

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Katedra parazitologie



Bakalářská práce

**Složení společenstev larválních stádií motolic (Digenea)
u vybraných zástupců plicnatých plžů čeledi
Planorbidae**

Tereza Vyhlídalová

Školitelka: Mgr. Miroslava Soldánová, PhD.

České Budějovice 2016

Vyhlídalová T., 2016: Složení společenstev larválních stádií motolic (Digenea) u vybraných zástupců plicnatých plžů čeledi Planorbidae. [Composition of larval trematode communities in selected pulmonate gastropods (Planorbidae). Bc. Thesis, in Czech.] – 62 pp., Faculty of Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

In the present study the species diversity, seasonal dynamics, composition of larval trematode communities and factors influencing their structure were studied in two species of planorbid gastropods (*Gyraulus albus* and *Segmentina nitida*) in typical eutrophic fishponds in South Bohemia, Czech Republic. The study significantly contributed to the present knowledge about the fauna of trematodes in small planorbids, provided evidence for validity of general rules affecting trematode community composition and structure and demonstrated the underestimated role of both snail species as first intermediate hosts for trematodes in the past.

Tato práce byla částečně financována z grantového projektu GA ČR č. 15-14198S (řešitel T. Scholz) a z prostředků Katedry parazitologie (Přírodovědecká fakulta Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích).

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

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

V Českých Budějovicích, dne 14. prosince 2016

.....
Tereza Vyhlídalová

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala zejména své školitelce Miroslavě Soldánové za odborné vedení práce, rady, velkou trpělivost a podporu. Mé poděkování patří také Martině Borovkové za pomoc při sběru materiálu, dále pak Tomášovi Scholzovi, Anetě Kostadinové, Oleně Kudlai, Simoně Georgievě, Janě Roháčové a Blance Škoríkové za praktické rady, podporu a přátelskou atmosféru v laboratoři helmintologie. Na závěr bych ráda poděkovala celé své rodině a přátelům za podporu a trpělivost.

OBSAH

1. ÚVOD	1
1. 1. Úvod do problematiky	1
1. 2. Biologie a ekologie motolic	3
1. 2. 1. Životní cyklus motolic	3
1. 2. 2. Ekologický význam studia motolic a jejich společenstev	5
2. CÍLE PRÁCE	7
3. MATERIÁL A METODIKA	8
3. 1. Charakteristika oblasti a přehled lokalit	8
3. 1. 1. Lokality nevhodné k dalšímu výzkumu	11
3. 1. 2. Lokality vybrané k dalšímu výzkumu	12
3. 2. Biologie a ekologie zkoumaných plžů	15
3. 2. 1. Kružník bělavý (<i>Gyraulus albus</i>)	15
3. 2. 2. Lištovka lesklá (<i>Segmentina nitida</i>)	16
3. 3. Sběr, vyšetření a určování materiálu	17
3. 4. Terminologie	18
3. 5. Statistická analýza dat	20
3. 5. 1. Složení společenstev	20
3. 5. 2. Struktura společenstev	21
4. VÝSLEDKY	22
4. 1. Druhové spektrum a sezónní dynamika motolic	26
4. 1. 1. Loužek	26
4. 1. 2. Velký Hatínský	31
4. 2. Složení společenstev motolic	42
4. 3. Struktura společenstev motolic	46
5. DISKUSE	48
6. ZÁVĚR	54
7. SEZNAM LITERATURY	55

1. ÚVOD

1. 1. ÚVOD DO PROBLEMATIKY

Motolice (Trematoda: Digenea), rozsáhlá parazitická skupina plathelminů s velkým množstvím lékařsky i veterinárně významných zástupců, se vyznačuje především komplexními životními cykly, ve kterých měkkýši téměř vždy slouží jako první mezipřehostitelé, a kteří tak představují klíčovou úlohu z hlediska vývoje motolic (Esch a kol., 2002). Především sladkovodní plicnatí plži dvou čeledí, Lymnaeidae (hlavně plavátka bahenní, *Lymnaea stagnalis*) a Planorbidae (hlavně okružák ploský, *Planorbarius corneus*), jsou ve střední Evropě rozpoznáni jako důležití mezipřehostitelé širokého spektra motolic (např. Žďárská, 1963; 1964; Našincová, 1992; Niewiadowska a kol., 1997; Väyrynen a kol., 2000; Loy a Haas, 2001; Žbikowska a kol., 2006; Faltýnková a Haas, 2006; Faltýnková a kol., 2007a; 2008a; Žbikowska a Nowak, 2009; Soldánová a kol., 2010; 2011; Cichy a kol., 2011; Brown a kol., 2011; Faltýnková a kol., 2016).

Faunistický výzkum larválních stádií motolic ve sladkovodních měkkýších má v Evropě hluboké kořeny sahající až do 19. století (např. Nitzsch, 1817; Pagenstecher, 1857). Intenzivní výzkum motolic ve 20. století, který byl především zaměřen na druhovou diverzitu, morfologii a taxonomii motolic plicnatých plžů ve střední Evropě, poskytl podrobné údaje pro následné publikování identifikačních klíčů k cercariím motolic (volně plovoucí stádia vzniklá asexuálním množением larev v měkkýších) (Faltýnková a kol., 2007a; 2007b; 2008a; Faltýnková a kol., 2015), a tím i cenný základ pro studie ekologické v pozdějších letech (Faltýnková a kol., 2008b; Brown a kol., 2011; Soldánová a kol., 2010, 2011, 2012; Soldánová a Kostadinova, 2011).

Na složení společenstev motolic se podílí celá řada biotických a abiotických faktorů, které mohou vést k rozdílnému časoprostorovému výskytu, složení a rozšíření druhů parazitů (shrnuto v Esch a kol., 2001; Poulin, 2001; Curtis, 2002). Díky rozsáhlým faunistickým studiím probíhajícím v Evropě je možné studovat obecné zákonitosti formování společenstev motolic, abundanci a frekvenci výskytu a vliv faktorů, které se podílejí na jejich struktuře a složení. Pro takovýto výzkum je ovšem nezbytná znalost životních cyklů motolic a taxonomická odbornost. Většina dostupných dat o složení společenstev motolic v jednotlivých druzích měkkýšů (tzv. infracommunity), ale i v rámci celých jejich populací (tzv. component community), pochází z USA (např. Sousa, 1990; Kuris, 1990; shrnuto v Esch a Fernandez, 1994; Kuris a Lafferty, 1994; Esch a kol., 2001, 2002; Poulin, 2001; Curtis, 2002), zatímco výzkum ve střední Evropě na toto téma je relativně mladý a zaměřený

hlavně na společenstva motolic velkých plicnatých plžů *L. stagnalis* a *P. corneus* (Brown a kol., 2011; Soldánová a kol., 2010, 2011, 2012; Soldánová a Kostadinova, 2011). Tento fakt byl jeden z hlavních důvodů vzniku této studie, která je zaměřena na složení společenstev larválních stádií motolic v malých zástupcích sladkovodních plicnatých plžů čeledi Planorbidae. Dalším důvodem byly záznamy nedávno objevených a doposud nepopsaných druhů z malých okružáků na základě molekulárních a/nebo morfologických metod (Aldhoun a kol., 2012; Selbach a kol., 2014; Georgieva a kol., 2014; Faltýnková a kol., 2015).

V Evropě byla v minulosti zdokumentována poměrně vysoká druhová diverzita motolic celkem 15 druhů plžů čeledi Planorbidae (celkem 72 druhů motolic; Faltýnková a kol., 2016). V České republice je známo 22 okružákovitých plžů, z nichž všechny kromě *P. corneus* lze řadit mezi malé druhy této čeledi (Horsák a kol., 2013). Tato studie se věnuje malým okružákům, a to kružníku bělavému (*Gyraulus albus*), ve kterém bylo v Evropě doposud nalezeno 25 druhů motolic (16 v České republice), a lištovce lesklé (*Segmentina nitida*) se záznamem 19 druhů motolic (12 v České republice) (např. Faltýnková a kol., 2008a; 2015; Cichy a kol., 2011; Aldhoun a kol., 2012; Selbach a kol., 2014; 2015). Značné ochladnutí intenzivního faunistického výzkumu probíhajícího v Čechách v 60. a 70. letech 20. století (s výjimkou Našincové 90. v letech; Našincová, 1992), ale především nedávne studie naznačují, že význam malých okružáků jako prvních mezihostitelů motolic byl v posledních dekadách značně opomíjen. Současné znalosti o druhovém spektru motolic v malých okružákovitých plžích jsou stále omezené a ekologické studie zabývající se podrobným výzkumem složení společenstev motolic, jejich formováním a sezónností výskytu v České republice i Evropě prakticky chybějí.

Rybniční systémy dominují vodním nádržím ve střední Evropě a obzvláště oblast jižních Čech je známa svou hlubokou historií rybníkářství již od 14. století (Hůda a Šedivý, 2000; Pohl, 2000), kdy byly zakládány rybníční soustavy za účelem chovu ryb, které jsou i dnes intenzivně ekonomicky využívány. Typický charakter často eutrofních rybníků (s vysokým obsahem živin) představuje vhodná stanoviště pro rozvoj abundantních populací a druhově bohatého spektra živočichů jakožto potenciálních hostitelů pro různé druhy motolic. Navíc hospodaření na rybnících (hnojení, vápnění, odbahňování, úpravy litorálu, rybí osádka, výlovy či vypouštění) může významně ovlivňovat jak faunu a společenstva hostitelů, tak i jejich parazitů.

1. 2. BIOLOGIE A EKOLOGIE MOTOLIC

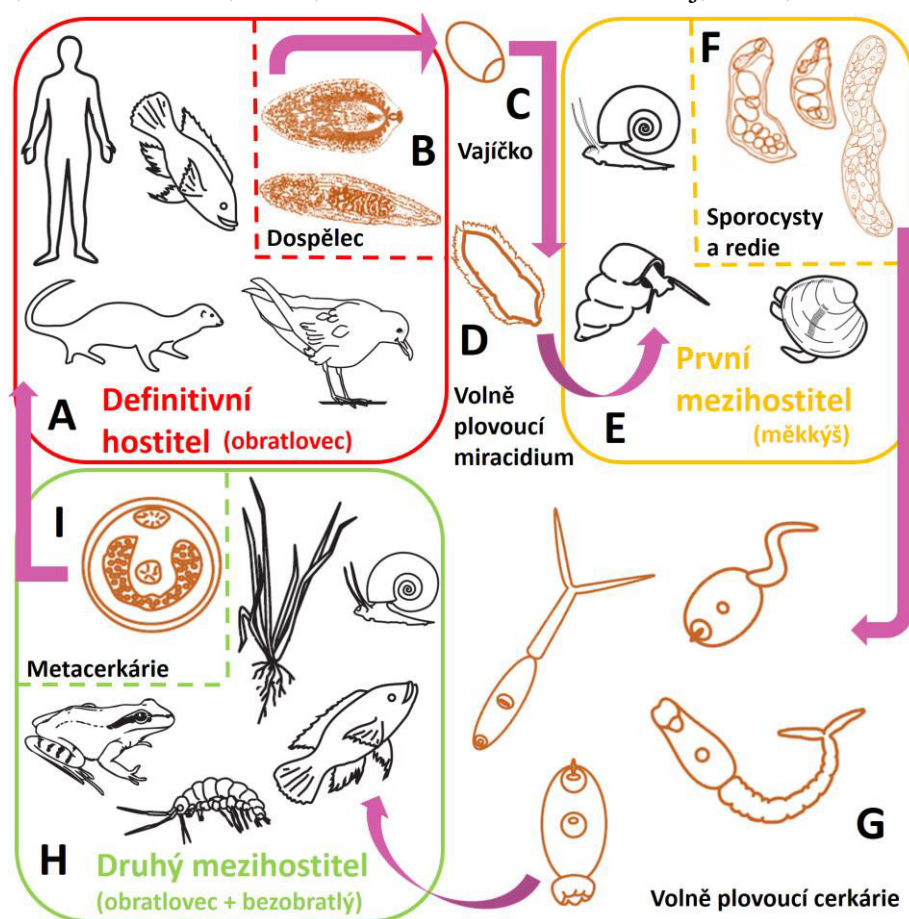
1. 2. 1. Životní cyklus motolic

Digenetické Motolice (Trematoda) jsou považovány za jednu z neúspěšnějších skupin mezi mnohobuněčnými parazity, protože se vyznačují mimořádnou rozmanitostí, a to díky druhové bohatosti, životním strategiím, hostitelským organismům a geografickému rozšíření (např. Littlewood a kol., 2015). K tomuto úspěchu přispěly jejich složité vývojové cykly s typicky obecně nepřetržitou produkcí velkého množství vajíček a larválních stádií jak v definitivních hostitelích, tak v prvních mezihostitelích, a rozsáhlým druhovým spektrem druhých mezihostitelů, které vedly k řadě adaptací pro zvýšení pravděpodobnosti přenosu motolic a zdárného dokončení životního cyklu (např. Parker a kol., 2003).

Motolice mají velmi různorodé vývojové cykly, které obvykle zahrnují tři hostitele (např. zástupci čeledí Echinostomatidae, Plagiorchiidae či Opisthorchiidae). První hostitel je zpravidla měkkýš (s výjimkou krevních parazitů ryb čeledi Aporocotylidae, kteří využívají mnohoštětinatce), druhý hostitel může patřit k jakékoli skupině z říše Animalia a třetí definitivní hostitel je obratlovec, a to především ryby a ptáci (Obr. 1). Životní cyklus některých skupin motolic zahrnuje pouze dva hostitele (měkkýše a obratlovce), jako například u zástupců čeledí Schistosomatidae, Fasciolidae či Notocotylidae, kdy je druhý hostitel vynechán a larvální stádia se dostávají přímo do definitivního hostitele. Vzácněji se setkáváme s motolicemi, které využívají hostitele čtyři (například rody *Strigea* či *Alaria*), přičemž v hostitelském řetězci mohou být zahrnuti i tzv. rezervoároví hostitelé sloužící pouze k akumulaci parazita (Combes a kol., 2002; Galaktionov a Dobrovolskij, 2003).

V definitivním hostiteli – obratlovcovi (Obr. 1A) se dospělci motolic (Obr. 1B) obvykle vyskytují v gastrointestinálním traktu a jeho přidružených orgánech, kde probíhá sexuální rozmnožování a vznik vajíček (Obr. 1C). Způsob, kterým vajíčka opouštějí svého hostitele, je úzce spjatý s orgánem, kde daný druh motolice cizopasí a často tomu bývá spolu s trusem napadeného obratlovce. Ve vodním prostředí se pak z vajíčka obvykle líhnou první volně plovoucí obrvené larvy – miracidia (Obr. 1D). Jejich úkolem je nalézt vhodného prvního mezihostitele – měkkýše a infikovat jej aktivní penetrací, nebo pasivně alimentární cestou (Obr. 1E). V prvním mezihostiteli probíhá složitý proces nepohlavního rozmnožování přes mateřskou sporocystu (jednoduchý vak postrádající trávicí soustavu), dále pak přes dceřiné sporocysty (morfologicky stejné jako mateřské sporocysty), nebo redie (s již rozlišenou morfologií na ústa, hltan a vakovité střevo) (Obr. 1F), a to v závislosti na skupině či druhu motolic. Postupně tak dochází k tvorbě velkého množství infekčních stádií – cercárií jako výsledný produkt nepohlavního rozmnožování sporocyst a/nebo redií v měkkýši. Cercárie

migrují do vodního prostředí (Obr. 1G) a na rozdíl od miracidíí je jejich hlavním úkolem infikovat co největší množství vhodných hostitelů (Obr. 1H), kteří jsou součástí velmi diverzifikovaných skupin, a to jak na úrovni taxonomické (měkkýši, členovci, kroužkovci, ostnokožci nebo obratlovci), tak i etologické (bentické, pelagické, obojživelné, dočasně vodní či suchozemské organismy). Cerkárie jsou volně žijící a aktivně se pohybující larvy, které nepřijímají potravu a získávají energii z omezené zásoby glykogenu (zásobní polysacharid). Život cercárií je časově omezený obvykle na 1-2 dny, během kterých musí najít dalšího hostitele a úspěšně do něj proniknout. K tomu jim napomáhá řada morfologických i behaviorálních adaptací, které vedou ke zvýšení pravděpodobnosti nákazy. Cerkárie pak penetrují dalšího mezihostitele buď přímo, nebo jsou pozřeny, kdy se mění na klidové stádium metacerkárie (Obr. 1I). Nákaza definitivního hostitele začíná pozřením metacerkárie, která je téměř vždy spolknuta spolu s mezihostitelem, poté se v něm mění v pohlavně rozmnožujícího se dospělého motolice a životní cyklus se tak opakuje (Combes a kol., 2002; Combes a kol., 1994; Galaktionov a Dobrovolskij, 2003; Sukhdeo a Sukhdeo, 2004).



Obr. 1. Schéma životního cyklu motolice. A – Definitivní hostitel. B – Dospělec motolice. C – Vajíčko. D – Miracidium. E – První mezihostitel. F – Sporocysty a redie. G – Cerkárie. H – Druhý mezihostitel. I – Metacerkárie. Převzato z Našincová (1992), Sukhdeo a Sukhdeo (2004) a Combes a kol. (2002) (upravila T. Vyhliďalová).

1. 2. 2. Ekologický význam studia motolic a jejich společenstev

Motolice skupiny Digenea jsou téměř kosmopolitně rozšířené a hojně se vyskytují jak ve sladkovodních, tak v mořských ekosystémech. Při mapování výskytu motolic v určité oblasti je výhodné se zaměřit právě na vyšetření měkkýšů, a to především díky jejich menší schopnosti pohyblivosti na rozdíl od hostitelů definitivních. Je tak možné jednoduchým způsobem zjistit, které druhy jsou dlouhodobě přítomné ve sledovaných ekosystémech (např. Hechinger a Lafferty, 2005).

Stejně jako ostatní parazité jsou nedílnou součástí ekosystému, přičemž nejsou pouze jeho pasivní součástí, ale mají vliv na formování dynamiky hostitelských populací a společenstev, mezidruhovou konkurenci, tok energie i na strukturu a funkci potravních řetězců celých ekosystémů (Hudson a kol., 2006; Lafferty a kol., 2006; 2008; Miura a kol., 2006), neboť komplexní životní cykly motolic jsou propojené různými potravními vztahy mezi volně žijícími organismy (Esch a kol., 2002). Larvální stádia motolic v měkkýších jsou schopna výrazně ovlivňovat strukturu celých populací a společenstev hostitele takovými mechanismy, které se odehrávají na úrovni individuálního hostitele, jako například gigantismus (zvýšený somatický růst hostitele), kompenzace plodnosti (zvýšená reprodukce) (Sorensen a Minchella, 2001), kastrace hostitele (vliv na reprodukci, kdy se přestává rozmnožovat a plodit potomky) (např. Sousa, 1983; Lafferty, 1993), zvýšená předčasná úmrtnost nebo manipulace hostitele za účelem usnadnění přenosu (Poulin, 2002). Nedávné studie též ukazují, že motolice a obzvláště jejich cercárie tvoří podstatnou složku vodních potravních řetězců, která se může rovnat nebo i přesahovat hmotnost individuálního hostitele i biomasu společenstev volně žijících organismů – hostitelů, a tak ovlivňovat tok energie v ekosystémech (Thieltges a kol., 2008; Kuris a kol., 2008; Preston a kol., 2013; Soldánová a kol., 2016).

Společenstva motolic v měkkýších představují vhodné modely pro ekologický výzkum z několika důvodů. Výskyt a druhová bohatost motolic je úzce spjatá s rozšířením, abundancí a diverzitou jejich hostitelů, čímž odráží dynamiku potravních řetězců na úrovni daného ekosystému (např. Marcogliese, 2003; Hechinger a Lafferty, 2005; Hechinger a kol., 2007; Lafferty a kol., 2006; 2008). Měkkýši a jejich společenstva motolic jsou proto vynikajícími indikátory rozmanitosti volně žijících společenstev organismů v ekosystémech. Jsou i vhodnými indikátory změn životního prostředí a ekosystémů, např. stav eutrofizace vodních soustav (hustě osídlené či průmyslové oblasti) (Lafferty, 1997; Nachev a Sures, 2015). Eutrofní prostředí poskytuje dobré podmínky pro velké množství živočichů, které motolice využívají jako své hostitele. Lákají například velké množství vodního ptactva různých druhů, kteří zde nacházejí útočiště a dostatek potravy. Zvýšená eutrofizace vod je

často spojována se zvýšenou denzitou hostitelů, rychlostí kolonizace, přenosu motolic a mírou parazitismu (např. Lafferty, 1997; Marcogliese, 2005; McKenzie a Townsend, 2007; Negovetich a Esch, 2007; Soldánová a kol., 2010; 2011; Soldánová a Kostadinova 2011). V neposlední řadě studium společenstev motolic otevírá možnost rozpoznání hlavních faktorů, které se podílejí na jejich formování, a získání cenných údajů k poznání cirkulace parazitů v prostředí, které tak mohou naznačit vhodné způsoby přerušení životních cyklů motolic lékařsky a veterinárně významných druhů (např. původců cercáriové dermatitidy – rod *Trichobilharzia* či významných patogenů ryb – rod *Diplostomum*).

Společenstva motolic v měkkýších jsou složité systémy, na jejichž utváření se současně podílí kombinace řady abiotických (např. časoprostorová heterogenita, charakter habitatu, antropogenní vliv na životní prostředí jako změna klimatu či změna kvality vodních systémů) a biotických faktorů (např. imunita, mezidruhová kompetice v individuálním hostiteli, velikost a stáří hostitele, abundance, rozšíření či chování hostitele) (shrnuje v Esch a kol., 2001; Poulin, 2001; Curtis, 2002). Jako hlavní faktory byly v minulosti rozpoznány hlavně mezidruhová kompetice a časoprostorová heterogenita, tj. rozdílná distribuce parazitů v čase (vliv sezóny) a prostoru (vliv lokality), které jsou ovlivněny především přítomností autogenních a alogenních druhů motolic v určité zkoumané oblasti a mohou vést ke zvýšení pravděpodobnosti společného výskytu druhů a úspěšnému přenosu motolic. Tyto závěry pocházejí hlavně z USA ze sladkovodních i mořských ekosystémů, kde se začala společenstva studovat propracovanějšími metodami v 80. a 90. letech 20. století (např. Kuris, 1990; Sousa, 1990; Esch a Fernández, 1994; Kuris a Lafferty, 1994). Výsledky pozdějších studií týkající se společenstev larválních stádií motolic v měkkýších sladkovodních ekosystémů ve střední Evropě potvrdily vliv časoprostorové heterogenity na jejich složení a strukturu, kdy byly pozorovány výrazné rozdíly ve složení společenstev mezi lokalitami a sezónami, ať už za přispění charakteru habitatu a distribuce hostitelů (Soldánová a kol., 2010; 2011; Soldánová a Kostadinova 2011), mezidruhové kompetice v individuálním hostiteli (Soldánová a kol., 2012), věkovou strukturou populace měkkýšů (Brown a kol., 2011) či kombinací více faktorů (Faltýnková a kol., 2008b). Poznatky ohledně identifikace zásadních faktorů, které výrazně ovlivňují formování společenstev, by mohly pomoci k formulování obecných závěrů týkajících se ekologické role parazitů v potravních řetězcích a fungování celých ekosystémů jako takových.

