

综 述

头槽绦虫属的分类学研究

罗海燕 聂 品

(中国科学院水生生物研究所; 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

TAXONOMY OF THE GENUS *BOTHRIOCEPHALUS*: A REVIEW

LUO Haiyan and NIE Pin

(State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology; Institute of Hydrobiology,
The Chinese Academy of Sciences, Wuhan, Hubei, China 430072)

关键词: 头槽绦虫; 物种; 分类学; 综述

Key words: *Bothriocephalus*; Species; Taxonomy; Review

中图分类号: S941.52⁺3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2002)05-0536-07

头槽绦虫属(*Bothriocephalus* Rudolphi, 1808)隶属绦虫纲(Cestoidea)假叶目(Pseudophyllidea)头槽科(Bothriocephalidae), 主要寄生于海水及淡水鱼类, 偶见于两栖类^[1], 典型寄生部位为宿主的前肠, 可直接影响宿主进食, 严重时会引起宿主贫血以致死亡。该属包含的种类很多, 仅 Yamaguti^[2] 1959 年记载的寄生于鲤科鱼类的头槽绦虫属就有 71 种, 其中危害养殖鱼类健康的多数寄生于淡水鱼类, *B. scorpii* 可能是惟一危害海水经济鱼类的种类^[3]。

对危害淡水鱼类头槽绦虫的认识, 始于 50 年代我国学者对广东九江寄生草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)的九江头槽绦虫(*B. gowkongensis*)的研究^[4]。在随后的几十年中, 世界各地头槽绦虫的发现不断增加, 并因此出现许多新种的记录^[5,6]。目前, 以头槽绦虫 *B. acheilognathi* 命名的头槽绦虫已报道于各大陆^[7~9], 终末宿主不仅包括引进的草鱼、鲤鱼(*Cyprinus carpio*), 还有当地土著种甚至某些濒危种类^[10], 宿主记录达 40 种以上。头槽绦虫如此广泛的分布和寄生, 在鱼类或其他脊椎动物的寄生虫中极为少见, 各国学者对此表现出极大的兴趣。对头槽绦虫的研究范围已涉及很多领域, 如对头槽绦虫的形态和分类^[11,12]、病理生理^[13]、免疫^[14]、传播动态^[15]; 对 *B. claviceps* 和 *B. gregarius* 等种类的生活史、生态^[16,17]; *B. scorpii* 的系统发育及协同进化^[18]等。

收稿日期: 2001-02-08; 修订日期: 2001-03-15

基金项目: 国家杰出青年科学基金(30025035); 中国科学院生物分类与区系特别支持费资助

作者简介: 罗海燕(1973-), 女, 湖北省襄樊市人; 在读硕士研究生; 主要从事鱼类寄生虫学研究

长期以来, 头槽绦虫属内种的分类及命名就存在众多争议。就物种(Species)的概念而言, 寄生虫与自由生活的生物相比更为复杂, 比如异域分布首先应当考虑宿主的生境^[19]; 形态差异几乎难以分辨的姊妹种(Sibling species)在寄生虫中普遍存在; 杂交只能在实验状态下进行, 寄生虫复杂多变的生活史又增加了杂交实验的难度。头槽绦虫无固定的骨架结构, 形态易受固定方法、宿主的种类和生理状态、平行进化或趋同进化等因子的影响^[12, 20]。同时, 长期的肠道寄生生活使得口器、眼点、食管、肠道等结构趋于退化, 用于分类的可比特征较少。所以为了评价种的分类地位与命名的有效性, 近几十年头槽绦虫分类学研究不仅着重形态学, 更借鉴了来自生活史、分子生物学、生态学、生物地理学等方面的证据。本文拟对头槽绦虫分类学方面的研究做一综述。

