



## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Muchničky jako přenašeči parazitů v Evropě vypracovala pod vedením vedoucí bakalářské práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále prohlašuji, že tato bakalářská práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

Datum: 15.května 2017

.....  
Anna Filousová

## **Poděkování**

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Janě Rádrové, PhD., za její cenné rady, odbornou pomoc a především nesmírnou trpělivost, které mi pomohly při psaní mé bakalářské práce. Dále děkuji také svým nejbližším za podporu v průběhu studia a rodičům, že mi studium umožnili.

## **Abstrakt**

Způsob života hematofágního hmyzu je doprovázen přítomností nejrůznějších patogenů kolonizujících části těl vektora. Muchničky jsou vektoři třech významných parazitických rodů – *Onchocerca*, *Leucocytozoon* a *Trypanosoma*. Byť ve světě jsou zejména *Onchocerca* a *Trypanosoma* původci nejrůznějších onemocnění včetně onemocnění člověka, v Evropě k nákaze lidí nedochází. Hlavními hostiteli muchničkami přenášených parazitů v této oblasti jsou u rodů *Leucocytozoon* a *Trypanosoma* ptáci a u rodu *Onchocerca* jsou to savci, jako například psi, kočky, skot a lesní zvěř. Nejčastěji jsou v Evropě muchničkami přenášeny druhy *Trypanosoma avium*, *Leucocytozoon toddi* a *Onchocerca lupi*.

**Klíčová slova:** Simuliidae, *Onchocerca*, *Trypanosoma*, *Leucocytozoon*, patogenita

## **Abstract**

The life style of hematophagous insects is accompanied by the presence of a variety of pathogens colonizing the body parts of the vector. Blackflies as vectors transmit three important parasitic families - *Onchocerca*, *Leucocytozoon* and *Trypanosoma*. In the world, *Onchocerca* and *Trypanosoma* are the cause of a variety of diseases, including human illnesses, and there is no contagion in Europe. The main hosts of blackflies transmitted parasites in this area are birds for *Leucocytozoon* and *Trypanosoma*, and mammals such as dogs, cats, cattle and wildlife for *Onchocerca*. The most common species are *Trypanosoma avium*, *Leucocytozoon toddi* and *Onchocerca lupi*.

**Key words:** Simuliidae, *Onchocerca*, *Trypanosoma*, *Leucocytozoon*, pathogenicity

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Čeleď Simuliidae.....	2
2.2 Charakteristika čeledi Simuliidae.....	2
2.2.1 Vývojová stádia čeledi Simuliidae .....	3
2.2.2 Ekologie a bionomie čeledi Simuliidae.....	4
3. Muchničky v Evropě a v České republice .....	5
3.1 Muchničky v Evropě .....	5
3.2 Muchničky v České republice .....	6
4. Zdravotnický význam čeledi Simuliidae.....	7
4.1 Trapiči .....	7
4.2 Paraziti.....	7
4.2.1 Trypanosoma.....	8
4.2.1.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu Trypanosoma.....	8
4.2.1.2 Životní cyklus rodu Trypanosoma.....	10
4.2.1.3 Trypanosoma v Evropě.....	11
4.2.2 <i>Leucocytozoon</i> .....	12
4.2.2.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu <i>Leucocytozoon</i> .....	12
4.2.2.2 Životní cyklus rodu <i>Leucocytozoon</i> .....	14
4.2.2.3 <i>Leucocytozoon</i> v Evropě.....	14
4.2.3 <i>Onchocerca</i> .....	16
4.2.3.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu <i>Onchocerca</i> .....	16
4.2.3.2 Životní cyklus rodu <i>Onchocerca</i> .....	16
4.2.3.3 <i>Onchocerca</i> v Evropě .....	17
Závěr.....	19
Zdroje .....	21

## 1. Úvod

Po celém světě se vyskytuje mnoho parazitů sužující život zvířat i člověka. Některé z těchto nálezů jsou přenášeny muchničkami, drobným krevsajícím hmyzem. Muchničky (čeleď Simuliidae) patří mezi Diptera a to konkrétně do celosvětově nejrozšířenějšího a nejpočetnějšího podřádu – Nematocera. Zástupci čeledi Simuliidae jsou známi především jako trapiči. V menší intenzitě způsobují stres dobytka, takže zvířata jsou méně produktivní. Ve větší míře napadání mohou způsobit horečnaté stavy, svalový třes a další příznaky. Muchničky jsou významnými přenašeči parazitů způsobující nákazy včetně přenosu patogenů na člověka. V tropických zemích například přenášejí onchocerkózu, jejímž původcem je *Onchocerca volvulus*, parazitický nematod vyskytující se především v Africe a Jižní Americe.

V Evropských zemích jsou velmi dobré podmínky pro život muchniček. Muchničky zde přenášejí parazity ptáků, dobytka, domácích zvířat a lesní zvěře. Muchničky fungují jako přenašeči parazitických rodů *Leucocytozoon*, *Onchocerca* a *Trypanosoma*. Ovšem přenos parazitů muchničkami v Evropě je velmi opomíjené téma a dodnes není příliš mnoho prací, které by se touto problematikou zabývaly. Z tohoto důvodu jsem si vybrala jako téma své bakalářské práce „Muchničky jako přenašeči parazitů v Evropě“. Práce je literární rešerší shrnující dosavadní poznatky o tématu, zprvu jsou popsány muchničky jako takové, jejich charakteristika, životní cyklus a popis vývojových stádií. Největší objem práce je zaměřen na parazity, kteří jsou muchničkami přenášeni, krátce je popsána jejich charakteristika, životní cyklus, jejich přenašeče, rozšíření a patogenita v Evropě.

## 2. Čeleď Simuliidae

### 2.1 Systematické postavení a klasifikace čeledi Simulidae

Muchničky (čeleď Simuliidae) jsou krevsající hmyz z třídy Insecta, řádu Diptera (dvoukřídli), konkrétně patří do podřádu Nematocera (dlouhoroží). Pro podřád Nematocera jsou typická dlouhá a článkovaná tykadla (antennae), larvy se vyvíjejí ve vodním prostředí a jsou velmi dobrými filtrátory. Mezi hlavní zástupce tohoto podřádu jsou řazení komáři, muchničky a tiplice (Obenberger 1964).

Rod *Simulium* ustanovil v roce 1802 francouzský entomolog Pierre André Latreille, do této doby byly muchničky řazeny mezi rod *Culex*, kam je původně zařadil Carl Linné (Cambefort 2008). Roku 1834 je Edward Newman povýšil na čeleď Simulites (Crosskey a Davies 2006). Dle určitých plesiomorfních znaků lze říci, že se vyvinuly z čeledi Chironomidae. Důležitým plesiomorfním znakem, kromě parazitického způsobu života, je vzhled hlavy larvy podčeledi Gymnopauidinae. (Chvála 1980).

Čeleď Simuliidae má čtyři podčeledi, mezi něž se řadí Gymnopauidinae, Prosimuliinae, Parasimuliinae a Simuliinae. V případě Parasimuliinae a Simuliinae mají dospělci muchniček soudečkovitý tvar těla a larvy mají rozvinutý filtrační aparát. U podčeledi Prosimuliinae a Gymnopauidinae mají kukly vatovitý zámotek a nerozlišitelný příkrov s pouzdrem. Kukly jsou velmi silně sklerotizované. Chodidlové drápky mají pouze jemný zub. U podčeledi Simuliinae je typická kornoutovitá kukla. Chodidlové drápky mají u kořene mohutný zub (Rothfels 1979, Chvála 1980, Adler a Crosskey 2015).

### 2.2 Charakteristika čeledi Simuliidae

Zástupci čeledi Simuliidae jsou drobné krevsající mouchy velké cca 2 – 6 mm. Je pro ně typická vyklenutá středohruď, relativně široká křídla s poměrně chudou žilnatinou. Typická je výrazná kostální žilka nedosahující konce křídla (Volf a Votýpka 2007). Životní vývoj muchniček je vázán na vodní prostředí, kde jejich larvy zaujímají místo filtrátorů (Figueiró a Gil-Azevedo 2010). Muchniček je známo 2189 druhů (Adler a Crosskey 2015). V Evropě jsou muchničky velmi rozšířené a vyskytují se od Skandinávie (Malmqvist, 1994) přes Rusko (Adler & Crosskey, 2016; Budaeva & Khitsova, 2010) až po jižní oblasti Evropy. Ve střední Evropě se vyskytuje 50 až 60 druhů muchniček, konkrétně v České republice jich žije 43 (Knoz a Tóthová 2008, Jedlička et al. 2009).

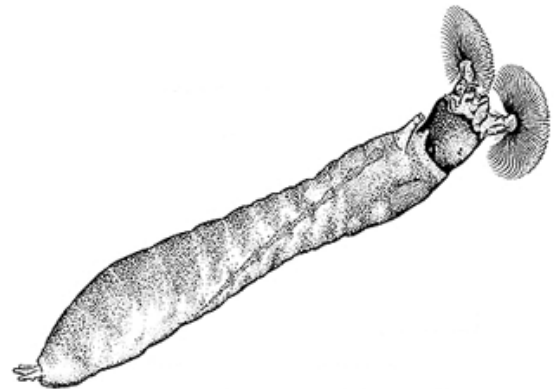
## 2.2.1 Vývojová stádia čeledi Simuliidae

### Vajíčko

K naklazení vajec dochází na jaře. Vývoj vajíčka je u každého druhu odlišný. Na vývoj má také vliv zeměpisná výška. Na příklad ve vyšších zeměpisných výškách jsou vejce kladeny v květnu, v nižších výškách tomu je v březnu (Davies a Smith 1958). Během vývoje vajíčko mění barvu, po naklazení je chorion světlý a postupně tmavne. Před vylíhnutím larvy je pak vajíčko tmavě hnědé. Velikost je asi 0,3 mm a je asymetrické. Terciární vaječný obal je vytvořen z bílkovinné hmoty, která je kladena spolu s vajíčkem a postupně ve vodě tuhne. Terciární obaly se navzájem spojují a tvoří se tak celé seskupení vajíček jedné snůšky. Vajíček ve snůšce bývá 200 – 500 (Chvála, 1981). Pokud se vajíčko nevylíhne do začátku podzimu, dochází u některých druhů k diapauze. Jedním z těchto druhů je na příklad evropský druh *Prosimulium hirtipes* (Fries, 1824) (L. Davies & Smith, 1958; Malmqvist, 1994).