2. CÍLE PRÁCE

- 1. Získat údaje o výskytu, druhovém spektru a sezónní dynamice larválních stádií motolic ve vybraných plžích malých okružáků (Planorbidae).**
- 2. Získat údaje o složení a struktuře společenstev larválních stádií motolic ve vybraných plžích malých okružáků a faktorech, které se mohou podílet na jejich utváření.**
- 3. Porovnat získané údaje s dostupnými záznamy z literatury.**

3. MATERIÁL A METODIKA

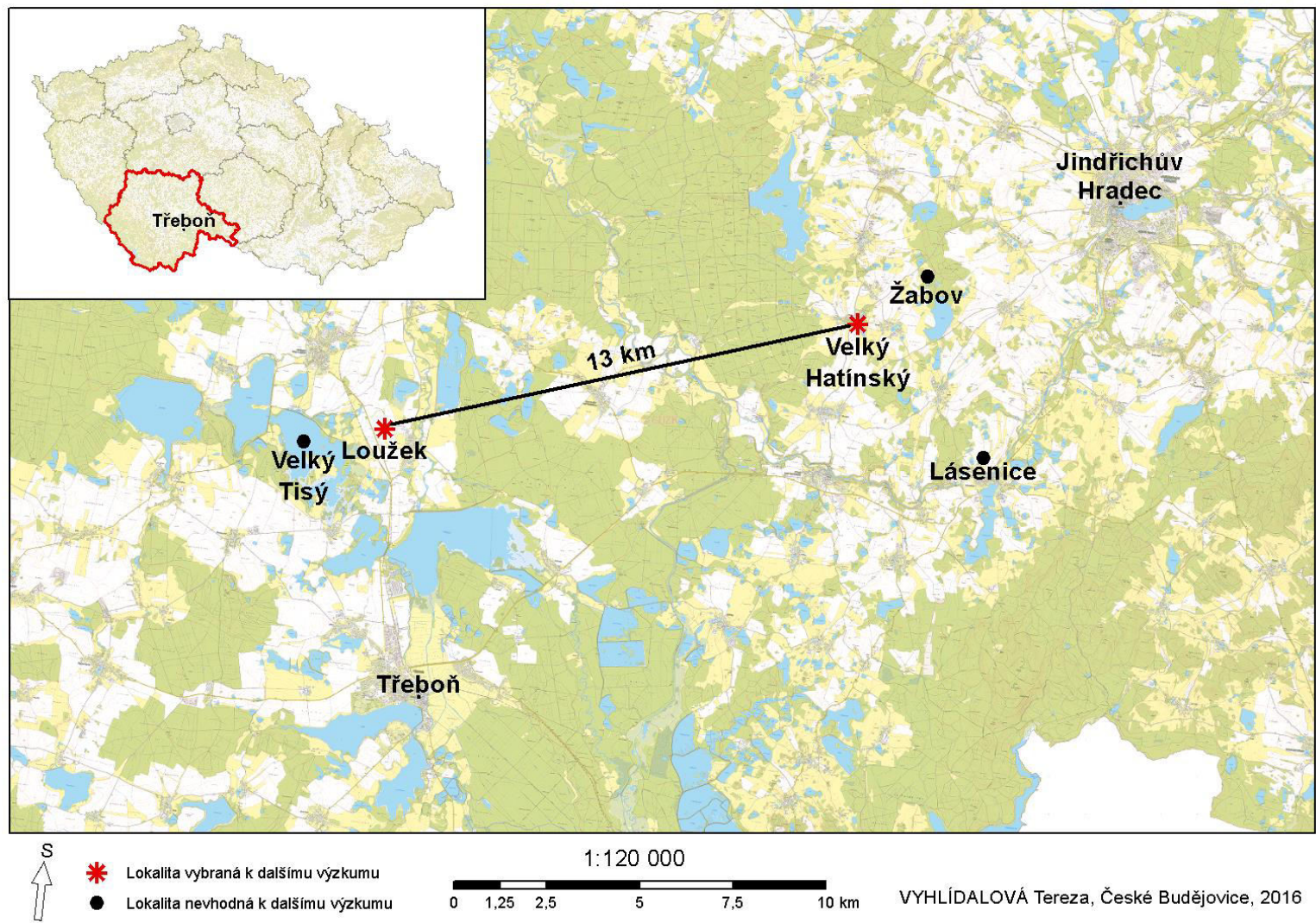
Zástupci malých okružákovitých plžů byli sbíráni v pravidelných 4 týdenních intervalech od května do prosince 2015 na 2 vybraných lokalitách mikroregionu Třeboňsko v jižních Čechách (Obr. 2; označeny červeně).

Jelikož sběr jedinců malých okružákovitých plžů v hojném počtu může být problematický, pravidelným sběrům materiálu předcházela předběžný průzkum 5 vybraných rybníků v této oblasti v květnu roku 2015 (Obr. 2). Lokality byly vybírány na základě předchozího faunisticko-malakologického výzkumu (Soldánová, 2006) s ohledem na vysokou abundanci plžů čeledi Planorbidae, snadnou dosažitelnost a rychlý transport materiálu ke zpracování. Z těchto 5 lokalit bylo celkem získáno a vyšetřeno na přítomnost larválních stádií motolic (cerkárie, sporocysty, redie) 661 jedinců 3 druhů okružákovitých plžů: Řemeník svinutý (*Bathyomphalus contortus*), Kružník bělavý (*Gyraulus albus*) a Lištovka lesklá (*Segmentina nitida*). Seznam lokalit zahrnutých v prvním předběžném sběru, počet vyšetřených a nakažených plžů a počet druhů motolic je uveden v Tabulce 1.

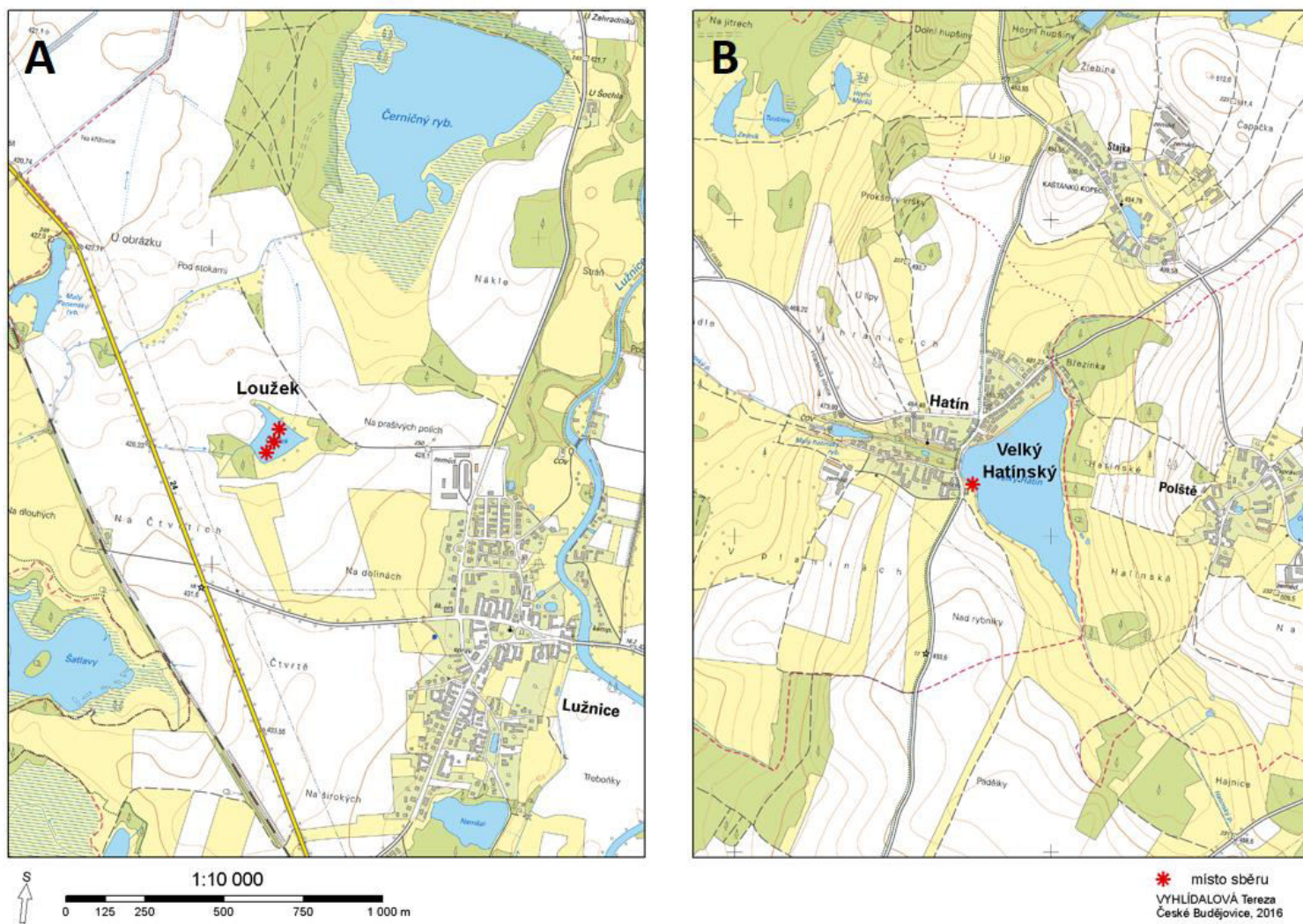
K dalšímu podrobnému výzkumu společenstev motolic v okružákovitých plžích byly vybrány 2 lokality (Obr. 2; označeny červeně) s nejvyšší prevalencí infekce, abundancí plžů a též počtem druhů nalezených motolic (kapitola Výsledky; Tab. 1), a to rybníky Loužek (Obr. 3A) a Velký Hatínský (Obr. 3B). Rybník Loužek byl navíc přednostně vybrán kvůli nálezům zajímavých druhů motolic, a to ptačích schistosom (Schistosomatidae). Během 8 terénních výjezdů (květen-prosinec) bylo na lokalitách Loužek a Velký Hatínský celkem nalezeno a vyšetřeno 1459 malých okružáků; 493 jedinců plže *G. albus* a 966 jedinců *S. nitida*. Druhy plžů a počet nalezených jedinců pro daný sběr/měsíc včetně prevalence infekce zaznamenaných na rybníku Loužek jsou uvedeny v Tabulce 2 (kapitola Výsledky) a na rybníku Velký Hatínský v Tabulce 3 (kapitola Výsledky).

3. 1. CHARAKTERISIKA OBLASTI A PŘEHLED LOKALIT

Krajina třeboňského mikroregionu, který se nachází v kraji Jindřichův Hradec na jihu Čech, je již od 12. století ovlivňována a kultivována člověkem (Jeník, 2000; Příbil, 2000). Od 14. století zde vznikala proslulá síť umělých stok a rybníků využívaných k chovu ryb (především rodu *Cyprinus*) (Hůda a Šedivý, 2000; Pohl, 2000). Nalezneme tady i rozsáhlá rašeliniště (tzv. Třeboňské blato), mokřady, vřesoviště, různorodou flóru (např. *Glyceria maxima*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Pilularia globulifera*, *Polygonum*



Obr. 2. Mapa zkoumané oblasti s vyznačenými lokalitami prvního sběru a lokalitami vybranými k dalšímu výzkumu.



Obr. 3. A – Mapa rybníku Loužek, a B – Mapa rybníku Velký Hatínský s vyznačeným místem sběru plžů.

amphibium či *Typha angustifolia*) a druhově rozmanitou faunu (např. *Cervus elaphus*, *Lutra lutra* či *Ondatra zibethica*) (Dykyjová, 2000). Všechny tyto přednosti umožnily na Třeboňsku v roce 1977 vznik biosférické rezervace UNESCO a o dva roky později vyhlášení chráněné krajinné oblasti CHKO Třeboňsko (Jeník, 2000; Dykyjová, 2000). Třeboňsko je i mezinárodně významnou mokřadní lokalitou chráněnou podle Ramsarské úmluvy a významným ptačím územím, kde se vyskytuje až 277 druhů ptáků, z toho zde 182 druhů hnízdí (například *Anas platyrhynchos*, *Cygnus olor*, *Haliaeetus albicilla*, *Netta rufina* či *Tringa ochropus*) (Jeník, 2000; Musil, 2000). Uvedená fakta tak činí z území Třeboňska zajímavou oblast i z hlediska parazitologického, neboť několik motolic využívá právě ptáky jako své definitivní hostitele. Patří sem například některé medicínsky a veterinárně významné druhy, jako ptačí schistosomy, jejichž cercárie jsou původci cercáriové dermatitidy u lidí (Soldánová a kol., 2013; Horák a kol., 2015), nebo motolice rodu *Diplostomum*, důležití patogeni ryb (Karvonen, 2012).

3. 1. 1. Lokality nevhodné k dalšímu výzkumu

Lásenice

Malý rybník s výměrou 3,4 ha (49°04'43.699" s. š., 14°57'54.153" v. d.) v blízkosti obce Lásenice, která je od lokality vzdálena 0,6 km. Třeboň je od této lokality vzdálena 17,1 km (Obr. 2). Byl zde nalezen pouze druh *S. nitida* s jedním druhem motolice v prvním předběžném sběru (Tab. 1).

Velký Tisý

Mělký rybník zarostlý rákosem (*Phragmites*) s výměrou 313,5 ha (49°03'41.730" s. š., 14°42'59.896" v. d.). Nejbližší obec Přeseka je od lokality vzdálena 2,5 km, vzdálenost od Třeboně je 7,5 km (Obr. 2). Slouží jako chovný rybník a přírodní ornitologická rezervace. Je součástí Tiské soustavy, 1. zóny CHKO Třeboňsko, a v roce 1957 zde byla vyhlášena národní přírodní rezervace (Hroudová a kol., 2010). Hnízdí zde hned několik ptačích druhů chráněných v celé Evropě (např. *Ardea purpurea* či *Milvus nigra*) i velké populace běžných druhů bahňáků a vodního ptactva (např. *Anas platyrhynchos* či *Anser anser*) (Dykyjová, 2000). Na tomto rybníku byly v předběžném sběru nalezeny 2 druhy malých plžů čeledi Planorbidae, a to *G. albus* a *S. nitida*, avšak v nízkém počtu. Žádná larvální stádia motolic zde nebyla zaznamenána (Tab. 1).

Žabov

Chovný rybník, který se nachází v blízkosti lesa s výměrou 7,6 ha (49°07'13.257" s. š., 14°56'08.787" v. d.). Nejbližšími obcemi jsou Polště a Stajka, které jsou od této lokality vzdáleny 1,6 km. Od Třeboně je lokalita vzdálena 18,1 km (Obr. 2). Rybník je součástí Vyderské soustavy. V předběžném sběru zde byly nalezeny 2 druhy malých plžů čeledi Planorbidae, *B. contortus* a *S. nitida*, každý s jedním druhem motolice (Tab. 1).

3. 1. 2. Lokality vybrané k dalšímu výzkumu

Loužek

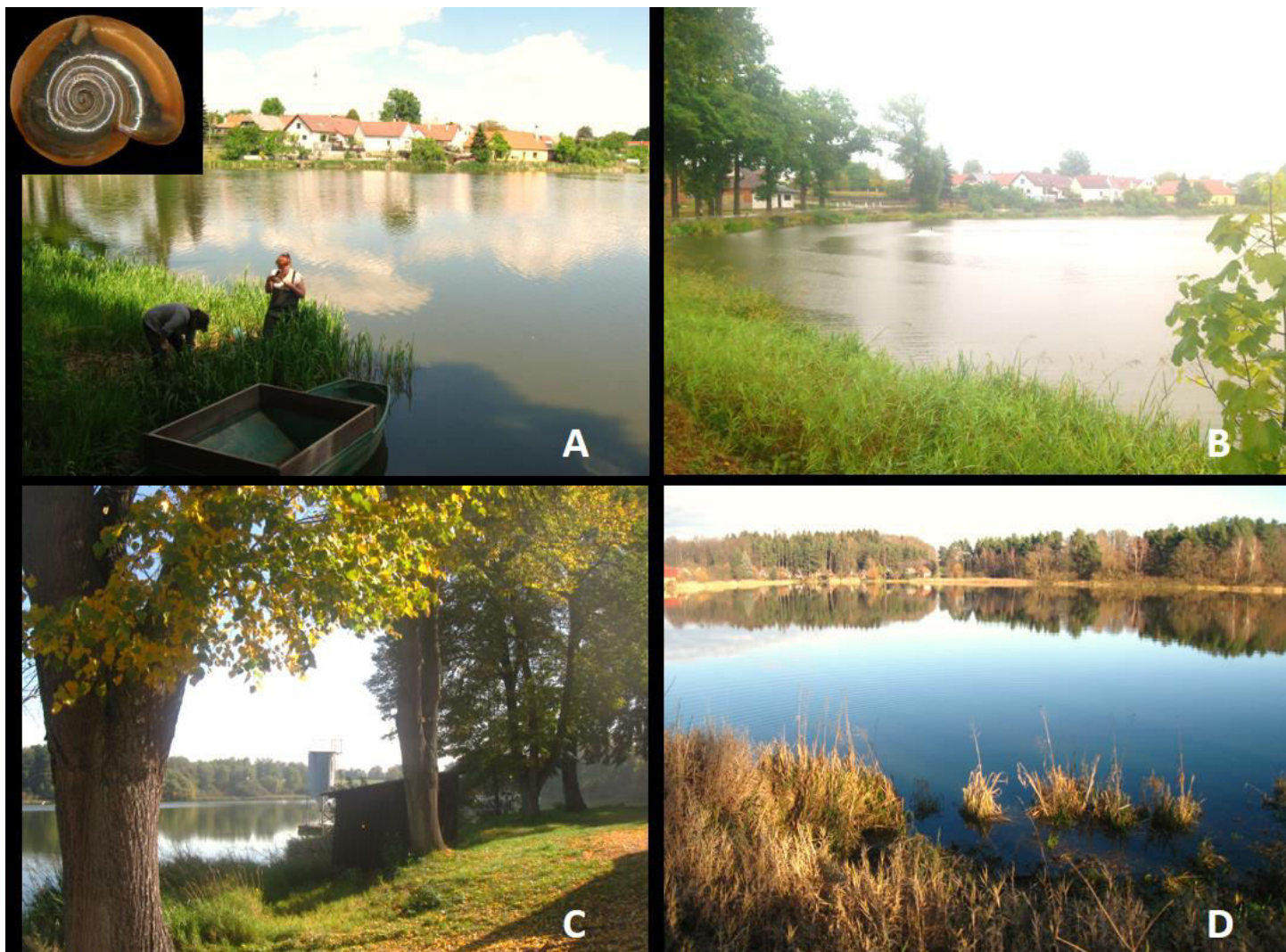
Malý rybochovný rybník zarostlý převážně rákosem (*Phragmites*) a okřehkem (*Lemna*) s výměrou 2,4 ha se nachází 0,9 km od obce Lužnice (49°04'01.368" s. š., 14°44'43.408" v. d.) (Obr. 3A a 4). Třeboň je odtud vzdálena 7,3 km (Obr. 2). Leží na území CHKO Třeboňsko. Rybník je bez trvalého přítoku, takzvaný "nebesák". Byly zde vysazovány ryby rodu *Cyprinus* a *Ctenopharyngodon*, avšak od roku 2013 nebyl rybník obhospodařován a je téměř bez vody (osobní komunikace se starostkou obce Lužnice). Mělký rybník je lákadlem pro ptactvo, které se zde hojně vyskytuje (osobní pozorování). Největší zastoupení zde mají kachny rodu *Anas*, dále zde byly pozorovány labutě (*Cygnus*), lysky (*Fulica*) a volavkovití ptáci (Ardeidae). I žáby byly na této lokalitě pozorovány často, přičemž největší zastoupení zde měli skokani rodu *Rana/Pelophylax*). Rybník je z převážné části obklopen zemědělskými poli s malými zalesněnými plochami (Obr. 3A). Z malých okružákovitých plžů zde v předběžném sběru byli nalezeni plži *G. albus*, kteří byli nakaženi 3 druhy motolic (Tab. 1). Vzhledem k velikosti lokality bylo možné plže sbírat v celém rybníku v průběhu dalšího výzkumu (Obr. 3A; označeno červeně). Sběr materiálu probíhal pouze od května do července (Tab. 2, Obr 4A-C), poté byl přerušen kvůli vyschnutí rybníku z důvodu dlouhodobých vysokých teplot a nízkých srážek (Obr. 4D).

Velký Hatínský

Rybník s výměrou 14,4 ha slouží jako rybochovný, nachází se přímo v obci Hatín (49°06'24.438" s. š., 14°54'46.789" v. d.) (Obr. 3B a 5). Od Třeboně je vzdálený 15,9 km (Obr. 2). Vysazují se zde ryby především rodu *Cyprinus*, *Ctenopharyngodon* a *Tinca* (osobní komunikace se starostou obce Hatín). Rybník se posledních 15 let loví pravidelně jako jednohorkový (ryby jsou nasazeny a loveny v jednom roce) v měsíci listopadu jako poslední rybník Hatínské soustavy. Voda odtéká Hatínským potokem, který napájí soustavu Jezuitských rybníků, odtud se voda vlévá do řeky Nežárky. Odbahňování rybníka bylo v



Obr. 4. Lokalita **Loužek** s výskytem plže *Gyraulus albus* v různých sezónách 2015. **A** – Jaro (květen). **B** – Léto (červen). **C** – Léto (červenec). **D** – Léto (srpen). (foto T. Vyhlídalová).



Obr. 5. Lokalita Velký Hatínský s výskytem plže *Segmentina nitida* v různých sezónách 2015. **A** – Jaro (květen). **B** – Léto (srpen). **C** – Podzim (říjen). **D** – Zima (prosinec). (foto T. Vyhlídalová).

poslední době prováděno pouze z loviště sacím bagrem. Byla zde pozorována hojná populace kachen a lysek (*Anas* a *Fulica*), dále potápky rodu *Podiceps* a ojediněle zástupci čeledi volavkovití (*Ardeidae*). Často na této lokalitě byly pozorovány žáby, konkrétně skokani rodu *Rana/Pelophylax*). Rybník je z převážné části obklopen výstavbou domů, dále pak zemědělskými poli a malými zalesněnými plochami (Obr. 3B). V prvním předběžném sběru zde byli nalezeni plži *S. nitida* a jeden druh motolice (Tab. 1). Plži byli sbíráni na západním břehu rybníka v blízkosti hráze (Obr. 3B a 5) pomocí cedníku smýkáním litorální vegetace (*Phragmites*) a spadaného listí. Sběry bylo možné provádět v průběhu celého roku od května do prosince 2015 (Obr. 5A-D).

3. 2. BIOLOGIE A EKOLOGIE ZKOUMANÝCH PLŽŮ

3. 2. 1. Kružník bělavý (*Gyraulus albus*) (O. F. Müller, 1774) (Obr. 6)

Druh plže patří do čeledi okružákovitých (*Planorbidae*) dorůstá velikosti 7 mm (Horsák a kol., 2013). Vyznačuje se pravidelně příčně i podélně rýhovanou, tenkostěnnou a mírně průsvitnou ulitou. Její barva je žlutošedá, žlutavě rohová až zelenavě bělavá (Beran, 1998). Výrazným determinačním znakem je nápadné rozšíření posledního závitu při ústí, jehož velikost je více jak 2x širší než u předposledního závitu (Horsák a kol., 2013).



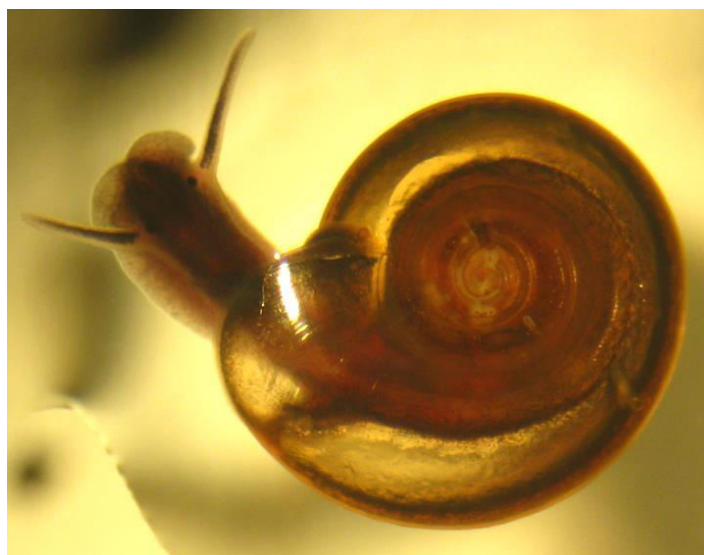
Obr. 6. *Gyraulus albus* (O. F. Müller, 1774). Velikost jedince z června: 3,06 mm (foto T. Vyhlídalová).

Vyskytuje se v holoarktické oblasti, tzn. Evropa, většina střední a severní Asie, severní Afrika a severní Amerika. V České republice jej nalezneme téměř na celém území, a to v nížinách i vyšších polohách. Žije ve stojatých i pomalu tekoucích vodách, jako jsou například rybníky a pískovny, a velmi často osidluje nově vybudované či obnovené biotopy (Horsák a kol., 2013; Beran, 1998, 2002). Podle míry ohrožení je tento druh řazen jako málo dotčený (LC, least concern).

Jeho potravu tvoří odumřelé i živé části rostlin, především řasy, a dožívá se jednoho roku (Beran, 1998). Rozmnožuje se dvakrát za rok, a to v červenci a září (Dussart, 1979). Vývoj vajíček probíhá v oválných až kruhovitých kokonech, a to v počtu nepřesahující 16 kusů, jejich vývoj trvá asi 14 dnů (při teplotě 14-18 °C) (Beran, 1998). Mladí jedinci, kteří se vylíhli v létě, se množí na začátku září, kdy nově vzniklí jedinci dorůstají 2 až 5 mm a jsou schopni přezimovat stejně jako jedinci starší (Dussart, 1979).

