

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Katedra parazitologie



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**Srovnávací studium tasemnic rodů *Polyonchobothrium*,
Senga a *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea),
cizopasníků sladkovodních ryb Afriky a Asie**



Alena BURIANOVÁ

Školitel: RNDr. Roman Kuchta, PhD.

České Budějovice, duben 2008

Bakalářská diplomová práce

Burianová A. 2008: Srovnávací studium tasemnic rodů *Polyonchobothrium*, *Senga* a *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea), cizopasníků sladkovodních ryb Afriky a Asie [A comparative study of tapeworms of the genera *Polyonchobothrium*, *Senga* and *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea) from freshwater fish of Africa and Asia], Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 50 pp.

Anotace:

Taxonomic evaluation of two species of tapeworms of the genera *Polyonchobothrium* and *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea) from freshwater fish from Africa and Asia provided new data on their morphology. The *Polyonchobothrium polypteri* and *Tetracampos ciliotheca* differ from each other by the shape of the body, scolex and morphology of internal organs.

Financování:

Projekty Grantové agentury ČR (524/04/0342 a 524/08/0885) a MŠMT (Centrum základního výzkumu „Ichtyoparazitologie“ – LC522).

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 28.4.2008

.....
Alena Burianová

PODĚKOVÁNÍ

Chtěla bych na tomto místě poděkovat zejména svému školiteli Romanu Kuchtovi za odborné vedení práce, rady a podporu. Dále bych chtěla poděkovat Tomáši Scholzovi za poskytnutí materiálu a rady při psaní práce, Blance Škoríkové a Romaně Vlčkové za pomoc a rady.

OBSAH

1. ÚVOD	5
2. CÍLE PRÁCE	5
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED	6
3.1. Cestoda – základní charakteristika	6
3.2. Klasifikace a evoluce.....	10
3.3. Řád „Pseudophyllidea“	12
3.4. Charakteristika řádu Bothriocephalidea a jeho taxonomie.....	15
3.5. Spektrum definitivních hostitelů a hostitelská specifita	16
3.6. Zeměpisné rozšíření.....	17
3.7. Čeleď Bothriocephalidae	18
3.8. Charakteristika tasemnic rodů <i>Polyonchobothrium</i> , <i>Senga</i> a <i>Tetracampos</i>	20
4. MATERIÁL A METODIKA	31
4.1. Studovaný materiál	31
4.2. Zpracování a vyhodnocení materiálu	32
5. VÝSLEDKY	33
5.1. <i>Polyonchobothrium polypteri</i>	33
5.2. <i>Tetracampos ciliotheca</i>	35
6. DISKUSE	40
6.1. Srovnání studovaných tasemnic podle morfologických znaků	40
6.2. Srovnání studovaných tasemnic podle hostitelského spektra a geografického rozšíření	40
6.3. Problematika rodu <i>Senga</i> v Africe.....	42
7. ZÁVĚRY	43
8. LITERATURA	44

1. ÚVOD

Tasemnice (Cestoda) patří mezi významné cizopasníky zvířat i člověka. Jedná se o velkou skupinu parazitů zahrnující odhadem 5000 druhů v 700 rodech (Georgiev 2004). Tasemnice jsou paraziti, kteří se vyznačují absencí střeva. Patří mezi ploštěnce (Platyhelminthes) a představují nejodvozenější skupinu výhradně cizopasných zástupců skupiny Neodermata. Tělo je rozděleno na hlavičku (skolex) a strobilu složenou z jednotlivých článků (segmentů). Tasemnice cizopasí zejména v zažívacím traktu obratlovců a jejich největší skupinou je řád Cyclophyllidea. Další velkou skupinou je řád Pseudophyllidea, kde byli nalezeni i významní cizopasníci člověka. Řád Pseudophyllidea však byl zrušen a byly navrženy dva nové řády v rámci revize celé skupiny (Kuchta a kol. 2008). Tato revize zároveň prokázala nevyjasněnost klasifikace řady skupin, včetně druhů čeledi Bothriocephalidae, a naznačila nutnost provést detailní taxonomické studium některých skupin.

Tato bakalářská práce se proto zaměřuje na tasemnice rodů *Polyonchobothrium*, *Tetracampos* a *Senga* čeledi Bothriocephalidae, cizopasníky sladkovodních ryb Afriky, Asie a Austrálie, kteří jsou charakterističtí přítomností háčků na apikálním disku skolexu.

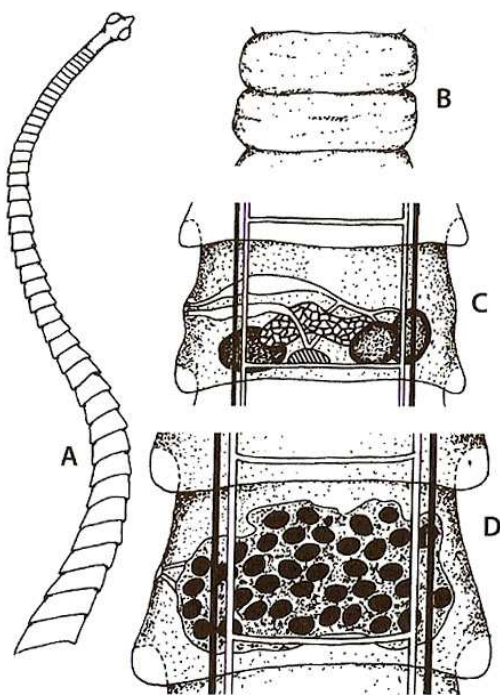
2. CÍLE PRÁCE

- I. Provést literární rešerši údajů o tasemnicích rodů *Polyonchobothrium*, *Senga* a *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea), cizopasníků sladkovodních ryb Afriky a Asie.
- II. Získat údaje o morfologii a morfometrii dvou zástupců těchto tasemnic, *Polyonchobothrium polypteri* a *Tetracampos ciliotheca*, ze sladkovodních ryb Afriky na základě studia sbírkového i nově získaného materiálu a literatury.

3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1. Cestoda – základní charakteristika

Tasemnice (Platyhelminthes: Cestoda) jsou výhradně parazitickou skupinou, která je charakterizována především absencí střeva. Funkci trávení přebírá povrchový tegument s unikátními strukturami zvanými mikrotrichy. Tegumentem jsou živiny nejen absorbovány, ale také částečně přeměňovány. Potravou tasemnic je střešní obsah a tělní tekutiny. Pro přežití tasemnic jsou významné přichycovací orgány, které jsou umístěny téměř výhradně v přední části těla, na tzv. hlavičce (skolex) (Smyth a McManus 1989).



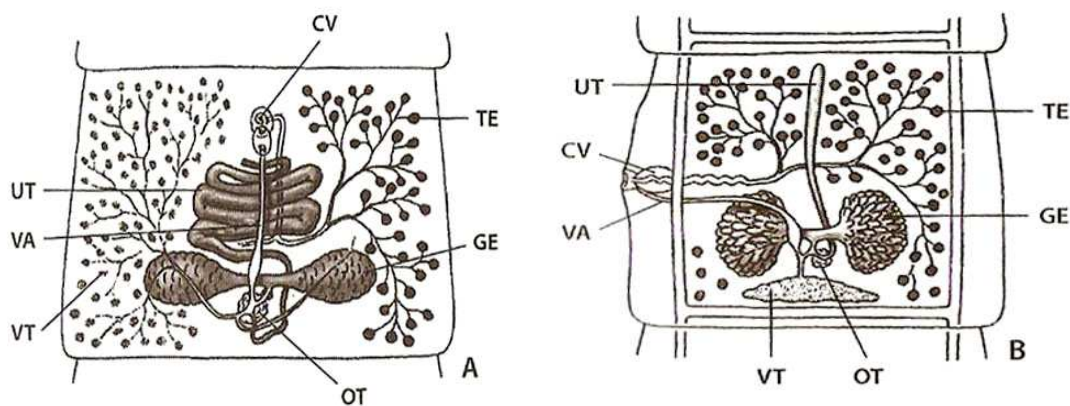
Obr. 1. Základní organizace těla tasemnic. **A** – přední část strobily s terminálně umístěnou hlavičkou s přísavkami, **B** – nezralé segmenty za oblastí krčku, **C** – pohlavně zralé segmenty s vyvinutou samčí a samičí pohlavní soustavou, **D** – nejstarší segmenty naplněné vajíčky (podle Volf a Horák 2007).

Tyto orgány bývají velmi dobře vyvinuté, neboť musí zabezpečit dostatečně pevné přichycení parazita ve střevě hostitele. Existuje široké spektrum různých přichycovacích orgánů, které lze rozdělit do několika skupin. Vedle struktur umístěných na skolexu (přísavné rýhy, přísavky, háčky, chapadélka, apod.) se na fixaci rovněž podílejí tegumentální mikrotrichy a produkty četných žlázek umístěných v přední části těla (Smyth a McManus 1989).

U tasemnic se vyskytují i sklerotizované struktury, nejčastěji ve formě háčků na chobotku (rostelu) tasemnic řádu Cyclophyllidea nebo háčky na tentakulích (chapadélkách) tasemnic řádu Trypanorhyncha, cizopasících jako dospělci u paryb.

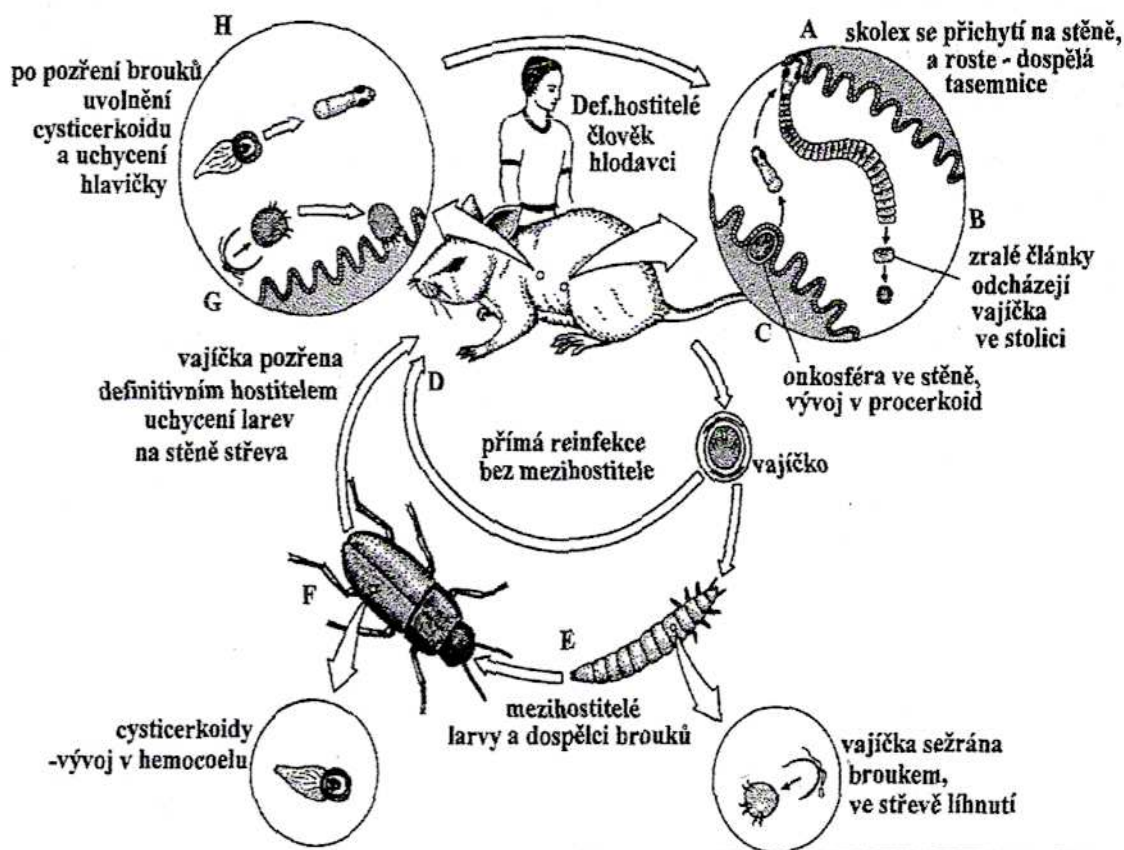
Za skolexem se většinou vyskytuje krček (neck) neboli proliferativní zóna, kde dochází k růstu tasemnice. Za krčkem se nachází vlastní tělo (strobila), které je většinou tvořeno segmenty (proglotidami) nebo vzácně jen jedním segmentem (Caryophyllidea).

V každém segmentu se vyskytuje jeden, vzácněji dva i více pohlavních komplexů (proglotid), který se skládá z varlat (testes), vaječníku (ovarium), vagíny, dělohy (uterus), žlutkových trsů (vitelaria), pohlavních vývodů a terminálních struktur (cirový vak, genitální a děložní póry) (obr. 2).



Obr. 2. Schéma reprodukčního systému tasemnic. **A** – tasemnice řádu Pseudophyllidea (*Diphyllobothrium latum*), **B** – tasemnice řádu Cyclophyllidea (*Taenia* sp.). CV – cirový váček, GE – germanium, OT – ootyp, TE – varlata, UT – uterus, VA – vagína, VT – žlutkové žlázy (podle Volf a Horák 2007).

Tasemnice se vyznačují složitými vývojovými cykly (obr. 3). S výjimkou zástupců rodu *Archigetes* a druhu *Hymenolepis nana* mají všechny tasemnice nepřímé vývojové cykly zahrnující jednoho nebo dva meziphostitele. Do vývoje mohou být začleněni i parateničtí hostitelé (obr. 3).

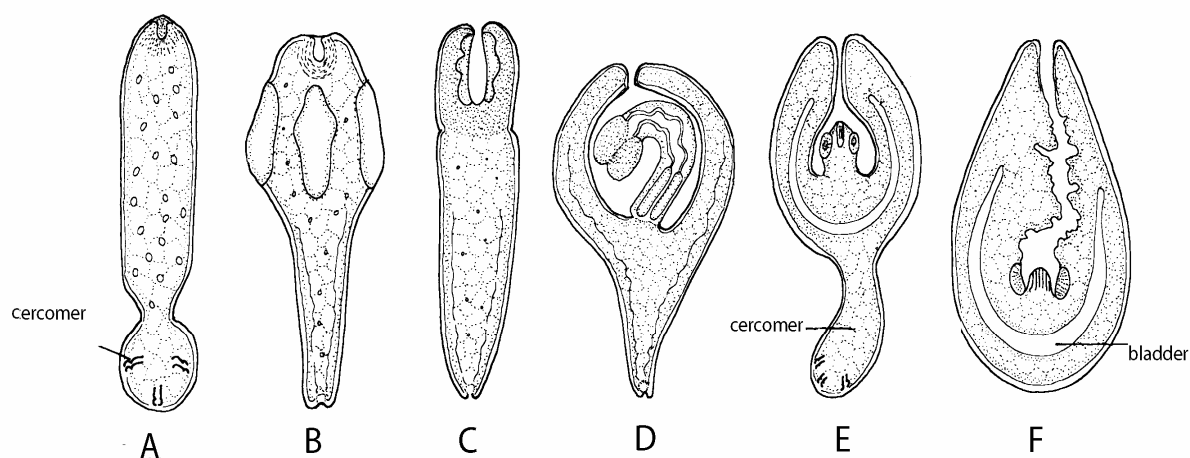


Obr. 3. Příklad alternativního jedno- nebo dvojhositelského cyklu – tasemnice *Hymenolepis nana* (podle Roberts a Janovy 2005, upraveno).

