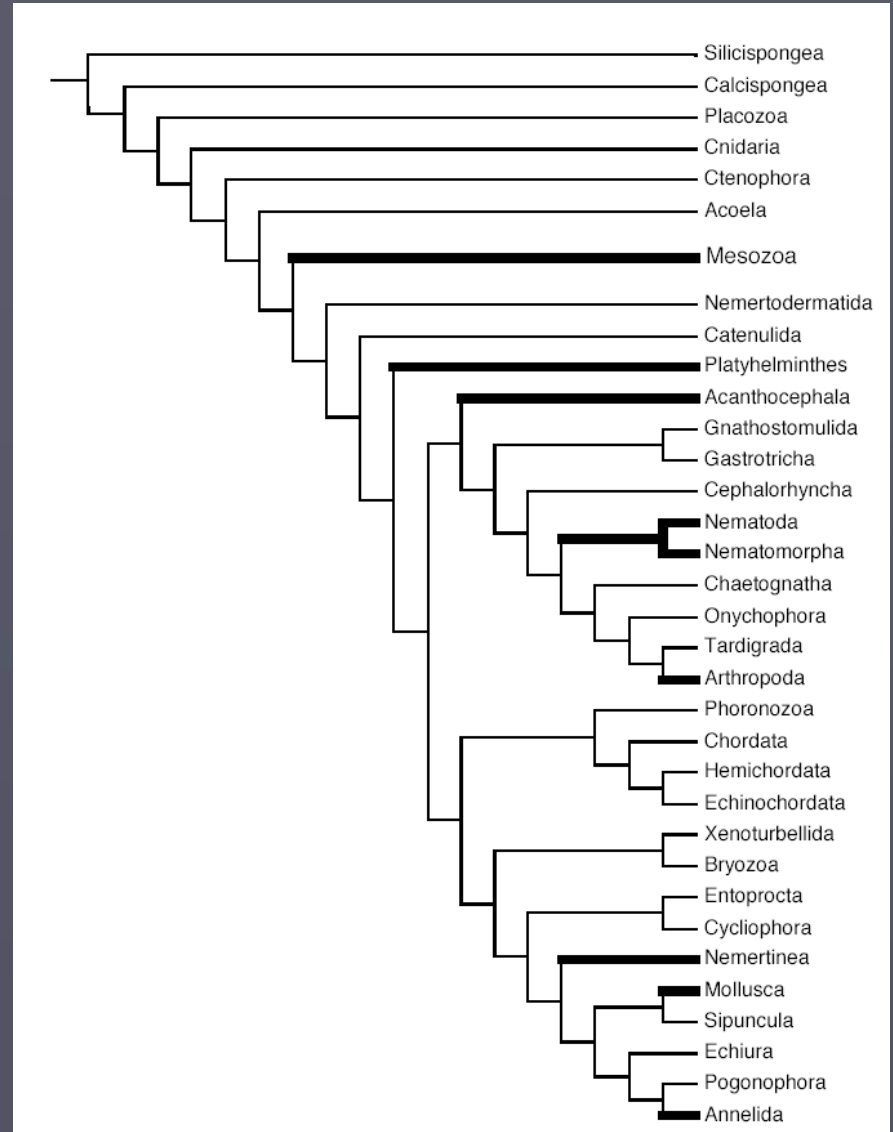


Diverzita parazitů

Diverzita parazitů

1 000 000 popsaných druhů eukaryot
100 000 popsaných druhů parazitů



Diverzita parazitů

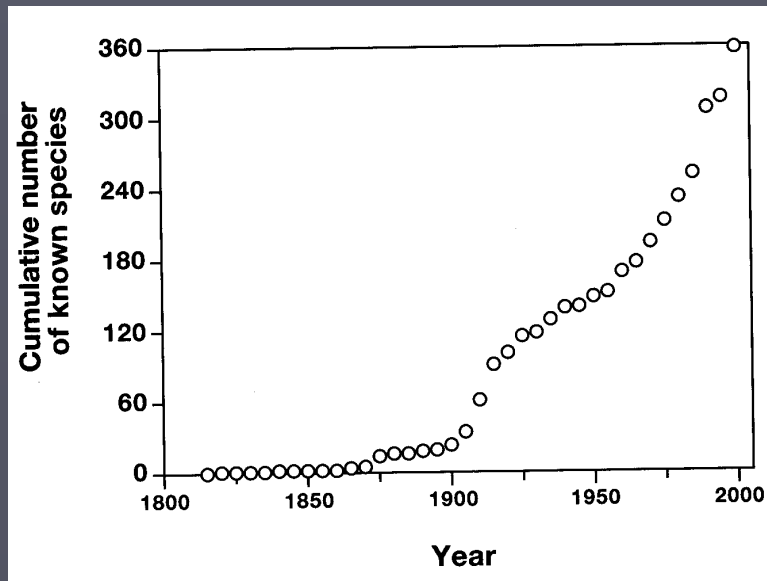
>70 tranzici od volně žijícího k parazitickému způsobu

| Parasite Taxon | Minimum Numbers of | | Source |
|---|--------------------|----------------|---|
| | Transitions | Living Species | |
| Phylum Mesozoa | 1 | >80 | Barnes 1998 |
| Phylum Myxozoa | 1 | >1,350 | Okamura and Canning 2003 |
| Phylum Platyhelminthes* | | | |
| Class Cercomeridea (subclasses Trematoda, Monogenea, Cestoidea) | 1 | >40,000 | Brooks and McLennan 1993a; Rohde 1996 |
| Phylum Nemertinea* | 1 | >10 | Barnes 1998 |
| Phylum Acanthocephala | 1 | >1,200 | Amin 1987 |
| Phylum Nematomorpha | 1 | >350 | Schmidt-Rhaesa 1997 |
| Phylum Nematoda* | 4 | >10,500 | Blaxter et al. 1998; Anderson 2000 |
| Phylum Mollusca* | | | |
| Class Bivalvia* | 1 | >600 | Davis and Fuller 1981 |
| Class Gastropoda* | 8 | >5,000 | Warén 1984 |
| Phylum Annelida* | | | |
| Class Hirudinea* | 3 | >400 | Siddall and Burreson 1998 |
| Class Polychaeta* | 1 | >20 | Hernández-Alcántara and Solis-Weiss 1998 |
| Phylum Pentastomida | 1 | >100 | Barnes 1998 |
| Phylum Arthropoda* | | | |
| Subphylum Chelicerata* | | | |
| Class Arachnida* | | | |
| Subclass Ixodida | 1 | >800 | Klompen et al. 1996 |
| Subclass Acari* | 2 | >30,000 | Houck 1994 |
| Subphylum Crustacea* | | | |
| Class Branchiura | 1 | >150 | Barnes 1998 |
| Class Copepoda* | 9 | >4,000 | Humes 1994; Poulin 1995a |
| Class Cirripedia* | | | |
| Subclass Ascothoracida | 1 | >100 | Grygier 1987 |
| Subclass Rhizocephala | 1 | >260 | Høeg 1995 |
| Class Malacostraca* | | | |
| Order Isopoda* | 4 | >600 | Brusca and Wilson 1991; Poulin 1995b |
| Order Amphipoda* | 17 | >250 | Kim and Kim 1993; Poulin and Hamilton 1995 |
| Subphylum Uniramia* | | | |
| Class Insecta* | | | |
| Order Diptera* | 2 | >2,300 | Price 1980 |
| Order Phthiraptera (suborders Ischnocera, Amblycera, Anoplura) | 1 | >3,000 | Barker 1994 |
| Order Siphonaptera | 1 | >2,500 | Roberts and Janovy 1996 |

* Taxon also contains free-living species.

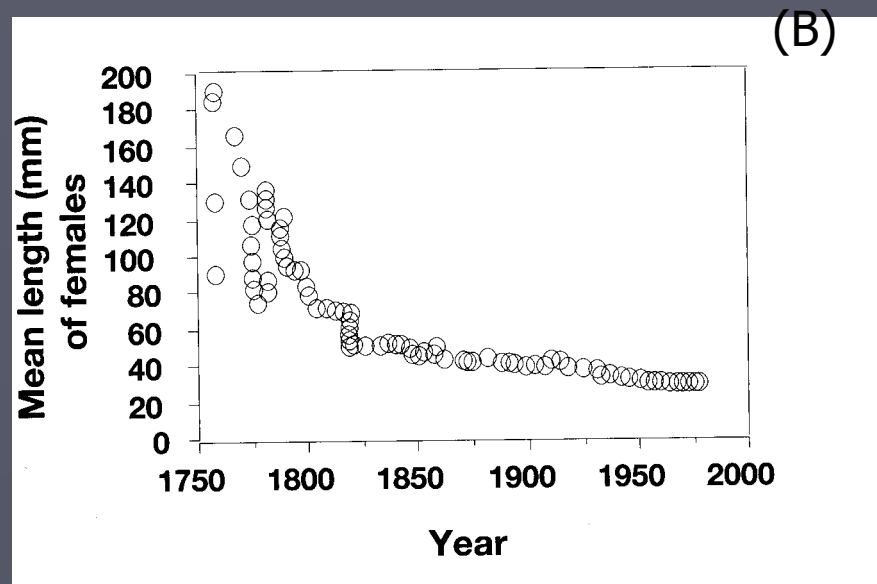
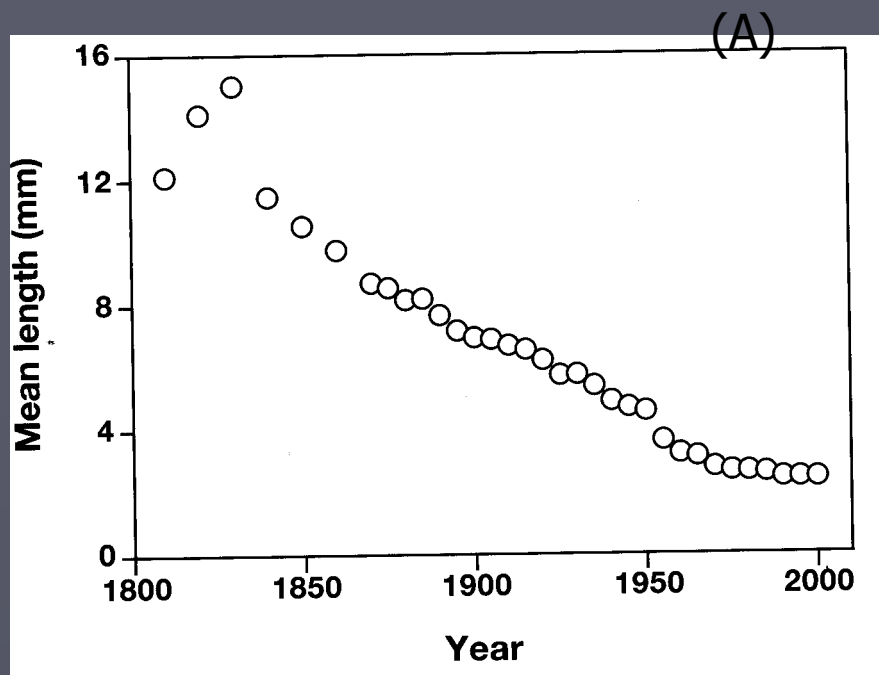
Diverzita parazitů

- ▶ Jaké jsou naše poznatky?
- ▶ Míra popisu nových druhů jako indikátor diverzity (v dané geografické oblasti)
- ▶ PŘ. Kumulativní počet druhů Cestoda z obratlovců Austrálie v průběhu času



Mnoho parazitů čeká na objevení a popis

Diverzita parazitů



Př. Průměrná velikost těla monogeneí (A) a samic nematod parazitujících u obratlovců (B) se snižuje v průběhu času se zvyšováním počtu objevených druhů

Diverzita parazitů

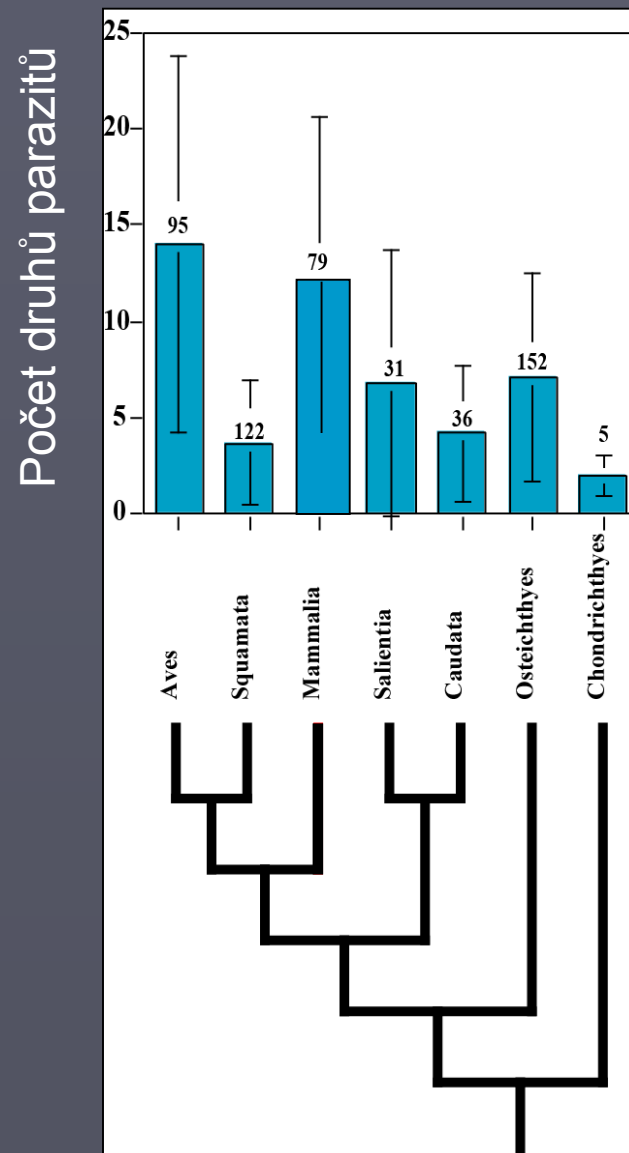
Savci a ptáci mají vysoký počet druhů parazitů

