

Kozák a kol., 2013

NEMOCI, PARAZITI A KOMENZÁLOVÉ RAKŮ

E. Kozubíková, I. Horká

9

Kozák a kol., 2013

NEMOCI, PARAZITI A KOMENZÁLOVÉ RAKŮ

E. Kozubíková, I. Horká

„Rak má mnoho vnějších i vnitřních nepřátel. Jsou to ryby, ptáci vodní, vydra, vodní myš a rejsek. I cizopasný červ *Branchiobdella* (v.t.), zevně na raku žijící, jemu škodí.“

Ottův slovník naučný, 1904

Raci mohou být napadáni širokou škálou parazitů a patogenů, ale žijí také ve vztazích komenzálních¹ či mutualistických². Některé organismy jsou specificky vázané na raky a není známo, že by dlouhodobě přeživaly bez těchto hostitelů. Naopak mnohé organismy jsou pouze příležitostnými parazity nebo komenzály a kromě raků obývají i další živočichy a substráty.

Někteří epibionti využívají krunýře raků pouze jako pevný podklad, na kterém se mohou více či méně pevně přichytit a získávat potravu filtrováním vody nebo konzumací biofilmů na povrchu těla raků. Příkladem může být třeba mlž slávička mnohotvárná *Dreissena polymorpha* (Ďuriš a kol., 2007), mechovky (Ďuriš a kol., 2006; obr. 9.1.), nárostoví prvoci (podkapitola 9.4.2.) či larvy pakomárů a chrostíků (Adámek a Řehulka, 2000).



Obr. 9.1. Mechovka plazivá (*Plumatella repens*) na rakovi pruhovaném (*Orconectes limosus*) z Labe u Hněvic (foto Z. Ďuriš).

¹ Vztah mezi dvěma organismy, který je pro jeden z nich výhodný a na druhý nemá pozitivní ani negativní vliv.

² Vztah mezi dvěma organismy, který je pro oba výhodný.

V mnoha případech však může být těžké stanovit hranici těchto vztahů, protože výsledek soužití raků a organismů, které je využívají jako prostor k životu, může značně záviset na okolních podmínkách a momentální odolnosti raků. V případě stresu, ať už je způsoben jakýmkoliv faktorem (viz rámeček), mohou být raci napadeni i organismy, které jim za běžných okolností nezpůsobují žádné potíže. Zvláště zranění jsou ideální vstupní branou potenciálních patogenů do těla raka.

Stresové faktory, které mohou negativně působit na raky:

Příliš nízká či vysoká teplota vody

Vysychání lokality

Nedostatek kyslíku ve vodě

Zákal vody

Zatížení prostředí toxickými a organickými látkami

Eutrofizace vody

Acidifikace prostředí

Nedostatek úkrytů

Predační tlak

Nedostatek vhodné potravy

Napadení parazity

Zranění

Patogenní organismy a paraziti vyskytující se u raků patří do různých systematických skupin. Jejich přehled podávají např. Edgerton a kol. (2002), Diéguez-Urbeondo a kol. (2006), Longshaw (2011) nebo v češtině Štambergová a kol. (2009). Jde o viry, bakterie, pravé houby a houbám podobné organismy, prvoky i drobné bezobratlé živočichy. Nejvýznačnějším z nich jsou níže věnovány samostatné podkapitoly. Špatná kondice raků či jejich úhyny však mohou být přímo způsobeny i jinými faktory prostředí, nejčastěji zhoršenou kvalitou vody.

U konkrétních nemocí či parazitóz jsou v jednotlivých podkapitolách obvykle zmiňovány jen příznaky, které jsou výraznějšího charakteru, protože chování a stav raků bývá často přes různé příčiny podobný (denní aktivita³, přítomnost raků mimo úkryty, nebo dokonce vylézání raků z vody, ztráta únikového reflexu, malátnost, poloha na boku či na zádech, úhyn jedinců či celých populací raků). Na těle raků se jako projev parazitace či následek zranění nebo nevyhovujících podmínek mohou objevovat také nejružnější skvrny a léze. Ty jsou taktéž často nespecifické a stejný nebo podobný projev může mít různé příčiny. V případě úhynů či špatné kondice raků je pro nalezení příčiny velmi důležité sledovat okolnosti takových situací. Pokud spolu s raky hynou i jiní vodní živočichové (např. ryby), raci se nacházejí v jednom okamžiku v podobném stavu a úhyn se šíří pouze po proudu (v případě úhynu v tocích), bude důvodem úhynu nejspíše náhlé zhoršení kvality vody. Když jsou ale nacházeni zdravě vypadající raci spolu s jedinci umírajícími či mrtvými, hynutí raků se časem šíří i proti proudu a ostatní vodní živočichové nejsou nijak ovlivněni, můžeme hledat příčinu úhynu spíše v nějakém infekčním onemocnění vázaném na raky. Samozřejmě ne vždy bude výše uvedené hrubé rozdělení zcela zjevné.

Na našem území není račím parazitům (a obecně pátrání po příčinách úhynů raků) věnována dostatečná pozornost a výzkum. Je proto často obtížné či nemožné zjistit, jestli se u nás některé z popisovaných nemocí vyskytují a jaký mají vliv na populace našich raků. Více se ví jen o račím moru (podkapitola 9.3.1.), který je studován na území České republiky v posledních osmi letech, a o potočnicích (podkapitola 9.5.6.). Potřeba dalšího výzkumu ohledně račích nemocí a úhynů je u nás proto více než nutná.

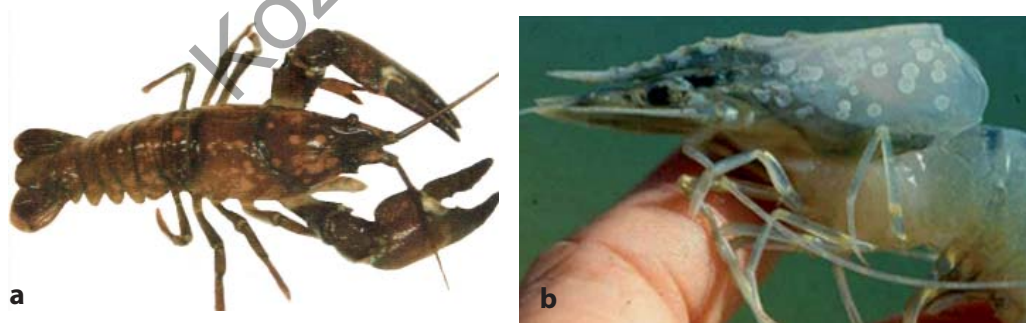
³ Nezaměnit s přirozenou denní aktivitou račích samců v období rozmnožování u našich původních raků. Denní aktivita ale také souvisí s druhem raka, např. rak pruhovaný vykazuje denní aktivitu ve větší míře i mimo období rozmnožování (Musil a kol., 2010).

9.1. VIROVÁ ONEMOCNĚNÍ

Raci mohou být napadáni virem z různých systematických skupin. Tyto viry jsou často nazvané podle druhu raka, u kterého jsou známy (viz níže), nebo příznaků, které způsobují. Některé viry byly zjištěny zatím jen u určitých druhů raků a pouze v některých geografických oblastech. Nemusí to ale vypovídat o jejich vysoké specifitě či endemismu, ale spíše o chybějícím výzkumu. Např. *Astacus astacus bacilliform virus* (AaBV) byl zatím zjištěn jen u raků říčních ve Finsku (Edgerton a kol., 1996), *Austropotamobius pallipes bacilliform virus* (ApBV) je znám z Francie a Velké Británie (Edgerton, 2003; Longshaw, 2011), několik různých typů virů bylo zjištěno u raků rodu *Cherax* v jejich chovech v Austrálii⁴ a v zemích, kam byli tito raci introdukováni pro akvakulturní účely (Longshaw, 2011).

U jiných virů je známo širší spektrum hostitelů. Např. viry z čeledi Birnaviridae jsou závažnými patogeny ryb a byl prokázán jejich přenos na raky a následně zpět na ryby (pokusy na pstruzích duhových, *Oncorhynchus mykiss*; Halder a Ahne, 1988). Další viry, jako například tzv. *spawner-isolated mortality virus* (SMV) nebo *white spot syndrom virus* (WSSV), napadají různé druhy korýšů (Owens a McElnea, 2000; Stentiford a kol., 2009) a mohou se mezi nimi přenášet (např. z krevet na raky; Longshaw, 2011). Virem WSSV bylo možné experimentálně nakazit několik druhů raků včetně raka říčního a signálního (Corbel a kol., 2001; Jiravanichpaisal a kol., 2004) a byl nalezen i ve volně žijících populacích raků červených v USA (Baumgartner a kol., 2009). Virus SMV byl zjištěn v racích rodu *Cherax* v Austrálii (Owens a McElnea, 2000). V ČR zatím viry napadající raky nebyly nalezeny, což však neznamená, že se zde nemohou vyskytovat.

Viry napadají buňky hostitele a využívají je k produkci nových virových částic. Napadení se může projevit změnami na buněčných jádrech a jejich zvětšením (Longshaw, 2011). Infekce obvykle není na racích rozpoznatelná bez mikroskopické techniky. WSSV však může způsobovat ohraničené světlejší či bílé skvrny („white spots“) na karapaxu, podle kterých je virus i pojmenován (obr. 9.2.a, 9.2.b). Tyto skvrny jsou způsobeny depozicí vápníku na spodní straně kutikuly napadených raků (Stentiford a kol., 2009). Pro některé typy virů byly vyvinuty detekční metody založené na analýze DNA pomocí polymerázové řetězové reakce (PCR) nebo *in situ* hybridizace.



Obr. 9.2. Rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) (a) a kreveta (*Penaeus monodon*) (b) s bílými skvrnami na karapaxu pravděpodobně způsobenými virem WSSV „White spot syndrom virus“ (foto P. Jiravanichpaisal, převzato z Diéguez-Uribeondo a kol., 2006).

⁴ Virové nákazy raků byly zatím nejvíce zkoumány právě v Austrálii, a to především v polointenzivních chovech raků rodu *Cherax*. Naopak z Evropy a Ameriky a obecně z volně žijících populací raků je o virových onemocněních dostupných mnohem méně informací (Diéguez-Uribeondo a kol., 2006).

K přenosu virů může dojít kontaktem nakažených korýšů či požíváním infikovaných raků při kanibalismu. Rizikovým faktorem v našich podmínkách je tedy vypouštění nepůvodních raků na nové lokality, teoreticky možný je však i přenos ze zmražených korýšů (např. krevet) určených ke konzumaci (Edgerton a kol., 2004; Diéguez-Uribeondo a kol., 2006).

Rozvoj infekce raků WSSV (a možná i jinými viry) souvisí s teplotou vody, v méně než 12 °C se WSSV nemnoží. Raci tak mohou fungovat za nižších teplot jako přenašeči viru. Při zvýšení teploty se ale onemocnění může rozvinout a způsobit úhyn (Jiravanichpaisal a kol., 2004). Vystavení raků inaktivovanému viru může zvýšit odolnost proti infekci WSSV (Longshaw, 2011).

Následky virových infekcí u raků se velmi liší. Některé viry (jako např. WSSV a SMV) jsou velmi agresivní a mají potenciál působit až 100% mortalitu raků a jiných korýšů v experimentálních podmínkách i chovech (např. Owens a McElnea, 2000; Edgerton, 2004). Dva zmíněné viry jsou postrachem zvláště pro chovy krevet (Flegel, 1997; Longshaw, 2011). V tomto odvětví mohou způsobovat velké ekonomické ztráty. Další viry jsou spojovány se zakrslým vzrůstem či občasným úhynem jedinců (Longshaw, 2011), u jiných virů byla naopak zjištěna pouze jejich přítomnost v racích bez zjevného onemocnění (např. AaBV).

9.2. BAKTERIÁLNÍ ONEMOCNĚNÍ

Bakterie jsou ve vodním prostředí téměř všudypřítomné a vyskytují se tedy i na racích. Běžné jsou na povrchu jejich těla, na žábřích, ve střevě a mohou být dokonce i ve větším množství přítomny v hemolymfě, aniž by raci vykazovali příznaky nemoci (Jones a Lawrence, 2001; Evans a Edgerton, 2002). Většina bakterií za běžných okolností nevyvolává onemocnění. V případě zhoršených podmínek nebo poranění však bakterie mohou způsobit léze na krunýři nebo i úhyn raků (Vey, 1986). Často se jedná o nespecifické příležitostné patogeny, proto zde nebudou detailně rozebírány. Z raků byly izolovány např. bakterie rodů *Acinetobacter*, *Aeromonas*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Corynebacterium*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, *Vibrio* a další (Longshaw, 2011). Zdá se, že vyšší potenciál způsobit onemocnění mají rody *Aeromonas* a *Vibrio*.

