

# Evoluční ekologie parazitů

# Co studuje?

1. **Evoluce charakterů** jedince, populace a společenstva
2. **Změna strategie** organismu od volně žijícího k parazitickému → změna biologie
3. Evoluce **schopnosti parazitů využívat** jednoho nebo více hostitelů
4. Evoluce **životních strategií** (life traits history) – vlivy selekce ze strany hostitele, prostředí, fylogeneze

# Co studuje? pokr.

5. Evoluce **virulence**, evoluce **strategii využívání hostitele**
6. **Speciace a diverzifikace parazitů**, koevoluce
7. **Hostitelská specifita parazitů** – fylogeneze, specializace, adaptace
8. **Populační ekologie parazitů** – příčiny a ekologické následky agregace, **dynamika populací parazitů** – vliv evoluce na populační procesy

# Co studuje? pokr.

9. **Struktura společenstev parazitů** – náhodná vs. organizovaná
10. **Interakce mezi parazity** – charakter interakcí, odpověď k mezidruhové kompetici, příčiny a důsledky, kompetice v ekologickém a evolučním čase
11. **Diverzita parazitů** – determinanty, biogeografické aspekty
12. **Imunoekologie a evoluce hostitelské imunity** – kompromis, imunita vs. parazitizmus, imunitní geny hostitele a parazity zprostředkovaná selekce, role parazitů v evoluci sexuální selekce hostitele



# Evolučně ekologický přístup

- ▶ **Ekologický** – asociace v krátkém časovém měřítku  
kdo komu škodí
- ▶ **Evoluční** – dlouhodobá asociace  
koevoluce parazit-hostitel  
evoluce imunitních složek

**Evoluční ekologie** – studium selektivních tlaků ze strany prostředí a evolučních odpovědí k nim

**Přírodní selekce** má vliv na vlastnosti jedince, na charakter populací a společenstev

**Hierarchické úrovně studia** – jedince, populace a společenstvo

# Parazitizmus z pohledu ekologického

- ▶ Vzájemný vztah, jeden získává výhodu, druhý je poškozen
- ▶ Určitá forma symbiózy (úzký bilaterální vztah), pro jeden druh prospěšný, pro jiný neprospěšný
- ▶ Široce rozšířený biologický jev, vysoká diverzita a velký počet nik



# Evoluční úspěšnost strategie parazitizmus

- ▶ Strategie vyhledávání hostitele
- ▶ Strategie vniknutí do hostitele a uchycení
- ▶ Adaptace vůči nepříznivému hostitelskému prostředí
- ▶ Schopnost uživit se
- ▶ Schopnost bránit se imunitnímu systému
- ▶ Schopnost reprodukce v hostiteli a schopnost disperze

# Parazit

- ▶ Žije po celý život nebo část svého života na těle nebo uvnitř těla jiného organismu (=hostitele), živí se na úkor hostitele
- ▶ užitek pro parazita ale negativní vliv pro hostitele
- ▶ konzument (kořistník) vs. kořist
- ▶ biotrofní organizmus

# Typický parazit

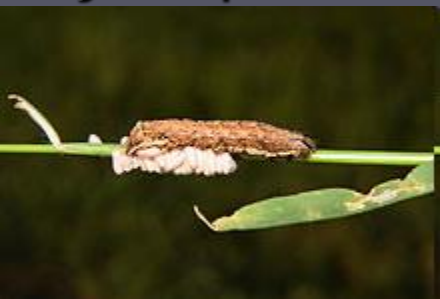
- ▶ Jeden hostitel, velice malé nebo žádné patologické projevy
- ▶ Hostitel přežívá
- ▶ Dle Anderson a May rozdělení této skupiny:
  - patogeny – modely na intenzitě nezávislé (mikroparaziti)
  - typičtí paraziti – modely na intenzitě závislé (makroparaziti)

!!! Troficky přenosný typický parazit nebo patogen – smrt hostitele nezbytná

# Parazitoid



- ▶ Jeden hostitel
- ▶ Způsobuje vždy smrt svého hostitele
- ▶ Parazitické larvy hmyzu Diptera (Tachinidae) a Hymenoptera (Chalcidoidea, Braconidae), fyziologické adaptace (endosymbiotické viry)
- ▶ Samička klade vajíčka do hostitele, vylíhlé larvy jsou parazitické





# Parazitický kastrátor

- ▶ Využívá energii hostitele určenou pro jeho reprodukci ve svůj prospěch
- ▶ Zabíjí hostitele s pohledu evolučního – blokuje reprodukci a snižuje fitness
- ▶ Parciální kastrátor – přechod mezi typickým parazitem a parazitickým kastrátorem



# Mikropredátor a vektor

- ▶ **Mikropredátor**
- ▶ Více hostitelů (více od jednoho druhu)
- ▶ Kořist nezabíjí
  
