

Syllabus přednášky Evoluční a teoretická parazitologie (J. Flegr, 2/0 Zk)

0. Úvod, vymezení předmětu a náplně přednášky

Čím se vymezuje obor: předmět a metodika. Přednáška ETP: předmět: evoluce, ekologie, metoda: teoretická i experimentální. Důvod spojení do jedné přednášky - značný tematický překryv. Příklady: parazit reguluje velikost populace - model, změny virulence v závislosti na způsobu přenosu - model, změny virulence cizí x místní populace parazita - experiment, regulace populace parazitem - experiment, (nikoli mechanismus imunity metaanalýzou, genomika, fylogeneze atd.). Předpokládané tematické okruhy přednášky.

1. Metodika teoretické biologie a modelování v parazitologii

1.1. Metody teoretické biologie

Statistika a metaanalýza, srovnávací studie, evoluční kontrasty, modelování. Modelování v přírodních vědách, jeho cíle: vyvrátit hypotézu (model), predikovat nové jevy, generovat nové hypotézy, experiment in silico. Přínos (levnější, rychlejší, nejtvrší jazyk - nutí k přesnosti). Omezení modelování jakožto metody v přírodních vědách: fungující model nic nedokazuje, samoučelnost, snadná odtržitelnost od skutečnosti, matematici obvykle nebývají dobrými biology a naopak. Deterministické a stochastické modely, diferenciální a diferenční modely, analytické a numerické řešení soustav rovnic. Analytické či numerické vyšetřování chování modelu, Matematica, Maple, Excel, Pascal, Famulus. Programové prostředí pro modelování v biologii, Mathematica, Maple, Famulus, modelování pomocí tabulkových procesorů (Eulerova a Rungecucova metoda modelování diferenciálních rovnic), univerzální programovací jazyky, Pascal, Delphi, C++, Optima, speciální programovací jazyky, Prolog.

1.2. Modely v parazitologii

Šíření parazitární nákazy, základní dva typy modelů - dravec a kořist x modely šíření parazitů zahrnující imunitu. Základní reprodukční rychlost R_0 za normálních okolností (horizontální šíření, nejsou superinfekce) rozhoduje o výsledku mezikmenové kompetice, efektivní reprodukční rychlost R_E , práh přenosu, práh kritické hustoty. Hustotně závislá (Density-dependent) efektivita přenosu nákazy (náhodný kontakt mezi hostiteli či produkce infekčních stádií do prostředí) a frekvenčně závislá (frequency-dependent) efektivita přenosu nákazy (vektory či pohlavním kontaktem, pro stabilní koexistenci hostitele a parazita nutná externí regulace velikosti hostitelské populace) (rzi a sněti - gamety - cíleně na napadenou rostlinu - fd, x spory - na nenapadenou dd - stabilní koexistence v metapopulaci). U pohlavně přenosných parazitů určuje efektivitu přenosu průměrný počet pohlavních partnerů (134). Další modelované faktory - vliv migrace, vliv rezervoárových hostitelů, vliv výměny imunních hostitelů za naivní (zvířata v zemědělských chovech). Interakce dvou a více parazitických druhů (uvnitř hostitele x v populaci).

$$dX/dt = \mu(X + Y) - \beta XY - \mu X + \delta Y$$

$$dY/dt = \beta XY - \mu Y - \delta Y$$

X počet nenakažených

Y počet nakažených

β infekční konstanta (pravděpodobnost infekce při kontaktu nakaženého s nenakaženým)

δ rychlostní konstanta uzdravování

μ rychlostní konstanta přirozeného umírání

m průměrný počet pohlavních partnerů

σ^2 rozptyl v počtu pohlavních partnerů

podmínka persistence kontaktem přenosného parazita $\beta(X + Y)/(\mu + \delta)$
 podmínka persistence pohlavně přenosného parazita $\beta(m + \sigma^2/m)/(\mu + \delta)$
 Shlukovači ((bunchers)) a samotáři ((separators)), Alleeho efekt u samotářů (existuje limitní hustota, pod kterou populace začne vymírat. U shlukovačů spíše pouze endemie, u samotářů i epidemické cykly (3249).

2. Fenomen parasitismu

2.1. Formy symbiosy

Symbiosa (tj. parazitismus, mutualismus, komensalismus, kompetice, amensalismus, neutralismus)(De Bary 1879, v Evropě parazitismus někdy nepovažován za symbiosu). Vertikální přenos a vývoj symbiosy směrem k mutualismu (efekt kočky Šklíby - evoluční rozpuštění parazita v hostiteli). Mutualismus kontra vydírání hostitele: restriktázy, killery, mitochondrie, restričně modifikační systémy bakterií, horizontální přenos (codon usage) 3431, stabilisuje plasmid s RM v buňce (restriktáza přetrvá v buňce déle než methyláza) 2239, 3186, introny a editing.

2.2. Parasitismus

Definice parazita - organismus, který pravidelně stráví určitou fázi svého života asociován s jedním určitým jedincem hostitelského druhu, přičemž má z této asociace užitek a hostitelský organismus škodu. Zooparasiti a fytoparasiti, parasitoid - Koinobionts - dovolí další vývoj, musí se bránit proti imunitním mechanismům, užší specifita. Idiobionts - endo i ektoparasitoidi, znehybní či zabijí, hostitel musí být ukryt, menší specifita (6190), původně Gauld 1988, kastrátor, mikropredator, herbivor - podle některých hypotéz spíše mutualista (jedovaté látky v rostlině spíše regulují fertilitu specializovaných herbivorů, žádné neurotoxiny, žádné složité koktejly, (6446), nidicolní (krmivý) parazit, ektoparazit (epizoa), endoparazit (entozoa) (střevní, krevní, tkáňový, dutinový (ektopická lokalizace)), endocytoparazit, sociální parazitismus: a) hnízdní parazitismus ((inquilism)) - vnitrodruhový (nekrmiví 91% druhů, krmiví 0,1% druhů) x mezidruhový (nekrmiví 32,7%, krmiví 1,1% ptáčích druhů), b) dulosis (otrokářství). Vznik parazita z jeho hostitele (adelphoparasites, agastoparasites) ruduchy - 4876, a mravenci (otrokáři *Doronomyrmex* a *Harpagoxenus* a otrok *Leptothorax* - ověřeno molekulárně (2946)). Hyperparazitismus - dost časté - spolupráce s hostitelem prvního parasitoida - v systému rostlina-herbivor-parasitoid (predátor) funguje zcela určitě (5356, 6446). Mikroparazit a makroparazit, hostitel definitivní (pohlavně se zde rozmnožuje), mezihostitel, vektor (transportní hostitel), hlavní hostitel - notosit, pomocný hostitel - xenosit, příležitostný hostitel, paratenický hostitel, amfiparatenese, rezervoárový hostitel. Hostitelské nároky a specifita - euryxenní, a stenoxenní (monoxenní, polyxenní (heteroxenní, např. diheteroxenní)) x stenotrofní (monofágní) x eurytrofní. Obligátní, fakultativní (*Naegleria fowleri*) a náhodný parazit, permanentní x periodický x temporální (komár). Parazit z taxonomického hlediska - kukačka, transposom, ALU, CTVS ((canine-transmissible venereal sarcoma)) - pohlavně přenosný nádor u psů. Rostliny holoparasiti (*Rafflesia*) a hemiparasiti (kritičníkovití). Předmět parasitologie vymezen zvykově a částečně metodicky. Nekrotrofní a biotrofní parasiti.

2.3. Hostitelská specifita

Všenky z čeledi Philopteridae v Izraeli - 87% známo jen z jednoho druhu ptáka (6. největší čeleď parazitů v Anglii), blechy čeledi Hystrichopsyllidae - 37% monoxeních, 9% více než devět hostitelů, 2 druhy více než 20 hostitelů, mouchy čeledi Hippoboscidae (většinou na ptácích) - maximálně 17% (spíše jen 9%) monoxeních, 3 (tj. 7%) na více než 80 druzích. Rohdeho index hostitelské specifity $S = \text{Suma}(x_i/n_i \cdot h_i) / \text{Suma}(x_i/n_i)$ x_i - počet parazitů v i-tém

hostiteli, n_i -počet vyšetřovaných hostitelů i-tého druhu, h_i -pořadí hostitele co do abundance parazita. Longitudiální gradient specifity (monogenea ryb v tropech, lumci, jmelí menší specifita (snad díky většímu druhovému bohatství a menší abundanci jednotlivých druhů v tropech), opak u digeneí ryb (pozor! v 6673 citovaná stejná práce ovšem uveden opak - snad chyba). V některých případech eurytrofni parazit je stenotrofni na úrovni lokálních populací.

2.4. Vznik parazitismu a jeho rozšíření v přírodě

Počty parazitických druhů 4124, možná většina druhů jsou paraziti, (20% hmyzu jsou parasitoidi 68, 50% herbivoři), počet jedinců a počet parazitických taxonů. Preadaptace k parazitismu (Baldwinův efekt), odolnost vůči pozření, oportunističtí paraziti (krab, plž), foréze (suchozemští x vodní nematodi i vodní parazitističtí nematodi mají terestrické předky, roztoči), opakovaný vznik parazitismu u metazoi - 50x, ireverzibilita (Diplomonady, Trichomonády).

3. Obecné zákonitosti evoluce parazitů a úloha parazitismu v biologické evoluci

3.1. Současné teorie evoluce

Neodarvinismus, skupinový výběr, mezialelická selekce (teorie sobeckého genu) a teorie zamrzlé plasticity.

3.2. Koevoluce

Koevoluční procesy, jejich zákonitosti a zvláštnosti ve srovnání s ostatními evolučními procesy (snižování dědivosti), závody ve zbrojení a princip Červené královny. Vliv koevolučních procesů na charakter biologické evoluce (kvantitativní - za většinu selekčních tlaků jsou patrně odpovědné biotické faktory, kvalitativní - za zásadní inovace v historii života na Zemi může symbiosa. Pozitivně selektované geny -přísné kritérium (převaha nesynonymních substitucí v celém genu) splňuje jen 0,5 % genů, 9/17 skupin takových genů jsou povrchové antigeny parazitů, dále geny imunitního systému 3459 (v jiných studiích například čichové receptory, receptory na gametách).

3.3. Úloha parazitismu v biologické evoluci

3.3.1. Hypercykly a vznik buňky

M. Eigen a pojem hypercyklu, prvky hypercyklu vzájemně provázány funkčně, nikoli prostorově, původně předpokládána možnost kompetice prostorově nevymezených hypercyklů, parazitické hypercykly a z jejich existence vyplývající nutnost prostorového oddělení - vznik protobuněk. (obrázek).

3.3.2. Vznik sexuality

Hypotéza o symbiotickém původu sexu - jako první patrně Hickey 1982. Konjugativní plasmidy a konjugativní transposomy u bakterií. Nejen konjugace (dočasné spojení buněk), ale i párování homologických chromosomů (umožňující kopírování transposomů) (viz homing intronů u kvasinek -vlezou na správné místo alely bez intronu). Přehled Bell 1993. Mating type geny jsou idiomorfni - alely ve stejném lokusu jsou nehomologické, to samé pro příslušné geny u různých druhů (příbuznost m.t. genů nekoreluje s příbuzností příslušných taxonů). Proč je výhodné, aby seděly ve stejném lokusu - jinak si vzájemně vadí - imunizují buňku proti fúzi s buňkou nesoucí stejný element - nevýhoda když kodominance. Po infekci celé populace se přestane m.t. alela fenotypově projevovat a degeneruje mutacemi, podmínky pro šíření nové alely. U některých hub jsou mating geny dokonce v rámci genomu mobilní. Crossing over - mechanismus umožňující příslušnému genu vymanit se z dosahu špatných sousedů. Indukce sexuality zhoršením životních podmínek - úprk z nekvalitního genomu (možná dokonce před mutacemi, které transposom sám způsobil). Domestikace parazitů

šířených vertikálním přenosem. U hlenky *Physarum polycephalum* v mitochondrii plasmid, který indukuje fúzi mitochondrií a svůj přenos. Přenos transposomů mezi druhy - několik nepříbuzných drosofil nese P element (transposom)- patrně přenos prostřednictvím roztoče *Proctolaelaps*.

3.3.3. Udržování sexuality v přírodě

Udržování sexuality navzdory dvojnásobné ceně sexu, selekční tlak parazitů, ubývání partenogenetických linií plžů v přítomnosti motolic 2708), výhoda sexuality u *Anthoxanthum* za přítomnosti virů (10 % rostlin v přírodě infikováno, asexuální častěji, pokles fertility) 2151, MHC polymorfismus u slepce *Spalax* za přítomnosti roztočů 261, parazitovanost asexuálních a sexuálních linií ryb, mraveniště s mnoha královnami. Korelace mezi rekombinačním indexem ($2 \times \text{haploidní počet chromosomů} + (\text{počet chiasmat} - 1)$ na všech chromosomech) koreluje s délkou života savce, nikoli s počtem potomků, podporuje Červenou královnu, nikoli Loterii. Korelace počtu chiasmat s počtem B-chromosomů u některých rostlin.

3.3.4. Vznik druhovosti

Vznik druhovosti není terminologická záležitost související pouze s definicí biologického druhu, jiné evoluční chování organismů před vznikem sexuality - možnost (nutnost) specializace. Rozdíly mezi fanerozoikem a proterozoikem - druhy dlouhodobě existující, malý pokrok.

