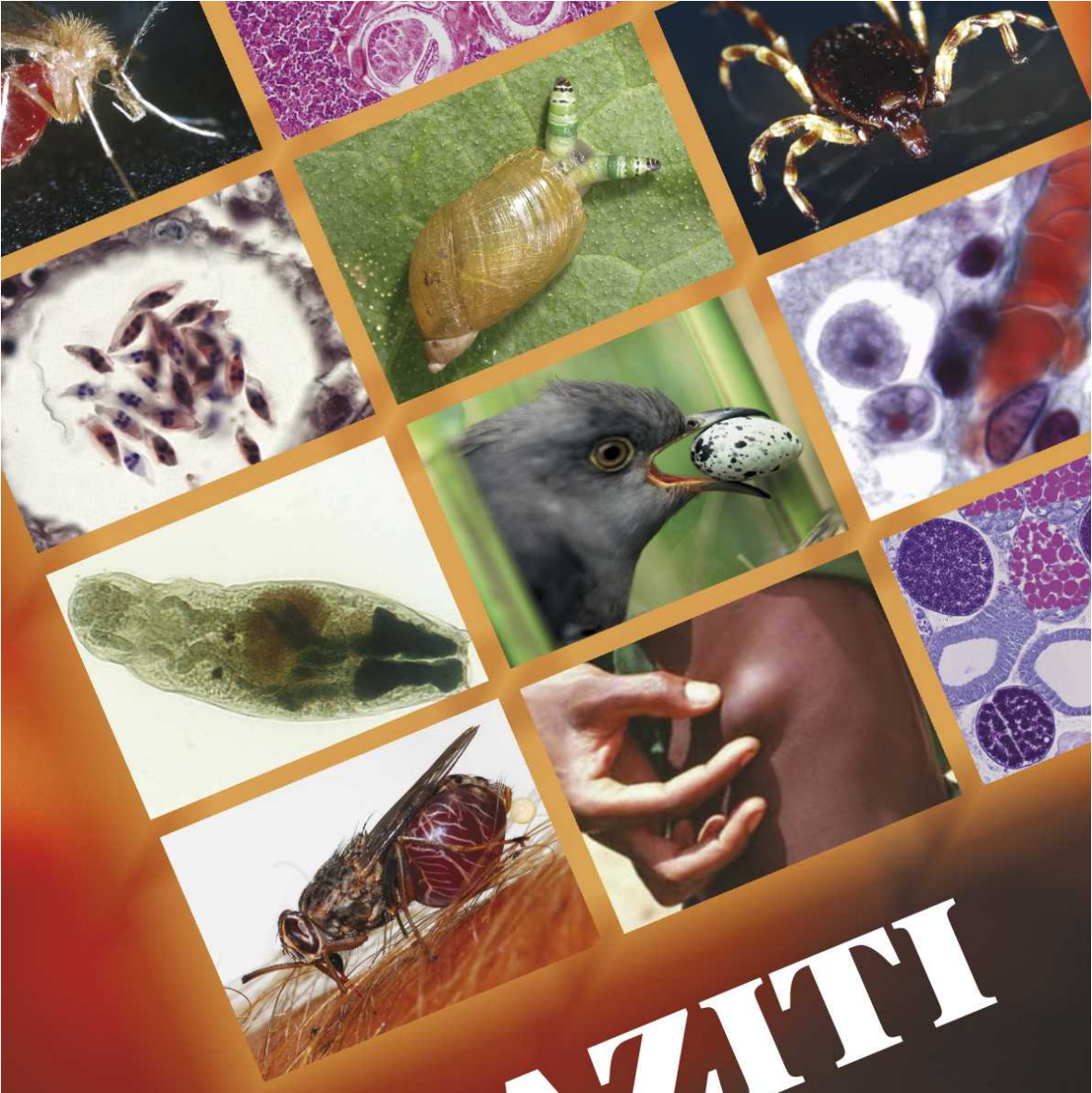


PARAZITI
a jejich biologie

Petr Volf
Petr Horák
a kol.

TRITON

TRITON
Praha / Kroměříž

Petr Volf, Petr Horák a kol.

Paraziti a jejich biologie

PARAZITI
a jejich biologie

Petr Volf
Petr Horák
a kol.

