

## Parazitické hlístice plžů

Nepřiliš přátelské vztahy hlístic (Nematoda) a měkkýšů (Mollusca), přesněji řečeno plžů (Gastropoda), trvají miliony let. V současné době známe více než sto druhů hlístic využívajících plže jako definitivní hostitele nebo mezihostitele. Mezi nimi nalézáme co do počtu druhů dvě dominantní skupiny – řád měchovci (Strongylida), parazitující u plžů převážně jako mezihostitelé, a řád hádata (Rhabditida), kterému slouží hlavně jako definitivní hostitelé. Vedle těchto dvou skupin ale můžeme v plžích najít i zástupce několika dalších řádů, jako jsou škrkavice (Ascaridida), spirury (Spirurida) nebo strunice (Mermithida). S několika vybranými zástupci a stručně s teorií vzniku parazitismu hlístic u měkkýšů se seznámíme v následujícím článku.

Plži jsou, zdá se, pro hlístice nesmírně vítanými objekty. Podle současných znalostí vznikl parazitický vztah mezi hlísticemi a měkkýši v průběhu jejich evoluce několikrát nezávisle na sobě (možná až čtyřikrát). První hlístice se pravděpodobně objevily někdy ke konci starohor (neoproterozoikum), tedy dříve, než přišli na svět měkkýši (kambrium). Prvními nebo jedněmi z prvních hlístic parazitujících v měkkýších byly nejspíše strunice, které také představují jednu z nejstarších skupin hlístic vůbec (tyto údaje se opírají především o fylogenetické studie; nejstarší fosilní nálezy strunic z pryskyřic mají asi 140 milionů let). Tento vztah se mohl (Grewal a kol. 2003, obr. 5) vyvinout někdy krátce po kambrické explozi – náhlém vzniku množství nových mnohobuněčných organismů patrném z fosilního záznamu. Podle některých autorů se nejdříve hlístice naučily parazitovat v měkkýších, a teprve později ve členovcích, přičemž předkem těchto parazitů mohla být archaická forma volně žijící hlístice podobná dnešním rodům *Alloionema* nebo *Pellioiditis*. Teorii, že předkem současných hlístic, které využívají plže jako definitivní hostitele, je volně žijící hádďe, podporuje mimo jiné

skutečnost, že jde o bakteriofágy schopné vytvářet invazní larvy a udržovat si jak parazitický, tak volný způsob života.

Obecně vzato vytvářejí hlístice s plži tři typy asociací. V té první je plž paratenickým hostitelem, ve druhé mezihostitelem a ve třetím typu asociace definitivním hostitelem. Paratenický hostitel slouží hlístici pouze jako prostředek jak se dostat k definitivnímu hostiteli, přičemž parazit v něm neprodělává žádný vývoj. Příkladem takového vztahu může být spirura krevnatka úhoří (*Anguillicola crassus*), jejíž larvy třetího instaru (L3) využívají vodní plže plovatky (čeleď Lymnaeidae) pro dopravu k definitivnímu hostiteli – úhořům rodu *Anguilla*.

Mezihostitelem je takový organismus, v němž hlístice prodělá část vývoje a její další vývoj probíhá již v definitivním hostiteli. Obvykle mezihostitele napadne invazní stadium (nejčastěji larva prvního instaru L1), které se vyvíjí do stadia infekčního, jehož cílem je obratlovec, který pozdě nakaženého mezihostitele. Stejně jako v předchozím případě jde o strategii typickou pro parazity obratlovců. Příkladem může být měchovec plicnívkou ovčí (*Muellerius capillaris*), plicní parazit ovčí,

