

# 中国大陆湖北钉螺种下分化研究进展

李石柱, 王强, 钱颖骏, 张仪, 周晓农\*

[摘要] 湖北钉螺是日本血吸虫的惟一中间宿主,在日本血吸虫病传播过程中起重要作用,其种下分化及鉴别在血吸虫病防治、钉螺控制等方面具有重要意义。本文基于形态学、细胞生物学、分子生物学等方面证据综述了湖北钉螺种下分化的研究进展,并对今后的研究方向提出了建议。

[关键词] 日本血吸虫; 湖北钉螺; 种下分化

[中图分类号] R383.24 [文献标识码] A

## Subspecies differentiation of *Oncomelania hupensis* in Mainland of China

Li Shi-zhu, Wang Qiang, Qian Ying-jun, Zhang Yi, Zhou Xiao-nong\*

National Institute of Parasitic Diseases, Chinese Center for Disease Control and Prevention, WHO Collaborating Centre for Malaria, Schistosomiasis and Filariasis, Shanghai 200025, China

\* Corresponding author

[Abstract] *Oncomelania hupensis* which plays an important role in the transmission of schistosomiasis is the only intermediate host of *Schistosoma japonicum*. Here we review the progress of the snail classification and the subspecies differentiation based on the morphology, cytology, protein and molecular evidence and suggest the further study in this field.

[Key words] *Schistosoma japonicum*; *Oncomelania hupensis*; Subspecies differentiation

湖北钉螺 (*Oncomelania hupensis*) 是日本血吸虫的惟一中间宿主,在日本血吸虫病传播过程中起着重要作用,其主要分布于东南亚地区,并以我国长江以南为主,此外在日本、菲律宾和印度尼西亚苏拉威西等地也有分布<sup>[1]</sup>。由于分布广泛,受地理隔离的影响,湖北钉螺不同地理群体间发生了显著的遗传分化和变异,即使同域分布的钉螺群体也存在不同表型的现象,表现为多个不同的种型。

自 Gredler (1881) 首次鉴定湖北钉螺后,国内外学者对湖北钉螺及其种下不同地理群体的系统生物学进行了广泛而深入的研究,人们对湖北钉螺的认识也随之不断深化。近年来研究表明,湖北钉螺不同种型对血吸虫的易感性不尽相同,因此,对湖北钉螺的分型及其种型的鉴别在血吸虫病流行病学及防治、钉螺控制等方面具有重要意义<sup>[2-8]</sup>。在钉螺分类研究的早期,钉螺内、外部形态特征是钉螺分类的重要依据,如螺壳、厣核、齿舌等。但由于不同地域钉螺形态特征变异较大,且处于动态变异、逐渐进化的过程中,以及不同学者采取的分类标准不一和分类手段的局限,使钉螺的分类和命名较为复杂,存在较多的同物异名种现象<sup>[9-10]</sup>。

基于种群的群体概念和生殖隔离理论的钉螺分类,使得对钉螺的认识逐渐趋于统一,尤其是钉螺人工杂交、细胞形态学、遗传学实验观察表明,虽然世界各地钉螺形态有所不同或按一

定规律变异,但若以是否有生殖隔离、染色体是否同源作为依据确定物种的话,世界各地的钉螺应视为同一种,只是在种下有不同地理株或亚种之分<sup>[11-13]</sup>。基于形态、生理、遗传等性状的描述推论,刘月英<sup>[11]</sup>对我国钉螺的性状进行了概括性论述,认为我国分布的钉螺可能为一属一种,即湖北钉螺,下分若干亚种。但由于钉螺孳生环境复杂、形态变异大等因素,加之不同时间研究者所用的方法或获取的样本不同,湖北钉螺的种下分化根据提出的时间可归纳为以下不同观点。

### 1 5个亚种论点

根据钉螺的形态特征、地理分布的差异,在综合前期研究结果的基础上,刘月英<sup>[11]</sup>对我国分布的钉螺性状进行了描述和分析,根据壳高、壳型指数、肋强度等形态学指标以及钉螺的地理分布、生态环境等,提出我国大陆分布的钉螺应为一个种,并进一步将其分成5个亚种,即指名亚种 (*O. hupensis hupensis*)、丘陵亚种 (*O. hupensis fausti*)、福建亚种 (*O. hupensis tangi*)、广西亚种 (*O. hupensis guangxiensis*) 和滇川亚种 (*O. hupensis roberstoni*)。虽然这一分类体系受到较多争议,但结束了我国湖北钉螺分类较为混乱的局面,纠正了湖北钉螺的多个同物异名,为近代钉螺种下分化研究和群体遗传学研究奠定了理论基础。此后开展的湖北钉螺分类和种型鉴定研究,多在地理种群层面上开展。以此为基础,众多学者在细胞、蛋白质、DNA等水平上运用多种技术对湖北钉螺开展了不同群体分化的研究。