3.3.5. Vznik nových genů a nové organizace genomu

Transposomy (a retrotransposomy, LINE, mobilními introny, retroviry) podmíněné mutace (79% mutací v 10 lokusech u drosofily inserce mobilních elementů) a jejich zvláštní význam pro vznik evolučních novinek - přednostně si sedají do regulačních oblastí. Vznik dokonalejší regulace - buněčná diferenciace. Vznik nového genu (nové funkce bez zániku funkce staré) horizontálním přenosem. Sobecká DNA a struktura genomu u pohlavně se rozmnožujících organismů (umožněno až sexualitou, před tím se museli paraziti (např. viry) šířit horizontálně prostředím. Absence sobecké DNA u organismů bez sexu či u organel (výjimka - plastidy řas a hub - ovšem tam je biparentální dědičnost plastidů, jinak pouze mobilní introny - ovšem u těch výhradně vertikální přenos nevádí - před translací se vystřihnou). Mobilní elementy jsou mobilní pouze (především) v germinální linii (či v mikronukleu), v somatické tkáni (makronukleu) by pouze škodily a nijak si tím nepomohly. U jednobuněčných často aktivní pouze v sexuální fázi životního cyklu (Ty3 retrotransposom kvasinek v haploidní buňce aktivován feromonem opačného mating typu, je reprimován v diploidních (asexuálních) buňkách."Domestikace" mobilních elementů. Telomery (repetitivní elementy, kodují si svou reverzní transkriptázu), u nálevníka *Oxytrichia* jsou telomery tvořeny terminální repeticí transposomu (který je stále mobilní). Telomera pravého ramínka chromosomu 3 *D. melanogaster* je tvořena tandemovou repeticí dvou LINE.

3.3.6. Vznik eukaryotické buňky

Lyn Margulis(ová)- Serial Endosymbiotic Theory 1981 - mitochondrie alfa proteobacterium, Spirochety a bičíky, Úloha mutualismu při vzniku eukaryotické buňky. Endosymbiotická teorie vzniku organel a teorie retikulární fylogeneze jednobuněčných organismů, R.S. Gupta 7/24 genů svědčí pro větvení: gram pozitivní a archebakterie x gram negativní a eukaryota, na podkladě signature sequences předpokládá, že nejdříve větvení low GC gram pozitivní x high GC gram pozitivní, z high GC vznikly gram minus (didermata), archebakteria polyfyletická skupina uvnitř gram plus - (monodermata), chimerický původ eukaryotického jádra dosvědčují i výsledky analýzy celých genomů. M. Muller a jeho hypotéza vzniku eukaryotické buňky fúzí H_2 závislé, anaerobní autotrofní archebakterie s anaerobní heterotrofní H_2

produkující eubakterie. Mullerova otázka: co z toho má hostitel - ATP? Špatná otázka - nejspíše nejdříve parasitismus.

3.3.7. Hybridogeneze

Vznik nových organismů evoluční fúzí dvou a více původně samostatných organismů. Termiti a přežvýkavci. Bakteriocyty a mycetocyty. (*Sitophilus* bez bakterií nemůže létat (5920)). Holobiont. Vznik suchozemských rostlin. (Lišejníky 5x nezávisle uvnitř Ascomycetes a Basidiomycetes, celkově asi 100x získání a ztráty symbionta u houby). Endomykorhiza a jevy podobné - všechny rostlinné druhy, často mutualismus 5446, 2/3 druhů v symbiose s jedním či několika ze 150 druhů zygomycet z řádu Glomales (vznik před 353-462 mil. lety - patrně spolu s terestrickými rostlinami) - fosfor, ectomycorhiza - dusík. Vznik rostlin původně Atsatt P.R. 1988, dále Jorgensen R. 1993 (1142) - flavony ochrana před UV a atraktant pro houby - z toho se vyvinula jejich pozorovaná nezbytnost pro vrcholový růst, invazivní intracellulární růst (pylové láčky, haustoria, sklerenchymatické buňky), b) schopnost absorbní výživy, hostitel zelená řasa ze skupiny Charofyta bez vrcholového růstu. Fíkové vosičky Agaonidae - investice fíků do rozmnožování prostřednictvím pylu. Investice do nektaru u *Asclepias syriaca* 37% asimilátů.

3.3.8. Ztráta osrstění u člověka

Na savanách teploty v noci pod 11 ° C, (jiné hypotézy: pohlavní výběr, vodní život, ochlazování, neotenie), Belt 19. století - paraziti klíšťata, nevysvětloval proč jen u člověka x šimpanz, Rantala 1999 - jedině člověk má stále tábořiště výhodné pro řadu parazitů, člověk jako jediný z 193 druhů opic má blechy. Úloha parazitů (epidemií) v historii lidstva.

4. Vliv parazitů na ekologii populací a společenstev

4.1. Regulace velikosti hostitelské populace parazitem

Dopad parazitů na ekologické procesy (člověk se zatím vymanil z dosahu pouze černých neštovic a snad obrny x všem predátorům a kompetitorům), úloha klíčových druhů. Regulace růstu populace (6115), nejúčinnější regulace u parazitů s nízkou virulencí a agregovaností. Využití parasitoidů v biologické kontrole herbivorů - výhoda proti herbicidům - většinou nevzniká resistance - důvod: A) plastičtější útok, navíc B) koevoluce. Cykly (experimentální odstranění parazita zruší cyklus bělokur skotský *Lagopus lagopus scoticus* a hlístice *Trichostrongylus tenuis* 5580, 5697), cykly u hlodavců - složitější - mění se genetická skladba populace, vliv na migraci, odstranění cyklu oplocením pozemku (*Microtus pennsylvanicus*) (6519). Parametry životního cyklu parazita a jeho účinnost na regulaci populace hostitele (6231).

4.2. Parazitem zprostředkované interakce mezi hostitelskými druhy

Model turbidostatické a chemostatické regulace a jeho důsledky (koexistence druhů a lokální biodiverzita). Parazitem zprostředkovaná kompetice, koexistence motýlů *Plodia interpunctella* a *Ephestia kuehniella* i každého zvlášť s lumkem *Venturia canescens*, když 3 dohromady - jeden z motýlů vymře. *Tribonium confusum* vytlačí *T. castaneum*, když přítomna *Adelina tribolii* (sporoza), dopadne to opačně. Někdy i nepřímý vliv resistantního hostitele - zajíc nakrmí klíšťata, ta se rozmnoží a přenesou vir na bělokura. Obecně zůstane ten hostitel, který má maximální "threshold density" (prahová hustota), naopak z parazitů ten, který má nejmenší T.D., výsledek invaze parazita často závisí na poměru resistantních a sensitivních hostitelů v populaci (ve společenstvu na dané lokalitě). U australských eukalyptů naopak přítomnost parazitů patrně umožňuje omezit mezidruhovou konkurenci a tedy udržet vysokou biodiverzitu společenstev. Změnou fenotypu parazitovaných jedinců vytváří parazit nové zdroje pro jiné druhy - *Sacculina*, krab (který se nesvléká) a epibionti, motolice

Curtutera australis, mlži a epibionti na nezahrabaných mlžích - vliv na epibionty větší než na mlže - ušřičník by sežral i zahrabané mlže (6888).

4.3. Úloha parazitů v biogeografii druhů

Vliv parazita na vymezování areálu rozšíření jednotlivých druhů. Epidemie Rinderpest (virus) v 19. století v Africe zdecimovala populace mnoha druhů kopytníků - některé se zatím neobnovily. V důsledku vymizela i tsetse z velkých oblastí jižně od Zambesi a Sudanu - tedy i trypanosomy. *Trypanosoma brucei* a *T. congolensis* - nagana. Jelenovití v Severní Americe napadání a likvidování helmintem *Parelaphostrogylus tenuis* - přirozenému hostiteli *Odocoileus virginianus* příliš neškodí - naopak svou přítomností mu umožňuje vytlačit ostatní jelenovité konkurenty z míst, kde žije - není možné ani zpětné vysazení jelenovitých do míst, kde se rozšířil. Vytlačení krysy potkanem - patrně parazit. Ekologická plasticita většiny druhů x omezenost areálů výskytu jednotlivých druhů. Platí i v mikroměřítku (heterogenita prostředí uvnitř areálu výskytu (*Anthoxanthum odoratum* a *A. alpinum*). Srovnatelné velikosti populací stejného druhu v různě úživných lokalitách (pouště), nezávislost přežití druhu na viabilitě jednotlivců. Vzrůst biodiversity (místo abundance populací) v tropech, Janzen-Connell hypotéza 1970 - likvidace mladých stromů pod rodičovskými stromy - řídké populace, severoamerická *Prunus serotina* a houba rodu *Pythium*).

4.4. Úloha parazitismu při speciaci

Parasité (symbionti) a vznik mezidruhových bariér, *Wolbachia* (alfa - proteobakterie) a speciace u hmyzu - prokázáno u 15% druhů hmyzu, roztoči, nematodi (filarie - mutualisti - filariosu lze léčit tetracyklinem), cytoplasmická inkompatibilita - postzygotická speciace patrně zahrnující genový imprinting- nakažení samci x nenakažené samice jednosměrná bariéra (*Nasonia* a *Drosophila* lze odstranit bariéru antibiotiky), když dva kmeny *W.* - dvousměrná bariéra, třetí mechanismus - partenogenisace (*Encarsia formosa*, celkem asi 20 druhů hymenopter), častěji nakažení parasitoidi (snadný horizontální přenos z hostitele - možná důvod častější speciace parasitoidů (6445), sympatrická speciace probíhající pod tlakem parazita).

4.5. Parazitismus a zánik druhu

Snad v současnosti druhá nejdůležitější příčina (po zničení biotopu) (6751). Virová teorie průběžných extinkcí, virové částice: 10^6 - $10^9/\text{mm}^3$ mořské vody, planktonní foraminifera - druh: 7 mil. let x bentické 20 mil. let. Druhový výběr a jeho důsledky - v paleontologickém záznamu není zřejmý tah ke zdokonalování. Parazitismus a globální biodiverzita - nejvíce postihovány nejhojnější druhy - penalizace úspěšných (6692).

5. Rychlost evoluce parazitického druhu

5.1. Faktory určující výsledek evolučního zápasu mezi parazitem a jeho hostitelem

5.1.1. Rychlost množení

Necator (měchovec) 15000 vajíček za den, některá digenea 24 000, *Ascaris* 200 000, *T. saginata* 720 000. Větší význam má reprodukční cena (zahrnuje budoucí reprodukci a pravděpodobnost přežití mláďat). Cena reprodukce, často ji platí primárně hostitel. Vztah rychlosti množení a r-K strategie z hlediska efektivnosti selekce. *Fasciola hepatica* za sezonu 100 000 vajíček - pouze 17 se vylíhne. Způsob vyhledávání hostitele, když pasivní a náhoda spíše r strategie, když aktivně K strategie. Viry v stabilních rostlinných společenstvech K strat., když disturbance spíše r strat.

5.1.2. Velikost populace a účinnost selekce

Nematod *Ostertagia ostertagi* u krav $N_e = 4-8$ milionů/populaci). Efektivní velikost populace

parasita (snížení v důsledku fluktuace populace v čase, fluktuace počtu potomků, v důsledku agregovanosti a fenotypové plasticity (nestejné velikosti), a tedy rozdílů ve fekunditě jednotlivých parazitů uvnitř hostitele (eusocialita helmintů), proti působí dlouhověkost dormantních stádií (*Ascaris lumbricoides* - až 10 let x *Enterobius* 1 týden) a migrace (zaleží nejen na mobilitě hostitele, ale i na velikosti infrahostitelské populace parazita *Ostartagia ostertagi* (10 - 100 tis/krávu) x *Ascaris suum* (mnohem méně/prase)), struktura populace (panmiktická, ostrovní model (Wright), gradientový model (stepping-stone)).

5.1.3. Velká predikovatelnost prostředí infrapopulace parazita

Když větší predikovatelnost - snazší selekce. Zároveň větší množství nik, a tedy větší možnosti specializace (brouk *Bembidion picipes* a houby rodu *Laboulbenia*). Deterministické chování parazita uvnitř hostitele (není jasné, proč infrapopulační niky tak úzké, těžko kompetitivní vyloučení, spíše zvyšuje lokální abundanci pohlavních partnerů, konkrétní mechanismy většinou neznámé, obecně zahrnují geneticky určené vzorce chování).

5.1.4. Princip Večeře nebo život

Pro parazita úspěšné osídlení hostitele otázka "života a smrti", pro hostitele často jen mírné snížení biologické zdatnosti.

5.1.5. Asymetrie ve frekvenci "střetů" parazita s hostitelem

Předci každého jedince parazitického druhu se ve všech předchozích generacích setkali s hostitelem, to samé ani zdaleka neplatí pro předky jedince hostitelského druhu - vždy parazitována pouze část jedinců v populaci.

5.1.6. Parasitismus na eusociálních hostitelích

Eusociální druhy mají ve srovnání s jinými druhy výrazně omezené schopnosti evolučních protitahů hostitele - nerozmnožující se dělnice, která se vlivem příslušné mutace dokáže ubránit parazitovi, bude mít stejnou biologickou zdatnost, jako kterákoli jiná dělnice ve hníždě. Velká frekvence parazitů u eusociálních (a přitom dobře vyzbrojených) blanokřídlých. Mravenci-motýli (3289).

5.2. Genetické důsledky charakteru mikroevoluce parazitů

Snížený genetický polymorfismus (0,23 polymorfních lokusů x 0,40), u parazitických helmintů i heterozygotnost nižší než u volně žijících bezobratlých (0,07 heterozygotních lokusů x 0,11 - vypočteno bez hmyzu, ten má 0,1). Možné mechanismy - menší drift x větší selekce, genetické svezení se (hitchhiking) - fixace (a tedy vymizení) genetického polymorfismu v lokusech přilehlých k selektovaným genům. Různá substituční rychlost u myši a její vši (u vši celkem 3 x větší rychlost, synonymní mutace 10x více, může souviset s rozdíly v generační době (1331,6858). Mezipopulační diversita často malá - patrně intenzivní genový tok (migrace), nematodi *Contracaecum osculatum* a *Pseudoterranova decipiens* (škrkavky tuleňů, mezihostitel ryba) 19 lokalit ve vzdálenosti až 5000 km - 94-98% genetické variability (alozymy) je vnitropopulační. Uvnitř hostitele si jsou paraziti ještě příbuznější v důsledku současné infekce příbuznými jedinci, studováno např u motolice *Fascioloides magna* u srnce.

