

Adaptace helmintů k parazitismu



HELMINTI

- Helminti – velmi různorodá skupina (Vermes)
- Označení pro nepříbuzné skupiny organismů
- Společný znak – bilaterálně souměrní protostomní živočichové
- Tradičně – neodermální platyhelminti (**Trematoda**, **Cestoda**, **Monogenea**), hlístice (**Nematoda**) a vrtejši (**Acanthocephala**).
- Taky ale Turbellaria, Rotifera, Nematomorpha, Nemertea, Nemertini, Hirudinea).
- Neodráží to fylogenetické vztahy

Fylogenetické vztahy Bilateria

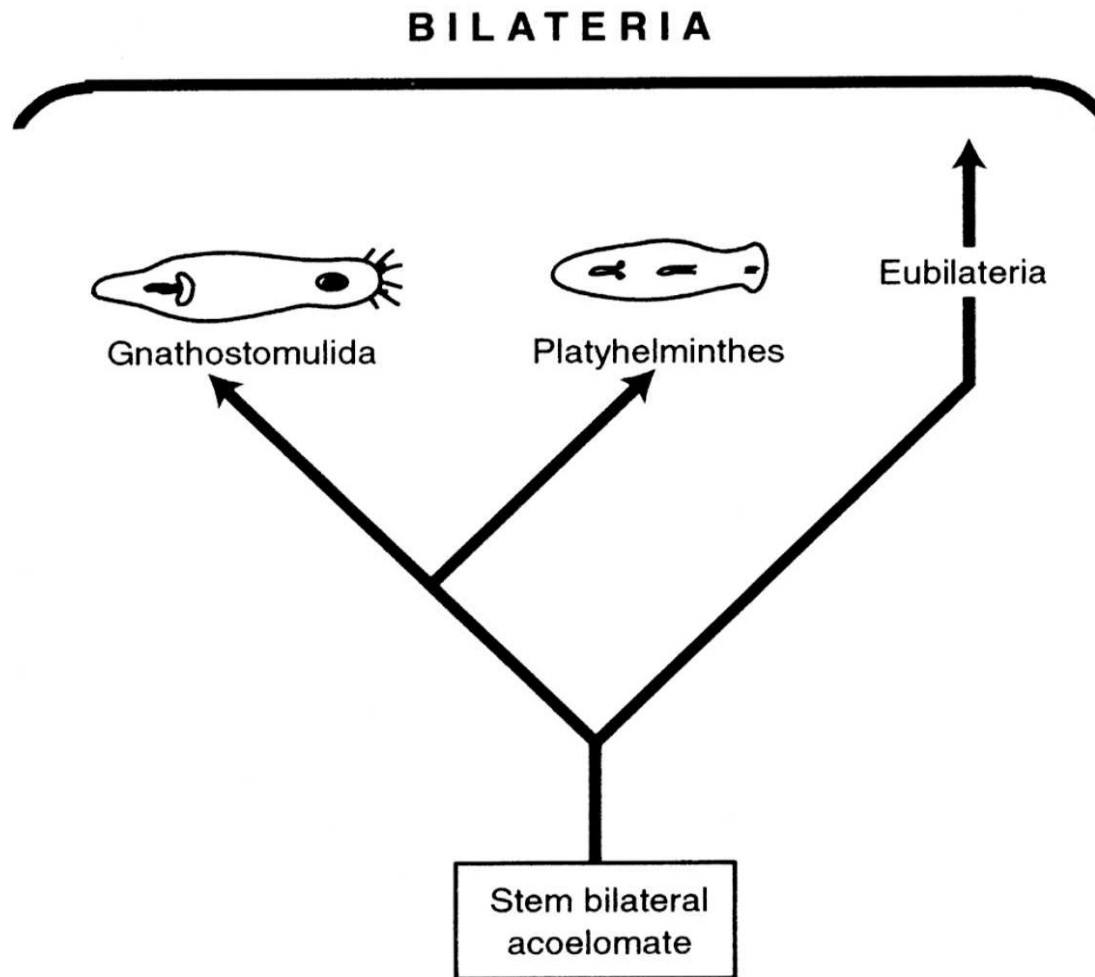
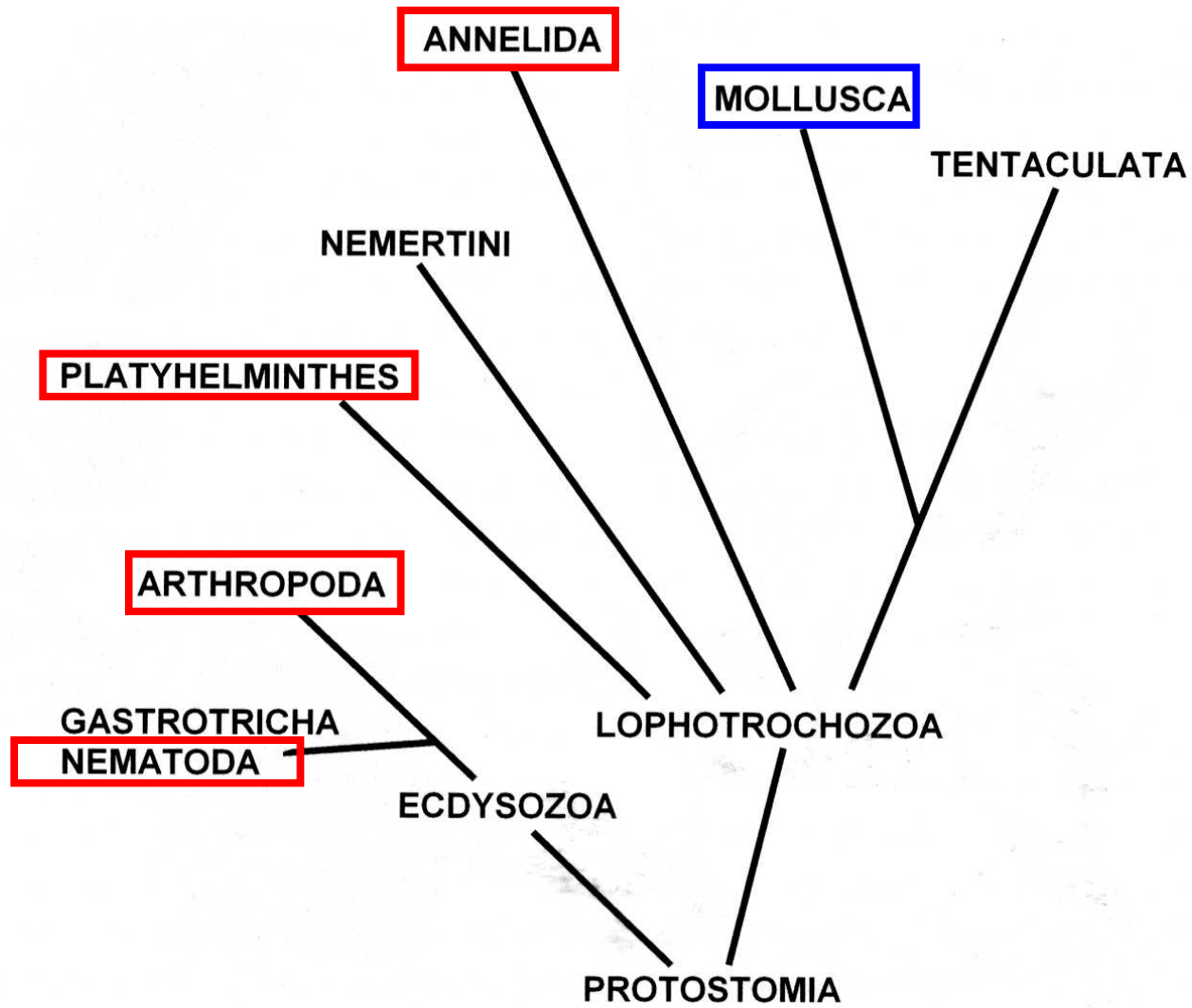


Figure 22.1 Phylogenetic relationship of Bilateria. (From Willmer 1990, after Ax 1984.)

Fylogeneze protostomních živočichů



Obr. 3–1 Zjednodušený fylogenetický strom protostomních živočichů. Konstrukce dle 18S rRNA a Hox genů (dle Tessmar-Raible a Arendt, 2003, upraveno).

Původ parazitismu u platyhelmintů

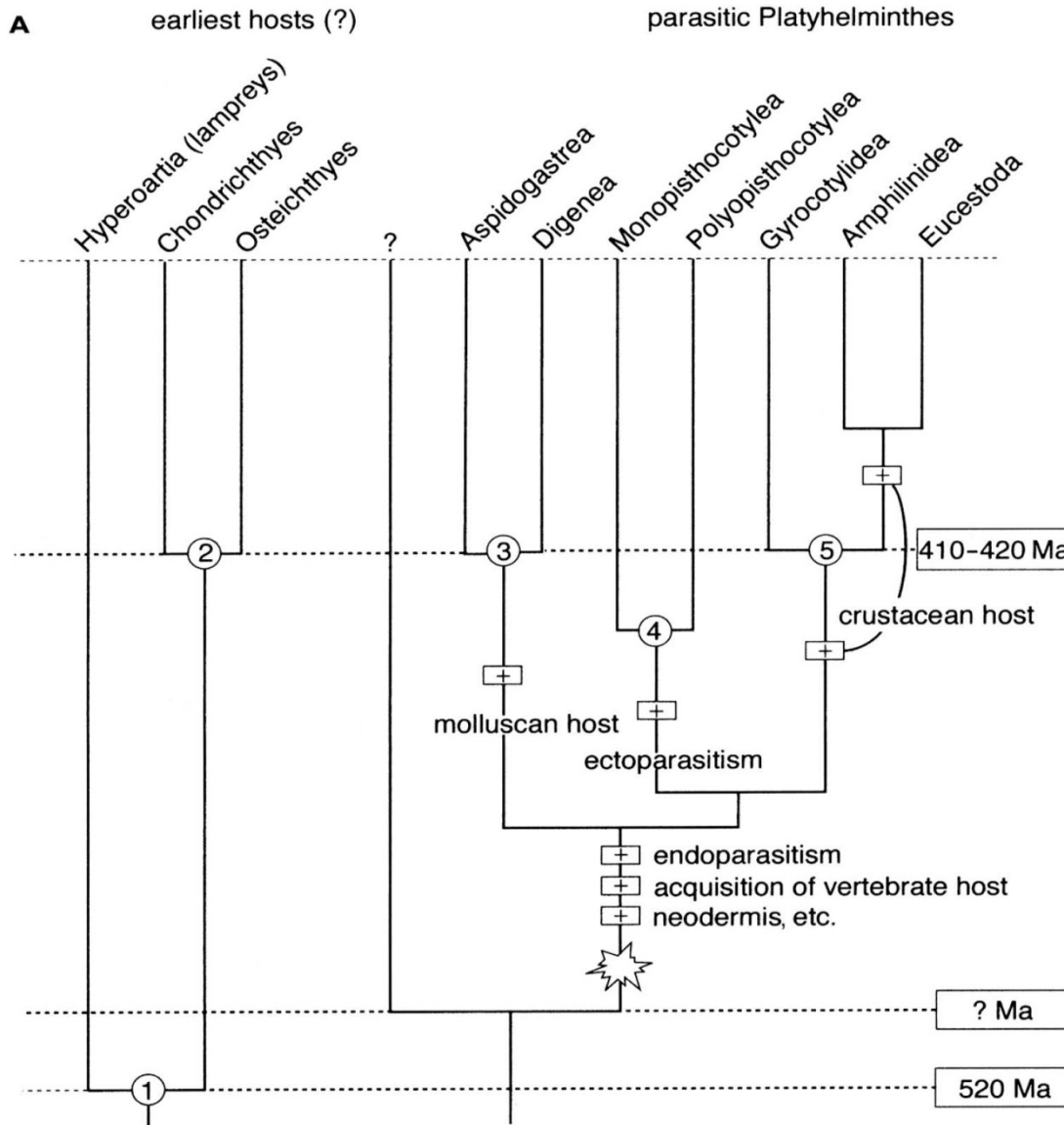
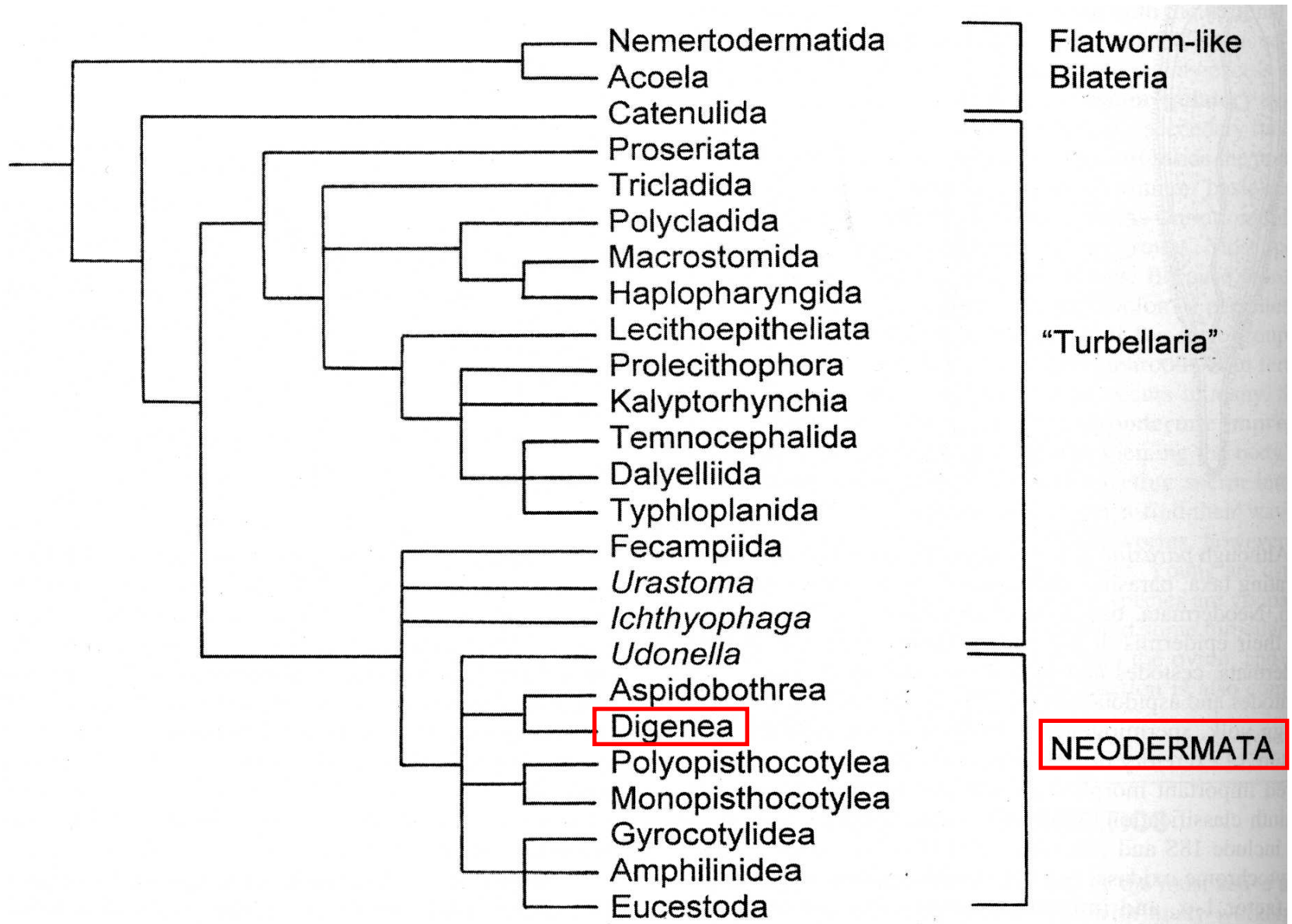


Figure 15.11 **A)** Origin of parasitism in the Platyhelminthes acc. to Littlewood *et al.* (1999b). 1, No extant lamprey parasitized, therefore parasitism after divergence of Hyperoartia from other Gnathostomata (Chondrichthyes + Osteichthyes + Osteichthyes?); 2, Chondrichthyes + Osteichthyes lineages diverge c. 410 Ma; 3, Trematodes diverge with 2; 4, Both monogenean lineages diverge with 2, therefore must have diverged from one another before 2; 5, Cestodarians diverge with 2.

Fylogeneze hlavních skupin Platyhelminthes



Buněčná diferenciaci během ontogeneze

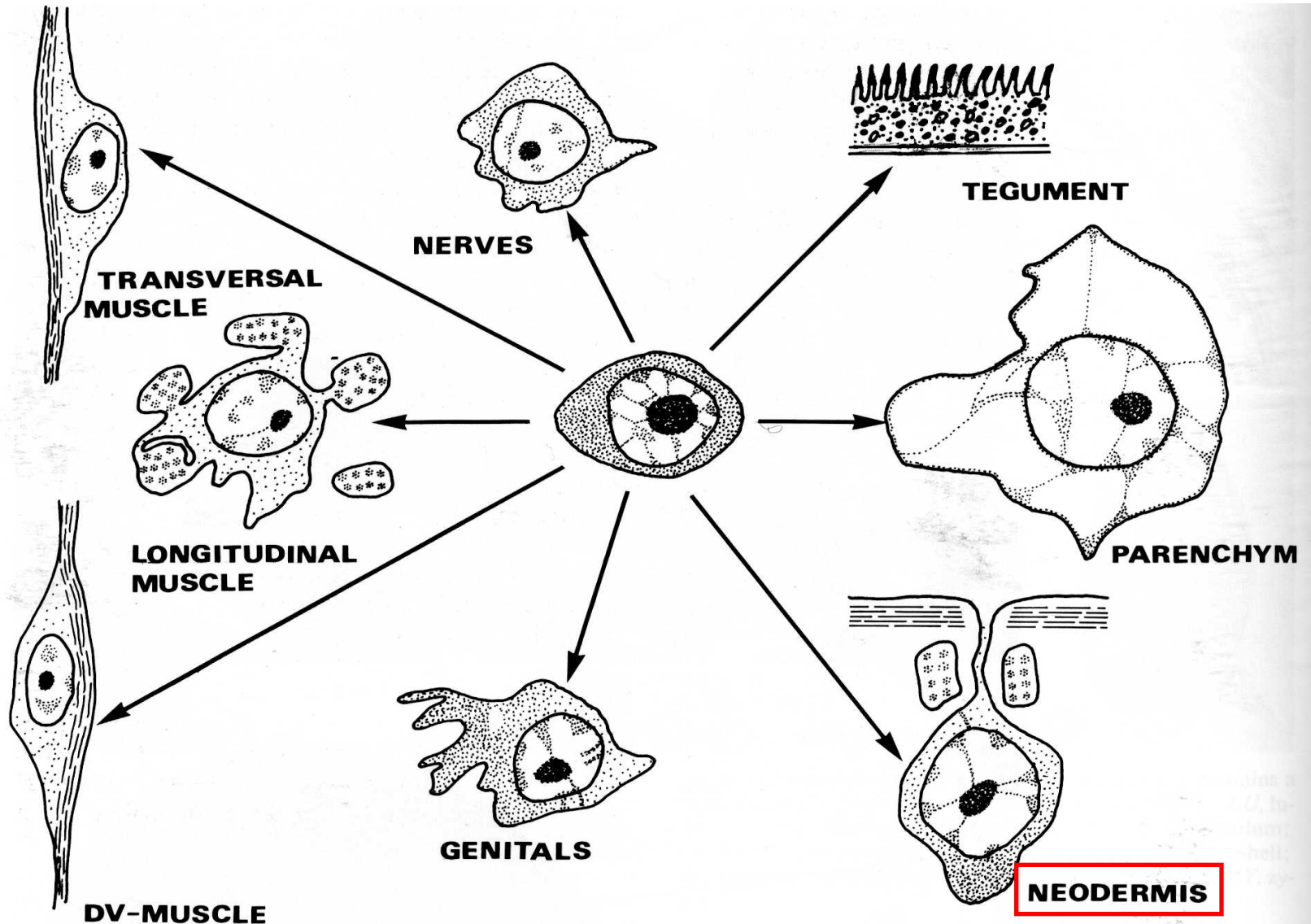
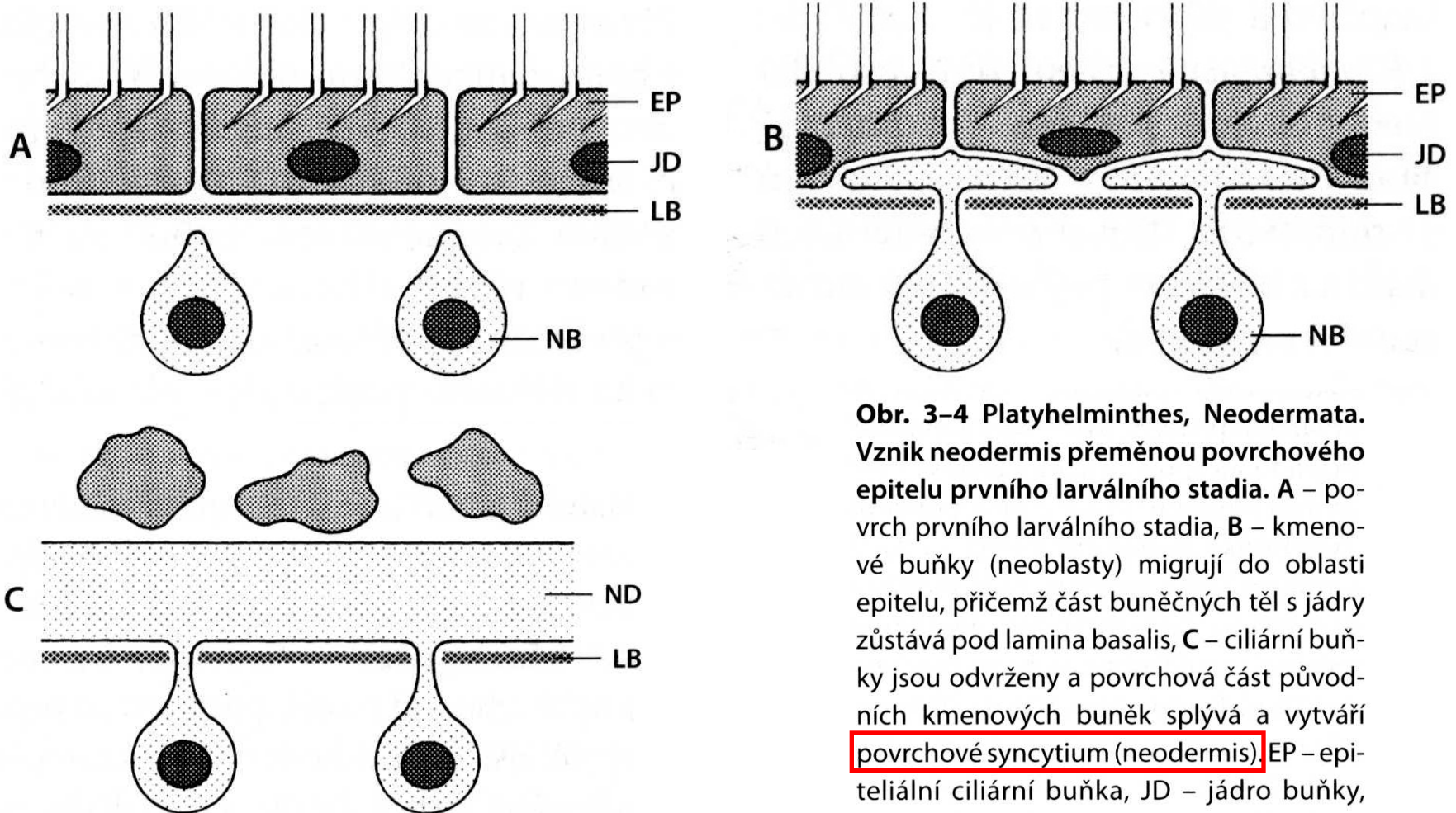


Fig. 4.26. Developmental possibilities of an undifferentiated cell (germ cell) in platyhelminths (e.g., cestodes; after Gustafsson's⁶ and own original results). Note that the undifferen-

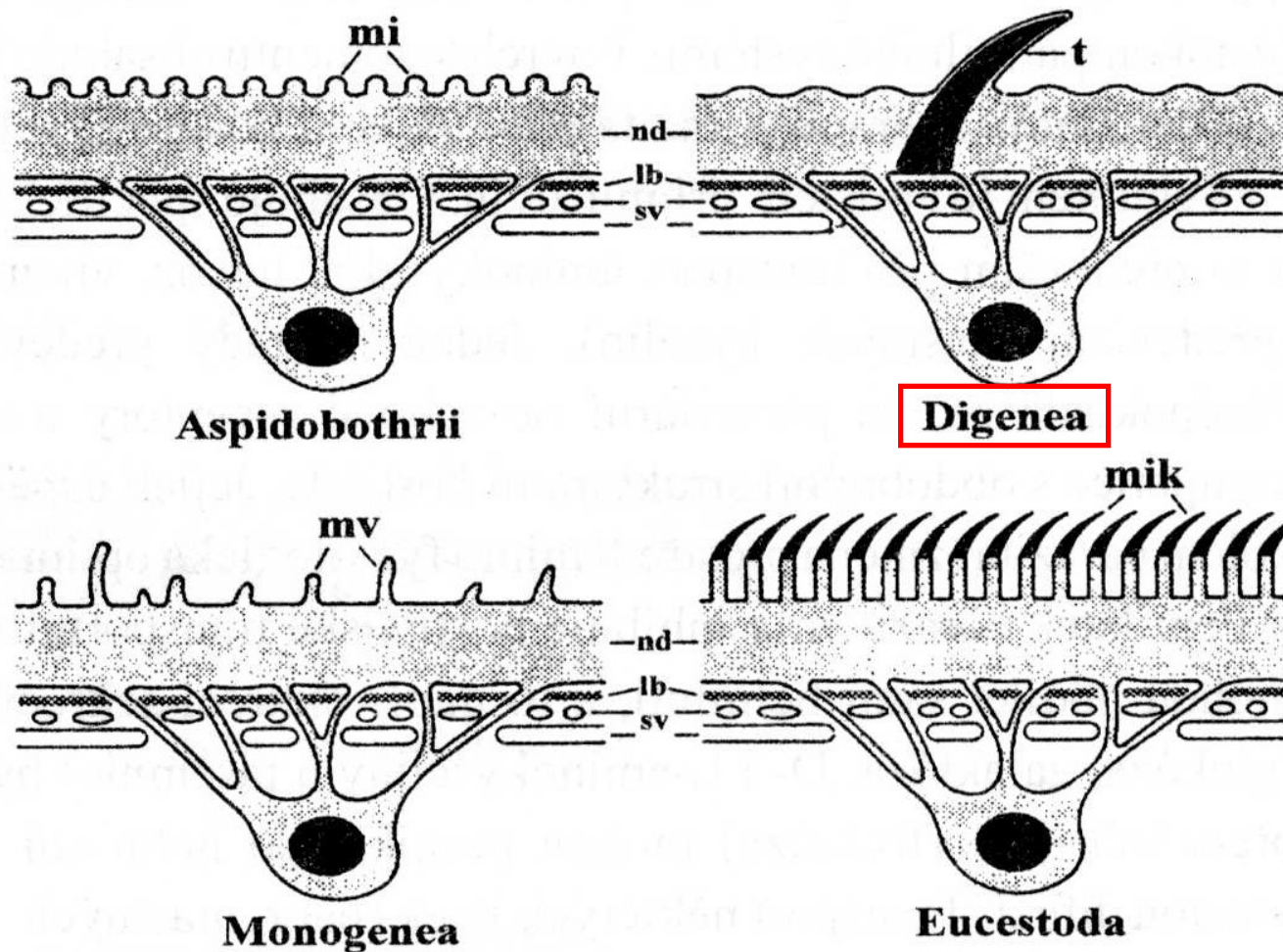
tiated cells are characterized by a large nucleus with a spherical nucleolus

Vznik neodermis



Obr. 3–4 Platyhelminthes, Neodermata. Vznik neodermis přeměnou povrchového epitelu prvního larválního stadia. A – povrch prvního larválního stadia, B – kmenové buňky (neoblasty) migrují do oblasti epitelu, přičemž část buněčných těl s jádry zůstává pod lamina basalis, C – ciliární buňky jsou odvrženy a povrchová část původních kmenových buněk splývá a vytváří **povrchové syncytium (neodermis)**. EP – epitelální ciliární buňka, JD – jádro buňky, LB – lamina basalis, NB – neoblast, ND – neodermis (dle Ax a kol., 1989, upraveno).

Platyhelminthes - Neodermata



Obr. 8. Charakteristické typy neodermis (Ehlers 1985, upraveno)
mi-mikrotuberkuly; t-trny obsahující aktin; mv-mikrovily;
mik-mikrotrichy; nd-neodermis; lb-lamina basalis; sv-svalové vrstvy.

Charakteristika hlavních skupin helmintů I

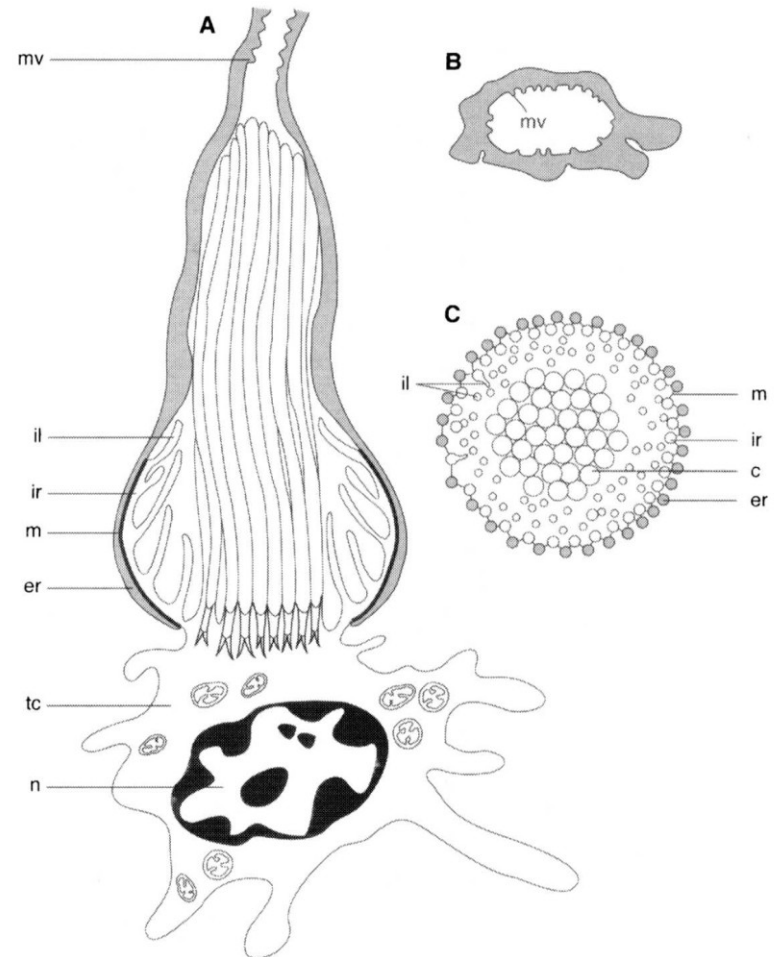
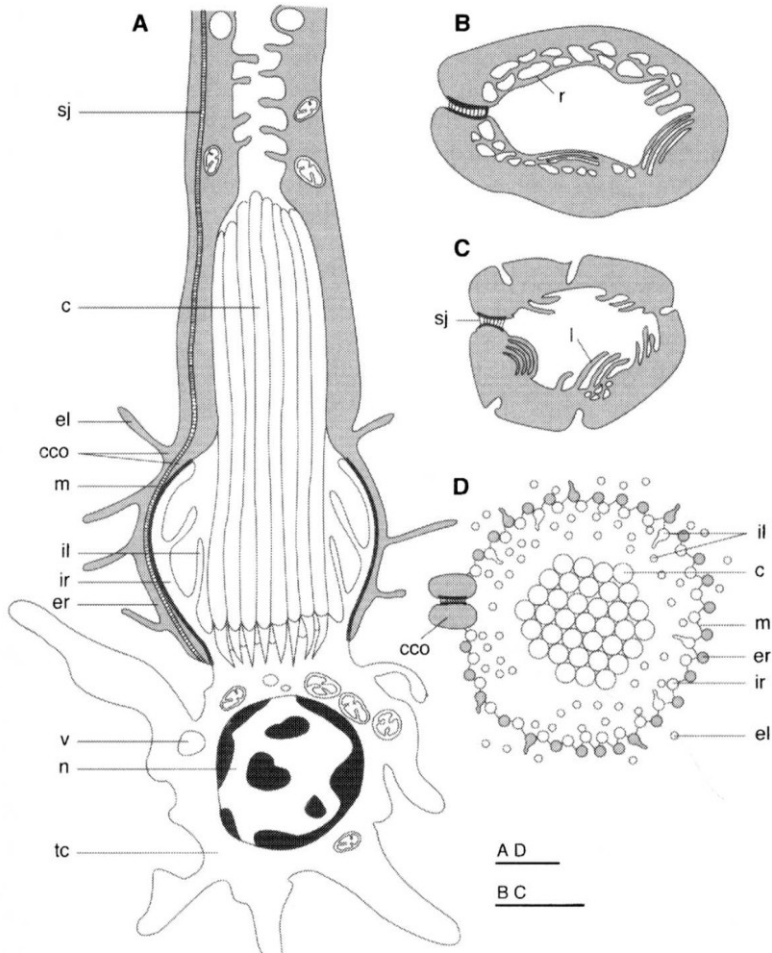
Kmen **PLATYHELMINTHES**

- Tělo dorso-ventrálně sploštělé, bilaterálně symetrické
- Chybí tělní dutiny, anus, dýchací a oběhový systém
- Tělo pokryté tegumentem (u neodermat)
- Exkreční systém protonefridiálního typu (plaménkové buňky)
- Orgány ponořené v pojivové tkáni – parenchymu
- Obvykle hermafroditi

Protonefrodie platyhelmintů

Trematoda, Monogenea

Cestoda



Charakteristika hlavních skupin helmintů II

Kmen PLATHELMINTHES

Třída Trematoda (Aspidogastrea a **Digenea**)

- Endoparazité
- Trávicí systém a přísavné orgány (přísavky) dobře vyvinuty
- Složité vývojové cykly

Třída Monogenea

- Především ektoparazité ryb
- Přísavné orgány, zvláště zadní disk (opisthaptor) dobře vyvinutý
- Příímý vývojový cyklus

Hypotetická fylogeneze Digenea

232

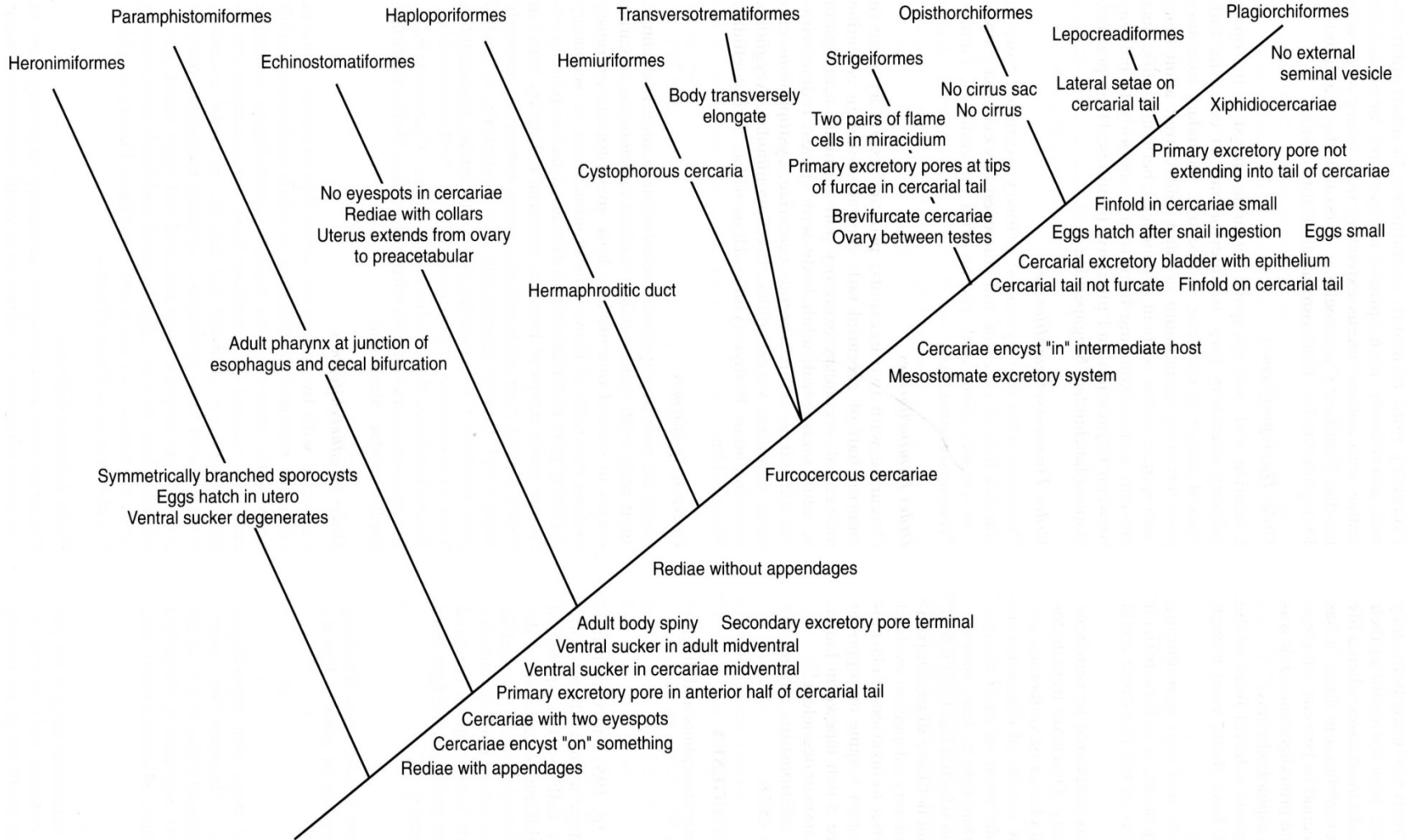


Figure 15.28 A hypothetical phylogenetic tree for the orders of Digenea.

Redrawn from Daniel R. Brooks and Deborah A. McLennan, *Parascript: Parasites and the language of evolution*. Copyright © 1993 by the Smithsonian Institution. Used by permission of the publisher.