- ▶ **Vektor** – přenašeč nemocí
- ▶ Mouchy - mechanický přenos
- ▶ *Anopheles* přenáší malárii (*Plasmodium*)
- ▶ *Phlebotomus*, *Lutzomia* přenáší *Leishmania*
- ▶ Vši - tyfus
- ▶ Blechy - encefalitida a další nemoci
- ▶ Moucha tse-tse (*Glossina*) – spavá nemoc (*Trypanosoma*)





# Ekologické vymezení parazita

- ▶ Počet napadených obětí během života parazita
- ▶ Vliv parazita na biologickou zdatnost hostitele
- ▶ Vztah mezi intenzitou nákazy a mortalitou hostitele
- ▶ Výhodnost smrti hostitele pro parazita

# Ekologické vymezení parazita/kořistníka vliv závislý na počtu parazitů

Efekt na biologickou zdatnost	Počet obětí na 1 útočníka		
	Jedna oběť		Více obětí
	smrt nevýhodná	smrt výhodná	
Menší než 100%	typický parazit	troficky přenosný parazit	mikropredátor
100% (oběť má nulovou zdatnost)	parciální kastrátor	troficky přenosný kastrátor	sociální predátor

# Ekologické vymezení parazita/kořistníka vliv závislý na počtu útočníků

Efekt na biologickou zdatnost	Počet obětí na 1 útočníka		
	Jedna oběť		Více obětí
	smrt nevýhodná	smrt výhodná	
Menší než 100%	Monogenea <i>Ichthyophthirius</i>	metacerkárie digeneí	komár
100%	cysticerkoidy <i>Hymenolepis diminuta</i> Isopoda	plerocerkoid <i>Schistocephalus</i>	vlk

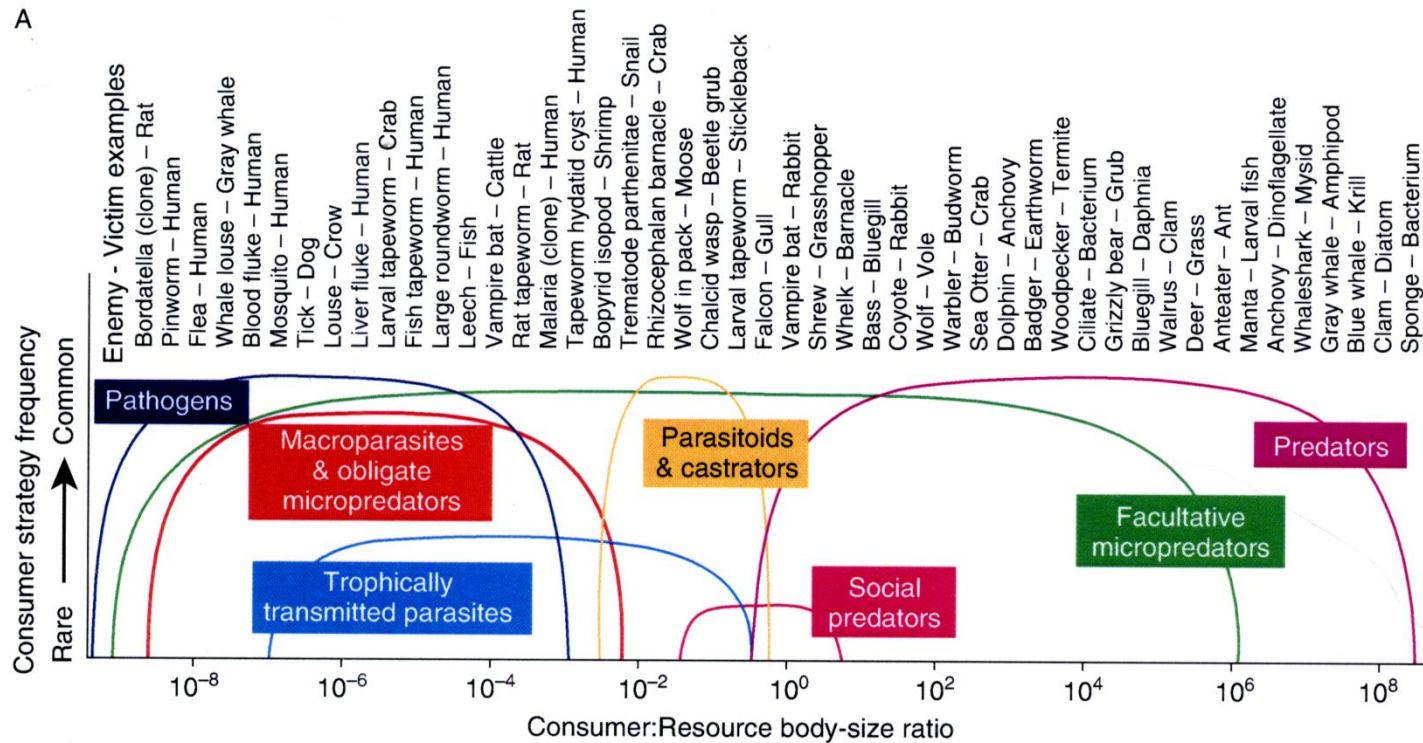
# Ekologické vymezení parazita/kořistníka vliv nezávislý na počtu útočníků