5.3. Skupinová a kin selekce u parazitů a jejich důsledky

Dočasné lokální mikropopulace a možnost kompetice mezi těmito mikropopulacemi - předpoklad skupinové selekce. Kriterium evolučního úspěchu u parazita není rychlost množení (vlastnost jednoho parazita), ale R_0 (základní růstová rychlost) t.j. (emergentní) vlastnost populace. Vznik vlastností výhodných z hlediska populace a nevýhodných z hlediska jedince. Velká vzájemná příbuznost jedinců v infrapopulaci parazita - možnost kin selekce. Pseudoaltruismus u parazitů vzniklých nepohlavním množením. Altruismus parazitů (2094), cytoplasmatická inkompatibilita *Wolbachia*- nakažení samci s nenakaženými

samicemi neplodní - kin selection (4254) a u některých druhů (*Adalia bipunctata*) -nakažené samice rodí pouze samice. Závislost poměru produkce invazních stádií a reprodukce v hostiteli na příbuznosti parazitů uvnitř hostitele, souvislost s riskantností přenosu (když velká příbuznost - nákladnost nevádí), zpětná vazba z hlediska genů pro přenos - velká riskantnost - velká pravděpodobnost, že pouze 1 klon parazita nakazí hostitele - velká příbuznost.

5.4. Sexualita parazitů

Sexualita a definice definitivního hostitele. I v rámci hostitele (když nejsou časté superinfekce) je sexuální rozmnožování zpravidla omezeno na produkci invazivních stádií produkovaných do prostředí. Koncept ramet a genet. Možné vysvětlení časté asexuality - stabilní prostředí, netřeba generovat variabilitu. Jiné vysvětlení - obrana proti genetické variabilitě (a tedy možnosti mikroevoce) uvnitř infrapopulace. Klonalita parazitů (*T. cruzi*, *brucei*, *Leishmania*, *Giardia*, *Toxoplasma*), doklady i u některých sexuálních druhů *Plasmodium falciparum* především na Papua Nová Guinea outcrossing rate 0,1 x Tanzanie 0,67 (možnost automiktické či apomiktické partenogenese)). Genetická struktura populace parazita (3017). Serotypy - vznikají snad vlivem imunitní selekce - když imunodominantní antigeny konstitutivní - převládne pouze jeden serotyp s největší R_0 . Když jsou imunodominantní variabilní antigeny - mohou v populaci přetrvávat různé alely (cykly či chaos). Některé kombinace jsou odstraňovány selekcí - linkage disequilibrium i u sexuálních parazitů (možná selekce na asexualitu) (6452).

6. Ekologie parazitů a směry evoluce parazitického druhu

6.1. Vzácnost, dočasnost a přítom lokální dostatek zdrojů

Z hlediska parazita představují jedinci hostitelského druhu vzácné a přitom nesmírně bohaté ostrovy zdroje uprostřed nehostinného prostředí. Většina parazitů (jejich infekčních stádií) zahyne proto, že se nedostane do správného hostitele. Parasiti se vyskytují v hostiteli v podmínkách lokálního nadbytku zdroje, jejich stanoviště je však dočasné a neúměrným čerpáním si ho mohou dokonce snadno předčasně zničit (zabít si hostitele). Dobré předpoklady skupinové selekce (mezidemové kompetice) - A) vznikání a zanikání populací, B) zakládající populace malé, často jeden jedinec. Důsledky -altruismus, včetně vzniku mechanismů autostatické regulace velikosti populace. Populace parazitů jsou většinou v nerovnovážném stavu - vznikají či zanikají, a to nejen v měřítku infrapopulací ale, i lokálních populací. Nerovnováha se může přenést i na populaci hostitele - zanikání lokálních populací plžů *Heliosoma trivolvis* díky motolici *Echinoparyphium recurvatum*.

6.2. Regulace velikosti infrapopulace ze strany hostitele a směry selekce

Dva způsoby obrany hostitele proti parazitovi: A) limitace zdrojů -např. schování železa v těle 10^{-12} μ M, gramnegativní bakterie vyžadují 0,3-1,8 μ M, krmení imunocytů glutaminem (patogeny preferují spíše cukry (obr)) B) zabíjení a vyplavování. Tomu odpovídají dva typy exogenní regulace - rK regulace a v případě genetické variability dva směry selekce (účinnost využívání x rychlost využívání). Na úrovni metapopulace je všechno jinak, tam hraje hlavní roli kritéria evoluční úspěšnosti R_0 . (V případě, že v některém z hostitelů dochází často k superinfekcím - opačný selekční tlak na úrovni infrapopulací - nemůže dojít k optimalizaci R_0). Nerovnováha na úrovni společenstev - množství druhů na lokalitě není určováno mezidruhovou kompeticí.

6.3. Velká predikovatelnost a diversita podmínek prostředí infrapopulace parazita

Jedinci hostitelského druhu jsou si velmi podobní a přitom vnitřně velmi strukturovaní - z toho vyplývá velká diversita nik pro infrapopulaci parazita. Důsledky: A) Možnost úzké

specializace (obr.), obsazení (a poškození) pouze určitého orgánu. B) Chování parazita může být určeno geneticky - možnost omezení plasticity chování jedince a tedy redukce nervové soustavy.

6.4. Omezená mobilita ve vnějším prostředí a úloha vektora v životním cyklu parazita

Chování populace parazita v dlouhodobém měřítku a na úrovni metapopulace. Epidemický způsob přetrvávání některých nákaz - z hlediska parazita nutné kolonisovat nové naivní populace hostitelů. Přitom viskozita populace parazitů (genový tok (migrace)) má tendenci být větší než viskozita populace hostitele. Velká úloha vektorů v životním cyklu parazita. Klíště není z ekologického hlediska vektor (x komár), není to jen záležitost terminologická - charakter manipulace chováním vektora (vzrůst aktivity u myši nakažených *Babesia microti*), (6608)).

6.5. Omezená mobilita a problémy s hledáním pohlavního partnera

Řešení problému - různé formy nepohlavního rozmnožování (zároveň omezuje i z dlouhodobého hlediska nežádoucí vnitrohostitelskou selekci). Časté nepohlavní rozmnožování se dá vysvětlit i jinými mechanismy - kde je imbreeding, tam dává pohlavní i nepohlavní rozmnožování stejné výsledky, menší rozptyl ve zdatnosti jednotlivých potomků - jakmile jednou obsazen hostitel, je výhodné se co nejméně odchylovat od vlastností rodiče (od pravděpodobného optima), když predikovatelné prostředí - není třeba variabilita potomstva, když generační doba hostitele je mnohem delší než generační doba parazitů - není třeba generovat variabilitu pohlavním množením, u velikostně fluktuujících populací generování variability nevýhodné - většina variant hromadících se v době růstu populace je škodlivých. Parazité při generování genetické diversity spoléhají většinou na nové mutace (x rekombinace - u pohlavně se rozmnožujících organismů odhadováno, že 5000x více variability pochází z rekombinací). Prežití potomků závisí spíše na náhodě - je zbytečné generovat genetickou variabilitu - rychlost množení je důležitější.

6.5.1. Polyembryonie a partenogeneze

Velmi často nepohlavně se množící stádia. Nematod *Strongyloides stercoralis* v půdě se rozmnožuje amphimixis, v hostiteli partenogeneticky. Polyembryonie parazitů (cestoda, trematoda, hmyz), Hymenoptera (4 čeledě, vznikly nezávisle) a Strepsiptera.(řasníci) Braconidae - *Macrocentrus ancyliivorus* - pouze jedna z larev se dožije dospělosti (podobná redukce u některých druhů Platygasteridae), snad pojistka proti nehodě, snad obsazení a zabezpečení stanoviště proti vniknutí jiného parazita.

6.5.2. Hermafroditismus

U hermafroditů stačí ke kolonizaci jeden jedinec, k outcrossingu libovolní dva jedinci (u gonochoristů musí být různého pohlaví). U hermafroditů tedy dvakrát větší pravděpodobnost outcrossingu - roste s druhou mocninou počtu parazitů ($N \times N/2$). Nematod *Rhabdias bufonis*: volně žijící generace samci a samice, v plicích žab hermafroditi. Většina motolic i tasemnic hermafroditických. Frekvence outcrossingu druhově variabilní (u *Echinococcus granulosus* outcrossing rate 0-7,3%).

6.5.3. Místní kompetice o pohlavního partnera

V panmiktické populaci primární pohlavní index (poměr samců ku samicím) je roven jedné. Hamilton odvodil, že v podmínkách, kdy bude docházet přednostně k páření v rámci sourozenců je pro samici výhodné 1:1. (Obr.), posuny v pohlavním indexu fíkové vosičky - druhy s bezkřídlými samci převaha samic, *Nasonia* - kopulace uvnitř hostitele, dodatečné posuny pohlavního indexu u Hymenopter (Encyrtidae - tisíce mlád'at, *Copidosoma floridanum* v mûře *Trichoplusia ni* - 300-2800 mlád'at z 1 či 2 vajíček, různý pohlavní index - ze samic část larev se diferencuje předčasně a nedospívá, zato likviduje samčí larvy případně

larvy cizích druhů (sterilní kasta) 5726, 5049).

6.5.4. Možnost ovlivnění genetické variability potomstva prostřednictvím polyandrie

Polyandrie v závislosti na množství vajec parasitoida na hostitele -(a) model vlastního pokoje x (b) pojistka proti neplodným samcům, soliterní -méně častá polyandrie x stádní paraziti -častější, z toho vyplývá vysvětlení ad. (b) pravděpodobnější, (u hymenopter-soliterů to tolik nevadí, přítomnost samců i samic ve snůšce nepředstavuje zásadnější výhodu).

6.6. Shlukový výskyt parazitů (agregovanost) v rámci hostitelské populace

Rozdělení početností infrapopulací parazitů v rámci hostitelské populace většinou nemá poissonovo rozdělení (variance = průměr), většinou je jeho variance větší (Obr.), z 269 systémů parazit hostitel v databázi 268 agregovaných (6866). Existuje úzká korelace mezi variancí a průměrnou intenzitou infekce -svědčí pro existenci evoluční zábrany (6866). Nejčastěji se aproximuje pomocí negativně binomického rozdělení - koeficient k měřítkem agregovanosti (největší $k = 0$, pro $k=1$ geometrické, pro $k = 8$ přechází v poissonovské), nevýhoda tohoto měřítka - obtížně vypočitatelné a hlavně nelze porovnávat pro různé početné populace. Loydův index - (Obr.) průměrný počet spoluparasitů v hostiteli/průměrný počet parazitů na hostitele (důležité hlavně z hlediska parazita). Index diskrepance (Poulin) (Obr.) $D = 1 - 2 \times \sum (i: 1 \text{ až } N) \sum (j: 1 \text{ až } i) \text{ parazitů ve všech hostitelích srovnaných podle stoupající parazitovanosti} / (\text{maximum počtu parazitů v 1 hostiteli} \times \text{počet hostitelů} \times \text{počet hostitelů} + 1)$. Pozitivní korelace koeficientů agregovanosti s velikostí vzorku (silně parazitování jsou vzácní) - statistický artefakt (Obr.).

6.6.1. Příčiny agregovanosti

Reprodukce parazita v hostiteli, nejčastěji individuální rozdíly v citlivosti nebo exponovanosti hostitelů, nerovnoměrnost výskytu infekčních stádií v prostoru a v čase, produkce feromonů vábících další parazity (klíště *Amblyomma hebraeum*), proti působí densitně závislá mortalita parazitů a zvýšená úmrtnost silně parazitovaných hostitelů (někdy je výsledkem dokonce rovnoměrné rozdělení parazitů (copepod (klanonožec) *Leposiphilus labrei* v 1922 rybách z 1924 parazitovaných byl právě 1 parazit). Nižší agregovanost v mezihostitelích i v endoparasitech i v obratlovcích, kteří se nakažují pozřením infikovaného mezihostitele, než v těch, kteří se nakažují náhodným pozřením parazita, v koloniálních ptácích než v teritoriálních.

6.6.2. Biologické důsledky agregovanosti

1) fenotypová plasticita a heterogenita ve fekunditě (Obr.) (tasemnice *Triaenophorus crassus* - sourozenci (pohlavně dospělí) 5,7 - 124 mg, hlíst *Raphidascaris acus* (v rybě) 0,7-61 mg)- prohlubuje efekt driftu. 2) posuny pohlavního indexu (u monogamních agregovanost zvyšuje tendenci k převaze samců, u polygamních snižuje tendenci k převaze samic (jen modely)). 3) Agregovanost zvyšuje pravděpodobnost vymření parazita v populaci i v přírodě a snižuje vliv parazita na hostitelskou populaci (Obr.). 4) (v případě, že existuje sigmoidní závislost mezi intenzitou infekce a fitness parazita naopak agregovanost vliv na hostitelskou populaci zvyšuje (6868). V případě, že agregovanost uvnitř druhů je větší, než agregovanost příslušníků různých parazitických druhů (prokázáno u parazitů mořských ryb (6834)), snižuje mezidruhovou kompetici a zvyšuje možnost koexistence parazitických druhů.

6.6.3. Technické důsledky agregovanosti

Při porovnání populací parazitů nutnost využívání geometrického (nikoli aritmetického) průměru (odstraňuje závislost variance na průměru, aditivnost), přičíst jedna (a po odlogaritmování zase odečíst), používat spíše prevalenci než incidenci (6605).

6.7. Mezidruhové interakce parazitů

Strukturovanost společenstev parazitických druhů - předpokládá se, že zástupci jednotlivých

druhů nejsou v jednotlivých hostitelích vzájemně asociovaní náhodně, ale že vytvářejí strukturovaná společenstva (pravděpodobnosti výskytu jednotlivých druhů v hostitelském jedinci závisí na přítomnosti jiných parazitických druhů v tomto jedinci). V případě, že se jedná o hierarchickou strukturovanost, hovoříme o “nested pattern”. Nebylo prokázáno u parazitů mořských ryb ((6834)) ani jiných parazitů obratlovců, strukturovanost zatím prokázána pouze u motolic v plžích. Patrně malá mezidruhovú konkurence parazitů - nízká nasycenost hostitelské populace. Interference a vzájemná podpora parazitických druhů, hlavně motolice v plžích.