Existují však také výjimky, a to bakterie pro raky vysoce patogenní i za normálních okolností. Např. *Coxiella cheraxi* ze skupiny riketsií (jde o vnitrobuněčné parazity) byla příčinou vysoké mortality raků druhu *Cherax quadricarinatus* v komerčním chovu v Austrálii. Tato bakterie se šíří vodou a vstupuje do těla raka pravděpodobně přes žábry nebo se raci nakazí z konzumované potravy (Tan a Owens, 2000). Životní cyklus této bakterie není dostatečně prozkoumán a může zahrnovat i více hostitelů.

Infekce bakteriemi by však mohla ovlivňovat život raků i na jiných úrovních, než jsou úhyny jedinců či celých populací. U řady členovců (např. hmyzu, stejnonožců apod.) byly např. popsány změny v poměru pohlaví v populacích či jiné ovlivnění reprodukce následkem infekce bakteriemi rodů *Wolbachia* či *Spiroplasma*. Tyto bakterie mohou například indukovat partenogenezi či feminizaci nebo likvidovat jedince samčího pohlaví (Enigl a Schausberger, 2007). Zatím se však neví, zda se něco podobného děje i u raků.

9.3. MYKÓZY A PODOBNÁ ONEMOCNĚNÍ (OOMYCETY, PRAVÉ HOUBY, MIKROSPORIDIE)

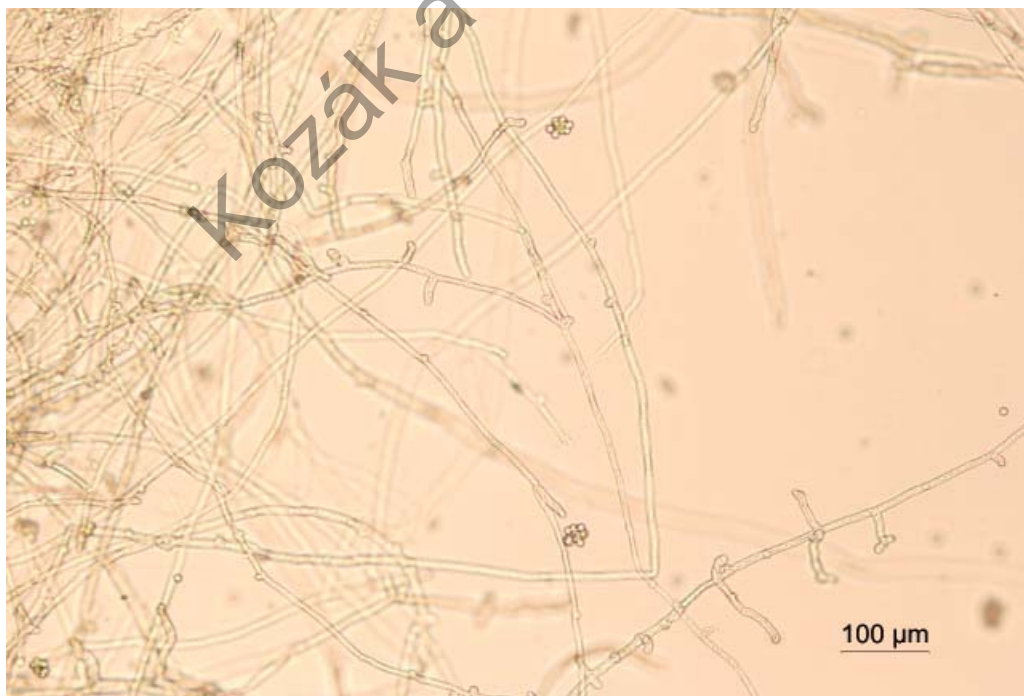
9.3.1. Račí mor

Račí mor je asi vůbec nejznámějším a pravděpodobně nejničivějším onemocněním raků, kteří nejsou severoamerického původu. Původce račího moru byl dokonce zařazen na seznam 100 nejhorších invazních organismů světa (Lowe a kol., 2004).

*„Podstata račího moru není dosud objasněna. Profesor, doktor B. Hofer, má původcem moru bacila *B. pestis astaci*. Dr. Schikora viní z této zhoubnosti jistou houbu (*Aphanomyces*) a jiní badatelé – prý – jiné příčiny. V jednom jsou si všichni shodni. Znečišťováním vod – jakého jindy nebývalo – odkysličují se vody, a poněvadž raci potřebují ku zdraví mnoho kyslíku, jsou ve znečištěné vodě neustále chatrného zdraví a podléhají snadno každé chorobě a nákaze.“*
A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

Původce račího moru a jeho životní cyklus

Račí mor je způsobován parazitem *Aphanomyces astaci* (česky hnileček račí, avšak tento název se téměř nepoužívá) ze skupiny Oomycetes (Söderhäll a Cerenius, 1999). Tyto organismy se sice podobají pravým houbám tím, že vytvářejí vlákna (hyfy; obr. 9.3.) rostoucí v substrátu, ze kterého čerpají živiny, ale fylogeneticky jsou bližší hnědým řasám či rozsivkám (skupina Heterokonta) (Cavalier-Smith a Chao, 2006).



Obr. 9.3. Vlákna (hyfy) původce račího moru (*Aphanomyces astaci*) rostoucí v laboratorní kultuře (foto E. Kozubíková).

Životní cyklus parazita je velmi jednoduchý a zahrnuje na rozdíl od mnohých příbuzných oomycetů pouze nepohlavní rozmnožování pomocí tzv. zoospor (Cerenius a kol., 1988). *Aphanomyces astaci* prorůstá do kutikuly, případně do celého těla raků, kde tvoří rozvětvené mycelium. Zoospory se uvolňují ze sporangii vzniklých na koncích hyf, které vyrůstají z těla raka zpět do vody. Sporangia mají vzhled typický pro celý rod *Aphanomyces*, jde o tzv. *spore balls*, čili kulovité shluky zacystovaných primárních spor, které drží u sebe a později se z nich uvolňují vlastní infekční stadia, zoospory (Johnson a kol., 2002). Ty mají průměr okolo 10 µm a jsou opatřeny dvěma bičíky. Jsou schopné se chemotakticky pohybovat směrem ke zdroji živin (Cerenius a Söderhäll, 1984a), pochopitelně však pouze v malých měřítkách. Při nalezení nového hostitele se zoospora přichytí na povrch jeho těla, odvrhne bičíky, zakulatí se a vytvoří se buněčná stěna (celý tento proces se nazývá encystace). Vzniklá cysta pak klíčí, vlákno prorůstá do kutikuly raka a vzniká nové mycelium. Tím se životní cyklus uzavírá. Cysta je však také schopná změnit se zpět na pohyblivou zoosporu, pokud „zjistí“, že se nachází na jiném povrchu než na těle raka, které je zřejmě optimálním substrátem⁵ pro růst *A. astaci*. Změna zoospor v cystu může proběhnout až třikrát, což prodlužuje dobu, kdy zoospory mohou hledat nejvhodnějšího hostitele, raka (Cerenius a Söderhäll, 1984b).

Zoospory *A. astaci* přežívají jen krátce, udává se několik dnů, maximálně týdnů (Oidtmann, 2000). Životnost zoospor závisí na teplotě, při nižších teplotách zoospory žijí déle (Unestam, 1966). Musí se však neustále nacházet ve vodě nebo alespoň ve vlhku, neboť *A. astaci* je extrémně citlivý na vyschnutí (Alderman a Polglase, 1986). Parazit s největší pravděpodobností nemá žádná trvalá stadia ani mezihostitele, bez raků tedy obvykle dlouhodobě nepřežívá.

Hostitelé *Aphanomyces astaci*

Jak už bylo naznačeno, *A. astaci* napadá především raky. Dosud nikdy nebylo zjištěno, že by račím morem byli nějak ovlivněni např. blešivci, berušky či planktonní koryši, kteří se běžně vyskytují ve stejných habitatech jako raci. Zatím však není úplně jasné, jestli parazit může infikovat další desetinohé koryše, např. sladkovodní krevety či kraby.

Následky infekce *A. astaci* se dramaticky liší mezi druhy raků pocházejícími ze Severní Ameriky a z jiných částí světa. **Severoameričtí raci** jsou k nákaze obecně mnohem odolnější a parazit u nich obvykle nezpůsobuje onemocnění (Unestam, 1969). Je to díky rychlé a silné imunitní reakci na *A. astaci* u těchto raků, která umožňuje výrazně omezit růst parazita v kutikule a nedovolí mu prorůst dále do těla (Cerenius a kol., 2003). Parazit však zůstává živý a může se i rozmnožovat, čímž se do vody uvolňují zoospory a dochází k přenosu infekce na další hostitele (Svoboda, 2011). Mezi severoamerickými raky a *A. astaci* se tedy dá hovořit o relativně vyrovnaném vztahu, jenž je důsledkem dlouhodobé společné evoluce parazita a jeho hostitelů. K hromadnému úhynu těchto raků v souvislosti s nákazou totiž dochází pouze za výjimečných situací, kdy jsou raci z nějakého jiného důvodu oslabeni (Cerenius a kol., 1988). Infikovaní severoameričtí raci ale často fungují jako chroničtí přenašeči nákazy.

⁵ Ačkoli je možné *A. astaci* pěstovat na umělých živných médiích (např. Oidtmann a kol., 1999) a *in vitro* byl prokázán růst tohoto parazita na rybích šupinách (Hall a Unestam, 1980), nebylo prokázáno, že by přežíval na jiných hostitelích či substrátech v přírodních podmínkách. Ve většině případů nákaza po vyhnutí raků na račí mor z postižené lokality vymizí, což naznačuje, že parazit není k životu mimo raky uzpůsoben. Na jiných substrátech pravděpodobně ani nezačne klíčit, a pokud by se tak stalo, nejspíš neobstojí v konkurenci s jinými rychleji rostoucími mikroorganismy. V kulturách navíc *A. astaci* roste pomaleji než příbuzné druhy oomycetů, což může poukazovat na to, že dostupná média nejsou pro tento druh ideálním prostředím.

Naopak nákaza **raků původem z Evropy, Asie a australské oblasti** obvykle končí jejich úhynem (Unestam, 1969). Imunitní reakce je totiž výrazně pomalejší a parazit nezůstává omezen v kutikule. Pro-
růstá do těla těchto raků, kde napadá i nervové tkáně a vnitřní orgány, čímž raka rychle zahubí (Alderman
a kol., 1987). Onemocnění je vysoce infekční a vzhledem k potenciálu devastovat celé populace raků
bylo nazváno račí mor. Existují však vzácné výjimky, kdy někteří raci původem ze severní Evropy,
Rumunska či Turecka zjevně přežívají infekci parazitem mnohem déle (v řádu měsíců), protože i u zdra-
vě vypadajících jedinců odchycených ve volné přírodě byl parazit detekován (Jussila a kol., 2011b;
Kozubíková, 2011; Pârvulescu a kol., 2012). Ve Finsku byl tento fenomén dokonce potvrzen laboratorní-
mi pokusy a ukázalo se, že příčinou tohoto jevu by mohla být infekce raků méně virulentním kmenem
A. astaci i vyšší odolnost hostitelských raků (Viljamaa-Dirks a Torssonen, 2008; Jussila a kol., 2011b).

Příznaky a průběh račího moru

Kromě okolností úhynu raků poukazujících na infekční onemocnění (viz úvod kapitoly 9) je někdy
možné u raků napadených račím morem pozorovat dezorientovaný pohyb a pokusy poškrábat se
na těle končetinami. Pohyby a držení těla mohou být křečovitě. V literatuře bývá popisována i chůze
na vysoko zvednutých nohou, upadávání končetin a bílý plísňovitý porost v kloubech končetin či na oč-
ních stopkách (Krupauer, 1968). Příznaky se však obvykle neprojeví všechny najednou, např. v akvarij-
ních pokusech zaměřených na přenos nákazy z raků pruhovaných na raky říční jsme nepozorovali téměř
žádné příznaky onemocnění kromě malátnosti a úhynu, přestože původce račího moru byl v uhynulých
racích detekován a račí mor byl nejpravděpodobnější příčinou úhynu (Svoboda, 2011). Naopak např. při
úhynu raků říčních na račí mor v Žebrákovském potoce u Světlé nad Sázavou byl pozorován nekoordi-
novaný pohyb, křečovitě hrbení těla a snahy poškrábat se končetinami.

Rychlost rozvoje nemoci závisí na momentálním stavu raků, množství zoospor, které raka napadnou,
a na teplotě a složení vody (Alderman a kol., 1987; Matthews a Reynolds, 1990; Oidtmann, 2000). Nízká
teplota a nízká infekční dávka zoospor průběh nemoci prodlužuje. Produkci zoospor a tím přenosu pa-
razita na další raky brání zvýšené množství hořčnatých iontů ve vodě pravděpodobně spolu se sníže-
ným obsahem iontů vápenatých (Rantamäki a kol., 1992; Oidtmann, 2000). Nemoc obvykle zahubí raka
citlivého druhu (obr. 9.4.a, 9.4.b) během několika dnů až týdnů, celá populace může vymizet během
týdnů až měsíců (Oidtmann, 2000). Existují však i méně časté případy známé např. z rozsáhlých skandi-
návských jezer, kde se nákaza pravděpodobně může dlouhodobě udržovat ve zbytkových populacích
původních raků, které nebyly zcela vyhubeny, a pomalu a v malém množství se šířit. Při zvýšení popu-
lační hustoty raků může opět propuknout hromadný úhyn (Fürst, 1995). Tato situace může bránit trvalé
obnově populace.