1 形态学

头槽绦虫的模式种为 *B. scorpiu* Müller, 1776, 在丹麦的杜父鱼(*Cottus scorpio*)肠道中发现。主要分类特征是: 头节延长, 具顶盘(Holdfast), 纵沟槽(Bothria)内凹, 具无齿的边缘。无颈, 外分节完全。睾丸在髓部两侧, 阴茎囊围有前列腺细胞。生殖孔背中位, 卵巢致密, 横向延伸, 两叶或单叶; 受精囊付缺; 卵黄腺分布于皮部, 节间相连排列。子宫囊、子宫口中位。卵壳薄, 具盖。头节是绦虫生活生长的重要部位, 上面有顶盘、沟槽等附着器; 头节内还有腺体、神经节和感觉末梢。头槽绦虫的头节因此成为种间分类的主要依据, 而由此引起的分类问题也一直成为争论的焦点^[11, 21, 22]。

一般来说, 寄生虫的外部形态特征, 可为分类提供最直接的依据, 但外部形态特征不稳定, 尤其易受固定方法的影响。Pool 等^[21]用三种不同方法固定草鱼肠道的头槽绦虫: (1) 虫体在肠道原位用 10% 福尔马林固定; (2) 虫体从肠道取出后立即置于 25℃ 无水乙醇; (3) 虫体从肠道取出后先置于 10℃ 去离子水中 5min, 然后用 10% 福尔马林固定。通过扫描电镜观察发现, 头槽绦虫的头节呈球形、逆转心脏形、不规则形等各种形态, 其中第二种方法固定的样品头节变异最大, 如头节未完全展开, 顶盘不明显, 沟槽短而深。在比较以往若干种类形态描述的基础上, Pool 等^[21]认为这些种类在确立时所依据的差异多为固定时的人为因素造成, 因此他建议, 寄生鲤科鱼类的头槽绦虫 *B. gowkongensis* Yeh, 1955, *B. opsariichthydis* Yamaguti, 1934, *B. phoxini* Molnár, 1968, *Schyzocotyle fluvialtilis* Akhmerov, 1960(*B. fluvialtilis*) 均为同物异名, 按命名优先权原则, 应为 *B. acheilognathi* Yamaguti, 1934。 *B. cordiceps* Leidy 1872 的记录表明在鱼的肌肉和皮肤下检查到虫体, 应是裂头科(Diphyllbothriidae)的幼虫(裂头蚴)阶段。此结论与 Molnár 和 Murai^[23]以及 Korting^[24]的看法接近, Molnár^[5]观察 *B. phoxini* 时, 在虫体死亡前后分别用酒精固定, 头节为梭状或椭圆, 节片外缘锯齿状。后来 Molnár 和 Murai^[23]用几近沸点的 5% 的福尔马林固定 *B. phoxini* 样品, 承认 *B. phoxini* 与 *B. acheilognathi* 为同物异名。Dobinina^[11]对头节观察得出的结论有些不同, 她的看法是前苏联存在两个独立种, 一种是广泛分布的 *B. opsariichthydis* (*B. gowkongensis* 与 *B. phoxini* 为同物异名); 另一种相对较少, 为 *B. acheilognathi* (*S. fluvialtilis* 为同物异名), 但 Dobinina^[11]在文中并未详细记录固定样品的程序。如何使固定方法标准化, 同时又不会引起虫体的异常变化, 是一个值得重视的问题, Scholz^[22]建议用几近沸点的 4% 福尔马林固定样品, 这样能提供较稳定的形态特征, 而冷水放置后再用酒精

固定的方法并不适合形态学的研究。

寄生虫的内部解剖结构相对比较稳定,作为外部形态的补充,同样可作为十分有用的分类依据。头槽绦虫的虫体可分为未成熟节片、成熟节片和孕节片,各类节片中的生殖系统大小和分布都是在一定范围内的。Scholz^[22]对美洲寄生于淡水鱼类中的头槽绦虫模式标本和部分采集样品作了较全面的描述和比较分析,比较的形态特征包括头节形状、精巢大小、卵巢横裂位置、子宫、阴茎囊形状、各节片的长宽比例等,并考虑了典型宿主与地理分布。他发现头节仍是很重要的分类依据,另外还有两个在同种个体间相对较稳定的特征,一是头节上沟槽的分布和深浅;二是孕节片中卵巢滤泡围绕中线的分布。因此他将美洲淡水鱼类中寄生的头槽绦虫重新归类,确认 5 个有效种,即 *B. daviceps* Goeze, 1782; *B. acheilognathi* Yamaguti, 1934; *B. formosus* Mueller & Van Cleave, 1932; *B. pearsei* Scholz, Vargas Vazquez & Moravec, 1996; *B. cuspidatus* Cooper, 1917 (*B. texomensis* Self, 1954 和 *B. musculosus* Baer, 1937 为 *B. cuspidatus* 同物异名)。其中 *B. cuspidatus* 个体间头节形状变异虽大,但都具突出的顶盘构造,比头节的其他部位较窄,顶盘肌肉发育良好,沟槽后部深凹; *B. acheilognathi* 典型特征是圆形或心脏形头节,而节片特征极具多态性,如精巢颗粒大小在 $19-101 \times 23-115 \mu\text{m}$ 之间,卵巢大小则在 $70-300 \times 260-750 \mu\text{m}$ 之间。

