

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Magisterská práce

REVIZE BOTHRIOCEPHALIDNÍCH TASEMNIC
(EUCESTODA: BOTHRIOCEPHALIDEA)

Z RYB RODU *SAURIDA*

Bc. Romana Vlčková



školitel: RNDr. Roman Kuchta PhD.

2008

Magisterská diplomová práce

Vlčková R. 2008: Taxonomická revize tasemnic rodů *Oncodiscus*, *Tetrapapillocephalus* a *Bothriocephalus* (Bothriaceae) popsanych z ryb rodu *Saurida* [Taxonomic revision of tapeworms from genera *Oncodiscus*, *Tetrapapillocephalus* and *Bothriocephalus* (Bothriaceae) from lizardfishes of the genus *Saurida*], Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 63 pp.

Anotace:

A taxonomic revision of the bothriocephalid tapeworms from the lizardfishes of the genus *Saurida*, based on the morphology and biometry, was carried out. A new material from four species of lizardfishes from Indonesia was examined and compared with literature and available type material. Results indicate only 2 species valid (*Oncodiscus sauridae* Yamaguti, 1934; *Penetrocephalus ganapattii* (Rao, 1954) Rao 1960).

Financování:

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

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vykonala samostatně, pouze s použitím citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. V platném znění souhlasím se zveřejněním své magisterské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyzančených 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, 5.5. 2008

.....
Bc. Romana Vlčková

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala především svým školitelům, RNDr. Romanovi Kuchtovi PhD. a Prof. RNDr. Tomáši Scholzovi CSc., za vynikající vedení, poskytnutí materiálu ke studiu, cenné rady a nekonečnou ochotu a trpělivost, se kterou mi byli nápomocni po celou dobu práce i studia. Bc. Martině Tesařové (LEM) děkuji za pomoc při práci se skenovacím elektronovým mikroskopem (SEM). Dále děkuji své rodině a příteli, přátelům a veškerému osazenstvu oddělení helmintologie za pochopení, rady všeho druhu a vytvoření příjemného pracovního prostředí.

OBSAH

I. ÚVOD	1
II. CÍLE PRÁCE	2
III. MATERIÁL A METODIKA	3
1. Materiál	3
2. Metodika	4
3. Měření	5
IV. LITERÁRNÍ PŘEHLED	6
1. Tasemnice (Platyhelminthes: Cestoda)	6
1.1. Jeseterovky (Cestoda: Cestodaria)	8
1.2. Právě tasemnice (Cestoda: Eucestoda)	8
2. Přehled a charakteristika hlavních skupin bothriátních tasemnic	10
2.1. Caryophyllidea	10
2.2. Spathebothriidea	10
2.3. Diphyllbothriidea	10
2.4. Haplobothriidea	11
2.5. Diphyllidea	11
2.6. Trypanorhyncha	11
2.7. Bothriocephalidea	12
3. Historie a problematika řádu Bothriocephalidea	12
3.1. Úvod	12
3.2. Historie	13
4. Řád Bothriocephalidea	15
4.1. Čeleď Triaenophoridae	17
4.2. Čeleď Philobythidae	18
4.3. Čeleď Echinophallidae	18
4.4. Čeleď Bothriocephalidae	18
V. HOSTITELÉ STUDOVANÝCH ZÁSTUPCŮ ČELEDI BOTHRIOCEPHALIDAE	20
1. Ještěrohavci rodu <i>Saurida</i> (Pisces: Synodontidae)	20
2. Druhy ještěrohavců jako hostitelé bothriocephalidních tasemnic	21
2.1. <i>Saurida longimanus</i>	21
2.2. <i>Saurida micropectoralis</i>	21
2.3. <i>Saurida nebulosa</i>	22
2.4. <i>Saurida tumbil</i>	22
2.5. <i>Saurida undosquamis</i>	22
VI. VÝSLEDKY	25
1. Redeskripce <i>Oncodiscus sauridae</i>	26
2. Redeskripce <i>Penetrocephalus ganapattii</i>	37
VII. DISKUSE	43
1. <i>Oncodiscus sauridae</i>	43
2. <i>Penetrocephalus ganapattii</i>	46
3. Rozlišovací znaky mezi druhy <i>Oncodiscus sauridae</i> a <i>Penetrocephalus ganapattii</i>	47
3.1. Skolex	47
3.2. Strobila	48
3.3. Geografické rozšíření a prevalence	48
3.4. Fylogenetické vztahy	49
VIII. ZÁVĚRY	50
IX. LITERATURA	51

I. ÚVOD

Taxonomie tasemnic řazených původně do řádu Pseudophyllidea prochází v současnosti kompletní revizí. Na základě nejnovějších poznatků získaných studiem morfologie, biologických dat i molekulárních analýz byla potvrzena polyfylie řádu Pseudophyllidea a tento byl rozdělen do dvou nepříbuzných skupin. Platnost a taxonomické zařazení druhů náležejících do dvou nových řádů Bothriocephalidea a Diphyllbothriidea (Cestoda: Eucestoda) je zkoumána především studiem nově získaných exemplářů (Kuchta a kol., 2008).

Jedním z nejdůležitějších identifikačních znaků používaných k rozlišení jednotlivých rodů byla přítomnost či nepřítomnost víčka (operkula) u vajíček a stupeň embryonace v děloze (Protasova, 1977; Schmidt, 1986). Přítomnost operkula je však těžko zjištělný znak a nejlépe se studuje pomocí skenovacího elektronového mikroskopu (SEM). Například rody *Bothriocephalus* a *Clestobothrium* byly na základě přítomnosti a nepřítomnosti víčka (operkula) u vajíček zařazeny do dvou nepříbuzných nadčeledí (Bothriocephaloidea a Ptychobothrioidea) (Protasova, 1977), přestože u typového druhu rodu *Clestobothrium* (*C. crassiceps*) byla operkula u vajíček pozorována (Draoui a Maamouri, 1997). Rovněž stupeň embryonace vajíček není průkazným znakem, protože může záviset na teplotě, jak vyplynulo ze studie Kupermana (1973), kterou provedl u zástupců rodu *Triaenophorus*. Novější studie ultrastruktury vybraných orgánových soustav bazálních tasemnic odhalily přítomnost některých znaků vhodných k další identifikaci. Pokud jde o rozdíly v ultrastruktuře mezi řády Bothriocephalidea a Diphyllbothriidea, obě skupiny se liší přítomností či absencí hřebenovitěho tělíska (crested body) v přední části zralého spermatozoonu (Justine, 1998; Levron a kol., 2006), které chybí u nižších tasemnic (Gyrocotylidea, Amphilinidea, Caryophyllidea, Spathebothriidea, Haplobothriidea a Diphyllbothriidea – *Diphyllbothrium latum*), avšak je přítomno u evolučně mladších (vyšších) skupin tasemnic (Tetraphyllidea, Proteocephalidea a Cyclophyllidea) (Levron a kol., 2006). Přítomnost hřebenovitěho tělíska byla zatím zjištěna u všech zkoumaných druhů řádu Bothriocephalidea (*Bothriocephalus scorpii*, *Eubothrium crassum*, *Paraechinophallus japonicus* a *Triaenophorus nodulosus*) (Levron a kol., 2006).

Řád Bothriocephalidea zahrnuje cizopasníky sladkovodních i mořských ryb. Tato skupina se jeví podle molekulárních dat jako polyfyletická a podle všeho se skládá ze dvou nepříbuzných linií – sladkovodní (*Bothriocephalus acheilognathi*, *Ichthyobothrium*, *Polychobothrium* a *Tetracampos*) a mořské (*Anantrum*, *Clestobothrium*, *B. manubriiformis* a *B. scorpii*). Fylogenetická pozice rodů *Penetrocephalus* a *Ptychobothrium* je nejasná (Kuchta, 2007). Čeleď Triaenophoridae je nepochybně parafyletická, a to na základě

zjištění, že některé taxony jsou na bázi všech bothriocephalidních tasemnic (sladkovodní rody *Triaenophorus*, *Marsipometra* a *Bathybothrium* a mořský rod *Abothrium*), zatímco jiné se jeví vývojově mladší. Jediný osekvenovaný zástupce skupiny Philobythiidae tvoří sesterskou skupinu rodu *Eubothrium* a oba taxony se nacházejí na bázi zbývajících bothriocephalidních tasemnic (Brabec a kol., 2006; Kuchta, 2007).

Koevoluční vztahy mezi bothriocephalidními tasemnicemi a jejich hostiteli jsou na základě přítomnosti některých bazálních zástupců v evolučně starých skupinách hostitelů považovány jako důkaz dlouhé koevuloční historie [rod *Marsipometra* ve veslonosích (Polyodontidae) a rod *Eubothrium* v jeseterech (Acipenseridae)], čemuž však neodpovídá nález příbuzensky poměrně vzdáleného a odvozeného rodu *Polyonchobothrium* (Bothriocephalidae) v bichirech (Polypteriformes). Infekce mloků bothriocephalidů je pravděpodobně způsobena sekundárním mezihostitelským přeskokem (Kuchta a Scholz, 2007).

Vzhledem k nevyjasněné taxonomii u řady skupin řádu Bothriocephalidea a existenci nově získaného materiálu, tasemnic z ryb rodu *Saurida*, se předkládaná práce zabývá studiem některých z těchto zástupců.

II. CÍLE PRÁCE

- 1) Literární rešerše parazitofauny ryb rodu *Saurida* (Aulopiformes: Synodontidae).
- 2) Ověření platnosti bothriocephalidních tasemnic rodů *Oncodiscus*, *Tetrapapillocephalus* a *Bothriocephalus* (Bothriocephalidea: Bothriocephalidae) popsanych z ryb rodu *Saurida* na základě taxonomické revize typového a nově získaného materiálu.

III. MATERIÁL A METODIKA

1. Materiál

Materiál ke studiu byl získán zejména z nových sběrů z pobřežních vod Indického oceánu ostrova Jáva (přístav Pelabuhan Ratu, Indonésie), nasbíraného A.T. Yuniar, T. Walterem a R. Kuchtou v letech 2001 až 2008 (Tab. č. 1).

Typový materiál druhu *Oncodiscus sauridae* z ještěrohlovce *Saurida tumbil* z Vnitřního moře (Japonsko) popsány Yamagutim v roce 1934 (MPM SY 3042 – holotyp (Obr. 6I), SY 3043 (Obr. 3A, 6J) a SY 3165-67 – paratypy, SY 5613-18) byl získán z Meguro Parasitological Museum (MPM) v Tokiu (Japonsko). Nové nálezy *O. sauridae* z ještěrohlovců druhu *S. longimanus*, *S. tumbil* a *S. undosquamis* pocházejí z Indonésie (Jáva) a jsou uloženy ve sbírkách Parazitologického ústavu BC AV ČR (IPCAS C-456).

Typový materiál druhu *Tetrapillocephalus magnus* z ještěrohlovce *S. undosquamis* a pilonoše rudého *Beryx splendens* z pobřeží Mozambiku (Indický oceán) popsány Protasovou a Mordvinovou v roce 1984 [GELAN 696 – holotyp (Obr. 3G, 6C, G, L) a GELAN 669 – paratyp (Obr. 3D, 6M)] byl získán ze sbírek Parazitologického ústavu v Moskvě, Rusko (dříve GELAN).

Nově získaný materiál druhu *Penetrocephalus ganapattii* z hostitelů *S. micropectoralis* a *S. tumbil* pochází ze sběrů z Indonésie (Jáva) a je uložen ve sbírkách Parazitologického ústavu BC AV ČR (IPCAS C-462). Typový materiál tohoto druhu nebyl k dispozici a velmi pravděpodobně neexistuje.

Tabulka 1. Přehled studovaného materiálu.

Druh	Počet jedinců	Hostitel	Lokalita	Sběr – rok
<i>O. sauridae</i> ¹	2 ⁴	<i>S. tumbil</i>	Vnitřní moře (Japonsko)	Yamaguti – 1934
	2		Čínské Moře a Záliv Tosa (Japonsko)	Yamaguti – 1952
	1	<i>S. longimanus</i>	Pelabuhan Ratu, Jáva (Indonésie)	Walter – 2001
	1	<i>S. tumbil</i>		
	1	<i>S. undosquamis</i>		
	2	<i>S. longimanus</i>		Yuniar – 2001
	3			Yuniar – 2002
	3	<i>S. tumbil</i>		Kuchta – 2008
celkem	15	3	4	
<i>P. ganapattii</i> ²	3	<i>S. micropectoralis</i>	Pelabuhan Ratu, Jáva (Indonésie)	Yuniar – 2001
	2	<i>S. tumbil</i>		Kuchta – 2006
celkem	5	2	1	
<i>T. magnus</i> ³	1 ⁴	<i>S. undosquamis</i>	pobřeží Mozambiku (JV Afrika)	Protasova a Mordvinova – 1986
	1 ⁴	<i>Beryx splendens</i>		
celkem	2	2	1	

¹=*Oncodiscus*, ²=*Penetrocephalus*, ³=*Tetrapillocephalus*, ⁴= typový materiál

2. Metodika

Celkově bylo vyšetřeno standardní parazitologickou pitvou 129 jedinců ryb rodu *Saurida* (*S. longimanus* – 52; *S. micropectoralis* – 11; *S. tumbil* – 46; *S. undosquamis* – 20) získaných od místních rybářů (Pelabuhan Ratu, Jáva, Indonésie). Nalezené tasemnice byly vyjmuty ze střeva hostitele a opláchnuty ve fyziologickém roztoku (0,85% NaCl). Celkem bylo nalezeno 16 tasemnic (11 jedinců *O. sauridae*, 5 jedinců *P. ganapattii*) ve 4 hostitelích (4 v *S. longimanus*, 3 v *S. micropectoralis*, 6 v *S. tumbil* a 1 v *S. undosquamis*) (Tab. 1).

Typový materiál druhů *Oncodiscus sauridae* a *Tetrapapillocephalus magnus* a nový materiál nasbíraný T. Walterem a A Yuniar byl nafixován zastudena kompresí (Kuchta – osobní sdělení). Materiál nasbíraný R. Kuchtou (2006, 2008) byl fixován horkým 4% formaldehydem (viz. níže)

Vzorky pro studium morfologie byly fixovány horkým 4% roztokem formaldehydu a pro molekulární analýzy byly fixovány v 96% alkoholu. Trvalé preparáty byly nabarveny solným (Mayerovým) karmínem, odvodněny vzestupnou alkoholovou řadou (70%, 80%, 90%, 96% a 100% roztok etanolu), projasněny hřebíčkovým olejem (eugenol) a zamontovány do kanadského balzámu (Scholz a Hanzelová, 1998). Histologické řezy byly připraveny standardní metodou, která zahrnuje odvodnění materiálu alkoholovou řadou, barvení hematoxylinem a eosinem a projasněny xylenem. Po zalití do parafinu byly na mikrotomu krájeny příčné a podélné řezy o tloušťce 12 μm . Hotové řezy byly umístěny na podložní sklička a zamontovány do kanadského balzámu (Scholz a Hanzelová, 1998).

Části strobily a skolexy byly připraveny pro studium ve skenovacím elektronovém mikroskopu (SEM). Vzorky byly podrobeny dehydrataci vzestupnou alkoholovou řadou (80%, 90%, 96% a 100% roztok etanolu). Etanol byl nahrazen acetonem vymýváním vzestupnou řadou roztoků acetonu (25%, 50%, 75% a 100%). Dehydratačního činidla byly vzorky zbaveny metodou kritického bodu, kdy byly vysušeny v tlakové komoře pomocí kapalného oxidu uhličitého (CO_2). Vysušené vzorky byly připevněny pomocí oboustranné lepicí pásky na nosný hliníkový terčík a ve vakuu pokoveny vrstvičkou zlata metodou iontového naprašování (Scholz a kol., 1998). Vzorky byly pozorovány a vyfotografovány na elektronovém skenovacím mikroskopu JEOL 7401F.

Nákresy a fotografie byly pořízeny na mikroskopu Olympus BX-51 vybaveným digitálním kamerovým systémem, kreslicím zařízením a Nomarského kontrastem. Měření bylo prováděno v programu QuickPHOTO MICRO 2.1. Ink. (2004).

3. Měření

Materiál byl podroben morfologicko-morfometrickému zkoumání, jehož výsledky byly následně porovnávány s údaji v literatuře. U studovaných exemplářů byly studovány rozměry skolexu (celková délka a šířka skolexu a apikálního disku), háčků (délka celého háčku, délka ostří a délka rukojeti), strobily (šířka a výška nezralých, zralých a gravidních segmentů) a vnitřních orgánů (průměr cirového vaku, vzdálenost cirového vaku od okraje strobily, délka a šířka varlat, délka vaječníku, průměr žlutkových trsů, délka a šířka vajíčka a šířka operkula). Minima, maxima, aritmetické průměry a jejich porovnání s literárními údaji jsou uvedeny v tabulkách 6, 7 a 9.

IV. LITERÁRNÍ PŘEHLED

1. Tasemnice (Platyhelminthes: Cestoda)

Tasemnice (Platyhelminthes: Cestoda) jsou početná skupina na hostiteli zcela závislých (obligátních) parazitů trávicího traktu obratlovců významných nejen ve veterinární a humánní medicíně, ale též jako modelové organismy při studiu biochemie, fyziologie, ekologie či evoluce (Lumsden, 1975; Khalil a kol., 1994; Hoberg a kol., 1999; Littlewood a kol., 1999; Olson a kol., 2001). Stavba těla tasemnic je zcela přizpůsobena parazitickému způsobu života a anatomicky ji lze rozdělit na tři základní části: (i) hlavička (skolex) je vyzbrojena přichycovacími orgány (háčky, kruhové přísavky, bothridie či podélné přísavné rýhy – bothrie), (ii) krček, který však může chybět, a (iii) tělo (strobila). Tělo bez pravé tělní dutiny (acoelní) je vyplněno tkání (parenchymem), ve které jsou uloženy vnitřní orgány. Vnější povrch těla je kryt tegumentem s povrchovými výběžky (mikrotrichy), jež je syncytiální strukturou bohatou na mitochondrie, která je vysoce metabolicky aktivní a zajišťuje kromě ochrany především výživu cizopasníka (Lumsden, 1975; Caira a Littlewood, 2001).

Strobila je zpravidla dorsoventrálně zploštělá a segmentovaná (proglotizovaná). Výjimkou jsou primitivnější skupiny tasemnic, u kterých segmentace chybí (Gyrocotylidea, Amphilinidea a Caryophyllidea). U zástupců s proglotizovaným tělem se počet segmentů (proglotid) může pohybovat od tří až do několika tisíc. Segmenty v přední části těla jsou nezralé a s rostoucí strobilou se postupně vyvíjejí až ve zcela pohlavně zralé a gravidní, které obsahují oplozená vajíčka, jež se samostatně nebo s celým článkem uvolňují do lumen střeva definitivního hostitele a odcházejí do vnějšího prostředí.

Pro tasemnice je typická redukce či dokonce úplné vymizení některých orgánových soustav. Nejlepším příkladem těchto redukováných orgánových systémů je soustava trávicí, která zcela chybí. Živiny jsou vstřebávány celým povrchem těla (tegumentem) pomocí mikroskopických výrůstků zvaných mikrotrichy, které plní obdobnou funkci jako střevní mikrokly (mikrovily) hostitele (Wardle a McLeod, 1952; Lumsden, 1975).

Exkreční soustava je protonefridiálního typu, jejímž základem jsou plaménkové buňky (protonefridie) a sběrné kanálky. Velmi dobře je vyvinuta rozmnožovací soustava. Komplexy pohlavních orgánů se opakují v každém segmentu a u některých zástupců mohou být znásobené. Naprostá většina zástupců tasemnic jsou hermafroditi, výjimečně jsou odděleného pohlaví (gonochoristi – čeledi Dioecocestidae a Dioecotaeniidae). U některých druhů se vyskytuje asexuální rozmnožování v podobě pučení ve stádiu cysticerka (rody

Taenia a *Echinococcus*) či merocerkoidu (tetrathyridia – rod *Mesocestoides*) (Schmidt, 1986; Chervy, 2002). Vývoj je vždy nepřímý a probíhá v několika hostitelích. Výjimkou jsou druhy rodu *Archigetes* cizopasíci v tělní dutině máloštětinatců (*Tubifex* a *Limnodrilus*) a *Hymenolepis nana* parazitující v tenkém střevě člověka, jejichž cykly mohou proběhnout celé pouze v jednom hostiteli (Wardle a McLeod, 1952; Beveridge, 2001).

Komplexní vývojové cykly tasemnic zahrnují jak bezobratlé, tak obratlovčí mezihostitele a definitivní hostitele, kterými jsou většinou obratlovci. Přenos vývojových stádií mezi jednotlivými hostiteli probíhá perorální cestou. Ve vajíčku se vyvíjí larva (onkosféra), která je pozřena společně s vajíčkem (např. u zástupců řádu Caryophyllidea) nebo se líhne volně plovoucí obrvené stádium (koracidium – u některých zástupců Amphilinidea, Bothriocephalidea, Diphyllbothriidea, Spathebothriidea, Tetraphyllidea a Trypanorhyncha), kterým se infikuje první mezihostitel. Počet mezihostitelů (jeden až tři) nutný k úspěšnému dokončení vývoje je daný konkrétním druhem parazita. Mezihostitel, kterým může být bezobratlý i obratlovec, je infikován jedním ze šesti typů larválních stádií (procerkoid, plerocerkoid, merocerkoid, plerocerkus, cysticerkus nebo cysticerkus), jehož další vývoj probíhá v těle mezihostitelského organismu (Chervy, 2002). Součástí cyklů mohou být také rezervoároví (parateniční) hostitelé umožňující přežití infekčních stádií a jejich přenos do dalšího hostitele, ne však jejich další vývoj. V definitivním, zpravidla obratlovčím hostiteli tasemnice dospívá a dokončuje pohlavní množení (Wardle a McLeod, 1952; Khalil a kol., 1994). U několika zástupců (rody *Bothrimonus* a *Cyathocephalus*) se však vyskytuje progeneze, což znamená, že vajíčka jsou produkována již larvami (plerocerkoidy) v tělní dutině mezihostitelského korýše (Amphipoda) (Sandeman a Burt, 1972; Leontovich a Valovaya, 1989; Protasova a Roytman, 1995; Okaka, 2000).

Monofyletická třída tasemnic (Cestoda) se dělí na základě především morfologických dat do dvou podtříd. Vývojově primitivnější tasemnice spadají do podtřídy jeseterovek, Cestodaria Monticelli, 1892, a ostatní zástupci do druhé podtřídy, tzv. pravé tasemnice, Eucestoda Southwell, 1930 (Khalil a kol., 1994; Hoberg a kol., 1997; Mariaux, 1998; Olson a kol., 2001; Waeschenbach a kol., 2007).

1.1. Jeseterovky (Cestoda: Cestodaria)

Do podtřídy Cestodaria jsou řazeny pouze dva řády (Gyrocotylidea Poche, 1926 a Amphilinidea Poche, 1922) zahrnující tasemnice s nesegmentovanou strobilou, ve které je obsažen pouze jeden pohlavní komplex (monozoické tasemnice). Larvou prvního stádia je lykofora, jež je vyzbrojena deseti embryonálními háčky (dekakant) a definitivním hostitelem jsou buď chiméry (Holocephali), v jejichž spirální řase cizopasí zástupci řádu Gyrocotylidea (Gibson, 1994), nebo jeseterovité ryby (Acipenseridae) či sladkovodní želvy (např. dlouhokrčka australská (*Chelodina longicollis*)), v jejichž tělní dutině dokončují vývoj zástupci řádu Amphilinidea (Dubinina, 1982; Rohde, 1994).

1.2. Pravé tasemnice (Cestoda: Eucestoda)

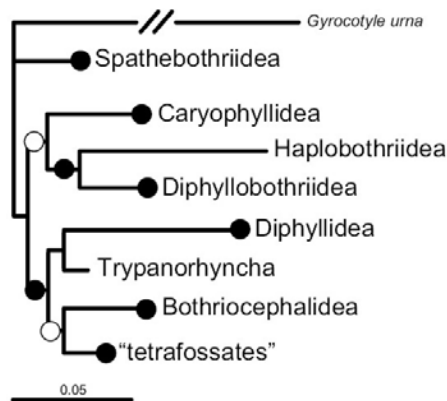
Pravé tasemnice (Eucestoda) jsou zpravidla proglotizovaní (polyzoičtí), dorzoventrálně zploštělí endoparaziti lokalizovaní v tenkém střevě obratlovců. Dospělci jsou většinou hermafroditi disponující minimálně jedním pohlavním komplexem v každém segmentu. Vývoj je většinou nepřímý, dvou až tříhostitelský, probíhající přes onkosféru se šesti háčky (hexakantem), která je pozřena bezobratlým mezihostitelem (nejčastěji korýšem – Amphipoda, Copepoda) a následně dospívá v obratlovcu (nejčastěji v ptácích – Aves a savcích – Mammalia, parybách – Chondrichthyes, či kostnatých rybách – Teleostei).