Obr. 9.4. Raci kamenáči (*Austropotamobius torrentium*) uhynulí na račí mor na lokalitě Úpořský potok na Křivoklátsku (a; foto A. Petrušek); rak říční (*Astacus astacus*) uhynulý na račí mor v Křiveckém potoce u Třince (b; foto I. Horká).

Na severoamerických racích není přítomnost nákazy obvykle viditelná. Udává se sice, že nákaza se může u těchto raků projevovat přítomností skvrn melaninu na kutikule (ať už makro- nebo mikroskopických) a někdy je opravdu *A. astaci* v takových skvrnách detekován (Aquiloni a kol., 2011; Vrålstad a kol., 2011; Buchbauerová, 2012). Protože je však melanizace obecnou reakcí raků na různé parazity (Söderhäll a Cerenius, 1999), nemohou být tyto skvrny považovány za spolehlivé znaky nákazy. Naopak je běžné, že i infikovaní raci žádné viditelné depozice melaninu na těle nemají (Kozubíková a kol., 2009). Melanin je také často deponován na okraje ran, kde brání vstupu infekce různého původu do těla raka.

Výskyt *Aphanomyces astaci*

Původce račího moru je zjevně severoamerického původu, jak naznačuje vztah parazita k rakům pocházejícím z této části světa. Do Evropy byl tento oomycet zavlečen zřejmě už ve druhé polovině 19. století, není však jasné jakým způsobem, protože první úspěšné introdukce severoamerických raků do Evropy proběhly až později (viz kapitola 5). V roce 1859 se v Itálii objevily první masové úhyny raků a během následujících desetiletí došlo k devastaci populací původních raků napříč Evropou (Alderman, 1996). Teprve později ve 20. století byl popsán pravý původce úhynů a ještě o několik dalších desetiletí později byl zjištěn vztah původce račího moru a severoamerických raků. V té době ale už tito raci byli vysazeni ve volných vodách Evropy, šířili se a parazit se s nimi dostával na nová místa.

Populace **severoamerických raků** jsou tedy primárními zdroji nákazy. Zdá se sice, že ne všechny populace těchto raků jsou infikované, ale nepřítomnost nákazy je spíše výjimečná (Kozubíková a kol., 2011a). O velmi nízké nebo nulové nákaze může svědčit nemnoho případů dlouhodobější koexistence evropských a severoamerických raků na jedné lokalitě (např. Nylund a Westman, 2000; Kozubíková a kol., 2009). Jinak se ale míra infekce populací severoamerických raků značně liší, od nakažených níže až po populace, kde je infikovaný téměř každý jedinec, jak popsali např. Kozubíková a kol. (2009) ve studii z ČR. Tyto rozdíly mohou souviset s typem habitatu a historií populace raků. Ve větších izolovaných vodních tělesech u nás (typicky jde o zaplavené pískovny a lomy), kam se raci nedostali přirozenou migrací, ale spíše byli vysazeni člověkem, byla často nalezena nízká promořenost raků pruhovaných parazitem. Jednak zde může hrát roli tzv. efekt zakladatele, kdy už násada raků je málo promořená, a navíc zde může být snížena efektivita šíření zoospor *A. astaci* kvůli pomalému proudění vody a počáteční nízké hustotě populace raků. Naproti tomu v tekoucích vodách byly nalézány spíše silněji infikované populace raků pruhovaných. Naopak populace raků signálních na našem území byly nakaženy parazitem mnohem méně, a to nezávisle na typu habitatu (Kozubíková a kol., 2009, 2011a). S mírou nákazy populace parazitem roste i její nebezpečnost jako zdroje infekce pro původní druhy. Protože však není jasné, jaká míra nákazy je „dostačující“ k přenosu račího moru na původní raky, všichni jedinci severoamerických raků by měli být považováni za potenciální přenašeče infekce. Navíc se zdá, že promořenost populací severoamerických raků parazitem se může měnit v čase (Matasová a kol., 2011). Je tedy možné, že i v méně nakažených populacích se v budoucnu parazit více rozšíří a naopak.

Vzhledem k širokému rozšíření severoamerických raků v Evropě se **původní druhy raků** v mnoha oblastech v současnosti nacházejí v permanentním ohrožení račím morem. Asi nejhůře jsou na tom z tohoto hlediska skandinávské země (především Švédsko a Finsko), kde bývají zachyceny až stovky úhynů raků říčních ročně (Bohman a kol., 2006) a račí mor je zde zásadním problémem ohrožujícím i ekonomické zisky z lovu a prodeje raků. Během posledních deseti let byly úhyny raků na račí mor zaznamenány také např. ve Velké Británii, Francii, Rakousku, Německu, Španělsku, Itálii či Pobaltí. Z mnoha dalších zemí však aktuální data chybí, protože račímu moru není věnována dostatečná pozornost.

Naše území bylo také zhruba před sto lety zasaženo vlnou úhynů raků na račí mor (Krupauer, 1968). Z většiny 20. století ale nemáme o přítomnosti této infekce u nás zprávy kvůli nedostatečnému zájmu o tuto problematiku a chybějícím vhodným diagnostickým metodám. Naopak jen v letech 2004 až 2011 u nás bylo potvrzeno deset případů hromadných úhynů původních raků na račí mor a u několika dalších případů vymizení populací původních raků byl račí mor pravděpodobnou příčinou. Tyto případy jsou shrnuty v publikaci Štambergové a kol. (2009) kromě úhynu raků kamenáčů na račí mor v Zákolanském potoce pod obcí Okoř v roce 2009 a raků říčních v řece Litavce v Příbrami v roce 2011. Mnoho dalších případů také mohlo uniknout pozornosti. Je však zřejmé, že račí mor je u nás jedním z významných faktorů ohrožujících naše původní raky.

„Tolik jest jisto, že račí mor na různých místech se vyskytl, avšak nebyla toho jedna příčina, nýbrž několik různých nemocí.“
A. Scribani, Zemský rybářský věstník, 1898

Přenos nákazy a jeho prevence

Parazit *A. astaci* se šíří pouze pomocí již zmíněných zoospor. Nejvíce se jich uvolňuje z raků hynoucích na račí mor a u severoamerických druhů při svlékání kutikuly. Pravděpodobně méně zoospor je obvykle přítomno ve vodě mimo tato období, avšak i toto množství dostačuje k infekci a úhynu původních raků (Svoboda, 2011). K přenosu nákazy může dojít jak přímým kontaktem nakažených a zdravých raků, tak nepřímo v případě, že jsou přeneseny jen zoospory.

Nakažení raci se dostávají na nová místa:

1) **Přirozenou migrací.**

PREVENCE: Často mohou pomoci bariéry na toku, např. přepady rybníků nebo jezy, které brání pohybu raků proti proudu. V literatuře jsou popisovány i elektrické bariéry vhodné k dočasnému zamezení pohybu nemocných raků při výskytu račího moru (Söderhäll a kol., 1977). Takto je možné zachránit část populace raků na horním toku. Bariérou proti šíření nákazy v případě vypuknutí račího moru může být i dostatečně dlouhý úsek toku bez raků.

2) **Záměrným přenosem lidmi.** Zvláště u viditelně nemocných raků mohou mít neinformovaní lidé tendenci je „zachraňovat“ a umísťovat do „čistší vody“. Stejně tak při záchranných transferech či repatričních aktivitách mohou být vypuštěni na novou lokalitu infikovaní raci, na kterých onemocnění ještě není vidět. V případě severoamerických raků mohou být důvody vysazení např. akvakulturní účely, záměna s původními raky, dekorativní účely (vysazování raků na potápěčské lokality či do zahradních jezírek) nebo snaha zbavit se omrzelých či přemnožených domácích mazlíčků.

PREVENCE: Nejdůležitější je v tomto směru osvěta, která upozorní širokou veřejnost, že severoameričtí raci jsou v naší přírodě nežádoucí a jejich vypouštění je nezákonné a stejně tak je riziková a (bez platné výjimky ze zákona) i nezákonná manipulace s našimi původními druhy raků.

3) **Nezáměrným přenosem lidmi.** Nezáměrně mohou být raci přeneseni při vysazování ryb, s rybářským vybavením nebo např. s vybagrovaným sedimentem.

PREVENCE: Kontrola rybích násad a rybářského vybavení před přesunem na jinou lokalitu. Osvěta.

4) **Pomocí predátorů raků.** Infikované raky mohou na nová místa přenést i jejich predátoři, pro které jsou zvláště umírající raci snadnou kořistí. Kromě přenosu raka na delší vzdálenost savcem či ptákem (což se nezdá příliš pravděpodobné) může být *A. astaci* přenesen spolu s mrtvým infikovaným rakem v trávicím traktu ryb, jak bylo ukázáno v laboratorních experimentech (Oidtmann a kol., 2002). Parazit totiž může přežít průchod trávicím traktem ryb ve zbytkách nestrávené kutikuly a na novém místě začít sporulovat. Přenos se však ukázal jako méně pravděpodobný v trávicím traktu teplokrevných živočichů, protože *A. astaci* nepřežil několik hodin v teplotě kolem 37 °C (Oidtmann a kol., 2002).

PREVENCE: Bariéry omezující na toku pohyb ryb proti proudu (ať již dočasné nebo trvalé), ačkoli je to v rozporu se současnou všeobecnou snahou o zprůchodňování toků právě kvůli migraci vodních živočichů.

*„Doporučováno bylo břehy rakonosných potoků osazovati keři tavalníka (*Spirea ulmaria*), jehož listy prý obsahují jakous sůl zárodky račího moru hubící. Prostředek tento se neosvědčil.“*

A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

Zoospory mohou být přeneseny:

1) **Spolu s vodou.** Kromě neovlivnitelného přenosu zoospor po proudu je velkým rizikem voda přemísťovaná při vysazování ryb v případě, že jsou ryby odloveny na místě, kde hynou raci na račí mor nebo kde se vyskytují severoameričtí raci (Alderman a kol., 1987). Infikovaná voda může pocházet i z chovů raků nebo z akvárií. Čím větší objem vody je vypuštěn, tím je pravděpodobnost přenosu nákazy vyšší.

PREVENCE: Nepřevážet ryby z rizikových lokalit na místa výskytu původních raků nebo provést dezinfekci vody s rybami např. pomocí kyseliny peroctové (Jussila a kol., 2011a) či jiných dostupných prostředků k prevenci saprolegnióz (Svoboda, 2009). V tomto směru je však nutný další výzkum účinnosti takových prostředků a zjištění jejich potřebných koncentrací pro dostatečnou dezinfekci. Voda z chovů raků by neměla být vypouštěna přímo do volných vod.

2) **Na jakémkoliv předmětu, který přišel do kontaktu s infikovanou vodou.** Může jít o rybářské potřeby (sítě, podběráky, holinky apod.), vrše na raky, kola aut atd. (Reynolds, 1988; Taugbøl a kol., 1993).

PREVENCE: Účinnou prevencí přenosu zoospor je dokonalé vysušení těchto předmětů před přesunem na jinou lokalitu. Síť však nesmí zůstat ani vlhká, v podrážkách holínek nesmí zůstat vlhké bláto

apod. Dekontaminaci je vhodné před sušením také doplnit např. opláchnutím předmětů horkou vodou nebo dezinfekčními prostředky na bázi chloru (Savo) nebo jodu.

3) Spolu s volně žijícími živočichy. Zoospory mohou ulpět na mokré srsti či peří. Zatím ale není jasné, jestli mohou být přeneseny i na povrchu těla ryb v přírodních podmínkách.

Pro některé preventivní body zmíněné výše je užitečné znát konkrétní lokality rozšíření severoamerických i původních raků u nás. Taková data jsou částečně veřejně přístupná (např. Filipová a kol., 2006a,b; Petrusek a kol., 2006) nebo je lze po domluvě získat na Agentuře ochrany přírody a krajiny ČR. Pokud se již někde podezřelý úhyn raků objeví, je třeba co nejdříve provést analýzu uhynulých raků na přítomnost původce račího moru. V případě potvrzení račího moru je pro zamezení dalšího šíření nákazy nutné o situaci informovat veřejnost (např. pomocí informačních letáků rozvěšených v okolí zasaženého toku), místní rybářský svaz apod. a zajistit, aby nebyla nikam přemísťována voda, ryby, hynoucí či ještě zdravé vypadající raci ani jiní živočichové a ideálně aby se vůbec nevstupovalo do toku.

