Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Lada Janíčková

Ptačí haemosporidie: prevalence, hostitelská specifita, vektoři

Avian haemosporidia: prevalence, host specificity, vectors

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Milena Svobodová, Dr.

Praha, 2019

Čestné 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 dne 13.08.2019

Lada Janíčková

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce, doc. Mgr. Mileně Svobodové, Dr., za její cenné rady a trpělivost při vedení mé bakalářské práce.

Obsah

1 Úvod 1
2 Obecná charakteristika řádu Haemosporidia 2
3 *Plasmodium* 3
3.1 Obecná charakteristika rodu 3
3.2 Životní cyklus 3
3.3 Vektor 5
3.3.1 Prevalence u vektorů 6
3.3.2 Specifita vůči vektorům 6
3.4 Ptačí hostitel 7
3.4.1 Prevalence u hostitelů 7
3.4.2 Specifita vůči hostitelům 8
4 *Haemoproteus* 9
4.1 Obecná charakteristika rodu 9
4.2 Životní cyklus 10
4.3 Vektor 11
4.3.1 Prevalence u vektorů 12
4.3.2 Specifita vůči vektorům 13
4.4 Ptačí hostitel 13
4.4.1 Prevalence u hostitelů 14
4.4.2 Specifita vůči hostitelům 15
5 Srovnání rodů *Plasmodium* a *Haemoproteus* 16
6 Závěr 17
7 Přehled použité literatury 19

Abstrakt

Haemosporidia jsou skupina parazitických prvoků, která v průběhu komplikovaného životního cyklu střídá obratlovce a hmyzí vektory. V této práci jsem se zaměřila na dva z rodů napadajících ptáky, a to *Plasmodium* a *Haemoproteus* (někdy souhrnně označované jako původci ptačí malárie) a to z pohledu jejich hostitelské specifity a prevalence u ptačích hostitelů i vektorů. Tyto globálně rozšířené rody mají rozdílné vektory, a i když oba napadají ptačí hostitele, mají vůči ptákům odlišnou hostitelskou specifitu. Zatímco rod *Plasmodium* je spíše generalistický, rod *Haemoproteus* je hostitelsky více specifický.

Klíčová slova: hostitelská specifita, prevalence, ptačí *Plasmodium*, *Haemoproteus*, vektor, ptačí hostitel

Abstract

Haemosporidia are a group of protozoan parasites that shifts between vertebrates and insect vectors during a complicated life cycle. In this thesis I have focused on two of the genera infecting birds, *Plasmodium* and *Haemoproteus* (sometimes together referred to as avian malaria) in terms of their host specificity and prevalence in avian hosts and vectors. These globally distributed genera have different vectors, and although they both attack bird hosts, they have different host specificities. While the genus *Plasmodium* is rather generalistic, the genus *Haemoproteus* is more host specific.

Key words: host specificity, prevalence, bird *Plasmodium*, *Haemoproteus*, vector, bird host

1 Úvod

Haemosporidia jsou parazitická protista přenášená hmyzem z řádu dvoukřídlých, mezihostitelem pak je široké spektrum obratlovců. Velké množství prací o této skupině je soustředěno na patogeny způsobující malárii u člověka, proto je množství znalostí o jednotlivých zástupcích značně nekonzistentní.

Ptačí Haemosporidia, díky jejich dlouhé koevoluci s hostiteli, slouží jako model pro vztah mezi parazitem a hostitelem. Jsou navíc rozšířena kosmopolitně s výjimkou polárních oblastí a jejich prevalence je poměrně vysoká. Někdy je pro Haemosporidia napadající ptáky používán nepřesný souhrnný název ptačí malárie, odkazující zejména na rody *Plasmodium* a *Haemoproteus*, popřípadě i *Leucocytozoon*. Právě na rody *Plasmodium* a *Haemoproteus* se v této práci zaměřím.

Plasmodium napadá ptáky i plazy, savce včetně člověka. Ptačí zástupci rodu *Plasmodium* sloužili jako model v historickém výzkumu malárie, později byli nahrazeni rody napadajícími savce. Vliv na nakažené jedince může být velmi odlišný, v některých případech jedinec nevykazuje téměř žádné známky nemoci, jindy může nákaza tímto parazitem způsobit hromadné vymírání populace, která se do té doby s tímto rodem nesetkala.

Rod *Haemoproteus* je považován za hostitelsky více specifický než rod *Plasmodium* a je znám výrazně větší počet druhů napadajících ptačí hostitele, přičemž vlivy na ptačí hostitele nejsou příliš dobře prozkoumány.

2 Obecná charakteristika řádu Haemosporidia

Řád Haemosporidia spadá do kmene Apicomplexa, který je v současné době zařazený do superskupiny SAR, ta zahrnuje skupiny Stramenopila, Alveolata a Rhizaria navržené v roce 2007 na základě příbuznosti daných skupin (Burki a kol. 2007). Do tohoto řádu patří čeledi Haemoproteidae, Plasmodiidae, Leucocytozoidae a Garniidae, ty jsou rozlišeny na základě odlišností v životním cyklu a přítomnosti hemozoinu, pigmentu vznikajícího jako vedlejší produkt při trávení hemoglobinu (Vakiunas 2005, O'Donoghue 2017).

První články o haemosporidiích pochází z roku 1888 od profesora Charkovské univerzity Danilewskeho, jehož výzkum shrnoval poznatky o několika různých skupinách řádu Haematosporidia, které mezi sebou nerozlišoval, zdůrazňoval však, že přísluší do stejné skupiny jako původce lidské malárie (Valkiūnas 2005).

V roce 1902 byl Ronald Ross oceněn Nobelovou cenou za popis životního cyklu *Plasmodium relictum*. Tento objev byl považován za potvrzení komára jako přenašeče tohoto rodu a vedl k využívání ptačích plasmodií jako hlavního modelu pro výzkum lidské malárie až do objevu tohoto rodu u hlodavců (Ross 1902).

Životní cykly tohoto řádu jsou obvykle komplikované a dochází během nich ke střídání hostitelů, ale i různých vývojových stádií. Vývoj probíhá ve 2 hostitelích, a to v obratlovci, ve kterém dochází k nepohlavnímu rozmnožování, a hmyzu z řádu Diptera, v němž dochází k sexuální fázi cyklu, a tudíž je hostitelem definitivním.

Při sání vektora jsou do krve injikováni sporozoiti, ti pronikají do hostitelské tkáně, ve které dochází k merogonii. Dochází k napadení erytrocytů, popřípadě leukocytů, a tvorbě gametocytů, které jsou nasáty přenašečem. V jeho střevě dochází ke kopulaci a vzniku oocysty, ta následně proniká do stěny střeva, kde dokončuje vývoj. Pohybliví sporozoiti uvolnění po dokončení tohoto procesu putují do slinných žlaz vektora.

Konkrétní průběh životního cyklu je považován za charakteristický pro danou čeleď. Hloubka znalostí o průběhu cyklů u jednotlivých druhů však není stejná (u rodu *Haemoproteus* je cyklus do detailu popsán jen u několika zástupců), a není tedy mnohdy možné určit, zda je typický i pro daný rod (Valkiūnas 2005).

3 *Plasmodium*

3.1 Obecná charakteristika rodu

Plasmodium má dvouhostitelský životní cyklus, využívá široké spektrum mezihostitelů savce, ptáky i plazy. Dopady na jednotlivé mezihostitele mohou být často zanedbatelné, není to však pravidlem. Notoricky známí jsou zejména zástupci infikující člověka a způsobující malárii (O'Donoghue 2017).

Každým rokem se na světě vyskytne přes 200 milionů případů onemocnění malárií zejména v oblasti Afriky a vyžádá si přes 400 000 lidských životů. Snaha o prevenci je mimo jiné komplikována rezistencí vektorů vůči některým insekticidům (WHO 2018).

Přestože většina poznatků o tomto parazitickém prvokovi spadá zhruba do posledního století, jeho výskyt a koevoluce s obratlovci a vektory je velmi dlouhá. Svědčí o tom i nález tohoto organismu v jantaru z období třetihor, konkrétně jeho vývojových stádií ve střevě samice komára rodu *Culex*. Předpokládá se, že tento komár sál na zástupci z řádu hrabaví (Galliformes) (Poinar 2005).

V současnosti je rozlišováno okolo 55 druhů napadající ptáky, a to na základě morfologických stádií v krvi a sekvencí DNA (Valkiūnas a Iezhova 2018). Zástupci rodu *Plasmodium* tvoří pigmentové částice hemozoinu jako vedlejší produkt při rozkladu hemoglobinu, ten je pak pozorovatelný v krevních stádiích a tvoří jednu z určujících charakteristik tohoto rodu spolu s průběhem vývojového cyklu (Valkiūnas 2005, Valkiūnas a Iezhova 2018).

