

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Důsledky biologických invazí ve vodním prostředí  
z hlediska interakcí parazit-hostitel: *Sinanodonta woodiana*  
jako modelový příklad**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Tereza Nejedlá**

**Obor studia: Ochrana krajiny a využívání přírodních zdrojů**

**Vedoucí práce: Ing. Karel Douša, Ph.D.**

© 2020 ČZU v Praze

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Důsledky biologických invazí ve vodním prostředí z hlediska interakcí parazit-hostitel: *Sinanodonta woodiana* jako modelový příklad" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 4.7.2020

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu bakalářské práce Ing. Karlu Doudovi, PhD. za poskytnutí všech potřebných dat, za zodpovězení na všechny mé otázky a pomoc při zpracovávání statistických údajů. Dále bych také ráda poděkovala Ing. Barboře Vodákové za ochotu a Ing. Juanu Felipemu Escobaru Calderonovi za poslání záznamů k analytickému zhotovení.

# **Důsledky biologických invazí ve vodním prostředí z hlediska interakcí parazit-hostitel: *Sinanodonta woodiana* jako modelový příklad**

## **Souhrn**

Bakalářská práce je zaměřena na důsledky, které způsobují invazní, parazitické druhy v nově osídlených ekosystémech se zaměřením na obranyschopnost původních hostitelských druhů.

V teoretické části práce jsou stručně popsány možné dopady po introdukování invazních parazitických druhů do nového prostředí. Následuje kapitola pojednávající o parazitismu ve vodním prostředí a jejich působení na hostitele. Klíčovou kapitolou rešerše je část zaměřená na obranné mechanismy původních druhů ryb, která popisuje možné způsoby obranného chování u ryb před potenciálními parazitickými organismy. V bakalářské práci jsou prezentovány obranné mechanismy ryb, včetně sociálního chování, při kterém se ryby snaží parazitům buďto vyhnout, snížit aktivitu, redukovat počet parazitů či vytvořit dostatečně velké rybí hejno. Dále jsou diskutovány sekundární obranné mechanismy, jejichž součástí je primárně samotný imunní systém ryby. Zbylá část rešerše obsahuje možné behaviorální změny v chování po napadení parazitem.

Praktická část bakalářské práce se skládá z pilotního experimentu, který je zaměřen na behaviorální reakce hořavky očkáté (*Rhodeus ocellatus*), pokud se nachází v blízkosti parazitických larev sladkovodního mlže škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*). V experimentu byli jedinci hořavek monitorováni v plastových arénách, ve kterých probíhala expozice parazitickým larvám v environmentálně realistických koncentracích. Po provedení experimentu jsem pomocí dvou neparametrických testů a jednoho parametrického zjišťovala, v jaké míře mají ryby tendenci se glochidiím vyhýbat, nebo jestli pohlaví, či velikost ryb mohou také při vyhýbání hostitele hrát určitou roli.

**Klíčová slova: biologické invaze, vodní prostředí, management vodních ekosystémů**

# **The consequences of biological invasions in the aquatic environment in terms of the parasite-host interactions: *Sinanodonta woodiana* as a model case**

## **Summary**

The bachelor thesis is focused on the consequences of invasive parasitic species in newly populated ecosystems, with a focus on the defences of native host species.

The theoretical part of the thesis briefly describes the potential impacts after introducing invasive parasitic species into the new environment. The following is a chapter on parasitism in aquatic environments and their effect on hosts. Central chapter in the review part is a chapter focused on the defence mechanisms of native fish species, which describes possible ways of defensive behaviour in fish from potential parasitic organisms. The bachelor thesis presents the defence mechanisms of fish, including social behaviour in which fish try to either avoid parasites, reduce activity, reduce quantity of parasites or create a large enough fish shoal. Secondary defence mechanisms are also discussed, primarily involving the immune system of the fish itself. The remainder of the review part contains possible behavioral changes in behavior after the parasite attack.

The practical part of the bachelor's thesis consists of a pilot experiment focused on the behavioural responses of the *Rhodeus ocellatus* when it is located near parasitic larvae of the *Sinanodonta woodiana*. In the experiment, *Rhodeus ocellatus* were monitored in plastic arenas in which exposure to parasitic larvae took place at environmentally relevant concentrations. After conducting the experiment, I used several tests to determine the extent to which fish tend to avoid glochidia, or if gender, or fish size, may also play a role in host avoidance.

**Keywords: biological invasions, aquatic environment, management of aquatic ecosystems**

# Obsah

<b>1 Úvod .....</b>	<b>- 1 -</b>
<b>2 Cíl práce.....</b>	<b>- 2 -</b>
<b>3 Literární rešerše.....</b>	<b>- 3 -</b>
<b>3.1 Biologické invaze .....</b>	<b>- 3 -</b>
3.1.1 Fáze biologických invazí .....	- 3 -
<b>3.2 Invazní druhy .....</b>	<b>- 4 -</b>
3.2.1 Invazní druhy ve vodních ekosystémech .....	- 4 -
3.2.2 Dopady invazních druhů na původní druhy ve vodních ekosystémech..	- 5 -
<b>3.3 Parazitismus.....</b>	<b>- 6 -</b>
3.3.1 Parazité.....	- 6 -
3.3.2 Hostitelé .....	- 7 -
3.3.3 Modelový vztah parazita s hostitelem .....	- 7 -
<b>3.4 Obranné mechanismy ryb .....</b>	<b>- 8 -</b>
3.4.1 Sociální chování.....	- 8 -
3.4.1.1 Vyhýbání před parazity .....	- 8 -
3.4.1.2 Redukce aktivity.....	- 9 -
3.4.1.3 Redukce počtu parazitů .....	- 9 -
3.4.1.4 Vytváření hejn.....	- 10 -
3.4.2 Imunitní systém ryb .....	- 10 -
3.4.2.1 Vrozené (nespecifické) obranné mechanismy.....	- 10 -
3.4.2.2 Získané (specifické) obranné mechanismy .....	- 13 -
<b>3.5 Behaviorální reakce ryb po nakažení.....</b>	<b>- 14 -</b>
<b>4 Metodika .....</b>	<b>- 15 -</b>
<b>4.1 Experimentální druhy.....</b>	<b>- 15 -</b>
4.1.1 Hořavka očkátá ( <i>Rhodeus ocellatus</i> ) .....	- 15 -
4.1.2 Škeblice asijská ( <i>Sinanodonta woodiana</i> ) .....	- 16 -
<b>4.2 Průběh experimentu.....</b>	<b>- 17 -</b>
4.2.1 Popis arény.....	- 17 -
4.2.2 Experimentální běh .....	- 17 -
<b>5 Výsledky.....</b>	<b>- 18 -</b>
<b>5.1 Statistické vyhodnocení .....</b>	<b>- 18 -</b>
<b>5.2 Výsledky .....</b>	<b>- 18 -</b>
5.2.1 Chování jedinců jako celku.....	- 18 -
5.2.2 Chování jedinců rozdělených do skupin dle určitých kritérií .....	- 19 -
5.2.2.1 Porovnání dle pohlaví .....	- 19 -

5.2.2.2	Porovnání dle velikostní a hmotnostní kategorie .....	- 20 -
<b>6</b>	<b>Diskuze .....</b>	<b>- 23 -</b>
<b>7</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>- 25 -</b>
<b>8</b>	<b>Literatura.....</b>	<b>- 26 -</b>
<b>9</b>	<b>Seznam obrázků .....</b>	<b>- 34 -</b>
<b>10</b>	<b>Seznam tabulek .....</b>	<b>- 35 -</b>
<b>11</b>	<b>Seznam grafů.....</b>	<b>- 36 -</b>

# 1 Úvod

Šíření invazních druhů rostlin a živočichů celosvětově roste a je jednou z hlavních příčin globálních změn životního prostředí (Vitousek et al., 1996; Mack et al., 2000). Wilcove et al. (1998) tvrdí, že šíření invazních druhů je pro biologickou rozmanitost hrozbou, a to na druhém místě za ztrátou stanoviště biologického druhu. Invazní druhy nejen že napadají samotné původní rostliny a živočichy, ale také poškozují půdu a znečišťují vodu, které původní rostliny a živočichové potřebují k přežití.

Za modelový příklad invazního druhu byla v této bakalářské práci použita škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*), která se na konci 20. století objevila v České republice (Beran, 2008) a je považována za nejběžnějšího invazního sladkovodního mlže. Původem pochází z východní Asie, zejména z povodí řek Amur a Yangtze. Její rychlá adaptace na nové prostředí ji dovoluje se rozšiřovat téměř po celém světě (Kraszewski, 2007). Patří mezi unikátní invazní druhy, vyniká nevyklým parazitárním larválním stádiem. Její životní cyklus zahrnuje larvu neboli glochidii, která se potřebuje zachytit do tkáně sladkovodních ryb, aby dokončila svůj vývoj juvenilního jedince (Kat, 1984).

Hlavním cílem této práce bylo zaměřit se na působení škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*) na hořavku očkatou (*Rhodeus ocellatus*) a poskytnout nové informace o behaviorálních mechanismech obrany ryb vůči parazitům. Tyto informace mohou přispět ke zvýšení efektivity managementu biologických invazí ve sladkovodním prostředí.



## 2 Cíl práce

Cílem této práce je získání nových informací o dopadu působení invazních druhů mlžů s parazitickým stádiem, konkrétněji škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*), na sladkovodní druhy ryb a o obranném chování hostitelských ryb. V rešeršní části je pojednáno o behaviorálních strategiích ryb při obraně před parazity a dále o imunitních procesech v těle živočichů.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Biologické invaze

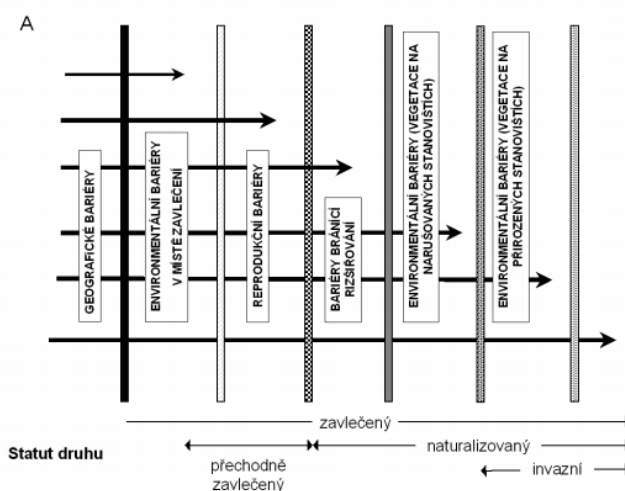
Poslední dobou zaznamenáváme čtenější biologické invaze v důsledku globalizace a zvýšeného ochodování mezi zeměmi (Raghavan et al, 2013; Humair et al., 2015; Chapman et al, 2016). Proto se v posledních desetiletí zvýšil počet studií zabývajících se biologickými invazemi a interakcemi mezi druhy původními a zavlečenými (Pyšek & Richardson, 2008; Simberloff et al., 2013; Šeat, 2015; Zengeya et al., 2017).

Dopady invaze introdukovaných druhů mohou být značné, poněvadž paraziti mohou škodit na několika úrovních. Zaprvé, dominantní invazní druhy zvládají ve větší míře ovlivňovat původní druhy. Zadruhé, dopady jejich šíření můžou zasáhnout vyšší trofické úrovně, tudíž se původní duhy, a dokonce i celé ekosystémy dokáží zcela změnit. A zatřetí, invazní druhy způsobují i závažné ekonomické dopady a mohou ohrozit i lidské zdraví (Thomaz et al, 2015).

Richardson et al. (2000) uvádějí, že biologická invaze je proces, kdy se nepůvodní druhy šíří mimo areál svého přirozeného výskytu. Při tomto procesu je třeba, aby dané taxony překonaly určité bariéry nového regionu a vyrovnaly se s abiotickými a biotickými podmínkami nového prostředí.

