

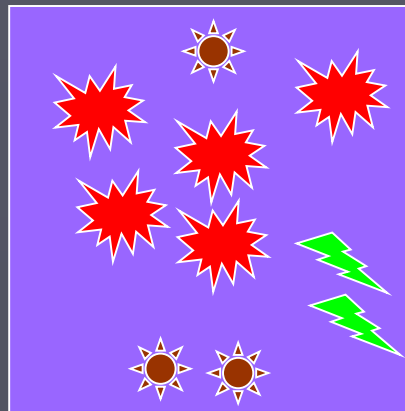
Distribuce parazitů

Populace parazitů

- ▶ **Populace** – skupina jedinců určitého druhu v daném čase na daném prostoru
- ▶ **Charakteristiky populace**
 - ▶ natalita
 - ▶ mortalita
 - ▶ věková struktura
 - ▶ reprodukční kapacita
 - ▶ disperze
 - ▶ růst
 - ▶ denzita

Infrapopulace parazitů

- ▶ soubor všech jedinců jednoho druhu parazita na/v jednom hostitelském jedinci
- ▶ Krátkověkost infrapopulace - limitována délkou života hostitelského jedince
- ▶ Individuální hostitel – jedna a více infrapopulací různých parazitických druhů

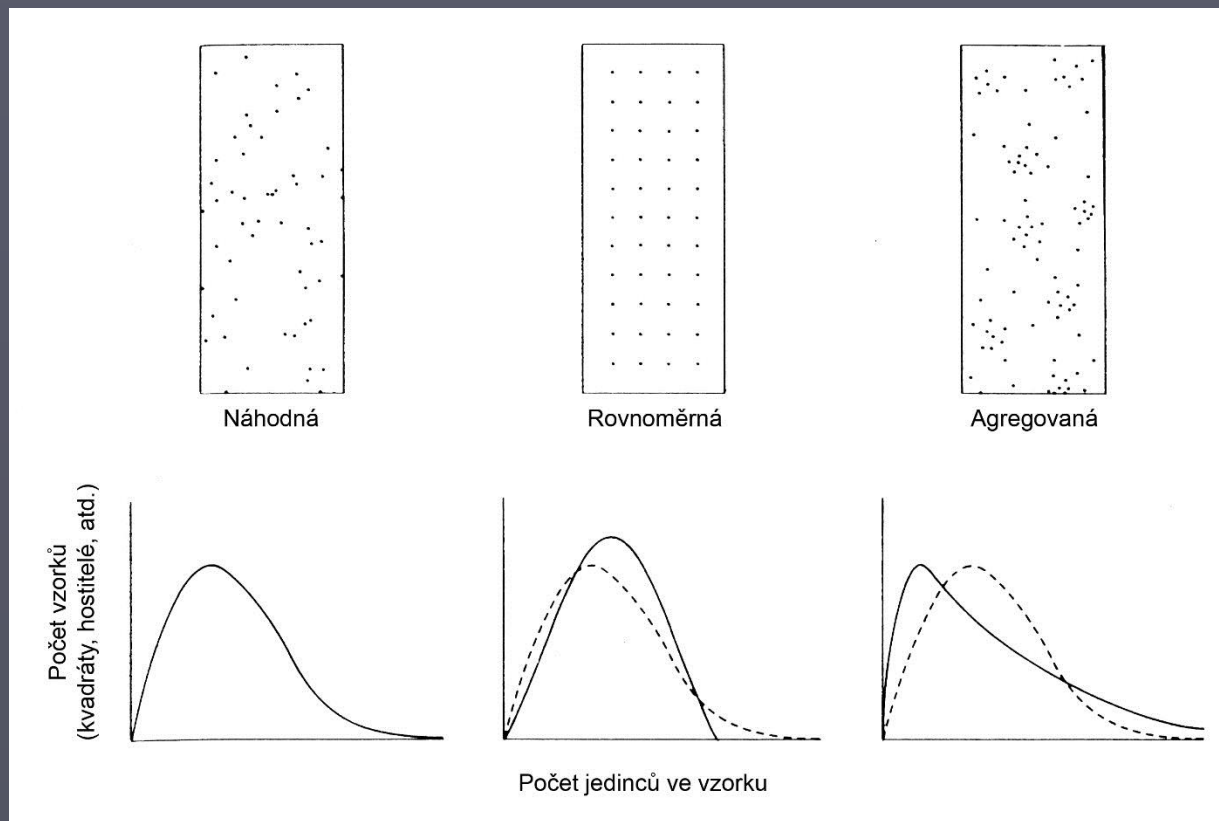


Hostitel



Distribuce parazitů

- Distribuce parazitů v populaci hostitele
 - rozložení četnosti tj. frekvenční distribuce



