

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Vliv glochidií na chování rybího hostitele

Bakalářská práce

Kotusová Kristýna

Akvakultura a péče o vodní ekosystémy (AKVAB)

Vedoucí práce: doc. Ing. Pavel Horký, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vlivy glochidií na rybí hostitele" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské 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 bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 22. 4. 2022

Poděkování

V první řadě bych ráda poděkovala vedoucímu práce panu doc. Ing. Pavlu Horkému, Ph.D., za užitečné rady, inspiraci, podporu a optimistický přístup. Dále bych chtěla poděkovat panu Ing. Karlu Doudovi, Ph.D., který mi poskytl doplňující informace a materiály. Také bych ráda poděkovala spolužačce Dagmar Aškové, jež mi byla oporou a ochotně mi pomohla s formulací textu. Velké poděkování patří také přátelům Ing. Robertu Částovi, Danielu Doležalovi a Petru Macháčkovi, jež mi byly oporou po celou dobu psaní této práce.

Vliv glochidií na chování rybího hostitele

Souhrn

Unionoida (Stoliczka, 1871) jsou celosvětově ohroženou nadčeledí velkých mlžů. Jejich společným znakem je larvální stadium nazývané glochidie. Paraziticko-hostitelský vztah mezi glochidiami a rybami se neustále evolučně vyvíjí. Obecné zákonitosti vztahu mezi glochidií a jejím hostitelem nejsou navzdory zvyšujícímu se množství realizovaných studií doposud zcela známé. Cílem této práce tedy bylo pokusit se odpovědět na otázku, zda je možné vliv jednotlivých druhů mlžů na projevy chování hostitelů zobecnit, nebo zda je tento vliv druhově specifický. Jako zdroj dat byla použita dostupná vědecká literatura z Web of Science. Celkem bylo s pomocí klíčových slov vyhledáno 103 záznamů pojednávající o různých vlivech glochidií na rybí hostitele. Ty byly tvořeny 16 kombinacemi různých druhů glochidií a hostitelů. Většina ze získaných údajů (tj. 56,3 %) se věnovalo parazitaci a tedy i vlivu perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) na její lososovité hostitele. Pro vyhodnocení, zda je možné zobecnit vlivy glochidií na rybí hostitele, byla použita zjednodušená SWOT analýza. Bylo zjištěno, že doposud získané znalosti se zaměřením většinou na vztah mezi perlorodkou říční a lososovitými rybami má významný dopad na zobecnění účinků všech mlžů na rybí hostitele. Přesto se autorce práce povedlo nalézt vlivy, které mohou být považovány za základní, a tudíž je možné je zobecnit. U většiny kombinací se vyskytovali dýchací obtíže, imunitní reakce, snížená aktivita ryb, která vedla ke ztrátě hmotnosti a omezení růstu. Avšak u dalších nalezených účinků (úhyn, změna barvy, teploty a další) nelze konstatovat, že se jedná o obecné, nebo specifické účinky glochidií na dané rybí hostitele. Protože se může jednat o různé reakce v závislosti na parazitickou zátěž, imunitu, věk, velikost a místo výskytu hostitele.

Klíčová slova: paraziticko-hostitelské vztahy, mlži, infekce, ryby, glochidie

The effects of glochidia on fish host behaviour

Summary

Unionoida (Stoliczka, 1871) are a globally threatened superfamily of large bivalves. Their common feature is a larval stage called glochidia. The parasitic-host relationship between glochidia and fish is constantly evolving. The general patterns of the relationship between glochidia and its host are not yet fully understood, despite an increasing number of studies. Thus, the aim of this paper is to try to answer the question whether the influence of individual bivalve species on host behaviour can be generalised or whether this influence is species specific. Available scientific literature from the Web of Science was used as a data source. In total, the 103 records of various glochidial influences on fish hosts were searched using keywords. These consisted of 16 combinations of different glochidia species and hosts. The majority of the retrieved data (i.e. 56.3 %) were devoted to parasitism and thus the influence of the river pearlfish (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) on its salmonid hosts. A simplified SWOT analysis was used to assess whether the effects of glochidia on fish hosts could be generalised. It was found that the knowledge gained to date, focusing mostly on the relationship between the river pearl mussel and salmonid fish has a significant impact on the generalisation of the effects of all bivalves on fish hosts. Nevertheless, the author of this thesis was able to find effects that can be considered fundamental and therefore can be generalised. Respiratory difficulties, immune reactions, reduced fish activity leading to weight loss and growth restriction occurred in most combinations. However, other effects found (mortality, colour change, temperature etc.) cannot be said to be general or specific effects of glochidia on the fish hosts in question. This is because there may be different responses depending on the parasite load, immunity, age, size and location of the host.

Keywords: parasitic-host relationships, bivalves, infections, fish, glochidia

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Parazit a parazitismus	3
3.1.1	Rozdělení parazitů	3
3.1.2	Vliv na rozšiřování parazitů	4
3.1.2.1	Imunitní reakce hostitele na parazity	5
3.1.3	Vliv parazitů na hostitele	5
3.2	<i>Unionoida (Stoliczka, 1871)</i>	7
3.3	Reprodukce nadčeledi <i>Unionoida</i>	8
3.3.1	Průběh reprodukce a vazba na hostitele	8
3.3.2	Glochidie	11
3.4	Vzájemné vlivy mezi mlži a rybími hostiteli	12
3.4.1	Vliv glochidií na změnu aktivity u hostitelských ryb	14
3.4.2	Vliv glochidií na dýchání rybího hostitele	16
3.4.3	Vliv glochidií na potravní chování	18
3.4.4	Vliv glochidií na imunitu rybího hostitele	19
3.4.5	Další zaznamenané vlivy glochidií na rybí hostitele	20
3.5	Souhrn úvodní části a odvození hypotéz	22
4	Metodika	23
4.1	Původ dat	23
4.2	Analýza dat	23
4.3	Výsledky	25
5	Diskuze	32
6	Závěr	34
7	Literatura	35
8	Přílohy	I

1 Úvod

Parazitismus je klíčový faktor v ekologii, který ovlivňuje jak živé organismy, tak i celé ekosystémy (Tompkins, 1999). Hostitelsko-parazitický vztah lze popsat, jako evoluční závod, ve kterém neustále dochází ke vzájemným adaptacím mezi parazitem a hostitelem (Moore, 2002). Cílem tohoto vztahu je maximalizovat tělesnou zdatnost parazita. Důsledkem toho může docházet ke snižování kondice hostitele (Moret, 2000). Existují studie potvrzující obecnou schopnost parazita ovlivňovat chování hostitele, a to především změny potravního chování, místa výskytu, nebo fenotypu hostitele (Dobson, 1988; Barber a kol., 2000; Thomas a kol., 2005; Volf a kol., 2007). Paraziticko-hostitelské vztahy mohou mít pro hostitele negativní i pozitivní účinky (McElroy, 2014). Změny chování mohou být pouze vedlejším účinkem infekce, ale i cílenou adaptací na přítomnost parazita (Poulin, 1995) s možností ovlivnit mimo jiné hustotu parazitů v prostředí hostitele (Hawley a kol., 2011; Barron a kol., 2015).

Specifickým příkladem paraziticko-hostitelského vztahu jsou velcí sladkovodní mlži z nadčeledi *Unionoidea* (Stoliczka, 1871) a vybrané druhy ryb (Kat, 1984). Pro tuto nadčeď mlžů je společným znakem vývoj přes larvu zvanou glochidie, která je dočasným parazitem vhodných rybích hostitelů (Kat, 1984; Douda, 2015). Vztah mezi glochidiami a rybami byl v minulosti popisován, jako symbiotický (Ziuganov, 2005). Glochidie byly označovány i jako neškodlivé organismy, jejichž cílem je využití ryby k jejich transportu (Modesto a kol., 2018). V posledních letech je však stále vyšší počet důkazů o negativním dopadu, a to včetně přímého získání živin z hostitele (Denic a kol., 2015), tak o ovlivnění jeho chování, energetických výdajů, či fyziologie (Slavík a kol., 2017). U infekcí s vysokou hustotou glochidií může v důsledku parazitace dojít i k úhynu hostitele (Moore, 2002). Navzdory neustále se zvyšujícímu počtu publikací věnujících se tomuto tématu není stále zcela zřejmé, zda lze v dopadech parazitace glochidiami na chování hostitele nalézt nějaký obecný trend, nebo zda se jedná o druhově specifický vliv. Předmětem této bakalářské práce je pokusit se nalézt na výše uvedenou otázku odpověď.

2 Cíl práce

Cílem této práce je získat dostupné informace obsažené ve vědecké literatuře o vlivu glochidií na změny v chování rybích hostitelů. Očekává se, že následná analýza shromážděných dat by mohla odpovědět na otázku, zda je možné vliv jednotlivých druhů mlžů na projevy chování hostitelů zobecnit, nebo zda je vliv druhově specifický.

3 Literární rešerše

3.1 Parazit a parazitismus

Parazit je organismus, který je plně závislý na svém hostiteli (Šafránková 2018). Jedna z hypotéz pojednávající o rozdílech velikostí mezi parazitem a hostitelem ovlivňuje to, že větší hostitel poskytuje pro parazita větší množství živin (Poulin, 1996). Parazit může živiny získávat buď z těla hostitele nebo postupnou parazitací na jiných hostitelích (Votava, 2010).

Parazitický způsob života nazýváme parazitismem. Parazitismus je životní strategie, při níž parazité využívají své hostitele, aby zvýšili svou fyzickou zdatnost (Begon a kol., 1990). Zároveň snižují kondici hostitelů, kterým škodí. To může vést až ke smrti hostitele (Moore, 2002).

Přechod na parazitismus se evolučně vyvíjí (Volf a kol., 2007). Předstupněm parazitace může být foréza. Hostitel je v tomto vztahu využíván pouze jako možnost transportu jiného organismu (Volf a kol., 2007). Například vajíčka anebo larvy hlístic jsou transportovány na vhodné lokality pomocí žížal. Mezistupněm vzniku parazitismu jsou volně žijící fakultativní paraziti, kteří mohou začít žít parazitickým životem při průniku do hostitele (Volf a kol., 2007) jako například *Aspergillus flavus* (Link, 1809), který proniká do těl včel (Vojvodic, 2010). Obligátní parazité nejsou schopni žít a množit se bez hostitele. Tito parazité se mohou vyvinout z forézních parazitů (Volf a kol., 2007).

3.1.1 Rozdělení parazitů

Podle patogenních projevů závislých na četnosti infikujících parazitů můžeme parazity dělit na mikroparazity a makroparazity (Šafránková, 2018). Mikroparaziti, do nichž řadíme bakterie, viry, prvoky a houby, se množí v těle hostitele a nevytváří infekční stádia (Šafránková, 2018). Způsobují akutní onemocnění končící smrtí, či možným uzdravením s následným posílením imunity proti reinfekci u hostitele (Volf a kol., 2007). Makroparaziti se nerozmnožují v těle hostitele, ale vytváří infekční stádia, která se přenášejí na další hostitele (Šafránková, 2018). Dochází k chronickým infekcím, jež mohou způsobit úmrtnost (Volf a kol., 2007). Patří mezi ně drobné organismy a členovci (Šafránková, 2018). Někteří parazité jako například motolice (*Trematoda*, Rudolphi 1808) umí střídát obě tyto strategie (Volf a kol., 2007).

Parazity je možné dělit i podle hostitelské specifity (Pedersen a kol., 2005) na úzkou a širokou (Volf a kol., 2007). Individualita je vyjadřována počtem hostitelských druhů, na kterých je určitý druh parazita schopný parazitovat (Poulin, 2011). Specifita parazitů je však ovlivněná evolučními a ekologickými faktory. Mezi evoluční vlivy řadíme genetickou variabilitu, rychlost jejich cyklu aj (Simon a kol., 1998). Ekologické faktory zahrnují kontaminaci půdy, četnost setkání s novými hostiteli a další. (Woolhouse a kol., 2001). Parazité s úzkým zaměřením jsou považováni za specifické, protože se mohou dokonale přizpůsobit svému

hostiteli. Jsou schopni překonat obrannou reakci hostitele (Volf a kol., 2007). Nevýhodou této strategie je však omezené množství možných hostitelů. Například glochidie perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) se specializují na parazitaci lososovitých ryb (Douda, 2015). U nevyhovujícího hostitele tyto parazité však brzy hynou (Douda, 2015). S rostoucím počtem vhodných hostitelských druhů klesá míra specifity (Poulin, 2007) se domnívá, že parazité mají tendenci se specializovat. Podobných závěrů bylo dosaženo u rodů třídy *Monogenea* (Carus, 1863) (Desdevises a kol., 2002). Desdevises (2002) parazitické druhy řadil do skupin jako: jednohostitelské specialisty, přechodové parazity, kteří parazitují na větším množství vývojově příbuzných hostitelů, či na cizopasníky přživující se na nepříbuzných hostitelích. Většina parazitů má však širokou hostitelskou specifitu (Williams a kol., 2002). Asi nejznámějším a nejlépe prozkoumaným parazitem s touto specifitou je *Toxoplasma gondii* (Nicolle et Manceaux, 1908) (Dubey, 2008). U ní byla prokázána vysoká genetická variabilita po celém světě (Dubey, 2002; Lehmann, 2006) a je schopna parazitovat na ptácích, savcích, lidech i plazech (Tenter a kol., 2000; Meireles a kol., 2004; Perdoncin i a kol., 2010; Dubey, 2011; Nasiri a kol., 2016).

Nezákladnější rozdělení parazitů je na základě místa jejich výskytu. Endoparaziti parazitují zejména v trávicí soustavě. V tenkém střevě můžeme nalézt například *Giardia lamblia* (Kunstler, 1882) způsobující střídání zácp a průjmů (Volf a kol., 2007). Dále v dýchací soustavě mohou parazitovat například *Syngamus trachea* (Montagu, 1811) způsobující dýchací potíže vedoucí až k udušení (Fernando a kol., 1971). Někteří vnitřní paraziti cíleně mění chování hostitele a vzhled organismu za účelem dostat se do hostitele finálního jako například u motolice podivné (*Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835) (Bakker a kol., 2017; Desmettre a kol., 2020). Ektoparaziti parazitují na povrchu těla hostitele (Volf a kol., 2007). Nejrozšířenější ektoparazity můžeme nalézt u bezobratlých organismů jakými jsou např. blechy psí (*Ctenocephalides canis*, Curtis, 1826), které mohou přenášet bakteriální nemoci jako *Yersinia pestis* (Lehmann & Neumann, 1896) (Perry a kol., 1997; Linardi a kol., 2012). U ryb se můžeme setkat s parazity, kteří parazitují uvnitř i na povrchu těla, jako je například *Dinoflagellate* (Bütschli, 1885) parazitující na žábrách a kůži rybích hostitelů (Volf a kol., 2007). Tento parazit po čase z hostitele odpadá, i když během doby jeho parazitace může způsobit u ryb sekundární onemocnění (Volf, a kol. 2007).

3.1.2 Vliv na rozšiřování parazitů

Parazité jsou ovlivňováni areálem jejich hostitelů (Begon a kol., 1990). Čím je areál výskytu hostitelů větší, tím stoupá pravděpodobnost možného setkání s parazitujícími organismy (Gregory 1990). Dalšími vlivy ovlivňující cizopasníky jsou ekologické podmínky, mezi které spadají například klima změny (Whitfield, 1979), zdatnost přenosu parazitů na jiné hostitele (Loot a kol., 2002), věk a velikost hostitele (Fischer a kol., 1990; Sasal a kol., 1997; Begon a kol., 1990; Morand a kol., 2000).

Juvenilní jedinci dosahují určité velikosti a hmotnosti. Nemají dostatečně vyvinutý imunitní systém, a proto stačí menší množství parazitů k jejich infekci (Bauer 1987, Bagge, 1999). Menší hostitelé představují malé množství potravy pro parazity a také mají nižší diverzitu (Poulin, 1996). Tato hypotéza se shoduje s hostitelskou biogeografickou teorií (Wilson, 1967), předpokládající vyšší rozmanitost parazitů u větších organismů (Guégan a kol. 1992). Nejvýznamnější vliv na rozšiřování parazitů má ale imunitní reakce napadených organismů (Volf a kol., 2007).

3.1.2.1 Imunitní reakce hostitele na parazity

Důležitým faktorem imunitní reakce hostitelů z řádu obratlovců na parazity je antigenní paměť a antigenní protilátky, které u bezobratlých zřejmě chybí (Vinson, 1977; Kurtz, 2006; Hyršl, 2018). Reakce hostitelů na parazity se mohou lišit v závislosti na věku, odolnosti a kondici hostitele (Folstad, 1992; Rivera a kol., 2003). Nejvýznamnější obrannou odpovědí je změna teploty. Organismy při napadení mohou mít vyšší vnitřní termoregulaci při které vzniká horečka. Hostitel může úmyslně měnit své chování (Baldauf a kol., 2007) za cílem nalezení teplejší anebo chladnější oblasti a využití teploty okolního prostředí. Vnější regulace teploty se nazývá behaviorální horečka, při níž vyhledávají teplejší oblast, behaviorální chlad u níž hledají hostitelé oblasti chladnější (Müller, 1993; Boorstein, 1987). Tyto teplotní reakce se vyskytují u celé řady taxonů zahrnující obratlé i bezobratlé hostitele (Boorstein, 1987). Například u čmeláka zemního (*Bombus terrestris*, Linné 1758) bylo prokázáno, že infikovaní jedinci přes noc zůstávají venku mimo hnízdo (Müller, 1993). Vyhledávají chladnější podmínky okolí, aby snížili šanci na úspěšný vývoj příživníka a možnou parazitaci u dalších jedinců (Müller, 1993). Teplotní adaptace může vývoj parazita zpomalit nebo jim uškodit (Müller, 1993).