Hlavička (skolex) je zpravidla vyzbrojena jedním nebo více typy přichycovacích orgánů (bothrie, bothridie, přísavky, háčky, chapadélka). Počet a morfologie těchto orgánů jsou důležitými identifikačními znaky jak na úrovni řádů, tak pro rozdělení tasemnic do dvou morfologicky odlišných skupin: (i) bothriátní (bifosátní) a (ii) acetabulární (tetrafosátní) (Caira a kol., 1999; Kuchta a kol., 2008). Zástupci bothriátní skupiny jsou vyzbrojeni jedním, výjimečně dvěma (Trypanorhyncha) páry přichycovacích orgánů (bothrií). Acetabulární tasemnice disponují dvěma, výjimečně jedním párem přichycovacích orgánů (čtyři kruhové přísavky nebo bothridie). U obou skupin se pak mohou jako přídatné přichycovací struktury vyskytovat například háčky, chobotky (tentakule) nebo specializované mikrotrichy (Khalil a kol., 1994).

Poslední morfologická revize tasemnic publikovaná Khalilem a kol. (1994) uznává v rámci Eucestoda celkem 12 řádů: Caryophyllidea, Cyclophyllidea, Diphyllidea, Haplobothriidea, Lecanicephalidea, Nippotaeniidea, Proteocephalidea, Pseudophyllidea, Spathebothriidea, Tetrabothriidea, Tetraphyllidea a Trypanorhyncha. Molekulárně-fylogenetické analýzy malé (18S rRNA) a velké ribozomální podjednotky (28S rRNA) naznačily možnou parafylii některých řádů (Pseudophyllidea, Trypanorhyncha,

Tetraphyllidea) (Mariaux, 1998; Littlewood a kol., 1999; Olson a kol., 2001; Olson a Caira, 2001; Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007). Nejnovější fylogenetická studie Waeschenbachové a kol. (2007) uvádí v rámci skupiny Eucestoda 15 skupin (řádů) – „Bothriocephalidea“, Caryophyllidea, Cyclophyllidea, Diphyllidea, „Diphyllbothriidea“, Haplobothriidea, Lecanicephalidea, Litobothriidea, Mesocestoididae, Nippotaeniidea, Proteocephalidea, Spathebothriidea, Tetrabothriidea, Tetraphyllidea a Trypanorhyncha. Molekulárně-fylogenetické studie taktéž podporují domněnku, že evoluce tasemnic probíhala směrem od primitivních bothriálních (bifosátních) tasemnic (Spathebothriidea, Caryophyllidea, Diphyllbothriidea, Haplobothriidea, Trypanorhyncha, Diphyllidea a Bothriocephalidea) k odvozenějším acetabulárním (tetrafosátním) liniím („Tetraphyllidea“ – jež se skládají z řady skupin, Lecanicephalidea, Proteocephalidea, Nippotaeniidea, Tetrabothriidea a Cyclophyllidea) (Mariaux, 1998; Caira a kol., 1999; Olson a Caira, 1999; Kodedová a kol., 2000; Olson a kol., 2001; Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007).

Řád Pseudophyllidea Beneden v Carusovi 1863 byl společně s řádem Caryophyllidea označován za primitivní skupinu na bázi tetrafosátních tasemnic (Baer, 1950; Euzet 1959, 1974; Euzet a kol., 1981) či sesterskou skupinu ostatních pravých tasemnic (Eucestoda) (Brooks a kol., 1991; Brooks a McLennan, 1993), anebo naopak za skupinu vývojově pokročilejší než jsou tetrafosátní tasemnice (Wardle et McLeod, 1952). Recentně je skupina Pseudophyllidea na základě morfologických a molekulárních dat považována za neplatnou a byla rozdělena do dvou vzájemně nepříbuzných skupin, pro které byly navrženy dva nové řády (i) Bothriocephalidea, které jsou patrně sesterskou skupinou řádů Diphyllidea, Trypanorhyncha a ostatních acetabulárních tasemnic, a (ii) Diphyllbothriidea, jejíž sesterskou skupinou je řád Haplobothriidea a Caryophyllidea či Spathebothriidea (Obr. 1) (Kuchta a kol., 2008).



Obrázek 1. Fylogenetický strom bazálních tasemnic (Eucestoda) sestavený na základě sekvencí pro geny malé (SSU) a velké (LSU) ribozomální podjednotky rRNA (Kuchta a kol., 2008).

2. Přehled a charakteristika hlavních skupin bothriálních tasemnic

2.1. Caryophyllidea Beneden in Carus, 1863

Pro řád Caryophyllidea je charakteristická monozoická stavba těla s jedním pohlavním komplexem, vajíčka s víčkem (operkulem) a u většiny zástupců dvouhostitelský životní cyklus zahrnující vývoj v tělní dutině nitěnek (*Tubifex* a *Limnodrilus*) a ve střevě sladkovodních, zejména kaprovitých (Cyprinidae) a pakaprovcovitých ryb (Catostomidae) (Mackiewicz, 1994). Podle molekulárních analýz se tento řád jeví sesterskou skupinu řádů Diphyllbothriidea, Haplobothriidea a v některých analýzách i Spathebothriidea (Waeschenbach a kol., 2007).

2.2. Spathebothriidea Wardle et McLeod, 1952

Řád Spathebothriidea zřejmě tvoří spolu s řádem Caryophyllidea evolučně nejstarší linii eucestod (Olson a Caira, 1999; Kodedová a kol., 2000; Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007). Prvním mezihostitelem jsou korýši z řádu stejnonohých (Amphipoda) a definitivním hostitelem jsou většinou lososovité ryby (Salmonidae) (Gibson, 1994). Pro zástupce této skupiny je typická stavba strobily, která je polyzoická, avšak bez segmentace, což bylo dříve považováno za přechodný vývojový článek mezi monozoickými (Caryophyllidea) a polyzoickými skupinami (Hoberg a kol., 1997; Mariaux, 1998; Olson a kol., 2001). Tato domněnka však nebyla podpořena některými novějšími molekulárními analýzami, které zařadily monozoický řád Caryophyllidea jako sesterskou skupinu polyzoických řádů Diphyllbothriidea a Haplobothriidea (Olson a Caira, 1999; Kodedová a kol., 2000; Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007), čímž vyloučily řád Spathebothriidea jako přechodný stav mezi monozoickými a polyzoickými tasemnicemi.

2.3. Diphyllbothriidea Kuchta, Scholz, Brabec et Bray, 2008

Někteří zástupci řádu Diphyllbothriidea, patrně jedné z bazálních skupin tasemnic, jsou významnými parazity především savců, a to jak mořských, tak suchozemských včetně člověka (rody *Diphyllbothrium*, *Diplogonoporus* a *Spirometra*). Životní cyklus je tříhostitelský a zahrnuje většinou planktonního korýše (Copepoda) jako prvního mezihostitele, studenokrevného obratlovce jako druhého a čtvernožce (savce nebo jiného „vyššího“ obratlovce) jako hostitele definitivního (Delyamure a kol., 1985; Kuchta a kol., 2008). Podle výsledků molekulárních analýz se tato skupina jeví jako sesterská k řádu Haplobothriidea a Caryophyllidea (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007).

2.4. Haplobothriidea Joyeux et Baer, 1961

Skupina Haplobothriidea je zastoupena druhy *Haplobothrium bistrobilae* a *Haplobothrium globuliforme*, jež cizopasí u reliktní ryby kaprouna *Amia calva* (Amiiformes: Amiidae) (Premvati, 1969; MacKinnon a Burt, 1985; Jones, 1994). Primární skolex tasemnice je vyzbrojen čtyřmi zatažitelnými chobotky, jež jsou podobné, ale nikoliv homologické s chobotky, jimiž jsou vyzbrojeni všichni zástupci řádu Trypanorhyncha. Primární strobila netvoří proglotidy, ale je v některých oblastech segmentovaná. Tyto segmentované části strobily se rozpadají na jednotlivé fragmenty, ze kterých se pak vyvíjejí sekundární strobily, které tvoří na svých předních koncích sekundární skolexy. Sekundární skolexy jsou vyzbrojeny čtyřmi mělkými diskovitými bothriemi, které obklopují vypuklý apikální disk (MacKinnon a Burt, 1985; Jones, 1994). Tato skupina byla často uváděna jako součást řádu Pseudophyllidea (Cooper, 1914; Wardle a McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Schmidt, 1986) nebo jako jeho sesterská skupina (Euzet, 1974; Dubinina, 1980). Nejnovější studie naznačují blízkou příbuznost řádu Haplobothriidea s řádem Diphyllbothriidea (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007; Kuchta a kol., 2008).

2.5. Diphyllidea Beneden in Carus, 1863

Zástupci tohoto řádu jsou malé tasemnice mající skolex vybaven jedním párem bothrií. Svalnaté rostellum a někdy i krček jsou ozbrojeny řadami háčeků. Larvální stadia parazitují v tělní dutině mořských korýšů a měkkýšů, zatímco dospělci jsou lokalizováni ve spirální řase paryb (Elasmobranchia) (Tyler, 2006).

Morfologické a molekulární studie podporují domněnku, že tato skupina patrně patří spíše mezi primitivnější (bothriátní) skupiny tasemnic, avšak její fylogenetická pozice není zatím zcela jasná (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007).

2.6. Trypanorhyncha Diesing, 1863

Řád Trypanorhyncha je specializovaný na paryby (Elasmobranchia). Skolexy zástupců této skupiny jsou vyzbrojeny velmi dobře vyvinutými přichycovacími orgány, tzv. rhyneálním aparátem tvořeným dvěma páry otněných zatažitelných chapadélek (tentakulí) (Campbell a Beveridge, 1994; Palm, 2004). Životní cykly jsou málo známy, ale nejspíše zahrnují dva mezihostitele. Prvním mezihostitelem jsou planktonní korýši, druhým pak hlavonožci nebo ryby (Palm, 2004). Molekulární studie naznačují, že Trypanorhyncha jsou zřejmě primitivní monofyletickou skupinou, ale jejich přesná fylogenetická pozice není dosud známa (Palm, 2004; Waeschenbach a kol., 2007).

2.7. Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec et Bray, 2008

Řád Bothriocephalidea byl společně s řádem Diphyllbothriidea recentně ustanoven Kuchtou a kol. (2008) na základě nejnovějších morfologicko-molekulárních studií. Zástupci řádu Bothriocephalidea disponují tvarově variabilním skolexem vyzbrojeným dvěma dorzoventrálně umístěnými přísavnými rýhami (bothriemi) a apikálním diskem, který může být výjimečně opatřen háčky (Cooper, 1917). Životní cykly těchto tasemnic probíhají většinou přes obrvenou larvu (koracidium). Další vývoj zahrnuje jednoho [procerkoid v planktonním korýši (Copepoda)], výjimečně i druhého mezihostitele (plerocerkoid v rybě). Spektrum definitivních hostitelů zahrnuje především mořské a sladkovodní ryby, ale výjimečně i obojživelníky (Caudata: Phlethodontidae) (Protasova, 1977; Kuchta a Scholz, 2007; Kuchta a kol., 2008).

3. Historie a problematika řádu Bothriocephalidea

3.1. Úvod

Druhy patřící do řádu Bothriocephalidea jsou na základě morfologie řazeny do čtyř čeledí (Bothriocephalidae, Echinophallidae, Philobythiidae a Triaenophoridae). Od tasemnic řádu Diphyllbothriidea jsou druhy řádu Bothriocephalidea odlišeny třemi morfologickými znaky (absencí externího semenného váčku, pozicí genitálního póru, který není nikdy lokalizován ventrálně, a přítomností děložního váčku), ale též fylogenetickou pozicí v rámci celé skupiny Eucestoda (Brabec a kol., 2006; Kuchta a kol., 2008). Liší se také spektrem definitivních hostitelů, kterými u bothriocephalidů nejsou nikdy teplokrevní obratlovci, ale téměř výhradně ryby (Teleostei) a ve třech případech obojživelníci (Amphibia) (Kuchta a kol., 2008). Nejvýraznějším společným znakem zástupců obou řádů je přítomnost párových, dorzoventrálně umístěných přichycovacích orgánů zvaných bothrie, které však nemusí být u obou skupin homologickou strukturou (Kuchta a kol., 2008).

3.2. Historie

Problematika taxonomie bothriocephalidních tasemnic v rámci řádu Pseudophyllidea byla již mnohokrát studována (Lühe, 1902; Wardle a McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Freze, 1974; Yurakhno, 1992; Bray a kol., 1994, 1999). Nejdéle známým zástupcem pseudophyllidních tasemnic je lidský cizopasník škulovec široký (*Diphyllobothrium latum*) popsán již v roce 1758 Carlem Linném pod jménem *Taenia lata*.

O sto let později navrhl Beneden v práci Caruse (1863) samotný řád Pseudophyllidea jako jednu z pěti skupin, do kterých se řadily do té doby známé druhy tasemnic. Beneden do této skupiny zařadil rody *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808 (syn. *Dibothrium* Diesing, 1850), *Ligula* Bloch, 1782 (zahrnující i rod *Sparganum* Diesing, 1854), *Schistocephalus* Creplin, 1829 a *Triaenophorus* Rudolphi, 1793 (syn. *Tricuspidaria* Rudolphi, 1793). V druhé polovině 19. století byly ve skupině Pseudophyllidea popsány další rody: *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858; *Abothrium* Beneden, 1871; *Duthiersia* Perrier, 1873; *Ptychobothrium* Lönnberg, 1889; *Pyramicocephalus* Monticelli, 1890 a *Dibothriocephalus* Lühe, 1899 (později synonymizován s rodem *Diphyllobothrium*) (Wardle a McLeod, 1952; Kuchta a Scholz, 2007). Význačným milníkem v systematice skupiny bylo rozdělení řádu Pseudophyllidea do pěti podčeledí Triaenophorinae, Ptychobothriinae, Dibothriocephalinae, Ligulinae a Cyathocephalinae, které navrhl Lühe (1899).

Významný příspěvek představuje monografie Nybelina (1922), který ustanovil některé nové rody (*Eubothrium* a *Parabothrium*) a provedl redeskripci řady zástupců. Mola (1921, 1928) zredukoval řád Pseudophyllidea na dvě čeledi Ligulidae a Bothriocephalidae, a čeleď Bothriocephalidae dále rozdělil na podčeleď Monogoninae, která obsahovala rody s jedním pohlavním komplexem v segmentu (*Anchistrocephalus*, *Bothriotaenia*, *Pyramicocephalus* a *Schistocephalus*), a podčeleď Diplogoninae se dvěma pohlavními komplexy v segmentu (*Diplogonoporus*). Tento systém však nebyl akceptován.

V roce 1952 byla Wardlem a McLeodem publikována monografie "The Zoology of Tapeworms", která v rámci řádu Pseudophyllidea uváděla 23 rodů „bothriocephalidních“ a 17 rodů „diphyllobothriidních“ tasemnic rozdělených do sedmi čeledí (Amphicotyliidae, Bothriocephalidae, Dibothriocephalidae, Echinophallidae, Haplobothriidae, Ptychobothriidae, a Triaenophoridae). Čeledi Caryophyllidae a Spathebothriidae, které byly některými předchozími autory považovány za součást skupiny Pseudophyllidea (Nybelin, 1922; Fuhrmann, 1931), zde byly vyčleněny jako samostatné řády (Caryophyllidea a Spathebothriidea), což bylo většinou následujících autorů akceptováno (Schmidt, 1986;

Khalil a kol., 1994; Hoberg a kol., 1997, 2001; Mariaux, 1998; Olson a kol., 2001; Waeschenbach a kol., 2007; Kuchta a kol., 2008).

V roce 1961 Joyeux a Baer rozdělili řád Pseudophyllidea do tří skupin. První skupina obsahovala rody *Bothriocephalus*, *Diphyllobothrium* a *Ligula*. Druhá skupina byla reprezentována čeledí Caryophyllaeidae a třetí obsahovala čeleď Haplobothriidae, která je dnes samostatným řádem (Khalil a kol, 1994), a Cyathocephalidae obsahující rod *Spathebothrium* Linton, 1902, která je recentně součástí řádu Spathebothriidea (Khalil a kol, 1994).

Aktualizované vydání monografie (Wardle a kol.), které vyšlo v roce 1974 (“Advances in the Zoology of Tapeworms, 1950-1970”) prezentovalo jinou klasifikaci, ve které byl řád Pseudophyllidea rozdělen do dvou nezávislých skupin: Pseudophyllidea Beneden in Carus, 1863 *sensu stricto* s 24 rody, jež z velké části odpovídá současnému řádu Bothriocephalidea s výjimkou rodu *Haplobothrium* (Kuchta a kol., 2008), a Diphylloidea Wardle, McLeod et Radinovsky, 1974, která obsahuje 16 rodů a téměř se shoduje se současným řádem Diphyllobothriidea (Kuchta a kol., 2008). Yamaguti (1959) rozdělil řád Pseudophyllidea do devíti čeledí zahrnujících 28 rodů „bothriocephalidních“ a 16 rodů „diphyllobothriidních“ tasemnic.

Freeman (1973) doporučil na základě rozdílů v morfologii vajíček a rané ontogenezi dělení na podřády, z nichž jeden zahrnoval diphyllobothriidní i bothriocephalidní zástupce, a druhý čeledi Cephalochlamydidae a Amphicotylidae spolu s rodem *Eubothrium* Nybelin, 1922. O rok později navrhnul Freze (1974) dva podřády Bothriocephalata Freze, 1974 a Diphyllobothriata Freeman, 1974.

Protasova (1974) se také zabývala problematikou řádu Pseudophyllidea a revidovala podřád Bothriocephalata (1977), kde akceptovala 96 platných druhů ve 32 rodech, avšak neuznala platnost dalších 31 (24%) druhů, provedla redeskripci řady taxonů a navrhla klasifikaci bothriocephalidních tasemnic na základě vývoje dělohy (Protasova, 1977). V roce 1982 navrhl Euzet rozdělení pseudophyllideí na dva podřády Bothriocephalinae a Diphyllobothriinae. O čtyři roky později byla klasifikace pseudophyllidních tasemnic znovu pozměněna Yurakhnem (1992), jež navrhnul tři podřády (Bothriocephalata, Diphyllobothriata a Polygonoporiata), jež zahrnovaly čtrnáct čeledí.

Brooks a McLennan (1993) provedli kladistickou analýzu tasemnic na základě morfologických dat, a to nejen v rámci řádu Pseudophyllidea, ale i ostatních skupin, které byly považovány za jejich příbuzné, např. čeledi Spathebothriidae, Diplocotylidae, Caryophyllaeidae a Haplobothriidae. Poslední revize řádu Pseudophyllidea založená na

morfológických znacích uvádí pouze šest čeledí (Bothriocephalidae, Cephalochlamydidae, Diphylobothriidae, Echinophallidae, Philobythiidae a Triaenophoridae), s celkem 56 platnými rody (Bray a kol., 1994).

Hoberg a kol. (1997) analyzovali fylogenezi všech zástupců pravých tasemnic (Eucestoda) pomocí 49 morfológických a ontogenetických znaků. V rámci Pseudophyllidea bylo nalezeno 10 znaků, které prokazovaly v rámci řádu vysokou variabilitu, jež poukazovala na možnou parafylii či polyfylii této skupiny (Kuchta a kol., 2008).

První fylogenetickou analýzu na základě molekulárních dat (18S rRNA) provedl Mariaux (1998) a později Kodedová a kol. (2000), kteří přidali taxony zejména ze zástupců parazitujících v „nižších“ obratlovcích. Olson a kol. (2001) provedli srovnávací studii částí genů obou podjednotek (18S a 28S) genu pro ribozomální rRNA a opětovně naznačili možnou polyfylii či parafylii pseudophyllidních tasemnic.

Zatím nejdetailnější molekulární studií pseudophyllideí je práce Brabce a kol. (2006), jež jednoznačně potvrdila polyfylii řádu Pseudophyllidea a jeho rozdělení na dvě nepříbuzné skupiny, pro které byly navrženy nové řády Bothriocephalidea a Diphylobothriidea (Kuchta a kol., 2008). Fylogenetická pozice skupiny Bothriocephalidea nebyla zatím dostatečně vyřešena, byť jde pravděpodobně o nejbližší příbuzný taxon všech tetrafosátních tasemnic (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007). Molekulární data také poukazují na možnou příbuznost mezi řádem Bothriocephalidea a řády Diphyllidea a Trypanorhyncha jejichž fylogenetická pozice není dosud vyjasněna (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2007) (Obr. 1).

4. Řád Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec et Bray, 2008

Bray a kol. (1994) rozdělili skupinu, která byla v té době součástí řádu Pseudophyllidea, do čtyř čeledí: Bothriocephalidae (13 rodů), Echinophallidae (7 rodů), Philobythiidae (2 rody) a Triaenophoridae (22 rodů), ačkoli je pravděpodobné, že některé skupiny jsou tvořeny nepříbuznými taxony (Kuchta a kol., 2009). Mnoho rodů je monotypických nebo obsahují pouze několik druhů. Tradičně byly klíčovými identifikačními znaky jednotlivých skupin přítomnost či absence víčka (operkula) u vajíček a stupeň jejich embryonace v děloze. Bray a kol. (1994) shledali tyto znaky jako nespolehlivé pro identifikaci jednotlivých rodů, protože přítomnost operkula je obtížně pozorovatelná a stupeň embryonace vajíček může záviset na teplotě (Kuperman, 1973).

Původně řád Bothriocephalidea zahrnoval celkem 305 druhů, avšak v současnosti je považováno za platné pouze 125 (41%) z nich (Kuchta a Scholz, 2007). Široké spektrum

definitivních hostitelů zahrnuje sladkovodní (32%) a mořské (65%) ryby a 2 druhy (*Eubothrium crassum* a *E. salvelini*) jsou popsány z migrujících lososů (Kuchta a Scholz, 2007). Tři druhy (*Bothriocephalus euryciensis*, *B. rarus*, *B. typhlotritonis*) cizopasí u severoamerických mloků (Caudata: Phlebotomidae). Nejčastěji jsou hostiteli ostnoploutvé ryby (Perciformes) – 45 druhů tj. 36%, a to především z čeledi medúzovcovitých (Centrolophidae) – 15 druhů, tj. 12%, kam jsou řazeny také druhy *Psenopsis anomala* či *Centrolophus niger* (Kuchta, 2008b), které mohou být parazitovány až čtyřmi druhy bothriocephalidů (Kuchta a Scholz, 2007; Kuchta a kol., 2009). Infekce paryb (Chondrichthyes: Batoidei) bothriocephalidními druhy tasemnic jsou známy pouze ve třech případech. Jadhav a Shinde (1981) uvádějí nákazu trnuchy jemenské (*Pastynachus sephen*) druhem *Oncodiscus maharashtrae* a Polyakova (2003) nákazu rejnoka ostnatého (*Raja clavata*) zástupci rodu *Bothriocephalus*, avšak tyto případy vyžadují potvrzení (Kuchta a Scholz, 2008). Nejnovějším případem je nález tasemnice rodu *Bothriocephalus* u ostrouna obecného (*Squalus acanthias*) (Chondrichthyes: Squaliformes). Jde však zřejmě o náhodnou infekci druhem tasemnice, který se za normálních okolností vyskytuje u platýzů (Kuchta a Scholz, 2008; Kuchta, nepublikované údaje).

Řada bothriocephalidních druhů se hojně vyskytuje v mořských rybách, které jsou celosvětově rozšířené. Největší druhové zastoupení je známo z Atlantického (45 druhů – 36%) a Tichého oceánu (31 druhů – 25%), kdežto z Indického oceánu je známo pouze 18 druhů (14%). Ve sladkých vodách Eurasie se vyskytuje celkem 27 druhů (22%) a v Severní Americe jen 18 druhů (14%). Několik druhů bylo popsáno také z arktických a antarktických moří. Zastoupení bothriocephalidů na ostatních kontinentech je velice chudé (3–5 %) (Kuchta a Scholz, 2007).