3. 2. 2. Lištovka lesklá (*Segmentina nitida*) (O. F. Müller, 1774) (Obr. 7)

Druh plže patřící do čeledi okružákovitých (*Panorbidae*) dorůstá velikosti 7 mm (Horsák a kol. 2013). Charakteristickým znakem je velmi lesklá ulita. Barva tenkostěnné a průsvitné, ale zároveň pevné schránky je rudohnědá. Spodní strana ulity se vyznačuje značným zploštěním, zatímco svrchní je typicky vypouklá (Beran, 1998). Uvnitř posledního závítu se vyskytují 3 bělavé lišty, které prosvítají na povrch. Kýl je posunut k dolní straně (Horsák a kol., 2013).



Obr. 7. *Segmentina nitida* (O. F. Müller, 1774).
Velikost jedince z července: 4,89 mm (foto T.
Vyhlídalová).

Vyskytuje se v palearktické oblasti, tj. Evropa, severní Afrika a severní Asie. V České republice je poměrně častým a široce rozšířeným druhem, nalezneme jej převážně v nížinách, ale místy i ve středních nadmořských výškách (Horsák a kol., 2013). Obývá větší stojaté vody, jako okraje rybníků a pískovny, ale i periodické tůně a odstavená ramena řek. Mělkým bažinám a příkopům se vyhýbá (Beran, 1998; 2002). Podle míry ohrožení je tento druh řazen jako zranitelný (VU, vulnerable).

Jeho potravu tvoří především nárosty na vodních rostlinách i listech, a to živé i odumřelé části (Beran, 1998). Může se dožít více než jednoho roku, ovšem méně než dvou let. Od ostatních okružáků se liší tím, že se rozmnožuje třikrát do roka, a to na začátku dubna, května a června (Clark, 2011). Vajíčka se vyvíjejí v oválných kokonech, přičemž jejich počet nepřesahuje 16 kusů (Beran, 1998). Každý reprodukční cyklus trvá přibližně 4 týdny, což umožňuje rychlou obnovu populace po přečkání nepříznivých podmínek, jako je období zimy, či sucha, které *S. nitida* zvládá přežít bez větších obtíží (Clark, 2011).

3. 3. SBĚR, VYŠETŘENÍ A URČOVÁNÍ MATERIÁLU

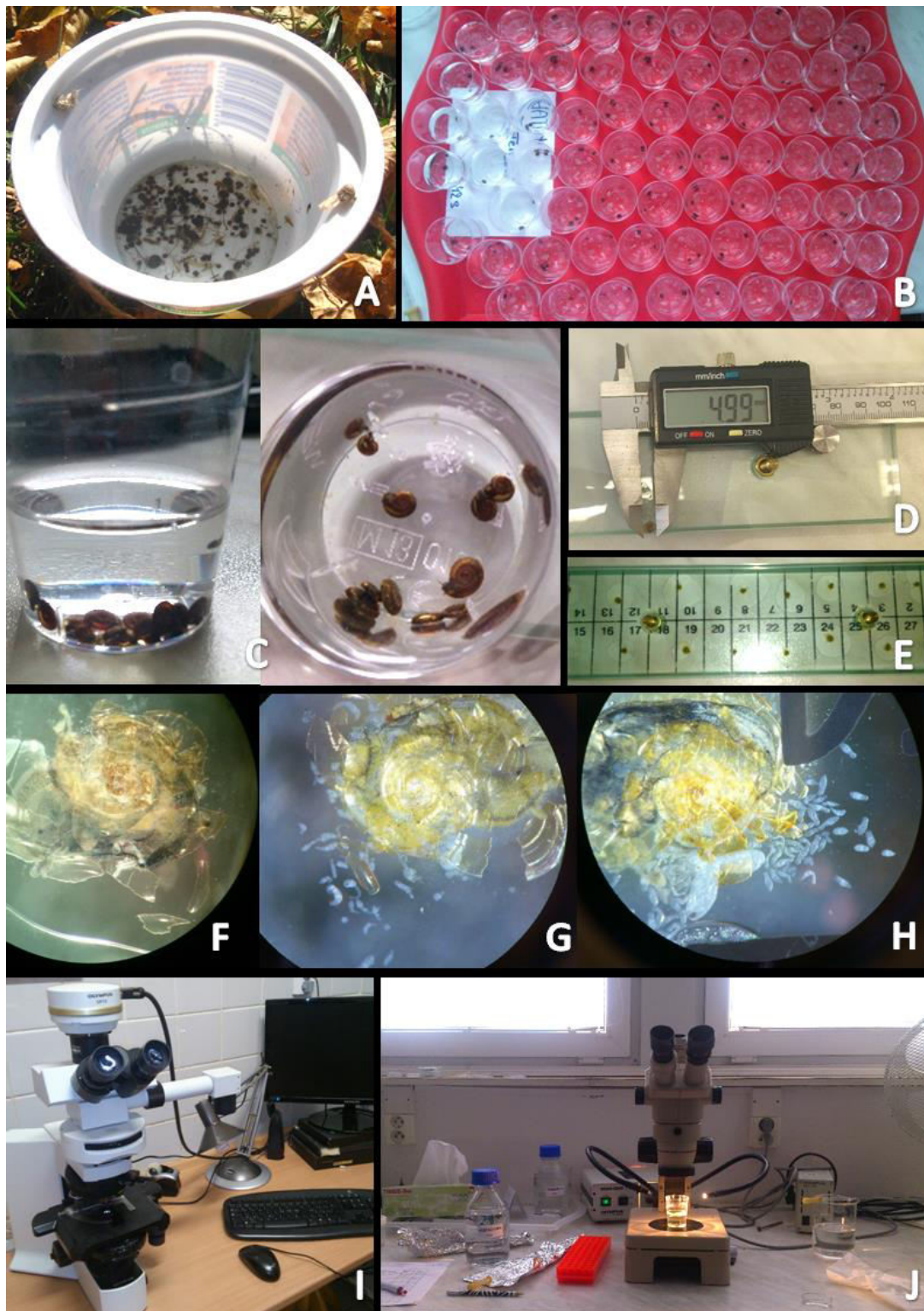
Plži byli sbíráni smýkáním submerzní i emerzní vegetace a spadaneho listí za pomoci kovového cedníku o průměru ok cca 2 mm, entomologické pinzety a kelímku s vodou (Obr. 8A). Sběr byl náhodně zaměřen na všechny velikostní skupiny plžů. Následně byli plži přepraveni v označených plastových nádobách s vodou z rybníka do laboratoře, kde byli rozděleni po více jedincích do malých plastových kelímků naplněných odstátou vodou z kohoutku (Obr. 8B a C). V případě detekce patentní infekce (vyplavané cercárie) byli plži rozděleni individuálně do kelímků s čistou vodou pro zjištění nákazy náležící k danému jedinci plže. Přes noc byli plži nasvíceni stolní lampou za účelem stimulace vyplouvání pozitivně-fototaktických cercárií (vyplouvací metoda cercárií). Pro vizuální detekci přítomnosti cercárií v kelímku byly jednotlivé vzorky prohlíženy pod binokulární lupou. Plži byli změřeni digitálním posuvným měřítkem (s přesností 0,01 mm; Obr. 8D) a následně byly parazitickou pitvou (kompresní metodou, tj. roztlačením vzorků mezi 2 skly; Obr. 8E, F) zjištěny negativně fototaktické cercárie a prepatentní infekce (stádia sporocyst a redií; Obr. 8G a H). Larvální stádia motolic byla pozorována živá pod světelným mikroskopem Olympus BX51 s diferenciálním interferenčním kontrastem podle Nomarského a fotografická dokumentace jednotlivých druhů motolic (převážně cercárií) byla pořízena pomocí digitální kamery Olympus 5XC-3 připojené k mikroskopu a programu Quick Photo (Obr. 8I). Dílčí část nalezených larválních stádií motolic byla fixována v čistém alkoholu pro

budoucí molekulární studie a ve 4% horkém roztoku formaldehydu pro případné studie morfologické (Obr. 8J).

Plži byli určováni pomocí binokulární lupy podle základních determinačních znaků ulity (Ložek, 1956; Beran 1998) a larvální stádia motolic podle základních morfologických znaků pomocí klíče Faltýnková a kol. (2008a). Cerkárie rodu *Echinostoma* byly barveny neutrální červení (vitální barvivo) pro zviditelnění paraesofageálních žláz, jejichž umístění, počet a tvar v přední části těla jsou důležitými identifikačními znaky pro odlišení jednotlivých druhů rodu *Echinostoma*, a díky kterým byly cercárie určeny do druhu (Faltýnková a kol., 2015). Meteorologická data, především teplota vzduchu zaznamenaná pro každý den sběru, byla získána z Hydrometeorologického ústavu v Českých Budějovicích.

3. 4. TERMINOLOGIE

Prevalence infekce (vyjádřená v procentech) byla počítána jako počet hostitelů infikovaných jedním nebo více individui konkrétního druhu parazita (nebo taxonomické skupiny) děleno počtem zkoumaných hostitelů (Bush a kol., 1997). Koncept hierarchického uspořádání populací a společenstev parazitů (např. infra- a component community) byl ustanoven pro lepší chápání a interpretaci sdružení parazitů v individuálním hostiteli i jejich populacích a společenstvech (Esch a kol., 2002). Pro zjednodušení je v této práci používán pojem společenstvo ve významu component community (dále jen společenstvo) jako všechna ifraspolečenstva (infracommunity) všech druhů parazitů v hostitelské populaci v daném místě/lokalitě a času (Bush a kol., 1997). Termíny alogenní a autogenní druhy byly použity podle Esch a kol. (1988) pro rozlišení druhů motolic, které dokončují životní cyklus v rámci jednoho ekosystému (autogenní druhy motolic) a druhů, které využívají takové definitivní hostitele, kteří jsou schopní se pohybovat mezi více habitaty, jako například ptáci (alogenní druhy motolic).



Obr. 8. Metodika sběru a zpracování materiálu. **A** – Sběr plžů v terénu. **B** – Rozdělení plžů do kelímků (vyplouvací metoda). **C** – plži *Segmentina nitida* v kelímku. **D** – Měření plžů. **E** Pitva plžů. **F-H** – Vyšetřování plžů pro detekci nákazy motolicemi (**F** – Nenažený plž; **G** – Prepatentní infekce *Diplodiscus subclavatus*; **H** – Redie a cercárie *Asymphylogdora tincae*); průměrná velikost vyšetřovaných plžů *Segmentina nitida* je 3,13 mm. **I** – Fotografická dokumentace larválních stádií motolic. **J** – Fixace vzorků. (foto T. Vyhliďalová).

3. 5. STATISTICKÁ ANALÝZA DAT

3. 5. 1. Složení společenstev

Pro charakteristiku složení společenstev motolic, tj. zhodnocení vzájemné podobnosti společenstev motolic mezi lokalitami/rybníky a jednotlivými sezónami byl zvolen program PRIMER v6 (Clarke a Gorley, 2006). Konkrétně byl použit test jednocestné analýzy podobnosti ANOSIM (one-way ANalysis Of SIMilarities), kde byla testována nulová hypotéza žádného rozdílu mezi testovanými faktory (lokalita/rybník a sezóna). Tento test náhodnosti vychází z matice podobnosti a Bray-Curtisově indexu podobnosti, která je počítána z transformovaných dat prevalence jednotlivých druhů motolic. Jinými slovy, podobnost jednotlivých společenstev motolic, které odpovídají jednotlivým sběrům v daném měsíci, je analyzována na základě druhového složení a prevalence druhů motolic mezi lokalitami či sezónami. Test SIMPER byl použit pro identifikaci druhů motolic, které nejvíce přispěly k vzájemné podobnosti společenstev motolic mezi testovanými faktory, jako procentuální hodnota podobnosti, či nepodobnosti. MDS graf (multi-dimensional scaling ordination plot) představuje grafické znázornění podobnosti společenstev motolic, kde každý symbol znázorňuje jedno společenstvo/sběr a vzdálenost mezi nimi odráží jejich vzájemnou podobnost. Čím blíže jsou symboly, tím jsou si společenstva podobnější.

Byly testovány 2 hypotézy: 1) složení společenstev motolic se mezi rybníky neliší a 2) složení společenstev motolic se neliší mezi jednotlivými sezónami a mezi sezónami v rámci jedné lokality/rybníku. Druhou hypotézu bylo možné v rámci jedné lokality/rybníku testovat pouze pro složení společenstev motolic nalezených v plži *S. nitida* na rybníku Velký Hatínský díky dostatečnému množství dat (7 sběrů vs 3 z Loužku; Tab. 2 a 3). Srpnový sběr z Velkého Hatínského nebyl zahrnut do analýzy z důvodu nízkého počtu nalezených plžů a absence motolic (Tab. 3).

Všech 7 druhů motolic nalezených v plži *S. nitida* na Velkém Hatínském a 5 druhů motolic z plže *G. albus* z Loužku bylo zahrnuto do analýzy složení společenstev (Tab. 4). Prepatentní infekce byly vyloučeny z analýzy, protože byly identifikovány jako sporocysty nebo redie a nemohly být spolehlivě přiřazeny k žádnému z druhů motolic kvůli nedostatečně zralým cercáriím. Takto nebylo možné zahrnout: záznam a prevalenci sporocyst nalezených v jednom společném sběru (červen) na rybníku Velký Hatínský, které mohly náležet ke dvěma různým druhům, *Metaleptophallus gracillimus*, anebo *Neoastiotrema trituri*; echinostomní redie na rybníku Loužek, které mohly náležet ke dvěma druhům, *Echinostoma miyagawai*, anebo *Echinoparyphium pseudorecurvatum* (květen a červen); a sporocysty ze stejné lokality (květen), neboť mohly náležet k Schistosomatidae

gen. sp. 1, anebo k Schistosomatidae gen. sp. 2 (Tab. 4). Výjimku tvoří echinostomní redie nalezené na Velkém Hatínském, které do analýzy zahrnuty byly jakožto jediný zástupce této skupiny motolic, a tudíž byl počítán jako samostatný “druh”. Podobně byl zahrnut i nález jednoho infikovaného plže echinostomními rediemi v prvním květnovém sběru na rybníku Loužek. U faktoru sezóna byly sběry v jednotlivých měsících sloučeny následovně: jaro (květen), léto (červen, červenec), podzim (září, říjen, listopad) a zima (prosinec).

3. 5. 2. Struktura společenstev

Pro hodnocení struktury společenstev motolic byl zvolen program Statistika v. 7 (StatSoft Inc.). Z důvodu nedostatku sběrů nebyl hodnocen rybník Loužek (pouze 3 sběry, nutné minimum k analýze je 5).

Neparametrický test Spearman's rank correlation byl použit k hodnocení vztahu mezi prevalencí a průměrnou délkou plžů, stejně jako velikostí vzorku (tj. počet nasbíraných jedinců plžů). Takto bylo testováno, zda je, či není celková prevalence ovlivněna velikostí hostitelů, kdy větší jedinci mohou být více infikovaní, jak bylo dříve zdokumentováno pro jiné systémy motolice-hostitel, a zda se by se vyšší, či nižší prevalence nákazy motolicemi mohla objevovat v abundantnějších populacích plžů (Žbikowska a kol., 2006; Jovani a Tella, 2006).

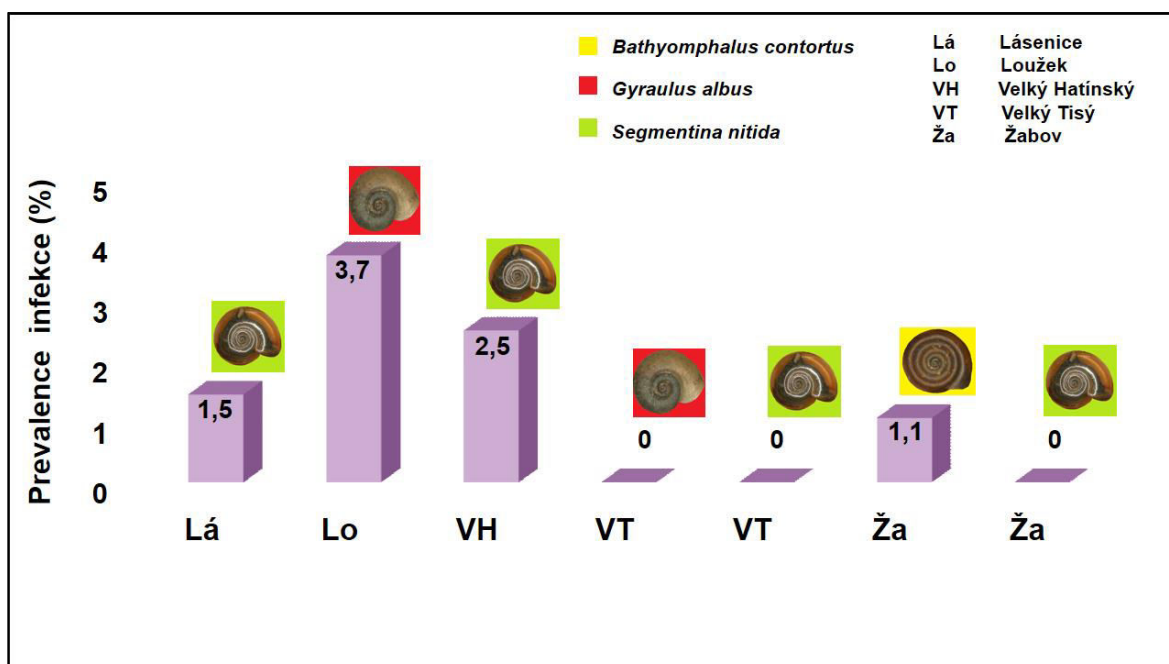
Parametrický test jednocestná ANOVA (ANalysis Of VAriance) byl použit pro hodnocení variability v prevalenci nákazy mezi jednotlivými sezónami, kdy byla testována nulová hypotéza, že se prevalence mezi sezónami neliší. Stejným testem bylo dále hodnoceno, zda se liší průměrná délka plžů a velikost vzorku mezi sezónami. Opět byla testována nulová hypotéza žádných rozdílů pro jednotlivé proměnné (průměrná délka šneků a velikost vzorku). *Post-hoc* (následné) porovnání, a to Tukeyova metoda mnohonásobného porovnání byla použita pro zjištění rozdílů mezi jednotlivými páry testovaných sezón. Pro splnění předpokladů pro parametrické testy (normalita a homoskedasticita) byla data transformována; prevalence pomocí arcsin odmocninovou transformací a průměrná délka plžů a velikost vzorku pomocí logaritmické transformace. Vstupní data pro analýzy zahrnovala 7 vzorků/sběrů z celkových 8, protože srpnový sběr byl vyloučen kvůli absenci motolic a malému počtu nalezených plžů (Tab. 3). Byla testována celková prevalence, stejně jako prevalence 2 nejčastěji se vyskytujících motolic s nejvyššími hodnotami nákazy (*Asymphyllodora tincae* a *Diplodiscus subclavatus*; Tab. 4), protože zbylých 5 druhů motolic bylo nalezeno pouze jednou v průběhu výzkumu, nebo třikrát, jako tomu bylo u echinostomních redií. Sběry v jednotlivých měsících byly sloučeny do sezón; jaro (květen), léto (červen, červenec), podzim (září, říjen, listopad) a zima (prosinec).

4. VÝSLEDKY

Z prvního předběžného sběru na 5 lokalitách mikroregionu Třeboňsko (Obr. 2) bylo celkem nakaženo larválními stádii motolic 14 jedinců plžů (z 661 vyšetřených) patřících k 3 druhům malých okružáků (Planorbidae) (Tab. 1). Celkem bylo zaznamenáno 5 druhů motolic. Ze všech lokalit byl pouze 1 plž *Bathyomphalus contortus* nakažen (1,1%; Tab. 1), a to druhem *Asymphylogora tincae*. U plže *Gyraulus albus* byly nalezeny 3 druhy motolic (2 morfotypy cercárií: Schistosomatidae gen. sp. 1, Schistosomatidae gen. sp. 2 a 1 redie čeledi Echinostomatidae) s prevalencí 3,7% (8 z 215). *Segmentina nitida* byla nakažena 2 druhy motolic, *Diplodiscus subclavatus* a *Asymphylogora tincae* s prevalencí 1,4% (5 z 352). Na rybníku Velký Tisý nebyli nalezeni žádní infikovaní plži, u jednoho ze dvou druhů plžů na rybníku Žabov také nebyly nalezeny žádné infekce motolicemi a na rybníku Lásenice byli nalezeni 2 infikovaní jedinci (Tab. 1, Obr. 9).

Tabulka 1. Procentuální zastoupení infekce (prevalence) a počet druhů larválních stádií motolic nalezených při prvním předběžném sběru na 5 vybraných lokalitách mikroregionu Třeboňsko. Zkratky: P, Prevalence; Lá, Lásenice; Lo, Loužek; VH, Velký Hatínský; VT, Velký Tisý; Ža, Žabov.

Lokalita	Druh plže	Počet nasbíraných jedinců	Počet nakažených jedinců	Počet druhů motolic	P (%)
Lá	<i>Segmentina nitida</i> (O. F. Müller, 1774)	138	2	1	1,5
Lo	<i>Gyraulus albus</i> (O. F. Müller, 1774)	214	8	3	3,7
VH	<i>Segmentina nitida</i>	120	3	1	2,5
VT	<i>Gyraulus albus</i>	1	0	0	0,0
	<i>Segmentina nitida</i>	45	0	0	0,0
Ža	<i>Bathyomphalus contortus</i> (Linné, 1758)	94	1	1	1,1
	<i>Segmentina nitida</i>	49	0	0	0,0
Celkem		661	14	5	2,1



Obr. 9. Grafické znázornění prevalence infekce motolic nalezených při prvním sběru na 5 vybraných lokalitách mikroregionu Třeboňsko.

Kvůli nízké abundanci plžů a celkové prevalenci nákazy na 3 z 5 lokalit (Tab. 1, Obr. 9) probíhal další výzkum na rybnících Loužek a Velký Hatínský (Obr. 3-5), ze kterých bylo během 8 terénních výjezdů celkem od května do prosince vyšetřeno 1459 malých okružáků 2 druhů plžů, z nichž 99 (6,8%) bylo nakaženo larválními stádii motolic (Tab. 2 a 3). Na rybníku Loužek byl nalézán výhradně *G. albus* s vysokým procentem infekce motolicemi (Tab. 2), zatímco *S. nitida* byla nalézána na rybníku Velký Hatínský také s poměrně vysokou prevalencí nákazy (Tab. 3). Nález plžů *G. albus* na Velkém Hatínském byl ojedinělý a bez infekce motolicemi (Tab. 3).

Tabulka 2. Procentuální zastoupení infekce (prevalence) larválních stádií motolic nalezených v rybníku Loužek během všech 3 sběrů v roce 2015. Od srpna do prosince nebyli nalezeni žádní plži z důvodu dlouhodobých vysokých teplot v letních měsících a celkového vyschnutí lokality.

Měsíc sběru	Datum sběru	Druh plže	Počet nalezených jedinců	Počet nakažených jedinců	Prevalence (%)
Květen	18. 5.	<i>Gyraulus albus</i>	214	8	3,7
Červen	22. 6.	<i>Gyraulus albus</i>	143	39	27,3
Červenec	20. 7.	<i>Gyraulus albus</i>	134	1	0,8
Srpen – Prosinec	17. 8. – 7. 12.	—	0	0	0,0
Celkem		<i>Gyraulus albus</i>	491	48	9,8

Tabulka 3. Procentuální zastoupení infekce (prevalence) larválních stádií motolic nalezených v rybníku Velký Hatínský během všech 8 sběrů v roce 2015.

Měsíc sběru	Datum sběru	Druh plže	Počet nalezených jedinců	Počet nakažených jedinců	Prevalence (%)
Květen	18. 5.	<i>Segmentina nitida</i>	120	3	2,5
Červen	22. 6.	<i>Segmentina nitida</i>	138	6	4,4
Červenec	20. 7.	<i>Segmentina nitida</i>	139	14	10,1
Srpen	17. 8.	<i>Segmentina nitida</i>	2	0	0,0
Září	14. 9.	<i>Segmentina nitida</i>	113	10	8,9
Říjen	12. 10.	<i>Gyraulus albus</i>	2	0	0,0
		<i>Segmentina nitida</i>	142	6	4,2
Listopad	11. 11.	<i>Segmentina nitida</i>	272	10	3,7
Prosinec	7. 12.	<i>Segmentina nitida</i>	40	2	5,0
Celkem		<i>Gyraulus albus</i>	2	0	0,0
Celkem		<i>Segmentina nitida</i>	966	51	5,3

V nakažených plžích obou druhů bylo z 2 lokalit celkem zjištěno 12 druhů motolic, které náleží k 8 čeledím (Tab. 4). Devět druhů motolic bylo určeno jak do rodu, tak do druhu. Tři byly určeny do čeledi, kdy se jednalo o nezralé infekce (redie) čeledi Echinostomatidae a blíže neurčené cercárie ptačích schistosom (Tab. 4). Dále byly nalezeny schistosomní sporocysty a sporocysty xifidiocerkárií, které nemohly být s bližší přesností identifikovány (Tab. 4). V tabulce 4 jsou uvedeny počty nakažených měkkýšů pro jednotlivé druhy larválních stádií motolic, stejně tak celková prevalence jednotlivých motolic. Žádný druh motolice nebyl nalezen v obou druzích plžů. Výjimkou by mohl být zástupce čeledi Echinostomatidae, ale jelikož na Velkém Hatínském byly nalezeny pouze prepatentní infekce, nelze s jistotou tvrdit, zda se tento druh shoduje s jedním z druhů čeledi Echinostomatidae nalezených na Loužku (Tab. 4).