3.1.3 Vliv parazitů na hostitele

Vliv parazitů na hostitele může být rozsáhlý (Borgsteede, 1996). Hostitelský parazit může způsobit řadu nežádoucích anatomických a fyziologických dopadů (Bush a kol., 2001). Dále dokáže měnit různé projevy chování jako je snížení hledání potravy a jejího příjmu (Borgsteede, 1996), zvýšení agrese, námluvy a následnou rodičovskou péči (Fox, 2001; Finley, 2003; Pelabon a kol., 2005). Zejména parazité, kteří využívají více hostitelů, jsou známí svou schopností manipulovat s hostitelem (Volf a kol., 2007). Parazit manipuluje chováním napadeného jedince za účelem zvýšení rizika predace dočasného hostitele (Trail, 1980). Například *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) mění chování mravenců, aby došlo k snadnějšímu pozření býložravcem (Volf a kol., 2007; Martín-Vega a kol., 2018).

Parazité mohou měnit i pohlaví hostitele. Bakterie rodu *Wolbachia* (Hertig, 1936) mění pohlaví u korýšů, při kterém ve vajíčkách může docházet ke změně pohlaví ze samců na samice (Volf a kol., 2007). Vliv parazita na změnu rodičovského chování můžeme vidět například u samců krabů rodu *Sacculina* (Thompson, 1836). Ty ovlivňuje bakterie rodu *Wolbachia* (Hertig, 1936), aby se chovali jako samice pečující o snůšku. Ve skutečnosti však pečují o parazita, který vyhřezává v podobě vakovitého útvaru (Volf a kol., 2007).

Parazité mohou ovlivnit i reprodukční úspěšnost hostitele (Borgsteede, 1996) a to buď pozměněním chování při námluvách (Pelabon a kol., 2005), hormonální modifikací (Arme, 1997), snížením vizuální atraktivity hostitele (Rosenqvist, 1995). Výsledky mnoha studií prokázaly, že pestře zbarvení samci mají méně příživníků než méně výrazní samci. (McGraw, 2000; Mougeot a kol., 2010). Například samice koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*, Linné 1758) si vybírají zářivě zbarvené samce, aby se vyhnuly samcům, kteří jsou infikováni *Ichthyophthirius multifiliis* (Fouquet, 1876) (Milinski, 1990; Folstad a kol., 1994). Vliv na reprodukční chování byl zaznamenán například u hlaváče žlutavého *Gobiusculus flavescens* (J. C. Fabricius, 1779). Zdraví samci hlaváče mají vyšší míru úspěšných námluv u samic než infikovaní jedinci (Pelabon a kol., 2005).

3.2 *Unionoida* (Stoliczka, 1871)

Velcí mlži po celém světě zastávají významnou funkci organismů filtrující vodu ve sladkovodním, mořském ekosystému (Bayne a kol., 2009). Dospělí i juvenilní jedinci z nadčeledi *Unionoida* (Stoliczka, 1871) jsou ohroženou skupinou. Dospělí mlži jsou specifictví tím, že žijí převážně přisedlým způsobem života (Lellák, 1991). Mají proto omezenou schopnost pohybu (Perrin, 2000). Patří sem například rod perlorodka (*Margaritifera*, Linné 1758), velevrub (*Unio*, Philipsson 1788), škeble (*Anodonta*, Linné 1758) a další.

Potrava mlžů je tvořena planktonem (Lellák, 1991), bakteriemi a odumřelými částmi rostlin a živočichů (Beran, 1998). Při filtraci vody mohou být filtrovány i malé organické částice (Vanderploeg a kol., 1996). Za pozitivní vliv potravní aktivity mlžů lze považovat snižování biomasy fytoplanktonu (Lellák, 1991). Mlži zároveň slouží jako potrava pro jiné živočichy (Lellák, 1991). Mezi jejich predátory patří ryby (Lellák, 1991), dokonce i ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*, Linné 1766), či další savci a ptáci (Jansen a kol., 2001).

Početnost mlžů celosvětově klesá, a to zejména v důsledku rozličných antropogenních vlivů (Fuller, 1978; Dudgeon a kol., 2006; Strayer, 2010). Fuller (1978) mimo jiné uvádí, že činnost bagrů v řece Upper Mississippi vedla ke zvýšené úmrtnosti místních mlžů. Jmenuje i další faktory s vysokým dopadem na mlže jako jsou odpady ze zemědělství, či znečištěné vody z měst (Fuller, 1978). Kromě toho mlže ovlivňují i příčné překážky bránící migraci ryb, poškozování původní morfologie vodních toků, a dokonce i urychlování odtoku vody (Douda, 2009). Mlži zároveň slouží jako potrava pro jiné živočichy (Lellák, 1991), kteří se můžou na snižování stavů populací velkých mlžů významným způsobem podílet. Mezi predátory mlžů lze zařadit ryby (Lellák, 1991), ale i na vodu vázané savce jako je například ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*, Linné 1766). Ondatry (*Ondatra*, Linne 1766) jsou dokonce považovány za jednu z největších hrozeb pro velké mlže (Zahner-Meike, 2001). V Kanadě mají významný podíl na snížení populací perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) (Bauer, 1988). V České republice pak ondatry téměř vyhubily populaci velevruba tupého (*Unio crassus*, Philipsson 1788) (Douda, 2009). Také se předpokládá, že antropogenní změna klimatu bude představovat vážnou hrozbu pro mlže v nadcházejících letech (Poff a kol., 2011).

Obecným problémem vodních ekosystémů s negativními dopady i pro mlže jsou invazní druhy, které působí nežádoucí změny v ekosystémech v extrémních případech vedoucí až k vyhubení původních druhů (Simberloff a kol., 2013). Dále se mohou zvětšovat počty nepůvodních mlžů, což může vést k vysoké konkurenční schopnosti i v oblasti parazitace na rybách. V České republice se například jedná o škeble asijské (*Sinanodonta woodiana*, Lea 1834). To může mít za následek sníženou schopnost původních druhů mlžů úspěšně parazitovat na rybích hostitelích (Huber, 2019).

3.3 Reprodukce nadčeledi *Unionoida*

Velcí sladkovodní mlži jsou převážně gonochoristé (Ghiselin, 1969). Pohlavní orgány se nachází v osvalené noze (Beran, 1998). Někteří mohou být i hermafroditi, jak lze poukázat na příkladu perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) (Hanstén a kol., 1997; Bauer, 1987). Ta při nízkých hustotách populace využívá strategii hermafroditismu, při které samice produkují spermie (Hanstén a kol., 1997; Bauer, 1987). Také k samooplození může dojít i z důvodů minimalizace příbuzenského křížení (Bauer, 1987). Tímto způsobem mohou malé populace přetrvávat dlouhou dobu s úspěšnou schopností rozmnožování (Bauer, 1987).

Reprodukční strategii mlžů využívá dva typy, které mají zajišťovat vysokou plodnost při různých hustotách populace (Bauer, 1987). Jeden typ strategie kombinuje délku života, vysoké plodnosti a chybějícího post reprodukčního období. Samice při této strategii by měly během svého 75letého života vyprodukovat až 21200 glochidií (Bauer, 1987). Druhá reprodukční strategie využívá různé hustoty populací, kdy při malém množství mlžů se ze samic stávají hermafroditi (Bauer, 1987).

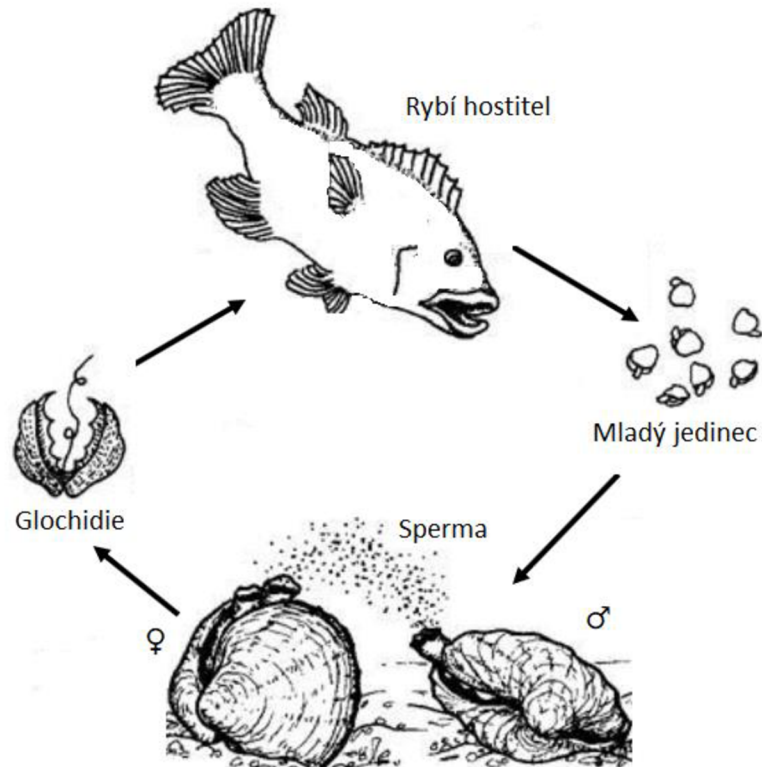
Pro úspěšnou reprodukci je rovněž důležitá teplota vody, protože při příliš nízkých teplotách může dojít ke snížení reprodukční aktivity mlžů (Heinricher, 1999). Další významnou roli při rozmnožování mlžů může mít věk, velikost a také délka těla mlže (Arey, 1921).

3.3.1 Průběh reprodukce a vazba na hostitele

Jak je možné vidět na obrázku 1, samičí lastury nasávají do svých žaber spermie, které jsou po vypuštění samcem unášené vodním proudem (Piechocki, 1993). Po oplození vajíček v žábkách, které mají mřížkovitou stavbu (Beran, 1998; Daněk, 1979), nastává vývoj embryí (Galhano a kol., 1983). Ten může trvat několik dní (Arey, 1921) až čtyři měsíce (Piechocki, 1993). Během této fáze se ve vaječných obalech vyvíjí larvy mlžů (Piechocki, 1993). Po jejich vyvinutí, jsou glochidie uvolňovány mateřskou lasturou z jejich žaber (Smith, 2001). Pro vypuštění glochidií vysílá mateřský jedinec chemické signály, které mají pomoci rozpoznat přítomnost hostitele (Jansen a kol., 2001; Douda, 2022 ústní sdělení). Pomocí chemických signálů samostatných však mlž ani glochidie není schopna rozpoznat vhodného hostitele (Awakura, 1968). Tyto signály a jejich mechanismy působení bohužel nebyly doposud detailně zkoumané, či popsané (Douda, 2022 ústní sdělení).

Může také docházet ke sjednocení vypouštění glochidií s migrací ryb. Například u rodu velevruba (*Unio*, Philipsson 1788) a škeble (*Anodonta*, Linné 1758) dochází k synchronizacím s jarními reprodukčními migracemi kaprovitých ryb (Bauer, 2001). U Perlorodky dochází ke sladění vypouštění těchto larev s migracemi pstruhů obecných (*Salmo trutta*, Linné 1758) začínajících na přelomu léta a podzimu (Bauer, 1987; Geist, 2008).

Některé druhy mlžů jako například *Medionidus acutissimus* (Lea, 1831) využívají plášťové návnady. Jedná se o přizpůsobení okrajů pláště různými pigmentovými skvrnami, aby připomínaly drobné ryby, raky, larvy hmyzu aj., kterými se hostitelské ryby živí (Gascho a kol., 2012). Při útoku na tyto návnady se hostitelé glochidii infikují (Gascho a kol., 2012).



Obrázek 1: Rozmnožovací cyklus mlže nadčeledi *Unionoida* (Stoliczka, 1871).

Zdroj: upraveno-<https://animaldiversity.org/collections/contributors/biodidac/uniolifecycl2/>

V severních zeměpisných šířkách někteří mateřští jedinci přenášejí v žábách zralé glochidie až deset měsíců (Arey, 1921). Jiné studie dokazující, že některé druhy například škeble rybníčná (*Anodonta cygnea*, Linné 1758) mohou chránit glochidie po celou zimu (Galhano a kol., 1983). Lze se domnívat, že v souvislosti dlouhého období přenášení glochidií v žábách samic dochází ke zvýšení predace na mlžích například rodem pižmova (*Cairina*, Linné 1758) (Jansen a kol., 2001), které zlikvidují až 7,5% roční produkce glochidií (Zahner-Meike, 1989).

Po uvolnění z mateřského jedince se glochidie přichytávají na jakékoliv dostupné povrchy, které mohou být tvořeny i neživými materiály (Arey 1921). Mezi nejvýznamnějšími hostiteli sladkovodních mlžů jsou ryby (Williams a kol., 1993), například okoun říční (*Perca fluviatilis*, Linné 1758), pstruh potoční (*Salmo trutta*, Linné 1758) a další.

U přichycených glochidií je míra metamorfózy považována za nízkou, a proto musí být pro úspěšnou reprodukci vyprodukováno velké množství glochidií (Young, 1984; Jansen, 1991). V průměru více než 99,99 % glochidií nedosáhne vhodného rybiho hostitele (Young, 1984; Jansen, 1991). Hostitelská specifita glochidie sahá od generalistů, kteří mohou parazitovat na široké škále druhů ryb, až po specialisty, kteří se zaměřují pouze na jednu, na několik málo druhů hostitelských ryb (Haag, 1999). Jedním z nejvíce specializovaných druhů je perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758). Ta pro své úspěšné dokončení larválního stadia vyžaduje některé druhy lososovitých ryb, třeba pstruha obecného (*Salmo trutta*, Linné 1758). Při výběru nevhodného hostitele dochází většinou během několika dní k imunitní reakci se strany hostitele a k úhynu perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) (Douda, 2015).

Existují záznamy i o méně známých hostitelích. Některé druhy glochidií dokonce infikují obojživelníky (Howard 1915). Podle Seshaiya (1941) a Walkera (1981) dochází na jižní polokouli i k infikaci mihulí (Seshaiya, 1941; Walker, 1981). Také jsou zaznamenány případy, kdy glochidie parazitovaly na bezobratlých hostitelích jako jsou pijavice a korýši (Panha 1990). V těchto případech je již méně pravděpodobné, že by došlo k úspěšnému dokončení metamorfózy (Watters, 1998). Výjimky by byly možné pouze u druhů mlžů s velmi rychlým larválním vývojem (Walker 1981).

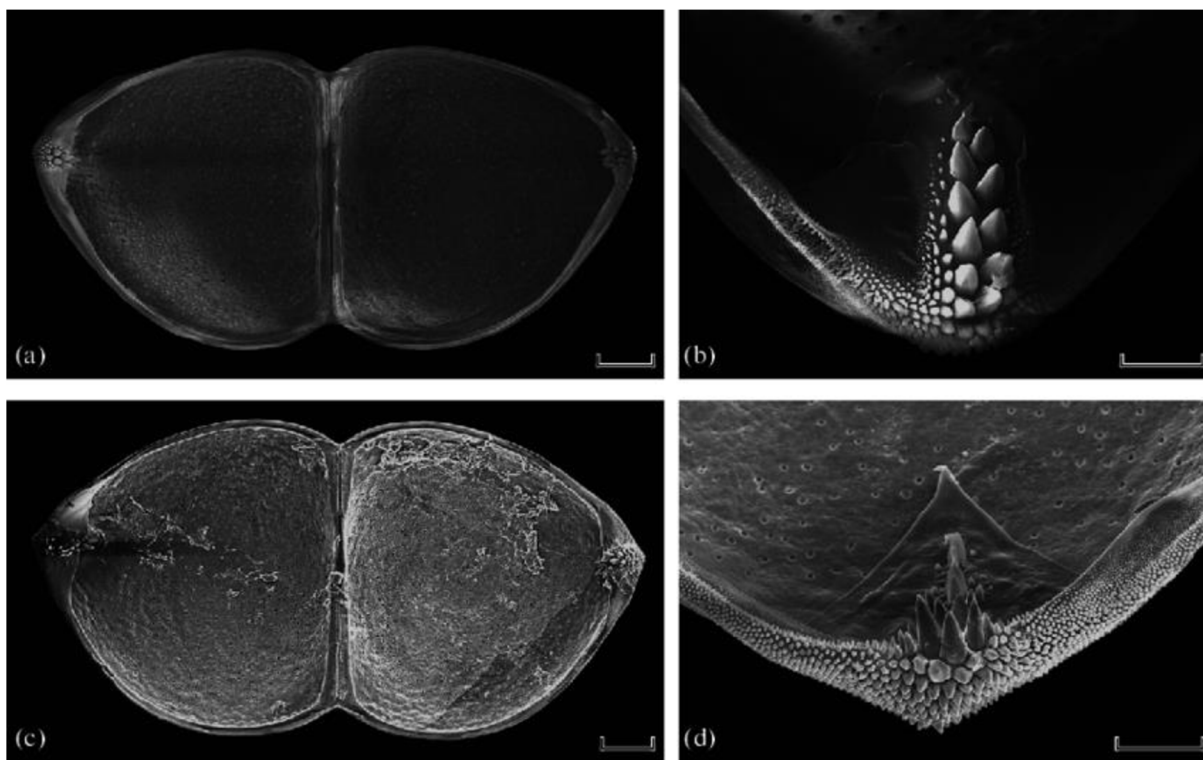
Dojde-li k uzavření lastury na jakékoliv hostitelské tkáni, nejsou glochidie schopny změnit místo jejího uchycení (Paling 1968). Lastury jsou uzavírány jedním adduktorem i několik hodin (Wood, 1974). Glochidia se musí během této doby úspěšně zapouzdřit (Pflugfelder, 1951).

