

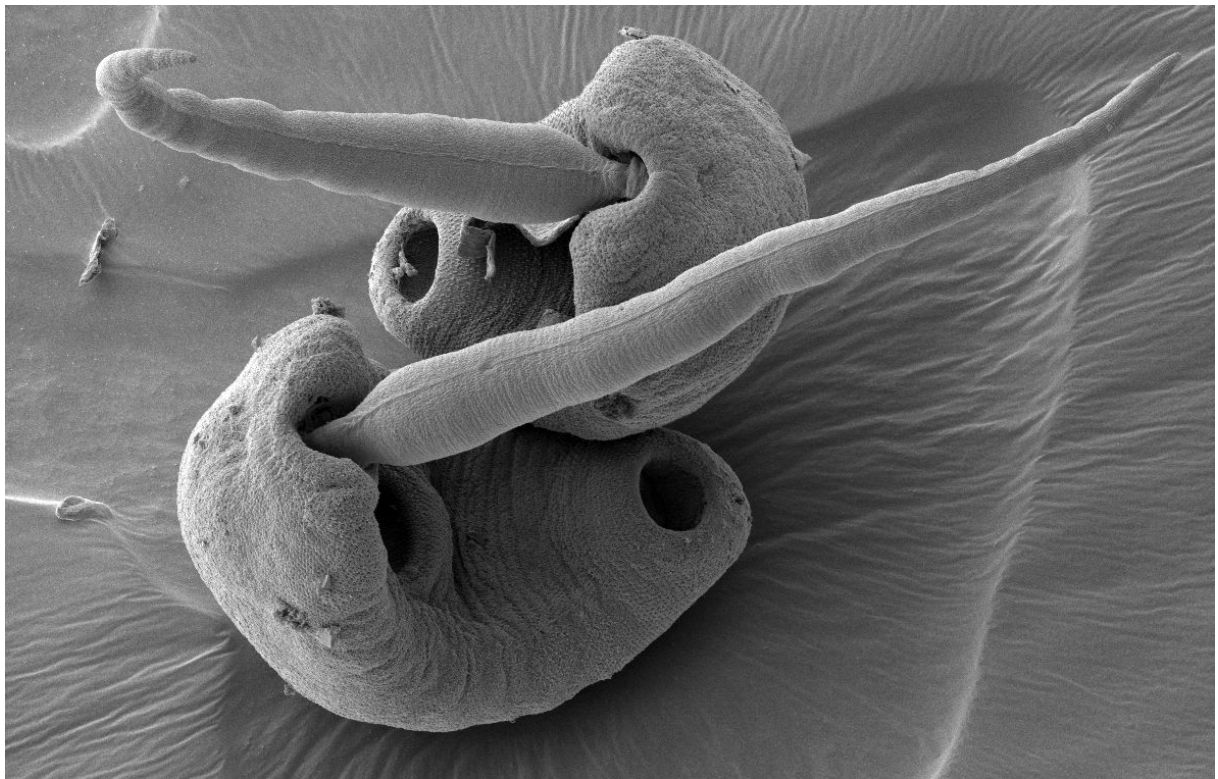
**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra parazitologie**



Bakalářská diplomová práce

**Vývoj cercárií motolic v prvním mezihostiteli:
současný stav znalostí a perspektivy**

ANDREA BEDNÁŘOVÁ



Školitel: RNDr. Anna Faltýnková, PhD.

Development of cercariae (Trematoda) in the first intermediate host: current knowledge and perspectives.

Annotation: The aim of this work is to present an overview of trematode life-cycles with emphasis on life-strategies that trematodes use for dispersion in the environment and for transmission to the next host. Life-cycles of trematodes are controlled by numerous abiotic and biotic factors, with temperature undoubtedly playing the key role in controlling transmission of developmental stages, including cercarial production in snail intermediate hosts.

Anotace: Cílem této práce je podat všeobecný přehled o životních cyklech motolic s důrazem na životní strategie, které využívají k šíření v prostředí a k nákaze dalších hostitelů. Životní cykly motolic jsou závislé na množství abiotických a biotických faktorů prostředí, přičemž teplota nepochybně hraje klíčovou roli ve vývoji larválních stádií motolic, včetně produkce cercárií prvními mezihostiteli (měkkýši).

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě - v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat své školitelce Anně Faltýnkové za obětavé vedení, věcné rady a připomínky. Velký dík patří Tomášovi Scholzovi za dodávání inspirace a odhodlání do práce. Dále bych chtěla poděkovat Milanu Říhovi za cenné připomínky a trpělivost. Mirce Soldánové chci poděkovat za praktickou pomoc v terénu a pomoc při identifikaci materiálu. Martině Borovkové a Blance Škoríkové za pomoc v terénu, stejně tak i Romanu Kuchtovi. Své rodině chci poděkovat za jejich lásku a podporu při studiu.

OBSAH

1. ÚVOD	1
1.1. Obecná charakteristika motolic	1
1.2. Životní cykly motolic	2
1.3. Funkce cercárií v životním cyklu motolic	4
1.4. Vliv motolic na fenotyp hostitele	7
1.5. Motolice a životní prostředí	9
2. CERKÁRIE – PRODUKCE, ŽIVOTNOST, INFEKTIVITA	11
2.1. Produkce cercárií v prvním mezihostiteli	11
2.2. Vliv teploty na vývoj cercárií	11
2.3. Produkce a vyplouvání cercárií jako strategie přenosu na dalšího hostitele	12
2.4. Velikost měkkýše a produkce cercárií	13
2.5. Sezónnost a intenzita produkce cercárií	15
2.6. Problematika studia produkce cercárií	16
2.7. Životnost a infektivita cercárií a teplota	17
2.8. Vliv teploty na chování nakažených a nenakažených měkkýšů	18
2.9. Cercárie a změny klimatu	21
3. ZÁVĚR	22
4. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	24

1. ÚVOD

1.1. Obecná charakteristika motolic

Motolice (Trematoda: Digenea) jsou rozsáhlou, výhradně parazitickou skupinou plathelminthů (Platyhelminthes: Neodermata), která zahrnuje více než 25 000 popsáných druhů (Kearn 1998; Esch a kol. 2001; Cribb a kol. 2003; Roberts a Janovy 2005). Tělo většiny motolic je dorsoventrálně zploštělé, podélně oválné až lístkovité. Typickými orgány motolic jsou dvě přísavky, ústní na předním konci těla a břišní na ventrální straně těla; obě slouží k přichycení. Povrch těla motolic je tvořen metabolicky aktivním tegumentem, jehož distální část je syncytiálního typu (Kearn 1998; Roberts a Janovy 2005). Navzdory tomuto výčtu obecných charakteristik, které platí prakticky pro všechny druhy motolic, nacházíme u této skupiny i velké množství odlišností (Esch a kol. 2002). Týká se to jak velikosti těla, která se pohybuje od stovek mikrometrů až do několika centimetrů (*Fasciola gigantica* měří až 10 cm), tak tvaru těla a uložení přísavek. Jednotlivé druhy motolic se také liší lokalizací infekce v hostiteli a v neposlední řadě i svým chováním (Roberts a Janovy 2005). Motolice jsou charakteristické svými složitými a rozmanitými vývojovými cykly, kdy základním typem životního cyklu motolic je cyklus zahrnující tři hostitele (Yamaguti 1971, 1975; Brooks a McLennan 1993; Poulin 1998; Bush a kol. 2001; Cribb a kol. 2003).

Motolice jsou díky svým komplexním vývojovým cyklům a morfologickým, fyziologickým, biochemickým a ekologickým adaptacím úspěšnými cizopasnými obrovského počtu hostitelů. Jsou zastoupeny v nejrůznějších ekosystémech a jejich rozšíření je téměř kosmopolitní. Patří mezi obligátními parazity všech skupin obratlovců od paryb, kostnatých ryb, obojživelníků a plazů přes ptáky až po savce, včetně člověka. Řada z nich náleží k veterinárně i medicínsky významným druhům, jako např. *Fasciola hepatica*, *Fascioloides magna*, *Clonorchis sinensis*, *Opisthorchis viverrini*, *Paragonimus westermani* a především zástupci rodu *Schistosoma* (*Schistosoma haematobium*, *S. mansoni* a *S. japonicum*) (Yamaguti 1971; WHO 1993; Kearn 1998; Kassai 1999; Roberts a Janovy 2005).

V koevolučním kontextu bychom mezi parazity našli málo tak úzce na sebe vzájemně vázaných skupin živočichů, jakými jsou digenetické motolice a jejich mezihostitelé – měkkýši (Mollusca). S výjimkou několika málo mořských zástupců, kteří jako své první mezihostitele využívají kroužkovce (Polychaeta), slouží jako obligátní první mezihostitelé pro všechny motolice právě měkkýši. V tomto smyslu pak můžeme měkkýše považovat za klíčový druh pro motolice, protože nebýt jejich přítomnosti, fauna trematod by byla utvářena naprosto

odlišným způsobem (Paine 1966; Esch a kol. 2001). Při mapování výskytu motolic je výhodné se zaměřit právě na vyšetření měkkýšů, kteří nejsou tak pohybliví jako definitivní hostitelé. Je tak možné jednoduchým způsobem zjistit, které druhy jsou dlouhodobě přítomné ve sledovaných ekosystémech (Hechinger a Lafferty 2005).

Koncept klíčového druhu (Paine 1966) můžeme aplikovat i na motolice jako indikátory trofické komplexity v ekosystémech, tzn. kvality životního prostředí (Esch a kol. 2001; Hechinger a kol. 2007). Motolice jsou totiž významnou součástí potravních řetězců, kde pouze pasivně nekolují, jak se donedávna předpokládalo, ale manipulací hostitelů se významně podílejí na utváření řetězců samotných (Hudson a kol. 2006). Díky jejich přítomnosti v prostředí lze zjistit i diverzitu ostatních hostitelů (Lafferty 1999; Hudson a kol. 2006; Hechinger a kol. 2007). Motolice jsou proto v současné době intenzivně využívány jako modelové organismy pro studium životních strategií a evolučních trendů (Fried a Graczyk 1997; Galaktionov a Dobrovolskij 2003; Poulin 2007).

1.2. Životní cykly motolic

Jak již bylo řečeno v úvodu, nejpozoruhodnějším biologickým rysem motolic jsou jejich složité vývojové cykly, zahrnující několik ontogenetických stádií, která se vyvíjejí v jednom nebo více mezihostitelích (Yamaguti 1975; Kearns 1998; Galaktionov a Dobrovolskij 2003). Z vajíčka se líhne miracidium, které proniká do prvního mezihostitele. Tím, jak už bylo zmíněno, jsou prakticky u všech skupin motolic měkkýši. Zde pak dochází ke složitému procesu vývoje a transformace larválních stádií množících se asexuálně (Roberts a Janovy 2005). Miracidium se po průniku do mezihostitele mění na mateřskou sporocystu. Z mateřské sporocysty vzniká více generací dceřiných sporocyst nebo redií. Konečnými produkty vývoje v měkkýši jsou cercárie (Roberts a Janovy 2005).

Miracidia a cercárie jsou larválními stádií přítomnými v životních cyklech všech motolic. Téměř všechny cercárie se volně pohybují ve vnějším vodním prostředí a jejich primární biologickou funkcí je šíření a nákaza co největšího množství dalších hostitelů. Ve srovnání s miracidii, jejichž cílem je nakazit taxonomicky relativně homogenní skupiny organismů (měkkýše), mají cercárie za úkol infikovat velmi diversifikované skupiny živočichů, ať již na úrovni taxonomické (měkkýše, členovce, kroužkovce, ostnokožce a zástupce většiny tříd obratlovců), či na úrovni etologické (bentické, pelagické, obojživelné, dočasně vodní či suchozemské v případě čeledi Dicrocoeliidae) (Combes a kol. 1994). Právě

skutečnost, že cílem nákazy cekárií je tak široká skupina organismů, vysvětluje šíří jejich morfologických, fyziologických i ekologických adaptací a vznik různých strategií jak hostitele najít a posléze do něj proniknout. To je zřejmě také důvodem pro mnohem širší hostitelskou specificitu u cercárií než u miracidíí a naznačuje, že jejich strategie ve vyhledávání hostitelů se vyvíjely nezávisle (Gibson a Bray 1994; Haas 2003).

Až na některé výjimky se cercárie vyznačují poměrně krátkým, ale za to aktivním životem. Výjimkou jsou cystoforní cercárie, například motolice druhu *Halipegus occidualis* (Halipegidae), které mohou žít až několik měsíců (Shostak a Esch 1990a,b). Typická cercárie se skládá z těla a ocásku, přičemž tělo je základem budoucí dospělé motolice a často nese některé její charakteristické znaky jako přísavky a trny. Cercárie nepřijímají potravu a jako zdroj energie jim slouží zásoby glykogenu uložené v ocásku, nastřádané během vývoje uvnitř sporocysty či rédie (Anderson a Whitfield 1975; Fried a kol. 1998). V těle cercárií jsou patrné plaménkové buňky exkrecečního systému, případně bývají vytvořeny základy pohlavních orgánů. Kromě toho jsou v těle přítomny různé typy žlázových buněk, lišících se podle druhu cercárie a typu životního cyklu. U cercárií, které přímo pronikají do svých hostitelů, jsou to hlavně penetrační žlázy obsahující látky umožňující přichycení a narušení povrchu těla hostitele a následnou migraci. Další typy žlázek slouží například k tvorbě obalů metacercárií (cystogenní žlázy), úniku z mezihostitele nebo k opravě tegumentu. K usnadnění pronikání do bezobratlého hostitele jsou některé cercárie vybaveny styletem lokalizovaným na předním konci těla. Cercárie rovněž mají četné smyslové orgány sloužící k orientaci v prostředí a nalezení dalšího hostitele (Volf a Horák 2007).