#### 3.1.1 Fáze biologických invazí

Proces biologických invazí se skládá ze tří základních fází – transport, usídlení a samotné šíření (Liebhold, 2000). První etapou při biologické invazi je transport, kdy dochází k přemístění (úmyslně nebo neúmyslně) určitého druhu ze svého původního místa výskytu do nového prostředí. Po proniknutí do nového prostředí musí daný jedinec založit životaschopnou populaci („usídlení“), jinak následuje jeho uhynutí. Poslední fází je samotné šíření, kdy se populace začíná hojně šířit. Schopnost daného jedince projít každou z těchto fází určuje úspěch invaze (Canning-Clode, 2015).



**Obrázek 1** – Průběh invaze, kdy dochází k překonávání bariér (Pyšek a kol., 2008)

## 3.2 Invazní druhy

Donedávna probíhaly invaze biologických druhů převážně na oceánských ostrovech, v některých těchto oblastech dodnes introdukované druhy zastupují velkou část všech druhů. Platí to kupříkladu pro havajské ostrovy, kde je to téměř polovina všech rostlinných druhů, 25 % hmyzu, 40 % ptáků a většina sladkovodních ryb nebo pro Floridu, kde je introdukováno 27 % rostlinných druhů, 8 % hmyzu, 5 % ptáků a 24 % sladkovodních ryb (Simberloff, 2010).

Nepůvodní druhy se v dnešní době dostávají ve velkém množství i na kontinenty. Rozsah invazí stále narůstá, což může potvrdit hned několik existujících údajů. Austrálie, Kanada a Spojené státy americké jsou útočištěm více než 1500 druhů invazních nepůvodních rostlin. Evropské země mají několik set introdukovaných druhů a Jihoafrická republika dokonce sama opatruje až 800 druhů nepůvodních rostlin (Vitousek et al., 1996).

Přestože některé invazní druhy způsobují malé nebo žádné zjistitelné působící vlivy (Havel et al., 2005), mnoho z nich škodí ve velkých rozsazích (Werner et al., 2005). Velké škody se objevují v momentě, kdy se invazní druhy začínají chovat jako tzv. inženýři ekosystémů a rychle tak celé ekosystémy mění (Strayer, 2012). Jones et al. (1994) definoval pojem ekosystémový inženýr pro organismus, který přímo nebo nepřímo mění dostupnost zdrojů pro jiné organismy a to tím, že způsobuje změny fyzikálního stavu v biotických nebo abiotických materiálech. Jones rozlišil inženýry na autogenní a alogenní. Autogenní inženýři zvládají měnit prostředí pomocí endogenních procesů, tyto procesy pozměňují strukturu inženýra, a ten zůstává součástí inženýrského prostředí (např. růst a vývoj stromů v lese), zatímco alogenní inženýři přeměňují jiné živé nebo neživé materiály z jednoho fyzického stavu do druhého (např. vytvořené hráze bobry) (Jones et al., 1997).

### 3.2.1 Invazní druhy ve vodních ekosystémech

Biologické invaze ve vodních ekosystémech mají, stejně jako na souši, nespočet existujících i potenciálních dopadů na původní druhy a celé ekosystémy. Jejich rozšiřování probíhá i v globálním měřítku, jak se již ukázalo v několika případech (Ricciardi, 1998; Bobeldyk et al., 2015). Usnadňování introdukce vodních invazních druhů zapříčinily převážně lidské aktivity jako jsou transport balastní vody, regulace toků, stavba vodních kanálů (Lavoie et al., 1999), ale i nárůst eutrofizace po celém světě (Keller et al., 2011). Výsledky studie Molnara et al. (2008) ukázaly, že více než 80 % všech zjištěných invazí bylo neúmyslných a 31 % se vyskytlo v novém prostředí díky transportu balastní vody. Ovšem zásadní cestou převozu invazních druhů je transport pomocí lodní dopravy (Williams et al., 1988), ten za poslední desítky let mnohonásobně zvýšil svůj objem (Carlton, 1996).

Nepůvodní vodní druhy bývají do značné míry úspěšné, neboť dokáží tolerovat širokou škálu podmínek prostředí. Velmi úspěšnými invazními druhy jsou ty, které se vyznačují velkou tepelnou tolerancí (Bates, 2013), což je velkým benefitem při probíhající změně klimatu (Rahel & Olden, 2008). Některé zase vynikají zvýšenou tolerancí k znečištění ve srovnání s původními druhy (Karatayev et al., 2009). Pro měkkýše je typický rychlý růst, časná zralost a zvýšená plodnost, což přispívá k rychlému nárůstu populace, tím měkkýši zvyšují svou roli kolonizátorů (McMahon, 2002). Jedním takovým zástupcem je sladkovodní mlž korbikula asijská (*Corbicula fluminea*) pocházející z jihovýchodní Asie, která se během minulého století rychle

rozšířila po celém světě (Sousa et al., 2008). Původně byla záměrně introdukována na počátku 20. století na západní pobřeží Severní Ameriky, ale od té doby se rozšířila téměř po celých Spojených státech (Vaughn et al., 2006). V Evropě byla poprvé zaznamenána v roce 1989 na ústí řeky Minho ve Španělsku (Araujo et al., 1993) a nyní je hlavní bentickou složkou fauny, což představuje více než 95 % celkové bentické biomasy (Sousa, 2011).

### 3.2.2 Dopady invazních druhů na původní druhy ve vodních ekosystémech

Dopady invazních druhů mohou být různorodé. Invazní druhy mohou například způsobit zvýšení resuspenze vodního sedimentu, jako to např. činí invazní všežravci kapr obecný (*Cyprinus carpio*) nebo rak červený (*Procambarus clarkii*); ti dokáží přispět k náhlým změnám, od dominance makrofytů k dominanci fytoplanktonu v jezerech (Shin-ichiro et al., 2009). Působení invazního měkkýše jako je slávička mhonotvárná (*Dreissena polymorpha*) má opačný účinek. *Dreissena polymorpha* po introdukci do řeky Hudson dokázala filtrací vody odstranit většinu řas z vodního sloupce, což způsobilo snížení množství potravy pro pelagický zooplankton a zvýšilo množství světla pro cévnaté rostliny (Strayer, 1999). *Orconectes rusticus* nejen že konzumuje makrozoobentos, ale také agresivně konkuruje nativním rakům a ničí hydrofyty, což nepřímo ovlivňuje rybí společenstva (Lodge et al., 2000). Robalo nilský, nazývaný také jako „nilský okoun“ (*Lates niloticus*), byl introdukovan do Viktoriina jezera, kde způsobil značný ekologický dopad na původní druhy (Kitchell et al., 1997; Verschuren et al., 2002).

I nadměrný nárůst makrofytů může značně transformovat stanoviště. Například *Spartina spp.* a rákos obecný (*Phragmites australis*) zvládnou podstatně změnit hydrologii, sedimentaci, průzračnost a živnou půdu jezer, čímž sníží dostupnost daného stanoviště pro jiná společenstva organismů jako jsou např. bezobratlí a ryby (Crooks, 2002). Vysoce invazní neotropický keř Libora měnivá (*Lantana camara*) vyskytující se ve východní Africe slouží jako habitat pro mouchy tse-tse, a tím se zvyšuje výskyt spavé nemoci jak u divokých původních zvířat, tak i u lidí (Greathead, 1968).

Vytvořením nových druhových interakcí a změnou stávajících může introdukovaný druh ovlivnit všechny ekologické úrovně, jako jsou jednotlivci, populace, společenstvo, ale i celý ekosystém. Kromě přímých účinků na původní druhy se mohou vyskytnout i účinky nepřímé. S introdukovanými druhy mohou být také zavlečeni i paraziti, kteří dokáží infikovat původní druhy a využít je jako své hostitele (Kennedy, 1993; Taraschewski, 2006), nebo mohou invazní druhy po introdukci do nového prostředí začít parazitovat sami. Takovým velmi unikátním invazním druhem je škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*) (Reichard et al., 2012).

### 3.3 Parazitismus

Parazitismus je jednou z nejdůležitějších hnacích sil v ekologii, poněvadž ovlivňuje hojnost a distribuci organismů na dané lokalitě a také může velmi ovlivnit i mnoho ekosystémových procesů (Hatcher & Dunn, 2011). Pro úspěšný parazitismus, nebo naopak pro jeho zamezení nastávají u hostitele, ale i u parazita určité změny (James et al., 2008; Bayne, 2009; Ruiz-Raya et al, 2016).

#### 3.3.1 Parazité

Parazité ze svého hostitele odebírají živiny a energii, využívají ochrany a termoregulace prostředí, které poskytuje tělo hostitele (Barnard, 1990). Od predátorů se parazité liší např. velikostí, specializací na konkrétního hostitele, kterého většinou nezabíjejí. Většinu, nebo pouze část svého života stráví s jedním nebo více hostiteli. Během parazitické fáze životního cyklu jsou paraziti závislí na svém hostiteli, zatímco parazit ze vztahu mívá užitek, hostitel bývá poškozen. Aby organismus byl nazýván jako parazit, tak musí splňovat tři podmínky: využívat hostitele jako stanoviště, vytvořit si výživovou závislost a způsobovat újmy svému hostiteli (Anderson & May, 1978).

Existují tři překážky, se kterými se paraziti potýkají při interakci s hostitelem. První je rozšíření na/v novém hostiteli, kdy parazitické skupiny mající ve svém vývoji volně žijící stádium toho dosahují velmi rychle a snadno, avšak pokud tuto fázi nemají, musejí použít jiné metody svého rozšiřování. Druhým problémem, kterému paraziti čelí, je získávání dostatečné energie pro růst a reprodukci. A za třetí, hostitel musí přežít dostatečně dlouho do určité zralosti parazita, kdy se parazit začíná reprodukovat; proto paraziti nepoškozují příliš brzy životně důležité orgány hostitele a dále se paraziti pokoušejí snižovat změny obranného chování hostitele zahrnujícího predaci či zvýšené riziko smrti hostitele (Trail, 1980).

Parazité se rozdělují do několika skupin podle:

##### 1) velikosti

- a. mikroparaziti – mikroskopičtí, lze je zkoumat jen pod mikroskopem
  - převážně prvoci (*Protozoa*)
- b. makroparaziti – vzrůstem větší než mikroparaziti, netřeba při zkoumání mikroskop
  - dvojrodí (*Digenea*), tasemnice (*Cestoda*), hlístice (*Nematoda*), vrtejši (*Acanthocephalans*), jednorodí (*Monogeneans*), členovci (*Arthropoda*)

##### 2) lokace

- a. endoparaziti – parazitují uvnitř hostitele
  - prvoci (*Protozoa*), dvojrodí (*Digenea*), tasemnice (*Cestoda*), hlístice (*Nematoda*) a vrtejši (*Acanthocephalans*)
- b. ektoparaziti – parazitují vně hostitele
  - jednorodí (*Monogeneans*), členovci (*Arthropoda*)
- c. epiparaziti – jako svého hostitele využívá jiného parazita
  - prvoci (*Protozoa*)

### 3) biologické povahy

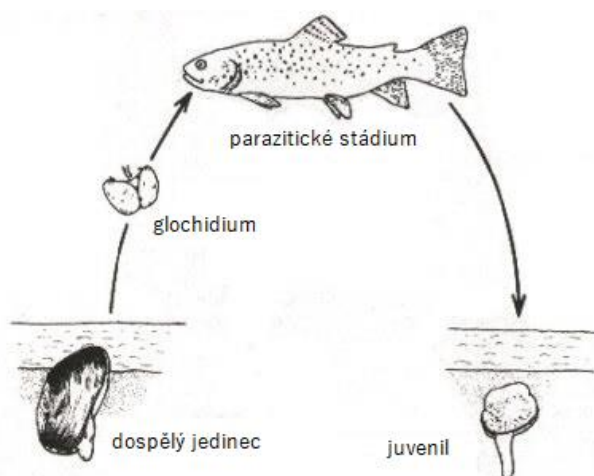
- a. **obligátní** – pro své přežití potřebuje určitý druh hostitele (bez něj nepřežívají), hostitel není příliš zraněn
  - vši (*Anoplura*)
- b. **fakultativní** – dokáží přežít bez hostitele a rozmnožovat se, vyhledávají jakéhokoli dostupného hostitele
  - převážně prvoci (*Protozoa*) několik hlístic (*Nematoda*), několik stejnonožců (*Isopoda*)) (Bush et al., 2001; Dotson, 2019)

#### 3.3.2 Hostitelé

Hostitelskou funkcí je poskytovat parazitovi své zdroje, které mohou být poskytovány pouze pro určité stádium vývoje parazita. Každý hostitel je definován podle toho, kdy je parazitem využíván. **Definitivní hostitelé** jsou organismy, u nichž parazit dosahuje pohlavní zralosti a začíná se rozmnožovat. **Mezihostitelé** jsou ti, kteří jsou potřební pouze pro část životního cyklu parazita; buďto mohou být vhodné pro parazitickou metamorfózu, nebo vývoj, nebo obojí. **Parateničtí hostitelé** nemusí být do životního cyklu parazita zapojeni, neboť pouze usnadňují parazitu přenos do definitivního hostitele. **Náhodní hostitelé** jsou charakterizováni jako organismy, kteří mohou být infikováni, ale nejsou zapojeni do reprodukčního procesu parazita (Bush et al., 2001).

