the Great Meteor Seamount (North Atlantic). *Mar Ecol Prog Ser* 315:249–257
- Kjøie M (1992) Life cycle and structure of the fish digenean *Brachyphallus crenatus* (Hemiuridae). *J Parasitol* 78:338–343
- Kjøie M (1993) Aspects of the life-cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can J Zool* 71:1289–1296
- Marques JF, Cabral HN, Busi M, D'Amelio S (2006) Molecular identification of *Anisakis* species from Pleuronectiformes off the Portuguese coast. *J Helminthol* 80:47–51
- Mattiucci S, Nascetti G, Cianchi R, Paggi L, Arduino P, Margolis L, Brattey J, Webb SC, D'Amelio S, Orecchia P, Bullini L (1997) Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *J Parasitol* 83:401–416

- McManus DP, Bowles J (1996) Molecular genetic approaches to parasite identification: their value in diagnostic parasitology and systematics. *Int J Parasitol* 26:687–704
- Nascetti G, Paggi L, Orecchia P, Smith JW, Mattiucci S, Bullini L (1986) Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* complex (Ascaridida: Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic. *Int J Parasitol* 16:633–640
- Pauly D, Trites AW, Capuli E, Christensen V (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J Mar Sci* 55:467–481
- Pusch C, Schnack-Schiel S, Mizdalski E, von Westernhagen H (2004) Feeding ecology of three myctophid species at the Great Meteor Seamount (North-east Atlantic). *Arch Fish Mar Res* 51:251–271
- Rasmussen OI, Giske J (1994) Life-history parameters and vertical distribution of *Maurolicus muelleri* in Masfjorden in summer. *Mar Biol* 120:649–664
- Reid JB, Evons PGH, Northridge SP (2003) Atlas of Cetacean distribution in north-west European waters. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough
- Reimer L (1975) Helminthen von Fischen des Mesopelagials von Nordwestafrika. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule Güstrow* 2:151–172
- Riemann F (1988) Nematoda. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 293–301
- Smith JW, Snyder JM (2005) New locality records for third-stage larvae of *Anisakis simplex* (sensu lato) (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa raschii* from Prince William Sound, Alaska. *Parasitol Res* 97:539–542
- Thompson TE (1988) Molluscs: Benthic opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda). *Synopses of the British Fauna* 8
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res* 22:4673–4680
- Zhu XQ, Gasser RB, Podolska M, Chilton NB (1998) Characterisation of anisakid nematodes with zoonotic potential by nuclear ribosomal DNA sequences. *Int J Parasitol* 28:1911–1921
- Zhu X, Gasser RB, Jacobs DE, Hung GC, Chilton NB (2000) Relationships among some ascaridoid nematodes based on ribosomal DNA sequence data. *Parasitol Res* 86:738–744
- Zhu XQ, D'Amelio S, Palm HW, Paggi L, George-Nascimento M, Gasser RB (2002) SSCP-based identification of members within the *Pseudoterranova decipiens* complex (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) using genetic markers in the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. *Parasitology* 124:615–623

Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurolicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (*s.s.*) from the Mid-Atlantic Ridge

Sven Klimpel · Esra Kellermanns · Harry W. Palm · František Moravec

Received: 6 November 2006 / Accepted: 4 May 2007 / Published online: 30 May 2007
© Springer-Verlag 2007

Abstract A total of 200 *Maurolicus muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND) were studied for parasitic helminths. Two different metazoans were isolated from the MAR and five species from the ND. The predominant parasite species in both areas were tetrathyllidean cestode larvae (*Scolex pleuronectis*) and the anisakid nematode *Anisakis simplex sensu stricto* (*s.s.*), the latter being identified using genetic analysis of the internal transcribed spacer (ITS-1, ITS-2) and 5.8S regions of the rDNA. The parasite fauna of *M. muelleri* from the MAR was less species rich in comparison to ND, due to the deep-sea and oceanic environment. The digeneans *Brachyphallus crenatus* and *Lecithaster confusus* as well as the raphidascarid fish nematode *Hysterothylacium aduncum* were only collected from the ND. This can be explained either by the deep origin of the sampled fish specimens or the lack of suitable intermediate or final hosts in the region. Based on the frequent occurrence of *A. simplex* (*s.s.*) around the MAR and the ND, a pelagic life cycle is suggested at both localities, involving baleen and toothed whales as final and pelagic and mesopelagic fish and invertebrates as intermediate or paratenic hosts.

Introduction

Fish parasitological research in recent years mainly focused on the analysis and description of species that occur on or in the vicinity of the continental shelf regions. The deep-sea, the outer continental shelf regions or the Central Oceans have been less studied due to difficulties to obtain sufficient material (Klimpel et al. 2001). The Mid-Atlantic Ridge (MAR) system in the Atlantic Ocean is widely unknown in terms of parasites that inhabit oceanic or deep-sea fish in that region. A first fish parasitological examination from the MAR was carried out by Justine et al. (2002), who studied the zoarcid deep-sea hydrothermal vent fish *Pachycara thermophilum* from the Central Atlantic Ocean at 3,008–3,510 m water depth. The authors described a new nematode species, adding that only a single acanthocephalan has been described from another hydrothermal vent system, however, from the Central Pacific. No further records of the helminth fish parasite fauna from the MAR exist.

Helminth fish parasites can be widely distributed with an oceanic or even with a cosmopolitan distribution pattern. For example, the anisakid nematodes of the *Anisakis simplex* complex have been recorded from the North Atlantic and Pacific Ocean (Mattiucci et al. 1997). Genetic markers from multilocus allozyme electrophoresis have demonstrated that the morphospecies *A. simplex* is a complex of sibling species: (1) *A. simplex* (*s.s.*) from the North Atlantic and Pacific Ocean, (2) *A. pegreffii* from the Mediterranean Sea, North-East Atlantic and the Southern hemisphere and (3) *A. simplex* C from the Pacific coast of Canada and the Southern hemisphere (e.g. Mattiucci et al. 1997). These sibling species are morphologically very similar but genetically different and have distinct host preferences and geographical distributions (Marques et al. 2006). Mattiucci et al. (1997) suggested a mainly benthic or demersal life-cycle

Communicated by M. Wahl.

S. Klimpel (✉) · E. Kellermanns · H. W. Palm
Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology,
Heinrich-Heine-University Düsseldorf, Universitätsstrasse 1,
40225 Düsseldorf, Germany
e-mail: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de

F. Moravec
Institute of Parasitology, Academy of Science
of the Czech Republic, Branišovská 31,
37005 Ceske Budejovice, Czech Republic

for *A. simplex* (*s.s.*) and a mainly pelagic life-cycle for *A. pegreffii*. In contrast, Klimpel et al. (2004) proposed a pelagic life-cycle for *A. simplex* in the Norwegian Deep (ND), however, did not further identify the sibling species. From the Central Atlantic, e.g. around the MAR, no data on the occurrence of the *A. simplex* complex exist.

Mesopelagic fish species represent an important component of the oceanic community. The majority of these fishes exhibit extensive diurnal vertical migrations, from daytime water depths below 500 m into the productive surface layers at night (Pusch et al. 2004). They represent an important link between predators of higher trophic levels (e.g. whales, seabirds, piscivorous fishes) and zooplankton (Pusch et al. 2004), thus being important for the transmission of fish helminths into the final host. One of the most abundant fish species around the MAR is the mesopelagic pearlside *M. muelleri* (Sternoptychidae) (e.g. Badcock 1984; Bergstad 1990), feeding mostly on copepods and euphausiids (Rasmussen and Giske 1994; Klimpel et al. 2003). Previous parasitological investigations show that *M. muelleri* is heavily infested with different parasite species in the Herdlefjorden (western Norway) and the ND (Hamre and Karslbakk 2002; Klimpel et al. 2004).

The purpose of the present study was: (1) to identify the metazoan parasite fauna of *M. muelleri* from the MAR; (2) a genetic analysis of *A. simplex* (*s.s.*) from the MAR and from a new sample from the ND; (3) an analysis of the stomach content of both samples from the MAR and ND in order to (4) identify the transfer mechanism of the parasitic helminths at both localities. Finally, the parasite fauna from the MAR and the ND were compared in order to better understand the life-cycles and zoogeographical distribution of the collected parasites.

Materials and methods

Collection of samples

A total of 100 *M. muelleri* was sampled in June 2004 on board of the Norwegian research vessel G.O. Sars during the field phase of the international project MAR-ECO along the Mid-Atlantic Ridge (MAR). In May 2001, 100 *M. muelleri* were collected on board of the German research vessel RV Heinke during an annual cruise in the Norwegian Deep (ND) (see Klimpel et al. 2004). The Station of the MAR was located at 52°58N and 34°52W whereas the station in the ND was located south-east of Norway at 57°42N and 06°53E (Fig. 1). *M. muelleri* was collected at a water depth between 1,630 and 1,650 m at the MAR and between 175 and 215 m at the ND, respectively. In both areas the fish was caught by using pelagic nets (Åkra trawl at MAR; Kombitrawl 10 at ND) and at a trawling time of approx.

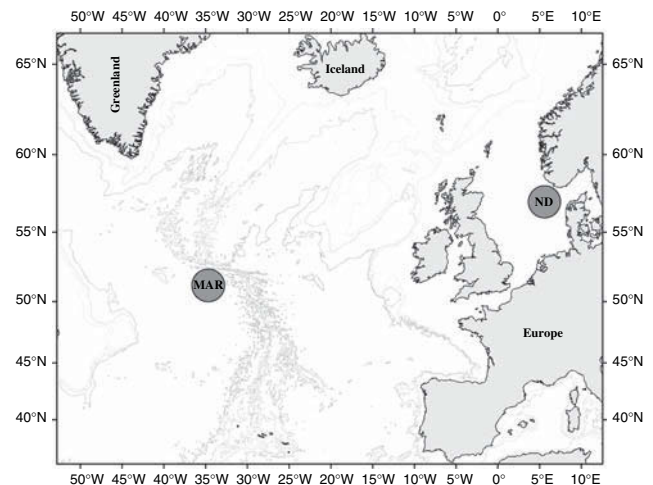


Fig. 1 Area of investigation with both sampling stations included the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

60 min in MAR and approx. 30 min in ND. All fishes were deep frozen at -20°C immediately after the catch for subsequent examination in the laboratory.

Parasitological examination

Prior to fish examination the morphometrical fish data, total length (TL) and total weight (TW), were recorded to the nearest 0.1 cm and 0.001 g, respectively. The eyes, skin, fins, gills, nostrils and mouth cavity of each fish specimen were studied for ectoparasites. The body cavity was opened to examine microscopically the liver, stomach, pyloric caeca, intestine and gonads for endoparasites. The stomach content was removed and all food items were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level, and grouped into taxonomic categories.

The isolated parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol/5% glycerine or in the case of anisakid nematodes some specimens were stored in 96% ethanol. For identification purposes, some nematodes were dehydrated in a graded ethanol series and transferred to 100% glycerine (Riemann 1988). Digenea and Cestoda were stained with Acetic carmine, dehydrated, cleared with Euge-nol or Creosote and mounted on Canada balsam. Parasite identification literature included Gibson et al. (2002) and Kjøie (1992) for Digenea, Khalil et al. (1994) for Cestoda and Kjøie (1993), Anderson (2000), Klimpel et al. (2004) and Abe et al. (2005) for Nematoda. The parasitological terminology used follows Bush et al. (1997).

PCR amplification and sequencing of ITS-1, 5.8S and ITS-2

Nematodes isolated from the examined *M. muelleri* were identified morphologically by existing keys and descriptions.

After isolation and identification the anisakid nematodes were fixed and stored in 96% ethanol. A total of 30 specimens of the nematode *A. simplex* (s.s.), two from each of the investigated areas, the Mid-Atlantic Ridge and the Norwegian Deep (AsMAR1-AsMAR15, AsND1-AsND15), were used for molecular identification. Genomic DNA was isolated and purified from individual larvae by using a genomic DNA extraction kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) according to the instructions of the manufacturer. The rDNA region comprising the ITS-1, 5.8 S, ITS-2 and flanking sequences (=ITS+) was amplified by using the previously described primers NC5 (5'-GTA GGT GAA CCT GCG GAA GGA TCA TT-3') and NC2 (5'-TTA GTT TCT TTT CCT CCG CT-3') (Zhu et al. 2000). PCR-reactions (26 µl) included 13 µl Master-Mix (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) containing dNTP, MgCl₂, Buffer and Taq-Polymerase, 3 µl of each primer, 2 µl dest. water and 5 µl genomic DNA. Each PCR reaction was performed in a thermocycler (Biometra, Germany) under the following conditions: after initial denaturation at 95°C for 15 min, 30 cycles at 94°C for 1 min (denaturation), 55°C for 1 min (annealing), 72°C for 1 min (extension), followed by a final extension at 72°C for 5 min. Samples without DNA were included in each PCR run. PCR products were checked on 1% agarose gels. A 100-bp ladder marker (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) was used to estimate the size of the PCR products. To identify the anisakid nematodes, the PCR products were purified with E.Z.N.A. Cycle-Pure Kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany). Afterwards a total volume of 7 µl, including 2 µl primer (individually) and 5 µl of the PCR product (250 ng/µl) were sequenced by SeqLab (Goettingen GmbH, Germany). Both spacers and the 5.8 S gene were sequenced in both directions from each PCR product, using primers NC5, NC13 (forward 5'-ATC GAT GAA GAA CGC AGC-3'), NC13R (reverse; 5'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT-3'), XZ1R (reverse; 5'-GGA ATG AAC CCG ATG GCG CAA T-3')

and NC2. The obtained sequences were identified via GenBank and aligned with previously characterized sequences of the *Anisakis simplex* complex, using CLUSTAL W (1.83) Multiple Sequence Alignments (Thompson et al. 1994).

Analysis of the stomach contents

Subsamples of 40 fish specimens from the MAR and 50 specimens from the ND were analyzed for stomach contents. In order to determine the relative importance of food items, the frequency of occurrence of each prey item *i* (%F_{*i*}) and its percentage by number (%N) was calculated (Hyslop 1980). %F_{*i*} was calculated as the number of stomachs with prey item *i* compared to all non-empty stomachs; %N was calculated as the number of prey item *i* compared to the total number of all prey items (Hyslop 1980).

Results

Parasite fauna of *M. muelleri*

Mid-Atlantic Ridge (MAR)

The parasite fauna of *M. muelleri* with total lengths between 4.1 and 6.3 cm (mean 5.6 cm) and total weights ranging from 0.494 to 2.630 g (mean 1.337 g) consisted of two different parasite species (Table 1). The third-stage larvae (L3) of the anisakid nematode *Anisakis simplex* (s.s.) (molecular analysis see below) were found in or on the organs of the body cavity. Larval tetraphyllidean cestodes (*Scolex pleuronectis*) were found in the lumen of the intestine. These tetraphyllideans are distributed circumpolar and have been found in various fish species (e.g. Klimpel et al. 2001). However, further identification is not possible without strobila characters or knowledge of the life-cycle.

Table 1 Prevalence (*P*), intensity (*I*), and mean intensity (mI ± SD) of infestation of *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Geographical region parasite species	Adult/ larva	Mid-Atlantic Ridge (MAR)			Norwegian Deep (ND)		
		<i>P</i> (%)	<i>I</i>	mI (±SD)	<i>P</i> (%)	<i>I</i>	mI (±SD)
Digenea							
<i>Brachyphallus crenatus</i>	a				4.0	1	1.0(±0.20)
<i>Lecithaster confuses</i>	a				12.0	1–2	1.1(±0.36)
Cestoda							
Tetraphyllidea indet. (<i>Scolex pleuronectis</i>)	1	24.0	1–4	1.7(±0.69)	20.0	1–4	1.4(±0.67)
Nematoda							
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.)	1	19.0	1	1.0(±0.42)	24.0	1–3	1.3(±0.61)
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	1				100.0	1–7	5.2(±1.63)

a adult, l larva

Table 2 Average length (in bp) and G + C contents (in %) of the ITS-1 (partial sequence), 5.8S and ITS-2 (complete sequence) rDNA sequences of the third stage larvae of *Anisakis simplex* (*s.s.*) isolated from *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Parasite species	Geographical origin	ITS-1		5.8S		ITS-2	
		Length	G + C	Length	G + C	Length	G + C
<i>Anisakis simplex</i> (<i>s.s.</i>)	MAR	362	47.1	157	50.9–51.6	326	36.3–41.4
<i>Anisakis simplex</i> (<i>s.s.</i>)	ND	362	46.8–47.1	157	51.6	331	42.1–42.7

Norwegian Deep (ND)

Five different parasite species were found in *M. muelleri* with total lengths between 5.0 and 6.4 cm (mean 5.9 cm) and total weights between 0.989 and 2.693 g (mean 1.803 g) (Table 1). Both Digenea, *Brachyphallus crenatus* and *Lecithaster confusus*, were adult and were located either in the stomach or in the intestine, respectively. The intestinal lumen of *M. muelleri* was infested with unidentified tetrahyllidean larvae (*S. pleuronectis*), that were the predominant parasites together with the nematodes. Nematoda consisted of the anisakid species *A. simplex* (*s.s.*) (molecular analysis see below) and the raphidascarid species *H. aduncum*. The third-stage larvae (L3) of *A. simplex* (*s.s.*) were found in or on the organs of the body cavity. Third-/fourth-stage larvae (L3/L4) of *H. aduncum* specimens were isolated exclusively from the organs of the body cavity.

Molecular analysis of the *Anisakis simplex* complex

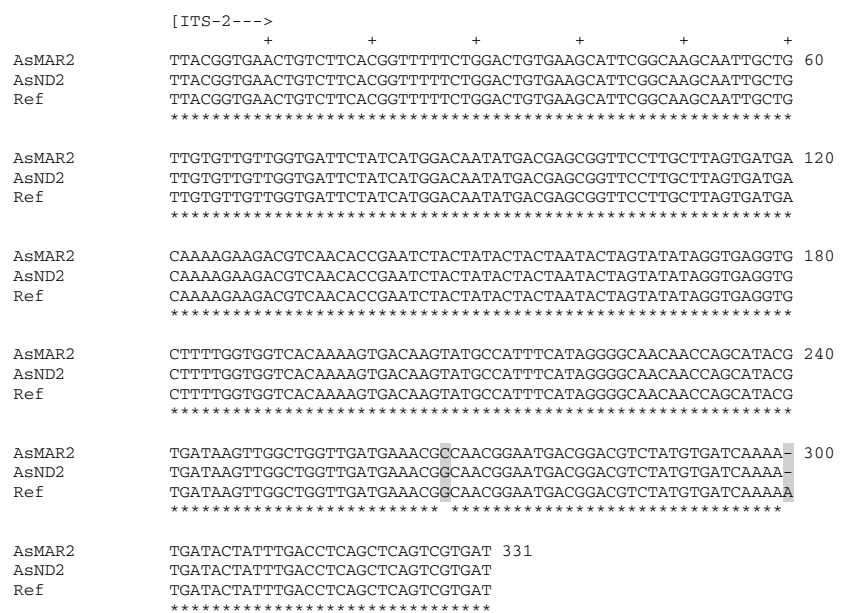
The ITS-1, 5.8 S and ITS-2 rDNA sequences were determined for 15 anisakid nematodes from MAR (AsMAR1-AsMAR15) and 15 from the ND (AsND1-AsND15). For the three rDNA regions no size variation was detected on

the agarose gels among any of the 30 samples. The identification via GenBank showed that all 30 samples belong to *A. simplex* (*s.s.*). Pairwise comparison with other species of the *A. simplex* complex showed more differences than with *A. simplex* (*s.s.*). Table 2 shows the characteristics for each individual. The G + C contents for the three regions of rDNA of all individuals ranged from 36.3 to 51.6%. The length of the ITS-1 sequence was 362 bp for both sampling areas whereas the ITS-2 sequences ranged from 254 to 331 bp, depending on the sampling area. The length of the 5.8 S sequence of the samples was 157 bp, respectively. Sequence differences between the ITS-2 (MAR 0.6%, ND 0.3%) were greater than for the ITS-1 (0.0%) and 5.8 S gene (0.0%). The polymorphism in the ITS-2 is negligibly low and the alignment of the ITS-2 consensus sequence of one example of *A. simplex* (*s.s.*) from the MAR and from the ND are given in Fig. 2. *A. simplex* (*s.s.*) was found with similar infestation rates in *M. muelleri* from both areas (see Table 1).