Efekt na biologickou zdatnost	Počet obětí na 1 útočníka		
	Jedna oběť		Více obětí
	smrt nevýhodná	smrt výhodná	
Menší než 100%	patogen	troficky přenosný patogen	herbivor
100%	parazitický kastrátor	parazitoid	predátor

# Ekologické vymezení parazita/kořistníka vliv nezávislý na počtu útočníků

Efekt na biologickou zdatnost	Počet obětí na 1 útočníka		
	Jedna oběť		Více obětí
	smrt nevýhodná	smrt výhodná	
Menší než 100%	<i>Giardia</i> , chřipkový virus	<i>Toxoplasma</i>	jelen
100%	<i>Sacculina</i>	lumek	vrabec

# Velikost parazita versus hostitele Frekvence strategie



# Klasifikace parazitů v ekologii

- ▶ **Mikroparazit vs. Makroparazit** (Andreson & May, 1979)
- ▶ **Mikroparaziti** – krátký generační čas, vysoká rychlost reprodukce, rozmnožování v hostiteli, nemají infekční stádia, onemocnění akutně – smrt' nebo uzdravení, navození imunity proti reinfekci
- ▶ **Makroparaziti** – delší generační čas, rozmnožování mimo hostitele, v hostiteli vývoj a růst, produkují infekční stádia, imunitní odpověď hostitele (relativně krátká) závisí na počtu parazitů, nevýznamná mortalita, častá reinfekce



# Klasifikace parazitů v ekologii

- ▶ Mikroparazit vs. Makroparazit
- ▶ Velikost parazita není určujícím kritériem
- ▶ Mikroparazit – bakterie, houby, prvoci
- ▶ Makroparazit – helminti, členovci
  
- ▶ Mšice, larvy motolic v plžích – mikroparazit
- ▶ *Ichthyophthirius*, *Eimeria tenela*, nekrotrofné houby - makroparazit

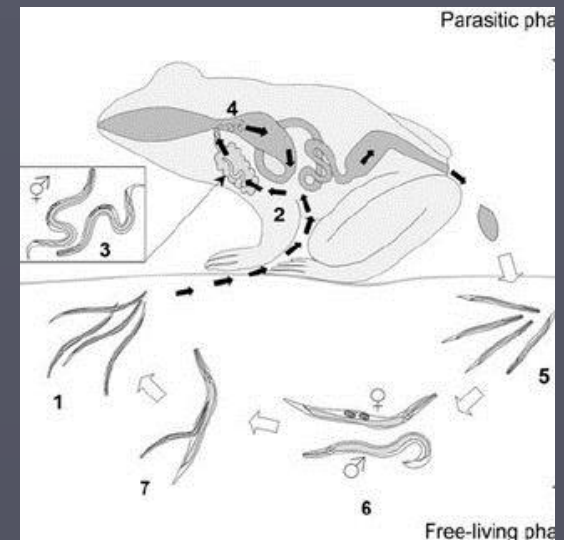


# Klasifikace parazitů v ekologii

- ▶ Zooparazit vs. Fytoparazit
- ▶ Ektoparazit vs. Endoparazit
- ▶ Podle místa lokalizace endoparazity:
  - Střevní *Entamoeba histolytica*, Trematoda, Cestoda
  - Krevní v plazme (*Trypanosoma*), v krvinkách (*Plasmodium*)
  - Tkáňoví intracelulární (*Toxoplasma gondii*, *Leishmania*)  
epicelulární (*Giardia intestinalis*)  
intercelulární (*Myxosporidia*)
  - Kavitární (*Entamoeba gingivalis*, *Trichomonas vaginalis*)
- ▶ Ektopická lokalizace: *Paragonimus westermani*, *Fasciola hepatica* v mozgu

# Klasifikace parazitů v ekologii

- ▶ Podle vazby na hostitele
  - obligátní** (Monogenea, Digenea, Cestoda)
  - fakultativní** (nematoda *Micronema*)
  - hyperparazit** – *Udonella* na parazitických korýších
- ▶ Podle časového úseku parazitace
  - permanentní** (*Plasmodium*, *Entamoeba*)
  - temporální** (*Argulus*, *Ixodes*)
  - periodický parazitismus**
    - stadijní (glochidie mlžů, larvy Diptera)
    - generační (*Rabdias bufonis*)