1.1 细胞水平上的证据 物种在进化过程中所发生的遗传物质变化常表现为染色体结构特征和数量的变化,因此,可以通过染色体结构和数量特征鉴别物种或反映亲缘关系的远近。Burch等<sup>[12]</sup>对各地的钉螺染色体进行了研究,发现 *O. h. formosa*

[作者单位] 中国疾病预防控制中心寄生虫病预防控制所、世界卫生组织疟疾、血吸虫病、丝虫病合作中心、卫生部寄生虫病原与媒介生物学重点实验室(上海 200025)

[作者简介] 李石柱,男,博士研究生,助理研究员。研究方向:血吸虫病流行病学

\*通讯作者 E-mail: pdz400x@sh163.net

sana (台湾亚种)、*Q. h. hupensis* (指名亚种)、*Q. h. nosophora* (日本亚种) 和 *Q. h. quadrasi* (菲律宾亚种) 4种钉螺的染色体数目相等, 都是 17 对 ( $2n=34$ ), 支持湖北钉螺是一个种的结论; 王国棠<sup>[14-15]</sup>的研究结果与之相接近, 并发现在核型公式上各地域株间存在差异, 云南株的核型公式为  $18m+4sm+8st+2t$  性染色体, 湖北株为  $12m+6sm+12st+2t$  性染色体, 此差异可能与细胞遗传基础即核型的独特性有关, 进一步支持了湖北钉螺指名亚种和滇川亚种在细胞水平上已存在分化。细胞生物学水平的染色体技术为湖北钉螺种下分化研究提供了较好的参考依据, 但染色体受到的选择压力较大, 进化较为保守, 一般用于亲缘关系较远的物种分类, 而对于亲缘关系较近的物种或群体来说, 所能得到的信息较为有限, 且观察染色体需标本量大、观察过程困难。因此, 染色体技术用于钉螺分类和群体遗传研究难以取得突破性进展。

1.2 蛋白质水平上的证据 蛋白质是生物体基因的表达产物, 与遗传关系密切, 相同或相似基因表达的蛋白质的组成、含量及电泳所形成的图谱相似。在蛋白质水平上对钉螺分类的研究早期, Davis 等<sup>[16]</sup>用盘状电泳分离湖北钉螺湖北亚种、带病亚种、台湾亚种和邱氏亚种的足肌蛋白, 结果表明不同亚种间的蛋白质电泳图谱差异明显, 同一亚种样本间则基本一致。许学积等<sup>[17]</sup>用盘状电泳及等电聚焦法对我国 5 县 6 个地区的钉螺足肌水溶性蛋白进行了分离比较, 发现各地钉螺的盘状电泳图谱区带数较接近, 但也存在一些差异, 表明我国钉螺可能存在亚种水平上的分化。朱昌亮等<sup>[18]</sup>用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术对四川 (光壳)、湖北 (肋壳) 两地钉螺的足肌蛋白进行了研究, 发现两地钉螺虽然在形态、生态上有所差异, 但其足肌蛋白质多肽点图谱的基本图型相似, 大部分多肽, 尤其是蛋白质分子量较大的多肽点为两者所共有, 进一步佐证了两地钉螺同属一种; 同时发现两地钉螺也存在多肽间质和量的差别, 从而进一步印证了钉螺种内分化的可能性。

