

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra parazitologie**

**Monozoické tasemnice rodu *Monobothrium* (Cestoda: Caryophyllidea)  
z Palearktické a Nearktické zoogeografické oblasti**



Diplomová práce

**Bc. Lenka Čapková**

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Tomáš Scholz, CSc.

Školitel konzultant: RNDr. Mikuláš Oros, PhD. (PAÚ SAV)

České Budějovice 2014

Čapková L., 2014: Monozoické tasemnice rodu *Monobothrium* (Cestoda: Caryophyllidea) z Palearktické a Nearktické zoogeografické oblasti [Monozoic tapeworms of the genus *Monobothrium* (Cestoda: Caryophyllidea) from the Palaeartic and Nearctic zoogeographical regions, Mgr. Thesis, in Czech] – 44 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The genus *Monobothrium* Diesing, 1863 includes two Palearctic species (parasitizing cyprinids, possessing postovarian vitelline follicles, lacking an external seminal vesicle and having digitiform or cuneicrispitate scolex) and five Nearctic species (parasitizing catostomid fish, lacking postovarian vitelline follicles, possessing an external seminal vesicle and having loculomonobothriate, monobothriate or loculotruncate scolex). Based on these morphological differences, supported by preliminary molecular data, five North American species (originally placed in *Monobothrium*) are proposed to be transferred to *Promonobothrium* Mackiewicz, 1968 as new combinations. European species *Monobothrium auriculatum* Kulakovskaya, 1961 should be transferred to *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790 as *C. auriculatus* n. comb. As a result of this transfer, *Monobothrium* becomes monotypic, with *M. wagneri* Nybelin, 1922 representing its only species.

Tato práce byla financována granty:

Grant školitele (P505/12/G112 – „European Centre of Ichthyoparasitology“) + katedra parazitologie PřF JU

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

25. dubna 2014

.....  
Bc. Lenka Čapková

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala svému školiteli Tomáši Scholzovi a školiteli – konzultantovi Mikuláši Orosovi za vedení a ochotu udílet rady v průběhu celé mé práce. Romanu Kuchtovi, Anirbanu Ashovi, Janu Brabcovi a Blance Škoríkové děkuji za pomoc při zpracování dílčích výsledků, Martině Borovkové za pomoc při přípravě trvalých preparátů a všem členům Laboratoře helmintologie Parazitologického ústavu Biologického centra AVČR za příjemnou a přátelskou pracovní atmosféru. Dále bych chtěla poděkovat pracovníkům Laboratoře elektronové mikroskopie za pomoc při získávání mikrofotografií ze skenovacího elektronového mikroskopu a Andree Waeschenbach, Natural History Museum, London, UK, za poskytnutí nepublikovaných údajů o fylogenetických vztazích tasemnic řádu Caryophyllidea.

## Obsah

1	Úvod .....	1
2	Cíle práce.....	2
3	Literární přehled .....	3
3.1	Tasemnice (Cestoda).....	3
3.2	Řád Caryophyllidea .....	9
3.2.1	Morfologie.....	9
3.2.2	Biologie a životní cyklus .....	12
3.2.3	Fylogenetické a systematické postavení řádu.....	12
4	Materiál a metody.....	14
4.1	Sběr materiálu v terénu .....	14
4.2	Barvení a příprava trvalých preparátů.....	14
4.3	Příprava vzorků na SEM.....	16
4.4	Trvalé preparáty – zhotovení fotografií, měření, SEM fotografie .....	16
5	Výsledky.....	17
5.1	Rod <i>Monobothrium</i> Diesing, 1863 .....	17
5.1.1	Druhy rodu <i>Monobothrium</i> z Palearktické zoogeografické oblasti.....	17
5.1.2	Druhy rodu <i>Monobothrium</i> z Nearktické zoogeografické oblasti .....	19
5.2	Nový pohled na taxonomickou klasifikaci rodu <i>Monobothrium</i> ze dvou kontinentů.....	19
5.3	Morfologicko-morfometrické zpracování materiálu.....	21
5.3.1	<i>Monobothrium wagneri</i> Nybelin, 1922.....	21
5.3.2	<i>Caryophyllaeus auriculatus</i> (Kulakovskaya, 1961) nov. comb. ....	24
5.3.3	<i>Promonobothrium fossae</i> (Williams, 1974) nov. comb.....	26
5.3.4	<i>Promonobothrium hunteri</i> (Mackiewicz, 1963) nov. comb. ....	28
5.3.5	<i>Promonobothrium ingens</i> (Hunter, 1927) nov. comb.....	30
5.3.6	<i>Promonobothrium mackiewiczi</i> (Williams, 1974) nov. comb. ....	32
5.3.7	<i>Promonobothrium ulmeri</i> (Calentine a Mackiewicz, 1966) nov. comb. ....	33
6	Diskuze .....	36
7	Závěr.....	38
8	Seznam použité literatury .....	39
9	Přílohy .....	44

# 1 Úvod

Parazitismus je hojně využívanou životní strategií, při které jeden živočich (parazit) žije na úkor jiného živočicha (hostitel), ale nutně neznamená, že tento vztah vede ke smrti hostitele. Hostitel parazitovi často slouží jen k dokončení vývojového cyklu. Parazitismus se vyskytuje na všech životních úrovních, od virů přes bakterie až po mnohobuněčné organizmy (Volf a Horák, 2007).

Parazitologie je věda zabývající se studiem parazitů a vztahy s jejich hostiteli. Studium parazitů je významné jednak z hlediska humánní medicíny (z nejvýznamnějších parazitárních onemocnění člověka lze uvést malárii, leishmaniózu nebo spavou nemoc), tak i z hlediska medicíny veterinární, např. patogenní kokcidie rodu *Neospora*, tasemnice rodu *Moniezia*, apod. (Volf a Horák, 2007).

Odvětvím parazitologie je věda zabývající se studiem červů, která se nazývá helmintologie. Helminti jsou skupinou organizmů, které nejsou fylogeneticky příbuzné, jedná se pouze o umělou taxonomickou kategorii živočichů, kterými jsou neodermátní plathelmini (Trematoda, Monogenea a Cestoda), vrtejší (Acanthocephala) a hlístice (Nematoda) (Volf a Horák, 2007). Tasemnice (Cestoda) v současnosti zahrnují 751 popsanych rodů v 18 řádech (Caira a Littlewood, 2013).

Charakteristickými morfologickými znaky tasemnic podtřídy Eucestoda (tzv. „vlastní tasemnice“) jsou hlavička (skolex) s přichycovacími orgány a segmentované tělo (strobila) (Roberts a Janovy, 2009). Výjimku tvoří zástupci řádu Caryophyllidea, kteří nemají článkované tělo v žádném z vývojových stádií, mají jen jednu sadu pohlavních orgánů a jsou tedy monozoické (Mackiewicz, 1994). Nejnovější poznatky z taxonomického studia druhů řádu Caryophyllidea naznačily, že mnohé z nich byly v minulosti příliš stručně a z hlediska dnešních poznatků nedostatečně popsány, a je proto nutná jejich taxonomická revize. Jedním ze záměrů této práce je rozšířit informace právě v této oblasti. Předložená diplomová práce je zaměřena na studium nečlánkovaných tasemnic z rodu *Monobothrium* z Palearktické a Nearktické zoogeografické oblasti. Výsledky dosavadních studií naznačily, že z hlediska morfologického, geografického, genetického, ale také hostitelské specifity, představuje tento rod ve skutečnosti dvě navzájem odlišné, nepříbuzné skupiny.

## 2 Cíle práce

Předložená diplomová práce je zaměřena na taxonomické studium nečláňkovaných tasemnic rodu *Monobothrium* Diesing, 1863 z Palearktické a Nearktické zoogeografické oblasti.

Hlavní cíle této práce jsou následující:

1. Kritické zhodnocení literárních údajů o tasemnicích rodu *Monobothrium*.
2. Morfologicko-taxonomické zpracování nově získaného materiálu těchto tasemnic.
3. Návrh nového taxonomického konceptu rodu *Monobothrium*.

### 3 Literární přehled

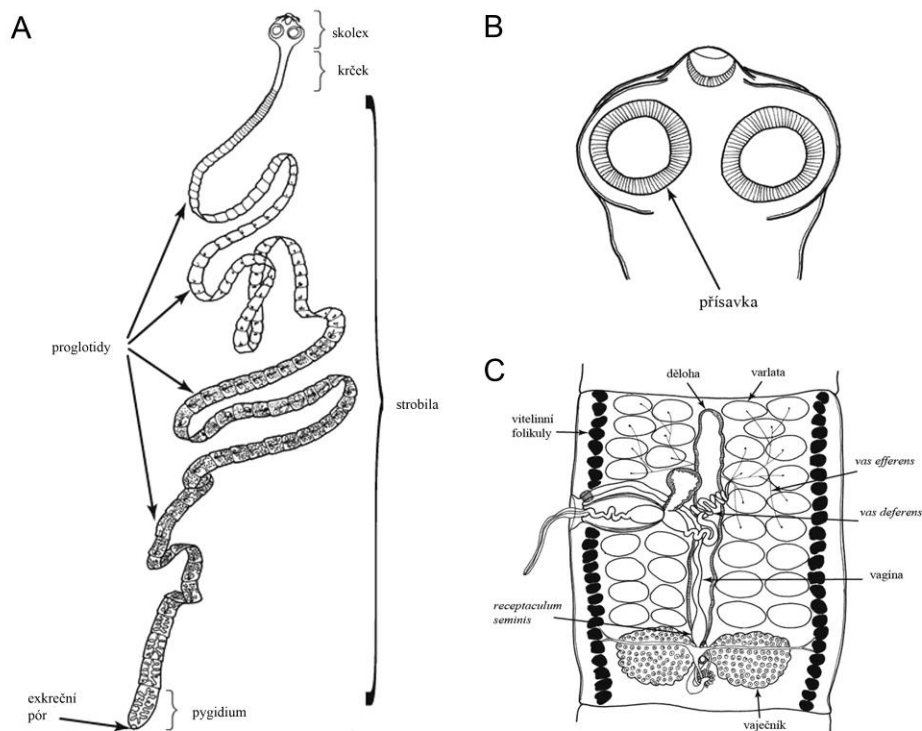
#### 3.1 Tasemnice (Cestoda)

Tasemnice (Cestoda) jsou skupinou organismů, jejichž dospělci parazitují v trávicím traktu obratlovců vyskytujících se ve všech zoogeografických oblastech světa. Třída Cestoda je řazena do kmene Platyhelminthes, nadkmene Platyzoa, oddělení Lophotrochozoa, nadoddělení Protostomia, říše Metazoa a infraříše Opisthokonta (Giribet, 2008; Adl a kol., 2012). Tasemnice jsou velice diverzifikovanou skupinou a počátky jejich výzkumu se datují již od 18. století. V současné době tasemnice zahrnují celkem 18 řádů a jsou druhou nejpočetnější skupinou plathelminthů (Caira a Littlewood, 2013). Cestoda spolu s třídami Monogenea a Trematoda tvoří monofyletickou skupinu Neodermata. Hlavním znakem neodermat je charakteristický pokryv těla – tegument (neodermis), který slouží jako ochrana parazitických červů před obrannými mechanismy hostitele, má ale i funkci absorpční (trávení a vylučování povrchem těla) (Volf a Horák, 2007).

Životní cykly tasemnic až na výjimky zahrnují dva hostitele. U druhů rodu *Archigetes* a u *Hymenolepis nana* je cyklus přímý s jedním hostitelem. Naopak u některých tasemnic (*Diphyllobothrium* nebo *Triaenophorus*) jsou součástí vývojového cyklu dva mezhospitelé. Definitivními hostiteli jsou obratlovci, mezhospitelé mohou být jak bezobratlí, tak obratlovci (Roberts a Janovy, 2009). První larvální stádium tasemnic je nazýváno lykofóra (dekokant – larva s deseti háčky u zástupců řádů Amphilinidea a Gyrocotylidea) nebo onkosféra (hexakant – larva se třemi páry háček u zástupců podtřídy Eucestoda) (Freeman, 1973). U některých tasemnic, jejichž vývojový cyklus je vázán na vodní prostředí, je onkosféra plovoucí a je pokryta vrstvou cilií. Tento typ onkosféry se nazývá koracidium (Roberts a Janovy, 2009). Larvy tasemnic se na základě morfologických charakteristik rozdělují do šesti základních skupin, a to na procerkoid, plerocerkoid, merocerkoid, plerocerkus, cysticerkoid a cysticerkus (Chervy, 2002).

Tělo dospělé tasemnice (Obr. 1A) je tvořeno skolexem (hlavičkou), který je různě modifikován pro přichycení v definitivním hostiteli, dále krčkem a strobilou (segmentovaným tělem), ve které se nacházejí pohlavní orgány. Články většiny tasemnic jsou hermafroditické, to znamená, že každý článek obsahuje jednu, méně často dvě a více sad orgánů obou pohlaví (samčího i samičího). Zástupci několika řádů tasemnic (Amphilinidea, Gyrocotylidea a Caryophyllidea) postrádají vnější i vnitřní segmentaci a také mají jen jednu sadu pohlavních orgánů. Tyto tasemnice jsou nazývány monozoické. Zástupci

řádu Spathebothriidea postrádají vnější segmentaci, ale tělo obsahuje několik sad pohlavních orgánů uspořádaných lineárně (vnitřní segmentace). Nejčastěji se vyskytují tasemnice polyzoické, které mají vnější i vnitřní segmentaci těla a obsahují v každém článku (Obr. 1C) jednu sadu pohlavních orgánů (Caira a Littlewood, 2013).

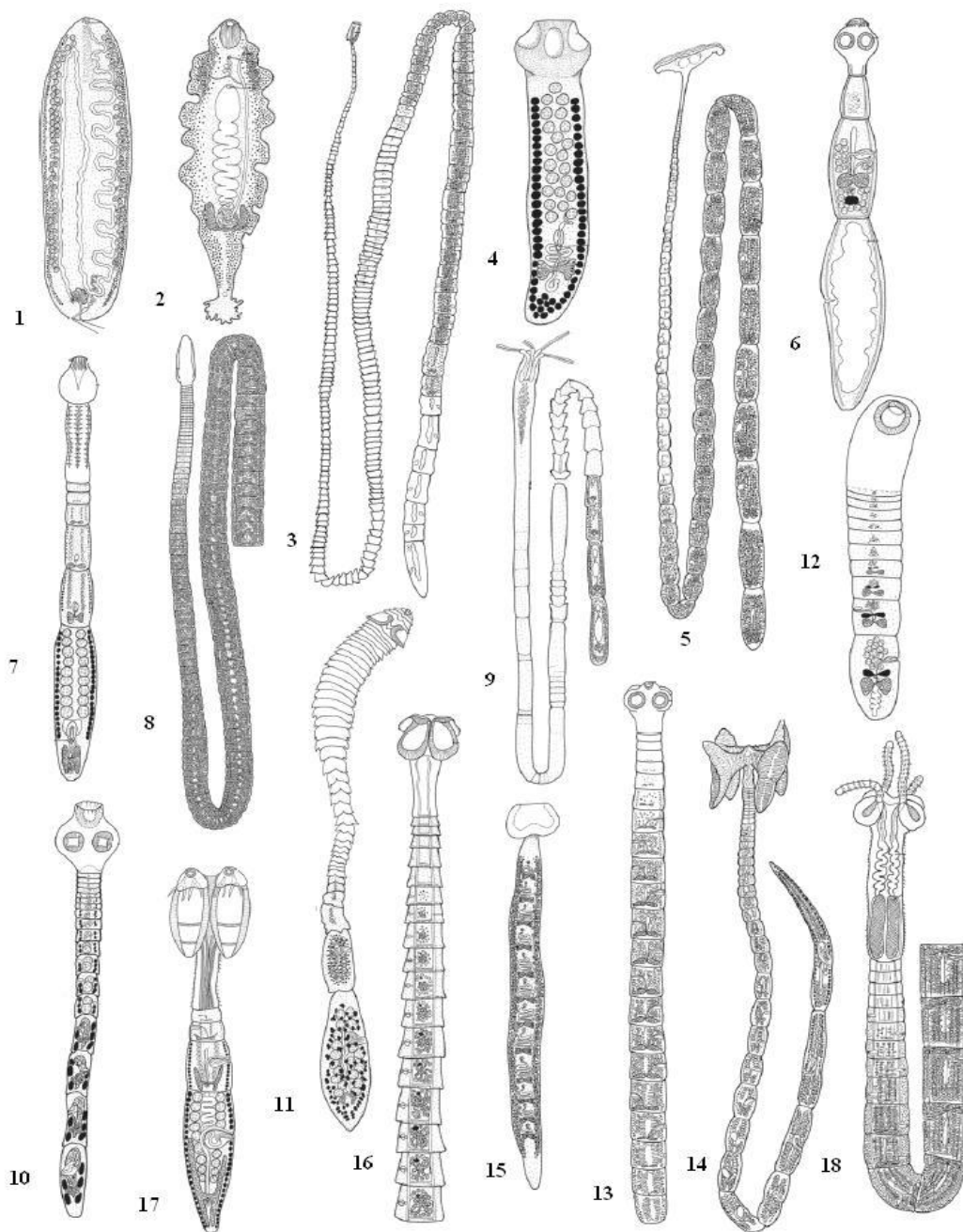


**Obr. 1.** Schématické znázornění morfologie tzv. pravých tasemnic (Eucestoda): A – tělo dospělé tasemnice; B – detail skolexu s přísavkami; C – zralý článek (<http://tapeworms.uconn.edu/> – upraveno).

Skolex tasemnic má obrovskou tvarovou variabilitu a je opatřen různými přichycovacími strukturami, např. přísavkami (Obr. 1B), háčky, trny a jejich různými modifikacemi (Obr. 2). Útvary připomínající přísavku se dají rozdělit do tří hlavních skupin: acetabula (tvar pohárku, kruhové nebo oválné, silné svalové stěny), botrie (většinou 2, mělké jamky nebo dlouhé rýhy) a botridie (většinou 4, vystupující ze skolexu; stavbou identické s acetabuly) (Roberts a Janovy, 2009).

Tvorba proglotid u článkovaných tasemnic probíhá přímo za skolexem, a proto články jsou vyskytující se nejbliže skolexu nejmladší, a proglotidy, které jsou nejvzdálenější od skolexu, jsou nejzralejší. U některých tasemnic se proglotidy při dosažení zralosti oddělí od strobily (apolytické) a jsou schopny dokončit produkci vajíček nezávisle na strobile. Většina tasemnic má anapolytické proglotidy, které zůstávají spojeny se strobilou a vajíčka se dostávají do okolního prostředí děložními otvory nebo prasknutím proglotidy.