Přenos jednotlivých vývojových stádií je u tasemnic vždy pasivní (perorální přenos) a vajíčka, onkosféry nebo larvy jsou pozřeny buď v potravě nebo s potravou. Cesty přenosu jednotlivých stádií jsou tedy vždy ve velmi úzkém vztahu k potravním návykům hostitelů. Všechny tasemnice mají larvu opatřenou embryonálními háčky buď v počtu 10 (tzv. dekakant, typický pro primitivní tasemnice, tzv. Cestodaria) nebo 6 (hexakant, všechny ostatní tasemnice, tzv. Eucestoda). Základní schéma vývoje tasemnic lze jednoduše popsat takto:

- 1) Vajíčko s larvou (onkosféra).
- 2) Procerkoid (první mezihostitel).
- 3) Plerocerkoid – jen u tříhostitelských cyklů, například u zástupců řádu *Diphyllobothriidea* (viz Chervy 2002), cysticerkoid (nejčastěji v tělní dutině členovců, oba typy larev s ocasním přívěskem zvaným cercomer), nebo cysticerkus (v obratlovci).
- 4) Dospělec.

Pro larvální stádia, tj. stádia mezi onkosférou a dospělcem, se používá termín „metacestod“ (Freeman 1973, Chervy 2002) (obr. 4).



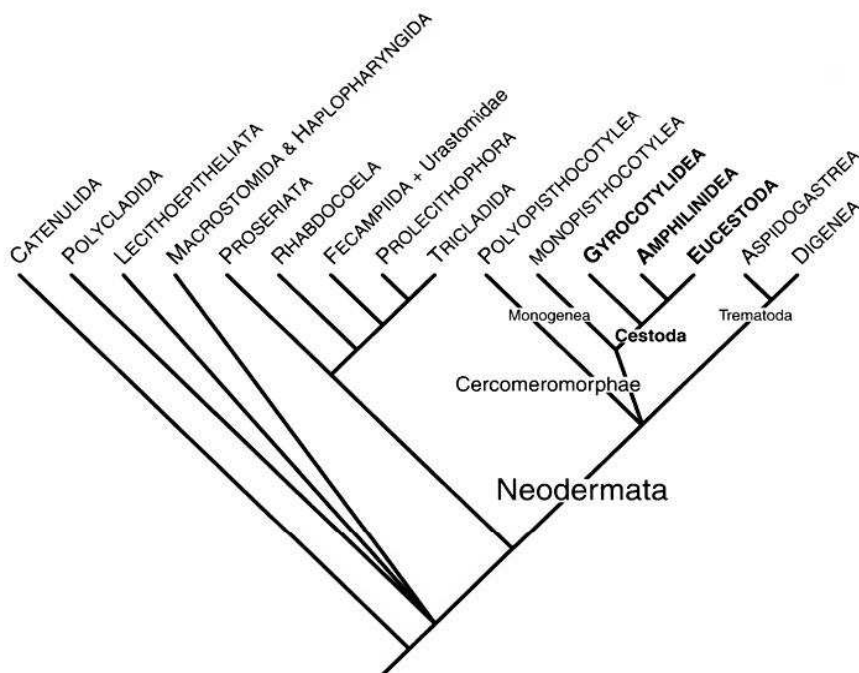
Obr. 4. Přehled šesti základních typů larválních stádií skupiny Eucestoda podle Chervy (2002). **A** – procerkoid, **B** – plerocerkoid, **C** – merocerkoid, **D** – plerocerkus, **E** – cysticerkoid, **F** – cysticerkus.

Drtivá většina tasemnic jsou cizopasníky zažívacího traktu obratlovců. Některé skupiny primitivních tasemnic, například zástupci rodu *Archigetes*, jsou však lokalizovány v tělní dutině máloštětinatců (*Tubificidae*) a zde i dospívají (Mackiewicz 1994). Nejvyšší počet řádů se vyskytuje u vodních obratlovců (paryby a ryby), avšak druhově je zdaleka nejpočetnější řád *Cyclophyllidea*, cizopasící především u ptáků a savců (Schmidt 1986). Mezi tasemnicemi nalézáme řadu velmi důležitých cizopasníků člověka (*Taenia*, *Echinococcus*, *Hymenolepis*, *Diphyllobothrium*), ale také druhů veterinárně významných (například *Moniezia*). Unikátní morfologie tasemnic v důsledku jejich extrémního přizpůsobení k parazitismu (například absence trávicí trubice, strobilizace, asexuální množení u některých druhů, apod.) dělá z tasemnic skupinu významnou také z hlediska

studia biochemie, embryologie, fyziologie a molekulární biologie. Některé z nich jsou proto významnými modelovými organismy pro studium řady biologických jevů (Smyth a McManus 1989).

3.2. Klasifikace a evoluce

Základem klasifikace tasemnic je členění do řádů, především na základě stavby přichycovacích orgánů, pohlavní soustavy a typu vývoje. Většina klasifikací (Yamaguti 1959, Schmidt 1986, Khalil a kol. 1994) člení tasemnice na bazální Cestodaria, zahrnující řády (někdy považované i za samostatné třídy) Gyrocotylidea a Amphilinidea, a odvozenější tzv. vlastní tasemnice, Eucestoda, sdružující většinou zástupce se segmentovaným tělem. Gyrocotylidea a Amphilinidea byly vždy považovány za zvláštní skupiny, ale názory na to, zda jsou bližší předkům tasemnic nebo současným polyzoickým (segmentovaným) tasemnicím, byly nejednotné. Současné fylogenetické studie domněnku o původnosti monozoických forem (nečlámkovaných, s jediným pohlavním komplexem) potvrdily, byť naznačily, že Gyrocotylidea a Amphilinidea tvoří monofyletický taxon (Olson a kol. 2001, Olson a Tkach 2005, Waeschenbach a kol. 2007) (obr. 5).



Obr. 5. Fylogenetický strom skupiny Platyhelminthes podle Olsona a kol. (2001) na základě sekvencí SSU a LSU rDNA.

Za nejprimitivnější skupinu tasemnic je pokládán řád **Gyrocotylidea** Poche, 1926, monozoické tasemnice cizopasíci výhradně v chimérách. Zástupci této skupiny byli některými badateli považováni za blízce příbuzné monogeneím, především pro přítomnost zvláštního přichycovacího orgánu na zadním konci těla, tzv. rozety, připomínající opisthaptor monogeneí (Gibson 1994). Tito paraziti chimér však ztratili střevo, čím se od monogeneí zásadně odlišují, a později dali vznik odvozenějším tasemnicím (Olson a kol. 2001). Existují jak názory o možnosti přímého cyklu, tak domněnky, že zde existuje mezihostitel, patrně mořský koryš (Halvorsen a Williams 1967).

Podobně jako v případě řádu Gyrocotylidea jsou i **Amphilinidea** Poche, 1922 (jeseterovky) velmi malou skupinou, jejíž systematické postavení a původ byly a dosud do jisté míry stále jsou předmětem diskusí. Na rozdíl od ostatních tasemnic jsou tyto nečlánkované tasemnice listovitého těla cizopasníky tělní dutiny, především jeseterů a želv. Tato neobvyklá lokalizace vedla k úvahám, že současní dospělci jsou ve skutečnosti pohlavně zralými (progenetickými) larvami parazita, jehož dospělci původně cizopasili ve střeve třetihorních plazů (Janicki 1926).

Nejpočetnější a nejvýznamnější skupinou jsou **Eucestoda**, vlastní tasemnice, které sdružují (s výjimkou řádu Caryophyllidea) zástupce s článkovaným tělem, strobilou tvořenou segmenty. Každý článek obsahuje nejčastěji jeden, někdy i dva a více pohlavních komplexů. Skupina Eucestoda zahrnuje podle poslední revize 12 řádů (Khalil a kol. 1994).

V následujícím přehledu jsou stručně charakterizovány řády nižších tzv. bothriátních tasemnic a řád Tetraphyllidea.

Řád **Caryophyllidea** van Beneden in Carus, 1863 patří také mezi primitivní tasemnice a zástupci této monozoické skupiny jsou cizopasníky výhradně sladkovodních ryb, především kaprovitých. Skolex je většinou jednoduchý, případně se zářezy, mělkými prohlubněmi nebo slabě vyvinutými přísavnými strukturami (Mackiewicz 1994). Vajíčka mají víčko a vyvíjí se v něm neobrvená onkosféra. Mezihostiteli jsou nitěnky (Tubificidae a Naididae) (Mackiewicz 1972).

Řád **Spathebothriidea** Wardle a McLeod, 1952 jsou polyzoické tasemnice bez vnější segmentace, které cizopasí u ryb a jejichž mezihostiteli jsou koryši (Amphipoda). U těchto tasemnic může být přítomen i progenetický plerocerkoid, tj. larva s vajíčky již v mezihostiteli (Khalil a kol. 1994).

Tasemnice řádu **Trypanorhyncha** Diesing, 1863 mají skolex opatřen bothriemi a čtyřmi tentakulemi ozbrojenými četnými háčky. Ve vývojovém cyklu se někdy objevuje

koracidium a vývoj probíhá zpravidla přes dva mezihostitele (koryši a kostnaté ryby) (Palm 2004). Tyto tasemnice cizopasí především u žraloků a rejnoků stejně jako druhy řádu **Tetraphyllidea** Carus, 1863, jehož zástupci mají skolex se čtyřmi bothriidemi a často i s háčky a jejichž vývojový cyklus je stále neznámý. Mezihostiteli jsou pravděpodobně klanonožci a kostnaté ryby. Poslední studie však naznačují, že „Tetraphyllidea“ je skupina poly- či parafyletická (Caira a kol. 2005, Waeschenbach a kol. 2007) a budou patrně brzy navrženy nové řády (J. N. Caira – osobní sdělení).

Do řádu **Diphylloidea** van Beneden in Carus, 1863 patří tasemnice, jejichž skolex nese rostelum, které je ozbrojeno háčky a dvěma bothriemi. Tyto tasemnice parazitují převážně ve spirální řase rejnoků (Tyler 2006).

Do řádu **Haplobothriidea** Joyeaux a Baer, 1961 jsou řazeni dva zástupci z kaprouna (*Amia calva*), u kterých je charakteristická primární strobila se skolexem s tentakulemi, ze které fragmentací vznikají sekundární jedinci.

Eucestoda se dělí na skupiny bothriátní („bothriate“) a acetabulátní („acetabulate“) podle stavby přichycovacích orgánů na skolexu (Caira a kol. 1999). Bothrie jsou charakterizovány nepřítomností *lamina basalis* oddělující přísavky od okolního parenchymu. Rovněž neobsahují vlastní radiálně uspořádanou svalovinu, která se vyskytuje u bothridií, což jsou přichycovací orgány charakteristické především pro zástupce skupin z paryb, například Tetraphyllidea. Bothridium je membránou ohraničená struktura skládající se z radiálních svalových vláken, která sahají mezi tegument a ohraničují membránu. Bothridie jsou pravděpodobně homologické s kruhovitými přísavkami nejdvozenějších tasemnic (Proteocephalidea, Cyclophyllidea) (Fuhrmann 1931, Wardle a McLeod 1952). Proto jsou oba typy struktur (bothridie a přísavky) označovány společným termínem – acetabulum (Caira a kol. 2001). U zástupců acetabulátních tasemnic existuje velká variabilita skolexu, obzvláště mezi „tetraphyllidními“ skupinami (Caira a kol. 1999, 2001).

3.3. Řád „Pseudophyllidea“ van Beneden in Carus, 1863

Tasemnice řádu Pseudophyllidea (štěrbinovky) jsou významnými cizopasníky všech skupin obratlovců (zejména ryb) včetně člověka. Zástupci tohoto řádu se vyznačují skolexem se dvěma protáhlými, mělkými bothriemi. Nejstarší známou pseudophyllidní tasemnicí je škulovec, *Diphyllobothrium latum*, významný parazit člověka, který byl

popsán již Linném (1758) pod jménem *Taenia lata*. O sto let později van Beneden v Carusovi (1863) navrhnul jméno Pseudophyllidea pro jednu z pěti skupin, mezi které umístil všechny do té doby známé druhy tasemnic (Cestoda). Zásadními příspěvky k systematice této skupiny byly práce Lüheho (1902), Wardla a McLeoda (1952), Yamagutiho (1959), Protasové (1977) a Braye a kol. (1994).

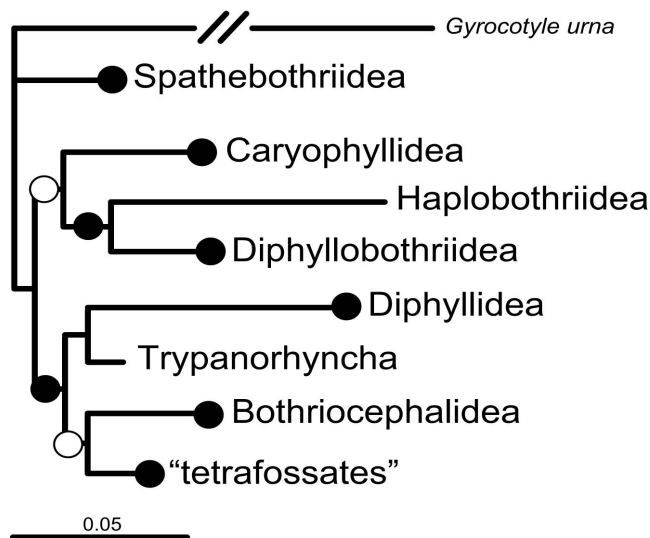
Pozice řádu Pseudophyllidea mezi pravými tasemnicemi (Eucestoda) se často měnila, ale téměř vždy byly tyto tasemnice řazeny k bazálním skupinám mezi řády Caryophyllidea a Spathebothriidea (Hoberg a kol. 1997, 2001). Řád Pseudophyllidea byl považován za monofyletickou skupinu ve většině klasifikací především na základě přítomnosti dvou podélných rýh na dorsální a ventrální straně skolexu zvaných bothrie (Schmidt 1986, Bray a kol. 1994).

Hoberg a kol. (1997) posoudili fylogenetické vztahy všech řádů tasemnic (Eucestoda) na základě srovnávací analýzy 49 morfologických a ontogenetických znaků. U řádu Pseudophyllidea byla pětina (10) znaků variabilní („multistate characters“). Tato značná variabilita naznačovala, že tasemnice tohoto řádu by mohly být parafyletickou nebo polyfyletickou skupinou.

Řád Pseudophyllidea byl již dříve rozdělen do více skupin (Freze 1974, Euzet 1982, Yurakhno 1992), avšak tyto byly vždy považovány za monofyletickou skupinu. Wardle a kol. (1974) jako první ustanovili dva samostatné řády, Diphyllidea (zástupce dnes tvořící řád Diphyllbothriidea) a Pseudophyllidea (z velké části odpovídající současnému řádu Bothriocephalidea). Nicméně tito autoři neposkytli žádné zdůvodnění pro oddělení obou skupin ani diferenciální diagnózy nově navržených řádů. Navíc užití jména řádu Diphyllidea bylo matoucí, protože toto jméno považované Wardlem a kol. (1974) za *nomen oblitum* bylo a stále je většinou autorů používáno pro řád tasemnic z paryb (Yamaguti 1959, Schmidt 1986, Khalil a kol. 1994, Tyler 2006).

Do řádu Pseudophyllidea byly dlouhou dobu zahrnovány segmentované tasemnice s párovými přichycovacími orgány tvořenými dorsální a ventrální podélnou rýhou, bothrií. Nicméně složení řádu se často značně měnilo. Několik skupin, jako jsou monozoické Caryophyllidea, Spathebothriidea bez vnější segmentace a Haplobothriidea se zvláštním sekundárním skolem, bylo dříve považováno za součást řádu Pseudophyllidea (Lühe 1899, 1902, Nybelin 1922, Fuhrmann 1931, Brooks a kol. 1991). Mola (1921, 1928) dokonce mezi Pseudophyllidea zahrnul i zástupce řádu Lecanicephalidea z paryb.