Na všech úrovních z pohledu hostitele:

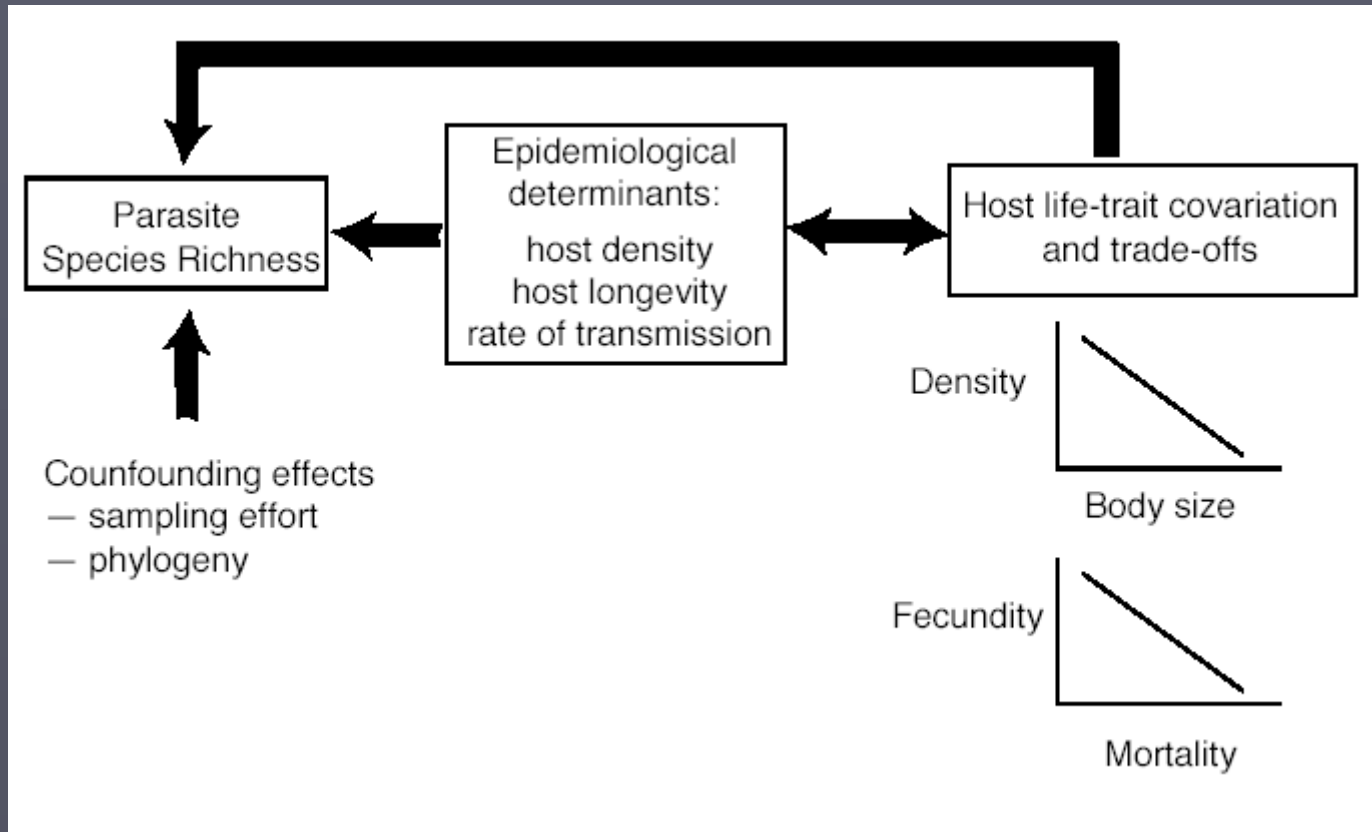
- Hostitelský jedinec (infraspolečenstvo)
- Hostitelská populace (metaspolečenstvo)
- Hostitelský druh (parazitofauna)

Na všech úrovních geografického měřítka:

- lokální, regionální, globální



Determinants of diversity of parasites

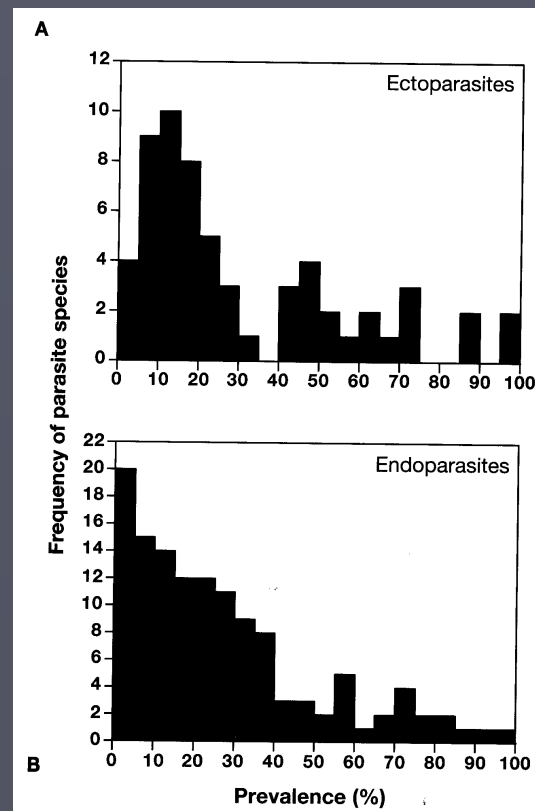
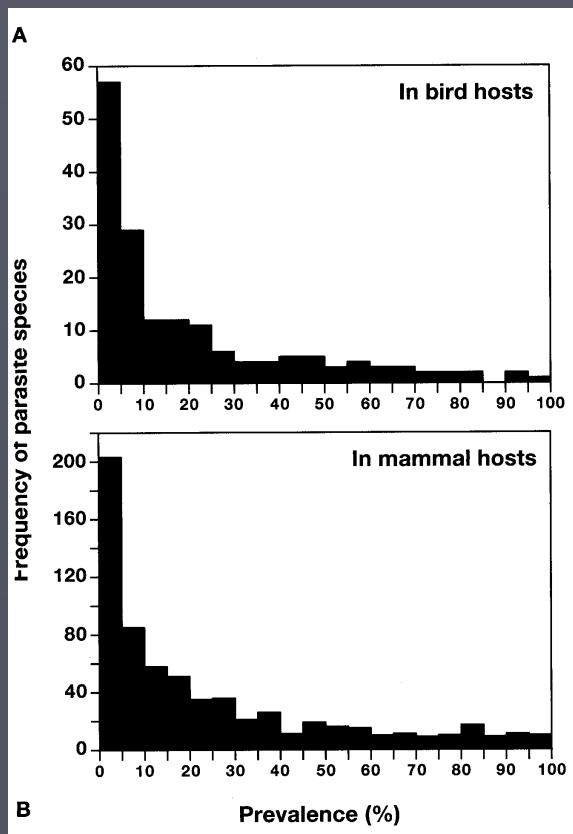


Vliv velikosti vzorku na odhad diverzity parazitů

- ▶ Důležitost síly vzorkování hostitelů
- ▶ Mnoho parazitů není u studovaného vzorku hostitelů zaznamenáno z důvodu nízké prevalence
- ▶ Př. Prevalence parazitů u ptáků a savců $\leq 5\%$, u ryb $< 20\%$

167 druhů
gastrointestinálních
helmintů ze 20
metaspolečenstev

644 druhů
helmintů ze 77
metaspolečenstev

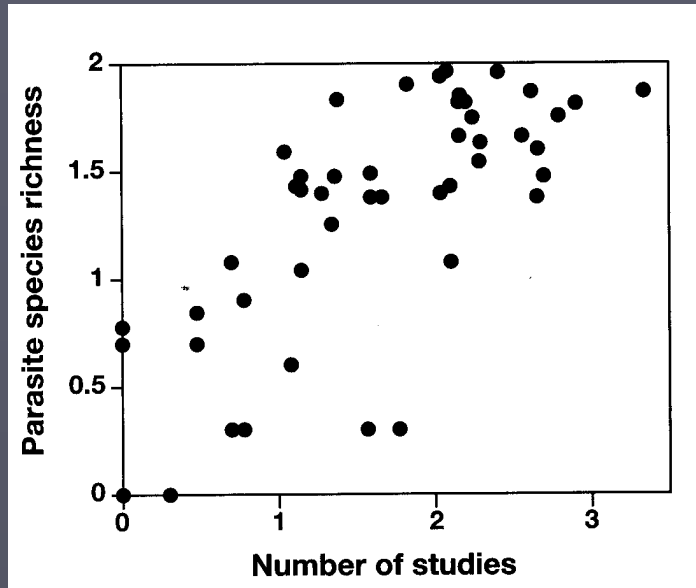


60 druhů
mnohobuněčných
ektoparazitů

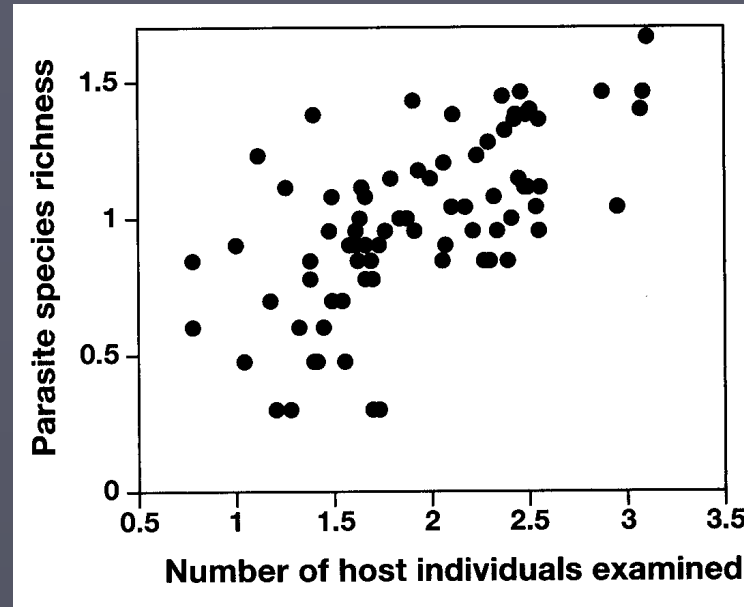
128 druhů
gastrointestinálních
helmintů

88 metaspolečenstev
sladkovodních ryb

Vliv velikosti vzorku na odhad diverzity parazitů

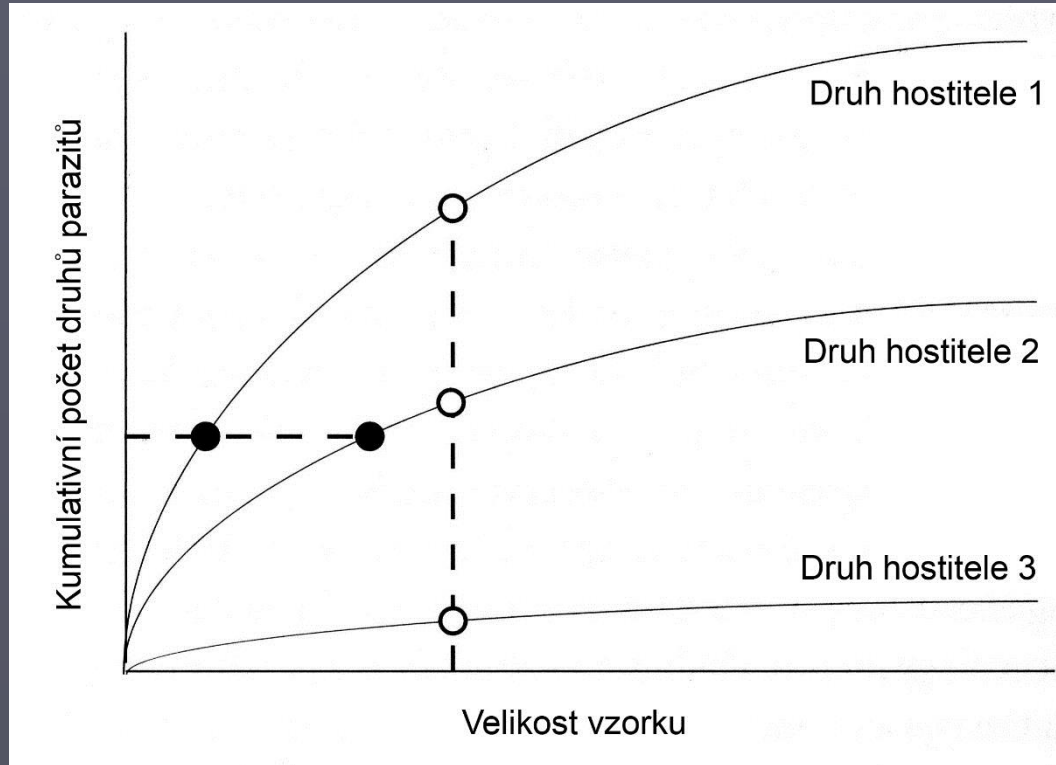


Počet druhů mnohobuněčných parazitů versus počet studií na hostitelský druh v průběhu 10 let studie 49 druhů sladkovodních ryb Severní Ameriky