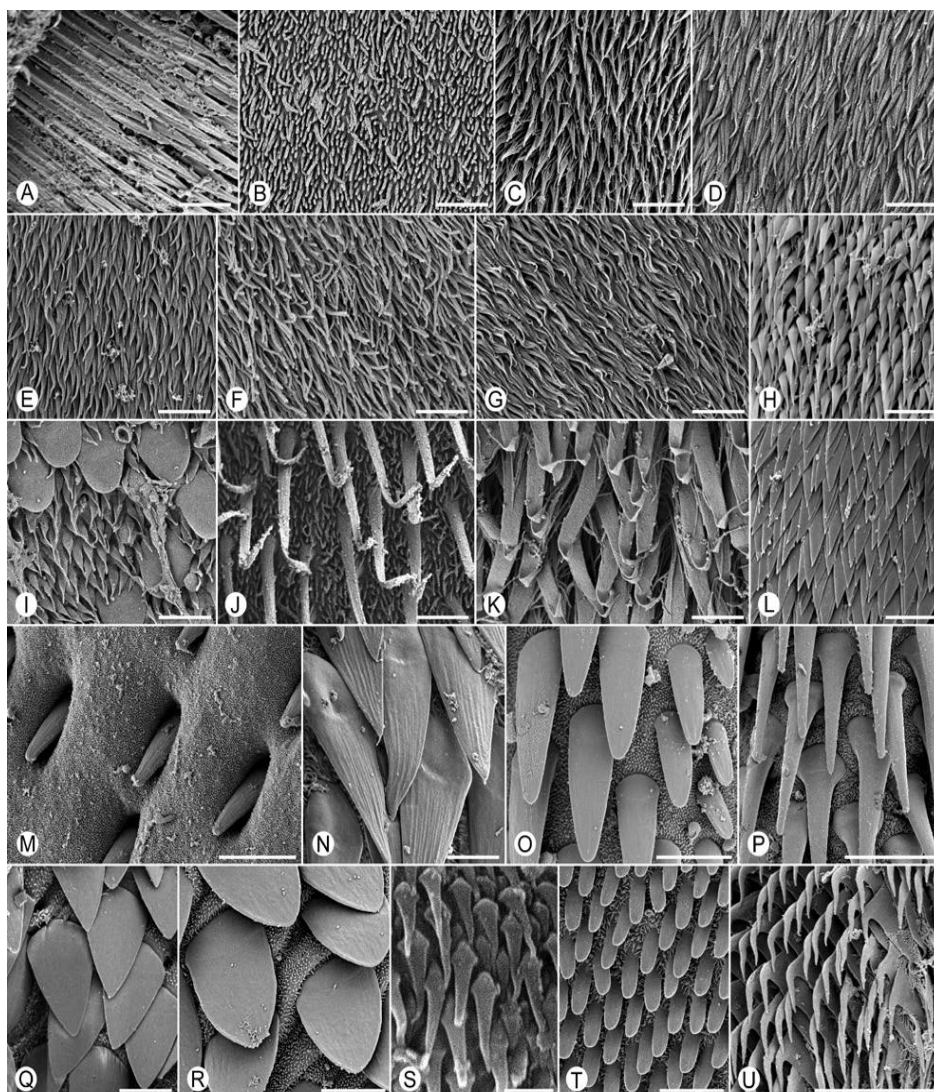




**Obr. 2.** Diverzita různých skupin tasemnic (Cestoda). 1. Amphilinidea; 2. Gyrocotylidea; 3. Bothriocephalidea; 4. Caryophyllidea; 5. Cathetocephalidea; 6. Cyclophyllidea; 7. Diphyllidea; 8. Diphyllbothriidea; 9. Haplobothriidea; 10. Lecanicephalidea; 11. Litobothriidea; 12. Nippotaeniidea; 13. Proteocephalidea; 14. Rhinebothriidea; 15. Spathebothriidea; 16. Tetrabothriidea; 17. “Tetraphyllidea”; 18. Trypanorhyncha (dle Cairn a Littlewood, 2013).

Existuje několik druhů apolýzy. Tasemnice, které odlučují zralé proglotidy, jsou považované za euapolytické. Hyperapolytické jsou ty, které odlučují nedozrálé proglotidy. Zralé proglotidy jsou ty, které mají buď oba, samčí i samičí, nebo alespoň jeden z reprodukčních systémů plně vyvinutý. Jako gravidní proglotidy jsou označovány ty články, ve kterých je

děloha naplněna vajíčky (Caira a Littlewood, 2013). Podle morfologie jednotlivých článků se rozlišují dva typy strobily, kraspedotní (zadní část článku překrývá přední část následujícího článku) a akraspedotní (zadní část článku nepřekrývá přední část následujícího článku) (Roberts a Janovy, 2009). U většiny druhů tasemnic jsou proglotidy hermafroditické, obsahující samčí i samičí reprodukční orgány (Caira a Littlewood, 2013). Tasemnice, ve kterých dozrává samčí pohlavní soustava první, jsou označovány jako proterandrické. Tasemnice, ve kterých dozrává samičí pohlavní soustava před samčí, se nazývají protogynické (Roberts a Janovy, 2009).



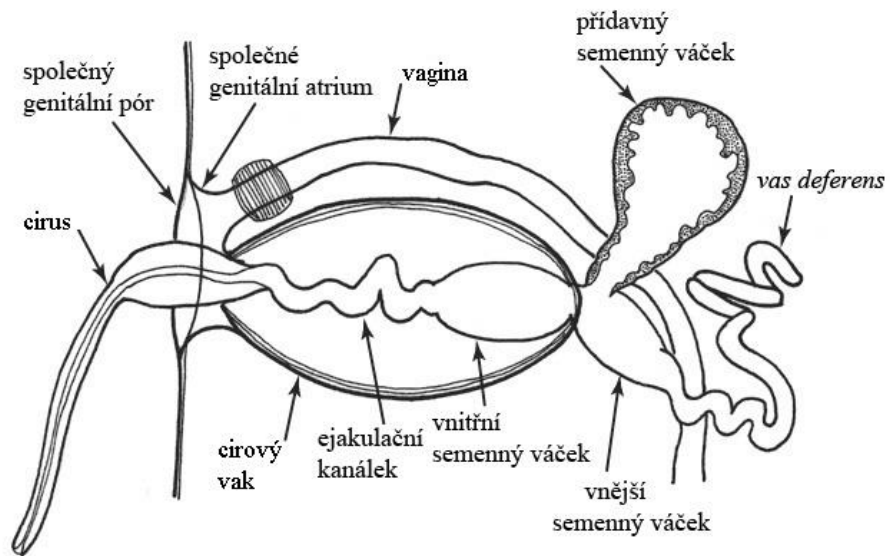
**Obr. 3.** Různé typy mikrotrichů tasemnic (Cestoda). A – lineate spinitriches; B, C, J – gladiate spinitriches a acicular filitriches; D–H, L – gladiate spinitriches; I – gladiate a spathulate spinitriches; K – gladiate spinitriches a capilliform filitriches; M, O, P – gladiate spinitriches a papilliform filitriches; N – aristate gladiate spinitriches a acicular filitriches; Q, R – spathulate spinitriches a papilliform filitriches; S – lanceolate spinitriches, T – lingulate spinitriches a acicular filitriches, U – hamulate spinitriches a capilliform filitriches (převzato z Chervy, 2009).

Tasemnice nemají vyvinutou trávicí soustavu, a proto funkci přijímání živin zastává povrch těla. Tento povrch těla tasemnic (tegument) je pokryt mikrotrichy, strukturou, která slouží pro zvětšení povrchu, ale především má absorpční funkci. Podle šířky báze se mikrotrichy dělí na dva základní typy: mikrotrichy se šířkou menší než 200 nm se nazývají filitrichy, zatímco mikrotrichy širší než 200 nm se nazývají spinitrichy (Chervy, 2009). Tvar mikrotrichů, jejich velikost a rozložení jsou velmi rozmanité a u některých skupin druhově specifické (Obr. 3). Vnější povrch mikrotrichů je tvořen glykokalyxem, který má schopnost zvýšit amylázovou aktivitu a inhibovat produkci trávicích enzymů hostitele (Schroeder a kol., 1981).

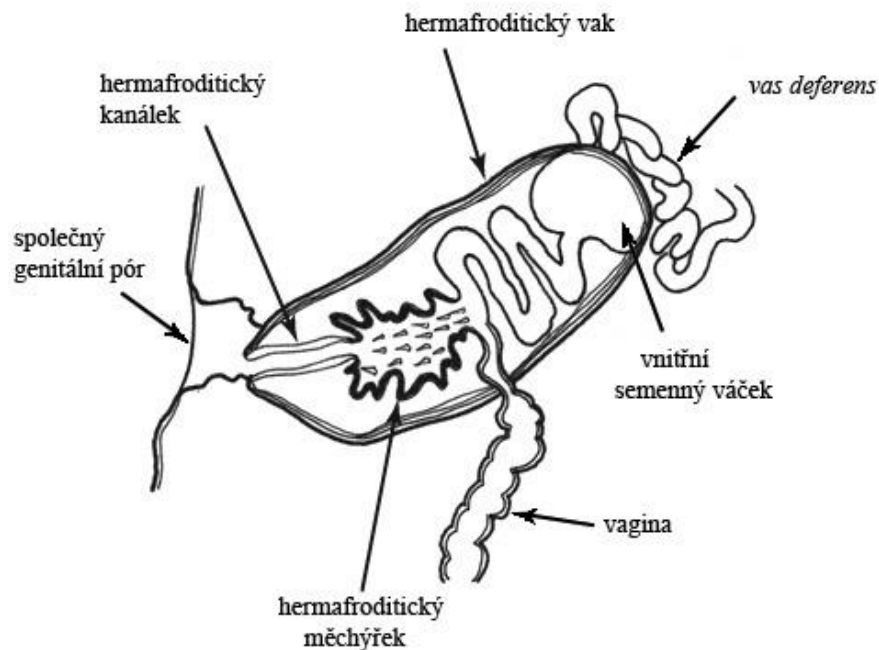
Samčí pohlavní soustava je tvořena různým počtem varlat. Spermie opouští jednotlivé varle semenným kanálkem (*vas efferens*). Semenné kanálky se spojují a vytvářejí společný kanál (chámovod – *vas deferens*), kterým spermie pokračují směrem do genitálního póru. Většina tasemnic má vychlípitelný kopulační orgán, označovaný jako cirus (Obr. 4), který je uložen v cirovém vaku. *Vas deferens* vstupuje do cirového vaku buď přímo, nebo se ještě před vstupem do cirového vaku rozšíří a vytváří vnější semenný váček (*vesicula seminalis externa*), který slouží k přechodnému uchování spermií. Uvnitř cirového vaku se nalézá kličkovitý kanálek (*ductus ejaculatorius*), jímž procházejí spermie. Některé tasemnice mají ejakulační kanálek rozšířený, a toto rozšíření je označováno jako vnitřní semenný váček (*vesicula seminalis interna*) a slouží k uchování spermií. Samčí kopulační orgán, svalnatý cirus, je terminální částí ejakulačního kanálku a jeho povrch může být opatřen spiniformními mikrotrichy (Roberts a Janovy, 2009). U některých tasemnic (např. u řádu Trypanorhyncha) se nalézá hermafroditický kanálek, který vzniká spojením ejakulačního kanálku s vaginou. Pokud se vyskytuje vak obklopující toto spojení, nazývá se hermafroditický vak (Obr. 5) (Keeney a Campbell, 2001). Samčí a samičí vývody vystupují na povrch těla buď odděleně jako samčí a samičí genitální otvor, nebo společně ve formě společného genitálního otvoru (Roberts a Janovy, 2009).

Samičí pohlavní systém se skládá z vaječníku, žlutkových trsů, dělohy, vaginy a z přidružených struktur. Oocyty jsou tvořeny ve vaječníku a jejich uvolňování z vaječníku do vejcovodu (ovidukt) je řízeno strukturou podobnou svěrači (ookapt). Mehlisovy žlázy produkují složky uplatňující se při tvorbě obalů vajíčka. Žlutkové trsy mohou být kompaktní (např. u zástupců řádu Cyclophyllidea) nebo se skládat z mnoha žlutkových folikulů jako u většiny tasemnic. Žlutkové trsy produkují žlutkové buňky (yolk cell) pro výživu embrya a doplňující látky pro tvorbu obalů vajíček. Produkty žlutkových trsů jsou

shromažďovány a transportovány jedním nebo mnohočetnými vitelinními kanálky, které mohou tvořit žloutkový rezervoár.



**Obr. 4.** Schématické znázornění samčího pohlavního komplexu tasemnic (Cestoda) (<http://tapeworms.uconn.edu> – upraveno).



**Obr. 5.** Schématické znázornění samčího pohlavního komplexu tasemnic (např. u řádu Trypanorhyncha) (<http://tapeworms.uconn.edu> – upraveno).

Produkty vaječniku (oocty), Mehlisových žláz a žloutkových trsů se po oplodnění oocytů spermii v ootypu podílejí na formování vajíčka (Roberts a Janovy, 2009). Vagina

představuje úzký, kličkovitý kanálek a může být na bázi rozšířena a vytvářet tak semenný rezervoár (*receptaculum seminis*). Spermie se pohybují z báze vaginy do ootypu oplodňovacím kanálkem (fertilization duct). U některých skupin tasemnic putují vajíčka do dělohy uterinním kanálkem. Vagina se může spojit s dělohou a vytvořit tak uterovaginální kanálek. Vajíčka jsou uvolňována z gravidních apolytických nebo anapolytických článků buď uterinním pórem, nebo z proglotid, které odpadly od strobily (Roberts a Janovy, 2009).

Nervový systém tasemnic je relativně jednoduchý. V přední části se nachází hlavní nervové centrum, které je tvořeno dvěma nebo čtyřmi cerebrálními ganglii. Cerebrální ganglia mohou být mezi sebou spojena dalšími ventrálními, dorsálními nebo mediálními komisurami. Směrem od hlavního nervového centra se nachází pár bočních podélných nervových vláken. Tato vlákna mohou být mezi sebou spojena kruhovými komisurami (Roberts a Janovy, 2009).

Vnější strana tegumentu je pokryta glykokalyxem, který má schopnost vázat enzymy hostitele, a tím zajišťuje ochranu tasemnic v hostiteli (Roberts a Janovy, 2009). Přimo pod tegumentem se nalézá svalovina, která je tvořena okružními a podélnými svalovými svazky. Svalovina je nejlépe vyvinuta v přichycovacích strukturách (Volf a Horák, 2007).

Exkreční a osmoregulační systém tasemnic je tvořen sérií plaménkových buněk (protonefridie), které jsou uloženy v parenchymu. Protonefridie jsou spojeny do podélných kanálů, které jsou uspořádány buď po obvodu těla, nebo jako pár dorsálních osmoregulačních kanálů a pár ventrálních osmoregulačních kanálů (Roberts a Janovy, 2009).

## 3.2 Řád Caryophyllidea

Řád tasemnic Caryophyllidea sestává ze 4 čeledí a 41 rodů (Balanotaeniidae Mackiewicz a Blair, 1978; Lytocestidae Hunter, 1927; Caryophyllaeidae Leuckart, 1878 a Capingentidae Hunter, 1930) (Mackiewicz, 1994). V rámci těchto čtyř čeledí bylo dosud popsáno okolo 300 druhů (<http://tapeworms.uconn.edu>). Karyofylidní tasemnice se vyskytují ve všech zoogeografických oblastech světa kromě Neotropické zoogeografické oblasti (Mackiewicz, 1972).

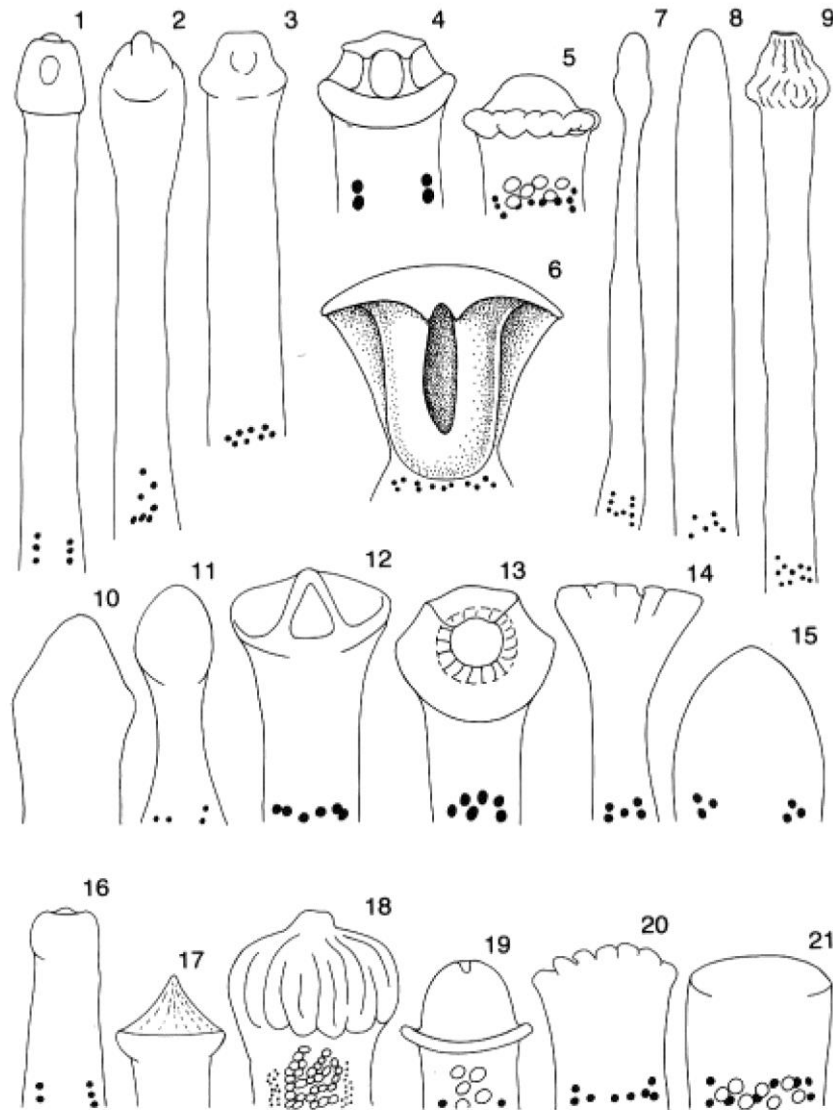
### 3.2.1 Morfologie

Skolex tasemnic řádu Caryophyllidea může být tvořen řadou struktur. Díky této velké variabilitě není možné nalézt žádný typický tvar, který by charakterizoval tento řád. Na skolexu zástupců tohoto řádu se mohou vyskytovat tyto struktury: acetabulární útvar – *Biacetabulum*; loculi (prohlubně) – např. *Isoglaridacris*, *Glaridacris*, *Spartoides*; bothrie – *Capingens*, *Archigetes*; terminální prohlubně – *Monobothrium*; zářezy – *Caryophyllaeus*;

nařasené záhyby – *Khawia* (Hunter, 1927; Hunter, 1929; Calentine, 1962; Mackiewicz, 1963; Mackiewicz, 1965; Scholz, 1989; Scholz a kol., 2011). U některých zástupců se na skolexu nevyskytují žádné přichycovací struktury – *Caryophyllaeides* (Oros a kol., 2010). Mackiewicz (1994) podle výskytu přichytávacích struktur a podle morfologie skolexů rozdělil karyofylidní tasemnice do dvou skupin, na tzv. fossate – s různými přichytávacími strukturami, a tzv. afossate – bez přichytávacích struktur, a charakterizoval různé typy skolexů (Obr. 6).