### Larva

Larvy se vyvíjejí ve vodě stejně jako vajíčka a mají 5 – 8 instarů dle podmínek prostředí a druhu. Ve vodách se vyskytují od podzimu do jara (Davies a Smith 1958, Knoz a Tóthová 2008). Druhy se dají určit až v posledním instaru před zakuklením, ve stádiu prepupy. Prepupa se vyznačuje základy orgánů dýchacího aparátu kukly. Larva měří 4,5 – 12 mm. Hlava je prognátní (ústní ústrojí míří dopředu) a ústní



Obr. 1: Larva muchničky (Maddison 2017)

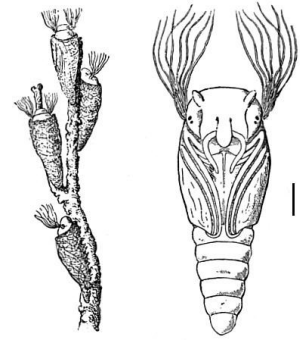
ústrojí mají mikrofágní. Na posledním análním segmentu je přichycovací orgán důležitý pro život v rychle proudící vodě, v kombinaci s hrudní panožkou umožňuje takzvaný píd'alkovitý pohyb. Přichycovací orgán je složený ze dvou částí, z análního segmentu a zadního přichycovacího terče, jež umožňují přichycení k podkladu – k vodní rostlině. (Chvála, 1981; Knoz & Tóthová, 2008). K zakuklení larev dochází na začátku jara (Davies a Smith 1958).

Larvy a kukly jsou často kořistí predátorů, kterými jsou nejčastěji pošvatky, chrostíci a další (Laird et al. 1980, Malmqvist 1994).



## Kukla

Rozměry kukly jsou v rozmezí od 2 do 8 mm. U většiny druhů je vytvořen svrchní příkrov, jehož spodní část slouží k přichycení k podkladu (Chvála, 1981). Kukly svůj vývoj dokončují mimo vodu díky rozvinutému dýchacímu aparátu. V některých případech, jako je například období záplav, se přichycují na vodní rostliny a s poklesem vody pak dochází k vynoření rostlin nad hladinu. Poté se kukla přemění na další vývojové stádium. (Knoz a Tóthová 2008).



**Obr. 2: Kukla muchničky** (Miall 1912)

## Dospělec

Pro muchničky je typická velmi mohutná středohruď. Křídla jsou oválná s nenápadnou žilnatinou, ovšem s velmi výraznou žilkou kostální (Chvála 1980, Knoz a Tóthová 2008). U dospělců je již výrazný pohlavní



dimorfismus. Samice má oči oddělené čelem, zatímco samec má hlavu holoptickou, oči jsou odděleny jen čelním švem. Mají článkovitá tykadla složená až z 11 článků. Ústní ústrojí je přizpůsobeno k sání krve a skládá se ze čtyř částí – labrum, jeden pár mandibul, jeden pár výrazných maxilárních palp a hypofarynx (Jedlička et al. 2009, Figueiró a Gil-Azevedo 2010). Hlavními znaky odlišnosti samců jsou kratší křídla než samice a méně vyvinuté ústní ústrojí (Chvála, 1981). V Evropě dochází ve vyšších zeměpisných výškách k vykuklení na přelomu dubna a května a tito dospělci se pak rozmnožují především v květnu. V nižších zeměpisných výškách je hlavním obdobím dospělců a kladení vajec začátek léta (Davies a Smith 1958, Knoz a Tóthová 2008).

**Obr. 3: Dospělec muchničky** (Humble 2013)

### 2.2.2 Ekologie a bionomie čeledi Simuliidae

Muchničky se vyskytují především v okolí vodních toků, kde probíhá vývoj jejich nedospělých stádií. Každý druh rodu Simuliidae preferuje určitý typ vod dle rychlosti a velikosti toku, teplotě a jiných faktorů (Scheder a Waringer 2002, Budaeva a Khitsova 2010), proto v oblastech světa, kde je velká rozmanitost vodních toků, je také mnoho druhů muchniček. Muchničky jsou velmi dobří letci a dokáží letět až na kilometrové vzdálenosti. Jsou typickými exofágy, kteří sají pouze venku (Volf a Votýpka 2007).

Muchničky jsou thelmofágové, kteří se vyznačují přítomností robustních bodavých styletů. Bodnutí je velmi bolestivé a vzniká při něm hematoma, z něhož hmyz sají. Hematom vzniká z důvodu pomalejšího sání, než je vytékání krve z rány. Sání umožňují antihemostatické látky, jako jsou apyrázy, vasodilatační a antikoagulační látky, jež mají muchničky ve slinách. Apyrázy jsou fosfatázy s funkcí vasodilatace, které jsou u muchniček nazývány simuliotoxiny. Tyto látky jsou vylučovány na začátku sání (Farkas 1984, Cupp et al. 1995, Cupp a Cupp 1997, Hoffman 2013).

U hmyzu je tvořena peritrofická membrána (také peritrofická matrix), extracelulární obal obalující přijatou potravu a sloužící jako ochrana střevního epitelu před kontaktem s krví a zároveň chrání před různými mikroorganismy a zajišťuje oddělení fází trávení (Volf a Votýpka 2007). Existují tři typy této vrstvy. Muchničky mají třetí typ peritrofické matrix, kdy se membrána tvoří pouze po sání krve a obklopuje celé střední střevo. Na rozdíl od druhého typu membrány, která je charakteristická pro glosiny, kdy se matrix tvoří hned po vylíhnutí bez ohledu na nasátí krve (Harro a Stohler 1961, Volf a Votýpka 2007). Nejprve vzniká viskózní forma membrány, která ztuhne a obaluje celé střevo. Na konci procesu trávení je vyloučena (Harro a Stohler 1961).

Důležitou vlastností peritrofické matrix je ochrana před parazity. Po vzniku matrix jsou paraziti, například mikrofilárie rodu *Onchocerca*, uvězněni v peritrofickém vaku. Ovšem mikrofilárie se do těla dostávají přes tubulární stěnu střeva, kde se peritrofická matrix netvoří, nebo během viskózní fáze tvorby peritrofické membrány (Harro a Stohler 1961).

Dle studie z roku 2011, kdy byla zkoumána preference sání ornitofilního hmyzu, bylo zjištěno, že riziko infekce je ovlivněno místem nejčastějšího výskytu či místa lovu ptáka. Studie prokázala, že ve stromovém patře jsou ptáci napadáni trypanosomami přenášenými muchničkami či tiplíky, kdežto v místě u země jsou napadáni komáry (Černý et al. 2011).

### **3. Muchničky v Evropě a v České republice**

#### **3.1 Muchničky v Evropě**

Stejně jako v České republice se po celé Evropě objevují tři podčeledi muchniček, kterými jsou Gymnopauidinae, Simuliinae a Prosimuliinae. V Evropě bylo celkem popsáno 231 druhů čeledi Simuliidae (Crosskey 2007). Rody *Obuchovia* a *Cleistosimulium* jsou střevoevropskými a jihoevropskými endemity (Chvála 1980).

Medicínsky a veterinárně důležitými druhy muchniček jsou *Odagmia ornata* (Maquart, 1834) přenášející filariózy způsobené druhem *Onchocerca tarsicola* (Schulz - Key a Wenk 1981), *Eusimulium latipes* (Meigen, 1804), *Simulium vernum* (Macquart, 1826), *Eusimulium securiforme* (Rubzov, 1956) a *Metacnephia lyra* (Lundström, 1911) jakožto přenašeči druhu *Trypanosoma avium* v Evropě (Fallis a Bennett 1962, Votýpka a Svobodová 2004, Reeves et al. 2007), a další.

### 3.2 Muchničky v České republice

Na území České republiky žije 43 druhů muchniček. Zástupci jsou řazeni do podčeledí Gymnopauidinae, Prosimuliinae a Simuliinae. Gymnopauidinae jsou charakterističtí výskytem ve vyšších zeměpisných výškách a jediným zástupcem žijícím na našem území je *Twinnia hydroides* (Novák, 1956), studenomilný druh s jednou generací ročně. Podčeleď Prosimuliinae se také vyskytuje především ve vyšších zeměpisných výškách a hlavním českým rodem je rod *Prosimulium* s pěti u nás žijícími druhy. Druhy mají většinou jednu generaci do roka a sají na lidech. V České republice je nalezneme v Krkonoších, Jeseníkách, Beskydech apod. Z podčeledi Simuliinae to pak jsou rody *Simulium* – 20 druhů, *Boophthora* – pouze druh *Boophthora erythrocephalum* (De Geer, 1776), *Obuchovia* – druh *Obuchovia auricoma* (Meigen, 1818), *Schoenbaueria* – druh *Schoenbaueria pusillum* (Fries, 1824), *Eusimulium* – 3 druhy, *Nevermannia* – 13 druhů a *Wilhelmia* – 4 druhy. *Boophthora erythrocephalum* je nížinným druhem žijícím podél potoků. Jedná se o silně kalamitní druh. *Obuchovia auricoma* je horský druh se čtyřmi generacemi ročně. *Obuchovia* sají běžně na lidech, domácích zvířatech a lesní zvěři. *Schoenbaueria pusillum* se vyskytuje v nížinách, má až čtyři generace do roka. Tento druh se vyskytuje velmi zřídka. *Wilhelmia* se vyvíjejí v okolí větších vodních toků. V průběhu roku mají dvě až čtyři generace a patří mezi kalamitní druhy. Hlavním obdobím muchniček je v České republice léto. V tuto dobu je jejich výskyt po celé republice masivní, od nížin až po hory, a působí jako trapiči (Chvála 1980, Jedlička et al. 2009).

