

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Parazitologie



Mgr. Monika Holická

**Taxonomie ptačích schistosom nejen v planorbidních plžích
v Evropě**
**Taxonomy of bird schistosomes not only in planorbid snails
in Europe**

Rigorózní práce

Praha, 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16.03.2012

Podpis

Abstrakt

Cerkáriová dermatitida způsobená ptačími schistosomami se v poslední době dostává do popředí zájmu nejen vědců, ale i širší veřejnosti. Tato nemoc je významná jak z hlediska lékařského, tak i ekonomického vzhledem k finančním ztrátám, které způsobuje v mnoha rekreačních střediscích po celém světě. Její původci přesto nejsou s největší pravděpodobností dodnes všichni známí, což je dáno biologií parazitů (velikost a lokalizace dospělců v definitivním hostiteli; gonochorismus) a nepřesnými popisy z minulosti. S příchodem moderních molekulárních metod dochází k revizi taxonomie a k popisům nových druhů i rodů ptačích schistosom.

Až na ojedinělé případy využívají v Evropě ptačí schistosomy jako své meziphostitele pulmonární plže. Popisy nových druhů a rodů se donedávna týkaly zejména nálezů z lymnaeidních plžů, ve kterých se často vyvíjejí zástupci v Evropě běžně se vyskytujícího rodu *Trichobilharzia* (nejvýznamnější původce cercáriové dermatitidy). Plžům čeledi Planorbidae byla proto věnována menší pozornost.

Planorbidní plži jsou nejčastěji infikováni druhem *Bilharziella polonica*, jejímž typickým hostitelem v Evropě je *Planorbarius corneus*, méně častými hostiteli jsou *Planorbis planorbis*, *Bathyomphalus contortus* nebo *Anisus vortex*. *B. polonica* je rozšířená kosmopolitně. Známý jsou i její nálezy z České republiky. Další známou motolicí z plžů čeledi Planorbidae je *Dendritobilharzia pulverulenta*. Byla objevená v plžích *A. vortex* a *P. planorbis* v Polsku. Její výskyt je celosvětový. Méně často nalezenými zástupci bývají *Gigantobilharzia mazuriana* objevená v plži *A. vortex* nebo *G. suebica* nalezená v plži *A. vortex*; *Gigantobilharzia* spp. má kosmopolitní výskyt.

V článku publikovaném v *Parasitology International* a předloženém také v této práci bylo zjištěno, že šest zatím nepopsaných zástupců čeledi Schistosomatidae je schopno vývoje ve čtyřech druzích planorbidních plžů (*A. vortex*, *Segmentina nitida*, *Gyraulus albus* a *Planorbis planorbis*). Mezi těmito nálezy byly objeveny čtyři zatím nepopsané nové rody (tři z plže *A. vortex* a 1 z plže *P. planorbis*) a jeden nový druh patřící do rodu *Gigantobilharzia* (nález z plže *G. albus*). V případě nálezu cercárií z plže *S. nitida* se jedná o první záznam ptačích schistosom z tohoto plže. Díky těmto novým poznatkům se tedy dá konstatovat, že planorbidní plži slouží jako meziphostitelé mnoha druhů schistosom; patogenita těchto schistosom by měla být nadále studována stejně jako planorbidní plži, kterým by měla být z hlediska přenosu ptačích motolic věnována větší pozornost.

Klíčová slova:

Cerkáriová dermatitida, Planorbidae, taxonomie, *Trichobilharzia*, molekulární analýza

Abstract

Cercarial dermatitis caused by bird schistosomes is in focus not only by scientists, but also by the general public. The disease has medical and economic impact, and it is responsible for financial losses in many resorts all around the world. Only some causative agents of the disease are known, because of parasite cryptic life style and biology (e.g. size and location of adults in the definitive host; gonochorism) and inaccurate descriptions in the past. With the onset of modern molecular methods taxonomic revisions of old species of bird schistosomes and descriptions of new ones are of top interest.

In Europe pulmonate snails are used by bird schistosomes as intermediate hosts, with some exceptions. Descriptions of new species and genera were recently focused on findings from lymnaeid molluscs, in which the genus *Trichobilharzia* (the most significant causative agent of cercarial dermatitis) is often developing. Therefore, less attention was paid to the snails of the family Planorbidae.

