

Parazitické strategie využívání hostitele

Evoluce virulence

► Virulence

- schopnost parazita snižovat biologickou zdatnost hostitele
- individuální vlastnost
- stupeň virulence jednotlivých populací parazita variabilní
- **parazity indukovaná mortalita hostitele**
- v některých hostitelsko-parazitických systémech projevy virulence pro parazity prospěšné

Evoluce virulence

- ▶ spojená s fekunditou a rychlostí přenosu (transmisi) parazita
- ▶ kompromis mezi vysokou mírou reprodukce parazita a přežitím hostitele
 - zabraňuje nekontrolovatelným výkyvům virulence
 - nezabraňuje vysokým hodnotám virulence
 - analyzovaný využitím matematických modelů
 - pro každý hostitelsko-parazitický systém – **optimální strategie využívání hostitele** = maximalizace fekundity parazita
 - optimální hodnota virulence na úrovni lokální

Evolve virulence

Epidemiologický model (Anderson & May, 1982, 1991)

$$R_0 = \frac{\beta(N)}{\mu + \alpha + \nu}$$

Fitness parazita = reprodukční úspěch během života

β - rychlost, kterou infikovaní hostitelé přenesou parazity na vnímavé hostitele

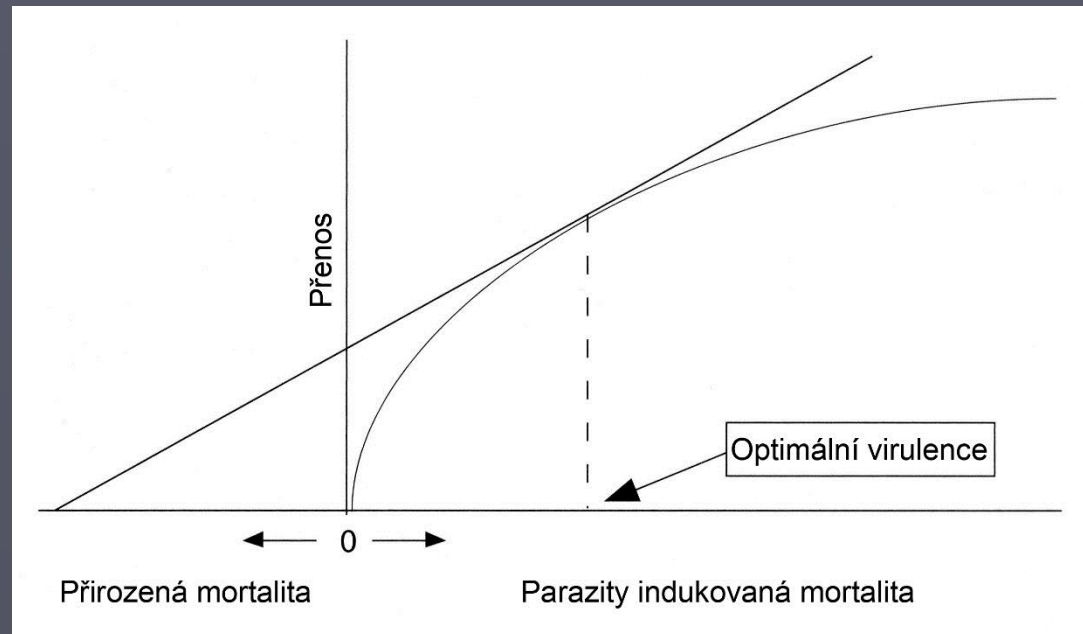
μ - přirozená mortalita hostitele

α - parazity indukovaná míra hostitelské mortality

ν - doba uzdravení hostitele

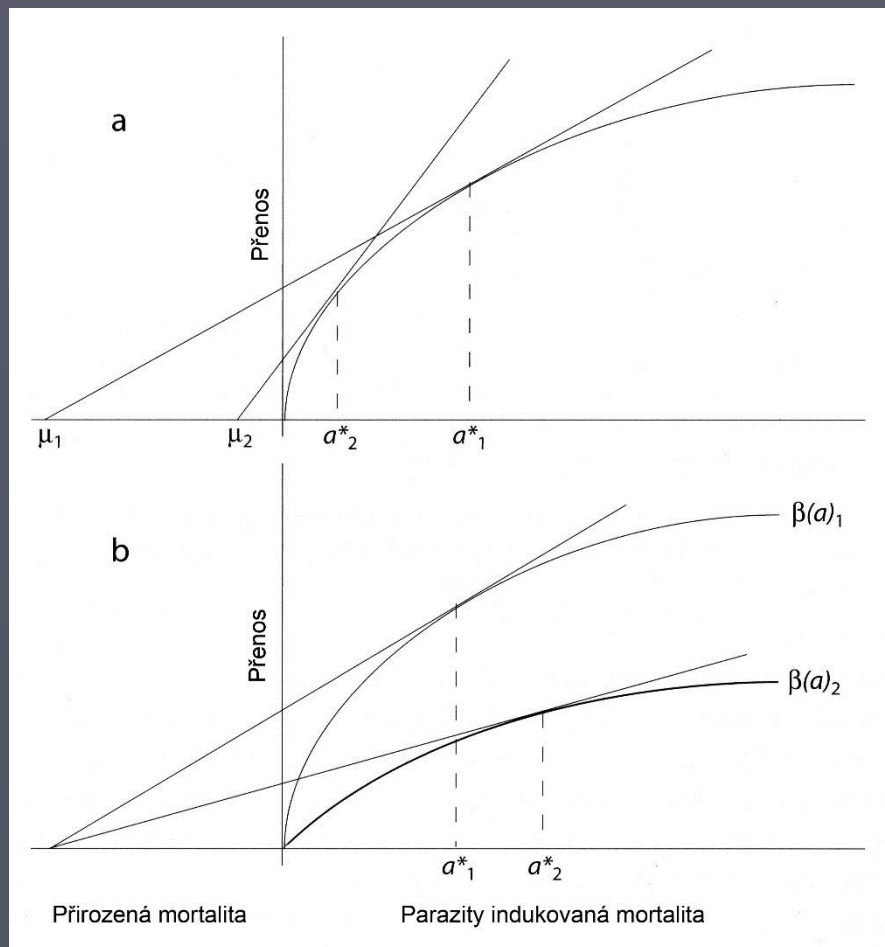
Evoluce virulence

- ▶ Optimální virulence parazita odvozená z aplikace teorému marginální hodnoty pro funkční vztah mezi mírou transmise parazita (β) a parazity-indukovanou mortalitou (α)



Modely evoluce virulence

- Predikce o průběhu evoluce virulence v různých podmínkách



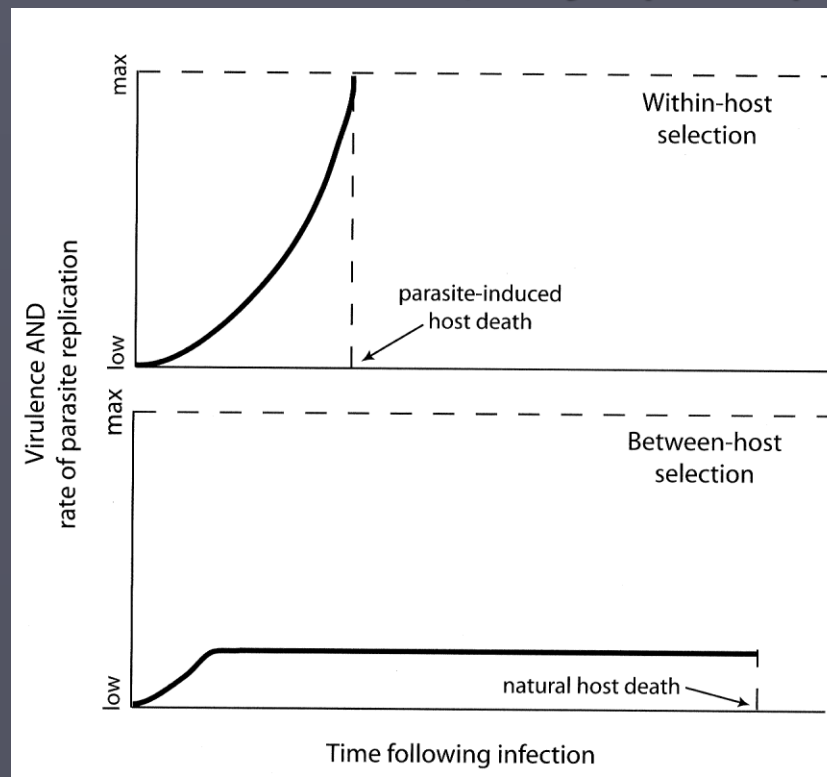
Evoluce virulence v případě vícedruhové infekce

