

Evolve životních strategií parazitů

Životní strategie

- ▶ Kombinace fyziologických a demografických složek: velikost těla, délka života, věk v období pohlavní zralosti, plodnost (fekundita), velikost a počet potomků
- ▶ Určité kombinace jsou zvýhodněné selekcí, protože vedou k vyššímu fitness v daném prostředí
- ▶ Některé složky jsou variabilní na úrovni populační, jiné jsou fixované na vyšší taxonomické úrovni

Teorie složek životních strategií „life-history traits“

- ▶ Analyzuje vztahy mezi „life-history“ složkami a jejich společný vliv na fitness jedince
- ▶ Žijí organizmy s pozdním nástupem dospívání déle?
- ▶ Mají větší organizmy méně potomků než menší organizmy?
- ▶ Simultánní maximilizace několika složek je nemožná → evoluce kombinací složek je limitována a charakterizována kompromisem „**trade-off**“ mezi jednotlivými složkami

Trade-off

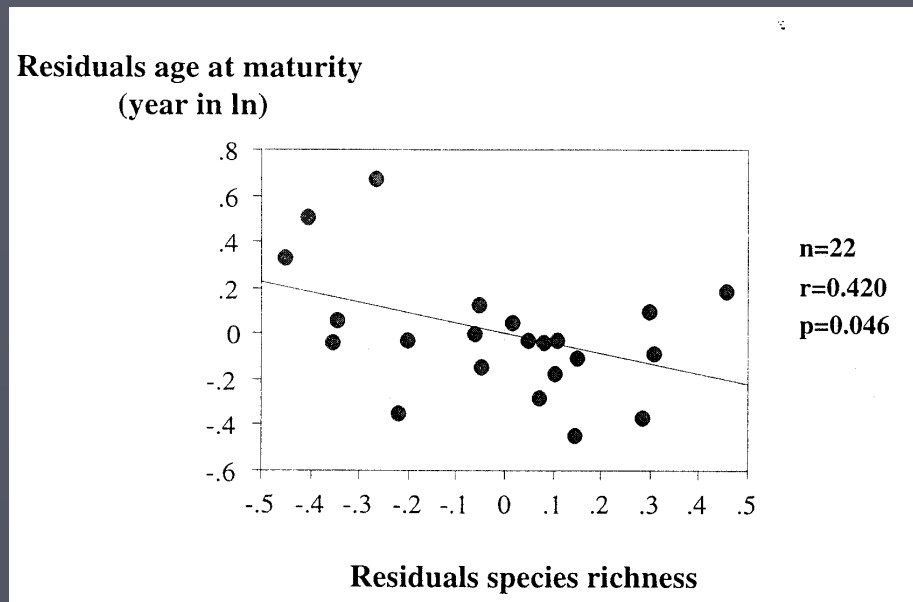
- ▶ Spojení mezi životními složkami (udržování, reprodukce a přežití), směřuje k simultánní evoluci složek
- ▶ Určitý užitek „benefit“ realizovaný změnou v jedné složce je kompenzován náklady „cost“ ve složce druhé
- ▶ Negativní vztah mezi dvěma složkami např. počet a velikost potomků, nástup reprodukce a přežíváním

Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

- ▶ paraziti mohou řídit evoluci složek životních historií hostitele
- ▶ Paraziti reprezentují důležitý selekční tlak na hostitele
- ▶ Kompromis v alokaci energie hostitele závisí na selekčním tlaku parazita
- ▶ Přežívání a reprodukce
- ▶ Imunitní funkce

Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

- ▶ Paraziti, kteří se akumulují s věkem hostitele, redukuje jeho věk pohlavního dospívání

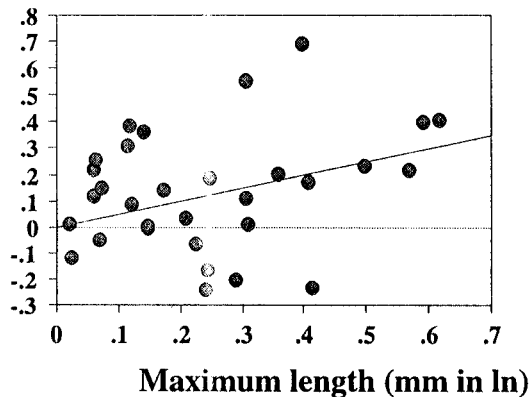


Př. Druhy ryb kolonizovány vyšším počtem parazitických druhů (larválních stádií) dospívají dříve

Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

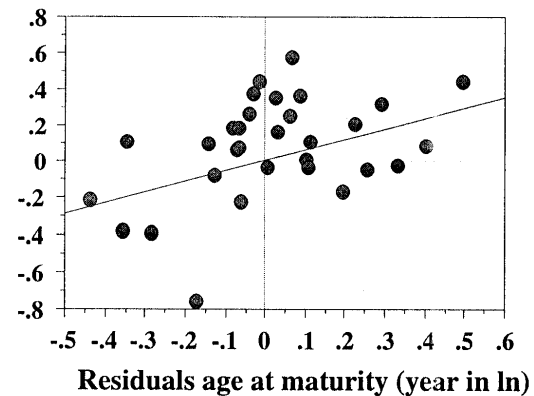
- Ryby se zpožděným nástupem pohlavní zralosti mají vyšší počet parazitických druhů

Age Maturity (year)



n=31
r=0.57
p=0.0007

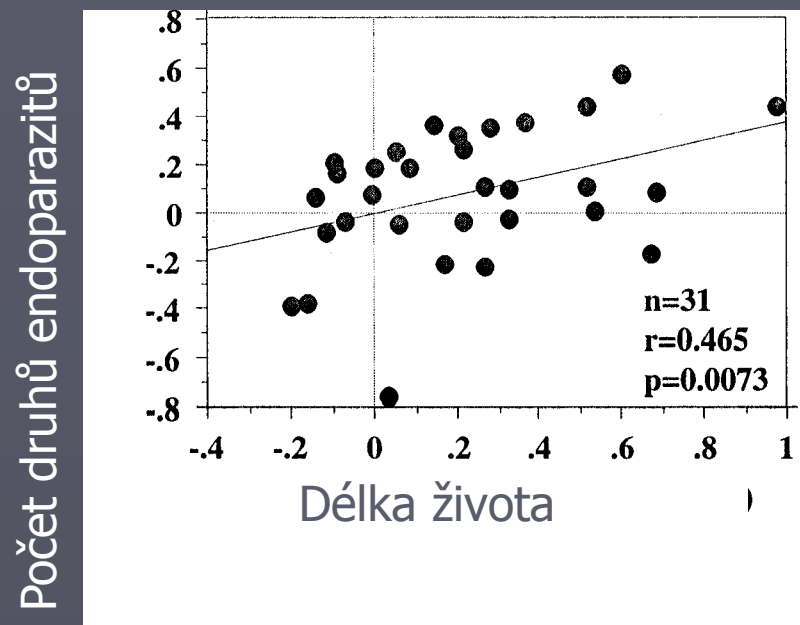
Residuals species richness



n=31
r=0.44
p=0.013

Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

- Př. Dlohověké ryby jsou parazitovány vyšším počtem endoparazitů

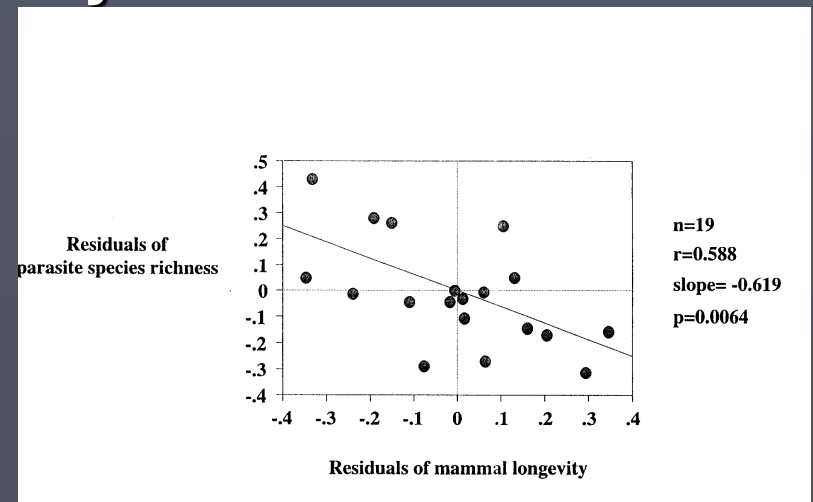


Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

- ▶ **Vztah bazálního metabolismu a parazitů**
- ▶ BMR – minimální energetické náklady potřebné k zajištění aktivity organismu
- ▶ Existují metabolické náklady na imunitu