Další osud cercárií je specifický pro jednotlivé skupiny motolic a souvisí s typem životního cyklu a způsobem přenosu na následné hostitele. Většina cercárií se encystuje jako metacercárie v druhém mezihostiteli, který je potravou definitivního hostitele. U některých druhů cercárií je ukončení aktivního života završeno encystací ve vnějším prostředí ve formě adoleskárie; u některých skupin se cercárie aktivně nepohybuje (cystoforní cercárie), ale encystována v přední části ocasního kmene se pasivně vznáší ve vodním prostředí (Combes a kol. 1994). U některých dvojhositelských cyklů se cercárie vyvíjí v dospělce po přímé penetraci do definitivního hostitele, např. u motolic způsobujících lidskou schistosomózu. Některé druhy cercárií naopak svého prvního hostitele vůbec neopouštějí, ale přímo s ním jsou pozřeny definitivním hostitelem, kde následně dokončí svůj vývoj (např. druhy čeledi Leucochloridiidae). V případě tříhostitelských cyklů mohou cercárie některých druhů aktivně pronikat do druhého mezihostitele, zatímco jiné jsou pozřeny. V mezihostiteli se mění v metacercárie, které jsou encystované, jako např. u druhů čeledi Echinostomatidae,

Plagiorchiidae nebo Paragonimidae, nebo zůstávají volné (čeleď Diplostomatidae) (Našincová, 1986, 1991, 1992). Po pozření druhého mezihostitele definitivním hostitelem se metacerkárie excystují a vyvíjejí v dospělé (Volf a Horák 2007).

1.3. Funkce cercárií v životním cyklu motolic

Základní funkcí cercárií po opuštění měkkýše je šíření ve vnějším prostředí. Dalším úkolem je nalezení a nakažení co největšího množství vhodných hostitelů, aby tak bylo zajištěno úspěšné dokončení životního cyklu daného druhu. Mezi motolicemi se vyvinulo nesčetné množství diverzifikovaných strategií k dosažení tohoto cíle (Combes a kol. 1994; Haas 1994, 2003; Galaktionov a Dobrovolskij 2003).

Optimální strategie šíření cercárií v prostoru a přítomnost v čase, kdy je největší pravděpodobnost nalezení hostitele, zahrnuje selektivní adaptace, jimiž je umožněno zvýšení pravděpodobnosti dosažení těchto dvou životních cílů (Combes a kol. 1994). Příkladem strategie využívané cercáriemi při šíření do prostředí může být skutečnost, že různé druhy cercárií vyplouvají z plžů ve specifickou denní dobu korelovanou s periodou hostitelské aktivity (Théron 1984; Shostak a Esch 1990; Combes a kol. 1994). Koncentrování cercárií ve vnějším prostředí v konkrétní dobu sice směřuje k časové limitaci v šíření krátce žijících druhů, toto riziko je však vyváženo významným zvýšením pravděpodobnosti nalezení vhodného hostitele (Combes a kol. 2002).

Odlišnosti v době vyplouvání různých druhů cercárií jsou dány geneticky a byly dokonce zjištěny i u sympatrických populací parazitů stejného druhu (Théron a Combes 1988). Tento chronobiologický polymorfismus se vyskytuje v případě, kdy součástí životního cyklu stejného druhu motolice jsou dva druhy hostitelů lišících se periodou své aktivity (Combes a kol. 2002). Může se tedy jednat o polymorfismus v hostitelské preferenci, kompatibilitě s hostitelem, apod. Typickým příkladem je krevnička *Schistosoma mansoni*. U této motolice zřejmě došlo v důsledku disruptivní selekce k oddělení dvou linií, jedné parazitující na člověku, druhé na krysách (Théron a Pointier 1995).

Cerkárie schistosom se uvolňují z mezihostitelů (plžů) a ve vodě aktivně vyhledávají definitivního hostitele. Problém spočívá v tom, že oba definitivní hostitelé se v prostředí obývaném mezihostitelem objevují pravidelně, ale v odlišnou denní dobu. U parazita tak došlo k vývoji dvou alel pro uvolňování z mezihostitele. Jedna alela způsobuje uvolňování dopoledne, kolem jedenácté hodiny (optimální pro infekci lidí), druhá později odpoledne

(optimální pro infekci krys) (Théron a Combes 1995). Úspěšnost dosažení obou cílů zmíněných výše, tedy dosažení prostoru a času, kdy je hostitel přítomen, závisí na selekci v adaptivním chování cercárií vůči stimulům vycházejícím z vnějšího prostředí.

Bylo však potvrzeno, že nejen miracidia, ale i cercárie jsou schopny v určitém rozsahu reagovat na fyzické a chemické stimuly pocházející z jejich cílových hostitelů (Haas 1994; Haas a kol. 1995). Mezi hostitelské stimuly, které byly studovány podrobněji, patří chemické signály, turbulence vody a zastínění. Chemoorientace byla zjištěna u cercárií, které napadají měkkýše. Měkkýši jsou pomalu se pohybujícím cílem a v jejich těsné blízkosti můžeme snadno prokázat chemický gradient signalizačních látek (Haas 2003). Bylo také zjištěno, že některé cercárie echinostomních motolic reagují na přítomnost aminokyselin a peptidů uvolňovaných do vody mezihostitelskými plži (Haberl a kol. 2000; Haas 2003). Většina ostatních cercárií, které pronikají do rychleji se pohybujících hostitelů, nevyužívají chemoorientace. Vodní turbulence stimuluje většinu cercárií, které pronikají do ryb. Naopak cercárie schistosomních motolic, které napadají savčí hostitele, reagují jen velmi slabě na změny v proudu vody. To jim ovšem umožňuje vyvarovat se zbytečnému vydávání energie při častých změnách v turbulenci vody (Haas 2003). Dále bylo prokázáno, že změny ve světelné intenzitě vyvolávají aktivitu u všech dosud studovaných cercárií, které pronikají do ryb. Zastínění tedy stimuluje aktivitu cercárií, ale zároveň inhibuje intenzitu jejich pohybu. Zda-li tento proces skutečně vede ke zvýšení pravděpodobnosti nalezení rybiho hostitele, není dosud zcela jasné, avšak snižuje nebezpečí predace (Haas 1994, 2003).

Velmi zajímavou strategií cercárií, kterou využívají k disperzi v prostředí, je způsob, kterým se pohybují ve vodě po opuštění prvního mezihostitele. Způsob tohoto pohybu byl analyzován mnoha autory u různých druhů cercárií (Whitfield a kol. 1977; Saladin 1982; Uglem a Prior 1983; Haas 1992, 1994; Combes a kol. 1994; Santos a kol. 2007). Přesto, že se pohyb u různých druhů výrazně liší, některé jeho části (opakující se frekvence) jsou patrně přítomné u většiny motolic (Haas 2000). Většina furkocercárií střídá fázi krátkého plavání s delší fází pohybu směrem vzhůru k hladině s následným pasivním klesáním (Haas 2000; Galaktionov a Dobrovolskij 2003). Tento způsob pohybu je typický i pro cercárie druhu *Trichobilharzia szidati*, pro které je klíčovým stimulem k aktivitě změna v intenzitě světelného záření (Haas 1992, 1994, 2000, 2003). Cercárie tohoto druhu uvolňující se z mezihostitelských plžů do vody vykazují fotopozitivní a geonegativní orientaci (shromažďují se u hladiny). Při zastínění plavou směrem od hladiny a hledají vhodného hostitele (v tomto případě končetiny ptáka). Pokud hostitele nenajdou, vracejí se zpět. Schopnost citlivě reagovat na intenzitu světla u tohoto druhu cercárie je dána přítomností

světločivných receptorů v jejich tegumentu (Van de Roemer a Haas 1984; Kolářová a kol. 1992; Sopott-Ehlers a kol. 2003).

Pro echinostomní cercárie, které infikují pomalu se pohybující měkkýše, je naopak charakteristický nepřetržitý způsob plavání. Haas (2000) zjistil, že rychlost plavání a počet kompletních pohybových cyklů záleží především na velikosti cercárie a okolní teplotě. Například cercárie motolice *Echinoparyphium aconiatum* uplave při teplotě 25°C 3,2 mm/s, *Echinoparyphium* sp. 2,5 mm/s (Graefe a Burkert 1972), *Hypoderaeum conoideum* 1,6 mm/s a *Echinostoma revolutum* 1,3 mm/s (Haas 1994). Z těchto údajů je zřejmé, že větší druhy cercárií (*E. aconiatum*, *Echinoparyphium* spp.) se pohybují rychleji a naopak druhy menší (*H. conoideum*, *E. revolutum*) plavou pomaleji. Chování cercárií při plavání může být řízeno mnoha různými stimuly (teplotou, gravitací, proudem vody, směrem a intenzitou světelného záření). Nejde tedy pouze o řadu automatických samoregulačních mechanismů, ale naopak je toto chování vysoce specifické. V některých případech je dokonce možné na základě pohybu a klidové pozice (u furkocercárií) rozlišit jednotlivé druhy mezi sebou (Santos a kol. 2007).

Pohyb cercárií vyúsťuje v nalezení hostitele a následný průnik do něj především povrchem (perkutánně). Jde o proces, který je opět velmi často iniciován přítomností určitých hostitelských molekul. Například u cercárií některých schistosom je průnik do savčích hostitelů stimulován kombinací několika faktorů – přítomností nenasycených mastných kyselin na povrchu kůže, změnou teploty a změnami v turbulencích vody (Austin a kol. 1972; Shiff a kol. 1972; Haas 1976; Haas a Schmitt, 1982a,b; Granzer a Haas 1986; Haas a kol. 1994, 1997, 1990a, 2002a). Cercárie *Trichobilharzia szidati*, které pronikají do ptačích, ale i savčích hostitelů, reagují na přítomnost lipofilních látek (ceramidů a cholesterolů) na povrchu těla hostitelů (Feiler a Haas 1988a,b; Haas a Van de Roemer 1997). Doba, za kterou jsou cercárie *T. szidati* schopné proniknout pokožkou lidského těla, je pouhých 82 sekund (Haas 2003). Cercárie pronikající do rybích hostitelů (např. *Diplostomum spathaceum*) mají rovněž vyvinuty diversifikované mechanismy jak při kontaktu svého hostitele rozpoznat. Obecně je penetrace do hostitelů u těchto druhů stimulována především glykoproteiny obsahujícími ve svých řetězcích kyselinu sialovou (Haas a kol. 2002b). Kyselina sialová může být těmito druhy cercárií využívána ve specifických signálních molekulách k rozlišení ryb od bezobratlých, protože jsou obsaženy jako typické komponenty ve svalech obratlovců a naopak u většiny bezobratlých chybí (Schauer a kol. 1995).

Následný průnik povrchovými epitelem i dalšími tkáněmi je energeticky náročnou aktivitou. Kromě jiného je umožněn produkcí histolytických enzymů degradujících složky jednotlivých tkání. Patří sem například peptidázy (především serinové a cysteinové), které

byly nalezeny u všech parazitických helmintů. Tyto enzymy jsou tvořeny ve specializovaných žlázách. Mezi nejznámější patří cercariová elastáza produkovaná motolicí *Schistosoma mansoni* a štěpící kromě elastinu i další substráty (kolagen, keratin) (Haas a Schmitt 1982a,b). Průnik do hostitele je spojen s odvržením ocásku a přeměnou tegumentu. I po průniku do hostitele jsou cercárie díky svým receptorům schopny se orientovat a migrovat do cílových tkání. Cercárie *S. mansoni* používají k orientaci v kůži a hledání krevního řečiště chemoreceptory registrující koncentrační gradient D-glukózy a L-argininu (Volf a Horák 2007).

1.4. Vliv motolic na fenotyp hostitele

V posledních třiceti letech se v parazitologické literatuře objevuje velké množství příkladů popisujících změny v chování hostitelských organismů indukované přítomností larválních stádií motolic (Cheng 1971; Combes 1991, 2001; Fernandez a Esch 1991). Parazitismus je jedním z nejdůležitějších faktorů indukujících změny v morfologii, reprodukci, růstu, využívání habitatů a přežívání měkkýšů. Změny v chování a fyziologii hostitelských organismů způsobených přítomností larválních stádií motolic jsou často interpretovány jako strategie k usnadnění přenosu parazitů do dalších hostitelů (Sousa 1983; Curtis 1987; Huxham a kol. 1993; Poulin 1995, 1996; Moore 2002).

Jedním ze zásadních způsobů, jakým parazit ovlivňuje svého hostitele, je interference s jeho reprodukcí; v krajním případě dochází k tzv. parazitární kastraci (Gorbushin 1997; Probst a Kube 1999; Hay a kol. 2005). Ta může probíhat buď jednoduchým, mechanickým způsobem, kdy parazit naruší gonády hostitele, nebo složitější cestou na hormonální úrovni. U rodu *Schistosoma* je známo, že při vstupu do hostitele (měkkýše) motolice ovlivňují jeho centrální nervovou soustavu a hostitel začne produkovat *schistosomin*, látku inhibující účinek gonadotropního hormonu. Důsledkem je reverzibilní hormonální kastrace hostitele (Hurd 2001; Volf a Horák, 2007).

