

# Společenstva parazitů

# Společenstvo

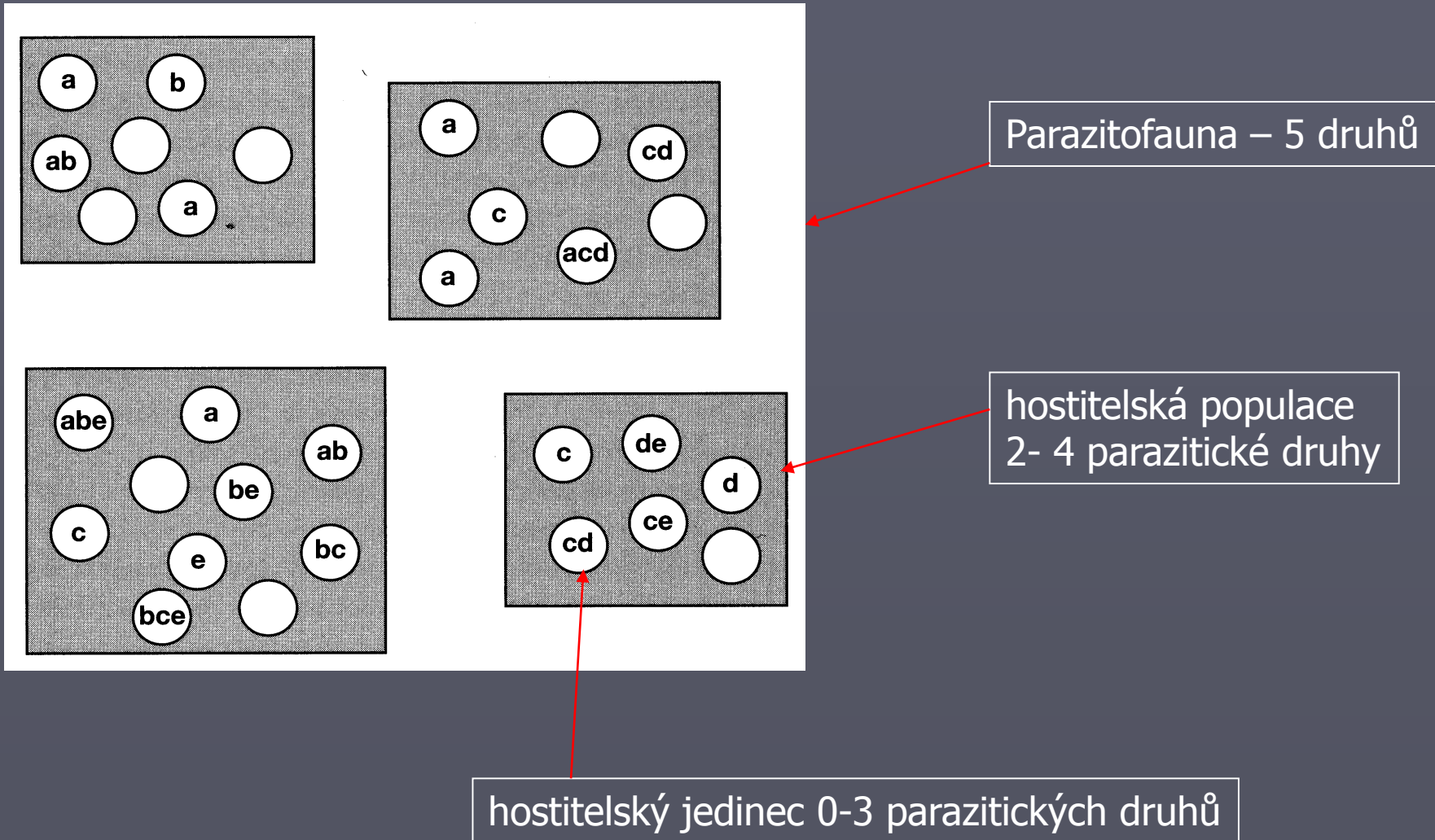
- ▶ Heterotypický soubor jedinců složený s populací různých druhů, mezi kterými existují interakce
- ▶ Př. Společenstvo žaberních parazitů sladkovodní ryby



# Hierarchická úroveň společenstev parazitů

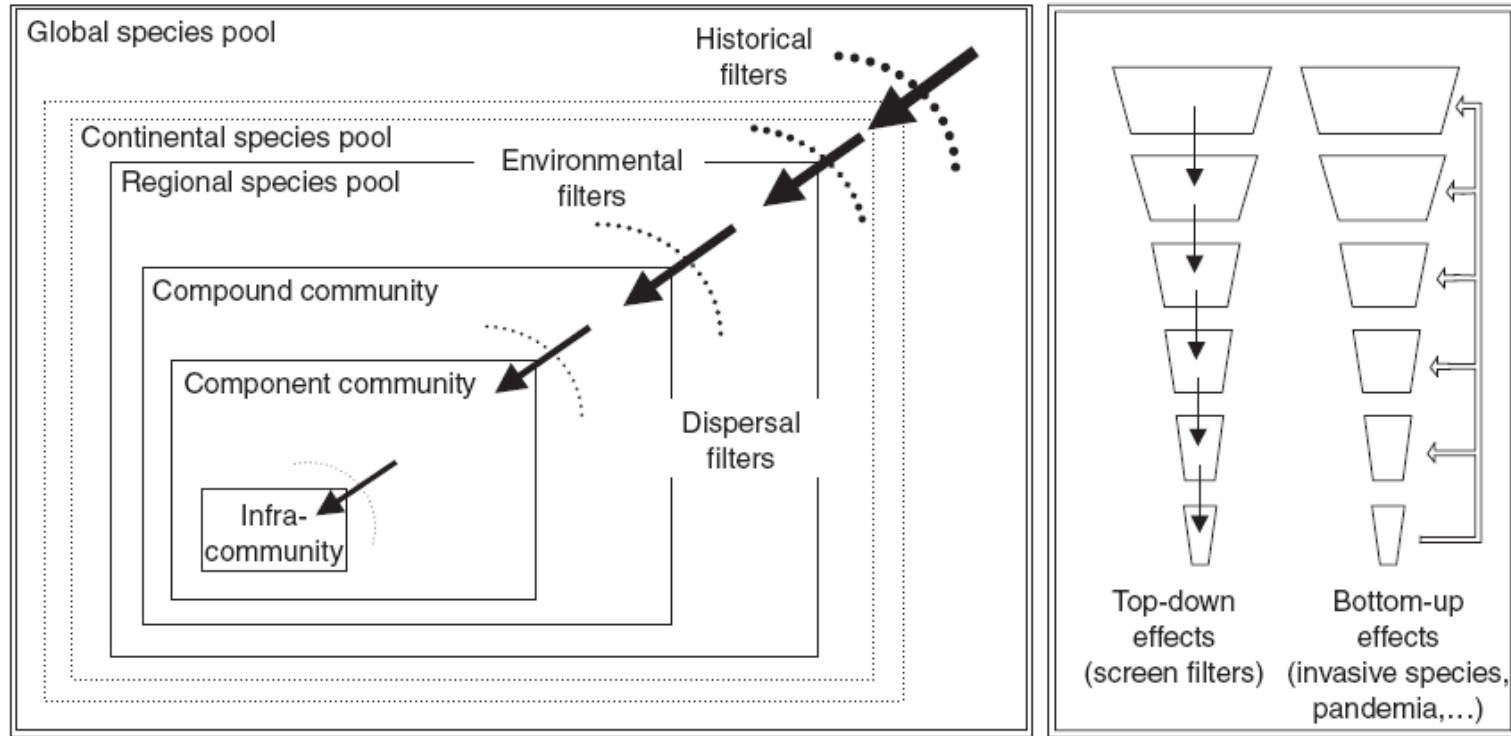
- ▶ **Infraspolečenstvo (infracomunity)**  
soubor populací všech parazitických druhů, kteří se vyskytují na stejném hostitelském jedinci
- ▶ **Metaspolečenstvo (component community)**  
soubor populací všech parazitických druhů, které v daném čase a prostoru využívají hostitelskou populaci
- ▶ **Supraspolečenstvo (compoud community)**  
je složeno ze všech metaspolečenstev parazit vyskytujících se v daném ekosystému