由此可见,头槽绦虫种的鉴定与分类中所依据的头节与节片特征常常存在明显的差异,导致许多同物异名现象。头槽绦虫生活史的研究曾与 Pool 等^[21]学者的形态观察结论略有冲突,例如穿刺腺是原尾蚴的一个突出结构,虽功能不详,但穿刺腺的数目在不同种之间具明显差异,如 *B. psariichthydis* 的原尾蚴具 7—8 对穿刺腺, *B. cuspidatus* 多达 20 余对, *B. gowkongensis* 只有 4 对, *B. rarus* 则不具穿刺腺^[1, 4, 25, 26];还有成虫排出的卵的状态: *B. psariichthydis* 与 *B. gowkongensis* 在不同温度时排出的卵具不同比例的胚胎卵和分裂卵^[4, 27],而 *B. acheilognathi* 却未发现排出胚胎卵^[27]。如果能对个体发育过程中钩球蚴表面的纤毛与隆突、原尾蚴的穿刺腺、成虫的吸盘、沟槽、精子、卵子等结构的形成进行超微结构的观察,将会为形态分类提供更多更有用的信息,这方面已有成功的例子见于圆叶目(Cyclophyllidea)绦虫^[28],很难解释为什么过去几年头槽绦虫超微结构的研究工作进行得如此之少。

2 宿主范围与地理分布

在寄生虫尤其是蠕虫的分类中,常将宿主特异性作为确定新分类单元的前提条件之一。宿主特异性是寄生虫的普遍现象,但头槽绦虫的一个种往往能广泛寄生于许多不同种类的宿主,似乎无宿主特异性可言,然而有些现象却难以解释。

目前西方学者已普遍接受 Pool 等^[21]的观点:寄生鲤科鱼类的头槽绦虫均为 *B. acheilognathi*。但是在墨西哥、北美、夏威夷半岛等地, *Gambusia affinis* (形目 Cyprinodontiformes)、*Poecilia reticulata* (银汉鱼目 Atheriniformes)、*Eleotris sandwicensis* (鲈形目 Perciformes) 体内发现已成熟的头槽绦虫,并鉴定为 *B. acheilognathi*^[10, 29]。我国学者廖翔华从黑龙江到珠江水系检查大量 属鱼类未检获头槽绦虫^[30],在我国长江中下游地区,始终没在鲤鱼、草鱼中检查到 *B. acheilognathi*,而在 条 (*Hemiculter leucisculus*)、红鳍原 (*Cultrichthys erythropterus*)、戴氏 (*Culter dabryi*) 中的寄生较为普遍^[31]。免疫学研究中发

现不同基因型的宿主对 *B. acheilognathi* 的易感性不同^[32], 提示头槽绦虫对宿主的选择可能与宿主的某些基因有关。 *B. acheilognathi* 究竟是高度多态种、地理亚种或是种复合体, 需要分子生物学方法对其遗传结构作进一步的分析研究。

Scholz 等^[6] 在确定新种 *B. pearsei* 时, 证据之一就是其宿主特异性, *Cichlasoma urophthalmus* 和 *Rhamdia guatemalensis* 都是在墨西哥 Yucatan 半岛的 Zaci 淡水湖中生活的鱼类, 只有 *C. urophthalmus* 被 *B. pearsei* 感染。 尽管 *C. urophthalmus* 被认为是起源于沿海咸水湖, 但采自咸水湖的样本却未发现寄生有头槽绦虫。 推测这些小的隔离水体中不同的生物和非生物条件可能影响物种形成, 如当地还有一些特有的洞穴鱼种 *Ophisternon infernale*, *Ogilbia pearsei*。

