

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Vliv parazitismu na chování hostitele se zaměřením na
parazitické larvy sladkovodních mlžů**

Bakalářská práce

Autor práce: Daniel Matuška

Obor studia: Rybářství a akvaristika

Vedoucí práce: Ing. Karel Douda, Ph.D.

© 2018 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv parazitismu na chování hostitele se zaměřením na parazitické larvy sladkovodních mlžů" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 20.4.2018

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému vedoucímu bakalářské práce, panu Ing. Karlu Doudovi, Ph.D., za veškerou pomoc a nemalou trpělivost při zpracování této práce.

Poděkování patří také mojí rodině a přátelům za podporu ve všem, co dělám.

Vliv parazitismu na chování hostitele se zaměřením na parazitické larvy sladkovodních mlžů

Souhrn

Bakalářská práce zpracovaná formou literární rešerše pojednává o vlivech parazitů, kteří jsou schopni manipulovat se svými hostiteli. Shrnutím poznatků o vlivu parazitismu na biologii jejich hostitelů demonstruje, jakými způsoby se koevoluční vztah parazit/hostitel dokázal vyvinout prostřednictvím specifických adaptací. Úvodní část se zaměřuje na základní pojmy a definice důležité pro lepší pochopení celé bakalářské práce. První část tedy obsahuje obecné mechanismy a principy parazitismu s mnoha typy konkrétních manipulací. Vysvětluje způsoby, které parazité využívají, aby docílili predace definitivním hostitelem a dokončili tak svůj životní cyklus. Postupně je bakalářská práce zaměřena na příklady parazitismu ve vodním prostředí. Ryba jako hostitel poskytuje útočiště pro širokou škálu parazitů. Pomocí odborné literatury jsou zmapovány faktory, které se podílejí na výskytu a abundanci parazitických populací. Dále je zde uvedena interpretace, jak dokáže parazit přímo ovlivnit chování rybiho hostitele v mnoha směrech jeho přirozeného života. Imunitní systém hostitele je v boji proti parazitům nejdůležitější složkou obrany. Jsou zde představeny obranné mechanismy imunitního systému po napadení parazitem. Práce se zaměřuje především na parazitární stádium vývoje sladkovodních mlžů (řád Unionida). Charakteristika jejich životního cyklu, způsoby reprodukce, adaptace a přímé důsledky parazitární infekce na rybí hostitele. Za účelem úspěšné metamorfózy je zde vyzdvížena důležitost dostupnosti vhodného rybiho hostitele.

Část práce se zaměřuje také na invazní druhy, které zapříčiňují biotickou homogenizaci v parazitickém vztahu se sladkovodními mlži, upozorňuje na snižování původních populací prostřednictvím redukce vhodných hostitelů. Tato literární rešerše shrnuje nové poznatky, přispívající k poznání hostitelsko – parazitických vztahů, a může tak napomoci při nastavení managementu invazních, ale i ohrožených parazitických druhů a jejich hostitelů ve sladkovodním prostředí.

Klíčová slova: Sladkovodní mlži, parazitismus, glochidium, vliv parazitismu, škeble říční, jelec proudník

Influence of parasitism on fish host behaviour with focus on the parasitic larvae of freshwater mussels

Summary

The bachelor thesis is a literature review dealing with the influence of parasites that are able to manipulate their hosts. Summary of the knowledge of the influence of parasitism on the biology of their hosts demonstrates how the parasite / host's coevolutionary relationship could develop through specific adaptations. The introductory part focuses on the basic concepts and definitions important for a better understanding of the entire bachelor thesis. The first part contains general mechanisms and principles of parasitism with many examples and types of specific manipulations. It explains the ways that parasites use it to achieve predation by a definitive host to complete their life cycle. Gradually the bachelor thesis focuses more on examples of parasitism in the aquatic environment. The fish are hosts of a wide variety of parasites. Using literature resources this thesis has mapped out factors that contribute to the presence and abundance of parasitic populations. Furthermore, there is an interpretation of how the parasite can directly affect the behavior of the fish host in many directions of its natural life. The immune system of the host is the most important component of the fight against parasites. Defensive mechanisms of the immune system after parasite attack are presented here. Thesis is focused primarily on the parasitic stage of the development of freshwater bivalves (order Unionida). Characteristics of their lifecycle, reproduction patterns, adaptations, and the direct consequences of their parasitic infection on the fish host. For successful metamorphosis, the importance of a suitable fish host availability is highlighted here.

Part of the work focuses on the invasive species that cause biotic homogenization in a parasitic relationship with freshwater bivalves and points to the reduction of native populations by reducing the suitable hosts. This review summarizes new findings in the field of host – parasite interactions and can help in the management of invasive but also endangered parasitic species and their host in freshwaters.

Keywords: freshwater mussels, parasitism, glochidia, influence of parasitism, *Anodonta anatina*, *Leuciscus leuciscus*

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce.....	1
3. Literární přehled.....	2
3.1 Parazitismus.....	2
3.1.1 Definice parazitismu.....	2
3.1.2 Dělení a formy parazitismu.....	3
3.1.2.1 Rozdělení dle životní strategie.....	3
3.1.2.2 Rozdělení dle životního cyklu.....	3
3.2 Vztah parazita a hostitele.....	3
3.2.1 Adaptace parazita vůči hostiteli.....	5
3.2.2 Adaptace hostitele vůči parazitům.....	5
3.2.3 Modelový vztah hořavky duhové s mlži.....	5
3.3 Způsoby parazitické manipulace.....	6
3.3.1 Parazité ovlivňující fenotyp hostitele.....	6
3.3.2 Parazité ovlivňující reprodukční schopnost hostitele.....	7
3.3.3 Parazité zvyšující pravděpodobnost predace hostitele.....	8
3.3.4 Parazité využívající hostitele pro obranu potomstva.....	10
3.3.5 Parazité využívající hostitele k rozšíření potomstva.....	11
3.3.6 Sexuální parazitismus.....	11
3.4 Faktory ovlivňující strukturu společenstev parazitů ryb.....	12
3.4.1 Abiotické faktory.....	13
3.4.1.1 Vliv sezóních změn.....	13
3.4.1.2 Vliv znečištění.....	15
3.4.2 Biotické faktory.....	15
3.5 Imunitní systém ryb.....	17
3.5.1 Imunita vrozená.....	17
3.5.2 Imunita adaptivní.....	18
3.6 Efekt ploidie na parazitární infekci.....	18
3.6.1 Polyploidie a parazitární infekce.....	19
3.7 Vliv parazitismu na reprodukci ryb.....	20
3.7.1 Vliv parazitismu na pohlavní výběr partnera	21
3.7.1.1 Intrasexuální výběr.....	22
3.7.1.2 Intersexuální výběr.....	22
3.8 Vliv parazitismu na chování ryb.....	24
3.8.1 Vliv parazitismu na příjem potravy.....	24
3.8.2 Vliv parazitismu na výběr habitatu.....	24
3.8.3 Vliv parazitismu na antipredační chování.....	25
3.8.4 Vliv parazitismu na hejnové chování.....	26

4. Parazitismus larev sladkovodních mlžů	26
4.1 Životní cyklus	26
4.2 Výhody parazitismu sladkovodních mlžů	28
4.3 Dostupnost vhodného hostitele	29
4.3.1 Škeble říční (<i>Anodonta anatina</i>).....	29
4.3.2 Perlorodka říční (<i>Margaritifera margaritifera</i>).....	30
4.3.3 Velevrub tupý (<i>Unio crassus</i>).....	30
4.4 Invazní druh <i>Sinanodonta woodiana</i>	31
4.5 Adaptace mlžů zvyšující pravděpodobnost infekce	34
5. Závěr	37

1. Úvod

Parazité jsou organismy tvořící podstatnou část fauny žijící na Zemi (Poulin and Morand, 2000) a vlastní velice významný životní styl. Parazitický efekt ovlivňuje nejenom populační dynamiku svých hostitelů, ale také ho vystavuje selekčnímu tlaku ovlivňující aspekty ekologie hostitele (Ebert and Hamilton, 1996). Fakt, že parazité mohou ovlivňovat chování svého hostitele, byl datován již od začátku 20. Století. Představa o tom, že tak primitivní malý organismus dokáže manipulovat s organismy několikrát větší je opravdu pozoruhodné. To je také důvod, proč se v poslední době množí studie o behaviorálních změnách vlivem parazitismu. Pojem parazitismus se definuje jako soužití dvou organismů, kdy se parazit přizívuje na hostiteli a tím mu přímo či nepřímo škodí (Flegr, 2005). Dle životních strategií a cyklů se parazité dělí na endoparazity a ektoparazity. Dle přítomnosti infekčních stádií je rozlišujeme na mikroparazity a makroparazity (Begon et al., 1990). Primárním cílem parazita je dokončení svého životního cyklu. Aby toho dosáhl, vytváří si nejrůznější adaptace, které mu k tomu napomáhají.

Ryby jakožto hostitelé poskytují mnoha parazitům své tělo jako určitý biotop, který je ovlivňován mnoha abiotickými či biotickými faktory (Morand et al., 2010). Parazité mohou poškozovat svému rybímu hostiteli tkáň a orgány, způsobovat energetické ztráty a tím snižovat jeho fitness. Mohou dokonce ovlivnit i jeho chování za účelem dokončení svého životního cyklu prostřednictvím definitivního hostitele (Thompson et al., 2005).

Pro akvakulturní oblasti je pochopení parazitární infekce klíčové pro úspěšný ekonomický provoz a distribuci. Jako své hostitele si parazitická larva zvaná glochidium vybrala právě ryby. Jedná se o stadium sladkovodního mlže, které aby dokončilo svoji metamorfózu, musí po určitou část svého života parazitovat na rybách. Rybí parazité jsou také vhodným modelem pro studium mnoha ekologických principů. Současné progresivní studie napomáhají k lepším poznatkům v behaviorální a evoluční ekologii.

2. Cíl práce

Cílem této práce je zpracovat literární rešerši za pomoci odborných článků na téma vliv parazitismu na chování jejich hostitelů. Pokusím se objasnit problematiku definice parazitismu. Představím zajímavé manipulace, pomocí kterých se parazit úspěšně reprodukuje. Hejnové a antipredační chování ryb je velice důležité pro jejich přežití a úspěšnou reprodukci. Vysvětlím jakým způsobem se tyto fyziologické a behaviorální aspekty, mohou změnit právě působením parazitární infekce. Dále charakterizují, jak evoluční hnací

síla dala za vznik sofistikovaným adaptacím, které napomáhají k uchování vlastního druhu. Potenciální rybí hostitel se nachází v prostředí, které na něj působí spoustou faktorů abiotických či biotických. Uvedu tyto faktory, jenž mají přímý vliv na výskyt, diverzitu a abundanci parazitů. Sladkovodní mlži mají ve svém vývojovém cyklu stádium, které aby bylo schopno dokončit svůj vývoj, je odkázáno parazitovat na rybách. Dalším cílem práce je detailně představit tento parazitismus sladkovodních mlžů a uvést jejich životní cykly či adaptace potřebné pro úspěšnou reprodukci.

3. Literární přehled

3.1 Parazitismus

3.1.1 Definice parazitismu

Původní koncept parazitismu se definoval jako vztah dvou organismů, kdy parazit využívá svého hostitele jako biotop a zdroj výživy (Leuckart, 1879). Obecně je známo, že parazitismus je vztah dvou organismů, z něhož jeden má z tohoto soužití zisk (parazit). Druhý organismus (hostitel) mu tyto výhody nedobrovolně poskytuje. Sestavení přesné definice tohoto pojmu není tak triviální. Klasická definice zní, že parazit je organismus, který v některé fázi svého životního cyklu využívá jiné organismy jako zdroj potravy nebo jako stálé či dočasné životní prostředí a tím jim přímo nebo nepřímo škodí (Flegr, 2005). Avšak ani tato definice nezahrnuje všechny parazitické organismy. Například kukačky, které se svými hostiteli neživí ani je nevyužívají jako biotop, ale pouze profitují z pěstounské péče o jejich potomky (Davies, 2000). Dle učebnice středních škol je pojem parazitismus soužití dvou organismů, přičemž platí, že parazit je vždy menších rozměrů než jeho hostitel. Parazit svého hostitele nechtějí zabít, pouze z něho čerpají potřebné živiny (Rosypal a kol., 2003).

Je obtížné stanovit prahové hodnoty mezi přínosem a zdravotní újmu, protože pojem parazitismus může zahrnovat jak komensalismus tak vzájemnou symbiózu. K hodnocení povahy vztahu slouží rovnice pro srovnání zisků a ztrát (cost-benefit analysis). Systém parazit a hostitel je evolučně velice dynamický. Život na Zemi se vyvíjel jako důsledek parazitismu na molekulární úrovni, který umožnil diverzifikaci druhů. Podstatným předpokladem této koevoluce je vzájemná selekce. Jinými slovy koevoluce je evoluce určitého druhu, který si díky nátlaku jiným druhem dokáže vytvořit specifické adaptace (Rothstein, 1990). Parazitismus je tedy ekologický proces, který napomáhá uspořádat interakce společenstev (Thompson, 1999b).

3.1.2 Dělení a formy parazitismu

3.1.2.1 Rozdělení dle životní strategie parazita

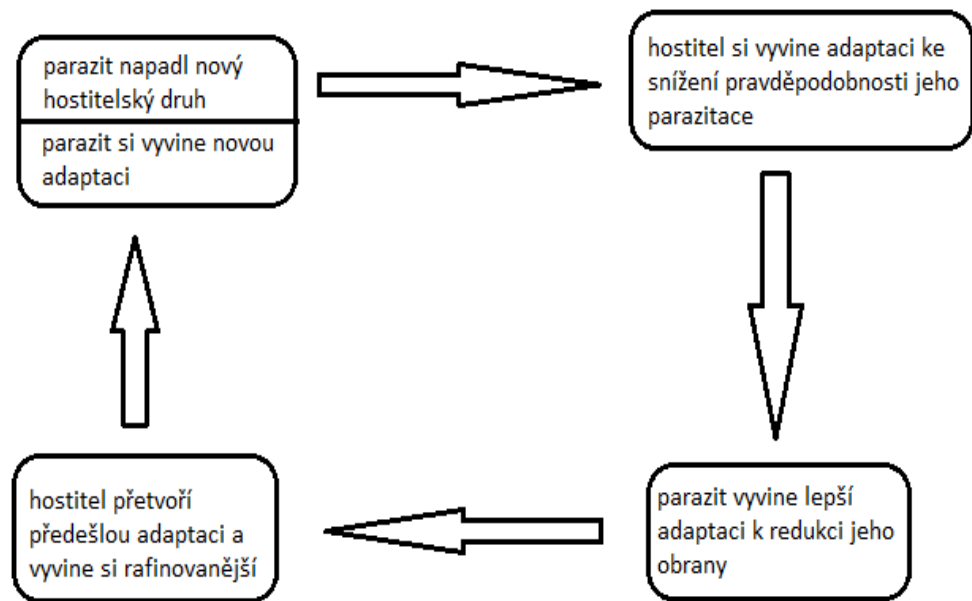
Podle životních strategií lze parazity rozdělit na mikroparazity a makroparazity (Begon et al., 1990). Primárně se nejedná o rozdělení podle velikosti parazita, ale podle patogenních projevů, které závisí na množství infikujících parazitů. Mikroparaziti se v tělech hostitelů množí. Ve většině případů nemají specifická infekční stadia, tudíž účinek parazita je akutní. Do této skupiny patří hlavně bakterie, viry, houby a prvoci. Makroparaziti se naopak v těle hostitele nemnoží, ale vytváří si infekční stadia, která přenáší na další hostitele. Infekce není akutní ale chronická (Kořístek, 2015). Představitelé této skupiny jsou především červi a členovci. Můžeme se však setkat i s parazitem, jehož životní cyklus vlastní obě strategie. Motolice, která parazituje v plži je mikroparazit, kdežto v definitivním hostiteli se stává makroparazitem (Begon et al., 1990; Volf a kol., 2007).

3.1.2.2 Rozdělení dle životního cyklu

Pokud má parazit ve svém životním cyklu pouze jednoho hostitele, znamená to, že celý vývojový cyklus proběhne pouze v jediném organismu. Jedná se o parazitismus monoxenní. Jsou-li ve vývojovém cyklu alespoň dva hostitelé, mluvíme o parazitismu heteroxenním (Cribb et al., 2002). Podle lokalizace parazita na hostiteli, rozlišujeme ektoparazity a endoparazity (Begon et al., 1990; Papáček a kol., 1994). Typickým endoparazitem je motolice (Trematoda). Ektoparazit je například klíště obecné (*Ixodes ricinus* Linné, 1758).