První molekulárně fylogenetické práce (Mariaux 1998, Kodedová a kol. 2000, Olson a kol. 2001), založené na analýze ribozomálních genů, naznačily možnou para- nebo polyfylii řádu Pseudophyllidea. Brabec a kol. (2006) provedli nejrozsáhlejší molekulární analýzu řádu Pseudophyllidea a potvrdili, že řád opravdu sestává ze dvou nepříbuzných, fylogeneticky odlišných skupin (obr. 6).



Obr. 6. Fylogenetický strom bazálních tasemnic (Eucestoda) sestavený na základě sekvencí malé a velké podjednotky rRNA (Kuchta a kol. 2008).

Výsledky molekulárních analýz a revize morfologických znaků většiny pseudophyllidních zástupců umožnily ustanovení dvou nových řádů Diphyllbothriidea a Bothriocephalidea (Kuchta a kol. 2008). Diphyllbothriidea, s druhy výhradně cizopasíci u tetrapodů, tvoří patrně evolučně starší skupinu než řád Bothriocephalidea, jehož zástupci cizopasí převážně v kostnatých rybách (Kuchta a kol. 2008) (obr. 6).

Sesterskou skupinu řádu Diphyllbothriidea tvoří řád Haplobothriidea, početně zcela miniaturní skupina zahrnující jediný rod se dvěma druhy cizopasíci u kaprouna (*Amia calva*) v Severní Americe (Khalil a kol. 1994). Oba taxony mohou být blíže příbuzné s monozoickými tasemnicemi řádu Caryophyllidea (obr. 6). Druhá skupina, Bothriocephalidea, je zřejmě odvozenější a tvoří sesterskou skupinu ke všem vyšším (acetabulárním) tasemnicím (Brabec a kol. 2006, Waeschenbach a kol. 2007) (obr. 6).

Řád Bothriocephalidea se od řádu Diphyllbothriidea odlišuje především čtyřmi morfologickými znaky:

- (i) genitální póry (vyústění cirového vaku a vagíny) jsou mediánní, submediánní nebo sublaterální na dorsální stěně, nebo jsou laterární, zatímco u řádu Diphyllbothriidea jsou vždy na ventrální straně;
- (ii) děložní pór je před genitálním pórem, zatímco u druhů řádu Diphyllbothriidea je posteriorní (za genitálním pórem);
- (iii) vnější semenný váček (*vesicula seminalis externa*) chybí, ale u řádu Diphyllbothriidea je přítomen;
- (iv) děložní váček je přítomen, zatímco u zástupců řádu Diphyllbothriidea chybí.

Klasifikace čeledí řádu Pseudophyllidea, které jsou dnes součástí řádu Bothriocephalidea, byla založena ve značné míře na stavbě a vývoji vajíček, především přítomnosti či absenci víčka (operculum), a na stupni embryonálního vývoje vajíček v děloze (s plně vyvinutou onkosférou nebo s dokončením jejího vývoje ve vnějším prostředí – Protasova 1977, Schmidt 1986). Vhodnost těchto znaků však byla zpochybněna (Bray a kol. 1994) a současná klasifikace čeledí je založena na pozici genitálního póru a distribuci vitelarií (Bray a kol. 1994, Kuchta a kol. 2008, 2009).

3.4. Charakteristika řádu Bothriocephalidea a jeho taxonomie

Tasemnice tohoto řádu se vyskytují v dospělosti u ryb (vzácně u obojživelníků), a to jak sladkovodních, tak mořských. Na skolexu se vyskytují dvě přísavné rýhy, bothrie. Jejich tvar spolu s tvarem skolexu jsou důležitým identifikačním znakem. Od ostatních řádů se liší stavbou a umístěním genitálních pórů, umístěním děložního póru, který je před pórem genitálním, nepřítomností vnějšího semenného váčku a naopak přítomností děložního váčku (Kuchta a kol. 2008). Spektrum definitivních hostitelů zahrnuje ryby a několik druhů bylo nalezeno i v mlocích v Severní Americe (Kuchta a Scholz 2007).

Podle polohy pohlavního póru rozlišujeme 4 čeledi (Kuchta a kol. 2008): Bothriocephalidae Blanchard, 1849; Echinophallidae Schumacher, 1914; Philobythiidae Campbell, 1977 a Triaenophoridae Lönnberg, 1889. Na základě literárních údajů a taxonomického studia zástupců většiny rodů byl publikován předběžný seznam platných druhů řádu Bothriocephalidea (Kuchta a Scholz 2007). Druhy některých rodů, jako jsou

Bothriocephalus Rudolphi, 1808, *Polyonchobothrium* Diesing, 1854, *Ptychobothrium* Lönnberg, 1889 a *Senga* Dollfus, 1934, jsou morfologicky velmi obtížně odlišitelné. Řada z těchto druhů byla popsána ze stejných definitivních hostitelů, například ryb rodů *Mastacembelus* a *Channa*, i ze stejných zeměpisných oblastí (Indie). Tyto druhy byly proto formálně synonymizovány (Kuchta a Scholz 2007). Tito autoři považují z celkem 305 nominálních druhů řádu Bothriocephalidea 41% (125 druhů) za platné, zatímco dalších 36 taxonů (12%) za neplatné (*species inquirendae*). Autoři rovněž doporučili, aby popisy nových druhů byly založeny na dobře fixovaném materiálu, který bude uložen v mezinárodně uznávaných sbírkách, a tak bude dostupný všem badatelům.

3.5. Spektrum definitivních hostitelů a hostitelská specifita

Naprostá většina druhů řádu Bothriocephalidea (98% ze 125) využívá ryby jako definitivního hostitele, zatímco pouze tři druhy rodu *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808 (*B. euryciensis* Schaeffer a Self, 1978, *B. rarus* Thomas, 1973 a *B. typhlotritonis* Reeves, 1949), jsou známy ze severoamerických mloků (Caudata: Plethodontidae) (Kuchta a Scholz 2007). Kostnaté ryby jsou definitivními hostiteli většiny bothriocephalidů, ale pouze druhy rodů *Marsipometra* Cooper, 1917, *Polyonchobothrium* Diesing, 1854 a *Eubothrium acipenserium* (Cholodovsky, 1918) jsou známy z archaických skupin ryb (veslonozi, bichři a jeseteři) (Kuchta a Scholz 2007).

Tasemnice údajně patřící do rodu *Bothriocephalus* byly nalezeny i v parybách – v *Raja radiata* (Polyakova 2003) a *Squalus acanthias* (Kuchta – nepublikovaná data). Třetí záznam o bothriocephalidní tasemnici u paryby pochází od Jadhava a Shindeho (1981), kteří popsali druh *Oncodiscus maharashtrae* z *Pastinachus sephen*. Skutečná role paryb v životním cyklu bothriocephalidních tasemnic není stále jasná a je možné, že tyto hostitelé reprezentují pouze postcyklické nebo náhodné hostitele.

Dvě třetiny (65%) z celkového počtu druhů parazitují v mořských rybách a 32% se vyskytuje ve sladkovodních rybách. Pouze dva druhy, *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) a *E. salvelini* (Schrank, 1790), cizopasí u migrujících (anadromních lososovitých) ryb a žijí v obou prostředích. Nejběžnější skupinou definitivních hostitelů bothriocephalidů jsou perciformní ryby (45 druhů), s největším počtem popsaných druhů z ryb čeledi Centrolophidae, ve kterých se mohou vyskytovat až čtyři odlišné druhy ve stejném hostiteli (*Psenopsis anomala*, *Centrolophus niger*) (Kuchta a Scholz 2007).

Hostitelská specifita bothriocephalidů je obvykle úzká a kolem 90% druhů lze označit za stenoxenní, tj. známých z jednoho nebo dvou hostitelů, zatímco pouze několik tasemnic je euryxenních, vyskytujících se ve větším počtu hostitelů. Extrémní příklad euryxenního druhu představuje tasemnice *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, která byla nalezena ve více než 100 druzích sladkovodních ryb řady nepříbuzných řádů (Scholz 1999, Salgado-Maldonado a Pineda-López 2003). Tasemnice *Cleistobothrium crassiceps* (Rudolphi, 1819) a *Bothriocephalus scorpii* (Miller, 1776) byly nalezeny ve 30 druzích mořských ryb (Cooper 1918, Protasova 1977, Schmidt 1986).

3.6. Zeměpisné rozšíření

Údaje o výskytu bothriocephalidních tasemnic v mořských kostnatých rybách naznačují celosvětové (kosmopolitní) rozšíření řady druhů. Několik tasemnic bylo nalezeno i v Arktické a Antarktické oblasti. Většina druhů byla nalezena v Atlantickém (45 druhů, tj. 36%) a Tichém oceánu (31 druhů, 25%), zatímco pouze 18 druhů (14%) je známo z Indického oceánu.

Počet sladkovodních druhů vyskytujících se v Eurasii (27 druhů, tj. 22%) je vyšší než v Severní Americe (18 druhů, 14%). Druhovú bohatost sladkovodních bothriocephalidních tasemnic na jiných kontinentech je velmi nízká (pouze 2-3% popsáných druhů). S výjimkou dvou nálezů tasemnic předběžně zařazených do rodu *Senga* z Brazílie (Rego 1997) a Paraguaye (nepublikovaná data) a Woodlandova (1935) záznamu o výskytu ptychobothriidní (= bothriocephalidní) tasemnice ze sladkovodní ryby *Plagioscion squamosissimus* z Brazílie, nejsou známy žádné bothriocephalidní tasemnice ze sladkých vod amazonské oblasti. To značně kontrastuje s extrémní diversitou a druhovou bohatostí proteocephalidních tasemnic ve sladkovodních rybách v tomto regionu (de Chambrier a Vaucher 1999, Hypša a kol. 2005, de Chambrier a kol. 2006). Nedávno však byly popsány dva druhy tasemnic řádu Bothriocephalidea (*Ailinella mirabilis* a *Galaxitaenia toloi*) ze sladkovodních ryb Patagonie v Argentině (Gil de Pertierra a Semenas 2005, 2006).

Některé bothriocephalidní tasemnice mají velký areál rozšíření. Například druh *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, který se původně vyskytoval ve východní Asii, byl během posledních třiceti let zavlečen s kaprem (*Cyprinus carpio*), amurem (*Ctenopharyngodon idella*) a živorodkami (Poeciliidae) na všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy (Scholz 1999, Salgado-Maldonado a Pineda-López 2003). Někteří z

bothriocephalidů z mořských kostnatých ryb, například *Anchistrocephalus microcephalus* (Rudolphi, 1819), a *Fistulicola plicatus* (Rudolphi, 1819), jsou také široce rozšířeni především vzhledem ke kosmopolitnímu rozšíření rybích hostitelů, kteří se vyskytují ve všech oceánech (Kuchta a Scholz 2007).

Početnost výskytu mořských bothriocephalidů závisí na hloubce a způsobu života rybích hostitelů v oceánu. Šelf a epipelagická fauna (do hloubky 200 m) jsou velmi chudé a jsou reprezentovány druhy rodů *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808, *Clestobothrium* Lühe, 1899 a *Abothrium* van Beneden, 1871. Mezopelagická fauna (do 1000 m) je rovněž chudá v případě dospělých bothriocephalidů. *Bothriocephalus manubriiformis* (Linton, 1889) a *Fistulicola plicatus* (Rudolphi, 1819), paraziti mečounů (Xiphiidae), a *Anchistrocephalus microcephalus* (Rudolphi, 1819) z měsíčnice (*Mola mola*) jsou nejtypičtějším parazity v této zóně.

Naopak hlubokomořské ryby, žijící hlouběji než 1000 m, hostí relativně bohatou faunu bothriocephalidních tasemnic. Druhy šesti rodů, jmenovitě *Australicola* Kuchta a Scholz, 2006, *Bathycestus* Kuchta a Scholz, 2004, *Philobythoides* Campbell, 1979, *Philobythos* Campbell, 1977, *Pistana* Campbell a Gartner, 1982 a *Probothriocephalus* Campbell, 1979, jsou známé pouze z hlubokomořských ryb (Klimpel a kol. 2001, Kuchta a Scholz 2007). Nejhlubší záznam o bothriocephalidní tasemnici je nález tasemnice *Pistana eurypharyngis* Campbell a Gartner, 1982 (z *Eurypharynx pelecanoioides* získaný z hloubky 3084 m (Campbell a Gartner 1982)).

3.7. Čeleď Bothriocephalidae

Synonyma: Ptychobothriidae Lühe, 1902; Acompscephalidae Rees, 1969.

Diagnóza: Malé až středně velké tasemnice. Strobila plochá, vzácně spirálně stočená. Vnější segmentace přítomná nebo chybí. Segmenty kraspedotní (zadní okraje přesahují přední okraj následujícího segmentu) nebo akraspedotní, obvykle širší než delší. Skolex různých tvarů, obvykle se dvěma bothriemi. Apikální disk přítomen nebo chybí, vzácně vyzbrojen háčky. Jedna nebo výjimečně dvě sady pohlavních orgánů v jednom segmentu. Varlata v medule, většinou ve dvou laterálních polích, navzájem spojených či oddělených mediálně. Cirový vak malý, tenkostěnný; cirus neozbrojen. Genitální pór mediální, na dorsální straně. Ovarium u zadního kraje segmentu, obvykle příčně protáhlé. Vagina za cirovým vakem. Žloutkové folikuly většinou kortikální, mohou pronikat mezi

svalová vlákna vnitřní podélné svaloviny paramuskulární nebo vzácně medulární. Děložní kanál tvoří četné kličky kolem cirového vaku. Děložní váček kulovitý až oválný, vzácně laločnatý. Děložní pór mediální, na ventrální straně. Vajíčka s víčkem (operculum) nebo bez víčka, v děloze embryonována (s plně vyvinutou onkosférou) nebo k rýhování a formování onkosféry dochází ve vnějším prostředí. Obvykle jeden mezihostitel (Crustacea: Copepoda). Dospělci ve střevě mořských či sladkovodních ryb, výjimečně v obojživelnících.

Poznámky: Tato čeleď je druhově nejbohatší ze 4 čeledí řádu Bothriocephalidea a vyznačuje se umístěním pohlavního otvoru ve střední části segmentu (mediálně) na dorsální straně. Podle poslední revize čeleď zahrnuje 13 rodů (Kuchta a kol. 2009).

Ze sladkovodních ryb Afriky bylo popsáno několik zástupců řádu Bothriocephalidea, například *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti 1934, kosmopolitně rozšířený parazit sladkovodních ryb. Endemicky se zde vyskytuje jediný zástupce rodu *Polyonchobothrium* v archaických polypteridních rybách (bichirech) a zástupce rodu *Tetracampos* ze sumcovitých ryb. Sporadicky se v Africe vyskytují i zástupci rodu *Senga*, známého též z Asie a Austrálie. Platnost jednotlivých rodů byla často měněna a například rod *Tetracampos* byl dlouho synonymizován s rodem *Polyonchobothrium* (Protasova 1977, Schmidt 1986, Bray a kol. 1994, Kuchta a kol. 2009).

Typový rod: *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808.

Další rody: *Anantrum* Overstreet, 1968; *Andycestus* Kuchta, Scholz a Bray, 2009; *Clestobothrium* Lühe, 1899; *Ichthybothrium* Khalil, 1971; *Oncodiscus* Yamaguti, 1934; *Penetrocephalus* Rao, 1960; *Plicatobothrium* Cable a Michaelis, 1967; *Plicocestus* Kuchta, Scholz a Bray, 2009; *Polyonchobothrium* Diesing, 1854; *Ptychobothrium* Lönnberg, 1889; *Senga* Dollfus, 1934; *Taphrobothrium* Lühe, 1899; *Tetracampos* Wedl, 1861.