Počet druhů gastrointestinálních helmintů versus počet studovaných hostitelských jedinců u 79 druhů savců

Vliv velikosti vzorku na odhad diverzity parazitů



Korekce pro velikost vzorku

- ▶ Využití reziduí
 - reziduá počtu druhů parazitů (tj. počet druhů parazitů je korigován pro velikost hostitelského vzorku (Gregory, 1990))
- ▶ Využití estimatorů pro odhad počtu druhů parazitů
 - individuální data (Walther & Morand, 1997, Poulin 1998)
 - 3 neparametrické metody (nebo jejich modifikace) odhadu počtu druhů:
Jackknife estimator, Chao estimator, bootstrap estimator

Využití estimatorů pro odhad počtu druhů parazitů

$$S_{jack1} = S_{obs} + Q_j(m-1/m)$$

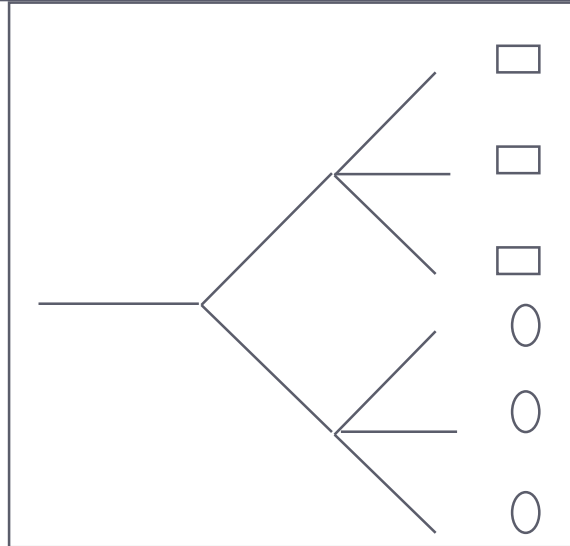
kde S_{obs} je celkový počet druhů parazitů zaznamenaných na všech vyšetřených hostitelích, Q_j je počet parazitických druhů vyskytujících se na počtu j náhodně vybraných jedinců a m je celkový počet vzorkovaných hostitelů

$$S_b = S_0 + \sum_{j=1} S_0[1-(h_j/H)]H$$

kde S_0 je počet pozorovaných druhů tj. počet druhů, které se aktuálně vyskytují ve vzorku, H je počet jedinců hostitele ve vzorku, h_j je počet jedinců hostitele, na kterých byl parazitický druh j nalezen

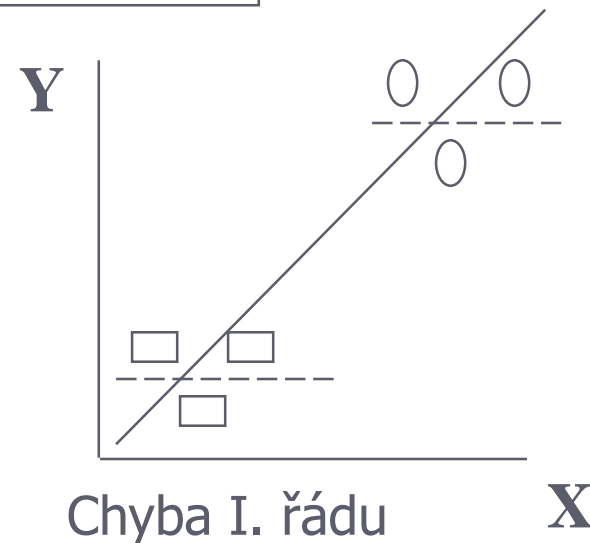
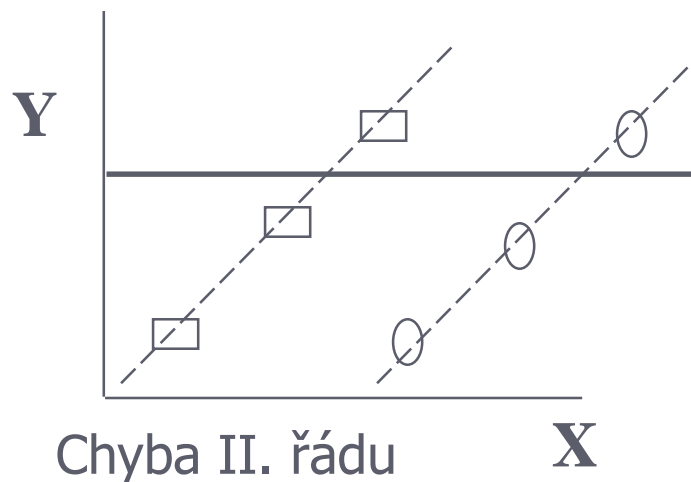
Vliv fylogenezi hostitele na diverzitu parazitů

H_0 – není vztah
mezi X a Y



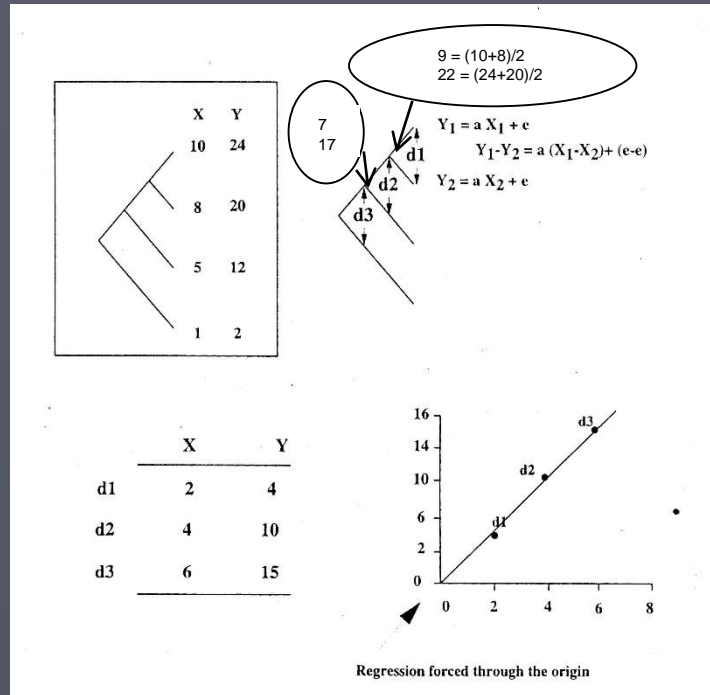
Chybná
akceptace H_0

Chybné
zamítnutí H_0



Metoda fylogeneticky nezávislých kontrastů

(1) Nezávislé kontrasty srovnávají hodnoty odpovídající sesterským taxonům



(2) Výpočet hodnot pro společného předka

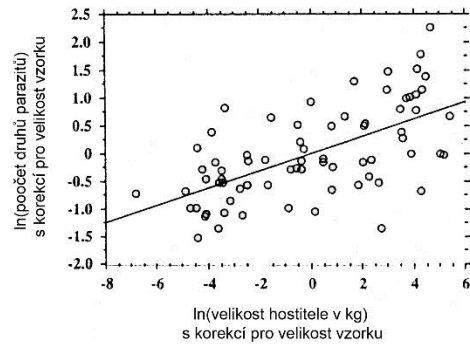
(3) Tři nezávislé kontrasty (d1, d2, d3) byly získané výpočtem

Př. výpočtu $d1(X) = 10 - 8$, $d1(Y) = 24 - 20$,
 $d2(X) = 9 - 5$, $d2(Y) = 22 - 12$

(4) Regresní přímka prochází bodem 0

Metoda fylogeneticky nezávislých kontrastů

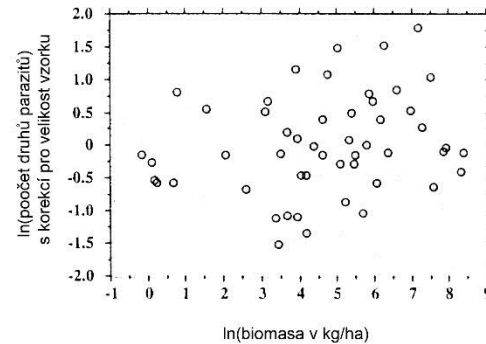
Mezidruhové srovnání bez fylogenetické korekce



Významný ($P < 0.001$)

Chybné zamítnutí H_0
Chyba I. řádu

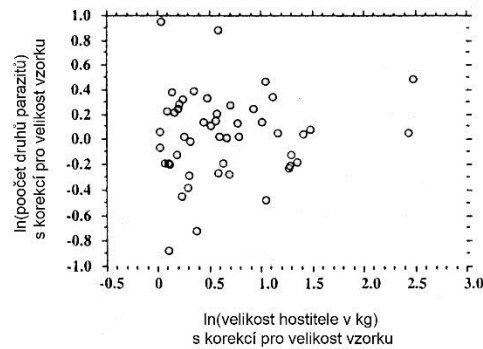
Mezidruhové srovnání bez fylogenetické korekce



N.S. ($P=0.11$)

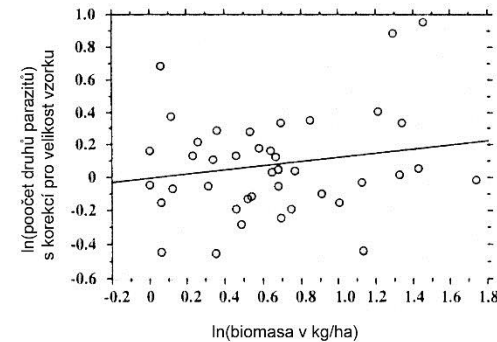
Chybné akceptování H_0
Chyba II. Řádu

Fylogeneticky nezávislé kontrasty



N.S. ($P = 0.33$)

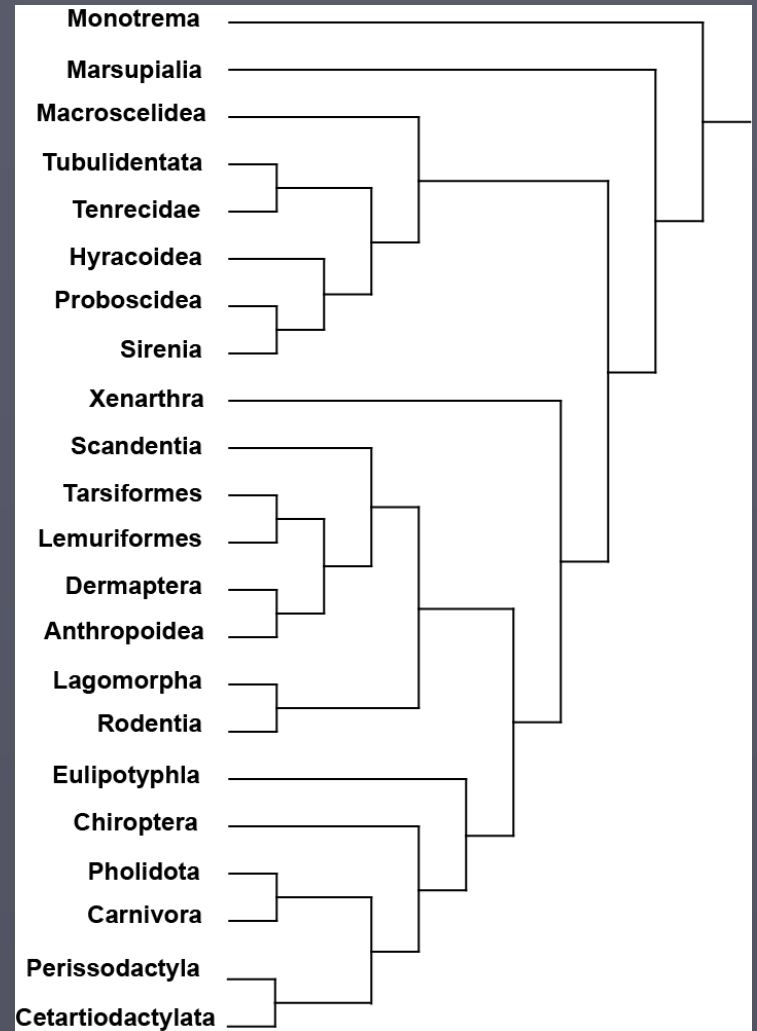
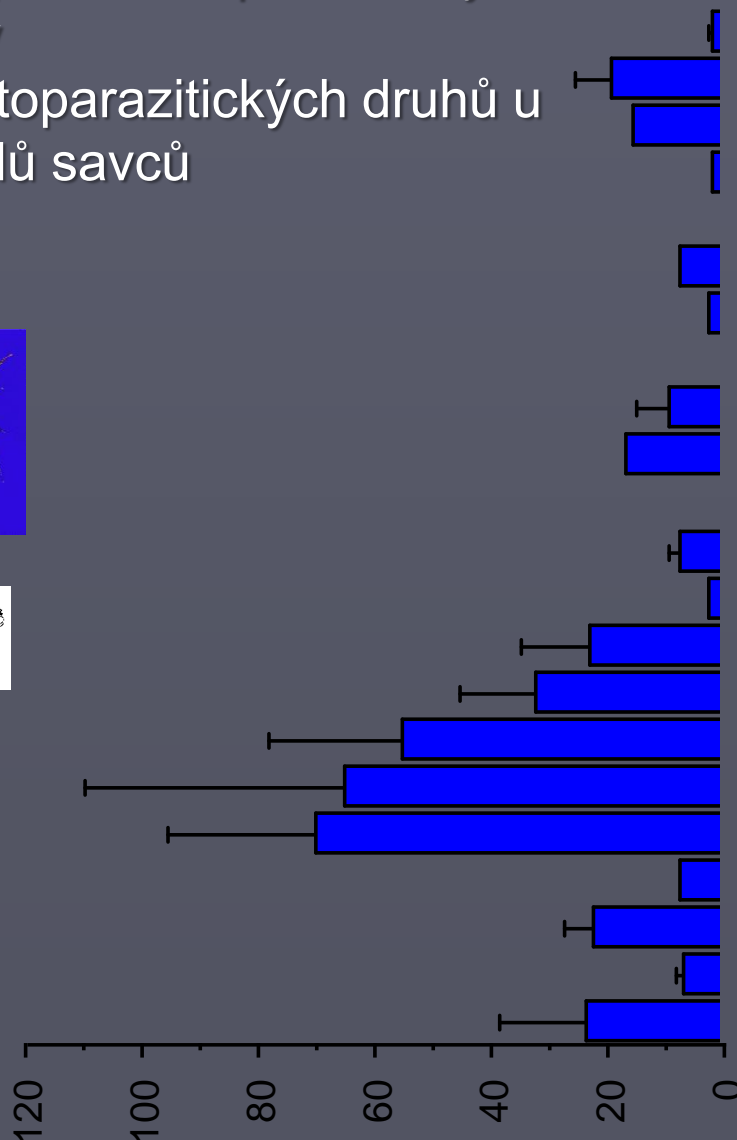
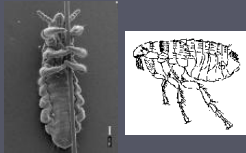
Fylogeneticky nezávislé kontrasty