Samčí pohlavní soustava je tvořena varlaty, semenným kanálkem, chámovodem, ejakulačním kanálkem a cirovým vakem. Varlata jsou většinou oválného tvaru a jejich počet může být různý. Nejnižší počet varlat (1–8) byl zaznamenán u druhu *Glaridacris oligorchis* a nejvyšší u druhu *Pseudolytocestus differtus* (725–775) (Hunter, 1929; Haderlie, 1953). Varlata se vyskytují v oblasti mezi krčkem těla a cirovým vakem. Tenkostěnný chámovod vstupuje do cirového vaku buď přímo, např. u druhů rodu *Caryophyllaeus* nebo *Wenyonia* (Mackiewicz, 1972), nebo se ejakulační kanálek před vstupem do cirového vaku rozšíří a vytvoří vnější semenný váček (*vesicula seminalis externa*) – většina druhů z Nearktické zoogeografické oblasti, např. *Biacetabulum infrequens*, *Hypocaryophyllaeus paratarius*, *Monobothrium ingens* (Hunter, 1927; Mackiewicz, 1972). Cirový vak je různě velký, většinou jeho šířka představuje jednu pětinu až jednu polovinu šířky těla. Cirus je obvykle svalnatý. Vzácně (*M. wagneri*) může samčí genitální pór vyústit na genitální papile (Nybelin, 1922).

Samičí pohlavní soustava sestává z vaječníku, dělohy, vaginy, žlutkových trsů a přídatných pohlavních žláz. Vaječník je tvořen 2 laloky, křídly nebo shluky folikulů, které jsou spojené ventrální komisurou. Tvar vaječníku může být rozmanitý: ve tvaru písmene H – *Hunterella*, činkovitý – *Penarchigetes*, ve tvaru písmene U – *Spartoides*, písmene V – *Bialovarium*, převráceného A – *Caryophyllaeides* (Hunter, 1929; Fischthal, 1954; Mackiewicz a McCrae, 1962; Mackiewicz, 1969; Scholz, 1989). Děloha je trubicovitá a je tvořena 3 částmi: proximální, mediální a distální (která se spojuje s vaginou). Uterinní žlázy se vyskytují v mediální části dělohy a jsou typické pro karyofylidní tasemnice (Mackiewicz, 1972). Ookapt (svalové prodloužení začátku oviduktu, které slouží k pasáži vajíček do oviduktu) obklopuje ovidukt, který vystupuje z komisy vaječníku a formuje semenný rezervoár (*receptaculum seminis*) (Mackiewicz, 1972). Samčí a samičí pohlavní gonopor může být buď společný (ejakulační kanálek se spojí s uterovaginálním kanálkem a vystupují na povrch těla společně), nebo oddělený (samčí a samičí gonopory vystupují na povrch těla odděleně, do různě hlubokého atria – viz obrázky 5.22–5.25 v Mackiewicz, 1994).



**Obr. 6.** Tvary skolexů karyofylidních tasemnic podle Mackiewiczze (1994). 1. Loculomonobothriate, *Monobothrium*, 2. Loculopapillate, *Dieffluvium*, 3. Loculotruncate, *Promonobothrium*, 4. Bothrioloculodiscate, *Archigetes*, 5. Coronulate, *Balanotaenia*, 6. Fixomegabothriate, *Capingens*, 7. Spatulate, *Lytocestus*, 8. Digitiform, *Crescentovitus*, 9. Rugomonobothriate, *Monobothrioides*, 10. Hastate, *Pseudolytocestus*, 11. Bulbate, bulboacuminate, *Atractolytocestus*, 12. Cuneiloculate, *Glaridacris*, 13. Biacetabulate, *Biacetabulum*, 14. Cuneicrispate, flabellate, *Caryophyllaeus*, 15. Tholate, *Hunterella*, 16. Monobothriate, *Monobothrium*, 17. Montanate, *Khawia*, 18. Rugomontanate, *Wenyonia*, 19. Choanocampanulate, *Caryoaustralus*, 20. Cuneifimbriate, *Khawia*, 21. Cuneiform, *Caryophyllaeides*.

Mnohočetné vitelinní folikuly karyofylidních tasemnic jsou různého tvaru a jsou většinou menší než varlata. Žlutkové trsy se mohou vyskytovat (i) pouze před vaječníkem (preovariálně), např. u rodu *Spartoides* a většiny zástupců z Afriky a Indie (Ash a kol., 2011), (ii) preovariálně s odděleným shlukem umístěným v zadní části těla za vaječníkem

(postovariálně) – např. *Adenoscolex*, nebo (iii) souvisle, tj. pre- i postovariálně s folikuly přítomnými i podél vaječníku – např. *Breviscolex* a *Atractolytocestus* (Fotedar, 1958; Kulakovskaya, 1962; Hoffman, 1999; Oros a kol., 2011). Vajíčka jsou tenkostěnná, s víčkem (operkulátní) a v průměru 35–65 µm dlouhá (Mackiewicz, 1972).

Svalová soustava u karyofylidních tasemnic je rozdělena do tří typů. Prvním typem je vnější tegumentální svalovina, druhým typem je parenchymální svalstvo a třetím typem je speciální svalovina vyskytující se ve skolexu, vnějším semenném váčku, ciru a vagině (Janiszewska, 1954).

### 3.2.2 Biologie a životní cyklus

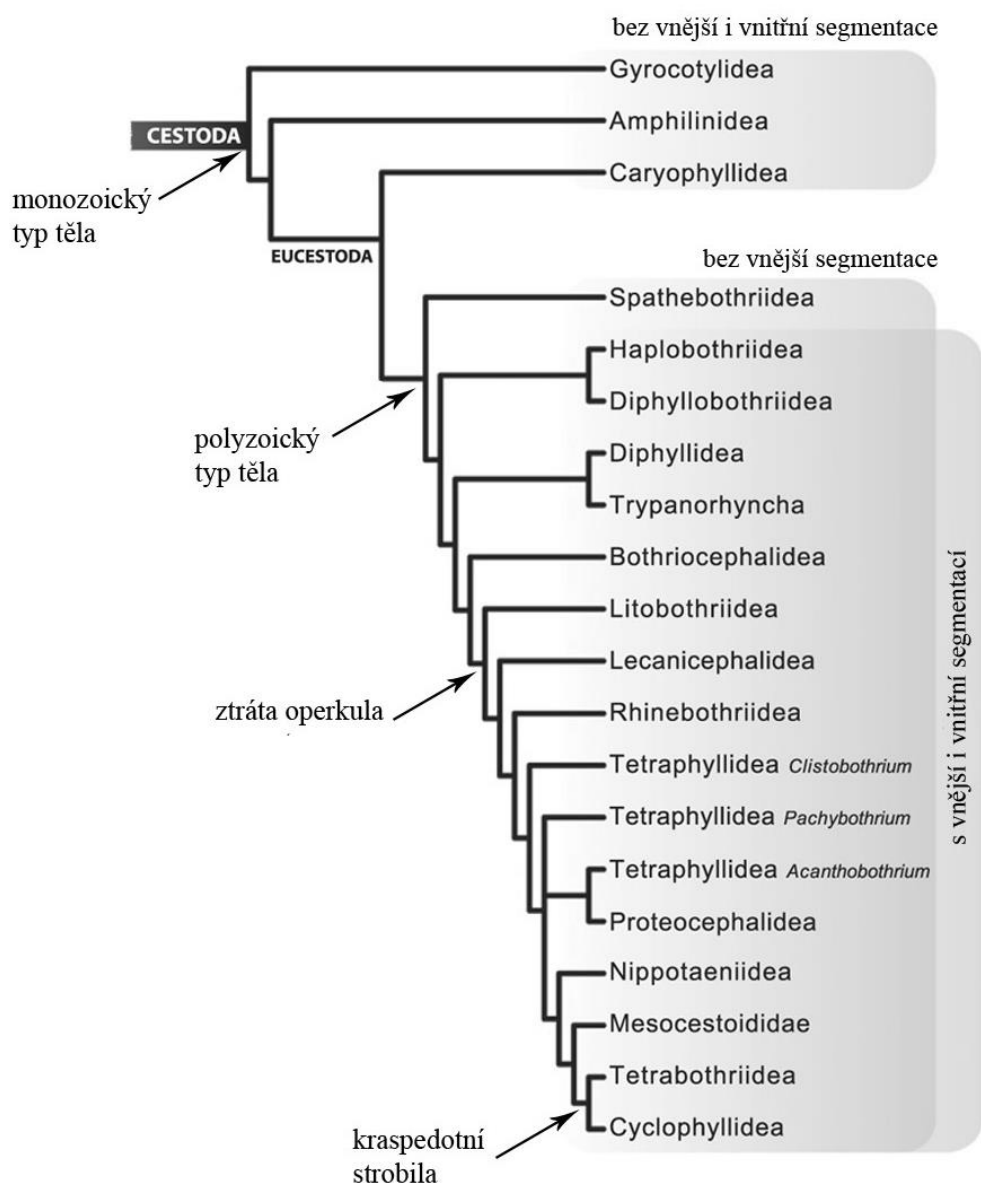
Vývoj vajíček u karyofylidních tasemnic probíhá ve vodním prostředí, kam se vajíčka dostávají z gravidních tasemnic z definitivního hostitele. Prvními mezihostiteli karyofylidních tasemnic jsou máloštětinatci (Oligochaeta). Mezihostitel (většinou zástupce rodů *Tubifex* Lamarck, 1816 a *Limnodrilus* Claparède, 1862) se nakazí požitím rozrýhovaných vajíček (Calentine a kol., 1970). Larva zvaná plerocerkoid (Chervy, 2002) se dále vyvíjí v tělní dutině nebo v semenných váčcích máloštětinatce a je charakterizována přítomností skolexu, cerkomeru se šesti embryonálními háčky (hexakant) a základem gonád (Mackiewicz, 1972). Obecně je u karyofylidních tasemnic možné rozlišit tři typy životních cyklů: (i) progenetický typ (larva pohlavně dospěje už v mezihostiteli) – hlavními zástupci tohoto typu životního cyklu jsou druhy rodu *Archigetes*; (ii) přerušovaný typ (larva dosáhne větších rozměrů a značného morfologického vývoje už v mezihostiteli, ale k dosažení pohlavní zralosti potřebuje obratlovce) – zástupci tohoto typu jsou např. druhy rodu *Caryophyllaeus*; (iii) kompletní typ (larva dorůstá a pohlavně dozrává až v obratlovci) – zástupcem tohoto typu životního cyklu je např. *Khawia sinensis* (Mackiewicz, 1972; Scholz, 1991).

### 3.2.3 Fylogenetické a systematické postavení řádu

V současné době jsou rozlišovány dvě skupiny tasemnic, tzv. primitivní tasemnice (Cestodaria), které zahrnují řády Gyrocotylidea a Amphilinidea, a pravé tasemnice (Eucestoda) (Roberts a Janovy, 2009). Přesné fylogenetické a systematické postavení tasemnic řádu Caryophyllidea v rámci Eucestoda není doposud zcela vyjasněné (Brabec a kol., 2006; Waeschenbach a kol., 2012). Studie provedená Olsonem a kol. (2001) potvrzuje bazální pozici řádu Caryophyllidea, ale současně připouští, že bylo analyzováno jen omezené množství zástupců jednotlivých řádů tasemnic. Na základě nejnovějších fylogenetických analýz (Waeschenbach a kol., 2012) za využití sekvencí mitochondriálních



(mtDNA) a ribozomálních (lsrDNA + ssrDNA) genů vyplývá, že řád Caryophyllidea je sesterskou skupinou k řádu Spathebothriidea a ke zbývajícím zástupcům skupiny Eucestoda. Tento vztah podporuje postupný evoluční přechod z jednoduchého monozoického (bez vnější a vnitřní segmentace) typu těla k polyzoickému (vnější i vnitřní segmentace). Tato práce tedy podporuje dřívější názor, že monozoický typ těla je plesiomorfním znakem (Hoberg a kol., 1997). Caryophyllidea jsou logickým mezistupněm ve vývoji těla mezi Gyrocotylidea a Amphilinidea (oba řády jsou řazeny do podtřídy Cestodaria) na straně jedné a Spathebothriidea ze skupiny Eucestoda na straně druhé (Waeschenbach a kol., 2012).



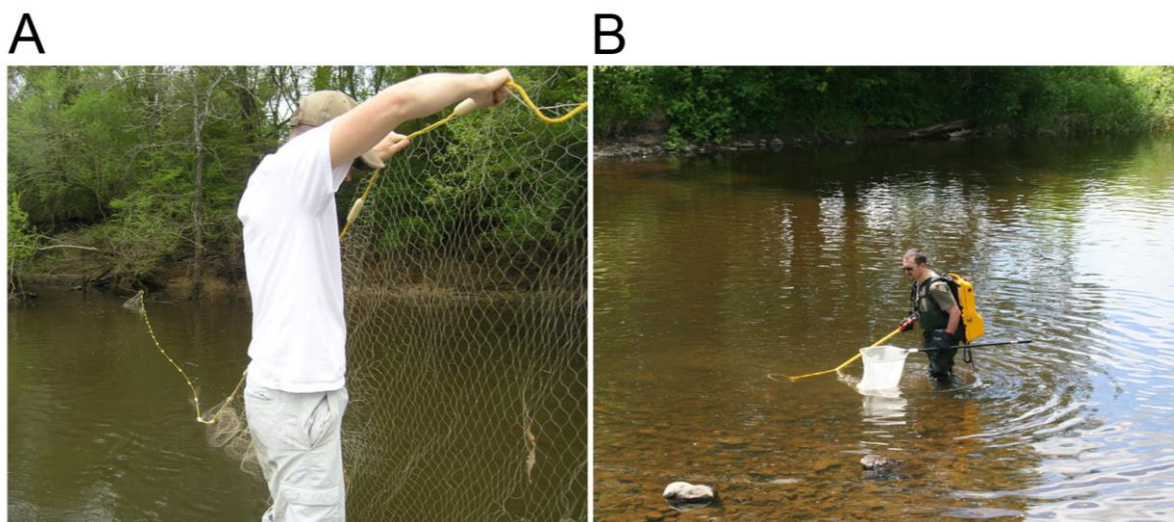
**Obr. 7.** Fylogenetická analýza sestavená na základě sekvencí mitochondriálních (mtDNA) a ribozomálních (lsrDNA + ssrDNA) genů (Waeschenbach a kol., 2012 – upraveno).

## 4 Materiál a metody

Tato práce je založena na zpracování materiálu, který je uložen v helmintologických sbírkách Parazitologického ústavu Biologického centra Akademie věd ČR v Českých Budějovicích (zkratka IPCAS), materiálu ze Zoological Institute of the Ukrainian Academy of Sciences, Kyiv, Ukraine (ZIK), U. S. National Parasite Collection, Beltsville, Maryland, USA (USNPC) a Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, Lincoln, Nebraska, USA (HWML). Kromě muzejního materiálu byl také použit nově nasbíraný materiál tasemnic, který byl získán oběma školiteli a jejich kolegy v USA (státy Mississippi a Wisconsin, červen a červenec 2009, březen 2012) a v severní Itálii (květen a říjen 2010, v roce 2013) (Tab. 1).

### 4.1 Sběr materiálu v terénu

Ryby byly loveny za použití sítí (tenat) a elektrického agregátu (Obr. 8) a následně byla provedena neúplná parazitologická pitvou, zaměřená na trávicí trakt. Část získaných tasemnic ze střeva hostitele byla po zbavení nečistot ve fyziologickém roztoku fixována v horkém 4% formaldehydu pro morfologické studium (přední a zadní části tasemnic) a část materiálu (prostřední části tasemnic) v čistém 96% etanolu pro molekulární studium (tzv. hologenophore).



**Obr. 8.** Lov ryb pomocí tenat (A) a elektrickým agregátem (B) v USA (foto M. Oros a R. Kuchta).

### 4.2 Barvení a příprava trvalých preparátů

Materiál pro morfologické studium byl zpracován následovně: jedinci pro přípravu trvalých preparátů byli barveni karmínem. Doba barvení se řídila podle velikosti jedince.

Po nabarvení byli jedinci promýváni v 70% etanolu po dobu 10 minut, potom následovalo odbarvení kyselým alkoholem (700 ml 100% etanolu, 300 ml destil. H<sub>2</sub>O a 20 ml HCl). Dále byly vzorky odvodněny vzestupnou alkoholovou řadou, počínaje 80% etanolem po dobu 10 min. V 96% etanolu (doba dle potřeby, nejméně však 10 min) byl vzorek napnut na karton, přikryt krycím sklíčkem a zatížen, aby se zabránilo přetočení nebo deformaci jedince. Po narovnání byly tasemnice dvakrát odvodněny 100% etanolem bez zatížení, poprvé po dobu 30 min a podruhé po dobu 10 min. Dále se pokračovalo s projasněním vzorku, které probíhalo v eugenolu ve vzestupné koncentraci (10% – 10 min, 50% – 10 min, 90% – 10 min a 100% – 30 min). V poslední fázi se tasemnice montovaly do kanadského balzámu. Po nanesení kanadského balzámu a umístění jedince na podložní sklo následovalo zakrytí krycím sklíčkem a zatížení. Takto připravený trvalý preparát byl na několik dní umístěn v termoboxu při 56 °C.



**Obr. 9.** Trvalé preparáty – materiál z nových sběrů (A) a preparáty zapůjčené z muzejních sbírek (B).

### 4.3 Příprava vzorků na SEM

Vzorky určené pro skenovací elektronovou mikroskopii (SEM) byly fixované stejně jako pro přípravu trvalých preparátů horkým 4% formaldehydem (Oros a kol., 2010). Přední části (skolex) a zadní části tasemnic byly odvodněny vzestupnou alkoholovou řadou (80% etanol – 15 min, 96% – 15 min, 100% – 30 min a 100% – 15 min). Po odvodnění se vzorky vysušily ve velmi malém množství (2 kapky) hexametyldisilazanu (HMDS) (Kuchta a Caira, 2010). Po vysušení vzorku byly vybrané části přilepeny oboustrannou lepicí páskou na kovový terčík. Terčík s biologickým materiálem byl následně pokoven tenkou vrstvou zlata v iontové pokovovací aparatuře v Laboratoři elektronové mikroskopie.