据 Essex^[26] 对北美 Oneida 湖泊的 *B. cuspidatus* 种群及生活史研究表明, 其裂头蚴 (Plerocercoid) 可在许多种类鱼体内发现, 但并不发育成熟, 即使是在与宿主 *Stizostedion vitreum* 亲缘关系较近的 *Perca flavescens* 中也是如此。 同样的例子还有 *B. claviceps* 和 *B. gregarius*^[16, 17], 虽然这些转续宿主 (Paratenic host) 对绦虫的分类意义不大, 但是在同域物种形成和进化上可能具普遍意义^[17]。

3 分子生物学方法

20 世纪 70 年代以来, 随着分子生物学方法的日趋成熟和广泛应用, 许多以形态学为证据确立的亲缘关系得以重新确认、修正和评价, 并丰富了系统学的内容。

分子生物学方法应用于分类学研究首先基于以下假设: 中性突变-随机漂变假说, 遗传标记同源并且共显性。 遗传标记一般选择同工酶、线粒体 DNA、核基因 (核糖体 DNA、小卫星和微卫星 DNA) 等。 不同遗传标记的适用范围不同, 如同工酶电泳对区分姊妹种十分有效; 核糖体 DNA 大亚基 28S 和 18S 区序列较保守, 常用于高级阶元的分类和系统发育, 而转录间隔区和非转录间隔区序列则是进行种间或种内群体间比较的良好标记之一^[33, 34]。 很明显, 区分形态相似而生态、遗传等特征具多态性的种、亚种或种的复合体, 分子性状的作用是传统形态学无法比拟的。 在绦虫中某些类群的分类研究, 如棘球绦虫属 (*Echinococcus*)^[35] 和带绦虫属 (*Taenia*)^[36], 分子性状的分析已与形态学研究结果相吻合。 头槽绦虫的分子分类研究较少, 主要采用同工酶电泳、DNA 杂交、RAPD、核酸测序等方法。

曾被认为不具宿主特异性的多种海水硬骨鱼类寄生的 *B. scorpii*, 同工酶电泳显示: *B. scorpii* 实际上是七种头槽绦虫的种复合体 (Species complex), 即 *B. gregarius*, *B. barbatus*, *B. funiculus*, *B. andresi*, *B. renaudii*, *B. barbatus*, *B. scorpii*, 不仅各自表现出严格的宿主特异性, 而且生活史、生态、地理分布、遗传结构均有差异^[37]。 其中 *B. gregarius* 的大西洋和地中海种群同工酶图谱具明显的遗传多态性^[38, 39], 酶位点的不同基因型分布符合哈迪-温伯格平衡条件下的预期值, 表明种群个体间随机交配。 两个种群的宿主 (*Psetta maxima*) 经同工酶实验证明是同种, 也无遗传多态性。 Renaud 等^[39] 从古地质运动和气候变化的角度分析了 *B. gregarius* 与宿主种群进化差异的可能机制: 一是“建立者效应”^[40]: 由于地质运动, 宿主种群被分离, 在新的生态环境下, *B. gregarius* 的生活史完成面临困难, 伴随着瓶颈效应的出现, 新种群积累遗传变异, 但这不能很好地解释