Jako reakce na infekci motolicemi je v některých případech u napadených plžů popisována tzv. kompenzace plodnosti. Experimentální výsledky ukazují, že se s největší pravděpodobností jedná o adaptivní odpověď (Sorensen a Minchella 2001; Gutierrez a kol. 2002). Další průběh ve vývoji plodnosti takto ovlivněných hostitelů zároveň ukazuje, že vyšší plodnost v počáteční fázi je z hlediska zdravého plže neekonomickým tahem, protože zdraví

plži mají produkci vajíček rozloženou tak, aby v souhrnu zajišťovala maximální počet potomků (Sorensen a Minchella 2001; Gutierrez a kol. 2002).

V důsledku částečné nebo úplné kastrace měkkýše indukované přítomností motolic dochází k přesměrování energie od rozmnožování k růstu. Výsledkem pak může být vzrůstající velikost ulity infikovaných jedinců (Mouritsen a Jensen 1994; Gorbushin 1997; Probst a Kube 1999). Adaptivní povaha tohoto fenoménu, známého jako gigantismus, byla a je diskutována již mnoho let (Wilson a Denison 1980; Sousa 1983; Minchella 1985; Crew a Esch 1986; Gorbushin a Levakin 1999; Sorensen a Minchella 2001; Hay a kol. 2005). Kromě působení motolic na velikost ulity bylo nedávno zjištěno, že rovněž mají vliv na změny ve tvaru ulity (Krist 2000; McCarthy a kol. 2004; Żbikowska a Żbikowski 2005).

Mezi další způsoby manipulace patří navozování změn v chování (mezi)hostitelů, což může mít nejrůznější charakter (McCarthy a kol. 2000; Mouritsen a Poulin 2002). Příkladem jsou změny v mobilitě a lokomoci hostitele, které mohou ovlivnit prostorové rozmístění hostitelů (Curtis 1987, 1990; Mouritsen a Jensen 1994; Huxham a kol. 1995; Miller a Poulin 2001), nebo mohou mezihostiteli znemožnit ukrýt se před predátory (Jonsson a André 1992; Mouritsen a Jensen 1997; Thomas a Poulin 1998; McCurdy a kol. 2000).

Ke klasickým příkladům manipulace chování mezihostitelů patří strategie motolic rodu *Leucochloridium*, nebo *Dicrocoelium dendriticum*. Dospělé motolice rodu *Leucochloridium* jsou parazity ptáků. Predaci nakažených měkkýšů rodu *Succinea* ptáky výrazně zvyšují nápadně barevné sporocysty s metacerkáriemi pulzující v tykadlech měkkýše. Zároveň dochází ke změnám v aktivitě nakažených měkkýšů, která je korelována s aktivitou ptáků. Měkkýši tak upřednostňují vyvýšená místa, kde jsou snáze ulovitelní (Lewis 1974; Volf a Horák 2007).

Dříve byl parazitismus jako biotický parametr přehlížen, ale vliv parazitů na ekologii hostitelů je dnes široce akceptován a je považován za důležitý faktor, ovlivňující nejen strukturu populací hostitelů, ale i celých společenstev s nezanedbatelným dopadem na strukturu potravních řetězců (Minchella a Scott 1991; Poulin 1998, 2006; Mouritsen a Poulin 2002, 2006; Pietrock a Marcogliese 2003; Thompson a kol. 2005). Přítomnost a početnost určitého druhu organismu na daném území tak může být zcela závislá na působení parazita (Mouritsen a Poulin 2002). Kromě toho, že velké množství studií poukazuje na skutečnost, že paraziti mohou snižovat přežívání nebo reprodukční úspěšnost svých hostitelů, jsou zde i důkazy potvrzující vliv motolic na pravděpodobnost setkání kořisti a predátora (Lafferty 1993, 1999; Hudson a Greenman 1998; Karvonen a kol. 2003, 2004, 2006). Tento efekt často zahrnuje změny hostitelského chování vyvolané parazitem, které nejen zvyšují

pravděpodobnost ulovení hostitele predátorem, v kterém následně motolice mohou dokončit svůj vývoj, ale v některých případech by bez přítomnosti parazitů struktura potravních řetězců vypadala naprosto odlišně. Pokusy řady autorů (Paine 1966; Dayton 1975; Menge 1976) ukazují, že lokální abundance jediného „klíčového“ druhu může být hlavním činitelem v relativní početnosti a diverzitě ostatních organismů daného společenství. Tyto změny mají dopad na celé společenstvo organismů zahrnutých v daných potravních řetězcích.

1.5. Motolice a životní prostředí

Změny v životním prostředí způsobené zásahy člověka mohou zásadním způsobem ovlivnit vývojové cykly motolic. Lafferty (1999) na základě svých výsledků dospěl k závěru, že rušivé zásahy antropogenního původu mohou značně redukovat výskyt motolic. Mnoho dalších autorů také spekulovalo o tom, že prevalence nákazy motolicemi přímo koreluje se stupněm degradace přirozeného prostředí (Khan 1991; Khan a Thulin 1991; Poulin 1992; Siddall a Des Clers 1994; MacKenzie a kol. 1995; Valtonen a kol. 1997). Cort a kol. (1960) byli prvními, kdo si povšimli právě těchto asociací. Tito autoři zjistili, že diverzita larválních stádií motolic a jejich druhová bohatost na studovaném území výrazně poklesla v průběhu dvaceti let. Zároveň také zaznamenali nárůst lidských zásahů v okolí pobřežních ekosystémů, v důsledku čehož se výrazně snížila populace ptáků (kulíků). Tím došlo ke snížení pravděpodobnosti úspěšného dokončení životního cyklu studovaných motolic. Keas a Blankespoor (1997) nedávno přezkoumali oblast sledovanou Cortem a kol. (1960) a potvrdili pokračující snižování populací ptactva a následkem toho i zastoupení motolic na dané lokalitě.

Navzdory těmto výsledkům byl však v některých oblastech Evropy (Rusko, Německo, Francie) zaznamenán prudký nárůst onemocnění, které způsobují motolice čeledi Schistosomatidae (tzv. ptačí schistosomy). Vlivem znečištění a zhoršených životních podmínek v dané lokalitě, které vedly k eutrofizaci vod, došlo k vytvoření vhodných životních podmínek pro měkkýše, kteří jsou hostiteli mnoha druhů ptačích schistosom (Beer a German 1993; Allgöwer 1995; de Gentile a kol. 1996).

Kromě přímých lidských zásahů je globální oteplování dalším faktorem, který by mohl ovlivnit životní cykly motolic. Rychle se hromadící důkazy upozorňují, že teplota a ostatní klimatické faktory řídí mnoho ekologických procesů. Je tedy velmi pravděpodobné, že zvýšení teploty by mohlo vést ke zvýšené proliferaci infekčních stádií motolic a tak podpořit

jejich šíření do nových oblastí, čímž by se zvýšila pravděpodobnost úspěšného dokončení životního cyklu (Yilma a Malone 1998; Bossaert a kol. 1999; Marcogliese 2001; Harvell a kol. 2002; Mouritsen a Poulin 2002; Moodley a kol. 2003; Lafferty a kol. 2004; Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006).

Tyto protichůdné příklady podtrhují skutečnost, že motolice mohou reagovat velmi citlivě na změny v ekosystémech. Proto je důležité dále podrobně zkoumat faktory vnějšího prostředí ovlivňující ekologii životních cyklů motolic, se zaměřením na osud volně žijících stádií (cerkárií). Intenzivní studium cercárií, které jsou nejčastěji vystaveny vlivům vnějšího prostředí, by nám mohlo pomoci odhalit některé obecné zákonitosti strategií, které cercárie využívají při transmisi a disperzi do prostředí a při průniku do svého hostitele, ale také do určité míry tyto strategie ovlivnit. Nové poznatky by tak mohly výrazně přispět nejen k ochraně člověka před patogenními druhy motolic, ale také k ochraně ekosystémů, ve kterých hrají paraziti významnou a nezastupitelnou roli.

2. CERKÁRIE – PRODUKCE, ŽIVOTNOST, INFEKTIVITA

2.1. Produkce cercárií v prvním mezipřenositeli

Produkce cercárií v rediích či sporocystách v měkkýši je rozhodující fází v životním cyklu motolic zajišťující úspěšné šíření parazitů v prostředí. Napříč různými druhy motolic se forma a funkce cercárií, stejně jako jejich počet a mechanismus uvolňování z těla hostitele, zásadně liší (Galaktionov a Dobrovolskij 2003). U některých druhů motolic může jediné miracidium, které pronikne do měkkýše, dát vznik pouze omezenému počtu cercárií. Celková produkce je v tomto případě dána geneticky, a to počtem kmenových buněk (Galaktionov a Dobrovolskij 2003; Poulin 2006). U jiných druhů může naopak asexuální dělení v měkkýši probíhat prakticky neomezeně po život měkkýše a dávat tak vznik téměř neomezenému počtu sporocyst/redií a cercárií (Dönges 1968). Bylo zjištěno, že jediné miracidium, které nakazí měkkýše, může dát vznik 10^2 až 10^6 cercárií během několika dnů, měsíců nebo roků (Poulin a Mouritsen 2006). Z jediného měkkýše tak mohou být do prostředí uvolněny tisíce cercárií za jediný den (Karvonen a kol. 2004). Množství cercárií vyprodukovaných během 24 h bylo studováno např. autory Jourdane a Théron (1987) a Anderson (1993), kteří potvrdili, že množství vyprodukovaných cercárií během této doby může kolísat mezi 10 až 10 000 jedinci.

Produkce cercárií byla nejčastěji studována u zástupců rodu *Schistosoma* (Ash 1972; Barbosa a kol. 1954; Mouleman 1972; Becker 1980; Théron 1984) nebo *Fasciola hepatica* a *Fascioloides magna* (Vignoles a kol. 2006; Rondelaud a kol. 2007), tedy u druhů patogenních pro člověka či domácí zvířata. Zákonitosti mechanismu uvolňování cercárií a transmise jsou předmětem zájmu studií ve Finsku, a to nejčastěji u rodu *Diplostomum*, což je nejrozšířenější druh motolice ve sladkých a brakických vodních systémech Finska (Valtonen a Gibson 1997; Valtonen a kol. 1997, 2003), kde působí ekonomické ztráty v chovech ryb (Karvonen a kol. 2003, 2004, 2006).

2.2. Vliv teploty na vývoj cercárií

Proces vývoje cercárií uvnitř měkkýše může být přímo ovlivněn okolní teplotou. Při zvýšení teploty v prostředí hostitele se prokazatelně zvýší produkce cercárií (Shostak a Esch 1990; Lo a Lee 1996; Umadevi a Madhavi 1997; Mouritsen 2002; Mouritsen a Poulin 2002b;

Fredensborg a kol. 2005; Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006). Několik experimentálních studií však ukazuje, že vyšší teploty nespouštějí pouze vyplouvání cercárií z nakažených měkkýšů, ale také urychlují jejich vývoj a akumulaci v hostiteli (Ataev 1991; Poulin 2006).

U druhů, kde je produkce cercárií omezená, stimuluje vyšší teplota produkci jen do té doby, dokud nebudou vyčerpány všechny kmenové buňky dávající vznik cercáriím. Naproti tomu u motolic, kde není předurčen počet cercárií, bude jejich vyplouvání, stimulované zvýšením teploty, trvat tak dlouho, dokud daný měkkýš bude poskytovat dostatečné zdroje (Poulin 2006).

Pokud je naopak okolní teplota snížena na určitou mezní hranici, dojde k potlačení či pozastavení produkce cercárií. Ovšem akumulace redií a sporocyst pokračuje i za snížených teplot a dochází k hromadění těchto stádií v měkkýši. Jestliže následně měkkýše přeneseme zpět do vyšších teplot (např. 20°C), dojde ke značnému zvýšení intenzity vyplouvání cercárií. Nejde však o přímý vliv působení vyšších teplot, ale o důsledek rozsáhlé kumulace sporocyst či redií v měkkýši (Galaktionov a Dobrovolskij 2003; Poulin 2006).

2.3. Produkce a vyplouvání cercárií jako strategie přenosu na dalšího hostitele

Podle teorie „konečného vkladu“ (terminal investment) by paraziti obecně měli zvyšovat stupeň využívání hostitele a produkce cercárií by měla být co nejvyšší. Fitness motolic je maximální právě před prvním uvolňováním cercárií, poté klesá s jejich následnou produkcí (Williams 1966; Stearns 1992; Jokela a kol. 1999). Naproti tomu hypotéza tzv. „pojištění vkladu“ („bet hedging“) předpokládá, že parazit nemusí nutně dosahovat úspěchu produkcí maximálního počtu infekčních stádií, ale spíše produkovat takové množství cercárií, které je optimální pro nakažení co největšího počtu nových hostitelů, a to po co nejdelší dobu. Proto by se produkce cercárií měla snižovat se stářím infekce s cílem udržet hostitele déle naživu, a tím prodlužovat fázi tvorby cercárií (Fenton a Hudson 2002). Karvonen a kol. (2003, 2004) sledovali produkci cercárií z hlediska těchto dvou hypotéz. Ze svých experimentálních dat zjistili, že produkce cercárií *Diplostomum spathaceum* v plovatce bahenní (*Lymnaea stagnalis*) se postupně snižovala až do hostitelovy smrti, což spíše podporuje hypotézu „pojištění vkladu“.

Obecně je přijímán fakt, že se u cercárií po opuštění měkkýše spouští kaskáda adaptivních vzorců chování umožňujících nalezení habitatu dalšího hostitele (Combes a kol. 1994; Haas 1994; Rea a Irwin 1994; Sukhdeo a Sukhdeo 1994). Motolice mohou mít dvě základní strategie ke zvýšení pravděpodobnosti přenosu na dalšího hostitele: mohou zvyšovat

počet cercárií nebo jejich kvalitu v závislosti na typu dalšího hostitele (Combes a kol. 1994; Haas 1994). Často proto můžeme pozorovat periodicitu v uvolňování cercárií z měkkýše, která je synchronizována s výskytem dalšího hostitele (viz Úvod, kapitola 1.3.) (Théron 1984; Combes a kol. 1994, 2002). Na základě výsledků autorů McCarthy a kol. (2002) a Karvonen a kol. (2006) je zřejmé, že periodicitu v uvolňování cercárií je rovněž druhově specifická.