#### 3.3.3 Modelový vztah parazita s hostitelem

Ve střeoevropském ekosystému je jedním ze zástupců parazitů ryba hořavka, parazituje na sladkovodních mlžích z čeledi Unionidae (Reichard et al, 2006), klade do žaberních aparátů mlže své jikry. Po invazi druhu škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*) se hořavka stala hostitelem tohoto invazního druhu, při parazitaci škeblice asijská vypouští glochidia a ta se přichytávají do tkání sladkovodních ryb (Douda et al., 2012).



**Obrázek 2** - Rozmnožovací cyklus sladkovodních mlžů (*Unionidae*) (Tereza Nejedlá, 2020 – upraveno dle Nordsieck)



### 3.4 Obranné mechanismy ryb

Ryby jsou důležité pro vodní ekosystém a jsou často využívány jako hostitelé parazitických organismů. Pro parazity jsou velice atraktivním hostitelem, poněvadž se výrazně pohybují a díky tomu šíření parazitů může mít velký rozptyl. Z tohoto důvodu se v přírodních ekosystémech vzácně vyskytují ryby, které infikovány nejsou (Barber et al., 2000).

Většina ryb je proto nucena nést parazitickou zátěž, parazité na ně vyvíjejí značný tlak, který může ohrozit i jejich zdraví. V důsledku těchto selekčních tlaků na hostitelské druhy ryb začaly vznikat obranné mechanismy, které pomáhají rybám při vypořádání se s tlaky parazitů (Horký et al., 2014; Klemme et al., 2020).

#### 3.4.1 Sociální chování

První obrannou strategií proti parazitům je sociální chování (Barber et al., 2000). Takové chování je různorodé, od mírných akcí až po výrazné změny v chování.

##### 3.4.1.1 Vyhýbání před parazity

Tento jev může nastat na úrovni hostitelského stanoviště, kdy se hostitelé vyhýbají stanovištím, v nichž je možné riziko infekce.

Například experimenty Poulina a FitzGerala (1988, 1989) ukázaly, že *Gasterosteus aculeatus* a *Gasterosteus wheatlandi* byly schopny detekovat ektoparazitické klanonožce a vyhýbat se stanovištím s možným výskytem daného parazita. Při přítomnosti parazitického *Argulus canadensis* poblíž dna se začaly ryby přemisťovat ke hladině a tím minimalizovaly kontakt s vysoce infekčně rizikovým stanovištěm. U obdobného experimentu s koljuškami tříostnými (*Gasterosteus aculeatus*) bylo zjištěno, že se potencionální hostitel může při sexuálním výběru vyhýbat infikovaným jedincům. V období tření se fyziologicky samcům intenzivně zbarvuje tělo dočervena a tím se stávají pro samice atraktivními. Pokud však samec je infikován parazitem, začíná se jeho stav zhoršovat a dochází i ke snížení intenzity červeného zbarvení, gravidní samice se poté od těchto jedinců distancují, neboť jejich cílem je najít zdravého jedince, který by byl vhodný pro výchovu potomstva (Milinski & Bakker, 1990).

Při laboratorní výzkumu Karvonen et al. (2004), kde rybím hostitelem byl pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*) napadán parazitní motolicí *Diplostomum spathaceum*, bylo zjištěno, že ryby jsou schopny reagovat na přítomnost daného parazita a dokáží se mu vyhnout. Dalším vyzorovanými poznatky bylo, že ryby ve skupinách se lépe vyhýbají parazitickým stanovištím než ryby solitérní (Mikheev et al., 2013).

Velmi zajímavou studií vyhýbavého chování popsala studie Klemme a Karvonen (2016), která poskytuje důkazy o vyhýbání se parazitům, kde si rybí jedinci naučili spojovat vizuální signály s rizikem infekce. Při této studii bylo 60 jedinců pstruha obecného (*Salmo trutta*) označeno viditelnými elastomerními implantáty. Bylo zkoumáno, zdali by za přirozených podmínek mohli pstruzi jako hostitelé schopni užívat vizuální podněty, jako je např. barva, tvar přechodných hostitelů či jiné vizuální podněty naznačující infekci.

O dva roky později Klemme a Karvonen se zaměřili na to, zda vytváření páru stejného druhu může ovlivnit chování související s vyhýbáním se parazitům. Prokázalo se, že po

vytvoření dvojice ryb, které nedávno byly v expozici s parazitem, se zlepšilo vyhýbavé chování při následujících setkání obou se stejným parazitem. Dále se ukázalo, že v párech se smíšenou expoziční historií historie většího jedince ovlivnila společné vyhýbání se parazitu. Výsledky daly najevo, že skladba sociálního prostředí může výrazně ovlivnit individuální chování vůči parazitům. (Klemme & Karvonen, 2018).



**Obrázek 3-** Samec koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) během doby tření  
a) infikovaný parazitickými organismy (vzhledem se podobá samici), b) neinfikován (Tereza Nejedlá, 2020 – upraveno dle Kuhn a Warren Photographic)

#### 3.4.1.2 Redukce aktivity

Jedním z dalších způsobů, jak vodní hostitelé dokáží snížit infekční nebezpečí, je snížit svou celkovou pohybovou aktivitu. Při experimentu se skokanem křiklavým (*Rana clamitans*) bylo dokázáno, že tento druh žab dokáže snížit svou aktivitu až o 25-33 % v momentě, kdy je vystaven působení larválních cercárií motolice *Echinostoma sp.* (Thiemann & Wassersug, 2000). Studie na rybách Poulin et al. (1991) také prokázala, že aktivita hostitele může interakci parazit-hostitel ovlivnit. Experimentálním druhem byl siven americký (*Salvelinus fontinalis*), který v laboratorních akváriích byl parazitován klanonožci (*Copepoda*). Ryby byly vystaveny parazitům dvakrát, kde v průběhu prvního běhu bylo prokázáno, že u pohybově neaktivních ryb byla infekce nižšího rázu, zatímco druhý běh prokázal u pohybově aktivnějších ryb větší množství parazitů. Bohužel podobných studií je velmi málo a také nevíme, jestli při experimentech jsou hostitelské odpovědi zcela podobné jako za přirozených podmínek.

#### 3.4.1.3 Redukce počtu parazitů

V některých případech k snižování množství parazitů na hostitelských rybách dokáží být nápomocny i např. krevety, pro které jsou parazitické organismy potravou. Krevety jsou samy o sobě známy převážně díky čistícím schopnostem, kdy zcela dokáží vyčistit zakalenou vodu. U některých ryb a krevet je symbióza tak dobře vyvinutá, že krevety jsou zvány ke vstupu do úst a žaberních dutin daných ryb (Limbaugh et al., 1961). Alexandra Grutter z Univerzity v Queenslandu a Austrálii v průběhu svých výzkumů zjistila, že průměrný „čistič“ dokáže



odstranit za den z rybího povrchu až 1218 parazitů (Grutter, 1996). Ovšem pokud zabráníme hostiteli se k „čističům“ dostat, jejich nálož parazitů se může zvětšit až 4,5krát (Grutter, 1999).

#### 3.4.1.4 Vytváření hejn

Tvorba rybích hejn snižuje riziko predace (Magurran, 1990), zvyšuje rychlost při nalézání potravy (Pitcher et al., 1982) či zlepšuje ochranu daného území (McRobert & Bradner, 1998). Na druhé straně jednotlivci mohou zažít po připojení k hejnu vyšší stupeň konkurence (Krause, 1994) a také zvýšení rizika parazitické nákazy (Poulin, 1999).

Několik studií prokázalo, že vytváření hejn někdy zvyšuje riziko parazitismu, ale také ho může v jiném případě snižovat. Kupříkladu studie Poulina a FitzGerala (1989) zaznamenala, že život ve skupině může vést k nižšímu riziku napadení volně plavajícími ektoparazity. Výsledky pokusu poukázaly na to, že ryby vystavené parazitům měly tendenci tvořit větší hejna než ryby bez parazitického ohrožení.

Pozice v hejnu může také hrát významnou roli, což potvrdil experimentu Warda et al. (2002), kdy bylo zjištěno, že ryby v přední polovině byly s větší pravděpodobností parazitovány než jedinci v zadní části hejna. Dále bylo vyzorováno, že jedinci v přední části byly větší velikosti než v zadní části hejna.

Godin et al. (1988) provedl výzkum, při němž byl experimentální druh tetra žhavá (*Hemigrammus erythrozonus*) vystaven nepříznivým podmínkám. Z výsledků vyplynulo, že po zvětšení velikosti hejna tetra dokázala detekovat podnět, benefiční účinky se nicméně začaly objevovat, jakmile se velikost hejna zvětšila až na 20 ryb. O pár let později Côté a Gross (1993) poukázali na experimentu se slunečnicemi velkoploutvými (*Lepomis macrochirus*), že hejna o větší hustotě trpěly menší plísňovou infekcí, než samotářští jedinci či menší hejna.

### 3.4.2 Imunitní systém ryb

V případě že se ryba neubrání před parazity pomocí sociálního chování, nastává obrana pomocí imunitního systému. Imunitní systém ryb je na rozdíl od vyšších obratlovců jednoduchý a nediferencovaný. Hlavními lymfoepitelovými orgány ryb jsou brzlík, ledviny a slezina (Press & Evensen, 1999). Systémy se vyvinuly ve vrozenou (nespecifickou) a získanou (specifickou) imunitu. Vrozenou imunitu má jedinec od narození, kdežto získaná imunita se rozvíjí až po narození, po setkání organismu s určitým konkrétním patogenem.

#### 3.4.2.1 Vrozené (nespecifické) obranné mechanismy

##### Povrchové bariéry

Povrchové bariéry jsou první překážkou, se kterou se patogenní mikroorganismy setkávají, je nutné, aby jedinci měli jakousi prvotní prevenci proti usazení parazita na povrchu těla. Mezi povrchové bariéry patří žaberní sliznice, kůže, žábry a gastrointestinální trakt. Sliznice vylučuje hlen zajišťující nejméně tři různé typy obranných funkcí. Zaprvé, hlen dokáže přerušovat zakládání nových populací mikrobů,

zadruhé, působí jako bariéra, kterou je třeba překročit, a zatřetí, obsahuje celou řadu humorálních faktorů s antimikrobiálními vlastnostmi (Bols et al., 2001). Povrch kůže jako epidermální integrita je pro ryby nezbytný, mj. také udržuje osmotickou rovnováhu a vylučují se jím mikroorganismy. Epidermální hojivá reakce u ryb dokáže být mimořádně rychlá. Žábry jsou považovány za důležitou cestu vstupu mikroorganismů, produkují pro svou obranu hlen. Gastrointestinální trakt je vystlán sliznicí, která je v mnoha ohledech podobná kůži, různé funkce střeva (nízké pH, sekrece trávicích enzymů, sekrece žluči) vytvářejí extrémně nepřátelské prostředí pro potenciální patogeny (Roberts, 2012).

### Humorální parametry

V tělních tekutinách ryb je řada rozpustných látek, které mají ochrannou funkci – dokáží inhibovat růst mikroorganismů. Podle způsobu jejich aktivity jsou rozděleny na:

- a) růstové inhibitory (transferiny, interferony)
- b) inhibitory enzymů produkovaných patogeny
- c) lysiny (komplement, lysozym)
- d) precipitiny a aglutininy (C-reaktivní protein, lektiny) (Roberts, 2012)

#### a) růstové inhibitory

**Transferin** je globulární glykoprotein, je hlavním transportním proteinem železa, nachází se v séru a sekretu všech obratlovců.