TRITON

Petr Volf, Petr Horák a kol.
Paraziti a jejich biologie

Vyloučení odpovědnosti vydavatele
Autoři i vydavatel věnovali maximální možnou pozornost tomu, aby informace zde obsažené odpovídaly aktuálnímu stavu znalostí v době přípravy díla k vydání. I když tyto informace byly pečlivě kontrolovány, nelze s naprostou jistotou zaručit jejich úplnou bezchybnost. Z těchto důvodů se vylučují jakékoli nároky na úhradu ať již přímých, či nepřímých škod.
Tato kniha ani žádná její část nesmí být kopírována, rozmnožována ani jinak šířena bez písemného souhlasu vydavatele.

Autoři a editoři:
prof. RNDr. Petr Volf, CSc.
prof. RNDr. Petr Horák, Ph.D.
Katedra parazitologie, Přírodovědecká fakulta UK v Praze, Viničná 7, 128 44 Praha 2,
tel: 221 951 820, fax: 224 919 704, email: volf@cesnet.cz, petrhorak@petrhorak.eu

Autorský tým:
RNDr. Ivan Čepička, Ph.D.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
doc. RNDr. Jaroslav Flegr, CSc.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
prof. RNDr. Petr Horák, Ph.D.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
prof. RNDr. Julius Lukeš, CSc.
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
a Parazitologický ústav Biologického centra
Akademie věd České republiky v Českých
Budějovicích
RNDr. Libor Mikeš, Ph.D.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
doc. Mgr. Milena Svobodová, Dr.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
prof. emer. RNDr. Jiří Vávra, DrSc.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
a Parazitologický ústav Biologického centra
Akademie věd České republiky v Českých
Budějovicích
prof. RNDr. Petr Volf, CSc.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
RNDr. Jan Votýpka, Ph.D.
Přírodovědecká fakulta UK v Praze
Parazitologický ústav Biologického centra
Akademie věd České republiky v Českých
Budějovicích

Oponenti (posuzovatelé):
prof. RNDr. Václav Hypša, CSc.
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
a Parazitologický ústav Biologického centra
Akademie věd České republiky v Českých
Budějovicích
RNDr. Eva Nohýnková, Ph.D.
Fakultní nemocnice Na Bulovce a 1. lékařská
fakulta UK v Praze
prof. RNDr. Tomáš Scholz, CSc.
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
a Parazitologický ústav Biologického centra
Akademie věd České republiky v Českých
Budějovicích

Některé obrázky pro obálku laskavě poskytli Mgr. L. Lantová, pan O. Mikulica, doc. D. Modrý
a WHO/TDR Image Library.

© Petr Volf, Petr Horák a kol., 2007
© TRITON, 2007
Cover © Renata Brtnická, 2007

Vydalo Nakladatelství TRITON,
Vykáňská 5, 100 00 Praha 10, www.triton-books.cz

ISBN 978-80-7387-008-9

Obsah

Předmluva ... 11

1 Ekologická a evoluční parazitologie *(J. Flegr, M. Svobodová)* ... 13
1.1 Fenomén parazitismu ... 13
1.2 Diverzita parazitů ... 15
1.3 Hostitelská specifita ... 18
1.4 Ekologie parazitů ... 18
1.5 Vliv parazitů na ekologické procesy ... 27
1.6 Evoluce parazitického druhu ... 29
1.7 Vliv parazita na fenotyp hostitele ... 37
1.8 Parazitismus a pohlavní výběr ... 39
1.9 Regresní evoluce u parazitů ... 40
1.10 Společná kladogeneze systému hostitel – parazit ... 41
1.11 Parazitóza jako nemoc ... 42

2 Protozoologie *(I. Čepička, J. Lukeš, J. Vávra)* ... 50
2.1 Úvod do protozoologie ... 50
2.1.1 Co jsou „prvoci" ... 50
2.1.2 Buněčná stavba jednobuněčných eukaryot ... 55
2.1.3 Biologické jedinečnosti parazitických protist ... 59
2.1.4 Význam jednobuněčných eukaryotických organismů ... 61
2.1.5 Budoucnost výzkumu parazitických protist ... 62
2.1.6 Významné skupiny jednobuněčných parazitických eukaryotických organismů ... 63
2.2 Excavata ... 63
2.2.1 Kmen Fornicata ... 64
2.2.1.1 Třída Retortamonadea ... 64
2.2.1.2 Třída Trepomonadea ... 64
2.2.2 Kmen Parabasala ... 67
2.2.3 Kmen Preaxostyla (Anaeromonada) ... 72
2.2.4 Kmen Euglenozoa ... 73
2.2.4.1 Třída Euglenoidea (krásnoočka) ... 73
2.2.4.2 Třída Kinetoplastea ... 73
2.2.5 Kmen Heterolobosea (Percolozoa) ... 84
2.3 Chromalveolata ... 85
2.3.1 Kmen Ciliophora (nálevníci) ... 85
2.3.2 Kmen Apicomplexa (výtrusovci) ... 90
2.3.2.1 Třída Gregarinea (gregariny, hromadinky) ... 93