Pokud dojde k přichycení larvy k nevhodnému hostiteli, mohou glochidie zůstat přichyceny až 14 dní (Pflugfelder, 1951). Nakonec odpadnou bez známek dalšího vývoje (Pflugfelder, 1951). Na vhodném hostiteli dokončuje glochidie svůj vývoj a odpadá jako juvenilní jedinec (Jansen a kol., 2001). U většiny druhů mlžů období parazitismu trvá 10 až 30 dní (Mansur, 1999), avšak například u perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) může dokončení transformace trvat několik měsíců. Po dokončení metamorfózy se mladí jedinci oddělí od hostitelských ryb (Neves, 1988).

3.3.2 Glochidie

Antoni van Leewanhoek se zabýval odběrem glochidií a jako první je roku 1491 označil za larvy mlžů (Lozoya, 2011). Glochidie byly popsány o několik set let později norským profesorem zoologie Jensem Rathkem roku 1797. Ten se domníval, že se jedná o parazity mlžů (Rathke, 1797). Zhruba o třicet pět let později německý lékař a botanik Carl Gustav Carus zjistil, že jde o larvální stádium sladkovodních mlžů a potvrdil tak Leewanhoekovu teorii (Wächtler a kol., 2001).

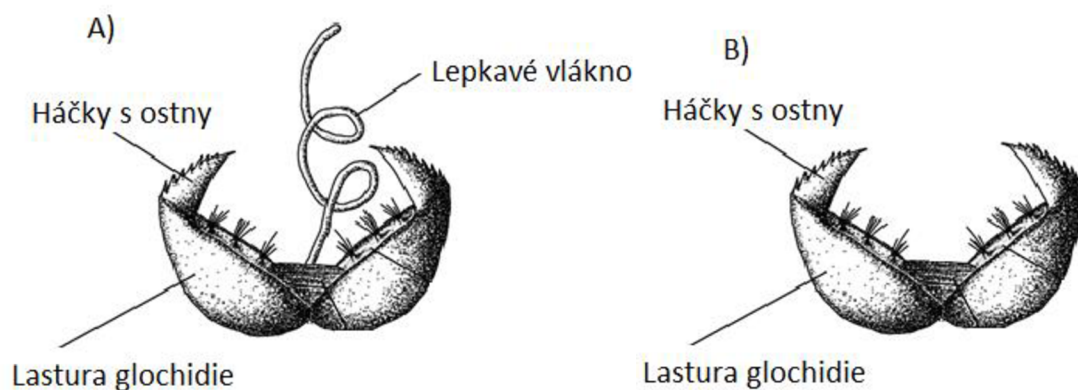
Velikost larev je druhotně specifická. Pohybuje se v rozmezí 50 až 450 μm (Bauer, 1994). Tělo má tvar trojúhelníkové, kulovité, šrafované formy (Lefevre, 1910). Glochidie je chráněná dvěma lasturami s nízkým obsahem vápníku (Lefevre, 1910) a tvoří přímý závěs na hostiteli (Jansen a kol., 2001). Na povrchu lastur se nachází drobné póry sloužící k příjmu krve hostitele (Pekkarinen, 1995). Některé druhy mají na lasturách háčky nesoucí řadu drobných ostnů (Herbers, 1913). Háčky se liší jejich velikostí, tvarem a sklonem (Herbers, 1913), to je možné vidět na obrázku 2. V případě rodu *Margaritifera* jsou háčky buď velmi malé nebo dokonce chybí (Araujo a kol., 1998).



Obrázek 2: Různé velikosti a tvary háčků na ostnech glochidií (a, b) *Sinanodonta amurensis* (Moskvicheva, 1973) a (c, d) *Anodonta cygnea* (Linne, 1758).

Zdroj: https://www.researchgate.net/figure/Glochidia-and-hooks-a-b-Sinanodonta-amurensis-Primorsky-krai-Razdolnaya-River_fig1_299928267

Pouze k žábřám hostitele se přichycují glochidie, které nejsou vybaveny háčky. Larvy s háčky se uchycují na ploutve, tělo a žábry hostitele (Wächtler a kol., 2001). Častější přichycení na kůži a ploutve bylo prokázáno i u glochidií *Unionidae* (Fleming, 1820) a *Hyriidae* (Swainson, 1840), které jsou trojúhelníkového tvaru (Lefevre, 1910; Wood 1974). Některé druhy glochidií, jak je možné pozorovat na obrázku 3, mají lepkavé vlákno usnadňující přichycení na hostitele (Pekkarinen, 1995). Vlákna jsou často přítomna u larev parazitujících na kůži ploutvích (Parodiz, 1963) jako například rody *Unio* (Philipsson, 1788) a *Anodonta* (Lamarck, 1799).



Obrázek 3: A) glochidie s lepkavým vláknem a B) glochidie bez lepkavého vlákna

Zdroj: Upraveno-(Skawina, 2021), uvedeno v kapitole Literatura

3.4 Vzájemné vlivy mezi mlži a rybími hostiteli

Významný vliv pro mlže mají ryby, jež jim v parazitické fázi pomáhají se šířit do nových lokalit, dokonce i proti proudu vodního toku (Watters a kol., 2001)¹, aby nedocházelo k příbuzenskému křížení (Greenwood 1980). Toto je však výrazně ovlivněno vhodností daného rybího hostitele, na kterém jsou glochidie schopné úspěšně metamorfovat do juvenilních jedinců (Haag, 1999, Doua, 2015)³. Tito hostitelé mají omezenou migraci, protože dochází ke stavbě příčných překážek (Larinier, 2001)⁴, které mají nepřímý vliv na úspěšnost parazitace glochidií na rybách (Watters, 1996). Různé překážky (například přehrad) na vodních tocích mohou významně ovlivnit migraci rybích hostitelů. Ryby mohou přestat migrovat proti proudu vody například z důvodů vyčerpání, izolace toku, či vysoké úmrtnosti v hydraulických turbínách aj. (Horváth, 1998; Larinier, 2001; Dugan a kol., 2010)⁴.

Vzájemný vztah mezi rybami a mlži je důležitý i kvůli tomu, že ryby slouží glochidiím k získávání živin, které přijímají z hostitele (Fritts, 2013)². To vede k negativním účinkům u ryb (Modesto a kol., 2018). Fyziologické účinky glochidií na rybí hostitele jsou dosud prostudovány jen poměrně málo (Carne a kol., 2011). Studie v posledních letech prokázaly vliv glochidií na rybí hostitele, které mohou měnit energetický výdej, fyziologii, ale i chování (Slavík a kol., 2017). Důvodem změny chování hostitelů by mohla být schopnost manipulace parazitem za cílem zvýšením vlastní zdatnosti, která má vést k úspěšnému zakončení larválního stadia

(Ezenwa a kol., 2016). Další prokázané působení ve vztahu mezi larvami mlžů a jejich hostitelů jsou potíže u hostitelů, jimž na ně glochidie působí jako jsou například dýchací obtíže, ztráta hmotnosti, ovlivnění migrace, či změna teploty. Ryby si umí proti glochidiální infekci vyvinout imunitu, která může i přetrvávat (Rogers-Lowery a kol., 2007; Chowdhury a kol., 2017; Barnhart a kol., 2008; Crane a kol., 2011; Filipsson a kol., 2016; Horký a kol., 2019)⁶. U vážných infekcí ryb zapříčiněnou glochidiami může dojít k vážnému poškození žaber k úhynům infikovaných jedinců (Cunjak, 1991; Nezlin, 1994, Turchin, 1999)⁵. Tato situace poukazuje na poškození hostitelů (Taeubert, 2013). Avšak negativní účinky glochidií na rybí hostitele mohou mít za následek negativní vliv i na budoucí juvenilní jedince mlžů. Těmi je například neúspěch šíření mlže do nových lokalit (Watters a kol., 2001). Vzájemné vlivy mlžů a ryb jsou spíše nevyhovující, což je patrné z tabulky 1.

Tabulka 1: Výčet kladných a negativních vlivů ryb na mlže shrnuté z kapitoly „Vzájemné vlivy mezi mlži a rybími hostiteli“

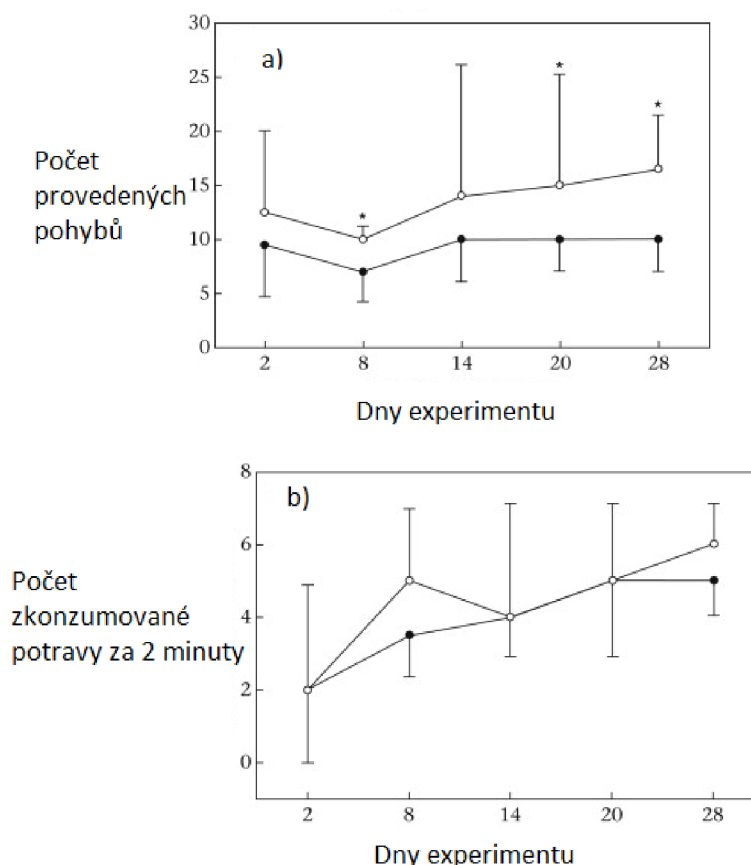
Kladný vliv ryb na mlže	Negativní vliv ryb na mlže
Možnost migrace i proti proudu ¹	Málo vhodných hostitelů ³
Získávání živin z rybího hostitele ²	Omezená migrace vhodných hostitelů ⁴
	Možnost úhynu hostitele při vysokém zamoření glochidiami ⁵
	Tvorba anti-glochidiálních protilátek a možnost získání trvalé imunity ⁶

Zdroj: Zdroje jsou uvedeny v kapitole „Literatura“. V kapitole „Vzájemné vlivy mezi mlži a rybími hostiteli“ jsou uvedeny pouze jména autorů a rok vydání publikace.

3.4.1 Vliv glochidií na změnu aktivity u hostitelských ryb

Byla popsána řada účinků parazitů na chování ryb, včetně účinků vnitřních i vnějších parazitů na shánění potravy a rizikové chování (Barber kol., 2000). Pohybová aktivita napadených jedinců se vyvíjí stejně, jako spotřeba energie infikovaných ryb (Slavík a kol., 2017). Glochidie *Margaritifera margaritifera*, inhibují schopnost plavání (Taeubert, 2013), snižují úspěšnost hledání potravy, aktivitu a dominanci hostitele (Österling a kol., 2014; Filipsson a kol., 2016). Nežádoucí dopad na kondici rybiho hostitele byl popsán i u glochidií mušlí škeble asijské (*Sinanodonta woodiana*, Lea 1834) (Douda a kol., 2017).

Na kanadské univerzitě Saskatchewan proběhl roku 2011 výzkum, který zjistil, že ryby infikované glochidiami jsou méně aktivní (Crane a kol., 2011). Experiment proběhl na 40 kusech candátka modropasého (*Etheostoma caeruleum*, Storer 1845), jež byly vystaveny 4000 životaschopných glochidií. Jak je možné vidět z obrázku 4, napadení jedinci (bílé tečky) sice konzumovali stejné množství potravy jako nenapadené ryby (černé tečky), avšak hostitelské ryby vykazovaly nižší pohybovou aktivitu. Ke snížení aktivity došlo zřejmě z důvodu uchování energie kvůli potížím vzniklé negativními účinky parazitismu glochidií (Hart, 1992).



Obrázek 4: Počet provedených pohybů (a) a počet kořisti zkonzumované potravy (b).

Zdroj: Upraveno- (Crane a kol., 2011), uvedeno v kapitole

V následujícím experimentu, který se lišil typem potravy pro ryby a množstvím glochidií, nebylo prokázáno snížení aktivity hostitelských ryb (Carne a kol., 2011). Avšak v obou případech bylo zjištěno významné snížení velikosti a hmotnosti hostitelských ryb (Carne a kol., 2011). Vliv glochidií na aktivitu hostitelských ryb byl také nezávisle analyzován v České republice. Experiment zahrnoval v jednom pokusu 70 ryb druhu jelec tloušť (*Squalius cephalus*, Linné 1758), z nichž 35 jedinců bylo uměle infikováno glochidiiemi škeble říční (*Anodonta anatina*, Linné 1758), a to v rozmezí 3000 až 5000 životaschopných glochidií. Aktivita u ryb v průběhu experimentů nebyla stejná (Wengström a kol., 2016; Slavík a kol., 2017). Například Wengström (2016) informuje o zvýšené rychlosti plavání u *Salmo trutta* (Linne, 1758), který byl infikovaný glochidiiemi perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné, 1758), na počátku infekce v otevřeném prostředí. Je možné, že došlo ke zkrácení vzdálenosti, kterou ryby urazily, protože se mohly vyskytnout dýchací obtíže (Crane a kol., 2011; Österling a kol., 2014). Zvýšená rychlost pohybu trvala i po uplynutí letních měsíců, kdy infekce proběhla (Wengström, 2016). Tyto poznatky Wengströma vedou k tvrzení, že glochidie napadají nepřímým výběrem ryby spíše s určitým typem chování, než aby ono chování měnily. To je zřejmě z důvodu nepřítomné schopnosti aktivního výběru hostitele (Wengström 2016).

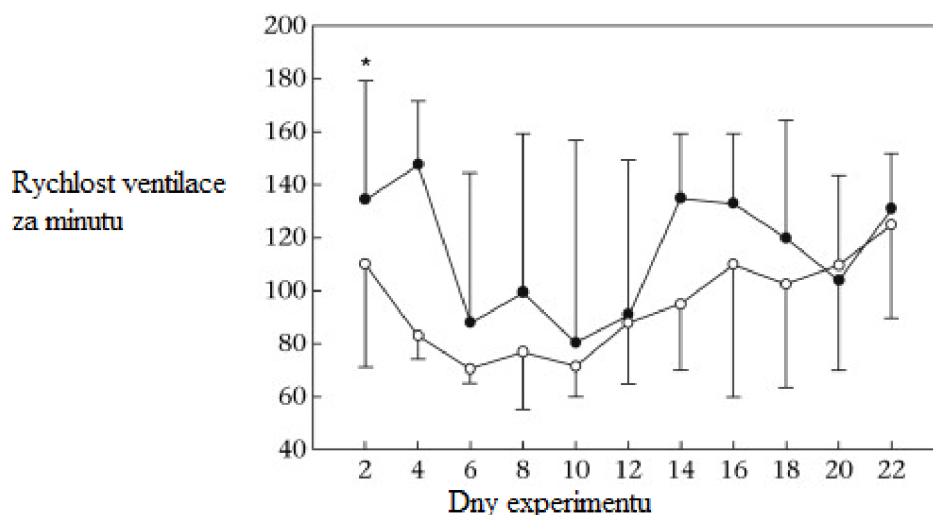
Další vlivy glochidií na aktivitu hostitele byly zaznamenány v průběhu denních, i nočních hodin. Některé ryby byly aktivnější pouze v nočních hodinách a jiné zase pouze přes den (Slavík a kol., 2017). Tyto změny mohou být zapříčiněny různými vývojovými fázemi parazita (Slavík a kol., 2017), jež využívají vhodnou teplotu okolního prostředí k úspěšné metamorfóze glochidií (Douda a kol., 2012). Změny v hostitelské aktivitě během dne byly pozorovány i u jiných parazitů například u písečníka novozélandského (*Potamopyrgus antepartum*, Gray, 1843), které byly manipulovány *Microphallus* sp. (Ward, 1901). Došlo k synchronizování aktivity za účelem obživy hostitele s predační aktivitou konečného hostitele (Levri a kol., 1996).

Rozdíly v aktivitě rybích hostitelů nebyly pozorovány poté, co všechny juvenilní jedinci mlžů opustili svého hostitele (Horký, 2014). Měly by však být zváženy všechny metody a možnosti, aby se lépe porozumělo změnám chování parazitovaných jedinců (Moore, 2013). Aktivita organismů se může měnit v závislosti na závažnosti infekce a množstvím vynaložené hostitelské energie pro boj s nežádoucími příživníky (Anderson, 1978). To platí i v případě změn stanoviště. Rozdílné typy stanoviště jsou rysem interakcí mezi hostiteli a parazity (Moore, 2013). Výměna stanovišť byla zaznamenána u mladých ryb napadených glochidiiemi, které se z neznámých důvodů přesouvaly dále od břehu řeky (Horký a kol., 2014).

3.4.2 Vliv glochidií na dýchání rybího hostitele

Bylo zjištěno, že rozdíly v rychlosti dýchání jsou mezi napadenými a nenapadenými rybami (Crane a kol, 2011). Dýchací obtíže hostitelských ryb závisí na množství přichycených glochidií. Následkem toho se zvyšuje dýchací frekvence ryb a dochází ke ztrátě energie (Kaiser, 2005). Žaberní lamely hostitelů obsahují menší množství slizničních buněk i přes to, že jsou tlustší a delší než nepoškozené žábry (Thomas a kol., 2014). To může vést u vysoké glochidiální infekce až k udušení rybího hostitele (Howerth, 2006).