Stomach contents of *M. muelleri*

A total of 25 *M. muelleri* specimens from the MAR had empty stomachs, while 15 had food items in the stomach.

Fig. 2 Alignment of the ITS-2 (complete sequence) consensus sequence for third stage larva of *Anisakis simplex* (*s.s.*) (As) from the Mid-Atlantic Ridge (MAR), Norwegian Deep (ND) and reference (Ref) of Abe et al. (2005). The numbers refer to the alignment position and the asterisk indicates differences among the two localities



The diet consisted exclusively of crustaceans, belonging to the Copepoda and Crustacea indet (Table 3). The frequency of occurrence ($F_i\%$) and numerically ($N\%$) was highest for the Crustacea indet., followed by the Copepoda.

A total of 16 *M. muelleri* specimens from the ND had empty stomachs, while 34 had one or more food items in their stomachs. All prey items belonged to the Crustacea, mainly Copepoda and Euphausiacea (Table 3). Numerically ($N\%$), the Copepoda *Calanus finmarchicus* was dominant, followed by the copepod *Paraeuchaeta (Euchaeta) norvegica* and the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica*. The frequency of occurrence ($F_i\%$) was highest for the Euphausiacea, followed by Copepoda, and Crustacea indet.

Discussion

Maurolicus muelleri from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) as well as from the Norwegian Deep (ND) were both infected with the anisakid nematode *Anisakis simplex* based on morphological characters. The identification and differentiation of the larval stages within the genus *Anisakis* on morphology alone, however, is neither easy nor always possible. Molecular techniques have provided alternative methods for easier parasite identification (e.g. McManus and Bowles 1996; Abollo et al. 2003; Marques et al. 2006). Genetic analyses of the *A. simplex* complex classify at least three sibling species in the Atlantic Ocean: *A. simplex* (*s.s.*) (formerly *A. simplex* B), *A. pegreffii* (formerly *A. simplex* A) and *A. simplex* C (Nascetti et al. 1986). Within the present study we amplified the ITS-1, 5.8 S, and ITS-2 rDNA regions with earlier described primers (Zhu et al. 1998, 2000). The length of the PCR products of *A. simplex* (*s.s.*) from MAR and ND including the ITS-1, 5.8 S and ITS-2 were 899–918 bp long, respectively, thus corresponding to the results by Zhu et al. (1998). Sequence differences between the ITS-2 (MAR 0.6%, ND 0.3%) regions were greater than for the ITS-1 (0.0%) and 5.8 S gene (0.0%),

similarly than recorded from other specimens from *A. simplex* (*s.s.*). These sequence differences in the ITS-2 between the *A. simplex* (*s.s.*) of both studied area are within the range of that established among members of anisakid nematodes (Zhu et al. 2002). Polymorphism has been shown to exist in the ITS of other parasitic nematodes and appears to be a consequence of DNA turnover mechanisms e.g. gene conversion and transposition (Zhu et al. 1998).

Solely two positions in the ITS-2 sequence of AsMAR2 (pos. 267 and 300) differ from the reference (Ref) sequence (Abe et al. 2005). Position 267 differed from any of the currently described sibling species within the *A. simplex* complex. The only difference in the sequence of AsND2 from Ref-sequence was on pos. 300 and is the same with pos. 267 of Ref-sequence (Fig. 2). The sequences of *A. simplex* from both areas corresponded (MAR 98.0% identities; ND 99.0% identities) to previously described sequences of *A. simplex* (*s.s.*) (Abe et al. 2005).

In contrast to Marques et al. (2006) and Abe et al. (2005), no hybrids or other sibling species, such as *A. pegreffii*, could be detected in the 30 samples from *M. muelleri* from both localities. The former authors could demonstrate that hybrids of the *A. simplex* complex only occur if *A. simplex* (*s.s.*) and sibling species occur in the same fish species and the same area. The absence of hybrids associated with the absence of sibling species within the present study might be explained by the presence of similar suitable final hosts for *A. simplex* (*s.s.*) at both localities. The MAR as well as the ND are typical pelagic systems with a temporal occurrence of the cetacean final hosts during their extensive long-range migrations. Main definitive hosts, such as *Phocoena phocoena* (Harbour porpoise), *Globicephala melas* (Long-finned pilot whale), *Grampus griseus* (Risso's dolphin), *Pseudorca crassidens* (False killer whale), *Orcinus orca* (Killer whale) and *Balaenoptera acutorostrata* (Minke whale) are abundant at the MAR and the ND (Reid et al. 2003), and are heavily infested with *A. simplex* (*s.s.*) (Mattiucci et al. 1997; Gibson et al. 1998).

Table 3 Frequency of occurrence (F_i) and numerical percentage of prey i (N) of the food items identified from the stomach contents of *M. muelleri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR) and the Norwegian Deep (ND)

Geographical region prey item	Mid-Atlantic Ridge (MAR)		Norwegian Deep (ND)	
	F_i (%)	N (%)	F_i (%)	N (%)
Copepoda				
<i>Calanus finmarchicus</i>			73.53	87.38
<i>Paraeuchaeta (Euchaeta) norvegica</i>			17.65	8.68
Copepoda (Calanoida)	6.67	43.32		
Euphausiacea				
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>			17.65	2.96
Crustacea indet.	93.33	56.68	5.88	0.99

Mattiucci et al. (1997) suggested and Abollo et al. (2001) supported that *A. simplex* (s.s.) has a benthic or demersal life-cycle, while *A. pegreffii* mainly follows a pelagic life-cycle. *A. pegreffii* has been recorded from the Mediterranean Sea and was suggested to occur from the North Atlantic to the Australian Sea, thus also being able to occur at the MAR. The studied *M. muelleri* is a strictly mesopelagic fish species that migrates into the shallower parts of the mesopelagial and into the epipelagial, but does not live demersal. It feeds only on pelagic invertebrates that can serve as parasite transmitters. Thus, the fish ecology would favor infestation with *A. pegreffii* instead of *A. simplex* (s.s.) at the studied locality at the MAR. However, we could only isolate *A. simplex* (s.s.) with relatively high infestation rates. Therefore we cannot support a benthic or demersal life-cycle for *A. simplex* (s.s.) within the studied oceanic environments. A recent publication on the diet composition and the trophic level of marine mammals (whales and seals) demonstrated that the final hosts of *A. simplex* (s.s.) mainly feed on pelagic invertebrates and vertebrates such as larger zooplankton, squids and pelagic fish (Pauly et al. 1998). Klimpel et al. (2004) proposed a pelagic life-cycle for *A. simplex* in the ND, involving the pelagic copepode *Paraeuchaeta* (*Euchaeta*) *norvegica* as first intermediate and the mesopelagic *M. muelleri* as second intermediate host. These nematodes were identified as *A. simplex* (s.s.) within the present study and we propose a similar pelagic life-cycle for these species at the MAR.

The mesopelagic *M. muelleri* is distributed in the North and Central Atlantic Ocean and occurs down to a water depth of 1,500 m (Froese and Pauly 2007), but rather between 100 and 400 m by day with a dusk migration into the upper 100 m (Badcock 1984). The distribution in the ND is relatively shallower, with preferred water depths between 150 and 250 m during the day and between 10 and 40 m at night (e.g. Kaartvedt et al. 1998). Previous parasitological and ecological investigations show that *M. muelleri* is heavily infested with different parasite species and that this fish species feeds primarily on copepods and euphausiids (e.g. Hamre and Karlsbakk 2002; Klimpel et al. 2001, 2004). Our results from the MAR show that only two parasite species occurred in the sampled fish. *A. simplex* (s.s.) as well as the tetraphyllidean cestode larvae (*Scolex pleuronectis*) are also common in the ND within the present and previous studies (Klimpel et al. 2004). The presence of the cestode order Tetraphyllidea in relatively high number in both areas is not surprising, since these cestodes are very common in all kinds of predatory oceanic fish and also in the deep-sea (e.g. Klimpel et al. 2001). Their life-cycle is still unresolved, marine Crustacea (Copepoda) are probably first intermediate and different fish species serve as second intermediate and elasmobranchs as final hosts.

Both fish samples from the MAR and the ND had a similar size range and also harboured similar prey items. As typical zooplankton feeders with small fish size, a parasite accumulation in *M. muelleri* as a paratenic host can be excluded to explain the higher parasite species richness in the ND compared to the MAR. Thus, any difference must be linked to the absence of important intermediate or final hosts in the deep water system around the MAR. Almost all encountered helminth parasites are known or believed to use planktonic invertebrates as intermediate hosts. These include *Brachyphallus crenatus*, *Lecithaster confusus* (both Digenea) and *A. simplex* (s.s.). *B. crenatus* is a typical pelagic parasite species of marine fishes with an Arctic-boreal distribution and a depth range from shallow waters down to several hundred meters into the mesopelagic zone (Kjøie 1992; Bray 2004). The life-cycle includes the gastropod *Retusa obtusa* (Opisthobranchia) as obligatory first intermediate host and pelagic invertebrates as second intermediate hosts (Kjøie 1992). The geographical distribution of *B. crenatus* in the definitive fish hosts corresponds with the distribution of the gastropod host, because *R. obtusa* occurs from Greenland to Scandinavian waters from the shallow down to 300 m water depth (Thompson 1988; Kjøie 1992). The occurrence of the suitable first intermediate host can explain the presence of *B. crenatus* in fish from the ND as well as the absence of this parasite in the MAR down to approx. 1,600 m. The life-cycle of *L. confusus* also includes a gastropod as first and smaller pelagic invertebrates as second intermediate hosts. Hunningen and Cable (1943) demonstrated that Copepoda (Calanoida) get infested with free-swimming cercariae and function as intermediate hosts. Because copepods as second intermediate hosts play a pivotal role as food item over the total lifespan of *M. muelleri*, the absence of a suitable first intermediate host in the deep-sea might be considered as the reason for the absence of this trematode species in the MAR.

Both collected nematodes are abundant parasites of invertebrate and vertebrate hosts throughout the entire Atlantic Ocean (Klimpel et al. 2006a, b). The third-stage larvae (L3) of *A. simplex* have been found primarily in small shallow water copepods, in larger deep-sea copepods (*Paraeuchaeta* (*Euchaeta*) *norvegica*) and in many euphausiid species (Hays et al. 1998; Klimpel et al. 2004; Smith and Snyder 2005, discussion see above), and occurred at both studied localities. The fish nematode *Hysterothylacium aduncum* uses various inshore pelagic and benthic invertebrates (crustaceans and non-crustaceans) as obligatory intermediate hosts (Kjøie 1993; Klimpel and Rückert 2005), and was absent in MAR. The diet of *M. muelleri* consists of crustacean zooplankton organisms, with calanoid copepods as the dominant prey item. In particular geographical areas, seasons or stratified waters (e.g. fronts), hyperiids, chaetognaths and euphausiids are included in the

diet and act as intermediate hosts for *H. aduncum* (Hamre and Karslbakk 2002; Klimpel and Rückert 2005). The mature adult stages of *H. aduncum* are commonly found in the digestive tracts of many different marine fish as final hosts. The absence of *H. aduncum* at the MAR can be either explained by the absence of suitable final hosts at the studied locality at the MAR, or by the deep origin of the sampled fish specimens, where the abundance of nematodes is significantly decreasing with water depth (data taken from Klimpel et al. 2001).

Summarizing the above, *M. muelleri* from the MAR has a relatively poor parasite fauna in comparison to the NE Atlantic continental shelf region. This is similar to the results by Reimer (1975) who investigated *M. muelleri* from the Northwest African coast. He recorded the digenean *Lecithaster confusus* and the nematode genus *Contracaecum*, two parasite species from deeper waters between 300 and 550 m. The depth limits add the vertical distribution of the collected pelagic parasite species, though most of them are known for a wide range of zoogeographical distribution. Studies from other regions and different depths along the MAR must further clarify the ability of originally continental or oceanic parasites to invade the deep-sea.

Acknowledgments We would like to thank Prof. R. Gasser for helpful comments of an earlier draft of the manuscript. The scientific staff and the crew of the Norwegian research vessel G.O. Sars are thanked for their help during the collection of the material. This study was initiated by the international Census of Marine Life project Mar-Eco coordinated by the Institute of Marine Research in Bergen, Norway. The present study was supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1, PA 664/4-1) and the German Academic Exchange Service (DAAD Klimpel D/05/51605).

References

- Abe N, Ohya N, Yanagiguchi R (2005) Molecular characterization of *Anisakis pegreffii* larvae in Pacific cod in Japan. *J Helminthol* 79:303–306
- Abollo E, Gestal C, Pascual S (2001) *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective. *Parasitol Res* 87:492–499
- Abollo E, Paggi L, Pascual S, D'Amelio S (2003) Occurrence of recombinant genotypes of *Anisakis simplex* s.s. and *Anisakis pegreffii* (Nematoda: Anisakidae) in an area of sympatry. *Infect Genet Evol* 3:175–181
- Anderson RC (2000) Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Oxford University Press/CAB International, Wallingford
- Badcock J (1984) Sternopychidae. In: Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) *Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean*. UNESCO, Paris, pp 311–312
- Bergstad OA (1990) Ecology of the fishes of the Norwegian Deep: distribution and species assemblage. *Neth J Sea Res* 25:237–266
- Bray RA (2004) The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. *Folia Parasitol* 51:268–274
- Bush O, Lafferty AD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575–583
- Froese R, Pauly D (2007) FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://www.fishbase.org>, version 01/2007
- Gibson DI, Harris EA, Bray RA, Jepson PD, Kuiken T, Baker JR, Simpson VR (1998) A survey of the helminth parasites of cetaceans stranded on the coast of England and Wales during the period 1990–1994. *J Zool (Lond)* 244:563–574
- Gibson DI, Jones A, Bray RA (2002) Keys to the Trematoda, vol 1. CAB International and The Natural History Museum London, Wallingford
- Hamre LA, Karslbakk E (2002) Metazoan parasites of *Maurolicus muelleri* (Gmelin) (Sternopychidae) in Herdlefjorden, western Norway. *Sarsia* 87:47–54
- Hays R, Measures LN, Huot J (1998) Euphausiids as intermediate hosts of *Anisakis simplex* in the St Lawrence estuary. *Can J Zool* 76:1226–1235
- Hunningen AV, Cable RM (1943) The life history of *Lecithaster confusus* Odhner (Trematoda: Hemiuridae). *J Parasitol* 29:71–79
- Hyslop EJ (1980) Stomach content analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429
- Justine JL, Cassone J, Petter A (2002) *Moravecinema segonzaci* gen. et sp. n. (Nematoda: Cystidicolidae) from *Pachycara thermophilum* (Zoarcidae), a deep-sea hydrothermal vent fish from the Mid-Atlantic Ridge. *Folia Parasitol* 49:299–303
- Kaartvedt S, Knust T, Holst JC (1998) Schooling of the vertically migrating mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in light summer nights. *Mar Ecol Prog Ser* 170:287–290
- Khalil LF, Jones A, Bray RA (1994) Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford
- Klimpel S, Rückert S (2005) Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitol Res* 97:141–149
- Klimpel S, Seehagen A, Palm HW, Rosenthal H (2001) Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos Verlag Berlin
- Klimpel S, Palm HW, Seehagen A (2003) Metazoan parasites and food composition of juvenile *Etmopterus spinax* (L., 1758) (Dalatiidae, Squaliformes) from the Norwegian Deep. *Parasitol Res* 89:245–251
- Klimpel S, Palm HW, Rückert S, Piatkowski U (2004) The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitol Res* 94:1–9
- Klimpel S, Palm HW, Busch MW, Kellermanns E, Rückert S (2006a) Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in meso-/bathypelagial vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Res Pt I* 53:1167–1181
- Klimpel S, Rückert S, Piatkowski U, Palm HW, Hanel R (2006b) Diet and metazoan parasites of silver scabbard fish *Lepidopus caudatus* from the Great Meteor Seamount (North Atlantic). *Mar Ecol Prog Ser* 315:249–257
- Kjøie M (1992) Life cycle and structure of the fish digenean *Brachyphallus crenatus* (Hemiuridae). *J Parasitol* 78:338–343
- Kjøie M (1993) Aspects of the life-cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can J Zool* 71:1289–1296
- Marques JF, Cabral HN, Busi M, D'Amelio S (2006) Molecular identification of *Anisakis* species from Pleuronectiformes off the Portuguese coast. *J Helminthol* 80:47–51
- Mattiucci S, Nascetti G, Cianchi R, Paggi L, Arduino P, Margolis L, Brattey J, Webb SC, D'Amelio S, Orecchia P, Bullini L (1997) Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *J Parasitol* 83:401–416

- McManus DP, Bowles J (1996) Molecular genetic approaches to parasite identification: their value in diagnostic parasitology and systematics. *Int J Parasitol* 26:687–704
- Nascetti G, Paggi L, Orecchia P, Smith JW, Mattiucci S, Bullini L (1986) Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* complex (Ascaridida: Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic. *Int J Parasitol* 16:633–640
- Pauly D, Trites AW, Capuli E, Christensen V (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J Mar Sci* 55:467–481
- Pusch C, Schnack-Schiel S, Mizdalski E, von Westernhagen H (2004) Feeding ecology of three myctophid species at the Great Meteor Seamount (North-east Atlantic). *Arch Fish Mar Res* 51:251–271
- Rasmussen OI, Giske J (1994) Life-history parameters and vertical distribution of *Maurolicus muelleri* in Masfjorden in summer. *Mar Biol* 120:649–664
- Reid JB, Evons PGH, Northridge SP (2003) Atlas of Cetacean distribution in north-west European waters. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough
- Reimer L (1975) Helminthen von Fischen des Mesopelagials von Nordwestafrika. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule Güstrow* 2:151–172
- Riemann F (1988) Nematoda. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 293–301
- Smith JW, Snyder JM (2005) New locality records for third-stage larvae of *Anisakis simplex* (sensu lato) (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa raschii* from Prince William Sound, Alaska. *Parasitol Res* 97:539–542
- Thompson TE (1988) Molluscs: Benthic opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda). *Synopses of the British Fauna* 8
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res* 22:4673–4680
- Zhu XQ, Gasser RB, Podolska M, Chilton NB (1998) Characterisation of anisakid nematodes with zoonotic potential by nuclear ribosomal DNA sequences. *Int J Parasitol* 28:1911–1921
- Zhu X, Gasser RB, Jacobs DE, Hung GC, Chilton NB (2000) Relationships among some ascaridoid nematodes based on ribosomal DNA sequence data. *Parasitol Res* 86:738–744
- Zhu XQ, D'Amelio S, Palm HW, Paggi L, George-Nascimento M, Gasser RB (2002) SSCP-based identification of members within the *Pseudoterranova decipiens* complex (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) using genetic markers in the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. *Parasitology* 124:615–623



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

 ScienceDirect

Deep-Sea Research II 55 (2008) 229–235

DEEP-SEA RESEARCH
PART II

www.elsevier.com/locate/dsr2

Fish parasites in the bathyal zone: The halosaur *Halosauropsis macrochir* (Günther, 1878) from the Mid-Atlantic Ridge

S. Klimpel*, H.W. Palm, M.W. Busch, E. Kellermanns

Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf, Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, Germany

Accepted 16 September 2007

Available online 11 December 2007

Abstract

A total of 42 *Halosauropsis macrochir* from a single position on the Mid-Atlantic Ridge (MAR) were collected for studies on parasites and feeding ecology. A total of 9 different parasite species were found, with most of them belonging to the Digenea (4 species) and Nematoda (3). The host specific *Degeneria halosauri*, (Digenea) and Cystidicolidae indet. (Nematoda) were the predominant species, reaching a prevalence of 100.0% and 57.1% with intensities of infection of 1–12 and 1–10, respectively. Less host specific parasites such as *Gonocerca phycidis* (Digenea) and Tetraphyllidea indet. (Cestoda) occurred at low rates of infection. The parasite fauna of this bathyal fish can be described as predominantly adult and host specific, with larval and less host specific components. A total of 16 different food groups were identified, most of them of benthic origin or associated with the benthopelagial. The predominant prey organisms belonged to the Crustacea (e.g., Copepoda, Gammaridea, Amphipoda and Isopoda), which serve as main parasite vectors for *H. macrochir*. This deep-sea fish seems to follow a general pattern of fish parasites in the deep sea, with most isolated parasites belonging to the digeneans, nematodes and a cestode. The parasite composition is caused by the narrow depth range of the species and the restricted distribution of the fish family Halosauridae. The species richness was found to be lower than other demersal fish from the deep sea and shallow waters, however, higher than those from deep-sea fish living in the pelagial.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Bathyal; Fish parasites; *Halosauropsis macrochir*; Mid-Atlantic Ridge; Stomach analysis; Zoogeography

1. Introduction

It is difficult to separate the deep sea from other oceanic habitats on the basis of their typical inhabitants. The distributions of organisms are not universally correlated with temperature, depth or geomorphological features (edge of the continental shelf). At low latitudes, the typical shelf fauna may inhabit the continental slope to a depth of more than 1000 m, and characteristic deep-sea taxa can be found at depths of a few hundred metres in polar regions. The transition from the continental shelf to the deep sea is formed by the bathyal region. At lower latitudes this zone is situated between 1000 and 3000 m (tropical submergence), and has few species in common with the fauna of the neighbouring shelf and abyssal regions. At high latitudes, the bathyal fauna has strong affinities to both the

shelf and the deep-sea fauna, constituting the so-called archibenthic transition zone. It is difficult to define clearly the conditions that determine the distribution of deep-sea organisms in the world's oceans (see Ott, 1996).