Kombinovaná fylogeneze Dinegea

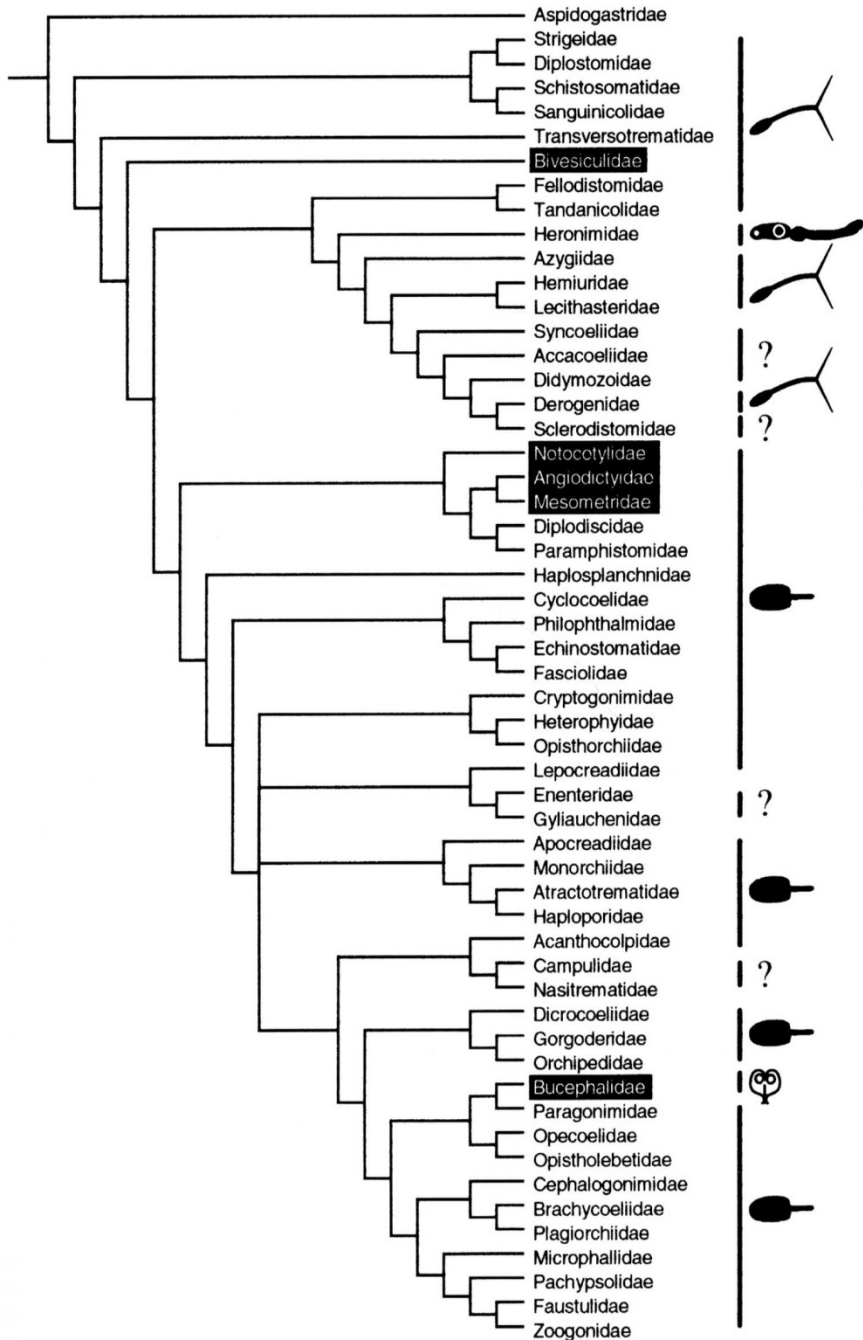


Figure 16.6 Combined-evidence tree for the Digenea showing distribution of complete absence of ventral sucker at all life-cycle stages (boxed taxa) and fork- and simple-tailed cercariae. In addition to the marked families, the cercaria is unknown for the Atractotrematidae and the Opistholebetidae, but can be predicted to have a simple tail.

Charakteristika hlavních skupin helmintů II

Kmen PLATHELMINTHES

Třída Trematoda (Aspidogastrea a Digenea)

- Endoparazité
- Trávicí systém a přísavné orgány (přísavky) dobře vyvinuty
- Složité vývojové cykly

Třída **Monogenea**

- Především ektoparazité ryb
- Přísavné orgány, zvláště zadní disk (opisthaptor) dobře vyvinutý
- Příímý vývojový cyklus

Hypotetická fylogeneze Monogenoidea

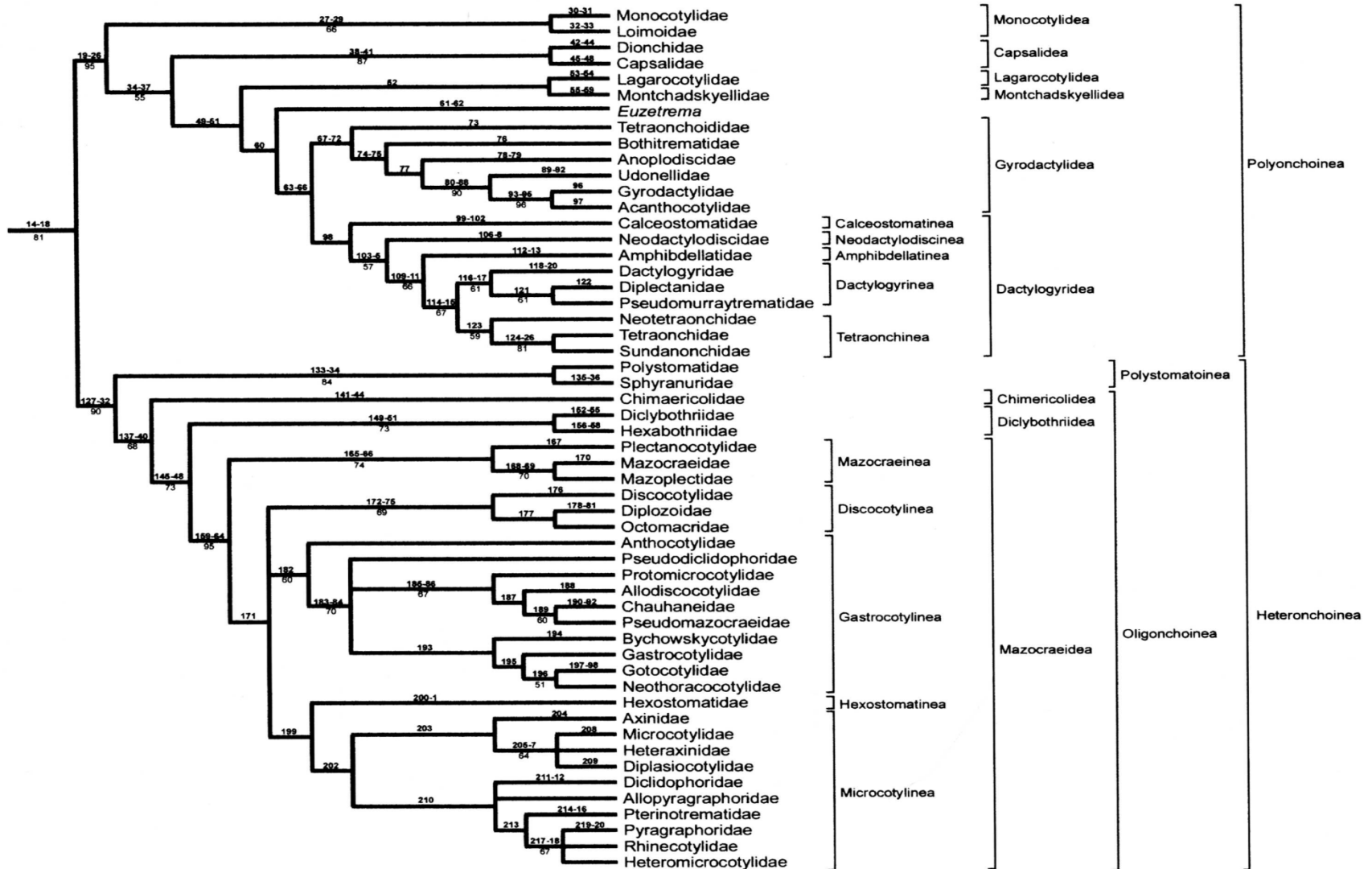


Figure 10.2 Hypothesis for the evolutionary history of 53 families of Monogenoidea based on 66 homologous series of morphological characters. Bold numbers above each branch refer to postulated evolutionary changes as indicated in the character analysis (Appendix 10.1) and character change list (Appendix 10.3). Numbers below each branch refer to bootstrap support for 1000 replicates; only values $\geq 50\%$ are presented. Tree length = 214; CI = 53%; RI = 87%; all considering the Trematoda and Gyrocotylidae as ingroup taxa.

Charakteristika hlavních skupin helmintů III

Třída Cestoda (Gyrocotylida, Amphilinida, **Eucestoda**)

- Protáhlí endoparaziti, především v zažívacím traktu obratlovců
- Většinou segmentovaní, přichytné orgány na předním konci těla.
- Bez trávicí trubice
- Složité vývojové cykly

Hypotetické vztahy Cestodaria

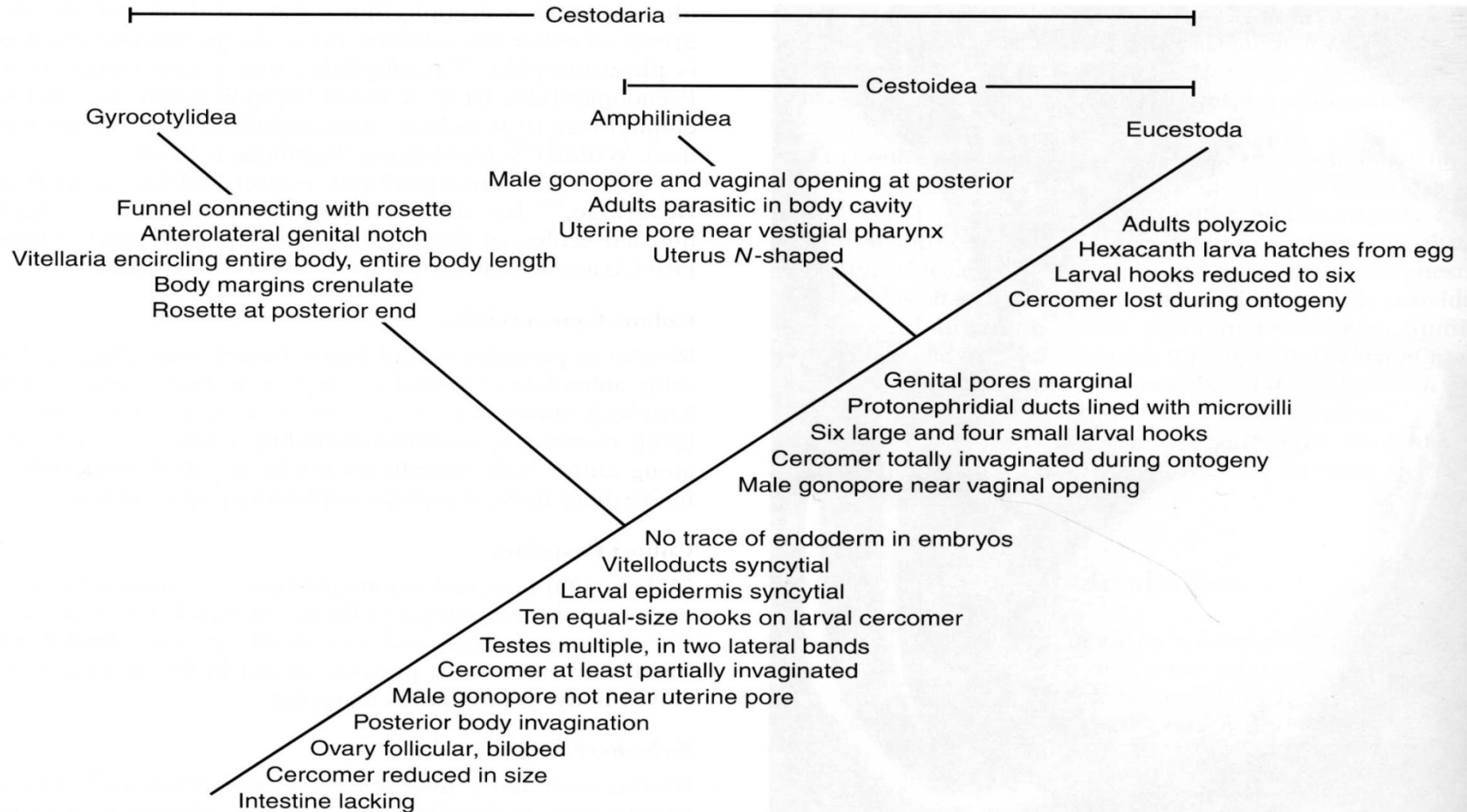


Figure 20.31 Cladogram showing hypothetical relationships of groups within the infraclass Cestodaria.

Gyrocotylidea and Amphilinidea will be described in chapter 21. The name Cestodaria is commonly applied to the Gyrocotylidea and Amphilinidea, but it appears that the Amphilinidea and Eucestoda share a common ancestor and form a clade with the Gyrocotylidea as sister group. One primitive character state of the Cestodaria is 10 larval hooks, of which four become reduced in the Cestoidea and disappear in the Eucestoda.

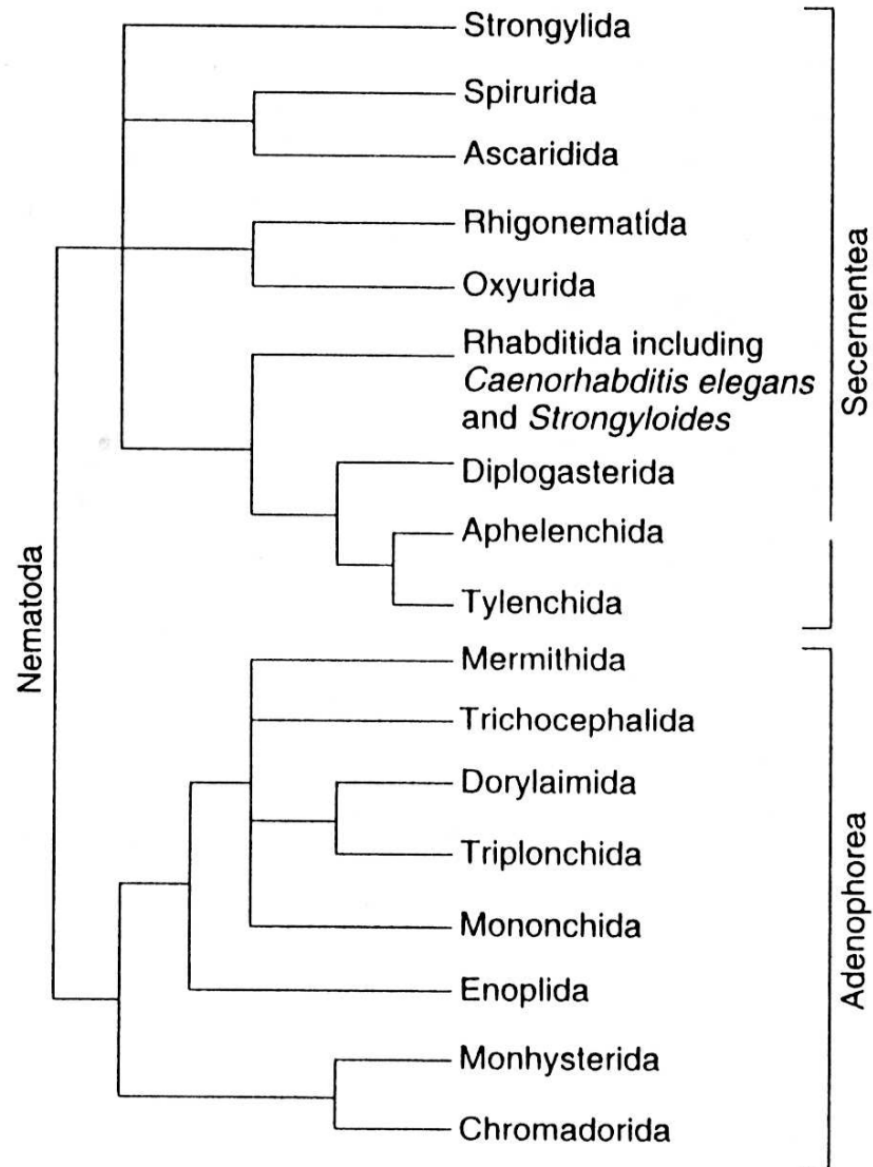
Charakteristika hlavních skupin helmintů IV

Kmen NEMATHELMINTHES

Třída **Nematoda**

- Volně žijící formy i cizopasnici
- Tělo protáhlé, nesegmentované, s odolnou kutikulou
- Pohlaví oddělené, pohlavní orgány trubicovité
- Tělní dutinou pseudocoel
- Vývojové cykly přímé i nepřímé

Fylogeneze nematodů

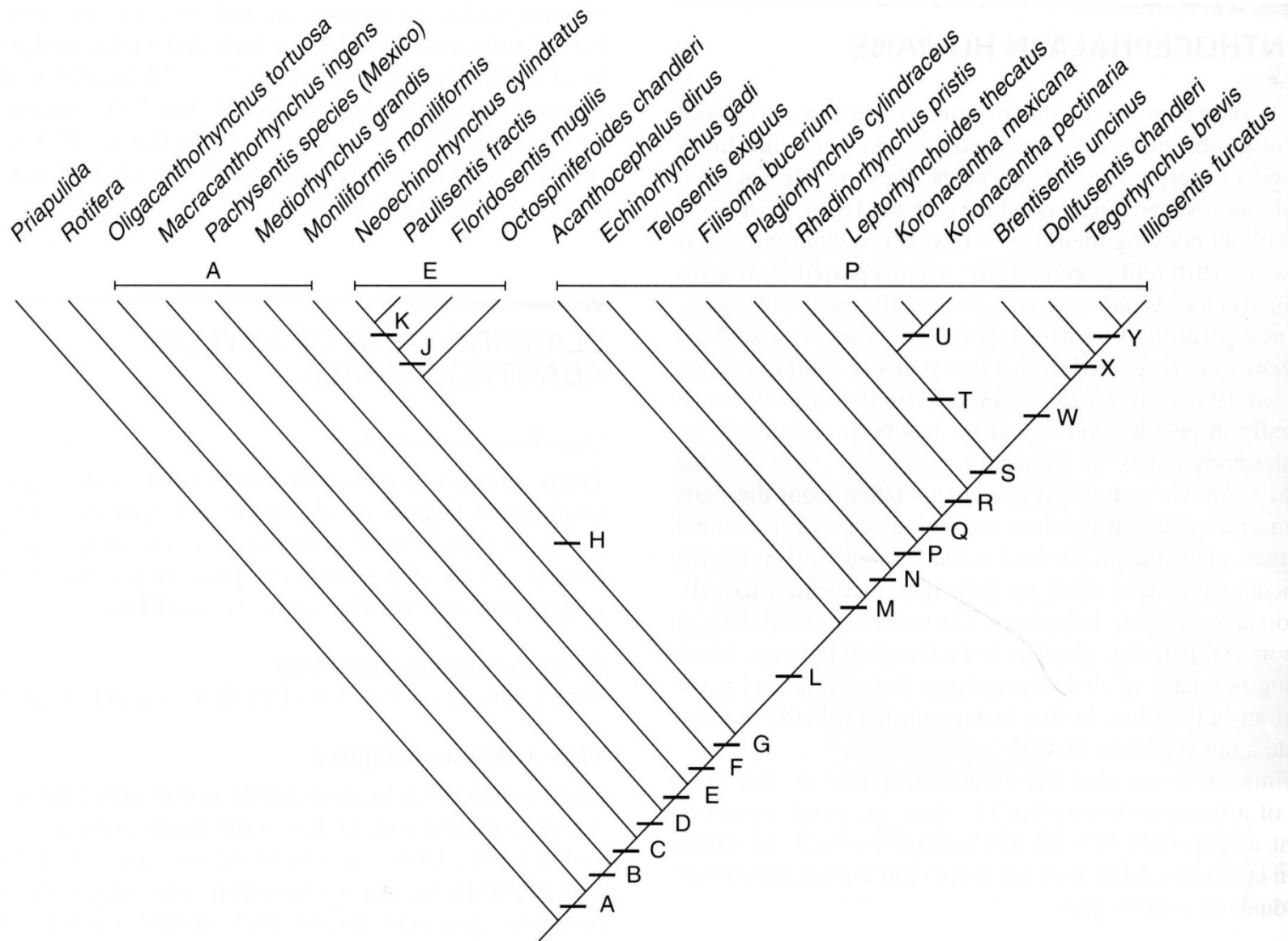


Charakteristika hlavních skupin helmintů V

Kmen **ACANTHOCEPHALA**

- Endoparaziti střeva obratlovců
- Tělo válcovité, nesegmentované s vysunovatelným chobotkem (proboscis) ozbrojeném háčky
- Tělní dutinou pseudocoel
- Trávicí trubice chybí
- Pohlaví oddělené
- Vývojové cykly nepřímé

Hypotetická fylogeneze Acathocephala



Klasifikace kmene Platyhelminthes

- Subphylum CATENULIDA – nemají frontální orgán a mají jednociliátní epidermální buňky
- Subphylum EUPLATYHELMINTHES – mají frontální orgán, vysoká denzita epidermálních cílů a multiflagelátní plaménkové buňky
 - Supertřída ACOELOMORPHA – redukce a ztráta protonefridií a modifikace nebo ztráta střeva, konce cílů mají zřetelný „step“
 - Supertřída RHABDITOMORPHA – mají lamelární rhabdity, dvojžlznatý adhesivní systém a multiflagelární plaménkové buňky

Klasifikace kmene Platyhelminthes

Třída: RHABDOCOELA – mají farynx s bulbem a jednoduché střevo

Řád: Dalyellioida

- Podřád Temnocephalida – cefalické tentákule

PODSUPERTŘÍDA – **NEODERMATA**

ektolecitální vajíčka, ztráta larvální epidermální ciliatury, adulti mají synticiální epidermis,
Neodermata jsou monofyletická skupina

Třída TREMATODA

Třída MONOGENOIDEA (MONOGENEA)

Třída CESTOIDEA

Klasifikace - NEODERMATA

- Třída **TREMATODA** – posteriorní adhesivní orgán a přísavka, samčí genitální porus vyústí v pohlavním atriu, adulti mají hltan v blízkosti ústní přísavky
 - Podtřída: Aspidobothrea – specializované microvilli a microtubuly v neodermis, posteriorní přísavka se dělí na kompartmenty,
 - Podtřída: Dinegea – první larvální stadium miracidium, ŽC s jednou nebo více generacemi sporocyst a cercariemi, slepě ukončené střevo
- Třída **MONOGENOIDEA** (Monogenea) – oncomiracidium se třemi shluky ciliárních buněk, adulti mají jednoduchá testes, všichni ektoparaziti, podle výsledků molekulární fylogeneze jsou polyfyletická skupina:
 - Podtřída: Polyonchoinea - Monopisthocotylea
 - Podtřída: Heteronchoinea - Polypisthocotylea
 - Infrapodtřída: (Polystomatoinea + Oligonchoinea)
- Třída **CESTOIDEA**
 - Podtřída: Cestodaria – monozoičtí, cercomer se šesti háčky,
 - » Řád: Gyrocotylidea – rosety, kmen a laločnatý zadní konec těla
 - » Řád: Amphilinidea – genitální porus posteriorně, uterus tvaru N
 - Podtřída: Eucestoda – adulti polyzoičtí, chybí cercomer se šesti háčky, ŽC s více než jedním hostitelem

Struktura a funkce orgánových soustav

- Přichycovací orgány
- Tělní pokryvy
- Tělní dutiny
- Nervová soustava helmintů
- Svalová soustava
- Trávicí soustava
- Vylučovací soustava, exkrece a sekrece
- Pohlavní soustava

Vývojové cykly helmintů

- Vývojový cyklus: **přímý** (monoxenní) x **nepřímý** (heteroxenní)
- **Geohelmini** x **biohelmini**
- **Definitivní hostitel** x **mezihostitel**
- **Hlavní** x **vedlejší** hostitel (specificity)
- **Paratenický hostitel** (rezervoárový)
- **Postcyklický** hostitel

Ontogenetický vývoj helmintů

- **Životní cykly přímé – monoxenní** (roup dětský, monogenea)
- **Životní cykly nepřímé - heteroxenní**
 - Dixenní – dvou hostitelské (krevničky, Taenia, Filaria)
 - Trixenní – trojhostitelské – (Paragonimus, Diphyllbothrium)
 - Tetraxenní – čtyřhostitelské – (Strigea, Alaria)
- **Definitivní hostitel x mezihostitel**

Adaptace helmintů k parazitismu

- **Morfologické adaptace** (velikost, redukce strukturální složitosti, rozvoj některých orgánů)
- **Fyziologické adaptace** (neutralizace enzymů a detoxikace látek, změny metabolismu, tegument)
- **Biologické adaptace** (vysoký reprodukční potenciál, asexuální rozmnožování, komplexní životní cykly)
- **Etologické adaptace** (migrace invazních larev – horizontální, vertikální, ontogenetické, manipulace chováním hostitelů – mezihostitelů)

TREMATODA

MORFOLOGIE

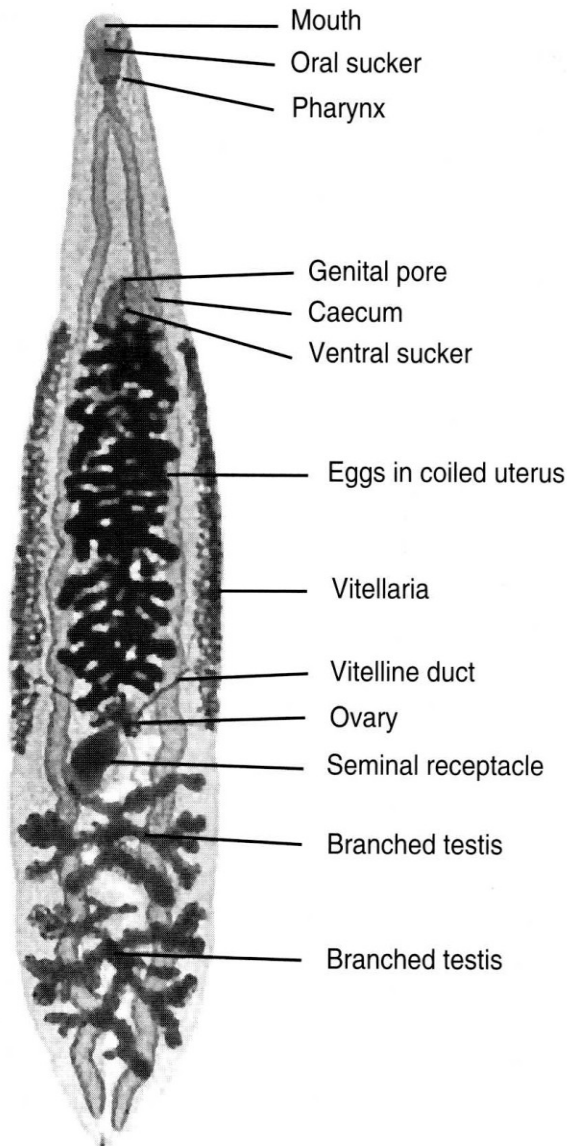
Podřída: Digenea

- Početná skupina helmintů – přes 4 tis. druhů z toho třetina u ryb
- Významní paraziti člověka a hospodářských zvířat
- Cizopasí u obratlovců – prakticky ve všech orgánech s výjimkou kostí
- Největší počet – trávicí soustava - střevo, játra, žlučovody

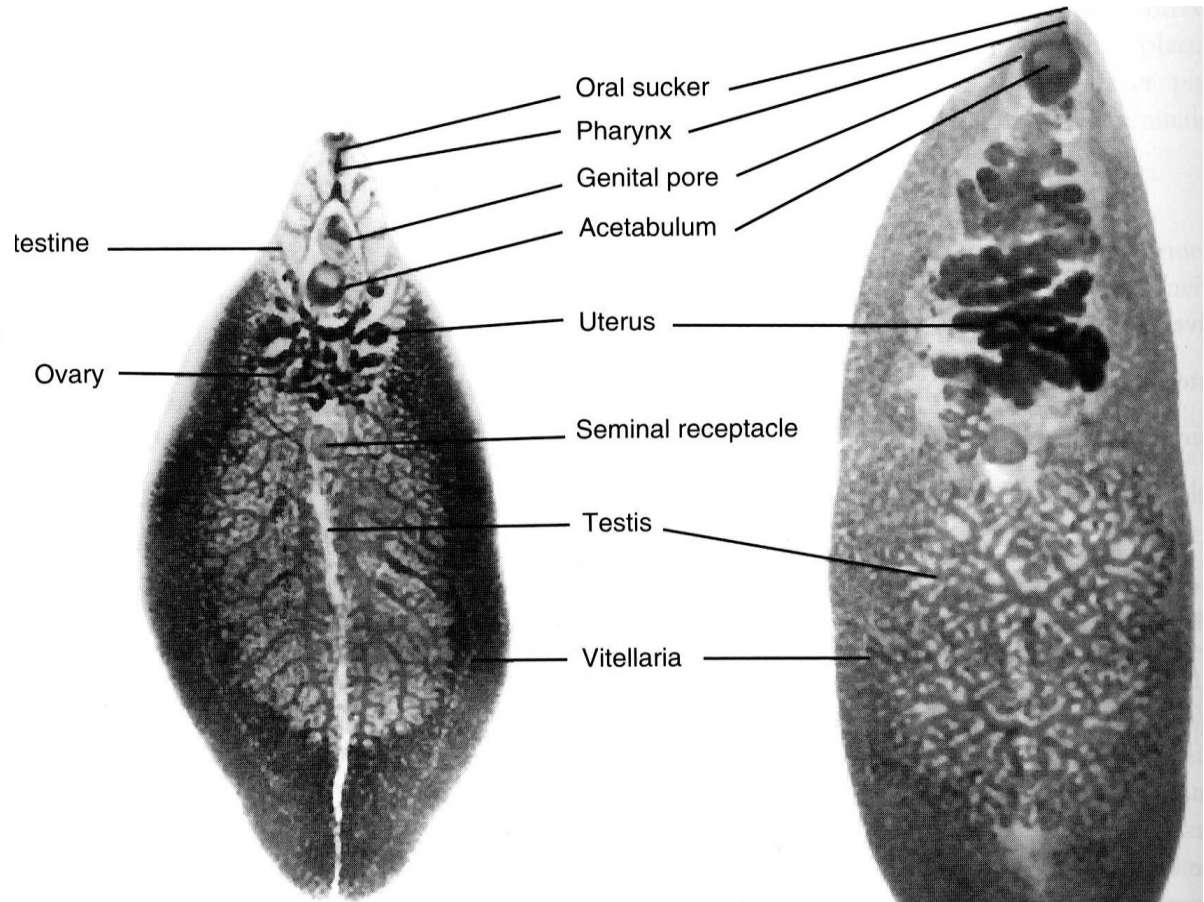
Morfologie motolic

- Bilaterálně symetrické,
- Dorzoventrálně zploštělé
- Bez vnitřní či vnější segmentace
- Velikost od několika mm do několika cm
- Typická je přítomnost svalnatých přísavek
- 7 základních morfologických typů

Motolice - morfologie



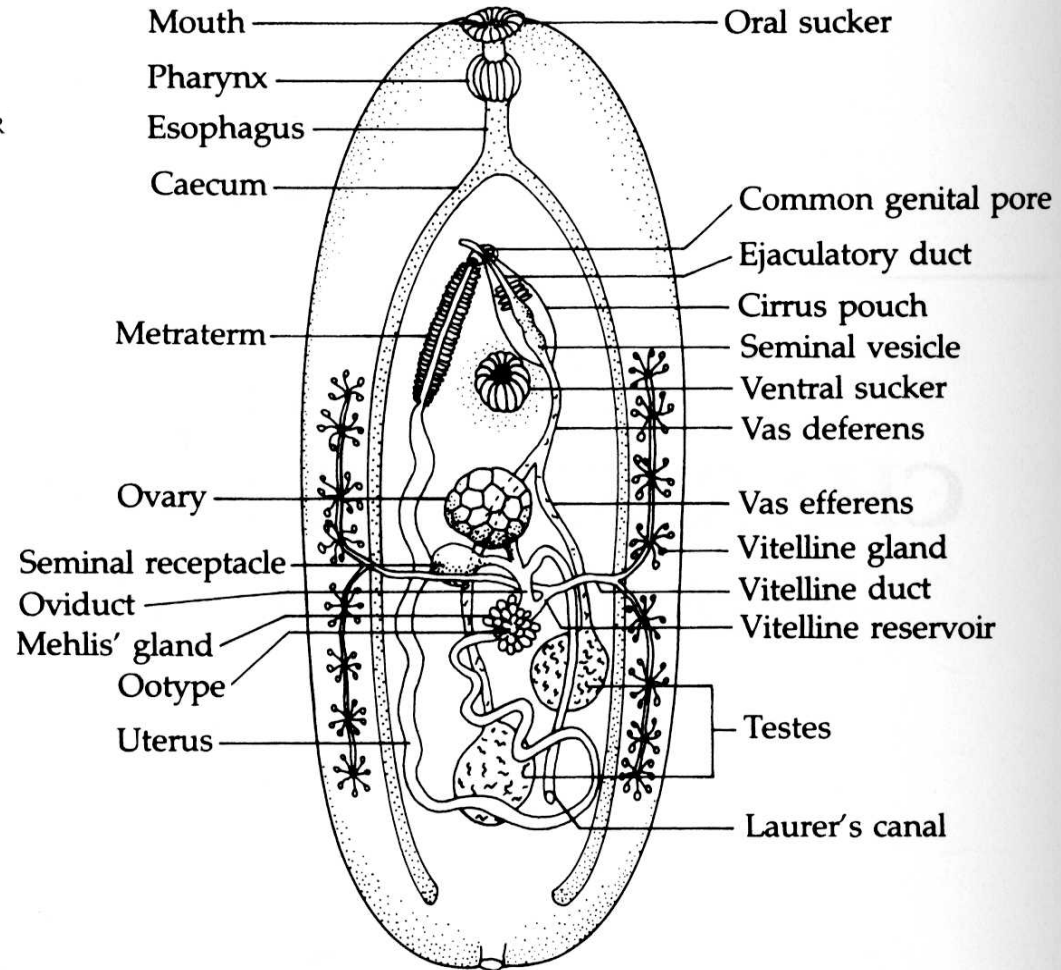
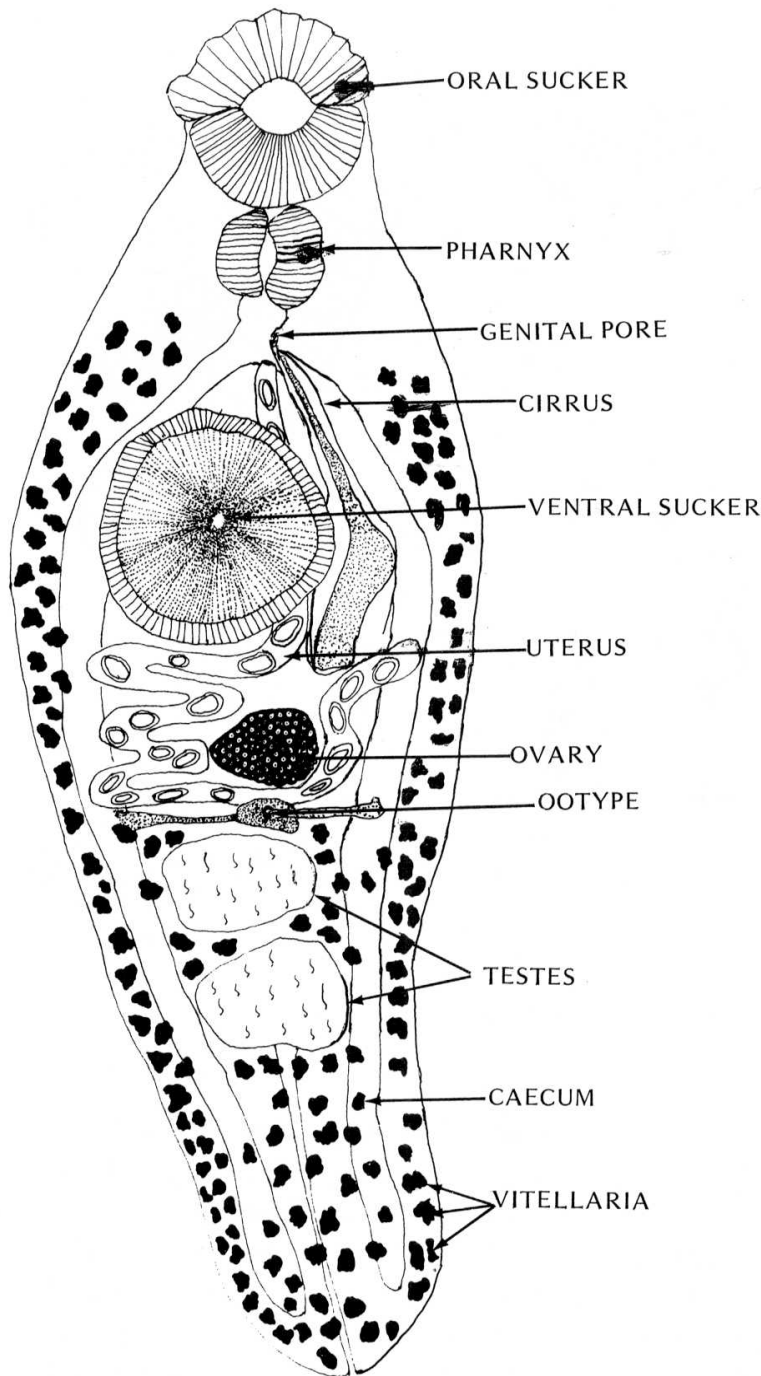
Clonorchis sinensis



Fasciola hepatica

Fasciolopsis busci

Stavba těla motolice



Morfologické typy motolic

- Distomní – dvě přísavky
- Gasterostomní – jen břišní přísavka
- Strigeidní (holostomní) – přední a zadní část těla (Brandesův orgán)
- Monostomní – bez břišní přísavky
- Amphistomní – velká břišní přísavka na zadním konci těla
- Echinostomní – distomní s límcem ostnů
- Schistosomní – protáhlé štíhlé tělo, gonochoristi

