

Evolve hostitelsko- parazitických vztahů

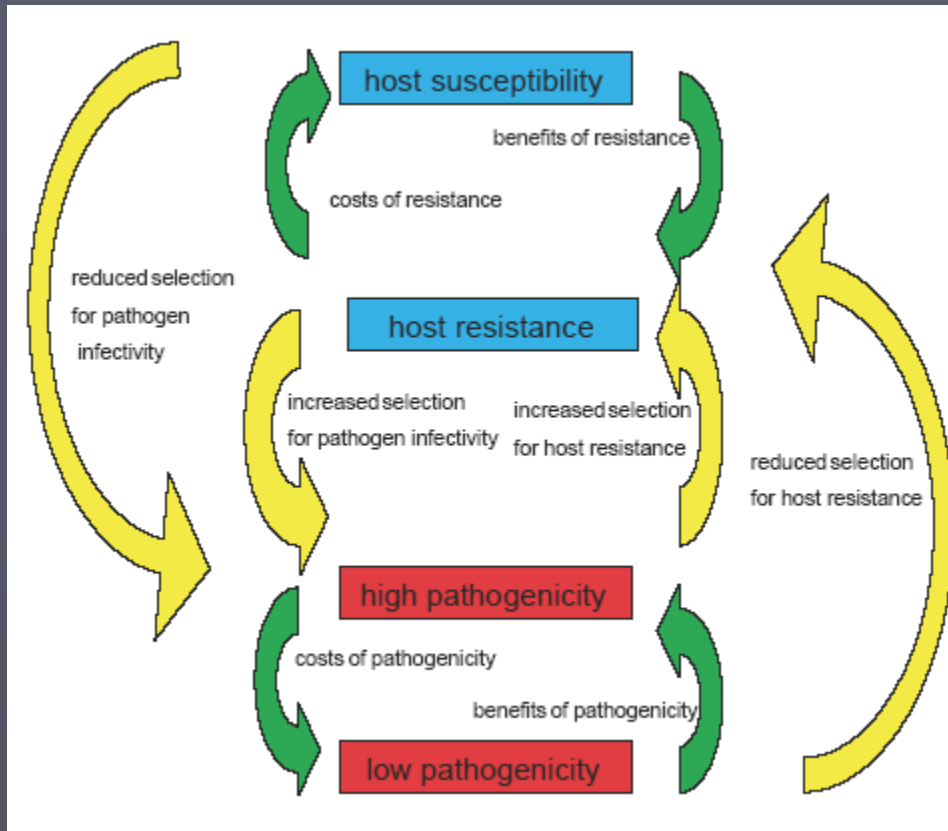
Koevoluce

- ▶ Mode (1958)
- ▶ Janzen (1980) proces mezi vzájemně se ovlivňujícími druhy, kde každý z interagujících druhů mění svou genetickou strukturu jako odpověď v závislosti na genetické změně svého partnera
- ▶ Thomspen (1994) proces reciproké evoluční změny interagujících druhů
- ▶ koevoluční procesy na úrovni molekul, buněk, genů, samec-samice, rodiče-potomstvo, druhy
- ▶ Její význam se odvíjí od frekvence výskytu interakcí mezi partnery a dopadu na jejich reprodukční úspěšnost

Koevoluce

- ▶ Woolhouse et al. 2002. Nature Genetics 32: 569-577
- ▶ Reciproké, adaptivní genetické změny mezi interagujícími druhy
- ▶ Koevoluce může být studována z pohledů:
 - vzájemných fenotypových vlastností (rezistence a infektivita)
 - interagujících molekul parazita a hostitele
 - genů nebo nukleotidových sekvencí

Koevoluce hostitelsko-parazitických interakcí



Schematická reprezentace koevoluce s důrazem na reciprocitu:
Změny ve frekvenci alel v důsledku selekce u jednoho druhu působí selekčně na druhý druh - změny frekvence alel u druhého druhu

Koevoluce

- ▶ Z pohledu evoluční parazitologie: koevoluce = společná evoluce parazitů a jejich hostitelských druhů, během které dochází k jejich vzájemnému ovlivňování
- ▶ V striktním slova smyslu – evoluce asociovaných skupin, vyjádřená jako reciproká adaptace
- ▶ Asociace s komponenty makroevolučními (**kospeciace**) a mikroevolučními (**koadaptace**)

Makroevoluce versus mikroevoluce

- ▶ **Makroevoluce** – vznik a vývoj vyšších taxonů než je druh
 - pravidla, které determinují původ určité formy a adaptivních změn
 - změny druhové bohatosti uvnitř a mezi evolučními skupinami, míra speciace a extinkce v dlouhém časovém měřítku (dávné, neopakovatelné, jednorazové)
- ▶ **Mikroevoluce** – evoluční procesy uvnitř druhu
 - krátkodobé, nedávné, stálé probíhající změny, experimentálně studovatelné
 - populační genetika, ekologie, etologie

Kospeciace

- ▶ makroevoluční proces
- ▶ odráží stupeň shody nebo neshody mezi fylogenezemi hostitelů a parazitů
- ▶ V striktním slova smyslu: topologická shoda a stejná míra molekulární divergence (stejná délka větví) u asociovaných skupin
- ▶ Známé příklady: Fíky a jejich vosičky, *Buchnera aphidicola* (symbiont) a mšice, australské jmelí a borovice, pytlonoši (Geomyidae) a jejich vši

Koadaptace

- ▶ původně koakomodace
- ▶ procesy mikroevoluční
- ▶ zahrnují anagenezi a reciprokou adaptaci (scénář závodů ve zbrojení)
- ▶ spojená s hostitelskou specifitou

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech

1. model alopatické kospeciace

- ▶ paraziti a hostitelé sdílejí společný prostor a energii
- ▶ Přerušování toku genů mezi hostitelskými populacemi → alopatická speciace hostitelů a parazitů
- ▶ **kospeciace synchronní** - speciace parazitů i hostitelů probíhá simultánně
- ▶ **kospeciace zpožděná** - speciace hostitele nebo parazita je zpožděná za speciací druhého

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech

2. Model sledování zdrojů

- ▶ založen na ekologickém konceptu
- ▶ paraziti sledují zdroje v průběhu evolučního času
- ▶ evoluce parazita představuje odpověď na změnu ve zdrojích, které poskytuje hostitel
- ▶ hostitel změní zdroje, které vyhledává parazit → parazit přechází evolučními změnami, které mu umožní využívat nové zdroje
- ▶ změny u parazita nastanou po změnách, které proběhly ve zdrojích poskytovaných hostitelem

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech

3. Model evolučního závodu ve zbrojení

- ▶ nejvíce striktní pohled na koevoluci - vzájemné adaptivní odpovědi mezi hostiteli a parazity
- ▶ neustále probíhající evoluce mezi parazity a hostiteli - agresivní namíření jednoho proti druhému
- ▶ selekce parazita - vyšší využití hostitele, selekce hostitele - více úspěšné vyloučení parazita
- ▶ tento model součást konceptu **hypotézy gen pro gen**