2.3.2.2 Třída Cryptosporidea (kryptosporidie) 94
2.3.2.3 Třída Coccidea (kokcidie) 96
2.3.2.4 Třída Haematozoea 106
2.3.3 Kmen Dinoflagellata (obrněnky) 115
2.3.4 Kmen Perkinsea 116
2.3.5 Kmen Slopalinida a rod *Blastocystis* 117
2.4 Plantae (Archaeplastida) 118
2.5 Rhizaria 119
2.6 Amoebozoa 120
2.7 Opisthokonta 124
2.7.1 Kmen Ichthyosporea (Mesomycetozoa) 124
2.7.2 Kmen Myxozoa 125
2.7.3 Kmen Microspora 132
2.7.4 *Pneumocystis* 137

3 Helmintologie *(P. Horák, L. Mikeš)* 138
3.1 Taxonomické zařazení a význam helmintů 138
3.2 Molekulární interakce helmintů s hostiteli 139
3.3 Turbellaria 144
3.4 Neodermata 145
3.4.1 Třída Trematoda 148
3.4.1.1 Podtřída Aspidogastrea 150
3.4.1.2 Podtřída Digenea 150
3.4.1.2.1 Motolice s dvouhostitelskými cykly vázanými na vodu, s cerkáriemi napadajícími definitivního hostitele 157
3.4.1.2.2 Motolice s dvouhostitelskými cykly vázanými na vodu, encystující ve vnějším prostředí 161
3.4.1.2.3 Motolice s tříhostitelskými cykly vázanými na vodní prostředí 165
3.4.1.2.4 Motolice s tří- a čtyřhostitelskými cykly vázanými na vodu, u některých druhů se stadiem mezocerkárie 168
3.4.1.2.5 Motolice s cykly vázanými na suchozemské prostředí 169
3.4.1.3 Prevence a léčba trematodóz 172
3.4.2 Třída Monogenea 173
3.4.2.1 Podtřída Polyonchoinea 176
3.4.2.2 Podtřída Heteronchoinea 177
3.4.2.3 Prevence a léčba 179
3.4.3 Třída Cestoda 179
3.4.3.1 Gyrocotylidea a Amphilinidea (Cestodaria) 182
3.4.3.2 Podtřída Eucestoda 182
3.4.3.2.1 Řád Caryophyllidea 183
3.4.3.2.2 Řád Pseudophyllidea 183
3.4.3.2.3 Řád Cyclophyllidea 184
3.4.3.3 Prevence a léčba cestodóz 191
3.5 Acanthocephala 191

3.6 Hirudinea ... 195
3.6.1 Podtřída Branchiobdellidea ... 197
3.6.2 Podtřída Acanthobdellidea ... 198
3.6.3 Podtřída Euhirudinea (Hirudinida) ... 198
3.6.3.1 Řád Rhynchobdellida ... 198
3.6.3.2 Řád Arhynchobdellida ... 198
3.6.3.2.1 Pharyngobdellae ... 198
3.6.3.2.2 Gnathobdellae ... 198
3.7 Nematoda ... 199
3.7.1 Třída Adenophorea ... 205
3.7.1.1 Řád Enoplida ... 205
3.7.1.1.1 Nadčeleď Trichinelloidea ... 205
3.7.2 Třída Secernentea ... 208
3.7.2.1 Řád Rhabditida ... 208
3.7.2.1.1 Nadčeleď Rhabditoidea ... 208
3.7.2.2 Řád Tylenchida ... 210
3.7.2.2.1 Nadčeleď Tylenchoidea ... 210
3.7.2.3 Řád Strongylida ... 211
3.7.2.3.1 Nadčeleď Ancylostomatoidea ... 211
3.7.2.3.2 Nadčeleď Strongyloidea ... 213
3.7.2.3.3 Nadčeleď Trichostrongyloidea ... 214
3.7.2.3.4 Nadčeleď Metastrongyloidea ... 215
3.7.2.4 Řád Oxyurida ... 217
3.7.2.4.1 Nadčeleď Oxyuroidea ... 217
3.7.2.5 Řád Ascaridida ... 218
3.7.2.5.1 Nadčeleď Heterakoidea ... 218
3.7.2.5.2 Nadčeleď Ascaroidea ... 219
3.7.2.6 Řád Spirurida ... 222
3.7.2.6.1 Nadčeleď Dracunculoidea ... 222
3.7.2.6.2 Nadčeleď Gnathostomatoidea ... 223
3.7.2.6.3 Nadčeleď Thelazioidea ... 224
3.7.2.6.4 Nadčeleď Spiruroidea ... 224
3.7.2.6.5 Nadčeleď Filarioidea ... 225
3.7.3 Prevence a léčba nematodóz ... 227
3.8 Nematomorpha ... 228