Morfologické typy motolic

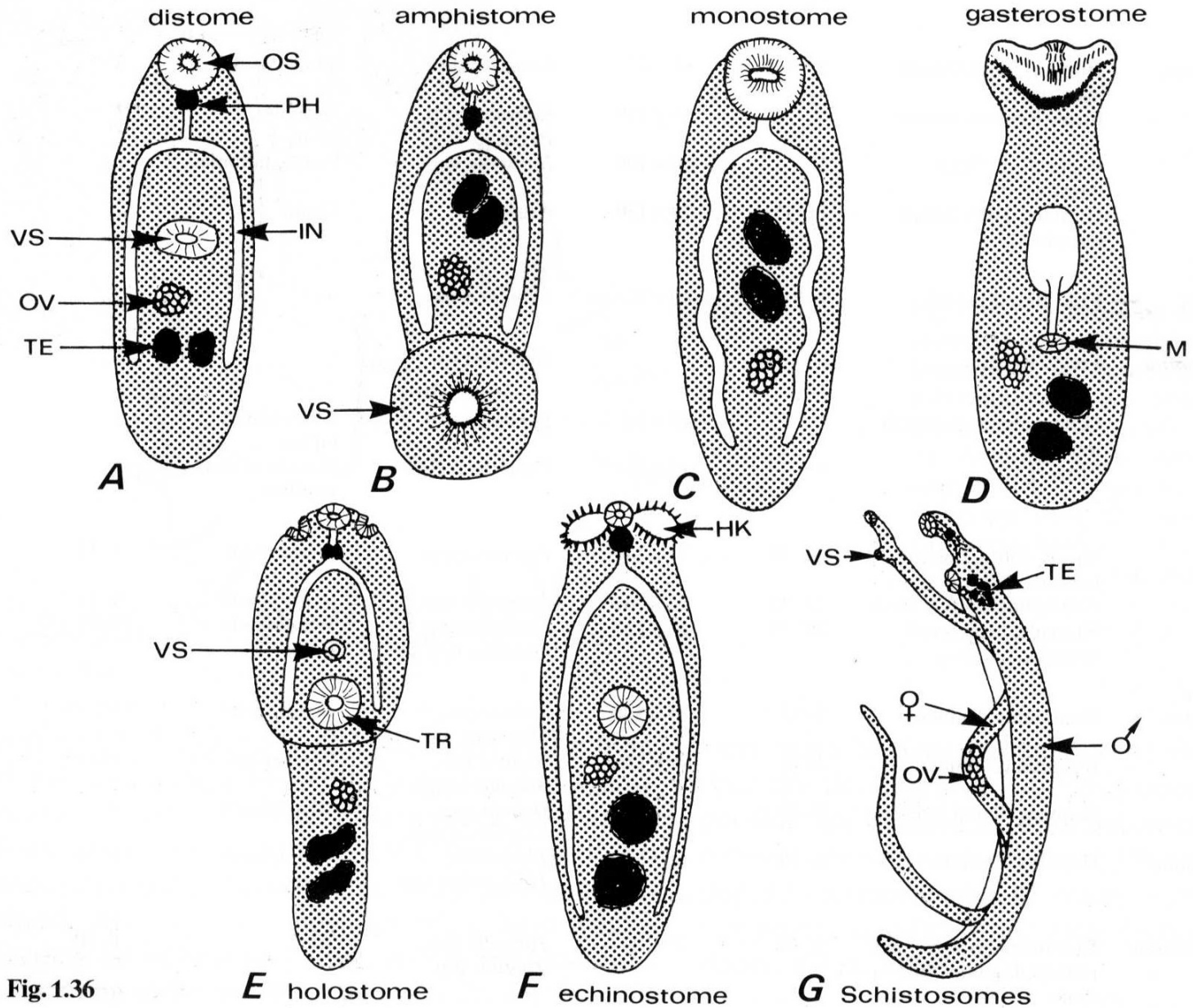


Fig. 1.36

E holostome

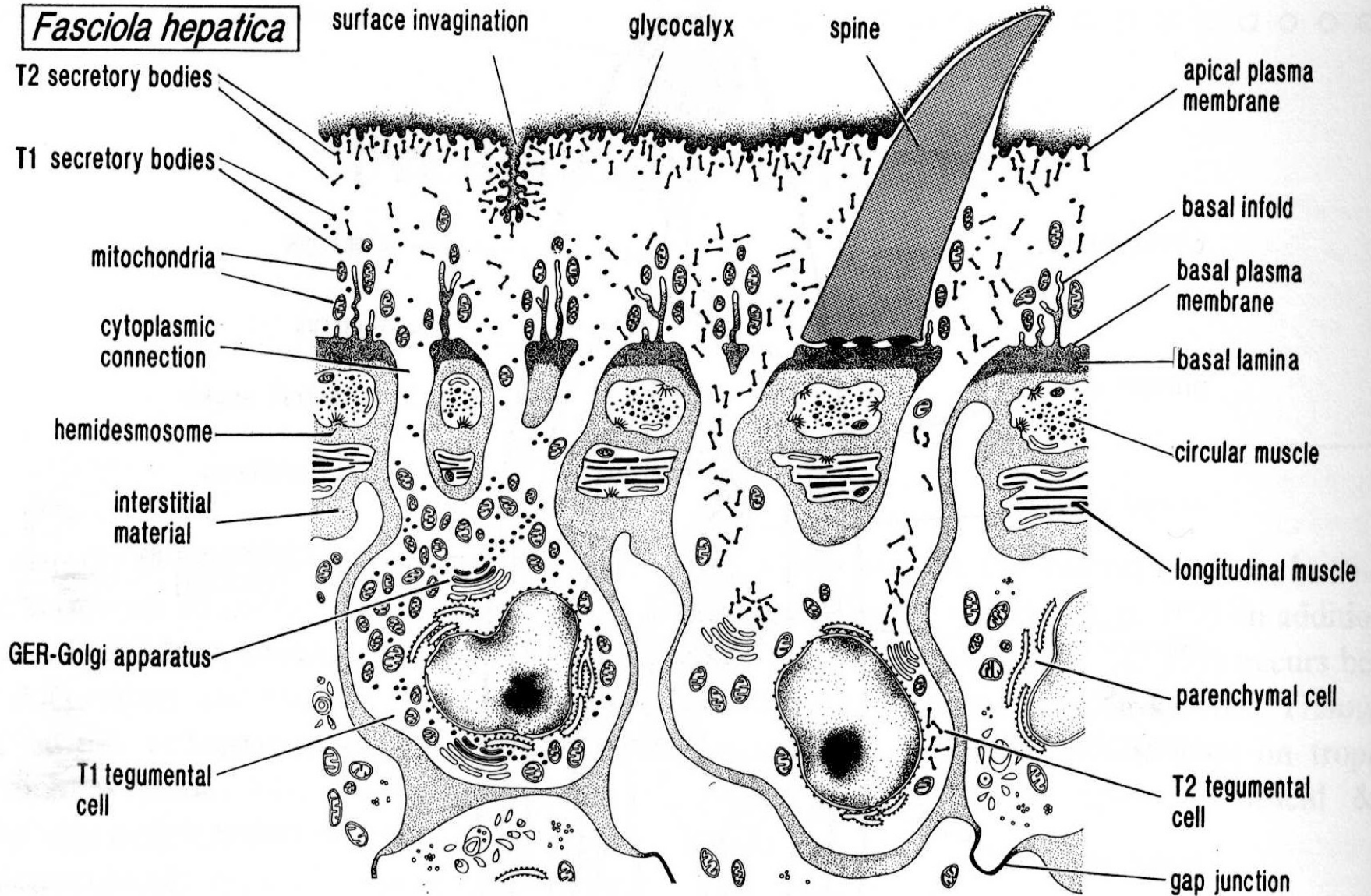
F echinostome

G Schistosomes

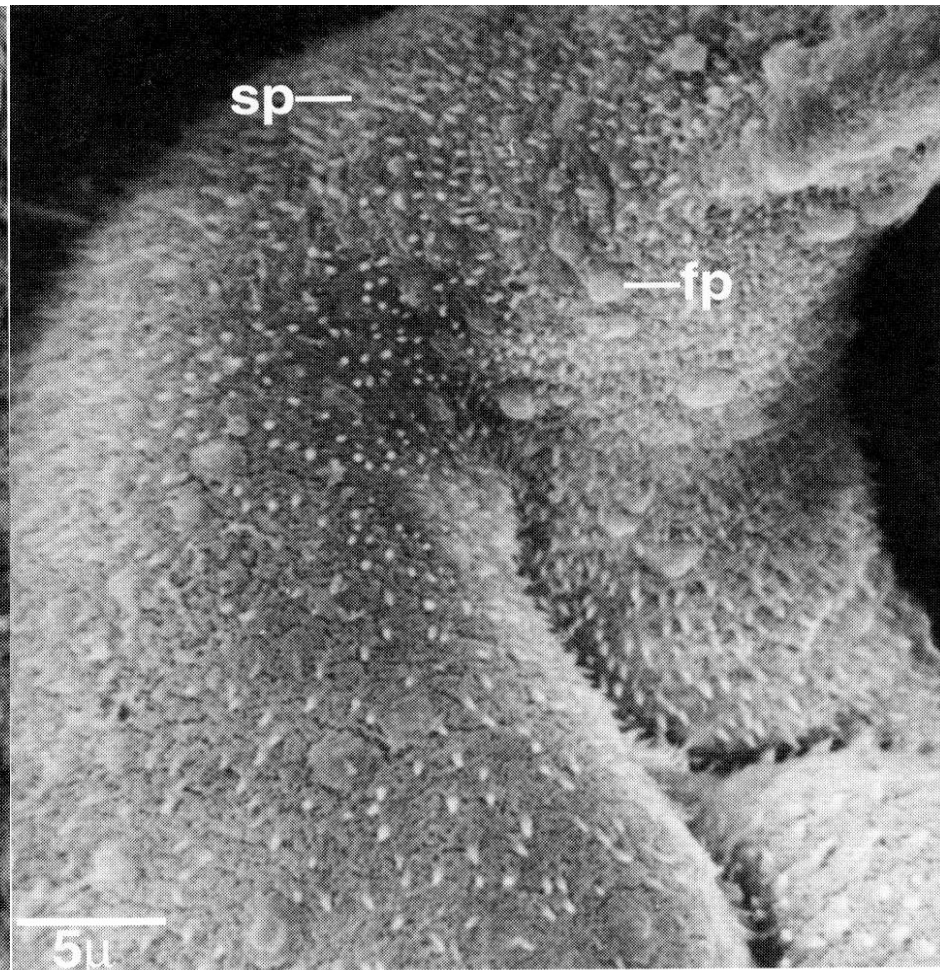
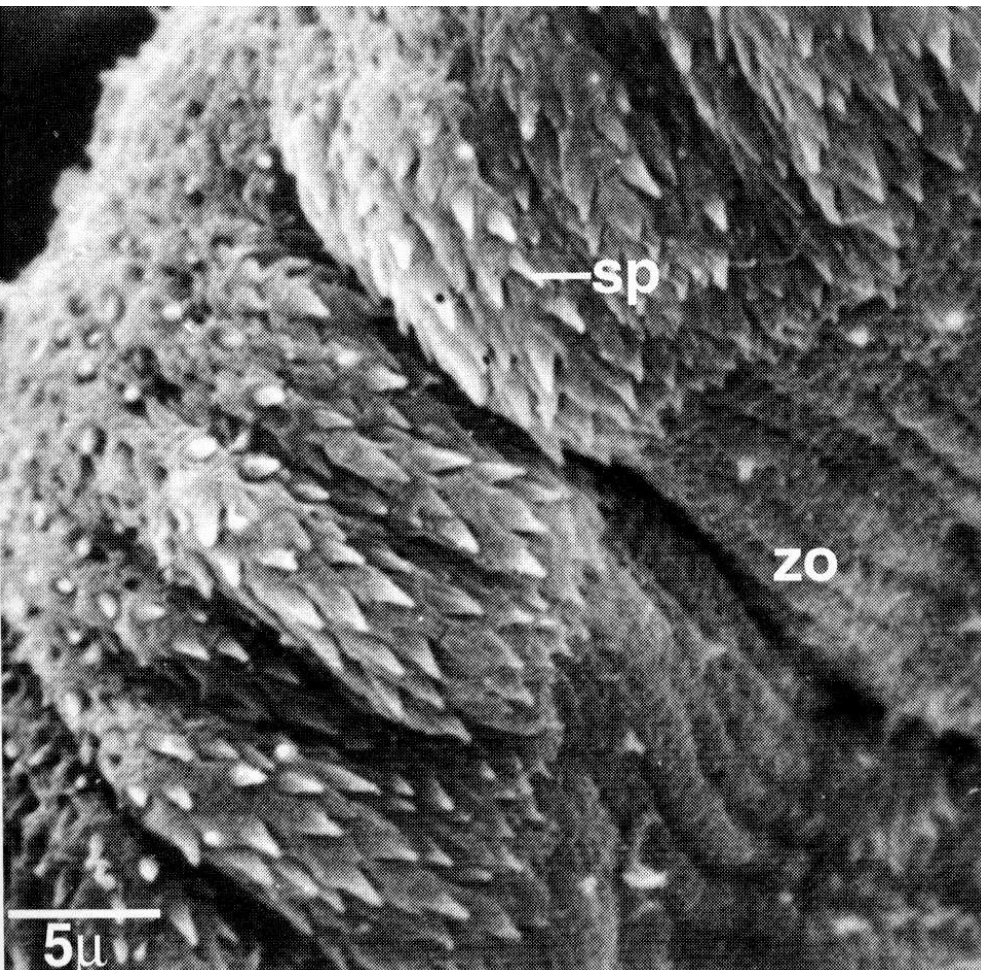
Anatomie motolic

- Tegument – tělní povrch (Neodermata), trny, schistosomy – glykokalyx (vyvinuty 2 cytoplasmatické membrány)
- Parenchym – uloženy vnitřní orgány
- Nervová soustava – ganglia, provazce, spojky
- Trávicí soustava – párová, slepě ukončená
- Vylučovací soustava – protonefridie
- Pohlavní soustava – především hermafroditi

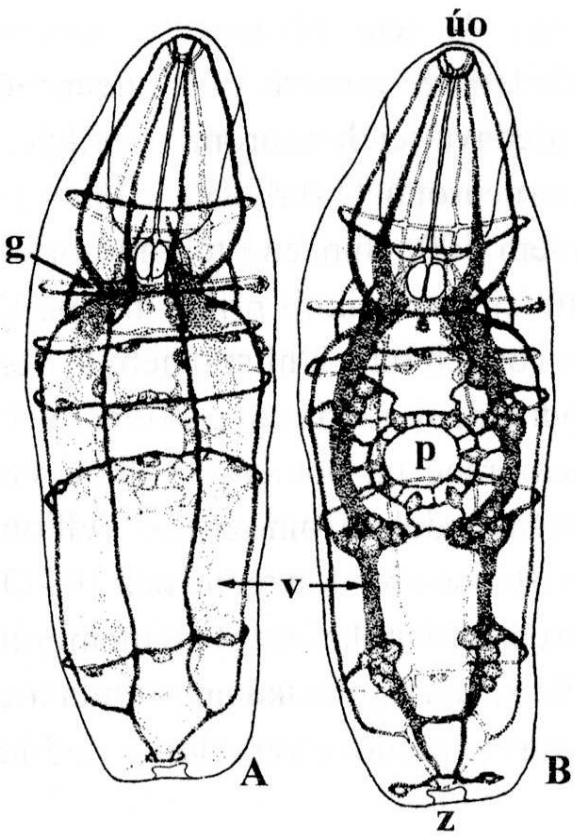
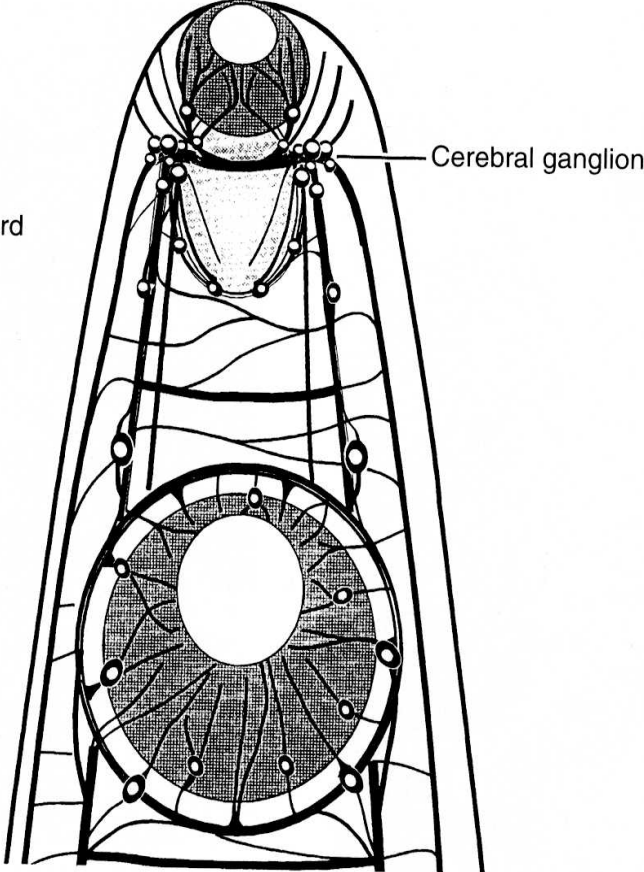
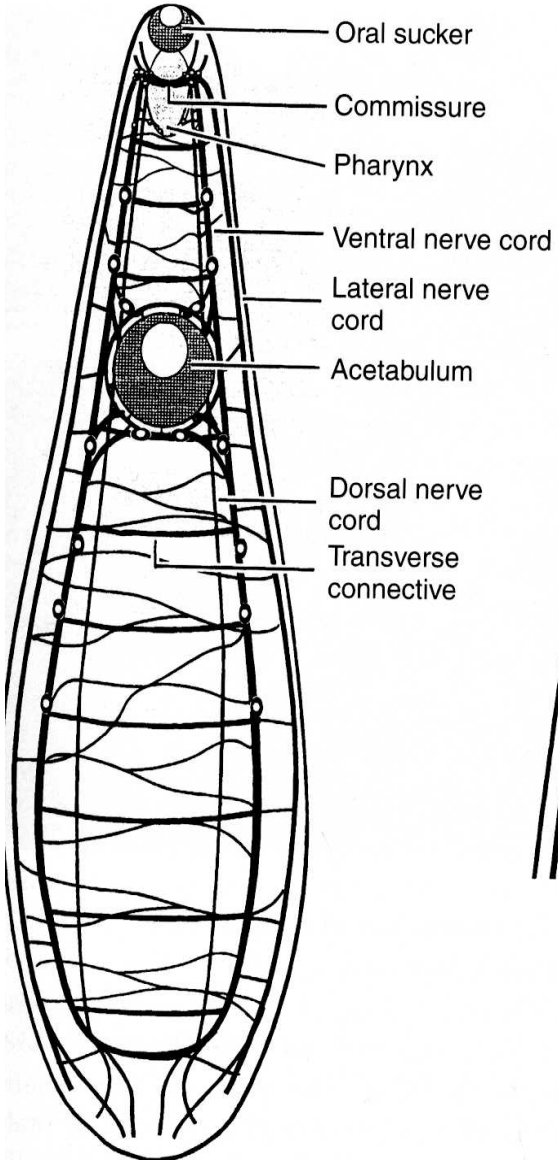
Tegument motolice



Otrněný porch těla motolic



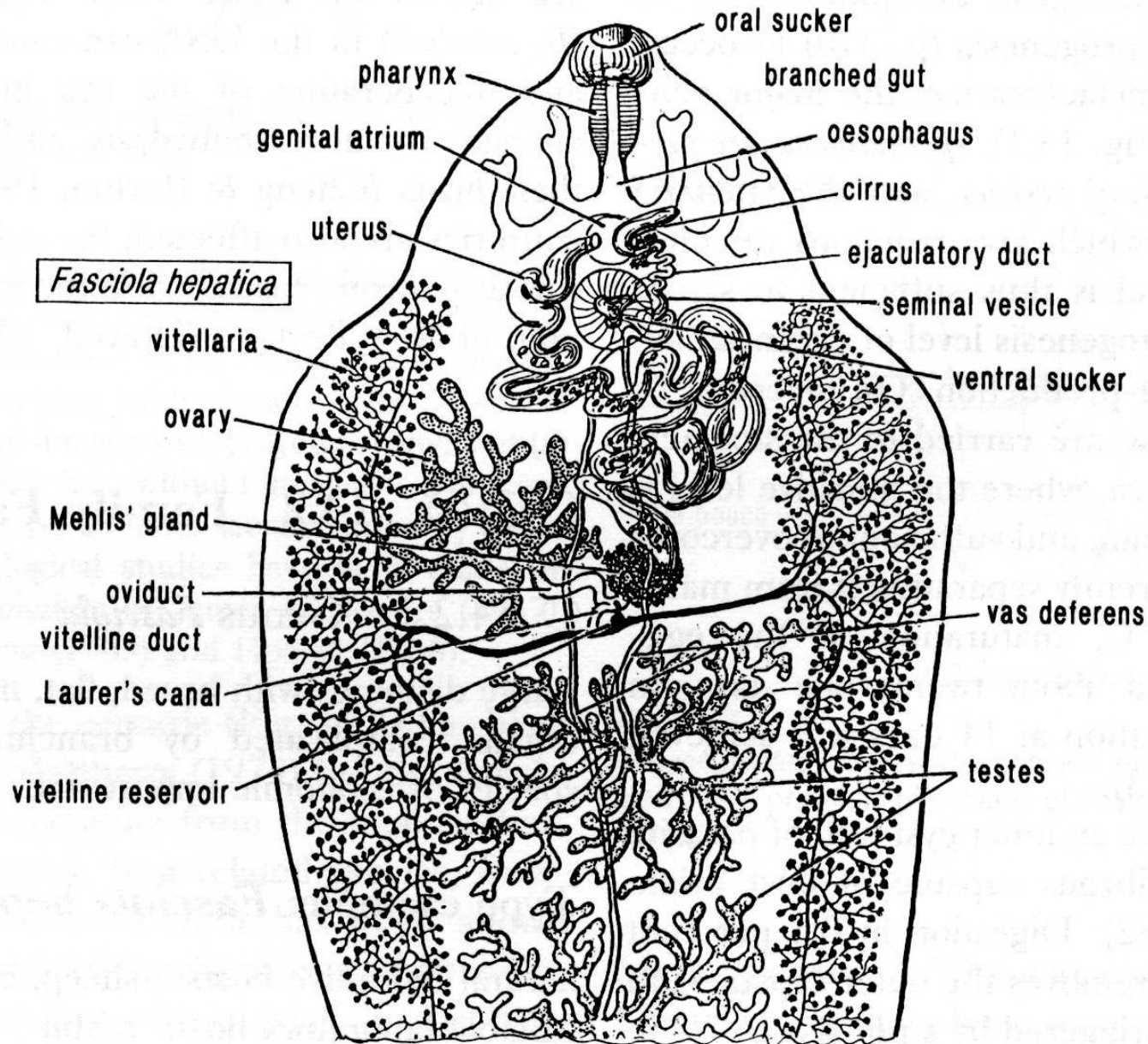
Nervová soustava motolic



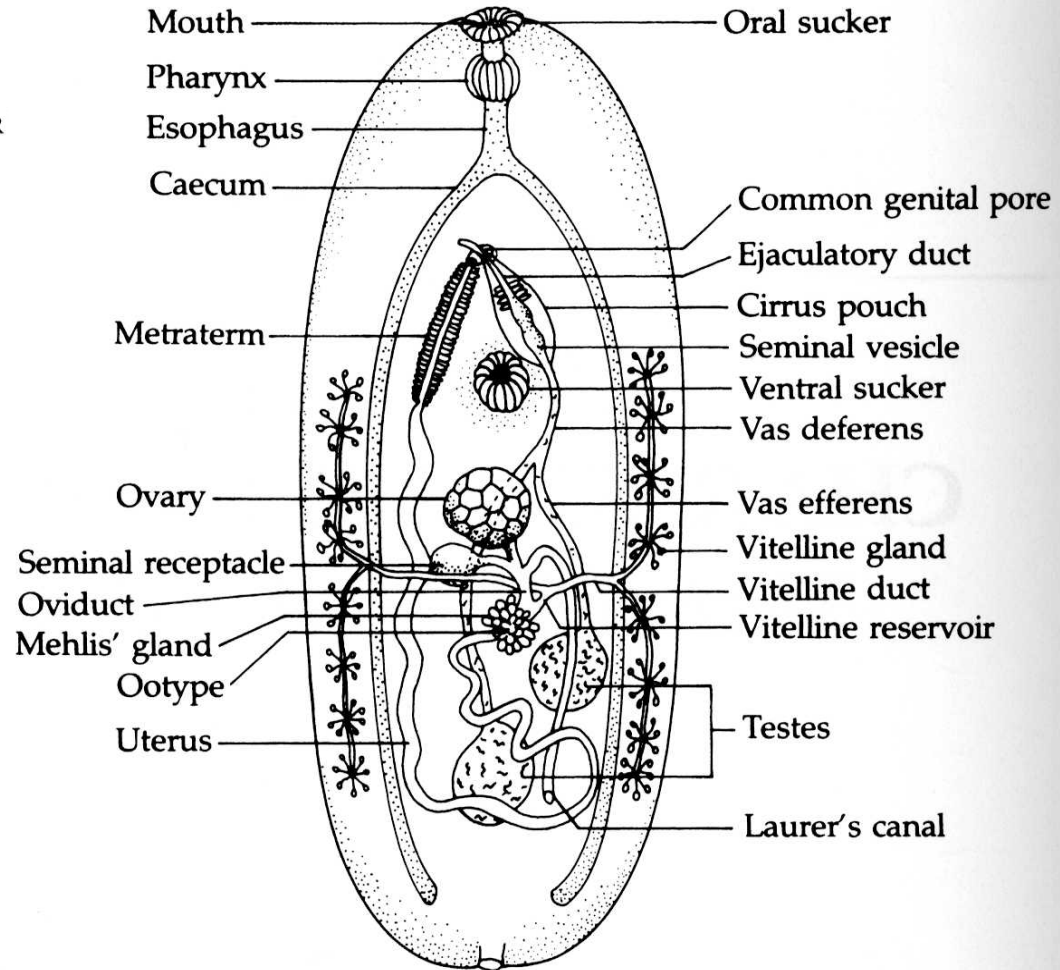
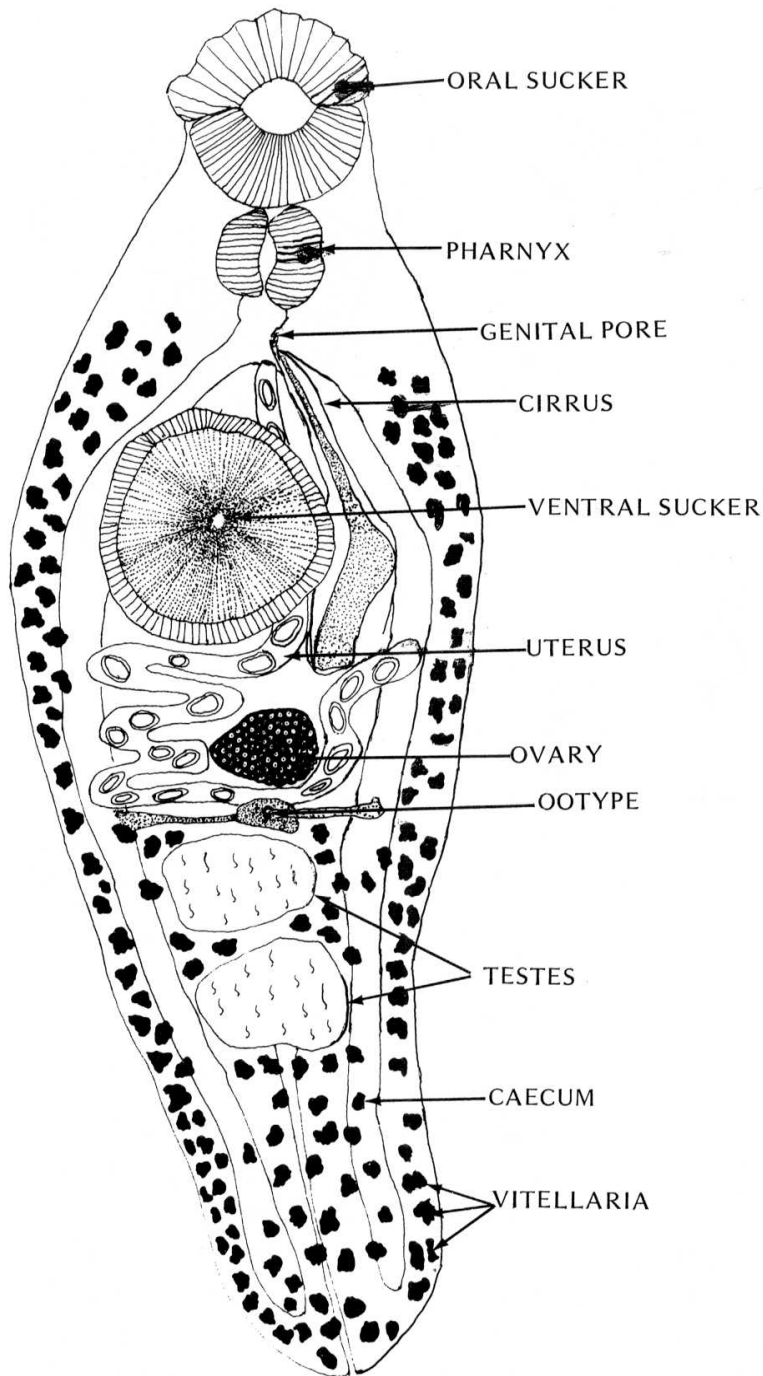
Trávicí soustava motolic

- Ústní otvor – ústní přísavka
- Prepharynx
- Pharynx
- Jícen
- Vidličnatě větvené párovité slepě ukončené střevo tvořené -
- Gastrodermis – exkreční i sekreční funkce

Trávicí soustava motolic

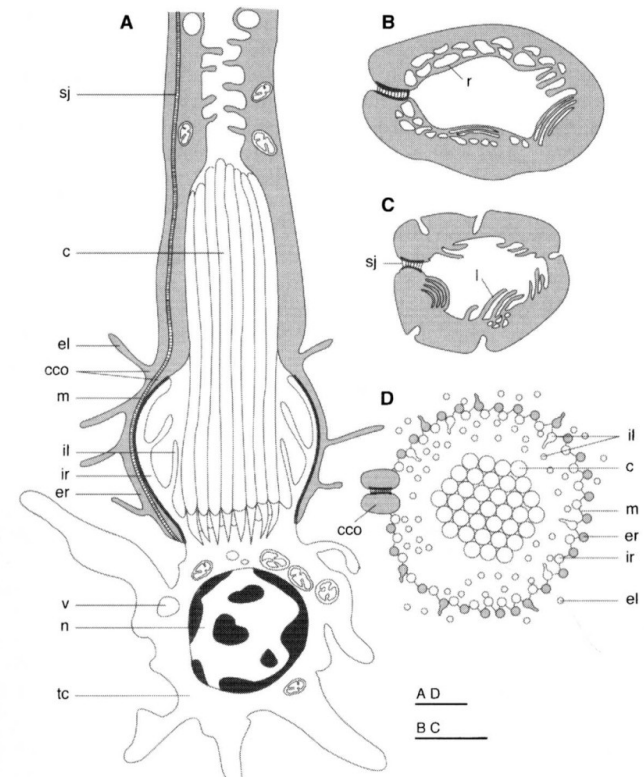


Trávicí soustava motolice



Exkreční soustava motolic

- Protonefridie – plaménkové buňky
- Systém sběrných kanálků
- Močový měchýř
- Systematický význam



Exkreční systém motolic

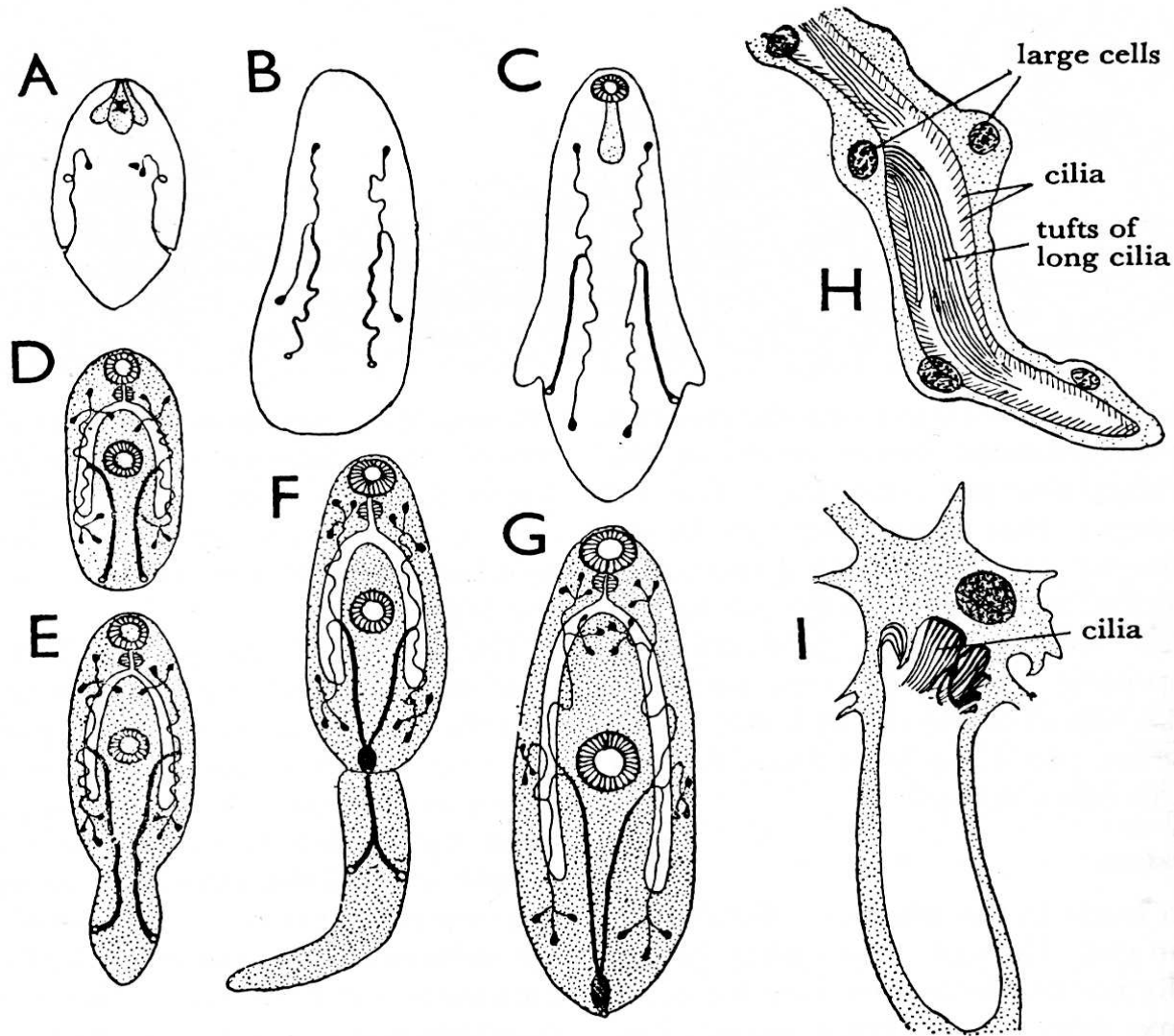
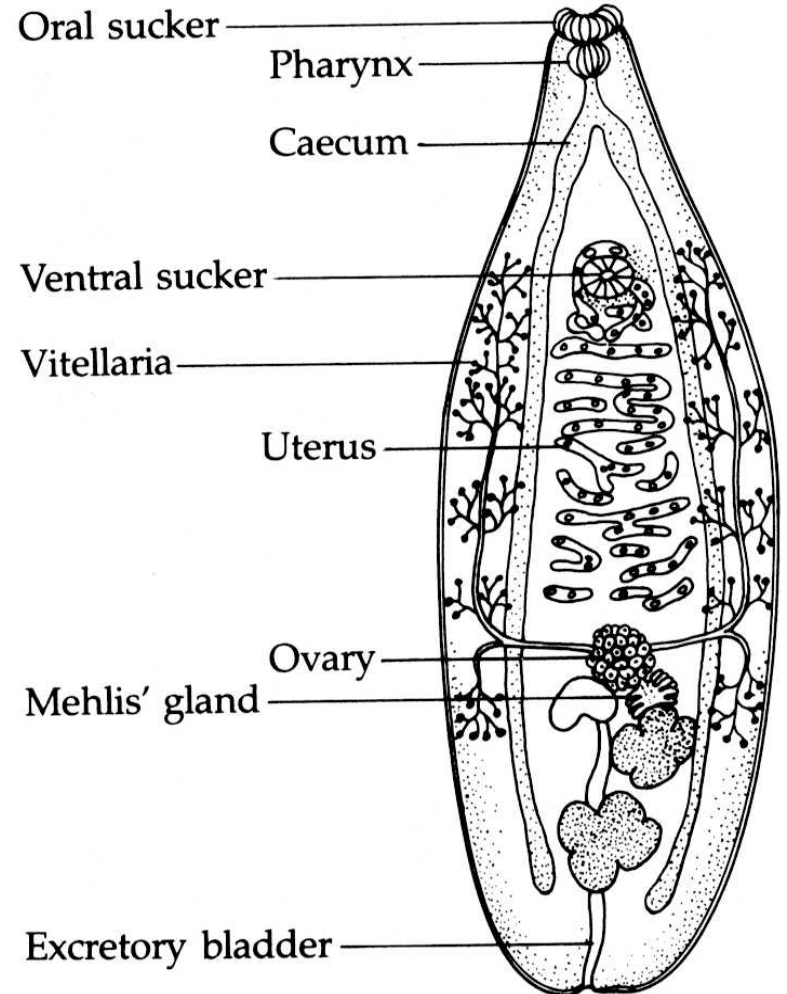
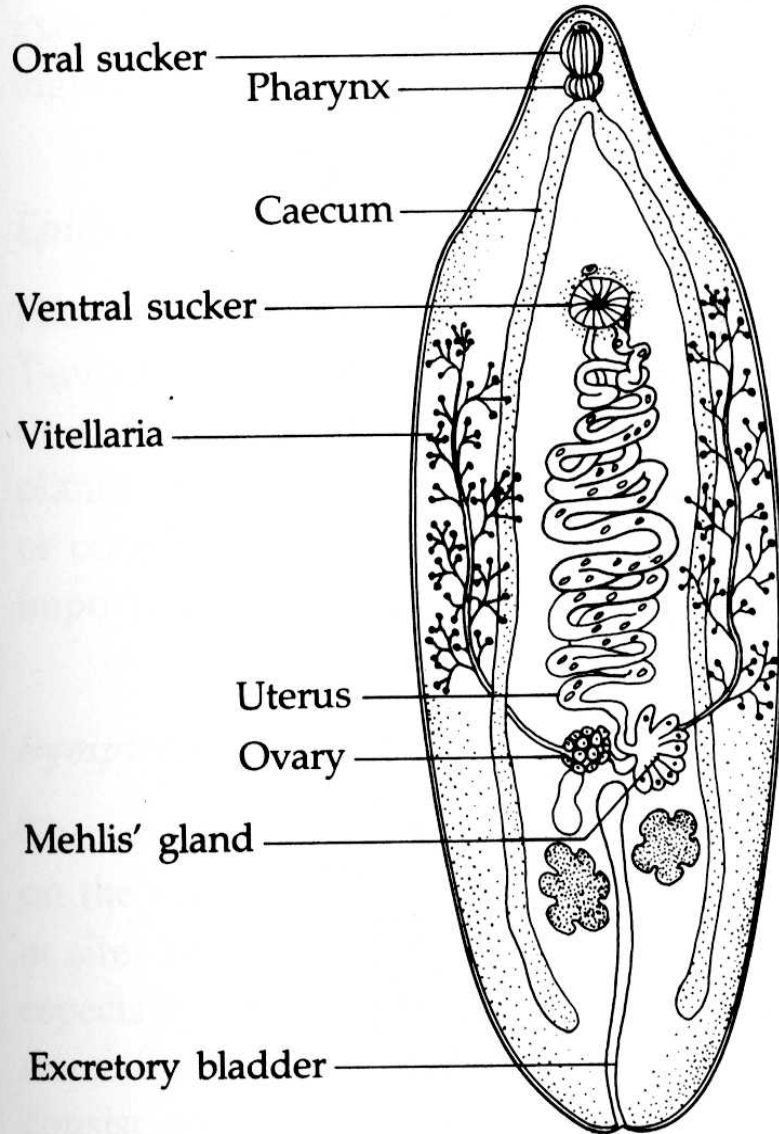


Fig. 9-4. The excretory system of Digenea. *A*, Miracidium. *B*, Sporocyst. *C*, Redia. *D*, *E*, *F*, Stages in development of the cercaria. *G*, Metacercaria. *H*, Tufts of long cilia and large cells forming the ciliated wall of the canal (not seen in the adult). *I*, Young-stage flame cell from *Dicrocoelium dendriticum*. (From Dawes. *The Trematoda*, courtesy of Cambridge University Press.)

