红螯螯虾体表附生切头涡虫类研究概述

翁朝红* 钟赟民 文永婷 谢仰杰

集美大学水产学院,福建省水产生物育种与健康养殖工程研究中心 厦门 361021

摘要:随着红螯螯虾(Cherax quadricarinatus)养殖业的发展,附着于红螯螯虾体表的切头涡虫及其危 害已引起养殖业者的广泛关注。本文介绍了切头涡虫的分类地位和分布,详细描述了切头涡虫外部形 态和内部构造,并对切头涡虫的共生特性、食性、生活史、运动方式等生物学特点进行了概述,对切 头涡虫的危害和防治进行了总结和讨论。本综述可为红螯螯虾的养殖、切头涡虫病的了解与防治以及 相关研究提供参考。

关键词: 切头涡虫; 红螯螯虾; 形态结构; 生物学特点; 危害

中图分类号: S 945.4 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 03-469-09

Overview of Studies on the Temnocephalans Attached to the Body Surface of Red Claw Crayfish Cherax quadricarinatus

XIE Yang-Jie WENG Zhao-Hong* ZHONG Yun-Min WEN Yong-Ting HU Xiao-Teng Fujian Engineering Research Center of Aquatic Breeding and Healthy Aquaculture, Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China

Abstract: With the development of the red claw crayfish (Cherax quadricarinatus) aquaculture industry, Temnocephalans attached to the body surface of red claw crayfish and their hazards have attracted the attention of the industry. In this paper, the taxonomic status and distribution of Temnocephalans were summarized based on literatures. Then, their external morphology and internal structures were presented in detail. Additionally, their biological characteristics of symbiosis, feeding habits, life history and movement mode were described, and their harm to crayfish and their control measures were discussed. This review is considered to provide a reference for the red claw crayfish aquaculture, and to understand temnocephalans, their prevention and control.

Key words: Temnocephalan; Cherax quadricarinatus; Morphology; Biological characteristics; Hazard

软甲纲 (Malacostraca) 十足目 (Decapoda) 拟 螯虾总科 (Parastacoidea) 拟螯虾科

红螯螯虾(Cherax quadricarinatus)属于 (Parastacidae),原产于大洋洲北部,是澳大利 亚重要的淡水养殖种类 (顾志敏等 2003)。我 国早在20世纪90年代就已经将红螯螯虾引进

基金项目 福建省科技厅科技项目(No. 2019N0013);

第一作者介绍 谢仰杰, 男, 教授; 研究方向: 鱼虾类增养殖; E-mail: yjxie@jmu.edu.cn。

收稿日期: 2020-10-30, 修回日期: 2021-03-18 DOI: 10.13859/j.cjz.202103016

^{*} 通讯作者, E-mail: wengzhaohong@jmu.edu.cn;

养殖(舒新亚等 1989)。近年来随着我国克氏原螯虾(Procambarus clarkii)市场需求日增和养殖业的快速发展(慕峰等 2007),红螯螯虾养殖规模也快速扩大,甚至其养殖发展势头将超过克氏原螯虾,因为与克氏原螯虾相比,红螯螯虾有个体大、生长快、出肉率高、抗逆性强的特点。随着红螯螯虾养殖业的快速发展,病害问题也随之加剧(Saoud et al. 2013),其中切头涡虫病是最主要的寄生虫病(潘晓艺等2009)。切头涡虫病害严重时,大量虫体及其虫卵附着在红螯螯虾体表或鳃室,一方面影响螯虾的商品价值,另一方面也影响螯虾的生活与呼吸,严重附着导致螯虾大量死亡,从而影响养殖效益。

自1901年 Benham 将切头涡虫类列入扁形动物门后,切头涡虫类的研究已有100多年的历史(Cannon et al. 2001),许多动物学家对其形态、分类、分布、生态、演化等各方面进行了研究(唐仲璋1959,Jones et al. 1992,Sewell et al. 1995,Damborenea 1998,Sewell et al. 2006,Martinez-Aquino et al. 2017)。国内对于红螯螯虾切头涡虫病的报道甚少(吴志新等1998),相关文献资料较为零散。本文根据前人对切头涡虫病的研究报道,总结并概括切头涡虫的形态学、寄生行为及致病性特点等,便于人们对切头涡虫有全面的认识,了解其寄生行为的规律及可控性,为我国淡水螯虾养殖业的健康发展提供基础资料。