Z povodí Amazonky nejsou známi téměř žádní zástupci, což ostře kontrastuje s místní velkou diverzitou tasemnic řádu Proteocephalidea (Hypša a kol., 2005; de Chambrier, 2001; de Chambrier a Vaucher, 1999; de Chambrier a kol., 2006). Výjimku tvoří dva nálezy „ptychobothriidů“ (= bothriocephalidů) v hostiteli *Plagioscion squamosissimus* – Woodland (1935) a pravděpodobně zástupců rodu *Senga* (Rego, 1997) z Brazílie v tetře ostnoploutvé *Astyanax scabripinnis* (Characiformes: Characidae) (Kuchta a Scholz, 2007; 2008). Dva druhy bothriocephalidních tasemnic (*Ailinella mirabilis*, *Galaxitaenia toloi*) byly nedávno popsány z argentinské části Patagonie (Gil de Pertierra a Semenas, 2005, 2006).

Téměř celosvětové rozšíření (kromě Antarktidy) druhu *Bothriocephalus acheilognathi*, jehož původním areálem je východní Asie, bylo způsobeno umělou introdukcí kapra, amura bílého (*Ctenopharyngodon idella*) a živorodek, která proběhla v

posledních desetiletích (Scholz, 1999; Salgado-Maldonado a Pineda López, 2003). Velký areál výskytu mají též druhy jako *Anchistrocephalus microcephalus* nebo *Fistulicola plicatus* parazitující u kosmopolitních nebo migrujících druhů oceánských ryb jako je měsíčník (rod *Mola*) nebo mečoun obecný (*Xiphias gladius*).

Četnost bothriocephalidních druhů a intenzita infekce pravděpodobně souvisí i s hloubkou, ve které žijí hostitelské druhy ryb. U epipelagických druhů ryb žijících v hloubkách 0–200 metrů parazitují nejčastěji tasemnice tří rodů (*Bothriocephalus*, *Clestobothrium* a *Abothrium*), kdežto u mesopelagických ryb (v hloubkách 200–1000 metrů) pouze 3 zástupci. Nejvíce bothriocephalidních druhů se vyskytuje u zástupců bathypelagických ryb (v hloubkách větších než 1000 metrů), které jsou parazitovány 6 rody (*Australicola*, *Bathycestus*, *Philobythoides*, *Philobythos*, *Pistana* a *Probothriocephalus*). (Collard, 1970; Campbell, 1983, 1979; Klimpel a kol., 2001; Kuchta a Scholz, 2004, 2006, 2007).

Prevalence bothriocephalidních tasemnic v hostitelích je většinou velmi nízká a infekce zpravidla nebývá vyšší než 10%. Některé druhy se však mohou vyskytovat s vyšší frekvencí a prevalence může dosahovat až 100% a intenzita infekce řádově až několik tisíc jedinců na jednoho hostitele (*Eubothrium crassum*, *Neobothriocephalus aspinosus*) (Mateo a Bullock, 1966; Kennedy, 1996). Nejvyšší prevalence (~100%) byly zjištěny u 6 rodů z čeledi Echinophallidae (*Bothriocotyle*, *Echinophallus*, *Neobothriocephalus*, *Parabothrioccephaloides*, *Parabothriocephalus* a *Paraechinophallus*), které cizopasí především u medúzovcovitých ryb (Centrolophidae) (Kuchta a Scholz, 2007, 2008).

4.1. Čeleď Triaenophoridae Lönnberg, 1889

Do této nejpočetnější, druhově nejrozmanitější a pravděpodobně polyfyletické (Brabec a kol., 2006) čeledi je řazeno 22 rodů: *Abothrium* Beneden, 1871; *Ailinella* Gil de Pertierra et Semenas, 2006; *Amphicotyle* Diesing, 1863; *Anchistrocephalus* Monticelli, 1890; *Anonchocephalus* Lühe, 1902; *Australicola* Kuchta et Scholz, 2006; *Bathybothrium* Lühe, 1902; *Bathycestus* Kuchta et Scholz, 2004; *Eubothrioides* Yamaguti, 1952; *Eubothrium* Nybelin, 1922; *Fistulicola* Lühe, 1899; *Galaxitaenia* Gil de Pertierra et Semenas, 2005; *Glossobothrium* Yamaguti, 1952; *Kimocestus* Kuchta, Scholz et Bray, 2009; *Marsipometra* Cooper, 1917; *Metabothriocephalus* Yamaguti, 1968; *Milanella* Kuchta et Scholz, 2008; *Parabothrium* Nybelin, 1922; *Pistana* Campbell et Gartner, 1982; *Pseudobothrioides* Yamaguti, 1968; *Probothriocephalus* Campbell, 1979; a

Triaenophorus, Rudolphi, 1793. Všichni zástupci těchto rodů cizopasí v mořských i sladkovodních kostnatých rybách. Genitální pór je umístěn laterálně (Kuchta a kol., 2009).

4.2. Čeleď Philobythiidae Campbell, 1977

Do této čeledi jsou řazeny malé tasemnice dvou rodů (*Philobythos* Campbell, 1977 a *Phylobythoides* Campbell, 1979), které parazitují v hlubokomořských kostnatých rybách. Genitální pór je laterální a vitelária jsou narozdíl od zástupců ostatních čeledí kompaktní. Onkosféry tvoří shluky (3-5 larev), které se vyvíjejí ve zvláštních membranózních kapsulích (Campbell, 1979).

4.3. Čeleď Echinophallidae Schumacher, 1914

Tato čeleď zahrnuje celkem sedm rodů (*Bothriocotyle* Ariola, 1900; *Echinophallus* Schumacher, 1914; *Neobothriocephalus* Mateo et Bullock, 1966; *Parabothriocephaloides* Yamaguti, 1934; *Parabothriocephalus* Yamaguti, 1934; *Paraechinophallus* Protasova, 1975 a *Pseudoamphicotyla* Yamaguti, 1959), pro které jsou typické slabě vyvinuté bothrie, sublaterální pozice genitálního póru, otrněný cirus a tvorba sekundárních pseudoskolexů. Zástupci parazitují výhradně v mořských rybách, především z čeledi medúzovcovitých (Centrolophidae) (Schumacher, 1914; Kuchta a kol., 2008b).

4.4. Čeleď Bothriocephalidae Blanchard, 1849

Čeleď Bothriocephalidae obsahuje v současné době třináct platných rodů (*Andycestus* Kuchta, Scholz et Bray, 2009; *Anantrum* Overstreet, 1968; *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808; *Clestobothrium* Lühe, 1899; *Ichthybothrium* Khalil, 1971; *Oncodiscus* Yamaguti, 1934; *Plicatobothrium* Cable et Michaelis, 1967; *Plicocestus* Kuchta, Scholz et Bray, 2009; *Penetrocephalus* Rao, 1954; *Polyonchobothrium* Diesing, 1854; *Ptychobothrium* Lönnberg, 1889; *Senga* Dollfus, 1934; *Taphrobothrium* Lühe, 1899; *Tetracampos* Wedl, 1861) (Kuchta a kol., 2009).

Podle posledních molekulárních studií je čeleď Bothriocephalidae pravděpodobně polyfyletickou skupinou složenou minimálně ze dvou linií: sladkovodní (*Bothriocephalus acheilognathi*, *Ichtybothrium*, *Polyonchobothrium* a *Tetracampos*) a mořské (*Anantrum*, *Clestobothrium*, *Bothriocephalus manubriiformis* a *B. scorpii*). Některé rody, například *Bothriocephalus*, jsou podle nejnovějších poznatků pravděpodobně umělými skupinami, které obsahují fylogeneticky vzdálené taxony (Škeříková a kol., 2004; Kuchta a Scholz

2007; J. Brabec, nepublikováno). Pozice rodů *Penetrocephalus* a *Ptychobothrium* je zatím nejasná (Kuchta, 2007).

Strobila je zploštěná nebo výjimečně spirálovitě stočená. Rozmanitost ve tvarech skolexů, které mohou i nemusí být vybaveny párem bothrií, apikálním diskem a háčky, je rozhodující při identifikaci jednotlivých rodů. Varlata jsou uložena v medulárním parenchymu, většinou ve dvou podélných polích. Vitelária jsou umístěna většinou v kortikálním parenchymu, ale mohou zasahovat až do medully nebo být uložena mezi svalovými vlákny. Malý tenkostěnný cirový váček je vybaven neutrněným cirem. Vaječník je uložen posteriorně a je zpravidla příčně protáhlého tvaru. Uterinní pór je uložen mediálně nebo submediálně. Vajíčka mohou být jak s víčkem tak bez víčka, embryonovaná nebo bez onkosféry zformované už v děloze. Zástupci parazitují u mořských i sladkovodních ryb, výjimečně u obojživelníků. Typovým druhem je *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776) Rudolphi, 1808.

V. HOSTITELÉ STUDOVANÝCH ZÁSTUPCŮ ČELEDI BOTHRIOCEPHALIDAE

1. Ještěrohlavci rodu *Saurida* (Pisces: Synodontidae)

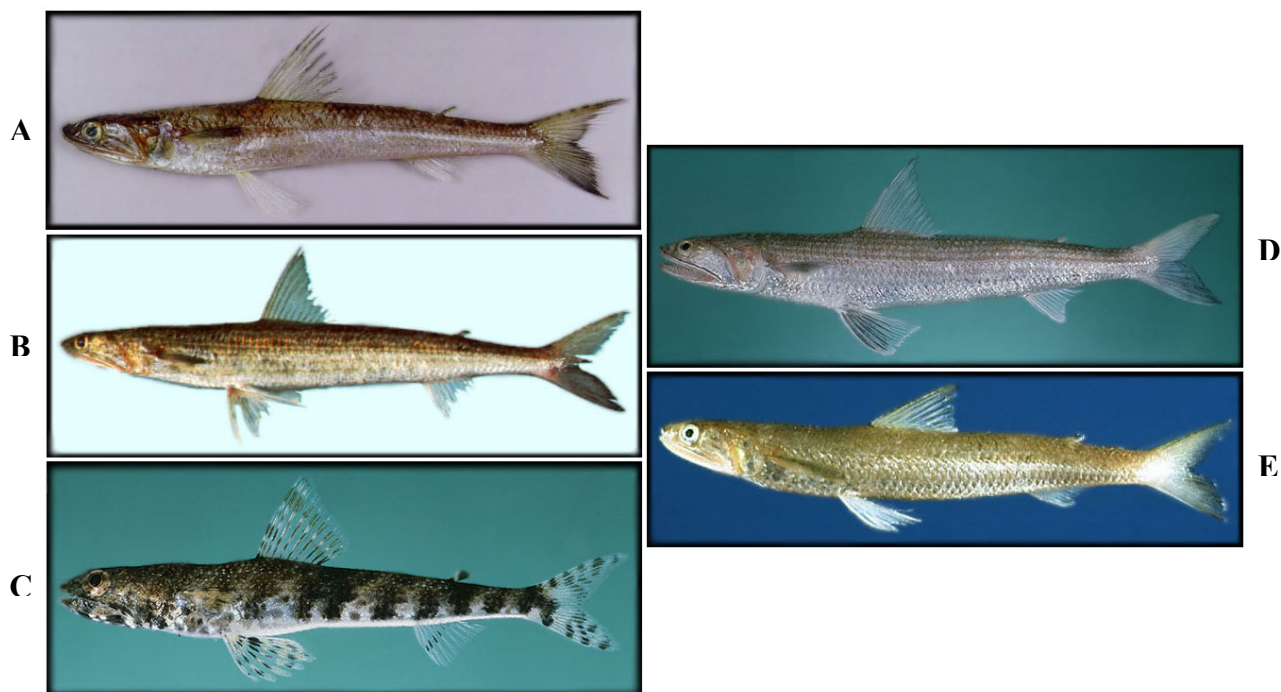
Čeď Synodontidae z třídy paprskoploutvých (Actinopterygii) v současnosti obsahuje pět platných rodů s 65 druhy mořských, výjimečně brakických dravých ryb (*Bathysaurus*, *Harpadon*, *Saurida*, *Synodus* a *Trachinocephalus*) (Nelson, 1994; Froese a Pauly, 2008). Bothriocephalidní tasemnice jsou známy u 2 rodů čeledi Synodontidae (*Saurida*, *Synodus*). U rodu *Saurida* bylo popsáno 8 druhů tasemnic v následujících 4 rodech: *Bothriocephalus* (*B. indicus*, *B. penetratus*, *B. sauridae*), *Oncodiscus* (*O. fimbriatus*, *O. fimbriatus*, *O. sauridae*), *Penetrocephalus* (*P. ganapatii*) a *Tetrapapillocephalus* (*T. magnus*) (Tab. 4). U rodu *Synodus* jsou známy 2 druhy rodu *Anantrum* (Overstreet, 1968; Kuchta a Scholz, 2007).

Rod *Saurida* recentně zahrnuje 35 nominálních druhů, ze kterých je 21 považováno za platné (*S. argentea*, *S. brasiliensis*, *S. caribbaea*, *S. elongata*, *S. filamentosa*, *S. flamma*, *S. gracilis*, *S. grandisquamis*, *S. isarankurai*, *S. longimanus*, *S. macrolepis*, *S. microlepis*, *S. micropectoralis*, *S. nebulosa*, *S. normani*, *S. pseudotumbil*, *S. suspicio*, *S. tumbil*, *S. umeyoshii*, *S. undosquamis* a *S. wanieso*) (Froese a Pauly, 2008). Ryby rodu *Saurida* obývají tropické příbřežní vody Indického a Tichého oceánu a vyhledávají zde tišiny, kde se mohou zahrabávat do písku či bahnitého dna (Heemstra, 1995; Yamada a kol. 1995; Broad, 2003).

Potravu ještěrohlavců tvoří především drobnější ryby, korýši a chobotnice (Rau a Rau, 1980; Sommer a kol., 1996), což z nich činí vhodné potenciální hostitele nejen pro tasemnice z řádů Bothriocephalidea, Diphyllbothriidea a Trypanorhyncha (Cestoda), ale též pro hlístice (Nematoda) a motolice (Digenea) (Tab. 2, 3 a 4). Zřejmě nejvíce parazitovaným druhem je podle dostupných údajů *S. tumbil*, u kterého bylo identifikováno až 30 druhů endoparazitických helmintů (Tab. 2, 3 a 4). Tyto ryby jsou dále napadány celou řadou ektoparazitů, a to z třídy žábrolístů (Monogenea) (Tab. 2) či parazitických korýšů (Copepoda) (Cressey a Boyle-Cressey, 1976; Purivirojkul a Areechon, 2008). Surekha a Vijayalakshmi (2007) uvádějí ve své studii nález až 30 druhů mnohobuněčných parazitů u druhu *S. tumbil*.

2. Druhy ještěrohlců identifikované jako hostitelé bothriocephalidních tasemnic

Bothriocephalidní tasemnice byly dosud nalezeny v následujících 5 druzích ryb rodu *Saurida* (Tab. 1 a 3).



Obrázek 2. Ještěrohlcvi rodu *Saurida* (Pisces: Synodontidae) parazitovaní zkoumanými druhy tasemnic.

A – *S. longimanus* (autor: Hermosa Jr. G.V.)
B – *S. micropectoralis* (autor: Gloerfelt-Tarp T.)
C – *S. nebulosa* (autor: Randall J. E.)

D – *S. tumbil* (autor: Randall J. E.)
E – *S. undosquamis* (autor: Cornish A.)

2.1. *Saurida longimanus* Norman, 1939

Ještěrohlec druhu *S. longimanus* (Obr. 2A) je útesová ryba žijící v hloubkách 100–200 metrů a dorůstající délky až 25 cm (Cressey a Waples, 1984). Areálem výskytu jsou západní části Indického oceánu - Ománský záliv, jih Indonésie včetně Arafurského moře (Russel a Houston, 1989) a severní a severozápadní pobřeží Austrálie (Cressey a Waples, 1984). Tento druh nebyl doposud uveden jako hostitel bothriocephalidních tasemnic, avšak nově byla zjištěna infekce druhem *Oncodiscus sauridae* (Tab. 1).

2.2. *Saurida micropectoralis* Shindo et Yamada, 1972

Tento druh ještěrohlice (Obr. 2B) žije v tropických vodách u mořského dna v hloubkách 20–260 metrů. Vyskytuje se v bahnitěm dně kontinentálního šelfu západního Indopacifiku (Andamanské, Jihočínské a Arafurské moře) (Russell a Houston, 1989; Froese a Pauly, 2008) a dorůstá délek až 38 cm (Abe a Pathansali, 1974). Tento druh doposud

nebyl uváděn jako hostitelský druh bothriocephalidních tasemnic, avšak nově byla zjištěna jeho infekce druhem *Penetrocephalus ganapattii* (Tab. 1).

2.3. *Saurida nebulosa* Valenciennes, 1850

Ještěrohlovci druhu *S. nebulosa* (Obr. 2C) jsou vázáni na útesové biotopy tropického pásma. Vyskytují se v hloubkách 0–5 metrů na písčitém, bahnitém či kamenitém dně, v porostech řas a mangrovů nebo v brakických vodách u ústí řek a potoků (Mundy, 2005; Froese a Pauly, 2008). Areálem výskytu je ostrov Mauritius až severní ostrovy Francouzské Polynésie, severní Havajské ostrovy a jihovýchodní pobřeží Austrálie (Sydney a Nový Jižní Wales) (Paxton a kol., 1989). Zástupci tohoto druhu dorůstají maximální velikosti 16,5 cm (Myers, 1999). Doposud byl popsán jeden případ infekce, a to druhem *Bothriocephalus sauridae*, který však byl nedostatečně popsán (Ariola, 1900), a proto byl zařazen mezi *species inquirenda* (Kuchta a Scholz, 2007) (Tab. 3).

2.4. *Saurida tumbil* (Bloch, 1795)

S. tumbil (Obr. 2D) je amfidromní druh dorůstající délky až 60 cm (Shindo, 1972), který se vyskytuje na útesech v hloubkách 10–60 metrů v Západoindickém a Tichém oceánu, Rudém moři, na východním pobřeží Afriky (kromě Keni), včetně Madagaskaru a Perského zálivu a Arabského moře (Russell a Houston, 1989; Riede, 2004), na Dálném východu a jihovýchodě Asie a Austrálie. Areál výskytu nezasahuje do centrálního a východního Tichého oceánu (Froese a Pauly, 2008). Tento druh je uváděn jako častý hostitel tasemnic rodu *Bothriocephalus* (Ganapati a Rao, 1955; Subhapradha, 1955; Devi, 1975; Radhakrishnan a kol., 1983), *Oncodiscus* (Yamaguti, 1934, 1959, 1968; Subhapradha, 1955; Kamegai a Ichihara, 1972; Devi, 1975; Shinde, 1975) a *Penetrocephalus* (Rao, 1954; Dhandayuthapani a kol., 1983; Radhakrishnan a kol., 1983; Chandra a kol., 1985) (Tab. 1 a 3).

2.5. *Saurida undosquamis* (Richardson, 1848)

Tento amfidromní druh ještěrohlovce (Obr. 2E) je vázaný na pobřežní útesy, kde se vyskytuje v hloubce maximálně 350 metrů (Riede, 2004). Dospělí jedinci dorůstají do maximální délky 50 cm (Bauchot, 1987). Areálem výskytu je východní část Indického oceánu, Malajský poloostrov, jižní Filipíny, severní Jáva, Arafurské moře, pás vulkanických ostrovů Louisiade Archipelago a severní polovina jihozápadní Austrálie (Inoue a Nakabo, 2006). V literatuře je zmiňována jako hostitel rodu *Oncodiscus* (Khalil a

Abu-Hakima, 1985), *Penetrocephalus* (Devi, 1975; Surekha a Vijaya-lakshmi, 2005) a *Tetrapapillocephalus* (Protasova a Mordvinova, 1986) (Tab. 3).

Tabulka 2. Ještěrohlovci rodu *Saurida* jako hostitelé žábrolístů (Monogenea), motolic (Digenea) a hlístic (Nematoda). (TO = Tichý oceán, IO = Indický oceán). Zvýrazněny jsou druhy parazitující u *S. tumbil*.

Třída	Druh	Hostitel	Lokalita	Autor (rok)
Monogenea	<i>Osphyobothrus bychowkyi</i>	<i>S. tumbil</i>	Záliv Tonkin, Vietnam (TO)	Parukhin (1976)
	<i>O. multivitellatus</i>	<i>S. gracilis</i>	Thajský záliv, Thajsko (TO)	Mamaev a Parukhin (1970)
	<i>Hamatopeduncularia sauridi</i> ¹		lokalita neuvědena (IO)	Lim a kol. (2001)
Digenea	<i>Dinosoma rubrum</i>	<i>Saurida</i> sp.	lokalita neuvědena	Canaris a Gardner (2003)
	<i>Lecithochirium longicaudatum</i>	<i>S. tumbil</i>	Celebes, Indonésie (IO)	Yamaguti (1953)
	<i>L. testelobatus</i>	<i>S. undosquamis</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Surekha a Vijayalakshmi (2005)
	<i>L. tumbilensis</i>	<i>S. tumbil</i>	lokalita neuvědena (IO)	Sathyanarayna (1982)
	<i>Parapleurus sauridae</i> ²		severní Afrika (IO)	Canaris a Gardner (2003)
	<i>Sterrhurus magnicaudatus</i>			
	<i>S. magnus</i>		Kochi, Japonsko (TO)	Yamaguti (1938, 1942, 1953)
	<i>Torticaecum nipponicum</i>		Taiji, Japonsko (TO)	
	<i>Tubulovesicula angusticauda</i>		Celebes, Indonésie (IO)	
	<i>T. marsupialia</i>		záliv Tonkin, Vietnam (TO)	Oshmarin (1965)
Nematoda	<i>Anisakis</i> sp.	<i>S. tumbil</i>	Východočínské moře (TO) Jihočínské moře (TO) Japonské moře (TO) Taiwan (TO)	Yamaguti (1935, 1941) Chao (1985)
		<i>S. micropectoralis</i> <i>S. isarankurai</i> <i>S. longimanus</i> <i>S. micropectoralis</i> <i>S. undosquamis</i>	Jáva, Indonésie (IO) Bali a Celebes, Indonésie (IO)	Burhanuddin a Djamali (1983)
	<i>Camallanus sauridai</i>		Bengálský záliv, Indie (IO)	Rajyalakshmi (1994)
	<i>Contracaecum</i> sp. larv.	<i>S. tumbil</i>	Vnitřní moře, Japonsko (TO) Východočínské moře (TO)	Yamaguti (1935, 1941, 1954)
		<i>S. gracilis</i> <i>S. pseudotumbil</i> <i>S. undosquamis</i>	Celebes, Indonésie (IO)	Rajyalakshmi a kol. (1991) Bharathalakshmi a Sudha (1999)
	<i>Hysterothylacium pseudotumbili</i>	<i>S. elongata</i>	Žluté moře (TO)	Li a kol. (2007)
	<i>H. visakhensis</i>	<i>S. tumbil</i>	Perský záliv (IO)	Kardousha a Mahmoud (1999)
	<i>H. sinense</i>			
	<i>Philometra lateolabracis</i>		Vnitřní moře, Japonsko (TO)	Yamaguti (1941)
	<i>Raphidascarid/Raphidascaroides</i> sp. larv.	<i>S. undosquamis</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Bharathalakshmi a Sudha (1999)
<i>Thynnascaris visakhensis</i>				

¹ = *incertae sedis*, ² = *Plerurus digitatus* (Bray, 1990)

Tabulka 3. Dospělci a larvální stádia tasemnic (Cestoda) řádu Bothriocephalidea u ještěrohlců rodu *Saurida*. (TO = Tichý oceán, IO = Indický oceán). Zvýrazněny jsou druhy parazitující u *S. tumbil*.

