

Interakce parazitů

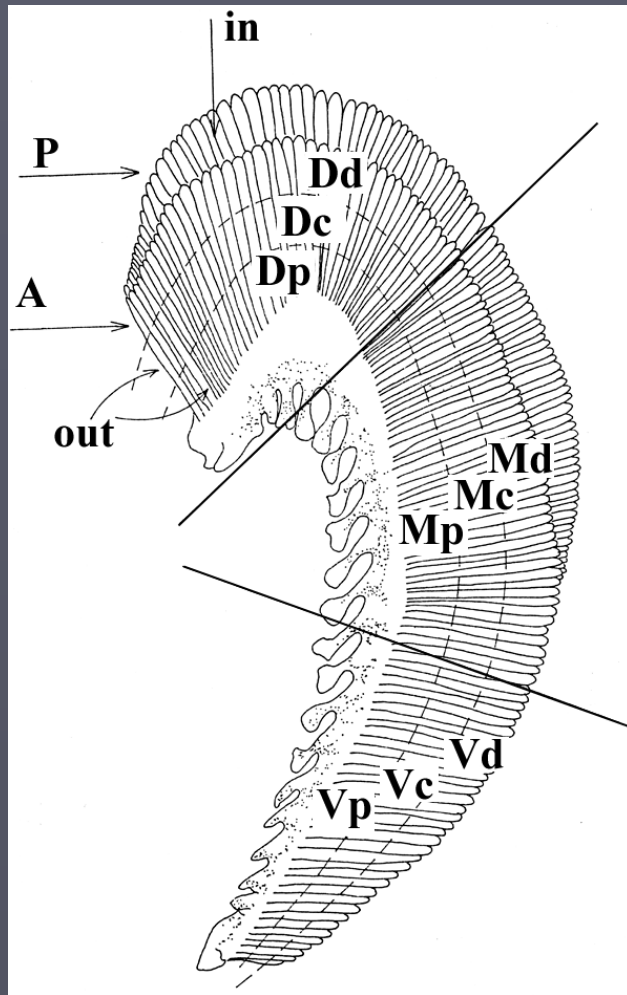
Interakce parazitů

- ▶ Biotický faktor
- ▶ Interakce uvnitř hostitele
- ▶ **Mezidruhové**
- ▶ **Pozitivní** – usnadnění využití hostitele pro určitý druh parazita přes interferenci jiného parazita s imunitním systémem
- ▶ **Negativní** – přítomnost jednoho druhu parazita vliv na snížení počtu, změny distribuce, omezení reprodukce
- ▶ **Vnitrodruhové**

Ekologická nika

- ▶ **Mnohorozměrný prostor habitatu parazita** definovaný abiotickými a biotickými proměnnými
- ▶ Paraziti se vyskytují na konkrétních místech = **habitaty**
Př. Habitat endoparazitů – střevo
- ▶ **Nika** = oblast určená rozsahem všech pozic všech jedinců daného druhu
Rozměr niky = průměrná nebo mediánová pozice
(!!!v zjednodušeném příkladu měřená jako jednorozměrná
tj. délka střeva, střevo obsahuje podjednotky – střevní klky, lumen)

Ekologická nika parazitů



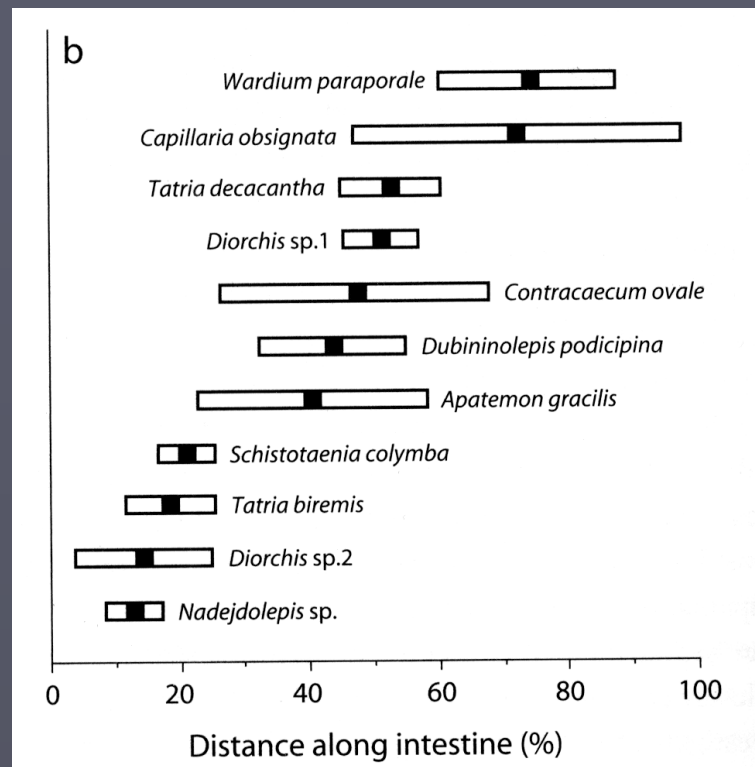
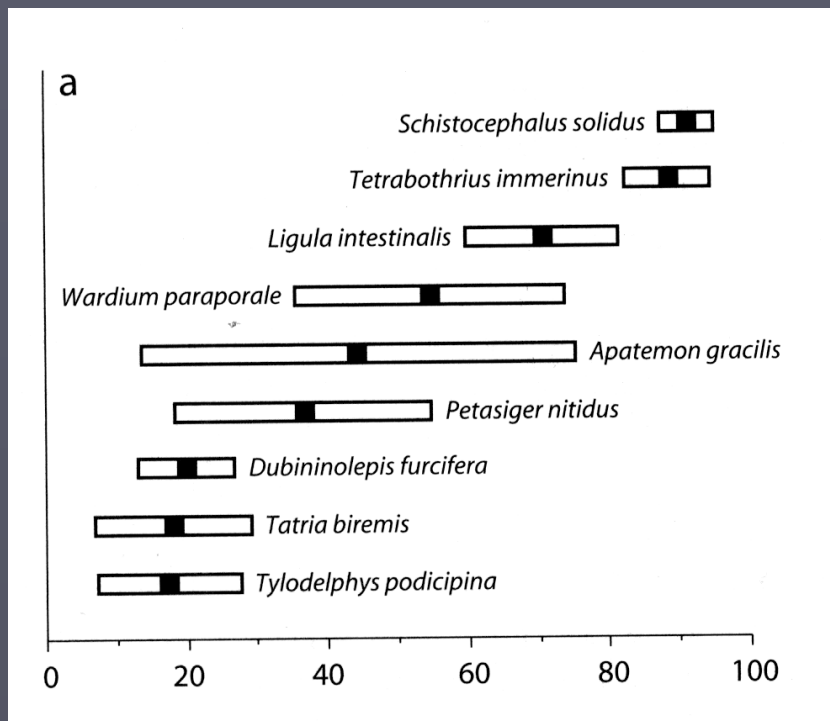
Habitat (př. žábra hostitele) →
mikrohabitaty

Transverzální
Longitudinální
Vertikální
Laterální
Vnitřní vs. vnější povrch

Základní versus realizovaná nika

- ▶ Hutchinson 1957
- ▶ **Základní** (pre-interaktivní, pre-kompetitivní) - virtuální rozsah pozic parazita, kde se reprodukuje a přežívá v případě absence kompetitora
 - jednodruhovává infekce
- ▶ **Realizovaná** (post-interaktivní, post-kompetitivní) - podjednotka základní niky redukovaná v důsledku interakci s jinými druhy
 - vícedruhovává infekce