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech – gen pro gen

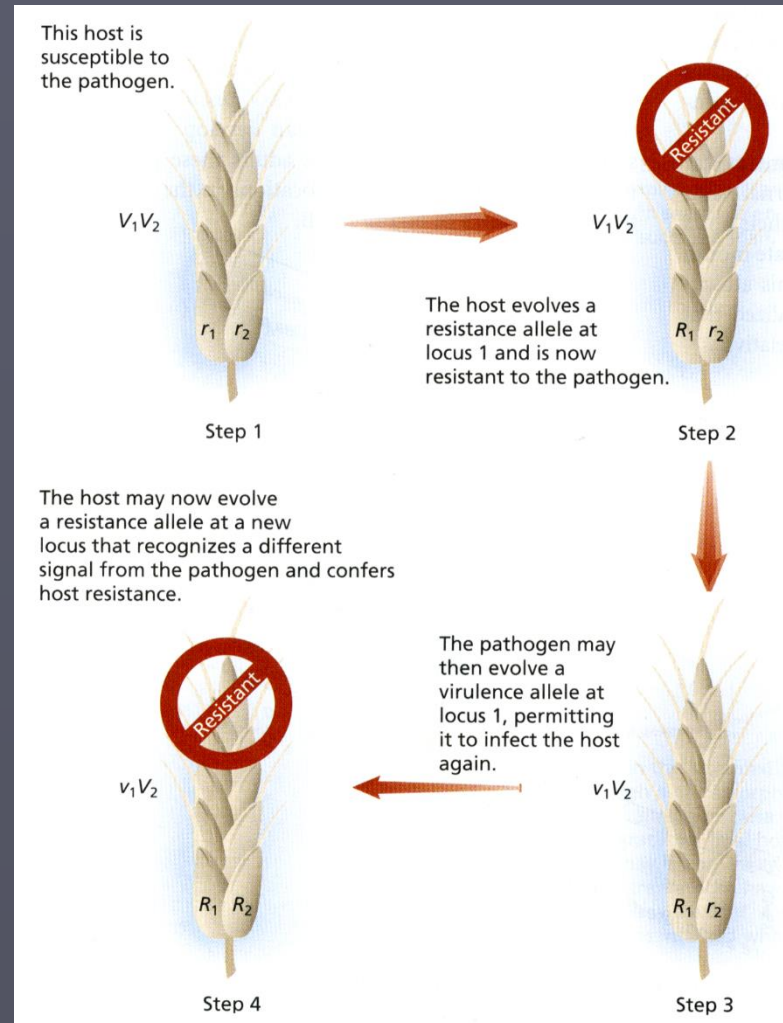
- ▶ pro každý gen podmiňující rezistenci u hostitele existuje odpovídající vhodný gen pro avirulenci u parazita
- ▶ rezistence hostitele je závislá na přítomnosti genu pro rezistenci a odpovídajícímu genu pro avirulenci u parazita
- ▶ geny pro rezistenci a geny pro avirulenci = dominantní geny

Genotyp parazita	Genotyp hostitele		
	RR	Rr	rr
AA	Rezistentní	Rezistentní	Vnímavý
Aa	Rezistentní	Rezistentní	Vnímavý
aa	Vnímavý	Vnímavý	Vnímavý

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech – závod ve zbrojení

- ▶ 1. parazit redukuje fitness hostitele
- ▶ 2. hostitel vytváří obranné mechanismy proti parazitům = mutace nebo rekombinace genů
- ▶ 3. hostitel s novým obranným mechanismem zvyšuje fitness a rozšiřuje se v populaci
- ▶ 4. objevuje se nový mutant nebo rekombinant v populaci parazita - odolává obranným mechanismům hostitele
- ▶ 5. nový mutant se šíří v populaci parazita, je schopný vniknout do hostitele
- ▶ 6. cyklus se opakuje

Koevoluční modely v parazito-hostitelských systémech – závod ve zbrojení



Koevoluce

- ▶ 4 pravidla
- ▶ **Fahrenholzovo pravidlo** (Stammer 1957, Dogiel 1964) - fylogeneze parazitů je zrcadlem fylogeneze hostitelů

Evoluční pasivita parazitů

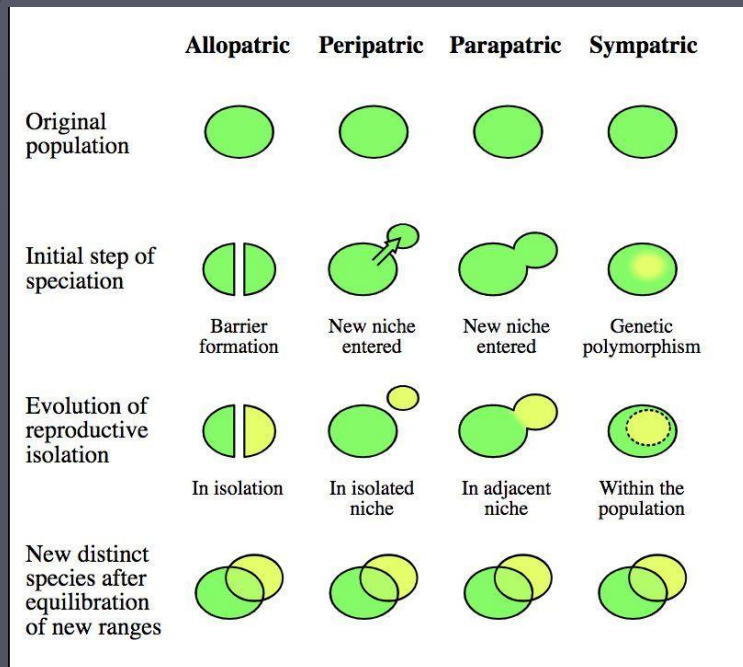
- ▶ **Szidatovo pravidlo** (Szidat 1956, 1960) - čím je „primitivnější“ hostitel → „primitivnější“ paraziti
- ▶ **Eichlerovo pravidlo** (Eichler 1941, 1948) - druhově bohatá skupina hostitelů → větší počet parazitických druhů

Koevoluce

- ▶ **Manterovo pravidlo** (Manter 1955, 1966)
 - a) paraziti se vyvíjí mnohem pomaleji než jejich hostitelé
 - b) delší vazba na určitou hostitelskou skupinu → vyšší specifita paraziti,
 - c) hostitelské druhy jsou parazitovány největším počtem parazitických druhů v oblasti, kde pobývaly nejdéle. Pokud je distribuce jednoho nebo dvou úzce příbuzných druhů hostitelů disjunktivní a přesto u nich nalezneme stejné parazity, pak areál jejich výskytu musel být v minulosti souvislý.