Druh	Hostitel	Lokalita	Autor (rok)
<i>Bothriocephalus indicus</i> ¹	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Ganapati a Rao (1955)
<i>B. penetratus</i> ²			Devi (1975)
<i>B. sauridae</i> ⁴	<i>S. nebulosa</i>	východní Afrika (IO)	Subhapradha (1955)
<i>Oncodiscus fimbriatus</i> ¹	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Radhakrishnan a kol. (1983)
<i>O. sauridae</i>	<i>S. argyrophanes</i> ³	Východočínské moře (TO) Vnitřní moře, Japonsko (TO)	Ariola (1900)
		Východočínské moře (TO) záliv Tosa, Japonsko (TO)	Subhapradha (1955)
	<i>S. tumbil</i>	Východočínské moře (TO)	Devi (1975)
<i>O. waltirensis</i> ¹	<i>S. undosquamis</i>	Kuvajtská zátoka a Arabské moře (IO)	Yamaguti (1934, 1952, 1953)
<i>Penetrocephalus</i> sp. larv.	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Zhang a kol. (1999)
<i>P. ganapatii</i> ²			Khalil a Abu-Hakima (1985)
			Shinde (1975)
			Chandra a kol. (1985)
			Rao (1954)
			Dhandayuthapani a kol. (1983)
			Radhakrishnan a kol. (1983)
	<i>S. undosquamis</i>		Devi (1975)
			Surekha a Vijayalakshmi (2005)
<i>Tetrapapillocephalus magnus</i> ¹		pobřeží Mosambiku (IO)	Protasova a Mordvinova (1986)

¹ = *Oncodiscus sauridae* (Kuchta a Scholz, 2007), ² = *Penetrocephalus ganapatii* (Kuchta a Scholz, 2007),
³ = *Saurida tumbil*, ⁴ = *species inquirenda* (Protasova, 1977; Kuchta a Scholz, 2007)

Tabulka 4. Larvální stádia tasemnic (Cestoda) řádů Diphyllbothriidea a Trypanorhyncha u ještěrohlců rodu *Saurida*. (TO = Tichý oceán, IO = Indický oceán). Zvýrazněny jsou druhy parazitující u *S. tumbil*.

Druh	Hostitel	Lokalita	Autor (rok)
<i>Diphyllbothrium</i> sp. ¹	<i>S. tumbil</i>	Parangipettai, Indie (IO)	Sudhakar a kol. (2006)
<i>Callitetarhynchus</i> sp. ²		Rudé moře (IO)	Kardoucha (1999)
<i>C. gracilis</i> ²	<i>S. undosquamis</i>	pobřeží Mosambiku (IO) Moretonská zátoka, Austrálie (TO) Bengálský záliv, Indie (IO)	Reimer (1984)
			Adjei a kol. (1986)
			Chandra (1985)
<i>Floriceps</i> sp. ²	<i>S. tumbil</i>		El-Naffar a kol. (1992)
	<i>S. undosquamis</i>		
<i>Gilquinia</i> sp. ²			Reimer (1984)
			Chandra (1985)
<i>Grillotia yuniariae</i> ²	<i>S. tumbil</i>	Pelabuhan Ratu, Jáva, Indonésie (IO)	Palm (2004)
<i>Heteronybelinia elongata</i> ²		Rudé moře (IO)	Kardoucha (1999)
<i>H. robusta</i> ²	<i>S. undosquamis</i>	pobřeží Mosambiku (IO)	Palm a kol. (1997)
<i>H. yamagutii</i> ²			
<i>Lacistorhynchus tenuis</i> ²	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Chandra (1985)
	<i>S. undosquamis</i>		
<i>Nybelinia</i> sp. ²	<i>S. tumbil</i>	pobřeží Mosambiku (IO) Rudé moře (IO)	Palm (2004)
			El-Naffar a kol. (1992)
<i>N. gopalai</i> ²	<i>S. undosquamis</i>	Bengálský záliv, Indie (IO) pobřeží Mosambiku (IO) Bengálský záliv, Indie (IO) pobřeží Mosambiku (IO)	Chandra a Rao (1985)
			Palm a kol. (1997)
			Palm (2004)
<i>N. indica</i> ²			
<i>N. sakarinae</i> ²			
<i>Otobothrium</i> sp. ²	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Chandra (1985)
	<i>S. undosquamis</i>		
<i>Prochristianella</i> sp. ²		Středozevní moře, Egypt	Palm (1997)
<i>Pseudogrillotia multiminacantha</i> ²		pobřeží Mosambiku (IO)	
<i>Pterobothrium acanthotruncatum</i> ²	<i>S. tumbil</i>	Bengálský záliv, Indie (IO)	Chandra (1985)
	<i>S. undosquamis</i>		
<i>P. heterocanthum</i> ²	<i>S. tumbil</i>	Rudé moře (IO)	Kardoucha (1999)

¹ = Diphyllbothriidea, ² = Trypanorhyncha

VI. VÝSLEDKY

Studium morfologie a morfometrie druhů *Oncodiscus sauridae*, *Penetrocephalus ganapattii* a *Tetrapapillocephalus magnus* potvrdilo domněnky, které poprvé uvedli Kuchta a Scholz (2007). Na základě shodné morfologie a morfometrie, která nevykazuje výrazné odchylky v rozměrech zkoumaných orgánů, lze synonymizovat druh *O. sauridae* s druhem *T. magnus* a pro rod *Penetrocephalus* lze považovat za jediný platný druh *P. ganapattii*.

Studium vybraných bothriocephalidních tasemnic je ztíženo celkově uniformním vzhledem. Studované znaky jsou zásadně ovlivněny stavem zkoumaného materiálu. Exempláře znehodnocené rozkladnými procesy ve těle mrtvého hostitele vykazují určité morfologické změny, jako je například rozvolnění a vakuolizace tkání, opadávání háček z apikálního disku či horší rozlišitelnost vnitřních orgánů (vagina, varlata, vas deferens). Některé znaky (operkulum u vajíček – Obr. 6H; 9E, mikrotrichy na ciru 9D) není možné spolehlivě pozorovat pomocí světelného mikroskopu a je zapotřebí použít ke studiu skenovací elektronový mikroskop (SEM) (Obr. 5G, H, 8C–E). Wardle a McLeod (1952) uvedli jako důležitý charakteristický znak čeledi Bothriocephalidae přítomnost víček u vajíček.

U 4 druhů rodu *Saurida* byly nalezeny a identifikovány 2 druhy tasemnic (*O. sauridae* a *P. ganapattii*) (Tab. 1). Na základě studia morfologie a morfometrie byly tyto druhy redeskribovány. Všechny rozměry jsou uvedeny v mikrometrech (μm). V závorkách jsou uvedeny rozměry typového materiálu.

1. Redeskripce *Oncodiscus sauridae* Yamaguti, 1934 (Tab. 5–7; Obr. 3–6)

Synonyma: *Bothriocephalus indicus* Ganapati et Rao, 1955; *Oncodiscus fimbriatus* Subhpradha, 1955; *Oncodiscus waltairensis* Shinde, 1975; *Oncodiscus maharashtrae* Jadhav et Shinde, 1981; *Tetrapapillocephalus magnus* Protasova et Mordvinova, 1986.

Popis: Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Středně velké tasemnice (70–125 mm). Segmentace strobily zpravidla úplná, výjimečně nekompletní (ve střední části těla) (Obr. 4A, B, 5C, D, F, 6E, F).

Oválný skolex je po stranách výrazně zploštěný se dvěma dorzoventrálními bothriemi, které mají výrazně zřasené okraje (Obr. 3, 4A, B; 6A, D). Délka skolexu je 1120–3140 (1710–4000) a šířka 860–2380 (1360–2190) (Tab. 6). Apikální disk výrazný, vypouklý, dorzoventrálně rozdělen na dva laterální polokruhové laloky (Obr. 3; 5A,B; 6A, C). Šířka apikálního disku 310–890 (780–1250), výška 140–400 (160–370) (Tab. 6). Okraje apikálního disku vyzbrojeny drobnými háčky, uspořádány až ve 4 v řadách (Obr. 3C, 5B, E, 6B). Háčky dlouhé 21–26 (12–24) s robustní rukojetí a krátkým výrůstkem (délka kolem 3) a dlouhým zahnutým ostrím [délka 6–26 (6–12)] (Tab. 6). Největší háčky ve druhé a třetí řadě (délka ostrí kolem 8–15), nejmenší v první a čtvrté (délka ostrí 15–26) (Obr. 6B). Celková velikost háček se zmenšuje směrem k oblasti centrální prohlubně mezi laloky apikálního disku (Obr. 6B). V prohlubni mezi laloky háčky zcela chybí (Obr. 5B). Krček chybí, segmenty začínají hned za skolexem (Obr. 3, 5B, 6A, C).

Segmenty kraspedotní, širší než delší. Posterolaterální konce segmentů tvoří křídlovité výběžky, které částečně laterálními okraji překrývají segmenty následující (Obr. 4A, B, 5C, D, F, 6E–G). Nezralé segmenty lichoběžníkovitého tvaru 25–110 (45–165) dlouhé a 400–1510 (230–850) široké. Zralé segmenty 50–810 (80–380) dlouhé a 310–1715 (755–1070) široké, poměr délky k šířce kolem 1:5. Gravidní segmenty 190–2000 (180–700) dlouhé a 615–1865 (985–1520) široké, poměr délky k šířce 1:3 (Tab. 7). Povrch pokryt malými filiformními mikrotrichy stejného tvaru a velikosti.

Podélná svalovina dobře vyvinutá (Obr. 4 C, E). Exkrece soustava reprezentována dvěma hlavními páry kanálů, jež procházejí po celé délce strobily (Obr. 4A).

Varlata mnohočetná, 40–100 v jednom segmentu, kulatá až oválná, ve dvou laterálních polích nepřerušovaných mezi segmenty, velikost varlat 22–66 (30–61) × 11–38 (25–50) (Tab. 7; Obr. 4, 6G). Chámovod s četnými kličkami stočen anterolaterálně od cirového vaku (Obr. 4A, B). Cirový vak oválný, 70–215 (85–135) velký, uložen submediálně,

nepravidelně alternující (Tab. 7; Obr. 4A, B, D, 6G). Cirus svalnatý, neozbrojený, pokrytý filiformními mikrotrichy. Cirový vak s vagínou ústí dorzálně do pohlavního atria v post-ekvatoriální části segmentu (Obr. 4A, B, D).

Vaječník příčně protažený, hroznovitý, dlouhý 200–630 (225–460), uložen posteromediálně v segmentu (Tab. 7; Obr. 4A, B, D, 6G). V centrální části vaječníku konstriktce (isthmus) spojující dva postranní laloky vybíhají dorzolaterálním směrem (Obr. 4B, 6G). Vaječník v přední části strobily nekompaktní, složený z malých trsů (Obr. 4B, 6G), později se spojujících v kompaktnější orgán (Obr. 4A, D). Lalok vaječníku na straně cirového vaku méně vyvinut (Obr. 4A, D, 6G). Skořápkové žlázy dobře vyvinuté, obkružují proximální část dobře vyvinutého děložního kanálku (Obr. 4B). Vagina medio-laterálně od cirového vaku (Obr. 4A, B, D, E). Děložní kanálek (uterodukt) v klíčkách mezi vaječníky a cirovým vakem, ústí do svalnatého děložního váčku (Obr. 4A, B, D). Uterinní vak silnostěnný, kulovitý, ústí ventrálně do mediálně umístěného uterinního póru, v gravidních segmentech výrazně vystouplý, někdy až protržený tegument (Obr. 5C, 6E). Žlutkové folikuly mnohčetné, kulovité, velké 13–40 (7–28), těsně u sebe, kortikální parenchym včetně laterálních výběžků segmentů (Tab. 7; Obr. 4, 6F), mohou zasahovat až do mediální části segmentu (Obr. 6F).

Vajíčka oválná, tenkostěnná, neembryonovaná, s víčkem, 55–64 dlouhá a 32–45 široká, operkulum široké 11–20 (Tab. 7; Obr. 5G, H, 6H).

Typový hostitel: *Saurida argyrophanes* (Richardson, 1846) [= *S. tumbil* (Bloch)]

(Aulopiformes: Synodontidae).

Ostatní hostitelé: *S. longimanus* Norman, *S. micropectoralis* Shindo et Yamada, *S. undosquamis* (Richardson).

Lokalizace v hostiteli: Skolex přichycen v pylorických přívěscích nebo stěně střeva.

Strobila v lumen tenkého střeva.

Typová lokalita: Vnitřní moře, Japonsko (Tichý oceán).

Geografické rozšíření: Indický oceán (Arabské moře, Bengálský záliv, Jáva, Mozambický průliv, Perský záliv), Tichý oceán (Vnitřní moře, Východočínské moře, východní pobřeží Austrálie).

Reference: Yamaguti (1934); Ganapati a Rao (1955); Subhapradha (1955); Shinde (1975); Jadhav a Shinde (1981); Khalil a Abu-Hakima (1985); Protasova a Mordvinova (1986).

Komentář: Yamaguti (1934) ustanovil rod *Oncodiscus* pro nový druh *Oncodiscus sauridae*, který našel v tenkém střevě ještěrohlovce *Saurida argyrophanes* (= *S. tumbil*) z lokality Tarumi poblíž Kóbe (Vnitřní moře) a Tomioko na ostrově Kjúšú (Tichý oceán) a zařadil jej do čeledi Bothriocephalidae Blanchard, 1849 (Tab. 3, 5; Obr. 6I–K). Později (Yamaguti, 1952) publikoval další nálezy této tasemnice ze stejného hostitele (*S. argyrophanes*), a to z Východočínského moře a zálivu Tosa (jihovýchodní Japonsko) (Tab. 3; Obr. 6K).

Subhapradha popsala v roce 1955 další druh rodu, *O. fimbriatus*, který našla u ještěrohlovců *S. tumbil* z pobřežních vod Bengálského zálivu (Andhra Pradesh a Madras, Indie) (Tab. 3; 5). Tentýž druh (*O. fimbriatus*) ze stejného hostitele i lokality zaznamenal také Devi (1975) (Tab. 3).

Dalším zástupcem popsaným v roce 1955 Ganapatim a Raem byl druh *Bothriocephalus indicus* (Tab. 3; 5) z ještěrohlovce *S. tumbil* z východní Indie (Andhra Pradesh – Bengálský záliv), který je, s ohledem na morfologickou podobnost, jak vyplývá z popisu, v současnosti uváděn jako synonymum druhu *O. sauridae* (Kuchta a Scholz, 2007).

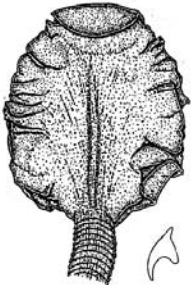


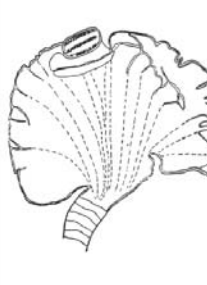
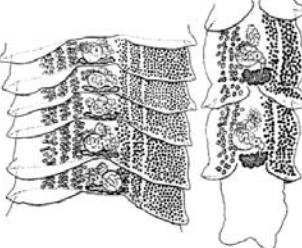
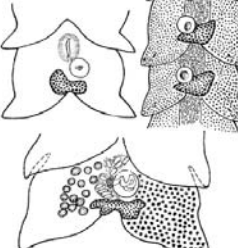

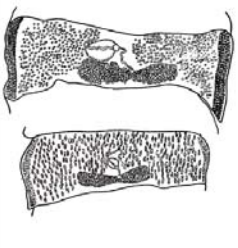
Shinde (1975) popsal další druh, *O. waltirensis* (Tab. 5), z ještěrohlovce *S. tumbil* z pobřeží Andhra Pradesh (Bengálský záliv, Indie) (Tab. 3). Jadhav a Hinde (1981) popsali další druh *O. maharashtrae* (Tab. 5) z trnuchy jemenské *Pastinachus (Trygon) sephen* (Dasyatidae) z pobřeží Bombaje a zařadili ho do čeledi Tetrphyllidae [sic!].

Khalil a Abu-Hakima (1985) provedli redeskripci rodu *Oncodiscus* a druhy *O. fimbriatus* a *O. waltirensis* synonymizovali s druhem *O. sauridae*. Druh *O. maharashtrae* považovali za taxon nejasného taxonomického postavení (*species inquirenda*). Popsali výskyt zástupců rodu *O. sauridae* mezi parazity nalezenými u ještěrohlovců *S. undosquamis* z Perského zálivu (Kuvajt) a u druhu *S. tumbil* z Indopacifiku (pobřeží Austrálie). Druh *O. maharashtrae* byl formálně synonymizován s druhem *O. sauridae* Kuchtou a Scholzem (2007). Nález parazita v netypickém hostiteli rejnokovi, *Pastinachus sephen*, je pravděpodobně důsledkem potravních vztahů mezi ještěrohlovcem a rejnokou (Kuchta a kol., 2009).

Protasova a Mordvinova (1986) ustanovily rod *Tetrapapillocephalus* pro nový druh *T. magnus*, který byl nalezen ve 2 nepříbuzných hostitelích – *S. undosquamis* a *Beryx splendens* (Berycidae), z Indického oceánu, a zařadily jej do nové čeledi Tetrapapillocephalinae. Tento druh byl odlišen především na základě absence háčků na apikálním disku a nebyl porovnán se zástupci rodu *Oncodiscus*. Kuchta (2007) na základě

studia typového materiálu navrhnul jeho synonymizaci s druhem *O. sauridae* a jeho nález v netypickém hostiteli *B. splendens* označil za náhodnou infekci nebo záměnu hostitele.

Tabulka 5. Rod *Oncodiscus* – souhrn morfologických údajů z literatury a vlastního studia.

Druh Autor (rok)	<i>Oncodiscus sauridae</i> Ya maguti (1934)	<i>O. fimbriatus</i> Subhpradha (1955)	<i>O. waltirensis</i> Shinde (1975)	<i>Oncodiscus maharashtrae</i> Jadhav a Shinde (1981)
Originální nákresey (skolex)				
Skolex	výrazně zploštělý (laterálně)	silně vyvinutý, sférický, vějířovitý	velký, dorsoventrálně zploštělý s výrazně nepravidelnými okraji	zploštělý, nepravidelný
Bothrie	2 dorzoventrální bothrie výrazně zvětšené okraje	2 dorzoventrální bothrie s mnohonásobně zřasenými okraji	2 dorzoventrální bothrie s mnohonásobně zřasenými okraji	?
Apikální disk	výrazný dvojlaločný	poměrně malý, dvoulopatkový	malý, vypouklý, centrálně umístěný	malý, oválný
Háčky	robustní základna s krátkým výrůstkem dlouhé zahnuté ostří	✓	×	✓
Podélná brázda na skolexu	dobře patná na boční straně skolexu	×	?	?
Krček	×	×	×	✓ (malý)
Originální nákresey (strobila)				
Segmenty	kraspedotní segmenty širší než deří	kraspedotní segmenty širší než deří	kraspedotní segmenty širší než deří	kraspedotní segmenty širší než deří
Varlata	počet: 60–100 ve medulárním parenchymu (2 podélná pole)	počet: 50 ve medulárním parenchymu (2 podélná pole)	počet: 85–90 ve medulárním parenchymu (2 podélná pole)	počet: 350 ¹ kulovitý tvar, uspořádána po skupinách a uložena před vaječníky
Círový vak	velký oválný, relativně tenkostěnný, uložen nepravidelně napravo nebo nalevo od středové roviny těla	uložen mimě napravo nebo nalevo od středové roviny těla	oválný, svalnatý, příčně umístěný téměř uprostřed segmentu	oválný
Genitální pór	ústí dorzálně, v zadní polovině segmentu	uložen mediálně, bočně od círového vaku	ústí centrálně v první třetině segmentu	ústí na okrajích v první třetině segmentu
Vaječník	příčně protažený dvojlaločný (laloky protážený dorzálním směrem, isthmus ventrálně), uložen ve středním poli zadního konce segmentu	příčně protažený dvojlaločný (laloky vzálenější od círového vaku, je více rozvětvený), uložen v zadní části segmentu	dvojlaločný, uložen v zadní části segmentu	příčně protažený dvojlaločný (laloky nejširší na koncích), uložen v zadní části segmentu
Vitelária	těsně u sebe, zcela vyplňují kortikální parenchym, nikdy nezabíhají do mediální oblasti	těsně u sebe, zcela vyplňují kortikální parenchym, nikdy nezabíhají do mediální oblasti	kulatá, ve 4–5 řadách laterálně, nikdy nezabíhají mezi varlata	ve 6–7 řadách laterálně
Děložní pór	podélná štěrbina ústící ventrálně, zhruba ve středu segmentu	podélná štěrbina ústící ventrálně, zhruba ve středu segmentu	umístěn anteriorně	ústí v první čtvrtině segmentu
Vajíčka	tenkostěnná, elipsovitá, embryonovaná,	tenkostěnná oválná	oválná	oválná
Operkulum	✓	×	×	✓

✓ znak přítomen

× znak nepřítomen

? popis či přítomnost znaku neuvedena

¹ vitelária

Tabulka 5 (pokračování). Rod *Oncodiscus* – souhrn morfologických údajů z literatury a vlastního studia.

Druh Autor (rok)	<i>Tetrapapillocephalus magnus</i> Protasova a Mordvinova (1984)	<i>Bothriocephalus indicus</i> Ganapati a Rao (1954)	<i>O. sauridae</i> Khalil a Abu-Hakima (1985)	<i>O. sauridae</i> redeskripcce (2008)
Originální nákresy (skolex)				
Skolex	plochý	nepravidelný	velký, dorsoventrálně zploštělý, vějířovitý až kulovitý	oválný, dorsoventrálně zploštělý
Bothrie	2 dorsoventrální bothrie mělké, málo vyvinuté	2 hluboké bothrie probíhající téměř po celé délce skolexu, okraje hodně zvlněné	2 dorsoventrální bothrie, dobře vyvinuté, okraje hodně zvlněné	2 dorsoventrální bothrie, dobře vyvinuté, okraje hodně zvlněné
Apikální disk	výrazný čtyřlaločkový vráscitý okraje	výrazný dvoulaločnatý	výrazný dvoulaločnatý	výrazný dvoulaločnatý
Háčky	×	×	malé zahnuté, umístěné ve 3 řadách, největší háčky na laterálních stranách apikálního disku	malé zahnuté, umístěné až ve 4 řadách, největší háčky na laterálních stranách apikálního disku
Podélná brázda na skolexu	×	?	✓	×
Krček	✓ (malý)	×	×	×
Originální nákresy (strobila)				
Segmety	úplná segmentace, kraspedotní segmenty	úplná segmentace, kraspedotní segmenty širší než delší	úplná segmentace, kraspedotní segmenty širší než delší, křídlovité konce segmentu	úplná segmentace, kraspedotní segmenty širší než delší, křídlovité konce segmentu
Varlata	počet: 46–65 kulovitý tvar, v medulárním parenchymu (2 podélná pole)	počet: 60–70 lehce protáhlý tvar, plynuje přecházejí ze segmentu do segmentu	počet: 50–75 ve medulárním parenchymu (2 podélná pole)	počet: 40–100 ve medulárním parenchymu (2 podélná pole)
Círový vak	kulovitý, svalnatý, uložen ventrálně, nepravidelně napravo nebo nalevo od středové roviny těla	kulovitý	velký, kulatý až oválný, tenkostěnný, uložen přímo nad vaječником, cirrus pokryt jemnými mikrotrichy	velký, svalnatý, kulatý až oválný, uložen nad vaječником, cirrus pokryt jemnými mikrotrichy
Genitální pór	ústí dorzálně, otvory vagíny před otvorem cirru	ústí dorzálně, v zadní polovině segmentu	ústí dorzálně v mediální části segmentu,	ústí dorzálně v mediální části segmentu,
Vaječník	příčně protažený dvojlaločnatý, uložen ve středním poli zadního konce segmentu	dvojlaločnatý (rozdělený do malých lalůčků)	příčně protažený, laločnatý (ve zralých segmentech kompaktní dvojlaločnatý), uložen v zadní části segmentu	příčně protažený, laločnatý (ve zralých segmentech kompaktní dvojlaločnatý), uložen v zadní části segmentu
Vitelária	téměř po celém kortikálním parenchymu, zabíhají za boční výrůstky článků a neprobíhají po celé délce těla	těsně u sebe, zcela vyplňují kortikální parenchym, nikdy nezabíhají do mediální oblasti	malá, v kortikálním parenchymu, nezabíhají do mediální oblasti	malá, v kortikálním parenchymu, zabíhají do mediální oblasti
Děložní pór	oválný, ústí ventrálně	podélná šterbina ústí ventrálně, zhruba ve středu segmentu	kulatý až oválný, ústí ventrálně	kulatý až oválný, ústí ventrálně
Vajíčka	oválná, často vyvinutý zárodek	oválná	oválná, tenkostěnná	oválná, tenkostěnná
Operkulum	×	×	✓	✓

✓ znak přítomen

× znak nepřítomen

? popis či přítomnost znaku neuvedena

Tabulka 6. Rozměry skolexu druhu *Oncodiscus sauridae* a jejich porovnání s údaji v literatuře.

\bar{x} = aritmetický průměr, n = počet měření, **Min.** = minimální naměřená hodnota, **Max.** = maximální naměřená hodnota, **original** = originální údaj uvedené v literatuře, **odhad** = přibližné rozměry zjištěné na základě originálních obrázků jednotlivých autorů.