1 切头涡虫的分类及其分布

切头涡虫又称切头虫,是一类主要附着于螯虾、溪蟹等淡水甲壳类体表的涡虫,在分类上属于扁形动物门(Platyhelminthes)涡虫纲(Turbellaria)切头涡虫目(Temnocephalida)(陈广文 2001,Martínez-Aquino et al. 2014),是切头涡虫目所有种类的统称。世界上已发现的切头涡虫目动物有 5 科 24 属 125 种以上(Martínez-Aquino et al. 2014,Lenis et al. 2020),最大的一个科为 Temnocephalidae。已

知 *Temnocephala* 属有 39 种以上(Zivano et al. 2020)、*Temnosewellia* 属有 31 种以上,*Temnohaswellia* 属则有 14 种以上(Cannon et al. 2001)。这些切头涡虫分布范围广,是扁形动物共生种类中最多样的一个类群。

切头涡虫在热带地区和南半球各地的淡水 水域广泛分布,大洋洲是全球切头涡虫物种多 样性的中心。近年来,随着淡水螯虾的养殖业 在全球展开, 这些附着在淡水螯虾体表的切头 涡虫, 也随其寄主一起被引入全球的各个淡水 水域 (Edgerton et al. 2002, Tavakol et al. 2016, Ngamniyom et al. 2019)。澳大利亚、新西兰、 中美洲、南美洲、北美洲、印度、斯里兰卡、 巴尔干半岛、马来西亚、印度尼西亚、泰国、 日本、中国以及非洲国家均有报道(Cannon 1991, Oki et al. 1995, 吴志新等 1998, Edgerton et al. 2002, Volonterio 2009, Ngamniyom et al. 2014, Tavakol et al. 2016)。已发现共生或寄生 于红螯螯虾体上的切头涡虫有:辛氏切头虫 (Temnocephala semperi) (唐仲璋 1959, 许友 勤等 2006)、Diceratocephala boschmai(Cannon 1991, Volonterio 2009, Tavakol et al. 2016), Craspedella pedum (Tavakol et al. 2016), Temnosewellia sp. (Ngamniyom et al. 2019). Temnocephala rouxii 和 Notodactylus handschini (Cannon 1991), Decadidymus gulosus (Cannon 1991, Brand 2017) 及 D. valverdi (Brand 2017) 等。

在我国研究最多的是辛氏切头涡虫。1936年 Lee 在福建福州附近溪流中首次采集到附着在石蟹(Potamon denticulatus)体表的辛氏切头涡虫;唐仲璋(1959)在福建省福清当地溪流中再次发现附着在石蟹体表的辛氏切头涡虫;1986年李友松在闽北、闽中及闽东多地山区的福建华溪蟹(Sinopotamon fujianense)、武夷华溪蟹(S. wuyiensis)和福建马来溪蟹(Malayopotamon fukienese)身上都能采集到共生的辛氏切头涡虫,并发现溪蟹体表的平均附着率达 43.8%。温茹淑和刘琳(2001)在广

东红螯螯虾养殖场中也采集到辛氏切头涡虫。 吴志新等(1998)在红螯螯虾身上发现 Diceratocephala sp.。2020年我们调查发现 D. boschmai 在国内许多红螯螯虾养殖场流行(待 发表)。目前对我国切头涡虫类的研究仅限于 此,因此需要对我国的切头涡虫种类及其分布 进行更细致的调查研究。

2 切头涡虫的外部形态及内部结构

切头涡虫类形态独特,身体扁平,体表光滑,一般无运动纤毛,背部观静止时形如小乌贼,前端一般具有 5 个或 6 个触手,身体后端具有一圆形吸盘,体表常具有各式各样的合胞体板(syncytial plate),兼具涡虫类和吸虫类的特征。

2.1 切头涡虫的外部形态

切头涡虫大多数卵圆形,少数呈柱状或三角形。成体大小变化较大,有的种类长度仅几百微米,例如 *Craspedella pedum* (Tavakol et al. 2016); 有的种类长度达几毫米,例如 *D. boschmai*,体长达 5 mm 左右、体宽达 2 mm 左右(Ngamniyom et al. 2014)。切头涡虫体半透明、灰白色或者浅橘色,体表面覆盖大量感觉乳突,触手及后吸盘上数量更多(Brand 2017)。有的种类(如 *T. digitata*)体表具有微绒毛和散生的纤毛(Zivano et al. 2020)。 *C. pedum* 身体