3.8. Charakteristika tasemnic rodů *Polyonchobothrium*, *Senga* a *Tetracampos*

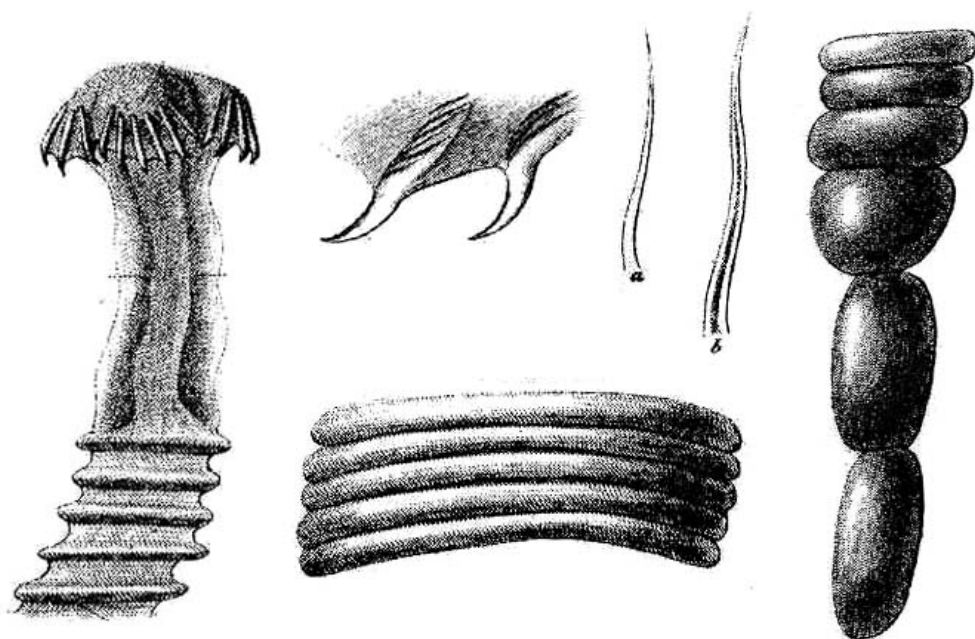
***POLYONCHOBOTHRIUM* Diesing, 1854**

Synonymum: *Oncobothriocephalus* Yamaguti, 1959.

Diagnóza: Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Středně velké tasemnice. Strobila kraspedotní, segmenty širší než delší. Vnější segmentace přítomná. Skolex protáhlý, zužující se směrem ke krčku. Bothrie protáhlé, mělké. Apikální disk výrazný, širší než skolex, čtyřlaločnatý při apikálním pohledu, vyzbrojený velkými háčky uspořádanými do čtyř kvadrantů (6-9 háčků v každém kvadrantu). Krček chybí. Varlata ve dvou laterálních polích spojených mezi segmenty. Cirový vak hruškovitý, silnostěnný; vnitřní semenný váček přítomen; cirus neozbrojený. Genitální pór mediánní. Vaječník kompaktní, příčně protáhlý. Vagina za cirovým vakem. Žloutkové folikuly kortikální, ve dvou laterálních polích spojených mezi segmenty. Děložní kanál tvoří četné kličky, rozšiřující se v gravidních segmentech. Děložní váček malý, oválný. Děložní pór mediánní. Vajíčka bez víčka, neembryonovaná. V bichirech (Polypteriformes: Polypteridae), subsaharská Afrika.

Typový a jediný druh: *Polyonchobothrium polypteri* (Leydig, 1853) Lühe, 1900
Synonyma: *P. septicollle* Diesing, 1854; *P. pseudopolypteri* Meggitt, 1930, *P. armatum* (Fuhrmann, 1902).

Hostitelé: *Polypterus bichir* Lacepède, 1803; *P. endlicheri* Heckel, 1847; *P. senegalus* Cuvier, 1829 z Afriky (řeka Nil) (obr. 8).



Obr. 7. Původní kresba *Polyonchobothrium polypteri* (podle Leydiga 1853).



Obr. 8. *Polypterus senegalus* (Nil, Súdán, Afrika) – hostitel tasemnice *Polyonchobothrium polypteri* (foto – T. Scholz).

Poznámky: Typový druh byl stručně popsán Leydigem (1853) jako *Tetrabothrium polypteri* (obr. 7). Později byl přeřazen Monticellim (1900) do rodu *Anchistrocephalus* a do rodu *Polyonchobothrium* jej zařadil Lühe (1900). Tasemnice byla redeskribována Jonesovou (1980), která poskytla její detailní popis, založený na studiu materiálu ze tří druhů bichirů (*Polypterus bichir*, *P. endlicheri* a *P. senegalus*) ze Súdánu.

Platnost monotypického rodu *Polyonchobothrium* byla potvrzena Kuchtou a kol. (2008, 2009). Rod je dobře odlišitelný od dalších dvou rodů s ozbrojeným skolexem (*Senga*, *Tetracampos*) ze sladkovodních ryb Afriky následujícími znaky: (i) skolex je protáhlý, zužující se dozadu, s nápadným apikálním diskem širším než skolex a protáhlými, úzkými bothriemi; (ii) háčky na apikálním disku jsou velké, dosahující délky až 190 μm (Jones 1980), zatímco u rodu *Senga* jsou vždy kratší než 100 μm , obvykle dlouhé kolem 50 μm (Kuchta a kol. 2009); (iii) strobila je masivní, složena z výrazně kraspedotních segmentů, širších než delších (Kuchta a kol. 2009).

Druh *P. septicolle* (Diesing, 1854) byl ustanoven jako jediný zástupce nově ustanoveného rodu *Polyonchobothrium* a dříve popsany zástupce *Tetrabothrium polypteri* Leydig, 1853 byl zařazen mezi synonyma nově ustanoveného druhu, což odporuje pravidlům zoologické nomenklatury. Proto je druh *P. septicolle* mladším synonymem *P. polypteri*, jenž je typovým (a zároveň jediným) druhem rodu.

Meggitt (1930) na základě popisu Klapotcze (1906) ustanovil nový druh *P. pseudopolypteri*, který se liší od popisu Diesinga (1854) a Leydiga (1853) ve velikosti háčků. Tento druh však byl synonymizován s *P. polypteri* Protasovou (1977), Schmidtem (1986) a Kuchtou a Scholzem (2007).

Rod *Oncobothriocephalus* Yamaguti, 1959 byl navržen pro *Ptychobothrium armatum* Fuhrmann, 1902, tasemnici popsanou z drozda *Turdus parochus* v Egyptě. Tadros (1968), Protasova (1977), Schmidt (1986), Bray a kol. (1994) a Kuchta a Scholz (2007) považovali rovněž tento druh za synonymum *P. polypteri* a rod *Oncobothriocephalus* je tedy neplatný jako synonymum rodu *Polyonchobothrium*. Jedná se pravděpodobně o náhodný nález z atypického hostitele (pěvce).

Fylogenetické vztahy: Dosud existuje pouze jediná molekulární studie, která na základě srovnání částečných sekvencí LSU potvrzuje blízkou příbuznost rodu *Polyonchobothrium* s rodem *Tetracampos* Wedl, 1861, jenž zahrnuje cizopasníky sumců (Clariidae) z Afriky (Kuchta 2007). Jejich sesterská skupina je tvořena zástupcem dalšího afrického rodu, *Ichthyobothrium* Khalil, 1971, a kosmopolitně rozšířeným druhem ze sladkovodních ryb, tasemnicí *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 (Kuchta 2007).

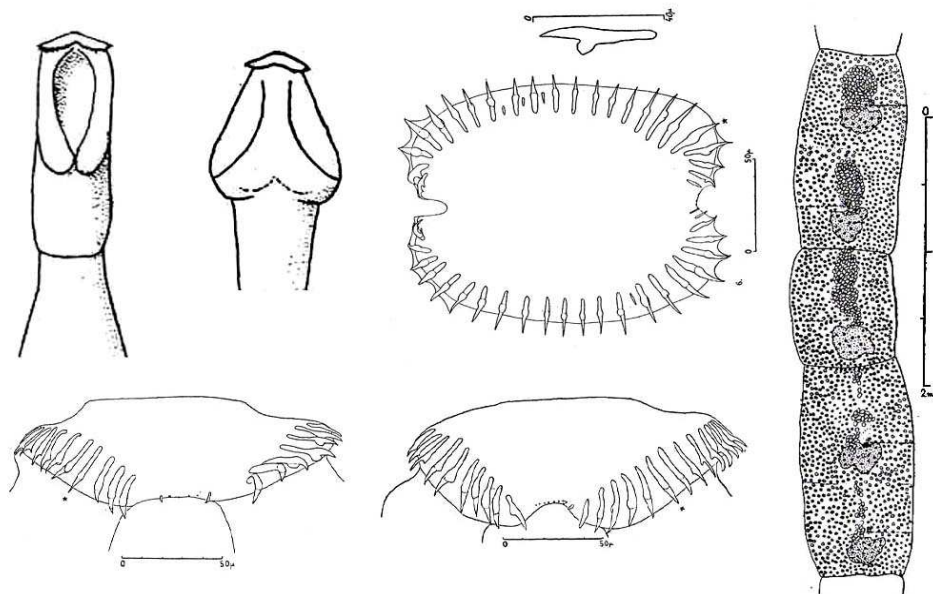
SENGA Dollfus, 1934

Synonymum: *Circumoncobothrium* Shinde, 1968.

Diagnóza: Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Malé až středně velké tasemnice. Strobila akraspedotní nebo s mírně kraspedotními segmenty, obvykle širšími než delšími. Vnější segmentace přítomna. Skolex oválný až šípovitý, s maximální šířkou blízko zadního okraje. Bothrie protáhlé. Apikální disk přítomen, ale slabě vyvinutý, ozbrojen malými háčky, obvykle uspořádanými do dvou půlkruhů. Krček chybí. Varlata ve dvou postranních polích, spojených mezi segmenty. Cirový vak oválný, středně velký; cirus neozbrojený. Genitální pór mediánní. Vaječník dvojlaločnatý. Vagina za cirovým vakem. Žlutkové folikuly kortikální, ve dvou podélných polích oddělených uprostřed (podél mediánní linie těla), nepřerušovaných mezi segmenty. Děložní kanál s četnými klíčkami. Děložní váček oválný, zvětšující se v gravidních segmentech. Děložní pór mírně postekvatoriální. Vajíčka bez víček, neembryovaná. Ve sladkovodních rybách. Asie, Austrálie a Afrika.

Typový druh: *Senga besnardi* Dollfus, 1934 (obr. 8) z *Betta splendens* (Perciformes: Osphronemidae) (obr. 9).

Poznámky: Rod *Senga* byl stanoven Dollfusem (1934) pro nový druh, *S. besnardi* (obr. 8), který byl nalezen v rybě *Betta splendens* (obr. 9) z akvária blízko Paříže. Tato ryba se vyskytuje v jihovýchodní Asii (Froese a Pauly 2008).



Obr. 8. Původní kresba *Senga besnardi* (podle Dollfuse 1934).



Obr. 9. Bojovnice pestrá (*Betta splendens*) – typový hostitel tasemnice *Senga besnardi* (převzato z Froese a Pauly 2008).

Taxonomie tasemnic rodu *Senga* je značně komplikovaná a byla revidována Tadrossem (1966) a Protasovou (1977). Již Woodland (1937) zpochybňoval jeho platnost a synonymizoval jej s rodem *Polyonchobothrium*. Většina autorů, včetně Protasové (1977) a Braye a kol. (1994), považuje rod *Senga* za platný a odlišný od rodu *Polyonchobothrium*. V nejnovější revizi skupiny (Kuchta a kol. 2009) jsou oba rody považovány za platné, ale

druhy z afrických sumců rodu *Clarias* byly přesunuty do rodu *Tetracampos* a druhy ze sumců rodu *Heterobranchus* do rodu *Senga*, s jediným taxonem, *Senga scleropagis* (Blair, 1987), popsáným z australské ryby *Scleropages leichardti*.

Bray a kol. (1994) synonymizovali rod *Circumoncobothrium* Shinde, 1968 z indických sladkovodních ryb, který byl odlišen od rodu *Senga* pouze nepřerušným kruhem háčeků na apikálním disku. Tato synonymizace byla akceptována i Kuchtou a kol. (2009).

Rod *Senga* vyžaduje důkladnou revizi, protože mnoho taxonů je popsáno ze stejného hostitele a často je popis jen částečný nebo zcela nedostatečný. Kromě nedostatečných popisů v podstatě všech indických taxonů neexistuje typový materiál téměř žádného z těchto druhů. Vzhledem k hostitelské specifičnosti (spektru hostitelů) jiných zástupců řádu Bothriocephalidea je velmi pravděpodobné, že v jednom druhu hostitele se vyskytuje pouze jeden druh rodu *Senga* a všechny další taxony jsou neplatné, jak navrhl Kuchta a Scholz (2007). Tito autoři předběžně považují z 55 popsáných taxonů za platných nejvýše 15 (tab. 1). Nový, dobře fixovaný čerstvý materiál z typových hostitelů a typových lokalit je nezbytný k vyjasnění systematiky rodu *Senga* a k získání sekvencí vhodných genů potřebných pro posouzení fylogenetických vztahů jednotlivých zástupců.

V Jižní Americe nebyli nalezeni žádní zástupci tohoto rodu. Existují pouze sporadické nálezy z Brazílie. Rego (1997) našel zástupce rodu *Senga* ze sladkovodní ryby, ale tento jediný exemplář nebyl dospělý a nemohl být identifikován do druhu. Jedná se o druhý nález bothriocephalidní tasemnice z amazonské oblasti (Woodland 1937, Rego 1997). V Jižní Americe se pravděpodobně zástupci rodu *Senga* nevyskytují. Tyto nálezy budou zřejmě patřit do nového, doposud nepopsaného rodu (Kuchta – nepublikované údaje).

Fylogenetické vztahy: Žádný ze zástupců rodu *Senga* nebyl dosud zahrnut do molekulárně fylogenetických studií.

Tabulka 1. Přehled tasemnic rodu *Senga* podle Kuchty a Scholze (2007). Tučně označené druhy jsou považovány za platné.