Macrourid fishes and the halosaur *Halosauropsis macrochir* are dominant deep-sea benthopelagic fishes of the Mid-Atlantic Ridge (MAR). *H. macrochir* is relatively large, abundant and potentially important apex predator, feeding on bottom invertebrates (including, e.g., bivalves, gastropods, polychaetes, various crustaceans) and small fish (Sedberry and Musick, 1978; Gordon and Duncan, 1987). The Halosauridae are entirely marine and have their greatest diversity on the upper continental and insular slopes, down to at least 5000 m but with most species occurring between 1100 and 3300 m water depth (Campbell et al., 1980; Froese and Pauly, 2006). The helminth fauna of *H. macrochir* is characterized by nine different parasite species belonging to the Digenea (6 species), Cestoda (1) and Nematoda (2) (Klimpel et al., 2001). Most of them

*Corresponding author. Tel.: +49 211 8110521; fax: +49 211 8114499.
E-mail address: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de (S. Klimpel).

are in their adult (6 species) rather than in their larval (3) stages (see Palm and Klimpel, 2008).

Parasitological studies together with an analysis of the stomach contents can give information on the feeding ecology and behaviour of the host fish. This methodology is useful for fish that are difficult to study in vivo, because they live in inaccessible and extreme environments. In addition, the occurrence of fish parasites associated with specific prey organisms in the host can help to identify the life-cycles of the parasite species involved. For example, an analysis of the parasites and the stomach contents of the pearlside *Maurolicus muelleri* from the Norwegian Deep revealed the typical life-cycle of the anisakid nematode *Anisakis simplex* (Klimpel et al., 2004). Klimpel and Rückert (2005) analysed the stomach contents and nematode fauna of three commercially important gadiform fish species in the central and northern North Sea. They described the life-cycle of the fish nematode *Hysterothylacium aduncum* and clearly demonstrated an influence of mixed and stratified waters on the life-cycle. Palm and Schröder (2001) showed, from a study of the cestode parasites, that the elasmobranchs of the genus *Deania* can serve as food fish for larger oceanic sharks around the Great Meteor Seamount in the central North Atlantic Ocean.

The purpose of the present study is to describe the parasite fauna of *H. macrochir* collected from the MAR. Using the patterns of infection and an analysis of the stomach contents of *H. macrochir*, information is provided on the ecology of the host and on the life-cycles of its parasites. The parasite fauna of the halosaur from the bathyal is compared with the parasite fauna of other deep-sea fish in order to understand the characteristic infestation pattern in that deep-sea habitat. Implications for the importance of the MAR for the zoogeographic distribution of marine fish parasites especially the nematodes are discussed.

2. Materials and methods

2.1. Sample collection

Fish were sampled in July 2004 along the MAR on board of the Norwegian research vessel G.O. Sars as an element of MAR-ECO, a field project under the Census of Marine Life. Sampling was conducted with a bottom trawl as described in Wenneck et al. (2008). At superstation 40 (local station 367; position 42°54.91'N 30°20.37'W; trawling depth range 2660–2670 m; bottom depth ca. 2960 m) a total of 42 specimens of *H. macrochir* were captured in order to study their stomach contents and metazoan parasites. All fishes were deep frozen at –40 °C immediately after capture for subsequent examination. In the ship's laboratory, the total length (TL, to the nearest 0.1 cm) and total weight (TW, to the nearest 0.1 g) were determined.

2.2. Parasitological examination

The eyes, skin, fins, gills, nostrils and mouth cavity of each fish were examined for ectoparasites. The body cavity was opened to examine the liver, stomach, pyloric caeca, intestine and gonads microscopically for endoparasites, and the stomach contents were removed.

The parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol/5% glycerine. For identification purposes, nematodes were dehydrated in a graduated ethanol series and transferred to 100% glycerine (Riemann, 1988). Digenea and Cestoda were stained with Acetic Carmine, dehydrated, cleared with Eugenol or Creosote, and mounted in Canada Balsam. Parasite identification literature included original descriptions. The terms prevalence, mean intensity, intensity (see Palm and Klimpel, 2008) and abundance (total number of individuals of a particular parasite species in a sample of a particular host species divided by the total number of hosts of that species examined, including both infected and uninfected hosts) follow the recommendations of Bush et al. (1997). Furthermore, we use the following parasitological terms and definitions: (i) final host—where a parasite reaches sexual maturity, (ii) intermediate host—required by a parasite to complete its life-cycle, usually it undergoes considerable morphological or physiological change and (iii) paratenic host/transport host—not required by a parasite to complete its life-cycle, without detectable morphological change.

2.3. Stomach contents analysis

The stomach contents were sorted and food items were identified to the lowest possible taxon and grouped into taxonomic categories. In order to determine the relative importance of food items, the frequency of occurrence of each prey item i ($\%F_i$) and its percentage by number ($\%N$) was calculated (Hyslop, 1980; Amundsen et al., 1996). $\%F_i$ was determined as the number of stomachs with prey item i compared to all non-empty stomachs. $\%N$ was calculated as the number of prey item i compared to the total number of all prey items (Hyslop, 1980; Fock et al., 2002).

3. Results

The analysis of 42 *H. macrochir* with total lengths between 30.0 and 58.9 cm (mean 48.9 cm) and total weight ranging from 14.4 to 206.2 g (mean 100.9 g) from a single position of the MAR revealed a rich parasite fauna. A total of 9 different parasite species were found. The prevalence, intensity, mean intensity, abundance and site of infection for each parasite species are given in Table 1. Five different groups of prey items were identified, belonging to the Protozoa, Annelida, Crustacea, Mollusca and Echinodermata. Table 2 provides detailed information on the stomach contents of the examined fish.

Table 1

Prevalence (*P*), intensity (*I*), mean intensity (mI), abundance (*A*) and site of infestation of *Halosauropsis macrochir* from the Mid-Atlantic Ridge

Parasite species	Stage	<i>P</i> (%)	<i>I</i>	mI	<i>A</i>	Site
Digenea						
<i>Degeneria halosauri</i>	a	100.0	1–12	3.6	3.64	Ureter
<i>Gaevskajatrema halosauropsi</i>	a	9.5	1–3	1.8	0.17	Intestine
<i>Gonocerca phycidis</i>	a	7.1	1	1.0	0.07	Stomach
<i>Steringophorus</i> sp.	a	54.8	1–3	1.4	0.79	Intestine
Digenea indet.	a	7.1	1–2	1.5	0.07	Pyloric caeca
Cestoda						
Tetraphyllidea indet. (*) (<i>Scolex pleuronectis</i>)	l	16.7	1–3	1.4	0.24	Intestine
Nematoda						
<i>Anisakis</i> sp. (*)	l	9.5	1	1.0	0.10	Body cavity
<i>Hysterothylacium</i> sp.	l	14.3	1–3	1.5	0.21	Intestine
Cystidicolidae indet. (*)	a	57.1	1–10	2.6	1.48	Stomach
Nematoda indet.	l	7.1	1	1.0	0.07	Pyloric caeca
Acanthocephala						
<i>Echinorhynchus</i> sp. (*)	a	2.4	2	20	0.05	Intestine

a, adult; l, larva and (*), new host record.

Table 2

Frequency of occurrence (F_i) and numerical percentage of prey i (N) of the food items identified from the stomach contents of *Halosauropsis macrochir* from the Mid-Atlantic Ridge

Prey item	F_i (%)	N (%)
Protozoa		
Foraminifera indet.	15.79	28.21
Annelida		
Polychaeta indet.	34.21	3.75
Crustacea		
Copepoda (Calanoida)	74.19	8.04
Euphausiacea	7.89	0.71
Hyperiididae	10.53	0.89
Gammaridea	81.58	11.79
Amphipoda	73.68	10.89
Sergestidae	2.63	0.18
Decapoda	23.68	2.32
Tanaidacea	28.95	4.29
Isopoda	81.58	15.54
Cumacea	7.78	0.89
<i>Gigantocypris</i> sp.	42.11	7.14
Ostracoda	13.16	0.89
Crustacea indet.	36.84	3.21
Mollusca		
Bivalvia	5.26	0.54
Echinodermata		
Echinodermata indet.	5.26	0.36
Other		
Stones	5.26	0.36

3.1. Parasite composition

The parasite species collected in this study belonged to the Digenea (4 species), Cestoda (1), Nematoda (3) and

Acanthocephala (1) (Table 1). All represent new locality records and 4 species represent new host records. The predominant parasites were the digeneans *Degeneria halosauri* and *Steringophorus* sp. and the nematode species of the family Cystidicolidae. The relationship between total fish length and the total number of the three dominant parasite species in each fish specimen is shown in Fig. 1A–C. Each individual *H. macrochir* usually carried 1–4 different parasite species (mean 2.6). The number of parasite species increased with increasing fish length (Fig. 1D).

The Digenea species (*D. halosauri*, *Gaevskajatrema halosauropsi*, *Gonocerca phycidis*, *Steringophorus* sp.) were adult and located in the digestive tract. The highest infestation rates were calculated for *D. halosauri* and *Steringophorus* sp. (Table 1). Only one species of larval Cestoda (Tetraphyllidea indet.) was detected in the intestine with low infestation rates. Three Nematoda, *Anisakis* sp., *Hysterothylacium* sp. and Cystidicolidae indet. were found. *Anisakis* sp. and *Hysterothylacium* sp. were only isolated as third and fourth larval stages. The larval *Anisakis* sp. and *Hysterothylacium* sp. were found exclusively in or on the organs of the body cavity and in the intestine, while the adult stages of Cystidicolidae indet. were isolated from the stomach. The adult stages of *Echinorhynchus* sp. (Acanthocephala) were located in the intestine at low rates of infestation. The parasite fauna of *H. macrochir* on the MAR is characterised by 3 specialised and 6 generalist parasite species.

3.2. Stomach contents

Of the 42 stomachs examined 38 contained food. A total of 16 different food items or groups belonging to five major prey groups were identified (Table 2). Almost all of the

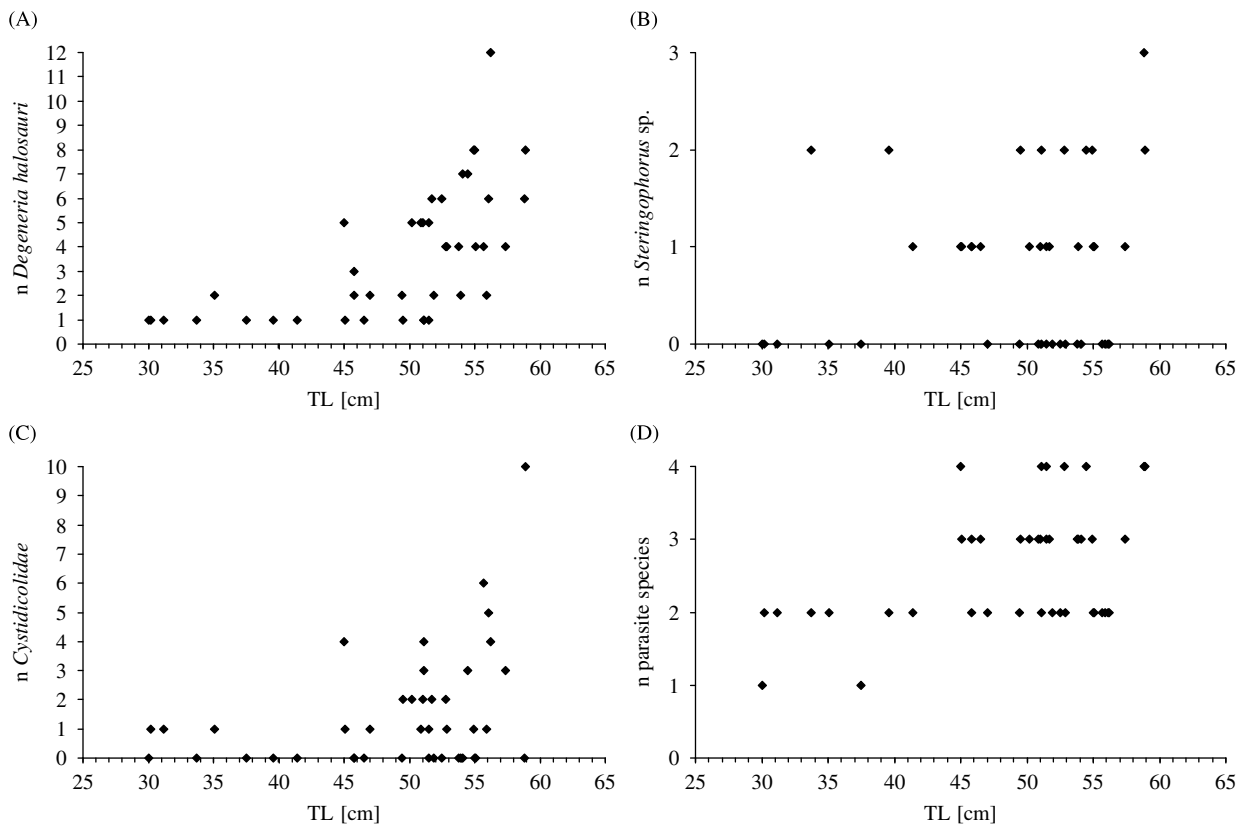


Fig. 1. Number (n) of different parasite species in comparison to the total fish length (TL) of *Halosaurus macrochir* from the Mid-Atlantic Ridge. (A) *Degeneria halosauri*, (B) *Steringophorus* sp., (C) Cystidicolidae indet. and (D) total number of different parasite species.

food organisms were of benthic origin or associated with the bathypelagic (bathypelagic) environment. The most frequent (F_i) prey organisms were the Crustacea (e.g., Gammaridea, Isopoda, Amphipoda and Copepoda), while the other prey groups were of lower importance. With regard to numerical percentage of prey (N), the most abundant prey items were Foraminifera, followed by Isopoda, Gammaridea and Amphipoda. In terms of prey species composition crustaceans were dominant.

4. Discussion

The parasite fauna of *H. macrochir* was found to be diverse, consisting of 9 different species, most of them belonging to the Digenea and Nematoda. With a total of 12 parasite species known so far, the parasite fauna of the halosaur from the bathyal is less species rich than observed for the macrourids (Palm and Klimpel, 2008), but more species rich than known from meso- and bathypelagic fish (Klimpel et al., 2006). According to Klimpel et al. (2006), the parasite fauna of marine fishes is influenced by the feeding ecology, the availability of intermediate and final hosts, and the depth range and host migration. The reduced diversity of the halosaurs compared to the macrourids that share the same environment, cannot be explained by the diversity of the prey items in their diet and different host availability (present study, Klimpel et al.,

2006). A further explanation is the lack of related halosaurs on the continental shelf compared with macrourids, where the related Gadiformes are numerous and harbour a species rich parasite fauna on the continental shelf.

Palm and Klimpel (2008) analysed the parasite fauna of the deep-water macrourid, *Macrourus berglax*, from the East Greenland Sea. They reported that the occurrence of many adult and also several host specific parasite species, together with a few less host specific helminth species in the larval form, characterized the parasite fauna of this species. A similar pattern is obvious also for *H. macrochir* from the MAR; however, with less species richness and more host specific parasites. Most of its 12 known parasite species are host specific, consisting of several adult and few larval forms, the latter having low host specificity. This also seems to be a typical parasite fauna for other deep-sea fish (see below).

This is the first parasitological and feeding ecology study of a demersal predator in the bathyal environment at the MAR. The prey organisms were dominated by crustaceans, which are typical second intermediate hosts for digeneans and first or transport hosts for the nematodes and cestodes. Consequently, *H. macrochir* functions as final as well as transport host through ingesting the larval parasite stages. Trematodes were the dominant parasites, followed by nematodes and cestodes. The benthic feeding of *H. macrochir* is reflected by the numerous isolated

digeneans of *D. halosauri*, typically encountered for this host. *D. halosauri* is highly host specific for *H. macrochir* and only distributed in 1500–2500 m water depths (Bray, 2004). *G. halosauropsi* is the most distinct species in terms of host specificity and depth range, infesting only *H. macrochir* in deep waters between 2000 and 3000 m in the northern Atlantic Ocean (Bray and Campbell, 1996; Bray, 2004). Most of the putative species of the genus *Gaevskajatrema* occur in perciform fish inhabiting shallower marine waters or from Cypriniform fishes in freshwater (Bray and Campbell, 1996). The genus *Gonocerca* has a wide or cosmopolitan distribution pattern, and *G. phycidis* shows a wide host and depth range, infesting members of various fish families in the deep sea (Bray et al., 1999; Klimpel et al., 2001). The genus *Steringophorus* is the largest genus of the digenean family Fellodistomidae in the deep sea, and its species were suggested to have radiated predominantly in deep waters (Bray et al., 1999; Klimpel et al., 2001; Bray, 2004). The life-cycle includes the bivalve genus *Nuculana*, one of the most common molluscs in the deep sea, as obligatory first intermediate host (Køie, 1979; Bray et al., 1999). According to Bray et al. (1999), the genus *Steringophorus* has a broad range of second intermediate hosts, indicating the possibility of a large number of final fish hosts of different trophic levels.

The presence of Cestoda of the order Tetrphyllidea is not surprising, since these parasites are common in large numbers and in different fish species (e.g., Palm et al., 1999; Klimpel et al., 2001). These larvae are circumpolar with a proposed marine life-cycle, including Crustacea (Copepoda) as probably first intermediate hosts and different elasmobranchs as final hosts. Further identification of these larvae is not possible without strobila characters, specific knowledge of the life-cycle and genetic analysis.