V roce 2008 provedl Crane (2011) experiment na 100 kusech rybních jedinců druhu *Etheostoma caeruleum* (Storer, 1845). Uměle bylo infikováno 44 ryb, které byly umístěny po dobu 15 minut ve 4 litrové nádobě. V této nádobě se nacházelo 4000 životaschopných jedinců glochidií mlžů druhu *Venustaconcha pleasii* (Marsh, 1891) na litr. Testované jedinci ryb byly zvlášť umístěny v 1,5 litrových nádržích (Aquatic Habitats, Inc., Apopka, FL, USA) o teplotě vody 24°C. Po dobu 22 dnů bylo ve 2denních intervalech náhodně testováno 10 parazitovaných a 10 neinfikovaných ryb. Výsledky na obrázku 5 ukazují, že infikované ryby (Černé tečky) měly vyšší dýchací frekvenci (úderů opercula/ 60 s) od začátku pokusu než ryby neinfikované (Bílé tečky) (Crane a kol, 2011).

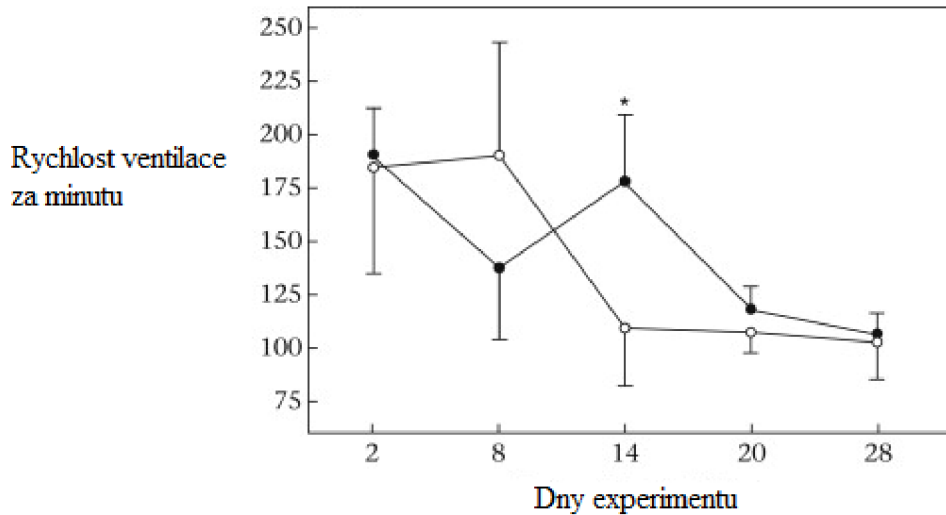


Obrázek 5: Ventilace frekvence

Zdroj: Upraveno- (Crane a kol, 2011), uveden v kapitole Literatura

Experiment byl zopakován na 40 rybních jedinců druhu *Etheostoma caeruleum* (Storer, 1845). Infikováno bylo 20 rybních jedinců glochidiemi mlžů druhu *Ptychobranhus occidentalis* (Conrad, 1836). Postup experimentu byl stejný jako u pokusu z roku 2008. Při tomto experimentu byly ryby umístěny do nádrže, kde teplota vody byla 26 °C. Výsledky potvrdily vyšší míru ventilace u infikovaných ryb (Crane a kol, 2011).

V obrázku 6 je možné vidět ventilační frekvenci (úderů opercula/ 60 s) u testovaných ryb. Vyšší míra ventilace byla v průběhu experimentu u napadených ryb (černé tečky) než u nenapadených (bílé tečky) (Crane a kol, 2011).



Obrázek 6: Ventilační frekvence

Zdroj: Upraveno- (Crane a kol, 2011), uveden v kapitole Literatura

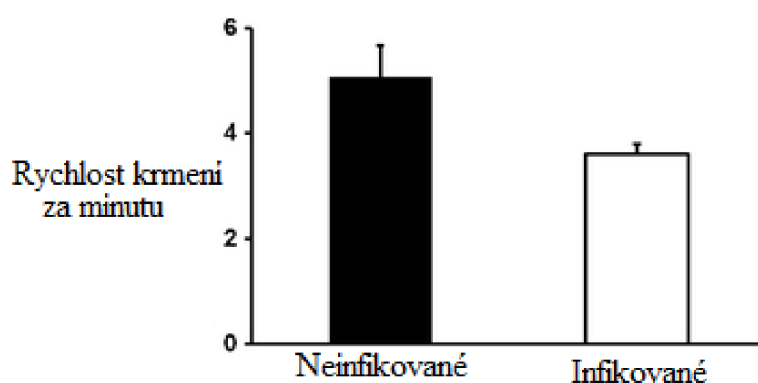
Rozdíly v rychlosti dýchání byly výrazně vyšší buď na začátku infekce, před odpadnutím glochidií (Crane a kol, 2011). Carne (2011) se domnívá, že tento rozdíl ve ventilaci může být způsoben různými druhy glochidií intenzitou napadení rybího hostitele, která byla u zopakovaného experimentu vyšší. Také došel k závěru, že zvýšená rychlost dýchání je snahou ryb kompenzovat nižší přísun kyslíku (Crane a kol, 2011). Avšak spotřeba kyslíku je menší i přes zrychlenou dýchací frekvenci (Kaiser, 2005; Howerth, 2006).

Nižší počet slizničních buněk v poškozených žábách ryb může mít vliv (Thomas, 2014) i na toleranci okolního prostředí, které je chudší na množství kyslíku (Kaiser, 2005). Crane (2011) nezaregistroval žádné dýchací obtíže po uvolnění glochidií. I přes schopnost regenerace žaberní tkáně (Bone a kol, 2008) však mohou problémy s dýcháním přetrvávat déle než 3 měsíce (Kaiser, 2005).

3.4.3 Vliv glochidií na potravní chování

Je možné, že glochidie mohou ovlivnit i příjem potravy (Barber a kol, 2000; Crane a kol 2011). Aktivita krmení však nemusí být ovlivněna přímo účinkem parazita. Nižší příjem potravy může být i následkem zvýšených energetických nákladů v boji s glochidiální infekcí (Smith, 1973). Bylo prokázáno snížení příjmu potravy u *Salmo trutta* (Linne, 1758), který byl napadený glochidiiemi mlže druhu *Margaritifera margaritifera* (Linné, 1758) (Österling a kol., 2014).

Österling infikoval ryby druhu *Salmo trutta* (Linné, 1758) glochidiiemi mlžů druhu *Margaritifera margaritifera* (Linné, 1758). Ryby byly umístěny do nádob na 30 minut, kde se nacházelo 30 000 životaschopných larev. Infikované ryby byly v průběhu experimentu krmeny larvami čeledi *Chironomidae* (Erichson, 1841). Výsledky Österlingovi studie ukázaly, že účinnost krmení u hostitelských ryb byla pouhých 16 % a u neinfikovaných 22 % (Österling a kol., 2014). Na obrázku 7 je vidět, že nenapadení jedinci (černý sloupec) byli rychlejší ve shánění potravy než infikované ryby (bílý sloupec).



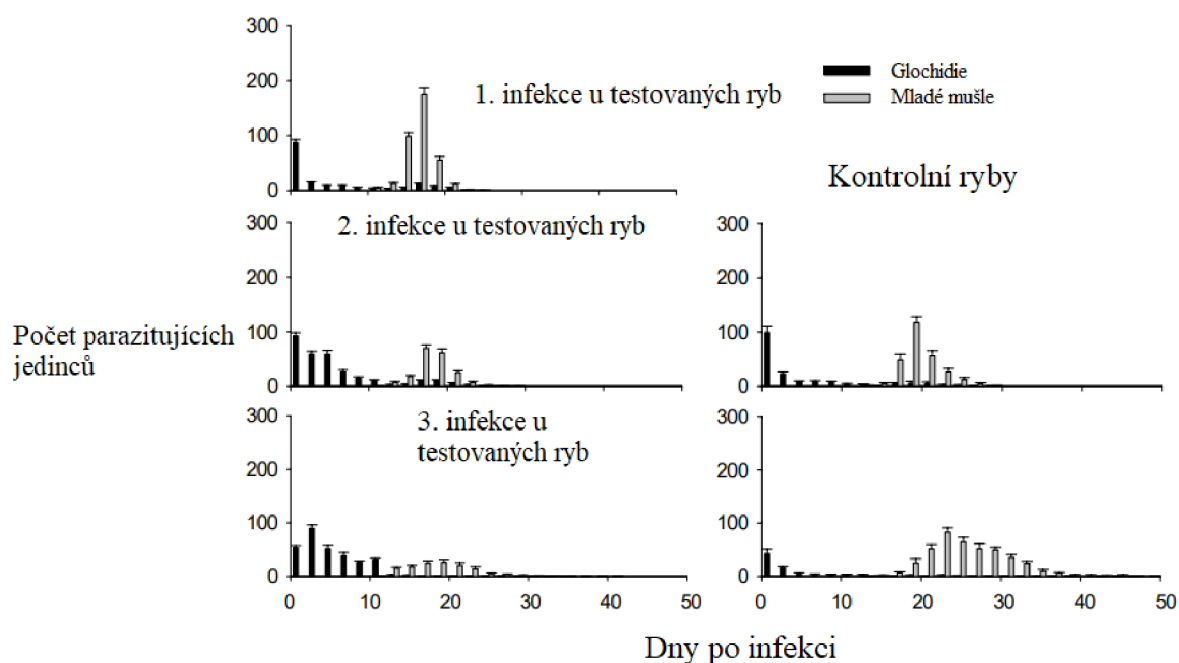
Obrázek 7: Rychlost krmení ryb.

Zdroj: Upraveno- (Österling a kol., 2014), uveden v kapitole Literatura

Österling (2014) prokázal, že aktivita u napadených ryb pstruha obecného (*Salmo Trutta*, Linné, 1758) má dopad na vzdálenost při hledání a lovu potravy. Avšak počet testovaných hostitelů mohl mít vliv na výsledky (Österling a kol., 2014). Filipsson (2018) v experimentu prokázal, že u ryb srovnatelné velikosti nebyly zjištěny významné rozdíly mezi infikovanými a nenapadenými rybami v počtech ulovené kořisti. Celkový počet kořisti však významně klesl s vyšším počtem glochidií (Filipssona a kol., 2018). Zkrácená vzdálenost lovu a snížení aktivita mohla mít vliv na množství ulovené potravy (Crane a kol., 2011; Taeubert, 2013), neboť infikovaní jedinci ulovily o 20 % méně kořisti (Österling a kol., 2014) z důvodů zvýšených energetických nákladů v boji s glochidiální infekcí (Kaiser, 2005; Barnhart a kol., 2008).

3.4.4 Vliv glochidií na imunitu rybího hostitele

Glochidie mají vliv na tvorbu imunitní reakce hostitelů (Barnhart a kol., 2008). Hostitel si může vůči jednotlivým druhům glochidií, s kterými již v dřívější době přišel do styku, vytvořit zvláštní odolnost (Meyers a kol., 1980). Protilátky se sice vyvíjí pomalu (Barnhart a kol., 2008), získaná imunita však může přetrvávat roky být i trvalými (Dodd a kol., 2006). Dlouhodobá imunitní reakce u ryb je známá jako například u *Cyprinus carpio* (Linné, 1758), který je schopný vykazovat imunitní reakci vůči *Ichthyophthirius multifiliis* (Fouquet, 1876) i 8 měsíců (Hines, 1974). Existuje však málo studií, které se zabývají získanou imunitou hostitelských ryb vůči glochidiím (Dodd a kol., 2006). Experiment z roku 2006 prokázal imunitní odolnost u *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) na glochidie mlžů druhu *Lampsilis radiata* (Gmelin, 1791) (Dodd a kol., 2006). Jak je možné vidět na obrázku 8, úspěšnost metamorfózy glochidií se postupně snižovala u hostitelských ryb, kterým byly již dříve vystaveny *Lampsilis radiata* (Gmelin, 1791).



Obrázek 8: Získaná odolnost *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) k *Lampsilis radiata* (Gmelin, 1791)

Zdroj: Upraveno- (Dodd a kol., 2006), uvedeno v kapitole Literatura

Zapouzdření glochidie na ryším hostiteli je nezbytnou strategií pro úspěšnou parazitaci, neboť ryby jsou schopny vyvinout imunitní reakci na parazity (Arey 1921; Rogers-Lowery a kol., 2006). Zapouzdření glochidií je anti-ektoparazitickou reakcí a zároveň reakcí na hojení ran (Barnhart a kol., 2008). Imunitní obranu ryb tvoří fagocyty a granulocyty, které se koncentrují v pouzdru glochidií a mohou vést k úhynu nekompatibilního parazita (Barnhart a kol., 2008).

Například glochidie mlže druhu perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) jsou specializovaným druhem, jež většinou uhynou u nevhodných hostitelích během několika dní právě z důvodu imunitní reakce hostitele (Douda, 2015).

Glochidie mohou být využity pro zkoumání vrozené imunitní reakce rybích hostitelů, neboť je možné snáze manipulovat s infekcí, a i jejím množstvím (Dodd a kol., 2006). Dále Dodd (2006) uvádí možnost využití paraziticko-hostitelského vztahu glochidií a ryb pro umělé rozmnožování ohrožených druhů glochidií v zajetí. Ryby jsou však schopné imunologické reakce, která je buď vrozená anebo vytvořená po dřívějším napadením glochidiemi mlže stejného druhu, či jejich antigenů (Meyers, 1980). To by bylo možné, pokud by glochidia dokázala úspěšně oklamat obrannou reakci hostitele (Douda a kol., 2015). Avšak schopnost vyhýbat se imunitní reakce hostitele, které určují jeho specifitu, aniž by došlo k zabití glochidie nejsou dosud známy (Barnhart a kol., 2008).

Roku 1997 byla prokázána tvorba anti-glochidiálních protilátek, jež jsou důležitými faktory k určování vhodnosti hostitele k infikaci glochidiemi (Kirk a kol., 1997). Protilátky na glochidie v krevní plazmě byly pozorovány i u ne hostitelských ryb (Meyers a kol., 1980). Např. u ryb druhu *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) byly zjištěny protilátky na *Margaritifera falcata* (Gould, 1850), které nejsou jeho běžným hostitelem (Meyers a kol., 1980). Je možné, že tvorba specifických protilátek proti glochidiím u ryb souvisí se specifičností hostitele a může být nezbytná pro identifikaci hostitelských druhů (O'Connell a kol., 1999). O'Connell (1999) při svém experimentu našel specifické faktory pro antigeny glochidií, jež nemohl však určit. Anti-glochidiové protilátky v krevní plazmě byly zaznamenány i u ryb, které po napadení glochidiemi změnilly svou barvu (Bauer 1987). Imunitní systém u ryb se většinou aktivuje 1 až 3 dny po napadení cizopasníka, avšak protilátky se mohou objevit až 10 dní po detekci cizorodého antigenu (Anderson, 1990).

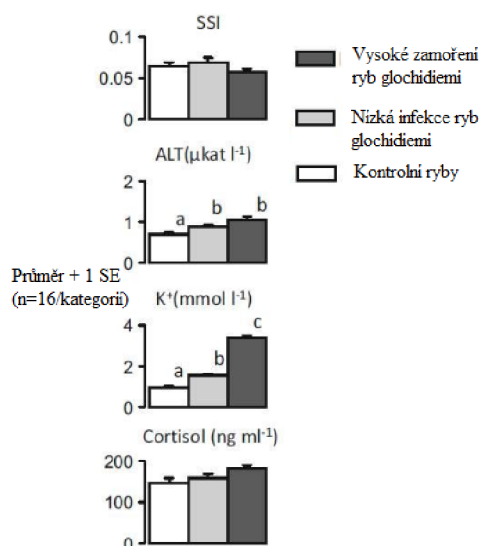
3.4.5 Další zaznamenané vlivy glochidií na rybí hostitele

Některé studie zabývající se behaviorální horečkou, jako adaptivní reakce na infekce, prokázaly úmyslné použití zvýšené teploty u napadených hostitelských ryb (Lopes a kol., 2021). Např. behaviorální horečka u *Carassius auratus* (Linne, 1758) zvyšuje šance na přežití hostitele během infekce (Covert, 1977). Infikované ryby měly zvýšenou teplotu i u *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822), *Salmo salar* (Linne, 1785), *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) atd (Cabanac, 1998; Mohammed a kol., 2016; Cerqueira a kol., 2016; Rey a kol., 2017). U napadených ryb můžeme zaznamenat i chování, při němž hostitelé vyhledávají chladné prostředí (Lopes a kol., 2021), aby snížili svojí tělesnou teplotu, protože většina druhů ryb je ektotermních. To znamená, že jejich tělesná teplota je závislá na okolním prostředí (Bone, 2008).

Nedávný výzkum v České republice na pstruhu potočním (*Salmo trutta*, Linné 1758), který byl infikován perlorodkou říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) prokázal, že ryby infikované glochidiemi měly nižší tělesnou teplotu a vyhledávaly i nižší teploty okolí

než ryby nenapadené (Horký, 2019). To by mohlo vést k výraznému urychlení, či zpomalení metamorfózy glochidií do juvenilního stadia (Roberts, 1999; Watters, 1999). Protože vývoj glochidií je velmi závislý na teplotě, (Roberts, 1999; Watters, 1999).