**Interferon** je cytokin s nespecifickou antivirovou funkcí, je důležitý při obraně proti virové infekci v hostitelských buňkách. (Uribe et al., 2011).

#### b) inhibitory enzymů produkovaných patogeny

V rybím séru a dalších tělních tekutinách jsou přítomny různé inhibitory proteázy, jejichž hlavní úlohou je udržování homeostázy tělních tekutin. Účastní se také na akutních fázových reakcích při obraně proti patogenům (Magnadóttir, 2006).

#### c) lysiny

**Lysozym** je enzym, který hydrolyzuje některé kyseliny, nachází se v rybím hlenu, séru a tkáních bohatých na leukocyty (Ellis, 1999). Lysozym má antibakteriální účinky, podporuje fagocytózu a také přímo aktivuje polymorfonukleární leukocyty a makrofágy (Roberts, 2012).

**Komplement** obsahuje soustavu více než 35 rozpustných plazmatických proteinů. Aktivace komplementu je klíčová při mikrobiálním zabíjení, fagocytóze, zánětlivých reakcích a produkci protilátek (Holland & Lambris, 2002). Aktivace komplementu probíhá dvěma způsoby – alternativní cestou komplementu (*the alternative complement pathway (ACP)*) a klasickou cestou komplementu (*the classical complement pathway (CCP)*). Klasická cesta komplementu je stimulována imunitními komplexy antigen-protilátka, zatímco alternativní cesta komplementu je zahájena kontaktem s určitými polysacharidy buněčné stěny mikrobiálních buněk (Van Muiswinkel, 1995).

d) precipitiny a aglutininy

**C-reaktivní protein** (*C-reactive protein (CRP)*) je protein, který je přítomen v séru. Hlavní biologická funkce CRP je schopnost rozpoznávat patogeny a poškozené buňky hostitele (Volanakis, 2001). Běžně se vyskytuje ve velmi nízkých koncentracích a jeho hladina je rychle zvyšována během zánětlivých reakcí. Avšak u mnoha druhů ryb je CRP v poměrně vysokých koncentracích. CRP dokáže reagovat s fosforylcholinem, který se vyskytuje v povrchových strukturách bakterií, hub a parazitů (Ellis, 1999).

**Lektiny** jsou proteiny schopné vázat určité cukry, člení se podle jejich strukturálních charakteristik do několika skupin (C-, F-, P-, R- nebo S-). Skupiny C- a F- jsou hlavními formami vyskytující se v rybách (Roberts, 2012), převážně ve vajíčkách, hlenu a séru (Ellis, 1999).

### Nespecifické buněčné faktory

Při nespecifických obranných mechanismech se podílí několik typů buněk:

- a) fagocyty (makrofágy, neutrofilny)
- b) přírodní cytotoxické buňky (*Natural cytotoxic cells (NCC)*) – eozinofily, bazofily, žírné buňky (Roberts, 2012)

a) fagocyty

**Makrofágy** jsou buňky rozšířené v tkáních, žlábrách a tělních tekutinách, ale hlavním výskytem jsou retikuloendoteliální buňky v ledvinách a slezině (u některých druhů i v srdeční síni) (Roberts, 2012). Jejich funkce je fagocytární, mají silně intracelulární antimikrobiální obranu (Hodgkinson et al., 2015).

**Neutrofilny** jsou jedny z prvních buněk, které se objevují v místě zánětu. Nachází se ve velkém počtu v kostní dřeni (Borregaard, 2010).

Fagocytóza je nejstarším nástrojem obrany proti cizímu tělesu., je to v podstatě pohlcení cizího patogenu buňkou a posléze jeho rozpuštění lytickými enzymy. Proces fagocytózy je vyvolán interakcí povrchových molekul patogenu s receptory přítomnými na fagocytárních buňkách (Desjardins et al., 2005). Povrch fagocytů má mnoho receptorů, které jsou schopné rozpoznávat a dekódovat své příbuzné ligandy vytlačené na povrchu fagocytárního cíle a spouštět pohlcení. Tyto receptory mohou přímo rozpoznávat částici nebo rozpoznávat cíle, které jsou potaženy opsonickými molekulami (Moretti & Blander, 2014). Fagocytóza následně spouští několik dalších antimikrobiálních mechanismů. Pravděpodobně nejdůležitější a neznámější z těchto mechanismů je produkce reaktivních meziproduktů kyslíku (tj. superoxidových radikálů) a dusíku (tj. oxidu dusnatého), o nichž je známo, že zabíjejí požití mikroby obsažené ve fagolysosomech (Neumann et al., 2001).

b) přírodní cytotoxické buňky (*Natural cytotoxic cells (NCC)*)

**NCC** spolupracují s ostatními nespecifickými efektorovými mechanismy, tím poskytují vrozenou rezistenci během reakce na akutní stres (Jaso-Freidmann et al., 2001).

#### 3.4.2.2 Získané (specifické) obranné mechanismy

Získaná imunita vstupuje do ochrany proti infekcím vytvářením specifických rozpustných protilátek (humorální imunita), membránově vázanými receptory T-buněk (imunita zprostředkovaná buňkami) a vytvářením paměťových buněk (Roberts, 2012).

Lymfocyty specifické imunity se dělí do dvou skupin, T-lymfocyty a B-lymfocyty. Zrají v primárních lymfatických orgánech, pro T-lymfocyty je to thymus, pro B-lymfocyty kostní dřeň. T-lymfocyty jsou odpovědné za buňkami zprostředkovanou specifickou imunitu, rozpoznávají antigeny pomocí receptoru TCR. B-lymfocyty produkují protilátky rozpoznávající antigeny pomocí receptoru BCR. K zahájení imunitní odpovědi je však potřeba kooperace dalších buněčných populací, jako jsou například pomocné T-lymfocyty (Th) zajišťující regulační funkce nebo toxické T-lymfocyty (Tc) zprostředkující cytotoxické aktivity (Toman a kol., 2009).

Humorální imunita spoléhá na produkci rozpustné protilátky (imunoglobulinu), zatímco buněčně zprostředkovaná imunita se týká imunitních odpovědí, které jsou zprostředkovány řadou buněk (převážně lymfocytů a makrofágů).

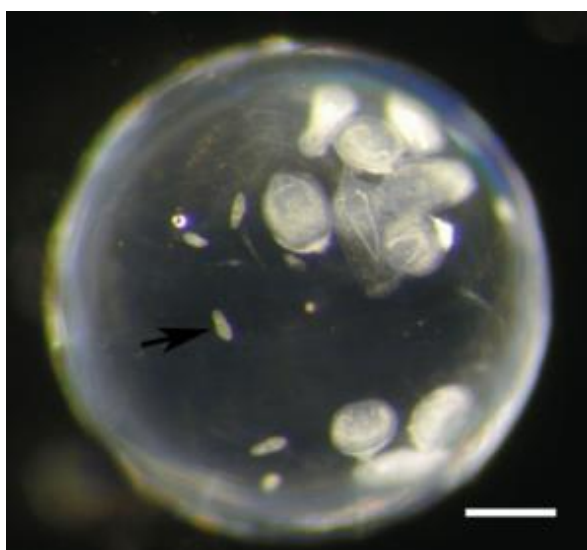
Za jev imunologické paměti jsou zodpovědné paměťové buňky, díky kterým se při příštím styku s parazitem vytvoří rychlejší obranyschopnost (Roberts, 2012).

### 3.5 Behaviorální reakce ryb po nakažení

V důsledku infikace hostitelských ryb parazity se u ryb objevují značné změny v chování (Shirakashi & Goater, 2005; Horký et al., 2014).

Při studii Crowdena a Brooma (1980) bylo zjištěno, že po infikaci ryby motolicí *Diplostomum spathaceum* dochází ke snižování únikového chování. Rybám se po parazitickém působení zakalují oči, a jelikož se skrz zákal dostane jen omezené množství slunečního světla, jsou ryby nuceny se přemístit z hlubších vod k hladině, kde se stávají jednodušší kořistí pro racky a rybáky. Stejný zákal se objevil mladých koljušek, kde došlo k rozšíření metacerkárií (Scharsack & Kalbe, 2014). U některých dalších infikovaných ryb byly zjištěny podobné změny ve výběru stanoviště. Například infikované plotice obecné (*Rutilus rutilus*), které po požití plerocerkoidní larvy *Ligula intestinalis* začaly být méně aktivní, se začaly pohybovat blízko vodní hladiny, kdežto neinfikované poblíž dna (Loot et al., 2002). Stejná reakce nastala u koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*), kdy infikovaní jedinci tasemnicí *Schistocephalus solidus* se dostávali do vyšších vrstev vodního sloupce (LoBue & Bell, 1993). V obou případech se ukázalo, že plerocerkoidy dokáží nadnášet těla ryb a ponoření poté bývá pro ryby velice obtížné.

Seppälä et al. (2008) se také zabýval behaviorálními změnami parazitovaných ryb. Prokázal, že infikovaná hejna obsahovala méně jedinců, a že se často infikované ryby dělily do samostatných skupin. Rovněž se u infikovaných ryb zvyšovala možná pravděpodobnost ptačí predace, zatímco neinfikované ryby při možné predaci začaly pevněji udržovat svá hejna. Obdobná studie Krause a Godina (1994) vyzorovala, že u parazitovaných ryb nedochází k takové míře shlukování. Navíc bylo zjištěno, že parazitované ryby, které byly součástí hejna, měly tendenci zaujímat okrajové pozice.



**Obrázek 4-** Zralé a nezralé metacerkárie *Diplostomum pseudospathaceum* v oku koljušek (Scharsack & Kalbe, 2014)

## 4 Metodika

V této kapitole je popsán laboratorní experiment, při kterém byly pozorovány změny chování hořavky očkaté (*Rhodeus sericeus*) v důsledku blízkosti glochidiální larvy škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*). Celý experiment byl proveden během srpna-října v roce 2019.

### 4.1 Experimentální druhy

#### 4.1.1 Hořavka očkatá (*Rhodeus ocellatus*)

Hořavka očkatá, také nazývána jako hořavka asijská, se původně vyskytovala ve východní části Asie (Číně, Rusku, Korei, Japonsku a Taiwanu), nicméně v dnešní době se začala i záměrně importovat a prodávat jako okrasná jezírková a akvarijní ryba (v Německu, příležitostně i v České republice). Jedná se o malý druh ryb preferující jezera a stojaté části řek, druh, který dorůstá maximální velikosti 9 cm a vzhledem připomíná jediný náš původní druh hořavek – hořavku duhovou (*Rhodeus sericeus*). Tělo hořavek je silně zploštělé a za střelemi umístěna krátká postranní čára, dalším charakteristickým znakem je modravý pruh táhnoucí se středem boků (Dungel & Řehák, 2005; Adámek & Jurajda, 2016).

Hořavky vynikají svým neobvyklým způsobem reprodukce, k němuž potřebují sladkovodního mlže (Mills & Reynolds 2004). Na počátku celé reprodukce se samci zbarvují dočervena, někteří z nich brání svá teritoria v blízkosti sladkovodního mlže a lákají samice, jiní si osvojují plíživé chování. Samci, kteří nehájí svá území, se pokoušejí uvolňovat spermie nad inhalačním sifonem mušlí, zatímco teritoriální samci vydávají různé množství spermií a vyvíjejí agresi vůči konkurentům. V průběhu celého dění se samičkám začínají vyvíjet dlouhá kladélka, která slouží k umístění vajíček na žábry mušle přes exhalantní sifon (Smith et al., 2004).

Při studii Smitha et al. (2000) se prokázalo, že samice hořavek převážně preferují škebli říční (*Anodonta anatina*), velevruba malířského (*Unio pictorum*) a velevruba nadmutého (*Unio tumidus*), zatímco škebli rybníčné (*Anodonta cygnea*) se vyhýbají. Dále bylo zjištěno, že se vyhýbají jedincům, kteří už obsahují velké množství embryí. Po nalezení vhodného sladkovodního mlže následuje samotné kladení vajíček, kdy samička ukládá svá vajíčka do jeho žaber. Po odplavání samice pryč od mlže se objevuje na scéně samec, který vhání do vody velké množství spermií. Aby došlo ke spojení vajíčka a spermie, musí spermie projít přes exhalantní sifon. Vývoj embryí uvnitř mlže trvá přibližně 1 měsíc, následně se z nich stávají plovoucí larvy o velikosti 8,2 mm (Aldridge, 1999).