McCarthy a kol. (2002) zjistili rozdílné strategie vyplouvání u dvou druhů motolic čeledi Microphallidae, a to ze stejného druhu prvního mezihostitele (*Littorina saxatilis*). U cercárií *Maritrema arenaria* pozorovali periodické vyplouvání velkého počtu malých cercárií. Naproti tomu cercárie druhu *Microphallus similis* vyplouvaly bez jakéhokoli náznaku časové synchronizace, byly o 15% větší než předchozí druh, ale jejich průměrné množství vyprodukované během 24 h bylo dvakrát menší než u druhu *M. arenaria*. Cercárie *M. similis* se vyznačovaly dobrými plaveckými schopnostmi a jejich pohyb byl reakcí na světelnou intenzitu a změny v turbulenci vody, zatímco cercárie *M. arenaria* zůstávaly rozptýleny ve vodním sloupci. Tyto odlišnosti jsou vysvětlovány jako adaptace na výskyt a typ druhého hostitele. *M. similis* s pohyblivým a ne lehce lokalizovatelným krabím mezihostitelem je příkladem pro ‚bet hedging‘, kdy tomuto druhu nejde o produkci maximálního počtu cercárií, ale spíše o rozložení energie na co nejdelší časové období zvyšující pravděpodobnost, že nalezne dalšího hostitele. Z toho důvodu jsou cercárie *M. similis* dobrými plavci a mají schopnost reagovat na podněty naznačující přítomnost hostitele. *M. arenaria* s relativně lehce lokalizovatelným hostitelem, jimiž jsou přisedlé druhy vilejšů, produkují větší počet méně pohyblivých cercárií, které ovšem žijí delší dobu. Obě tyto strategie jsou důmyslnými mechanismy motolic na zvýšení pravděpodobnosti nalezení dalšího hostitele.

2.4. Velikost měkkýše a produkce cercárií

Dalším aspektem, jenž má vliv na produkci cercárií, je velikost jejich mezihostitele. Poulin (2006) prokázal, že intenzita produkce roste s rostoucí délkou měkkýší ulity. Tento jev je také podrobně zdokumentován u čeledi Schistosomatidae (Loker 1983), kde byla zjištěna pozitivní korelace mezi velikostí měkkýše a celkovou dobou produkce cercárií. U motolice *Diplostomum pseudospathaceum* bylo rovněž zjištěno, že počet cercárií vyplouvajících z měkkýše je silně ovlivněn jeho velikostí: u měkkýšů menších než 20 mm byla pozorována nízká intenzita produkce (Karvonen a kol. 2003, 2004, 2006). Tuto závislost pozorovaly i jiné skupiny autorů, například Brown a kol. (1988), Jokela a Lively (1995) a Briers (2003).

Taskinen (1997) se zabýval studiem průměrné denní produkce cercárií motolice *Rhipidocotyle fennica* z mlže *Anodonta piscinalis*. Zjistil, že průměrné denní množství vyprodukovaných cercárií během srpna bylo 10 400 jedinců. Když následně porovnáme výsledky Taskinena (1997) s výsledky jiných autorů, dojdeme k závěru, že produkce u jiných druhů cercárií je výrazně nižší. Produkce v systému *Fasciola hepatica* – *Lymnaea truncatula* činila pouze 14 cercárií za den; podobných výsledků bylo dosaženo i v systému *Transversotrema patialense* – *Melanoides tuberculata* (18-24 cercárií/24 h) (Hodasi 1972; Anderson a kol. 1977). Podstatně vyšší produkce byla naměřena v systému *Diplostomum flexicaudum* – *Stagnicola emarginata*, kde se jednalo o 5 000-7 000 cercárií/24 h (Giovannola 1936). V systému *Plagiorochis micracanthus* – *Stagnicola exilis* bylo během 24 h průměrně vyprodukováno 4 000-5 000 cercárií (Wagenbach a Alldrege 1974). Barbosa a kol. (1954) napočítali denní maximum produkce v systému *Schistosoma mansoni* – *Australorbis glabratus* 17 800 cercárií, což je však stále nižší počet oproti maximální produkci cercárií zjištěné u druhu *R. fennica* (20 940 cercárií) (Taskinen 1997).

Tyto odlišnosti a především výrazně větší průměrné množství cercárií vyprodukované v systému *Rhipidocotyle fennica* – *Anodonta piscinalis* potvrzuje, že velikost měkkýše pozitivně koreluje s množstvím vyprodukovaných cercárií, což odpovídá zjištění i výše zmíněných autorů (Loker 1983; Poulin 2006). *Anodonta piscinalis* je největším druhem mezi ostatními druhy měkkýšů srovnávanými výše. Počet cercárií rovněž rostl v systémech, kde byl mezihostitel (měkkýš) průměrně větších rozměrů.

Vztahem mezi velikostí měkkýše a objemem vyprodukovaných cercárií se zabývali Karvonen a kol. (2006) u dvou příbuzných druhů motolice *Diplostomum spathaceum* a *D. gasterostei*. Tito autoři dospěli k závěru, že navzdory tomu, že se jedná o příbuzné druhy s téměř identickým životním cyklem, jejich strategie ve využívání prvních mezihostitelů jsou různé. Celková produkce byla prokazatelně vyšší u druhu *D. spathaceum* (11 966 cercárií/10 dnů) než u *D. gasterostei* (4 471 cercárií/10 dnů). Ovšem při přepočítání objemu vyprodukovaných cercárií na objem daného měkkýše byla celková produkce signifikantně vyšší u *D. gasterostei*. Tento fakt by mohl naznačovat, že pro menší druhy měkkýšů představují paraziti obecně větší zátěž.

Tato zjištění podporují myšlenku, že intenzita produkce cercárií je limitována zdroji, které poskytuje mezihostitel, a proto se motolice budou specializovat na nákazu větších hostitelů. Zároveň je tak podpořen předpoklad, že produkce cercárií není závislá pouze na metabolismu hostitele, ale i jeho velikost může hrát významnou roli v celkovém počtu

vyprodukovaných cercárií během určitého časového úseku (Schmidt-Nielsen 1997; Willmer a kol. 2000).

Kvantita cercárií není jediným aspektem produkce. Další významnou vlastností je jejich velikost. Dosud ovšem nebyl zjištěn vztah mezi velikostí cercárií a jejich počtem (Poulin 2005). U cercárií z čeledi Schistosomatidae byla nalezena pozitivní korelace mezi délkou cercárií a jejich počtem (Loker 1983). Dosud však nebyly publikovány výsledky žádných pokusů týkajících se velikosti cercárií ve vztahu k sezónně nebo měnící se teplotě okolí.

2.5. Sezónnost a intenzita produkce cercárií

Jak již bylo zmíněno v kapitole 1.3., úspěch transmise motolic je zajištěn přítomností jejich infekčních stádií (cercárií) v prostoru a čase, ve kterém je nejpravděpodobnější výskyt dalších (mezi)hostitelů (Combes a kol. 1994, 2002). Mezi tuto strategii je možno zahrnout i sezónní rozdíly v produkci cercárií či jejich výskyt omezený na určité části roku. Příkladem může být výskyt ptačích schistosom, který je charakteristický pro pozdní léto (Horák a kol. 1998).

Studiem intenzity produkce v různých ročních obdobích a během dne (cirkadiánní cyklus) se zabýval Taskinen (1998) u cercárií motolice *Rhipidocotyle fennica*, která jako svého mezihostitele využívá mlže. Celková produkce během jednoho roku byla odhadnuta na 291 000 cercárií. Průměrná denní produkce *R. fennica* rostla od nuly na počátku června a postupně množství vyprodukovaných cercárií vzrůstalo během července. Nejintenzivnější produkce byla zaznamenána v průběhu srpna, kdy produkce cercárií kolísala od 4 440 do 20 940 jedinců. Produkce cercárií ustala během několika prvních dnů v září.

Tyto výsledky nám poskytují užitečné informace o životních strategiích různých druhů motolic. Problémem ovšem zůstává, že studium intenzity produkce cercárií v závislosti na ročním období bylo dosud omezeno téměř výhradně na schistosomy. Chybí tak dostatečný počet studií týkajících se produkce jiných druhů cercárií v závislosti na sezóně.

1.6. Problematika studia produkce cercárií

Získat spolehlivé údaje o změnách produkce cercárií vyžaduje komplexní zohlednění veškerých vnějších vlivů a charakteristik životních cyklů sledovaných druhů motolic. Veliký vliv na získané údaje o produkci cercárií mohou mít vnější podmínky a druh ekosystému, ve kterých jsou měření prováděna. Signifikantní vliv na téměř všechny životní procesy motolic má, jak již bylo mnohokrát prokázáno, teplota (viz např. Pflüger 1980; Shostak a Esch 1990; Poulin a Mouritsen 2006). Každý druh motolice má také různá ekologická optima; odlišnosti v produkci cercárií odrážejí biologii a fyziologické vlastnosti různých druhů motolic (Shostak a Esch 1990; McCarthy a kol. 2002). Produkce a vyplouvání může také souviset s odlišnou periodou aktivity dalších hostitelů, do kterých cercárie pronikají (Théron 1984; Combes a kol. 1994, 2002; McCarthy a kol. 2002). Na intenzitu produkce může mít i vliv i to, jaké zdroje potravy měkkýši využívají (Boray 1969; Rondelaud a kol. 2002). Zkreslení údajů týkajících se produkce cercárií může být také způsobeno laboratorními podmínkami, ve kterých byly popsány pokusy prováděny. Dosud neexistují studie srovnávající produkci cercárií v laboratorních a v přirozených podmínkách.

Základním metodickým postupem všech autorů studujících cercárie je rozdělení měkkýšů do nádobek s malým množstvím vody a stimulace vyplouvání cercárií světlem a teplem stolní lampy („vyplouvací metoda“ – Našincová 1992). Tato metoda je společně s pitvou měkkýšů plně dostačující pro získání přehledu o výskytu cercárií na studovaných lokalitách. Pro přesnější ekologická sledování je ovšem její použitelnost sporná. Převoz měkkýšů, manipulace s nimi a jejich následné umístění do malého množství vody spolu s intenzivním světlem představují stresové faktory, které mohou narušit vnitřní rovnováhu jak hostitele, tak motolic. Tyto podmínky zřejmě mají vliv na hromadné vyplouvání cercárií (viz kap. 2.2.), což je žádoucí pro získání materiálu k identifikaci. Pravděpodobně ale může docházet ke zkreslení rytmu vyplouvání motolic a jen těžko lze při takovémto postupu odhadnout reálné množství vyplavaných cercárií v určitém časovém úseku (Taskinen 1998). Měkkýše je proto pro další ekologické studie zpravidla nutno ponechat několik dní v laboratoři, aby došlo k jejich aklimatizaci. Druhou možností ovšem je sledovat vyplouvání cercárií přímo na studované lokalitě, což díky technickým překážkám dosud prováděno nebylo. Taskinen (1998) sice zjišťoval produkci cercárií v mlžích, které mezi jednotlivými pokusy ponechával v přírodě, ovšem pro samotné zjištění množství vyprodukovaných cercárií měkkýše přemísťoval do laboratoře.

Obecně převládá názor, že produkce cercárií v laboratorních podmínkách je vyšší než v přirozeném prostředí (Thompson 1997). Dosud však neexistuje kvantifikované srovnání mezi vyprodukovaným množstvím cercárií z měkkýšů v jejich původním biotopu a množstvím cercárií uvolněných z mezihostitelů v laboratoři.

2.7. Životnost a infektivita cercárií a teplota

Výsledky experimentálních studií jednoznačně prokazují, že změny v okolní teplotě mají signifikantní vliv nejen na produkci, ale také na životnost a infekceschopnost cercárií (Schmidt-Nielsen 1997; Willmer a kol. 2000; Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006). Pro cercárie není důležité celé časové rozmezí po které jsou naživu, důležitější je časový úsek, kdy jsou schopny nakazit dalšího hostitele, což je korelováno s teplotou (Pechenik a Fried 1995; Ferrell a kol. 2001; Žbikowska 2004, 2005). Schopností echinostomních motolic přežít a infikovat dalšího hostitele za různě definovaných podmínek se zabývali např. Evans a Gordon (1983), Evans (1985), McCarthy (1990, 1999), Shostak (1993), Pechenik a Fried (1995), Toledo a kol. (1999), Fried a Ponder (2003). Stejně aspekty u motolic rodu *Diplostomum* studovali např. Stables a Chappell (1986) a Karvonen a kol. (2003, 2004, 2006).

Hlavní otázkou je, zda jsou cercárie produkované ve zvýšeném množství vlivem rostoucích teplot stejně dobře schopné nalézt dalšího hostitele a následně do něj proniknout. Vyšší teploty jednoznačně podporují vývoj a vyplouvání cercárií, ale na druhou stranu zkracují jejich životaschopnost, čímž se následně snižuje i pravděpodobnost nákazy dalších hostitelů (Evans 1985; McCarthy 1999; Mouritsen 2002b; Poulin a Mouritsen 2006). Tato skutečnost přímo koreluje s faktem, že vyšší teploty zvyšují aktivitu cercárií, a tím i zvyšují rychlost vyčerpání jejich energetických zásob (Pechenik a Fried 1995; McCarthy 1999). Obecně je tedy jako vysvětlení přijímána hypotéza energetické limitace cercárií, tzn. že cercárie jsou vybaveny limitovanými zásobami energie a jejich metabolická aktivita se mění úměrně s okolní teplotou (Pechenik a Fried 1995; Fried a kol. 1998). Lze tedy usuzovat, že kratší doba infekceschopnosti při vyšších teplotách je vyrovnána vyšším počtem cercárií, které jsou schopny nakazit další hostitele. Naopak za nižších teplot, kdy je vyprodukováno nižší množství cercárií, dojde k vyrovnání celkové úspěšnosti jejich nižší mortalitou (Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006).