### 4.4 Trvalé preparáty – zhotovení fotografií, měření, SEM fotografie

Trvalé preparáty byly fotografovány pomocí světelného mikroskopu Olympus BX 51 a kamerového systému Olympus DP 70 vybaveného diferenciálním interferenčním kontrastem (DIC) podle Nomarského. Fotografie byly zpracovány v programu Quick Photo Micro 2.3 (Obr. 10). Pomocí tohoto programu byly získány i rozměry tasemnic. Změřené údaje jsou uváděny v milimetrech, pokud není uvedeno jinak. Mikrofotografie byly pořízeny skenovacím elektronovým mikroskopem JEOL JSM-7401F v Laboratoři elektronové mikroskopie.



**Obr. 10.** Fotodokumentace a měření nově získaného materiálu tasemnic.

## 5 Výsledky

### 5.1 Rod *Monobothrium* Diesing, 1863

Rod *Monobothrium* v současné době zahrnuje 7 platných druhů ze dvou vzdálených zoogeografických oblastí. Dva druhy, *M. wagneri* Nybelin, 1922, který je typovým druhem rodu, a *M. auriculatum* Kulakovskaya, 1961, se vyskytují v evropské části Palearktické zoogeografické oblasti a parazitují u kaprovitých ryb (Cypriniformes: Cyprinidae). Zbývajících pět taxonů se vyskytuje v Nearktické zoogeografické oblasti v rybách čeledi Catostomidae (suckers) (Cypriniformes: Catostomidae).

Tasemnice rodu *Monobothrium* ze dvou odlišných kontinentů se výrazně liší v následujících morfologických znacích: (i) morfologie skolexu (lokulomonobotriatní versus digitiformní, Obr. 11A), (ii) přítomnost vnějšího semenného váčku – *vesicula seminalis externa* (přítomen u severoamerických druhů, ale chybějící u obou palearktických druhů), (iii) postovariální vitelária (chybějící u severoamerických versus přítomná u palearktických druhů, Obr. 11B) (Mackiewicz, 1994; Hoffman, 1999).

Navíc předběžná fylogenetická studie karyofylidních tasemnic na základě sekvencí 4 genů (*cox-1*, 16S, 28S+18S), provedená Dr. A. Waeschenbach, poukázala na existenci dvou vzdálených vývojových větví v rodu *Monobothrium* a potvrdila hypotézu, že palearktické a nearktické druhy nejsou v blízkém příbuzenském vztahu, ale tvoří dvě samostatné skupiny (A. Waeschenbach – nepublikovaná data).

#### 5.1.1 Druhy rodu *Monobothrium* z Palearktické zoogeografické oblasti

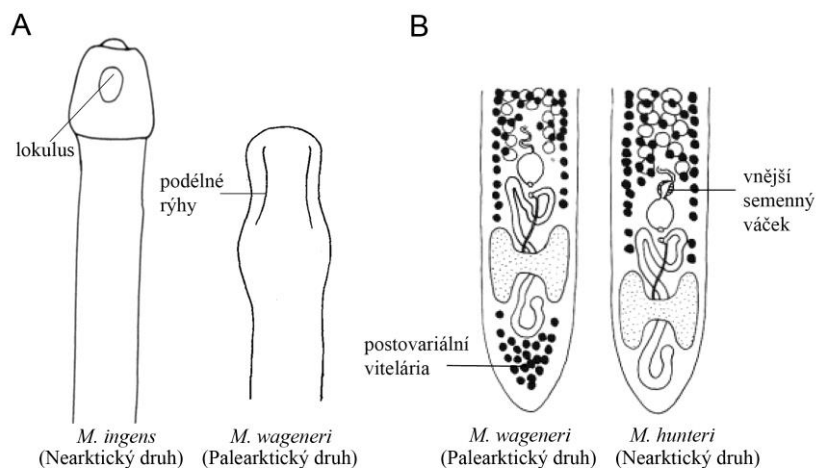
Diesing (1863) navrhnul rod *Monobothrium* pro dva druhy, *Monobothrium tuba* ze střeva lína obecného (*Tinca chrysitis* = *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)) a *Monobothrium punctulatum* ze střeva mořského úhoře (*Conger vulgaris*, pravděpodobně ale z úhoře obecného, jelikož se jedná o sladkovodní druh parazita). Taxonomický status druhého druhu však není jasný. Pravděpodobně se jedná o druh identický s *Caryophyllaeus punctulatum* (Molin, 1858), který však není zástupcem řádu Caryophyllidea.

Typovým druhem rodu *Monobothrium* je *M. wagneri*, který je specifickým parazitem lína (*T. tinca*). Dalším zástupcem je *M. auriculatum*, který byl popsán z jelce *Leuciscus danilewskii* (Kessler, 1877).

Druh *M. wagneri* Nybelin, 1922 byl poprvé popsán pod jménem *Ligula tuba* Wagener, 1852. Poté Monticelli (1892) zařadil *L. tuba* do rodu *Caryophyllaeus* jako *C. tuba*



na základě přítomnosti oddělených gonoporů. Nybelin (1922) na základě tvaru těla, umístění pohlavních orgánů, stavby cirového vaku, přítomností genitální papily, tvaru a umístění vaječníku a dělohy navrhl na základě studia Monticelliho vzorků nové jméno pro tento druh (*C. tuba*) a zařadil jej do již existujícího rodu *Monobothrium*.



**Obr. 11.** Hlavní morfologické rozdíly mezi evropskými a severoamerickými druhy rodu *Monobothrium*; A – skolex, B – schéma zadní části těla, ventrálně (Mackiewicz, 1994 – upraveno).

*Monobothrium wageneri* může způsobovat u svého hostitele (lína) mechanické ucpaní střev (Obr. 12). Navíc přichycení skolexu tohoto parazita indukuje silnou zánětlivou reakci, která je spojena s kompletní ztrátou střevní struktury a nahrazením sliznice, podslizniční vrstvy a svaloviny za zánětlivou tkáň (Dezfuli a kol., 2011; Williams a kol., 2011).



**Obr. 12.** Silná nákaza (více než 100 tasemnic) druhem *Monobothrium wageneri* ve střevě lína (*Tinca tinca*), měřítko = 1 cm (Dezfuli a kol., 2011).

### 5.1.2 Druhy rodu *Monobothrium* z Nearktické zoogeografické oblasti

Prvními popsánymi druhy patřícími do této nearktické skupiny parazitů ryb čeledi Catostomidae byly druhy *Monobothrium hexacotyle* Linton, 1897 a *M. terebrans* Linton, 1893, ale na základě podrobného studia jejich morfologie byly Hunterem (1927) převedeny do jiných rodů (*Glaridacris hexacotyle* a *G. terebrans*). Později byl druh *G. hexacotyle* přesunut do rodu *Isoglaridacris* jako *I. hexacotyle* Mackiewicz (1968a).

Hunter (1927) popsal nový druh, *Monobothrium ingens*, z *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844), který zařadil do rodu *Monobothrium* na základě výskytu podélných rýh na skolexu (vyskytují se i na skolexu druhu *M. wagneri*).

Dalším druhem popsáným z Nearktické zoogeografické oblasti byl *M. hunteri* Mackiewicz, 1963. Tento druh se od *M. ingens* liší nižším počtem varlat (71–117), nepřítomností podélných rýh a jiným typovým hostitelem, kterým je *Catostomus commersonii* (Lacepède, 1803).

O tři roky později byl popsán další druh, *M. ulmeri* Calentine a Mackiewicz, 1966, z *Hypentelium nigricans* (Lesueur, 1817). Nepřítomnost zřetelných lokulů na skolexu, vysoký počet varlat (358–567) a jiní hostitelé odlišují tento druh od *M. ingens*. Od druhu *M. hunteri* se *M. ulmeri* odlišuje třikrát až pětkrát vyšším počtem varlat, delším krčkem a jiným počtem osmoregulačních kanálků (*M. ulmeri* 10 párů versus *M. hunteri* 14 párů).

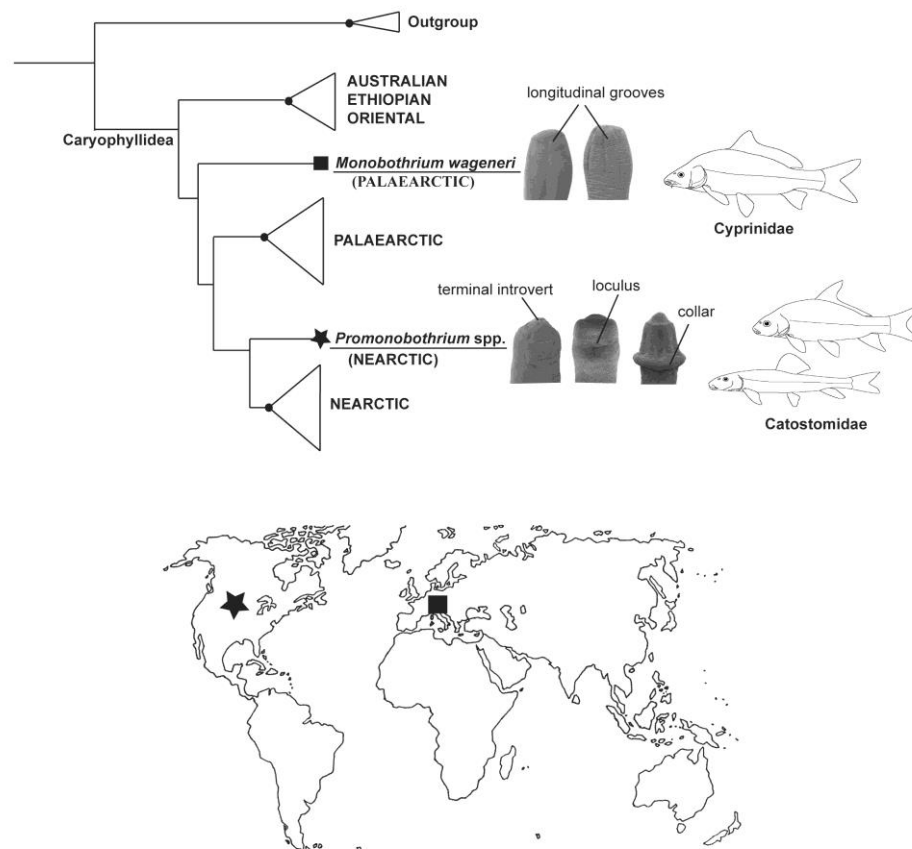
V roce 1974 byly popsány další dva nové druhy, *M. fossae* Williams, 1974 z *Moxostoma poecilurum* Jordan, 1877 a *M. mackiewiczzi* Williams, 1974 z *Hypentelium etowanum* (Jordan, 1877). *M. fossae* se liší se od *M. mackiewiczzi* a *M. ulmeri* v počtu varlat (*M. fossae* 259–364, *M. mackiewiczzi* 138–179 a *M. ulmeri* 306–634).

## 5.2 Nový pohled na taxonomickou klasifikaci rodu *Monobothrium* ze dvou kontinentů

V současné době rod *Monobothrium* zahrnuje 7 nominálních taxonů (*M. auriculatum* a *M. wagneri* – Palearktická zoogeografická oblast, *M. fossae*, *M. hunteri*, *M. ingens*, *M. mackiewiczzi* a *M. ulmeri* – Nearktická zoogeografická oblast). Tyto druhy ze dvou vzdálených zoogeografických oblastí se kromě výskytu a spektra definitivních hostitelů (čeleď Cyprinidae versus čeleď Catostomidae) liší v důležitých morfologických a taxonomických znacích. Nearktické druhy rodu *Monobothrium* mají tzv. lokulomonobotriátní, monobotriátní nebo lokulotrunkátní skolex. U evropských druhů se vyskytuje skolex bez přichycovacích struktur, tzv. digitiformní skolex. Značné rozdíly

jsou i v zadní části těla, především přítomnost vnějšího semenného váčku (*vesicula seminalis externa*) a nepřítomnost postovariálních vitelinních folikulů u severoamerických druhů rodu *Monobothrium* (viz Obr. 11B).

V rámci mezinárodního projektu financovaného grantovou agenturou NSF (National Science Foundation) s názvem “A Survey of the Tapeworms (Cestoda: Platyhelminthes) from Vertebrate Bowels of the Earth”, jehož cílem bylo zmapování globálního výskytu tasemnic, byl získán početný materiál z celého světa, včetně karyofylidních tasemnic z Nearktické zoogeografické oblasti. Tento projekt rovněž umožnil molekulární analýzu velkého počtu reprezentativních vzorků tasemnic z různých zoogeografických oblastí světa, provedenou Dr. A. Waeschenbach z The Natural History Museum. Předběžná fylogenetická studie karyofylidních tasemnic na základě sekvencí dvou mitochondriálních genů (*cox-1*, 16S) a dvou ribozomálních genů (28S, 18S) poukázala na existenci dvou vzdálených vývojových větví v rodu *Monobothrium* a potvrdila hypotézu, že palearktické a nearktické druhy nejsou v blízkém příbuzenském vztahu, ale tvoří dvě samostatné skupiny (Obr. 13).



**Obr. 13.** Schématický náčrt fylogenetického stromu na základě fylogenetické analýzy (A. Waeschenbach – nepublikované údaje).



Muzejní materiál *Monobothrium auriculatum*, popsáný z *Leuciscus danilewskii* ze severní Ukrajiny (Kulakovskaya, 1961), umožnil detailněji morfologicky prozkoumat a charakterizovat tento druh tasemnic. Pohlavně zralé a gravidní tasemnice ale měly znaky typické pro rod *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790, především rozšířený skolex, vytvářející po stranách laterální výběžky, a absence samčí genitální papily.

Na základě výše uvedených morfologických a molekulárních údajů je možné konstatovat, že rod *Monobothrium* je tvořen třemi odlišnými skupinami. První skupinu tvoří druh *M. auriculatum*, který je přesunut na základě výše uvedených charakteristik do rodu *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790 jako *Caryophyllaeus auriculatus* comb. nov. Druhá skupina je zastoupena druhem *M. wagneri*, který je typovým a jediným druhem rodu *Monobothrium*. Třetí skupinu tvoří pět severoamerických druhů parazitujících u čeledi Catostomidae. Současná fylogenetická analýza na základě molekulárních údajů silně podporuje monofyletickou skupinu tvořenou druhem *Promonobothrium minytremi* Mackiewicz, 1968 a zmíněnými pěti druhy, které byly původně zařazeny do rodu *Monobothrium*. Na základě těchto skutečností a pravidla priority (článek 23 Mezinárodních pravidel zoologické nomenklatury) se severoamerické druhy původně řazené do rodu *Monobothrium* navrhuji přesunout do rodu *Promonobothrium* Mackiewicz, 1968 jako nové kombinace: *P. fossae* nov. comb., *P. hunteri* nov. comb., *P. ingens* nov. comb., *P. mackiewiczzi* nov. comb., *P. ulmeri* nov. comb.

### 5.3 Morfologicko-morfometrické zpracování materiálu

#### 5.3.1 *Monobothrium wagneri* Nybelin, 1922

Obr. 14, 15, 16; Tab. 3

Synonyma: *Monobothrium tuba* Diesing, 1863, *Caryophyllaeus tuba* Monticelli, 1892.

Typový hostitel: lín obecný, *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758).

Další hostitelé: cejn velký, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); tento hostitel je však pochybný.

Typová lokalita: Pisa, Itálie.

Rozšíření: Česká republika, Itálie, Německo, Polsko, Rusko, Ukrajina, Velká Británie.

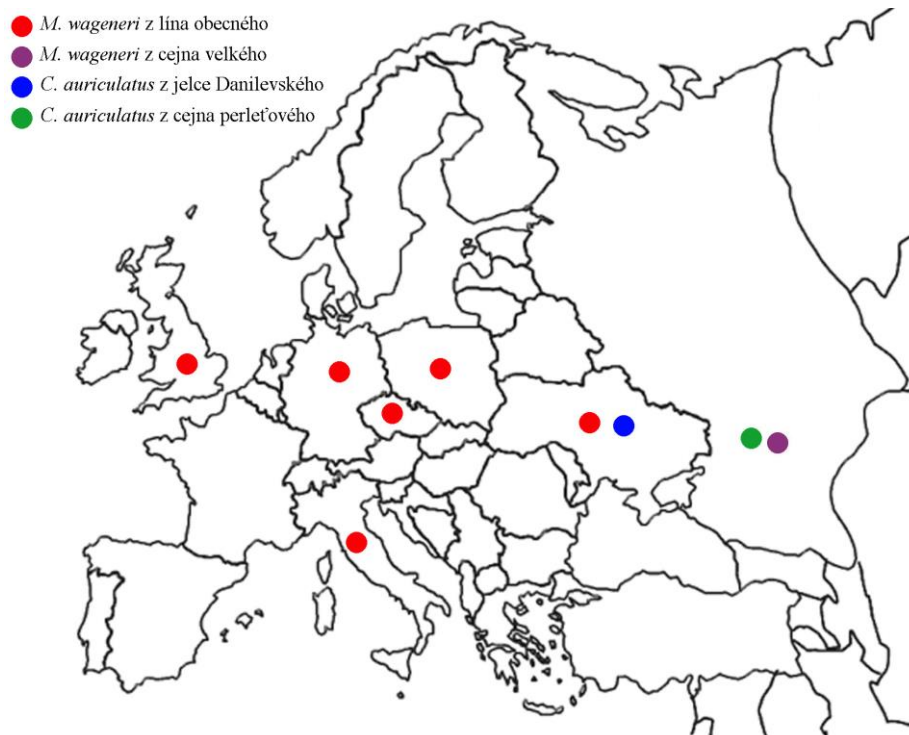
Literatura: Nybelin (1922), Janiszewska (1954), Rešetnikova (1965, 1967), Scholz (1987), Protasova a kol. (1990), Gibson (1993), Sures a kol. (1997).