# Hierarchická úroveň společenstev parazitů daného hostitelského druhu





# Hierarchická úroveň společenstev parazitů

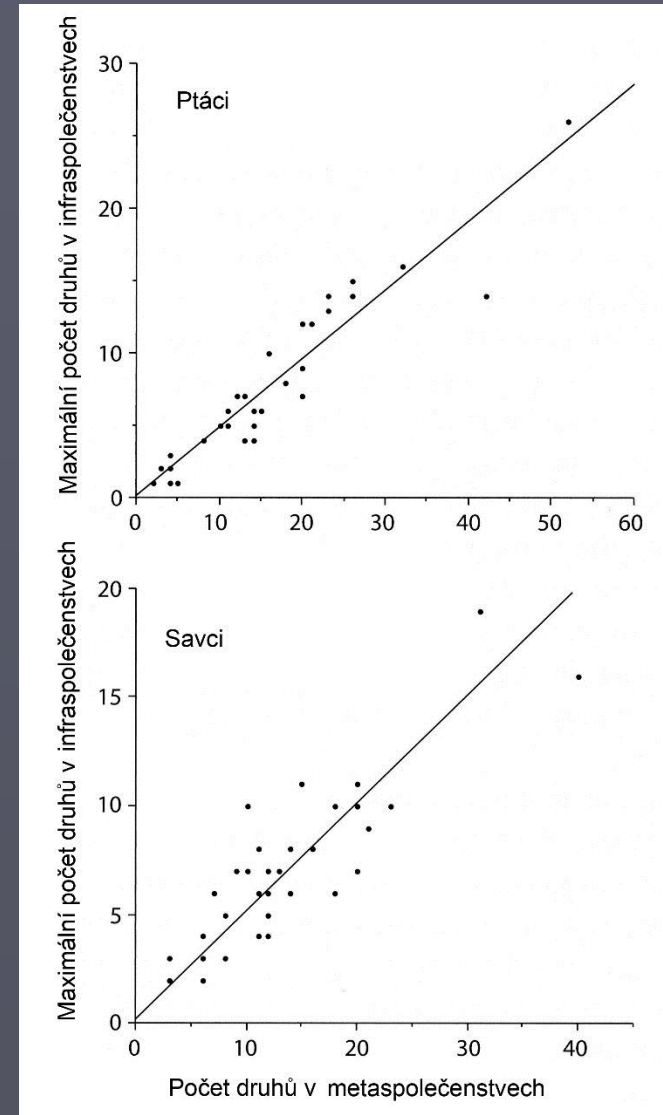


# Infraspolečenstvo

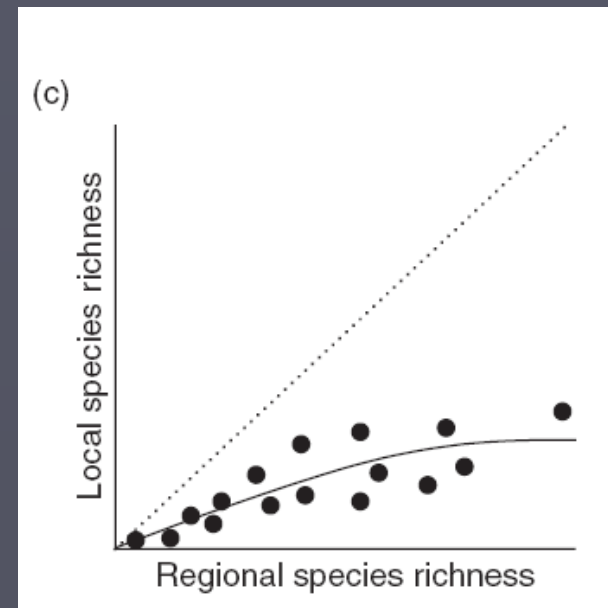
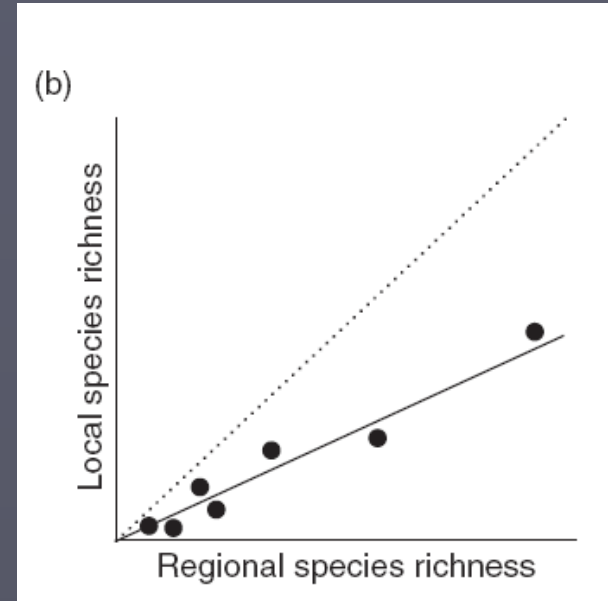
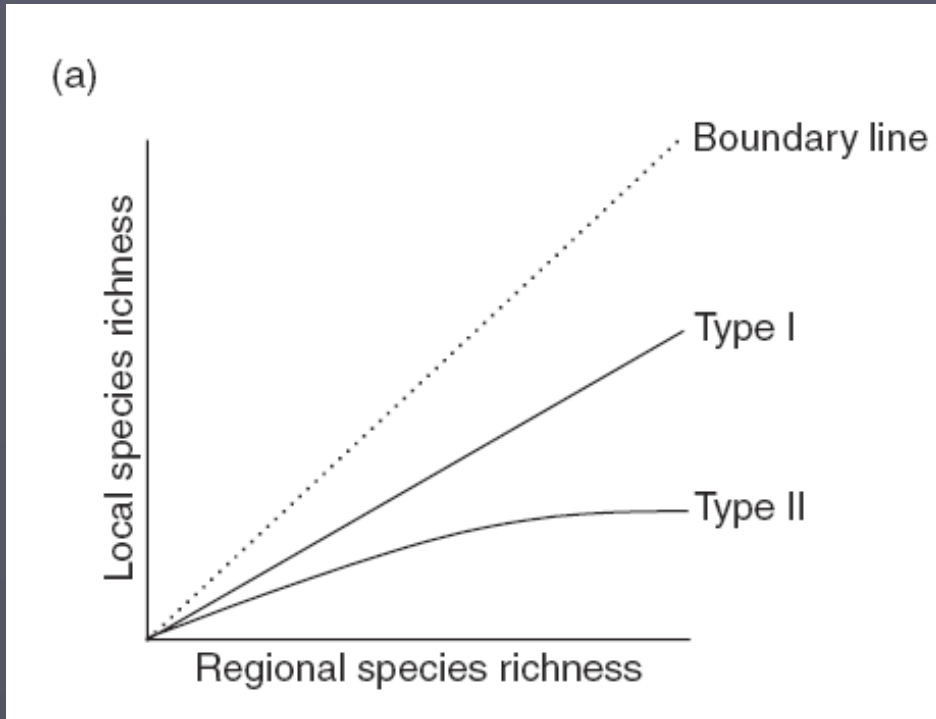
- ▶ Počet druhů
- ▶ Relativní počet jedinců každého druhu
- ▶ Systém dynamický – mobilita, natalita, mortalita jedinců
  - formuje se v průběhu ekologického času vlivem infekce a demografických procesů
- ▶ velikost a složení infraspolečenstva
- ▶ krátkověké
- ▶ má nebo nemá předpovědatelnou strukturu
  - vysoce strukturovaná s předpovědatelnou druhovým složením
  - náhodné seskupení druhů

# Infraspolečenstvo

- ▶ Maximální počet druhů  
= počet druhů v metaspolečenstvu  
Počet druhů v reálném  
infraspolečenstvu vždy menší  
než počet druhů v metaspolečenstvu  
Př. 31 společenstev  
intestinálních helmintů u ptáků  
Př. 37 společenstev  
intestinálních helmintů u savců



# Saturace parazitických společenstev



# Saturace infraspolečenstva

- ▶ Kennedy & Guégan (1996)
  - může saturace druhů omezit počet druhů ve společenstvech helmintů?