Př. Savci s vyšším rizikem parazitace mají vyšší metabolické požadavky na zahájení imunitní odpovědi

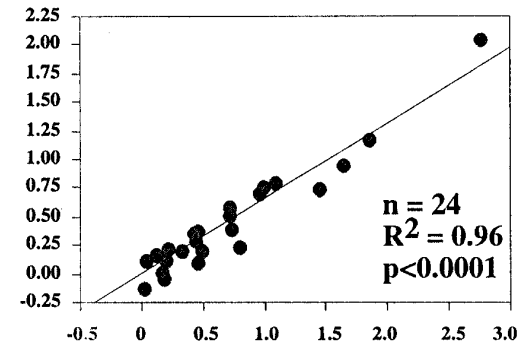
Savci s vyšší parazitickou zátěží mají kratší délku života (důsledek fyziologických ztrát)



Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

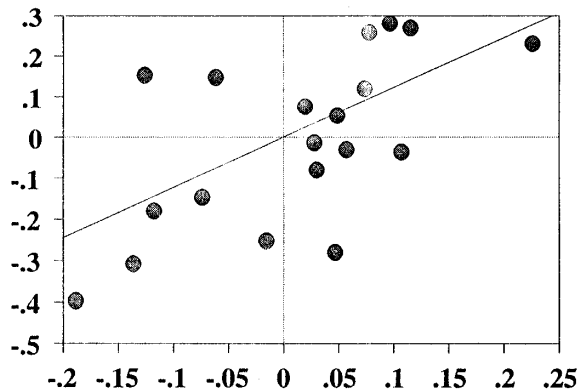
- Savci s vyšší rychlostí metabolismu mají vyšší počet parazitických druhů

Independent contrasts
of basal metabolic rate



Contrasts of host body mass

Residuals of
parasite species richness



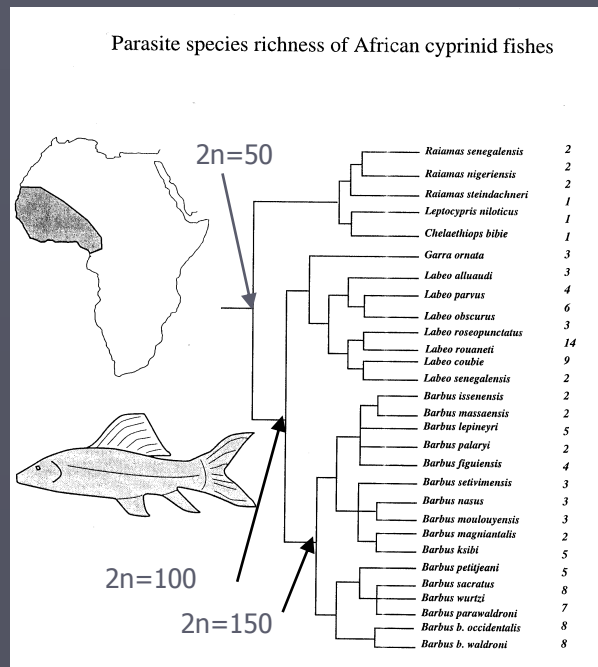
Residuals of basal metabolic rate

$n = 19$
 $r = 0.620$
 $\text{slope} = 1.235$
 $p = 0.0035$

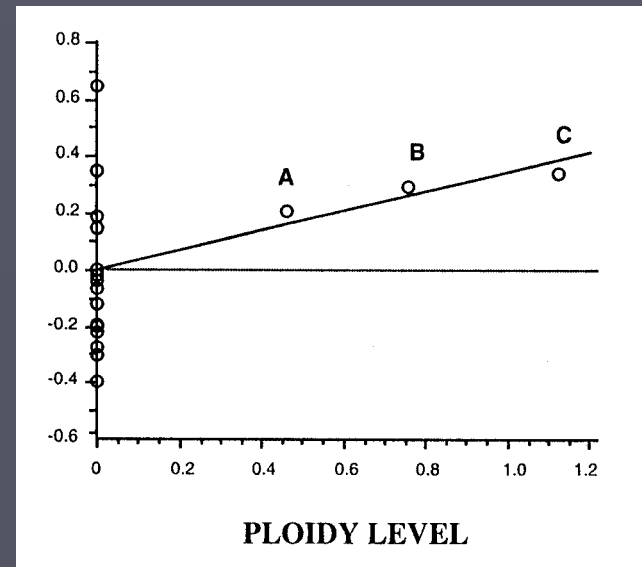
Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

► Vztah ploidie hostitelů a parazitizmu

chromozomální duplikace – důležitá role v adaptivní imunitě
Př. Pozitivní vztah mezi počtem parazitických druhů a ploidii afrických kaprovitých ryb



Počet druhů parazitů



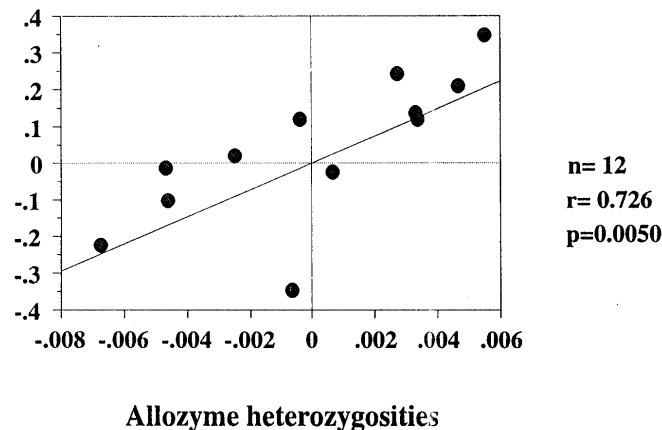
Vztahy mezi parazity a složky životních historií hostitele

► Vztah genetické diverzity hostitelů a parazitizmu

Př. Pozitivní vztah mezi počtem monogeneí a genetickou heterozygotností cichlid (faktor diverzifikace parazitů)

- velikost hostitelské populace je důležitý faktor diverzifikace parazitů

Residuals of contrasts in Monogenean species richness



Fenotypická plasticita a adaptace parazitů

- ▶ Přizpůsobení strategie životních historií parazitů změnám podmínek prostředí
- ▶ 1. **Fenotypická plasticita**
 - přizpůsobení se lokálním podmínkám, malé vývojové změny, výběr nejlepší strategie, změna v jedné generaci
 - **jeden genotyp** produkuje **početné fenotypy**
- ▶ 2. **Adaptace**
 - selekce upřednostňuje **genotypy**, které produkují nejvhodnější fenotypy, evoluční změna, rozšiřování genotypů v populaci, adaptivní genetická odpověď – změna ve více generacích