- ▶ Kompetice dvou druhů → **selekce pro vyšší míru využívání hostitele a vyšší virulenci uvnitř hostitele**

virulentní parazit zabije hostitele rychle

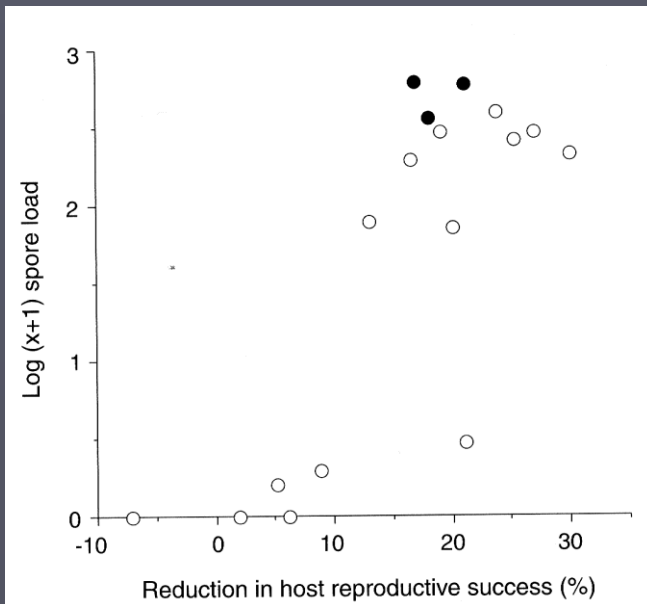
- ▶ Koexistence dvou druhů → **selekce mezi hostiteli favorizuje menší míru využívání hostitele a nižší stupeň virulence**

paraziti umožňují hostiteli delší život, mají vyšší reprodukční potenciál



Evoluce virulence: empirická podpora teoretických modelů

- ▶ 2 předpoklady modelu virulence empiricky podpořené:
- ▶ 1. evoluce vysoké virulence limitována kompromisem mezi mírou využití hostitele parazitem a přežívání hostitele
- ▶ 2. vysoká virulence vede k vyšší replikaci parazita



Vztah mezi virulencí (měřenou jako redukce reprodukčního úspěchu hostitele a produkci spor u *Pleistophora intestinalis* (Microsporidia) infikující *Daphnia magna*

Evolve virulence: empirická podpora teoretických modelů

► Vliv způsobu transmise na evoluci virulence parazita

- Př. Studium virulence protozoí, bakterií a virů – původců nemocí u člověka (Ewald, 1983, 1994)

virulence = pravděpodobnost infekce, která vede ke smrti hostitele

empirická podpora teoretických modelů:

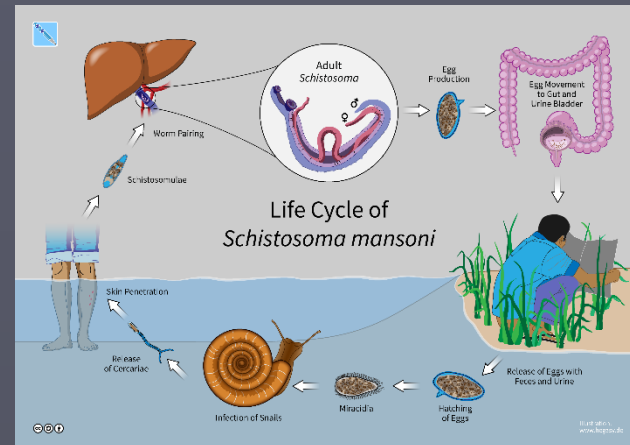
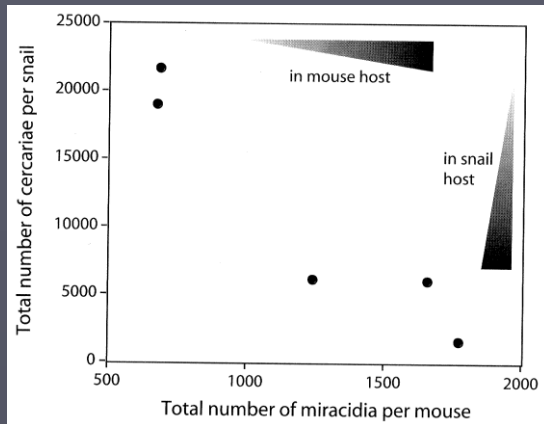
- virulence patogenů využívající vodné systémy pro přenos > virulence patogenů využívající kontakt hostitelů
- virulence patogenů přenášených vektorem > virulence patogenů přenášených kontaktem mezi hostiteli
- virulence patogenů schopných přežít dlouho ve vnějším prostředí > virulence patogenů krátce žijících mimo hostitele

Evoluce virulence u parazitů se složitým vývojovým cyklem

- ▶ vysoký stupeň virulence u jednoho hostitele, nízký stupeň virulence u druhého z hostitelů
- ▶ Helminti **s predací do definitivního hostitele** – **vysoká virulence u meziphostitelů** (zdrojová základna, specializace) – agresivní strategie parazita využívat MH, **nízká virulence v DH** (nástroj pro disperzi)
- ▶ Helminti – **bez predace do definitivního hostitele** – **virulentní** (zánětlivá reakce způsobenou vajíčky v hostitelské tkáni)

Evoluce virulence u parazitů se složitým vývojovým cyklem

- ▶ Schistosomy př. *Schistosoma mansoni* – virulentní u MH a DH
- ▶ virulence parazita u DH (myš) pozitivně koreluje s mírou produkce vajíček
- ▶ virulence parazita u MH (plž) koreluje negativně s mírou produkce cercárií

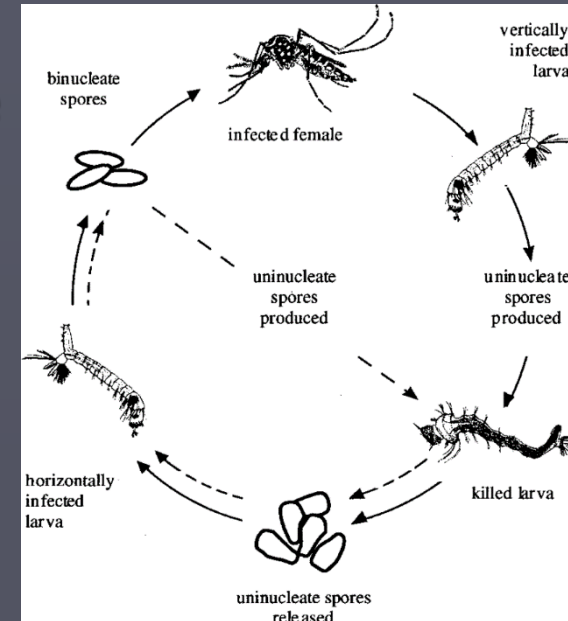


negativní genetická korelace mezi úspěchem parazita v MH a DH

- ▶ Více kmenů u stejného MH → kmen s nízkou virulencí kompetičně zvýhodněn
- ▶ Úspěšnost parazita u obou hostitelů - genetický kompromis = selekce středních hodnot virulencí u obou hostitelů

Vliv horizontální a vertikální transmise na evoluci virulence

- ▶ Horizontální transmise – vysoká virulence
- ▶ Vertikální transmise – nízká virulence
- ▶ Příklad: Srovnání ektoparazitických členovců u ptáků s odlišným typem přenosu
- ▶ Příklad: Paraziti se stádií horizontálního i vertikálního přenosu *Edhazardia eadis* (Microsporidia):
 - horizontálně přenášené spory – vysoká virulence u komárů
 - vertikálně přenášené spory – nízká virulence