## 4. Zdravotnický význam čeledi Simuliidae

### 4.1 Trapiči

Muchničky jsou známé především jako trapiči a to hlavně v okolí vod, kde probíhá jejich životní cyklus. Protože jsou však velmi dobrými letci, napadnout člověka či zvíře mohou i na kilometr vzdáleném místě od vody. Největší problémy působí v chovech dobytka. V Evropě způsobovaly muchničky úhyny stád dobytka v okolí Dunaje.

Ke smrti zvířete dochází v důsledku anafylaktického šoku po bodnutí. V dnešní době je tato problematika řešena hlavně v Kanadě (Brúderová a Kúdela 2014).

Ačkoliv v Evropě muchničky sají i na lidech, nedochází k přenosu parazitů na člověka, ovšem člověk může mít velice silné alergické reakce na bodnutí (Hoffman 2013). Reakce na bodnutí muchničkou jsou děleny do šesti fází (Farkas 1984, Hoffman 2013).

Nejprve se po bodnutí projeví edematózní fáze projevující se jako zánět. Vyskytuje se hlavně na kloubech a očních víčkách. Edematózní fáze se projevuje asi v 24% případů bodnutí a je nejčastější. Erythematózní fáze se projevuje asi v 21% případů bodnutí muchničkou. Tato fáze jinak známá jako erysipeloidní se projevuje zarudnutím pokožky. Během tohoto stádia se může objevit horečka. Třetí méně častá forma alergické reakce se nazývá inflamatorní – indurativní nebo také flegmonoidní. Není doprovázena horečkou, ovšem je velmi bolestivá. Forma s hemorhagickými povlaky se projevuje velkými krvavými skvrnami na kůži. Pro předposlední velmi zřídka se objevující fázi jsou typické hemorhagické noduly pod kůží. V posledním stádiu alergické reakce se vyskytují hemorhagické vesikuly. Tyto reakce se nemusí objevit u všech bodnutých. Projevují se jen v malém procentu případů. Nejčastější jsou formy edematózní a erysipeloidní. Při projevu alergických reakcí jsou pacientům podávány protizánětlivé a analgetické látky (Farkas 1984).

### 4.2 Paraziti

Muchničky jsou vektory celé škály parazitů zvířat a člověka. Jedním z nejvýznamnějších onemocnění světa přenášených muchničkami je onchocerkóza, jejímž původcem je *Onchocerca volvulus* (Nematoda, Filarioidea). V Latinské Americe jsou typickými vektory tohoto onemocnění *Simulium mettalicum* (Bellardi, 1859) a *Simulium ochraceum* (Walker, 1861) (Figueiró a Gil-Azevedo 2010, Grácio et al. 2015), v Africe především *Simulium damnosum* (Newman, 1834) (Ogo et al. 1999). Zástupci těchto rodů zapříčinili přenosem patogenů onemocnění již u 40 milionů lidí.

Mikrofilárie se často nachází v oblasti oční bulvy. Po silné reakci imunitního systému může člověk oslepnout (ročně oslepně až 270 000 lidí), z tohoto důvodu se nemoci přezdívá říční slepota (Richards et al. 2001, Figueiró a Gil-Azevedo 2010).

V Evropě muchničky přenášejí parazity ptáků, domácích zvířat a lesní zvěře. Muchničkami přenášenými parazity jsou rody *Leucocytozoon*, *Trypanosoma* a *Onchocerca*. Druh *Onchocerca lupi* v Evropě způsobil onemocnění mnoha psů a koček.

Jsou známy případy z řady evropských států, jako například z Portugalska a Německa (Sréter a Széll 2008, Komnenou et al. 2016). Vektor není úplně jasný, ale předpokládá se, že by to mohly být druhy *Simulium pseudoequinum* (Ségui, 1921), *Simulium reptans* (Linnaeus, 1758) a *Simulium velutinum* (Santos Abreau, 1922) (Davies 1994).

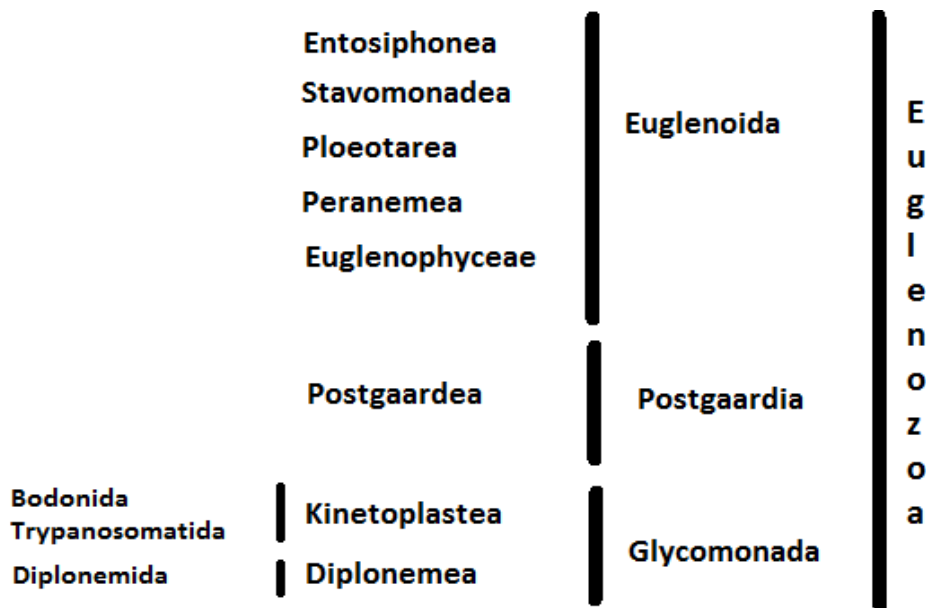
Muchničky nejsou pouze přenašeči parazitů, ale mohou přenášet také viry působící nejrůznější problémy u dobytka. Charakteristickým příkladem virových onemocnění přenášených čeledi Simuliidae je rod *Vesiculovirus* (virus vezikulární stomatitidy) patřící do čeledi Rhabdoviridae. Virus vezikulární stomatitidy působí onemocnění skotu, prasat a koní. Inkubační doba trvá 2 až 8 dní. Symptomy se vyskytují asi u 70 % případů, ke smrti nakažených zvířat dochází velmi zřídka. Nákaza se vyskytuje v oblasti ústní dutiny, postižení mají napadený jazyk, dásně, rty a u prasat je napadený hlavně rypák. Jedná se o horečnaté onemocnění, které se v některých případech může přenést také na člověka. (Vařejka et al. 1987, Hogenhout et al. 2003, Kuzmin et al. 2009, World Organisation for Animal Health 2017).

## 4.2.1 Trypanosoma

### 4.2.1.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu *Trypanosoma*

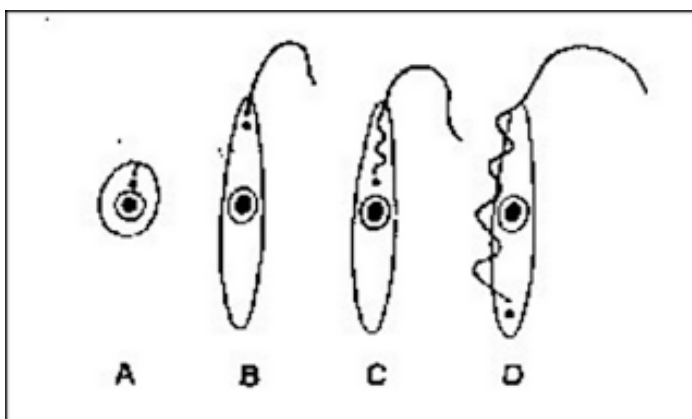
Rod *Trypanosoma* patří do parazitologicky významné třídy Kinetoplastea. Společně s Diplonemea tvoří Kinetoplastea podřád Glycomonada (Cavalier – Smith, 2016). Kromě námi studovaných trypanosom je součástí skupiny Kinetoplastea také rod *Leishmania*. Rod *Leishmania* je přenášen flebotomy a způsobuje leishmaniózu.

Hlavním znakem podřádu Glycomonada jsou glykosomy. Glykosomy jsou orgány obsahující glykolytické enzymy, které jsou u jiných eukaryotických organismů uloženy v cytosolu. Charakteristickými znaky trypanosomatid jsou u většiny druhů přítomnost jednoho bičíku s undulující membránou umožňující pohyb, polymorfie – schopnost během vývoje tvořit morfologicky a fyziologicky odlišná stádia, a kinetoplast (Čepička et al. 2007).



**Obr. 4:** Exkavátní kmen Euglenozoa je tvořen třemi podřády – Euglenoida, Postgaardia a Glycomonada. Každý z podřádů je dále dělen. Do podřádu Glycomonada jsou řazeny třídy Diplonemea a Kinetoplastea, kam spadá právě rod *Trypanosoma* (upraveno dle Cavalier-Smith 2016).

Trypanosomatida mají během životního cyklu různá morfologická stádia, která se liší tvarem buňky, délkou a umístěním bičíku, polohou kinetosomu a kinetoplastu vůči jádru a tvarem flagelární kapsy. Některá stádia tvoří undulující membránu. Amastigot (Obr. 5A) je kulatá forma s krátkým bičíkem uloženým v periflagelární kapse. Vyskytuje se



**Obr. 5:** Životní formy zástupců řádu *Trypanosomatida* (Volf a Votýpka 2007)

u rodu *Leishmania* v obratlovčím hostiteli intracelulárně v makrofázích (Chang 1983). Promastigot (Obr. 5B) je podlouhlá úzká buňka, jež má kinetoplast před jádrem a bičík na předním konci těla. U této formy nedochází ke vzniku undulující membrány a je charakteristická pro rod *Leptomonas* v trávicím traktu hmyzího hostitele (Molyneux et al. 1981). Epimastigot (Obr. 5C) se vyznačuje tím, že jeho kinetoplast a bazální tělíska jsou v blízkosti jádra a tvoří krátkou undulující membránu. Jsou typičtí pro rod *Crithidia*, který parazituje v trávicím traktu hmyzu (Porter 1909).