Významný ($P=0.038$)

Diverzita parazitů a diverzita hostitelů

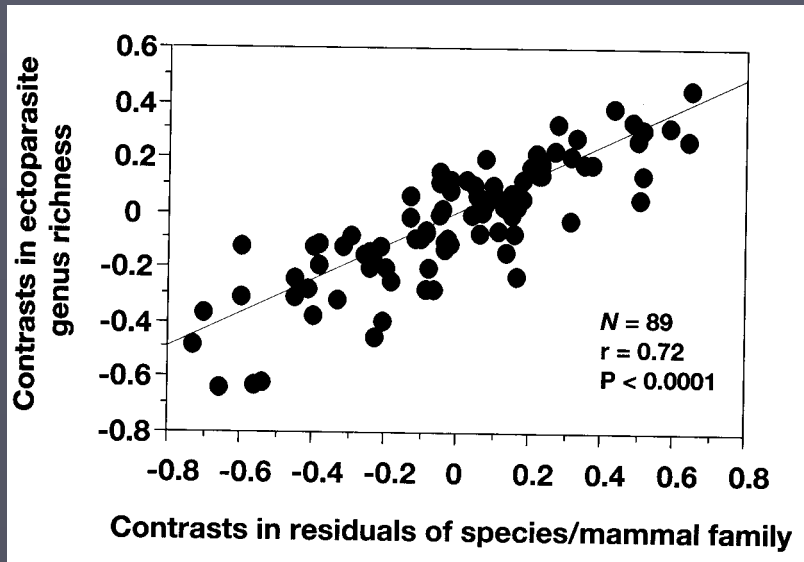
Variabilita v počtu ektoparazitických druhů
mezi taxony
př. počet ektoparazitických druhů u
hlavních řádů savců



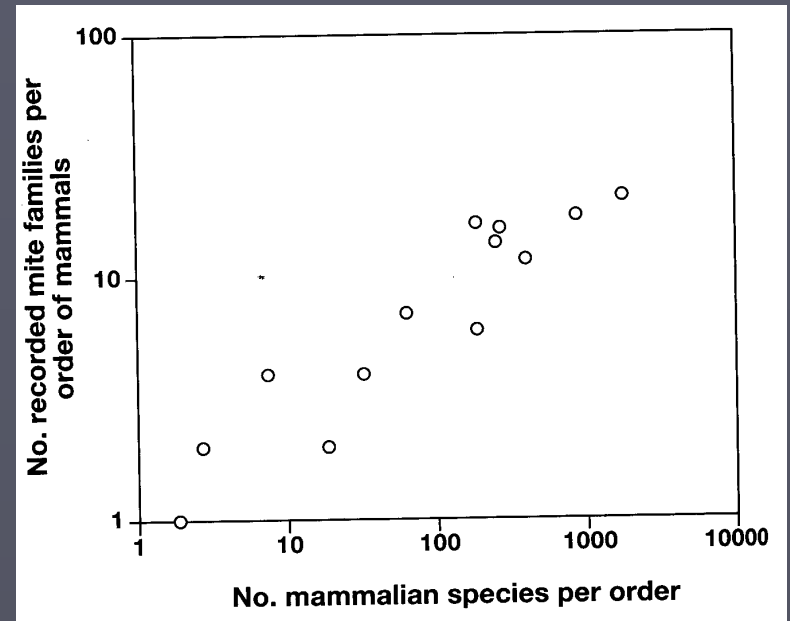
Diverzita parazitů a diverzita hostitelů

Pozitivní vztah mezi počtem parazitů a počtem hostitelů –
výsledek koevoluce a kodiverzifikace (hostitelsky specifíční paraziti)

Př. Paraziti původci malárie - rody *Plasmodium* a *Haemoproteus* u ptáků



Př. Vztah mezi diverzitou ektoparazitických
arthropod a diverzitou savců
Korekce pro fylogenezi a velikost těla

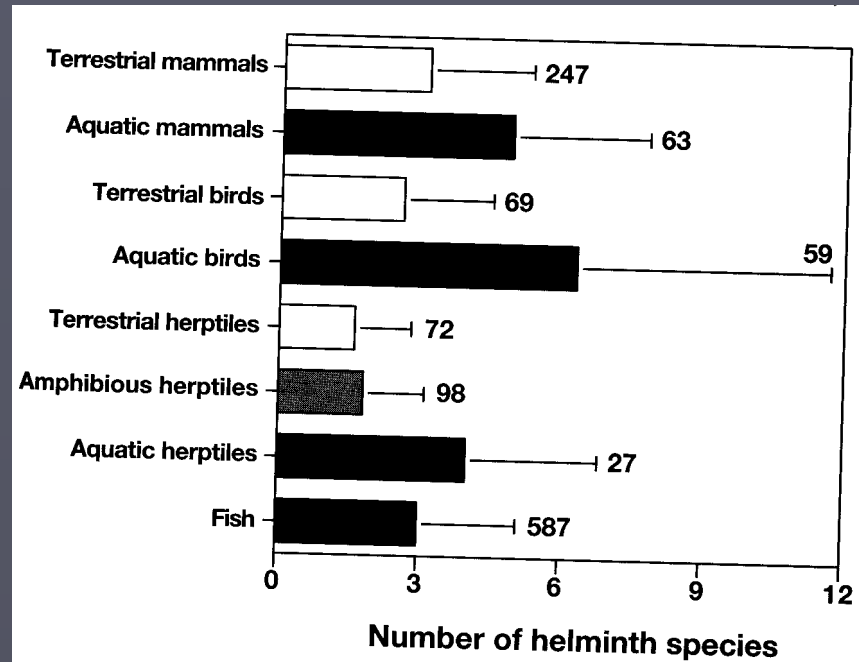


Př. Vztah mezi diverzitou roztočů na
hostitelský taxon a diverzitou savců
(tj. počet řádu savců)

Diverzita parazitů a typ habitatu hostitele

Paraziti a typ habitatu hostitelů: vodné versus terestrické habitaty

Srovnání počtu intestinálních druhů helmintů mezi různými skupinami obratlovců

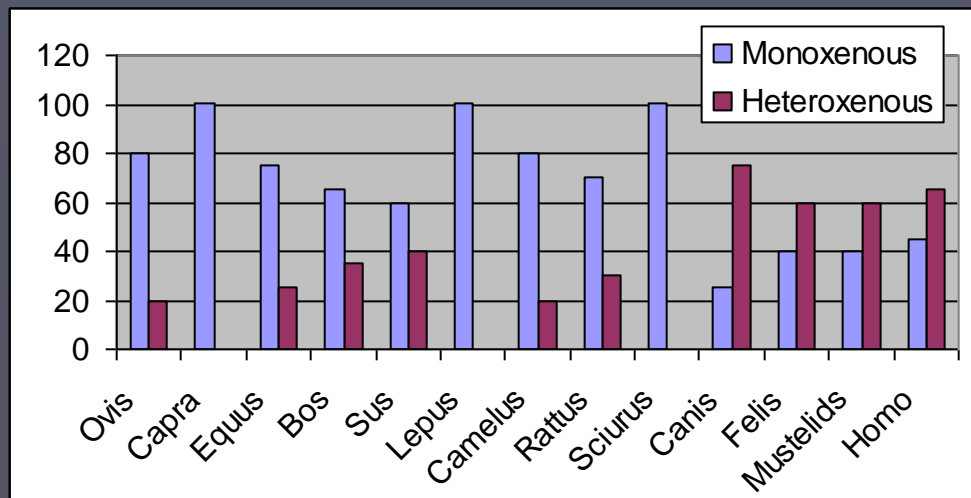
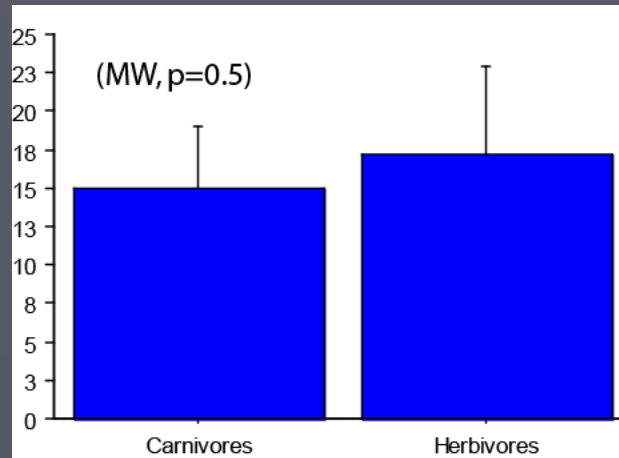


Diverzita parazitů a typ potravy hostitele

savci: masožravci versus býložravci

Carnivora

Cetartiodactyla



Klasické pohledy na determinanty diverzity parazitů

1) Gradient zeměpisní šířky

Nízké zeměpisní šířky směřují k vyšší diverzifikaci

- Hostitelské druhy žijící v nízkých zeměpisných šířkách (tropy) mají více parazitických druhů

2) Vztah velikosti plochy a diverzity

Hostitelé považovány za ostrovy pro parazity

- Větší hostitelské druhy a/nebo hostitelské druhy s širším geografickým rozšířením vykazují vyšší diverzitu parazitů

3) Teorie epidemiologie (Anderson & May, 1978, 1991)

Transmise parazitů je závislá na expozici hostitelů a frekvenci kontaktů

- vyšší přežívání, hustota a velikost populace vede k vyšší diverzitě parazitů

Latitudinální gradient diverzity parazitů

Ne : Savci a helminti (Poulin, 1995)

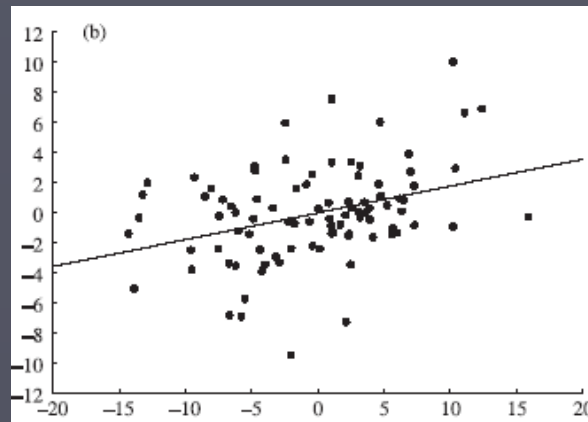
Ne : Primáti a helminti (Nunn et al., 2005)

Ne : Savci severní Ameriky a helminti (Morand, 2002)

Ano : Hlodavci a blechy (Krasnov et al., 2004), **ale opačný trend!**
vliv klimatických faktorů v rámci dané zeměpisné šířky nebo specifických environmentálních faktorů