4 Parazitičtí členovci (lékařská entomologie) *(P. Volf, J. Votýpka)* ... 232
4.1 Úvod ... 232
4.1.1 Různé formy parazitace ... 232
4.1.2 Význam členovců jako přenašečů nákaz ... 234
4.1.3 Morfologie a anatomie parazitických členovců ... 237
4.1.4 Příjem a trávení krve ... 241
4.1.5 Obranné mechanismy a imunita členovců ... 247
4.1.6 Způsoby přenosu infekcí ... 248

4.1.7 Boj s parazitickými členovci ... 252
4.1.8 Využití parazitických členovců ... 253
4.2 Třída Crustacea (korýši) – Crustacea parasitica ... 254
4.2.1 Řád Copepoda (klanonožci) ... 255
4.2.2 Řád Branchiura (kapřivci) ... 256
4.2.3 Řád Pentastomida (Linguatulida) (jazyčnatky) ... 256
4.2.4 Řád Rhizocephala (kořenohlavci) ... 258
4.3 Třída Chelicerata (klepítkatci), řád Acarina (roztoči) ... 258
4.3.1 Podřád Metastigmata (Ixodida) ... 260
4.3.1.1 Čeleď Argasidae (klíšťákovití) ... 260
4.3.1.2 Čeleď Ixodidae (klíšťovití) ... 262
4.3.2 Podřád Mesostigmata (Gamasida) ... 264
4.3.2.1 Čeleď Varroidae ... 265
4.3.2.2 Čeleď Dermanyssidae (čmelíkovití) ... 266
4.3.3 Podřád Prostigmata ... 266
4.3.3.1 Čeleď Demodicidae (trudníkovití) ... 268
4.3.3.2 Čeleď Trombiculidae (sametkovití) ... 268
4.3.4 Podřád Astigmata ... 269
4.3.4.1 Čeleď Sarcoptidae (zákožkovití) ... 269
4.3.4.2 Čeleď Acaridídae (skladokazovití) a Pyroglyphidae ... 270
4.4 Třída Insecta (hmyz) ... 271
4.4.1 Řád Anoplura (vši) ... 272
4.4.2 Skupina „Mallophaga“ (všenky) ... 275
4.4.2.1 Řád Ischnocera ... 276
4.4.2.2 Řád Amblycera (luptouši) ... 276
4.4.3 Řád Heteroptera (ploštice) ... 276
4.4.3.1 Čeleď Cimicidae (štěnicovití) ... 277
4.4.3.2 Čeleď Reduviidae (zákeřnicovití) ... 278
4.4.4 Řád Siphonaptera, syn. Aphaniptera (blechy) ... 279
4.4.5 Řád Diptera (dvoukřídlí) ... 282
4.4.5.1 Podřád Nematocera (dlouhorozí) ... 282
4.4.5.2 Podřád Brachycera (krátkorozí) ... 291