The Nematoda belong to the families Anisakidae (*Anisakis* sp.), Raphidacaridae (*Hysterothylacium* sp.) and Cystidicolidae. Anisakid nematodes are associated with aquatic vertebrates as typical definitive hosts. Transmission pathways are water dependent and usually involve a broad spectrum of invertebrates and intermediate or paratenic fish hosts. Adults of *Anisakis* sp. are parasites of the digestive tract of cetaceans and sometimes pinnipeds (e.g., Klimpel et al., 2004). The eggs are passed in faeces and sink in sea water where they develop and hatch in a few days. The third-stage larvae emerge from the eggs, sheathed with the cuticle of the second-stage larva, and float and drift in the pelagic water column under natural conditions (Klimpel et al., 2004). They infect planktonic crustaceans (e.g., copepods, euphausiids) as intermediate hosts, where they invade the haemocoel and develop into the infective third-stage larvae (Anderson, 2000). After ingestion by a teleost, they penetrate the intestine and encapsulate in the internal organs. Marine mammals acquire and accumulate larvae mainly from eating infected fish and larger crustaceans. The observed low infestation rates in the present study reflect the life-cycle of *Anisakis* sp., which originates in the pelagial, where the final hosts occur.

H. macrochir in the deep-sea environment can therefore be considered as an accidental intermediate host. Species of *Hysterothylacium* are found in the adult stages in the digestive tract of teleosts. The larval stages have been reported from a variety of invertebrates (crustaceans) and fish (Palm et al., 1999; Klimpel and Rückert, 2005). Members of the fish parasitic family Cystidicolidae are found in marine and freshwater. Though the life-cycles of most members are still unresolved, the eggs also are passed into sea water with the faeces and are ingested by various demersal crustaceans (e.g., Amphipoda, Decapoda), serving as intermediate hosts (Anderson, 2000). The family is typically found in demersal or benthopelagic fish. The isolated specimens of Cystidicolidae indet. from *H. macrochir* might represent a new species in this often host specific genus (Moravec et al., 2006).

Most host records for deep-sea specimens of *Echinorhynchus* are recorded for the Macrouridae. This is because this deep-sea fish family has received more extensive parasitological study than any other fish family, and all of the known hosts follow a demersal or benthopelagic distribution over the continental slopes and rises (Wayland et al., 1999; Klimpel et al., 2001). The life-cycles of acanthocephalans include benthic crustaceans as obligatory hosts. To date, no information on the life-cycle pathways of deep-sea acanthocephalans exist. At least 11 crustaceans (e.g., amphipods) can serve as intermediate hosts for *E. gadi* on the North Atlantic continental shelf (Marcogliese, 1994). The diversity of *Echinorhynchus* species in the deep-sea environment might be rather considerable (Wayland et al., 1999; Klimpel et al., 2001).

Individual species of deep-sea fishes can show marked differences in the composition of their parasite faunas directly related to their diet (Klimpel et al., 2006). *H. macrochir* has a generalized feeding behaviour, preying mainly on invertebrates residing on the sediments or swimming close to the sea floor. Therefore, the helminth fauna of this deep-sea fish is well represented by digeneans, cestodes and larval nematodes (see above). The digeneans are clearly the predominant parasite taxon, with 4 out of 12 species ($\approx 33\%$) occurring in the adult form. This ratio appears very similar to the 8 out of 24 identified digeneans ($\approx 33\%$) in *M. berglax* (Palm and Klimpel, 2008).

According to Marcogliese (2002) and Klimpel et al. (2006) the parasite diversity decreases with water depth to increase again close to the sea floor. According to food availability and consequently feeding ecology, pelagic and demersal deep-sea fishes follow different habits. This is reflected also in the parasite fauna and diversity between 200 and 5500 m water depths (Fig. 2). The most abundant parasite diversity is between 200 and 1000 m. From 1000 to 3000 m parasite richness decreases and the predominant parasite groups are the digeneans, cestodes and nematodes. Below 3000 m, only few records exist, but the diversity of all metazoans except the digeneans rapidly decreases (Fig. 2). The parasite diversity of fish from the meso- and bathypelagic zones is less (Klimpel et al., 2006). In the

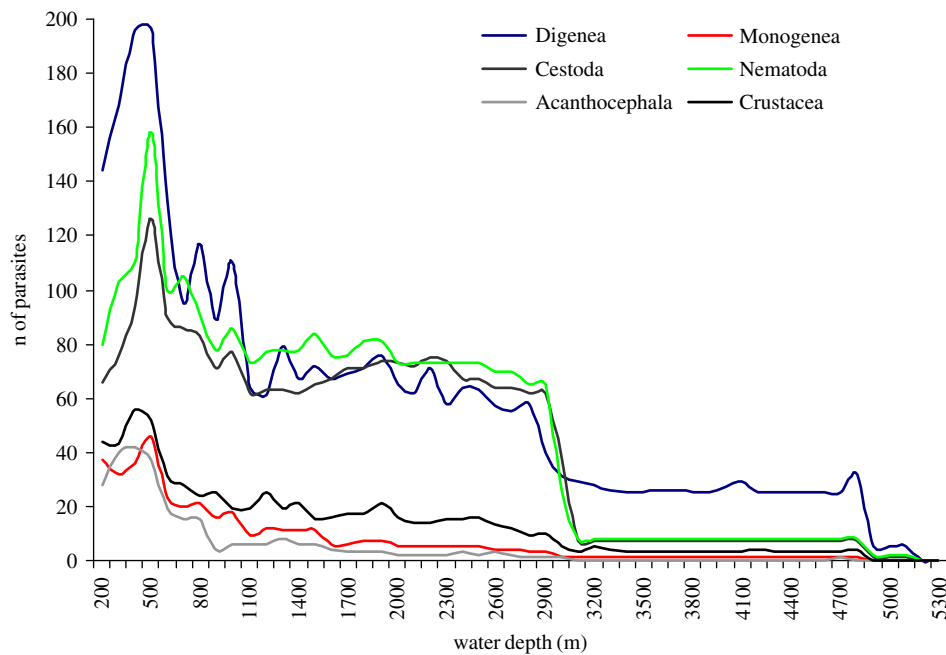


Fig. 2. Depth distribution of higher fish parasite taxa in deep-sea fish world wide (data from Klimpel et al., 2001).

present study, *H. macrochir* at a water depth of 2600 m seems to follow this pattern. Most isolated parasites belonged to the digeneans, nematodes and a cestode, and the species richness is reduced when compared to other demersal fish from shallower waters, however, higher when compared to pelagic deep-sea fish. More studies on demersal as well as pelagic deep-sea fish of the MAR are needed to test this hypothesis.

Acknowledgements

The present study was supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1, PA 664/4-1) and the German Academic Exchange Service (DAAD Klimpel D/05/51605). The study was a contribution to MAR-ECO, a field study of the Census of Marine Life programme.

References

- Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48, 607–614.
- Anderson, R.C., 2000. *Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission*. Oxford/Wallingford, Oxford University Press/CABI Publishing, pp. 1–650.
- Bray, R.A., 2004. The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. *Folia Parasitologica* 51, 268–274.
- Bray, R.A., Campbell, R.A., 1996. New plagioporines (Digenea: Opecoelidae) from deep-sea fishes of the North Atlantic Ocean. *Systematic Parasitology* 33, 101–113.
- Bray, R.A., Littlewood, D.T.J., Herniou, E.A., Williams, B., Henderson, R.E., 1999. Digenean parasites of deep-sea teleosts: a review and case studies of intrageneric phylogenies. *Parasitology* 119, S125–S144.
- Bush, O., Lafferty, A.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83 (4), 575–583.
- Campbell, R.A., Haedrich, R.L., Munroe, T.A., 1980. Parasitism and ecological relationship among deep-sea benthic fishes. *Marine Biology* 57, 301–313.
- Fock, H., Matthiessen, B., Zidowitz, H., von Westernhagen, H., 2002. Diel and habitat-dependent resource utilisation by deep-sea fishes at the Great Meteor Seamount: niche overlap and support for the sound scattering layer interception hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 244, 219–233.
- Froese, R., Pauly, D. (Eds.), 2006. *Fishbase*. World Wide Web electronic publication. <www.fishbase.org>, version (05/2006).
- Gordon, J.D.M., Duncan, J.A.R., 1987. Deep-sea bottom-living fishes at two repeat stations at 2200 and 2900 m in the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 96, 309–325.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach content analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411–429.
- Klimpel, S., Rückert, S., 2005. Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitology Research* 97, 141–149.
- Klimpel, S., Seehagen, A., Palm, H.W., Rosenthal, H., 2001. *Deep-Water Metazoan Fish Parasites of the World*. Berlin, Logos Verlag, pp. 1–316.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Rückert, S., Piatkowski, U., 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitology Research* 94, 1–9.
- Klimpel, S., Palm, H.W., Busch, M.W., Kellermanns, E., Rückert, S., 2006. Fish parasites in the Arctic deep-sea: poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Research I* 53 (7), 1167–1181.
- Koie, M., 1979. On the morphology and life-history of *Monascus* (= *Haplocladus*) *filiformis* (Rudolphi, 1819) Looss, 1907 and *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) Odhner, 1905 (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia* 18, 113–132.
- Marcogliese, D.J., 1994. *Aeginina longicornis* (Amphipoda: Caprellidea), new intermediate host for *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala: Echinorhynchidae). *Journal of Parasitology* 80, 1043–1044.

- Marcogliese, D.J., 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 124, 83–99.
- Moravec, F., Klimpel, S., Kara, E., 2006. *Neoascarophis macrouri* n. sp. (Nematoda: Cystidicolidae) from the stomach of *Macrourus berglax* (Macrouridae) off the Greenland Sea. *Systematic Parasitology* 63, 231–237.
- Ott, J., 1996. Meereskunde: Einführung in die Geographie und Biologie der Ozeane. UTB Ulmer, Stuttgart, pp. 1–424.
- Palm, H.W., Klimpel, S., 2008. Metazoan fish parasites of *Macrourus berglax* Lacepède, 1801 and other macrourids of the North Atlantic: invasion of the deep-sea from the continental shelf. *Deep-Sea Research II*, this issue [doi:10.1016/j.dsr2.2007.09.010].
- Palm, H.W., Schröder, P., 2001. Cestode parasites from the elasmobranchs *Heptranchias perlo* and *Deania* from the Great Meteor Bank, central East Atlantic. *Aquatic Living Resources* 14, 137–144.
- Palm, H.W., Klimpel, S., Bucher, C., 1999. Checklist of metazoan fish parasites of German coastal waters. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel* 307, 1–148.
- Riemann, F., 1988. Nematoda. In: Higgins, R.P., Thiel, H. (Eds.), *Introduction to the Study of Meiofauna*. Washington DC, Smithsonian Institution Press, pp. 293–301.
- Sedberry, G.R., Musick, J.A., 1978. Feeding strategies of some demersal fishes of the continental slope and rise off the Mid-Atlantic coast of the USA. *Marine Biology* 44, 357–375.
- Wayland, M.T., Sommerville, C., Gibson, D.I., 1999. *Echinorhynchus brayi* n. sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from *Pachycara crassiceps* (Roule) (Zoarcidae), a deep-sea fish. *Systematic Parasitology* 43, 93–101.
- Wenneck, T., de L., Falkenhaus, T., Bergstad, O.A., 2008. Strategies, methods, and technologies adopted on the RV G.O. Sars MAR-ECO expedition to the mid-Atlantic Ridge in 2004. *Deep-Sea Research II*, this issue [doi:10.1016/j.dsr2.2007.09.017].

The role of pelagic swarm fish (Myctophidae: Teleostei) in the oceanic life cycle of *Anisakis* sibling species at the Mid-Atlantic Ridge, Central Atlantic

Sven Klimpel · Esra Kellermanns · Harry W. Palm

Received: 4 August 2008 / Accepted: 12 August 2008
© Springer-Verlag 2008

Abstract First information is provided on the parasitation and feeding ecology of the myctophid fish species *Myctophum punctatum* and *Notoscopelus kroyeri* from the Mid-Atlantic Ridge (MAR), Central Atlantic. Four different parasite species were found in both fish with a similar high prevalence and intensity of infestation. The digeneans *Gonocerca phycidis* and *Lethadena* sp. were isolated as adults from the stomach, larval tetraphyllidean cestodes (*Scolex pleuronectis*) from the intestine, and genetically identified larval anisakid nematodes of *Anisakis simplex* (*s.s.*) from the body cavity. No further *Anisakis* sibling species could be identified. Both myctophids had small pelagic crustaceans, mainly copepods and hyperiids, within their stomach contents. Ostracods, euphausiids, decapods, and amphipods were minor food components, demonstrating the pelagic environment for both fish. The recorded parasites including the anisakid *A. simplex* (*s.s.*) perform pelagic life cycles within the region, benefiting from extensive diurnal vertical migrations of their fish hosts. Comparison of the host range among the *Anisakis* sibling species suggests that the *A. simplex* complex has low host specificity, infecting toothed and baleen whales on their extensive oceanic migrations. This contrasts the *Anisakis physeteris* complex that is restricted to toothed whales of the families Kogiidae and Physeteridae. Specificity in the teleost intermediate hosts for both complexes seems to be low, and sympatric occurrence of different siblings within the same intermediate hosts is likely. Myctophid swarm fish as important copepod feeders at the MAR significantly

contribute to the oceanic anisakid nematode life cycle, especially considering the 100% prevalence and high intensity of infestation. Further genetic identification of *Anisakis* nematodes is needed in order to understand the sibling species distribution, along the MAR and within other oceanic environments.

Introduction

Information on oceanic ecosystems is scarce in comparison to shallow coastal zones or the continental shelf regions. The open oceans have been compared with terrestrial deserts due to low primary production that is caused by the lack of nutrients especially in the surface layers. However, in regions such as the Mid-Atlantic Ridge system (MAR), local upwelling situations as well as complex currents and frontal systems can create favorable conditions for increased primary and secondary production in the top 200 m surface layer. Thus, the oceanic ecosystem is far more complex and needs detailed investigation.

Deep-sea lantern fishes of the family Myctophidae consist of more than 235 species belonging to 32 genera (e.g., Yamaguchi et al. 2000; Froese and Pauly 2008). Together with the Gonostomatidae and different crustaceans, they usually dominate the meso- and upper bathypelagic zones (approximately 200 to 2,500 m depth; Gjøsæter and Kawaguchi 1980; Foxtton 1970). The majority of these swarm fishes exhibit extensive vertical migration from water depths below 1500 m at daytime into the more productive surface layers at night (e.g., Pusch et al. 2004; Klimpel et al. 2006a). Diet analyses of meso- and upper bathypelagic fishes have been concentrated on the numerically abundant families Myctophidae, Gonostomatidae, Stomiidae, and Sternoptychidae (e.g., Gartner and

S. Klimpel (✉) · E. Kellermanns · H. W. Palm
Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology,
Heinrich-Heine University Düsseldorf,
Universitätsstr. 1,
40225 Düsseldorf, Germany
e-mail: Sven.Klimpel@uni-duesseldorf.de

Zwerner 1989; Klimpel et al. 2006a). Though having considerable diet variations, their principal prey items are small crustaceans belonging to the Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, and Decapoda (Mauchline and Gordon 1984; Sutton and Hopkins 1996). Thus, myctophids and other pelagic swarm fishes are an important link between the low trophic levels and higher predators, such as piscivorous fishes and whales (Pusch et al. 2004).

Species of the nematode genus *Anisakis* are worldwide distributed fish parasites and typically infect cetaceans or pinnipeds as final hosts. This genus previously included three species (Davey 1971). Beside readily described morphospecies (e.g., *Anisakis schupakovi*), the analyses of allozymes, RFLPs of ITS-rDNA, SSCP of ITS-rDNA, and mtDNA*cox-2* data have revealed that this genus currently includes eight distinct sibling species, *Anisakis simplex* (s.s.), *A. pegreffii*, and *A. simplex* C (representing the *A. simplex*-complex) together with *A. typica*, *A. ziphidarum*, *A. paggiae*, *A. brevispiculata*, and *A. physeteris* (the latter three representing the *A. physeteris*-complex; Valentini et al. 2006; Mattiucci and Nascetti 2007). All these sibling species are morphologically very similar but genetically different and have distinct host preferences, life cycles, and zoogeographical distribution (Valentini et al. 2006; Klimpel et al. 2007; Kellermanns et al. 2007; Mattiucci et al. 2007). Life cycle studies of these nematodes have been limited by difficulties in maintaining *Anisakis* spp. alive, culturing sufficient numbers of parasite-free experimental hosts, and creating effective exposure in the laboratory. In general, the life cycle of *Anisakis* spp. is heteroxenous, involving several different invertebrate and/or vertebrate intermediate hosts and cetaceans and sometimes pinnipeds as final host (e.g., Køie et al. 1995; Hays et al. 1998a, b; Køie 2001; Klimpel et al. 2004). Life cycle stages include four larval stages (L1–L4), within the eggs (L1–L3), and subsequent in the intermediate or paratenic hosts (L3), and as preadults (L4) and adults in the final hosts.

The zoogeography of *Anisakis* spp. depends on a variety of different factors that, in combination with each other, lead to different zoogeographical distribution: (1) the final host distribution, (2) the host specificity in the final and intermediate hosts, (3) migration patterns of second and paratenic hosts, and (4) the characteristic life cycle. These factors enable *Anisakis* siblings to explore different marine environments, such as shallow seas, the open ocean, or the deeper waters. Most *Anisakis* siblings have been recorded from temperate, subtropical, and tropical waters between the equator and 35° North and South, while some species typically occur in the boreal regions of the Atlantic and Pacific. Within Antarctic waters (Southern Ocean), these nematodes are extremely rare.

The most abundant fish species in the central Atlantic oceanic waters along the MAR are the myctophids

Myctophum punctatum and *Notoscopelus kroyeri* (Sutton et al. 2008). Both species undergo extensive vertical (diurnal) migrations. While average peak abundance during the day ranges between 225–750 m for *M. punctatum* and 350–1000 m for *N. kroyeri*, at night, peaks are more usually between 10–125 m, respectively (Froese and Pauly 2008). Both species feed mainly on copepods, amphipods, and euphausiids (Froese and Pauly 2008). Earlier parasitological studies recorded few metazoan fish parasites in *M. punctatum* and *N. kroyeri* (e.g., Mordvinova 2000; Klimpel et al. 2001).

The aim of the present study was (1) to investigate the typical parasite fauna and prey items of both fish species along the MAR, (2) to genetically identify the collected *Anisakis* larvae, (3) to identify the transfer mechanism of the recorded anisakids along the MAR, and finally (4) to discuss patterns of parasite–host association within this oceanic environment.

Materials and methods

Sample collection

Myctophid fish species were sampled during the MAR-ECO (Census of Marine Life) research cruise of the RV G. O. Sars at June to August 2004 at the MAR. Fish sampling was conducted with different pelagic trawls (e.g., Krill-Trawl, Åkra-Trawl, Egersund-Trawl) at the sampling period. At station 339 (position 52°55' N 34°39' W; sampling depth 300–800 m) in the northern region of the MAR, a total of 89 *M. punctatum* and 74 *N. kroyeri* were captured to study metazoan parasites and stomach contents. All specimens were directly sorted from the catch during sampling processing in the ship laboratory and identified to the lowest possible taxon. All fish specimens were deep frozen at –40°C for later studies in the wet laboratory on board. Prior examination each fish specimen was defrosted at 0–1°C. Morphometric data including the total length and total weight were recorded to the nearest 0.1 cm and 0.001 g.