Studovaný materiál: 22 dospělých jedinců *M. wagneri* z lína (*T. tinca*) v podobě trvalých preparátů: tři z lokality Břežský rybník, ČR, 4. 11. 1985; jeden z řeky Labe, Hřensko, ČR,

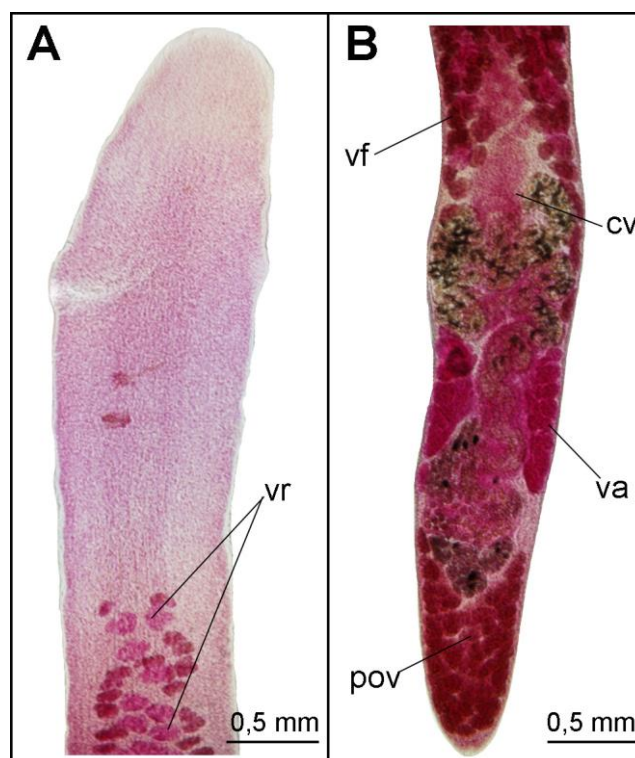
27. 6. 1991; deset z jezera Bracciano, 29. 1. 1991; jeden z jezera Albano, V. 1966; dva z lokality Perugia, 5. 5. 2010; tři z jezera Piediluco, 12. 10. 2010; dva z jezera Iseo, 2. 4. 2013, vše z Itálie. Studované exempláře jsou uloženy v helmintologické sbírce Parazitologického ústavu Biologického centra Akademie věd ČR, České Budějovice (IPCAS C-206).

Morfologická charakteristika (na základě 22 trvalých preparátů): délka těla 16–27 mm (n = 2; pouze 2 kompletní jedinci byli k dispozici), maximální šířka těla 1,1–1,7 mm (n = 9). Skolex se šesti mělkými podélnými rýhami; šířka skolexu 1,0–1,4 mm (n = 7). Šířka krčku 0,8–1,4 mm (n = 7). První varlata začínají ve vzdálenosti 2,3–5,2 mm (n = 7) od předního konce těla. Počet varlat 200–300, rozměrů 131–233 × 109–209 μm (n = 12). Vnější semenný váček chybí. Círový vak malý, rozměrů 356–596 × 282–520 μm (n = 2). Samčí genitální pór vyúsťuje na povrch těla na vrcholu kulovité papily odděleně od samičího genitálního póru. Vaječník dvoukřídlý, tvaru písmene H, s krátkými a širokými křídly. Celková šířka vaječníku 0,8–1,5 mm (n = 11), délka křídla vaječníku 0,7–1,1 mm (n = 11), šířka křídla 0,3–0,5 mm (n = 11). Vitelinní folikuly rozměrů 91–157 × 74–139 μm (n = 13), 2,2–5,2 mm (n = 7) vzdálené od předního konce těla. Počet postovariálních vitelárií 50–100 kusů. Vajíčka mají víčko, rozměry 65–84 × 41–56 μm (n = 44). Vajíčka, která byla získána z dělohy červů a byla projasněna glycerolem, byla větší a dosahovala rozměrů 71–92 × 48–64 μm (n = 33).

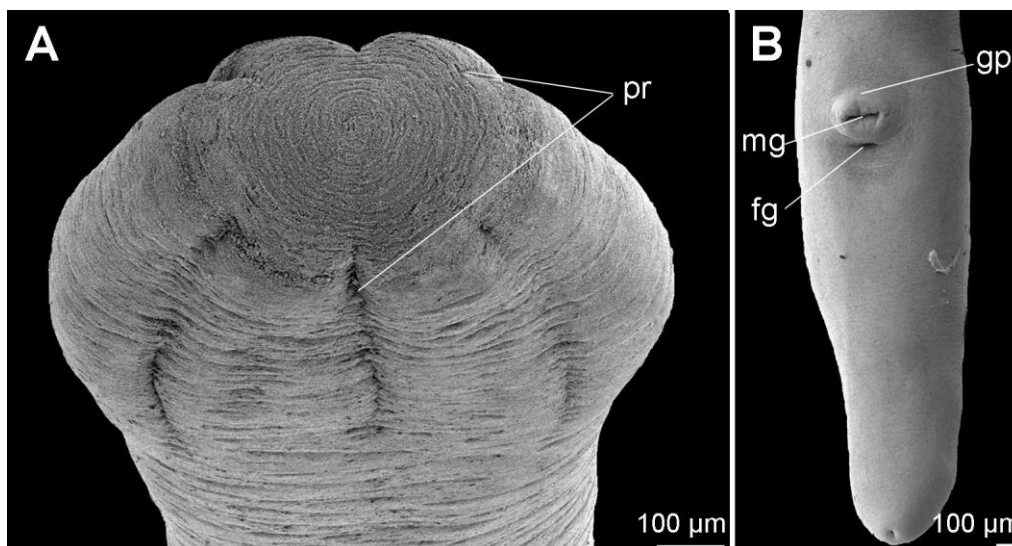
Komentář: Tento druh byl poprvé popsán pod jménem *Ligula tuba* Wagener, 1852. Následně Monticelli (1892) zařadil *L. tuba* do rodu *Caryophyllaeus* jako *Caryophyllaeus tuba*. Nybelin (1922) zařadil tento druh do již existujícího rodu *Monobothrium* a navrhl nové jméno, aby se vyhnul homonymii s Monticelliho (1892) *C. tuba*. Morfometrické údaje z původních prací (Nybelin, 1922; Janiszewska, 1954; Kulakovskaya, 1961; Scholz, 1987) se shodují s údaji, které jsou uvedeny v této práci (viz Tab. 3).



**Obr. 14.** Výskyt tasemnic *Monobothrium wageneri* a *Caryophyllaeus auriculatus* podle literárních údajů.



**Obr. 15.** Mikrofotografie *Monobothrium wageneri* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: cv – cirový vak, pov – postovariální vitelinní folikuly, va – vaječník, vf – žlutkové folikuly, vr – varlata.



**Obr. 16.** Mikrofotografie *Monobothrium wageneri* ze skenovacího elektronového mikroskopu. A – detail skolexu, subapikální pohled; B – zadní část. Zkratky: fg – samičí gonopor, gp – genitální papila, mg – samčí gonopor, pr – podélné rýhy.

### 5.3.2 *Caryophyllaeus auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) nov. comb.

Obr. 14, 17; Tab. 4

Synonymum: *Monobothrium auriculatum* Kulakovskaya, 1961.

Typový hostitel: jelec Danilewského, *Leuciscus danilewskii* (Kessler, 1877).

Další hostitel: cejn perleťový, *Ballerus sapa* (Pallas, 1814); tento hostitel je pochybný.

Typová lokalita: Severní Doněc, Ukrajina.

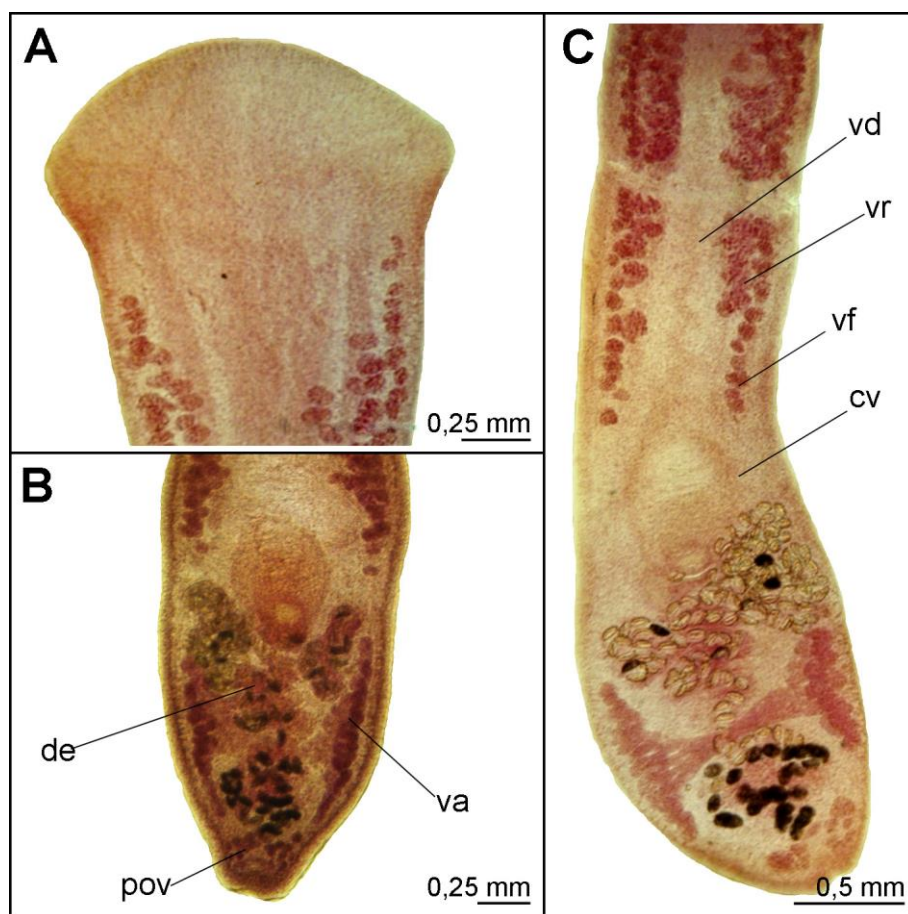
Rozšíření: Ukrajina (Severní Doněc), Rusko (Cimljanská přehradní nádrž).

Literatura: Kulakovskaya (1961), Rešetnikova (1965, 1967).

Studovaný materiál: 4 dospělí jedinci z *Leuciscus danilewskii*, Severní Doněc, 22. 5. 1952, zapůjčeno ze Zoologického ústavu Ukrajinské akademie věd v Kyjevě (ZIK).

Morfologická charakteristika (na základě 4 trvalých preparátů): délka těla 14–22 mm (n = 3), maximální šířka těla 1,1–1,3 mm (n = 4). Skolex je na bočních stranách rozšířený, s laterálními výběžky. Šířka skolexu 1,3–1,8 mm (n = 4). Krček málo zřetelný, široký 0,8–1,1 mm (n = 4). Počet varlat 50–100, rozměrů 85–106 × 78–93 µm (n = 3). První varlata vzdálená 0,6–1,8 mm (n = 3) od předního konce těla. Vnější semenný váček chybí. Cirový vak s rozměry 408–595 × 432–511 µm (n = 3). Vaječník dvoukřídlý, tvaru písmene H, s delšími a užšími křídly. Celková šířka vaječníku 0,8–1,1 mm (n = 2), postranní křídla 0,8–0,9 mm (n = 2) dlouhá a 0,3–0,5 mm (n = 2) široká. Vitelinní folikuly rozměrů 77–87 × 69–

78  $\mu\text{m}$  ( $n = 3$ ), 0,5–0,9 mm ( $n = 3$ ) vzdálené od předního konce těla. Počet postovariálních vitelárií nízký (12–17). Vajíčka s víčkem, rozměry vajíček 76–83  $\times$  47–56  $\mu\text{m}$  ( $n = 7$ ).



**Obr. 17.** Mikrofotografie druhu *Caryophyllaeus auriculatus* ze světelného mikroskopu. A – detail skolexu; B – detail zadní části; C – střední a zadní část. Zkratky: cv – cirový vak, de – děloha, pov – postovariální vitelinní folikuly, va – vaječník, vd – vas deferens, vf – žlutkové folikuly, vr – varlata.

Komentář: Původní morfologická charakteristika tasemnice *M. auriculatum* Kulakovskaya, 1961 byla stručná a nedostatečná (Kulakovskaya, 1961). Tento druh je na základě morfologických charakteristik zařazen do rodu *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790 jako *C. auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) nov. comb. *M. auriculatum* má několik stejných charakteristik s rodem *Caryophyllaeus*, které nejsou typické pro rod *Monobothrium*. Avšak je potřeba potvrdit platnost tohoto druhu nejen na základě nově nasbíraného materiálu z typického hostitele, ale i pomocí molekulárně-fylogenetických metod, a zjistit vzájemné vztahy s dalšími druhy rodu *Caryophyllaeus*.

### 5.3.3 *Promonobothrium fossae* (Williams, 1974) nov. comb.

Obr. 18, 19; Tab. 5

Synonymum: *Monobothrium fossae* Williams, 1974.

Typový hostitel: *Moxostoma poecilurum* Jordan, 1877.

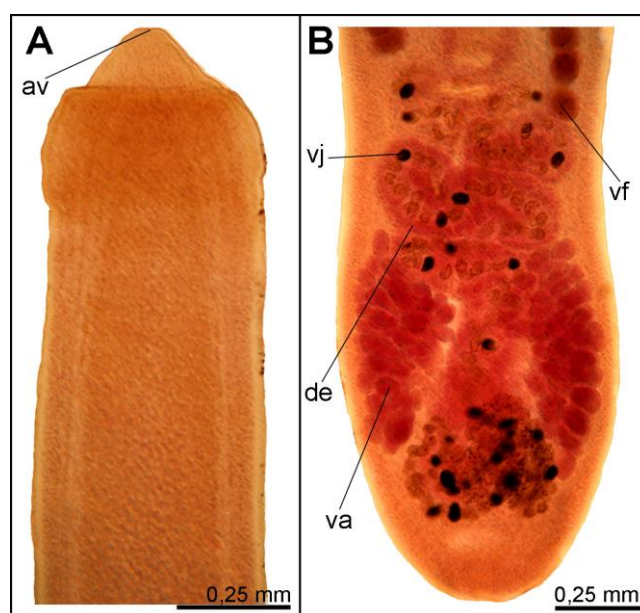
Typová lokalita: Uphapee Creek, Macon County, Alabama, USA.

Rozšíření: USA – Alabama, Mississippi.

Literatura: Williams (1974).

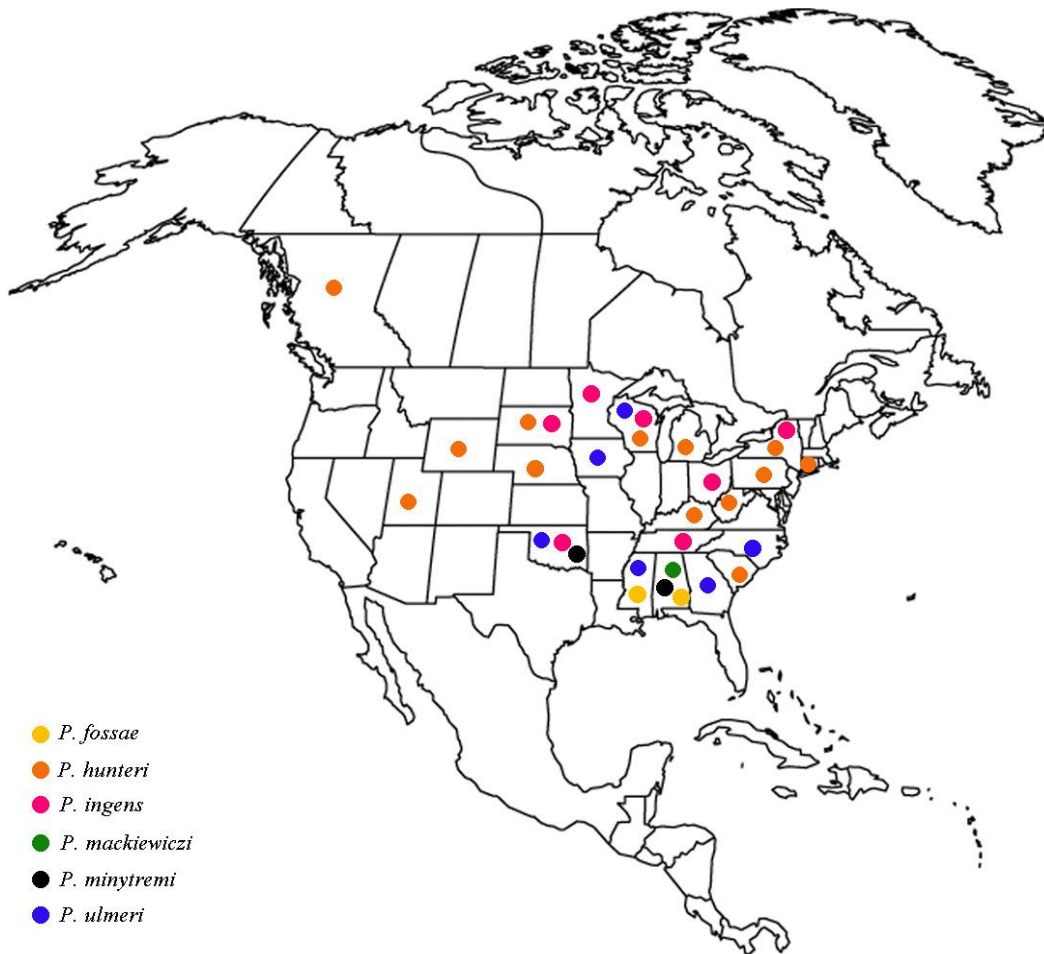
Studovaný materiál: jeden paratyp z *M. poecilurum* (sbírkové číslo USNPC 72463), z lokality Uphapee Creek, Alabama, USA, jeden dospělý jedinec z *M. poecilurum* (US 206b) z lokality Pascagoula River, Mississippi, USA, 20. 3. 2012.

Morfologická charakteristika (na základě jedince z *M. poecilurum*): maximální šířka těla 0,6 mm, šířka krčku 0,4 mm. Skolex bez lokulů, s apikální vchlípeninou, šířka skolexu 0,5 mm. Počet varlat 250–370, rozměrů 81–88 × 60–72 μm (n = 3). Varlata začínají ve vzdálenosti 3,2 mm od předního konce těla a táhnou se až k cirovému vaku. Cirový vak malý, oválný, rozměrů 303 × 243 μm. Vnější semenný váček (*vesicula seminalis externa*) přítomen. Samčí gonopor vzdálen 106 μm od samičího gonoporu. Vaječník ve tvaru písmene H, celková šířka vaječníku 0,7 mm, délka křídla vaječníku 0,7 mm a šířka 0,2 mm. Vitelinní folikuly rozměrů 85–95 × 70–85 μm (n = 3), 1,8 mm vzdálené od předního konce těla. Postovariální vitelária chybějí. Vajíčka s víčkem, rozměrů 51–52 × 32–38 μm (n = 3).



**Obr. 18.** Mikrofotografie *Promonobothrium fossae* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: av – apikální vchlípenina (terminal introvert), de – děloha, va – vaječník, vf – žlutkové folikuly, vj – vajíčka.





**Obr. 19.** Výskyt tasemnic rodu *Promonobothrium* z Neartické zoogeografické oblasti na základě literárních údajů a na základě nově získaných údajů z nových sběrů.

