

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv infekce gastrointestinálními helminty na tělesnou  
kondici hostitele**

**Diplomová práce**

**Bc. Hana Nedvědová**

**Zájmové chovy zvířat**

**Ing. Zuzana Čadková, Ph.D., DiS.**

© 2022 ČZU v Praze

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Vliv infekce gastrointestinálními helminty na tělesnou kondici hostitele" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucí diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14.4.2022

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Zuzaně Čadkové, Ph.D., DiS. za odborné vedení mé diplomové práce, za profesionální a vstřícný přístup, za trpělivost, a také za skvělou organizaci terénních odchyťů. Dále bych chtěla poděkovat celé své rodině, a to především svému partnerovi a dceři za neskutečnou psychickou podporu a trpělivost nejen při psaní diplomové práce, ale i během celého studia.

# Vliv infekce gastrointestinálními helminty na tělesnou kondici hostitele

## Souhrn

Tato práce zkoumá vliv gastrointestinálních helmintů (GIH) třídy Cestoda a kmene Nematoda na kondici hostitele, což je důležité jak u zvířat, tak u lidí. Cílem je vyhodnocení jejich vlivu na kondici hostitelů – drobných zemních savců a ověření hypotézy, že mezi jedinci infikovanými a neinfikovanými těmito helminty neexistuje statisticky významný rozdíl v tělesné kondici.

Celkem bylo zkoumáno 276 jedinců rodu *Apodemus*, *Microtus* a *Myodes* odchycených v červenci a září roku 2020 na dvou lokalitách v Krušných horách (Sokolovsko a Mostecko). Z celkového počtu bylo 116 jedinců zatíženo GIH. U těchto parazitů nebyl určen druh ani množství, ale pouze to, zda je jedinec infikován či nikoliv. Pomocí reziduálního kondičního indexu byla u všech hostitelů vypočtena kondice. Následovalo prověření normality pomocí Shapiro-Wilkova testu. Dále byl použit jak neparametrický test (Mann-Whitneyův), tak kvůli relativně velkému počtu jedinců pro srovnání i parametrický test (T-test o rovnosti průměrů při shodných rozptylech). Dále byl zkoumán vliv interakce faktorů věk a parazitace GIH na kondici jedince. Nejprve byla prověřována homogenita rozptylu (Levenův test, Cochran C test) a normalita (Shapiro-Wilkův test), na základě poměrně velkého datasetu byl použit test ANOVA s interakcemi. Všechny hodnoty  $p$  byly porovnány s hladinou významnosti  $\alpha = 5\%$ .

V případě vyhodnocení vlivu infekce GIH na kondici hostitele byl výsledek takový, že nulovou hypotézu nelze zamítnout, což prokázaly tyto hodnoty:  $p(0,273) > \alpha$  (Mann-Whitneyův test),  $p(0,404) > \alpha$  (T-test). I když nebyl vliv statisticky významný, o něco větší průměr reziduí indexu kondice vykazovali parazitovaní jedinci ( $\text{Mean}_P = 0,274$ ,  $\text{Mean}_N = -0,198$ ). V případě vyhodnocení interakce faktorů věk a parazitace GIH byl výsledek takový, že statisticky významný rozdíl byl pouze u faktoru věk:  $p(0,005) < \alpha$ . Průměry reziduí indexu kondice skupin junior a adult nabývaly těchto hodnot:  $\text{Mean}_A = 0,479$ ,  $\text{Mean}_J = -0,817$ . U faktoru parazitace GIH ani v tomto testu nevyšel vliv statisticky významný:  $p(0,712) > \alpha$ , stejně tak u interakce obou námi sledovaných faktorů:  $p(0,597) > \alpha$ .

Dle výsledků této práce nemá infekce GIH na hostitele vliv, stejně tak nemá vliv ani interakce faktorů věk a parazitace GIH. Co však má statisticky významný vliv na kondici hostitele, je jeho věk. Výsledky ostatních studií se různí, a to od pozitivního vlivu, přes nulový až po negativní. Rozdíly mohou být způsobeny několika faktory, například druhem parazitů nebo parazitární zátěží, na což se ale tato práce nezaměřovala.

Tato práce ukázala další pohled na to, jak mohou GIH působit na své hostitele. Jelikož ale nebyl v této práci vzat v úvahu faktor druhu parazitů či jejich intenzita, určitě by bylo vhodné navázat podobným výzkumem, který by tyto faktory zahrnoval.

**Klíčová slova:** reziduální kondiční index, Cestoda, Nematoda, kondice, parazit, gastrointestinální helminté, *Microtus*, *Apodemus*

# Effect of gastrointestinal helminths infection on host body condition

## Summary

This work examines the influence of gastrointestinal helminths (GIH) of the Cestoda class and the Nematoda strain on the condition of the host which is important not only for animals but also for humans. The aim is to evaluate their effect on the condition of hosts – small terrestrial mammals and to verify the hypothesis that there is no statistically significant difference in physical condition between individuals infected and uninfected with these helminths.

276 *Apodemus*, *Microtus* and *Myodes* genus samples captured in July and September 2020 at two sites in the Ore Mountains (Sokolov and Most area) were examined. 116 samples has been infected with helminths. No species or quantity has been determined for these parasites but only whether the individual is infected or not. The condition of all hosts was calculated using the residual condition index followed by verification of normality using the Shapiro-Wilk test. Furthermore, both the nonparametric test (Mann-Whitney test) and the parametric test (T-test on equality of diameters with identical variances) were used for comparison due to the relatively large number of samples. The influence of the interaction of age factors and GIH parasitism on the sample's condition was also evaluated. The homogeneity of variance (Levene's test, Cochran's C test) and normality (Shapiro–Wilk test) was assessed, ANOVA test with interactions was used based on a relatively large dataset. All  $p$  values were compared with a significance level of  $\alpha = 5\%$ .

The result of examination the effect of GIH infection on the host condition was that the null hypothesis could not be rejected, as demonstrated by the values:  $p(0,273) > \alpha$  (Mann-Whitney test),  $p(0,404) > \alpha$  (T-test). Although the effect was not statistically significant, slightly larger average of residual condition index were showed by parasitized samples (MeanP = 0,274, MeanN = -0,198). In the case of evaluating the interactions of age and GIH parasitism factors there was a statistically significant difference only in the age factor:  $p(0,005) < \alpha$ . Averages of residual condition index of the junior group and adult group were as follows: MeanA = 0,479, MeanJ = -0,817. The GIH parasitic factor was not statistically significant in this test either:  $p(0,712) > \alpha$ , as well as in the interaction of both examined factors:  $p(0,597) > \alpha$ .

According to the results of this work, GIH infection has no effect on the host, nor does the interaction of age and parasitic GIH factors. However, what has a statistically significant effect on the condition of the host is its age. The results of other studies vary, from positive to null to negative. The differences may be caused by several factors, such as the type of parasites or the parasitic load, which is not examined in my work.

This work showed another view at how GIH can affect their hosts. However, since the factors of the type of parasites or their intensity were not taken into account in this work, it would certainly be appropriate to follow up with similar research, which would include these factors.

**Keywords:** residual condition index, Cestoda, Nematoda, condition, parasite, gastrointestinal helminths, *Microtus*, *Apodemus*

## Obsah

1. Úvod.....	8
2. Vědecká hypotéza a cíl práce .....	9
3. Literární rešerše.....	10
3.1 Tělesná kondice.....	10
3.1.1 Faktory ovlivňující tělesnou kondici .....	10
3.1.2 Metody měření tělesné kondice .....	13
3.1.2.1 Invazivní metody.....	13
3.1.2.2 Neinvazivní metody .....	13
3.1.3 Indexy pro výpočet tělesné kondice (CI) .....	14
3.1.3.1 Poměrový index .....	16
3.1.3.2 Sklonově upravený poměrový index .....	16
3.1.3.3 Reziduální (zbytkový) index (rezidua z obyčejné lineární regrese nejmenších čtverců (OLS) tělesné hmotnosti proti lineární míře velikosti těla).....	17
3.1.3.4 Škálovací index hmotnosti .....	18
3.2 Drobní savci.....	20
3.2.1 Řád: Hlodavci (Rodentia).....	20
3.2.1.1 Rod <i>Microtus</i> .....	20
3.2.1.2 Rod <i>Myodes</i> .....	22
3.2.1.3 Rod <i>Apodemus</i> .....	23
3.2.2 Řád: Hmyzožravci (Eulipotyphla).....	24
3.2.2.1 Rod <i>Sorex</i> .....	25
3.2.2.2 Rod <i>Crocidura</i> .....	26
3.2.2.3 Rod <i>Neomys</i> .....	27
3.3 Prazitismus .....	29
3.3.1 Helminti – biologie a ekologie vybraných druhů gastrointestinálního traktu .....	31
3.3.1.1 Třída: Cestoda (Tasemnice) .....	32
3.3.1.2 Kmen: Nematoda (Hlístice).....	35
3.4 Účinky parazitů na tělesnou kondici hostitele .....	38
3.4.1 Přímé účinky .....	38
3.4.2 Nepřímé účinky .....	39
4. Metodika.....	42
4.1 Popis odchytových regionů .....	42
4.2 Metodika odchytů a následného zpracování vzorků .....	43

4.3	Stanovení vhodného indexu pro výpočet kondice odchycených jedinců .....	44
4.4	Statistické zpracování dat .....	45
4.4.1	Statistické zpracování dat v programu Excel .....	45
4.4.1.1	Vyhodnocení vlivu GIH na kondici hostitele u všech jedinců .....	48
4.4.1.2	Vyhodnocení vzájemného vlivu parazitace GIH a věku na kondici hostitele... ..	48
5.	Výsledky .....	49
5.1	Statistické zpracování dat v programu Statistica 14 .....	50
5.1.1	Vyhodnocení vlivu GIH na kondici hostitele u všech jedinců .....	50
5.1.2	Vyhodnocení vzájemného vlivu parazitace GIH a věku na kondici hostitele .....	53
6.	Diskuse .....	58
7.	Závěr .....	62
8.	Literatura .....	63
9.	Seznam použitých zkratk a symbolů .....	80
10.	Samostatné přílohy .....	81

## 1. Úvod

Jelikož je parazitismus jedním z neúspěšnějších a nejrozšířenějších způsobů života (Lucius et al. 2017) a spousta zoonotických infekcí může být způsobena právě parazitickými agens, které přenášejí na lidi různé druhy zvířat (Weiss 2008), přišlo mi důležité se tomuto tématu věnovat blíže. Ohroženy parazity nejsou pouze domácí, hospodářská, či divoká zvířata, ale také my, lidé, což si spousta z nás vůbec neuvědomuje. Nemalé procento lidí sice zbystří, pokud na svém těle najde ektoparazita (klíště, popřípadě blechu nebo veš), ovšem jen málokdo se pozastaví nad tím, že jeho zdravotní problémy by mohly souviset nejen s určitou bakterií či virem, ale právě s nějakým endoparazitem, o kterém nemá člověk ani tušení, že uvnitř něj žije.

Problémem je i to, že nejen obyčejný člověk, ale mnohdy ani lékař nepřijde na to, že za určitými, byť i drobnými zdravotními problémy může být právě parazit. Proto mi přišlo vhodné zaměřit se právě na tuto problematiku a díky svému výzkumu zjistit, zda je jednoduše zjistitelné, že je jedinec takovýmto parazitem infikován. Ve své práci jsem se zaměřila na gastrointestinální helminty, jelikož infekce některými z nich není vždy úplně složitá. Podle odhadů je více než 1,5 miliardy lidí a spousta dalších druhů savců infikována minimálně jedním druhem střevních helmintů (Hotez et al. 2018), proto si myslím, že je opravdu vhodné tuto problematiku důkladněji studovat, přičemž v mé práci jsem se rozhodla pro výzkum toho nejzákladnějšího – vlivu těchto helmintů na kondici hostitele.

Jelikož jsou ale vztahy mezi kondicí a infekcí často komplikovány a mohou se projevit jako pozitivní, negativní či nesměrové asociace, například podle toho, jaká je závislost na interakci hostitel-parazit (Beldomenico et al. 2008), byla jsem sama zvědavá, jaký výsledek tato práce přinese. Existuje řada studií, která zkoumá vliv parazitů na kondici, ale jen malé množství se týká gastrointestinálních helmintů obecně, tedy nejen jednoho druhu, navíc také výsledky prací se různí. Tato práce proto přináší další zhodnocení, zda gastrointestinální helminté kondici jedince ovlivňují, či nikoliv.



## **2. Vědecká hypotéza a cíl práce**

### **Hypotéza:**

Mezi jedinci infikovanými a neinfikovanými gastrointestinálními helminty neexistuje statisticky významný rozdíl v tělesné kondici.

### **Cíl práce:**

Cílem této diplomové práce je vyhodocení vlivu infekce gastrointestinálními helminty (GIH) na tělesnou kondici jejich hostitelů – drobných zemních savců.

### 3. Literární rešerše

#### 3.1 Tělesná kondice

Hodnocení tělesné kondice zvířat je důležitou součástí mnoha ekologických studií (Ezenwa et al. 2009). Mnoho autorů nedokáže pojem tělesná kondice definovat. Většina jej ale popisuje jako míru energie (či nutričního stavu) jednotlivce, a to především jako relativní velikost energetických zásob, kterými jsou tuky a proteiny (Krebs & Singleton 1993). Je tak tedy označován energetický stav zvířete (Batzli & Esseks 1992) nebo energetický kapitál akumulovaný v těle, který je výsledkem krmení, o němž předpokládáme, že je indikátorem kvality a zdraví zvířat (Peig & Green 2009). Termín tělesná kondice se používá pro popis změn v tělesném složení (Krebs & Singleton 1993) a měří množství potenciální energie, která je uložena v tělesném tuku jedince, ve vztahu k jeho velikosti (Woolnough et al. 1997).

Ve spoustě případů silně koreluje s energetickým stavem zvířete, z čehož plyne, že zvíře v lepší formě má také vyšší energetické zásoby (většinou tuku) oproti jedinci ve formě špatné. U savců může mít právě množství tuku důležité důsledky pro kondici, přičemž jedinci s větší tukovou zásobou mohou mít také lepší výdrž nalačno a vyšší šanci na přežití než ti, kteří mají zásoby menší (Millar & Hickling 1990). Podle všeho souvisí se spoustou atributů, včetně zdraví a aspektů ekologické výkonnosti, ke kterým patří schopnost udržet si svoje území, schopnost vyhýbat se predátorům nebo je odrazit, a také schopnost obstarat si obživu a úspěšně se reprodukovat (Noyce & Garshelis 1994), což se projevuje počtem vrhů, hmotností novorozenců či délkou reprodukčního období. Rozdíly v množství energetických zásob mají navíc specifické důsledky podle pohlaví (Atkinson & Ramsay 1995). Například samci často vynaloží obrovské množství energie při soubojích o partnerku, čímž dochází ke ztrátě hmoty kvůli mobilizaci tukových zásob (Deutsch et al. 1990).

##### 3.1.1 Faktory ovlivňující tělesnou kondici

Tělesnou kondici ovlivňuje spousta ekologických parametrů, mezi které patří dostupnost potravy, využití prostoru nebo počasí (Millar & Hickling 1990). Neméně důležitým faktorem je parazitární infekce. Vztahy mezi kondicí a infekcí se možná zdají jednoduché, často jsou ale komplikovány. Mohou se projevit jako pozitivní, negativní či nesměrové asociace, například podle toho, jaká je závislost na interakci hostitel-parazit (Beldomenico et al. 2008). S tím souvisí problém, že některé z těchto vztahů jsou vytvářeny přímými interakcemi mezi parazity a hostiteli, jiné pro změnu vnějšími, jež působí nezávisle či mohou odrážet kombinaci více mechanismů fungujících zároveň různými směry (Beldomenico & Begon 2010).

Jelikož paraziti využívají hostitele pro svůj vývoj a rozmnožování (Combes 2001), dochází k působení na kondici hostitele, a to většinou negativně, jelikož spotřebovávají jeho zdroje a poškozují tkáň (Rynkiewicz et al. 2015). Příkladem jsou losi v Kanadě, kterým infestace klíšatky může způsobit tak velkou ztrátu krve, že zemřou (Botzler & Brown 2014). Paraziti mohou hostitele poškodit také nepřímo stimulací nákladných imunitních odpovědí (Graham et al. 2011). Existuje spousta anamnéz (nejen infekce parazity) nebo energetických

nákladů, které mají spojitost s budováním imunitní obrany (Bonneaud et al. 2003; Sandland & Minchella 2003). V případě, že je zhoršená, může docházet k vyšší zátěži parazity, popřípadě delšímu trvání infekce, což může generovat zpětnovazební smyčku, která negativní vztah mezi infekcí a kondicí ještě zesiluje (Beldomenico & Begon 2010). Pokud kvůli infekci dochází ke změnám zdraví jedinců, může být ovlivněn nejen tělesný stav jednotlivce, ale i životaschopnost populace. Měření se využívají pro odvození dopadů parazitismu na nutriční stav zvířete, na jeho zdravotní stav i celkovou pohodu (Beldomenico et al. 2008).

Spousta studií interakcí parazitů a volně žijících živočichů má povahu pozorovací, někdy je ale potřeba experimentální manipulace. Například při léčbě divokých sobů anthelmintiky došlo ke zvýšení jejich kondice, a navíc i k odhalení negativních vztahů mezi zátěží helminty a tělesnou hmotností, ukládáním tuku a plodností (Stien et al. 2002). Jindy byl ale prokázán opak – příkladem je vystavení ryb parazitické tasemnici, kdy se rychlost růstu i forma zvýšily, pravděpodobně se tak stalo následkem chování či chemických změn vyvolaných parazity (Arnott et al. 2000).

Negativní vztah mohou vyvolat i podmínky prostředí. Když je zdrojů nedostatek, spousta zvířat svůj domovský okrsek rozšiřuje, aby si obstarala dostatek potravy (Relyea et al. 2000), což může znamenat zvýšení přenosu parazitů (Ostfeld et al. 2005). Nutričně stresovaná zvířata se také shlukují v oblastech se zdroji, čímž může docházet k větší příležitosti pro přímý přenos (Becker et al. 2015). Dále může dojít k odhalení negativních vztahů mezi infekcí a kondicí díky stresujícím podmínkám. Tyto vztahy nemusejí být patrné, pokud jsou zdroje bohaté a podmínky pro hostitele příznivé (Gulland 1992). Stresující podmínky mohou mít na redukci hmotnosti vliv i bez přítomnosti infekce. Například hraboš polní patří mezi drobné savce, pro které je typické pravidelné přemnožení populace. Při velkém nárůstu hustoty dochází k vyšší frekvenci vzájemných setkání, což vede u jedinců k vyššímu stresu, který má na redukci hmotnosti přímý vliv (Baláž 2010).

Infekce může mít dopad i na shánění potravy (a tedy na snížení kondice) poklesem kognitivní výkonnosti, popřípadě omezením pohybu hostitele. Takovýto stav byl pozorován u parazitovaných opic, které oproti zdravým více odpočívaly a méně času trávily pohybem (Ghai et al. 2015). Kvůli interakci mezi parazitem a hostitelem může také dojít k anorexii, což může odrážet fyziologické a behaviorální reakce hostitele na infekci (Kyriazakis et al. 1998). Tělesná hmotnost je mimo jiné ovlivněna stresem a může tak klesat kvůli snížení příjmu potravy (Rybkin et al. 1997) a zintenzivnění katabolických procesů, které jsou vyvolané zvýšeným uvolňováním glukokortikosteroidů, které patří mezi stresové hormony (Munck et al. 1984). Při pokusu, ve kterém byla zvířata přesunuta z venkovních výběhů do vnitřních, došlo v 8 % ke ztrátě tělesné hmotnosti. Naopak jedinci chovaní uvnitř, kteří byli přeneseni ven, vykazovali nezanedbatelný přírůstek hmotnosti asi 12 %. Tyto účinky se ukázaly jako reverzibilní. Pro potvrzení souvislosti mezi zdravotním stavem zvířat a změnami tělesné hmotnosti byly změřeny krevní bazální koncentrace kortizolu. Výrazně nižší hladiny měla zvířata chovaná venku oproti chovaným uvnitř. Z těchto výsledků plyne, že změna mezi

podmínkami ustájení (vnitřní versus vnější) souvisí se změnami zdraví i tělesné hmotnosti (Schumann et al. 2014).

V severních oblastech se dostupnost potravy různí podle ročního období, přičemž hlavní část primární obživy se vyskytuje na jaře a v létě. Zvířata odkázaná na sezónní potraviny hledají způsoby, jak vyřešit dlouhodobý nedostatek potravy. Migrují do míst, kde jsou tyto zdroje předvídatelné, schovávají si zásoby nebo hibernují kvůli snížení spotřeby energie. Kvůli očekávání nedostatku potravy dochází u zvířat často k hyperfagii a tím ke zvýšení tělesného tuku (Messier et al. 1992), což má za následek sezónní změny tělesné kondice díky ukládání tuku o cca 20 % mezi létem a podzimem (Adamczewski et al. 1992).

Obecně silnější negativní vztahy mezi infekcí a kondicí jsou u endotermních živočichů než u ektotermních, jelikož termoregulace je podle studie jedinou proměnnou, která předpovídá velikost účinků na tělesnou formu (Sánchez et al. 2018). Tyto účinky by obecně mohly odrážet vyšší náklady na infekci u teplotkrevných zvířat, u kterých jsou již vyšší metabolické náklady na regulaci tělesné teploty (Rynkiewicz et al. 2015). Paraziti se navíc mohou rychleji vyvíjet i více replikovat a přežívat v endotermních organismech, u kterých je konzistentní teplé vnitřní prostředí (Poulin & Latham 2003).

V některých situacích může chování hostitele vést k pozitivnímu vztahu mezi infekcí a tělesnou kondicí. Jelikož shánění potravy často vede k požití parazitů nebo infikované kořisti (Fenton et al. 2002), mohou být hostitelé s vyšším příjmem potravy současně v lepší formě a požít tak více parazitů. Také dominantní chování či postavení jedince v sociální hierarchii mohou současně zvýšit kondici i expozici parazitům, protože dominantní jedinci mívají vyšší hladinu cirkulujícího testosteronu, který může zvýšit náchylnost k infekci kvůli snížené imunitní obraně (Folstad & Karter 1992). Navíc jsou také v lepší tělesné kondici díky přístupu k většímu množství kvalitnějších zdrojů (Carrascal et al. 1998) a mívají častější kontakt s jinými jedinci, což může též zvyšovat riziko získání nakažlivých patogenů (Sauter & Morris 1995), což může být významné hlavně u velmi sociálních druhů (Altizer et al. 2003).

Parazitické kastrátoři, jako například vývojová stadia motolic, mohou snížit zdatnost hostitele navzdory vyššímu růstu (Lafferty & Kuris 2009) díky odklonu od reprodukce (Gunn & Pitt 2012). Náchylnost k infekci může také zvýšit alokaci zdrojů rychlému růstu místo imunitních funkcí (Sheldon & Verhulst 1996), takže jedinci, kteří investují spíše do nákladných obranných prostředků mohou lépe odolat infekci, ale růst pomaleji a tím vytvářet pozitivní vztahy mezi kondicí a infekcí (Mauck et al. 2005). Hostitelé s dobrým tělesným stavem většinou lépe tolerují vysokou zátěž patogeny (Roy & Kirchner 2000). Pokud však hostitelé ve špatné formě trpí vyšší mírou úmrtnosti kvůli infekci, znamená to pozitivní vztah mezi infekcí a kondicí na úrovni populace, přestože účinek na jedince je negativní (Medzhitov et al. 2012).

Některé studie souvislost mezi infekcí a kondicí hostitele neprokazují, dokonce může tento nulový vztah být častější, než je zřejmé z literatury, jelikož spousta autorů trpí předsudky ohledně zveřejňování nulových výsledků (Fanelli 2012). Vysvětlení nulového vztahu mohou být tato: existují paraziti, kteří způsobují minimální či žádné účinky na tělesnou formu

v některých hostitelských taxonech. Příkladem jsou netopýři, kteří jsou známí jako asymptomatické nositelé mnoha patogenů, které jsou ale velmi virulentní u jiných druhů (Wynne & Wang 2013). Dále existuje možnost, že organismy klasifikované jako paraziti jsou navíc také komenzální, jedná se o některé roztoče ptáků (Galvan et al. 2012). Parazit může též ovlivnit kondici hostitele jen minimálně v případě, že nedosáhne patogenního prahového zatížení, příkladem je virus opičí imunodeficiency u makaků rhesus (Ten Haft et al. 1998).

### **3.1.2 Metody měření tělesné kondice**

Hodnocení tělesné kondice zvířat žijících ve volné přírodě je podstatným aspektem ekologie zvířat (Hwang et al. 2005). Populační biologové nebo ekologové často požadují měření tělesné kondice a energetických rezerv určitého jedince (Marden & Rollins 1994). Měření má obrovský význam jako nástroj managementu volně žijících živočichů, kdy mohou informace o změnách, například při výzkumu chorob, odhalit negativní účinky parazitů na hostitele nebo také prokázat relativní náchylnost k infekci (Wilson et al. 2002). Přestože existuje mnoho metod, ne všechny je možné aplikovat pro odhad formy u živých jedinců (Ezenwa et al. 2009). Pro hodnocení tělesné kondice divokých zvířat se používají metody, které obecně spadají do dvou kategorií: přímá a nepřímá měření (Speakman 2001). Nejpřesnější kvantifikaci poskytne přímé měření tukových zásob (Marden & Rollins 1994). Tento princip měření je však pro subjekt vždy smrtelný, proto chtějí badatelé často odhad neinvazivní metodou. Stále častěji jsou proto využívány i takové způsoby, které jsou pro zkoumaný subjekt neletální. Jsou to indexy pro výpočet tělesné kondice (Green 2001) nebo bioelektrická impedanční analýza (Pitt et al. 2006).

#### **3.1.2.1 Invazivní metody**

Vědečtí pracovníci potřebují často pro svůj výzkum informace o tělesné kondici a energetických rezervách studovaných jedinců. Jak již bylo zmíněno výše, nejpřesnější kvantifikaci poskytuje přímé měření tukových zásob (Green 2001). Největším omezením, se kterým se při odhadování tělesného složení touto analýzou můžeme setkat, je nemožnost provádět toto měření na živých jedincích (Jakob et al. 1996). Přímé měření energetických zásob totiž vyžaduje invazivní odběr vzorků, což znamená usmrcení zvířete, vysušení a extrakci lipidů pomocí rozpouštědel pro stanovení obsahu tuku (Dobush et al. 1985). Krom toho je takovéto hodnocení drahé, časově náročné a únavné (Reynolds & Kunz 2001).

#### **3.1.2.2 Neinvazivní metody**

Stále častěji jsou pro odhad tělesné kondice jedinců v populaci upřednostňovány neinvazivní metody (Green 2001). Takovéto měření tělesného složení je možné odhadnout pomocí kondičního indexu (CI) na základě morfometrických měření (Jakob et al. 1996). Je nutné, aby ekologové hledali takový CI, který je schopen oddělit účinky strukturální velikosti těla (Green 2001) od velikosti energetického kapitálu, jelikož oba tyto aspekty mohou mít zásadní důsledky pro míru přežití, fitness, využití přirozeného prostředí atd. Také je důležité, aby byly CI správně interpretovány v závislosti na druhu zvířete a ekologickém rámci. Je potřeba pamatovat na to, že CI neodrážejí energetické rezervy ve všech studiích (Nagy et al.

2002). Příkladem je extrémní hmotnost, která může v některých případech znamenat onemocnění (např. lidská obezita) (Peig & Green 2009).

Další metodou je bioelektrická impedanční analýza (BIA), která je spolehlivým neinvazivním (Pitt et al. 2006), rychlým a levným prostředkem pro odhad tělesné kondice savců (Speakman 2001). Opírá se o vlastnosti biologických tkání jedince a jejich rozdílné elektrické vlastnosti (Kushner 1992). Původně byla vyvinuta pro lidi (Lukaski et al. 1986) a použita na krysách v laboratořích (Hall et al. 1989) a na hlodavcích ve venkovních podmínkách (Wirsing et al. 2002). BIA je objektivním odhadem tělesného složení. Měří odpor vůči vedení nízko-úrovňového střídavého proudu (800  $\mu$ A při 50 kHz) v organismu (Van Marken Lichtenbelt 2001) a jelikož vodivost tělesných lipidů je 4–5 % vodivosti netukové tkáně, kostí a tělesných tekutin, pak naměřený odpor je indikátorem obsahu vody v těle a svalové hmoty bez tuku (Walsberg 1988).

### **3.1.3 Indexy pro výpočet tělesné kondice (CI)**

Pro měření tělesné kondice bylo ve studiích divoké zvěře použito minimálně 17 různých indexů, přičemž není možné se shodnout, který z nich je nejlepší (Wilder et al. 2016). Tyto indexy jsou morfologické, fyziologické nebo biochemické soustavy, které svědčí o zdraví nebo kvalitě jednotlivých zvířat a předpokládá se u nich, že souvisejí s kondicí (Peig & Green 2009). Jsou založené na metrice strukturální velikosti a hmotnosti a používají se k neinvazivnímu odhadu tělesné formy. Hlavním předpokladem je to, že hmotnost zvířete odráží jeho relativní stav v průběhu času. Tyto metriky většinou souvisejí s jedním z těchto aspektů hostitele: energetický stav, kvalita nebo odolnost a celkové zdraví (Jacobs et al. 2012).