Tabulka 4. Druhy larválních stádií motolic a jejich prevalence infekce ve 2 zkoumaných okružákovitých plžích, *Gyraulus albus* a *Segmentina nitida*, nalezených na rybnících Loužek a Velký Hatínský.

Lokalita/ Druh plže	Čeleď	Druh motolice	Počet nakažených plžů	Celková prevalence (%)
Loužek G. albus	Echinostomatidae Looss, 1899	<i>Echinoparyphium pseudorecurvatum</i> Kiseliene et Grabda-Kazubská, 1990	24	4,9
		<i>Echinostoma miyagawai</i> Ishii, 1932	11	2,2
		Echinostomatidae gen. sp. (redie) ^a	3	0,6
	Schistosomatidae Stiles & Hassall, 1898	Schistosomatidae gen. sp. 1	3	0,6
		Schistosomatidae gen. sp. 2	3	0,6
		Schistosomatidae gen. sp. (sporocysty) ^b	1	0,2
	Strigeidae Railliet, 1919	<i>Australapatemon burti</i> (Miller, 1923)	3	0,6
Celkem			48	9,8
Velký Hatínský S. nitida	Diplodiscidae Cohn, 1904	<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Pallas, 1760)	13	1,4
		Echinostomatidae gen. sp. (redie)	3	0,3
	Haematoloechidae Freitas & Lent, 1939	<i>Haematoloechus variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	1	0,1
	Leptophallidae Dayal, 1938	<i>Metaleptophallus gracillimus</i> (Lühe, 1909)	1	0,1
	Lissorchiidae Magath, 1917	<i>Asymphylogora tincae</i>	31	3,2
	Plagiorchiidae Lühe, 1901	<i>Neoastiotrema trituri</i> (Grabda, 1959)	1	0,1
	Strigeidae Railliet, 1919	<i>Australapatemon minor</i> (Yamaguti, 1933)	1	0,1
	— ^c	sporocysty	1	0,1
Celkem			51*	5,3

^a Redie náležící buď k druhu *Echinoparyphium pseudorecurvatum*, nebo *Echinostoma miyagawai* pocházející z různých sběrů/měsíců.

^b Sporocysty náležící buď k druhu Schistosomatidae gen. sp. 1, nebo Schistosomatidae gen. sp. 2 pocházející ze stejného sběru/měsíce.

^c Plagiorchiidae gen. sp., nebo Leptophallidae gen. sp. (prepatentní infekce jedince plže pocházejícího ze stejného sběru/měsíce jako infekce dvou jedinců plžů motolicemi *Metaleptophallus gracillimus* a *Neoastiotrema trituri*).

* Včetně dvojité infekce *Australapatemon minor* a *Asymphylogora tincae* v jednom jedinci plže.

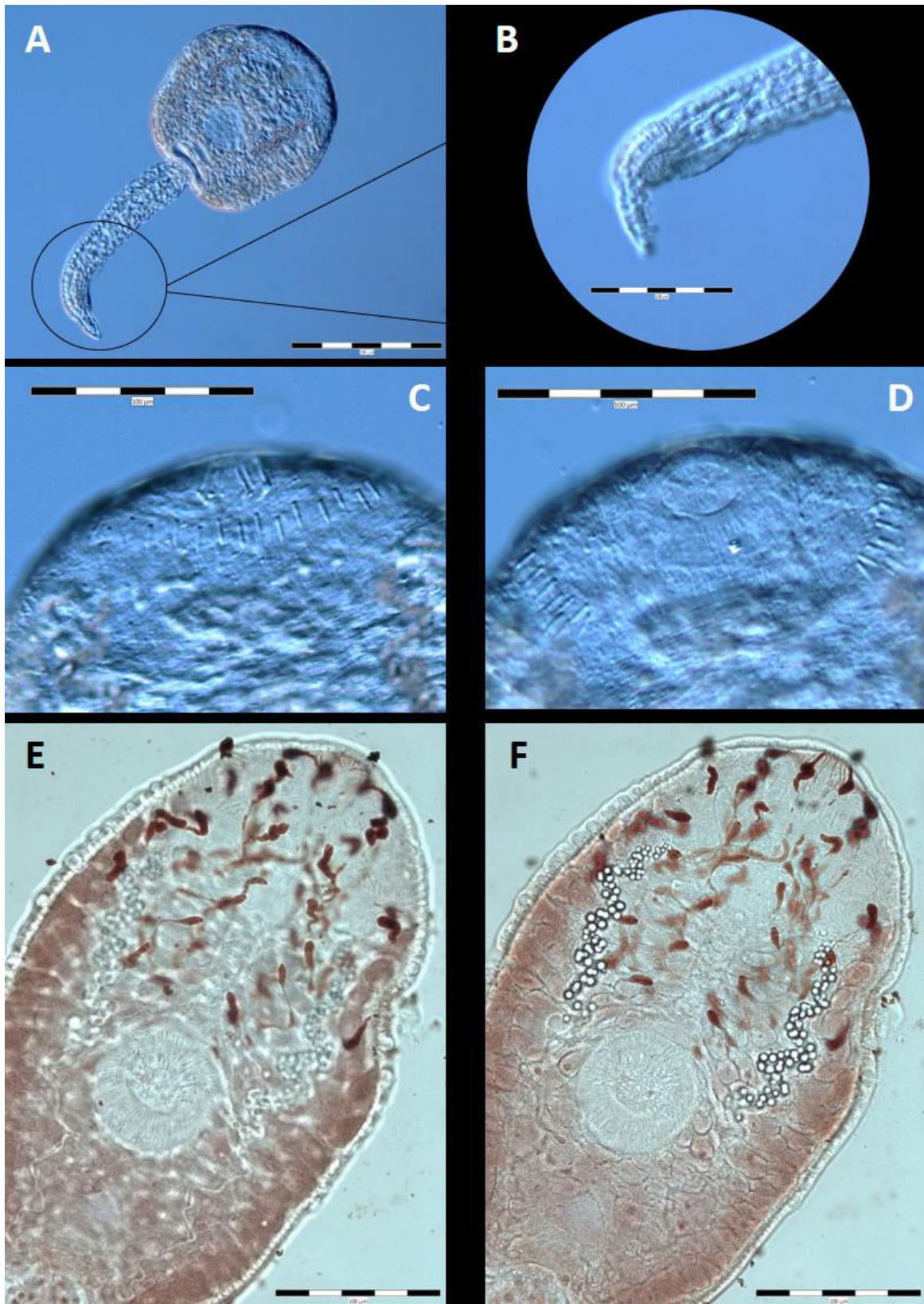
4. 1. DRUHOVÉ SPEKTRUM A SEZÓNÍ DYNAMIKA MOTOLIC

4. 1. 1. Loužek

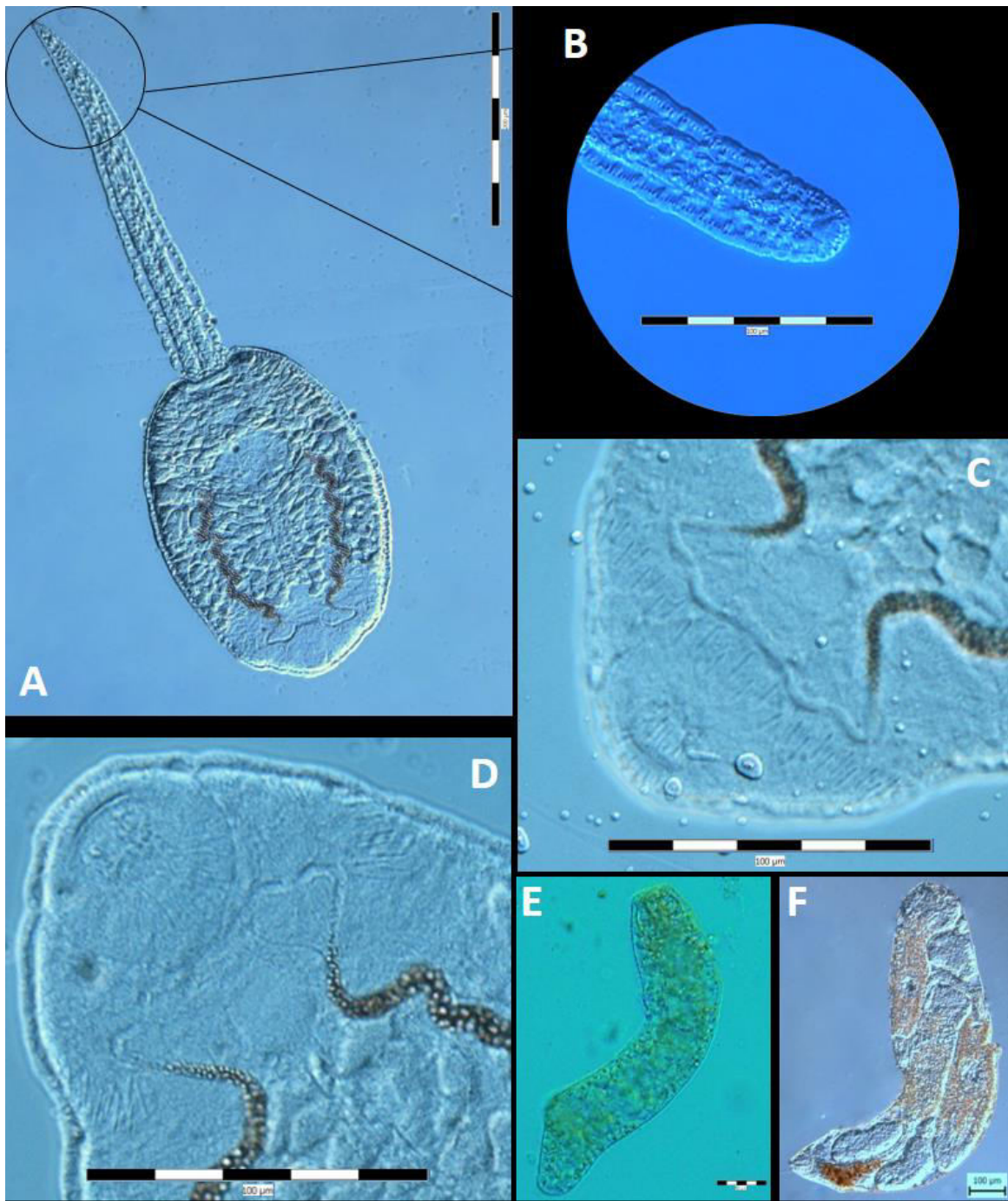
V lokalitě Loužek byl nalézán výhradně plž *G. albus* (průměrná délka plžů: 3,62 mm; rozmezí: 1,96-5,24 mm). Během 3 terénních sběrů jich bylo celkem získáno 491 s prevalencí nákazy larválními stádii motolic 9,8% (Tab. 2)

Zjištěno bylo 5 druhů motolic z 3 čeledí (2 echinostomní, 2 schistosomní a 1 strigeidní motolice), z nichž 3 byly určeny do rodu i druhu a 2 do čeledi (Tab. 4). Digitální fotografie zástupců všech nalezených motolic na rybníku Loužek jsou uvedeny v obrázku 10-12. Cerkárie rodu *Echinostoma* (Obr. 10) byly identifikovány na základě přítomnosti ploutevního lemu na ocásku (Obr. 10A a B) a 37 límcových trnů v blízkosti ústní přísavky (Obr. 10C a D). Barvení cercárií neutrální červení ukázalo 42-46 paraesofageálních žláz; 30-34 v oblasti přední části těla mezi břišní a ústní přísavkou a 12 v oblasti obvodu ústní přísavky (Obr. 10E a F). Navíc vývody žláz byly rozmístěny mezi a po stranách sběrných vylučovacích kanálků, a tudíž byl druh určen jako *E. miyagawai*. Dalším možným druhem mohl být *E. nasincovae* n. sp., ale protože počet paraesofageálních žláz je obecně nižší (30-39; 8 v oblasti obvodu ústní přísavky a 22-31 v přední části těla) a s omezenou distribucí jejich vývodů mezi jícnem a sběrnými kanálky vylučovací soustavy (Faltýnková a kol., 2015), byl druh nakonec identifikován jako *E. miyagawai*. Druh *Echinoparyphium pseudorecurcatum* (Obr. 11) byl určen na základě absence ocasního ploutevního lemu (Obr. 11A a B) a přítomnosti 45 límcových trnů (Obr. 11C a D). Echinostomní redie byly rozeznány díky přítomnosti límce a lokomočních výběžků (Obr. 11E a F). Furkocerkárie bez pigmentových očních skvrn byly identifikovány jako *Australapatemon burti* (Obr. 12A), který byl odlišen od blízkce příbuzného druhu *A. minor* podle otrnění pouze v přední části těla (Obr. 12B). Dále byly rozpoznány furkocerkárie s pigmentovými očními skvrnami jako 2 morfotypy ptačích schistosom podle velikosti a tvaru těla. Menší s oválným tvarem těla byla provizorně pojmenována jako *Schistosomatidae* gen. sp. 1 (Obr. 12C a D) a větší s podlouhlým tvarem těla jako *Schistosomatidae* gen. sp. 2 (Obr. 12E a F). Prepatentní infekce echinostomních redií a schistosomních sporocyst nemohly být s jistotou přiřazeny k identifikovaným druhům (Tab. 4).

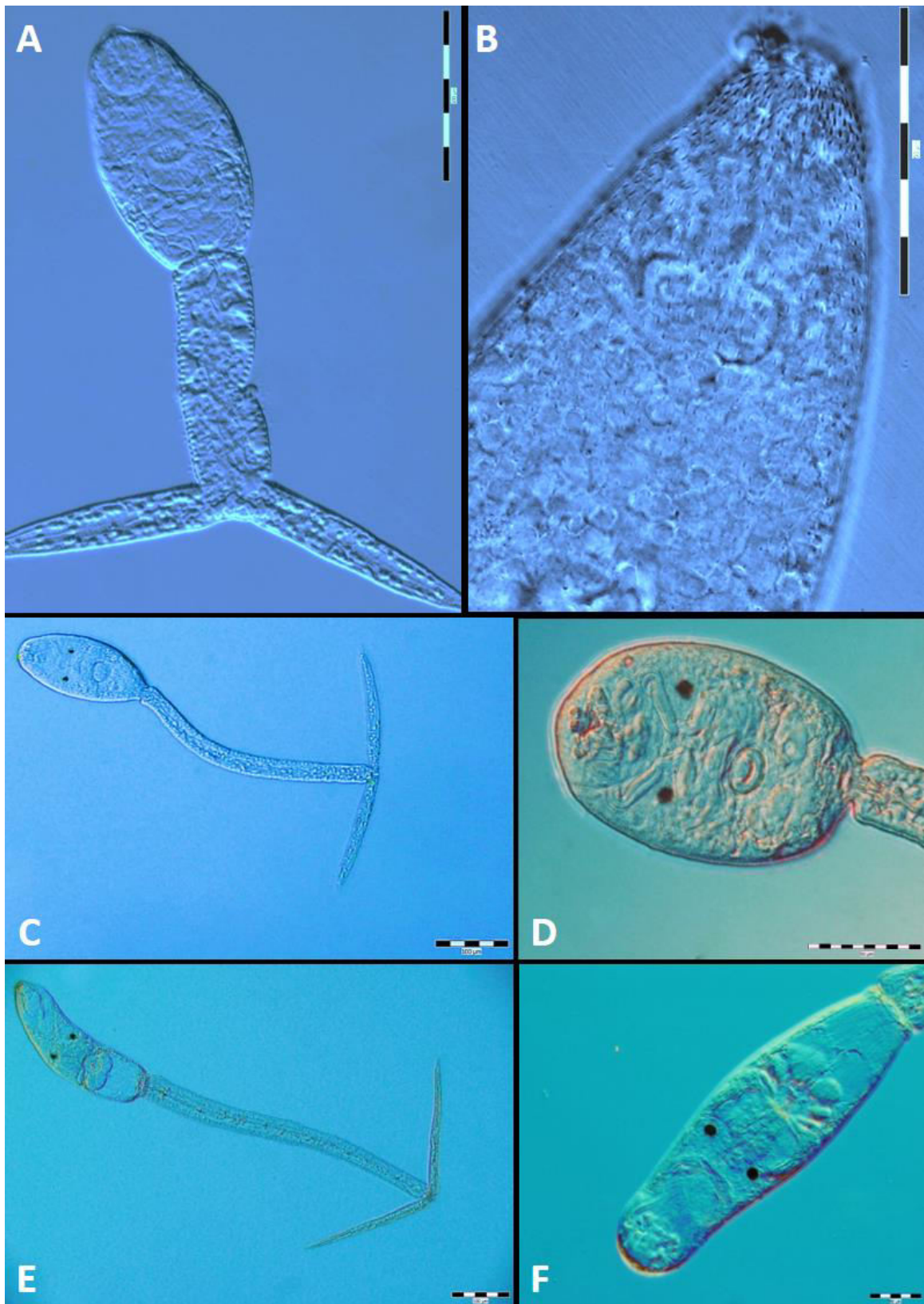
Prevalence nákazy mezi jednotlivými měsíci se pohybovala v rozmezí 0,8-27,3% s nejvyšší zaznamenanou hodnotou v červnu (Tab. 2, Obr. 13). Od srpna do prosince byla lokalita vyschlá kvůli dlouhodobě vysokým teplotám v předešlých červencových týdnech a rybník zůstal bez vody po zbylých 5 měsících výzkumu (Obr. 4D). Celková prevalence



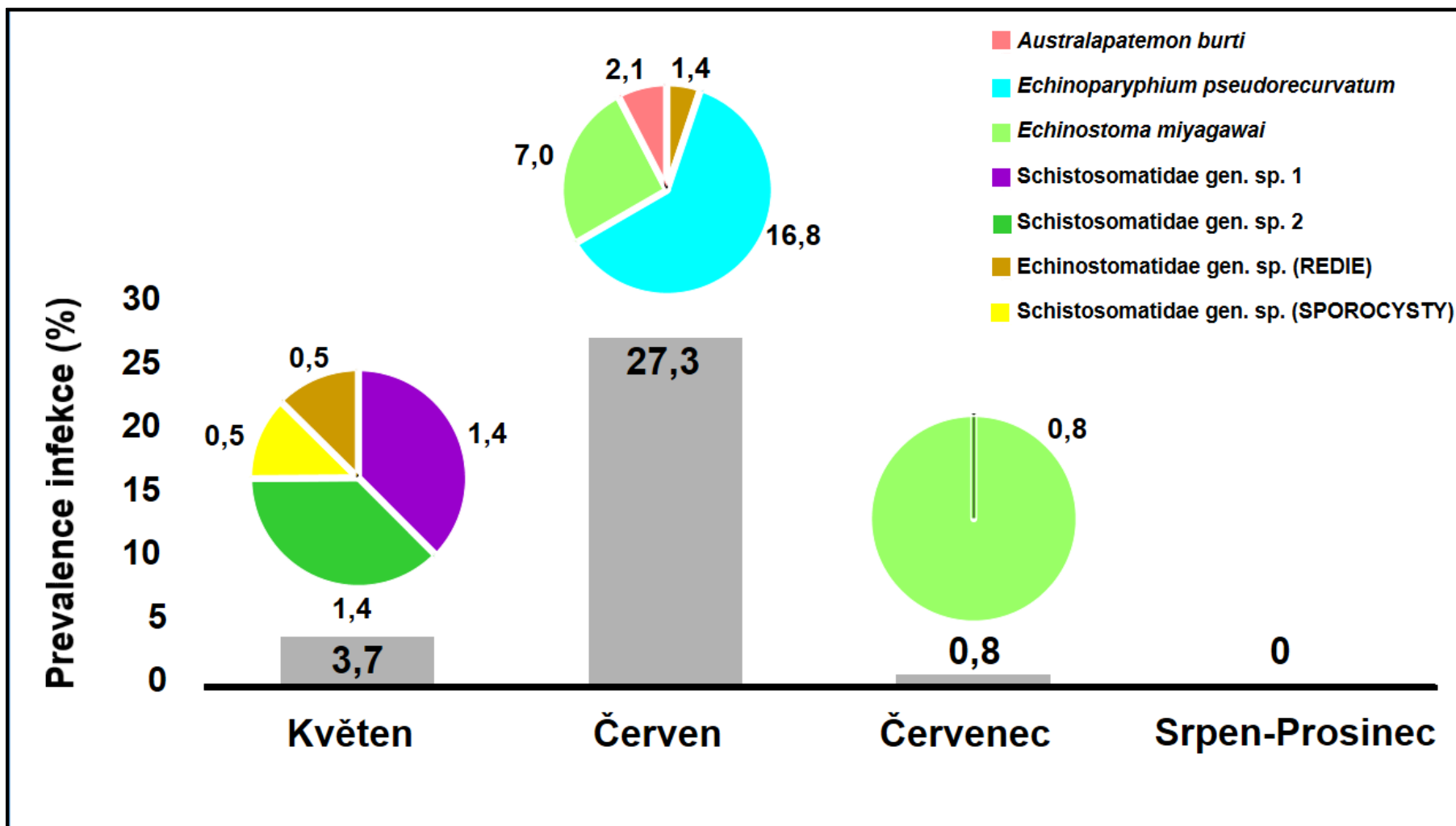
Obr. 10. *Echinostoma miyagawai* (cerkárie) **A** – Tělo (celkový pohled). **B** – Detail ploutevního lemu na ocásku. **C** – Hlavový límec, dorzální límcové trny (dorzální pohled). **D** – Hlavový límec, laterální a úhlové trny (ventrální pohled). **E** – Paraesofageální žlázy a jejich vývody, ventrální pohled (obarveno neutrální červení). **F** – Paraesofageální žlázy a jejich vývody, dorzální pohled (obarveno neutrální červení). Měřítka: A, 200 μm ; B-F, 100 μm . (foto T. Vyhliďalová).



Obr. 11. *Echinoparyphium pseudorecurvatum* (A-D, cercárie) a echinostomní redie (E-F, redie *E. miyagawai* nebo *E. pseudorecurvatum*). A – Tělo (celkový pohled). B – Detail ocásku bez ploutevního lemu. C – Hlavový límec, dorzální límcové trny (dorzální pohled). D – Hlavový límec, laterální a úhlové trny (ventrální pohled). E – Redie s nediferencovanými zárodky. F – Redie s nedostatečně vyvinutými cercáriemi. Měřítka: A, 200 μm ; B-D, F, 100 μm ; E, 50 μm . (foto T. Vyhliďalová).



Obr. 12. *Australapatemon burti* (A-B, furkocerkárie), *Schistsomatidae* gen. sp. 1 (C-D, furkocerkárie) a *Schistsomatidae* gen. sp. 2 (E-F, furkocerkárie). **A** – Tělo (celkový pohled). **B** – Detail otrnění v přední části těla. **C** – Tělo (celkový pohled). **D** – Detail těla se 2 pigmentovými očními skvrnami. **E** – Tělo (celkový pohled). **F** – Detail těla se 2 pigmentovými očními skvrnami. Měřítka: A, C, E, 100 μ m; B, D, F, 50 μ m. (foto T. Vyhlídalová).



Obr. 13. Graf znázorňující celkovou prevalenci larválních stádií motolic nalezených během všech 3 sběrů na rybníku Loužek (sloupcový graf) včetně procentuálního zastoupení jednotlivých druhů motolic pro každý sběr/měsíc (výšečový graf). Od srpna do prosince nebyli nalezeni žádní plži kvůli celkovému vyschnutí lokality z důvodů dlouhodobě vysokých teplot a nízkých srážek.

jednotlivých druhů motolic byla v průběhu roku mezi 0,2-4,9% s nejvyšší hodnotou zaznamenanou u druhu *E. pseudorecurvatum* (Tab. 4).