Speciace parazitických druhů

- ▶ **Speciace** – evoluční proces vzniku jednoho nebo více druhů z ancestrálního druhu
- ▶ 2 typy geografické speciace u parazitů
- ▶ **Alopatrická speciace** - v podmínkách nepřekrývajících se areálů hostitelů
- ▶ **Sympatrická speciace** - v podmínkách překrývajících se areálů hostitelů



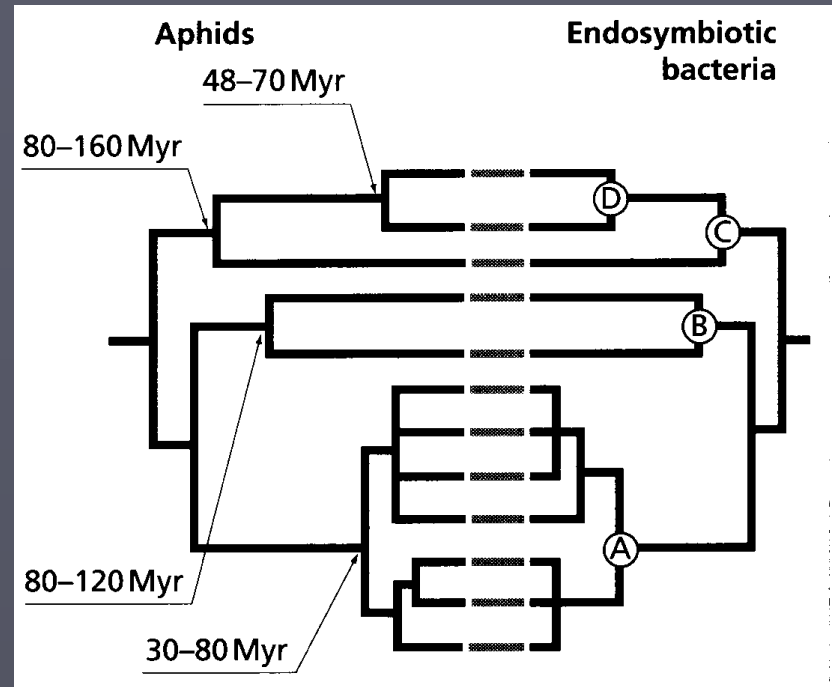
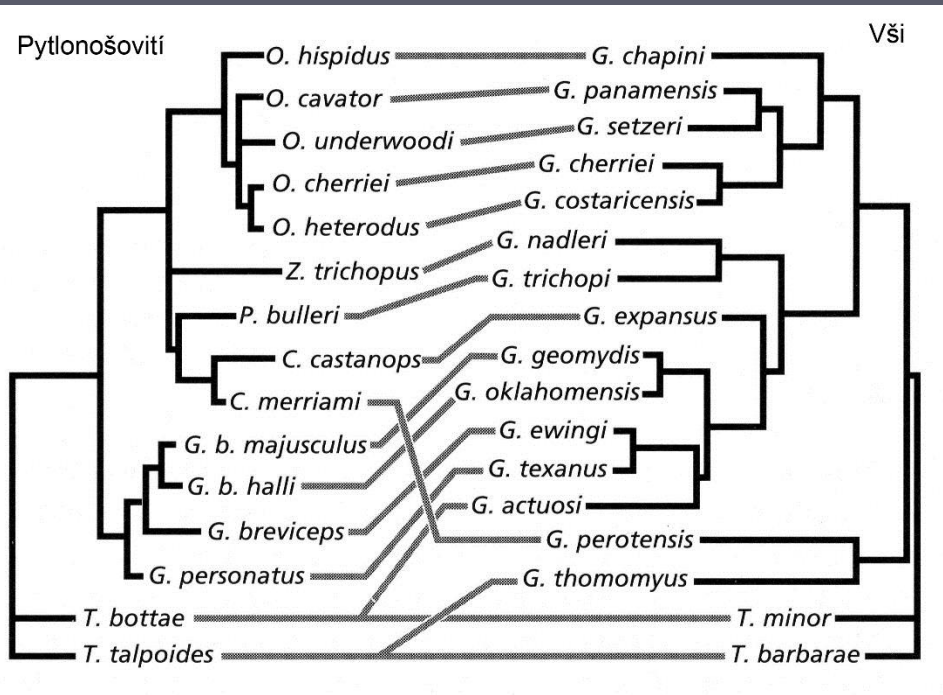
Alopatrická speciace parazitů

- ▶ **Kospeciace** - speciace parazitů následuje speciaci hostitelů
- ▶ geografická izolace, reprodukční izolace, genetická divergenci hostitelských populací
- ▶ Shodná topologie fylogenetických rekonstrukcí hostitelů a parazitů (Fahrenholzsovo pravidlo)

Kospeciace

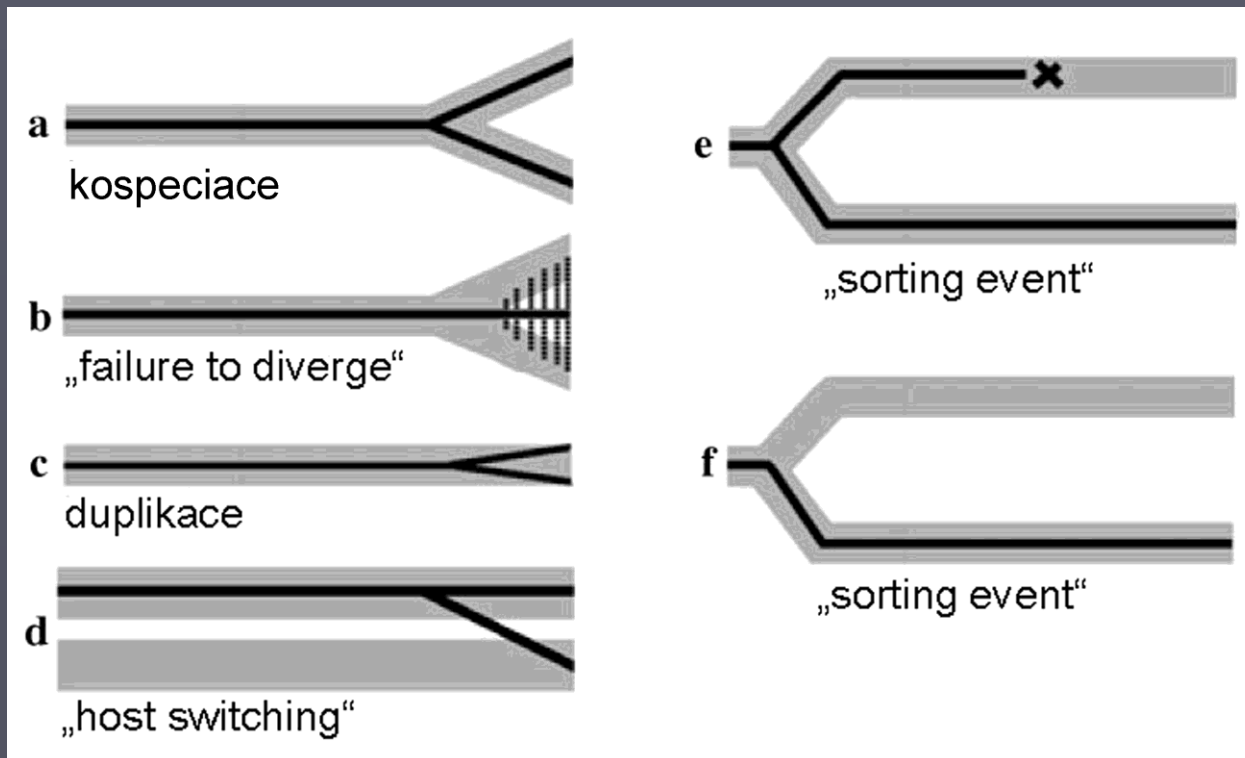
- ▶ hlodavci čeledi pytlonošovití (Geomyidae) a ektoparazitické vši

- ▶ Msice a endosymbiotické bakterie



Sympatrická speciace parazitů

- ▶ **hostitelský přeskok** („host switch“)= kolonizace různých hostitelských druhů, vznik multihostitelských parazitických druhů
- ▶ **intrahostitelská speciace** = duplikace parazitů