Různá míra infekce způsobená glochidiemi zapříčiňují biochemické změny u hostitelů (Douda a kol., 2017), jako je například množství chloridů, které bylo výrazně vyšší u hostitelských lososů (Treasurer, 2000). Protože glochidie poškozují epitely buněk, které se významně prolínají s vypouštěním iontů, a to vede k osmotické nerovnováze (Yin a kol., 2014). Dle Doudy (2017) je možné další vlivy glochidií na rybí hostitele odvodit z aktivity enzymů v plazmě ryb. Změny v enzymatické aktivitě nás mohou obohatit o důležité informace například ohledně narušení funkce jater (Chen a kol, 2004), a jejich poškození, či zánětu (Akinrotimi 2013). Specifické enzymy, jako jsou aminotransferázy, nacházející se v mitochondriích a ovlivňují biologické a chemické reakce ryb (Guillaume, 2001). Dalším příkladem je laktátdehydrogenáza, jež je oxidoredukční enzym účastnící se na přeměně glukózy na pyruvát (konečný produkt glykolýzy) (Holbrook a kol., 1975). K jejímu uvolnění dochází při poškození tkáně a používá se jako identifikační znak při onemocnění zranění (Grizzle a kol., 1992). Douda (2017) při experimentu použil splenosomatický index (poměr hmotnosti sleziny k celkové hmotnosti těla), jak je možné vidět na obrázku 9 a zaznamenal nárůst biochemických látek v krevní plazmě hostitelů, které podle něj stanovují negativní dopady glochidií na zdravotní stav ryb a může naznačovat možné změny orgánových funkcí. Avšak neexistují informace umožňující srovnání účinků glochidií u jiných druhů mlžů na enzymatickou aktivitu hostitele (Douda a kol, 2017). V důsledku parazitické infekce může být v rybí plazmě zaznamenaná zvýšená aktivita enzymů (Chen a kol 2004; Yin a kol., 2014).



Obrázek 9: Splenosomatický index (SSI) a biochemických parametrů v krevní plazmě druhu *Squalius cephalus* (Linne, 1758) infikovanými glochidiemi mlže *Sinanodonta woodiana* (I. Lea, 1834).

Zdroj: Upraveno-(Douda a kol, 2017), uvedeno v kapitole Literatura.

3.5 Souhrn úvodní části a odvození hypotéz

Na základě výše uvedené rešerše je možné konstatovat, že glochidie jsou forézní parazité, neboť využívají své hostitele k transportu do nových lokalit. Nicméně v průběhu parazitace od hostitelů získávají i energii a živiny a rovněž na hostitelích dokončují svůj vývoj. Obecně tak lze konstatovat, že rybí hostitelé jsou pro úspěšný vývoj juvenilních mlžů naprosto klíčoví. Míra vlivu glochidiální infekce na hostitele se liší v závislosti na řadě faktorů, jako je věk hostitele, jeho velikost, míra imunitní odpovědi, ale i množství přichycených glochidií. Obecně lze konstatovat, že glochidie mění chování a fyziologii svého hostitele a v extrémním případě mohou zapříčinit i jeho smrt. Na základě dostupných informací lze usuzovat, že vliv jednotlivých druhů mlžů na hostitelské ryby bude možné alespoň v některých aspektech zobecnit.

4 Metodika

4.1 Původ dat

Data pro další zpracování byla získána z databáze Web of Science a to následujícím způsobem. Pro vyhledávání v databázi byly použité kombinace těchto klíčových slov: „fish response to glochidia“ (reakce ryb na glochidie), „effect of glochidia on fish“ (vliv glochidie na ryby), a „glochidia behavior“ (chování glochidie). U všech nalezených publikací byly následně přečtené abstrakty za účelem ověření jejich shody s hodnoceným tématem. Pokud byla shoda vyhodnocená kladně, tak byl následně nastudovaný i celý text publikace. Vyhledaná data byla následně zpracována do různých souhrnných tabulek (Tabulka 2 až 16) v MS Excelu. Kompletní citace publikovaných prací, které byly použité pro další analýzy, lze nalézt v přílohové části (Příloha 1).

4.2 Analýza dat

Získaná data byla vyhodnocena pomocí tzv. metaanalýzy. Metaanalýza je vědecká metoda analyzující data z několika na sobě nezávislých studií týkající se určité posuzované problematiky (Ferjenčík, 2008). Správně vypracovaná metaanalýza má poskytnout přesnější a objektivnější údaje než řešení jednotlivých problematik odborných pracích (Card, 2015).

Pro realizaci metaanalýzy jsou doporučované následující kroky (Ferjenčík, 2008 Card, 2015):

1. Formulace problému, zkoumané otázky. V případě této práce byla otázka, jaké vlivy mají glochidie na rybí hostitele.
2. Vyhledání vhodné odborné literatury. Odborné články byly získány kombinací vybraných klíčových slov z databáze Web of Science.
3. Kritéria pro zvolení studií do metaanalýzy. Kromě klíčových slov byla hodnocena i relevance jednotlivých studií ve vztahu k hodnocené otázce.
4. Rozhodnutí o důležitosti informací. Tato práce využívá informace o vlivu glochidií na hostitele a ne naopak.
5. Zvolení statistického postupu, zpracování a vyhodnocení dat. V této práci byla pro vyhodnocení použita modifikovaná/zjednodušená SWOT analýza.

SWOT analýza je kvalitativní metoda, jejímž základem je vyhodnocení silných a slabých stránek dané problematiky. V původní podobě se SWOT analýza využívá k vyhodnocení čtyř skupin faktorů, podle kterých je i pojmenovaná. Konkrétně se jedná tzv. Strengths (silná stránka), Weaknesses (slabá stránka), Opportunities (příležitosti) a Threats (hrozby). Pro účely této práce byly vyhodnocovány dva souhrnné faktory a to neutrální (zahrnuje tzv. Strengths a Opportunities) a negativní (zahrnuje tzv. Weaknesses a Threats) vliv glochidie na hostitele.

V první řadě byly analyzovány jednotlivé vlivy u každého druhu mlže bez ohledu na hostitelský organismus. Následně byla vyhodnocena obecná data všech vlivů glochidií. Kritéria pro silné stránky v této práci jsou tvořeny nezměněnými vlivy glochidií na rybí hostitele a pozitivním přínosem, které jsou tvořeny imunitní reakcí, či jsou beze změn. Do slabých stránek jsou započítány veškeré negativní a nežádoucí účinky parazitů na ryby prokázané již u malého množství cizopasníků nebo u vážných infekcí.

4.3 Výsledky

Autorka bakalářské práce získala pomocí kombinace všech klíčových slov celkem 103 jednotlivých údajů o vlivu glochidií na hostitele (Tabulka 2 až 4). Údaje byly tvořeny zjištěno 16 kombinacemi různých druhů ryb a mlžů.

Tabulka 2: Výsledky analýzy u chování glochidie.

Zjištěné kombinace ryb a glochidií	Počet získaných údajů
<i>Anodonta anatina</i>	3
<i>Squalius cephalus</i>	3
<i>Ptychobranthus occidentalis</i>	4
<i>Etheostoma caeruleum</i>	4
<i>Venustaconcha pleasii</i>	3
<i>Etheostoma caeruleum</i>	3
<i>Margaritifera margaritifera</i>	15
<i>Salmo trutta</i>	15
Celkový součet	25

Zdroj: autorka práce

Tabulka 3: Výsledky analýzy u reakce ryb na glochidie.

Zjištěné kombinace ryb a glochidií	Počet získaných údajů
<i>Anodonta anatina</i>	2
<i>Rhodeus amarus</i>	2
<i>Villosa iris</i>	3
<i>Ambloplites rupestris</i>	1
<i>Carassius auratus</i>	1
<i>Cyprinus carpio</i>	1
<i>Elliptio complanata</i>	1
<i>Anguilla rostrata</i>	1
<i>Ptychobranthus occidentalis</i>	4
<i>Etheostoma caeruleum</i>	4
<i>Venustaconcha pleasii</i>	3
<i>Etheostoma caeruleum</i>	3
<i>Margaritifera margaritifera</i>	14
<i>Salmo trutta</i>	12
<i>Salmo salar</i>	2
<i>Utterbackia imbecillis</i>	3
<i>Lepomis macrochirus</i>	3
Celkový součet	30

Zdroj: Autorka práce

Tabulka 4: Výsledky analýzy u vliv glochidie na ryby.

Zjištěné kombinace ryb a glochidií	Počet získaných údajů
Anodonta anatina	5
<i>Squalius cephalus</i>	5
Lampsilis siliquoidea	2
<i>Lepomis macrochirus</i>	2
Margaritifera laevis	2
<i>Oncorhynchus masou masou</i>	1
Margaritifera margaritifera	29
<i>Salmo trutta</i>	25
<i>Salmo salar</i>	4
Sinanodonta woodiana	9
<i>Rhodeus ocellatus</i>	1
<i>Cyprinus carpio</i>	4
<i>Squalius cephalus</i>	4
Utterbackia imbecillis	1
<i>Lepomis macrochirus</i>	1
Celkový součet	48

Zdroj: Autorka práce

Největší množství zaznamenaných vlivů glochidií na rybího hostitele, bylo zjištěno u parazitace perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1785) na lososovitých hostitelích. Celkem tyto údaje tvořily 56,3 % nalezených informací. Souhrnné zastoupení údajů o jednotlivých druzích jsou uvedené v tabulce 5

Tabulka 5: Zastoupení kombinací ze získaných informací.

Zjištěné kombinace druhů glochidií	Množství zastoupených údajů	
	množství	%
Anodonta anatina	10	9,7
Villosa iris	3	2,9
Elliptio complanata	1	0,9
Venustaconcha pleasii	6	5,8
Ptychobranthus occidentalis	8	7,7
Lampsilis siliquoidea	2	1,9
Margaritifera laevis	2	1,9
Margaritifera margaritifera	58	56,3
Sinanodonta woodiana	9	8,7
Utterbackia imbecillis	4	3,9
Celkový součet porovnávaných údajů	103	

Zdroj: Autorka práce

Glochidie mlže *Anodonta anatina* (Linne, 1758) (tabulka 6) způsobovali v průběhu parazitace zvýšenou rychlost metabolismu a dýchací obtíže. Následkem toho došlo k snížení pohybové aktivity ryby, které se pohybovali převážně přes den. Po odpadnutí všech glochidií se aktivita hostitele vrátila k normálu.

Tabulka 6: Vlivy *Anodonta anatina* (Linne, 1758)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Vliv na denní pohyb Normální aktivita po uvolnění glochidií	Snížené migrační schopnosti Spotřeba kyslíku Snížená aktivita ryb Místo výskytu Zvýšená metabolická rychlost

Zdroj: Autorka práce

U glochidií mlže *Villosa iris* (Lea, 1829) a *Elliptio complanata* (Lightfoot, 1786) (tabulka 7 a 8) byl zaznamenán pouze jeden vliv na hostitele, který vytvářel protilátky vůči těmto parazitům.

Tabulka 7: Vlivy *Villosa iris* (Lea, 1829)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Tvorba protilátek	

Zdroj: Autorka práce

Tabulka 8: Vlivy *Elliptio complanata* (Lightfoot, 1786)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Tvorba protilátek	

Zdroj: Autorka práce

Ptychobranhus occidentalis (Conrad, 1836) a *Venustaconcha pleasii* (Marsh, 1891) byly testovány na vliv příjmu potravy a dýchání. Jak je možné vidět v tabulce 9 a 10 ryby neměli problém s příjmem potravy, i přesto že došlo k podávaná rozdílná strava. Jejich lovecké reakce byly však pomalejší. To vedlo ke ztrátě hmotnosti. Došlo i k zaznamenání nižší reakce na predátory a výrazné dýchací obtíže i přesto, že hostitelé ryby měli rozdílnou míru glochidiální infekce. Při vysoké míře zamoření byla dýchací frekvence vyšší.

Tabulka 9: Vlivy *Ptychobranchus occidentalis* (Conrad, 1836)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Příjem potravy	Zrychlené dýchání Snížená aktivita ryb Ztráta hmotnosti Reakce na predátory Nižší reakce na lov

Zdroj: Autorka práce

Tabulka 10: Vlivy *Venustaconcha pleasii* (Marsh, 1891)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Příjem potravy	Zrychlené dýchání Snížená aktivita ryb Ztráta hmotnosti Reakce na predátory Nižší reakce na lov

Zdroj: Autorka práce

V tabulce 11 je možné vidět, že při nízkých infekcích *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) nedocházelo ke ztrátě hmotnosti, avšak byly zde zaznamenány dýchací obtíže. Při vážnějších infekcích došlo k vyšší spotřebě energie, které byly patrné při noční aktivitě hostitele. Ryby ztráceli i hmotnosti a došlo k zvýšení laktátdehydrogenázy, aspartáttransaminázy, alkalické fosfatázy. Příjem potravy však zůstal po celou dobu parazitace stejný.

Tabulka 11: Vlivy *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Příjem potravy Noční aktivita Stálá hmotnost při nízkém napadení	Enzymy aminotransferázy Spotřeba energie Biochemické složení Zvýšené alkalické fosfatázy Zvýšené aspartáttransaminázy Zvýšení laktátdehydrogenázy Obtížné dýchání Náklady na energii v nočních hodinách Noční aktivita Nižší hmotnost

Zdroj: Autorka práce

U *Lampsilis siliquoidea* (Barnes, 1823) byl zaznamenán zvýšený kortizol. Ten mohl vést ke snížení stresu hostitele a zároveň k protizánětlivým účinkům na glochidiální infekci. Parazitace *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) v tabulce 13 měla významný vliv na rychlost růstu ryby. Napadení jedinci dokonce zastavili svůj růst poté co všechny glochidie odpadli.

Tabulka 12: Vlivy *Lampsilis siliquoidea* (Barnes, 1823)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Množství stresu Zvýšený kortizol	

Zdroj: Autorka práce

Tabulka 13: Vlivy *Margaritifera laevis* (Haas, 1910)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
	Rychlost růstu Žádný růst v post-parazitickém období

Zdroj: Autorka práce

Nejvíce nalezených údajů byly nasbírané pro *Margaritifera margaritifera* (Linné, 1785). Z tabulky 14 lze vidět, že vliv závisel na závažnosti glochidiální infekce. Proto je zde těžké určit rozdílnost a závažnost daných vlivů. Lze však obecně říci, při nízké míře parazitace ryby měli potíže s dýcháním, které nevedli k závažnému omezení aktivity nebo ztrátě hmotnosti, či zpomalení růstu. Byla vytvářena imunitní reakce. Ryby, jež byly napadené častěji měli tmavší zbarvení a dlouhotrvající obrannou reakci na určité typy glochidiální infekce, kterými byli v dřívějších dobách vystaveny.

U vážnější infekce se rybám zvětšili žaberní lamely a zmenšil počet slizničních buněk. Docházelo k zrychlené ventilaci. Podle závažnosti glochidiální infekce ryby postupně snižovali svoji agresivitu, pohybovou aktivitu a omezovali lov potravy, který vedl ke ztrátě hmotnosti a omezení růstu. Byl zde zaznamenán zvýšený hematokrit. Stejně jako u malé infekční zátěže i zde ryby vytvářeli imunitní reakci na parazita. Někteří jedinci měli rozdílnou tělesnou teplotu. Při extrémním zatížení hostitele glochidiální infekcí došlo k úhynu ryb v důsledku udušení nebo vyčerpání.

Tabulka 14: Vlivy *Margaritifera margaritifera* (Linné, 1785)

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Hematokrit stejný	Změna tvaru lamel
Velikost sleziny	Slizniční buňky
Délka vidlice	Zvýšená metabolická aktivita
Přetrvávající imunita	Vyšší hematokrit
Vzdálenost migrace	Setrvání v toku
Vliv na denní pohyb	Ztráta hmotnosti
Vliv na růst	Dýchací frekvence
Délka vidlice	Vliv na růst
Vliv na aktivitu	Tělesná teplota
Hmotnost hostitele	Omezený lov potravy
Žádný vliv na lov	Nižší pohybová aktivita
Minimální účinky na žábry	Snížená agrese
Bez úmrtí	Zbarvení hostitele
Vliv na velikost	Ovlivnění vzdálenosti migrace
	Úhyn hostitele
	Zvětšení sleziny ke konci parazitace

Zdroj: Autorka práce

Tabulky 15 a 16 zahrnují vlivy všech 16 kombinací, které byly získané pro tuto práci. Všechny vlivy byly systematicky rozděleny na účinky, jež se dají považovat za základní vlivy glochidií na rybí hostitele (tabulka 16) a na ty, jež nelze v současné době zobecnit (tabulka 15), protože doposud nejsou dostatečně prozkoumány u většího množství glochidií. Tyto účinky mohou souviset také pouze s vážností infekce, anebo individuální reakcí organismů na parazity.

Obecně lze říct, že v některých případech glochidie měli u některých jedinců neutrální nebo kladný vliv na aktivitu, růst a velikost (tabulka 15), protože zde nedocházelo k žádným výrazným změnám. Avšak u většiny hostitelů převládali negativně, kdy vedli ke snížené aktivitě, ztrátě hmotnosti a zpomalení růstu (tabulka 16). Většina ryb vytvářela imunitní odpověď na glochidiální infekci, která u některých jedinců přetrvávala delší dobu (tabulka 16). Jen malé množství ryb nevytvářelo protilátky (tabulka 15). Všechny ryby měly dýchací obtíže. Závažnost těchto potíží se zvyšovala s množstvím parazitujících glochidií. V některých případech mohli vést ke smrti hostitele (tabulka 15). Úhyn nebo přežití ryb nebylo u většiny odborné literatury zmíněno, proto nebyly zařazeny do obecných vlivů.

V současné době je možné zobecnit pouze základní vlivy glochidií na hostitele (tabulka 16). Nejpočetnějšími vlivy u většiny ryb byly dýchací obtíže a tvorba imunitní odpovědi s delší dobou přetrvání, a tudíž i vytvoření resistance na glochidie určitých druhů mlžů. Vynaložené množství energie do obranné reakce a dýchání vedli ke snížení aktivity, která měla za následek úbytek hmotnosti a účinek na omezený růst hostitele.