Diagnostika a léčba

Spolehlivě určit *A. astaci* není jednoduché, protože tento druh je morfologicky nerozeznatelný od jiných příbuzných druhů rodu *Aphanomyces* (Royo a kol., 2004). Nález mikroskopických hyf v kutikule raků, které splňují morfologická kritéria pro *A. astaci* popsaná v práci autorů Cerenia a kol. (1988), čili stálý průměr vláken kolem 9 µm a trojrozměrný růst větveného mycelia se zakulacenými konci vláken uvnitř kutikuly, má pouze podpůrný význam pro diagnostiku onemocnění. Dále je nezbytné pro diagnostiku provést izolaci parazita do čisté laboratorní kultury a potvrdit, že zoospory získané z takové kultury jsou patogenní pro vnímavé druhy raků, nebo použít metody založené na analýze DNA.

Kultivace parazita je velmi náročná (Oidtmann a kol., 1999) a často se vůbec nepodaří, protože *A. astaci* bývá v kulturách přerůstán bakteriemi a jinými oomycety. Pro infekční experimenty je třeba mít k dispozici zdravé původní evropské raky, které nebývá snadné získat, protože jde v mnoha zemích o živočichy chráněné zákonem. Proto jsou výhodou právě molekulární postupy umožňující detekci *A. astaci* přímo ve vzorcích kutikuly raků, a to jak z raků hynoucích na račí mor, tak i z přenašečů parazita, kteří neprojevují žádné známky nemoci. Molekulární postupy detekce parazita spočívají v *in vitro* zmožení úseku DNA, který je specifický pouze pro *A. astaci*, pomocí polymerázové řetězové reakce (PCR). Pokud je DNA parazita ve vzorku detekována, byl s největší pravděpodobností v rakovi přítomen i parazit. V současnosti je nejspolehlivějším postupem metoda využívající tzv. *single round* PCR spojená se sekvenací produktu reakce (podle Oidtmann a kol., 2006). Velmi spolehlivou metodou je také postup založený na tzv. *real-time* PCR (podle Vrålstad a kol., 2009), který dokonce umožňuje kvantifikaci cílové DNA, a tedy odhad míry nakaženosti jedince nebo množství zoospor *A. astaci* přítomných ve vodě (více k metodě zaměřené na detekci zoospor v prostředí uvádějí Strand a kol., 2011).

U nás provádí zmíněné analýzy molekulární laboratoř Katedry ekologie PŘF UK a Státní veterinární ústav v Praze. Aby bylo možné molekulární test na přítomnost *A. astaci* provést, je důležité správné uchování vzorků pro analýzu DNA. V případě úhynu raků jsou pro analýzu nejvhodnější hynoucí nebo čerstvě uhynulí raci. Buď je třeba je držet na ledu a neprodleně dopravit do laboratoře nebo je zamrazit v -80 °C či zafixovat v 96% čistém (tj. nikoli denaturovaném) etanolu⁶. Na test se používá především telson či uropody, spodní měkká kutikula ze zadečku a klouby končetin. I pokud nelze přesně splnit uvedené podmínky, je vždy lepší odebrat aspoň nějaký materiál a uchovat jej v rámci možností co nejlépe.

⁶ V případě potřeby lze dočasně použít i nedenaturovaný etanol o nižší koncentraci (70 % a více). Takové vzorky by však měly být skladovány v chladu nebo v běžném mrazáku a převedeny do 96% etanolu, jakmile je to možné.

Avšak v případě nedostatečné fixace vzorků, dostupnosti pouze méně vhodných částí těla nebo tkání z déle uhynulého jedince pravděpodobnost zachytu *A. astaci* klesá.

Léčba račího moru není v dnešní době možná a také není znám postup, kterým by mohl být z populací severoamerických raků jeho původce odstraněn.

Poznámky

Parazit *A. astaci* vytváří geneticky odlišné kmeny, jejichž výskyt souvisí s původním hostitelským druhem raka. Zatím bylo zjištěno pět hlavních genotypů (Huang a kol., 1994; Diéguez-Uribeondo a kol., 1995; Kozubíková a kol., 2011b). Jeden byl nalezen pouze v hynoucích evropských racích a jde pravděpodobně o kmen, který decimoval raky v Evropě na přelomu 19. a 20. století. Tento kmen se stále udržuje ve zbytkových populacích původních raků např. v některých skandinávských jezerech (Vennerström a kol., 1998). Další dva genotypy pochází z raka signálního, další byl izolován z raka červeného a jeden z raka pruhovaného na našem území. Porovnáním kmene *A. astaci* z hynoucích původních raků s kmeny ze severoamerických raků lze získat lepší představu o zdrojích nákazy pro konkrétní úhyny původních raků. Pro toto porovnávání byla dlouho nezbytná kultivace *A. astaci*, která je ale poměrně složitá. Dnes jsou však vyvíjeny molekulární markery umožňující identifikaci genotypů *A. astaci* i pouze na základě vzorků DNA izolovaných přímo z tkání raků infikovaných parazitem.

Další informace o račím moru a o rozšíření jeho původce v České republice je možné najít v publikacích Kozubíkové a kol. (2006, 2008, 2009) a Kozubíkové a Petruska (2009).

9.3.2. Další oomycety

Ve sladkovodním prostředí lze nalézt mnoho dalších oomycetů příbuzných *A. astaci*, které se běžně vyskytují i na racích (jde např. o různé druhy rodů *Achlya*, *Aphanomyces*, *Leptolegnia*, *Saprolegnia* či *Pythium*; Kozubíková, 2011; Kozubíková, nepublikovaná data). Přestože se žádný druh těchto organismů neukázal být tak agresivním patogenem jako *A. astaci*, zvláště některé druhy rodu *Saprolegnia* bývají spojovány s lokálními úhyny raků nezávisle na jejich geografickém původu (např. Krugner-Higby a kol., 2010). Laboratorními experimenty bylo také přímo prokázáno, že raci mohou uhynout následkem infekce druhem *Saprolegnia parasitica*, který je významným parazitem ryb (Diéguez-Uribeondo a kol., 1994).

Zmíněné oomycety jsou ale spíše dalším příkladem příležitostných parazitů, protože raky napadají mnohem snáze v případě jejich oslabení, zranění či znečištění vody. Tyto organismy mohou také způsobit plesnivění račích vajíček a výrazně tak snižovat reprodukci raků, a to jak ve volné přírodě, tak obzvláště v chovech raků. Opět je to však problém primárně způsobený okolními podmínkami, především organickým znečištěním vody, ale i zvýšenou turbiditou následkem úprav toků nebo vypouštěním rybníků. Zmíněné oomycety jsou také zásadním problémem pro umělou inkubaci račích vajíček, kdy odpadá aspoň částečné čištění vajíček samicí (Kouba a kol., 2010).

9.3.3. Pravé houby

I pravé houby (říše Fungi) mají zástupce schopné obývat vodní prostředí a parazitovat na racích. Asi nejběžnějším rodem těchto hub je *Fusarium*⁷ ze skupiny Sordariomycetes (Ascomycota). *Fusarium* spp. jsou příležitostní paraziti, kteří mohou napadat např. žáby raků různých druhů a způsobovat jejich černání (Alderman a Polglase, 1985). V případě infekce kutikuly mohou vznikat na těle raků tmavší skvrny (tzv. *burn spot disease*⁸). *Fusarium* sp. byl izolován z raka pruhovaného i v České republice (Kozubíková, nepublikováno). Infekce houbami se stejně jako u oomycetů a bakterií objevuje spíše při zranění, zhoršených podmínkách prostředí nebo ve špatně udržovaných chovech raků, kdy může dojít i k úhynům (Edgerton a kol., 2002).

9.3.4. Porcelánová nemoc (mikrosporidie)

Původcem porcelánové nemoci jsou mikrosporidie v čele se zatím nejvíce zkoumaným rodem *Thelohania* (Diéguez-Uribeondo a kol., 2006). Mikrosporidie jsou řazeny do blízkosti pravých hub (Lee a kol., 2008), mají však velmi zvláštní vzhled a životní cyklus. Jde o vnitrobuněčné parazity, kteří disponují tlustostěnnými sporami s injekčním aparátem, pomocí něhož se obsah spory dostává dovnitř buňky hostitele, kde pak probíhá rozmnožování parazita a tvorba nových spor (Lom a kol., 2001). Tito paraziti napadají hlavně svalové buňky. Spory se uvolňují do vodního prostředí po smrti hostitele nebo z živých raků pravděpodobně skrz trávicí aparát. Tyto spory jsou odolné a přežívají mimo hostitele i několik měsíců (Diéguez-Uribeondo a kol., 2006).

U silněji napadených jedinců bývá viditelně zasažen sval zadečku (obr. 9.5.a). Svalové buňky jsou vyplněny masami nových spor parazita, což způsobuje bělavý až opalizující vzhled celé spodní strany zadečku (Imhoff a kol., 2009). Onemocnění by mohlo být zaměněno s bělavými bílkovinnými žlázkami, které jsou u pohlavně dospělých samic raků viditelné po stranách spodní strany zadečku v době rozmnožování (obr. 9.5.b). V případě porcelánové nemoci má však bělavý vzhled celá spodní strana zadečku. Podle toho získala nemoc svůj název. Onemocnění má obvykle chronický průběh, infikovaní raci přežívají často několik měsíců až let (Diéguez-Uribeondo a kol., 2006). Ke konci života mohou být raci paralyzováni kvůli ztrátě svalové funkce. Porcelánová nemoc může způsobit i hromadnější úhyny raků (Longshaw, 2011), obvykle však populace raků výrazně neovlivňuje. Napadení jedinci jsou však oslabeni a mohou uhynout v kombinaci se zhoršenými podmínkami prostředí dříve, než by je zahubilo vlastní onemocnění.

⁷ Tento rod zahrnuje parazity rostlin a živočichů včetně člověka.

⁸ „Burn spot disease“ je však označení odrážející spíše vzhled napadených raků. Příčin způsobujících „skvrny, které vypadají jako poškození popálením“, může být více a nejsou úplně jasné. Na vzniku těchto skvrn se mohou podílet i jiné druhy hub nebo některé chitinolytické bakterie a je otázkou, které z těchto organismů jsou primárními původci narušení kutikuly raka a které infikují lézi až později (Edgerton a kol., 2002).



Obr. 9.5. Rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium*) s příznaky porcelánové nemoci (a; foto A. Pavlíčko); samice raka říčního (*Astacus astacus*) odchycená v době rozmnožování s viditelnými bílkovinnými žlázami po stranách zadečku a spermatofory na ocasním vějíři (b; foto P. Kozák).

Zatím není úplně jasné, jak se mikrosporidie mezi raky šíří. Pokusy, kdy byly spory přidány do akvária se zdravými raky, často nákazou těchto raků nekončily (Longshaw, 2011). Noví hostitelé se pravděpodobně nakazí přes zaživací trakt konzumací těl raků, kteří na porcelánovou nemoc uhynuli (Diéguez-Uribeondo a kol., 2006). Nelze však vyloučit ani přenos nákazy přes meziphostitele.

Onemocnění je možné diagnostikovat v pokročilejších fázích podle příznaků na těle raka a mikroskopickým vyšetřením napadených tkání. Pro zjišťování nákazy, která ještě na racích není příliš patrná, byly vyvinuty specifické metody založené na analýze DNA (El-Matbouli a Soliman, 2006; Imhoff a kol., 2010). Účinná léčba tohoto onemocnění není známa. Napadené raky je vhodné likvidovat.

Z Evropy popsany druh *Thelohania contejeani* byl zaznamenán jak na původních evropských racích, tak např. i na racích signálních či pruhovaných (Edgerton a kol., 2002; Dunn a kol., 2009). Rod *Thelohania* má i další zástupce např. v Austrálii, kde napadají raky rodu *Cherax* (Moodie a kol., 2003a,b). Druh *T. contejeani*, kterému je dosud věnováno nejvíce studií, se vyskytuje obvykle jen u malého procenta jedinců v populacích raků. Imhoff a kol. (2009) např. shrnují údaje z literatury, které ukazují, že v populacích raků bělonohých je obvykle infikováno méně než 10 % jedinců, u některých populací však autoři našli při vlastních výzkumech až 50 % nakažených raků. Příčina takového rozvoje parazitace nebyla jasná. Původní raci s viditelnými příznaky porcelánové nemoci se běžně vyskytují i na území ČR, prevalence je však většinou méně než 1 % (Kozák, osobní sdělení, 2011). Chybí však výzkum, který by ukázal, jak velký vliv má porcelánová nemoc na naše raky.

9.4. PRVOCI

9.4.1. *Psorospermium*

Tito jednobuněční paraziti patří do skupiny Mesomycetozoea, která se fylogeneticky nachází blízko živočichů a pravých hub (Mendoza a kol., 2002). Tyto organismy byly také nazývány Ichthyosporea nebo tzv. „DRIP“ podle prvních písmen názvů čtyř rodů sdružených do této skupiny (Ragan a kol., 1996). Nejznámější druh rodu *Psorospermium*, *P. haeckeli*, byl popsán již v roce 1883. Později byl popsán ještě *P. orconectis* na základě morfologických odlišností (Scheer, 1979). Taxonomie v rámci rodu však tímto není dořešena. Parazit totiž vytváří ještě několik dalších morfotypů (celkem tři jsou známy z raků ze Severní Ameriky, dva z raků z Evropy a jeden z Austrálie), které by mohly být samostatnými druhy (Diéguez-Urbeondo a kol., 2006). U některých morfotypů bylo zjištěno, že se liší i geneticky (Bangyeekhun a kol., 2001).