Parasitological examination

The presence of metazoan parasites within all organs was studied by using a stereomicroscope. Ectoparasite infestation was examined while the fish was still in a partly frozen state. Inspection included the skin, fins, eyes, nasal cavities, gills, and the buccal and branchial cavity. The body cavity was opened to examine the liver, stomach, pyloric caeca, intestine, and gonads microscopically for endoparasites, and the stomach contents were removed. Isolated parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved

in 70% ethanol–5% glycerine for detailed identification. For identification purposes, nematodes were dehydrated in a graduated ethanol series and transferred to 100% glycerine. Digenean and cestode species were stained with Acetic Carmine, dehydrated, cleared with Eugenol or Creosote, and mounted in Canada Balsam. Parasite identification literature included original description. The ecological terminology (prevalence, intensity, mean intensity) follows Bush et al. (1997). Prevalence is the number of infected fish with one or more individuals of a particular parasite species (or taxonomic group) divided by the number of hosts examined for that parasite species (commonly expressed as a percentage); intensity (I) is the number of individuals of a particular parasite species in a single infected host (expressed as a numerical range); and mean intensity (mI) is the average intensity; in other words, it is the total number of parasites of a particular species found in a sample divided by the number of hosts infected with that parasite. Furthermore, we use the following parasitological terms and definitions: (1) final host—where a parasite reaches sexual maturity, (2) intermediate host—required by a parasite to complete its life cycle; usually, it undergoes considerable morphological or physiological change, (3) paratenic host/transport host—not required by a parasite to complete its life cycle without detectable morphological change.

Stomach content analyses

The stomach contents were sorted and food items were identified to the lowest possible taxon and grouped into taxonomic categories. In order to determine the relative importance of food items, the frequency of occurrence of each prey item *i* (F %) and its percentage by number (N %) was calculated (Hyslop 1980; Amundsen et al. 1996). The frequency of occurrence was determined as the number of stomachs with prey item *i* compared to all nonempty stomachs. Numerical percentage was calculated as the number of prey item *i* compared to the total number of all prey items (Hyslop 1980).

Polymerase chain reaction amplification and sequencing of ITS-1, 5.8S, and ITS-2

Nematodes isolated from the examined fish were identified morphologically by existing keys and descriptions as belonging to the genus *Anisakis*. After isolation and identification, the nematodes were freed from host tissue and stored in 100% ethanol. Four anisakid nematode larvae from both myctophid fish species were used for molecular identification. Genomic DNA was isolated and purified from individual larvae using a genomic DNA extraction kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany)

according to the instructions of the manufacturer. The rDNA region comprising the ITS-1, 5.8S, ITS-2, and flanking sequences (=ITS+) was amplified using the previously described primers NC5 (5'-GTA GGT GAA CCT GCG GAA GGA TCA TT-3') and NC2 (5'-TTA GTT TCT TTT CCT CCG CT-3'; Zhu et al. 2000). Polymerase chain reaction (PCR) (26 µl) included 13 µl Master-Mix (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) containing dNTP, MgCl₂, buffer, and Taq-Polymerase, 3 µl of each primer, 2 µl dest. water, and 5 µl genomic DNA. Each PCR reaction were performed in a thermocycler (Biometra, Germany) under the following conditions: after an initial denaturation at 95°C for 15 min, 30 cycles of 94°C for 1 min (denaturation), 55°C for 1 min (annealing), 72°C for 1 min (extension), followed by a final extension at 72°C for 5 min. Samples without DNA were included in each PCR run. PCR products were examined on 1% agarose gels. A 100-bp ladder marker (peqGOLD, Erlangen, Germany) was used to estimate the size of the PCR products. To identify the anisakid nematodes, the PCR products were purified with E.Z.N.A. Cycle-Pure Kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany). Afterwards a total volume of 7 µl, including 2 µl primer (individually) and 5 µl of the PCR product (250 ng/µl) were sequenced by SeqLab (Goettingen GmbH, Germany). Both spacers and the 5.8S gene from each PCR product were sequenced in both directions using primers NC5, NC13 (forward; 5'-ATC GAT GAA GAA CGC AGC-3'), NC13R (reverse; 5'-GCT GCG TTC TTC ATC GAT-3'), XZ1R (reverse; 5'-GGA ATG AAC CCG ATG GCG CAA T-3'), and NC2. The obtained sequences were identified via GenBank and aligned with previously characterized sequences of anisakid nematodes (AJ937671 *A. simplex* (s.s.) from Europe and China; AB277823 *A. pegreffii* from Japan; AY821739 *A. simplex* C from northern Pacific), using CLUSTAL W (1.83) Multiple Sequence Alignments (Thompson et al. 1994).

Results

Parasite composition

The parasite fauna of both myctophid fish species was similar in species composition and infestation rates. Four different parasite species were found in *M. punctatum* and *N. kroyeri*, including two digenean, one cestode, and one nematode species (Tables 1 and 2). The digeneans *Gonocerca phycidis* and *Lethadena* sp. were adult and located in the stomach. Larval tetraphyllidean cestodes (*Scolex pleuronectis*) were detected in the intestine with relatively high infestation rates. These tetraphyllideans are cosmopolitan distributed and have been found in various

Table 1 Prevalence (P), intensity (I), mean intensity (mI) and site of infestation as well as frequency of occurrence (F%) and numerical percentage of prey *i* (N%) of the food items identified from the stomach contents of the myctophid fish species *Myctophum punctatum* from the Mid-Atlantic Ridge

Parasite	Uninfested/infested	a/l	P [%]	I (mI)	Site of infestation	n Stomachs with food	n Food item i	F [%]	N [%]
DIGENEA									
<i>Gonocerca phycidis</i> ^a	89/3	a	3.4	1 (1.0)	Stomach				
<i>Lethadena</i> sp. ^{a,b}	89/7	a	7.9	1–2 (1.2)	Stomach				
CESTODA									
Tetraphyllidea indet. <i>Scolex pleuronectis</i>)	89/21	1	23.6	1 (1.0)	Intestine				
NEMATODA									
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) ^a	89/89	1	100.0	1–8 (3.2)	Organs of body cavity				
Stomach contents									
Prey group									
Copepoda				1–30 (6.9)		89	617	100.0	73.02
Ostracoda				1–2 (1.2)		6	7	6.7	0.83
Hyperiididae				1–10 (4.7)		40	187	44.9	22.13
Amphipoda				1–3 (1.3)		17	22	19.1	2.60
Decapoda				1–2 (1.3)		9	12	10.1	1.42

n Number, *a* adult, *l* larva

^aNew host record

^bNew locality record.

fish species. However, further identification is not possible without strobila characters, knowledge of the life cycle, and molecular data. The anisakid nematode *Anisakis simplex* (s.s.) was found in high numbers and represented the

predominant parasite species in both examined myctophids at a prevalence of 100.0%, respectively. The third-stage larvae (L3) of this anisakid nematode (molecular identification; see below) was found in or on the organs of the body cavity. Three

Table 2 Prevalence (P), intensity (I), mean intensity (mI) and site of infestation as well as frequency of occurrence (F%) and numerical percentage of prey *i* (N%) of the food items identified from the stomach contents of the myctophid fish species *Notoscopelus kroyeri* from the Mid-Atlantic-Ridge

Parasite	Uninfested/infested	a/l	P [%]	I (mI)	Site of infestation	n Stomachs with food	n Food item i	F [%]	N [%]
DIGENEA									
<i>Gonocerca phycidis</i> ^a	74/2	a	2.7	1 (1.0)	Stomach				
<i>Lethadena</i> sp. ^{a,b}	74/6	a	8.1	1 (1.0)	Stomach				
CESTODA									
Tetraphyllidea indet. <i>Scolex pleuronectis</i>)	74/15	1	20.3	1 (1.0)	Intestine				
NEMATODA									
<i>Anisakis simplex</i> (s.s.) ^a	74/74	1	100.0	1–6 (3.0)	Organs of body cavity				
Stomach contents									
Prey group									
Copepoda				2–39 (14.2)		74	1048	100.0	82.85
Ostracoda				2–4 (3.0)		2	6	2.7	0.74
Hyperiididae				1–15 (2.7)		63	167	85.1	13.20
Amphipoda				1–3 (1.4)		13	18	17.6	1.42
Euphausiacea				1–2 (1.1)		17	19	23.0	1.50
Decapoda				1 (1.0)		7	7	9.5	0.55

n Number, *a* adult, *l* larva

^aNew host record

^bNew locality record

new host and one new locality record for the MAR are established. There was no significant correlation between the fish length and number of ingested copepods and accumulated *A. simplex* (s.s.) (Fig. 1a–d).

Stomach contents

Most prey items of both fish species were small pelagic crustaceans, mainly copepods and hyperiids. Ostracods,

euphausiids, decapods and amphipods were minor components. Copepods were numerically predominant (N%), with 73.02% for *M. punctatum* and 82.85% for *N. kroyeri*, followed by hyperiids with values of 22.13% and 13.20%, respectively. The frequencies of occurrence (F%) of copepods in both fish species were the same with 100.0%, respectively. Values of F (%) for hyperiids and amphipods for *M. punctatum* were 44.9% and 19.1%, with values of 85.1% for hyperiids and 17.6% for amphipods for *N. kroyeri* (Tables 1 and 2).

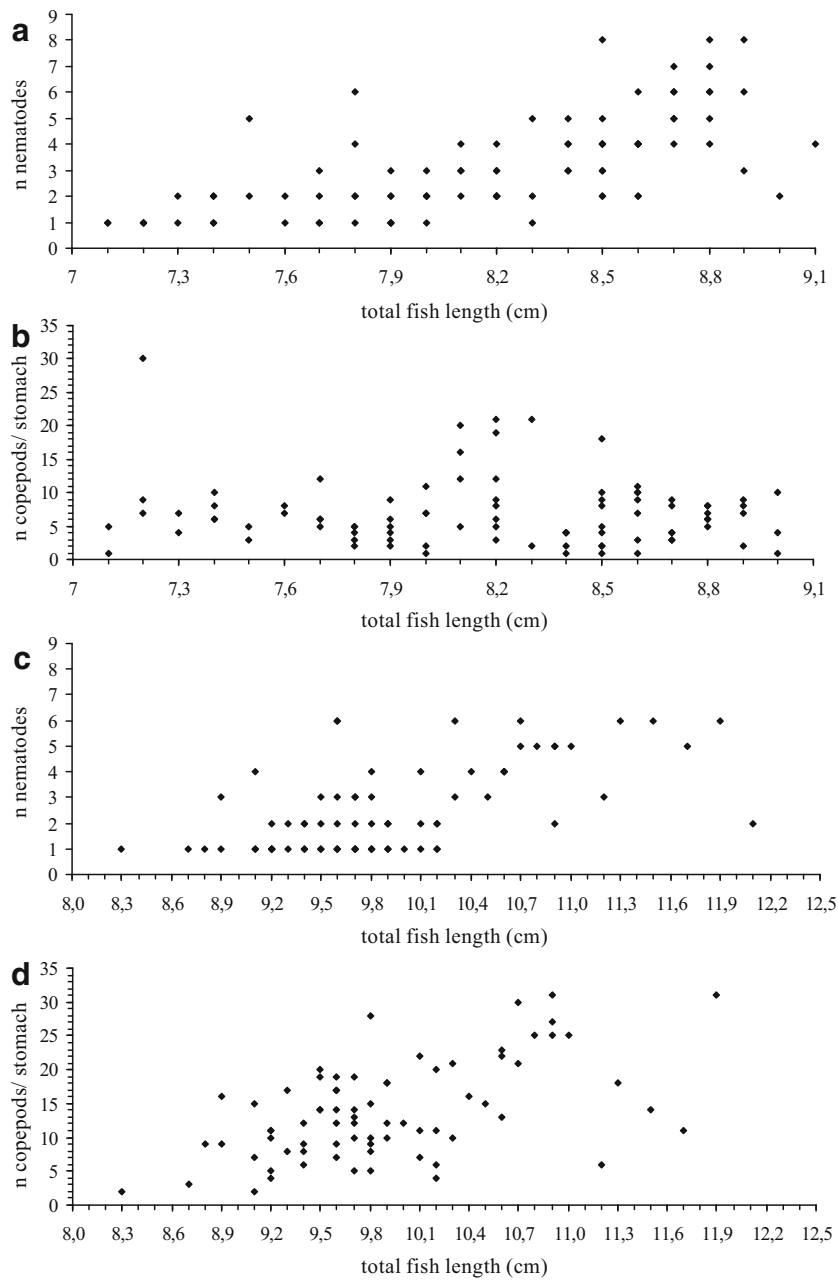


Fig. 1 a–d Random distribution of *A. simplex* (s.s.) in *Myctophum punctatum* (a) and *Notoscopelus kroyeri* (c) over the size range and number of copepods within the stomach contents of both fish species (b, d)

Genetic identification

The ITS-1, 5.8S, and ITS-2 sequences were determined for four anisakids from *M. punctatum* (AsMP1–AsMP4) and four anisakids from *N. kroyeri* (AsNK1–AsNK4). No size variation was detected for any of the three rDNA regions on the agarose gel. Identification via GenBank demonstrated that all six specimens belonged to *A. simplex* (*s.s.*). The G + C contents for the three regions of rDNA of all individuals ranged from 44.7% to 45.4%. The length of the ITS-1 sequence was 365 bp for all samples whereas the ITS-2 sequence was 308 bp long. The length of the 5.8S sequence of the samples was 157 bp, respectively. The alignment of the ITS-1, 5.8S, and ITS-2 consensus sequence of a single specimen of *A. simplex* (*s.s.*) from *M. punctatum* and from *N. kroyeri* is given in Fig. 2. No sequence differences between ITS-1, 5.8S, and ITS-2 (*M. punctatum* 0.0%, *N. kroyeri* 0.0%) could be detected.

Discussion

The present study provides the first information on the parasitism and feeding ecology of *M. punctatum* and *N. kroyeri* from the Central Atlantic along the MAR. In accordance with earlier investigations of myctophid fish, the detected parasites belonged to the digeneans, tetraphylidean cestodes, and anisakid nematodes (Klimpel et al. 2001). Together with low species richness and the presence of different nematode and cestode larvae combined with adult digeneans, this seems to be the typical parasite fauna of myctophid fish from the meso- or bathypelagic zone (e.g., Mordvinova 2000; Klimpel et al. 2001, 2006a).

All isolated helminth parasites are known to utilize planktonic invertebrates as intermediate hosts within their life cycle. The predominant digenean trematode species was *Lethadena* sp. Members of the family Hemiuridae are distributed in both shallow waters and in the upper deep-sea (e.g., Bray 2004). *Lethadena profunda* has previously been

Fig. 2 Alignment of the ITS-1 (partial sequence), 5.8S, and ITS-2 (complete sequence) consensus sequence for third stage larvae of *A. simplex* (*s.s.*) from *M. punctatum* (AsMP1) and *N. kroyeri* (AsNK1) collected from the MAR. The numbers refer to the alignment position

	[ITS-1 partial sequence →	
AsMP1	AGTCTCCCAACGTGCATACCTTCCATTTGCATGTTGTTGTGAGCCACATGGAAACTCGTA	60
AsNK1	AGTCTCCCAACGTGCATACCTTCCATTTGCATGTTGTTGTGAGCCACATGGAAACTCGTA	
AsMP1	CACACGTGGTGGCAGCCGCTGCTGTGCTTTTTTTTAGGCAGACAAATGGCTTACGAGTGGC	120
AsNK1	CACACGTGGTGGCAGCCGCTGCTGTGCTTTTTTTTAGGCAGACAAATGGCTTACGAGTGGC	
AsMP1	CGTGTGCTTGTGTAACAACGGTGACCAATTTGGCGTCTACGCGTATCTAGCTTCTGCCT	180
AsNK1	CGTGTGCTTGTGTAACAACGGTGACCAATTTGGCGTCTACGCGTATCTAGCTTCTGCCT	
AsMP1	GGACCGTCAGTTGCGATGAAAGATGCGGAGAAAGTTCCTTTGTTTGGTGCTAATCATC	240
AsNK1	GGACCGTCAGTTGCGATGAAAGATGCGGAGAAAGTTCCTTTGTTTGGTGCTAATCATC	
AsMP1	ATTGATGAGCAGTAGCTTAAGGCAGAGTTGAGCAGACTTAATGAGCCACGCTAGGTGGCC	300
AsNK1	ATTGATGAGCAGTAGCTTAAGGCAGAGTTGAGCAGACTTAATGAGCCACGCTAGGTGGCC	
AsMP1	GCCAAAACCCAAAACACAACCGGTCTATTTGACATTGTTATTTTCATTGTATGTGTTGAAA	360
AsNK1	GCCAAAACCCAAAACACAACCGGTCTATTTGACATTGTTATTTTCATTGTATGTGTTGAAA	
	[5.8S →	
AsMP1	ATGTACAAATCTTGGCGGTGGATCACTCGGTTCTGGATCGATGAAGAACGCAGCCAGCT	420
AsNK1	ATGTACAAATCTTGGCGGTGGATCACTCGGTTCTGGATCGATGAAGAACGCAGCCAGCT	
AsMP1	GCGATAAATAGTGCGAATTGCAGACACATTGAGCACTAAGAATTCGAACGCACATTGCGC	480
AsNK1	GCGATAAATAGTGCGAATTGCAGACACATTGAGCACTAAGAATTCGAACGCACATTGCGC	
	[ITS-2 →	
AsMP1	TATCGGGTTCATTCCCGATGGCACGCTCTGGCTGAGGGTCAATTACGGTGAACGTCTTC	540
AsNK1	TATCGGGTTCATTCCCGATGGCACGCTCTGGCTGAGGGTCAATTACGGTGAACGTCTTC	
AsMP1	ACGGTTTTCTGGACTGTGAAGCATTTCGGCAAGCAATTGCTGTTGTTGTTGGTGATTC	600
AsNK1	ACGGTTTTCTGGACTGTGAAGCATTTCGGCAAGCAATTGCTGTTGTTGTTGGTGATTC	
AsMP1	TATCATGGACAATATGACGAGCGGTTCTTGGCTTAGTGATGACAAAAGAGACGTCAACA	660
AsNK1	TATCATGGACAATATGACGAGCGGTTCTTGGCTTAGTGATGACAAAAGAGACGTCAACA	
AsMP1	CCGAATCTACTATACTACTAATACTAGTATATAGGTGAGGTGCTTTTGGTGGTACAAAA	720
AsNK1	CCGAATCTACTATACTACTAATACTAGTATATAGGTGAGGTGCTTTTGGTGGTACAAAA	
AsMP1	GTGACAAGTATGCCATTTTCATAGGGGCAACAACCGCATACGTGATAAGTTGGCTGGTTG	780
AsNK1	GTGACAAGTATGCCATTTTCATAGGGGCAACAACCGCATACGTGATAAGTTGGCTGGTTG	
AsMP1	ATGAAACGGCAACCGAATGACGGACGCTCTATGTGATCAAAAATGATACTA	830
AsNK1	ATGAAACGGCAACCGAATGACGGACGCTCTATGTGATCAAAAATGATACTA	

recorded from myctophid fish species such as *Ceratoscopelus warmingii* and *Notoscopelus resplendens* (Klimpel et al. 2001). The life cycle of *Lethadena* species is entirely unknown. However, a heteroxenous life cycle with gastropods (molluscs) as first intermediate and especially pelagic invertebrates (e.g., copepods, euphausiids, chaetognaths) as second intermediate hosts is most common in the family Hemiuridae (e.g., Gibson et al. 2002; Klimpel et al. 2006b). With the observed minor infection rates, both myctophid species seem to have no significant importance for the life cycle of this digenean species. The other digenean, *G. phycidis*, is a widely distributed pelagic fish parasite especially in mid-oceanic ecosystems. Its depth range has been recorded from the epipelagic zone down to several hundred meters into the abyssopelagial (Gibson et al. 2002; Bray 2004). Its life cycle is unknown, however, most likely also includes pelagic invertebrates. In Faeroese waters, *G. phycidis* gradually replaces another wide ranging trematode, *Derogenes* sp., at depths from 400 to 500 m (Køie 2000).