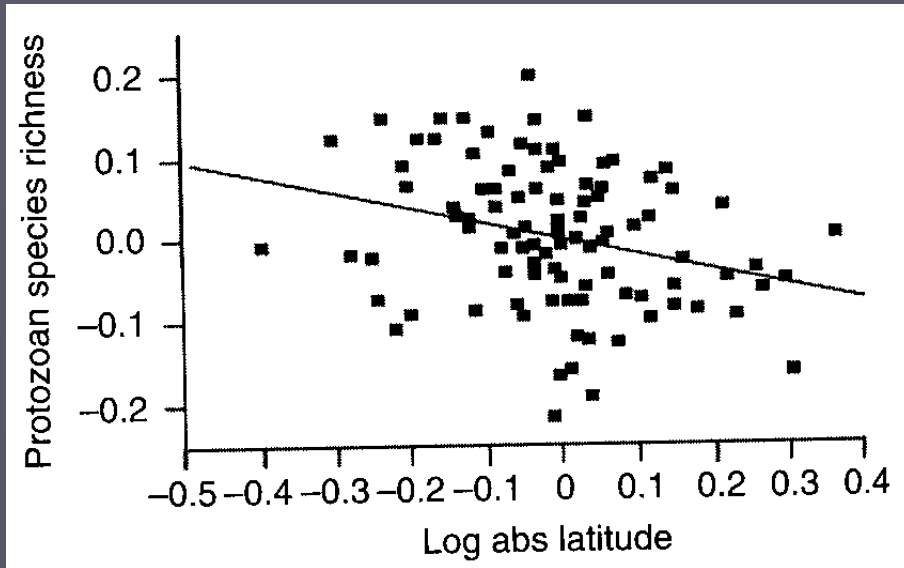


Počet druhů blech

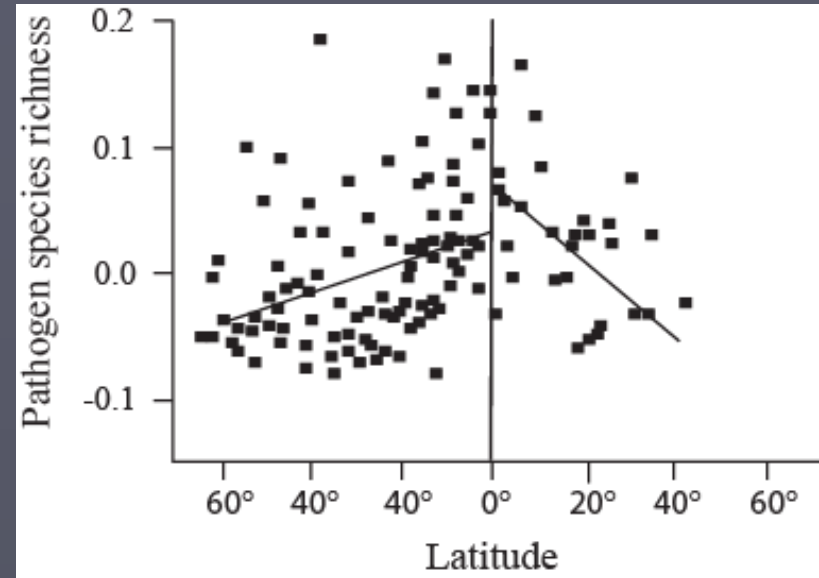


Zeměpisná šířka

Latitudinální gradient diverzity parazitů



Yes: Primáti a mikroparaziti
(Nunn et al., 2005)



Yes : Lidé a mikroparaziti
(Guernier et al., 2004)

Koncept velikost plochy vs. diverzita

Teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson, 1967)

Rovnováha počtu druhů na ostrově odráží vyrovnanost mezi mírou kolonizace a mírou extinkce druhů

- hostitelé = ostrovy pro parazity (Kuris et al., 1980)

Velikost ostrova ~ velikost hostitele

Věk ostrova ~ délka života druhu nebo populace hostitele

Vzdálenost ostrova od pevniny ~ geografická distribuce hostitelů

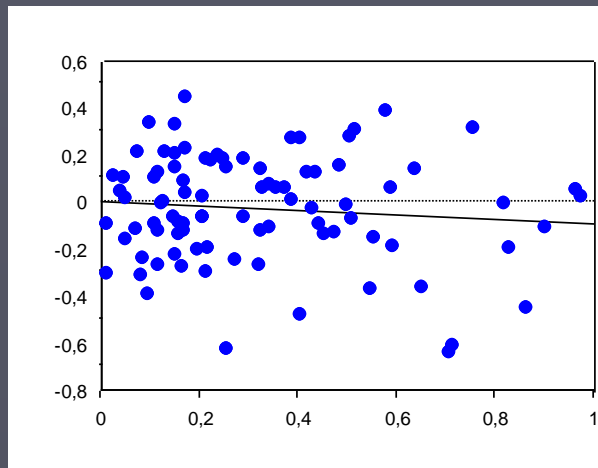
Diverzita parazitů a velikost hostitele

- ▶ Velikost ostrova = **větší hostitel** (délka, hmotnost) – více prostoru a potravních zdrojů pro parazity, vyšší diverzita mikrohabitátů
- ▶ Pozitivní vztah mezi velikostí hostitele (délka, hmotnost) a diverzitou parazitů
- ▶ Nutnost korekce pro velikost vzorků a fylogenetické efekty

Diverzita parazitů a velikost hostitele

- ▶ Př. Pozitivní vztah mezi velikostí ryb a počtem druhů monogeneí u ryb čeledi Cichlidae nebo afrických zástupců čeledi Cyprinidae
- ▶ Př. Vztah není mezi počtem ekto- nebo endoparazitů a hmotností u savců

Ectoparasite
Genera (contrasts in number)



Mean Mammal Body Weight
(contrasts in Log kg)

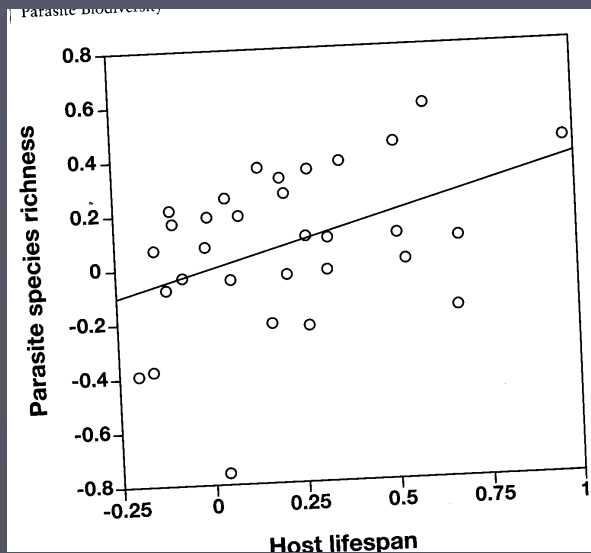
Diverzita parazitů a biomasa hostitelů

- ▶ Velikost ostrova = biomasa hostitele na jednotku plochy
- ▶
- ▶ Př. Jeden slon versus velmi početní hlodavci
- ▶ biomasa = produkt hmotnosti těla a denzity



Diverzita parazitů a délka života hostitele

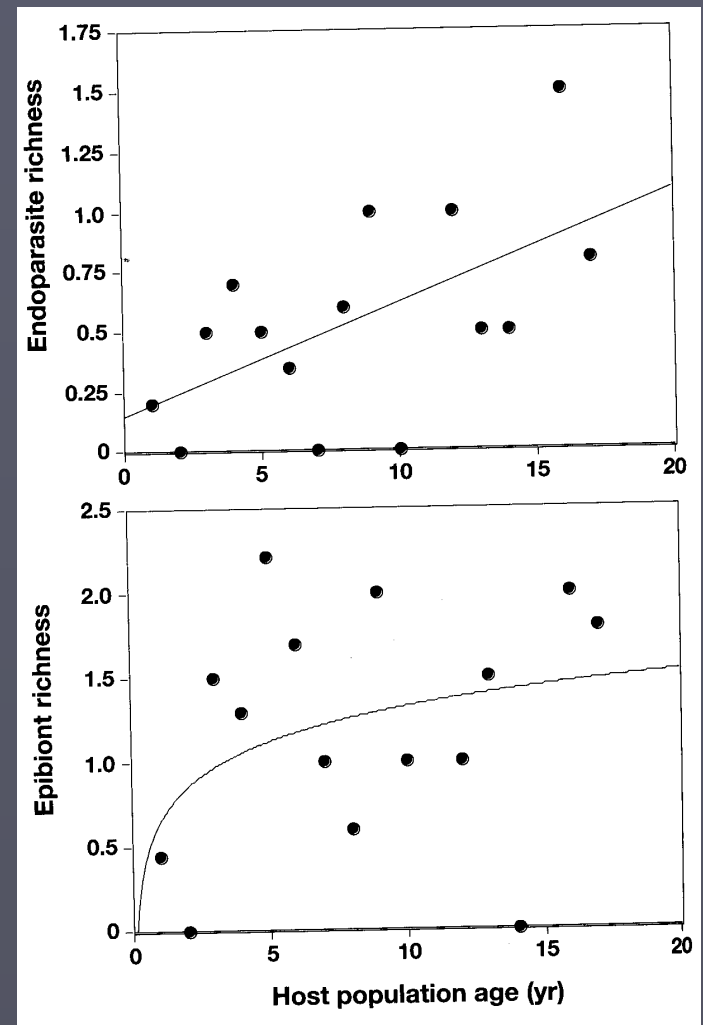
- ▶ **Délka života hostitele** – vliv na míru kolonizace parazitickými druhy
- ▶ Déle žijící druhy hostitelů mají více parazitických druhů než krátce žijící hostitelé (empirická evidence vztahu limitována)



Př. Počet druhů endoparazitických helmintů a délka života sladkovodních ryb Severní Ameriky

Diverzita parazitů a věk hostitelské populace

- ▶ Nový ostrov – bez života
~ nový hostitel nebo populace
~ málo parazitických druhů
v populaci zakladatele
- ▶ V průběhu času – kolonizace nových druhů a speciace –
pozitivní vztah mezi počtem druhů parazita a věkem populace do stádia stabilizace počtu druhů

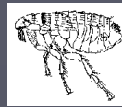


Př. Populace hostitelského korýše *Daphnia magna*

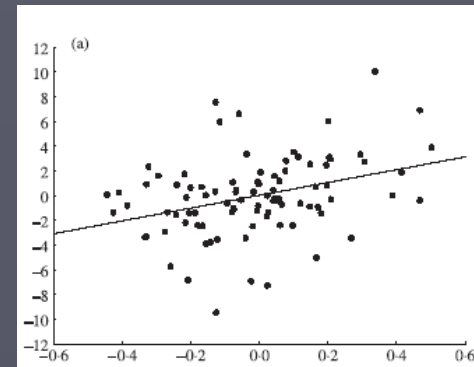
Diverzita parazitů a geografické rozšíření hostitele

Diverzita blech u hlodavců (Krasnov et al. 2004)

Počet druhů blech se zvyšuje s vyšším geografickým rozšířením hostitelů



Počet druhů blech

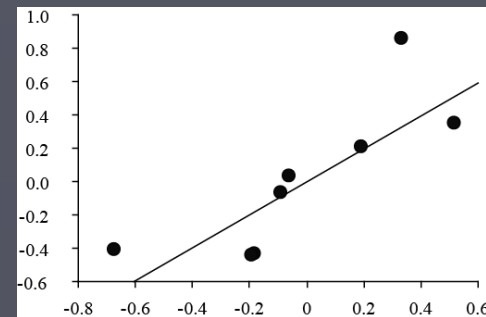


Diverzita helmintů u šelem (Torres et al., 2006)

Počet druhů helmintů se zvyšuje s vyšším geografickým rozšířením hostitelů



Počet druhů helmintů

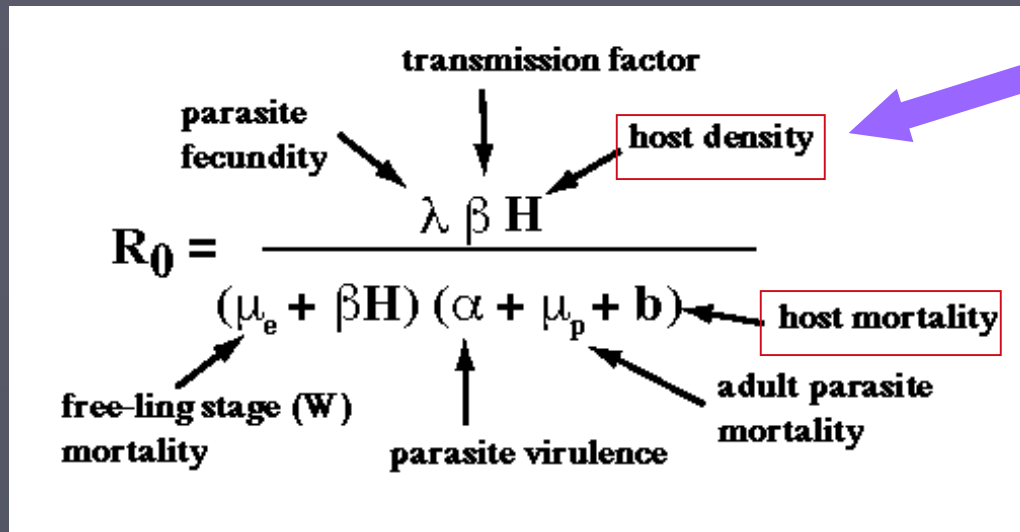


Epidemiologie: diverzita parazitů a hustota hostitelských populací

- ▶ Epidemiologický determinant
- ▶ Základní míra reprodukce R_0
- ▶ R_0 pro mikroparazity – počet infekcí produkovaných patogenem vstupujících do vnímavé populace hostitele
- ▶ R_0 pro makroparazity – průměrný počet potomků produkovaný v průběhu života samice, kteří dosahují pohlavní zralosti za podmínek absence na hustotě závislých omezení