Základní nika parazitů



Př. Základní niky intestinálních helmintů (prevalence > 25%)
u dvou druhů potápek:

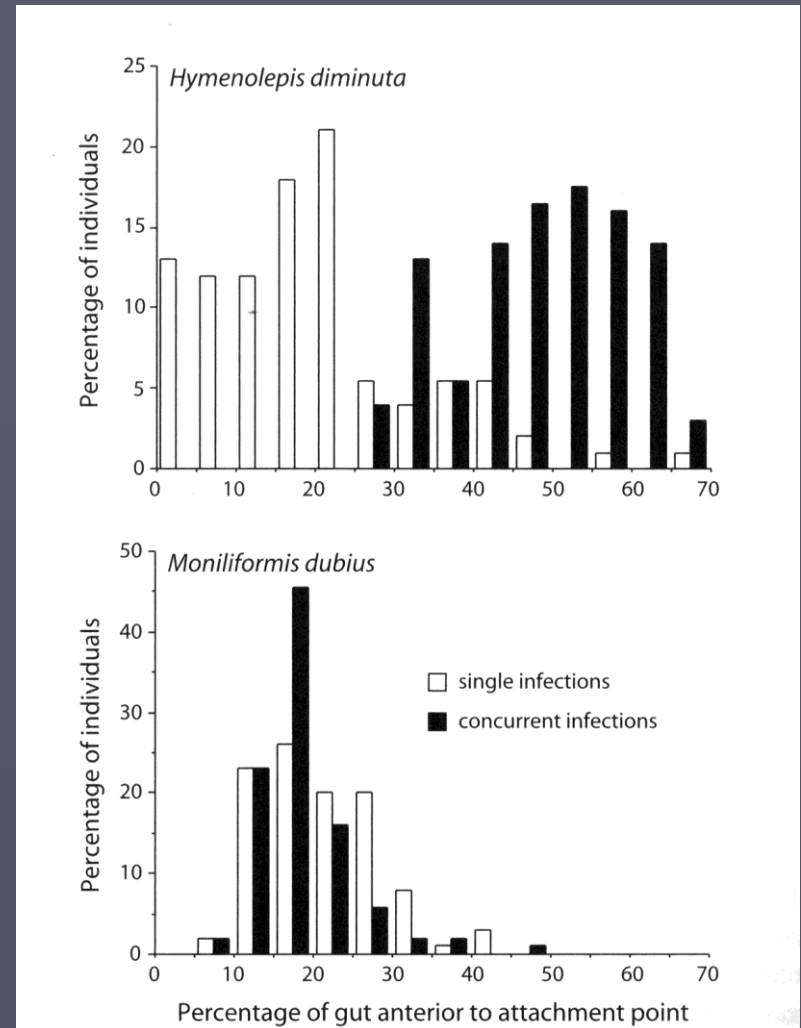
(a) *Aechmophorus occidentalis*, (b) *Podiceps nigricollis*

Základní a realizovaná nika, překrývání nik

Př. Distribuce *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) a *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) ve střevě potkanů

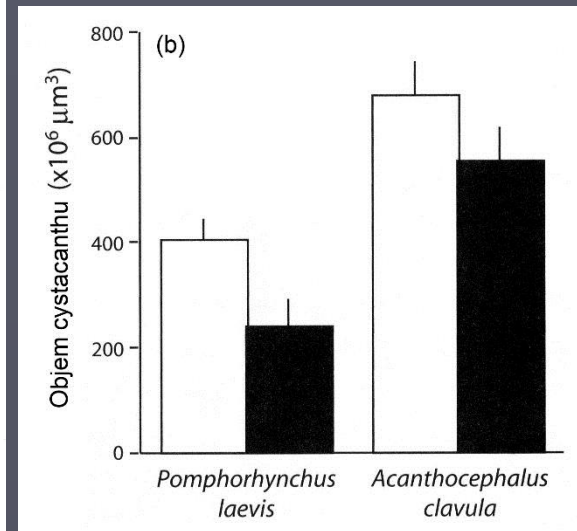
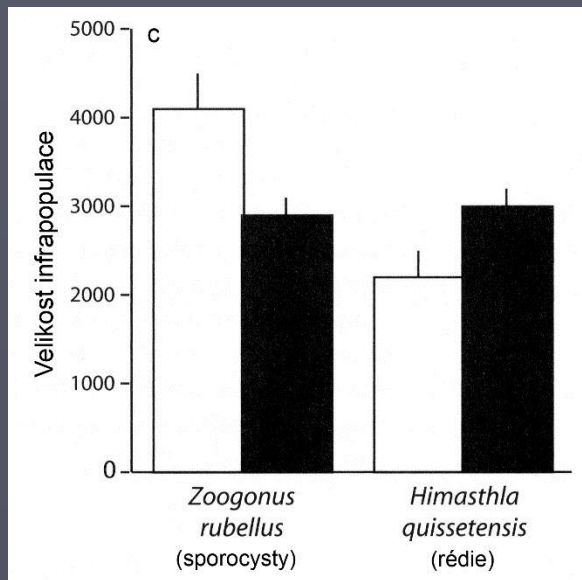
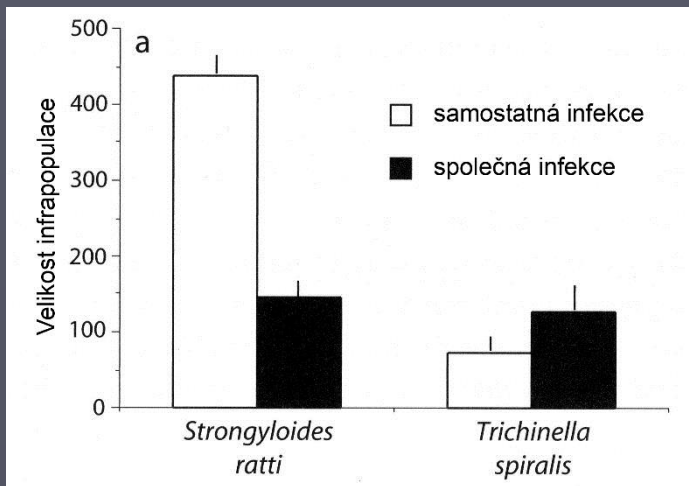
Experimentální infekce

- jednodruhová
- vícedruhová



Numerická odpověď kompetice

- ▶ redukce počtu jedinců druhu v přítomnosti druhu jiného
 - asymetrický výstup** – postižen pouze jeden druh
 - symetrický výstup** – redukce velikosti infrapopulací obou druhů