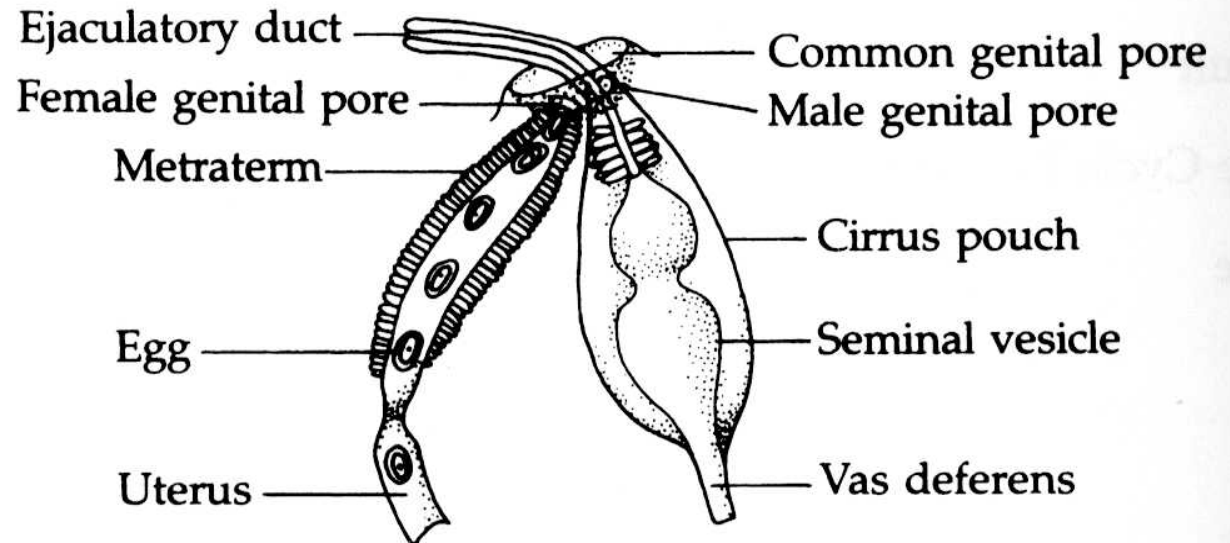
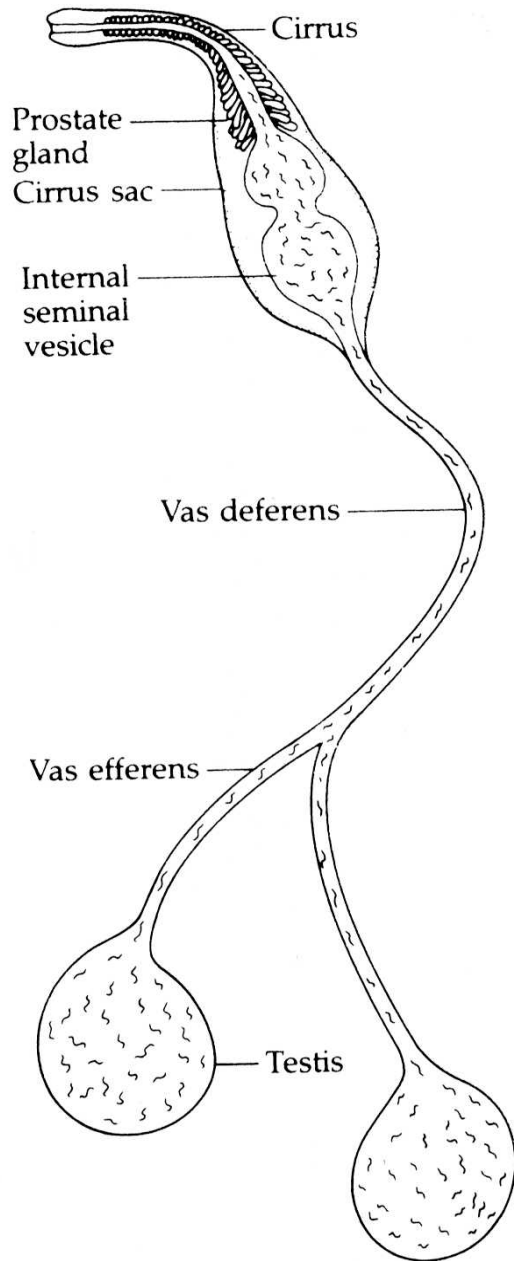
Pohlavní soustava motolic

- Hermafroditi
- **Samčí soustava** – párová testes, vasa efferentia, vas deferens, vesicula seminalis (externa, interna), ductus ejaculatorius a cirrus v cirrovém vaku
- **Samičí soustava** – vaječník, ovidukt, receptaculum seminis, párové žloutkové trsy, ootyp, Mehlisovy žlázy, Laurerův kanál, děloha zakončená svalnatým metratermem a pohlavní atrium ústící na povrch těla
- Motolice jsou oviparní
- Vajíčka mají často víčko - operculum

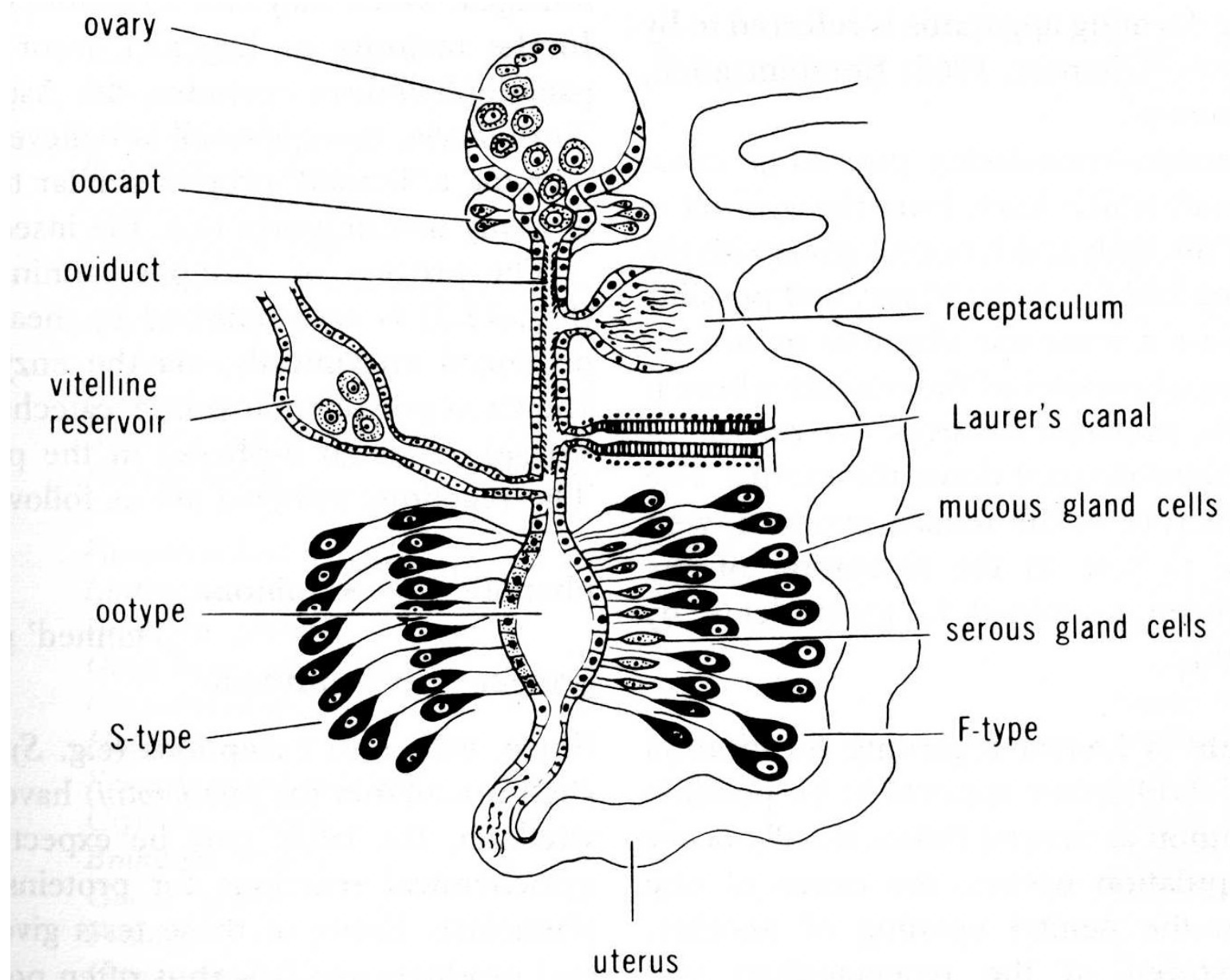
Pohlavní soustava motolic



Samčí reprodukční soustava motolic



Samičí reprodukční soustava



Vitelaria a ovidukty

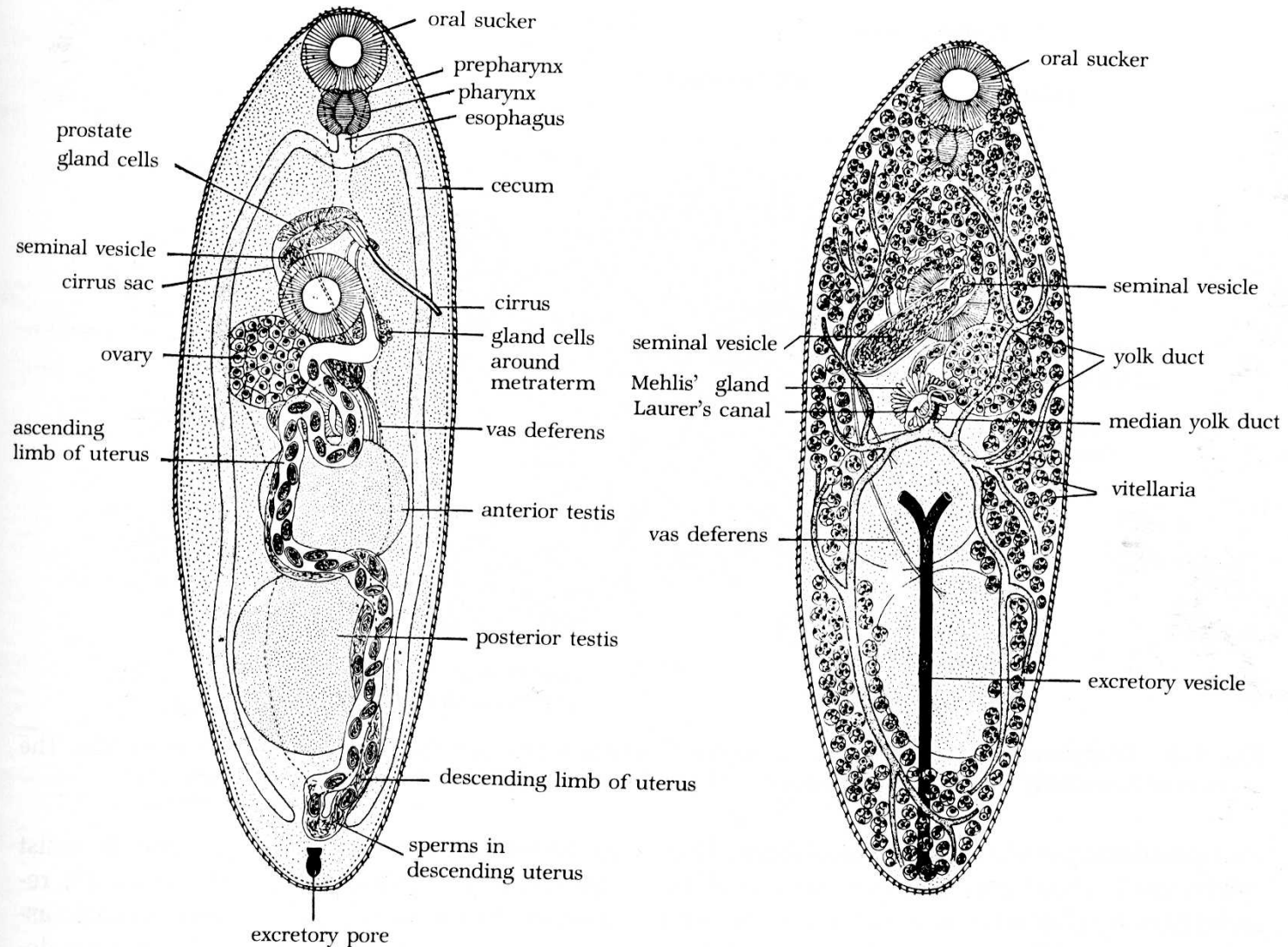
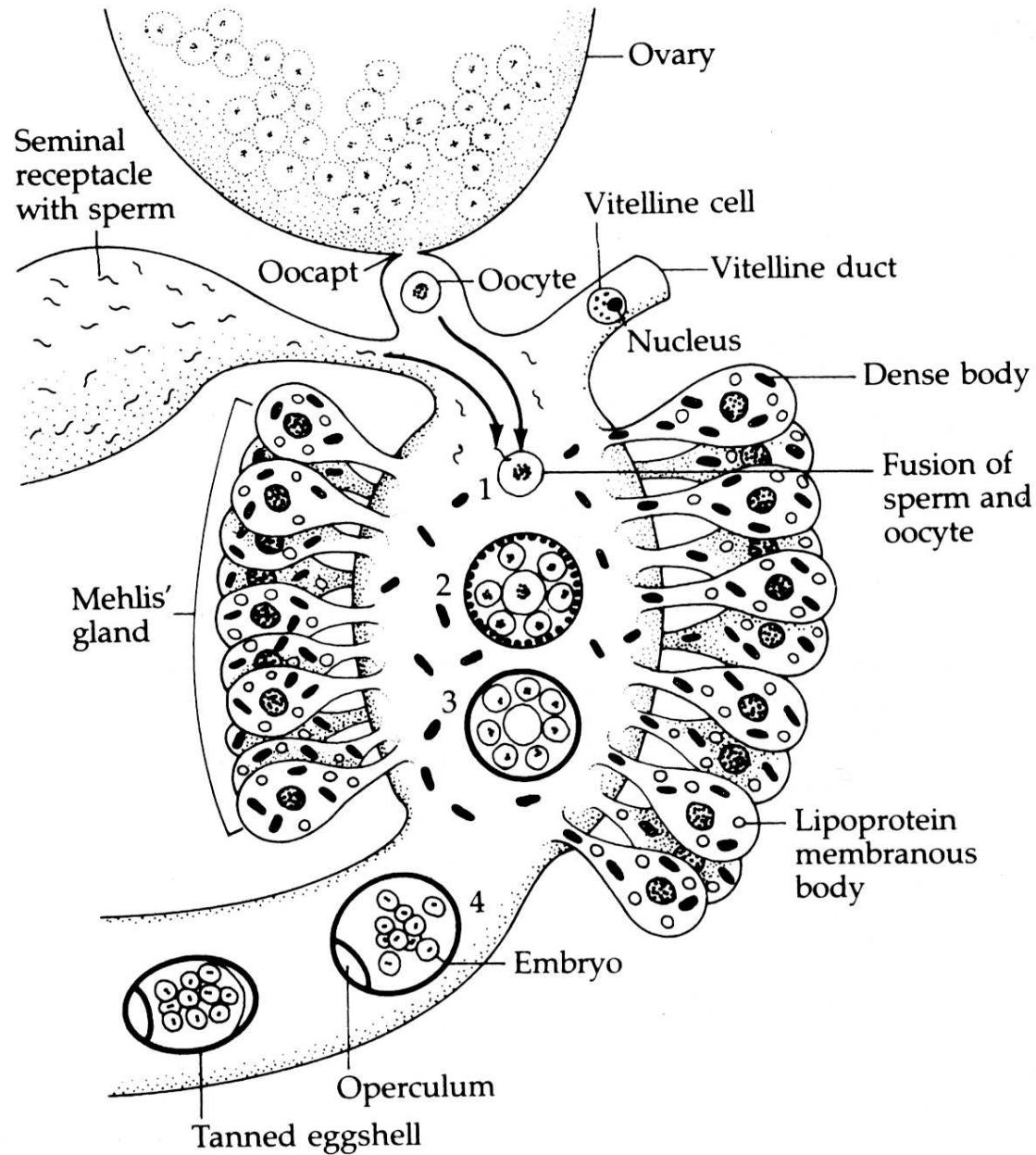


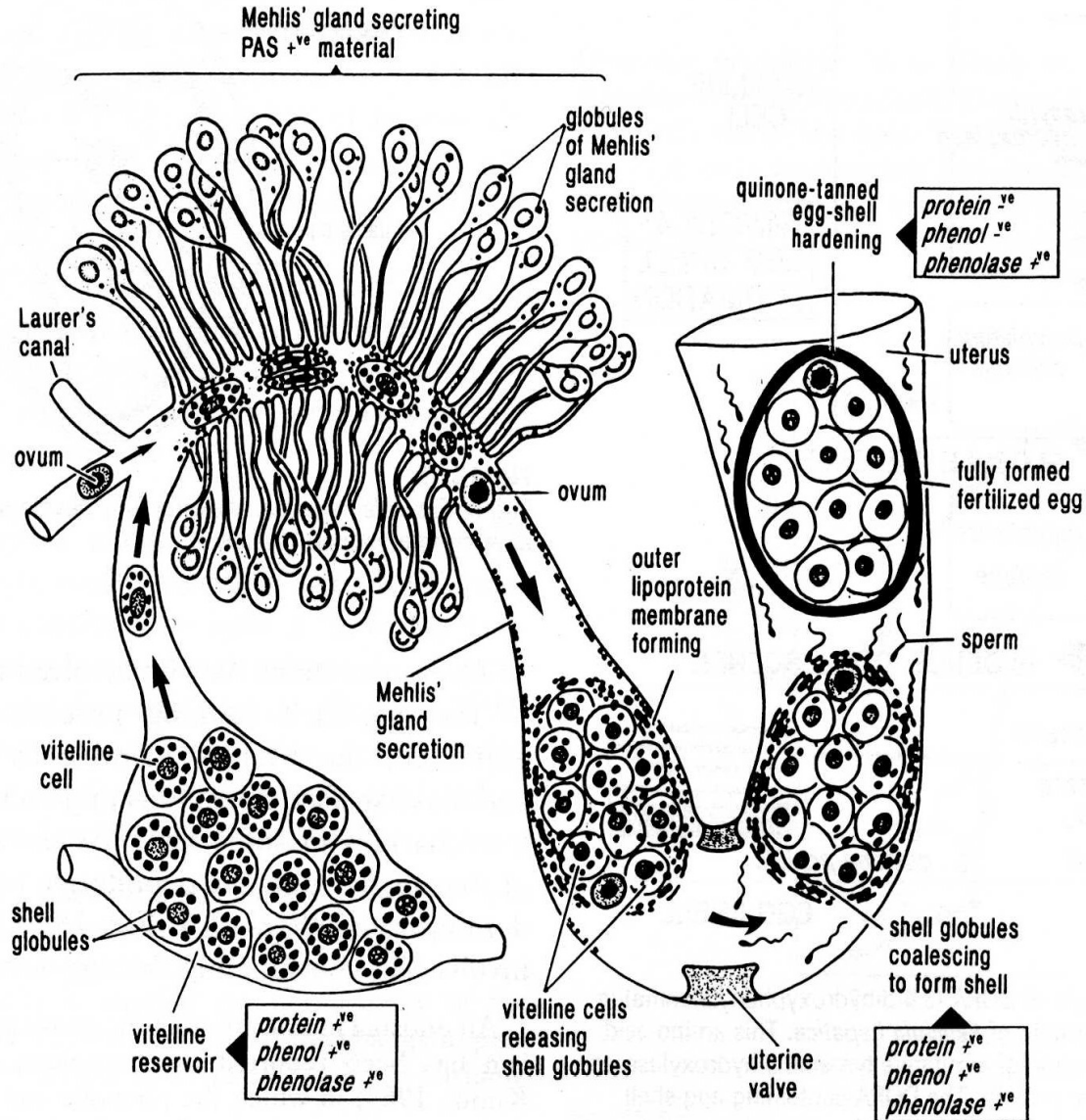
Fig. 9-8. *Plagiorchis (Multiglandularis) megalorchis*, showing the dispersed distribution of the vitellaria and vitelline ducts. (From Rees, courtesy of Parasitol.)

Schéma oplození vajíček motolic



Formování obalu vajíčka

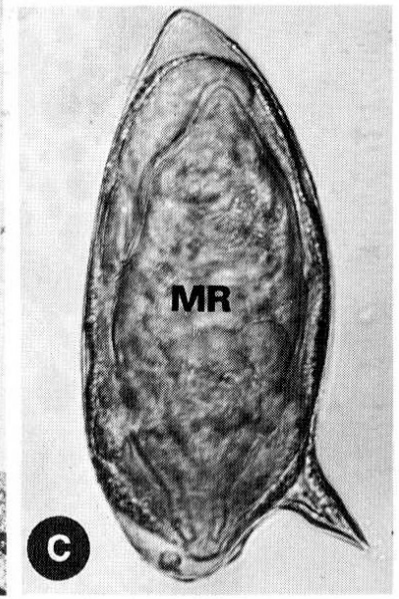
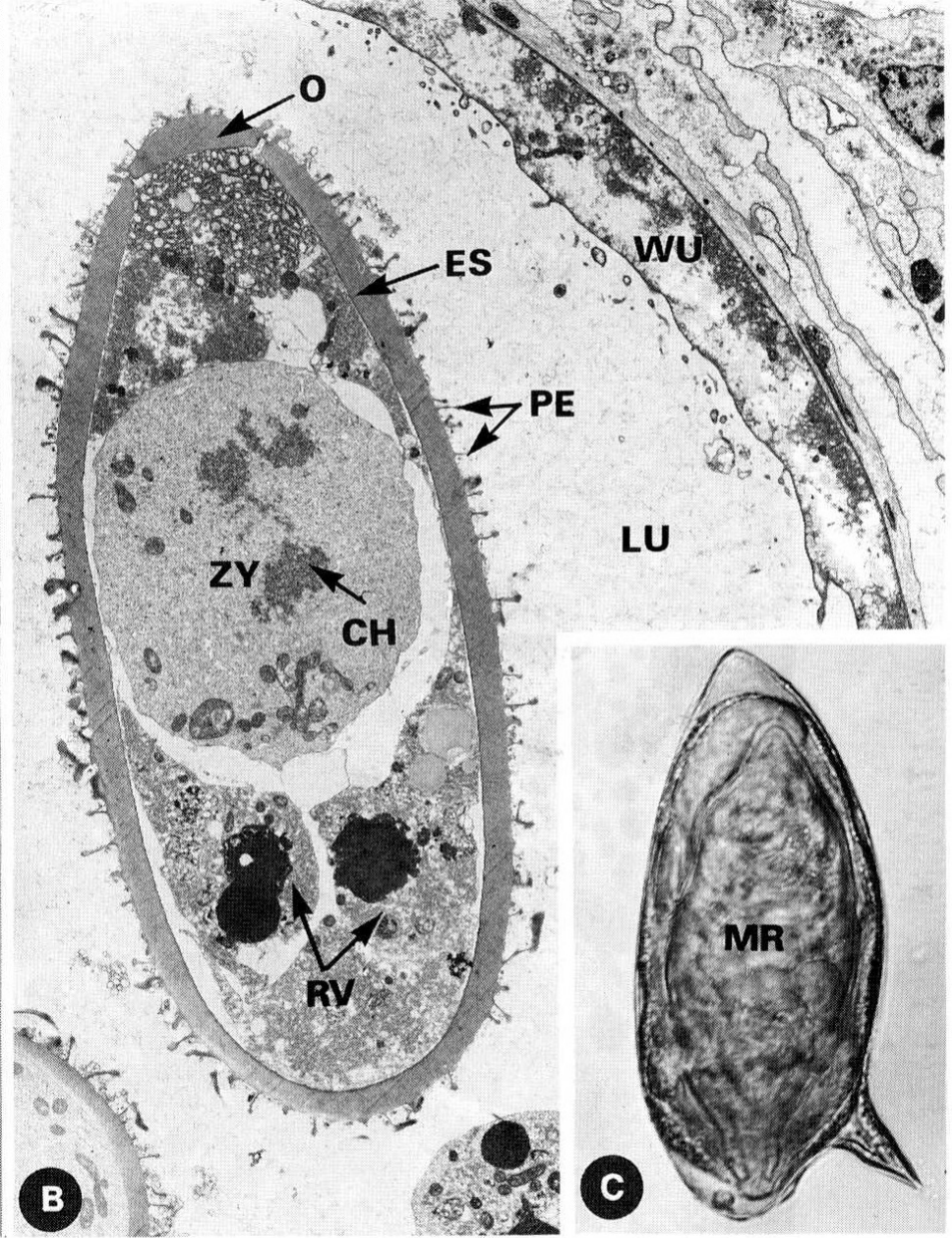
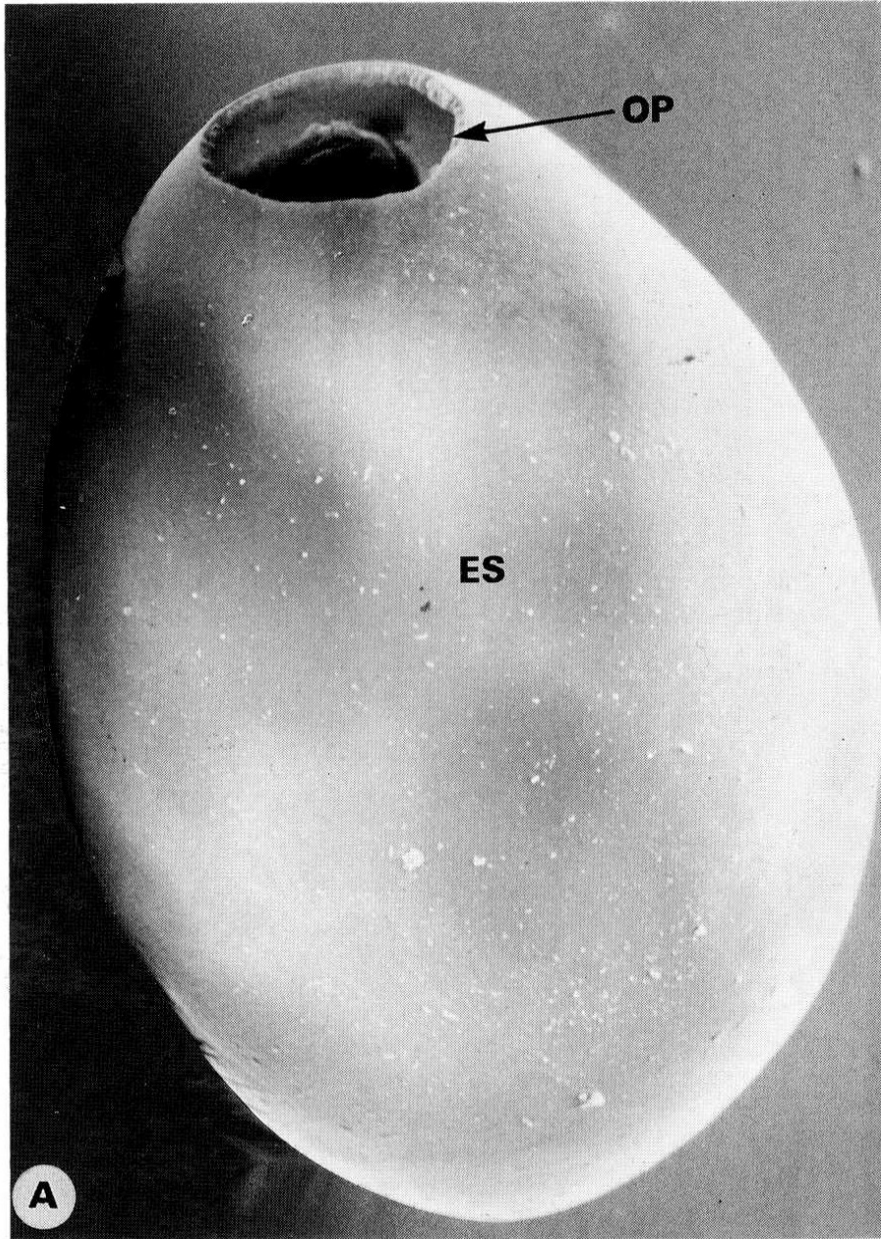
FASCIOLA HEPATICA: EGG-SHELL FORMATION



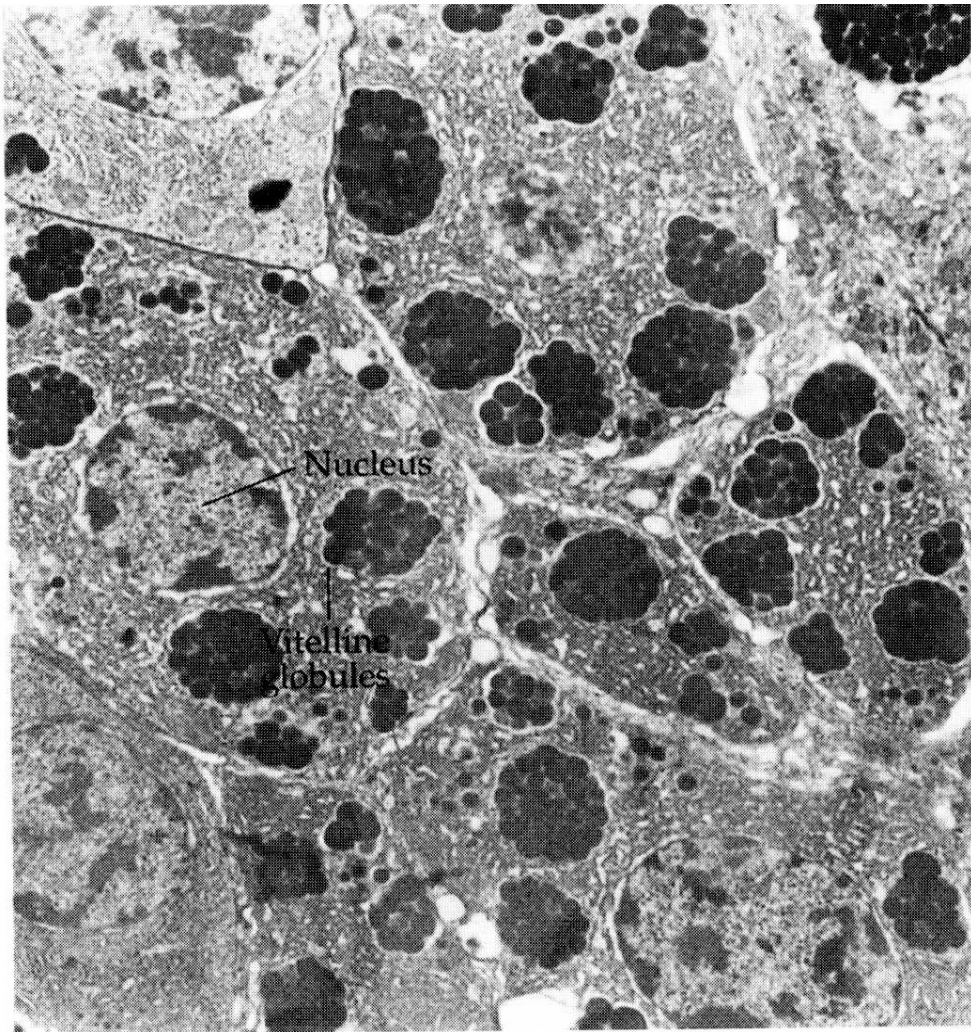
g. 13.8

Diagram illustrating the mechanism of egg shell formation in a digenetic trematode.