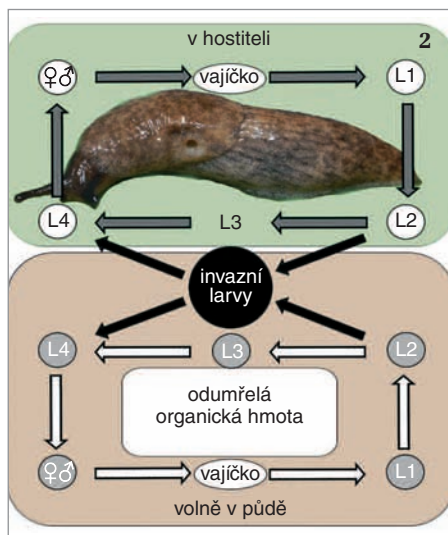
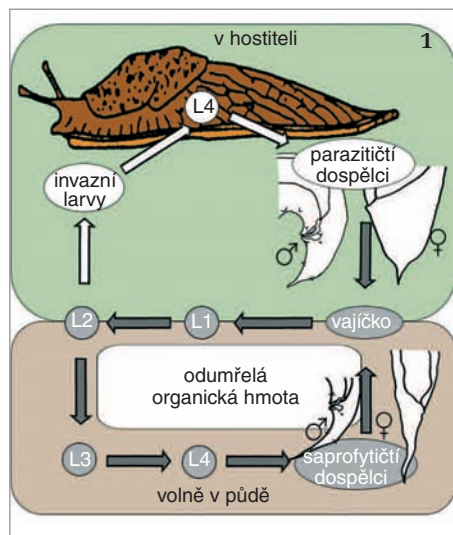
jenž jako mezihostitele využívá nejrůznější plže vyskytující se na loukách a pastvinách. Podobnou situaci známe u hádďe čeledi Angiostomatidae, a to druhu *Angiostoma limacis*. Jeho finálním hostitelem jsou mloci a mezihostitelem plzáci (Ariionidae) a slimáci (Limacidae).

Definitivním hostitelem je pak takový plž, v němž parazitická hlístice dokončí svůj životní cyklus. Tyto hlístice si můžeme dále rozdělit na tři skupiny. Zástupci té první mají parazitické larvy a volně žijící dospělé. Příkladem mohou být strunice *Mermis nigrescens* (obr. 3, napadá častěji hmyz, viz Živa 2014, 4: 176–179) nebo *M. albicans*, které usmrtí hostitele ve chvíli, kdy ho opouštějí. Ale patří sem i hádďe *Alloionema appendiculatum* (viz obr. na 3. str. obálky), jeden ze dvou rodů čeledi Alloionematidae. Druhou skupinu tvoří hlístice, které sice v hostiteli celý životní cyklus dokončí, ale nikdy ho nezabíjejí – sem řadíme mnoho druhů, jako např. hádďata *Agfa flexilis*, *Rhabditis axei* nebo *Hugotdiplogaster neozelandia*. Poslední třetí, z pohledu využití člověkem nejzajímavější skupinu tvoří hlístice způsobující významnou mortalitu svých hostitelů. Jejich význam tkví především v tom, že se dají použít v rámci biologické ochrany rostlin proti „škůdcům“. Takových druhů ale mnoho známých není, náležejí mezi ně např. *Phasmarhabditis hermaphrodita* (obr. 2 a 4, Živa 2012, 1: 10–13), *P. neopapillosa*, *P. papillosa* nebo třeba *Daubaylia potomaca*.

Vliv parazitických hlístic na měkkýše bohužel nikdy nebyl příliš detailně studován. Výjimkou tvoří tři druhy – hádďata *P. hermaphrodita*, *A. appendiculatum* a do jisté míry škrkavice *Nemhelix bakeri*. První dva dovedou za jistých okolností hostiteli přivodit smrt, třetí má prokazatelně negativní vliv na produkci vajíček hlemýžďů (viz dále). Několik studií proběhlo s cílem zjistit něco o směsných infekcích dvěma a více druhy hlístic. Vliv směsných infekcí na mortalitu, plodnost nebo fitness však nikdy spolehlivě prokázán nebyl, nicméně díky těmto výzkumům známe fenomén, kdy plž infikovaný běžným parazitem (např. *A. appendiculatum*) je, jako mezihostitel, odolnější vůči vývojovým stadiím hospodářsky významných parazitů (např. plicnívkou ovčí). Přítomnost běžných parazitů plžů na lokalitách by tak mohla ovlivňovat výskyt hospodářsky významných parazitů.