Tělesná kondice je důležitý faktor, který určuje zdatnost zvířete. Do určité míry souvisí se spoustou aspektů, jako je například přežití, zátěž parazity, investice do reprodukce či do znaků pro sexuální projev. Tělesnou kondicí se většinou rozumí relativní velikost energetických zásob ve srovnání se strukturálními složkami těla. Hlavním cílem CI jako nedestruktivních metod je právě oddělení aspektů tělesné hmoty způsobené strukturální velikostí od aspektů odrážejících tuky a jiné energetické zásoby (Green 2001). Jelikož se přebytečná energie ukládá právě jako tuk, některé CI se zaměřují na měření externě viditelných nebo interních tukových úložišť (Jacobs et al. 2012). Přestože se metriky pro kvantifikaci tělesné kondice liší, často se využívá srovnání dvou aspektů velikosti zvířete – jednoho, jež je relativně fixní či se mění dle růstu zvířete po delší časové období (míra exoskeletu nebo kostry) a druhého, který by se měl lišit v závislosti na krátkodobých změnách v ukládání tuku. Hojně se využívají CI vycházející z hmotnostních dat a morfometrických rozměrů (Stevenson & Woods 2006), aby mohla být odvozena energie přidělená fungování organismu a růstu (Labocha et al. 2014). Jiné pro změnu využívají kvalitativní skóre, jež jsou založena na absenci kostních výběžků k označení celkového zdraví či robustnosti (Gerhart et al. 1996).

Měření se liší podle zájmového organismu nebo praktických úvah, ale každé má za cíl posoudit zdraví a kondici zvířete na základě jedné nebo více zástupných proměnných (Sánchez et al. 2018). Často je vyžadováno takové měření, které lze aplikovat na longitudinální studie

zvířat v divokých populacích, přičemž výběr vhodného indexu pro výpočet může být problém (Jakob et al. 1996). Pro zajištění smysluplných odhadů je potřeba prověřit jeho přesnost a správnost, ovšem ne vždy byla u kondičních indexů provedena validace (Huot et al. 1995). K nepřímému hodnocení se většinou používají tři morfometrické indexy či jejich modifikace: poměrový (tělesná hmotnost/tělesná velikost), sklonově upravený poměrový (založený na regresních sklonech generovaných z referenční populace) a reziduální index (zbytky regrese tělesné hmotnosti proti lineární míře velikost těla) (Jakob et al. 1996).

Při využití indexů, které se používají pro obsah lipidů u zvířat, je předpokladem to, že použitý index i obsah tuků jsou zástupnými hodnotami zdatnosti zvířat (Jakob et al. 1996). Obsah tuků může zlepšovat kondici díky energetickým rezervám (pro hibernaci, zamezení hladovění či pro migraci), působí izolačně vůči špatným abiotickým podmínkám a dále také zajišťuje určitou ochranu před zraněním. Mezi aspekty tělesného složení ovlivňující kondici jedince ovšem nepatří pouze obsah lipidů. Pokud nemá zvíře navíc také dostatek ostatních živin (vitamíny a minerály, bílkoviny), může mít například nízkou reprodukční úspěšnost (Nie et al. 2014) nebo neschopnost udržet zdravé metabolické funkce (Ponton et al. 2013). Ve spoustě situací není tělesný tuk prediktorem vlastností, které souvisejí s kondicí. Příkladem je studie, ve které byly kudlanky krmeny dvěma různými druhy diet, přičemž samice s vyšším obsahem tuku v těle měly o polovinu méně vajíček než samice s nižším obsahem, a navíc byly pro samce mnohem méně atraktivní (Barry & Wilder 2013). Pro samice v reprodukčním období, hlavně u těch druhů, jež žijí jen jeden rok či jsou semelparní, nejsou vysoké zásoby lipidů vždy nutné, jelikož převážná část energie a živin má být investována do produkce potomků. Přestože jsou lipidy u zvířete důležitým měřítkem, obsah všech tuků v těle nemusí správně korelovat s evoluční zdatností či zdravím, protože ukládání různých druhů tuku může mít zdravotní důsledky. Například intraabdominální tukové zásoby u lidí korelují silněji se zdravotními důsledky, jež souvisejí s obezitou, než podkožní tuk (Fox et al. 2007).

U kondičních indexů se tedy většinou předpokládá, že tyto indexy a obsah tuku pozitivně korelují s kondicí či některou její složkou. Není to však vždy pravda. Například u reprodukcí se samic se CI mění s tělesným stavem. Po oplodnění dochází k přibývání na váze, a tudíž ke zvýšení kondice, při porodu ale dochází k její rychlé ztrátě a samice se mohou vrátit k podobnému stavu jako před oplodněním. Přestože ukazatele kondice jsou u samic v předreprodukčním a poporodním období podobné, fitness je velmi rozdílné, z čehož je zřejmé, že v přirozených populacích může docházet k zavádějícím odhadům fitness bez zohlednění reprodukčního stavu (Wilder et al. 2016). Spousta zvířat homeostaticky reguluje střední úroveň lipidových rezerv a nižší i vyšší hodnoty způsobují náklady na kondici (Wilder et al. 2016), což je výrazné zejména u hibernujících zvířat (Hilderbrand et al. 2000), z čehož tedy plyne, že ani lipidové rezervy, ani index tělesné kondice pravděpodobně s kondicí u zvířat přímo pozitivně nesouvisí (Wilder et al. 2016).

Hodnotu některých indexů snižují důkazy, že nejsou nezávislé na tělesné hmotnosti nebo velikosti (Lidicker & Ostfeld 1991). Dalším nezanedbatelným problémem je to, že CI předpokládají, že variace v objemu či hmotnosti jsou způsobené jedinou či hlavní příčinou,

jako je obsah tuků. Některé studie tento vztah sice potvrzují, často je ale velmi slabý (Krebs & Singleton 1993; Schulte-Hostedde et al. 2001; Labocha et al. 2014). Například tzv. reziduální index souvisí více s netukovou tkání a obsahem vody než s obsahem tuku (Schulte-Hostedde et al. 2001). V další studii porovnávající celkem 17 indexů tělesné kondice byly všechny tyto indexy špatnými prediktory tuku u myší. Vícenásobné regresní modely byly sice lepší v předpovědi obsahu lipidů, často ale nevysvětlovaly ani polovinu variací v obsahu tělesného tuku (Labocha et al. 2014). Tato nízká schopnost předpovídat obsah lipidů je z toho důvodu, že odchylky v objemu či velikosti zvířat mohou být způsobeny řadou faktorů, mj. obsahem střev, tukovými rezervami, bílkovinami, vodou, zátěží parazity a reprodukčním stavem. Zvířecí těla mají mnoho složek, které se mohou měnit a jsou spolu vzájemně provázané, což komplikuje interpretaci CI i jejich schopnost odhalit změny v různých aspektech složení těla zvířete (Speakman 2001).

### 3.1.3.1 Poměrový index

Jedná se o nejjednodušší z indexů pro výpočet tělesné kondice (Cone 1989). Vypočítáme jej jako poměr mezi hmotností a určitou lineární mírou velikosti těla (například délka těla). V alternativě této metody je lineární rozměr zvýšen na mocninu (většinou na mocninu tří), což předpokládá, že hmotnost i velikost těla (lineární míra) rostou izometricky a jedinec s vyšším poměrem je v lepší kondici než s nižším. Bohužel, existují důkazy, že poměrový index koreluje s tělesnou hmotností či velikostí, což oslabuje sílu závěrů, které je možné vyvodit (Jakob et al. 1996).

Příkladem užití tohoto indexu je studie Lidickera a Ostfelda (1991) na hraboších kalifornských (*Microtus californicus* Peale, 1848). Po použití poměru tělesné hmotnosti ku délce dospěli k závěru, že index sice vysvětluje 48 % variací v obsahu tuku, ale kromě tělesné hmotnosti přináší jen málo informací, jelikož index a tělesná hmotnost nebyly nezávislé ( $r^2 = 0.96$ ).

### 3.1.3.2 Sklonově upravený poměrový index

Pro tento index je potřeba velkého a nezávislého souboru dat. Nevýhodou je opět citlivost indexu na tělesnou velikost (Jakob et al. 1996). Standardní populace se použije ke generování sklonu regrese  $\ln$  (tělesná hmotnost) proti  $\ln$  (délka některé části těla). Vypočtený sklon se poté použije pro generování indexu pro každého jedince ( $i$ ) v testované populaci se vzorcem:

$$\text{sklonově upravený poměrový index} = \frac{\text{hmotnost}_i}{(\text{délka}_i)^{\text{sklon}}}$$

Od poměrového indexu se liší jen tím, že sklon se generuje z nezávislých dat, tedy není pouze předpokládán na základě obecných vztahů podle tvaru těla (Cone 1989). Úspěšnost tohoto indexu je závislá na volbě standardní populace, kterou chceme použít ke generování sklonu regresní přímky (Bolger & Connolly 1988). Jestliže ale sklon přímky referenční populace



adekvátně neodpovídá údajům ze studijní skupiny, pak index neposkytuje přesné informace (Jakob et al. 1996).

### **3.1.3.3 Reziduální (zbytkový) index (rezidua z obyčejné lineární regrese nejmenších čtverců (OLS) tělesné hmotnosti proti lineární míře velikosti těla)**

Tuto metodu navrhl Gould (1975). Byla vyvinuta pro výzkumy, ve kterých se kontrolovala velikost těla při srovnávání velikosti morfologických struktur mezi různými druhy a vyššími taxony (Harvey & Pagel 1991). Jedná se o jednu z nejběžnějších metod pro odhad kondice, která byla použita u mnoha taxonů obratlovců (Schulte-Hostedde et al. 2005). Zbytkový index s některými svými transformacemi pro dosažení homoskedasticity se jeví jako nejspolehlivější kondiční index, protože se nemění s tělesnou velikostí. Jeho použití se doporučuje v behaviorálních studiích, ve kterých je potřeba odhadu kondice. Od obou poměrových indexů se zásadně liší. Nejprve je potřeba ověřit, zda data splňují předpoklady regrese. Pokud ne, transformují se tak, aby tyto předpoklady splňovala a dále se provede regrese tělesné hmotnosti proti lineární míře velikosti těla (indikátor tělesné velikosti – BSI). Zbytkové vzdálenosti bodů od této regresní přímky poté slouží jako odhady kondice (Jakob et al. 1996). Vyhodnocení je takové, že u jedince s pozitivním reziduem se předpokládá lepší kondice oproti průměru a naopak (Dobson 1992).

Index se opírá o spoustu předpokladů. Jsou to například lineární růst tělesné formy s velikostí těla a dále nezávislost skutečné tělesné kondice na tělesných rozměrech. Dále také předpokládá, že použité měření velikosti je přesným měřítkem celkové konstrukční velikosti, že v indikátoru tělesné míry není chyba měření, že délka BSI je nezávislá na tělesné hmotnosti, a že použitý index je skutečným měřítkem vnitřních energetických rezerv. Porušování těchto podmínek zpochybňuje výsledky některých studií (Green 2001). Reziduální index poskytuje nejčistší způsob pro oddělení účinků kondice a velikosti těla (Reist 1985). Některé studie použití reziduálního indexu obhajují, protože prokázaly významné korelace s absolutní velikostí tukových zásob (Ardia 2005; Schulte-Hostedde et al. 2005). Často ale nejsou klíčové předpoklady testovány, pouze jsou implicitně odhadovány (Blackwell 2002). Nevýhodou je ovšem to, že rezidua nejsou srovnatelná napříč populacemi (Jakob et al. 1996). Pokud jsou vztahy uváděné mezi reziduálními indexy OLS a parametry korelujícími s velikostí těla (rozměr vajec, sexuálních ozdob) významné, je u nich větší riziko, že budou falešné, pokud je korelační koeficient mezi hmotností a BSI nízký (Green 2001).

Díky studii na myši domácí (*Mus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) vznikl poměr, kdy vypočtené hodnoty odrážejí kondici zvířete – hodnota 1 pro průměrnou kondici, <1 pro zvíře ve špatné kondici a >1 pro zvíře v kondici dobré (Krebs & Singleton 1993). Tento index byl použit také ve studii na pěti druzích drobných savců (*Tamias amoenus* Allen, 1890, *Neotoma cinerea* Ord, 1815, *Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845, *Clethrionomys gapperi* Vigors, 1830 a *Microtus pennsylvanicus* Ord, 1815), přičemž výsledky ukázaly, že rezidua z regrese velikosti a hmotnosti jsou relativně špatnými prediktory obsahu tuku, a navíc u všech pěti druhů vysvětlovaly větší variace v obsahu sušiny a vody než v obsahu tuku (Schulte-Hostedde et al. 2001). Přestože je tento index použitý pro výpočet kondice ve spoustě jiných

studií (například Dobson & Michener 1995; Fisher 1999), podle výsledků této studie není pravděpodobné, že by se změna v obsahu tuku odrazila ve změnách tělesné hmotnosti, obzvláště pokud jsou rozdíly též v jiných tělesných složkách (zejména obsah vody a bílkovin), což může být dáno tím, že obsah tuku u těchto pěti zkoumaných druhů má jen malý podíl na tělesné hmotnosti (1,7–4,9 %) (Schulte-Hostedde et al. 2001).

### 3.1.3.4 Škálovací index hmotnosti

Přestože je dominantní metodou ekologů výpočet reziduí a některé studie energetických rezerv tuto metodu potvrzují, existuje i novelizovaný škálovací index hmotnosti založený na ústředním principu škálování s metodickými, biologickými a koncepčními výhodami. Díky nové analýze údajů od drobných savců, špačků a hadů se potvrdilo, že tento novelizovaný index je lepším ukazatelem relativní velikosti energetických rezerv i jiných tělesných složek než reziduální index, jelikož funguje lépe v drtivé většině analýz u všech zkoumaných druhů a je tak novým užitečným nástrojem pro ekology (Peig & Green 2009). Podle Peig & Green (2009) není absolutní hmotnost tuku (popřípadě jiné tělesné složky) příliš vhodná míra „skutečné kondice“, jelikož nekontroluje velikost těla, což je zásadní požadavek kondičních indexů. Thorpe (1975) vymyslel metodu pro standardizaci určité míry tělesné velikosti ( $Y$ ) s ohledem na jinou ( $X$ ) tak, aby byly vzaty v úvahu vztahy škálování. Metoda byla poté přeskupena do komplexní mocninné funkce (Leonart et al. 2000) v této podobě:

Thorpe-Leonart (TL) model škálování:

$$Y_i^* = y_i \left[ \frac{x_0}{x_i} \right]^b$$

$Y_i^*$  - předpokládaná hodnota  $Y$  pro jednotlivce  $i$  po korekci na základní vztah mezi  $X$  a  $Y$ ;

$x_i$  a  $y_i$  – pozorované hodnoty  $X$  a  $Y$  pro jednotlivce  $i$ ;

$b$  – sklon z obyčejné regrese nejmenších čtverců (OLS) na logaritmičtě transformovaných proměnných  $X$  a  $Y$ ;

$x_0$  – libovolná hodnota  $X$  (Leonart et al. 2000).

TL metoda má tři zásadní výhody, a to tyto: standardní hodnoty  $Y^*$  si zachovávají původní jednotky  $Y$ ; standardizace hodnot  $Y$  ve dvou krocích lépe zohledňujících škálování (mocninový zákon) mezi měřením hmotnosti a délky, protože používá funkci multiplikativní chyby místo aditivní; vytváří standardizované hodnoty  $Y$ , které se mohou jednoduše porovnávat mezi různými populacemi stejného druhu (Leonart et al. 2000).

Škálovací index navržený Peig & Green (2009) ( $\hat{M}_i$ ) vypadá takto:

$$\hat{M}_i = M_i \left[ \frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

$M_i$  a  $L_i$  – tělesná hmotnost a lineární tělesná měření jednotlivých  $i$ ;

$b_{SMA}$  – škálovací exponent odhadnutý pomocí SMA regrese  $M$  na  $L$ ;

$L_0$  – libovolná hodnota  $L$ ;

$\hat{M}_i$  - předpokládaná tělesná hmotnost pro jednotlivce  $i$ , když je lineární tělesná míra standardizována na  $L_0$  (Peig & Green 2009).

## 3.2 Drobní savci

Definice drobných savců není přesně dána a obecně se tak označuje skupina savců, kteří mají živou hmotnost v dospělosti do 5 kg. Do této skupiny je možné zařadit řády Insectivora, Rodentia, Lagomorpha, Carnivora a Chiroptera. Taxonomické složení fauny drobných savců se liší mezi zoogeografickými oblastmi. Nejpočetnější skupinou co do počtu druhů jsou v etiopských, orientálních, nearktických a palearktických oblastech řády Rodentia a Insectivora (Hayward & Phillipson 1979). Suchozemští drobní savci jsou dobrými ekologickými indikátory kvality životního prostředí, jelikož jsou citliví na jeho variace (Cagnin & Grasso 1999). Jejich složení společenstev je dobrým nástrojem pro studie, které dopady na životní prostředí hodnotí (Steele et al. 1984; Brandmayr et al. 1996). Drobní savci tvoří základní strukturu trofických řetězců suchozemských ekosystémů; často se stávají kořistí a naproti tomu loví bezobratlé živočichy. Jejich činnosti, jako hrabání, skladování zásob a vybírání semen, mají nemalé účinky na lesy mírného pásma (Golley et al. 1985).

### 3.2.1 Řád: Hlodavci (Rodentia)

Hlodavci tvoří druhově nejrozmanitější a nejpočetnější řád savců. Osídlili téměř všechna prostředí, jelikož se přizpůsobili životu v různých podmínkách. Nejčastěji obývají zem nebo hluboké nory, někteří žijí také ve vodě (kromě moře). Druhy žijící pod zemí mají často zakrnělý zrak a díky tomu naopak citlivější sluch a hmat (Anděra & Horáček 2005). Žijí na všech kontinentech (včetně Antarktidy) i mnoha oceánských ostrovech, na některá místa byli zavlečeni člověkem (Anděra & Geisler 2019). Mnoho hlodavců žije v bezprostřední blízkosti člověka, někteří jsou pro něj nebezpeční, stejně tak jako pro domácí zvířata (Pelikán et al. 1979). Patří mezi významné přenašeče nemocí i škůdce (Reichholf 1996).

Společným znakem všech hlodavců je stavba chrupu. V obou čelistech mají jen jeden pár řezáků (obloukovité hlodavé zuby), které trvale dorůstají. Silnou sklovinou je pokrytá pouze přední strana, proto se zuby dlátovitě zbrušují a jsou ostré. Sklovina bývá zbarvena sytě žlutě, oranžově či načervenalé (Anděra & Geisler 2019).

Mnoho hlodavců se vyznačuje krátkou dobou březosti, a tudíž obdivuhodnou plodností. Spousta druhů se nepravidelně ve víceletých intervalech masově přemnožuje. Důvodem těchto fluktuací (výkyvů početnosti) jsou potravní, klimatické a sociální podmínky a jejich kombinace. Co se společenského uspořádání týče, hlodavci bývají jak samotářští, tak upřednostňující rodinné svazky, popřípadě žijící koloniálně se složitou sociální organizací společenstev (Anděra & Horáček 2005). Členové jedné rodiny či komunity většinou drží při sobě, proto může žít na daném prostoru obrovské množství jedinců (Reichholf 1996). Mláďata jsou altriciální, popřípadě prekociální. Potravu upřednostňují rostlinnou, mnohé druhy se však živí i drobnými živočichy (Anděra & Geisler 2019).

#### 3.2.1.1 Rod *Microtus*

Na území České republiky se můžeme setkat se 3 zástupci tohoto rodu, a to hrabošem polním (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), hrabošem mokřadním (*Microtus agrestis* Linné, 1761)

a hrabošíkem podzemním (*Microtus subterraneus* de Sélys – Longchamps, 1836) (Anděra 2011). Řadí se do čeledi křečkovitých (Pelikán et al. 1979).

**Hraboš polní** (*M. arvalis*) má svrchu žlutošedé, šedohnědé či slabě narezavělé zbarvení, barva břicha je světlejší. Vyskytuje se po celé České republice krom míst, které nesplňují jeho nároky. Obývá hlavně zemědělskou krajinu, mimo polí i úhory, meze, příkopy. Z polních kultur obývá nejčastěji pole osetá vojtěškou a jetelem (Anděra & Geisler 2019). Osidluje také řídkou dřevinnou vegetaci (lesní přístřešky, nově zalesněné oblasti) (Ligač 1975). V lesním pásmu se vyskytuje jen v lokalitách, kde byl narušen ekologický charakter lesa (Kratochvíl & Pelikán 1955), a to pouze při přemnožení. Nevadí mu ani vlhké prostředí (Pelikán et al. 1979), nejčastěji však obývá kulturní step a suchá stanoviště v otevřené krajině. Hustou vegetaci nevyhledává (Anděra & Horáček 2005). Při přemnožení nebo po orbě se přesunuje k hospodářským objektům (Anděra & Geisler 2019). Buduje rozsáhlé podzemní chodby, ve kterých se nacházejí i hnízda a komory se zásobami. Je aktivní během celého dne i v noci. Je čilý i v zimě, pod sněhem si staví tunely, ve kterých má nadzemní hnízda vystlaná travou (Pelikán et al. 1979). Po roztátí sněhu vystupují chodby stavěné těsně pod povrchem nad úroveň povrchu jako jakási kostra (Reichholf 1996). Východy z nor spojuje vykousanými chodničky ve vegetaci (Anděra & Geisler 2019). Často si zhotovuje ochranné nory bez hnízda pro případ rychlého úkrytu při útoku dravce. Je naším nejhojnějším drobným savcem (Anděra & Horáček 2005).

Živí se téměř výhradně rostlinnou stravou – hlavně zelenými částmi rostlin, v zimě též kořínky nebo kůrou stromků (Pelikán et al. 1979), výjimečně i hmyzem, při přemnožení může docházet i ke kanibalismu (Anděra & Horáček 2005). Je škůdcem na polích (Reichholf 1996). Žije převážně v koloniích, kdy základ tvoří staré samice s potomky (Anděra & Geisler 2019). Samice má ročně až 6 vrhů (Stichmann & Kretzschmar 1996), v každém vrhu je nejčastěji 4-7 mláďat (Anděra & Horáček 2005). Velikost vrhu se mění podle klimatických podmínek v různých nadmořských výškách (Baláž 2010). Dle Smith a McGinnis (1968) jsou větší vrhy v populacích na severu pravděpodobně výsledkem zkrácení období rozmnožování kvůli klimatu ve srovnání s jižními zeměpisnými šířkami. Pohlavní dospělost nastává ve věku 3-5 týdnů (Anděra & Horáček 2005). Dožívá se přibližně 1,5 roku. Samci spolu v rozmnožovacím období bojují, slabší jedinci jsou zabiti, čímž se mění poměr pohlaví a v přemnožené populaci pak připadá na 1 samce až 6 samic (Pelikán et al. 1979). Jedná se o druh, který je schopen během krátké doby mnohonásobně zvýšit svou populační hustotu (Koshkina 1966). Nejvyšší hustota populací byla zaznamenána na podzim. Při takovémto nárůstu populace dochází k vyšší frekvenci vzájemných setkání jedinců, a tedy i zvýšenému stresu, který má přímý vliv na redukci hmotnosti (Baláž 2010). Následkem toho spolu příslušníci různých kolonií bojují o prostor i potravu. Při těchto bojích zvířata často hynou, jelikož jim ze stresu klesá v krvi hladina cukru a dochází k hypoglykemickému šoku, popř. dojde k podchlazení, nakazí se tuberkulózou nebo jinými chorobami. Při neúnosném růstu populace přestanou samice rodit (Pelikán et al. 1979). Ke kalamitnímu přemnožení dochází většinou v nížinách (Anděra & Geisler 2019).

**Hraboš mokřadní** (*M. agrestis*) má tmavší hřbet než hraboš polní, srst je rezavě až skořicově hnědá s příměsí černé barvy, břicho je světlejší šedavé nebo dožluta. V České republice se nachází od 140 do 1600 m. n. m. Jeho výskyt je kvůli zkulturnování krajiny místy ostrůvkovitý. Osidluje podmáčené nekosené louky, rašeliniště, bažiny a jiné mokřady, též břehy vod (Anděra & Horáček 2005). Žije také na subalpínských loukách nebo v kalamitních a emisních holinách či v rekultivovaných výsypkách. Upřednostňuje chladnější vlhká místa a hustější vegetaci. Vysoušení biotopů má za následek jeho vymizení. Na vlhkých místech pod hustou vegetací si staví síť povrchových chodíčků (Anděra & Geisler 2019). Hnízda staví převážně na zemi kvůli vysoké hladině spodní vody. V oblibě má místa s rašeliníkem (Pelikán et al. 1979).

Ze stravy upřednostňuje šťavnaté mokřadní byliny, borůvky, mátu vodní; v zimě i jejich podzemní části (Pelikán et al. 1979). Jeho aktivita je hlavně soumravná a noční, v zimě však i denní (Anděra & Geisler 2019). Vyznačuje se obdivuhodnou plodností stejně jako hraboš polní, kolonie však zanikají rychleji (Stichmann & Kretzschmar 1996). V zajetí je schopný adoptovat potomky vlastního druhu (Anděra & Geisler 2019). Jedná se o reliktní druh, což dokazuje jeho mozaikové rozšíření (Pelikán et al. 1979). Průměrně se dožívá pouze 6-8 měsíců (Anděra & Horáček 2005).

**Hrabošík podzemní** (*M. subterraneus*) je z našich hrabošů nejmenší, má šedoohnědé až šedočerné zbarvení, na bříše je srst světlejší. V České republice žije nerovnoměrně – někde v celé oblasti (hory a vrchoviny), jinde ostrůvkovitě, někde se vůbec nevyskytuje. Obývá hlavně lesy a otevřenou krajinu, často břehové olšiny a břehy vodních toků, též paseky, pastviny a louky (Anděra & Geisler 2019). Můžeme jej nalézt také v zahradách (Stichmann & Kretzschmar 1996) a jiných stanovištích ovlivněných člověkem – příkopy podél cest, rumiště, sady; vyhledává hlavně stinná místa (Anděra & Horáček 2005). Vrchol jeho aktivity je v poledne a v půlnoci. Žije usudlým způsobem života převážně v koloniích, buduje spleť podzemních chodeb těsně pod povrchem (Anděra & Geisler 2019). Hnízdo si staví z mechu, trávy a kořínků většinou pod zemí (Reichholf 1996). Vyznačuje se velkou citlivostí na podmínky prostředí, při ulovení může zahynout šokem (Pelikán et al. 1979).

Živí se zejména zelenými částmi rostlin, omezeně plody, semeny, houbami nebo mechem (Pelikán et al. 1979). Vůči hraboši polnímu, se kterým se často dělí o stanoviště, je submisivní. Z našich drobných savců má sice nejmenší vrhy, většinou po 2-4 mláďatech, ale zato nejčetnější, a to 3-5 za sezonu (Anděra & Geisler 2019). O mladé pečuje samice i samec, někdy také další jedinci obývající společné hnízdo (Anděra & Horáček 2005). Pohlavní dospělost je ve 4-6 týdnech, délka života přibližně 1 rok. Jedná se o reliktní druh (Pelikán et al. 1979).

### 3.2.1.2 Rod *Myodes*

**Norník rudý** (*Myodes glareolus* Schreber, 1780, též *Clethrionomys glareolus*) se řadí, stejně jako hraboši, do čeledi křečkovití. Je jediným drobným savcem České republiky, který je na hřbetu zbarven rezavě, na bocích je rezavě šedý a spodní část je zbarvena do žlutavě nebo

bělavě šedé (Pelikán et al. 1979). U nás se vyskytuje celoplošně po celé republice, pokud se v některých místech nevyskytuje, je důvodem nevhodné stanoviště (Anděra & Geisler 2019). Žije převážně v lesích, a to jak v listnatých, tak ve smíšených s bohatým podrostem, někdy také ve smrčínách (Anděra & Horáček 2005). Hojněji se vyskytuje ve vlhkých lesích a vzácněji v křovinách nebo na pastvinách (Torre & Arrizabalaga 2008). Dále jej najdeme též v olšových luzích, na zarostlých březích vodních toků, v sutích, u jeskyň, nad horní hranicí lesa v kosodřevině nebo na periferiích měst (Anděra & Geisler 2019). Malá hnízda si staví většinou z mechu a listů, a to většinou pod pařezy, mezi kameny nebo v kořenech stromů. Z hnízd vedou nory s mnoha východy, úkryty a zásobárnami potravy. Aktivně leze po stromech i v křovinách až do výšky několika metrů (Anděra & Horáček 2005). Je aktivní po celý den, více však za svítání a za soumraku (Reichholf 1996). V zimě nespí (Pelikán et al. 1979) a někdy se stahuje do budov (Reichholf 1996).