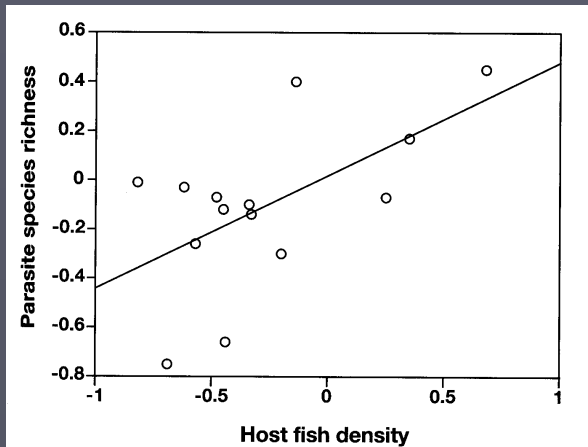
- ▶ $R_0 < 1$ – parazit směřuje k lokální extinkci
- ▶ $R_0 > 1$ – parazit úspěšně invaduje hostitelskou populaci, počet parazitů roste až po rovnovážný stav

Diverzita parazitů a hustota hostitelských populací

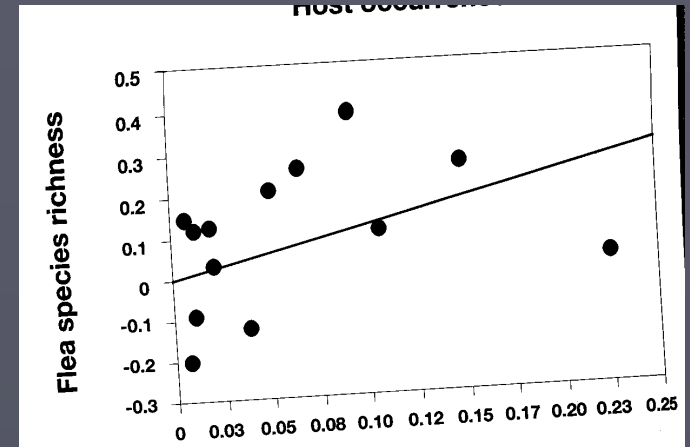


Diverzita parazitů a hustota hostitelských populací

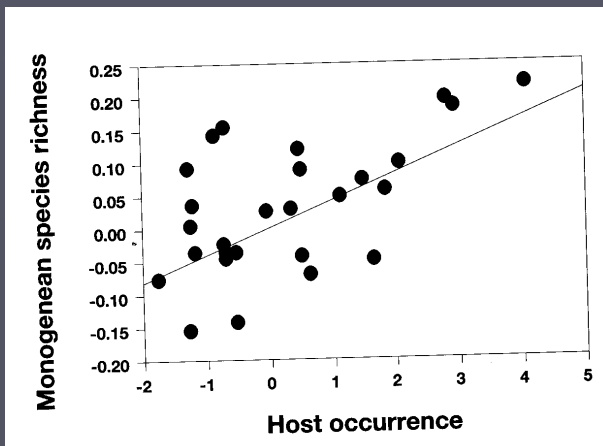
- ▶ Hustota hostitele podněcuje akumulaci parazitických druhů v hostitelských populacích
- ▶ Pozitivní vztah ne vždy silný



Počet parazitů vs. hustota hostitele u ryb č. Chaetodontidae



Počet druhů blech vs. populační hustota hostitelských savců



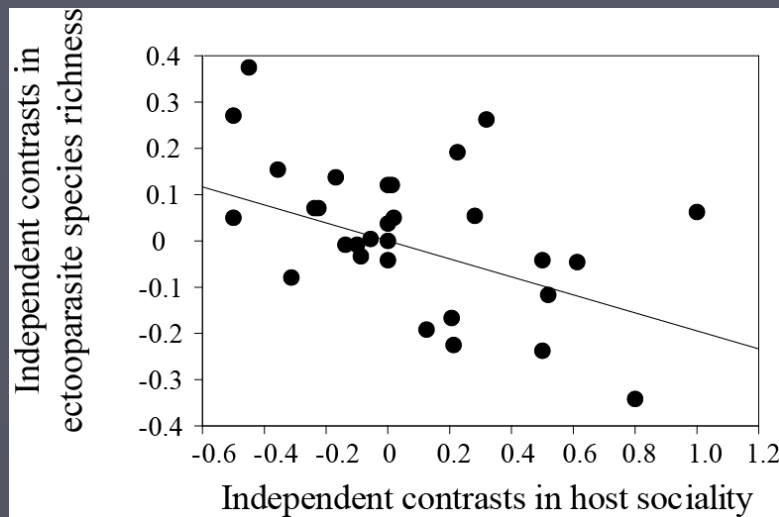
Počet druhů monogeneí vs. frekvence výskytu kaprovitých ryb

Nové pohledy na studium determinantů diverzity parazitů

- ▶ Klasické predikce indikují několik univerzálních pravidel: hustota hostitele, geografické rozšíření
- ▶ Některé studie ukazují protikladné vztahy: zeměpisná šířka, velikost skupiny, délka života
- ▶ Vyjádření některých determinantů je nepřesné např. velikost skupiny neodráží socialitu
- ▶ Chování hostitele je vzácně studováno
- ▶ Proto nové přístupy, nové hypotézy

Diverzita parazitů a socialita hostitelů

- ▶ **Socialita hostitelů** př. hlodavci (Bordes et al. 2007)
- ▶ Index sociality místo využití proměnné velikost skupiny
- ▶ Př. diverzita helmintů a členovců u 46 druhů hlodavců



H1: výhody hostitelských druhů žijících v sociálních skupinách v souvislosti s behaviorální ochranou formy allogrooming

H2 : vyhýbaní se parazitům prostřednictvím efektu zředění

Diverzita parazitů a socialita hostitelů



U *Rhabdomys pumilio* denní energetický výdej je menší u větších skupin (Scantlebury et al. 2006)
pravděpodobně méně energetických nákladů na termoregulaci
uložená energie využita pro nákladní imunitu?

Diverzita parazitů a „home range“

► Domovský okresek „home range“

Infekční stádia makroparazitů jsou vysoko agregována a jsou nemobilní

Domovský okresek je pak potenciální determinant střetávání parazitů – ovlivňuje diverzitu parazitů

Z pohledu hypotézy velikosti plochy versus diverzita parazitů
– větší domovský okresek poskytuje více příležitostí pro střetávání parazitů a akumulaci vyšší diverzity parazitů

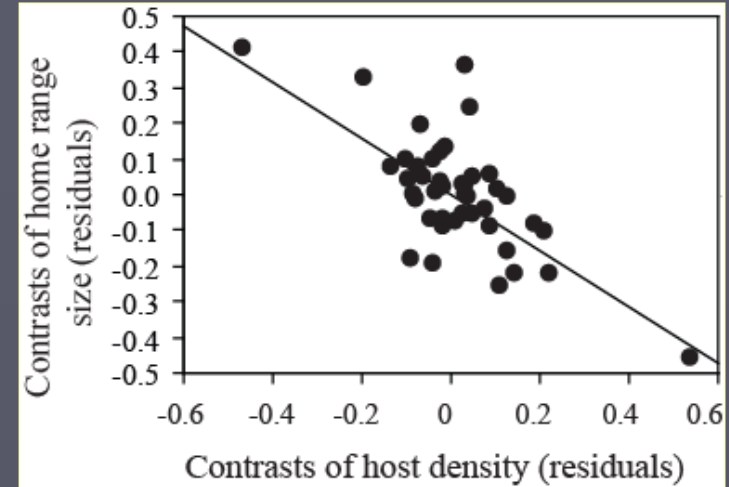
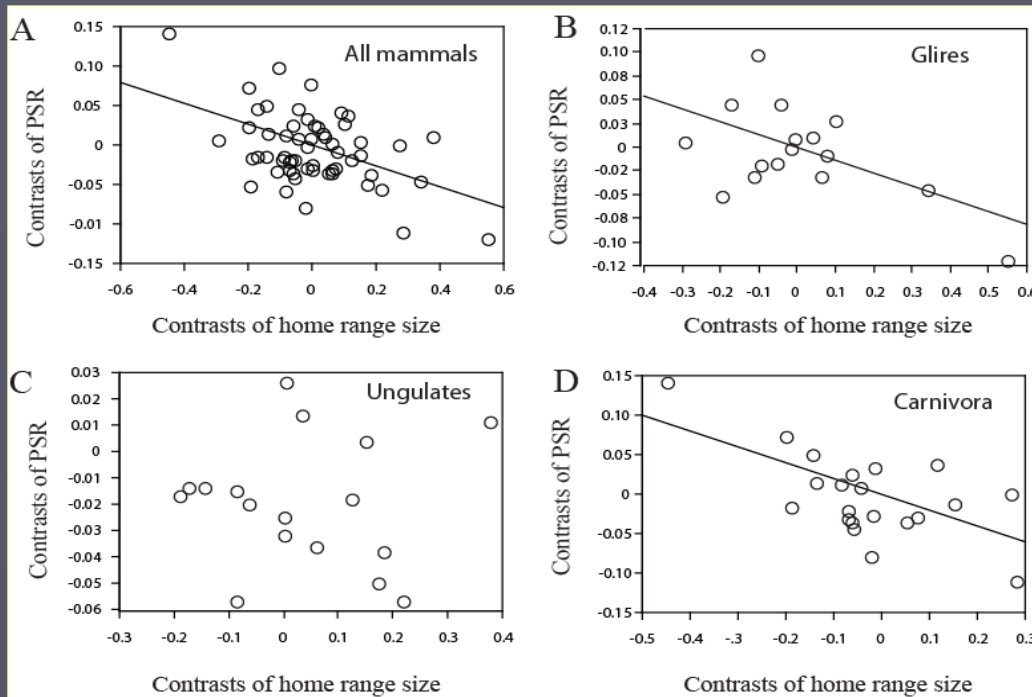
(Nunn et al. 2003; Ezenwa et al. 2006; Lindenfors et al. 2007)

Diverzita parazitů a „home range“

- ▶ Na základě epidemiologie predikce opačná



Diverzita parazitů a „home range“

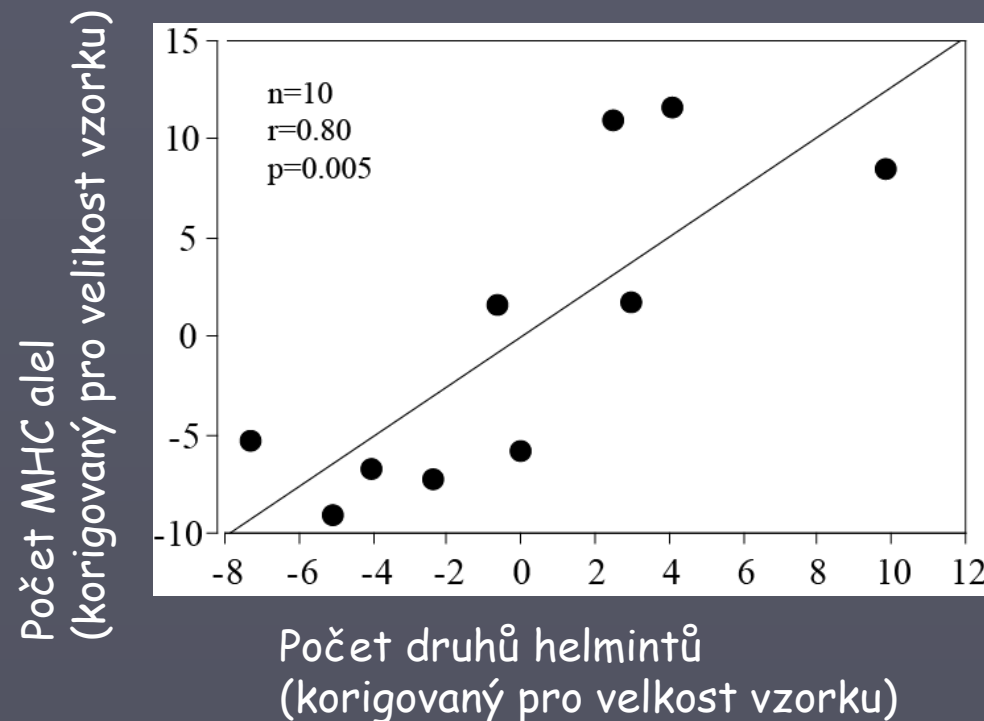


Negativní vztah mezi velikostí domovského okresku a počtem parazitických druhů u savců v souladu s předpokladem epidemiologickým

