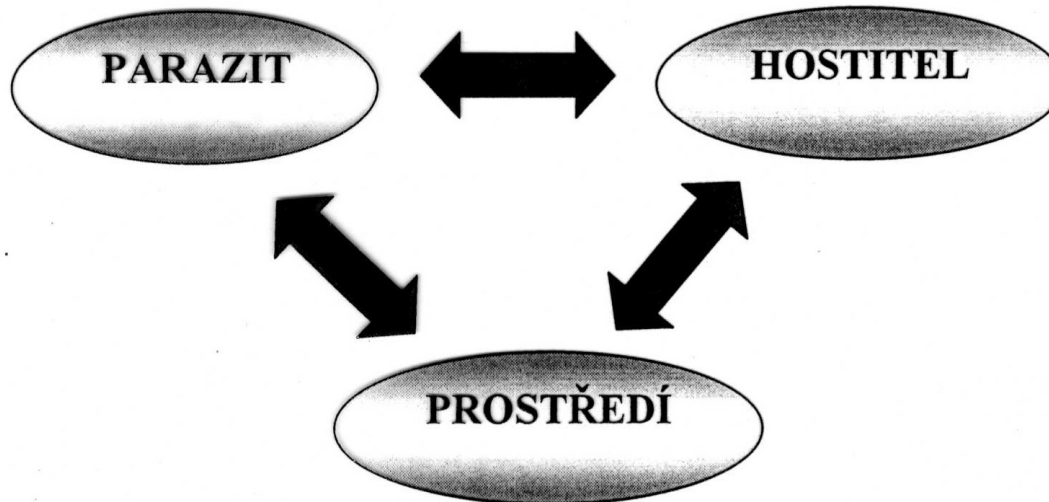


Populace parazitů

Populační ekologie parazitů

Životní cykly a populace parazitů

Parazit \Leftrightarrow Hostitel \Leftrightarrow Prostředí



Populace parazita se bude vyskytovat v různých typech prostředí

1. a 2. řádu \Rightarrow v závislosti na **typu životního cyklu** cizopasníka bude mít různou **prostorovou strukturu**

Populace parazitů

Epidemiologie = studium týkající se ekologických aspektů nemocí s cílem vysvětlit jejich šíření, rozmístění, prevalenci a incidenci.

Incidence (v epidemiologii) = počet nových případů onemocnění za jednotku času (míra růstu onemocnění).

Dnes:

Epidemiologie = kvantitativní věda založená na aplikaci řady statistických metod a matematického modelování umožňujících velmi efektivní vyhodnocení terénních nebo experimentálních dat.

- Dynamika parazitárních (infekčních) onemocnění = jedno z nejstarších odvětví biomatematiky.
- Řada paralel s Lotkovými a Volterovými modely dynamiky vztahů predátor-kořist.

Populace parazitů

Z historie:

V.A. Dogel (1964) = první moderní ekologie cizopasníků, komplexní chápání systému P-H-H

J.C. Holmes (1961, 1962) = klasické práce o interspecifické kompetici
Hymenolepis diminuta a *Moniliformis dubius* ve střevě krysy.

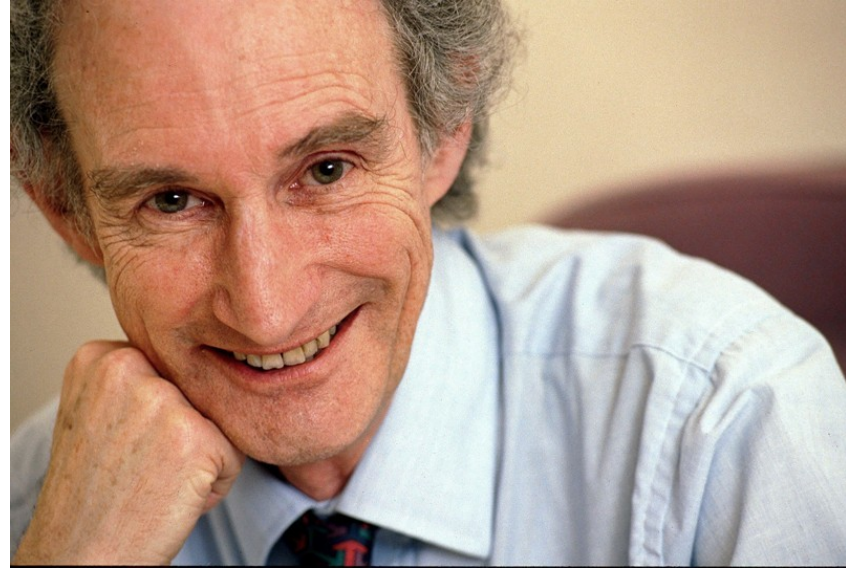
G. MacDonald (1965) = poprvé použit matematický model při studium P-H vztahů

H.D. Crofton (1971) = vypracoval standardní metodu kvantitativního studia parazitismu

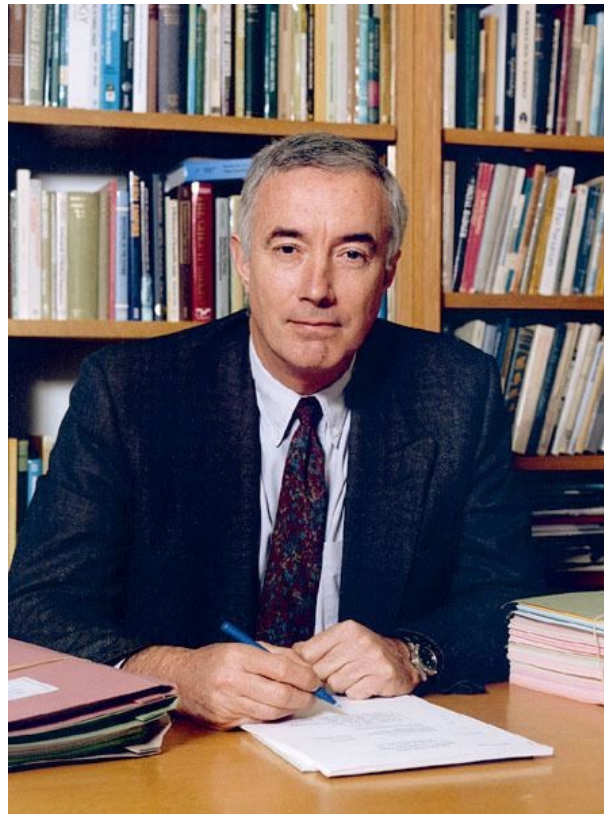
R.M. Anderson & R.M. May (1974 – 1985) = vypracovali moderní teorii matematicko-epidemiologických modelů parazitismu



A.V. Dogiel



Robert May



Roy Anderson

Populační ekologie parazitů

Epidemiologie = studium dynamických vztahů mezi populací parazita a populací hostitele.

Populace = soubor organismů (parazitů i hostitelů) téhož druhu vyskytujících se v určitém prostoru a čase spojených reprodukčními vztahy.

Platí to pro parazita i pro hostitele !!!

Co zde je jednotka studia ?

Parazit nebo hostitel ?

Charakteristiky populace parazitů

Prevalence = procento hostitelů napadených daným druhem cizopasníka; tj. počet parazitovaných hostitelů dělený celkovým počtem vyšetřených hostitelů krát 100.

Stanovuje se dvojím způsobem:

- 1) přímým vyšetřením cizopasníků (pitvou, krevní roztěr, serologie)
- 2) sledováním emise infekčních stádií (koprologicky)

Intenzita invaze = počet jedinců daného druhu parazita na/v hostiteli

Střední intenzita = průměrný počet parazitů na jednoho napadeného hostitele; tj. celkový počet parazitů dělený počtem napadených hostitelů.

Charakteristiky populace parazitů

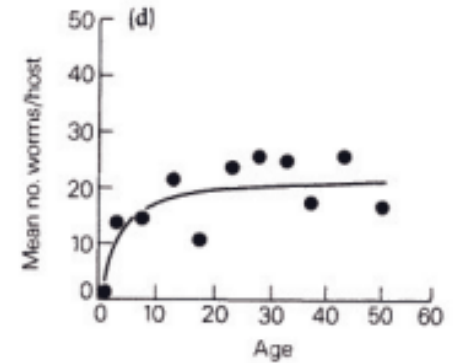
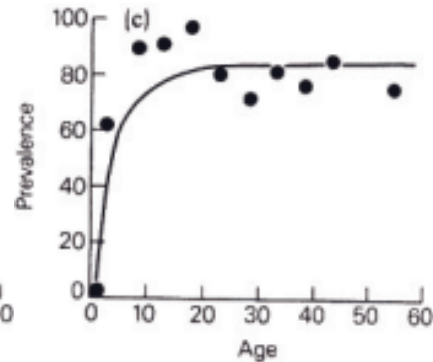
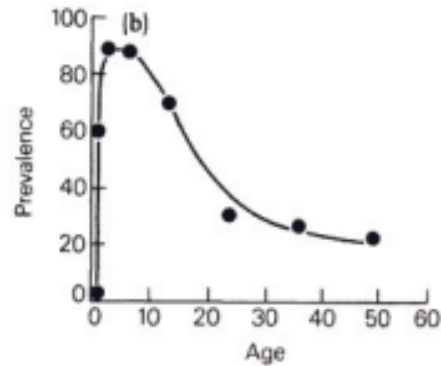
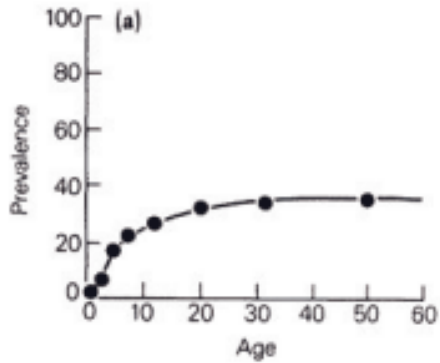
Abundance = průměrný počet jedinců daného druhu parazita z celkového počtu všech vyšetřených hostitelů (tedy napadených i nenapadených); celkový počet parazitů dělený cyklovým počtem všech vyšetřovaných hostitelů

Incidence = počet nových případů nakažených jedinců hostitele v daném časovém období z počtu nenakažených jedinců hostitele na počátku studovaného období. Často zaměňován z prevalencí.

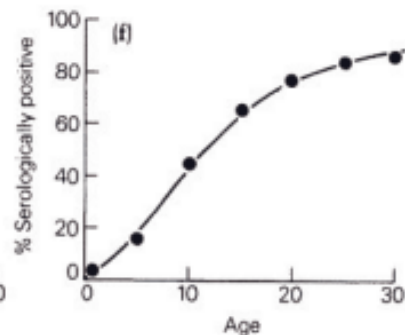
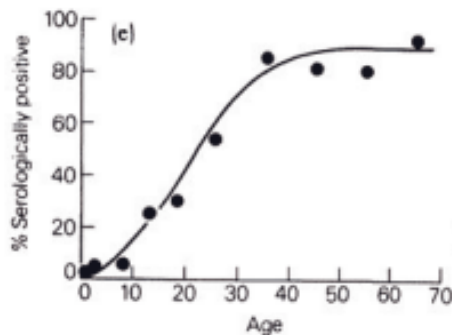
Denzita = počet jedinců daného druhu cizopasníka na jednotku plochy, objemu nebo váhy hostitelského organismu.

Distribuce = rozmístění cizopasníků; má čtyři různé úrovně. (zoogeografické rozšíření, hostitelká specifita, frekvenční distribuce a lokalizace na/v hostiteli).

Prevalence a intenzita infekce některých parazitů člověka

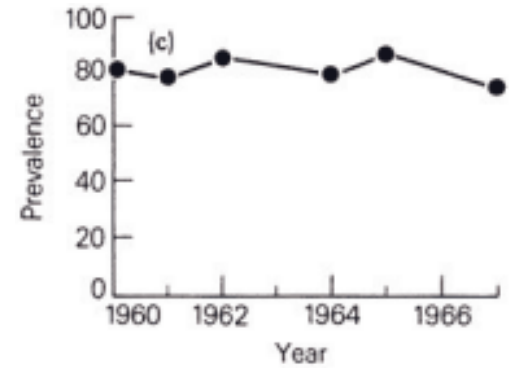
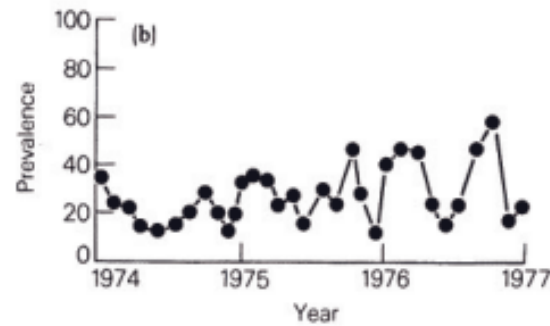
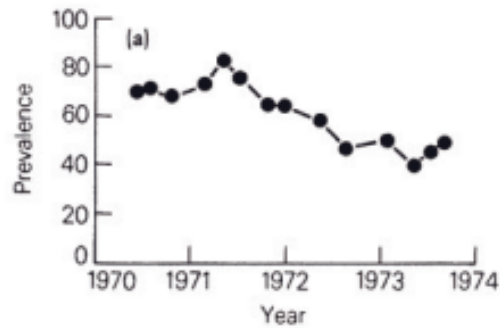


A) *Entamoeba histolytica* v západní Africe, B) Malárie v Nigérii,
C) a D) *Ascaris lumbricoides* v Iranu.



E) Žlutá zimnice v Brazílii
F) Neštovice v New Yorku

Dlouhodobá sledování



- A) *Trypanosoma vivax* v mouše tse tse v Nigerii, B) *Entamoeba histolytica*
B) v západní Africe, C) *Schistosoma haematobium* v Iranu

Frekvenční distribuce parazita per organismus hostitele

Frekvenční distribuce parazitů per organismus hostitele může být rozdělena do tří kategorií:

- (1) Underdispersion (pravidelná distribuce, homogenní, $\text{variance} < \text{mean}$)
- (2) Random, (náhodná distribuce, $\text{variance} = \text{mean}$)
- (3) Overdispersion, (agregovaná distribuce, heterogenní, $\text{variance} > \text{mean}$)

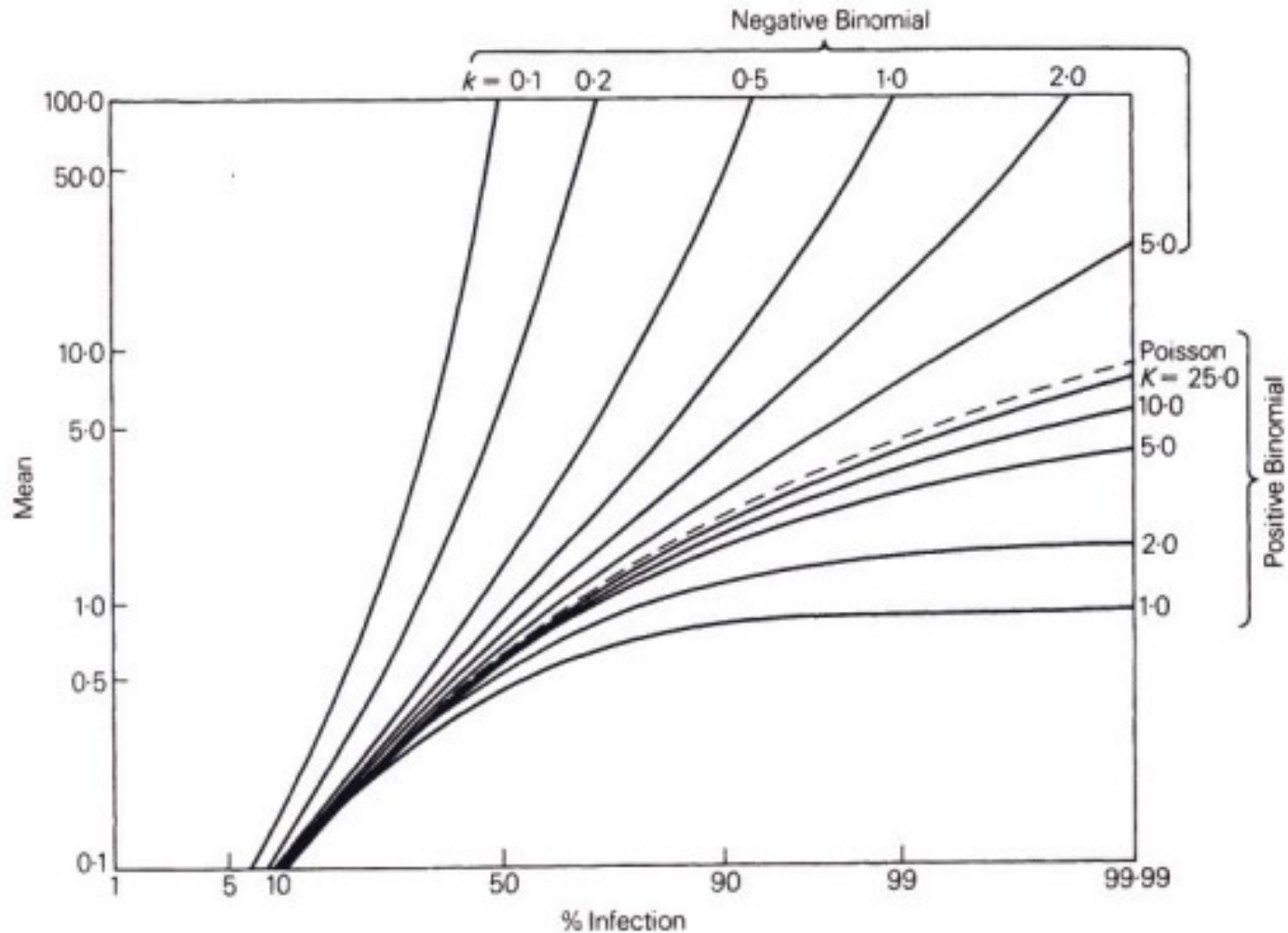
Pravděpodobností distribuce

Existují tři teoretické modely pro popis frekvenční distribuce parazita v populaci hostitele:

- Positivní binomický model (underdispersion)
- Poisonův model (random)
- Negativní binomický model (overdispersion)

Paraziti jsou nejčastěji agregováni (overdispersion), kdy největší část populace cizopasníka je nahloučena v relativně malé části populace hostitele.

Vztah mezi prevalencí a mean intensity of infection



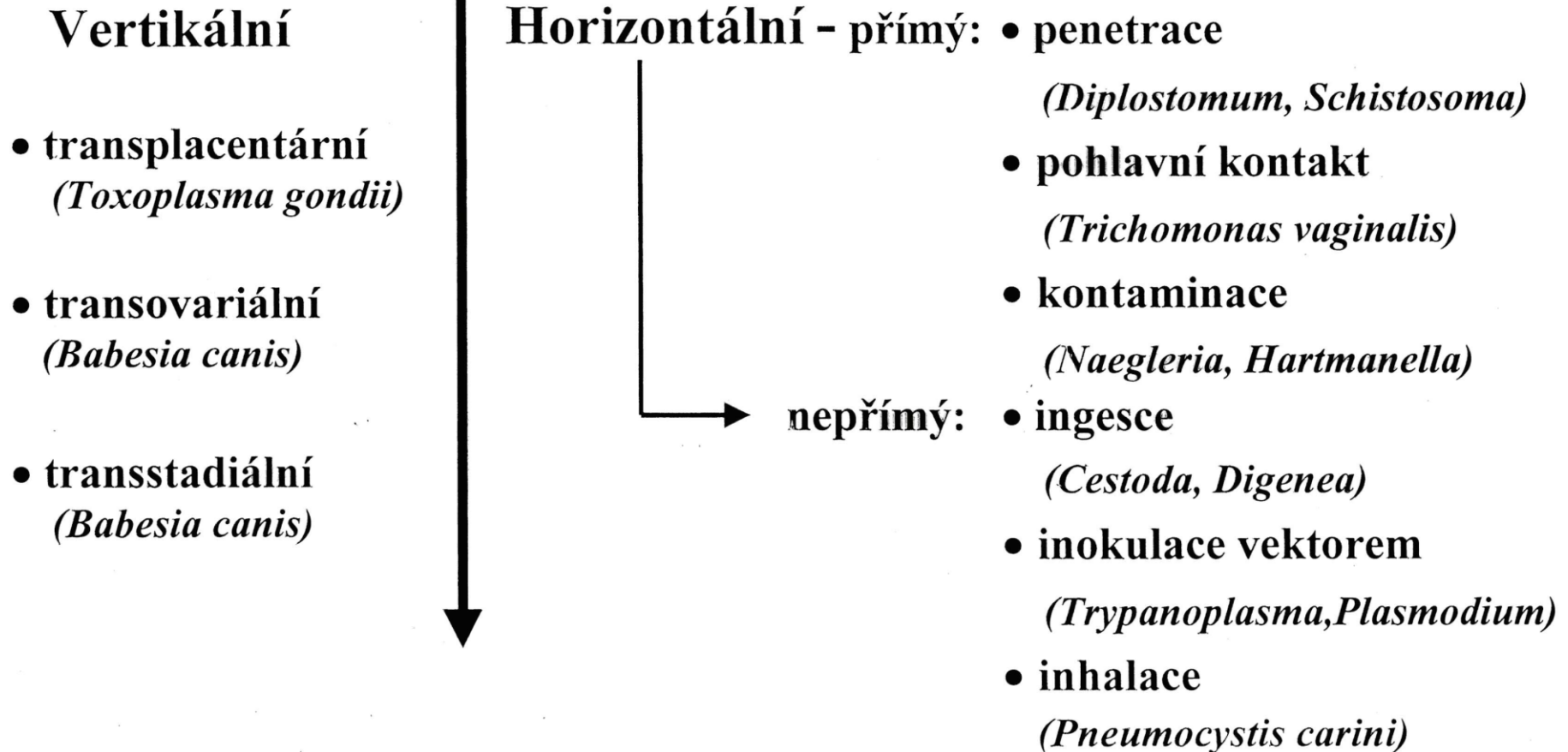
Šíření parazita mezi hostiteli

Paraziti mohou dokončit svůj vývoj jedině když se uskutečňuje jejich přenos v populaci hostitele, tedy mezi jednotlivými hostiteli této populace. Přenos se uskutečňuje:

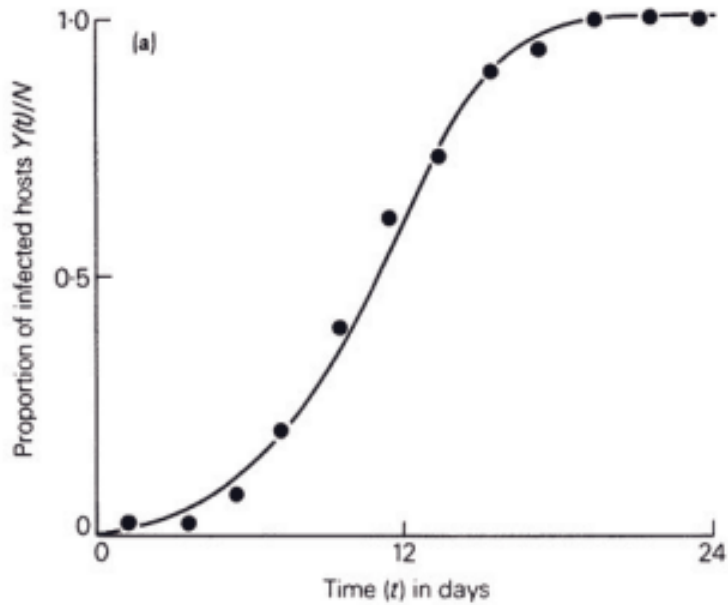
- Přímo, např. kontaktem a nebo inhalací, ingescí, nebo penetrací
- Nepřímo, prostřednictvím jednoho nebo více meziphostitelů, např. saním vektora, ingescí infikovaného meziphostitele, nebo přímo z rodičů na potomstvo.

Tento přenos označujeme jako vertikální na rozdíl od předchozích, které jsou tzv. horizontální.

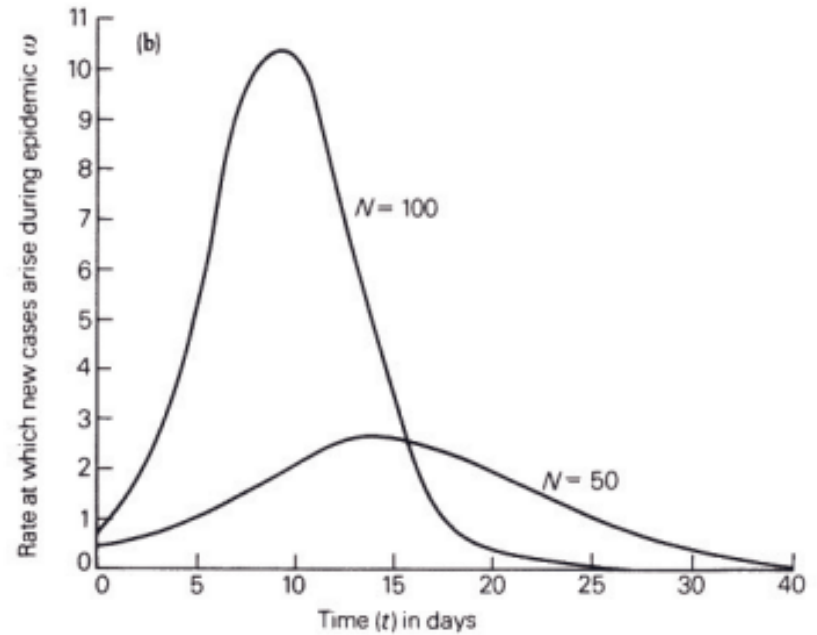
Přenos a šíření cizopasníků



Příklady epidemie – přímý přenos



Protozoární parazit *Hydramoeba hydroxena* v populaci láčkovce *Chlorohydra viridisima*.

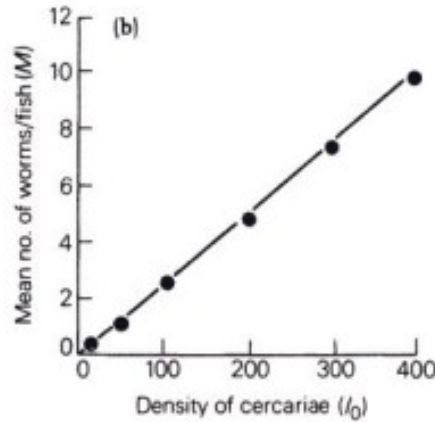
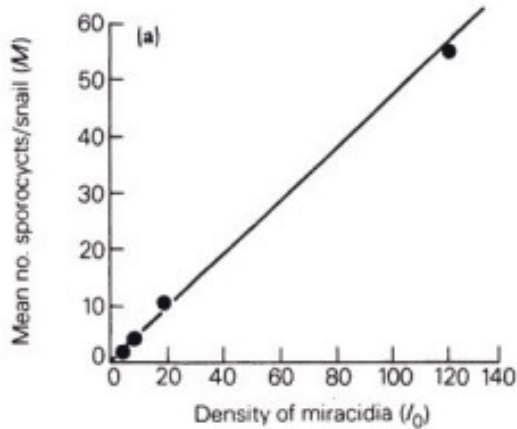


Dva příklady epidemie pro dvě velikosti populace parazita

Přenos infekčním agens

- Řada přímo i nepřímo šířených parazitů vytváří různá infekční stadia s velice malou životností mimo hostitele. Např. miracidia, cerkarie schistosom, infekční larvy *Ancylostoma*, vajíčka *Ascaris*.
- Míra přenosu závisí na hustotě infekčních agens v prostředí

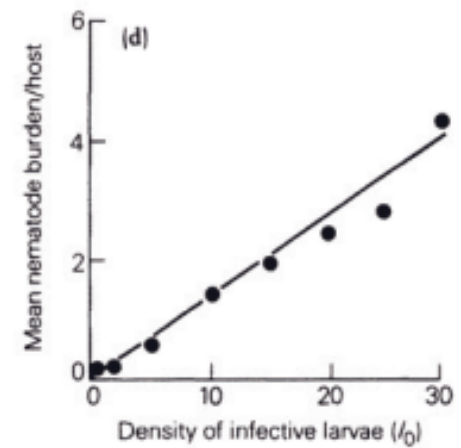
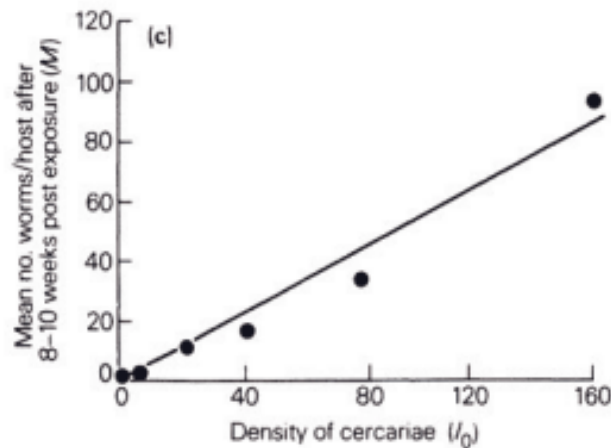
Přenos infekčním agens



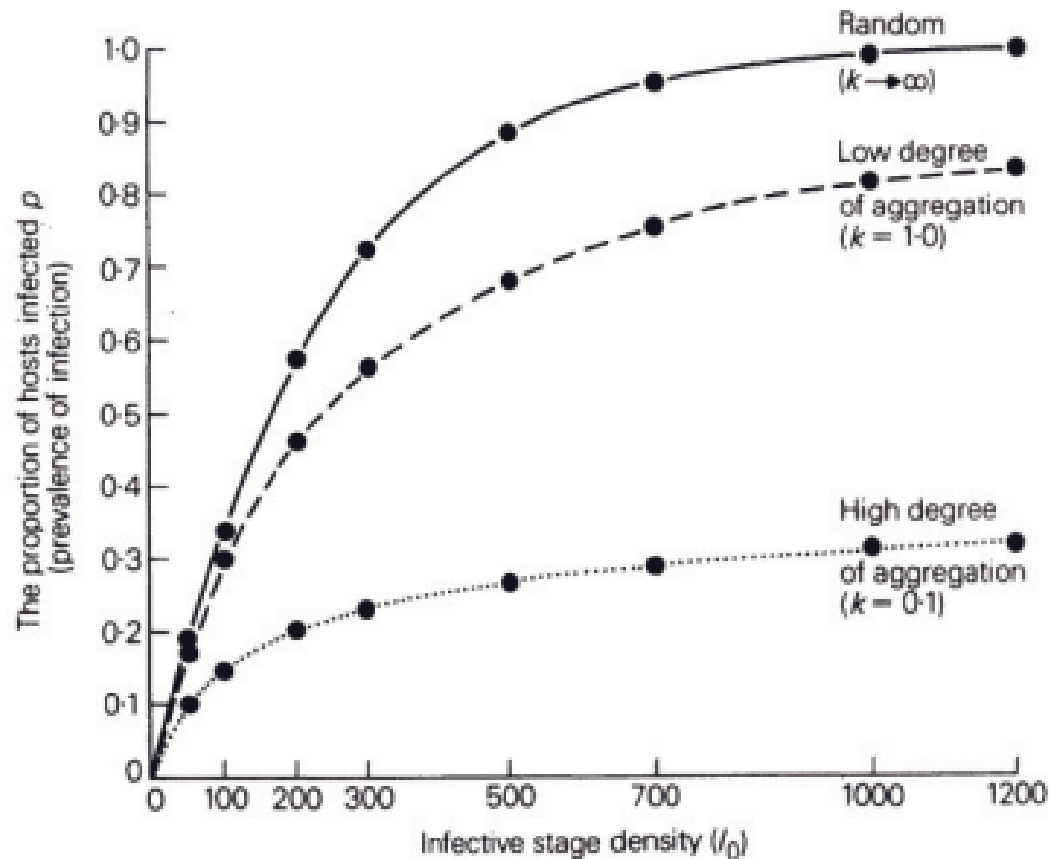
- A) *Biomphalaria* exponovaná miracidiím *Echinostoma lindoense*
- B) Ryba exponovaná cercáriím *Transversotrema patialense*