3.2 Vztah parazita a hostitele

V tomto vzájemném životním souboji mezi parazitem a hostitelem je ve značné výhodě právě parazit, protože se nachází v pozici, kdy si jako první volí způsob napadení. Tento vzájemný vztah je ve spoustech literaturách popisován jako „závody ve zbrojení“. Výhodou parazita jsou jeho biodemografické parametry (velikost těla, rychlost růstu, délka životního cyklu, plodnost a množství potomstva) a evoluční rychlost. Důvod, proč je evoluce parazitického druhu rychlejší, než evoluce druhu hostitelského, spočívá v selekčním tlaku. V generaci hostitele je jen určitá část jedinců vystavena parazitární infekce. Zatímco na straně druhé se všichni jedinci parazitického druhu musí podílet na interakci s hostitelem (Dawkins, 1982).



1) „Závody ve zbrojení“ ve vztahu parazit/hostitel (Krüger, 2007).

Jelikož energetické náklady na rozmnožování platí hostitel, může se parazit primárně soustředit na svůj životní cíl - produkce potomstva. To je důvod, proč tento druh organismu dokáže za svůj život vyprodukovat tak velké množství potomků (Combes, 2001). Například tasemnice (Cestoda) dokáže vyprodukovat až 720 000 vajíček denně. Tento fakt přihrává výhodu na stranu parazitů. Těla hostitelů vytvářejí pro parazita bohatou a kontinuálně se doplňující zásobu živin. Ovšem hostitelé jsou smrtelní, takže dříve nebo později musí parazit infikovat nového hostitele. V některých případech je dokonce linie parazita s větší růstovou rychlostí evolučně znevýhodněna oproti linii s menší růstovou rychlostí, neboť v důsledku své větší virulence rychle zabije svého hostitele a celkově tak vyprodukuje menší počet propagulí, tj. infekčních stadií daného druhu parazita (Volf a kol., 2007).

V momentě, kdy se parazit v těle hostitele příliš rozmnoží, nebo začne odčerpávat nadlimitní množství energie, svého hostitele usmrtí a tím i ohrozí svoji vlastní existenci. Proto je v mnoha případech pro parazita jednodušší a evolučně strategičtější si svého hostitele „šetřit“ (Flegr, 2005).

3.2.1 Adaptace parazita vůči hostiteli

Parazité se postupně zdokonalují v poznání svého hostitele. Snaží se naleznout slabiny

v jejich obranném mechanismu a využít je ve svůj prospěch (Zimmer, 2005). Významným typem biologické adaptace je takzvaná anti-imunní neboli úniková adaptace, která chrání parazity před imunitním systémem hostitele. Pro některé parazitické organismy jsou charakteristické tzv. molekulární mimikry neboli molekulární mimeze. Tento mechanismus funguje tak, že po vstupu do těla hostitele mění svoji antigenní strukturu. Stručně řečeno jde o takový „neviditelný plášť“, který parazit používá, aby se vyhnul imunitní odpovědi hostitele. Jenže tento způsob využívání principu molekulární mimeze vytváří selekční tlak a postupně zužuje hostitelské spektrum parazita (Moloo et al., 1980).

Další z typů biologické adaptace je tzv. evoluční novinka. Evoluční novinka zvyšuje zdatnost na úkor jiného druhu a v populaci se postupně rozšíří. Příklad takové evoluční novinky mohou být silnější čelistní svaly, které umožní snadnější přístup do těla hostitele. Tím vznikne selekční tlak vůči hostitelům, takže jsou donuceni se bránit například stavěním pevnější tělesné schránky. Tento modelový příklad dokonale vystihuje hostitelsko – parazitický vztah jako „závody ve zbrojení“ (Flegr, 2005).

3.2.2 Adaptace hostitele vůči parazitům

Stejně jako si parazité vytváří specifické adaptace, tak i hostitelé jsou nuceni se bránit nátlaku ze strany parazitů. Jako první uvedu nejdůležitější složku v boji proti parazitární infekce - obranyschopnost. Paradoxně je tato hlavní „zbraň“ použita jako poslední volba, protože parazit již pronikl do těla hostitele a jiný obranný mechanismus mu v záloze nezbyvá. Z tohoto důvodu se hostitel snaží vyvinout takové adaptace, které zabraňují možnost proniknutí do jeho těla (Zimmer, 2005).

3.2.3 Modelový vztah hořavky duhové s mlži

Modelový systém těchto vzájemných adaptací demonstrují na parazitickém vztahu hořavky duhové (*Rhodeus sericeus* Pallas, 1776) se sladkovodními mlži. V České republice využívají čeled' Unionidae (Smith et al., 2004). Některé druhy sladkovodních mlžů mají jako larvální stádium parazitickou larvu zvanou glochidium. Ovšem v tomto modelovém příkladu parazitismu je v roli parazita hořavka duhová a v roli hostitele mlž (Reichard a kol. 2006).

V roce 2004 Smith a kolektiv potvrdili závislost hořavky duhové na mlžích jako limitující životní faktor, bez kterého by se hořavka nemohla reprodukovat. Ostrakofilie je způsob rozmnožování hořavek, kdy samička klade své jikry do žaberní dutiny mlžů.

Kladením jiker do útrob mlže poškozují žaberní tkáň, omezují dýchání a zpomalují růst (Reichard a kol., 2006).

Jak již bylo řečeno, mlži produkují larvy parazitující na rybách. Pozoruhodné je, že hořavky si vypěstovaly imunitu proti glochidiu. Glochidium velevrubovitých mlžů se nedokáže uchytit na hořavce a nemůže tak dokončit svůj vývoj (Reichard a kol. 2006). Jako odpověď na tuto parazitaci si asijská škeble (*Sinanodonta woodiana* Lea, 1834) dokázala vytvořit protiadaptaci. Po nakladení jiker do jejich útrob, *S. woodiana* zaregistruje parazitickou aktivitu hořavky a postupně vypudí jikry ze své žaberní dutiny (Reichard a kol., 2007).

Zajímavé je, že při stejném experimentu prováděném na mlžích evropského původu, se tato adaptace neprojevila. Reichard a kol. (2007) přišli s teorií, která vysvětluje tento podivuhodný jev. Přítomnost hořavky duhové na evropském území byla prokázána o mnoho let později než na asijském kontinentu, takže koevoluční soupeření těchto organismů neumožnilo dostatek času na vytvoření adaptace. K dalšímu zajímavému objevu došel Douđa et al. (2012), když testoval vývoj glochidií právě na asijské škebli. Zjistil, že glochidia asijského druhu mlže dokončila svůj vývoj na všech experimentálně infikovaných rybách.

3.3 Způsoby parazitické manipulace

3.3.1 Parazitě ovlivňující fenotyp hostitele

Tento typ parazitické manipulace slouží k fenotypové změně hostitele tak, aby zvyšoval pravděpodobnost pozření dalším hostitelem. Nejčastěji to bývají změny barvy povrchu těla.

Mořská motolice začíná svůj životní cyklus uvnitř mlže. Poté napadá korálové polypy, a odtud se snaží být sežrána definitivním hostitelem, jímž je ryba. Její hlavní potravou jsou právě korály. Motolice se dostane do mořského polypa a přiměje ho, aby změnil svou nenápadnou barvu na barvu mnohem výraznější. Aby svou pravděpodobnost predace definitivním hostitelem ještě zvýšila, zapříčiní, že jedinec napuchne a na povrchu těla se mu vytvoří výběžky z uhličitánu vápenatého. Polyp se tak nedokáže zatáhnout zpět do své vnitřní kostry a tudíž se stává snadnou kořistí pro rybu. Studie prokázaly, že infikovaní polypi jsou z 80 % přitažlivější než jedinci neinfikovaní (Aeby, 1998).

Motolice podivná (*Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835) má jako svého hostitele plže a definitivního hostitele hmyzožravého ptáka. Z vajíček motolic se líhne miracidium, které se uchytí na okolní floře a čeká, až je pozře jejich první hostitel. V těle plže se

z miracidia stanou sporocysty, které proniknou do tykadel hostitele. Takto infikovaný jedinec je na první pohled odlišitelný od zdravých jedinců. Wanda Wesolowska a Tomasz Wesolowski z Vratislavské univerzity v Polsku v roce 2013 zjistili, že infikovaní jedinci se chovají odlišně od svých nenapadených soukmenovců. Objevují se ve více exponovaných a lépe osvětlených místech umístěných ve vyšších patrech vegetace. Tím se plž stává snadnějším cílem pro ptáky pátrající po potravě. Když infikovaného jedince pták uloví, parazit se v něm rozmnoží a jeho životní cyklus může pokračovat.

Jako poslední příklad tohoto typu parazitismu uvedu infikovaného halančika, který svým podivným tancem na sebe soustředí pozornost a dává tak vyšší šanci jeho predátorům. Podle Laffertyho (1992) si rybožraví ptáci vybírají infikované jedince s třicetkrát větší pravděpodobností.



2) Plž napadený *Leucochloridium paradoxum* (foto J. Dvořák).

3.3.2 Parazité ovlivňující reprodukční schopnost hostitele

Tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta* Rudolphi, 1819) má počátek života ve výkalech krysího hostitele, kde čeká na potměníka skladištního (*Tribolium confusum* Jacquelin du val, 1868), až brouk výkaly pozře. Uvnitř těla hostitele se vaječný obal rozpustí a zachytí se v oběhové soustavě, kde čeká, až brouka sežere definitivní hostitel - hlodavec (Volf a kol., 2007). Evans et al. (1998) udávají, že výkaly infikovaných krysích jedinců obsahují těkavé látky, které potměníky přitahují daleko více, nežli je tak u výkalů zdravých jedinců.

Dále bylo u tohoto druhu parazitismu zjištěno, že tasemnice krysí snižuje reprodukční schopnost potměníků. Většina brouků si na zádech skladují tukovou zásobu jako zdroj

energie. Při reprodukci se část této tukové zásoby odloučí a pomocí hormonů se z něho stane žlutkové těleso zvané vitelogenin. Ten má velice důležitý úkol. Musí putovat po těle samičky, než najde vajíčko a přemění ho na žloutek. Tasemnice tomuto procesu může zabránit buďto zamezením tvorby viteloginu, nebo zabráněním jeho transportu k vajíčku.

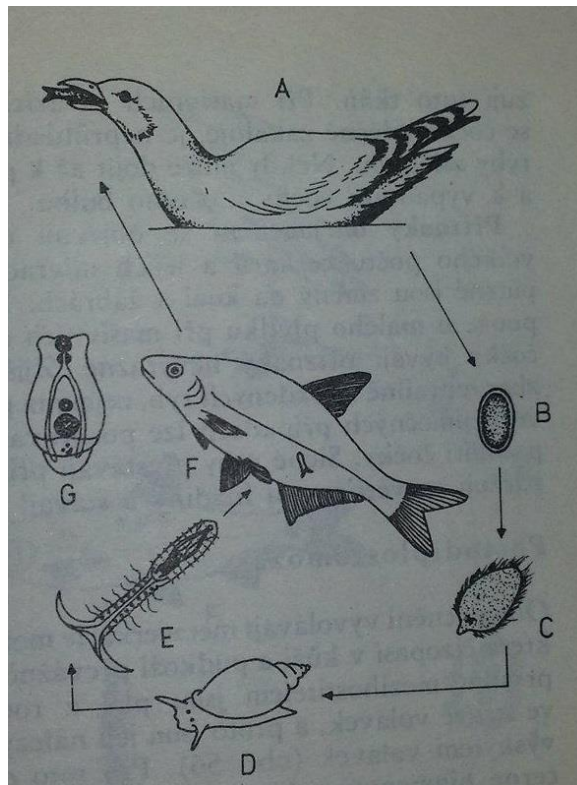
Spotřeba energie vynaložená na vývin nového jedince není zanedbatelná. Jsou to vysoké energetické ztráty, které si parazit nemůže dovolit. Zamezením rozmnožování brouka ušetří spoustu energie pro reprodukci vlastní (Webb and Hurd, 1999).

Dalšími zástupci parazitismu ovlivňující reprodukční schopnost jsou krabi, kteří se stali hostiteli svijonožců rodu *Sacullina*. Tito malí korýši se dostanou do těla svého hostitele kraba tak, že najdou skulinu v kloubu jeho čelisti. Svijonožec pak shodí svou tvrdou skořápku a smrskne se. V novém těle se parazit zabydlí, vysává krabovy živiny a využívá je zejména k tomu, aby byl co nejrychleji schopen vlastní reprodukce. V dospělosti korýš vypadá jako měkký pulsující vaječný žloutek. Pokud je napadený krab samičího pohlaví, parazit ho přinutí, aby o miliony parazitární larev pečovala. Pokud je krab samčího pohlaví, tak je korýšem ovlivněn tak, aby se choval jako samice. Nejen že se stane neplodným, ale naroste mu i dutina břišní, aby se v ní parazitickým larvám dobře dařilo. Jeho pohlavní žlázy se smrsknou a také mu přestanou růst bojová klepeta (Jones, 2015).

3.3.3 Parazité zvyšující pravděpodobnost predace hostitele

Motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum* Rudolphi, 1819) je parazit savců, který parazituje ve žlučníku a žlučovodech. Jeho životní cyklus vlastní dva meziphostitele. Jako prvním hostitelem jsou plži, kteří pozřou vajíčka parazita a uvnitř jejich těla se postupně vyvíjejí v tzv. cercárie. Tyto cercárie jsou vylučovány z těla ven pomocí slizu ve formě slizových kuliček, které jsou oblíbenou potravou pro jejich dalšího meziphostitele - mravence. Jedna z těchto cercárií putuje do hlavového ganglia mravence, zatímco ostatní cercárie zůstávají v hemocélu a vytvářejí cysty (Poulin et al., 2005). Právě jedinec putující do hlavového ganglia rozhoduje o úspěchu predace definitivním hostitelem. Tento vybraný jedinec, nazývaný také brainworm, přinutí mravence, aby vylezl na okolní floru, na vrcholku rostliny se zakousl a trpělivě vyčkal, než se dostaví definitivní hostitel a rostlinu i s nakaženým mravencem spase. S pozřením nakažené rostliny brainworm umírá spolu s mravencem, ale ostatní cercárie se úspěšně dostanou do svého definitivního hostitele, kde mohou dokončit svůj životní cyklus (Sitko et al., 2006).

Diplostomum spathaceum Rudolphi, 1819 se více váže na vodní prostředí. Také využívá specifické zásahy do nervové centrální soustavy, kde spouští velice složité vzorce chování k manipulaci hostitele (Flegr, 2005). U těchto parazitů hraje ryba roli druhého mezihostitele. I v tomto případě je první hostitel plž a finální hostitel rybožravý pták. Cílovým orgánem u ryb pro cercárie vytvořené v prvním mezihostiteli je oční čočka ryby. Tam probíhá další vývoj v metacercárie. Existence parazita v oční čočce způsobuje tvorbu zákalu a s tím spojený i zhoršený zrak ryby. Ryba je tedy tímto handicapem donucena strávit více času u hladiny, kde má k dispozici více světla. Výsledky experimentu potvrzují, že jelec proudník (*Leuciscus leuciscus* Linné, 1758) nakažený metacercáriemi skutečně tráví většinu svého času u hladiny, čímž značně zvyšuje pravděpodobnost predace rybožravým ptákem (Crowden and Broom, 1980).



4) Vývojový cyklus druhu *Diplostomum spathaceum*. A- definitivní hostitel rybožravý pták, B- vajíčko, C- miracidium, D- první mezihostitel, E- cercárie, F- druhý mezihostitel, G- metacercárie (obr. Čítek a kol., 1997).



5) *Gasterosteus aculeatus* infikovaná *Diplostomum spathaceum* (foto D. Schönfelder).

3.3.4 Parazité využívající hostitele pro obranu svého potomstva

Tímto zvláštním typem parazitismu se může pochlubit například lumčík žlutohý (*Apanteles glomeratus* Linné, 1758). Samička lumčíka vsune kladélko do těla housenky a naklade tam vajíčka. Samička parazita si musí dávat pozor, kolik vajíček do těla hostitele naklade, protože počet vajíček je limitujícím faktorem k přežití svého „bodyguarda“. Tělesná schránka housenky slouží jako potrava pro larvičky parazita. Po nějaké době se larvy prokoušou ven z těla, a pokud hostitel přežije, úloha téměř mrtvé housenky nekončí. Housenka se stále ještě drží při životě a zachytí se na vegetaci v těsné blízkosti zakuklených larev lumčíka. Zůstává na jednom místě a nepřijímá potravu. Setrvává s tělem vztyčeným nad hroznem lumčích kukel a doslova je brání svým tělem (Grosman et al., 2008).