为什么宿主种群未出现遗传分歧; 二是寄生虫的世代时间短, 雌雄同体可行自交, 通过这样的交配体系来促进其遗传多样性的出现; 三是寄生虫的分子进化速率快于其宿主。

Verneau 等^[18,41]运用 DNA/DNA 杂交和核糖体 DNA 间隔区(ITS1) 序列比较验证了 Renaud 等^[37]的结论, 确立了 *B. scorpii* 作为种复合体的有效性。在 DNA/DNA 杂交实验中, 比较同源杂交与异源杂交熔解温度之间的差值(ΔT_m), 发现除了 *B. claviceps* 的 ΔT_m 值大于 20℃, *B. scorpii* 种复合体的 7 个种之间 ΔT_m 均小于 3.6℃, 说明 7 个有效种之间遗传特征相似, 物种形成可能是同一时期的突发事件, *B. claviceps* 则较早分化出来。值得注意的是, *B. gregarius* 与 *B. renaudii* 为寄生于同一宿主(*Psetta maxima*) 中的不同种群, 从核糖体间隔序列碱基替换/颠换速率上看, *B. renaudii* 明显地慢于其他几种, 由于对 *B. renaudii* 生活史并不了解, 作者推测其生活史可能比其他同属物种长而复杂, 而且进化过程中存在宿主转化事件, 这可以用“建立者效应”解释。

廖翔华等^[30]应用 RAPD 技术对中国寄生于草鱼、马口鱼(*Opsariichthys bidens*) 和鲤鱼的头槽绦虫进行了遗传多样性研究, 通过 DNA 扩增随机片段多态性图谱分析, 寄生于马口鱼的头槽绦虫与寄生于草、鲤的头槽绦虫之间相似性很低, 应为独立种。冯亮等^[42]对寄生于中国鲤鱼和草鱼的头槽绦虫作了进一步的 RAPD 分析, 相似性结果显示: 虽然寄生草、鲤的头槽绦虫种群内部变异程度均较高, 但亲缘关系仍属种下水平, 考虑到其分布具明显的地理区域性, 应属两个地理亚种。为寻求更可靠答案, DNA 序列分析研究将是今后工作的重点。

更多的分子生物学方法如 DNA 图谱与测序、微卫星多态性、mRNA 差异显示、DNA 探针技术、转座子的分布等有待用于头槽绦虫的分类研究, 目前对于新基因标记的探求已在其他寄生虫物种开始^[43,44], 虽然这些基因对于分类与系统学研究的意义还未确认。应当提到的是, 在分类研究中, 分子性状的分析并不能完全代替形态学研究, 为了给其他分类方法提供更确切的基础资料, 仍应注重样品的收集和形态描述, 分析形态特征的同源性变异程度。头槽绦虫中有许多已命名的种类, 因未提供充足的宿主、地理分布、形态等确切信息, 难以确定其种的独立性。例如寄生于蝾螈属(*Triturus*) 的 *B. rarus* 没有留下模式标本^[1], *B. schilbeodis* Cheng & James, 1960 的定种依据仅来自于一个样品的头节特征^[45]。因此一方面需要以形态特征为基础的 α 分类学, 另一方面必须补充分子系统学、生物地理学、生理生化和个体发育等方面的研究成果, 才能更科学地解决头槽绦虫属分类的混乱问题并完善其分类系统。

参考文献:

- [1] Thomas L J. Environmental relations and life history of the tapeworm *Bothriocephalus rarus* Thomas 1937 [J]. *J Parasitol*, 1937, 23: 133—152
- [2] Yamaguti S. The cestodes of vertebrates. In: *Systema Helminthum* [M]. London: Interscience Publishers Inc. 1959
- [3] Hoole D. Tapeworm infections in fish: past and future problems. In: Pike A W & Lewis J W ed. *Parasitic Diseases of Fish* [M]. Samara Publishing Limited, Dyfed. 1994, 119—140
- [4] 廖翔华, 施肇章. 广东的鱼苗病 I. 广东九江头槽绦虫(*Bothriocephalus gowkongensis* Yeh) 的生活史、生态及其防治 [J]. 水生生物学集刊, 1956, (2): 130—185
- [5] Molnár K. *Bothriocephalus Phoxini* sp. n. (Cestoda: Pseudophyllidea) from *Phoxinus phoxinus* L. [J]. *Folia Parasitol*,