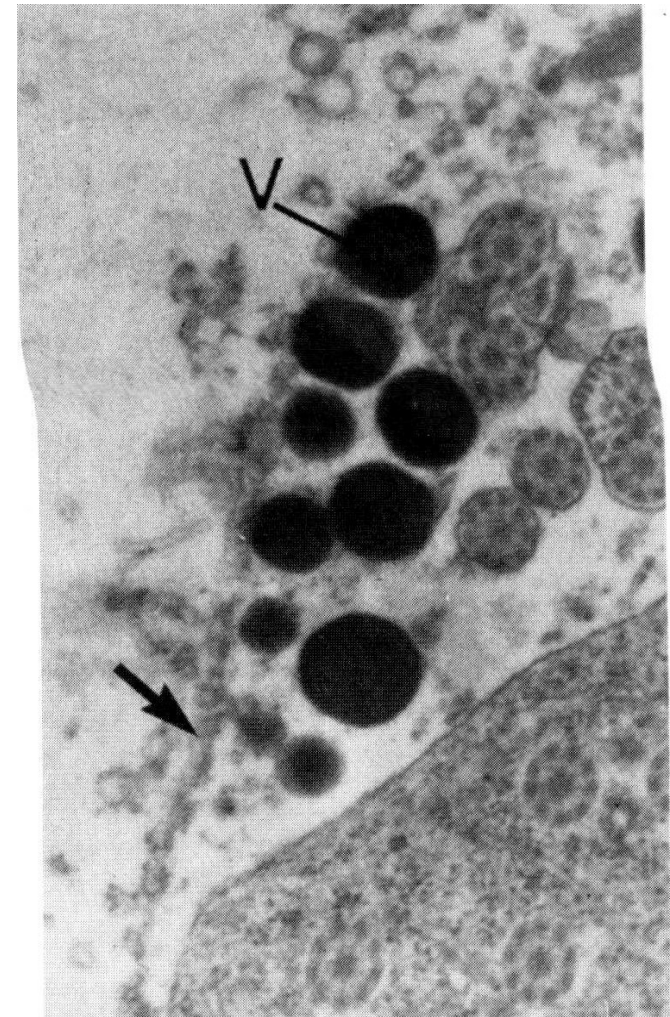
Vajíčka motolic



Formování vajíček motolic

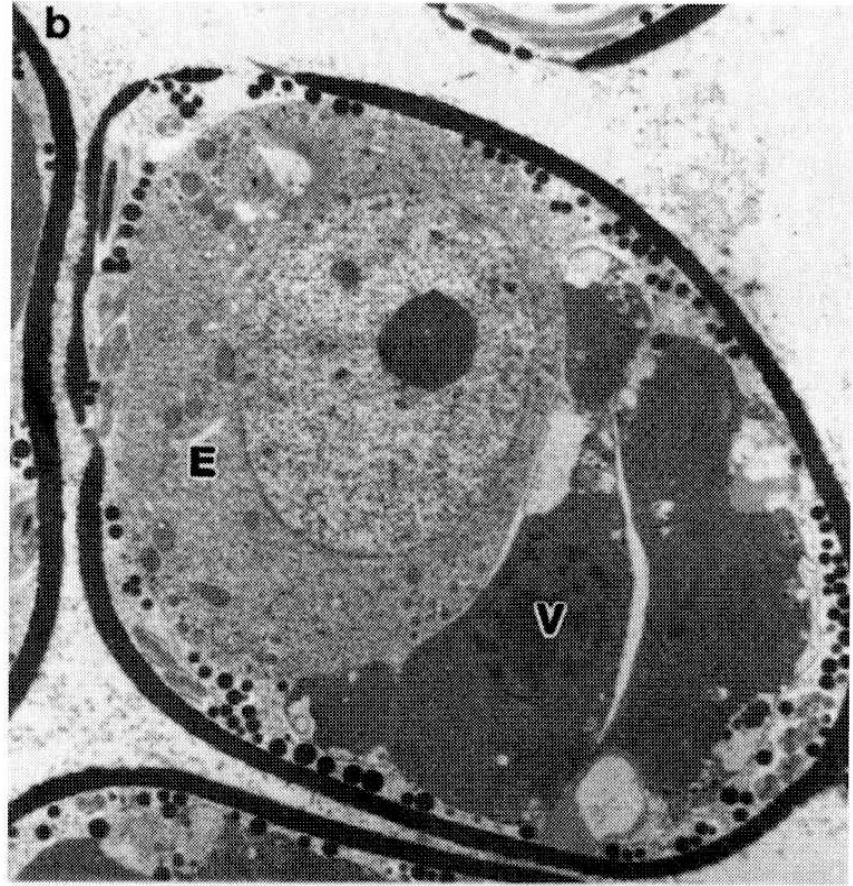
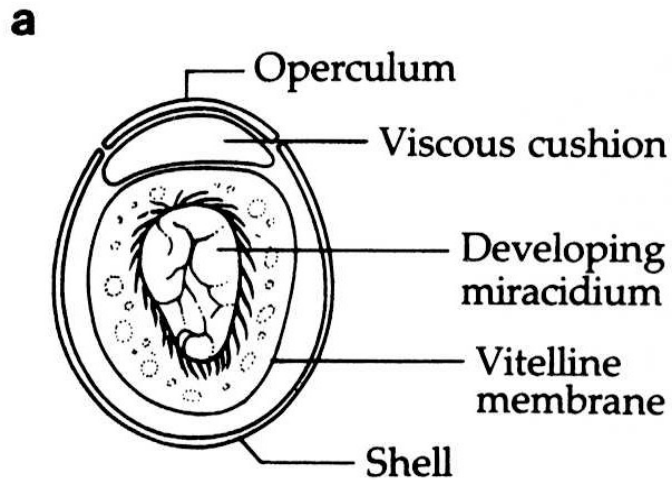


řez žloutkovými folikuly



žloutkové buňky a tvořící se vaječný obal

Řez vajíčkem v děloze



MONOGENEA

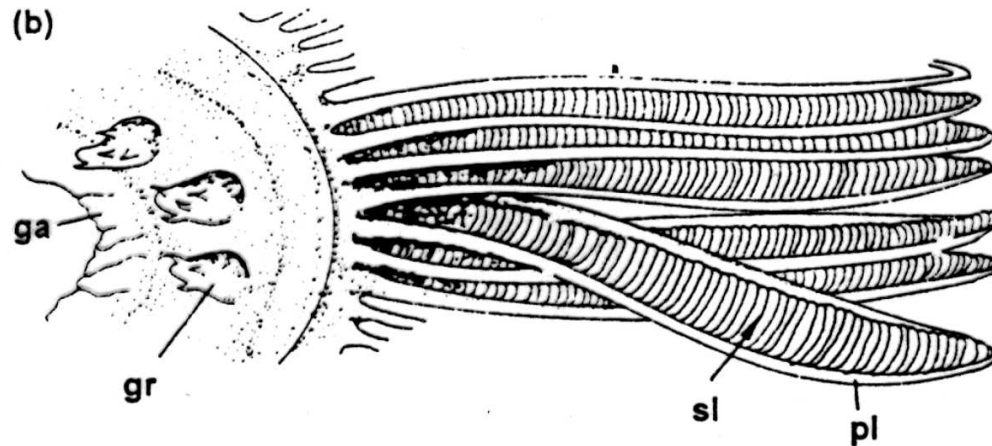
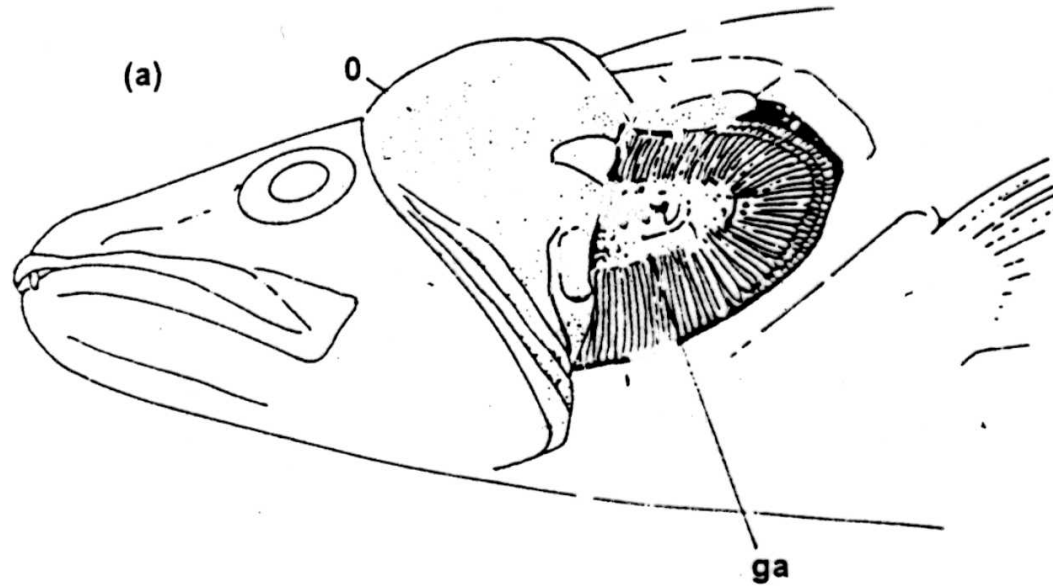
Monogenea - úvod

- Ektoparaziti – ryby, obojživelníci, plazi, kytovci, hlavonožci
- Endoparaziti –
 - Acolpenteron nefriticus
 - Enterogyrus spp.
 - Nitzschia sturionis
 - Polystoma integerinum
 - Oculotrema hippopotami

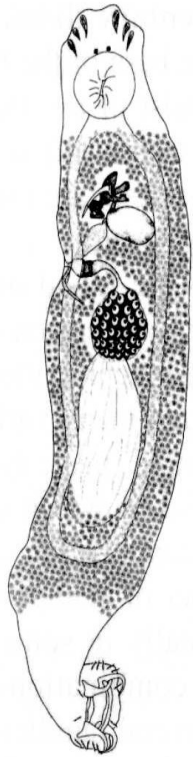
Evoluční expanze monogeneí

Významní patogeni v chovech ryb

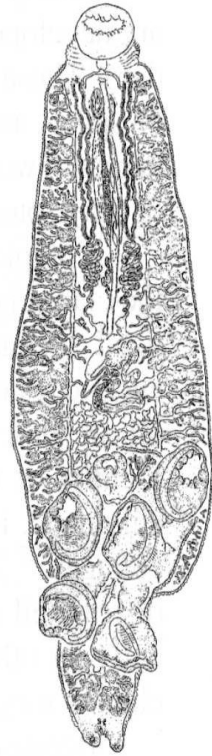
Kolonizace žaberního aparátu



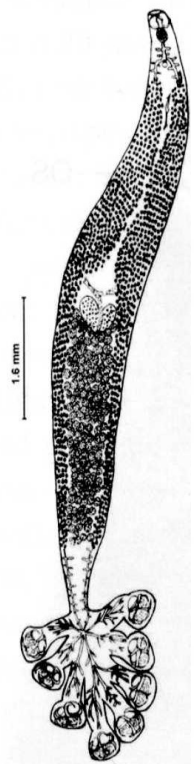
Monogenea – tvar těla



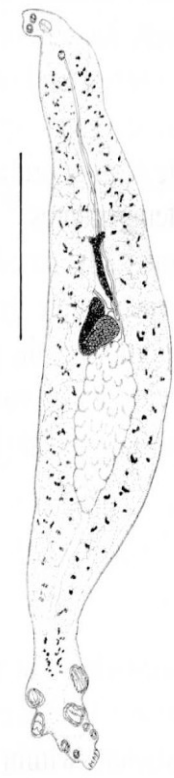
(a)



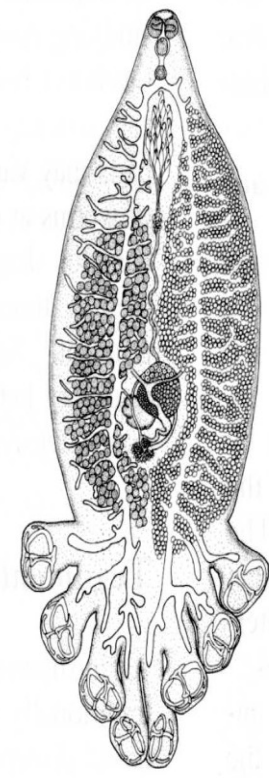
(b)



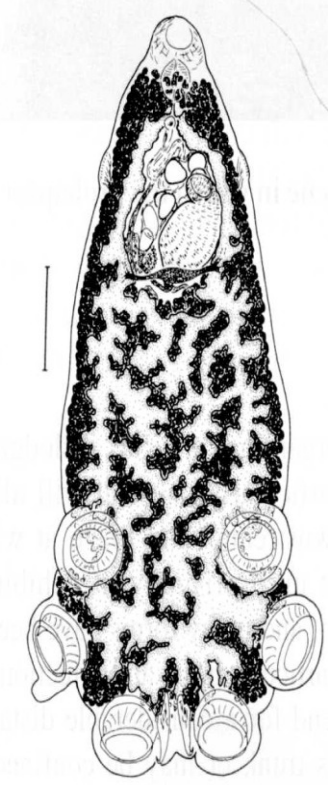
(c)



(d)

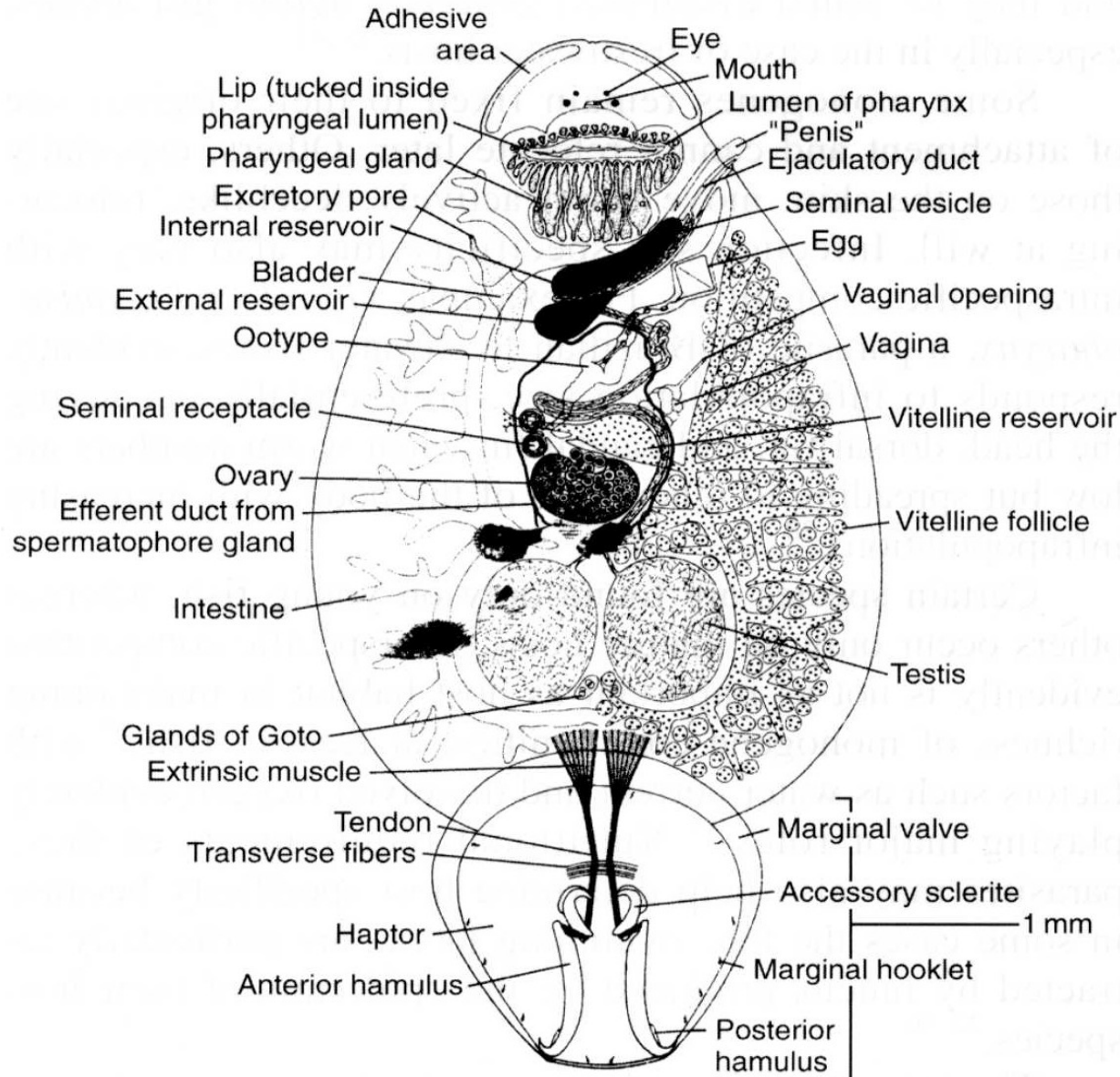


(e)



(f)

Monogenea – základní morfologie

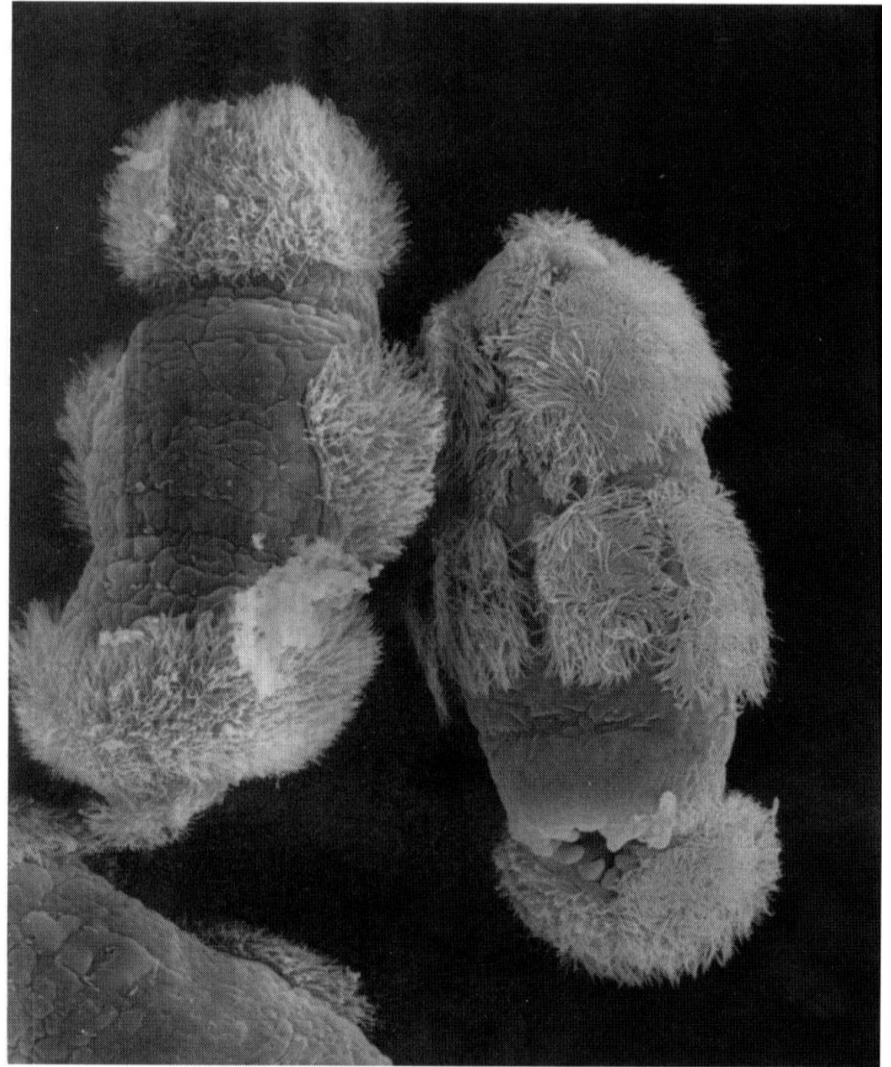
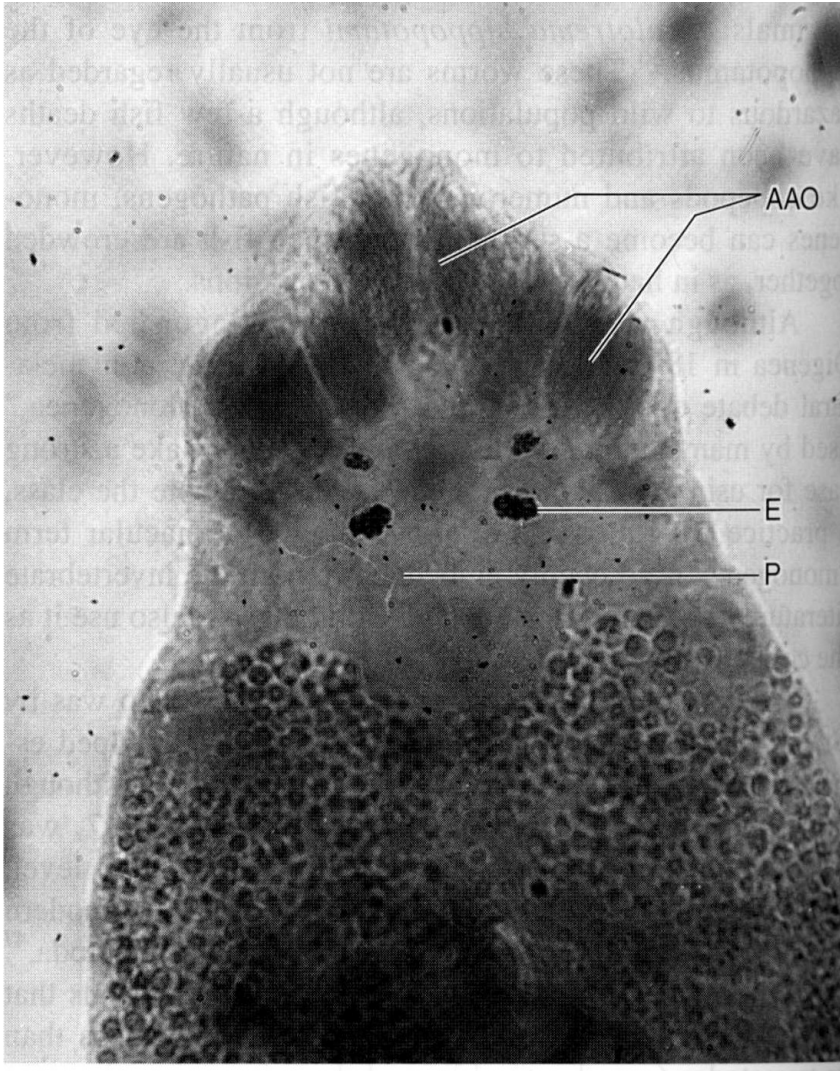


Monogenea – druhová rozmanitost

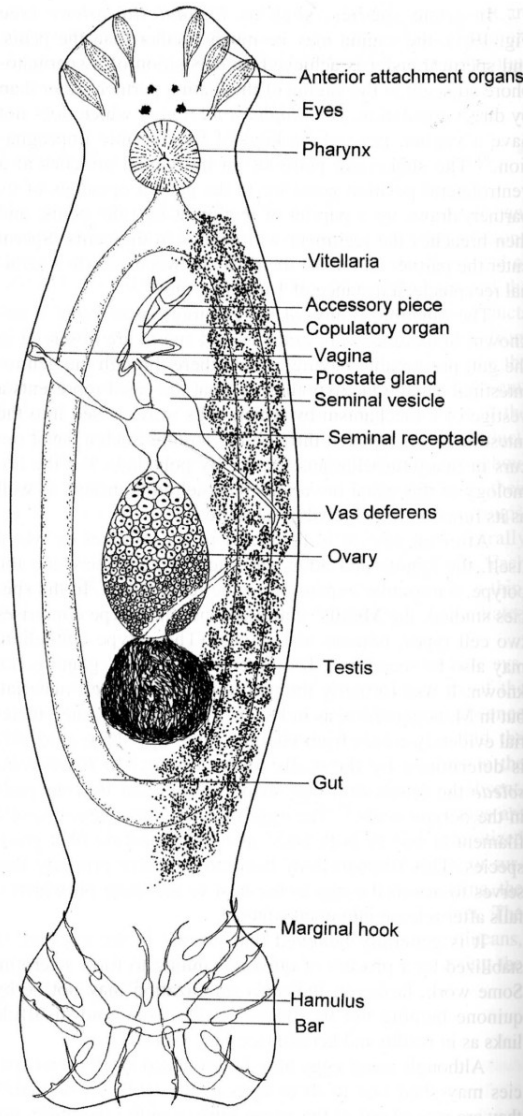
- Cca 5000 tis druhů (cca 30 000 druhů ryb)
- Velikost těla (od 0,2 do několik mm)
- Morfologie –
 - bilaterální symetrie
 - dorsoventrálně zploštělí
 - tegument
 - svalová soustava
 - nervová soustava
 - trávicí soustava
 - vylučovací soustava – protonefridie
 - pohlavní soustava – hermafroditi - vejcorodí
živorodí

Přímé životní cykly

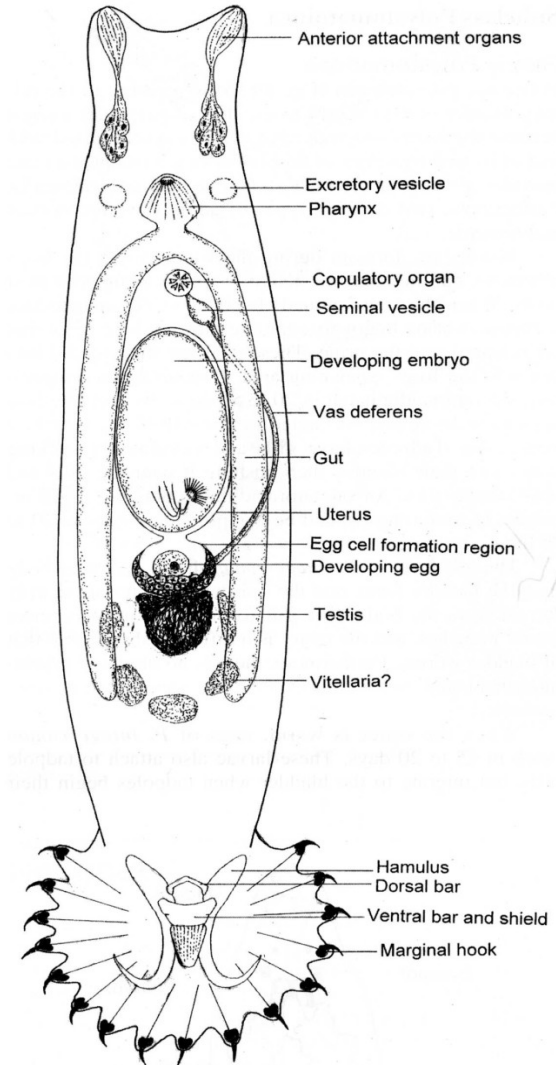
Monogenea - základní charakteristika



Dactylogyrus vejcorodí



Gyrodactylus živorodí



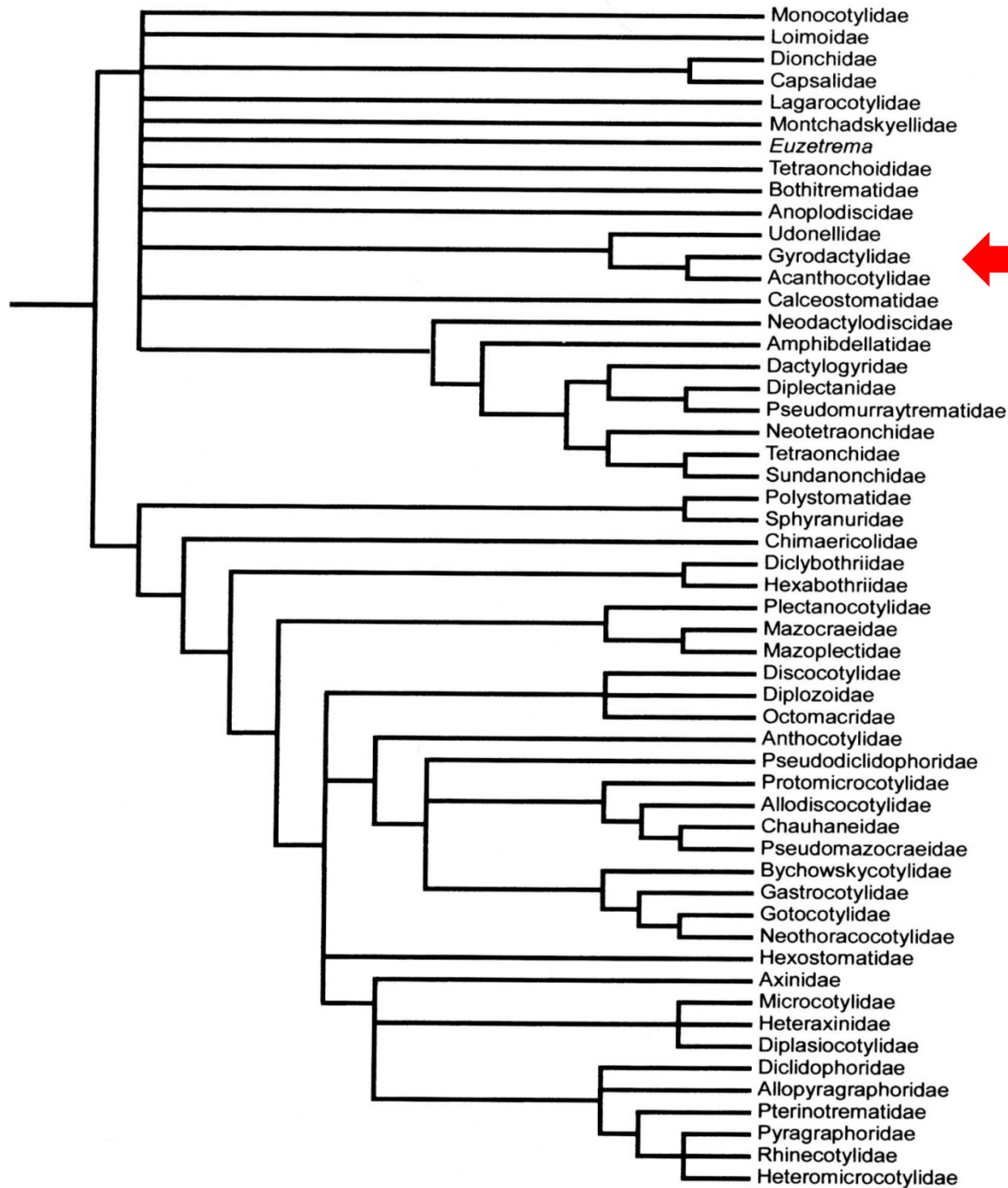
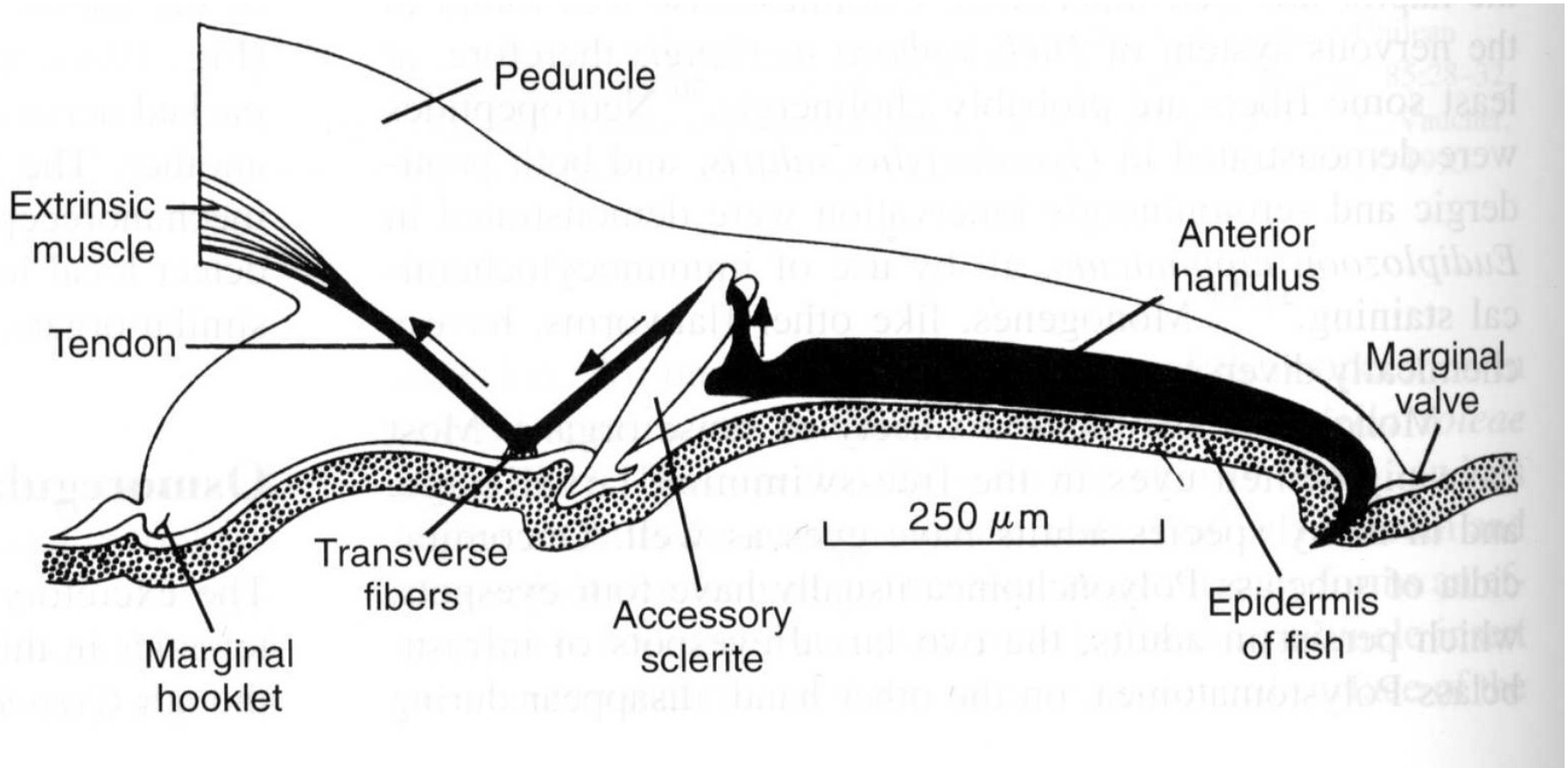
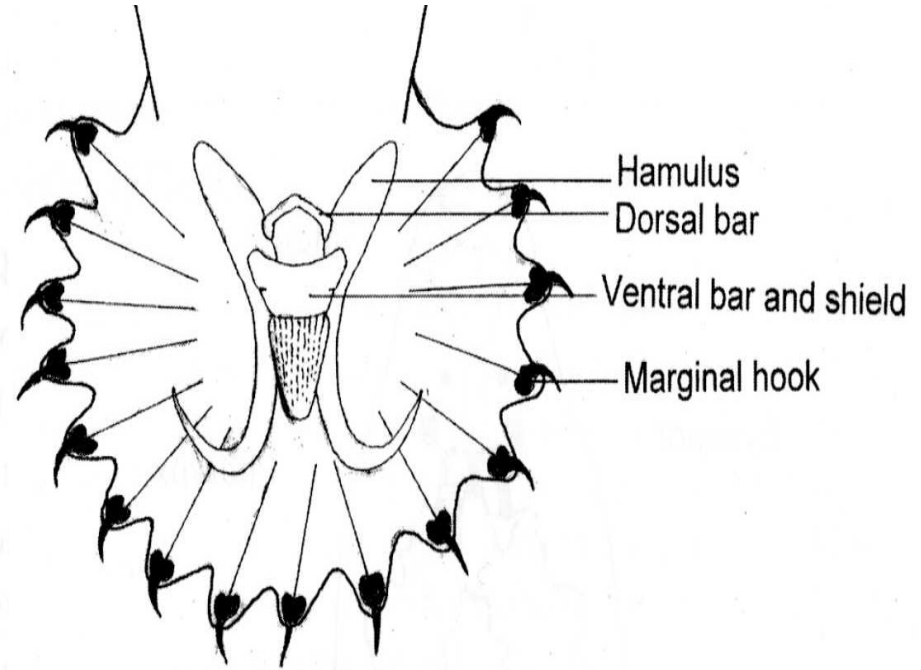
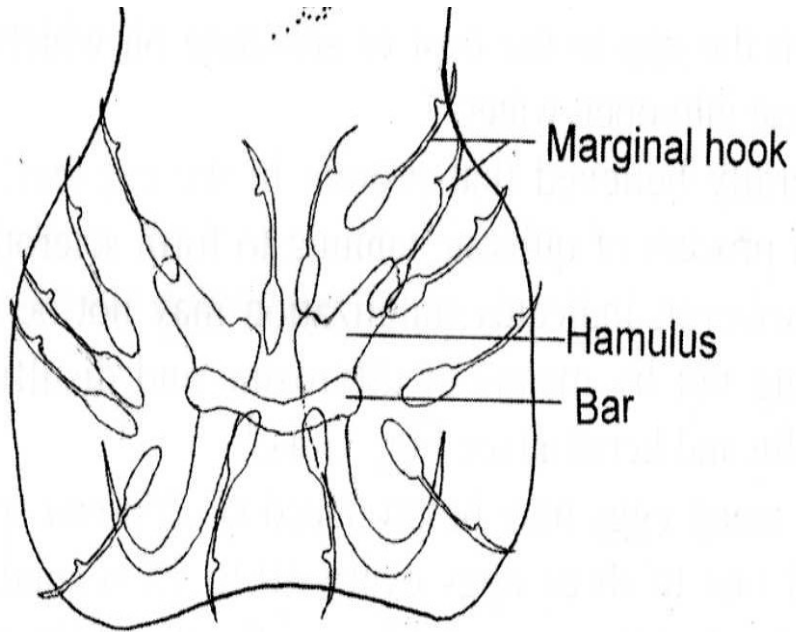


Figure 10.4 Strict consensus tree for sister-group relationships of 53 families of Monogeneoidea from the 2899 equally parsimonious solutions obtained with PAUP*.