后部具有 3 个横向、4 个向后和放射的乳头状的边裙(Tavakol et al. 2016)。大多数切头涡虫具有 5 个触手(图 1a),Scutariella和 Monodiscus属则分别具有 6 或 12 个触手(Edgerton et al. 2002),少数只有 1 对(图 1b)或无,例如 D. boschmai(Tavakol et al. 2016)和 Diceratocephalasp.(吴志新等 1998)都只有 1 对触手。切头涡虫身体后端或近末端腹侧具有附着器官或吸盘,吸盘往往具有柄或肉茎且肌肉发达;成对眼点位于触手基部(Tavakol et al. 2016,Brand 2017)。

2.2 切头涡虫的内部结构

2.2.1 体壁及肌肉 切头涡虫体表层是光滑的角质膜,皮层细胞紧贴角质膜下,为合胞体层(syncytial plate),皮层细胞内具杆状体。杆状体一般在触手和身体后部分布较多,特别是附着区域(Cannon et al. 2001)。

切头涡虫的肌肉组织十分发达,由外侧环肌、内侧纵肌以及其间的斜肌构成。发达的肌纤维结构使切头涡虫身体及触手伸缩自如,运动灵活。后吸盘的肌肉也极为发达,使切头涡虫能够牢固地附着在宿主体表(唐仲璋 1959)。 2.2.2 消化系统 切头涡虫的消化系统由口、咽和肠管组成。口位于身体前四分之一处,往往具有括约肌;咽与口相连,位于咽囊中,有的种类咽占据身体的中部,有的种类可达中后



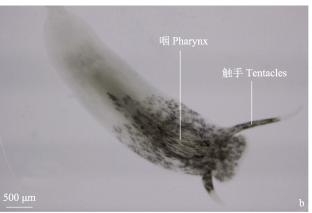


图1 切头涡虫 Craspedella pedum(a)和 Diceratocephala boschmai(b)显微结构

Fig. 1 Microscopic structure of Craspedella pedum (a) and Diceratocephala boschmai (b)

部,由强大的括约肌构成(图 2),咽在捕食时可翻出体外。咽后部紧连肠管,肠管袋形,占据体中段大部分。肠管由柱状上皮细胞组成(许友勤等 2006, Zivano et al. 2020)。

2.2.3 排泄系统 切头涡虫的排泄系统包括焰细胞、原肾管、排泄囊和排泄孔。体前端与口平行的两侧有一对能进行收缩的圆形或卵圆形排泄囊,排泄管从排泄囊的后缘汇入。当排泄囊收缩时,排泄囊两侧的体壁也同时向内缢缩,囊内的排泄物被顺势排出体外(唐仲璋1959)。排泄孔 1 对,位于身体前端背部或前腹部两侧,其周围的上皮层形成具有明显边界的排泄合胞体板(excretory syncytia)(图 2)(De León and et al. 2018,Zivano et al. 2020)。

2.2.4 生殖系统 切头涡虫雌雄同体。雌性生殖系统包括卵巢(ovary)、输卵管(oviduct)、

卵黄腺(vitellarium)、卵黄腺管(vitelline gland duct)、纳精囊(vesicula resorbiens)、阴道(vagina)和生殖腔(genital atrium)(图 2)。卵巢一个,呈卵圆形,常位于纳精囊和阴道之间。输卵管较短,卵细胞由输卵管进入成卵腔,与纳精囊和卵黄腺管连接。卵黄腺极为发达,为淡黄色,呈分支滤泡状,常广泛分布到肠的背侧、腹侧和两侧实质组织中。2 条卵黄管合并后汇入卵黄腔。阴道结构复杂,肌肉壁厚且硬,常具有阴道括约肌(Amato et al. 2011,Seixas et al. 2014)。纳精囊常常充满精子。

雄性生殖系统包括精巢(testis)、输精管(vasa deferentia)、储精囊(seminal vesicle)、前列腺(prostate)、射精管(ejaculatory duct)和阴茎(penis)(图 2)。精巢椭圆形(图 2),一般在肠管后段左右两侧各 1 对,且前端 1 对