6) Mrtvá housenka hlídá zakuklené larvy lumčíka (foto J. Brestovanský).

3.3.5 Parazité využívající hostitele k rozšíření svého potomstva

Hmyzomorka muší (*Entomophthora muscae* Zander, 1909) se řadí do plísňových onemocnění hmyzu. Pokud se spory této houby dostanou do kontaktu s mouchou nebo jiným hmyzem, přilepí se a její vlákna začnou prorůstat tělem. Parazit postupně roste a s ním i jeho hostitel. Po určité době hmyzomorka zmanipuluje chování svého hostitele natolik, že ho donutí vylézt na vyvýšené místo, vystrčit sosák a přilepit se k podkladu. Poté zaujme speciální polohu. V tu chvíli protlačí hmyzomorka své výběžky ven z těla hostitele, na jejichž vrcholcích jsou malé váčky se spory. Ideální vyvýšená poloha zvyšuje pravděpodobnost rozprášení spor na poletující mouchy, které jsou podle hmyzomorky ve správný čas na správném místě. Tato houba má natolik sofistikovaný proces infekce, že si dokáže načasovat, kdy přesně své spory rozpráší. Nejvhodnější podmínky pro infekci jsou před západem slunce, když je vzduch chladný a vlhký. Právě v tuto dobu mouchy sestupují z výšin a drží se při zemi (Krasnoff et al., 1995).

3.3.6 Sexuální parazitismus

Karas stříbřitý (*Carassius gibelio*, Bloch 1782) je v Evropě nepůvodním druhem, který se rychle šíří a vytváří stabilní populace (Savini et al., 2010). Má negativní vlivy především na původní ichtyofaunu. Je považován za nejúspěšnější zavlečený druh Evropy (Lusková et

al., 2010). Karas stříbřitý dokáže obsadit lokality, kde by ostatní druhy ryb nedokázaly přežít (Richardson et al., 1995). V nepříznivých kyslíkových podmínkách dokáže štěpit vlastní tuk a přeměnit ho na kyslík. Tato adaptace dokáže karasovi obývat i silně eutrofizované vody (Perdikaris et al., 2012). Další vlastnosti přispívající k invazní úspěšnosti je všežravost, brzká sexuální zralost a jejich zvláštní způsob rozmnožování (Lusková et al., 2010). Právě díky způsobu rozmnožování se karas dostává do seznamu parazitujících organismů.

Gynogeneze znamená využití jak pohlavního, tak nepohlavního rozmnožování. Ačkoliv se samčí spermie téměř nepodílejí na genetickém vývoji vajíčka, jsou velice důležité pro spuštění vývoje. Jinými slovy dochází při ní k iniciaci vývoje vajíčka spermií samce jiného rybího druhu, ale jeho genetický materiál se už dále nepodílí na vytváření embryí. Vzniká tedy klon - geneticky identická kopie matky (Kalous et al., 2006).

Samci kaprovitého druhu ryb, kteří napomáhají k reprodukci karasů, se pak podílejí na rozmnožování vlastního druhu jen omezeně. Jedná se o druhy jelce tlouště (*Leuciscus cephalus* Linné, 1758), plotice obecné (*Rutilus rutilus*), cejna velkého (*Abramis brama* Linné, 1758), lína obecného (*Tinca tinca* Linné, 1758), karasa obecného (*Carassius carassius* Linné, 1758) a kapra obecného (*Cyprinus carpio* Linné, 1758) (Halačka et al., 2003). Ovšem může nastat i situace, kdy se průsakem genetický materiál samce dostane do vajíčka a tím zapříčiní v potomstvu malý podíl samců. Při nadměrné gynogenetické reprodukci samic karase se vyčerpá populace samců ostatních kaprovitých ryb, jejichž absence při reprodukci vlastního druhu povede k značnému rozrůstání populace karase a úbytku populace původních druhů (Halačka et al., 2003).

3.4 Faktory ovlivňující strukturu společenstev parazitů ryb

Potenciální rybí hostitel se nachází v prostředí, které na něj působí spoustou faktorů abiotických či biotických. Biotické faktory závisí na živé složce prostředí, především jsou to vztahy mezi živými organismy. Tudíž jako biotický faktor můžeme označit samotného parazita, protože ovlivňuje život rybího hostitele.

Parazité mají schopnost modifikovat vlastnosti svého hostitele. Parazit je v tomto soužití metabolicky závislý na svém hostiteli a dokáže způsobit značné energetické ztráty (Ebert and Herre, 1996). Dokáže ale také zasáhnout do nervového systému hostitele, aby změnil jeho chování. Hlavní strategií hostitele je vytvořit si rezistenci proti parazitární infekci a naopak hlavní cíl parazita je úspěšné rozmnožování (Wakelin, 1996).

Struktura parazitárního společenstva ryb je dána faktory biotickými a abiotickými.

Hostitel poskytuje parazitovi své tělo jako určitý biotop. Tudíž můžeme hostitele označit jako biotický faktor, jenž svými morfologickými vlastnostmi ovlivňuje samotné parazity i jejich celkovou strukturu. Jako abiotický faktor pro parazita je životní prostředí hostitele, ve kterém se nachází (Morand et al., 2010).

3.4.1 Abiotické faktory

Mezi abiotické faktory se řadí hlavně sezónnost, teplota vody, rychlost vodního toku, stupeň kyselosti a znečištění (Lipský, 1998). Právě teplota vody je považována za limitující faktor, který ovlivňuje reprodukci a tím i populační dynamiku parazitů (Jarkovský et al., 2004). Jelikož jsou ryby poikiloternní živočichové, tak potom i tento abiotický faktor ovlivňuje nejen fyziologické procesy rybího hostitele, ale i životní cyklus parazita.

3.4.1.1. Vliv sezonních změn na výskyt parazitů

Změna teploty vody způsobuje sezonní změny, které může ovlivnit počet, vývoj, nebo dokonce samotný výskyt parazitů. Životní cykly některých parazitů mohou být závislé na jejich mezihostiteli, který je samozřejmě také ovlivňován teplotními změnami. Takže jeho přítomnost či existence je dána právě sezonními změnami (Hanzelová and Gerdeaux, 2003).

Kapřivci (Argulidae) jsou častými parazity kaprovitých ryb. Nejčastěji se uchycují na ploutvích či na povrchu těla, kde se živí tkáňovým mokem kaprovité ryby. Tento druh organismu se vyznačuje eurytermní schopností. Harrison a kol. (2006) v Severním Irsku provedli experiment na pstruzích duhových (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792). Ke svému experimentu použili evropský druh kapřivce plochého (*Argulus foliaceus* Linné, 1758), aby zjistili, kdy má kapřivec nejvyšší abundanci v roce. Výsledky indikovaly nejvyšší početnost na přelomu letních a podzimních měsíců.



7) Kapřivec plochý (*Argulus foliaceus*) parazitující na koljušce tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) (foto M. Grabowski).

Závislost na teplotě vody a sezonních vlivech se potvrdil i u motolic (Trematoda). Studie byla testována na třech druzích ryb. Na plotici obecné (*Rutilus Rutilus*), perlínu ostrobříchém (*Scardinius erythrophthalmus* Linné, 1758) a na cejnku malém (*Abramis bjoerkna* Linné, 1758). Maximální hodnoty parazitární infekce byly naměřeny na podzim a to u všech testovaných druhů ryb (Ondračková et al., 2004). Navíc byl u této studie zjištěn i nadměrný růst vlivem parazitární infekce. Délka a tělesná hmotnost byla u všech parazitovaných jedinců výrazně vyšší, než u jedinců zdravých.

Co se týče hlístic, tak i u nich byly zaznamenány sezonní vlivy infekčních parametrů. Například je zajímavé, že reprodukční období hlístic druhu *Philometra abdominalis* Nybelin, 1928 probíhá ve stejném období, jako reprodukce jejich hostitelů. Koubková et al., (2004) zkoumaly sezonní dynamiku na mřence mramorované (*Barbatula barbatula* Linné, 1758) a dle výsledků uvedly, že vývojový cyklus hlístice je vázaný na teplotu vody. Larvální prevalence byla po celý rok vysoká (73, 3 - 100 %), ale nejvyšší abundance byla v září, po teplotním vodním maximu, které bylo naměřeno předcházející měsíc.

Nesmíme opomenout sezonní vliv u parazitických larev sladkovodních mlžů. Intenzita infekce závisí na období, kdy dospělí mlži uvolňují do prostředí svá glochidia. U každého druhu sladkovodního mlže se toto období liší v závislosti na optimální teplotě vody. Blažek a Gelnar z Masarykovy univerzity v roce 2006 zkoumali parazitární infekci během roku u řádu Unionidae na okounu říčním (*Perca fluviatilis* Linné, 1758) a plotici obecné (*Rutilus rutilus*). Výsledky indikovaly rozdílnou maximální prevalenci pro rod *Anodonta* a *Unio*. Rod

Anodonta byl pozorován od listopadu do května. Nejvyšší abundance glochidií byla během nízkých teplot na začátku jara. Celkový výskyt parazitární infekce byl omezen teplotní hranicí 14 °C, při jejímž překročení glochidia odpadla z těla hostitele. Tyto výsledky naznačují, že k uvolnění glochidia z útroby parentálního sladkovodního mlže dochází přes zimu a larvy parazitují na hostiteli až do jara.

Podobné výsledky potvrzuje i britský výzkum, který zkoumal glochidium škeble rybničné (*Anodonta cygnea* Linné, 1758) na koljušce tříostné (*Gasterosteus aculeatus*). Nejvyšší prevalence byla dosažena během zimních měsíců. Od května už pouze klesala (Dartnall and Walkey, 1979). Podobný experiment byl studován v Severní Americe na okounu žlutém (*Perca flavescens* Linné, 1758). Nejvyšší počet glochidií byl od října do května, kdy bylo nakaženo 100 % ryb. Poté následoval rychlý pokles infekce (Jansen, 1991).

Na rozdíl od toho glochidia z rodu *Unio* byla na hostiteli nejčastěji přítomna v období od května do července s maximální prevalencí v červnovém měsíci. Téměř 97 % glochidií bylo zjištěno v teplotním rozmezí od 14 do 24 °C, což podle autorů může znamenat počátek a konec parazitické fáze glochidií řádu *Unio*. Stejně tvrzení již vyslovila v roce 1993 finská biologka Marketta Pekkarinen. Vliv teploty na organismy je zřejmý.

3.4.1.2 Vliv znečištění

Dalším významným abiotickým faktorem, jenž ovlivňuje nejen hostitele, ale i jejich parazity, je znečištění a polutanty vyskytující se v prostředí. Potravní pyramida má mnoho sfér a na jejím vrcholu stojí právě parazité. V tomto případě to však nelze brát jako výhodu. Akumulační schopnost těžkých kovů se přenáší právě až na vrchol potravní pyramidy.

Sures (2003) naměřil u zástupců z kmene vrtějši (*Acanthocephala*) extrémně vysokou koncentraci těžkých kovů. Chronické vystavení znečišťujícími látkami po určitou dobu může způsobit biochemické, fyziologické a behaviorální změny hostitele, které mohou v konečném důsledku ovlivnit prevalenci a intenzitu parazitů. Některé z těchto změn zahrnují hostitelskou výživu, růst a reprodukci. Polutanty mohou podporovat zvýšenou parazitární infekci zejména u ryb tím, že narušují hostitelskou imunitní odpověď (Khan and Thulin, 1991; Sures, 2006). Dále je rozdíl v parazitismu monoxenním a heteroxenním. Monoxenní taxony parazitů jsou více náchylné k širšímu spektru polutantů (Blanar et al., 2009).

3.4.2 Biotické faktory

Biotické faktory mohou ovlivnit počet parazitů, kteří se na hostiteli vyskytují a tím

limituje i druhovou diverzitu. Mezi tyto faktory patří strava, složení a velikost hejna, hustota hostitele, stanoviště, velikost těla a migrace (Morand et al., 2000). Velikost hostitele je pro parazita zásadním faktorem abundance. Studie navíc prokazují souvislost parazitismu s větším přírůstkem (Šimková et al., 2001a; Barber, 2005). Dále je logické, že větší hostitel potřebuje zkonzumovat větší množství potravy, která může být infikovaná parazity. Juvenilní stádium rybích hostitelů dosahuje délky jen několika málo centimetrů a proto jim k letální infekci stačí mnohem nižší intenzita parazitární infekce. Juvenilní jedinci nemají natolik vyvinutý imunitní systém, a tak jsou mnohem náchylnější k infekci než jedinci dospělí.

Jelikož u rybích populací úměrně koreluje věk s velikostí těla, tak se i věk hostitele řadí do biotických faktorů ovlivňujících strukturu společenstev parazitů ryb (Bagge and Valtonen, 1999; Dávidová et al., 2008). Dokonce i pohlaví může hrát důležitou roli ve výběru hostitele u parazitů. Avšak toto tvrzení je spousty autory vyvráceno a je stále předmětem debat a spekulací.

Podle mnoha autorů může typ biotopu vážně ovlivnit abundanci a diverzitu parazitů (Brickle et al., 2006; Hogue and Swig, 2007). Mnoho druhů ryb může během života změnit své prostředí. Tato změna v biotopu figuruje s posunem stravy (Przybylski, 1996), morfologickým stavem (Reichard et al., 2002), nebo jak je tomu u katadromních či anadromních druhů ryb za účelem reprodukce. Navíc změny v lokalitě jsou důsledkem sezónních změn teploty vody.

Střevní parazité se dostávají do svého hostitele přes trávicí soustavu, počínaje tedy ústním otvorem. Složení potravy hostitele také koreluje s početností a diverzitou endoparazitů. Ryba specializující se pouze na jeden druh potravy, bude mít daleko méně druhů parazitů, než je tomu u všežravých ryb se širokou škálou potravy (Kennedy et al., 1986). Všežravé ryby jsou tedy vystavovány vyšší parazitární infekcí a jejich imunitní systém je tak více zatěžován, což samozřejmě souvisí s mnoha dalšími například behaviorálními změnami. Experiment z Nové Kaledonie uvádí, že původně všežravé ryby na základě parazitární infekce změnily svou potravní strategii (Morand et al., 2000).

Většina z těchto uvedených faktorů působí na hostitele a určuje tak jeho celkový fyziologický stav. Ten je úzce spojen s imunitním systémem. Ryby jako poikiloternní organismy jsou schopné jen minimální samostatné termoregulace, a tudíž jsou odkázány na teplotu vnějšího prostředí, které tak ovlivňuje samotný imunitní systém a tedy i celkový fyziologický stav.

3.5 Imunitní systém ryb

Potenciální rybí hostitel se nachází v prostředí, které na něj působí spoustou faktorů abiotických či biotických. Ačkoliv se může zdát, že ryby nejsou tak dobře připraveny v boji proti infekci jako savci, mají podobný imunitní systém. Rozděluje se stejně jako u savců na imunitu nespecifickou (vrozenou) a imunitu specifickou (získanou). Vrozený a adaptivní imunitní systém má dvě složky. Buněčnou a humorální. Jediná nevýhoda rybí imunity oproti té u vyšších obratlovců je, že získaná imunita nedokáže tak dokonale syntetizovat protilátky. Ovšem savčí imunitní systém není ovlivňován abiotickými podmínkami prostředí (především teplota vody). Uvádí se, že specifická imunita je náchylnější na teplotní změny než imunita nespecifická (Ainsworth et al., 1991). Ovšem obě složky imunity jsou navzájem komplexně propojeny a spolupracují. Pokud cizorodý nežádoucí prvek pronikne do těla ryby, ihned se ho celý imunitní systém snaží nalézt a zlikvidovat (Klein a Hořejší, 1997).

3.5.1. Imunita vrozená

Protože specifická imunita není u ryb tak dokonale vyvinuta, spoléhají především na imunitu vrozenou. Tato imunitní větev je fylogeneticky starší. Jako substrát používaly buněčné elementy, které jsou schopny pohlcovat nežádoucí mikroorganismy. Tento jev nazýváme fagocytóza (Krejsek a Kopecký, 2004). Mezi humorální mechanismy řadíme: komplementový systém (KS), lysozym (LSM), antimikrobiální peptidy, interferony, lektiny a jiné sérové proteiny. Mezi buněčné mechanismy pak řadíme fagocytující buňky. Po průniku antigenu do organismu hostitele se ihned spouštějí mechanismy přirozené imunity, které zahrnují právě fagocyty. U ryb a dalších ektotermních živočichů se fagocytóza řadí mezi hlavní složky imunitního systému a to hlavně za nízkých teplotních podmínek, kdy se tvorba protilátek zpomaluje (Toman a kol. 2000).