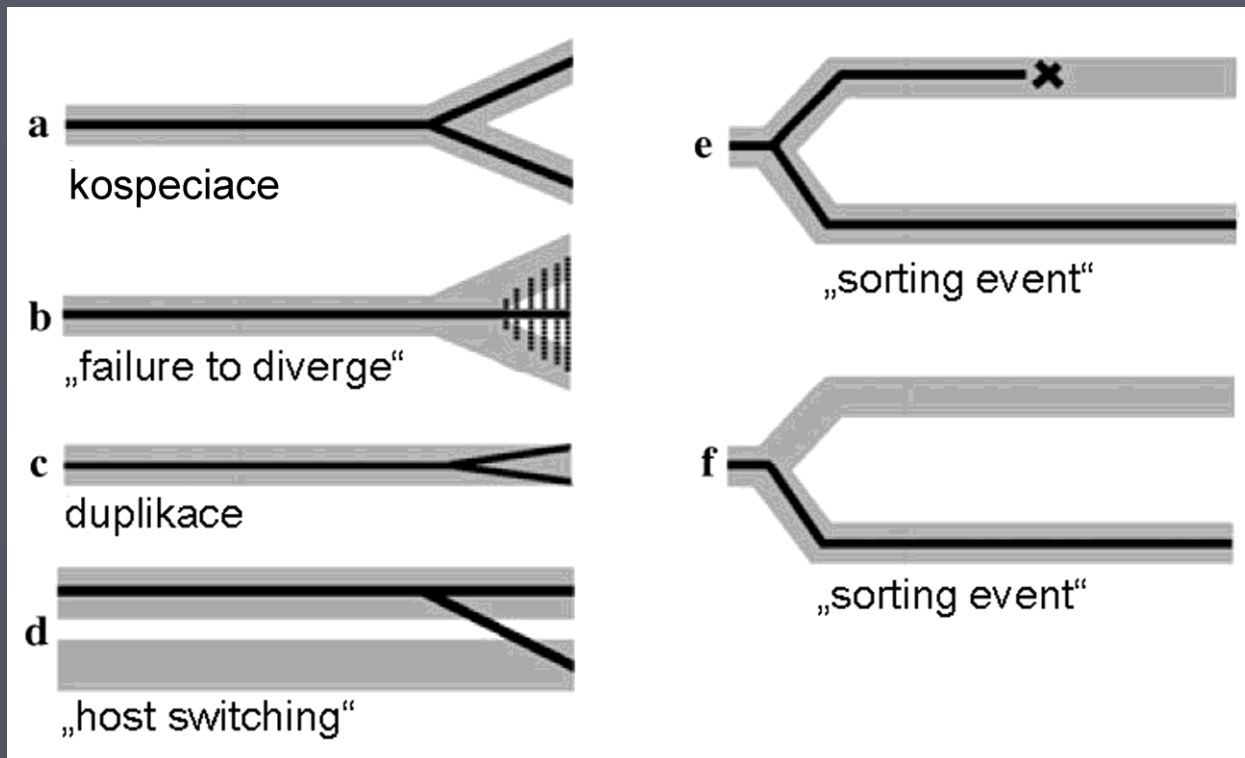


Další koevoluční události v systéme parazit-hostitel

speciace hostitele bez odpovídající speciace parazita:

neschopnost speciace „failure to diverge“

„**sorting event**“ – 1. extinkce parazita následuje po kospeciaci
2. parazit „zmešká lod“



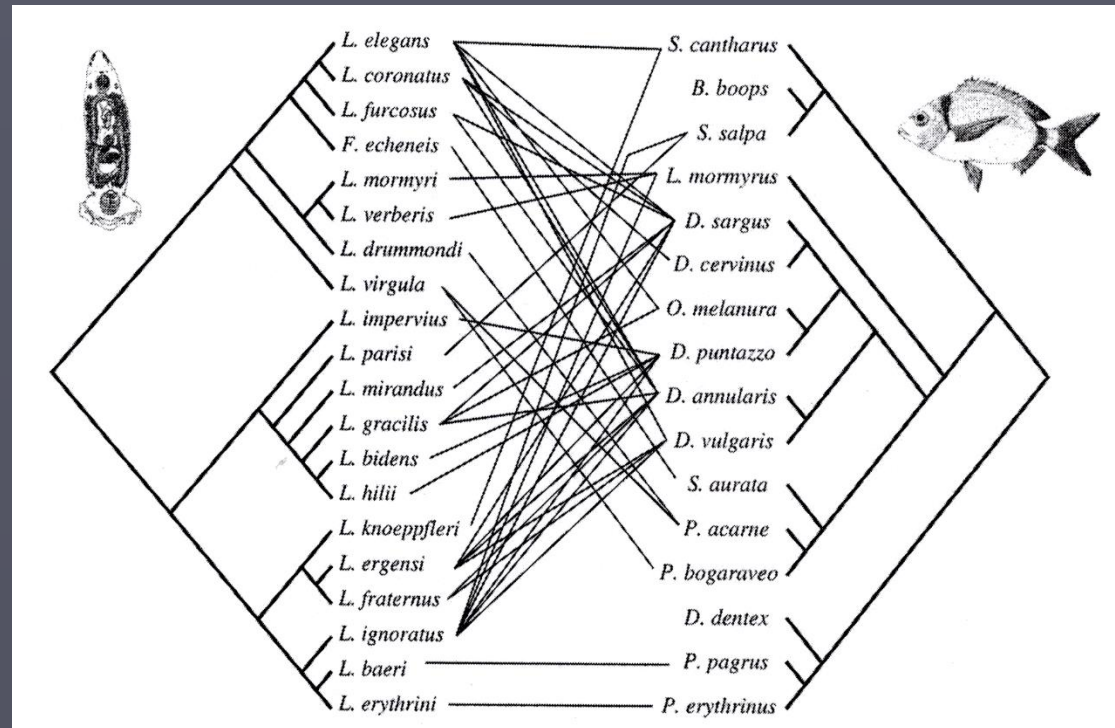
Speciace kongenerických parazitů

- ▶ Speciace monogeneí
 - vysoce hostitelsky specifická
 - přímý vývojový cyklus
 - vysoká morfologická diverzita
 - vysoká druhová diverzita
 - adaptace
 - vysoký počet kongenerických druhů (v rámci některých rodů)
 - vysoký počet kongenerických druhů na hostiteli

Speciace kongenerických parazitů

- ▶ Př. *Lamellodiscus* (Monogenea) parazitující mořské ryby č. Sparidae
 - starý rod
 - vysoká vnitrodruhová morfologická variabilita sklerotizovaných částí přichycovacího aparátu
 - vysoká schopnost disperze mezi druhy č. Sparidae