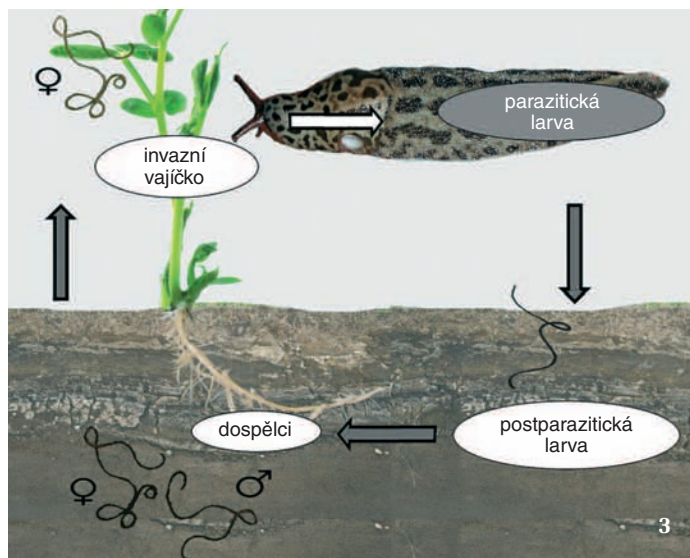
### Biologie a ekologie

Malakoparazitické hlístice se nacházejí ve všech orgánech, tělní dutině i svalovině svých hostitelů. Infekce většinou probíhá penetrací svalovinou nohy, orálně při konzumaci potravy, nebo se šíří pohlavně při páření. Životní cykly bývají velmi variabilní a značná část parazitů plžů je schopna



1 Životní cyklus hádďe *Alloionema appendiculatum* z čeledi Alloionematidae. L1–L4 ukazují larvy jednotlivých vývojových instarů, invazní larvy u parazitického cyklu L3. Blíže v textu

2 Životní cyklus hádďe *Phasmarhabditis hermaphrodita*, čeleď Rhabditidae. L1–L4 jsou larvy jednotlivých instarů, L3 invazní larvy.



v závislosti na podmínkách prostředí žít nejen jako paraziti, ale i jako saprofágové, nebo se uchylují k nekromenii (parazit zůstává v těle neaktivní a vývoj dokončí až po smrti hostitele využitím jeho těla jako živného substrátu).

Obecná biologie hlístic je dobře popsána a dostupná v mnoha člancích nebo knihách, a proto se zde zaměříme jen na několik zajímavých aspektů ze života parazitických hlístic plžů. Čtenář, když dočetl až sem, asi tuší, že většina malakoparazitických hlístic tráví alespoň část vývoje v půdě, kde se během svého života zdržuje i mnoho plžů, kteří tu v příhodných podmínkách mohou být napadeni. Protože však výjimka potvrzuje pravidlo, najdeme ji i zde, a ne jednu. Jako příklad můžeme uvést *Mermis nigrescens* nebo *Nemhelix bakeri*, jež svého hostitele nevyhledávají v půdě, ale vytvořily si poněkud odlišné strategie (viz dále). Nicméně hlístice infikující hostitele v půdě využívají k jejich nalezení důmyslné mechanismy. Plží se sice pohybují velmi pomalu, ale i tak jde pro nepatrné hlístice o závratnou rychlost, čili sledovat stopu kolem pohybujícího se plže by parazitovi příliš nepomohlo. Klíčem k vyřešení otázky, jak najít a infikovat hostitele, je pravděpodobně, alespoň u lépe prozkoumaných druhů (např. *A. appendiculatum* a *P. hermaphrodita*), chování hostitele. Ten totiž zanechává v prostředí různé stopy, např. vydechovaný oxid uhličitý nebo jiné těkavé látky, ale také sliz z povrchu těla, výkaly atd. Hlístice pak, a to bylo nejméně studii dobře zdokumentováno, na tyto látky reagují a jsou jimi přitahovány. Některé se dokonce dokáží na substrátu z výkalů hostitele rozmnožovat. Tato vlastnost jim dává velkou výhodu, neboť mnoho druhů plžů (např. plzáci rodu *Arion* nebo slimáčky rodu *Deroceras*) má tendenci shlukovat se ve větším počtu ve stále stejných úkrytech. Následkem toho jsou taková místa brzy znečištěna trusem i slizem, což představuje pro hlístice neodolatelné lákadlo. Hlístici pak už jen stačí místo lokalizovat pomocí smyslových orgánů a vydat se správným směrem. A pokud cestou odolá nepřízní prostředí i nástrahám v podobě nematofágických hub, roztočů, chvostoskoků a mnoha dalších nepřátel, bývá úspěšná, neboť do úkrytu se dříve či později

