

# Hostitelská specifita parazitů

# Definice hostitelské specifity

- ▶ Rozsah, ve kterém určitý parazitický taxon je vymezen určitému počtu hostitelských druhů
- ▶ Skutečná vlastnost parazitů – opakovaně se vyskytuje u různých populací parazita
- ▶ Je výsledkem evolučních událostí a daných ekologických podmínek
- ▶ Koncept specialista versus generalista

**Specialista** (specifický druh) – vyskytuje se na jednom hostitelském druhu

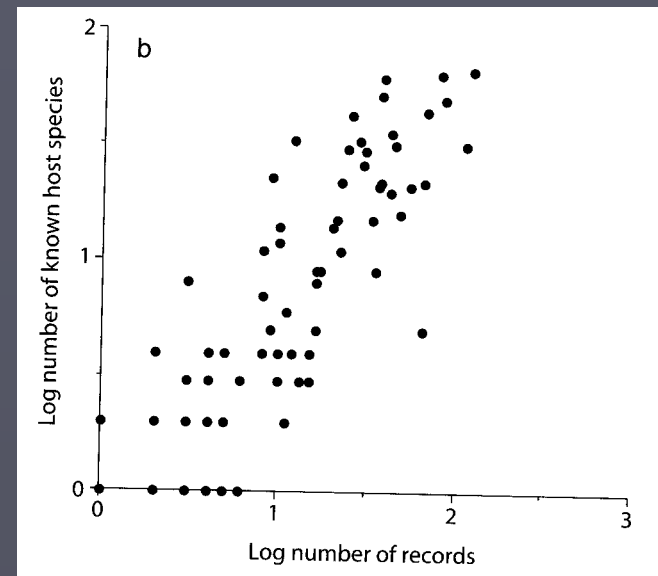
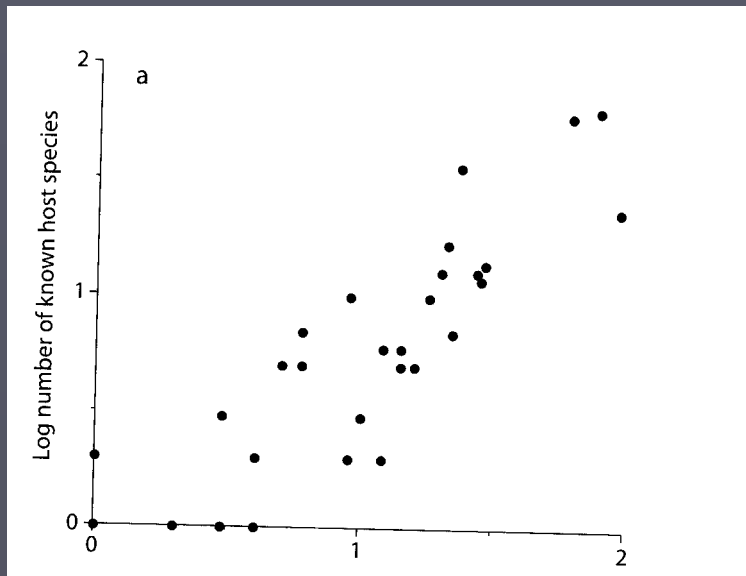
**Generalista** – vyskytuje se na dvou a více hostitelských druzích

# Základní hostitelská specifity

- ▶ Počet hostitelských druhů „**host range**“ – míra hostitelské specifity
- ▶ vysoký „host range“ = nízká HS
- ▶ **Dva druhy parazitují stejný počet hostitelských druhů. Mají stejnou hostitelskou specifitu?**
- ▶ Počet hostitelských druhů – **základní hostitelská specifita**
- ▶ Ekologická důležitost hostitele pro parazita, fylogenetická příbuznost hostitelů, variabilita ve využívání hostitele na úrovni geografické

# Vliv vzorkování na stanovení hostitelské specifity

- ▶ Vysoká hostitelské specifita – možný artefakt vzorkování
- ▶ Hostitelské specifita parazitů vzácných a frekventovaně vzorkovaných hostitelů
- ▶ Korekce pro velikost vzorku

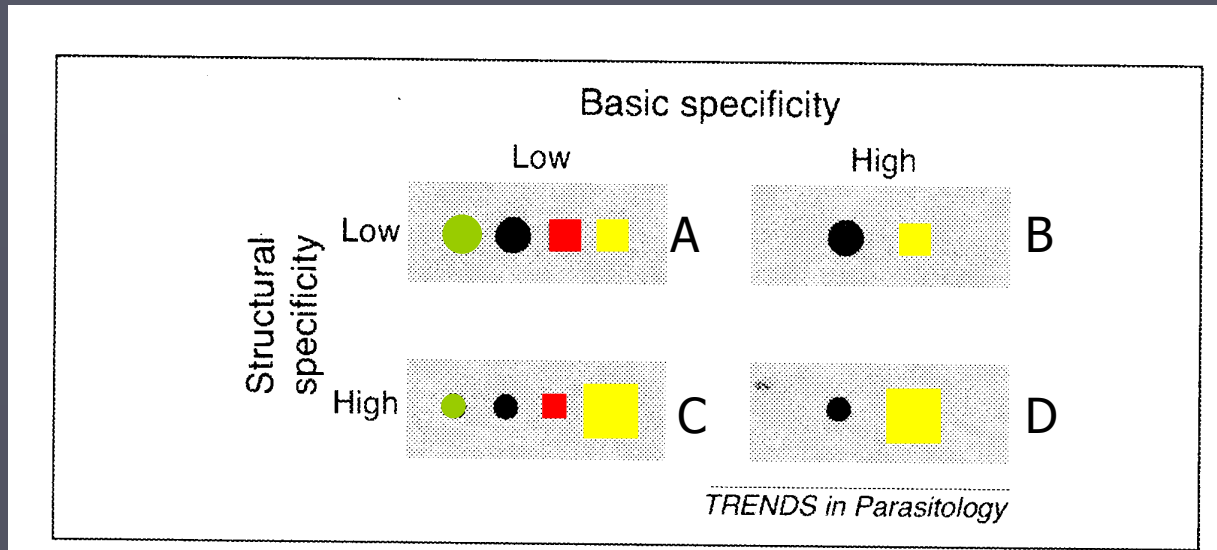


- ▶ Příklad. Vztah mezi počtem známých hostitelů a počtem publikovaných záznamů pro (a) ektoparazity, (b) endoparazity sladkovodních ryb Kanady



# Strukturální specifita

- ▶ Ekologická důležitost hostitele pro populaci parazita
- ▶ Rozdíly v abundanci, intenzitě infekce a prevalenci parazitických druhů



# Strukturální specifita

## ► Indexy hostitelské specifity

- intenzita a frekvence využití různých hostitelských druhů parazitem

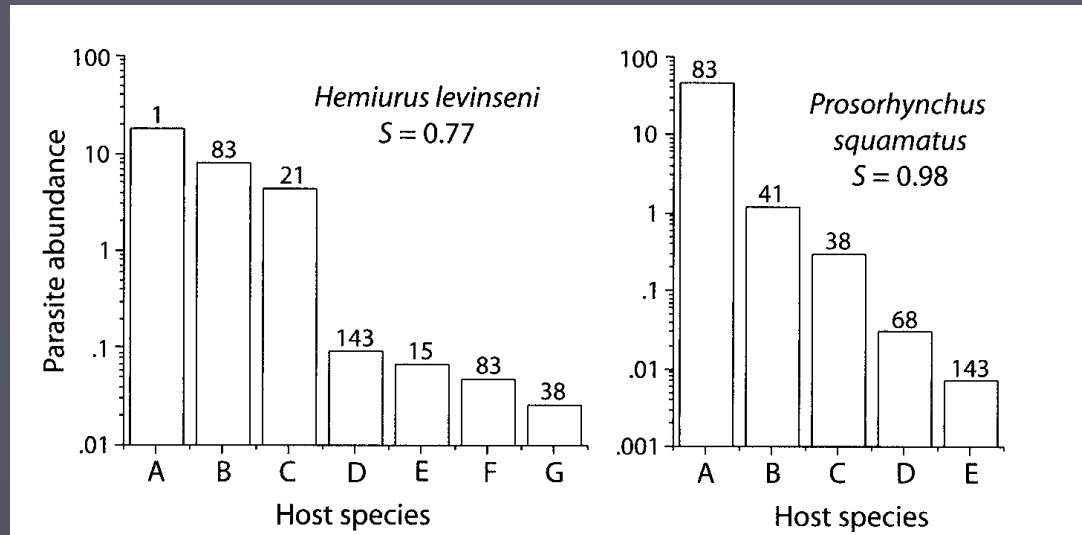
Rohde (1980)

$$S = \sum(x_i/n_i h_i) / \sum(x_i/n_i)$$

kde  $x_i$  je počet jedinců parazita na  $i$ -tém druhu hostitele,  $n_i$  je počet studovaných jedinců  $i$ -tého druhu hostitele,  $x_i/n_i$  je abundance parazita na hostitelském druhu  $i$ , a  $h_i$  je pořadí hostitelského druhu  $i$  (hostitelský druh s vyšší abundancí parazita má pořadí 1).