Rozptyl = průměr

Poissonovo rozložení

Rozptyl < průměr

Pozitivní binomická funkce

Rozptyl > průměr

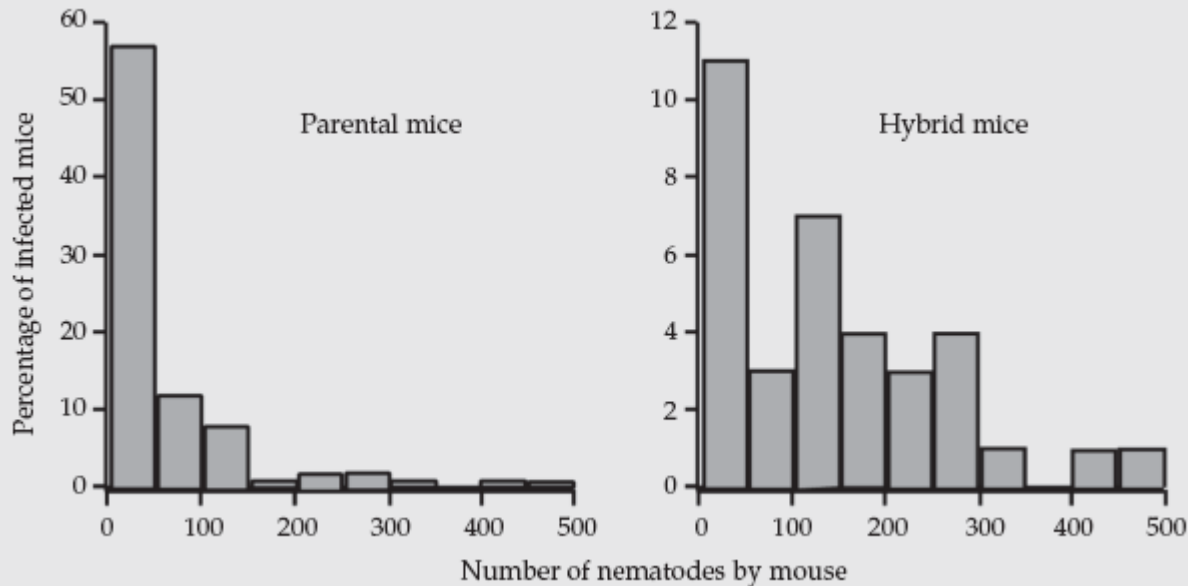
Negativní binomická funkce

Agregace parazitů

- ▶ Hostitelé = složky vhodného habitatu v nehostinném prostředí
- ▶ Některé složky obsahují více parazitů než je průměr, jiné méně
- ▶ Tendence k agregaci: hlavní charakteristika infekce parazitů
- ▶ Distribuce parazitů v čase není statická
- ▶ Nedá se vyjádřit jedním měřením
- ▶ Na více úrovních: jedinec (v rámci populace), na úrovni mikrohabitatu (v rámci hostitele)

Agregace parazitů

- ▶ Většina hostitelů má malou četnost parazitů nebo není parazitována vůbec, málo hostitelů má vysoký počet parazitů



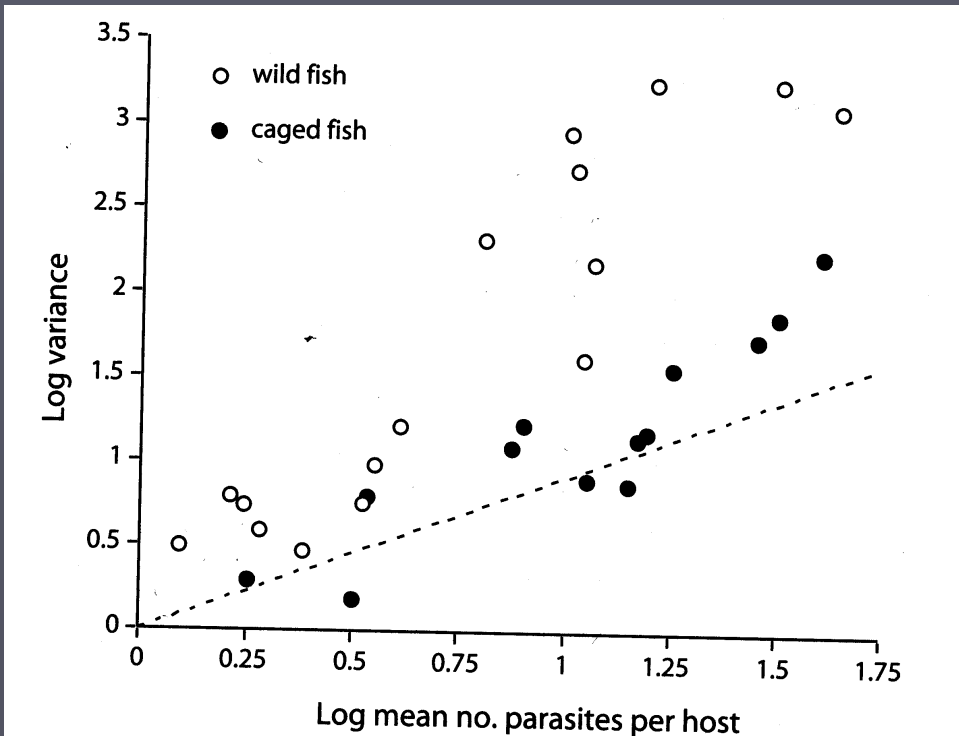
Distribuce počtu nematodů (*Aspicularis tetraptera* and *Syphacia obvelata*) na rodičovských myši (*Mus musculus* a *Mus domesticus*) a jejich hybridy. Podle Moulia et al. (1991).

Příčiny agregace

- ▶ Časová a prostorová heterogenita expozice hostitelů
- ▶ Vnitrodruhová variabilita hostitele – imunitní odpověď, velikost, věk, pohlaví, fyziologie nebo chování hostitele, geneticky fixované rozdíly ve vnímavosti k parazitům
- ▶ Výsledek kombinace více faktorů
- ▶ Variabilní v různých hostitelsko-parazitických systémech → stupeň agregace závislý na vlastnostech parazitů a hostitelů

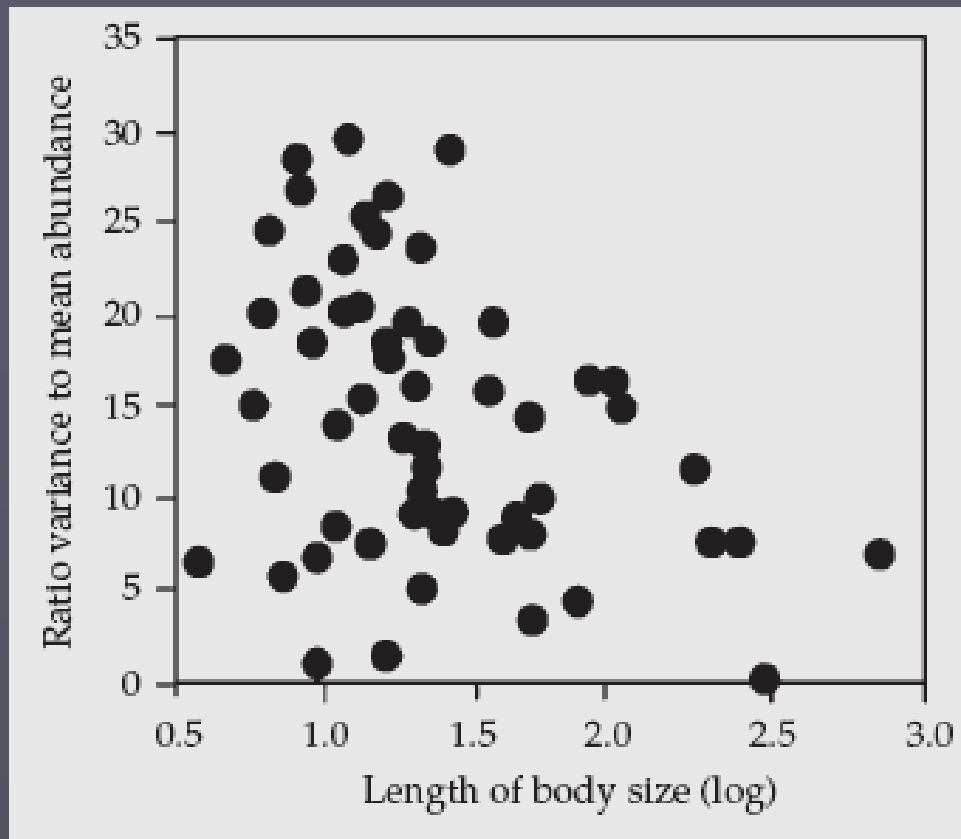
Příčiny agregace: heterogenita v expozici hostitele