#### 4.1.2 Škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*)

*Sinanodonta woodiana* původně pochází z východní a jihovýchodní Asie, konkrétněji řek Yangtze a Amur, kde se nacházela převážně před svou expanzí do různých částí světa. (Bolotov et al., 2016). Jedná se o bentický druh žijící v mělkém sedimentu a tolerující nízkou kvalitu vody z hlediska organického, i anorganického znečištění (Konečný et al., 2018). Patří do čeledi Unionidae (Beran, 2008), která je v dnešní době považována za nejohroženější sladkovodní taxon na světě (Lopes-Lima et al., 2017). *S. woodiana* získává potravu převážně filtrací planktonu z vody (Beran, 1998) a svým vzhledem připomíná škebli rybníčnou (*Anodonta cygnea*), či škebli říční (*Anodonta anatina*), liší se však od nich kulatějším tvarem (Beran, 2014) a výrazněji tlustější stěnou lastury (Kubín, 2013). Lastura je vyztužena uhličitánem vápenatým (McMahon & Bogan, 1991), její délka dosahuje 120-180 mm, výška 90-125 mm a tloušťka 60-80 mm (Beran, 1998). Jedinec se může dožít až 15 let (Popa & Popa, 2006).

V Evropě byl tento druh poprvé zaznamenán v Rumunsku v roce 1979, kdy byl nejpravděpodobněji introdukovan spolu s čínskými rybami jako je tolstolobik bílý (*Hypophthalmichthys molitrix*), tolstolobec pestrý (*Aristichthys nobilis*) a amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*) (Beran, 2008). V následujících letech byly zaregistrovány nálezy ve Francii (Girardi & Ledoux, 1989), Srbsku (Paunovic et al., 2006), v Moldavsku (Munjiu & Shubernetski, 2008), v Itálii (Cappelletti, 2009) Chorvatsku (Lajtner & Crnčan, 2011), ale také i ve Spojených státech amerických (Bulgaria, 2011) nebo na tropických ostrovech (Bolotov et al., 2016). Na českém území *S. woodiana* byla prvně záznamenána v roce 1996 v jednom z meandrů řeky Dyje, o pět let později v Žehuňském rybníce u Chlumce nad Cidlinou (Beran, 2008), třetí potvrzené nálezy byly zaregistrovány v roce 2006 na pobřežích Chropyňského rybníka; celkově bylo nalezeno devatenáct lastur, některé dochovalé, jiné zcela roztroušené. Ve stejném roce poblíž vesnice Mysletín bylo v rybníku Vilímek objeveno deset jedinců a při pozorování v roce 2007 ve městě Hranice byl registrován výkyt dalších šesti exemplářů. Během následujících let začal výskyt *Sinanodonta woodiana* výrazně narůstat. Nejpočetnější pozorování proběhlo během dubna roku 2016, kdy u řeky Moravy, přesněji řečeno v úseku mezi vesnicemi Lobodice a Kojetín, byly zaznamenány až stovky jedinců (Novák, 2019).

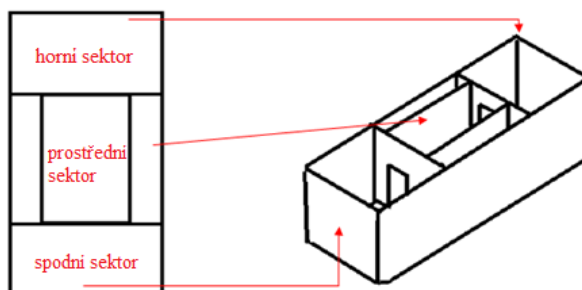


Obrázek 5 - Škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*) (Beran, 2017)

## 4.2 Průběh experimentu

### 4.2.1 Popis arény

Celý experiment proběhl v plastových arénách, jež byly rozděleny na tři sektory, horní, prostřední a spodní. Do každé arény byla nalita voda a mezi sektory vloženy brány. Každý experimentální běh byl zaznamenán pomocí videokamery, díky jejímž záznamům se později mohly běhy pečlivěji sledovat.



**Obrázek 6** - Popis arény (vlastní dokumentace, 2020 - upraveno dle Escobar Calderon)

### 4.2.2 Experimentální běh

Před začátkem každého běhu byla do horního, či spodního sektoru vložena glochidiální larva a do prostředního sektoru jeden jedinec hořavky asijské (*Rhodeus ocellatus*). Běh započal v momentě, kdy došlo k otevření obou bran, od té chvíle se jedinec dokázal samovolně pohybovat po celé aréně a prozkoumávat ji.



**Obrázek 7** - Průběh jednoho běhu – glochidie se nacházejí ve spodním sektorech (vlastní dokumentace, 2020 - upraveno dle Escobar Calderon)

Celý jeden experimentální běh trval 12 minut, kdy se po dvouminutových intervalech do excelové tabulky zaznamenávalo množství času stráveného v každé ze tří sekcí a obecný index pohybu ryb (přechod mezi sektory).

Celkem bylo provedeno 130 běhů, měli jsme 65 jedinců, u každého jedince byly provedeny dva testy.



## 5 Výsledky

### 5.1 Statistické vyhodnocení

Statistické zhodnocení bylo prováděno online na webové stránce pana profesora Iana Neatha, PhD., v softwaru STATISTICA CZ 12 Copyright© statsoft a Microsoft Excel 2016. Ke zpracování dat byly aplikovány tři testy – neparametrický znaménkový test, Fisherův test a T-test.

Neparametrický znaménkový test (jako jediný proveden online) sloužil k vyhodnocení preferenčního chování ryb jako celku při výběru sektorů s glochidii nebo bez glochidie. Pomocí Fisherova testu byl vyhodnocován rozdíl v chování samců a samic při preferování jednotlivých sektorů a pomocí T-testu byl vyhodnocován rozdíl v chování ryb různých velikostí a hmotnostních kategorií při preferování jednotlivých sektorů.

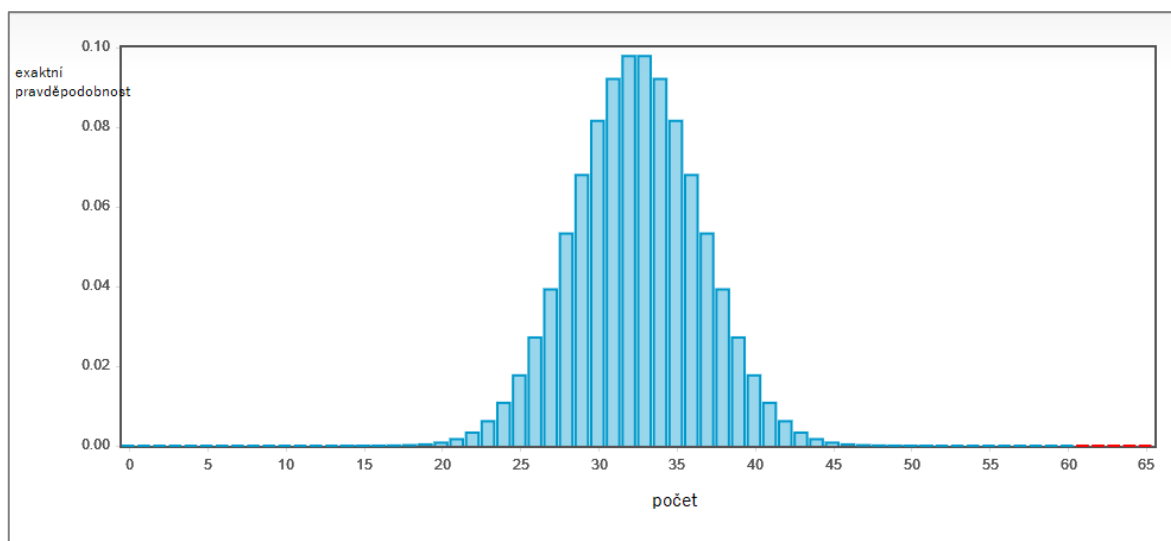
### 5.2 Výsledky

#### 5.2.1 Chování jedinců jako celku

Jak již bylo zmíněno výše, celkový počet zkoumaných jedinců byl 65. Jedinců, kteří strávili v sektoru s glochidii více než 50 % času bylo 61, méně než 50 % času byly 4. Zjistila jsem, že exaktní pravděpodobnost se rovná prakticky 0, tedy nižší než standardně používaná hodnota 0,05, tudíž zamítám nulovou hypotézu a prohlašuji, že počet jedinců, kteří strávili většinu času v sektoru bez glochidii je statisticky významně vyšší než počet jedinců, kteří strávili více času v sektoru s glochidii. Nulová exaktní pravděpodobnost je vyzobrazena v **Grafu 1**.

<i>Znaménkový test</i>	
<b>Parametr</b>	<b>Počet jedinců</b>
<i>Jedinci strávili více času v sektoru bez glochidii</i>	61
<i>Jedinci strávili více času v sektoru s glochidii</i>	4
<i>Celkový počet jedinců</i>	65
<i>p</i>	0,000

**Tabulka 1** - Jedinci preferující sektor bez glochidii



**Graf 1** – Počet jedinců preferující sektor bez glochidií

## 5.2.2 Chování jedinců rozdělených do skupin dle určitých kritérií

### 5.2.2.1 Porovnání dle pohlaví

Z celkového počtu zkoumaných jedinců bylo 29 samců a 36 samic. V následujícím testu, tentokrát Fisherově exaktním testu, jsem zkoumala, zda mezi samci a samicemi je rozdíl v preferování prostorů s glochidii nebo bez.

Díky testu jsem zjistila, že  $p = 0,598 > \alpha = 0,05$ , což vypovídá o tom, že se jedná o rozdíl nesignifikantní, a proto se tedy  $H_0$  nezamítá. Z tabulky (viz **Tabulka 2**) lze vyčíst, že rozdíl mezi samci a samicemi ve vyhýbavém chování není významný.

<i>Fisherův exaktní test</i>			
	<b>Samci</b>	<b>Samice</b>	<b>Celkem</b>
<b><i>Jedinec strávil v sektoru s glochidii <math>\geq 25</math> % celkového času</i></b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>20</b>
<i>Procentuální zastoupení</i>	15,385 %	15,385 %	30,769 %
<b><i>Jedinec strávil v sektoru s glochidii <math>\leq 25</math> % celkového času</i></b>	<b>19</b>	<b>26</b>	<b>45</b>
<i>Procentuální zastoupení</i>	29,231 %	40 %	69,231 %
<b><i>Celkem</i></b>	<b>29</b>	<b>36</b>	<b>65</b>
<i>Procentuální zastoupení</i>	44,615 %	55,385 %	100 %
<b><i>Fisherovo p.</i></b>	<b>p = 0,598</b>		

**Tabulka 2** - Porovnání samců a samic

#### 5.2.2.2 Porovnání dle velikostní a hmotnostní kategorie

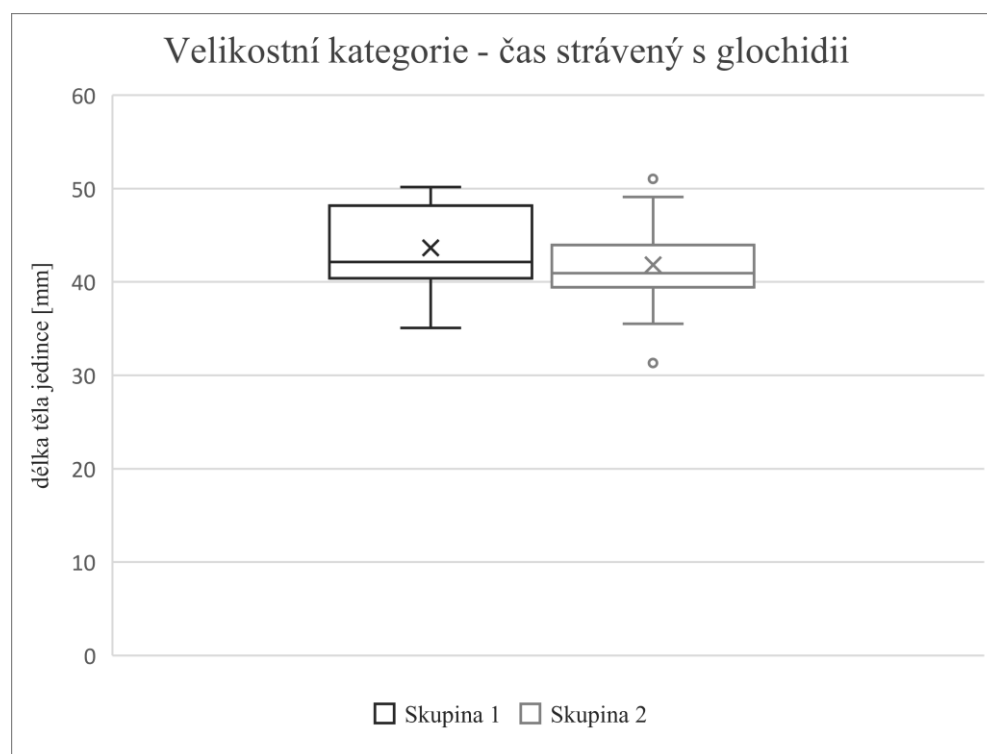
V rámci třetího experimentu byli jedinci rozděleni do dvou skupin podle procenta časového období stráveného s glochidii (nad a pod 25 % času). Jednotlivé hořavky byly zvaženy a změřeny, naměřené hodnoty zpracovány T-testem a zaneseny do krabicových grafů.