Jeho potrava je rozmanitá, jedná se o býložravce konzumujícího nejen zelené části rostlin, ale i semena a též částečně živočišnou potravu, hlavně hmyz. Nepohrdne ani kůrou nebo jehličím (Pelikán et al. 1979). Na polích neškodí. Hnízda staví v hustém porostu těsně nad zemí (Reichholf 1996). Samice má vrh až čtyřikrát ročně, počet mláďat je 3-6 v každém vrhu. Norník je pohlavně dospělý již ve 2 měsících, dožívá se 1,5 roku. Každých 2-4 let dochází k přemnožení populace, tyto populační cykly jsou místně i časově nepravidelné, při přemnožení působí ztráty na lesních výsadbách (Anděra & Geisler 2019). Stejně jako u většiny druhů savců, i u tohoto druhu se můžeme setkat s infanticidou. Jak se ukázalo, hlavní podnět, kterého využívají infanticidní samci pro vyhledání hnízda se zranitelnými mláďaty, je poslouchání ultrazvuku mláďat k přivolání matky, která opustila hnízdo například kvůli hledání potravy (Ylönen et al. 2016).

### 3.2.1.3 Rod *Apodemus*

V České republice se můžeme setkat se 4 druhy myšic, kterými jsou myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758), myšice lesní (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834), myšice malooká (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) a myšice temnopásá (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771). Všechny patří do čeledi myšovití (*Muridae*) (Anděra & Geisler 2019).

**Myšice lesní** (*A. flavicollis*) je naší největší myšicí, má ryšavě hnědý až kaštanový hřbet a bílé břicho, ocas dvoubarevný. Často má na hrdle velkou žlutou skvrnu, která navazuje na vnitřní straně předních končetin na tmavší boky. Kůži na ocasu je možné stejně jako u ostatních myšic snadno stáhnout, což umožňuje únik při napadení. Obnažená část ocasu poté upadne nebo si ho myšice sama ukousne, ocas poté již nedoroste (Anděra & Horáček 2005). U nás se vyskytuje na celém území. Žije v lesích, parcích, či v kulturní krajině. Skvěle šplhá i leze, přičemž si vypomáhá ocasem (Reichholf 1996). Je schopná vyšplhat až do výšky 23 metrů. *A. flavicollis* je striktně noční živočich, z úkrytů vylézá po setmění. Hnízda si buduje jak na zemi v kořenech stromů, popřípadě pod kameny, tak v dutinách stromů či ptačích budkách (Anděra & Geisler 2019).

Z potravy upřednostňuje žaludy, bukvice, semena stromů či keřů, dále se živí též hmyzem i jinými živočichy, v malém množství zelenými rostlinami a houbami. Na zimu se zásobí žaludy a jinými semeny. Populace je kolísavá dle úrody semen. V jednom vrhu je pouze okolo 5 mládřat (Pelikán et al. 1979), ale jelikož rodí až 4× za sezonu, může ročně vyvést až 27 mládřat (Anděra & Geisler 2019).

**Myšice křovinná** (*A. sylvaticus*) je podobná myšici lesní nejen vzhledem, ale i způsobem života. Je o něco menší, na hřbetě hnědá až světle rezavá, břicho je špinavě bílé až šedivé, rozhraní barev není příliš patrné. Občas mívá žlutou skvrnku na hrdle. Alespoň přechodně se vyskytuje na všech možných místech, navíc jako tzv. pionýrský druh osidluje i plochy, jež byly člověkem zdevastované či rekultivované (Anděra & Horáček 2005). Má ohromnou schopnost adaptace na různé podmínky prostředí. Nejčastěji obývá ekotony v otevřené a členité krajině – křovinaté meze, remízky, břehy vod, sutě, pole, dále také smrkové porosty. Nemálo se vyskytuje též ve vesnicích i uvnitř měst (v parcích, hřbitovech). Na podzim se stěhuje do chat a stodol (Anděra & Geisler 2019).

Živí se hlavně semeny, ale pokud je semen nedostatek nebo mají nízkou výživnou hodnotu, pak loví drobné bezobratlé, popřípadě spásá rostliny s vyšším obsahem lipidů (Butet 1985). Je to noční tvor. Žije v neorganizovaných společenstvech s vůdčím samcem v čele. Rodí 4-7 mládřat až třikrát ročně (Anděra & Horáček 2005). Umí dobře skákat i šplhat, hrabe si nory se dvěma vchody, hnízda z travin a mechu jsou většinou pod zemí stejně jako zásobárny potravy. *A. sylvaticus* se většinou nevyskytuje na stejných místech jako *A. flavicollis* (Reichholf 1996). Pro orientaci v prostoru využívá i ultrazvuky kolem 70 KHz, podle výsledků pokusů vnímá i magnetické pole. Při silných mrazech dochází krátce k torporu (Anděra & Geisler 2019). Kolísání populace není tak významné, jako u hraboše polního (Pelikán et al. 1979).

### 3.2.2 Řád: Hmyzožravci (Eulipotyphla)

Zástupci tohoto řádu jsou nejstarší skupinou žijících vyšších savců (Reichholf 1996). Patří sem velcí až velmi malí savci, kteří jsou vývojově nepřimitivnější. Mají jednoduchou lebku i mozek (Pelikán et al. 1979). V lebce často chybí jařmové oblouky, chrup obsahuje 26-44 ostrých zubů, kterými drtí pevnou hmyzí kutikulu. Zuby se časem obrušují a jelikož nedorůstají, staří jedinci často pojdu hlady. Živí se převážně hmyzem, ale též jinými bezobratlými, drobnými obratlovci, v malé míře i rostlinnou potravou. Hlava bývá protažená v pohyblivý rypáček, na kterém sídlí 2 dobře vyvinuté smysli – čich a hmat, sluch mají také velmi dobrý (Anděra & Geisler 2019). Mnozí vydávají ultrazvukové signály, které využívají při echolokaci. I přes primitivní stavbu těla mají vývojově pokročilou diskovitou placentu (Anděra & Horáček 2005). Jelikož se jedná často o noční druhy, zrak není příliš kvalitní. Nalezneme je na všech kontinentech krom polárních oblastí, Austrálie a velké části Jižní Ameriky. Žijí na zemi, v půdě i ve vodě. Většina našich druhů je aktivní po celý rok (Pelikán et al. 1979).

Do čeledi rejskovití (Soricidae) jsou zařazeny rody *Sorex*, *Crocidura* a *Neomys*, v České republice spadá pod tuto čeleď 7 druhů. Mají drobný vzrůst, kvůli čemuž mají vysokou úroveň bazálního metabolismu, a tedy větší nároky na množství potravy (Anděra & Geisler 2019). Na



hlavě se nachází protažený pohyblivý čumáček, díky kterému mají skvělý čich i hmat. Oči mají malé, tudíž špatně vidí. Zuby jsou velmi ostré a u všech druhů krom bělozubek červenohnědé na hrotech. Na bocích těla najdeme pachové žlázy. Jsou aktivní po celý rok a též po celý den i noc. Žijí jen jednu zimu. Při nervovém šoku mohou zemřít. Vydávají pisklavý zvuk, některé druhy dokonce ultrazvuk, kterým se orientují v prostoru jako netopýři (Pelikán et al. 1979). Používají různé druhy zvuků podle určitých situací – při konfliktu, při sexuálním chování nebo při výchově a lovu (Shchipanov & Oleinichenko 1993). Charakteristiky těchto signálů se liší spektrálně, dynamicky i časově v různých typech chování, což poukazuje na jejich význam v komunikaci rejsek (Movchan & Shibkov 1982).

### 3.2.2.1 Rod *Sorex*

Do tohoto rodu řadíme tři druhy, jimiž jsou rejsek obecný (*Sorex araneus* Linné, 1758), rejsek horský (*Sorex alpinus* Schinz, 1837) a rejsek malý (*Sorex minutus* Linné, 1766) (Anděra & Geisler 2019). Rejsci jsou teritoriální savci (Churchfield 2002), každý druh vyhledává různé taxony a velikosti kořisti (Churchfield 1994). Tyto rozdíly bývají často důsledkem mezidruhové konkurence. Ty druhy rejsek, které jsou větší a konkurenčně lepší, bývají většinou nejhojnější v produktivnějších stanovištích, naproti tomu menší druhy hledají útočiště v méně produktivních lokalitách, kde mohou přežít kvůli nízkým požadavkům na potravu (Hanski & Kaikusalo 1989).

**Rejsek obecný** (*S. araneus*) je hnědý, se žlutavým břichem a spodem ocasu, přičemž zbarvení se v průběhu života výrazně mění. Chrup je na špičkách pigmentovaný červeně díky výskytu železa ve sklovině. Kvůli proměnlivosti chromosomů v rámci druhu jsou u nás rozlišované tři karyotypové rasy. Vyskytuje se na celém území České republiky, pokud někde není, je důvodem nevhodná lokalita. Obývá všechny typy stanovišť i člověkem ovlivněné biotopy (výsypky, ruderální plochy), jen ve městech většinou chybí. Nejčastěji vyhledává humidní místa s dostatečnou vrstvou humusu či hrabanky, vlhké louky, rašeliniště, klimaxové smrčiny nebo také břehy toků (Anděra & Geisler 2019). Uchyluje se i do budov. Je poměrně dobrým plavcem, též obstojně šplhá. Vlastní nory si buduje jen zřídka (Pelikán et al. 1979). Kulovitá hnízda spletená z trávy, listí a mechu se nacházejí pod zemí i na ní, popřípadě ve starých pařezech (Anděra & Horáček 2005). Je velice aktivní, a to po celý den i v noci. Hranice domovských okrsků si značí trusem, močí i výměškem žláz, migruje až několik kilometrů (Anděra & Geisler 2019). Mezi jeho nepřátele patří sova pálená a kočky (Reichholf 1996).

Živí se hlavně bezobratlými živočichy z povrchové vrstvy půdy, převážně kroužkovci, hlísticemi, slimáky a vývojovými stádii hmyzu, někdy též semeny, lesními plody, houbami nebo mršinami. Vyniká rychlým metabolismem, proto se musí krmit každé 2-3 hodiny (Anděra & Geisler 2019). Pro svou malou velikost, vysokou energetickou náročnost v poměru k velikosti, krátkou výdrž nalačno a nízkou kapacitu pro ukládání tuku jsou rejsci vynikajícími modely pro zkoumání strategií přezimování a testování hypotéz o zimní dostupnosti potravy a o chování při hledání potravy (Pucek 1970), např. Dehnelův fenomén. Ten předpokládá, že dojde v zimě ke zmenšení velikosti těla kvůli adaptaci umožňující snížení absolutní potřeby

potravy v době nedostatku zdrojů, jelikož malé zvíře spotřebuje méně stravy než velké (Gliwicz & Taylor 2002). Samice rodí 4-7 mláďat dvakrát až třikrát v sezóně. Kromě období rozmnožování žije samotářsky (Anděra & Horáček 2005). *S. araneus* je nejhojnějším rejsekem. Velikost populace je kolísavá, nedochází však k výraznějšímu přemnožení (Pelikán et al. 1979).

**Rejsek malý** (*S. minutus*) je nejmenším savcem České republiky, váží jen o trochu více než kostka cukru (Anděra & Horáček 2005). Je šedavější než rejsek obecný. Vyskytuje se na celém našem území převážně v lesích, a to hlavně v místech s vrstvou opadanky nebo humusu (Pelikán et al. 1979). Vyhledává převážně vlhké louky, rašeliniště, ale též lesy, paseky, břehy potoků, i kulturní krajinu (Anděra & Horáček 2005). Přestože bylo zjištěno téměř dokonalé překrytí trofických nik pro *S. araneus* a *S. minutus*, což naznačuje jejich velkou překážku v soutěži o potravu, ukazuje se, že v horském lesním prostředí mohou jinak vysoce konkurenční rejsci trofické niky sdílet (Klenovšek et al. 2013). Ve vyšších polohách je častější než rejsek obecný, což je důsledkem jeho vysoké úrovně metabolismu (Anděra & Geisler 2019). Oproti *S. araneus* má vyšší a jemnější hlas. Přestože si oba druhy vybírají pro život stejná místa, dochází jen málokdy ke střetu, jelikož *S. minutus* se styku vyhýbá. Při kontaktu dochází jen ke křiku (Pelikán et al. 1979).

Obživu hledá převážně na povrchu, konzumuje hlavně pavouky, sekáče, roztoče a hmyz, vyznačuje se také koprofagií. Rostlinami se živí jen výjimečně (Anděra & Geisler 2019). Nory si nehrabe, obsazuje je po jiných drobných savcích nebo využívá přirozených škvír mezi kameny a kořeny. Ve starých pařezech nebo v trsech trávy staví malá kulovitá hnízda vystlaná mechem a suchými listy. Umí šplhat na stromy a keře až do výšky 3 metrů (Anděra & Geisler 2019). Samice rodí dvakrát za sezónu po 6 mláďatech. Není tak hojný jako *S. araneus* (Pelikán et al. 1979).

### 3.2.2.2 Rod *Crocidura*

Zástupci tohoto rodu, bělozubka šedá (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) a bělozubka bělobřichá (*Crocidura leucodon* Hermann, 1780) mají oproti rodům *Sorex* a *Neomys* tyto poznávací znaky – dlouhé ušní boltce, zuby bez červeného pigmentu, dvojité osrstěný ocas (Pelikán et al. 1979).

**Bělozubka šedá** (*C. suaveolens*) je šedohnědá se světlým břichem a nezřetelným rozhraním barev. Na rozdíl od ostatních rejskovitých má zuby čistě bílé. Žije v celé republice hlavně v nížinách a středních polohách na slunných a teplých místech. Jedná se o synantropní druh s vazbou na hospodářská a obytná stavení. Najdeme ji i ve městech, a to v parcích, zahradách, ruderálních plochách i blízko obydlí, v panelácích dokonce i ve vyšších patrech (Anděra & Geisler 2019). Ve velkých městech je ze všech hmyzožravců nejhojnější. Mladé bělozubky migrují do nových lokalit v létě, a to zejména podél potoků (Anděra & Horáček 2005). *C. suaveolens* není příliš hojná. Obývá chodby jiných savců, v noci vylézá na povrch (Pelikán et al. 1979).

Bělozubky, stejně jako ostatní rejskovití, často pijí. Co se potravy týče, nejsou náročné (Anděra & Horáček 2005). Ta se mění podle místa i sezóny. Živí se hlavně hmyzem, pavouky,

sekáči, žížalami, plži, korýši, výjimečně též rostlinami. Nepohrdne ani zbytky krmiv či potravin, ojediněle se vyznačuje i koprofagií (Anděra & Geisler 2019). Samice má 4-5 mláďat ve dvou až třech vrzích ročně, při opuštění hnízda je vodí za sebou, tvoří spolu tzv. karavanu, kdy první mládě se chytí zuby za ocas samice a ostatní se chytí stejně tak v řadě za sebou (Pelikán et al. 1979). Samci a samice jsou vzájemně konfliktní. Zatímco samci jsou stejně agresivní k oběma pohlavím, k agresivitě samic vůči jiným samicím dochází zřídka. Rozdíly v chování podle pohlaví vyplývají z rozdílů v sexuálních strategiích: cílem samců je páření se s maximálním počtem samic, oproti tomu samice se snaží o navázání dlouhodobých vztahů s konkrétními samci (Zuri & Rado 2000).

**Bělozubka bělobřichá** (*C. leucodon*) je větší než bělozubka šedá, má šedohnědý až hnědý hřbet a bílé břicho, rozhraní barev na bocích je zřetelné (Anděra & Horáček 2005). Její výskyt se v posledních desetiletích značně rozšiřuje, nyní se nachází na větší části republiky, převážně ve výškách 200-600 m. n. m. Původní předpoklad byl, že obývá hlavně synantropní stanoviště a suchá teplá místa (křovinaté stráně, vinice). Mimo to ale bělozubku bělobřichou najdeme i na vlhkých místech (podmáčené louky, břehy rybníků a potoků) či v lesích (Anděra & Geisler 2019). Jedná se o vzácný druh. Je aktivní v noci, dobře šplhá. Kulovitá hnízda z listů a trávy si staví pod rostlinným materiálem, vnější stěny lepí blátem (Pelikán et al. 1979).

Mezi hlavní zdroje potravy patří hmyz i další bezobratlí, dále také malí obratlovci či části rostlin. Samice rodí 2 vrhy po 3-9 mláďatech, které vodí v karavaně stejně jako *C. suaveolens* (Pelikán et al. 1979). Ve vegetačním období žije v párech, samci chrání společně obývané území. S blížícím se podzimem ubývá agresivity a jedinci žijí ve větších skupinách (Anděra & Geisler 2019). *C. leucodon* vydává zajímavou škálu zvuků. Byly zjištěny tyto typy: zvuky zaznamenané během agonistických interakcí vykazující nárůst a poté pokles frekvence, zvuky vydávané při průzkumu a ošetřování končící cvrlikáním a zvuky vydávané při shlukování a choulení se k partnerovi skládající se z krátkých tónů s velmi nízkou intenzitou. Lze tedy předpokládat, že výhružné zvuky, které vydávají při agonistických setkáních, umožňují vyhýbat se konfliktům, zatímco ty, které vydávají při shlukování a choulení se k partnerovi, přispívají k udržení soudržnosti skupiny. Variabilita frekvenčních rozsahů a intenzity zvuků pravděpodobně odráží teritoriální a společenské chování (Simeonovska-Nikolova 2004).

### 3.2.2.3 Rod *Neomys*

**Rejsec vodní** (*Neomys fodiens* Pennant, 1771) je největší z našich rejsků, má sytě černé zbarvení (někdy má černá barva i jemně stříbřité nádechy) se žlutobílým až šedavým břichem. Srst je díky mazovým žlázám mastná, což je důležité při jeho způsobu života (Anděra & Horáček 2005), tedy preferenci míst s přístupem k potokům a hlubokým vodám (Rychlík 2000). Tomu je přizpůsoben také ocas, kterým kormidluje a zadní tlapky, kterými vesluje. Slinná žláza pod čelistí produkuje výměšek působící jako nervový jed (Pelikán et al. 1979). Občas můžeme narazit na melanistické jedince. Jedná se o tzv. stenotopní druh – vyskytuje se hlavně na členitých březích vod, kterým příliš nekolísá vodní hladina. Najdeme jej také u lučních potůčků nebo rybníků, někdy i v bažinách a mokřinách, popřípadě v rašeliništích. Výjimečně jej

můžeme spatřit i u obytných budov či v lese neblízko vody. Obývá mělké nory, některé vedou k vodní hladině. Velmi dobře plave a potápí se, aktivní je z větší části po setmění. Chování *N. fodiens* vykazuje 2 hlavní rysy – samice a odrůstající potomci mají velmi vyvinuté sociální vztahy a dospělí jedinci vykazující teritoriální agresi (Anděra & Geisler 2019), kdy obvykle napadají imigranty stejného druhu a vyhánějí je ze svého území (Croin Michielsen 1991). Občas je pozorována také vysoká agresivita chovných samic vůči vetřelcům, což je důkazem adaptace proti vnitrodruhové a mezidruhové infanticidě (Michalak 1983).

*N. fodiens* a *N. anomalus* žijí v překrývajících se ekologických nikách, a tak spolu soutěží o potravu i životní prostor (Rychlik & Zwolak 2006). Rejsec vodní se řadí k oportunistickým predátorům. Potrava, která zahrnuje z 95 % vodní kořist (Churchfield & Rychlik 2006), což jsou hlavně bezobratlí (převážně korýši, larvy pošvatek, chrostíků a hmyzu), občas i rybky, čolci či malé žáby, žížaly, plži, mláďata malých savců, popřípadě mršiny, se mění v průběhu roku. Loví kořist, která je nejvíce dostupná (Anděra & Geisler 2019), a to pod vodou i na břehu. Podzemní hnízdo si staví v břehu, kde samice přivede na svět dvakrát za sezonu 6-7 mláďat (Pelikán et al. 1979). Více než polovina mláďat v prvním měsíci života hyne (Anděra & Geisler 2019).

**Rejsec černý** (*N. anomalus* Cabrera, 1907) je menší než *N. fodiens*. Má matně černé tělo s nádechem do šeda nebo hnědošeda, na bříše je světlejší (Pelikán et al. 1979). Nad okem mívá bílou skvrnku (Anděra & Geisler 2019). V České republice byl dříve považován za vzácný druh, ale již víme, že kromě nížin se nachází na celém území. Žije v bahnitých místech, bohatě zarostlých březích pomalých potoků i v ruderních stanovištích. Není výjimkou obývání společného stanoviště s *N. fodiens*. Výjimečně jej můžeme najít i na suchých místech či u hospodářských a obytných stavení (Anděra & Horáček 2005). Je aktivní převážně v noci, ale občas opustí hnízdo i přes den. Není tak dobrým plavcem jako *N. fodiens*, jelikož nemá tak dobře vyvinuté brvitě kýly na ocase a zadních končetinách, proto se pohybuje hlavně po souši (Anděra & Geisler 2019) a v místech zaplavených mělkou vodou (Rychlik 2000).

Živí se převážně suchozemskou potravou (Churchfield & Rychlik 2006), a to pozemními bezobratlými živočichy (brouky, pavouky, měkkýši), snadno dostupnými larvami vodního hmyzu (pakomáry, jepicemi) a vodními korýši. Stejně jako ostatní rejskovití vyniká skvělou prostorovou pamětí, a tak si dobře pamatuje místa se snadno přístupnými zdroji potravy a vrací se k nim. Oproti rejsci vodnímu nemá jedové žlázy, také není tak agresivní a je snášenlivější (Anděra & Horáček 2005). Není výjimkou soužití několika jedinců pohromadě. Mláďata se rodí maximálně dvakrát ročně v počtu 5-8 jedinců (Anděra & Geisler 2019).

### 3.3 Prazitismus

**Parazitismus** patří mezi nejúspěšnější a nejrozšířenější způsoby života. Odhaduje se, že přes 50 % všech eukaryotů je parazitických, popřípadě mají během života minimálně jednu takovou fázi (Lucius et al. 2017). Ve svém smyslu znamená interakci pozitivní-negativní (parazit-hostitel) (Anderson & May 1978). Původní koncept jej definoval jako vztah dvou organismů, kdy jeden z nich (parazit) využívá druhého (hostitele) jako prostředí i zdroj výživy (Dogiel 1964). Je podněcován soutěží, ať už o zdroje, energii, hmotu nebo prostor (Combes 2001). Následkem tendence některých autorů omezit svou definici je přijetí parazitismu jako relativního pojmu, který lze použít všemožným způsobem (Smyth 1994); problémem při definování vztahu je stanovení stupně a rozsahu integrace (Read 1970). Spousta infekčních onemocnění, která jsou klasifikována jako zoonotické infekce, může být způsobena jak bakteriálními nebo virovými, tak právě parazitickými agens, jež přenášejí na lidi různé druhy zvířat (Weiss 2008).

**Parazit** je slovo řeckého původu, které původně znamenalo hosta sdílícího jeden jídelní stůl, časem se začalo vztahovat na hosta nezvaného (Lewin 1982). Podle definice navržené MacInnisem (1976) je jedním z partnerů interagujícího páru, jehož přežití je závislé alespoň na jednom genu nebo produktech toho druhého (Zelmer 1998). Podle další definice musí být skutečný parazit schopný svého hostitele zabít (Crofton 1971). **Hostitel** je naopak organismus, který je využíván parazitem (Dogiel 1964). Mezi odborníky panuje všeobecná shoda, že neexistuje žádný zřetelný morfologický, fyziologický, ekologický nebo evoluční charakter, který by dokázal odlišit všechny parazity od všech „neparazitů“ (Brooks & McLennan 1993). Paraziti jsou organismy, žijící na jiném organismu nebo v něm a čerpající z něj obživu. Patří mezi ně nejen zvířata, ale i houby, rostliny, viry a bakterie (Lucius et al. 2017). Mohou své hostitele regulovat, navyšovat svůj počet v závislosti na hustotě hostitelů nebo také potlačovat jejich populaci (Anderson & May 1978). Existuje mezi nimi inverzní dynamika, která se může projevit jako stabilní cyklování, když se jedná o obligátní parazity, jelikož jejich množství se snižuje v případě vzácných hostitelů. Pokud jsou ale parazité fakultativní či pokud ovládají alternativní hostitele, mohou hostitelskou populaci silně potlačit (Kang & Fewell 2015). Interakce mohou tedy vést k tomu, že trajektorie hostitele a populace parazitů mohou být dynamické a stabilní anebo dynamické, ale ze své podstaty nestabilní (Stewart & Schnitzer 2017).

Zřídka je hostitel využíván jen jedním druhem parazita, většinou skrývá celé seskupení heterospecifických parazitů (infrakomunitu), kteří spolu mohou či nemusí interagovat. Podle přítomnosti nebo absence mezidruhových interakcí rozlišujeme izolacionistická a interaktivní parazitická společenství (Bush et al. 1997). O interaktivní se jedná tehdy, když na sebe různé druhy parazitů vzájemně vyvíjejí selektivní tlaky, až dojde k omezení konkurence oddělováním nik (Combes 2001). Interakce se neočekává v případě, kdy parazité sdílejí hostitele, ale využívají různé zdroje (Poulin 2007), přestože jsou možné nepřímé interakce zprostředkované hostitelem (Krasnov et al. 2005). Parazité se na svůj způsob života

neustále adaptují, a to například tak, že si spousta z nich vyvinula složité životní cykly. Typické je přepínání mezi více hostiteli, a také pohlavní a nepohlavní rozmnožování. V případě nejjednodušší formy parazitismu je využíván jen jeden hostitel (monoxenózní parazité). Tehdy se jedná o přímý přenos. Pokud parazit přechází minimálně mezi dvěma hostitelskými druhy, hovoříme o přenosu nepřímém (heteroxenní parazité). Způsoby rozmnožování jsou různé, mnoho z nich může během životního cyklu přejít z jednoho typu reprodukce do druhého. Při metagenezi jde o střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování. Příkladem je kmen Apicomplexa, u kterého dochází ke střídání schizogonie (asexuální), gametogonie (sexuální) a sporogonie (asexuální). Také u některých střevních hlístic dochází k přechodu mezi sexuálním a nepohlavním rozmnožováním (partenogeneze), například u *Strongyloides stercoralis* Bavay, 1876. Častou strategií pohlavně se rozmnožujících parazitů je hermafroditismus, kdy jedinci mají ženské i mužské reprodukční orgány (Platyhelminthes – tasemnice a motolice krom rodu *Schistosoma*). Velkou výhodou hermafroditismu je možnost samooplození (Lucius et al. 2017).

Je však známo, že v jakémkoliv hostitelsko-parazitárním vztahu jsou někteří jedinci náchylnější k parazitismu než jiní (Wilson et al. 2002). Rozdíl v hojnosti a distribuci parazitů může být závislý na pohlaví (Poulin 1996), věku (Hudson & Dobson 1997) anebo reprodukčním statusu (McLean & Speakman 1997).

**Ektoparazité** jsou organismy, které se přichytí na kůži nebo na jiné vnější povrchy hostitele (např. žábry), sají zde krev či substanci tkáňového moku, popřípadě se živí kůží, peřím nebo vlasy. Patří sem velké množství dočasných parazitů (nazývaní též mikropredátoři), kteří se na hostitelích pouze krmí (komáři), a spousta stálých, kteří zůstávají s hostiteli ve stálém kontaktu (vši) (Lucius et al. 2017). Existují také tací, kteří přenášejí infekční původce ze zvířat na člověka. Patří k nim blechy, klíšťata nebo vši (Daniels & Hutchings 2001). Spousta druhů je specifických pro hostitele, některé naopak parazitují na širším spektru hostitelů. Většina významných ektoparazitů, kteří napadají domácí zvířata, jsou bezobratlí, hlavní část tvoří členovci – koryši, hmyz a pavoukovci. Hmyz a pavoukovci jsou parazité suchozemských zvířat, zatímco koryši parazitují na rybách. Někteří jsou obzvláště významní jako přenašeči patogenů (Hopla et al. 1994), přičemž velké spektrum těchto patogenů je přenášeno hlodavci (Meerburg et al. 2009). Mnozí způsobují ohromné zamoření spousty druhů domácích, hospodářských a laboratorních zvířat, drůbeže, včel a ryb (Marshall 1981).

**Endoparazité** žijí uvnitř svých hostitelů. Nejjednodušší formou endoparazitismu jsou červi žijící v lumen střeva obratlovců. Jelikož není příliš velký rozdíl mezi obsahem trávicího traktu a hnilými látkami ve vnějším světě, celkem běžně najdeme organismy, které se na takovýto druh parazitismu adaptovaly. Je to například hlístice *Strongyloides stercoralis* obývající střevní lumen, přičemž její životní cyklus ukazuje, že může žít jak volně, tak paraziticky. Další endoparazité žijí v orgánech (motolice jaterní – *Fasciola hepatica* Linné, 1758), volně v krvi (Trypanozoma spavičná – *Trypanosoma brucei* Dutton, 1902) nebo v tělesné tkáni (filaroidní hlístice *Onchocerca volvulus* O'Neill, 1875). Existují také intracelulární parazité, kteří vyvolávají výrazné změny v buňce hostitele (*Leishmania*

a *Plasmodium*) - napadají buňky, reorganizují je pro vlastní potřeby a využívají tuto ekologickou niku díky řadě adaptací (Lucius et al. 2017).