Paraziti rodu *Psorospermium* byli zatím nalezeni pouze na racích (Diéguez-Urbeondo a kol., 2006) a jejich životní cyklus dosud není dostatečně znám. *Psorospermium* napadá různé tkáně raků (často pojivové; Vogt a Rug, 1995), ve kterých se tvoří tlustostěnné sporocysty. Z nich se po úhynu raka uvolňují do okolního prostředí spory. Ze spor vznikají amébovitá stadia, která mohou přežívat i mimo hostitele snad až několik týdnů volně nebo v zacystovaném stavu (Vogt a Rug, 1999). Některé ze zmíněných stadií (sporocysta, spora, améba, cysta) se pak dostává do těla nového hostitele a způsobí jeho nákazu.

Zdraví raci se nakazí pravděpodobně přes trávicí trakt např. při konzumaci sporocyst z infikovaných jedinců, přenos nákazy však není dostatečně prozkoumán (Vogt a Rug, 1999). Stejní autoři navrhují také variantu, že volně žijící amébovitá stadia jsou schopna nakazit raky proniknutím do těla skrz měkkou kutikulu. Infekce není obvykle na racích vidět a nakažení raci ani nevykazují změny chování (Henttonen, osobní sdělení, 2010). *Psorospermium* lze v racích zjistit mikroskopickým vyšetřením tkání nebo sekvenací DNA parazita (Bangyeekhun a kol., 2001). O léčbě infekce nejsou dostupné informace.

Nákaza tímto parazitem byla dávána do souvislosti s některými úhyny raků v akvakulturách a v období svlékání (Longshaw, 2011). Zvláště silnější parazitace může vyvolávat odezvu imunitního systému, který by tak mohl být oslabován, což by mohlo vést k vyšší náchylnosti raků k jiným nemocem nebo zhoršeným podmínkám prostředí (Edgerton a kol., 2002). Zatím však není zcela jasné, o jak závažného parazita raků vlastně jde (Diéguez-Urbeondo a kol., 2006) a zda se vyskytuje i na území České republiky.

9.4.2. Nárostoví prvoci

Raci mohou být porostlí nálevníky např. rodů *Epistylis*, *Carchesium* nebo *Vorticella*. Rozvoj těchto nárostů souvisí s kvalitou vody. Pokud je bohatá na živiny v nerozpuštěné formě a nálevníci tak mají dostatek potravy, kterou z vody filtrují, mohou být takové nárosty velmi výrazné (obr. 9.6.). Tyto organismy nebývají patogenní, většinou se jedná o ektokomenzály. Silné nárosty nálevníků na žábrách ale někdy mohou omezovat jejich funkci. V žaberní dutině byli zjištěni např. nálevníci rodu *Cothurnia*, nebo zástupci trubének, rod *Recticoma* (Krucińska a Simon, 1968). Nárosty nálevníků jsou ukazateli silného organického zatížení vody, které může mít pro raky další důsledky (např. plesnivění snůšek).



Obr. 9.6. Rak říční (*Astacus astacus*) silně porostlý nálevníky rodu *Epistylis* (foto P. Kozák).

9.5. BEZOBRATLÍ PARAZITI A KOMENZÁLOVÉ

9.5.1. Motolice (Trematoda)

Motolice jsou endoparazitičtí ploštěnci (Platyhelminthes) s často komplikovanými životními cykly, které mohou kromě definitivního hostitele⁹ zahrnovat i několik mezipřehostitelů¹⁰. Raci jsou napadáni mnoha druhy motolic z více než deseti čeledí a fungují nejčastěji jako jejich mezipřehostitelé (Edgerton a kol., 2002). V tomto případě žijí v racích tzv. metacerkárie, což jsou larvy motolic, které mohou vytvářet cysty v různých orgánech raků, jako jsou svaly, žaludek, hepatopankreas, srdce, gonády či žábry. Zde čekají, až bude rak zkonzumován definitivním hostitelem (jímž je obvykle obratlovec), ve kterém motolice dospějí a pohlavně se rozmnoží. Typ tkáně, ve kterém se metacerkárie usadí, bývá specifický pro různé druhy motolic. Do těla raka se parazit dostane obvykle po konzumaci infikovaných měkkýšů. Vliv těchto parazitů na raky je většinou zanedbatelný, pouze v případě velmi vysokého napadení může parazitace oslabovat funkci postižených orgánů (Evans a Edgerton, 2002).

⁹ V definitivním hostiteli se nachází dospělci parazita a dochází k jejich pohlavnímu rozmnožování.

¹⁰ V mezipřehostiteli se vyvíjí nedospělá stadia parazita a může zde probíhat nepohlavní rozmnožování.

Některé motolice, zvláště rodu *Paragonimus*, jsou při konzumaci nedostatečně uvařených raků nebezpečné pro člověka, který může sloužit vedle jiných savců jako jejich definitivní hostitel. Motolice v lidském těle dospívají a usazují se v plicích, což vede k příznakům podobným tuberkulóze (Lane a kol., 2009). Tyto infekce jsou známy např. z východní Asie a USA, kde bývá parazitem nakaženo i více než 50 % jedinců mezhlostitelských druhů raků (Shin a Min, 1999; Fischer a kol., 2011). Naopak pro motolice rodu *Alloglossoides* jsou definitivními hostiteli raci rodu *Procambarus*. Tyto motolice dospívají a rozmnožují se v jejich antenálních žlázách, které tím poškozují (Turner, 1985).

9.5.2. Tasemnice (Cestoda)

Tasemnice také patří mezi ploštěnce a jsou výhradními endoparazity. Některé druhy tasemnic využívají koryše jako mezhlostitele (Evans a Edgerton, 2002), záznamů parazitace raků je však ve srovnání s motolicemi velmi málo. Larvy tasemnic mohou vytvářet cysty v tělní dutině, žábách nebo svalech raků, ale obvykle nejsou pro raky patogenní (Edgerton a kol., 2002). Jejich definitivními hostiteli jsou obratlovci. Příkladem může být australská tasemnice *Austramphiphiina elongata*, která parazituje na sladkovodních želvách (Rohde a Georgi, 1983). Z nich se do vody uvolňují larvy parazita schopné proniknout kutikulou do těla raků *Cherax destructor* (Rohde a Watson, 1989). Zde se dále vyvíjí a při pozření raka definitivním hostitelem se životní cyklus parazita uzavírá.

9.5.3. Temnocephalida

V této zvláštní skupině ploštěnců najdeme především ektokomenzály, ale také parazity raků a dalších vodních živočichů (Longshaw, 2011). Temnocephalida jsou obvykle malí (0,3–7 mm) živočichové oválného tvaru s několika tělními výběžky na přední části těla a přísavkou na ventrální straně zadní části těla, obojí slouží k přichycení a pohybu po hostiteli (Edgerton a kol., 2002). Vyskytují se na povrchu těla raků nebo v jejich žaberní dutině. Živí se drobnějšími živočichy žijícími v biofilmu na těle raků (Cannon a Jennings, 1987; Jones a Lester, 1993). Vajíčka ukrytá v pevných obalech připevňují na povrch těla hostitelů (Jones a Lester, 1992).

Většina druhů ze skupiny Temnocephalida raky pravděpodobně nepoškozují, výjimkou je *Scutariella didactyla* živící se pravděpodobně i hemolymfou svých hostitelů (Edgerton a kol., 2002). Při silném rozmnožení komenzálních druhů na těle raků může však docházet ke snižování hodnoty komerčně využívaných druhů (Jones a Lester, 1996). Ačkoli je možné temnocephalidy odstranit např. koupelí raků v roztoku soli, toto opatření je neúčinné v případě pevně připevněných vajíček, která také snižují atraktivitu raků pro zákazníky (Edgerton a kol., 2002).

Jde o skupinu rozšířenou převážně na jižní polokouli, kde jsou Temnocephalida jakýmsi protějšky potočnic (podkapitola 9.5.6.). Vyskytují se tedy původně hlavně na racích z čeledi Parastacidae (Edgerton a kol., 2002). Tyto dvě skupiny (Temnocephalida a Branchiobdellida) se vyvinuly do podobné životní formy, ačkoli jsou si nepříbuzné, a obsadily stejnou ekologickou niku s převahou areálu na jižní (Temnocephalida) nebo severní (Branchiobdellida) polokouli. Existuje však i několik omezených oblastí s překryvem výskytu těchto skupin, a to ve střední Americe, části Balkánu, na Kavkaze a ve východní Asii (Gelder, 1999). Navíc s introdukcemi raků dochází i k zavlékání těchto organismů na nové lokality a nepůvodní hostitele.

9.5.4. Hlístice (Nematoda)

Mezi hlísticemi najdeme jak druhy volně žijící, tak vysoce specializované endoparazity se složitými životními cykly. Oba typy se mohou vyskytovat na racích a obvykle jim výrazně neškodí. U některých „volně žijících“ hlístic, zvláště těch, které bývají přítomné i v žaberní dutině raků, však není jasné, zda jde pouze o neškodné organismy náhodně asociované s raky, nebo jestli mohou mít na raky negativní vliv, či jestli raky potřebují k dokončení svého životního cyklu. Tito epibionti jsou na racích nacházení poměrně běžně, byli zjištěni u raků z Evropy, USA, Mexika i Austrálie (Edgerton a kol., 2002).

V racích byla zjištěna nedospělá stadia několika druhů endoparazitických hlístic, jejichž definitivními hostiteli jsou obvykle obratlovci. Příkladem můžou být *Gnathostoma spinigerum* nebo *Angiostrongylus cantonensis*, které mohou při požití tepelně neupravených raků infikovat i člověka, přestože ani pro jednu z těchto hlístic není cílovým druhem, a způsobovat záněty včetně meningitidy (Rachford, 1975; Moore a kol., 2003).

9.5.5. Vrtejši (Acanthocephala)

Vrtejši jsou výhradně parazitickým kmenem živočichů. Jejich životní cykly jsou obvykle složité a zahrnují zároveň jak bezobratlé hostitele (korýše, hmyz), tak obratlovce (ryby, savce, ptáky). Dosud je známo pouze několik druhů těchto živočichů, kteří napadají i raky. Raci se nakazí konzumací larev vrtejšů, které se pak obvykle zacystují na vnější straně střeva (Edgerton a kol., 2002). Jejich vliv na raky je zanedbatelný. Konzumací neuvařených raků se však mohou nakazit i lidé. Vrtejši byli nalezeni v racích ze Severní Ameriky, Austrálie i Evropy, a to i na racích říčních a pruhovaných (Longshaw, 2011).

9.5.6. Potočnice (Branchiobdellida)

Zařazení a biologie

Potočnice jsou drobní hermafroditičtí kroužkovci (kmen Annelida) o velikosti těla 1–12 mm, bez očí a pigmentace, přizpůsobení komenzálnímu nebo parazitickému způsobu života. Jejich tělo je tvořeno 15 až 17 články, z toho první čtyři články jsou přeměněny na hlavovou kapslu, ve které se nacházejí dvě chitínové čelisti. Druhý článek může plnit funkci ústní přísavky. Spolu s využitím terčovité přísavky na konci těla se tak potočnice mohou přemísťovat píďalkovitým pohybem po těle svého hostitele (Holt, 1965; Kasprzak, 1984; Nesemann, 1994). Jejich životní cyklus je vázán na hostitele, kterými jsou nejčastěji zástupci desetinožých korýšů, zejména raci (obr. 9.7.a). Během svého života kladou na povrch těla raků množství dozrálých zbarvených kokonů (obr. 9.7.b), které jsou přichyceny ke kutikule raka tenkým vláknem. Uvnitř kokonu je jediné vajíčko, jehož vývoj trvá při teplotě vody 20–22 °C 10 až 12 dní. Nejméně potočnic můžeme na racích najít v zimě, nejvíce se jich pak na krunýři raků vyskytuje v letních měsících (Young, 1966).



Obr. 9.7. Rak říční (*Astacus astacus*) infikovaný potočnicemi rodu *Branchiobdella* (a); kokony s vajíčky *B. parasita* na raku pruhovaném (*Orconectes limosus*) (b); potočnice *B. parasita* na krunýři **raka říčního** (c) (foto I. Horká).