Komentář: Tento druh byl popsán Williamsem v roce 1974 z *Moxostoma poecilurum* ve státě Alabama v USA. Druhový název tohoto druhu byl odvozený z latinského názvu „fossae“, který se vztahuje k jamkám střevní sliznice, do kterých byly tasemnice hluboko zanořené. *Promonobothrium fossae* se nejvíce podobá *P. mackiewiczi* a *P. ulmeri* v tom, že má skolex bez lokulů, dlouhý krček a chybějící postovariální vitelária. Liší se však od obou druhů v počtu varlat (*P. fossae* 259–364, *P. mackiewiczi* 138–179 a *P. ulmeri* 306–634). Od *P. ulmeri* se odlišuje také počtem osmoregulačních kanálů (8 osmoregulačních kanálů u *P. fossae* versus 10 u *P. ulmeri*) a v definitivních hostitelích (*Moxostoma poecilurum* pro *P. fossae* versus *Hypentelium nigricans* pro *P. ulmeri*). Nově nalezený materiál tasemnic druhu *P. fossae*, studovaný v této práci, pochází z řeky Pascagoula, Mississippi, USA. Tento nález rozšiřuje areál výskytu tohoto druhu.

### 5.3.4 *Promonobothrium hunteri* (Mackiewicz, 1963) nov. comb.

Obr. 19, 20, 21; Tab. 6

Synonymum: *Monobothrium hunteri* Mackiewicz, 1963.

Typový hostitel: *Catostomus commersonii* (Lacepède, 1803).

Další hostitelé: *Catostomus discobolus* Cope, 1871; *C. latipinnis* Baird a Girard, 1853; *Carpiodes cyprinus* (Lesueur, 1817); *Hypentelium nigricans* (Lesueur, 1817); *Moxostoma macrolepidotum* (Lesueur, 1817).

Typová lokalita: Dryden Lake, New York, USA.

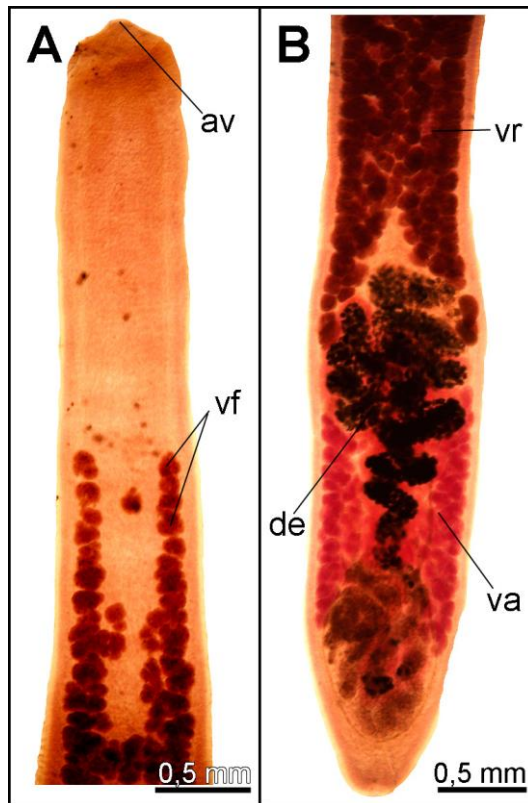
Rozšíření: Kanada – Britská Kolumbie, USA – Connecticut, Kentucky, Michigan, Nebraska, New York, Pensylvánie, Severní Karolína, Severní Dakota, Utah, Wisconsin, Wyoming, Západní Virginie.

Literatura: Mackiewicz (1963), Hoffman (1999).

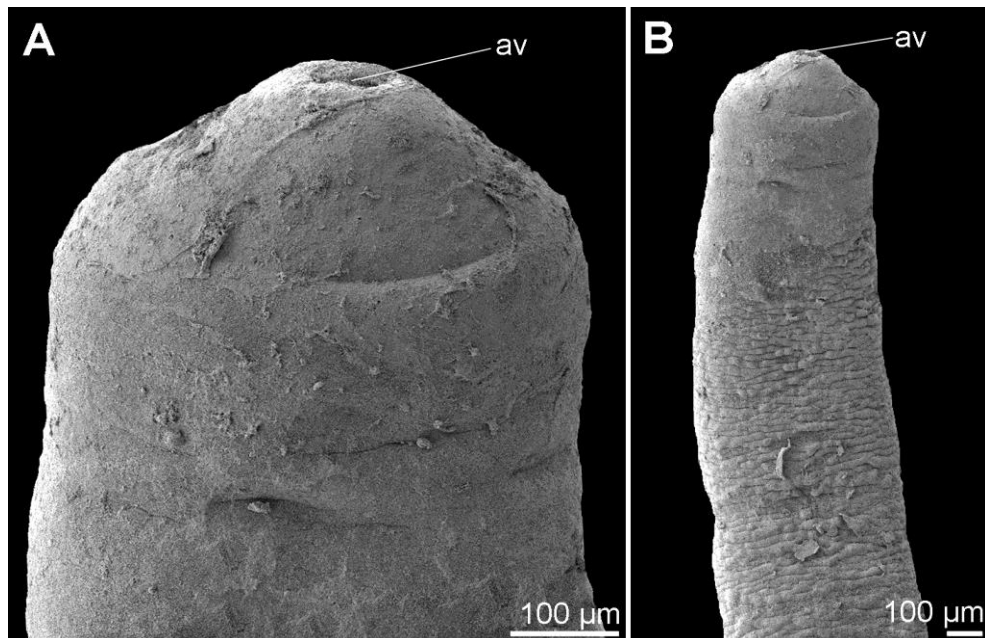
Studovaný materiál: jeden paratyp z *C. commersonii*, z lokality Cascadilla Creek, Ithaca, New York (USNPC 59867); jeden exemplář z *C. commersonii*, z lokality Beebe Lake, Ithaca, New York (USNPC 59871), jeden ex. z *M. macrolepidotum*, z Nebrasky (HWML 20455); jeden ex. z *C. commersonii*, z Nebrasky (HWML 34194); dva ex. z *C. commersonii*, z Nebrasky (HWML 45909, 45910); jeden exemplář z *C. commersonii* z lokality West Twin River, Wisconsin, 26. 6. 2009 (DP 1/09); jeden z *C. commersonii* z Duck Creek, Wisconsin, 12. 7. 2009 (DP 135/09all); jeden z *H. nigricans* z Waupaca River, Wisconsin, 12. 7. 2009 (DP 158/09a), vše USA.

Morfologická charakteristika (na základě 2 jedinců z *C. commersonii* a 1 z *H. nigricans*): délka těla 11,7 mm (n = 1), maximální šířka těla 0,7–1,0 mm (n = 3). Skolex široký 0,4–0,6 mm (n = 3), s apikální vchlípeninou, bez podélných rýh a lokulů. Krček nezřetelný. Počet varlat 70–120, rozměrů 57–114 × 59–101 μm (n = 11), první varlata vzdálena 1,9–3,7 mm od předního konce těla (n = 3). Pohlavní otvory oddělené, samčí vzdálený 45 μm (n = 1) od samičího gonoporu. Cirový vak oválný, rozměrů 197–334 × 211–283 μm (n = 3). Vnější semenný váček přítomen. Vaječník ve tvaru písmene H, celková šířka vaječníku 0,6–0,8 mm (n = 3), délka křídla vaječníku 0,7–1,2 mm (n = 3), šířka křídla vaječníku 0,2–0,3 mm (n = 3). Vitelinní folikuly s rozměry 74–119 × 64–97 μm (n = 9), 0,9–2,2 (n = 3) vzdálené od předního konce těla. Dvě postovariální vitelária přítomna u jednoho jedince z *C. commersonii*, z lokality West Twin River, Wisconsin. Vajíčka s víčkem, rozměrů 43–59 × 28–39 μm (n = 13).





**Obr. 20.** Mikrofotografie *Promonobothrium hunteri* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: av – apikální vchlípenina (terminal introvert), de – děloha, va – vaječník, vf – žloutkové folikuly, vr – varlata.



**Obr. 21.** Mikrofotografie *Promonobothrium hunteri* ze skenovacího elektronového mikroskopu. A – detail skolexu; B – přední část. Zkratka: av – apikální vchlípenina (terminal introvert).

Komentář: Tento druh byl popsán Mackiewiczem (1963), který nejvíce přispěl k poznání karyofylidních tasemnic ze Severní Ameriky. Tento autor v původním popise detailně charakterizoval druh *Monobothrium* (= *Promonobothrium*) *hunteri* a porovnával morfologii čtyř do té doby známých druhů, dvou z Palearktické (*M. auriculatum* a *M. wagneri*) a dvou z Nearktické zoogeografické oblasti (*M. ingens* a *M. hunteri*). Kromě toho byla ve stejné práci diskutována i systematika celého rodu. Mackiewicz (1963) poukázal na značné morfologické rozdíly mezi druhy rodu, především na přítomnost nebo absenci vnějšího semenného váčku (*vesicula seminalis externa*), a položil otázku: „Je možné, aby se obě podmínky vyskytovaly ve stejném rodě?“ Nová rodová klasifikace severoamerických zástupců však nebyla navržena.

### **5.3.5 *Promonobothrium ingens* (Hunter, 1927) nov. comb.**

Obr. 19, 22, 23; Tab. 7

Synonymum: *Monobothrium ingens* Hunter, 1927.

Typový hostitel: *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844).

Další hostitelé: *Carpiodes cyprinus* (Lesueur, 1817), *Catostomus commersonii* (Lacepède, 1803), *Ictiobus bubalus* (Rafinesque, 1818).

Typová lokalita: Lake Pepin, Minnesota, USA.

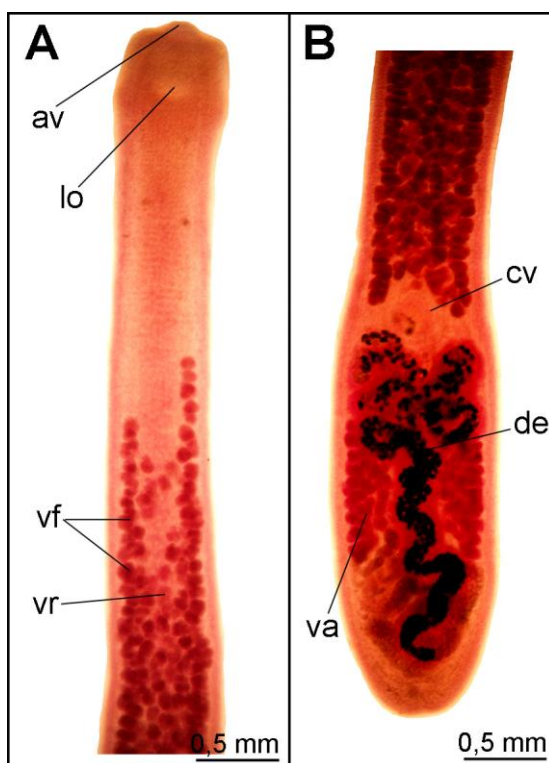
Rozšíření: USA – Jižní Dakota, Minnesota, New York, Ohio, Oklahoma, Tennessee, Wisconsin.

Literatura: Hunter (1927), Hoffman (1999).

Studovaný materiál: jeden ex. z *C. cyprinus*, Lake Winnebago, Wisconsin, 8. 7. 2009 (DP 89/09); jeden ex. z *C. cyprinus*, Wolf River, Wisconsin, 9. 7. 2009 (DP 115/09all), vše USA.

Morfologická charakteristika (na základě 2 jedinců z *C. cyprinus*): délka těla 18 mm (n = 1), maximální šířka těla 0,9 mm (n = 2). Krček zřetelný, široký 0,5–0,6 mm (n = 2). Skolex s párem lokulů, šířka skolexu 0,6–0,7 mm (n = 2). Počet varlat 200–300, rozměrů 102–133 × 94–133 μm (n = 7); první varlata vzdálená 4,3–4,5 mm (n = 2) od předního konce těla. Pohlavní otvory oddělené, samčí vzdálený 179–204 μm (n = 2) od samičího gonoporu. Círový vak malý, oválný, rozměrů 315–350 × 300–303 μm (n = 2). Vaječník ve tvaru písmene H, celková šířka vaječníku 0,9–1,0 mm (n = 2), délka křídla vaječníku 0,8 mm (n = 2), šířka křídla vaječníku 0,3 mm (n = 2). Vitelinní folikuly rozměrů 89–133 × 74–

88  $\mu\text{m}$  (n = 8), 1,8–2,2 mm (n = 2) vzdálené od předního konce těla. Postovariální vitelária chybějí. Vajíčka s víčkem, rozměrů 51–59  $\times$  28–32  $\mu\text{m}$  (n = 8).



**Obr. 22.** Mikrofotografie *Promonobothrium ingens* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: av – apikální vchlípenina (terminal introvert), cv – círový vak, de – děloha, lo – lokulus, va – vaječník, vf – žlutkové folikuly, vr – varlata.



**Obr. 23.** Mikrofotografie *Promonobothrium ingens* ze skenovacího elektronového mikroskopu. Detail skolexu. Zkratka: lo – lokulus.

Komentář: Hunter (1927) v rámci své práce zpracoval materiál z přibližně 400 ryb z čeledi Catostomidae a popsal tři nové rody a čtyři nové druhy. Mezi nové druhy patřila i tasemnice *M. ingens* z *Ictiobus cyprinellus* z jezera Pepin v Minnesotě. V rámci práce Huntera (1927) byla rozšířena i rodová diagnóza s ohledem na rozdílnou morfologii jedinců ze Severní Ameriky (morfologie skolexu, přítomnost vnějšího semenného váčku – *vesicula seminalis externa* a nepřítomnost postovariálních vitelárií). *P. ingens* byl poprvé popsán z *I. cyprinellus*, později byli identifikováni další dva hostitelé, *C. commersonii* a *I. bubalus* (Hoffman, 1999). Nález *P. ingens* z *C. cyprinus* (z jezera Winnebago a z řeky Wolf, Wisconsin, USA) rozšiřuje spektrum rybích hostitelů.

### **5.3.6 *Promonobothrium mackiewiczi* (Williams, 1974) nov. comb.**

Obr. 19, 24

Synonymum: *Monobothrium mackiewiczi* Williams, 1974.

Typový hostitel: *Hypentelium etowanum* (Jordan, 1877).

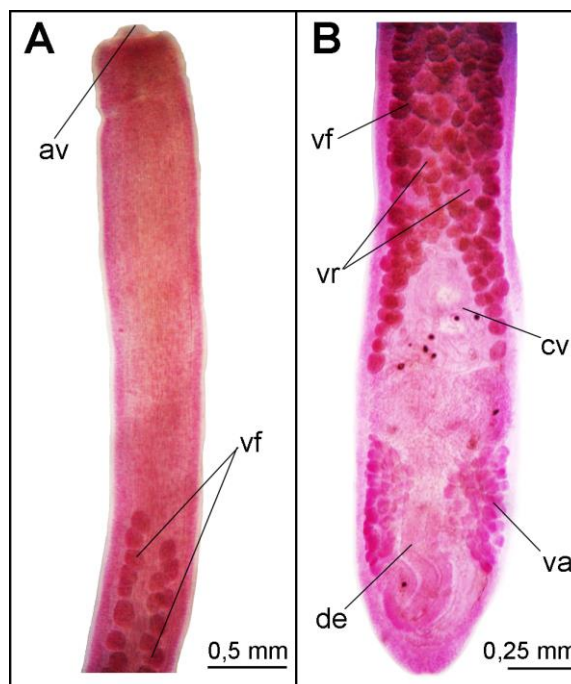
Typová lokalita: Kowalinga Creek, Alabama, USA.

Rozšíření: USA – Alabama.

Literatura: Williams (1974).

Studovaný materiál: 2 paratypy z *H. etowanum*, Kowalinga Creek, Alabama, USA (USNPC 72465, 72466).

Morfologická charakteristika (na základě muzejního materiálu): délka těla 25–27 mm, šířka 0,8–1,0 mm. Krček dlouhý. Skolex bez lokulů. Počet varlat 138–179, rozměrů 202 × 172 μm. První varlata ve vzdálenosti 6,2–7,3 mm od předního konce těla. Samčí a samičí pohlavní otvory od sebe vzdáleny 107–240 μm, ve vzdálenosti 2,3–2,4 mm od zadního konce těla. Círový vak okrouhlý, 370–400 μm v průměru. Vaječník ve tvaru písmene H, délka křídel vaječníku 1,0–1,1 mm. Velikost vitelinních folikulů 152–180 × 120–170 μm, první vitelinní folikuly začínají 2,1–3,5 mm od předního konce těla. Postovariální vitelária chybějí. Vajíčka s víčkem, rozměrů 56–62 × 40–45 μm.



**Obr. 24.** Mikrofotografie *Promonobothrium mackiewiczi* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: av – apikální vchlípenina (terminal introvert), cv – cirový vak, de – děloha, va – vaječník, vf – žlutkové folikuly, vr – varlata.

Komentář: Tento druh byl popsán z *Hypentelium etowanum* v Alabamě. Přítomnost vnějšího semenného váčku (*vesicula seminalis externa*) a nepřítomnost postovariálních vitelárií odlišují *Promonobothrium mackiewiczi* od obou evropských druhů (*M. wagneri* a *C. auriculatus*). Nepřítomnost zřetelných lokulů na skolexu, 16 místo 10 párů osmoregulačních kanálů a nižší počet varlat odlišují *P. mackiewiczi* od *P. ingens*. Druh *P. mackiewiczi* se od *P. hunteri* odlišuje delším krčkem a vyšším počtem varlat; *P. mackiewiczi* se liší od *P. ulmeri* menším počtem varlat, 16 místo 10 páry osmoregulačních kanálů v oblasti varlat. Od původního popisu (1974) nebyl *P. mackiewiczi* nalezen.

### 5.3.7 *Promonobothrium ulmeri* (Calentine a Mackiewicz, 1966) nov. comb.

Obr. 19, 25, Tab. 8

Synonymum: *Monobothrium ulmeri* Calentine a Mackiewicz, 1966.

Typový hostitel: *Hypentelium nigricans* (Lesueur, 1817).

Další hostitelé: *Moxostoma anisurum* (Rafinesque, 1820), *M. erythrurum* (Rafinesque, 1818), *M. macrolepidotum* (Lesueur, 1817) *Erimyzon oblongus* (Mitchill, 1814), *Minytrema melanops* (Rafinesque, 1820).