- PŘ. Karvonen et al. (2004) – heterogenita v expozici hostitele metacerkáriím *Diplostomum spatheceum* (Trematoda) u *Oncorhynchus mykiss* (pstruh duhový) směřuje k agregaci



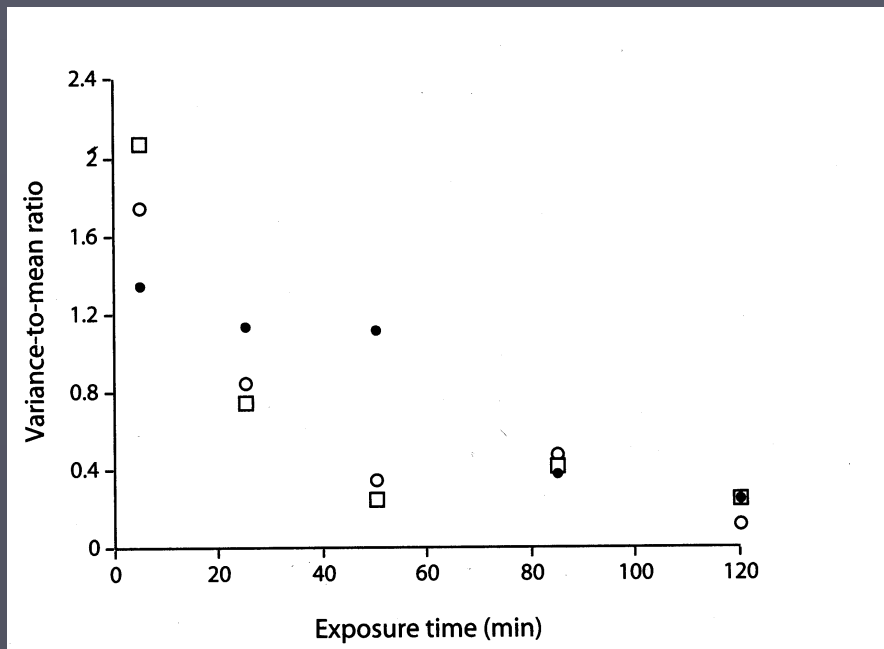
Příčiny agregace: velikost parazita

Př. Poulin & Morand (2000) 59 druhů gastrointestinálních nematod u savců



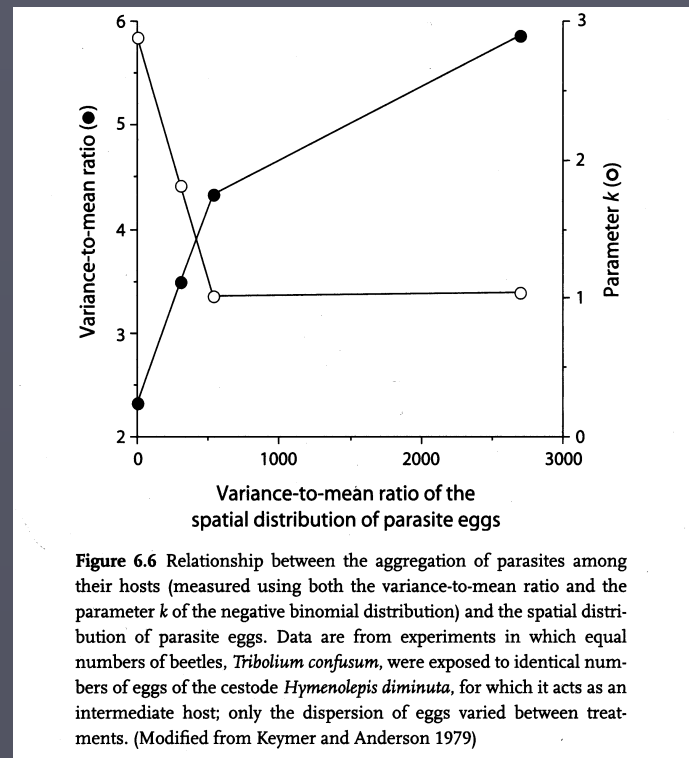
Příčiny agregace: čas expozice

- ▶ Př. Experimentální infekce ektoparazitem (*Argulus foliaceus*) u *Oncorhynchus mykiss*
 - stejná infekční dávka, různá doba expozice
 - rozdíly v expozici hostitele mohou generovat agregovanou distribuci



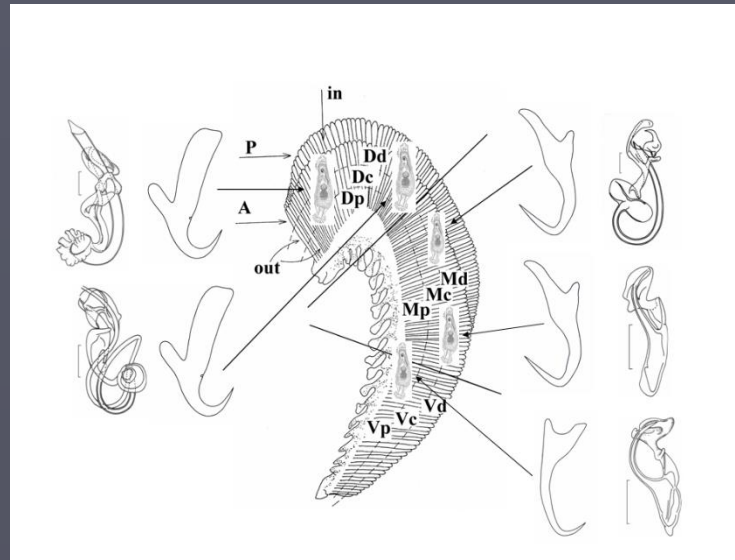
Příčiny agregace: různorodá distribuce parazita v čase a prostoru