1980 年代, 同工酶谱分析广泛应用于物种的分类、种系发生和群体遗传结构等研究。我国钉螺的酯酶同工酶 (EST) 等电聚焦电泳结果表明, 不同地区钉螺的酯酶同工酶谱具有稳定的多态性, 说明酯酶对钉螺分类亦有参考意义<sup>[19]</sup>。此后, 不少学者通过同工酶谱分析对钉螺进行了群体遗传学研究, 认为钉螺不同种群间因环境和地域的明显不同, 钉螺种群间存在着遗传变异和遗传多态性现象。何立等<sup>[19]</sup>采用聚丙烯酰胺凝胶垂直电泳对湖北 (肋壳)、云南 (光壳) 钉螺不同群体进行了 EST 的比较, 发现两省钉螺群体的酶谱间存在较大差异, 已出现了一定的分化, 而同省钉螺的酶谱之间未出现明显差异, 这与钱宝珍等<sup>[20]</sup>、王少海等<sup>[21]</sup>分别对湖北省、云南省钉螺的研究结果一致。张仪等<sup>[22]</sup>对我国 9 省 (市) 9 地代表性钉螺的 24 种酶进行了检测, 发现多态位点酶有 14 个, 占 58.35%, 表明中国大陆钉螺确实存在遗传多态现象。周晓农等<sup>[23-25]</sup>对大陆钉螺进行了同工酶研究, 认为钉螺在从喜马拉雅山脉扩散到长江湖区的过程中, 因环境差异和严重的地理隔离, 发生了剧烈的基因漂变, 进而提出相似的结论, 即中国大陆钉螺存在广泛的遗传多态现象, 中国大陆钉螺统称为指名亚种不妥, 至少有多个亚种的分化。

## 2 3个亚种论点

根据同工酶电泳方法对我国分布钉螺种群的遗传分化研究结果, Davis 等<sup>[26-27]</sup>发现中国分布的钉螺存在重要的遗传分化及与其相关的可分辨类型, 据此认为我国大陆分布的钉螺应分为 3 个亚种, 即: 滇川亚种、福建亚种和湖北亚种 (指名亚种)<sup>[28]</sup>, 前两者与刘月英<sup>[1]</sup>的分类相同, 而湖北亚种则包括了原来的丘陵亚种和广西亚种杂合种。

2.1 蛋白质水平上的证据 王少海等<sup>[29]</sup>对福建、湖北、云南、四川 4 个自然隔离群的钉螺进行了 EST 和苹果酸脱氢酶电泳谱比较研究, 结果表明 4 地钉螺呈现 3 大分支, 分别分布于湖北、福建和滇川 3 个区域, 3 分支间钉螺的酶谱特征存在明显差异。该结果进一步支持了 3 个亚种的观点, 但其研究局限在于未纳入分布于广西的钉螺种群。很多学者应用同工酶电泳技术对钉螺进行了研究, 均发现钉螺不同地理种群呈现出一定程度的变异和分化, 云南和四川 2 地钉螺种群之间的遗传变异较少, 但湖北、福建等地钉螺种群酶谱之间差异较大<sup>[30]</sup>。同工酶谱分析和蛋白质电泳方法的应用, 使钉螺种下分化和群体遗传研究得以迅速发展, 但同工酶谱分析也存在一定的局限, 如同工酶分析比较的仅为基因型产物, 而不是基因本身, 加之蛋白质后期加工引起的次级修饰和遗传密码子第 3 个碱基变异, 从而夸大或缩小了遗传分化。因此, 同工酶所检测到的遗传变异并不能完全代表整个基因组的变异。

2.2 DNA 分子水平上的证据 近代分子生物学技术的飞速发展, 为钉螺的种下分化和群体遗传研究提供了丰富的手段。基于 DNA 的分类方法是近年来物种分类的常用方法, 它可以避免地理环境的影响和生物体内蛋白质合成转录后水平修饰带来的干扰。刘蓉等<sup>[31]</sup>采用 RAPD 技术对我国 9 省 17 地钉螺的研究表明, 我国钉螺在基因水平上可分为 3 大分支即湘鄂皖赣地域株、滇川地域株和闽台地域株。Spolsky 等<sup>[32]</sup>对四川、云南、江西 3 地钉螺 *mDNA* 的细胞色素 *b<sub>6</sub>* (*CYb*) 基因序列进行克隆、测序, 序列分析结果表明四川和云南螺群的基因差异是 3.8%, 与江西省的序列差异较大, 为 10.2%。胡纛等<sup>[33]</sup>对云南、湖南、广西 3 地钉螺的线粒体 DNA 细胞色素 C 氧化酶 I (*COI*) 基因和 *CYb* 的基因序列分析表明, 广西靖西与湖南岳阳的钉螺同属一个支系, 云南洱源钉螺单独形成另一支系。这些研究结果均进一步支持了 Davis 等<sup>[26-27]</sup>将中国大陆湖北钉螺分为 3 个亚种的观点。