3.2 Životní cyklus

Jako definitivní hostitel pro zástupce rodu *Plasmodium* slouží komáři z čeledi Culicidae. Několik minut po nasátí nakažené krve dochází ve středním střevě vektora k uvolnění gametocytů, jejich dozrání a kopulaci, následně se vyvíjí pohyblivý ookinet červovitého tvaru (viz obr. 1.). Po dosažení epitelu se přeměňuje na kulaté oocysty a výrazně nabývá na objemu. V oocystě vznikají stovky sporozoitů v závislosti na druhu plasmodia a teplotě, při které dochází k vývoji. U druhu *Plasmodium relictum* se optimální teplota pohybuje okolo 25 °C, při teplotách vyšších, než toto optimum životaschopnost sporozoitů klesá, pokud teplota naopak poklesne pod 4 °C, dochází k zániku oocyst. V komárovi *Culex pipiens* při teplotě 24

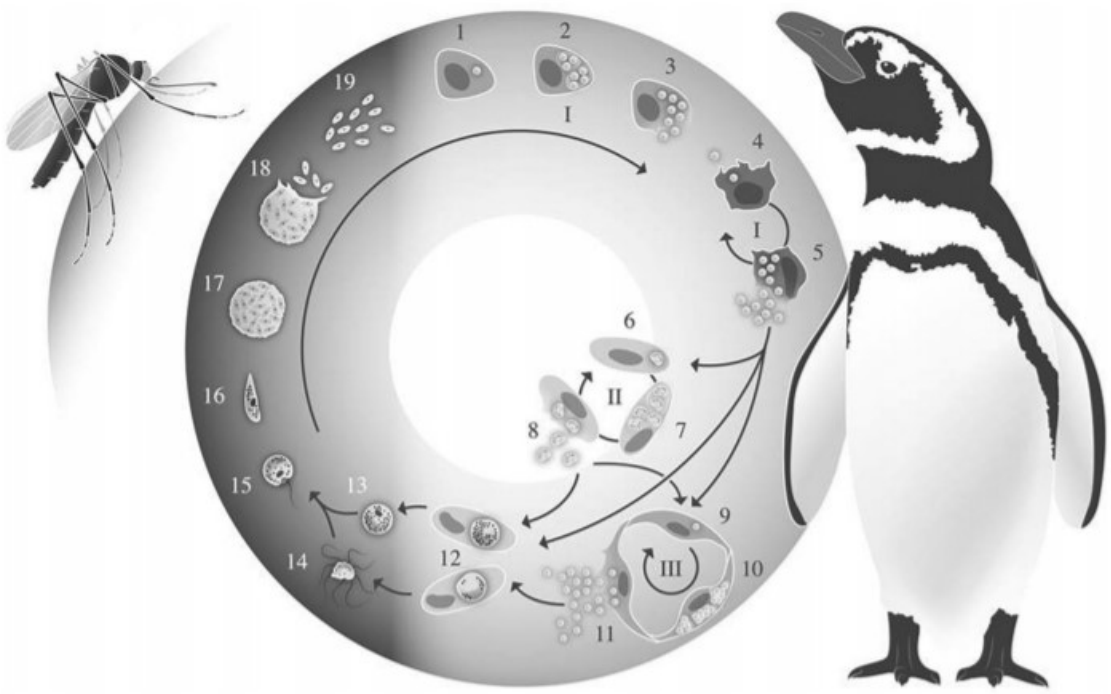
°C trvá tento proces týden od pozření nakažené krve. Po dozrání oocysta praská a uvolnění sporozoiti putují do slinných žláz, kde jsou schopni přežít až několik týdnů, než jsou při sání injikováni do ptačího hostitele (Valkiūnas 2005).

Po přenosu na ptačího hostitele dochází nejprve k exoerytrocytární merogonii, tu dělíme na primární a sekundární. V průběhu primární fáze rozlišujeme dvě generace merontů kryptozoity a metakryptozoity, meronti v sekundární fázi se nazývají fanerozoiti. Sporozoiti injikovaní vektorem napadají hostitelské tkáně, velmi často slezinu, kde tvoří kryptozoity, malé množství v nich vzniklých merozoitů (okolo 100) poté napadá makrofágy v různých tkáních hostitele a vede k vytvoření metakryptozoitů. Na rozdíl od těch vzniklých v kryptozoitech jsou merozoiti původem z metakryptozoitů schopni infikovat červené krvinky (Atkinson a kol. 2008).

V napadených erytrocytech vzniká stádium zvané erytrocytární meront. Při pozorování pod světelným mikroskopem jsou v něm patrné zlaté, hnědé nebo černé částice hromadícího se pigmentu. Merozoiti uvolnění z tohoto stádia mohou napadnout erytrocyt a opakovat tento cyklus, dát vzniknout gametocytům infekčním pro komára nebo napadnout buňky krevních kapilár a stát se fanerozoitem (Garnham 1966, Atkinson a kol. 2008).

Infekci u ptačího hostitele rozdělujeme na několik fází, z nichž první je charakteristická nepřítomností krevních stádií a nazývá se prepatentní, ta přechází do fáze akutní, kdy se parazit objevuje v krvi a parazitémie roste. Tato fáze může trvat až několik týdnů či měsíců v závislosti na konkrétním druhu plasmodia. Třetí fáze zvaná krize spadá do období tvorby fanerozoitů a je charakterizována jako bod, kdy parazitémie dosahuje nejvyšší hodnoty. V průběhu této fáze bývají dopady na ptačího hostitele nejzávažnější a nejvíce patrné (Valkiūnas 2005, Atkinson a kol. 2008).

Pokud v průběhu krize nedojde k úhynu nakaženého jedince, přechází infekce do chronické fáze, v jejím průběhu jsou stádia v krvi přítomna v menší míře udržována kryptozoity a fanerozoity. Latentní fáze pak označuje stav, kdy v krvi není přítomen parazit, přetrvává však nadále v tkáních hostitele, většinou ve vnitřních orgánech. Případy, kdy v chronické fázi dojde k výraznému nárůstu parazitémie nebo dojde ke znovuobjevení krevních stádií v latentní fázi, označujeme jako relapsy. Relapsy často nastávají v období rozmnožování ptačího hostitele, čímž se zvyšuje pravděpodobnost nakažení potomků. (Valkiūnas a Iezhova 2018, Valkiūnas 2005).



Obrázek 1: Životní cyklus *Plasmodium relictum*. Černé číslice označují část v ptačím hostiteli, bílé v komárovi. 1- sporozoit vniká do retikuloendoteliální buňky; 2,3- kryptozoiti; 4- merozoit vnikající do retikulární buňky; 5- metakryptozoit; 6merozoit napadá erytrocyt; 7,8-erytrocytycký meront; 9 merozoit v endoteliální buňce; 10,11- fanerozoit; 12- mikrogametocyt a makrogametocyt; 13- makrogameta; 14- uvolnění mikrogamet; 15- zygota; 16ookinet; 17,18 -oocysta; 19- sporozoit (upraveno dle Grilo a kol. 2016)

3.3 Vektor

Komáři sloužící jako vektor rodu *Plasmodium* patří do čeledi Culicidae. Na rozdíl od zástupců plasmodia napadajících savce, kterým většinou slouží jako přenašeči komáři rodu *Anopheles*, jsou ptačí zástupci rodu *Plasmodium* schopni vývoje v rodech *Aedes, Anopheles, Culex, Culiseta, Coquillettidia, Mansonia* a *Psorophora* (Valkiūnas a Iezhova 2018).

Některé druhy komárů kladou vajíčka na vodní hladinu *(Anopheles, Culex)* jiní zástupci *(Aedes)* je kladou na povrch půdy. Obě pohlaví mají bodavě sací ústrojí, krev však sají pouze samice. Komáři kromě plasmodia přenáší i další protista, kupříkladu ptačí trypanosomy, parazitické helminty či virová onemocnění (Marquardt 2004, Santiago-Alarcon a kol. 2012).

3.3.1 Prevalence u vektorů

Přes nespornou roli definitivních hostitelů v životním cyklu je prevalenci ve vektorech věnováno relativně málo pozornosti. U komárů rodu *Culex pipiens* odchycených v jižní části Španělska byla určena nákaza druhem *Plasmodium relictum* s prevalencí 1,7 % a druhem *Plasmodium vaughani* s prevalencí 4,2 % (Martínez-de la Puente a kol. 2016). Prevalence se však může lišit v závislosti na ročním období, ve kterém odchyt vektorů probíhá. U stejného druhu komára odchyceného v jižní Francii prevalence rodu *Plasmodium* vzrostla z 0 % v únoru na 15,8 % v říjnu (Zélé a kol. 2014).

Plasmodium je rozšířené celosvětově s výjimkou polárních oblastí, kde svoji roli hraje pravděpodobně nedostatek vhodných vektorů. V souvislosti s globální změnou klimatu však dochází k rozšiřování oblasti, kde se *Plasmodium* vyskytuje. V roce 2012 byl nově zaznamenán výskyt plasmodia na Aljašce (Loiseau a kol. 2012). Je zřejmé, že geografie hraje ve výskytu plasmodia významnou roli, teploty totiž ovlivňují mimo výskytu vhodných vektorů i rychlost vývoje. V některých případech mohou nízké teploty způsobit neschopnost se v komárovi vyvinout (Valkiūnas 2005).