# Strukturální specifita

- Př. Srovnání hostitelské specifity 2 druhů digeneí mořských ryb

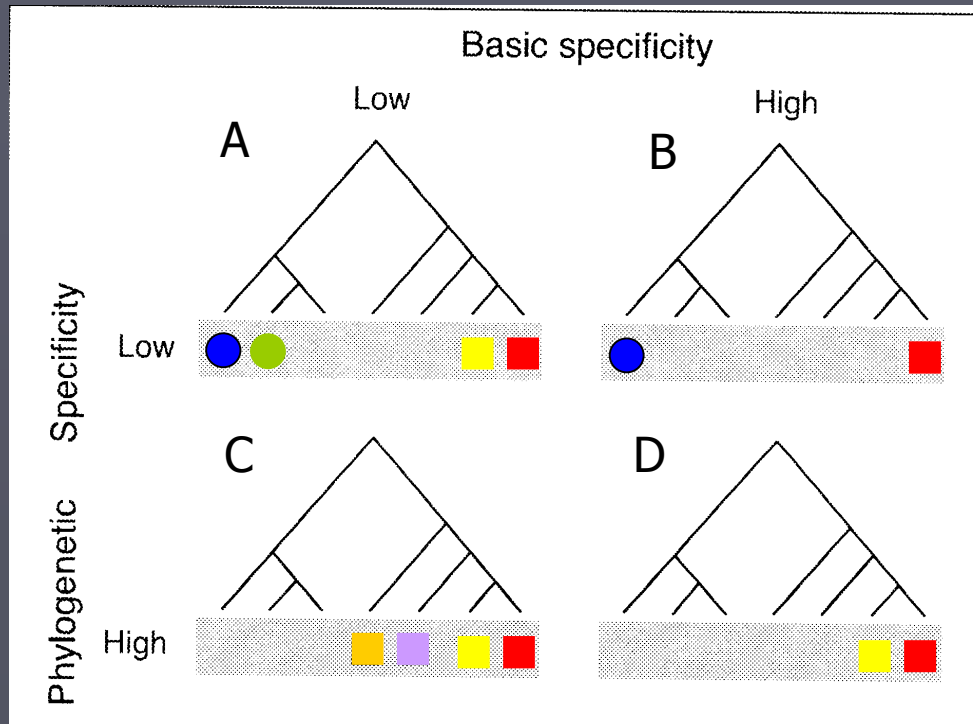


# Strukturální specifita

- ▶ Rohde and Rohde (2008) – index s odstraněním problému senzitivity pro počet infikovaných hostitelských druhů
- ▶ Indexy druhové diverzity – počet druhů plus početnost druhů (př. Shannon index) nebo Levinsova šířka niky
- ▶ Ideální indexy strukturální specifity – využití a dostupnost hostitele (abundance parazita v kombinaci s abundancí hostitele v prostředí)

# Fylogenetická specifita

- Informace o hostitelské příbuznosti do měření hostitelské specifity



# Fylogenetická specifita

- ▶ Indexy hostitelské specifiity z fylogenetické perspektivy
- ▶ Desdevises et al. (2002)  
Index založen na semikvantitativní klasifikaci  
IHS = 1 – striktní specialista (druhově specifický, vysoce hostitelsky specifický)  
IHS = 2 – intermediární specialista – kongenerické druhy hostitelů  
IHS = 3 – intermediární generalista – nekongeneričtí ale fylogeneticky příbuzní hostitelé  
IHS = 4 – generalista – fylogeneticky nepříbuzní hostitelé

# Fylogenetická specifita

- ▶ Poulin & Mouillot (2003)

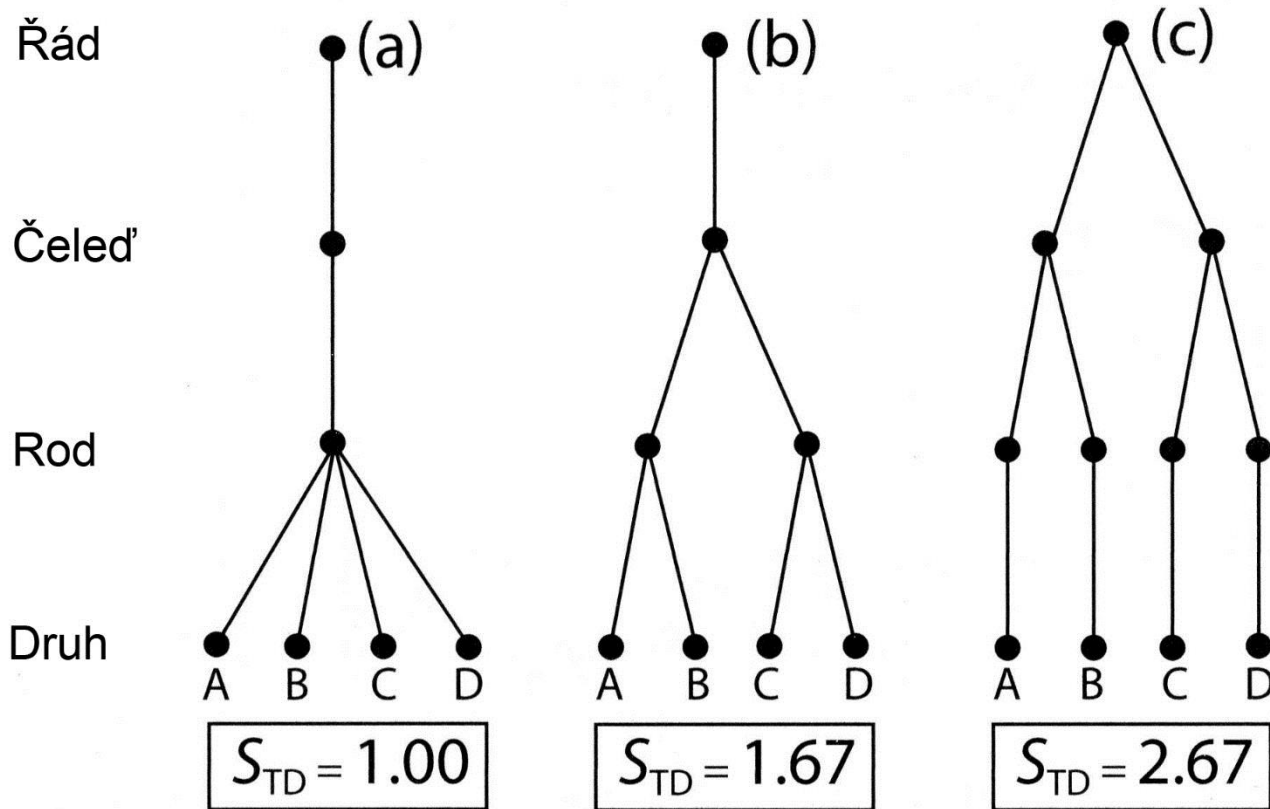
$$S_{TD} = 2 \sum \sum_{i < j} \omega_{ij} / s(s-1)$$

$s$  je počet druhů hostitele využívaných daným druhem parazita, dvojitá suma zahrnuje soubor  $\{i = 1, \dots, s; j = 1, \dots, s, \text{ kde } i < j\}$  a  $\omega_{ij}$  je taxonomický rozdíl mezi druhy  $i$  a  $j$  neboli počet taxonomických kroků potřebných k uzlu společného předka obou druhů