Dominantními druhy pro tuto lokalitu jsou *E. pseudorecurvatum* (4,9%), ovšem se záznamem jen v 1 z 3 sběrů a *E. miyagawai* (2,2%), který se vyskytoval ve 2 společenstvech (Tab. 4, Obr. 13). Druhovú bohatost jednotlivých společenstev motolic, které odpovídají jednotlivým sběrům v daných populacích plžů, činila 3 druhy motolic v květnu, 3 v červnu a 1 v červenci. Společenstva byla většinou zastoupena jedním dominantním druhem motolice (Obr. 13). Navíc každému společenstvu dominovaly jiné druhy motolic, v květnu zástupci čeledi Schistosomatidae (3,3%), v červnu *E. pseudorecurvatum* (16,8%) a červenci *E. miyagawai* (0,8%) (Obr. 13). Tyto 3 druhy se společně nevyskytovaly v žádném sběru. Nejvyšší druhová bohatost byla zaznamenána v květnu i v červnu, kdy byly nalezeny 3 druhy motolic (Obr. 13).

Gyraulus albus je prvním mezihostitelem 25 druhů motolic z 9 čeledí v Evropě a 16 druhů z 8 čeledí v České republice (Tab. 5). Pouze jeden druh, *A. burti*, se shoduje s dřívějšími záznamy, což činí 4% již známé fauny pro Evropu a 6% pro Českou republiku (Tab. 5). Druhy ptačích schistosom bez molekulární identifikace nejsou započítány do celkové druhové diverzity (Selbach a kol., 2015; Tab. 5). Druhy *E. pseudorecurvatum* a *E. miyagawai* doposud v plži *G. albus* nalezeny nebyly a představují tak nové záznamy motolic pro tento druh plže. Ptačí schistosomy Schistosomatidae gen. sp. 1 a Schistosomatidae gen. sp. 2 nalezené v této studii mohou být novými záznamy pro tohoto plže. Všechny druhy motolic z této lokality a druhu plže využívají ptáky jako definitivní hostitele ve svém životním cyklu (Tab. 6).

4. 1. 2. Velký Hatínský

V lokalitě Velký Hatínský byl nalézán plž *S. nitida* (průměrná délka plžů: 3,13 mm; rozmezí: 1,25-6,80 mm) a zcela výjimečně *G. albus*. Během 8 terénních sběrů bylo získáno 966 jedinců *Segmentina nitida* s prevalencí nákazy 5,3% a 2 jedinci *G. albus* bez infekce (Tab. 3).

Bylo nalezeno 7 druhů motolic, z nichž každý náležel do jiné čeledi. Celkem 6 motolic bylo určeno do rodu i druhu a 1 do čeledi (Tab. 4). Digitální fotografie všech zástupců motolic nalezených na rybníku Velký Hatínský jsou uvedeny v obrázcích 14-16. Podle odlišných morfologických typů cercárií mohly být 2 motolice *A. tincae* a *D. subclavatus* od ostatních druhů rozeznány poměrně snadno, a to již pod binokulární lupou i v prepatentních infekcích (Obr. 8G a H), jelikož v prvním případě jde o cercárieum (Obr. 14A) s částečně vyvinutými reprodukčními orgány (Obr. 14B) a velkými rediemi s malým

Tabulka 5. Druhové složení larválních stádií motolic pro první mezihostitele *Gyraulus albus* a *Segmentina nitida* nalezených v této práci v porovnání s nálezy v předchozích studiích. Klasifikace a názvy čeledí motolic podle Gibson a kol. (2002), Jones a kol. (2005) a Bray a kol. (2008).

Druh plže	Druh motolice	Tato studie	Původ nálezů *	Zdroj literatury
<i>Gyraulus albus</i>	Diplodiscidae Cohn, 1904 <i>Diplodiscus subclavatus</i> (Pallas, 1760)		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	Diplostomidae Poirier, 1886 <i>Hysteromorpha triloba</i> (Rudophi, 1819)		RU, DE	Klochkova (1974), Selbach a kol. (2015)
	<i>Neodiplostomum attenuatum</i> (Linstow, 1906)		DE	Cichy a kol. (2011)
	<i>Tylodelphys excavata</i> (Rudophi, 1803)		DE	Selbach a kol. (2015)
	Echinostomatidae Looss, 1899 <i>Echinoparyphium pseudorecurvatum</i> Kiseliene et Grabda-Kazubska, 1990	+ NZ	CZ	Tato studie
	<i>Echinostoma nasincovae</i> n. sp. Faltýnková, Georgieva, Soldánová, Kostadinova, 2015 ^a		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	<i>Echinostoma</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	<i>Echinostoma miyagawai</i> Ischii, 1932	+ NZ	CZ	Tato studie
	<i>Paryphostomum radiatum</i> (Dujardin, 1845)		CZ, DE	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a), Selbach a kol. (2015)
	Echinostomatidae gen. sp. (redie) ^b	+	CZ	Tato studie
	<i>Petasiger</i> sp.1		DE	Selbach a kol. (2014, 2015)
	<i>Petasiger</i> sp.2		DE	Selbach a kol. (2014, 2015)
	<i>Petasiger</i> sp.3		DE	Selbach a kol. (2014, 2015)
Haematoloechidae Freitas & Lent, 1939 <i>Haematoloechus</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011)	

<i>Haematoloechus variegatus</i> (Rudolphi, 1819)		CZ	Faltýnková a kol. (2008a)
Lissorchiidae Magath, 1917			
<i>Asymphylogora</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011)
<i>Asymphylogora tincae</i> (Modeer, 1790)		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
Leptophallidae Dayal, 1938			
<i>Paralepoderma</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
Notocotylidae Lühe, 1909			
<i>Catatropis verrucosa</i> (Frölich, 1789)		DE	Cichy a kol. (2011)
<i>Notocotylus ephemera</i> (Nitzsch, 1817)		CZ	Žďárská (1964)
<i>Notocotylus</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011)
<i>Notocotylus</i> sp. V		RU	Frolova (1975)
<i>Quinqueserialis quinqueserialis</i> (Barker & Laughlin, 1911)		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
Schistosomatidae Stiles & Hassall, 1898			
<i>Gigantobilharzia</i> sp. ^c		CZ	Cichy a kol. (2011)
Schistosomatidae gen. sp. II		CZ	Aldhoun a kol. (2012)
Schistosomatidae gen. sp. 1a ^d		DE	Selbach a kol. (2015)
Schistosomatidae gen. sp. 2a ^d		DE	Selbach a kol. (2015)
Schistosomatidae gen. sp. 1	+ (NZ?)	CZ	Tato studie
Schistosomatidae gen. sp. 2	+ (NZ?)	CZ	Tato studie
Schistosomatidae gen. sp. (sporocysty) ^e	+	CZ	Tato studie
Strigeidae Railliet, 1919			
<i>Australapatemon burti</i> (Miller, 1923)	+	CZ, DE	Tato studie, Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a), Selbach a kol. (2015)
<i>Parastrigea robusta</i> Szidat, 1928		CZ, DE	Combes (1980), Faltýnková a kol. (2008a)
<i>Cotylurus</i> sp.		DE	Selbach a kol. (2015)

<i>Segmentina nitida</i>	Diplodiscidae Cohn, 1904			
	<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Pallas, 1760)	+	CZ, AT, RU, SK?, DE?	Tato studie, Faltýnková a kol. (2008a), Golikova (1960)
	Diplostomidae Poirier, 1886			
	<i>Hysteromorpha triloba</i> (Rudolphi, 1819)		DE	Selbach a kol. (2015)
	Echinostomatidae Looss, 1899			
	<i>Paryphostomum radiatum</i> (Dujardin, 1845)		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	Echinostomatidae gen. sp. (redie)	+	CZ	Tato studie
	Haematoloechidae Freitas & Lent, 1939			
	<i>Haematoloechus</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011)
	<i>Haematoloechus variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	+	CZ, D?	Tato studie, Faltýnková a kol. (2008a)
	Lissorchiidae Magath, 1917			
	<i>Asymphylogora</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011)
	<i>Asymphylogora tincae</i> (Modeer, 1790)	+	CZ	Tato studie, Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	Leptophallidae Dayal, 1938			
	<i>Metaleptophallus gracillimus</i> (Lühe, 1909)	+ NZ	CZ	Tato studie
	<i>Paralepoderma</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
	Leptophallidae gen. sp./Plagiorchiidae gen. sp. (sporocysty) ^f	+	CZ	Tato studie
Notocotylidae Lühe, 1909				
<i>Catatropis</i> sp.		CZ	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)	
<i>Catatropis verrucosa</i> (Frölich, 1789)		DE	Cichy a kol. (2011)	
<i>Quinqueserialis quinqueserialis</i> (Barker & Laughlin, 1911)		DE, CZ?	Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)	
Paramphistomidae Fiscoeder, 1901				
<i>Paramphistomum cervi</i> (Zeder, 1790)		DE	Faltýnková a kol. (2008a)	

Plagiorchiidae Lühe, 1901			
<i>Neoastiotrema trituri</i> (Grabda, 1959)	+ NZ	CZ	Tato studie
Schistosomatidae Siles & Hassall, 1898			
Schistosomatidae gen. sp. 1 ²		CZ	Aldhoun a kol. (2012)
Schistosomatidae gen. sp. 3a ^d		DE	Selbach a kol. (2015)
Strigeidae Railliet, 1919			
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi, 1819)		PL	Cichy a kol. (2011)
<i>Apharyngostrigea cornu</i> (Zeder, 1800)		DE	Cichy a kol. (2011)
<i>Australapatemon minor</i> (Yamaguti, 1933)	+	CZ, DE	Tato studie, Cichy a kol. (2011), Faltýnková a kol. (2008a)
<i>Australapatemon burti</i> (Miller, 1923)		DE	Selbach a kol. (2015)
<i>Cotylurus brevis</i> Dubois & Rausch, 1950		RU	Cichy a kol. (2011)
<i>Parastrigea robusta</i> Szidat, 1928		CZ, PL, DE	Cichy a kol. (2011), Combes (1980), Faltýnková a kol. (2008a)

^a *Echinostoma spiniferum* (La Valette, 1855) podle Cichy (2011), *Echinostoma spiniferum* (La Valette, 1855) *sensu* Našincová (1992) podle Faltýnková a kol. (2008a).

^b Redie náležící buď k druhu *Echinoparyphium pseudorecurvatum*, nebo *Echinostoma miyagawai*.

^c Synonymum k *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1855) podle Našincová (1992).

^d Druhy bez molekulární identifikace mohou představovat nové záznamy nebo shodu s nálezy Aldhoun a kol. (2012)

^e Sporocysty náležící buď k druhu Schistosomatidae gen. sp. 1, nebo Schistosomatidae gen. sp. 2.

^f Sporocysty náležící buď k druhu *Neoastiotrema trituri*, nebo *Metaleptophallus gracillimus*.

+ Druh motolice nalezen v této studii.

NZ, nový záznam motolice z tohoto druhu plže.

? Blíže nespecifikovaný stát nálezu.

* Standardní dvoupísmenný kód státu: AT – Rakousko; CZ – Česká republika; DE – Německo; PL – Polsko; RU – Rusko, SK – Slovensko.

Tabulka 6. Životní cyklus motolic nalezených v okružákovitém plži *Gyraulus albus* na rybníku Loužek. Zdroj literatury: Aldhoun a kol. (2012), Brown a kol. (2011), Faltýnková a Haas (2006), Faltýnková a kol. (2015), Kiseliene a Grabda-Kazubska (1990), Kostadinova a kol. (2000), Našincová (1992).

Čeď	Druh motolice	I. mezipostitel	II. mezipostitel	Definitivní hostitel
Echinostomatidae	<i>Echinoparyphium pseudorecurvatum</i>	Plži (Planorbidae)	Pulci žab	Ptáci (Anatidae)
	<i>Echinostoma miyagawai</i>	Plži (Planorbidae, Lymnaeidae, Physidae)	Měkkýši ^a	Ptáci (Anatidae), Savci (Muridae)
Schistosomatidae	Schistosomatidae gen. sp. 1	Plži (Plicnatí, Předožábří)	- ^b	Ptáci (Anatidae)
	Schistosomatidae gen. sp. 2	Plži (Plicnatí, Předožábří)	- ^b	Ptáci (Anatidae)
Strigeidae	<i>Australapatemon burti</i>	Plži (Planorbidae, Lymnaeidae)	Pijavice	Ptáci (Anatidae)

^a Plži čeledi Lymnaeidae, data z experimentálních infekcí Kostadinova a kol. (2000).

^b Druhý mezipostitel chybí (cerkárie přímo penetrují definitivního hostitele).

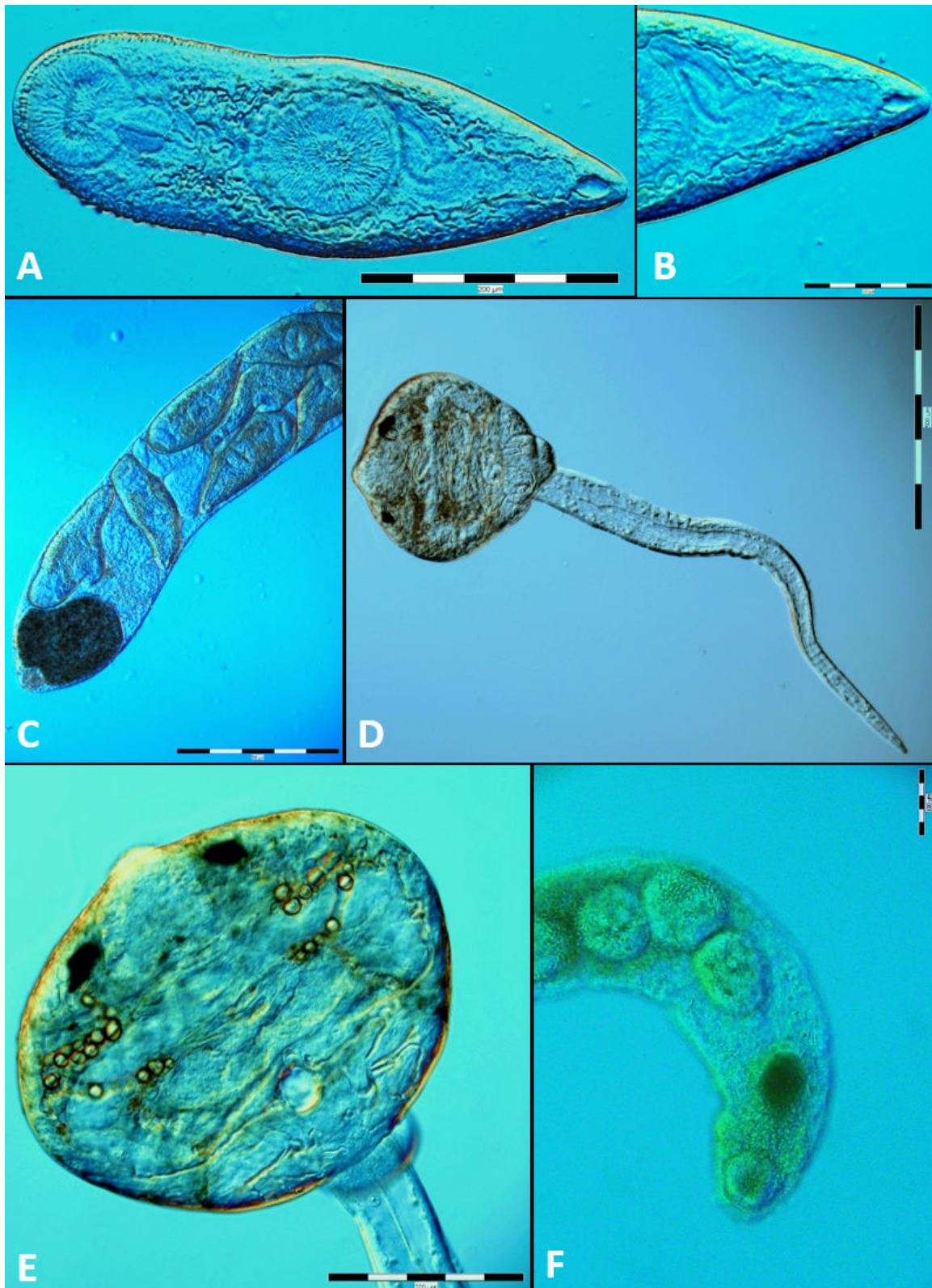
hltnem a krátkým, ale širokým střevem (Obr. 8H, 14C). V druhém případě se jedná o amfistomní cercárii s velkou přísavkou na konci těla, výraznými očními skvrnami (Obr. 14D, E) a malými rediemi se středně velkým hltnem (Obr. 8G a 14F). Jediná furkocercárie nalezena na této lokalitě byla identifikována jako *Australapatemon minor* (Obr. 15A), který byl odlišen od ostatních furkocercárií bez pigmentovaných očních skvrn na základě počtu a umístění penetračních žláz (Obr. 15B) a od blízce příbuzného druhu *A. burti* podle otrnění celého těla (Obr. 15C). Echinostomní redie (Obr. 15D) byly rozeznány díky přítomnosti límce a lokomočních výběžků. Xifidiocercárie byly určovány podle přítomnosti, či absence ocasního ploutevního lemu i tvaru styletu, ale rozhodujícím faktorem byl počet penetračních žláz. *Neoastiotrema trituri* (Obr. 16A) má 8 párů penetračních žláz (Obr. 16B) a stylet s rozšířenou přední částí čepele a nedokončenou stěnou báze (Obr. 16C). Jediná nalezená xiphidiocercárie s ocasním ploutevním lemlem byla určena jako *Haematoloechus variegatus* (Obr. 16D), s méně než 6 páry penetračních žláz (Obr. 16E) a styletem též postrádajícím

ztluštěnou bázi (Obr. 16F). *Metaleptophallus gracillimus* (Obr. 16G) se od *N. trituri* liší pouze počtem penetračních žláz, kterých má 4 páry (Obr. 16H), stylet má stejný jako *N. trituri* (Obr. 16I). Nalezené sporocysty pocházející ze stejného sběru jako *M. gracillimus* a *N. trituri* nemohly být s jistotou přiřazeny ani k jednomu s druhů (Tab. 4).

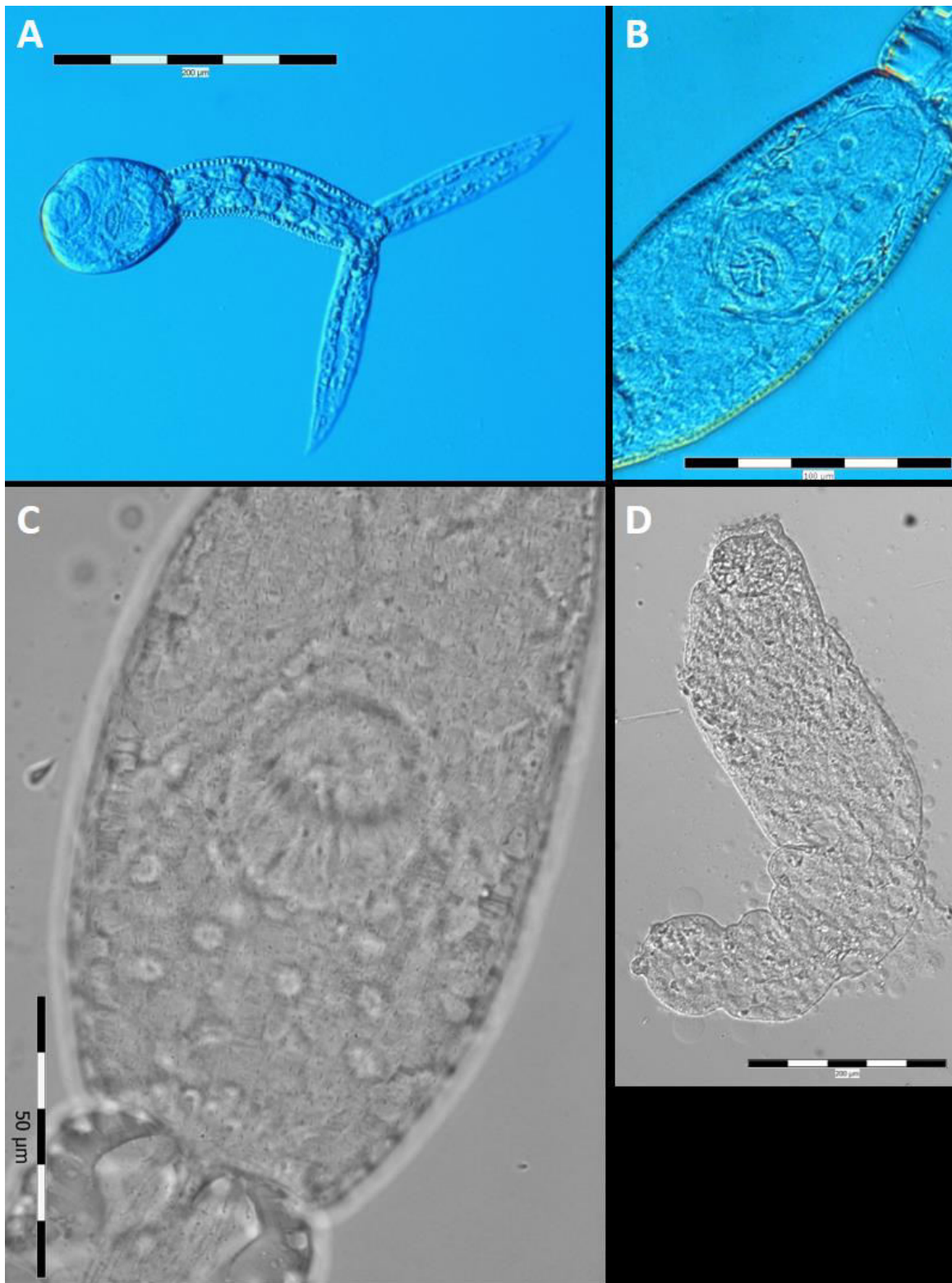
Prevalence mezi jednotlivými měsíci se pohybovala v rozmezí 0-10,1% s nejvyššími hodnotami v červenci a září (Tab. 3, Obr. 17). V měsíci srpnu byli nalezeni pouze 2 nenakažení plži, protože došlo s největší pravděpodobností k vymření velké části populace starších jedinců z důvodu dlouhotrvajících vysokých letních teplot. Celková prevalence jednotlivých druhů motolic se v průběhu pohybovala mezi 0,1-3,2% s nejvyšší hodnotou zaznamenanou u druhu *A. tincae* (Tab. 4).

Dominantními druhy pro tuto lokalitu jsou *A. tincae* (3,2%), který byl též přítomen v 6 ze 7 společenstvech motolic (měsících/sběrech), a *D. subclavatus* (1,4%), který se jako jediný vyskytoval ve všech 7 společenstvech (Tab. 4, Obr. 17). Jednotlivá společenstva motolic v daných populacích byla složena průměrně z 3 druhů motolic (rozmezí 1-4) s nejvyšší druhovou bohatostí v měsíci červnu (Obr. 17). Společenstva byla vždy kromě května zastoupena oběma dominantními druhy (Obr. 17). V září byla nalezena jedna dvojitá infekce *A. tincae* a *A. minor*.