3.3.2 Specifita vůči vektorům

Plasmodium je považováno za hostitelsky poměrně málo specifické, je sice omezeno na čeleď Culicidae, ale většina zástupců je schopna dokončit vývoj v různých druzích, případně i rodech komárů (Valkiūnas 2005). Někteří zástupci rodu *Plasmodium* infikují více druhů rodu *Culex (C. pipiens a C. restuans),* jiní i vektory z více rodů, (*Aedes* a *Culex)* (Kimura a kol. 2010). Rody *Aedes* a *Culex* jsou také schopné přenosu stejného zástupce rodu *Plasmodium* (Ejiri a kol. 2008). *Plasmodium relictum* je pak údajně schopno dokončit vývoj v minimálně 20 druzích komárů z odlišných rodů (Work a kol. 1990, La Pointe a kol. 2005).

Z některých studií je také zřejmé, že jeden druh komára dokáže přenášet více než jednu linii rodu *Plasmodium*, předpokládá se to kupříkladu u druhu *Culex quinquefasciatus*. U již zmíněných komárů *Culex pipiens* a *Culex restuans* bylo objeveno okolo 10 různých linii rodu *Plasmodium* v každém z uvedených druhů (Ejiri a kol. 2008, Kimura a kol. 2010). V Portugalsku je pak u komárů rodu *Culex (C. pipiens a C. theileri*) potvrzen výskyt linií infikujících oba druhy (Ventim a kol. 2012).

Rod Plasmodium byl objeven i v tiplících (Culicoides) ti však nejsou považovaní za přirozené přenašeče tohoto rodu. Přítomnost DNA totiž nemusí nutně znamenat schopnost dokončit v přenašeči životní cyklus (Martínez-de la Puente a kol. 2011).

3.4 Ptačí hostitel

Ptáci napadaní rodem *Plasmodium* spadají téměř do všech čeledí, největší počet zástupců rodu *Plasmodium* však napadá hostitele z řádu pěvci (Passesiformes), možná i proto, že do tohoto řádu spadá více než polovina popsaných ptáků. Přestože rozšíření parazitických protist rodu *Plasmodium* je celosvětové s výjimkou Antarktidy, nejsou důsledky na ptačí hostitele příliš dobře prozkoumány (Rivero a Gandon 2018).

Jak bylo naznačeno v obecném úvodu, *Plasmodium* a ptačí hostitel mají za sebou poměrně dlouhou dobu koexistence, proto se objevuje snaha popsat vliv tohoto parazita na evoluční vývoj hostitelů. Je snaha zjistit, zdali a jak reaguje na tuto koevoluci imunitní systém hostitele a vzniká-li rezistence vůči nákaze a jak je možné aplikovat tyto poznatky na *Plasmodium* napadající lidi při prevenci malárie v tropických oblastech (Russell a Mohan 1942, Richie a kol. 2015). Podle některých zdrojů by navíc plasmodium mohlo hrát významnou roli v sexuální selekci a rozvoji pohlavního dimorfismu (Hamilton a Zuk 1982). Přítomnost vektorů, a tedy i plasmodia by navíc mohla hrát roli i v rozmístění hnízd v oblasti a kompetici o jednotlivá stanoviště mezi hnízdícími ptáky (Kilpatrick a kol. 2006, Knowles a kol. 2010).

3.4.1 Prevalence u hostitelů

Prevalence je hodnota popisující počet infikovaných jedinců vzhledem k celkovému počtu pozorovaných jedinců. Přestože někteří autoři navrhují sledovat spíše hodnoty parazitémie, která podle nich poskytuje více detailů o nákaze konkrétního jedince, většina prací se nadále zabývá prevalencí v populaci (Knowles a kol. 2010).

Prevalence okolo 11 % byla na území střední Evropy s největším výskytem mezi řády hrabaví (Galliformes) a měkkozobí (Columbiformes) (Kučera 1981). Stejně jako u vektorů i u ptačích hostitelů je prevalence proměnlivá v závislosti na ročním období. Na britských ostrovech byla 4 roky studována místní populace sýkory modřinky, u druhu *Plasmodium relictum* docházelo k meziročním změnám prevalence, oproti tomu *P. circumflexum* vykazovalo větší stabilitu prevalence, patrná byla i vyšší prevalence v oblastech s hojností vektorů (Knowles a kol. 2010). Meziroční proměnlivost byla pozorována i u evropské

populace hýla rudého, kde se za 8 let prevalence plasmodia pohybovala mezi 8-22 % (Synek a kol. 2013).

Vliv na prevalenci nemá jen hojnost vektorů, ale i chování samotných hostitelů. Ke snížení rizika nákazy může vést poloha hnízda v terénu, a to v závislosti na přítomném přenašeči, nebo typ hnízda, které může sloužit jako mechanická ochrana proti vektorům (Ortego a Cordero 2010, Cosgrove a kol. 2006). Migrující ptáci pak mají větší pravděpodobnost nákazy, jelikož se oproti ptákům, jež nemigrují, mohou kromě hnízdiště setkat s vektorem i na zimovišti (Waldenstrom a kol. 2002). V neposlední řadě záleží na stáří jedinců v populaci a vlivu člověka na oblast hnízdiště. Pokud v jeho okolí dochází k používání prostředků proti hmyzu a intenzivním zásahům do přírody, možnost nákazy klesá (Bonneaud a kol. 2009, Norte a kol. 2009, Valkiūnas 2005).

3.4.2 Specifita vůči hostitelům

V dnešní době je v rámci rodu *Plasmodium* rozeznáváno okolo 50 druhů, v závislosti na autorovi se může toto číslo mírně lišit, i tak se ale jedná o výrazný pokles z původních 98 popsaných druhů. Původní číslo vzniklo na základě dvou odlišných přístupů k hostitelské specifitě. První považoval plasmodium za více hostitelsky specifické a způsoboval rozeznávání nový druhů i u totožných organismů. Podle druhého přístupu byl rod *Plasmodium* považován za minimálně specifický a vedl k sjednocování odlišných druhů (Valkiūnas 2005). Nový pohled na specifitu přinesl až rozvoj molekulárně biologických metod na základě PCR diagnostiky detekující změny v cytochromu b, kdy byly linie s počtem změn větším než 5 % považovány za odlišné druhy (Hellgren a kol. 2007).

Rod *Plasmodium* je v současné době z pohledu specificity považován za generalistu, nenapadá jen různé druhy ptáků, ale často parazituje i u ptáků z odlišných čeledí. *Plasmodium relictum* patří mezi druhy s nejširším počtem hostitelů napříč několika ptačími řády, jeho linie pSGS1 je známá z více než 100 druhů ptačích hostitelů, linie GRW09 pak napadá okolo 60 druhů ptačích hostitelů napříč několika čeleděmi. Vyskytují se však i druhy Plasmodium, které jsou poměrně hostitelsky specifické (Rivero a Gandon 2018).

4 *Haemoproteus*

4.1 Obecná charakteristika rodu

Haemoproteus je stejně jako plasmodium dvouhostitelský parazit přenášený inokulativně. Jako mezihostitelé mu slouží především ptáci, napadá ale také plazy. Několik druhů rodu *Haemoproteus* bylo popsáno u suchozemských a vodních želv v Amazonii. Přestože u některých vektorů nakažených tímto parazitem byla v zažívacím traktu nalezena lidská krev, není známo, že by byl tento rod schopen infikovat člověka. Stejně jako u ostatních rodů haemosporidií slouží jako definitivní hostitel hmyz z řádu Diptera (Lainson a Naiff 1998, Santiago-Alarcon a kol. 2012).

Paraziti z tohoto rodu jsou celosvětově rozšíření, a to včetně oblastí s chladným podnebím. Přestože v současnosti je známo jen mezi ptáky okolo 150 druhů rodu *Haemoproteus*, je porozumění dopadům tohoto parazita nedostatečné (Atkinson a kol. 2008, Oakgrove a kol. 2014, Iezhova a kol. 2011).

Dříve byli zástupci rodu *Haemoproteus* napadající ptáky děleni na *Haemoproteus* přenášený kloši a *Parahaemoproteus* přenášený tiplíky. Od tohoto dělení bylo v současné době upuštěno, a přestože se někteří autoři kloní k tomuto rozdělení, je v současné době uznáváno pouze na úrovni podrodu (Martínez-de la Puente a kol. 2011, O'Donoghue 2017).

Existují fosilní záznamy dokládající existenci organismů podobající se tomuto parazitovi již ve velmi dávných dobách. Rod nazvaný *Paleohaemoproteus*, morfologicky lehce odlišný od rodu *Haemoproteus*, byl objeven ve střevech dnes již vyhynulého druhu tiplíka. Tento nález pochází z jantaru starého 100 milionů let, který byl objeven na území dnešního Myanmaru (Poinar a Telford 2005).