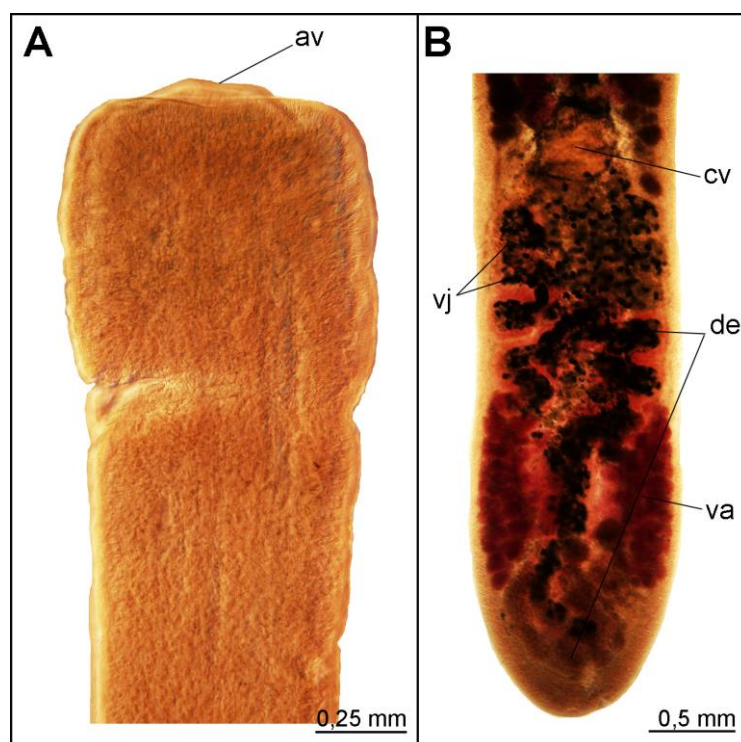
Typová lokalita: Iowa River, Iowa, USA.



Rozšíření: USA – Georgie, Iowa, Mississippi, Oklahoma, Severní Karolína, Wisconsin.

Literatura: Calentine a Mackiewicz (1966), Williams (1974), Hoffman (1999).

Studovaný materiál: jeden paratyp z *H. nigricans* (USNPC 60741), 1 z *M. erythrurum* (USNPC 60742) a dva exempláře z *H. nigricans* (USNPC 60743, 60743), Iowa; jeden z *E. oblongus* z potoka Swift, Severní. Karolína (USNPC 73741); jeden z *M. macrolepidotum* z řeky Red Cedar, Wisconsin (USNPC 74917); čtyři exempláře z *E. oblongus* ze Severní. Karolíny (HWML 33253, 33254, 33256, 33257); dva jedinci z *Minytrema melanops* z řeky Pascagoula, Mississippi, 19. 3. 2012 (US 217a) a 20. 3. 2012 (US 209a-2), vše USA.



**Obr. 25.** Mikrofotografie *Promonobothrium ulmeri* ze světelného mikroskopu. A – přední část; B – zadní část. Zkratky: av – apikální vchlípenina (terminal introvert), cv – cirový vak, de – děloha, va – vaječník, vj – vajíčka.

Morfologická charakteristika (na základě 2 jedinců z *M. melanops*): délka těla 27,5 mm (n = 1), šířka těla 1,0–1,1 mm (n = 2). Krček zřetelný, široký 0,8 mm (n = 1), skolex široký 0,7–0,8 mm (n = 2), bez lokulů, s apikální vchlípeninou. Počet varlat 300–400, rozměrů 151–172 × 122–126 μm (n = 3), první varlata začínají ve vzdálenosti 5,8–10,6 mm (n = 2) od přední části těla. Samčí a samičí pohlavní otvory oddělené, samčí vzdálený 166 μm (n = 1) od samičího gonoporu. Cirový vak malý, oválný, rozměrů 324 × 315 μm (n = 1).

Vnější semenný váček přítomen. Vaječník ve tvaru písmene H, celková šířka vaječníku 0,9 mm (n = 1), délka křídla vaječníku 1,1 mm (n = 1), šířka křídla vaječníku 0,3 mm (n = 1). Vitelinní folikuly rozměrů 151–162 × 87–98 μm (n = 3), 6,8 mm (n = 1) vzdálené od předního konce těla. Postovariální vitelária chybějí. Vajíčka s víčkem, rozměrů 52–56 × 31–38 μm (n = 4).

Komentář: V roce 1966 byla popsána tasemnice *Monobothrium* (= *Promonobothrium*) *ulmeri* ze tří druhů ryb čeledi Catostomidae, *H. nigricans*, *M. anisurum* a *M. erythrurum*. Tento druh byl odlišen od ostatních do té doby popsaných druhů z Nearktické zoogeografické oblasti na základě menších rozměrů, nepřítomnosti lokulů na skolexu (versus výrazné párové lokuly u *M. ingens*), většího počtu varlat (358–567 u *M. ulmeri* a 71–117 u *M. hunteri*) a spektra definitivních hostitelů (*Moxostoma* a *Hypentelium* pro *M. ulmeri* a *Catostomus* pro *M. hunteri*). Calentine a Mackiewicz (1966) také studovali vývoj tasemnic v mezihostiteli v laboratorních podmínkách. K experimentální infekci použili dva druhy máloštětinatců, *Limnodrilus hoffmeisteri* a *Tubifex tempeltoni*. Vajíčka byla získána z tasemnic pocházejících z *M. anisurum*. Embryonální vývoj až do stádia infekční onkosféry trval přibližně 22 dní. V tomto experimentu se podařilo infikovat pouze druh *L. hoffmeisteri* (26 ze 70, tj. 37%). Vývoj plerocerkoidu v těle máloštětinatce trval přibližně 60–70 dní, ale vývoj v definitivním hostiteli studován nebyl.

## 6 Diskuze

Skutečnost, že rod *Monobothrium* spojuje dvě odlišné skupiny, byla pozorována již v roce 1963 Mackiewiczem, který napsal: „Fakt, že severoamerické druhy rodu *Monobothrium* mají vnější semenný váček, postrádají postovariální vitelária, parazitují u ryb z čeledi Catostomidae a vyskytují se v Severní Americe, silně naznačuje, že nearktické a palearktické druhy jsou dvě rozdílné skupiny. Tato uvedená fakta naznačují rozdělení nearktických a palearktických druhů rodu *Monobothrium* do dvou skupin, dokonce možná do dvou rodů.“ Stejný autor (Mackiewicz, 1972) také poukázal na vysoký počet monotypických rodů v rámci řádu Caryophyllidea, obzvláště v Nearktické zoogeografické oblasti. Vzhledem k velké diverzitě znaků v rámci rodu *Monobothrium* se v klíči k určování rodů vytvořeném Mackiewiczem (1994) rod *Monobothrium* objevuje vícekrát. Nikdy však nebylo navrženo nové taxonomické umístění druhů z Nearktické zoogeografické oblasti, přestože by byl tento taxonomický přesun snadno obhajitelný.

Tato práce navrhuje nové taxonomické uspořádání rodu *Monobothrium* a přeřazení jeho druhů do dalších dvou rodů karyofylidních tasemnic na základě značných morfologických rozdílů, spektra definitivních hostitelů a zoogeografického rozšíření zástupců. Molekulární data získaná v rámci projektu mapování globální diverzity tasemnic, financovaného NSF (National Science Foundation), silně podpořila návrh přesunout severoamerické druhy rodu *Monobothrium* do rodu *Promonobothrium* Mackiewicz, 1968. Zároveň fylogenetická analýza poukázala na zvláštní postavení druhu *Monobothrium wagneri* mezi karyofylidními tasemnicemi. Tento druh vytváří oddělenou linii, která tvoří samostatnou vývojovou větev s ostatními evropskými karyofylidními tasemnicemi. Kromě toho fylogenetická analýza poukázala na to, že severoamerické druhy původního rodu *Monobothrium* a rod *Promonobothrium* formují dobře podpořenou monofyletickou linii v rámci velké skupiny tvořené zástupci z Nearktické zoogeografické oblasti parazitujícími u sladkovodních ryb z čeledi Catostomidae.

Rod *Promonobothrium*, v novém taxonomickém konceptu, se od rodu *Monobothrium* liší přítomností vnějšího semenného váčku (*vesicula seminalis externa*) (nepřítomný u rodu *Monobothrium*), absencí postovariálních vitelárií (přítomná a početná u rodu *Monobothrium*) a tvarem skolexu, který je tzv. lokulomonobotriátní, monobotriátní nebo lokulotrunkátní (oproti digitiformnímu skolexu se šesti podélnými rýhami u *M. wagneri*; Obr. 6). Druhy obou rodů se také liší hostitelským spektrem definitivních hostitelů (Catostomidae u druhů



rodu *Promonobothrium*, Cyprinidae – *Tinca tinca* pro rod *Monobothrium*) a areálem rozšíření (rod *Promonobothrium* v Nearktické zoogeografické oblasti versus rod *Monobothrium* v Palearktické zoogeografické oblasti).

Rod *Promonobothrium* je charakterizován absencí postovariálních vitelárií, ale druhy *P. hunteri* a *P. ulmeri* (oba druhy bez postovariálních vitelárií) mají postovariální kličku vitelinního kanálku (Mackiewicz, 1963; Calentine a Mackiewicz, 1966). Postovariální oblast některých jedinců *P. hunteri* může obsahovat několik vitelinních folikulů (Mackiewicz, 1963). Tato skutečnost naznačuje vnitrodruhovou variabilitu tohoto jinak stabilního a taxonomicky významného znaku. Na rozdíl od výše uvedeného, typový druh rodu, *P. minytremiti*, postrádá postovariální vitelária (Mackiewicz, 1968b). Nově získaná data potvrzují údaje z původního popisu, kde u druhů *P. hunteri* a *P. ulmeri* byl nalezen postovariální vitelinní kanál. Navíc u jednoho jedince *P. hunteri* získaného z nových sběrů z *C. commersonii* z řeky West Twin (Wisconsin, USA, 2009) byly nalezeny dva postovariální vitelinní folikuly.

Dřívější morfologická charakteristika druhu *Monobothrium auriculatum* Kulakovskaya, 1961 byla nedostatečná. Při studiu vzorků *M. auriculatum* z *Leuciscus danilewskii* z typové lokality (Severní Doněc, Ukrajina) byla zjištěna podobnost tohoto druhu se zástupci rodu *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790. Proto byl navržen taxonomický přesun *M. auriculatum* do tohoto rodu jako nová kombinace: *C. auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) nov. comb. Tasemnice *C. auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) se od druhu *Monobothrium wagneri* Nybelin, 1922 liší tvarem skolexu, který u *C. auriculatus* vytváří laterální výběžky a je tzv. „cuneicrispitate“ nebo „flabellate“ (versus digitiformní skolex se šesti podélnými rýhami u *M. wagneri*), délkou krčku (u *C. auriculatus* krátký krček versus krček dlouhý u *M. wagneri*) a nepřítomností samčí genitální papily (papila přítomná u *M. wagneri*).

Společnými znaky druhu *C. auriculatus* a typového druhu rodu *Caryophyllaeus* (*C. laticeps*) jsou oddělené gonopory, nepřítomnost vnějšího semenného váčku a dobře vyvinutý chámovod. Dalšími společnými znaky jsou vaječník ve tvaru písmene H, přítomnost postovariálních vitelárií a parazitace u ryb čeledi Cyprinidae (Mackiewicz, 1994; Oros a kol., 2010). Platnost druhu *C. auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) bude nutné potvrdit nejen na základě nově nasbíraného materiálu z typového hostitele (*Leuciscus danilewskii*), ale i na základě výsledků molekulárně-fylogenetických analýz, které objasní jeho vzájemné vztahy s dalšími druhy rodu *Caryophyllaeus*.

## 7 Závěr

Tato práce se zabývá tasemnicemi rodu *Monobothrium* (řád Caryophyllidea) ze dvou odlišných zoogeografických oblastí (Palearktická a Nearktická zoogeografická oblast). Na základě studia dostupné literatury byla provedena literární rešerše na téma „Monozoické tasemnice rodu *Monobothrium* (Cestoda: Caryophyllidea) z Palearktické a Nearktické zoogeografické oblasti“. Rozsáhlý soubor nově získaného, ale i muzejního materiálu zástupců tohoto rodu umožnil získat nové morfologické a morfometrické údaje o dvou evropských a pěti severoamerických druzích. Tyto údaje, společně s výsledky předběžných molekulárně-fylogenetických analýz poskytnutých zahraničními spolupracovníky, umožnily nové vymezení rodu *Monobothrium* Diesing, 1863 a navržení nové klasifikace. Na základě zjištěných morfologických rozdílů je navrženo přesunutí druhu *M. auriculatum* Kulakovskaya, 1961 do rodu *Caryophyllaeus* Gmelin, 1790 jako *C. auriculatus* (Kulakovskaya, 1961) nov. comb. a zároveň je navržen přesun pěti severoamerických druhů, dříve patřících do rodu *Monobothrium*, do rodu *Promonobothrium* Mackiewicz, 1968 jako nové kombinace jmen: *P. fossae*, *P. hunteri*, *P. ingens*, *P. mackiewiczzi* a *P. ulmeri*.

## 8 Seznam použité literatury

**Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick R.S., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. 2012.** The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59: 429–493.

**Ash A., Scholz T., Oros M., Levron C., Kar P.K. 2011.** Cestodes (Caryophyllidea) of the stinging catfish *Heteropneustes fossilis* (Siluriformes: Heteropneustidae) from Asia. *Journal of Parasitology* 97: 899–907.

**Brabec J., Kuchta R., Scholz T. 2006.** Paraphyly of the Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Cestoda): circumscription of monophyletic clades based on phylogenetic analysis of ribosomal RNA. *International Journal for Parasitology* 36: 1535–1541.

**Caira J.N., Littlewood D.T.J. 2013.** Worms, Platyhelminthes. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Levin S.A. ed.). Second Edition, Academic Press, Waltham, Massachusetts, 437–469.

**Calentine L.R. 1962.** *Archigetes iowensis* sp. n. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from *Cyprinus carpio* L. and *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède. *Journal of Parasitology* 48: 513–524.

**Calentine R.L., Christensen B.M., Christensen L.A. 1970.** Specificity of caryophyllaeid cestodes for their intermediate hosts. *Journal of Parasitology* 56: 346–349

**Calentine R.L., Mackiewicz J.S. 1966.** *Monobothrium ulmeri* n. sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from North American Catostomidae. *Transactions of the American Microscopical Society* 85: 516–520.

**Chervy L. 2002.** The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1–33.

**Chervy L. 2009.** Unified terminology for cestode microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestode Systematics in 2002–2008. *Folia Parasitologica* 56: 199–230.

**Dezfuli B.S., Giari L., Squerzanti S., Lui A., Lorenzoni M., Sakalli S., Shinn A.P. 2011.** Histological damage and inflammatory response elicited by *Monobothrium wagneri* (Cestoda) in the intestine of *Tinca tinca* (Cyprinidae). *Parasites & Vectors* 4: 225.

**Diesing C.M. 1863.** Revision der Cephalocotyleen. Abtheilung: Paramecocotyleen.

Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Abtheilung I. 48: 200–345.

**Fischthal J.H. 1954.** *Bialovarium nocomis* (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the hornyhead chub, *Nocomis biguttatus* (Kirtland). Proceedings of the Helminthological Society of Washington 21: 117–120.

**Fotedar D.N. 1958.** On a new caryophyllaeid cestode, *Adenoscolex oreini* gen. et sp. nov. from fresh-water in Kashmir, and a note on some related genera. Journal of Helminthology 32: 11–16.

**Freeman R. 1973.** Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. In: Advances in parasitology 11 (B. Dawes, ed.), Academic Press, New York, pp. 481–557.

**Gibson D.I. 1993.** *Monobothrium wagneri*: another imported tapeworm established in wild British freshwater fishes? Journal of Fish Biology 43: 281–285.

**Giribet G. 2008.** Assembling the lophotrochozoan (= spiralian) tree of life. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 363: 1513–1522.

**Gmelin J.F. 1790.** Classis VI. Vermes. Caroli a Linné Systema Naturae 1: 3021–3910.

**Haderlie E.C. 1953.** Parasites of the fresh-water fishes of northern California. University of California Publications in Zoology 57: 303–439.

**Hoberg E.P., Mariaux J., Justine J.L., Brooks D.R., Weekes P.J. 1997.** Phylogeny of the orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae) based on comparative morphology: historical perspectives and a new working hypothesis. Journal of Parasitology 83: 1128–1147.

**Hoffman G.L. 1999.** Parasites of North American freshwater fishes. Second Edition, Cornell University Press, Ithaca, New York, 402 pp.

**Hunter III G.W. 1927.** Notes on the Caryophyllaeidae of North America. Journal of Parasitology 14: 16–26.

**Hunter III G.W. 1929.** New Caryophyllaeidae from North America. Journal of Parasitology 15: 185–192.

**Janiszewska J. 1954.** Caryophyllaeidae europejskie ze szczegolnym uwzględnieniem Polski. Prace Wrocławskiego Towarzystwa Naukowego, Serie B 66: 1–73.

**Keeney D.B., Campbell R.A. 2001.** *Grillotia borealis* sp. n. (Cestoda: Trypanorhyncha) from five species of *Bathyraja* (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the North Pacific Ocean with comments on parasite enteric distribution. Folia Parasitologica 48: 21–29.

**Kuchta R., Caira J.N. 2010.** Three new species of *Echinobothrium* (Cestoda: Diphyllidea) from Indo-Pacific stingrays of the genus *Pastinachus*. Folia Parasitologica 57: 185–196.

- Kulakovskaya O.P. 1961.** Materials on the fauna of Caryophyllaeidae (Cestoda, Pseudophyllidea) of the Soviet Union. *Parasitologicheskii sbornik* 20: 339–355 (In Russian, with English summary).
- Kulakovskaya O.P. 1962.** *Breviscolex orientalis* n. g., n. sp. (Caryophyllaeidae, Cestoda) from fish in the Amur basin. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 143: 1001–1004.
- Linton E. 1893.** On Fish Entozoa from Yellowstone National Park. U. S. Comm. Fish Fisheries, Part XVII. Commissioner's Report, 1889–1891, 545.
- Linton, E. 1897.** Notes on cestode parasites of fishes. *Proceedings of the United States National Museum* 20: 423–456.
- Makiewicz J.S. 1963.** *Monobothrium hunteri* sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from *Catostomus commersonii* (Lacepède) (Pisces: Catostomidae) in North America. *Journal of Parasitology* 49: 723–730.
- Mackiewicz J.S. 1965.** *Isoglaridacris bulbocirrus* gen. et sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from *Catostomus commersonii* in North America. *Journal of Parasitology* 51: 377–381.
- Mackiewicz J.S. 1968a.** *Isoglaridacris hexacotyle* comb. n. (Cestoidea: Caryophyllidea) from catostomid fishes in southwestern North America. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 35: 193–196.
- Mackiewicz J.S. 1968b.** Two new caryophyllaeid cestodes from the spotted sucker, *Minytrema melanops* (Raf.) (Catostomidae). *Journal of Parasitology* 54: 808–813.
- Mackiewicz J.S. 1969.** *Penarchigetes oklensis* gen. et sp. n. and *Biacetabulum carpiodi* sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from catostomid fish in North America. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 36: 119–126.
- Mackiewicz J.S. 1972.** Parasitological review Caryophyllidea (Cestoidea): a review. *Experimental Parasitology* 31: 417–512.
- Mackiewicz J.S. 1994.** Order Caryophyllidea van Beneden in Carus, 1863. In: *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates* (Khalil L.F., Jones A., Bray L.A., eds.), CAB International, United Kingdom, pp. 21–43.
- Mackiewicz J.S., McCrae R. 1962.** *Hunterella nodulosa* gen. n., sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from *Catostomus commersonii* (Lacepède) (Pisces: Catostomidae) in North America. *Journal of Parasitology* 48: 798–806.
- Molin R. 1858.** *Prodromus Faunae Helminthologicae Venetae*. Denkschriften, Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, K.K Hof- und Staatsdruckerei, Wien, 189 pp.