Planorbid snails are most commonly infected by the species of *Bilharziella polonica*, its typical host in Europe is *Planorbarius corneus*, less common hosts are *Planorbis planorbis*, *Bathyomphalus contortus* or *Anisus vortex*. *B. polonica* is spread all over the world. There are also known findings from the Czech Republic. Another well-known blood fluke from the snails of the family Planorbidae is *Dendritobilharzia pulverulenta*. It was found in the snails of *A. vortex* and *P. planorbis* in Poland. Occurrence of *D. pulverulenta* is cosmopolitan. *Gigantobilharzia mazuriana* found in the snail of *A. vortex*, or *G. suebica* discovered in the snail of *A. vortex* are less frequently found; *Gigantobilharzia* spp. has a cosmopolitan occurrence.

In the paper published in Parasitology International and presented within the framework of this thesis, it has been disclosed that six undescribed species of bird schistosomes can develop in four species of planorbid snails (*A. vortex*, *Segmentina nitida*, *Gyraulus albus* and *Planorbis planorbis*). Among these findings were discovered four new undescribed genera (three in the snails of *A. vortex* and one in the snail of *P. planorbis*) and one new species belonging to the genus *Gigantobilharzia* (the finding in the snail of *G. albus*). The finding in the snail of *S. nitida* is the first report of a bird schistosome from this snail. It can therefore be concluded that planorbid snails serve as hosts of several schistosome species; pathogenicity of these schistosomes and role of planorbids as vectors need to be characterized in future studies.

Keywords:

Cercarial dermatitis, Planorbidae, taxonomy, *Trichobilharzia*, molecular analysis

Obsah

Úvod	6
Seznam použité literatury	12
Příloha	15

Úvod

Motolice čeledi Schistosomatidae (Trematoda: Digenea) jsou rozsáhlou skupinou platyhelmintů (Platyhelminthes: Neodermata) zahrnující asi 100 druhů (Combes, 1991). Jejich rozšíření je celosvětové. V tropických a subtropických oblastech způsobují některé druhy této čeledi závažná lidská onemocnění trávicího nebo urogenitálního traktu v závislosti na lokalizaci motolic v cévách příslušného orgánu. Celosvětově je infikováno přes 200 milionů lidí, z nichž v důsledku schistosomózy každoročně umírá v subsaharské Africe přes dvě stě tisíc (<http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs115/en/index.html>).

Schistosomy mají dvouhostitelské životní cykly. Definitivními hostiteli mohou být savci nebo ptáci, v jejichž krevním řečišti probíhá sexuální reprodukce. V České republice jsou známy pouze druhy schistosom parazitující u ptáků. Jedinými mezihostiteli těchto motolic jsou vodní plži (Lockyer a kol., 2003). Ve sladkých vodách na území Evropy se jedná o plže skupiny Pulmonata, ojediněle jsou jako mezihostitelé využíváni zástupci skupiny Prosobranchia (Island) (Aldhoun a kol., 2009a). Schistosomy vykazují podstatně vyšší hostitelskou specifitu ke svým mezihostitelům než k definitivním hostitelům. Příkladem může být specifita platící pro rod *Trichobilharzia*. Zatímco larvy jednoho typu (miracidia) si striktně vybírají mezihostitelské plže pro invazi, larvy druhého typu ptačích schistosom (cerkárie) se pokouší penetrovat téměř do všech teplokrevných obratlovců (Blair a Islam, 1983).

Ačkoliv se v našich zeměpisných šířkách se savčími druhy schistosom neseťkáme, může být přesto i v těchto podmínkách člověk motolicemi čeledi Schistosomatidae napaden. Jedná se o nákazu cercáriemi, kdy se člověk ve vodním prostředí stává náhodným hostitelem. Při opakované infekci lidí těmito larvami může vzniknout kožní alergická reakce organismu označovaná jako cercáriová dermatitida.