# Index fylogenetické specifiity

Srovnání hostitelské specifiity 3 druhů parazitů

Hostitel

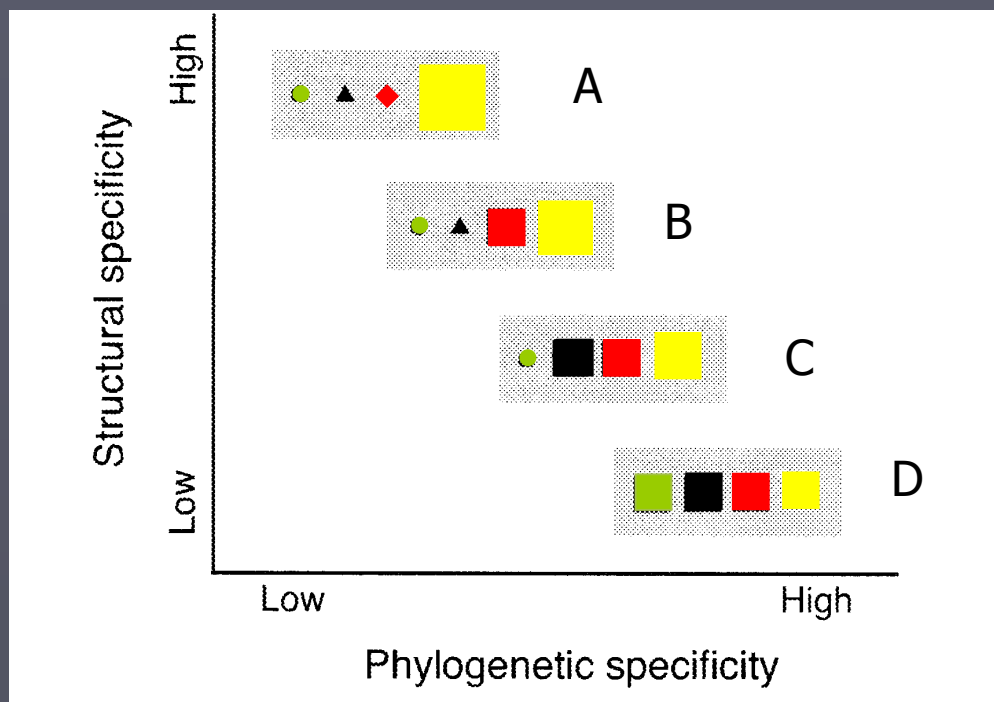


Minimum IS = 1 – hostitelsky specifický parazit



# Hostitelská specifita

- Vyjádřená pomocí komponent základní, strukturální a fylogenetická



Hypotetický vztah mezi strukturálními a fylogenetickými komponentami hostitelské specifity. Abundance je ovlivněna fyziologickými nebo jinými faktory.

# Fylostrukturální specifita

## ► 3 druhy parazitů

Parazit „A“ dosahuje vysoké abundance u dvou kongenerických hostitelských druhů a nízké abundance u dalších dvou druhů z jiného rodu

Parazit „B“ dosahuje stejné abundance u 4 různých (fylogeneticky vzdálených) druhů

Parazit „C“ dosahuje vyšší abundance u dvou hostitelských druhů z různých taxonů a nižší abundance u dalších dvou hostitelů rovněž z různých taxonů

který je nejvíce specifický?

# Fylostrukturální specifita

- ▶ Kombinuje evoluční a ekologické aspekty HS
- ▶ Poulin & Mouillot (2003)

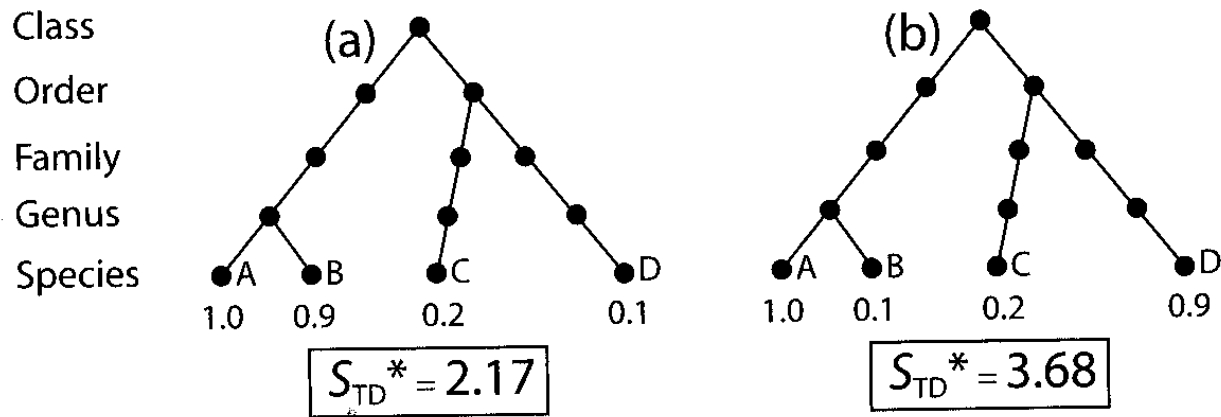
index HS – fylogenetická vzdálenost hostitelských druhů plus prevalence parazita u různých hostitelských druhů

Faktor váhy prevalence 1 = 100% u dvou hostitelských druhů, 0 - velmi nízká

$$S_{TD}^* = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} (p_i p_j)}{\sum \sum_{i < j} (p_i p_j)}$$

$\omega_{ij}$  je taxonomický rozdíl mezi druhy  $i$  a  $j$  neboli počet taxonomických kroků potřebných k uzlu společného předka obou druhů,  $p_i$  a  $p_j$  jsou prevalence parazita u hostitelských druhů  $i$  a  $j$ .

# Index fylostrukturální specificity

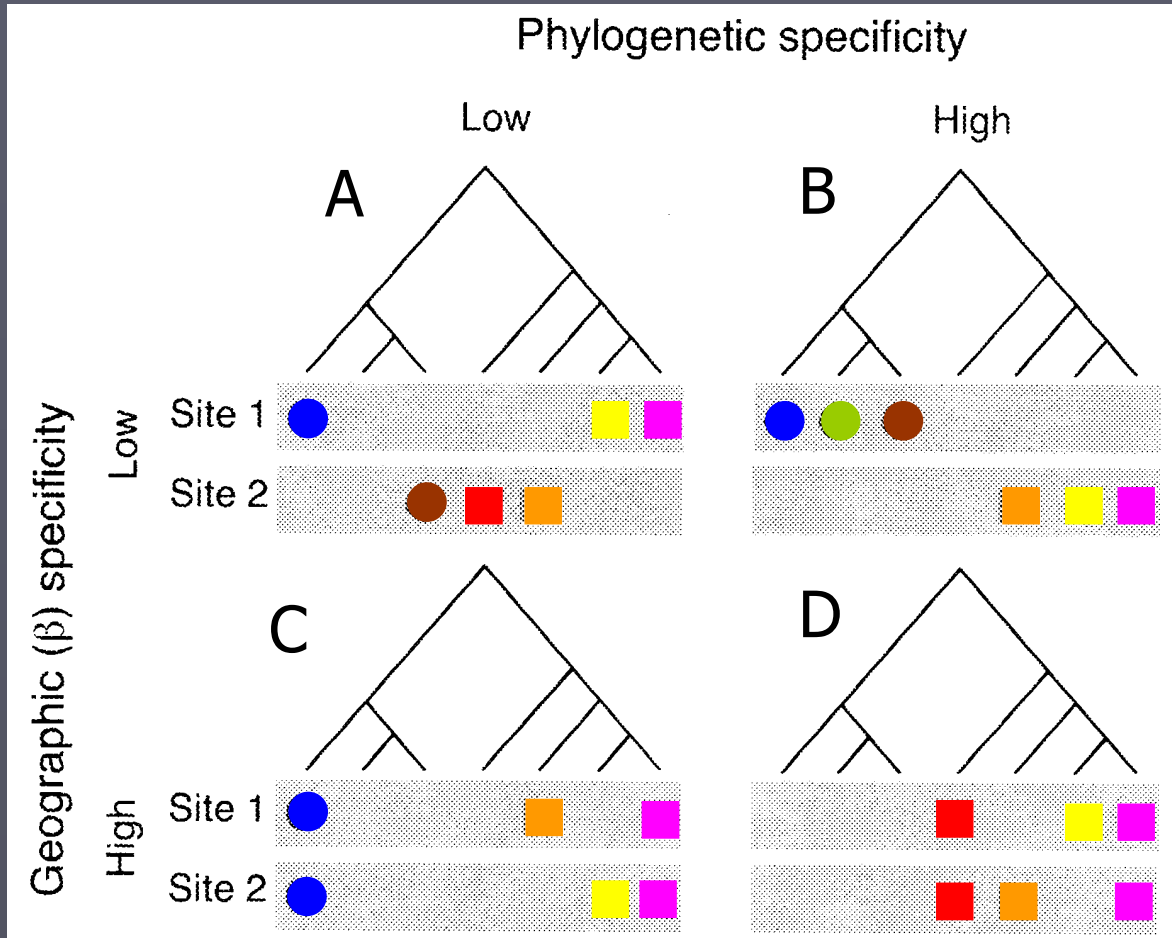


**Figure 3.4** Taxonomic structure of the sets of hosts for two hypothetical parasites, with prevalence in each host indicated below. There are four host species, A to D, in each example. The taxonomic tree of host species is the same in both cases, as are the prevalence values; however, the distribution of prevalence values among host species differs between the two examples. The index  $S_{TD}^*$  achieves a higher value in (b) than (a) because of the greater taxonomic distance among host species with high prevalence. (Modified from Poulin and Mouillot 2005)

# Hostitelská specifita v geografickém prostoru

- ▶ Společenstva hostitelů s různým složením a relativní hustotou na různých lokalitách
- ▶ Konzistence parazita ve využití hostitele v geografickém prostoru
- ▶ Příklad Host specificity - parazit A, parazit B
  - parazit A – stejné hostitelé na 2 lokalitách, stejné abundance na lokalitách, fylogeneticky příbuzné hostitele
  - parazit B – jiné hostitele na 2 lokalitách, stejné abundance na lokalitách, fylogeneticky příbuzné hostitelekterý je více specifický?