# Klasifikace parazitů v ekologii

## ► Podle typu životního cyklu

**monoxénní** (stenoxénní) – životní cyklus s jedním hostitelem  
(Monogenea)

**heteroxénní** (euryxénní) – životní cyklus s více hostiteli  
(Digenea, Cestoda)

## ► Podle způsobu výživy

**monofágní** (stenofágní) – potrava na jednom hostiteli  
(*Eudiplozoon nipponicum*) (striktně-specifický, druhově specifický)

**polyfágní** (euryfágní) – potrava na více druzích hostitelů  
(*Trichinella spiralis*, *Posthodiplostomum cuticola*)

# Klasifikace parazitů podle způsobu výživy

- ▶ **Hostitelská specifita** = spektrum hostitelů (mezihostitelů a definitivních hostitelů)
- ▶ **Hostitelsky specifictí parazité (monofágní, specialisti)** – *Taenia solium*, *Schistosoma haematobium* – DH člověk
- ▶ **Široké spektrum hostitelů (polyfágní, generalista)** – *Trichinella spiralis* – definitivní hostitel teplokrevní obratlovec
- ▶ Paraziti se složitými vývojovými cykly – rozdílná specifčnost na úrovni MH a DH

# Klasifikace hostitelů

- ▶ **Definitivní hostitel** – hostitel, v němž parazit pohlavně dospívá a produkuje vajíčka nebo larvy
- ▶ **Mezihostitel** – nezbytný pro vývoj larválních stádií parazita, invazní stádium → definitivní hostitel  
jeden – více mezihostitelů (motolice, tasemnice)  
člověk jako mezihostitel (*Echinococcus*, *Taenia solium*)

# Klasifikace hostitelů

## ► Parantenický (transportní) hostitel

parazit se nevyvíjí  
přežívá a udržuje si schopnost invaze  
není nezbytný pro dokončení vývojového cyklu parazita  
důležitý zdroj nákazy pro MH nebo DH  
př. měkkýši pro larvy hlístic s vývojem v krátkodobě  
žijících korýších

## ► Rezervoárový hostitel

= zdroj nákazy parazita pro ekosystém

- parazit přežívá i v podmínkách nevhodných pro běžného  
hostitele

Př. Potkani a šelmy pro *Trichinella*, *Schistosoma japonicum*

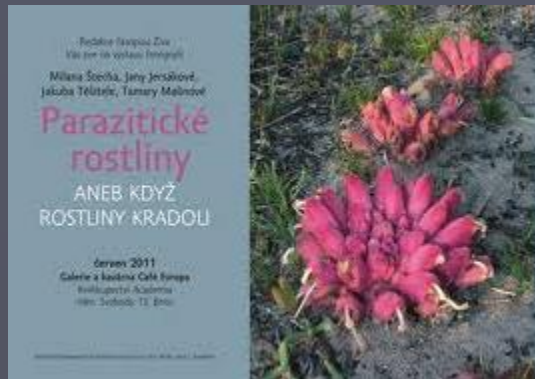
- vajíčka do prostředí, zdroj nákazy pro člověka

- epidemiologický význam



# Parazitizmus trocha jinak – parazitické rostliny

- ▶ 1% krytosemenných rostlin (3000 druhů)
- ▶ Přítomnost chlorofylu – hemiparazity, nepřítomnost chlorofylu – holoparazity
- ▶ Podle místa připojení na hostitele – kořenové a stonkové
- ▶ Spojení s cévním systémem hostitele = haustorium
- ▶ PŘ. Kozmopolitně rozšířen *Viscum* (jmelí)



# Parazitizmus trocha jinak – parazitické rostliny

## Průběh infekce

- 1) vytváření apresoria (orgán sloužící k mechanickému porušení buněčných stěn)
- 2) růst haustorií (tenká vlákna), která mohou vyvíjet značný tlak na buněčnou stěnu
- 3) průnik přes buněčnou stěnu až k membráně
- 4) rozvětvování bez porušení membrány



Ochmet evropský  
Hostitel: dub



podbělek šupinatý  
Hostitel: dřeviny (kořeny)



Zárza (několik druhů)  
Hostitel: bobovité, hluchavkovité  
slunečnice, konopí



# Parazitizmus trocha jinak – hnízdní parazitizmus

- ▶ U ptáků
- ▶ Vnitrodruhový (kachny, pěvci)
- ▶ Mezidruhový (kukačky...)
- ▶ Kukačka obecná – 100 druhů pěvců jako hostiteli, vejce menší, barevně podobná hostiteli, silná skořápka, kratší doba inkubace



Vlhovci (Icteridae)

# Parazitizmus trocha jinak – hnízdní a sociální parazitizmus u hmyzu

- ▶ Hnízdní parazitizmus u blanokřídlých
- ▶ Sociální parazitizmus u mravenců



- dočasný sociální parazitizmus – nová královna zabije hostitelskou královnu
- otrokářství – využití mravenčí dělnice volně žijících druhu
- stálý parazitizmus bez otrokářství – parazitický druh využívá organizaci hostit. hnízda, produkuje sexuální kastu