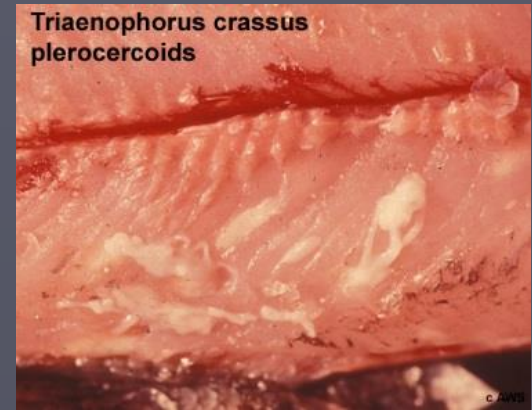
Fenotypická plasticita a adaptace parazitů

► Fenotypická plasticita – velikost těla

Př. Tasemnice sladkovodních ryb *Triaenophorus crassus*
adulti hmotnost 5,7 -124 mg, rozdíl ve velikosti 20x

Hlístice sladkovodních ryb *Raphidascaris acus* 0,7-61,2mg,
rozdíl ve velikosti 90x

rozdíl ve fekunditě daleko vyšší



vliv distribuce parazitů (agregace)

imunitní odpověď hostitele generuje fenotypickou variabilitu
ve velikosti těla v rámci parazitické populace

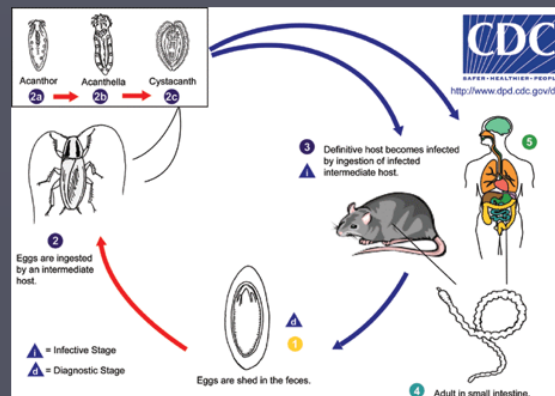
Fenotypická plasticita a adaptace parazitů

- ▶ Jak rychlé je objevení adaptace?
- ▶ Rychlá adaptace - Př. produkce vajíček a rychlost vývoj parazita nematod



Heligmosomoides polygyrus u myší – změny pozorovány po 11 generacích od původní populace

- ▶ Potenciál pro rychlou adaptaci někdy limitován – vrtejš *Moniliformis moniliformis* změny nepozorovány po 60 generacích ve srovnání s původní generací



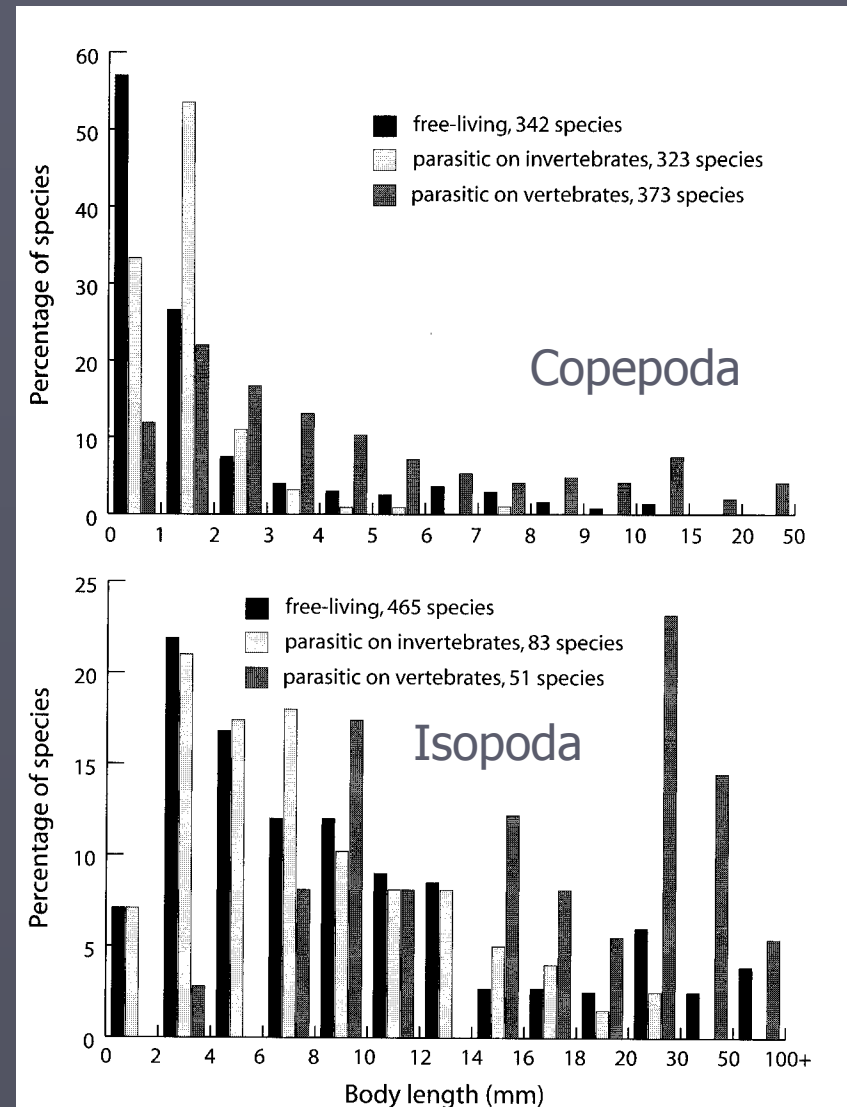
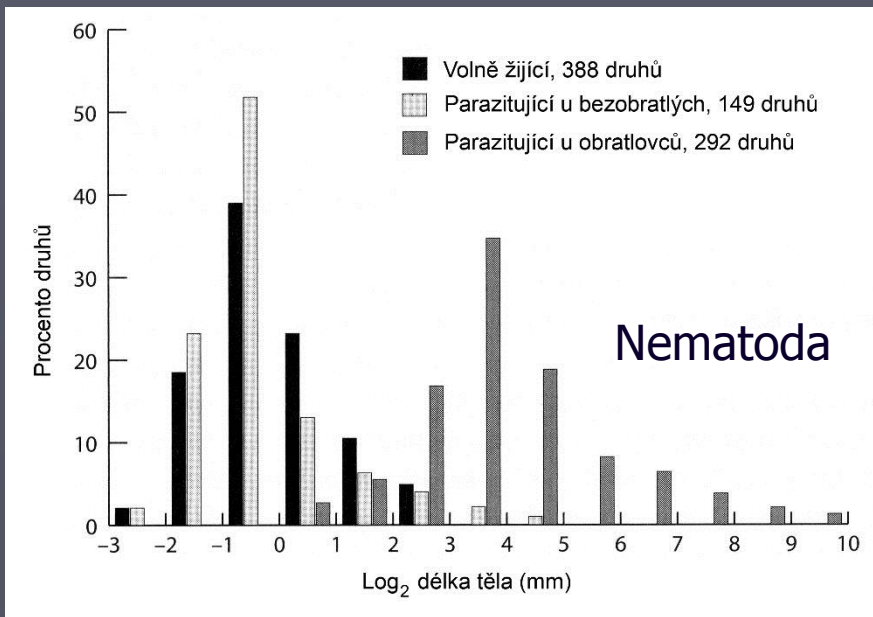
Evoluce životních strategií parazitů

- ▶ Velikost těla
- ▶ Věk v období dosažení pohlavní zralosti
- ▶ Produkce vajíček