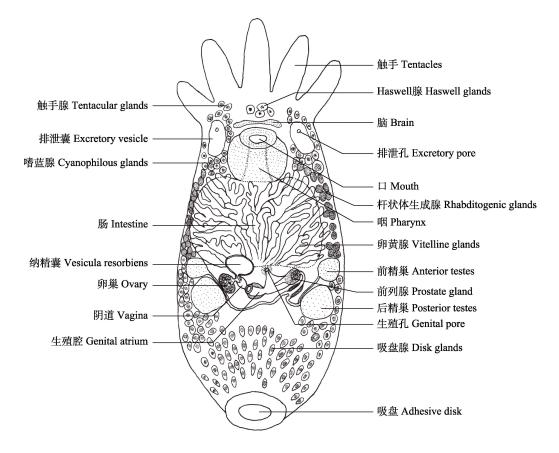


图 2 切头涡虫内部结构图解

Fig. 2 Diagram of Temnocephalan internal structure

睾丸相对较小,少数种类 1 对,极少数种类 (例如 Decadidymus gulosus) 具有 10 对 (Cannon 1991)。前后精巢之间有输精管相通,后一对精巢各有一条输精管与膨大的储精囊相连(许友勤等 2006)。储精囊与前列腺相连,前列腺连于射精管 (Seixas et al. 2014)。射精管基部膨大由几丁质环绕外周形成阴茎鞘,细长的阴茎可在交配时伸出。射精管内具有触毛,为种的分类依据。通常切头目的精巢比卵巢优先发育(唐仲璋 1959,Amato et al. 2011)。

2.2.5 分泌腺 切头涡虫的分泌腺通常有以下类型: 杆状体生成腺 (rhabditogenic glands), 呈团状或集合成束, 分布于从咽部之后的身体后部两侧 (图 2); 吸盘腺 (disk glands), 为分布于吸盘和生殖孔之间的身体两侧 1 或 2 团葡萄状组织 (图 2); Haswell 腺 (Haswell glands)为 2 小团细胞,位于眼点和脑之前 (Amato et al. 2011, Lenis et al. 2020)。有的种类还具有葡萄状 Cyanophilous 腺,位于身体前端两侧、排泄囊泡附近 (Seixas et al. 2018)。

3 切头涡虫的生物学特性

3.1 切头涡虫的宿主和栖息部位

淡水螯虾类特别是拟螯虾科(Parastacidae)动物是切头涡虫最主要的宿主(Cannon 1991),但作为一类体外共栖动物,切头涡虫的宿主特异性较低,其共生宿主具有一定广泛性,除了淡水螯虾类、溪蟹类、石蟹类(许友勤等 2006)、歪尾类(Seixas et al. 2018)等甲壳动物之外,它们还寄生于水生昆虫如巴西的蝎蝽科(Nepidae)、负子蝽科(Belostomatidae)、鱼蛉科(Corydalidae)(Vianna 2002)、石蛾(Barypenthus sp.)(Amato et al. 2011)等水生昆虫及幼体体表及其卵囊上,腹足类如福寿螺(Pomacea canaliculata)(Seixas et al. 2010)、蜒螺(Neritina zebra)(Seixas et al. 2015)等身上,甚至脊椎动物蛇颈龟(Hydromedusa tectifera)(Volonterio 2010)、南美彩龟

(Trachemys dorbigni) (Seixas et al. 2014) 体表也有切头涡虫附着的记录。在很多养殖淡水螯虾身上同时发现不同种类切头涡虫,在红螯螯虾体表和附肢上曾发现 4 种切头涡虫一起附着 (Brand 2017)。D. boschmai 可以附着在包括红螯螯虾在内 10 种以上淡水螯虾体表(Edgerton et al. 2002,Tavakol et al. 2016)。正因为切头涡虫的宿主特异性低,以至于其能广泛地传播和分布。

切头涡虫对宿主存在一定的选择性。许友勤等(2006)将辛氏切头涡虫与日本绒螯蟹(Eriochier japonica)、日本沼虾(Macrobrachium nipponensis)、福建华溪蟹(Sinopotamon fujianense)、环棱螺(Bellamya sp.)置于同一水族箱饲养,切头涡虫可以自行移动到环棱螺壳表,但在其上停留时间不久后,离开螺壳重新附着在华溪蟹体表。从未观察到辛氏切头涡虫在沼虾或绒螯蟹体表附着(许友勤等 2006)。切头涡虫似乎不会寄生于一些淡水真虾类(Caridia)体表,如 Jones 等(1993)在对沼虾接种切头涡虫后,沼虾做出了迅速强烈的清理反应将切头涡虫从体表清除。