nějaký hostitel dostaví. Ovšem je třeba mít na paměti, že kdyby se zde vyskytovalo příliš koncentrované množství hlístic, dokáže je plž odhalit a místu se vyhnout. Až tak jednoduché to tedy parazit zase nemá.

Jak jsme už zmínili, nemalá část hlístic zaměřených na plže si stále drží dva životní cykly, parazitický a saprofágní. Typickým příkladem jsou zástupci čeledi Alloionematidae a Rhabditidae (např. rody *Phasmarhabditis*, *Caenorhabditis*, *Rhabditis*). Existuje však nějaký rozdíl mezi háďaty žijícími paraziticky a saprofytický? Samozřejmě ano, ale zdaleka ne tak zásadní, jak bychom čekali. Parazitické hlístice plžů v saprofágním cyklu bez ohledu na to, zda je substrát rostlinného nebo živočišného původu, a bez ohledu na jeho nutriční hodnotu vytvářejí invazní larvy, které se kvalitou neliší od těch vyprodukovaných v parazitickém cyklu. Jediný rozdíl nacházíme ve výrazně nižší počtu potomků u saprofágního cyklu. Nicméně jde o další adaptaci usnadňující dlouhodobé přežívání těchto druhů v neustále se měnícím prostředí.

#### Alloionematidae

Tato čeleď se sice skládá jen ze dvou rodů háďat, z nichž pouze jeden rod s jedním druhem (*Alloionema appendiculatum*) parazituje v plžích, ale i tak patří mezi nejběžněji se vyskytující parazity měkkýšů, obzvláště nahých plžů. Zbývající čtyři zástupci čeledi tvoří rod *Rhabditophanes*, což jsou volně žijící druhy, příležitostně asociované s hmyzem nebo jinými členovci. Čeleď Alloionematidae je sesterská čeleď háďata (Strongyloididae), která zahrnuje řadu významných endoparazitů člověka a jiných obratlovců, např. háďe střevní (*Strongyloides stercoralis*).

Druh *A. appendiculatum* (obr. 6 a 7) je kosmopolitní, běžný a téměř ve všech biotopech se vyskytující parazit mnoha druhů plžů. Poprvé byl izolován a popsán v Německu z těla plzáka černého (*Arion ater*). I tato hlístice byla vybavena do života hned třemi životními cykly – parazitickým, saprofágním a nekromenickým, mezi nimiž mohou jednotlivé generace přecházet.

Životní cyklus (obr. 1) vypadá tak, že invazní larvy (larva třetího instaru L3) se pohybují volně v půdním prostředí a vy-

3 Životní cyklus strunice *Mermis nigrescens* (Mermithidae).