The presence of Cestoda of the order Tetraphyllidea (*S. pleuronectis*) is also not surprising since these parasites are common in large numbers and in different fish species (Klimpel et al. 2001). These larvae are offshore and inshore distributed and represent a composite of different taxa that also might have different life cycles. Along the MAR, most probably, pelagic Crustacea (copepods) are involved as first intermediate hosts, myctophids as second/paratenic intermediate, and different elasmobranchs as final hosts. Further

comments on these cosmopolitan cestodes are not possible without strobila characters, specific knowledge of the life cycle and/or genetic analyses.

Both sampled myctophid species are typical diurnal vertical migrants and distributed between depths of 225–750 m for *M. punctatum* and 350–1000 m for *N. kroyeri* during daytime and between 10–125 m at night, respectively (Froese and Pauly 2008). Migratory myctophids are known to actively feed in the epipelagic layer at night and typically exhibit obvious diurnal feeding periodicity (e.g., Moku et al. 2000). In highly productive regions such as the MAR, seamounts, and upwelling or slope regions, migratory myctophids and other fish species have been reported to feed both at night and during the day (e.g., Klimpel et al. 2006b). Our specimens were sampled during daytime at 300–800 m water depth. Because of the stomach content and the nondigested condition of several prey items, our results support active daytime feeding of *M. punctatum* and *N. kroyeri* at the MAR. It is, thus, likely that the infected *M. punctatum* and *N. kroyeri* have acquired some of their recorded parasites, such as the pelagic *G. phycidis* or anisakid nematodes (see below) during their feeding activity at daytime and within upper water layers of the mesopelagic zone.

The analyzed anisakid nematodes from both myctophid species could be identified as *Anisakis simplex* (s.s.). This species has been earlier recorded from MAR by Kellermanns et al. (2007) in *Macrourus berglax* (Fam. Macrouridae) and by Klimpel et al. (2007) in *Maurollicus*

Fig. 3 Schematic illustration of the pelagic life cycle of *A. simplex* (s.s.) at the MAR. Migrating final hosts (also see Fig. 4) transport adult nematodes into the region. Copepods serve as first and myctophids (e.g., *M. punctatum*, *N. kroyeri*) as well as euphausiids as second intermediate hosts. Deep-sea fish (*M. berglax*, *H. macrochir*) has access to infective third stage larvae through vertical migration into upper surface layers or diurnal migrations of first and second intermediate hosts

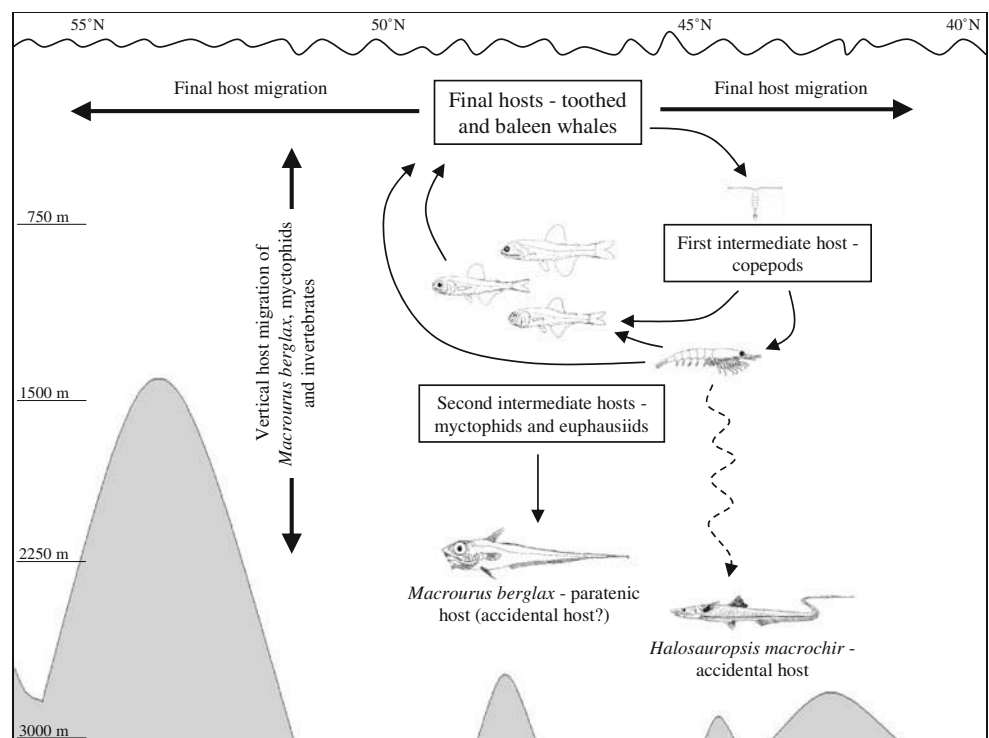


Table 3 Host records of *Anisakis* species within their cetacean final hosts. Data are taken from the literature

Family	Whale species	parasite species									
		<i>A. simplex</i> (s.s.)	<i>A. pegreffii</i>	<i>A. simplex</i> C	<i>A. typica</i>	<i>A. ziphidarum</i>	<i>A. brevispiculata</i>	<i>A. paggiae</i>	<i>A. physeteris</i>		
Delphinidae	<i>Delphinus delphis</i>	*	*		*						
	<i>Feresa attenuata</i>				*						
	<i>Globicephala macrorhynchus</i>				*						
	<i>Globicephala melas</i>	*		*	*						
	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	*			*						
	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>			*							
	<i>Lissodelphis borealis</i>	*									
	<i>Orcinus orca</i>				*						
	<i>Peponocephala electra</i>				*						
	<i>Pseudorca crassidens</i>	*		*	*						
	<i>Stenella attenuata</i>	*			*						
	<i>Stenella coeruleoalba</i>	*			*						
	<i>Stenella frontalis</i>				*						
	<i>Stenella longirostris</i>				*						
	<i>Sotalia fluviatilis</i>				*						
	<i>Steno bredanensis</i>				*						
	<i>Tursiops truncatus</i>				*						
	Pontoporiidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>				*					
	Monodontidae	<i>Delphinapterus leucas</i>	*								
Phocoenidae	<i>Phocoena phocoena</i>	*									
	<i>Mesoplodon densirostris</i>						*				
Ziphiidae	<i>Mesoplodon europaeus</i>						*				
	<i>Mesoplodon layardii</i>						*				
Physeteridae	<i>Ziphius cavirostris</i>						*				
	<i>Physeter macrocephalus</i>						*			*	
Kogiidae	<i>Kogia breviceps</i>						*			*	
	<i>Kogia sima</i>						*			*	
Neobalaenidae	<i>Caperea marginata</i>						*				
Balaenopteridae	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	*									

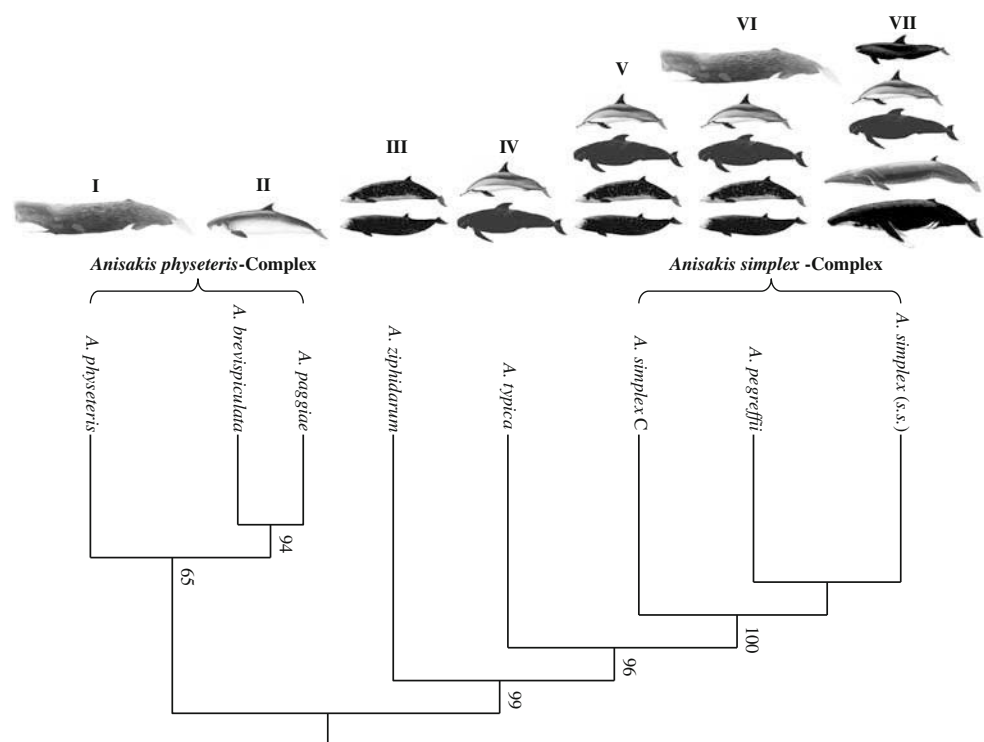
Major references: D'Amelio et al. 2000; Mattiucci and Nascetti 2007; Mattiucci et al. 1997, 2002, 2005, 2007; Nadler et al. 2005; Paggi et al. 1998; Valentini et al. 2006

muelleri (Fam. Sternoptychidae), with *Anisakis* sp. occurring in *Halosaurus macrochir* (Fam. Halosauridae) (Klimpel et al. 2008). Specimens of *Anisakis* spp. are considered to follow a pelagic life cycle, involving pelagic invertebrate and vertebrate intermediate hosts. It is, thus, likely that the mesopelagic myctophids are commonly infected with these nematodes, supporting the parasite's life cycle in oceanic environments. The random distribution of the number of *A. simplex* (s.s.) larvae within the studied myctophids demonstrates that these fish can be considered as true second intermediate hosts, in the sense of Palm (1999; Fig. 3). Recent data demonstrate that the genus *Anisakis* includes eight distinct species, *A. simplex* (s.s.), *A. pegreffii*, *A. simplex* C (representing the *A. simplex*-complex), *A. paggiae*, *A. brevispiculata*, *A. physeteris* (representing the *A. physeteris*-complex), *A. typica*, and *A. ziphidarum*. However, only a single sibling (*A. simplex* (s.s.)) could be recorded within the present and earlier investigations (e.g., Kellermanns et al. 2007; Klimpel et al. 2007). According to Mattiucci et al. (2007) and Mattiucci and Nascetti (2007), *A. simplex* (s.s.) and *A. pegreffii* have been found within the Atlantic Ocean, also suggesting a potential occurrence of the latter sibling around the MAR region. It has been suggested that the different *Anisakis* siblings ecologically separated by invading different final and teleost intermediate hosts (e.g., Kellermanns et al. 2007). This seems to also be the case at the studied locality, where the teleost intermediate hosts for the other *Anisakis* sibling species are yet unknown.

Molecular techniques for delimiting and identifying nematodes of the genus *Anisakis* have markedly influenced our understanding of their systematics, zoogeography, and biodiversity (e.g., Nadler et al. 2005). In a detailed morphologically based revision of *Anisakis* spp. conducted by Davey (1971), the author recognized three valid species (*A. simplex*, *A. typica*, and *A. physeteris*) and retained four others as *species inquirendae* (*A. dussumierii*, *A. insignis*, *A. schupakovi*, and *A. alexandri*). *A. dussumierii* was described from the final hosts *Physeter macrocephalus* (Physeteridae) and *Delphinus delphis* (Delphinidae; e.g., Nadler et al. 2005), while *A. insignis* were isolated only from the Amazon dolphin (*Inia geoffrensis*, Iniidae) and was redescribed by Petter (1972). Sprent (1982) erroneously transferred *A. insignis* into *Peritrachelius* Diesing, 1851, giving account to the lip and spicule structure. Different authors previously reported *A. alexandri* from *Stenella frontalis* (Delphinidae), but this species was originally described from *Sousa chinensis* (Delphinidae; Mignucci-Giannoni et al. 1998; Perrin 2002). Previous studies confirm the validity of *A. schupakovi*, a parasite of the pinniped *Phoca caspica* (Phocidae) limited to the Caspian Sea (e.g., D'Amelio et al. 2000). The morphological approach, however, still needs verification using molecular data.

According to the available literature and the present results, most *Anisakis* siblings have been identified from toothed whales, especially from the Delphinidae and Ziphiidae (Table 3, Fig. 4). The host distribution of *A.*

Fig. 4 Host distribution of *Anisakis* species demonstrating low host specificity within the *A. simplex* species complex. Genetic relationships of *Anisakis* spp. (adapted from Mattiucci and Nascetti 2006) mapped with the cetacean (families) final hosts (I Physeteridae; II Kogiidae; III Ziphiidae; IV Delphinidae, Pontoporiidae; V Delphinidae, Ziphiidae; VI Delphinidae, Ziphiidae, Physeteridae, Neobalaenidae; VII Delphinidae, Monodontidae, Phocoenidae, Balaenopteridae). For further information see text and host records see Table 3



typica is restricted to dolphins (Delphinidae) from subtropical and tropical waters and to a single species of the toothed whale family Pontoporidae (Mattiucci et al. 2002, 2005; Palm et al. 2008). *A. ziphidarum* has been reported only from the Ziphiidae on the southern hemisphere, while *A. brevispiculata* and *A. paggiae* are specific for the Kogiidae, mainly in the Mid- and Southern Atlantic Ocean (Mattiucci and Nascetti 2006; Valentini et al. 2006). The latter two siblings together with *A. physeteris*, being specific for the Physeteridae (cosmopolitan), form the *A. physeteris* sibling species complex. These *Anisakis* siblings have been solely reported from toothed whales. This contrasts the *Anisakis simplex* sibling species complex, where typically toothed but also baleen whales appear to belong to the final host spectrum. *A. simplex* (*s.s.*) parasitizes oceanic cetaceans of the families Delphinidae, Monodontidae, Phocoenidae, and Balaenopteridae and has been genetically identified mainly in the North Atlantic and Pacific Oceans. *A. pegreffii* also utilizes the family Delphinidae as final hosts, however, also infecting the Ziphiidae, Physeteridae, and Neobalaenidae (Mattiucci et al. 1997) mainly in the entire Atlantic and Mediterranean but also from Australia. *A. simplex C* uses toothed whales of the families Delphinidae and Ziphiidae on the southern hemisphere and also from the North Pacific to complete its life cycle (Table 3, Fig. 4). The host range and zoogeographical distribution pattern of the known *Anisakis* siblings demonstrate that far few records exist to conclude about host specificity and distribution patterns. However, toothed whales are the common hosts for the known *Anisakis* spp., and besides the low latitude restricted *A. typica*, all other *Anisakis* species have the potential to occur from (sub) tropical into boreal and also high latitude regions. This, most likely, is connected to the extensive final host migration. Final host specificity for the *A. simplex* complex seems to be low while that for the *A. physeteris*, complex appears to be high. Specificity in the teleost intermediate hosts for both complexes seems to be low (see e.g., Palm et al. 2008), and sympatric occurrence of different siblings within the same intermediate hosts seems to be likely. Further genetic identification is needed for a better understanding of the host–parasite associations and coevolution within this interesting group of marine parasitic nematodes.

Acknowledgments The authors thank the scientific staff and the crew of the Norwegian research vessel G.O. Sars for their help during the collection of the material. We thank M.W. Busch, Heinrich-Heine University Düsseldorf, for his technical assistance during the present study. The present study was financially supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1, 1-2; DFG PA 664/4-1).

References

- Amundsen PA, Gabler HM, Staldvik FJ (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *J Fish Biol* 48:607–614
- Bray RA (2004) The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes. *Folia Parasitol* 51:268–274
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575–583
- D’Amelio S, Mathiopoulou KD, Santos CP, Pugachev ON, Webb SC, Picanço M, Paggi L (2000) Genetic markers in ribosomal DNA for the identification of members of the genus *Anisakis* (Nematoda: Ascaridoidae) defined by polymerase chain reaction-based restriction fragment length polymorphism. *Int J Parasitol* 30:223–226
- Davey JT (1971) A revision of the genus *Anisakis* Dujardin, 1875 (Nematoda: Ascaridata). *J Helminthol* 45:51–72
- Foxton P (1970) The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea: Natantia) collected on the SOND cruise 1965. *J Mar Biol Assoc UK* 50:961–1000
- Froese R, Pauly D (2008) FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://www.fishbase.org>, version (04/2008)
- Gartner JV, Zwerner DE (1989) The parasite faunas of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *J Fish Biol* 34:79–95
- Gibson DI, Jones A, Bray RA (2002) Keys to the trematodes, vol. 1. CAB International, Wallingford
- Gjøsaeter J, Kawaguchi K (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish Tech Pap* 193:1–151
- Hays R, Measures LN, Huot J (1998a) Euphausiids as intermediate hosts of *Anisakis simplex* in the St. Lawrence estuary. *Can J Zool* 76:1226–1235
- Hays R, Measures LN, Huot J (1998b) Capelin (*Mallotus villosus*) herring (*Clupea harengus*) as paratenic hosts of *Anisakis simplex*, a parasite of beluga (*Delphinapterus leucas*) in the St. Lawrence estuary. *Can J Zool* 76:1411–1417
- Hyslop EJ (1980) Stomach content analysis - a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429
- Kellermanns E, Klimpel S, Palm HW (2007) Molecular identification of ascaridoid nematodes from the deep-sea onion-eye grenadier (*Macrourus berglax*) from the East Greenland Sea. *Deep-Sea Res Pt I* 54:2194–2202
- Klimpel S, Seehagen A, Palm HW, Rosenthal H (2001) Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos, Berlin
- Klimpel S, Palm HW, Rückert S, Piatkowski U (2004) The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitol Res* 94:1–9
- Klimpel S, Palm HW, Busch MW, Kellermanns E, Rückert S (2006a) Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Res Pt I* 53:1167–1181
- Klimpel S, Rückert S, Piatkowski U, Palm HW, Hanel R (2006b) Diet and metazoan parasites of silver scabbard fish *Lepidopus caudatus* from the Great Meteor Seamount (North Atlantic). *Mar Ecol Prog Ser* 315:249–257
- Klimpel S, Kellermanns E, Palm HW, Moravec F (2007) Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurolicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (*s.s.*) from the Mid-Atlantic Ridge. *Mar Biol* 152:725–732
- Klimpel S, Palm HW, Busch MW, Kellermanns E (2008) Fish parasites in the bathyal zone: The halosaur *Halosaurus macrochir* (Günther, 1878) from the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Res Pt II* 55:229–235