Taxonomie ptačích schistosom je složitá. Jedná se o gonochoristy, u kterých nejsou vždy známí mezihostitelé nebo definitivní hostitelé. Právě díky gonochorismu schistosom se dříve objevovaly popisy druhů pouze na základě jednoho pohlaví (McMullen a Beaver, 1945; Blair a Islam, 1983). Dále byly v minulosti cercárie považovány za samostatné živočišné druhy; díky tomu vznikaly duálně popisy dospělců a cercárií téhož druhu (Žďárská, 1963). K objasnění taxonomie ptačích schistosom a ke zpřesnění druhové determinace také nepřispívá složité získávání těchto motolic z definitivních hostitelů (malé rozměry parazita a nesnadná izolace z definitivního hostitele), stejně tak jako kontraktilita těla motolic (použitím různých druhů fixází; rozdílná velikost fixovaných jedinců oproti živým) (McMullen a

Beaver, 1945). Morfologie dospělých červů (např. přítomnost trnů na přísavkách) může být mimo jiné ovlivněna hormony definitivních hostitelů, velikostí hostitelského ptáka, ale také roční dobou, kdy je definitivní hostitel nakažen (u *Dendrobilharzia pulverulenta* a *Bilharziella polonica* byla pozorována rozdílná morfologie dospělců v různých obdobích roku) (Bayssade-Dufour a kol., 2006). Výsledkem je řada neúplných popisů (Blair a Islam, 1983).

Obecně je doporučeno kombinovat pro popisy nových druhů znalost životního cyklu včetně mezihostitele, definitivního hostitele a vývojových stadií, cytogenetiky a molekulárních dat (vybrané sekvence DNA) spolu s kritérii pro morfologické charakteristiky jednotlivých druhů (Müller a Kimmig, 1994; Horák a kol., 2002; Rudolfová a kol., 2005).

Jedním z velmi rozšířených rodů v Evropě je rod *Trichobilharzia*, který zahrnuje přibližně 40 druhů (Brant a Loker, 2009a). Vzhledem k možným negativním vlivům na zdraví člověka (nejčastější původce cercáriové dermatitidy) byl tento rod více studován. Mezihostiteli rodu *Trichobilharzia* jsou v Evropě plži čeledi Lymnaeidae (Horák a kol., 2002; Brant a Loker, 2009a), kterým byla proto doposud věnována velká pozornost. Opomíjeny tedy zůstaly skupiny mezihostitelských plžů patřící do jiných čeledí, a tím pádem i jimi přenášené schistosomy.

Pro rod *Trichobilharzia* Skrjabin et Zacharov, 1920 byl typovým druhem *T. ocellata* (původně popsán na základě cercárií *Cercaria ocellata* La Valette, 1855 z plže *Lymnaea stagnalis* v Německu). Po popisu tohoto druhu bylo označení *T. ocellata* používáno pro určení většiny nálezů v Evropě. V dnešní době je *T. ocellata* synonymizována s *T. szidati* (platí pro recentní evropské popisy na základě sekvenční analýzy ITS (internal transcribed spacer) oblasti a odpovídajícího morfologického popisu (Rudolfová a kol., 2005)). Jedinci původně označení jako *T. ocellata* byli v České republice popsáni z plžů *Anisus vortex*, *Anisus leucostoma*, *Gyraulus albus*, *Lymnaea stagnalis*, *Radix auricularia* a *Radix peregra* sensu lato (Žďárská, 1963; Zajíček a Valenta, 1964; Našincová, 1992). Nedávné studie však prokázaly, že tato systematická zařazení nelze považovat za správná a že se zřejmě jedná o různé druhy rodu *Trichobilharzia* nebo i jiné rody ptačích schistosom. Ukázalo se, že planorbidní plži nejsou využíváni rodem *Trichobilharzia* jako mezihostitelé (*T. brantae*, jejíž mezihostitel je *Gyraulus parvus*, pravděpodobně nepatří dle molekulárních analýz do rodu *Trichobilharzia*) (Brant a Loker, 2009a). Naopak častým výskytem v planorbidních plžích je známá *B. polonica*. Ta bývá nalezena v plži *Planorbarius corneus*, ale byla objevená také v plžích *P. planorbis*, *Bathymphalus contortus* a *A. vortex*. Cercárie *B. polonica* jsou popsány z mnoha států Evropy (ČR, Polsko, Velká Británie, Rusko, Ukrajina, Dánsko, Finsko, Francie)