Z následující tabulky velikostní kategorie (viz **Tabulka 3**) lze vyčíst, že hodnota  $p = 0,133$ , což je více než  $\alpha = 0,05$ , tudíž nulovou hypotézu o stejnosti středních velikostí ryb obou skupin (nad a pod 25 %) nezamítám. To znamená, že mezi jedinci, kteří trávili alespoň 25 % času v sektoru s glochidii a jedinci, kteří byli v sektoru s glochidii méně než 25 % není žádný rozdíl.

	alespoň 25 % času	méně než 25 % času
<b>Střední hodnota</b>	43,634	41,825
<b>Rozptyl</b>	20,66	15,497
<b>Pozorování</b>	20	45
<b>Hyp. rozdíl stř. hodnot</b>	0	
<b>Rozdíl</b>	32	
<b>t Stat</b>	1,541	
<b>P (T&lt;=t) (1)</b>	0,067	
<b>t krit (1)</b>	1,694	
<b>P (T&lt;=t) (2)</b>	0,133	
<b>t krit (2)</b>	2,037	

**Tabulka 3** – Velikostní kategorie

**Graf 3** znázorňuje výsledné hodnoty dvou skupin souvisejících s délkou těla jedinců. Zde Skupina 1 značí jedince, kteří strávili v sektoru s glochidii alespoň 25 % času a Skupina 2 jedince, kteří strávili v sektoru méně než 25 % času.



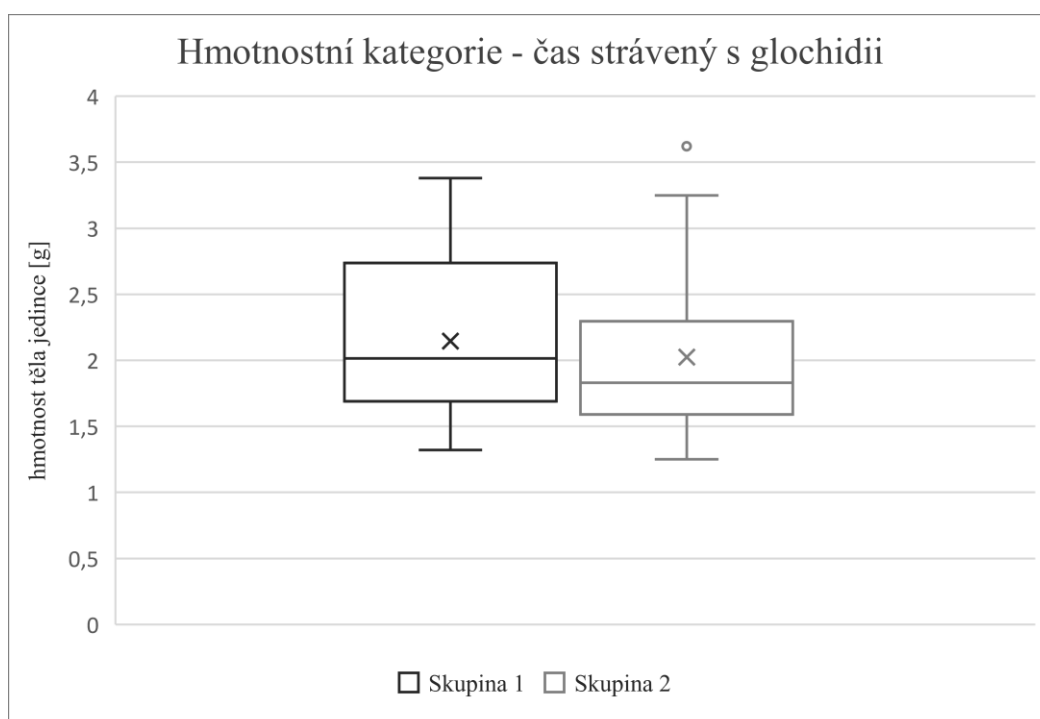
**Graf 2** - Velikostní kategorie

Hodnota  $p$  u hmotnostní kategorie vyšla 0,464, tedy opět více než  $\alpha = 0,05$  (viz **Tabulka 4**). Nulovou hypotézu znovu zamítám a prohlašuji, že mezi oběma skupinami není žádný rozdíl.

	alespoň 25 % času	méně než 25 % času
<b>Střední hodnota</b>	2,145	2,025
<b>Rozptyl</b>	0,366	0,356
<b>Pozorování</b>	20	45
<b>Hyp. rozdíl stř. hodnot</b>	0	
<b>Rozdíl</b>	36	
<b>t Stat</b>	0,741	
<b>P (T&lt;=t) (1)</b>	0,232	
<b>t krit (1)</b>	1,688	
<b>P (T&lt;=t) (2)</b>	0,464	
<b>t krit (2)</b>	2,028	

**Tabulka 4** – Hmotnostní kategorie

**Graf 4** také znázorňuje výsledné hodnoty, tentokrát graf souvisí s hmotností jedinců. Skupina 1 opět značí jedince, kteří strávili v sektoru s glochidii alespoň 25 % času a Skupina 2 jedince, kteří strávili v sektoru méně než 25 % času.



**Graf 3** - Hmotnostní kategorie

## 6 Diskuze

Po vyhodnocení všech videozáznamů s hořavkou očkátou (*Rhodeus ocellatus*) bylo patrné, že se hořavky dokáží glochidiální larvě vyhýbat. V momentě, kdy jedinec navštívil sektor s glochidii se u něho prokázalo značné vyhýbavé chování.

Výsledky prvního testu byly statisticky významné, ukázaly, že hořavky očkáté (*Rhodeus ocellatus*) zvládají detekovat přítomnost glochidií škeblice asijské (*Sinanodonta woodiana*) a vyhýbat se jim. Z 65 zkoumaných jedinců hořavek pouze 4 z nich strávili více než 50 % času v sektoru s glochidii. Statisticky nevýznamné rozdíly vyšly při porovnání chování samců a samic, zde jsem zkoumala, zda se u jednoho z pohlaví neprojeví větší tendence strávit většinu času v sektoru s glochidii. Statisticky nesignifikantně dopadlo i porovnání chování hořavek dle velikostí a hmotnostních kategorií. Sledovala jsem 2 skupiny jedinců dle délky trvání času stráveného s glochidii a zaznamenávala velikosti a hmotnosti jejich jednotlivých členů. Větší a hmotnější jedinci projevovali nepatrně větší tendence trávit v sektoru s glochidii více času, rozdíl byl však zcela minimální. Při provádění testů dle pohlaví, či velikostních a hmotnostních kategorií byly jedinci rozděleni do dvou skupin dle časově jiného parametru. V první skupině byli jedinci, kteří strávili v sektoru s glochidii alespoň 25 % času a v druhé méně než 25 % času. Zde byly procentuální časové hodnoty jiné než u neparametrického znaménkového testu při prvním pokusu, proto výsledky druhého a třetího experimentu lze pouze částečně srovnávat s výsledky pokusu prvního.

Jak jsem již zmínila, obdobné vyhýbavé chování ryb se projevilo v minulosti prováděných jiných obdobných studiích. Například ve studii Karvonen et al. (2004), kde experimentálním druhem byl pstruh duhový; bylo prokázáno, že tato ryba je schopna reagovat na přítomnost parazita motolice *Diplostomum spathaceum* a provádět vyhýbavé chování, díky němuž také došlo ke snížení počtu parazitů. Nebo studie Poulin & FitzGerald (1989) prokázala, že druh *Gasterosteus wheatlandi* byl schopen detekovat ektoparazitického klanonožce. Vyhýbavé chování ryb před parazity je v jiných studiích dobře zdokumentováno. Avšak mé experimenty jsou první, které se snažily brát na zřetel také rozdíly v chování jednotlivých ryb podle pohlaví, nebo délky a hmotnosti jejich těla. Prozatím se však neukázaly žádné výrazné rozdíly v chování daných skupin ryb. Zůstává otázkou, zda se u těchto kategorií nenajdou signifikantnější rozdíly v budoucnu při provádění jiných rozsáhlejších studií. Pro úplnost je nutné se zmínit, že studie Stephenson (2019) se rovněž zabývala rozdílným chováním samců a samic ryb před parazity, ale s tím s rozdílem, že se u obou pohlaví se zkoumalo jejich chování v hejnu.

Změny v plavecké aktivitě ryb v důsledku blízkosti parazitického organismu byly pozorovány u lososa obecného (*Salmo salar*) a pstruha obecného (*Salmo trutta*) ve studii Klemme a Karvonen (2017), jak jsem uvedla výše aktivita lososa byla výrazně menší než aktivita pstruha. Dalším zajímavým poznatkem této studie byla rozdílná zátěž parazity u dvou populací jednotlivců téhož druhu, přičemž každá z těchto populací pocházela z jiné řeky světa.

Ostatní prozatím provedené studie se také zabíraly behaviorálními reakcemi hostitelů vůči parazitům, ale kromě sledování chování se zaměřily na genetické predispozice a imunologické mechanismy. Studie Klemme a Karvonen (2018) se zaměřovala na získanou rezistenci hostitele, kdy po opětovném setkávání s parazitem se jeho vyhýbavé chování

zvýraznilo. Některé ryby, objevující se v blízkosti glochidie a neprokazující viditelné vyhýbavé chování, zvládají být do určité míry vůči parazitům (glochidie) rezistentní; což souvisí s genetickou predispozicí, získanými imunologickými mechanismy, nebo i aktuálním stavem hostitele. Ve studii Klemme a Karvonena (2016) jedinci pstruha obecného (*Salmo trutta*), kteří nebyli vystaveni parazitům poprvé, ale měli za sebou několik expozičních, se ukázali jako více rezistentní. Bylo zjištěno, že daná genetická predispozice, nebo imunologická reakce organismu mohou být pro jedince výhodnější než vyhýbavé chování.

## 7 Závěr

Cílem rešerše této bakalářské práce bylo pojednat o behaviorálních strategiích ryb při obraně před parazity, zejména invazními druhy parazitů, a o imunitních procesech v těle živočichů.

Praktická část zahrnovala experimentální pozorování vyhýbavého chování hostitelského druhu hořavky očkaté (*Rhodeus ocellatus*) před invazním parazitem škeblicí asijskou (*Sinanodonta woodiana*), mimo jiné se zaměřením se na případné rozdílné chování jedinců různého pohlaví, hmotnosti a velikosti. Má bakalářská práce shrnuje nové informace o behaviorálním chování hostitelské ryby vůči parazitu, v praktické části se snaží o jiný úhel pohledu na danou problematiku na příkladu konkrétní ryby a jejího hostitele, tím může být podkladem pro další výzkum na poli dopadu invazních parazitů ve vodním prostředí.