Tabulka 15: Vlivy glochidií, které nelze v současné době zobecnit

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Hematokrit stejný	Změna tvaru lamel
Velikost sleziny	Slizniční buňky
Délka vidlice	Zvýšená metabolická aktivita
Vzdálenost migrace	Vyšší hematokrit
Vliv na růst	Výskyt v menším množství oblastí
Délka vidlice	Reakce na predátory
Hmotnost hostitele	Zvýšený kortizol
Žádný vliv na lov	Nízké anti-glochidiální protilátky
Minimální účinky na žábry	Tělesná teplota
Bez úmrtí	Reakce na predátory
Množství stresu	Náklady na energii v nočních hodinách
Vliv na velikost	Snížená agrese
Specifické protilátky na různé glochidie	Zbarvení hostitele
Koncentrace protilátky v hlenu	Úhyn hostitele
Příjem potravy	Zvětšení sleziny ke konci parazitace
Vliv na aktivitu	Noční aktivita

Zdroj: Autorka práce

Tabulka 16: Vlivy glochidií, které lze zobecnit

Neutrální vlivy	Negativní vlivy
Přetrvávající imunita	Místo výskytu
Tvorba protilátek	Ztráta hmotnosti
	Dýchací obtíže
	Vliv na růst
	Omezený lov
	Nižší pohybová aktivita
	Ovlivnění vzdálenosti migrace
	Vliv na růst
	Místo výskytu

Zdroj: Autorka práce

5 Diskuze

Paraziticko-hostitelský vztah mezi glochidiemi a rybami lze zobecnit pouze u některých vlivů, neboť jsou doposud poměrně málo prozkoumány. Pomocí klíčových slov použitých pro analýzu v této práci, bylo nalezeno pouze 103 záznamů o vlivech na rybí hostitele, z nichž 56,3 % tvořil vliv perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1758) na lososovité druhy ryb (losos obecný, pstruh obecný). Autorka se domnívá, že důvodem toho je pravděpodobně ohrožení a specializace tohoto mlže. Vysoká mortalita perlorodky říční je způsobena znečištěním vod (Bauer, 1988) a také úbytkem vhodných hostitelských ryb. Na nevhodném hostiteli glochidie tohoto mlže rychle hynou (Douda, 2015).

Organismus, který nemá parazity rozděluje svoji energii rovnoměrně mezi přirozené potřeby jako je reprodukce a růst. Při napadení parazitem je ale vynakládáno větší množství energie do imunitní odpovědi, která je díky tomu pro hostitele dosti nákladná (Sheldon 1996; Norris 2000). Obranná reakce tak nemusí být plně účinná, protože množství dostupné energie organismu, může být ovlivněné řadou faktorů jako je věk, pohlaví a zdraví nebo různé ekologické faktory ovlivňující stav hostitele (Wilson a kol., 2002; Sandland 2003; Klemme, 2016). Při napadení glochidiemi může rybí hostitel v důsledku investování energie do imunitní odpovědi omezit jiné životní projevy. V kontextu omezeného množství dostupné energie se tak jeví jako logický důsledek snížení pohybové aktivity, které je častým obecným doprovodným jevem glochidiálních infekcí. Ke stejnému výsledku dospěli i autoři Horký a kol. (2014) a Carne (2011). Autorka práce se domnívá, že k poklesu aktivity hostitele došlo v důsledku zvýšené dýchací frekvence, protože parazitované ryby měly větší spotřebu kyslíku, a tudíž museli vynaložit větší množství energie k dýchání. Kaiser (2005) dodává, že zvýšená ventilace ryb plně nevyrovnává spotřebu kyslíku, z důvodu jeho klesání i při zrychleném dýchání. Infikované ryby mají menší toleranci pro prostředí s menším obsahem kyslíku (Kaiser, 2005). Podle autorky práce to může vést k migraci ryb i na místa, kde se běžně nevyskytují, či setrvání v určitých tocích, jak to dokazují získaná data z analýzy této práce. Změna prostředí napadených organismů je každopádně typickým doprovodným jevem vztahu mezi hostitelem a parazitem (Moore, 2002). Proto není jisté, zda se jedná o přímý vliv parazita nebo o vedlejší reakci hostitele (Barber a kol., 2000). Snížená aktivita a dýchací obtíže mohou vést k dalším negativním vlivům na hostitele, jako je snížená schopnost hledání potravy a obtíže při samotném lovu (Maksimowich, 2000). Autorka práce zaznamenala, že zvýšení energetických nároků vedlo ke snížení aktivity při hledání potravy, v důsledku čehož hostitelé ztráceli i tělesnou hmotnost nebo omezili růst. Tato skutečnost byla potvrzena i u jiných jednohostitelských parazitů *Cotesia congregata* (Say, 1836) parazitujících na *Manduca sexta* (Linne, 1763) (Alleyne, 1997), kteří způsobili snížení růstu (Finley a kol., 2003) a ztrátu hmotnosti (Tocque, 1993), či úmrtnosti hostitelského organismu (Brown a kol., 1995). Při rozsáhlých infekcích může glochidia způsobit smrt hostitele (Moore, 2002). Protože může vážně poškodit žábry ryb (Cunjak, 1991; Nezlin, 1994, Turchin, 1999).

Imunitní odpověď na antigeny parazita je popsána ve velkém množství studií napříč taxony (Gause, 2003; Oliver, 2005; Tschirren a kol., 2007; Maizels, 2016) a může přetrvávat měsíce, případně být i trvalá (Dodd a kol., 2006). V souladu s tvrzením Dodda byly i poznatky, zaznamenané v této práci. U některých druhů ryb došlo k přetrvání imunitní reakce na určité glochidiální infekce, pokud jim byli hostitelé opakovaně vystaveni mohli změnit i barvu těla (Bauer 1987). Nabízí se tak otázka, zda by nebylo možné vytvořit vakcínu z antigenů z nepůvodní druhy mlžů, která by byla aplikovaná rybím hostitelům a jež by mohla přispět k minimalizaci šíření nevhodných druhů mlžů v různých chráněných lokalitách.

I přes malé množství 16 kombinací druhů ryb a mlžů byla zaznamenána důležitost závažnosti glochidiální infekce. Autorka práce se proto domnívá, že doposud u všech získaných poznatků hraje významnou roli několik faktorů, které mohou vlivy parazitů měnit. Těmito faktory jsou míra parazitické zátěže, imunita, věk, velikost a místo výskytu hostitele (Michalakis 1994; Tschirren a kol., 2007; Mostowy 2011). Protože může docházet ke změně účinků na hostitele i v průběhu parazitace (Thomas , 2014; Slavík a kol., 2017) v závislosti na vážnosti infekce (Jackson a kol., 2014).

Do metody metaanalýz lze zahrnout rozsáhlé množství dat souborů, avšak zjednodušení závěrů může mít významný vliv na zkreslení hodnocených problematik. Protože dochází k zprůměrování výsledků bez ohledu na velikost efektu (Borenstein a kol., 2011). Například vliv parazita je různý při rozdílných množstvích cizopasníků na hostiteli. Další nevýhodou je zahrnování rozdílných druhů studií, při níž je ignorována důležitost jednotlivých výzkumů (Borenstein a kol., 2011). Autorka se proto domnívá, že využití této metody může poskytnout pouze základní informace pro další studie jež využijí kvalitativní zhodnocení různé závažnosti vlivů v jednotlivých fázích glochidiální infekce. Problematika této metody je patrná i z tabulky 14, kde se získané údaje lišili v závislosti na závažnosti glochidiální infekce.

6 Závěr

Pomocí analytické části bylo prokázáno, že je možné zobecnit základní vlivy glochidií na rybí hostitele. U většiny kombinací byly prokázány vlivy změn v rybí aktivitě, která většinou vedla ke ztrátě hmotnosti a zpomalení růstu. Omezený pohyb byl zřejmě způsoben dýchacími obtížemi hostitelů, které byl také u velkého množství ryb zaznamenám. Posledním účinkem, jež bylo možné zobecnit jsou imunitní reakce hostitele na parazita. U jiných zjištěných vlivů není však jisté, zda se dají zobecnit nebo specifikovat. Dopad glochidií na změnu barvy, snížení tělesné teploty, zvýšení kortizolu, či úhyn a další mohou být totiž individuálními reakcemi ryb v závislosti na vážnost glochidiální infekce.

Samotná analýza odborné literatury z Web of Science prokázala studování vlivů mlžů pouze na omezeném množství druhů, z nichž nejpočetnějším druhem byla perlorodka říční, (*Margaritifera margaritifera*, Linné 1785). To mohlo také přispět ke zkreslení účinků glochidií na ryby. Autorka práce proto navrhuje detailnější zaměření studií u většího množství druhů a jejich vlivů na rybí hostitele pro zjištění druhové specifity behaviorální reakce parazita.

Dále se autorka práce domnívá, že poznatky obecných vlivů glochidií, z hlediska závažnosti infekce a reprodukční strategie nadčeledi *Unionoida* (Stoliczka, 1871) mohou pomoci při umělých chovech ohrožených druhů mlžů, anebo omezení nepůvodních druhů mlžů ve volné přírodě.

7 Literatura

Alleyne, M., & Beckage, N. E. (1997). Parasitism-induced effects on host growth and metabolic efficiency in tobacco hornworm larvae parasitized by *Cotesia congregata*. *Journal of Insect Physiology*, 43(4), 407-424.

Akinrotimi, O. A., Gabriel, U. U., & Orokotan, O. O. (2013). Changes in enzymes activities of *Clarias gariepinus* brood fish exposed to anaesthetics metomidate. *Applied Ecology and Environmental Sciences*, 1(3), 37-40.

Anderson, R. M., & May, R. M. (1978). Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *The journal of animal ecology*, 219-247.

Anderson, D. P. (1990). *Glass-adherent neutrophil assay for measuring trout immune responsiveness* (No. 38, pp. 0-2). US Fish and Wildlife Service.

Araujo R, Ramos MA (1998) Description of the glochidium of *Margaritifera auricularia* (Spengler 1793) (Bivalvia, Unionidea). *Philos Trans R Soc Lond B* 353:1553-1559

Arey, L. B. (1921). An experimental study on glochidia and the factors underlying encystment. *Journal of Experimental Zoology*, 33(2), 462-499.

Arme, C. (1997). *Ligula intestinalis*: interactions with the pituitary-gonadal axis of its fish host. *Journal of Helminthology*, 71(2), 83-84.

Awakura, T. (1968). The ecology of parasitic glochidia of the fresh-water pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Haas). *Scientific Report of the Hokkaido Salmon Hatchery*, 23, 1-21.

Bagge, A. M., & Valtonen, E. T. (1999). Development of monogenean communities on the gills of roach fry (*Rutilus rutilus*). *Parasitology*, 118(5), 479-487.

Bakker, T. C., Frommen, J. G., & Thünken, T. (2017). Adaptive parasitic manipulation as exemplified by acanthocephalans. *Ethology*, 123(11), 779-784.

Baldauf, S. A., Thünken, T., Frommen, J. G., Bakker, T. C., Heupel, O., & Kullmann, H. (2007). Infection with an acanthocephalan manipulates an amphipod's reaction to a fish predator's odours. *International journal for parasitology*, 37(1), 61-65.

Barber, I., Hoare, D., & Krause, J. (2000). Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(2), 131-165.

Barnhart, M. C., Haag, W. R., & Roston, W. N. (2008). Adaptations to host infection and larval parasitism in Unionoida. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 370-394.

Barron, D. G., Gervasi, S. S., Pruitt, J. N., & Martin, L. B. (2015). Behavioral competence: how host behaviors can interact to influence parasite transmission risk. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 6, 35-40.

Bauer, (1987). Reproductive Strategy of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera*. *Journal of Animal Ecology*, 56(2), 691-704. doi:10.2307/5077)

Bauer, G. (1988). Ohrožení perlorodky říční *Margaritifera margaritifera* L. ve střední Evropě. *Biological Conservation*, 45 (4), 239-253.

Bauer, G. (1994). The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia; Unionoidea). *Journal of Animal Ecology*, 933-944.

Bauer, G. (2001). *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoidea: With 38 Tables* (Vol. 145). Springer Science & Business Media.

Bayne, Brian Leicester. *Marine Mussels: Their Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, 2009. ISBN 0521112885, 9780521112888.

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities* (No. 577 B4E2 1990).

Beran L., 1998: Vodní měkkýši ČR. – Metodika Českého svazu ochránců přírody č. 17, Vlašim: ZO ČSOP Vlašim, 113 pp. ISBN 80-902469-4-X

Bone, Q., & Moore, R. (2008). *Biology of fishes*. Taylor & Francis.

Boorstein, S. M., & Ewald, P. W. (1987). Costs and benefits of behavioral fever in *Melanoplus sanguinipes* infected by *Nosema acridophagus*. *Physiological Zoology*, 60(5), 586-595.

Borenstein, M., Hedges, L. V., Higgins, J. P., & Rothstein, H. R. (2021). *Introduction to meta-analysis*. John Wiley & Sons.

Borgsteede, F. H. M. (1996). The effect of parasites on wildlife. *Veterinary quarterly*, 18(sup3), 138-140.

Bush, A. O., Fernandez, J. C., Esch, G. W., Seed, J. R., & Ndez, J. C. F. (2001). *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge university press.

Brown, C. R., Brown, M. B., & Rannala, B. (1995). Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(1365), 313-319.

Cabanac, M., & Laberge, F. (1998). Fever in goldfish is induced by pyrogens but not by handling. *Physiology & behavior*, 63(3), 377-379.

Card, N. A. (2015). *Applied meta-analysis for social science research*. Guilford Publications.

- Cerqueira, M., Rey, S., Silva, T., Featherstone, Z., Crumlish, M., & MacKenzie, S. (2016). Thermal preference predicts animal personality in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Journal of Animal Ecology*, *85*(5), 1389-1400.
- Covert, J. B., & Reynolds, W. W. (1977). Survival value of fever in fish. *Nature*, *267*(5606), 43-45.
- Crane, A. L., Fritts, A. K., Mathis, A., Lisek, J. C., & Barnhart, M. C. (2011). Do gill parasites influence the foraging and antipredator behaviour of rainbow darters, *Etheostoma caeruleum*?. *Animal Behaviour*, *82*(4), 817-823.
- Cunjak, R. A., & McGladdery, S. E. (1991). The parasite–host relationship of glochidia (Mollusca: Margaritiferidae) on the gills of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*, *69*(2), 353-358.
- DANĚK, Gustav. *Zoologie*. 6. Praha: Státní pedagogické nakladatelství, 1979.
- de Lozoya, A. V., & Araujo, R. (2011). How the naiad was drawn: a pre-Linnean iconography of freshwater mussels. *Malacologia*, *53*(2), 381-402.
- Denic, M., Taeubert, J. E., & Geist, J. (2015). Trophic relationships between the larvae of two freshwater mussels and their fish hosts. *Invertebrate Biology*, *134*(2), 129-135.
- Desdevises, Y., Morand, S., & Legendre, P. (2002). Evolution and determinants of host specificity in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Biological Journal of the Linnean Society*, *77*(4), 431-443.
- Desmettre, T. (2020). Toxoplasmosis and behavioural changes. *Journal Francais d'Ophtalmologie*, *43*(3), e89-e93.
- Dobson, A. P. (1988). The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *The quarterly review of biology*, *63*(2), 139-165.
- Dodd, B. J., Barnhart, M. C., Rogers-Lowery, C. L., Fobian, T. B., & Dimock Jr, R. V. (2006). Persistence of host response against glochidia larvae in *Micropterus salmoides*. *Fish & Shellfish Immunology*, *21*(5), 473-484.
- Dodd, B. J., Barnhart, M. C., Rogers-Lowery, C. L., Fobian, T. B., & Dimock Jr, R. V. (2006). The persistence of acquired immunity of largemouth bass *Micropterus salmoides* to glochidia larvae of *Lampsilis reeveiana* (Bivalvia, Unionidae). *Fish and Shellfish Immunology*, *21*, 473-484.
- Douda, K., & Beran, L. (2009). Ochrana velevruba tupého v České republice – současný stav, problémy a aktuální. *Ochrana přírody*, *64*, 16-19.

Douda, K., Vrtílek, M., Slavík, O., & Reichard, M. (2012). The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe. *Biological Invasions*, 14(1), 127-137.

DOUDA, Karel. Velcí mlži a jejich hostitelské vazby. *ŽIVA. Academia, SSČ AV ČR*, 2015, 2015(5), 222-224.

Douda, K., Velíšek, J., Kolářová, J., Rylková, K., Slavík, O., Horký, P., & Langrová, I. (2017). Direct impact of invasive bivalve (*Sinanodonta woodiana*) parasitism on freshwater fish physiology: evidence and implications. *Biological Invasions*, 19(3), 989-999.

Dubey, J. P. (2008). The history of *Toxoplasma gondii*—the first 100 years. *Journal of eukaryotic microbiology*, 55(6), 467-475.

Dubey, J. P., Graham, D. H., Blackston, C. R., Lehmann, T., Gennari, S. M., Ragozo, A. M. A., ... & Thulliez, P. (2002). Biological and genetic characterisation of *Toxoplasma gondii* isolates from chickens (*Gallus domesticus*) from Sao Paulo, Brazil: unexpected findings. *International journal for parasitology*, 32(1), 99-105.

Dubey, J. P. (2011). *Toxoplasma gondii*.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.

Dugan, P. J., Barlow, C., Agostinho, A. A., Baran, E., Cada, G. F., Chen, D., ... & Winemiller, K. O. (2010). Fish migration, dams, and loss of ecosystem services in the Mekong basin. *Ambio*, 39(4), 344-348.

Ezenwa, V. O., Archie, E. A., Craft, M. E., Hawley, D. M., Martin, L. B., Moore, J., & White, L. (2016). Host behaviour–parasite feedback: an essential link between animal behaviour and disease ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20153078.

Ferjenčík, J. (2008). *Úvod do metodologie psychologického výzkumu: jak zkoumat lidskou duši*. PORTÁL sro.

Fernando, M. A., Stockdale, P. H. G., & Remmler, O. (1971). The route of migration, development, and pathogenesis of *Syngamus trachea* (Montagu, 1811) Chapin, 1925, in pheasants. *The Journal of Parasitology*, 107-116.