### **3.3.1 Helminti – biologie a ekologie vybraných druhů gastrointestinálního traktu**

Parazitičtí helminti jsou různorodá skupina střevních parazitů, kteří patří mezi jedny z neúspěšnějších patogenů živočišné říše. Podle současných odhadů je více než 1,5 miliardy lidí a spousta dalších zemědělských a volně žijících druhů savců infikována minimálně jedním druhem střevních helmintů (Hotez et al. 2018). Jedná se o metazoální organismy (Anthony 2007). U těchto parazitů je ohromná prevalence, která je způsobena hlavně jejich chronickou infekcí, což znamená, že mnoho druhů žije i roky ve střevě hostitele (Hotez et al. 2008). Pro dokončení svého životního cyklu mohou migrovat tkáněmi a způsobovat tak velké škody. Důsledkem infekce poté bývá podvýživa, anémie či zvýšená náchylnost ke koinfekci (King & Li 2018). Závažnost podvýživy závisí na velikosti infekční dávky nebo na počtu parazitů, doba propuknutí je poté závislá na druhu parazita a na konkrétním vývojovém stádiu. Helminty vyvolaná anorexie má nezanedbatelné důsledky pro rychlost růstu a vývoj u lidí i zvířat a u domácích zvířat také na produkci masa či mléka (Horbury et al. 1995).

I přes opakované odčervování jsou jedinci žijící v endemických oblastech stále velmi náchylní k reinfekci, ale málokdy podlehnou většímu poškození tkání. Ukazuje se, že kvůli chronickým infekcím a neschopnosti hostitelů odolávat spoustě druhů těchto parazitických helmintů, kteří se po několik tisíciletí vyvíjeli spolu se svými hostiteli, byly u savců vyvinuty mechanismy, které tolerují toto infekční onemocnění. Oproti rezistenci, při které jde o eliminaci a zničení patogenu, je tolerance vůči infekcím aktivní proces, kdy strukturální a imunitní buňky omezují poškození tkání kvůli udržení fitness hostitele tak, aby nebyl přímo ovlivněn zátěží patogenem (King & Li 2018). Přestože je infekce helminty spojena s důležitými komorbiditami, tedy přítomností více nemocí u jednoho konkrétního pacienta, a to anémií, onemocněním trávicího traktu nebo zpomalením růstu, úmrtnost způsobená infekcí je relativně malá (<1 na 20 000 jedinců) oproti jiným infekčním chorobám, které jsou rozšířené v rozvojovém světě, jako například tuberkulóza (~ 1 z 10) a malárie (~1 ze 100) (Lustigman et al. 2012). Takto nízká mortalita je překvapivá hlavně z toho důvodu, že hostitel musí pojmout velkého parazita, který napadá tkáň (od 1 mm až po několik metrů podle druhu) (King & Li 2018).

Svou povahou jsou společenstva helmintů hierarchická. V jednom hostiteli spolu mohou koexistovat členové různých druhů a tvořit tak infrakomunitu. V rámci jediné hostitelské populace mohou dále tvořit komponentní společenství, které je součtem všech dílčích společenství v ekosystému (Holmes & Price 1986). Konkurence mezi těmito druhy pak utváří strukturu každého z těchto společenstev, ať už jde o funkční nebo numerickou odezvu (Poulin 1998). Uvnitř hostitele dochází k takovéto konkurenci často. Přestože byl význam mezidruhových interakcí při utváření společenstev helmintů zpochybňován (Kennedy 1975), je pravděpodobné, že při strukturování některých komunit parazitů hraje roli jak konkurence

ve vykořisťování (pokud na sebe jedinci negativně interagují nepřímo, a to prostřednictvím omezujícího zdroje), tak i konkurence interferencí (v případě, že jedinec má přímý negativní vliv na jiné jedince) (Roberts 2000). Dle Simberloffa (1990) existují čtyři možné mechanismy konkurence uvnitř hostitele: (1) soutěž o prostor (vykořisťování); (2) konkurence o živiny (využívání); (3) lokální zánět střeva (interference); (4) křížová reaktivita se specifickými imunitními reakcemi (interference). Jestliže infekce parazity zvyšuje úmrtnost hostitele, pak krom těchto mechanismů uvnitř hostitele dochází ke konkurenci ve využívání, jelikož sám hostitel se stává limitujícím zdrojem (Pugliese 2000). Vykořisťování nastává, pokud je jeden limitující zdroj využíván oběma druhy. V okamžiku, kdy je část zdroje spotřebována jedním druhem, není již dostupná pro jiný. U tasemnic je takto omezujícím zdrojem často příjem sacharidů hostitelem (Roberts 2000). Naopak interferenční konkurence zahrnuje mechanismy, které nejsou zprostředkované zdroji, ale jeden druh má negativní dopad na druhý (teritorialita, vylučování toxinů atd.), přičemž u helmintů může jít například o interferenční kompetici důsledkem jimi vyvolaného zánětu ve střevě (Behnke et al. 2001).

### 3.3.1.1 Třída: Cestoda (Tasemnice)

Nejdůležitější skupinou třídy Cestoda je podtřída Eucestoda. Dospělí jedinci měří od několika milimetrů (některé druhy *Hymenolepis* a rod *Echinococcus*) až po několik metrů (*Taenia*) nebo dokonce i 20 m (*Diphyllobothrium*). Jsou dlouzí, štíhlí a dorzoventrálně zploštělí (Lucius et al. 2017). Zástupci se liší morfologicky ve všech vývojových stádiích, od vajíčka až po dospělce (Baker 2007). Tělo může být monozoické i polyzoické (Lucius et al. 2017). Strobila navazující na skolex je segmentovaná a tvořená řetězcem proglotid, které obsahují pohlavní orgány. Zralé se nacházejí na konci a obsahují vajíčka (Baker 2007). Cestoda patří mezi proterandrické hermafrodity. Samčí pohlavní orgány dozrávají v předních proglotidách, samičí v zadních. Poslední částí strobily jsou gravidní proglotidy, které jsou z hostitele vylučovány se stolicí (Lucius et al. 2017).

Eucestoda mají kulatá vajíčka, larvy mají penetrační žlázu tvarovanou do písmene U. U mezihostitele pronikne onkosféra stěnou střeva díky enzymům vlastní penetrační žlázy. V tělní dutině probíhá přeměna v metacestodu. V okamžiku, kdy je skolex plně vyvinutý, stane se infekčním. Pokud je infikovaný mezihostitel zkonsumován koncovým hostitelem, metacestoda buď uvolní materiál za skolem nebo jej absorbuje a roste, čímž se z ní ve střevě stane dospělá tasemnice (Lucius et al. 2017). Životní cyklus se skládá ze tří fází a vždy přímo vychází jedna z druhé: první larvální stádium – onkosféra či hexakant (má 6 háčků), druhé larvální stádium – metacestoda (boubel) a nakonec dospělý červ. Různé taxony mají rozdílná larvální stadia. Vývoj může probíhat dvěma způsoby. První můžeme pozorovat u všech Cyclophyllidea. Onkosféra vyloučená spolu s výkaly finálního hostitele je zkonsumována (jediným) mezihostitelem. Ve střevě se diferencuje na metacestodu. Pokud koncový hostitel zkonsumuje mezihostitele, metacestoda se ve střevě usazuje a dozrává v dospělé tasemnici. Druhý životní cyklus má například *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758). Neembryované vajíčko vypuštěné do vody spolu s výkaly finálního hostitele se vyvine v onkosféru. Jakmile koracidium pozře bezobratlý mezihostitel, po průniku stěnou střeva se diferencuje na



procerkoid. Po konzumaci mezihostitele predátorem se procerkoid v dalším mezihostiteli vyvíjí v plerocerkoid, který je infekční pro definitivního hostitele (Lucius et al. 2017).

Některé tasemnice potřebují pro svůj životní cyklus jen jednoho mezihostitele (Granath & Esch 1983), u jiných dojde k nalezení nového fakultativního paratenického hostitele, což tedy znamená, že definitivní hostitel může být infikován larválním stádiem parazita nacházejícím se jak v jeho přirozeném, tak v paratenickém hostiteli (Morand et al. 1995). Příkladem je *Scophthalmus maximus* (Renaud, Gabrion & Pasteur, 1983), která se nachází v paratenickém hostiteli, kde iniciuje, ale nedokončí, strobilizaci (Robert et al. 1988). Pokud je hostitel infikován více tasemnicemi, může dojít ke „crowdingu“, což je jev, kdy parazité zůstávají malí a počet proglotid, které se denně generují, i počet vajíček se snižuje, a to z několika příčin – kompetice o živiny, zkřížená inhibice růstu indukovaná samotnými helminty, imunitní kontrola hostitele, popřípadě kombinace těchto faktorů (Lucius et al. 2017).

Někteří parazité mohou způsobit svému hostiteli parazitickou kastraci či sterilizaci, což spočívá v částečném či úplném odstranění gonád nebo inhibici gametogeneze (Cheng 1983). Tato adaptivní strategie znamená uzurpování reprodukční fyziologie hostitele pro dokončení životního cyklu parazita, přičemž dochází ke snížení kondice hostitele (Beckage 1997), gigantismu a degeneraci reprodukčních orgánů (Gorbushin 1997), díky čemuž může též dojít k prodloužení délky života hostitele odstraněním rizik spojených s reprodukční činností (Cappa et al. 2014). Kastrující parazit jen málo zasahuje do životně důležitých orgánů hostitele (Baudoin 1975). Takovéto změny vyvolané kastrátory jsou jedny z nejextrémnějších parazitických manipulací s fenotypem hostitele (Baudoin 1975). Parazitickým kastrátorem je například tasemnice *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (Diphyllobothriidea), která může způsobit u svého druhého mezihostitele (sladkovodní kaprovité ryby) parazitickou kastraci v důsledku inhibice produkce rybích gonadotropních hormonů (Yoneva et al. 2015).

### **Tasemnice gastrointestinálního traktu**

***Hymenolepis nana*** (Siebold, 1852) je dlouhá pouze 2,5-4 cm a je celosvětově nejrozšířenější tasemnicí (Smyth 1994). Konečnými hostiteli jsou myši, krysy, ptáci, primáti i člověk, mezihostiteli jsou blechy či mouční brouci *Tenebrio* (Taylor et al. 2016). Vyskytuje se také u laboratorních zvířat, například u potkanů (Mohammadzadeh et al. 2007), myši nebo křečků (Okamoto et al. 1997). Odhaduje se, co do počtu lidských infekcí, že je infikováno od 20 milionů (Andreassen 1998) do  $50 \pm 75$  milionů lidí (Crompton 1999), a to především děti převážně v mírném pásu (Mirjalali et al. 2015). Jedná se o jediný druh tasemnice, u kterého není nutný mezihostitel. Infekce u hlodavců mezihostitele většinou zahrnuje, je často asymptomatická, někdy může dojít ke ztrátě hmotnosti. U lidí dochází k nákaze přes jídlo kontaminované výkaly hlodavců, což vede k vnitřní infekci. V těžkých případech způsobuje anorexii či enteritidu (Taylor et al. 2016). Byla popsána jako infekční jak pro lidi, tak pro hlodavce (Yamaguti 1959), ale podle některých studií byl identifikovaný poddruh *Hymenolepis nana fraterna* Stiles, 1906, který je podle všeho morfologicky identický s lidskou formou, ale

vyskytuje se jen u hlodavců, navíc byl proveden komplexní test hypotézy, že lidský kmen *H. nana* je pro hlodavce v podstatě neinfekční (Macnish et al. 2002).

*H. nana* má dva různé typy vývoje, a to buď uvnitř organismu jednoho jedince anebo ve vnějším prostředí. V režimu obvyklém pro Hymenolepididae dojde k pozření vajíček hmyzem, cysticerkoidy se vyvinou za 3 týdny. Myši nebo lidé poté zkonzumují brouky s kontaminovanou potravou. Častějším režimem je autoinfekce bez hmyzího mezihostitele – jestliže konečný hostitel zkonzumuje vajíčka. Dospělci sídlí v tenkém střevě. Můžou vzniknout cysticerkoidy, které se neuvolňují stolicí, takže jen z jednoho infekčního stadia může dojít k nahromadění velkého počtu parazitů, což je u helmintů dosti výjimečné. Hlodavci se mohou stát vůči infekci vajíčky imunními, a to po dobu minimálně 3 měsíců od usazení jediné onkosféry ve stěně dvanáctníku. Neví se, zda se takováto imunita může vyvinout i u lidí (Lucius et al. 2017).

Monoinfekce jsou u této tasemnice ojedinělé a v publikovaných průzkumech je *H. nana* většinou uváděna souběžně s dalšími střevními parazity, a to hlavně v komunitách, kde je vysoká pravděpodobnost fekálního orálního přenosu (Thompson & Smith, 2011). U těchto polyparazitických infekcí jsou nejčastějšími parazity *Giardia*, *Entamoeba coli* Grassi, 1879, *Blastocystis*, *Chilomastix* a některé druhy gastrointestinálních/půdních helmintů (Lymbery & Thompson, 2012). Známým faktem je to, že například chronická infekce *G. duodenalis* zpomaluje růst a vývoj dětí a přispívá k nutričním deficitům, přičemž u *H. nana* se předpokládá, že klinický dopad polyparazitické infekce ještě zhoršuje (Amare et al. 2013), z čehož plyne, že invazivní povaha *H. nana* může být patogeničtější, než se dříve předpokládalo. Těžké infekce mohou způsobit enteritidu (Schantz 1996). Klinický dopad je pravděpodobně největší u dětí, které jsou chronicky infikované, ale infekce mohla být přehlédnuta kvůli jiným parazitům (Matthys et al. 2011). Díky studii v Etiopii byla zjištěna mnohem vyšší prevalence u zakrnělých dětí (s podváhou i nebezpečně podváhou) (34,5 %) než u dětí s normální hmotností (5,3 %) (Amare et al. 2013).

***Hymenolepis diminuta*** (Rudolphi, 1819) je dlouhá 20-60 mm. Konečnými hostiteli je myš, krysa, výjimečně pes (Taylor et al. 2016), nejčastěji to jsou městští hlodavci (*Mus musculus* Linnaeus, 1758, *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 a *Rattus norvegicus* Berkenhput, 1769) (Stojcevic et al. 2004), člověk může být infikován také, což je ale považováno za velmi vzácné a náhodné (Schantz 1996) a téměř ve všech případech se nákaza vyskytuje u dětí (Tena et al. 1998). Je velmi podobná *H. nana* s tím rozdílem, že *H. diminuta* pro svůj životní cyklus potřebuje mezihostitele, díky tomu je infekce lidí méně pravděpodobná. Mezihostiteli jsou larvy, nymfy a dospělci mûr, blech, švábů, mnohonožek a moučných brouků (Taylor et al. 2016). Pro pokusy se jako mezihostitel používá *Tribolium confusum* du Val, 1863. Za 2-3 týdny, kdy se cysticerkoid stává infekčním, se u brouků vytrácí pohyblivost i fotofobie, díky čemuž je potkání mohou snadněji ulovit (Lucius et al. 2017). Existuje tendence k rozvoji *H. diminuta* a *H. nana* v oblastech, kde jsou nedostatečné sociokulturní podmínky (Fitte et al. 2017), špatné hygienické návyky a přelidněnost (Martinez-Barbabosa et al. 2012).

### 3.3.1.2 Kmen: Nematoda (Hlístice)

Hlístice jsou obvykle bezbarvé, dlouhé, štíhlé a nesegmentované, měřící na délku 1,5 mm (*Trichinella spiralis* Owen, 1833) až 1 m (*Dioctophyme renale* Goeze, 1782) či dokonce i 9 m (*Placentonema gigantissima* Gubanov, 1951, v placentě vorvaně). Krom horkých pramenů obývají všechny zemské ekosystémy, a to buď jako volně žijící organismy nebo jako patogeny zvířat a rostlin. Dosud bylo popsáno jen asi 25 000 druhů, přestože jich pravděpodobně existuje více než 1 milion. Obvykle existuje pohlavní dimorfismus. Typický je konstantní počet buněk organismu, což znamená, že po poranění není možná žádná regenerace (Lucius et al. 2017). Životní cyklus je přímý nebo nepřímý. Patří sem největší počet helmintů parazitů endotermních živočichů (Baker 2007).

Hlístice kladou vajíčka v jednobuněčných až osmibuněčných stádiích nebo obsahující první juvenilní stádium známé jako larva (tento termín ovšem není přesný, jelikož mezi larvou a dospělcem nedochází k žádné jasné metamorfóze). Larvální stadia jsou čtyři, označují se jako L1–L4. Při přechodu z jednoho larválního stadia do dalšího procházejí jedinci procesem svlékání nazývaným ekdyze. Většina Nematod je vejcorodá, ovšem některé jsou živorodé. Hostitelé mohou být infikováni: a) pozřením vajíček (*Ascaris*), vyvinutých larev (*Haemonchus*) nebo mezihostitele (*Dracunculus*); b) perkutánní larvální invazí (*Ancylostoma*); c) injekcí larev přes krev sající členovce (*Wuchereria*); d) výjimečně prenatální larvální infekcí plodu (*Toxocara*); e) konzumací neobligatorních paratenických hostitelů, u nichž jsou L3 stadia nezměněna a akumulují se, čímž se usnadňuje infekce finálního hostitele (*Anisakis*). Velmi často larvy procházejí několika orgánovými systémy, než dosáhnou konečného umístění (*Ascaris*) (Lucius et al. 2017).

#### Hlístice gastrointestinálního traktu a jater

***Trichinella spiralis*** má délku 1,5 až 4 mm. Je neobvyklá tím, že všichni infikovaní jedinci jsou konečnými hostiteli (Lucius et al. 2017). Způsobuje trichinelózu, která se projevuje mimo jiné anorexií, malátností, nevolností, bolestí břicha, zvracením, průjmem, zácpou a horečkou (Chen et al. 2011). K infekci jsou pravděpodobně citlivé všechny druhy savců (Schad et al. 1984). *T. spiralis* byla při posmrtném nálezů v lidském svalstvu v roce 1835 považována za jediný druh, ale později byly izolovány další nové druhy, takže některé dřívější publikace o *T. spiralis* mohou odkazovat na jiné druhy. Trichinelóza je zoonotická infekce, která potřebuje pro svůj vývoj masožravá a mrchožravá zvířata. Životní cyklus má dva. Prvním je sylvatický, který se týká divokých masožravců včetně ploutvonožců. Druhý, městský, zahrnuje lidi a hospodářská zvířata, kdy zdrojem masa jsou prasata, krysy a psi (v Číně) (Lucius et al. 2017). Přenos mezi prasaty zahrnuje mj. kanibalismus, kousání ocasů nebo krmení syrovými odpadky (Hanbury et al. 1986).

Vývoj *T. spiralis* je unikátní v tom, že v hostiteli parazituje na dvou různých tkáňových místech, a to v kosterním svalstvu (larvy) a ve střevním epitelu (dospělci) (Yang et al. 2010). K nákaze dojde konzumací kontaminovaného masa s enkapsulovaným L1 (Lucius et al. 2017). Poté jsou cysty rozpuštěny žaludečními šťávami, larvy se uvolní a následuje jejich průnik do

epiteliálních buněk tenkého střeva (Bruschi & Murrell 2002), kde vytvoří syncytium. Během 30 hodin dochází ke čtyřem svlékáním, rychlému růstu a kopulaci. Během 1-6 týdnů je vyprodukováno asi 1500 stádií L1, ta jsou přenesena do všech orgánů v těle. L1 napadá svalovou buňku kosterních svalů, hlavně těch s vysokým potenciálem motility (bránice, oko, končetiny, jazyk) (Lucius et al. 2017). K encystaci dochází do tří měsíců. Kalcifikace pak začíná v šesti až devíti měsících, ale L1 jsou životaschopné až 11 let, z čehož plyne symbiotický vztah mezi larvami a svalovým vláknem hostitele (Despommier 1990). U lidí se kalcifikace pouzdra vyvíjí od pátého měsíce dál, poté larva i kojenecká buňka zemřou. Infekce má několik fází. První je enterální, kterou způsobují dospělci ve střevě. Dále následuje parenterální fáze, která nastává, když stádium L1 napadne svaly. V případě, že není konec fatální, mohou příznaky přetrvávat i 1 rok, přičemž může následovat vymizení bez následků. U laboratorních zvířat střevní infekce indukovala silnou adaptivní imunitu (Lucius et al. 2017).

***Nippostrongylus brasiliensis*** Yokogawa, 1920, je trichostrongylidní hlístice (Baker 2007) s celosvětovým rozšířením, která infikuje hlodavce, hlavně divoké potkany. Načervenalí dospělci jsou nitkovití, měří 2-6 mm (Taylor et al. 2016). Kmeny potkanů se vyznačují různou permisivitou vůči infekci, nejtolerantnějšími jsou albíni. Lehčí infekce za několik dní odezní (Haley 1962), při těžkých případech dochází k verminózní pneumonii (Baker 2007). Životní cyklus je přímý. K infekci většinou dochází penetrací larvy do kůže (Dineen et al. 1973). U potkanů způsobuje akutní dvoufázovou anorexii, která pravděpodobně souvisí s životním cyklem parazita a neustává ani při konzumaci velkého množství potravy (Ovington 1986). První podstatné snížení příjmu potravy se projevuje během prvních dvou dnů po infekci, jakmile se migrující paraziti dostanou do plic. Vykašlané a spolykané larvy dále vstupují do zažívacího traktu, zde dozrávají a zahajují produkci vajíček. Druhá anorektická fáze (6.–8. den) bývá různě závažná a shoduje se s usazením dospělců v tenkém střevě. Devět dní po infekci dojde k zahájení imunitní odpovědi a k vyloučení parazitů z hostitele ven. Potkani se poté stávají hyperfagickými a opět přibývají na váze (Ovington 1985).

Prevencí infekce je hygiena a nákup neparazitovaných zvířat od ověřených prodejců (Baker 2007). Infekce *N. brasiliensis* zvyšuje hladinu chymázy slizničních žírných buněk v jejunu a séru u myši (Wastling et al. 1997) a vede k hluboké krevní a tkáňové eozinofilii (Else & Finkelman 1998). Bylo dokázáno, že u potkanů mateřská deprivace usnadňuje primární infekci, ale vážné narušení imunity vůči *N. brasiliensis* nezpůsobuje (Barreau et al. 2006). Získaná imunita vůči gastrointestinálním háďátkům se projevuje hlavně neschopností infekčních larev usadit se a dozrávat ve střevě. U hlodavců je sekundární napadení většinou sterilní, tedy bez produkce vajíček a vývoje dospělců ve střevě (Sato & Toma 1990).

***Heligmosomoides polygyrus*** (Baylis, 1920), původně *Nematospiroides dubius*, patří mezi trichostrongylidní hlístice (Baker 2007). Je to 0,6-1,3 cm dlouhý červený červ rozšířený v Evropě a severní Americe (Taylor et al. 2016). Larvy se stávají infekčními za čtyři až pět dní po vylíhnutí. Po konzumaci hostitelem se dostávají do tenkého střeva a dospívají do dospělosti (Baker 2007). Hostiteli jsou krysy a myši, je u nich zapotřebí mezihostitele. U lidí dochází k vnitřní autoinfekci. Infekce bývají asymptomatické, někdy dojde k vytvoření malé cysty ve

stěně střeva (Taylor et al. 2016). U některých myších kmenů může dojít ke změnám ve střevní sliznici (Cywinska et al. 2004). Přirozené infekce bývají nepatogenní (Kristan 2002).

***Syphacia muris*** Yamaguti, 1935, jsou malí bílý špičatí červi 1,2-4 mm dlouzí, rozšíření celosvětově (Taylor et al. 2016). Životní cyklus je přímý, dospělci obývají tlusté a slepé střevo. Vajíčka jsou kladena do perianální oblasti hostitele, což má za následek kontaminaci prostředí a též obtížnou kontrolu tohoto parazita. Přirozenými hostiteli jsou krysy (Stahl 1961; Baker 1998). Mezi příležitostné hostitele patří také další hlodavci (Percy & Barthold 2001). Pískomilové jsou přechodnými hostiteli, kteří při dospívání likvidují infekci (Wagner & Farrar 1987). Nedochozí u nich k patologickým účinkům, mohou ale sloužit jako zdroj *S. muris* pro jiné druhy (Ross et al. 1980).

***Trichuris muris*** Schrank, 1788, je střevní parazitická hlístice, která se nachází v tlustém střevě hostitele a vyvolává silnou imunitní odpověď (Hayes & Grecnis 2021). Jedinci jsou široce využíváni v laboratoři při studiích imunitních odpovědí na střevní hlístice (Lucius et al. 2017). Hostiteli jsou hlodavci (Feliu et al. 2000). Infekce je typická pro divoké potkany, ale málo obvyklá pro divoké myši (Behnke & Wakelin 1973). *T. muris* má přímý životní cyklus. Dospělci v tlustém a slepém střevě hloubí intraepiteliální tunely (Panesar & Croll 1980). L1 vylíhnutá z vajíček po konzumaci (Wakelin 1969) se usazují ve sliznici tlustého a slepého střeva, kde procházejí larválními stádii až do dospělosti. Většina hlodavců díky své imunitě dospělé červi vyloučí („samoléčení“) a vůči reinfekci se pak stávají rezistentními (Else & deSchoolmeester 2003).

***Capillaria hepatica*** (syn. *Calodium hepaticum*) Bancroft, 1893, je jemný vláknitý červ nacházející se v játrech, který měří 1-5 cm. Mezi hostitele patří myš, krysa, veverka, králík, popřípadě kočka, pes a primáti včetně člověka (Taylor et al. 2016). K nákaze dochází pozřením embryonovaných vajíček, larvy vylíhnuté ve střevě se dále dostávají portální žilou do jater, kde dospějí, páří se a produkují vajíčka. Ta se do prostředí dostanou posmrtným rozkladem těla či s výkaly predátorů či mrchožroutů krys (Farhang-Azad 1977). Ve studii provedené na ondatrách pižmových se projevila infekce *C. hepatica* středně těžkou až těžkou nekrotizující granulomatózní hepatitidou, která byla spojená s mírnou anorexií a úbytkem hmotnosti (Borucinska et al. 1997).

### 3.4 Účinky parazitů na tělesnou kondici hostitele

Mezi důležité obranné strategie hostitele vůči parazitární infekci patří tolerance a rezistence. Každá představuje různou reakci hostitele na parazity. Tolerance, jako schopnost omezit negativní účinky na kondici kvůli parazitární zátěži, je obranná strategie poskytující významný pohled na to, jak hostitelé s parazity koexistují (Kutzer & Armitage 2016). Zároveň s rezistencí, což je schopnost omezovat zátěž parazity, se jedná se o protistrategie, které může hostitel použít při setkání s parazitem. Rezistence může snížit riziko parazitární infekce vyhýbáním se parazitům, může zkrátit dobu pro zotavení tím, že dojde k odstranění infekce nebo může kontrolovat infekci zaměřením se na to, jak rychle se parazit replikuje (Best et al. 2008). Je to také schopnost organismu snížit zátěž parazity (kvantitativní rezistence) (Råberg et al. 2009) či snížit pravděpodobnost infekce (kvalitativní odpor) (Restif & Koella 2004).

#### 3.4.1 Přímé účinky

Přímé účinky infekce makroparazity jsou závislé na intenzitě infekce (Wilber et al. 2016). Důsledkem přímého poškození, které je způsobeno poškozením tkání hostitele, vyplavováním mikroživin a narušením energetických zásob, je určitá úmrtnost hostitele následkem parazitární infekce (Poulin & Morand 2000). Parazitičtí helminté a jimi způsobená infekce způsobují produkční ztráty u domácích zvířat na celém světě (Coyne & Smith 1994). Krom úmrtnosti bývají účinky často subklinické, například snížená chuť k jídlu a asimilace potravy, což má důsledky pro růst, laktaci a reprodukci (Soulsby 1982). Je dokázáno, že infekce helminty jsou běžné nejen u domácích zvířat (Hoberg et al. 2001), ale i u divokých zvířat s podobnými dopady na jejich zdatnost a výkon (Gulland 1995). Teorie předpovídá, že parazitičtí helminté hrají roli v regulaci populací zvířat (Anderson & May 1978). Přestože neexistuje dostatek příkladů, studie divokých sobů potvrdily, že léčba antihelminiky vedla ke zvýšení tělesné hmotnosti, množství tuku na zádech (míra kondice) a míry březosti (Stien et al. 2002), a také poskytla důkaz, že zpožděné změny v plodnosti, jež byly způsobené parazity v závislosti na hustotě, stačily k regulaci populace (Albon et al. 2002). Studie na jelenech *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758, pro změnu prokázala negativní korelaci mezi kondicí a intenzitou infekce navzdory nízké úrovni infekce hlísticí *Ostertagia ostertagi* Stiles, 1892, což může být alternativně způsobeno tím, že k infekci jsou náchylnější jedinci v horším nutričním stavu (Irvine et al. 2006).