Vrozenou imunitou nerozumíme jen buněčné a humorální mechanismy, které brání tělo po napadení parazita či jiného antigenu. Povrchové bariéry těla ryby slouží právě k tomu, aby zabránily vstupu do těla hostitele, protože k prvnímu setkání hostitele a jeho parazita dochází často na povrchu těla. Z tohoto důvodu je nutná prevence před uchycením parazita na povrchu těla ryby. Mezi vstupní bariéry řadíme například pokožku, sliz nebo žábry. Produkce slizu závisí na druhu ryby. Například úhoř říční (*Anguilla Anguilla* Linné, 1758) nebo cejn velký (*Abramis brama*) jsou schopni produkovat mnohem větší množství slizu, než kapr obecný (*Ciprinus carpio*) nebo okoun říční (*Perca fluviatilis*). Další faktor na produkci slizu

může být původu stresových či chemických. Sliz, neboli mukus, se vylučuje skrz pohárkové mucinózní buňky, které se vyskytují v pokožce. Rybí mukus obsahuje z největší části vodu, která obsahuje makromolekulární látky (muciny a glykoproteiny) vytvářející gel. Tato vrstva slizu se neustále obnovuje. Také napomáhá k pohybu ve vodním prostředí tím, že snižuje viskozitu mezi vodou a tělem ryby (Shepard, 1994).

V případě vstupu do organismu trávicím traktem mají střeva hostitele velice nepříznivé životní podmínky pro potencionální parazity. Příčinou je extrémně kyselé pH způsobené trávicími enzymy a žlučí (Roberts, 2012). Střevo ryb je osídleno specifickou mikrobiotou, jejíž přítomnost představuje mnohé výhody pro obě strany (Gomez et al., 2013).

3.5.2 Imunita adaptivní

Jelikož je tento mechanismus evolučně mladší, není tak dokonale vyvinut, jako vrozená imunita. Ryby řadíme do nejjednodušších organismů, u kterých již byla objevena specifická imunita (Rauta et al., 2012). Základem adaptivní imunity je sofistikovaný mechanismus na bázi imunitní paměti a s ní spojenou tvorbou specifických protilátek. Po prodělání parazitární infekce si hostitel dokáže při druhém střetu s parazitem vytvořit imunitní reakci, která na parazita působí rychleji a silněji než při první infekci. Tento systém pracuje na základě skutečnosti, že buněčné složky jsou charakterizovány přítomností receptorů pro antigen na T lymfocytech a B lymfocytech (Krejsek a Kopecký, 2004). Oproti savcům je ale počet paměťových B lymfocytů menší z důvodu nízké mitotické aktivity buňky.

Adaptivní imunitu lze rozdělit do tří složek. Buněčná imunita, humorální imunita a imunologická paměť. Každá z těchto složek má na starosti svoji funkci. Humorální imunita produkuje protilátky. Buněčná imunita zajišťuje imunitní reakce pomocí lymfocytů a makrofágů, které se dokáží při kontaktu s antigenem diferencovat v paměťové buňky, díky nimž si imunologická paměť dokáže při příštím kontaktu s parazitem vytvořit výkonnější obranyschopnost (Roberts, 2012).

3.6 Efekt ploidie na parazitární infekci

Většina rybích organismů je diploidní, což znamená, že se v jejich somatických buňkách nacházejí právě dvě sady chromozomů. Tento stav se vytvořil současně s mechanismem pohlavního rozmnožování. Pohlavní rozmnožování zahrnuje vývoj gamet, který se uskutečňuje meiotickým buněčným dělením. Tato diferenciace zahrnuje dvě po sobě jdoucí jaderná dělení, ovšem pouze jedna replikace DNA poskytuje segregaci právě jedné

kopie každého homologního chromozomu do nových gamet. Prezencí pouze jedné sady chromozomů ve vzniklých gametách a pohlavním rozmnožováním vzniká opětovný diploidní stav nového organismu. Bez ohledu na počet chromozomů nebo obsah DNA v jádře, je kterýkoliv organismus, u kterého se vyskytuje tento cyklus, diploidní (Flajšhans a Ráb, 2013).

Ovšem existují i rybí druhy, jež mají více než dvě sady chromozomů. Takové organismy označujeme jako polyploidní. Polyploidii dělíme na allopolyploidii a autopolyploidii, podle způsobu jejího vzniku. Autopolyploidie vzniká při reprodukci jedinců stejného druhu. Za její vznik mohou defekty při vývoji gamet (Flajšhans a Ráb, 2013). K allopolyploidii dochází při rozmnožování dvou odlišných druhů. U této formy reprodukce nejčastěji vznikají jedinci s třemi nebo čtyřmi sadami chromozomů. Jako příklad uvedu druh *Carassius gibelio*.

Toto množení chromozomových sad může být cílené. Lidé záměrně kříží ryby za účelem vzniku hybridů, kteří vykazují například zvýšenou rychlost somatického růstu, snížení stresových faktorů a ztrát energie, zlepšení kvality masa pro komerční prodej nebo záměrná sterilita za účelem zamezení introdukce genů do původních populací (Haffray et al., 2007).

3.6.1 Polyploidie a parazitární infekce

Triploidní jedince charakterizují větší somatické buňky. Výjimkou nejsou ani buňky imunitního systému. Tento velikostní rozdíl buněčných elementů od diploidních jedinců by mohl mít výrazný vliv na jeho funkci, a tudíž i rozdílné reakce na parazitární infekce. Mnohé studie potvrzují větší náchylnost triploidních jedinců na parazitární infekci (Dunham, 2004). Stejný názor má i Ozerov et al. (2010).

Experiment probíhal ve švédském západním pobřeží, kde původně autoři zkoumali parazitární infekci druhu *Gyrodactylus salaris* Maimberg, 1957. Virulenci parazita chtěli demonstrovat na lososu obecném (*Salmo salar* Linné, 1758) původem z Baltského moře, který je obecně považován za odolnější druh oproti lososu z východního Atlantiku. Ovšem na základě mitochondriální analýzy bylo zjištěno, že přibližně 40 % jedinců bylo triploidní. Vědci zpozorovali značné rozdíly v zatížení parazita mezi triploidní a diploidní formou lososa. Triploidní lososi vykazovali neomylně vyšší náchylnost k parazitu *Gyrodactylus salaris* než jeho diploidní protějšek.

Podobný experiment provedl Yamamoto a Lida v roce 1994. Větší náchylnost k nemocem studoval na pstruzích duhových (*Oncorhynchus mykiss*) u obou stupňů ploidie. Uvedl stejné výsledky. Také losos kisuč (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum, 1792) je

v triploidní formě více náchylný k vibrióze než diploidní forma (Jhingan et al., 2003).

Rozsáhlý experiment o této problematice vydali v roce 1996 autoři Guégan and Morand. Ve své práci zdůrazňují, že studium polyploidních organismů by mohlo napomoci k lepšímu pochopení interakcí mezi parazitem a jeho hostitelem. Zaměřili se na složení parazitických organismů z třídy žábrohlisti (Monogenea) u afrických sladkovodních kaprovitých (Ciprinidae) ryb. Test úrovně ploidie hostitele koreloval s druhovou i celkovou početností parazitů. Na základě získaných výsledků a předchozích studií sestavili autoři pět hypotéz založených na předpokladu, že existuje kauzální vztah mezi oběma proměnnými.

1) Polyploidní organismy jsou evolučně mladší, tudíž jejich obranyschopnost se nestačila proti parazitům tak dobře adaptovat, což je příčinou toho, že mohou být infikováni vyšším počtem parazitů. Tato hypotéza se opírá o skutečnost, že výskyt polyploidie je relativně současným jevem. Ovšem polyploidie se vyskytovala pravděpodobně již před 50 milióny lety někdy mezi dichotomií Ciprinidae a Catostomidae (Ferris and Whitt, 1979).

2) Polyploidie podmiňuje vznik fyziologických defektů u ryb, čímž narušuje imunologickou rovnováhu hostitele a dává tak více příležitostí pro infekci parazitů.

3) Třetí verze vysvětluje, že polyploidní druhy ryb jsou více náchylné k parazitární infekci, protože jsou hybridního neboli alopolyloidního původu. Tato hypotéza je založená na předchozích studiích, které dokazovaly vyšší parazitární citlivost u hybridních druhů ryb (Dupont and Crivelli 1988; Moulia et al., 1991).

4) Ve čtvrté verzi se jedná o velké biochemické rozdíly mezi diploidními a polyploidními jedinci, které by mohly poskytnout více příležitostí pro parazity.

5) Polyploidní taxony mají vyšší počet lokusů enzymatického systému než jejich diploidní příbuzní. Konkrétně těch lokusů, které poskytují rezistenci vůči parazitům.

3.7 Vliv parazitismu na reprodukci ryb

Somatický růst, udržování životně důležitých systémů, rozmnožování a ukládání energetických zásob jsou hlavní způsoby spotřeby energie v těle ryby (Barber et al., 2008). Existenci parazita vně hostitele můžeme považovat za další prvek čerpající energii. Jelikož je

pro rybu primární udržovat životně důležité systémy, dochází k energetickým ztrátám vlivem parazita na úkor rozmnožování, tvorby zásob a somatického růstu. Parazitární infekce dokáže ovlivnit reprodukci hostitele buďto změnou chování při námluvách (Pélabon et al., 2005), snížení vizuální atraktivity potenciálních partnerů v (Rosenquist and Johansson, 1995) nebo hormonální ovlivnění vývoje gonád. Arme a Owen (1968) zkoumali vývoj gonád u infikované plotice obecné (*Rutilus rutilus* Linné, 1758). Zjistili, že gonády v plotici byly přítomny, ale zůstaly v nezralém stadiu bez ohledu na věk ryby.

Další výzkum uvádí, že parazitované koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus* Linné, 1758) kladou menší jikry. Parazit *Schistocephalus solidus* Müller, 1776 omezuje přísun živin a energie natolik, že samice kladou v porovnání se zdravými jedinci až o 32 % menší jikry (Heins and Baker, 2003).

Vývoj gonád nemusí ovšem zapříčinit pouze nedostatek živin. Předpoklad, že parazit zabraňuje produkci luteinizačního hormonu na cestě z mozku, přes hypofýzu až ke gonádám byl opravdu potvrzen (Carter et al., 2005). Výsledek této studie prokázal, že potlačením exprese luteinizačního hormonu u parazitovaných jedinců *Rutilus rutilus* vykazoval o 50 % menší obsah tohoto hormonu v hypofýze. Tento sofistikovaný systém parazitismu je často označován jako parazitická kastrace. Pokud je jedinec parazitem tímto způsobem kastrován, následují fyziologické či behaviorální změny hostitele.

Rozmnožování je pro rybu značný energetický výdej doprovázený mnoha dalšími hrozbami. Hledání partnera, péče o potomstvo či obhájení teritoria znamená další energetické ztráty či riziko predace. Tyto přirozené životní pudy se parazit snaží minimalizovat nebo ještě lépe zrušit. Delší životností hostitele parazit dosáhne své pohlavní zralosti k přenosu na dalšího hostitele nebo získá více času na produkci potomků (Hurd, 2001). Kastrace hostitele vede k jeho zvýšenému růstu (Barber, 2005). S tím jsou spojené další výhody parazita. Větší hostitel může nabídnout více energie, nebo je menší pravděpodobnost predace, než je tak u ryb menšího vzrůstu.

3.7.1 Vliv parazitismu na pohlavní výběr partnera

Parazitární infekce může mít vliv i při výběru partnera. Tento proces se dělí do dvou částí. V první části výběru partnera samci mezi sebou zápasí. Většinou je v sázce výběr habitatu pro páření nebo materiál na stavbu trdliště. Spor o zdroje označujeme jako intrasexuální výběr. Vítězná strana se podílí na druhé části ve výběru partnera. Intersexuální

výběr spočívá v hodnocení samců samičím pohlavím. Parazitě mohou ovlivnit úspěch hostitele v obou částech výběru (Barber et al., 2000).

3.7.1.1 Vliv parazitismu na intrasexuální výběr

Vliv parazitismu na vývoj gonád a s tím související další negativní dopady (například produkce menších jiker v důsledku nedostatečného množství živin) již potvrdilo několik studií (Arme and Owen, 1967; McPhail and Peacock, 1983; Heins and Baker, 2003). Ovšem infekce může zasáhnout i samčí pohlaví. Konkrétně v intrasexuální části partnerského výběru. V roce 2006 vydali autoři Rushbrook and Barber vědecký článek zabývající se studií vlivu parazitární infekce na reprodukci samců koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*). Samci ke svému reprodukčnímu úspěchu potřebují nemalé energetické náklady (Chellappa and Huntingford, 1989; Peeke and Figler, 1997). Ve většině populací dosáhli reprodukčního úspěchu pouze samci, kteří získali území, postavili hnízdo a následně investovali energii do rodičovské péče (Wootton, 1976; Smith and Wootton, 1999).

Zvláštní stavba hnízda je založena na složité výrobě glykoproteinové látky, které v podstatě slouží jako lepidlo. Produkce tohoto lepu je indukována androgeny (Jakobsson et al., 1999). Nejvyšší produkce lepidla byla u koljušek naměřena během rané fáze reprodukce (Páll et al., 2005). Jeho syntéza je energeticky náročná (Ros et al., 2004). Zjistilo se, že parazit *Schistocephalus solidus* má přímý vliv na dokončení stavby hnízda spojené právě se syntézou glykoproteinového lepidla (Rushbrook and Barber, 2006). Candolin and Voigt (2001) přišli s výsledky opačnými. Ovšem experiment probíhal v laboratorních podmínkách, kde byla zajištěna neomezená výživa, materiál na stavbu trdliště a reprodukční stanoviště, o které nebylo nutné soupeřit. To naznačuje, že *S. solidus* nemá přímý účinek na budování hnízd, ale spíše na vyšší energetické nároky, jež samcům omezují jejich schopnost konkurovat s jinými neinfikovanými samci pro získání nezbytných zdrojů k reprodukci.

3.7.1.2 Vliv parazitů na intersexuální výběr

Samička si vybírá ke tření nejzdatnějšího samce, který vlastní nejvyvinutější sekundární pohlavní znaky. Aby exprese pohlavních znaků byla projevena, musí jedinec oslabit imunitní systém. To je důvod, proč nejvyvinutější sekundární pohlavní znak nese právě ten samec, který má nejvyšší hladinu testosteronu, ale zároveň omezenou výkonnost imunitního systému, a tak může být více náchylný vůči parazitární infekci. Takovou strategii si mohou dovolit jen nejzdatnější samci. Tento mechanismus je založen na fungování imunitního systému ve vztahu k androgenům a roli testosteronu v sexuální selekci.

Tento jev demonstroval experiment na plotici obecné (*Rutilus rutilus*), kdy byla na jedné straně zaznamenána výrazná ornamentace, ale na straně druhé stálo vysoké riziko papilomatózy (Wedekind, 1992; Kortet et al., 2003b). Vliv parazitismu na podobný energetický kompromis uvádí stejný autor o rok později, kdy se v období reprodukce vlivem parazitismu neinvestovala potřebná energie k vytvoření kvalitních spermií (Kortet et al., 2004).

Infekce parazitů u *Gobiusculus flavescens* Fabricius, 1779 způsobuje postižení svalů, jež se dostává na povrch těla ve formě výrazně bílých teček. Ukázalo se, že infekce negativně ovlivnila samčí námluvy (Pélabon et al., 2005).



3) Infikovaný samec druhu *Gobiusculus flavescens* (foto Pélabon et al., 2005).

Samice druhu *Gobiomorphus breviceps* Stokell, 1939 nakažené cystami motolic nemohly z důvodu oslabené imunity investovat tolik času a energie do výběru svého reprodukčního partnera. Rozlišovací schopnost u parazitovaných samic nebyla tak kvalitní, což zapříčinilo výběr méně kvalitního partnera. Naproti tomu zdravé samice tento úkaz nevykazovaly. Nežádoucí účinky na sexuální selekci potvrdil těmito výsledky (Poulin, 1994b; López, 1999).

Pomatoschistus microps Kroyer, 1838 je ryba patřící do řádu ostnoploutví (Perciformes). Tento druh při námluvách nemusí soupeřit s ostatními samci. Metodou pro upoutání pozornosti samice je stavba kvalitního hnízda pro potomstvo. Většinou pod starými schránkami mlžů (Vestergaard, 1976). Poté, co samec získá pozornost samice, naklade na konci hnízda svoji snůšku, kterou kryje pektorálními ploutvemi. Symetrické ploutve jsou tedy důležité jak při námluvách, tak při péči o potomstvo. Studie tvrdí, že parazitovaní jedinci

vykazují asymetrii pektorálních ploutví, což při péči o potomstvo může mít negativní dopady (Sasal and Pompoulie, 2000).