6.7.1. Bohatost parazitární fauny

Pozitivně koreluje s bohatostí fauny hostitelů na daném území, se stářím příslušné populace, s velikostí hostitele (pozor na experimentální artefakty - lépe prostudovány velké druhy), negativně se vzdáleností od původní lokality (nebo centra areálu výskytu) hostitele. U suchozemských savců s hustotou populace. Metazoární paraziti ryb hojnější v teplých oblastech.

7. Parasitosa jako nemoc, persistence v populaci, vývoj rezistence

7.1. Parasitosa jako nemoc

Oportunistická choroba, resistance, virulence (rychlost množení x stupeň poškozování), infekčnost, akutní, chronická a latentní nemoc. Epidemie (pandemie) a endemie (dětské nemoci, snad protilátky v mateřském mléce, něco možná genetika - selekce, neúčinnost selekce u starých jedinců - prohra v koevolučním zápase). Endemické spalničky potřebují populaci větší než 0,5 mil - viz graf. Riziko při vycestování a návratu do oblastí endemického výskytu choroby (malárie, AIDS). Vliv účinnosti přenosu na věkovou strukturu nakažených jedinců (posun vrcholu - (6609)). Endemie s cyklickým charakterem, synchronizace epidemií černého kašle (před zahájením vakcinace každé 2 - 2,5 let v různých městech nezávisle, po vakcinaci synchronně 3,5 let), u spalniček naopak vymizela synchronnost. Cykly exogenního původu - např. díky synchronizaci s populačními cykly hostitele (periodické cikády rodu *Magicicada* 13 nebo 17 let, vzácné - většinou perioda 2 let, dáno spíše ekologicky, možná mechanismus speciace (ve stejné lokalitě i několik kohort)). Přírodní ohniska, rezervoárová zvířata. Antroponosa (černé neštovice, dětská obrna), zoonosa, antropozoonosa (člověk náhodným článkem trichinelosa, leptospirosa, boreliosa) x euzoonosa (*Taenia solium* (tasemnice dlouhočlenná), *Taeniarhynchus saginatus* (tasemnice bezbranná)), parazoonosa (člověk jen výjimečně - ale někdy dáno ekologicky, nikoli resistencí - změna prostředí a malér - vynořující se nemoci (hantaviry, embola a spol.(obr)). Mizející nemoci (potivá nemoc - většinou smrtelná, 657 Anglie - hlavně bohatí, dalších 800 let nic, dále až 1485-1551). Vytěsnění jedné nemoci jinou - tuberkulóza a lepra (x vliv prostředí na příznaky choroby - mononukleosa).

7.2. Vliv epidemií na historii

Mykénské Řecko a blízký východ 2000 p.n.l. návrat k zemědělství, Velký mor athénský 430 p.n.l. 30% obyvatel, Řím, mor Orasiův 125 n.l. spalničky 1 mil Afričanů, 166-180 n.l. 4-7 mil. lidí (ze Sýrie)- mor Galénův (Antoniův) neštovice, křesťanství a epidemie v Kartagu 252 n.l., později obdobně islám a buddhismus, další vlny 250, 444 Anglie, 580 Francie, 452 Hunové se vrátili od bran Říma - uvnitř epidemie neštovic - osada s malárií a několika tisíci obyvatel, kolem r. 500 konec urbanizace propad k zemědělství - Středomoří, Blízký východ již stabilizován, Čína a Japonsko 200 p.n.l.-200 n.l. pokles obyvatel - místy 50%, 540 - Justiniánův mor - skutečný mor, z Egypta, do 590, dále 150 let jen místní epidemie, za 200 let pokles obyvatelstva Evropy o 50% - hlavně středomoří, Čína 610-800 počet obětí neznáme,

možná příčina rozšíření buddhismu. 800-1000 oteplení, málo nemocí, od 1250-1750 malá doba ledová, 1347 mor 42 milionů (25 v Evropě) 25-50% Evropanů, podobně islámské země, Indie, Čína, do 17. stol. si epidemie ve městě vyžádala obvykle 50% obětí, až 1450 Evropa vymírala, Amerika - Tenochtitlán (Mexiko City) 300 tis. obyvatel, Cortéz 300 vojáků a neštovice - za 3 měsíce 50% domorodců mrtvých a Aztéci poražení, Mayové a Pizarro - obdobné, 1529 spalničky vyhubily 2/3 Kubánců, 50 let po příchodu Cortéze do Mexika poklesla populace z 25-30 mil. na 3 mil. (jen neštovice 18 mil. smrtí). Celkově Amerika ze 100 mil. na 10 mil. Obdobný vývoj na Sibíři, v Tichomoří, v Austrálii. 1490 a dále - tyf -snad změna charakteru vojenských operací, 1812 Napoleon 0,5 mil vojáků, do Ruska došlo 130 tis, po Borodinu 90 tis, do Německa 30 tisíc, teprve ve 2. sv. zemřelo víc vojáků v boji než na tyfus). 1817 1. pandemie cholery, do roku 1900 pět dalších, 1830 Moskva 50% mortalita, 1849 cholera v Irsku do roku 1851 pokles obyvatelstva z 9 mil na 6,5 mil (50% hladomor). Chřipka mortalita 0,1% ale velká prevalence - 1889 250 tis mrtvých, Španělská chřipka 1918 20-40 mil mrtvých za 6 měsíců x 15 mil za 4 roky války).

7.3. Přizpůsobování hostitele parazitu

7.3.1. Vliv parazita na resistenci hostitele

Přizpůsobení hostitele parazitu na individuální x populační úrovni. Dědivost resistance - studie *Theileria parva* - *Rhipicephalus appendiculatus* (klíště) -dědivost 0,25, dědivost prokázána u vlaštovek - roztoč *Ornithonissus bursa* přenos mláďat a infekce roztoči (obr. 6760). Proč polymorfismus - cena resistance, vosička *Asobara tabida* parazitující v drosophile (v Anglii obvykle parazitováno 6-8%, někdy nad 50%, ve Švédsku někdy až 100% (6780)), obvykle 5% larev parasitoida encapsuluje - černá tečka na abdomenu mouchy - selekce - po 5-8 generacích 50% přežití, ale zároveň výrazně snížená konkurenceschopnost za podmínek limitace živinami. Fyziologické trade offs mezi imunitou a reprodukcí (větší intenzita infekce motolicemi u kojících ovcí *Ovis canadensis*, umělé zvětšení snůšky u lejska *Ficedula albicollis* a zhoršení imunity, u koňadry korelace s prevalencí parazitů (obr.) (u obou ptáků platí pouze pro samce)). Polymorfismus hostitelské populace. Kontraintuitivní výsledek modelování - když velký rozdíl v resistenci mezi resistantními a senzitivními (selekce na geny velkého efektu) je možná dlouhodobá koexistence obou forem i v případě, že cena resistance je velmi malá (díky poklesu frekvence parazita v populaci s přebytkem resistantních) 1361). Rozdíly mezi resistencí a tolerancí z hlediska populační biologie a mikroevoluce. Geny pro resistenci a pro toleranci (horší udržení polymorfismu, nárůst populace parazita - eliminace netolerujících hostitelů).

7.3.1.1. Rezistence mezidruhových hybridů

Frekvence parazitů v populacích v hybridní zóně (6479, 4436, 5673, 4435). Rezistence u hybridů (*M. musculus* a *M. domesticus*, v hybridní zóně více nematodů a tasemnic, neprojevovalo se u *Trypanosoma* (6125), obdobné výsledky herbivoři a hybridní rostliny (zde častá chyba - vegetativní množení a přenos parazitů) 6757). Hypotéza žumpy (na hybridy se stahují paraziti z obou hostitelských druhů - ty zdravější) a hypotéza zřídla (na hybridech se paraziti namnoží a napadají oba rodičovské druhy - ty nemocnější než za absence hybridů).

vlastnosti hybridů	rostlina-herbivor			rostlina-houba	živočich
	volná příroda	zahrady	laboratoř		
žádný rozdíl	17 (30,4%)	17 (34,7%)	3 (14,3%)	0 (0%)	0 (0%)
aditivita	8 (14,3%)	8 (16,3%)	12 (57,1%)	5 (17,9%)	3 (21,4%)
dominance sensitivity	7 (12,5%)	16 (32,7%)	4 (19,0%)	10 (35,7%)	0 (0%)

dominance resistance	7 (12,5%)	0 (0%)	0 (0%)	4 (14,3%)	2 (14,3%)
neúplná dominance	1 (1,8%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
superdominance sensitivní	11 (19,6%)	8 (16,3%)	2 (9,5%)	8 (28,6%)	7 (50%)
superdominance resistantní	5 (8,9%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (3,6%)	2 (14,3%)
celkem	56	49	21	28	14

7.3.2. Vliv parazita na parametry životního cyklu hostitele

Vliv na délku života (5532, 1754) - krátkověcí mají méně nakažených a proto větší populaci, v nestrukturované populaci však vyhrají dlouhověcí, v metapopulaci, v níž jednotlivé populace vznikají a zanikají, mohou zvítězit krátkověcí (6166)). Komár *Aedes aegypti* a mikrosporidie *Edhazardia aedis* - vývoj parazita delší než vývoj hostitele, vertikální přenos prostřednictvím dvojjaderných spor, když se komár vyvíjí pomalu, spory vyklíčí ještě v původní larvě, vytvoří horizontálně předávané jednojaderné spory a larvu zabijí - tlak na rychlý vývoj (z hlediska komára suboptimální - menší fertilita) (obr). Mikrosporidie je v některých systémech hodná v samici (kde se může předat vertikálně) a zlá v samci). Sněť *Microbotryum violaceum* způsobuje krátkou dobu kvetení samičích květů *Silene latifolia*. Polyandrie - negativní korelace mezi genetickým polymorfismem (polyandrií, či polygynií) a množstvím parazitů v hnízdě čmeláků 5571, *Crithidia bombi* snadněji nakazí příbuzné čmeláky 5982). Rozdíly v rychlosti disperse parazita a hostitele a asexualita (849) - bdelloidní rotifera, želvušky - odolná dormantní stádia - paraziti nevydrží tolik - není třeba sexualita. Limitovaná maximální hustota hostitelské populace a z ní vyplývající vliv parazita na zachování biodiversity.

7.4. Přizpůsobení parazita hostiteli

Hostitelská specifita a její vývoj - Eichler 2. Manterovo pravidlo: Čím delší asociace s hostitelským taxonem, tím větší specifita. Spíše jen teoretická konstrukce, empirická data to příliš nepotvrzují. V ekologickém měřítku (lokální adaptace) však ověřeno experimentálně - větší rychlost množení, ale větší hostitelská specifita. Když parazit infikuje nový druh hostitele, většinou pokles virulence - z přírody se dozvíme pouze o výjimkách. Lokální adaptovanost - fytofágové většinou adaptovaní (metaanalýza). Virus chřipky pěstovaný na imbredních kuřatech - vzestup virulence, vzestup virulence spalniček, když nákaza mezi sourozenci, *Plasmodium knowlesi* (opičí parazit) po 170 pasážích na člověku (léčba syfilis) začal způsobovat vážnou malárii, u mikrosporidie *Pleistophora intestinalis* negativně koreluje virulence pro *Daphnia magna* s geografickou vzdáleností lokality izolace parazita a hostitele (1330, přehled 5433). Adaptace na nového hostitele snižuje adaptovanost na hostitele původního - atenuace vakcín (žlutá zimnice a polio). Protitahy hostitele - posun k suboptimálnosti - někdy naopak větší lokální adaptace (resistance) hostitele *Silene latifolia* - sněť *Microbotryum violacea* (důvody speciální podmínky pro účinnější evoluci u hostitele (sexualita a polymorfismus, metapopulační struktura (rychlost šíření - naivní parazit, zkušená subpopulace hostitele))). Metodický problém - prostorový pattern nemusí odrážet charakter mikroevoluce - koevoluční cykly parazita a hostitele, posun fáze - v každé lokalitě může být ekosystém v jiné fázi, 13 z 16 populací rostliny *Chondrilla juncea* nejhojnější fenotyp napaden rzí *Puccinia chondrillina* (obr). Změny ve virulenci - samostatná přednáška. Resistance parazita proti chemoterapeutikům - cena resistance - kompetitivně často slabší - možnost využití v léčbě a epidemiologii (vytěsnění toxigeního kmene *Aspergillus flavus* netoxigením při zpracovávání bavlny). Geny velkého účinku, QTL, rotace koncentrace

pesticidu a zpomalení vývoje rezistence. Jiné typy přispůsobení- zvětšení všenek na hrdličkách s upilovanými konci zobáků 1299.

8. Vývoj virulence

8.1. Virulence a ekologie parazita

(Minimalisace x Optimalisace) x Druhový výběr. Klasický model - dochází k oslabování, ve skutečnosti dochází k optimalizaci (pro parazita), $R_0 = \beta(N)/(\mu + \alpha + v)$, β infekčnost, μ přirozená úmrtnost, α úmrtnost díky parazitům, v uzdravování. Většinou existuje pozitivní korelace mezi β a α , případně negativní mezi α a v . Druhový výběr - vymření parazitických druhů, které zlikvidovaly svého hostitele - není jasné jak často, každopádně epidemiologa spíše zajímá mikroevoluce virulence. Virulence nemusí vždy souviset s rychlostí množení, někdy může souviset dokonce negativně - náklady na manipulaci (odeznívání průjemových onemocnění - převládání méně virulentních klonů). Opak při AIDS.

8.2. Virulence jako vedlejší produkt x virulence jako účelová manipulace

Virulence jako vedlejší projev množení parazita (využívání jeho zdrojů) x cíl parazita (manipulace). Větší virulence u parazitů zvýhodněných (či alespoň neznevýhodněných) imobilitou nakažených (slabší obrana proti vektorům). Virulence (poškození hostitele) jako cíl (manipulace) - toxiny cholery *E. coli*, rotavirů - zásahy do autonomního nervového systému střeva (zbavení se konkurence autochtonní mikroflory komensálů a produkce velkého objemu infekční stolice. Mafia efekt - ničení hnízd, kde hostitel vyhodil vejce kukačky. Zvýšení produkce bakteriálních toxinů při nedostatku železa (*Corynebacterium diphtheriae* toxin představuje až 5% proteinů, bakterie využívá zdroje z umírajících buněk).