C) Křeček exponovaný cercáriím *Schistosoma Mansoni*

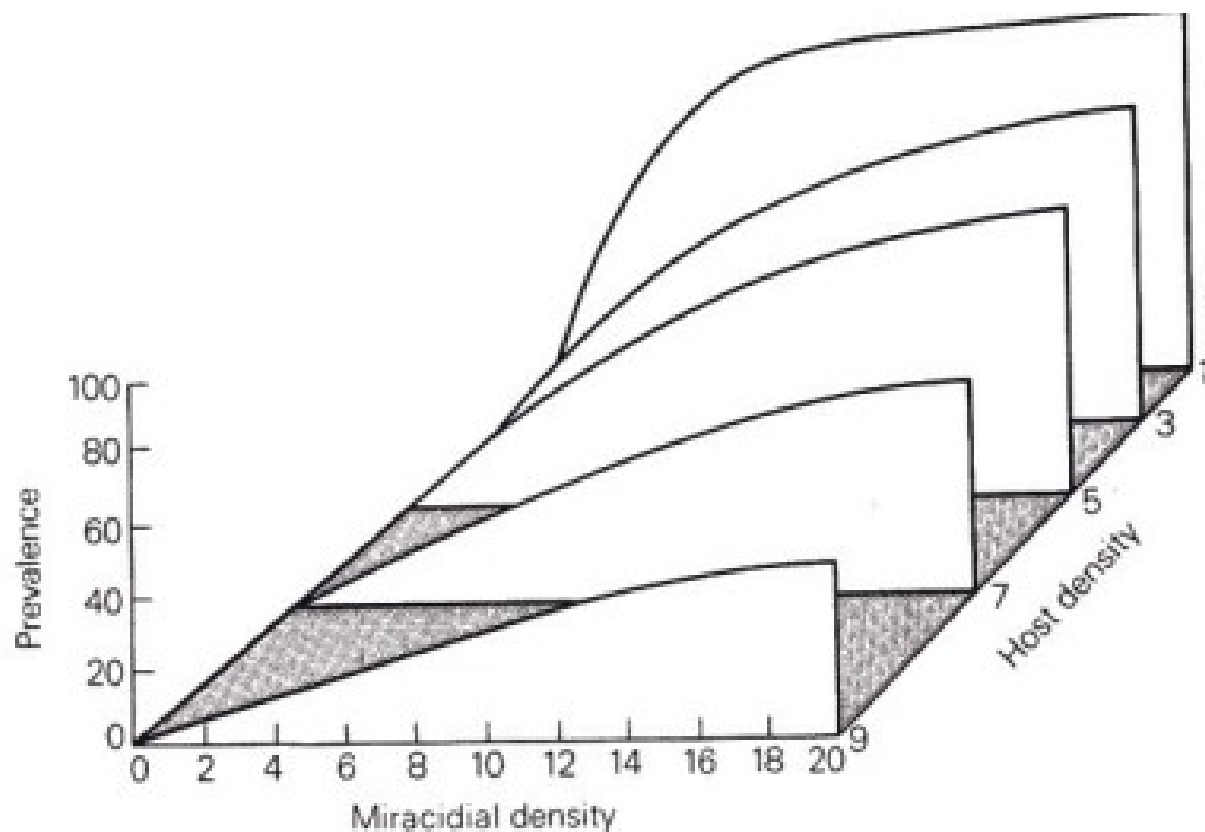
D) Komáři exponovaní nematodům *Romanermis culicovorax*



Vztah mezi prevalencí a hustotou infekčních agens



Experimentální data o vztahu prevalence (Biomphalaria) infekce Schistosoma mansoni a hustotou plžů a miracidii



Vztah mezi prevalencí infekce a očekávanou délkou života vektora

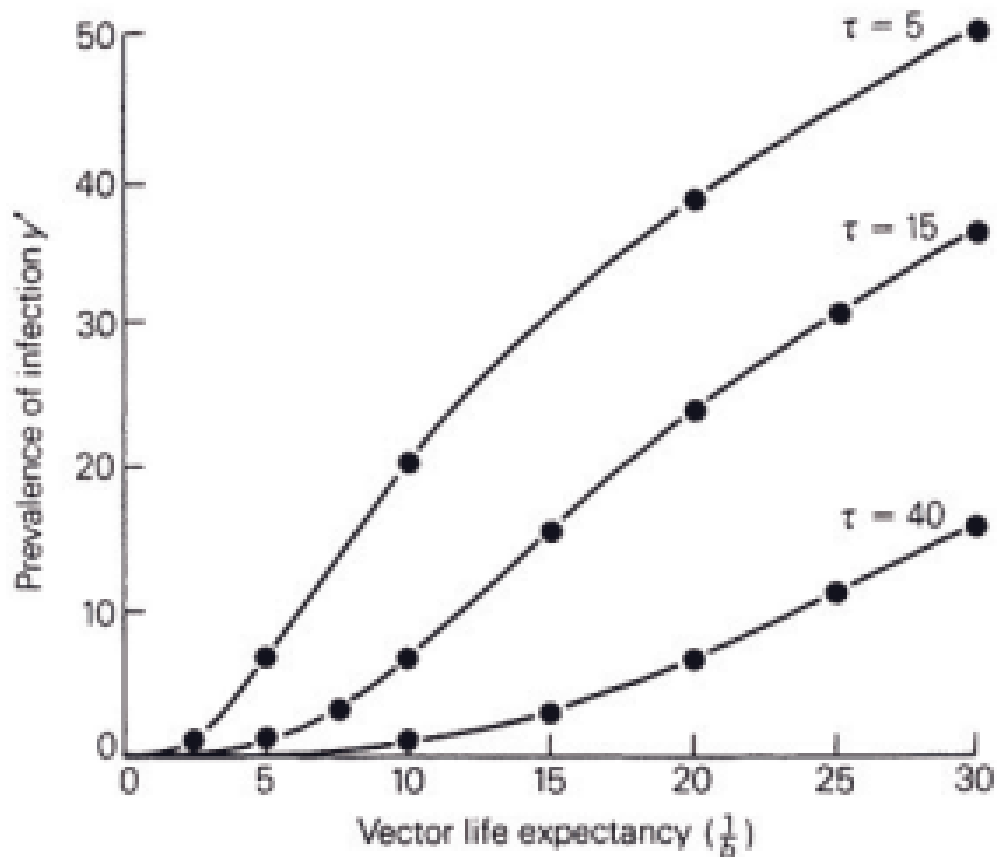


Schéma populace parazita: motolice Echinostoma revolutum

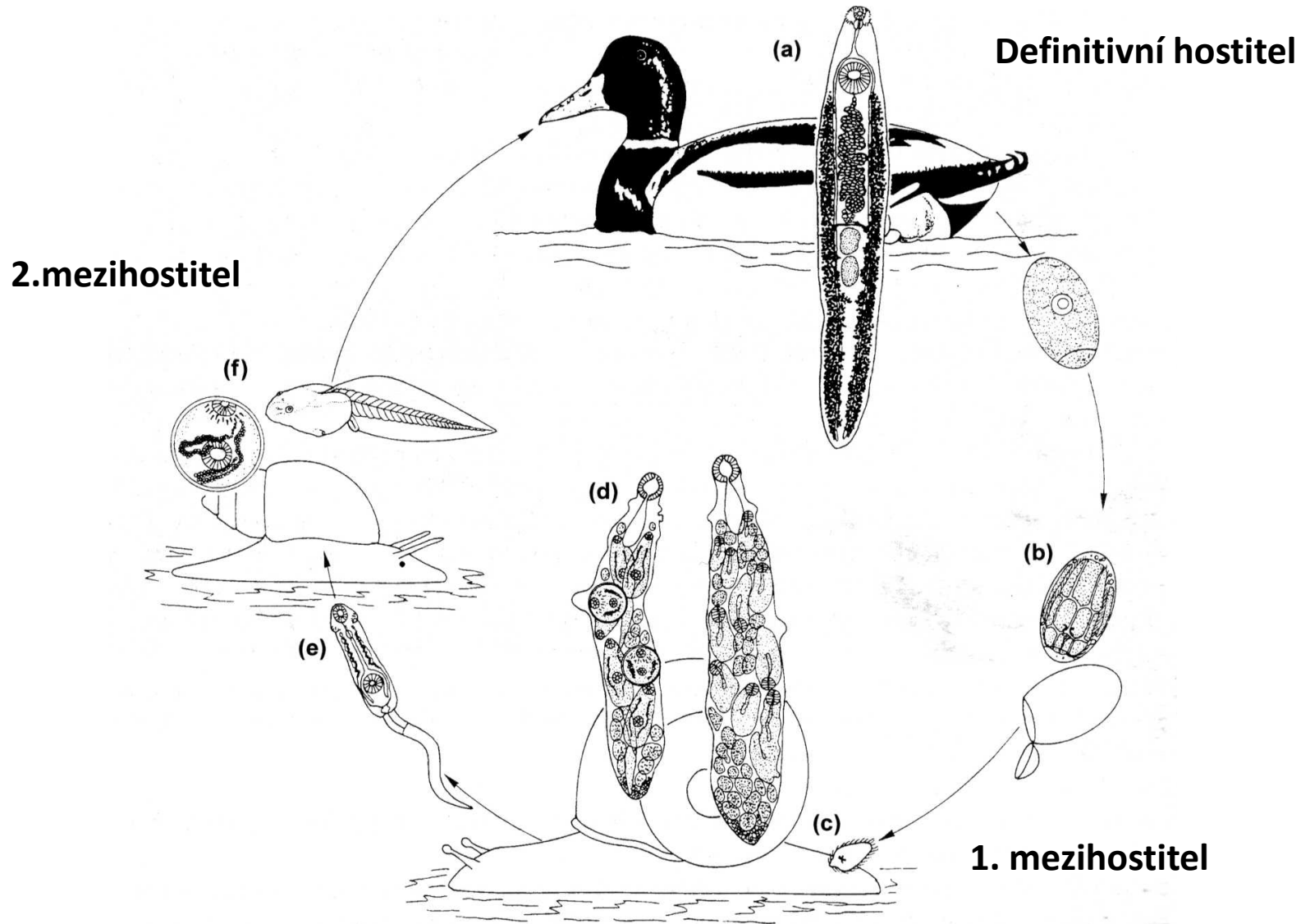
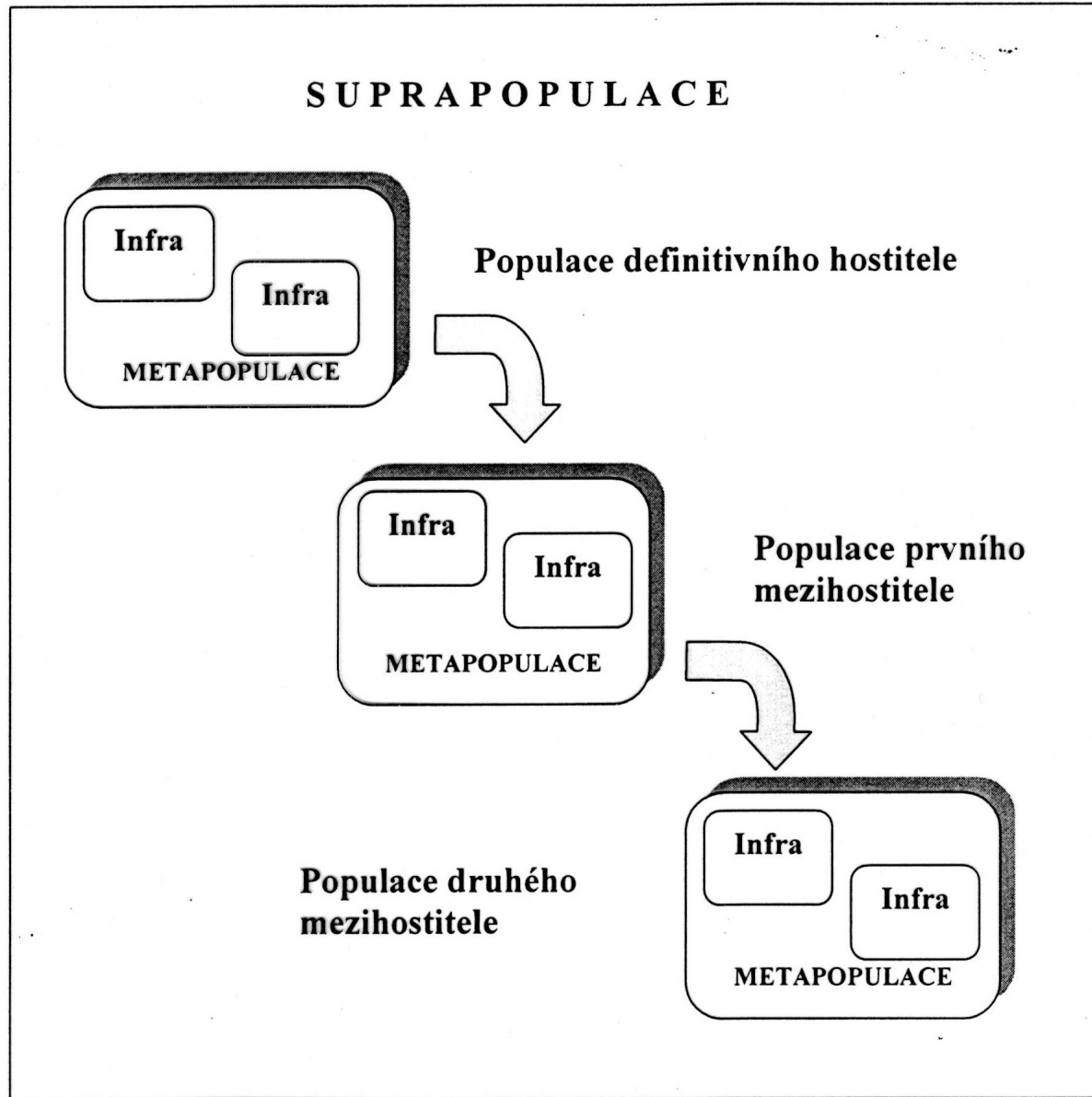


Schéma populace parazita



Základní termologie

Infrapopulace = soubor všech cizopasníků určitého druhu nacházejících se na/v jednom individuu daného hostitelského druhu

Metapopulace = soubor všech infrapopulací určitého druhu parazita na/ve všech individuích určitého druhu hostitele daného ekosystému

Suprapopulace = soubor všech cizopasníků určitého druhu ve všech stádiích vývoje nacházejících se na/ve všech hostitelím a mezhospitelích daného ekosystému

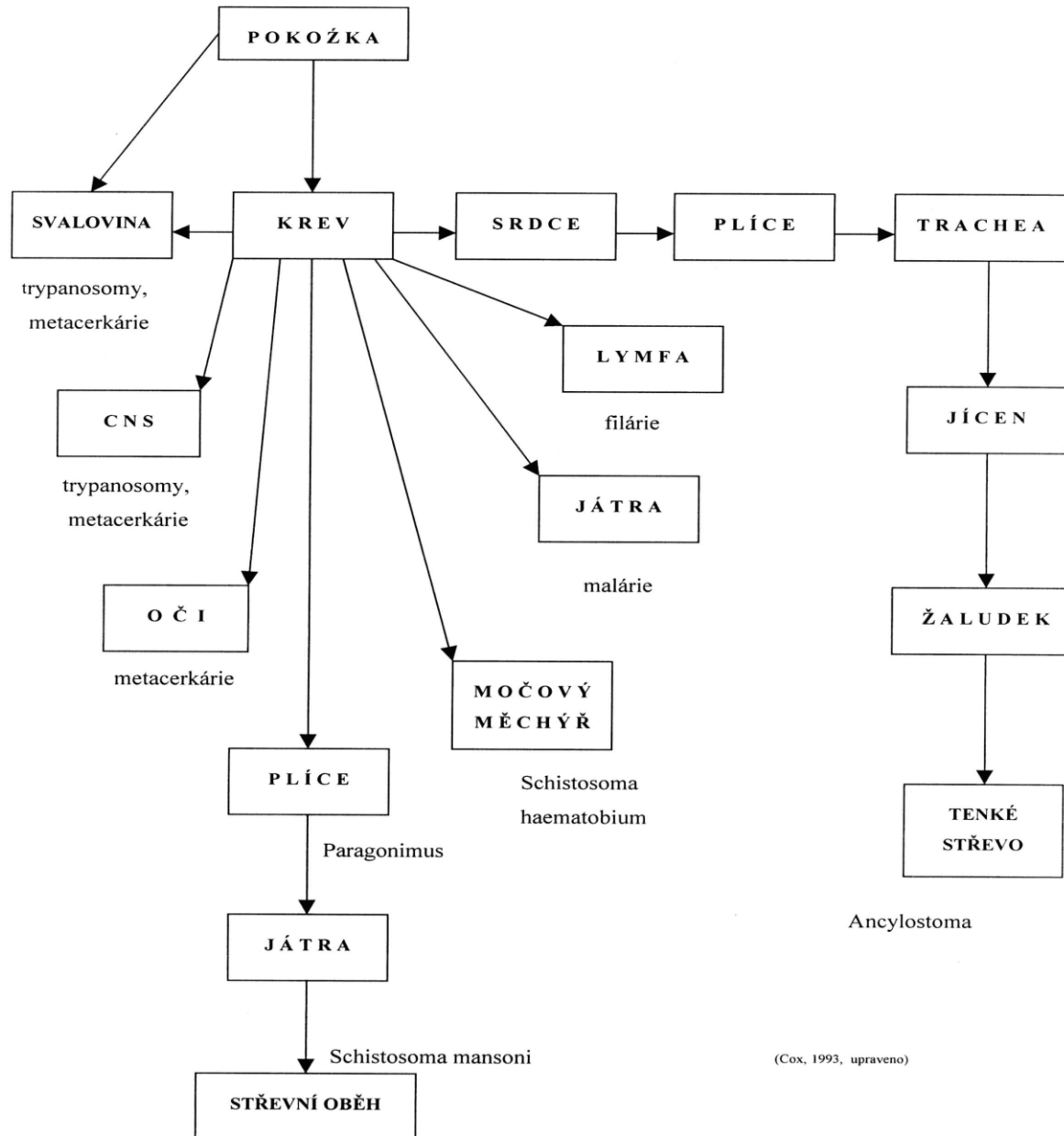
Životní strategie cizopasníků

(upraveno podle Esch a Fernandez 1993)

- **kolonizační strategie:** **distribuce cizopasníků
způsoby přenosu a šíření
ontogenetické migrace
cizopasníků**
- **reprodukční strategie:** **typy životních cyklů
rozmnožování cizopasníků
dynamika populací**

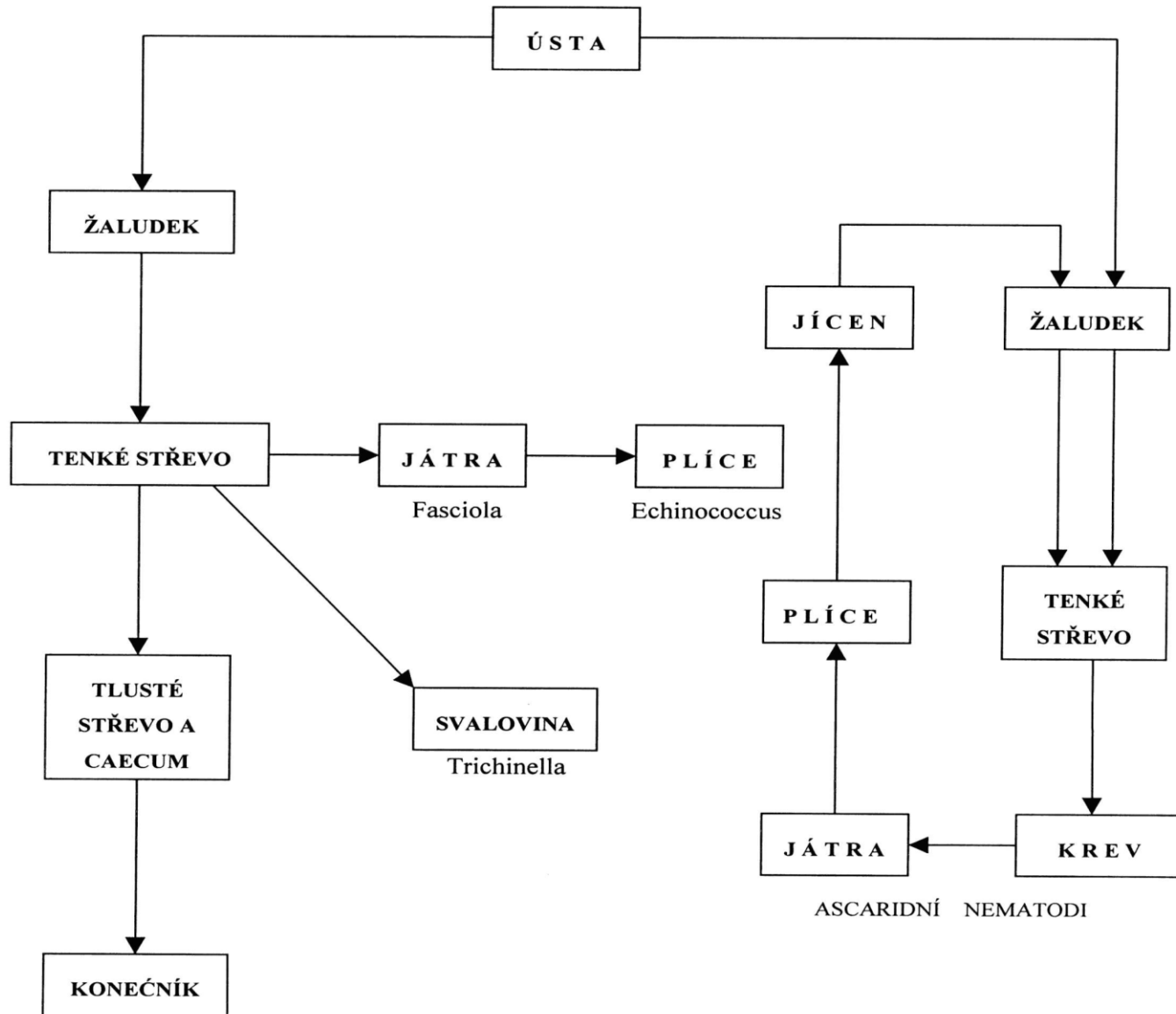
ONTOGENETICKÁ MIGRACE

Průnik přes pokožku (penetrace, inokulace)



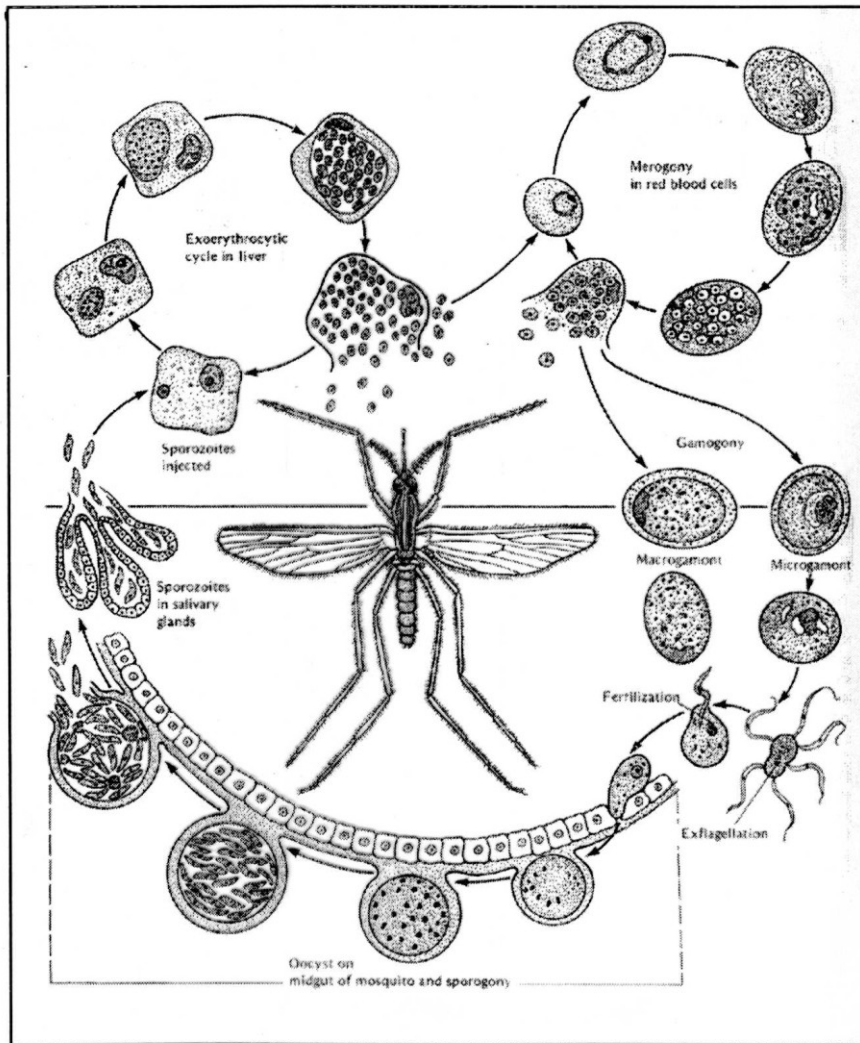
ONTOGENETICKÁ MIGRACE

Průnik ústy (ingesce)

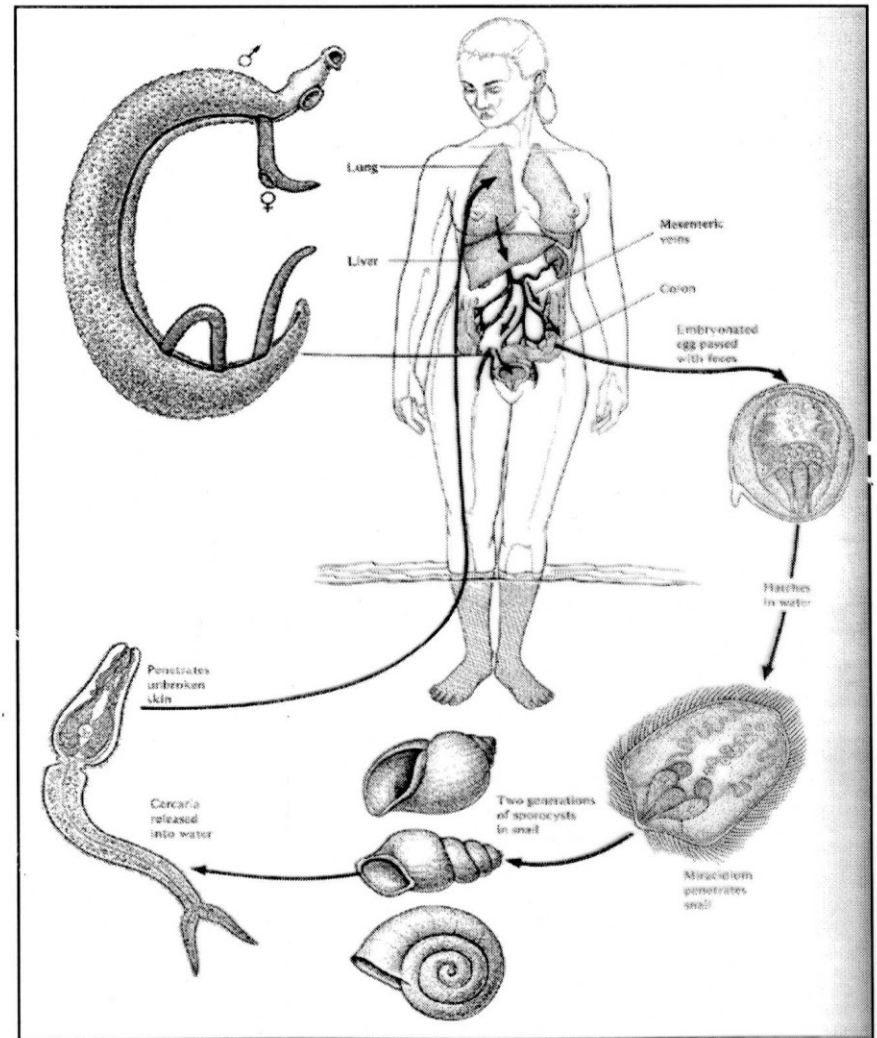


Epidemiologie cizopasníků

Malárie



Schistosómosa



Epidemiologie cizopasníků

MIKROPARAZITI = množí se na/v hostiteli (viry, bakterie, houby a prvoci)

MAKROPARAZITI = vyvíjejí a rostou na/v hostiteli, ale nemnoží se
(helminti a členovci)

Velikost zde není rozhodující !

mšice = mikroparaziti rostlin (množí se na jejich povrchu)

houby = makroparaziti (nemnoží se dokud hostitel není mrtev)

Hostitele jako základní jednotka studia

- Studium epidemiologie řady patogenů jako např. virů, bakterií a protozoí je založeno na rozdělení populace hostitele na série určitých kategorií. Hostitelé jsou podle těchto kategorií alokováni jako vnímaví, infekční a imunní.
- Základní jednotkou studia jsou zde proto individuální hostitelé a infekce je u nich buď přítomna nebo ne.
- Patogeny/parazity v tomto případě označujeme jako mikroparazity

Rozdělení populace hostitele na kompartmenty

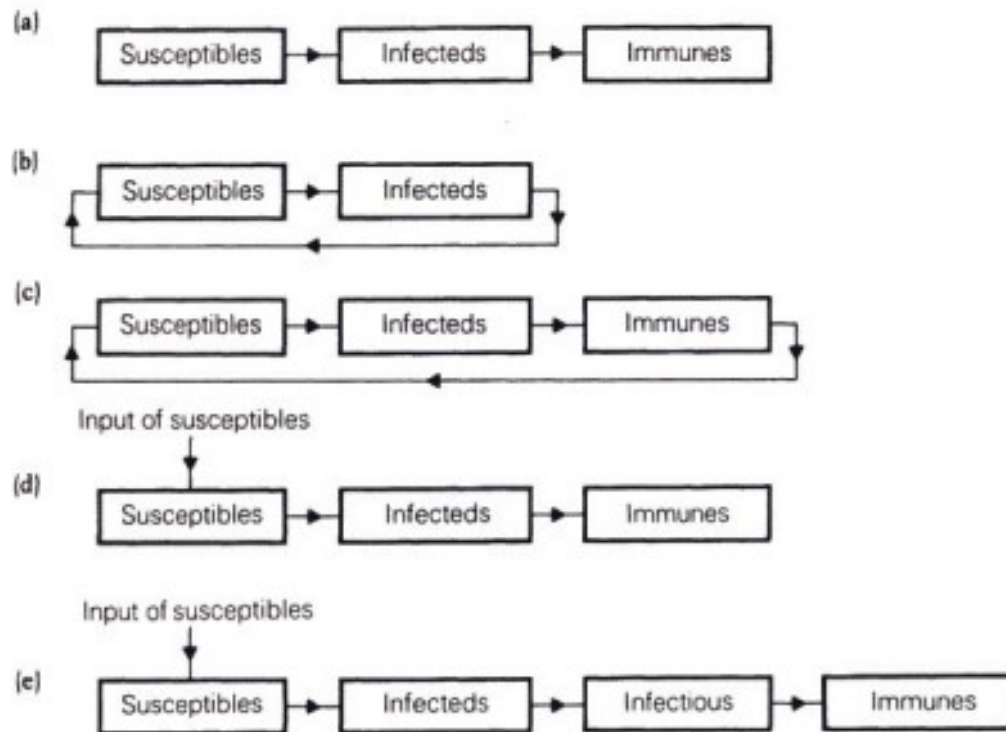
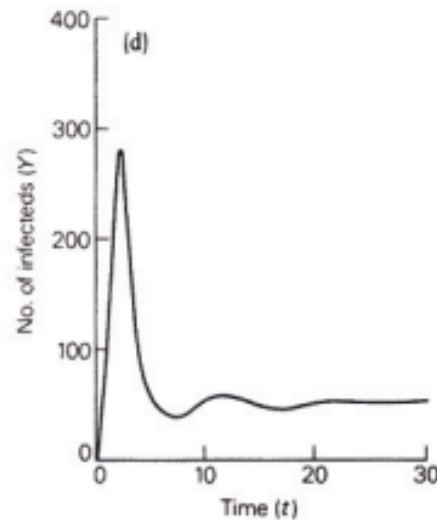
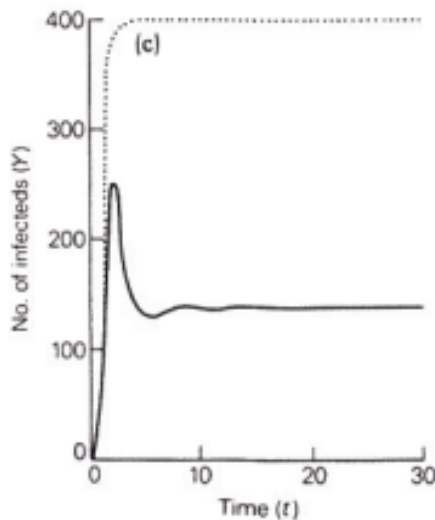
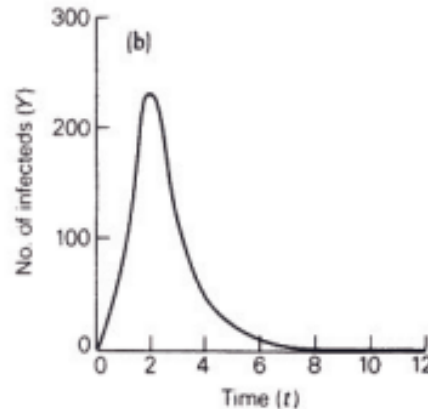
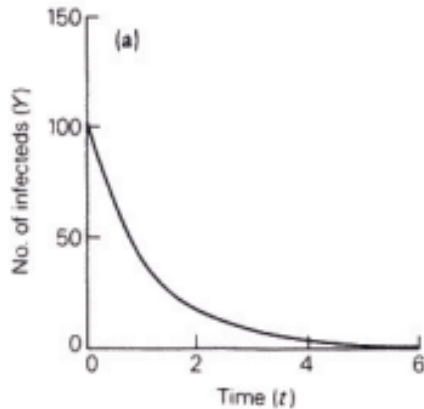


Fig. 4.16 Diagrammatic representations of the division of that host population into various compartments and the flow of hosts between these compartments (see text). (a) Host population of constant size consisting of susceptibles, infecteds (all assumed to be infectious) and immunes. (Immunity is lifelong.) (b) As (a) but no immune class, recovered infecteds passing back into the susceptible class. (c) As (a) but loss of immunity such that hosts pass back from the immune to the susceptible class. (d) As (a) but input of susceptibles due to new births or the arrival of immigrants. (e) As (d) but the infected class divided into two categories: those infected but not infectious and those infectious.