Trypomastigot (Obr. 5D) má kinetoplast a bazální tělíska až za jádrem a tvoří dlouhou undulující membránu. Právě trypomastigot je součástí životního cyklu rodu *Trypanosoma*. Trypomastigoti se vyvíjejí v těle vektora a během sání putují do obratlovčího hostitele. Ovšem u intracelulárních forem rodu *Trypanosoma* se nacházejí také amastigoti a epimastigoti. Hlavním zástupcem intracelulárních trypanosom je *Trypanosoma cruzi*, původce Chagasovy choroby (Hoare a Wallace 1966).

Pro celou třídu Kinetoplastea je charakteristická přítomnost kinetoplastu. Kinetoplast je část mitochondrie u bazálního tělíska bičíku, kde se nachází veliké množství kinetoplastové DNA – kDNA, která tvoří až 40% celkové DNA organismu. Kinetoplast je tvořen minikroužky a maxikroužky. Minikroužky mají velikost 0,5 až 10 kb a nacházejí se až v několika tisících kopiích. Hlavní funkcí minikroužků je kódování guide RNA – gRNA. Guide RNA je potřebná k editingu, což je proces, při kterém dochází k posttranskripční úpravě kryptických transkriptů maxikroužků. Maxikroužky se nacházejí v několika desítkách kopiích a jejich velikost se pohybuje v rozmezí mezi 20 až 40 kb. Maxikroužky kódují mitochondriální proteiny (Yurchenko et al. 1999, Lukeš a Votýpka 2000, Lukes et al. 2002, Votýpka et al. 2002).

#### 4.2.1.2 Životní cyklus rodu *Trypanosoma*

Trypanosomy mají dvouhostitelský životní cyklus. Prvními hostiteli jsou bezobratlí živočichové, zejména ze skupin Diptera a Heteroptera, a druhými hostiteli jsou obratlovci. Trypanosomy v obratlovčím hostiteli žijí minimálně deset měsíců (Baker 1956). Po sání bezobratlého přenašeče začíná vývoj v obratlovci - vniknutím metacyklických trypomastigotů do lymfatického systému obratlovčího hostitele. Například u *Trypanosoma avium* se během 18 až 24 hodin z lymfatického systému dostávají do krevního řečiště, kde se dále dělí. Tato doba se však dle druhů může lišit a někdy trvá i 3 až 4 dny (Baker 1956). Během sání vektora na nakaženém hostiteli jsou nasáti trypomastigoti, ti putují do středního střeva. Migrují ze středního střeva a mění se na epimastigoty, kteří se dále množí (Baker 1956).

Dle vývoje v přenašeči a způsobu přenosu se *Trypanosomy* dělí do třech skupin. První skupinou jsou *Trypanosomy* sterkorární. Vývoj sterkorárií je ukončen v zadní části trávicího systému. K přenosu dochází kontaminativně výkaly, které obsahují trypomastigoty. Amastigoti či epimastigoti se v těle obratlovce pomnožují a vznikají opět trypomastigoti, jenž se dostávají do krve hostitele a šíří se do vnitřních orgánů.

Hlavním zástupcem sterkorárních trypanosom je *Trypanosoma cruzi*. *Trypanosoma cruzi* je přenášena plošticemi podčeledi Triatominae a způsobuje Chagasovu chorobu (Čepička et al. 2007).

Druhou skupinou jsou trypanosomy salivární. Vývoj těchto trypanosom je ukončen v přední části trávicího traktu. Zde po nasátí epimastigoti migrují do slinných žláz, kde se množí a odtud se pak dostávají do dalšího hostitele. Přenos je inokulativní. Při sání krve se do obratlovčího hostitele dostávají metacykličtí trypomastigoti, kteří se v hostiteli množí. Mezi zástupce této skupiny patří například původce spavé nemoci – *Trypanosoma brucei rhodosiense* či *T. b. gambiense*, jejichž vektorem jsou glosiny (Čepička et al. 2007).

Třetí skupinou jsou trypanosomy parazitující na rybách a obojživelnících. Vektorem těchto trypanosom jsou pijavky. Zástupcem skupiny je například *Trypanosoma carassii* parazitující na kaprovitých rybách (Overath et al. 1998).

#### **4.2.1.3 *Trypanosoma* v Evropě**

Roku 1982 proběhla studie zkoumající přítomnost trypanosom v krvi 52 druhů ptáků střední Evropy. *Trypanosoma avium* byla nalezena v 10,7 % měkkozobých (Columbiformes), v 6,8 % krkavcovitých (Corvidae), v 6,2 % hrabavých (Galliformes) ptáků a u 4,5 % sov (Strigiformes). Jejich abundance v ptácích je obrovská, avšak nákaza je chronická. Patogenita *T. avium* je tedy velmi nízká (Kučera 1982, 1983).

Ptačí trypanosomy jsou studovány mnoho let nejen v Evropě. Již v roce 1956 J. R. Baker studoval životní cyklus trypanosom v havranech a kavkách vyskytujících se ve Velké Británii. Zjistil, že trypanosomy se v některých případech v průběhu zimního období dostávají do kostní dřeně a lze je nalézt pouze tam (Baker 1956, Kučera 1983). V Evropě se můžeme běžně setkat se zástupci komplexu *Trypanosoma avium*. Práce z roku 2002 provedená na dravcích a krevsajícím hmyzu podporuje hypotézu o komplexu *T. avium*, kam spadají izoláty jak z dravců, tak z muchniček, tedy dravčí trypanosomy jsou přenášeny muchničkami například *Eusimulium securiforme* či *E. latipes* (Votýpka et al. 2002, Zídková et al. 2012) Dle výsledků další studie z roku 2004 byly *Eusimulium securiforme* (67 % pozitivních) či *E. latipes* (4 % pozitivních) potvrzeny jako vektorů ptačích trypanosom. Trypanosomy jsou v těle muchničky lokalizovány exkluzivně v zadním střevě (ileum) a rektální ampuli, což indikuje přenos na ptačího hostitele požitím muchniček obsahujících trypanosomy, či kontaminativně vnikem trypomastigotů do spojivek hostitele, což bylo potvrzeno experimentální infekcí kanárků (Votýpka a Svobodová 2004).



Roku 1999 byla prováděna studie na krevsajících členovcích přenášejících rody *Leucocytozoon* a *Trypanosoma*. Výzkum probíhal v období mezi migrací a rozmnožováním na rehcích zahradních (*Phoenicurus phoenicurus*) ve Finsku. Data byla získávána z 53 jedinců rehků odchycených do sítí v období migrace a z 69 jedinců chycených za pomoci hnízdnic pastí během rozmnožovacího období. Odebraná krev byla za pomoci etanolu zafixována a obarvena Giemsou. V krvi byla detekována z *Trypanosoma avium* complex a také *T. everetti*. *Trypanosoma everetti* se však objevila pouze v 2 % z 53 ptáků z doby migrace. Ve větší míře byla nalezena *Trypanosoma avium*, u třech ptáků z doby migrace a dokonce u 28 % z 69 jedinců. Prevalence byla tedy větší u rozmnožujících se rehků. Důvodem může být nižší imunologická rezistence, větší aktivita vektorů a větší riziko onemocnění během rozmnožování. Detekce trypanosom je možná již po jednom až dvou dnech infekce (Rintamäki et al. 1999). Vektorem *T. avium* ve Finsku jsou *Simulium vernum* a *Metacnephia lyra* (Reeves et al. 2007).

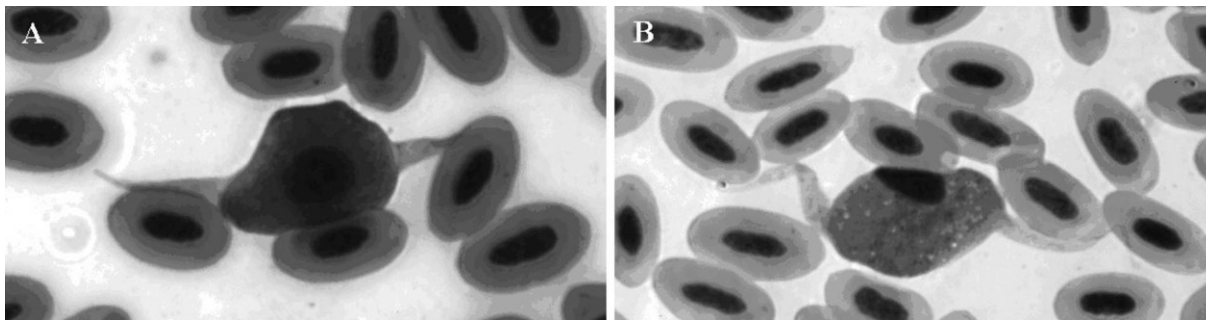
Často dochází u napadených ptáků k výskytu koinfekce, v největší míře jsou těmito rody právě *Leucocytozoon* a *Trypanosoma*, jak bylo zjištěno v roce 2015 studií Svobodové a kol. V České republice byly odebrány vzorky krahujců obecných (*Accipiter nisus*) a káňat lesních (*Buteo buteo*). V pozitivních vzorcích byly zjištěny tři rody – *Trypanosoma*, *Leucocytozoon* a *Haemoproteus*. Prevalence trypanosom v různých letech a různých hostitelích byla mezi 1,9 - 87,2 %, a byla vyšší u dospělců než u mladých ptáků. Často se též vyskytovala také koinfekce trypanosom a leucocytozoonů (Svobodová et al. 2015).

V Evropě se vyskytují další ptačí trypanosomy, které jsou přenášeny jiným krevsajícím hmyzem než muchničkami, například *T. culicaviium* přenášena komáry (Votýpka et al. 2012) či *T. bennetti* přenášena tiplíky (Svobodová et al. 2017) a další (Zídková et al. 2012).

## **4.2.2 *Leucocytozoon***

### **4.2.2.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu *Leucocytozoon***

Rod *Leucocytozoon* je jedním ze zástupců kmene *Apicomplexa*. Do tohoto kmene náleží parazitické třídy jako například hromadinky (Gregarinae), kryptosporidie (Cryptosporidea), kokcidie (Coccidea) a hemosporidie (Hematozoa), kam patří právě *Leucocytozoon*. Mnozí zástupci z těchto tříd způsobují velmi závažné nákazy zvířat i člověka. Do hemosporidií se řadí také například *Plasmodium*, parazit přenášený komáry rodu *Anopheles*, způsobující malárii (Čepička et al. 2007).