此外, 近年来基于 PCR 技术发展起来的多个分子标记技术在钉螺群体遗传学研究中发挥了重要作用。周晓农等<sup>[34]</sup>用 *BamH I* 和 *Pst I* 两种内切酶分别对中国大陆的 9 地隔离群钉螺进行分析发现, 酶切带型的主带基本一致, 次带差异明显, 并认为不同隔离群钉螺存在一定的同源和亲源关系, 在基因水平上的差异程度与隔离群和自然环境关系密切, 在一定区域内的钉螺 DNA 相对稳定。许静等<sup>[35]</sup>应用 RAPD 技术对我国大陆 5 省 9 个钉螺群体 (光壳) 的研究表明, RAPD 技术可为钉螺遗传变异分析提供分子水平上的信息, 我国各地光壳钉螺间存在较大的遗传变异, 滇川钉螺与福建钉螺差异显著, 安徽、江苏各群体间的变异程度与采集地的地理分布呈密切关系。牛安欧等<sup>[36]</sup>采用锚定微卫星 (SSR-PCR) 技术对我国 7 省 15 地不同自然隔

离群的钉螺研究表明, 在基因水平上云南、四川的钉螺群体为一个支系, 湖南、江西、安徽和湖北的钉螺群体为一个支系, 台湾钉螺为一个支系, 而湖北不同群体间也存在明显的遗传分化。

### 3 4个亚种论点

基于 DNA 序列的遗传多态性分析是近代钉螺种群遗传学和种下分型的主要技术手段<sup>[37-39]</sup>, 周艺彪等<sup>[40]</sup>通过分子遗传学分析, 结合现有详细的钉螺形态、生态、地理分布等资料, 认为广西钉螺株为独立亚种, 应从湖北钉螺指名亚种中独立出来, 提出在我国大陆分布的钉螺可分为 4 个亚种, 即指名亚种、滇川亚种、福建亚种和广西亚种。

这一观点的提出, 其主要依据来源于扩增片段长度多态性 (AFLP) 和 SSR-PCR 对钉螺基因组 DNA 的分析。周艺彪等<sup>[41-43]</sup>用 AFLP 技术探讨了钉螺分类和遗传多样性研究的可行性, 随后对 10 省 25 个钉螺群体进行了 AFLP 研究, 结果表明 25 个钉螺群体被聚成 3 类, 第 1 类包括来自福建福清和广西宜州的光壳钉螺种群, 第 2 类包括来自四川西昌、普格、丹棱、蒲江、广汉和云南大理的光壳钉螺种群, 第 3 类则由其他来自长江中下游地区的个别钉螺种群组成<sup>[42-43]</sup>。该结果的第 2 3 分支与 Davis 等<sup>[26-27]</sup>的观点相同, 但第 1 分支的福建福清和广西宜州钉螺种群虽聚为一类, 两者地理距离却相隔较远, 前者比后者的唇脊更发达, 壳型更肥胖, 两者的遗传距离仅为各钉螺种群遗传距离的平均水平。因此, 是否将广西钉螺按刘月英<sup>[1]</sup>的观点独立为一个亚种 (即广西亚种), 还是与福建钉螺合并成一个亚种, 尚待进一步研究。基于此疑问, 周艺彪等<sup>[40-44]</sup>综合了形态学、钉螺地理分布的空间分析和 SSR-PCR 分析等多种因素, 提出广西钉螺应作为一个独立亚种, 即广西亚种。至此认为我国大陆分布的湖北钉螺应分成 4 个亚种, 即指名亚种、滇川亚种、福建亚种和广西亚种。

虽然同工酶数据支持广西钉螺应属于指名亚种, 但 AFLP 和 SSR-PCR 扫描基因组的结果以及种群间遗传距离与地理距离的相关性分析结果均表明广西宜州钉螺种群与指名亚种钉螺种群间存在着较大遗传分化, 与同工酶数据结果不同<sup>[45]</sup>。4 个亚种论点认为分布在长江中下游地区的钉螺同为指名亚种, 虽然指名亚种钉螺形态变异较大, 螺壳出现了有肋和光滑 2 种性状, 但这主要是由孳生环境不同 (如洪水) 所引起的, 而非种群分化的结果, 因此, 其形态特征只能作为分类的参考。