Nízké hodnoty prahové infekční dávky nestačí na rozvoj epidemie



A) $X_0 = 500$, $Y_0 = 100$, $\beta = 0.0001$,
 $\gamma = 1,0$ (below)

B) $X_0 = 500$, $Y_0 = 2.0$, $\beta = 0,01$,
 $\gamma = 1,0$ (above)

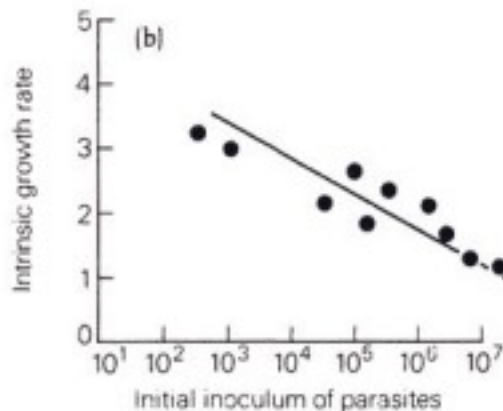
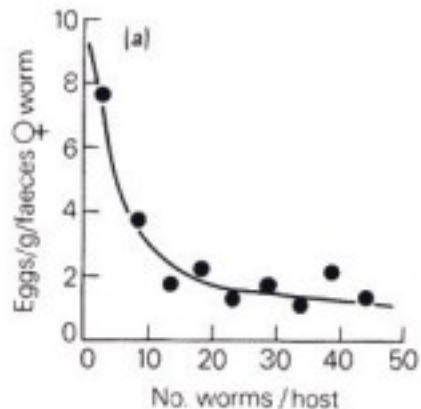
C) Udržování endemické nemoci
v populaci hostitele, kde
imunita buď není (tečkovaná
čára) a nebo není celoživotní
(plná čára).

D) Udržování endemické nemoci v
populaci hostitele kde imunita
je celoživotní díky vstupu
nových vnímavých jedinců.

Paraziti jako základní jednotka studia

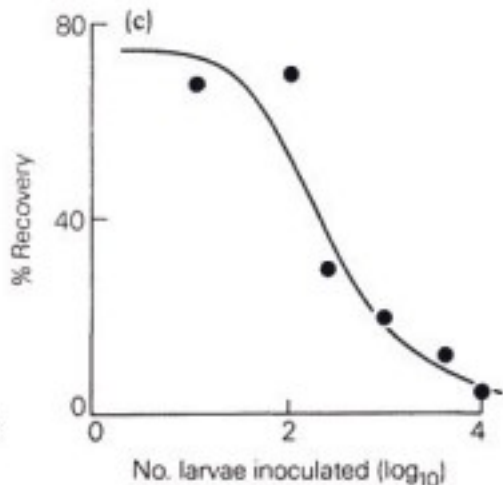
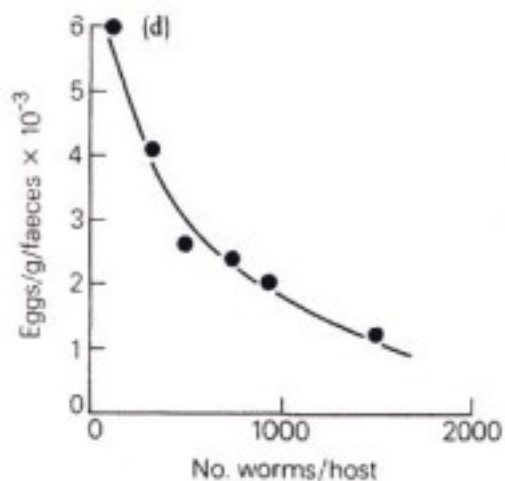
- Individuální paraziti tvoří základní jednotku studia v případě helmintů a členovců.
- Označujeme je proto jako makroparazity !
- Patologie těchto nemocí se odvíjí od počtu cizopasníků v jednotlivých hostitelích.
- Na rozdíl od mikroparazitů, většina helmintů se nemnoží přímo v jejich obratlovčích hostitelích (**přímá reprodukce**) ale produkují transmisivní stádia (vajíčka, larvy), které hostitele opouštějí jako vývojová nezbytnost (**transmisivní reprodukce**).
- Počet cizopasníků v individuálním hostiteli (infrapopulace) je proto kontrolován počtem/mírou, při kterém se nová infekční stádia parazita přibývají a mírou, se kterou již přítomní paraziti umírají.

Na hustotě závislé přežívání a reprodukce uvnitř subpopulace parazita



A) Produkce vajíček u *Ascaris* u člověka

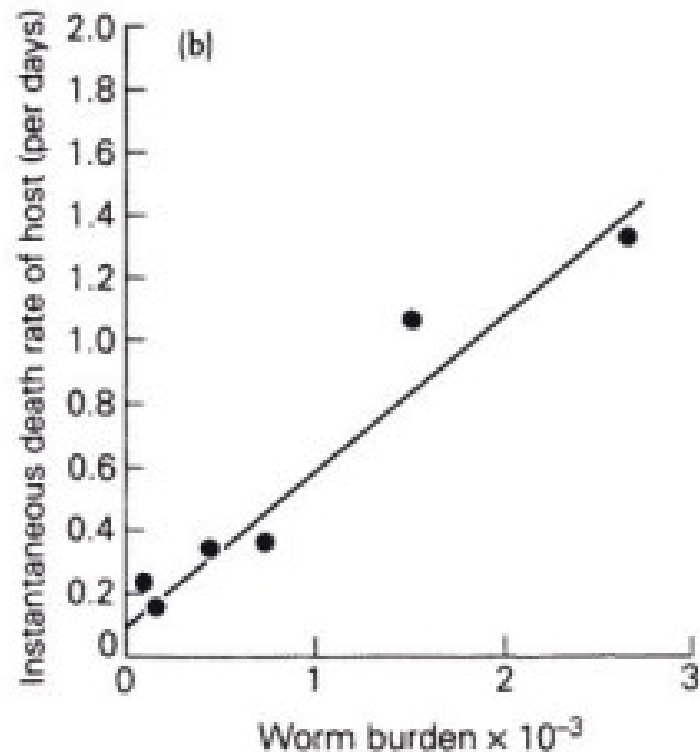
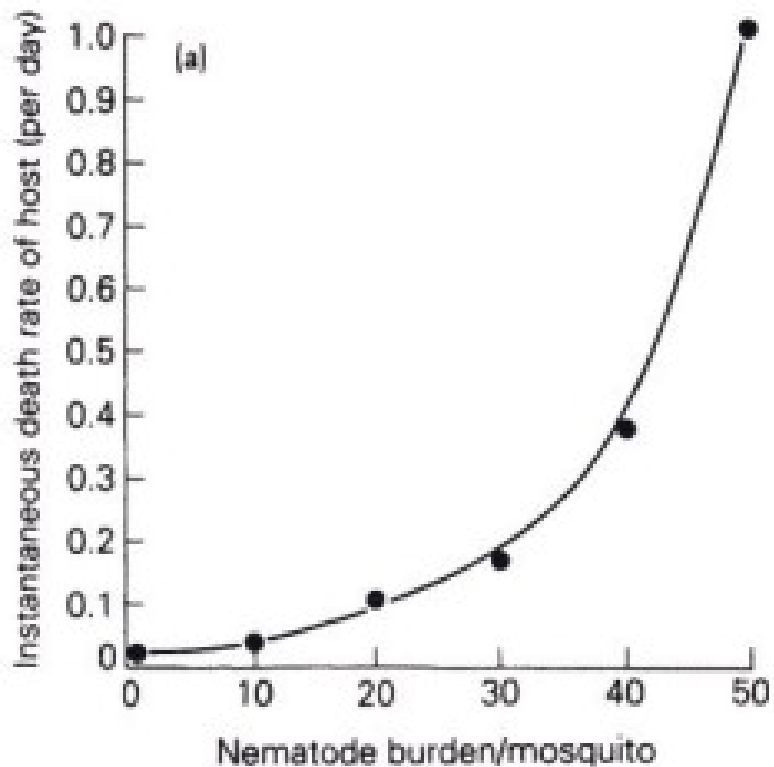
B) Okamžitý růst populace *Trypanosoma musculi* v myši



C) Produkce vajíček u *Ancylostomy* u člověka

D) Přežívání *Ancylostoma caninum* u psů

Vliv parazitární infekce na přežívání hostitele



- A) Komáři druhu *Aedes trivittatus* a nematod *Dirofilaria Immitis*.
- B) Ovce a *Fasciola hepatica*

Mikro- a makroparaziti

Dělení z hlediska životních strategií: mikroparaziti a makroparaziti

Nikoliv podle velikosti, ale podle toho, zda způsobená patologie závisí na množství infikujících patogenů.

- U **makroparazitů** míra poškození hostitelského organismu závisí na počtu parazitů, kteří hostitele infikovali.
- U **mikroparazitů** stupeň poškození hostitelského organismu více-méně nezávisí na počtu parazitů, kteří hostitele infikovali, tedy na infekční dávce.

Mikroparaziti:

- množí se v těle svého hostitele, obvykle v jeho buňkách,
- většinou nemají vytvořena specifická infekční stadia,
- onemocnění probíhá akutně a končí buď smrtí hostitele, nebo jeho uzdravením současně se
- vznikem imunity proti reinfekci.

Mikro- a makroparaziti

Makroparaziti:

- ve svém hostiteli rostou, ale
- rozmnožují se vytvářením nakažlivých stadií, která jsou z těla hostitele uvolňována a infikují nového hostitele,
- infekce je chronická s mortalitou spíše nevýznamnou.
- často jsou mezibuněční (u rostlin), nebo žijí v tělních dutinách (orgánech).

**V rámci životního cyklu jednoho parazita můžeme najít obě tyto životní strategie:
např. motolice v plži je mikroparazit, v definitivním hostiteli makroparazit**

Mikroparaziti - příklady

Mikroparaziti živočichů

- bakterie a viry napadající živočichy (virus spalniček)
- prvoci, napadající živočichy (Trypanosoma, Plasmodium)
- Živorodá monogenea rodu Gyrodactylus

Mikroparaziti rostlin

- bakterie a viry napadající rostliny (mozaikové viry, např. rajčat či kvěťáku)
- hlenky, působící nádorové onemocnění rostlin (Plasmodiophora brassicae)

Mikroparaziti - přenos

- **Šíření přímé** – od hostitele k hostiteli
 - bezprostřední kontakt (kapénkové infekce..., Gyrodactylus)
 - fyzický kontakt s klidovými stadii (Entamoeba histolytica, hlenky)
- **Šíření nepřímé** – prostřednictvím jiného druhu – vektora
 - Glossina, Anopheles, mšice, hlístice
 - přenašeči jsou často také mezihostitelé

Makroparaziti - příklady

- **Makroparaziti živočichů**
 - tasemnice, motolice, vrtejši, škrkavky, vši, blechy, klíšáta, roztoči
 - Vejcorodá monogenea – např. Diplozoidae
- **Makroparaziti rostlin**
 - padlí, rzi, sněť obilná,
 - minující a hálkotvorný hmyz
 - kokotice, záraza

Makroparaziti - přenos

- **Šíření přímé**

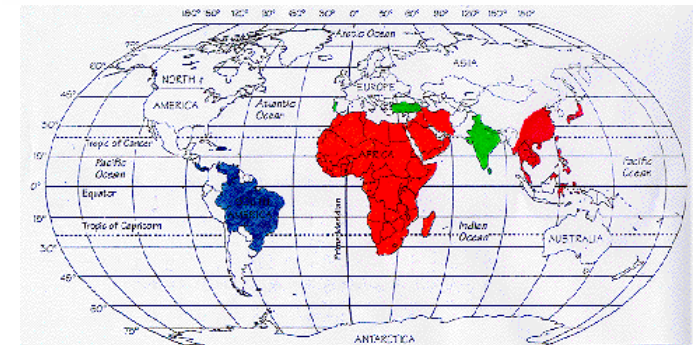
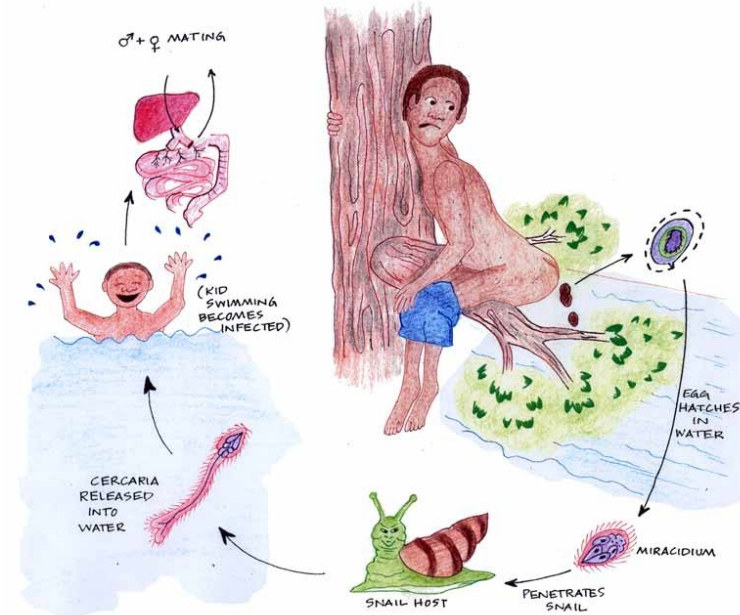
- Monogenea – ektoparazité především ryb (objoživelníků, kytovců...). Nové hostitele vyhledávají plovoucí larvy nebo dospělci.
- Vši – na hostiteli, přenos přímým kontaktem.
- Blechy – larvy v „hnízdě“ hostitele, dospělec aktivně vyhledává hostitele.
- Houby – šíření spórami, přímý kontakt s rostlinou.
- Parazitující kvetoucí rostliny:
 - Holoparazité (např. *Rafflesia arnoldii*, *Orobanche*) – nemají chlorofyl
 - Hemiparazité (např. *Odontites verna*, *Viscum album*) – mají chlorofyl

Šíření semeny – čím užší vazby na hostitele, tím více drobných semen



Makroparaziti - přenos

- **Šíření nepřímé** – vektor, mezihostitel (1 či více: mono- a heteroxenní)
 - tasemnice: vajíčka odcházejí s výkaly, potravní řetězec – konečný hostitel
 - motolice – krevničky: vajíčka se uvolňují s výkaly, volně žijící larvy ve vodě do plžů, z plžů do vody, z vody do hostitele (kůží), nebo encystace – cysty alimentárně.
 - vlasovci: mezihostitel komáři
 - u rostlinných makroparazitů mezihostitel vzácný (rez obilná, přenos specializovaných spor na dřevě, kde již haploidní spóry – probíhá zde vlastní pohlavní proces.



blue: *S. mansoni*
green: *S. haematobium*
red: *S. japonicum*

Přenos: densita a disperze, kontakt

- Rychlost přenosu závisí na četnosti kontaktů
 - platí především u přímo přenášených mikroparazitů
 - je vyšší v hustší populaci hostitelů
 - podléhá sezónním vlivům
- U déležijících infekčních činitelů – závisí na hustotě populací hostitelů i infekčních stadií.
- Mikroparazité přenášení vektorem – závisí především na frekvenci „kousnutí“ a vnímavosti hostitele.
- Šíření chorob rostlin též kontaktem, i kořenů, prorůstáním houby půdou (václavka – rhizomorpha).
- Šíření patogenů větrem – virus slintavky a kulhavky (až 300 km).

Šíření parazitů v populacích hostitele

- **Horizontální přenos**

šíření parazitů v populacích hostitele, které může probíhat mezi nepříbuznými jedinci

- **Vertikální přenos**

někteří paraziti se mohou přenášet přednostně či dokonce výhradně na potomstvo infikovaného hostitele. K tomu může dojít například infekcí in utero u parazitů jinak přenosných horizontálně

- **Sexuálně přenosní paraziti**

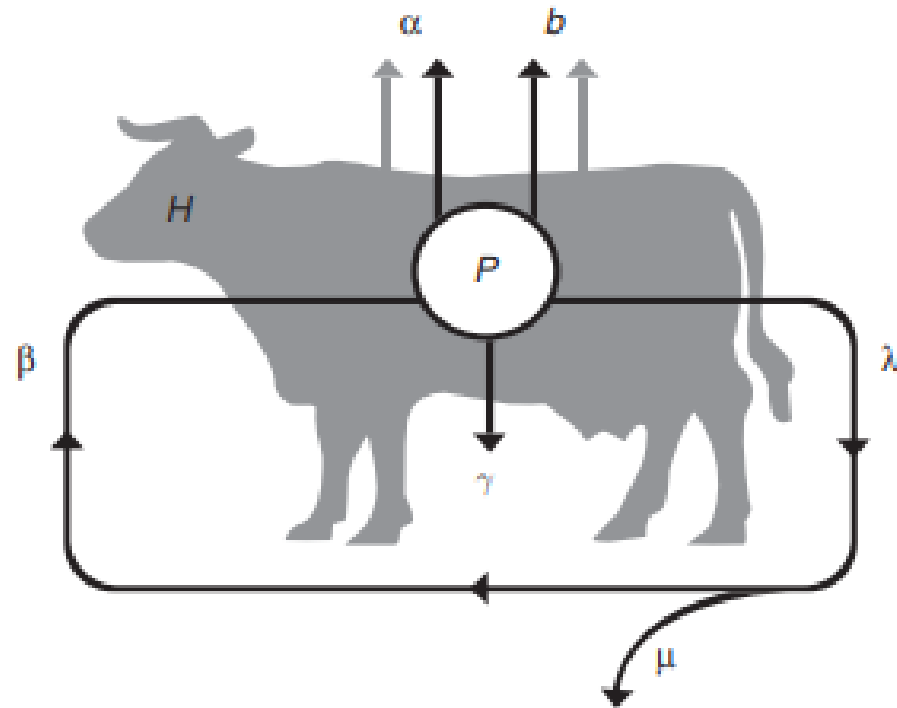
přenášejí se mezi sexuálními partnery při rozmnožování příslušníků hostitelského druhu.

Dynamika populace parazita

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\lambda HP}{\left[\frac{\mu}{\beta} + H\right]} - P(\gamma + \alpha + b) - \frac{\alpha(k+1)P^2}{kH}$$

Tato rovnice vyjadřuje dynamiku růstu populace parazita (P) v populaci hostitele. Přesto, že rovnice nevypadá „sympaticky“ lze ji upravit do podoby tří klíčových parametrů, kdy jeden zvyšuje počet parazitů v hostiteli a zbývající dva jej snižují. Výsledný výraz na levé straně rovnice vyjadřuje počet infekčních stádií, která aktuálně přežívají, aby nakazila dalšího hostitele. Čítec je produkt celkového počtu parazitů v populaci hostitele (PH) násobený jejich per capita natalitou (birth rate)(λ), avšak pouze část těchto infekčních stádií přežije, aby nakazila nového hostitele v míře dané jejich per capita mortalitou (death rate)(μ) a koeficientem přenosu (β), který určuje kolik přežívajících infekčních stádií dosáhne nového hostitele. Střední výraz vyjadřuje úbytek parazitů díky přirozené mortalitě parazitů (γ), nebo úbytek parazitů na hostitelích díky jejich přirozené mortalitě (b) nebo parazitů samotných (α). Poslední výraz pak vyjadřuje pokles počtu parazitů odvozený od míry parazitem indukované mortality hostitele, tj. virulenci parazita a rozsah v jakém je populace parazita agregována v populaci hostitele (k). Například, pokles parazitů v systému bude vysoký, když (α) bude vysoké a agregace parazitů nízká, tj. kdy většina hostitelů v populaci je napadena virulentním parazitem (viz obr.).

Dynamika populace parazita



Význam jednotlivých symbolů viz předchozí slide)

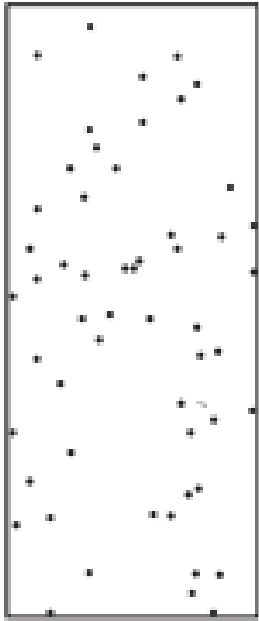
Basic Reproductive Rate (Základní reprodukční rychkost)

$$R_0 = \frac{\lambda H}{\left[\frac{\mu}{\beta + H} \right] [\lambda + a + b]}$$

Význam jednotlivých symbolů je opět analogický předchozímu textu a rovnici

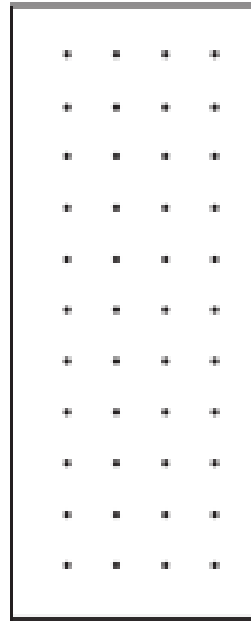
Tato rovnice je rovněž identická s výrazem uvedeným níže, uvedeným pro výpočet základní reprodukční rychlosti.

Typy rozmístění jedinců n populaci



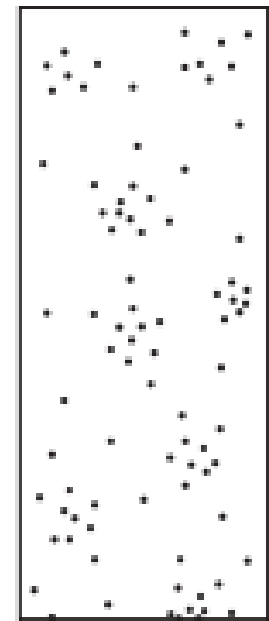
Random

Náhodná



Uniform

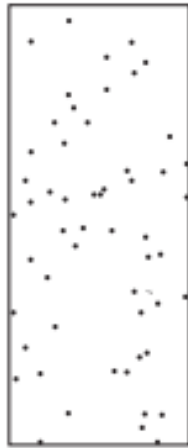
Pravidelná



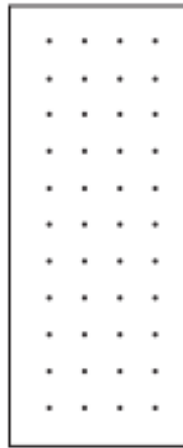
Aggregated

Agregovaná

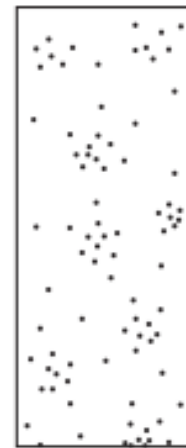
Křivky vyjadřující frekvenci této distribuce



Random

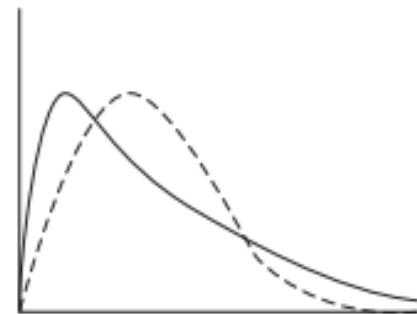
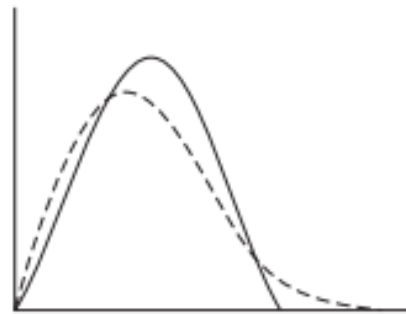
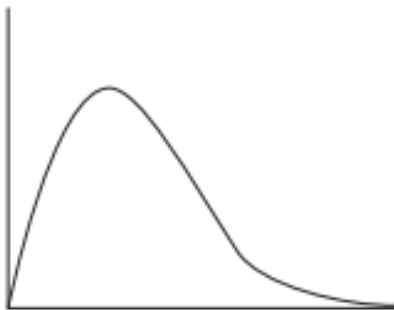


Uniform



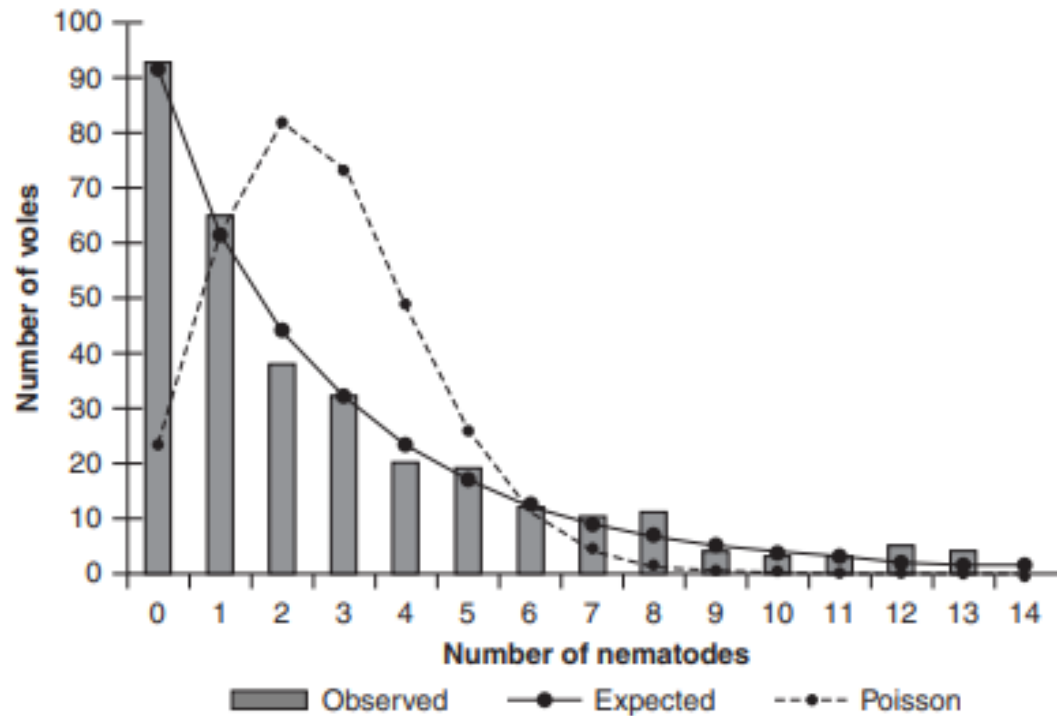
Aggregated

Number of samples
(e.g., quadrats, hosts)



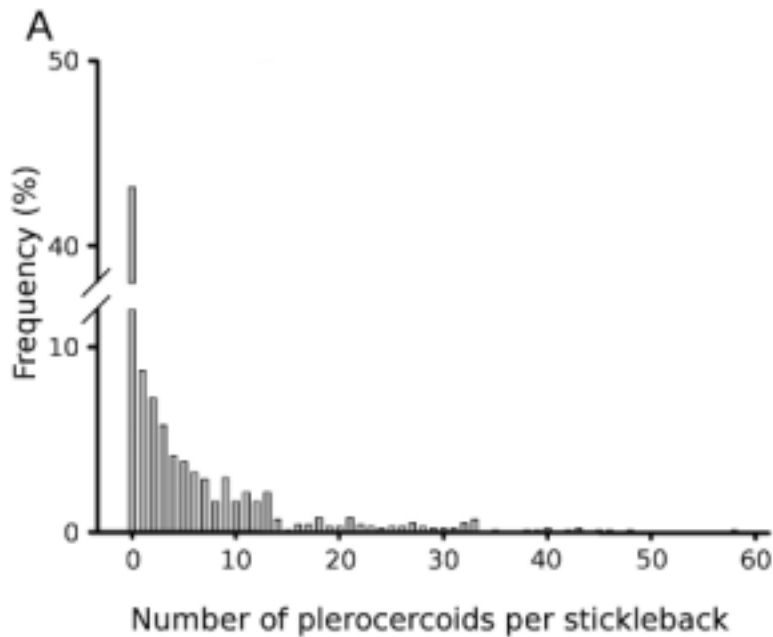
Number of individuals in a sample

Agregovaná frekvenční distribuce

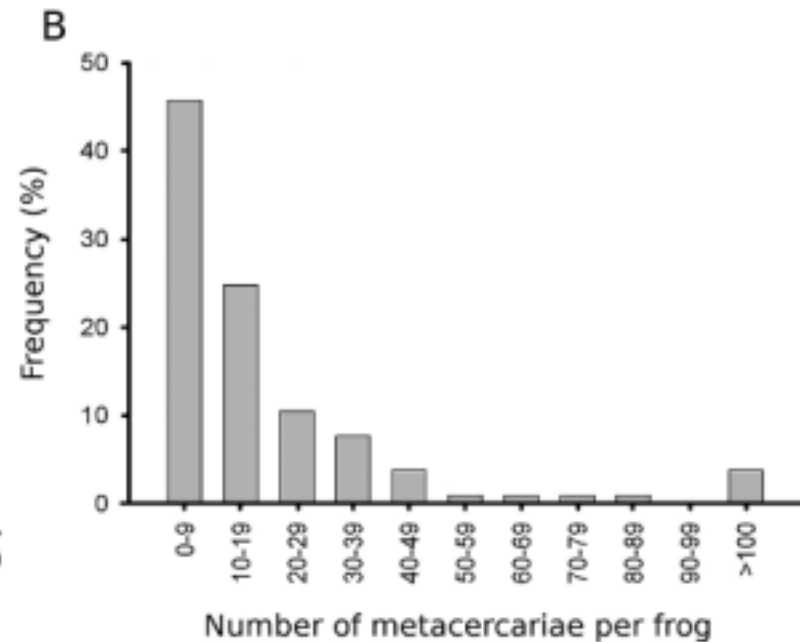


Agregovaná distribuce střevního nematoda *Heligomosimum mixtum* z populace *Myodes glareolus* v Polsku. Znáznorňuje nalezenou distribuci a predikci nejlépe odpovídající negativnímu binomickému modelu. Nalezený průběh dobře odpovídá negativnímu binomickému modelu a není v souladu s Poissonových rozložením.