Výkladový slovník ... 300

Doporučená a rozšiřující literatura ... 310

Rejstřík ... 312

Předmluva

Parazitismus je jednou z nejvíce rozšířených životních strategií organismů a hraje důležitou roli v evoluci. Posledních dvě stě let bylo sice ve znamení významných parazitologických objevů, paraziti však přesto zůstávají závažným problémem humánní i veterinární medicíny. Jsou původci sedmi z celkového počtu deseti nejdůležitějších infekčních onemocnění sledovaných Světovou zdravotnickou organizací (Chagasova choroba, spavá nemoc, leishmanióza, malárie, schistosomóza, onchocerkóza a lymfatická filarióza), a osmé onemocnění, horečku dengue, přenášejí. Z některých důvodů popsaných v kapitolách 1.11 a 4.1.2 se u mnoha parazitóz překvapivě zvyšuje počet nemocných, zvětšuje se areál rozšíření a vzrůstá nebezpečí pandemií. Na žádné lidské parazitární onemocnění dosud neexistuje účinná vakcína a stále častěji se objevuje rezistence na používané léky. Obdobný trend lze zaznamenat i u přenašečů nákaz, kteří si vytvářejí rezistenci na insekticidy a díky lidské činnosti a globálním změnám klimatu se šíří na nová území.

I když nemoci působené parazity jsou problémem především v tropických a subtropických zemích, jejich studium je často soustředěno do laboratoří v ekonomicky vyspělých zemích mírného pásma. Česká pracoviště jsou ve výzkumu parazitů a parazitárních infekcí tradičně velmi silným a mezinárodně uznávaným partnerem. I když se o to zasloužila celá řada pracovníků, vzpomeňme alespoň dva badatele. Životní osud Dr. Stanislava Prowazka výstižně shrnuje nápis pamětní desky na střední zdravotnické škole v Jindřichově Hradci: „Zde se narodil Stanislav Prowazek (12. XI. 1875–17. II. 1915), objevitel původce skvrnitého tyfu, který v boji proti této nákaze obětoval svůj život". Díky objasnění životního cyklu bakterie (riketsie) působící skvrnitý tyfus a role vší v jejím přenosu byly zachráněny životy milionů lidí. Za zakladatele moderní české parazitologie je považován prof. Otto Jírovec (1907–1972), který je též autorem nejvýznamnější české parazitologické učebnice „Parasitologie pro lékaře". Jméno prof. Jírovce je spojováno se studiem a diagnostikou urogenitální trichomonózy, pneumocystózy, toxoplasmózy a dalších infekcí, jejichž význam ani dnes není zanedbatelný.

Novodobým českým parazitologům se podařilo navázat na úspěchy a do 21. století vstoupila česká parazitologie jako dynamicky se rozvíjející obor s řadou výzkumných skupin,

které jsou rovnocenným partnerem nejlepších světových pracovišť.

Během několika posledních let se v České republice výrazně zvýšil počet studentů, kteří se s parazitologií setkávají na vysokých školách. Na Přírodovědecké fakultě UK v Praze k jejich prvnímu „kontaktu s parazity" dochází většinou již v bakalářském studiu v rámci předmětů „Základy parazitologie" a „Obecná parazitologie". Obdobný nárůst zájmu o parazitologii lze zaznamenat i na dalších českých univerzitách, např. na Přírodovědecké fakultě JU v Českých Budějovicích, Přírodovědecké fakultě MU v Brně a Fakultě veterinárního lékařství VFU v Brně. Právě to bylo jedním z hlavních impulzů pro sepsání této knihy. Předpokládáme však, že vzbudíme také zájem zoologů, ekologů, učitelů biologie, veterinářů, lékařů, diagnostických pracovníků a dalších.

Text klade důraz především na biologii parazitů a snaží se respektovat i obrovský rozmach molekulárních technik v posledních dvou desetiletích. Zachovává tradiční členění parazitologie na tři hlavní celky, a to protozoologii, helmintologii a lékařskou entomologii. Protozoologická část se od ostatních dvou liší důrazem na evoluci a fylogenezi. Právě u protist (prvoků) došlo díky molekulárně fylogenetickým analýzám v minulých dvaceti letech k nejvýraznějším změnám v systematice a taxonomii. Dnes víme, že se bezpochyby jedná o zcela nepříbuzné organismy řazené do několika skupin na úrovni říší; přitom chybí česká učebnice, která by tyto nové poznatky zohlednila. Tři tradiční celky jsou doplněny úvodní kapitolou věnovanou ekologii parazitů a jejich významu v evolučních procesech. Ta by měla pokrýt oblast, která byla dosud v českých parazitologických učebnicích opomíjena.

Závěrem bychom za všechny spoluautory rádi poděkovali RNDr. Evě Nohýnkové, prof. RNDr. Tomáši Scholzovi a prof. RNDr. Václavu Hypšovi za pečlivé přečtení rukopisu a řadu cenných připomínek.