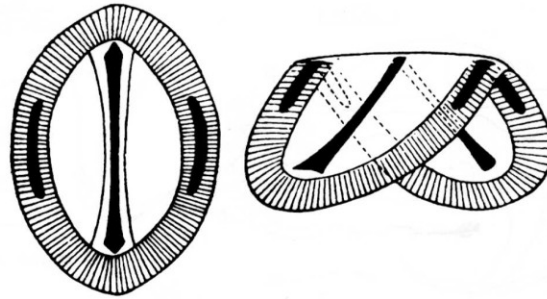
Funkce opisthaptoru monogeneí



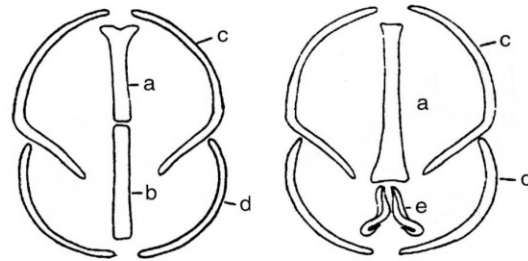
Opisthaptor - Polyonchoinea



Opisthaptor - Heteronchoinea

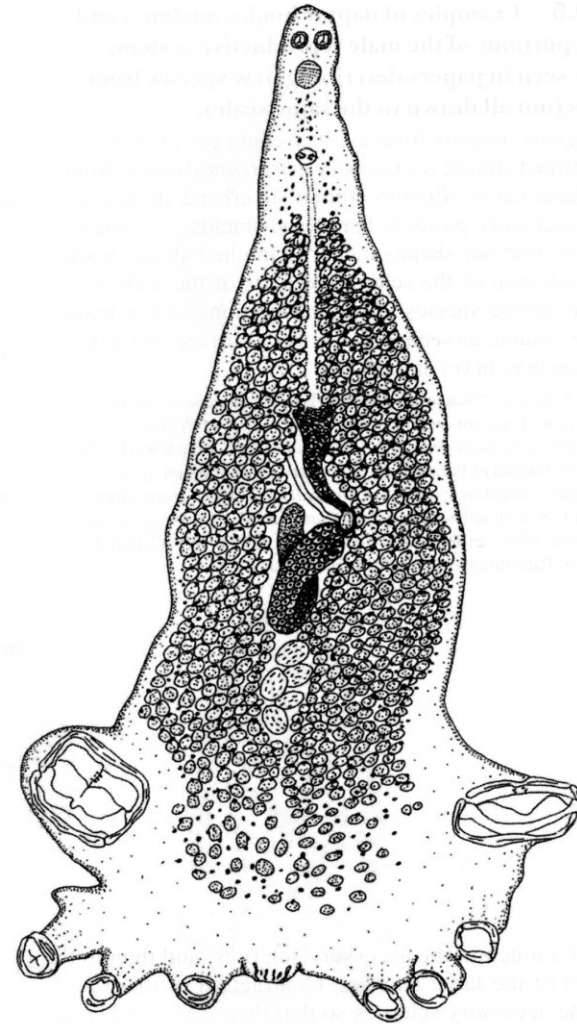


(a)



(b)

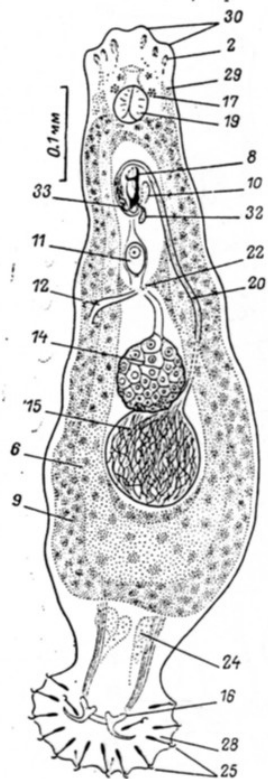
(c)



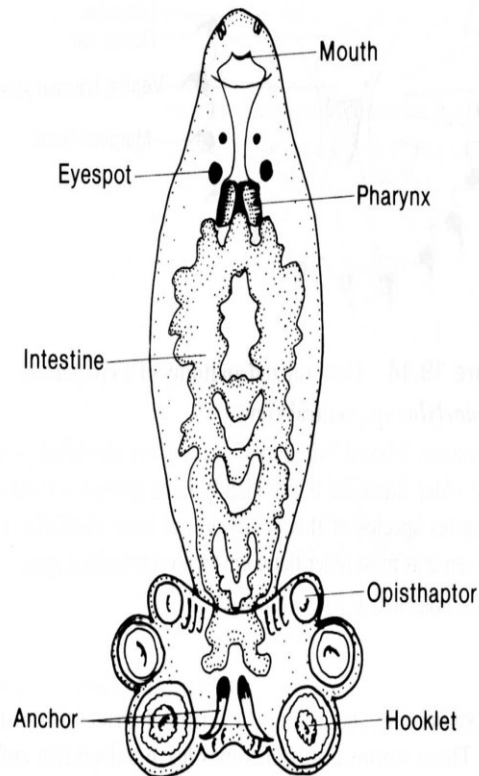
(d)

Monogenea – tvar těla

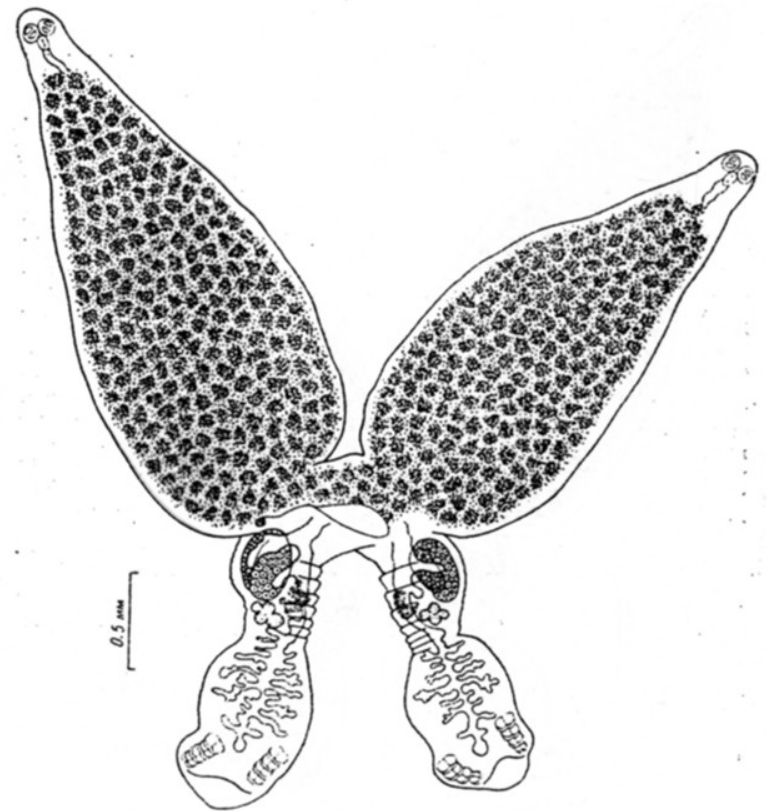
Dactylogyrus
Polyonchoinea



Polystoma
Polystomatoinea



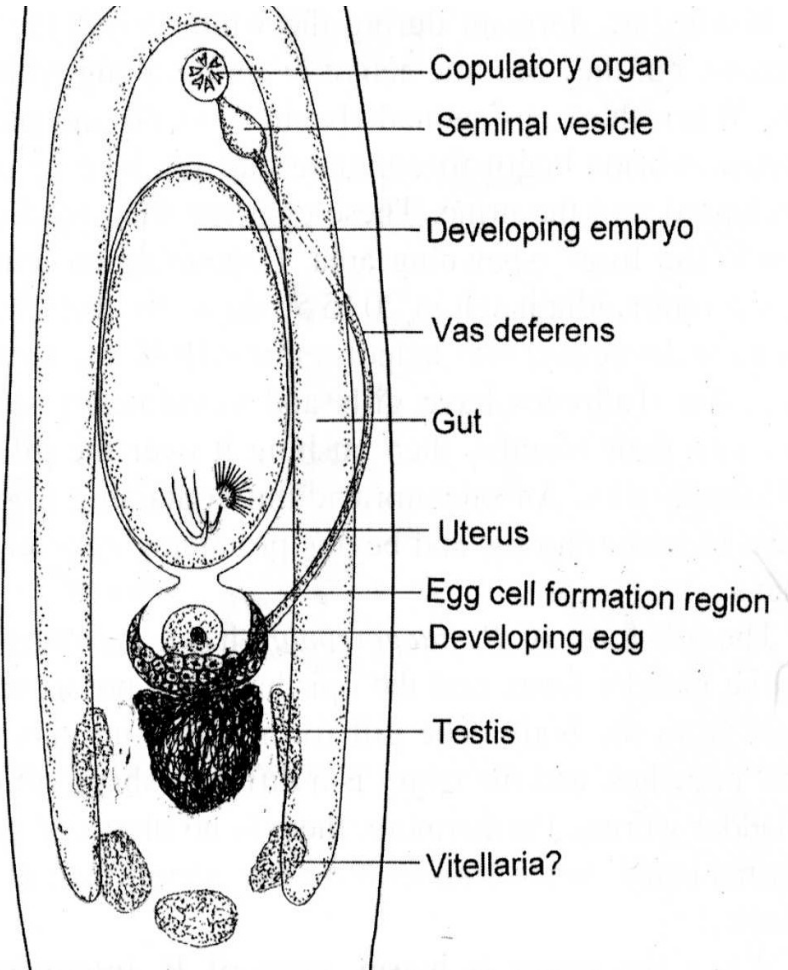
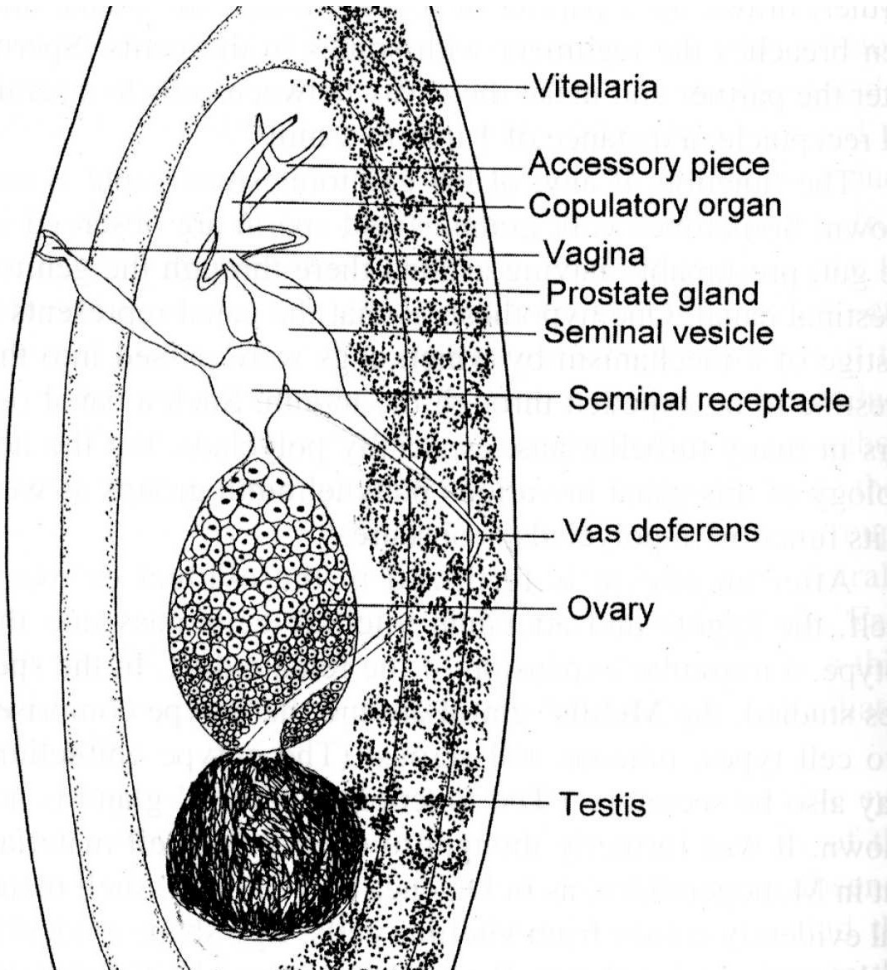
Diplozoon
Oligochoinea



Reproduční soustava

vejcorodí

živorodí



Reproduční soustava

genitointestinální kanál (GI)

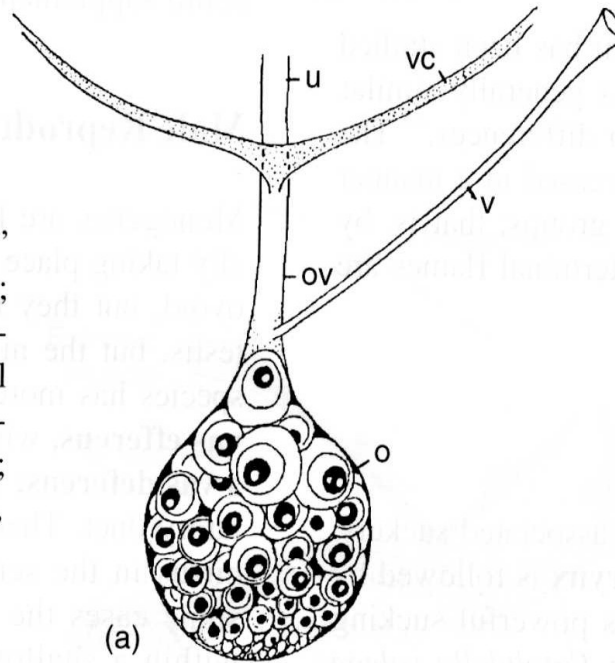
bez vyvinutého GI

s vyvinutým GI

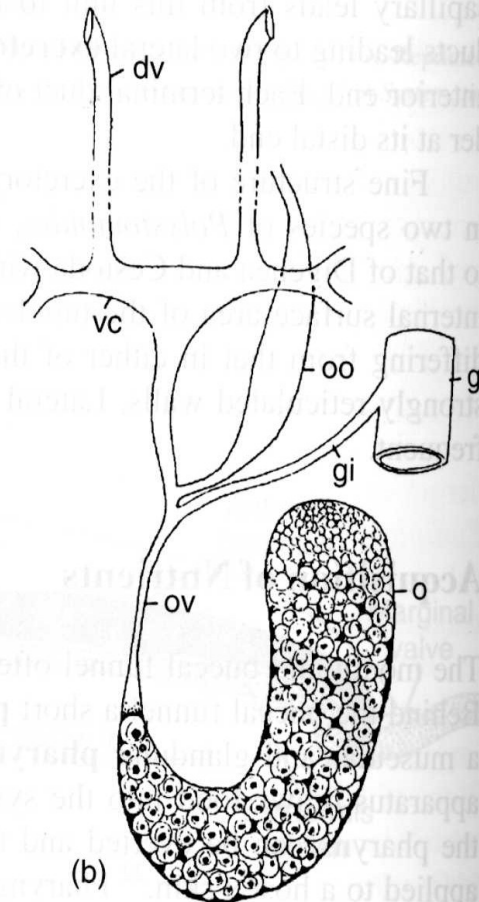
Figure 19.10 Basic types of female reproductive systems in monogeneans.

(a) Vagina connecting to oviduct (“true” vagina), with genitointestinal canal absent; (b) vagina connecting to vitelline ducts (“ductus vaginalis”), with genitointestinal canal present; *dv*, “ductus vaginalis”; *g*, gut; *gi*, genitointestinal canal; *o*, germarium; *oo*, ootype; *ov*, oviduct; *u*, uterus; *v*, “true” vagina; *vc*, vitelline canal.

From W. A. Boeger and D. C. Kritsky, “Phylogeny and a revised classification of the Monogeneoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes),” in *Systematic Parasitol.* 26:1–32. Copyright © 1993 The Natural History Museum, London. Reprinted by permission.



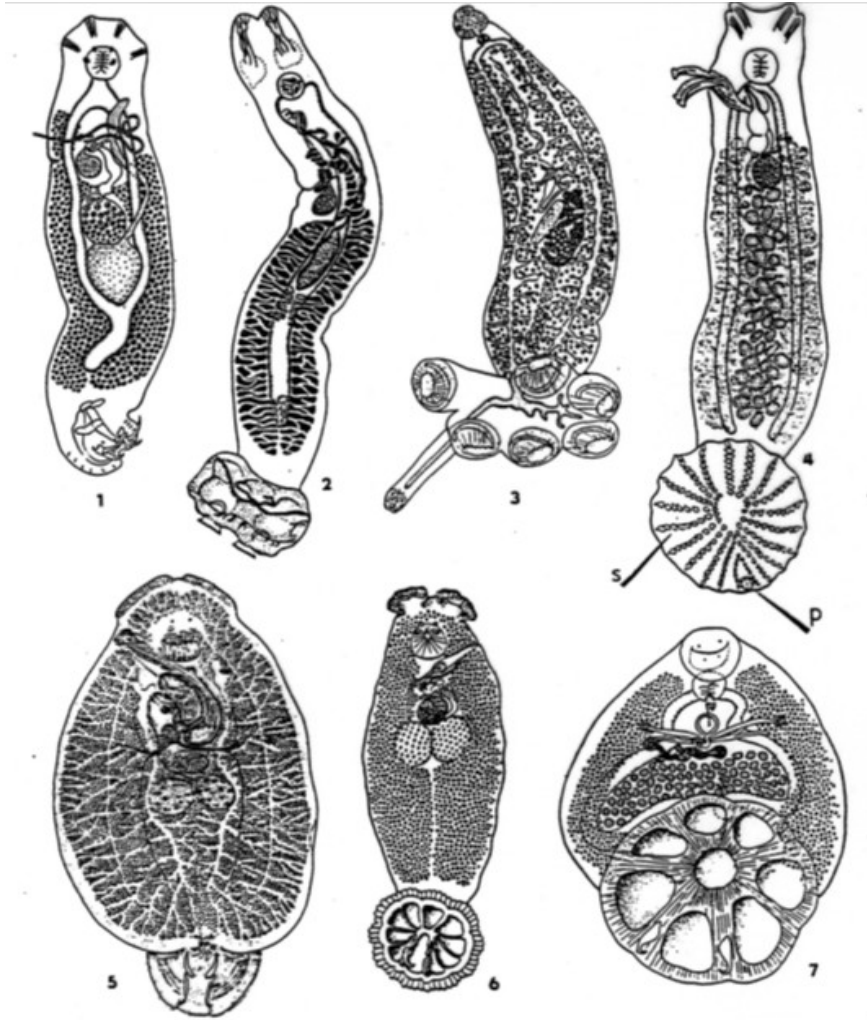
Polygonchoinea



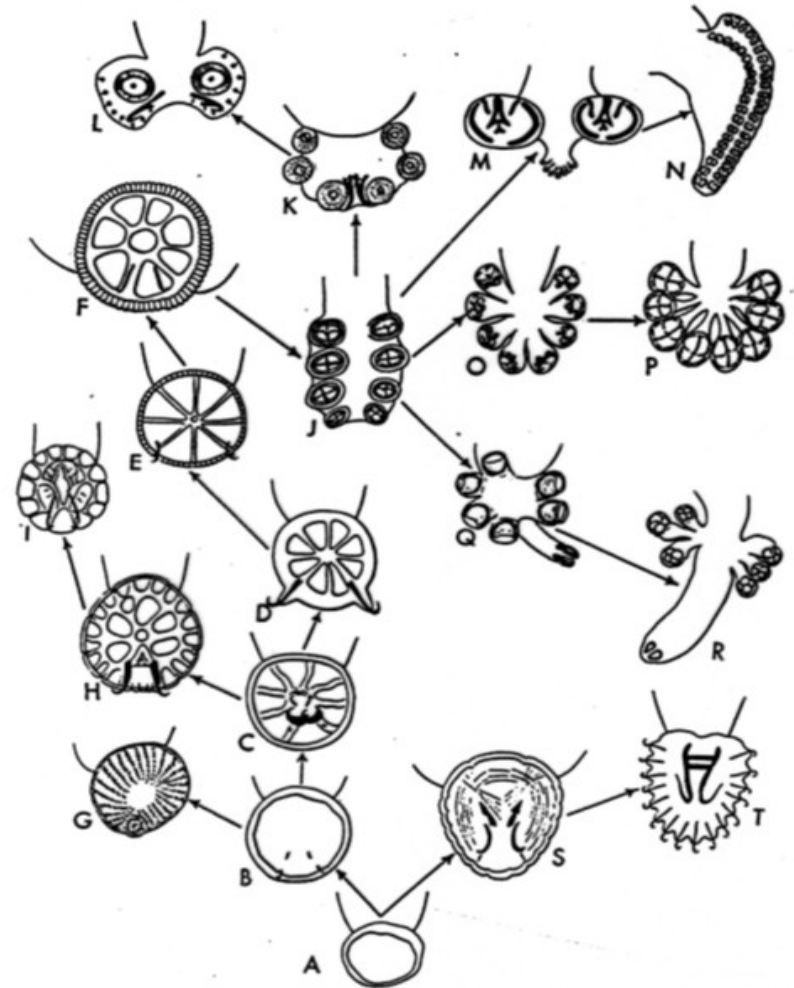
Oligonchoinea

Morfologická rozmanitost

Typy opisthaptoru



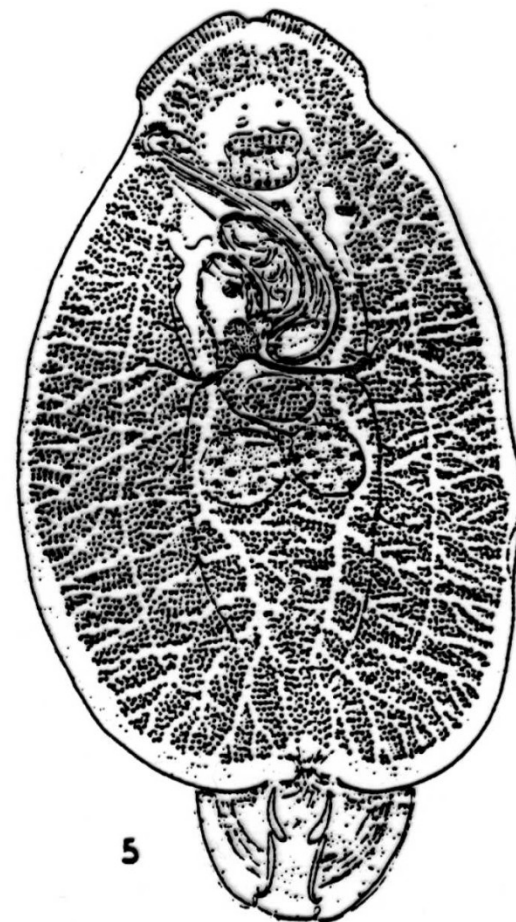
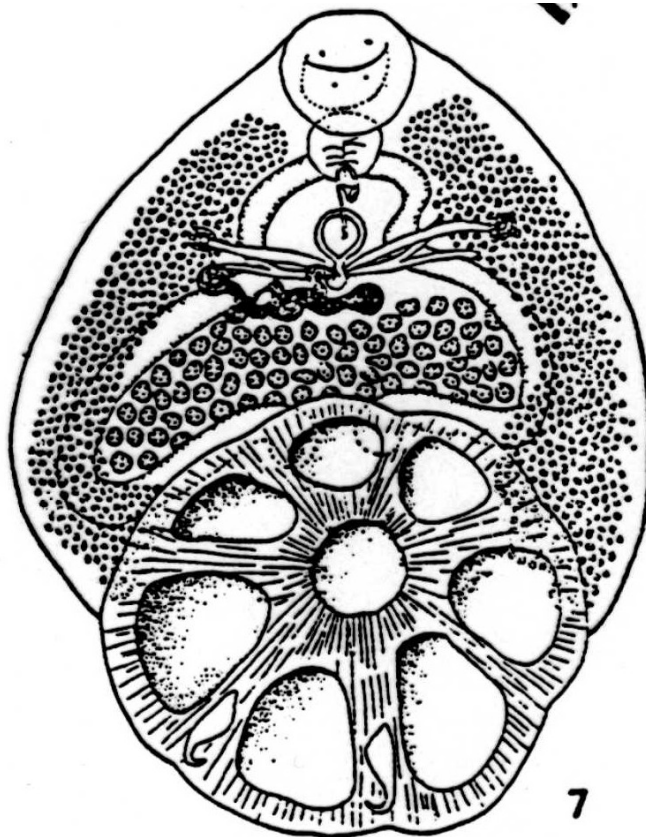
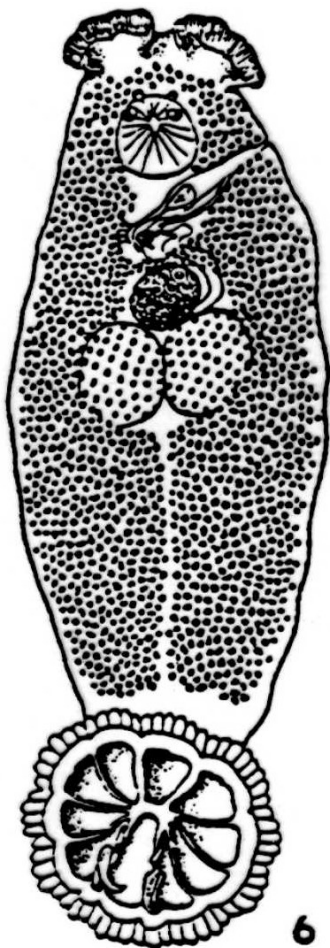
Evoluce opisthaptoru



Přichycovací aparát – 4 základní typy

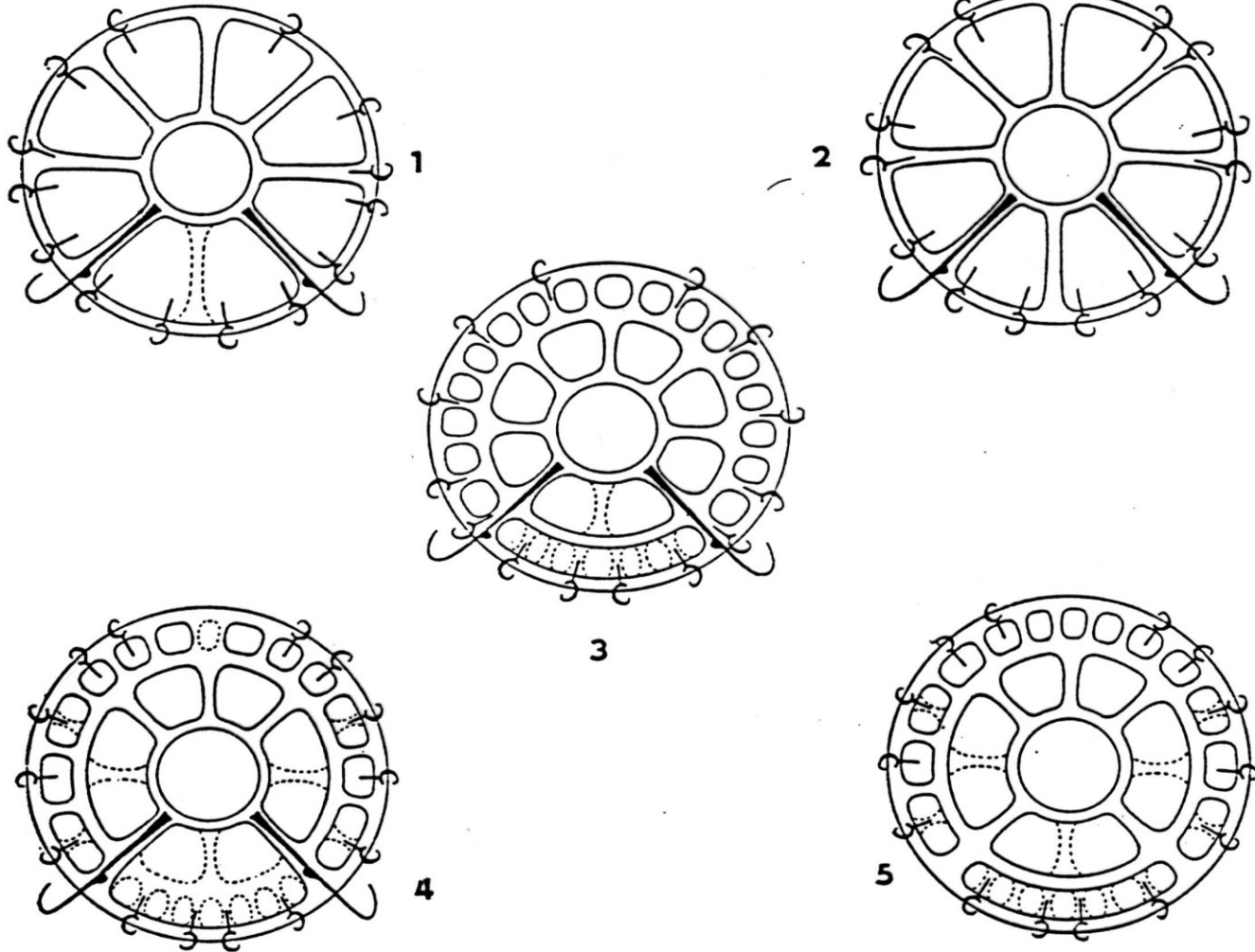
- Opisthaptor se svalovými přísavkami
- Opisthaptor se sklerotizovanými strukturami
- Opisthaptor se suplementárními disky
- Opisthaptor s metamorfovanými přísavkami

Opisthaptor se svalovými přísavkami



Opisthaptor se svalovými přísavkami

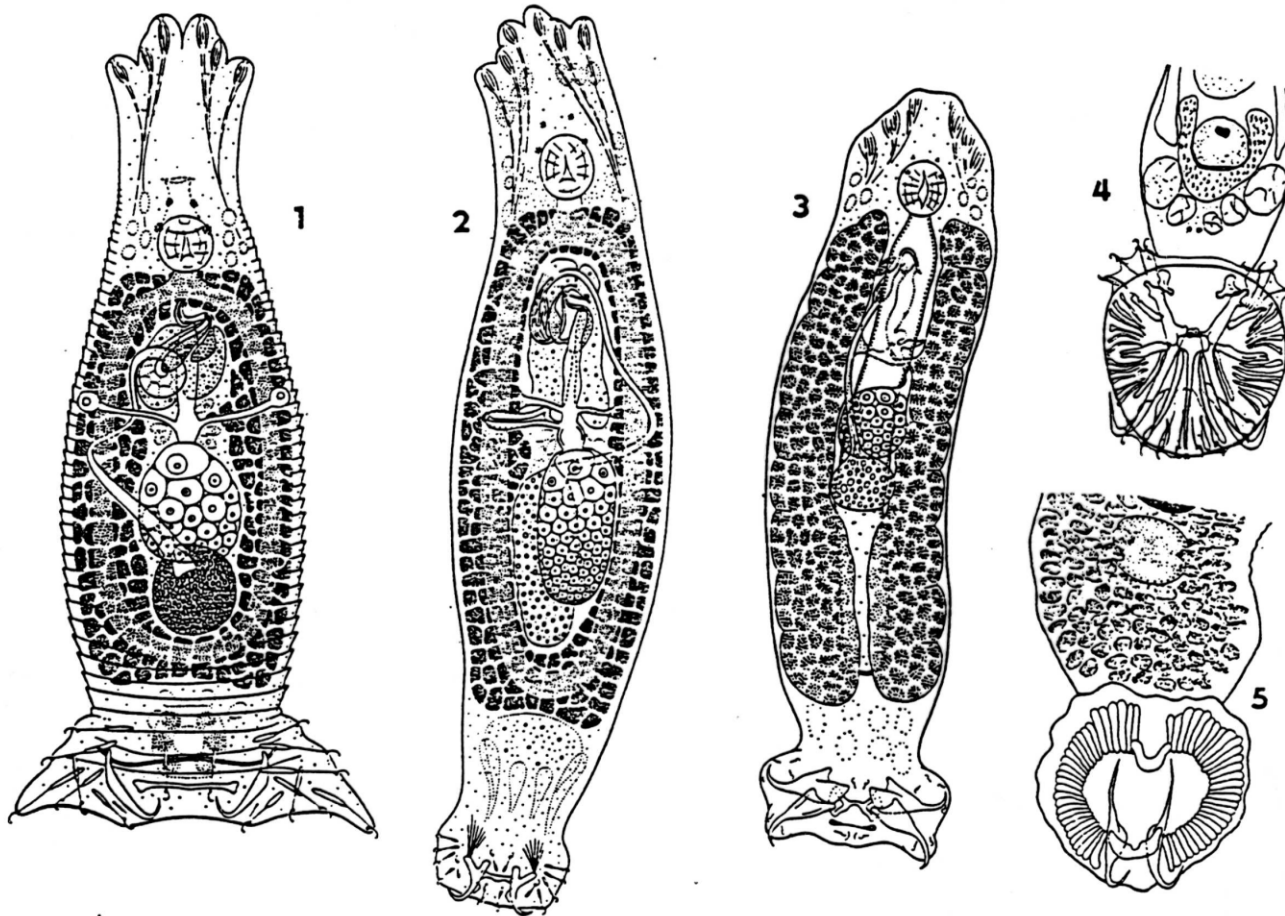
Plate 2



Scheme of sucker-like opisthaptors with muscular septa.
1 - Dasybatotrema, 2 - Monocotyle, 3 - Merizocotyle, 4 -
Thaumatocotyle, 5 - Empruthotrema (after Bychowsky 1957)

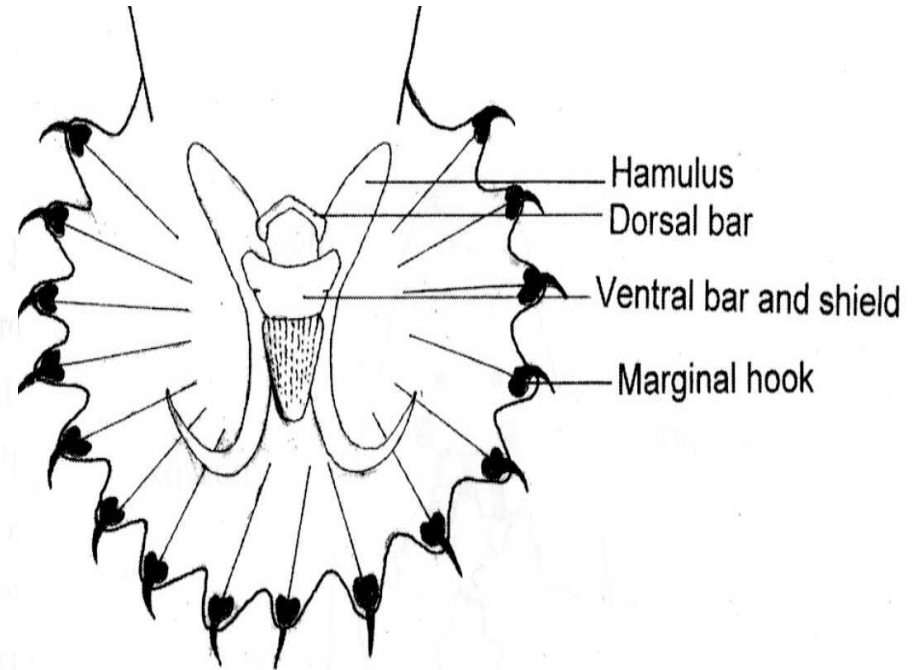
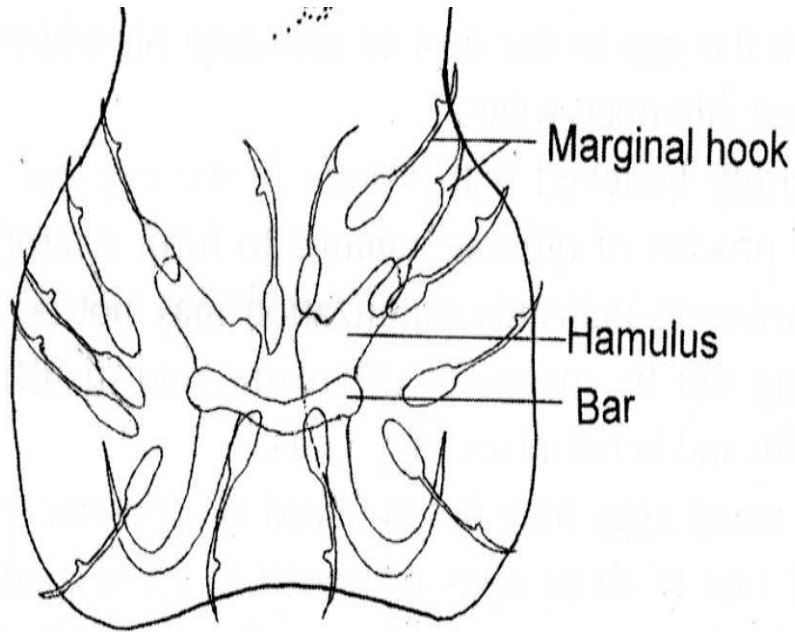
Opisthaptor se sklerotizovanými strukturami

Plate 3



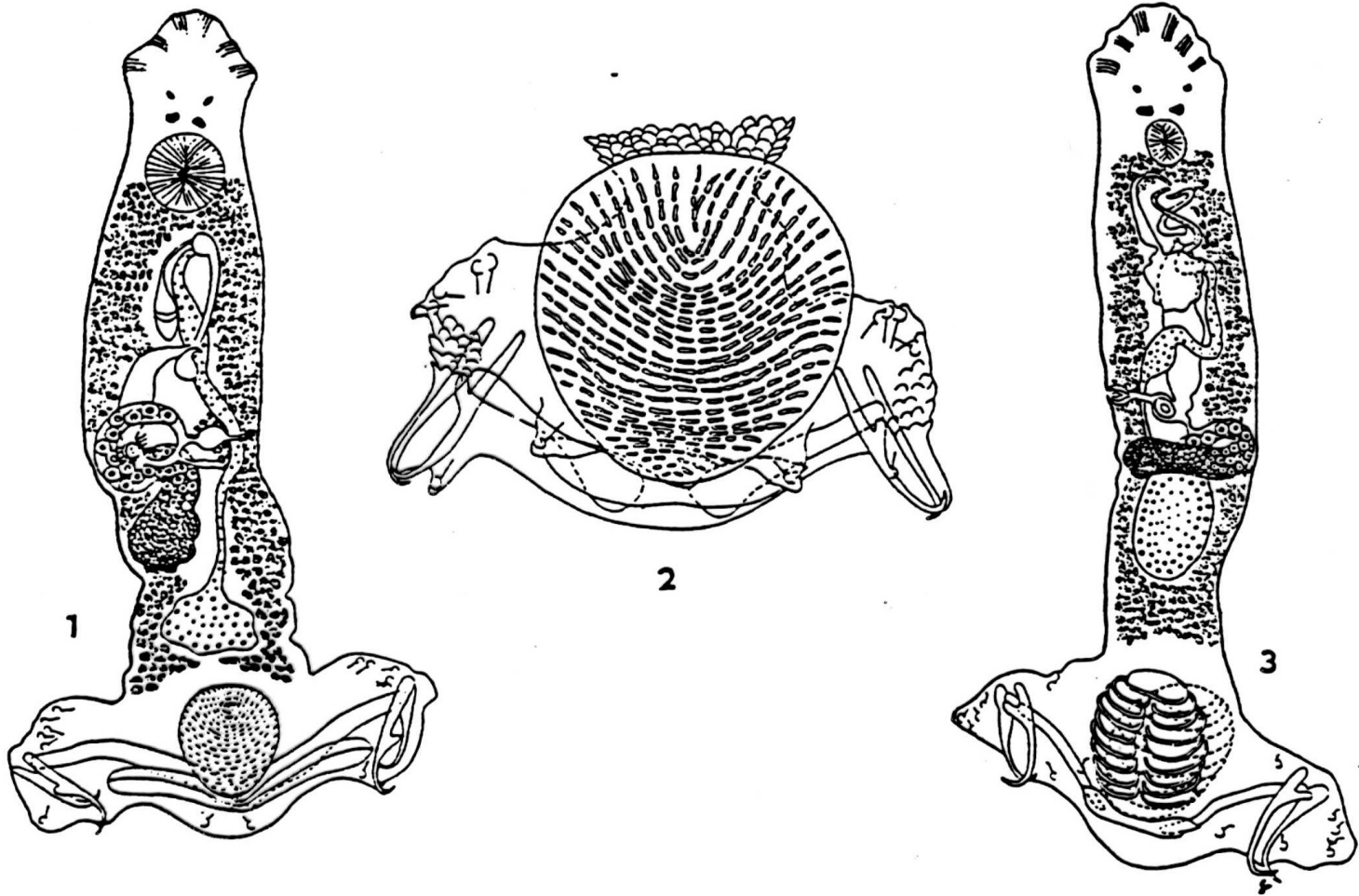
Opisthaptors with sclerotized hooked structures, connecting and supporting sclerites. 1 - *Bivaginogyrus obscurus* (after Gussev 1985), 2 - *Dactylogyrus extensus* (after Gussev 1985), 3 - *Tetraonchus monenteron* (after Gussev and Pugachev 1985), 4 - *Polyclithrum mugilini* (after Rogers 1967), 5 - *Bothitrema bothi* (after Bychowsky 1957).