Filipsson, K., Petersson, T., Höjesjö, J., Piccolo, J. J., Näslund, J., Wengström, N., & Österling, E. M. (2018). Heavy loads of parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) larvae impair foraging, activity and dominance performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 27(1), 70-77.

Finley, R. J., & Forrester, G. E. (2003). Impact of ectoparasites on the demography of a small reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 248, 305-309.

Fischer, S. A., & Kelso, W. E. (1990). Parasite fauna development in juvenile bluegills and largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(5), 877-884.

Folstad, I., & Karter, A. J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, 139(3), 603-622.

Folstad, I., Hope, A. M., Karter, A., & Skorping, A. (1994). Sexually selected color in male sticklebacks: a signal of both parasite exposure and parasite resistance?. *Oikos*, 511-515.

Fox, A., & Hudson, P. J. (2001). Parasites reduce territorial behaviour in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Ecology letters*, 4(2), 139-143.

Fuller, S. L. (1978). *Fresh-Water Mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) of the Upper Mississippi River: Observations at Selected Sites within the 9-Foot Channel Navigation Project on Behalf of the US Army*. ACADEMY OF NATURAL SCIENCES OF PHILADELPHIA PA DIV OF LIMNOLOGY AND ECOLOGY.

Fritts, M. W., Fritts, A. K., Carleton, S. A., & Bringolf, R. B. (2013). Shifts in stable-isotope signatures confirm parasitic relationship of freshwater mussel glochidia attached to host fish. *Journal of molluscan studies*, 79(2), 163-167.

Galhano, M. H., & da Silva, M. F. (1983). *The reproductive cycle of Anodonta cygnea L. from Mira Lagoon (Portugal)*. Imprensa Portuguesa.

Gascho Landis, A. M., Mosley, T. L., Haag, W. R., & Stoeckel, J. A. (2012). Effects of temperature and photoperiod on lure display and glochidial release in a freshwater mussel. *Freshwater Science*, 31(3), 775-786.

Gause, WC, Urban Jr, JF, & Stadercker, MJ (2003). Imunitní odpověď na parazitické helminty: poznatky z myších modelů. *Trendy v imunologii*, 24 (5), 269-277.

Geist, J., & Kuehn, R. (2008). Host–parasite interactions in oligotrophic stream ecosystems: The roles of life-history strategy and ecological niche. *Molecular Ecology*, 17(4), 997-1008.

Ghiselin, MT (1969). Vývoj hermafroditismu mezi zvířaty. *The Quarterly review of biology*, 44 (2), 189-208.

Gregory, R. D. (1990). Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl. *Functional Ecology*, 645-654.

- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, 28(4), 1140-1162.
- Grizzle, J. M., Chen, J., Williams, J. C., & Spano, J. S. (1992). Skin injuries and serum enzyme activities of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) harvested by fish pumps. *Aquaculture*, 107(4), 333-346.
- Guégan, J. F., Lambert, A., Lévêque, C., Combes, C., & Euzet, L. (1992). Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes?. *Oecologia*, 90(2), 197-204.
- Guillaume, J., Kaushik, S., Bergot, P., & Metailler, R. (2001). *Nutrition and feeding of fish and crustaceans*. Springer Science & Business Media.
- Haag, W. R., & Warren Jr, M. L. (1999). Mantle displays of freshwater mussels elicit attacks from fish. *Freshwater Biology*, 42(1), 35-40.
- Hanstén, C., Pekkarinen, M., & Valovirta, I. (1997). Vliv transplantace na vývoj gonád perlorodky říční, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Výzkum boreálního prostředí*, 2, 247-256.
- Hart, B. L. (1992). Behavioral adaptations to parasites: an ethological approach. *The Journal of Parasitology*, 256-265.
- Hawley, D. M., Etienne, R. S., Ezenwa, V. O., & Jolles, A. E. (2011). Does animal behavior underlie covariation between hosts' exposure to infectious agents and susceptibility to infection? Implications for disease dynamics. *Integrative and comparative biology*, 51(4), 528-539.
- Heinricher, J. R., & Layzer, J. B. (1999). Reproduction by individuals of a nonreproducing population of *Megaloniaias nervosa* (Mollusca: Unionidae) following translocation. *The American Midland Naturalist*, 141(1), 140-148.
- Herbers, K. (1913). *Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt* (Doctoral dissertation, Breitkopf & Härtel, Leipzig).
- Hines, R. S., & Spira, D. T. (1974). Ichthyophthiriasis in the mirror carp *Cyprinus carpio* (L.) V. Acquired immunity. *Journal of Fish Biology*, 6(4), 373-378.
- Hyršl, P. (2018). Imunita hmyzu a dalších bezobratlých živočichů 1.
- Holbrook, J. J., Liljas, A., Steindel, S. J., & Rossmann, M. G. (1975). 4 lactate dehydrogenase. In *The enzymes* (Vol. 11, pp. 191-292). Academic Press.

- Horký, P., Douda, K., Maciak, M., Závorka, L., & Slavík, O. (2014). Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: the effects of glochidia on host dispersal. *Freshwater Biology*, 59(7), 1452-1461.
- Horváth, E., & Municio, M. A. T. (1998). Impacts of dams on fish fauna. Feasibility of mitigation measures. In *2nd International PhD Symposium in Civil Engineering, Budapest*.
- Howard, A. D. (1915). Some exceptional cases of breeding among the Unionidae. *Nautilus*, 29(1), 4-11
- Howerth, E. W., & Keller, A. E. (2006). Experimentally induced glochidiosis in smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Veterinary Pathology*, 43(6), 1004-1007.
- Huber, V., & Geist, J. (2019). Reproduction success of the invasive *Sinanodonta woodiana* (Lea 1834) in relation to native mussel species. *Biological Invasions*, 21(11), 3451-3465.
- Chen, C. Y., Wooster, G. A., & Bowser, P. R. (2004). Comparative blood chemistry and histopathology of tilapia infected with *Vibrio vulnificus* or *Streptococcus iniae* or exposed to carbon tetrachloride, gentamicin, or copper sulfate. *Aquaculture*, 239(1-4), 421-443.
- Chowdhury, M. M. R., Salonen, J. K., Marjomäki, T. J., & Taskinen, J. (2018). Interaction between the endangered freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*, the duck mussel *Anodonta anatina* and the fish host (*Salmo*): acquired and cross-immunity. *Hydrobiologia*, 810(1), 273-281.
- Jansen, W. A., & Hanson, J. M. (1991). Estimates of the number of glochidia produced by clams (*Anodonta grandis simpsoniana* Lea), attaching to yellow perch (*Perca flavescens*), and surviving to various ages in Narrow Lake, Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 69(4), 973-977.
- Jansen, W., Bauer, G., & Zahner-Meike, E. (2001). Glochidial mortality in freshwater mussels. In *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida* (pp. 185-211). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kaiser, B. E. (2005). The effects of glochidiosis on fish respiration.
- KAT, P. W. (1984). Parasitism and the Unionacea (bivalvia). *Biological Reviews*, 59(2), 189-207.
- Kirk, S. G., & Layzer, J. B. (1997). Induced metamorphosis of freshwater mussel glochidia on nonhost fish. *Nautilus-Paper Edition*, 110(3), 102.
- Kurtz, J., & Armitage, S. A. (2006). Alternative adaptive immunity in invertebrates. *Trends in immunology*, 27(11), 493-496.

- Larinier, M. (2001). Environmental issues, dams and fish migration. *FAO fisheries technical paper, 419*, 45-89.
- Lefevre, G., & Curtis, W. C. (1910). Reproduction and parasitism in the. *The Journal of Experimental Zoology, 9*, 79.
- Lehmann, T., Marcet, P. L., Graham, D. H., Dahl, E. R., & Dubey, J. P. (2006). Globalization and the population structure of *Toxoplasma gondii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 103*(30), 11423-11428.
- Lellák, J., & Kubíček, F. (1991). *Hydrobiologie (Hydrobiology)*. Praha: Karlova univerzita.
- Levri, E. P., & Lively, C. M. (1996). The effects of size, reproductive condition, and parasitism on foraging behaviour in a freshwater snail, *Potamopyrgus antipodarum*. *Animal Behaviour, 51*(4), 891-901.
- Linardi, P. M., & Santos, J. L. C. (2012). *Ctenocephalides felis felis* vs. *Ctenocephalides canis* (Siphonaptera: Pulicidae): some issues in correctly identify these species. *Revista brasileira de parasitologia veterinária, 21*, 345-354.
- Loot, G., Aulagnier, S., Lek, S., Thomas, F., & Guégan, J. F. (2002). Experimental demonstration of a behavioural modification in a cyprinid fish, *Rutilus rutilus* (L.), induced by a parasite, *Ligula intestinalis* (L.). *Canadian Journal of Zoology, 80*(4), 738-744.
- Lopes, P. C., French, S. S., Woodhams, D. C., & Binning, S. A. (2021). Sickness behaviors across vertebrate taxa: proximate and ultimate mechanisms. *Journal of Experimental Biology, 224*(9), jeb225847.
- Maizels, RM, & McSorley, HJ (2016). Regulace imunitního systému hostitele hlístovými parazity. *Journal of Allergy and Clinical Immunology, 138* (3), 666-675.
- Maksimowich, D. S., & Mathis, A. (2000). Parasitized salamanders are inferior competitors for territories and food resources. *Ethology, 106*(4), 319-329
- Mansur, M. D., & da Silva, M. D. O. (1999). Description of glochidia of five species of freshwater mussels (Hyriidae: Unionoidea) from South America. *Malacologia, 41*(2), 475-483.
- Martín-Vega, D., Garbout, A., Ahmed, F., Wicklein, M., Goater, CP, Colwell, DD, & Hall, MJ (2018). 3D virtuální histologie na rozhraní hostitel/parazit: vizualizace hlavního manipulátoru, *Dicrocoelium dendriticum*, v mozku jeho mravenčího hostitele. *Vědecké zprávy, 8* (1), 1-10.

- McGraw, K. J., & Hill, G. E. (2000). Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid-and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1452), 1525-1531.
- McElroy, E. J., & De Buron, I. (2014). Host performance as a target of manipulation by parasites: a meta-analysis. *The Journal of Parasitology*, 100(4), 399-410.
- Meireles, L. R., Galisteo Jr, A. J., Pompeu, E., & Andrade Jr, H. F. (2004). *Toxoplasma gondii* spreading in an urban area evaluated by seroprevalence in free-living cats and dogs. *Tropical medicine & international health*, 9(8), 876-881.
- Meyers, T. R., Millemann, R. E., & Fustish, C. A. (1980). Glochidiosis of salmonio fishes. IV. Humoral and tissue responses of Coho and Chinook Salmon to experimental infection with *Margaritifera margaritifera* (L.)(Pelecypoda: Margaritanidae). *The Journal of Parasitology*, 274-281.
- Michalakis, Y., & Hochberg, ME (1994). Parazitické účinky na rysy životní historie hostitele: přehled nedávných studií. *Parazit*, 1 (4), 291-294.
- Milinski, M., & Bakker, T. (1990). Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*, 344(6264), 330-333.
- Modesto, V., Ilarri, M., Souza, A. T., Lopes-Lima, M., Douda, K., Clavero, M., & Sousa, R. (2018). Fish and mussels: importance of fish for freshwater mussel conservation. *Fish and Fisheries*, 19(2), 244-259.
- Mohammed, R. S., Reynolds, M., James, J., Williams, C., Mohammed, A., Ramsubhag, A., ... & Cable, J. (2016). Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions. *Oecologia*, 181(3), 911-917.
- Moore, J. (2002). *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press on Demand.
- Morand, S., Cribb, T. H., Kulbicki, M., Rigby, M. C., Chauvet, C., Dufour, V., ... & Sasal, P. (2000). Endoparasite species richness of New Caledonian butterfly fishes: host density and diet matter. *Parasitology*, 121(1), 65-73.
- Moret, Y., & Schmid-Hempel, P. (2000). Survival for immunity: the price of immune system activation for bumblebee workers. *Science*, 290(5494), 1166-1168.
- Mostowy, R., & Engelstädter, J. (2011). Vliv změny prostředí na koevoluční dynamiku hostitel-parazit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1716), 2283-2292.

- Mougeot, F., Martinez-Padilla, J., Blount, J. D., Pérez-Rodríguez, L., Webster, L. M. I., & Pierny, S. B. (2010). Oxidative stress and the effect of parasites on a carotenoid-based ornament. *Journal of Experimental Biology*, 213(3), 400-407.
- Müller, C. B., & Schmid-Hempel, P. (1993). Exploitation of cold temperature as defence against parasitoids in bumblebees. *Nature*, 363(6424), 65-67.
- Nasiri, V., Teymurzadeh, S., Karimi, G., & Nasiri, M. (2016). Molekulární detekce *Toxoplasma gondii* u hadů. *Experimentální parazitologie*, 169, 102-106.
- Neves, R. J., & Widlak, J. C. (1988). Occurrence of glochidia in stream drift and on fishes of the upper North Fork Holston River, Virginia. *American Midland Naturalist*, 111-120.
- Nezlin, L. P., Cunjak, R. A., Zotin, A. A., & Ziuganov, V. V. (1994). Glochidium morphology of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and glochidiosis of Atlantic salmon (*Salmo salar*): a study by scanning electron microscopy. *Canadian Journal of Zoology*, 72(1), 15-21.
- O'Connell, M. T., & Neves, R. J. (1999). Evidence of immunological responses by a host fish (*Ambloplites rupestris*) and two non-host fishes (*Cyprinus carpio* and *Carassius auratus*) to glochidia of a freshwater mussel (*Villosa iris*). *Journal of freshwater ecology*, 14(1), 71-78.
- Olivier, M., Gregory, DJ, & Forget, G. (2005). Subverzní mechanismy, kterými mohou parazité *Leishmania* uniknout imunitní reakci hostitele: signalizační hledisko. *Clinical microbiology reviews*, 18 (2), 293-305.
- Österling, E. M., Ferm, J., & Piccolo, J. J. (2014). Parasitic freshwater pearl mussel larvae (*Margaritifera margaritifera* L.) reduce the drift-feeding rate of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Environmental biology of fishes*, 97(5), 543-549.
- Paling, J. E. (1968). A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *Journal of Experimental Biology*, 48(3), 533-544.
- Panha, S. (1990). The site survey and the study on reproductive cycles of freshwater pearl mussels in the central part of Thailand. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 49(3), 240-257.
- Parodiz, J. J., & Bonetto, A. A. (1963). Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia*, 1(2), 179-213.
- Pedersen, AB, Altizer, S., Poss, M., Cunningham, AA, & Nunn, CL (2005). Vzorce hostitelské specifity a přenosu mezi parazity divokých primátů. *Mezinárodní časopis pro parazitologii*, 35 (6), 647-657.

- Pekkarinen, M., & Englund, V. P. (1995). Description of unionacean glochidia in Finland, with a table aiding in their identification. *Archiv für Hydrobiologie*, 515-531.
- Pelabon, C., Borg, Å. A., Bjelvenmark, J., Barber, I., Forsgren, E., & Amundsen, T. (2005). Do microsporidian parasites affect courtship in two-spotted gobies?. *Marine Biology*, 148(1), 189-196.
- Perdoncini, G., Pasquali, A. K. S., Mariani, F., Cembranel, D. J., & Escopelli, K. S. (2010). Prevalência de *Toxoplasma gondii* em aves e suínos: um problema para a saúde pública. *UNOESC e Ciência-ACBS*, 1(1), 57-64.
- Perrin, N., & Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist*, 155(1), 116-127.
- Perry, R. D., & Fetherston, J. D. (1997). *Yersinia pestis*--etiologic agent of plague. *Clinical microbiology reviews*, 10(1), 35-66
- Pflugfelder, O. (1951). Über das Parasit-Wirtsverhältnis von Anodontaglochidien und Spiegelkarpfen (*Cyprinus carpio* L.). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 15(2), 119-133.
- Piechocki, A., & Dyduch-Falniowska, A. (1993). Mięczaki (Mollusca), małże (Bivalvia). Państwowe Wydawn. Nauk
- Poff, B., Koestner, K. A., Neary, D. G., & Henderson, V. (2011). Threats to riparian ecosystems in Western North America: an analysis of existing literature 1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 47(6), 1241-1254.
- Poulin, R. (1995). "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *International journal for parasitology*, 25(12), 1371-1383.
- Poulin, R. (1996). The evolution of life history strategies in parasitic animals. *Advances in Parasitology*, 37, 107-134.
- Poulin, R. (2011). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton university press.
- Rathke, J. (1797). Om Dam-Muslingen. *Naturhistorie Selskabets Skrifter*, 4, 139-179.
- Rey, S., Moiche, V., Boltana, S., Teles, M., & MacKenzie, S. (2017). Behavioural fever in zebrafish larvae. *Developmental & Comparative Immunology*, 67, 287-292.
- Rivera, M. T., Souza, A. P. D., Araujo-Jorge, T. C., De Castro, S. L., & Vanderpas, J. (2003). Trace elements, innate immune response and parasites.
- Roberts, A. D., & Barnhart, M. C. (1999). Effects of temperature, pH, and CO₂ on transformation of the glochidia of *Anodonta suborbiculata* on fish hosts and in vitro. *Journal of the North American Benthological Society*, 18(4), 477-487.