# Fylobetaspecifita – kombinace fylogenetické a geografické specifity



# $\alpha$ -specifita a $\beta$ -specifita

Hostitelská specifita pro danou lokalitu –  $\alpha$ -specifita  
ve všech lokalitách –  $\beta$ -specifita

(analogie  $\alpha$ -diverzita,  $\beta$ -diverzita)

!!! Problem vymezení hostitelské specifity

lokální úroveň – parazit druhově specifický (specialista)

regionální úroveň – parazit nespecifický (generalista)

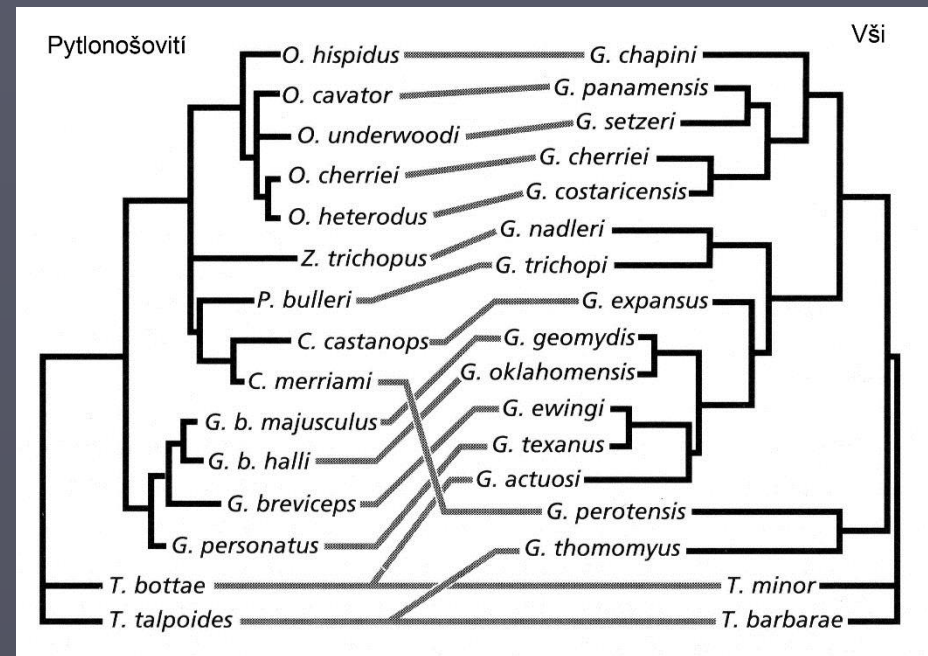
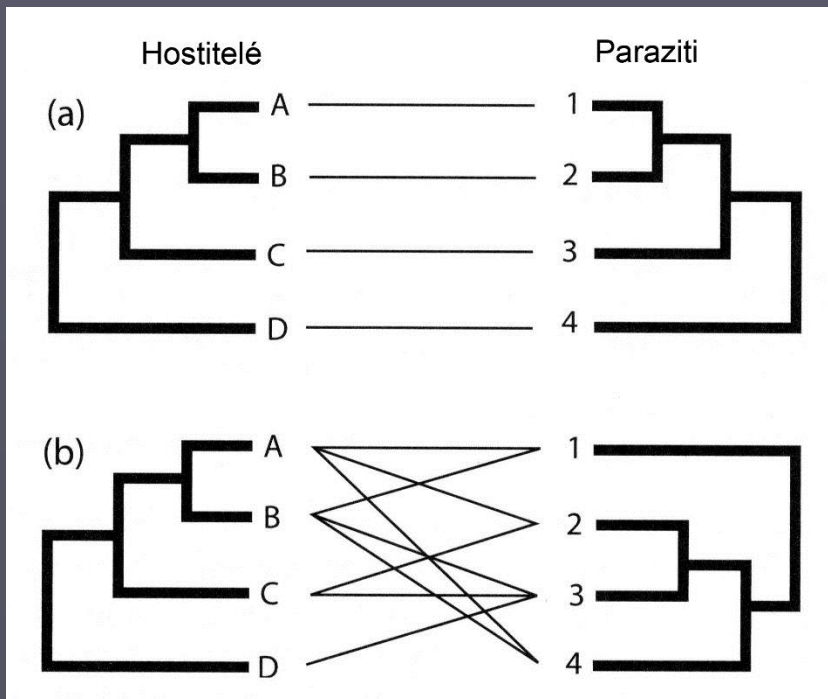
# Vymezení hostitelské specifity

- ▶ **Úroveň lokální:** absence určitého vhodného hostitele, neadekvátní vzorkování
- ▶ **Úroveň globální:** chybná taxonomická determinace hostitele, problém náhodných hostitelů
- ▶ U některých parazitů generalistů:
  - úroveň globální: široké spektrum hostitelských druhů  
**preferovaný** (běžný) **hostitel** – abundance parazita je nejvyšší -> pro udržení populace parazita  
**doplňkoví hostitelé** – abundance parazita je nižší
  - úroveň lokální: pouze preferovaný druh hostitele



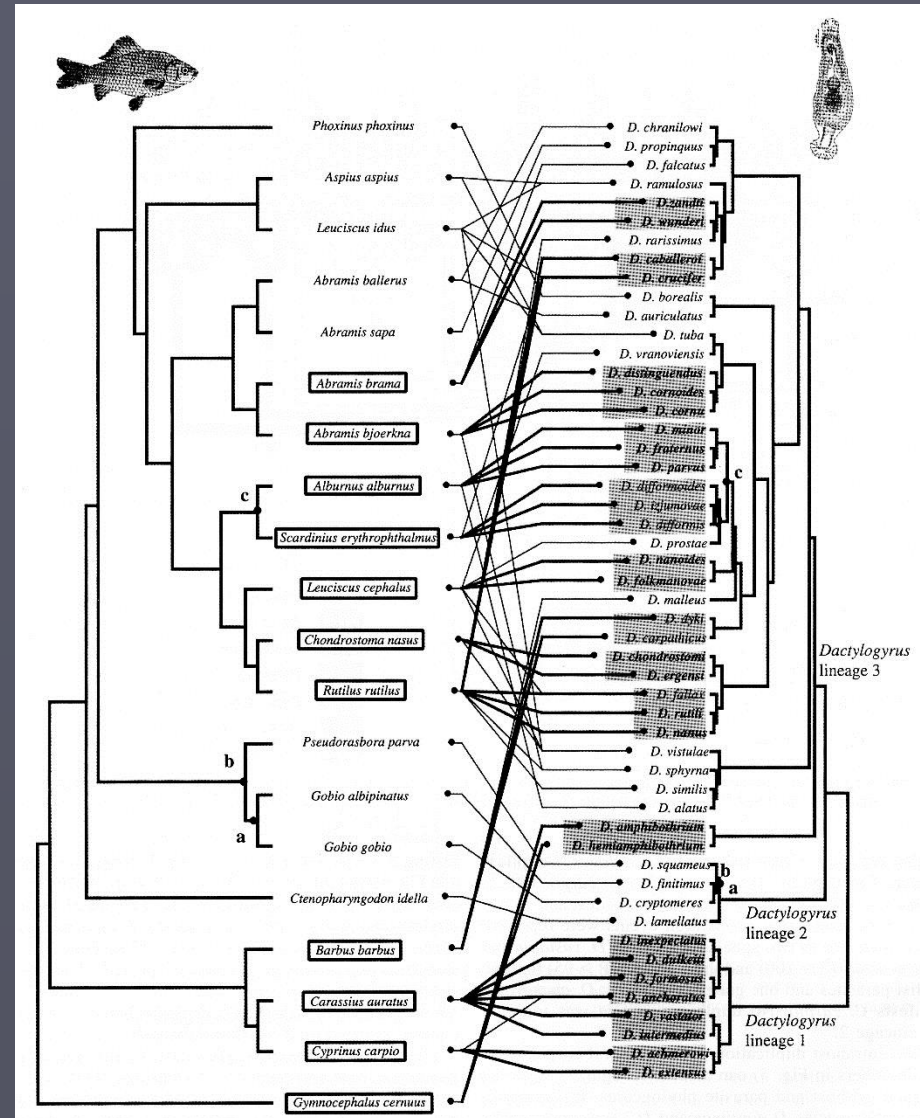
# Makroevoluční procesy – historie hostitelsko-parazitických asociací