64 metaspolečenstev intestinálních helmintů  
maximum počtu druhů v infraspolečenstvu = 3  
počet druhů v metaspolečenstvu > 3

Vztah křivka → saturace infraspolečenstva – počet druhů  
je pod hodnotou počtu druhů v metaspolečenstvu



# Infraspolečenstvo

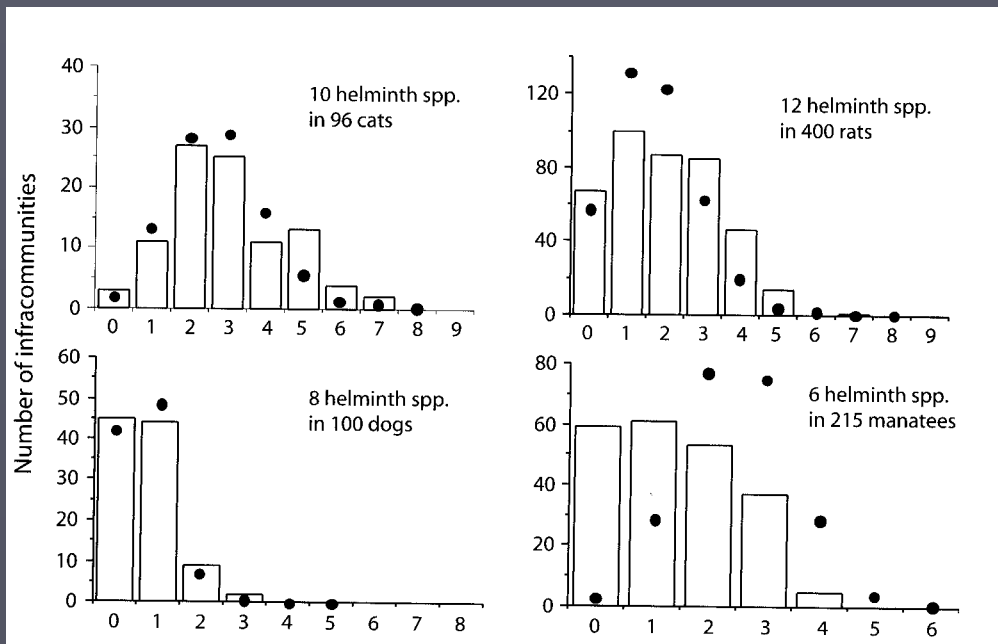
- ▶ Z hlediska počtu druhů často bez saturace -  
prázdné niky v infraspolečenstvech
- ▶ Z hlediska celkové biomasy může být saturované  
Př. Společenství helmintů u 131 druhů obratlovců  
celková biomasa infrakomunity se zvyšovala s velikostí těla  
hostitele, větší hostitel = větší biomasa parazitů

# Infraspolečenstvo

- ▶ Variabilita v počtu druhů mezi infraspolečenstvy dané populace hostitele
  - infraspolečenství s málo druhy, infraspolečenství druhově bohaté
- ▶ Počet druhů v infraspolečenstvu
  1. náhodná distribuce druhů v hostiteli
  2. ovlivněn interakcemi (kompetitivní vyloučení) nebo kolonizace jednoho druhu závislá na jiném

# Infraspolečenstvo

- Frekvenční distribuce počtu druhů v společenstvích (prevalence druhů) – srovnání očekávané a pozorované distribuce – nulový model (Janovy et al., 1995)



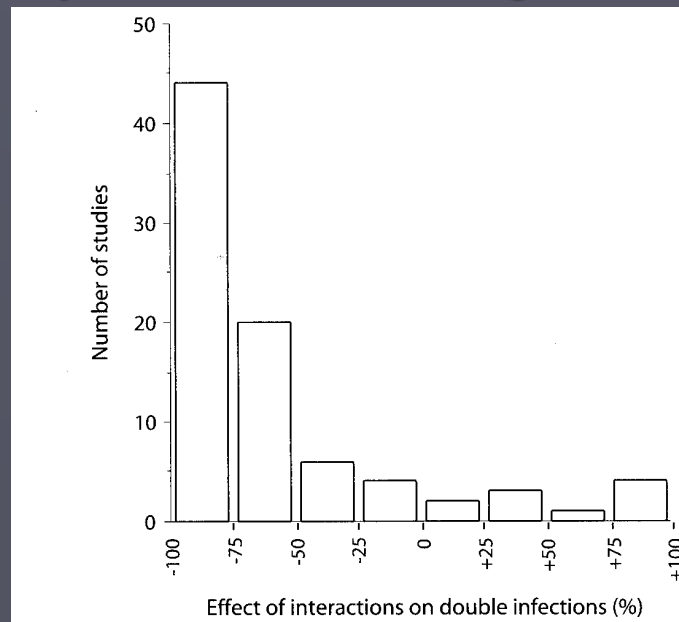
1. interaktivní společenstvo – kompetitivní vyloučení
2. pozitivní interakce – usnadnění využití hostitele pro jiný druh
3. extrémní heterogenita mezi hostiteli ve vnímavosti k infekci

4 metaspolečenstva gastrointestinálních helmintů u savců

# Infraspolečenstvo

- ▶ Společenstva larválních digeneí u mezihostitelů (šnek)
  - velice málo infraspolečenstev s více než jedním druhem digeneí → časová a prostorová heterogenita v míře infekce

Př. Relativní efekt antagonistických interakcí na frekvence infekcí dvěma druhy u larválních digeneí (300000 sněků)



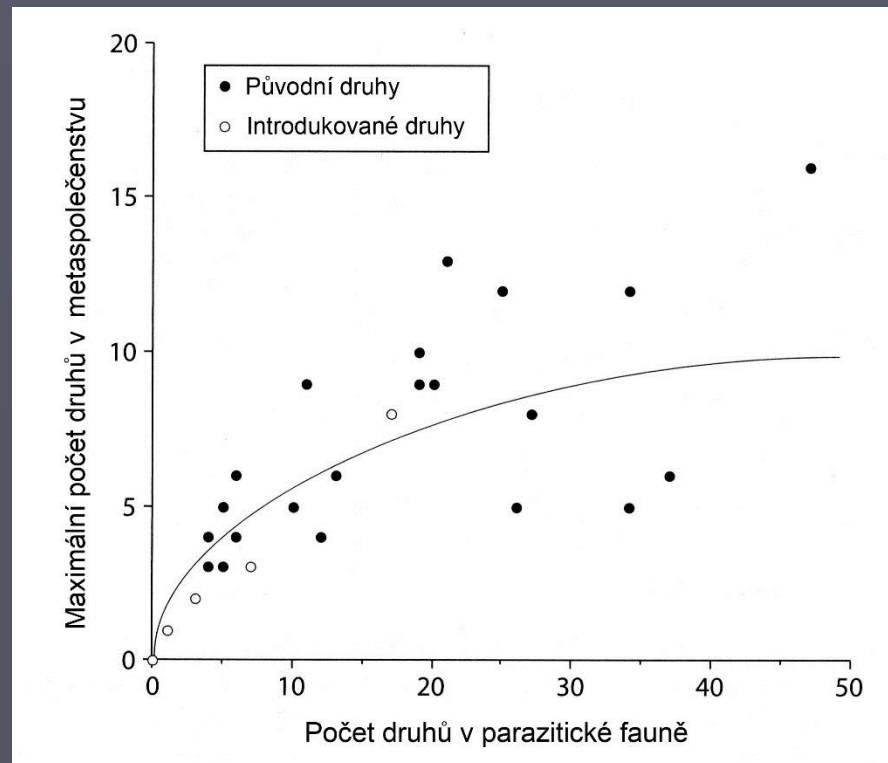
# Metaspolečenstvo

- ▶ Déle žijící seskupení parazitických druhů
- ▶ Formuje se v průběhu evolučního času procesy invaze, speciace, extinkce, kolonizace a přeskoku („host swiching“) mezi hostiteli
- ▶ maximální počet druhů metaspolečenstva = počet druhů celé parazitofauny (teoreticky), reálně se výjimečně blíží maximu



# Saturace metaspolečenstva

- Př. Vztah mezi počtem druhů helmintů v druhově nejbohatším metaspolečenstvu a počtem druhů parazitofauny na základě publikovaných studií u 32 druhů sladkovodních ryb z UK (Kennedy & Guégan, 1994)