8.2.1. Mechanismy pathogenicity

Mechanismy šíření genů pro virulenci (6448). Charakteristický je výskyt ostrovů patogenity v genomu (pathogenicity islands (Pais)), až 200 kb, gram plus i minus, často jiný obsah GC párů, většinou ohraničené IS elementy, často asociované s tRNA lokusy, mnohé geny uvnitř Pais naznačují, že původně šlo o horizontálně se šířící elementy. U *Vibrio cholerae* Pai kódovaný pilus funguje jako receptor pro fága kodujícího cholera toxin. U *Staphylococcus aureus* Pai kóduje toxin toxického šoku, tento Pai může být vystřižen a přenesen do jiné buňky působením některých fágů. Geny s možností horizontálního přenosu mají tendenci podmiňovat "krátkozraké, oportunistické" strategie, často takové, které snižují v dlouhodobé perspektivě fitness svého hostitele (např snižují jeho R_0) - samy mohou infikovat jiný kmen.

8.3. Předmět optimalisace - R_0

Mezipopulační výběr a individuální (včetně kin selekce) výběr uvnitř metapopulace parazita. Nejdůležitějším parametrem je R_0 (jiná situace při superinfekci). Protichůdné evoluční tlaky v infrapopulaci a populaci (maximální růstová rychlost x maximální R_0) - v dlouhodobém měřítku vznikají adaptace omezující účinnost evoluce v infrapopulaci - například nemnožení či asexuální množení (v případě sexuálního množení jsou produkována infekční stadia odcházející z organismu hostitele do prostředí).

8.3.1. Způsob optimalisace úloha Trade-offs

Optimalisace má téměř vždy charakter trade offs mezi dobou infekčnosti a mírou infekčnosti. Autoregulace množení - poškození (úplné zničení) pouze jednoho "ucha" u měry populací roztočů *Dicrocheles phalaenodectes*, příbuzné druhy napadají obě uši, ale neničí je - mnohem menší populace (3557).

8.3.2. Ekologické faktory ovlivňující směr evoluce a pozitivní zpětná vazba

Interakce ekologických a evolučních procesů - snižování virulence - snižování velikosti populace vnímavých - další snižování virulence (1509), vývoj směrem k evolučně stabilní

strategii (nenulová virulence). Funguje i naopak, nebezpečí eskalace virulence po překročení prahové hustoty populace. Neuplatní se, když parazit nereguluje velikost populace hostitele, nebo když kompetice různě virulentních kmenů (ale někdy (když není spojena s rychlostí množení) virulence kmene nekoreluje (či koreluje negativně) s kompetenčním potenciálem kmene).

8.3.3. Vliv superinfekce a koinfekce na směr evoluce virulence

Superinfekce a koinfekce - často nabude na důležitosti infrapopulační růstová rychlost (mnohdy vyhraje kmen s nižší R_0). Superinfekce - přežije kmen s nejvyšší virulencí ještě kompatibilní s přežíváním populace parazita ($R_0 > 1$). Koinfekce (parasiti se uvnitř hostitele neovlivňují) - když virulence a infekčnost nesouvisí - všechny kmeny přetrvávají, když souvisí - optimální virulence, ale přetrvávají i některé kmeny s v. menší a vyšší (2943). Při superinfekcích narůstá pro parazita pozitivní význam pohlavního množení uvnitř hostitele (Model loterie) pro vítězství parazita ve vnitrohostitelské kompetici. Když virulence je vedlejším projevem množení - v důsledku existence superinfekcí narůstá, když projevem manipulace - zmenšuje se. Zvýšená genetická diversita parazita v populaci má často za důsledek nárůst virulence - problém nemocničních infekcí (v USA mezi 10 nejdůležitějšími příčinami smrti), *E. coli* nemocniční epidemie, sledováno od roku 1940, když trvá jen týden děti neumírají, když měsíce umře až desetina dětí. Salmonelosis získaná mimo nemocnice dnes téměř nikdy smrtelná, nemocniční infekce až 1:7 (1 : 3). *Staphylococcus aureus*, asi 40% prevalence, nevadí, v nemocnicích prevalence 70%, často pathogení, mnohdy smrtelné epidemie. *Klebsiella* - dvakrát smrtelnější, když v nemocnici.

8.3.3.1. Válka a virulence.

Převážení a koncentrace nemocných, 1. sv. válka, evakuační nemocnice Francie, 360 postelí pro pacienty s respiračními chorobami, za den tudy prošlo 824 osob, celkem nemocnicí za 3 měsíce 34000 osob. Chřipka 1918 3 měsíce před a 3 po konci války -10 x větší smrtelnost, za tři roky se vrátila k normálu (méně než 0,1%), celkem 20-40 mil. lidí. Americká občanská válka: první rok umírala 3% z nakažených na průjem, nakonec 20% (u malarie byla mortalita po celou dobu stejná). Obdobné ve válce o nezávislost, 10 - 20 x více zemřelo na parazity než v boji.

8.3.4. Mutabilita parazitů a virulence

Podobné účinky jako superinfekce má i mutabilita parazita - z epidemiologického hlediska možnost optimalizace R_0 (skupinovým výběrem) (3249), proti působí nárůst virulence - AIDS.

8.4. Vliv mechanismu přenosu na směr evoluce virulence (P.W. Ewald)

Vývoj virulence u parazitů s různým způsobem přenosu (2094, 2962, 6453, 4354, 1509, 3249). **Přímý kontakt** mezi jedinci v populaci (model kapénková nákaza) - malá virulence - čím méně poškozen hostitel, tím více kontaktů. Obzvláště silné u populací s velkou viskozitou (nákaza mezi příbuznými a sousedy). Opak - **Parasiti šíření vektory: 1. Hmyz** (obr) - porovnání virulence parasitů přenosných vektory a jinak, alternativní vysvětlení - hypotéza omezené adaptability (nemůže být hodný zároveň na vektora a hostitele - lze vyvrátit - čím je parazit častěji přenesen na člověka, tím je na něj "zlejší" (13 dvojic, platí pro 12 z nich, pouze jedna výjimka - *T. gambiensi* (která je relativně častější u člověka než u zvířat) je na člověka hodnější než *T. rhodensiensi*). **2. Voda** (Obr.) - navíc velké inokulum a tedy zvýšená pravděpodobnost superinfekce. Vodou přenosné nákazy - 4 - 20 mil. smrtí ročně (většinou průjmy u dětí). Čištění vody v USA v první čtvrtině 20. stol. - od r. 30 virulentní *Shigella dysenteriae* nahrazena *S. flexneri* a ta v 50. letech ještě benignější *S. sonnei* (v UK jak čističky, tak střídání *Shigella* o 30 let dříve, naopak v Polsku obě později). Obdobný

vývoj u *Salmonella typhi* a *Vibrio cholerae* (benignější kmen El tor). **Predací přenášení parazitů** - poškození hostitele zvyšuje pravděpodobnost podlehnutí predaci. **Mobilní paraziti** - na zdravotním stavu hostitele nezáleží, parazit se přemísť vlastní silou (proč jsou blanokřídlí parasitoidi parasitoidy). **Číhající paraziti** - přenášení kontaktem s rezistentními zárodky (sněť, neštovice 10 let, tuberkulóza a záškrt - měsíce) - mohou si počkat - vyhraje ten, který vyprodukuje nejvíce zárodků (přeměnění tkáně hostitele na zárodky) - to ovšem znamená zničení hostitele. **Sexuální přenos** a snižování virulence (3822, 733), tlak na manipulaci, R_0 závisí na počtu pohlavních partnerů, nikoli na velikosti populace. **Vertikální přenos** a snižování virulence (reprodukční úspěch parazita svázan s reprodukčním úspěchem hostitele) (3957) (neplatí vždy - pozor na meiotické a jiné tahy), pokusy - fág a *E. coli* (6556), microsporidie a komár. Vertikální přenos parazita a riziko jeho "evolučního rozpuštění" - princip kočky Šklíby, obligátní symbioza (5207).

8.5. Další faktory ovlivňující směr evoluce virulence

Větší virulence parazitů u krátkověkých hostitelů (virulentní paraziti hlodavců) a u hostitelů ve stádiu krátké life-expectancy (zvýšení α nehraje při vysokém μ tak podstatnou roli, (ještě potvrzeno neschopností starých jedinců evolučně odpovídat na protitahy parazita) (obr.) (3557). Opakovaný kontakt mezi hostiteli a snižování virulence (3208). Faktory zvyšující virulenci: přenos na dálku, expandující hostitelská populace. Model vlivu přenosu na dálku - kritická mez konektivity - jejím překročení zvýšení rychlosti nárůstu virulence (6200). Densita populace hostitele a virulence (4756). Podmínky prostředí - stálý výskyt komárů v tropech a vysoká virulence *P. falciparum* x *P. ovale*, *P. vivax* a *P. malariae* (nízká virémie, hypnozoity, dlouhá inkubační perioda u *P. vivax*). Životní cyklus hostitele a vliv na parazita (klíšťata x hmyz - virulence, vertikální přenos).

8.6. Praktické využití zákonitostí evoluce virulence v epidemiologii

Cílená selekce na nižší virulenci - používání vakcín proti epitopům na faktorech virulence (často vzniká samočinně - jsou imunodominantní (*Plasmodium falciparum* a variant surface antigen VSA), *Corynebacterium diphtheriae* vakcína proti toxinu - v USA vymizely kmeny s toxinem. Snižování účinnosti přenosu - sítě do oken, bezpečný sex. Při posuzování ekonomické návratnosti antiparasitální strategie nutno započítat i nepřímý efekt vyplývající ze selekce méně virulentních kmenů.

8.7. Alternativní pohled na podstatu virulence a tedy i na její evoluci

Alternativní hypotéza - pozitivní korelace mezi R_0 a virulencí, dva kmeny spalniček, pomalý virulentnější (který využívá více tkání hostitele a trápí ho déle). Epidemie v Americe v roce 1713, smrtící i kolonisty, po moři se přeplavil jen pomalejší kmen (4756). U giardií existují doklady - pomalejší kmeny způsobují chronické a tedy horší nemoci, všeobecně existuje pro korelaci virulence s rychlostí množení (3761). U parazitů škodících tímto mechanismem většina dříve uvedených zákonitostí platí opačně.

9. Kladogeneze v systémech parazit-hostitel

9.1. Korelace kladogeneze parazitů a jejich hostitelských taxonů

(4125, 1789)- Patrně jako první publikoval Kellogg 1896 tzv. Fahrenholzovo pravidlo (definoval jako 1. ze 3 parazitologických zákonů W. Eichler 1942): "Kladogeneze a anagenese parazitů je paralelní s kladogenesí a anagenesí jejich hostitelů. Fylogenetické vztahy mezi parazity proto mohou být využity k rekonstrukci fylogenetických vztahů mezi hostiteli." Původně naopak navrhováno (a vzhledem k neexistenci molekulární taxonomie potřeba) provádět rekonstrukci fylogeneze parazitů na základě fylogeneze hostitelů.

Kongruence fylogramů parazitů a jejich hostitelů - důsledek kospeciací - asociace díky společnému původu. Fíky a fíkové vosičky - stejná kladogeneze, to samé *Buchnera aphidicola* (symbiont) a mšice, i australské jmelí na borovicích (6673), pytlonoši (Geomyidae) a jejich vši (1683). Opak - *Wolbachia* (1082). Herbivoři - někdy spíše korelace fylogramu parazita s dendrogramem chemické podobnosti (než příbuznosti) hostitelských druhů - studováno na *Bursera* (myrha) a *Blepharida* (dřepčici - mandelinky) (4427). Proč výjimky (inkongruence) - a) absence speciace u parazita (Kellogg 1913 - prostředí nového hostitelského druhu jiné, prostředí parazita stejné), b) třídění (sorting) linií během speciace hostitele, zástupci některých linií mohli na některých druzích hostitelů vymizet, nebo jsme je jenom zatím nenašli nebo "Zmeškali loď" - parazit nebyl přítomen v subpopulaci, ze které vynikl nový druh. c) Hlavní příčina výjimek - přeskoky parazita na nepříbuzný druh. 2. Manterovo pravidlo: Čím delší je asociace určitých taxonů parazita a hostitele, tím větší je hostitelská specificita parazitů. - Zdá se být logické, ale empirická data ukazují, že spíše neplatí. Nebyla molekulární taxonomie ani kladistika - absolutní hostitelská specifita záležitost víry, většinou se neuznávala ani možnost přeskoků parazita na nového hostitele (termín přeskok na nového hostitele téměř opuštěn - v 60. letech pokus o zavedení termínu záchyt ((capture)) parazita). Důsledek - tendence popisovat nové druhy čistě na základě hostitelské specificity. I dnes problémy s prokazováním statistické významnosti kongruence - často i dosti nápadná kongruence může být dílem náhody, problém s ošetřením dvou zdrojů inkongruence (přeskoky, třídění linií). Brooksova parsimoniální analýza (BPA (6537 str. 50)) - patrně chybná - znaky nejsou nezávislé. Existují i jiné a patrně lepší přístupy - analýza komponent - Page, obr. (6858, 1683, 6863, 6885, 6867). Možnost artefaktů - vliv druhu hostitele na tělesnou parazita díky jeho plasticitě - falešná kongruence fylogenetických stromů - pozorováno u roztočů *Unionicolides Unionicolides lasellai* a *U. U. poundsi* parazitujících u sladkovodních mlžů (transplantace roztočů mění jejich morfologii), podobná plasticita pozorována u motolic, tasemnic, nematodů a prvoků, 13 z 15 příkladů na cospeciaci uváděných Brooksem přitom založeno na morfologických znacích (6870).

9.2. Původní představy o tzv. evoluční pasivitě parazitů

1. Manterovo pravidlo: "Parasiti se vyvíjejí pomaleji než jejich hostitelé". "Szidatiho pravidlo (2. Eichlerovo parazitologické pravidlo): taxony s primitivní tělní stavbou mají parazity s primitivní tělní stavbou" (Ortogenetický tah směrem ke zdokonalování hostitele sebou táhne i parazity). Eichlerovo pravidlo (3. Eichlerovo pravidlo): "Mezi skupinami stejné taxonomické úrovně druhově bohaté skupiny mají i druhově bohaté a diversifikované skupiny parazitů." Silná víra v konvergence v tělní stavbě - morfologie tak považována za nespolehlivou pro fylogenetické rekonstrukce. Spíše publikovány vývojové linie jednoduchých znaků než větvené stromy taxonů. Změnila až kladistika.