- ▶ PŘ. Keymer & Anderson (1979)
experiment – agregovaná distribuce infekčních stádií v prostoru vede k agregované distribuci parazitů v populaci hostitele



Následky agregace

- ▶ Výhody agregace pro parazita
- ▶ Setkávání jedinců za účelem reprodukce, hypotéze „mating rendez-vous“ – v případě nízkých populačních hustot (Monogenea)



- ▶ Faktor usnadňující druhovou koexistenci (agregace na úrovni vnitrodruhové a mezidruhové)

Následky agregace

- ▶ „crowding effect“ (Read, 1951)
 - ve velkých infrapopulacích
 - silná agregace by mohla snižovat fitness parazitů
 - vyšší počet parazitů u hostitele = menší průměrná velikost parazitů (př. Cestoda)
 - růst a fekundita na hustotě závislé (mnoho druhů parazitů)

Následky agregace

- Populace dospělých parazitů u definitivního hostitele – více malých jedinců s nízkou fekunditou, několik velkých jedinců s vysokou fekunditou (? nadřazené genotypy parazitů)

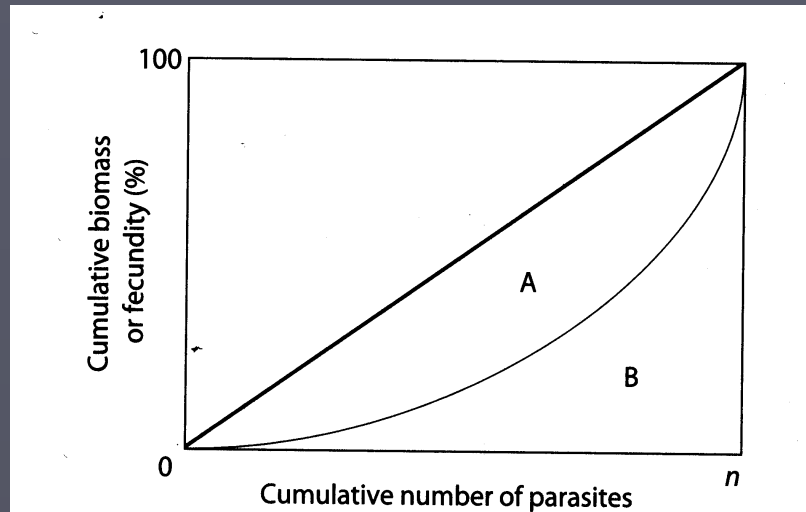
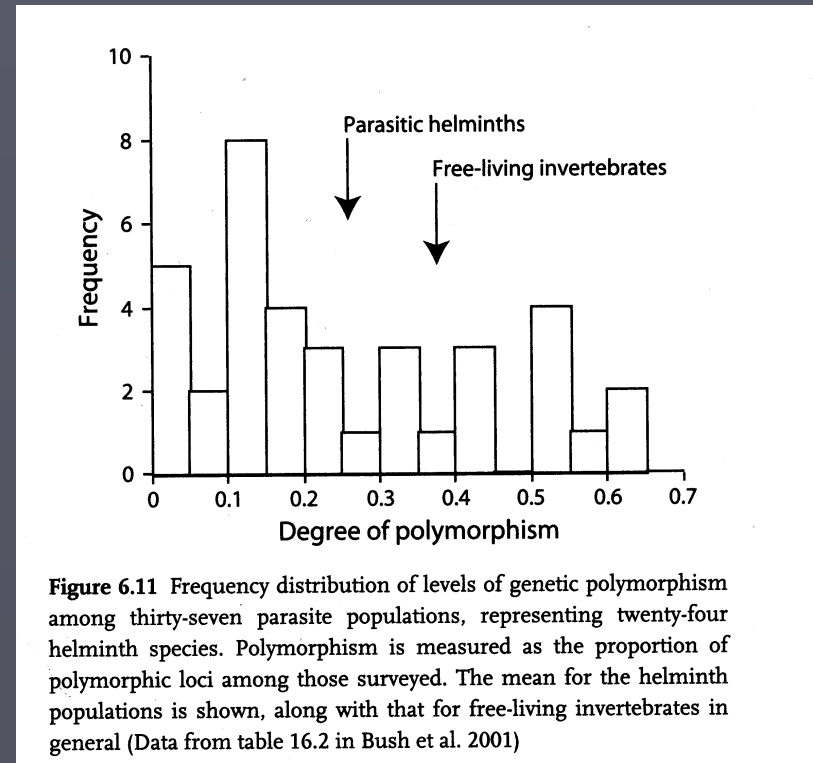


Figure 6.10 The Gini coefficient used to quantify inequalities among parasites in size or egg production is simply the relative discrepancy between the observed distribution of biomass or fecundity among parasites (curve) and their hypothetical uniform distribution (straight line). It can be quantified as the ratio of area A to area (A + B). The cumulative biomass or fecundity is plotted against the cumulative number of parasite individuals, with parasites ranked from the smallest or least fecund to the largest or most fecund prior to being summed up. (From Dobson 1986)

Následky agregace: genetická diverzita v populaci parazitů

- ▶ Impakt na genetickou variabilitu parazitických populací - redukce
- ▶ Příklad. Genetická variabilita helmintů je nižší než u volně žijících bezobratlých
- ▶ Heterozygotnost
 - 0.07 paraziti
 - 0.11 volně žijící bezobratlí