Druh Sběr Rok	<i>Oncodiscus sauridae</i> nový materiál 2001 - 2008	<i>O. sauridae</i> Yamaguti 1934	<i>B. indicus</i> ¹ Ganapati a Rao 1954	<i>O. fimbriatus</i> Subhpradha 1955	<i>O. waltirensis</i> Shinde 1975	<i>O. maharashtrae</i> Jadhav a Shinde 1981	<i>T. magnus</i> ² Protasova a Mordvinova 1984	<i>O. sauridae</i> Khalil a Abu-Hakima 1985
	\bar{x} (n) (Min–Max)	original \bar{x} (n) (Min–Max)	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad
Rozměr (μm)		2750 2853 (2) (1709–3998)	4200	2200	5290	4460	2200	2250–3700
Délka skolexu	2060 (8) (1116–3144)	2853 (2) (1709–3998)	–	–	–	–	–	–
Šířka skolexu	1600 (8) (860–2380)	2300 1774 (2) (1364–2185)	2700	2130	3730	3030	2130	1870–3000
Šířka apikálního disku	632 (8) (314–891)	– 1015 (2) (780–1249)	–	–	1189	–	625	530–1850
Výška apikálního disku	260 (8) (140–397)	– 265 (2) (162–369)	–	–	–	813	1200	420–1010
Délka háček	24 (4) (21–26)	20 17 (30) (12–24)	–	27 17–22	–	–	–	32–39
Délka ostří háček	12 (15) 6–26	– 8 (35) (6–12)	–	–	–	–	–	–
Délka bazálního výrůstku háčku	–	– 7 (29) (3–12)	–	–	–	–	–	–

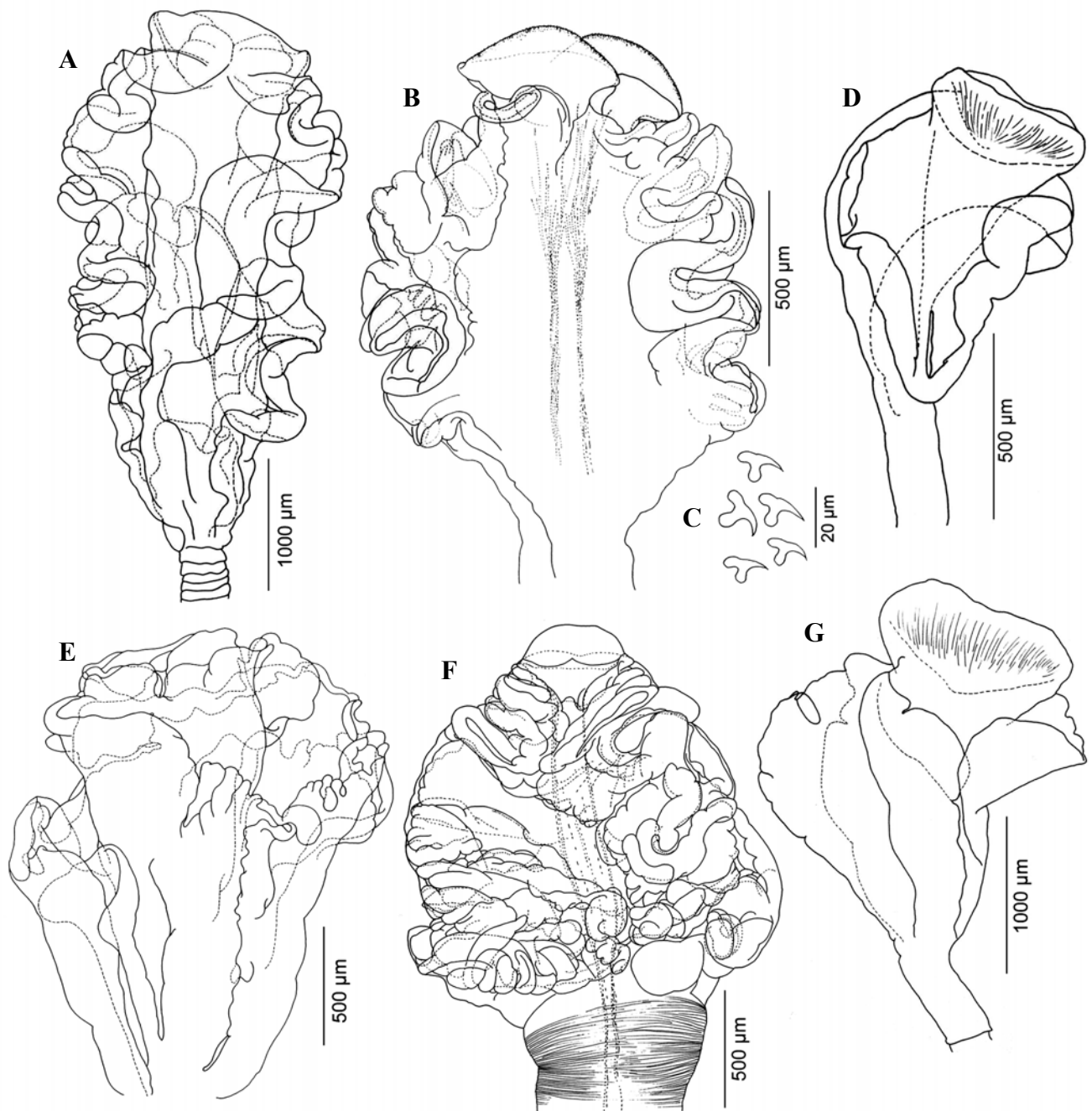
¹ = *Bothrioccephalus indicus*, ² = *Tetrapaliocephalus magnus*

Tabulka 7. Rozměry strobily druhu *Oncodiscus sauridae* a jejich porovnání s údaji v literatuře.

\bar{x} = aritmetický průměr, n = počet měření, **Min.** = minimální naměřená hodnota, **Max.** = maximální naměřená hodnota, **original** = originální údaje uvedené v literatuře, **odhad** = přibližné rozměry zjištěné na základě originálních obrázků jednotlivých autorů.

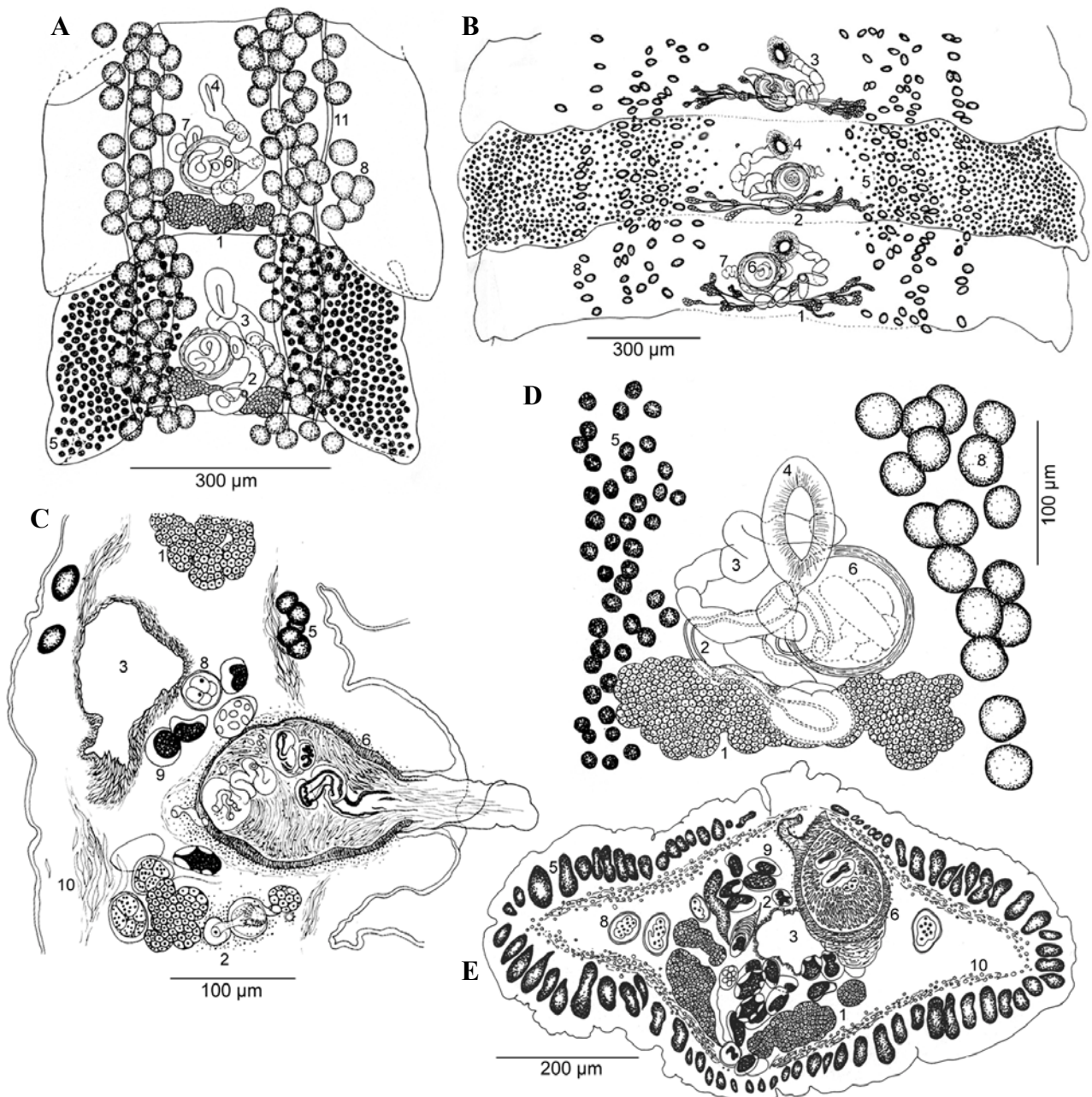
Druh Shēr Rok	<i>Oncodiscus sauridae</i> nový materiál 2001 - 2008	<i>O. sauridae</i> Yamaguti 1934	<i>B. indicus</i> ¹ Ganapati a Rao 1954	<i>O. fimbriatus</i> Subhapradha 1955	<i>O. waltirensis</i> Shinde 1975	<i>O. maharashtrae</i> Jadhav a Shinde 1981	<i>T. magnus</i> ² Prokashova a Mordevinova 1984	<i>O. sauridae</i> Khalil a Abu-Hakima 1985
Rozměr (μm)	\bar{x} (n) (Min–Max)	original \bar{x} (n) (Min–Max)	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad	original odhad
Šířka nezralého segmentu	886 (52) (402–1506)	520 488 (70) (233–850)	900	–	652	–	900	410–430
Délka nezralého segmentu	58 (54) (26–112)	60 103 (78) (46–162)	240	–	214	–	500	50–80
Šířka zralého segmentu	1087 (97) (308–1715)	1300–1500 935 (50) (756–1066)	1000	–	1609–2180	2300	1450–1670	1300–1890
Délka zralého segmentu	208 (107) (52–809)	220–300 200 (50) (84–376)	280	–	698–897	850	300–650	320–550
Šířka gravidního segmentu	1395 (143) (616–1864)	500–800 1323 (30) (985–1518)	1400	1083	2916–3338	1880	1450–2000	1100–2060
Délka gravidního segmentu	557 (148) (192–1997)	600–930 421 (30) (179–701)	600	830	619	750	500–750	420–620
Průměr cívového vaku	134 (87) (69–214)	– 107 (33) (85–135)	120	–	408 × 229 ¹	180–330	110–150	157–232
Vzdálenost středu cív. vaku od okraje strobily	639 (74) (354–920)	– 556 (30) (361–749)	–	–	–	–	–	–
Délka × šířka varlat	38 (130) × 22 (133) (22–66) × (11–38)	43 (74) × 35 (76) (32–61) × (25–50)	30 × 30	–	20–30 ¹	–	20–80 ¹	35 × 24
Délka vaječniku	424 (125) (203–627)	353 (37) (226–459)	370	–	15–122 × 56 ³	–	360–700 × 70–200 ³	–
Průměr žloutkových trsů	25 (128) (13–40)	– 17 (75) (7–28)	–	–	–	736–999	–	224–341
Délka vajíčka	54 (175) (35–68)	60–63 58 (24) (46–79)	53	58	58–69	50	50–65	42–60
Šířka vajíčka	32 (181) (22–48)	39–42 29 (27) (22–34)	35	33	35–47	20	30–40	32–37
Šířka operkula	14 (11) (11–20)	–	–	–	–	–	–	–

¹ = *Bothrioccephalus indicus*, ² = *Tetrapapillocephalus magnus*, ³ = délka × šířka, ⁴ = průměr orgánu



Obrázek 3. Skolexy tasemnic rodu *Oncodiscus*.

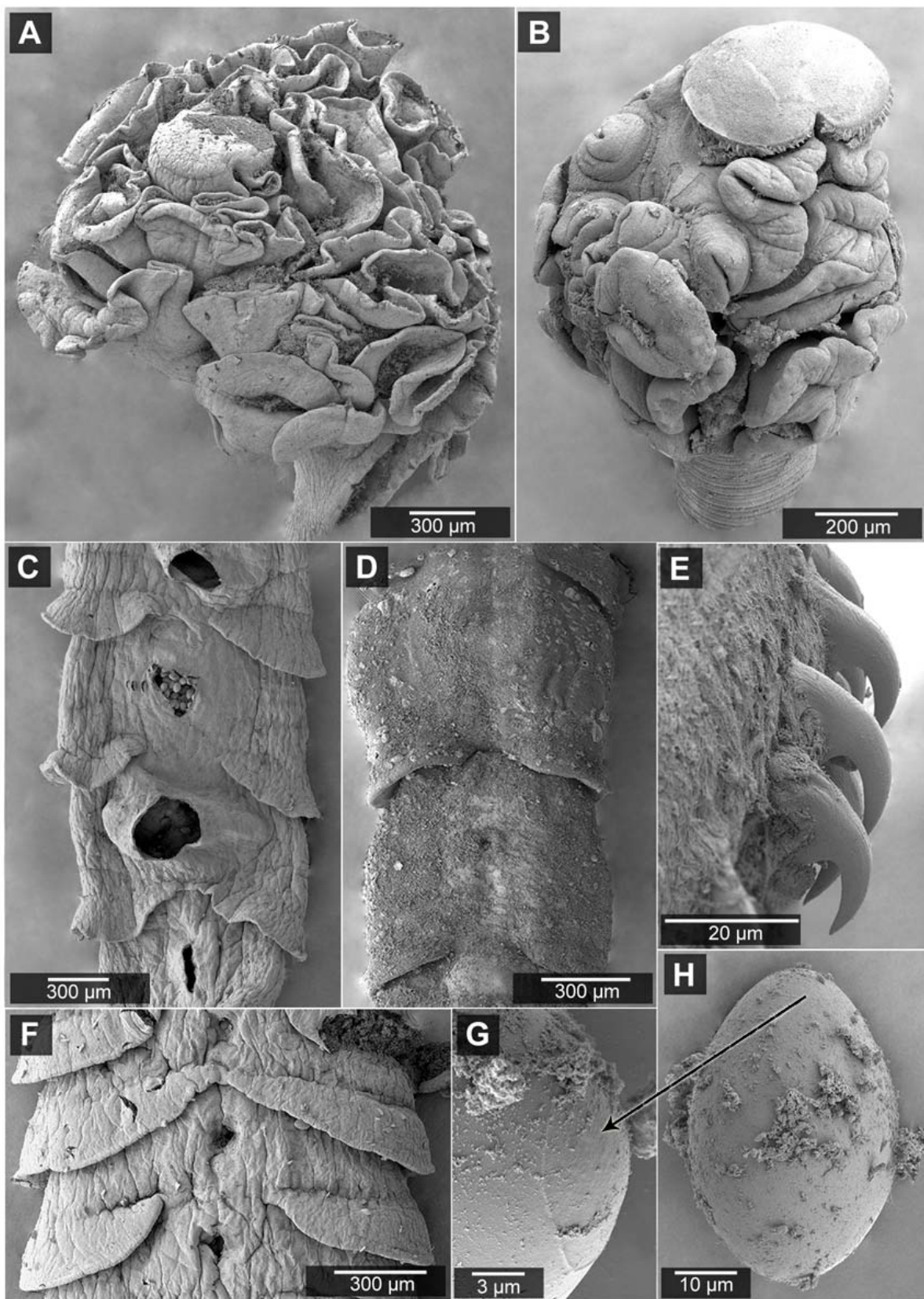
A, B, C, E, F – skolexy *Oncodiscus sauridae*: **A** – paratyp (MPM SY 3043); **B, C** – voucher (MPM SY 5616); **C** – detail háčků z apikálního disku; **E** – skolex ze *S. longimanus* (Jáva, 2001); **F** – skolex ze *S. tumbil* (Jáva, 2008)]. **D, G** – skolexy *Tetrapapillocephalus magnus*: **D** – paratyp z *Beryx splendens* (GELAN 669 – na holotypu *Partitiotestis berycis*); **G** – holotyp ze *S. undosquamis* (GELAN 969).



Obrázek 4. Strobily tasemnic rodu *Oncodiscus*.

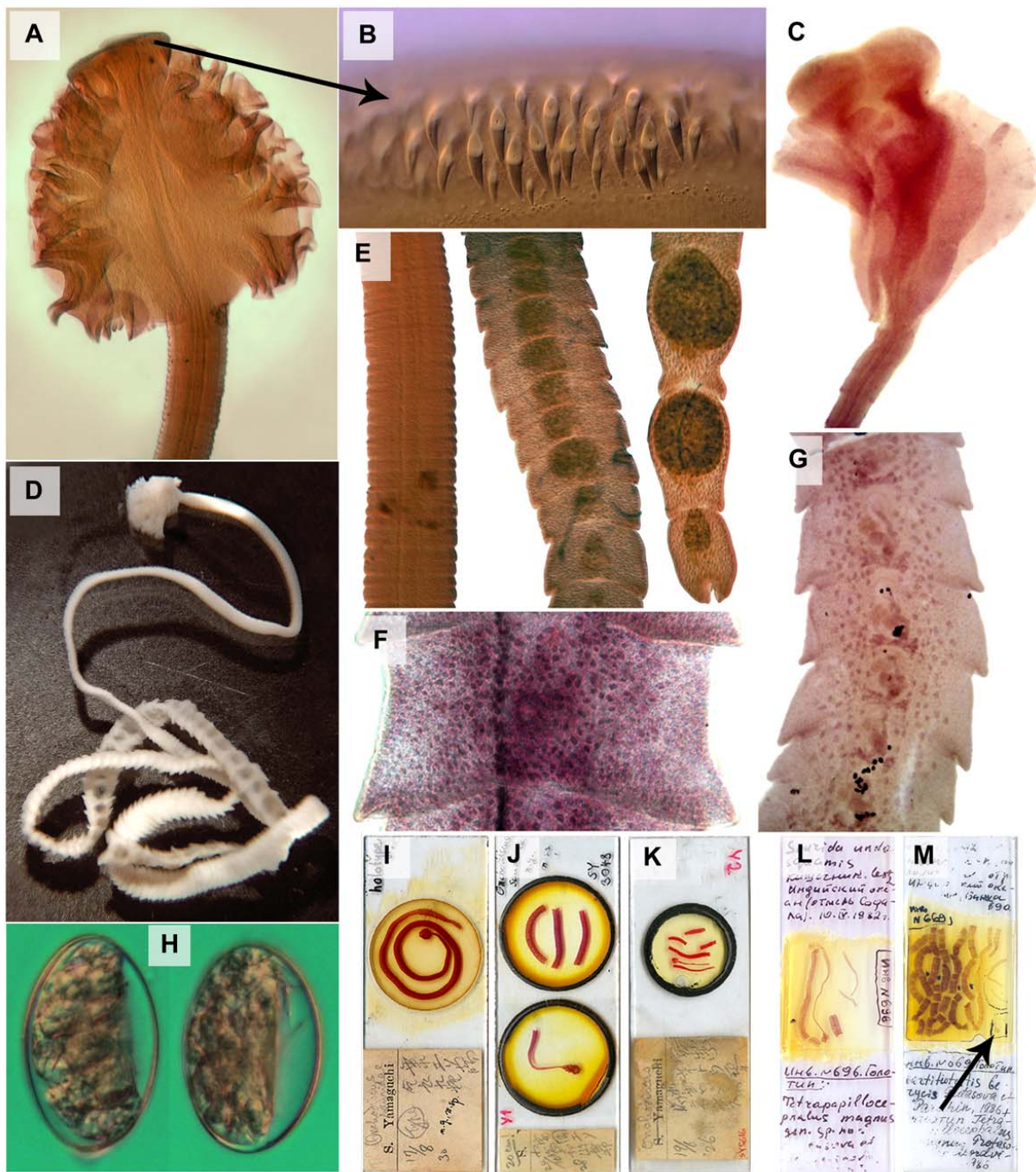
A, B – zralé segmenty (ventrálně) ze *S. longimanus* (Jáva, 2001), žloutkové folikuly znázorněny jen v jednom segmentu. **C–E** – ze *S. tumbil* (Jáva, 2006): **C** – sagitální histologický řez; **D** – detail vnitřních orgánů; **E** – transverzální histologický řez.

Legenda: 1 – vaječník; 2 – vagina; 3 – děloha; 4 – děložní pór; 5 – žloutkové folikuly; 6 – cirový vak; 7 – chámovod; 8 – varlata; 9 – vajíčka; 10 – svalovina; 11 – exkreceční kanál.



Obrázek 5. Mikrofotografie (SEM) *Oncodiscus sauridae*.

A, C, F – ze *S. longimanus* (Jáva, 2001): **A** – skolex (dorzoventrální pohled); **C** – gravidní strobila (ventrálně); **F** – zralá strobila (dorzálně). **B, D, E, G, H** – ze *S. tumbil* (Jáva, 2008): **B** – skolex (dorzoventrální pohled); **D** – zralá strobila (dorzálně); **E** – detail háčků z apikálního disku; **G, H** – vajíčko, **G** – detail víčka.



Obrázek 6. Mikrofotografie *Oncodiscus sauridae* a *Tetrapapillocephalus magnus* ze světelného mikroskopu a fotografie trvalých preparátů typového materiálu.

A, B, D–F, H, I–K – *O. sauridae*: A, B, E – ze *S. undosquamis* (Jáva, 2001), mikrofotografie; A – skolex (laterálně); B – detail háčků apikálního disku, E – strobila různého vývojového stupně. D, H – ze *S. longimanus* (Jáva, 2001); D – kompletní jedinec v alkoholu (viz. Obr. 5A); H – vajíčka v alkoholu; F – ze *S. tumbil* (Jáva, 2008) (vitelária v mediální oblasti segmentu); I–K – ze *S. tumbil*, fotografie Yamagutiho trvalých preparátů (1934, 1952); I – holotyp (MPM SY 3042); J – paratyp (MPM SY 3043); K – voucher (MPM SY 5616). **C, G, L, M – *Tetrapapillocephalus magnus*:** C, G – holotyp ze *S. undosquamis* (GELAN 696); C – skolex (zrcadlově obrácený snímek); G – strobila; L, M – fotografie trvalých preparátů Protasové (1984); L – holotyp; J – paratyp (GELAN 669).

2. Redeskripcie *Penetrocephalus ganapattii* (Rao, 1954) Rao, 1960 (Tab. 8, 9; Obr. 7–9)

Synonyma: *Bothriocephalus ganapattii* Rao, 1954; *Bothriocephalus penetratus* Subhadrappa, 1955; *Penetrocephalus ganapattii* Rao, 1960.

Popis: Bothriocephalidea, Bothriocephalidae. Středně velké tasemnice (105–121 mm). Neozbrojený skolex přeměněn na dlouhý kyjovitý *skolex deformatus*. Skolex dlouhý 700–750 a široký 150–200 (Tab. 9; Obr. 7A). Apikální disk chybí. Krček dlouhý protáhlý, proniká se skolexem střešní stěnou a opouzdřuje se (Obr. 7A, D). Cysta uložena v mezentériu, v pylorických přívěscích či játrech (Obr. 9A).

Strobila masivní, segmenty kraspedotní, výrazně širší než delší. Posterolaterální konce segmentů tvoří výrazné křídlovité výběžky, které částečně překrývají následující segmenty (Obr. 7B, 8A, B, 9B, C). Délka nezralých segmentů 50–620, šířka 100–2540. Pohlavně zralé články 40–220 dlouhé, 1080–2900 široké, poměr délky k šířce 1:14. Gravidní segmenty 70–620 dlouhé, 890–3140 široké, poměr délky a šířky je 1:8 (Tab. 9). Povrch pokryt malými filiformními mikrotrichy, stejného tvaru a velikosti.