Druh	Hostitel	Status	Reference
<i>Senga alii</i> (Shinde, Sarwade, Jadhav & Mahajan, 1995)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga allahabadense</i> (Gairola & Malhotra, 1987)	<i>Mystus vittatus</i>	<i>S. gangesii</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga armati</i> (Malhotra, 1984)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga armatusae</i> Hiware, 1999	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga armatusae</i> (Shinde & Kalse, 2000)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga armatusi</i> (Pawar, Shinde & Chavan, 2002)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga auragabadensis</i> Jadhav & Shinde, 1980	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga bagariusi</i> (Chincholikar & Shinde, 1977)	<i>Bagarius</i> sp.	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga baimaii</i> (Wongsavad & Jadhav, 1998)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga besnardi</i> Dollfus, 1934	<i>Betta splendens</i>	platný druh	Bray et al. 1994
<i>Senga chiangmaiensis</i> Wongsavad et al., 1998	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga chauhani</i> Hasnain, 1993	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga fazabadensis</i> (Singh & Capoor, 1986)	<i>Channa marulius</i>	<i>S. pycnomera</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga filiformis</i> Fernando & Furtado, 1963	<i>Channa micropeltes</i>	platný druh	Tadros 1968
<i>Senga gangesii</i> Gairola & Malhotra, 1986	<i>Mystus vittatus</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga gordonii</i> (Woodland, 1937)	<i>Heterobranchus bidorsalis</i>	platný druh	Kuchta akol. 2009
<i>Senga godovarii</i> Shinde & Jadhav, 1980	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga indica</i> Gupta & Parmar 1985	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga indicum</i> (Nama, 1979)	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga jagannathae</i> Majid & Shinde, 1984	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga jhansiensis</i> Marthur, Srivastav & Rani, 1994	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga khami</i> Shinde & Deshmukh, 1980	<i>Channa marulius</i>	<i>S. pycnomera</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga khami</i> (Shinde, 1977)	<i>Channa striata</i>	<i>S. malayana</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga lucknowensis</i> Johri, 1956	<i>Mastacembelus armatus</i>	platný druh	Protasova 1977
<i>Senga magnum</i> (Zmееv, 1936)	<i>Siniperca chuatsi</i>	platný druh	Protasova 1977
<i>Senga maharashtrii</i> Jadhav, Gavahane & Jadhav, 1991)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007

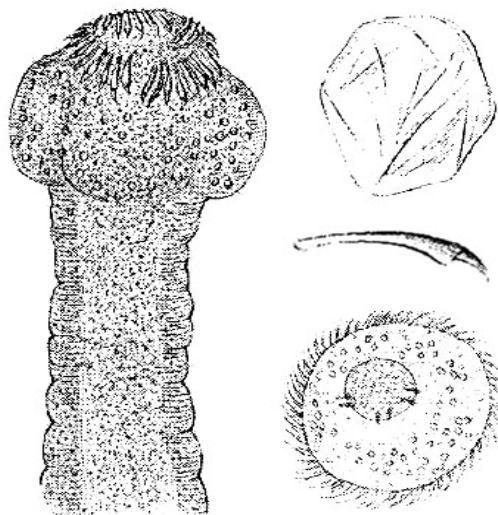
Tabulka 1. pokračování

<i>Senga malayana</i> Fernando & Furtado, 1963	<i>Channa striata</i>	platný druh	Protasova 1977
<i>Senga mastacembeli</i> Gupta & Sinha 1980	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga mastacembeli</i> Rahemo, 1992	<i>Mastacembelus "simach"</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga mastacembellusae</i> (Shinde et al., 2002)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga mohekarae</i> Tat & Jadhav, 1997	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga nayari</i> Malhotra 1988	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga ophiocephali</i> (Shinde, 1968)	<i>Channa marulius</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga ophiocephalina</i> (Tseng, 1933)	<i>Channa argus</i>	platný druh	Protasova 1977
<i>Senga pahangensis</i> Furtado & Chau-Lan, 1971	<i>Channa micropeltes</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga paithanensis</i> Kadam, Jadhav & Shinde, 1981	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga parva</i> Fernando & Furtado, 1963	<i>Channa micropeltes</i>	<i>S. filiformis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga pathankotensis</i> Duggal & Bedi, 1989	<i>Labeo rohita</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga punctati</i> Gupta & Sinha, 1980	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga punctatusi</i> (Shinde & Kalse, 2000)	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga raoi</i> Majid & Shinde, 1984	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga raoii</i> (Shinde & Jadhav, 1976)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga scleropagis</i> (Blair, 1978)	<i>Scleropages leichardti</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga shindei</i> (Shinde & Chincholikar, 1977)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga striatus</i> Rehana & Bilqees, 1979	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga tappi</i> Patil & Jadhav, 2003	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga taunsaensis</i> Zaidi & Khan, 1976	<i>Channa gachua</i>	platný druh	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga teleostei</i> Banerjee, Chaubey & Malhotra, 1990	<i>Channa punctata</i>	<i>S. visakhapatnamensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga vadagaonensis</i> (Patil, Shinde & Jadhav, 1996)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga visakhapatnamensis</i> Devi & Rao, 1973	<i>Channa punctata</i>	platný druh	Protasova 1977
<i>Senga vittati</i> Gairola & Malhotra, 1987	<i>Mystus vittatus</i>	<i>S. gangesii</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga yamaguti</i> (Jadhav, Gavhane & Sawapkar, 1992)	<i>Mastacembelus armatus</i>	<i>S. lucknowensis</i>	Kuchta & Scholz 2007
<i>Senga yamunica</i> Gairola & Malhotra, 1986	<i>Mystus vittatus</i>	<i>S. gangesii</i>	Kuchta & Scholz 2007

TETRACAMPOS Wedl, 1861

Diagnóza: Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Malé tasemnice. Strobila válcovitá, na průřezu široce oválná až kulovitá, s akraspedotními segmenty. Vnější segmentace přítomna. Skolex protáhlý až vejčitého tvaru, s maximální šířkou blízko střední části nebo v zadní části. Bothrie mělké, protáhlé. Apikální disk vyvinut slabě, ozbrojený malými háčky, obvykle uspořádanými do dvou půlkruhů. Krček chybí. Varlata ve dvou laterálních polích, pokračující mezi segmenty. Cirový vak kulovitý; cirus neozbrojený. Genitální pór mediální. Vaječník dvojlaločný. Vagina za cirovým vakem. Žloutkové folikuly medulární, ve dvou laterálních polích. Děložní kanál krátký. Děložní váček tlustostěnný, kompaktní, značně se zvětšující v gravidních segmentech, v posledních segmentech zabírající téměř veškerý prostor. Děložní pór mírně za středem segmentu. Vajíčka široce oválná až kulovitá, s vnější hyalinní membránou a vnitřní granulovanou vrstvou, obklopující zformované onkosféry v posledních segmentech; vajíčka se značně zvětšují během vývoje v děložním vaku. Ve sladkovodních sumcích (*Clarias*) (obr. 11), Afrika.

Typový druh: *Tetracampos ciliotheca* Wedl, 1861 (obr. 10) [synonyma: *Clestobothrium clarias* Woodland, 1925; *Polygonchobothrium cylindraceum* Janicki, 1926; *P. fulgidum* Meggitt, 1930] z *Clarias anguillaris* Linnaeus, 1758 a *C. gariepinus* Burchell, 1822 (obr. 11) z povodí řeky Nil (Siluriformes: Clariidae).



Obr. 10. Původní kresba *Tetracampos ciliotheca* (podle Wedla 1861).



Obr. 11. Sumeček africký (*Clarias gariepinus*) – hostitel tasemnice *Tetracampos ciliotheca* (foto – T. Scholz).

Poznámky: Wedl (1861) popsal druh *Tetracampos ciliotheca* (obr. 10) nalezený v sumci *Heterobranchus anguillaris* (= *Clarias anguillaris*) (obr. 11) z Egypta, ale rod *Tetracampos* nedefinoval. Rodovou diagnózu poprvé publikoval Braun (1900). Původní popis byl neúplný, a proto následující autoři považovali druh *T. ciliotheca* za *nomen nudum* („prázdné“, tedy neplatné jméno) a řadili taxon do řádu Proteocephalidea nebo Tetraphyllidea (Southwell 1925, Janicki 1926). Hlavním problémem v nejasném umístění tohoto zástupce byl špatný popis skolexu, na kterém Wedl (1861) popsal 4 „Lappen“, které Southwell (1925) definoval jako bothridie či acetabula známá u řádů Proteocephalidea a Tetraphyllidea.

Kuchta a Scholz (2007) a Kuchta a kol. (2009) považují rod za platný na základě studia nového materiálu z typového hostitele z Afriky a Asie a jeho srovnání s originálním popisem. Taxon je snadno odlišitelný od všech bothriocephalidů díky morfologii vajíček, které ilustroval již Wedl (1861), a tvarem strobily, která je na příčném řezu často kulovitá. Přestože je originální popis *T. ciliotheca* nekompletní zejména v údajích o genitálních orgánech, vyplývá z něho, že rod *Tetracampos* patří do čeledi Bothriocephalidae (Wedl 1861). Skolex, který popsal a ilustroval Wedl (1861), se shoduje se skolexem tasemnic z afrických sumců, dříve umístěných do rodů *Polyonchobothrium* a *Senga* (Protasova, 1977).

Studie Kuchty a kol. (2009) také potvrdila medulární pozici žlutkových folikulů u rodu *Tetracampos*, jedinečný rys, který se s výjimkou dvou rodů (*Ptychobothrium*, *Taphrobothrium*) u čeledi Bothriocephalidae nevyskytuje (Bray a kol. 1994, Kuchta a kol. 2009). Janicki (1926) poskytl velmi detailní popis tasemnice *Polyonchobothrium cylindraceum* (druh synonymizovaný s *P. clarias* Tadrosem 1968) z *Clarias anguillaris*. Byl prvním, kdo popsal cylindrickou strobilu a medulární pozici žlutkových folikulů u formy *major* této tasemnice a typický tvar a morfologii vajíček u její formy *minor*. Je nepochybné, že obě formy jsou identické s druhem *T. ciliotheca*.

Woodland (1925) popsal ze stejného hostitele (*Clarias anguillaris*) nový druh *Clestobothrium clarias*, který byl od tasemnice *T. ciliotheca* odlišen uspořádáním háčeků v nepřerušném kruhu a stejné velikosti (Woodland 1925). Meggitt (1930) popsal ze stejného hostitele další druh, *P. fulgidum*, který byl synonymizován s *T. ciliotheca* (Kuchta a Scholz 2007).

Tadros (1968) synonymizoval všechny bothriocephalidní rody s apikálním diskem ozbrojeným háčky, tj. *Polyonchobothrium*, *Tetracampos*, *Senga* a *Oncobothriocephalus* a jako jediný platný ponechal rod *Polyonchobothrium*, podobně jako již dříve Woodland (1937). Nicméně jeho synonymizace nebyla žádným autorem akceptována, ačkoli Dubinina (1987) rovněž považovala rod *Senga* za synonymum rodu *Polyonchobothrium*.

Rod *Tetracampos* je zde považován za platný, ale jeho druhové složení vyžaduje další studium. Není dosud jasné, zda příbuzní hostitelé (sumci rodu *Heterobranchus*) hostí zástupce stejného rodu nebo zda je taxon popsán jako *Polyonchobothrium gordonii* Woodland, 1937 zástupcem rodu *Senga* nebo jiného, dosud nepopsaného rodu.

Fylogenetické vztahy: Podle sekvencí genu pro 28S rRNA je rod *Tetracampos* blízce příbuzný rodu *Polyonchobothrium* a spolu tvoří sesterskou skupinu k dalším sladkovodním bothriocephalidům, druhům *Ichthybothrium ichthybori*, *Bothriocephalus acheilognathi* a *B. claviceps* (Kuchta 2007).

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Studovaný materiál

Výsledky jsou založeny na morfologicko-taxonomickém zpracování standardně nafižovaného materiálu tasemnic druhů *Polygonchobothrium polypteri* a *Tetracampos ciliotheca* (Cestoda: Bothriocephalidea), který byl získán ze sladkovodních ryb v Súdánu a Etiopii. Tento materiál byl získán T. Scholzem a A. de Chambrierem v březnu a dubnu 2006.

Všechny vyšetřené ryby byly chyceny místními rybáři a byly bezprostředně po ulovení pitvány podle standardních postupů (Ergens a Lom 1970), vždy několik hodin po vylovení. Střevo bylo roztrženo a jeho obsah byl prohlížen na tmavém podkladu. Zjištěné tasemnice byly opláchnuty ve fyziologickém roztoku v Petriho miskách. Jednotlivé tasemnice byly fixovány 4% horkým roztokem formaldehydu a poté obarveny železitým (Mayerovým) karmínem, odvodněny ve vzestupné alkoholové řadě (80%, 96% a 100% alkohol) a projasněny hřebíčkovým olejem (eugenol). Následně byly vzorky zamontovány jako trvalé preparáty do kanadského balzámu (Scholz a Hanzelová 1998). Tento materiál je uložen ve sbírkách Parazitologického ústavu AVČR (IPCAS).

Několik skolexů a segmentů bylo připraveno pro pozorování v řádkovacím (skenovacím) elektronovém mikroskopu (SEM). Tyto vzorky byly odvodněny ve vzestupné alkoholové řadě (80%, 96%, 100%), následně převedeny do 100% acetonu, vysušeny při kritickém bodě, nalepeny na bločku a pozlaceny (Scholz a kol. 1998). Vzorky byly pozorovány ve skenovacím elektronovém mikroskopu JEOL 7401F v laboratoři elektronové mikroskopie Parazitologického ústavu BC AV ČR.

Nákresy byly pořízeny pomocí mikroskopu Olympus BX-51 vybaveným kreslícím zařízením a Nomarskiho kontrastem. Měření bylo provedeno pomocí programu QuickPhoto Micro 2.1. Ink. (2004).

Dále byl studován typový materiál zapůjčený z helmintologických sbírek v Londýně, Velká Británie (The Natural History Museum – akronym BMNH) a Paříže, Francie (Museum National d'Historie Naturelle, Paris – MNHNP) (tab. 2).

Tabulka 2. Seznam studovaných druhů tasemnic z čeledi Bothriocephalidea. Tučně označení zástupci představují nově nasbíraný materiál.

	Druh	Autor taxonu	Hostitel	Lokalita	Sbírkové číslo
1	<i>Polyonchobothrium clarias</i>	Woodland, 1925	<i>Clarias anguillaris</i>	Súdán	1965.2.24.29-35 holotyp ¹
2	<i>Polyonchobothrium fulgidum</i>	Meggitt, 1930	<i>Polypterus senegalus</i>	Egypt	1932.5.31.802-806 kotyp ¹
3	<i>Polyonchobothrium gordonii</i>	Woodland, 1937	<i>Heterobranchus bidorsalis</i>	Sierra Leone	1965.2.24.36-45 kotyp ¹
4	<i>Polyonchobothrium polypteri</i>	Leydig, 1853	<i>Polypterus senegalus</i>	Súdán	C-464 ²
5	<i>Senga besnardi</i>	Dollfus, 1934	<i>Betta splendens</i>	Francie (Paříž)	bD 10/20-23 syntyp ³
6	<i>Senga pahangensis</i>	Furtado a Chau-Lan, 1971	<i>Channa micropeltes</i>	Malajsie	1970.7.30.51.55 holotyp ¹
7	<i>Senga pycnomera</i>	Woodland, 1924	<i>Channa marulius</i>	Indie	1965.2.24.54-58 kotyp ¹
8	<i>Tetracampos ciliotheca</i>	Wedl, 1861	<i>Clarias anguillaris</i>	Súdán	C-466 ²

¹ – BMNH; ² – IPCAS; ³ – MNHNP

4.2. Zpracování a vyhodnocení materiálu

Většina materiálu byla studována pomocí mikroskopu Olympus BX 51, s využitím Nomarského interferenčního kontrastu (NIC). Ilustrace byly zhotoveny pomocí kreslicího zařízení a fotografie použitím digitální kamery Olympus DP 71. Měření byla prováděna pomocí programu Quick Photo (všechny metrické údaje jsou uvedeny v mikrometrech). Nově získaný materiál je uložen v helmintologické sbírce Parazitologického ústavu Biologického centra AV ČR v Českých Budějovicích (IPCAS).

5. VÝSLEDKY

Na základě studia literatury a nových poznatků byl aktualizován popis tasemnice *Polyonchobothrium polypteri* a *Tetracampos ciliotheca*. Předmětem této práce nebyla podrobná morfometrická a morfologická analýza studovaného materiálu, ale pouze uvedení do problematiky studovaného problému.

5.1. *Polyonchobothrium polypteri* (Leydig, 1853) Lühe, 1900

Synonyma: *Tetrabothrium polypteri* Leydig, 1853; *Polyonchobothrium septicollle* Diesing, 1854; *Polyonchobothrium pseudopolypteri* Meggitt, 1930; *Ptychobothrium armatum* Fuhrmann, 1902.

Popis (podle Klapotcze 1906, Meggitta 1930, Jonesové 1980 a této studie 2008): Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Malé tasemnice (délka 18-110 mm, maximální šířka 3 mm), segmenty kraspedotní, mnohem širší než delší (nezralý segment 142-204 × 295-684; gravidní segment 159-377 × 1006-2061).

Skolex protáhlý (délka 685-1540, šířka 245-620), zužující se směrem ke krčku, bothrie protáhlé, mělké (obr. 12A, 13A). Apikální disk výrazný (455-490), čtyřlaločný při apikálním pohledu, vyzbrojený velkými háčky (celkový počet 24-36) uspořádanými do čtyř kvadrantů (6-9 háčků v každém kvadrantu). Velikost háčků 9-190, v závislosti na pozici v kvadrantu – menší na jeho okrajích) (obr. 12A,C). Krček chybí. Svalovina dobře vyvinutá.