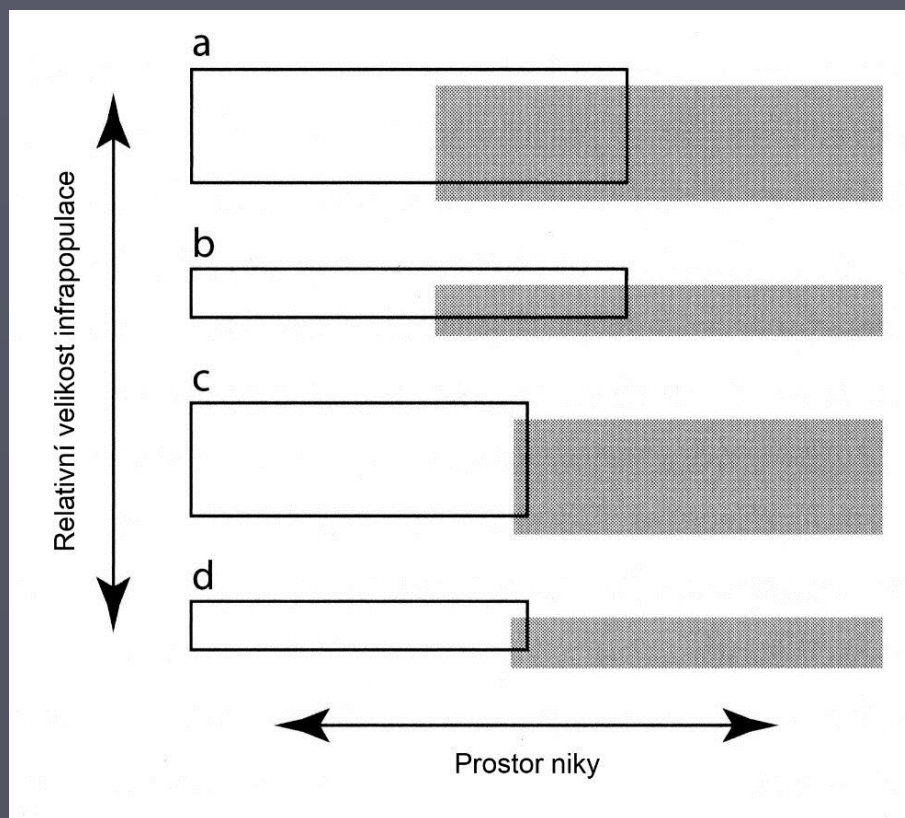


2 druhy hlístic u potkanů 2 druhy digeneí u meziphostitele

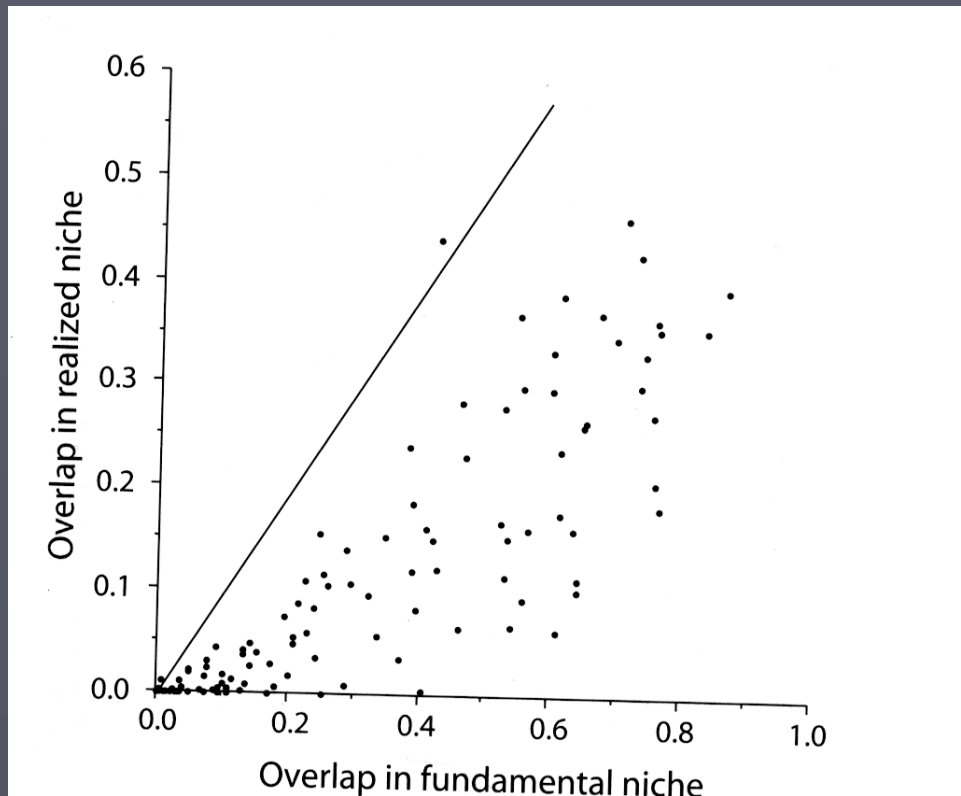
2 druhy vrtejšů u meziphostitele (Amphipoda)

Funkční odpověď kompetice

- ▶ Posun v realizovaných nikách u různých druhů nebo snížení překrývání nik v důsledku interakcí
- ▶ Funkční odpověď nastává spolu s numerickou odpovědí nebo bez ní



Vztah mezi překrytím v základní a v realizované nise



Př. 120 párových asociací mezi 60 druhy intestinálních helmintů u kachny *Aythya affinis*

Překryv vícerozměrné niky

- Dvourozměrná nika – překryv nik vysoký v jednom rozměru

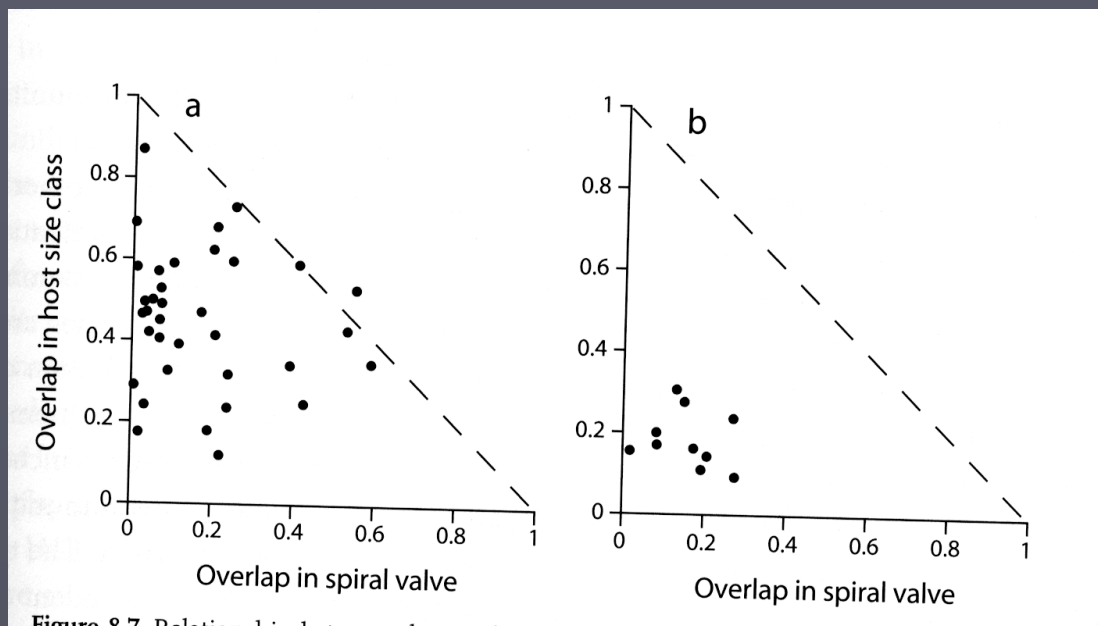
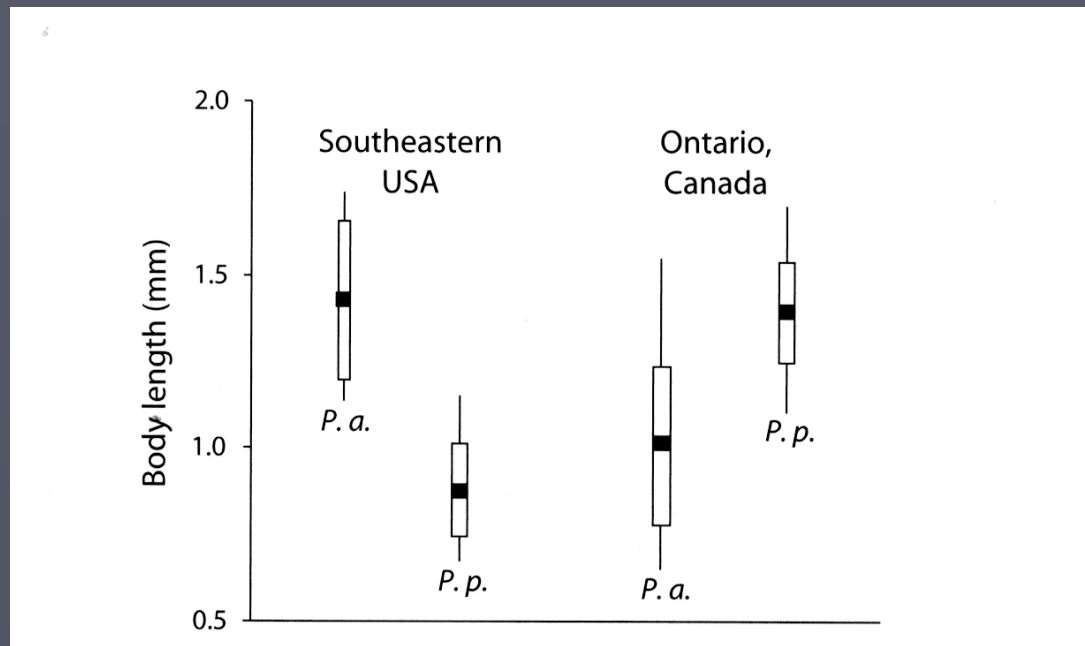