Podélná svalovina velmi dobře vyvinuta (Obr. 7B, C, 9B). Exkrece soustava prezentována dvěma hlavními páry kanálů, jež procházejí po celé délce strobily.

Varlata mnohočetná, 40–60 v jednom segmentu, oválná, 10–60 dlouhá a 10–40 široká, lokalizována ve dvou podélných polích plynule procházejících segmenty (Tab. 9; Obr. 7B, 9B). Cirový vak svalnatý, oválný, uložen submediálně, nepravidelně alternující, 70–215 (85–135) (Tab. 9; Obr. 7B, C, E, 9B). Cirus neozbrojený, pokrytý nitkovitými mikrotrichy (Obr. 8C; 9D). Dorzální genitální pár je uložen submediálně (Obr. 8B, 9C).

Vaječníky dvoualočnaté, protáhlého tvaru s dorzálně protáhlými konci, uloženy v zadní části segmentů, 240–720 dlouhé (Tab. 9; Obr. 7B). Vagina tenkostěnná trubicovitá, uložena mediolaterálně nebo anterolaterálně od cirového vaku, ústí dorzálně společně s cirovým vakem do pohlavního atria (Obr. 5B, C, E). Děložní kanálek v kličkách mezi vaječníky a cirovým vakem, ústí do svalnatého děložního vaku (Obr. 5 B). Děložní vak silnostěnný, kulovitý, ústí ventrálně do mediálního uterinního póru, v gravidních segmentech výrazně vystouplý, někdy až protržený tegument (Obr. 7C, E, 8A, 9C). Vitelária umístěna kortikálně zasahují až do zadních křídlovitých výběžků segmentů, mnohočetná, kulovitá, 10–40 velká (Tab. 9; Obr. 7B, C, 9B, C).

Vajíčka oválná, neembryonovaná, operkulátní, 50–74 dlouhá a 33–42 široká, operkulum 9–18, obtížně viditelné světelným mikroskopem (Tab. 9; Obr. 8D, E, 9E).

Typový hostitel: *Saurida tumbil* (Bloch) (Aulopiformes: Synodontidae).

Ostatní hostitelé: *S. micropectoralis* Shindo et Yamada, *S. undosquamis* (Richardson).

Lokalizace v hostiteli: *Skolex deformatus* encystován v pylorických přívěscích nebo v játrech. Strobila v lumen tenkého střeva.

Typová lokalita: Bengálský záliv, Indie (Indický oceán)

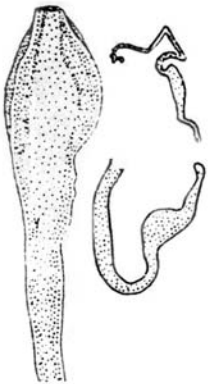
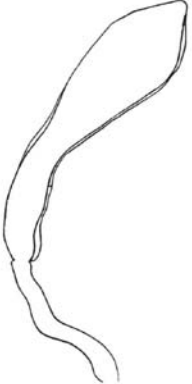

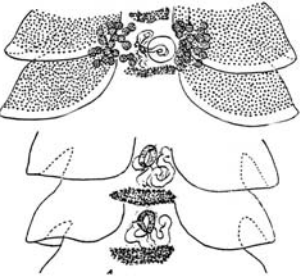
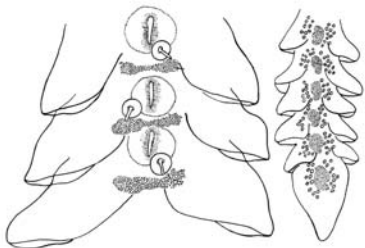

Geografické rozšíření: Indický oceán (Bengálský záliv, Jáva)

Reference: Subhapradha (1955); Rao (1960).

Komentář: Rao (1955) publikoval první, velmi stručný a nekompletní popis nového druhu jako *Bothriocephalus ganapattii* z ještěrohlovce *Saurida tumbil* z východního pobřeží Indie (Waltair) (Tab. 3, 8). O rok později Subhapradha (1955) publikovala podrobnější popis nového druhu *Bothriocephalus penetratus* (Tab. 3, 8) ze stejného hostitele (*S. tumbil*) (Tab. 3). Rodové jméno *Penetrocephalus* použil poprvé Rao (1960) (Tab. 3, 8) pro druh *Bothriocephalus ganapattii* s chybou v druhovém jméně jako *Penetrocephalus ganapatii*.

Protasova (1977) označila druh *B. ganapatii* jako nomen nudum a rod *Penetrocephalus* synonymizovala s rodem *Bothriocephalus*. V poslední revizi pseudophyllidních tasemnic provedené Brayem a kol. (1994) byla akceptována synonymizace těchto rodů, tj. neplatnost rodu *Penetrocephalus*. Molekulární data uvedená Kuchtou (2007) však podporují platnost uvedeného rodu *Penetrocephalus*, neboť jeho fylogenetická pozice je mezi rody řádu Bothriocephalidea a nenaznačuje blízkou příbuznost se zástupci rodu *Bothriocephalus*. Některé morfologické znaky naopak podporují domněnku o blízké příbuznosti rodů *Penetrocephalus* a *Oncodiscus* (Kuchta, 2007). *P. ganapattii* je jediným platným druhem rodu *Penetrocephalus* (Kuchta a kol., 2009; tato studie).

Tabulka 8. Rod *Penetrocephalus* – Souhrn morfologických údajů z literatury a vlastního studia.

Druh Autor (rok)	<i>Bothriocephalus penetratus</i> Subhapratha (1955)	<i>Penetrocephalus ganapatii</i> Rao (1960)	<i>P. ganapatii</i> redeskripce (2008)
Originální nákresy (skolex)			
Skolex	pozměněný, uložený v cystě mimo střevo (játra)	degenerovaný, uložený v cystě mimo střevo (játra)	degenerovaný, uložený v cystě mimo střevo (pylorické přívěsky)
Bothrie	2 mělké rýhy	2 bothridie s hladkými okraji	2 bothridie s hladkými okraji
Apikální disk	×	×	×
Krček	✓	✓	✓
Originální nákresy (strobila)			
Strobila	výrazná neúplná segmentace, kraspedotní proglotidy s „křídly“ jsou širší než delší	výrazná segmentace, kraspedotní proglotidy s „křídly“	výrazná segmentace, kraspedotní proglotidy s „křídly“
Varlata	počet: 50-60 dřevový parenchym (2 podélná pole)	počet: cca 60 2 podélná pole	počet: cca 60 2 podélná pole
Cirový vak	uložen mírně napravo nebo nalevo od středové roviny těla	uložen mírně napravo nebo nalevo od středové roviny těla	uložen mírně napravo nebo nalevo od středové roviny těla
Genitální pór	uložen mediálně, bočně od cirového vaku	uložen nad vaječником	uložen nad vaječником
Vaječnik	uložen v zadní mediální části proglotidy	příčně protažený, dvouločnatý	příčně protažený, dvouločnatý
Vitelária	nezabíhají do jeho středové oblasti proglotidy, jenom v kortexu	umístěny především v křídlech proglotidy	umístěny především v křídlech proglotidy
Děložní pór	kulatý až oválný umístěn mediálně	oválný umístěn mediálně, ústí ventrálně	oválný umístěn mediálně, ústí ventrálně
Vajíčka	fazolovitý tvar	?	oválná
Operkulum	není patrné u čerstvých vajíček		✓

✓ znak přítomen

× znak nepřítomen

? popis či přítomnost znaku neuvedena

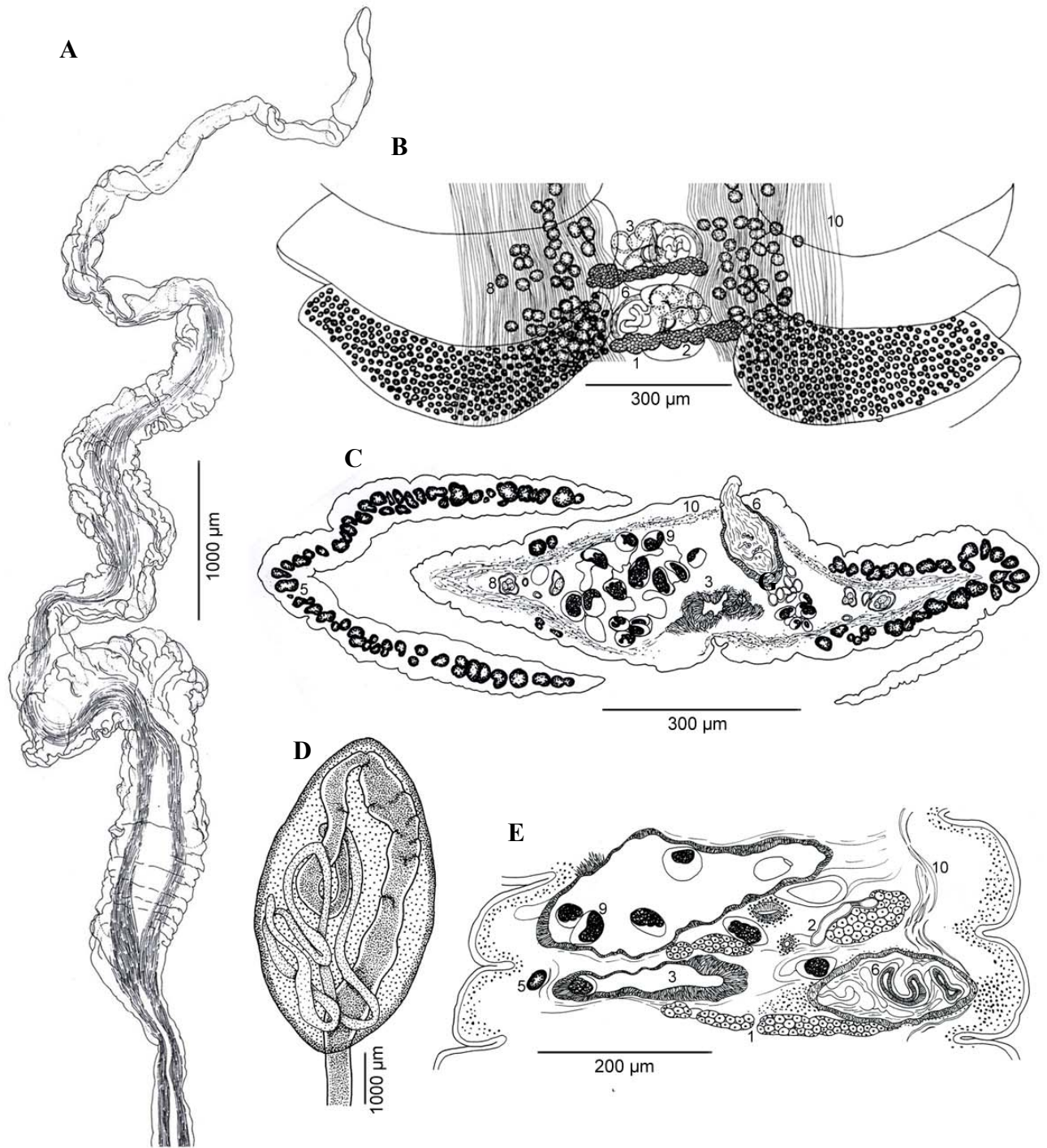
Tabulka 9. Rozměry strobily druhu *Penetrocephalus ganapatii* a jejich porovnání s údaji v literatuře.

\bar{x} = aritmetický průměr, **n** = počet měření, **Min.** = minimální naměřená hodnota,

Max. = maximální naměřená hodnota, **originál** = originální údaje uvedené v literatuře,

odhad = přibližné rozměry zjištěné na základě originálních obrázků jednotlivých autorů.

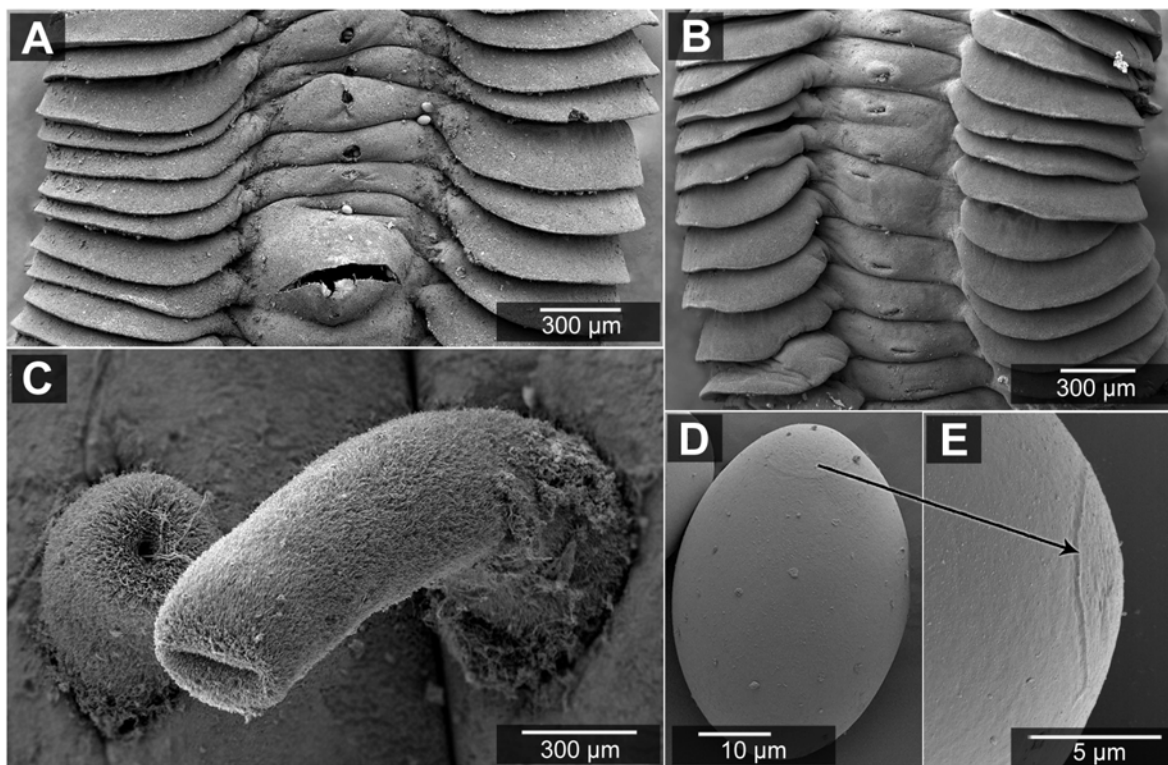
Druh Sběr Rok	<i>Penetrocephalus ganapatii</i> nový materiál 2001 - 2008	<i>P. ganapatii</i> Rao 1954	<i>Bothriocephalus penetratus</i> Subhaphadra 1955	<i>P. ganapatii</i> Rao 1960
Rozměr (μm)	\bar{x} (n) (Min–Max)	originál odhad	originál odhad	originál odhad
Délka skolexu	747 (1) –	–	1400	– 1570
Šířka skolexu	181 (1) –	–	742	– 430
Šířka nezralého segmentu	1217 (221) (104–2540)	–	–	–
Délka nezralého segmentu	102 (244) (47–620)	–	–	–
Šířka zralého segmentu	1748 (150) (1075–2902)	–	1430	–
Délka zralého segmentu	124 (158) (42–217)	–	–	–
Šířka gravidního segmentu	2076 (239) (887–3140)	–	–	– 1700–2100
Délka gravidního segmentu	228 (254) (71–617)	–	–	– 500
Průměr cirového vaku	117 (131) (66–192)	–	–	– 170
Vzdálenost středu cirového vaku od okraje strobily	906 (100) (566–1453)	–	– 97	– 760–860
Délka × šířka varlat	33 (176) × 19 (190) (14–59) × (9–33)	–	– 28 × 28	–
Délka vaječníku	455 (158) (246–713)	–	– 193–235	– 465–570
Průměr žlutkových trsů	20 (234) (11–43)	–	– 4–5	–
Délka vajíčka	55 (231) (39–74)	–	58	–
Šířka vajíčka	32 (241) (23–42)	–	33	–
Šířka operkula	14 (55) (9–18)	–	–	–



Obrázek 7. *Penetrocephalus ganapattii*.

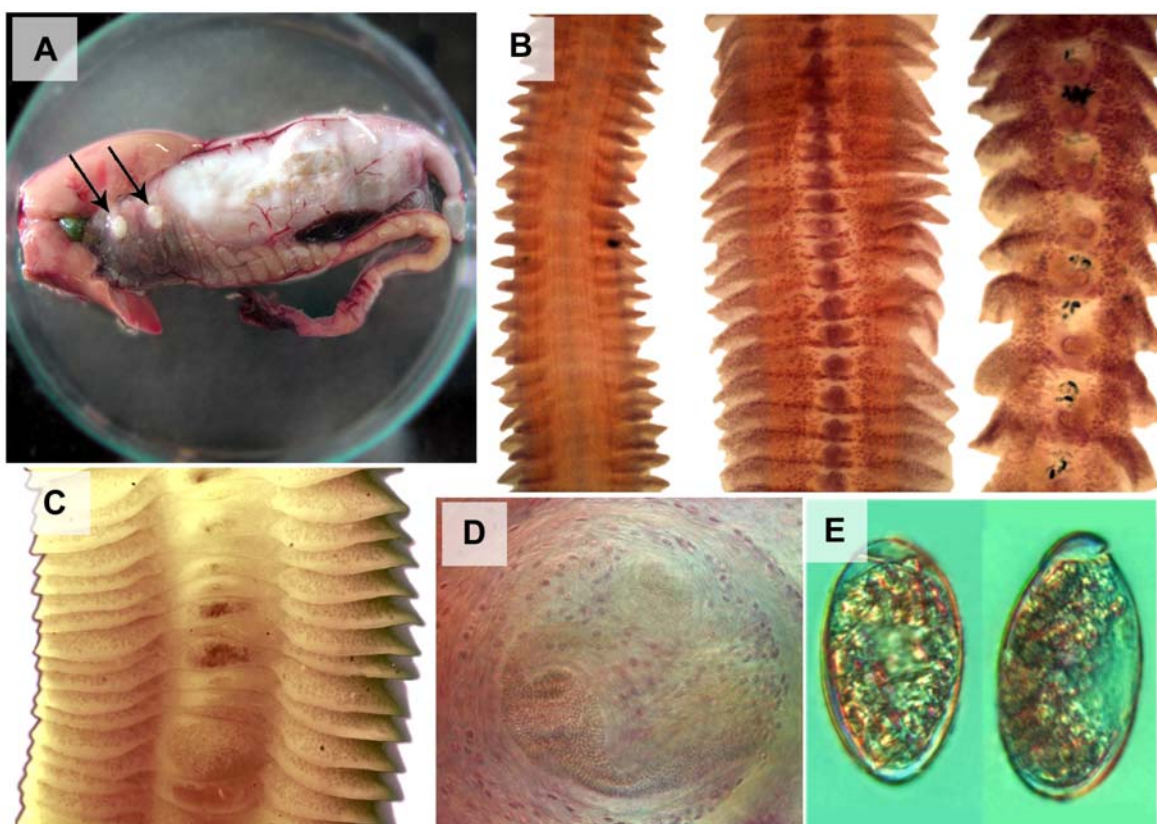
A–C, E – ze *S. micropectoralis* (Jáva, 2001): A – *skolex deformatus*; B - zralé segmenty, ventrálně, vitelária znázorněna pouze v jednom segmentu; C – transverzální histologický řez v oblasti cirrového vaku; E – sagitální řez dvěma segmenty. D – cysta obsahující *skolex deformatus* ze *S. tumbil* (podle Radhakrishnana a kol., 1983).

Legenda: 1 – vaječník; 2 – vagina; 3 – děloha; 5 – žloutkové folikuly; 6 – cirrový vak; 8 – varlata; 9 – vajíčka; 10 – svalovina.



Obrázek 8. Mikrofotografie (SEM) *Penetrocephalus ganapattii*.

A–D – ze *S. tumbil* (Jáva, 2006): A – strobila (ventrálně); B – strobila (dorzálně); C – detail ciru s mikrotrichy; D – operkulární vajíčka.



Obrázek 9. Mikrofotografie *Penetrocephalus ganapattii*.

A, C, E - ze *S. tumbil* (Jáva, 2006): A – infikované střevo se dvěma cystami (viz. šipky); C – detail gravidních segmentů v alkoholu (ventrálně); E – vajíčka v alkoholu ve světelném mikroskopu. B, D – ze *S. micropectoralis* (Jáva, 2001): B – strobila různého vývojového stupně; D – detail cirového vaku s cirem pokrytým mikrotrichy.

VII. DISKUSE

Originální popisy obou zástupců byly doplněny a upřesněny. Nové údaje byly porovnány s literárními údaji a pokud to bylo možné, tak i s typovým materiálem ostatních zástupců popsaných z ještěrohlců.

1. *Oncodiscus sauridae*

Originální popis Yamagutiho (1934) byl doplněn zejména o morfometrické údaje u některých orgánů (Tab. 6, 7). Nové údaje víceméně odpovídají literárním údajům (Yamaguti, 1934; Ganapati a Rao, 1955; Subhapradha 1955; Shinde, 1975; Jadhav a Shinde, 1981; Protasova a Mordvinova, 1986), přestože bylo nalezeno několik rozdílů, které jsou diskutovány níže (Tab. 5–7).

Celková délka těla holotypu druhu *Oncodiscus sauridae* je uváděna jako 9 mm (Yamaguti, 1934), což je zřejmě chybné, protože exemplář měří cca 90 mm (Obr. 6I). Délka ostatních jedinců Yamagutiho (1934, 1952) se pohybuje v rozmezí 40–50 mm (Obr. 6J, K). Maximální délka těla dospělého jedince uváděná v literatuře je 130 mm (Khalil a Abu-Hakima, 1985). Délka těla dospělého *Tetrapapillocephalus magnus* je cca 70 mm, u *Bothriocephalus indicus* 115 mm (Ganapati a Rao, 1954) a u *O. fimbriatus* 68 mm (Subhapradha, 1955). Délky strobily zjištěné v této studii (105–121 mm) odpovídají nejlépe hodnotám uváděným Khalilem a Abu-Hakimou (1985) a druhu *B. indicus* (Ganapati a Rao, 1954); na základě těchto údajů lze předpokládat, že délka dospělců se může pohybovat v intervalu 70–130 mm.

Popis *T. magnus* je založen na jednom kompletním jedinci (GELAN 696 – Obr. 6L) a nekompletním paratypu z netypického hostitele (*Beryx splendens*), který je zamontován společně s holotypem druhu *Partitotestis berycis* Protasova et Parukhin, 1986 (= *Probothriocephalus berycis*) (Triaenophoridae) ze stejného hostitele (GELAN 986 – Obr. 6M). Avšak Protasova a Mordvinova (1984) nevyobrazily skolex holotypu (Obr. 3G; 6C), ale skolex paratypu, který je zřejmě ve stádiu plerocerkoidu (Tab. 5; Obr. 3D).

Tvar skolexu je velmi proměnlivý (Tab. 5; Obr. 3, 5A, B, 6A, D). Závisí zejména na způsobu fixace a stavu fixovaného materiálu, neboť při fixaci kompresní metodou dochází k roztláčení okrajů bothrií do stran, což zásadně ovlivňuje tvar skolexu. Dále závisí na prostorové orientaci skolexu, ve které je zamontován na preparátu. Celkový stav materiálu fixovaného po smrti tasemnice může zásadně ovlivnit celkový výsledný tvar i rozměry skolexu (Tab. 5, 6).

Délka skolexu se pohybuje v rozmezí 1120–4000 a šířka 860–2380, což představuje velkou variabilitu v rozměrech. Větší rozměry skolexů jsou uvedeny u druhů *B. indicus* (délka 4200, šířka 2700), *O. waltirensis* (délka 5290, šířka 3730) a *O. maharashtrae* (délka 4460, šířka 3030), což mohlo být zapříčiněno nevhodným způsobem fixace (Tab. 6).