Varlata ve dvou laterálních polích spojených mezi segmenty (v segmentu 34-72) (55-66 × 25-28). Cirový vak hruškovitý až oválný, silnostěnný, o velikosti 115-210 × 115-150. Vnitřní semenný váček přítomen. Cirus neozbrojený, 115-210. Genitální pór mediánní na řezu 45-120 × 15-45.

Vaječník příčně protáhlý, centrální, ležící v zadní části segmentu. Vagina za cirovým vakem rozšířena, na příčném řezu 85-145 × 30-35. Žloutkové folikuly kortikální, ve dvou laterálních polích spojených mezi segmenty. Děložní kanálek tvoří četné kličky, zvětšující se v gravidních segmentech. Děložní váček malý, oválný, děložní pór mediánní. Vajíčka s pevným obalem, bez víčka, délky 35-50, neembryonovaná.

Typový hostitel: *Polypterus bichir* Lacepède, 1803 (Polypteriformes: Polypteridae).

Ostatní hostitelé: *P. endlicheri* Heckel, 1847; *P. senegalus* Cuvier, 1829.

Lokalizace v hostiteli: Střevo.

Typová lokalita: Egypt.

Distribuce: Subsaharská Afrika (Čad, Egypt, Nigérie, Pobřeží slonoviny, Súdán).

Reference: Leydig (1853), Klaptocz (1906), Janicki (1926), Meggitt (1930), Shotter a Medaiyedu (1978), Jones (1980), Khalil a Polling (1997).

Poznámky: Morfologie studovaných zástupců se neshoduje se všemi literárními údaji. Jonesová (1980) popisuje poměr délky a šířky segmentu (maximálně 1:6), což neodpovídá našemu, standardně nafixovanému materiálu, u kterého jsou segmenty výrazně širší než delší (maximálně 1:9). Tyto rozdíly u Jonesové (1980) jsou zřejmě způsobeny tím, že studovala nevhodně nafixovaný materiál včetně jedinců s posmrtnými změnami. Fuhrmann (1902) uvádí velikost segmentu pouze 50-68, což neodpovídá údajům Jonesové (1980), která uvádí až 377×1006 . Fuhrmannův materiál pochází z atypického hostitele (pěvce) a stím mohou souviset i rozdíly ve velikosti (tab. 3).

Apikální disk je čtyřlaločný v apikálním pohledu, vyzbrojený velkými háčky, (celkový počet 24-36) uspořádanými do čtyř kvadrantů (6-9 háčků v každém kvadrantu) (Klaptocz 1906, Jones 1980). Jonesová (1980) uvádí velikost háčků 9-190, v závislosti na pozici v kvadrantu. Velikost háčků je značně variabilní i v rámci jednoho jedince, neboť závisí na pozici v kvadrantu. Jonesová (1980) uvádí v tabulce 1 u skolexu číslo 3 velikost jednoho dorsálního háčku 9, zatímco u jiného dorsálního háčku stejného skolexu uvádí délku 190. Meggitt (1930) rozlišil dva druhy na základě literárních údajů o velikosti háčků, a to na *P. polypteri* s háčky délky 20-50 (Leydig 1853) a *P. pseudopolypteri* s háčky 100-150. S ohledem na variabilitu ve velikosti háčků nelze na jejich základě definovat druhy tohoto rodu.

Jonesová (1980) pravděpodobně chybně naměřila velikost vajíček ($396-444 \times 264-288$), které jsou ve skutečnosti $10\times$ menší, maximálně 35-50 (Fuhrmann 1902, Klaptocz 1906), což se shoduje i s naším materiálem (tab.3).

Tabulka 3: Morfometrické údaje *P. polypteri* na základě literatury a vlastního měření. Rozměry uvedeny v mikrometrech (µm).

Měřené orgány	Fuhrmann (1902)	Klaptocz (1906)	Meggitt (1930)	Jones (1980)	Tato studie (2008)
Délka tasemnice (v mm)	24-50	65-70	–	18-110	24-28
Šířka tasemnice (v mm)	–	3	–	0,345-1,9	až 2
Nezralý segment	–	–	–	184 × 295 ¹	142-204 × 328-684 ¹
Gravidní segment	50-68	–	–	377 × 1006 ¹	159-298 × 1484-2061 ¹
Skolex	1100 × 360 ¹	–	–	685-1541 × 247-617 ¹	755-1000 × 295-400 ¹
Háčky	136	–	100-150	9-190	112-156
Apikální disk	–	–	–	–	455-490
Varlata	–	–	–	–	55-66 × 25-28 ¹
Cirový vak	190 × 140 ¹	–	–	119-143	161-212 × 114-150 ¹
Cirus	180	212 × 165 ¹	–	115-145	–
Vagína	–	40	–	84-144 × 30-36 ¹	–
Vajíčka	50 × 30 ¹	47 × 38 ¹	–	396-444 × 264-288 ¹	35-40

¹ - délka × šířka

5.2. *Tetracampos ciliotheca* Wedl, 1861

Synonyma: *Clestobothrium clarias* Woodland, 1925; *Polyonchobothrium cylindraceum major* Janicki, 1926; *Polyonchobothrium cylindraceum minor* Janicki, 1926; *Polyonchobothrium fulgidum* Meggitt, 1930.

Popis (podle Tadrose 1968, Woodlanda 1925, Janickeho 1926, Barsona a Oldewage 2006 a této studie 2008): Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Malé tasemnice (délka 9-43 mm, maximální šířka 0,73 mm), strobila válcovitá, na průřezu široce oválná až kulovitá, s akraspedotními segmenty (nezralý segment 80-210 × 100-290; gravidní segment 140-350 × 140-710).

Skolex protáhlý až vejčitého tvaru, délka 250-680 a šířka 130-240. Bothrie mělké, protáhlé, délka 300-340, šířka 80-900. Apikální disk vyvinut slabě, 110-210, ozbrojený malými háčky (celkový počet 26-36), které tvoří dva půlkruhy přerušené dorsálně a ventrálně. Délka háčků 17-57; největší háčky jsou ve čtyřech rozích apikálního disku. Krček chybí. Svalovina slabě vyvinutá.

Varlata ve dvou laterálních polích, v počtu 10-20 v segmentu, velikosti 57-146 × 30-55. Cirový vak kulovitý, tenkostěnný (šířka stěny kolem 3), velikosti 40-63 × 35-45. Cirus neozbrojený, délky 4-6. Genitální pór mediální.

Vaječník dvojlaločnatý, 450-520. Vagina za cirovým vakem, v proximální části úzká (průměr 6), v distální části široká (10-16). Žloutkové folikuly medulární, velikosti 25-50, ve dvou laterálních polích. Děložní kanál krátký, děložní váček tlustostěnný, kompaktní, značně se zvětšující v gravidních segmentech, v posledních segmentech zabírající téměř veškerý prostor segmentu. Děložní pór mírně pod středem segmentu. Vajíčka oválná až kulovitá, 21-60, s vnější hyalinní membránou a vnitřní granulovanou vrstvou, obklopující zformované onkosféry (velikost 21-25 × 23-29) v posledních segmentech; vajíčka se značně zvětšují během vývoje v děložním váčku.

Typový hostitel: *Heterobranchus anguillaris* (Linnaeus, 1758) = *Clarias anguillaris* (Siluriformes: Clariidae).

Ostatní hostitelé: *Clarias gariepinus* Burchell, 1822; *C. liocephalus* Boulenger, 1898; *C. wernerii* Boulenger, 1906.

Lokalizace v hostiteli: Střevo.

Typová lokalita: Egypt.

Distribuce: Afrika (Egypt, Etiopie, Keňa, Senegal, Súdán, Uganda, Jihoafrická republika), Asie (Turecko, Irák).

Reference: Wedl (1861), Woodland (1925), Janicki (1926), Tadros (1968), Khalil a Polling (1997), Barson a Oldewage (2006).

Poznámky: Morfolofie studovaných zástupců se neshoduje se všemi literárními údaji. Naměřili jsme maximální délku 30 mm, což se liší od údajů publikovaných Tadrose (1968), který naopak uvádí maximální délku pouze 17 mm, a Wedlem (1861), který uvádí dokonce jen 15 mm. V tomto případě se jednalo zřejmě o malé jedince, neboť ostatní autoři uvádějí délku větší (Woodland 1925, Barson a Oldewage 2006).

Nejmenší háčky na apikálním disku jsou podle Tadrose (1968) pouze 6 velké, zatímco my jsme naměřili hodnoty 17-48. Naopak Woodland (1925) a Barson a Oldewage (2006) uvádějí hodnoty větší 33-57. Tito autoři zřejmě neměřili nejmenší háčky.

Tadros (1968) uvádí velikost varlat 12-18, což je poměrně odlišné od hodnot, které jsme naměřili (57-72 × 30-55). Woodland (1925) uvádí velikost varlat 36-146, a proto lze předpokládat, že Tadros (1968) měřil jiné orgány, patrně žloutkové folikuly (vitelaria). Podobně rozlišné hodnoty jsou i u cirového vaku. Woodland (1925) uvádí 183-329,

zatímco Tadros (1968) uvádí 40-45. Naše měření však v tomto případě více odpovídá hodnotám, které uvádí Tadros (1968), neboť jsme naměřili velikost cirového vaku 40-63 × 35-45.

Tadros (1968) uvádí velikost vaječníku u této tasemnice 60-70, což se výrazně odlišuje od námi naměřených údajů, které jsou 450-520. Woodland (1925) uvádí odlišnou velikost žlutkových folikulů, 7,3 × 5,4, zatímco my jsme naměřili 30-32 a Tadros (1968) uvádí velikost 50 × 25-32.

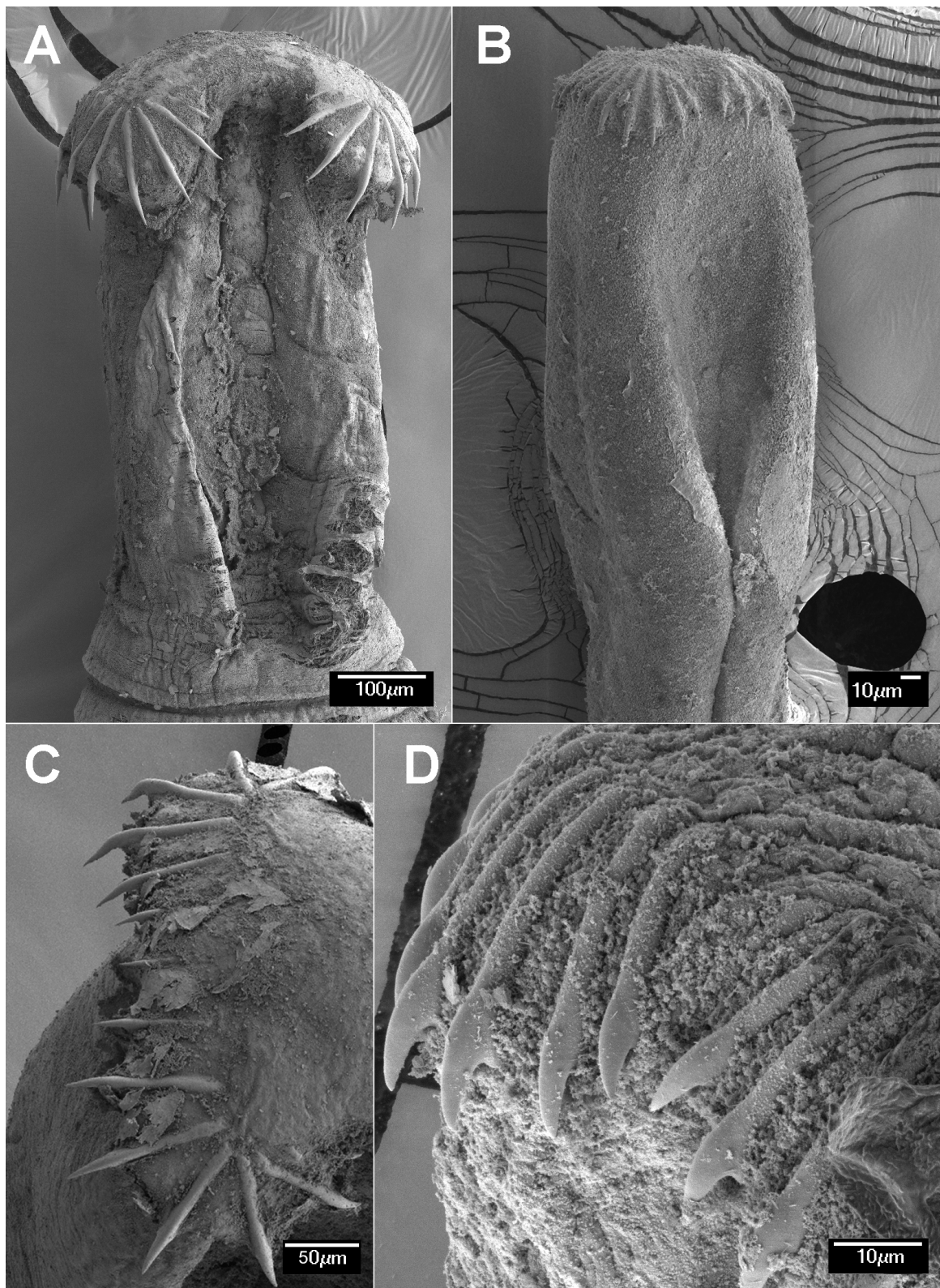
Další rozdíly jsme našli v rozměrech vajíček. Woodland (1925) uvádí 26 × 18, což se neshoduje s našimi údaji. Zjistili jsme, že velikost vajíček je 36-46 × 32-45. Je pravděpodobné, že Woodland (1925) měřil pouze onkosféry, které na našem materiálu měřily 21-25 × 23-29. Tadros (1968) a Janicki (1926) uvedli, že vajíčka *T. ciliotheca* jsou neembryovaná, což je chybné, jelikož v posledních segmentech můžeme pozorovat vyvinuté onkosféry s háčky uvnitř obalu z hyalinní membrány.

Tadros (1967) popsal nový druh *Bothriocephalus prudhoei* z *Clarias anguillaris* ze Súdánu. Kuchta a Scholz (2007) formálně synonymizovali tohoto zástupce s *Tetracampos ciliotheca*. Na základě této studie nelze souhlasit s touto synonymizací, protože *B. prudhoei* morfologicky ani morfometricky neodpovídá *T. ciliotheca* (mnohem větší – délka až 248 mm). Zřejmě se jedná o platný druh z rodu *Bothriocephalus*.