- ▶ **Velikost těla živočichů** – zvětšování v evolučním čase (fenomén Copovo pravidlo)
- ▶ **Velikost těla parazitů**
obecně evoluce od volně žijícího k parazitickému = zmenšování velikosti (omezené habitaty)

Změny velikosti jako adaptace k parazitizmu

Frekvenční distribuce velikosti těla

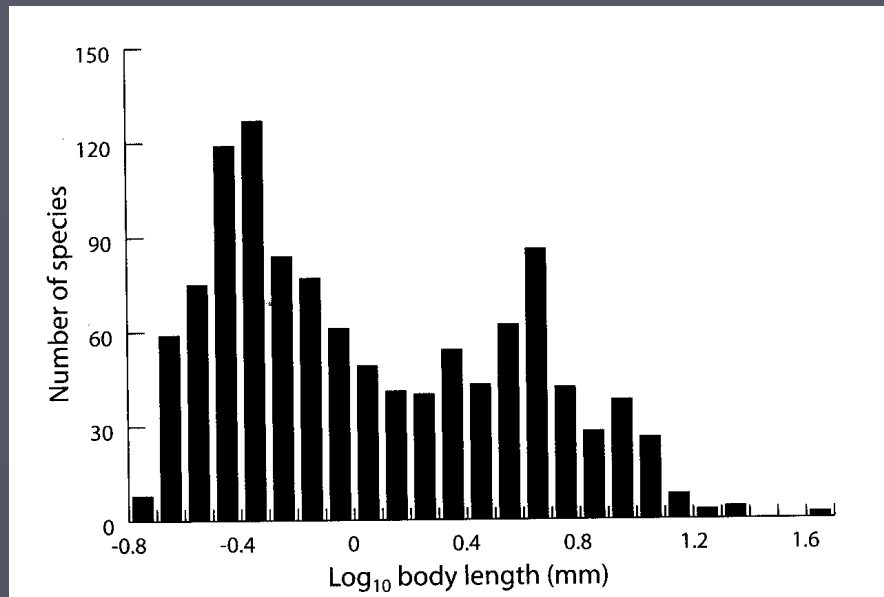


Evoluce velikosti těla parazitů

- ▶ Frekvenční distribuce velikosti těla
 - naznačuje, které velikostní skupiny přešly diverzifikaci
 - evoluce velikosti těla probíhá odlišně u různých parazitických skupin → nesměruje vždy k redukci
 - je asymetrická (u endoparazitických motolic a hlístic), log-normální u ektoparazitů ryb (selekce favorizuje střední velikosti)

Evolve velikosti těla parazitů

- ▶ Problém využití distribuce velikosti těla pro evoluční závěry!!
- ▶ Polyfyletický původ taxonu ovlivňuje tvar distribuce

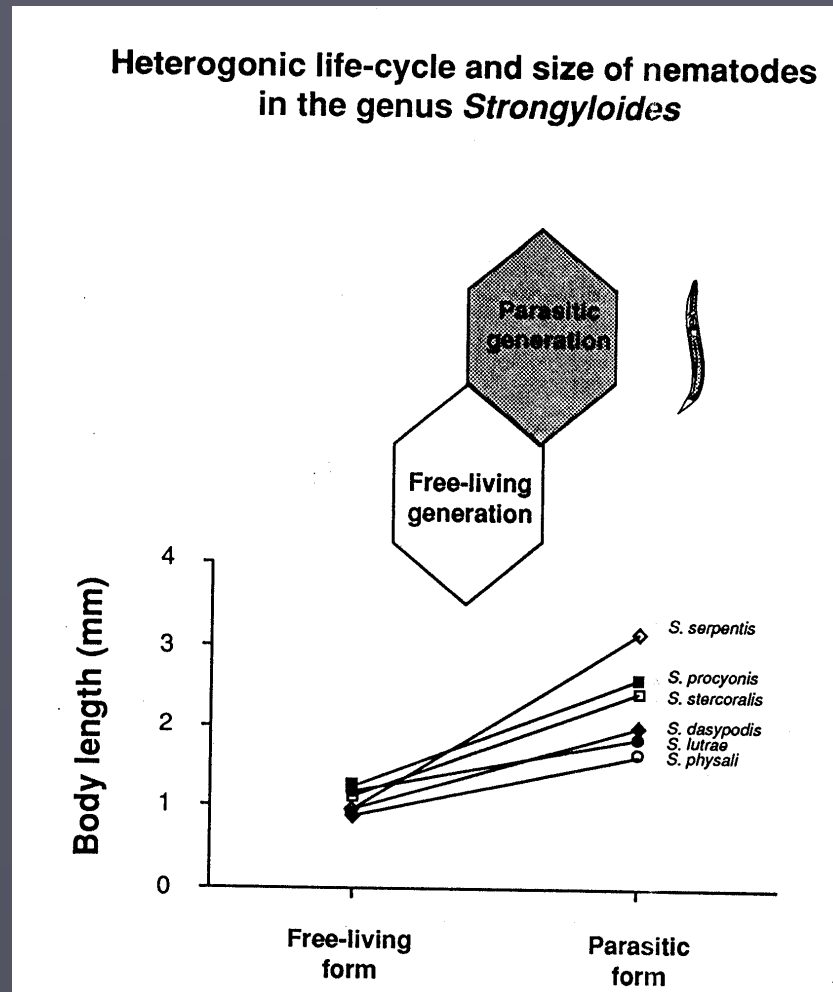


Př. Frekvenční distribuce velikosti těla pro 1131 druhů monogeneí parazitujících na rybách nebo jiných vodních obratlovcích

Evolve velikosti těla – přechod od volně žijícího k parazitickému životu

- ▶ Nedostatek fosilních evidencí
- ▶ Využití fylogenetických analýz – srovnání velikosti těla bazálních a derivovaných taxonů
- ▶ Příklad Digenea – žádný konzistentní trend
- ▶ Příklad Monogenea – zmenšování průměrné velikosti těla v evolučním čase (důsledek invaze prostorově limitovaných mikrohabitatů)
- ▶ Recentně se vyvíjející skupiny mají tendenci k menší velikosti těla než jejich předci

Velikost těla parazitů – volně žijící a parazitické generace



Faktory ovlivňující evoluci velikosti těla parazitů

- ▶ **Velikost těla hostitele**
- ▶ Větší paraziti na větších hostitelích (mezidruhové srovnání)

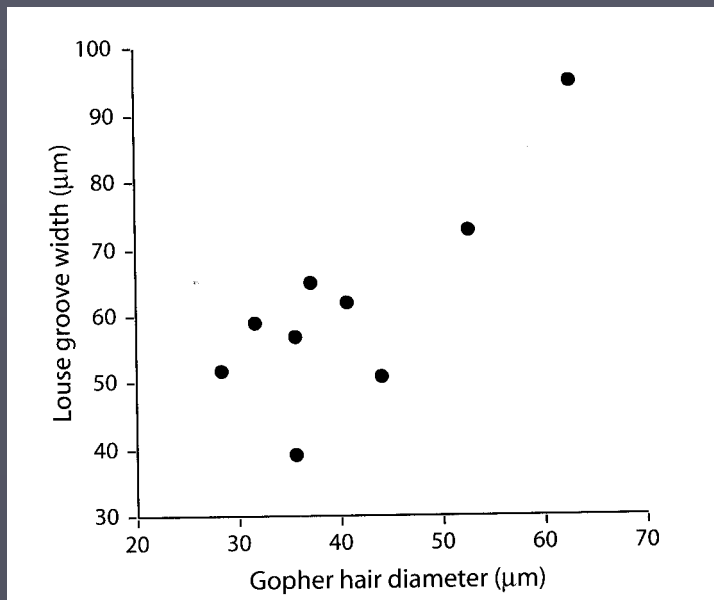
Úroveň hostitelského taxonu

- větší hostitel = širší prostor (slon vs. myš)
- větší hostitel = více potravních zdrojů
- větší hostitel = déle žijící = stabilnější prostředí → favorizuje parazity s pozdější pohlavní zralostí a větší velikostí