## 8 Literatura

- Adámek, Z., Jurajda, P. 2016. Nepůvodní druhy ryb ve vodách ČR: výzkumný program Rozmanitost života a zdraví ekosystémů, Praha, Vydalo Středisko společných činností AV ČR, v.v.i., pro kancelář Akademie věd ČR, 34 str., 978-80-270-3113-9
- 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.
- Araujo, R., Moreno, D., Ramos, M. 1993. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: *Corbiculidae*) in Europe.
- 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.
- Barnard, C. F. 1990. Parasitism and host behaviour. CRC Press.
- Bates, A. E., McKelvie, C. M., Sorte, C. J., Morley, S. A., Jones, N. A., Mondon, J. A., Bird, T. J., Quinn, G. 2013. Geographical range, heat tolerance and invasion success in aquatic species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280(1772)**: 20131958.
- Bayne, C. J. 2009. Successful parasitism of vector snail *Biomphalaria glabrata* by the human blood fluke (trematode) *Schistosoma mansoni*: a 2009 assessment. *Molecular and biochemical parasitology* **165(1)**: 8-18.
- Beran, L. 1998. Vodní měkkýši ČR. Vlašim: ZO ČSOP Vlašim, 1998. Metodika Českého svazu ochránců přírody.
- Beran, L. 2008. Expansion of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) in the Czech Republic. *Aquatic Invasions* **3(1)**: 91-94.
- Beran, L. 2014. Škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*) – další nepůvodní druh byl nalezen v Poodří. *Podhoří* **2**: 10-11
- Beran, L. 2017. Nepůvodní druhy vodních měkkýšů v ČR. *Fórum ochrany přírody* **3(2017)**: 31-34
- Bobeldyk, A. M., Rüegg, J., Lamberti, G. A. 2015. Freshwater hotspots of biological invasion are a function of species–pathway interactions. *Hydrobiologia* **746(1)**: 363-373.
- Bolotov, I. N., Bepalaya, Y. V., Gofarov, M. Y., Kondakov, A. V., Konopleva, E. S., & Vikhrev, I. V. 2016. Spreading of the Chinese pond mussel, *Sinanodonta woodiana*, across Wallacea: One or more lineages invade tropical islands and Europe. *Biochemical Systematics and Ecology* **67**: 58-64.
- Bols, N. C., Brubacher, J. L., Ganassin, R. C., & Lee, L. E. 2001. Ecotoxicology and innate immunity in fish. *Developmental & Comparative Immunology* **25(8-9)**: 853-873.
- Borregaard, N. 2010. Neurophils, from marrow to microbes. *Immunity* **33(5)**: 657-670.
- Buck, J. C., Weinstein, S. B., & Young, H. S. 2018. Ecological and evolutionary consequences of parasite avoidance. *Trends in ecology & evolution* **33(8)**: 619-632.
- Bulgaria, F. 2011. The first confirmed record of the Chinese pond mussel (*Sinanodonta woodiana*) (Bivalvia: Unionidae) in the United States. *Nautilus* **125(1)**: 41-43.
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W., Seed, J. R., Ndez, J. C. F. 2001. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press.
- Bush, S. E., Clayton, D. H. 2018. Anti-parasite behaviour of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **373(1751)**: 20170196.

- Canning-Clode, J. 2015. General introduction–aquatic and terrestrial biological invasions in the 21st century. In *Biological Invasions in Changing Ecosystems* (pp. 13-20). Sciendo Migration.
- Chapman, D. S., Makra, L., Albertini, R., Bonini, M., Páldy, A., Rodinkova, V., Šikoparija, B., Weryszko-Chmielewska, E., Bullock, J. M. 2016. Modelling the introduction and spread of non-native species: International trade and climate change drive ragweed invasion. *Global Change Biology* **22(9)**: 3067-3079.
- Cappelletti, C., Cianfanelli, S., Beltrami, M. E., Ciutti, F. 2009. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae): a new non-indigenous species in Lake Garda (Italy).
- Carlton, J. T. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology* **77(6)**: 1653- 1655.
- Côté, I. M., Gross, M. R. 1993. Reduced disease in offspring: a benefit of coloniality in sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33(4)**: 269-274.
- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* **97(2)**: 153-166.
- Crowden, A. E., Broom, D. M. 1980. Effects of the eye-fluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*). *Animal Behaviour* **28(1)**: 287-294.
- Desjardins, M., Houde, M., Gagnon, E. 2005. Phagocytosis: the convoluted way from nutrition to adaptive immunity. *Immunological reviews* **207(1)**: 158-165.
- Dotson, J. D. 2019. Parasitism: Definition, Types, Facts & Examples, Sciencing. Sciencing: Making Science Fun for All Ages. Leaf Group Ltd. / Leaf Group Media. Dostupné z: <https://sciencing.com/parasitism-definition-types-facts-examples-13719236.html>
- 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.
- Dungel J., Řehák Z. 2005. Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky. 181 s. 1. vydání, Academia, Praha.
- Ellis, A. E. 1999. Immunity to bacteria in fish. *Fish & shellfish immunology* **9(4)**: 291-308.
- Evans, D. L., Jaso-Freidmann, L. 2001. Nonspecific cytotoxic cells: Pluripotent effectors of innate immunity in teleosts. In *American zoologist* (Vol. 41, No. 6, pp. 1439-1439). 1313 DOLLEY MADISON BLVD, No 402, MCLEAN, VA 22101 USA: SOC INTEGRATIVE COMPARATIVE BIOLOGY.
- Godin, J. G., Classon, L. J., Abrahams, M. V. 1988. Group vigilance and shoal size in a small characin fish. *Behaviour* 29-40.
- Greathead, D. J. 1968. Biological control of Lantana: a review and discussion of recent developments in East Africa. *International Journal of Pest Management C* **14(2)**: 167-175.
- Grutter, A. 1996. Parasite removal rates by the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus*. *Marine Ecology Progress Series* **130**: 61-70.
- Grutter, A. S. 1999. Cleaner fish really do clean. *Nature* **398(6729)**: 672-673.
- Hatcher, M. J., Dunn, A. M. 2011. Parasites in ecological communities: from interactions to ecosystems. Cambridge University Press.
- Havel, J. E., Lee, C. E., Vander Zanden, J. M. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *BioScience* **55(6)**: 518-525.
- Hodgkinson, J. W., Grayfer, L., Belosevic, M. 2015. Biology of bony fish macrophages. *Biology* **4(4)**: 881-906.

- Holland, M. C. H., Lambris, J. D. 2002. The complement system in teleosts. *Fish & shellfish immunology* **12(5)**: 399-420.
- 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.
- Humair, F., Humair, L., Kuhn, F., & Kueffer, C. 2015. E-commerce trade in invasive plants. *Conservation Biology* **29(6)**: 1658-1665.
- Girardi, H., Ledoux, J. C. 1989. Présence d'*Anodonta woodiana* (Lea) en France (Mollusques Lamellibranches Unionidae). *Publications de la Société Linnéenne de Lyon* **58(9)**: 286-290.
- James, C. T., Noyes, K. J., Stumbo, A. D., Wisenden, B. D., Goater, C. P. 2008. Cost of exposure to trematode *cercariae* and learned recognition and avoidance of parasitism risk by fathead minnows *Pimephales promelas*. *Journal of Fish Biology* **73(9)**, 2238-2248.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78(7)**: 1946-1957.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Padilla, D. K., Mastitsky, S. E., Olenin, S. 2009. Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions*, **11(9)**.
- Karvonen, A., Seppälä, O., Valtonen, E. T. 2004. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish. *Parasitology* **129(2)**: 159-164.
- Kat, P. W. 1984. Parasitism and the *Unionacea* (bivalvia). *Biological Reviews* **59(2)**: 189-207.
- Keller, R. P., Geist, J., Jeschke, J. M., Kühn, I. 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe* **23(1)**: 23.
- Kennedy, C. R. 1993. Introductions, spread and colonization of new localities by fish helminth and crustacean parasites in the British Isles: a perspective and appraisal. *Journal of Fish Biology* **43(2)**: 287-301.
- Kitchell, J. F., Schindler, D. E., Ogutu-Ohwayo, R., Reinhall, P. N. 1997. The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications* **7(2)**: 653-664.
- Klemme, I., & Karvonen, A. 2016. Learned parasite avoidance is driven by host personality and resistance to infection in a fish–trematode interaction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283(1838)**: 20161148.
- Klemme, I., & Karvonen, A. 2017. Vertebrate defense against parasites: interactions between avoidance, resistance, and tolerance. *Ecology and evolution* **7(2)**: 561-571.
- Klemme, I., & Karvonen, A. 2018. Experience and dominance in fish pairs jointly shape parasite avoidance behaviour. *Animal Behaviour* **146**: 165-172.
- Klemme, I., Hyvärinen, P., Karvonen, A. 2020. Negative associations between parasite avoidance, resistance and tolerance predict host health in salmonid fish populations. *Proceedings of the Royal Society B* **287(1925)**: 20200388.
- Konečný, A., Popa, O. P., Bartáková, V., Douda, K., Bryja, J., Smith, C., Popa, L. O., Reichard, M. 2018. Modelling the invasion history of *Sinanodonta woodiana* in Europe: Tracking the routes of a sedentary aquatic invader with mobile parasitic larvae. *Evolutionary Applications* **11(10)**: 1975-1989.

- Kraszewski, A. 2007. The continuing expansion of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: *Unionidae*) in Poland and Europe. *Folia Malacologica* **15**(2).
- Krause, J. 1994. The influence of food competition and predation risk on size-assortative shoaling in juvenile chub (*Leuciscus cephalus*). *Ethology* **96**(2): 105-116.
- Krause, J., Godin, J. G. J. 1994. Influence of parasitism on the shoaling behaviour of banded killifish, *Fundulus diaphanus*. *Canadian Journal of Zoology* **72**(10): 1775-1779.
- Kubín, M. 2013. First record of Chinese pond mussel (*Sinanodonta woodiana*) in the Moravian Wallachia (Czech Republic).
- Kuhn, D. 2020 Male Threespine Stickleback, Mating colors showing bright red belly and blue eyes, *Gasterosteus aculeatus*. Dostupné z:  
<[https://dkphoto.photoshelter.com/image/I0000KMWJ\\_yKC6Wg](https://dkphoto.photoshelter.com/image/I0000KMWJ_yKC6Wg)>
- Laing, K. J., Hansen, J. D. 2011. Fish T cells: recent advances through genomics. *Developmental & Comparative Immunology* **35**(12): 1282-1295.
- Lajtner, J., Crnčan, P. 2011. Distribution of the invasive bivalve *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Croatia. *Aquatic Invasions*, 6, 119.
- Lavoie, D. M., Smith, L. D., Ruiz, G. M. 1999. The potential for intracoastal transfer of non-indigenous species in the ballast water of ships. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**(5): 551-564.
- Liebold, A. 2000. Population processes during establishment and spread of invading species: implications for survey and detection programs. In: *Detecting and monitoring of invasive species, plant health conference 2000*; 2000 October 24-25; Raleigh, NC: US Department of Agriculture, Tech. Bulletin: 65-70.
- Limbaugh, C., Pederson, H., Chace Jr, F. A. 1961. Shrimps that clean fishes. *Bulletin of Marine Science* **11**(1): 237-257.
- Litman, J. R. 2019. Under the radar: detection avoidance in brood parasitic bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **374**(1769): 20180196.
- LoBue, C. P., Bell, M. A. 1993. Phenotypic manipulation by the cestode parasite *Schistocephalus solidus* of its intermediate host, *Gasterosteus aculeatus*, the threespine stickleback. *The American Naturalist* **142**(4): 725-735.
- Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., Skurdal, J. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries* **25**(8): 7-20.
- 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-Lima, M., Froufe, E., Ghamizi, M., Mock, K. E., Kebapçı, Ü., Klishko, O., Do, V. T., Kovitvadhi, S., Kovitvadhi, U., Paulo, O. S., Pfeiffer, J. M., Raley, M., Riccardi, N., Şereflişan, H., Sousa, R., Teixeira, A., Varandas, S., Wu, X., Zanatta, D. T., Zieritz, A., Bogan, A. E. 2017. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: *Unionida*: *Unionidae*): Defining modern subfamilies and tribes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **106**: 174-191.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications* **10**(3): 689-710.
- Magnadóttir, B. 2006. Innate immunity of fish (overview). *Fish & shellfish immunology* **20**(2): 137-151.