- Rogers-Lowery, C. L., Dimock Jr, R. V., & Kuhn, R. E. (2007). Antibody response of bluegill sunfish during development of acquired resistance against the larvae of the freshwater mussel *Utterbackia imbecillis*. *Developmental & Comparative Immunology*, 31(2), 143-155.
- Rosenqvist, G., & Johansson, K. (1995). Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish. *Animal Behaviour*, 49(4), 1039-1045.
- Sasal, P., Morand, S., & Guégan, J. F. (1997). Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 149, 61-71.
- Sasal, P. (2006). Nest guarding in a damselfish: evidence of a role for parasites. *Journal of fish biology*, 68(4), 1215-1221.
- Seshaiya, R. V. (1941). Tadpoles as hosts for the glochidia of the freshwater mussel. *Current Science*, 10, 535-536.
- Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., ... & Vilà, M. (2013). Dopady biologických invazí: co je co a jak dál. *Trends in ecology & evolution*, 28 (1), 58-66.
- Simková, A., Desdevises, Y., Gelnar, M., & Morand, S. (2000). Co-existence of nine gill ectoparasites (*Dactylogyrus*: Monogenea) parasitising the roach (*Rutilus rutilus* L.): history and present ecology. *International Journal for Parasitology*, 30(10), 1077-1088.
- Simon, J. H., Miller, D. L., Fouchier, R. A., Soares, M. A., Peden, K. W., & Malim, M. H. (1998). The regulation of primate immunodeficiency virus infectivity by Vif is cell species restricted: a role for Vif in determining virus host range and cross-species transmission. *The EMBO journal*, 17(5), 1259-1267.
- Slavík, O., Horký, P., Douda, K., Velíšek, J., Kolářová, J., & Lepič, P. (2017). Parasite-induced increases in the energy costs of movement of host freshwater fish. *Physiology & behavior*, 171, 127-
- Smith, H. D. (1973). Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 30(7), 947-964.
- Smith, D. G. (2001). *Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea*. John Wiley & Sons.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 344-358.
- Šafránková, M. (2018). Antropozoonózy způsobené endoparazity.

- Taeubert, J. E., & Geist, J. (2013). Critical swimming speed of brown trout (*Salmo trutta*) infested with freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidia and implications for artificial breeding of an endangered mussel species. *Parasitology research*, *112*(4), 1607-1613.
- Tenter, A. M., Heckeroth, A. R., & Weiss, L. M. (2000). *Toxoplasma gondii*: from animals to humans. *International journal for parasitology*, *30*(12-13), 1217-1258.
- Thomas, F., Adamo, S., & Moore, J. (2005). Parasitic manipulation: where are we and where should we go?. *Behavioural processes*, *68*(3), 185-199.
- Thomas, G. R., Taylor, J., & Garcia de Leaniz, C. (2014). Does the parasitic freshwater pearl mussel *M. margaritifera* harm its host?. *Hydrobiologia*, *735*(1), 191-201.
- Tocque, K. (1993). The relationship between parasite burden and host resources in the desert toad (*Scaphiopus couchii*), under natural environmental conditions. *Journal of Animal Ecology*, *68*, 683-693.
- Tompkins, D. M., & Begon, M. (1999). Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitology today*, *15*(8), 311-313.
- Trail, D. R. S. (1980). Behavioral interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycles. *The American Naturalist*, *116*(1), 77-91.
- Treasurer, J. W., Hastie, L. C., Hunter, D., Duncan, F., & Treasurer, C. M. (2006). Effects of (*Margaritifera margaritifera*) glochidial infection on performance of tank-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, *256*(1-4), 74-79.
- Tschirren, B., Bischoff, LL, Saladin, V., & Richner, H. (2007). Stav hostitele a imunita hostitele ovlivňují zdatnost parazitů v systému ptáků a ektoparazitů. *Funkční ekologie*, *21* (2), 372-378.
- Vanderploeg, H. A., Liebig, J. R., & Gluck, A. A. (1996). Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): the importance of size and polyunsaturated fatty acid content. *Journal of Great Lakes Research*, *22*(1), 36-45.
- Vinson, S. B. (1977). Insect host responses against parasitoids and the parasitoid's resistance: with emphasis on the Lepidoptera-Hymenoptera association. In *Comparative pathobiology* (pp. 103-125). Springer, Boston, MA.
- Vojvodic, S. (2010). *Evolutionary ecology of fungal parasites in honey bees*. University of Copenhagen, Faculty of Life Sciences, Department of Agriculture and Ecology, Centre for Social Evolution.

VOLF, Petr. *Paraziti a jejich biologie*. Autor Petr Horák. Vyd. 1. V Praze: Triton, 2007. 318 s., [8] s. obr. příl. .: ISBN 978-80-7387-008-9.

Votava, M. (2001). *Lékařská mikrobiologie obecná*. Neptun.

Vörösmarty, C. J., McIntyre, P. B., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... & Davies, P. M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *nature*, 467(7315), 555-561.

Wächtler, K., Dreher-Mansur, M. C., & Richter, T. (2001). Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionoida). In *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida* (pp. 93-125). Springer, Berlin, Heidelberg

Walker, K. F. (1981). Ecology of freshwater mussels in the River Murray. Australian Water Resources Council technical paper 63. *Ecology of freshwater mussels in the River Murray. Australian Water Resources Council Technical Paper*, 63(63), 0.

Watters, G. T. (1996). Small dams as barriers to freshwater mussels (Bivalvia, Unionoida) and their hosts. *Biological conservation*, 75(1), 79-85.

Watters, G. T., & O'Dee, S. H. (1998). Metamorphosis of freshwater mussel glochidia (Bivalvia: Unionidae) on amphibians and exotic fishes. *The American Midland Naturalist*, 139(1), 49-57.

WATTERS, G. T., & O'DEE, S. H. (1999). Glochidia of the freshwater mussel *Lampsilis* overwintering on fish hosts. *Journal of Molluscan Studies*, 65(4), 453-459.

Watters, G. T., O'Dee, S. H., & Chordas III, S. (2001). Patterns of vertical migration in freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida). *Journal of Freshwater Ecology*, 16(4), 541-549.

Webster, J. (1994). The effect of *Toxoplasma gondii* and other parasites on activity levels in wild and hybrid *Rattus norvegicus*. *Parasitology*, 109(5), 583-589.
doi:10.1017/S0031182000076460

Wengström, N., Wahlqvist, F., Näslund, J., Aldvén, D., Závorka, L., Österling, M. E., & Höjesjö, J. (2016). Do individual activity patterns of brown trout (*Salmo trutta*) alter the exposure to parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) larvae?. *Ethology*, 122(9), 769-778.

Whitfield, P. J. (1979). *The biology of parasitism: an introduction to the study of associating organisms*. University Park Press.

- Williams, E. S., Yuill, T., Artois, M., Fischer, J., & Haigh, S. A. (2002). Emerging infectious diseases in wildlife. *Revue scientifique et technique-Office international des Epizooties*, 21(1), 139-158.
- Williams, J. D., Warren Jr, M. L., Cummings, K. S., Harris, J. L., & Neves, R. J. (1993). Conservation status of freshwater mussels of the United States and Canada. *Fisheries*, 18(9), 6-22.
- Wilson, E. O., & MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wood, E. M. (1974). Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Zoology*, 173(1), 1-13.
- Woolhouse, M. E., Taylor, L. H., & Haydon, D. T. (2001). Population biology of multihost pathogens. *science*, 292(5519), 1109-1112.
- Yin, F., Sun, P., Tang, B., Dan, X., & Li, A. (2015). Immunological, ionic and biochemical responses in blood serum of the marine fish *Trachinotus ovatus* to poly-infection by *Cryptocaryon irritans*. *Experimental parasitology*, 154, 113-117.
- Young, M., & Williams, J. (1984). reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. I. Field studies. *Archiv fur hydrobiologie*.
- Zahner-Meike, E., & Hanson, J. M. (2001). Effect of muskrat predation on naiads. In *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida* (pp. 163-184). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Ziuganov, V. V. (2005, July). A long-lived parasite extending the host life span: the pearl mussel *Margaritifera margaritifera* elongates host life by turns out the program of accelerated senescence in salmon *Salmo salar*. In *Doklady Biological Sciences* (Vol. 403, No. 1, pp. 291-294). Nauka/Interperiodica.

8 Přílohy

Příloha 1: Reakce ryb na glochidie, chování glochidi, vliv glochidie na ryby

Reakce ryb na glochidie					
Druh mlže	Druh ryby	Vliv	DOI	Rok vydání	Autor
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Rhodeus amarus</i>	Nižší spotřeba kyslíku u napadených jedinců	10.1007/s00442-019-04504-y	2019	Methiling
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Rhodeus amarus</i>	Zvýšená rychlost metabolismu na začátku parazitace glochidiiemi	10.1007/s00442-019-04504-y	2019	Methiling
<i>Villosa iris</i>	<i>Ambloplites rupestris</i>	Tvorba antigenů proti glochidiím	10.1080/02705060.1999.9663656	1998	O'Connell
<i>Villosa iris</i>	<i>Carassius auratus</i>	Tvorba antigenů proti glochidiím	10.1080/02705060.1999.9663656	1998	O'Connell
<i>Villosa iris</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Tvorba antigenů proti glochidiím	10.1080/02705060.1999.9663656	1998	O'Connell
<i>Elliptio complanata</i>	<i>Anguilla rostrata</i>	Vytváření protilátek	10.1016/j.fsi.2013.03.247	2016	Lentz
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Zvýšená dýchací frekvence	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Nižší pohybová aktivita	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Ztráta hmotnosti	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Bez vlivu na příjem potravy	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Slabší reakce na okolní prostředí a predátory	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.

<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Zvýšená dýchací frekvence	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Nižší reakce na lov potravy	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Hodnoty hematokritu se nelišili	10.1007/s00436-019-06300-2	2019	Marwaha
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Snižování hmotnosti v závislosti závažnosti infekce	10.1007/s00436-019-06300-2	2019	Marwaha
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Encystované lamely byly významně tlustší a delší u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Nižší počet slizničních buněk u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Žádné detekovatelné zvětšení sleziny u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Významnému zvětšení sleziny infikovaných na konci parazitace	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Nebyl zaznamenán významný rozdíl v průměrném hematokritu u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Frekvence ventilace se zvětšovala dle zátěže infekčnosti glochidiemi	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez významného rozdílu v délce vidlice mezi parazitovanými a neparazitovanými rybami	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Zvýšená rychlost metabolismu napadených ryb	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Maximální metabolická rychlost u vyššího zamoření	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší hematokrit u infikovaných ryby	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Přechodný vliv na růst a hmotnosti u mladých nakažených ryb	10.1016/j.aquaculture.2006.02.031	2006	Treasurer
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Imunitní reakce u dříve infikovaných hostitelů glochidiemi	10.1016/j.aquaculture.2006.02.031	2006	Treasurer

<i>Utterbackia imbecillis</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Nízké hladiny rybích anti-glochidiových protilátek	10.1016/j.dci.2006.05.011	2006	Rogers-Lowery
<i>Utterbackia imbecillis</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Protilátek specifických pro glochidie v séru infikovaných ryb zvýšené	10.1016/j.dci.2006.05.011	2006	Rogers-Lowery
<i>Utterbackia imbecillis</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Koncentrace protilátek proti glochidii v hlenu u infikovaných ryb vyšší	10.1016/j.dci.2006.05.011	2006	Rogers-Lowery

Chování glochidií					
Druh mlže	Druh ryby	Vliv	DOI	Rok vydání	Autor
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Postupné klesání migrační aktivity	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a spol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Nižší migrační schopnost	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a spol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Žádný vliv na denní pohyb	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a spol.
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Zvýšená dýchací frekvence	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Nižší pohybová aktivita	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Ztráta hmotnosti	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Ptychobranhus occidentalis</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Bez vlivu na příjem potravy	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Slabší reakce na okolní prostředí (predátory)	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Zvýšená dýchací frekvence	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol
<i>Venustaconcha pleasii</i>	<i>Etheostoma caeruleum</i>	Nižší reakce na lov potravy	10.1016/j.anbehav.2011.07.015	2011	Crane a spol

<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Nižší tělesná teplota v jarních měsících	10.1242/jeb.184903	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší tělesná teplota v zimních měsících	10.1242/jeb.184904	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Setrvání v původním toku	10.1242/jeb.184905	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez vlivu na vzdálenost migrace	10.1242/jeb.184906	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší denní pohyb	10.1242/jeb.184907	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Obývání menších oblastí toků na jaře a podzim	10.1242/jeb.184908	2019	Horký a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Lov potravy výrazně klesající s vyšší infekčností glochidií	10.1111/eff.12322	2018	Filipson a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Pohybová aktivita klesající s vyšší infekčností glochidií	10.1111/eff.12323	2018	Filipson a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Snižování agresivního chování v závislosti na intenzitě infekčnosti glochidií	10.1111/eff.12324	2018	Filipson a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Tmavší zbarvení těla hostitele	10.1111/eff.12324	2018	Filipson a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Žádná změna v délce vidlice	10.1111/eth.12524	2016	Wengstrom a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Žádný vliv na růst hostitele	10.1111/eth.12524	2016	Wengstrom a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší pohybová aktivita v červnu	10.1111/eth.12524	2016	Wengstrom a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší aktivita migrace	10.1111/eth.12524	2016	Wengstrom a spol.
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Ovlivněná vzdálenost migrace	10.1111/eth.12524	2016	Wengstrom a spol.

Vliv glochidií na ryby					
Druh mlže	Druh ryby	Vliv	DOI	Rok vydání	Autor
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Menší aktivita hostitelských ryb	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a kol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Aktivita bez významného vlivu po opuštění všech glochidií	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a kol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Méně migrujících ryb	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a kol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Nezaznamenaný žádný vliv na chování infikovaných ryb	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a kol.
<i>Anodonta anatina</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Výskyt infikovaných ryb dále od břehu	10.1111/fwb.12357	2014	Horký a kol.
<i>Lampsilis siliquoidea</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Bez významného rozdílu stresu mezi infikovanými a neinfikovanými rybami	10.1007/s10750-016-2895-3	2018	Douda a kol.
<i>Lampsilis siliquoidea</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Kortizol zaznamenán v plazmě hostitelských ryb 24 hodin po napadení	10.1007/s10750-016-2895-3	2018	Douda a kol.
<i>Margaritifera laevis</i>	<i>Oncorhynchus masou masou</i>	Pomalý růst	10.1007/s10201-017-0514-2	2017	Ooue
<i>Margaritifera laevis</i>	<i>Oncorhynchus masou masou</i>	Bez růstu v post-parazitickém období	10.1007/s10201-017-0514-2	2017	Ooue
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Zvýšená tělesná hmotnost u infikovaných ryb	10.1007/s10750-019-03994-4	2021	Chowdhury
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Pomalejší růst napadených ryb	10.1007/s10750-019-03994-4	2021	Chowdhury
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Přechodný vliv na růst a hmotnosti u mladých nakažených ryb	10.1016/j.aquaculture.2006.02.031	2006	Treasurer
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Imunitní reakce u dříve infikovaných hostitelů glochidiemi	10.1016/j.aquaculture.2006.02.031	2006	Treasurer

<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez rozdílu hmotnosti mezi infikovanými a neinfikovanými	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez významu v délce vidlice	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Žádný vliv na velikost	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez rozdílu mezi počtem ulovené kořisti	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Výrazné snížení lovu potravy s vyšší intenzitou zamoření	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez významných rozdílů v rybí aktivitě	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší zatížení glochidiální infekcí vedlo k nižší aktivitě ryb	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez rozdílu v celkovém počtu iniciovaných interakcí	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Agresivní interakce klesala s vyšším zátěžím glochidiální infekce	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Napadené ryby vykazovali tmavší zbarvení	10.1111/eff.12324	2016	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Úhyny ryb po zamoření glochidiami	10.1007/s00436-013-3314-6	2013	Taeubert
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Nízké zamoření glochidí bez vlivu na plavecký výkon ryb	10.1007/s00436-013-3314-6	2013	Taeubert
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Plavecký výkon ryb omezen s vyšším zatížením glochidiální infekce	10.1007/s00436-013-3314-6	2013	Taeubert
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez významného rozdílu v délce vidlice	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Vyšší hematokrit než ryby nezamořené	10.1007/s00436-017-5413-2	2017	Filipsson

<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Zanedbatelné účinky na žábry	10.1139/z94-003	1994	Nezlin
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo salar</i>	Bez úmrtí infikovaných	10.1139/z94-003	1994	Nezlin
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Encystované lamely byly významně tlustší a delší u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Nižší počet slizničních buněk u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Žádné detekovatelné zvětšení sleziny u napadených ryb	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Zvětšení sleziny ke konci parazitace	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Bez rozdílu v hematokritu	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Salmo trutta</i>	Frekvence ventilace se zvětšovala dle zátěže infekčnosti glochidii	10.1007/s10750-013-1515-8	2014	Thomas
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Rhodeus ocellatus</i>	Obtíže s dýcháním s vyšší mírou infekčnosti glochidii na hostitelích	10.1093/biolinnean/bly178	2018	Methling
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Vyšší spotřeba energie u napadených jedinců	10.1016/j.physbeh.2017.01.010	2017	Slavík a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Vyšší náklady na energii v nočních hodinách u napadených ryb	10.1016/j.physbeh.2017.01.010	2017	Slavík a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Větší množství pohybu v noci u napadených ryb	10.1016/j.physbeh.2017.01.010	2017	Slavík a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Vyšší enzymy aminotransferázy u napadených ryb	10.1016/j.physbeh.2017.01.010	2017	Slavík a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Nižší tělesné hmotnosti s vysokou mírou zamoření	10.1007/s10530-016-1319-7	2016	Douda a kol

<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Tělesná hmotnost konstantní při nízké míře zamoření	10.1007/s10530-016-1319-7	2016	Douda a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Změna biochemického složení u infikovaných ryb	10.1007/s10530-016-1319-7	2016	Douda a kol
<i>Sinanodonta woodiana</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Zvýšení laktátdehydrogenázy, alkalické fosfatázy a aspartáttransaminázy	10.1007/s10530-016-1319-7	2016	Douda a kol
<i>Utterbackia imbecillis</i>	<i>Lepomis macrochirus</i>	Imunitní reakce u dříve infikovaných hostitelů glochidiemi	10.1645/0022-3395(2003)089[0051:ARO BSL]2.0.CO;2	2003	Rogers