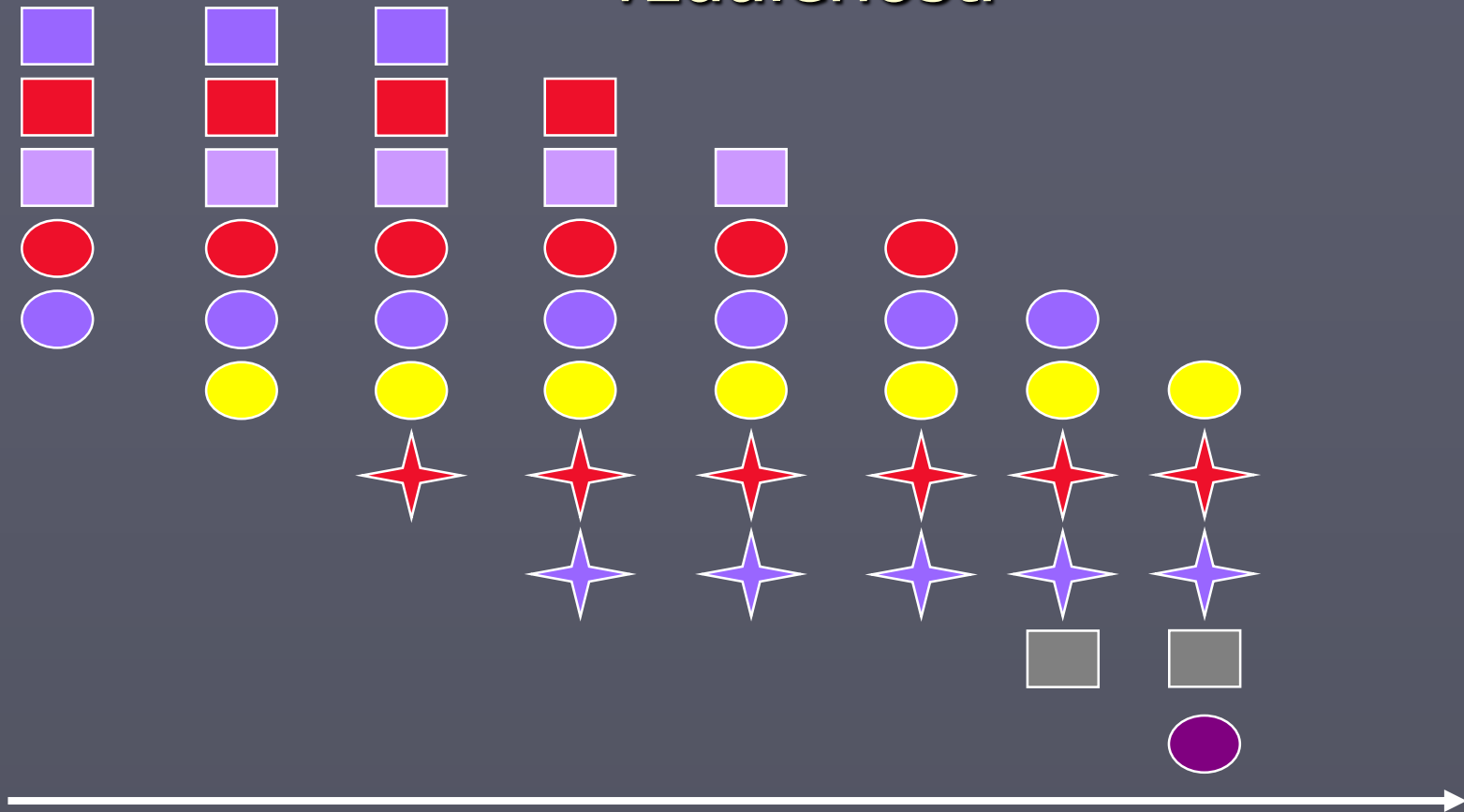


# Saturace metaspolečenstva

## ► Dvě vysvětlení

1. nedostatek prostoru niky (kompetitivní vyloučení, nový druh nahradí druh přítomný)
2. nepřítomnost druhů v regionu (problém vzorkování)
  - regionální dostupnost určuje horní hranici pro počet druhů metaspolečenstva
  - lokální procesy (abiotické, biotické faktory), historické vlivy rozhodují, jestli se parazit do společenstva dostane

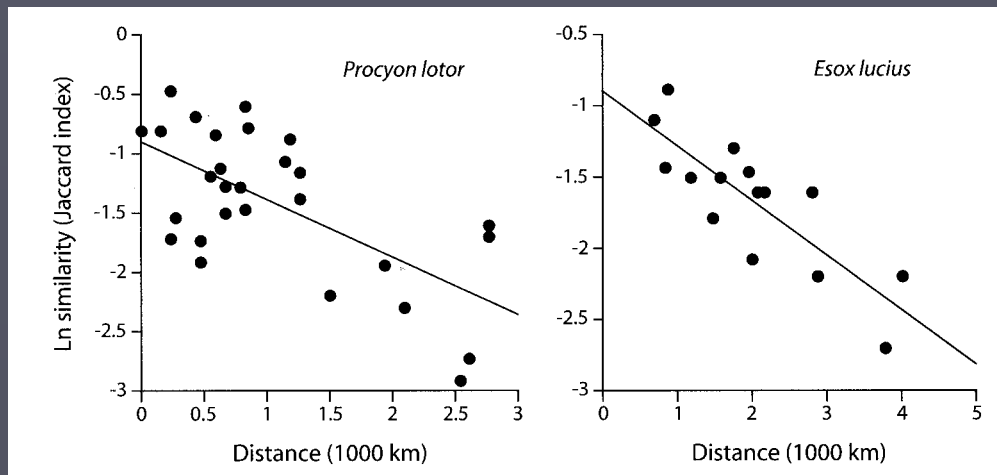
# Posun podobnosti metaspolečenstev se vzdálenosti



Geografické vzdálenosti  
Klimatický a environmentální gradient  
Druhově-specifická distribuce

# Vzdálenosti a podobnost metaspolečentev

- ▶ **Kontakt** a výměna parazitů **mezi hostitelskými populacemi**
- ▶ Fyzicky izolované hostitelské populace → různé metaspolečenstva
- ▶ **Geografické vzdálenosti** mezi metaspolečenstvy – prediktor druhové podobnosti (není univerzální fenomén)



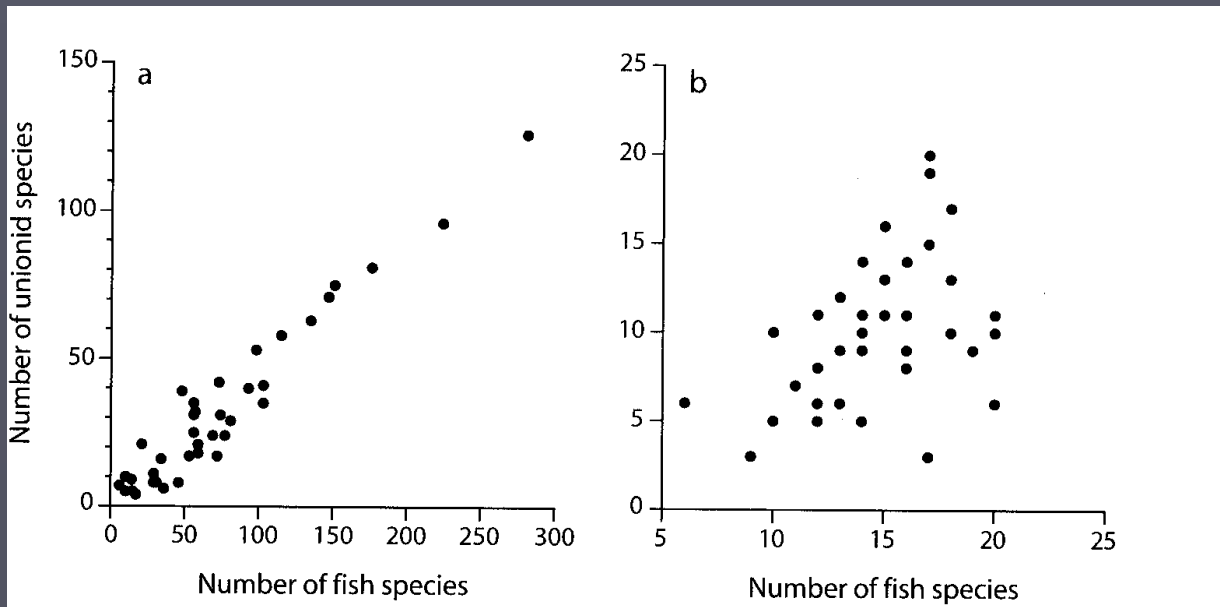
# Podobnost metaspolečenstev: role hostitele

- ▶ **Schopnost disperze a tendence k migraci** – homogenita metaspolečenstev v regionu
- ▶ Příklad. Omezená možnost disperze ryb mezi fragmentovanými sladkovodními habitaty, nelimitovaná disperze v otevřeném prostoru u mořských ryb
- ▶ **Preference habitatu a potravy** na kontinentech



# Diverzita metaspolečenstev: role hostitele

- ▶ **Diverzita hostitelských druhů** – druhově bohatší metaspolečenstva
- ▶ Pozitivní vztah mezi počtem hostitelských druhů daného taxonu v habitatu a počtem parazitických druhů využívajících daný taxon

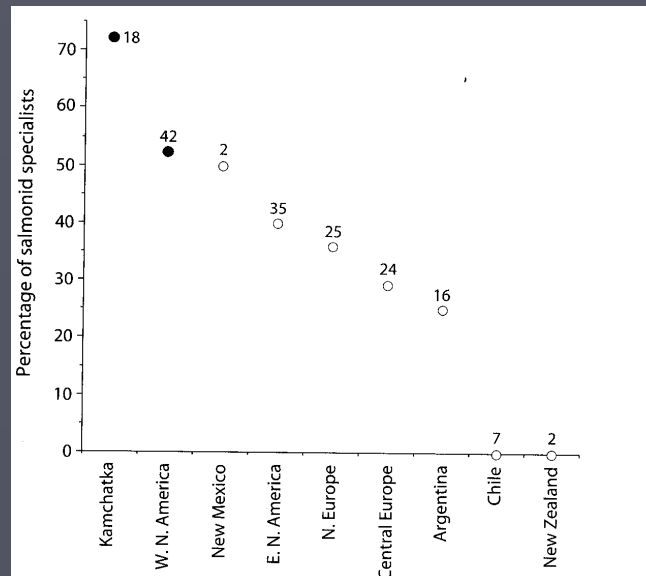


# Diverzita metaspolečenstev: role hostitele

- ▶ Čas potřebný na vývoj metaspolečenstva
- ▶ Přemístění populace hostitele
- ▶ př. Introdukce hostitelských druhů
  - iniciační stádium – druhově chudá metaspolečenstva
  - zvyšování diverzity v čase - „host switching“ ze sympatrických hostitelů, migrace nových parazitovaných jedinců hostitele