### 4 讨论

血吸虫病是一种严重危害人类健康的传染病, 也是我国目前面临的重要公共卫生问题之一。湖北钉螺作为日本血吸虫病流行的重要环节, 其分类对于血吸虫病流行区类型的划分、血吸虫病防治、钉螺控制等方面具有重要的现实意义。近年来, 学者们已广泛认同了中国大陆各地分布的钉螺为一个种, 即湖北钉螺。但由于受地理隔离、孳生环境及自然因素的影响, 湖北钉螺种下分型与进化一直存有疑问和争议。随着研究的不断深入, 人们对钉螺种下分型的认识也在不断深化。

刘月英<sup>[1]</sup>提出的 5 亚种体系, 为湖北钉螺种下分化研究奠定了重要的理论基础, 并形成了湖北钉螺种下分化和群体遗传研究的新开端。尽管其分类体系纳入了地理分布、生态环境及

寄生虫易感性等方面的差异, 但限于当时的技术手段, 形态特征仍然是其分类的主要依据, 其结果很难准确反映湖北钉螺遗传分化情况。Davis 等<sup>[26-27]</sup>根据钉螺内外部形态特征、同工酶电泳图谱等指标的综合分析, 突破了以往对螺壳形态认识的限制, 认为丘陵亚种不能作为一个亚种, 其只是湖北钉螺指名亚种的一种光亮形式; 广西亚种则由于与指名亚种更紧密地聚集在一个相关组, 认为其虽不是一个独立亚种, 但仍可能为杂合种, 从而提出了 3 个亚种的分类体系以及有关福建亚种和广西亚种及可能杂合种的观点。该观点虽被大多数学者所认同, 但对广西钉螺株 (可能杂合种) 尚未作深入研究。结合形态学、钉螺地理分布的空间分析和基因组 AFLP 和 SSR-PCR 扫描等多种分子生物学证据, 周艺彪等<sup>[40]</sup>认为广西钉螺应为一个独立亚种, 提出了 4 个亚种体系, 并详细论述了 4 个亚种的形态、地理分布和相关遗传学证据, 较好地解释了广西亚种与其他指名亚种间的差异, 但其前期研究中得到的广西钉螺与福建钉螺同属一个分支的结果还有待深入研究, 以验证广西钉螺株的遗传分化程度。

综上所述, 尽管湖北钉螺种下分化和群体遗传学的研究得到了长足的进步与发展, 较好地解释了各地湖北钉螺群体间存在显著的遗传分化。但是, 相对现代分类技术的快速发展, 钉螺种下分类和群体遗传研究仍显不足, 研究手段尚不丰富。如基于 DNA 序列的遗传变异研究仍很薄弱。截至目前, GenBank 数据库内可利用的湖北钉螺 DNA 序列资源仍然十分有限, 且绝大多数为线粒体 DNA 细胞色素 C 氧化酶 1 序列, 极大地限制了湖北钉螺群体遗传学的快速发展。因此, 在综合形态特征、地理分布和生态环境等多方面因素的基础上, 可进一步应用现代分子生物学技术开展不同钉螺种群的基因组或线粒体基因组测序工作, 以探讨中国大陆钉螺不同群体的遗传分化程度、亚种分类及其亲缘关系、不同表现型钉螺株的遗传关系、湖北钉螺的系统进化等, 为日本血吸虫病防治、钉螺控制提供基础资料。

### [参考文献]

- [1] 刘月英. 关于我国钉螺的分类问题 [J]. 动物学报, 1974, 20(3): 223-230.
- [2] Chi IW, Wagner ED, Wold N. Susceptibility of *Oncomelania* hybrid snails to various geographic strains of *Schistosoma japonicum* [J]. Am J Trop Med Hyg. 1971, 20(1): 89-94.
- [3] Chiu JK, Ong SJ, Yu JC, et al. Susceptibility of *Oncomelania hupensis* formosana recombinants and hybrids with *Oncomelania hupensis* nosophila to infection with *Schistosoma japonicum* [J]. Int J Parasitol. 1981, 11(5): 391-397.
- [4] Claveria RG, Etges FJ. Differential susceptibility of male and female *Oncomelania hupensis* quadrasi infected with *Schistosoma japonicum* [J]. Int J Parasitol. 1987, 17(7): 1273-1277.
- [5] Cross JH, Zaraspe G, Lu SK, et al. Susceptibility of *Oncomelania hupensis* subspecies to infection with geographic strains of *Schistosoma japonicum* [J]. Southeast Asian J Trop Med Public Health. 1984, 15(2): 155-160.
- [6] Shi CH, Wilke T, Davis GM, et al. Population genetics, microphylo-geography, ecology, and infectivity of Chinese *Oncomelania hupensis* hu-