Agregovaná distribuce parazitů I

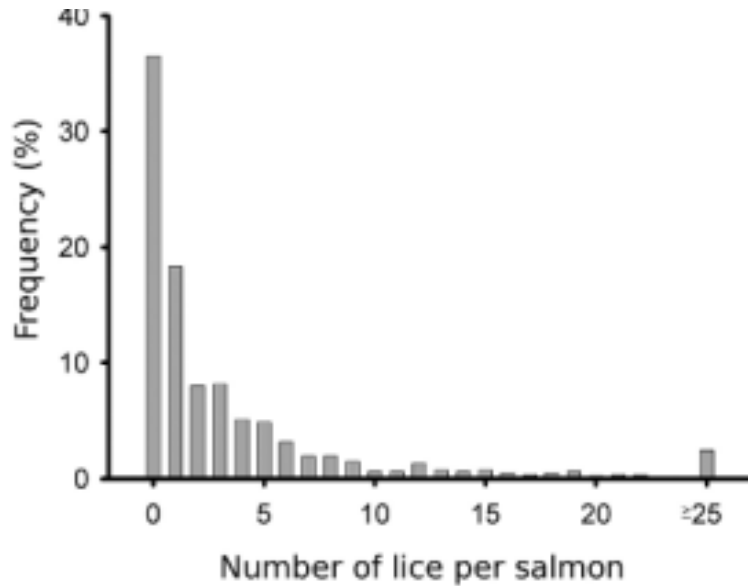


Schistocephalus solidus z populace
Gasterosteus aculeatus

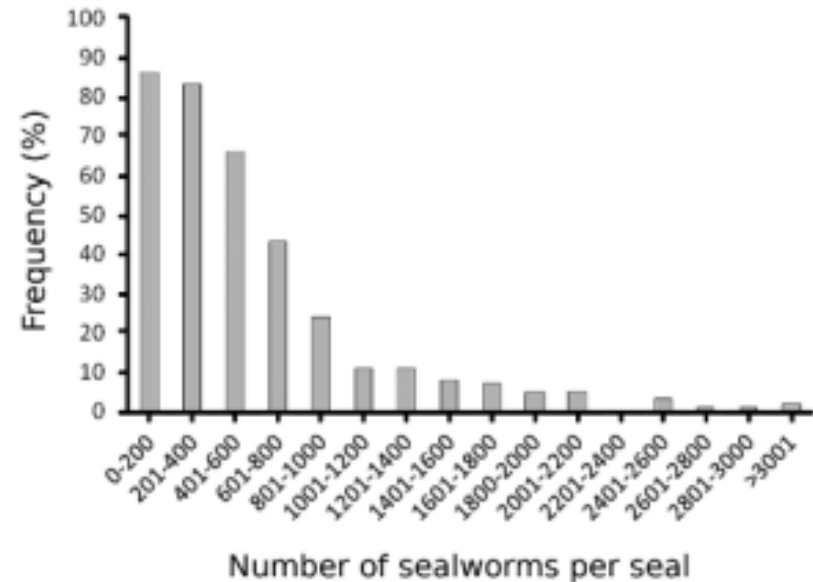


Ribeirolia ondatrae z populace
žab *Lithobates pipiens*

Agregovaná distribuce parazitů II

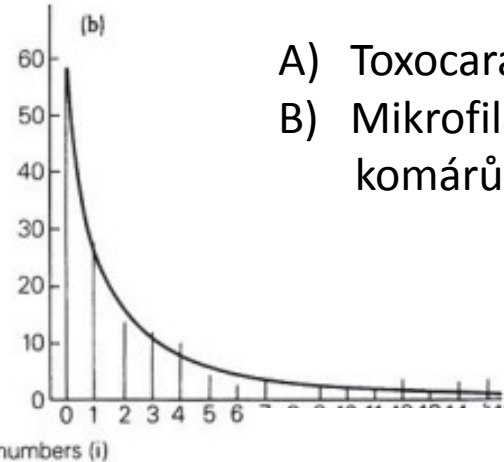
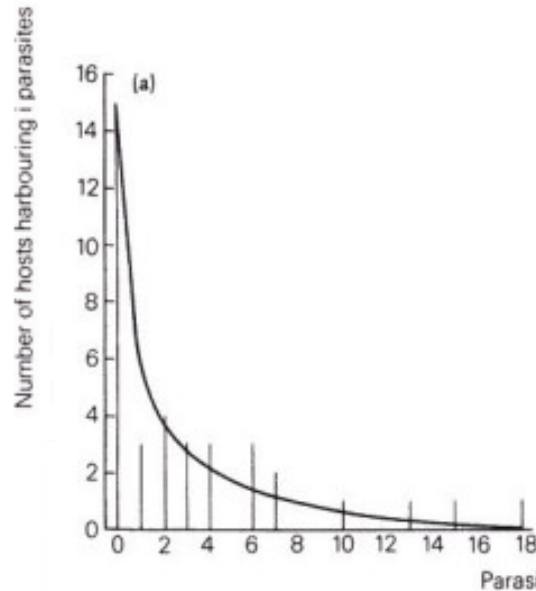


Lepeophteirus salmonis z populace
Onchorhynchus gorbusha



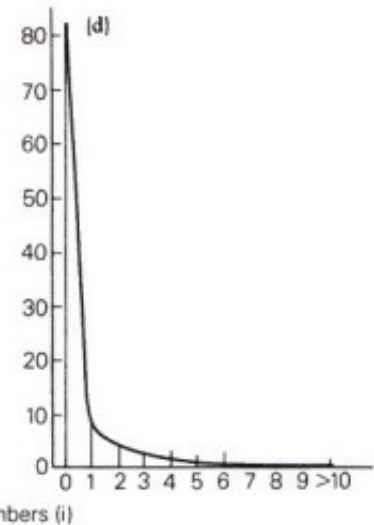
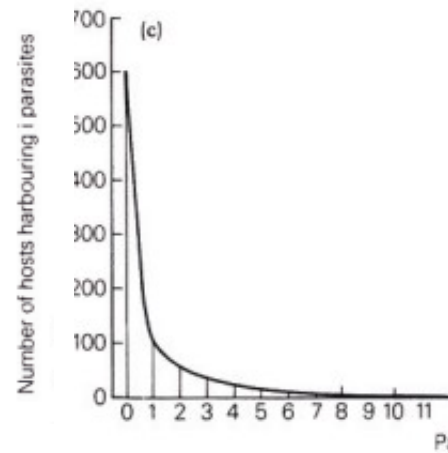
Pseudoterranova decipiens z populace
Haliobrochus grypus

Agregovaná distribuce parazitů III

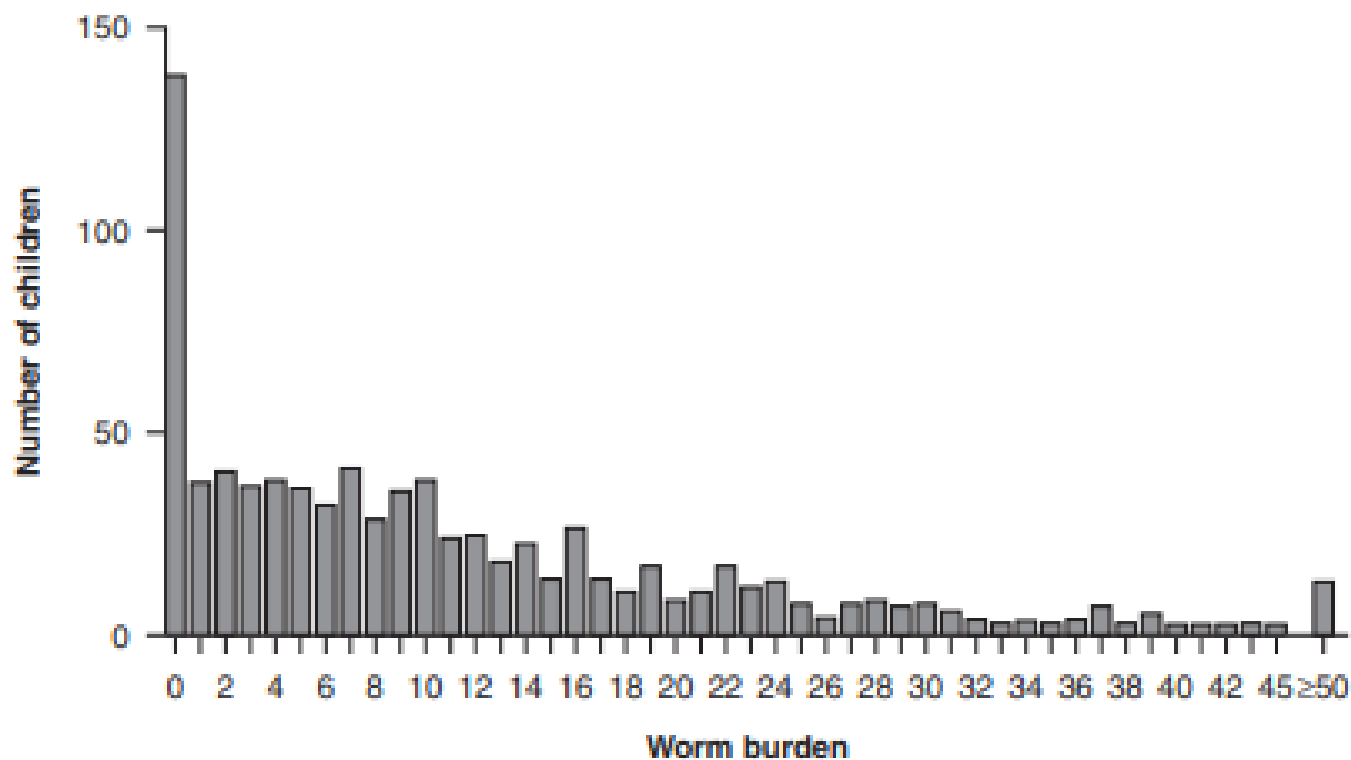


- A) *Toxocara canis* u lišek
- B) *Mikrofilarie Chandlerella quiscolti* u komárů druhu *Culicoides crepuscularis*

- C) *Pediculus humanus* u člověka
- D) *Diplostomum gasterostei* u ryba *Gasterosteus aculeatus*

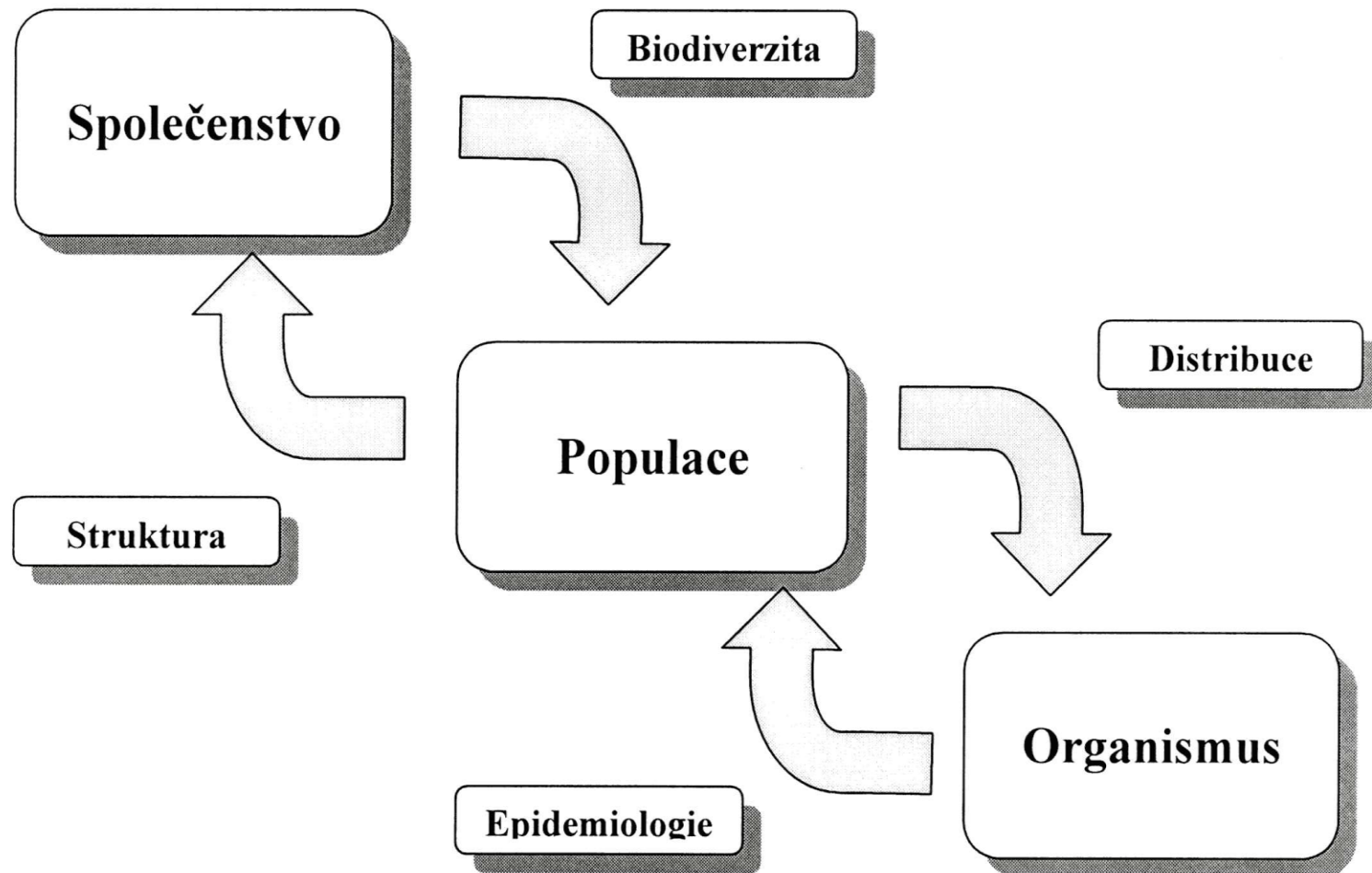


Frekvenční distribuce *Ascaris lumbricoides* u dětí v Nigerii po chemoterapii



Jak chápeme distribuci v parazitologii ?

- Vychází z hierarchické struktury parazitologie !

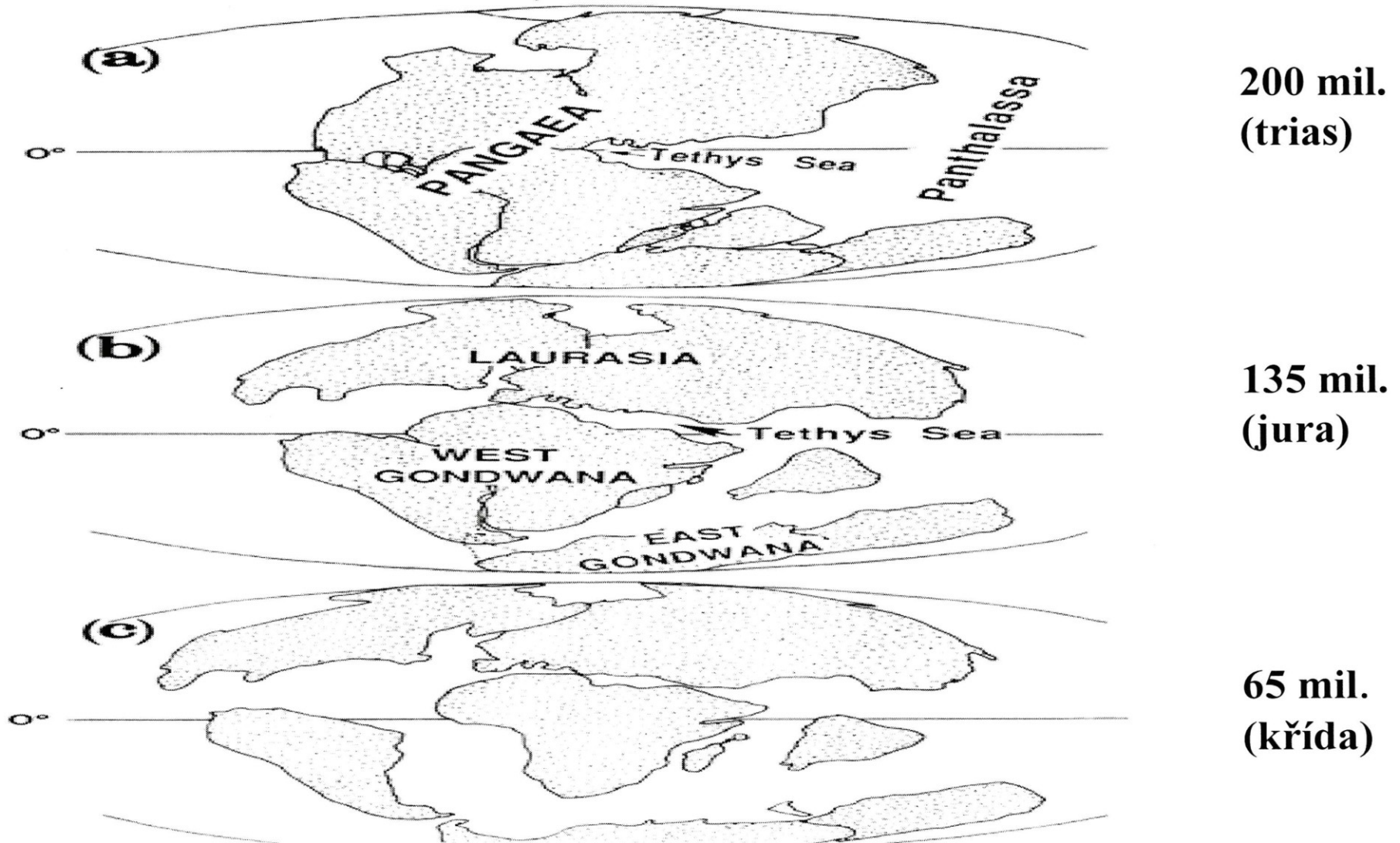


Hierarchické úrovně parazitologie

| distribuce | populace | společenstvo |
|--------------------------------|----------------------|--------------------------|
| geografická | druh | regionální |
| hostitelská specificita | suprapopulace | supraspolečenstvo |
| frekvenční distribuce | metapopulace | metaspolečenstvo |
| lokalizace | infrapopulace | infraspolečenstvo |

Schéma kontinentálního driftu

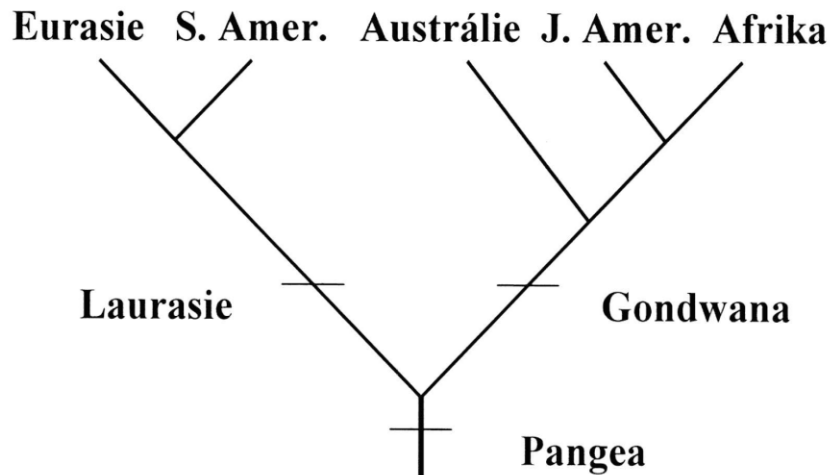
(upraveno podle Esch & Fernandez 1993)



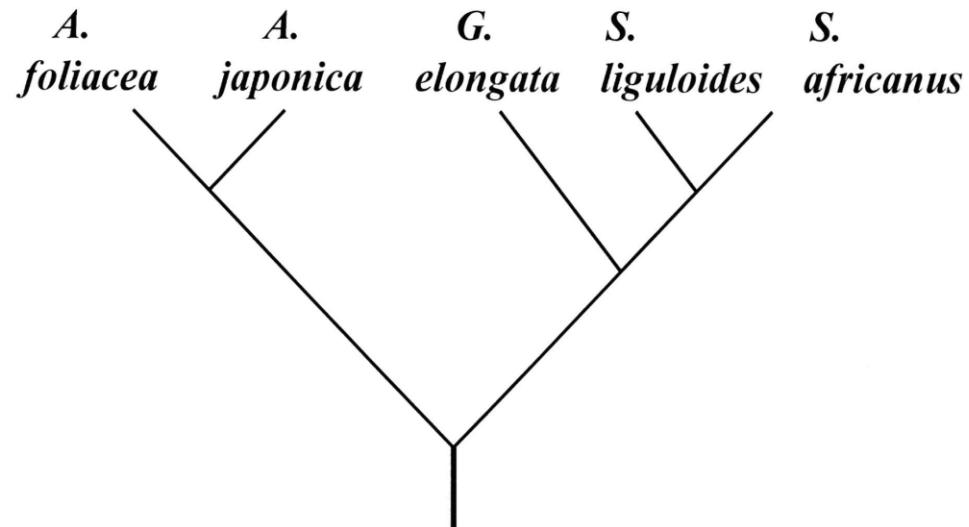
Geografická distribuce cizopasníků

(upraveno podle Brooks McLennan 1991)

Kladogram vzniku 5 geografických oblastí osídlených tasemnicemi čeledi Amphilinidae



Fylogenetický vztah 5 druhů tasemnic čeledi Amphilinidae (založeno na morfologických znacích)

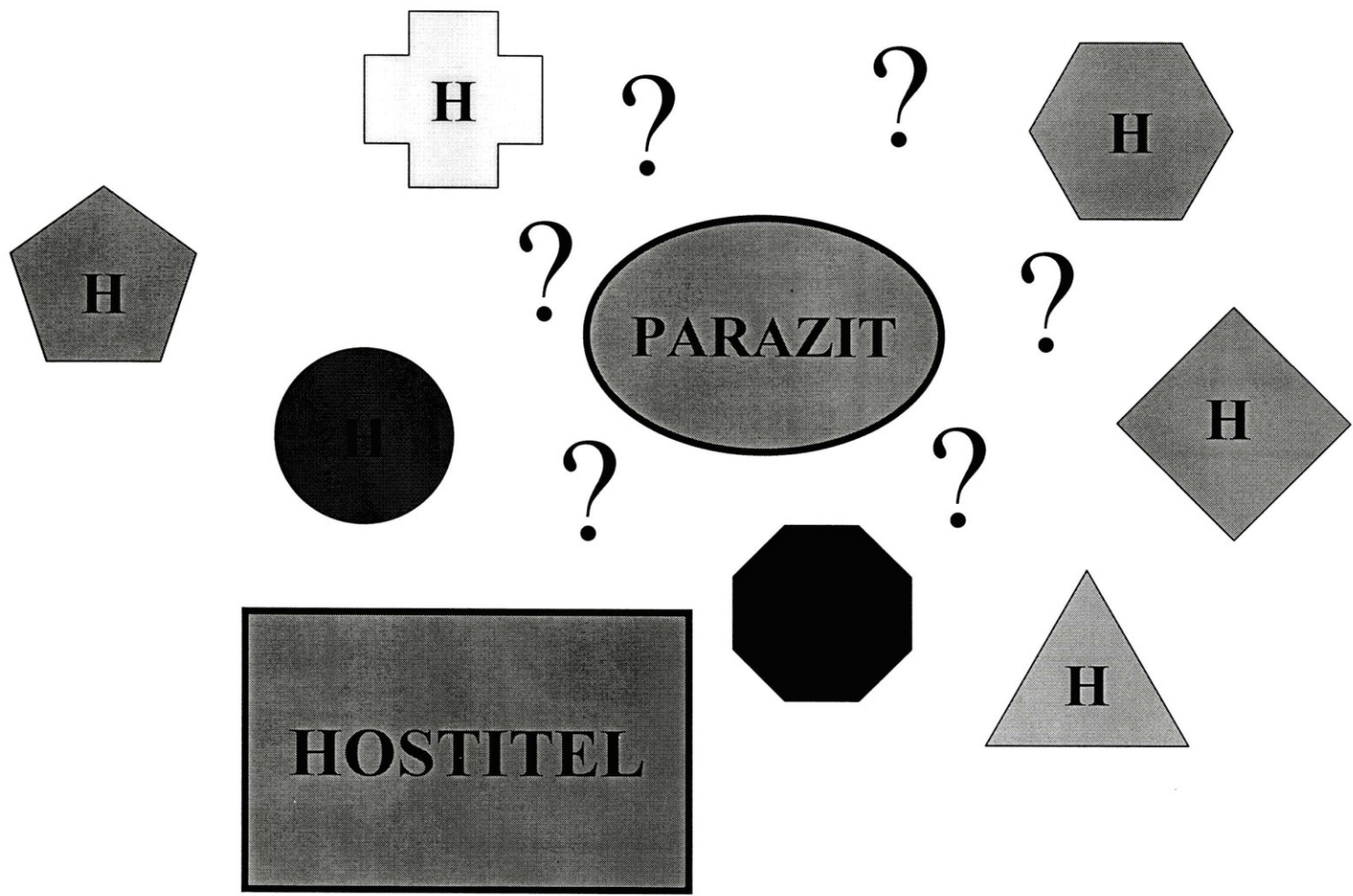


A. = *Amphilina*;

G. = *Gigantolina*;

S. = *Schizochorus*

Distribuce mezi hostiteli v reálném prostředí

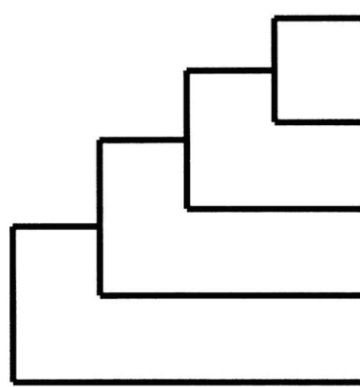


Distribuce mezi druhy hostitelů

(upraveno podle Poulina 1998)

Výsledek ko-evoluce mezi hostitelem a parazitem

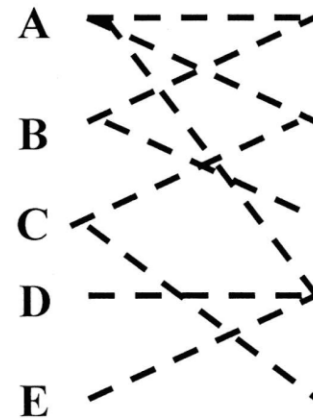
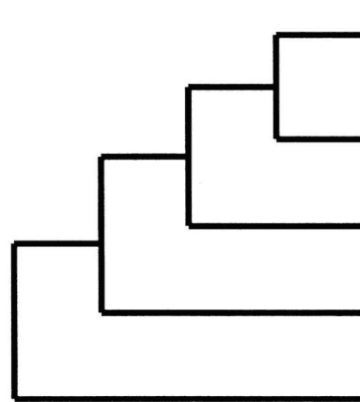
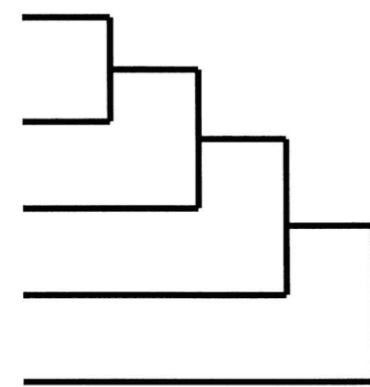
Hostitelé



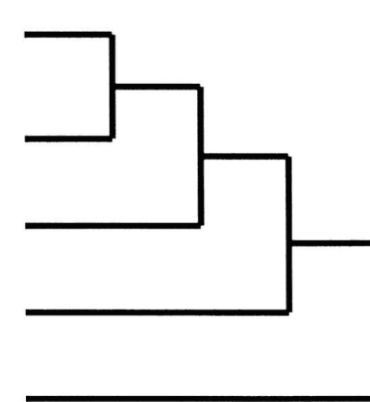
A - - - - -
B - - - - -
C - - - - -
D - - - - -
E - - - - -

1
2
3
4
5

Paraziti



1
2
3
4
5



Hostitelská specificita

Hostitelská specificita = dána počtem druhů hostitelů v/na nichž parazit může existovat (dosáhnout pohlavní zralosti)