- ▶ Větší paraziti na větších hostitelích, menší paraziti širokou škálu hostitelských velikostí
- ▶ Pozitivní vztah mezi velikostí těla hostitele a velikostí těla parazita

Faktory ovlivňující evoluci velikosti těla parazitů

- ▶ Velikost těla blech a velikost hostitelských ptáků (nebo savců) (Kirk, 1991)
- ▶ Velikost těla všenek a velikost těla hlodavců
- ▶ Velikost těla roupů a velikost těla primátů (Harvey & Keymer, 1991)



Vztah mezi šířkou rýhy na hlavě vší a průměrem chlupů hlodavců (Morand et al., 2000) – vztah mezi velikostí těla parazita a hostitele je průvodní jev

Faktory ovlivňující evoluci velikosti těla parazitů

- ▶ Oxyuridní Nematoda u bezobratlých a obratlovců – silný vztah mezi velikostí parazitů a hostitelů → velikost hostitele důležitý faktor v evoluce velikosti nematodů
- ▶ Acanthocephala – pozitivní korelace mezi velikostí parazitů a hmotností obratlovce (hostitele)
- ▶ Největší motolice u největších hostitelů (didymozoidní Digenea 12 m u *Mola mola*)

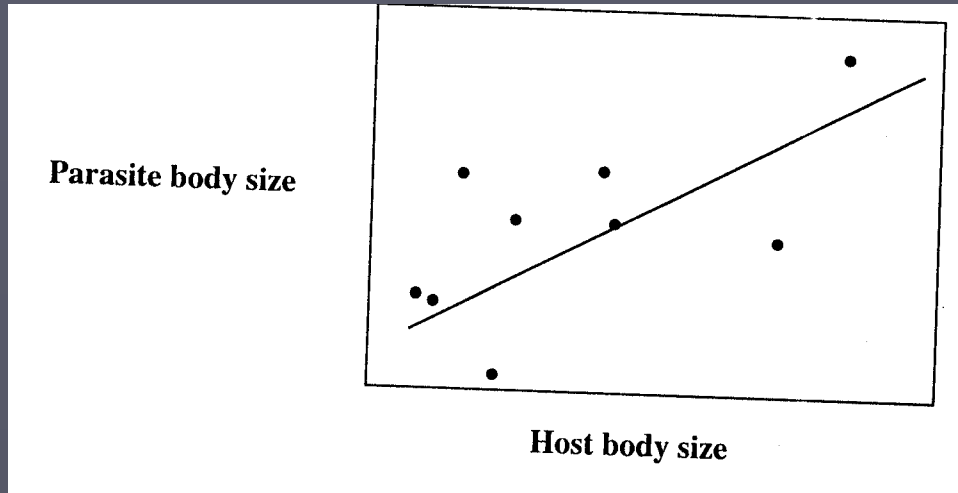


- ▶ !!! Pozitivní vztah mezi velikostí těla hostitele a parazita není univerzální př. Copepoda parazitující u ryb

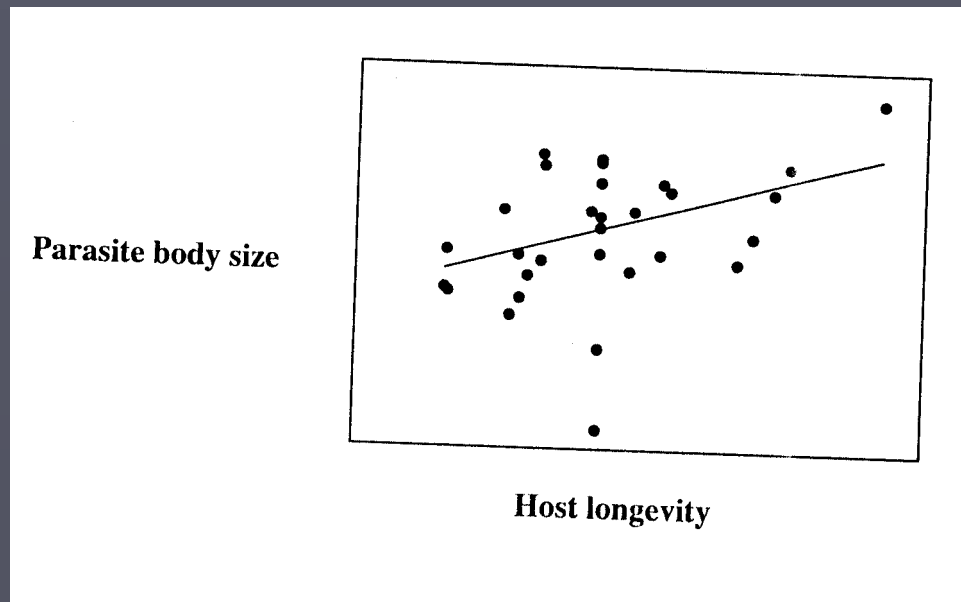
Vliv velikosti těla hostitele na životní složky parazitů

- ▶ Vliv velikosti těla hostitele zprostředkovaná jinými faktory
 - délka života hostitele – ovlivňuje růst parazita
 - variabilita v imunitní odpovědi – limituje velikost a pohlavní zralost parazitů
 - dostupnost živin v hostiteli – místo lokalizace v hostiteli – limituje velikost parazitů
- Př. Velikost tasemnic ve střevě malých savců závisí od pozice uchycení – determinuje mortalitu parazitů

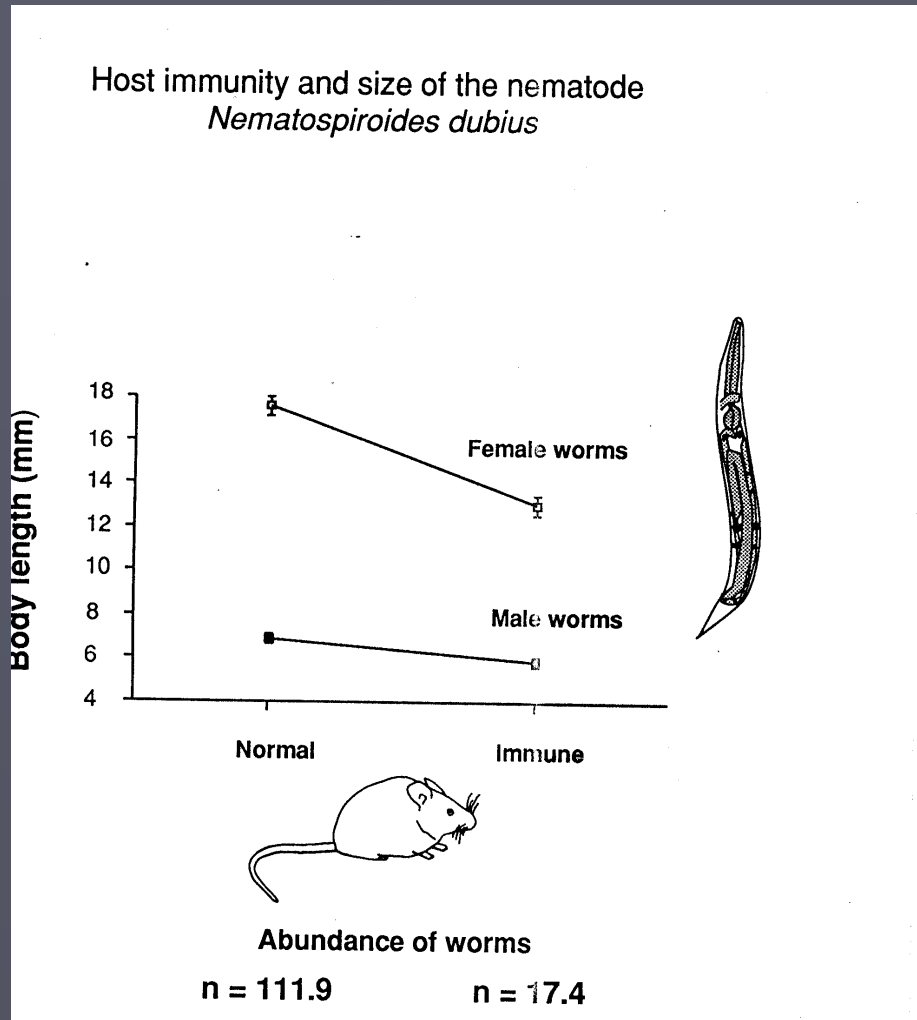
Vliv velikosti těla hostitele na životní složky parazitů