- pensis (Gastropoda: Rissooidea: Pomatiopsidae) in the Miao River system: is there a relationship to shell sculpture? *Malacologia*, 2002, 44(1): 333-347
- [7] 石朝辉, 夏明仪, 邱持平, 等. 湖北省庙河地区钉螺对日本血吸虫易感性的研究[ J ]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 1999, 17(2): 123
- [8] 许学积, 倪传华. 异地与同地的钉螺对血吸虫的易感性差异和虫体发育的研究[ J ]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 1987, 5(1): 25-28
- [9] 康在彬, 王翠铁, 周述龙. 湖北钉螺的形态及地理分布[ J ]. 动物学报, 1958, 10(3): 225-241
- [10] 毛守白, 李霖. 日本血吸虫中间宿主钉螺的分类问题[ J ]. 动物学报, 1954, 6(1): 1-14
- [11] Burch JB. Chromosomes of Pomatiopsis and Oncomelania [ J ]. Amer Malacol Union Ann Rep, 1960, 26(1): 15-16
- [12] Burch JB. Cytotaxonomy of the genus Oncomelania in intermediate hosts of schistosomiasis japonica [ J ]. Amer Malacol Union Ann Rep, 1964, 31(1): 28-29
- [13] Burch JB. Chromosomes of intermediate hosts of human bilharziasis [ J ]. Malacologia, 1967, 5(2): 127-135
- [14] 王国荣. 湖北钉螺两个种核型的初步研究[ J ]. 遗传, 1989, 11(5): 21-23
- [15] 王国荣. 云南省钉螺染色体核型的研究[ J ]. 中国人兽共患病杂志, 1991, 7(3): 29-30
- [16] Davis GM, Takada T. Oncomelania hupensis nodiflora: electrophoretic separation of foot proteins of laboratory-reared and field-collected specimens [ J ]. Exp Parasitol, 1969, 25(1): 193-201
- [17] 许学积, 郭源华. 用盘状电泳和电聚焦电泳分离钉螺足肌蛋白质的研究[ J ]. 中国医学科学院学报, 1980, 2(2): 209-212
- [18] 朱昌亮, 叶炳辉, 赵慰先, 等. 川、鄂两地钉螺足肌蛋白质二维电泳图谱的比较研究[ J ]. 动物学杂志, 1989, 24(1): 7-9
- [19] 何立, 王少海, 康在彬. 湖北与云南两省钉螺酯酶同工酶的比较研究[ J ]. 中国人兽共患病杂志, 1994, 10(5): 28-30
- [20] 钱宝珍, 宋昌存, Thomas KK. 湖北钉螺指名亚种三种群等位基因酶变异的研究[ J ]. 中国寄生虫病防治杂志, 1994, 7(1): 32-33
- [21] 王少海, 何立, 康在彬. 云南 6 县钉螺酯酶同工酶的比较研究[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 1994, 6(5): 274-275
- [22] 张仪, 冯婷, Davis GM. 中国大陆钉螺等位基因位点研究[ J ]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 1994, 12(3): 172-177
- [23] Zhou XN, Kristensen TK. Genetic and morphological variations in populations of Oncomelania spp. in China [ J ]. Southeast Asian J Trop Med Public Health, 1999, 30(1): 166-176
- [24] 周晓农, Upham ES, Kaewjam R. 日本血吸虫中间宿主钉螺的遗传变异研究[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 1994, 6(5): 262-264
- [25] 周晓农, 孙乐平, 洪青标, 等. 中国大陆钉螺种群遗传学研究 I 种群遗传差异[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 1995, 7(2): 67-71
- [26] Davis GM, Zhang Y, Guo YH, et al. Population genetics and systematic status of Oncomelania hupensis (Gastropoda: Pomatiopsidae) throughout China [ J ]. Malacologia, 1995, 37(1): 133-156
- [27] Davis GM, Zhang Y, Xu XJ, et al. Allozyme analyses test the taxonomic relevance of ribbing in Chinese Oncomelania (Gastropoda: Rissoacea: Pomatiopsidae) [ J ]. Malacologia, 1999, 41(1): 297-317