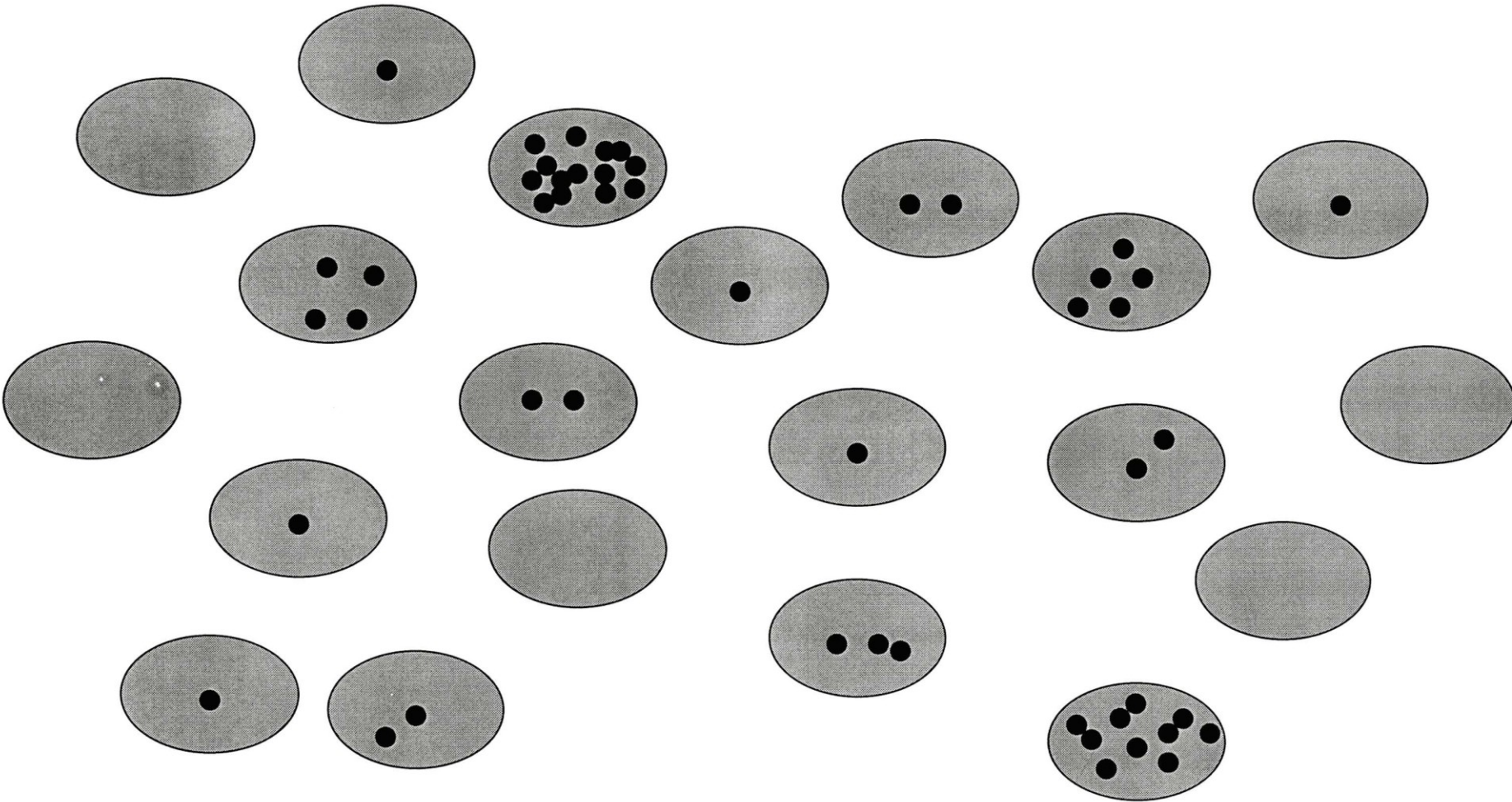
Specialista = vyskytuje se pouze na jediném druhu hostitele nebo na druzích velice úzce příbuzných

Generalista = vyskytuje se na širokém spektru hostitelských druhů náležejících k nepříbuzným taxonům

Index hostitelské specičnosti: $S = \frac{\sum (x_i/n_i \cdot h_i)}{\sum (x_i/n_i)}$
(podle Rohdeho 1980)

x_i = počet jedinců parazita druhu (i); n_i = počet vyšetřených hostitelů druhu (i);
 x_i/n_i = abundance parazitů na hostiteli druhu (i); h_i = relativní pořadí hostitelského druhu podle počtu cizopasníků

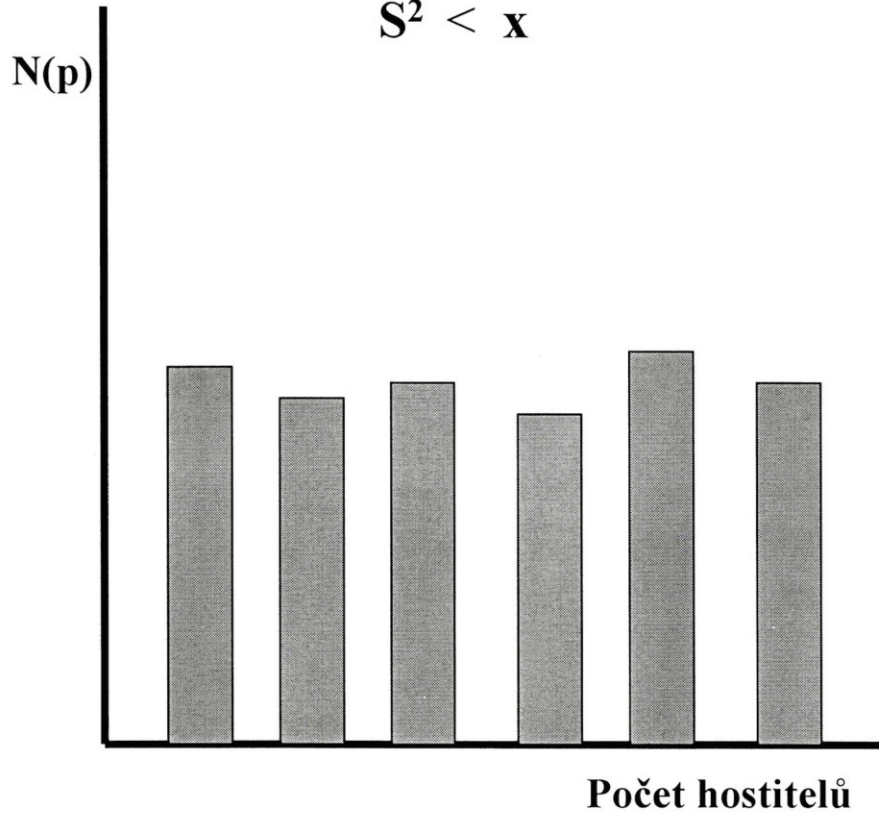
Distribuce parazita v populaci hostitele



Frekvenční distribuce

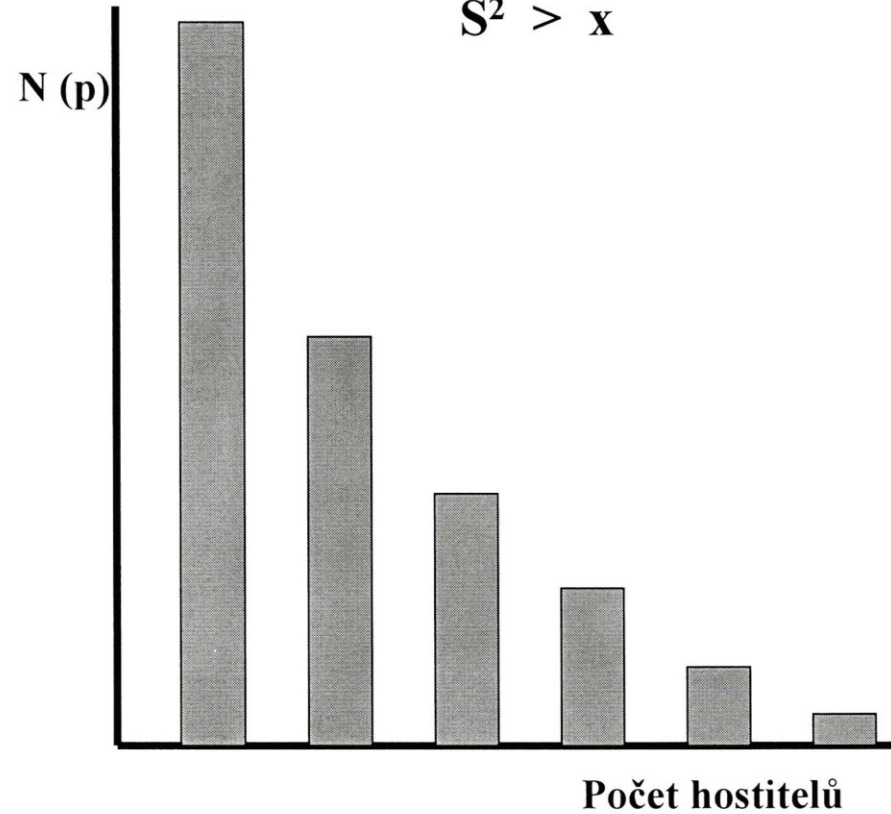
Rovnoměrná distribuce

$$S^2 < x$$



Agregovaná distribuce

$$S^2 > x$$



Typy frekvenční distribuce



Všichni H mají
stejně P

$$S^2 < x$$

P jsou náhodně
rozloženi

$$S^2 = x$$

Všichni P jsou
v jednom H

$$S^2 > x$$

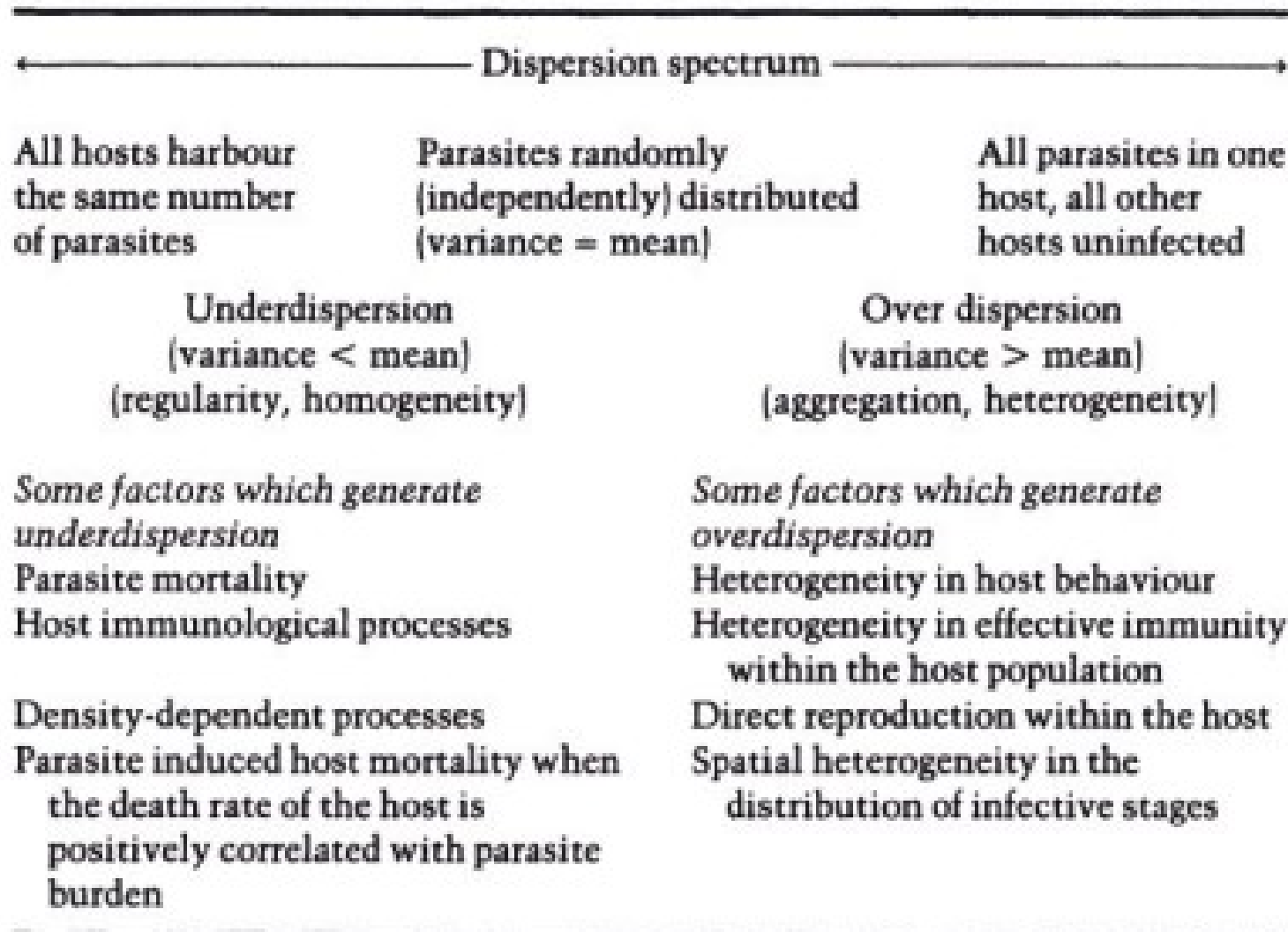
**Faktory generující
rovnoměrné distribuci**

- mortalita P
- hostitelská imunita
- procesy závislé na hustotě populace
- mortalita H indukovaná P

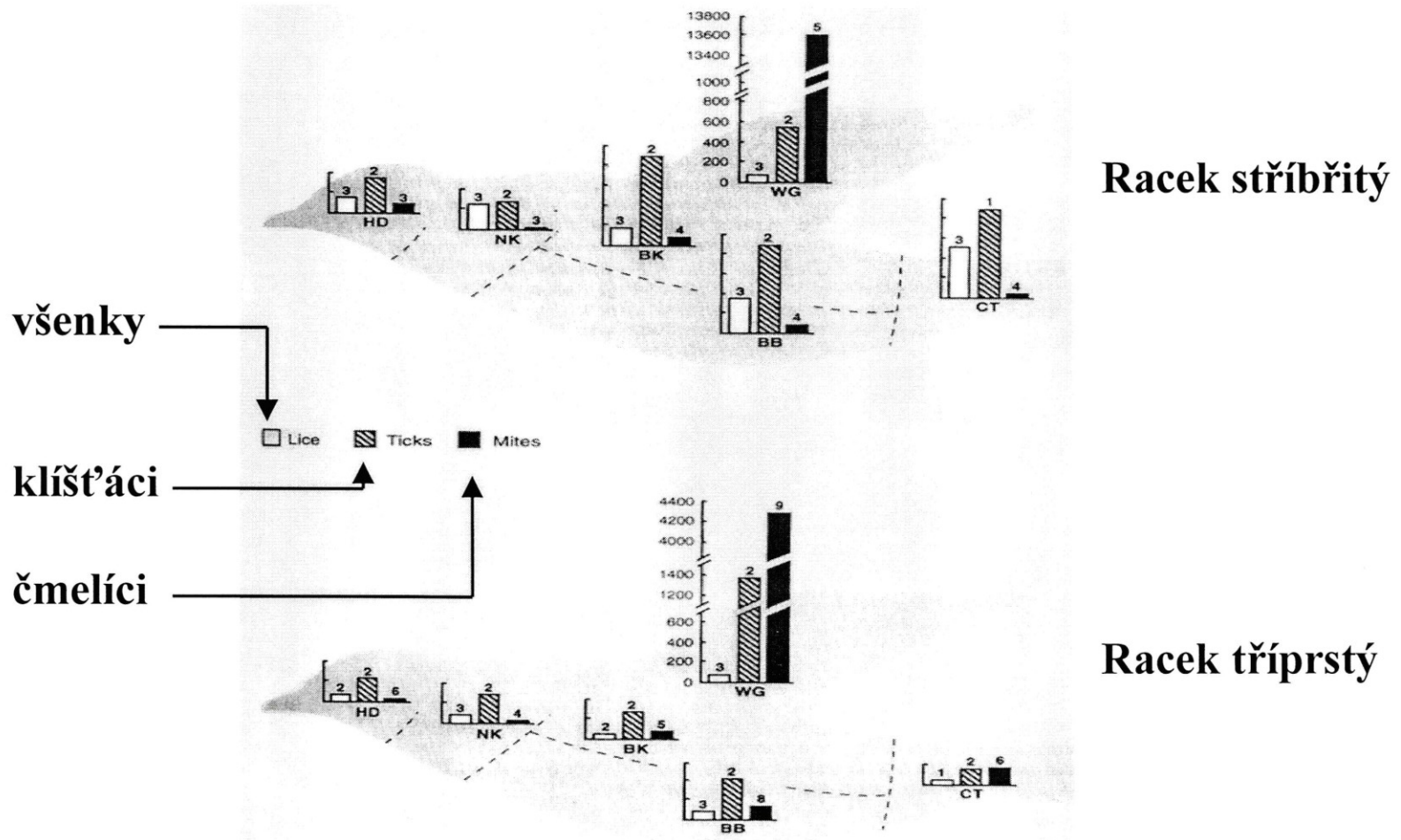
**Faktory generující
agregovanou distribuci**

- heterogenita v chování hostitele
- heterogenita v imunitě
- přímé množení P na H
- prostorová heterogenita distribuce invazních stádií

Distribuce parazita v populaci hostitele

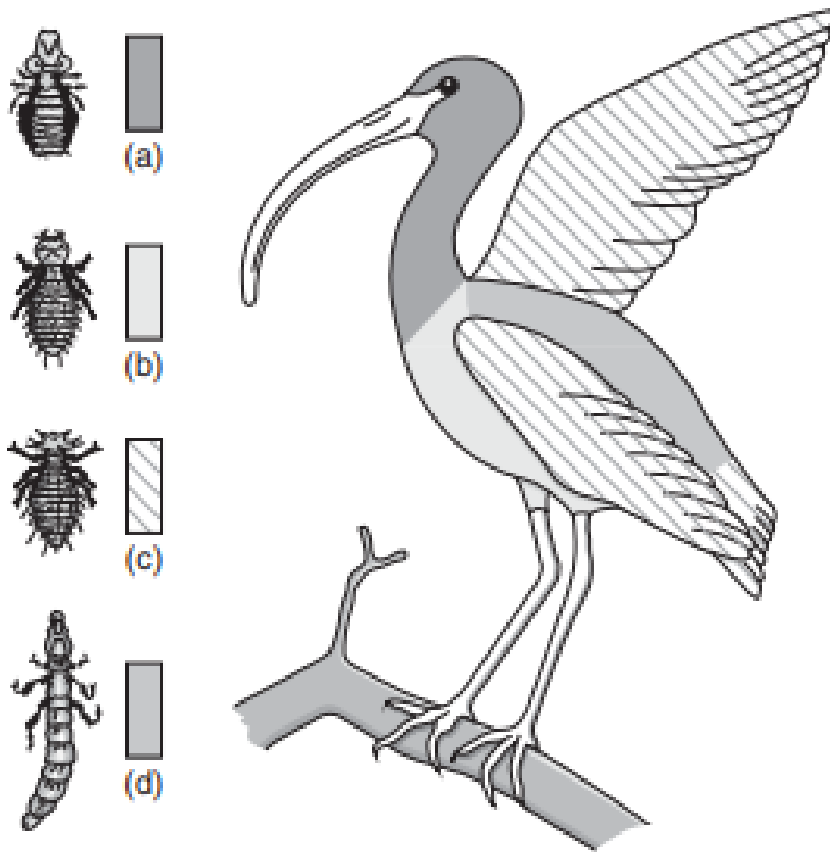


Relativní početnost ektoparazitů na různých částech těla hostitele



(upraveno podle Clayton & Moore 1997)

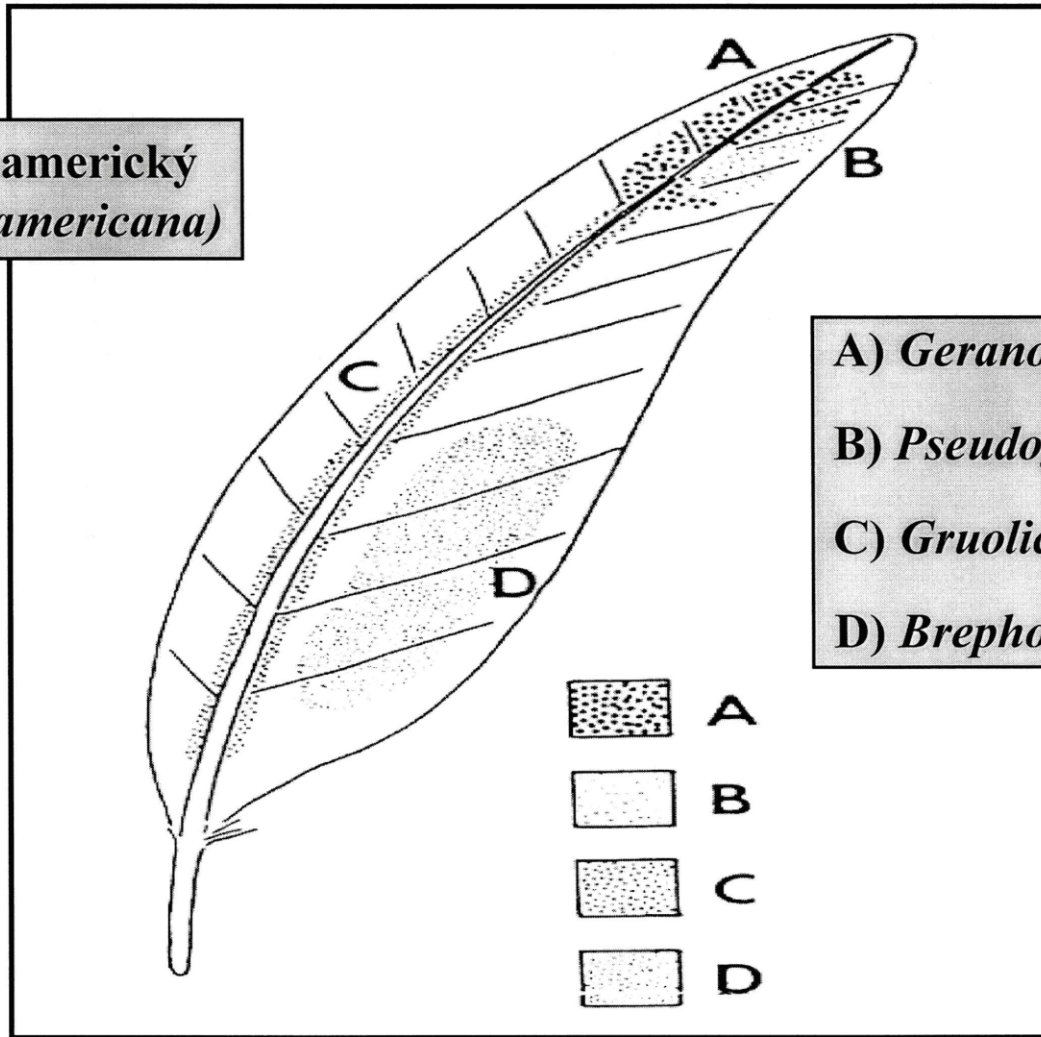
Rozmístění různých druhů všenek na povrchu těla ibisa (*Ibis falcinellus*)



- a) *Ibidoecus bisignatus*
- b) *Menopon plegradis*
- c) *Colpocephalum* and *Ferribia* species,
- d) *Esthioptenum raphidium*

Prostorová distribuce ektoparazitických roztočů

Hostitel: Jeřáb americký
(*Grus americana*)



- A) *Geranolichus canadensis*
- B) *Pseudogabucinia reticulata*
- C) *Gruolichus wodashae*
- D) *Brephosceles petersoni*

(upraveno podle Clayton & Moore 1997)

Prostorová distribuce monogeneí na žábrách ryby *Scomber australasicus*

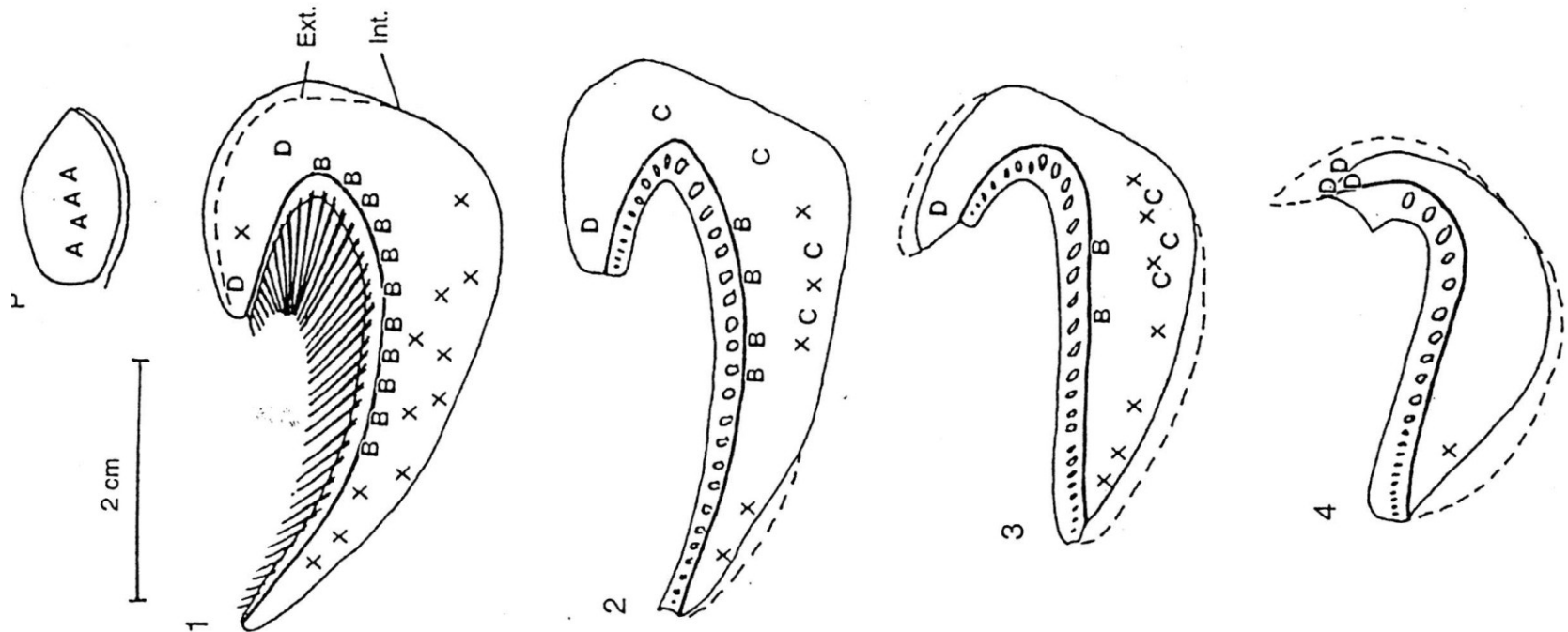
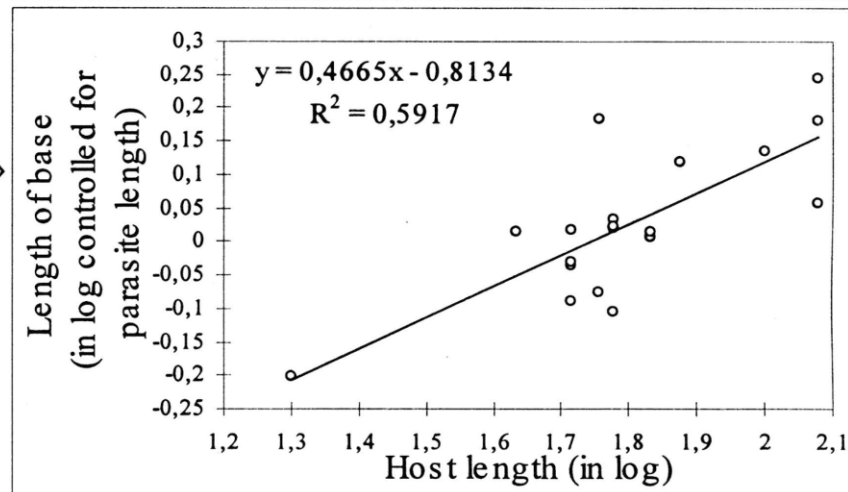
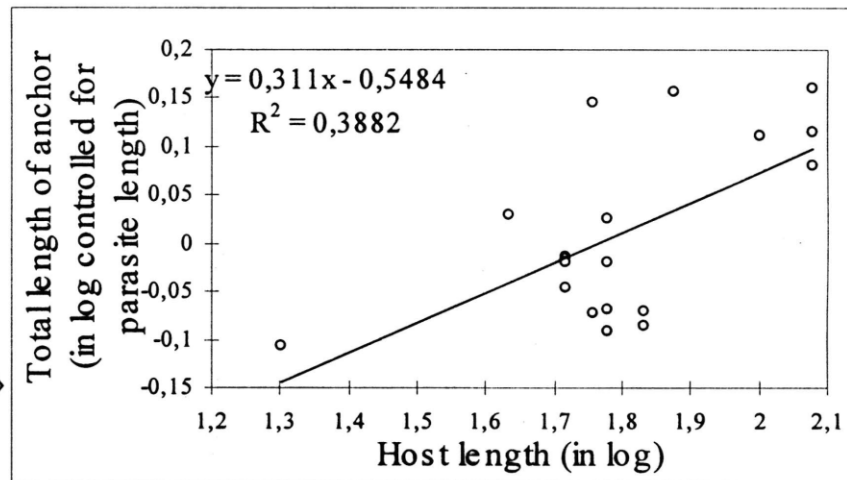
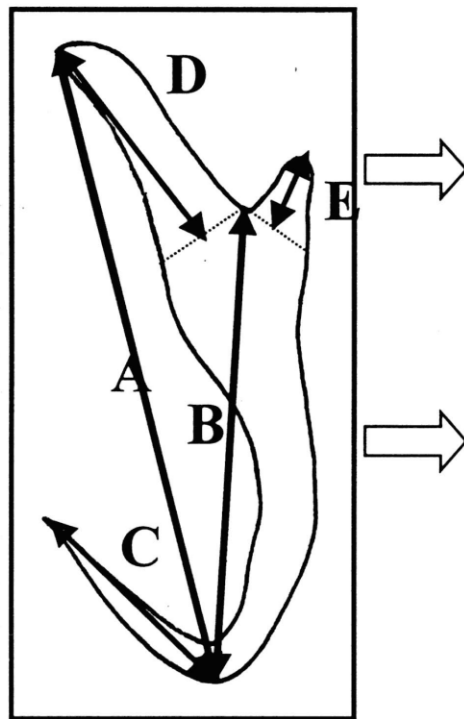


FIGURE 4 Monogenean gill parasites on the gills of mackerel, *Scomber australasicus*, off southeastern Australia. P, pseudobranch; 1-4, gills 1-4; ext, external gill filaments; int, internal gill filaments. A, *Kuhnia sprostoni*; B, *Kuhnia scombri*; C, *Kuhnia scombercolias*; D, *Grubea australis*; x, *Pseudokuhnia minor*. Note that species A-D have identical copulatory organs, and species x has different copulatory organs; A-D are spatially segregated from each other, and species x overlaps with B, C, and D.

Prostorová distribuce monogeneí na žábách hostitelských ryb

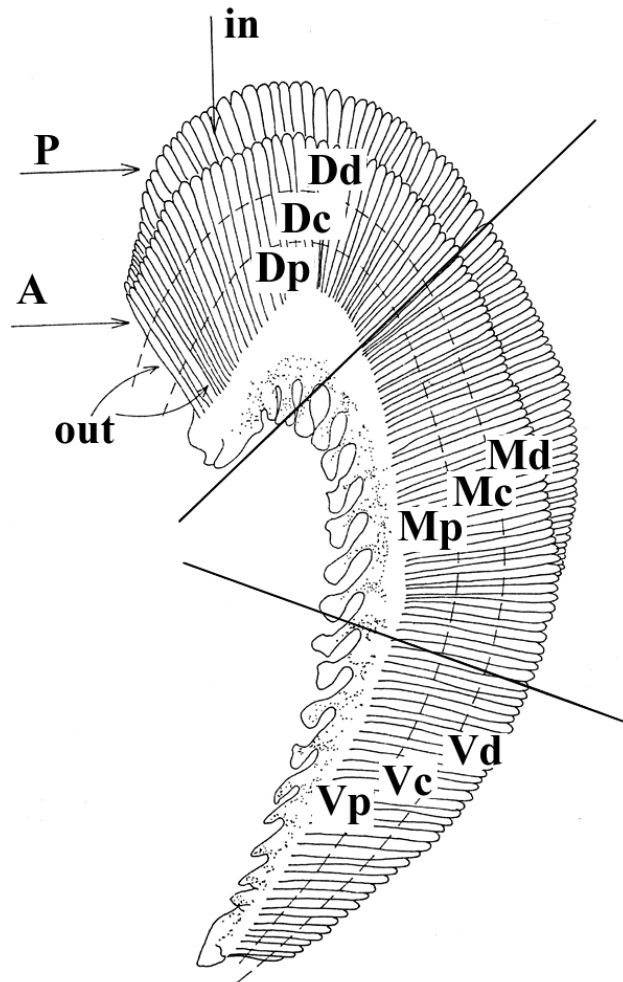
Host specificity is connected with parasite adaptation

→ 44 parasite species
→ 19 host species



Positive relationships between host size and attachment measurements for specialistes ($p < 0,001$)

Ekologická nika parazitů



Hostitel-habitat (žábra) →
mikrohabitat

Dorsální plocha

Mediální ...