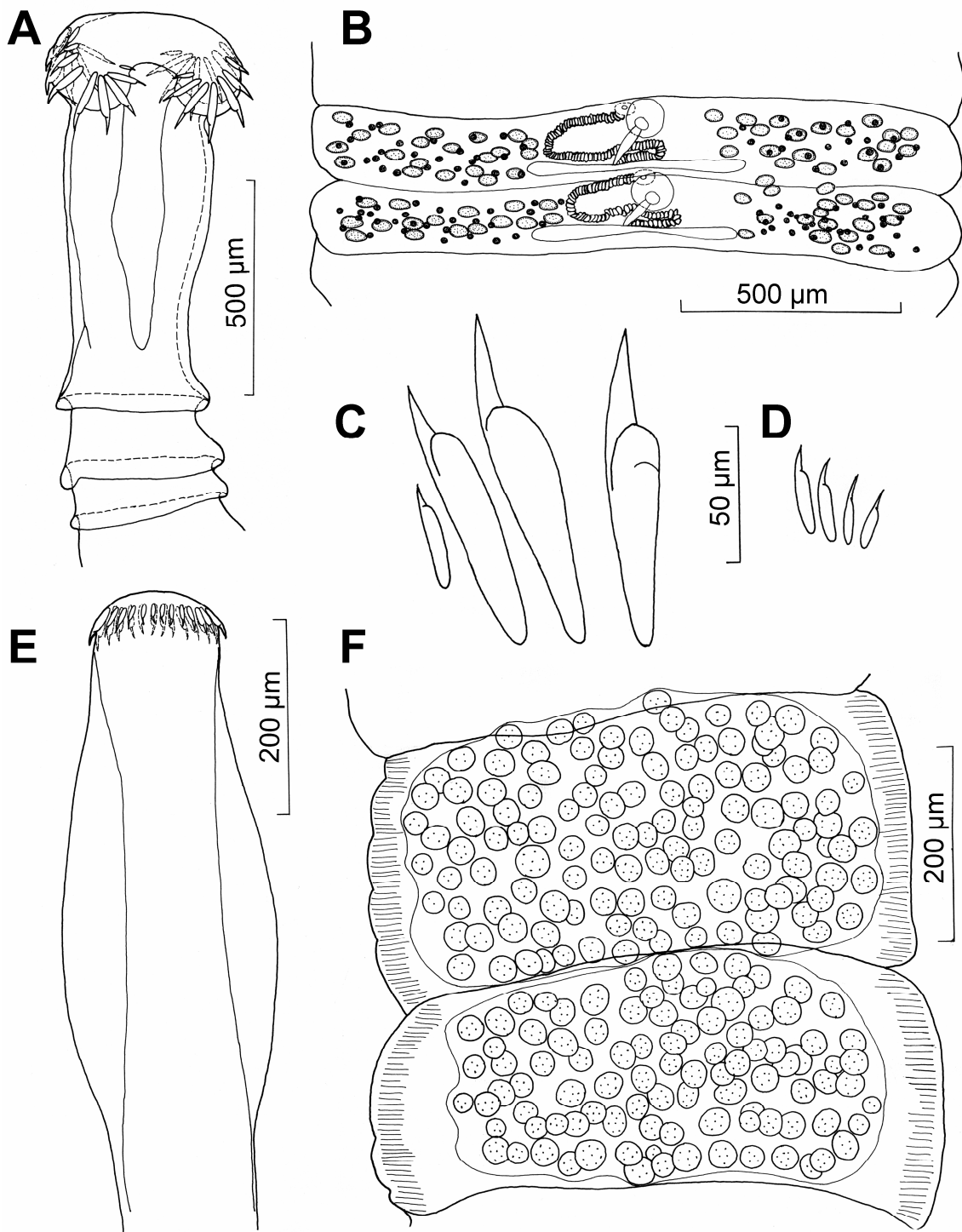
Tabulka 4: Morfometrické údaje *T. ciliotheca* na základě literatury a vlastního měření. Rozměry uvedeny v mikrometrech (µm).

Měřené orgány	Tados (1968)	Woodland (1925)	Wedl (1861)	Barson ² (2006)	Tato studie (2008)
Délka tasemnice (v mm)	9-17	20-25	10-15	23-43	až 30
Šířka tasemnice	400-420	415	–	280-700	730
Nezralý segment	195-210 × 265-288 ¹	149-166 × 100-132 ¹	–	80-180 × 146-170 ¹	159-187 × 112-120 ¹
Gravidní segment	340-360 × 410-425 ¹	332-415 × 249 ¹	–	240-378 × 280-710 ¹	144-272 × 141-287 ¹
Skolex	450-470	249-431 × 182-240 ¹	–	420-680 × 160-230 ¹	395-655 × 130 ¹
Háčky	6-47	33-51	–	35-57	17-48
Apikální disk	195 × 122 ¹	–	–	–	112, 120 dorsoventrální; 143, 208 laterální
Varlata	18 × 12 ¹	146 × 36 ¹	–	–	57-72 × 31-55 ¹
Cirový vak	40-45	183-329	–	–	40-63 × 34-43 ¹
Cirrus	4-6	–	–	–	–
Vaječník	60-70	–	–	–	450-520
Vagina	6 proxim. část; 10-16 distál. Část	–	–	–	–
Žlutkové folikuly	50 × 25-32 ¹	7,3 × 5,4 ¹	–	–	30-32
Vajíčka	55-60 × 38-40 ¹ neembryované	26 × 18 ¹	–	28-43 × 21-38 ¹ embryované	36-46 × 32-45 ¹ embryované
Onkosféra	–	–	–	–	21-25 × 23-29 ¹

¹- délka × šířka; ²- Barson a Oldewage 2006



Obr. 12. Mikrofotografie studovaných tasemnic ze SEM. **A, C** – *Polygonchobothrium polypteri* z *Polypterus bichir*, Súdán, **A** – skolex, **C** – detail apikálního disku s háčky; **B, D** – *Tetracampos ciliotheca* z *Clarias anguillaris*, Súdán, **B** – skolex, **D** – detail háčeků na apikálním disku.



Obr. 13. Nákresy studovaných tasemnic. **A–C** – *Polygonchobothrium polypteri* z *Polypterus bichir*, Súdán, **A** – skolex, **B** – segment, **C** – detail háčků apikálního disku; **D–F** – *Tetracampos ciliotheca* z *Clarias anguillaris*, Súdán, **D** – detail háčků apikálního disku, **E** – skolex, **F** – segment.

6. DISKUSE

6.1. Srovnání studovaných tasemnic podle morfologických znaků

Bylo zjištěno, že tasemnice *Polyonchobothrium polypteri* se od *Tetracampos ciliotheca* liší následujícími znaky (tab. 3): (i) segmenty jsou kraspedotní, širší než delší (akraspedotní); (ii) skolex protáhlý, 0,685-1,54 mm, zužující se směrem ke krčku (protáhlý až vejčitého tvaru, do 700); (iii) apikální disk výrazný, širší než skolex, čtyřlaločný z apikálního pohledu (malý, vyvinut slabě se dvěma půlkruhy); (iv) největší háčky apikálního disku dosahují délky až 190, jsou uspořádané do čtyř kvadrantů (háčky malé, nejdelší háčky do 60, uspořádané do dvou půlkruhů); (v) počet varlat v segmentu 34-72 (do 20); (vi) velký cirový vak, 115-210 (malý, do 63); (vii) žlutkové folikuly kortikální (medulární); (viii) oválná vajíčka s pevným obalem, bez víčka, 35-50, neembryonovaná (vajíčka kulovitá, 21-60, s vnější hyalinní membránou a vnitřní granulovanou vrstvou, obklopující zformované onkosféry v posledních segmentech).

Tabulka 5. Morfologické rozdíly zástupců *Polyonchobothrium polypteri* a *Tetracampos ciliotheca*.

Druh	Skolex	Háčky (v μm)	Tvar strobily	Žlutkové folikuly	Obal vajíček	Embryonace vajíček	Průřez strobily	Definitivní hostitel
<i>P. polypteri</i>	protáhlý	9-190	kraspedotní	kortikální	tvrdá skořápka	neembryované	zploštělý	bichiři (<i>Polypterus</i>)
<i>T. ciliotheca</i>	protáhlý, vejcovitý	17-57	válcovitá	medulární	hyalinní membrána	embryované	kulatý	sladkovodní sumci (<i>Clarias</i>)

6.2. Srovnání studovaných tasemnic podle hostitelského spektra a geografického rozšíření

Studovaní zástupci se liší ve spektru definitivních hostitelů. Definitivním hostitelem *Polyonchobothrium polypteri* jsou archaické ryby (bichiři). Podle Jones (1980) jsou hostiteli tři z jedenácti platných druhů rodu *Polypterus* (*P. bichir*, *P. endlicheri*, *P. senegalus*) (Froese a Pauly 2008). Fuhrmann (1902) popsal *Ptychobothrium armatum* z pěvce *Turdus parochus*. Jedná se pravděpodobně o náhodný nález z atypického hostitele, či postcyklického hostitele. Tento zástupce byl synonymizován s *Polyonchobothrium polypteri* Protasovou (1977).

Tetracampos ciliotheca je znám pouze ze sumcovitých ryb rodu *Clarias*. Podle dostupné literatury byl nalezen ve čtyřech z 58 platných druhů rodu *Clarias* (Froese a Pauly 2008), a to v *C. anguillaris*, *C. gariepinus*, *C. liocephalus* a *C. weneri*. Tasemnice však byla (pod názvem *Polyonchobothrium clarias*) údajně nalezena i v *Bagrus bayad* (Forssall, 1775) (Imam a kol. 1991) v Egyptě a v *Chrysichtys thonneri* Steindachner, 1912 [= *Amarginops thonneri* (Steindachner, 1912)] v Gabonu (Khalil 1973). V těchto případech se zřejmě jedná o náhodné hostitele, případně došlo k chybnému určení tasemnic, které ve skutečnosti patří do rodu *Senga* či nového nepopsaného rodu.

Geografické rozšíření obou studovaných tasemnic je také odlišné. Zatímco druh *Polyonchobothrium polypteri* je znám pouze ze subsaharské Afriky (Čad, Egypt, Nigérie, Pobřeží slonoviny, Súdán) (Janicki 1926, Shotter a Medaiyedu 1978, Jones 1980, Khalil a Polling 1997), kde se oba druhy vyskytují sympaticky, *Tetracampos ciliotheca* byl nalezen jako *Polyonchobothrium clarias* i v jižní Africe (Khalil a Polling 1997, Barson a Oldewage 2006) a dokonce nedávno i v Asii (Turecko, Irák) (Soylu a Emre 2005, Jori 2006). *Polyonchobothrium* sp. byl zaznamenán také z Konga (Zair) z neznámého hostitele (Joyeaux a Baer 1928), avšak údaje neumožňují posoudit o jakého zástupce se jednalo.

Širší areál výskytu *T. ciliotheca* ve srovnání s *P. polypteri* patrně souvisí s větším rozšířením hostitelů. Navíc některé druhy rodu *Clarias* (*C. anguillaris*, *C. gariepinus*) jsou komerčně významné a byly zavlečeny až do jihovýchodní Asie či Evropy (Froese a Pauly 2008). Proto lze předpokládat další rozšíření výskytu *T. ciliotheca*. Doposud však nebyl zaznamenán výskyt *T. ciliotheca* v Indii a Indonésii, kde se tento hostitel vyskytuje (Kuchta – nepublikované údaje).

Wabuke-Bunoti (1980) popisují patogenní vliv *T. ciliotheca* (uvedeného jako *P. clarias*) na hostitele *Clarias mossambicus* Peters, 1822 (synonymum *C. gariepinus*). Popisují také dospělce *T. ciliotheca* nalezené ve žlučovém měchýři. Uvádějí, že tato atypická lokalizace je pravděpodobně způsobena vysokou infekcí ve střevě hostitele, kdy v důsledku nedostatku místa („crowding effect“) pro tyto tasemnice došlo k migraci některých z nich do žlučového měchýře. Tato atypická lokalizace v hostiteli však může souviset i s migrací tasemnic po smrti hostitele a v tomto případě by se nejednalo o přirozenou lokalizaci v hostiteli. Napadení žlučového měchýře tasemnicemi *T. ciliotheca* (ani u žádného dalšího ze zástupců řádu Bothriocephalidea) nebylo v rybách vyšetřených v březnu a dubnu 2006 v Africe pozorováno (T. Scholz – ústní sdělení).

6.3. Problematika rodu *Senga* v Africe

Woodland (1937) popsal nový druh tasemnice, *Polyonchobothrium gordonii*, z afrického sumce *Heterobranchus bidorsalis*. Kuchta a Scholz (2007) přeřadili tuto tasemnici do rodu *Tetracampos*. Na základě studia typového materiálu nemůžeme tento druh zahrnout do rodu *Tetracampos*, protože jeho embryovanávajička nejsou opatřena hyalinní membránou, ale skořápkou, typickou pro většinu zástupců čeledi, ale chybějící u druhu *T. ciliotheca*. Vitellaria jsou kortikální a strobila dorsoventrálně sploštělá. Tento zástupce patří zřejmě do rodu *Senga* a jedná se tak o doposud jediného zástupce tohoto rodu z Afriky (Kuchta a kol. 2009).

Taxonomie tasemnic rodu *Senga* je velmi komplikovaná a byla revidována Tadroseem (1966) a Protasovou (1977). V nejnovější revizi skupiny (Kuchta a kol. 2009) jsou rody *Polyonchobothrium* a *Tetracampos* považovány za monotypické. Ostatní zástupci ze sladkovodních ryb byli provizorně zařazeni do rodu *Senga* (tab. 1). Z toho vyplývá, že rod *Senga* nyní obsahuje výhradně druhy ze sladkovodních ryb (čeledi Claridae, Channidae a Mastacembelidae) v indomalajském regionu, s jediným taxonem, *Senga scleropagis* (Blair, 1987), popsáním z australské ryby *Scleropages leichardti*. Pravděpodobně se v Africe vyskytuje více druhů rodu *Senga*, o čemž svědčí nález tasemnice ze sumce *Bagrus meridionalis* z jezera Malawi (Kuchta, nepublikované údaje). Revize rodu *Senga* na základě morfologického a molekulárně taxonomického bude také předmětem magisterské práce.

7. ZÁVĚRY

- 1) Provedla jsem literární rešerši na téma „Srovnávací studium tasemnic rodů *Polyonchobothrium*, *Senga* a *Tetracampos* (Cestoda: Bothriocephalidea), cizopasníků sladkovodních ryb Afriky a Asie“. Rešerse poukázala zejména na problematiku asijských druhů, které zřejmě spadají pouze do rodu *Senga*. Revize tohoto rodu bude předmětem magisterské práce.
- 2) Provedla jsem pilotní studii morfologie a morfometrie dvou zástupců, *Polyonchobothrium polypteri* a *Tetracampos ciliotheca* a aktualizovala jsem jejich popisy, které jsem porovnávala s literárními údaji.
- 3) Zjistila jsem, že tasemnice *Polyonchobothrium polypteri* se od *Tetracampos ciliotheca* liší následujícími znaky: (i) segmenty jsou kraspedotní, širší než delší (akraspedotní); (ii) skolex protáhlý, velký, zužující se směrem ke krčku (protáhlý až vejčitého tvaru, malý); (iii) apikální disk výrazný, širší než skolex, čtyřlaločnatý z apikálního pohledu (malý, vyvinut slabě se dvěma půlkruhy); (iv) největší háčky apikálního disku dosahují délky až 190, jsou uspořádané do čtyř kvadrantů (háčky malé, nejdelší háčky do 57, uspořádané do dvou půlkruhů); (v) počet varlat v segmentu 34-72 (do 20); (vi) velký cirový vak, 115-210 (malý, do 63); (vii) žloutkové folikuly kortikální (medulární); (viii) oválná vajíčka s pevným obalem, bez víčka, neembryonovaná (vajíčka kulovitá, s vnější hyalinní membránou a vnitřní granulovanou vrstvou, obklopující zformované onkosféry v posledních segmentech).

8. LITERATURA

Barson M., Avenant-Oldewage A. 2006: On cestode and digenean parasites of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) from the Rietviel Dam, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 73: 101-110.

Brabec J., Kuchta R., Scholz T. 2006: Paraphyly of the Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Cestoda): circumscription of monophyletic clades based on phylogenetic analysis of ribosomal RNA. *International Journal for Parasitology* 36: 1535-1541.

Braun M. 1900: Cestodes. In: H.G. Brown, Klassen und Ordnungen des Thierreisch. Bd. 4, Abth. I. Germany, pp. 927-1731.

Bray R.A., Jones A., Andersen K.I. 1994: Order Pseudophyllidea Carus, 1863. In: L.F. Khalil, A. Jones, and R.A. Bray (eds.), Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK, pp. 205-247.

Brooks D.R., Hoberg E.P., Weekes P.J. 1991: Preliminary phylogenetic systematic analysis of the major lineages of the Eucestoda (Platyhelminthes, Cercomeria). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 651-668.