Manipulace chování hostitele

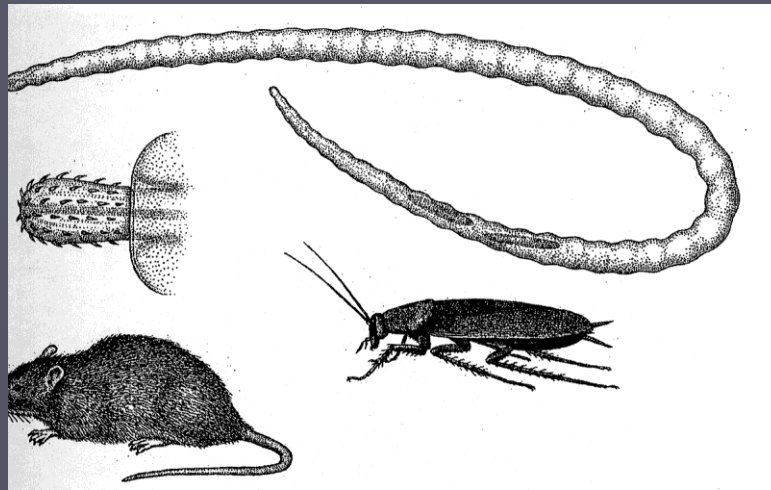
- ▶ cílený zásah do fungování hostitelského organismu
- ▶ modifikace vlastnosti hostitele - morfologií, regulaci metabolismu, specifické zásahy do nervového systému → změny v chování infikovaného hostitele
- ▶ Virulentní parazit tj. často behaviorální změny maximalizují přenos parazitů a zvyšují pravděpodobnost smrti hostitele

Adaptivní vs. neadaptativní manipulace hostitele

- ▶ Parazity indukované změny chování hostitele
- ▶ **1. výsledek adaptace** zvyšuje pravděpodobnost přenosu do DH a/nebo zvýšení fitness parazita
- ▶ **2. neadaptivní náhodné efekty parazitické infekce**
 - náhodní změny nebo vedlejší efekt patologie parazita
 - parazitizmus MH nezvyšuje míru predace DH
 - zvyšování vnímavosti hostitele k predaci, která není nezbytná pro vývojový cyklus

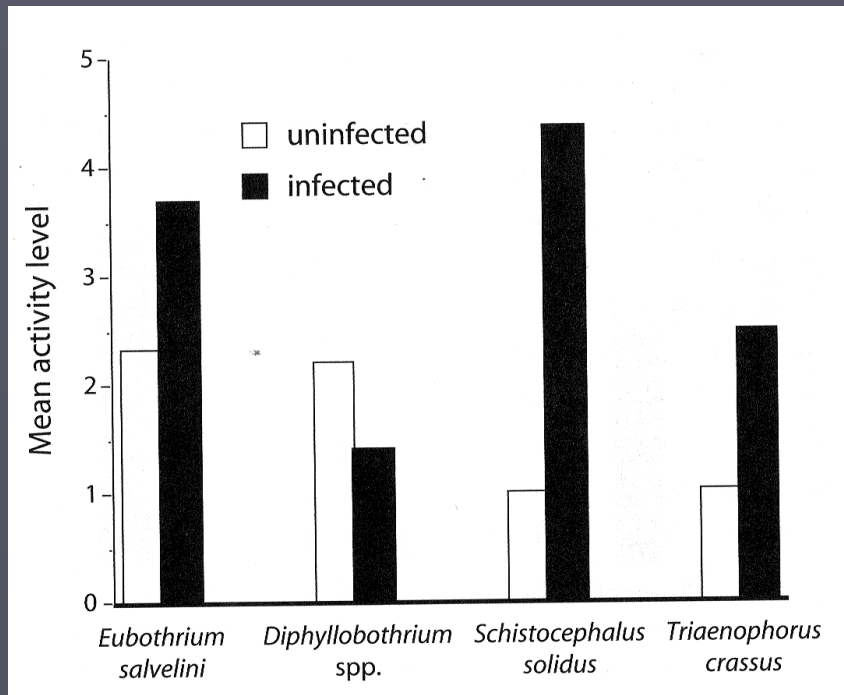
Adaptivní vs. neadaptativní manipulace hostitele

- ▶ 3. užitek (?) pro oba hostitele i parazita
- ▶ př. vrtejš *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) ovlivňuje chování mezihostitelů švábů



Neadaptivní efekty parazitické infekce

- Změny aktivity hostitele zapříčiněné parazitem v obrácených směrech a mají různé efekty na transmissi parazitů (u podobných hostitelsko-parazitických systémech)

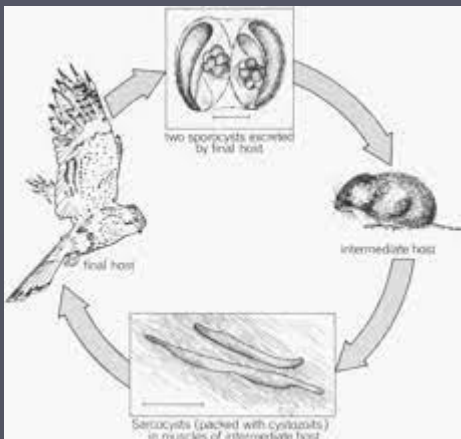
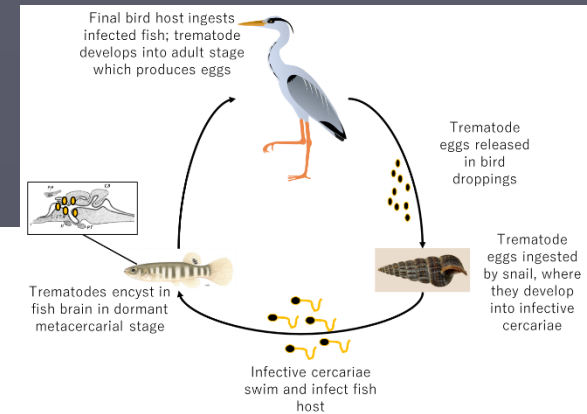
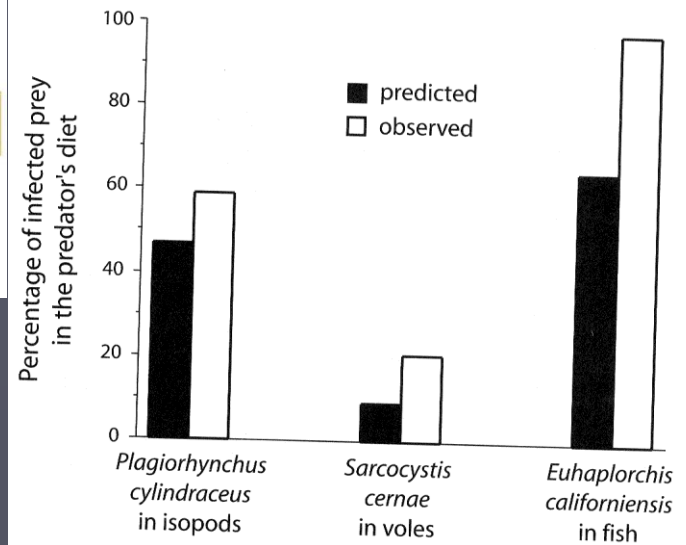
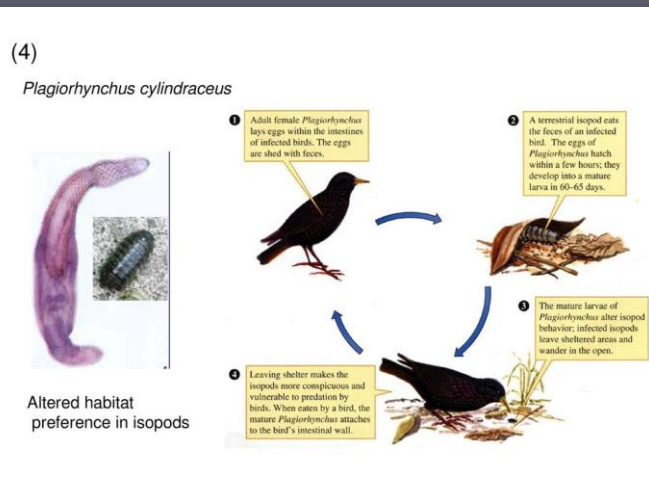


Efekt infekce 4 druhy tasemnic na aktivitu *Cyclops* spp.