Negativní vztah mezi hustotou hostitele a velikostí domovského okrsku

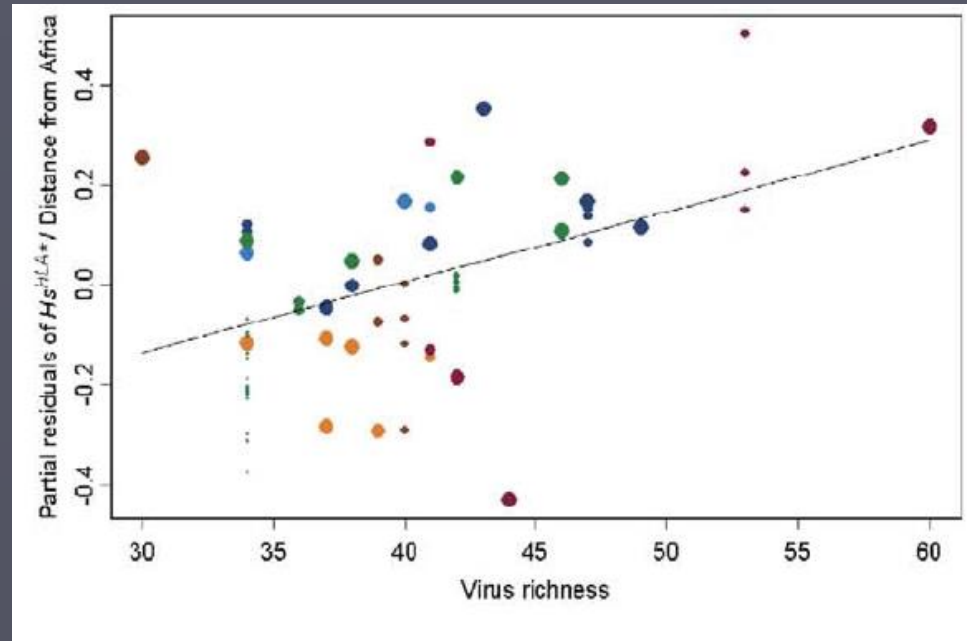
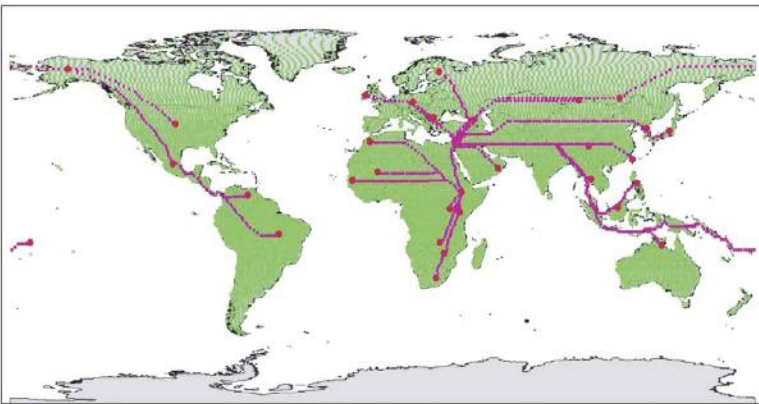
Diverzita parazitů a diverzita imunitních genů hostitele

Vysoká diverzita parazitů udržuje vysokou genetickou diverzitu hostitelů
Imunitní geny (MHC, hlavní histokompatibilní komplex)



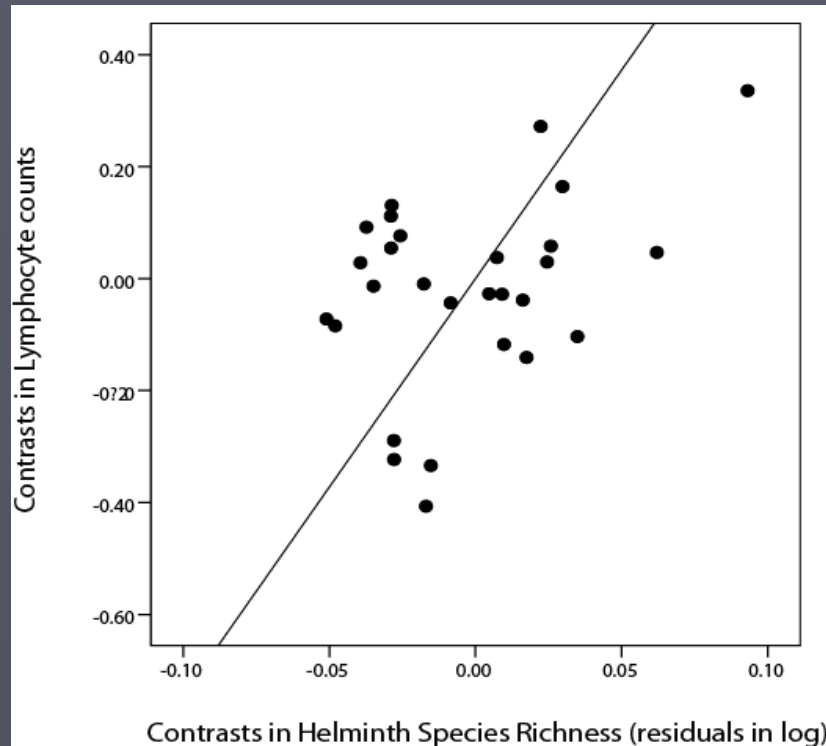
Diverzita parazitů a diverzita imunitních genů hostitele

Pathogen-Driven Selection and Worldwide HLA Class I Diversity



Diverzita parazitů a imunita hostitele

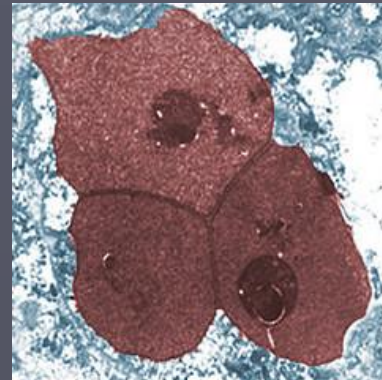
- ▶ Př. zvyšování počtu parazitických druhů spojeno se zvyšováním investice do imunitní odpovědi savců (Nunn et al. 2000, 2002)



Diverzita parazitů a mortalita hostitele

- Vyšší diverzita parazitů zhoršuje negativní impakt parazitizmu na hostitele

př. koinfekce virus psinky (CDV) a heamoparazit (*Babesia* sp.) vedou k vysoké mortalitě afrických lvů v Tanzanii



Babesia



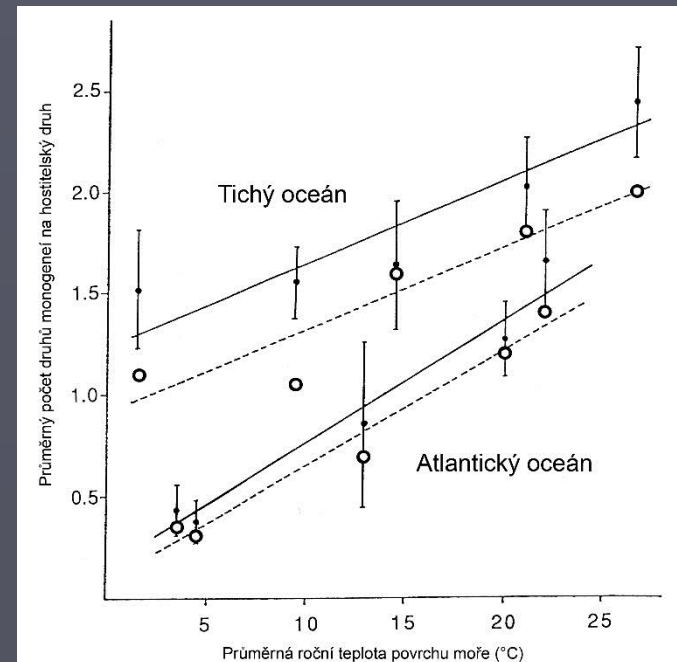
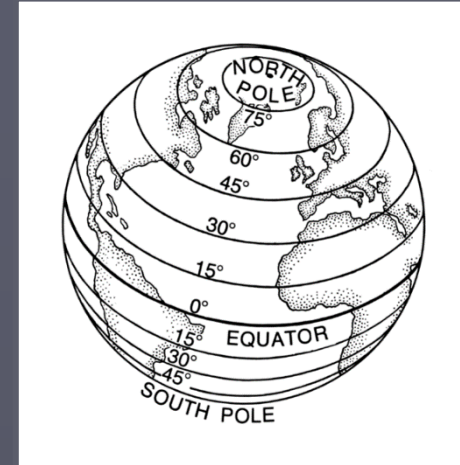
Munson et al. 2008 , Plos One

Biogeografické aspekty diverzity parazitů

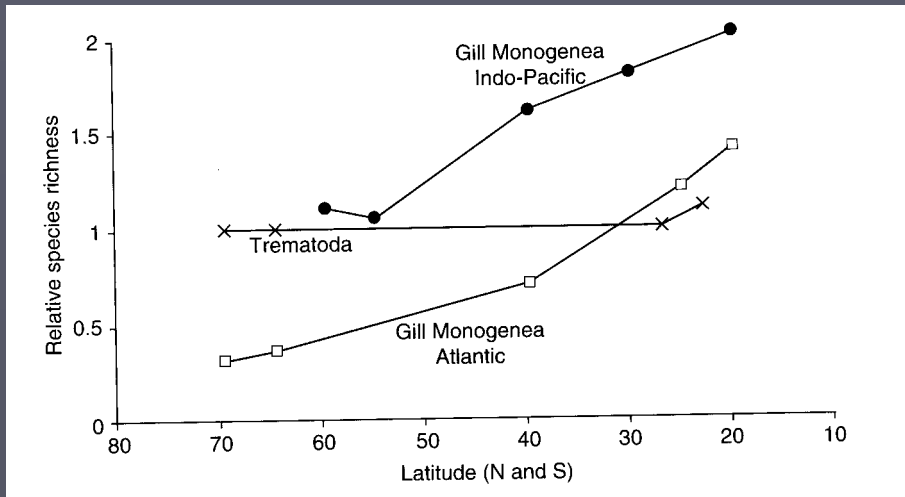
- ▶ Biogeografické pravidla - změny druhové diverzity aplikovatelné pro parazity
- ▶ Gradient zeměpisní šířky
- ▶ Model preferovaného centra versus model lokálních oáz
- ▶ Posun podobnosti diverzity parazitů se vzdáleností, t.j. role geografických vzdáleností na podobnost parazitických společenstev

Gradient zeměpisní šířky

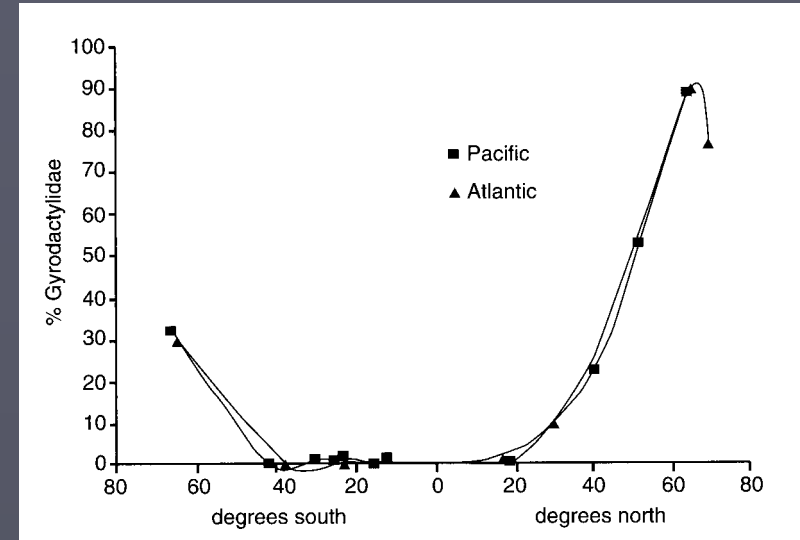
- ▶ **Zeměpisní šířka – hlavní biogeografický faktor ovlivňující diverzitu parazitů**
- ▶ **Vysoká diverzita v tropech v důsledku vyšší evoluční rychlosti**
- ▶ **Některé klimatické faktory (teplota) vykazují obdobný trend ve vztahu k diverzitě zejména ektoparazitů**



Gradient zeměpisní šířky



Př. Druhová diverzita digeneí a monogeneí
morských ryb v závislosti na zeměpisní šířce



Př. Zastoupení mořských Gyrodactylidae
(ve vztahu ke všem žaberním Monogenea)
na žábrách mořských ryb ve vztahu k
zeměpisní šířce