**Obr. 6:** *Leucocytozoon* v krvi (A) jestřába Cooperova a (B) káněte rudoocasého (Sehgal et al. 2006)

Apikomplexa je monofyletický kmen, jehož všichni zástupci jsou jednobuněčné organismy adaptované na parazitický způsob života. Název kmene Apicomplexa je odvozen od apikálního komplexu. Apikální komplex je soubor několika organel, díky němuž stádia sporozoitů a merozoitů pronikají do hostitele. Apikální komplex je tvořen konoidem – součástí apikálního komplexu válcovitého tvaru, polárním prstencem – mikrotubulární organizační centrum, z něhož vycházejí mikrotubuly zpevňující buňku, a dvěma sekrečními žlázami – rhoptrie a mikronémy. U zoitů se konoid nenachází. Zoiti se pohybují klouzavým pohybem, který je zajišťován aktin – myozinovým komplexem. V hostiteli jsou zoiti schopni vyhledávat cílové buňky hostitele a následně indukovat invaginaci povrchu buňky (Waller a Mcfadden 2005).

Další charakteristickou organelou kmene je apikoplast. Apikoplast je zbytek plastidu se čtyřmi membránami, jenž byl získán předkem apicomplex pohlcením červené řasy. V apikoplastu dochází k syntéze lipidů. Obsahuje kruhovitou molekulu DNA velkou asi 35 kB (Waller a Mcfadden 2005).

Rod *Leucocytozoon* spadá do třídy Haematozoa, řádu Haemosporida, čeledi Haemoproteidae, která je charakteristická produkcí pigmentu a absencí asexuálního množení v erythrocytech (Pineda-Catalan et al. 2013).

Do třídy Haematozoa spadají dva řády – Haemosporida a Piroplasmida. Hlavním rozdílem mezi těmito řády je zygota. U Haemosporid je zygota pohyblivá, která se mění v oocystu. Zygota Piroplasmid oocystu netvoří. *Leucocytozoon* je jedním ze zástupců řádu Haemosporida, čeleď Haemoproteidae. U této čeledi probíhá první merogonie v endotelových buňkách vnitřních orgánů. K dalším merogoniím může docházet v erythrocytech (Fallis a Bennett 1961, 1962, Eide a Fallis 1972).

#### 4.2.2.2 Životní cyklus rodu *Leucocytozoon*

*Leucocytozoon* má během životního cyklu tři rozmnožovací fáze – merogonii, gamogonii a sporogonii. Tyto fáze probíhají buď v jednom hostiteli, či v několika hostitelích. V případě rodu *Leucocytozoon* fáze probíhají ve dvou hostitelích – ve vektoru a v hlavním hostiteli (Dubey et al. 1998). Sporozoiti se během sání dostávají do hostitelských buněk, zde se z nich stávají meronti (schizonti), kteří se nachází v játrech, glomerulech ledvin, mozku a slezině. V játrech meronti infikují hepatocyty. Následně dochází k dělení jádra meronta. Během asexuálního množení v průběhu merogonie se z vícejaderného meronta stávají merozoiti, kteří mají pouze jedno jádro. Tito merozoiti napadají orgány další hostitelské buňky (O’Roke 1930, Eide a Fallis 1972).

Po několika či pouze po jedné merogonii následuje gamogonie. U rodu *Leucocytozoon* dochází v erytrocytech či v leukocytech k vývoji nezralých sexuálních stádií – gametocytů. Ty jsou nasáty muchničkou, kde dozrávají v samičí makrogamety a samčí mikrogamety. Samčí mikrogamety mohou mít až tři bičíky.

Mikrogamety a makrogamety kopulují, ze vzniklé zygoty se po obalení silným obalem stává oocysta, v níž může ještě dojít ke vzniku sporocysty. Do 12 hodin po pozření jsou z gametocytů tvořeny ookinety. Oocysta se nachází ve stěně střeva. V oocystě probíhá buněčné dělení a meióza, neboli sporogonie a vznikají tak sporozoiti, kteří hemolymfou migrují do slinných žláz muchničky. Při sání jsou následně přeneseny do obratlovčího hostitele. Sporozoitů je obvykle 30 až 35 (Fallis a Bennett 1961, Valkiūnas 2004).

*Leucocytozoon* napadá retikuloendotelový systém obratlovčího hostitele, jehož poškození probíhá velmi snadno a rychle, tím pádem se u ptačích hostitelů nevyskytují žádné vnější symptomy (Volkmar 1929). Navíc může parazit zabírat až polovinu jader hostitelských buněk (Fallis et al. 1974). Prepatentní perioda (doba od vstupu infekčního stádia parazita až po výskyt projevů onemocnění) je obvykle kolem 5 dní. U hostitele dochází mezi 9 – 15 dnem infekce k anémii a poškození tkání (Eide a Fallis 1972).

#### 4.2.2.3 *Leucocytozoon* v Evropě

V Evropě se vyskytuje několik druhů rodu *Leucocytozoon* u různých řádů ptáků. Studován byl například druh *Leucocytozoon toddi* parazitující například u čeledi sokolovitých (*Falconiformes*) častými hostiteli bývají káně lesní (*Buteo buteo*) a jestřábi (*Accipiter* spp) (Ashford et al. 1990, Valkiūnas et al. 2010). Mezi lety 1999 – 2000 byla ptákům rehabilitačních center v Německu odebrána krev k výzkumu ptačích hemosporidií.

Celých 11 % ptáků bylo pozitivních na výskyt hemosporidií v krvi. Bylo zjištěno, že největší prevalence se vyskytuje u dospělých ptáků. Konkrétně právě *L. toddi* byl nalezen v největším počtu u jestřábů. Nákaza způsobená tímto druhem *Leucocytozoon* nemá v hostiteli dlouhého trvání a ve většině případů je letální (Bennett et al. 1993, Krone et al. 2001).

Rod *Leucocytozoon* je častým parazitem nalézaným u dravců, parazitémie byla zaznamenána již u 16-ti denního jestřába či 17-ti denního káněte. Prevalence v různých letech a různých hostitelích byla mezi 1,9 - 100 %. Zajímavá je koinfekce s rodem *Trypanosoma*, detekovaná až u 4,8 % ptáků (Svobodová et al. 2015).

Druh *Leucocytozoon simondi*, typicky parazit hrabavých ptáků (*Galliformes*), v Evropě parazituje na husách, vrubozobí (*Anseriformes*). Způsobuje vysokou mortalitu svých hostitelů (Fallis a Bennett 1958). Po injikování parazita do husy byli sporozoiti detekováni v periferní krvi do 13 dnů. Pro Evropu charakteristickými vektory jsou *Simulium latipes* a *S. aureum* (Fries, 1924) (Fallis a Bennett 1958, Santiago-Alarcon et al. 2012).

Jak bylo již výše popsáno, dle studie z roku 1999, kdy probíhal výzkum na rehkách (*Phoenicurus phoenicurus*) ve Finsku v období mezi migrací a rozmnožováním. Data byla získávána z 53 jedinců rehků získaných odchytem do sítí v období migrace a z 69 jedinců chycených za pomoci hnízdních pastí během rozmnožovacího období. U jednoho reha z období rozmnožování se na zkoumaných jedincích rehků objevil druh *Leucocytozoon dubreuii*. Ve velkém množství pak byl objeven v krevním rozboru druh *L. shaartusicum* – 9% z celkového počtu rehků v době migrace. Vektory jsou *Simulium venum* a *Metacnephia lyra* (Rintamäki et al. 1999, Reeves et al. 2007)

Rod *Leucocytozoon* parazituje také na sovách (*Stigiformes*) a nejčastějším zástupcem je *Leucocytozoon ziemmani* (Krone et al. 2001). Gametocyty napadají erytrocyty hostitele, které jsou původně kulaté. Později jsou erytrocyty deformovány a jsou oválné. Jádro hostitelských buněk je rozloženo po většině obvodu gametocytu. Častými hostiteli jsou sýček obecný (*Athene noctua*) a výřeček malý (*Otus scops*) (Bennett et al. 1965, Fallis et al. 1974).

### 4.2.3 *Onchocerca*

#### 4.2.3.1 Obecná charakteristika a taxonomické zařazení rodu *Onchocerca*

Rod *Onchocerca* spadá do kmene parazitických hlístic (Nematoda), nadčeledi Filarioidea. Na rozdíl od předchozích parazitických rodů (*Trypanosoma* a *Leucocytozoon*) přenášených muchničkami, tento rod v Evropě parazituje převážně na savcích (Ramel 2017). Filarioidea



**Obr. 7: *Onchocerca*** (Stanford University 2017)

mají pouze parazitickou formu. Dospělci se mohou nacházet

v různých částech těla obratlovce – v nervovém systému, trávicím traktu, krevním systému a v dalších částech. Filárie mají kruhový průřez protáhlého nitřovitého těla. Typický je pohlavní dimorfismus vyznačující se většími rozměry samic oproti samcům. (Sychra 2012). Nervový systém je složen z hltanového prstence s nervovými větvemi a dorzálními a ventrálními provazci propojenými komisurami. Filárie mají velmi dobře vyvinutou trávicí soustavu.. Některé živiny mohou být dokonce přijímány povrchem těla. Parazitičtí zástupci nematod, jako například *Onchocerca volvulus* mají labia – pysky, které jsou mnohdy ozubené a některé druhy mají labia přeměněna v stomatostyl – stylet. Jedná se o strukturu, jež pomáhá penetrovat stěnu orgánů. Hlístice jsou gonochoristi, ovšem u některých druhů dochází k hermafroditismu (například druh *Phasmarhabditis hermaphrodita* parazitující na měkkýších) (Wilson et al. 2017), heterogonii (druh *Heterorhabditis bacteriophora*) (Poinar 1975) či partenogenezi (druh *Plectus parietinus*) (Lahl et al. 2006). *Onchocerca* jsou gonochoristi. Filarioidea mají čtyři larvální instary (L1 – L4), kdy právě stádium L3 je u rodu *Onchocerca* infekční (Horák a Mikeš 2007, Sychra 2012).