Opisthaptor se sklerotizovanými strukturami



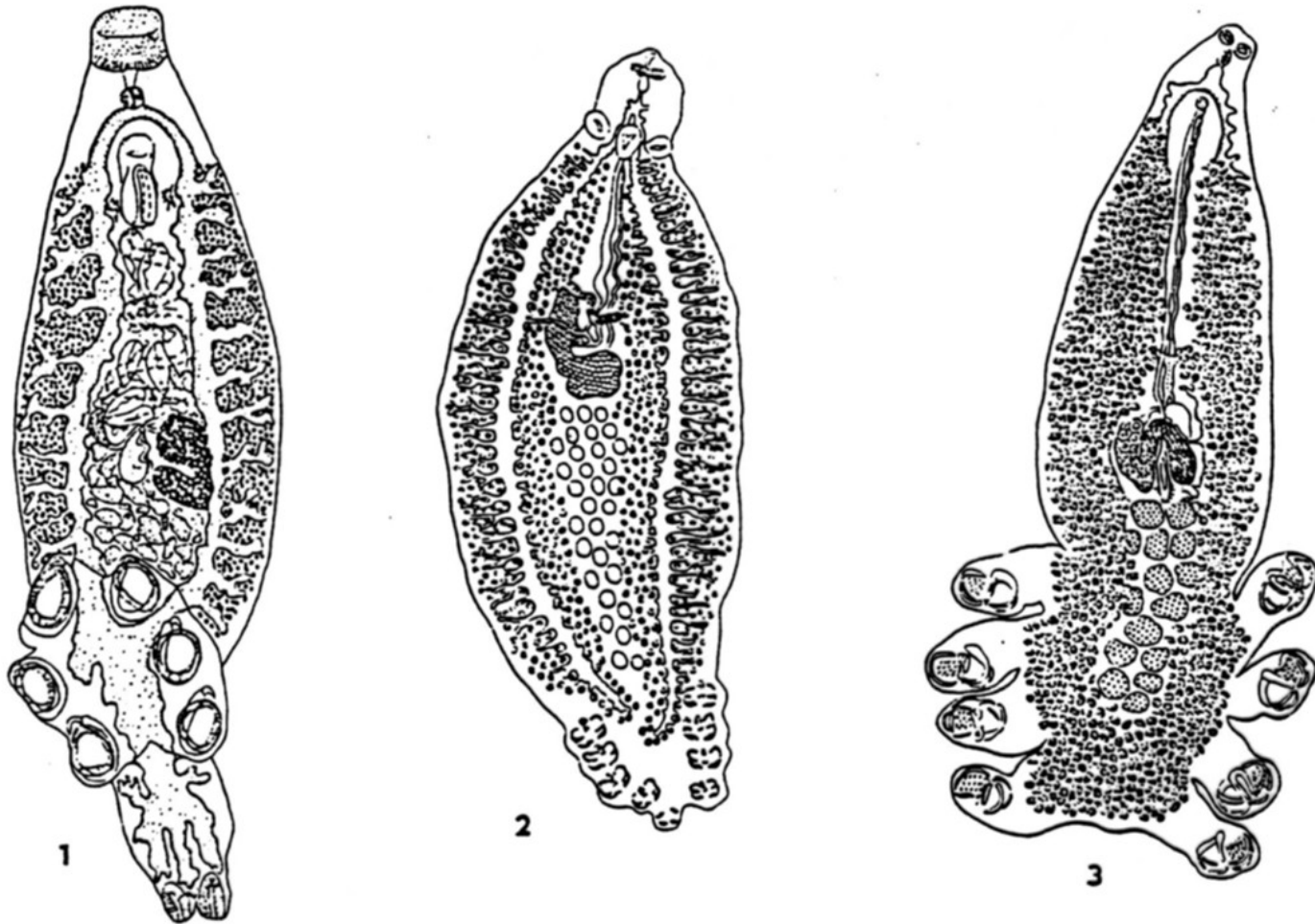
Opisthaptor se suplementárními disky

Plate 4



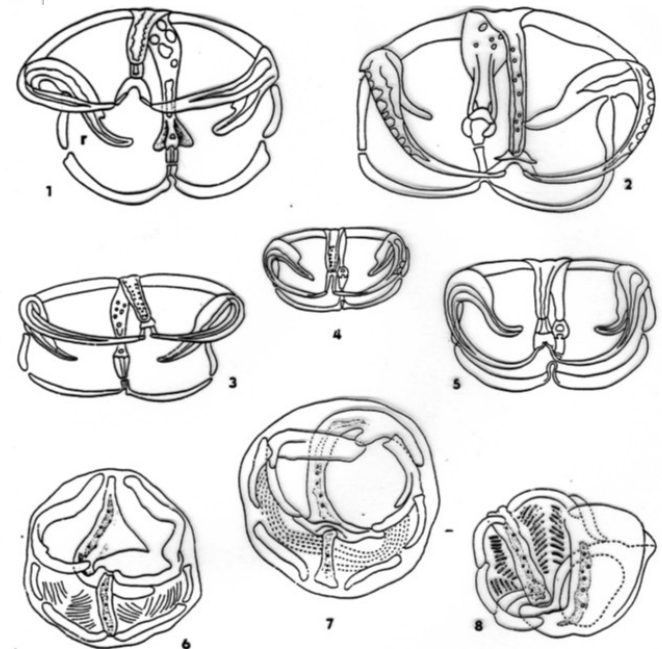
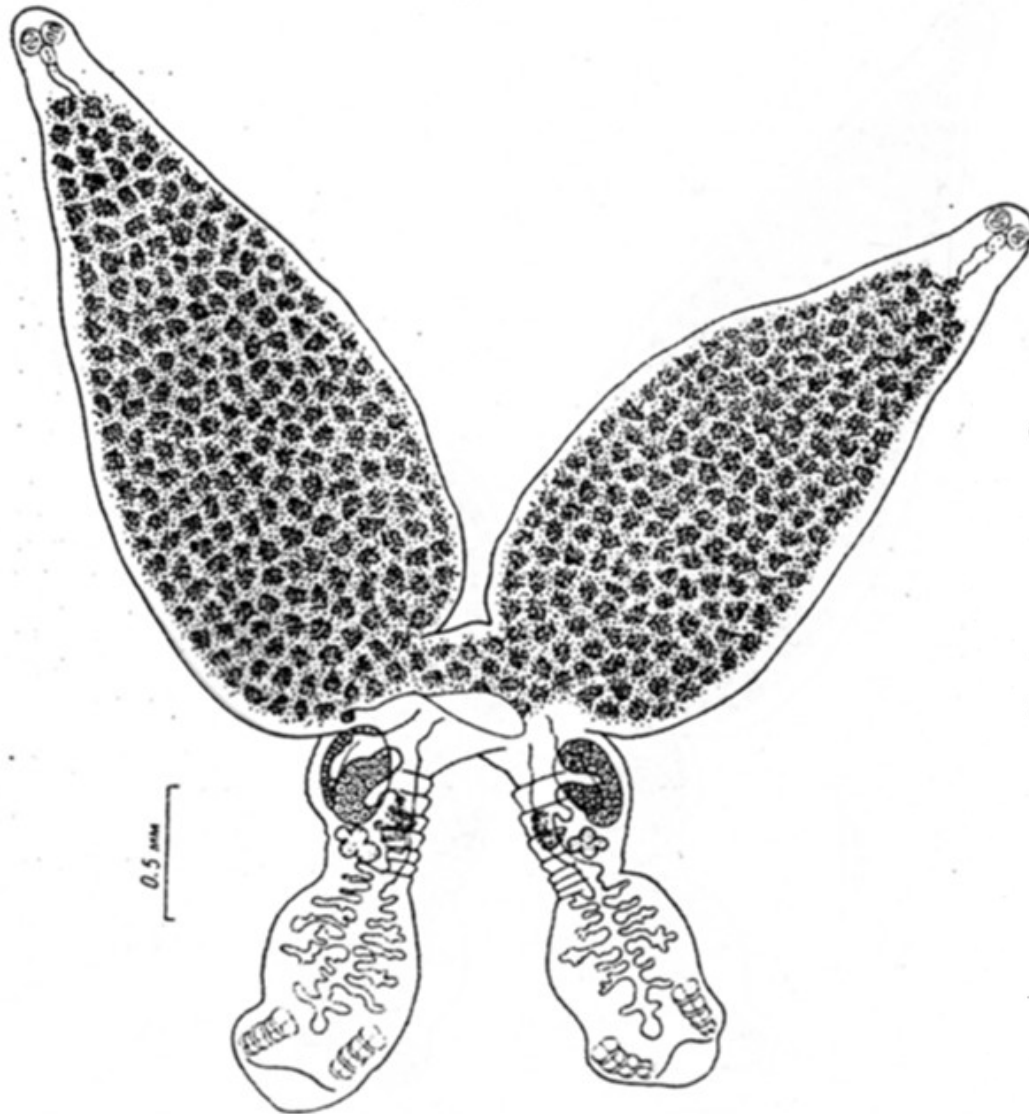
Supplementary discs. 1, 2 - *Diplectanum similis*, 3 - *Lamellodiscus elegans* (after Bychowsky 1957)

Opisthaptor s metamorfovanými přísavkami



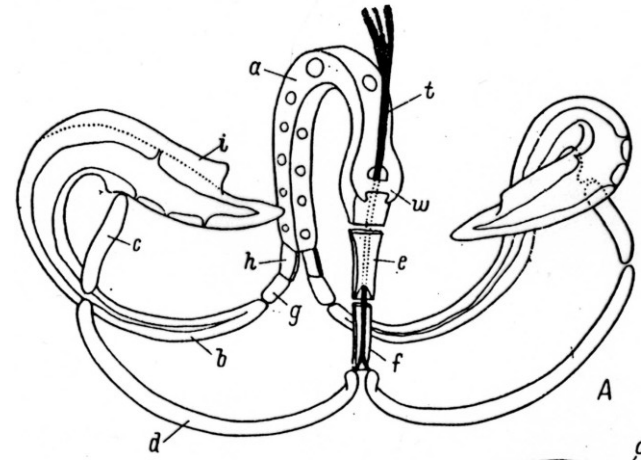
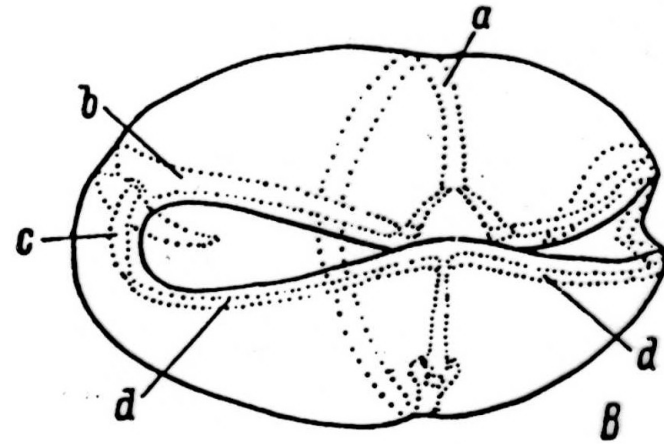
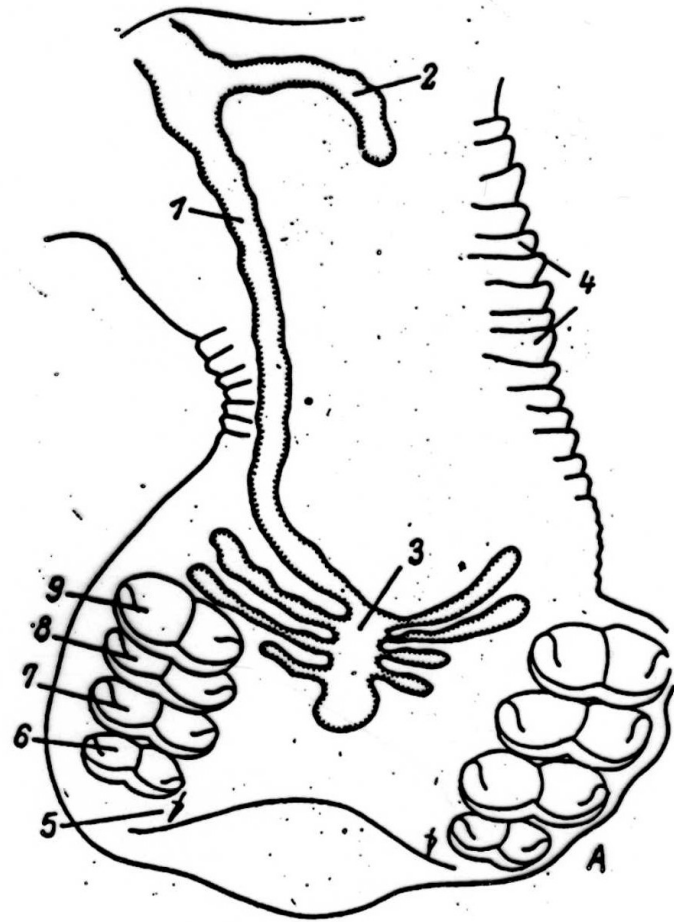
Opisthaptors with suckers and clamps. 1 - *Squalonchocotyle ginglymostomae* (after Brooks 1934), 2 - *Winkenthughesia bramae* (after Bychowsky 1957), 3 - *Diclidophora denticulata* (after Bychowsky 1957).

Opisthaptor s metamorfovanými přísavkami

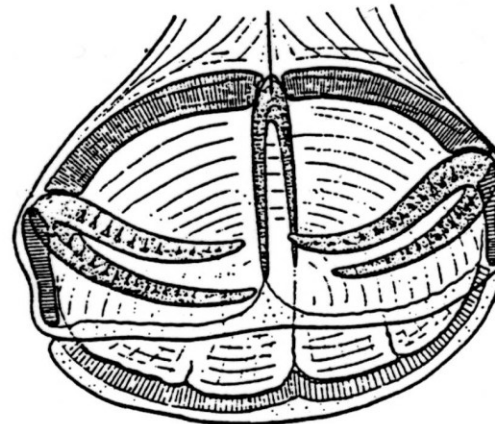
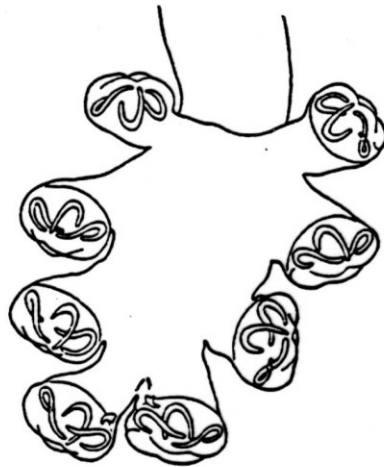
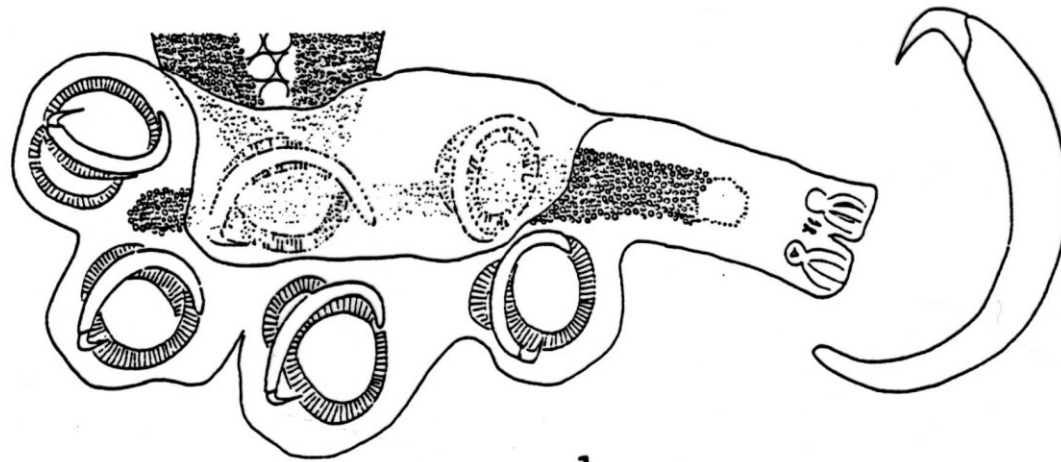


Typical clamps. 1 - Eudiplozoon, 2 - Discocotyle, 3,4,5 - Paradiplozoon, 6 - Meterobothrium, 7 - Choricotyle, 8 - Diclidophora. (1-5 after Khotenovskiy 1985, 6-8 after Bychowsky 1957).

Metamorfované přísavky - detail

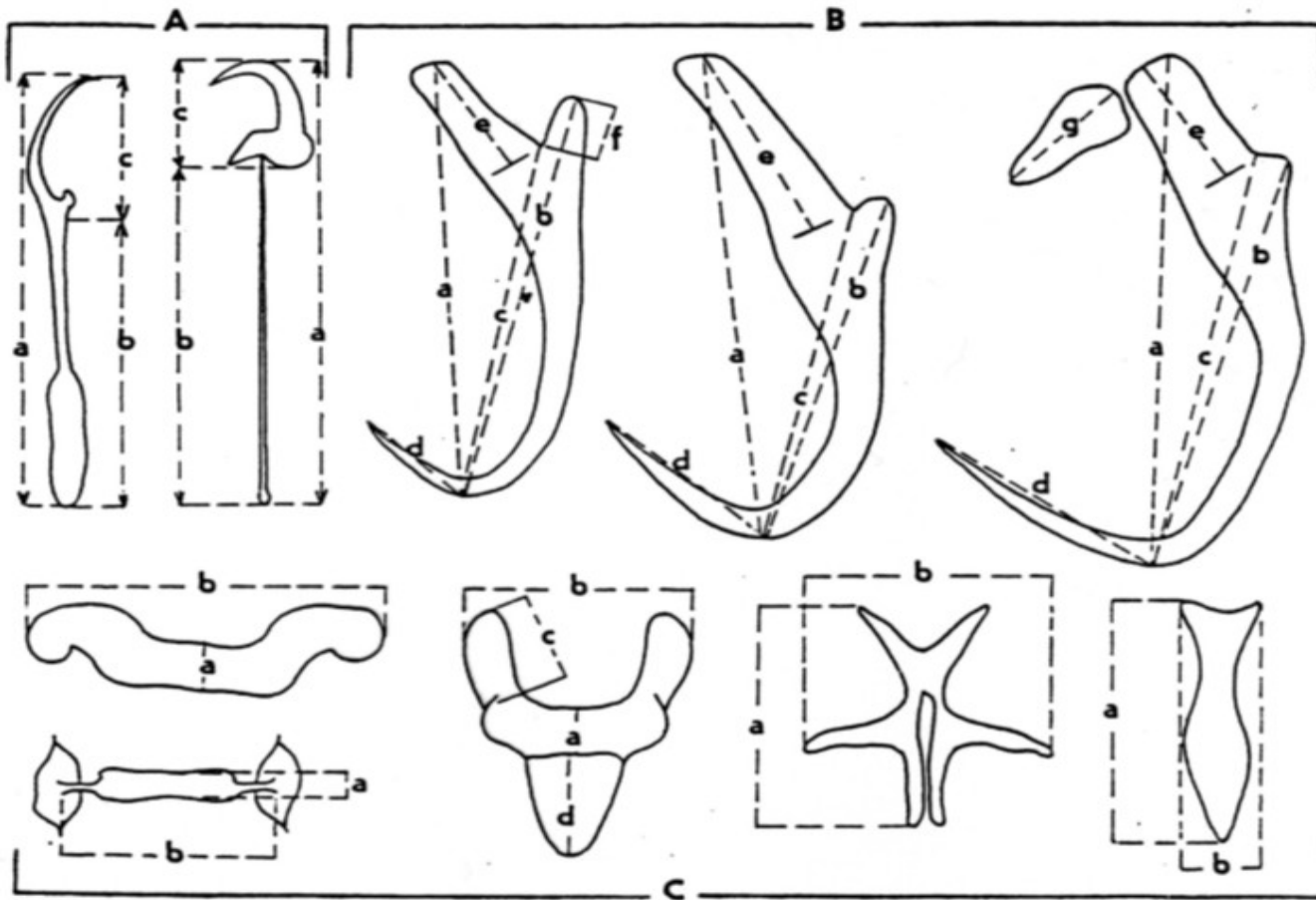


Monogenea – primitivní svorky



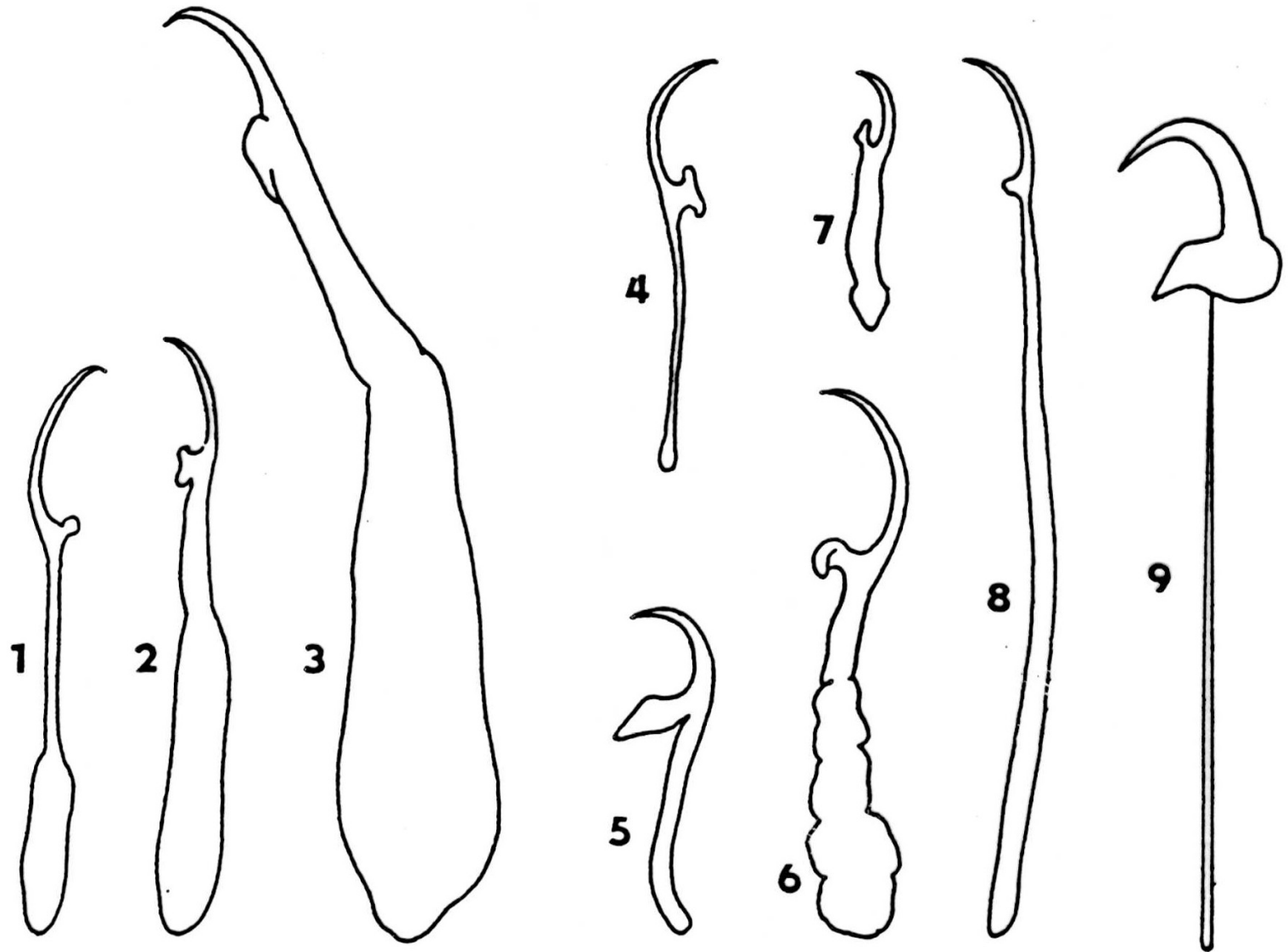
Primitive clamps of Diclybothriidae and Chimaericolidae. 1 - *Erpocotyle maccalumi* (after Euzet and Maillard 1967), 2 - *Chimaericola leptogaster* (after Bychowsky 1957 and Brinkmann 1942).

Strukturální rozmanitost opisthaptoru

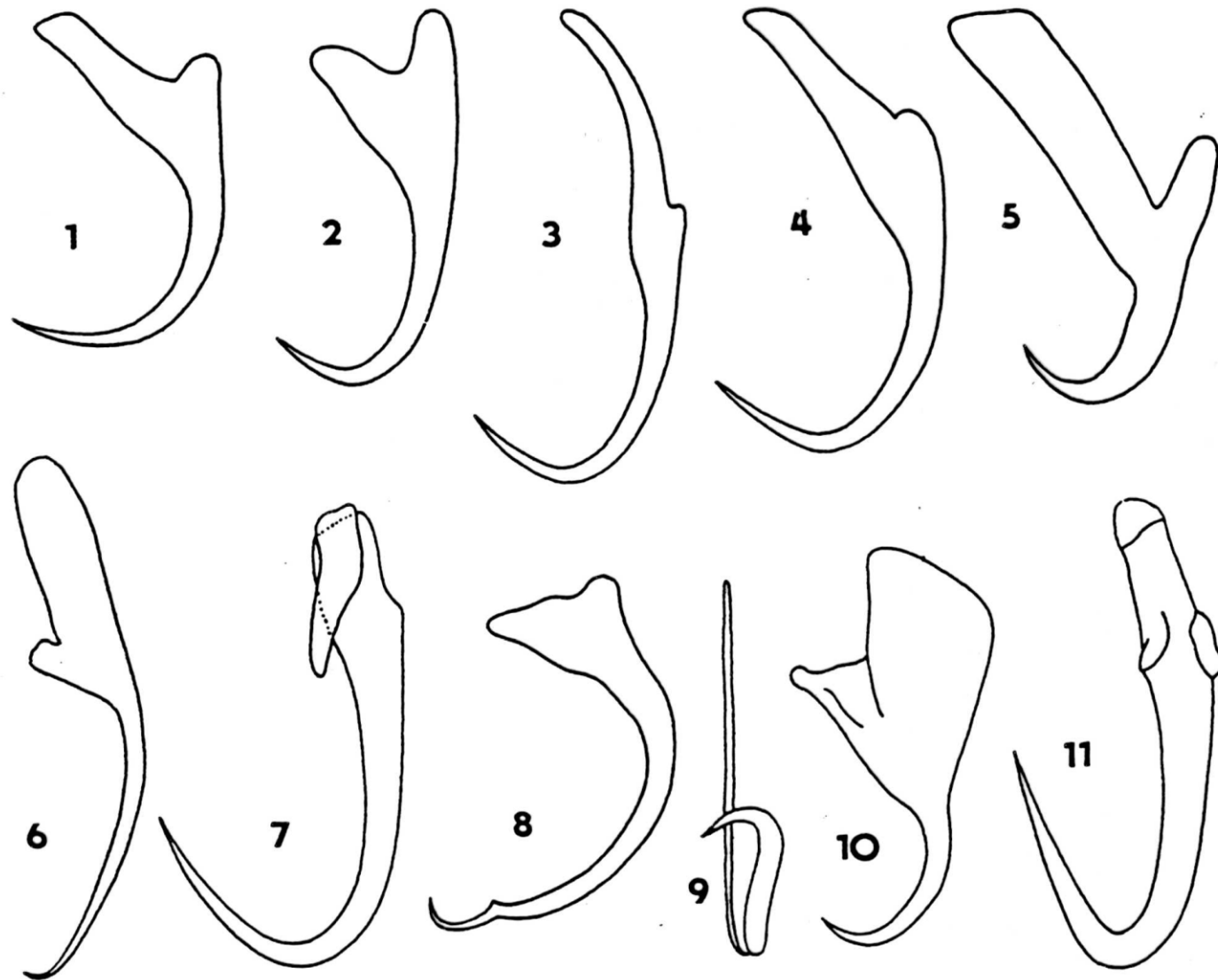


Measurements of individual parts of: A - marginal hooks (a - total length, b - length of handle, c - length of hook proper), B - anchors (a - inner length, b - outer length, c - length of shaft, d - length of point, e - length of inner root, f - length of outer root, g - length of patch), C - connecting bars (a - length, b - wide, c - length of lateral process, d - length of shield).