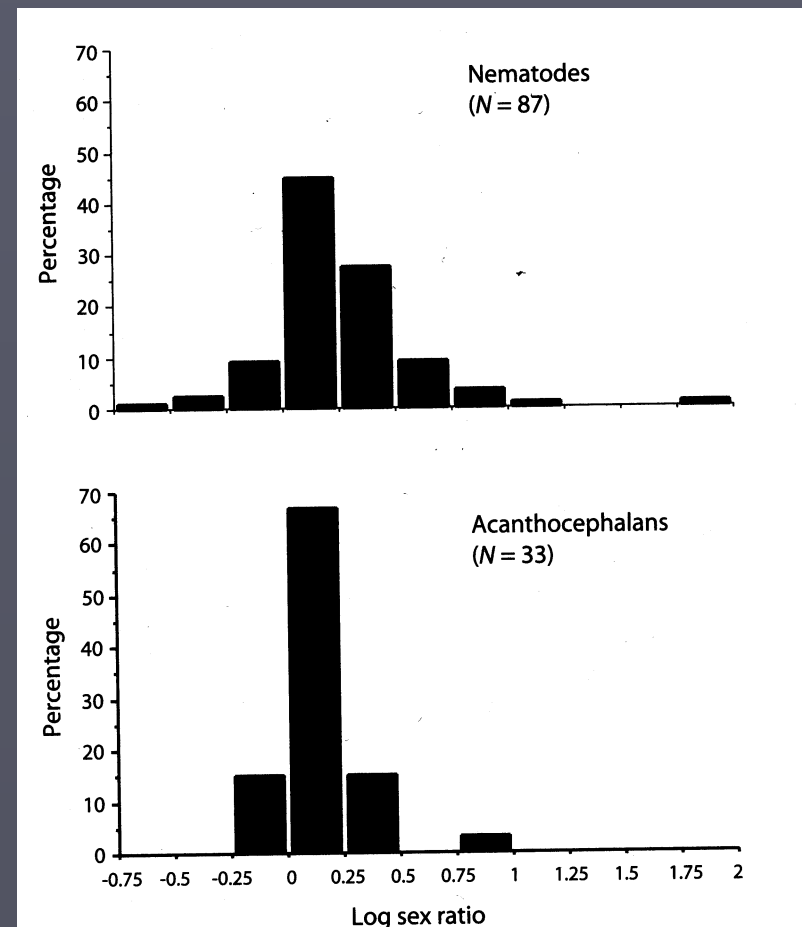
Následky agregace: genetická diverzita parazitů

Rozšiřování vzácných alel – vajíčka produkované ze stejného dospělého jsou geneticky více podobné než vajíčka různých dospělců

Cornel et al. (2003) model šíření vzácných recesivních alel prospěšných alel pro trichostrogylidní Nematoda přežvýkavců (tj. agregace je spojená s určitým stupněm inbreedingu)

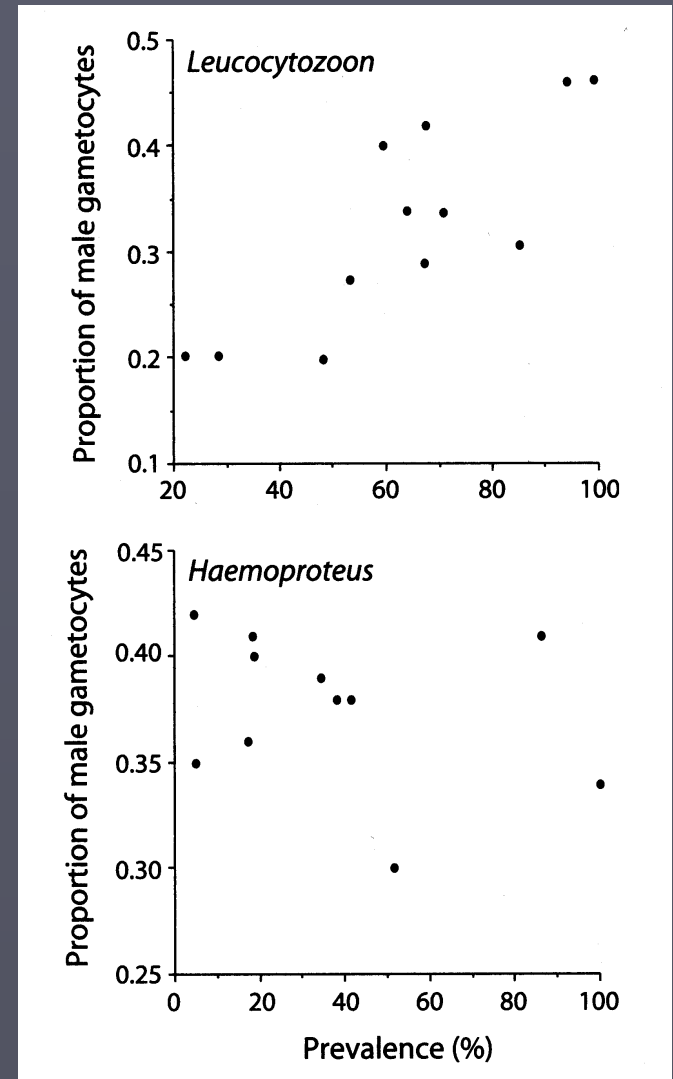
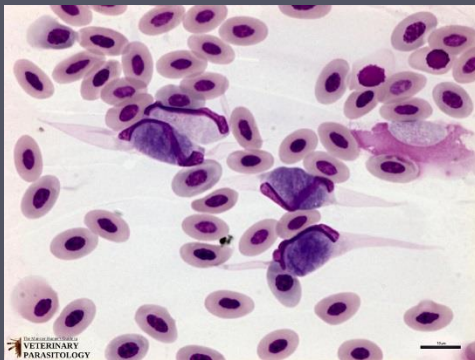
Následky agregace: posun poměru pohlaví

- ▶ Vliv na poměr pohlaví („sex ratio“)
- ▶ PŘ. U adultů polygammích
Nematoda a Acanthocephala
ve prospěch samic
- ▶ Výsledek rozdílné mortality
(samice žijí déle)



Následky agregace: posun poměru pohlaví

- ▶ Apicomplexa - ve prospěch samic
 - sexuální stádia = gametocyty,
 - u některých zástupců *Plasmodium*,
výrazný u *Toxoplasma*
 - inbreeding – selekce pro nízkou
produkcí samčích gametocytů
 - Apicomplexa u ptáků
 - ne vždy posun poměru pohlaví