rychlá speciace
Hostitelský přeskok
„host switch“

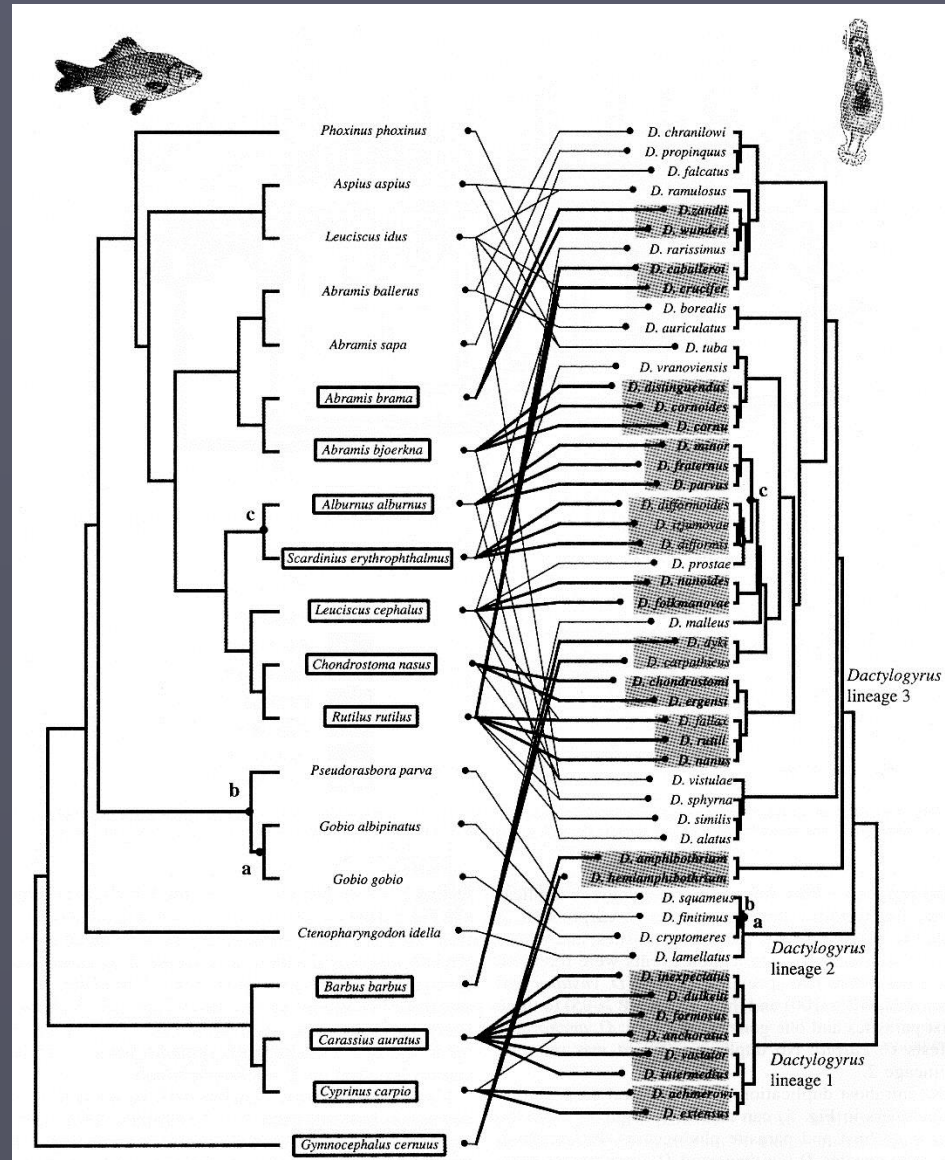


Speciace kongenerických parazitů

- ▶ Př. Rod *Dactylogyrus* –
- Cyprinidae
- vysoký počet druhově-hostitelsky-specifických
- vysoký počet druhů koexistujících na jednom druhu hostitele

Intrahostitelská speciace

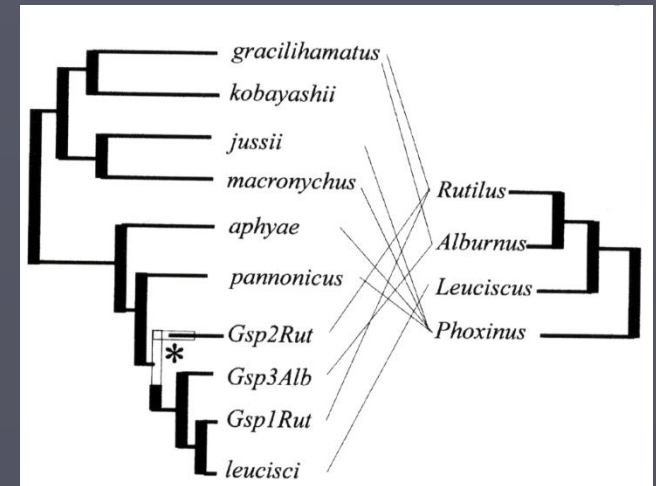
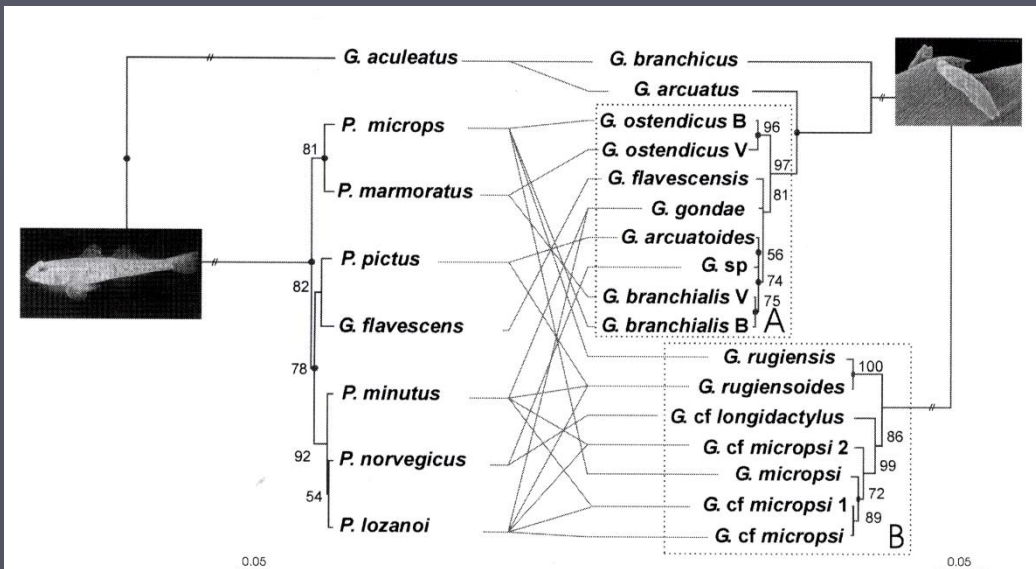
plus evoluce odlišné pozice preferovaných nik (mikrohabitatů)