Orig. V. Půža (obr. 1–3 a 5)

4 Slimáček sítkovaný (*Deroceras reticulatum*) pokrytý dospělci *P. hermaphrodita* několik dní po laboratorní infekci

5 Fylogenetický strom hlístic a vznik jejich parazitismu u plžů. Podle:

P. S. Grewal a kol. (2003), upravil V. Půža

6 Hlava s patrnými smyslovými papilami a ústním otvorem samice

háděte *A. appendiculatum*

7 Ocas se spikulami (pářící jehlice)

a smyslovými papilami saprofytického

samce *A. appendiculatum*

8 Invazní plzák španělský (*Arion vul-*

*garis*) je velmi odolný vůči nákaze větší-

nou parazitických hlístic. Jen několik

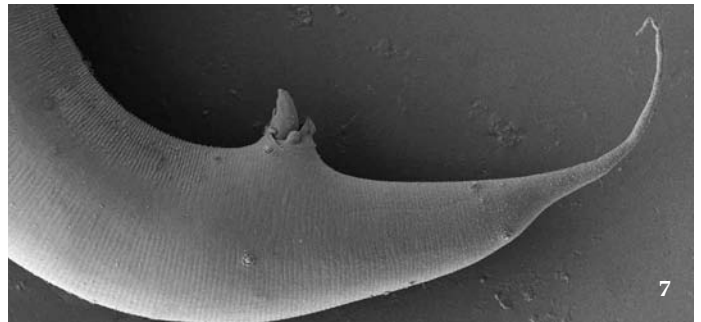
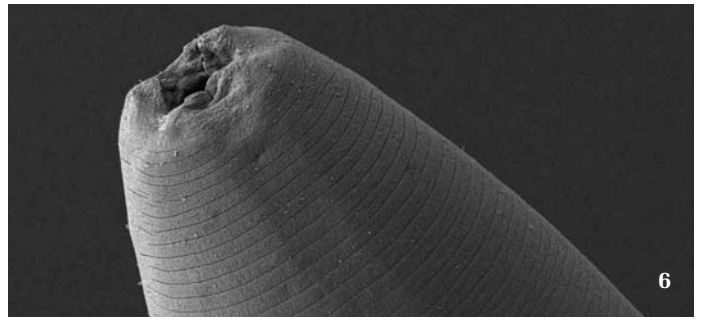
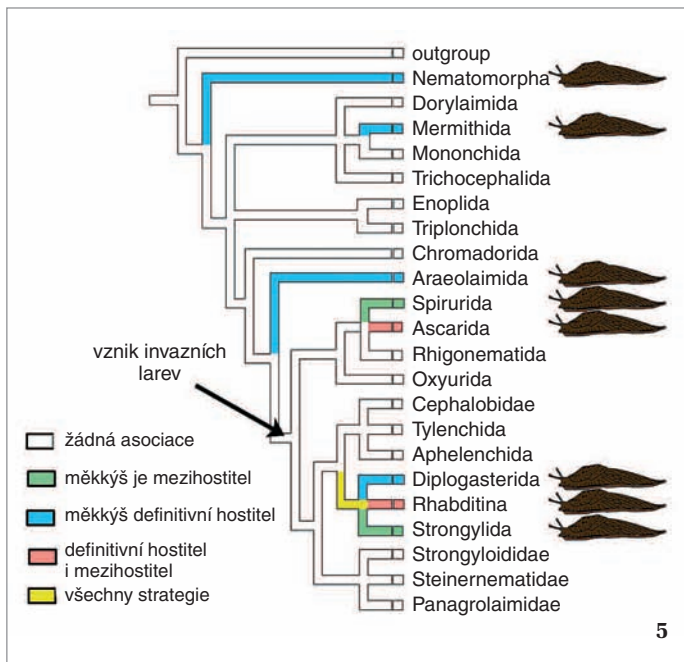
málo druhů, jako např. háďe *A. appendi-*