(Hörweg a kol., 2006; Faltýnková a kol. 2007; Cichy a kol., 2011). Rozšíření *B. polonica* je ale kosmopolitní (o čemž svědčí i nálezy dospělců ze Severní Ameriky (Price, 1929) nebo Afriky Braun, 1901 (Bayssade-Dufour, 2006)). Dalším častým parazitem objeveným v planorbidních plžích je *D. pulverulenta*. Ta byla izolována z plžů *A. vortex* a *P. planorbis* v Polsku (Khalifa, 1976). Furkocerkárie byly nalezeny v Německu (Dönges, 1965), ale i mimo Evropu na Novém Zélandu (Rind, 1989). Rozšíření *D. pulverulenta* je celosvětové, o čemž vypovídají také nálezy dospělců například ze Severní Ameriky (Van de Vusse, 1980 citováno z Rind, 1989) nebo Francie (Bayssade-Dufour, 2006). Dalšími významnými parazity vyskytujícími se v Evropě jsou *Gigantobilharzia mazuriana* Khalifa, 1974, která byla nalezená v plži *Anisus vortex* (Polsko), a *Gigantobilharzia suebica* Dönges, 1964, objevená v plži *Anisus leucostomus* (později změněno na *A. vortex* (Dönges, 1965)) (Cichy a kol., 2011). *Gigantobilharzia* spp. se rovněž vyskytuje kosmopolitně.

Stejně jako je nejasné rodové i druhové zařazení parazitů dříve označených *T. ocellata*, je nejasné i zařazení parazitů v případě nálezů cercárií z planorbidních plžů označených rodovým jménem *Cercaria*. Zde se dá s jistotou říci, že se jedná o zástupce třídy Trematoda. Příkladem mohou být *Cercaria anisi* Dönges, 1965 z plže *A. vortex*; *C. edgwarensis* Khan, 1961, *C. hamptonensis* Khan, 1960 a *C. kenilworthensis* Khan, 1961 z plže *P. planorbis* nebo *C. echinomorpha* Brown, 1931 z plže *P. carinatus* (Cichy a kol., 2011).

V České republice byly dosud nalezeny v planorbidních plžích následující schistosomy: *B. polonica* v plžích *P. corneus* (např. Žďárská, 1963; Našincová, 1992; Kolářová a kol., 1997), *P. planorbis*, *A. vortex* a *B. contortus* (např. Žďárská, 1963; Našincová, 1992; Faltýnková, 2005). Ve physidních plžích byl objeven neznámý schistosomatid z plže *Physa fontinalis* (Aldhoun a kol., 2009b). Z lymnaeidních plžů to pak byla *Trichobilharzia szidati* v plži *Lymnaea stagnalis* (např. Kolářová a kol., 1997; Dvořák, 2000) a *Stagnicola palustris* (Kolářová a kol., 1997), *T. franki* v plži *R. auricularia* (Kolářová a kol., 1997; Faltýnková, 2005) a *T. regenti* v plži *R. peregra* sensu lato (Horák a kol., 1998); dnes již víme, že jako mezihostitel *T. regenti* mohou sloužit *R. peregra* (Jouet a kol., 2008), *R. lagotis* nebo *R. labiata*; v laboratorních podmínkách se udržují chovy *T. regenti* v plžích *R. labiata* a *R. lagotis* (Bulantová a kol., 2011).

Neustále dochází k popisům nových druhů i rodů ptačích schistosom. Z Evropy je to v posledních letech například rod *Allobilharzia* (Island); popis jediného druhu *Allobilharzia visceralis* byl proveden na základě nálezů dospělce (morfoložická a molekulární analýza) (Kolářová a kol., 2006).

Tabulka č.1

Druhy ptačích schistosom se známým životním cyklem objevené od roku 1998

Druh	MH	DH	Autor	Místo nálezů
<i>T. salmanticensis</i>	<i>Radix peregra</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> (hepatointestinální cévy)	Simon-Martin, Simon-Vicente, 1999	Španělsko
<i>T. regenti</i>	nalezená v <i>R. peregra</i> s.l. (<i>R. lagotis</i> , <i>R. peregra</i> , <i>R. labiata</i>)	Ptáci čeledi <i>Anatidae</i> (nazální sliznice, afinita k CNS, migrace míchou a mozkiem)	Horák a kol., 1998	ČR
<i>Trichobilharzia</i> sp. 2 *	<i>R. peregra</i>	<i>Mergus serrator</i>	Aldhoun a kol., 2009b	Island (jezero Botnsvatn)
<i>Trichobilharzia</i> sp. 3	<i>R. peregra</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> (nazální tkáň)	Aldhoun a kol., 2009b	Island**