McCarthy (1990, 1999) sledoval životnost cercárií *Echinoparyphium recurvatum* při různých teplotách. Maximální čas, kterého se cercárie tohoto druhu dožívaly, bylo 68 h

při 10°C; při 30°C to bylo pouze 12 h. Doba infekceschopnosti však byla 30 h při 10°C a při 30°C pouze 10 h. Dále zjistila, že infekceschopnost tohoto druhu cercárií se mění s teplotou – od 10°C roste, maximum dosahuje při 25°C a následně opět klesá na minimum při 30°C. U tohoto druhu McCarthy (1999) zjišťoval i intenzitu transmise, která byla nulová při 10°C, nejvyšší při 20°C, a opět velmi nízká při 30°C. Toledo a kol. (1999) zjistili, že cercárie motolice *Hypoderaeum conoideum* se při 20°C dožívaly průměrně 26 h, jejich infekceschopnost však byla nejvyšší mezi 12–14 h po vyplavání z měkkýše; při 30°C se doba přežívání zkrátila na 16 h, doba infekceschopnosti cercárií se rovněž zkrátila a to na 6–8 h po opuštění měkkýše. U cercárií motolice *Diplostomum pseudospathaceum*, *Plagiorchis elegans* a *Echinoparyphium aconiatum* prokázala Žbikowska (2004), že žily delší dobu při 20°C než při 25°C; podobné výsledky získali i Rea a Irwin (1992) a Mouritsen (2002).

Kromě vlivu teploty na délku infekceschopnosti cercárií bylo zjištěno, že i intenzita pronikání cercárií do hostitele může být proměnlivá v závislosti na změnách teploty. DeWitt (1965) prokázal, že cercárie druhu *Schistosoma mansoni* penetrují do pokožky definitivního hostitele se zvyšující se intenzitou, pokud okolní teplota vody stoupá v rozmezí od 10°C do 30°C.

Shostak (1993) a McCarthy (1999) potvrdili, že pravděpodobnost úspěšného nakažení dalšího hostitele závisí na aktivitě cercárií. Klíčovým faktorem týkajícím se zákonitosti infekitivity a mortality cercárií je kromě teploty také jejich stáří. Karvonen (2003) dosáhl stejného výsledku jako u předchozích studií (Anderson a Whitfield 1975; McCarthy 1999), které ukázaly, že mortalita cercárií obvykle není konstantní, ale závisí na jejich stáří.

2.8. Vliv teploty na chování nakažených a nenakažených měkkýšů

Výskyt parazitů v populacích hostitelů i ve vnějším prostředí je ovlivněn velkým množstvím faktorů, a to jak biotických, tak abiotických. Jak již bylo uvedeno v předchozích kapitolách, teplota je klíčovým faktorem přímo ovlivňujícím životní projevy parazitů. Teplota má ovšem vliv nejen na chování parazitů, ale také na jejich mezihostitele (měkkýše).

Průnik patogenů do těla savců může indukovat zvýšení teploty těla (Kluger 1979). Podobný fyziologický jev byl zjištěn i u ptáků, plazů, obojživelníků, ryb a některých druhů bezobratlých. V těchto případech je zvýšení teploty těla napadeného organismu popisováno jako obranná reakce na přítomnost mikroorganismů (Bernheim a Kluger 1976; Myhre a kol.

1977; Bronstein a Conner 1984; McClain a kol. 1988; Carruthers a kol. 1992; Watson a kol. 1993; Woodhams a kol. 2003).

Měkkýši jako studenokrevní živočichové svoji teplotu těla měnit nemohou. Byly u nich ovšem zjištěny různé teplotní preference v závislosti na stavu parazitace. Podle Lillywhite a kol. (1973) by změny v teplotních preferencích hostitele za přítomnosti parazitických stádií motolic mohly být považovány za typickou odpověď hostitele na přítomnost patogenů. Různé teplotní preference měkkýšů totiž způsobují změny v biologii cercárií (DeWitt 1965). Na druhou stranu však mohou sami parazité ovlivňovat teplotní preference svých hostitelů a zároveň mohou mít vliv i na délku jejich života (Minchella a kol. 1985; Lefcort a Bayne 1991; Żbikowska 2004b,c).

Żbikowska (2004a,b) zjišťovala, zda mohou být termální preference měkkýše ovlivňovány právě přítomností motolic. Potvrdila, že infekce motolicemi má statisticky významný vliv na to, jakou teplotu měkkýši upřednostňují.

Při pokusu s teplotním gradientem Żbikowska (2005) zjistila, že neparazitovaní měkkýši migrovali do teplejších míst častěji než jedinci parazitovaní. Fakt, že neparazitovaní jedinci jednoznačně upřednostnili místa o vyšší teplotě než jedinci parazitovaní, vysvětluje jako pravděpodobný důsledek poměrně vysoké tolerance měkkýšů ke zvýšené okolní teplotě. Tuto hypotézu podpořily výsledky získané při udržování měkkýšů v konstantní teplotě 25°C, kde neparazitovaní jedinci přežívali značně delší dobu než jedinci infikovaní. Nižší tolerance parazitovaných měkkýšů ke zvyšující se okolní teplotě prostředí byla popsána Bayenem a Locherem (1987) a Huxhamem a kol. (1993). Rovněž Miller a Schmid-Hempel (1993) prokázali, že infikované živočichové jednoznačně preferují chladnější oblasti mikrohabitatů ve svém přirozeném prostředí. Blankespoor a kol. (1989) dokázali, že redukce teploty pomáhá infikovaným hostitelům přežít delší dobu. Webee a James (1972) zjistili, že u měkkýšů udržovaných v nižších teplotách může dokonce dojít k vymizení infekce.

Velmi zajímavou skupinu v pokusu Żbikowské (2005) však tvořili měkkýši nakažení. Ve skupině měkkýšů infikovaných motolicemi *Diplostomum pseudospathaceum* a *Plagiorchis elegans* byly nalezeny značné odlišnosti mezi jedinci, u kterých docházelo k vyplouvání cercárií, a ostatními hostiteli, kteří cercárie nevylučovali. Nakažení měkkýši, kteří neprodukovali cercárie, upřednostňovali teploty podobné těm, které preferovali neparazitovaní jedinci. Avšak jejich schopnost přežít v konstantní teplotě 25°C byla mnohem nižší než u neinfikovaných jedinců. Naopak měkkýši produkující cercárie si vybírali místa o nižší teplotě než ti, kteří cercárie neprodukovali (Żbikowska 2005).

Tato zjištění podporují domněnku, že chování hostitelských jedinců je ovlivněno v důsledku vývoje parazitických stádií. Důvodem, proč nakažení měkkýši preferují nižší teploty, může být skutečnost, že při těchto teplotách nedochází k tak intenzivnímu vývoji larválních stádií, a tím se zároveň snižuje rychlost vyplouvání cercárií (Žbikowska 2004a,b; 2005; Poulin a Mouritsen 2006). Rovněž při nižších teplotách dochází k méně intenzivnímu poškození epitelu měkkýšů vyplouvajícími cercáriemi, které hostiteli při opouštění způsobují drobná zranění (Wilson a Denison 1980; Amen a kol. 1992; Jokela a kol. 1999). Žbikowska (2004a,b, 2005) neprokázala korelaci mezi stupněm přežívání měkkýšů a množstvím vyprodukovaných cercárií, ale prokázala silnou negativní korelaci mezi přežíváním měkkýšů a rychlostí produkce cercárií, což podporuje tuto domněnku.

Preference nižších teplot infikovanými měkkýši by proto bylo možné považovat za adaptivní chování mezihostitelů samotných. Jak však bylo uvedeno v předešlé kapitole, cercárie přežívají ve vodním prostředí delší dobu při nižších teplotách (Poulin a Mouritsen 2006). Je tedy otázkou, zda-li upřednostňování mikrohabitatů s nižšími teplotami hostiteli (měkkýši) je vskutku jejich adaptivním chováním a není způsobeno manipulací motolicemi, protože nižší teploty zvýhodňují transmissi cercárií do okolí (Poulin 2006).

Ewald (1994) nabízí tři možné příčiny odlišností mezi infikovanými a zdravými jedinci: 1. Může jít o prostý důsledek patologických procesů parazita postrádající jakékoliv adaptivní hodnoty. 2. Může jít o zvýhodnění transmise parazitů do dalších hostitelů. 3. Jde o efekt hostitele, který chce eliminovat parazita ve svém těle. Poslední dva body bychom mohli považovat za nejpravděpodobnější vysvětlení zjištěných odlišností mezi hostiteli.

Z výše uvedených údajů je zřejmé, že přítomnost studovaných druhů motolic v tělech měkkýšů indukuje změny v jejich teplotních preferencích a zároveň, že teplota a druh infekce mají vliv na přežívání měkkýše (Žbikowska 2004a,b, 2005).

Další studie tohoto typu by nám mohly pomoci objasnit zákonitosti vlivu teploty na první mezihostitele motolic, a to i v závislosti na stupni a druhu parazitace. Rovněž problematika vzájemných vztahů mezi hostiteli a parazity v závislosti na teplotě není dosud uspokojivě prozkoumána. Také stále nebylo spolehlivě kvantifikováno, do jaké míry mají motolice vliv na schopnost přezimování měkkýšů či jejich schopnost přežít v extrémních teplotách v letních měsících. Dosud rovněž nebylo prozkoumáno, zda-li mohou hostitelé aktivně ovlivnit dynamiku produkce cercárií a intenzitu jejich vyplouvání. Okolnosti vymizení infekcí jsou zatím nejasné a údaje týkající se tohoto fenoménu jsou omezené na ojedinělé studie.

2.9. Cerkárie a změny klimatu

Zmíněné experimentální studie potvrzují, že životnost cercárií je limitována zásobami energie a přímo koreluje se stářím cercárií. Oba tyto aspekty však, společně s produkcí cercárií v měkkýši, podléhají vlivům okolní teploty, která je zřejmě významným faktorem určujícím úspěšnost parazitů (Pflüger 1980; Pflüger a kol. 1984; Evans 1985; Shostak a Esch 1990; Lo a Lee 1996; Taskinen 1997; Umadevi a Madhavi 1997; McCarthy 1999; Mouritsen 2002; Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006).

Globální změny v teplotě by proto mohly ovlivnit infekční dynamiku larválních stádií řady motolic (Poulin a Mouritsen 2006). Jako následek globálního oteplování totiž očekáváme, že povrchové teploty vody a vzduchu se budou zvyšovat o několik stupňů během následujících desetiletí, a to v celosvětovém rozsahu (Vaughan a kol. 2003; Phoenix a Lee 2004; Poulin a Mouritsen 2006).

Nedávno zveřejněné studie také upozorňují na to, že klimatické změny mohou ovlivnit i zeměpisné rozšíření parazitárních onemocnění s potenciálně závažnými důsledky pro jejich hostitele (Yilma a Malone 1998; Bossaert a kol. 1999; Marcogliese 2001; Harvell a kol. 2002; Mouritsen a Poulin 2002a; Moodley a kol. 2003; Lafferty a kol. 2004; Poulin 2006; Poulin a Mouritsen 2006). Na druhou stranu by nám vysoká citlivost cercárií na teplotní změny mohla pomoci při monitorování ekologických důsledků klimatických změn v prostředí, ve kterém žijeme.

3. ZÁVĚR

Na základě údajů získaných při přípravě předložené literární rešerše bych se ve své magisterské práci chtěla zaměřit na studium životních strategií vývojových stádií motolic, přičemž ústředním bodem bude **studium produkce cercárií v měkkýši ve vztahu k teplotě**.

1) Prvním krokem bude studium produkce cercárií v jednotlivých ročních obdobích. Půjde o zjištění, zda jednotlivé druhy motolic produkují cercárie během roku rovnoměrně, či svou produkci soustřeďují do určitého časového období, spojeného s výskytem dalších hostitelů (pozdní léto s nejvyššími teplotami). Cílem této studie bude získat odpovědi na následující otázky: Je produkce cercárií v měkkýši během roku konstantní nebo se mění v závislosti na teplotě prostředí? Mění se velikost cercárií během roku nebo je konstantní? Existuje vztah mezi produkcí cercárií a jejich velikostí?

2) Mým dalším cílem bude zhodnotit a kvantifikovat, jaký vliv mají na produkci cercárií (množství vyplavaných cercárií) stresové podmínky, při kterých jsou měkkýši převáženi do laboratoře (viz kapitola 2.6.), kde jsou následně vyšetřováni na přítomnost motolic. Půjde o měření produkce cercárií v určitých časových intervalech v přirozeném prostředí, abych tak eliminovala vliv stresu na produkci. Výsledky pak porovnam s naměřenou produkcí v laboratorních podmínkách. Tato zjištění mi umožní lepší interpretaci údajů o produkci během roku (bod č. 1). Cílem bude získat odpověď na tuto otázku: Liší se produkce cercárií v přirozených podmínkách (rybník) od produkce v laboratoři? Odpověď umožní zjistit, jakou roli hraje stres hostitele a teplotní šok na vyplouvání cercárií.