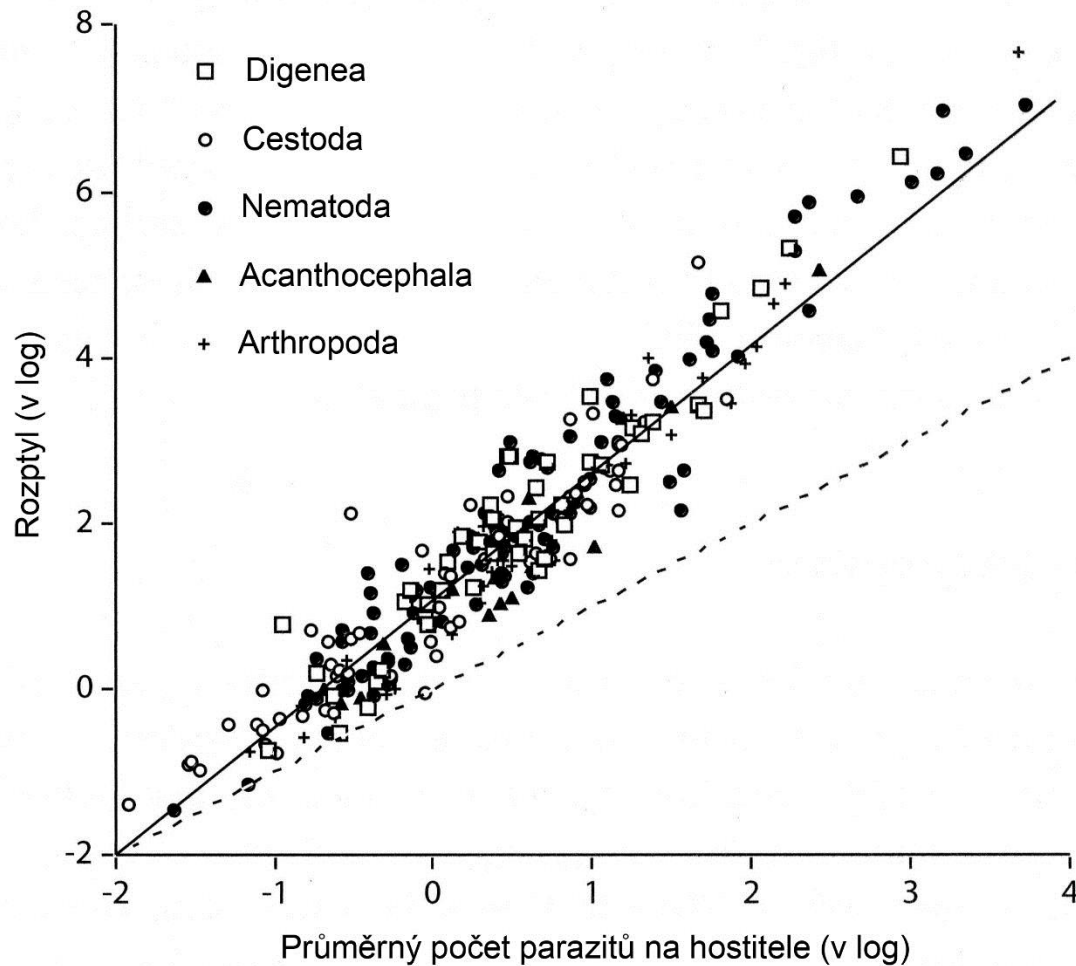
Kvantifikace agregace

- ▶ Poměr rozptylu a průměru „variance to mean ratio“
- ▶ Parametr k negativní binomické distribuce
- ▶ Index diskrepance (D)
- ▶ Taylorovo pravidlo

Poměr rozptylu a průměru

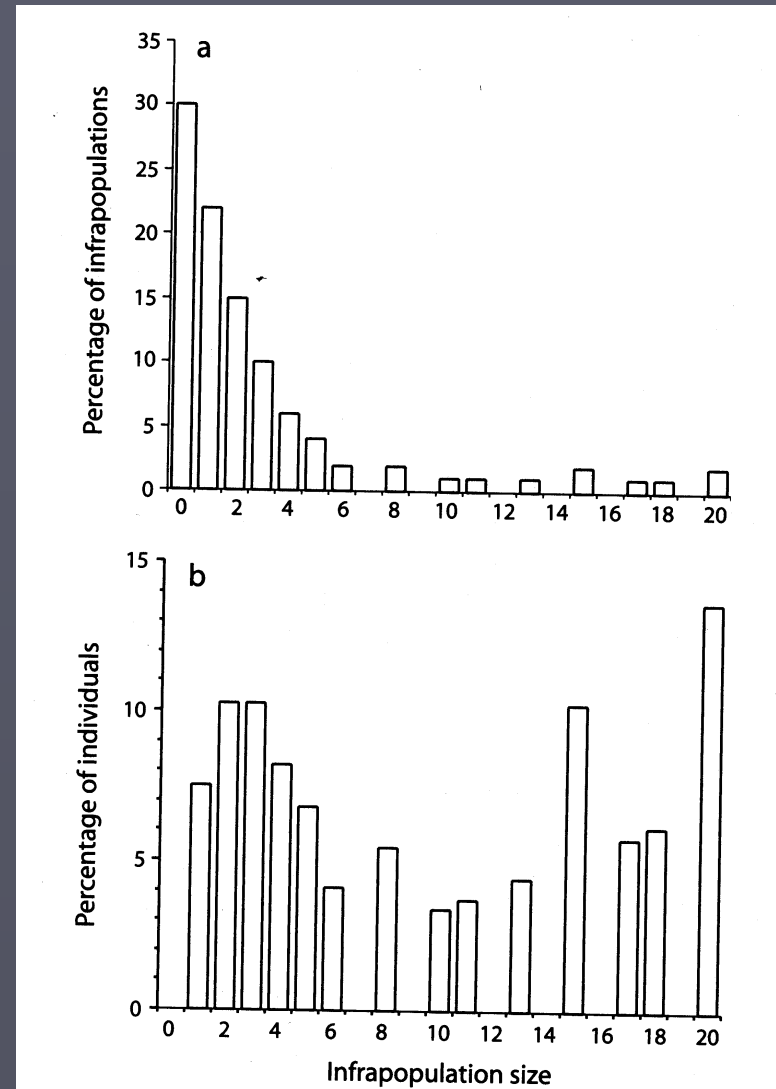
- ▶ Nejjednodušší a nejvíce používaný
- ▶ Poměr rozptylu a průměrného počtu parazitu na hostitele
- ▶ Rozptyl – míra matematické variability uvnitř populace
 - $\text{Var}(M)/M = 1$ náhodná distribuce
 - $\text{Var}(M)/M < 1$ rovnoměrná „under-dispersed“
 - $\text{Var}(M)/M > 1$ agregovaná „over-dispersed“
- ▶ Zvyšující hodnota koeficientu = zvyšování míry agregace
- ▶ Kvantifikuje variabilitu v intenzitě infekce mezi hostiteli nebo variabilitu ve velikosti parazitických infrapopulací