- Køie M (2000) Metazoan parasites of teleost fishes from Atlantic waters off the Faroe Islands. *Ophelia* 52:25–44
- Køie M (2001) Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheated and large third-stage larvae of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Parasitol Res* 87:32–36
- Køie M, Berland B, Burt MDB (1995) Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Can J Fish Aquat Sci* 52:134–139
- Mattiucci S, Nascetti G, Cianchi R, Paggi L, Arduino P, Margolis L, Bratley J, Webb S, D'Amelio S, Orecchia P, Bullini L (1997) Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex, with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *J Parasitol* 83:401–416
- Mattiucci S, Paggi L, Nascetti G, Portes Santos C, Costa G, Di Benedetto AP, Ramos R, Argyrou M, Cianchi R, Bullini L (2002) Genetic markers in the study of *Anisakis typica* (Diesing, 1860): larval identification and genetic relationships with other species of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Anisakidae). *Syst Parasitol* 51:159–170
- Mattiucci S, Nascetti G, Dailey M, Webb SC, Barros NB, Cianchi R, Bullini L (2005) Evidence for a new species of *Anisakis* Dujardin, 1845: morphological description and genetic relationships between congeners (Nematoda: Anisakidae). *Syst Parasitol* 61:151–171
- Mattiucci S, Nascetti G (2006) Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* 13:99–113
- Mattiucci S, Nascetti G (2007) Genetic diversity and infection levels of anisakid nematodes parasitic in fish and marine mammals from Boreal and Austral hemispheres. *Vet Parasitol* 148:43–57
- Mattiucci S, Paoletti M, Damiano S, Nascetti G (2007) Molecular detection of sibling species in anisakid nematodes. *Parassitologia* 49:147–153
- Mauchline J, Gordon JDM (1984) Incidence of parasitic worms in stomachs of pelagic and demersal fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *J Fish Biol* 24:281–285
- Mignucci-Giannoni AA, Hoberg EP, Siegel-Causey D, Williams EH (1998) Metazoan parasites and other symbionts of cetaceans in the Caribbean. *J Parasitol* 84:939–946
- Moku M, Kawaguchi K, Watanabe H, Ohno A (2000) Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Mar Ecol Prog Ser* 207:129–140
- Mordvinova TN (2000) Helminthofauna of myctophid fishes from the world ocean. *Ecol Morya* 53:59–63 (In Russian)
- Nadler SA, D'Amelio S, Dailey MD, Paggi L, Siu S, Sakanari JA (2005) Molecular phylogenetics and diagnosis of *Anisakis*, *Pseudoterranova*, and *Contracaecum* from northern Pacific marine mammals. *J Parasitol* 91:1413–1429
- Paggi L, Nascetti G, Webb SC, Mattiucci S, Cianchi R, Bullini L (1998) A new species of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda, Anisakidae) from beaked whales (Ziphiidae): allozyme and morphological evidence. *Syst Parasitol* 40:161–174
- Palm HW (1999) Ecology of *Pseudoterranova decipiens* Krabbe, 1878 (Nematoda: Anisakidae) from Antarctic waters. *Parasitol Res* 85:638–656
- Palm HW, Damriyasa IM, Linda Oka IBM (2008) Molecular genotyping of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Ascaridoidea: Anisakidae) larvae from marine fish of Balinese and Javanese waters, Indonesia. *Helminthologia* 45:3–12
- Perrin WF (2002) *Stenella frontalis*. *Mamm Spec* 702:1–6
- Petter AG (1972) Redescription of *Anisakis insignis* (Diesing) (Ascaridoidea), parasite of the Amazone dolphin *Inia geoffrensis*. *Invest Cetacea* 4:93–99
- Pusch C, Beckmann A, Porteiro FM, Westernhagen von H (2004) The influence of seamounts on mesopelagic fish communities. *Arch Fish Mar Res* 51:165–186
- Sprent JF (1982) Ascaridoid nematodes of South American mammals, with a definition of a new genus. *J Helminthol* 56:275–295
- Sutton TT, Hopkins TL (1996) Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator group. *Mar Biol* 127:179–192
- Sutton TT, Porteiro FM, Heino M, Byrkjedal I, Langhelle G, Anderson CIH, Horne J, Søliland H, Falkenhaug T, Godø OR, Bergstad OA (2008) Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep-Sea Res Pt II* 55:161–184
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res* 22:4673–4680
- Valentini A, Mattiucci S, Bondanelli P, Webb SC, Mignucci-Giannoni AA, Colom-Llavina MM, Nascetti G (2006) Genetic relationship among *Anisakis* species (Nematoda: Anisakidae) inferred from mitochondrial *cox2* sequences, and comparison with allozym data. *J Parasitol* 92:156–166
- Yamaguchi M, Miya M, Okiyama M, Nishida M (2000) Molecular phylogeny and larval morphological diversity of the lanternfish genus *Hygophum* (Teleostei: Myctophidae). *Mol Phyl Evol* 15:103–114
- Zhu X, Gasser RB, Jacobs DE, Hung GC, Chilton NB (2000) Relationships among some ascaridoid nematodes based on ribosomal DNA sequence data. *Parasitol Res* 86:738–744

Parasite fauna of the Mediterranean grenadier *Coryphaenoides mediterraneus* (Giglioli, 1893) from the Mid-Atlantic Ridge (MAR)

Esra Kellermanns, Sven Klimpel and Harry Wilhelm Palm*

Institute of Zoomorphology, Cell Biology and Parasitology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf,
Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, Germany

Abstract

A total of 38 *Coryphaenoides mediterraneus* from the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ), a part of the Mid-Atlantic Ridge (MAR), was studied for parasites and feeding ecology. Sixteen different parasite species were found, most of them belonging to the Digenea (6 species) and Nematoda (6). Twelve new host and 11 new locality records were established, and 8 deep-sea generalists and 5 deep-sea specialists were found. Twelve adult and 3 larval parasites occurred, with *Allopodocotyle margolisi* (Digenea), Tetraphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*, Cestoda) and *Ascarophis longiovata* (Nematoda) being the predominant species. These parasites reached a prevalence of 50.0%, 86.8% and 68.4% with an intensity of infection of 1–10, 1–91 and 1–74, respectively. The food consisted of crustaceans and cephalopods; no further prey items such as fish could be identified. *Coryphaenoides mediterraneus* demonstrates a parasite fauna similar to that of other deep-sea macrourids. No MAR-specific parasite species were found, and the collected helminths are common fish parasites of the North Atlantic deep-sea basin and the adjacent continental shelf regions. Only few larval epipelagic generalists such as ascaridoid nematodes were found, due to the deep origin of the studied fish between 1700–3500 m. The recorded species rich parasite fauna reflects the wide depth range and opportunistic feeding behaviour of *C. mediterraneus* on benthopelagic food. The recorded parasite species composition around the MAR appears to be similar to other deep-sea locations in the Atlantic Ocean, demonstrating the wide zoogeographical distribution of these deep-sea metazoans. Consequences of the MAR, the CGFZ and the homogeneous deep-sea environmental conditions for the parasite species distribution are discussed.

Keywords

Macrouridae, *Coryphaenoides mediterraneus*, parasites, life-cycles, stomach analysis, zoogeography, Charlie-Gibbs Fracture Zone, Mid-Atlantic Ridge

Introduction

The open ocean has been compared with terrestrial deserts, due to a lack of information on species diversity and composition caused by the far distance from any mainland. Compared with shallow coastal regions, relatively little is known about the ecology of the high seas. One characteristic, however, is the lack of available nutrients, resulting in low primary production with less zooplankton and nekton biomass (Noble 1973, Marcogliese 2002). Along the Mid-Atlantic Ridge system (MAR) in the Central Atlantic, local upwelling, complex currents and frontal systems create favourable conditions for increased primary and secondary production in the water column. Thus, this mountainous system might have an important

role in the turnover of nutrients and the distribution of organisms between the epipelagic and the deep-sea.

The bathyal, meso- and upper bathypelagic nekton community from 200 to 2500 m water depth is usually dominated by benthopelagic fishes of the family Macrouridae, by small pelagic fishes of the Myctophidae, Microstomatidae and Gonostomatidae, and by different Crustacea (e.g. Foxton 1970, Gjøsaeter and Kawaguchi 1980, Sutton *et al.* 2008). The majority of these organisms exhibit extensive diurnal vertical migration, from water depths below 1500 m at daytime into the more productive surface layers during night (e.g. Pusch *et al.* 2004). Studies on the diet and food composition of meso- and bathypelagic fishes have been concentrated on the abundant myctophids, gonostomatids, stomiids and sternoptychids (e.g.

*Corresponding author: hpalm@gmx.net or hpalm@indo.net.id

Gartner and Zwerner 1989, Klimpel *et al.* 2006), those on benthopelagic species on the macrourids (Houston and Haedrich 1986).

One of the most abundant fish species in the open waters of the North Atlantic Ocean and the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ, a part of the MAR) is the benthopelagic deep-sea macrourid *Coryphaenoides mediterraneus* (Bergstad *et al.* 2008, Froese and Pauly 2008). Deep-sea macrourids of the genus *Coryphaenoides* consist of more than 46 species (Morita 1999). *Coryphaenoides mediterraneus* frequently occurs along the MAR and prefers a depth range of 1200–2800 m. It can be also found deeper down to 4262 m, and feeds mostly on invertebrates such as polychaetes, cephalopods and crustaceans and also small fishes (Bergstad *et al.* 2008, Froese and Pauly 2008). The Mediterranean grenadier is commonly found together with other macrourids, such as *C. brevibarbis*, *C. rupestris*, and *C. carapinus*, in the northern and middle part of the MAR (e.g. Bergstad *et al.* 2008).

Parasitological studies on *C. mediterraneus* are scarce (e.g. Klimpel *et al.* 2001). Bray (1995), Gibson (1995) and Bray and Gibson (1995) studied the digenean parasite fauna from the Rockall Trough (Atlantic Ocean), and identified *Steringophorus thulini*, *Allopodocotyle margolisi* and *Lepidapedon beveridgei*. Mauchline and Gordon (1984) recorded cestodes and nematodes of 98 *C. mediterraneus* also from the Rockall Trough at a prevalence of 24.0% and 9.0%, respectively.

The purpose of the present study is to investigate the parasite fauna and food composition of *C. mediterraneus* from the CGFZ. An analysis of prey items determines the position of this macrourid species within the benthopelagic food web along the MAR. A comparison with the parasite fauna of other deep-sea fish is made in order to better understand the characteristic infection pattern within this unique deep-sea habitat. The importance of the CGFZ for the zoogeographical distribution of marine fish parasites is discussed.

Materials and methods

Sample collection

Fish were sampled in July 2004 on board the Norwegian research vessel G.O. Sars along the MAR. This underwater mountain range runs along the centre of the Atlantic Ocean in north-south direction of 16000 km length and separates the North American and Eurasian Plates. At 52°–53°N and 30°–35°E it is divided by the CGFZ into a northern and southern part. Samplings were conducted with a bottom trawl at a trawling speed between 1.5–2.5 knots and a towing time of approximately 60 min (Wenneck *et al.* 2008). Stations were located around the CGFZ covering an area between 42°46′–53°16′N and 28°52′–35°31′W. A sub-sample of 38 *C. mediterraneus* were caught in 1700 to 3500 m water depths. In the ship's laboratory, the total length (TL, to the nearest 0.1 cm) and total weight (TW, to the nearest 0.1 g) of each fish was determined. All fish were deep frozen at –40°C for subsequent examination.

Parasitological examination

The eyes, skin, fins, gills, nostrils and buccal cavity of each fish were examined for ectoparasites. The body cavity was opened to examine the liver, stomach, pyloric caeca, intestine and gonads microscopically for endoparasites and the stomach contents were removed. The isolated parasites were fixed in 4% borax-buffered formalin and preserved in 70% ethanol/5% glycerine. For identification purposes, nematodes were dehydrated in a graded ethanol series and transferred to 100.0% glycerine (Riemann 1988). Digenea, Monogenea and Cestoda were stained with acetic carmine, dehydrated, cleared with eugenol or creosote, and mounted in Canada balsam. Crustacea were dehydrated and transferred into Canada balsam. Parasite identification literature included original descriptions as well as Campbell and Munroe (1977) and Gibson (1995) for Digenea, Kritsky and Klimpel (2007) for Monogenea, Khalil *et al.* (1994) and Palm (2004) for Cestoda, Anderson (2000) and Moravec and Klimpel (2009) for Nematoda, and Boxshall (pers. com.) for Crustacea. The terms prevalence (P), mean intensity (mI), intensity (I) and mean abundance (A) follow the recommendations of Bush *et al.* (1997). Prevalence is the number of infected fish with one or more individuals of a particular parasite species (or taxonomic group) divided by the number of hosts examined (expressed as a percentage); mean intensity is the average intensity of infection, in other words, it is the total number of parasites of a particular species found in a sample divided by the number of infected hosts; intensity of infection is the number of individuals of a particular parasite species in a single infected host (expressed as a numerical range); mean abundance is the total number of individuals of a particular parasite species in a sample of a particular host species divided by the total number of hosts of that species examined, including both infected and uninfected hosts.

Stomach content analysis

The stomach contents were sorted and food items were identified to the lowest possible taxon and grouped into taxonomic categories. The numerical percentage of prey N (%), the weight percentage of prey W (%) and the frequency of occurrence F (%) were determined from the stomach contents (Hyslop 1980, Amundsen *et al.* 1996). Using these three indices, an index of relative importance IRI (Pinkas *et al.* 1971) was calculated. The importance of a specific prey item increases with higher values for N, W, F and IRI. In some fish specimens, the stomach was extruded into the buccal cavity. In these cases, the stomach contents together with some stomach parasites might have been lost.

Results

The analysis of 38 *Coryphaenoides mediterraneus* with total lengths between 29.8 to 58.5 cm (mean 42.9 cm) and total weight ranging from 81.4 to 950.0 g (mean 323.9 g) revealed a rich parasite fauna. A total of 16 different species was found,

Table I. Metazoan parasites in/on *Coryphaenoides mediterraneus* from the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ), a part of the Mid-Atlantic Ridge (MAR)

Parasite species	P (%)	I	mI (\pm SD)	A
Monogenea				
<i>Cyclocotyloides bergstadi</i>	5.3	1	1.0 (\pm 0.22)	0.05
Digenea				
<i>Allopodocotyle margolisi</i>	50.0	1–10	2.9 (\pm 1.6)	1.45
<i>Glomicirrus macrouri</i>	42.1	1–3	1.5 (\pm 0.87)	0.63
<i>Gonocerca minuta</i>	36.8	1–3	1.5 (\pm 0.82)	0.50
<i>Lepidapedon beveridgei</i>	7.9	2–3	2.7 (\pm 0.73)	0.21
<i>Steringophorus thulini</i>	18.4	1–5	2.3 (\pm 1.12)	0.42
<i>Steringotrema</i> sp.	18.4	1–7	3.3 (\pm 1.48)	0.61
Digenea indet.	7.9	1	1.0 (\pm 0.26)	0.08
Cestoda				
<i>Grillotia rowei</i>	44.7	1–16	2.8 (\pm 2.82)	1.26
Tetraphyllidea indet. (<i>Scolex pleuronectis</i>)	86.8	1–91	17.3 (\pm 20.7)	15.21
Nematoda				
<i>Anisakis simplex</i> s. l.	23.7	1–5	2.0 (\pm 1.12)	0.47
<i>Ascarophis longiovata</i>	68.4	1–74	13.8 (\pm 2.63)	9.42
<i>Capillaria</i> sp.	2.6	2	2.0 (\pm 0.32)	0.05
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	10.5	1–4	2.0 (\pm 0.73)	0.21
<i>Neoscarophis longispicula</i>	23.7	1–13	3.9 (\pm 2.74)	0.92
<i>Spinitectus oviflagellis</i>	2.6	2	2.0 (\pm 0.32)	0.05
Nematoda indet.	15.8	1–2	1.2 (\pm 0.45)	0.18
Crustacea				
<i>Chondracanthodes deflexus</i>	5.3	1	1.0 (\pm 0.22)	0.05

P – prevalence, I – intensity, mI (\pm SD) – mean intensity \pm (standard deviation) and A – mean abundance.

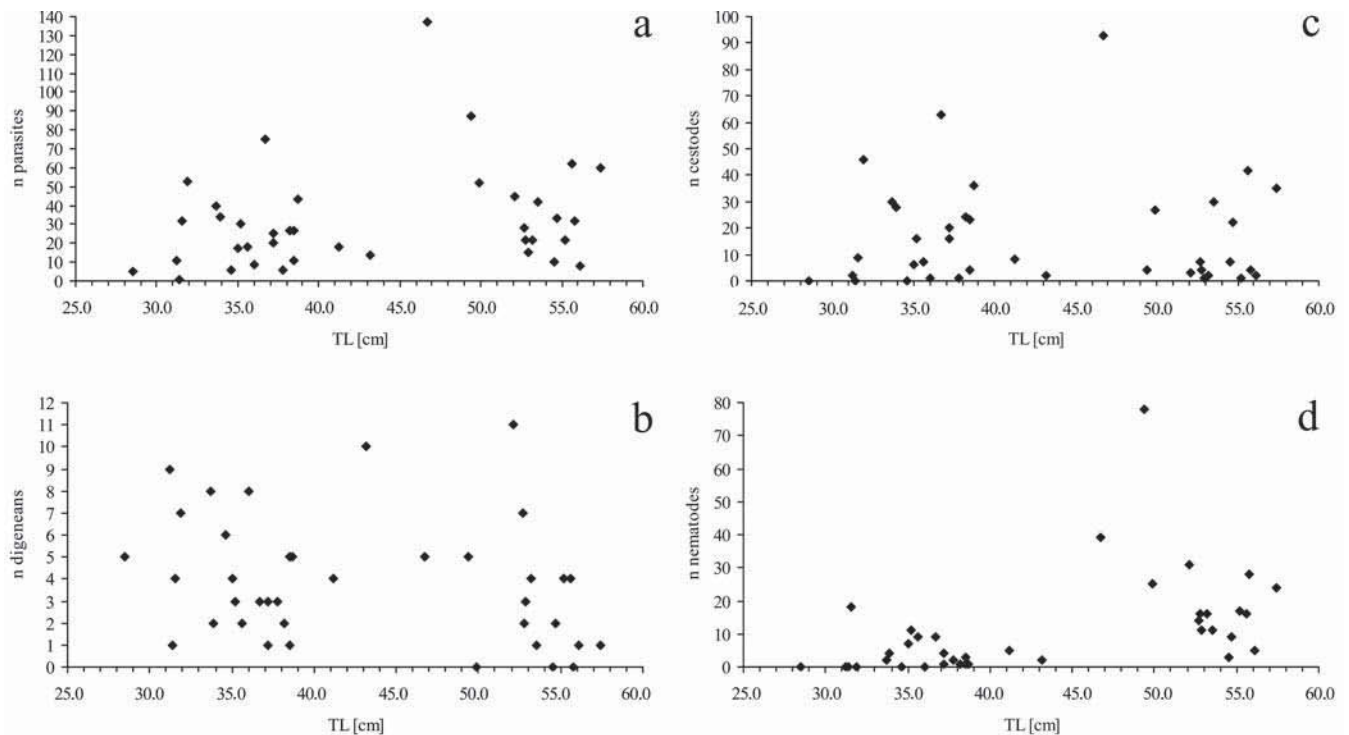


Fig. 1a-d. Number (n) of all metazoan parasite specimens (a), digeneans (b), cestodes (c) and nematodes (d) in comparison to the total fish length (TL in cm) of *Coryphaenoides mediterraneus* from the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ), a part of the Mid-Atlantic Ridge (MAR)

of similar composition in smaller and larger sized specimens (see Fig. 1). The prevalence, intensity, mean intensity, and abundance for each parasite species are given in Table I. Only two different prey item groups, Crustacea and Cephalopoda, were identified.

Parasite composition

Parasites belonged to the Digenea (6 species), Monogenea (1), Cestoda (2), Nematoda (6) and Crustacea (1) (Table I). All represent new locality records and 13 species represent new host records. The predominant parasites belonged to the digeneans, cestodes and nematodes. All digeneans were adult and located in the digestive tract. The highest prevalence was calculated for *Allopodocotyle margolisi* (50.0%), *Glomericirrus macrouri* (42.1%) and *Gonocerca minuta* (36.8%). Adults of the monogenean *Cyclocotyloides bergstadi* were isolated from the gills at a prevalence of 5.3%. Plerocerci of the trypanorhynch cestode *Grillotia rowei* (44.7%) were isolated from the body cavity, liver and intestine, while larval Tetraphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*) (86.8%) were located in the pyloric caeca and intestine. Along with digeneans, the nematodes represented the most species rich parasite taxon in *C. mediterraneus*. *Anisakis simplex s.l.* (23.7%) and *Hysterothylacium aduncum* (10.5%) were isolated as larval stages from the organs of the digestive tract, while *Ascarophis longiovata* (68.4%), *Capillaria* sp. (2.6%), *Neoascarophis longispicula* (23.7%), *Spinitectus oviflagellis* (2.6%) and *H. aduncum* were isolated as adults from the stomach and intestinal contents. The only crustacean on the gills of *C. mediterraneus* was *Chondracanthodes deflexus* at a prevalence of 5.3%. The relationship between the number of all metazoan parasite specimens, digeneans, cestodes and nematodes in comparison to the total fish length is given in Figure 1. The number of nematode specimens seems to increase with fish length.