切头涡虫常栖息于红螯螯虾头胸部和腹部的腹侧、触角基部、颚足以及额角区域的附着点,在步足和游泳足上也常附着,螯足的关节处也常见到(吴志新等 1998),也有切头涡虫附着于螯虾鳃腔或鳃上(Tavakol et al. 2016); D. valverdi则主要附着在螯虾卵块表面(Brand 2017)。切头涡虫在红螯螯虾体表附着数量随季节变化,初夏时节大部分螯虾开始蜕皮,此时切头涡虫数量较少;蜕皮之后,其身上切头涡虫开始缓慢增加,到下一次蜕皮之前数量达到最高峰,因此这种变化与螯虾的蜕皮周期有关(吴志新等 1998)。切头涡虫的传播途径是通过接触传播,与带切头涡虫的虾蟹类生活在一起才会被传染。

3.2 切头涡虫的食性

切头涡虫在自然水域取食宿主进食过程中产生的食物碎屑、单胞藻类、与宿主共生的原

生动物、轮虫、桡足类等小型节肢动物等,还会取食寄主体表分泌的黏液(许友勤等 2006, Edgerton et al. 2002)。Jones 等(1993)发现切头涡虫 *D. boschmai* 对处在第三、第四发育阶段的红螯螯虾卵明显表现出取食兴趣,也会摄食螯虾卵内含物。此外,根据 Brand(2017)的研究结果,*Decadidymus valverdi* 似乎有能力主动取食红螯螯虾卵的卵黄,而不是被动摄取卵破裂后流出的内容物。

3.3 切头涡虫的生活史

切头涡虫作为一类体外共栖动物,其生活 史并不复杂,如切头涡虫 *Diceratocephala* sp. 的幼虫孵化后可用后吸盘吸附在红螯螯虾体 表,2~3 d 后可以凭借纤毛运动至螯虾体表的 其他部位附着。25 ℃下,刚孵化的幼虫发育到 性成熟并排卵需要 70~85 d,且不经过变态发 育。成虫直接在宿主体表排卵,产卵后仍可继 续存活 1 或 2 个月(吴志新等 1998)。

卵囊一般长卵圆形或棒状,外包有较厚的几丁质硬壳,常具有一短或长的轴柄或卵茎(peduncles),卵顶部有蒴盖(operculum)和纤毛(filament)(许友勤等 2006,Amato et al. 2011)。蒴盖围板(opercular plate)呈方块状,围绕蒴盖一圈(Volonterio 2010),虫卵孵化后,蒴盖围板碎裂,蒴盖打开,幼虫逸出,残留的外壳仍顽固地粘附螯虾的体表,且不容易去除。因此有人认为,有些切头涡虫可进行短暂的自由生活,例如切头涡虫 *D. boschmai* 可能就是在宿主蜕皮期间借助短暂的自由生活,然后成功地(平均 50%)迁移到宿主螯虾的新外骨骼上(Edgerton et al. 2002)。

3.4 切头涡虫的运动方式

切头涡虫可在螯虾体表灵活运动。切头涡虫通过后吸盘吸附,身体前伸变细,然后往前蠕动,用触手和后吸盘交替吸附进行尺蠖式运动。当宿主活动或水流扰动时,虫体延展并且伸长触手,将身体前端仰起以吸盘柄部为轴进行类圆周状摆动,旋转幅度可达 270°(许友勤等 2006)。

4 切头涡虫的危害

4.1 切头涡虫在鳃部的寄生及致病性

切头涡虫在红螯螯虾鳃及鳃腔内大量寄生导致螯虾窒息或引发鳃部细菌、病毒感染,间接性诱发死亡是其致病性的最重要表现。Jones等(1993)认为,切头涡虫 *D. boschmai* 可在红螯螯虾鳃部着生并产卵,卵囊通过一根长柄附着在螯虾鳃腔内壁;Edgerton等(2002)认为,切头涡虫 *Craspadella spenceri* 可寄生于红螯螯虾鳃室内并在此产卵,同时碎屑积累在卵囊周围,为细菌和病原提供场所;Volonterio(2009)同样在乌拉圭养殖的红螯螯虾鳃室内和体表都发现切头涡虫 *D. boschmai*。Tavakol等(2016)发现,*C. pedum* 和 *D. boschmai* 都能在红螯螯虾鳃室内着生并产卵。因此多种切头涡虫都可在红螯螯虾鳃部着生或产卵。