Systematické zařazení potočnic je od počátku problematické, neboť sdílejí podobné znaky s pijavici (Hirudinea) a máloštětinatci (Oligochaeta). Nejdříve byly zařazeny na základě podobných morfologických znaků mezi pijavice, později byly podle anatomické stavby těla zařazeny mezi máloštětinatce. Jako zcela samostatný řád Branchiobdellida v rámci třídy opaskovců (Clitellata) je vyčlenil Holt (1965), což bylo přijato i většinou pozdějších autorů (Kasprzak, 1981, 1984; Gelder, 1996). Podle nejnovějších analýz podložených molekulárními daty je klasický systém kroužkovců (resp. třídy opaskovců) spíše polyfyletické povahy, ale Branchiobdellida stále představují samostatnou skupinu nejbližší příbuznou skupině Hirudinida zahrnující převážnou většinu známých druhů pijavic (Erséus, 2005).

Výskyt a hostitelé

Geografické rozšíření zástupců Branchiobdellidae je omezeno na severní polokouli (Paleartická oblast – Evropa, Čína, Korejský poloostrov a Japonsko; Nearktická oblast – od jižní Kanady po Mexiko; Neotropická oblast – Kostarika) (Gelder, 1999).

Jak už bylo zmíněno výše, hostiteli potočnic jsou především sladkovodní raci z čeledi Astacidae a Cambaridae (včetně východoasijských raků rodu *Cambaroides*). Hostitelská specifita potočnic je nízká. V Evropě byly pozorovány jak evropské druhy potočnic na nepůvodních druhích raků, tak i americké druhy na původních evropských racích (Gelder a kol., 1994, 1999; Bádř, 2000; Quaglio a kol., 2002). V několika málo případech byly potočnice zjištěny také na sladkovodních krabech z čeledi Pseudoscorpionidae (rod *Pseudoscorpionus* a *Potamocarcinus*), Portunidae (*Callinectes sapidus*) a Grapsidae (krab čínský *Eriocheir sinensis*) (Gelder, 1999; Gelder a Messick, 2006; Sobecka a kol., 2011). Zajímavostí je, že posledně jmenovaný krab čínský původem z jihovýchodní Asie se sporadicky vyskytuje i na území ČR v řece Labi (Petrusek a Ďuriš, 2006). Výjimečně byly potočnice nalezeny i na sladkovodních krevetách (rody *Neocaridina* a *Caridina*) nebo byl hostitelem dokonce jeskynní stejnonožec rodu *Speocirolana* (Holt, 1965; Bishop, 1968; Gelder, 1999).

V současnosti patří do řádu Branchiobdellida 21 rodů s přibližně 150 druhy, které z velké části patří do rodu *Branchiobdella* nebo *Cambarincola*. V Evropě je původní rod *Branchiobdella*, který zahrnuje následujících sedm druhů: *B. astaci*, *B. balcanica*, *B. hexodonta*, *B. parasita*, *B. pentodonta*, *B. kozarovi* a *B. italica* (Gelder, 1996). Kromě původních druhů potočnic se v Evropě vyskytují také druhy exotické, které sem byly zavlečeny spolu s nepůvodními druhy raků. K takovým patří zástupci rodů *Xironogiton* a *Cambarincola*. Jedinci druhu *Xironogiton instabilis* byli nalezeni na raku signálním *Pacifastacus leniusculus* ve Švédsku a Rakousku (Franzén, 1962; Nesemann, 1998), druh *X. victoriensis* byl zaznamenán na stejném druhu raka ve Španělsku a Itálii (Gelder, 1999; Quaglio a kol., 2002). V severní Itálii byl zjištěn i další druh *Cambarincola mesochoreus*, který sem byl zavlečen spolu s americkým rakem červeným *Procambarus clarkii* (Gelder a kol., 1994).

Z našeho území je známo pět druhů potočnic: *B. astaci*, *B. balcanica*, *B. hexodonta*, *B. parasita*, *B. pentodonta*, které byly nalezeny na raku říčním, raku bahenním, raku kamenáči a na invazním raku pruhovaném (Straškraba, 1956; Bádř, 2000; Ďuriš a kol., 2006). V případě potočnice *B. varians*, která je zmiňována ve starší české literatuře Votrúbcem (1931), se jedná o synonymum zahrnující druhy *B. hexodonta*, *B. pentodonta*, *B. astaci* a *B. parasita* (Gelder, 1996). Zbývající dva evropské druhy *B. italica* a *B. kozarovi* nebyly doposud na našem území zjištěny. V publikaci Bádřa (2000) je uveden nález *B. italica* na racích říčních ze Zbraslavi u Brna, později však sám autor údaj poopravuje na druh *B. pentodonta* (Čermáková a Bádř, 2002). Výskyt doposud nezjištěných druhů potočnic, *B. kozarovi* a *B. italica*, stejně jako výskyt druhů exotických nelze v ČR vyloučit. Oba druhy jsou již známy ze sousedního Polska, *B. kozarovi* dokonce z lokality nedaleko hranic s ČR (Kasprzak, 1981; Śmietana a Wierzbicka, 1999).

Nejběžnějším a také nejnapadnějším druhem u nás, se kterým se na racích můžeme setkat, je *B. parasita* (obr. 9.7.c), která dosahuje velikosti i přes 10 mm. Mezi další hojně se vyskytující druhy potočnic patří drobnější *B. pentodonta* (Straškraba, 1956). Naopak často v české literatuře zmiňovaná potočnice račí *B. astaci* patří k druhům u nás vzácnějším (Bádr, 2000).

Přenos

Potočnice jsou schopny při kontaktu dvou raků aktivně přelézt z jednoho jedince na druhého. Rak se může potočnic, zejména připevněných kokonů s embryi, zbavit při pravidelném svlékání krunýře. Většina jedinců potočnic je však schopna se přemístit zpět na svého hostitele během samotného procesu svlékání, nebo hned poté, kdy se rak u svlečky zdržuje a za účelem doplnění minerálních solí ji požírá. Jestliže se ke svlečce dostane jiný račí jedinec, potočnice se mohou přemístit i na něj. Poměrně dlouhou dobu jsou potočnice schopny přežít i bez svého hostitele, v laboratorních podmínkách přežívaly až osm měsíců (Penn, 1959; Young, 1966).

Vliv na raky

Většina druhů potočnic patří mezi komenzály, kteří raky nijak nepoškozují. Tyto neparazitické druhy se živí drobnou faunou a flórou osídlující krunýře raků (Meike, 1999; Gale a Proctor, 2011). Mezi potočnicemi však můžeme najít i druhy parazitické, mezi které patří *Branchiobdella hexadonta* a potočnice račí *B. astaci*. Jako fakultativní parazit je zmiňována *B. parasita* (Straškraba, 1956; Grabda a Wierzbicka, 1969; Kasprzak, 1981; Quaglio a kol., 2006). Tyto parazitické druhy se často nalézají v žaberní dutině, kde narušují žábry raků a sají jejich hemolymfu, nebo mohou poškozovat račí vajíčka. Při silném napadení, kdy se na jednom rakovi může vyskytovat i několik set jedinců patřících k různým druhům, mohou zhoršovat zdravotní stav svého hostitele či zapříčinit rozvoj bakteriálních infekcí (Holt, 1976; Alderman a Polglase, 1988). Existují také studie, které na základě laboratorních pokusů prokazují naopak pozitivní vliv na kondici raků, kdy potočnice čistily rakům žábry od epibiontních nálevníků a drobných částic, a tím zlepšovaly přenos kyslíku (Brown a kol., 2002; Lee a kol., 2009).

Diagnostika a léčba

Rozeznávání jednotlivých druhů potočnic je pro neodborníka obtížné. Determinace je založena na morfologii těla, dvou chitínových čelistí, spermatéky (umístěné v 5. článku), části samčího pohlavního orgánu – atria v 6. článku – a na celkovém počtu samčích pohlavních článků. K bezchybné determinaci je nezbytná kombinace uvedených znaků (Čermáková a Bádr, 2002). Klíče k určování evropských zástupců Branchiobdellida jsou uvedeny např. v pracích Kasprzaka (1981), Geldera a kol. (1994) a Neseimanna (1994).

Potočnice jsou citlivé na zvýšenou vodivost vody, čehož je možné využít k jejich eliminaci bez poškození hostitele pro experimentální či terapeutické účely. Pokusy při hodnotách vodivosti vyšších než $100 \text{ mS} \cdot \text{m}^{-1}$ ukázaly, že potočnice do jednoho měsíce z těl raků zcela vymizí i při vysoké intenzitě napadení (Bádr, 2003). K odstranění potočnic tak lze využít např. slanou vodu (Gelder a kol., 2002), roztok MgCl_2 (Brown a kol., 2002), či dokonce obyčejnou sodovku (Oberkofler a kol., 2002).

LITERATURA

- Adámek, Z., Řehulka, J., 2000. Choroby a komenzálové raků zjištění v České republice v roce 1998. Bulletin VÚRH Vodňany 36 (1–2): 28–32.
- Alderman, D.J., 1996. Geographical spread of bacterial and fungal diseases of crustaceans. Revue Scientifique Et Technique De L'Office International Des Epizooties 15: 603–632.
- Alderman, D.J., Polglase, J.L., 1985. *Fusarium tabacinum* (Beyma) Gams. as a gill parasite in the crayfish, *Austropotamobius pallipes* Lereboullet. Journal of Fish Diseases 8: 249–252.
- Alderman, D.J., Polglase, J.L., 1986. *Aphanomyces astaci*: isolation and culture. Journal of Fish Diseases 9: 367–379.
- Alderman, D.J., Polglase, J.L., 1988. Pathogens, parasites and commensals. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation. Croom Helm Ltd., London, pp. 167–212.
- Alderman, D.J., Polglase, J.L., Frayling, M., 1987. *Aphanomyces astaci* pathogenicity under laboratory and field conditions. Journal of Fish Diseases 10: 385–393.
- Aquiloni, L., Martín, M.P., Gherardi, F., Diéguez-Urbeondo, J., 2011. The North American crayfish *Procambarus clarkii* is the carrier of the oomycete *Aphanomyces astaci* in Italy. Biological Invasions 13: 359–367.
- Bádr, V., 2000. Výskyt potočnic r. *Branchiobdella* v České republice a jejich možná patogenita – předběžná zpráva. Bulletin VÚRH Vodňany 36 (1/2): 33–40.
- Bádr, V., 2003. Abiotické faktory ovlivňující rozšíření r. *Branchiobdella*. In: Bryja, J., Zukal, J. (Eds), Zoologické dny, Brno, s. 24–25.
- Bangyeekhun, E., Ryyanen, H.J., Henttonen, P., Huner, J.V., Cerenius, L., Söderhäll, K., 2001. Sequence analysis of the ribosomal internal transcribed spacer DNA of the crayfish parasite *Psorospermium haeckeli*. Diseases of Aquatic Organisms 46: 217–222.
- Baumgartner, W.A., Hawke, J.P., Bowles, K., Varner, P.W., Hasson, K.W., 2009. Primary diagnosis and surveillance of white spot syndrome virus in wild and farmed crawfish (*Procambarus clarkii*, *P. zonangulus*) in Louisiana, USA. Diseases of Aquatic Organisms 85: 15–22.
- Bishop, J.E., 1968. An ecological study of the Branchiobdellid commensals (Annelida–Branchiobdellidae) of some mid-western Ontario crayfish. Canadian Journal of Zoology 46: 835–843.
- Bohman, P., Nordwall, F., Edsman, L., 2006. The effect of the large-scale introduction of signal crayfish on the spread of crayfish plague in Sweden. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 380–381: 1291–1302.
- Brown, B.L., Creed, R.P., Jr., Dobson, W.E., 2002. Branchiobdellid annelids and their crayfish hosts: are they engaged in cleaning symbiosis? Oecologia 132: 250–255.
- Buchbauerová, L., 2012. Vztah melanizace a račího moru u amerických invazních raků *Orconectes limosus* a *Pacifastacus leniusculus*. Studentská práce v rámci středoškolské odborné činnosti, Kdyně.
- Cannon, L.R.G., Jennings, J.B., 1987. Occurrence and nutritional relationships of four ectosymbiotes of the freshwater crayfish *Cherax dispar* Riek and *Cherax punctatus* Clark (Crustacea: Decapoda) in Queensland. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 38: 419–427.
- Cavalier-Smith, T., Chao, E.E.Y., 2006. Phylogeny and Megasytematics of Phagotrophic Heterokonts (Kingdom Chromista). Journal of Molecular Evolution 62: 388–420.
- Cerenius, L., Söderhäll, K., 1984a. Chemotaxis in *Aphanomyces astaci*, an arthropod parasitic fungus. Journal of Invertebrate Pathology 43: 278–281.