Adaptivní manipulace hostitele

- ▶ paraziti manipulují chováním MH → vyšší rychlosti přenosu do DH
- infikovaní MH více vnímaví k predaci DH než neinfikovaní MH



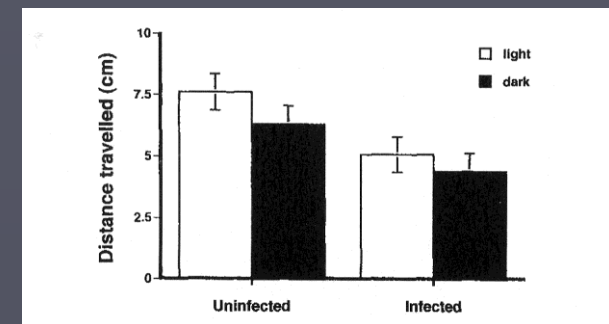
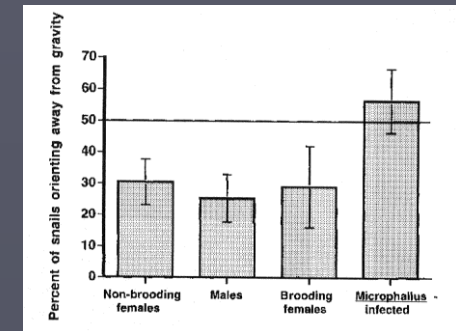
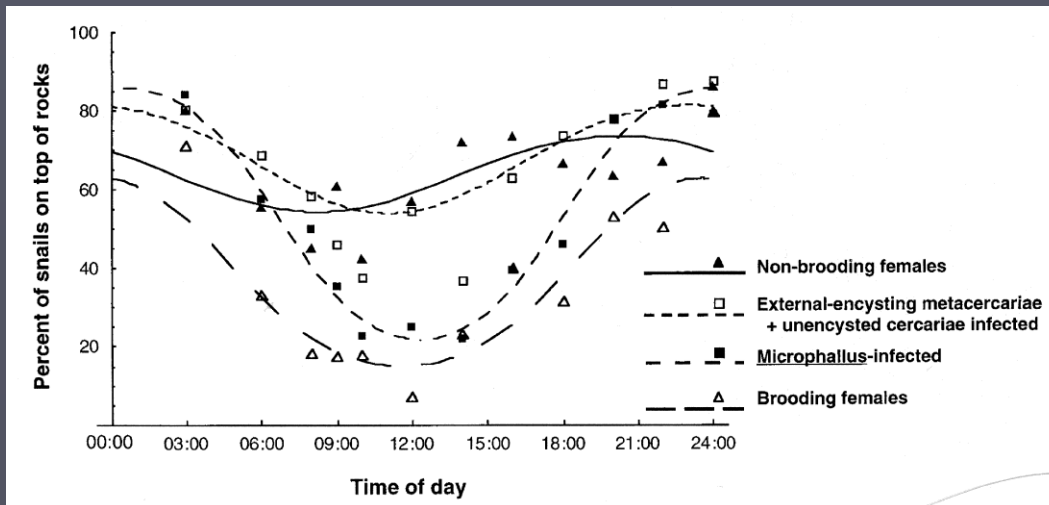
DH špaček DH poštolka DH rybožravý pták

Adaptivní manipulace hostitele

- ▶ parazity indukované změny hostitele ovlivňují fitness parazitů
- ▶ **Kdy se jedná se o adaptaci?**
 1. synchronizace času mezi infekcí a objevením behaviorální změny u hostitele
 2. určitá hostitelská specifita adaptivní manipulace hostitelského chování

Adaptivní manipulace hostitele

- ▶ Př. Sladkovodní šnek *Potamopyrgus antipodarum* infikovaný parazitem *Microphallus* sp. (Digenea)
 - modifikované chování pro zvyšování predace vodními ptáky (DH) a redukování predace rybami



Parazity indukované změny v hostitelském chování

► Pozitivně ovlivňují přenos parazita

1. **Přímé** př. infekce neuroendokrinního systému

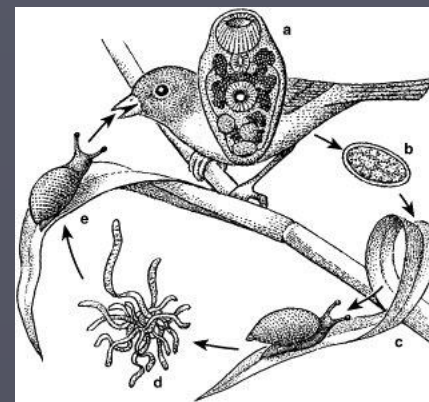
2. **Nepřímé** př. změna fyziologických parametrů hostitele, které evokují určitý typ odpovědi v chování infikovaného hostitele

Parazity indukované změny v hostitelském chování

► Zviditelnění hostitele (agresivní mimikry)

- parazity indukovaná změna zbarvení mezihostitele, vytváření bílých nebo tmavých skvrn nebo zduřenin
- zvýšení predáční úspěšnosti definitivního hostitele

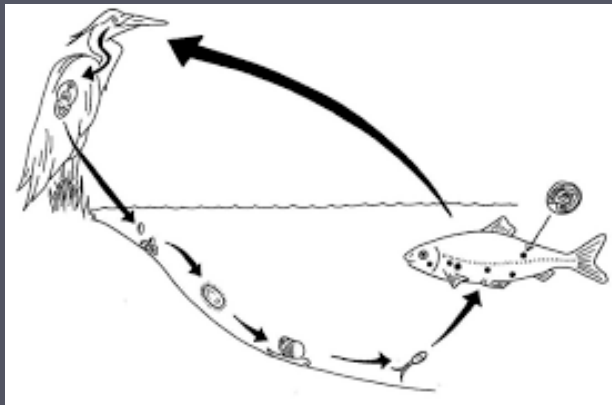
př. barevné sporocysty motolice *Leucochloridium macrostomum* pulzující v tykadlech suchozemského plže rodu *Succinella*



Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ př. černé skvrny na kůži sladkovodních ryb („black spot disease“) vyvolané některými druhy motolic

Posthodiplostomum cuticola



Parazity indukované změny v hostitelském chování



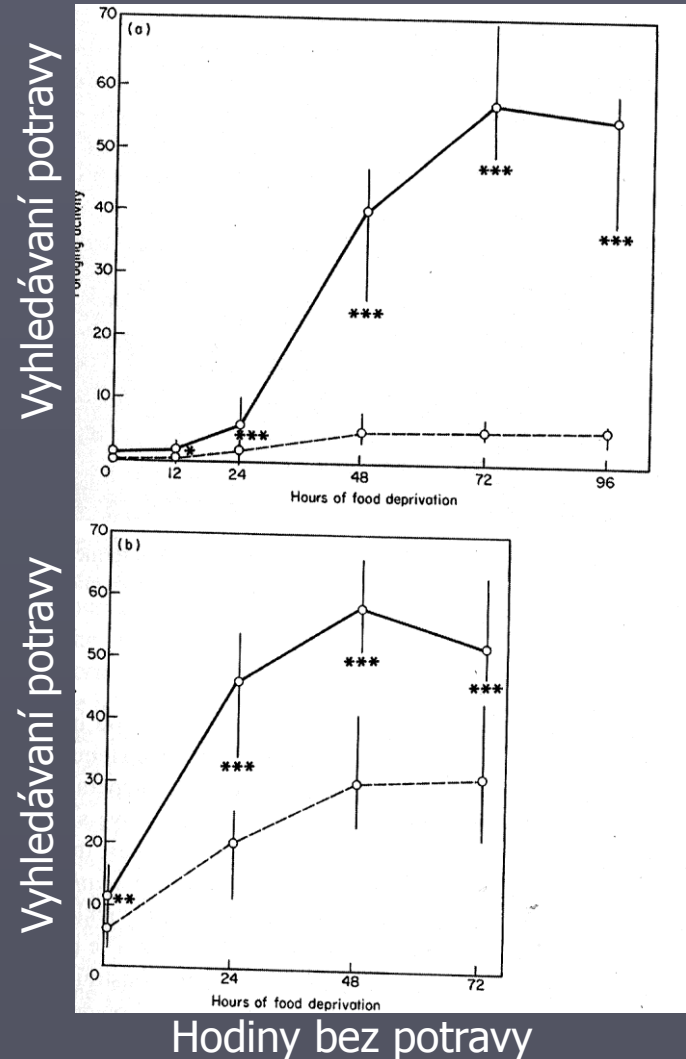
► Pozměněné potravní chování

- parazity indukovaná změna potravního chování hostitele – dlouhé hledání potravy i v blízkosti predátora