在鳃部附着虫体较少时不影响其正常呼吸,不会对红螯螯虾造成危害;当水体中切头涡虫数量大时,鳃内虫体或卵附着量激增,这时可能导致红螯螯虾呼吸困难或引发鳃部感染,则会造成大量螯虾死亡(Edgerton et al. 2002,Tavakol et al. 2016,Brand 2017)。目前研究结果表明,切头涡虫种类较多,不同种的寄生特点存在较大差异,不同种类对螯虾的危害不同。切头涡虫在鳃部的寄生情况还需要进行更多的采样和调查。

4.2 切头涡虫对虾卵的危害

切头涡虫附着在螯虾卵上,不但影响虾卵的呼吸透气,并可带来病原,给螯虾增加致病的风险,而且还会取食卵黄。Brand(2017)研究发现,红螯螯虾的抱卵雌虾身上切头涡虫 Decadidymus valverdi 的寄生率 80%,远高于未抱卵雌虾(16%),切头涡虫肠道内容物为螯虾卵黄,证明该种切头涡虫可以红螯螯虾卵黄为食。

除直接取食虾卵危害育苗作业,大量切头 涡虫附着在腹甲腹侧以及卵块上,阻碍卵块的 水流交换,有可能造成虾卵孵化失败。

4.3 切头涡虫对螯虾的其他影响

切头涡虫附着在螯虾身上,除了因其携带各种病原而给螯虾增加患病风险之外,切头涡虫病最直观的危害就是影响螯虾的外观而降低商品质量。严重时红螯螯虾 90%的体表都会被切头涡虫及其虫卵覆盖。幼虫孵出后,牢固粘附在体表的卵壳残体因吸附污物呈棕黑色,使螯虾体表呈现出污秽表观,且煮沸后虫卵壳也难以脱落(Saoud et al. 2013),这就大大降低了螯虾的商品价值(图 3)。



图 3 螯虾表面附着的切头涡虫卵 残余体使体表显得污秽

Fig. 3 The body color of crayfish is stained by the temnocephalan egg residue attached to the surface of crayfish

据调查,国内不少养殖户认为切头涡虫大量寄生直接导致红螯螯虾摄食率下降、活动力变差,甚至直接导致大批死亡。

5 切头涡虫的防治

目前已有若干种类切头涡虫随着淡水螯虾被大量引进国内而带入或侵入到我国自然水域。因切头涡虫的宿主特异性低,且几乎所有种类都可自主离开宿主进行迁移,这些特性容易造成切头涡虫的广泛传播。目前切头涡虫病所造成的危害还较小,尚未发生大规模爆发,但随着螯虾养殖业快速发展,可能有更多切头

涡虫种类侵入并扩散到养殖水域,若种群数量 发生爆发式增长,必将成为危害螯虾养殖业的 严重病害。所以在对各类淡水螯虾引进过程中, 要加强检测和监测。

有必要对各类外来切头涡虫的危害性进行研究和评估。首先对切头涡虫生活史进行充分研究,明确其在什么条件下会离开宿主?自由生活阶段在哪个时期?如何排卵?其种群数量在螯虾养殖水域条件下如何增长?这些问题的解决对切头涡虫病的防控具有重要意义。

红螯螯虾体表切头涡虫数量随季节变化, 是否仅仅随红螯螯虾蜕壳频率而变化?是否还 有其他因素影响其种群数量季节性变化?随季 节如何变化?这些问题的解决有助于切头涡虫 病的季节性防治,同时在生产上可避开在切头 涡虫大量附着的季节进行销售。

目前切头涡虫病的控制方法主要是从源头进行阻截。在红螯螯虾引入养殖水体之前,先进行杀菌杀虫处理。在进行红螯螯虾人工繁育时,及时将带虫的亲虾与虾苗分开,避免虾苗被传染,对阻断新一代虾苗感染切头涡虫将起到一定作用(吴志新等 1998)。