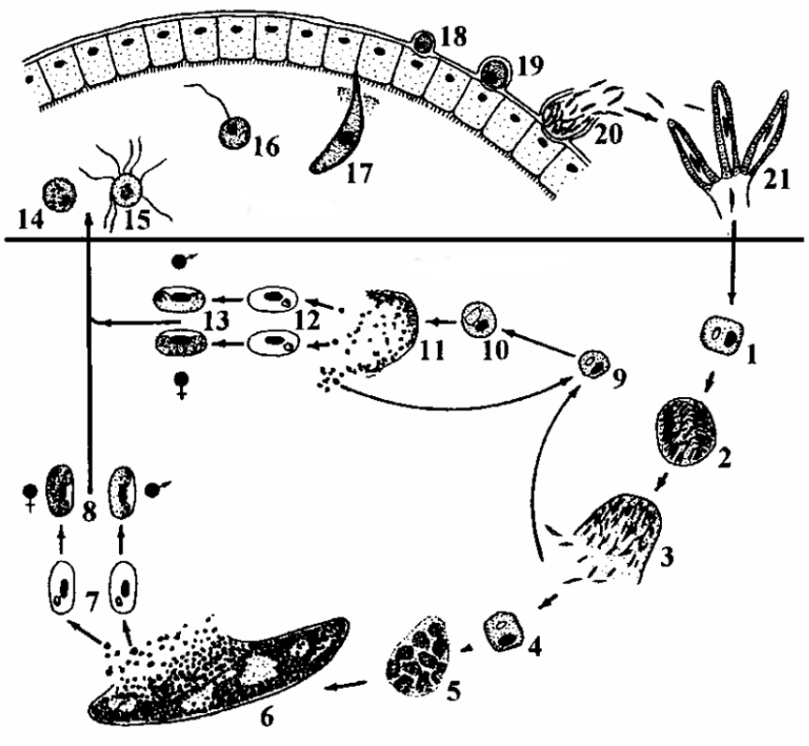
4.2 Životní cyklus

Znalosti o kompletním průběhu životního cyklu rodu *Haemoproteus* máme pouze u několika procent z popsaných druhů. Navzdory snaze zůstává navíc konkrétní přenašeč u mnoha druhů neznámý (Žiegytė a kol. 2016).

V trávicím ústrojí přenašeče, který sál na nakaženém ptákovi, se během několika minut po krmení uvolní dospělé gametocyty (viz obr. 2.). Následuje jejich dozrávání, kopulace a tvorba zygoty, následně pak ookinetu, stejně jako v případě plasmodia (viz 3.2). Velikost a morfologie těchto stádií je možné využít k určení rodu *Haemoproteus* v přenašeči. Dělení ookinetu je pro jednotlivé druhy odlišné (Atkinson a Riper 1991, Valkiūnas 2005).

Ookinet proniká epitelem trávicího ústrojí a v následně vznikající oocystě dochází ke sporogonii. Její průběh se odvíjí od toho, zdali je daným přenašečem tiplík či kloš. U tiplíků je oocysta menší a vyvíjí se v ní okolo stovky sporozoitů v průběhu necelých 10 dní, v tomto období tiplík nesaje krev, když pak začne vyhledávat hostitele, oocysta praská a uvolnění sporozoiti aktivně putují do slinných žláz vektora, kde čekají na inokulaci do hostitele (Atkinson a kol. 2008, Valkiūnas 2005).

V kloších dosahuje oocysta téměř dvojnásobné velikosti, počet sporozoitů v ní je rovněž několikanásobný. Sporogonie u klošů trvá déle než 10 dní a na rozdíl od tiplíků není u klošů patrné období bez příjmu potravy, což patrně souvisí se způsobem života klošů, kteří na ptačích hostitelích parazitují dlouhodobě a mají tak více příležitostí k sání (Atkinson a kol. 2008). V této fázi cyklu dochází k přenosu parazita na ptačího hostitele. Prostřednictvím vektora jsou do ptáka injikováni sporozoiti. Ti napadají tkáně hostitele a tvoří exoerytrocytární meronty. Nejčastěji bývají napadeny plíce, vývoj merontů však může probíhat i dalších vnitřních orgánech, jako je slezina či játra, někdy může být napadena i kosterní svalovina. Při infekci druhem *Haemoproteus mansoni* dochází k odumírání tkání napadených meronty. Po proběhnutí minimálně 2 cyklů mimo krevní řečiště dojde k uvolnění merozoitů z tkání, ti poté atakují erytrocyty a nejpozději do týdne jsou v krvi přítomny gametocyty schopné infikovat nového definitivního hostitele (Valkiūnas 2005, Atkinson a kol. 2008).



Obrázek 2: Schématický životní cyklus *Haemoproteus mansoni*. Nahoře je znázorněna část probíhající v přenašeči, dole v ptačím hostiteli. 1 - Sporozoit v endoteliální buňce; 2,3 - exoerytrocytální meront s prodlouženými merozoiti; 4 - merozoit v endoteliální buňce; 5, 6 - megalo meront ve svalové tkáni; 7 - merozoiti uvnitř erytrocytů, 8- dospělé gametocyty; 9- buňka sleziny s merozoitem; 10,11 - rostoucí a dospělé meronty ve slezině; 12-merozoity v erytrocytu; 13-dospělé gametocyty; 14-macrogameta; 15 - exflagelace mikrogamet, 16 - oplození makrogamet; 17 - ookinet pronikající peritrofickou membránou; 18 - mladá oocysta; 19, 20 - sporogonie; 21 - sporozoiti ve slinných žlázách vektora (upraveno z Valkiūnas 2005)

4.3 Vektor

Haemoproteus je přenášen vektory z řádu dvoukřídlí (Diptera) čeledi pakomárcovití (Ceratopogonidae) konkrétně rodem tiplíci (Culicoides) a čeledí kloši (Hippoboscidae). Tiplíci jsou nejvýznamnější přenašeči rodu *Haemoproteus*, jedná se o drobný, maximálně 3 milimetry velký hmyz, krev sají pouze samice, tu nesají přímo z krevního oběhu, ale z podkoží, kam se z poškozené cévy krev vylévá, jejich bodnutí je popsáno jako velmi bolestivé. Tiplíci se vyskytují globálně v okolí vodních ploch, a to včetně polárních a vysokohorských oblastí. Larvy tiplíků se vyvíjí ve vlhkém prostředí a dospělci se pohybují v řádech stovek metrů od líhniště. Podobně jako komáři jsou i tiplíci schopni přenášet mimo parazitických protist i helminty a virová onemocnění, například Valtickou horečku (Volf a Votýpka 2007, Ország 1980, Daneš 2003).

Druhým přenašečem parazitů z rodu *Haemoproteus* jsou kloši. Tento krevsající hmyz dosahuje větší velikosti než tiplíci. Na rozdíl od tiplíků sají u klošů krev obě pohlaví, napadají

ptáky a savce. Kloši mají zploštělé tělo, což jim umožňuje dlouhodobý pobyt a lepší pohyb v peří, popřípadě srsti jejich hostitele. Navíc je to činí velmi odolnými vůči mechanickému poškození. Některé rody klošů při nalezení hostitele odhazují křídla, u rodů parazitujících na ptácích jako jsou *Ornithomya* a *Pseudolynchia* zůstávají křídla zachována po celý život (Volf a Votýpka 2007). Larvy této čeledi se vyvíjí v těle samice, dokud nejsou připraveny se zakuklit, poté se z těla samice uvolní. Po dokončení vývoje vylétá dospělec vyhledat nového hostitele (Bowman 2008).

4.3.1 Prevalence u vektorů

Oproti znalostem prevalence v ptačích hostitelích je množství informací o prevalenci rodu *Haemoproteus* ve vektorech výrazně nižší. Zjištěná prevalence dosahuje obvykle nízkých hodnot, srovnatelných s prevalencí rodu *Plasmodium*. Prevalence u tiplíků odchycených na jihu USA dosahovala hodnot mezi 0,6 % a 2,1 % (Atkinson a Riper 1991).

Rod *Haemoproteus* se často objevuje i ve studiích, které se zaměřují na prevalenci malarických parazitů u komárů. Například u rodu komárů *Culex* z jižní Francie byly nalezeny 2 linie rodu *Haemoproteus*, v obdobné studii v afrických pralesech pak v komárech byly nalezeny 4 linie druhu *Haemoproteus*. Obvykle se jedná o několik jedinců, ve kterých je pomocí PCR zaznamenán výskyt tohoto parazita, tato metoda však nedokáže odhalit, ve které fázi životního cyklu se nalezený jedinec nachází. Zatím se však nepodařilo experimentálně prokázat, že by rod *Haemoproteus* byl schopen dokončit celý životní cyklus v komárech. Předpokládá se proto, že se jedná o jedince nasáté při krmení na ptačích hostitelích, kteří byli nakaženi tímto parazitem (Zelé a kol. 2014, Njabo a kol. 2011).

Schopnost vektorů přenášet *Haemoproteus* závisí i na velikosti jejich populace. V mírném pásmu se nejvíce tiplíků vyskytuje v jarních a letních měsících, v tomto období je tedy vyšší i riziko přenosu. V Severní Americe byla populace kloše *Pseudolynchia canariensis* největší v podzimních a zimních měsících, v tomto období dosahovala nejvyšší prevalence i nákaza druhem *Haemoproteus columbae*. V tropických a subtropických oblastech pak nedochází k tak velkým populačním výkyvům vektorů a přenos tohoto parazita je tak možný po celý rok. Příkladem takové oblasti je Florida, kde je teoreticky možný celoroční přenos rodu *Haemoproteus* tiplíky z čeledi Ceratopogonidae (Atkinson a kol. 2008, Klei a DeGiusti 1975).