- Cerenius, L., Söderhäll, K., 1984b. Repeated zoospore emergence from isolated spore cysts of *Aphanomyces astaci*. *Experimental Mycology* 8: 370–377.
- Cerenius, L., Söderhäll, K., Persson, M., Axajon, R., 1988. The crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* diagnosis, isolation, and pathobiology. *Freshwater Crayfish* 7: 131–144.
- Cerenius, L., Bangyeekhun, E., Keyser, P., Söderhäll, I., Söderhäll, K., 2003. Host prophenoloxidase expression in freshwater crayfish is linked to increased resistance to the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. *Cellular Microbiology* 5: 353–357.
- Corbel, V., Zuprizal, Shi, Z., Huang, C., Sumartono, Arcier, J.M., Bonami, J.R., 2001. Experimental infection of European crustaceans with white spot syndrome virus (WSSV). *Journal of Fish Diseases* 24: 377–382.
- Čermáková, J., Bádr, V., 2002. Determinační znaky evropských zástupců třídy Branchiobdellae. In: Bryja, J., Zukal, J. (Eds), *Zoologické dny*, Brno, s. 22–23.
- Diéguez-Urbeondo, J., Cerenius, L., Söderhäll, K., 1994. *Saprolegnia parasitica* and its virulence on three different species of freshwater crayfish. *Aquaculture* 120: 219–228.
- Diéguez-Urbeondo, J., Huang, T.S., Cerenius, L., Söderhäll, K., 1995. Physiological adaptation of an *Aphanomyces astaci* strain isolated from the freshwater crayfish *Procambarus clarkii*. *Mycological Research* 99: 574–578.
- Diéguez-Urbeondo, J., Cerenius, L., Dyková, I., Gelder, S.R., Henttonen, P., Jiravanichpaisal, P., Lom, J., Söderhäll, K., 2006. Pathogens, parasites and ectocommensals. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (Eds), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 131–149.
- Dunn, J.C., McClymont, H.E., Christmas, M., Dunn, A.M., 2009. Competition and parasitism in the native white clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. *Biological Invasions* 11: 315–324.
- Đuriš, Z., Horká, I., Kristian, J., Kozák, P., 2006. Some cases of macro-epibiosis on the invasive crayfish *Orconectes limosus* in the Czech Republic. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 1325–1337.
- Đuriš, Z., Horká, I., Petrusek, A., 2007. Invasive zebra mussel colonisation of invasive crayfish: a case study. *Hydrobiologia* 590: 43–46.
- Edgerton, B.F., 2003. Further studies reveal that *Austropotamobius pallipes* bacilliform virus (ApBV) is common in populations of native freshwater crayfish in south-eastern France. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 23: 7–12.
- Edgerton, B.F., 2004. Susceptibility of the Australian freshwater crayfish *Cherax destructor* albidus to white spot syndrome virus (WSSV). *Diseases of Aquatic Organisms* 59: 187–193.
- Edgerton, B.F., Paasonen, P., Henttonen, P., Owens, L., 1996. Description of a bacilliform virus from the freshwater crayfish, *Astacus astacus*. *Journal of Invertebrate Pathology* 68: 187–190.
- Edgerton, B.F., Evans, L.H., Stephens, F.J., Overstreet, R.M., 2002. Synopsis of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture* 206: 57–135.
- Edgerton, B.F., Henttonen, P., Jussila, J., Mannonen, A., Paasonen, P., Taugbøl, T., Edsman, L., Souty-Grosset, C., 2004. Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology* 18: 1466–1474.
- El-Matbouli, M., Soliman, H., 2006. Molecular diagnostic methods for detection of *Thelohania contejeani* (Microsporidia), the causative agent of porcelain disease in crayfish. *Diseases of Aquatic Organisms* 69: 205–211.
- Enigl, M., Schausberger, P., 2007. Incidence of the endosymbionts *Wolbachia*, *Cardinium* and *Spiroplasma* in phytoseiid mites and associated prey. *Experimental and Applied Acarology* 42: 75–85.

- Erséus, C., 2005. Phylogeny of oligochaetous Clitellata. *Hydrobiologia* 535–536: 357–372.
- Evans, L.H., Edgerton, B.F., 2002. Pathogens, parasites and commensals. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 377–423.
- Filipová, L., Kozubíková, E., Petrusek, A., 2006a. *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) – rak pruhovaný. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, Praha, s. 237–239.
- Filipová, L., Petrusek, A., Kozák, P., Policar, T., 2006b. *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) – rak signální. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, Praha, s. 239–240.
- Fischer, P.U., Curtis, K.C., Marcos, L.A., Weil, G.J., 2011. Molecular Characterization of the North American Lung Fluke *Paragonimus kellicotti* in Missouri and its Development in Mongolian Gerbils. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 84: 1005–1011.
- Flegel, T.W., 1997. Special topic review: major viral diseases of the black tiger prawn (*Penaeus monodon*) in Thailand. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 13: 433–442.
- Franzén, A., 1962. Notes on the morphology and histology of *Xironogiton instabilis* (Moore, 1893) (Fam. Branchiobdellidae) with special reference to the muscle cells. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* 35: 369–383.
- Fürst, M., 1995. On the recovery of *Astacus astacus* L. populations after an epizootic of the crayfish plague (*Aphanomyces astaci* Shikora). *Freshwater Crayfish* 8: 565–576.
- Gale, K.S.P., Proctor, H.C., 2011. Diets of two congeneric species of crayfish worm (Annelida: Clitellata: Branchiobdellidae) from western Canada. *Canadian Journal of Zoology* 89: 289–296.
- Gelder, S.R., 1996. A review of the taxonomic nomenclature and checklist of the species of the Branchiobdellae (Annelida: Clitellata). *Proceedings of Biological Society of Washington* 109: 653–663.
- Gelder, S.R., 1999. Zoogeography of Branchiobdellidans (Annelida) and Temnocephalidans (Platyhelminthes) ectosymbiotic on freshwater crustaceans, and their reactions to one another *in vitro*. *Hydrobiologia* 406: 21–31.
- Gelder, S.R., Messick, G., 2006. First report of the aberrant association of branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) on blue crabs (Crustacea: Decapoda) in Chesapeake Bay, Maryland, USA. *Invertebrate Biology* 125: 51–55.
- Gelder, S.R., Delmastro, G.B., Ferraguti, M., 1994. A report on branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) and a taxonomic key to the species in northern Italy, including the first record of *Cambarincola mesochoreus* on the introduced American red swamp crayfish. *Bollettino di Zoologia* 61: 179–183.
- Gelder, S.R., Delmastro, G.B., Rayburn, J.N., 1999. Distribution of native and exotic Branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) on their respective crayfish hosts in Northern Italy, with the first record of native *Branchiobdella* species on an exotic North American Crayfish. *Journal of Limnology* 58: 20–24.
- Gelder, S.R., Gagnon, N.L., Nelson, K., 2002. Taxonomic considerations and distribution of the Branchiobdellida (Annelida: Clitellata) on the North American continent. *Northeast Naturalist* 9: 451–468.
- Grabda, E., Wierzbicka, J., 1969. The problem of parasitism of the species of the genus *Branchiobdella* Odier, 1823. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 16: 93–104.
- Halder, M., Ahne, W., 1988. Freshwater crayfish *Astacus astacus* – a vector for infectious pancreatic necrosis virus (IPNV). *Diseases of Aquatic Organisms* 4: 205–209.
- Hall, L., Unestam, T., 1980. The effect of fungicides on survival of the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*, Oomycetes, growing on fish scales. *Mycopathologia* 72: 131–134.

- Holt, P.C., 1965. The systematic position of the Branchiobdellae (Annelida: Clitellata). *Systematic Zoology* 14: 25–32.
- Holt, P.C., 1976. The branchiobdellid (Annelida: Clitellata) associates of Astacoidean crayfishes. *Freshwater Crayfish* 2: 337–346.
- Huang, T.S., Cerenius, L., Söderhäll, K., 1994. Analysis of genetic diversity in the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*, by random amplification of polymorphic DNA. *Aquaculture* 126: 1–9.
- Imhoff, E.M., Mortimer, R.J.G., Christmas, M., Dunn, A.M., 2009. Porcelain disease in white-clawed (*Austropotamobius pallipes* (Lereboullet)) and signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)) in the UK. In: Brickland, J., Holdich, D.M., Imhoff, E.M. (Eds), *Crayfish Conservation in the British Isles. Proceedings of a conference, Leeds, Velká Británie*, pp. 49–56.
- Imhoff, E.M., Mortimer, R.J.G., Christmas, M., Dunn, A.M., 2010. Non-lethal tissue sampling allows molecular screening for microsporidian parasites in signal, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), and vulnerable white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Freshwater Crayfish* 17: 145–150.
- Jiravanichpaisal, P., Söderhäll, K., Söderhäll, I., 2004. Effect of water temperature on the immune response and infectivity pattern of white spot syndrome virus (WSSV) in freshwater crayfish. *Fish and Shellfish Immunology* 17: 265–275.
- Johnson, T.W., Jr., Seymour, R.L., Padgett, D.E., 2002. *Biology and the systematics of the Saprolegniaceae*. National Science Digital Library, University of North Carolina, Wilmington, NC.
- Jones, T.C., Lester, R.J.G., 1992. The life history and biology of *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes; Temnocephalida), an ectosymbiont on the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Hydrobiologia* 248: 193–199.
- Jones, T.C., Lester, R.J.G., 1993. Aspects of the biology and pathogenicity of *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes: Temnocephalida), an ectosymbiont on the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 44: 927–933.
- Jones, T.C., Lester, R.J.G., 1996. Factors influencing populations of the ectosymbiont *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes; Temnocephalida), on the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* maintained under laboratory conditions. *Aquaculture* 143: 233–243.
- Jones, J.B., Lawrence, C.S., 2001. Diseases of yabbies (*Cherax albidus*) in Western Australia. *Aquaculture* 194: 221–232.
- Jussila, J., Makkonen, J., Kokko, H., 2011a. Peracetic acid (PAA) treatment is an effective disinfectant against crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) spores in aquaculture. *Aquaculture* 320: 37–42.
- Jussila, J., Makkonen, J., Vainikka, A., Kortet, R., Kokko, H., 2011b. Latent crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) infection in a robust wild noble crayfish (*Astacus astacus*) population. *Aquaculture* 321: 17–20.
- Kasprzak, K., 1981. Skaposzety wodne I. Instytut Zoologii Polskiej Akademii Nauk, Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa, pp. 213–217.
- Kasprzak, K., 1984. The previous and contemporary conceptions on phylogeny and systematic classifications of Oligochaeta (Annelida). *Annales Zoologici* 38: 205–223.
- Kouba, A., Carral, J.M., Buřič, M., Mráz, J., Policar, T., Kozák, P., 2010. Artificial incubation of noble crayfish (*Astacus astacus*) eggs in a partial recirculating system using formaldehyde as antifungal treatment. *Aquaculture Research* 41: e618–e623.

- Kozubíková, E., 2011. Detekce, rozšíření, diverzita a fylogeneze původce račího moru *Aphanomyces astaci* (Oomycetes). Dizertační práce, Univerzita Karlova v Praze.
- Kozubíková, E., Petrusek, A., 2009. Račí mor – přehled dosavadních poznatků o závažném onemocnění raků a zhodnocení situace v České republice. Bulletin VÚRH Vodňany 45 (2–3): 34–57.
- Kozubíková, E., Petrusek, A., Ďuriš, Z., Kozák, P., Geiger, S., Hoffmann, R., Oidtmann, B., 2006. The crayfish plague in the Czech Republic – review of recent suspect cases and a pilot detection study. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 380–381: 1313–1324.
- Kozubíková, E., Petrusek, A., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Urbeondo, J., Oidtmann, B., 2008. The old menace is back: recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic. Aquaculture 274: 208–217.
- Kozubíková, E., Filipová, L., Kozák, P., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Urbeondo, J., Oidtmann, B., Petrusek, A., 2009. Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in invasive American crayfishes in the Czech Republic. Conservation Biology 23: 1204–1213.
- Kozubíková, E., Vrålstad, T., Filipová, L., Petrusek, A., 2011a. Re-examination of the prevalence of *Aphanomyces astaci* in North American crayfish populations in Central Europe by TaqMan real-time PCR. Diseases of Aquatic Organisms 97: 113–125.
- Kozubíková, E., Viljamaa-Dirks, S., Heinikainen, S., Petrusek, A., 2011b. Spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* carry a novel genotype of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*. Journal of Invertebrate Pathology 108: 214–216.
- Krucińska, J., Simon, E., 1968. Opasożytach i epibiontach jamy skrzelowej raków z Wrocławia i okolic. Przegląd Zoologiczny 12: 288–289.
- Krugner-Higby, L., Haak, D., Johnson, P.T.J., Shields, J.D., Jones, III. W.M., Reece, K.S., Meinke, T., Gendron, A., Rusak, J.A., 2010. Ulcerative disease outbreak in crayfish *Orconectes propinquus* linked to *Saprolegnia australis* in Big Muskellunge Lake, Wisconsin. Diseases of Aquatic Organisms 91: 57–66.
- Krupauer, V., 1968. Zlatý rak. Nakladatelství České Budějovice, 109 s.
- Lane, M.A., Barsanti, M.C., Santos, C.A., Yeung, M., Lubner, S.J., Weil, G.J., 2009. Human Paragonimiasis in North America following Ingestion of Raw Crayfish. Clinical Infectious Diseases 49: e55–e61.
- Lee, S.C., Corradi, N., Byrnes, E.J., Torres-Martinez, S., Dietrich, F.S., Keeling, P.J., Heitman, J., 2008. Microsporidia evolved from ancestral sexual fungi. Current Biology 18: 1675–1679.
- Lee, J.H., Kim, T.W., Choe, J.C., 2009. Commensalism or mutualism: conditional outcomes in a branchiobdellid-crayfish symbiosis. Oecologia 159: 217–224.
- Lom, J., Nilsen, F., Dykova, I., 2001. *Thelohania contejeani* Henneguy, 1892: dimorphic life cycle and taxonomic affinities, as indicated by ultrastructural and molecular study. Parasitological Research 87: 860–872.
- Longshaw, M., 2011. Diseases of crayfish: A review. Journal of Invertebrate Pathology 106: 54–70.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 2004. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the IUCN, Gland, Switzerland.
- Matasová, K., Kozubíková, E., Svoboda, J., Jarošík, V., Petrusek, A., 2011. Temporal variation in the prevalence of the crayfish plague pathogen (*Aphanomyces astaci*) in three Czech spiny-cheek crayfish populations. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 401: 14.
- Matthews, M., Reynolds, J.D., 1990. Laboratory investigations of the pathogenicity of *Aphanomyces astaci* for irish fresh water crayfish. Hydrobiologia 203: 121–126.