目前尚未有杀灭切头涡虫的专用药物。在澳大利亚,大多采用盐水浴法,先进行 30 min 盐水浴(盐度为 15),再进行 90 min 淡水浴(Brand 2017)。在国内,也有人采用海水浸泡方法清除切头涡虫。但若是大规模养殖,则无法采用此方法。而另一棘手的问题是切头涡虫卵通过粘附剂牢固地粘附于螯虾的体表,目前对切头涡虫卵的去除是束手无策。

参考文献

Amato J F R, Amato S B, Seixas S A, et al. 2011. Trichoptera — the newest insect order host of temnocephalans (Platyhelminthes, Temnocephalida) and the description of a new species of *Temnocephala* from Brazil. Zootaxa, 2975: 47–58.

Brand J. 2017. The association of a novel *Decadidymus* species (Temnocephalida) with Australian redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*); impacts and management. Southampton:

- University of Southampton (master thesis).
- Cannon L R G, Joffe B I. 2001. The Temnocephalida // Littlewood D

 T J. The Interrelationships of the Platyhelminthes. London:
 Taylor & Francis, 83–91.
- Cannon L R G. 1991. Temnocephalan symbionts of the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* from Northern Australia. Hydrobiology, 227: 341–347.
- Damborenea M C. 1998. Distribution patterns of Temnocephalids commensal with Crustacea and Mollusca from Argentina. Hydrobiologia, 383: 269–274.
- De León R P, Volonterio O. 2018. A new species of *Temnocephala* (Platyhelminthes) with an unusual pharynx, including an amendment of the diagnosis of the genus. Zootaxa, 4378(3): 323–336.
- Edgerton B F, Evans L H, Stephens F J, et al. 2002. Synopsis of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. Aquaculture, 206(1): 57–135.
- Jones T C, Lester R G J. 1992. The life history and biology of Diceratocephala boschmai (Platyhelminthes: Temnocephalida), an ectosymbiont on the redclaw crayfish, Cherax quadricarinatus. Hydrobiologia, 248:193–199.
- Jones T C, Lester R G J. 1993. Aspects of the biology and pathogenicity of *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes: Temnocephalida), an ectosymbiont on the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 44(6): 927–933.
- Lee L Y. 1936. On a new and rare Tremtoda. Contributions from the Institute of Zoology National Academy of Peiping, 3: 123–132.
- Lenis C, Ruiz F, Muskus C, et al. 2020. A new flatworm species of *Temnocephala* (Rhabdocoela, Temnocephalidae) ectosymbiont on the freshwater crab *Valdivia serrata* (Decapoda, Trichodactylidae) from Amazonas, Colombia. ZooKeys, 918: 1–14.
- Martínez-Aquino A, Brusa F, Damborenea C. 2014. Checklist of freshwater symbiotic temnocephalans (Platyhelminthes, Rhabditophora, Temnocephalida) from the Neotropics. Zoosystematics and Evolution, 90(2): 147–162.
- Martínez-Aquino A, Vigliano-Relva J, Brusa F, et al. 2017. Historical biogeography of Temnocephalida (Platyhelminthes, Rhabdocoela): testing the Gondwanan hypothesis. Systematics and Biodiversity,