3.8 Vliv parazitismu na chování ryb

3.8.1 Vliv parazitismu na příjem potravy

Jisté studie poukazují na značný rozdíl výběru potravy u infikovaných a zdravých jedinců. Milinski (1984) demonstroval odlišnosti potravního chování na koljuškách tříostných (*Gasterosteus aculeatus*), které byly napadeny *Schistocephalus solidus*. Zdravé koljušky konzumovaly hrotnatky (řád Cladocera) určité velikosti, zatímco nakažení jedinci stejného věku si vybírali stále menší potravu.

Existují důkazy o tom, že parazitovaní jedinci, kterým je vlivem parazitismu odebrána značná část energie, kompenzují svůj handicap napadením snadnější kořisti (Heller and Milinski, 1979). Později se uskutečnil další experiment na stejné pokusné rybě a téže potravě. Studie doložila, že výběr menší kořisti je pro infikovanou rybu výhodnější. Čím více se hostitel soustředí na menší kořist, tím se zvyšuje čistý příjem energie. Další hypotéza tvrdí, že infikovaní jedinci omezují svoji potravní selektivitu z důvodu hladu (Milinski, 1982).

Někteří parazité se soustředí na partie, které zajišťují senzorycké vnímání okolního prostředí- například motolice oční (*Diplostomum spathaceum*) parazitující v zrakové oblasti ryby. Zrak je pro ryby (obzvláště dravé ryby) nepostradatelný smysl. Crowden and Broom (1980) zkoumali efektivnost krmení na jelci proudníkoví (*Leuciscus leuciscus* Linné, 1758) nakaženým právě parazitem napadající zrakový systém. Zjistili, že čím více infikovaná ryba byla, tím se efektivnost krmení snižovala. Infikované ryby strávily krmením více času než zdraví jedinci proudníků.

3.8.2 Vliv parazitismu na výběr habitatu

Parazité ovlivňují fyziologii i chování svého hostitele (Moore, 2002). Mechanismy, jimiž ovlivňují jednotlivé hostitele, jsou natolik různorodé jako parazité sami. V reakci na to by měl přirozený výběr podporovat mechanismy hostitele za účelem detekce přítomnosti parazitů či jejich indikátorů, aby se vyhnuli potenciální hrozbě infekční nákazy (Goater and Holmes, 1997). Predátoři svoji kořist nacházejí hlavně pomocí detekce pohybu (Lima and Dill, 1990). Podobně je to i u infekčních stádií mnoha endo- či ekto parazitů. Svého potenciálního hostitele zaměřují prostřednictvím vizuálních, chemických nebo hmatových podnětů, které naznačují motilitu hostitele (Haas, 1994). Spousta ryb si z tohoto důvodu snaží

snížit svoji pohybovou aktivitu na minimum, aby zmenšily pravděpodobnost detekce parazity či dravé ryby (Lima and Dill, 1990). Strategie tohoto typu může do určité míry ovlivnit obývání stanoviště. Přítomnost parazitů ve vodním prostředí bývá spojována dokonce i se změnou výběru vhodného habitatu.

Pro rybu je její první zkušenost s predátorem velice stresující. Pozoruhodné je, že stačí pouze jedna událost tohoto typu pro trvalé rozpoznání dravce. Proto v příštím setkání s predátorem vykazuje známky jistého ponaučení a obezřetnosti (Chivers and Smith, 1994). Podle autora výzkumu zabývající se podobnou tematikou, se rybí hostitelé po zkušenosti s parazitární infekcí naučí detekovat a následně i vyvarovat se kontaktu s parazitem (James et al., 2008). Proto přítomnost parazitů vyskytujících se v potencionálním habitatu pro rybu, může zcela ovlivnit její volbu. Nicméně, jak již bylo zmíněno, mnoho parazitů může způsobit vady sensorického systému, a tím i ovlivnit rybí úsudek týkající se volby stanoviště. Například experiment z roku 1980 dokládá fakt, že motolice oční (*Diplostomum spathaceum*) poškozuje zrakový systém jelce proudníka (*Leuciscus leuciscus*) natolik, že je odkázán se pohybovat ve svrchní části vodního sloupce za účelem kompenzace sníženého množství světla z důvodu zakalené oční čočky (Crowden and Broom, 1980).

3.8.3 Vliv parazitismu na antipredační chování

Skupina vědců se pokusila zjistit, zda mohou parazité ovlivnit i antipredační chování. Výzkum prováděli na candátku modropásem (*Etheostoma caeruleum* Storer, 1845), kterého vystavili parazitárním larvám sladkovodních mlžů druhu *Ptychobranhus occidentalis* Conrad, 1836 a *Venustaconcha pleasii* Marsh, 1891 z řádu Unionidae. Metoda výzkumu spočívala v diferenciaci infikovaných a neinfikovaných jedinců, poskytnutí dostatečného množství potravy a vystavení chemické stresové látky, jež imituje přítomnost predátora nebo jiného nebezpečí pro rybu. Parazitovaní jedinci, na rozdíl od kontrolních ryb, nevykazovali redukci příjmu potravy při vystavení této látky. V přírodním prostředí by tato strategie mohla zvýšit riziko predace vlivem snížené ostražitosti. (Crane et al., 2011).

Podobný experiment demonstroval změny antipredačního chování koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) ovlivněné *Schistocephalus solidus*. Ryby měly neomezený přístup k potravě ve formě červů, kteří byli rozmístěni po určitých vzdálenostech od reálného predátora. Neinfikované ryby upřednostňovaly potravu nejvzdálenější od dravce. Intenzita a rychlost konzumace byla nižší. Naproti tomu téměř všechny nakažené koljušky na dravce

nereagovaly a potravu konzumovaly se stejnou intenzitou, jako bez přítomnosti dravce (Milinski, 1985).

3.8.4 Vliv parazitismu na hejnové chování

Hejnové chování je adaptace antipredační povahy. Ovšem jen do té doby, než jsou hejna zasažena parazitární infekcí. Seppälä et al. (2008) přišli s důkazem, že *Diplostomum spathaceum* pozměňuje parametry hejnového chování u pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*). Infikovaná hejna obsahovala menší počet jedinců a nebyla schopna držet pospolu. Poté proběhla simulace ptačího útoku, která potvrdila negativní vliv parazitů na hejnové chování ryb. Kontrolní hejno ryb se při simulaci ještě více shluklo, kdežto soudržnost infikovaného hejna se značně snížila.

4. Parazitismus larev sladkovodních mlžů

4.1 Životní cyklus

Behaviorální změny hostitele pod tlakem parazitární infekce, můžeme vysvětlovat jako účinek několika faktorů. Parazitární infekce, adaptační strategie hostitele, nebo adaptační strategie parazita jsou podle Jonese (1985) procesy, které jsou schopny vychýlit směr standardního chování ryb k neobvyklým změnám. Ovšem v mnoha modelech parazit/hostitel je velmi obtížné rozlišit, který mechanismus neobvyklé změny v chování spouští. Nabízí se vysvětlení, jenž označuje příčinu behaviorálních změn jako směs všech těchto procesů (Moore, 2013).

Řád Unionida má společný znak larvální stádium nazývané glochidium, které aby dokončilo svůj vývoj, je odkázáno k parazitismu na hostiteli rybního druhu. Život sladkovodních mlžů začíná v útrokách samice, která čeká na spermie vznášející se ve vodním sloupci, až oplodní její vajíčka (Haag, 2012). Oplodněné vajíčko se pak dále vyvíjí v glochidium. Průměrná roční plodnost se pohybuje v rozmezí od dvou tisíců až do deseti milionů glochidií (Haag, 2013). Nicméně v porovnání s jejich procentuální mírou přežití je to zanedbatelné kvantum. Až 99,99 % náleží úmrtnost larvám, kterým se nepodařilo přichytit k vhodnému hostiteli a metamorfovat se v dospělého jedince (Jansen et al., 2001; Strayer, 2008; Haag, 2012).

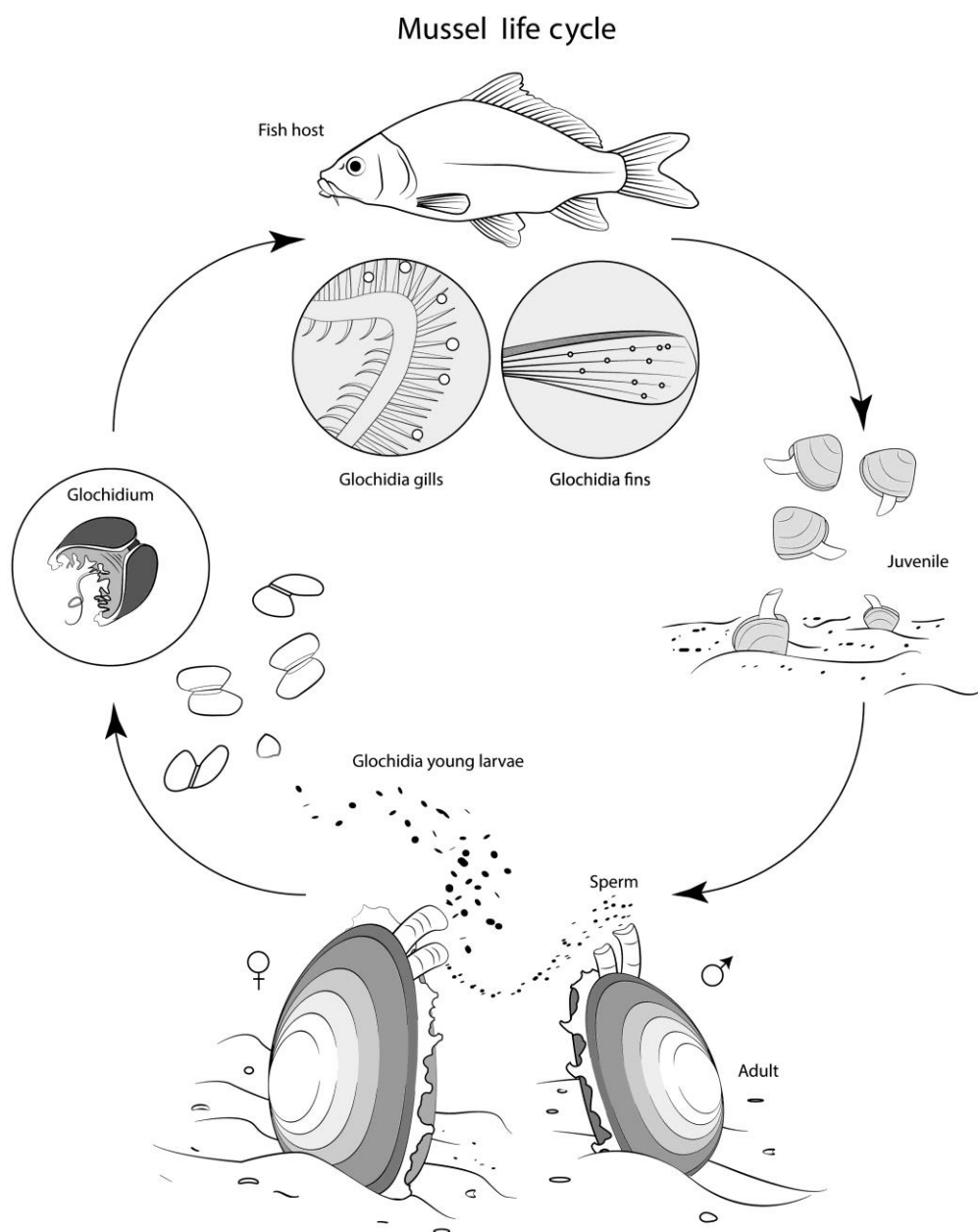
Samice může uvolňovat glochidia do vodního sloupce dvěma způsoby. Pasivní způsob spočívá v jednoduchém uvolnění do okolního prostředí. Aktivní způsoby zahrnují specifické strategie, kterým napomáhají fyziologické modifikace mlže (Barnhart et al., 2008). Uvolněné

glochidium je schopno ve vodním prostředí přežít v rozmezí několika hodin až 14 dnů. Ovšem záleží také na druhu či abiotických podmínkách (Haag, 2012). Ve chvíli, kdy se mladé glochidium dostane do kontaktu s hostitelskou tkání, uzavře své ostré kraje lastury a prořízne epitelovou tkáň, což umožní naprostou fixaci k rybímu hostiteli (Arey, 1932). Doba fixace na hostiteli je variabilní. Závisí především na druhu mlže a hostitele, dále na lokalitě přichycení a abiotických faktorech. Především na teplotě vody (Bauer, 1994, Roberts and Barnhart, 1999).

Glochidium je v parazitické fázi lokalizováno nejčastěji na žábrách nebo na ploutvích ryb (Kat, 1984). Po ukončení metamorfózy glochidium odpadne z těla hostitele. Následující růst probíhá na dně v substrátu (Dillon, 2000). K vytvoření úspěšné fixace jsou zapotřebí tři předpoklady. Počáteční kontakt mezi glochidiem a hostitelem, vhodné fyziologické či nutriční hodnoty pro metamorfózu a rezistenci glochidia na imunitní odpověď hostitele (Neves et al., 1985; Bauer, 1987a; Bauer, 1987b).

V každém reprodukčním období je do vodního prostředí uvolněno velké množství larev. O jejich přežití rozhodují abiotické faktory prostředí, početnost, chování a věk ryb (Bauer, 1987a; Bauer, 1987b). Juvenilní ryby jsou obecně více zamořeny, jelikož jejich výskyt je daleko četnější a také postrádají dobře vyvinutý imunitní systém. Kromě toho mladší ryby mají tendenci se vyskytovat v blízkosti břehů v mělkých vodách, což jsou často preferované stanoviště většiny druhů sladkovodních mlžů (Varandas et al., 2013; Santos et al., 2015; Sousa et al., 2016).

Parazitární larvy mohou zvýšit úspěšnost metamorfózy u takového hostitele, který nebyl v minulosti infikován glochidii. Několik studií již dříve zjistilo, že napadené ryby obsahují velké množství specifických protilátek produkované v reakci na glochidickou infekci (Dodd et al., 2006). Proděláním parazitární infekce si ryba buduje účinnější imunitní systém pro případ další nákazy. Pokud se glochidii nepodaří připojit k hostiteli, klesne ke dnu na substrát, kde se pravděpodobnost fixace ještě více sníží. Poté glochidium zahyne (Jansen et al., 2001).



8) Schéma životního cyklu sladkovodních mlžů (obr. Modesto et al., 2018).

4.2 Výhody parazitismu sladkovodních mlžů

Přichycením glochidia k rybímu hostiteli získává značné výhody ve formě distribuce, zvýšené mobility a přísun energie. Toto jsou tři hlavní výhody parazitismu (Combes, 2001). Ačkoliv je přísun živin pro parazita životně důležitý, není to jeho primární účel této dlouhodobé společné koevoluce. Hlavní účel parazitismu larev sladkovodních mlžů je foréza. Miniaturní velikost larvy neumožňuje samostatnou mobilitu. Pomocí ryb jsou glochidia schopna transportu na delší vzdálenosti, včetně protiproudové migrace (Bauer, 2013). Bez

této mobility by bylo prakticky nemožné rozšířit výskyt mlžů a zabránit tak pravděpodobnému inbreedingu. Přisun energie pro larvu není primární, jelikož při parazitické fázi obvykle nezvyšuje své velikostní parametry (Barnhart et al., 2008; Douda, 2015).

Infekce glochidií dokáže způsobit značné energetické ztráty a tím ovlivnit i chování hostitele. Horký et al. (2014) ve své studii o interakcích parazit/hostitel využívající jelce tlouště (*Squalius cephalus*) a larvální stadia druhu škeble říční (*Anodonta anatina* Linné, 1758) jako modelové organismy zjistili, že infikovaní jedinci jsou méně aktivní a nepřemísťují se tak často a daleko oproti zdravým jedincům. Nicméně i nepatrná mobilita hostitelů může mít velký význam v distribuci sladkovodních mlžů. Distribuce menších rozsahů jsou pro mlže přínosné také tím, že přispívají k nalezení sexuálního partnera, což je velice důležité vzhledem k jejich přisedlému způsobu života (Bonte et al., 2012).

Glochidia z řádu Margaritiferidae se nejčastěji přichycují k žaberním lupínkům, které poskytují velkou plochu měkké tkáně a minimální vrstvu slizu. Proto může zapříčinit problémy při výměně dýchacích plynů a tím snížit i schopnost plavání. Negativní účinky parazitismu na plavecký výkon uvedl Brassard et al. (1982). Autoři zkoumali dobu, po kterou jsou parazitovaní jedinci schopni plavat při maximální rychlosti. Výkonnost plavání byla snížena přítomností parazitů. Negativní účinek se nejvíce projevil při nižších teplotách a nízké hladině rozpuštěného kyslíku (Coleman, 1993). Negativní vlivy parazitismu na schopnosti plavání se může projevit také při migracích. Parazitovaní lososi vykazují zpožděné migrační přesuny (Smith, 1973).