Venrální ...

Anteriorní oblouk

Posteriovní ...

proximal plocha

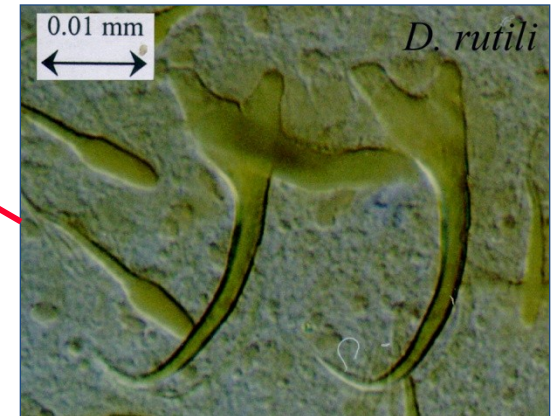
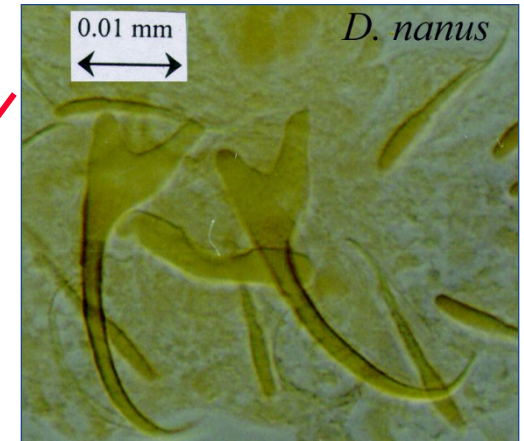
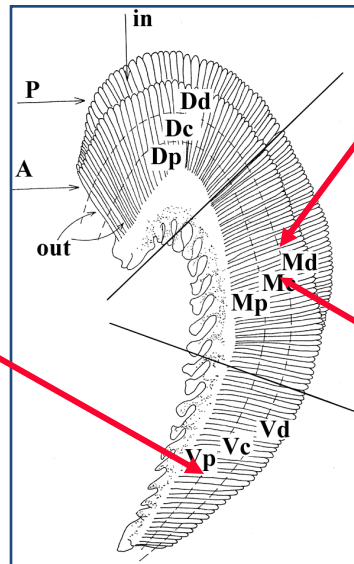
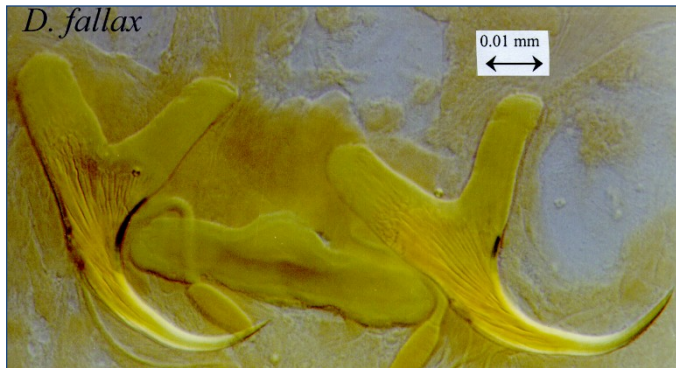
centrální ...

distální ...

vnitřní a vnější povrchy

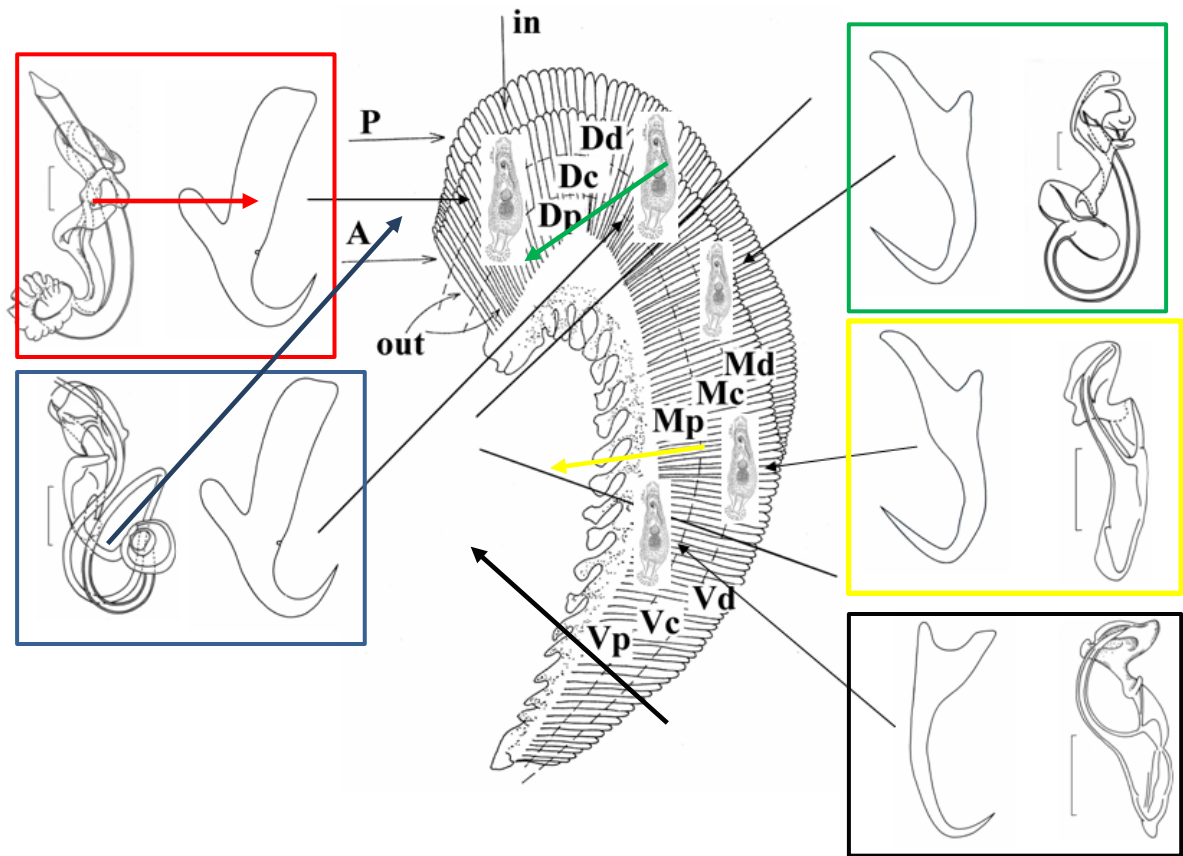
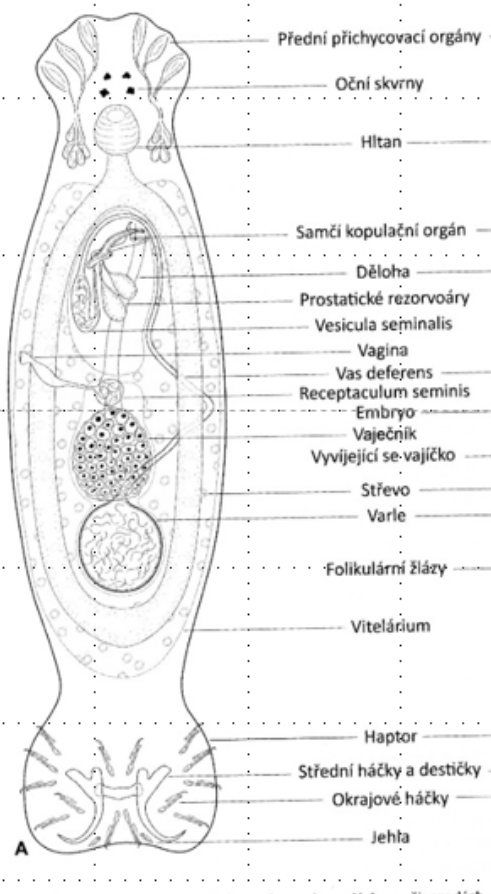
Specifické niky kongenerických parazitů

- ▶ Specializace a adaptace
- ▶ Morfologie přichycovacích orgánů (haptor)



Dactylogyrus species na *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)

Posílení reprodukční bariery kongenerických druhů cizopasníků



Evoluce preferovaných nik kongenerických druhů parazitů

Figure 6B.

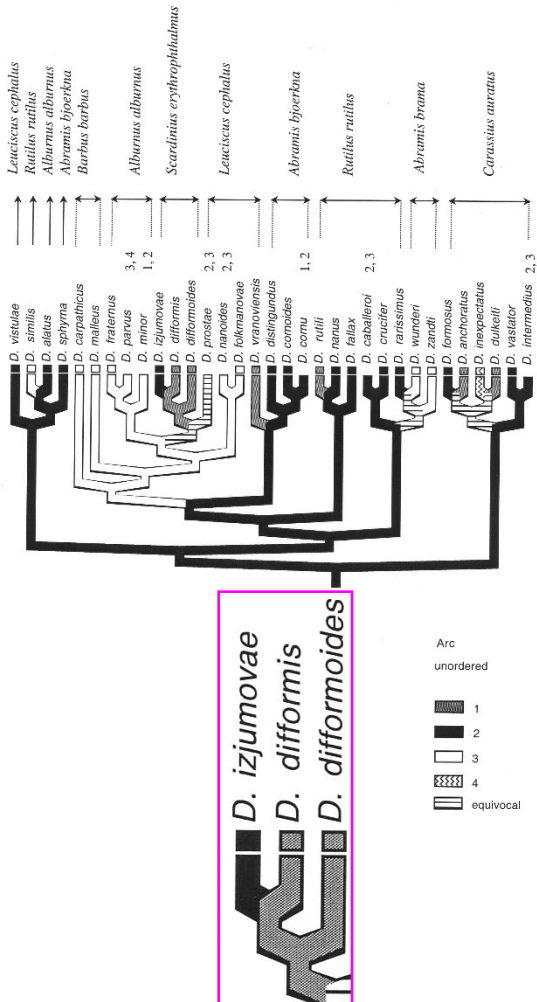


Figure 6C.

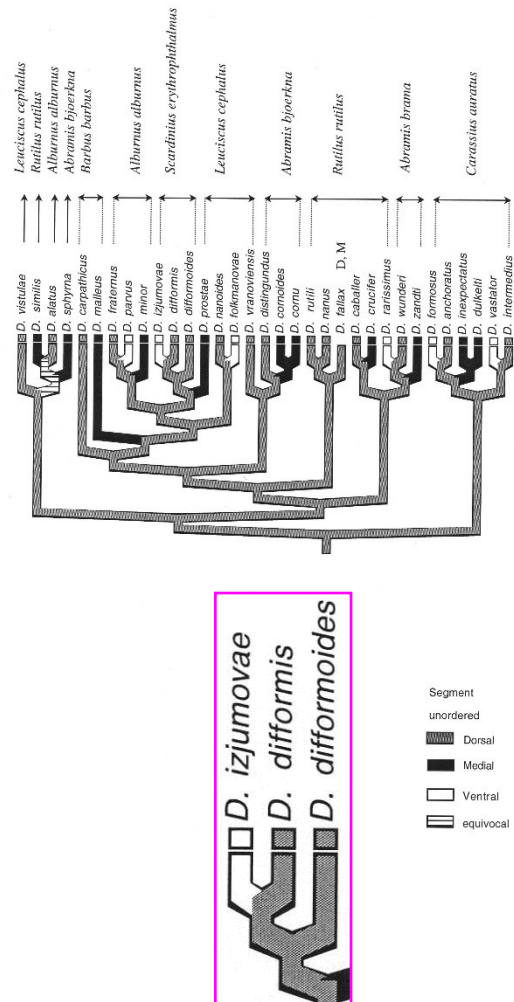
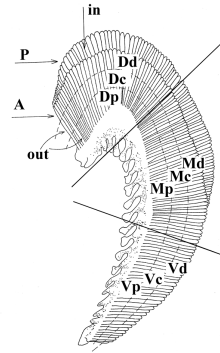
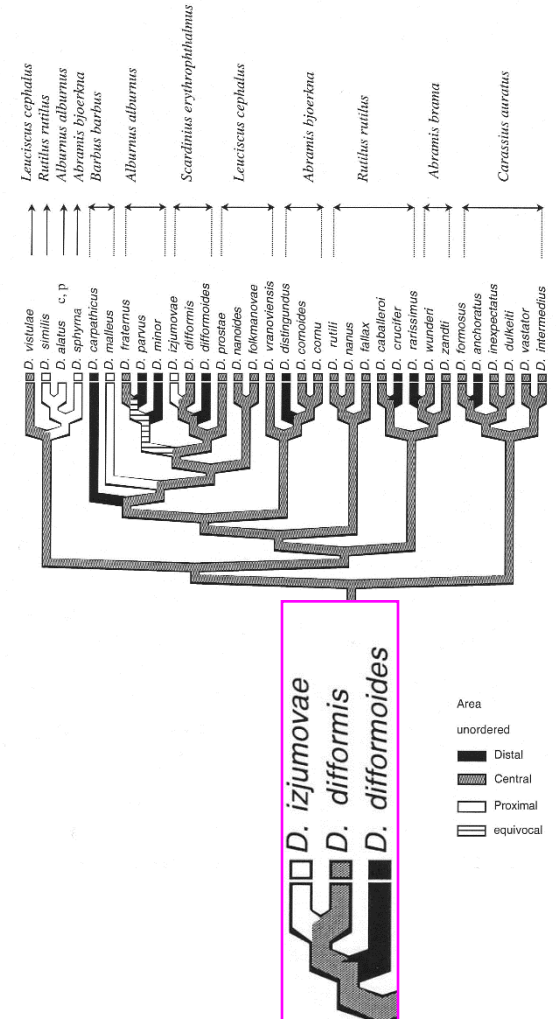
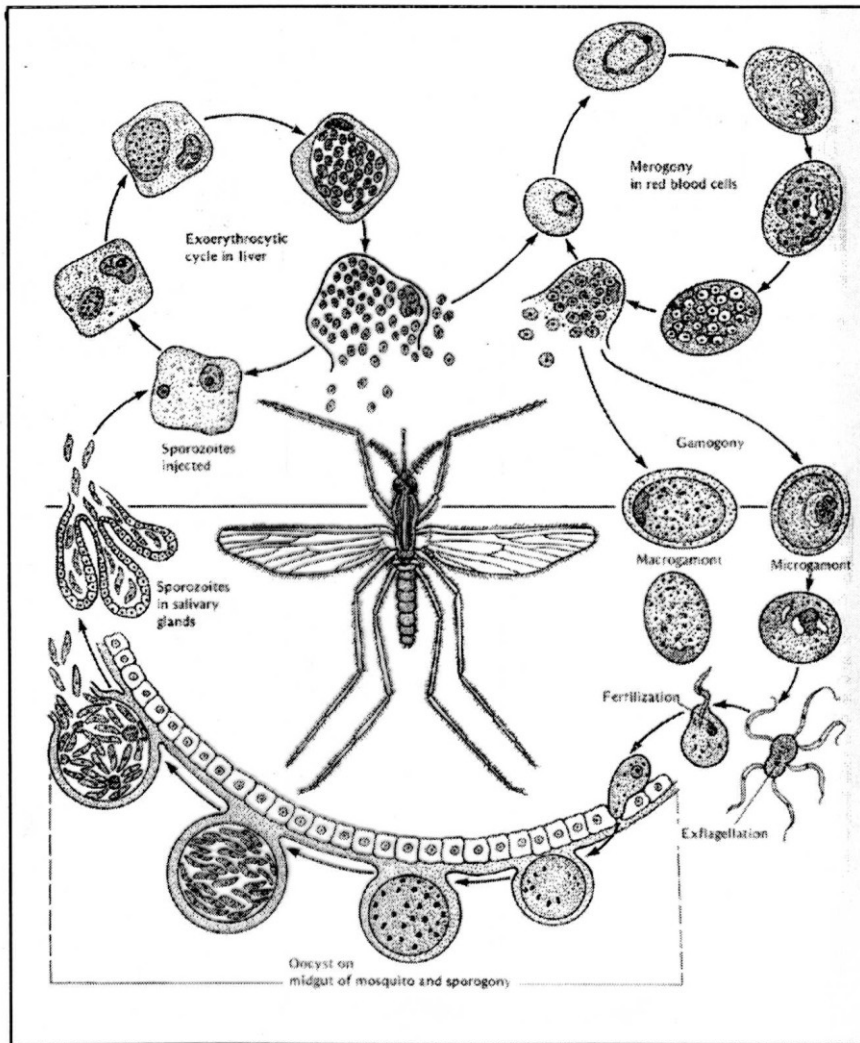


Figure 6D.

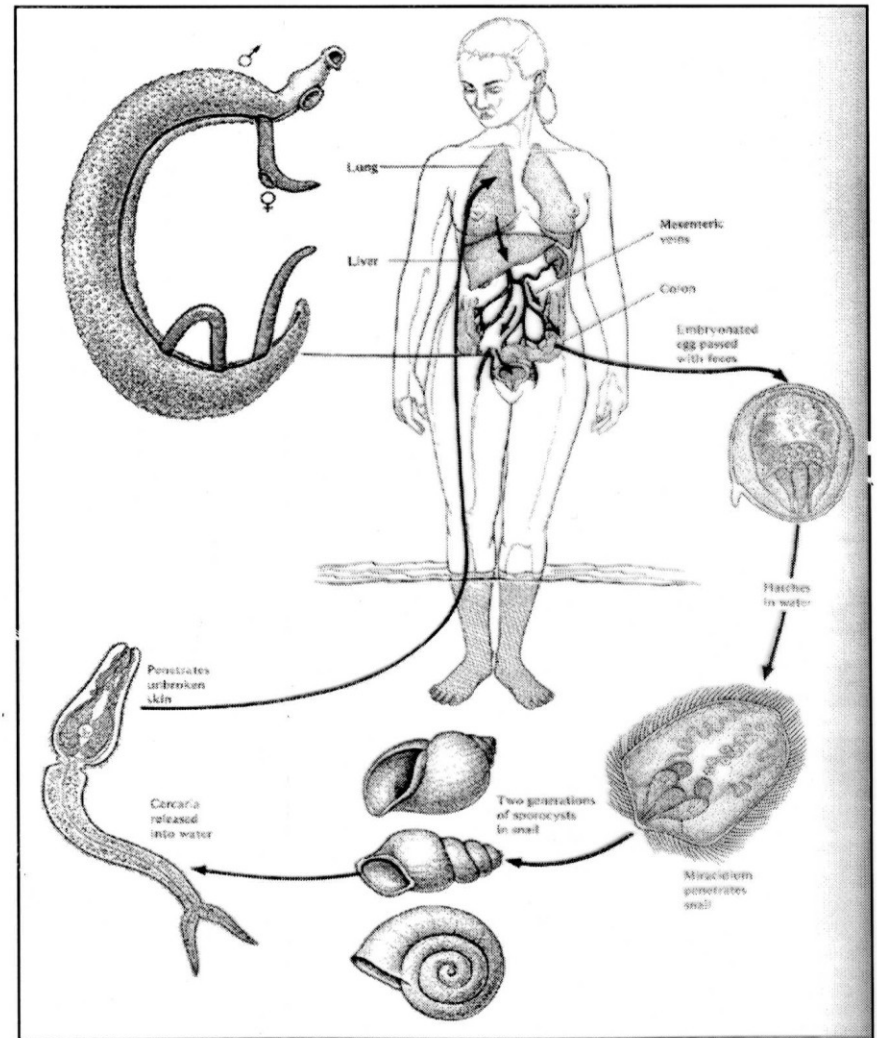


Epidemiologie cizopasníků

Malárie



Schistosómosa



Epidemiologie cizopasníků

Epidemiologie = studium týkající se ekologických aspektů nemocí s cílem vysvětlit jejich šíření, rozmístění, prevalenci a míru růstu onemocnění

Epidemiologie = kvantitativní věda → matematické modelování

Mikroparaziti

Přímo se množí
na/v hostiteli

Makroparaziti

Vyvíjejí se a rostou
na/v hostiteli,
ale nemnoží se

Velikost zde není rozhodující !

Epidemiologické modely

Mikroparazit šířený vektorem - Malárie

$$R_p = \beta^2 \frac{N_v}{N_h} f_v f_h L_v L_h$$

- N_v a N_h = hustota přenašeče (V) a hostitele (H)
- f_v a f_h = podíly infikovaných (V) a (H), kteří přežívají
- L_v a L_h = časová období, po která jsou (V) a (H) nakažliví
- β^2 = míra přenosu; přenos infekce do (H) i z (H)

Makroparazit s nepřímým přenosem - Schistosomosa

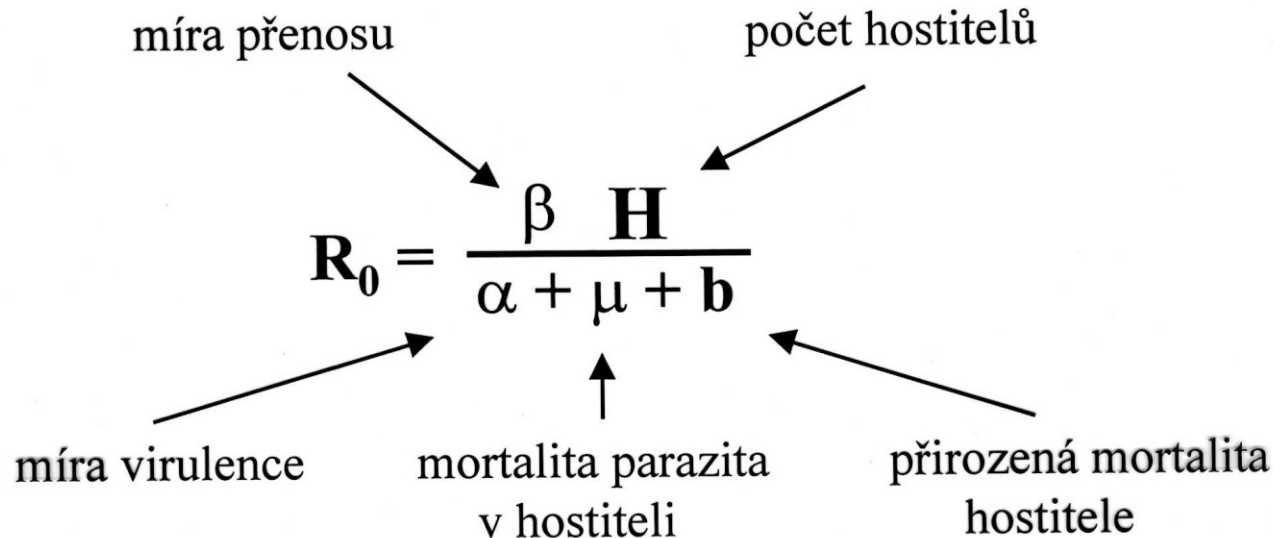
$$R_p = (\lambda_1 L_1 f_{a1}) (\beta_1 N_1 L_{i1} f_{i1}) (\lambda_2 L_2 f_{a2}) (\beta_2 N_2 L_{i2} f_{i2})$$

- λ_1 a λ_2 = rychlost produkce vajíček na dospělé samici a počet cercárií na napadeného plže
- N_v a N_h = hustota definitivního hostitele (DH) a mezhospitele (MzH)
- β_1 a β_2 = rychlost přenosu cercárií na (DH) a z miracidíí na (MzH)
- L_{i1} a f_{i1} = očekávané délky života a podíl přežívajících do stádia schopného nákazy

Základní reprodukční rychlost

Práh přenosu: $R_p = 1 \Rightarrow R_p > 1$ nemoc se bude šířit
 $R_p < 1$ nemoc vyhasne

Co určuje hodnotu R_p ?



Inverzní vztah reprodukční rychlosti (R_0) a virulence (α)

Základní epidemiologické modely

Mikroparaziti
šíření přímo
(*Entamoeba histolytica*)

Makroparaziti
šíření přímo
(*Ascaris lumbricoides*)

Mikroparaziti
šíření vektorem
(*Plasmodium*)

Makroparaziti
s nepřímým
přenosem
(*Schistosoma*)

Základní epidemiologické modely

Mikroparaziti

- Mikroparaziti přenášení přímo

Příklad: *Cryptosporidium bailei*
(Apicomplexa: Eimeridida)

- Mikroparaziti přenášení vektorem

Příklad: *Plasmodium spp.*
(Apicomplexa: Haemosporidida)

Makroparaziti

- Makroparaziti šíření přímo

Příklad: *Ascaris lumbricoides*
(Nematoda: Ascaridida)

- Makroparaziti s nepřímým přenosem

Příklad: *Schistosoma spp.*
(Platyhelminthes: Digenea)

Populační dynamika parazitismu

Mikroparaziti přenášení přímo:

R_p (základní reprodukční rychlost) = průměrný počet nových případů onemocnění, která vznikají z každého nově napadeného hostitele.

$R_p = 1$ je tedy práh přenosu $\Rightarrow R_p > 1$ nemoc se bude šířit
 $R_p < 1$ nemoc vyhasne

Co tedy určuje R_p ?

Mikroparaziti přenášení přímo (1)

- 1) R_p stoupá s hustotou jedinců náchylných k infekci (N)
- 2) R_p stoupá s rychlostí přenosu (β); tedy s počtem kontaktů hostitelů a s nakažlivostí choroby, tedy s pravděpodobností, že kontakt povede k přenosu
- 3) R_p stoupá s podílem hostitelů, kteří přežijí dostatečně dlouhou dobu na to, aby se sami nakazili (f)
- 4) R_p stoupá s průměrným časovým obdobím, po které zůstává nakažený hostitel nakažlivým (L).

Mikroparaziti přenášení přímo (2)

Celkově tedy: $R_p = \beta N f L$

Velikost populace

versus

Práh kritické hustoty (N_T)

Platí, že $R_p = 1 \Rightarrow N_T = \frac{1}{\beta f L}$

Mikroparaziti přenášení přímo (3)

- Vysoká hodnota β = vysoce nakažlivá choroba
- Vysoká hodnota f = není pravděpodobnost, že zničí hostitele
- Vysoká hodnota L = dlouhé období nakažlivosti

Celkově tedy bude vysoké $R_p \Rightarrow N_T$ bude nízké

\Rightarrow (1) při velkých hodnotách R_p může cizopasník přežít i v malé populaci.

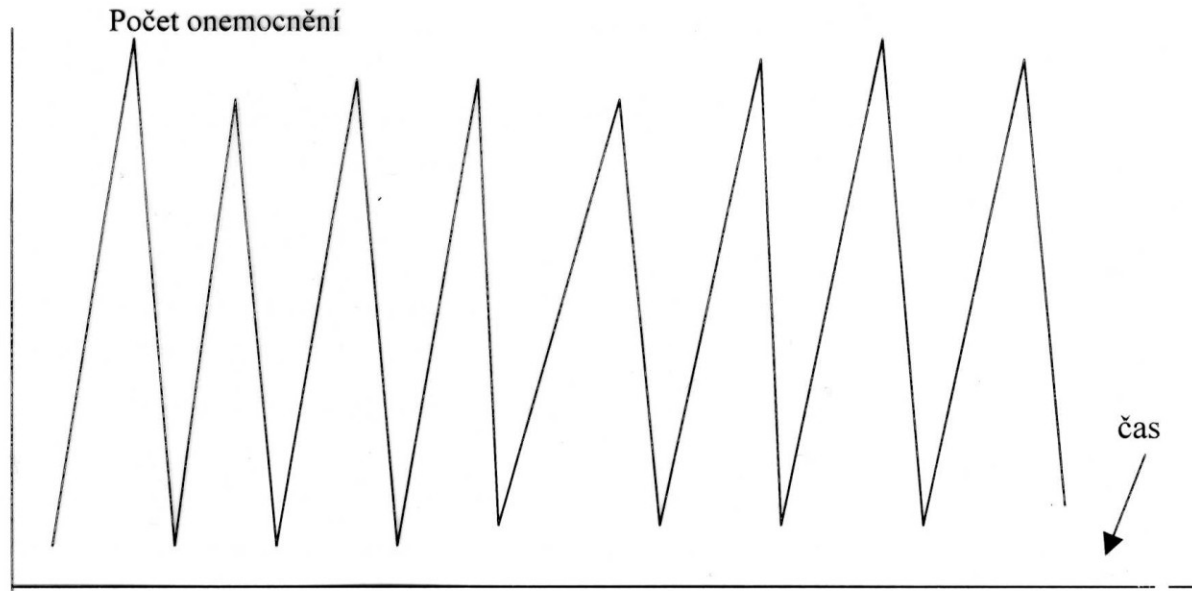
\Rightarrow (2) při malých hodnotách R_p může cizopasník přežít pouze ve velké populaci.

Mikroparaziti přenášení přímo (4)

- (1) Nádorovitost kořenové zeleniny – hlenka *Plasmodiophora* = malé populace
- (2) Nemoc s nízkou nakažlivostí, nebo ničící svého hostitele = velké populace
(*Spalničky mají endemický výskyt v populace větší než 500 000 jedinců*)

N = počet jedinců v populaci hostitele náchylných k onemocnění \Rightarrow imunita snižuje hodnotu N , a tím i $R_p \Rightarrow$ pokles onemocnění, který roste až po přílivu nových jedinců ($B + I$) \Rightarrow vzniká cyklus:

..... vysoký výskyt \Rightarrow málo náchylných jedinců \Rightarrow nízký výskyt \Rightarrow mnoho náchylných jedinců \Rightarrow vysoký výskyt



Vztah mezi proporcí serologicky pozitivních hostitelů a jejich stářím (různé R) hodnotou R

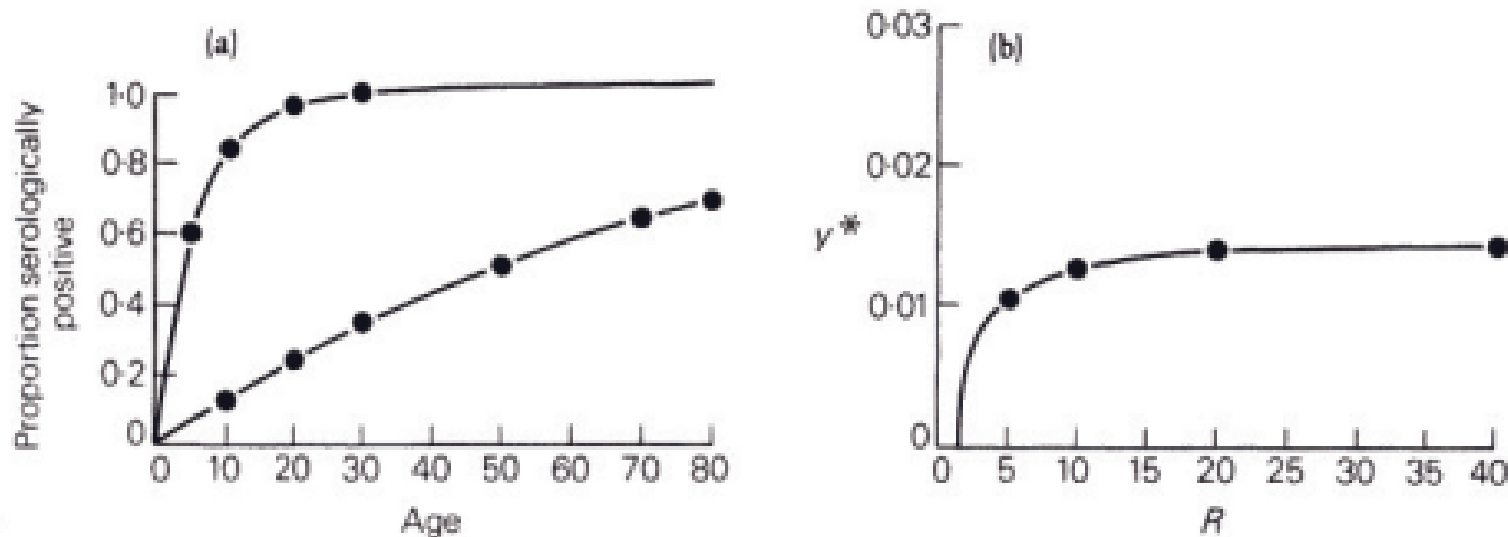


Fig. 4.21 (a) The relationship between the proportion of hosts serologically positive and the age of the host for various values of R (see text). (b) The relationship between the prevalence of infection and the basic reproductive rate R ($\gamma = 1$, $b = 0.014$). The level of the plateau is set by the duration of infectiousness ($1/\gamma$) and the life expectancy of the host ($1/b$) when the disease induces lifelong immunity.