- Monticelli F.S. 1892.** Appunti sui Cestodaria. Atti della R. Accademia delle scienze fisiche e matematiche di Napoli Serie 2a. 5: 67–78.
- Nybelin O. 1922.** Anatomisch-systematische Studien über Pseudophyllideen. Göteborgs kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar, XVI, Med bihang 41: 1–228.
- Olson P.D., Littlewood D.T.J., Bray R.A., Mariaux J. 2001.** Interrelationship and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 443–467.
- Oros M., Scholz T., Hanzelová V., Mackiewicz J.S. 2010.** Skolex morphology of monozoic cestodes (Caryophyllidea) from the Palaearctic Region: a useful tool for species identification. *Folia Parasitologica* 57: 37–46.
- Oros M., Kráľová-Hromadová I., Hanzelová V., Bruňanská M., Orosová M. 2011.** *Atractolytocestus huronensis* (Cestoda), a new invasive parasite of common carp in Europe. In: *Carp: Habitat, Management and Diseases*. Nova Science Publishers, New York, pp. 85–97.
- Protasova E. N., Kuperman B. I., Roitman V. A., Poddubnaya L. G. 1990.** The caryophyllidean fauna of the USSR. Nauka, Moscow, 237 pp. (in Russian).
- Rešetnikova A.B. 1965.** About the diseases of fish in the Tsimlyansk Reservoir. *State Scientific-Research Institute Lake and River Fisheries* 1: 201–214 (in Russian).
- Rešetnikova A.B. 1967.** Parasitic fauna of juveniles fish in the Tsimlyansk Reservoir. *State Scientific-Research Institute Lake and River Fisheries* 3: 186–205 (in Russian).
- Roberts L.S., Janovy J. Jr. 2009.** *Foundations of Parasitology*. Eighth Edition, McGraw-Hill, New York, 701 pp.
- Scholz T. 1987.** First record of the cestode *Monobothrium wagneri* Nybelin, 1922 (Caryophyllidea) in Czechoslovakia. *Folia Parasitologica* 34: 128–130.
- Scholz T. 1989.** Amphilinida and Cestoda, parasites of fish in Czechoslovakia. *Acta Scientiae Naturalium* 23: 1–56.
- Scholz T. 1991.** Development of *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Cestoda: Caryophyllidea) in the definitive host. *Folia Parasitologica* 38: 225–234.
- Scholz T., Brabec J., Kráľová-Hromadová I., Oros M., Bazsalovicsová, Ermolenko A., Hanzelová V. 2011.** Revision of *Khawia* spp. (Cestoda: Caryophyllidea), parasites of cyprinid fish, including a key to their identification and molecular phylogeny. *Folia Parasitologica* 58: 197–223.

- Schroeder L.L., Pappas P.W., Means G.E. 1981.** Trypsin inactivation by intact *Hymenolepis diminuta* (Cestoda): some characteristics of the inactivated enzyme. *Journal of Parasitology* 67: 378–385.
- Sures B., Taraschewski H., Rokicki J. 1997.** Lead and cadmium content of two cestodes *Monobothrium wageneri* and *Bothriocephalus scorpii*, and their fish hosts. *Parasitology Research* 83: 618–623.
- Volf P., Horák P. 2007.** Paraziti a jejich biologie. Triton, Praha/Kroměříž, 320 pp.
- Waeschenbach A., Webster B.L, Littlewood D.T.J. 2012.** Adding resolution to ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with large fragments of mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 834–847.
- Wagener G.R. 1852.** Die Entwicklung der Cestoden, nach eigenen Untersuchungen. *Verhandlungen der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinisch Deutschen Akademie der Naturforscher, Breslau und Bonn*, 51 pp.
- Williams E.H. 1974.** Two new species of *Monobothrium* (Cestoda: Caryophyllaeidae) from catostomid fishes of the southeastern United States. *Transactions of the American Fisheries Society* 103: 610–615.
- Williams C.F., Poddubnaya L.G., Scholz T., Turnbull J.F., Ferguson H.W. 2011.** Histopathological and ultrastructural studies of the tapeworm *Monobothrium wageneri* (Caryophyllidea) in the intestinal tract of tench *Tinca tinca*. *Diseases of Aquatic Organisms* 97: 143–154.

Elektronické zdroje:

International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN, Article 23). [<http://iczn.org/>]. (16. 4. 2014).

A Survey of the Tapeworms (Cestoda: Platyhelminthes) from Vertebrate Bowels of the Earth. [<http://tapeworms.uconn.edu/>]. (27. 3. 2014).

FishBase. [<http://www.fishbase.org/search.php>]. (7. 4. 2014).

## 9 Přílohy

**Tabulka 1.** Přehled studovaného materiálu z nových sběrů.

**Tabulka 2.** Přehled studovaného muzejního materiálu.

**Tabulka 3.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Monobothrium wagneri* z *Tinca tinca*.

**Tabulka 4.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Caryophyllaeus auriculatus* z *Leuciscus danilewskii*.

**Tabulka 5.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium fossae* z *Moxostoma poecilurum*.

**Tabulka 6.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium hunteri* z *Catostomus commersonii* a *Hypentelium nigricans*.

**Tabulka 7.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium ingens* z *Carpiodes cyprinus* a *Ictiobus cyprinellus*.

**Tabulka 8.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium ulmeri* z *Hypentelium nigricans* a *Minytrema melanops*.



**Tabulka 1.** Přehled studovaného materiálu z nových sběrů.

Druh	lokalita	datum sběru	hostitel	počet
<i>Monobothrium wagneri</i>	Břehyňský rybník, ČR	4. 11. 1985	<i>Tinca tinca</i>	3
<i>Monobothrium wagneri</i>	řeka Labe (Hřensko), ČR	27. 6. 1991	<i>Tinca tinca</i>	1
<i>Monobothrium wagneri</i>	jezero Bracciano, Itálie	29. 1. 1991	<i>Tinca tinca</i>	10
<i>Monobothrium wagneri</i>	jezero Albano, Itálie	1. 5. 1966	<i>Tinca tinca</i>	1
<i>Monobothrium wagneri</i>	Perugia, Itálie	5. 5. 2010	<i>Tinca tinca</i>	2
<i>Monobothrium wagneri</i>	jezero Piediluco, Itálie	12. 10. 2010	<i>Tinca tinca</i>	3
<i>Monobothrium wagneri</i>	jezero Iseo, Itálie	2. 4. 2013	<i>Tinca tinca</i>	2
<i>Monobothrium auriculatum</i>	Severní Doněc, Ukrajina	22. 5. 1952	<i>Leuciscus danilewskii</i>	4
<i>Monobothrium fossae</i>	řeka Pascagoula, Mississippi, USA	20. 3. 2012	<i>Moxostoma poecilurum</i>	1
<i>Monobothrium hunteri</i>	řeka West Twin, Wisconsin, USA	26. 6. 2009	<i>Catostomus commersonii</i>	1
<i>Monobothrium hunteri</i>	potok Duck, Wisconsin, USA	12. 7. 2009	<i>Catostomus commersonii</i>	1
<i>Monobothrium hunteri</i>	řeka Waupaca, Wisconsin, USA	12. 7. 2009	<i>Hypentelium nigricans</i>	1
<i>Monobothrium ingens</i>	jezero Winnebago, Wisconsin, USA	8. 7. 2009	<i>Carpiodes cyprinus</i>	1
<i>Monobothrium ingens</i>	řeka Wolf, Wisconsin, USA	9. 7. 2009	<i>Carpiodes cyprinus</i>	1
<i>Monobothrium ulmeri</i>	řeka Pascagoula, Mississippi, USA	19. 3. 2012	<i>Minytrema melanops</i>	1
<i>Monobothrium ulmeri</i>	řeka Pascagoula, Mississippi, USA	20. 3. 2012	<i>Minytrema melanops</i>	1

**Tabulka 2.** Přehled studovaného muzejního materiálu.

Druh	lokalita	typ	hostitel	sbírkové číslo
<i>Monobothrium fossae</i>	potok Uphabee, Alabama, USA	paratyp	<i>Moxostoma poecilurum</i>	USNPC – 72463
<i>Monobothrium hunteri</i>	potok Cascadilla, Ithaca, New York, USA	paratyp	<i>Catostomus commersonii</i>	USNPC – 59867
<i>Monobothrium hunteri</i>	jezero Beebe, Ithaca, New York, USA	voucher	<i>Catostomus commersonii</i>	USNPC – 59871
<i>Monobothrium hunteri</i>	Nebraska, USA	voucher	<i>Moxostoma macrolepidotum</i>	HWML – 20455
<i>Monobothrium hunteri</i>	Nebraska, USA	voucher	<i>Catostomus catostomus</i>	HWML – 34194
<i>Monobothrium hunteri</i>	Keith County, Nebraska, USA	voucher	<i>Catostomus commersonii</i>	HWML – 45909
<i>Monobothrium hunteri</i>	Keith County, Nebraska, USA	voucher	<i>Catostomus commersonii</i>	HWML – 45910
<i>Monobothrium mackiewiczi</i>	potok Kowalinga, Alabama, USA	paratyp	<i>Hypentelium etowanum</i>	USNPC – 72465
<i>Monobothrium mackiewiczi</i>	potok Kowalinga, Alabama, USA	paratyp	<i>Hypentelium etowanum</i>	USNPC – 72466
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Iowa, USA	paratyp	<i>Hypentelium nigricans</i>	USNPC – 60741
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Iowa, USA	voucher	<i>Hypentelium nigricans</i>	USNPC – 60743
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Iowa, USA	paratyp	<i>Moxostoma erythrurum</i>	USNPC – 60742
<i>Monobothrium ulmeri</i>	potok Swift, Severní Karolína, USA	voucher	<i>Erimyzon oblongus</i>	USNPC – 73741
<i>Monobothrium ulmeri</i>	řeka Red Cedar, Wisconsin, USA	voucher	<i>Moxostoma macrolepidotum</i>	USNPC – 74917
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Severní Karolína, USA	voucher	<i>Erimyzon oblongus</i>	HWML – 33253
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Severní Karolína, USA	voucher	<i>Erimyzon oblongus</i>	HWML – 33254
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Severní Karolína, USA	voucher	<i>Erimyzon oblongus</i>	HWML – 33256
<i>Monobothrium ulmeri</i>	Severní Karolína, USA	voucher	<i>Erimyzon oblongus</i>	HWML – 33257
<i>Promonobothrium minytremi</i>	řeka Blue, Connerville, Oklahoma, USA	paratyp	<i>Minytrema melanops</i>	USNPC – 70930
<i>Promonobothrium minytremi</i>	řeka Blue, Connerville, Oklahoma, USA	voucher	<i>Minytrema melanops</i>	USNPC – 70931
<i>Promonobothrium minytremi</i>	řeka Blue, Connerville, Oklahoma, USA	voucher	<i>Minytrema melanops</i>	USNPC – 70932

**Tabulka 3.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Monobothrium wagneri* z *Tinca tinca* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Nybelin (1922)	Janiszewska (1954)	Kulakovskaya (1961)	Scholz (1987)	vlastní měření
	Itálie	Polsko	Ukrajina	ČR	ČR, Itálie
Délka těla	22–24	10–30		20–35	16–27
Šířka těla	1,0	1,0		1,2–1,3	1,1–1,7
Šířka skolexu				1,1–1,7	1,0–1,4
Šířka krčku				0,8–1,1	0,8–1,4
Velikost varlat ( $\mu\text{m}$ )	160 × 180			132–231 × 102–215	131–233 × 109–209
Vzdálenost varlat od předního konce těla					2,3–5,2
Vzdálenost varlat od 1. vitelinního folikulu ( $\mu\text{m}$ )					38–502
Velikost cirového vaku ( $\mu\text{m}$ )	400–450 × 280	400–450 × 280		500	282–520 × 356–596
Celková šířka vaječníku				0,8–1,1	0,8–1,5
Délka křídla vaječníku	0,5–0,6	0,5–0,6		0,5–1,1	0,7–1,1
Šířka křídla vaječníku				0,3–0,4	0,3–0,5
Velikost vitelinních folikulů ( $\mu\text{m}$ )	70–100	160–180 × 70–100	90–150 × 80–120	119–182 × 89–149	91–157 × 74–139
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla				4,4–6,3	2,2–5,2
Velikost vajíček ( $\mu\text{m}$ )	75–78 × 48		76–86 × 48–51	69–83 × 48–53	65–84 × 41–56

**Tabulka 4.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Caryophyllaeus auriculatus* z *Leuciscus danilewskii* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Kulakovskaya (1961) Ukrajina	Protasova a kol. (1990) Ukrajina	vlastní měření Ukrajina
Délka těla	15–45	10,5–16,3	14–22
Šířka těla	1,5	1,9–2,5	1,1–1,3
Šířka skolexu		1,6	1,3–1,8
Šířka krčku			0,8–1,1
Velikost varlat ( $\mu\text{m}$ )	150 × 110		85–106 × 78–93
Vzdálenost varlat od předního konce těla		0,6–0,7	0,6–1,8
Velikost cirového vaku ( $\mu\text{m}$ )	500	875 × 600–625	408–595 × 432–511
Celková šířka vaječníku			0,8–1,1
Délka křídla vaječníku	0,7	0,6–0,9	0,8–0,9
Šířka křídla vaječníku		0,4–0,6	0,3–0,5
Velikost vitelinních folikulů ( $\mu\text{m}$ )			77–87 × 69–78
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla		0,5–0,6	0,5–0,9
Postovariální vitelária	9–15	7–10	12–17
Velikost vajíček ( $\mu\text{m}$ )	73–83 × 48–54	85–90 × 50–65	76–83 × 47–56

**Tabulka 5.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium fossae* z *Moxostoma poecilurum* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Williams (1974) USA	vlastní měření USA
Délka těla	8,2–14,6	
Šířka těla	0,6–0,7	0,6
Šířka skolexu		0,4
Šířka krčku		0,5
Počet varlat	259–364	250–370
Velikost varlat ( $\mu\text{m}$ )	80–127 $\times$ 67–123	81–88 $\times$ 60–72
Vzdálenost varlat od skolexu	2,0–3,6	3,2
Velikost cirového vaku ( $\mu\text{m}$ )	227–276 $\times$ 186–276	303 $\times$ 243
Celková šířka vaječníku		0,7
Délka křídla vaječníku	0,4–0,7	0,7
Šířka křídla vaječníku		0,2
Velikost vitelinních folikulů ( $\mu\text{m}$ )	41–77 $\times$ 25–77	85–95 $\times$ 70–85
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla	1,0–2,0	1,8
Postovariální vitelária	nepřítomná	nepřítomná
Velikost vajíček ( $\mu\text{m}$ )	55–66 $\times$ 34–43	51–52 $\times$ 32–38

**Tabulka 6.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium hunteri* z *Catostomus commersonii* a *Hypentelium nigricans* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Mackiewicz (1963)	vlastní měření	vlastní měření
	<i>Catostomus commersonii</i> USA	<i>Catostomus commersonii</i> USA	<i>Hypentelium nigricans</i> USA
Délka těla	6,8–21,0	11,7	
Šířka těla	0,5–1,3	0,7–0,8	1,0
Šířka skolexu		0,4–0,5	0,6
Počet varlat	71–117	70–100	70–120
Velikost varlat (μm)	55–133	57–114 × 59–91	95–102 × 87–101
Vzdálenost varlat od předního konce těla		1,9–2,0	3,7
Velikost cirového vaku (μm)	150–310	197–243 × 211–239	334 × 283
Celková šířka vaječníku		0,6	0,8
Délka křídla vaječníku	0,4–1,2	0,7–0,9	1,2
Šířka křídla vaječníku		0,2	0,3
Velikost vitelinních folikulů (μm)		74–90 × 64–93	116–119 × 81–97
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla		0,9–1,2	2,2
Postovariální vitelária	někdy ano (1–2)	2 (n = 1)	nepřítomná
Velikost vajíček (μm)	62–70 × 42–47	43–57 × 28–39	48–59 × 31–37

**Tabulka 7.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium ingens* z *Carpionodes cyprinus* a *Ictiobus cyprinellus* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Hunter (1927)	vlastní měření
	<i>Ictiobus cyprinellus</i> USA	<i>Carpionodes cyprinus</i> USA
Délka těla	45–50	18
Šířka těla	0,9–1,2	0,9
Šířka skolexu		0,6–0,7
Šířka krčku	0,7	0,5–0,6
Počet varlat	300–325	200–300
Velikost varlat (μm)	192–298	102–133 × 94–133
Vzdálenost varlat od předního konce těla		4,3–4,5
Velikost cirového vaku (μm)	350	315–350 × 300–303
Celková šířka vaječníku		0,9–1,0
Délka křídla vaječníku	0,8–1,0	0,8
Šířka křídla vaječníku		0,3
Velikost vitelinních folikulů (μm)	0,2	89–133 × 74–88
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla		1,8–2,0
Postovariální vitelária	nepřítomná	nepřítomná
Velikost vajíček (μm)	53–58 × 28–33	51–59 × 28–32

**Tabulka 8.** Srovnání morfometrických údajů druhu *Promonobothrium ulmeri* z *Hypentelium nigricans* a *Minytrema melanops* (v mm, pokud není uvedeno jinak).

Charakteristika	Calentine a Mackiewicz (1966)	vlastní měření
	<i>Hypentelium nigricans</i> USA	<i>Minytrema melanops</i> USA
Délka těla	10,5–25,0	27,5
Šířka těla		1,0–1,1
Šířka skolexu		0,7–0,8
Šířka krčku		0,8
Počet varlat	358–567	300–400
Velikost varlat ( $\mu\text{m}$ )	130–210 $\times$ 80–180	151–172 $\times$ 122–126
Vzdálenost varlat od předního konce těla	4,1–5,5	5,8–10,6
Velikost cirového vaku ( $\mu\text{m}$ )	290–470	324 $\times$ 315
Celková šířka vaječníku		0,9
Délka křídla vaječníku	0,4–0,8	1,1
Šířka křídla vaječníku		0,3
Velikost vitelinních folikulů ( $\mu\text{m}$ )	100–180 $\times$ 60–160	151–162 $\times$ 87–98
Vzdálenost vit. folikulů od předního konce těla		6,8
Postovariální vitelária	nepřítomná	nepřítomná
Velikost vajíček ( $\mu\text{m}$ )	51–63 $\times$ 39–46	52–56 $\times$ 31–38