3) Vzhledem k významné roli teploty při přenosu motolic do dalších hostitelů (viz kapitola 2.4.), bude mým dalším cílem experimentálně zjistit závislost produkce cercárií na teplotě a schopnost přežívání a infektivitu u modelových druhů cercárií při různých teplotách (10, 20 a 30°C).

4) Dalším pokusem bych chtěla zjistit, jaký vliv má teplota na vývoj cercárií v měkkýši, tzn. při jakých teplotách se vývoj cercárií v měkkýši zastavuje a za jak dlouhý časový úsek se opět produkce cercárií nastartuje při změně teploty. Další částí tohoto pokusu

bude charakteristika stádií, ve kterých motolice v měkkýši přečkávají zimní období (pitva měkkýšů z přirozeného prostředí).

Pro realizaci výše zmíněných pokusů byla jako modelový druh vybrána plovatka bahenní – *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), která je jedním z nejrozšířenějších vodních plžů střední Evropy (Jackiewicz 2000; Glöer 2002). Zároveň je nejhojnějším druhem na lokalitách, kde budou studie prováděny. Druhové spektrum motolic v plovatce bahenní je dobře prozkoumané a cercárie jsou snadno identifikovatelné (Žďárská 1963; Balůsek a kol. 1973; Našincová 1992; Faltýnková; 2002, 2005; Faltýnková a Hass 2006; Faltýnková a kol. 2007).

Jako modelové druhy budou sloužit motolice *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) (oba druhy z čeledi Plagiorchiidae) a *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadowska, 1984 (čeleď Diplostomidae), které se na zkoumaných lokalitách vyskytují v nejhojnějším počtu. Každý z těchto druhů má odlišný průběh životního cyklu a lze tedy porovnat, zda se liší strategie vyplouvání cercárií v závislosti na typu dalšího meziphostitele. *O. ranae* a *P. elegans* využívají jako druhé meziphostitele larvy vodního hmyzu a také měkkýše, zatímco cercárie *D. pseudospathaceum* infikují ryby. Definitivními hostiteli v případě druhů *P. elegans* a *D. pseudospathaceum* jsou ptáci a u motolice *O. ranae* obojživelníci (Yamaguti 1975; Sitko a kol. 2006).

4. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Allgöwer, R. 1995. Zerkariendermatitis – ein Warnsignal für zunehmende Gewässer-eutrophierung? *Limnologie Aktuell* 7: 193-203.
- Amen, A.I., Baggen, J.M.C., Bezemer, P.D., Jong-Bring, M. 1992. Modulation of the activity of the internal defense system of the pond snail *Lymnaea stagnalis* by the avian schistosome *Trichobilharzia ocellata*. *Parasitology* 104: 33-40.
- Anderson, R.M. 1993. Platyhelminthes – Trematoda. *In: Reproductive Biology of Invertebrates*, Adiyodi, K.G. a Adiyodi, R.G. (editoři). John Wiley & Sons, Chichester, U.K., pp 144-195.
- Anderson, R.M., Whitfield, P.J. 1975. Survival characteristics of the free-living cercarial population of the ectoparasitic digenean *Transversotrema patialensis* (Soparker, 1924). *Parasitology* 70: 295-310.
- Anderson, R.M., Whitfield, P.J, Mills, C.A. 1977. An experimental study of the population dynamics of an ectoparasitic digenean *Transversotrema patialense*: the cercarial and adult stages. *Journal of Animal Ecology* 46: 555-580.
- Artur, W. 1982. Control of shell shape in *Lymnaea stagnalis*. *Heredity* 49: 153-161.
- Ash, H.L. 1972. Rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata*: control by illumination. *Experimental Parasitology* 31: 350-355.
- Ataev, G.L. 1991. Temperature influence on the development and biology of rediae and cercariae of *Philophthalmus rhionica* (Trematoda). *Parazitologiya* 25: 349-359 (in Russian).
- Austin, F.G., Stirewalt, M.A., Danzinger, R.E. 1972. *Schistosoma mansoni*: stimulatory effect of rat skin lipid fractions on cercarial penetration behavior. *Experimental Parasitology* 31: 221-224.
- Balúsek, J., Vojtek, J. 1973. Příspěvek k poznání našich cercárií. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis* 14: 3-43.
- Barbosa, F.S., Coelho, M.V., Dobbin, J.E. 1954. Vector characters of host of *Schistosoma mansoni* in northeastern Brazil. II. Duration of infection and elimination of cercariae in *Australorbis glabratus*. *Publicações Avulsas Instituto Aggeu Magalhães* 3: 79-92.
- Bayne, C.J., Locher, E.S., 1987. Survival within the snail host. *In: The Biology of Schistosomes: From Genes to Latrines*, Rollinson, D., Simpson, A.J.G. (editoři). Academic Press, London, U.K., pp. 321-346.

- Becker, V. 1980. Metabolic interrelationship of parasitic trematodes and molluscs, especially *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria glabrata*. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 63: 101-111.
- Beer, S.A., German, S.M. 1993. Ecological prerequisites of worsening of the cercariosis situation in cities of Russia (Moscow Region as an example). *Parazitologiya* 27: 441-449 (in Russian).
- Bernheim, H.A., Kluger, M.J. 1976. Fever and antipyresis in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *American Journal of Physiology* 231: 198-203.
- Blankespoor, H.D., Babiker, S.M., Blankespoor, C.L., 1989. Influence of temperature on the development of *Schistosoma haematobium* in *Bulinus truncatus*. *Journal of Medical Applied Malacology* 1: 123-131.
- Boray, J.C. 1969. Experimental fascioliasis in Australia. *Advances in Parasitology* 7: 95-210.
- Bossaert, K., Lonneux, J.F., Losson, B., Peeters, J. 1999. Fasciolosis incidence forecast in Belgium by means of climatic data. *Annales de Médecine Vétérinaire* 143: 201-211.
- Briers, R.A. 2003. Range limits and parasite prevalence in a freshwater snail. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270: 178-180.
- Bronstein, S.M., Conner, W.E. 1984. Endotoxin-induced behavioral fever in the Madagascar cockroach, *Gromphadorina portentosa*. *Journal of Insect Physiology* 30: 327-330.
- Brooks, D.R., McLennan, D.A. 1993. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., U.S.A., 429 pp.
- Brown, K.M., Leathers, B.K., Minchella, D.J. 1988. Trematode prevalence and the population dynamics of freshwater pond snails. *American Midland Naturalist* 120: 289-301.
- Bush, A.O., Fernandez, J.W., Esch, G.W., Seed, J.R. 2001. *Perspectives in parasitology: the Ecology and Diversity of Parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 566 pp.
- Carruthers, R.I., Larkin, T.S., Firstencel, H. 1992. Influence of thermal ecology on the mycosis of a rangeland grasshopper. *Ecology* 73: 190-204.
- Combes, C. 1991. Ethological aspects of parasite transmission. *American Naturalist* 138: 866-880.
- Combes, C. 2001. *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, U.S.A., 728 pp.
- Combes, C., Bartoli, P., Théron, A. 2002. Trematode transmission Strategies. *In: The Behavioural Ecology of Parasites* (Lewis, E.E., Cambel, J.F., Sukhdeo, M.V.K., eds.). Oxford University Press, U.K., pp. 1-12.

- Combes, C., Fournier, A., Moné, H., Théron, A. 1994. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology* 109: 3-13.
- Combes, C., Théron, A. 2000. Metazoan parasites and resource heterogeneity: constraints and benefits. *International Journal for Parasitology* 30: 299-304.
- Cort, W.W., Hussey, K.L., Ameel, D.J. 1960. Seasonal fluctuations in larval trematode infections in *Stagnicola emarginata angulata* from *Phragmites* flats on Douglas lake. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington* 27: 11-12.
- Crews, A.E., Esch, G.W. 1986. Seasonal dynamics of *Halipegus occidualis* (Trematoda: Hemiruridae) in *Helisoma anceps* and its impact on fecundity of the snail host. *Journal of Parasitology* 72: 646-651.
- Cribb, T.H., Bray, R.A., Olson, P.D., Littlewood, D.T.J. 2003. Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny. *Advances in Parasitology* 54: 197-254.
- Crofton, H.D. 1971a. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* 62: 179-193.
- Crofton, H.D. 1971b. A model for host-parasite relationships. *Parasitology* 63: 343-364.
- Curtis, L.A. 1987. Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. *Science* 235: 1509-1511.
- Curtis, L.A. 1990. Parasitism and the movements of intertidal gastropod individuals. *Biological Bulletin (Woods Hole)* 179: 105-112.
- Dayton, P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 45: 137-159.
- De Gentile, L., Picot, H., Bourdeau, P., Bardet, R., Kerjan, A., Piriou, M., Le Guennic, A., Bayssade-Dufour, C., Chabasse, D., Mott, K.E. 1996. La dermatite cercarienne en Europe: un problème de santé publique nouveau? *WHO Bulletin*. 74: 159-163.
- DeWitt, W.B., 1965. Effects of temperature on penetration of mice by cercariae of *Schistosoma mansoni*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 14: 579-580.
- Dogiel, V.A., 1964: *General Parasitology*, Oliver and Boyd, Edinburgh, U.K., 516 pp.
- Dönges J. 1968. Der Beweis potentiell unbeschränkter Generationsfolge bei Redien von *Isthmiophora melis* (Trematoda, Echinostomatidae) durch das Transplantationsexperiment. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Innsbruck* 32: 550-558.
- Esch, G.W., Barger, M.A., Fellis, J.K. 2002. The transmission of digenetic trematodes: style, elegance, complexity. *Integrative and Comparative Biology* 42: 304-312.

- Esch, G.W., Curtis, L.A., Barger, M.A. 2001. A perspective on the ecology of trematode communities an snails. *Parasitology* 123: 57-75.
- Evans, N.A. 1985. The influence of environmental temperature upon transmission of the cercariae of *Echinostoma liei* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 90: 269-275.
- Evans, N.A., Gordon, D.M., 1938. Experimental studies on the transmission dynamics of the cercariae of *Echinoparyphium recurvatum* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 87: 167-174.
- Ewald, P.W., 1994. *Evolution of Infectious Diseases*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 298 pp.
- Faltýnková, A. 2002. Biology of developmental stages of trematodes from aquatic molluscs. MSc. Thesis, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 60 pp.
- Faltýnková, A., 2005. Larval trematodes (Digenea) in molluscs from small water bodies near České Budějovice, Czech Republic. *Acta Parasitologica* 50: 49-55.
- Faltýnková, A., Haas, W. 2006. Larval trematodes in freshwater molluscs from Elbe to Danube rivers (South-East Germany): before and today. *Parasitology Research* 99: 572-582.
- Faltýnková, A., Našincová, V., Kablásková, L. 2007. Larval trematodes (Digenea) of the great pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) (Gastropoda: Pulmonata) in Central Europe: A survey of species and key to their identification. *Parasite* 14: 39-51.
- Feiler, W., Haas, W. 1988a. Host-finding in *Trichobilharzia ocellata* cercariae: swimming and attachment to the host. *Parasitology* 96: 493-505.
- Feiler, W., Haas, W. 1988b. *Trichobilharzia ocellata*: chemical stimuli of duck skin for cercarial attachment. *Parasitology* 96: 507-517.
- Fenton, A., Hudson, P.J. 2002. Optimal infection strategies: should macroparasites hedge their bets? *Oikos* 96: 92-101.
- Ferrell, D.L., Negovetich, N.J. Wetzel, E.J. 2001. Effect of temperature on the infectivity of metacercariae of *Zygocotyle lunata* (Digenea: Paramphistomidae). *Journal of Parasitology* 87: 10-13.
- Fernandez, J., Esch, G.W. 1991. Effect of parasitism on the growth rate of the pulmonate snail *Helisoma anceps*. *Journal of Parasitology* 77: 937-944.
- Fredensborg, B.L., Mouritsen, K.N., Poulin, R. 2005. Impact of trematodes on host survival and population density in the intertidal gastropod *Zeacumantus subcarinatus*. *Marine Ecology Press Series* 290: 109-117.

- Fried, B., Graczyk, T.K. 1997. *Advances in Trematode Biology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, U.S.A., 466 pp.
- Fried, B., Eyster, L.S., Pechenik, J.A. 1998. Histochemical glycogen and neutral lipid in *Echinostoma trivolvis* cercariae and effects of exogenous glucose on cercarial longevity. *Journal of Helminthology* 72: 83-85.
- Fried, B., Ponder, E.L. 2003. Effects of temperature on survival, infectivity and *in vitro* encystment of the cercariae of *Echinostoma caproni*. *Journal of Helminthology* 77: 235-238.
- Galaktionov, K.V., Dobrovolskij, A.A. 2003. *The Biology and Evolution of Trematodes*. Kluwer Academic Publishers, Dodrecht, The Netherlands, 620 pp.
- Gibson, D.I., Bray, R.A. 1994. The evolutionary expansion and host-parasite relationships of the Digenea. *International Journal for Parasitology* 24: 1213-1226.
- Giovannola, A. 1936. Inversion in the periodicity of emission of cercariae from their snail hosts by reversal of light and darkness. *Journal of Parasitology* 22: 292-295.
- Glöer, P. 2002. *Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas*. Conch Books. Hackenheim, Germany, 327 pp.
- Gorbushin, A.M. 1997. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 77: 785-800.
- Gorbushin, A.M., Levakin, I.A. 1999. The effect of trematode parthenitae on the growth of *Onoba aculeus*, *Littorina saxatilis* and *L. obtusa* (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 273-279.
- Graefe, G.W., Burkert, D.G. 1972. Zur Lokomotionsmechanik von Diplostomatiden- und Echinostomatiden-Cercarien (Trematoda). *Zoologischer Anzeiger* 188: 366-369.
- Granzer, M., Haas, W. 1986. The chemical stimuli of human skin surface for the attachment response of *Schistosoma mansoni* cercariae. *International Journal of Parasitology* 16: 575-579.
- Gutierrez, A., Yong, M., Perera, G., Sanchez, J., Theron, A. 2002. *Fasciola hepatica* (Trematoda: Digenea): its effect on the life history traits of *Pseudosuccinea columella* (Gastropoda: Lymnaeidae), an uncommon interaction. *Parasitology Research* 88: 535-539.
- Haas, W. 1992. Physiological analysis of cercarial behavior. *Journal of Parasitology* 78: 243-255.