#### 4.2.3.2 Životní cyklus rodu *Onchocerca*

*Onchocerca* jsou živorodí (viviparní), líhnou se již v děloze samice. Larvy L1 jsou zvané mikrofilárie. Ty se dostávají během sání muchničky přes spodní pysk do jejího těla. Z hemocoelu muchničky mikrofilárie migrují do létacích svalů. Zde penetrují svalové buňky a vyvíjejí se v L2 dlouhé až 400 mikrometrů. Následně se z nich stávají infekční L3 larvy dlouhé 500 až 600 mikrometrů. Instar L3 migruje ze svalových buněk do proboscis.

Tento proces například u druhu *Onchocerca volvulus* trvá šest dní. Stádium L3 se v průběhu opětovného sání na savcích dostává do těla definitivního hostitele. V definitivním hostiteli putují do mízního řečiště, kde dospívají a dále se množí. Dochází ke vzniku velkého množství mikrofilárií. Přesné množství produkovaných mikrofilárií není známo, ovšem může jich být až 50 000 denně. Mikrofilárie migrují krví či kůží po těle hostitele odkud jsou nasáty vektorem - muchničkou (Nelson 1991, Horák a Mikeš 2007).

#### 4.2.3.3 *Onchocerca* v Evropě

Ve světě onchocerkózy způsobují velmi závažné onemocnění včetně nálezů u člověka. Lidské filariózy jsou závažným problémem zejména v oblastech Latinské Ameriky a Afriky. V Evropě nedochází k přenosu těchto parazitů na člověka. Hlavními hostiteli těchto onemocnění jsou savci, především domácí zvířata jako jsou psi, kočky, dobytek, ale také lesní zvěř (Eichler a Nelson 1971, Dohnal et al. 1990, Reh binder 1990, Grácio et al. 2015).

Onemocnění způsobené rodem *Onchocerca* se vyskytuje v severních oblastech Evropy, v roce 1990 byly nákazy přenášené krevsajícími členovci zkoumány v chovech sobů. V rámci této studie se zjistilo, že hlavním původcem filarióz u sobů je *Onchocerca tarsicola*. Charakteristickým místem výskytu *Onchocerca* jsou játra a ledviny a v menším množství případů napadají také srdeční svaly (Reh binder 1990). Onchocerkózy tak způsobují velké problémy v chovech sobů a tím pádem ekonomické ztráty, jelikož napadení jedinci musí být usmrceni. Ve volné přírodě se onchocerkózy rozšířily po celé Skandinávii díky dobré schopnosti letu muchniček a také kvůli migraci sobů (Reh binder 1990).

V roce 1981 Schulz - Key a Wenk studovali vektory *Onchocerca tarsicola*. Jsou jimi *Odagmia ornata* a *Prosimulium nigripes* (Schulz - Key a Wenk 1981). Parazitace rodem *Onchocerca* byla zkoumána u 300 jelenů lesních (*Cervus elaphus*) v lesích severního Německa. U 92 % jelenů byla nalezena *Onchocerca flexuosa*, vysokou prevalenci měl také druh *Onchocerca tarsicola*, 82 % pozitivních jedinců. Během sání na jelenech bylo odchyceno 385 muchniček *Odagmia ornata*, které byly vypitvány. 4 % z nich obsahovalo 55 infekčních stádií. Dále byl proveden výzkum u 200 muchniček sajících na uších jelenů. Pozitivně byly testovány na přítomnost parazitů ve 40 %. Na stejném vzorku sály muchničky *Prosimulium nigripes*. 20 samic tohoto druhu bylo odchyceno. Osm z nich sálo na jelenech lesních, dvě byly chyceny na uších jelenů, sedm z nich obsahovalo *Onchocerca tarsicola*. Na základě této studie byl hlavním vektorem *Onchocerca tarsicola* určen druh *Odagmia ornata* a sekundárním vektorem *Prosimulium nigripes* (Enderlein, 1925) (Schulz - Key a Wenk 1981).

Dalším velmi rozšířeným druhem *Onchocerca* je *O. lupi*. Tento druh se vyskytuje v USA, Iránu, Turecku, Tunisu, ale také v Evropě (Grácio et al. 2015). Nejčastěji se vyskytuje u psů, a dalších psovitých šelem, jako jsou vlci nebo lišky, u nichž dochází k rozvoji onemocnění (Sréter-Lancz et al. 2007). Druh *O. lupi* je jediným druhem *Onchocerca*, který se vyskytuje u psů. Infikovaní psi byli v Evropě nalezeni v Řecku a Maďarsku (Grácio et al. 2015). Mikrofilárie se v případě *O. lupi* nedostávají do krevního řečiště, ale zůstávají v kůži. Paraziti jsou lokalizováni v oblasti očí, kam se mikrofilárie dostávají putováním kůží (Sréter-Lancz et al. 2007, Komnenou et al. 2016). Akutní infekce se mimo jiné projevuje slzením, zánětem spojivek, světlolachostí a otoky (Sréter a Széll 2008, Grácio et al. 2015, Komnenou et al. 2016). Pro chronickou infekci jsou charakteristickými znaky podspojivkové granulomatózní uzliny a penetrace částí oka (Komnenou et al. 2016). Prokázanými vektory tohoto druhu *Onchocerca* jsou *Simulium velutinum*, *S. reptans* a *S. pseudoequinum* (Sréter-Lancz et al. 2007, Sréter and Széll 2008).

*Onchocerca lupi* může parazitovat také u skotu, ovšem častěji se zde objevuje druh *O. gutturosa* (Grácio et al. 2015). Tento druh byl nalezen již na většině kontinentů - v Evropě, Asii, Austrálii, Africe a Severní a Jižní Americe (Eichler a Nelson 1971). Typickými vektory *O. gutturosa* jsou v Evropě například *Simulium cryophylum* (Rubtsov, 1959), *S. latinum* (Rubzov, 1962), *S. aureum*, *S. equinum* (Linnaeus, 1758), *S. pseudequinum*, *S. ornatum*, *S. monticola* (Friederichs, 1920) a další druhy (Eichler a Nelson 1971). Muchničky sají primárně na břicho skotu. Dospělí hlísti se nejvíce vyskytují v oblasti sleziny či bachoru. *Onchocerca gutturosa* se může přenášet také na krysy, u nichž mikrofilárie cestují do distálních částí uší a nosu (Eichler a Nelson 1971).

Na skotu také velmi často parazituje *Onchocerca lienalis*. Vektorem tohoto parazita je nejčastěji *Simulium ornatum* (Dohnal et al. 1990).

V Evropě se vyskytují také další druhy rodu *Onchocerca*, které jsou přenášeny jiným krevsajícím hmyzem, například tiplíky. Jedním z takových druhů je *Onchocerca jakutensis*, parazitující v jelenech lesních. (Bosch et al. 2016).

## Závěr

Cílem bakalářské práce bylo v rámci literární rešerše shrnout dostupné informace o parazitech přenášených muchničkami v Evropě. V rámci dvoukřídlého hmyzu jsou muchničky lehce opomíjenou skupinou, jelikož nefigurují jako přenašeči medicínsky významných onemocnění.

Tři hlavní parazitické rody přenášené muchničkami jsou *Trypanosoma*, *Leucocytozoon* a *Onchocerca*. *Trypanosoma* a *Onchocerca* jsou celosvětově známí jako původci velmi závažných onemocnění hlavně člověka. V Evropě však nedochází k jejich přenosu na lidi, ale velmi často jsou nakažena zvířata.

V případě muchničkami přenášených zástupců z rodu *Trypanosoma* jsou hostitelé ptáci. Zástupci *Trypanosoma avium* komplexu parazitující na dravcích, pěvcích a dalších ptácích včetně sov po celé Evropě včetně České republiky. Tato nákaza však není pro ptačí hostitele patogenní. Jedním z vektorů *Trypanosoma avium* je *Eusimulium latipes*.

Muchničky přenášejí také rod *Leucocytozoon*, který je na rozdíl od ptačích trypanosom pro hostitele často patogenní, může způsobovat vysokou mortalitu svých hostitelů, kterými jsou opět především ptáci. Nejvíce rozšířeným druhem je *Leucocytozoon simondi* přenášený druhem *Simulium latipes*. Hlavními hostiteli v České republice jsou husy. *Leucocytozoon toddi* je také charakteristickým příkladem ptačích parazitů, nákaza je u většiny hostitelů letální.

Rod *Onchocerca* v Evropě parazituje na savcích, především na psech a skotu. Důležitým zástupcem je *Onchocerca lupi* působící onchocerkózu u psů. Tato filarióza se vyskytuje v oblasti očí a neléčí – li se, může dojít k oslepnutí postiženého zvířete.

Mimo parazitická protozoa a helminty přenášejí muchničky také viry. Pro Evropu je jediným rodem *Vesiculovirus* infikující skot, koně a prasata, jimž napadá dutinu ústní a u prasat rypák. Není však v Evropě příliš častý.

Muchničky jsou lehce opomíjeny, jelikož v mírném pásmu nepřenáší žádné medicínsky významné patogeny, nejsou příliš studovanými vektory. V Evropě jsou potvrzeny jako přenašeči ptačích trypanosom, ovšem je otázkou, zda mohou být případně zapojeny do přenosu i jiné druhů, jako jsou trypanosomy savcí či plazí, které se na našem území také vyskytují.



Byť muchničky v Evropě nepřenáší žádné onemocnění lidí, není jisté, zdali tomu tak bude i do budoucna. Z důvodu globálních změn, oteplování a rozvoje transportu dochází k rozšiřování vektorů a jimi přenášených parazitů do míst, kde se nikdy nevyskytovali či se vyskytovali v dávné minulosti. Typickým příkladem takového rozšíření jsou komáři, přenášející virus Zika, který se rozšířil z několika ohnisek v Africe do dalších částí světa. Také například onchocerkóza byla původně jen v Africe a postupně se začala rozšiřovat do tropických oblastí Jižní a Střední Ameriky. Je tedy možné spolu s globálními změnami klimatu, rozvoji transportu a celkové globalizaci, že se onchocerkóza a další nákazy přenášené nejen muchničkami budou šířit do nových lokalit.