DH – definitivní hostitel; MH – mezihostitel; ČR – Česká republika

* o tomto druhu se zmiňují ve svých pracích Jouet a kol. (2008) a Rizevsky a kol. (2011); v obou případech byly k dispozici pouze cercárie z plže *R. peregra*, díky čemuž nebylo možné provést popis druhu (identifikace molekulární analýzou)

** shoda s nálezem z Polska, kde byla ale vejce nalezena ve stěně střeva kachen; pravděpodobně se jedná o nazální druh a nález z Polska byl případem diseminace vajec (Aldhoun a kol., 2009b)

Nejproblematictější skupinou jsou druhy schistosom nalezené pouze jako vývojová stadia v mezihostiteli. Takových je z posledních let nejvíce. Patří mezi ně nález cercárií určených na základě sekvence ITS oblasti jako je *Trichobilharzia* sp. 1 (MH – *R. peregra*)(Aldhoun a kol., 2009a). Z plžů *P. fontinalis* (ČR) a *R. peregra* (Island) byl molekulární analýzou ITS oblasti determinován schistosomatid zaujímající sesterskou pozici k rodům *Dendritobilharzia* a *Gigantobilharzia* (Aldhoun a kol., 2009b). Cercárie z plže *Valvata macrostoma* (Finsko) náleží k doposud nepopsanému druhu a rodu ptačích schistosom (Aldhoun a kol., 2009a). Ocelátní furkocercárie z plže *Aplexa hypnorum* (Francie) byly určeny na základě morfologie jako nový druh neznámého rodu (Gérard, 2004); molekulární analýza izolátu nebyla provedena. Kromě již zmíněného druhu ze studie Jouet a

kol. (2008) byl v téže studii determinován další dosud nepopsaný druh patřící podle fylogenetické analýzy také do rodu *Trichobilharzia* (nález z plže *R. peregra* ve Francii; analýza díky markerům ITS-2 a D2 doméně rDNA). Dalším nálezům z mezihostitelských plžů se věnuje přiložený článek.

Pro určování evropských druhů trichobilharzií je detekováno několik oblastí jaderného a mitochondriálního genomu. Dvořák a kol. (2002) jsou názoru, že jaderné oblasti rDNA – ITS1 a ITS2 – patří mezi nejlepší druhově specifické markery (podpořeno dalšími studiemi – Rudolfová a kol. (2005); Jouet a kol. (2008)). Je ale vždy vhodné kombinovat více molekulárních markerů pro lepší a přesnější druhovou determinaci. Proto byly také nedávno navrženy specifické primery (TR98F a TR98R), které jsou vhodné k rozlišení nových DNA sekvencí evropských druhů *T. franki*, *T. regenti* a *T. szidati* (sběry z Ruska a Běloruska). Primery TR98F a TR98R amplifikují pouze DNA trichobilharzií nikoli DNA mezihostitelských plžů či jiných druhů motolic (*B. polonica*, *Apatemon* sp., *Diplostomum* sp.) (Korsunen a kol., 2010). Vnitrodruhové variace rDNA tří evropských druhů *T. franki*, *T. regenti* a *T. szidati* nejsou dostatečně veliké pro diferenciaci jednotlivých populací ptačích schistosom. V Rusku byl proto nedávno poprvé studován polymorfismus mitochondriálního genu pro cytochromoxidázu I (coxI) rodu *Trichobilharzia*. Touto studií byl určen bližší vztah mezi *T. regenti* a *T. franki*, které mají společného mezihostitele (rod *Radix*), než mezi *T. szidati* – *T. regenti* nebo *T. szidati* – *T. franki*, kteří využívají mezihostitele odlišné. Dle podílu polymorfních oblastí je pravděpodobně možné určit období, kdy došlo k výběru hostitelů u těchto tří druhů. Předpokládá se, že mutační doba genu coxI je konstantní a podobná pro všechny motolice čeledi Schistosomatidae (Lopatkin a kol., 2010). Na formování haplotypových linií by mohla mít vliv pravděpodobně také geografická poloha; genom parazitů může být ale také ovlivněn interakcemi s hostitelem (genové transfery). Pro zlepšení druhové determinace je nutné provést obsáhlou studii s větším množstvím jaderných a mitochondriálních markerů, použít vzorky cercárií z různých populací ptačích schistosom a širších geografických oblastí a pokusit se o genotypizaci definitivních hostitelů a mezihostitelů (Lopatkin a kol., 2010).