Agregace mnohobuněčných parazitů



Poměr rozptylu a průměru jako ukazatel agregace

- Nevhodný z pohledu frekvenční distribuce parazitů mezi infrapopulacemi různé velikosti



Parametr negativní binomické distribuce

- ▶ Definovaný pomocí průměrné abundance (M) a parametru disperze (k)

- ▶ Negativní binomická distribuce

$$s^2 = M + M^2/k$$

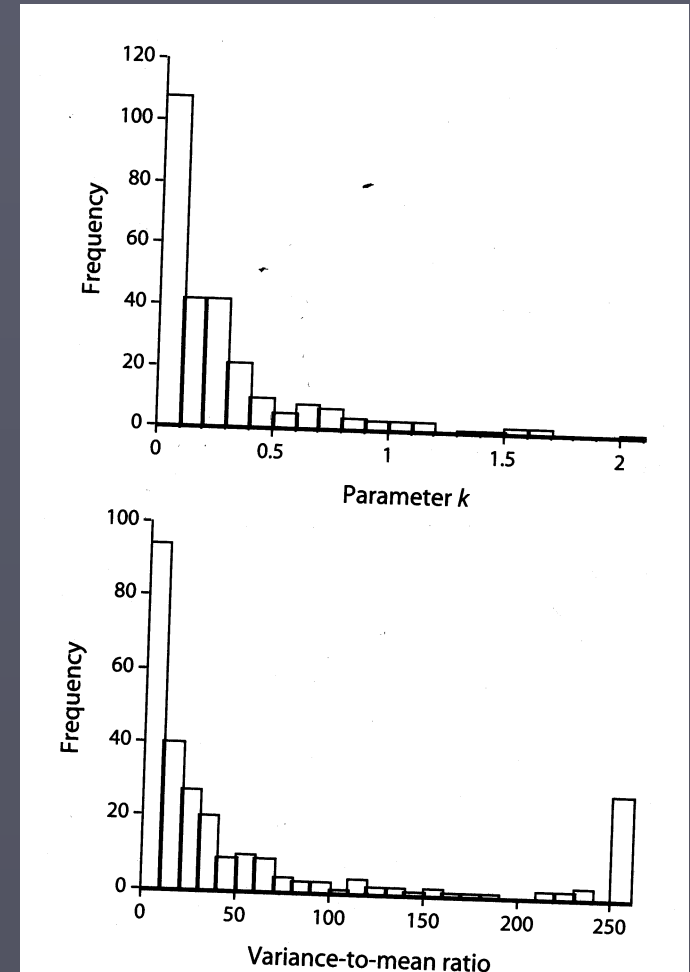
Při negativním binomickém rozložení

$$k = M^2 / (s^2 - M)$$

- ▶ $k \rightarrow 0$ agregace se zvyšuje, k vysoké (>20) náhodná (Poissonova) distribuce

Srovnání frekvenční distribuce parazitů vyjádřené pomocí různých indexů agregace

- ▶ (1) na základě parametru k
- ▶ (2) poměru variance a průměru
Př. 269 populací mnohobuněčných parazitů u obratlovců



Index diskrepance

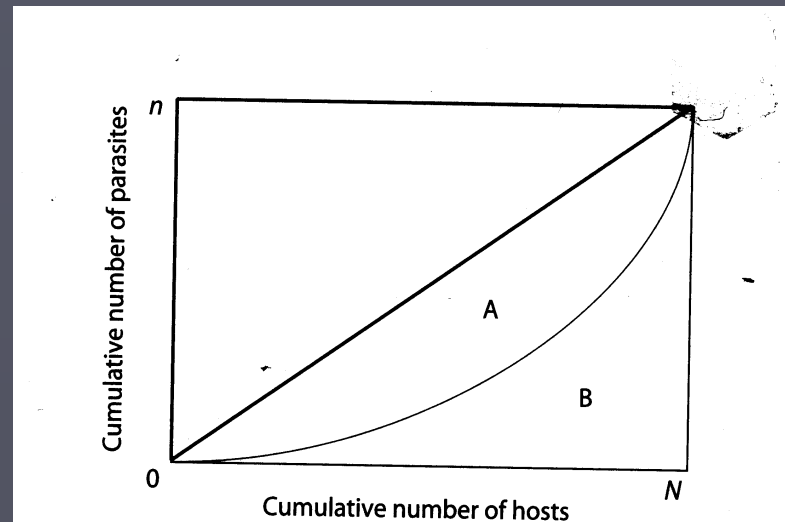
- ▶ Poulin (1993)
- ▶ Kvantifikuje agregaci jako odchylku mezi pozorovanou distribucí a hypotetickou distribucí parazitů, kdy jsou všichni hostitelé využíváni stejně a všichni paraziti se vyskytují v infrapopulacích podobné velikosti

$$D = 1 - \frac{2 \sum_{i=1}^n \left(\sum_{j=1}^i x_j \right)}{xn(n+1)}$$

x je počet parazitů na hostiteli j (hostitelé jsou seřazeni dle pořadí od nejméně infikovaného tj. $j = 1$ k nejvíce infikovanému) a n je počet hostitelů ve vzorku.

Index diskrepance

- ▶ Kumulativní počet jedinců parazita vs. kumulativní počet jedinců hostitele, hostitelé seřazeny od nejméně po nejvíce infikovaných
- ▶ Relativní diskrepance $A/(A+B)$
- ▶ Minimální hodnota indexu = 0 - agregace nulová.
Maximální hodnota = 1 - agregace nejvyšší.