# Diverzita metaspolečenstev: role hostitele

- ▶ Složení metaspolečenstev ve vztahu k hostitelské specifitě
- ▶ Příklad *Anguilla rostrata* – metaspolečenstva na pobřeží Atlantiku hlavně specialisti, na kontinentu hlavně generalisti
- ▶ V geografickém měřítku počet druhů parazitofauny se zvyšuje, relativní počet specialistů se snižuje



# Podobnost metaspolečenstev: role parazita

- ▶ Schopnost kolonizace a disperze některých parazitů spojená s životním cyklem (MH, DH, paratenický hostitel)
  - ▶ **alogenní** paraziti – využívají ptáky jako DH
    - více homogenní a predikovatelná metaspolečenstva
  - ▶ **autogenní** paraziti – životní cyklus je vázán na vodu, nepřekónávají pevninu – odlišné metaspolečenstva
- Př. *Coregonus lavaretus* – metaspolečenstva helmintů
- sdílejí alogenní druhy bez závislosti na vzdálenosti mezi jezery
  - podobnost s hlediska autogenních druhů závislá na vzdálenostech mezi jezery

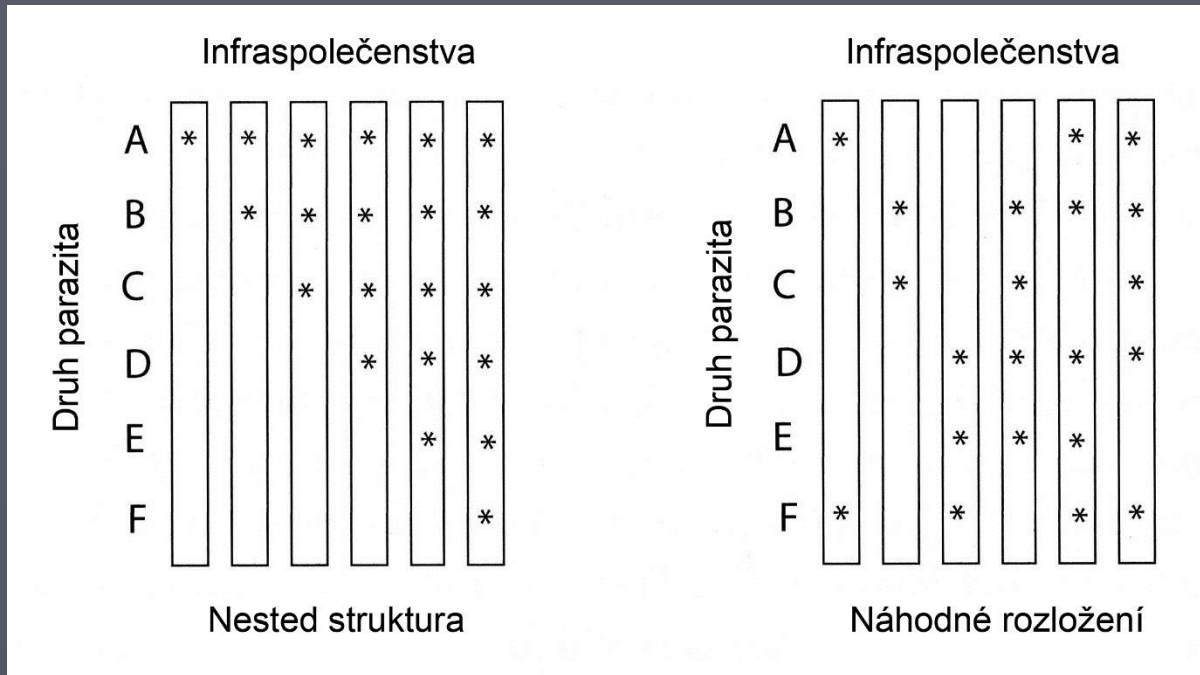


# „Nested“ struktura společenstev

- ▶ Liší se od náhodného seskupení druhů → lze ji předpovídat
- ▶ „nested“ struktura – typ hierarchické struktura společenstev ve fragmentovaných habitatech (poprvé popsána pro společenstva savců na ostrovech)
- ▶ Hostitel = fragmentovaný habitat – nenáhodnost rozložení parazitických druhů v metaspolečenstvu tj. mezi infrapopulacemi



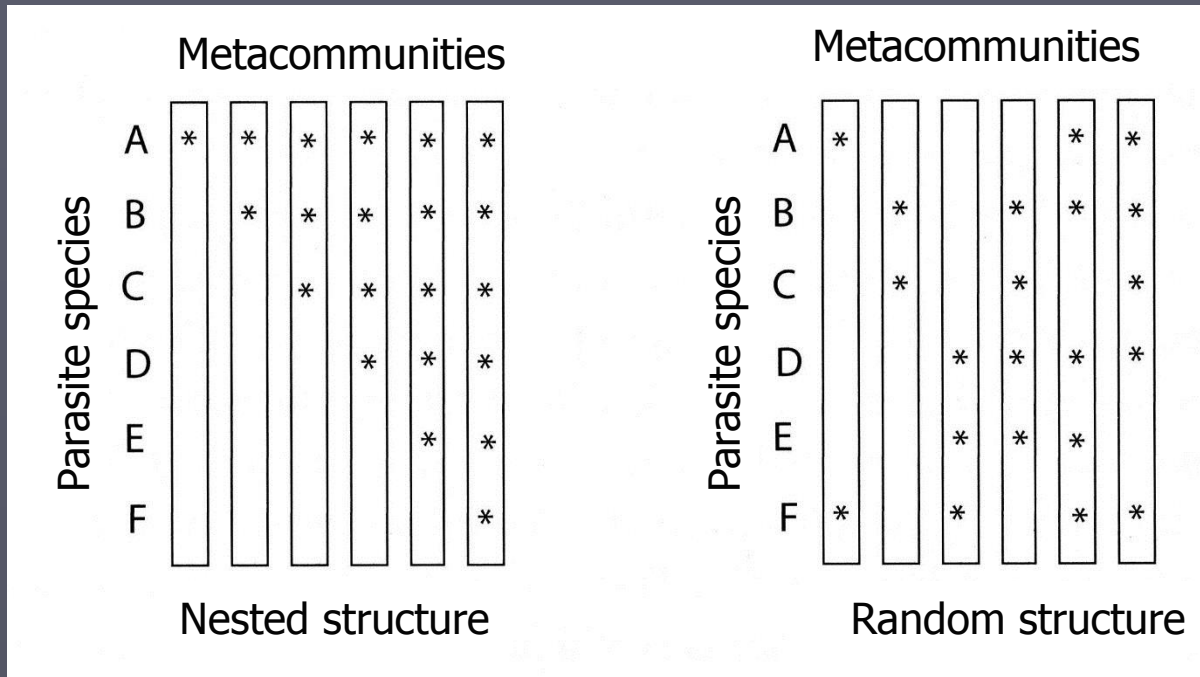
# „Nestedness“ struktura infraspolečenstev



Dvě hypotetické distribuce parazitických druhů mezi infraspolečenstvy

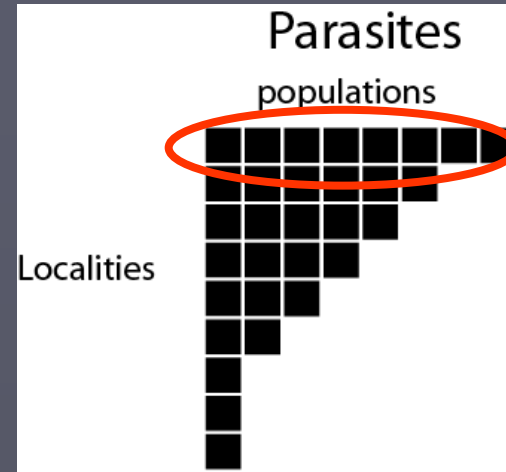
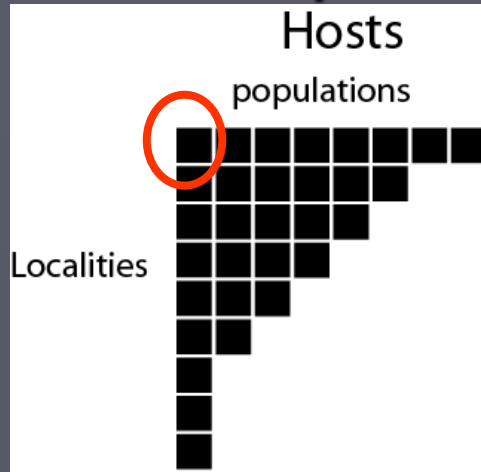
**Každý parazitický druh druhově chudého infraspolečenstva je součástí druhově-bohatého infraspolečenstva**