- př. plerocerkoidy tasemnice

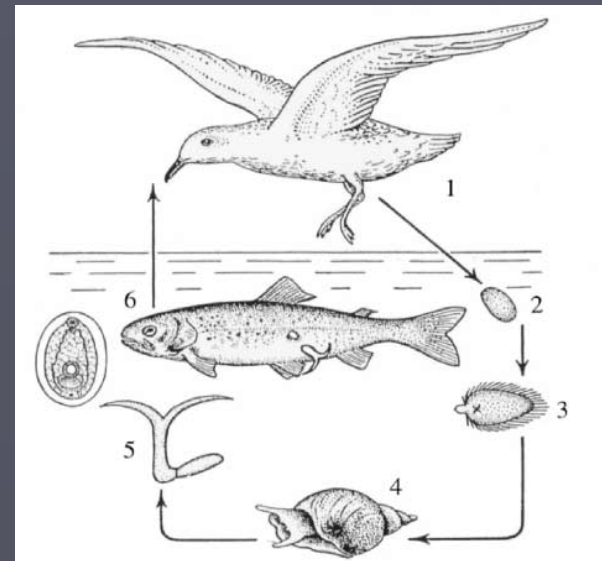
Schistocephalus solidus u

koljušky tříostní (*Gasterosteus aculeatus*)



Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ Pozměněná schopnost pohybu -> dezorientace hostitele
- ▶ - parazitovaný hostitel vykazuje netypický pohyb
 - př. metacerkárie *Diplostomum spathaceum* u sladkovodní ryby (mezihostitel) - lokalizace v oční čočce

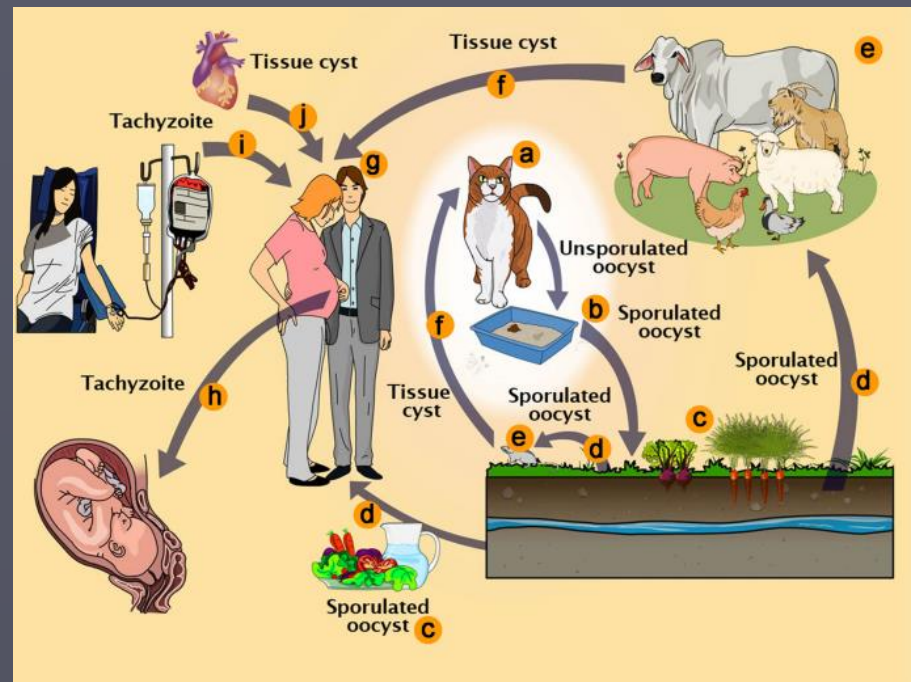


Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ Pozměněné chování v přítomnosti predátora
- ▶ parazitovaný hostitel má sníženou vnímavost na přítomnost predátora
- ▶ úniková vzdálenost mezi predátorem a infikovaným hostitelem zkracuje
- ▶ reakce infikovaného hostitele na útok predátora je strnutí
- ▶ Př. plerocerkoid tasemnice *Schistocephalus solidus* u koljušky tříostní (*Gasterosteus aculeatus*)

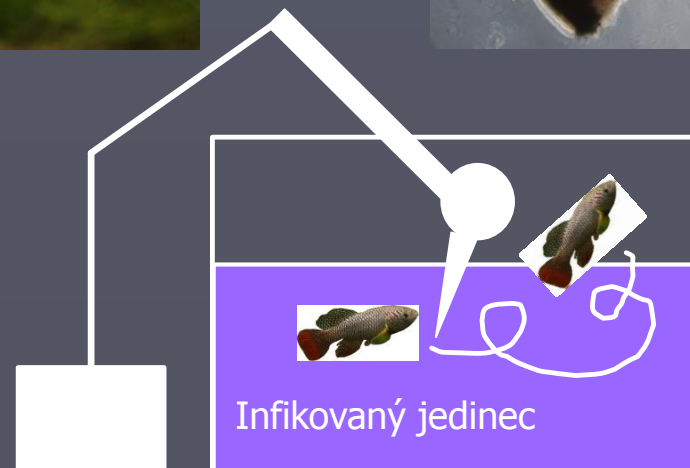
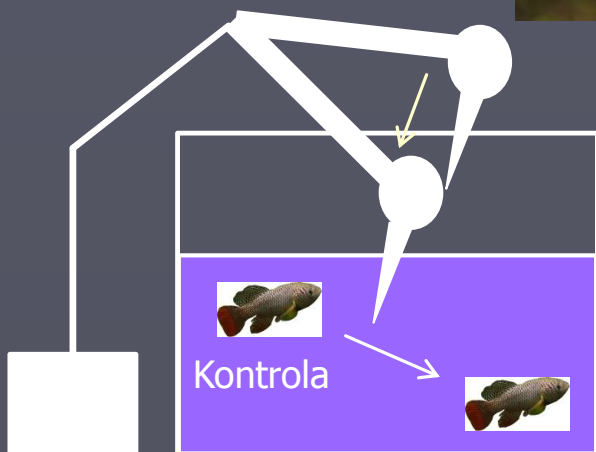
Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ *Toxoplasma gondii* u hlodavců (mezihostitel) – ovlivňuje přenos do definitivního hostitele (kočka) vrozená averze potkanů vůči kočkám modifikace chování hostitele parazitem – pach kočky atraktant pro potkana



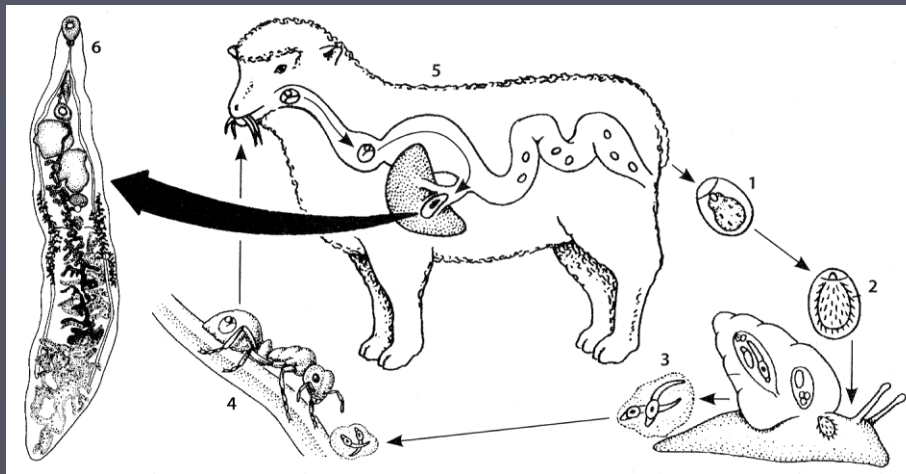
Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ metacerkárie *Apatemon* (< 15) in mozku halančíků (*Nothobranchius furzeri*)
 - „skoky“ nad hladinu - pravděpodobnost ulovení infikované ryby volavkou (DH) 30x vyšší než v případě zdravé ryby