*Polyergus breviceps*

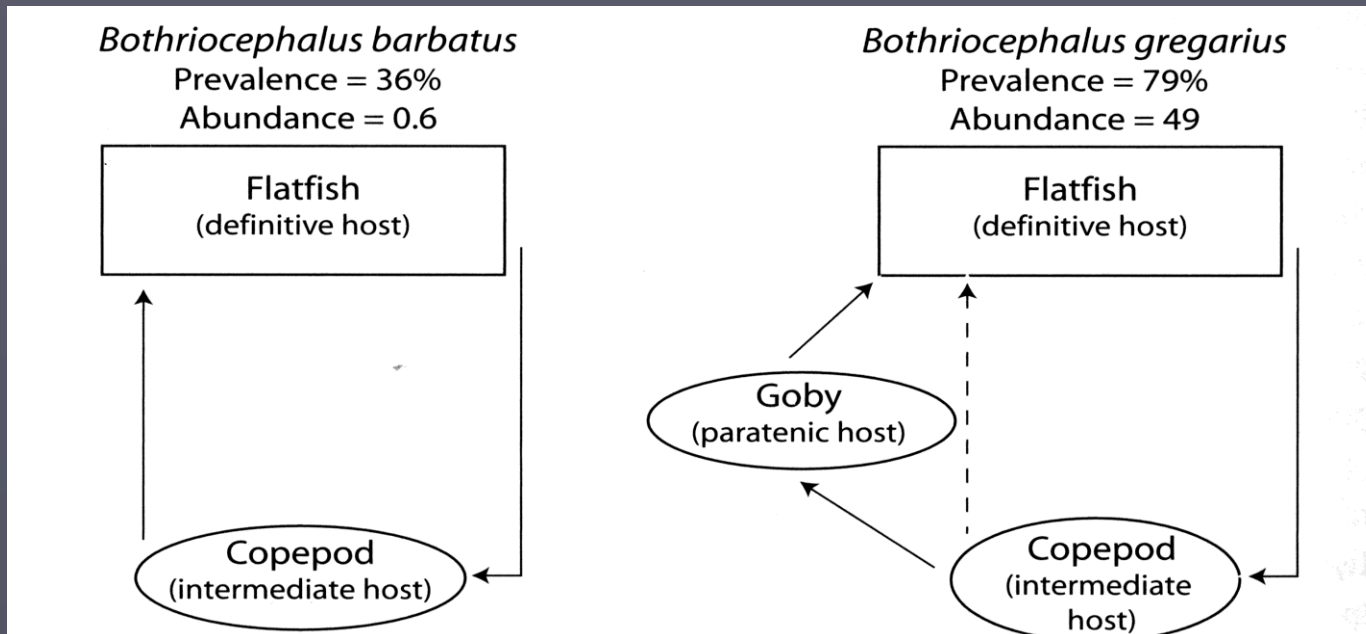
Hostitel: *Formica argentea*

# Vznik parazitizmu

- ▶ Nezávisle u různých skupin organizmů - vícenásobní původ
- ▶ Reverzibilita přechodu k parazitizmu (ne u všech)
- ▶ Vzniká na základě jedinečných preadaptací a historických událostí
- ▶ Přechod k parazitizmu musí být výhodný – zvýšení fitness

# Evoluce parazitizmu

složitosť vývojového cyklu zvyšuje fitness parazita



Př. Dva sympatrické druhy parazitů

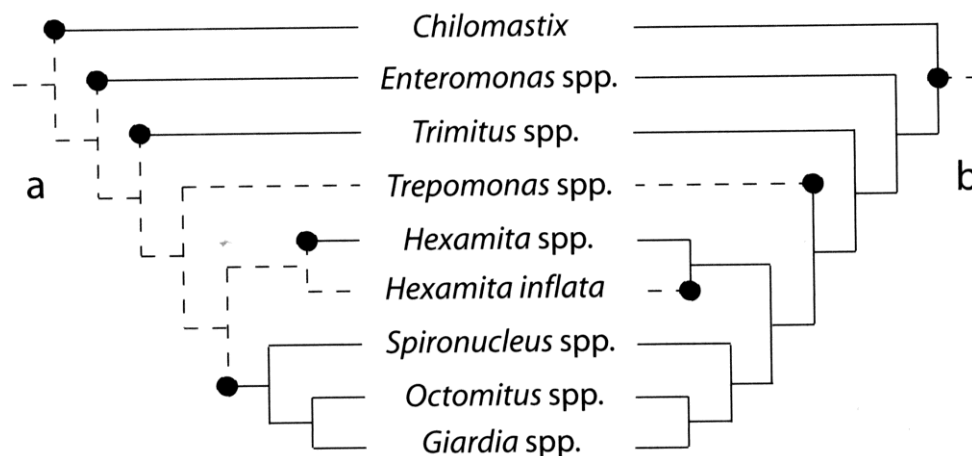
# Vznik parazitizmu

- ▶ v rámci Metazoa nejméně 50×
- ▶ 1. Volně žijící skupina → část vytvoří parazitickou linii (př. Heteroptera – 2 linie přešly k parazitizmu, Isopoda, Amphipoda, Copepoda, Nematoda – 4 krát přechod k parazitizmu)
- ▶ 2. Diverzifikace a evoluce parazitické skupiny – odštěpení skupiny a změna strategie (př. Digenea + Monogenea + Cestoda = jedna monofyletická skupina, Acanthocephala)