Figure 8.7. Relationship between overlap in host size class and overlap in spiral valve for (a) 9 species of *Urobatis halleri* and (b) 5 species of *Leucoraja naevus*.

Př. Překrývání mezi páry druhů tasemnic parazitujících v spirální řase střeva u dvou druhů elasmobranchů (a) 9 druhů u *Urobatis halleri* (b) 5 druhů u *Leucoraja naevus*

Jiný typ funkční odpověď

- kongenerické druhy se stejnou velikostí (nebo morfologií) v základních nikách – divergence velikosti v překrývajících se nikách – př. morfologie zobáků galapážských pěnkav



Př. Délka těla u dvou kongenerických druhů digenei *Pharyngostomoides adenocephala* a *P. procyonis* parazitujících u mývalů

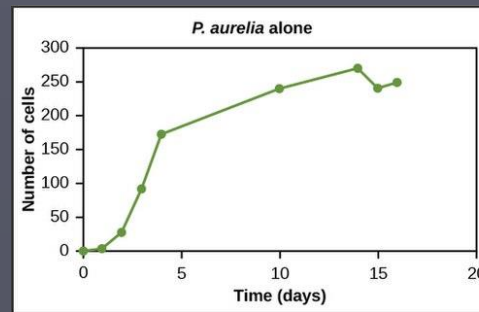
Interaktivní versus neinteraktivní společenstva

- ▶ **Interaktivní společenstvo** – kompetice
- ▶ **Neinteraktivní společenstvo** – druhová koexistence
- ▶ Kontinuum mezi interaktivním a neinteraktivním společenstvem v závislosti na prostoru niky
- ▶ **Saturované společenstvo (nika)** – počet druhů se dále nemůže zvyšovat nebo počet druhů se zvyšuje se snižováním velikosti niky
- ▶ **Nesaturované společenstvo (nika)** – volný prostor (nika) pro kolonizaci druhů, indikuje absenci kompetice

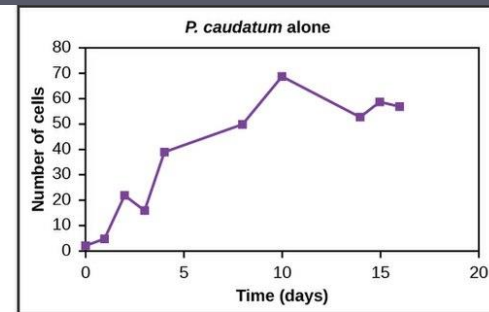
Princíp kompetičního vyloučení

- ▶ Gauseův princip, Gause (1934) – první experiment kompetice
 - ovlivnění druhů s podobnými ekologickými požadavky →
 - 2 druhy se stejnou nikou nemůžou trvale koexistovat
 - 2 druhy se stejnou ekologií nemůžou trvale koexistovat

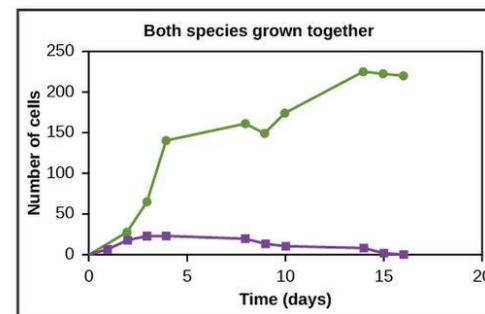
jestliže 2 druhy koexistují,
došlo u nich k diferenciaci
realizovaných nik



(a)

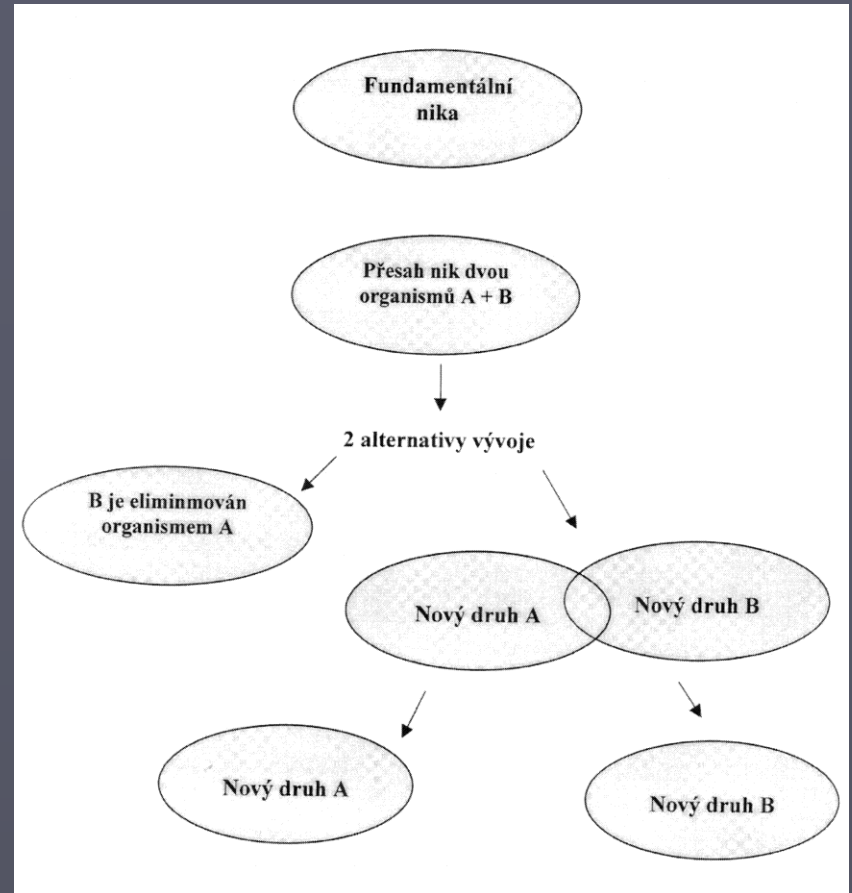
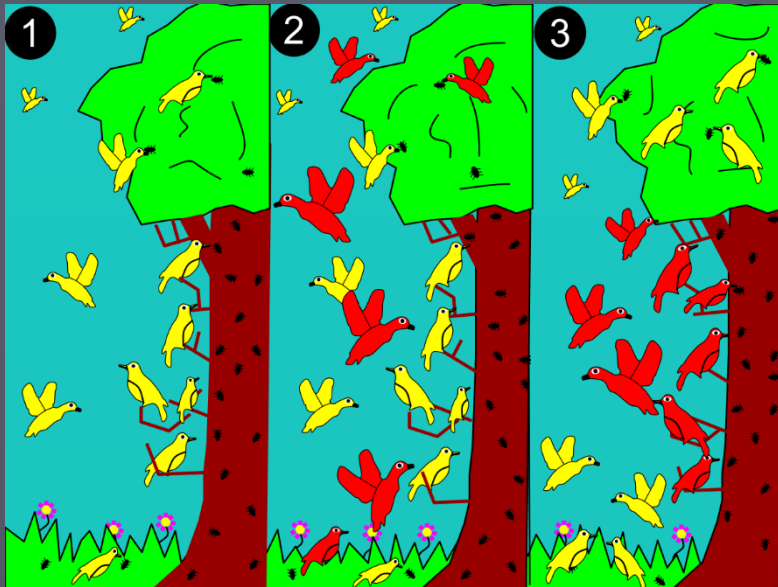