Mikroparaziti přenášení vektorem (1)

Do výpočtu R_p vstupují charakteristiky parazita i hostitele:

$$\text{tedy: } R_p = \beta^2 \frac{N_v}{N_h} f_v f_h L_v L_h \quad \text{kde je:}$$

N_v a N_h = hustota přenašeče a hostitele (komár *versus* člověk)

f_v a f_h = podíly infikovaných vektorů a hostitelů, kteří přežívají

L_v a L_h = časová období, po která zůstávají přenašeči a hostitelé nakažliví

β = míra účinného přenosu (např. četnost bodnutí komára) vedoucí ke vzniku infekce (invaze) $\Rightarrow \beta^2$ – kousnutí přenáší infekci **do** hostitele i z hostitele

Mikroparaziti přenášení vektorem (2)

Životní cyklus malárie

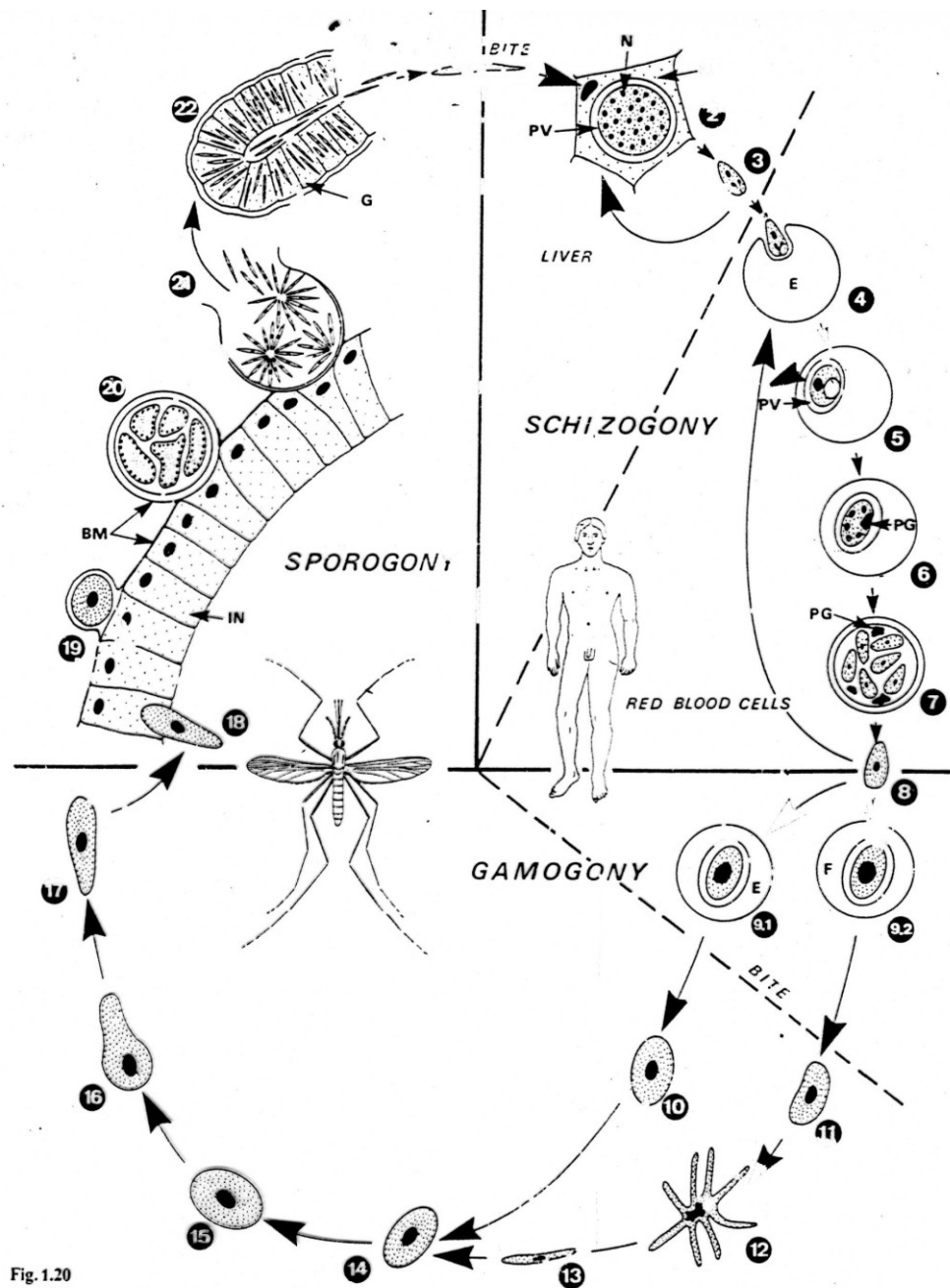


Fig. 1.20

Mikroparaziti přenášení vektorem (3)

Práh přenosu ($R_p = 1$) závisí na poměru:

tedy:
$$\frac{N_v}{N_h} = \frac{1}{\beta^2 f_v f_h L_v L_h}$$

Šíření nemoci \Rightarrow poměr přenašečů a hostitelů musí překročit kritickou úroveň

\Rightarrow regulace choroby \Rightarrow snížení počtu přenašečů

\Rightarrow výskyt patogenních organismů v populacích přenašečů je nízký

Mikroparaziti přenášení vektorem (4)

Výskyt parazitů v přenašečích je obecně nízký !

Příklad:

Endemické oblasti malárie \Rightarrow postiženo $> 50 \%$ lidské populace

jen 1-2% populace přenašeče (komára)

Vysoká míra přežití hostitele = patogenní organismus má sklon se hromadit (relativně vysoké L_h)

Přirozená míra přežití přenašeče je nízká = inkubační doba parazita v hostiteli je dlouhá v porovnání s očekávanou délkou života přenašeče.

Mikroparaziti přenášení vektorem (5)

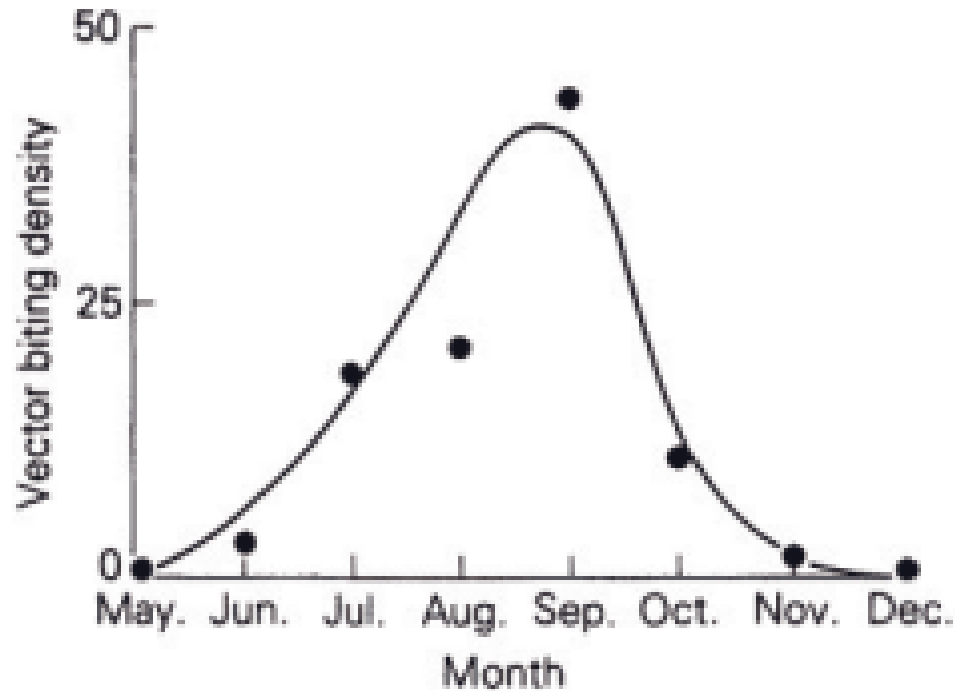
Příklad:

Inkubační doba malárie (*Plasmodium*) v komárovi je 10-12 dní

Očekávaná délka doba života komára je asi 1 týden.

Úspěšná ochrana tedy spočívá v tom, že je nutno zabít miliony nenakažených přenašečů

Sezónní změny hustoty sání *Anopheles gambiae* v severní Nigérii



Makroparaziti šíření přímo (1)

Předmět studia makroparazitů = jednotliví paraziti

R_p = počet potomků zplozených dospělým parazitem během reprodukčního období jeho života a dospěvšího do věku, kdy se mohou reprodukovat.

Práh přenosu vymezen podmínkou: $R_p = 1$

Platí tedy: $R_p = (\lambda L_a f_a) \times (\beta N L_i f_i)$ kde:



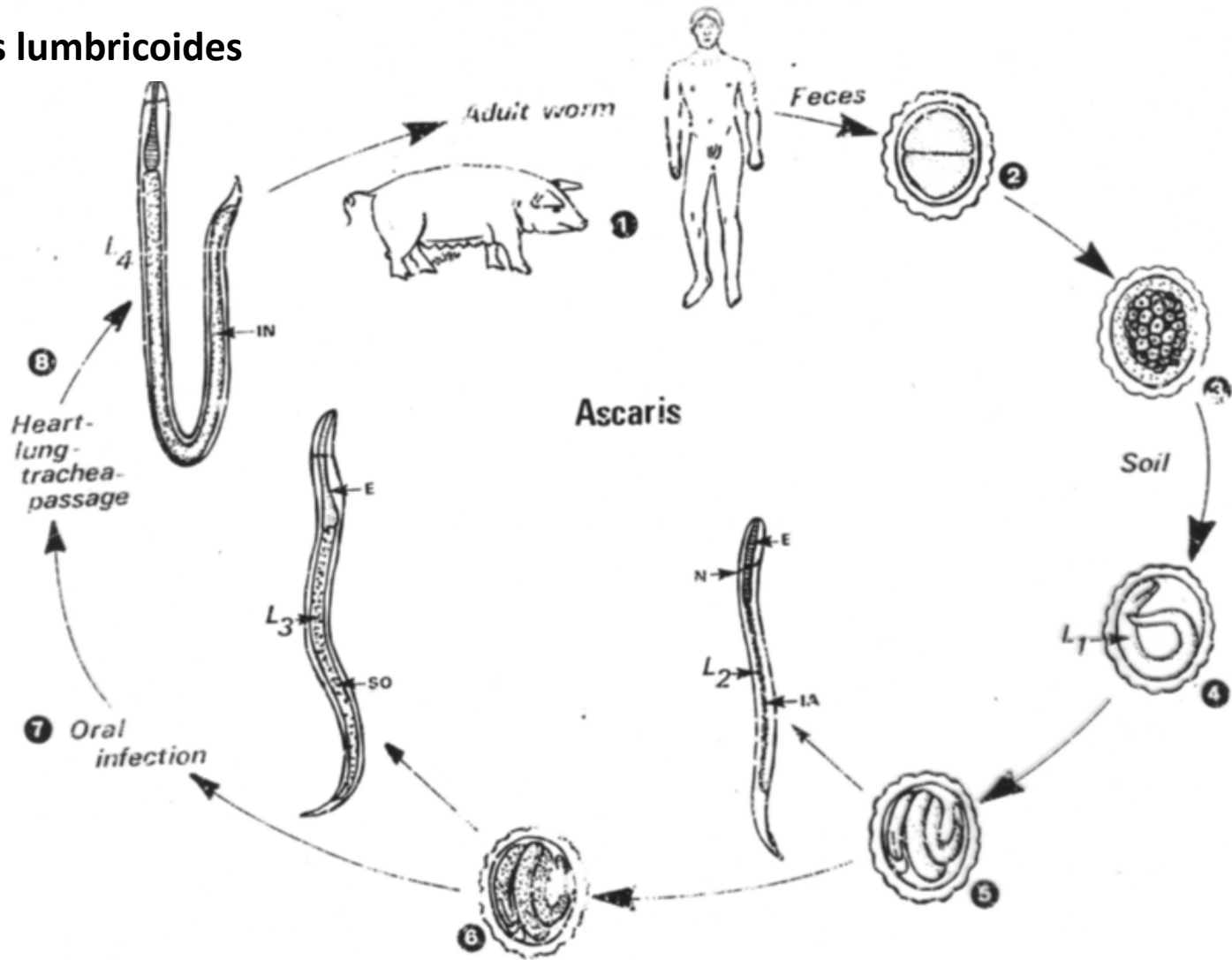
**Reprodukční
příspěvek
dospělého
parazita**



**Reprodukční
příspěvek
invazního
stádia**

Makroparaziti šíření přímo (2)

Ascaris lumbricoides



Makroparaziti šíření přímo (3)

λ = rychlost produkce vajíček na dospělého jedince

L_a = očekávaná délka života dospělého parazita v hostiteli
(závisí jak na jeho rychlosti mortality, tak na rychlosti mortality parazita)

f_a = podíl těch parazitů v hostiteli, kteří se dožijí pohlavní zralosti

β = rychlost přenosu

N = hustota jedinců

L_i = očekávaná délka života invazního stádia mimo hostitele
(závisí na jeho rychlosti mortality i na míře kontaktu s novým hostitelem)

f_i = je ta část přenosného stádia, která se stává nakažlivou

Makroparaziti šíření přímo (4)

U mnoha střevních parazitů je způsob přenosu a délka života invazních stádií ovlivněn způsobem pohybu a chováním hostitele.

Vlivy na skutečnou reprodukční rychlost parazita:

- omezení délky života
- dospívání
- reprodukce v hostiteli (závisí na hustotě)

Hustota (p/h) ovlivňuje λ , L_a a $f_a \Rightarrow$ tyto parametry rostou na základě konkurence, nebo díky imunitní reakci hostitele

Paraziti přenášení nejkratší cestou mají obrovské rozmnožovací schopnosti (λ je velmi velké).

Makroparaziti šíření přímo (5)

Příklad:

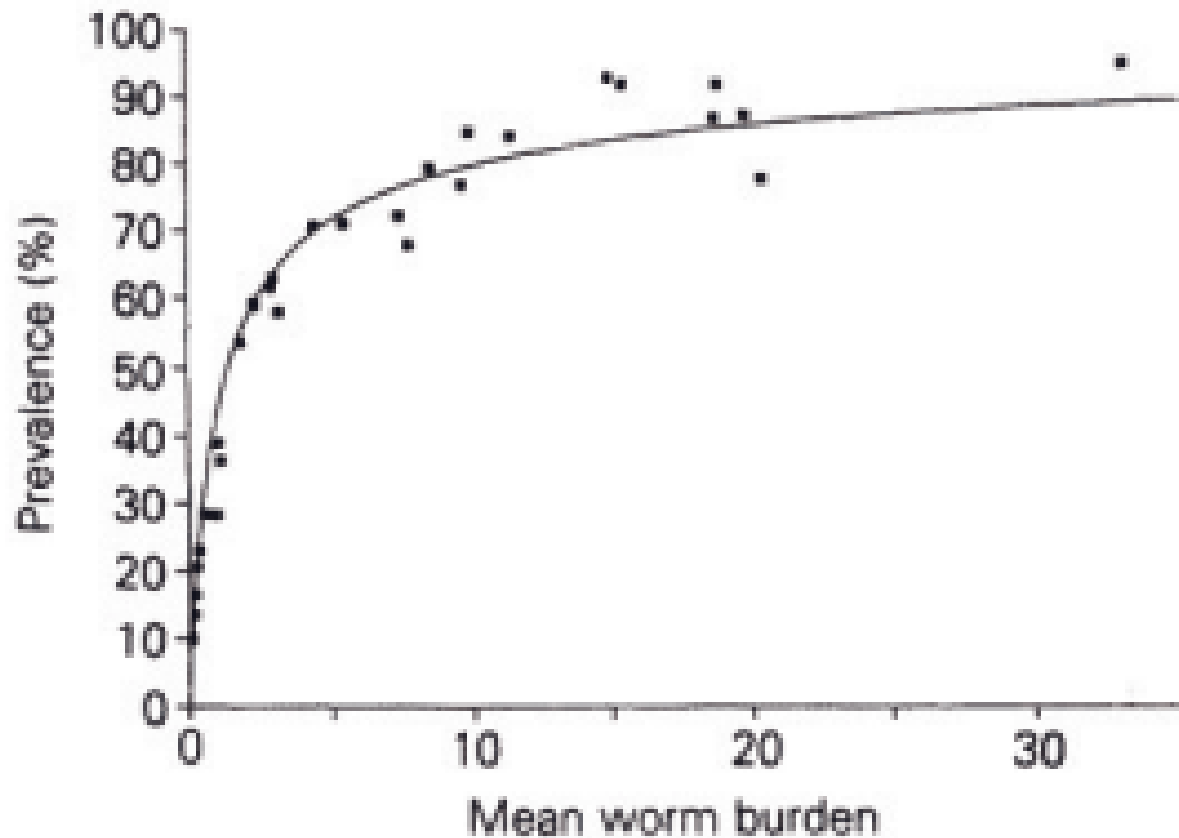
měchovec (*Necator*) = 15 000 vaj./den

škrkavka (*Ascaris*) = 200 000 vaj./den

⇒ Kritické prahové hustoty těchto cizopasníků jsou velmi nízké

⇒ Tito cizopasnici mají endemický výskyt v populacích člověka (společenstva lovců, sběračů)

Vztah mezi prevalencí (p) a mean worm burden (M) u *Ascaris lumbricoides*



Makroparaziti s nepřímým přenosem (1)

Základní reprodukční rychlost u této skupiny makroparazitů závisí na velkém počtu údajů (příklad – *Schistosoma haematobium*):

$$R_p = (\lambda_1 L_{a1} f_{a1}) (\beta_1 N_1 L_{i1} f_{i1}) (\lambda_2 L_{a2} f_{a2}) (\beta_2 N_2 L_{i2} f_{i2})$$

λ_1 a λ_2 = rychlost produkce vajíček na dospělou samici a počet cercárií na infikovaného plže

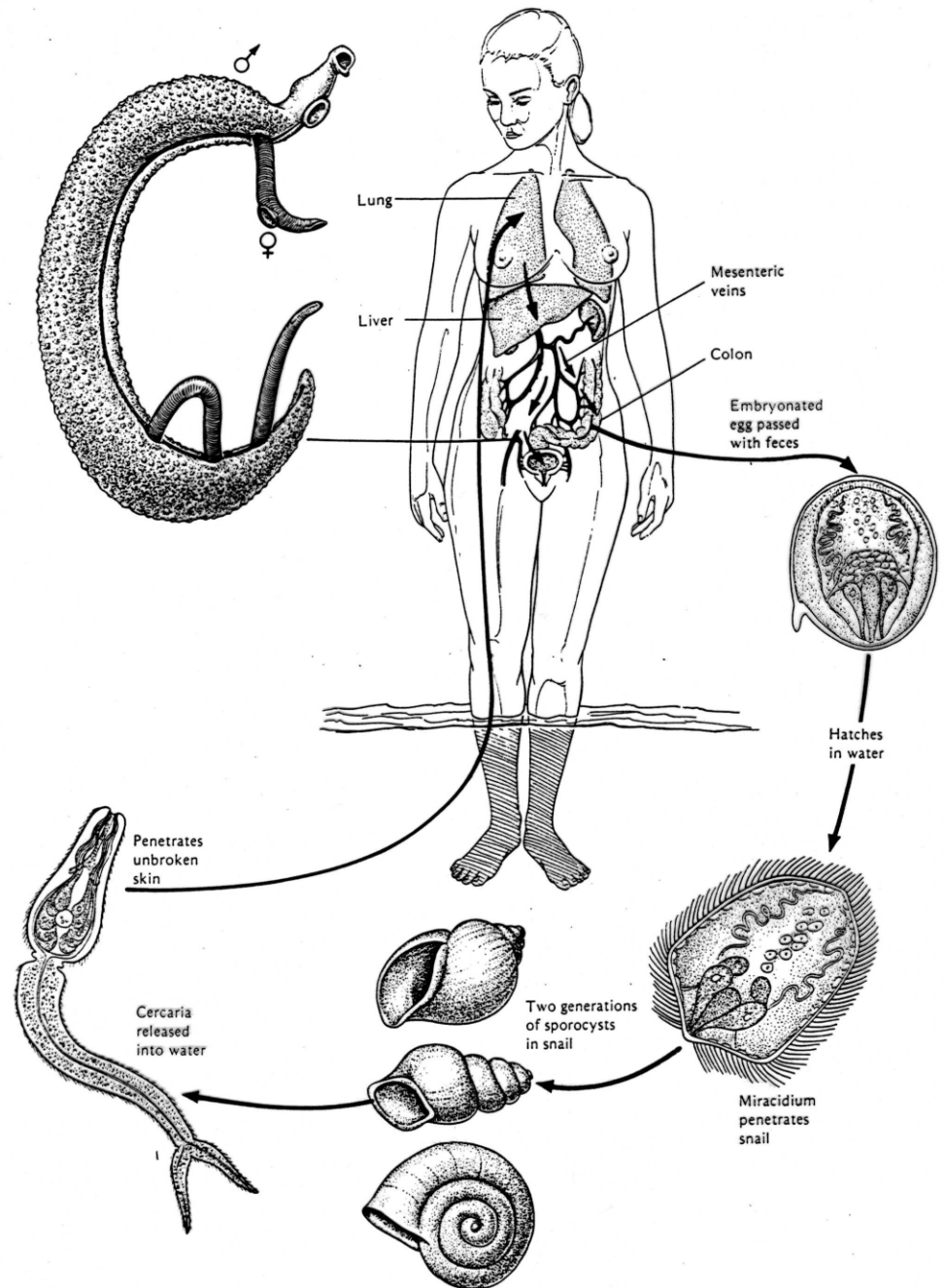
N_1 a N_2 = hustota hostitele (člověka) a hustota mezihostitele (plže)

β_1 a β_2 = rychlost přenosu z cercárií na hostitele a z miracidii na plže

L_{i1} a f_{i1} = očekávané délky života a podíl přežívajících do nakažlivého stádia v případě dospělých parazitů, miracidii, nakažených plžů a cercárií.

Makroparaziti s nepřímým přenosem (2)

Životní cyklus *Schistosoma heamatobium*



Makroparaziti s nepřímým přenosem (3)

Tato rovnice umožňuje pochopit epidemiologii nemoci.

Příklad: Šíření schistosomózy je omezeno = f_{a2} je nízké (tj počet infikovaných plžů, kteří přežijí a uvolní cercárie). Vývoj cercárií v plži = 28 – 30 dní; plži sami žijí jen 14 – 54 dnů).

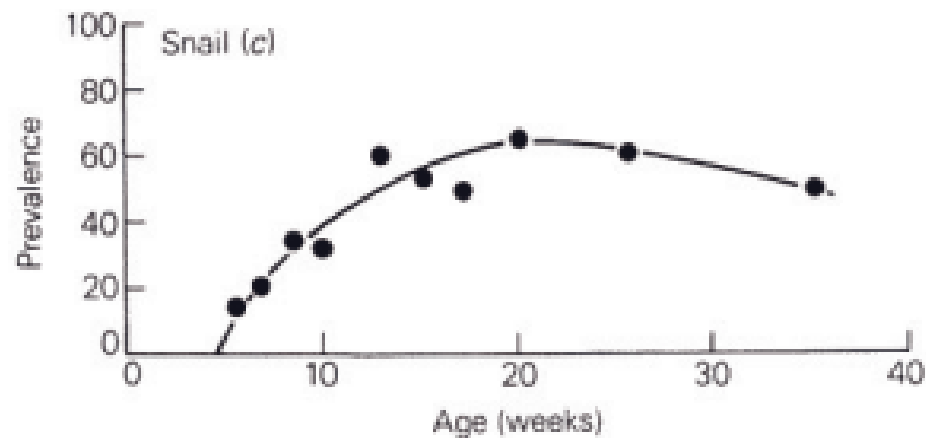
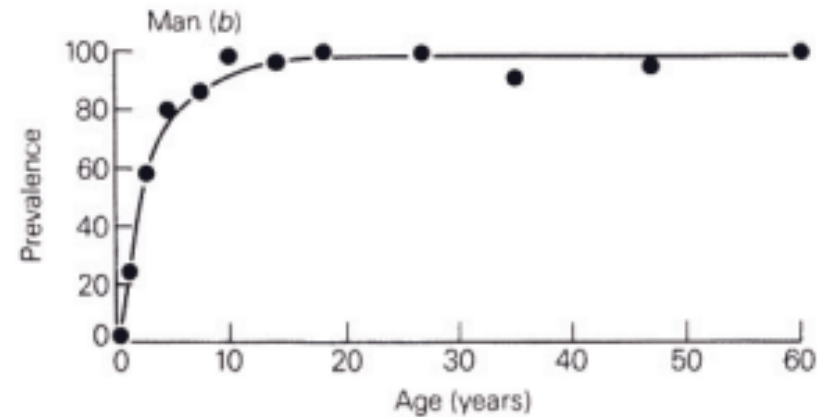
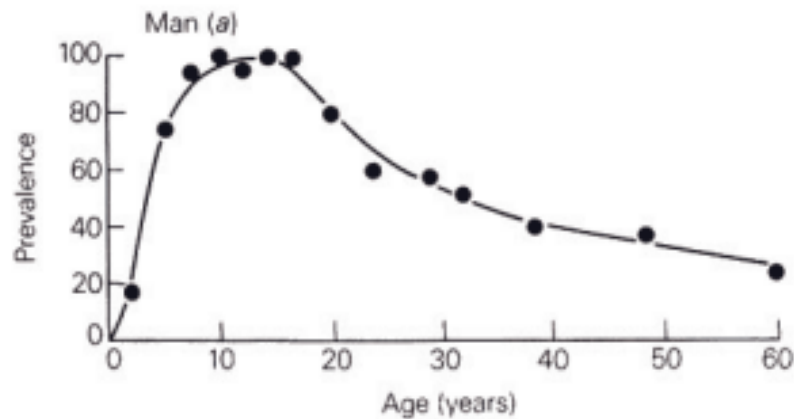
U přímo přenášených makroparazitů je klíčová závislost na hustotě !

Prahová hustota závisí na součinu: $N_1 \times N_2 \Rightarrow$ na hojnosti lidí a plžů

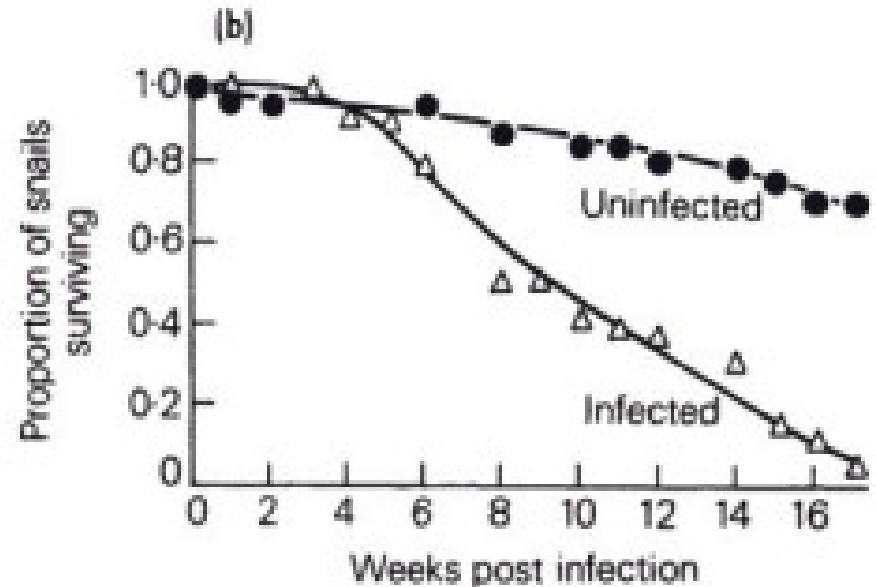
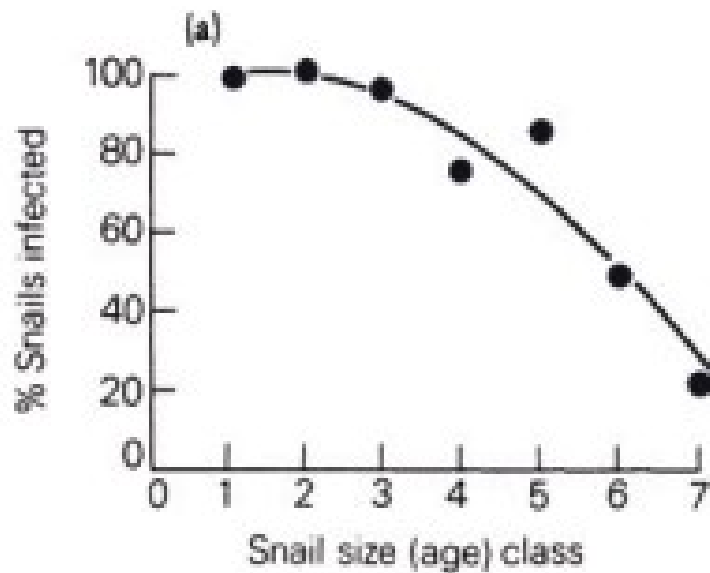
Důvod k tomu je obou směrný přenos volně žijících invazních stádií.

Populaci lidí snižovat nelze \Rightarrow **regulace schistosomózy** jde proto cestou snižování hustoty plžů.