# Evolve parazitizmu

## ► Dva evoluční scénáře u protist Diplomonadida

Origins | 13



**Figure 2.1** Two scenarios for the evolution of parasitism in the protist taxon Diplomonadida. Free-living lineages are indicated by broken lines, parasitic lineages by solid lines; black circles illustrate the proposed transitions between lifestyles. The phylogeny is based on the analysis of twenty-three ultrastructural characters; *Chilomastix* is the outgroup. In scenario (a), the ancestor was free living, and parasitism arose on five separate occasions. In scenario (b), parasitism was the ancestral state in the Diplomonadida, and there were two reversals to a free-living lifestyle. (Modified from Siddall et al. 1993)



# Evolve parazitizmu

- ▶ **Regresní evolve** → nižší strukturní komplexita = zjednodušení
- ▶ **Morfologie** – ztráta některých orgánů  
redukce některých orgánů (sakulinizace) - pohybová, nervová, smyslová soustava  
výjimečně složité orgány: *Aspidogastrea Lobatostoma manteri*, *Monogenea Polystomoides malayi*  
larva 8000 a dospělec 20.000-40.000 senzoričkých receptorů
- ▶ **Redukce velikosti genomu** (nepoužívané části)  
někdy paraziti velký genom

# Evolutione parazitizmu



## ► Zmenšování velikosti těla

závislost na velikosti těla hostitele = Harrisonovo pravidlo

12 m didymozoidní trematod u *Mola mola*

40 m *Tetragonoporus calyptocephalus* u kytovců

*Schistocephalus solidus* až 2x těžší než rybí hostitel

## ► Optimální virulence

evoluce směrem k optimální virulenci (závisí na způsobu přenosu, dostupnosti hostitele...) - maximalizuje fekunditu v průběhu života parazita



# Evoluce fekundity parazitů

## ► vysoká fekundita

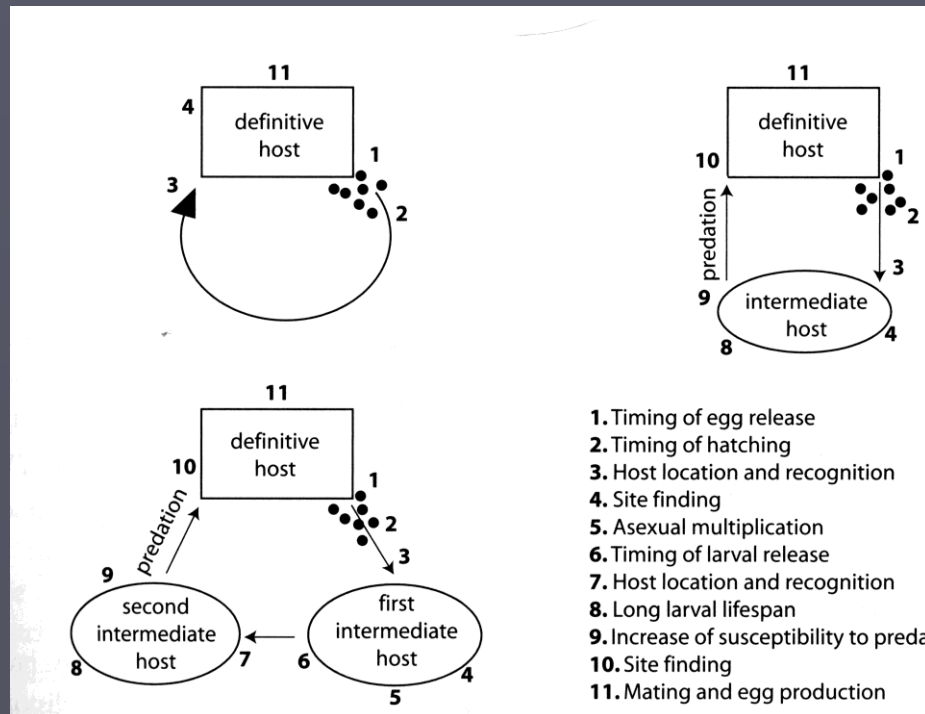
	Počet vajíček v průběhu života jedince	Multiplikace larválních stádií
Turbellaria (volně-žijící)	10	1
Monogenea (ektoparaziti)	1000	1
Digenea (endoparaziti)	10 miliónů	$\geq 1000$
Cestoda (endoparaziti)	10 miliónů	1-1000