Caira J.N., Jensen K., Healy C.J. 1999: On the phylogenetic relationships among tetraphyllidean, lecanicephalidean and diphyllidean tapeworm genera. *Systematic Parasitology* 42: 77-151.

Caira J.N., Littlewood D.T.J. 2001: Worms, Platyhelminthes. Encyclopedia of Biodiversity. Volume 5. Academic Press, USA, pp. 863-899.

Caira J.N., Mega J., Ruhnke T.R. 2005: An unusual blood sequestering tapeworm (*Sanguilevator yearsleyi* n. gen., n. sp.) from Borneo with description of *Cathetocephalus resendezi* n. sp. from Mexico and molecular support for the recognition of the order Cathetocephalidea (Platyhelminthes: Eucestoda). *International Journal for Parasitology* 35: 1135-1152.

Campbell R.A., Gartner J.V. 1982: *Pistana eurypharygis* gen. et sp. n. (Cestoda: Pseudophyllidea) from the bathypelagic gulper eel, *Eurypharynx pelecانoides* Vaillant, 1882, with comments on host and parasite ecology. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 49: 218-225.

Cooper A.R. 1918: North American pseudophyllidean cestodes from fishes. Illinois Biological Monographs 4, No. 4, 243 pp.

de Chambrier A., Takemoto R.M., Pavanelli G.C. 2006: *Nomimoscolex pertierrae* n. sp. (Eucestoda: Proteocephalidea), a parasite of *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes:

Pimelodidae) in Brazil and redescription of *N. sudobimn* Woodland, 1935, a parasite of *P. fasciatum*. *Systematic Parasitology* 64: 191-202.

de Chambrier A., Vaucher C. 1999: Proteocephalidae et Monticelliidae (Eucestoda: Proteocephalidea) parasites de poissons d'eau douce au Paraguay, avec descriptions d'un genre nouveau et de dix espèces nouvelles. *Revue Suisse de Zoologie* 106: 165-240.

Diesing K.M. 1854: Vertheilung der Cephalocotyleen. Sitzungsberichten der Akademie der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien XIII, pp. 556-616.

Dollfus R. 1934: Sur un cestode Pseudophyllide parasite de poisson d'ornement. *Bulletin de la Société de Zoologie de France* 59: 476-490.

Dubinina M.N. 1987: Class Cestoda Rudolphi, 1808. In: O.N. Bauer (ed.), Keys to the Parasites of Freshwater Fish of the USSR. Second Edition. Volume 3, Part 2. Nauka, Leningrad, pp. 5-76. (V ruštině.)

Ergens R., Lom J. 1970: Původci parazitálních nemocí ryb. Academia, Praha, Česká republika, 383 pp.

Euzet L. 1982: Problèmes posés par la spécificité parasitaire des cestodes Proteocephalidea et Pseudophyllidea parasites de poissons. Deuxieme symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, 13–17 April 1981. *Mémoires du Museum National D'Histoire Naturelle* 123: 279-287.

Freze V.I. 1974: Reconstruction of the systematics of cestodes of the order Pseudophyllidea Carus, 1863. Proceedings of the Third International Congress of Parasitology, 25–31 August 1974, München, Germany, pp. 382-383.

Fuhrmann O. 1902: Sur un nouveau Bothriocephalide d'Oiseau (*Ptychobothrium armatum*). *Archiv für Parasitologie* 5: 440-448.

Fuhrmann O. 1931: Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes. Cestoidea. In: W. Kükenthal (ed.), Handbuch der Zoologie. Vol. 2, pp. 141-416.

Freeman R.S. 1973: Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. *Advances in Parasitology* 11: 481-557.

Froese R., Pauly D., 2008: Fishbase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, April 2008.

Georgiev B.B. 2004: Cestoda (Tapeworms). In: D.A. Thoney and N. Schlager (eds.), Grzimek's animal life encyclopedia. Second Edition. Volume 1. Lower Metazoans and Lesser Deuterostomes. Thomson GALE, pp. 225-243.

Gibson D. 1994: Order Gyrocotylidea. In: L.F. Khalil, A. Jones, and R.A. Bray (eds.), Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK, pp. 11-13.

- Gil de Pertierra A.A., Semenas L.G. 2005:** *Galaxitaenia toloi* n. gen., n. sp. (Eucestoda: Pseudophyllidea) from *Galaxias platei* (Pisces: Osmeriformes, Galaxiidae), in the Patagonian region of Argentina. *Journal of Parasitology* 91: 900-908.
- Gil de Pertierra A.A., Semenas L.G. 2006:** *Ailinella mirabilis* gen. n., sp n. (Eucestoda: Pseudophyllidea) from *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in the Andean-Patagonian region of Argentina. *Folia Parasitologica* 53: 276-286.
- Halvorsen O., Williams H.H. 1967:** Studies of the helminth fauna of Norway. IX. *Gyrocotyle* (Platyhelminthes) in *Chimaera monstrosa* from Oslo Fjord, with emphasis on its mode of attachment and a regulation in the degree of infection. *Norwegian Journal of Zoology* 15: 130-142.
- Hoberg E.P., Mariaux J., Brooks D.R. 2001:** Phylogeny among orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae): Integrating morphology, molecules and total evidence. In: Interrelationships of the Platyhelminthes. D.T.J. Littlewood a R.A. Bray (eds.). The Systematic Association Special Volume Series 60, Taylor & Francis, London and New York, USA, pp. 122-126.
- Hoberg E.P., Mariaux J., Justine J.L., Brooks D.R., Weekes P.J. 1997:** Phylogeny of the orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae) based on comparative morphology: historical perspectives and a new working hypothesis. *Journal of Parasitology* 83: 1128-1147.
- Hypša V., Škeříková A., Scholz T. 2005:** Phylogeny, evolution and host-parasite relationships of the order Proteocephalidea (Eucestoda) as revealed by combined analysis and secondary structure characters. *Parasitology* 130: 359-371.
- Chervy L. 2002:** The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1-33.
- Imam E.A.E., Gabr N.S., Rashad S.M. 1991:** Studies on the enteric helminths infecting *Clarias lazera* in El-minia governorate egypt. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology* 21: 669-674.
- Jadhav B.V., Shinde G.E. 1981:** A new species of *Oncodiscus* Yamaguti, 1934 (Cestoda – Tetrphyllidea) from India. *Proceedings of the Indian Academy of Parasitology* 2: 26-27.
- Janicki C. 1926:** Cestodes s. str. aus Fischen und Amphibien. In: L.A. Jägerskiöld (ed.), Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901. Part V. The Library of the Royal University of Uppsala, Sweden, 58 pp.
- Jones A. 1980:** *Proteocephalus pentastoma* (Klaptocz, 1906) and *Polyonchobothrium polypteri* (Leydig, 1853) from species of *Polypterus* Geoffroy, 1802 in the Sudan. *Journal of Helminthology* 54: 25-38.
- Jori P. 2006:** Parasitic study on the Asian catfish *Silurus triostegus* (Heckel, 1843) from Al – Hammar marshes. PhD thesis, University of Basrah, Iraq, 192 pp.

Joyeaux C.E., Baer J.G. 1928: Cestodes. In: C.E. Joyeaux, E. Gendre and J.G. Baer (eds.), *Recherches sur les helminthes de l'Afrique occidentale française*. Collection de la Société de Pathologie exotique, Monographie 2, pp. 17-54.

Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. (eds.) 1994: Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK, 447 pp.

Khalil L.F., Polling L. 1997: Check List of the Helminth Parasites of African Freshwater Fishes. University of the North, Pietersburg, Republic of South Africa, 185 pp.

Klaptocz B. 1906: *Polyonchobothrium polypteri* (Leydig). *Centralblatt für Bakteriologie* 41: 527-536.

Klimpel S., Seehagen A., Palm H.W., Rosenthal H. 2001: Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos Verlag, Berlin, Germany, 316 pp.

Kodedová I., Doležel D., Broučková M., Jirků M., Hypša V., Lukeš J., Scholz T. 2000: On the phylogenetic positions of the Caryophyllidea, Pseudophyllidea and Proteocephalidea (Eucestoda) inferred from 18S rRNA. *International Journal for Parasitology* 30: 1109-1113.

Kuchta R. 2007: Revision of the paraphyletic "Pseudophyllidea" (Eucestoda) with description of two new orders Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea. PhD thesis, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 97 pp.

Kuchta R., Scholz T. 2007: Diversity and distribution of fish tapeworms of the "Bothriocephalidea" (Eucestoda). *Parassitologia* 49: 21-38.

Kuchta R., Scholz T., Brabec J., Bray R.A. 2008: Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea. *International Journal for Parasitology* 38: 49-55.

Kuchta R., Scholz T., Bray R.A. 2009: Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnoses and keys to families and genera. *Systematic Parasitology* (submitted on 25 January 2008).

Leydig F. 1853: Ein neuer Bandwurm aus *Polypterus bichir*. *Archiv für Naturgeschichte* 19: 219-222.

Linnaeus C. 1758: *Systema naturae per Pagna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Editio decima, reformata. Volume 1. Holmiae, 823 pp.

Lühe M. 1899: Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 9: 30-55.

- Lühe M. 1900:** Untersuchungen über die Bothriocephaliden mit marginalen Genitalöffnungen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 68: 10-11 + 209-217.
- Lühe M. 1902:** Revision meines Bothriocephaliden systeme. *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten* 31: 318-331.
- Mackiewicz J.S. 1972:** Caryophyllidea (Cestoidea): a review. *Experimental Parasitology* 31: 417-512.
- Mackiewicz J.S. 1994:** Order Caryophyllidea van Beneden in Carus, 1863. In: L.F. Khalil, A. Jones a R.A. Bray (eds.), Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK, pp. 21-43.
- Mariaux J. 1998:** A molecular phylogeny of the Eucestoda. *Journal of Parasitology* 84: 114-124.
- Meggitt F.J. 1930:** Report on a collection of cestodes mainly from Egypt. VI. Conclusion. *Parasitology* 22: 338-345.
- Mola P. 1921:** Una nuova classifica di cestode. *Sassari Tip. Ubaldo Satta*, 10 pp.
- Mola P. 1928:** Per una nuova classifica dei cestode. *Stamperia della Libreria Italiana e Straniera* 6: 22 pp.
- Monticelli F.S. 1900:** Note elmintologiche. *Bollettino della Società di Naturalisti in Napoli* 4: 189-208.
- Nybelin O. 1922:** Anatomisch-systematische Studien über Pseudophyllideen. *Göteborgs kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar* 26: 1-128.
- Olson P.D., Littlewood D.T.J., Bray R.A. Mariaux J. 2001:** Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 443-467.
- Olson P.D., Tkach V.V. 2005:** Advances and trends in the molecular systematics of the parasitic Platyhelminthes. *Advances in Parasitology* 60: 165-243.
- Palm H.W. 2004:** The Trypanorhyncha Diesing, 1863. PKSPL-IPB Press. Bogor, Indonesia, 710 pp.
- Polyakova T.A. 2003:** Cestodes of the genus *Bothriocephalus* (Rud., 1808) from the Black Sea ray, *Raja clavata* (L.). *Ekologiya morya* 64: 30-34. (V ruštině.)
- Protasova E.N. 1977:** Cestodes of fish – Bothriocephalata. *Principles of Cestodology*. Volume 8. K.M. Ryzhikov (ed.). Nauka, Akademia nauk SSSR, Moscow, Russia, 298 pp. (V ruštině.)
- Rego A.A. 1997:** *Senga* sp., occurrence of a pseudophyllid cestode in a Brazilian freshwater fish. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 92: 607.

Roberts L.S., Janovy J.Jr. 2005: Seventh Edition, Foundations of Parasitology, Schmidt G.D. and Roberts L.S. (eds.). McGraw Hill Companies, Inc., Boston, USA, 702 pp.

Salgado-Maldonado G., Pineda-López R.F. 2003: The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5: 261-268.

Shotter R.A., Medaiyedu J.A. 1978: The parasites of *Polypterus endlicheri* Heckel (Pisces: Polypteridae) from the River Galma at Zaria, Nigeria, with a note on its food. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Nore Serie A, Science Naturelles* 39: 177-189.

Schmidt G.D. 1986: CRC Handbook of tapeworm identification. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA, 675 pp.

Scholz T. 1999: Parasites in cultured and feral fish. *Veterinary Parasitology* 84: 317-335.

Scholz T., Drábek R., Hanzelová V. 1998: Scolex morphology of *Proteocephalus* tapeworms (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of freshwater fish in the Palaearctic Region. *Folia Parasitologica* 45: 27-43.

Smyth J.D., McManus D.P. 1989: The Physiology and Biochemistry of Cestodes. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 398 pp.

Southwell T. 1925: On the genus *Tetracampos* Wedl, 1861. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 19: 71-75.

Soylu-Erhan, Emre-Yilmaz 2005: Metazoan parasites of *Clarias lazera* Valenciennes, 1840 and *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) from Kepezi hydroelectric power plant loading pond, Antalya, Turkey. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 5: 113-117.

Tadros G. 1966: On the classification of the family Bothriocephalidae Blanchard, 1849 (Cestode). *Journal of Veterinary Science of the United Arab Republic* 3: 39-43.

Tadros G. 1967: On a new cestode *Bothriocephalus prudhoei* sp. nov. from the Nile catfish *Clarias anguillaris* with some remarks on the genus *Clestobothrium* June, 1899. *Bulletin of the Zoological Society of Egypt* 21: 74-78.

Tadros G. 1968: A re-description of *Polyonchobothrium clarias* (Woodland, 1925) Meggitt, 1930 (Bothriocephalidae: Cestoda) with a brief review of the genus *Polyonchobothrium* Diesing, 1854 and the identity of the genera *Tetracampos* Wedl, 1861, *Senga* Dollfus, 1935, and *Oncobothriocephalus* Yamaguti, 1959. *Journal of Veterinary Science of the United Arab Republic* 5: 53-84.

Tyler G.A. 2006: Tapeworms of elasmobranchs (Part II). A Monograph on the Diphyllidea (Platyhelminthes, Cestoda). Volume 20, University of Nebraska State Museum, Lincoln, Nebraska, USA, 142 pp.

Volf P., Horák P. (eds.) 2007: Paraziti a jejich biologie. Triton, Praha, Česká republika, 318 pp.

Wabuke-Bunoti M.A.N. 1980: The prevalence and pathology of the cestode *Polyonchobothrium clarias* (Woodland, 1925) in teleost, *Clarias mossambicus* (Peters). *Journal of Fish Diseases* 3: 223-230.

Waeschenbach A., Webster B.L., Bray R.A., Littlewood D.T.J. 2007: Added resolution among ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with complete small and large subunit nuclear ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 311-325.

Wardle R.A., McLeod J.A. 1952: The zoology of tapeworms. The University of Minnesota Press, Minneapolis, USA, 750 pp.

Wardle R.A., McLeod J.A., Radinovsky S. 1974: Advances in the zoology of tapeworms, 1950–1970. The University of Minnesota Press, Minneapolis, USA, 275 pp.

Wedl K. 1861: Zur Helminthenfauna Aegyptens (2. Abt.). *Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien* 44: 463-482.

Woodland W.N.F. 1925: On some remarkable new *Monticellia*-like and other cestodes from Sudanese siluroids. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 69: 703-729.

Woodland W.N.F. 1935: Some new proteocephalids and ptychobothriid (Cestoda) from the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 619-623.

Woodland W.N.F. 1937: Some cestodes from Sierra Leone. – II. A new caryophyllaeid, *Marsypocephalus*, and *Polyonchobothrium*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 189-197.

Yamaguti S. 1959: Systema Helminthum, Vol. II. The Cestodes of Vertebrates. Keigaku Publishing House, Tokyo, Japan, 860 pp.

Yurakhno M.V. 1992: On the taxonomy and phylogeny of some groups of cestodes of the order Pseudophyllidea. *Parazitologiya* 26: 449-461. (V ruštině.)