- Meike, E., 1999. The relationship between *Branchiobdella* spec. (Annelida, Oligochaeta) and its host, the noble crayfish (*Astacus astacus* L.). Archiv für Hydrobiologie 144: 357–369.
- Mendoza, L., Taylor, J.W., Ajello, L., 2002. The class Mesomycetozoea: A Heterogeneous Group of Microorganisms at the Animal-Fungal Boundary. Annual Review of Microbiology 56: 315–344.
- Moodie, E.G., Le Jambre, L.F., Katz, M.E., 2003a. *Thelohania montirivulorum* sp. nov. (Microspora: Thelohaniidae), a parasite of the Australian freshwater crayfish, *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae): fine ultrastructure, molecular characteristics and phylogenetic relationships. Parasitological Research 91: 215–228.
- Moodie, E.G., Le Jambre, L.F., Katz, M.E., 2003b. *Thelohania parastaci* sp. nov. (Microspora: Thelohaniidae), a parasite of the Australian freshwater crayfish, *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). Parasitological Research 91: 151–165.
- Moore, D.A.J., McCrodden, J., Dekumyoy, P., Chiodini, P.L., 2003. Gnathostomiasis: An Emerging Imported Disease. Emerging Infectious Diseases 9: 647–650.
- Musil, M., Buřič, M., Policar, T., Kouba, A., Kozák, P., 2010. Comparison of Diurnal and Nocturnal Activity Between Noble Crayfish (*Astacus astacus*) and Spinycheek Crayfish (*Orconectes limosus*). Freshwater Crayfish 17: 189–193.
- Nesemann, H., 1994. Die Krebsigel im Gebiet der Oberen Donau (Österreich, Deutschland) mit Bestimmungsschlüssel zu den europäischen Arten (Clitellata, Branchiobdellida). Lauterbornia 19: 79–93.
- Nesemann, H., 1998. Flußkrebse und Krebsigel (Annelida: Branchiobdellida) – eine Symbiose. Stapfia, Neue Folge 137: 197–204.
- Nylund, V., Westman, K., 2000. The prevalence of crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) in two signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) populations in Finland. Journal of Crustacean Biology 20: 777–785.
- Oberkofler, B., Quaglio, F., Füreder, L., Fioravanti, M.L., Giannetto, S., Morolli, C., Minelli, G., 2002. Species of Branchiobdellidae (Annelida) on freshwater crayfish in south Tyrol (northern Italy). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 367: 777–784.
- Oidtmann, B., 2000. Diseases in freshwater crayfish. In: Rogers, D., Brickland, J. (Eds), Crayfish conference Leeds. Proceedings of the Crayfish Conference, Leeds, Velká Británie, pp. 9–18.
- Oidtmann, B., Schmid, L., Rogers, D., Hoffmann, R.W., 1999. An improved isolation method for the cultivation of crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. Freshwater Crayfish 12: 303–312.
- Oidtmann, B., Heitz, E., Rogers, D., Hoffmann, R.W., 2002. Transmission of crayfish plague. Diseases of Aquatic Organisms 52: 159–167.
- Oidtmann, B., Geiger, S., Steinbauer, P., Culas, A., Hoffmann, R.M., 2006. Detection of *Aphanomyces astaci* in North American crayfish by polymerase chain reaction. Diseases of Aquatic Organisms 72: 53–64.
- Owens, L., McElnea, C., 2000. Natural infection of the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* with presumptive spawner-isolated mortality virus. Diseases of Aquatic Organisms 40: 219–223.
- Părvulescu, L., Schrimpf, A., Kozubíková, E., Vrålstad, T., Cabanillas Resino, S., Petrusek, A., Schulz, R., 2012. Invasive crayfish and crayfish plague on the move: First detection of the plague agent *Aphanomyces astaci* in the Romanian Danube. Diseases of Aquatic Organisms 98: 85–94.
- Penn, G.H., 1959. Survival of branchiobdellid annelids without a crawfish host. Ecology 40: 514–515.
- Petrusek, A., Ďuriš, Z., 2006. *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1854, krab čínský. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. ČSOP, Praha, s. 234–236.

- Petrusek, A., Filipová, L., Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Policar, T., Štambergová, M., Kučera, Z., 2006. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic. Past and present. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 380–381: 903–917.
- Quaglio, F., Fioravanti, M.L., Gelder, S.R., Gianetto, S., Trentini, M., Nobile, L., Maxia, M., Morolli, C., 2002. Infestation of the branchiobdellidan, *Xironogiton victoriensis* (Anellida: Clitellata), on the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) from Auenbachl Creek, Alto Adige/Süd Tyrol, Italy. Freshwater Crayfish 13: 274–279.
- Quaglio, F., Morolli, C., Galuppi, R., Bonoli, C., Marcer, F., Nobile, L., De Luise, G., Tampieri, M.P., 2006. Preliminary investigations of disease-causing organisms in the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* complex from streams of northern Italy. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 380–381: 1271–1290.
- Ragan, M.A., Goggin, C.L., Cawthorn, R.J., Cerenius, L., Jamieson, A.V.C., Plourde, S.M., Rand, T.G., Söderhäll, K., Gutell, R.R., 1996. A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence. Proceedings of the National Academy of Sciences 93: 11907–11912.
- Rachford, F.W., 1975. Potential intermediate and paratenic hosts for *Angiostrongylus cantonensis*. The Journal of Parasitology 61: 1117–1119.
- Rantamäki, J., Cerenius, L., Söderhäll, K., 1992. Prevention of transmission of the crayfish plague fungus (*Aphanomyces astaci*) to the freshwater crayfish *Astacus astacus* by treatment with $MgCl_2$. Aquaculture 104: 11–18.
- Reynolds, J.D., 1988. Crayfish extinctions and crayfish plague in central Ireland. Biological Conservation 45: 279–285.
- Rohde, K., Georgi, M., 1983. Structure and development of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Cestodaria: Amphilinidea). International Journal for Parasitology 13: 273–287.
- Rohde, K., Watson, N., 1989. Ultrastructural studies of larval and juvenile *Austramphilina elongata* (Platyhelminthes, Amphilinidea), penetration into, and early development in the intermediate host, *Cherax destructor*. International Journal for Parasitology 19: 529–538.
- Royo, F., Andersson, G., Bangyeekhun, E., Muzquiz, J.L., Söderhäll, K., Cerenius, L., 2004. Physiological and genetic characterisation of some new *Aphanomyces* strains isolated from freshwater crayfish. Veterinary Microbiology 104: 103–112.
- Scheer, D., 1979. *Psorospermium orconectis* n. sp., ein neuer Parasit in *Orconectes limosus*. Archiv für Protistenkunde 121: 381–391.
- Shin, M.-H., Min, D.-Y., 1999. Infection status of *Paragonimus westermani* metacercariae in crayfish (*Cambaroides similis*) collected from Bogildo (Islet), Wando-gun, Chollanam-do, Korea. The Korean Journal of Parasitology 37: 55–57.
- Śmietana, P., Wierzbicka, J., 1999. Species of *Branchiobdella* Odier, 1823 (Annelida: Clitellata) associated with the crayfish *Astacus astacus* and *Astacus leptodactylus* in Poland. Freshwater Crayfish 12: 349–355.
- Sobecka, E., Hajek, G.J., Skorupinski, L., 2011. Four pathogens found associated with *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) from Lake Dabie (Poland). Oceanological and Hydrobiological Studies 40: 96–99.
- Söderhäll, K., Cerenius, L., 1999. The crayfish plague fungus: History and recent advances. Freshwater Crayfish 12: 11–35.
- Söderhäll, K., Svensson, E., Unestam, T., 1977. An inexpensive and effective method for elimination of the crayfish plague: barriers and biological control. Freshwater Crayfish 3: 333–342.
- Stentiford, G.D., Bonami, J.-R., Alday-Sanz, P., 2009. A critical review of susceptibility of crustaceans to Taura syndrome, Yellowhead disease and White Spot Disease and implications of inclusion of these diseases in European legislation. Aquaculture 291: 1–17.

- Strand, D., Holst-Jensen, A., Viljugrein, H., Edvardsen, B., Klaveness, D., Jussila, J., Vrålstad, T., 2011. Detection and quantification of the crayfish plague agent in natural waters – an approach for direct monitoring of aquatic environments. *Diseases of Aquatic Organisms* 95: 9–17.
- Straškraba, M., 1956. Komensálové v žaberní dutině *Astacus astacus* L. ze Slezska. Přírodovědecký sborník Ostravského kraje 38: 593–595.
- Svoboda, J., 2009. Mechanismy a prevence přenosu račího moru. Bakalářská práce, Univerzita Karlova v Praze, 37 s.
- Svoboda, J., 2011. Přenos a detekce račího moru v experimentálních podmínkách. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, 78 s.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Tan, C.K., Owens, L., 2000. Infectivity, transmission and 16S rRNA sequencing of a rickettsia, *Coxiella cheraxi* sp. nov., from the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Diseases of Aquatic Organisms* 41: 115–122.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., Hastein, T., 1993. Crayfish plague and management strategies in Norway. *Biological Conservation* 63: 75–82.
- Turner, H.M., 1985. Pathogenesis of *Alloglossoides caridicola* (Trematoda) infection in the antennal glands of the crayfish *Procambarus acutus*. *Journal of Wildlife Diseases* 21: 459–461.
- Unestam, T., 1966. Studies on the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci*: II. Factors affecting Zoospores and Zoospore production. *Physiologia Plantarum* 19: 1110–1119.
- Unestam, T., 1969. Resistance to the crayfish plague in some American, Japanese and European crayfishes. Report of the Institute of the Freshwater Research Drottningholm 49: 202–209.
- Vennerström, P., Söderhäll, K., Cerenius, L., 1998. The origin of two crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) epizootics in Finland on noble crayfish, *Astacus astacus*. *Annales Zoologici Fennici* 35: 43–46.
- Vey, A., 1986. Disease problems during aquaculture of freshwater crayfish. *Freshwater Crayfish* 6: 212–222.
- Viljamaa-Dirks, S., Torssonen, H., 2008. Crayfish disease research at the Kuopio Unit, Finnish Food Safety Authority Evira. In: Viljamaa-Dirks, S. (Ed.), *Crayfish disease diagnostics – towards a Nordic standard*. Finnish Food Safety Authority Evira, Research Department, Kuopio, p. 30.
- Vogt, G., Rug, M., 1995. Microscopic anatomy and histochemistry of the crayfish parasite *Psorospermium haeckeli*. *Diseases of Aquatic Organisms* 21: 79–90.
- Vogt, G., Rug, M., 1999. Life Stages and Tentative Life Cycle of *Psorospermium haeckeli*, a Species of the Novel DRIPs Clade From the Animal-Fungal Dichotomy. *Journal of Experimental Zoology* 283: 31–42.
- Votrubec, J., 1931. Chov raků a velevruba perlonošného. Učebnice státní rybářské školy ve Vodňanech, Praha, Věstník Čs. zoologické společnosti v Praze 6–7: 513–517.
- Vrålstad, T., Knutsen, A.K., Tengs, T., Holst-Jensen, A., 2009. A quantitative TaqMan MGB real-time polymerase chain reaction based assay for detection of the causative agent of crayfish plague *Aphanomyces astaci*. *Veterinary Microbiology* 137: 146–155.
- Vrålstad, T., Johnsen, S.I., Fristad, R., Edsmann, L., Strand, D., 2011. Potent infection reservoir of crayfish plague now permanently established in Norway. *Diseases of Aquatic Organisms* 97: 75–83.
- Young, W., 1966. Ecological studies of the Branchiobdellidae (Oligochaeta). *Ecology* 47: 571–578.