(b)



(c)

Princip kompetičního vyloučení



koexistence konkurujících druhů je umožněná diferenciací nik, jinak kompetiční vyloučení

Ekologická nika parazitů: rozměry parazitické niky

Rohde (1979)

- ▶ Hostitelská specifita
- ▶ Mikrohabitat
- ▶ Makrohabitat
- ▶ Geografická distribuce
- ▶ Pohlaví a věk hostitele
- ▶ Sezóna
- ▶ Potrava

Hostitelská specifita

- ▶ Vymezení parazitů pro určitý hostitelský druh (druhy)
- ▶ Specialista x generalista

Table 8. Host specificity of parasites of fish in the Barents Sea. Host records from other seas are considered, records of accidental hosts in which parasites do not mature are not. Data from Polyanski (1966).

Parasitic group	Number of species	Percentage of species					
		In 1 host species	In > 1 species of 1 genus	In 1 family	Primarily in 1 family	In several families	Undetermined
Protozoa	25	21.7	4.3	17.4	21.7	8.7	26.2
Monogenea	21	52.4	9.5	33.3	4.8	0	0
Digenea	37	2.8	11.1	25.0	16.7	44.4	2.8
Cestoda	19	12.5	6.2	18.7	25.0	31.4	6.2
Nematoda	12	9.1	0	36.3	9.1	36.4	9.1
Acanthocephala	3	0	0	0	0	100.0	0
Hirudinea	3	33.3	33.3	33.3	0	0	0
Copepoda	15	6.7	20.0	27.0	33.2	6.7	6.7
Isopoda	1	0	0	0	100.0	0	0
Total	136	17.2	9.2	24.9	17.9	23.9	6.9

Mikrohabitaty

- ▶ Preference parazita pro určitý mikrohabitat (mikrohabitaty)
- ▶ Rozdílná morfologie a fyziologie různých mikrohabitátů

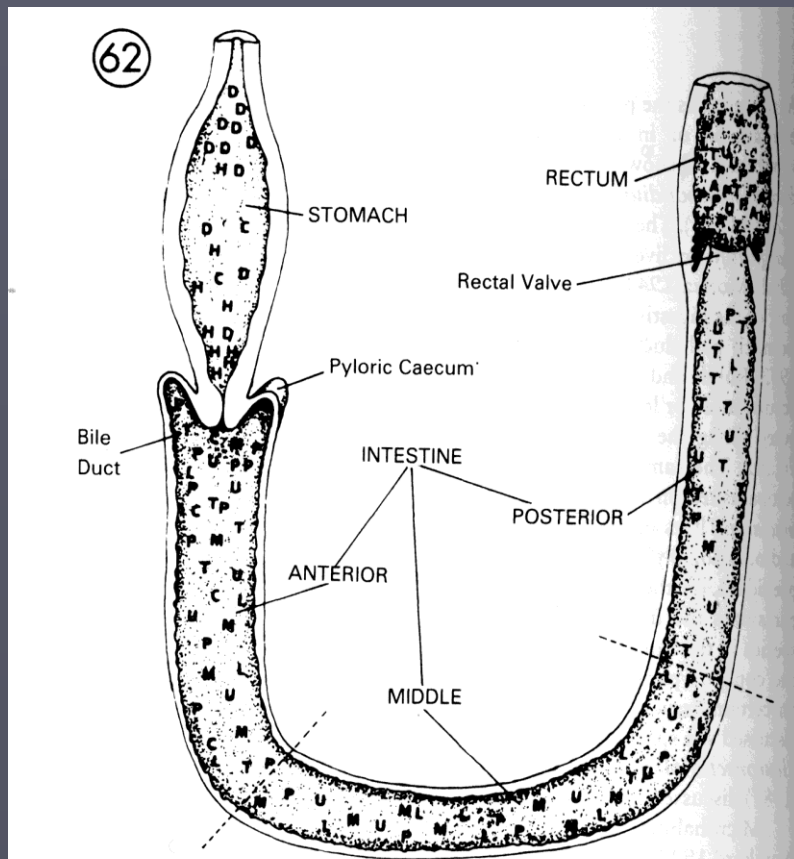


Fig. 62. The flounder gut opened to show the regional divisions and parasite distributions: A, *Pomphorhynchus* sp.; C, *Thynnascaris aduncum*; D, *Derogenes varicus*; H, *Hemiurus communis*; L, *Lecithaster gibbosus*; M, *Cucullanus minutus*; P, *Podocotyle* sp.; T, *Tetraphyllidean* larvae; U, *Cucullanus heterochrous*; Z, *Zoogonoides viviparus*. (After MacKenzie and Gibson 1970.)

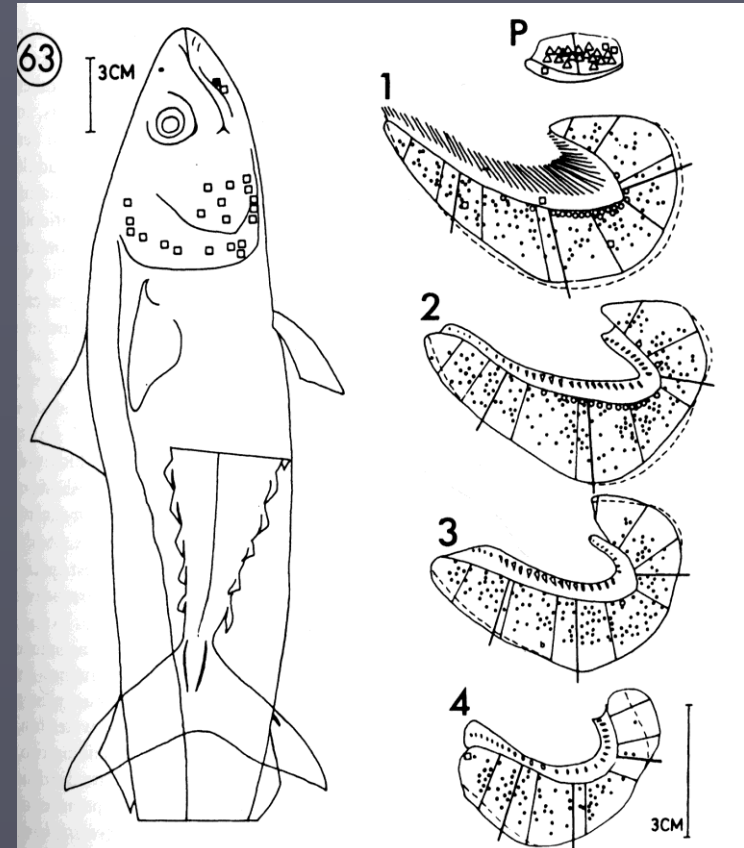


Fig. 63. Distribution of ectoparasites on the surface and in the mouth cavity of 122 *Scomber scombrus* at Helgoland, North Sea. (After Rohde 1980d.)