4.3 Dostupnost vhodného hostitele

Majoritní zastoupení mlžů řádu Unionida není schopno se úspěšně metamorfovat, bez přítomnosti rybího hostitele. S postupem času se tento řád adaptoval na specifické spektrum hostitelských druhů ryb (Douda et al., 2012). Navíc hostitelské specifikum je určováno také podle ekologických a imunologických faktorů (Bauer, 1987). Dle počtu potencionálně vhodných hostitelů rozlišujeme glochidia na hostitelské specialisty a generalisty.

4.3.1 Škeble říční (*Anodonta anatina*)

Ubývání nativních společenstev ryb a šíření nepůvodních druhů mlžů zabraňuje ustálení mezidruhových vazeb potřebné pro reprodukci sladkovodních mlžů. Na tuto adresu proběhla studie, jež měla za úkol prověřit kompatibilitu hostitelských zdrojů generalistické škeble říční (*Anodonta anatina*) v Evropě. Testování proběhlo mezi glochidii s nativními

druhy ryb a poté s nepůvodními druhy. Glochidia se dokázala úspěšně vyvinout na všech původních druzích ryb. Na invazních rybách metamorfóza neproběhla. Výsledek jednoznačně potvrzuje problém, jenž představuje biotická homogenizace. Dokonce i pro druhy, které jsou považovány v místních podmínkách za generalisty (Douda et al., 2013).

4.3.2 Perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera*)

Margaritifera margaritifera Linné, 1758 je jedním z nejohroženějších druhů v Evropě (Geist, 2010). Populace *M. Margaritifera* je omezena pouze na lososovité druhy ryb (Salmonidae). Z tohoto důvodu je zařazena mezi hostitelské specialisty (Young and Williams, 1984b). Na jiných druzích mladé glochidium uhynie vlivem imunitní odpovědi hostitele. Ve Skandinávii zjistili, že tamní perlorodka se specializuje pouze na určitý druh lososovité ryby. Další příklad izolované adaptace můžeme nalézt v jednotlivých částech povodí. V dolních úsecích řeky, jež jsou průchozí do otevřeného moře, se perlorodky adaptovaly pouze na migrujících lososech. Naopak v horním toku povodí si vytvořily kompatibilitu se pstruhy.

Někteří autoři zdůrazňují pozitivní účinky společného výskytu a považují tyto interakce za různé symbiózy. To je podpořeno faktem, že lososovité druhy ryb skutečně těžší z přítomnosti dospělých jedinců *M. Margaritifera*, kteří svou filtrační schopností snižují obsah částic, nebo poskytují habitaty pro juvenilní potomky ryb. (Ziuganov et al., 1994; Skinner et al., 2003). V nedávné literatuře byly podrobně charakterizovány negativní účinky *M. margaritifera*. Například bylo zjištěno dočasné zvětšení sleziny, což odráží imunologickou reakci hostitele. Autoři také našli sníženou schopnost obnovy hyperventilace a dospěli k závěru, že infekce *M. margaritifera* může způsobit respirační zátěž *Salmo trutta* Linné, 1758 (Thomas et al., 2013). Kromě toho těžce infikovaní jedinci jeví zhoršenou schopnost plavání a zvýšenou míru úmrtnosti (Taeubert and Geist, 2013). Dále byl za použití izotopových analýz potvrzen přenos živin z hostitele na glochidium. (Denic et al., 2015).

4.3.3 Velevrub tupý (*Unio crassus* Philipsson, 1788)

Velevruba tupého řadíme spíše mezi hostitelské specialisty. Nicméně nemá tak striktní škálu hostitelů jako perlorodka říční (*M. margaritifera*). Ovšem stačí jen nepatrná změna rybího společenstva na dané lokalitě s výskytem velevruba a může to mít negativní dopad na jejich rybí hostitele, jako jsou například střevle potoční (*Phoxinus phoxinus* Linné, 1758) nebo vranka obecná (*Cottus gobio* Linné, 1758). Celý tento řetězec může následně vést až k vyhynutí celé populace velevruba v dané oblasti (Douda, 2015).

Nedávná studie demonstrovala závažnost tohoto problému na příkladu dvou zástupců velkých mlžů. Byla testována hostitelsko - parazitická kompatibilita velevruba tupého a invazně rozšířené škeble asijské (*Sinanodonta woodiana* Rea, 1834). Výsledky studie označily velevruba jako hostitelského specialistu. Jeho lokality vykazovaly slabý počet potencionálně vhodných hostitelů. Naopak škeble asijská se uvedla jako hostitelský generalista, jejíž úspěšný vývoj proběhl na všech testovaných druzích ryb nativního i invazního původu. Tento problém redukující se populace velevruba a šíření škeble asijské je nedostatečně studován a prozatím nejsou zcela objasněny potencionální dopady. (Douda et al., 2012).

Další studium proběhlo za účelem otestovat úspěšnost vývoje larválního stádia velevruba tupého na určitých druzích ryb v České republice. Celkem bylo testováno 21 druhů z několika lokalit povodí Vltavy. Úspěšný vývoj (pouze část z celkového počtu glochidií) byl zaznamenán u dvanácti druhů ryb. Ovšem úspěšnost přeměny nad 50 % z celkového počtu přichycených glochidií se potvrdila pouze u perlína ostrobřichého (*Scardinius erythrophthalmus*), střevle potoční (*Phoxinus phoxinus*) a vranky obecné (*Cottus gobio*). Problémem je, že populace vranky a střevle se za poslední roky značně snížila. Nečekaným zjištěním byl úspěšný vývoj glochidia velevruba na ostroretce stěhovavé (*Chondrostoma nasus* Linné, 1758) a střevličky východní (*Pseudorasbora parva* Schlegel, 1846), jejichž výskyt je v povodí Vltavy nepůvodní (Douda a Bílý, 2010).

4.4 Invazní druh *Sinanodonta woodiana*

Množství a diverzita sladkovodních mlžů se na celém světě výrazně snižují, přičemž téměř polovina druhů je v současné době ohrožena. To může mít vážné důsledky na několika ekologických úrovních, od jednotlivců až po celé ekosystémy (Walker et al., 2014). Pokles sladkovodních mlžů může narušit určité funkce ekosystému. Jejich filtrační schopnost je v přírodě nenahraditelná. Vazba mezi vodním sloupcem a bentickou zónou hraje důležitou roli při koloběhu živin, stabilitě substrátu a bioturbaci (Bauer and Wachtler, 2001; Vaughn and Hakenkamp, 2001). Kromě toho se sladkovodní mlži považují za vhodné bioindikátory celkového zdraví ekosystémů a zvyšují biologickou rozmanitost. (Spooner et al., 2013).

Nicméně tento problém snižující se populace mlžů se netýká východoasijského druhu *S. woodiana*, jehož invaze zasáhla celou Evropu včetně České republiky (Douda et al., 2012). *S. woodiana* je označována jako celosvětový hostitelský generalista (Douda et al., 2012). Zajímavá studie (Reichard et al., 2012) o parazitickém vztahu *S. woodiana* s hořavkou

duhovou (*Rhodeus sericeus*) uvedla jev, kdy došlo k obrácení hostitelско - parazitických vazeb. Zatímco hořavka duhová byla parazitem evropských druhů mlžů, škeble asijská se stala parazitem hořavky.

Díky adaptivní imunitě si ryba po prvním setkání s glochidiem dokáže vybudovat silnější imunitní odpověď. To je důvod, proč je invaze škeble asijské nebezpečná pro původní druhy. Pokud invazní škeble asijská infikuje rybu, která by mohla být potenciálně vhodným hostitelem pro původní druhy, dojde u příští nákazy ke snížení úspěšnosti dokončené metamorfózy (Dodd et al., 2005; Strayer, 2008).

Ohledně této hostitelské kompetice byl proveden experiment, jenž kvantifikoval úspěšnost metamorfózy původních sladkovodních mlžů v domácích podmínkách po předchozí parazitární infekci glochidii invazního druhu *S. woodiany*. Hostitelem byl zvolen jelec tloušť (*Squalius cephalus*) z důvodu společné distribuce se zkoumanými mlži škeble asijské a původní škeble říční (*Anodonta anatina*). Jelec tloušť byl nejprve úměle infikován glochidii *S. woodiany* a poté původním druhem *A. anatina*. Úspěšnost metamorfózy *A. anatina* se významně snížila po jediném napadení parazitárních larev invazivní *S. woodiany*. Výsledky jasně potvrzují negativní vliv invazní škeble asijské na nativní druhy mlžů (Donrovich et al., 2017).

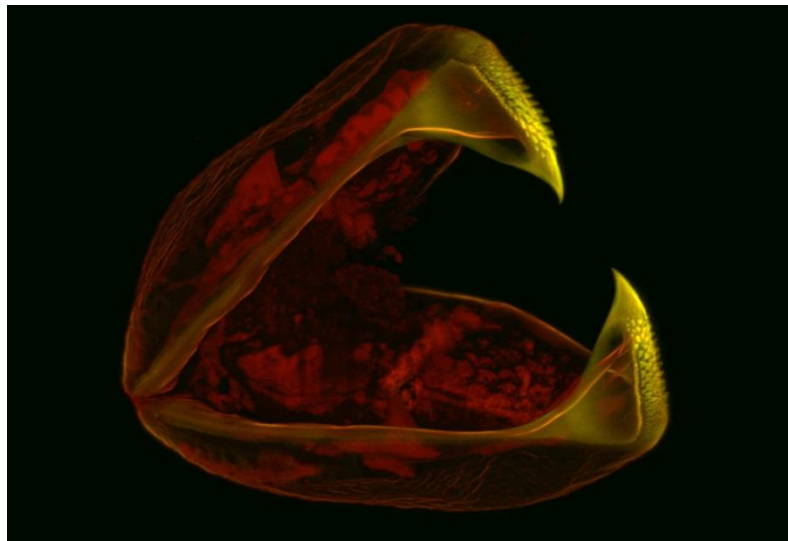
Ve studiích zkoumající vztahy mezi mlži a jejich rybími hostiteli existuje stále mnoho neznámých. Je třeba věnovat se metodickým otázkám, které pomohou dosáhnout kvalitnějších výsledků a možnosti vzájemného objasnění dat z různých oblastí Země (Douda, 2013).



9) Invazní druh *Sinanodonta woodiana* (foto K. Douda).

4.5 Adaptace mlžů zvyšující pravděpodobnost infikace

Někteří mlži vykazují specifické adaptace, pomocí nichž zvyšují pravděpodobnost přichycení zralého glochidia k hostiteli. Parazitické larvy Unionidae mají trojúhelníkový tvar schránky, na jejímž okraji jsou přítomny ostré trny (viz příloha). Z vnitřní strany pak vyrůstá takzvané byssové vlákno. Díky své lepkavé vlastnosti napomáhá spolu s ostrými okraji lastury k uchycení k hostiteli (Wood, 1974).



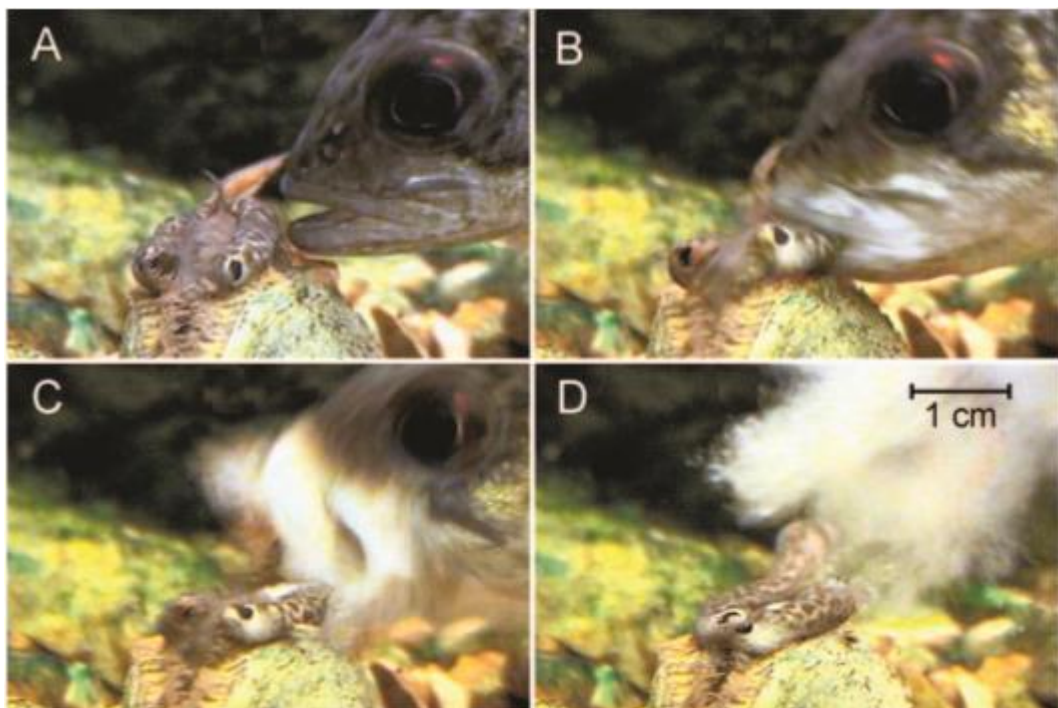
10) Ostré trny glochidia sloužící k fixaci k hostiteli (foto Mark A. Sanders).

Zvláštní adaptaci si vytvořily druhy z rodů *Ptychobranhus* a *Cyprogenia*. Dospělí jedinci vylučují glochidia v křehkých konjugátech, které se podobají rybí potravě. Konjugát vypadá jako glochidický agregát obklopený jakýmsi hlenem. Společně vytvářejí pro hostitele atraktivní návnadu v podobě červa či kukly vodního hmyzu (Watters, 1999). Po snaze hostitele ukořistit konjugát se komplex rozpadá a tím se glochidia dostávají do kontaktu nejčastěji s rybími žábry. Tato adaptace zvyšuje pravděpodobnost hostitelské infekce. Další výhodou je, že se mlž může tímto způsobem zaměřit na konkrétní hostitelské druhy ryb. Mlži vlastní tuto adaptaci produkují mnohem méně glochidií než druhy, které je uvolňují do prostředí samostatně. Tento fakt jenom potvrzuje, že adaptace opravdu zvyšuje pravděpodobnost úspěšné infekce hostitelů (Haag and Staton, 2003). Konjugáty také mohou fyzicky chránit glochidia, nebo případně prodloužit infekční období po uvolnění ze samice. Ovšem toto tvrzení je jen čistě hypotetické, jelikož to prozatím nikdo vědecky neověřil.

V nedávné době byla zdokumentována podobná modifikace odvozená od této. Takzvaný superkonjugát je produkován samicemi z rodu *Hamiota* (Haag a kol. 1995). Rozdíl od předchozího konjugátu spočívá v tom, že zůstává připojen k samici a za pomoci vodních proudů, které s „nástrahou“ různě manipulují všemi směry, se atraktivnost pro potenciaálního hostitele zvyšuje.

Zajímavá modifikace se vyskytuje také u velevruba tupého (*Unio crassus*), který cíleně vyhledává mělké vody na pobřeží. Odtud je schopen vysílat z útrob těla proud vody obsahující glochidia. Dopadající poprašky vody s larvami podle Vicentiniho (2005) lákají hostitele blíže a zvyšují tím možnost infekce.

Asi nejpozoruhodnější z těchto adaptací jsou modifikované kožní záhyby neboli pláště napodobující malé ryby. Tyto návnady vytvořeny z plášťů jsou často výrazně pigmentované do podoby tamních druhů ryb. Účinek návnady se ještě zvyšuje aktivním pulsováním pláště, což výborně imituje pohyb skutečné ryby (Haag and Warren, 1999).



11) Modifikovaný plášť napodobující juvenilní rybu. Po kontaktu s pláštěm mlž vypustí glochidia a infikuje tak hostitele (foto Barnhart et al., 2008).