## Zdroje

- Adler, P. H., a R. W. Crosskey. 2015.** World Blackflies (Diptera: Simuliidae): A Comprehensive Revision Of The Taxonomic And Geographical Inventory. <http://www.clemson.edu/cafls/biomia/pdfs/blackflyinventory.pdf>. 1–126.
- Ashford, R. W., I. Wyllie, a I. Newton. 1990.** *Leucocytozoon toddi* in British sparrowhawks *Accipiter nisus*: observations on the dynamics of infection. J. Nat. Hist. 24: 1101–1107.
- Baker, J. R. 1956.** Studies on *Trypanosoma avium* Danilewsky 1885 III. Life Cycle in vertebrate and invertebrate hosts. Parasitology. 46: 321–334.
- Bennett, G. F., P. C. C. Garnham, a A. M. Fallis. 1965.** On The Status Of The Genera *Leucocytozoon* Ziemann, 1898 And *Haemoproteus* Kruse, 1890 (Haemosporidiida: Leucocytozoidae And Haemoproteidae). Can. J. Zool. 43: 927–932.
- Bennett, G. F., M. A. Peirce, a R. W. Ashford. 1993.** Avian Haematozoa: mortality and pathogenicity. J. Nat. Hist. 27: 993–1001.
- Bosch, F., R. Manzanell, a A. Mathis. 2016.** First description of *Onchocerca jakutensis* (Nematoda: Filarioidea) in red deer (*Cervus elaphus*) in Switzerland. Int. J. Parasitol. Parasites Wildl. 5: 192–7.
- Brúderová, T., a M. Kúdela. 2014.** Muchničky - trapiči i ohrožené druhy. Nakl. Acad. SSČ AV ČR, v. v. i. 244–246.
- Budaeva, I. A., a L. N. Khitsova. 2010.** The Structure of the Fauna and Life Cycles of Black Flies (Diptera, Simuliidae) in Streams of the Forest-Steppe in Central Russia. Entomol. Rev. 90: 13–8738.
- Cambefort, Y. 2008.** Knowledge of Diptera in France from the beginning to the early twentieth century. Parassitologia. 50: 173–175.
- Cavalier-Smith, T. 2016.** Higher classification and phylogeny of Euglenozoa. Eur. J. Protistol. 56: 250–276.
- Crosskey, R. W., a J. B. Davies. 2006.** The British Simuliid Group - An Historical Sketch. Acta Entomol. serbica, Suppl. 11: 11–17.

- Cupp, E. W., a M. S. Cupp. 1997.** Black Fly (Diptera: Simuliidae) Salivary Secretions: Importance in Vector Competence and Disease. *J. Med. Entomol.* 34: 87–94.
- Cupp, M. S., E. W. Cupp, J. O. Ochoa-A, a J. K. Moulton. 1995.** Salivary apyrase in New World blackflies (Diptera: Simuliidae) and its relationship to onchocerciasis vector status. *Med. Vet. Entomol.* 9: 325–30.
- Čepička, I., J. Lukeš, a J. Vávra. 2007.** Protozoologie, s. 50–137. *In* Volf, P., Horák, P. (ed.), *Paraziti a jejich Biol.* Triton.
- Černý, O., J. Votýpka, a M. Svobodová. 2011.** Spatial feeding preferences of ornithophilic mosquitoes, blackflies and biting midges. *Med. Vet. Entomol.* 25: 104–108.
- Davies, J. B. 1994.** Sixty Years of Onchocerciasis Vector Control: A Chronological Summary with Comments on Eradication, Reinvasion, and Insecticide Resistance. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 23–45.
- Davies, L., a C. D. Smith. 1958.** The Distribution and Growth of *Prosimulium* Larvae (Diptera: Simuliidae) in Hill Streams in Northern England. *Source J. Anim. Ecol.* 27: 335–348.
- Dohnal, J., J. Blinn, G. Wahl, a H. Schulz-key. 1990.** Distribution of microfilariae of *Onchocerca lienalis* and *Onchocerca gutturosa* in the Skin of cattle in Germany and their development in *Simulium ornatum* and *Culicoides nubeculosus* following artificial infestation. *Vet. Parasitol.* 36: 325–332.
- Dubey, J. P., D. S. Lindsay, a C. A. Speer. 1998.** Structures of *Toxoplasma gondii* tachyzoites, bradyzoites, and sporozoites and biology and development of tissue cysts. *Clin. Microbiol. Rev.* 11: 267–99.
- Eide, A., a A. M. Fallis. 1972.** Experimental Studies of the Life Cycle of *Leucocytozoon simondi* in Ducks in Norway\*. *J. Protozool.* 19: 414–416.
- Eichler, D. A., a G. S. Nelson. 1971.** Studies on *Onchocerca gutturosa* (Neumann, 1910) and its Development in *Simulium ornatum* (Meigen, 1818). *J. Helminthol.* 245–258.
- Fallis, A. M., a G. F. Bennett. 1958.** Transmission Of *Leucocytozoon Bonasae* Clarke To Ruffed Grouse (*Bonasa Umbellus L.*) By The Black Flies *Simulium Latipes* Mg. And *Simulium Aureum* Fries. *Can. J. Zool.* 36: 533–539.

- Fallis, A. M., a G. F. Bennett. 1961.** Sporogony of *Leucocytozoon* and *Haemoproteus* in Simuliids and Ceratopogonids and a revised classification of the Haemosporidiida. Can. J. Zool. 39: 215–228.
- Fallis, A. M., a G. F. Bennett. 1962.** Observations on the sporogony of *Leucocytozoon mirandae*, *L. Bonasae*, and *L. Fringillinarum* (Sporozoa: Leucocytozoidae. Can. J. Zool. 40: 395–400.
- Fallis, A. M., S. S. Desser, a R. A. Khan. 1974.** On Species of *Leucocytozoon*. Adv. Parasitol. 12: 1–67.
- Farkas, J. 1984.** Simuliosis. Analysis of dermatological manifestations following blackfly (Simuliidae) bites as observed in the years 1981-1983 in Bratislava (Czechoslovakia). Derm. Beruf Umwelt. 32: 171–3.
- Figueiró, R., a L. H. Gil-Azevedo. 2010.** the Role of Neotropical Blackflies (Diptera: Simuliidae) As Vectors of the Onchocerciasis: a Short Overview of the Ecology Behind the Disease. Oecologia Aust. 14: 745–755.
- Grácio, A. J. S., J. Richter, A. T. Komnenou, a M. A. Grácio. 2015.** Onchocerciasis caused by *Onchocerca lupi*: an emerging zoonotic infection. Systematic review. Parasitol. Res. 114: 2401–2413.
- Harro, R., a R. Stohler. 1961.** Miscellanea : The peritrophic membrane of blood sucking diptera in relation to their role as vectors of blood parasites The Peritrophic Membrane of Rlood Sucking Diptera in Relation to their Role as Vectors of Blood Parasites .\*. Acta Trop. 3: 263–266.
- Hoare, C. A., a F. G. Wallace. 1966.** Developmental Stages of Trypanosomatid Flagellates: a New Terminology. Nature. 212: 1385–1386.
- Hoffman, D. R. 2013.** Biting Insect and Tick Allergens, s. 257–266. In Lockey, R.F., Bukantz, S.C., Bousquet, J. (ed.), Allergens Allerg. Immunother. CRC Press.
- Hogenhout, S. A., M. G. Redinbaugh, a E.-D. Ammar. 2003.** Plant and animal rhabdovirus host range: a bug’s view. Trends Microbiol. 11: 264–271.
- Horák, P., a L. Mikeš. 2007.** Helminthologie, s. 138–231. In Volf, P., Horák, P. (ed.), Paraziti a jejich Biol. Triton, Praha.

- Humble, W. 2013.** Dogs & River Blindness – AZ Dept. of Health Services Director’s Blog. (<http://directorsblog.health.azdhs.gov/dogs-river-blindness/>).
- Chvála, M. 1980.** Čeled’ Simuliidae - Muchničkovití, s. 142–281. *In* Fauna ČSSR. Academia, Praha.
- Jedlička, L., J. Knoz, a V. Stloukalová. 2009.** Checklist of Diptera of the Czech Republic and Slovakia. Comenius Univ. (<http://www.edvis.sk/diptera2009/families/simuliidae.htm>).
- Knoz, J., a A. Tóthová. 2008.** Muchničkovití (Diptera: Simuliidae) Jizerských hor a Frýdlantska Simuliidae (Diptera) of the Jizerské hory Mts and Frýdlant region (northern Bohemia, Czech Republic). *Sborník Sev. Muzea, Přírodní Vědy, Lib.* 26: 173–180.
- Kommenou, A. T., A. L. N. Thomas, E. Papadopoulos, a A. F. Koutinas. 2016.** Intraocular localization of *Onchocerca lupi* adult worm in a dog with anterior uveitis: A case report. *Vet. Ophthalmol.* 19: 245–249.
- Krone, O., J. Priemer, J. Streich, P. Sömmer, T. Langgemach, a O. Lessow. 2001.** Haemosporida of Birds of Prey and Owls from Germany. *Acta Protozool.* 40: 281–289.
- Kučera, J. 1982.** Blood Parasites Of Birds In Central Europe. *Folia Parasitol. (Praha).* 29: 107–113.
- Kučera, J. 1983.** Incidence and some ecological aspects of Avian Trypanosomes in Czechoslovakia. *Folia Parasitol. (Praha).* 30: 209–222.
- Kuzmin, I. V., I. S. Novella, R. G. Dietzgen, A. Padhi, a C. E. Rupprecht. 2009.** The rhabdoviruses: Biodiversity, phylogenetics, and evolution. *Infect. Genet. Evol.* 9: 541–553.
- Lahl, V., B. Sadler, a E. Schierenberg. 2006.** Egg development in parthenogenetic nematodes: Variations in meiosis and axis formation. *Int. J. Dev. Biol.* 50: 393–398.
- Laird, M., M. Colbo, J. Finney, J. Mokry, a A. Undeen. 1980.** Pathogens of Simuliidae (BLACKFLIES). *Bull. World Health Organ.* 58: 105–124.