Někteří parazité mohou ovlivnit průzkumné chování hostitele, čímž může dojít ve volné přírodě ke zvýšenému přenosu parazita na definitivního hostitele (Cox & Holland 2001) a též ke změnám tělesné kondice v důsledku zvýšené či snížené motility. Například hlístice *Toxocara canis* Werner, 1782, se může usadit v mozku a tím vyvolat účinky na chování a kognici, což bylo prokázáno pomocí „T“ bludiště a úlohy hledání vody u myši a krys infikovaných těmito larvami. Infikované myši byly méně explorativní a také méně reagovaly na novinky v bludišti. Nejvíce se tento účinek výrazněji projevoval u silně infikovaných jedinců (Holland & Cox 2001). Parazitovaní jedinci měli také po období deprivace mnohem vyšší latenci v pití vody oproti kontrolním, což naznačuje jistý stupeň poruchy paměti. Pro přežití malých hlodavců je

prostorové podvědomí a také schopnost používat vizuální podněty z okolí k zapamatování umístění různých zdrojů zásadní, mimo jiné kvůli zapamatování si zdrojů vody a potravy, což může mít opět vliv na kondici jedince. V pokusu byl tento efekt u infikovaných myší spojen s letargií, jelikož infekce parazity může způsobit to, že infikovaný jedinec má navíc menší množství energie oproti zdravému (Hamilton et al. 2005). Dřívější studie prokázaly přítomnost larev *T. canis* v oblastech telencephalon (Good et al. 2001) a cerebellum (Burren 1971) u infikovaných myší, tyto oblasti mozku jsou spojené s pamětí, učením, koordinací a kontrolou dobrovolných pohybů (Nava-Castro et al. 2012). V jiné studii byly též prokázány změny chování vyvolané infekcí *T. canis*, pro změnu u potkana obecného. U infikovaných zvířat se projevilo pro změnu zvýšené explorativní chování, což opět může znamenat zvýšení rychlosti přenosu parazita a snížení tělesné kondice v důsledku zvýšení motility (Chieffi et al. 2010).

Negativní dopad na hostitele mají také hematofágní parazité. Devevey et al. (2018) ve svém výzkumu na hraboši polním zjistili, že napadení těmito parazity ovlivňuje mnoho vlastností, například růst, spotřebu energie nebo imunitní odpověď. Výsledky ukázaly, že blechy mohou velmi snížit pravděpodobnost přežití i reprodukční úspěchy hostitele v přirozených podmínkách. Napadení těmito parazity mělo vliv na růst hrabošů, dále měli také snížený hematokrit, nižší produkci protilátek a vyšší klidovou rychlost metabolismu (Devevey et al. 2018). Ve studii na pískomilech hedvábných se naopak prokázalo, že blechy nezpůsobují tak velké změny v tělesné kondici a imunitních reakcích, jako například variabilita v nadbytku potravy. Napadení blechami je pro tyto hlodavce ale škodlivější, pokud nedokážou kompenzovat úbytek váhy zvýšeným příjmem potravy (Hawlena et al. 2008).

Důležitý je také dopad polyparazitismu, který má potenciál pro snížení kondice hostitele a pro zvýšení náchylnosti k onemocnění či predaci. Poruchy vztahů mezi parazity uvnitř hostitele, které jsou vyvolané translokací, mohou zhoršit negativní dopady polyparazitismu na úkor úspěchu translokace a zdraví hostitele (Northover et al. 2018). Přestože existuje spousta faktorů, které úspěšnost translokace ovlivňují, stále více se uznává, že parazité (myšleno bakterie, viry, houby, helminti, členovci a prvoci (Viney & Graham 2013)) jsou rizikem pro kondici hostitele a úspěšnou translokaci (Griffith et al. 1993). Parazité mohou pro změnu chování hostitele využívat různé mechanismy, čímž je usnadněné jejich usazení, růst, reprodukce a díky tomu i jejich přenos. Tyto organismy také hrají roli v ekologických interakcích a přizpůsobení ekosystému. Také můžou v hostiteli změnit prostředí vyvoláním zánětlivé reakce, způsobit na určitých místech poškození či apoptózu nebo využít neuroimunoendokrinní síť hostitele pro přeměnu nepřátelského prostředí, aby mohli lépe růst a reprodukovat se (Nava-Castro et al. 2012).

### **3.4.2 Nepřímé účinky**

Přímé účinky při kontaktu či během infekce nejsou jediné, kterými působí parazité na hostitelské populace (Moret & Schmid-Hempel 2000). Méně dobře pochopeny jsou nepřímé dopady parazitismu na kondici hostitele bez projevu infekce. V blízkosti parazitů podléhají hostitelé fyziologickým a behaviorálním změnám. Je jen málo experimentálních důkazů, které

potvrzují, že takové změny mohou vést k dlouhodobému poklesu zdatnosti hostitele. Ukázalo se, že systém parazit-hostitel může vykazovat podobné procesy jako systém predátor-kořist. Jedná se o nekonzumní účinky, kdy kořist trpí sníženou zdatností, přestože s predátorem nikdy nepřijde do přímého kontaktu. Z výsledků studií plyne, že v systému parazit-hostitel existují analogické účinky, což experimentálně prokázalo ztrátu kondice hostitele kvůli nepřímým dopadům expozice i bez kontaktu s parazity (Horn & Luong 2018). Mezi změny u kořisti patří vyhýbání se predátorům a rizikovým stanovištím, nevyužívání zdrojů v plné míře, zvýšená stresové reakce, změna konkurenční schopnosti a též fyziologické změny. Tento typ výzkumu predátor-kořist bývá označován jako „ekologie strachu“, a to kvůli fyziologickému stresu a neuro-behaviorálním reakcím, které způsobují predátoři u kořisti (Preisser & Bolnick 2008).

Při výzkumu na *Drosophila nigrospiracula* Patterson a Wheeler, 1942, bylo testováno, zda expozice parazitům ovlivní zdatnost hostitele nezávisle na kontaktu, jelikož většina přístupů k ekologii parazitů podceňuje takovýto účinek parazitů na hostitelské populace. Pro zamezení kontaktu byly mouchy od roztočů odděleny sítkou. Exponované mouchy měly nižší plodnost a kratší život oproti neexponovaným (Preisser & Bolnick 2008). Samice much, u kterých došlo k vystavení roztočům, trpěly menší mírou přežití a celoživotní plodností oproti neexponovaným samicím. Snížení plodnosti bylo pravděpodobně způsobeno silnými účinky na dlouhověkost (Horn & Luong 2018). Snížená produkce vajíček byla způsobena v 59 % zkrácením délky života infikovaných samic ve srovnání s neinfikovanými (Polak 1996). Infekce má sice silnější biologický účinek než samotná expozice (proto byla velikost účinku menší než v případě infekce), přesto ale můžou vzniknout akumulované náklady na úrovni populace. Tato studie tedy potvrzuje, že není nutný přímý kontakt mezi parazitem a hostitelem, aby měla expozice negativní vliv na kondici hostitele (Horn & Luong 2018). Navíc, pokud jsou mouchy vystaveny roztočům, ale jsou od nich izolované, zvýší se jejich spotřeba energie, což značí vyšší napětí a aktivitu v souvislosti s obranným chováním (Luong et al. 2017).

Dalšími možnými mechanismy stojícími za ztrátou kondice jsou škodlivé účinky chronického stresu a bdělosti. Udržování ostražitosti před možnou infekcí může snížit schopnost zvířete hledat obživu, popřípadě využívat zdroje. Potřeba ostražitosti může v systému predátor-kořist snížit zdatnost kořisti oproti konkurentům a snížit tak efektivitu využívání zdrojů (Peacor & Werner 2008). Nejlépe prozkoumanými nepřímými účinky parazitů na zdatnost hostitele jsou náklady na aktivaci imunitního systému. Například přežití kaloricky omezených včel je sníženo imunitní reakcí proti bakteriím inaktivovaným teplem (Moret & Schmid-Hempel 2000). U hmyzu může též dojít k autoimunitnímu poškození tkáně (Sadd & Siva-Jothy 2006), z čehož plyne, že nejen sebepoškození z imunitní aktivity, ale také energetické náklady mohou způsobit zkrácení délky života důsledkem imunitní odpovědi (Horn & Luong 2018).

Nepřímé účinky, vznikající v blízkosti infekčních stádií parazitů, mohou mít potenciálně významné dopady i pro hostitelskou evoluci a ekologii. Jedná se o náklady na udržování imunity, behaviorální obranu, vyhýbání se parazitům a kompenzační fyziologické změny (Moret & Schmid-Hempel 2000). Bylo prokázáno, že počáteční kontakt s parazity má kondiční



i fyziologické dopady na hostitele, přestože neprobíhá infekce (Rohr et al. 2013). U pulců, kteří byli v kontaktu s infekčními stádii motolic, byla významně ovlivněna zdatnost i přes neprokázání infekce (Rohr et al. 2010). Podobné výsledky jsou u plísňových onemocnění (Rohr et al. 2013), z čehož plyne, že nepříznivé účinky kontaktu s parazity se mohou vyskytovat při setkání s různými druhy parazitů. Navíc, už jen přítomnost parazitů nepříznivě ovlivňuje hostitele, například pulci reagují na chemické podněty odvozené od parazitů tak, že zvyšují svoji aktivitu a vyhýbají se oblastem, které tyto podněty obsahují (Rohr et al. 2009).



## 4.2 Metodika odchyťů a následného zpracování vzorků

Odchyťeni byli drobní zemní savci (hlodavci a hmyzožravci), na nichž výzkum dále probíhal. Odchyťy probíhaly pomocí sklapovacích a živolvných pastí (celkem 310 ks – sklapovacích 150 ks, živolvných 160 ks) dvakrát za sezonu roku 2020, jak již bylo zmíněno – v červenci a září. Pro odchyť byla použita metoda kvadrátových odchyťů a to tak, že pasti byly pokládány na periferiích lesů, podél polí a na loukách do kvadrátu 9 x 9 pastí při dodržení vzdálenosti 5 metrů mezi jednotlivými pastmi. V případě, že nebylo možné kvůli terénu vytvořit kvadrát, byly pasti položeny za sebou v linii při dodržení vzdálenost 5 metrů mezi jednotlivými pastmi. Pasti byly kontrolovány denně v dopoledních hodinách. Živolvné pasti byly uloženy tak, aby nebyly na přímém slunečním světle kvůli možnému přehřátí, čímž by mohlo dojít úhynu či teplotnímu stresu odchyťeného exempláře, a to tak, že byly maskovány přírodními materiály z okolí (trsy trávy). Sklapovací pasti byly zamaskovány také, hlavně pro simulaci přirozeného prostředí. Pasti každý den zůstávaly na stejném místě, pouze byla doplňována návnada, popřípadě odebrány odchyťené exempláře. Při výběru pasti bylo potřeba zvážit, jak velké jedince chceme odchyťit.

Námi použité živolvné pasti byly kovové a ve dvou velikostech. Menší podlouhlé, které měly jeden otvor, měřily 22 x 6 x 6,5 cm. Byly využity tam, kde byl terén spíše členitý či v místech, okolo kterých běžně chodili lidé. Větší pasti s rozměrem 26 x 15,5 x 4,5 cm, opatřené dvěma otvory, měly seshora průhledný kryt. Ty byly umístěny hlavně tam, kde byla větší možnost odchyťu, tedy v místech s vyšší hustotou potencionálních exemplářů. Na velikosti pasti je závislá možnost odchyťení určitého druhu a též možnost odchyťení více jedinců najednou. Bylo použito více druhů návnad, aby bylo přilákáno širší spektrum drobných zemních savců, například směs zrnin pro hlodavce, ovoce, kořenová zelenina, extrudované granule, paštika, kukuřičné lupínky, pečivo a povidla. Každé ráno byly pasti zkontrolovány a v případě odchyťu exempláře byl odchyťený jedinec vyjmut a past byla nastražena znovu. Ranní kontrola pastí je důležitá hlavně v teplých měsících, kdy jsou denní teploty vzduchu venku velmi vysoké, takže v kovové pasti jsou několikanásobně vyšší a mohlo by tak dojít až k úhynu odchyťeného zvířete. Pasti po celou dobu odchyťů zůstávaly na stejném místě, pouze byly kontrolovány odchyťy, popřípadě doplňována návnada. Ve sklapovacích pastech sloužil jako návnada sloužil pevně přichycený knot opražený ve směsi rostlinného tuku, slaniny a mouky. Ty byly taktéž umístěny za použití kvadrátového či liniového odchyťu a také pravidelně kontrolovány, a to hlavně z toho důvodu, aby tělo chyťeného jedince nebylo zkonsumováno či odneseno jinými živočichy. I přes pravidelnou kontrolu byly ale případy, kdy z odchyťeného jedince zůstalo v pasti pouze torzo. Tito jedinci byli kvůli nemožnosti přesného stanovení hmotnosti a délky ze statistického zpracování vyloučeni.

Odchyťení hlodavci a hmyzožravci byly označeni kódem, číslem pasti a lokality a zaevidováni do protokolu odchyťů. Dále u nich byla standardními mamalogickými metodami stanovena rodová příslušnost, věk (juvenilní, subadultní, adultní) a pohlaví, přičemž se rozlišovalo, zda byly samice gravidní či nikoliv. Pro potřeby výpočtu CI byla šuplerou stanovena délka, a to v milimetrech s přesností na dvě desetinná místa, a dále na digitální váze hmotnost

v gramech s přesností též na dvě desetinná místa. U exemplářů ze sklapovacích pastí byla následně provedena pitva kvůli vyjmutí orgánů gastrointestinálního traktu a zjištění, zda je jedinec zatížen helminty či nikoliv – další specifické úrovně jako jsou intenzita nebo diverzita infekce nebylo pro mou práci nutné zjišťovat. Odchyčení jedinci ze živolovných pastí byli humánně usmrceni (inhalační anestezie), aby mohla též následovat pitva pro zjištění helmintofauny.

### 4.3 Stanovení vhodného indexu pro výpočet kondice odchycených jedinců

Jelikož tato práce pojednává o vlivu zátěže parazitickými helminty na kondici hostitele, bylo nutné stanovit vhodný kondiční index. Pro nejjednodušší poměrový index jsem se nerozhodla, jelikož dle Jakob et al. (1996) často koreluje s velikostí těla či hmotností, což oslabuje sílu vyvozovaných závěrů. Jako nejvhodnější se mi jevil reziduální (zbytkový) index, tedy rezidua z obyčejné lineární regrese nejmenších čtverců (OLS) tělesné hmotnosti proti lineární míře velikosti těla, a proto jsem se rozhodla pro použití tohoto indexu. V minulosti byl tento index již použit ve spoustě studií pro výpočet kondice DZS, zde uvádím alespoň část z nich:

- studie Krebs a Singleton (1993) na myši domácí (*Mus domesticus*)
- studie Schulte-Hostedde et al. (2001) na pěti druzích DZS (*Tamias amoenus*, *Neotoma cinerea*, *Peromyscus maniculatus*, *Clethrionomys gapperi* a *Microtus pennsylvanicus*)
- studie Dobson a Michener (1995) na syslovi Rychardsona (*Spermophilus richardsonii* Sabine, 1822)

#### Postup výpočtu:

- ověření, zda hodnoty splňují předpoklady regrese
- provede se regrese tělesné hmotnosti proti lineární míře velikosti těla
- vzniklým grafem se proloží příslušná regresní přímka
- vzdálenosti jednotlivých bodů od této přímky jsou hodnotami reziduí indexu kondice

#### Vyhodnocení výsledků:

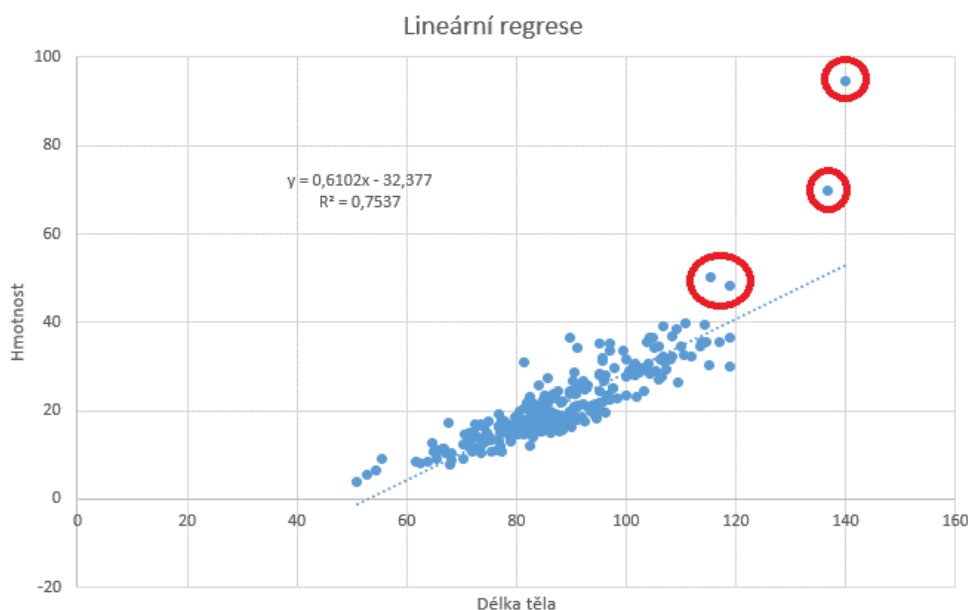
Dle Dobson (1992) je vyhodnocení takové, že u jedince s pozitivním reziduem se předpokládá lepší kondice než u průměru celé sledované populace/skupiny a naopak. Do analýzy byly zařazeni všichni jedinci kromě gravidních samic a hmyzožravců, jelikož by jejich odlehle hodnoty pravděpodobně zkreslily průběh regresní přímky. U gravidních samic z toho důvodu, že kondice v graviditě neodpovídá průměrné očekávané kondici, u hmyzožravců pro změnu proto, že mají odlišnou ekologii a tělesnou konzistenci oproti hlodavcům a lze tedy předpokládat, že by hodnoty reziduí vykazovaly pravděpodobně odlehle hodnoty oproti hlodavcům (jelikož například rejsek v dobré kondici bude vykazovat dosti odlišnou hodnotu CI než hraboš s podobnou hodnotou vypočtené kondice). Proto by tato kategorie musela být vyhodnocena sdamostatně, což by ale kvůli malému počtu vzorků nebylo dostatečně relevantní.

## 4.4 Statistické zpracování dat

Pro tuto diplomovou práci jsem měla k dispozici celkem 330 drobných zemní savů. 314 hlodavců (rody *Apodemus*, *Microtus*, *Myodes*, *Arvicola*) a 16 hmyzožravců (rody *Sorex*, *Crocidura*, *Talpa*). Jak již bylo zmíněno výše, ze statistického zpracování byly vyloučeny gravidní samice hlodavců (34 jedinců) a hmyzožravci.

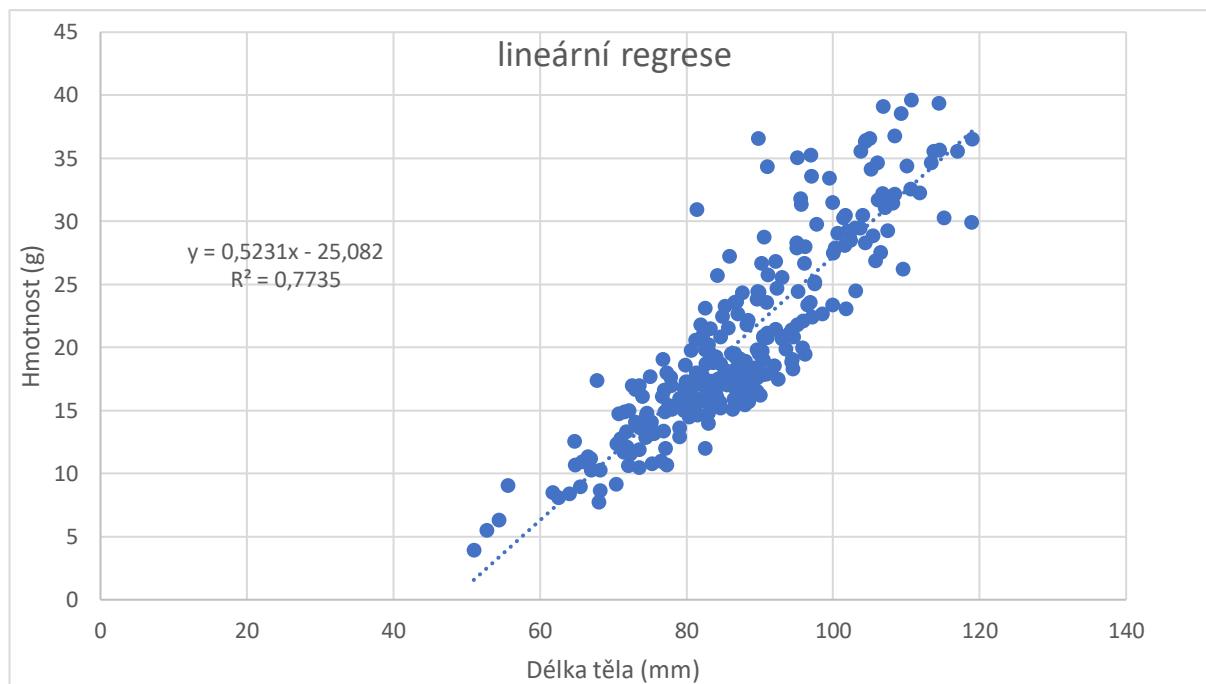
### 4.4.1 Statistické zpracování dat v programu Excel

V první fázi jsem tedy zkoumala celkem 280 hlodavců. V programu Excel jsem z hmotnosti a délky těla vytvořila bodový graf, který jsem proložila regresní přímkou, viz graf č. 1.



Graf č. 1: Lineární regrese hlodavců s vyloučením gravidních samic

Při bližším zkoumání grafického znázornění jsem si všimla, že některé hodnoty velmi vybočují a při podrobnějším zkoumání reziduí každého jednotlivce jsem zjistila, že rezidua u rodu *Arvicola* jsou až mnohonásobně vyšší než u ostatních hlodavců – cca +11 až cca +47. Jelikož se jedná pouze o 4 jedince v celkovém počtu 280 jedinců, dospěla jsem k názoru, že i tento rod ze statistiky vyřadím, aby také zbytečně nezkresloval výsledky. V grafu č. 2 je upravená lineární regrese po vyloučení rodu *Arvicola*.



Graf č. 2: Upravená lineární regrese s vynecháním rodu *Arvicola*

Dále jsem za použití analýzy dat mimo jiné zjistila rezidua všech jedinců, tedy vzdálenosti  $y'$  od regresní přímky (hodnoty reziduí neuvádím).

Tabulka č. 1: Výstup z analýzy dat

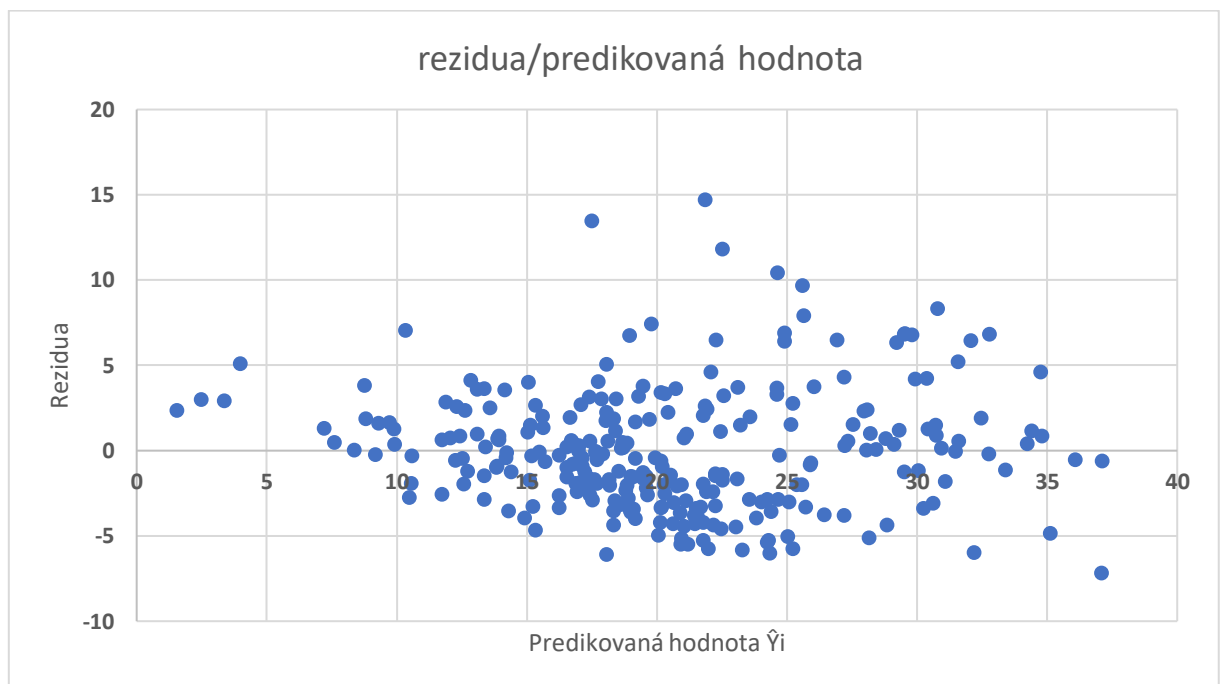
Regresní statistika	
Násobné R	0,879506529
Hodnota spolehlivosti R	0,773531735
Nastavená hodnota spolehlivosti R	0,772705209
Chyba střední hodnoty	3,533644295
Pozorování	276

ANOVA					
	Rozdíl	SS	MS	F	Významnost F
Regrese	1	11686,03027	11686,03027	935,8825	2,3658E-90
Rezidua	274	3421,339909	12,486642		
Celkem	275	15107,37018			

	Koeficienty	Chyba stř. hodnoty	t Stat	Hodnota P	Dolní 95%	Horní 95%
Hranice	-25,08228065	1,504225694	-16,67454608	1,42E-43	-28,04358905	-22,12097
x – délka těla	0,523066823	0,017098047	30,59219741	2,37E-90	0,489406589	0,5567271

- hodnota spolehlivosti R – kolik procent variability závislé proměnné Y je vysvětleno změnami nezávislé proměnné X. V mém statistickém zpracování je tedy 77,4 % variability hmotnosti vysvětleno změnami délky
- hodnota koeficientů – koeficienty lineární regrese
- významnost F – udává, zda je model vhodný pro mé statistické zpracování:
  - H0: lineární regresní model není vhodný pro popis závislosti
  - H1: lineární regresní model je vhodný pro popis závislosti
- výsledek:
  - **významnost  $F(2, 3658^{-90}) < \alpha(0,05)$ , tedy H0 zamítáme, tedy lineární regresní funkce je v tomto případě vhodná pro popis závislosti**

Pro další ověření vhodnosti lineární regrese jsem v grafu č. 3 vynesla rezidua proti predikované hodnotě.



Graf. č. 3: Vynesení reziduí ku predikované hodnotě

- jelikož se rozptyl nezvyšuje, je lineární regresní model vhodný pro moje data a není potřeba logaritmické transformace dat
- po ověření vhodnosti lineárního regresního modelu pro moje statistické zpracování následovalo zpracování výsledků v programu Statistica 14 podle toho, zda jsem vyhodnocovala kondici jen podle rozdělení na parazitované/neparazitované jedince nebo zda jsem brala v úvahu i odlišný věk

#### 4.4.1.1 Vyhodnocení vlivu GIH na kondici hostitele u všech jedinců

- v první řadě jsem ověřila normalitu dat (Shapiro-Wilkův test), tedy zda výběr pochází z normálního rozdělení či nikoliv
- jelikož byl výsledek takový, že výběr nepochází z normálního rozdělení, bylo nutné použít neparametrický test, protože ale dataset obsahuje celkem 276 jedinců, rozhodla jsem se pro srovnání použít i parametrický test
- nejdříve jsem statisticky vyhodnotila data pomocí parametrického testu – T-test o rovnosti průměrů
  - nejdříve je potřeba ověřit rovnost rozptylů pomocí F-testu
  - dále se volí správná varianta testu o shodě dvou průměrů
- poté jsem vyhodnotila data pomocí neparametrického testu – Mann-Whitneyův test
- nakonec jsem variabilitu dat zobrazila pomocí krabicového grafu (box plot)

#### 4.4.1.2 Vyhodnocení vzájemného vlivu parazitace GIH a věku na kondici hostitele

- Pro vyhodnocení kombinace faktorů parazitace GIH a věk (interakce) jsem se rozhodla pro použití testu ANOVA s interakcemi
- data jsem rozdělila do skupin A-adult (dospělý) a J-junior (mladý), přičemž do skupiny junior jsem zařadila data z kategorií juvenil i subadult
- následovalo ověření, zda jsou splněny všechny 3 základní předpoklady:
  - nezávislost výběrů – předpoklad, že výběry jsou na sobě nezávislé
  - homogenita rozptylů – předpoklad, že rozptyly všech výběrů jsou shodné
  - normalita dat – ověření, zda data pocházejí z normálního rozdělení, (u ANOVY s interakcemi se ovšem ověřuje až po odhadu parametrů modelu)
- přestože byla porušena homogenita rozptylů (použit Levenův i Cochran C test) i normalita dat (Shapiro-Wilkův test) a měl být tedy použit jiný než parametrický test, na základě relativně velkého datasetu ( $n = 276$ ) jsem se přesto rozhodla pro použití testu ANOVA s interakcemi
- nakonec jsem použila vyhodnocení pomocí grafů



## 5. Výsledky

Při statistickém zpracování dat jsem po vyřazení všech skupin, které by pravděpodobně zkreslovaly výsledky, pracovala s celkem 276 jedinci. Všichni testovaní jedinci byly drobní zemní savci, přesněji hlodavci. Rozdělení podle druhu, pohlaví, věku a GIH positivity/negativity je uvedeno v tabulce č. 2.