- 1968, **14**: 83—86
- [6] Scholz T, Vargas Vázquez J, Moravec F. *Bothricephalus pearsei* n. sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from cenote fishes of the Yucatan peninsula, Mexico [J]. *J Parasitol*, 1996, **82**: 801—805
- [7] Andrews C, Chubb J C, Coles T, *et al.* The occurrence of *Bothricephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (*B. gowkongensis*) (Cestoda: Pseudophyllidea) in the British Isles [J]. *J Fish Dis* 1981, **4**: 89—93
- [8] Vanas J G, Schoonsbee H J, Brandt F D. Further records of the occurrence of *Bothricephalus* (Cestoda, Pseudophyllidea) in the Transvaal [J]. *South Afr J Sci*, 1981, **77**: 343
- [9] Dove A, Cribb T H, Mockler S P, *et al.* The Asian fish tapeworm, *Bothricephalus acheilognathi*, in Australian freshwater fishes [J]. *Mar Freshw Res*, 1997, **48**: 181—183
- [10] Brouder M J, Hoffnagle T L. Distribution and prevalence of the Asian fish tapeworm, *Bothricephalus acheilognathi*, in the Colorado River and tributaries, Grand Canyon, Arizona, including two new host records [J]. *J Helminthol Soc Wash*, 1997, **64**: 219—226
- [11] Dubinina M N. On the synonymy of species of the genus *Bothricephalus* (Cestoda, Bothriocephalidae), Parasites of Cyprinidae of the USSR [J]. *Parazitologiya*, 1982, **16**: 41—45
- [12] Pool D W. A note on the synonymy of *Bothricephalus acheilognathi*, 1934, *B. aegyptiacus* Rysavy and Moravec, 1975 and *B. kinnensis* Baer and Fain, 1958 [J]. *Parasitol Res*, 1987, **73**: 146—150
- [13] Hoole D, Nisan H. Ultrastructural studies on intestinal response of carp, *Cyprinus carpio* L., to the pseudophyllidean tapeworm, *Bothricephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 [J]. *J Fish Dis*, 1994, **17**: 623—629
- [14] Nie P, Hoole D. Antibody response of carp, *Cyprinus carpio*, to the cestode, *Bothricephalus acheilognathi* [J]. *Parasitology*, 1999, **118**: 635—639
- [15] Kennedy C R. The ecology of introduction. In: Pike A W & Lewis J W ed. *Parasitic Diseases of Fish* [M]. Samara Publishing Limited, Dyfed. 1994. 189—208
- [16] Scholz T. Life cycle of *Bothricephalus claviceps*, a specific parasite of eels [J]. *J Helminthol*, 1997, **71**: 241—248
- [17] Robert F, Renaud F. Importance of the paratenic host in the biology of *Bothricephalus gregarius* (Cestoda, Pseudophyllidea), a parasite of the Turbot [J]. *Int J Parasitol*, 1988, **18**: 611—621
- [18] Verneau O, Renaud F, Catzeffis F M. Evolutionary relationships of sibling tapeworm species (Cestoda) parasitizing teleost fishes [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 1997, **14**: 630—636
- [19] Wardle R A, Mcleod J A. *The Zoology of Tapeworms* [M]. University of Minnesota Press, 1952
- [20] Nadler S. Molecular approaches to studying helminth population genetics and phylogeny [J]. *Int J Parasitol*, 1990, **20**: 11—29
- [21] Pool D W, Chubb J C. A critical scanning electron microscope study of the scolex of *Bothricephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, with a review of the taxonomic history of the genus *Bothricephalus* parasitizing cyprinid fishes [J]. *Syst Parasitol*, 1985, **7**: 199—211
- [22] Scholz T. A revision of the species of *Bothricephalus* Rudolphi, 1808 (Cestoda: Pseudophyllidea) parasitic in American freshwater fishes [J]. *Syst Parasitol*, 1997, **36**: 85—107
- [23] Mohár K, Murai E. Morphological studies on *Bothricephalus gowkongensis* Yeh, 1955 and *B. phocini* Monlar, 1968 (Cestoda, Pseudophyllidea) [J]. *Parasitol Hung*, 1973, **6**: 99—108
- [24] Korting W. *Bothricephalosis* of the carp [J]. *Vet Med Rev*, 1974, **2**: 165—171
- [25] 唐仲璋. 两种淡水鱼类假叶目绦虫的生活史 [J]. *动物学报*, 1982, **28**: 51—59
- [26] Essex H E. On the life history of *Bothricephalus cuspidatus* Cooper, 1917 [J]. *Trans Am Microsc Soc*, 1928, **47**: 348—351
- [27] Yamaguti S. Studies on the helminth fauna of Japan IV. Cestodes of fishes [J]. *Jap J Zool*, 1934, **6**: 1—112
- [28] Chomicz L, Swiderski Z, Grytner-Zieczina B. Ultrastructure of oncospherical envelopes and their differentiation in the cestode, *Dicranotaenia coronula* (Dujardin, 1845) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) [J]. *Acta Parasitol Pol*, 1995, **40**: 31—36
- [29] Font W F, Tate D C. Helminth parasites of native Hawaiian freshwater fishes: an example of extreme ecological isolation [J]. *J Parasitol*, 1994, **80**: 682—688