4.3.2 Specifita vůči vektorům

Obecně je rod *Haemoproteus* považován za poměrně specifický, objemy informací o jednotlivých druzích tohoto rodu však nejsou vyrovnané. Některé druhy jsou považovány za hostitelsky specifické do úrovně druhu vektora, zatímco jiné vykazují spíše nízkou specifitu. Kupříkladu *Haemoproteus mansoni* dokáže dokončit vývoj v asi 6 druzích rodu *Culicoides,* obdobně pak *Haemoproteus danilewski.* U kterého je známo 5 druhů přenašečů z tohoto rodu (Atkinson a Riper 1991, Martínez de la-Puente a kol. 2011, Garvin a Greiner 2003).

Opačným případem, kdy jeden druh vektora přenáší více zástupců rodu *Haemoproteus,* je tiplík *C. impunctatus,* který je schopen přenosu 3 rodů *(H. balmorali, H. dolniki* a *H. tartakovskyi).* Tento přenos však byl nasimulován v laboratorních podmínkách, ve volně se vyskytujících tiplících se nepodařilo nalézt sporozoity (Valkiūnas a kol. 2002).

Z klošů hrají významnější roli v přenosu zejména rody *Ornithomya* a *Pseudolynchia,* které přenáší *Haemoproteus* na ptáky řádů měkkozobí (Columbiformes) a hrabaví (Galliformes) (Atkinson a kol. 2008). U druhu *Haemoproteus lophortyx* byl nejprve předpokládán přenos kloši, později byl dokázán i přenos tiplíky, je však předpoklad, že v původních pokusech mohlo dojít ke kontaktu pokusných zvířat s tiplíky, kteří je nakazili. Předpokládá se tedy, že jeden druh rodu *Haemoproteus* využívá jako přenašeče buď výhradně čeleď Ceratopogonidae, nebo Hippoboscidae (Santiago-Alacron a kol. 2012, Mullens a kol. 2006)

Rod *Haemoproteus* může způsobit stejně jako *Plasmodium* úhyn svého vektora vlivem mechanického poškození trávicí soustavy a zablokováním oběhu hemolymfy. U tiplíka *Culicoides impuctatus* došlo k masivnímu úhynu po saní na ptačím hostiteli s vysokou intenzitou infekce rodem *Haemoproteus* (Bakauskaitė a kol. 2016). Komáři mohou být rovněž nakaženi rodem *Haemoproteus* (viz podkapitola 4.3.1.) i u nich byla pozorována mortalita v důsledku sání na ptákovi s vysokou parazitémií (Valkiūnas a kol. 2013).

4.4 Ptačí hostitel

Ptáci sloužící jako mezihostitelé rodu *Haemoproteus* patří do téměř 72 rodů. Přestože největší počet druhů *Haemoproteus*, je stejně jako u plasmodia mezi pěvci (Passeriformes), největší variabilita *Haemoproteus* je mezi řády hrabaví (Galliformes), srostloprstí

(Coraciiformes) a šplhavci (Piciformes). Ptáci jsou tomuto parazitovi vystaveni globálně s výjimkou arktické tundry (Peirce 2005, Bennett a kol. 1993).

Souhrnné důsledky infekce na ptačí hostitele jsou nejasné i u tohoto parazita jsou však zvažovány vlivy na evoluční vývoj ptáků. Roli by mohl *Haemoproteus* hrát například v reprodukčním úspěchu ptačích hostitelů (Merino a kol. 2000). Po podání antimalarik jsou nakažené samice schopné lepší péče o potomky a dokáží tedy lépe zajistit jejich přežití. Sýkora modřinka *(Cyanistes caeruleus)* také vykazuje změny pigmentace vajec i peří v závislosti na infekci rodem *Haemoproteus* (Badás a kol. 2017).

4.4.1 Prevalence u hostitelů

V oblasti střední Evropy byla prevalence *Haemoproteus* u 85 druhů ptáků z několika čeledí stanovena na 11,8 %, pouze u evropských pěvců pak prevalence dosahovala hodnoty téměř 26 % (Kučera 1981, Scheurlein a Ricklefs 2004). Při porovnání dat o jednotlivých ptačích druzích jsou však lépe patrné rozdíly v prevalenci. Zatímco u pěnice černohlavé (*Sylvia attricapilla)* na území západní Evropy byla prevalence rodu *Haemoproteus* 35 %, sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus)* v populacích jižní Anglie byla nakažena tímto rodem jen v 0,8 % případů (Pérez-Tris a Bensch 2005, Wood a kol. 2007). Ve státech severní Evropy byla prevalence *Haemoproteus* 1,2 % u slavíka modráčka (*Luscinia svecica)*, celková prevalence haemosporidií u tohoto druhu však tvořila 59 % (Hellgren a kol. 2004). Druhy parazita *Haemoproteus* specializované na určitý druh pěvce dosahují v tomto druhu vyšší prevalence než druhy generalistické (Drovetski a kol. 2014).

Prevalence rodu *Haemoproteus* je ovlivňována různými faktory, kromě rozdílných druhů hostitele pravděpodobně hraje roli i geografie. Se zvyšující se nadmořskou výškou totiž prevalence rodu *Haemoproteus* klesá, podle některých zdrojů má stejný vliv i blízkost moře. Jiní autoři ale u hostitelů z ostrovních a přímořských oblastí snížení prevalence nepozorovali, zatímco někteří dokonce pozorovali její zvýšení (Zamora-Vilchis a kol. 2012, Clark a kol. 2014, Pérez-Rodríguez a kol. 2013).

Prevalence u ptačích hostitelů nevykazuje jen rozdíly v rámci ročních období, pohybuje se i mezi jednotlivými roky (Synek a kol. 2013). Tyto změny jsou vysvětlovány zejména hojností vektorů v závislosti na ročním období. V tropických a subtropických oblastech, kde nedochází k výraznějšímu poklesu teplot a s nimi spojenému poklesu populace vektorů, může být rod *Haemoproteus* přenášen celoročně (Atkinson a kol. 2008).

Rozdíly v prevalenci bývají pozorovány také v závislosti na věku a pohlaví ptačích hostitelů. U divokých holubů parazitovaných druhem *H. columbae* byla závažnost infekce u juvenilních jedinců vyšší než u jedinců dospělých. Tento rozdíl může být způsoben menším přežíváním nedospělých jedinců s nákazou či rozvojem specifické imunity v průběhu života hostitele (Sol a kol. 2003). Opačný jev, tedy zvýšená prevalence u dospělých jedinců. byla pozorována u pěvců z druhů tangara bělopruhá (*Neothraupis fasciata)* a křivka obecná (*Loxia curvirostra)* (Fecchio a kol. 2015, Cornelius a kol. 2013). Pohlavní rozdíly mezi ptačími hostiteli pak mohou být ovlivněny sníženou pohyblivostí samic v období hnízdění, a tedy většímu riziku kontaktu s vektorem, než mají jejich druhové (Valkiūnas 2005).

V neposlední řadě ovlivňuje prevalenci také prostředí, ve kterém hostitelé žijí. Zatímco přímo ve městech je prevalence většinou nižší, v přilehlých křovinatých oblastech většinou zdevastovaných v důsledku výstavby prevalence roste (Reinoso-Péréz a kol. 2016). Jiní autoři naopak naznačují, že tato variabilita je pozorována pouze v rámci malých území a u větších oblastí se neprojevuje. Podstatnější efekt na prevalenci parazita pak podle nich má samotná přítomnost či nepřítomnost ptačích hostitelů v pozorované lokalitě (Belo a kol. 2011).

4.4.2 Specifita vůči hostitelům

Specifita rodu *Haemoproteus* sahá minimálně do úrovně ptačích řádů, podle některých zdrojů až po úroveň čeledí (Bennett a kol. 1972). Podobně jako u rodu *Plasmodium* byla i specifita tohoto rodu spolu s morfologickými znaky používána k rozlišování jednotlivých druhů. Nicméně v současné době panuje shoda, že druhy je vhodné rozlišovat na základě molekulárních metod. Pokud detekovaný zástupce vykazuje více než 5 % změn v cytochromu b a vyskytuje se u rozdílných ptačích řádů, je považován za samostatný druh, je-li změn v cytochromu b méně než 5 %, jedná se o linie jednoho druhu. Tím je systém rodu *Haemoproteus* méně závislý na změnách v systematice ptáků (Hellgren a kol. 2007).

Celkový náhled na hostitelskou specifitu rodu *Haemoproteus* komplikuje nerovnoměrné množství dat o jednotlivých druzích a také nestejná hostitelská specifita druhů, o kterých informace máme. Kromě druhů specifických do úrovně rodu hostitele také známe druhy *Haemoproteus* specifické do úrovně čeledi, zřídka jsou popisovány i druhy specifické pouze pro určitý řád hostitelů (Santiago-Alacron a kol. 2012, Valkiūnas 2005). Mezi rody s menší hostitelskou specifitou řadíme například dva z rodů napadající pěvce, a to *H. majoris,* které napadá hostitele 4 čeledí a *Haemoproteus* sp. napadající rovněž 4 čeledi ptačích hostitelů.