Taylorovo pravidlo

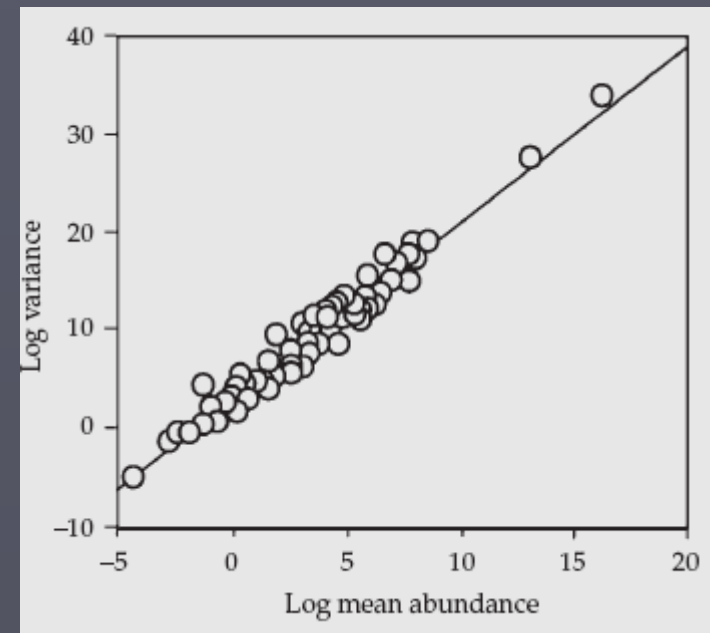
- ▶ Taylor (1961)
- ▶ Taylorovo pravidlo – vztah mezi abundanci (M) a varianci $\text{Var}(M)$

$$\log(V) = b \log(M) + \log(a)$$

a : intercept, b : sklon přímky „slope“ – exponent pravidla

b představuje index agregace
Existuje vztah mezi parametrem k a parametry a a b Taylorovho pravidla

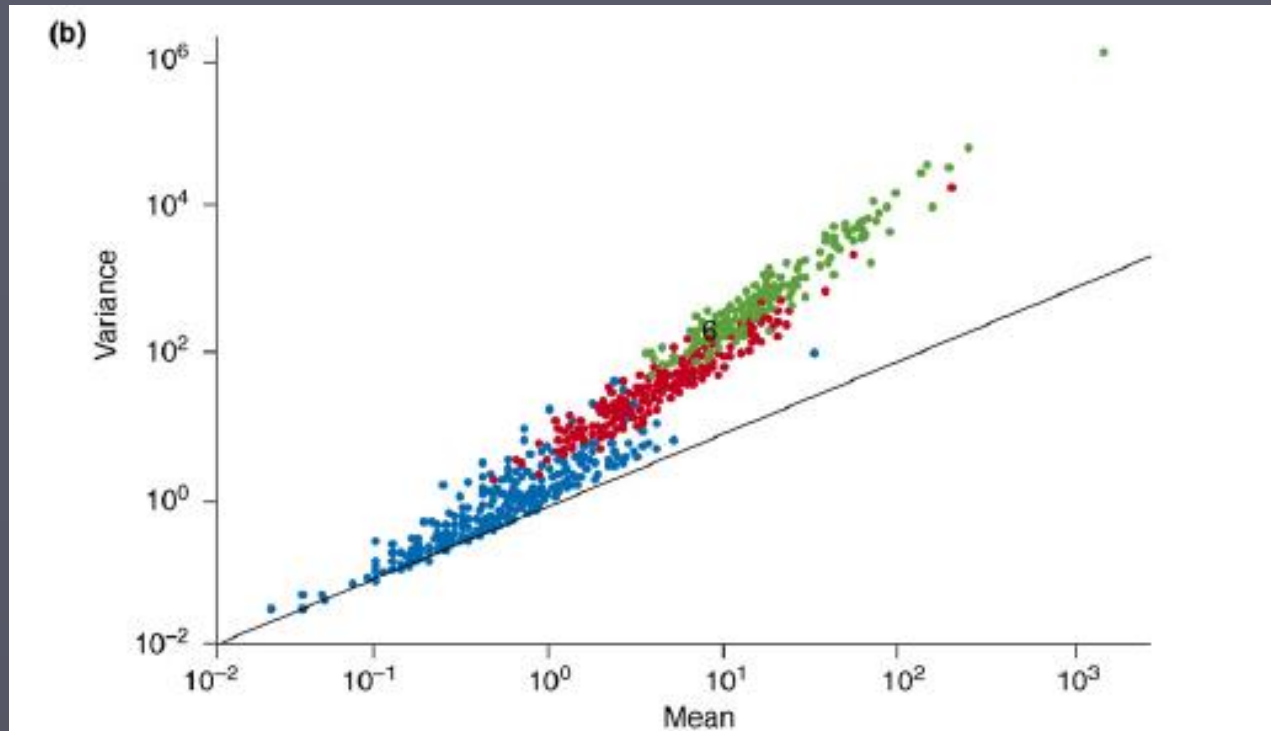
$$1/k = aM^{(b-2)} - (1/M).$$



Taylorovo pravidlo: parametr b

- ▶ popisuje způsob jak druhy využívají prostředí tj. paraziti hostitele
- ▶ variabilní mezi druhy $1 < b < 2$
- ▶ příčiny variability mezi druhy nebo uvnitř druhů (z hlediska prostorového a časového) nejsou zcela jasné (e.g. Kilpatrick and Ives, 2003)

Taylorovo pravidlo a vakcinace



Spalničky u 366 společenstev z Anglie a Walesu. Data jsou rozdělena na období pre-vakcinace (1944–1966, zelené tečky), období 80% vakcinace (1980–1990, červené tečky) and období 90% vakcinace (1990–1997, modré tečky). Přímka odpovídá Poissonove distribuci, kdy $V = m$.

Zvyšování a snižování agregace

► Zvyšování agregace

- reprodukce parazita probíhá uvnitř hostitele (na hustotě závislá)
- heterogenita ve vnímavosti hostitele k infekci (rozdíly v ekologii, chování, genetické rozdíly)
- heterogenita v expozici hostitele závisí na distribuci infekčních stádií v čase a prostoru

► Snižování agregace

- mortalita hostitele je na hustotě parazitů závislá
- mortalita hostitele se zvyšuje nebo fekundita hostitele se snižuje v závislosti na hustotě
- imunita hostitele chrání proti reinfekci

Strategie parazitů dosahovat středné hodnoty agregace?

- ▶ Vysoká mortalita hostitele (i parazita) při vysoké agregaci
- ▶ Redukované kontakty parazitů při nízkých agregacích
- ▶ Kompromis - středné hodnoty agregace zaznamenaným u mnoha parazitických populací