Oxyuridní Nematoda u primátů

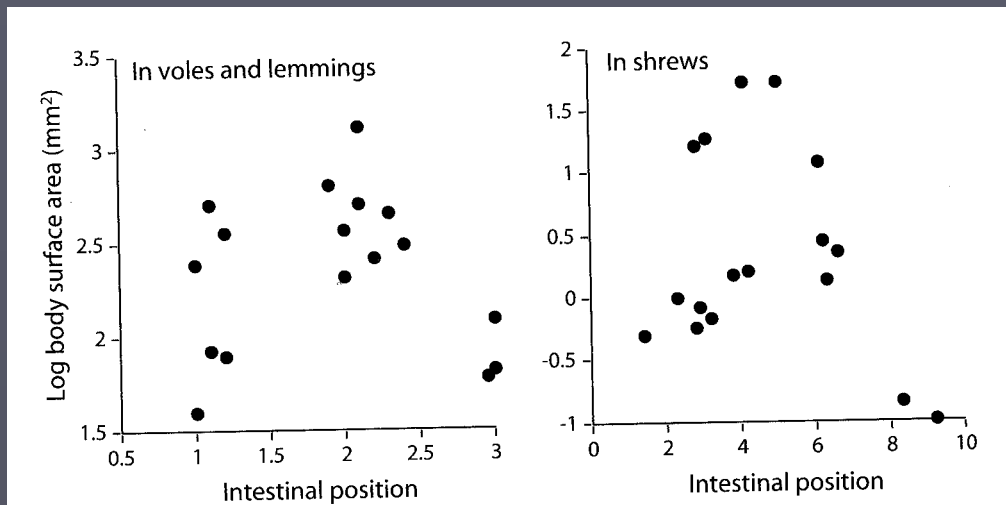


Vliv velikosti těla hostitele na životní složky parazitů



Vliv faktorů hostitele na životní složky parazitů

- Př. Velikost těla tasemnic závislá na pozici ve střevě jejích savčích hostitelů



Pozice ve střevě = medián pozice přichycení, střevo bylo rozděleno na 10 částí stejné délky u rejsků, a 3 částí u hrabošů a lumíků

Vliv faktorů hostitele na životní složky parazitů

► Ektoparaziti – vliv vnějších podmínek na velikost těla

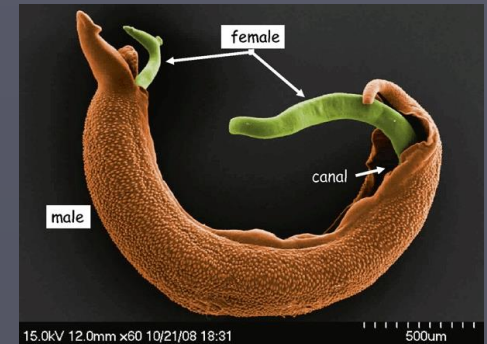
- Geografický trend Bergmanovho pravidla

Př. Monogenea a parazitické Crustacea ve vyšších zeměpisných šířkách a hlubších vodách – tendence k větší velikosti těla

- Sezónní variabilita ve velikosti těla (*Gyrodactylus*)

Vliv sexuálního dimorfizmu na evoluce velikosti těla parazitů

- ▶ Sexuální selekce – řídicí mechanismus evoluce dimorfizmu pohlavně determinované velikosti (Nematoda, Acanthocephala)
- ▶ Př. Hlístice (Oxyuridae) – menší rozměry u samců než u samic
 - silná kompetice o potravu
 - pohlavní výběr – rychlé dospívání samců



- !!! Schistozomy (motolice) – gonochoristi, předek hermafrodit, samec > samice
- evoluce „rozdělení úkolů“ – samice reprodukce, samci pohyb a získání potravy

Věk parazitů v období pohlavní zralosti

- ▶ Obecně vztah mezi velikostí těla a věkem v období pohlavní zralosti
- ▶ U helmintů – prepatentní perioda tj. čas mezi infekcí definitivního hostitele a počátkem produkce vajíček
- ▶ Časně dospívání = brzká produkce vajíček, zpožděné dospívání = větší velikost a rychlejší produkce vajíček
- ▶ Vnitrodruhová plasticita v dosažení věku období první reprodukce

Př. Tasemnice *Schistocephalus solidus*
– infekce jedním jedincem → odsun
nástupu první reprodukce



Věk parazitů v období pohlavní zralosti

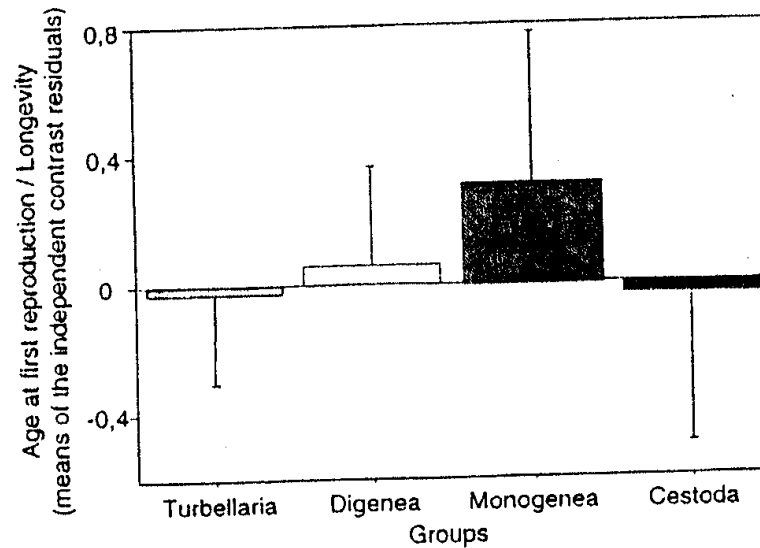


Fig. 3 Bar plot obtained from ANOVA performed on residuals of regression of longevity on prepatency controlling for phylogeny for free-living and parasitic platyhelminthes. The platyhelminth taxa were differentiated according to their mode of life: the free-living Turbellaria (*light stipple*), the Monogenea (*dark stipple*) with a direct life-cycle, the Digenea (*open*) with an indirect life-cycle and an asexual multiplication and the Cestoda (*filled*) with an indirect life-cycle and mostly without asexual multiplication in our analysis. Bars represent 1 SD