Na závěr popíši strategii infekce kriticky ohroženého rodu *Epioblasma*. V podstatě svoji strategii staví na stejném principu jako předchozí druhy, ovšem s jednou inovací. Poté co svým atraktivním pláštěm přiláká hostitele, čeká na okamžik, kdy se ryba pokusí na

nástrahu zaútočit. Ve chvíli kdy dojde ke kontaktu ryby s povrchem pláště, lastury s ozubenými okraji se pevně sevrou a polapí hostitele. Poté může dojít k uvolnění glochidií (Jones, 2004). Po dostatečné infekci lastury povolí a ryba odplouvá zamořená parazitickými larvami, které se za pomoci hostitele úspěšně metamorfují a dosáhnou tak svého primárního cíle - distribuce.

5. Závěr

Za pomoci odborné literatury jsem zpracoval kompilační práci na téma vliv parazitismu na chování hostitele se zaměřením na parazitické larvy sladkovodních mlžů. Zjistil jsem, že parazité mají vliv na mnohé aspekty biologie svých hostitelů. Skrze složité mechanismy mají dopady na rozmnožování, metabolismus a jiné. Dokonce mohou měnit i vnější charakteristiku hostitele za účelem predace definitivním hostitelem. Parazitické stádium vývoje sladkovodních mlžů zvané glochidium má výrazný vliv na fitness hostitele. Prostřednictvím odebírání živin a energie způsobuje rybě přímé ztráty, ale i behaviorální změny mnoha směry, jako je například složení potravy, změna výběru habitatu, antipredační či hejnové chování. Dále jsem charakterizoval různorodé životní prostředí vykazující biotické či abiotické podmínky, které mají vliv nejen na hostitelské organismy, ale i na abundanci a diverzitu jejich parazitů. Nové poznatky shrnuté v bakalářské práci přispívají k poznání hostitelsko-parazitických vztahů ryb a jejich parazitů, a mohou tak napomoci při nastavení managementu invazních, ale i ohrožených parazitických druhů a jejich hostitelů ve sladkovodním prostředí.

Použitá literatura:

- Aeby, G. S., 1998: A digenean metacercaria from the tref coral, *Porite compressa*, experimentally identified as *Podocotyloides stenometra*. *Journal of Parasitology*. 84. 1259-1261.
- Ainsworth, A. J., Dexiang, C., Waterstrat, P., R., Greenway, T. 1991. Effect of temperature on the immune system of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). Leucocyte distribution and phagocyte function in the anterior kidney at 10 °C. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A-Physiology*. 100. 907-912.
- Arey, L. 1932. A microscopical study of glochidial immunity. *Morphology*. 53. 367-379.
- Arme, C., Owen, R. W. 1968. Occurrence and pathology of *Ligula intestinalis* infections in British fishes. *The Journal of Parasitology*. 54. 272-280.
- Bagge, A. M., Valtonen, E. T. 1999. Development of monogenean communities on the gills of roach fry (*Rutilus rutilus*). *Parasitology*. 118. 479-487.
- Barber, I. 2005. Parasites grow larger in faster growing fish hosts. *International Journal for Parasitology*. 35. 137-143.
- Barber, I., Hoared, Krause, J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 10. 131-165.
- Barber, I., Wright, H. A., Arnott, S. A., Wootton, R. J. 2008. Growth and energetics in the stickleback-*Schistocephalus* host-parasite system: a review of experimental infection studies. *Behaviour*. 145. 647-668.
- Barnhart, M. C., Haag, W. R., Roston, W. N. 2008. Adaptations to host infection and larval parasitism in *Unionoida*. *Journal of the North American Benthological Society*. 27. 370-394.
- Bauer, G. 1987a. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships. *Archiv für Hydrobiologie*. 76. 413-423.
- Bauer, G. 1987b. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) II. Susceptibility of brown trout. *Archiv für Hydrobiologie*. 76. 403-412.
- Bauer, G. 1994. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (*Bivalvia: Unionoidea*). *Journal of Animal Ecology*. 63. 933-944.
- Bauer, G., Wachtler, K. (EDS.). 2001. Ecology and evolution of the freshwater mussels *Unionoida*. Springer. Berlin. ISBN 9783642568695.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. – Blackwell Scientific Publications. Boston.

- Blanar, C. A., Munkittrick, K. R., Houlihan, J., Maclatchy, D. L. Marcogliese, D. J. 2009. Pollution and parasitism in aquatic animals. A meta-analysis of effect size. *Aquatic Toxicology*. 93(1). 18-28.
- Blažek, R., Gelnar, M. 2006. Temporal and spatial distribution of glochidial larval stages of European unionid mussels (Mollusca: Unionidae) on host fishes. *Folia Parasitologica*. Institute of Parasitology. Česká Republika. 53 (2). s. 98-106. ISSN 0015-5683.
- Brassard P., Rau, M. E., Curtis, M. A. 1982. Parasite-induced susceptibility to predation in *diplostomiasis*. *Parasitology*. 85. 495–501.
- Brickle, P., MacKenzie, K., Pike, A. 2006. Variation in the parasite fauna of the Patagonian tooth fish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898), with length, season, and depth of habitat around the Falkland Islands. *J Parasitol*. 92. 282–291.
- Carter, V., Pierce, R., Dufours, S., Arme, C., Hoole, D. 2005. The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus*. *Reproduction*. 130. 939-945.
- Coleman, F. C. 1993. Morphological and physiological consequences of parasites encysted in the bulbous arteriosus of an estuarine fish, the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus*. *Journal of Parasitology*. 79. 247–254.
- Combes, C. 2001. Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press. Chicago. p. 522. ISBN 0-226-11445-7.
- Crane, L., A., Fritts, A. K., Mathis, A., Lisek, J. C., Barnhart, M. C. 2011. Do gill parasites influence the foraging and antipredator behaviour of rainbow darters, *Etheostoma caeruleum*? *Animal Behaviour*. 817-823.
- Cribb, T. H., Chisholm, L. A., Bray, R. A. 2002. Diversity in the Monogenea and Digenea: does lifestyle matter? *International Journal for Parasitology*. 32(3). 321-328.
- Crowden, A. E., Broom, D. M. 1980. Effects of the eyefluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*). *Animal Behaviour*. 28. 287-294.
- Čítek, J., Svobodová, Z., Tesarčík, J. 1997. Nemoci sladkovodních a akvariálních ryb. 2., aktualiz. vyd. Informatorium. Praha. s. 218. ISBN 80-86073-08-4.
- Dartnall, H. J. G., Walkey, M. 1979. The distribution of glochidia of the Swam mussel *Anodonta cygnea* (Mollusca) on the Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Pisces). *J. Zool. Lond*. 189. 31–37.
- Dávidová, M., Ondračková, M., Jurajda, P., Gelnar, M. 2008. Parasite assemblages of European bitterling (*Rhodeus amarus*), composition and effects of habitat type and host body size. *Parasitology Research*. 102(5). 1001-1011.
- Davies, N. B. 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. Academic Press. London. p. 300. ISBN 978-0856611353.

- Dawkins, R., 1982. The extended phenotype, Freeman. Oxford.
- Denic, M., Taeubert, J. E., Geist, J. 2015. Trophic relationships between the larvae of two freshwater mussels and their fish hosts. *Invertebrate Biol.* 134. 129–135.
- Dillon, R. T. 2000. The ecology of freshwater molluscs. Cambridge University Press. London. p. 523. ISBN 0-511-03715-5.
- Dodd, B. J., Barnhart, M. C., Rogers-Lowery, C. L., Fobian, T. B., Dimock, R. V. 2005. Cross-resistance of largemouth bass to glochidia of unionid mussels. *Journal of Parasitology.* 91. 1064–1072.
- Dodd, B. J., Barnhart, M. C., Rogers-Lowery, C. L., Fobian, T. B., Dimock, R. V. 2006. Persistence of host response against glochidia larvae in *Micropterus salmoides*. *Fish and Shellfish Immunology.* 21. 473–484.
- Donrovich, S. W., Douda, K., Plechingerová, V., Rylková, K., Horký, P., Slavík, O., Huan, Z. L., Reichard, M., Lopes-Lima, M., Sousa, R. 2017. Invasive Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* threatens native mussel reproduction by inducing cross-resistance of host fish. *Aquatic Conservation. Marine and Freshwater Ecosystems.* 27(6). 1325-1333.
- Douda, K., Bílý, M. 2010. Hostitelské druhy ryb pro glochidie velevruba tupého (*Unio crassus*) v České republice (předběžné výsledky). – Zoodny 2010, Praha.
- Douda K., 2015. Velcí mlži a jejich hostitelské vazby. [Freshwater Mussels and Their Host Relationships]. *Živa.* 63(5). 222–224.
- Douda, K., Horký, P., Slavík, O., Reichard, M., Bílý, M. 2012. Význam hostitelské specifity pro šíření a ústup velkých mlžů (čeleď Unionidae). *Zoologické dny Olomouc 2012*, Bryja J., Albrechtová J. & Tkadlec E. (eds.), Sborník abstraktů z konference 9 - 10. února 2012. 50–51 (přednáška).
- Douda, K., Lopes-Lima, M., Hinzmann, M., Machado, J., Varandas, S., Teixeira A., Sousa, R. 2013. Biotic homogenization as a threat to native affiliate species: fish introductions dilute freshwater mussel's host resources. *Diversity and Distributions.* 19(8). 933-942.
- Douda, K. (2013). Quantifying the host relationships of endangered freshwater mussels – *Unio crassus* demonstrates a need for unifying methodologies. *Biological Conservation*, 159, 548–549.
- Douda, K., Vrtílek, M., Slavík, O., Reichard, M. 2012. The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe. *Biological Invasions.* 14(1). 127–137.
- Douda, K., Horký, P., Bílý, M., Gompper, M., Johnson, J. 2012. Host limitation of the thick-shelled river mussel: identifying the threats to declining affiliate species. *Animal Conservation.* 15(5). 536-544.
- Dunham, R. A. 2004. Aquaculture and fisheries biotechnology: genetic approaches. Cabi Pub. New York. p. 385. ISBN 0 85199 596 9

- Dupont, F., Crivelli, A. 1988. Do parasites confer a disadvantage to hybrids? A case study of *Alburnus alburnus* x *Rutilus rutilus*, a natural hybrid of Lake Mikri Prespa. *Oecologia*. 75. 587-592.
- Ebert, D., Hamilton, W. D. 1996. Sex against virulence: the coevolution of parasitic diseases. *Trends Ecol Evol*. 11. 79-82.
- Ebert, D., Herre, E. A. 1996. The evolution of parasitic diseases. *Parasitology Today*. 12(3). 96-101.
- Evans, W. S., Wong, A., Hardy, M., Currie, R. W., Vanderwel, D. 1998. Evidence that the factor used by the tape worm, *Hymenolepis diminuta*, to direct the foraging of its intermediate host *Tribolium confusum*, is a volatile attractant. *Journal of Parasitol.* 84. 1098-1101.
- Ferris, S. D., Whitt, G. S. 1979. Evolution of the differential regulation of duplicate genes after polyploidization. *Journal of Molecular Evolution*. 12(4). 267-317.
- Flajšhans, M., Ráb, P. 2013. Polyploidie u ryb. *Živa*. 6. 261-264.
- Flegr, J. 2005. *Evoluční biologie*. Academie. Praha. s.559. ISBN 80-200-1270-2
- Geist, J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) a synthesis of conservation genetics and ecology. *Hydrobiologia*. 664. 69–88.
- Goater, C. P., Holmes, J. C. 1997. Parasite-mediated natural selection. – In: Clayton, D. H. and Moore, J. (eds), *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford Univ. Press. 9-29.
- Gomez, D, J. Sunyer, J.O., Salinas, I. 2013. The mucosal immune system of fish: The evolution of tolerating commensals while fighting pathogens. *Fish & Shellfish Immunology*. 35(6). 1729-1739.
- Grosman, A. H., Janssen, A., De Brito, E. F., Cordeiro, E. G., Colares, F., Fonseca, J. O., Lima, E. R., Pallini, A., Sabelis, M. W. 2008. Parasitoid increases survival of its pupae by including host to figure predators. *PLoS ONE*. 6. 2276.
- Guégan, J. F., Morand, S. 1996. Polyploid hosts: strange attractors for parasites? *Oikos*. 77(2). 366-369.
- Haag, W. R. 2012. *North American freshwater mussels: natural history, ecology, and conservation*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 505. ISBN 0521199387.
- Haag, W. R. (2013). The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of north American freshwater mussels. *Biological Reviews*, 88, 745–766.
- Haag, W. R., Butler, R. S., Hartfield, P. W. 1995. An extraordinary reproductive strategy in freshwater bivalves: prey mimicry to facilitate larval dispersal. *Freshwater Biology*. 43. 471–476.

- Haag, W. R., Warren, M. L. 1999. Mantle displays of freshwater mussels elicit attacks from fish. *Freshwater Biology*. 42. 35–40.
- Haag, W. R., Staton, J. L. 2003. Variation in fecundity and other reproductive traits in freshwater mussels. *Freshwater Biology*. 48. 2118-2130.
- Haas, W. 1994. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology*. 109. 15–29.
- Haffaray, P., Aubin J., Houis V., Labbe L., Jalabert, B. 2007. Comparison of pressure or thermal treatments on triploid yields and malformations up to swim up stage in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 272. 265.
- Halačka, K., Lusková, V., Lusk, S. 2003. *Carassius "gibelio"* in fish communities of the Czech Republic. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 3(1). 133-138.
- Hanzelová V, Gerdeaux, D. 2003. Seasonal occurrence of the tapeworm *Proteocephalus longicollis* and its transmission from copepod intermediate host to fish. *Parasitology Research*. 91. 130-136.
- Harrison, A. J., Gault, N. F. S., Dick, J. T. A. 2006. Seasonal and vertical patterns of egg-laying by the freshwater fish louse *Argulus foliaceus* (Crustacea: Branchiura). *Diseases of Aquatic Organisms*. 68. 167-173.
- Heins, D. C., Baker, J. A. 2003. Reduction of egg size in natural populations of threespine stickleback infected with a cestode macroparasite. *Journal of Parasitology*. 89. 1-6.
- Heller, R., Milinski, M. 1979. Optimal foraging of sticklebacks on swarming prey. *Anim Behav*. 27. 1127–1141.
- Hogue, C., Swig, B. 2007. Habitat quality and endoparasitism in the Pacific sanddab *Cithraichthys sordidus* from Santa Monica Bay, southern California. *J Fish Biol*. 70. 231–242.
- Horký, P., Douđa, K., Maciak, M., Závorka, L., Slavík, O. 2014. Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: the effects of glochidia on host dispersal. *Freshwater Biology*. 59(7). 1452-1461.
- Hurd, H. 2001. Host fecundity reduction: a strategy for damane limitation? *Trends in Parasitology*. 17. 363-368.
- Chellappa, S., Huntingford, F. A. 1989. Depletion of energy reserves during reproductive aggression in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology*. 35. 315–316.
- Chivers, D. P., Smith, R. J. F. 1994. The role of experience and chemical alarm signalling in predator recognition by fathead minnows, *Pimephales promelas*. *Journal of Fish Biology*. 44. 273–285.

- Jakobsson, S., Borg, B., Haux, C., Hyllner, S. J. 1999. An 11- ketotestosterone induced kidney-secreted protein: the nest building glue from male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Fish Physiology and Biochemistry*. 20. 79–85.
- James, C. T., Noyes, K. J., Stumbo, A. D., Wisenden, B. D., Goater, C. P. 2008. Cost of exposure to trematode cercariae and learned recognition and avoidance of 49 parasitism risk by fathead minnows *Pimephales promelas*. *Journal of Fish Biology*. 73. 2238-2248.
- Jansen, W. A. 1991. Seasonal prevalence, intensity of infestation, and distribution of glochidia of *Anodonta grandis simpsoniana* Lea on yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Zool.* 69. 964–972.
- Jansen, W., Bauer, G., Meike, E. Z. 2001. Glochidial mortality in freshwater mussels. *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*. 185-211.
- Jarkovský, J., Koubková, B., Scholz, T., Prokeš, M., Baruš, V. 2004. Seasonal dynamics of *Proteocephalus sagittus* in the stone loach *Barbatula barbatula* from the Haná River, Czech Republic. *J Helminthol.* 78. 225-229.
- Jhingan, E., Devlin, R. H., Iwama, G. K. 2003. Disease resistance, stress response and effects of triploidy in growth hormone transgenic coho salmon. *J Fish Biol.* 63. 806–823.
- Jones, D. 1985. Endocrine interaction between host (*Lepidoptera*) and parasite (*Cheloninae: Hymenoptera*): is the host of the parasite in control? *Annals of the Entomological Society of America*. 78. 141–148.
- Jones, J. W., Neves, R. J., Ahlstedt, S. A., Mair, R. A. 2004. Life history and propagation of the endangered dromedary pearl mussel (*Dromus dromas*) (Bivalvia:Unionidae). *Journal of the North American Benthological Society*. 23. 515–525.
- Jones, L. Ten sinister parasites that control their host minds. BBC [online]. 16. Března 2015, [cit. 2018 – 3 – 20]. Dostupné z: <<http://www.bbc.com/earth/story/20150316-ten-parasites-that-control-minds>>.
- Kalous, L., Šlechtová, V., Šlechta, V. 2006. Genetická diverzita karase stříbřitého (*Carassius 'gibelio'*, Bloch, 1846) na území České republiky. In: VYKUSOVÁ B. (ed.): Sborník referátů z IX. České ichtyologické konference. Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický Jihočeské univerzity, Vodňany. 33-36.
- Kat, P.W. 1984. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 59. 189–207.
- Kennedy, C. R., Bush, A. O., Aho, J. M. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology*. 93. 205-215.
- Khan, R. A., Thulin, J. 1991. Influence of pollution on parasites of aquatic animals. *Adv Parasitol.* 30. 201–238.
- Klein, J., Hořejší, V. 1997. *Immunology*. 2nd ed. Blackwell Scientific. London. s. 722. ISBN 0632054689.