V oblasti západní Amazonie se v místní populaci ptáků vyskytovala linie H17L druhu *Haemoproteus* sp., ta se nacházela v celkem 23 druzích, téměř 64 % nalezených parazitů však pocházelo pouze od 2 druhů stejného rodu ptačích hostitelů, což by naznačovalo určitou specializaci (Szymanski a Lovette 2005, Svensson-Coelho a kol. 2013).

Jeden druh hostitele může sloužit více druhům parazita, příležitostně dochází i k infekci hostitele více liniemi současně, objevují se i společné nákazy rody *Haemoproteus* a *Plasmodium* (Krizanauskiene a kol. 2006).

Ke shromažďování údajů o hostitelské specifitě jednotlivých linií rodů *Haemoproteus*, *Plasmodium* a *Leucocytozoon* slouží databáze MalAvi. V té jsou zadány linie *Haemoproteus* s poměrně nízkou hostitelskou specifitu, takovou je i linie PARUS1 napadající ptáky 17 rodů z 8 čeledí (Bensch a kol. 2009, http://130.235.244.92/Malavi/index.html). Jiné zde uvedené linie jsou naopak hostitelsky specifičtější, například linie PHSIB2 nalezená zatím pouze v ptácích čeledi budníčkovití (*Phylloscopidae*) (http://130.235.244.92/Malavi/index.html, Chagas a kol. 2018).

5 Srovnání rodů *Plasmodium* a *Haemoproteus*

Z hlediska vývojového cyklu v ptačích hostitelích je největším rozdílem mezi oběma popisovanými rody rozdílná tkáň, ve které dochází k merogonii. Zatímco u rodu *Plasmodium* probíhá v buňkách jater, rod *Haemoproteus* napadá různé epitelové tkáně v závislosti na konkrétním druhu. Gametocyty obou rodů obsahují granula malarického pigmentu hemozoinu, který vzniká při rozkladu hemoglobinu, na rozdíl od příbuzného rodu *Leucocytozoon*. *Haemoproteus* a *Plasmodium* se liší rovněž v definitivních hostitelích, zatím co *Plasmodium* dokončí vývoj pouze v komárech, u rodu *Haemoproteus* je definitivním hostitelem kloš nebo tiplík (Valkiūnas 2005).

Společné pro oba rody je rovněž celosvětové rozšíření s výjimkou oblastí tundry, což je pravděpodobně způsobeno nevhodností tohoto prostředí pro vektory. Nejvíce druhů obou rodů pak nalézáme v řádu pěvci. Výrazně se liší celkový počet ptačích druhů rodu *Plasmodium* a *Haemoproteus* (55 resp. 150 druhů) (Valkiūnas a Iezhova 2018, Atkinson a kol. 2008).

Co se hostitelské specifity týče, předpokládá se, že rod *Plasmodium* je oproti rodu *Haemoproteus* méně specifický vůči svým hostitelům, v obou rodech jsou ale druhy schopné

infikovat široké spektrum hostitelů (Atkinson a Riper 1991). V některých lokalitách se může *Haemoproteus* vyskytovat u většího počtu ptačích druhů než *Plasmodium*. U divokých ptáků z Brazílie (habitat Cerrado) byl *Haemoproteus* sdílen mezi více druhy než *Plasmodium* (Belo a kol. 2011).

Vyšší hostitelská specifita by měla vést k lepší adaptaci na hostitele, a tedy lepší schopnosti ho infikovat (Combes 1997). Ovšem i druhy, které mají oproti ostatním nižší hostitelskou specifitu, dokázaly dosáhnou vysokých prevalencí v jednom druhu hostitele. Generalistická linie SGS1 (*P. relictum*) dosahovala u vrabce domácího (*Passer domesticus*) prevalence 53 %. Nízká specifita vůči hostiteli by naopak mohla vést ke zvýšení pravděpodobnosti přenosu parazita (Hellgren a kol. 2009). Navíc by tato vlastnost mohla hrát nezanedbatelnou roli i ve schopnosti nakazit naivní populace ptačích hostitelů, jako tomu bylo v případě havajských šatovníků (Carduelinae) (Atkinson a kol. 2000).

U evropských ptáků byla prevalence obou rodů podobná a pohybovala se okolo 11 % (Kučera 1981). U Evropských pěvců dosahoval vyšší prevalence rod *Haemoproteus* 26 % než rod *Plasmodium* (Scheurlein a Ricklefs 2004). U ptačích hostitelů západní Amazonie dosahovalo vyšší prevalence naopak Plasmodium 9,6 % oproti rodu *Haemoproteus* 6,4 %. U ptačích hostitelů s vysokou prevalencí jednoho rodu dosahoval druhý rod prevalence nízké a naopak (Svensson-Coelho a kol. 2013). Při zjišťování prevalence v jednotlivých druzích ptačích hostitelů rovněž není jasné, zdali je ve výhodě rod přizpůsobený konkrétnímu hostiteli nebo rod generalistický. V porovnání prevalence u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) měl výrazně vyšší prevalencí rod *Plasmodium* 24 % vůči prevalenci rodu *Haemoproteus*, která dosahovala 0,8 % (Cosgrove a kol. 2008). U Hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) naopak dosahoval vyšší prevalence *Haemoproteus* 36-81 % než *Plasmodium* 8-22 % (Synek a kol. 2013).

6 Závěr

Haemosporidia jsou řád parazitických protist se složitým životním cyklem, jako mezihostitele napadají nejrůznější zástupce obratlovců, jako definitivní hostitel jim pak slouží hmyz z řádu dvoukřídlí. V této práci jsem se zabývala dvěma rody, které napadají ptačí zástupce, a to rody *Plasmodium* a *Haemoproteus.* Cílem práce pak bylo shrnout informace o hostitelské specifitě a prevalenci těchto rodů u ptačích hostitelů i vektorů a jejich porovnání.

Plasmodium je rod známý zejména díky malárii, kterou způsobují druhy napadající člověka, přesto právě zástupce pocházející z ptáků hrál důležitou roli v popsání životního cyklu tohoto parazita. U všech zástupců je vektorem komár, ptačí druhy však oproti ostatním napadají více rodů. Jeden druh plasmodia obvykle infikuje více druhů komára a rovněž jeden druh komára může sloužit jako vektor více druhům. Z hlediska ptačích mezihostitelů jsou nejčastěji napadáni ptáci z řádu pěvci. Většina zástupců *Plasmodium* parazituje na několika ptačích čeledích, někteří zástupci i napříč řády. *P. relictum* (linie pSGS1) patří mezi nejrozšířenější a napadá více než 100 druhů ptáků patřících do 11 řádů.

Haemoproteus je rod napadající převážně ptáky, a přestože někteří jeho přenašeči sají i na člověku, není známo, že by došlo k nákaze. Stejně jako rod *Plasmodium* má složitý životní cyklus, ve kterém střídá několik stádií, nesdílí ovšem stejného vektora. Definitivním hostitelem *Haemoproteus* jsou tiplíci nebo kloši v závislosti na podrodu parazita. *Haemoproteus* stejně jako *Plasmodium*, je schopen napadnout vektora druhého jmenovaného rodu a případně způsobit jeho smrt, nedokáže v něm však dokončit vývoj. Hostitelská specifita *Haemoproteus* spadá do úrovně ptačích řádu, je však u jednotlivých zástupců značně variabilní. Linie PARUS1 (*H. majoris*), která je hostitelsky poměrně málo specifická, napadá 17 rodů ptáků patřících do 8 čeledí. Oproti tomu linie PHSIB2 *(H. homopalloris)* je v současnosti známá pouze z 1 rodu ptáků. Nejvíce mezihostitelů má *Haemoproteus* stejně jako *Plasmodium* mezi pěvci.

Velmi patrným rozdílem mezi rody je počet druhů, který je u rodu *Haemoproteus* oproti rodu *Plasmodium* téměř trojnásobný. Zatím co rod *Haemoproteus* má vyšší specifitu vůči svým hostitelům, což kompenzuje právě druhovou diverzitou, u rodu *Plasmodium*, je hostitelská specifita nižší. Zda je z hlediska prevalence výhodnější strategie generalistická či specifická není zcela jasné. Ačkoliv specifičtější rod *Haemoproteus* zpravidla dosahuje vyšší prevalence v jednom druhu ptačího hostitele i generalistické *Plasmodium* je schopno v rámci jednoho druhu dosáhnout vysokých hodnot prevalence a lokálně tak může být z hlediska prevalence úspěšnější než rod *Haemoproteus*. U mnoha druhů *Plasmodium* i *Haemoproteus* navíc není známa nejen jejich hostitelská specifita a prevalence, ale ani jejich přirozený vektor a průběh životního cyklu.

Na tuto rešerši by bylo možné navázat diplomovou prací zaměřenou na zjišťování prevalence u konkrétních ptačích hostitelů a případného vlivu hostitelské specifity a dalších faktorů na prevalenci.