Parazity indukované změny v hostitelském chování

- ▶ Preference habitatu
- ▶ Parazitovaný hostitel se přesune do prostředí, kde je nápadnější a snadněji dosažitelný DH
- ▶ Příklad: Metacerkárie motolice *Dicrocoelium dendriticum* u mravence (*Formica praetensis*)



<http://www.youtube.com/watch?v=IGSUU3E9ZoM>

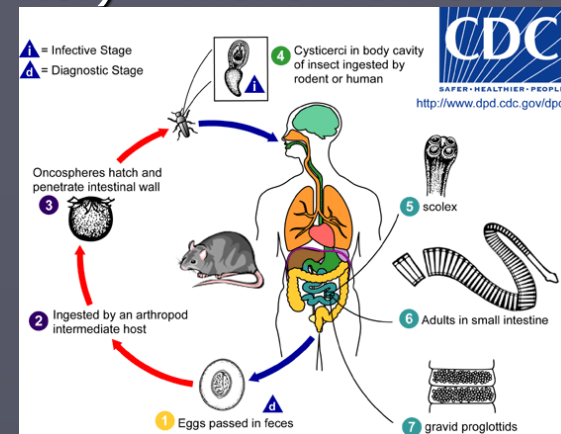
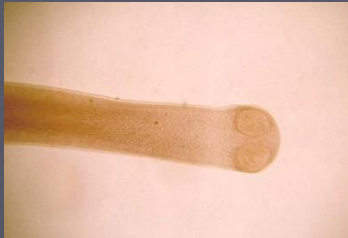
Parazity indukované změny s dopadem na reprodukci hostitele

- ▶ **Modifikace pohlavního chování**
- ▶ 1. paraziti přímo využívá reprodukční orgány (živí se gonádami)
- ▶ 2. nepřímé využití hostitele - reprodukční úsilí hostitele ve svůj prospěch (energie hostitele do reprodukce nebo zabraňuje pohlavnímu dospívání hostitele – kastrace)

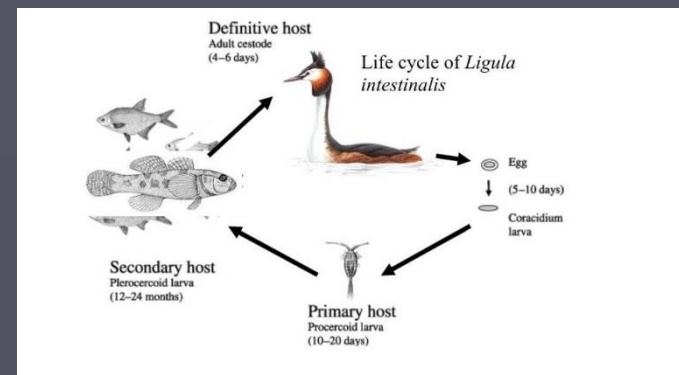
Parazity indukované změny s dopadem na reprodukci hostitele

- ▶ produkce hormonů, které zabraňují pohlavnímu dospívání hostitele

Př. tasemnice *Hymenolepis diminuta* potlačuje vitelogenezi u hmyzího MH (*Tribolium confusum* a *Tenebrio molitor*) – menší velikost a životaschopnost vajíček



Př. plerocerkoid tasemnice *Ligula intestinalis* zabraňuje vývoji gonád a dosažení pohlavní zralosti rybích MH



Parazity indukované změny s dopadem na reprodukci hostitele

- ▶ parazit využívá energii určenou pro hostitelskou reprodukci ve prospěch vlastního růstu prostřednictvím kastrace hostitele

Př. Digenea plžů

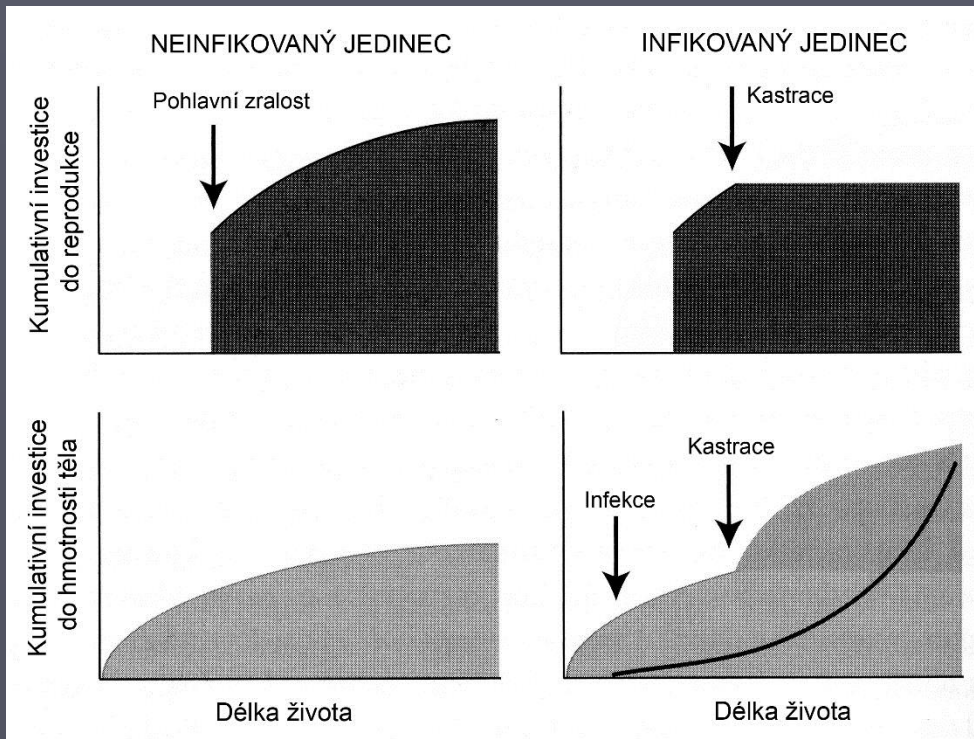
Př. *Sacculina carcini* parazitující kraby – kastrace samců a samic + hormonální interference – feminizace samců



<http://www.youtube.com/watch?v=LFaqeTauVhA>

Parazity indukované změny s dopadem na reprodukci hostitele

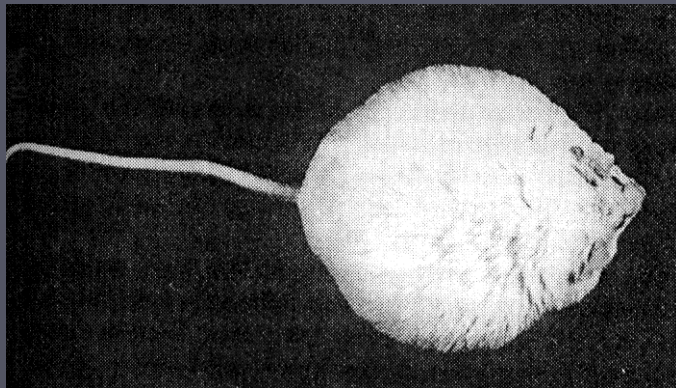
- ▶ **kastrace hostitele - ideální strategie parazita využívání hostitele**
 - parazit neredukuje délku života hostitele
 - energii nevyužitou pro reprodukci hostitel investuje energii do somatického růstu



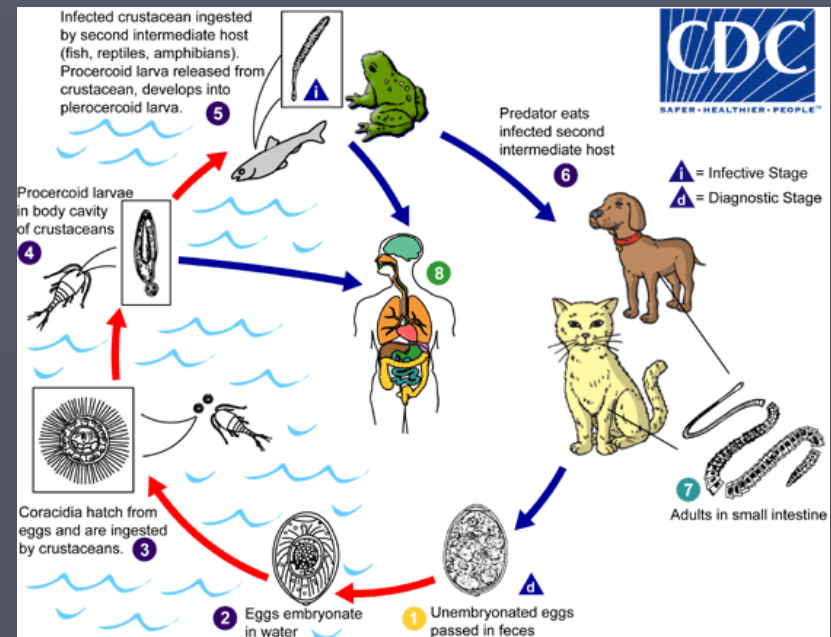
Kumulativní investice hostitele do reprodukce a hmotnosti těla v případě neinfikovaného a infikovaného jedince parazitickým kastrátorem