*culatum*, ho dokáže napadat v masovém

měřítku. Snímky: J. Nermuť

hledávají hostitele. Ve chvíli, kdy ho najdou, penetrují do svaloviny nohy a poté, co se svléknou do čtvrtého stadia (L4), zůstávají zapouzdřené ve svalovině plže, aniž by mu činili nějaké námi postřehnutelné problémy. Co přesně a proč se během této doby děje, nevíme. Jisté však je, že na konci sezony, kdy jsou plži dospělí, dosahují počty parazitů na jednoho hostitele až několika stovek jedinců (největší námi zaznamenaná nákaza činila bezmála 700 háďat v těle dospělého plzáka španělského – *A. vulgaris*, obr. 8). Jakmile hostitel zemře, nebo je-li oslaben či vystaven stresu (např. příliš vysoké vlhkosti prostředí), začnou se larvy čtvrtého stadia hromadně uvolňovat do okolí. To hostiteli nepřidá a háďe může přispět k jeho rychlému úhynu následkem stupňujícího se stresu nebo druhotných infekcí. Ihned po opuštění hostitele se larvy svlékají, dospívají a páří. Larvy prvního stadia, které se líhnou z nakladených vajíček, žijí volně v půdě a stejně jako ostatní volně žijící stadia se živí nejrůznějšími bakteriemi na rozkládající se organické hmotě. Potomstvo parazitické generace tedy zakládá volně žijící saprofágní formu, která může setrvat na vhodném organickém substrátu po mnoho generací. V naší laboratoři *A. appendiculatum* zůstává v neparazitické kultuře již 6 let beze známek degenerace. Vývoj volně žijící formy je rychlý. Celý životní





cyklus proběhne při teplotě 15 °C během pouhých čtyř dnů. Pokud při vývoji dojde k vyčerpání živného substrátu, promění se larvy třetího stadia do invazních larev, které nepřijímají potravu a jsou schopné v půdním prostředí přežít velmi dlouhou dobu. Během ní více či méně aktivně vyhledávají vhodné hostitele. Všechna stadia jsou bakteriofágní, výjimku pravděpodobně představují larvy L4 žijící uvnitř těla hostitele. Způsob jejich výživy není dosud objasněn. Jak jsme naznačili výše, tento druh se dokáže žít běžnými půdními bakteriemi, např. rody *Acinetobacter*, *Pseudomonas* nebo *Neisseria*, izolovanými v naší laboratoři přímo z těla hlístic.

K plžům, které *A. appendiculatum* napadá, patří slimáčkovití (Agriolimacidae), plzákovití, hlemýžďovití (Helicidae), vlahovkovití (Hygromiidae) i jantarkovití (Succineidae). Prevalence značně závisí na lokalitě a hostiteli a nabývá hodnot od nuly až po 100 %. Mezi nejméně napadáné druhy patří hlemýžďík kropenatý (*Cornu aspersum*). V přirozených podmínkách byla zaznamenána prevalence parazita u tohoto druhu pouze 0,01 %, zatímco u plzáků španělských je na některých lokalitách běžná stoprocentní parazitace. K takto vysoké míře napadení však dochází jen u plně dospělých jedinců na konci sezony v září a říjnu. Navzdory nízké parazitaci hlemýžďů v přírodních podmínkách se ve velkochovech pro kulinářské účely tento parazit vyskytuje běžně a někdy způsobuje nemalé škody. Podobně i v chovech plzáků pro experimentální účely občas dojde k výskytu a úhynům, způsobeným však spíše celkově nevhodnými podmínkami chovu (znečištění prostředí, značná vlhkost, velká hustota jedinců na omezené ploše, stáří a homogenita populace měkkýšů apod.) než vlivem parazita.

#### Čeď *Cosmocercidae*

Z hlediska možné ochrany zemědělských rostlin jsou kromě *A. appendiculatum* a *P. hermaphrodita* alespoň hypoteticky zajímavé ještě dva druhy hlístic. Oba patří mezi škrkavice z čeledi *Cosmocercidae* a jde o *Nemhelix bakeri* a *Cosmocercoides*

*dukae*. Ostatní druhy této čeledi obvykle parazitují na plazech a obojživelnících, podobně jako zástupci hádat čeledi *Agfidae*, kteří často infikují obratlovce poté, když ten pozře jimi infikovaného měkkýše.