- *Caligus pelamydis* in mouth cavity and on gills,
- *C. pelamydis* in external fold of mouth;
- cysts;
- *Kuhnia scombri* (1 circle = approx. 5 individuals);
- △ *Kuhnia* sp.
- P = pseudobranch 1-4 = gills nos 1-4

Makrohabitaty

- ▶ Habitat hostitele (hostitelů)
- ▶ Písečná pláž, skalnaté pobřeží, ústí řeky, hluboký sublitorál...
- ▶ Někteří paraziti – určité makrohabitaty hostitelského druhu, jiní několik hostitelů z různými makrohabitaty
- ▶ Makrohabitat parazitů – užší nebo širší než u hostitelů

- ▶ Př. Larvy nematod mořských ryb Queenslandu
 - *Anisacis* – otevřené vody
 - *Contracaecum* – pobřežní mělké vody
 - *Pseudoterranova*, *Thynnascaris* – intermediární distribuce

Geografie

- ▶ Prostorový rozměr niky, někdy analogický makrohabitatu
- ▶ Paraziti – širší geografický rozsah než hostitel (více host druhů v různých geografických oblastech)
 - užší geografický rozsah (jeden hostitel, infekce jenom v části jeho areálu)

Př. *Diclidophora dinticulata* (Monogenea) – ryba *Pollachius virens* v Barentsově moři, *Merluccius merluccius* a *Gadus minutus* v Atlantiku

Př. *Pseudothoracocotyla gigantea* (Monogenea) jednom na Heron ostrově (Velký Bariérový útes) na *Scomberomorus commerson*, který je běžně rozšířen v Indickém oceánu

Pohlaví hostitele

- ▶ Málo případů
- ▶ Rozdílné potravní preference, rozdílné složení epidermu samců a samic
- ▶ Př. *Discocotyle sagittata* (Monogenea) na *Salmo trutta* parazituje 5-7 leté samce víc než samice
Př. *Calicotyle kroyeri* (Monogenea) není přítomen u gravidních samic rejnoků *Raja radiata*
Př. samci šneka *Hydrobia ulvae* v Británii jsou více parazitovány larválními stádii trematod než samice (16:1)

Věk hostitele

- ▶ Preference pro věkovou kategorii
- ▶ Častější než preference pro pohlaví
- ▶ PŘ. Bychowsky (1957) - mnoho *Gyrodactylus* – 100% u mladých jedinců, méně u adultů
PŘ. *Diclybothrium armatum* (Monogenea) - absence u mladých jeseterů, u adultů 70-80%

Potrava

Table 9. Food of some marine helminths. Modified from Rohde (1984a, sources therein).

Parasite	Food
Monogenea, Polyopisthocotylea	Blood, also low molecular organic compounds from water
Monogenea, Monopisthocotylea	Mucus, epithelial cells, sometimes blood
Didymozoida (Trematoda)	Blood and/or tissue fluid
<i>Aporocotyle simplex</i> (Trematoda)	Blood
Cestoda	Gut contents, tissue liquid
Nematoda	Gut contents, host tissue, or blood
<i>Hysterothylacium bidentatum</i> (Nematoda)	Fluid contents of stomach
<i>Salvelinema walkeri</i> (Nematoda)	Blood
Acanthocephala	Contents of intestine, tissue liquid
Hirudinea	Blood, some also prey
Larval Gnathiidae (Isopoda)	Blood
Copepoda	Blood, tissue, mucus

Ekologická nika parazitů

- ▶ Predikovaná a limitovaná lokalizace parazitů na/uvnitř hostitele = **vymezená (limitovaná) nika**
- ▶ Rozdělení niky mezi různé druhy – **segregace niky**
- ▶ Limitace niky na úrovni mikrohabitatů

Heterogenita niky u parazitů

- ▶ **Interaktivní heterogenita niky** – posun nik u různých druhů nebo redukce překrývání v důsledku interakcí usnadňuje koexistenci parazitů
- ▶ **Časově-prostorová heterogenita** – další mechanismus usnadnění koexistence parazitů (př. sezónnost výskytu parazitů)
- ▶ **Heterogenita niky usnadňuje koexistenci parazitických druhů na/v hostiteli**
- ▶ Pokud neexistuje heterogenita nik → **konkurenční vyloučení** jednoho druhu druhým (př. larvy motolic u plžů)

Mechanismy omezení niky u parazitů

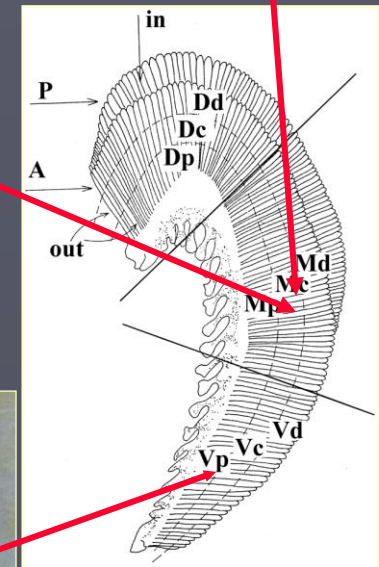
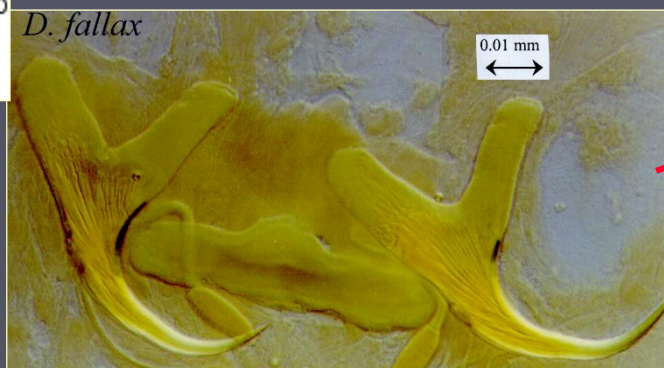
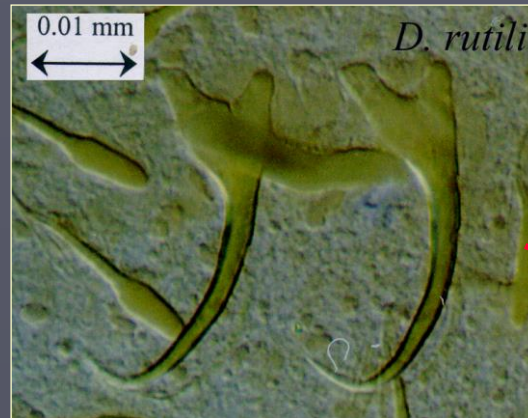
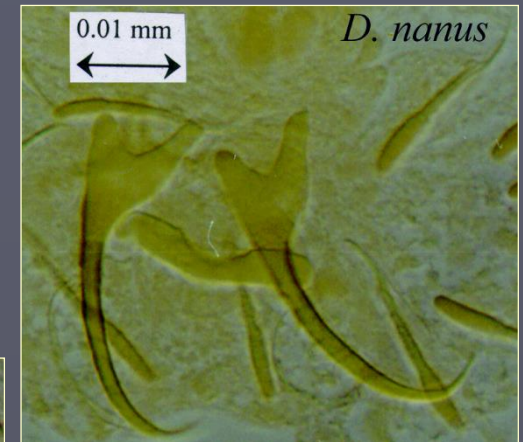
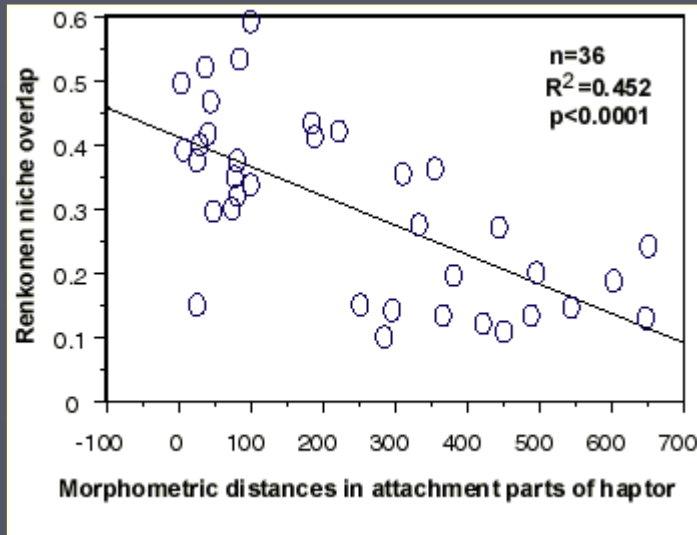
- ▶ **Interaktivní prostorová segregace** – funkční odpověď na přítomnost kompetitora př. střevní paraziti u potápky (*Podiceps*) redukce překrývání realizovaných nik
- ▶ **Selektivní prostorová segregace** – silná kompetice v průběhu několika generaci – geneticky fixovaný posun niky redukce překrývání základní i realizované niky evoluční důsledek kompetice mezi sympatrickými druhy