- Haas, W. 1994. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology* 109: 15-29.
- Haas, W. 2000. The behavioral biology of echinostomes. *In: Echinostomes as experimental Models for Biological Research*, Fried, B., Graczyk, T.K. (editoři) Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Germany, pp. 175-196.
- Haas, W. 2003. Parasitic worms: strategies of host finding, recognition and invasion. *Zoology* 106: 349-364.
- Haas, W., Grabe, K., Geis, C., Päch, T., Stoll, K., Fuchs, M., Haberl, B., Loy, C. 2002a. Recognition and invasion of human skin by *Schistosoma mansoni* cercariae: The key-role of L-arginine. *Parasitology* 124: 153-167.
- Haas, W., Granzer, M., Brockelman, C. 1990a. Finding and recognition of the bovine host by the cercariae of *Schistosoma spindale*. *Parasitology Research* 76: 343-350.
- Haas, W., Haberl, B., Kalbe, M., Körner. 1995a. Snail-host finding by miracidia and cercariae: chemical host cues. *Parasitology Today* 11: 468-472.
- Haas, W., Haberl, B. 1997. Host recognition by trematode miracidia and cercariae. *In: Advances in Trematode Biology*, Fried, B., Graczyk, T.K. (editoři) CRS Press, Boca Raton, Florida, U.S.A., pp. 197-227.
- Haas, W., Schmitt, R. 1982a. Characterization of chemical stimuli for the penetration of *Schistosoma mansoni* cercariae. I. Effective substances, host specificity. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 66: 293-307.
- Haas, W., Schmitt, R. 1982b. Characterization of chemical stimuli for the penetration of *Schistosoma mansoni* cercariae. II. Conditions and mode of action. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 66: 309-319.
- Haas, W., van de Roemer, A. 1998. Invasion of the vertebrate skin by cercariae of *Trichobilharzia ocellata*: penetration processes and stimulating cues. *Parasitology Research* 84: 787-795.
- Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, A.P., Ostfeld, R.S., Samuel, M.D. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296: 2158-2162.
- Hay, K.B., Fredensborg, B.L., Poulin, R. 2005. Trematode-induced alterations in shell shape of the mud snail *Zeacumantus subcarinatus* (Prosobranchia: Batillariidae). *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 85: 989-992.

- Hechinger, R.F., Lafferty, K.D. 2005. Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proceedings of The Royal Society of London B, Biological Sciences* 272: 1059-1066.
- Hechinger, R.F., Lafferty K.D., Huspeni, T.C., Brooks, A.J., Kuris, A.M. 2007. Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationship between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia* 151:82-92.
- Hodasi, J.K.M. 1972. The output of cercariae of *Fasciola hepatica* by *Lymnaea truncatula* and the distribution of metacercariae on grass. *Parasitology* 64: 53-60.
- Holmes, J.C. 1961. Effect of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformes dubius* (Acanthocephala), I. General effects and comparison with crowding. *Journal of Parasitology* 47: 209-216.
- Holmes, J.C. 1962: Effect of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformes dubius* (Acanthocephala), II. Effect on growth. *Journal of Parasitology* 48: 87-96.
- Horák, P., Kolářová, L., Dvořák, J. 1998. *Trichobilharzia regenti* n. sp. (Schistosomatidae, Bilharziellinae), a new nasal schistosomes from Europe. *Parasite* 5: 349-357.
- Hudson P.J., Dobson A.P., Lafferty K.D. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 381-385.
- Hudson, P.J., Greenman, J. 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 387-390.
- Hurd, H. 2001. Host fecundity reduction: a strategy for damage limitation? *Trends in Parasitology* 17: 363-368.
- Huxham, M., Raffaelli, D., Pike, A. 1993. The influence of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Platyhelminthes) infections on the survival and fecundity of *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia); an ecological approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 168: 223-238.
- Huxham, M., Raffaelli, D., Pike, A. 1995. The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchiata) in the Ethen estuary, north-east Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185: 1-17.
- Cheng, T.C. 1971. Enhanced growth as a manifestation of parasitism and shell deposition in parasitized mollusks. *In: Aspects of the biology of symbiosis*, T. C. Cheby (editor). University Park Press, Baltimore, Maryland, U.S.A., pp. 103-137.
- Jackiewicz, M. 2000. *Błotniarki Europy*. Wydawnictwo Kontekst. Poznań, Polsko, 116 pp.

- Jokela, J., Lively, C.M. 1995. Parasites, sex, and early reproduction in mixed populations of fresh water snails. *Evolution* 49: 1268-1271.
- Jokela, J., Lively, C.M. 1995. Spatial variation in infection by digenetic trematodes in a population of freshwater snails (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* 103: 509-517.
- Jokela, J., Lively, C.M., Taskinen, J., Peters, A.D. 1999. Effect of starvation on parasite-induced mortality in fresh-water snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* 119: 320-325.
- Jonsson, P.R., Andre, C. 1992. Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermae* I. *Ophelia* 36: 151-157.
- Jourdane, J., Théron, A. 1987. Larval development: Eggs to cercariae. In: The biology of schistosomes: from genes to latrines, Rollison, D. and Simpson A.J.G. (editoři). Academic Press, London, U.K., pp. 83-113.
- Karvonen, A., Kirsi, S., Hudson, P.J., Valtonen, E.T. 2004. Patterns of cercarial production from *Diplostomum spathaceum*: terminal investment or bet hedging? *Parasitology* 129: 87-92.
- Karvonen, A., Paukku, S., Valtonen, E.T., Hudson, P. 2003. Transmission, infectivity and survival of *Diplostomum spathaceum* cercariae. *Parasitology* 127: 217-224.
- Karvonen, A., Savolainen, M., Seppala, O. 2006. Dynamics of *Diplostomum spathaceum* infection in snail hosts at a fish farm. *Parasitology Research* 99: 341-345.
- Kassai, T. 1999. Veterinary Helminthology. Butterworth-Heinemann, Oxford, U.K., 260 pp.
- Kearn, G.C. 1998. Parasitism and the Platyhelminthes. Chapman & Hall, London, U.K., 544 pp.
- Keas, B.E., Blankerspoor, H.D. 1997. The prevalence of cercariae from *Stagnicola emarginata* (Lymnaeidae) over 50 years in northern Michigan. *Journal of Parasitology* 83: 536-540.
- Keas, B.E., Esch, G.W. 1997. The effect of diet and reproductive maturity on the growth and reproduction of *Helisoma anceps* (Pulmonata) infected by *Halipegus occidualis* (Trematoda). *Journal of Parasitology* 83: 96-104.
- Khan, R.A. 1991. Influence of pollution on parasites of aquatic animals. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 66: 49-51.
- Khan, R.A., Thulin, J. 1991. Influence of pollution on parasites of aquatic animals. *Advances in Parasitology* 30: 201-238.

- Kluger, M.J. 1979. Phylogeny of fever. *Federation Proceedings* 38: 30-34.
- Kolářová, L., Horák, P., Fajtrlík, K. 1992. Cercariae of *Trichobilharzia szidati* Neuhaus, 1952 (Trematoda: Schistosomatidae): the causative agent of cercarial dermatitis in Bohemia and Moravia. *Folia Parasitologica* 39: 399-400.
- Krist, A.C. 2000. Effect of digenean parasite *Proterometra macrostoma* on host morphology in the freshwater snail *Elimia livescens*. *Journal of Parasitology* 86: 262-267.
- Krist, A., Lively, C.M. 1998. Experimental exposure of juvenile snail (*Potamopyrgus antipodarum*) to infection by trematode larvae (*Microphallus* sp.): infectivity, fecundity compensation, and growth. *Oecologia* 116: 575-582.
- Lafferty, K.D. 1993. Effects of parasitic castration on growth, reproduction, and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Marine Ecology Progress Series* 96: 229-237.
- Lafferty, K.D. 1993. The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes where parasitism is high. *Oikos* 68: 3-11.
- Lafferty K.D. 1999. The Evolution of Trophic Transmission. *Parasitology Today* 15: 111-115.
- Lafferty, K.D., Morris, A.K. 1996. Altered behaviour of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. *Ecology* 77: 1390-1397.
- Lafferty, K.D., Porter, J.W., Ford, S.E. 2004. Are diseases increasing in the oceans? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 31-54.
- Lefcort, H., Bayne, C.J. 1991. Thermal preference in resistant and susceptible strains of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda) exposed to *Schistosoma mansoni* (Trematoda). *Parasitology* 103: 357-362.
- Lewis, P.D. 1974. Helminths of terrestrial molluscs in Nebraska 2. Life-cycle of *Leucochloridium variae* McIntosh, 1932 (Digenea: Leucochloridiidae). *Journal of Parasitology* 60: 251-255.
- Lillywhite, H.B., Licht, P., Chelgren, P., 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad *Bufo boreas*. *Ecology* 52: 357-383.
- Lo, C.T., Lee, K.-M. 1996. Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*). *Journal of Parasitology* 82: 347-350.
- Loker, E.S. 1983. A comparative study of the life-histories of mammalian schistosomes. *Parasitology* 87: 343-369.

- MacKenzie, K. Williams, H.H; Williams, B., McVicar, A.H, Siddall R.1995. Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Advances in Parasitology* 35: 85-114.
- Marcogliese, D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1331-1352.
- McCarthy, A.M. 1990. Experimental observations on the specificity of *Apatemon* (*Australapatemon*) *minor* (Yamaguti 1933) (Digenea: Strigeidae) toward leech (Hirudinea) second intermediate hosts. *Journal of Helminthology* 64: 161-167.
- McCarthy, A.M. 1999. The influence of temperature on the survival and efectivity of the cercariae *Echinoparyphium recurvatum* (Digenea: Echinostomatidae). *Parasitology* 118: 383-388.
- McCarthy, H.O., Fitzpatrick, S., Irwin, S.W.B. 2000. A transmissible trematode affects the direction and rythm of movements in a marine gastropod. *Animal Behaviour* 59: 1161-1166.
- McCarthy, H.O., Fitzpatrick, S.M., Irwin, S.W.B. 2002. Life history and life cycles: production and behavior of trematode cercariae in relation to host exploitation and next-host characteristics. *Journal of Parasitology* 88: 910-918.
- McCarthy, H.O., Fitzpatrick, S.M., Irwin, S.W.B. 2004. Parasite alternation on host shape: a quantitative approach to gigantism helps elucidate evolutionary advantages. *Parasitology* 128: 7-14.
- McClain, E., Magnuon, P., Warner, S.J. 1988. Behavioural fever in a Namib Desert tenebrionid beetle, *Onymacris plana*. *Journal of Insect Physiology* 34: 279-284.
- McCurdy, D.G., Boates, J.S., Forbes, M.R. 2000. Spatial distribution of the intertidal snail *Ilyanassa obsoleta* in relation to parasitism by two species of trematode. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1137-1143.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46: 355-393.
- Meuleman, E.A. 1972. Host-parasite interrelationships between the freshwater pulmonate *Biomphalaria pfeifferi* and the trematode *Schistosoma mansoni*. *Netherlands Journal of Zoology* 22: 355-427.
- Miller, C.B., Schmid-Hempel, P. 1993. Exploitation of cold temperature as defence against parasitoids in bumblebees. *Nature* 363: 65-67.

- Miller, A.A., Poulin, R. 2001. Parasitism, movements and distribution of the snail *Diloma subrostrata* (Trochidae) in a soft-sediment intertidal zone. *Canadian Journal of Zoology* 79: 2029-2035.
- Minchella, D.J., Leathers, B.A., Brown, K.M., McNair, J.N. 1985. Host and parasite counteradaptations: an example from a freshwater snail. *American Naturalist* 126: 843-853.
- Moodley, I., Kleinschmidt, I., Sharp, B., Craig, M., Appleton, C. 2003. Temperature – suitability maps for schistosomiasis in South Africa. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 97: 617-627.
- Moore, J. 2002. Parasites and the behavior of animals. Oxford, Oxford University Press, U.K., 315 pp.
- Mouritsen, K.M., 2002. The *Hydrobia ulvae* – *Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water-pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity. *Journal of Helminthology* 76: 341-347
- Mouritsen, K.N., Jensen, K.T. 1994. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egggestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 53-66.
- Mouritsen, K.N., Jensen, K.T. 1997. Parasite transmission between soft-bottom invertebrates: temperature mediated infection rates and mortality in *Corophium volutarum*. *Marine Ecology Progress Series* 151: 123-134.
- Mouritsen, K.N., Poulin, R. 2002. Parasitism, community structure and biodiversity an intertidal ecosystems. *Parasitology* 124: 1101-1117.
- Myhre, K., Cabanac, M., Myhre, G. 1977. Fever and behavioral temperature regulation in the frog *Rana esculenta*. *Acta Physiologica Scandinavica* 101: 219-229.
- Našincová, V. 1986. Contribution to the distribution and the life history of *Echinostoma revolutum* (Trematoda) in Central Europe. *Věstník Československé společnosti zoologické* 50: 70-80.
- Našincová, V. 1991. The life cycle of *Echinostoma bolschewense* (Kotova, 1939) (Trematoda: Echinostomatidae). *Folia Parasitologica* 38: 143-154.
- Našincová, V. 1992. Vývojová stádia motolic v našich vodních plžích a vývojové cykly vybraných druhů čeledí Omphalometridae a Echinostomatidae. Kandidátská disertační práce, Parazitologický ústav ČSAV, České Budějovice, Czech Republic, 268 pp.

- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Pechenik, J.A., Fried, B. 1995. Effect of temperature on survival and infectivity of *Echinostoma trivolvis*: a test of the energy limitation hypothesis. *Parasitology* 111: 373-378.
- Pflüger, W. 1980. Experimental epidemiology of schistosomiasis: I. The prepatent period and cercarial production of *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria* snails at various constant temperatures. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 63: 159-170.
- Pflüger, W., Roushdy, M.Z., El Emam, M. 1984. The prepatent period and cercarial production of *Schistosoma haematobium* in *Bulinus truncatus* (Egyptian field strains) at different constant temperatures. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 63: 159-169.
- Phoenix, G.K., Lee, J.A. 2004. Predicting impacts of Arctic climate change: past lessons and future challenges. *Ecological Research* 19: 65-74.
- Pietroock, M., Marcogliese, D.J. 2003. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in Parasitology* 4: 45-47.
- Pokora, Z. 1994. Investigations on somatic growth dynamics of the juvenile snails *Lymnaea stagnalis* (Pulmonata: Basommatophora) in conditions of experimental infection with parthenites of trematode *Opisthio glyphae ranae* (Digenea: Plagiorchiida). *Wiadomości Parazytologiczne* 40: 253-263.
- Poulin, R. 1992. Toxic pollution and parasitism in freshwater fish. *Parasitology Today* 8: 58-61.
- Poulin, R. 1995. "Adaptive" changes in the behaviour of parazitized animals: a critical review. *International Journal for Parasitology* 25: 1371-1383.
- Poulin, R. 1996. The evolution of life history strategies in parasitic animals. *Advances in Parasitology* 37: 107-134.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites. From Individuals to Communities*. Chapman and Hall, London, U.K., 212 pp.
- Poulin, R. 2006. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology* 132: 143-151.
- Poulin, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 332 pp.
- Poulin, R., Mouritsen, K.N. 2003. Large-scale determinants of trematode infections in intertidal gastropods. *Marine Ecology Progress Series* 254: 187-198.

- Poulin, R., Mouritsen, K.N. 2006. Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystems. *Journal of Helminthology* 80: 183-191.
- Probst, S., Kube, J. 1999. Histopathological effects of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: what causes gigantism in *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238: 49-68.
- Rea, J.G., Irwin, S.W.B. 1992. The effects of age, temperature, light quantity and wavelength on swimming behaviour of cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae). *Parasitology* 105: 131-137.
- Roberts L.S., Janovy J. 2005. *Foundations of parasitology*. McGraw-Hill, Boston, U.S.A., 702 pp.
- Rondelaud, D., Abrous, M., Dreyfuss, G. 2002. The influence of different food sources on cercarial production in *Lymnaea truncatula* experimentally infected with Digenea. *Veterinary Research* 33: 95-100.
- Rondelaud, D., Fousi, M., Vigloles, P., Moncef, M., Dreyfuss, G. 2007. Optimization of metacercarial production for three digenean species by the use of petri dishes for raising lettuce-fed *Galba truncatula*. *Parasitology Research* 100: 861-865.
- Saladin, K.S. 1982. *Schistosoma mansoni*: cercarial responses to irradiance changes. *Journal of Parasitology* 68: 120-124.
- Santos, M.J., Karvonen, A., Pedro, J.C., Faltýnková, A, Seppala, O., Valtonen E.T. 2007. Qualitative and quantitative behavioral traits in a community of furcocercariae trematodes: tools for species separation? *Journal of Parasitology* 93: 1319-1323.
- Seeley, R.H. 1986. Intense natural selection caused a rapid morphological transition in a living marine snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 83: 6897-6901.
- Shiff, C.J., Ley, H.E., Kriel, R.L., Cmelik, S.H.W. 1972. The influence of human skin lipids on the cercarial penetration responses of *Schistosoma haematobium* and *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology* 58: 476-480.
- Shostak, A.W., 1993. Survival of *Petasisiger nitidus* (Digenea: Echinostomatidae) cercariae in relation to temperature, pH, and salinity. *Canadian Journal of Zoology* 71: 431-434.
- Shostak, A.W., Esch, G.W. 1990a. Temperature effects on survival and encystment of cercariae of *Halipegus occidualis* (Trematoda). *International Journal for Parasitology* 20: 95-99.

- Shostak, A.W., Esch, G.W. 1990b. Photocycle – dependent emergence by cercariae of *Halipegus occidualis* from *Helisoma anceps*, with special reference to cercarial emergence patterns as adaptations for transmission. *Journal of Parasitology* 76: 790-795.
- Schauer, R., Kelm, S., Reuter, G., Roggentin, P., Shaw, L. 1995. Biochemistry and role of sialic acids. *In: Biology of the Sialic Acids*, Rosenberg, A. (editor), Plenum Press, New York, U.S.A., pp. 7-67.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal physiology: adaptation and environment*. Fifth edition. Cambridge, Cambridge University Press, U.K., 617 pp.
- Siddall, R., Des Clers, S. 1994. Effect of sewage sludge on the miracidium and cercaria of *Zoogonoides viviparus* (Trematoda: Digenea) *Helminthologia* 31: 143-153.
- Sitko, J., Faltýnková, A., Scholz, T. 2006. Checklist of the Trematodes (Digenea) of Birds of the Czech and Slovak Republics. Academia, Praha, Czech Republic, 112 pp.
- Sopott-Ehlers, B., Haas, W., Ehlers, U. 2003. Ultrastructure of pigmented and unpigmented photoreceptors in cercariae of *Trichobilharzia ocellata* (Plathelminthes, Trematoda, Schistosomatidae): evidence for the evolution of parasitism in Neodermata. *Parasitology Research* 91: 109-116.
- Sorensen, R.E., Minchella, D.J. 1998. Parasite influences on host life history: *Echinostoma revolutum* parasitism of *Lymnaea elodes* snails. *Oecologia* 115: 188-195.
- Sorensen, R.E., Minchella, D.J. 2001. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. *Parasitology* 123: 3-18.
- Sousa, W.P. 1983. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidea californica* Haldemann (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 73: 273-296.
- Sousa, W.P. 1991. Can models of soft-sediment community structure be complete without parasites? *American Zoologist* 31: 821-830.
- Stables, J.N., Chappell, L.H. 1986. The epidemiology of diplostomiasis in farmed rainbow trout from Northeast Scotland. *Parasitology* 92: 699-710.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 249 pp.
- Styczynska-Jurewicz, E. 1962. The life cycle of *Plagiorchis elegans* (Rud, 1802) and the revision of the genus *Plagiorchis* Luche, 1889. *Acta Parasitologica Polonica* 10: 419-445.

- Sukhdeo, M.V.K., Sukhdeo, S.C. 1994. Optimal habitat selection by helminths within the host environment. *Parasitology* 109: 41-55.
- Taskinen, J. 1998. Cercarial production of the trematode *Rhipidocotyle fennica* in clams kept in the field. *Journal of Parasitology* 84: 345-349.
- Théron, A. 1984. Early and late shedding patterns of *Schistosoma mansoni* cercariae: ecological significance in transmission to human and murine hosts. *Journal of Parasitology* 70: 652-655.
- Théron, A., Combes, C. 1988. Genetic analysis of cercarial emergence rhythms of *Schistosoma mansoni*. *Behaviour Genetics* 18: 201-209.
- Théron, A., Combes, C. 1995. Asynchrony of infection timing, habitat preference, and sympatric speciation of schistosome parasites. *Evolution* 49: 372-375.
- Théron, A., Pointier, J.P. 1995. Ecology, dynamics, genetics and divergence of trematode populations in heterogeneous environments: the model of *Schistosoma mansoni* in the insular focus of Guadeloupe. *Research and Reviews in Parasitology* 55: 49-64.
- Thomas F., Poulin, R. 1998. Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* 116: 431-436.
- Thompson, S.N. 1997. Physiology and biochemistry of snail-larval trematode relationships. *In: Advances in Trematode Biology*, B. Fried and T.K. Graczyk (editors). CRC Press, Boca Raton, Florida, U.S.A., pp. 149-196.
- 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.
- Toledo, R., Muñoz-Antoli, C., Pérez, M., Esteban, J.G. 1999. Survival and infectivity of *Hypoderaeum conoideum* and *Euparyphium albuferensis* cercariae under laboratory conditions. *Journal of Helminthology* 73: 177-182.
- Uglem, G.L., Prior, D.J. 1983. Control of swimming in cercariae of *Proterotrema macrostoma* (Digenea). *Journal of Parasitology* 69: 866-870.
- Umadevi, K., Madhavi, R. 1997. Effects of light and temperature on the emergence of *Haplorchis pumilio* cercariae from the snail host, *Thiara tuberculata*. *Acta Parasitologica* 42: 12-16.
- Valtonen, E.T., Gibson, D.I. 1997. Aspects of the biology of diplostomatid metacercarial (Digenea) populations occurring in fishes in different localities of northern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 34: 47-59.

- Valtonen, E.T., Holmes, J.C., Koskivaara, M. 1997. Eutrophication, pollution and fragmentation: effects on parasite communities in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in four lakes in central Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 572-585.
- Valtonen, E.T., Holmes, J.C., Aronen J., Rautalahti, I. 2003. Parasite communities as indicators of recovery from pollution: parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in central Finland. *Parasitology* 126: 43-52.
- Van de Roemer, A., Haas, W. 1984. Fine structure of a lens-covered photoreceptor in the cercaria of *Trichobilharzia ocellata*. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 70: 391-394.
- Vaughan, D.G, Marshall, G.J., Connolley, W.M., Parkinson, C., Mulvaney, R., Hodgson, D.A., King, J.C., Pudsey, C.J., Turner, J. 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic Change* 60: 243-274.
- Vayrynen, T., Siddal, R., Valtonen, E.T., Taskinen, J. 2000. Patterns of trematode parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. *Annales Zoologici Fennici* 37: 198-199.
- Volf, P., Horák, P. (editoři) 2007. *Paraziti a jejich biologie*. Triton. Praha, Česká republika, 318 pp.
- Vignoles, P., Novobilský, A., Rondelaud, D., Bellet, V., Trefil, P., Koudela, B., Dreyfuss, G. 2006. Cercarial production of *Fascioloides magna* in the snail *Galba truncatula* (Gastropoda: Lymnaeidae). *Parasitology Research* 98: 462-467.
- Wagenbach, G.E., Alldredge, A.L. 1974. Effect of the light on the emergence pattern of *Plagiorchis micracanthus* cercariae from *Stagnicola exilis*. *Journal of Parasitology* 60: 782-785.
- Watson, D.W., Mullens, B.A., Petersen, J.J. 1993. Behavioral fever response of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) to infection by *Entomophthora muscae* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Journal of Invertebrate Pathology* 61: 10-16.
- Webbe, G., James, C. 1972. Host-parasite relationship of *Bulinus globosus* and *B. truncatus* with strains of *Schistosoma heamatobium*. *Journal of Helminthology* 46: 185-199.
- Whitfield, P.J., Anderson, R.M., Bundy, D.A.P. 1977. Experimental investigations of the behaviour of the cercariae of an ectoparasitic digenean, *Transversotrema patialense*: general activity patterns. *Parasitology* 75: 9-30.
- WHO 1993. The Control of Schistosomiasis. Second Report on the WHO Expert Committee. World Health Organization Technical Report Series 830: 1-86.

- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- Willmer, P., Stone, G., Johnston, I. 2000. *Environmental Physiology of Animals*. Oxford, Blackwell Science, U.K., 754 pp.
- Wilson, R. A., Denison, J. 1980. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica*. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 61: 109-119.
- Woodhams, D.C., Alford, R.A., Marantelli, G. 2003. Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of Aquatic Organisms* 55: 65-67.
- Yamaguti, S. 1971. *Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates*. Keigaku Publishing Co., Tokyo, Japan, 1047 pp. + 349 plts.
- Yamaguti, S. 1975. *A Synoptical Review of Life Histories of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Part I, II*. Publishing Co., Tokyo, Japan, 550 pp. + 219 plts.
- Yilma, J.M., Malone, J.B. 1998. A geographic information system forecast model for strategic control of fasciolosis in Ethiopia. *Veterinary Parasitology* 78: 103-127.
- Zakikhani, M., Rau, M.E. 1998. Effects of *Plagiorchis elegans* (Digenea: Plagiorchiidae) infection on the reproduction of *Biomphalaria glabrata* (Pulmonata: Planorbidae). *Journal of Parasitology* 84: 927-930.
- Žbikowska, E. 2004a. Initial study of non-specific defense reactions of *Lymnaea stagnalis* (L.) individuals, naturally parasited with trematode larvae. *Bulletin of the Malacological Society of London* 40: 17.
- Žbikowska, E. 2004b. Does behavioral fever occur in snails parasitized with trematode larvae? *Journal of Thermal Biology* 29: 675-679.
- Žbikowska, E., Žbikowski, J. 2005. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea stagnalis* individuals as the effect of the activity of digenetic trematode larvae. *Journal of Parasitology* 91: 1046-1051.
- Žďárská, Z., 1963. Larvální stádia motolic z vodních plžů na území ČSSR. *Československá parasitologie* 10: 207-262.