Věk parazitů v období pohlavní zralosti

► Optimální věk pohlavní zralosti

- maximalizace reprodukčního úspěchu během života parazita
- závisí na věkově dané mortalitě a vztahu mezi velikostí těla a fekunditou
- studováno hlavně u Nematoda – období pohlavní zralosti určuje velikost těla parazitů, která souvisí s plodností
- matematické modely podpořené empiricky – kompromis mezi vyšší plodností (s narůstající délkou těla) a rizikem smrti před dosažením této délky → parazitické hlístice dospívají dříve pokud je mortalita jejich larválních stádií vysoká

Vliv mortality hostitele na věk parazitů v období pohlavní zralosti

- ▶ Vysoká mortalita hostitele → zkrácena doba dosažení pohlavní zralosti
- ▶ Nízká mortalita hostitele (déle žijící hostitelé) → zpožděný nástup pohlavní zralosti

Produkce vajíček a potomků parazitů

- ▶ U živočichů dvě strategie (K- vs. r-stratégové)
- ▶ Paraziti - r-stratégové (krátkověcí, časná doba pohlavní zralosti, malá velikost těla, vysoká produkce vajíček)
- ▶ Obecně evoluce plodnosti parazitů směřuje k vyšší produkci vajíček
- ▶ !! Variabilita v produkci počtu vajíček (některé Monogenea < 100)
- ▶ **Směřuje přechod k parazitizmu ke zvyšování fekundity?**
 - srovnání volně žijících a parazitických sesterských taxonů
Př. Copepoda a Isopoda parazitující u ryb – vyšší fekundita

Produkce vajíček parazitů

	Počet vajíček v průběhu života jedince	Multiplikace larválních stádií
Turbellaria (volně-žijící)	10	x1
Monogenea (ektoparaziti)	1000	x1
Digenea (endoparaziti)	10 miliónů	$x \geq 1000$
Cestoda (endoparaziti)	10 miliónů	x(1-1000)

Produkce vajíček parazitů

► Odhad fekundit

- produkce vajíček
- multiplikaci larev
- **generační čas** (od formování vajíček po stádium dospělce)
- malý počet vajíček/jedinců + krátký generační čas (*Gyrodactylus*)
- velký počet vajíček + dlouhý generační čas

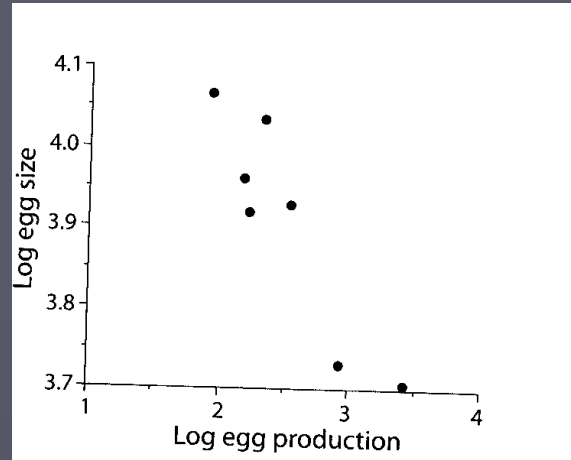
Produkce vajíček parazitů

- ▶ Selekcční tlak ze strany hostitele a/nebo prostředí
- ▶ Příklad: Copepoda - přechod od bezobratlých hostitelů k rybím hostitelům → tendence k vyšší produkci vajíček
- ▶ Příklad: Copepoda - vliv zeměpisní šířky – gradient zeměpisní šířky na počet vajíček nezávislý na velikosti těla

Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů

- ▶ Větší paraziti mají tendenci k produkci vyššího počtu vajíček a/nebo větších vajíček (ascothoracida, digenea)
- ▶ U některých parazitů vnitrodruhová a mezidruhová variabilita ve velikosti vajíček (nematoda)
- ▶ Selektce nesměruje k maximalizaci počtu i velikosti → **kompromis mezi počtem vajíček (fekunditou) a velikostí vajíček** (schistosomy, copepoda)
 - 2 strategie parazitů
 1. produkce velkého počtu malých vajíček
 2. produkce malého počtu velkých vajíček**pravděpodobnost přenosu určuje strategii**

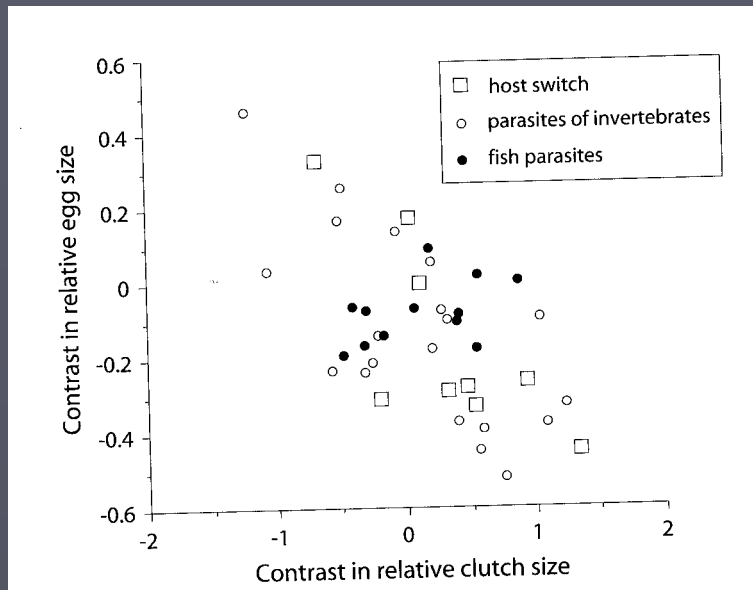
Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů



Př. Negativní korelace mezi počtem vajíček (fekunditou) a velikostí vajíček u schistozom parazitujících savce

Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů

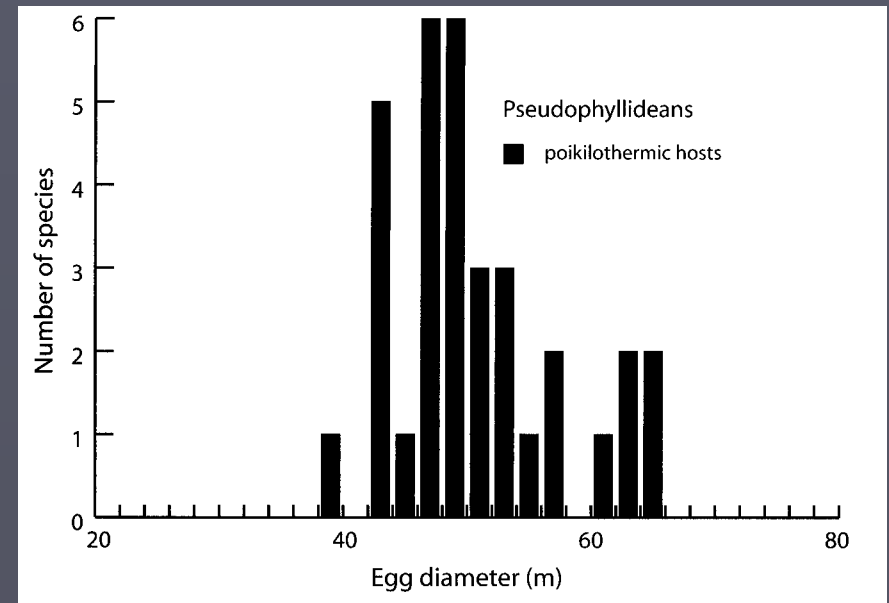
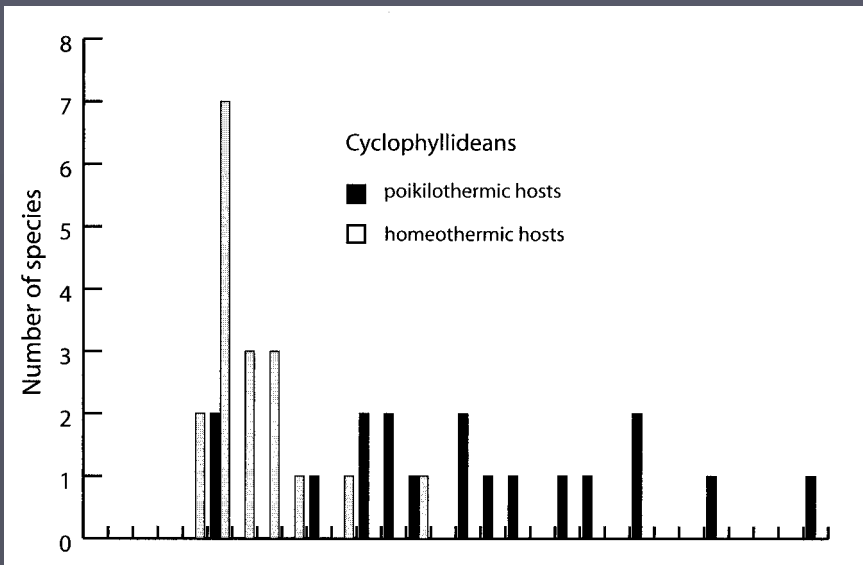
- ▶ Kompromis – negativní vztah mezi velikostí a počtem vajíček př. parazitická Copepoda