# „Nestedness“ struktura metaspolečenstev



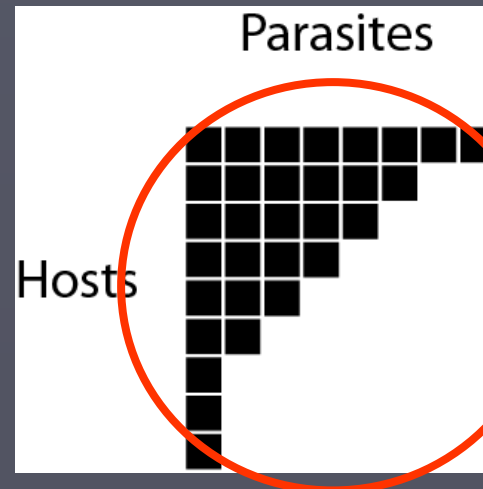
Každý parazitický druh druhově chudého metaspolečenstva je součástí druhově-bohatého metaspolečenstva

# Nestedness ne různých hierarchických úrovních organizace společenstev v systému parazit-hostitel



Metaspolečenstvo

- Od lokální k regionální úrovni

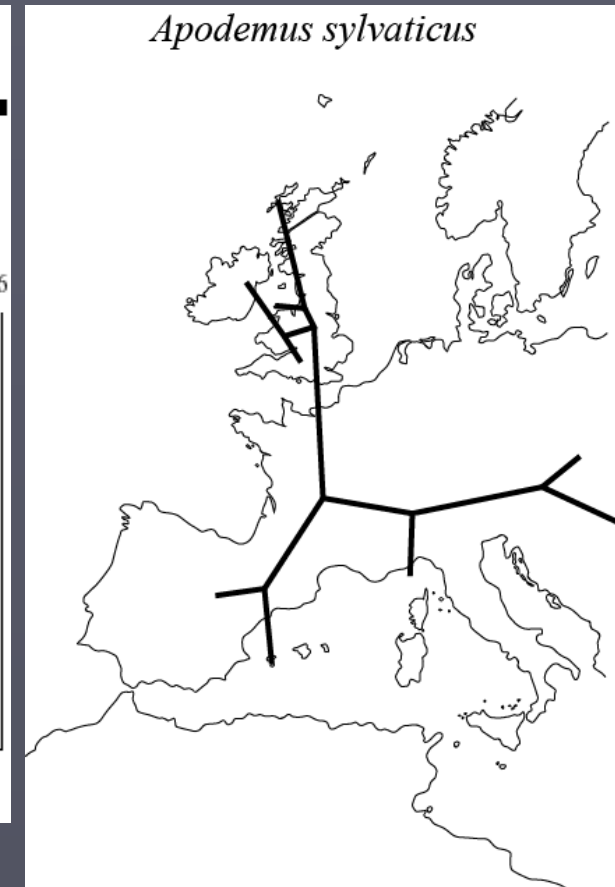
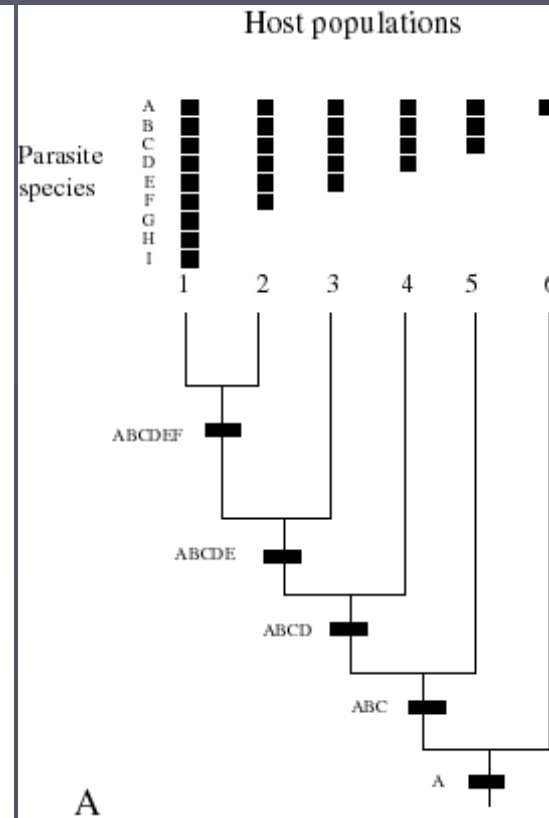