- někteří paraziti mají chování, které nevyžaduje vysokou fekunditu (modifikace chování hostitele)

# Evoluce parazitizmu

## ► Evoluce vývojového cyklu

volně žijící → parazitický způsob života – jednoduchý vývojový cyklus a pohlavní reprodukce → nepřímý vývojový cyklus – pohlavní plus nepohlavní reprodukce, změny fenotypů, hermafroditismus, partenogeneze



# Evoluce parazitizmu: zvyšování komplexnosti vývojového cyklu

## ► 2 cesty změny

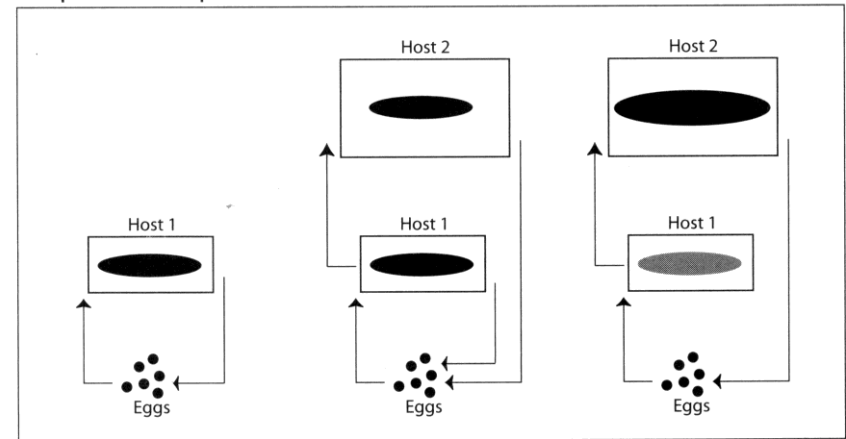
Vzestupné začlenění

„upward incorporation“

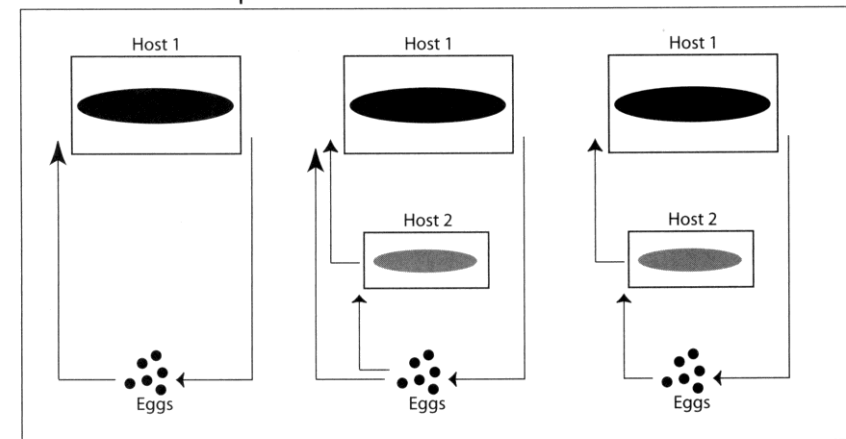
Sestupné začlenění

„downward incorporation“

a. Upward incorporation