- 15(4): 327-345.
- Ngamniyom A, Sriyapai T, Silprasit K. 2014. *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes: T emnocephalida) from crayfish farms in Thailand: investigation of the topographic surface and analysis of 18S ribosomal DNA sequences. Turkish Journal of Zoology, 38: 471–478.
- Ngamniyom A, Sriyapai T, Sriyapai P, et al. 2019. Contributions to the knowledge of *Pseudolevinseniella* (Trematoda: Digenea) and temnocephalans from alien crayfish in natural freshwaters of Thailand. Heliyon, 5: e02990.
- Oki I, Tamura S, Takai M, et al. 1995. Chromosomes of *Temnocephala minor*, an ectosymbiotic turbellarian on Australian crayfish found in Kagoshima Prefecture, with karyological notes on exotic turbellarians found in Japan. Hydrobiologia, 305: 71–77.
- Saoud I P, Ghanawi J, Thompson K R, et al. 2013. A Review of the culture and diseases of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Von Martens 1868). Journal of the World Aquaculture Society, 44(1): 1–29.
- Seixas S A, Dametto N, Périco E. 2018. New species of *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on vulnerable species of aeglids (Crustacea, Anomura) from the neotropical region. Biota Neotropica, 18(4): e20170475.
- Seixas S A, Amato J F R, Amato S B, et al. 2014. First report of *Temnocephala pereirai* (Platyhelminthes, Temnocephalidae) on *Trachemys dorbigni* (Emydidae) from Southern Brazil—a complete morphological study. Neotropical Helminthology, 8(1): 23–35.
- Seixas S A, Amato J F R, Amato S B. 2015. A new species of *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Neritina zebra* (Mollusca, Neritidae) from the Brazilian Amazonia. Neotropical Helminthology, 9(1): 41–53.
- Seixas S A, Amato J F R, Amato S B. 2010. First report of Temnocephala rochensis (Platyhelminthes: Temnocephalida) from Pomacea canaliculata (Mollusca: Ampullariidae) outside Uruguay: description update based on specimens from the state of Rio Grande do Sul, Brazil. Zoologia, 27(5): 820–828.
- Sewell K B, Cannon L R G. 1995. A scanning electron microscope study of *Craspedella* sp. from the branchial chamber of redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, from Queensland, Australia.

- Hydrobiologia, 305: 151-158.
- Sewell K B, Cannon L R G, Blair D. 2006. A review of *Temnohaswellia* and *Temnosewellia* (Platyhelminthes: Temnocephalida: Temnocephalidae) ectosymbionts from Australian crayfish *Euastacus* (Parastacidae). Memoirs of the Oueensland Museum, 52(1): 199–280.
- Tavakol S, Luus-Powell W J, Smit W J, et al. 2016. First introduction of two Australian Temnocephalan species into Africa with an alien host: double trouble. Journal of Parasitology, 102(6): 653-658.
- Vianna G J C, De Melo A L. 2002. Aquatic Heteroptera as host of Temnocephala blanchard (Platyhelminthes: Temnocephalidae) in Minas Gerais, Brazil. Lundiana, 3(2): 151–153.
- Volonterio O. 2009. First report of the introduction of an Australian Temnocephalidan into the new world. Journal of Parasitology, 95(1): 120–123.
- Volonterio O. 2010 Two new species of *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) from the South American snake-necked turtle *Hydromedusa tectifera* (Testudines, Chelidae). Zoological Science, 27(2): 965–970.
- Zivano A, Brusa F, Damborenea C. 2020. Integrated morphological and ecological traits to identify *Temnocephala digitata* Monticelli, 1902 (Platyhelminthes, Temnocephalida) and neotype designation.

- Zoologischer Anzeiger, 287: 31-44.
- 陈广文, 陈晓虹, 刘德增. 2001. 中国涡虫纲分类学研究进展. 水生生物学报, 25(4): 406-412.
- 顾志敏, 许谷星, 黄鲜明, 等. 2003. 红螯螯虾的室内人工育苗. 水产学报, 27(1): 32-37.
- 李友松. 1986. 福建省淡水蟹类携带切头涡虫的调查. 武夷科学, 6: 197-198.
- 慕峰,成永旭,吴旭干. 2007. 世界淡水螯虾的分布与产业发展. 上海水产大学学报,16(1):64-72.
- 潘晓艺, 沈锦玉, 曹铮, 等. 2009. 红螯螯虾主要病害的研究进展. 水产科学, 28(8): 485-488.
- 舒新亚,叶奕佐. 1989. 淡水螯虾的养殖现状及发展前景. 水产科技情报, (2): 45-46.
- 唐仲璋. 1959. 切头涡虫(Temnocephala semperi Weber, 1889) 在 福建省的发现及其生物学的研究. 福建师范学院学报, (1): 41-56.
- 温茹淑, 刘琳. 2001. 淡水螯虾体表共生切头涡虫的报道. 嘉应大学学报, 19(6): 101-104.
- 吴志新, 陈孝煊, 林娟娟. 1998. 澳大利亚红螯螯虾体表切头虫 (Diceratocephala sp.)的初步研究. 水产科技情报, 25(1): 14-16.
- 许友勤, 饶小珍, 陈寅山. 2006. 辛氏切头涡虫在福建的新分布. 动物学杂志. 41(5): 82-87.