Yamaguti (1934) popisuje podélnou brázdu na skolexu (Tab. 5). Nepřítomnost podélné brázdy na skolexu byla stanovena jako jeden z identifikačních znaků, na jejichž základě popsala Subhpradha (1955) druh *O. fimbriatus* (Tab. 5). Khalil a Abu-Hakima (1985) uvádějí, že tento znak není viditelný u všech exemplářů a jeho pozorování závisí na prostorovém uspořádání skolexu a fixaci. Na snímcích skolexů pořízených Khalilem a Abu-Hakimou (1985) však není přítomnost podélné brázdy, jakožto povrchového znaku, patrná. Podélné linie pozorované na několika skolexech v této studii jsou s největší pravděpodobností součástí dobře vyvinuté svaloviny skolexu (Obr. 3B, F, 6A). Vzhledem ke směru a struktuře těchto linií se nejspíše jedná o podélnou svalovinu, která pokračuje i za skolexem a probíhá celou strobilou, a nikoli o vnější brázdu na skolexu (Obr. 3B, F; 6A).

Bothrie jsou u druhu *O. sauridae* hluboké, dobře vyvinuté s komplikovaně nařasenými okraji (Tab. 5; Obr. 3, 5A, B, 6A, C, D) podobně jako u rodu *Plicatobothrium* Cable et Michaelis, 1976 (Kuchta a kol., 2009). Celkový tvar skolexu se mezi těmito dvěma rody liší. Skolex rodu *Oncodiscus* je oválného až kulatého tvaru, kdežto skolex rodu *Plicatobothrium* je šípovitého tvaru, jehož laterální konce zasahují až do přední části strobily. Charakter bothrií tasemnic rodu *Oncodiscus* neodpovídá popisu málo vyvinutých bothrií druhu *T. magnus* (Protasova a Mordvinova, 1984) (Tab. 5; Obr. 3D, G, 6C), avšak tvar bothrií stejně jako tvar skolexu závisí na fixaci a stavu materiálu. Typový materiál druhu *T. magnus* byl popsán na základě nevhodně nafixovaného materiálu (Obr. 6C, G, L, M).

Tvar apikálního disku může být zkreslen, pokud je překryt zvlněnými okraji bothrií nebo je zdeformován roztlakem při fixaci. V takovýchto případech se může jevit jako poměrně malý orgán a jeho tvar jako kopulovitý (druhy *O. waltirensis* – Shinde, 1975; *O. maharashtrae* – Jadhav a Shinde, 1981) či jako čtyřlopatkový (*T. magnus* – Protasova a Mordvinova, 1984) (Tab. 5). Výsledné rozměry apikálního disku vykazují velký rozptyl (šířka 314–1249, výška 140–369), což je způsobeno především jeho prostorovou orientací a celkovou kvalitou studovaného materiálu (Tab. 6).

Druh *O. sauridae* se liší od *T. magnus* především přítomností háčků na okraji apikálního disku (Tab. 5; Obr. 3, 6A–C). Tento znak však není vhodný pro odlišení druhů či dokonce rodů, protože háčky mají tendenci vlivem nevhodné fixace opadávat z apikálního

disku a tak mohou chybět (Khalil a Abu-Hakima, 1985). Háčky rovněž nebyly pozorovány u druhů *O. waltirensis* (Shinde, 1975) a *B. indicus* (Ganapati a Rao, 1954) (Tab. 5). Přítomnost háčku nebyla zjištěna dokonce ani u paratypu *O. sauridae* z Yamagutiho (1934) typové série (Obr. 3A, 6J) a u 8 z 11 skolexů z nového materiálu (3E, F, 5A, 6D). Khalil a Abu-Hakima (1985) popisují uspořádání háčků ve 3 řadách, zatímco v této studii bylo pozorováno uspořádání až ve 4 řadách (Obr. 6B). Rozlišení jednotlivých řad háčků je vzhledem k jejich malé velikosti a jejich těsnému uspořádání velmi obtížné, a to dokonce i ve skenovacím elektronovém mikroskopu (SEM) (Obr. 5B, E). Maximální velikost háčků byla 26, avšak háčky mohou být větší, protože ne vždy bylo možné měřit od báze háčků, která je zanořena ve tkáni (Obr. 5E; 6B).

U druhu *B. indicus* je uváděno zanoření skolexu do stěny střeva (pylorických přívěsků), kde nedochází k jeho degeneraci (Ganapati a Rao, 1954; Devi, 1975; Radhakrishnan a kol., 1985). U žádného druhu rodu *Oncodiscus* nebyla tato penetrace pozorována. V podrobnější studii Radhakrishnana a kol. (1983) je uvedeno, že tento druh je velice vzácný (prevalence 3,3%) a že skolex je nejčastěji uložen v submukóze střeva. Dalším poznatkem je, že *B. indicus* se vyskytuje téměř výhradně společně s druhem *Penetrocephalus ganapattii* (prevalence 56,7%), jehož skolex taktéž proniká do střevní stěny (Radhakrishnan a kol., 1985). Mezi jedinci z nových sběrů (2001–2008) se nevyskytoval žádný, který by odpovídal popisu *B. indicus*. S ohledem na nízkou prevalenci lze proto předpokládat, že v případě studia indických autorů se nejspíše jednalo o atypické jedince *O. sauridae*.

Přítomnost krčku je zmiňována v popisu druhů *O. maharashtrae* a *T. magnus* (Tab. 5). Zřejmě se však jedná o špatnou interpretaci zúžené přední části strobily za krček.

Yamaguti (1934) uvádí v originálním popisu *O. sauridae* 60–100 varlat v jednom segmentu, zatímco Jadhav a Shinde (1981) uvádějí v popisu druhu *O. maharashtrae* až 350 varlat. Jedná se zřejmě o špatnou interpretaci orgánů, kdy došlo k záměně vitelárií s varlaty (Khalil a Abu-Hakima, 1985) (Tab. 5). V rámci této studie byla zjištěna poměrně velká variabilita v četnosti varlat (40–100) (Tab. 5). Uvnitř toho intervalu lze nalézt údaje o počtu varlat téměř u všech dosud popsáných druhů (Tab. 5). V dobře nafixovaném materiálu byla varlata téměř kulatá (Obr. 4A, D), kdežto v případě hůře nafixovaných exemplářů byla výrazně protáhlého tvaru (Obr. 4B). Výrazný rozptyl v rozměrech varlat byl popsán také u *T. magnus*, kde se hodnoty pohybují v rozmezí 20–80 (Tab. 7). Tyto odchylky v rozměrech lze opět vysvětlit špatným stavem studovaného materiálu (Obr. 6C, G, L, M).

Rozměry cirového vaku nebyly v originálním popisu druhu *O. sauridae* uvedeny. Vlastní hodnoty se pohybují v rozmezích 70–215 (Tab. 7). Tento velký rozptyl lze zdůvodnit stupněm zralosti segmentů, mírou komprese při fixaci, prostorovou orientací v trvalých preparátech a také celkovým stavem tkání. Větší rozměry jsou uváděny u druhu *O. waltirensis* (délka 408 a šířka 229 – Tab. 7), což pravděpodobně souvisí s kompresí měřeného exempláře, protože u tohoto druhu jsou uvedeny vyšší hodnoty i u jiných orgánů (Tab. 7). Uvnitř cirového vaku je stočen vychlípitelný neozbrojený cirus, který je pokryt filiformními mikrotrichy (Khalil a Abu-Hakima, 1985).

Příčně protažené vaječníky jsou umístěny v zadní části segmentu a měří na délku 200–630 (Tab. 7; Obr. 4A, B, D, 6G). Velká variabilita v rozměrech vaječnic je dána především stupněm zralosti segmentu a také způsobem fixace zkoumaného exempláře.

Průměr žlutkových trsů vzrůstá se zrající strobilou (22–40) (Tab. 7; Obr. 4A, B, D) a ve zralých a gravidních segmentech mohou být téměř stejně velké jako varlata. Rozdělení vitelárií do několika podélných polí uváděné v popisech některých druhů (Shinde, 1975; Jadhav a Shinde, 1981) nebylo pozorováno (Tab. 5). Vitelária vyplňují kortikální parenchym (Obr. 4A, B, E, 6E), ale u nového materiálu byly pozorovány i v mediální oblasti segmentu (Obr. 6F).

Variabilita v rozměrech vajíček (délka 35–80, šířka 22–48) (Tab. 7) je pravděpodobně chybou, která vznikla při měření vajíček v děloze u trvalých preparátů (Obr. 6E), přestože byla měřena pouze nejméně znehodnocená a správně orientovaná vajíčka. Vajíčka uvolněná z nafixovaných tasemnic pozorovaná v alkoholu (Obr. 6H) vykazovala mnohem menší rozdíly v rozměrech (délka 55–64 (n=15), šířka 32–45 (n=14), což jsou rozměry, které odpovídají literárním údajům (Tab. 7).

2. *Penetrocephalus ganapattii*

Unikátním znakem tohoto zástupce je schopnost proniknout stěnou střeva (poblíž pylorických přívěsků) a encystovat se v tělní dutině, na pylorických přívěscích či v játrech (Rao, 1954, 1960; Devi, 1975; Radhakrishnan a kol., 1983) (Tab. 8; Obr. 9A). Penetrace do jater však nebyla ve zkoumaném materiálu pozorována (R. Kuchta – osobní sdělení). Z tohoto důvodu se lze domnívat, že k pronikání do jater nemusí docházet vždy. Rao (1960) popisuje mladé jedince, kteří jsou volně ve střevě a jejichž skolex se velmi podobá skolexu tasemnic rodu *Diphyllobothrium* (Tab. 8). Starší jedinci penetrují střevo a encystují se v mezenteriu. Tkáň skolexu degenerují na štíhlou, u báze silnější, tyčinkovitou strukturu. Pouzdro (cysta) je silnostěnné a skládá se ze dvou vrstev, z nichž vnitřní je tvořena

parazitem a vnější hostitelem (Obr. 7D). Cysta je vyplněna většinou čirou, mírně vazkou tekutinou a je obklopena fibrózní či nekrotickou tkání (Rao, 1954, 1960; Devi, 1975; Radhakrishnan a kol., 1983). Tento způsob uložení skolexu není znám u žádného jiného zástupce řádu Bothriocephalidea. Schopnost pronikat do stěny střeva, ale bez tvorby cyst, mají někteří zástupci čeledi Triaenophoridae – *Abothrium gadi* Beneden, 1871, *Anchistrocephalus microcephalus* (Rudolphi, 1819) a *Parabothrium bulbiferum* Nybelin, 1922 (Kuchta a Scholz, 2009).

Měření skolexu bylo provedeno pouze u jednoho exempláře (Obr. 7A), neboť u dalších vzorků nebylo možné přesně rozlišit deformovaný skolex od krčku. Zjištěné rozměry jsou však mnohem menší než rozměry uváděné Subhadrhou (1955) a rozměry odhadnuté z originálních nákresů *P. ganapatii* (Rao, 1960) (Tab. 9). Vzhledem k velké deformaci a degeneraci, ke které dochází v přední části skolexu, lze očekávat velkou variabilitu ve tvaru a velikosti této struktury.

Srovnání s ostatními autory nebylo možné vzhledem k nedostatku údajů (Tab. 9), avšak vzhledem k obrovské variabilitě ve zjištěných rozměrech se lze domnívat, že tento znak nebude vhodným identifikačním znakem.

Variabilita v rozměrech cirového vaku je relativně velká (66–192) (Tab. 9), což je pravděpodobně způsobeno rozdílným stupněm zralosti segmentů a mírou roztlaku preparátu, stejně jako u druhu *O. sauridae*.

Variabilita v rozměrech vajíček (délka 39–74, šířka 23–42) vznikla při měření vajíček z trvalých preparátů. Nafixovaná vajíčka pozorovaná v alkoholu (9E) vykazovala ve srovnání s dostupnými literárními údaji menší rozdíly v rozměrech – délka 50–74 (n=96), šířka 33–42 (n=96) (Tab. 9). Subhadrha (1955) pozorovala operkulum až u vajíček ve vodě, ve kterých probíhalo formování onkosféra (4. den po uvolnění z dělohy). Na našem materiálu bylo operkulum přítomno již na vajíčkách v děloze tasemnic (Obr. 8D, E, 9E).

3. Rozlišovací znaky mezi druhy *Oncodiscus sauridae* a *Penetrocephalus ganapatii*

3.1. Skolex

Nejvýraznějším rozlišovacím znakem mezi druhy *Oncodiscus sauridae* a *Penetrocephalus ganapatii* je tvar skolexu a jeho lokalizace v těle hostitele. *O. sauridae* je vybaven dobře vyvinutým, velkým, tvarově variabilním skolexem s výrazně vyvinutými bothriemi s výrazně našasenými okraji a s apikálním diskem ozbrojeným háčky (Obr. 3, 5A, B, E, 6A–D). Skolex je přichycen v lumen střeva, pylorických přívěscích a výjimečně může

pronikat i do stěny střeva. Strobila začíná hned za skolexem. Skolex druhu *P. ganapattii* je menší, bothrie nemají nařasené okraje. U dospělců je skolex spolu s přední částí strobily změněn na *skolex deformatus* (Obr. 7A), který je encystován v mezenteriu, na pylorických přívěscích či játrech (Obr. 7D, 9A). V cystě dochází k degeneraci tkáně skolexu.

3.2. Strobila

Tvar segmentů těchto druhů je také odlišný. Posterolaterální okraje jednotlivých segmentů druhu *P. ganapattii* se značně překrývají a mají výrazně křídlovitý tvar (Obr. 7B, 8A, B, 9B, C), zatímco segmenty *O. sauridae* nejsou zakončeny tak výraznými křídly (Obr. 4A, B, 5C, D, F, 6E–G). Rozměry strobily druhů *Oncodiscus sauridae* a *Penetrocephalus ganapattii* se liší již na úrovni nezralých segmentů. Délka zralého segmentu v poměru k šířce je u druhu *O. sauridae* mnohem menší (1:5) než u *P. ganapattii*, kde jsou segmenty mnohem širší než delší 1:14 (Tab. 7 a 9). Podélná svalovina podstatně lépe vyvinutá u druhu *P. ganapattii* (Obr. 7B, C, 9B) než u *O. sauridae*.

Počet varlat se mezi zmíněnými druhy také liší, avšak existuje zde překryv hodnot (Tab. 5, 8).

3.3. Geografické rozšíření a prevalence

Areál výskytu studovaných zástupců se značně překrývá, ale zatímco *O. sauridae* se vyskytuje ve velké části Indopacifiku (od Perského zálivu a východního pobřeží Afriky, přes Indii, Indonésii a Austrálii, až po japonské Vnitřní moře), výskyt *P. ganapattii* je znám, i přes Yamagutiho rozsáhlé studie v Tichém oceánu, pouze z Indického oceánu (Bengálský záliv a Indonésie) (Tab. 3).

Hostitelské spektrum *O. sauridae* a *P. ganapattii* se téměř úplně překrývá. Jedinou výjimkou je hostitel *S. longimanus*, u kterého byl nalezen pouze druh *O. sauridae*.

Prevalence je u obou srovnávaných druhů poměrně vysoká. V rámci této studie byla zjištěna kolem 10%. Podrobná studie byla provedena Radhakrishnanem a kol. (1983), kteří zjišťovali výskyt tasemnic u ještěrohlovce *S. tumbil* v průběhu roku (červenec – listopad). V této studii byly rozlišovány dva druhy *P. ganapattii* (celková prevalence 57%) a *B. indicus* (= *O. sauridae*) (celková prevalence 3%). Druh *P. ganapattii* byl nalézán během celého období, kdežto výskyt *B. indicus* byl zjištěn jen v období říjen – listopad. Nejvyšší intenzita infekce byla zaznamenána u ryb vyšetřených v průběhu října a listopadu. Prevalence byla v tomto období 100% u *P. ganapattii* a až 27% u *B. indicus*. Nejnižší prevalence byly u druhu *P. ganapattii* zjištěny v průběhu července (35%). Jediní z nových

sběrů pocházejí z odlišné geografické oblasti (jižně od rovníku) a z jiného období roku (leden – duben). Proto není možnost srovnat nové údaje s údaji Radhakrishnana a kol. (1983).

3.4. Fylogenetické vztahy

Oba studovaní zástupci jsou si fylogeneticky blízce příbuzní (Brabec – nepublikované údaje). Unikátním morfologickým znakem typickým pro oba taxony je zřejmě pozice vagíny, která je umístěna laterálně od cirového vaku, zatímco u všech ostatních zástupců čeledi Bothriocephalidae je lokalizována posteriorně. Charakteristickým morfologickým znakem obou studovaných druhů je také tvar segmentů, jejichž posterolaterální konce tvoří křídlaté výběžky, které jsou zvláště výrazné u druhu *P. ganapattii*. Podobné výběžky jsou v rámci Bothriocephalidea známy pouze u některých druhů čeledí Echinophallidae a Bothriocephalidae, kde se však vyskytují pouze u několika zástupců (*Bothriocephalus antarcticus* Wojciechowska, Pisano et Zdzitowiecki, 1995; *B. bengalensis* Devi, 1975; *B. branchiostegi* Yamaguti, 1952; a *B. gadellus* Blend et Dronen, 2003). Nejvýraznější je tento znak u druhu *B. gadellus*, kde je velmi podobný jako u *P. ganapattii*. Souvislost mezi přítomností tohoto znaku a příbuzností bothriocephalidních tasemnic bude možné posoudit až na základě molekulární analýzy sekvencí těchto druhů.

VIII. ZÁVĚRY

1. Na základě revize bothriocephalidních tasemnic z dostupných ryb rodu *Saurida* (Pisces: Synodontidae) byla prokázána platnost pouze dvou druhů: *Oncodiscus sauridae* Yamaguti, 1934 a *Penetrocephalus ganapattii* (Rao, 1954).
2. Popisy obou druhů (*O. sauridae* a *P. ganapattii*) byly doplněny a srovnány s literárními údaji.
3. Na základě srovnávací studie morfologie a morfometrie byla potvrzena synonymizace druhu *Tetrapapillocephalus magnus* s druhem *Oncodiscus sauridae*.
4. Rod *Oncodiscus* je monotypický a obsahuje jeden platný druh *O. sauridae* stejně jako rod *Penetrocephalus*, který obsahuje jediný druh *P. ganapattii*.
5. Byly ustanoveny rozlišovací znaky mezi oběma sympatricky se vyskytujícími druhy tasemnic. *Oncodiscus sauridae* se liší od *Penetrocephalus ganapattii* následujícími znaky:
 - i) Skolex uložen v lumen střeva, nemění se na *skolex deformatus* a neencystuje (penetruje stěnou střeva, mění se na *skolex deformatus* a encystuje se v mezenteriu).
 - ii) Skolex oválný až vějířovitý, bothrie se zřasenými okraji, apikální disk vyzbrojen háčky (podélný, bothrie bez výrazných okrajů, bez apikálního disku a háček).
 - iii) Strobila je kraspedotní, užší, segmenty širší než delší (1:5) [výrazně kraspedotní, robustní, mnohem širší než delší (1:14)].
 - iv) V segmentu početnější varlata – až 100 (méně početná – do 60).
 - v) Areál výskytu zahrnuje Tichý i Indický oceán (nezahrnuje Tichý oceán).
6. Druh *P. ganapattii* a vajíčka *O. sauridae* byli poprvé studováni pomocí skenovacího elektronového mikroskopu (SEM).
7. Studování zástupci jsou unikátní v rámci čeledi Bothriocephalidae v pozici vaginy vzhledem k cirovému vaku. *P. ganapattii* je unikátní způsobem přichycení v hostiteli, kdy penetruje stěnou střeva a encystuje se v mezenteriu. *O. sauridae* je jediným mořským zástupcem této čeledi, který má skolex vyzbrojený háčky.

IX. LITERATURA

- **Abe T., Pathansali D. 1974:** Synodontidae. In: W. Fischer and P.J.P. Whitehead (eds.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Indian Ocean (Fishing Area 57) and Western Central Pacific (Fishing Area 71). Volume 4. FAO, Rome, pp. 1–14.
- **Adjei E.L., Barnes A., Lester R.J.G. 1986:** A method for estimating possible parasite-related host mortality, illustrated using data from *Callitetrarhynchus gracilis* (Cestoda: Trypanorhyncha) in lizardfish (*Saurida* spp.). *Parasitology* 92: 227–243.
- **Ariola V. 1900:** Revisione della famiglia Bothriocephalidae s. str. *Archives de Parasitologie* 3: 369–484.
- **Baer J.G. 1950:** Phylogénie et cycles évolutifs des cestodes. *Revue Suisse de Zoologie* 57: 553–558.
- **Bauchot M.-L. 1987:** Poissons osseux. In W. Fischer, M.L. Bauchot and M. Schneider (eds.) Fiches FAO d'identification pour les besoins de la pêche. (rev. 1). Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. II. Commission des Communautés Européennes and FAO, Rome, pp. 891-1421.
- **Beneden P.J. in Carus J.V. 1863:** Räderhiere, Würmer, Echinodermata, Coelenterata und Protozoen. In: Handbuch der Zoologie 11. Peters, Carus and Gerstaecker, Liepzig.
- **Beveridge I. 2001:** The use of life-cycle characters in studies of the evolution of cestodes. In: D.T.J. Littlewood, R.A. Bray (eds.) Interrelationships of the Platyhelminthes. The Systematic Association Special Volume Series 60, Taylor & Francis, London and New York, pp. 250–256.
- **Bharathalakshmi B., Sudha M. 1999:** On a new species *Thynnascaria visakhensis* (Nematoda: Anisakidae) from the intestine of *Saurida undosoquamis* (Richardson) of Visakhapatnam. *Uttar Pradesh Journal of Zoology* 19: 65–69.
- **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.
- **Bray R.A. 1990:** Hemiuridae (Digenea) from marine fishes of the southern Indian Ocean: Dinurinae, Elytrophallinae, Glomericirrinae and Plerurinae. *Systematic Parasitology* 17: 183–217.

- **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, pp. 205–247.
- **Bray R.A., Jones A., Hoberg E.P. 1999:** Observations on the phylogeny of the cestode order Pseudophyllidea Carus, 1863. *Systematic Parasitology* 42: 13–20.
- **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.
- **Brooks D.R., McLennan D.A. 1993:** Parascript: parasites and the language of evolution. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 429 pp.
- **Broad G. 2003:** Fishes of the Philippines. Anvil Publishing, Inc., Pasi City, 510 pp.
- **Burhanuddin, Djamali A. 1983:** Pengamatan larva Anisakidae pada ikan laut di laut Jawa dan sekitarnya. *Osean Indonesia* 16: 19–27.
- **Caira J.N., Littlewood D.T.J. 2001:** Worms, Platyhelminthes. Encyclopedia of Biodiversity. Volume 5. Academic Press, pp. 863–899.
- **Caira N.J., Jensen K., Healy C.J. 1999:** On the phylogenetic relationships among tetraphyllidean, lecanicephalidean and diphyllidean tapeworm genera. *Systematic Parasitology* 42: 77–151.
- **Caira N.J., Scholz T., Georgiev B.G. 2006:** Cestode systematics and phylogeny move forward. *Systematic Parasitology* 65: 171–174.
- **Campbell R.A. 1979:** Two new genera of pseudophyllidean cestodes from deep-sea fishes. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 46: 74–78.
- **Campbell R.A. 1983:** Parasitism in the deep sea. In: G. T. Rowe (ed.) The Sea. Wiley and Sons Inc., New York, pp. 473–552.
- **Campbell R.A., Beveridge I. 1994:** Order Trypanorhyncha Diesing, 1863 In: Khalil, L.F., Jones, A., Bray, R.A. (eds.), Keys to the cestode parasites of vertebrates. Commonwealth Agricultural Bureaux International, Wallingford, pp. 51–148.
- **Canaris A.G., Gardner S.L. 2003:** Bibliography of helminth species described from African vertebrates 1800-1967. Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, HWML-WWW, 1: (no. 2.), 100 pp.
- **Collard S.B. 1970:** Some aspects of host-parasite relationships in mesopelagic fishes. In: S. F. Snieszko (ed.), American Fisheries Society on Diseases of Fishes and Shellfishes. American Fisheries Society, New York, pp. 57–68.