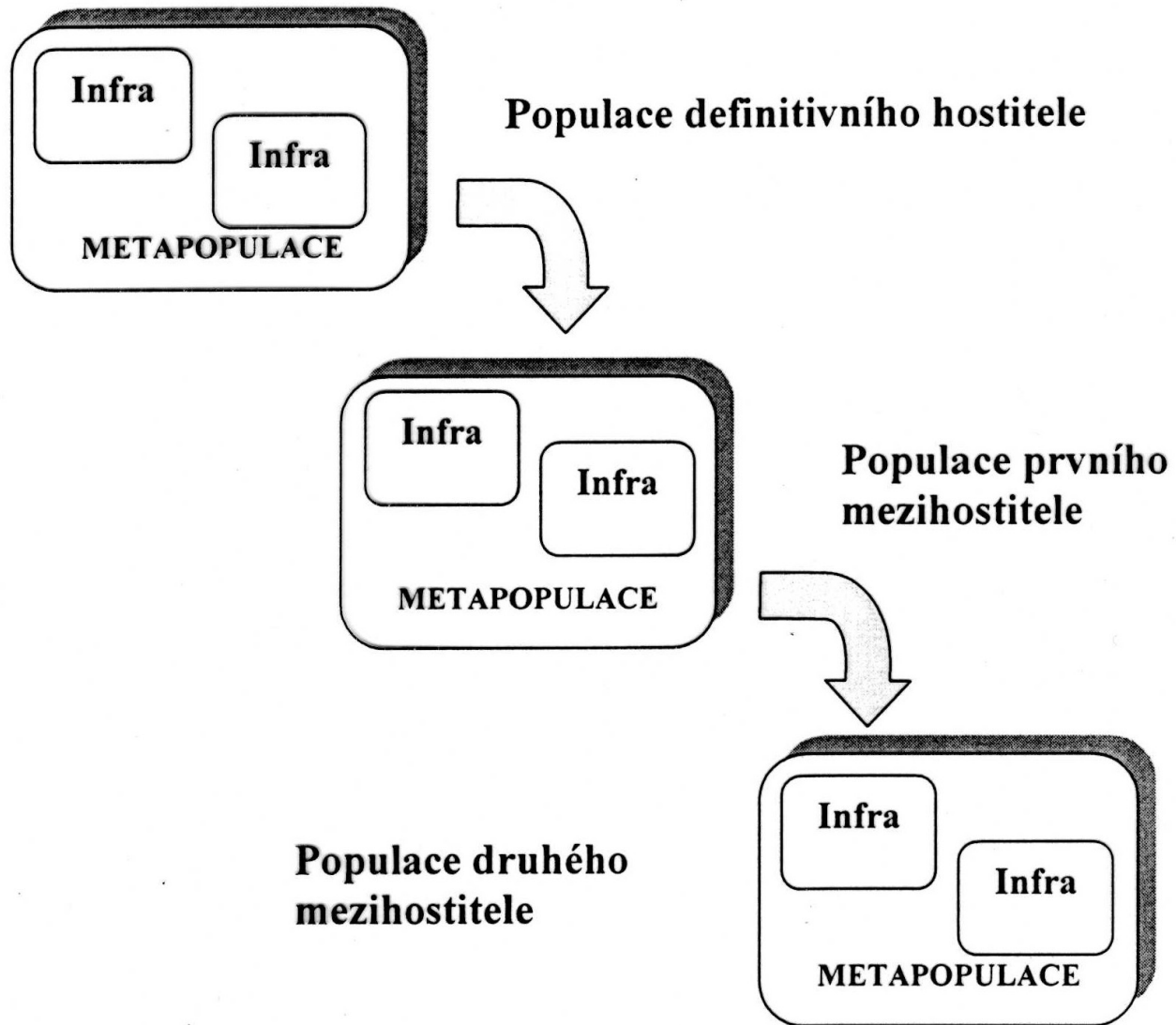
Prevalence infekcí schistosom u různých věkových tříd člověka (a), (b) a plže (c)



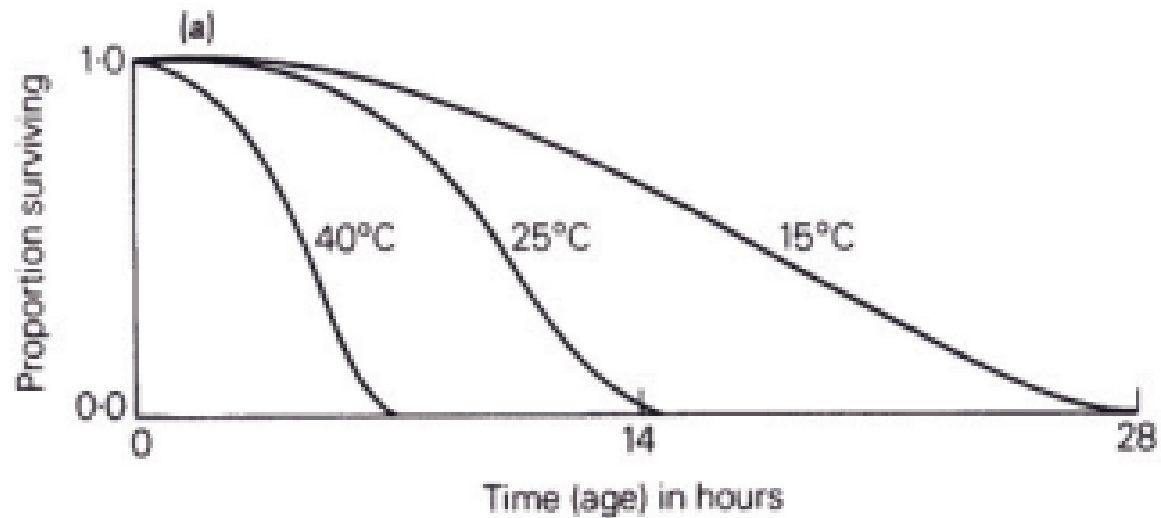
Vliv velikosti plže (stáří) na proporci *Biomphalaria*, která se stala infekční *Schistosoma mansoni* po expozici stejného množství miracidii.



SUPRAPOPULACE

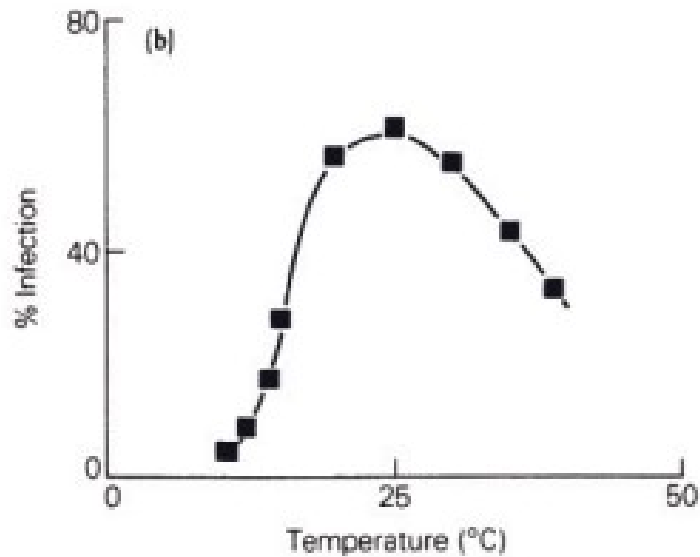


Působení klimatických faktorů

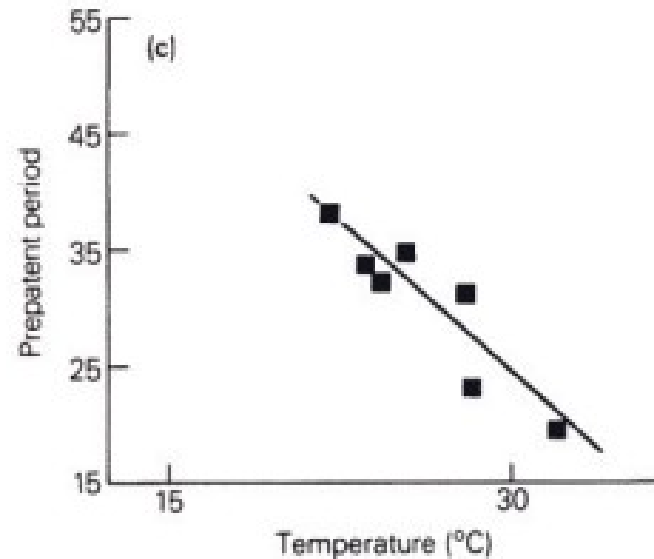


Vliv teploty vody na přežívání miracidí *Schistosoma mansoni*.

Působení klimatických faktorů

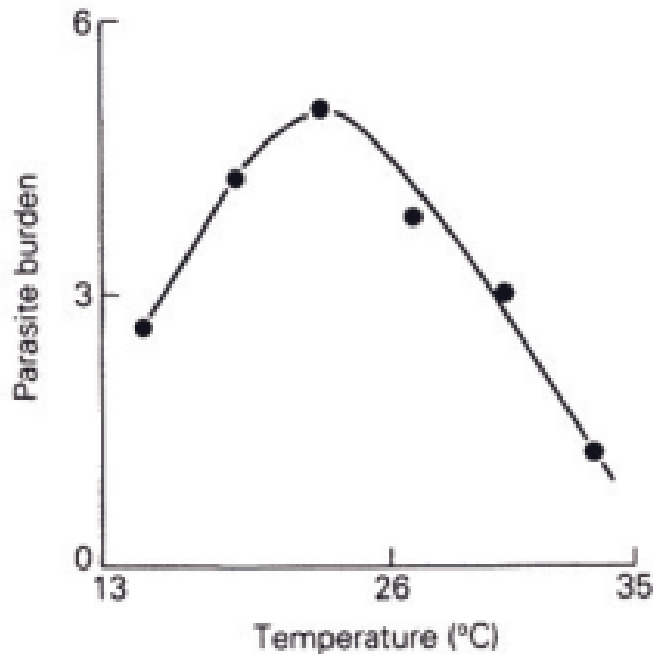


B) Infektivita miracidí *Schistosoma mansoni* vůči *Biophalaria*



C) Prepatentní perioda před vypluváním cercárií *S. mansoni* z plže *Biophalaria*

Působení klimatických faktorů



Vliv teploty vzduchu na míru získávání
Larev nematoda *Dirofilaria immitis* komáry
Aedes trivittatus u napadených psů

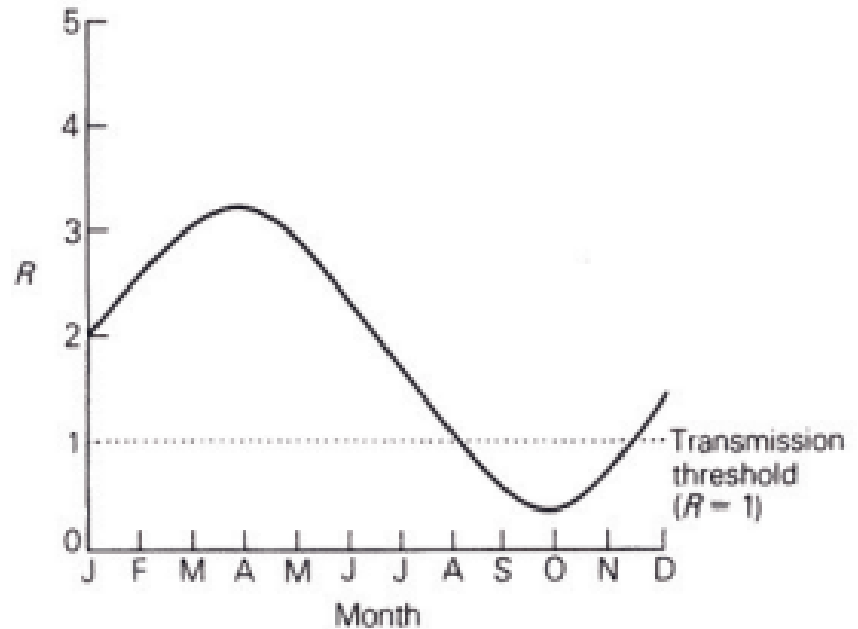
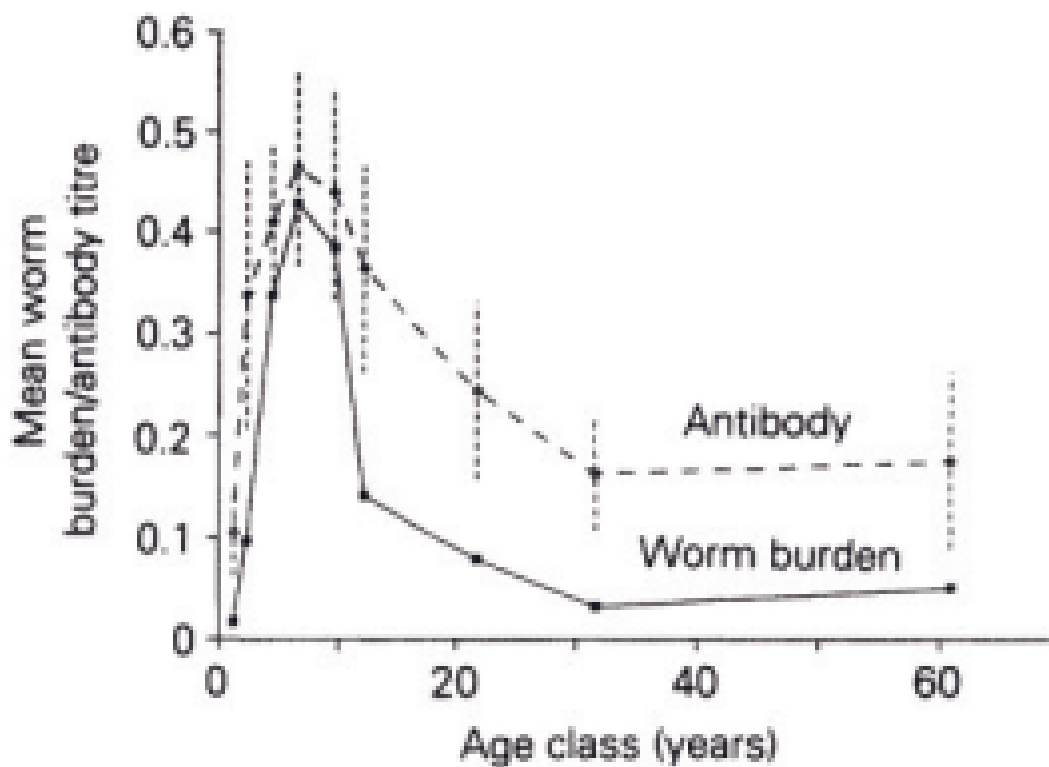


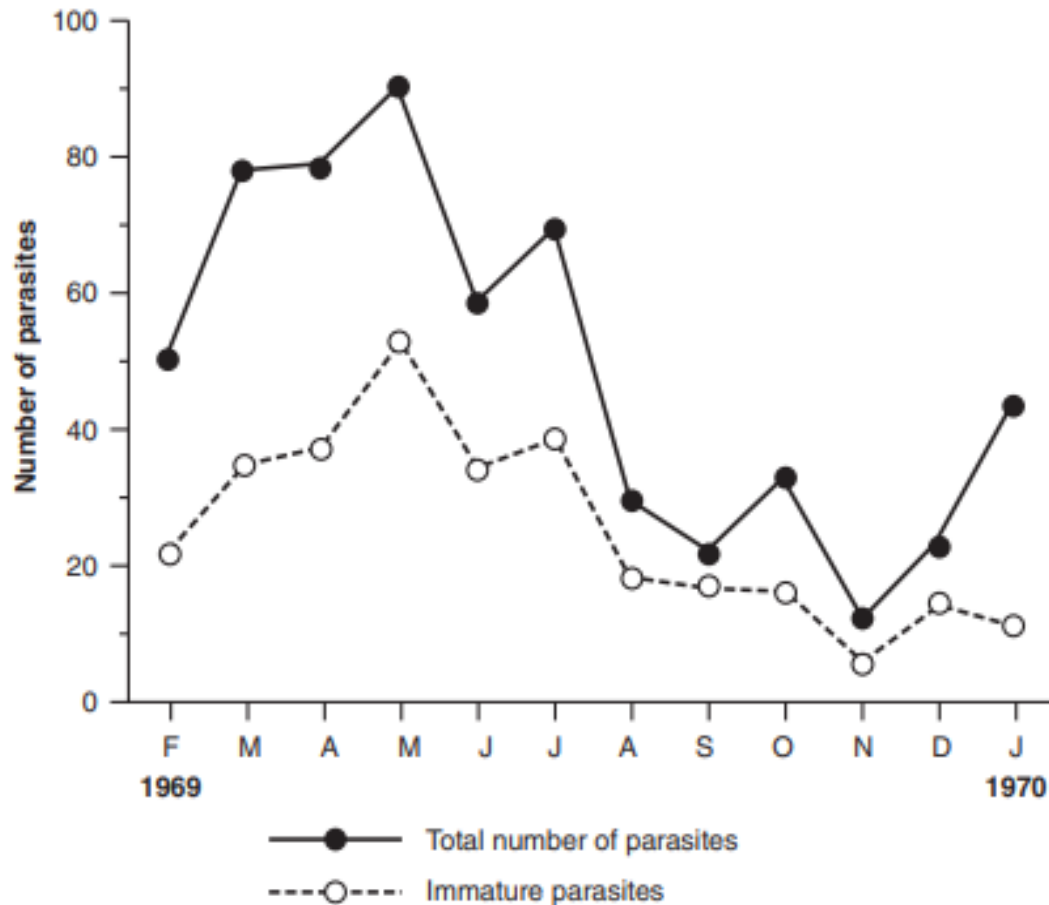
Diagram ukazující sezónní změny hodnoty R,
kde hodnota tohoto parametru klesá určitou
dobu roku pod jedna

Působení klimatických faktorů

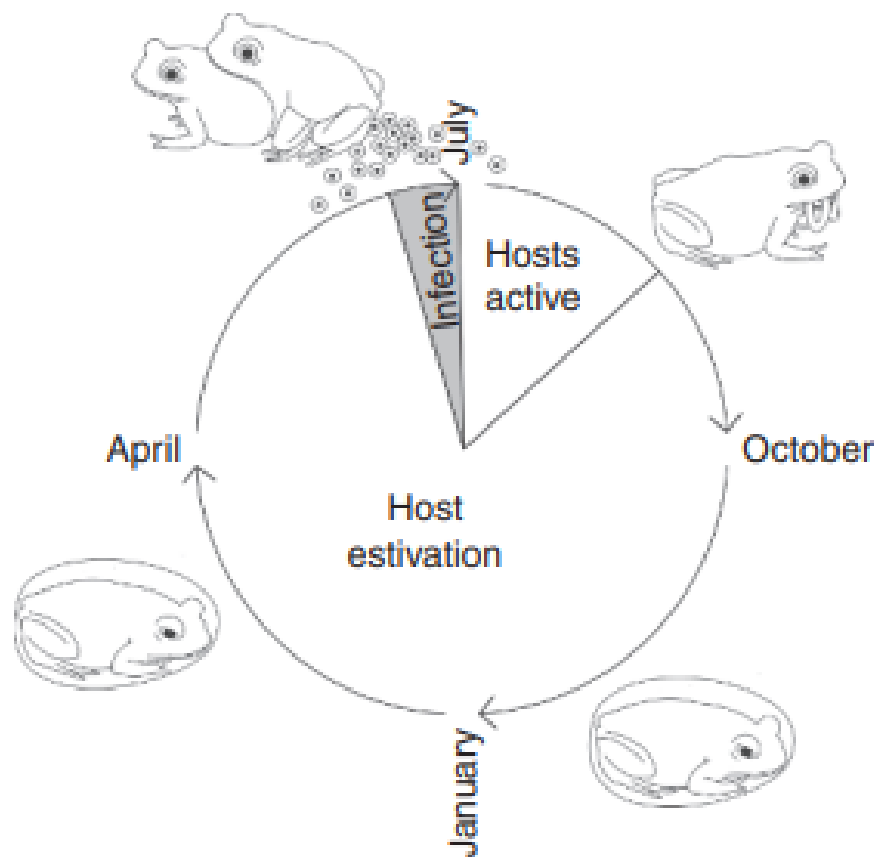


Závislost na věku *Trichuris trichiura* intenzity infekce a *T. trichiura* IgA protilátek. Hladina protilátek stoupá, když roste intenzita infekce a klesá, když se tato snižuje.

Sezónní dynamika populace tasemnice *Caryophyllaeus laticeps* z *Abramis brama*



Cyklus roční aktivity žáby *Scaphiopus couchii* umožňující šíření parazita *Pseudodiplorchis* *americanus* v Arizoně



Hostitelská specifita

- Z hlediska počtu druhů, které mohou danému parazitovi sloužit jako hostitelé v určitém stadiu vývoje, rozlišujeme **parazity se širokou a úzkou hostitelskou specifitou: euryekní a stenoekní - specialisté a generalisté**
- **Většina parazitů je poměrně hostitelsky specifická.**
 - Aby parazit mohl nakazit svého hostitele, musí se s ním nejprve setkat, což je ovlivněno ekologií a etologií hostitele.
 - Pro úspěšnou infekci pak musí být parazit schopen hostitele nakazit, přežít v něm a eventuálně se namnožit (fyziologická závislost).
- **Úzká hostitelská specifita** představuje pro parazita:
 - **výhodu** - dokonalé přizpůsobení svému hostiteli
 - **riziko vyhynutí** - nízké početnosti hostitele by tedy měly vyvolávat vznik generalistů.

U početnějších taxonů se předpokládá nižší hostitelská specifita parazitů, která souvisí s větší podobností jednotlivých zástupců.

Nižší specifita se předpokládá také u parazitů s komplexními životními cykly.

Predikovatelnost životního prostředí parazita

- Životní prostředí volně žijících organismů se liší.
- Těla jedinců příslušného hostitelského druhu jsou téměř shodná.
- Volně žijící organismy se musí ve svém prostředí naučit orientovat pomocí širokého spektra podmíněných a nepodmíněných reflexů.
- Paraziti v těle hostitelského organismu velmi často vystačí s předem geneticky naprogramovanými sekvencemi fixních vzorců chování.
- Predikovatelnost vnitřního prostředí hostitelského organismu dovoluje parazitům podstatně redukovat svou nervovou soustavu.
- Predikovatelnost a současně i relativní heterogenita vnitřního prostředí hostitelského organismu zároveň umožňuje, že si jednotlivé druhy parazitů rozdělí dostupné niky a každý se specializuje na optimální využívání některé z nich.

Prostorová uzavřenost a omezenost životního prostředí parazita

- Volně žijící organismy obývají prostředí, kde se mohou chemické signály, například feromony, šířit do okolí. Přitom s rostoucí vzdáleností od svého zdroje a rostoucí dobou od vypuštění se molekuly nesoucí daný signál zředují – umožňuje komunikaci, signalizaci a detekci.
- Uvnitř těl hostitele tento typ komunikace není možný.
- Paraziti proto ke vzájemné komunikaci a orientaci v prostoru musí buďto spoléhat na fixní vzorce chování, které nevyžadují přijímání žádného podnětu z vnějšího prostředí, nebo jejich receptory musí přijímat signály po přímém kontaktu s příslušnými ligandy vyskytujícími se na buňkách hostitele či parazita.
- **Nemožnost komunikovat na delší vzdálenosti může být důležitou příčinou vysoké tkáňové a orgánové specifity mnohých parazitických druhů.**
- **Bez této vysoké tkáňové specifity by se v těle hostitelského organismu například nemohli najít pohlavní partneři patřící do stejného druhu.**

Hostitelé jako ostrovy

Epidemiologie – studium „chování“ nemoci populacích hostitelů

- Klíčový prvek – přenos.
- Modelová představa inspirovaná tzv. ostrovní geografii: hostitel je ostrov, kolonizovaný parazity
 - U rostlin snadno představitelné: čím vzdálenější jsou rostliny (jejich části, jejich stanoviště), tím obtížnější přenos. Proto většina rostlinných epidemií v monokulturách.
 - U živočichů trochu problém: pohybují se

Hostitelé jako biotopy

- Životní prostředí parazitických organismů se velmi zásadně liší od životního prostředí organismů volně žijících.
- Paraziti tráví významnou část svého životního cyklu
 - uvnitř těl jiných organismů,
 - na povrchu jejich těl nebo
 - v jejich těsné blízkosti.

Výhoda: tělo hostitele – „oáza v poušti“

Nevýhoda: hostitel je smrtelný

Důsledek: infrapopulace - populace parazitů vázaná na jednoho konkrétního jedince hostitelského druhu - zaniká

Nutnost přestěhovat se na jiného hostitele, nebo založit nové dceřiné populace, tj. infikovat nového hostitele.

Schopnost infikovat dostatečný počet nových jedinců hostitelského druhu je klíčovým parametrem biologické zdatnosti parazita.

Vzájemná prostorová izolovanost příslušníků hostitelského druhu

- S výjimkou některých koloniálních organismů bývají jedinci hostitelského druhu od sebe zpravidla odděleni vnějším prostředím, které paraziti překonávají jen s obtížemi.
- Jedním z důsledků této izolovanosti intrapopulací parazita je častý výskyt hermafroditismu u parazitických druhů.
- U gonochoristů může novou sexuálně se rozmnožující populaci založit pouze dvojice jedinců opačného pohlaví.
- V případě hermafroditů může novou intrapopulaci založit díky možnosti samooplození i jediný parazit a infekce libovolnou dvojicí parazitů může dokonce zajistit plnohodnotný outcrossing (oplození vajíček jednoho jedince spermiemi jiného jedince).
- U parazitů gonochoristů má prostorová izolovanost intrapopulací vliv na početní zastoupení samců a samic v právě narozeném potomstvu – posun ve prospěch samic.

Ekologie parazitických druhů

Schopnost infikovat dostatečný počet nových jedinců hostitelského druhu je klíčovým parametrem biologické zdatnosti parazita.

- Mikroevoluce parazita díky tomu ve většině případů vede k maximalizaci

základní růstové konstanty (Rychlosti) R_0

- u mikroparazitů odpovídá průměrnému počtu hostitelů, které nakazí jeden nakažený jedinec v populaci neimunizovaných a nenakažených jedinců,
- u makroparazitů odpovídá průměrnému počtu potomků jednoho parazita, kteří se dostanou v populaci neimunizovaných a nenakažených hostitelů do nového hostitele.

Rychlost, jakou se dokáže infrapopulace parazitů množit uvnitř nakaženého hostitele, nehraje z hlediska biologické zdatnosti parazita obvykle zásadnější roli.

Ekologie parazitických druhů

- Růst populace parazitického druhu je obvykle dlouhodobě limitován počtem vnímavých jedinců hostitelského druhu.
- Mnozí paraziti jsou i navzdory své často obrovské fekunditě z ekologického hlediska spíše **K-stratégy**, tj. nemaximalizují svou maximální rychlost množení ale efektivnost množení
- Maximalizace (či s ohledem na míru rizika superinfekce spíše optimalizace) tohoto parametru vede až k tomu, že se velký počet parazitických druhů uvnitř hostitele vůbec nezmnožuje a produkuje zde pouze propagule odcházející do vnějšího prostředí.

Riziko přílišné exploatace

- Paraziti si mohou velmi snadno ireverzibilně zničit své prostředí přílišnou exploatací.
- U volně žijících organismů většinou podobné poškození prostředí nebývá ireverzibilní.
- Zdroje ve volném prostředí jsou téměř vždy obnovitelné, takže jejich nadměrné čerpání sice mnohdy vede k poklesu velikosti příslušné populace, jen málokdy však k úplnému zániku zdroje a tedy i zániku na něj vázané populace.
- Pro infrapopulaci parazita je tudíž mimořádně důležité, aby svého hostitele nepoškozovala přespříliš.
- Není to triviální úkol!

Riziko přílišné exploatace

- Z hlediska celé infrapopulace:
výhodné, když se její členové množí natolik pomalu, že hostitel dokáže jejich vliv na své vitální funkce kompenzovat.
- Z hlediska jednoho člena infrapopulace:
výhodnější, když právě on se množí co nejrychleji.

Individuální selekce (maximalizuje fitness jedince) působí opačným směrem nežli selekce skupinová (maximalizující celkový počet propagulí, které daná infrapopulace po dobu svého trvání vyprodukuje)

V dlouhodobé evoluční perspektivě zvítězí ty parazitické druhy, které si vytvořily mechanismy omezující účinnost selekce individuální a posilující účinnost selekce skupinové.

Jedním z velmi efektivních a parazity velmi často užívaných mechanismů omezujících účinnost individuální selekce je asexuální množení.

Vliv parazita na fenotyp hostitele

- Pod vlivem parazitace může docházet k cíleným změnám hostitelského organismu, které se mohou projevit i navenek.
- Hálky, útvary vytvářené vlivem parazitických organismů rostlinami. Fytoparazit svou přítomností indukuje expresi hostitelových genů, které vytvoří **morfologickou strukturu** druhově specifickou pro určitého parazita a sloužící k jeho vývoji.
- Významným fyziologickým ovlivněním hostitele je **parazitární kastrace**. Díky ní parazit přeměruje část energie hostitele, kterou by jinak hostitel využil pro své množení, do růstu a obrany hostitelského organismu. Tím prodlouží přežívání svého hostitele a zvýší počet potomků, které za život hostitele sám vyprodukuje. Kastrování jedinci bývají větší než stejně staří jedinci ne parazitovaní, jak je to známo například u plžů nakažených motolicemi.
- U parazitů přenosných vertikálně může docházet ke **změně pohlaví hostitele**. U koryšů parazitovaných bakteriemi rodu *Wolbachia*, které se přenášejí po samičí linii, tj. prostřednictvím vajíček, může docházet ke změně pohlaví potomků ze samců na samice. Tím si parazit zvyšuje šanci na přenos do další generace. K feminizaci může dojít současně s kastrací, např. u koryše *Sacculina*. Parazitovaný samec kraba se začne chovat jako samice pečující o snůšku, jíž je ve skutečnosti parazit, který vyplňuje zadeček kraba a vyhřezává v podobě vakovitého útvaru na spodku těla, kde krab za normálních okolností nosí snůšku vajíček.

Vliv parazita na chování hostitele

- **Manipulační hypotéza** předpokládá, že parazit mění chování hostitele způsobem, který zvyšuje přenos parazita na hostitele dalšího.
- takovéto změny jsou nejčastěji popisovány u vícehostitelských parazitů přenášených predací
- samotné změny chování způsobené patogenním působením parazita, ale nezvyšující jeho přenos, nejsou považovány za manipulaci, i když v praxi bývá obtížné tyto jevy odlišit
- klasickým příkladem manipulativního působení parazita na hostitele je *Dicrocoelium dendriticum*.
 - u plžního mezihostitele způsobí tvorbu slizových koulí obsahujících cercárie, které chutnají mravencům
 - metacercárie vzniklé v mravenci pak mění jeho chování tak, aby byl snáze pozřen býložravcem - ráno a večer se mravenec zaklesne kusadly do stébla trávy, ale v noci a přes den, kdy mu hrozí vyschnutí na slunci, se vrací do mraveniště.

Vliv parazita na chování hostitele

- Hmyz – přenašeči: patogen ztěžuje parazitovanému vektoru sání krve, a vektor se pokouší sát vícekrát, často i na různých hostitelích.
- Obratlovci
 - např. u ryb parazitovaných motolicí *Diplostomum*: metacerkárie v oku ryby snižují vidění, a tak ryba hůře uniká predátorovi - definitivnímu hostiteli. zhoršený osvit sítnice též způsobí roztažení melanocytů v kůži ryby, a tak zvýší její nápadnost.
 - Savci – např. hlodavci parazitovaní vícehostitelskými kokcidiemi se stávají snadnější kořistí predátorů.
 - Toxoplasma – „myši chodí za kočkami, lidé skáčou pod auta“...

Vliv parazita na chování hostitele

Podobně mění chování svých mezihostitelů například vrtejší (Acanthocephala). Nakažený korýš blešivec (*Gammarus*) se přestane ukrývat před svými nepřáteli a začne se doslova vystavovat, takže se stává mnohem snadnější kořistí kachen, konečných hostitelů těchto červů.



Děkuji za pozornost