Ačkoliv dosud v Evropě nebyl zaznamenán výskyt schistosom, které mají za svého definitivního hostitele člověka, přesto hrají motolice čeledi Schistosomatidae pro lidi i v našich podmínkách významnou roli, a to jako původci cercáriové dermatitidy. V poslední době přibývá v tisku zpráv, které se týkají této nemoci. Pravděpodobně je to dáno větším povědomím lékařů a široké veřejnosti o cercáriové dermatitidě (Horák a Kolářová, 2011). Ta je hrozbou pro mnohá místa Evropy i světa, která jsou známá jejím pravidelným výskytem

během letního období (spojeno s nárůstem počtu infikovaných plžů) (Kolářová, 2007). Mnohdy dochází až k uzavření vodních ploch. V České republice byl zákaz koupání díky přítomnosti cercárií například v roce 2009 v přírodním koupališti Zákupy na Českolipsku. Ve světě jsou přítomností cercárií proslulé severní oblasti USA, jezero Annecy ve Francii a mnoho dalších. Neustále přibývá míst, na kterých je cercáriová dermatitida zjišťována nově, jako je například Laguna Chica de San Pedro v Chile (záznamy z roku 2004 (Valdovinos a Balboa, 2008)), Velká Británie (první záznam z roku 2008) (Fraser, 2009) nebo aridní oblasti jihozápadu USA (Brant a Loker, 2009b). Vzhledem k nedávnému popisu druhu *T. regenti*, u něhož byla zjištěna afinita k centrální nervové soustavě (CNS) ptáků a následně v laboratorních podmínkách i afinita k CNS myši (konkrétně neurotropní migrace cercárií a následná paralýza (Horák a kol., 1999)), je vhodné si položit otázku, jaké další dosud nepoznané druhy existují a jakou roli by mohly hrát s ohledem na zdraví člověka. Z nedávných studií planorbidních plžů publikovaných v článku *Parasitology International*, který je přiložen také v této práci vyplývá, že tato čeleď je schopná přenosu velkého množství dosud nepopsaných druhů motolic čeledi Schistosomatidae a je hostitelsky velmi zajímavá. Vypovídají o tom nálezy šesti odlišných druhů ptačích schistosom v pouze čtyřech druzích mezihostitelských plžů. Mezi těmito šesti nálezy jsou dokonce čtyři nové rody (tři z plže *A. vortex* a 1 z plže *P. planorbis*), jeden nový druh patřící do rodu *Gigantobilharzia* (nález z plže *G. albus*) a nález také dosud neurčené schistosomy z plže *Segmentina nitida* (první záznam nálezu schistosom v tomto plži). Z výše uvedeného vyplývá, že čeleď Planorbidae není z hlediska přenosu ptačích schistosom dostatečně prozkoumaná a bylo by tedy vhodné cílit na planorbidní plže a jimi přenášené motolice i další výzkum.