- Lukes, J., D. L. Guilbride, J. Votýpka, A. Zíková, R. Benne, a P. T. Englund. 2002.**  
Kinetoplast DNA network: evolution of an improbable structure. *Eukaryot. Cell.* 1: 495–502.
- Lukeš, J., a J. Votýpka. 2000.** *Trypanosoma avium*: Novel Features of the Kinetoplast Structure. *Exp. Parasitol.* 96: 178–181.
- Maddison, D. 2017.** Simuliidae - Black Flies. Dep. Biol. Sci. Univ. Alberta.  
(<http://www.biology.ualberta.ca/craig.hp/simuliid/simul.hp>).
- Malmqvist, B. 1994.** Preimaginal blackflies and their predators in central Scandinavian lake outlet stream. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 245–255.
- Miall, L. C. 1912.** The Natural History of Aquatic Insects.
- Molyneux, D. H., S. L. Croft, a D. R. Lavin. 1981.** Studies on the host-parasite relationships of *Leptomonas* species (Protozoa: Kinetoplastida) of Siphonaptera. *J. Nat. Hist.* 15: 395–406.
- Nelson, G. S. 1991.** Human onchocerciasis: notes on the history, the parasite and the life cycle. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 85: 83–95.
- O’Roke, E. C. 1930.** The Incidence, Pathogenicity and Transmission of *Leucocytozoon anatis* of Ducks. *J. Parasitol.* 17: 112.
- Obenberger, J. 1964.** Entomologie, 5th ed. Přírodovědecké nakladatelství.
- Ogo, L. Y., L. To, J.-M. Hougard, B. A. Boatin, a T. R. Unnasch. 1999.** Sporogony Of *Leucocytozoon* And *Haemoproteus* In Simuliids And Ceratopogonids And A Revised Classification Of The Haemosporidiida. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 60: 124–128.
- Overath, P., J. Ruoff, Y.-D. Stierhof, J. Haag, H. Tichy, I. Dyková, a J. Lom. 1998.**  
Cultivation of bloodstream forms of *Trypanosoma carassii* , a common parasite of freshwater fish. *Parasitol. Res.* 84: 343–347.
- Pineda-Catalan, O., S. L. Perkins, M. A. Peirce, R. Engstrand, C. Garcia-Davila, M. Pinedo-Vasquez, a A. A. Aguirre. 2013.** Revision of Hemoproteid Genera and Description and Redescription of Two Species of Chelonian Hemoproteid Parasites. *J. Parasitol.* 99: 1089–1098.

- Poinar, G. O. 1975.** Description and Biology of a New Insect Parasitic Rhabditoid, *Heterorhabditis Bacteriophora* N. Gen., N. Sp. (Rhabditida; Heterorhabditidae N. Fam.). *Nematologica*. 21: 463–470.
- Porter, A. 1909.** The Morphology and Life-history of *Crithidia gerridis*, as found in the British Water-Bug, *Gerris paludum*. *Parasitology*. 2: 348.
- Ramel, G. 2017.** The Nematodes (Phylum Nematoda). (<http://www.earthlife.net/inverts/nematoda.html>).
- Reeves, W. K., P. H. Adler, O. Rätti, B. Malmqvist, a D. Strasevicius. 2007.** Molecular Detection of *Trypanosoma* ( Kinetoplastida : Trypanosomatidae ) in Black Flies ( Diptera : Simuliidae ) in Black Flies ( Diptera : Simuliidae ). *Comp. Parasitol.* 74: 171–175.
- Rehbinder, C. 1990.** Some vector borne parasites in Swedish reindeer (*Rangifer tarandus tarandus L*). *Rangifer*. 2: 67–73.
- Richards, F. O., B. Boatin, M. Sauerbrey, a A. Sékétéli. 2001.** Control of onchocerciasis today: Status and challenges. *Trends Parasitol.* 17: 558–563.
- Rintamäki, P. T., E. Huhta, J. Jokimäki, a D. Squires-Parsons. 1999.** Leucocytozoonosis and trypanosomiasis in redstarts in Finland. *J. Wildl. Dis.* 35: 603–7.
- Rothfels, K. H. 1979.** Cytotaxonomy of Black Flies (Simuliidae). *Annu. Rev. Entomol.* 24: 507–539.
- Santiago-Alarcon, D., V. Palinauskas, a H. M. Schaefer. 2012.** Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87: 928–964.
- Sehgal, R. N. M., A. C. Hull, N. L. Anderson, G. Valkiūnas, M. J. Markovets, S. Kawamura, a L. a Tell. 2006.** Evidence for cryptic speciation of *Leucocytozoon* spp. (Haemosporida, Leucocytozoidae) in diurnal raptors. *J. Parasitol.* 92: 375–379.
- Scheder, C., a J. A. Waringer. 2002.** Distribution patterns and habitat characterization of Simuliidae (Insecta: Diptera) in a low-order sandstone stream (Weidlingbach, Lower Austria) 1. *Limnologia*. 32: 236–247.

- Schulz - Key, H., a P. Wenk. 1981.** The transmission of *Onchocerca tarsicolaa* (Filarioidea: Onchocercidae) by *Odagmia ornata* and *Prosimulium nigripes* (Diptera: Simuliidae). J. Helminthol. 161–166.
- Sréter-Lancz, Z., Z. Széll, a T. Sréter. 2007.** Molecular genetic comparison of *Onchocerca* sp. infecting dogs in Europe with other spirurid nematodes including *Onchocerca lienalis*. Vet. Parasitol. 148: 365–370.
- Sréter, T., a Z. Széll. 2008.** Onchocercosis: A newly recognized disease in dogs. Vet. Parasitol. 151: 1–13.
- Stanford University. 2017.** Mechanism of action.  
([http://web.stanford.edu/group/parasites/ParaSites2005/Ivermectin/mechanism of action.htm](http://web.stanford.edu/group/parasites/ParaSites2005/Ivermectin/mechanism_of_action.htm)).
- Svobodová, M., O. V Dolnik, I. Čepička, a J. Rádrová. 2017.** Biting midges (Ceratopogonidae) as vectors of avian trypanosomes. Parasit. Vectors. 10: 224.
- Svobodová, M., K. Weidinger, L. Peške, P. Volf, J. Votýpka, a P. Voříšek. 2015.** Trypanosomes and haemosporidia in the buzzard (*Buteo buteo*) and sparrowhawk (*Accipiter nisus*): factors affecting the prevalence of parasites. Parasitol. Res. 114: 551–560.
- Sychra, O. 2012.** Hlístice (Nematoda). Zool. pro veterinární Med.  
([http://www.zoologie.frasma.cz/mmp\\_0209\\_hlistice/hlistice.html](http://www.zoologie.frasma.cz/mmp_0209_hlistice/hlistice.html)).
- Valkiūnas, G. 2004.** Avian Malaria Parasites and other Haemosporidia. CRC Press.
- Valkiūnas, G., R. N. M. Sehgal, T. A. Iezhova, a A. C. Hull. 2010.** Identification of *Leucocytozoon toddi* Group (Haemosporida: Leucocytozoidae), with Remarks on the Species Taxonomy of Leucocytozoids. J. Parasitol. 96: 170–177.
- Vařejka, F., J. Smola, a O. Mráz. 1987.** Rhabdoviridae, s. 100–105. In Spec. veterinární Mikrobiol. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, Brno.
- Volf, P., a J. Votýpka. 2007.** Parazitičtí členovci (lékařská entomologie), s. 232–299. In Horák, P., Volf, P. (ed.), Paraziti a jejich Biol.



- Volkmar, F. 1929.** Observations on *Leucocytozoon smithi*; With Notes on Leucocytozoa in Other Poultry. J. Parasitol. 16: 24.
- Votýpka, J., M. Oborník, P. Volf, M. Svobodová, a J. Lukeš. 2002.** *Trypanosoma avium* of raptors ( Falconiformes ) : phylogeny and identification of vectors. Parasitology. 125: 253–263.
- Votýpka, J., a M. Svobodová. 2004.** *Trypanosoma avium* : experimental transmission from black flies to canaries. Parasitol Res. 92: 147–151.
- Votýpka, J., J. Szabová, J. Rádrová, L. Zídková, a M. Svobodová. 2012.** *Trypanosoma culicavium* sp. nov., an avian trypanosome transmitted by Culex mosquitoes. J. Syst. Evol. Microbiol. 62: 745–754.
- Waller, R. F., a G. I. Mcfadden. 2005.** The Apicoplast: A Review of the Derived Plastid of Apicomplexan Parasites. Curr. Issues Mol. Biol. 7: 57–80.
- Wilson, M., D. I. Shapiro -Ilan, a R. Gaugler. 2017.** *Phasmarhabditis hermaphrodita*. (<https://biocontrol.entomology.cornell.edu/pathogens/phasmarhabditis.php>).
- World Organisation for Animal Health. 2017.** Vesicular stomatitis. [www.oie.int/animal-health-in-the-world/](http://www.oie.int/animal-health-in-the-world/). ([http://www.oie.int/fileadmin/Home/eng/Animal\\_Health\\_in\\_the\\_World/docs/pdf/Disease\\_cards/VESICULAR\\_STOMATITIS.pdf](http://www.oie.int/fileadmin/Home/eng/Animal_Health_in_the_World/docs/pdf/Disease_cards/VESICULAR_STOMATITIS.pdf)).
- Yurchenko, V., R. Hobza, O. Benada, a J. Lukes. 1999.** *Trypanosoma avium*: Large Minicircles in the Kinetoplast DNA. Exp. Parasitol. 92: 215–218.
- Zídková, L., I. Cepicka, J. Szabová, a M. Svobodová. 2012.** Biodiversity of avian trypanosomes. Infect. Genet. Evol. 12: 102–112.