- **Cooper A.R. 1914:** On the systematic position of *Haplobothrium globuliforme* Cooper. *Transactions of the Royal Society of Canada* 8: 1–5.
- **Cooper A.R. 1917:** A morphological study of bothriocephalid cestodes from fishes. *Journal of Parasitology* 4: 33–39.
- **Cressey R., Boyle Cressey H. 1976:** The parasitic copepods of Indo-West Pacific Lizardfishes (Synodontidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 296: 1–71.
- **Cressey R.F., Waples R.S. 1984:** Synodontidae. In: W. Fischer and G. Bianchi (eds.) *FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing Area 51). Volume 4.* FAO, Rome, pp. 1–28.
- **Delyamure S.L., Skriabin A.S., Serdyukov A.M. 1985:** Diphyllbothriids–tapeworms of man, mammals and birds. In: E.V. Sudarikov (ed.) *Principles of cestodology*, Vol. 11. Nauka, Moscow, 200 pp. (V ruštině).
- **Devi R.P. 1975:** Pseudophyllidean cestodes (Bothriocephalidae) from marine fishes of Waltair Coast bay of Bengal. *Rivista di Parassitologia* 36: 279–286.
- **Dhandayuthapani S., Nellaaippan K., Ramalingam K. 1983:** Quinones in *Penetrocephalus ganapatii* (Cestoda: Pseudophyllidea). *Journal of Parasitology* 69: 996–998.
- **Draoui A., Maamouri F. 1997:** Observations sur le développement de *Clestobothrium crassiceps* (Rud., 1819) (Cestoda: Pseudophyllidea) parasite intestinal de *Merluccius merluccius* L., 1758 (Teleostei). *Parasite* 4: 81–82.
- **Dubinina M.N. 1980:** Importance of attachment organs in the evolution of tapeworms. *Parazitologicheskii Sbornik* 29: 65–83. (V ruštině).
- **Dubinina M.N. 1982:** Parasitic worms of the class Amphilinida (Platyhelminthes). Nauka, Leningrad, 143 pp. (V ruštině).
- **El-Naffar M.K.I., Gobashy A., El-Etreby S.G., Kardousha M.M. 1992:** General survey of helminth parasites genera of Arabian Gulf fishes (Coast of United Arab Emirates). *Arab Gulf Journal of Scientific Research* 10: 99–110.
- **Euzet L.M. 1959:** Recherches sur les cestodes tétraphyllides des sélaciens des côtes de France. Thèse de la Faculté des Sciences de Montpellier, Montpellier, France, 263 pp.
- **Euzet L.M. 1974:** Essai sur la phylogénèse des cestodes à la lumière de faits nouveaux. *Proceedings of the Third International Congress of Parasitology*, Vol. 1. Facta Publications, Vienna, Austria, pp. 378–379.
- **Euzet L.M. 1982:** Problèmes posés par la spécificité parasitaire des cestodes Proteocephalidea et Pseudophyllidea parasites de poissons. 2ème Symposium sur la

Spécificité Parasitaire des Parasites de Vertébrés, 13–17 April 1981. *Mémoires du Museum National D'Histoire Naturelle* 123: 279–287.

- **Euzet L., Świdorski Z., Mokhtar-Maamouri F. 1981:** Ultrastructure comparée du spermatozoïde des cestodes. Relations avec la phylogénèse. *Annales de Parasitologie* 56: 247–259.
- **Freeman R.S. 1973:** Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. *Advances in Parasitology* 11: 481–557.
- **Freze V. 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.
- **Froese R., Pauly D. (eds.) 2008:** FishBase. World Wide Web electronic publication, accessed April 2008. <http://www.fishbase.org>.
- **Fuhrmann O. 1931:** Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes: Cestoidea. In W. Kükenthal and T. Krumbach (eds.), *Handbuch der Zoologie*. Walter de Gruyter and Co., Berlin, pp. 141–416.
- **Ganapati P.N., Rao K.H. 1955:** On *Bothriocephalus indicus* sp. nov. (Cestoda) from the gut of marine fish, *Saurida tumbil* (Bloch). *Journal of the Zoological Society of India* 7: 177–181.
- **Gibson D.I. 1994:** Order Amphilinidea Poche 1922. In: L.F. Khalil, A. Jones, and R.A. Bray (eds.) *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates*. CAB International, Wallingford, pp. 3–10.
- **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.
- **Heemstra P.C. 1995:** Synodontidae. In: M. M. Smith and P. C. Heemstra (eds.) *Smiths' sea fishes* (revised edition). Southern Book Publishers, Grahamstown, pp. 270–273.
- **Hoberg E.P., Mariaux J., Brooks D.R. 2001:** Phylogeny among orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae): integrating morphology, molecules and total evidence. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (eds.), *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London, pp. 112–126.

- **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.
- **Hoberg E.P., Jones A., Bray R.A. 1999:** Phylogenetic analysis among the families of the Cyclophyllidea (Eucestoda) based on comparative morphology, with new hypotheses for co-evolution in vertebrates. *Systematic Parasitology* 42: 51–73.
- **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.
- **de Chambrier A. 2001:** A new tapeworm from the Amazon, *Amazotaenia yvetteae* n. gen., n. sp., (Eucestoda: Proteocephalidea) from the siluriform fishes *Brachyplatystoma filamentosum* and *B. vaillanti* (Pimelodidae). *Revue Suisse de Zoologie* 108: 303–316.
- **de Chambrier A., Coquille S.C., Brooks D.R. 2006:** *Ophiotaenia bonneti* sp. n. (Eucestoda: Proteocephalidea), a parasite of *Rana vaillanti* (Anura: Ranidae) in Costa Rica. *Folia Parasitologica* 53: 125–33.
- **de Chambrier A., Vaucher C. 1997:** Révision des cestodes (Monticelliidae) décrits par Woodland (1934) chez *Brachyplatystoma filamentosum* avec redéfinition des genres *Endorchis* Woodland, 1934 et *Nomimoscolex* Woodland, 1934. *Systematic Parasitology* 37: 219–233.
- **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.
- **Chandra K.J. 1985:** Records of some trypanorhynch plerocercoids in teleosts of Andhra coast. *Indian Journal of Parasitology* 9: 135-137.
- **Chandra K.J., Rao K.H. 1985:** Two new species of Tentaculariidae Poche, 1926 (Cestoda: Trypanorhyncha) from marine fishes of Waltair. *Rivista di Parassitologia* 2: 439–443.
- **Chandra K.J., Rao K.H., Shyamasundari K. 1985:** Observations on the histology and histochemistry of *Penetrocephalus* plerocercoid (Pseudophyllidea: Cestoda). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 94: 11–19.
- **Chao D. 1985:** Survey of *Anisakis* larvae in marine fish of Taiwan. *International Journal of Zoonoses* 12: 233–237.

- **Chervy L. 2002:** The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1–33.
- **Inoue T., Nakabo T. 2006:** The *Saurida undosquamis* group (Aulopiformes: Synodontidae), with description of a new species from southern Japan. *Ichthyological Research* 53: 379–397.
- **Jadhav B.V., Shinde G.E. 1981:** A new species of *Oncodiscus* Yamaguti, 1934 (Cestoda: Tetraphyllidea) from India. *Proceedings of the Indian Academy of Parasitology* 2: 26–27.
- **Jones A. 1994:** Order Haplobothriidea Joyeux & Baer, 1961. In: L.F. Khalil, A. Jones, and R.A. Bray (eds.) Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, Wallingford, pp. 249–251.
- **Joyeux C.H., Baer J.G. 1961:** Classe des Cestodes. In: P. P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie*, Vol. 4, Fasc. 1. Platyhelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens, Mason et Cie, Paris, pp. 327–560.
- **Justine J.L. 1998:** Spermatozoa as phylogenetic characters for the Eucestoda. *Journal of Parasitology* 84: 385–408.
- **Kamegai S., Ichihara A. 1972:** A check list of the helminths from Japan and adjacent areas. Part I. Fish parasites reported by S. Yamaguti from Japanese waters and adjacent areas. *The Research Bulletin of the Meguro Parasitological Museum* 6: 1–43.
- **Kardousha M.M. 1999:** Helminth parasite larva collected from Arabian Gulf fish. II. First record of some trypanorhynch cestodes from economically important fishes. *Arab Gulf Journal of Scientific Research* 17: 255–276.
- **Kardousha M.M., Mahmoud M. 1999:** The first record of *Philometra lateolabracis* Yamaguti, 1935 (Nematoda: Spirurida: Philometridae) from teleost fishes of the Arabian Gulf. *Qatar University Science Journal* 18: 131–136.
- **Kennedy C.R. 1996:** Establishment, survival and site selection of the cestode *Eubothrium salvelini* in brown trout, *Salmo trutta*. *Parasitology* 112: 347–355.
- **Khalil L.F., Abu-Hakima R. 1985:** *Oncodiscus sauridae* Yamaguti, 1934 from *Saurida undosquamis* in Kuwait and a revision of the genus *Oncodiscus* (Cestoda: Bothriocephalidae). *Journal of Natural History* 19: 783–790.
- **Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. (eds.) 1994:** Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, 447 pp.
- **Klimpel S., Seehagen A., Palm H. W., Rosenthal H. 2001:** Deep-water metazoan fish parasites of the world. Logos, 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. Ph.D. Thesis, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 97 pp.
- **Kuchta R., Scholz T. 2004:** *Bathyceustus brayi* n. gen. and n. sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from the deep-sea fish *Notacanthus bonaparte* in the northeastern Atlantic. *Journal of Parasitology* 90: 316–321.
- **Kuchta R., Scholz T. 2006:** *Australicola pectinatus* n. gen. and n. sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from deep-sea fish *Beryx splendens* from Tasmania. *Journal of Parasitology* 92: 126–129.
- **Kuchta R., Scholz T. 2007:** Diversity and distribution of fish tapeworms of the “Bothriocephalidea” (Eucestoda). *Parassitologia* 49: 21–38.
- **Kuchta R., Scholz T. 2008:** A new triaenophorid tapeworm from the blackfish *Centrolophus niger*. *Journal for Parasitology*. 94: 500–504.
- **Kuchta R., Scholz T., Bray R.A. 2009:** Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec et Bray 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnosis and key to families and genera. *Systematic Parasitology* (submitted on 25th January 2008).
- **Kuchta R., Scholz T., Brabec J., Bray R.A. 2008a:** 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., Brabec J., Jirsová D., Gustinelli A. 2008b:** Bothriocephalidean tapeworms (Cestoda) from the blackfish, *Centrolophus niger*. *Folia Parasitologica*. (In press).
- **Kuperman B.I. 1973:** Tapeworms of the genus *Triaenophorus*, Parasites of Fish. Experimental Systematics, Ecology. Nauka, Akademia Nauk SSSR, Leningrad, Russia, 208 pp. (V ruštině).
- **Leontovich O.N., Valovaya M.A. 1989:** Description of progenetic cestode genus *Diplocotyle olrikii* (Pseudophyllidea, Cyathocephalidae) from *Gammarus oceanicus*. *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Seriya Biologiya* 16: 39–52 (V ruštině).

- **Levron C., Bruňanská M., Kuchta R., Freeman M., Scholz T. 2006:** Spermatozoon ultrastructure of pseudophyllidean cestode *Paraechinophallus japonicus*, a parasite of deep-sea fish *Psenopsis anomala* (Perciformes: Centrolophidae). *Parasitology Research* 100: 115–121.
- **Li L., An R.Y., Zhang L.P. 2007:** A new species of *Hysterothylacium* (Nematoda : Anisakidae) from marine fishes from Yellow Sea, China, with a key to the species of the genus *Hysterothylacium*. *Zootaxa* 1614: 43–52.
- **Linnaeus C. 1758:** Systema naturale per regna tria naturale, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimal, reformata. Vol. 1, 823 pp.
- **Lim L.H.S., Timofeeva T.A., Gibson D.I. 2001:** Dactylogyridean monogeneans of the siluriform fishes of the Old World. *Systematic Parasitology* 50: 159–197.
- **Littlewood D.T.J., Rohde K., Clough K.A. 1999:** Interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 75–114.
- **Lönnberg E. 1889:** Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande cestoder. *Bihang till Kongliga Svanska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 14: 1–69.
- **Lühe M. 1899:** Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 9: 30–55.
- **Lühe M. 1902:** Revision meines Bothriocephaliden Systeme. *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten* 31: 318–331.
- **Lumsden R.D. 1975:** The Tapeworm Tegument: A Model System for Studies on Membrane Structure and Function in Host-Parasite Relationships. *Transactions of the American Microscopical Society* 94: 501–507.
- **MacKinnon B.M., Burt M.D.B. 1985:** Ultrastructure of spermatogenesis and the mature spermatozoon of *Haplobothrium globuliforme* Cooper, 1914 (Cestoda: Haplobothrioidea). *Canadian Journal of Zoology* 63: 1478–1487.
- **Mackiewicz J.S. 1994:** Order Caryophyllidea van Beneden in Carus, 1863. In: L.F. Khalil, A. Jones, and R.A. Bray (eds.) Keys to the cestode parasites of vertebrates CAB International, Wallingford, pp. 21–43
- **Mamaev Y.L., Parukhin A.M. 1970:** Monogenoidea *Osphyobothrus yamaguti*. (Monogenoidea, Diclidophoridae). *Parazitologiya* 4: 305–311. (V ruštině).
- **Mariaux J. 1998:** A molecular phylogeny of the Eucestoda. *Journal of Parasitology* 84: 114–124.

- **Mateo E., Bullock W.L. 1966:** *Neobothriocephalus aspinosus* gen. et sp. n. (Pseudophyllidea: Parabothriocephalidea), from the Peruvian marine fish *Neptomenus crassus*. *Journal of Parasitology* 52: 1070–1073.
- **Mola P. 1921:** Une nuova classifica di cestode. Sassari.10 pp.
- **Mola P. 1928:** Per una nuova classifica dei cestode. Sassari.22 pp.
- **Mundy, B.C., 2005:** Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago. *Bishop Museum Bulletins in Zoology* 6: 1–704.
- **Myers R.F. 1999:** Micronesian reef fishes: a comprehensive guide to the coral reef fishes of Micronesia. 3rd Revised and expanded edition. Coral Graphics, Barrigada, Guam. 330 pp.
- **Nybelin O. 1922:** Anatomisch-systematische Studien über Pseudophyllideen. *Göteborgs kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar* 26: 1–128.
- **Okaka C.E. 2000:** Maturity of the procercoid of *Cyathocephalus truncatus* (Eucestoda: Spathebothriidea) in *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) and tapeworm life cycle using the amphipod as the sole host. *Helminthologia* 37: 153–157.
- **Olson P.D., Caira J.N. 1999:** Evolution of the major lineages of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoidea) inferred from 18S ribosomal DNA and elongation factor-1a. *Journal of Parasitology* 85: 1134–1159.
- **Olson P.D., Caira J.N. 2001:** Two new species of *Litobothrium* Dailey, 1969 (Cestoda: Litobothriidea) from thresher sharks in the Gulf of California, Mexico, with redescriptions of two species of the genus. *Systematic Parasitology* 48: 159–177.
- **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.
- **Oshmarin P.G. 1965:** Materials on the trematode fauna of marine and freshwater fishes of the Democratic Republic of Viet Nam. In: Leonov, A.A., Mamaev, Yu.L. and Oshmarin, P.G. (eds.) *Paraziticheskie Chervi Domashnikh i Dikikh Zivotnykh*. Vladivostok, pp.213–249. (V ruštině).
- **Overstreet R.M. 1968:** Parasite of the inshore lizardfish, *Synodus foetens*, from South Florida, including a description of a new genus of Cestoda. *Bulletin of Marine Science* 18: 444–470.
- **Palm H.W. 2004:** The Trypanorhyncha Diesing, 1863. PKSPL-IPB Press, Bogor, x + 710 pp.

- **Palm H.W., Walter T., Schwerdtfeger G., Reimer L.W. 1997:** *Nybelinia* Poche, 1926 (Cestoda: Trypanorhyncha) from the Mozambique coast with description of *N. beveridgei* sp. nov. and systematic consideration on the genus. *South African Journal of Marine Science* 18: 273–285.
- **Parukhin A.M. 1976:** Parasitic worms of food fishes from the southern seas. Naukova Dumka, Kiev, 182 pp. (V ruštině).
- **Paxton J.R., Hoese D.F., Allen G.R., Hanley J.E. 1989:** Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. *Zoological Catalogue of Australia*, Vol. 7. Australian Government Publishing Service, Canberra, 665 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).
- **Premvati G. 1969:** Studies on *Haplobothrium bistrobilae* sp. nov. (Cestoda: Pseudophyllidea) from *Amia calva* L. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 36: 55–60.
- **Protasova E.N. 1974:** On the systematics of cestodes of the order Pseudophyllidea, parasites of fish. *Trudy GELAN* 24: 133–144. (V ruštině).
- **Protasova E.N. 1977:** *Cestodes of fish – Bothriocephalata*. Principles of cestodology Vol. 8. Nauka, Moscow. 298 pp. (V ruštině).
- **Protasova E.N., Mordvinova T.N. 1986:** A ptychobothriid cestode, *Tetrapapillocephalus magnus* n. g., n. sp. (Pseudophyllidea, Ptychobothriidae) from marine fish. *Parazitologiya* 20: 313–316. (V ruštině).
- **Protasova E.N., Parukhin A.M. 1986:** New genera and species of cestodes (Pseudophyllidea, Amphicotylidae) from marine fishes. *Parazitologiya* 20: 278–287. (V ruštině).
- **Protasova E.N., Roytman V.A. 1995:** Cyathocephalata, tapeworm helminthes of marine and freshwater fish (Cestoda: Pseudophyllidea: Cyathocephalata). Basics of cestodology. Vol. 12. Institute of Parasitology, RAS, Moscow. 134 pp. (V ruštině).
- **Purivirojkul W., Areechon N. 2008:** A survey of parasitic copepods in marine fishes from the Gulf of Thailand, Chon Buri Province. *Kasetsart Journal Natural Sciences* 42: (in press).
- **Rajyalakshmi I. 1994:** *Camallanus sauridai* n. sp. (Nematoda: Camallanidae) from the intestine of marine fish, *Saurida undosquamis* (Richardson). *Rivista di Parassitologia* 11: 353–360.

- **Rajyalakshmi I., Rao K.H., Shyamasundari K. 1991:** *Hysterothylacium pseudo-tumbili* n.sp. (Nematoda: Anisakidae) from the marine fishes of Visakhapatnam, Bay of Bengal. *Boletin Chileno de Parasitologia* 46: 69–73.
- **Radhakrishnan S., Nair N.B., Balasubramanian N.K. 1983:** Adult cestode infection of the marine teleost fish *Saurida tumbil* (Bloch). *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 13: 75–97.
- **Rao K.H. 1954:** A new bothriocephalid parasite (Cestoda) from the gut of the fish *Saurida tumbil* (Bloch). *Current Science* 23: 333–334.
- **Rao K.H. 1960:** Studies on *Penetrocephalus ganapatii*, a new genus (Cestoda: Pseudophyllidea) from the marine teleost, *Saurida tumbil* (Bloch). *Parasitology* 50: 155–163.
- **Rau N., Rau A. 1980:** Commercial marine fishes of the Central Philippines (bony fish). German Agency for Technical Cooperation, Germany, 623 pp.
- **Rego A.A. 1997:** *Senga* sp., occurrence of a pseudophyllid cestode in Brazilian freshwater fish. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 92: 607.
- **Reimer L.W. 1984:** Haufig auftretende Helminthenlarven im Fleisch tropischer Fische. Wissenschaftliche Konferenz an der Wilhelm Piek-Universität Rostock: 84 pp.
- **Riede, K. 2004:** Global register of migratory species - from global to regional scales. Final Report of the R&D-Projekt 808 05 081. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, 329 pp.
- **Rohde K. 1994:** The minor groups of parasitic Platyhelminthes. *Advances in Parasitology* 33: 145- 234.
- **Russell B.C., Houston W. 1989:** Offshore fishes of the Arafura Sea. *Beagle* 6: 69–84.
- **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.
- **Sandeman I.M., Burt M.D.B. 1972:** Biology of *Bothrimonus* (= *Diplocotyle*) (Cestoda: Pseudophyllidea): ecology, life cycle, and evolution, a review and synthesis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 1381–1395.
- **Sathyanarayana M.C. 1982:** Incidence of trematode parasite, *Parapleururus sauridae*, in relation to season, sex and length of marine fish, *Saurida undosquamis*. *Indian Journal of Marine Science* 11: 188–189.
- **Shinde G.B. 1975:** On a new species of *Oncodiscus* Yamaguti, 1934 from marine fish in Andhra Pradesh, India. *Marathwada University Journal of Science* 14: 339–343.

- **Shindo S. 1972:** Note on the study on the stock of lizard fish, *Saurida tumbil* in the East China Sea. *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference* 13: 298–305.
- **Schmidt G.D. 1986:** CRC handbook of tapeworm identification. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida. 675 pp.
- **Scholz T. 1999:** Parasites in cultured and feral fish. *Veterinary Parasitology* 84: 317–335.
- **Scholz T., Hanzelová, V. 1998:** Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1958 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. *Studie AV ČR, Academia, Praha*, 118 pp.
- **Scholz T., Hanzelová V., Králová I., Griffiths D. 1998:** Synonymization of *Proteocephalus pollanicola* Gresson, 1952 (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of pollan, *Coregonus autumnalis pollanicola*, with *P. exiguus* La Rue, 1911. *Systematic Parasitology* 40, 35–41.
- **Schumacher G. 1914:** Cestoden aus *Centrolophus pompilus* (L.). *Zoologischer Jahrbücher, Abtheilung für Systematik* 36: 149–198.
- **Sommer C., Schneider W., Poutiers J.-M. 1996:** FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of Somalia. FAO, Rome, 376 pp.
- **Subhapradha C.K. 1955:** Two new bothriocephalids from marine fish *Saurida tumbil* (Bl.). *Proceedings of the Indian Academy of Science, Series B*, 41: 20–30.
- **Sudhakar S., Balaji K., Raja P., Thirumaran G., Veerappan N. 2006:** Parasite *Diphyllobothrium* sp., infected in lizard fish *Saurida tumbil* (Bloch) collected from Parangipettai adjacent coastal waters east coast of India. *Environment and Ecology Kalyani* 24: 1211–1212.
- **Surekha P., Vijayalakshmi C. 2005:** *Lecithochirium testelobatus* n. sp. (Digenea: Hemiuridae) from the lizard fish, *Saurida undosquamis* from Andhra Pradesh Coast. *Journal of Parasitic Diseases* 29: 143–146.
- **Surekha P., Vijayalakshmi C. 2007:** Population dynamics of metazoan parasites of marine lizardfish, *Saurida tumbil* from Visakhapatnam Coast. *Proceeding of the 19th National Congress of Parasitology*, 26–28 October 2007, Visakhapatnam, p. 68.
- **Škeříková A., Hypša V., Scholz T. 2004:** A paraphyly of the genus *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808 (Cestoda: Pseudophyllidea) inferred from internal transcribed spacer – 2 and 18S ribosomal DNA sequences. *Journal of Parasitology* 90: 612–617.

- **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.
- **Tyler G.A. 2006:** A monograph on the Diphyllidea (Platyhelminthes: Cestoda). Tapeworms of Elasmobranchs, Part 2. Bulletin of the University of Nebraska State Museum 20, 390 pp.
- **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, 750 pp.
- **Wardle R.A., McLeod J.A., Radinovsky S. 1974:** Advances in the zoology of tapeworms, 1950–1970. University of Minnesota Press, Minneapolis, 275 pp.
- **Woodland W.N.F. 1935a:** Additional cestodes from the Amazon siluroids pirarará, dorad, and sudobim. *Proceedings of the Zoological Society of London* 104: 851–862
- **Woodland W.N.F. 1935b:** Some more remarkable cestodes from Amazon siluroid fish. *Parasitology* 27: 207–225.
- **Yamada U., Shirai S., Irie T., Tokimura M., Deng S., Zheng Y., Li C., Kim Y.U., Kim Y.S., 1995:** Names and Illustrations of Fishes from the East China Sea and the Yellow Sea. Overseas Fishery Cooperation Foundation, Tokyo, 288 pp.
- **Yamaguti S. 1934:** Studies on the helminth fauna of Japan. Part 4. Cestodes of fishes. *Japanese Journal of Zoology* 6: 1–112.
- **Yamaguti S. 1952:** Studies on the helminth fauna of Japan. Part 49. Cestodes of fishes, II. *Acta Medicinæ Okayama* 8: 1–76.
- **Yamaguti S. 1959:** Systema Helminthum, Vol. II. The cestodes of vertebrates. Keigaku Publishing House, Tokyo, 860 pp.
- **Yamaguti S. 1968:** Cestode parasites of Hawaiian fishes. *Pacific Science* 22: 21–36.
- **Yurakhno M.V. 1992:** On the taxonomy and phylogeny of some groups of cestodes of the order Pseudophyllidea. *Parazitologiya* 26: 449–461. (V ruštině).
- **Zhang J.Y., Qiu Z.Z., Ding X.J. 1999:** Parasites and parasitic diseases of fishes Science Press, Beijing, 735 pp. (V čínštině).