7 Přehled použité literatury

Atkinson, C. T.,Thomas, N.J. a Hunter, D.B. (2008): Parasitic Diseases of Wild Birds. Blackwell Publishing, Iowa, 592.

Atkinson, C.T. a Riper, C.V. (1991): Pathogenicity and epizootiology of avian haematozoa: Plasmodium, Leucocytozoon, and Haemoproteus. In: Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behavior. Oxford University Press, London, 19-48.

Atkinson, C. T., Dusek, R. J., Woods, K. L. a Iko, W. M. (2000): Pathogenicity of avian malaria in experimentally-infected Hawaii Amakihi.Journal of Wildlife Diseases 36(2), 197–201.

Badás, E. P., Martínez, J.,Rivero-de Aguilar,J., Stevens, M., M. van der Velde, J. Komdeur, J. a Merino. S. (2017): Eggshell pigmentation in the blue tit: male quality matters. Behavioral Ecology and Sociobiology 71, 57.

Bukauskaite, D., Bernotiene, R., Iezhova, T. A., a Valkiunas, G. (2016): Mechanisms of mortality in Culicoides biting midges due to Haemoproteus infection. Parasitology, 143(13), 1748–1754.

Belo, N. O., Pinheiro R.T., Reis E.S., Ricklefs R.E. a Braga,É.M.(2011):Prevalence and lineage diversity of avian haemosporidians from three distinct cerrado habitats in Brazil. PLOS ONE 6(3), e17654.

Bennett, G.F., Okia N.O., Ashford R.W. a Campbell A.G. (1972): Avian Haemoproteidae. II. Haemoproteus enucleator sp. n. from Kingfisher, Ispidina picta (Boddaert). Journal of Parasitology 58, 1143-1147.

Bennett, G. F., Peirce, M. A., a Ashford, R. W. (1993): Avian Haematozoa: mortality and pathogenicity. Journal of Natural History 27(5), 993–1001.

Bensch, S., Hellgren, O., a Pérez-tris, J. (2009): MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. Molecular Ecology Resources 9(5), 1353–1358.

Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R. N. M.a Smith, T. B. (2009): The prevalence of avian Plasmodium is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. Journal of Tropical Ecology 25, 439–447.

Bowman, D. D. (2008): Arthropods. In: Bowman, D.D. (eds) Georgis´ Parasitology for Veterinarians, Ninth edition. Saunders, Philadelphia, 21.

Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M., Skjæveland, Å., Nikolaev, S. I., Jakobsen, K. S., a Pawlowski, J. (2007): Phylogenomics Reshuffles the Eukaryotic Supergroups. PLoS ONE 2(8), e790.

Clark, N. J., S. M. Clegg, a M. R. Lima. (2014): A review of global diversity in avian haemosporidians (Plasmodium and Haemoproteus: Haemosporida): new insights from molecular data. International Journal for Parasitology 44, 329–38.

Combes, C. (1997): Fitness of parasites: pathology and selection. International Journal for Parasitology 27, 1–10.

Cornelius, J. M., Zylberberg, M., Breuner, C. W., Gleiss, A. C., a Hahn, T. P. (2013): Assessing the role of reproduction and stress in the spring emergence of haematozoan parasites in birds. Journal of Experimental Biology 217(6), 841–849.

Cosgrove, C. L., Knowles, S. C. L., Day, K. P., a Sheldon, B. (2006): No evidence for avian malaria infection during the nestling phase in a passerine bird. Journal of Parasitlogy 92, 1302-1304.

Cosgrove, C. L., Wood, M. J., Day, K. P., a Sheldon, B. C. (2008): Seasonal variation in Plasmodium prevalence in a population of blue tits Cyanistes caeruleus. Journal of Animal Ecology 77(3), 540–548.

Daneš, L. (2003): Přírodně ohniskové nákazy. Karolinum, Praha,168.

Drovetski S. V., S. A. Aghayan, V. A. Mata, R. J. Lopes, N. A. Mode, J. A. Harvey, a G. Voelker. (2014): Does the niche breadth or trade-off hypothesis explain the abundance–occupancy relationship in avian Haemosporidia? Molecular Ecology 23, 3322–3329.

Ejiri, H., Sato, Y., Sasaki, E., Sumiyama, D., Tsuda, Y., Sawabe, K., Matsui, S., Horie, S., Akatani, K., Takagi, M., Omori, S., Murata, K., & Yukawa, M. (2008): Detection of avian Plasmodium spp. DNA sequences from mosquitoes captured in Minami Daito Island of Japan. Journal of Veterinary Medical Science 70, 1205-1210.

Fecchio, A., M. R. Lima, P. Silveira, A. C. A. Ribas, R. Caparroz, a M. A. Marini. (2015): Age, but not sex and seasonality, influence haemosporida prevalence in white-banded tanagers (Neothraupis sasciata) from central Brazil. Canadian Journal of Zoology 93, 71–77.

Garvin M. C. and Greiner E.C. (2003): Ecology of culicoides (Diptera: Ceratopogonidae) in southcentral florida and experimental culicoides vectors of the avian Hematozoan haemoproteus danilewskyi kruse. Journal of Wildlife Diseases 39(1), 170-178.

Garnham, P. C. (1966): Malaria Parasites and Other Haemosporidia. Blackwell University Press, New York, 1132.

Grilo M.L.,Vanstreels, R.E.T., Wallace,R., Braga É. M., Chitty,J., Catão-Dias, J.L. a Madeira de Carvalho, L. M.(2016): Malaria in penguins – current perceptions. Avian Pathology 45(4), 393–407.

Hamilton W.D., Zuk M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. Science 218, 384-387.

Hellgren, O., Križanauskienė, A., Valkĭunas, G. a Bensch, S. (2007): Diversity and phylogeny of mitochondrial cytochrome B lineages from six morphospecies of avian Haemoproteus (Haemosporida: Haemoproteidae). The Journal of parasitology 93, 889-96.

Hellgren, O., Pérez-Tris, J., Bensch, S. (2009): A jack-of-all-trades and still a master of some: prevalence and host range in avian malaria and related blood parasites. Ecology, 90(10), 2840–2849.

Hellgren O., Waldenstrom J., Bensch S. (2004): A new PCR assay for simultaneous studies of Leucocytozoon, Plasmodium, and Haemoproteus from avian blood. Journal of Parasitology 90, 797-802.

Chagas, C. R. F., Bukauskaitė, D., Ilgūnas, M., Iezhova, T., a Valkiūnas, G. (2018): A new blood parasite of leaf warblers: molecular characterization, phylogenetic relationships, description and identification of vectors. Parasites & Vectors 11(1).

Iezhova, T. A., Dodge, M., Sehgal, R. N. M., Smith, T. B., a Valkiūnas, G. (2011): New Avian Haemoproteus Species (Haemosporida: Haemoproteidae) From African Birds, with a Critique of the Use of Host Taxonomic Information in Hemoproteid Classification. Journal of Parasitology 97, 682-694.

Kilpatrick, A. M., LaPointe, D. A., Atkinson, C. T., Woodworth, B. L., Lease, J. K., Reiter, M. E., a Gross, K. (2006): Effects of Chronic Avian Malaria (Plasmodium Relictum) Infection on Reproductive Success of Hawaii Amakihi (Hemignathus Virens), The Auk, 123(3), 764–774.

Kimura, M., Darbro, J. M., a Harrington, L. C. (2010): Avian Malaria Parasites Share Congeneric Mosquito Vectors. Journal of Parasitology 96(1), 144–151.

Klei, T. R., a D. L. DeGiusti. (1975): Seasonal occurrence of Haemoproteus columbae kruse and its vector Pseudolynchia canariensis bequaert. Journal of Wildlife Diseases 11, 130–35.

Knowles, S. C., Wood, M. J., Alves, R., Wilkin, T. A., Bensch, S. and Sheldon, B. C. (2010): Molecular epidemiology of malaria prevalence and parasitaemia in a wild bird population. Molecular Ecology 20, 1062-1076.

Krizanauskiene, A., Hellgren, O., Kosatec, V., Sokolov, L., Bensch, S., Valkinuas, G. (2006): Variation in host specificity between species of avian haemosporidian parasites: evidence from parasite morphology and cytochrome b gene sequences. Journal of Parasitology 92, 1319-1324.

Kučera, J. (1981): Blood parasites of birds in Central Europe. 3. Plasmodium and Haemoproteus, Folia Parasitologica 28(4), 303–312.

Lainson, R., a Naiff, R. D. (1998): Haemoproteus (Apicomplexa: Haemoproteidae) of tortoises and turtles. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 265(1400), 941–949.

LaPointe, D.A., Goff, M.L., Atkinson, C.T. (2005): Comparative susceptibility of introduced forest dwelling mosquitoes in Hawai'i to avian malaria, Plasmodium relictum. Journal of Parasitology 91, 843-849.

Loiseau C., Harrigan R.J., Cornel A.J., Guers S.L., Dodge M, Marzec, T.Carlson, J. S., Seppi, B. a Sehgal, R.N.M. (2012): First Evidence and Predictions of PlasmodiumTransmission in Alaskan Bird Populations. PLoS ONE 7(9): e44729.