Tabulka č. 2 – počty vyhodnocovaných druhů hlodavců dle druhu, pohlaví, věku a GIH positivity/negativity

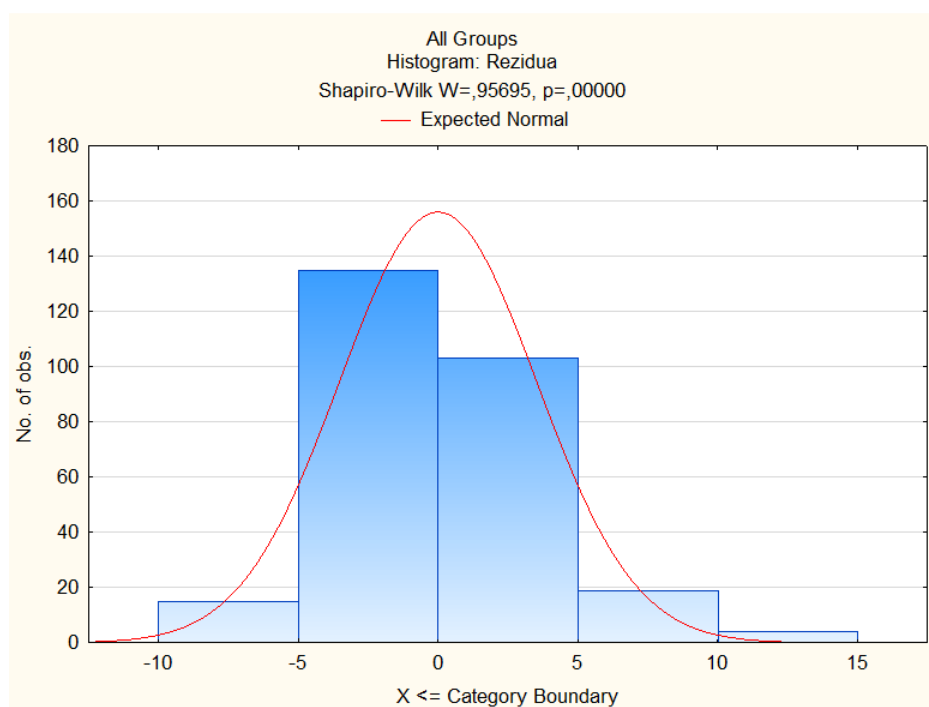
Druh	Počet jedinců celkem	Počet samců	Počet samic	Juvenilní	Subadultní	Adultní	GIH pozitivní	GIH negativní
<i>Apodemus agrarius</i>	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Apodemus flavicollis</i>	12	7	5	0	5	7	7	5
<i>Apodemus sylvaticus</i>	54	25	29	3	36	15	24	30
<i>Apodemus uralensis</i>	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Microtus agrestis</i>	2	2	0	0	1	1	1	1
<i>Microtus arvalis</i>	202	90	112	20	34	148	81	121
<i>Myodes glareolus</i>	4	1	3	0	1	3	3	1
<b>Celkem</b>	<b>276</b>	<b>126</b>	<b>150</b>	<b>23</b>	<b>78</b>	<b>175</b>	<b>116</b>	<b>160</b>

## 5.1 Statistické zpracování dat v programu Statistica 14

V programu Statistica 14 jsem provedla dvojí vyhodnocení – vliv GIH na kondici hostitele u všech jedinců a vliv interakce faktorů věk a parazitace GIH na kondici hostitele.

### 5.1.1 Vyhodnocení vlivu GIH na kondici hostitele u všech jedinců

- v první řadě bylo potřeba ověřit normalitu dat, tedy zda výběr pochází z normálního rozdělení. Myslela jsem si, že normalita splněna bude vzhledem k velkému rozsahu výběru (276 jedinců) a budu moct použít parametrický test
- přesto jsem pro jistotu provedla i Shapiro-Wilkův test pro ověření normality dat
- Shapiro-Wilkův test:
  - $H_0$ : výběr pochází z normálního rozdělení
  - $H_1$ : výběr nepochází z normálního rozdělení



Graf č. 4: Shapiro-Wilkův test pro ověření normality dat – všichni jedinci

- výsledek:
  - $p(0,000) < \alpha(0,05)$  -  $H_0$  zamítám, tedy data nepocházejí z normálního rozdělení

Podle histogramu data nepocházejí z normálního rozdělení, přestože, dle mého názoru, vykreslení jednotlivých sloupců celkem dobře odpovídá Gaussově křivce. Proto je potřeba dále použít neparametrický test. Jelikož ale testuji 276 jedinců, což je poměrně velký soubor, který by se měl normálnímu rozdělení blížit, rozhodla jsem se použít i parametrický test a poté porovnat obě varianty testů.

- a) parametrický test: Test o shodě dvou průměrů:
- H0: mezi průměry reziduí parazitovaných (P) a neparazitovaných (N) hlodavců neexistuje průkazný rozdíl
  - H1: mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců existuje průkazný rozdíl
- oba výběry (P i N) jsou na sobě nezávislé
  - jelikož neznám rozptyly základních souborů (nevím, zda mohu předpokládat, že mezi nimi existuje průkazný rozdíl či nikoliv), je potřeba provést nejdřív F-test o shodě rozptylů
- F-test:
    - H0: mezi rozptyly základních souborů neexistuje průkazný rozdíl
    - H1: mezi rozptyly základních souborů existuje průkazný rozdíl

Tabulka č. 3: F-test o shodě rozptylů

T-tests; Grouping: GI helmint P/N (data pro vysledky (1))											
Group 1: N											
Group 2: P											
Variable	Mean N	Mean P	t-value	df	p	Valid N N	Valid N P	Std.Dev. N	Std.Dev. P	F-ratio Variances	p Variances
Rezidua	-0,198334	0,273564	-1,09752	274	0,273379	160	116	3,356219	3,747876	1,247010	0,197629

- výsledek:
  - $P_{VARIANCES}(0, 198) > \alpha(0, 05)$  – H0 o shodě rozptylů základních souborů nelze zamítnout, tedy předpokládám, že mezi rozptyly základních souborů neexistuje průkazný rozdíl
- na základě výsledku použiji t-test o rovnosti průměrů při shodných rozptylech
- T-test o rovnosti průměrů při shodných rozptylech:
  - H0: mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců neexistuje průkazný rozdíl
  - H1: mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců existuje průkazný rozdíl

Tabulka č. 4: T-test o rovnosti průměrů

T-tests; Grouping: GI helmint P/N (data pro vysledky (1))											
Group 1: N											
Group 2: P											
Variable	Mean N	Mean P	t-value	df	p	Valid N N	Valid N P	Std.Dev. N	Std.Dev. P	F-ratio Variances	p Variances
Rezidua	-0,198334	0,273564	-1,09752	274	0,273379	160	116	3,356219	3,747876	1,247010	0,197629

- výsledek:
  - $P(0, 273) > \alpha(0, 05)$  – H0 o rovnosti průměrů nelze zamítnout, tedy předpokládám, že mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců neexistuje průkazný rozdíl

b) neparametrický test: Mann – Whitneyův U test (Wilcoxonův test):

- H0: mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců neexistuje průkazný rozdíl
- H1: mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců existuje průkazný rozdíl

Tabulka č. 5: Mann – Whitneyův test

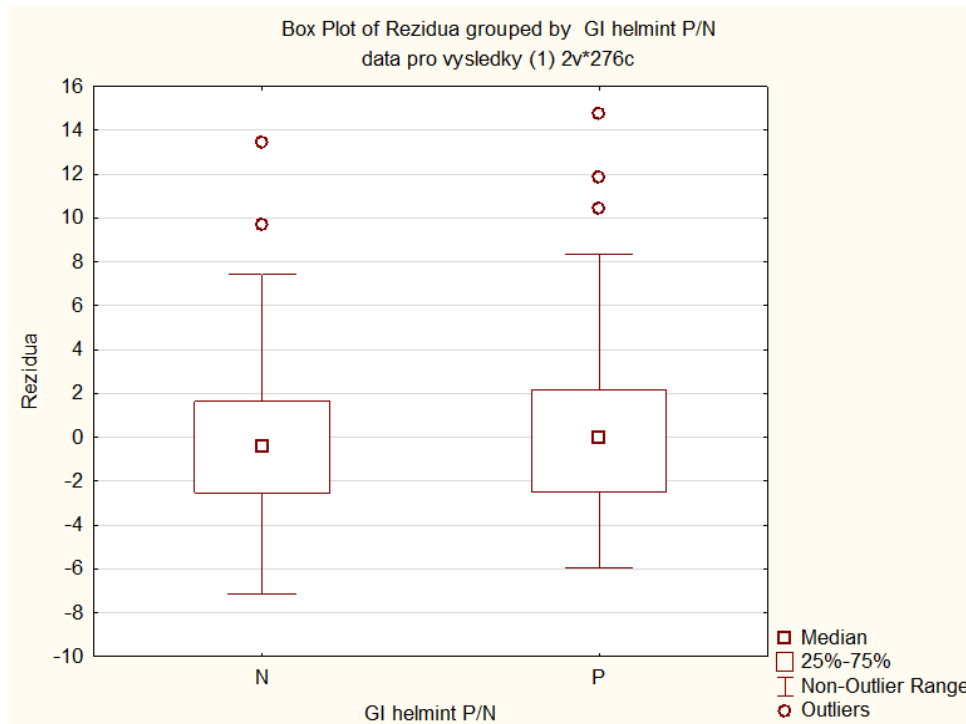
Mann-Whitney U Test (w/ continuity correction) (data pro vysledky (1))									
By variable GI helmint P/N									
Marked tests are significant at p <,05000									
variable	Rank Sum N	Rank Sum P	U	Z	p-value	Z adjusted	p-value	Valid N N	Valid N P
Rezidua	21613,00	16613,00	8733,000	-0,834934	0,403756	-0,834934	0,403756	160	116

- výsledek:

- $P_{VALUE}(0,404) > \alpha(0,05)$  - **H0 nelze zamítnout**, tedy předpokládám, že **mezi průměry reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců neexistuje průkazný rozdíl**

Přestože jsem se rozhodla otestovat hypotézu parametrickým i neparametrickým testem, výsledek vyšel stejný, a to takový, že **H0 nelze zamítnout, tedy že infekce gastrointestinálními helminty nemá vliv na kondici hostitele, tedy že neexistuje statisticky významný rozdíl mezi průměrnou hodnotou reziduí indexu kondice parazitovaných a neparazitovaných hlodavců.**

Pro grafické vyjádření variability dat jsem se použila grafický graf – box plot:



Graf č. 5 – krabicový graf reziduí parazitovaných a neparazitovaných hlodavců

- výsledek:
  - o „krabičky“ obou grafů jsou podobně velké, z čehož plyne, že variabilita obou skupin je již na pohled přibližně stejná
  - o medián skupiny parazitovaných hlodavců je o něco málo větší než medián skupiny neparazitovaných hlodavců, z čehož plyne, že kondice parazitovaných je o něco málo lepší než kondice neparazitovaných, ale parametrickým i neparametrickým testem mi vyšlo, že tento **rozdíl není statisticky významný**

Jak je patrné i z následujících tabulek, průměrné hodnoty kondice (průměry reziduí indexu kondice) parazitovaných a neparazitovaných jedinců se příliš nerůzní, což jen potvrzuje výsledky předchozího vyhodnocení.

Tabulka č. 6: základní statistické hodnoty skupiny neparazitovaných hlodavců

GI helmint P/N=N Descriptive Statistics (data pro vysledky (1))				
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum
Rezidua	160	-0,198334	-7,15036	13,46464

Tabulka č. 7: základní statistické hodnoty skupiny parazitovaných hlodavců

GI helmint P/N=P Descriptive Statistics (data pro vysledky (1))				
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum
Rezidua	116	0,273564	-5,94354	14,73180

### 5.1.2 Vyhodnocení vzájemného vlivu parazitace GIH a věku na kondici hostitele

Pro vyhodnocení výsledků vlivu interakce faktorů věk a parazitace GIH na kondici hostitele jsem chtěla použít analýzu rozptylu – ANOVU s interakcemi. Jak již bylo zmíněno výše, pro její použití musejí být splněny 3 základní předpoklady. Předpoklad nezávislosti souborů splněn je. Dále jsem testovala homogenitu rozptylů (předpoklad, že rozptyly všech výběrů jsou shodné). Pro srovnání jsem použila Levenův test i Cochran C test.

- Levenův test homogenity rozptylů:
  - o H0: mezi rozptyly všech výběrů neexistuje průkazný rozdíl
  - o H1: mezi rozptyly všech výběrů existuje průkazný rozdíl

Tabulka č. 8: Testování homogenity rozptylů pomocí Levenova testu

Levene's Test for Homogeneity of Variances (2faktor) Effect: vek**GI helmint P/N" Degrees of freedom for all F's: 3, 272				
	MS Effect	MS Error	F	p
Rezidua	39,07197	4,561044	8,566452	0,000019

- výsledek:
  - $p(0) < \alpha(0,05)$  - **H0 zamítám**, tedy **mezi rozptyly všech výběrů existuje průkazný rozdíl**
  
- Cochran C test homogenity rozptylů:
  - H0: mezi rozptyly všech výběrů neexistuje průkazný rozdíl
  - H1: mezi rozptyly všech výběrů existuje průkazný rozdíl

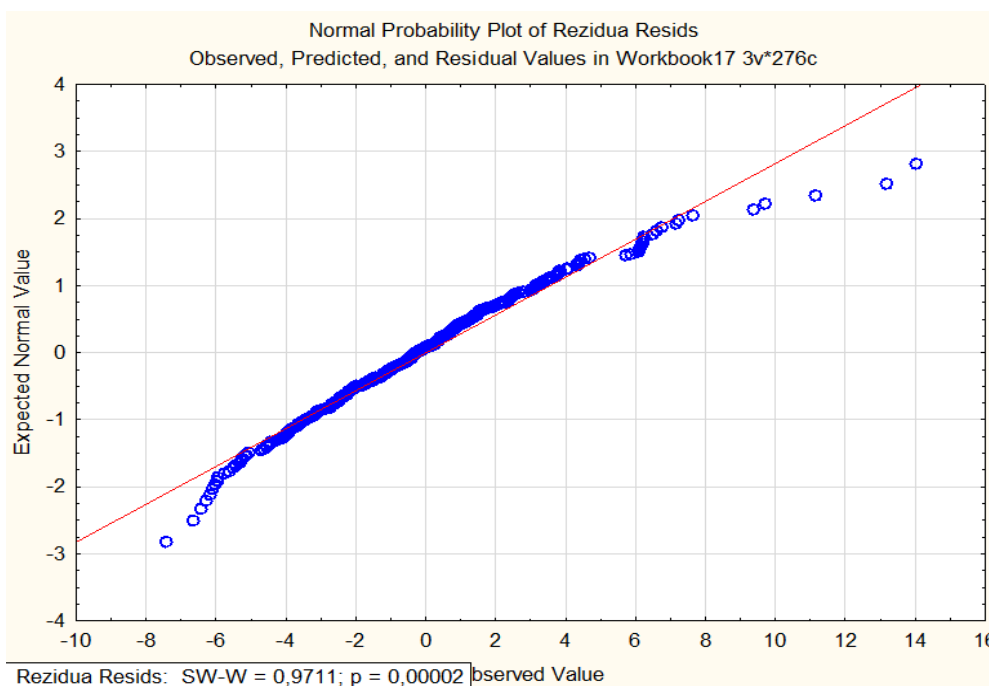
Tabulka č. 9: Testování homogenity rozptylů pomocí Cochran C testu

	Tests of Homogeneity of Variances (2faktor) Effect: vek*GI helmint P/N				
	Hartley F-max	Cochran C	Bartlett Chi-Sqr.	df	p
Rezidua	3,637531	0,398079	36,61983	3	0,000000

- výsledek:
  - $p(0) < \alpha(0,05)$  - **H0 zamítám**, tedy **mezi rozptyly všech výběrů existuje průkazný rozdíl**

Po výpočtu parametrů modelu následuje ověření normality dat pomocí Shapiro-Wilkova testu. Zde uvádím pro přehlednost ještě před použitím testu ANOVA s interakcemi.

- Shapiro-Wilkův test:
  - H0: výběr pochází z normálního rozdělení
  - H1: výběr nepochází z normálního rozdělení



Graf č. 6 – ověření normality dat

- výsledek:
  - o  $p(0) < \alpha(0,05)$  - **H0 zamítám**, tedy **výběr nepochází z normálního rozdělení**

Přestože nejsou splněny základní předpoklady homogenity rozptylů a normality výběru a neměla by být tedy ANOVA s interakcemi použita, vzhledem k poměrně velkému datasetu jsem se pro její použití přesto rozhodla.

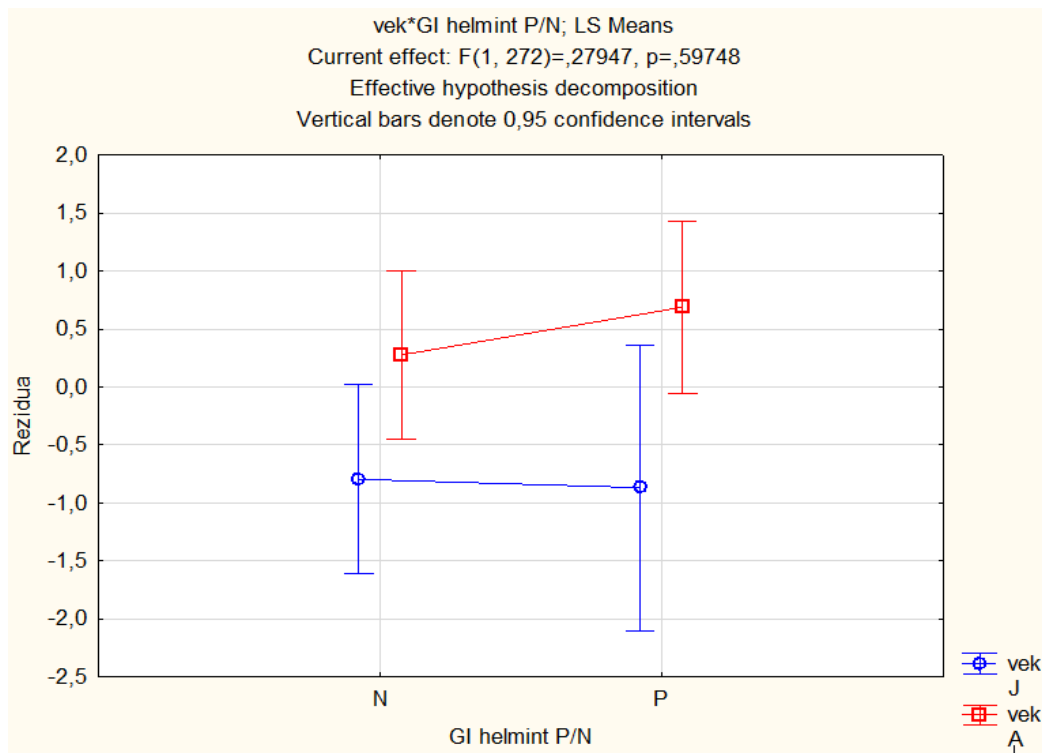
- Test ANOVA s interakcemi:
  - o H0: neexistuje průkazný rozdíl v kondici jedinců v závislosti na daném faktoru
  - o H1: existuje průkazný rozdíl v kondici jedinců v závislosti na daném faktoru

Tabulka č. 10: ANOVA s interakcemi

Effect	Univariate Tests of Significance for Rezidua (2faktor) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Intercept	6,965	1	6,96507	0,573062	0,449700
vek	99,663	1	99,66255	8,199889	0,004516
GI helmint P/N	1,662	1	1,66231	0,136770	0,711802
vek*GI helmint P/N	3,397	1	3,39670	0,279469	0,597480
Error	3305,924	272	12,15413		

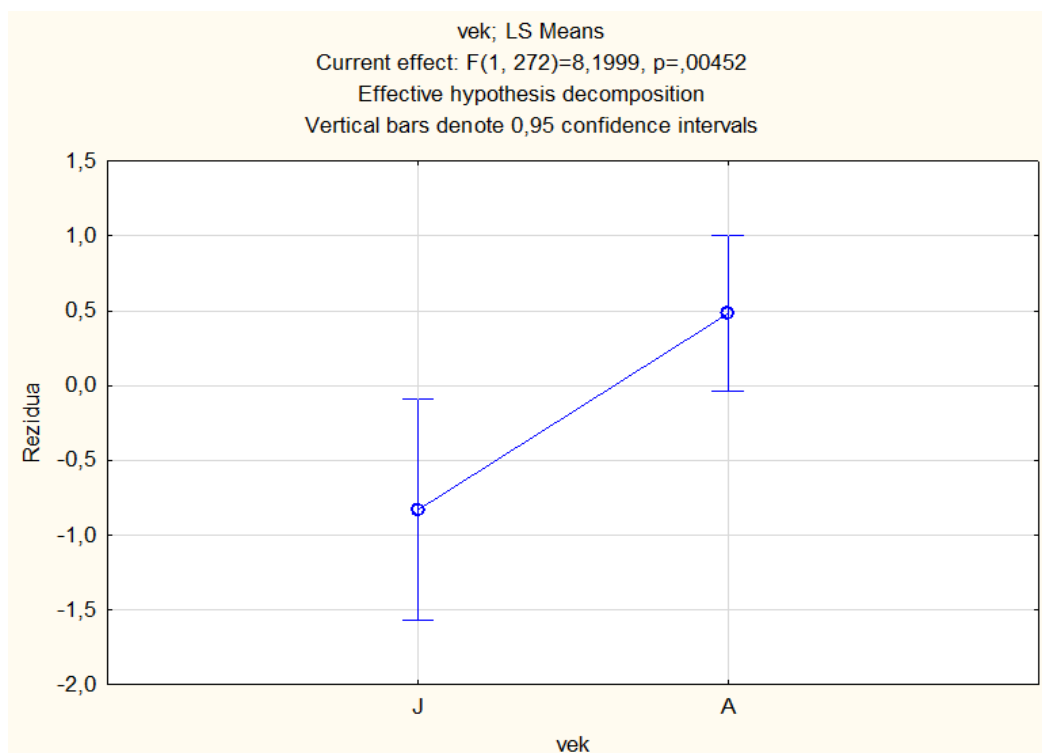
- výsledek:
  - o faktor věk:  $p(0,005) < \alpha(0,05)$  – **H0 zamítám**, tedy existuje průkazný rozdíl v kondici jedinců v závislosti na věku, tedy **existuje statisticky významný rozdíl mezi kondicemi mladých a dospělých jedinců**
  - o faktor helminti:  $p(0,712) > \alpha(0,05)$  – **H0 nelze zamítnout**, tedy neexistuje průkazný rozdíl v kondici jedinců v závislosti na infekci GIH, tedy **neexistuje statisticky významný rozdíl mezi kondicemi parazitovaných a neparazitovaných jedinců**
  - o interakce faktorů věk a helminti:  $p(0,597) > \alpha(0,05)$  - **H0 nelze zamítnout**, tedy neexistuje průkazný rozdíl v kondici jedinců v závislosti na interakci faktorů věk a parazity GIH, tedy **neexistuje statisticky významný rozdíl mezi kondicemi jedinců v závislosti na jejich věku i parazitaci GIH současně**

I z následujícího grafu je možné vyčíst, že nevyšla průkazná interakce faktorů věk a parazity GIH (úsečky se neprotínají ani nemají velmi odlišný sklon), statisticky se tedy neliší vliv obou posuzovaných faktorů (věk a parazity GIH) na danou proměnnou (kondice).



Graf č. 7 – graf interakcí faktorů věk a parazitace GIH

Jelikož se ukázal jako statisticky významný pouze faktor věku, graficky jsem jej též vyhodnotila (viz graf č. 8).



Graf č. 8 – grafické vyjádření závislosti kondice na faktoru věku



Jak je patrné i z následujících tabulek, minimální a maximální hodnoty kondice v závislosti na věku se opravdu velmi různí a podstatně lepší průměr reziduí indexu kondice vykazuje skupina dospělých, což jen potvrzuje výsledek předchozího vyhodnocení.

Tabulka č. 11: základní statistické hodnoty mladých jedinců

		Věk=J Descriptive Statistics (2faktor)			
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	
Rezidua	102	-0,816663	-6,07073	5,094996	

Tabulka č. 12: základní statistické hodnoty dospělých jedinců

		Věk=A Descriptive Statistics (2faktor)			
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	
Rezidua	174	0,478733	-7,15036	14,73180	

## 6. Diskuse

V rámci výzkumu pro tuto diplomovou práci byl ve dvou sezónách roku 2020 proveden odchyt několika druhů drobných zemních savců. Cílem tohoto odchyty bylo stanovení jejich kondice pomocí kondičního indexu a zjištění, zda jsou infikováni gastrointestinálními helminty či nikoliv. Dále následovalo statistické zhodnocení, zda má infekce těmito helminty na jejich kondici vliv a pokud ano, tak jaký. Kondice byla stanovena na základě hmotnosti a délky těla každého jedince a pro výpočet byl jako nejvhodnější vybrán reziduální kondiční index.

I když bylo prověřováno značné množství jedinců ( $n = 276$ ), což předpokládalo splnění požadavku normality, byla pomocí Shapiro-Wilkova testu normalita prověřena. Ta splněna nebyla, což poukazovalo na nutnost použití neparametrického testu. Přesto jsem se rozhodla pro srovnání použít oba testy, parametrický kvůli poměrně velkému množství dat i neparametrický kvůli nesplnění požadavku normality. Oběma testy byla prověřována závislost mezi infekcí GIH a kondicí daných jedinců. Další statistické zpracování dat se týkalo interakce věku a parazitace GIH. I když nebyly splněny základní předpoklady pro použití parametrického testu, a to homogenita rozptylů (pomocí Levenova testu a Cochran C testu), a normalita (pomocí Shapiro-Wilkova testu), byl na základě poměrně velkého datasetu ( $n = 276$ ) použit test ANOVA s interakcemi.

Přestože není v této práci brán v úvahu druh ani množství GIH, všichni parazité zkoumaných DZS patří do třídy Cestoda a kmene Nematoda. Co se druhů hostitelů týče, kvůli důvodům popsaným výše jsem se nakonec zaměřila pouze na ne gravidní hlodavce. Ohledně vlivu zátěže GIH na kondici hostitele bylo v minulosti zpracováno několik vědeckých studií. Některé se týkají parazitů obecně, další se zaměřují na ektoparazity, jiné právě na endoparazity. Některé práce zkoumají také to, zda se vliv parazitární zátěže liší v závislosti na věku. Sánchez et al. (2018) tvrdí, že přestože můžeme mezi parazitární infekcí a kondicí zvířat očekávat negativní vztah (jelikož parazité své hostitele poškozují), je tento předpoklad zpochybněn různými studiemi potvrzujícími nulové či pozitivní vztahy. Důvodem pro můj vlastní výzkum byla právě nejednotnost názorů na to, zda infekce GIH kondici ovlivňuje či nikoliv, popřípadě jak.

Hlavním výsledkem mé práce je potvrzení nulové hypotézy, tedy toho, že infekce gastrointestinálními helminty nemá vliv na kondici hostitele. Přestože je z výsledků patrné, že průměr reziduí indexu kondice parazitovaných jedinců je o něco málo větší než neparazitovaných, což je, dle mého názoru, dosti překvapivé ( $\text{Mean}_P = 0,274$ ,  $\text{Mean}_N = -0,198$ ), rozdíl těchto průměrů není statisticky významný, což jsem si potvrdila jak parametrickým ( $p(0,273) > \alpha(0,05)$ ), tak i neparametrickým testem ( $p(0,404) > \alpha(0,05)$ ). Jedním z možných důvodů pro neprokázání statisticky významného rozdílu v kondici může být to, že podle některých výzkumů indexy tělesné kondice s kondicí u zvířat pravděpodobně přímo pozitivně nesouvisí (Wilder et al. 2016).