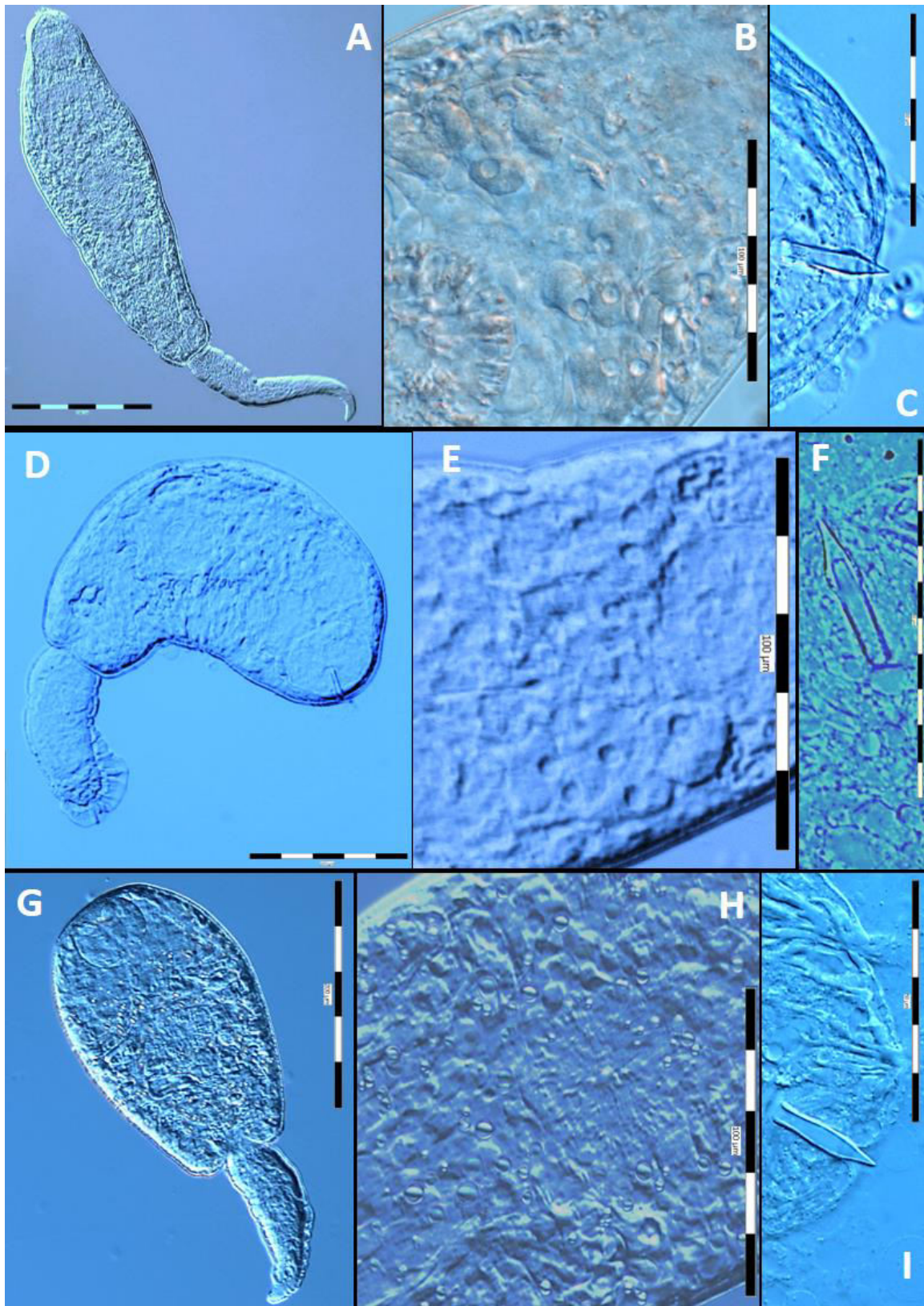
Segmentina nitida je v Evropě známa jako první mezihostitel 19 druhů motolic náležících do 10 čeledí a v České Republice 12 druhů z 8 čeledí (Tab. 5). Se 4 společnými druhy motolic, *A. tincae*, *A. minor*, *D. subclavatus* a *H. variegatus* celková druhová bohatost z tohoto výzkumu činí 21% z doposud nalezených druhů motolic v Evropě a 33% v České republice (Tab. 5). Druh ptačí schistosomy bez molekulární identifikace není započítán do celkové druhové diverzity (Selbach a kol., 2015; Tab. 5). Druhy *M. gracillimus* a *N. trituri* nebyly doposud v plži *S. nitida* nalezeny a představují tak nové záznamy motolic pro tento druh plže (Tab. 5). Echinostomní redie nebyly přesně identifikovány, tudíž nemohou být porovnány s dřívější literaturou. Všechny druhy motolic z této lokality a druhu plže, kromě *A. minor* a Echinostomatidae gen. sp., využívají jiné hostitele než ptáky, konkrétně převážně ryby, plazy a obojživelníky jako definitivní hostitele ve svém životním cyklu (Tab. 7).



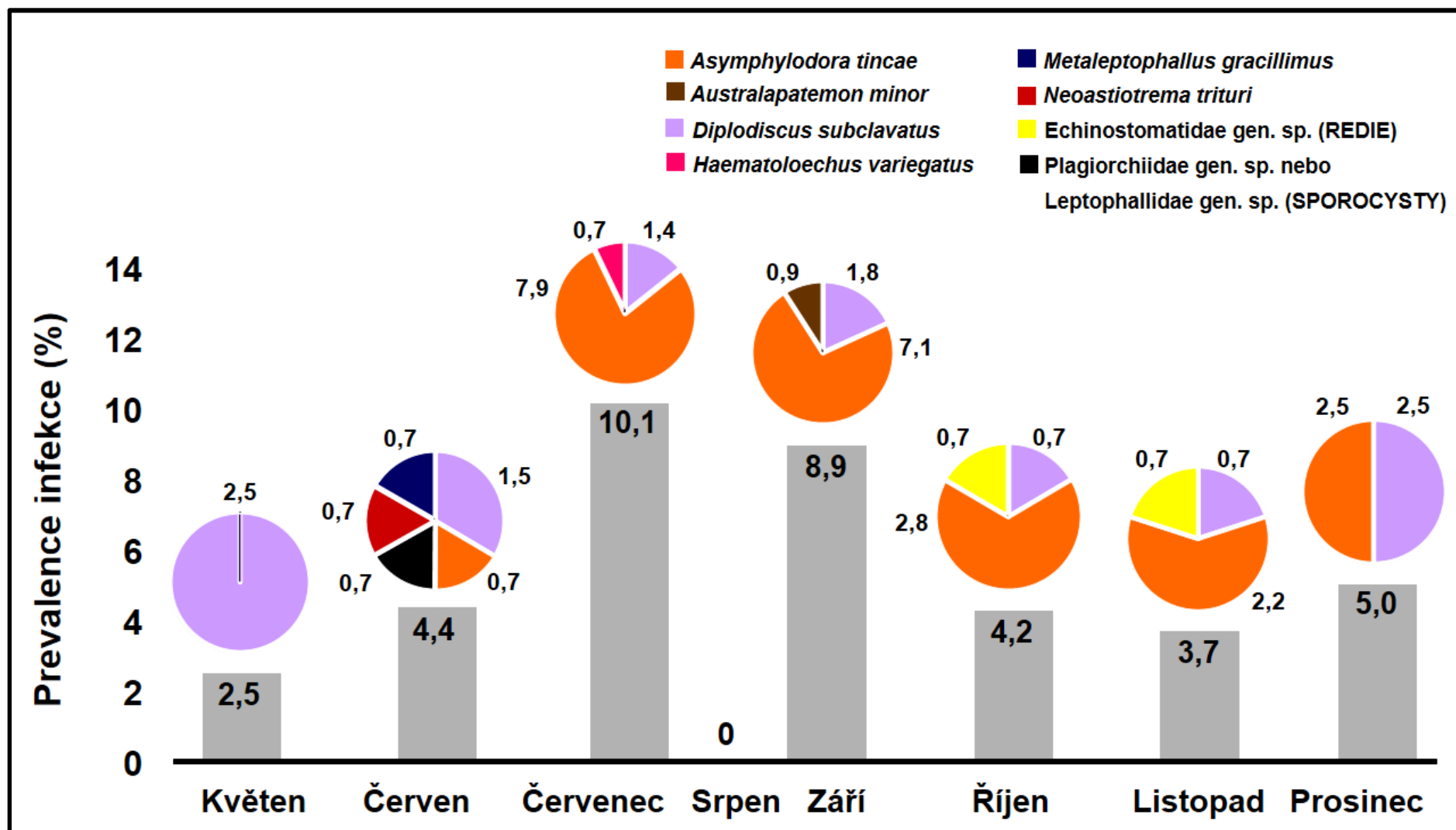
Obr. 14. *Asymphylogora tincae* (A-B, cercariem; C, redie) a *Diplodiscus subclavatus* (D-E, amfistomní cercárie; F, redie). A – Tělo (celkový pohled). B – Detail základu reprodukčních orgánů. C – Redie s vyvinutými cercářiemi. D – Tělo (celkový pohled). E – Detail těla. F – Redie s nediferencovanými zárodky. Měřítka: A, E, 200 µm; B, F, 100 µm; C, D, 500 µm. (foto T. Vyhlídalová).



Obr. 15. *Australapatemon minor* (A-C, furkocerkárie) a *Echinostomatidae* gen. sp. (D, redie). **A** – Tělo (celkový pohled). **B** – Zadní část těla s penetračními žlázami. **C** – Detail otrnění celého těla. **D** – Redie s nediferencovanými zárodky. Měřítka: A, D, 200 µm; B, 100 µm; C, 50 µm. (foto T. Vyhliďalová).



Obr. 16. Xifidiocerkárie. *Neoastiotrema trituri*: A – Tělo (celkový pohled). B – Detail penetračních žláz. C – Stylet; ***Haematoloechus variegatus*:** D – Tělo (celkový pohled). E – Detail penetračních žláz. F – Stylet; ***Metaleptophallus gracillimus*:** G – Tělo (celkový pohled). H – Detail penetračních žláz. I. Stylet. Měřítka: A, G, 200 μm ; B, D, E, H, 100 μm ; C, F, I, 50 μm . (foto T. Vyhliđalová).



Obr. 17. Graf znázorňující celkovou prevalenci larválních stádií motolic nalezených během všech 8 sběrů na rybníku Velký Hatínský (sloupcový graf) včetně procentuálního zastoupení jednotlivých druhů motolic pro každý sběr/měsíc (výšečový graf).

Tabulka 7. Životní cyklus motolic nalezených v okružákovitém plži *Segmentina nitida* na rybníku Velký Hatínský. Zdroj literatury: Brown a kol. (2011), Cichy a Žbikowska (2016), Faltýnková a Haas (2006), Jones a kol. (2005), Našincová (1992), Našincová a Scholz (1994), Sitko a kol. (2006), Toledo a Fried (2014), Yamaguti (1975), Žďárská (1963).

Čeď	Druh motolice	I. meziphostitel	II. meziphostitel	Definitivní hostitel
Diplodiscidae	<i>Diplodiscus subclavatus</i>	Plži (Planorbidae)	- ^a	Žáby, Ryby, Hadi, Plži (Viviparidae)
Echinostomatidae	Echinostomatidae gen. sp. (redie)	Plži	Měkkýši, Žáby, Ryby	Obratlovci (Ptáci, Savci, Ryby, Plazi)
Haematoloechidae	<i>Haematoloechus variegatus</i>	Plži (Planorbidae)	Larvy hmyzu (Cladocera)	Žáby
Leptophallidae	<i>Metaleptophallus gracillimus</i>	Plži (Planorbidae)	Žáby	Plazi (Colubridae)
Lisorchiidae	<i>Asymphylodora tincae</i>	Plži (Pulmonata)	- ^b	Ryby (Cyprinidae)
Plagiorchiidae	<i>Neoastiotrema trituri</i>	Plži (Planorbidae)	Larvy hmyzu (Cladocera)	Obojživelníci (Salamandridae)
Strigeidae	<i>Australapatemon minor</i>	Plži (Lymnaeidae, Planorbidae)	Pijavice	Ptáci (Anatidae)

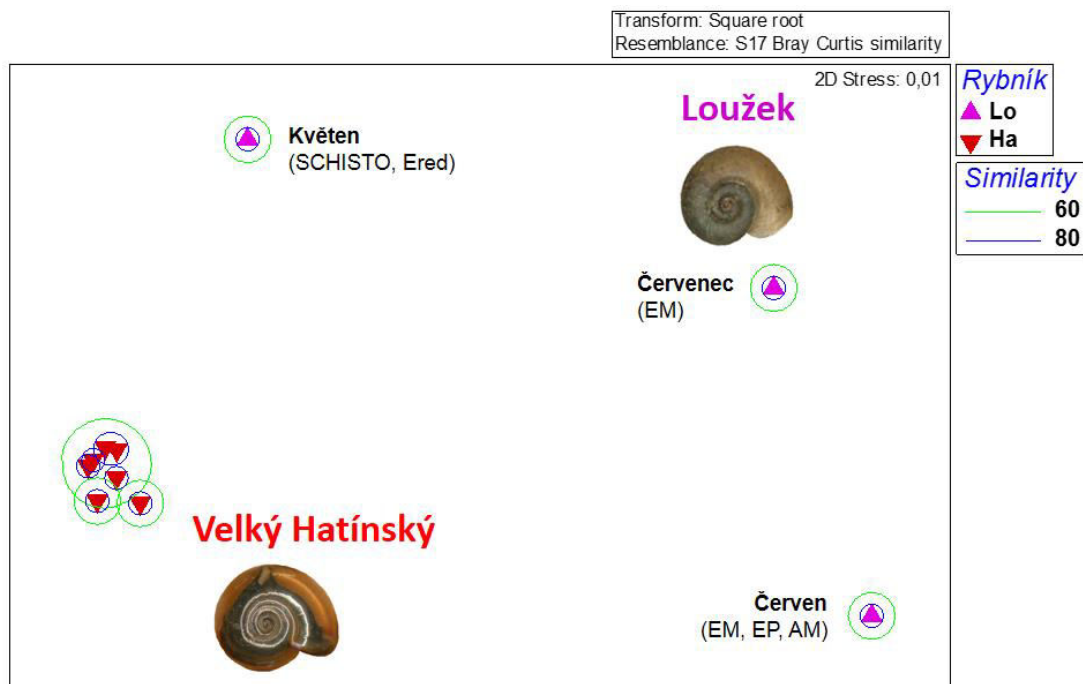
^a Cercárie se encystují ve vnějším prostředí (např. na vegetaci, ve svlečce žab).

^b Stádium metacercárie ve vývojovém cyklu chybí.

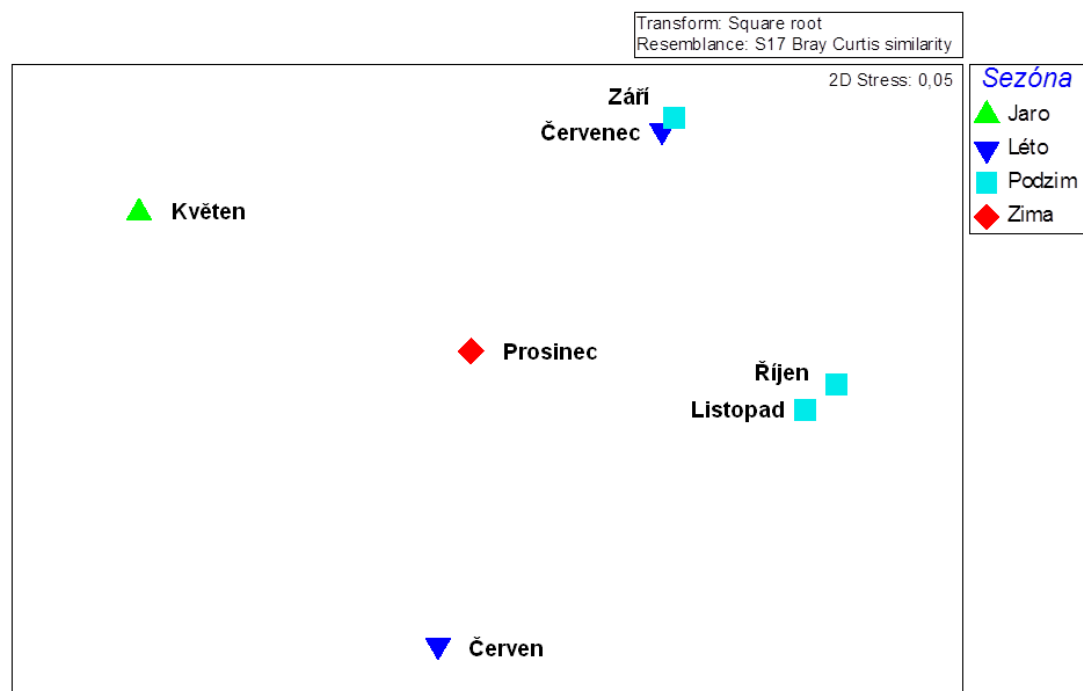
4. 2. SLOŽENÍ SPOLEČENSTEV MOTOLIC

Test jednocestnou analýzou podobnosti ANOSIM prokázal signifikantní rozdíly ve složení společenstev mezi lokalitami/rybníky (global R=0,901; p=0,008). Tak byla vyvrácena první nulová hypotéza, že rozdíly ve složení společenstev mezi rybníky nejsou. MDS graf, který představuje grafické znázornění podobnosti společenstev motolic, potvrzuje výsledky ANOSIM testu (Obr. 18; stress hodnota 0,01). Je zřejmé, že společenstva se

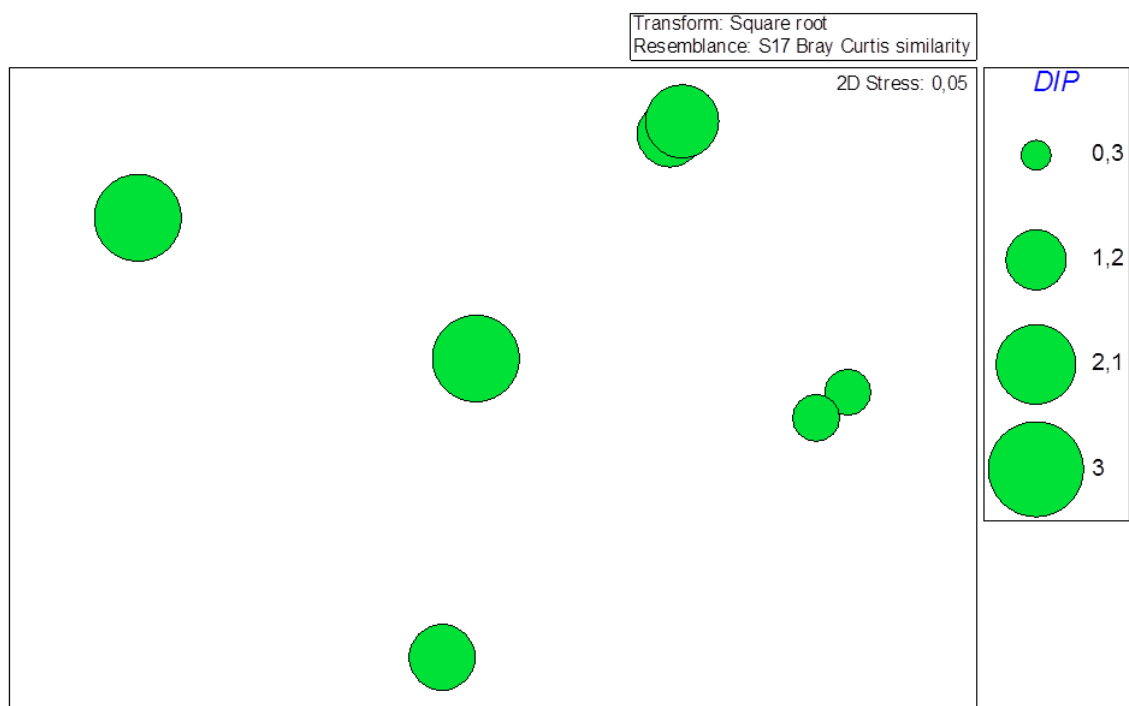
rozdělila na 2 skupiny na základě druhového složení a prevalence motolic z lokalit Velký Hatínský a Loužek. Avšak tyto výrazné rozdíly ve složení společenstev jsou spíše důsledkem zkoumání 2 různých druhů malých okružákovitých plžů, kteří se vyznačují rozdílným druhovým spektrem motolic (viz výše; Tab. 4). Absolutní nepodobnost společenstev také potvrzuje test SIMPER, kdy hodnota průměrné nepodobnosti (dissimilarity) mezi společenstvy motolic Loužku/*G. albus* a Velkého Hatínského/*S. nitida* odpovídá 97,9%. I přes nízký počet vzorků z rybníku Loužek byla celková podobnost společenstev zhodnocena na 6,4% především díky druhu *E. miyagawai*, protože se vyskytoval ve 2 z 3 společenstev (Obr. 13). Jednotlivá společenstva motolic na Loužku jsou zcela unikátní především díky nálezům jiných dominantních druhů motolic v každém sběru (Obr. 13 a 18). Oproti tomu společenstva motolic zaznamenaná na rybníku Velký Hatínský se vzájemně podobají z 57,8% (test SIMPER). Druhy zodpovědné za tuto podobnost jsou *A. tincae* a *D. subclavatus*, které tak přispěly k celkové podobnosti společenstev z 97,9% (test SIMPER; 53,3% *D. subclavatus* a 44,6% *A. tincae*). Test ANOSIM s faktorem “sezóna” (jaro, léto, podzim, zima) vyšel neprůkazně, čímž byla potvrzena druhá nulová hypotéza, že společenstva motolic se mezi jednotlivými sezónami neliší ($p=0.49$). V rámci jedné lokality se společenstva motolic mezi sezónami z Velkého Hatínského vzájemně velmi podobají (Obr. 18), což dokládají i testy ANOSIM (global $R=0,235$; $p=0,30$), SIMPER (viz výše) a grafické vyjádření MDS grafu (stress hodnota 0,05; Obr. 19). I přes celkovou vzájemnou podobnost, je z grafu patrné, že některá společenstva jsou si podobnější jako například podzimní společenstva měsíce říjen a listopad (dva symboly blízko vedle sebe; Obr. 19), jejichž složení tvořily 3 stejné druhy s velmi podobnou prevalencí nákazy (Obr. 17). *Asymphylogora tincae* a *D. subclavatus* významně přispěly k této celkové podobnosti, protože dominovaly naprosté většině společenstev s poměrně vysokou prevalencí nákazy (Tab. 4, Obr. 17). *Diplodiscus subclavatus* byl nalezen ve všech 7 společenstvech s prevalencí v rozmezí 0,7-2,5% (stress hodnota 0,05; Obr. 20) a *A. tincae* v 6 ze 7 společenstvech (stress hodnota 0,05; Obr. 21) s prevalencí v rozmezí 0,7-7,9%.



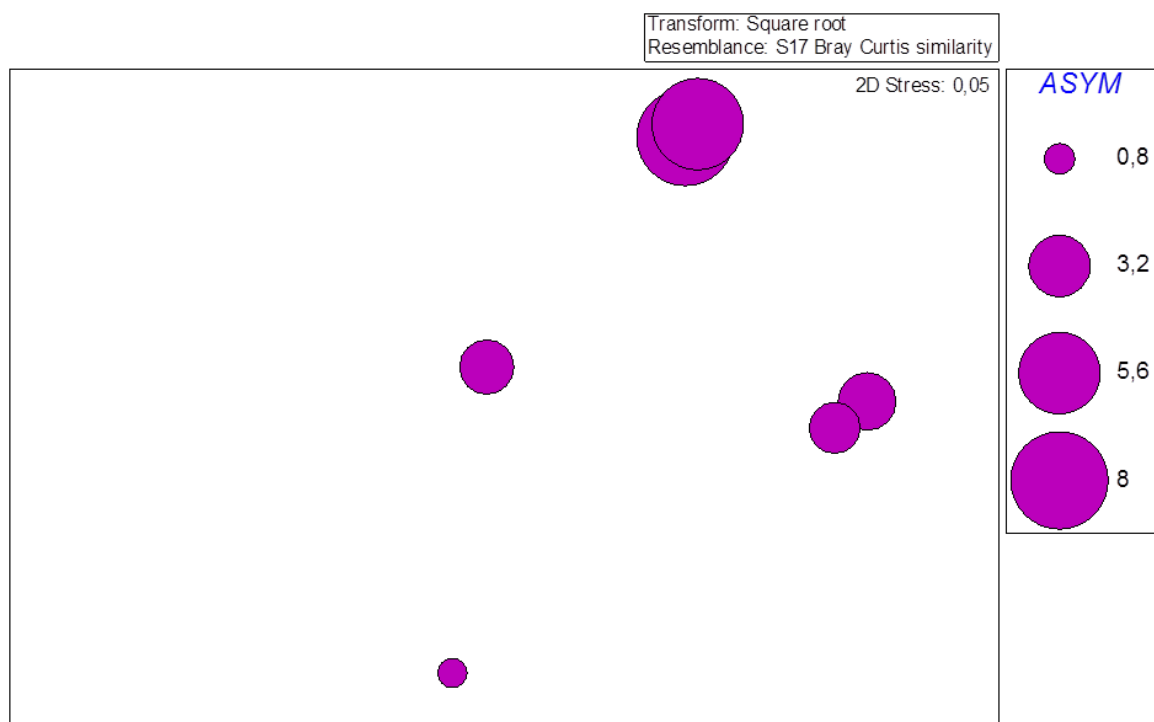
Obr. 18. MDS graf založený na podobnosti ve složení společenstev motolic okružákovitých plžů *Gyraulus albus* a *Segmentina nitida* mezi lokalitami Loužek (3 společenstva; fialové trojúhelníky) a Velký Hatínský (7 společenstev; červené trojúhelníky). Zkratky: AM – *Australapatemon minor*; Ered – echinostomní redie (*Echinostoma miyagawai* nebo *Echinoparyphium pseudorecurvatum*); EM – *E. miyagawai*; EP – *E. pseudorecurvatum*; SCHISTO – Schistosomatidae gen. sp. 1 a Schistosomatidae gen. sp. 2.