Stomach contents

Of the 38 stomachs examined 19 contained feed in a digested state. Only two prey item groups were identified. The most frequent prey organisms belonged to the Crustacea (F = 75.0%, N = 75.0%, W = 98.9%, IRI = 13042.5), while the Cephalopoda were of lower importance (F = 25.0%, N = 25.0%, W = 1.1%, IRI = 652.5).

Discussion

This study represents the first parasitological and feeding ecological study of the deep-sea grenadier *Coryphaenoides mediterraneus* from the Charlie-Gibbs Fracture-Zone (CGFZ) of the Mid-Atlantic Ridge. In contrast to earlier studies (Mauchline and Gordon 1984) and single parasite records (Bray 1995, Bray and Gibson 1995), we recorded a species rich parasite fauna, consisting of 16 different helminths and crustaceans. Predominant parasite species at the CGFZ were

the digenean *Allopodocotyle margolisi*, cestode larvae of Tetraphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*) and the nematode *Ascarophis longiovata*. Previously reported parasites of *C. mediterraneus* were the digeneans *A. margolisi*, *Lepidapedon beveridgei* and *Steringotrema thulini* as well as unidentified cestodes and nematodes (Klimpel *et al.* 2001). *Glomericirrus macrouri*, *Gonocerca minuta*, *Steringotrema* sp. (Digenea), *Cyclocotyloides bergstadi* (Monogenea), *Grillotia rowei*, Tetraphyllidea indet. (*Scolex pleuronectis*, Cestoda), *Anisakis simplex s.l.*, *A. longiovata*, *Capillaria* sp., *Hysterothylacium aduncum*, *Neoascarophis longispicula*, *Spinitectus oviflagellis* (Nematoda) and *Chondracanthodes deflexus* (Crustacea) represent new host records. Most parasites occurred as adults, demonstrating an important role of *C. mediterraneus* in the life cycle for the observed deep-sea parasites.

The digenean life-cycle is complex, including molluscs as obligatory first and in the case of deep-sea parasites teleosts as final hosts (e.g. Marcogliese 1995). In *C. mediterraneus* Digenea was the most predominant taxon at the MAR, represented by the families Lepocreadiidae, Hemiuridae, Dero-genidae, Opecoelidae and Fellodistomidae (Klimpel *et al.* 2001, present study). Houston and Haedrich (1986) identified 5.8% benthic vs 27.8% pelagic digenean trematodes in deep sea fish from the Carson Canyon region, North Atlantic. The authors propose common feeding of demersal fishes in the pelagial, suggesting a pelagic life cycle of many of these digeneans.

Tetraphyllidea indet. (*S. pleuronectis*) and the trypanorhynch cestode *G. rowei* are known from a variety of different fish species (e.g. Klimpel *et al.* 2001, Palm 2004). They mature in the stomach or spiral valve of elasmobranchs, and both taxa are known for low host specificity especially in the teleost intermediate hosts (Khalil *et al.* 1994, Palm and Caira 2008). Crustacea (e.g. copepods) are first and larger invertebrates or fish second intermediate/paratenic hosts (Khalil *et al.* 1994, Palm 2004). In the case of *G. rowei*, deep-sea rays most probably serve as final hosts, suggesting the entire life cycle of this species within the deep-sea (other host records see Palm 2004). *Hysterothylacium aduncum* is the most abundant and least host specific fish nematode in the North Atlantic and uses various planktonic and benthic invertebrates as obligatory intermediate hosts (Køie 1993, Klimpel 2005). Teleosts are common final hosts for this species (Balbuena *et al.* 1998, Klimpel and Rückert 2005), and *C. mediterraneus* adds to the known final host spectrum. It is important to note that the life cycle of this species functions in a wide range of hosts and from shallow waters into the deep-sea.

Similar to the cestodes, the nematode *A. simplex s. l.* uses invertebrates as first and larger crustaceans or teleosts as second intermediate hosts (Klimpel *et al.* 2004, 2008a). However, *Anisakis* matures in marine mammals such as cetaceans (Anderson 2000, Køie 2001a), and these generalist larvae penetrate into deep waters through vertically migrating hosts (Palm and Klimpel 2008). Considering the deep origin of the *C. mediterraneus*, the infection of these fish most probably results in a

dead-end for the nematode *A. simplex s. l.* The nematodes *N. longispicula* and *S. oviflagellis* are currently known only from *C. mediterraneus* (Moravec and Klimpel 2009), while the genus *Capillaria* uses oligochaetes as first intermediate and teleosts as obligatory second intermediate hosts (Køie 2001b). The ectoparasites *C. bergstadi* (Monogenea) and *C. deflexus* (Crustacea) are specific for macrourids (Klimpel *et al.* 2001, Kritsky and Klimpel 2007). Consequently, *C. mediterraneus* plays an important role especially as final host in the life cycle of a diversity of deep-sea fish parasites, getting infected mainly through crustacean intermediate hosts at the sampled water depth below 1700 m at the MAR.

The MAR exhibits a diversity of fish species, such as the Bathylagidae, Melamphaidae, Myctophidae, Sternoptychidae and Stomiidae as representatives for the pelagial and the Macrouridae and elasmobranch family Dalatiidae as representatives for the benthic (Bergstad *et al.* 2008, Sutton *et al.* 2008). The bathylagid *Bathylagus euryops* had 5 different parasites, the digeneans *Lecithaster* sp., *Lecithophyllum botryophorum* and a hemiurid, a bothriocephalidean cestode and the nematode *Anisakis* sp. (Busch *et al.* 2008). The sternoptychid *Maurolicus muelleri* was infected with unidentified cestodes (Tetraphyllidea indet.) and the nematode *Anisakis simplex (s. s.)* (Klimpel *et al.* 2007). The myctophids *Myctophum punctatum* and *Notoscopelus kroyeri* were both infected with the digeneans *Gonocerca phycidis*, *Lethadena* sp., tetraphyllidean cestodes and *A. simplex (s. s.)* (Klimpel *et al.* 2008a). The parasite fauna of the benthic representative *C. mediterraneus* was the most species rich, with 16 different parasite species and including 6 adult digeneans and 5 adult nematodes (present study). A wide depth range combined with a variety of prey species enable *C. mediterraneus* to accumulate a species rich parasite fauna (see Walter *et al.* 2002), dominated by adult digeneans and nematodes. Similarly, the halosaurid *Halosauropsis macrorchir* was host for 9 different parasite species, including 4 adult digeneans and 1 adult nematode (Klimpel *et al.* 2008b). This seems to be the common pattern of fish parasite infection along the MAR (Central Atlantic), in correspondence to general deep-sea fish parasite patterns as described by Campbell *et al.* (1980), Campbell (1983) and Marcogliese (2002).

The observed parasite fauna of *C. mediterraneus* at the MAR reflects a similar parasite composition to that described from other macrourids in different parts of the world oceans. Palm and Klimpel (2008) compared the parasite fauna of *Macrourus berglax* from the Central North Atlantic with the macrourid genera *Macrourus*, *Coryphaenoides*, *Coelorhynchus* and *Nezumia*, and recognized a similar infection pattern amongst these deep-sea fish, consisting of the same or closely related species. This observation led to the conclusion that the parasite life-cycles in these benthodemersal deep-sea fishes follow similar pathways independent of geographical location. Concurring habitat and food preference of macrourids results in a similar parasite fauna. *Macrourus berglax* and the best studied *Coryphaenoides* species *Coryphaenoides armatus*, *C. carapinus* and *C. rupestris* from different North and Cen-

tral Atlantic localities harboured 39 and between 18–37 metazoan parasite species, respectively. Amongst these parasites are many taxa that occur in different macrourids and regions, such as the cestode *G. rowei*, and the nematodes *A. simplex s. l.* and *H. aduncum*. The digenean *G. macrouri* was earlier recorded from *C. rupestris*, *G. minuta* from *Nezumia bairdii*, and *G. phycidis* from different macrourids (e.g. Klimpel *et al.* 2001). Most representatives of *Macrourus* and *Coryphaenoides* occur in a wide depth range (Froese and Pauly 2008), enabling them to get access to a wide range of parasites. Palm and Klimpel (2008) proposed that the macrourids from the Mid-Atlantic Ridge harbour a similar parasite fauna and infection pattern to macrourids from other parts of the world oceans. This can be confirmed based on the presented results of *C. mediterraneus* from the MAR.

The MAR is a mountainous underwater system in the middle of the Atlantic Ocean and rises more than 4 km above the deep-sea plains. In combination with the CGFZ (two main parallel deep rift valleys, running perpendicular to the main MAR axis with a depth between 700 and 4500 m), this underwater system might serve as a geological barrier or filter for the zoogeographical distribution of some parasite species. For example, in the pelagic ecosystem, Klimpel *et al.* (2007) could demonstrate a poor parasite fauna of *M. muelleri* at the MAR compared with the NE Atlantic continental shelf region. However, the recorded parasitisation of the benthodemersal *C. mediterraneus* from the MAR indicates an even parasite distribution in the benthic zone of the deep-sea, suggesting no separating function of the MAR between the eastern and western deep-sea plains. Detailed analyses of the parasite fauna of macrourids from the different Atlantic regions is needed to support this assumption.

The present study complements our analyses of the fish parasite fauna from the MAR (e.g. Klimpel *et al.* 2007, 2008a, b; Kritsky and Klimpel 2007; Moravec and Klimpel 2007; Busch *et al.* 2008; Palm and Klimpel 2008). A species poor bathypelagic zone that is composed of cestodes, larval nematodes and some digeneans changes towards the deep-sea floor into a diverse parasite fauna, clearly dominated by adult nematodes and digeneans. So far, we could not identify any specific fish parasitisation at the MAR in terms of the species composition and distribution. A homogeneous water body in the deep-sea or the extensive depth range of the studied fish species might be possible reasons for the observed fish parasitisation. More comparative studies on possible ecological differences (such as prevalence of infection and parasite abundance) are needed to detect any influence of the MAR system on the life cycles and evolution of deep-sea fish parasites.

Acknowledgements. We would like to thank G. Boxshall (Natural History Museum, London) for the parasitic crustacean species identification. The present study was financially supported by the German Research Council (DFG KL 2087/1-1, 1-2; PA 664/4-1) and the German Academic Exchange Service (DAAD Klimpel D/05/51605). The study was a contribution to MAR-ECO, a field study of the Census of Marine Life programme.

References

- Amundsen P.A., Gabler H.M., Staldvik F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48, 607–614. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x.
- Anderson R.C. 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. 2 ed. CAB International Publishing, New York, 650 pp.
- Balbuena J.A., Karlsbakk E., Saksvik M., Kvenseth A.M., Nylund A. 1998. New data on the early development of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisakidae). *Journal of Parasitology*, 84, 615–617. DOI: 10.2307/3284732.
- Bergstad O.A., Menezes G., Høines S. 2008. Demersal fish on a mid-ocean ridge: Distribution patterns and structuring factors. *Deep-Sea Research Part II*, 55, 185–202. DOI: 10.1016/j.dsr.2.2007.09.005.
- Bray R.A. 1995. *Steringophorus* Odhner, 1905 (Digenea: Fellodistomidae) in deep-sea fishes from the northeastern Atlantic, with the description of *Steringophorus margolisi* n. sp. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 71–77.
- Bray R.A., Gibson D.I. 1995. The Lepocreadiidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic: a review of the genus *Lepidapedon* Stafford, 1904. *Systematic Parasitology*, 31, 81–132. DOI: 10.1007/BF02185544.
- Busch M.W., Klimpel S., Sutton T., Piatkowski U. 2008. Parasites of the deep-sea smelt *Bathylagus euryops* (Argentiniformes: Microstomatidae) from the Charlie-Gibbs Fracture Zone (CGFZ). *Marine Biology Research*, 4, 413–417. DOI: 10.1080/1745100801907963.
- Bush O., Lafferty A.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, 83, 575–583. DOI: 10.2307/3284227.
- Campbell R.A. 1983. Parasitism in the deep sea. In: (Ed. G.T. Rowe) *The Sea*. Vol. 8. John Wiley & Sons, New York, 473–552.
- Campbell R.A., Haedrich R.L., Munroe T.A. 1980. Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes. *Marine Biology*, 57, 301–313. DOI: 10.1007/BF00387573.
- Campbell R.A., Munroe T.A. 1977. New hemiurid trematodes from deep-sea benthic fishes in the western North Atlantic. *Journal of Parasitology*, 63, 285–294. DOI: 10.2307/3280061.
- Foxton P. 1970. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea: Natantia) collected on the SOND cruise 1965. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50, 961–1000.
- Froese R., Pauly D. (Eds.). 2008. Fishbase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2008).
- Gartner J.V., Zwerner D.E. 1989. The parasite faunas of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 34, 79–95. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb02959.x.
- Gibson D.I. 1995. *Allopodocotyle margolisi* n. sp. (Digenea: Opecoeliidae) from the deep-sea fish *Coryphaenoides (Chalinura) mediterraneus* in the northeastern Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 90–94.
- Gjøsaeter J., Kawaguchi K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fisheries Technical Papers*, 193, 1–151.
- Houston K.A., Haedrich R.L. 1986. Food habits and intestinal parasites of deep demersal fishes from the upper continental slope east of Newfoundland, northwest Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 92, 563–574. DOI: 10.1007/BF00392516.
- Hyslop E.J. 1980. Stomach content analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411–429. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.
- Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. 1994. Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, Wallingford, 751 pp.
- Klimpel S. 2005. Distribution of nematodes of the family Anisakidae in commercially important fish species from the central and northern North Sea. *Bulletin of Fish Biology*, 7, 161–168.
- Klimpel S., Kellermanns E., Palm H.W. 2008a. The role of pelagic swarm fish (Myctophidae: Teleostei) in the oceanic life cycle of *Anisakis* sibling species at the Mid-Atlantic Ridge, Central Atlantic. *Parasitology Research*, 104, 43–53. DOI: 10.1007/s00436-008-1157-3.
- Klimpel S., Kellermanns E., Palm H.W., Moravec F. 2007. Zoogeography of fish parasites of the pearlside (*Maurollicus muelleri*), with genetic evidence of *Anisakis simplex* (s. s.) from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology*, 152, 725–732. DOI: 10.1007/s00227-007-0727-8.
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., Kellermanns E. 2008b. Fish parasites in the bathyal zone: The halosaur *Halosauropsis macrochir* (Günther, 1878) from the Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research Part II*, 55, 229–235. DOI: 10.1016/j.dsr.2.2007.09.006.
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W., Kellermanns E., Rückert S. 2006. Fish parasites in the Arctic deep-sea: Poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish. *Deep-Sea Research Part I*, 53, 1167–1181. DOI: 10.1016/j.dsr.2006.05.009.
- Klimpel S., Palm H.W., Rückert S., Piatkowski U. 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (northern North Sea). *Parasitology Research*, 94, 1–9. DOI: 10.1007/s00436-004-1154-0.
- Klimpel S., Rückert S. 2005. Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitology Research*, 97, 141–149. DOI: 10.1007/s00436-005-1407-6.
- Klimpel S., Seehagen A., Palm H.W., Rosenthal H. 2001. Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos Verlag Berlin, 315 pp.
- Køie M. 1993. Nematode parasites in teleosts from 0 to 1540 m depth off the Faroe Islands (the North Atlantic). *Ophelia*, 38, 217–243.
- Køie M. 2001a. Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheathed and large third stage larvae of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidae, Anisakidae). *Parasitology Research*, 87, 32–36. DOI: 10.1007/s00436-002-0741-1.
- Køie M. 2001b. The life-cycle of *Capillaria gracilis* (Capillariidae), a nematode parasite of gadoid fish. *Sarsia*, 86, 383–387.
- Kritsky D.C., Klimpel S. 2007. *Cyclocotyloides bergstadi* n. sp. (Monogenoidea: Diclidophoridae: Diclidophoropsinae) from the gills of grenadier, *Coryphaenoides brevibarbis* (Teleostei: Macrouridae), in the Northeast Atlantic Ocean. *Comparative Parasitology*, 74, 23–30. DOI: 10.1654/4242.1.
- Marcogliese D.J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 336–371.
- Marcogliese D.J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124, 83–99. DOI: 10.1017/S003118200200149.x.
- Mauchline J., Gordon J.D. 1984. Incidence of parasitic worms in stomachs of pelagic and demersal fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 24, 281–285. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1984.tb04799.x.
- Moravec F., Klimpel S. 2007. A new species of *Comephoronema* (Nematoda: Cystidicolidae) from the stomach of the abyssal halosaur *Halosauropsis macrochir* (Teleostei) from the Mid-Atlantic Ridge. *Journal of Parasitology*, 93, 901–906. DOI: 10.1645/GE-1065R.1.

- Moravec F., Klimpel S. 2009. Two new species of cystidicolid nematodes from the digestive tract of the deep-sea fish *Coryphaenoides mediterraneus* (Macrouridae) from the Mid-Atlantic Ridge. *Systematic Parasitology*, in press.
- Morita T. 1999. Molecular phylogenetic relationships of the deep-sea fish genus *Coryphaenoides* (Gadiformes: Macrouridae) based on mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 447–454. DOI: 10.1006/mpev.1999.0661.
- Noble E.R. 1973. Parasites and fishes in a deep-sea environment. *Advances in Marine Biology*, 11, 121–195. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60269-2.
- Palm H.W. 2004. The Trypanorhyncha Diesing, 1863. PKSPL-IPB, Bogor, 710 pp.
- Palm H.W., Caira J.N. 2008. Host specificity of adult versus larval cestodes of the elasmobranch tapeworm order Trypanorhyncha. *International Journal for Parasitology*, 38, 381–388. DOI: 10.1016/j.ijpara.2007.08.011.
- Palm H.W., Klimpel S. 2008. Metazoan fish parasites of *Macrourus berglax* Lacepède, 1801 and other macrourids of the North Atlantic: Invasion of the deep-sea from the continental shelf. *Deep-Sea Research Part II*, 55, 236–242. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.09.010.
- Pinkas L., Oliphant M.D., Iverson I.L.K. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian Waters. *California Fish and Game*, 152.
- Pusch C., Beckmann A., Porteiro F.M., von Westernhagen H. 2004. The influence of seamounts on mesopelagic fish communities. *Archive of Fishery and Marine Research*, 51, 165–186.
- Riemann F. 1988. Nematoda. In: (Eds. R.P. Higgins and H. Thiel) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 293–301.
- Sutton T.T., Porteiro F.M., Heino M., Byrkjedal I., Langhelle G., Anderson C.I.H., Horne J., Søiland H., Falkenhaus T., Godø O.R., Bergstad O.A. 2008. Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep-Sea Research Part II*, 55, 161–184. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.09.013.
- Walter T., Palm H.W., Piepiorka S., Rückert S. 2002. Parasites of the Antarctic rattail *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae, Gadiformes). *Polar Biology*, 25, 633–640. DOI: 10.1007/s00300-002-0407-6.
- Wenneck T. de L., Falkenhaus T., Bergstad O.A. 2008. Strategies, methods, and technologies adopted on the R.V. G.O. Sars MAR-ECO expedition to the Mid-Atlantic Ridge in 2004. *Deep-Sea Research Part II*, 55, 6–28. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.09.017.

(Accepted January 7, 2009)