Speciace kongenerických parazitů

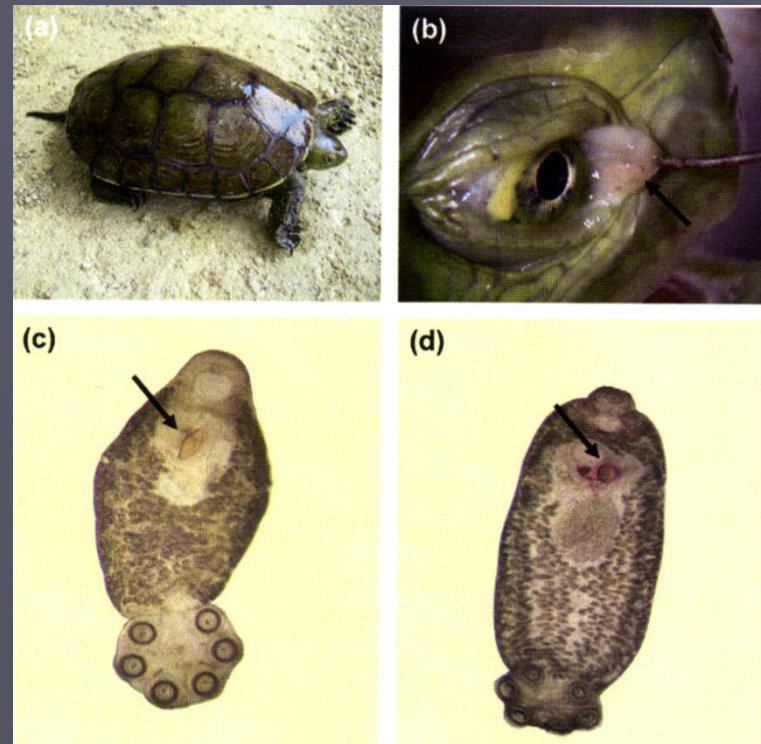
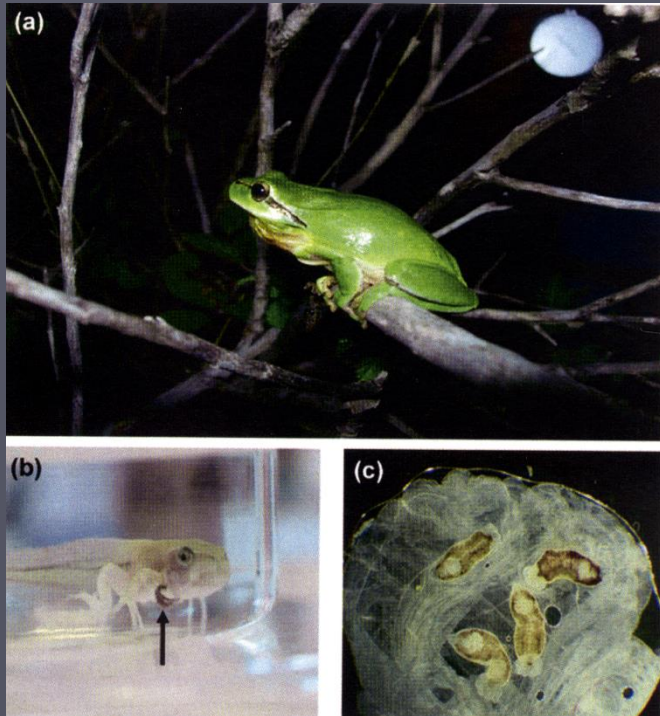
► *Gyrodactylus*

- živorodá Monogenea schopná kolonizovat širokou škálu sladkovodních a některých mořských ryb
- speciace „host switch“, adaptivní radiace



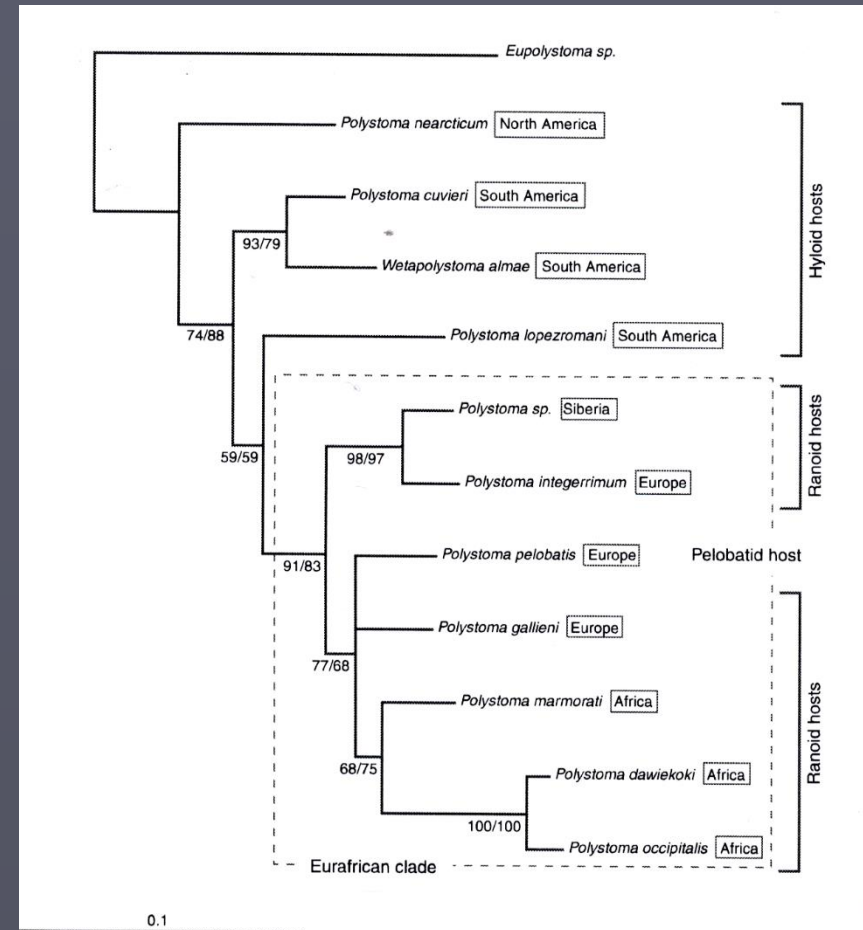
Speciace kongenerických parazitů

- ▶ Př. polystomní monogenea (Polystomatoinea)
 - zvláštní skupinu endoparazitických monogeneí
 - infikují převážně obojživelníky a sladkovodní želvy



Speciace kongenerických parazitů

- ▶ Př. polystomní Monogenea
 - morfologicky velice podobní
 - vysoce hostitelsky specifictí
 - preference pro různé niky uvnitř hostitele
 - „host switch“ a kospeciace

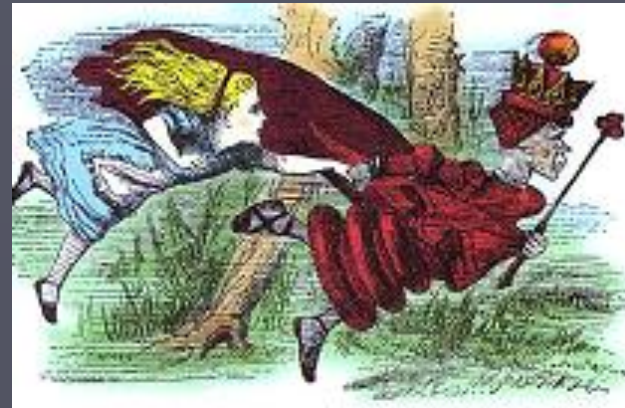
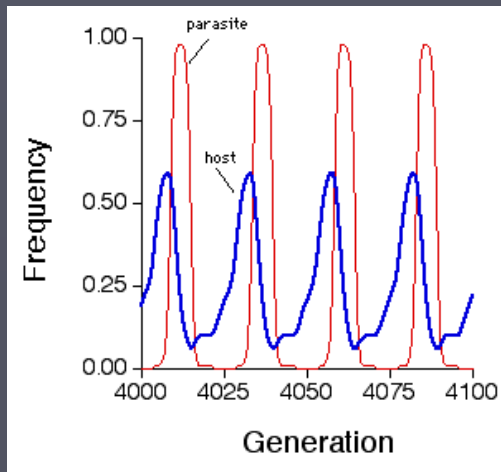


Vliv parazitů na evoluční biologii hostitelů

- ▶ Evoluci interakcí mezi hostiteli a parazity z perspektivy jiné než koevoluce
- ▶ Role parazita
 1. v evoluci pohlavního rozmnožování hostitele
 2. v pohlavním výběru hostitele
 3. v evoluci genetického polymorfismu hostitele