Když ale budeme předpokládat, že zvolený kondiční index je vhodný pro měření kondice u DZS, naskýtají se další důvody, proč v mé práci vyšla průměrná kondice parazitovaných jedinců o něco málo větší než u neparazitovaných. Jedním z nich může být

skutečnost, že nejhojněji se vyskytujícím zkoumaným DZS byl druh *M. arvalis*, přičemž u tohoto druhu pravidelně dochází k přemnožení populací, a to zejména na podzim, což byl jeden z termínů prováděných odchytů. Při větším nárůstu populace obvykle stoupá i frekvence vzájemných setkání jedinců a důsledkem toho se pak u nich zvyšuje stres (Baláž 2010), který může mít vliv také na snížení příjmu potravy a tím tedy i na snížení tělesné kondice (Rybkin et al. 1997), jelikož dochází ke zintenzivnění katabolických procesů kvůli uvolňování glukokortikosteroidů (Munck et al. 1984). Na vliv stresu na tělesnou kondici upozorňuje ve své studii také Peacor & Werner (2008). Podle nich může udržování ostražitosti snížit schopnost zvířete hledat obživu a snížit tak efektivitu využívání zdrojů. Z toho tedy plyne, že přestože v mém výzkumu vyšla u parazitovaných jedinců průměrná kondice o něco málo vyšší než u neparazitovaných, podle mého názoru by důvodem mohlo být právě to, že neparazitovaní (zdraví) jedinci se potkávají s více jedinci svého druhu a kvůli následnému stresu u nich dochází k poklesu tělesné kondice i bez přítomnosti infekce. Podobné výsledky potvrzuje i Cox & Holland (2001), podle nichž se mohou některé hlístice usadit v mozku a ovlivnit tak průzkumné chování hostitele. Holland a Cox (2001) to prokázali ve své studii na myších a krysách, kdy po infekci hlístic *Toxocara canis* došlo u hostitelů ke snížení motility a tím i ke změnám kondice, přičemž nejvíce se tento účinek projevil u silně infikovaných jedinců. Rozdíl oproti mé studii je ovšem v tom, že v této studii se jedná o vývojová stádia hlístic, přičemž známým faktem je to, že právě tato vývojová stádia parazitů mají na mezihostitele větší vliv než následně na definitivního hostitele.

Dalším důvodem může být skutečnost, že hostitelé s rychlou životní strategií (s malým tělem, kratší délkou života a vyšší porodností) mohou investovat do energeticky méně náročné nespecifické vrozené obrany, oproti tomu hostitelé s pomalejší životní strategií investují do energeticky náročnější specifické či adaptivnější obranyschopnosti (Lee 2006), což může vést k různé odolnosti či toleranci vůči infekci. Ve studii Sánchez et al. (2018), kdy byla provedena meta-analýza již existujících dat z celkem 187 studií, byly výsledky vztahů mezi hostitelem a parazitem takovéto: z 516 jedinců pozorovaných ve volně žijící populaci vykazovalo 63 % negativní vztah mezi infekcí parazity a kondicí hostitele (z toho jen o něco více než polovina výsledků byla statisticky významná), 37 % vykazovalo pozitivní vztah (41 % statisticky významných). U dalších 37 experimentálních jedinců bylo 89 % vztahů negativních (50 % statisticky významných) a 11 % pozitivních (kromě 1 byly všechny statisticky významné). Z těchto výsledků je patrné, že i přes obecný předpoklad negativních vztahů mezi infekcí a kondicí může docházet u volně žijících živočichů k široké škále asociací, od silně pozitivních po silně negativní, přičemž rozdílné výsledky mohou být důsledkem různých základních mechanismů.

Fenton et al. (2002) tvrdí, že v některých situacích může chování hostitele vést k pozitivnímu vztahu mezi infekcí a tělesnou kondicí. Může k tomu dojít tak, že jedinci s vyšším příjmem potravy jsou také v lepší tělesné formě a jelikož při konzumaci potravy často dochází k požití parazitů či infikované kořisti, důsledkem může být to, že parazitovaní hostitelé s vyšším příjmem potravy mohou být v lepší formě než jedinci neparazitovaní.

Prazitární infekce helminty může mít vliv nejen na savce, ale i na ryby. Příkladem je studie, ve které byly ryby rodu *Gasterosteus* vystaveny parazitické tasemnici *Schistocephalus*

*solidus* Müller, 1766. Výsledek studie byl takový, že při vážení suché hmotnosti jatečně upraveného těla se ukázalo, že ryby byly o něco málo těžší, pokud byly infikované ( $p = 0,059$ ), z čehož je tedy možné vyvodit závěr, že v návaznosti na tuto infekci u nich došlo ke zvýšení rychlosti růstu i tělesné formy (Arnott et al. 2000). Tato studie tedy souhlasí s mým výzkumem, který prokázal, že přestože rozdíl v průměru reziduí indexu kondice parazitovaných a neparazitovaných hlodavců statisticky významný nebyl ( $p(0,273) > \alpha(0,05)$ , parametrickým, respektive  $p(0,404) > \alpha(0,05)$  neparametrickým testem), o něco málo vyšší průměr reziduí indexu kondice vykazovali právě parazitovaní jedinci ( $\text{Mean}_P = 0,274$ ,  $\text{Mean}_N = -0,198$ ).

Parazitární infekce hlístic *Nippostrongylus brasiliensis* u potkanů způsobuje akutní dvoufázovou anorexii, která neustává ani při konzumaci velkého množství potravy. Po infekci touto hlísticí došlo u potkanů ke snížení příjmu potravy již od 2. dne, a dokonce byla zaznamenána dvě období, kdy byl příjem minimální, a to 2.-3. den a 8.-9. den. Následkem toho byl svalový katabolismus u infikovaných jedinců ztelnější, než jaký by byl pouze z důvodu snížení příjmu potravy. Výsledek byl takový, že infikovaní jedinci ztratili během 8 dní v průměru 38 g a jedinci v kontrolní skupině naopak v průměru 23 g přibrali (Ovington 1986). Tento výsledek se od výsledků mé práce liší, jelikož mnou studovaní infikovaní jedinci nevykazovali úbytek váhy (což se dá usuzovat z toho, že nevykazovali nižší kondici oproti průměru), což může být způsobeno několika faktory – a) hostitelé v mém výzkumu mohli být infikováni délejší dobu, přičemž dle výše zmiňovaného výzkumu není jasné, zda úbytek hmotnosti pokračoval i v dalších dnech či zda naopak s odstupem času došlo u hostitelů k přibírání na váze; b) můj výzkum se netýkal potkanů, ale jiných druhů DZS; c) můj výzkum nebyl zaměřen na krvesající parazity, ale na parazity živící se natráveninou, přičemž tento rozdíl může mít i odlišný vliv na hostitelský organismus. Jak totiž uvádí Crompton (1984), počátek snížení příjmu potravy závisí u hostitele na druhu parazita, kterým je infikován, anebo může souviset s vývojovým stádiem parazita či určitou událostí během hostitelsko-parazitárního vztahu.

Na základně výsledků dalšího výzkumu týkajícího se helmintových infekcí Crompton (1984) tvrdí, že je u savců přírůstek tělesné hmotnosti během helmintových infekcí snížen, jelikož dochází ke snížení příjmu potravy hostitele podle velikosti infekční dávky či v závislosti na počtu parazitů, kterými je infikován. Tato studie tedy také nekoresponduje s mými výsledky, dle kterých nemá zátěž helminty na přírůstek hmotnosti žádný vliv. Důvodem může být to, že v této práci není hledisko velikosti infekční dávky vyhodnocované, přičemž pokud by bylo, mohly by výsledky vyjít podobně jako v uváděné studii.

Opačný výsledek prokázali ve svém výzkumu Fuehrer et al. (2012). Ve své studii došli k závěru, že existuje statisticky významný rozdíl v hmotnosti infikovaných a neinfikovaných jedinců (hodnota  $p = 0,045$  pro *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758) a hodnota  $p < 0,001$  pro *M. arvalis*) tasemnicemi *Taenia taeniaeformis* (Batsch, 1786) a *Taenia crassiceps* Zeder, 1800, přičemž infikovaní hlodavci vykazovali vyšší průměrnou hmotnost než neinfikovaní. Jak už bylo zmíněno výše, v mé studii jsem sice nezkoumala vliv zátěže GIH na hmotnost, ale jelikož je tělená hmotnost jedním ze dvou ukazatelů pro kondici, měl by se tento vliv odrazit i v kondici,

což se v mé práci potvrdilo (průměr reziduí indexu kondice:  $\text{Mean}_N = -0,198$ ,  $\text{Mean}_P = 0,274$ ), přestože tento rozdíl nebyl statisticky významný ( $p = 0,273$  parametrický, resp.  $p = 0,404$  neparametrický test). Další vliv na rozdílný výsledek může mít opět to, že tyto druhy parazitů se u hlodavců vyskytují ve formě larev (cysty na játrech), takže mohou mít jiný vliv než dospělí jedinci.

Pravděpodobně nejdůležitějším vnitřním faktorem parazitární zátěže je věk hostitele, přičemž vyšší parazitární zátěž je většinou u dospělých zvířat (tzv. kumulativní efekt), a to kvůli delší době expozice (Behnke et al. 1999). Z tohoto důvodu jsem se ve své práci zaměřila i na srovnání kondice při interakci faktorů věk a parazitace GIH. Při porovnání množství parazitovaných a neparazitovaných jedinců podle věku se ukázalo, že více infikovaných je skutečně dospělých jedinců – cca 50 % parazitovaných ze všech dospělých jedinců (85 parazitovaných ku 89 neparazitovaným jedincům), oproti tomu u nedospělých to bylo pouze cca 30 % parazitovaných ze všech nedospělých jedinců (31 parazitovaných ku 71 neparazitovaným). Při porovnání průměrů reziduí indexu kondice se ukázalo, že vyšší průměr byl u skupiny dospělých ( $\text{Mean}_A = 0,479$ ,  $\text{Mean}_J = -0,817$ ) a tento vliv byl podle zvoleného testu statisticky významný:  $p(0,005) < \alpha(0,05)$ . Statisticky nevýznamný vliv měla ovšem interakce obou námi sledovaných faktorů:  $p(0,597) > \alpha(0,05)$ . Takže přestože moje výsledky souhlasí s tvrzením Behnke et al. (1999), že se parazité vyskytují častěji u starších jedinců, na kondici hostitele to nemá žádný (statisticky významný) vliv.

## 7. Závěr

Cílem této diplomové práce bylo vyhodnocení vlivu infekce gastriontestinálními helminty (GIH) na tělesnou kondici jejich hostitelů – drobných zemních savců, přesněji řečeno, zda je jejich vliv na kondici statisticky významný. V první řadě byl tento vliv ověřován obecně, tedy pouze mezi negativními a pozitivními jedinci, v druhé řadě byl vzat v úvahu také věk hostitele. Z důvodů popsaných v kapitole „Metodika“ byli do statistického zpracování zahrnuti pouze ne gravidní hlodavci. U všech zkoumaných jedinců byla pomocí reziduálního kondičního indexu vypočtena kondice. Následovalo statistické zpracování dat a ověření, zda platí nulová hypotéza či nikoliv. I přes relativně velký soubor dat ( $n = 276$ ) nebyla splněna normalita, což prokázal Shapiro-Wilkův test. Neprokázání normality značilo nutnost použití neparametrického testu (Mann-Whitneyův test), přesto byl krom neparametrického testu pro srovnání použit i test parametrický (T-test o rovnosti průměrů při shodných rozptylech). Výsledky obou testů potvrdily nulovou hypotézu (parametrický test:  $p = 0,273$ ; neparametrický test:  $p = 0,404$ , v obou případech tedy  $p > \alpha(0,05)$ ), tedy že infekce gastriontestinálními helminty nemá statisticky významný vliv na kondici hostitele. Přesto se ale ukázalo, že i když vliv nebyl statisticky významný, o něco větší průměr reziduí indexu kondice měli parazitovaní jedinci oproti neparazitovaným ( $\text{Mean}_P = 0,274$ ,  $\text{Mean}_N = -0,198$ ).

Další statistické zpracování dat se týkalo interakce věku a parazitace GIH. Přestože nebyly splněny základní předpoklady pro použití parametrického testu, a to homogenita rozptylů (pomocí Levenova testu a Cochran C testu) a normalita (pomocí Shapiro-Wilkova testu), byl na základě poměrně velkého datasetu ( $n = 276$ ) použit test ANOVA s interakcemi. Výsledky prokázaly statisticky významný vliv věku jedince na kondici ( $p = 0,005$ , tedy  $p < \alpha$ ; průměry reziduí indexu kondice skupin junior a adult:  $\text{Mean}_A = 0,479$ ,  $\text{Mean}_J = -0,817$ ), vliv interakce faktorů věk a parazitace GIH ovšem prokázán nebyl ( $p = 0,597$ , tedy  $p > \alpha$ ), stejně tak se opět neprokázal ani vliv parazitace GIH ( $p = 0,712$ , tedy  $p > \alpha$ ).

Výsledky této studie dávají další pohled na vliv parazitární zátěže na kondici hostitele. Ve spoustě studií je totiž prokázáno, že parazité kondici ovlivňují negativně, což se v této práci nepotvrdilo. Proto by bylo vhodné v podobném pátrání pokračovat a zaměřit se například na jednotlivé druhy gastriontestinálních helmintů či na účinek parazitů na kondici hostitele v závislosti na množství parazitů.

## 8. Literatura

- Adamczewski J, Gunn A, Laarveld B, Flood PF. 1992. Seasonal changes in weight, condition and nutrition of freeranging and captive muskox females. *Rangifer* **12**: 179–183.
- Albon SD, Stien A, Irvine RJ, Langvatn R, Ropstad E, Halvorsen O. 2002. The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London, B* **269**: 1625–1632.
- Altizer S, Nunn CL, Thrall PH, Gittleman JL, Antonovics J, Cunningham AA, et al. 2003. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**: 517–547.
- Amare A, Ali J, Moges B, Yismaw G, et al. 2013. Nutritional status, intestinal parasite infection and allergy among school children in Northwest Ethiopia. *BMC Pediatrics* **13**: 7.
- Anděra M, Gaisler J. 2019. *Savci České republiky: Popis, rozšíření, ekologie, ochrana*. 2. vydání. Academia, Praha.
- Anděra M, Horáček I. 2005. *Poznáváme naše savce*. 2. vydání. Sobotáles, Praha.
- Anděra M. 2011. Current distributional status of rodents in the Czech Republic (Rodentia). *Lynx*, n. s. **42**: 5–82.
- Anderson RM, May RM. 1978. Regulation and stability of host parasite population interactions: Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* **47**: 219–247.
- Anthony RM, Rutitzky LI, Urban JR, Stadecker MJ, Gause WC. 2007. Protective immune mechanisms in helminth infection. *Nature Rev Immunol.* **7**: 975–987.
- Ardia DR. 2005. Super size me: an experimental test for the factors affecting lipid content and the ability of residual body mass to predict lipid stores in nestling European starlings. *Funct. Ecol.* **19**: 414–420.
- Arnott SA, Barber I, Huntingford FA. 2000. Parasite-associated growth enhancement in a fish-cestode system. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **267**: 657–663.
- Atkinson SN, Ramsay MA. 1995. The effects of prolonged fasting on the body composition and reproductive success of female polar bears (*Ursus maritimus*). *Funct. Ecol.* **9**: 559–567.
- Baker DG. 2007. *Flynn's parasites of laboratory animals*. Second edition. Blackwell Publishing, Ames.
- Baláž I. 2010. Somatic characteristics and reproduction of common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) populations in Slovakia. *Biologia* **65**: 1064–1071.
- Barreau F, de Lahitte JD, Ferrier L, Frexinos J, Bueno L, Fioramonti J. 2006. Neonatal maternal deprivation promotes *Nippostrongylus brasiliensis* infection in adult rats. *Brain, Behavior, and Immunity* **20**: 254–260.

- Barry KL, Wilder SM. 2013. Macronutrient intake affects reproduction of a predatory insect. *Oikos* **122**: 1058–1064.
- Batzli GO, Esseks E. 1992. Body fat as an indicator of nutritional condition for the brown lemming. *Journal of Mammalogy* **73**: 431–439.
- Baudoin M. 1975. Host castration as parasitic strategy. *Evolution* **29**: 335–352.
- Beckage NE. 1997. New insights: how parasites and pathogens alter the endocrine physiology and development of insect hosts. In *Parasites and Pathogens: Effects on Host Hormones and Behavior* (ed. Beckage, N. E.). Chapman & Hall, New York.
- Becker DJ, Streicker DG, Altizer S. 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife–pathogen dynamics: a review and meta-analysis. *Ecol. Lett.* **18**: 483–495.
- Behnke JM, Bajer A, Sinski E, Wakelin D. 2001. Interactions involving intestinal nematodes of rodents: experimental and field studies. *Parasitology* **122**: 39–49.
- Behnke JM, Lewis JW, Zain SNM, Gilbert FS. 1999. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host-age, sex and year on prevalence and abundance of infections. *J Helminthol* **73**: 31–44.
- Behnke JM, Wakelin D. 1973. The survival of *Trichuris muris* in wild populations of its natural hosts. *Parasitology* **67**: 157–164.
- Beldomenico PM, Begon M. 2010. Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends Ecol. Evol.* **25**: 21–27.
- Beldomenico PM, Telfer S, Gebert S, Lukomski L, Bennett M, Begon M. 2009. The vicious circle and infection intensity: the case of *Trypanosoma microti* in field vole populations. *Epidemics* **1**: 162–167.
- Beldomenico PM, Telfer S, Gebert S, Lukomski L, Bennett M, Begon M. 2008. The dynamics of health in wild field vole populations: a haematological perspective. *J. Anim. Ecol.* **77**: 984–997.
- Best A, White A, Boots M. 2008. Maintenance of host variation in tolerance to pathogens and parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**: 20786–20791.
- Blackwell GL. 2002. A potential multivariate index of condition for small mammals. *New Zealand Journal of Zoology* **29**: 195–203.
- Bolger T, Connolly P. 1988. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish. Biol.* **34**: 171–182.
- Bonneaud C, Mazuc J, Gonzalez G, Haussy C, Chastel O, Faivre B et al. 2003. Assessing the cost of mounting an immune response. *Am. Nat.* **161**: 367–379.



- Borucinska JD, Van Kruinigen HJ, Caira JN, Garmendia AE. 1997. Clinicopathological features and histopathology of experimental hepatic capillariasis in muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Journal of Wildlife Diseases* **33**: 122-130.
- Botzler RG, Brown RN. 2014. *Foundations of Wildlife Diseases*. University of California Press, Berkeley.
- Bowman MR, Pare JA, Pinckney RD. 2004. *Trichosomoides crassicauda* infection in a pet hooded rat. *Vet. Rec.* **154**: 374–375.
- Brandmayr P, Cagnin M, Mingozi A, Pizzolotto R. 1996. Map of zoocoenoses and evaluation for the Menta river dam in Aspromonte (Calabria, Italy). *Z. Ökol. Naturschutz.* **5**: 15-28.
- Brooks DR, McLennan DA. 1993. *Parascript, parasites and the language of evolution*. Smithsonian Press, Washington.
- Bruschi F, Murrell KD. 2002. New aspects of human trichinellosis: the impact of new *Trichinella* species. *Postgrad. Med. J.* **78**: 15–22.
- Burren CH. 1971. The distribution of *Toxocara* larvae in the central nervous system of the mouse. *T. Roy. Soc. Trop. Med. H.* **65**: 450-453.
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* **83**: 575–583.
- Butet A. 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia.* **49**: 455–483.
- Cagnin M, Grasso R. 1999. The communities of terrestrial small mammals (Insectivora, Rodentia) of the Nebrodi Mountains (north-eastern Sicily). *Ital. J. Zool.* **66**: 369-372.
- Cappa F, Manfredini F, Dallai R, Gottardo M, Beani L. 2014. Parasitic castration by *Xenos vesparum* depends on host gender. *Parasitology* **141**: 1080–1087.
- Carrascal LM, Senar JC, Mozetich I, Fransec U, Jordi D. 1998. Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in Great Tits. *Auk.* **115**: 727–738.
- Combes C. 2001. *Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cone RS. 1989. The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 510-514.
- Cox DM, Holland CV. 2001. Relationship between three intensity levels of *Toxocara canis* larvae in the brain and effects on exploration, anxiety, learning and memory in the murine host. *J Helminthol.* **75**: 33-41.

- Coyne MJ, Smith G. 1994. Trichostrongylid parasites of domestic Ruminants. In Parasitic and Infectious Diseases. Pages 235-247 in Scott ME, Smith G, editors. Epidemiology and Ecology. Academic Press, San Diego.
- Crofton HD. 1971. A quantitative approach to parasitism. Parasitology **62**: 179-193.
- Croin Michielsen N. 1991. A field experiment on minimum territory size in the common shrew *Sorex araneus*. Neth. J. Zool. **41**: 85-98.
- Crompton DWT. 1984. Influence of parasitic infection on food intake. Fed Proc. **43**: 239-245.
- Crompton DWT. 1999. How much human helminthiasis is there in the world? Journal of Parasitology **85**: 397-403.
- Cywinska A, Czuminiska K, Schollenberger A. 2004. Granulomatous inflammation during *Heligmosomoides polygyrus* primary infections in FVB mice. J. Helminthol. **78**: 17-24.
- Daniels MJ, Hutchings MR. 2001. The response of cattle and sheep to feed contaminated with rodent feces. Vet. J. **162**: 211-218.
- Despommier DD. 1990 *Trichinella spiralis*: The worm that would be a virus. Parasitol. Today **6**: 193-196.
- Deutsch CJ, Haley MP, Le Boeuf BJ. 1990. Reproductive effort of male northern elephant seals: estimates from weight loss. Can. J. Zool. **68**: 2580-2593.
- Devevey G, Niculita-Hirzel H, Biollaz F, Yvon C, Chapuisat M, Christe P. 2008. Developmental, metabolic and immunological costs of flea infestation in the common vole. Functional Ecology **22**: 1091-1098.
- Dineen JK, Ogilvie BM, Kelly JD. 1973. Expulsion of *Nippostrongylus brasiliensis* from the intestine of rats. Collaboration between humoral and cellular components of the immune response. Immunology **24**: 467-475.
- Dobson FS, Michener GR. 1995. Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels. Ecology **76**: 851-862.
- Dobson FS. 1992. Body mass, structural size, and life-history patterns of the Columbian ground squirrel. American Naturalist **140**: 109-125.
- Dobush GR, Ankney CD, Kremetz DG. 1985. The effect of apparatus, extraction time, and solvent type on lipid extraction in snow geese. Can. J. Zool. **63**: 1917-1920.
- Dogiel VA. 1964. General parasitology. Oliver and Boyd, London.
- Else KJ, deSchoolmeester ML. 2003. Immunity to *Trichuris muris* in the laboratory mouse. J. Helminthol. **77**: 95-98.
- Else KJ, Finkelman FD. 1998. Intestinal nematode parasites, cytokines and effector mechanisms. Int. J. Parasitol. **28**: 1145-1158.

- Ezenwa VO, Jolles AE, O'Brien MP. 2009. A reliable body condition scoring technique for estimating condition in African buffalo. *African Journal of Ecology* **47**: 476-481.
- Fanelli D. 2012. Negative results are disappearing from most disciplines and countries. *Scientometrics* **90**: 891-904.
- Farhang-Azad A. 1977. Ecology of *Capillaria hepatica* (Bancroft 1893) (Nematoda). II. Egg-releasing mechanisms and transmission. *J. Parasitol.* **63**: 701-706.
- Feliu C, Spakulova M, Casanova JC, et al. 2000. Genetic and morphological heterogeneity in small rodent whipworms in southwestern Europe: characterization of *Trichuris muris* and description of *Trichuris arvicolae* n.sp. (Nematoda: Trichuridae). *J. Parasitol.* **86**: 442-449.
- Fenton A, Fairbairn JP, Norman R, Hudson PJ. 2002. Parasite transmission: reconciling theory and reality. *J. Anim. Ecol.* **71**: 893-905.
- Fisher DO. 1999. Offspring sex-ratio variation in the bridled nailtail wallaby, *Onychogalea fraenata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**: 411-419.
- Fitte B, Robles MR, Dellarupe A, Unzaga JM, Navone GT. 2017. *Hymenolepis diminuta* and *Rodentolepis nana* (Hymenolepididae: Cyclophyllidae) in urban rodents of Gran La Plata: association with socio-environmental conditions. *Journal of Helminthology* **92**: 549-553.
- Folstad I, Karter AJ. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* **139**: 603-622.
- Fox CS, Massaro JM, Hoffmann U, Pou KM, Maurovich-Horvat P, Liu CY, et al. 2007. Abdominal visceral and subcutaneous tissue compartments: association with metabolic risk factors in the Framingham heart study. *Circulation* **116**: 39-48.
- Fuehrer H, Siehs C, Schneider R, Auer H. 2012. Morphometrical analysis of *Taenia taeniaeformis* and *Taenia crassiceps* in the common vole (*Microtus arvalis*) and the water vole (*Arvicola terrestris*) in Vorarlberg, Austria. *Helminthologia* **49**: 169-173.
- Galvan I, Aguilera E, Atienzar F, Barba E, Blanco G, Canto JL, et al. 2012. Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts: a large correlative study. *J. Avian Biol.* **43**: 273-279.
- García-Berthou E. 2001. On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs the analysis of covariance. *J. Anim. Ecol.* **70**: 708-711.
- Gerhart KL, White RG, Cameron RD, Russell DE. 1996. Estimating fat content of caribou from body condition scores. *J. Wildl. Manag.* **60**: 713-718.
- Ghai RR, Fugere V, Chapman CA, Goldberg TL, Davies TJ. 2015. Sickness behaviour associated with non-lethal infections in wild primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**: 14-36.

- Gliwicz J, Taylor JRE. 2002. Comparing life histories of shrews and rodents. *Acta Theriologica* **47**: 185–208.
- Golley FB, Ryskowski L, Sokur JT. 1985. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. *Symp. zool. Soc. Lond.* **55**: 223-241.
- Good B, Holland CV, Stafford P. 2001. The influence of inoculum size and time post-infection on the number and position of *Toxocara canis* larvae recovered from the brains of outbred CD1 mice. *J. Helminthol.* **75**: 175-181.
- Gorbushin ANM. 1997. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia). *J. Mar. Biol. Assoc.* **77**: 785–800.
- Gould S. 1975. Allometry in primates, with emphasis on scaling and evolution of the brain. Pages 244-292 in Szalay FS editor. *Approaches to primate paleobiology*. Karger, Basel.
- Graham AL, Shuker DM, Pollitt LC, Auld SKJR, Wilson AJ, Little TJ. 2011. Fitness consequences of immune responses: strengthening the empirical framework for ecoimmunology. *Funct. Ecol.* **25**: 5–17.
- Granath WO, Esch GO. 1983. Seasonal dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi*. The Proceedings of the Helminthological Society of Washington **50**: 205-218.
- Green AJ. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* **82**: 1473-1483.
- Griffith B, Scott MJ, Carpenter JW, Reed C. 1993. Animal translocations and potential disease transmission. *J. Zoo Wildl. Med.* **24**: 231–236.
- Gulland FMD. 1992. The role of nematode parasites in Soay sheep (*Ovis aries* L.) mortality during a population crash. *Parasitology* **105**: 493–503.
- Gulland FMD. 1995. The impact of infectious diseases on wild animal populations: a review. Pages 20–51 in Dobson AP, Grenfell BT, editors. *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gunn A, Pitt SJ. 2012. Pathology. In: *Parasitology: An Integrated Approach*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Haley AJ. 1962. Biology of the rat nematode *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914): II. Preparasitic stages and development in the laboratory rat. *J. Parasitol.* **48**: 13–23.
- Hall CB, Lukaski HC, Marchello MJ. 1989. Estimation of rat body composition using tetrapolar bioelectrical impedance analysis. *Nutrition Reports International* **39**: 627–633.
- Hamilton CM, Stafford P, Pinelli E, Holland CV. 2006. A murine model for cerebral toxocariasis: Characterization of host susceptibility and behaviour. *Parasito.* **132**: 791-801.