9.3. Biogeografie a evoluce parazitů

Již Darwin v roce 1844 se zajímal o srovnání amerických a evropských parazitů na stejných druzích hostitelů. Podobnost parazitické fauny často používána jako argument pro Wegenerovu hypotézu kontinentálního driftu (žábu a opalinky) (tehdy spíše záležitost ideologie - nebyla molekulární taxonomie a výjimky se zametaly pod koberec). Hostitelé jsou ostrovy, to samé platí pro populace hostitelů. Schopnost parazita udržet se v populaci hostitele závisí na R_0 , v malých a řídkých populacích snáze vyhynou, mnoho parazitů vázáno na opakované kolonizace lokálních populací v rámci metapopulace - pravděpodobnost kolonizace vázána na polohu populace hostitele vzhledem k centru areálu rozšíření. 3. Manterovo pravidlo: "Hostitelský druh nese nejvíce parazitů v oblasti, kde žije nejdéle. Jestliže dvě populace či dva blízce příbuzné druhy žijící alopatricky mají podobné spektrum

parasitů, potom jejich areály v minulosti souvisely.” Brooksovu parsimoniální analýzu lze využít i pro testování biogeografické historie taxonu.

9.4. Mechanismy speciace parazitů

Ze 66 specií u obratlovců 71% vikariantní alopatrická speciace, 15% peripatrická, 6% sympatrická. Původně kolonizace nového hostitelského druhu (ekologická segregace) považována za sympatrickou speciaci. Ve skutečnosti pravá sympatrická speciace u parazitů patrně vzácnější než u volně žijících druhů, jejich infrapopulace jsou totiž efemerní - malý prostor pro vývoj postzygotické izolace. Často dokonce adaptace na genetickou homogenizaci metapopulace - řada čeledí parazitických much se soustřeďuje k rozmnožování na vrcholech kopců (Agromyzidae, Anthomyiidae, Bombyliidae, Calliphoridae, Cuterebridae, Gasterophilidae, Oestridae, Phoridae, Sarcophagidae, Tachinidae). U blanokřídlých velmi vzácné - může být příčinou menší druhové bohatosti u dvoukřídlých. Výjimky - paraziti dlouhožijících hostitelů s přímým hostitelským cyklem - příležitost k imbreedingu, prokázáno u monogeneí u piraní a afrických střevlí, snad některá digenea u hadů, některé skupiny roupů (6796). Překážka specií prostřednictvím přeskoků na nový druh: specialista má malou šanci infikovat nového hostitele, zatímco generalista se na novém hostiteli příliš nezmění. Jak z toho - nový hostitel bude mít nejspíše jiný geografický areál výskytu - přerušení toku genů mezi populacemi parazita. To znamená: přeskok na nový druh je forma peripatrické speciace (a tato forma speciace je patrně mnohem častější než u volně žijících druhů (a můžeme je rozpoznat porovnáním kladogenese parazita a hostitele)). Asi 50% druhů sdílí evoluční historii se svými hostiteli - ostatní přeskoky. Není korelace mezi délkou koevoluce či způsobem speciace a mírou hostitelské specifity. Isolace v definitivních hostitelích motorem speciace, mezihostitelé v tomto směru nehrají roli. Preadaptace pro speciaci (roupy Oxyurida - infikují potravou - málo speciují x Ascarida a spol. - původně lezli kůží a dále mnoha tkáněmi - hodně mění hostitele i niku (2176)).

9.5. Topologie kladogramů parazitických taxonů

Jedno s Copeových evolučních pravidel - nespecializované druhy (taxony) přetrvávají déle než úzce specializované. Zároveň se předpokládá, že parazité jsou většinou úzce specializovaní - závěr - parazitické taxony by měly být neperspektivní slepé větve evoluce. Skutečnost: Paraziti nejsou žádné degenerované koncové větve, taxony parazitů jsou evolučně stejně staré jako taxony hostitelů. Genealogická struktura populace parazita, typ chřípka A - kmeny vždy pocházejí z radiace v jedné linii x chřípka typ C radiují současně různé linie (obr 6644). Důležité rozdíly z epidemiologického hlediska (tvar stromu odráží způsob koexistence populací hostitele a parazita - to má epidemiologický význam). Čeledi parazitů na rostlinách jsou v Anglii 8x a na živočiších 10x druhově bohatší než čeledi predátorů. Druhová bohatost parazitického a hostitelského taxonu koreluje, ovšem parazitováno je většinou jen určité procento druhů hostitelského taxonu - mnoho volných nik.. Na velkých hostitelích je více druhů parazitů. Na hostitelích s velkým areálem výskytu je hodně druhů (tabulka Price 109).

9.6. Hypotéza zmrzlé plasticity a evoluce parazitického druhu

Makroevoluce parazita - pomalejší než evoluce hostitele v podmínkách, kdy anageneze vázána na okamžiky specií a kdy speciace parazitů vzácnější než speciace hostitele - (tak by tomu mělo být podle hypotézy evoluční pasivity parazitů). Zároveň menší selekční tlaky prostředí v okamžicích specií - změna podmínek pro hostitelský druh většinou neznamena změnu podmínek pro parazita. Na druhou stranu - menší polymorfismus a větší stabilita a homogenita prostředí - účinnější evoluce mechanismem přírodního výběru. Navíc přebytek peripatrických specií nad vikariantními - méně polymorfismu - účinnější výběr. Role nepohlavního množení na účinnost evoluce.

10. Anagenetické procesy u parazitických druhů

10.1. Regresní evoluce u parazitů

Změny komplexity tělní stavby u parazitického druhu (2882). Nelze srovnávat krávu s její tasemnicí. Vznik evolučních novinek a “degenerace” nepoužívaných struktur a vzorců chování, sakulinizace a frekvence vzniku apomorfii. Ztráta senzorických orgánů - antropomorfní pohled - oči a uši nemají, ovšem elektronmikroskopicky nalezeno 8 typů smyslových orgánů na jedné parazitické ploštěnce. Nejsou doklady pro regresní evoluci - pro přednostní ztráty znaků (u ploštěnců v průměru 10,6% evolučních změn ztráta, signifikantně méně ztrát u tasemnic - 6%). Tasemnice *Bothriocephalus* má 2x více DNA než její obratlovčí hostitel (nevhodné měřítko - důležitá je genová komplexita).

10.2. Plasticita jednotlivých kategorií znaků

Obvykle se předpokládalo, že paraziti velmi evolučně plastiční, snadná konvergence, mnoho homoplasí. Měřítkem například CI (consistency index) - nepotvrzuje vysokou plasticitu. Málo plastické vývojové (hostitelské) cykly (dlouho se věřilo v opak) - ovšem změny ve vývojovém cyklu jsou zřejmě mimořádně významné z hlediska adaptivních radiací a tedy makroevoluce parazitů. Zřejmě primární inovace v ontogenezi, následují změny v reprodukčních strukturách dospělců, nakonec ekologické změny ve využívání hostitelů. Palingenetické (přilepují se další stádia na ontogenezi) a cenogenetické (vsunují se nová stádia do ontogeneze) změny v morfogenezi - předpokládalo se, že u larev (nebo naopak dospělců) převaha coenogenetických změn, a že tedy fylogeneze rekonstruovaná na jejich základě bude chybná. Data ukazují opak - kladogeneze na základě larev i dospělců jsou paralelní. Závěr: podobně jako u volně žijících organismů i u parazitů stojí v cestě ekologickému přizpůsobování mnohé fylogenetické bariery (constraints).

10.3. Změna velikosti u parazitických druhů

Copeovo pravidlo - v evoluci se organismy zvětšují (možná důsledek druhového výběru - větší pravděpodobnost, že speciovat bude malý druh), asi platí i pro parazity, pozor - malé druhy popisovány později. Velikost (korelace s fekunditou) - u helmintů vzrůst díky parazitickému životu, u isopodů naopak. Korelace mezi velikostí parazita a hostitele, platí například pro blechy, pro vši a hlodavce, rousky a primáty, digenea, kořenohlavci, nematod *Placentogenea gigantissima* (7,5 m) v placentě vorvaně. Někdy je korelace jen uvnitř jednotlivých rodů, nikoli vyšších taxonů (monogenea, klíšťata). Korelace s délkou prepatentní periody, korelace prepatentní periody s životním cyklem hostitele (úmrtí z jiných příčin i imunokompetence), s pravděpodobností koinfekce a superinfekce, model Loterie, absence korelace s výskytem mezipřehoditelů či volných stádií (5946).

10.4. Změny parametrů životního cyklu

Pohlavní dimorfismus - velikost koreluje s fekunditou u samic - často obří samice a trpasličí samci. Klanonožci u bezobratlých nevykazují dimorfismus, u ryb se samice zvětšily. U rousků je naopak dimorfismus větší v bezobratlých - snad nedostatek prostoru či kompetice o co nejrychlejší dospívání, u schistosom samci mnohem větší, snad dělba práce - samice jen rozmnožovací orgány, samci svaly (původně hermafroditi, monogamie). Fekundita nekoreluje se složitostí životního cyklu. Metody studia anagenese, metoda evolučních kontrastů, kladistické metody a techniky Monte Carlo a randomizační.

11. Parasitismus a pohlavní výběr

Hypotézy Dobrých genů předpokládají, že epigamní znaky (druhotné pohlavní znaky) vznikají tak, že pro samice je výhodné si vybírat samce s příslušnými znaky, neboť přítomnost těchto znaků signalizuje přítomnost kvalitních genů v genomu příslušného

jedince. (Jiné hypotézy - důsledek náhody a pozitivní zpětné vazby -Fisherovská setrvačná koevoluce). Problém - genetická variabilita by se vyčerpala a selekce na epigamní znaky ustala. Řešení - epigamní znaky musí signalizovat přítomnost momentálně výhodných genů, jejichž selektivní hodnota se však relativně často mění (podnebí, sociální postavení, paraziti). Hypotéza dobrých rodičů předpokládá, že přítomnost daných epigamních znaků signalizuje kvalitu fenotypu daného jedince jakožto rodiče (manžela a pěstouna) - nikoli nutně jako biologického otce potomků. Např neparasitovaný jedinec nanakazí samici a mláďata. Bylo zjištěno, že korelace mezi sexuální úspěšností samce a mírou jeho parazitace platí především pro snadno přenosné parazity (3416).

11.1. Indikátorová hypotéza

Míra exprese epigamních znaků signalizuje stupeň parazitovanosti jedince (a tedy i množství genů pro resistenci). Předpoklad - exprese epigamních znaků velmi nákladná - jakékoli onemocnění se na ní projeví. Právě tak se projeví i zhoršená péče o tyto znaky (opět se může jednat o důsledek parazitace). Pro tropické ptáky, severoamerické pěvce, britské ryby platí pozitivní korelace mezi stupněm pohlavního dimorfismu a mírou parazitovanosti příslušného druhu. Dimorfnější druhy ptáků mají zároveň větší slezinu, Fabriciovu bursu, a větší množství lymfocytů (1970). Na vnitrodruhové úrovni většinou platí korelace přesně opačná (roztoči na vlašťovkách, *Gyrodactylus* na pavích očkách a pod.) Jako signál dobrého zdravotního stavu může být vybrán pouze takový znak, jehož exprese je nákladná - jinak by byl falšovatelný. Většinou autoři neberou v úvahu možné evoluční protitahy parazita - manipulace fenotypem hostitele směrem ke zvýšené expresi epigamních znaků. Opačná závislost -zebřičky s červeným zobákem parazitovanější (2203).

11.2. Handicapová hypotéza

Na rozdíl od indikátorové hypotézy handicapová hypotéza nepředpokládá, že by stupeň parazitace musel ovlivňovat míru exprese příslušných epigamních znaků. Obecně - jedinec, který se dožil i s handicapem reprodukčního věku, musí mít mimořádně kvalitní geny. Jestliže je dědivost handicapu menší než dědivost jiných znaků, bude výhodné se s ním rozmnožovat. Hypotéza imunologického handicapu - pro silnou expresi pohlavních znaků je třeba vysoká hladina pohlavních hormonů - ta ovšem poškozuje imunitní systém - samci s epigamními znaky jsou tedy handicapováni (a přesto se dožili reprodukčního věku) (3108). Vlašťovky, testosteron a paraziti - pozitivní korelace mezi hladinou testosteronu a mírou exprese pohlavních znaků, neexistovala však korelace mezi hladinou testosteronu a intenzitou parazitace (Moller vysvětluje přítomností genů pro resistenci) (1986). Negativní korelace rezistence proti *Babesia microti* s hladinou steroidů, a tedy sociálním postavením myší (1287)). Proximální příčina často nižší rezistence samců (větší stresy, více steroidů) kontra ultimátní příčiny (nejsou tak silné evoluční tlaky na přežití). Problém s negativní dědivostí zdatnosti. Výsledky vnitrodruhové a mezidruhové komparace, metody a výsledky metaanalýzy publikovaných studií (4502).

12. Vliv parazita na fenotyp hostitele

12.1. Teorie rozšířeného fenotypu

Gen může zvyšovat pravděpodobnost či účinnost (počet svých kopií) přenosu do genofondu dalších generací indukci změn i ve fenotypu organismu, v jehož DNA se nenachází (4529). Součástí fenotypu organismů (a tedy předmětem mezialelické selekce) jsou i změny v prostředí vznikající činností organismu - gen pro stavbu ptačího hnízda, schránky chrostíka, bobří přehradu. (5701, 5216, 6887).