Škrkavice *C. dukaе* obývá dýchací soustavu plicnatých plžů, samičky kladou larvy třetího instaru (L3), které opouštějí hostitele dýchacím otvorem, aby stejnou cestou infikovaly jiného. Tyto larvy jsou pak za určitých okolností zároveň schopny proniknout do rozmnožovací soustavy a infikovat vajíčka. Proto jsou líhnoucí se plži již nakaženi. Tak efektivní strategie významně přispívá k šíření parazita. Nicméně také snižuje plodnost hostitele. U čeledi hlemýžďovitých ji ovlivňuje rovněž výrazně *N. bakeri*, jeden z nejčastějších parazitů hlemýžďíka kropenatého. Hlístice obývá výhradně rozmnožovací soustavu a nakazí nové hostitele během páření při předávání spermatoforu. To tedy znamená, že nově vylíhlí jedinci jsou vždy parazita prostí.

Výzkum možností praktického využití těchto druhů v ochraně rostlin nebo pro omezení šíření invazních měkkýšů (např. plzáků španělského) je však teprve na začátku.

#### Ostatní hlístice

Mezi běžné, avšak pro měkkýše nepříliš nebezpečné avšak patří zástupci čeledi *Agfidae*, především kosmopolitní *Agfa flexilis* žijící v reprodukčních orgánech slimákovitých, slimáčkovitých, plzákovitých, zemounovitých (*Zonitidae*) a dalších.



Čeď *Rhabditidae* zahrnuje mnoho parazitů měkkýšů. Nejznámějším je bezesporu *Phasmarhabditis hermaphrodita*, komerčně dostupný „Slugkiller“, kterému jsme věnovali pozornost v jednom z minulých článků (zmiňovaná Živa 2012, 1). Dalšími parazity z této čeledi s podobným až identickým životním cyklem (obr. 2) jsou blízké příbuzné druhy *P. papillosa*, *P. neopapillosa* nebo někteří zástupci rodů *Rhabditis*, *Pellioditis*, *Pelodera*. Jde také o poměrně častou a celosvětově rozšířenou hlístici *Caenorhabditis briggsae*, blízké příbuznou známému modelovému organismu biologických výzkumů *C. elegans*. *C. briggsae* běžně žije v prostředí bohatém na rozkládající se organickou hmotu a bakterie, kde také příležitostně infikuje plže. Poslední čtyři jmenované rody však většinou nezpůsobují hostiteli žádné vážné újmy na zdraví.

O parazitech z čeledi strunicovitých (*Mermithidae*) jsme pojednali v minulém článku (viz Živa 2014, 4) a jelikož životní cyklus *Mermis nigrescens* (obr. 3) nebo *Hexameris albicans* je identický jak v případě napadení hmyzu, tak u plžů, odkážeme čtenáře na podrobnosti v předchozím příspěvku. Za zmínku ale stojí, že strunice využívají plže spíše jen jako příležitostně (fakultativní) hostitele a pokud mají možnost, upřednostní hmyz. Navzdory tomu bývají nálezy strunic v tělech plžů poměrně časté.

Parazitické hlístice měkkýšů jsou sice početnou, ale stále téměř neznámou skupinou organismů, která se do jisté míry podílí na regulaci populací plžů v přirozených podmínkách a občas lidem způsobí komplikace v chovech pro komerční nebo laboratorní účely. Kromě několika lépe prozkoumaných druhů o nich víme stále velmi málo. Nicméně v posledních letech se zájem odborné veřejnosti o tuto skupinu zvyšuje.

Vznik článku byl podpořen Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy, projekt KONTAKT II, LH12105.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.