- Hanbury RD, Doby BP, Miller HO, Murrell KD. 1986. Trichinosis in a herd of swine: Cannibalism as a major mode of transmission. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **188**: 1155–1159.
- Hanski I, Kaikusalo A. 1989: Distribution and habitat selection of shrews in Finland. *Ann. Zool. Fennici* **26**: 339–348.
- Harvey P, Pagel M. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hawlena H, Krasnov BR, Abramsky Z, Khokhlova IS, De Bellocq JG, Pinshow B. 2008. Effects of food abundance, age, and flea infestation on the body condition and immunological variables of a rodent host, and their consequences for flea survival. *Comparative Biochemistry and Physiology* **150**: 66–74.
- Hayes KS, Grensis RK. 2021. *Trichuris muris* and comorbidities – within a mouse model context. *Parasitology* **148**: 1774-1782.
- Hayward GF, Phillipson J. 1979. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems. *Ecology of small mammals*: 135-211.
- Hilderbrand GV, Schwartz CC, Robbins CT, Hanley TA. 2000. Effect of hibernation and reproductive status on body mass and condition of coastal brown bears. *Journal of Wildlife Management* **64**: 178–183.
- Hoberg EP, Kocan AA, Richard LG. 2001. Gastrointestinal strongyles in wild ruminants. Pages 193–227 in Samuel WM, Pybus MJ, Kocan AA, editors. *Parasitic Diseases of Wild Mammals*. Manson Publishing/Veterinary Press, London.
- Holland CV, Cox DM. 2001. *Toxocara* in the mouse: A model for parasite-altered host behaviour? *J. Helminthol.* **75**: 125-135.
- Holmes JC, Price PW. 1986. Communities of parasites. Pages 187–213 in Anderson DJ, Kikkawa J, editors. *Community Ecology: Patterns and Processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hopla CE, Durden LA, Keirans JE. 1994. Ectoparasites and classification. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.* **13**: 985-1017.
- Horbury SR, Mercer JG, Chappell LH. 1995. Anorexia Induced by the Parasitic Nematode, *Nippostrongylus brasiliensis*: Effects on NPY and CRF Gene Expression in the Rat Hypothalamus. *Journal of Neuroendocrinology* **7**: 867-873.
- Horn CJ, Luong LT. 2018. Proximity to parasites reduces host fitness independent of infection in a *Drosophila*–*Macrocheles* system. *Parasitology* **145**: 1564-1569.
- Hotez PJ, Brindley PJ, Bethony JM, King CH, Pearce EJ, Jacobson J. 2008. Helminth infections: the great neglected tropical diseases. *J. Clin. Invest.* **118**: 1311-21.

- Hotez PJ, Fenwick A, Ray SE, Hay SI, Molyneux DH. 2018. "Rapid impact" 10 years after: The first "decade" (2006-2016) of integrated neglected tropical disease control. *PLoS Negl Trop Dis* **12** (e0006137) DOI: 10.1371/journal.pntd.0006137.
- Hudson PJ, Dobson AP. 1997. Host–parasite processes and demographic consequences. General Principles and Avian models. Oxford University Press, New York.
- Huot JM, Poule M, Crete M. 1995. Evaluation of several indices for assessment of coyote (*Canis latrans*) body composition. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1620–1624.
- Hwang YT, Larivière S, Messier F. 2005. Evaluating body condition of striped skunks using non-invasive morphometric indices and bioelectrical impedance analysis. *Wildlife Society Bulletin* **33**: 195-203.
- Chen MX, Ai L, Xu MJ, Chen SH, Zhang YN, Guo J, Cai YC, Tian LG, Zhang LL, Zhu XQ, Chen XJ. 2011. Identification and characterization of microRNAs in *Trichinella spiralis* by comparison with *Brugia malayi* and *Caenorhabditis elegans*. *Parasitol. Res.* **109**: 553-558.
- Cheng TC. 1983. Studies on parasitic castration: aminopeptidase activity levels and protein concentrations in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca) parasitised by larval trematodes. *J. Invert. Pathol.* **42**: 42–50.
- Chieffi PP, Aquino RT, Pasqualotti MA, Ribeiro MC, Nasello AG. 2010. Behavioral changes in *Rattus norvegicus* experimentally infected by *Toxocara canis* larvae. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo* **52**: 243-246.
- Churchfield S, Rychlik L. 2006. Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża Forest, eastern Poland. *Journal of Zoology* **269**: 381–390.
- Churchfield S. 1994: Foraging strategies of shrews, and the evidence from field studies. *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* **18**: 77–87.
- Churchfield S. 2002: Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply. *Acta Theriologica* **47**: 169–184.
- Irvine RJ, Corbishley H, Pilkington JG, Albon SD. 2006. Low-level parasitic worm burdens may reduce body condition in free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). *Parasitology* **133**: 465–475.
- Jacobs SR, Elliott K, Guigueno MF, Gaston AJ, Redman P, Speakman JR et al. 2012. Determining seabird body condition using nonlethal measures. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ* **85**: 85–95.
- Jakob EM, Marshall SD, Uetz GW. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* **77**: 61–67.
- Kang Y, Fewell JH. 2015. Coevolutionary dynamics of a social parasite-host interaction model: obligate versus facultative social parasitism. *Nat. Resour. Model.* **28**: 398–455.

- Kennedy CR. 1975. *Ecological Animal Parasitology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- King IL, Li Y. 2018. Host-parasite interactions promote disease tolerance to intestinal helminth infection. *Frontiers in Immunology* **9**: 2128.
- Klenovšek T, Novak T, Čas M, Trilar T, Janžekovič F. 2013. Feeding ecology of three sympatric *Sorex* shrew species in montane forests of Slovenia. *Folia Zoologica* **62**: 193-199.
- Koshkina TV. 1966. O periodicheskikh izmeneniyach chislennosti polevok (na primere Kolskogo poluostrova). *Bjul. Mosk. Obshch. Izpyt. Prir. Biol.* **71**: 14–25.
- Krasnov BR, Mouillot D, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Poulin R. 2005. Covariance in species diversity and facilitation among non-interactive parasite taxa: all against the host. *Parasitology* **131**: 557–568.
- Kratochvíl J, Pelikán J. 1955. Zur Verbreitung der Feldmaus im Nationalpark der Hohen Tatra. *Folia Zool. Entomol.* **4**: 303–312.
- Krebs CJ, Singleton GR. 1993. Indices of condition in small mammals. *Australian Journal of Zoology* **41**: 317-323.
- Kristan DM. 2002. Maternal and direct effects of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus* on offspring growth and susceptibility to infection. *J. Exp. Biol.* **205**: 3967–77.
- Kushner R. 1992. Bioelectrical impedance analysis: a review of principles and applications. *Journal of the American College of Nutrition* **11**: 199–209.
- Kutzer MAM, Armitage SAO. 2016. Maximising fitness in the face of parasites: a review of host tolerance. *Zoology* **119**: 281-289.
- Kyriazakis I, Tolkamp BJ, Hutchings MR. 1998. Towards a functional explanation for the occurrence of anorexia during parasitic infections. *Anim. Behav.* **56**: 265–274.
- Labocha MK, Schutz H, Hayes JP. 2014. Which body condition index is best? *Oikos* **123**: 111–119.
- Lafferty KD, Kuris AM. 2009. Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends Parasitol.* **25**: 564–572.
- Lee KA. 2006. Linking immune defenses and life history at the levels of the individual and the species. *Integr. Comp. Biol.* **46**: 1000–1015.
- Lewin RA. 1982. Symbiosis and Parasitism-Definitions and Evaluations. *BioScience* **32**: 254-260.
- Lidicker WZ, Ostfeld RS. 1991. Extra-large body size in California voles: causes and fitness consequences. *Oikos* **61**: 108–121.
- Ligač S. 1975. Kvantitativne zmeny v populáciách niektorých druhov drobných cicavcov Trúbča. *Lynx*, n. s. **16**: 31–36.

- Leonart J, et al. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *J. Theor. Biol.* **205**: 85-93.
- Lucius R, Loos-Frank B, Lane RP, Poulin R, Roberts CW, Grensis RK. 2017. *The Biology of Parasites*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim.
- Lukaski HC, Bolonchuk WW, Hall CB, Siders WA. 1986. Estimation of fat free mass in humans using the bioelectrical impedance method: a validation study. *Journal of Applied Physiology* **60**: 1565–1571.
- Luong LT, Horn CJ, Brophy T. 2017. Mitey costly: energetic costs of parasite avoidance and infection. *Physiological and Biochemical Zoology* **90**: 471–477.
- Lustigman S, Prichard RK, Gazzinelli A, Grant WN, Boatman BA, McCarthy JS, Basanez MG. 2012. A research agenda for helminth diseases of humans: the problem of helminthiasis. *PLoS Negl Trop Dis* **6** (e1582) DOI: 10.1371/journal.pntd.0001582.
- Lymbery AJ, Thompson RCA. 2012. The molecular epidemiology of parasite infections: Tools and applications. *Mol Biochem Parasitol* **181**: 102-116.
- MacInnis AJ. 1976. How parasites find their hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration. Pages 3-20 in Kennedy CR, editor. *Ecological aspects of parasitology*, Amsterdam.
- Macnish MG, Morgan UM, Behnke JM, Thompson RCA. 2002. Failure to infect laboratory rodent hosts with human isolates of *Rodentolepis* (= *Hymenolepis*) *nana*. *Journal of Helminthology* **76**: 37-43.
- Marden JH, Rollins RA. 1994. Assessment of energy reserves in damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* **44**: 949-955.
- Marshall AG. 1981. *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press, London.
- Martínez-Barbabosa I, Gutiérrez-Cárdenas ME, Aguilar-Venegas JM, Shea M, Gutiérrez-Quiroz M, Ruíz-González LA. 2012. Infección por *Hymenolepis diminuta* en una estudiante universitaria. *Revista Biomédica* **23**: 61–64.
- Matthys B, Bobieva M, Karimova G, et al. 2011. Prevalence and risk factors of helminths and intestinal protozoa infections among children from primary schools in western Tajikistan. *Parasites & Vectors* **4**: 195.
- Mauck RA, Matson KD, Philipsborn J, Ricklefs RE. 2005. Increase in the constitutive innate humoral immune system in Leach's Storm-Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) chicks is negatively correlated with growth rate. *Funct. Ecol.* **19**: 1001–1007.
- McLean JA, Speakman JR. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Anim. Behav.* **54**: 1193–1204.



- Medzhitov R, Schneider DS, Soares MP. 2012. Disease tolerance as a defense strategy. *Science* **335**: 936–941.
- Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for Public Health. *Crit. Rev. Microbiol.* **35**: 221–270.
- Messier F, Taylor MK, Ramsay MA. 1992. Seasonal activity patterns of female polar bears (*Ursus maritimus*) in the Canadian arctic as revealed by satellite telemetry. *Journal of Zoology* **226**: 219–229.
- Michalak I. 1983. Reproduction, maternal and social behaviour of the European water shrew under laboratory conditions. *Acta Theriologica* **28**: 3-24.
- Millar JS, Hickling GJ. 1990. Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. *Funct. Ecol.* **4**: 5–12.
- Milton K. 1996. Effects of bot fly (*Alouattomyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler monkey (*Alouatta palliata*) population in Panama. *J. Zool.* **239**: 39–63.
- Mirjalali H, Kia EB, Kamranrashani B, Hajjaran H, Sharifdini M. 2015. Molecular analysis of isolates of the cestode *Rodentolepis nana* from the great gerbil, *Rhombomys opimus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mohammadzadeh T, Sadjjadi S, Motazedian M, Mowlavi G. 2007. Study on the genomic diversity of *Hymenolepis nana* between rat and mouse isolates by RAPD-PCR. *Iranian Journal of Veterinary Research* **8**: 16–19.
- Morand S, Robert F, Connors VA. 1995. Complexity in parasite life cycles: population biology of cestodes in fish. *Journal of Animal Ecology* **64**: 256-264.
- Moret Y, Schmid-Hempel P. 2000. Survival for immunity: the price of immune system activation for bumblebee workers. *Science* **290**: 1166–1168.
- Movchan VN, Shibkov AA. 1982. Structural patterns of acoustic signals in shrews (Soricidae). *Zoologicheskii Zhurnal* **61**: 1695–1705.
- Munck A, Guyre PM, Holbrook NJ. 1984. Physiological functions of glucocorticoids in stress and their relation to pharmacological actions. *Endocrine Reviews* **5**: 25–44.
- Nagy KA, Henen BT, Vyas DB, Wallis IR. 2002. A condition index for the desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Chelonian Conserv. Biol.* **4**: 425-429.
- Nateghpour M, Motevalli-Haghi A, Akbarzadeh K, Akhavan AA, Mohebbali M, Mobedi I, Farivar L. 2015. Endoparasites of Wild Rodents in Southeastern Iran. *J Arthropod Borne Dis.* **9**: 1-6.
- Nava-Castro K, Hernández-Bello R, Hernández SM, Velázquez-Moctezuma J, Ibarra-Coronado EG, Lorena López-Griego L, Morales-Montor J. 2012. The Host-Parasite Neuroimmunoendocrine Network: Behavioral Consequences and Therapeutical Applications. *Advances in Neuroimmune Biology* **3**: 183–195.

- Nie Y, Zhang Z, Raubenheimer D, Elser JJ, Wei W, Wei F. 2014. Obligate herbivory in an ancestrally carnivorous lineage: the giant panda and bamboo from the perspective of nutritional geometry. *Functional Ecology* **29**: 26–34.
- Northover AS, Lymbery AJ, Wayne AF, Godfrey SS, Thompson RCA. 2018. The hidden consequences of altering host-parasite relationships during fauna translocations. *Biological Conservation* **220**: 140–148.
- Noyce KV, Garshelis DL. 1994. Body size and blood characteristics as indicators of condition and reproductive performance in black bears. *International Conference on Bear Research and Management* **9**: 481–496.
- Okamoto M, Agatsuma T, Kurosawa T, Ito A. 1997. Phylogenetic relationships of three hymenolepidid species inferred from nuclear ribosomal and mitochondrial DNA sequences. *Parasitology* **115**: 661–666.
- Ostfeld RS, Glass GE, Keesing F. 2005. Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends Ecol. Evol.* **20**: 328–336.
- Ovington KS, Bacarese-Hamilton AJ, Bloom SR. 1985. *Nippostrongylus brasiliensis*: changes in plasma levels of gastro-intestinal hormones in the infected rat. *Exp. Parasitol.* **60**: 276–284.
- Ovington KS. 1986. Physiological responses of rats to primary infections with *Nippostrongylus brasiliensis*. *J. Helminthology.* **60**: 307–312
- Panesar TS, Croll NA. 1980. The location of parasites within their hosts: site selection by *Trichuris muris* in the laboratory mouse. *Int. J. Parasitol.* **10**: 261–273.
- Peacor SD, Werner EE. 2008. Nonconsumptive effects of predators and trait-mediated indirect effects. In *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Peig J, Green AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**: 1883–1891.
- Pelikán J, Gaisler J, Rödl P. 1979. *Naši savci*. Academia, Praha.
- Percy DH, Barthold SW. 2001. *Pathology of Laboratory Rodents and Rabbits*. 2nd ed. State University Press, Ames.
- Pitt JA, Larivière S, Messier F. 2006. Condition indices and bioelectrical impedance analysis to predict body condition of small carnivores. *Journal of Mammalogy* **87**: 712–722.
- Polak M. 1996. Ectoparasitic effects on host survival and reproduction: the *Drosophila-Macrocheles* association. *Ecology* **77**: 1379–1389.
- Ponton F, Wilson K, Cotter SC, Raubenheimer D, Simpson SJ. 2013. Integrating nutrition and immunology: a new frontier. *Journal of Insect Physiology* **59**: 130–137.

- Poulin R, Latham ADM. 2003. Effects of initial (larval) size and host body temperature on growth in trematodes. *Can. J. Zool.* **81**: 574–581.
- Poulin R, Morand S. 2000. The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology* **75**: 277–293.
- Poulin R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? *Am. Nat.* **147**: 287–295.
- Poulin R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites: From Individuals to Communities*, 2nd ed. Princeton University Press, Princeton.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Chapman & Hall, London.
- Preisser EL, Bolnick DI. 2008. The many faces of fear: comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. *PLoS ONE* **3**: 1–8.
- Pucek Z. 1970. Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **26**: 189–207.
- Pugliese A. 2000. Coexistence of macroparasites without direct interactions. *Theor. Popul. Biol.* **57**: 145–165.
- Råberg, L, Graham AL, Read AF. 2009. Decomposing health: tolerance and resistance to parasites in animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **364**: 37–49.
- Raffel TR, Martin LB, Rohr JR. 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 610–618.
- Rambo PR, Agostini AA, Graeff-Teixeira C. 1997. Abdominal angiostrongylosis in southern Brazil—prevalence and parasitic burden in mollusc intermediate hosts from eighteen endemic foci. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **92**: 9–14.
- Read CP. 1970. *Parasitism and symbiology*. Ronald Press, New York.
- Reichholf J. 1996. *Savci*. Knižní klub a Ikar, Praha.
- Reist JD. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Can. J. Zool.* **230**: 513–528.
- Relyea RA, Lawrence RK, Demarais S. 2000. Home range of desert mule deer: testing the body-size and habitat-productivity hypotheses. *J. Wildl. Manag.* **64**: 146–153.
- Restif O, Koella JC. 2004. Concurrent evolution of resistance and tolerance to pathogens. *Am. Nat.* **164** (E90–E102) DOI: 10.1086/423713.
- Reynolds DS, Kunz TH. 2001. *Standard methods for destructive body composition analysis. Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods*. Cambridge University Press, New York.

- Robert F, Renaud F, Mathieu E, Gabrion C. 1988. Importance of the paratenic host in the biology of *Bothriocephalus gragarius* (Cestoda, Pseudophyllidea), a parasite of the turbot. *International Journal for Parasitology* **18**: 611-621.
- Roberts LS. 2000. The crowding effect revisited. *J. Parasitol.* **86**: 209–211.
- Rohr JR, Raffel TR, Hall CA. 2010. Developmental variation in resistance and tolerance in a multi-host-parasite system. *Functional Ecology* **24**: 1110–1121.
- Rohr JR, Raffel TR, Halstead NT, McMahan TA, Johnson SA, Boughton RK, Martin LB. 2013. Early-life exposure to a herbicide has enduring effects on pathogen-induced mortality. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **280**: 1–7.
- Rohr JR, Swan A, Raffel TR, Hudson PJ. 2009. Parasites, info-disruption, and the ecology of fear. *Oecologia* **159**: 447–454.
- Ross CR, Wagner JE, Wightman SR, Dill SE. 1980. Experimental transmission of *Syphacia muris* among rats, mice, hamsters and gerbils. *Lab Anim. Sci.* **30**: 35–37.
- Roy BA, Kirchner JW. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* **54**: 51–63.
- Rybkin II, Zhou Y, Volaufova J, Smagin G, Ryan D, Harris R. 1997. Effect of restraint stress on food intake and body weight is determined by time of day. *American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **273**: 1612–1622.
- Rychlik L, Zwolak R. 2006. Interspecific behavioural domination among four sympatric species of shrews. *Can J Zool* **84**: 434–448.
- Rychlik L. 2000. Habitat preferences of four sympatric species of shrews. *Acta Theriologica* **45**: 173–190
- Rynkiewicz EC, Pedersen AB, Fenton A. 2015. An ecosystem approach to understanding and managing within-host parasite community dynamics. *Trends Parasitol.* **31**: 212–221.
- Sadd BM, Siva-Jothy MT. 2006. Self-harm caused by an insect's innate immunity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 2571–2574.
- Sandland GJ, Minchella DJ. 2003. Costs of immune defense: an enigma wrapped in an environmental cloak? *Trends Parasitol.* **19**: 571–574.
- Sánchez CA, Becker DJ, Teitelbaum CS, Barriga P, Brown LM, Majewska AA, Hall RJ, Altizer S. 2018. On the relationship between body condition and parasite infection in wildlife: a review and meta-analysis. *Ecology Letters* **21**: 1869–1884.
- Sato Y, Toma H. 1990. *Strongyloides venezuelensis* infections in mice. *Int. J. Parasitol.* **20**: 57–62.

- Sauter CM, Morris RS. 1995. Dominance hierarchies in cattle and red deer (*Cervus elaphus*): their possible relationship to the transmission of bovine tuberculosis. *N. Z. Vet. J.* **43**: 301–305.
- Sheldon BC, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 317–321.
- Shchipanov NA, Oleinichenko VY. 1993. The bicoloured white-tooted shrew. The behaviour and spatial, ethological and functional structure of a population. Nauka, Moskva.
- Schad GA, Leiby DA, Murrell KD. 1984. Distribution, prevalence and intensity of *Trichinella spiralis* infection in furbearing mammals of Pennsylvania. *J. Parasitol.* **70**: 372–377.
- Schantz PM. 1996 Tapeworms (cestodiasis). *Gastroenterology Clinics of North America* **3**: 637-653.
- Schulte-Hostedde AI, Millar JS, Hickling GJ. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Can. J. Zool.* **79**: 1021–1029.
- Schulte-Hostedde AI, Zinner B, Millar JS, Hickling GJ. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* **86**: 155-163.
- Schumann K, Guenther A, Jewgenow K, Trillmich F. 2014. Animal Housing and Welfare: Effects of Housing Conditions on Body Weight and Cortisol in a Medium-Sized Rodent (*Cavia aperea*). *Journal of Applied Animal Welfare Science* **17**: 111-124.
- Simberloff D. 1990. Free-living communities and alimentary tract helminths: hypotheses and pattern analyses. Pages 289–319 in Esch GW, Albert AO, Aho JM, editors. *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman & Hall, London.
- Simeonovska-Nikolova DM. 2004. Vocal communication in the bicoloured white-toothed shrew *Crocidura leucodon*. *Acta Theriologica* **49**: 157–165.
- Smith MH, McGinnis JT. 1968. Relationships of latitude, altitude, and body size to litter size and mean annual production of offspring in *Peromyscus*. *Res. Popul. Ecol.* **10**: 115–126.
- Smyth JD. 1994. Eucestoda: Cyclophyllidea. Introduction to animal parasitology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soulsby E JL. 1982. Helminths, Arthropods and Protozoa of Domesticated Animals, 7th Edn. Baillie`re Tindall, London.
- Speakman JR. 2001. Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods. Cambridge University Press, New York.
- Steele BB, Bayn RL, Grant CV. 1984. Environmental monitoring using populations of birds and small mammals: analyses of sampling effort. *Biol. Conserv.* **30**: 157-172.
- Stevenson RD, Woods WA. 2006. Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integr. Comp. Biol.* **46**: 1169-1190.

Stewart TE, Schnitzer SA. 2017. Blurred lines between competition and parasitism. *Biotropica* **49**: 433-438.

Stien A, Irvine RJ, Ropstad E, Halvorsen O, Langvatn R, Albon SD. 2002. The impact of gastrointestinal nematodes on wild reindeer: experimental and cross – sectional studies. *Journal of Animal Ecology* **71**: 937–945.

Stojcevic D, Mihaljevic D, Marinculic A. 2004. Parasitological survey of rats in rural regions of Croatia. *Veterinárni Medicína* **49**: 70–74.

Taylor MA, Coop RL, Wall RL. 2016. *Veterinary parasitology*. Fourth edition. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.

Ten Haaft P, Verstrepen B, Uberla K, Rosenwirth B, Heeney J. 1998. A pathogenic threshold of virus load defined in simian immunodeficiency virus – or simian-human immunodeficiency virusinfected macaques. *J. Virol.* **72**: 10281–10285.

Tena D, Simon MP, Gimeno C, Perez Pomata MT, Illescas S, Amondarain I, Gonzalez A. Dominguez J, Bisquert J. 1998. Human infection with *Hymenolepis diminuta*: case report from Spain. *Journal of Clinical Microbiology* **36**: 2375-2376.

Thompson RCA, Smith A. 2011. Zoonotic enteric protozoa. *Vet Parasitol* **182**: 70-78.

Thorpe RS. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biol. J. Linn. Soc.* **7**: 27-43.

Torre I, Arrizabalaga A. 2008. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range. *Acta Theriologica* **53**: 241–250.

Van Marken Lichtenbelt WD. 2001. The use of bioelectrical impedance analysis (BIA) for estimation of body composition. *Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods*. Cambridge University Press, New York.

Wagner JE, Farrar PL. 1987. Husbandry and Medicine of Small Rodents. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* **17**: 1061-1087.

Wakelin D. 1969. The development of the early larval stages of *Trichuris muris* in the albino laboratory mouse. *J. Helminthol.* **43**: 427–436.

Walsberg GE. 1988. Evaluation of a nondestructive method for determining fat stores in small birds and mammals. *Physiological Zoology* **61**: 153–159.

Wastling JM, Scudamore CL, Thornton EM, Newlands GF, Miller HR. 1997. Constitutive expression of mouse mast cell protease-1 in normal BALB/c mice and its up-regulation during intestinal nematode infection. *Immunology* **90**: 308–313.

Watanabe N, Miura K, Fukuda Y. 2002. Chymase Inhibitor Ameliorates Eosinophilia in Mice Infected with *Nippostrongylus brasiliensis*. *Int. Arch. Allergy Immunol.* **128**: 235–239.

- Weiss LM. 2008. Zoonotic parasitic diseases: Emerging issues and problems. *Int J Parasitol.* **38**: 1209–1210.
- Wilber MQ, Weinstein SB, Briggs CJ. 2016. Detecting and quantifying parasite-induced host mortality from intensity data: method comparisons and limitations. *International Journal for Parasitology* **46**: 59–66.
- Wilder SM, Raubenheimer D, Simpson SJ. 2016. Moving beyond body condition indices as an estimate of fitness in ecological and evolutionary studies. *Funct. Ecol.* **30**: 108–115.
- Wilson K, Bjørnstad ON, Dobson AP, Merler S, Pogliayen G, Randolph SE, Read AF, Skorping A. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. Pages 6-44 in Hudson PJ, Rizzoli A, Grenfell BT, Heesterbeek H, Dobson AP, editors. *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press, Oxford.
- Wirsing AJ, Steury TD, Murray DL. 2002. Noninvasive estimation of body composition in small mammals: a comparison of conductive and morphometric techniques. *Physiological and Biochemical Zoology* **75**: 489–497.
- Woolnough AP, Foley WJ, Johnson CN, Evans M. 1997. Evaluation of techniques for indirect measurement of body composition in free-ranging large herbivore, the southern hairy-nosed wombat. *Wildlife Research* **24**: 649–660.
- Wynne JW, Wang LF. 2013. Bats and viruses: friend or foe? *PLoS Pathog.* **9** e1003651 DOI: 10.1371/journal.ppat.1003651.
- Yamaguti S. 1959. *Systema helminthum. The cestodes of vertebrates*. Interscience, New York.
- Yang Y, Jian W, Qin W. 2010. Molecular cloning and phylogenetic analysis of small GTPase protein Tscdc42 from *Trichinella spiralis*. *Parasitol. Res.* **106**: 801–808.
- Ylönen H, Kasi M, Opperbeck A, Haapakoski M, Sundel J. 2016. How Do Infanticidal Male Bank Voles (*Myodes glareolus*) Find the Nest with Pups? *Ethology* **122**: 1-8.
- Yoneva A, Scholz T, Młocicki D, Kuchta R. 2015. Ultrastructural study of vitellogenesis of *Ligula intestinalis* (Diphyllobothriidea) reveals the presence of cytoplasmic-like cell death in cestodes. *Frontiers in Zoology* **12**: 35-44.
- Zelmer DA. 1998. An evolutionary definition of parasitism. *International Journal for Parasitology* **28**: 531-533.
- Zuri I, Rado R. 2000. Sociality and agonistic behavior in the lesser white-toothed shrew, *Crocidura suaveolens*. *Journal of Mammalogy* **81**: 606–616.

## **9. Seznam použitých zkratk a symbolů**

CI – index kondice

DZS – drobní zemní savci

GIH – gastrointestinální helmint

GIT – gastrointestinální trakt

GI – gastrointestinální

BSI – indikátor tělesné velikosti

BIA – bioelektrická impedanční analýza

TL – Thorpe-Leonartův

P – pozitivní

N – negativní

A – adultní (dospělý jedinec)

J – junior (nedospělý jedinec)



## 10. Samostatné přílohy

Příloha č. 1 – Přehled jednotlivých lokalit prováděných odchyťů DZS a jejich GPS souřadnice

Č. lokality	Název lokality	Nadm. Výška	Oblast	GPS souřadnice
M1	Braňany	253 m. n. m	Mostecko	50.5429481N, 13.7001700E
M2	Dlouhá louka	837 m. n. m	Mostecko	50.647703N, 13.658291E
M3	Duchcov	201 m. n. m	Mostecko	50.6037647N, 13.7462081E
M4	Fláje	795 m. n. m	Mostecko	50.6991164N, 13.6275172E
M5	Hora sv. Kateřiny	699 m. n. m	Mostecko	50.597882N, 13.456709E
M6	Klíny	810 m. n. m	Mostecko	50.640137N, 13.552312E
M7	Ledvice	204 m. n. m	Mostecko	50.587545N,13.780655E
M8	Osek	307 m. n. m	Mostecko	50.6227097N, 13.6858544E
M9	Moldava	701 m. n. m	Mostecko	50.722689N, 13.637175E
S1	Háje	697 m. n. m	Sokolovsko	50.2527639N, 12.5992906E
S2	Jindřichovice	701 m. n. m	Sokolovsko	50.2739806N, 12.6107706E
S3	Lomnice	424 m. n. m	Sokolovsko	50.2117386N, 12.6326714E
S4	Vřesová	473 m. n. m	Sokolovsko	50.2590853N, 12.6964761E

Příloha č. 2 – Fotografie některých odchyťových lokalit (vlastní fotografie)



Fotografie č. 1 - Dlouhá louka



Fotografie č. 2 - Fláje



Fotografie č. 3 – Moldava

Příloha č. 3– Obrázky použitých pastí



Obrázek č. 1, 2: Živolovné pasti, převzato z <https://www.bonyplus.cz>



Obrázek č. 3: Živolovná past, převzato z <https://www.pasti.cz>





Obrázek č. 4: Živolovná past, převzato z <https://www.krejsashop.cz>



Obrázek č. 5: Sklapovací past, převzato z <https://vybaveniprouklid.cz>