Evoluční omezení niky parazitů

- ▶ Specifické niky parazitů
- ▶ produkt kompetice v minulosti „**přízrak kompetice z minulosti**“ – mechanismus selektivní prostorová segregace
- ▶ nezávislé na kompetici – př. Monogenea a Crustacea ryb malé infraspolečenstva, mnoho kongenerických druhů na hostiteli
volné niky - usnadnění vnitrodruhových kontaktů **za účelem reprodukce**

Specifické niky kongenerických parazitů

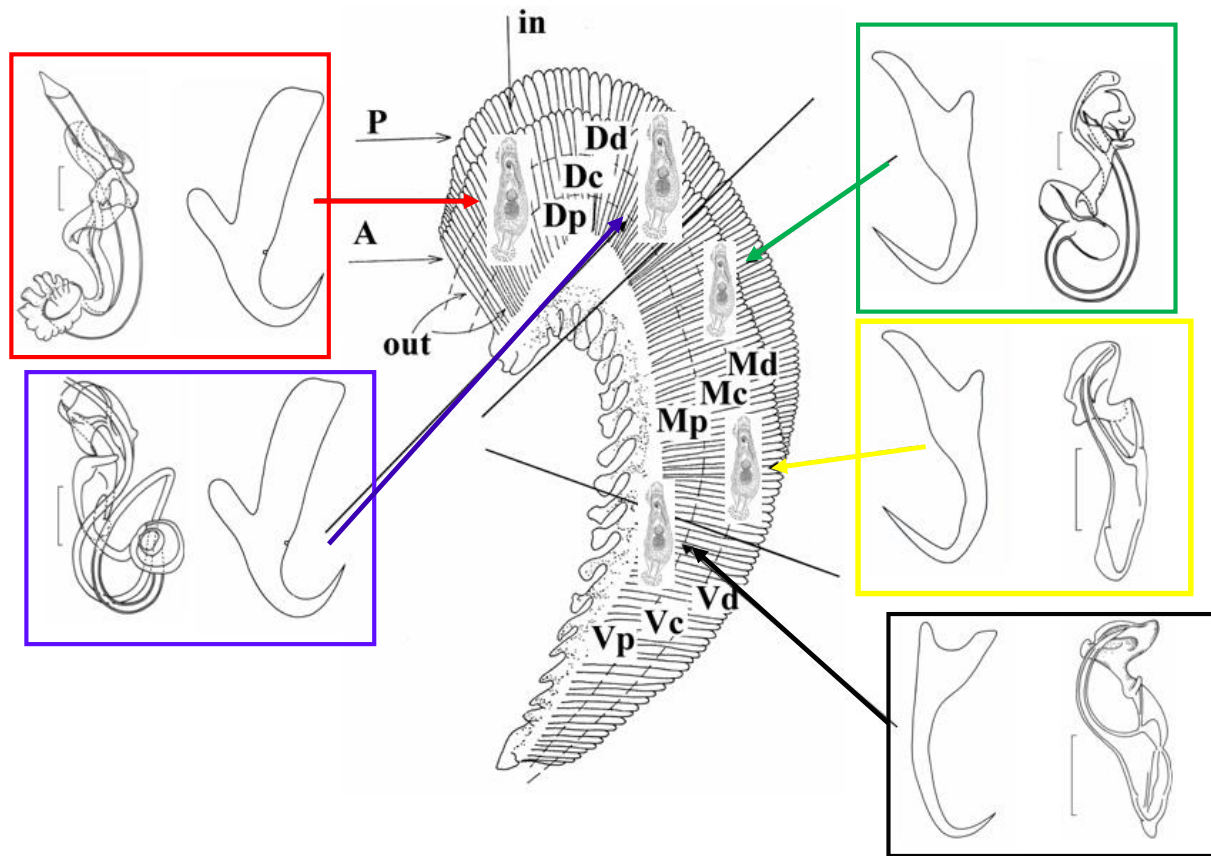
- Specializace a adaptace
- Ektoparazity - žaberní Monogenea – morfologie přichycovacího orgánu



Segregace parazitické niky specializací

- ▶ Holmes (1990) - intestinální helminti
- ▶ Paraziti selektují určité niky pro lokalizaci, v případě introdukce do jiné niky aktivní pohyb do niky preferovaného
- ▶ Rozsah niky adultů parazitů je menší než u larev – striktní požadavky na reprodukci
- ▶ Preferovaná nika se nemění v případě zvyšování populační hustoty, rozšiřování niky