b. Downward incorporation

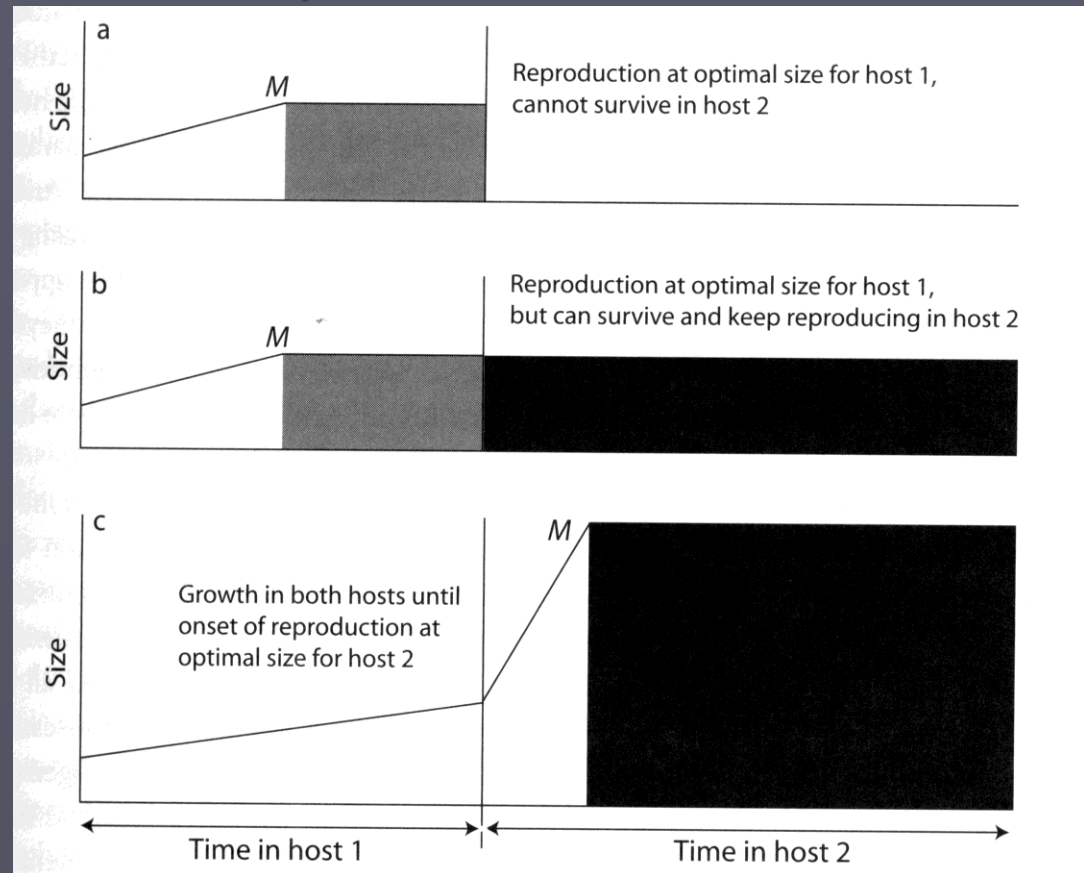


# Evoluce parazitizmu: zvyšování komplexnosti vývojového cyklu

- Přežívání a růst v novém hostiteli generuje selekci pro posunutí pohlavní zralosti a reprodukce

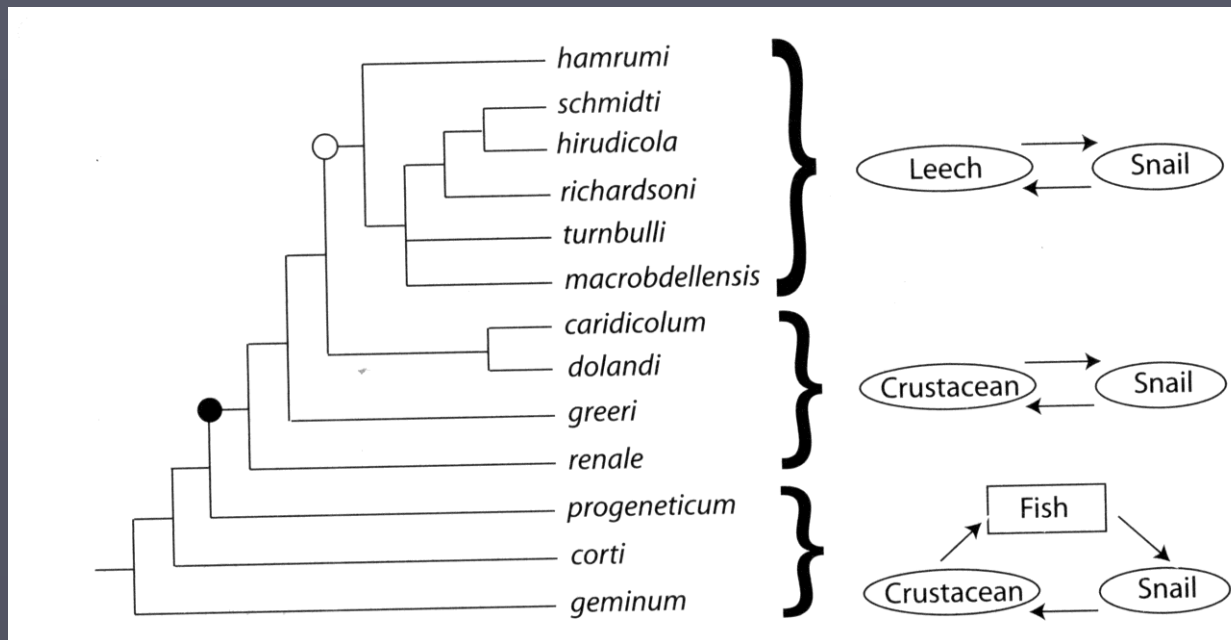
Vzestupné začlenění nového hostitele

M – pohlavní zralost



# Evolve parazitizmu: zkracování vývojového cyklu

- ▶ Výhodné za určitých podmínek
- ▶ PŘ. *Sanguinicolidae*, *Spirorchidae* a *Schistosomatidae* + mnoho dalších



PŘ. Trematoda rodu *Alloglossidium*

# Evolve parazitizmu: zkracování vývojového cyklu digeneí

- ▶ Tříhostitelský → dvouhostitelský nebo jednohostitelský (několik cest)