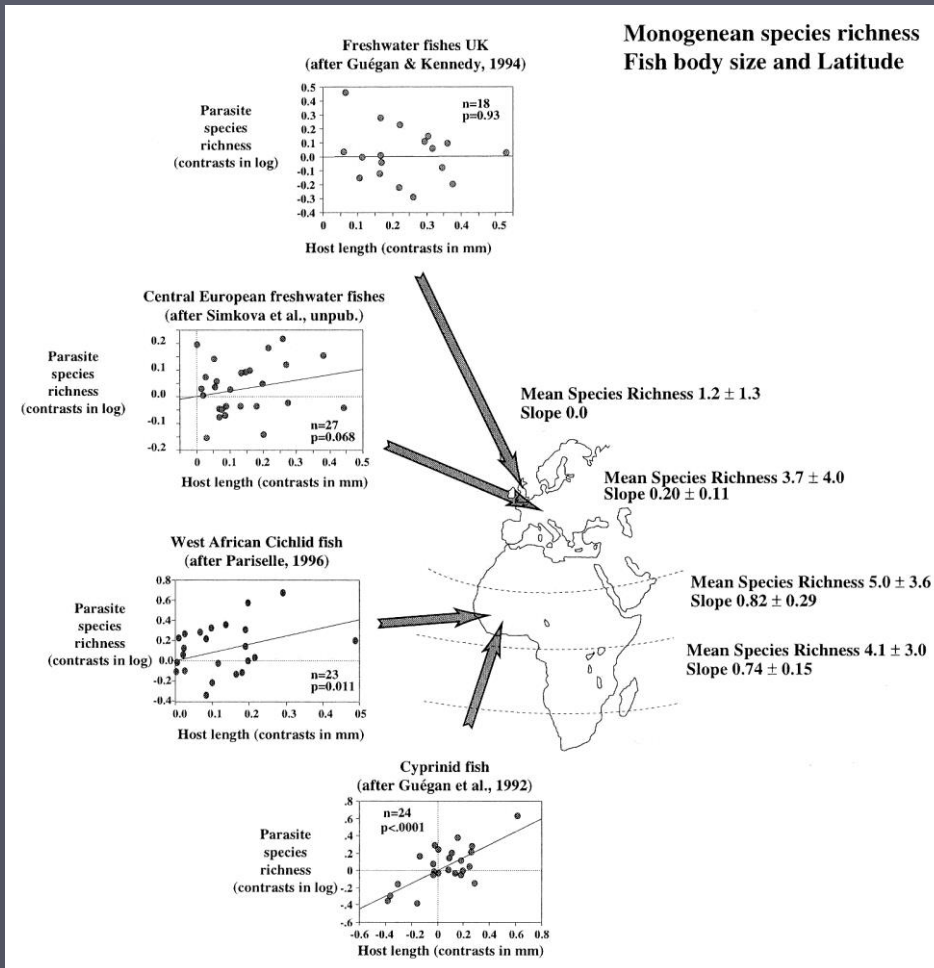
Gradient zeměpisní šířky

- ▶ Příčiny gradientu zeměpisní šířky – více mechanismů
- ▶ Teorie velikosti plochy: větší plocha - více druhů
- ▶ Teorie druh-plocha: větší plocha tropů – vyšší diverzita
- ▶ Teorie druh-energie: více energie - více biomasy na dané ploše - vyšší diverzita
- ▶ Teorie ekologického času
- ▶ Teorie klimatické stability

- ▶ Model střední domény – rozdílný střed distribuce druhů – geografický nebo klimatický střed nebo střed na okraji

Gradient zeměpisní šířky

- Ovlivňuje vztah mezi velikostí hostitele a diverzitou parazitů



Počet druhů na ostrově
 $D = S^b, b = 0.2-0.3$

Počet druhů monogeneí
 na žábřách ryb

$$A = aW^b, W = L^3 \text{ and } b = 0.8$$

$$P = ((L^3)^{0.8})^{0.2} \text{ and } P = ((L^3)^{0.8})^{0.3}$$

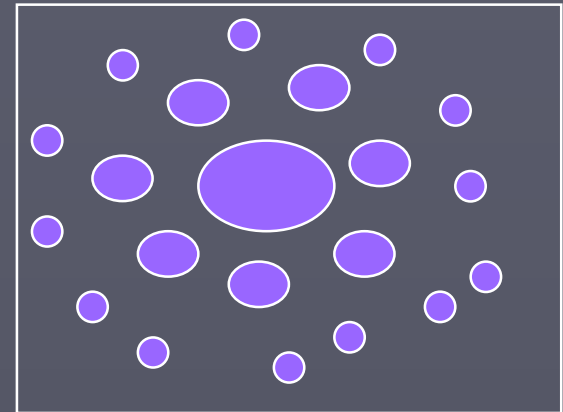
$$\rightarrow P = L^{0.48} \text{ and } P = L^{0.72}$$

Preferované centrum nebo lokální oázy?

► Model preferovaného centra (model centra abundance)

- unimodální distribuce abundance druhu v prostoru

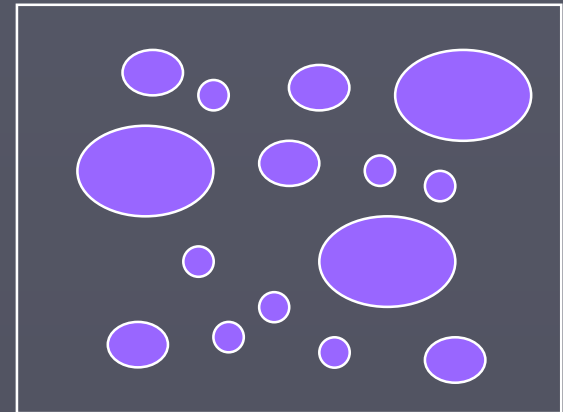
Geografické vzdálenosti mezi každou lokalitou a referenční lokalitou (tj. lokalita s největší abundance druhu)



► Model lokálních oáz

- multimodální distribuce abundance druhů v prostoru

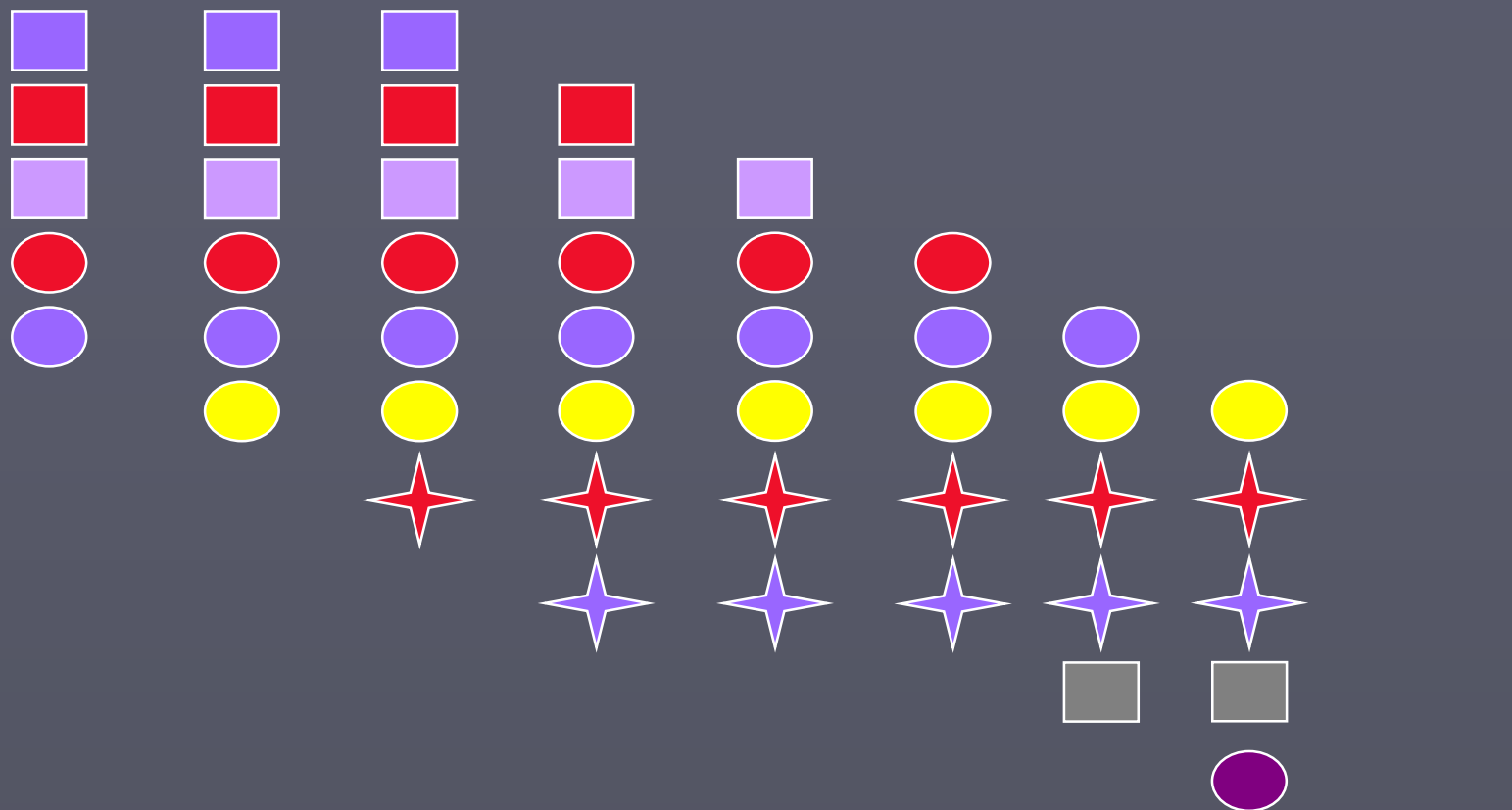
Metodika testování zatím nevypracována



Model preferovaného centra

- ▶ Studium 8 druhů helmintů u *Perca flavescens* (Percidae) (Poulin & Dick, 2007) – jenom prevalence *Proteocephalus pearsei*
- ▶ Studium mnohobuněčných parazitů u *Squalius cephalus* (Cyprinidae) (Seifertová et al., 2008) – Monogenea
- ▶ Studium 22 druhů blech a roztočů u hlodavců (Krasnov et al., 2008) – slabý vztah

Posun geografických vzdáleností

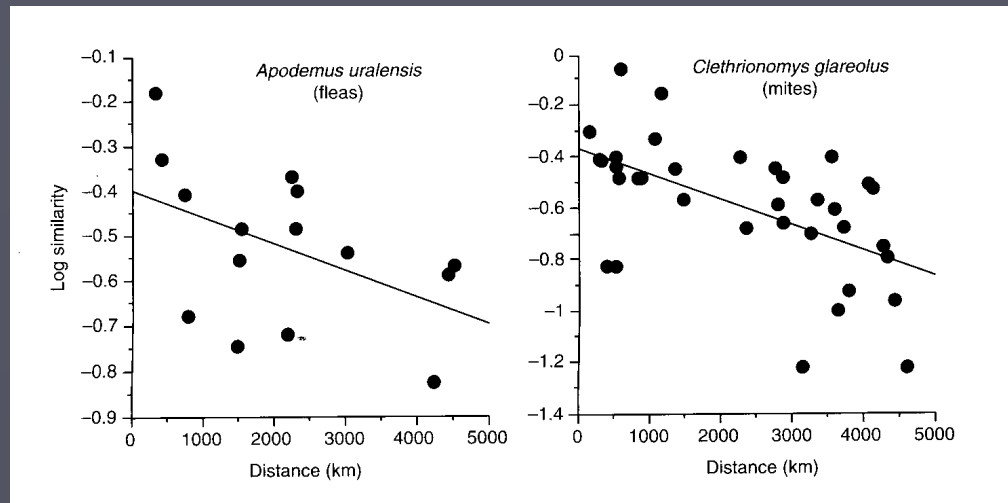
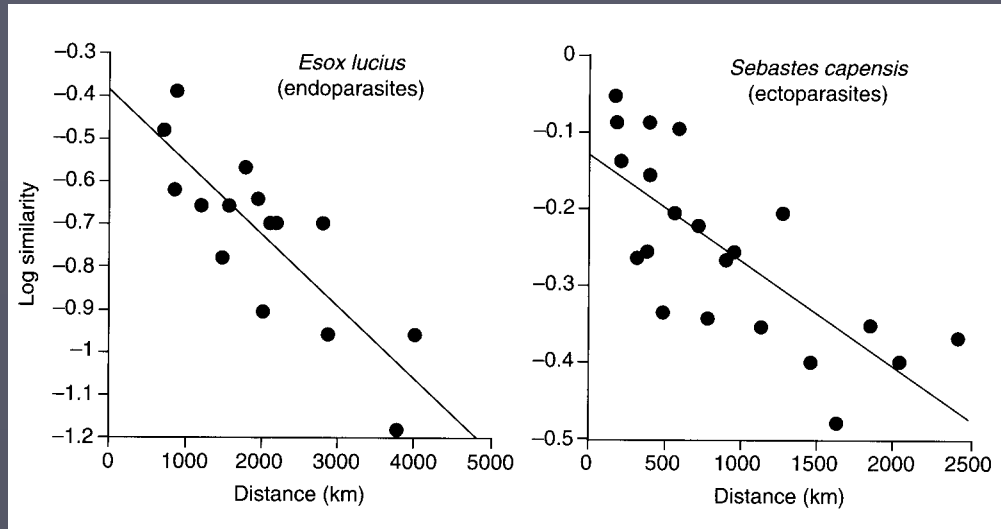


Geografické vzdálenosti

Klimatický nebo environmentální gradient

Druhově-specifické disperzní limity

Posun geografických vzdáleností



Př. Společenstva blech

Př. Společenstva roztočů

Posun podobnosti diverzity s genetickou vzdáleností hostitelů

- ▶ podobnost mezi společenstvími mnohobuněčných parazitů v populacích *Squalius cephalus* (Seifertová et al. 2008)