Seznam použité literatury

- Aldhoun J.A., Faltýnková A., Karvonen A., Horák P. (2009a): Schistosomes in the North: A unique finding from a prosobranch snail using molecular tools. *Parasitology International*, 58 (3), 314-317.
- Aldhoun J.A., Kolářová L., Horák P., Skírnisson K. (2009b): Bird schistosome diversity in Iceland: molecular evidence. *Journal of Helminthology*, 83(2), 173-180.
- Bayssade-Dufour C., Jouet D., Rudolfová J., Horák P., Ferté H. (2006): Seasonal morphological variations in bird schistosomes. *Parasite*, 13(3), 205-214.
- Blair D., Islam K.S. (1983): The life-cycle and morphology of *Trichobilharzia australis* n. sp. (Digenea Schistosomatidae) from the nasal blood vessels of the black duck (*Anas superciliosa*) in Australia, with a review of the genus *Trichobilharzia*. *Systematic Parasitology*, 5(2), 89-117.
- Brant S. V., Loker E.S. (2009a): Molecular systematics of the avian schistosome genus *Trichobilharzia* (Trematoda: Schistosomatidae) in North America. *Journal of Parasitology*, 95(4), 941-963.
- Brant S.V., Loker E.S. (2009b): Schistosomes in the southwest United States and their potential for causing cercarial dermatitis, or "swimmer's itch". *Journal of Helminthology*, 83(2), 191-198.
- Bulantová J., Chanová M., Houžvičková L., Horák P. (2011): *Trichobilharzia regenti* (Digenea: Schistosomatidae): Changes of body wall musculature during the development from miracidium to adult worm. *Micron*, 42(1), 47-54.
- Cichy A., Faltýnková A., Zbikowska E. (2011): Cercariae (Trematoda, Digenea) in European freshwater snails – a checklist of records from over one hundred years. *Folia Malacologica*, 19(3), 165-189.
- Combes C. (1991): The schistosome scandal. *Acta Oecologica*, 12, 165-173.
- Dönges J. (1965): Schistosomatiden-Cercarien Süddeutschlands. Ein Beitrag zur Kenntnis dermatitiserregender Trematodenlarven. *Zeitschrift für Tropenmedizin und Parasitologie*, 16, 305-321.
- Dvořák J. (2000): Morfologie, životní cykly a taxonomie vybraných druhů trichobilharzií. Diplomová práce, PřF UK Praha. 126 stran.
- Dvořák, J., Vaňáčková, Š., Hampl, V., Flegr J., Horák P., (2002): Comparison of European *Trichobilharzia* species based on ITS1 and ITS2 sequences. *Parasitology*, 124(3), 307-313.
- Faltýnková A. (2005): Larval trematodes (Digenea) in molluscs from small water bodies near České Budějovice, Czech Republic. *Acta Parasitologica*, 50(1), 49-55.

- Faltýnková A., Niewiadomska K., Santos M.J. and Valtonen E.T. (2007): Furcocercous cercariae (Trematoda) from freshwater snails in Central Finland. *Acta Parasitologica*, 52(4), 310-317.
- Fraser S.J., Allan S.J.R., Roworth M., Smith H.V., Holme S.A. (2009): Cercarial dermatitis in the UK. *Clinical and Experimental Dermatology*, 34(3), 344–346.
- Gérard C. (2004): First occurrence of Schistosomatidae infecting *Aplexa hypnorum* (Gastropoda, Physidae) in France. *Parasite*, 11(2), 231-234.
- Horák P., Kolářová L., Dvořák J. (1998): *Trichobilharzia regenti* n. sp. (Schistosomatidae, Bilharziellinae), a new nasal schistosome from Europe. *Parasite*, 5(4), 349-357.
- Horák P., Dvořák J., Kolářová L. a Trefil L. (1999): *Trichobilharzia regenti*, a pathogen of the avian and mammalian central nervous system. *Parasitology*, 119(6), 577-581.
- Horák P., Kolářová L., Adema C.M. (2002): Biology of the schistosome genus *Trichobilharzia*. *Advances in Parasitology*, 52, 155-233.
- Horák P. a Kolářová L. (2011): Snails, waterfowl and cercarial dermatitis. *Freshwater Biology*, 56(4), 779-790.
- Hörweg C., Sattmann H., Auer H. (2006): Cercarial dermatitis in Austria: questionnaires as useful tools to estimate risk factors? *Wiener Klinische Wochenschrift*, 118(3), 77-80.
- Jouet D., Ferté H., Depaquit J., Rudolfová J., Latour P., Zanella D., Kaltenbach M.L., Léger N. (2008): *Trichobilharzia* spp. in natural conditions in Annecy lake, France. *Parasitology Research*, 103(1), 51-58.
- Khalifa R. (1976): Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. III. Notes on the morphology and life cycle of *Dendritobilharzia pulverulenta* (Braun, 1901). *Acta Parasitologica*, 24, 1–9.
- Kolářová L., Horák P., Sitko J. (1997): Cercarial dermatitis in focus: schistosomes in the Czech Republic. *Helminthologia*, 34(3), 127-139.
- Kolářová L., Rudolfová J., Hampl V., Skírnisson K. (2006): *Allobilharzia visceralis* gen. nov., sp. nov. (Schistosomatidae-Trematoda) from *Cygnus cygnus* (L.) (Anatidae). *Parasitology International*, 55(3), 179-186.
- Kolářová L. (2007): Schistosomes causing cercarial dermatitis: a mini-review of current trends in systematics and of host specificity and pathogenicity. *Folia Parasitologica*, 54(2), 81-87.
- Korsunen A.V., Chrisanfova G.G., Ryskov A.P., Movsessian S.O., Vasilyev V.A., Semyenova S.K. (2010): Detection of European *Trichobilharzia* schistosomes (*T. franki*, *T. szidati*, and *T. regenti*) based on novel genome sequences. *Journal of Parasitology*, 96(4), 802-806.
- Lockyer A.E., Olson P.D., Østergaard P., Rollinson D., Johnston D.A., Attwood S.W., Southgate V.R., Horák P., Snyder S.D., Le T.H., Agatsuma T., McManus D.P., Carmichael