- Kospeciace hostitelsky-specifických parazitů a hostitelů – shodná fylogenetická rekonstrukce parazitů a hostitelů  
**Fahrenholzovo pravidlo**



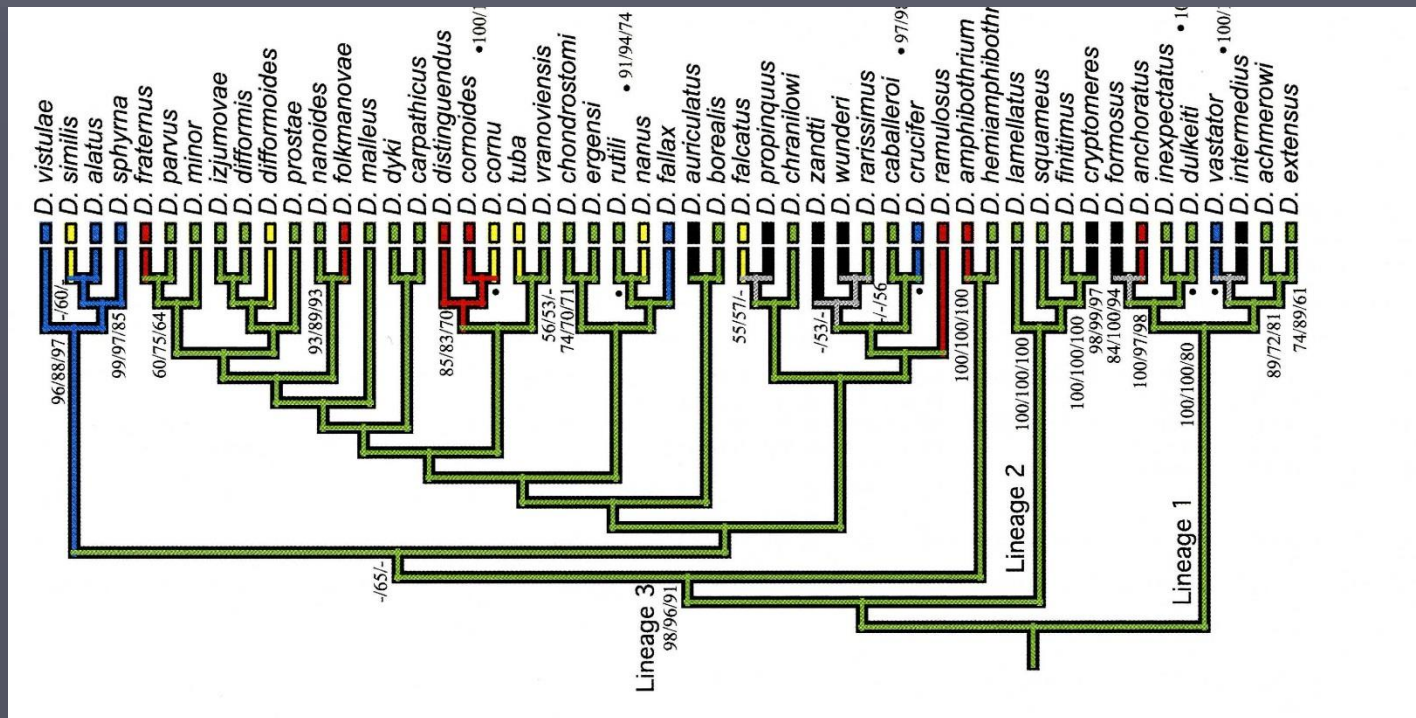
# Makroevoluční procesy – historie hostitelsko-parazitických asociací

- **Hostitelská specifita parazitů nemusí odrážet kospeciace** – vysoce specifické parazito-hostitelské systémy s koevolucí formou intrahostitelské speciace a „host switching“



# Evolve hostelské specifity

- ▶ Specialista se vyvíjí z generalisty a mnoho specialistů vzniká z jiných specialistů
- ▶ Evolve směruje k preferenci hostitele → rychlá koevoluce mezi specialisty a imunitním systémem
- ▶ !! Specialista ancestrální charakter, generalista derivovaný



# Mikroevoluční procesy

- ▶ Fyziologické a ekologické faktory hostitele a parazitů
- ▶ Přirozená selekce favorizuje určité změny hostitelské specifity – zvyšování nebo snižování?
- ▶ „trade-off“ mezi schopností využívat hodně hostitelů a průměrným fitness na/v těchto hostitelích
- ▶ Trade-off dokumentovaný u mnohobuněčných parazitů sladkovodních ryb Severní Ameriky
- ▶ Dokumentován vztah taky opačný (blechy parazitující malé savce)
- ▶ žádný vztah (helminti ptáků)



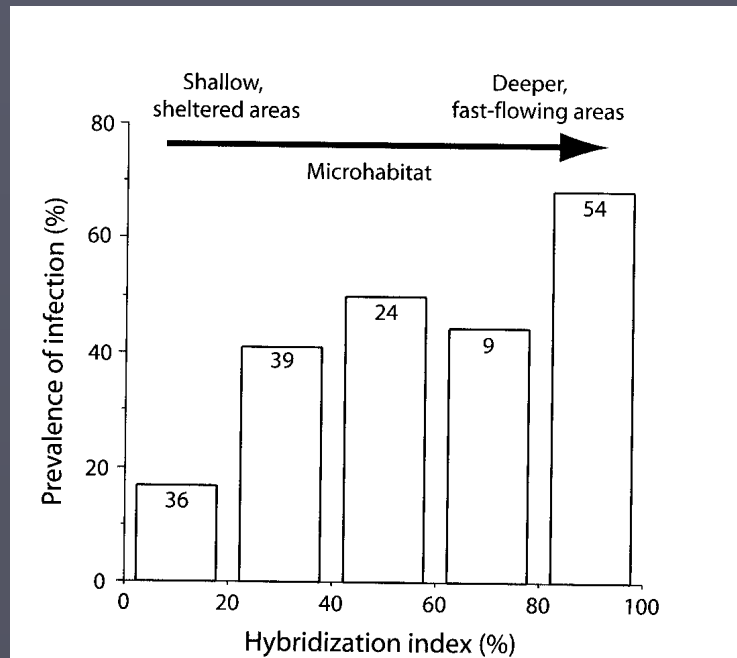
# Mikroevoluční procesy

- ▶ Existence kompromisu vázaná na náklady spojené s adaptací k více druhům hostitelů
- ▶ Někdy malé náklady př. generalista hlístice *Howardula aoronymphium* několik druhů drozofil  
experiment 25 generaci - selekce pro jednoho hostitele, pořád zachovává schopnost parazitace na různých hostitelských druzích



# Mikroevoluční procesy

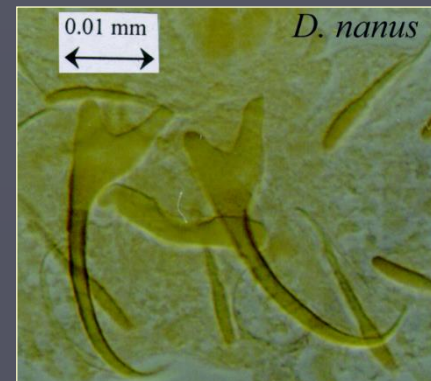
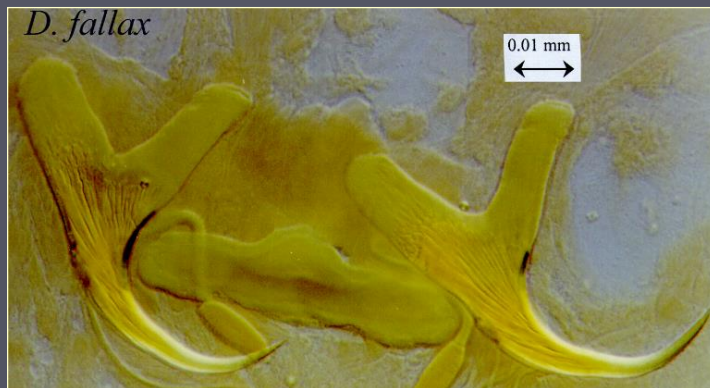
- ▶ Hostitelská specifita je determinována možnostmi pro kolonizaci a dostupnost vhodného hostitele
- ▶ PŘ. Hybridizace hostitelů – genetický a ekologický most mezi hostitelskými druhy pro parazity