12.2. Geny parazitů často využívají strategii rozšířeného fenotypu

12.2.1. Indukce morfologických změn

Leucochloridium a indukce změn v morfologii plže. Fylogeneze hálek vrtalky Agromyzidae má podobný charakter jako fylogeneze kterékoli jiné biologické struktury (příbuzné druhy vrtalek většinou vytvářejí podobné háčky, zvláště výhodné vlastnosti vznikají opakovaně (5132). Bejlozomy Cecidomyidae, žlabatky Cynipidae (cecidie (halky) x domacia - úkryty pro symbionty - jejich vznik je řízen geny příslušné rostliny a jejich existence zvyšuje zdatnost rostliny), vytváření pseudokvětů - často napodobujících květy jiných druhů působením rzí a snětí (*Peltandra thlaspeos* vytváří na *Arabis* žluté květy mimetizující pryskyřníky (které v té době kvetou) 6688). Houba zvětšující abdomen mouchy samec považuje za vajíčka, kopuluje a nakazí se (6539). Vznik výstražného zbarvení hymenopter a symbiotická houba (1966).

12.2.2. Vliv parazitů na imunitní systém hostitele

Parasiti někdy z hlediska imunitního systému hostitele pasivní agens, často však aktivně regulují chování imunitního systému (5065). V mnoha případech je pro parazita výhodné vyvolat imunitní supresi, někdy naopak imunitu (obrana proti superinfekci, manipulace chováním prostřednictvím změn zdravotního stavu hostitele). Imunosuprese prostřednictvím symbiontů - parasitoidů (vosičky z čeledí Braconidae a Ichneumonidae) a polydnavirusy (5402, 5069)), nematodi (např. *Steinernema* a *Heterorhabditis*) a bakterie *Xenorhabdus*. Častá imunosuprese v systémech motolice-měkýš (5075)), (*Echinostoma paraensei* a plž *Biomphalaria glabrata*). V tomto systému jsou časté i imunitou zprostředkované interakce mezi jednotlivými druhy motolic - získaná citlivost a získaná resistance (1544, 5732). Parazitické helminti IgE a alergie (5078).

12.2.3. Vliv na fyziologii a na parametry životního cyklu

Parazit často ovlivňuje řadu parametrů životního cyklu hostitele (fertilita, fekundita, délka života, rychlost stárnutí). Častá je například parazitická kastrace - může jít o vedlejší projev parazitace - spotřebovávání postradatelné tkáně - někdy aktivní regulace (i prostřednictvím hormonů) - přesměrování zdrojů od rozmnožování k růstu. Parazitární kastrace, proximální a ultimální příčiny. *Wolbachia* a duplikace chromosomů u samců vosičky *Trichogramma* - feminizace (5094), vyvolané parazitem (mikrosporidium *Octospora-Gammarus* 5059). Změny pohlaví samců parazitovaných *Taenia crassiceps* 5079 - samice citlivější k infekci). Mšice preferují rostliny nakažené virem cit. v (2151) - vir zvyšuje atraktivitu rostliny pro mšice.

12.2.4. Vliv parazita na chování hostitele

Manipulační hypotéza (3264, 3105, 2159). Parazit mění chování svého hostitele tak, že prostřednictvím indukovaných změn zvyšuje pravděpodobnost svého přenosu na dalšího hostitele. Manipulace u bezobratlých, obratlovců a u člověka.

12.2.4.1. Charakter změn v chování hostitele závisí na způsobu šíření parazita

Nejčastější (nejsnáze prokazovatelná) manipulace je v případech, kdy se parazit musí dostat z meziphostitele do dalšího hostitele prostřednictvím predace. Manipulace u parazitů s komplexním cyklem - predátor nebývá manipulován - manipulování jsou hostitelé, kteří se nakazí pasivně. Další možnosti - pohlavně přenosní paraziti (zvyšování pohlavní aktivity, atraktivity, promiskuity), zatím znám jen jeden případ manipulace pohlavně přenosným parazitem (*Chironomus* a roztoč (5918)). Další způsoby přenosu a manipulace - roup a svědění konečníku, vzteklna.

12.2.4.2. Fyziologické mechanismy manipulace

Parazit může manipulovat prostřednictvím patologického působení na hostitele, někdy přímo - poškozování některých částí trávicí trubice u *Phlebotomus* a u blech - nemohou sát - o to

více koušou, někdy i nepřímo - větší hlad, spotřeba kyslíku tasemnice *Schistocephalus*. Někdy zásahy vysoce specifické - prostřednictvím hormonů a jejich analogů. Někdy zásah do nervové soustavy prostřednictvím působení na senzorické orgány hostitele (poškození očí *Diplostomum*, svědění v okolí konečníku rous),

12.2.4.3. Obtíže při studiu manipulační hypotézy

(2160) Úskalí a limity manipulační hypotézy (je to skutečně aktivní manipulace). Nutno prokázat, že se nejedná o vedlejší projev parasitosisy, že vzniklo postupnou evolucí parazita (je dostatečně komplexní - optimální je, když se jedná o složité chování, které se u neparasitovaných jedinců vůbec nevyskytuje - *Cotesia glomerata* dokáže přeprogramovat housenku běláška, ta utká kokon kolem kukel parasitoida a brání ho), že je pro něj adaptivní (že není adaptivní z hlediska hostitele), *Tenebrio molitor* nakažený tasemnicí *Hymenolepis diminuta* se sice nezahrabává a zůstává na povrchu, pravděpodobnost predace ze strany krysa to však neovlivňuje (6793). Kladistické metody studia evoluce manipulačního chování kolikrát vlastně v evoluci daný vzorec chování vznikl, srovnávací studie - vnitrodruhové a mezidruhové, predační pokusy, statistické metody studia manipulačního chování, metody studia kauzality, pozorování x pokus. Model zamrzlé plasticity - druh se po většinu času nemůže měnit - čistě díky náhodě (nebyl příslušný selekční tlak v době, kdy byl druh evolučně plastický) nemusel u sesterského druhu vzniknout určitý potenciálně výhodný znak. Manipulátoři a stopaři (5733, 5238), náklady na manipulaci.

12.3. Změna fenotypu nakaženého hostitele může být součástí obrany proti parazitaci

Někdy lze obtížně určit, zda se nejedná o evoluční protitahy hostitele, *Biomphalaria glabrata* a kastrátor motolice *Schistosoma mansoni* - zvýšená fekundita v prepatentní periodě x gigantismus (ten pozorován u mladých *B.* nebo jiných dlouhověkých plžů *Lymnaea*, *Peringia*, *Littorina* - spíše adaptace hostitele - budou moci obnovit množení po vyléčení z nákazy) (1754). Jiná metoda studia - dochází k "manipulaci" spíše u naivních či na parazita adaptovaných populací hostitelů.

13. Statistické techniky používané v parazitologii

Explorační a konfirmační metody. Bonferroniho korekce na opakované testy. Párový a nepárový test. Dvoustranný a jednostranný test. Stratifikované testy, rušivé a blokované proměnné, Kontingenční tabulky a log lineární analýza, ANOVA, ANCOVA, Lineární regrese, logistická regrese. Neparametrické metody, Monte Carlo a randomizační metody a exaktní testy. Testy na zpracovávání kontaminovaných dat. Techniky metaanalýzy. Programové prostředí pro statistickou analýzu dat, BMDP, Statistica, Epi Info, StatXact, LogXact, TREEPT.

14. Nezařazené

Delegovaná (vikariantní) selekce.

Doporučená literatura:

Flegr J. Evoluce parasitismu v: Mechanismy mikroevoluce (Druhé vydání a výše)
Barnard C.J. a Behnke E.J.M. Parasitism and behaviour, Taylor & Francis, 1990
Brooks, D.R. a D.A. McLennan. Parascript: Parasites and the Language of Evolution. Smithsonian, Inst. Univ. Press, Washington, DC. 1993.
Hamilton, W.D. and Howard, J.C. (eds.) Infection, polymorphism and evolution. Chapman & Hall, London.
Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites: From Individuals to Communities. Chapman &

Hall, 1998

Price P.W, Evolutionary Biology of Parasites Princeton Univ. Press, Princeton 1980.

Ewald P. W. The evolution of infectious disease. Oxford University Press, Oxford, 1994.

Begon M., Harper J.L., Townsend, C.R Ekologie jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství University Palackého, Olomouc 1997.

Slovník

Abundance parasita - početnost určitého druhu parasita na lokalitě nebo ve vzorku.

Adelfopasiti [adelphoparasites] - u živočichů nazývání spíše agastoparasiti [agastoparasites] parazitické druhy, které se evolučně vyvinuly odštěpením od svých nynějších hostitelských druhů. Důsledkem je současná fylogenetická příbuznost hostitelů a jejich parazitů (některé ruduchy, u živočichů někteří mravenci).

Agastoparasiti [agastoparasites] - viz adelfoparasiti.

Agregovanost parazitů [aggregation] - shlukový výskyt parazitů přednostně v některých jedincích hostitelského druhu. Rozdělení počtu parazitů připadajících na jednoho hostitele bývá u mnoha parazitických druhů velmi nerovnoměrné, přičemž někteří jedinci v hostitelské populaci nesou velký počet parazitů.

Akutní nákaza - rychle působící nákaza, která končí po určité době buď vyléčením, přechodem na nákazu chronickou či latentní, případně smrtí hostitele.

Amensalismus - forma symbiosy, při které jeden ze symbiontů druhému škodí, přičemž sám tím nic nezískává.

Amfimixis [amphimixis] - oplození vajíčka spermií jiného jedince.

Amfiparatenese [amhiparatenesis] - způsob přenosu parasita, při němž jsou klidová stadia v paratenickém hostiteli v období gravidity aktivována a přenesena vertikálně z matky na potomka (fungujícího zde většinou jakožto definitivní hostitel). K přenosu může docházet například transuterální cestou nebo mateřským mlékem.

Amfixenosis - parasitosis, při nichž jsou člověk a zvířata rovnocennými články hostitelského cyklu parasita.

Analýza přiřaditelnosti rizika [attributable risk analysis] - statistická analýza, pomocí níž se snažíme odhadnout, do jaké míry zvyšuje pravděpodobnost nákazy výskyt určité zdravotní komplikace (nebo úmrtí). Provádí se stejně, jako analýza vlivu rizikových faktorů na pravděpodobnost nákazy (konfidenční tabulky, log lineární analýza, logistická regrese).

Antroponosa - parasitosis, při kterých funguje člověk jako jediný zdroj infekce.

Antropozoonosa - parasitosis u zvířat, občas přenosná na člověka. Dnes se v tomto významu většinou používá termín zoonosa.

Apomiktická partenogeneze [apomictic parthenogenesis] - partenogeneze, při níž jádro zygoty vzniká při mitóze nebo modifikované meióze (zahrnující pouze jedno redukční dělení).

Arhenotokie [arrhenotoky] - produkce samců z neoplozených vajíček.

Automiktická partenogeneze [automictic parthenogenesis] - partenogeneze, při níž jádro zygoty vzniká splynutím dvou haploidních jader pocházejících od stejného jedince [automixis].

Automixe [automixis] - viz. automiktická partenogeneze.

Cenogenetické změny - anagenetické evoluční změny, ke kterým dochází tak, že se do sekvence ontogenetických stádií vsunují nová stadia (kroky).

Cílová (závislá, vysvětlovaná) proměnná [dependent variable] - proměnná, jejíž hodnotu chceme vysvětlit z hodnot jiných proměnných (například prevalence parasita vysvětlovaná na podkladě frekvence střetů s určitým rizikovým faktorem).

CTVS [canine-transmissible venereal sarcoma] - pohlavně přenosný nádor u psů.

Cytoplasmická inkompatibilita (cytoplasmic incompatibility) - neschopnost produkovat životaschopné potomky zapříčiňovaná faktory přítomnými v cytoplasmě buněk jednoho z pohlavních partnerů - často parasite či jinými symbionty.

Definitivní hostitel - hostitel, ve kterém se parazit rozmnožuje pohlavně.

Dulosis - otrokářství [slavery], forma sociálního parazitismu rozšířená zejména u mravenců. Otrokáři kradou z jiného hnízda příslušníky nepohlavních kast (respektive jejich larvy a kukly), a využívají jejich práce ke zvyšování vlastní biologické zdatnosti.

Ektoparasit - vnější parazit.

Ektopická lokalizace parazita - usídlení parazita v místě organismu, které je pro něj netypické.

Endemie - dlouhodobě více-méně rovnovážné přetrvávání nákazy v určité populaci hostitele, účinkem endemického parazita může být zmenšená velikost hostitelské populace, populace však již dále nevymírá a její velikost (stejně jako průměrná rezistence a prevalence parazita) zůstává z dlouhodobého hlediska konstantní.

Endoparasit (entoparasit) - vnitřní parazit.

Enzoonosa (enzoonosis) - viz. endemie.

Entoparasit (endoparasit) - vnitřní parazit.

Entozoa - symbiont žijící uvnitř těla jiného živočicha.

Epidemie - šíření parazita v naivní (neimunní) místní populaci hostitele. U zvířat se někdy v tomto smyslu používá termín epizoonosa.

Epigamní znak - druhotný pohlavní znak (paroží, pestrá pera samců atd.).

Epizoon - symbiont žijící na povrchu jiného živočicha (termín zahrnuje i ektoparasity).

Epizoonosa [epizoonosis] - viz. epidemie.

Euryxenní paraziti - paraziti kteří nejsou úzce specializovaní na určité hostitelské druhy - kteří mají širokou hostitelskou specifitu. (Opak: stenoxenní paraziti).

Euzoonosy - parasitosy, při nichž funguje pravidelný hostitelský cyklus člověk-zvíře.

Fakultativní paraziti - organismy, které volí parazitický způsob života pouze příležitostně.

Forese - transport jednoho organismu pomocí organismu jiného.

Fytoparasiti - cizopasníci na rostlinách.

Gauseho princip - druhy nemohou dlouhodobě koexistovat, jestliže využívají podobné zdroje.

Heterogonie - střídání sexuální a partenogeneticky se rozmnožující fáze v rámci životního cyklu.

Heteroxenní parazit [heteroxenic, heteroecious] - parazit vyvíjející se postupně na několika hostitelských druzích.