# Nestedness a fylogeografie

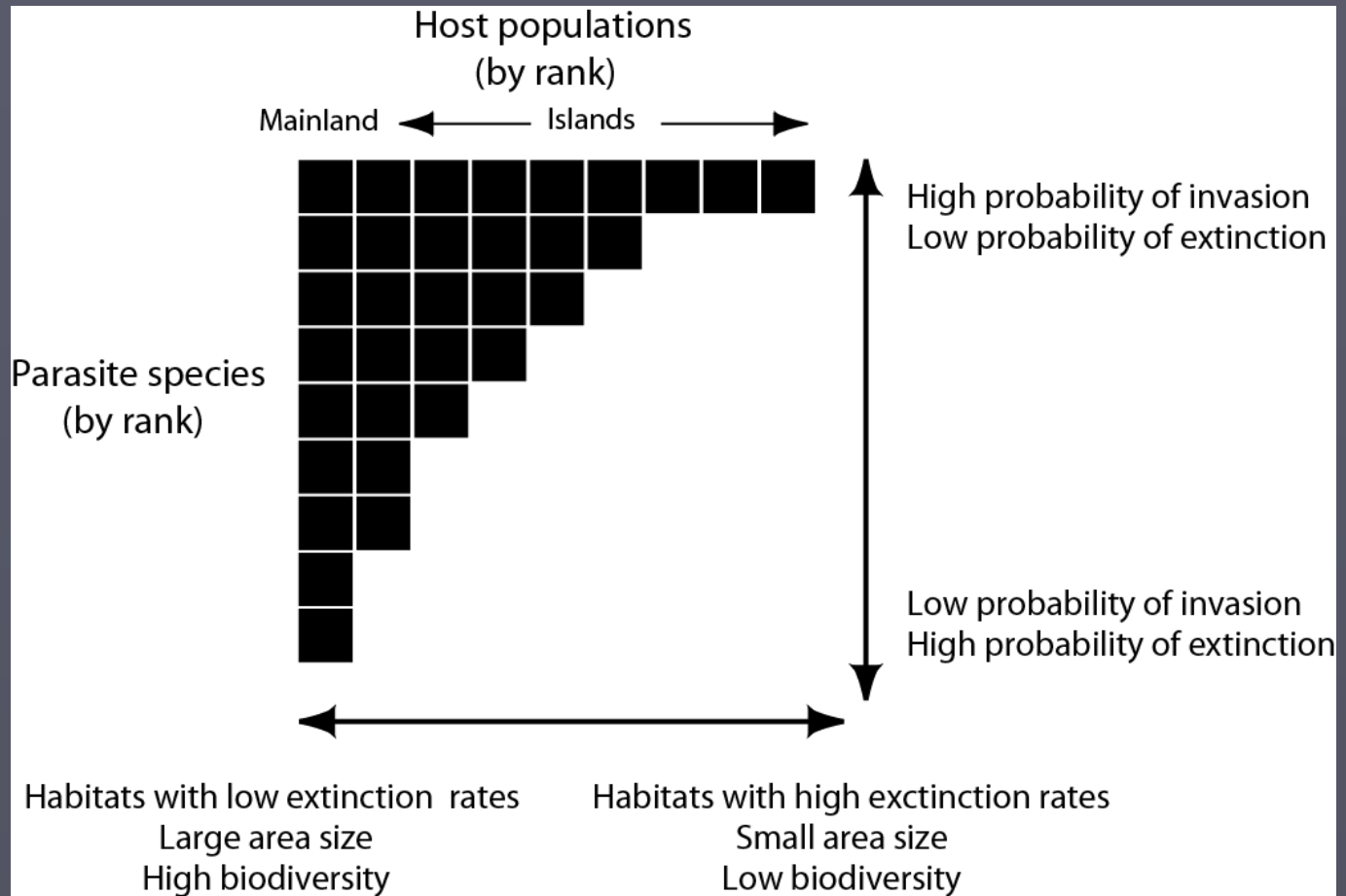


Př. Helminti u *Apodemus sylvaticus*

Parasite species	Parasite group	Cycle	Spain	C.E.	Mallo.	Cons.	Menor	Itals	Sicily	Ibiza	Forne	Port.	Port.	Port.
<i>Syphacia stromei</i>	N	D												
<i>Syphacia frederici</i>	N	D												
<i>Rodenotolaps atraminea</i>	C	I												
<i>Trichouris muris</i>	N	D												
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	N	D												
<i>Mesophorus muris</i>	N	I												
<i>Rictulaeus prosi</i>	N	I												
<i>Skjåbäckia lobata</i>	C	I												
<i>Taenia leucostoma</i> larvae	C	I												
<i>Brachylema</i> spp.	D	I												
<i>Acanthocheila muris-sylvatici</i>	N	D												
<i>Aspiculuris tetraptera</i>	N	D												
<i>Galegoides arfaei</i>	C	I												
<i>Hymenolepis diminuta</i>	C	I												
<i>Passodactylocheila melovii</i>	C	I												
<i>Taenia parva</i> larvae	C	I												
<i>Acanthocheila anisotoma</i>	N	D												
<i>Contiplexus vitellus</i>	D	I												
<i>Eucolpox bacilliferus</i>	N	D												
<i>Ceolodum hepaticum</i>	N	D												
<i>Moniliformis moniliformis</i>	A	I												
<i>Angiostrongylus djavaniri</i>	N	I												
<i>Eucolpox gastricus</i>	N	D												
<i>Gongylonema neoplasticum</i>	N	I												
<i>Heligmosomum castellanum</i>	N	D												
<i>Physaloptera gelsula</i>	N	I												
<i>Brachylema recurva</i>	D	I												
<i>Phyllocheilus muris</i>	D	I												
<i>Taenia leucocolis</i> larvae	C	I												
<i>Catenocheilus pusillus</i>	C	I												
<i>Cladonia globifera</i> larvae	C	I												
<i>Rodenotolaps thalense</i>	C	I												
<i>Hymenolepis muris-sylvatici</i>	C	I												
<i>Joyeuxiella parvula</i> larvae	C	I												
<i>Mesocostolaps</i> sp. larvae	C	I												
<i>Multiceps</i> sp.	C	I												
<i>Taenia polyacantha</i> (larvae)	C	I												
<i>Heligmosomum akjabinii</i>	N	D												
<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>	N	D												
<i>Pharyngodonastes hispanica</i>	N	D												
<i>Syphacia obvelata</i>	N	D												
<i>Aleria alata</i> larvae	D	I												
<i>Collyricobates muzrense</i>	D	I												
<i>Elsperophium melis</i>	D	I												
<i>Mesocylus apodemus</i>	D	I												
<i>Notocorylus reyni</i>	D	I												
<i>Phyllocheilus elegans</i>	D	I												
<i>Phyllocheilus leucostoma</i>	D	I												
<i>Passodactylocheila</i>	D	I												
<i>Scolecophorus</i>	D	I												
<i>Skjåbäckia plagiorchiis</i> sp. larvae	D	I												

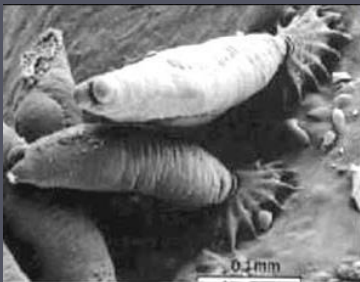


# Nestedness a fylogeografie



# Které procesy generují nested strukturu?

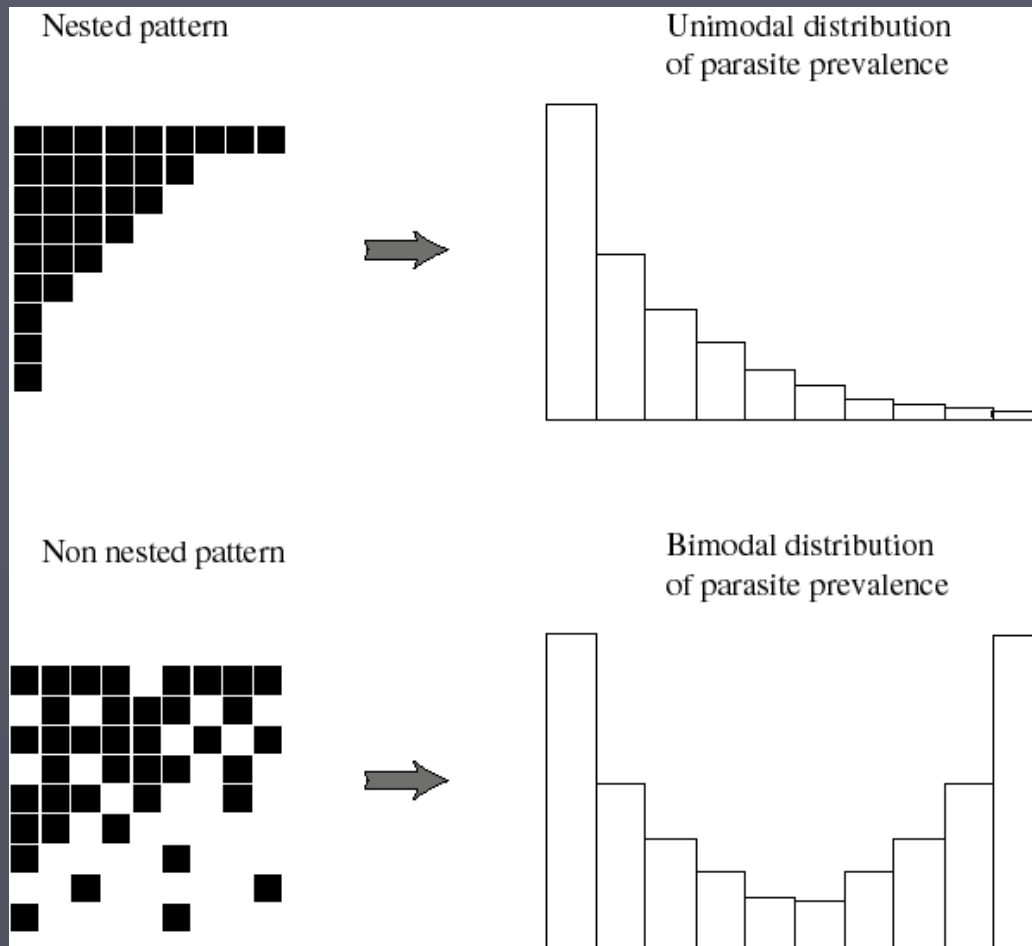
- ▶ Volně žijící druhy – rozdílná extinkce, kolonizace a disperze
- ▶ Paraziti
  - rozdílná transmise, heterogenita hostitele – rozdílná extinkce a kolonizace druhů  
Heterogenita hostitele ve velikosti hostitele  
nested struktura – gradient malý → velký hostitel
  - kompetice – různé názory (zvyšuje/snižuje/bez efektu)
  - vztah k hostitelské specifitě  
Př. *Gyrodactylus* u sladkovodních ryb
  - vyšší nestedness u společenstev s dominantním postavením specialistů



# Které procesy generují nested strukturu?

Nestedness – **výsledek epidemiologických procesů**

Pozitivní vztah mezi nestedness a prevalencí parazitů – důsledek různé míry kolonizace



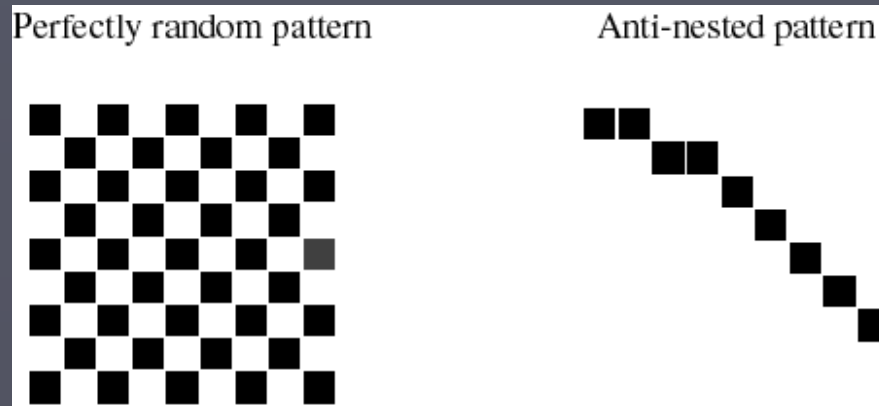
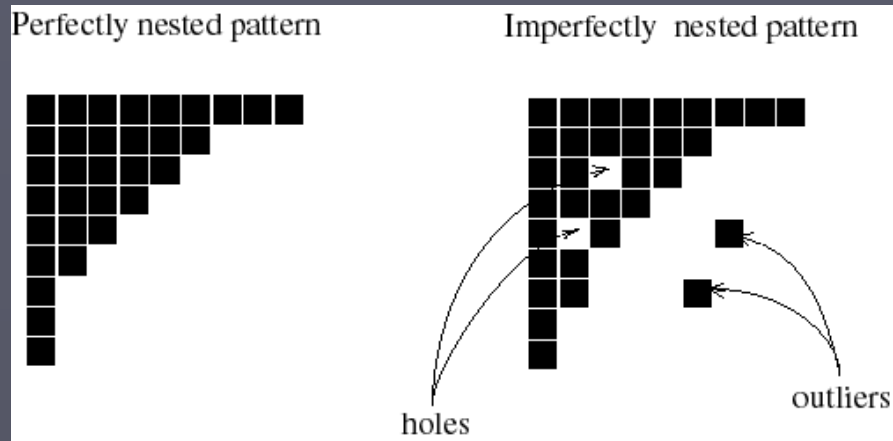
rozdílné procesy kolonizace a extinkce souvisí s procesy natality a mortality (Morand et al., 2002)