PŘ. Prevalence infekce *Paradiplozoon homoion* jako funkce hybridizace mezi *Barbus meridionalis* a *B. barbus*

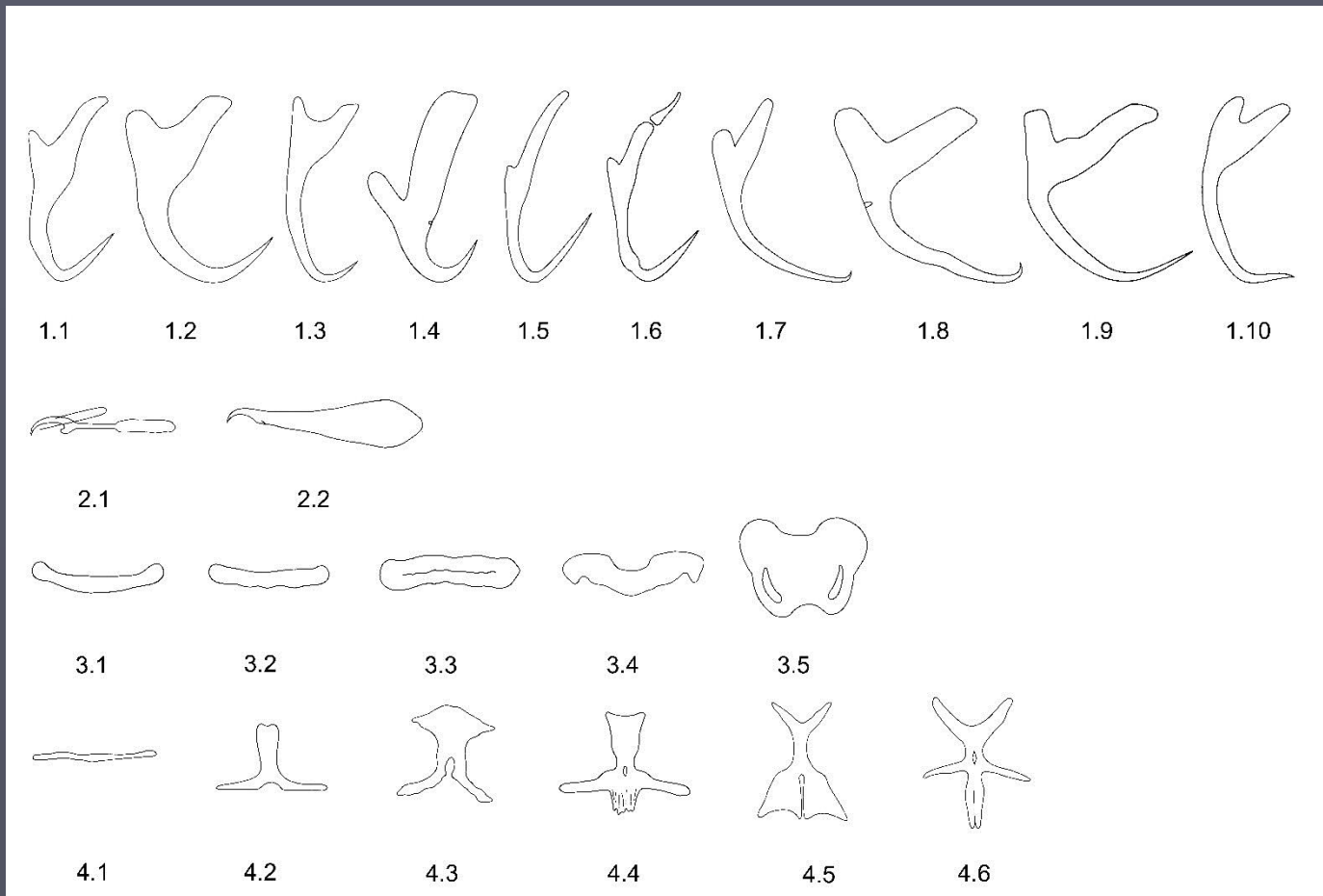
# Mikroevoluční procesy - adaptace

- ▶ Hostitelská specifita je spojená s **adaptací a specializací**
- ▶ Evoluce hostitelské specifity s evolucí morfologické adaptace (př. přichycovací orgány parazitů)
- ▶ Možná biochemická interakce
- ▶ !!! Morfologická adaptace u generalistů – př. robustné háčky u *Dactylogyrus* (Monogenea) – nutnost adaptaci k více hostitelům?



# Hostitelská specifita a adaptace u kongenerických monogeneí

- Příklad 51 druhů rodu *Dactylogyrus* z 20 druhů sladkovodních ryb

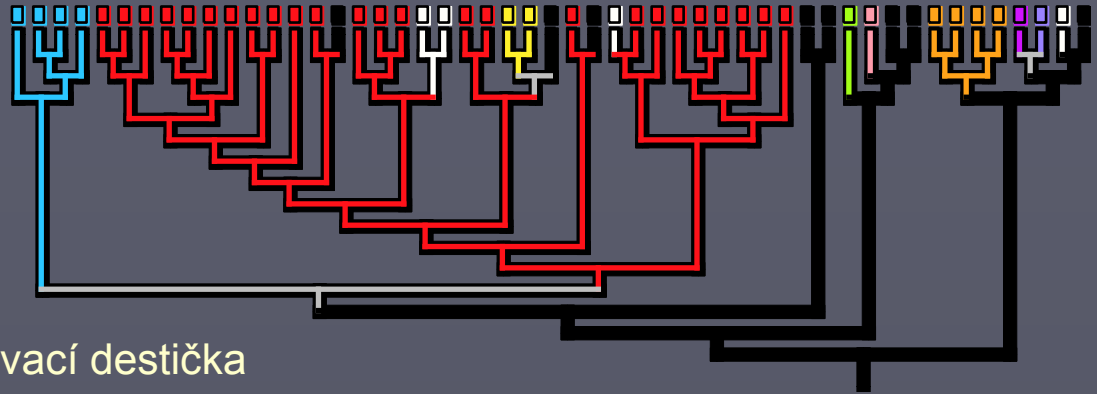




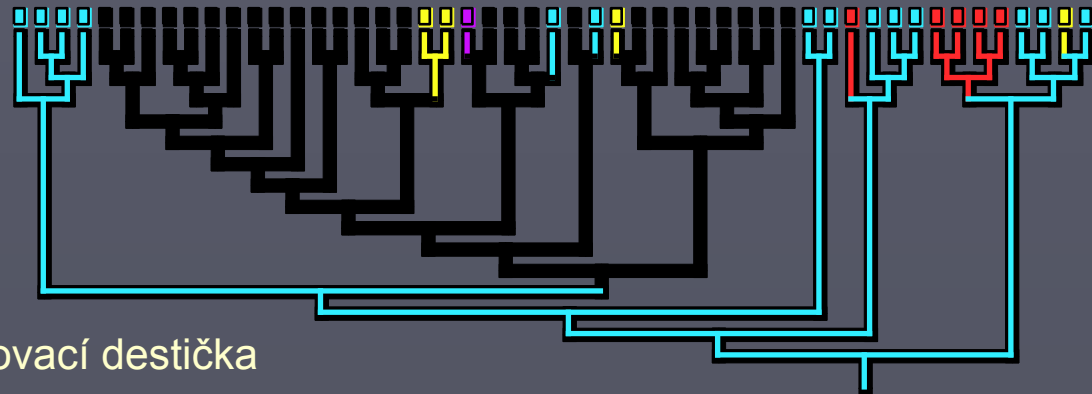
# Hostitelská specifita a adaptace u kongenerických monogeneí