„host switch” – jeden taxon parazituje u bezobratlých, sesterský taxon parazituje u ryb

Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů

- ▶ Homeothermní vs. poikilothermní hostitelé
 - homeothermní hostitel – lepší růstové podmínky pro endoparazity → malé vajíčka a rychlý růst larev



Př. Frekvenční distribuce velikosti vajíček u dvou skupin tasemnic

Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů

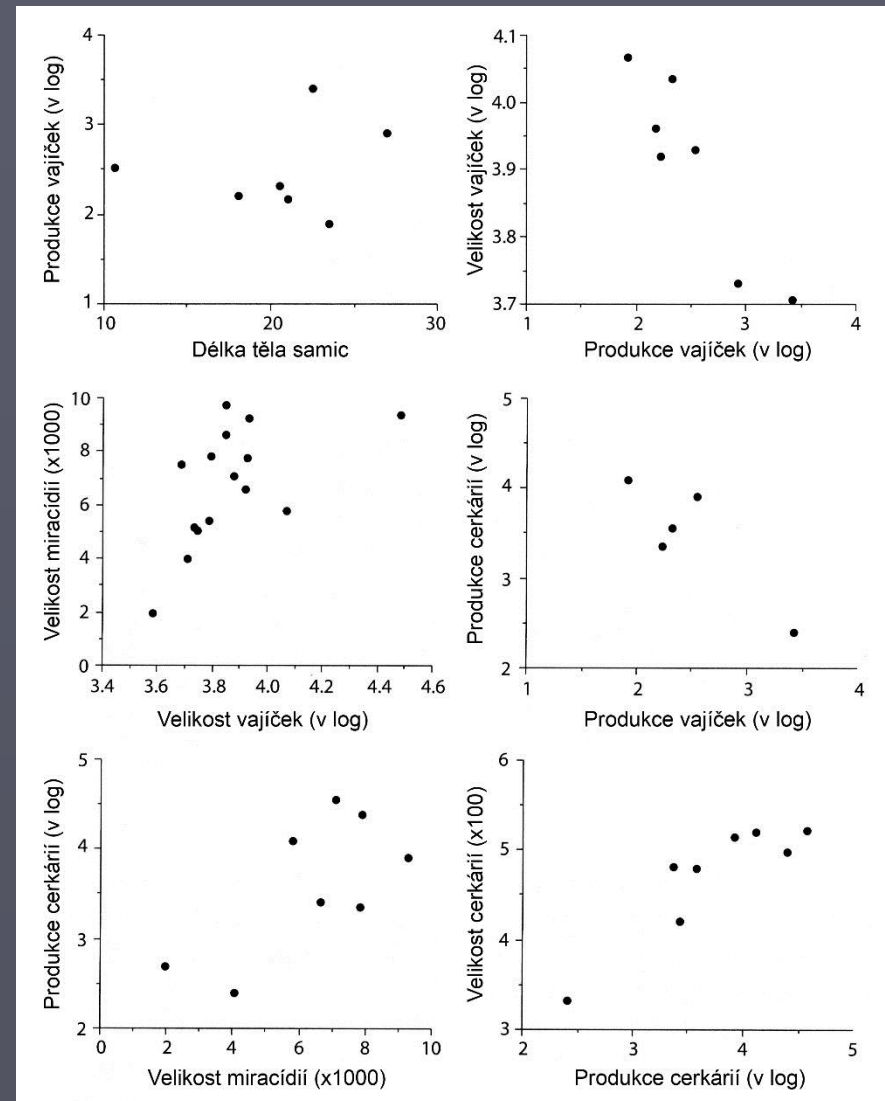
► Vliv prostředí

Gradient zeměpisní šířky ne reprodukční strategii monogeneí
př. *Gyrodactylus*

- teplé vody, tropy – malá diverzita, málo větších potomků
- vody severní polokoule – extrémně diverzifikovaní, hodné malých potomků

Kompromisy a strategie produkce vajíček u parazitů

- ▶ Endoparaziti s komplexními vývojovými cykly
 - kompromis mezi produkcí vajíček v definitivním hostiteli a asexuální multiplikací larválních stádií v mezhlostiteli



Srovnání life-history traits mezi volně žijícími a parazitickými organizmy

372

Table 1 Observed associations between life-history traits across platyhelminthes controlling for phylogeny. All traits are logarithmically transformed. *n* number of contrasts, *P* probability, *b* slope of correlation

	Free-living platyhelminthes		Parasitic platyhelminthes	
Total reproductive capacity versus adult size	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.0186 <i>b</i> = 4.018 ± 1.256	<i>n</i> = 23	<i>P</i> < 0.0001 <i>b</i> = 1.451 ± 0.289
Daily fecundity versus adult size	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.3265 <i>b</i> = 1.033 ± 0.967	<i>n</i> = 23	<i>P</i> < 0.0001 <i>b</i> = 1.007 ± 0.205
Progeny volume versus adult size	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.0014 <i>b</i> = 1.999 ± 0.359	<i>n</i> = 37	<i>P</i> = 0.5308 <i>b</i> = -0.088 ± 0.138
Progeny volume versus daily fecundity	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.0971 <i>b</i> = 0.529 ± 0.269	<i>n</i> = 22	<i>P</i> = 0.0131 <i>b</i> = -0.306 ± 0.113
Progeny volume versus age at first reproduction	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.1563 <i>b</i> = 1.197 ± 0.739	<i>n</i> = 36	<i>P</i> = 0.2010 <i>b</i> = -0.268 ± 0.206
^a Daily fecundity versus longevity	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.5620 <i>b</i> = 0.551 ± 0.898	<i>n</i> = 23	<i>P</i> = 0.0004 <i>b</i> = 0.940 ± 0.224
Adult Size versus age at first reproduction	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.0512 <i>b</i> = 0.699 ± 0.288	<i>n</i> = 37	<i>P</i> = 0.0112 <i>b</i> = 0.614 ± 0.229
^a Longevity versus age at first reproduction	<i>n</i> = 7	<i>P</i> = 0.0185 <i>b</i> = 0.702 ± 0.219	<i>n</i> = 38	<i>P</i> < 0.0001 <i>b</i> = 0.439 ± 0.066

^a Associations which do not remain significant when body size is controlled for