Obr. 19. MDS graf založený na podobnosti ve složení 7 společenstev motolic okružákovitého plže *Gyraulus albus* mezi 4 sezónami (rozlišeny barevně) na lokalitě Velký Hatínský.



Obr. 20. MDS graf založený na podobnosti ve složení 7 společenstev motolic okružákovitého plže *Gyraulus albus* na lokalitě Velký Hatínský, ale s procentuálním zastoupením infekce pouze dominantního druhu *Diplodiscus subclavatus*. Velikost kruhů je přímo úměrná prevalenci motolice zaznamenané v příslušném společenstvu.



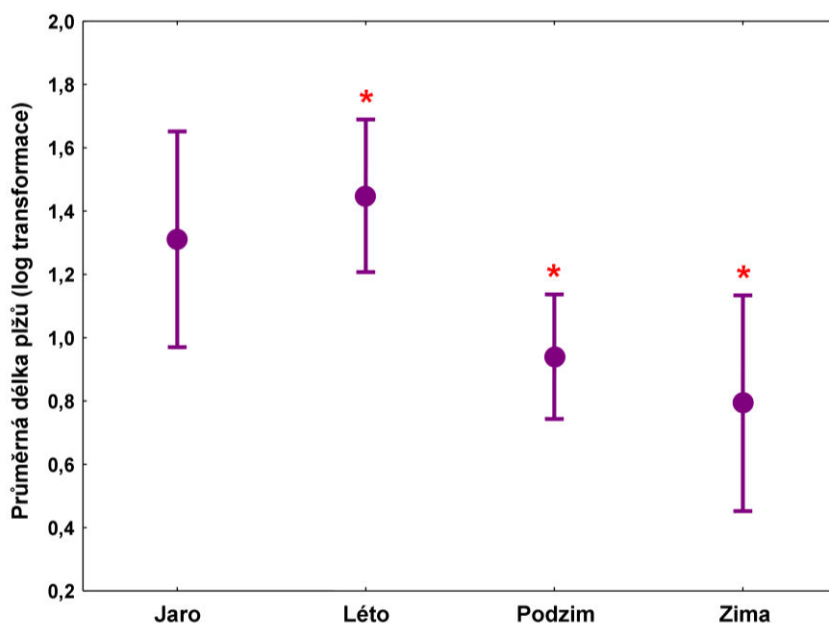
Obr. 21. MDS graf založený na podobnosti ve složení 7 společenstev motolic okružákovitého plže *Gyraulus albus* na lokalitě Velký Hatínský, ale s procentuálním zastoupením infekce pouze dominantního druhu *Asymphylogdora tincae*. Velikost kruhů je přímo úměrná prevalenci motolice zaznamenané v příslušném společenstvu.

4. 3. STRUKTURA SPOLEČENSTEV MOTOLIC

Vliv faktorů na utváření společenstev motolic bylo možné testovat pouze pro vzorky z lokality Velký Hatínský z důvodu dostatečného množství sběrů.

Neparametrický test Spearman's rank correlation neprokázal signifikantní korelaci mezi celkovou prevalencí nákazy motolicemi a průměrnou délkou plžů ($r_s=0,250$; $p>0,05$), což dokazuje, že celková prevalence není ovlivněna velikostí hostitelů, kdy by větší jedinci mohli být více infikováni. Podobně ani velikost vzorku nekorelovala s celkovou prevalencí ($r_s=-0,321$; $p>0,05$). Jinými slovy, počet nasbíraných plžů neměl žádný vliv na detekci vyšších nebo nižších hodnot nákazy. Oba parametry testované oproti prevalenci 2 dominantních druhů (*A. tincae* a *D. subclavatus*) zaznamenaných na rybníku Velký Hatínský v plži *S. nitida* též nebyly signifikantní ($p>0,05$).

Parametrický test jednocestná ANOVA neprokázal signifikantní rozdíly mezi celkovou prevalencí nákazy, stejně jako prevalencemi 2 dominantních druhů mezi jednotlivými sezónami (jaro, léto, podzim a zima) ($p>0,05$), což naznačuje stabilní sezónní dynamiku společenstev motolic v průběhu celého roku. I přes relativně nízký počet plžů nasbíraných v prosinci (Tab. 3) se velikost vzorků mezi jednotlivými sezónami signifikantně nelišila, protože v průběhu roku bylo sbíráno podobné množství plžů. Průkazné rozdíly mezi sezónami byly detekovány pouze v průměrné délce plžů (ANOVA: $F_{3,3}=13,26$; $p<0,05$). Průměrná délka plžů se mezi sezónami lišila, a to mezi létem (červen, červenec) a podzimem (září, říjen, listopad) a létem a zimou (prosinec) (všechna $p<0,05$; Obr. 22). Důvodem jsou pravděpodobně dlouhodobě vysoké teploty a nízké srážky v červenci, což mělo za následek vymření velké části populace starších jedinců v srpnu a následnou přítomnost jedinců plžů podstatně menších rozměrů v podzimních a jednom zimním sběru (Tab. 8).



Obr. 22. Grafické znázornění rozdílů průměrné délky plžů mezi sezónami na lokalitě Velký Hatínský. Statistické porovnání testem jednocestná ANOVA ukazuje signifikantní rozdíly ve velikostech plžů mezi létem a podzimem, a létem a zimou (označeno červenou hvězdou). Vertikální úsečky označují $\pm 0,95$ interval spolehlivosti.

Tabulka 8. Průměrná délka plžů (rozmezí uvedeno v závorce) v rybníku Velký Hatínský a teplota vzduchu [°C] zaznamenaná z nejbližší meteorologické stanice ke zkoumaným lokalitám v daném měsíci sběru: D(JH), Děbolín u Jindřichova Hradce (rybník Velký Hatínský) a L(T), Lužnice u Třeboně (rybník Loužek). Teplotní data byla zaznamenána ve 12:00 středoevropského času (ČHMÚ v Českých Budějovicích).

Datum	Délka plžů (mm)	Teplota D(JH)	Teplota L(T)
Květen	3,47 (2,07-5,24)	20,9	20,8
Červen	3,79 (2,28-4,87)	19,9	20,1
Červenec	4,78 (3,07-6,80)	25,6	25,3
Srpen	3,09 (3,00 a 3,17)*	16,2	16,1
Září	2,71 (1,27-5,78)	18,4	18,7
Říjen	2,38 (1,52-5,15)	7,8	7,1
Listopad	2,58 (1,25-5,04)	14,0	16,9
Prosinec	2,21 (1,26-3,73)	6,7	12,0

*Nízká velikost vzorku nasbíraných plžů (pouze 2 jedinci)

5. DISKUSE

Tato studie se jako první zaměřuje na detailní prozkoumání druhového spektra, sezónní dynamiky a vlivu časoprostorové heterogenity na složení a strukturu společenstev larválních stádií motolic v malých planorbidních plžích, a to dvou druhů, kružníka bělavého (*Gyraulus albus*) a lištovky lesklé (*Segmentina nitida*). S výjimkou nedávné studie (Selbach a kol., 2015) se výzkum motolic malých okružáků v Evropě doposud soustředil hlavně na specifický druh a faunu motolic v konkrétní oblasti, než na složení společenstev a monitorování populační dynamiky motolic v delším časovém úseku (např. Wisniewski, 1958; Žďárská, 1963; Vojtek, 1972; Klochkova, 1974; Našincová 1992; Našincová a Scholz, 1994; Žbikowska, 2007; Aldhoun a kol., 2012; Selbach a kol., 2014).

Druhovému spektru motolic v malých okružácích nebyla v minulosti věnována dostatečná pozornost, a to i přes to, že Faltýnková a kol. (2016) ve své práci, která zahrnuje druhovou diverzitu motolic 55 druhů měkkýšů z 22 zemí Evropy (1878-2012), uvádí jednoho z nich, terčovníka vroubeného (*Planorbis planorbis*), jako plže s extrémně bohatou faunou motolic (39 druhů), podobnou jako u velkých lymneidních plžů (např. 41 druhů v *Lymnaea stagnalis* a 33 v *Radix peregra*). Pět druhů motolic je uvedeno pro plže *S. nitida* a 4 pro *G. albus* (Faltýnková a kol., 2016). Avšak při podrobnějším prozkoumání literatury ve snaze porovnat druhovou diverzitu motolic z tohoto výzkumu s předchozími záznamy z Evropy bylo zjištěno, že oba druhy malých okružákovitých plžů jsou prvními hostiteli celkem 33 druhů motolic (např. Faltýnková a kol., 2008a; Cichy a kol., 2011; seznam uveden v Tab. 5). Nicméně rozsáhlý soubor dat Faltýnkové a kol. (2016) byl analyzován pouze do roku 2012 a byly zařazeny pouze záznamy motolic identifikované na úrovni druhu. Navíc další druhy motolic byly zdokumentovány nebo objasněny v pozdějších letech (např. Aldhoun a kol., 2012; Selbach a kol., 2014; 2015; Faltýnková a kol., 2015). Celková druhová bohatost motolic *G. albus* a *S. nitida* z tohoto výzkumu činí téměř 1/3 z doposud nalezených druhů v Evropě (36%) a 2/3 v České republice (63%) pro oba druhy plžů. Vyšší procentuální zastoupení již známé fauny motolic bylo zaznamenáno v plži *S. nitida* jak pro Evropu tak i pro Českou republiku (21% a 33% vs 4% a 6% pro *G. albus*). Celkem až 6 druhů motolic z této studie představují nové záznamy pro zkoumané plže - *Metaleptophallus gracillimus*, *Neoastiotrema trituri* (*S. nitida*) a *Echinoparyphium pseudorecurvatum*, *Echinostoma miyagawai* a 2 druhy ptačích schistosom (*G. albus*); ovšem pouze v případě neshodují-li se s nedávno molekulárně určenými ptačími schistosomami z malých okružáků (Aldhoun a kol., 2012). Ačkoliv oba druhy plžů mohou sdílet 10 druhů motolic v Evropě a 9

v České republice, druhové spektrum ze zkoumaných lokalit v jižních Čechách nezahrnuje žádný společný druh, a to včetně nově zaznamenaných druhů, protože nález echinostomních redií v *S. nitida* nemohl být s jistotou určen do rodu a není tak jisté, zda se shoduje s jedním z druhů echinostomních motolic v *G. albus*.

Druhovou bohatost motolic v *G. albus* a *S. nitida* lze podrobněji porovnat pouze se 3 studiiemi ze sladkovodních systémů v České republice (Našincová, 1992) a Německu (Faltýnková a Haas, 2006; Selbach a kol., 2015), kde bylo nalezeno 1-10 druhů v *G. albus* a 1-6 v *S. nitida*. Selbach a kol. (2015) je jedinou komplexní prací, která se dlouhodobě zabývala společenstvy motolic *G. albus* a *S. nitida*, přičemž ale nebyl hodnocen vliv časoprostorové heterogenity (tj. rozdíly ve složení společenstev mezi lokalitami a sezónami). Během let 2012-2013 bylo v jedné z 5 vodních nádrží na řece Ruhr nalezeno 10 druhů motolic v *G. albus* a 3 v *S. nitida* (Selbach a kol., 2015). Pouze 1 společný druh motolice (*A. burtti*) byl nalezen v *G. albus* současně v této studii z jižních Čech a Německu, ale žádný v plži *S. nitida*. Tři druhy ptačích schistosom z oblasti Ruhru by se mohly shodovat s nálezy v této studii, což by vzhledem ke značné uniformní morfologii cercárií vyžadovalo potvrzení molekulárními analýzami. Celkové druhové zastoupení motolic v *G. albus* bylo v Německu vyšší oproti této studii (10 vs 5), zatímco naopak tomu bylo u plže *S. nitida* (3 vs 7). Omezený počet vzorků/sběrů je pravděpodobně hlavní příčinou kontrastního rozdílu mezi záznamy z Německa a jižních Čech (*G. albus*: n=1981 vs 491; *S. nitida*: n=195 vs 966), protože s větším množstvím vyšetřených hostitelů se možnost detekce vyššího počtu druhů i prevalence parazitů obecně zvyšuje (Žbikowska a kol., 2006; Jovani a Tella, 2006). Je pravděpodobné, že s možností pokračování výzkumu na rybníku Loužek, kde byly provedeny pouze 3 sběry, by druhová diverzita motolic mohla být vyšší. V jižním Německu Faltýnková a Haas (2006) zaznamenali po jednom druhu motolice v obou plžích, přestože výzkum zahrnoval 26 lokalit v pomalu i rychle tekoucích vodách hlavních řek Evropy. Navíc počet vyšetřených plžů byl opět nízký. V porovnání s výzkumem Našincové (1992) v Čechách je zastoupení druhů motolic v této studii výrazně nižší v *G. albus* (10 druhů; Našincová, 1992) a srovnatelné v *S. nitida* (6 druhů; Našincová, 1992) s nálezem 3 společných druhů motolic v této studii (*D. subclavatus*, *H. variegatus* a *A. minor*). Překvapivě v porovnání s rozsáhlým faunistickým výzkumem larválních stádií motolic v 6 zemích střední Evropy nebyla nalezena žádná motolice v plži *G. albus* a druhová bohatost motolic pro plže *S. nitida* je v této studii výrazně vyšší (pouze 3 druhy cercárií; Faltýnková a kol., 2008a). Záznamy z literatury společně s druhovým spektrem motolic a nově zdokumentovanými druhy z této studie prokazují, že druhové složení motolic v malých planorbidních plžích může být značně vysoké i v rámci malého geografického rozsahu a

zároveň tak podtrhují opomíjený výzkum motolic malých okružáků v předešlých desetiletích.

Dominantními druhy pro zkoumané plže v jižních Čechách jsou *E. pseudorecurvatum*, *E. miyagawai*, *D. subclavatus* a *A. tincae*. Jediná studie, která by se svým rozsahem podobala této práci zahrnuje zcela odlišné druhové spektrum s jinými dominantními druhy larválních stádií motolic v *G. albus* – *A. burti* (Strigeidae), *Hysteromorpha triloba* (Diplostomidae) a *Paryphostomum* sp. (Echinostomatidae) a *A. burti* v *S. nitida* (Selbach a kol., 2015). Důvody jsou pravděpodobně velká geografická vzdálenost mezi zkoumanými oblastmi a jiné spektrum definitivních hostitelů. Ve srovnání s daty z velkého zástupce okružáků, *P. corneus*, které pocházejí ze 2 rybníků stejné oblasti Třeboňska, nebyl ani jeden z dominantních druhů motolic v *G. albus* a *S. nitida* shledán dominantním u *P. corneus*, u kterého bylo zdokumentováno jiné spektrum motolic a pouze 3 z 15 druhů byly společné pro všechny 3 druhy plže (Brown a kol., 2011). Vzhledem k tomu, že se oba rybníky (Vlkovský a Hluboký u Hamru; Brown a kol., 2011) nacházejí v blízkosti zkoumaných lokalit Loužek a Velký Hatínský (přibližně 10-14 km), kde jsou měkkýši teoreticky vystaveni stejnému zdroji nákazy, výrazný rozdíl v seznamu druhového spektra motolic 3 planorbidních plžů lze přisoudit spíše vlivu samotné identity mezihostitelského plže se specifickou faunou motolic a lokálnímu výskytu definitivních hostitelů než jejich distribuci v rámci regionu.

Celková prevalence nákazy larválními stádii motolic obou druhů plžů byla poměrně vysoká (6,8%). Porovnání míry infekce s literaturou je problematické, protože předchozí studie se obvykle zaměřovaly jednotlivě na konkrétní druh motolice, kdy se rozmezí prevalence pohybuje mezi 0,1% (*Notocotylus* sp. V) a 14,9% (*Notocotylus* sp.) pro plže *G. albus* (Frolova, 1975; Žďárská, 1963), a pro *S. nitida* 0,5% (*Apatemon gracilis*) a 2,7% (*D. subclavatus*) (Wišniewski, 1958; Golikova, 1960). Selbach a kol. (2015) zaznamenali vyšší procento nákazy v *G. albus* (14,2% vs 9,8%) a naopak nižší v plži *S. nitida* (2,6% vs 5,3%), ale i přes nízký počet sběrů kvůli celkovému vyschnutí lokality Loužek jsou hodnoty pro oba plže relativně vyrovnané. Podobný charakter habitatu eutrofního prostředí jak malých rybníčních soustav jižních Čech, tak i velkých vodních nádrží na řece Ruhr v Německu, poskytuje vhodné podmínky pro podporu stabilních abundantních populací mezihostitelů i definitivních hostitelů, a tak i pro úspěšný přenos motolic v průběhu času. Nejvyšší prevalence nákazy stejně jako počet druhů u obou zkoumaných plžů v této studii byly zaznamenány hlavně v letních měsících (červen a červenec), což se shoduje s údaji u velkých lymneidních a planorbidních plžů ve vodních prostředích střední Evropy (např. Žbikowska a kol., 2006; Brown a kol., 2011; Soldánová a kol., 2010; 2011). Vyšší procento

nákazy v létě souvisí i s obecně vyšší populací plžů, kteří nemají problémy s hledáním dostatečného množství potravy. Navíc plžům *G. albus* i *S. nitida* začíná reprodukční období právě v těchto měsících (Dussart, 1979; Clark, 2011), kdy zároveň dospělí jedinci pocházející z předchozího reprodukčního cyklu dosahují největších rozměrů. Plži tak byli déle vystaveni infekčním stádiím motolic a zároveň mohli nahromadit více druhů parazitů. U plže *S. nitida* byla zjištěna vysoká prevalence navíc i v září, a to i přes vymření větší části populace v měsíci srpnu kvůli dlouhodobě vysokým teplotám v předchozích týdnech. Nicméně v září byla populace plžů obnovena s jedinci o průměrné velikosti 2,71 mm, což je přibližně polovina jejich maximální délky (Horsák a kol., 2013). Důvodem je rychlý 4 týdenní reprodukční cyklus, kterým se *S. nitida* liší od ostatních okružáků, čímž se potvrzuje, že tento druh plže je schopen nejen přežít nepříznivé podmínky, ale též rychle obnovit svou populaci v relativně krátkém čase (Clark, 2011). Navíc vysoká prevalence motolic detekovaná v září naznačuje rychlý nábor parazitů, který je podporován eutrofním charakterem vodních ploch. Mohlo by tedy docházet ke stejnému mechanismu rychlé kolonizace mezihostitelských plžů i u malých okružáků, jak tomu bylo zjištěno u systému motolice a velký lymneidní plž (*Lymnaea stagnalis*) v soustavě rybníků ve stejné oblasti mikroregionu Třeboňsko (Soldánová a Kostadinova, 2011). Věková struktura populace mezihostitelů-měkkýšů, kdy se pravděpodobnost infekce zvyšuje s jejich velikostí (např. Sorensen a Minchella, 2001; Żbikowska a kol., 2006), může mít zásadní vliv na proměnlivost prevalence motolic, a tak i na strukturu celých společenstev. Ačkoliv byl tento jev zdokumentován pro některé druhy plžů ve sladkovodních systémech Evropy (Faltýnková a kol., 2008b; Soldánová a kol., 2010; Brown a kol., 2011), vliv velikosti plžů na společenstva motolic v *G. albus* na rybníku Velký Hatínský nebyl prokázán. Důvodem by opět mohl být biologický aspekt zkoumaných plžů související s jejich schopností rychlého růstu a reprodukce na rozdíl od velkých plicnatých plžů.

Většina studií zabývajících se hledáním obecných zákonitostí, které se uplatňují při formování společenstev motolic v měkkýších, se shoduje, že jedním z hlavních mechanismů zodpovědných za jejich formování je časoprostorová heterogenita v získávání infekcí, tj. rozdílná distribuce parazitů v čase (vliv sezóny) a prostoru (vliv lokality). K takové pozorované rozdílné distribuci infekčních stádií výrazně přispívají další faktory, jako charakter habitatu, chování a populační dynamika hostitelů a přítomnost alogenních nebo autogenních druhů parazitů v mořských i sladkovodních ekosystémech (např. Sousa, 1990; Esch a Fernandez, 1994; Kuris a Lafferty, 1994; Faltýnková a kol., 2008b; Soldánová a kol. 2010; 2011; 2012). Výsledky této studie jsou částečně v souladu s dostupnými daty z USA i Evropy, protože mnohorozměrná analýza podobnosti odhalila vliv prostorové

heterogenity s rozdělením na společenstva z rybníku Loužek a Velký Hatínský, zatímco časová heterogenita prokázána nebyla. Složení společenstev motolic na Loužku je zcela unikátní z hlediska výskytu motolic v jednotlivých sběrech, kdy každému společenstvu dominovaly jiné druhy: ptačí schistosomy (Schistosomatidae gen. sp. 1 a 2) na jaře a echinostomní motolice v létě (v červnu *E. pseudorecurvatum* a v červenci *E. miyagawai*). Oproti tomu společenstva motolic na Velkém Hatínském prokázaly značnou homogenitu, tj. žádné rozdíly ve složení společenstev a celkové prevalenci mezi jednotlivými sezónami. Tento závěr je důsledkem stabilní přítomnosti a prevalence dvou dominantních druhů *A. tincae* a *D. subclavatus* v celém průběhu výzkumu. Nicméně na výrazných rozdílech ve společenstvech motolic obou zkoumaných lokalit se významně podílí kombinace několika lokálních faktorů jako druh hostitelského plže, alogenní a autogenní druhy motolic, distribuce definitivních hostitelů a charakter lokality. Nejdůležitějším faktorem jsou rozdílné druhy okružákovitých plžů, které se vyznačují naprosto odlišným spektrem motolic a způsobem přenosu do dalších hostitelů v jejich životních cyklech. Rozdíly tedy také souvisí s prostorovou distribucí definitivních hostitelů. *Gyralus albus* byl parazitován hlavně alogenními druhy motolic, které neukončují svůj životní cyklus v rámci daného ekosystému a dospívají v ptácích jako definitivních hostitelích, zatímco v plži *S. nitida* převažovaly autogenní druhy motolic, jejichž definitivními hostiteli jsou převážně permanentní obyvatelé daného ekosystému, a to ryby, hadi a žáby. Navíc motolice plže *S. nitida* využívají podstatně užší spektrum definitivních hostitelů. *Asymphylogora tincae* je parazit ryb (např. *Tinca tinca*, *Abramis brama*, *Rutilus rutilus*, *Esox lucius*, *Lota lota*, *Perca fluviatilis*; Našincová a Scholz, 1993), *Metaleptophallus gracillimus* parazituje hady, hlavně užovky (*Natrix natrix*; Yamaguti, 1975), a *Neoastiotrema trituri* je specifický parazit čolků (*Triturus cristatus* a *T. vulgaris*; Sharpilo a Iskova, 1989). Oproti tomu všechny motolice plže *G. albus* využívají široké spektrum ptáků čeledi Anatidae (*E. miyagawai* navíc i savce). To naznačuje, že role obou hostitelských plžů v přenosu motolic je v oblasti výzkumu jasně oddělené, i přes to, že obě lokality jsou od sebe vzdálené pouhých 13 km.

Dalším důležitým faktorem je charakter samotného habitatu a hospodaření na zkoumaných rybnících. Eutrofní až hypertrofní charakter rybníků sloužících především k intenzivnímu chovu ryb činí z těchto člověkem uměle vytvořených vodních ploch vhodný ekosystém pro výskyt motolic (Soldánová a kol., 2013). Jejich celková struktura, tj. míra eutrofizace, hustota litorální vegetace a druhová variabilita rybích obsádek láká k hnízdění permanentní i migrační druhy ptactva a má vliv na složení společenstev motolic, což potvrzuje i tato studie, která se věnuje dvěma zcela rozdílným habitatům. Loužek jako rybník bez přítoku je svou malou rozlohou, nízkou hladinou vody a hojnou litorální vegetací

lákadlem pro abundantní populace ptáků, které zde snadno získávají potravu. Absence parazitů žab, i přes to, že zde byly žáby pozorovány, by mohla být vysvětlena predčním tlakem ptáků na tyto potenciální hostitele. Rybník byl dříve využíván jako rybochovný, ale již delší dobu není obhospodařován kvůli nedostatečnému množství vody, což vysvětluje naprostou absenci motolic parazitujících ryby. Společenstva motolic mohou být také ovlivněna skutečností, že se rybník Loužek vyskytuje v těsné blízkosti rybníka Velký Tisý, sloužícího jako přírodní ornitologická rezervace, kde hnízdí několik ptačích druhů chráněných v celé Evropě i velké populace bahňáků a vodního ptactva (Dykyjová, 2000). Rybník Velký Hatínský je rozlehlý a hluboký se stálými přítoky, využívaný jako rybochovný převážně pro kapry, amury a líny, což se shoduje s nálezy dominantního druhu *A. tincae*, který se vyznačoval stabilní prevalencí a všudypřítomným výskytem ve společenstvech motolic od května do prosince.