- [30] 廖翔华, 伦照荣. 寄生中国草鱼、鲤鱼和马口鱼的头槽绦虫的分类和亲缘关系 [J]. 科学通报, 1998, **43**: 1073—1075
- [31] Nie P, Yao W J, Gao Q, *et al.* Diversity of intestinal helminth communities of carp from six lakes in the flood plain of the Yangtze river, China [J]. *J Fish Biol*, 1999, **54**: 171—180
- [32] Mezherin S V. Differential infection with *Bothriocephalus opsariichthydis* (Pseudophyllidea) and *Khawia sinensis* (Caryophyllaeidae) and the growth of carp with different genotypes [J]. *Parazitologiya*, 1992, **26**: 260—264
- [33] Mariaux J. Cestode systematics: Any progress? [J]. *Int J Parasitol*, 1996, **26**: 231—243
- [34] McManus D P, Boeles J. Molecular genetic approaches to parasite identification: their value in diagnostic parasitology and systematics [J]. *Int J Parasitol*, 1996, **26**: 687—704
- [35] Bowles J, Blair D, McManus D P. A molecular phylogeny of the genus *Echinococcus* [J]. *Parasitology*, 1995, **110**: 317—328
- [36] Allsopp B A, Jones A, Allsopp M T E P. Intraspecific characterization of several taeniid cestodes by isoenzyme analysis using isoelectric focusing in agarose [J]. *Parasitology*, 1987, **95**: 593—601
- [37] Renaud F, Gabrion C. Polymorphisme enzymatique de populations du groupe *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776) (Cestoda, Pseudophyllidea). Etude des parasites de poissons Téléostéens des côtes du Finistère [J]. *Bull Soc Fr Parasitol*, 1984, **2**: 95—99
- [38] Renaud F, Gabrion C. Geographical divergence in *Bothriocephalus* (Cestoda) of fishes demonstrated by enzyme electrophoresis [J]. *Int Parasitol*, 1986, **16**: 553—558
- [39] Renaud F, Blanquer A. Genetic divergence in *Bothriocephalus gregarius*: a hypothesis based on the paleogeographic movements of their teleost (*Psetta*) hosts [J]. *Int J Parasitol*, 1990, **20**: 637—643
- [40] Bonner T I, Heinemann R, Todaro G J. Evolution DNA sequences has been retarded in Malagasy primates [J]. *Nature*, 1980, **286**: 420—423
- [41] Vemau O, Catzeffis F M. Molecular relationships between closely related species of *Bothriocephalus* (Cestoda: Platyhelminthes) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 1997, **7**: 201—207
- [42] 冯亮, 廖翔华. 我国不同地域鲤鱼和草鱼寄生头槽绦虫的亲缘关系 [J]. 动物学报, 2000, **46**: 385—391
- [43] Wahlberg M H, Karlstedt K A, Paatero G I L. Cloning, sequencing and characterization of an actin cDNA in *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda) [J]. *Mol Biochem Parasitol*, 1994, **65**: 357—360
- [44] Marks N J, Halton D W. A cytochemical study of the nervous system of the proteocephalidean cestode. *Proteocephalus pollanica* [J]. *Int J Parasitol*, 1993, **23**: 617—625
- [45] Cheng T C, James H A. *Bothriocephalus schilbeodis* n. sp. (Cestoidea: Bothriocephalidae), an intestinal parasite of *Schilbeales insignis* [J]. *J Tenn Acad Sci*, 1960, **35**: 164—168