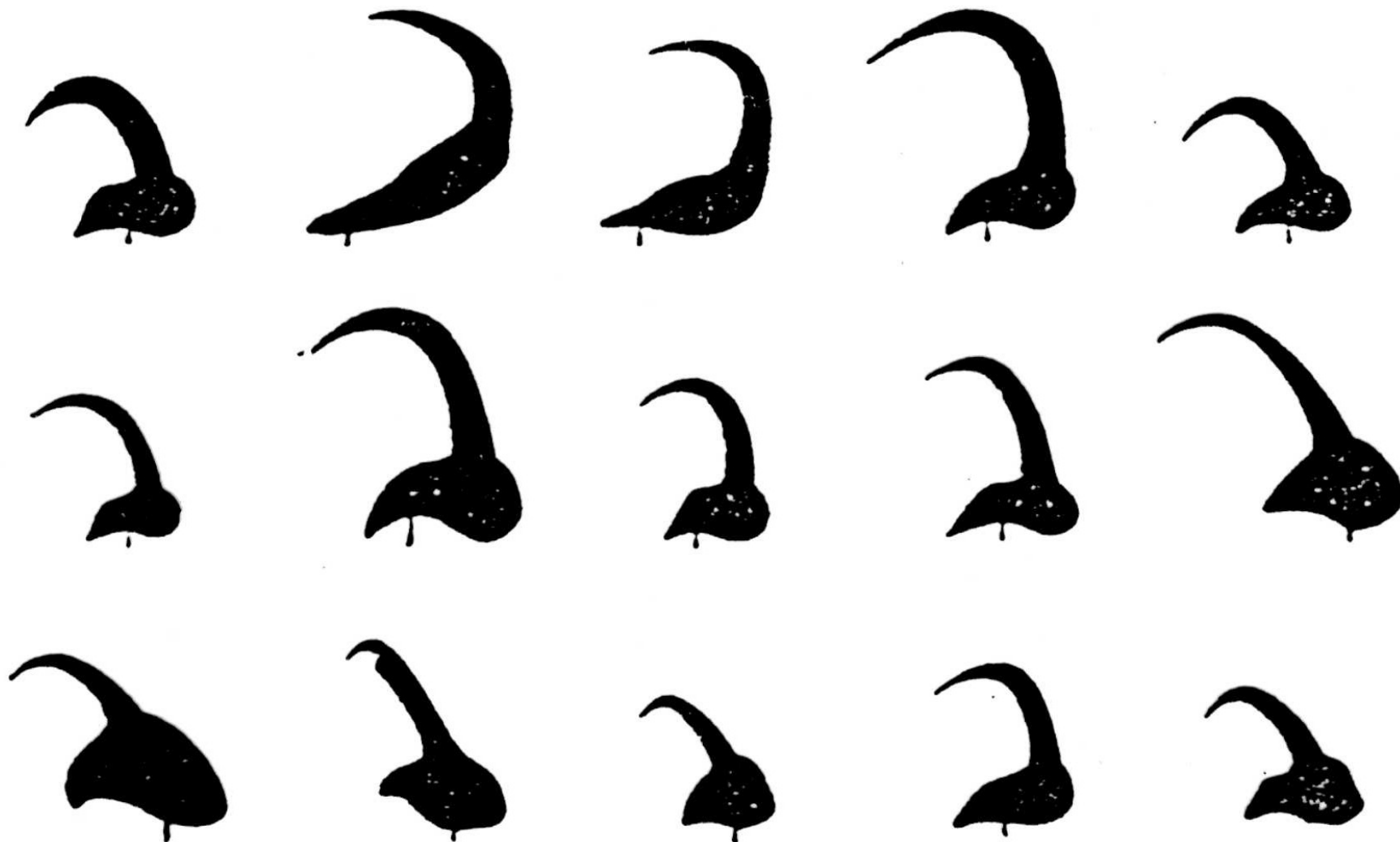
Základní typy marginálních háčků



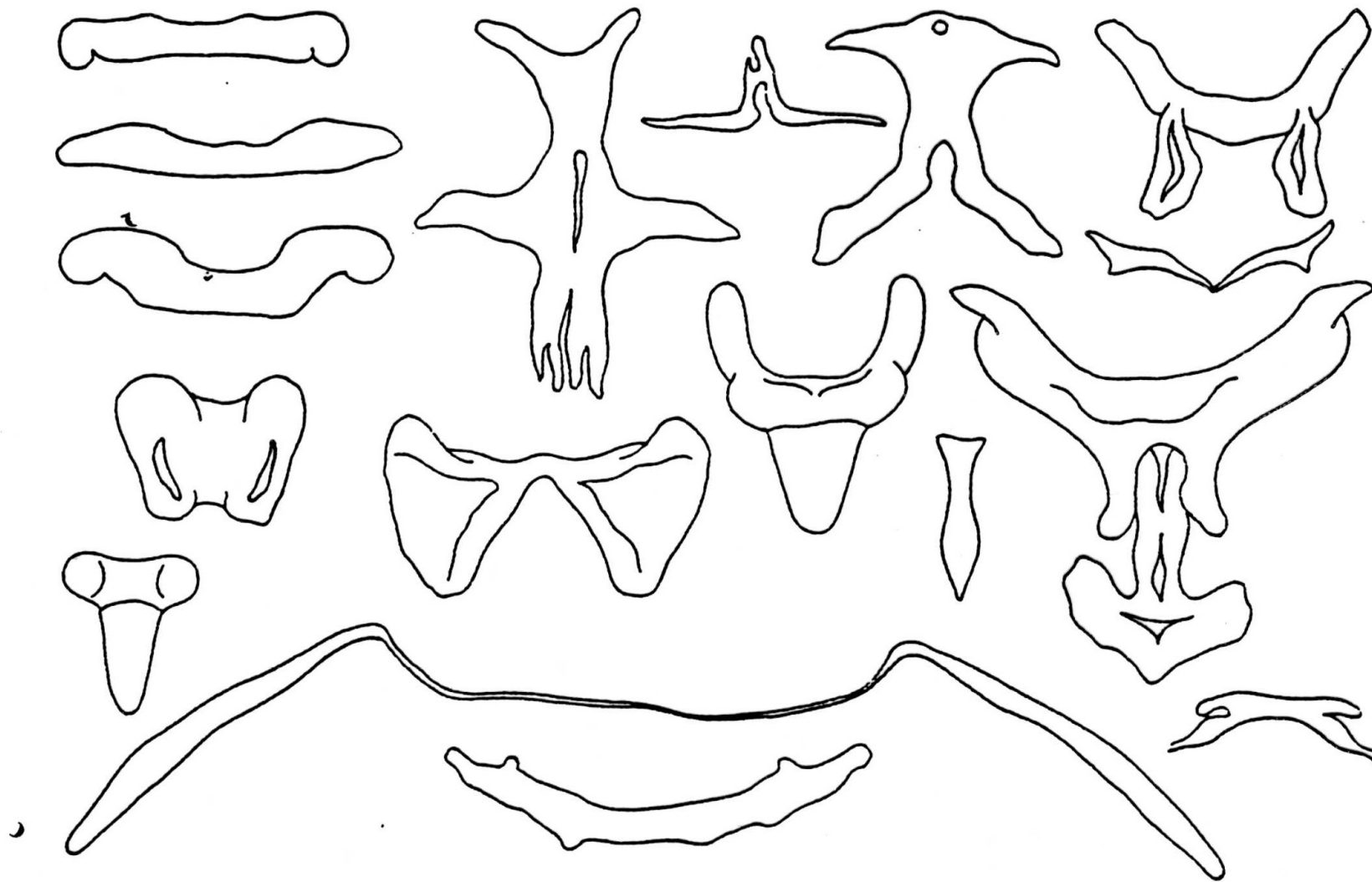
Základní typy středních háčků



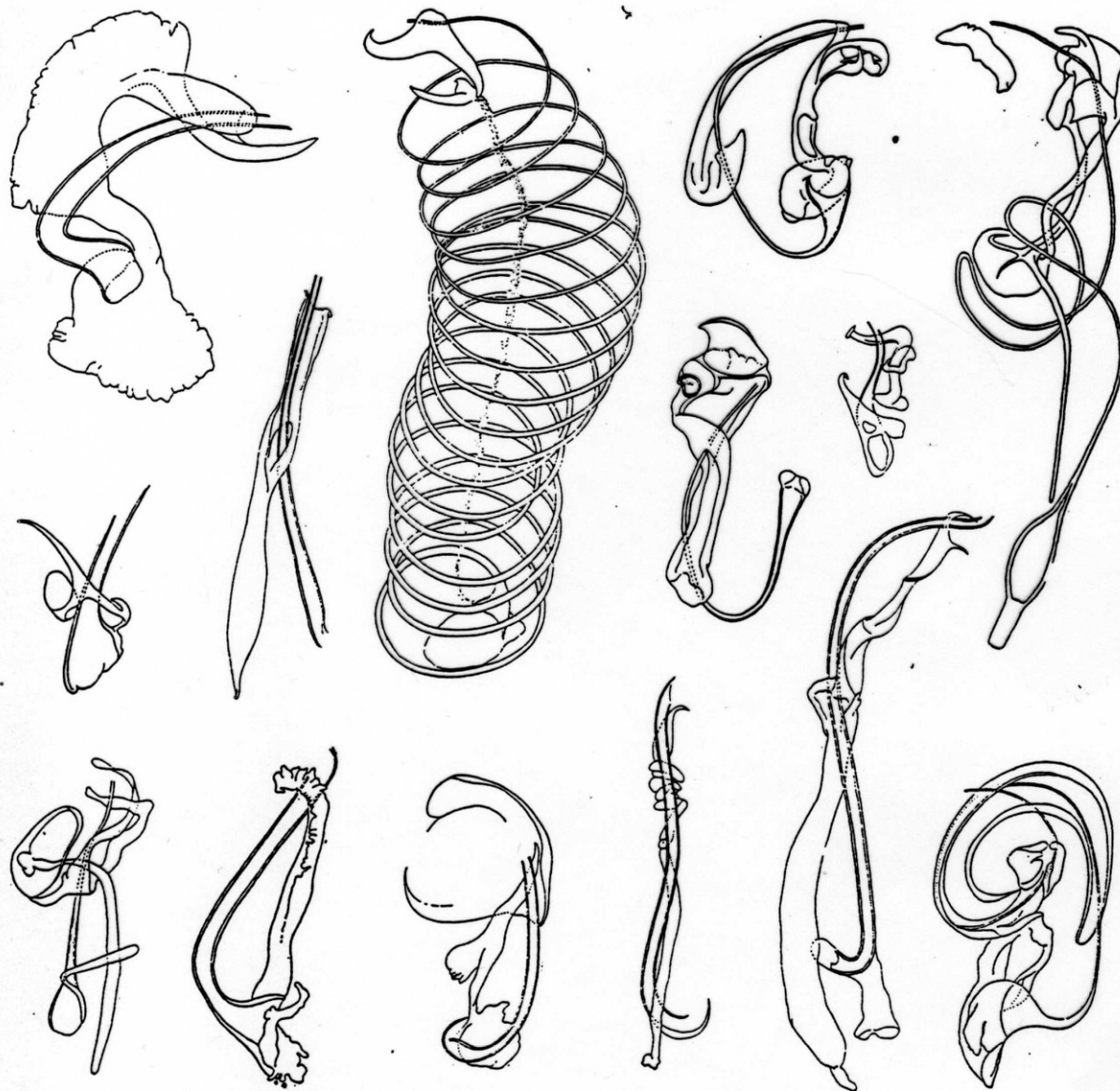
Základní typy marginálních háčků



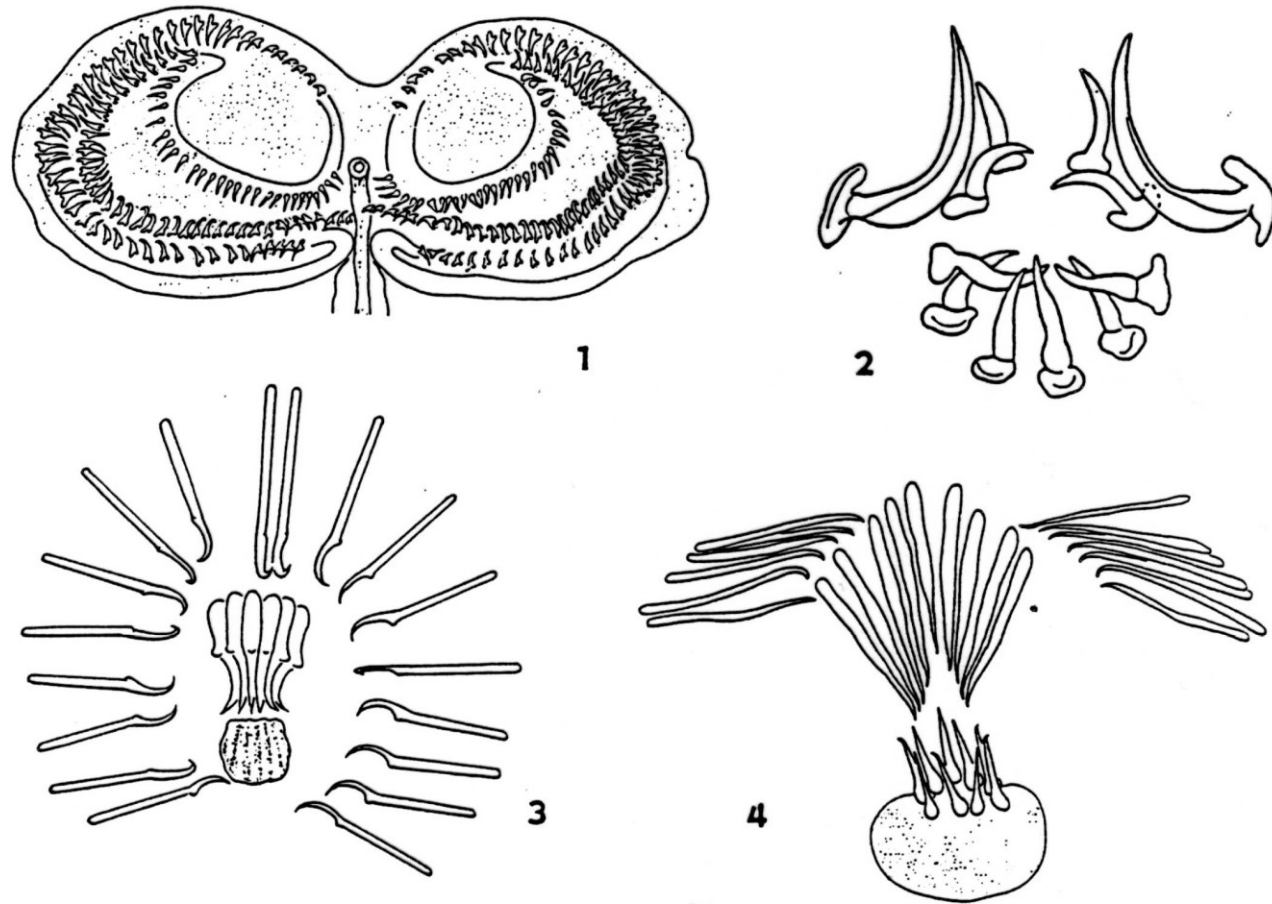
Základní typy spojovacích destiček



Typy kopulačního aparátu - monopistocotylea

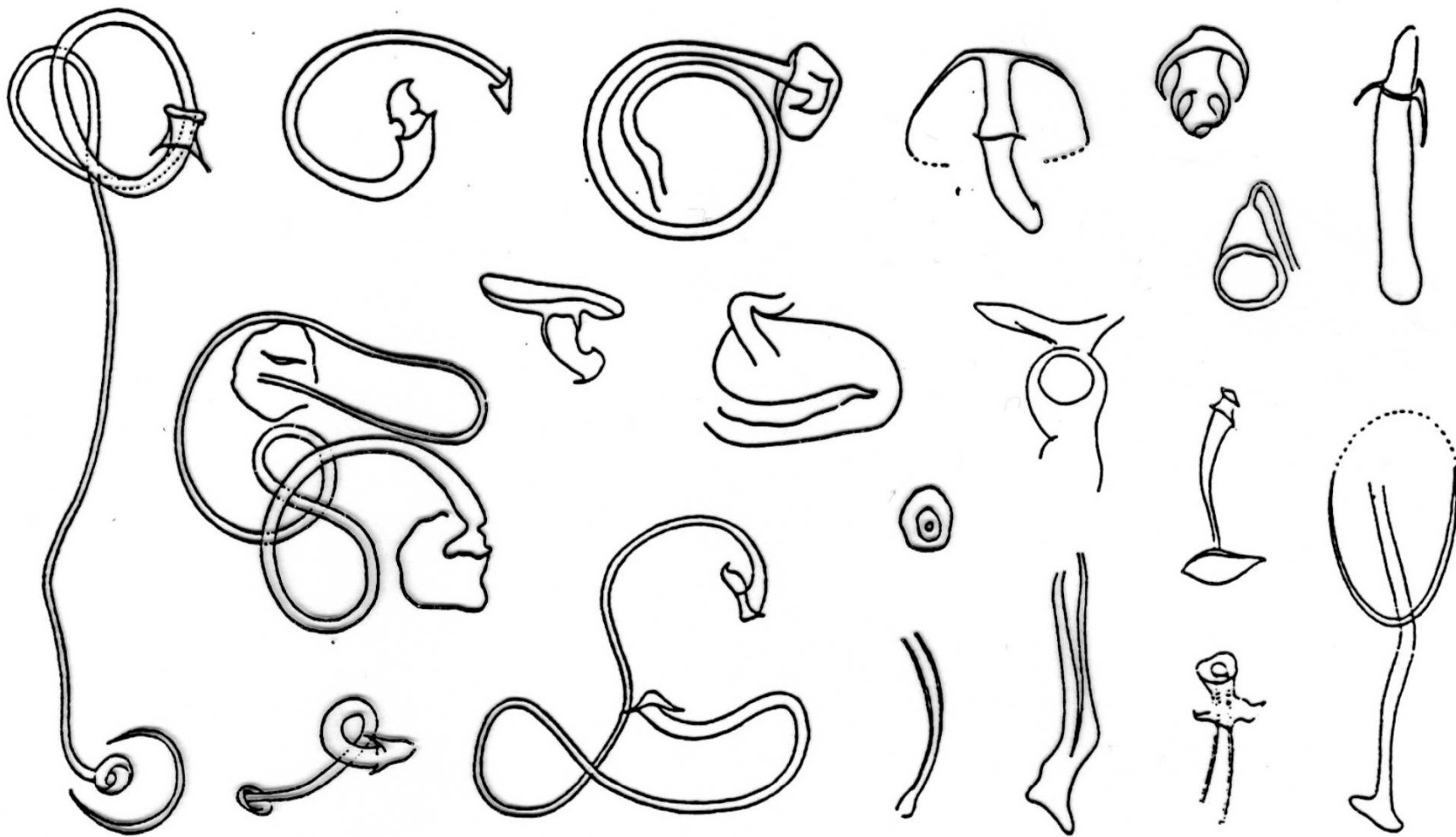


Typy kopulačního aparátu - polyopistocotylea

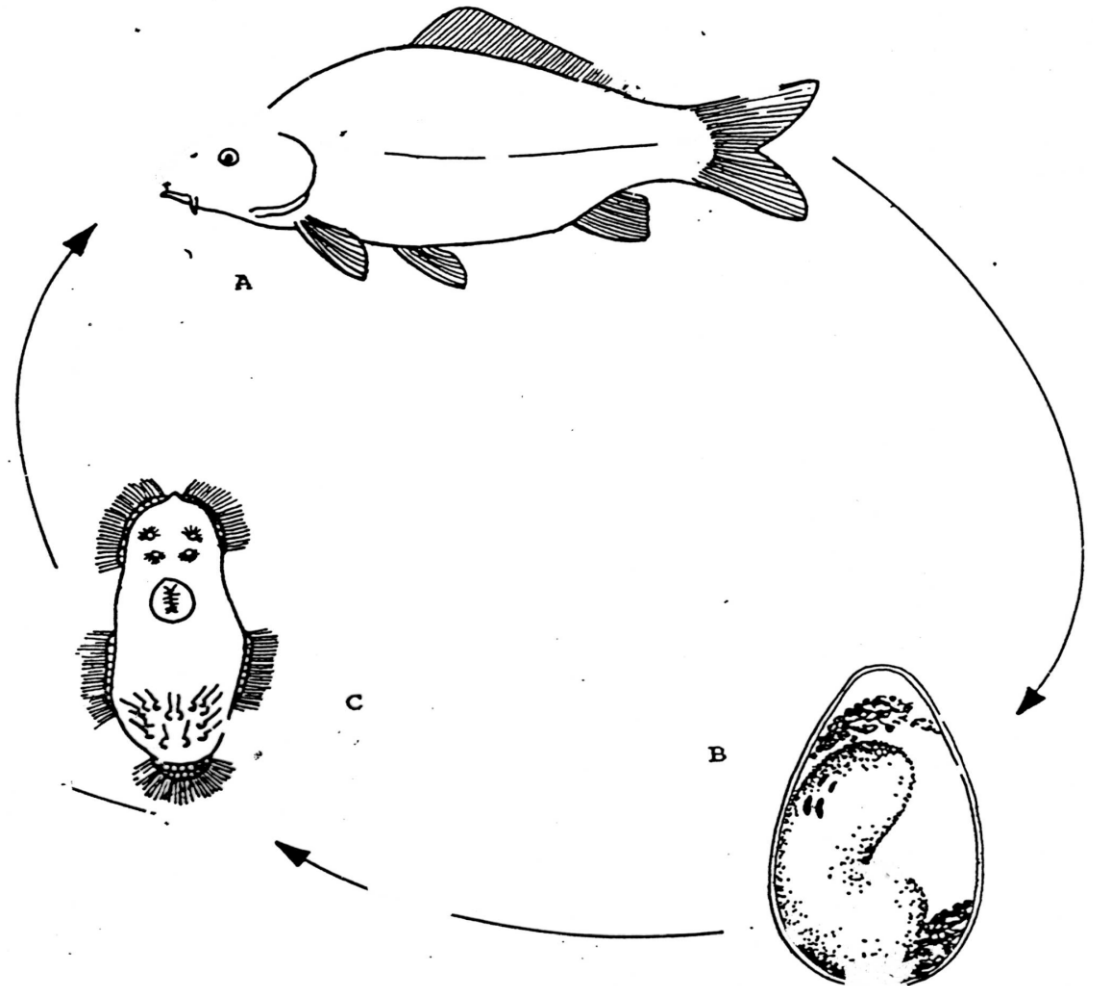
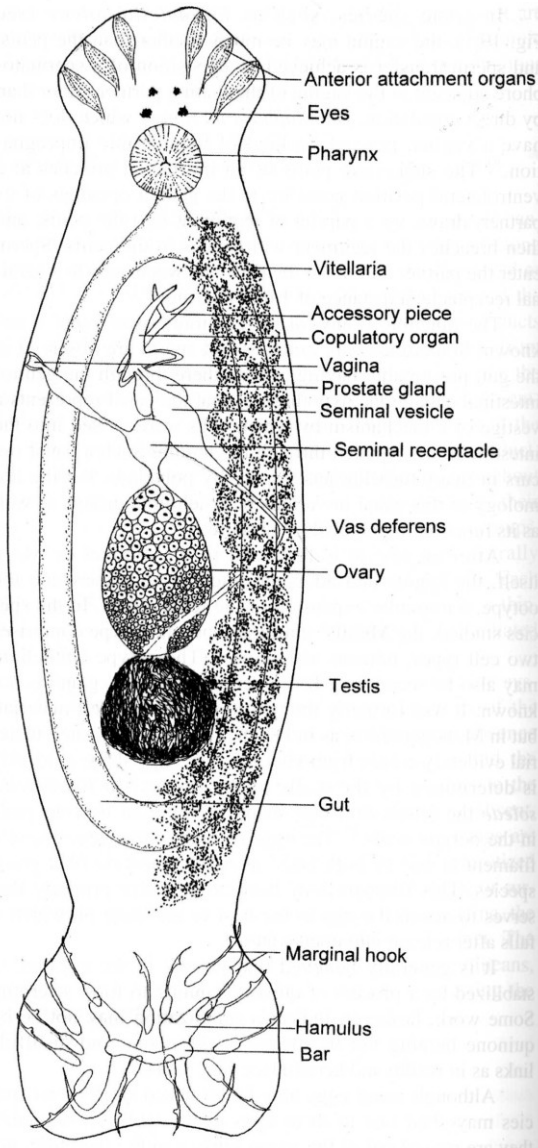


Cpulatory apparatuses of some higher monogeneans. 1 - *Microcotyle panceri* (after Ktari 1970), 2 - *Octostoma minor* (after Bychowsky and Nagibina 1954), 3 - *Atriaseter heterodus* (after Euzet and Maillard 1973), 4 - *Heteraxinoides hanibali* (after Euzet et Ktari 1970).

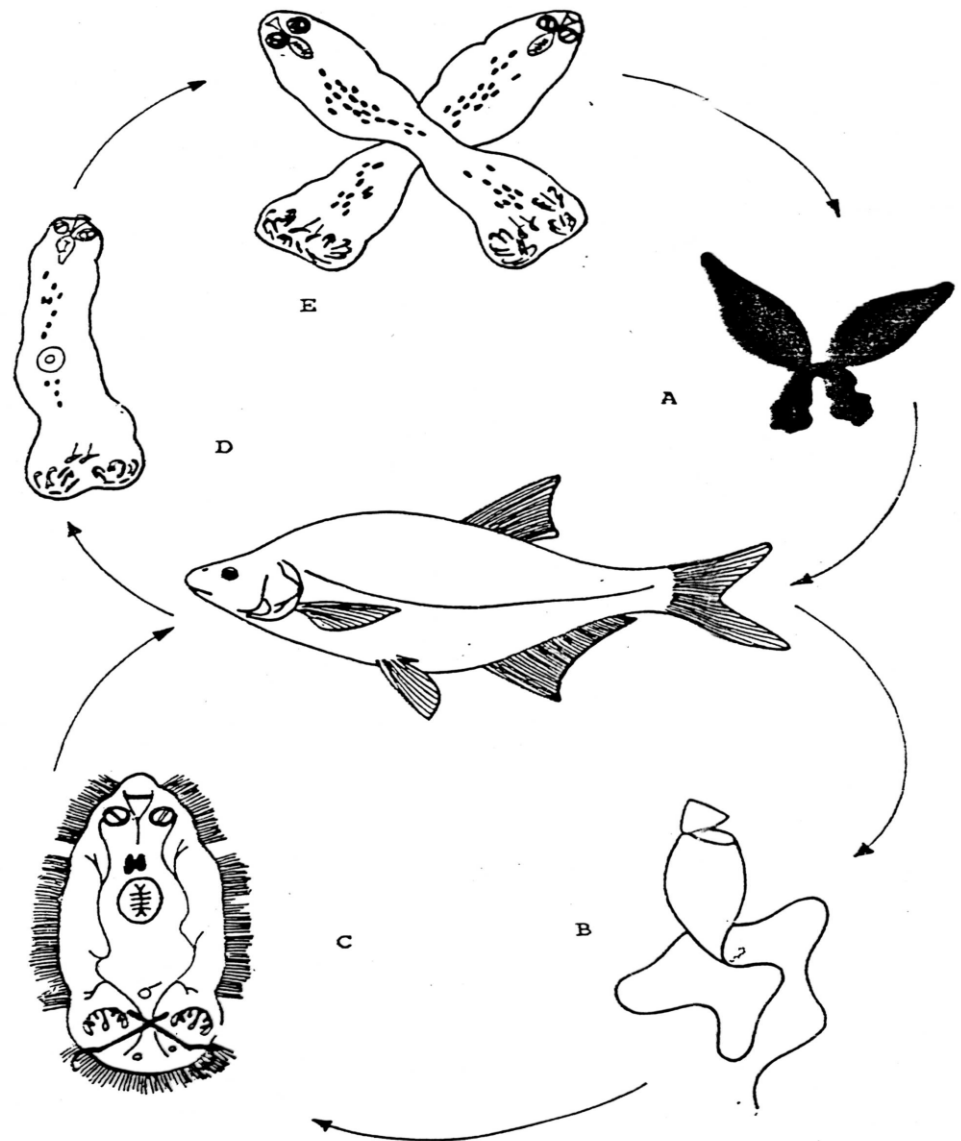
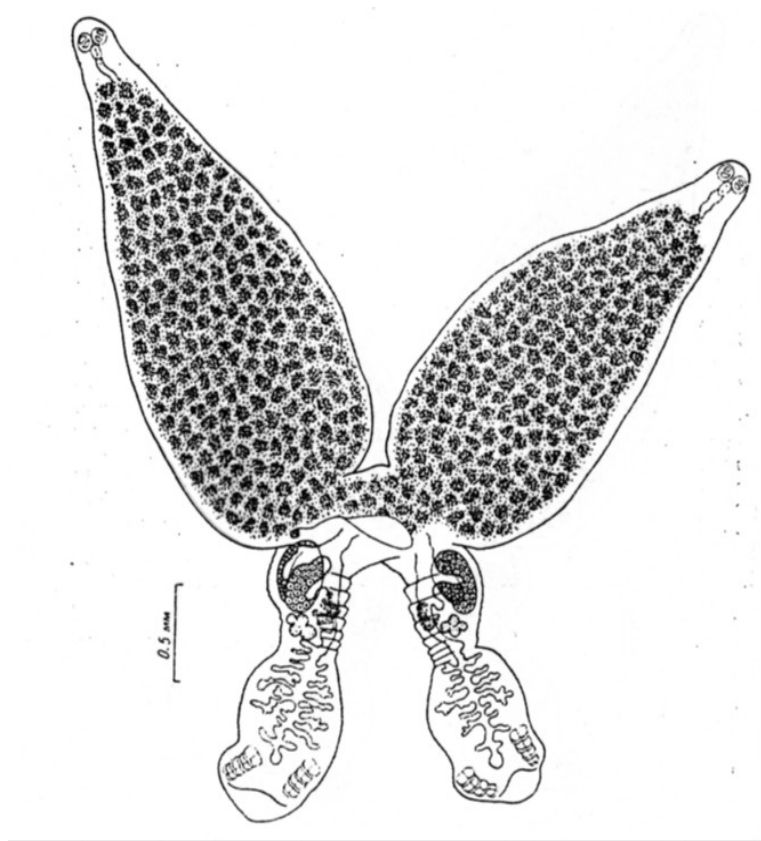
Základní typy vaginálního vyztužení - daktylogyridi



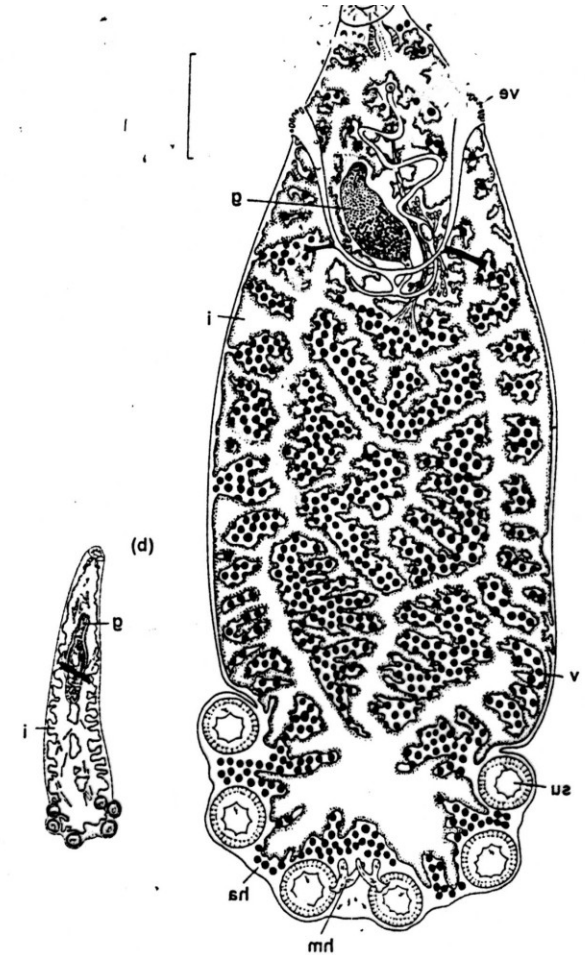
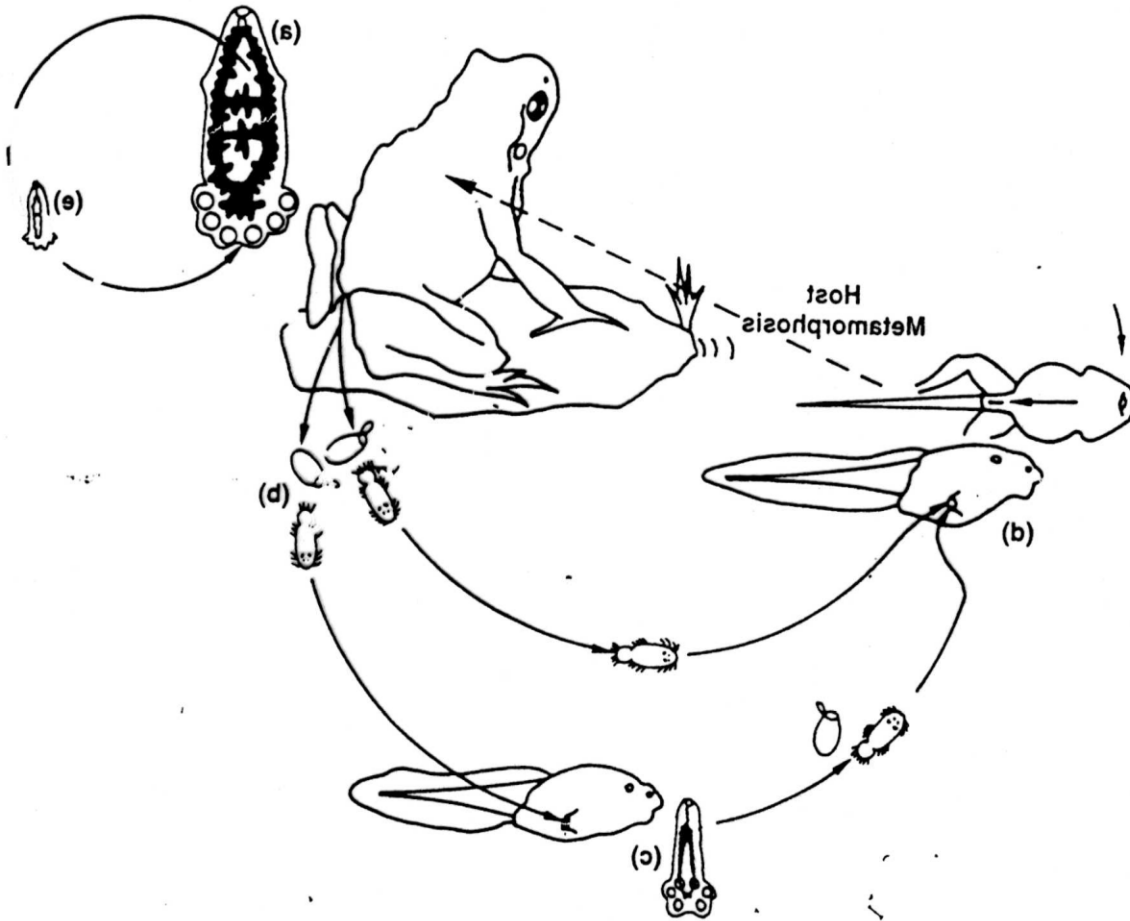
Životní cyklus - Dactylogyrus



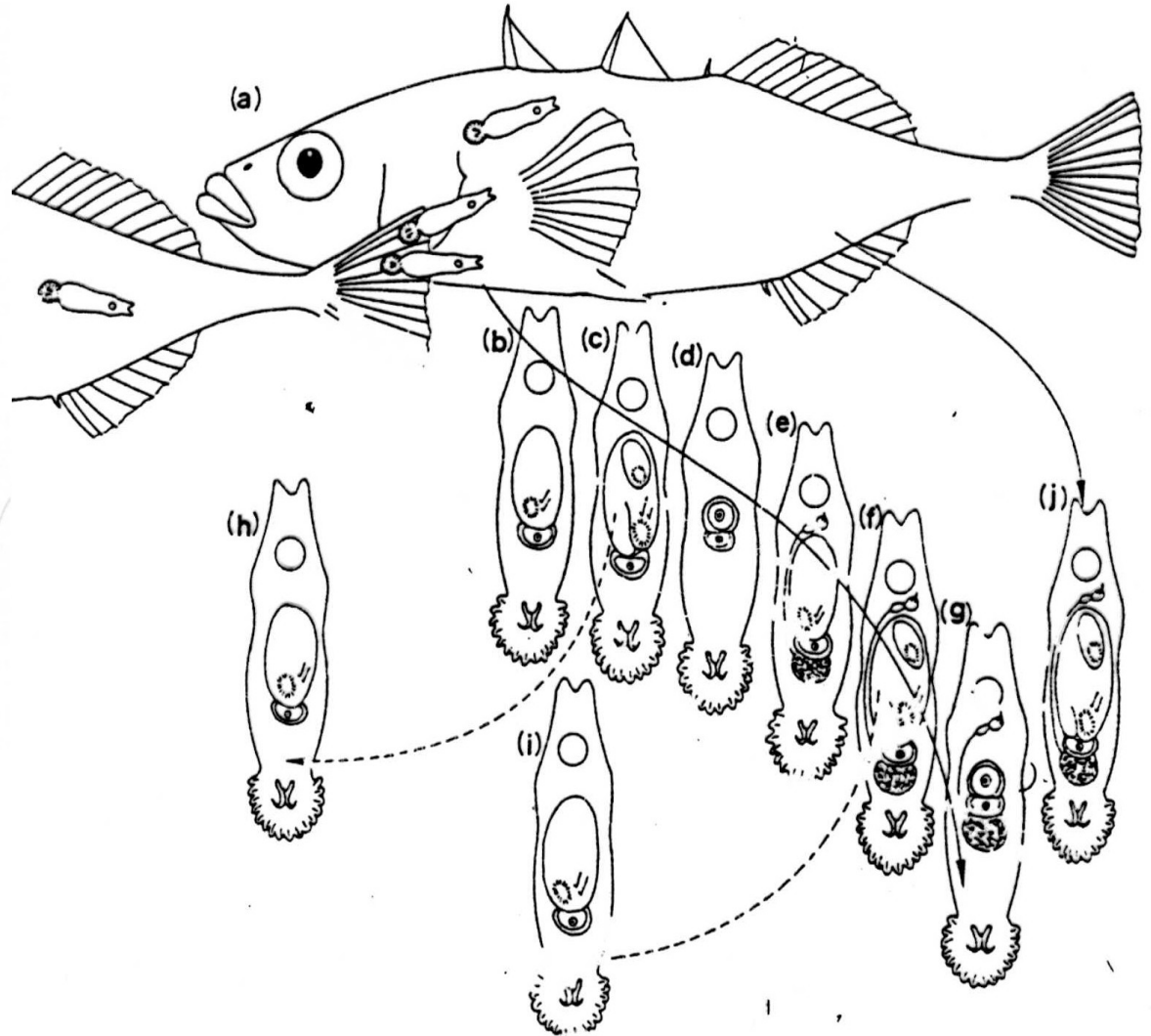
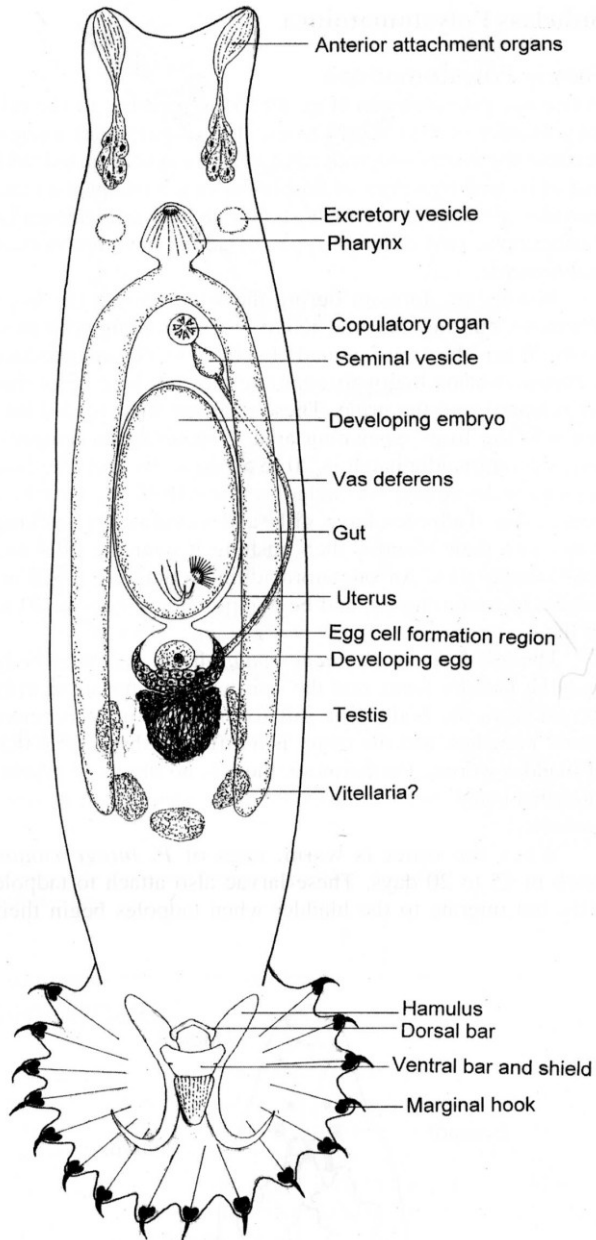
Životní cyklus – Diplozoon paradoxum



Životní cyklus – *Polystoma integerrinum*



Životní cyklus - gyroductylus



Fylogeneze Monopisthocotylea

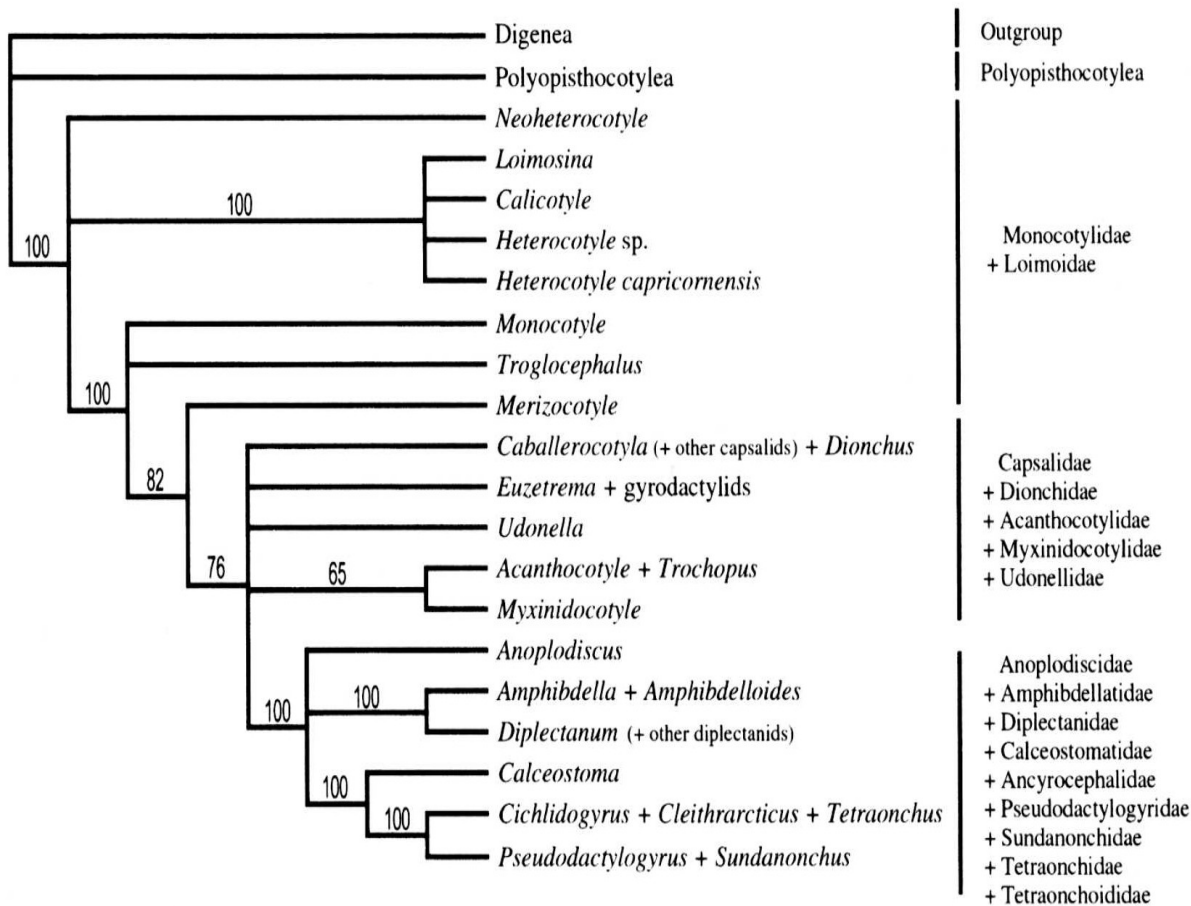
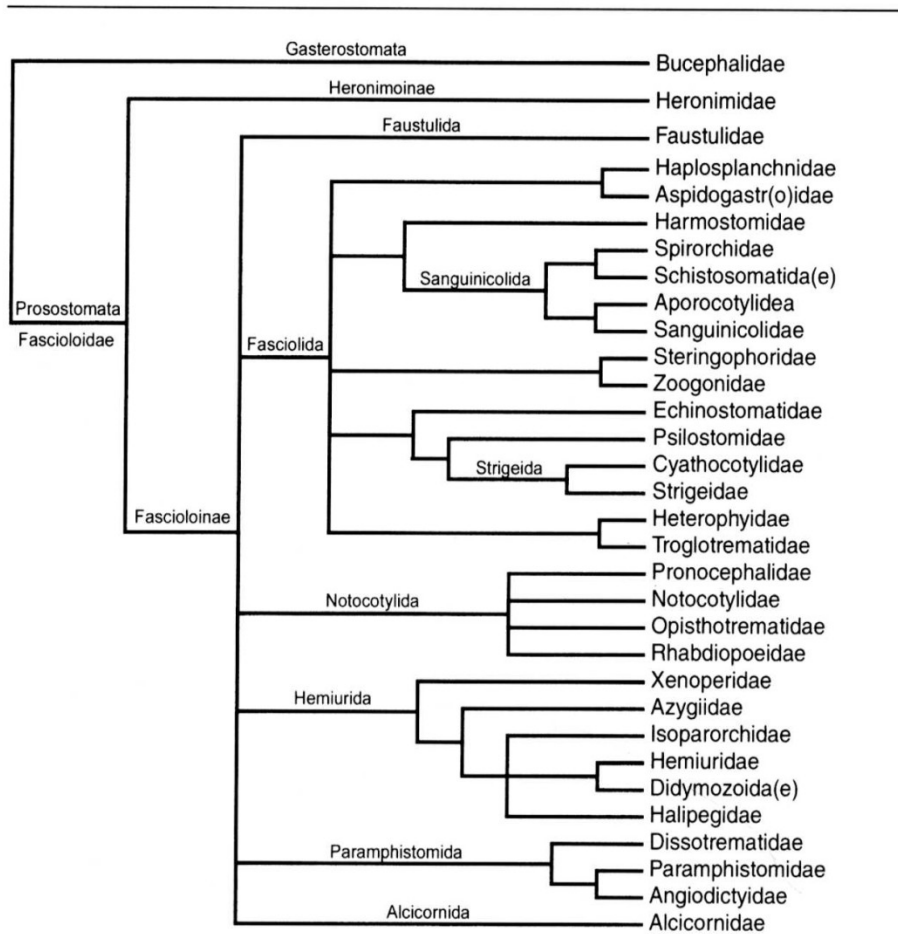
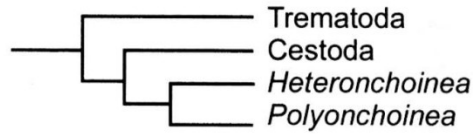
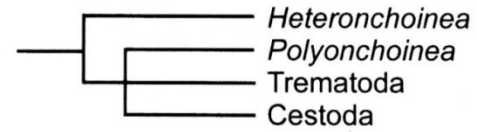


Figure 21.2 Majority-rule consensus tree of monopisthocotylean relationships obtained by a parsimony analysis of the matrix in Table 21.3. Bootstrap values are indicated above branches.





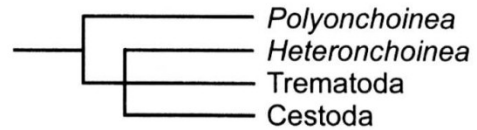
a



e



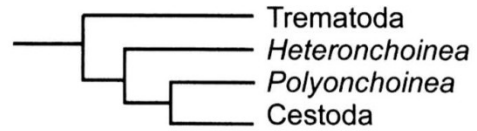
b



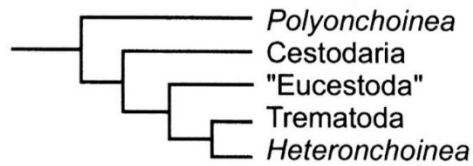
f



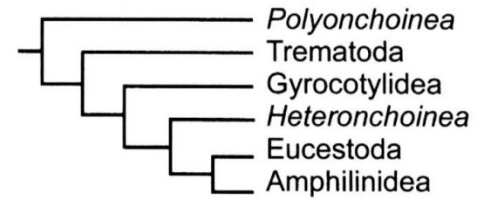
c



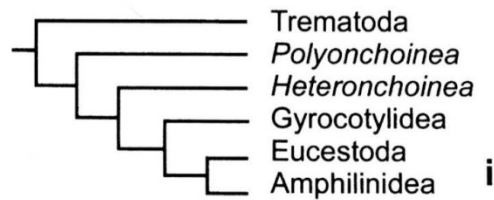
g



d



h



i

Pseudodiplorchis americanus – sezónní cyklus