Výsledky sledování společenstev larválních stádií motolic v malých okružákovitých plžích se částečně shodují se závěry předchozích výzkumů velkých druhů plžů, *L. stagnalis* v rybníční soustavě oblasti Třeboňska (Soldánová a kol., 2010; 2011), uchatky nadmuté (*Radix auricularia*) ve vodních nádržích v Německu (Soldánová a kol., 2010) či točanky veleústé (*Valvata macrostoma*) v jezeře ve Finsku (Faltýnková a kol., 2008b). Jako hlavní faktor, který je zodpovědný za časoprostorové rozdíly ve složení a struktuře společenstev byla shledána rozdílná distribuce definitivních hostitelů motolic jako důsledek charakteru habitatu ve smyslu velikosti a hospodaření rybníků (Soldánová a kol., 2011; 2012) a charakteru a stupni eutrofizace vodních nádrží (Soldánová a kol., 2010; 2011; 2012). Kromě vlivu rozšíření definitivních hostitelů na společenstva motolic i v oligotrofním jezeře (Faltýnková a kol., 2008b), společenstva byla formována velikostí plžů a věkovou strukturou jejich populací (Faltýnková a kol., 2008b; Soldánová a kol., 2010; Brown a kol., 2011), což v této studii nebylo potvrzeno.

6. ZÁVĚR

Tato studie poskytuje první komplexní údaje o druhovém spektru, sezónní dynamice a složení společenstev motolic včetně faktorů, které se podílejí na jejich formování, dvou vybraných zástupců malých okružákovitých plžů, lištovky lesklé (*Segmentina nitida*) a kružníka bělavého (*Gyraulus albus*). Výzkum, který probíhal ve dvou rybníčních nádržích mikroregionu Třeboňsko v České republice od května do prosince 2015, významně přispěl k současným znalostem o fauně larválních stádií motolic v malých okružácích nejen v České republice, ale i Evropě a zároveň potvrdil, že role těchto plžů jako prvních mezipřenositelů motolic byla v minulosti značně opomíjena z následujících důvodů:

- Byla zjištěna vysoká druhová diverzita larválních stádií motolic obou druhů plžů v rámci malého geografického měřítka, kdy v 1459 vyšetřených jedinců plžů bylo celkem nalezeno 12 druhů motolic z 8 čeledí (celkem 36% z nálezů v Evropě a 63% v České republice).
- Celkem až 6 druhů motolic mohou představovat nové záznamy pro zkoumané plže (až 4 pro *G. albus* a 2 pro *S. nitida*), z toho druhy ptačích schistosom mohou přispět k rozšíření doposud zdokumentovaného druhového spektra motolic ve sladkovodních plžích v Evropě.
- Byla zjištěna vysoká prevalence nákazy u obou druhů plžů s nejvyššími hodnotami v letních měsících (celková prevalence 6,8%).
- Druhová bohatost a spektrum dominantních druhů jsou specifické pro oba druhy plžů bez ohledu na geografickou polohu oblasti výzkumu, protože je podmíněna hlavně lokálním výskytem definitivních hostitelů.
- Společenstva larválních stádií motolic obou okružákovitých plžů se výrazně liší mezi studovanými lokalitami (heterogenní společenstva na rybníku Loužek vs homogenní na rybníku Velký Hatínský), protože na jejich složení a struktuře se podílí kombinace faktorů, a to především eutrofní charakter habitatu, jeho velikost a hospodaření a výskyt definitivních hostitelů nesoucí alogenní a autogenní druhy motolic.

Závěrem lze konstatovat, že výše zmíněné výsledky dokazují platnost obecných zákonitostí formování složení a struktury společenstev i pro společenstva motolic malých okružákovitých plžů, které byly prve objasněny pro společenstva motolic velkých plicnatých plžů *Lymnaea stagnalis* a *Radix auricularia* ve vodních nádržích střední Evropy. Do budoucna by bylo zajímavé molekulárně identifikovat problematické druhy čeledí Schistosomatidae a Echinostomatidae stejně jako rozšířit výzkum o další sezónu pro detekci jiných druhů motolic a potvrzení dosavadních hypotéz o formování jejich společenstev.

7. SEZNAM LITERATURY

- Aldhoun, J.A., Podhorský, M., Holická, M., Horák, P. (2012)** Bird schistosomes in planorbid snails in the Czech Republic. *Parasitology International*, **61**(4): 250-259.
- Beran, L. (1998)** *Vodní měkkýši ČR*. Metodika Českého svazu ochránců přírody č. 17 – ZO ČSOP Vlašim, 113 str.
- Beran, L. (2002)** *Vodní měkkýši České republiky – rozšíření a jeho změny, stanoviště, šíření, ohrožení a ochrana, červený seznam*. Sborník přírodovědeckého klubu v Uherském Hradišti, Supplementum, **10**: 1-258.
- Bray, R.A., Gibson, D.I., Jones, A. (eds.) (2008)** *Keys to the Trematoda*, Vol. 3. CABI Publishing and Natural History Museum, Wallingford, 824 str.
- Brown, R., Soldánová, M., Barrett, J., Kostadinova, A. (2011)** Small-scale to large-scale and back: Larval trematodes in *Lymnaea stagnalis* and *Planorbarius corneus* in Central Europe. *Parasitology Research*, **108**(1): 137-150.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W. (1997)** Parasitology meets ecology in its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, **83**(4): 575-583.
- Cichy, A., Faltýnková, A., Žbikowska, E. (2011)** Cercariae (Trematoda, Digenea) in European freshwater snails – A checklist of records from over hundred years. *Folia Malacologica*, **19**(3): 165-189.
- Cichy, A., Žbikowska, E. (2016)** A morphological study of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda: Diplodiscidae) adults from the accidental host, *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Caenogastropoda: Viviparidae). *Acta Parasitologica*, **61**(4): 859-862.
- Clark, R.M.F. (2011)** Hydroseral habitat requirement of the endangered Shining Ramshorn Snail *Segmentina nitida*. *Bioscience Horizons*, **4**(1): 158-164.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2006)** *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd., Plymouth, 192 str.
- Combes, C. (1980)** Atlas Mondial des Cercaires. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie*, **115**, 235 str. (Ve Francouzštině).
- Combes, C., Bartoli, P., Théron, A. (2002)** Trematode transmission strategies, str. 1-12. V: Lewis, E.E., Campbell, J.F., Sukhdeo, M.V.K. (eds.). *The Behavioral Ecology of Parasites*, CABI Publishing, New York, 359 str.
- Combes, C., Fournier, A., Moné, H., Théron, A. (1994)** Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology*, **109**: S3-S13.

- Curtis, L.A. (2002)** Ecology of larval trematodes in three marine gastropods. *Parasitology*, **124**: S43-S56.
- Dussart, G.B.J. (1979)** Life cycles and distribution of the aquatic gastropod molluscs *Bithynia tentaculata* (L.), *Gyraulus albus* (Muller), *Planorbis planorbis* (L.) and *Lymnaea peregra* (Muller) in relation to water chemistry. *Hydrobiologia*, **67**(3): 223-239.
- Dykyjová, D. (2000)** *Třeboňsko. Příroda a člověk v krajině pětileté růže*. Třeboň: Carpio, 111 str.
- Esch, G.W., Barger, M.A., Fellis, K.J. (2002)** The transmission of digenetic trematodes: Style, elegance, complexity. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(2): 304-312.
- Esch, G.W., Curtis, L.A., Barger, M.A. (2001)** A perspective on the ecology of trematode communities in snails. *Parasitology*, **123**: 57-75.
- Esch, G.W., Fernandez, J.C. (1994)** Snail-trematode interactions and parasite community dynamics in aquatic systems: A review. *American Midland Naturalist*, **131**(2): 209-237.
- Esch, G.W., Kennedy, K.C., Bush, A.O., Aho, J.M. (1988)** Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, **96**(3): 519-532.
- Faltýnková, A., Georgieva, S., Soldánová, M., Kostadinova, A. (2015)** A re-assessment of species diversity within the 'revolutum' group of *Echinostoma* Rudolphi, 1809 (Digenea: Echinostomatidae) in Europe. *Systematic Parasitology*, **90**(1): 1-25.
- Faltýnková, A., Haas, W. (2006)** Larval trematodes in freshwater molluscs from the Elbe to Danube rivers (Southeast Germany): before and today. *Parasitology Research*, **99**(5): 572-582.
- Faltýnková, A., Našincová, V., Kablásková, L. (2007a)** 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**(1): 39-51.
- Faltýnková, A., Našincová, V., Kablásková, L. (2008a)** Larval trematodes (Digenea) of planorbid snails (Gastropoda: Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification. *Systematic Parasitology*, **69**(3): 155-178.
- Faltýnková, A., Niewiadomska, K., Santos, M.J., Valtonen, E.T. (2007b)** Furcocercous cercariae (Trematoda) from freshwater snails in Central Finland. *Acta Parasitologica*, **52**: 310-317.
- Faltýnková, A., Sures, B., Kostadinova, A. (2016)** Biodiversity of trematodes in their intermediate mollusc and fish hosts in the freshwater ecosystems of Europe. *Systematic Parasitology*, **93**(3): 283-293.

- Faltýnková, A., Valtonen, E.T., Karvonen, A. (2008b)** Spatial and temporal structure of the trematode component community in *Valvata macrostoma* (Gastropoda, Prosobranchia). *Parasitology*, **135**(14): 1691-1699.
- Frolova, E.N. (1975)** *Trematode larvae from molluscs of the lakes in South Karelia*. Nauka, Leningrad, 184 str. (V Ruštině).
- Galaktionov, K.V., Dobrovolskij, A.A. (2003)** *The Biology and Evolution of Trematodes*. Kluwer Academic Publishers, Dodrecht, Nizozemsko, 620 str.
- Georgieva, S., Faltýnková, A., Brown, R., Blasco-Costa, I., Soldánová, M., Sitko, J., Scholz, T., Kostadinova, A. (2014)** *Echinostoma 'revolutum'* (Digenea: Echinostomatidae) species complex revisited: species delimitation based on novel molecular and morphological data gathered in Europe. *Parasites & Vectors*, **7**: 520.
- Gibson, D.I., Jones, A., Bray, R.A. (eds.) (2002)** *Keys to the Trematoda*, Vol. 1. CABI Publishing a Natural History Museum, Wallingford, 521 str.
- Golikova, M.N. (1960)** An ecological and parasitological study of the biocoenosis of some lakes in the Kaliningrad region. IV. The trematode fauna of invertebrates. *Vestnik Leningradskogo Universiteta*, **15**: 80-94 (V Ruštině).
- 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 Ser. B*, **272**(1567): 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? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia*, **151**: 82-92.
- Horák, P., Mikeš, L., Lichtenbergová, L., Skála, V., Soldánová, M., Brant, S.V. (2015)** Avian Schistosomes and Outbreaks of Cercarial Dermatitis. *Clinical Microbiology Reviews*, **28**(1): 165-190.
- Horsák, M., Juříčková, L., Picka, J. (2013)** *Měkkýši České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek, Zlín, 264 str.
- Hroudová, Z., Kloubec B., Zákavský, P. (2010)** Dojde k obnově rákosin v NPR Velký a Malý Tisý? *Ochrana přírody*, **65**(3): 12-15.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P., Lafferty, K.D. (2006)** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution*, **21**(7): 381-5.
- Hůda, J., Šedivý, V. (2000)** Rybářství Třeboň, a.s. – činnost a výsledky společnosti, str. 188-191. V: Pokorný, J., Šulcová, J., Hátle, M., Hlášek, J. (eds.), *Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika Třeboňska po dvaceti letech*. ENKI, Třeboň, 344 str.

- Jeník, J. (2000)** Třeboňsko: entita přírodní i kulturní, str. 17-22. V: Pokorný, J., Šulcová, J., Hátle, M., Hlásek, J. (eds.), *Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika Třeboňska po dvaceti letech*. ENKI, Třeboň, 344 str.
- Jones, A., Bray, R.A., Gibson, D.I. (eds.) (2005)** *Keys to the Trematoda*, Vol. 2. CABI Publishing, Wallingford and Natural History Museum, London, 745 str.
- Jovani, R., Tella, J.L. (2006)** Parasite prevalence and sample size: misconceptions and solutions. *Trends in Parasitology*, **22**(5): 214-218.
- Karvonen, A. (2012)** *Diplostomum spathaceum* and related species. V: Woo P.T.K., Buchmann, K. (eds.) *Fish Parasites: Pathobiology and Protection*. CAB International, Wallingford, str. 260-269.
- Kiseliene, V., Grabda-Kazubska, B. (1990)** *Echinoparyphium pseudorecurvatum* sp. n. (Trematoda, Echinostomatidae) and its life cycle. *Acta Parasitologica Polonica*, **35**(4): 285-295.
- Klochkova, E.A. (1974)** Sensory apparatus of the cercariae of *Hysteromorpha triloba* (Diplostomatidae). *Trudy GELAN*, **24**: 56-61 (V Ruštině).
- Kostadinova, A., Gibson, D.I., Biserkov, V., Chipev, N. (2000)** Re-validation of *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932 (Digenea: Echinostomatidae) on the basis of the experimental completion of its life-cycle. *Systematic Parasitology*, **45**(2): 81-108.
- Kuris, A. (1990)** Guild structure of larval trematodes in molluscan hosts: prevalence, dominance and significance of competition, 69-100. V: Esch, G.W., Bush, A.O., Aho, J.M. (eds.), *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman & Hall, London, 335 str.
- Kuris, A.M., Hechinger, R.F., Shaw, J.C., Whitney, K.L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C.A., Dobson, A.P., Dunham, E.J., Fredensborg, B.L., Huspeni, T.C., Lorda, J., Mababa, L., Mancini, F.T., Mora, A.M., Pickering, M., Talhouk, N.L., Torchin, M.E., Lafferty, K.D. (2008)** Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, **454**(7203): 515-518.
- Kuris, A.M., Lafferty, K.D. (1994)** Community structure: larval trematodes in snail hosts. *Annual Review Ecology and Systematics*, **25**: 189-217.
- 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**(3): 229-237.
- Lafferty, K.D. (1997)** Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today*, **13**(7): 251-255.

- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J. A., Johnson, P.T.A., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, M.D., Memmot, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R., Thieltges, D.W. (2008)** Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*, **11**(6): 533-546.
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P., Kuris, A.M. (2006)** Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **103**(30): 11211-11216.
- Littlewood, D.T.J., Bray, R.A., Waeschenbach, A. (2015)** Phylogenetic patterns of diversity in cestodes and trematodes, 304-319. V: *Parasite Diversity and Diversification*. Morand, S., Krasnov, B.R., Littlewood, D.T.J. (eds.) 1st ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2015
- Loy, C., Haas, W. (2001)** Prevalence of cercariae from *Lymnaea stagnalis* snails in a pond system in Southern Germany. *Parasitology Research*, **87**(10): 878-882.
- Ložek, V. (1956)** *Klíč československých měkkýšů*. Slovenská akademie věd, Bratislava, 358 str.
- Marcogliese, D.J. (2003)** Food webs and biodiversity: are parasites the missing link? *Journal of Parasitology*, **89**: 106-113.
- Marcogliese, D.J. (2005)** Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology*, **35**: 705-716.
- McKenzie, V.J., Townsend, A.R. (2007)** Parasitic and Infectious Disease Responses to Changing Global Nutrient Cycles. *EcoHealth*, **4**(4): 384-396.
- Miura, O., Kuris, A.M., Torchin, M.E., Hechinger, R.F., Chiba, S. (2006)** Parasites alter host phenotype and may create a new ecological niche for snail hosts. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B*, **273**(1592): 1323-1328.
- Musil, P. (2000)** Výzkum vodních ptáků na Třeboňsku, str. 126-130. V: Pokorný, J., Šulcová, J., Hátle, M., Hlásek, J. (eds.), *Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika Třeboňska po dvaceti letech*. ENKI, Třeboň, 344 str.
- Nachev, M., Sures, B. (2016)** Environmental parasitology: Parasites as accumulation bioindicators in the marine environment. *Journal of Sea Research*, **113**: 45-50.
- Našincová, V. (1992)** *Vývojová stádia motolic v našich vodních plžích a vývojové cykly vybraných druhů čeledi Omphalometridae a Echinostomatidae*. Kandidátská disertační práce. Parazitologický ústav ČSAV, České Budějovice, 268 str.

- Našincová, V., Scholz, T. (1994)** The life cycle of *Asymphylodora tincae* (Modeer 1790) (Trematoda: Monorchiiidae): a unique development monorchiid trematodes. *Parasitology Research*, **80**(3): 192-197.
- Negovetich, N.J., Esch, G.W. (2007)** Long-term analysis of Charlie's pond: fecundity and trematode communities of *Helisoma anceps*. *Journal of Parasitology*, **93**(6): 1131-1318.
- Niewiadomska, K., Valtonen, E.T., Siddall, R. (1997)** Cercariae from *Lymnaea stagnalis* in lake Kuuhankavesi (central Finland). *Acta Parasitologica*, **42**(3): 132-137.
- Nitzsch, C.L. (1817)** Beitrag zur Infusorienkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bazillarien. *Neue Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Halle*, **3**: 1-123. (V němčině).
- Pagenstecher, H.A. (1857)** Trematodenlarven und Trematoden. *Helminthologischer Beitrag*. Heidelberg: Academische Verlagshandlung von J.C.B. Mohr, 56 str. (V němčině).
- Parker, G.A., Chubb, J.C., Ball, M.A., Roberts, G.N. (2003)** Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature*, **425**: 480-484.
- Pohl, J. (2000)** Historický vývoj vodohospodářských poměrů Třeboňské pánve, str. 57-61. V: Pokorný, J., Šulcová, J., Hátle, M., Hlásek, J. (eds.), *Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika Třeboňska po dvaceti letech*. ENKI, Třeboň, 344 str.
- Poulin, R. (2001)** Interactions between species and the structure of helminth communities. *Parasitology*, **122**: S3-S11.
- Poulin, R. (2002)** Parasite Manipulation of Host Behaviour, str. 243-259. V: Lewis, E.E., Cambel, J.F., Sukhdeo, M.V.K. (eds.), *The Behavioural Ecology of Parasites*. CAB International, Wallingford, 384 str.
- Preston, D.L, Orlofske, S.A, Lambden, J.P, Johnson, P.T.J. (2013)**. Biomass and productivity of trematode parasites in pond ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **82**: 509-517.
- Příbil, S. (2000)** Tradice a návaznost na předchozí kolokvia, str. 23-25. V: Pokorný, J., Šulcová, J., Hátle, M., Hlásek, J. (eds.), *Třeboňsko 2000. Ekologie a ekonomika Třeboňska po dvaceti letech*. ENKI, Třeboň, 344 str.
- Selbach, C., Soldánová, M., Georgieva, S., Kostadinova, A., Kalbe, M., Sures, B. (2014)** Morphological and molecular data for larval stages of four species of *Petasiger* Dietz, 1909 (Digenea: Echinostomatidae) with an updated key to the known cercariae from the Palaearctic. *Systematic Parasitology*, **89**: 153-166.
- Selbach, C., Soldánová, M., Sures, B. (2015)** Hidden diversity on our doorstep: trematode assemblages and communities in lymnaeid and planorbid snails in a Central European

reservoir system, 119-147. V: Selbach, C., *Biology and ecology of trematodes parasitizing aquatic snails in the Ruhr reservoir system in Germany*. Disertační práce. Fakultät für Biologie, Universität Duisburg-Essen, 196 str. <http://duepublico.uni-duisburg-essen.de/servlets/DozBibEntryServlet?mode=show&id=63463&XSL.ListKey=ilx28h22&XSL.PageNr=>

Sharpilo V.P., Iskova, N.I. (1989) *Fauna of Ukraine*, vol. 34, Issue 3. Trematodes. Plagiorhates. Naukova Dumka, Kiev, 379 str. (V ruštině).

Sitko J., Faltýnková A., Scholz T. (2006) *Checklist of the Trematodes (Digenea) of birds of the Czech and Slovak Republics*. Academia, Praha, 112 str.

Soldánová, M. (2006) Aquatic and wetland molluscs of selected localities of Jindřichohradecko. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy*, **46**: 159-205.

Soldánová, M., Faltýnková, A., Scholz, T., Kostadinova, A. (2011) Parasites in a man-made landscape: Contrasting patterns of trematode flow in a fishpond area in Central Europe. *Parasitology*, **138**(6): 789-807.

Soldánová, M., Kostadinova, A. (2011). Rapid colonisation of *Lymnaea stagnalis* by larval trematodes in eutrophic ponds in central Europe. *International Journal for Parasitology*, **41**(9): 981-990.

Soldánová, M., Kuris, A.M., Scholz, T., Lafferty, K.D. (2012) The role of spatial and temporal heterogeneity and competition in structuring trematode communities in the great pond snail, *Lymnaea stagnalis* (L.). *Journal of Parasitology*, **98**(3): 460-471.

Soldánová, M., Selbach, C., Kalbe, M., Kostadinova, A., Sures, B. (2013) Swimmer's itch: etiology, impact, and risk factors in Europe. *Trends in Parasitology*, **29**(2): 65-74.

Soldánová, M., Selbach, C., Sures, B. (2016) The early worm catches the bird? Productivity and patterns of *Trichobilharzia szidati* cercarial emission from *Lymnaea stagnalis*. *PLoSOne*, **11**(2): e0149678.

Soldánová, M., Selbach, C., Sures, B., Kostadinova, A., Pérez-del-Olmo, A. (2010) Larval trematode communities in *Radix auricularia* and *Lymnaea stagnalis* in a reservoir system of the Ruhr River. *Parasites & Vectors*, **3**: 56.

Sorensen, R.E., Minchella, D.J. (2001) Snail-trematode life history interactions: Past trends and future directions. *Parasitology*, **123**: S3-S18.

Sousa, W.P. (1983) Host life history and the effect of parasitic castration on growth: A field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **73**(3): 273-296.

- Sousa, W.P. (1990)** Spatial scale and the processes structuring a guild of larval trematode parasites, 41-69. V: Esch, G.W., Bush, A.O., Aho, J.M. (eds.), *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman & Hall, London, 335 str.
- Sukhdeo, M.V.K., Sukhdeo, S.C. (2004)** Trematode behaviours and the perceptual worlds of parasites. *Canadian Journal of Zoology*, **82**(2): 292-315.
- Thieltges, D.W., de Montaudouin, X., Fredensborg B., Jensen, K.T., Koprivnikar, J., Poulin, R. (2008)** Production of marine trematode cercariae: a potentially overlooked path of energy flow in benthic systems. *Marine Ecology Progress Series*, **372**: 147-155.
- Toledo, R., Fried, B. (eds.) (2014)** *Digenetic Trematodes, Advances in Experimental Medicine and Biology*. Springer Science a Business Media, New York, 474 str.
- Väyrynen, T., Siddall, R., Valtonen, E.T., Taskinen, J. (2000)** Patterns of trematode parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **37**(3):189-199.
- Vojtek (1972)** Beitrag zum Entwicklungszyklus der Trematode *Parastrigea robusta* Szidat, 1928 in der Tschechoslowakei. *Scripta Facultatis Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, Biologia 1, 2*: 1-12.
- Winiewski, W.L. (1958)** Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake: Parasitofauna of the biocenosis of Druzno Lake – part I. *Acta Parasitologica Polonica*, **6**: 1-64.
- Yamaguti, S. (1975)** *A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates: with special reference to the morphology of their larval forms*. Keigaku publishing Co. Tokyo, 590 str.
- Żbikowska, E. (2007)** Digenea species in chosen populations of freshwater snails in northern and central part of Poland. *Wiadomości Parazytologiczne*, **53**(4): 301-308.
- Żbikowska, E., Kobak, J., Żbikowski, J., Kaklewski, J. (2006)** Infestation of *Lymnaea stagnalis* by digenean flukes in the Jeziorak Lake. *Parasitology Research*, **99**(4): 434-439.
- Żbikowska, E., Nowak, A. (2009)** One hundred years of research on the natural infection of freshwater snails by trematode larvae in Europe. *Parasitology Research*, **105**(2): 301-311.
- Žďárská, Z. (1963)** Larvální stádia motolic z vodních plžů na území ČSSR. *Československá Parasitologie*, **10**: 207-262.
- Žďárská, Z. (1964)** Další nálezy larválních stádií motolic v měkkýších na území ČSSR. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae*, **28**(1): 14-25.