A.C., Naem S., Littlewood D.T.J. (2003): The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weinland, 1858. *Parasitology*, 126, 203-224.

Lopatkin A.A., Chrisanfova G.G., Voronin M.V., Zazornova O.P., Beer S.A., Semyenova S.K. (2010): Polymorphism of the *cox1* gene in cercariae isolates of bird schistosomes (Trematoda: Schistosomatidae) from ponds of Moscow and Moscow region. *Russian Journal of Genetics*, 46(7), 873-880.

Mc Mullen D.B., Beaver P.C. (1945): Studies on schistosome dermatitis IX. The life cycles of three dermatitis-producing schistosomes from birds and a discussion of the subfamily bilharziellinae (Trematoda: Schistosomatidae). *American Journal of Hygiene*, 42(2), 128-154.

Müller V., Kimmig P. (1994): *Trichobilharzia franki* n. sp. – die Ursache für Badedermatitiden in südwestdeutschen Baggerseen. *Applied Parasitology*, 35, 12-31.

Našincová V. (1992): Vývojová stadia motolic v našich vodních plžích a vývojové cykly vybraných druhů čeledi Omphalometridae a Echinostomatidae. Kandidátská disertační práce, Parasitologický ústav ČSAV České Budějovice. 268 stran.

Price E.W. (1929): A synopsis of the trematode family SCHISTOSOMATIDAE, with descriptions of new genera and species. *Proceedings of the United States National Museum*, 75(18), 1-39.

Rind S. (1989): *Dendritobilharzia pulverulenta* (Trematoda: Schistosomatidae) in New Zeland. *New Zeland Journal of Zoology*, 16, 215-220.

Rizevsky S.V., Cherviakovsky E.M., Kurchenko V.P. (2011): Molecular taxonomic identification of Schistosomatidae from Naroch Lake and Polonevichi Lake in Belarus. *Biochemical Systematics and Ecology*, 39, 14-21.

Rudolfová J., Hampl V., Bayssade-Dufour C., Lockyer A.E., Littlewood D.T.J., Horák P. (2005): Validity reassessment of *Trichobilharzia* species using *Lymnaea stagnalis* as the intermediate host. *Parasitology Research*, 95(2), 79-89.

Simon-Martin F., Simon-Vicente F. (1999): The life cycle of *Trichobilharzia salmanticensis* n. sp. (Digenea: Schistosomatidae), related to cases of human dermatitis. *Research and Reviews in Parasitology*, 59(1-2), 13-18.

Valdovinos C., Balboa C (2008): Cercarial dermatitis and lake eutrophication in south-central Chile. *Epidemiology and Infection*, 136(3), 391-394.

Zajíček D., Valenta Z. (1964): Příspěvek k výskytu furkocerkárií na některých lokalitách v Čechách. *Parasitologický ústav ČSAV, Praha. Československá parazitologie XI*.

Žďárská Z. (1963): Larvální stadia motolic z vodních plžů na území ČSSR. *Československá parazitologie*, 10, 207-262.

Příloha