# Nestedness vs. antinestedness

- ▶ „nested“ struktura = krajní případ hierarchické struktury společenstev parazitů
- ▶ Alternativní struktura = „**antinested**“ – parazitické druhy, kteří jsou přítomni ve druhově chudých společenstvech, nejsou nikdy přítomni v druhově bohatých infraspolečenstvech (parazitická společenstva ryb)
- ▶ Biologická interpretace nejasná



# Nestedness vs. antinestedness



# Základy zpracování dat parazitických společenstev

## ► Počet druhů parazitů ve společenstvu

	Společenstvo A	Společenstvo B
Druh 1	◆◆◆	◆
Druh 2	♣♣♣	♣♣
Druh 3	♥♥♥	♥♥♥♥♥♥♥

## ► Analýza diverzity parazitického společenstva indexy diverzity - Shannonův a Brillouinův index diverzity

# Shannonův index diverzity

- ▶ předpokládá náhodný výběr jedinců z teoreticky neomezeného množství a přítomnost všech druhů společenstva ve vzorku
- ▶ k hodnocení diverzity parazitárních metaspolečenstev

$$H' = -\sum p_i \ln p_i - \frac{S-1}{N} + \frac{1 - \sum p_i^{-1}}{12N^2} + \frac{\sum (p_i^{-1} - p_i^{-2})}{12N^3}$$

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

kde  $S$  je celkový počet druhů,  $p_i$  je podíl jedinců  $i$ -tého druhu,  $N$  je celkový počet jedinců,  $n_i$  je počet jedinců  $i$ -tého druhu

- ▶ Rozptyl Shannonůvho indexu diverzity

$$\text{Var}H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}$$

# Shannonův index diverzity

- ▶ Rozdíl mezi hodnotami Shannonova indexu pro dvě společenstva lze srovnat pomocí t-testu

$$t = \frac{H_1' - H_2'}{\sqrt{\frac{\text{Var}H_1' + \text{Var}H_2'}{2}}}$$

$$df = \frac{(\text{Var}H_1 + \text{Var}H_2)^2}{\frac{(\text{Var}H_1)^2}{N_1} + \frac{(\text{Var}H_2)^2}{N_2}}$$

- ▶ Maximální hodnota Shannonova indexu pro dané společenstvo =  $\ln S$  = Shannonův index při shodné početnosti druhů ve společenstvu

# Indexy diverzity

- ▶ **Ekvitabilita - vyrovnanost („evenness“)** - poměrná hodnota diverzity vyčerpanou daným společenstvem vzhledem k společenstvu se shodnou početností druhů

$$E = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

- ▶ **Brillouinův index** diverzity

- není možné zajistit náhodnost vzorkování nebo vzorek obsahuje veškeré členy
- popisuje jen vzorkovanou část společenstva
- pro studium infraspolečenstev parazitů

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

$n_i$  – počet jedinců  $i$ -tého druhu,  
 $N$  – celkový počet jedinců

# Indexy dominance

- ▶ nejdůležitějším znakem je početnost nejběžnějšího druhu
- ▶ **Simpsonův index** dominance
  - silně závislý na nejpočetnějším druhu ve společenstvu, méně citlivý k vzácným druhům
  - se zvyšující se hodnotou stoupá dominance a klesá vyrovnanost společenstva, často používá jeho převrácená hodnota nebo odpočet od jedné

$$D = \sum \left( \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right)$$

$n_i$  – počet jedinců  $i$ -tého druhu,  
 $N$  – celkový počet jedinců

# Indexy dominance

## ► Berger-Parkerův index

- vyjadřuje poměrnou významnost nejpočetnějšího druhu
- často se používá jeho převrácená hodnota
- je nezávislý na počtu druhů, ale je ovlivněn velikostí vzorku

$$d = \frac{N_{\max}}{N}$$

$N_{\max}$  - počet jedinců nejpočetnějšího druhu,  
 $N$  - celkový počet jedinců

# Podobnost společenstev

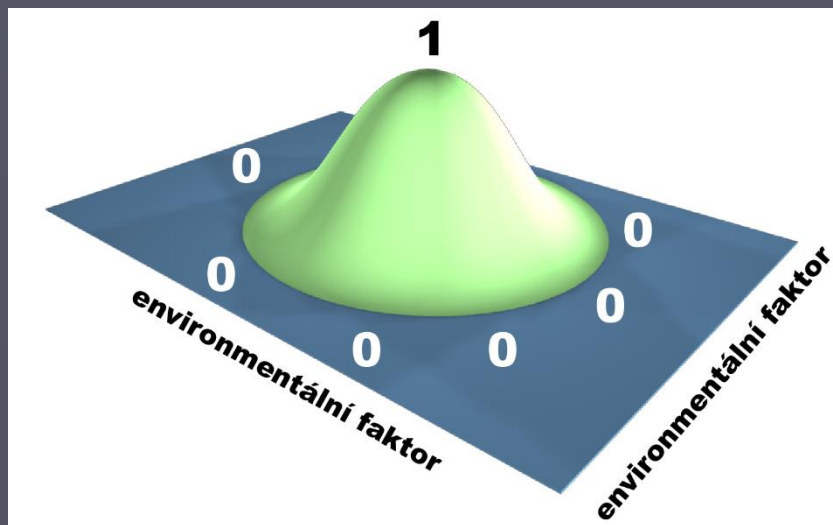
- ▶ **Asociační koeficienty**
- ▶ koeficienty závislosti (hodnota 0 – bez závislosti)
- ▶ koeficienty podobnosti (maximální hodnota - objekty jsou identické, minimální hodnota - objekty jsou úplně odlišné)
- ▶ koeficienty vzdálenosti (se snižující hodnotou koeficientu se snižuje vzdálenost mezi objekty)
  
- ▶ Dva typy dat: binární (prezence – absence)  
kvantitativní (abundance)

Numerical Ecology Legendre & Legendre (1998)



# Podobnost společenstev

- ▶ asymetrické koeficienty – hodnotí nulové hodnoty jinak než ostatní hodnoty
- ▶ symetrické koeficienty – nulové hodnoty pro dva objekty jsou hodnoceny stejně jako ostatní hodnoty pro páry objektů
- ▶ **problém hodnocení dvojité absence druhů**



# Kvalitativní podobnost společenstev

- Asociační matice - binární data

		Společenstvo $x_2$		
		1	0	
Společenstvo $x_1$	1	a	b	a+b
	0	c	d	c+d
		a+c	b+d	

$a$  - počet parazitů přítomných ve dvou společenstvech (tj. na dvou lokalitách)

$d$  - počet absencí parazitů ve dvou společenstvech (tj. na dvou lokalitách)

$b$  - prezenze parazitů na první lokalitě, absence na druhé lokalitě

$c$  - absence parazitů na první lokalitě, prezenze na druhé lokalitě

# Kvalitativní podobnost společenstev

- ▶ **Jaccardův koeficient** - asymetrický binární koefient

$$S(x_1, x_2) = \frac{a}{a+b+c}$$

$a, b, c$  mají stejnou váhu

- ▶ **Sørensenův koeficient**

$$S(x_1, x_2) = \frac{2a}{2a+b+c}$$

kde prezence druhu je více informativní než absence

# Kvantitativní podobnost společenstev

Symetrický koeficient

	Abundance parazitů									
Společenstvo a	9	3	7	3	4	9	5	4	0	6
Společenstvo b	2	3	2	1	2	9	3	2	0	6
Shoda	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1

$$S(a, b) = \text{shoda}/p = 4/10 = 0.4$$

	Abundance parazitů					$aN$	$bN$	$jN$
Společenstvo a	7	3	0	5	0	1	16	
Společenstvo b	2	4	7	6	0	3	22	
Minimum	2	3	0	5	0	1		11

$$S(x_1, x_2) = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

kde  $aN$  a  $bN$  jsou celkové počty jedinců ve společenstvu „a“ nebo „b“  
 $jN$  je suma vždy nejnižší z abundancí druhů nalezených v jednom ze společenstev