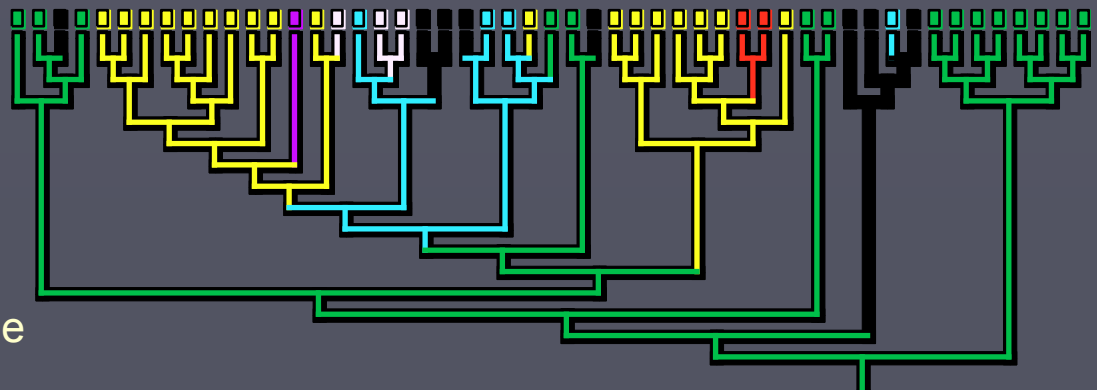
Střední háčky



Dorzální spojovací destička



Ventrální spojovací destička

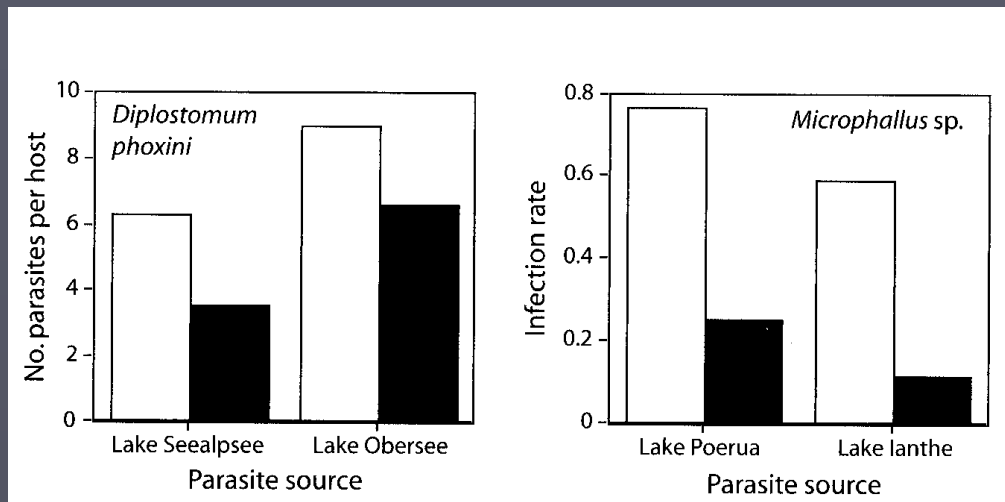


- Rasborinae\*
- Alburninae\*
- Leuciscinae\*
- Percidae
- Cyprininae\*
- Gobioninae\*
- equivocal

Mapování hostitele

# Mikroevoluční procesy - adaptace

- ▶ Selektce k vyšší specifitě na úrovni populační
- ▶ Adaptace k lokální populaci hostitele

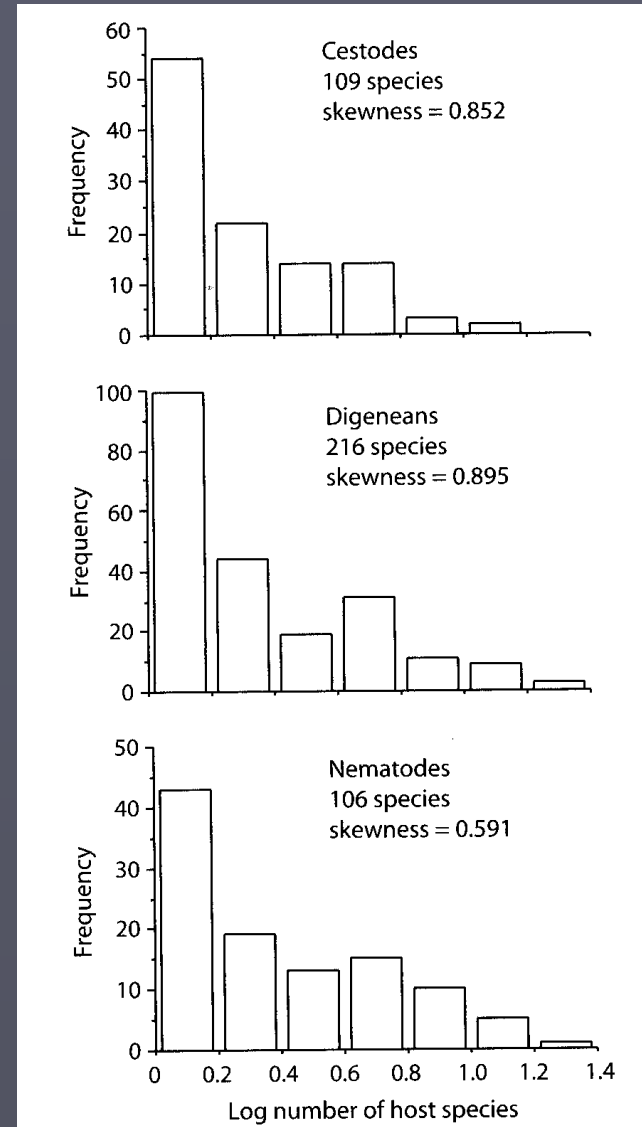


Př. Digenea *D. phoxini* u ryb ve dvou švýcarských jezerech, *Microphallus* sp. u mezihostitele šneka ze dvou jezer Nového Zélandu

# Pozorované zákonitosti hostitelské specifity

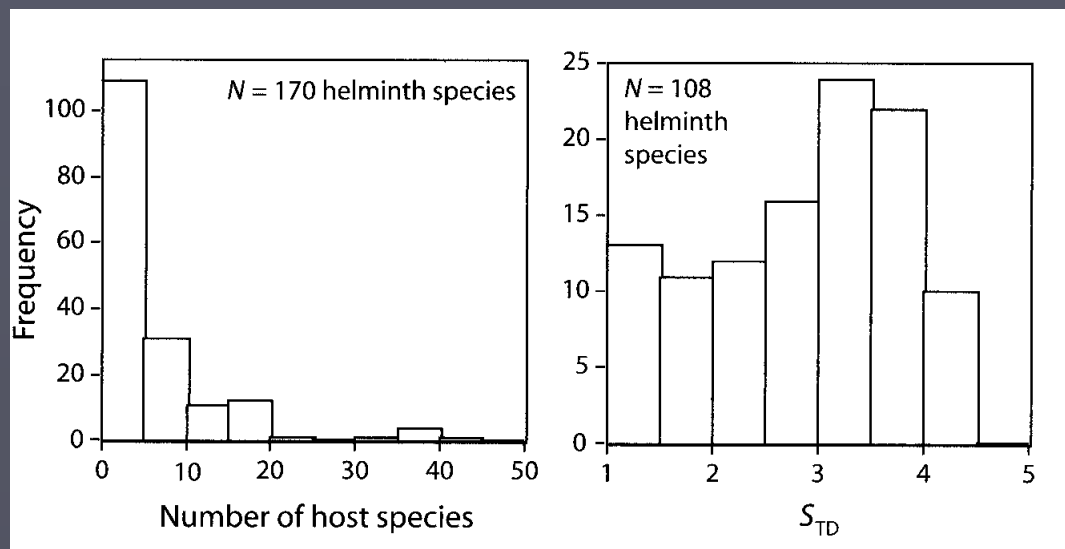
- ▶ Uvnitř druhově bohatých taxonů parazitů – většina parazitů má tendenci být hostitelsky specifická
- ▶ Distribuce hostitelské specifity uvnitř taxonů doprava zešikmená

Př. Frekvenční distribuce počtu známých hostitelských druhů pro Cestoda, Digenea a Nematoda u ptáků



# Pozorované zákonitosti hostitelské specifity

- Frekvenční distribuce dvou rozměrů hostitelské specifity – počet hostitelských druhů a index hostitelské specifity  
Př. Helminti sladkovodních ryb Kanady

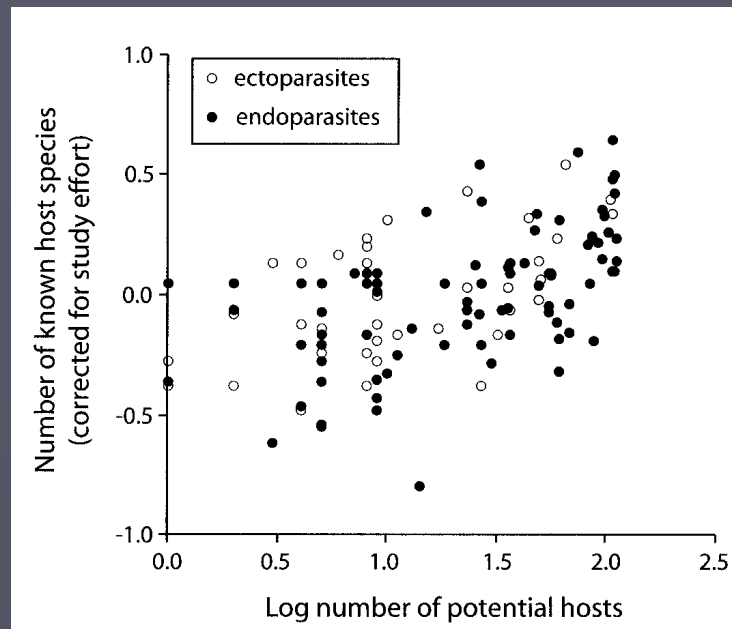


# Pozorované zákonitosti hostitelské specifity

- ▶ Parazitické skupiny se liší svou hostitelskou specifitou
- ▶ Paraziti s jednoduchým vývojovým cyklem - více hostitelsky specifictí
- ▶ Paraziti se složitým vývojovým cyklem – vyšší specifita pro mezihostitele než pro definitivního hostitele
  