Role parazita v evoluci pohlavního rozmnožování hostitele

- ▶ **Hypotéza Červené královny**
- ▶ „Nyní běžíš, abys zůstala na stejném místě.“ (Lewis Carroll 1872. Za zrcadlem a co tam Alenka našla)
- ▶ „ Na počátku byla jemná křehká bylinka, kterou občas někdo sežral; na konci je trnitá a jedovatá obluda, kterou také občas někdo sežere.“ (Jan Zrzavý a kol. 2004. Jak se dělá evoluce: od sobeckého genu k rozmanitosti života)



Role parazita v evoluci pohlavního rozmnožování hostitele

- ▶ **Hypotéza Červené královny** - specifický typ hypotézy evolučního závodu ve zbrojení
- ▶ přínos pohlavní reprodukce přes selekci na frekvenci závislé namířené proti běžnému hostitelskému genotypu
- ▶ pohlavní rozmnožování a rekombinace → vzácné genotypy schopné uniknout parazitům
- ▶ selekce zvýhodňuje hostitele se vzácnými genotypy
- ▶ vzácné genotypy stávají běžnými, paraziti jsou schopni sledovat tyto genotypy v důsledku selekce na frekvenci závislé

Role parazita v evoluci pohlavního rozmnožování hostitele

- ▶ Pohlavní reprodukce produkuje potomky s novými genotypy – rezistence k parazitům
- ▶ Nepohlavní reprodukce produkuje potomky se stejnou kombinací genů rezistence jako u rodičů - terč zvýšené parazitace
- ▶ Př. *Poeciliopsis monacha* - partenogenetické formy akumulovaly parazity mnohem rychleji než pohlavně se rozmnožující formy
- ▶ Př. Nejběžnější genotypy asexuální formy *Carassius gibelio* – vyšší počet parazitických druhů než u pohlavně se reprodukcující formy

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

► Pohlavní výběr (sexuální selekce)

- přírodní výběr působící na expresi určitých fenotypů u jednoho pohlaví (nejčastěji samců), které určují úspěšnost při výběru partnera druhým pohlavím (nejčastěji samicemi)

→ pohlavní dimorfismus

př. velikost těla, velikost ocasu, zbarvení, parohy, hlasové projevy



Role parazita v pohlavním výběru hostitele

Pohlavní výběr vede k evoluci sekundárních pohlavních znaků (sexuální ornamentace) Darwin (1971)

Dvě příčiny pohlavního výběru

1. kompetice mezi samci (na úrovni jedinců, na úrovni spermií)
2. samičí preference (samice investují více do reprodukce)

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

- ▶ **Hypotéza handicapu** (Zahavi, 1975)
- ▶ Exprese sekundárního pohlavního znaku
 - představuje pro samce handicap
 - samec s dobrou genetickou predispozicí se může s handicapem vyrovnat
 - indikuje kvalitu samce
 - tvorba znaku je nákladná (energeticky, predace)
 - samci s vyšší genetickou kvalitou mají nižší náklady a větší výhody spojené s tvorbou znaku

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

- ▶ **Hamilton-Zuk hypotéza** (1982)
- ▶ Sekundární pohlavní znak - indikátor účinnosti genů rezistence vůči parazitům
- ▶ Samice preferují rezistentní samce – selekce vhodných genů pro potomstvo (hypotéze dobrých genů)

- ▶ 3 předpoklady hypotézy:
 1. exprese sekundárních pohlavních znaků u samců je spojená s celkovým dobrým zdravotním stavem a vitalitou
 2. u hostitelů dědičná rezistence vůči parazitům (důsledek koevoluce)
 3. negativní efekt parazitů na životaschopnost hostitele (selekce rezistentních samců)

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

Intraspecifický test Hamilton-Zuk hypotézy

Poecilia reticulata

Infekce parazitem *Gyrodactylus turbulli* se snižuje se zbarvením parazitovaných samců – více atraktivní pro samičky

Samice vybírají zbarvené samce (rezistence nebo předcházení transmise parazita)

Samice infikované parazitem vykazují nižší tendenci k preferencím samce



Role parazita v pohlavním výběru hostitele

Intraspecifický test Hamilton-Zuk hypotézy

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) a roztoči

1. Expres ornamentace je spojená s intenzitou parazitace

Samci s dlouhým ocasem mají méně roztočů
Samice preferují samce s dlouhým ocasem

2. Parazit ovlivňuje fitness hostitele

Mláďata s vysokou parazitací jsou menší
a mají nižší přežívání

3. Dědičnost v rezistenci k parazitům

Potomstvo dlouhoocasých samců vykazovalo dědičnou rezistenci k roztočům



Intraspecifický test Hamilton-Zuk hypotézy

Reference	Organism	Parasite Costly	Heritable variation	Ornament depends on parasite	Females choose males with fewer parasites	Unique prediction tested	Parasite aggregation known
Zuk 1987, 1988	cvrček	YES	NO	NO	NO	NO	
Jaenike 1988	octomilka	YES			YES	NO	NO
Kennedy et al 1987	živorodka	YES		YES	YES	NO	
McMinn 1990	živorodka					YES	NO
Milinski and Baker 1990	koljuška	YES		YES	YES	NO	NO
Hausfater et al. 1990	rosnička			YES	YES	NO	NO
Tinsley 1990	ropucha	YES			NO	NO	NO
Ressel and Schall 1989	leguán	YES		YES		NO	NO
Hilgarth 1990	bažant	YES	YES	YES	YES	NO	NO
Zuk et al . 1990	slepice	YES	YES	YES	YES	NO	NO
Johnson and Boyce 1990	tetřev	MAYBE		YES	YES	NO	NO
Gibson 1990	tetřev	NO		NO	NO	NO	NO
Clayton 1990	holub				YES	NO	NO
Moller1990	vlaštovka	YES	YES	YES	YES	NO	NO
Borgia1986; Borgia and Collis 1989	Lemčik hedvábný		YES	YES	YES	NO	NO
Pruett-Jones et al. 1990	rajka			YES	YES	NO	NO

Hamilton-Zuk hypotéza v interspecifických studiích

		Correlation Observed Between Brightness And					
Reference	Organism	Prevalence	Intensity	Diversity	Phylogenetic Effects Contolled	Alternative Factors Considered	Info On H-p Interaction
Hamilton and Zuk 1982	North American passerines (plumage bright.and song complexity)	YES			NO	NO	NO
Read 1987	European passerines (plumage bright.)	YES			NO	NO	NO
Read and Harvey 1989	North American passerines (plumage bright.)	NO			YES	NO	NO
Read and Weary 1990	North American passerines (song complexity)	NO			YES	NO	NO
Zuk 1990	Neotropical birds (plumage characters)	YES				NO	NO
Pruett- Jones et al. 1991	New Guinea birds (plumage characters)	YES	NO	YES	YES	YES	NO
Weathe rhead et al.	Wood warblers	NO	NO	NO	YES		NO
Ward 1988	British fish (degree dimorph)			YES			
Cabana and Chandler 1991	British + NA fish						
Lefcort and Blaustein 1991	Lizards (brightness)	NO (neg correl)		NO	YES	YES	NO