Hnízdní parazitismus [brood parasitism, inquilism] - typ sociálního parazitismu, při kterém parazit přesune část rodičovské péče (či veškerou rodičovskou péči) o své potomstvo na jemu nepřibuzné jedince stejného či cizího druhu. Velmi rozšířená forma parazitismu u blanokřídlých a ptáků, obecně u skupin, kde produkce makrogamet představuje menší část nákladů na produkci potomstva.

Homogonie - opak heterogonie, životní cyklus nezahrnující střídání sexuální a partenogeneticky se rozmnožující fáze.

Homoxení parazit [homoxenic] - parazit, jehož hostitelský cyklus nezahrnuje střídání různých hostitelských druhů.

Hypobiotické stádium [hypobiotic] - klidové stádium parazita

Chronická nákaza - dlouhodobé přetrvávání parazitismu i jejích příznaků u hostitele. Příznaky mohou být jiné, např. mírnější, než příznaky v akutní fázi.

Idiobionti - endo i ektoparasitoidi, znehybní svého hostitele. Hostitel musí být po dobu vývoje parazita nějak ukryt, aby se nestal i s parasitoidem kořistí dravců či jiných parasitoidů. Idiobionti mají většinou menší hostitelskou specifitu než koinobionti. Termín původně

zavedl Gauld 1988. Opak viz Koinobiont.

Incidence parasitosis - počet nových nálezů určitým parazitem (v hostitelské populaci určité velikosti) za časovou jednotku.

Intenzita infekce - počet parazitů (nebo jedinců určitého vývojového stádia) připadající na jednoho hostitele.

Infekce - přímé nebo nepřímé, pasivní nebo aktivní dosažení a obsazení hostitelského organismu parazity. V úzkém slova smyslu takové obsazení organismu, které v sobě zahrnuje reprodukci (zmnožování) parazitů - srovnej infestace.

Infekčnost - schopnost parazita nakazit dalšího hostitele.

Infestace - osídlení hostitele makroskopickými parazity (blechy, vši, atd.).

Infrapopulace - populace parazitů uvnitř jednoho jedince hostitelského druhu.

Inkubační doba - doba mezi nákazou a jejími prvními příznaky.

Invaze (penetrace) - přímé a aktivní pronikání parazita do hostitele.

Invasivnost parazita - intenzita, s jakou se parazit množí a rychlost, s jakou se šíří v orgánech a tkáních hostitele.

Kavitární parazit - parazit žijící v tělních dutinách (orgánech).

Kladogeneze - proces odvětvování jednotlivých druhů a skupin druhů od společného předka.

Kladogram - grafické schéma kladogeneze určitého přirozeného taxonu.

Klonet [clonet] - skupina izolátů určitého klonálního druhu, které se jeví za použití určitých znaků jako shodné.

Koevoluce [coevolution] - evoluce příslušníků jednoho druhu (populace) jakožto odpověď na selekci ze strany příslušníků druhého druhu (populace), přičemž tato evoluce vyvolá selekční tlak (a následnou evoluci) na příslušníky druhého druhu. V parazitologii mnohdy (ne zcela správně) používáno i ve významu "kospeciace".

Koinfekce [coinfection] - infekce jednoho hostitele více druhy (kmeny) parazitů, přičemž tyto druhy (kmeny) se vzájemně neovlivňují (množení parazitů je stejné, jako by v hostiteli byli sami).

Koinobiont - parazitoid, který svému hostiteli po značnou dobu dovolí další vývoj, musí se bránit proti imunitním mechanismům, užší specifita než u idiobiontů.

Komensalismus - forma symbiosy, při které jeden organismus využívá druhý organismus, a přitom mu neškodí.

Kompetitivní vyloučení (competitive exclusion) - vytěsnění jednoho organismu organismem jiným, například v důsledku účinnějšího získávání určitého zdroje živiny v prostředí. V důsledku KV dochází k zužování ekologických nik a často i ke zmenšování areálu rozšíření vytěsňovaného druhu.

Kospeciace - více či méně současná speciace druhů parazita a druhů jejich hostitelů. Ke speciaci parazita přitom dochází v důsledku speciace hostitelského druhu. Důsledkem kospeciací bývá částečná či dokonce úplná shoda topologie kladogramu hostitelských druhů s topologií kladogramu jejich parazitů.

Labilní nákaza - nákaza, při níž jsou parazitemie a příznaky onemocnění obrannými mechanismy hostitele potlačeny, ale při oslabení hostitele onemocnění opět propuká.

Latentní nákaza - dlouhodobé přetrvávání parazita v organismu které se neprojevuje žádnými klinickými příznaky. Při primární latentní nákaze parazit vůbec nevyvolal onemocnění, při sekundární příznaky onemocnění odezní a akutní stádium parasitosis přejde ve stádium latentní.

LINE (Long Interspersed Elements) - třída většinou repetitivních genetických elementů šířících se v genomu obdobně jako retrotransposomy (koduji si reversní transkriptázu),

nemají však struktury podobné retrovirům (například LTR). U savců L1 rodina 10000 kopií, I element drosophily má v genomu jen jednu aktivní kopii.

Metagenese (rodozměna) - střídání generací množících se pohlavně a nepohlavně, používá se také pro střídání haploidní a diploidní formy organismu.

Metapopulace parasita - celková populace parasita v dané lokalitě (ve všech hostitelích). Od jiných metapopulací stejného druhu je více či méně geneticky izolována.

Mezihostitel - ten z hostitelů v rámci hostitelského cyklu parasita, ve kterém se parazit množí pouze nepohlavně.

Modifikátorová proměnná [effect modifier] - proměnná, která ovlivňuje cílovou proměnnou (například pravděpodobnost úmrtí v důsledku parasitosis), nikoli však pravděpodobnost nákazy parazitem.

Mutualismus - forma soužití dvou organismů, která přináší výhody oběma partnerům.

Neutralismus - forma soužití dvou organismů, která nepřináší výhody ani nevýhody žádnému ze zúčastněných partnerů.

Nezávislá proměnná - viz. vysvětlující proměnná.

Nidikolní parazit [nidiculous] - parazit žijící spolu s hostitelem v jeho "příbytcích" a parazitující na hostiteli někdy dlouhodobě (některé druhy klíšťat), někdy jen čas od času, (např. blechy).

Obligatní paraziti - paraziti zcela odkázání na parazitický způsob života.

Odolnost (resistance) - schopnost hostitele omezovat množení parasita a čelit jeho patogennímu působení.

Ostrovy patogenity [pathogenicity islands] - úseky genomu parasita obsahující geny ovlivňující virulenci parasita. Tyto úseky (až 200 kb dlouhé) mají často odlišné zastoupení GC párů než okolní DNA a vykazují i řadu dalších indicií svědčících pro možnost jejich horizontálního šíření v populaci.

Outcrossing rate - podíl vajíček oplozených spermii jiných jedinců.

Palingenetické změny - anagenetické evoluční změny, ke kterým dochází tak, že se na konec sekvence ontogenetických stádií "přilepují" stadia další. Srovnej: cenogenetické změny.

Pandemie - epidemie probíhající v rámci více-méně celého areálu rozšíření příslušného hostitelského druhu. U zvířat se někdy hovoří o panzoonose.

Panzoonosa [panzoonosis] - viz. pandemie.

Paratenický hostitel [paratenic] - hostitel, v němž se parazit nepomnožuje, pouze se v něm kumulují infekční stadia parasita.

Parazitální pestrost [parasite richness] - počet druhů parazitů na populaci hostitele.

Parazitální zátěž jedince [parasite load] - viz. intenzita nákazy.

Parazitální zátěž populace [parasite load] - průměrný počet druhů parazitů na jedince v dané populaci hostitele.

Parazit - organismus, který pravidelně stráví určitou fázi svého života asociován s jedním určitým jedincem hostitelského druhu, přičemž má z této asociace užitek a hostitelský organismus škodu.

Parasitismus - forma soužití dvou organismů, která přináší výhody jednomu ze symbiontů a nevýhody druhému.

Parazoonosy - parasitosis, při nichž se do hostitelského cyklu parasita zcela výjimečně dostává i člověk.

Partenogenese [parthenogenesis] - vznik nového individua z neoplozeného vajíčka, například mechanismem apomixie nebo automixie.

Partenogenese meiotická [parthenogenesis meiotic] - produkce haploidního oocyty meiosis

a jeho následná fúze z některou jinou sousední haploidní buňkou (meiotická thelytokie [meiotic thelytoky]).

Partenogeneze mitotická [parthenogenesis mitotic] - produkce diploidního oocyty prostřednictvím mitosy [mitotic thelytoky].

Patogenita - schopnost parazita zhoršovat zdraví hostitele (tj. narušovat přímo nebo zprostředkovaně jeho fyziologickou rovnováhu) a vyvolávat tedy klinické onemocnění.

Periodičtí paraziti - v životním cyklu se střídají parazitická stadia se stádií volně žijícími.

Permanentní paraziti - cizopasí trvale, nebo po velmi dlouhé časové úseky.

Premunice [premunition] - imunita nakaženého hostitele proti superinfekci, po skončení příslušné nákazy již dále hostitele proti další nákaze nechrání.

Prepatentní perioda - doba od nákazy hostitele do doby, kdy je možnost přítomnosti parazita prokázat. V mnoha případech je tento okamžik shodný s počátkem vylučování infekčních stádií parazita.

Prevalence - podíl (procento) nakažených hostitelů v populaci.

Prostorový parasitismus (synoekie) - využívání jednoho organismu druhým pouze jako obydlí.

Pseudogamie [pseudogamy] - rozmnožování, při němž vajíčko potřebuje aktivaci spermií, genetický materiál spermií se však nepodílí na vytváření jádra oplozené buňky.

Pseudoparaziti - nepraví paraziti, zástupci volně žijícího druhu, kteří vnikli do těla jiného druhu pouze náhodou, a vydrželi v něm po určitou dobu (většinou jen krátce) naživu.

Reinfekce - nákaza, k níž dojde po vyléčení nákazy původní.

Resistance - viz. odolnost.

Retrotransposon - repetitivní genetický element šířících se v genomu mechanismem reverzní transkripce. Od retrovirů se liší tím, že nevytváří infekční partikule.

Retroviry - třída RNA virů, jejichž RNA se v hostitelské buňce přeloží pomocí reverzní transkriptázy do DNA a tato se integruje do DNA hostitele.

Rušivá proměnná [confounding variable, confounder] - proměnná, která ovlivňuje vysvětlující i cílenou proměnnou, v epidemiologii například stáří osob, které ovlivňuje jak pravděpodobnost úmrtí, tak pravděpodobnost, že daná osoba se již během života nakazila určitým parazitem.

SINE (Short INterspersed Elements) - třída krátkých (<500 pb) vysoce repetitivních genetických elementů. V lidské DNA asi 500 tis. kopií Alu elementu (5% DNA). Zřejmě derivovány z LINE, nyní většinou nemobilní, některé mobilní za přítomnosti LINE či retroviru.

Sociální parasitismus - typ parasitismu, při němž parazit využívá k získání výhod na úkor hostitele (stejněho či jiného druhu) sociální chování tohoto hostitele (starání se o mláďata, pomáhání potřebným jedincům v rámci populace a pod.). Nejznámějším typem sociálního parasitismu je hnízdní parasitismus [brood parasitism].

STD [sexually transmitted disease] - pohlavně přenosná choroba.

Stenoxenní paraziti - paraziti úzce specializovaní na určité hostitelské druhy (opak - euryxenní paraziti).

Subpatentní nákaza - období, kdy paraziti nemohou být v infikovaném organismu prokázáni pro jejich malé množství.

Superakutní nákaza - nákaza, při níž se parazit náhle a tak silně v hostiteli rozmnoží, že hostitel rychle umírá.

Superinfekce - nákaza již nakaženého hostitele, paraziti se vzájemně (většinou negativně) ovlivňují.

Susceptibilita - viz. vnímavost.

Symbiosa - jakákoli forma spolužití dvou či více organismů, při níž alespoň jeden z partnerů je nějak závislý na partneru druhém. V převládajícím pojetí zahrnuje i parasitismus.

Synantropní organismus - organismus přirozeně žijící v životním prostředí člověka.

Synoezie - viz. prostorový parasitismus.

Temporální paraziti - paraziti, kteří vyhledávají hostitele jen přechodně, většinou aby se nasáli krve (např. komáři).

Thelytokie [thelytoky] - produkce samic z neoplozených vajíček.

Tolerance - schopnost hostitele odolávat bez snížení biologické zdatnosti patogenním projevům parazita. Narozdíl od resistance nemá zvýšená tolerance negativní vliv na biologickou zdatnost parazita.

Transposony - třída většinou repetitivních elementů šířících se v genomu transposicí (z jednoho místa se vystřihnou, do jiného vloží). Jejich množování se děje různými mechanismy, například tím, že jako donor funguje přednostně právě z replikovaný úsek DNA a jako akceptor úsek DNA ještě nezreplikovaný. Nesou si geny pro svou transposici, při transposici za sebou nechávají duplikace krátkého (3-9 pb) úseku DNA.

Virulence - míra (stupeň) patogenity parazita.

Vnímavost (susceptibilita) - schopnost hostitele nakazit se parazitem.

Vysvětlovaná proměnná - viz. cílová proměnná.

Vysvětlující proměnná [factor, independent variable] - proměnná, pomocí níž se snažíme vysvětlit (nebo predikovat) výši jiné proměnné. V epidemiologii například frekvence střetu s určitým rizikovým faktorem, ze které se snažíme vysvětlit prevalenci parazita v dané populaci.

Xenoparasit - paraziti, kteří se dostali náhodně (nebo uměle) do nesprávného hostitele.

Základní reprodukční rychlost (R_0 , někdy Q_0) - průměrný počet nově nakažených hostitelů připadajících na jednoho nakaženého hostitele v naivní (bez imunních nebo nakažených jedinců) hostitelské populaci.

Závislá proměnná - viz. cílová proměnná.

Zooantroponosy - parasitidy u zvířat, při nichž se zvíře nakazí parazitem od lidí.

Zoonosy - parasitidy u zvířat, které jsou přenosné na člověka. Dnes již velmi vzácně se tento termín používá k označení parasitidy u zvířat, které nejsou přenosné na člověka.

Zooparasit - parazit cizopasící na živočiších.