Parazity indukované změny – gigantismus hostitele

- ▶ **Hostitelský gigantismus**
- ▶ Sekrece růstového faktoru, nadměrný příjem potravy, neschopnost metamorfózy
- ▶ Sekrece analogů u parazitů - napodobují růstový faktor hostitele



Plerocerkoidy *Spirometra mansonioides* u hlodavců produkují růstový faktor, který napodobuje savčí růstový hormon



Parazity indukované změny – gigantismus hostitele

► hypotézy

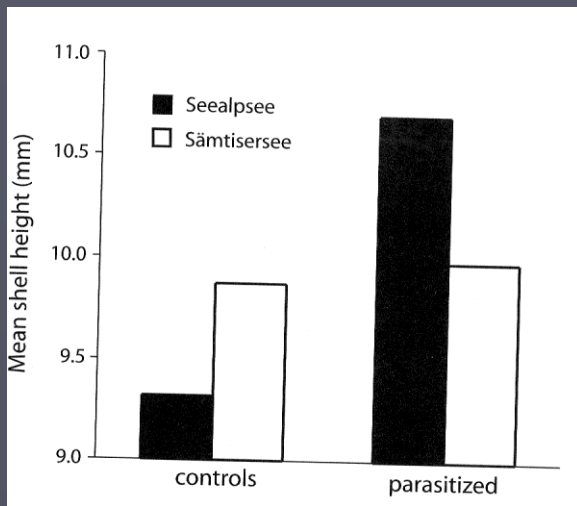
1. strategie parazita využívat hostitele

- pozdější užitek pro déle žijící parazity s průměrnou rychlostí růstu (např. pro larvální stadia motolic plžů)
- zdroje uvolněné kastrací jsou investovány do hmotnosti těla hostitele pro pozdější využití parazity, parazit indukuje velice nízkou nebo žádnou mortalitu

2. adaptivní odpověď infikovaného hostitele – kompenzace efektu parazita

Parazity indukované změny – gigantismus hostitele

- ▶ Hostitelský gigantismus
- ▶ Experiment: gigantismus jako strategie parazita využívat hostitele nebo gigantismus jako adaptace hostitele kompenzovat efekt parazitizmu?

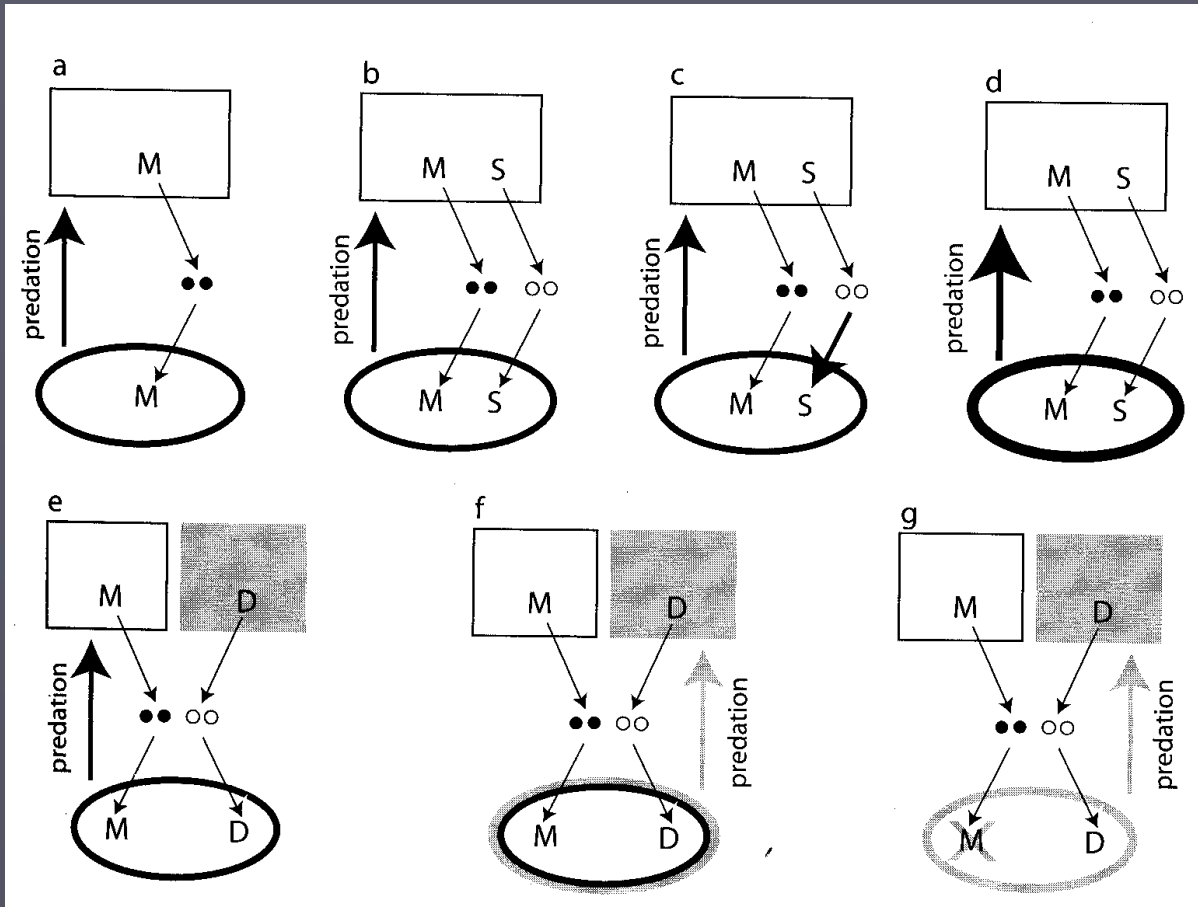


Efekt kastrace parazitem *Diplostomum phoxini* (Digenea) na růst MH *Lymnaea peregra*

Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

- ▶ Mnoho larválních helmintů sdílí mezihostitele s jinými parazitickými druhy
 - některé manipulují chování hostitele, jiné nemanipulují
 - některé mají stejné, jiné odlišné vývojové cykly
 - stejný definitivní hostitel = spolupráce parazitických druhů
 - odlišný definitivní hostitel = konflikt mezi parazitickými druhy

Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce



Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

- ▶ „hitchhiking“ strategie stopování – larva nemanipulujícího parazita aktivně hledá a infikuje manipulovaného hostitele
- ▶ Př. Digenea u mezihostitele (Amphipoda)

Microphallus papillorobustus - manipulující druh – hostitel plave u povrchu vody, kde je vystaven predaci definitivním hostitelem – pták

Maritrema subdolum - nemanipulující druh, aktivně plave u povrchu vody

aktivní „hitchhiking“ je prospěšný jenom v případě nízkých prevalencí manipulátora

Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

► Dva manipulátory – strategie kopilotů u stejného MH

- každý ovlivňuje jinak fenotyp hostitele
- efekt obou na míru přenosu je aditivní (selekce favorizuje synergismus)

Př. Acanthocephala (*Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus clavula*) u mezihostitele (Amphipoda), definitivní hostitel ryba

Př. Echinostomní Digenea (*Curtuteria australis* a *Acanthoparyphium* sp.) u srdcovky, definitivní hostitel pták

Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

- ▶ „hijack“ (únos mezhospitele) strategie – kompetitivní proces převzít kontrolu MH
 - oba parazitické druhy manipulují
 - jeden je silnější (vliv na fenotyp hostitele) – mechanismy manipulací nebo který byl první u hostitele
 - „arms races“ mezi manipulátory (náklady spojené se ztrátou jsou velké)
 - Příklad: Acanthocephala (*Pomphorhynchus laevis* a *Polymorphus minutus*) u MH Amphipoda, DH ryba (PL), pták (PM)
 - silnější PL

Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

► Strategie „zastřelení druhého pilota“

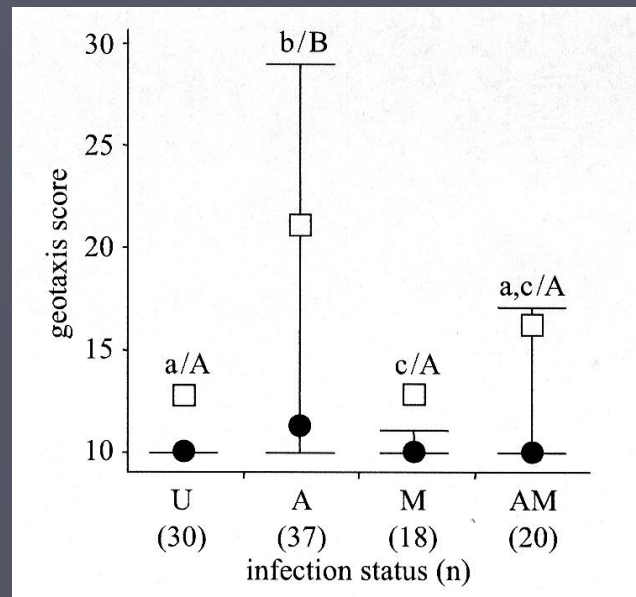
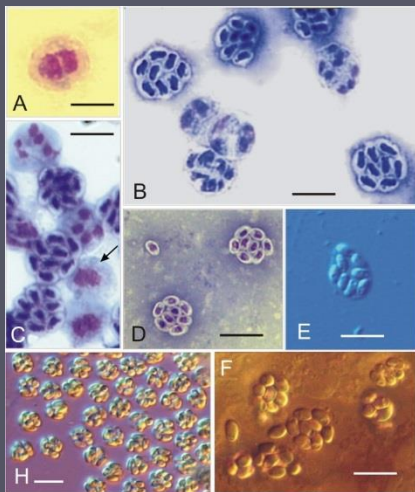
- Př. Cestoda z MH brouků - *Hymenolepis diminuta* (DH potkan) a *Raillietina cesticillus* (DH kuře) – oba manipulují - infekce brouků *R. cesticillus* zabraňuje infekci *H. diminuta*

Př. Acanthocephala u MH amphipoda – *Pomphorhynchus bulbocolli* a *Leptorhynchoides thecatus* (DH jiné druhy sladkovodních ryb)

Př. Přítomnost jednoho druhu vrtejší negativně ovlivňuje růst druhého (oba jsou hostitelem-manipulující druhy)

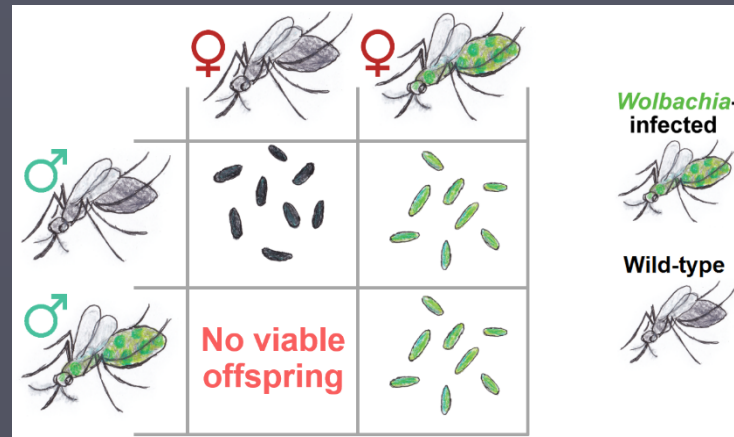
Manipulace hostitele z pohledu konceptu vícedruhové parazitární infekce

- ▶ **hypotéze sabotáže** – neutralizace manipulace
- ▶ Vertikálně přenášený parazit *Dictyocoela* sp. (Microsporidia) a horizontálně přenášený parazit *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) u MH *Gammarus roeseli* (PM modifikuje chování MH)



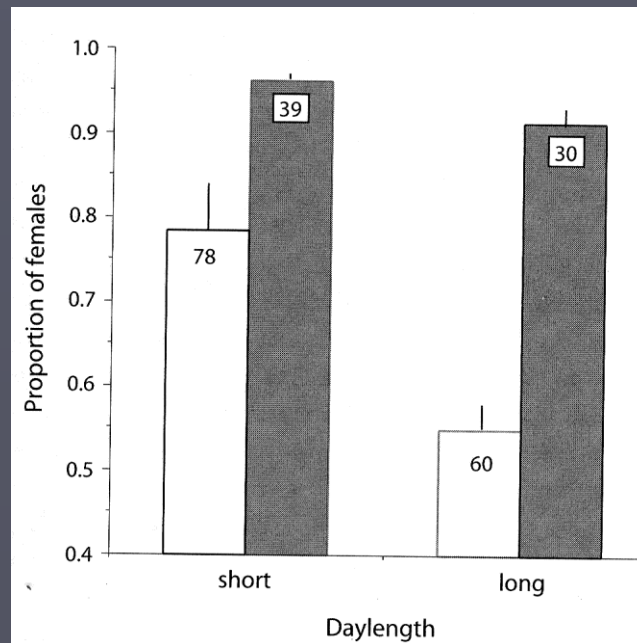
Manipulace poměru pohlaví hostitele

- ▶ Paraziti přenášeny vertikálně: microsporidie, viry, bakterie
- ▶ Bakterie *Wolbachia* – žijí v cytoplazmě hostitelských gamet, infekce samic – přenos pro potomstvo, infekce samců – evoluční konec
- ▶ **manipulace parazitů = vliv na investici do samičího potomstva**
 1. zabíjejí samčí potomstvo hostitele
 2. deformují primární poměr pohlaví změnou exprese genů hostitele (konvertují genotyp samců do genotypu samic)
 3. feminizují samčí potomstvo (změna genotypických samců na funkční fenotypické samice)



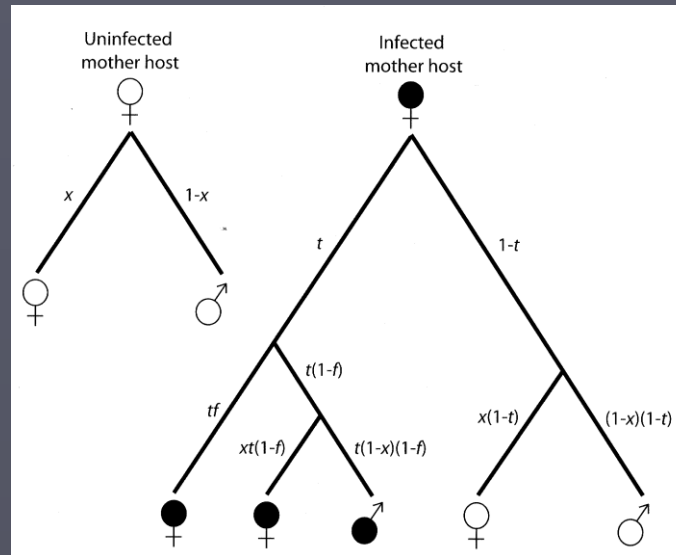
Manipulace poměru pohlaví hostitele

- Př. Zastoupení samičího potomstva ve snůšce samic *Gammarus duebeni* neinfikovaných a infikovaných transovariálně přenášeným parazitem *Octosporea effeminas* (Microsporidia)



Manipulace poměru pohlaví hostitele

- Efekt feminizujícího parazita na poměr pohlaví je závislý na:
 1. primárním poměru pohlaví hostitele
 2. schopnosti přenosu parazita z matky na potomstvo
 3. na feminizujícím vlivu parazita



Riziková strategie využívání hostitele!!!

Maximalizace transmise a feminizace

→ extinkce populace hostitele (eliminace samců) a extinkce parazita