- Kortet, R., Taskinen, J., Sinisalo, T., Jokinen, I. 2003a. Breeding-related seasonal changes in immunocompetence, health state and condition of the cyprinid fish, *Rutilus rutilus*, L. Biol J Linn Soc. 78. 117–127.
- Kortet, R., Vainikka, A., Rantala, M. J., Jokinen, I., Taskinen, J. 2003b. Sexual ornamentation, androgens and papillomatosis in male roach (*Rutilus rutilus*). Evolutionary Ecology Research. 5. 411-419.
- Kortet, R., Vainikka, A., Rantala, M. J., Taskinen, J. 2004. Sperm quality, secondary sexual characters and parasitism in roach (*Rutilus rutilus* L.). Biological Journal of the Linnean Society. 81. 111-117.
- Kořistek, K. 2015. Parazitologie. 1. vydání. Univerzita Palackého. Olomouc. s. 66. ISBN 978-80-244-4540-3.
- Koubková, B., Baruš, V., Prokeš, M., Dyková, I. 2004. *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) larvae infections of the stone loach, *Barbatula barbatula* (L.), from the River Hana, Czech Republic. Journal of Fish Diseases. 27. 65-71.
- Krasnoff, S. B., Watson, D. W., Gibson, D. M., Kwan, E. C. 1995. Behavioral effects of the Entomopathogenic fungus, *Entomophthora muscae* on its host *Musca domestica*: Postural changes in dying host and gated pattern of mortality. J. Insect Physiol. 41. 895-903.
- Krejsek, J., Kopecký, O. 2004. Klinická imunologie. Nucleus HK. Hradec Králové. s.850. ISBN 80-86225-50-X.
- Krüger, O. 2007. Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences. 362(1486). 1873-1886
- Lafferty, K. D. 1992. Foraging on prey that are modified by parasites. American Naturalist. 140. 854-867.
- Leuckart R., 1879. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2nd ed. Leipzig. 856-897.
- Lima, S. L., Dill, L. M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology. 68. 619–640.
- Lipský, Z. 1998. Krajinná ekologie pro studenty geografických oborů. Karolinum. Praha. s. 129. ISBN 8071845450.
- López, S. 1999. Parasitized female guppies do not prefer showy males. Animal behaviour. 57. 1129-1134.
- Lusková, V., Lusk, S., Halačka, K., Vetešník, L. 2010. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the czech republic. Rossijskij Žurnal biologičeskich invazij. 2. 24-28.

- McPhail, J. D., Peacock, S. D. 1983. Some effects of the cestode (*Schistocephalus solidus*) on reproduction in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): evolutionary aspects of a host-parasite interaction. *Canadian Journal of Zoology*. 61. 901–908.
- Milinski, M. 1982. Optimal foraging: the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behav Ecol Sociobiol*. 11.109–115.
- Milinski, M. 1984. Parasites determine a predator's optimal feeding strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 15. 35-37.
- Milinski, M. 1985. Risk of Predation of Parasitized Sticklebacks (*Gasterosteus Aculeatus* L.) Under Competition for Food. *Behaviour*. 93(1). 203-216.
- Modesto, V., Illari, M., Souza, A. T., Lopes-Lima, M., Douda, K., Clavero, M., Sousa, R. 2018. Fish and mussels: Importance of fish for freshwater mussel conservation. *Fish and Fisheries*. 19(2). 244-259.
- Moloo, S. K., Kutuza, S. B., Boreham, P. F. 1980. Studies on *Glossina pallidipes*, *G. fuscipes* and *G. brevipalpis* in term sof the epidemiology and epizology of trypanosomiase in south-eastern Uganda. *Ann. Trop. Med. Parasitol*. 74. 219-237.
- Moore, J. 2013. An overview of parasite-induced behavioral alterations – and some lessons from bats. *The Journal of Experimental Biology*. 216. 11 –17.
- Moore, J. 2002. *Parasites and the Behavior of Animals*. Oxford University Press. New York. p. 338. ISBN 0-19-508441-1.
- Morand, S., Cribb, T. H., Kulbicki, M., Rigby, M. C., Chauvet, C., Dufour, V., Faliex, E., Galzin, R., Lo, C. M., Lo-yat, A., Pichelin, S., Sasal, P. 2000. Endoparasite species richness of New Caledonian butterfly fishes: host density and diet matter. *Parasitology*. 121. 65-73.
- Morand, S., Krasnov, B. R., eds. 2010. *The biogeography of host - parasite interactions*. Oxford University Press. Oxford biology. New York. ISBN 978-0199561353.
- Mouliia, C., Aussel, J. P., Bonhomme, F., Boursot, P., Nielsen, J. T., Renaud, F. 1991. Wormy mice in a hybrid zone: a genetic control of susceptibility to parasite infection. *Journal Evolution Biology*. 4. 679-687.
- Neves, R. J., Weaver, L. R., Zale, A. V. 1985. An Evaluation of Host Fish Suitability for Glochidia of *Villosa Vanuxemi* and *V. nebulosa* (Pelecypoda: Unionidae). *American Midland Naturalist*. 113(1). 13.
- Ondračková, M., Reichard, M., Jurajda, P., Gelnar, M. 2004. Seasonal dynamics of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Diplostomatidae) metacercariae and parasite-enhanced growth of juvenile host fish. *Parasitology Research*. 93. 131-136.
- Ozerov, M. Y., Lumme, J., Pakk, P., Rintamaki, P., Zietara, M. S., Barskaya, Y., Lebedeva, D., Saadre, E., Gross, R., Primmer, C. R., Vasemagi, A. 2010. High *Gyrodactylus salaris*

- infection rate in triploid Atlantic salmon *Salmo salar*. *Diseases of Aquatic Organisms*. 91(2). 129-136.
- Pall, M. K., Hellqvist, A., Schmitz, M., Olsson, P. E., Mayer, I., Borg, B. 2005. Changes in reproductive physiology and behaviour over the nesting cycle in male three-spined sticklebacks. *Journal of Fish Biology*. 66. 1400–1410.
- Papáček, M., Matěnová, V., Matěna, J., Soldán, T. 1994. *Zoologie*. Scientia. Praha. s. 285. ISBN 80-85827-57-3.
- Peeke, H. V. S., Figler, M. H. 1997. Form and function of habituation and sensitization of male courtship in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour*. 134. 1273–1287.
- Pekkarinen, M. 1993. Reproduction and condition of unionid mussel in the Vantaa River. South Finland. *Arch. Hydrobiol.* 127. 357–375.
- Pélabon, C., Borg, A. A., Bjenvemark, J., Barber, I., Forsgren, E., Amundsen, T. 2005. Do microsporidian parasites affect courtship in two spotted gobies? *Marine Biology*. 148. 189-196.
- Perdikaris, C., Ergolavou, A., Gouva, E., Nathanailides, C., Chantzaropoulos A., Paschos, I. 2012. *Carassius gibelio* in Greece: the dominant naturalised invader of freshwaters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 22. 17-27.
- Poulin, R., Morand, S. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*. 75. 277-293.
- Poulin, R. 1994b. Mate choice decisions by parasitized female upland bullies, *Gobio morphus breviceps*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 256. 183-187.
- Poulin, R., Fredensborg, B., Hansen, E., Leung, T. L. F. 2005. The true cost of host manipulation by parasites. *Behavioural Processes*. 68(3). 241-244.
- Przybylski, M. 1996. Variation in fish growth characteristics along a river course. *Hydrobiologia*. 325(1). 39-46.
- Rauta, P. R., Nayak, B., Das, S. 2012. Immune system and immune responses in fish and their role in comparative immunity study: A model for higher organisms. *Immunology Letters*. 148(1). 23-33.
- Reichard, M., Ondračková, M., Przybylski, M., Liu, H., Smith, C. 2006. The costs and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe. *Journal of Evolutionary Biology*. 19. 788-796.
- Reichard, M., Przybylski, M., Kaniewska, P., Liu, H., Smith, C. 2007. A possible evolutionary lag in relationship between freshwater mussels and European bitterling. *Journal of Fish Biology* 70. 709-725.

- Reichard, M. 2002. Interannual variability in seasonal dynamics and species composition of drifting young-of-the-year fishes in two European lowland rivers. *Journal of Fish Biology*. 60(1). 87-101.
- Richardson, M. J., Whoriskey, F. G., Roy, L. H. 1995. Turbidity generation and biological impacts of an exotic fish *Carassius auratus*, introduced into shallow seasonally anoxic ponds. *Journal of Fish Biology*. 47. 576-585.
- Roberts, R. J. 2012. *Fish pathology*. 4th ed. Ames. Wiley-Blackwell. Iowa. ISBN 978-1-4443-3282-7.
- Roberts, A. D., Barnhart, M. C. 1999. Effects of temperature, pH, and CO₂ on transformation of the glochidia of *Anodonta suborbiculata* on fish hosts and in vitro. *Journal of the north American Benthological Society*. 18. 477-487.
- Ros, A. F. H., Becker, K., Canário, A. V. M., Oliveira, R. F. 2004. Androgen levels and energy metabolism in *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology*. 65. 895-905.
- Rosenqvist, G., Johansson, K. 1995. Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish. *Animal Behaviour*. 49. 1039-1045.
- Rosypal, S. 2003. *Nový přehled biologie*. Scientia. Praha. s. 797. ISBN 978- 80-86960-23-4.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21. 481-508.
- Santos, R. M. B., Fernandes, L. S., Varandas, S. G. P., Pereira, M. G., Sousa, R., Teixeira, A., Pacheco, F. A. L. 2015. Impacts of climate change and land- use scenarios on *Margaritifera margaritifera*, an environmental indicator and endangered species. *Science of the Total Environment*. 511. 477-488.
- Sasal, P. 2000. Asymmetry, reproductive success and parasitism of *Pomatoschistus microps* in a French lagoon. *Journal of Fish Biology*. 57(2). 382-390.
- Savini, D., Occhipinti-Ambrogio, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., Gollasch, S. 2010. The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *Journal of Applied Ichthyology*. 26(2). 1-7.
- Seppälä, O., Karvonen, A., Valtonen, E. T. 2008. Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. *Animal Behaviour*. 75(1). 145-150.
- Shephard, K. L. 1994. Functions for fish mucus. *Reviews in fish biology and fisheries*. 4. 401-429.
- Sitko, J., Faltýnková, A., Scholz, T. 2006. Checklist of the Trematodes (Digenea) of Birds of the Czech and Slovak Republics. *Academia*. Praha. s. 112. ISBN 80-200-1428-4.
- Skinner, A., Young, M., Hastie, L. 2003. Ecology of the freshwater pearl mussel. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series no. 2*. English nature. Peterborough. p. 16. ISBN 1-85716 703-1.

- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P., Przybylski, M. 2004. Reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). 262. 107-124.
- Smith, H. D. 1973. Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 30. 947–964.
- Smith, C., Wootton, R. J. 1999. Parental energy expenditure of the male three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology*. 54. 1132–1136.
- Sousa, R., Varandas, S., Teixeira, A., Ghamizi, M., Froufe, E., Lopes-Lima, M. 2016. Pearl mussels (*Margaritifera marocana*) in Morocco: conservation status of the rarest bivalve in African fresh waters. *Science of the Total Environment*. 547. 405–412.
- Spooner, D. E., Frost, P. C., Hillebrand, H., Arts, M. T., Puckrin, O., Xenopoulos, M. A. 2013. Nutrient loading associated with agriculture land use dampens the importance of consumer mediated niche construction. *Ecology Letters*. 16. 1115–1125.
- Strayer, D. L. 2008. *Freshwater mussel ecology: a multifactor approach to distribution and abundance*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles. p. 199. ISBN 978-0-520-25526-5.
- Sures, B. 2003. Accumulation of heavy metals by intestinal helminths in fish: an overview and perspective. *Parasitology*. 126. 53-60.
- Sures B, 2006. How parasitism and pollution affect the physiological homeostasis of aquatic hosts. *J Helminthol*. 80. 151-157.
- Šimková, A., Desdevises, Y., Gelnar, M., Morand, S. 2001a. Morphometric correlates of host specificity in *Dactylogyrus* species (Monogenea) parasites of European Cyprinid fish. *Parasitology*. 123. 169-177.
- Taubert, J. E., Geist, J. 2013. Critical swimming speed of brown trout (*Salmo trutta*) infested with freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidia and implications for artificial breeding of an endangered mussel species. *Parasitology Research*. 112(4). 1607–1613.
- Thomas, G. R., Taylor, J., Garcia de Leaniz, C. 2013. Does the parasitic freshwater pearl mussel *M. margaritifera* harm its host? *Hydrobiologia*. 735(1). 191–201.
- Thompson, J. N. 1999b. Coevolution and escalation. *The American Naturalist*. 153. 92-93.
- Thompson, R. M., Mouritsen, K. N., Poulin, R. 2005. Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *Journal of Animal Ecology* 74. 77-85.
- Toman, M. 2000. *Veterinární imunologie*. Grada. Praha. s. 413. ISBN 80-7169-727-3.

- Varandas, S., Lopes-Lima, M., Teixeira, A., Hinzmann, M., Reis, J., Cortes, R., Sousa, R. 2013. Ecology of Southern European pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*): first record of two new populations on the rivers Terva and Beça (Portugal). *Aquatic Conservation. Marine and Freshwater Ecosystems*. 23. 374–389.
- Vaughn, C. C., Hakenkamp, C. C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*. 46. 1431–1446.
- Vestergaard, K. 1976. Nest building behaviour in the common goby *Pomatoschistus microps* (Krøyer, Pisces, Gobiidae). *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*. 139. 91–108.
- Vicentini, H. 2005. Unusual spurting behavior of the freshwater mussel *Unio crassus*. *Journal of Molluscan Studies*. 71. 409–410.
- Volf, P., Horák, P. 2007. *Paraziti a jejich biologie*. Triton. Praha. s. 318. ISBN 978-80-7387-008-9.
- Wakelin, D. 1996. *Immunity to parasites: how parasitic infections are controlled*. Second edition. Cambridge University Press. New York. p. 209. ISBN 0521562457.
- Walker, K. F., Jones, H., Klunzinger, M. W. 2014. Bivalves in a bottle-neck: Taxonomy, phylogeography and conservation of freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida) in Australasia. *Hydrobiologia*. 735. 61-79.
- Watters, G. T. 1999. Morphology of the conglutinate of the kidney shell freshwater mussel, *Ptychobranchius fasciolaris*. *Invertebrate Biology*. 118. 289–25.
- Webb, T. J., Hurd, H., 1999. Direct manipulation of insect reproduction by agents of parasite origin. *Proceedings of the Royal Society B*. 266. 1537-1541.
- Wedekind, C. 1992. Detailed information about parasites revealed by sexual ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 247, 169-174.
- Wood, E. M. 1974. Some mechanisms involved in host recognition and attachment of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Zoology*. 173.15–30.
- Wootton, R. J. 1976. *The Biology of the Sticklebacks*. Academic Press. New York. ISBN 0127636501.
- Yamamoto, A., Iida, T. 1994. Hematological characteristics of triploid rainbow trout. *Fish Pathol.* 29. 239–243.
- Young, M. R., Williams, J. 1984b. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. I. Field studies. *Archiv fur Hydrobiologie*. 99. 405–422.
- Zimmer, C. 2005. *Vládce parazit. Pohled do světa nejnebezpečnějších tvorů planety*. Paseka. Praha. s. 262. ISBN 807185-685-1.

Ziuganov, V., Zotin, A., Nezlin, L., Tretiakov, V. 1994. The Freshwater Pearl Mussels and Their Relationship with Salmonid Fish. Vniro. Moscow. p. 104. ISBN 5-85382-126-1.