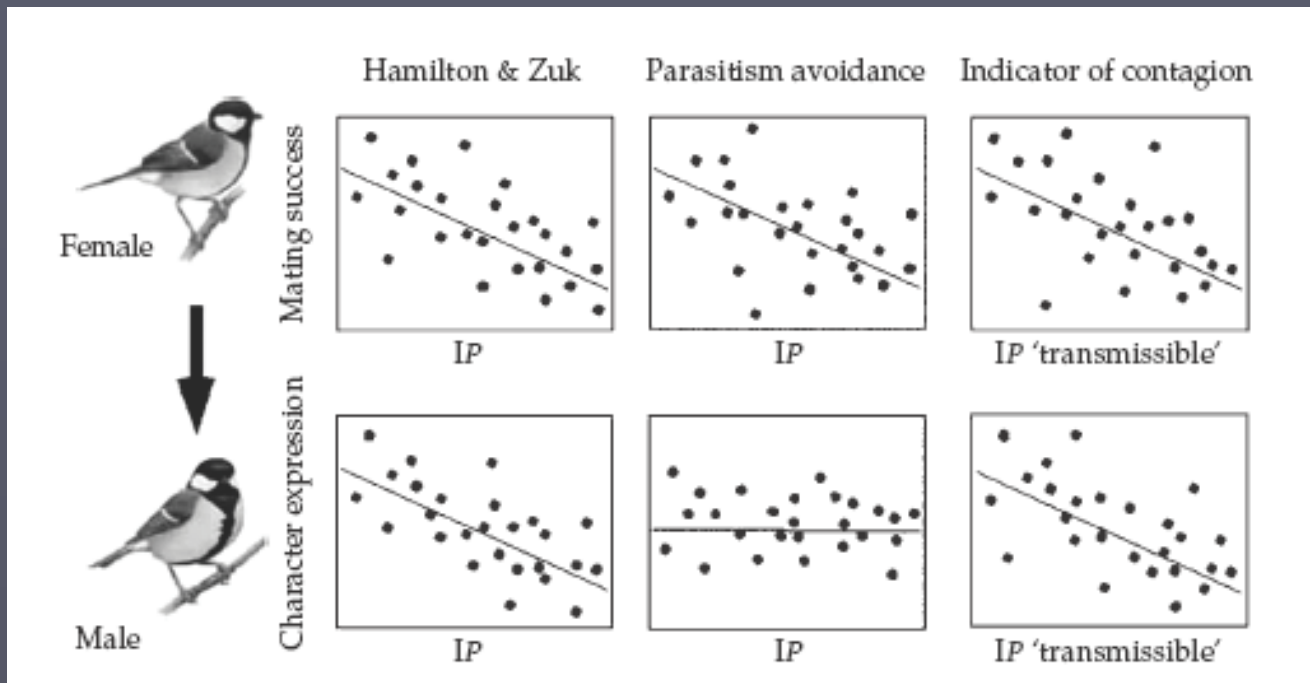
Hamilton-Zuk hypotéza v interspecifických studiích

- ▶ Problém s testováním hypotézy v interspecifických studiích
- ▶ Reverzní kauzalita: zbarvení může přitáhnout parazity (druhy více zbarvené můžou více přitahovat ektoparazity nebo druhy, které více investují do zbarvení, investují méně do rezistence k parazitizmu)
- ▶ Ekologická korelace: zbarvení a parazitizmus mohou být spojeny s jiným faktorem (polygynie, typ hnízd)
- ▶ Falzifikace: v případě, že korelace není zaznamenána, jsou data dostatečná pro odmítnutí hypotézy?
- ▶ Potřeba kontroly pro fylogenetické vztahy

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

- ▶ 3 modely parazity zprostředkované sexuální selekce
- ▶ 1. samice nevybírají partnery infikované parazity přenášené přímým kontaktem
- ▶ 2. samice vybírá zdravého a životaschopného samce, který jí pomůže se o potomstvo postarat
- ▶ 3. samice si vybírá rezistentního samce, aby získala geny rezistence pro potomstvo (= vyšší životaschopnost potomstva) - model „dobrých genů“

Proč jsou neparazitováni samci lepší?



Úspěch samiců při páření se snižuje se zvyšující se intenzitou parazitace

- Samice vybírají svoje partnery na základě sekundárních pohlavních znaků (zbarvení):
1. **Hamilton & Zuk hypotéza** – dědičná rezistence vůči parazitům pro potomstvo
 2. **Hypotéza vyhýbání se parazitizmu** – parazit nemá efekt na expresi sexuální ornamentace, samice detekuje parazity a vyhýbá se kontaktu s parazitovaným samcem
 3. **Hypotéze indikátoru nákazy** – samice se vyhýbají kontaktu s parazitovanými samci, aby se chránily před infekcí samy sebe a své potomstvo (infekce je přenosná na potomstvo)

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

- ▶ **Hypotéza handicapu imunokompetence** (Fostad a Kartet, 1992)
 - mechanismus vysvětlení pohlavního výběru
 - kompromis mezi náklady a užitky při vysokých hladinách testosteronu
 - **dualistický charakter testosteronu**
 1. zvyšují expresi sekundárních pohlavních znaků
 2. snižují rezistenci a potlačují imunitní obranyschopnost organismů (indukce imunosupresivního efektu)

Role parazita v pohlavním výběru hostitele

- ▶ **Handikap imunokompetence**
- ▶ Samice vybírá samce s výraznými sekundárními pohlavními znaky, což indikuje kvalitu imunitního systému navzdory imunosupresi testosteronem
- ▶ exprese sekundárních pohlavních znaků je v kompromisu s imunitou, ale silní samci jsou pořád životaschopní a rezistentní k parazitaci

Příklady studii vztahu imunitní odpovědi a sexuální selekce

Table 3. Examples of studies of immune defence and sexual selection.

study question	organism	finding	references
Does testes size variation fit the expectations of the immuno-handicap hypothesis?	greenfinch (<i>Carduelis chloris</i>)	males with larger testes have higher parasite loads and brighter plumage (as expected from hypothesis)	Merila & Sheldon (1999)
Does testosterone reduce immune response?	house sparrow (<i>Passer domesticus</i>)	testosterone implants lead to dominance, higher ectoparasite loads and a larger status badge. Testosterone reduces (immuno-suppression) but also increases (status badge) success	Poiani <i>et al.</i> (2000)
Does testosterone reduce immune response?	wild and captive house finch males (<i>Carpodacus mexicanus</i>)	in captive males it increases infection by coccidia, but opposite relationship is observed in free-living males, perhaps owing to condition-dependence	Duckworth <i>et al.</i> (2001)
Does testosterone reduce immune response? (Over prolonged times?)	wild and captive dark-eyed junco males (<i>Junco hyemalis</i>)	long-lasting testosterone implant reduces antibody production in captive males, but cell-mediated immunity in free-living males	Casto <i>et al.</i> (2001)
Does sexual activity reduce immune response?	damselfly (<i>Matrona basilaris</i>)	encapsulation response is lower shortly after courtship and copulation activities	Siva-Jothy <i>et al.</i> (1998)
Does sexual activity reduce immune response?	fruitfly (<i>Drosophila melanogaster</i>)	males exposed to many females have lower antibacterial activity in haemolymph	McKean & Nunney (2001)
Does testosterone reduce immune response? (Over prolonged times?)	sand lizard (<i>Psammmodromus</i>)	long-lasting testosterone implant lowers immune haematological parameters and leads to higher tick loads and lower survival	Salvador <i>et al.</i> (1996)