- [28] Davis GM, Zhang Y, Guo YH, et al. Systematic status of Oncomelania hupensis (Gastropoda: Pomatiopsidae) throughout China [ J ]. Studia Marina Sinica, 1997, 39(2): 89-95
- [29] 王少海, 何立, 康在彬. 中国大陆不同自然隔离群钉螺的同工酶谱分析[ J ]. 中国寄生虫病防治杂志, 1999, 12(1): 52-55
- [30] 王少海, 何立, 康在彬. 滇川钉螺的同工酶谱比较[ J ]. 中国人兽共患病杂志, 1999, 15(1): 52-54
- [31] 刘蓉, 牛安欧, 李莉. 用 RAPD 技术对湖北钉螺遗传变异的研究[ J ]. 中国寄生虫病防治杂志, 2004, 17(3): 136-139
- [32] Spolsky CM, Davis GM, Zhang Y. Sequencing methodology and phylogenetic analysis: cytochrome b gene sequence reveals significant diversity in Chinese populations of Oncomelania (Gastropoda: Pomatiopsidae) [ J ]. Malacologia, 1996, 38(1/2): 213-221
- [33] 胡纛, 黎学铭, 林睿, 等. 三地钉螺线粒体 DNA 两个分子的遗传变异研究[ J ]. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 2007, 25(6): 474-477
- [34] 周晓农, 孙乐平, 徐秋, 等. 中国大陆不同地域隔离群湖北钉螺基因组 DNA 的限制酶切长度差异[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 1994, 6(4): 196-198
- [35] 许静, 郑江. 随机扩增多态性 DNA 技术对我国大陆光壳钉螺遗传多样性的初步探讨[ J ]. 热带病与寄生虫学, 2003, 1(2): 68-71
- [36] 牛安欧, 熊衍文. 微卫星锚定 PCR 研究湖北钉螺的遗传变异[ J ]. 中国寄生虫病防治杂志, 2002, 15(4): 230-233
- [37] Wilke T, Davis GM, Qiu DC, et al. Extreme mitochondrial sequence diversity in the intermediate schistosomiasis host Oncomelania hupensis robertsoni: Another case of ancestral polymorphism [ J ]. Malacologia, 2006, 48(12): 143-157
- [38] Davis GM, Wilke T, Zhang Y, et al. Snail-Schistosoma-Paragonimus interactions in China: population ecology, genetic diversity, coevolution and emerging diseases [ J ]. Malacologia, 1999, 41(2): 355-377
- [39] Wilke T, Davis GM, Chen CF, et al. Oncomelania hupensis (Gastropoda: Rissooidea) in eastern China: molecular phylogeny, population structure and ecology [ J ]. Acta Trop, 2000, 77(2): 215-227
- [40] 周艺彪, 姜庆五, 赵根明, 等. 中国大陆钉螺的亚种分化[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 2007, 19(6): 485-487
- [41] 周艺彪, 姜庆五, 赵根明. AFLP 标记技术在湖北钉螺遗传多样性中的应用研究[ J ]. 中国血吸虫病防治杂志, 2005, 17(1): 34-28
- [42] 周艺彪, 赵根明, 韦建国, 等. 25 个湖北钉螺种群扩增片断长度多态性分子标记的遗传变异研究[ J ]. 中华流行病学杂志, 2006, 27(10): 865-870
- [43] Zhou YB, Yang MX, Zhao GM, et al. Oncomelania hupensis (Gastropoda: Rissooidea), intermediate host of Schistosoma japonicum in China: genetics, molecular phylogeny based on amplified fragment length polymorphism [ J ]. Malacologia, 2007, 49(2): 367-382
- [44] 周艺彪, 赵根明, 韦建国, 等. 微卫星锚定 PCR 分析 19 个湖北钉螺种群之间的遗传变异关系[ J ]. 中华流行病学杂志, 2007, 28(9): 859-862
- [45] 周艺彪, 赵根明, 彭文祥, 等. 日本血吸虫中间宿主湖北钉螺遗传变异的空间相关分析[ J ]. 复旦学报: 医学版, 2007, 34(2): 207-212

[收稿日期] 2009-01-04 [编辑] 邓瑶