- Magurran, A. E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 51-66). Finnish Zoological Publishing Board, formed by the Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas Biologica Fennica Vanamo and Societas pro Fauna et Flora Fennica.
- McMahon, R. F., Bogan, A. E. 1991. Mollusca: bivalvia. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 315-399.
- McMahon, R. F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59(7)**: 1235-1244.
- McRobert, S. P., Bradner, J. 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour* **56(3)**: 611-615.
- Mikheev, V. N., Pasternak, A. F., Taskinen, J., Valtonen, T. E. 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish. *Parasites & vectors* **6(1)**: 301.
- Milinski, M., Bakker, T. C. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature* **344(6264)**: 330-333.
- Mills, S. C., Reynolds, J. D. 2004. The importance of species interactions in conservation: the endangered European bitterling *Rhodeus sericeus* and its freshwater mussel hosts. In *Animal Conservation forum* (Vol. 7, No. 3, pp. 257-263). Cambridge University Press.
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., Spalding, M. D. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6(9)**: 485-492.
- Moretti, J., Blander, J. M. 2014. Insights into phagocytosis-coupled activation of pattern recognition receptors and inflammasomes. *Current opinion in immunology* **26**: 100-110.
- Morris, A., Green, M., Martin, H., Crossland, K., Swaney, W. T., Williamson, S. M., Rae, R. 2018. A nematode that can manipulate the behaviour of slugs. *Behavioural processes* **151**: 73-80.
- Munjiu, O., Shubernetski, I. 2008. First record of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: *Unionidae*) in Moldova. *Aquatic Invasions* **3(4)**: 441-442.
- Neumann, N. F., Stafford, J. L., Barreda, D., Ainsworth, A. J., Belosevic, M. 2001. Antimicrobial mechanisms of fish phagocytes and their role in host defense. *Developmental & Comparative Immunology* **25(8-9)**: 807-825.
- Nordsieck, R., 2020. Mussels and Clams (Bivalvia). *The Living World of Molluscs*. Dostupné z <<http://molluscs.at/bivalvia/index.html?/bivalvia/glochidia.html>>
- Novák, J., Peltanová, A. (2019) *Sinanodonta woodiana* (škeble asijská). BioLib.cz. Dostupné z: <<https://www.biolib.cz/cz/speciesmappingold/id3/?sectid=6>>
- Paunovic, M., Csányi, B., Simic, V., Stojanovic, B., Cakic, P. 2006. Distribution of *Anodonta* (*Sinanodonta*) *woodiana* (Rea, 1834) in inland waters of Serbia. *Aquatic Invasions* **1(3)**: 154-160.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E., Winfield, I. J. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10(2)**: 149-151.
- Popa, O. P., Popa, L. O. 2006. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), *Corbicula fluminea* (OF Müller, 1774), *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (mollusca: bivalvia): alien invasive species in Romanian fauna. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle" Grigore Antipa* **49**: 7-12.



- Poulin, R., FitzGerald, G. J. 1989. Shoaling as an anti-ectoparasite mechanism in juvenile sticklebacks (*Gasterosteus spp.*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24(4)**: 251-255.
- Poulin, R., Curtis, M. A., Rau, M. E. 1991. Size, behaviour, and acquisition of ectoparasitic copepods by brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Oikos* 169-174.
- Poulin, R. 1999. Parasitism and shoal size in juvenile sticklebacks: conflicting selection pressures from different ectoparasites?. *Ethology* **105(11)**: 959-968.
- Press, C. M., Evensen, Ø. 1999. The morphology of the immune system in teleost fishes. *Fish & Shellfish Immunology* **9(4)**: 309-318.
- Pyšek, P., Richardson, D. M. 2008. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. In *Biological invasions* (pp. 97-125). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Raghavan, R., Dahanukar, N., Tlustý, M. F., Rhyne, A. L., Kumar, K. K., Molur, S., Rosser, A. M. 2013. Uncovering an obscure trade: threatened freshwater fishes and the aquarium pet markets. *Biological Conservation* **164**: 158-169.
- Rahel, F. J., Olden, J. D. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation biology* **22(3)**: 521-533.
- Reichard, M., Ondračková, M., Przybylski, M., Liu, H., Smith, C. 2006. The costs and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe. *Journal of evolutionary biology* **19(3)**: 788-796.
- Reichard, M., Vrtílek, M., Douda, K., Smith, C. 2012. An invasive species reverses the roles in a host-parasite relationship between bitterling fish and unionid mussels. *Biology letters* **8(4)**: 601-604.
- Ricciardi, A. 1998. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (*Mytilidae*): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling* **13(2)**: 97-106.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6(2)**: 93-107.
- Roberts, R. J. (2012) *Fish pathology*. John Wiley & Sons.
- Ruiz-Raya, F., Soler, M., Roncalli, G., Abaurrea, T., Ibáñez-Álamo, J. D. 2016. Egg rejection in blackbirds *Turdus merula*: a by-product of conspecific parasitism or successful resistance against interspecific brood parasites?. *Frontiers in Zoology* **13(1)**: 16.
- Scharsack, J. P., Kalbe, M. 2014. Differences in susceptibility and immune responses of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) from lake and river ecotypes to sequential infections with the eye fluke *Diplostomum pseudospathaceum*. *Parasites & vectors* **7(1)**: 109.
- Seppälä, O., Karvonen, A., Valtonen, E. T. 2008. Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. *Animal Behaviour* **75(1)**: 145-150.
- Shin-ichiro, S. M., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I. 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* **158(4)**: 673-686.
- Shirakashi, S., Goater, C. P. 2005. Chronology of parasite-induced alteration of fish behaviour: effects of parasite maturation and host experience. *Parasitology* **130(2)**: 177.
- Simberloff, D., *Invasive species* (Chapter 7) In: Sodhi, N. S., & Ehrlich, P. R. 2010. *Conservation biology for all*. Oxford: Oxford University Press, 131 (131-152).

- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution* **28(1)**: 58-66.
- Smith, C., Reynolds, J. D., Sutherland, W. J., & Jurajda, P. 2000. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48(1)**: 29-35.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P., Przybylski, M. 2004. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology* **262(2)**: 107-124.
- Sousa, R., Antunes, C., Guilhermino, L. 2008. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 44, No. 2, pp. 85-94). EDP Sciences.
- Sousa, R. G. D. 2011. Factors contributing to the invasive success of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774).
- Stephenson, J. F. 2019. Parasite-induced plasticity in host social behaviour depends on sex and susceptibility. *Biology letters* **15(11)**: 20190557.
- Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S., Pace, M. L. 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: a case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience* **49(1)**: 19-27.
- Strayer, D. L. 2012. Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology letters* **15(10)**: 1199-1210.
- Šeat, J. 2015. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: *Pentatomidae*) a new invasive species in Serbia. *Acta entomologica serbica* **20**: 167-171.
- Taraschewski, H. 2006. Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology* **80(2)**: 99-128.
- Thiemann, G. W., Wassersug, R. J. 2000. Patterns and consequences of behavioural responses to predators and parasites in *Rana tadpoles*. *Biological Journal of the Linnean Society* **71(3)**: 513-528.
- Thomaz, S. M., Kovalenko, K. E., Havel, J. E., Kats, L. B. 2015. Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue. *Hydrobiologia* **746(1)**: 1-12.
- Toman, M., Bárta, O., Dostál, J., Faldyna, M., Holář, V., Hruban, V., Hořín, P., Jeklová, E., Knotek, Z., Kopecký, J., Koudela, B., Krejčí, J., Nechvátalová, K., Ondráčková, P., Plachý, J., Pospíšil, R., Pospíšil, Z., Rybníkář, A., Ryšánek, D., Smola, J., Šíma, P., Tlaskalová, H., Terbíčavský, I., Veselý L. 2009. *Veterinární imunologie*, 2. vydání. Grada, Praha.
- 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.
- Uribe, C., Folch, H., Enríquez, R., Moran, G. 2011. Innate and adaptive immunity in teleost fish: a review. *Veterinarni Medicina* **56(10)**: 486-503.
- Van Muiswinkel, W. B. 1995. The piscine immune system: innate and acquired immunity. *Fish diseases and disorders* **1**: 729-750.
- Vaughn, C. C., Spooner, D. E. 2006. Scale-dependent associations between native freshwater mussels and invasive *Corbicula*. *Hydrobiologia* **568(1)**: 331-339.
- Verschuren, D., Johnson, T. C., Kling, H. J., Edgington, D. N., Leavitt, P. R., Brown, E. T., Talbot, M. R. Hecky, R. E. 2002. History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269(1488)**: 289-294.

- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Westbrooks, R. 1996. Biological invasions as global environmental change.
- Volanakis, J. E. 2001. Human C-reactive protein: expression, structure, and function. *Molecular immunology* **38(2-3)**: 189-197.
- Wang, X., Parra, Z. E., Miller, R. D. 2011. Platypus TCR $\mu$  provides insight into the origins and evolution of a uniquely mammalian TCR locus. *The Journal of Immunology* **187(10)**: 5246-5254.
- Ward, A. J., Hoare, D. J., Couzin, I. D., Broom, M., Krause, J. 2002. The effects of parasitism and body length on positioning within wild fish shoals. *Journal of Animal Ecology* **71(1)**: 10-14.
- Warren Photographic 2020. Three-spined *Stickleback* photo WP10350. Animal Action Images – Cats, Dogs & Nature. Dostupné z:  
<<https://www.warrenphotographic.co.uk/10350-tree-spined-stickleback>>
- Werner, S., Moertl, M., Bauer, H. G., Rothhaupt, K. O. 2005. Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater biology* **50(8)**: 1412-1426.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* **48(8)**: 607-615.
- Williams, R. J., Griffiths, F. B., Van der Wal, E. J., Kelly, J. 1988. Cargo vessel ballast water as a vector for the transport of non-indigenous marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **26(4)**: 409-420.
- Zengeya, T., Ivey, P., Woodford, D. J., Weyl, O., Novoa, A., Shackleton, R., Richardson, D., Van Wilgen, B. 2017. Managing conflict-generating invasive species in South Africa: Challenges and trade-offs. *Bothalia-African Biodiversity & Conservation* **47(2)**: 1-11.



## 9 Seznam obrázků

<b>Obrázek 1</b> – Průběh invaze, kdy dochází k překonávání bariér (Pyšek a kol., 2008) .....	3 -
<b>Obrázek 2</b> - Rozmnožovací cyklus sladkovodních mlžů ( <i>Unionidae</i> ) (Tereza Nejedlá, 2020 – upraveno dle Nordsieck) .....	7 -
<b>Obrázek 3</b> - Samec koljušky tříostné ( <i>Gasterosteus aculeatus</i> ) během doby tření.....	9 -
<b>Obrázek 4</b> - Zralé a nezralé metacerkárie <i>Diplostomum pseudospathaceum</i> v oku koljušek (Scharsack & Kalbe, 2014).....	14 -
<b>Obrázek 5</b> - Škeblice asijská ( <i>Sinanodonta woodiana</i> ) (Beran, 2017).....	16 -
<b>Obrázek 6</b> - Popis arény (vlastní dokumentace, 2020 - upraveno dle Escobar Calderon) .	17 -
<b>Obrázek 7</b> - Průběh jednoho běhu – glochidie se nacházejí ve spodním sektorech (vlastní dokumentace, 2020 - upraveno dle Escobar Calderon) .....	17 -

## 10 Seznam tabulek

<b>Tabulka 1</b> - Jedinci preferující sektor bez glochidií .....	- 18 -
<b>Tabulka 2</b> - Porovnání samců a samic .....	- 20 -
<b>Tabulka 3</b> – Velikostní kategorie .....	- 21 -
<b>Tabulka 4</b> – Hmotnostní kategorie .....	- 22 -

## 11 Seznam grafů

<b>Graf 1</b> – Počet jedinců preferující sektor bez glochidií .....	- 19 -
<b>Graf 3</b> - Velikostní kategorie .....	- 21 -
<b>Graf 4</b> - Hmotnostní kategorie .....	- 22 -