- ▶ Specifita helmintů
- ▶ Ektoparazitická Monogenea – vysoce specifická, více než polovina na jednom hostitelském druhu
- ▶ Endoparazitické helminty – vyšší spektrum DH druhů (ale např. striktní specifita miracidii k MH (plži))

# Pozorované zákonitosti hostitelské specifity

- ▶ Rozšiřování počtu hostitelských druhů v důsledku procesů „host switching“
- ▶ Alternativní druh hostitele vykazuje fyziologickou nebo ekologickou podobnost



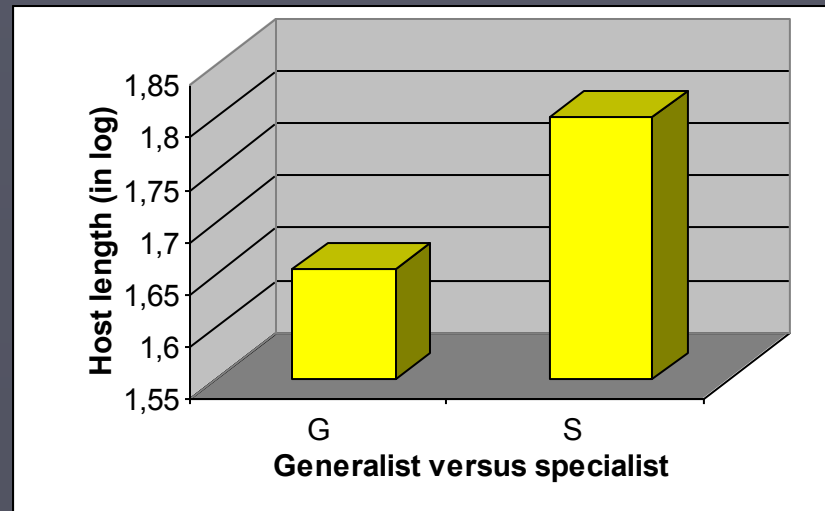
- ▶ Př. Vztah mezi počtem známých hostitelských druhů a počtem potenciálních hostitelských druhů pro ektoparazity a endoparazity sladkovodních ryb Kanady

# Determinanty hostitelské specifity

## ► Specializace na predikovatelné zdroje

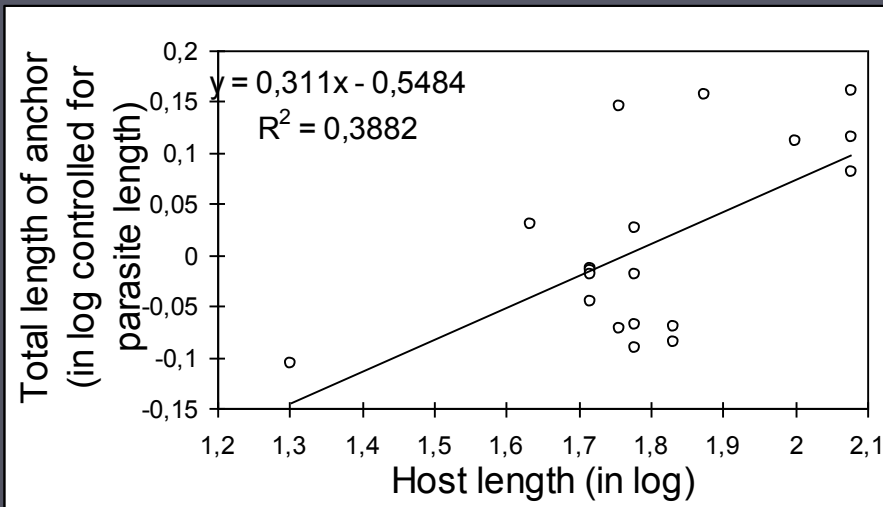
- specializace na stabilní zdroje minimalizuje riziko extinkce
- stabilní hostitel pro parazita = velký, dlouhověký, s vysokou hustotou, na vrcholu potravního řetězce → vyšší fekundita a přežívání parazitů

Př. 44 druhů rodu *Dactylogyrus* (Monogenea) na 19 druzích kaprovitých ryb

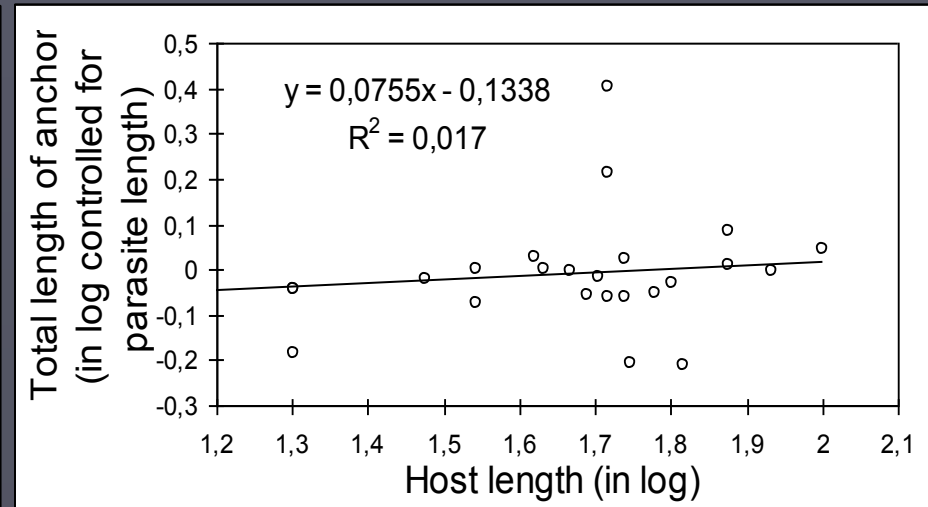


# Determinanty hostitelské specifity

- Př. Specialisti rodu *Dactylogyrus* (Monogenea) žijící na delších hostitelích mají větší přichycovací háčky = optimalizace morfologické adaptace



Specialisti



Generalisti

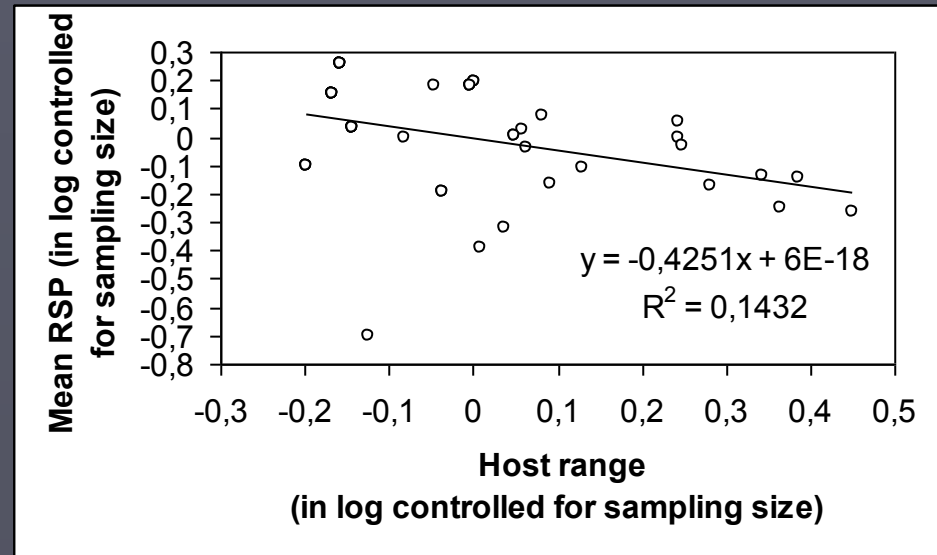


# Ekologická specializace

- ▶ Druhy, které využívají více zdrojů vykazují vyšší abundanci a jsou v přírodě více rozšířeny než druhy využívající úzké spektrum zdrojů (Brown, 1984)
- ▶ Hostitelsko-parazitický systém: generalisti využívají více hostitelů → vyšší abundance a prevalence (míra rozšíření u hostitele) než specialisti

# Specializace na prostor volný od nepřátel

- Specializace druhů v podmínkách absence potenciálních kompetitorů (Jeffries & Lawton, 1984) = specialisti se vyskytují v druhově chudých společenstvech



Nepotvrzeno v případě parazitů