Posílení reprodukčních bariér - reprodukční izolace kongenerických druhů



Evolve preferované niky u kongenerických parazitů

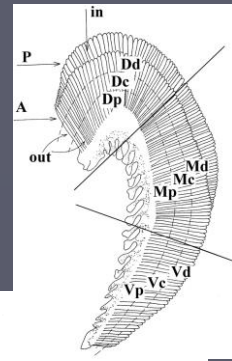
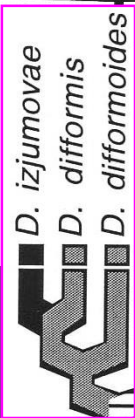
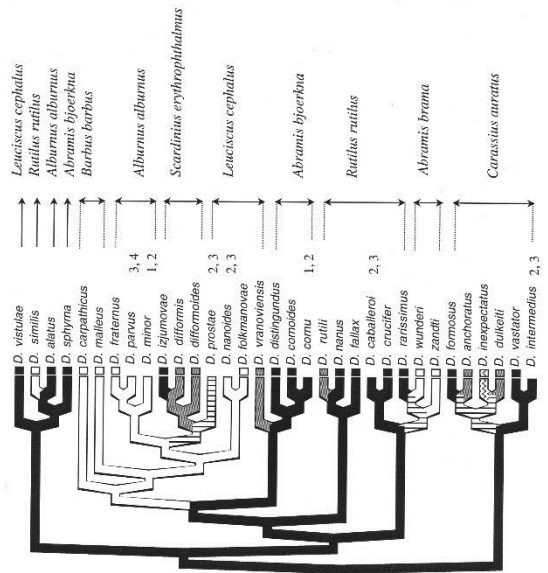
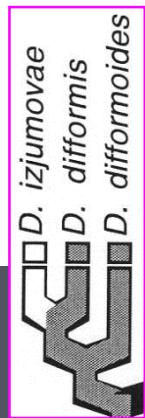
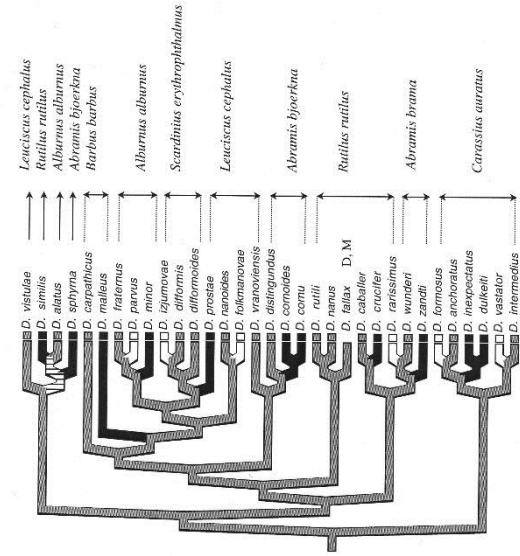


Figure 6B.



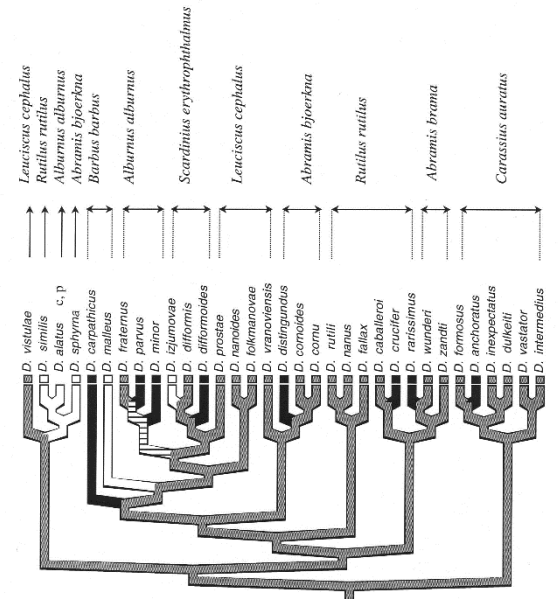
Arc
unordered
1
2
3
4
equivocal

Figure 6C.



Segment
unordered
Dorsal
Medial
Ventral
equivocal

Figure 6D.



Area
unordered
Distal
Central
Proximal
equivocal

Kvantifikace ekologické niky

- ▶ Šířka niky podle Levinse (1968)

$$B = \frac{1}{\sum (p_j^2)}$$

kde p_j je proporce jedinců daného druhu v sektoru j

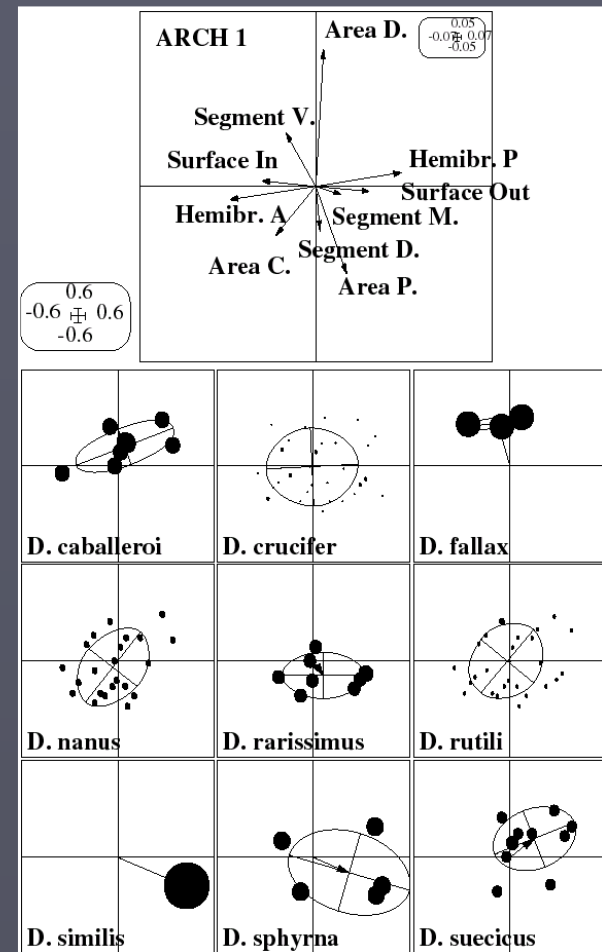
- ▶ Renkonenův index překrývání nik (Renkonen, 1938)

$$R = 1 - \frac{\sum |p_{ia} - p_{ja}|}{2}$$

kde p_{ia} je proporce jedinců druhu i v sektoru a
 p_{ja} je proporce jedinců druhu j v sektoru a

Kvantifikace ekologické niky

- ▶ Outlying Mean Index (Dolédec *et al.*, 2000)
- ▶ Na niku orientované modely (Tokeshi, 1990)



Mezidruhová koexistence parazitů

- ▶ Preference niky
- ▶ Morfologická diferenciacce
- ▶ Reprodukční bariery
- ▶ **Agregace** - redukce celkové intenzity kompetice přes agregované využití fragmentovaných zdrojů (hostitel)

Koexistence a agregace druhů

- ▶ **Agregační model druhové koexistence** (Shorrocks, 1996)
- ▶ Aplikovaný pro parazity (Morand et al. 1999 - ektoparazity mořských ryb)
- ▶ Mezidruhová agregace je redukována ve vztahu k vnitrodruhové agregaci

Agregační model koexistence

Intraspecifická agregace

$$J_1 = \frac{\sum_{i=1}^P \frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{m_1} - m_1}{m_1} = \frac{V_1 - 1}{m_1}$$

kde n_i a m_i jsou průměrný počet a rozptyl počtu jedinců druhu 1 v sektoru i

Interspecifická agregace

$$C_{12} = \frac{\sum_{i=1}^P \frac{n_{1i}n_{2i}}{m_1} - m_2}{m_2} = \frac{Cov_{12}}{m_1 m_2}$$

$n_{1i}, n_{2i}, m_{1i}, m_{2i}$: průměrné počty a rozptyly počtu jedinců druhů 1 a 2 v sektoru i

P : počet sektorů

Cov : kovariance mezi páry druhů

Druhová koexistence

$$A_{12} = \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 1)}{(C_{12} + 1)^2}$$

Agregace a koexistence kongenerických parazitů př.

Intraspecifická agregace (J)

9 druhů Dactylogyrus

24 párů Dactylogyrů
Pozitivní agregace

Interspecifická agregace (C)

3 párů
Dactylogyrů?

9 párů Dactylogyrů
Negativní agregace

Druhová koexistence (A)

Redukce interspecifické ve vztahu
k intraspecifické agregaci