MALAVI report. [online]. Lund University, Department of Biology Version 2.4.0, Jun. 3rd, 2019 [cit.7.8.2019]. Dostupné z: http://130.235.244.92/bcgi/malaviReport.cgi?report1=Grand+Lineage+Summary

Marquardt, W. H. (2004): Biology of disease vectors. Academic Press, Burlington,816.

Martínez-de la Puente, J., Ferraguti, M., Ruiz, S., Roiz, D., Soriguer, R. C., a Figuerola, J. (2016): Culex pipiens forms and urbanization: effects on blood feeding sources and transmission of avian Plasmodium. Malaria journal 15(1), 589.

Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Rivero-de Aguilar, J., Herrero, J., a Merino, S. (2011): On the specificity of avian blood parasites: revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. Molecular ecology 20(15), 3275–3287.

Merino, S., Moreno, J., Sanz, J. J., a Arriero, E. (2000): Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (Parus caeruleus). Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 267, 2507-2510.

Mullens, B. A., Cardona, C. J., McClellan, L., Szijj, C. E., a Owen, J. P. (2006): Culicoides bottimeri as a vector of Haemoproteus lophortyx to quail in California, USA. Veterinary Parasitology 140(1-2), 35–43.

Njabo, K. Y., Cornel, A. J., Bonneaud, C., Toffelmier, E., Seghal, R. N., Valkiūnas, G., Russell, A. F. and Smith, T. B. (2011): Nonspecific patterns of vector, host and avian malaria parasite associations in a central African rainforest. Molecular Ecology 20, 1049-1061.

Norte A. C., P. M. Araújo., H. L. Sampaio, J. P. Sousa, a J. A. Ramos. (2009): Haematozoa infections in a great tit Parus major population in central Portugal: relationships with breeding effort and health. Ibis 151, 677–88.

Oakgrove, K. S., Harrigan, R. J., Loiseau, C., Guers, S., Seppi, B., a Sehgal, R. N. M. (2014): Distribution, diversity and drivers of blood-borne parasite co-infections in Alaskan bird populations. International Journal for Parasitology 44(10), 717–727.

O'Donoghue, P. (2017): Haemoprotozoa: Making biological sense of molecular phylogenies. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife 6(3), 241–256.

Ortego, J., a Cordero, P. J. (2010): Factors associated with the geographic distribution of leucocytozoa parasitizing nestling eagle owls (Bubo bubo): a local spatial-scale analysis. Conservation Genetics 11(4), 1479-1487.

Országh I., (1980): Ceratopogonidae. In: Chvála M. (ed): Krevsající mouchy a střečci. Fauna ČSSR svazek 22, Academia, 20-144.

Peirce, M. A. (2005): A checklist of the valid avian species of Babesia (Apicomplexa: Piroplasmorida), Haemoproteus,Leucocytozoon(Apicomplexa: Haemosporida), and Hepatozoon(Apicomplexa: Haemogregarinidae). Journal of Natural History 39(42), 3621–3632.

Perez-Tris J, Bensch S. (2005): Dispersal increases local transmission of avian malarial parasites. Ecology Letters 8, 838-845.

Pérez-Rodríguez A., Ramírez, A., Richardson, D. S. a Pérez-Tris, J. (2013): Evolution of parasite island syndromes without long-term host population isolation: parasite dynamics in Macaronesian blackcaps Sylvia atricapilla. Global Ecology and Biogeography 22, 1272–81.

Poinar, G., (2005): Plasmodium dominicana n. sp. (Plasmodiidae: Haemosporidia) from tertiary Dominican amber. Systematic Parasitology 61(1), 47-52.

Poinar Jr., G., Telford Jr., S.R., (2005): Paleohaemoproteus burmacis gen., sp. n. (Haemosporida: Plasmodiidae) from an Early Cretaceous biting midge (Diptera: Ceratopogonidae). Parasitology 131, 79-84.

Reinoso-Perez T. M., J. C. Canales-Delgadillo, L. Chapa-Vargas, a L. Riego-Ruiz. (2016): Haemosporidian parasite prevalence, parasitemia, and diversity in three resident bird species at a shrubland dominated landscape of the mexican highland plateau. Parasites a Vectors 9, 307.

Richie, T. L., Billingsley, P. F., Sim, B. K. L., James, E. R., Chakravarty, S., Epstein, J. E. Hoffman, S. L. (2015): Progress with Plasmodium falciparum sporozoite (PfSPZ)-based malaria vaccines. Vaccine 33(52), 7452–7461

Rivero, A., a Gandon, S. (2018): Evolutionary Ecology of Avian Malaria: Past to Present. Trends in Parasitology 34(8), 712–726.

Ross, R. (1902): Researches on malaria. Nobel Lecture, 1–116.

Russell, P.F. a Mohan, B. (1942): The immunization of fowls against mosquito-borne Plasmodium gallinaceum by injections of serum and of inactivated homologous sporozoites.Journal of Experimental Medicine 76(5), 477–495.

Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., a Schaefer, H. M. (2012): Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. Biological Reviews 87(4), 928–964.

Scheuerlein, A., a Ricklefs, R. E. (2004): Prevalence of blood parasites in European passeriform birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 271, 1363–70.

Sol, D., Jovani, R., a Torres, J. (2003): Parasite mediated mortality and host immune response explain age-related differences in blood parasitism in birds. Oecologia, 135(4), 542–547.

Synek, P., Albrecht, T., Vinkler, M., Schnitzer, J., Votypka, J., a Munclinger, P. (2013): Haemosporidian parasites of a European passerine wintering in South Asia: diversity, mixed infections and effect on host condition. Parasitology Research 112, 1667-1677.

Svensson-Coelho, M., Blake, J. G., Loiselle, B. A., Penrose, A. S., Parker, P. G., a Ricklefs, R. E. (2013): Diversity, Prevalence, and Host Specificity of Avian Plasmodiumand Haemoproteusin a Western Amazon Assemblage. Ornithological Monographs, 76(1), 1–47.

Szymanski, M. M., a Lovette, I. J. (2005): High lineage diversity and host sharing of malarial parasites in a local avian assamblage. Journal of Parasitology, 91(4), 768–774.

Valkiūnas, G. (2005): Avian malaria parasites and other haemosporidia. CRC Press.

Valkiūnas, G., a Iezhova, T. A. (2018): Keys to the avian malaria parasites. Malaria Journal, 17(1).

Valkiūnas, G., Kazlauskienė, R., Bernotienė, R., Bukauskaitė, D., Palinauskas, V., a Iezhova, T. A. (2013): Haemoproteus infections (Haemosporida, Haemoproteidae) kill bird-biting mosquitoes. Parasitology Research 113(3), 1011–1018.

Valkiūnas G, Liutkevicius G, Iezhova T. A. (2002): Complete development of three species of Haemoproteus (Haemosporida, Haemoproteidae) in the biting midge Culicoides impunctatus (Diptera, Ceratopogonidae). Journal of Parasitology 88, 864-868.

Ventim, R., Ramos, J. A., Osório, H., Lopes, R. J., Pérez-Tris, J., a Mendes, L. (2012): Avian malaria infections in western European mosquitoes. Parasitology Research 111(2), 637–645.

Volf, P. a Votýpka, J. (2007): Parazitičtí členovci. In: Volf, P. a Horák, P. (eds): Paraziti a jejich biologie TRITON, Praha,282-296.

Waldenström, J., Bensch, S., Kiboi, S., Hasselquist, D., a Ottosson, U. (2002): Cross-species infection of blood parasites between resident and migratory songbirds in Africa. MolecularEcology 11, 1545–1554.

World Health Organization. (2018): World Malaria Report 2018. World Health Organization, Geneva.

Wood, M. J., Cosgrove, C. L., Wilkin, T. A., Knowles, S. C. L., Day, K. P., a amp; Sheldon, B. C. (2007): Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, Cyanistes caeruleus. Molecular Ecology 16, 3263-3273.

Work T.M., Washino R.K., van Riper C. (1990): Comparative susceptibility of Culex tarsalis, Anopheles franciscanus, and Culiseta inornata (Diptera: Culicidae) to Plasmodium relictum (Haemosporidia: Plasmodiiae). Journal of Medical Entomology 27, 68-71.

Zamora-Vilchis, I., S. E. Williams, a C. N. Johnson. (2012): Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: implications for disease in a warming climate. Plos One 7, e39208.

Zélé, F., Vézilier, J., L'Ambert, G., Nicot, A., Gandon, S., Rivero, A., a Duron, O. (2014): Dynamics of prevalence and diversity of avian malaria infections in wild Culex pipiens mosquitoes: the effects of Wolbachia, filarial nematodes and insecticide resistance. Parasites a Vectors 7(1), 437.

Žiegytė, R., Bernotienė, R., Palinauskas, V., a Valkiūnas, G. (2016): Haemoproteus tartakovskyi (Haemoproteidae): Complete sporogony in Culicoides nubeculosus (Ceratopogonidae), with implications for avian haemoproteid experimental research. Experimental Parasitology 160, 17–22.