Petr Volf a Petr Horák
V Praze dne 28. března 2007

1
Ekologická a evoluční parazitologie

1.1 Fenomén parazitismu

Ačkoli každý tuší, co to je parazit, definovat tento pojem zdaleka není jednoduché. Žádná definice nepostihuje šíři parazitického způsobu života dokonale. Nejrozšířenější je v současnosti názor, že **parazit je organismus** získávající živiny z jednoho či několika málo hostitelů, kterým obvykle škodí, ale nemusí je zabít.

Organismy v přírodě nikdy nežijí osamoceně, ale společně s dalšími. Podle toho, zda soužití přináší účastníkům škodu či prospěch, rozlišujeme různé formy soužití (symbiózy, tab. 1–1).

Parazitismus je jedním typem tohoto soužití. Jedná se o vztah mezi organismy, při kterém jeden z partnerů má z tohoto soužití prospěch, a druhý škodu. Z tohoto hlediska je stejným typem vztahu též predace. Paraziti a predátoři jsou někdy společně označováni jako přirození nepřátelé. Jak se tedy liší **parazitismus** od **predace?** Prvním rozdílem je počet jedinců, kteří jsou během života využíváni. U parazita je to často pouze jediný hostitel, zatímco predátor napadá velké množství kořisti. Další rozdíl spočívá v tom, do jaké míry nepřítel sníží biologickou zdatnost (fitness) své oběti. Je zřejmé, že predátor „vynuluje" fitness veškeré své kořisti. **Parazitoidi** sice napadají pouze jednoho hostitele, ale pro dokončení svého vývoje ho musejí zabít, ještě než se hostitel rozmnoží. Tím se podobají predátorům. Naopak takzvaní **mikropredátoři**, například komáři, svou kořist nezabíjejí, i když jejich

Tabulka 1–1 Typy vztahů mezi organismy

Typ vztahu	Zisk jednoho	Zisk druhého
parazitismus	+	–
predace	+	–
kompetice	–	–
protokooperace	+	+
mutualismus	+	+
komensalismus	+	0
amensalismus	–	0
neutralismus	0	0

hostitelů bývá více, třeba i od stejného druhu. Čtyři hlavní skupiny trofických vztahů tedy jsou parazit, predátor, parazitoid a mikropredátor. Mezi parazity snižující fitness hostitele na nulu však patří také parazitičtí **kastrátoři**. I když svého hostitele nezabijí, znemožní mu množení, což je z hlediska ekologických a evolučních vztahů totéž. Kromě toho existuje řada parazitů přenášených v rámci životního cyklu predací jednoho hostitele druhým. Ani tito paraziti hostitele nezabijí, avšak jeho smrt a následné sežrání jsou pro jejich přenos nutné, takže v mnoha případech ulovení svého hostitele predátorem nejrůznějším způsobem napomáhají.

Parazitismus jako životní strategie je jev odvozený, protože nejprve musí existovat potenciální hostitel. Přechod k parazitickému způsobu života musí být pro parazita výhodný, to znamená, že musí zvýšit jeho fitness. Dále musí mít parazit pro nový způsob života určité preadaptace, např. sací ústní ústrojí, kterým hostitelský zdroj využije. **Fakultativní paraziti**, kteří obvykle žijí volně, ale někdy si „přilepší" na hostiteli, jsou zřejmě mezistupněm při vzniku parazitismu. Předstupněm k parazitaci může být také **foréze,** při níž slouží hostitel pouze jako prostředek transportu jiného organismu. Z foréze se může zřejmě relativně snadno vyvinout **obligátní parazitismus**, kde již parazit bez svého hostitele není schopen života či množení. Druhou důležitou cestou od volného způsobu života k parazitismu je postupná evoluční adaptace na náhodné pozření budoucím hostitelem. Zpočátku si potenciální parazit pouze vytvoří adaptace, které mu usnadní přežít průchod trávicí soustavou jiného organismu, později se navíc naučí získávat zdroje ze svého hostitele. Třetí důležitou cestou k parazitismu je saprofytismus, využívání zdrojů živin nacházejících se v mrtvých tělech jiných organismů. U některých druhů se obtížně hledají hranice mezi saprofytismem a parazitismem. Útočník sice napadá živou kořist, tu však rychle usmrtí a dále již využívá živiny z mrtvého těla. Vzhledem k tomu, že usmrcením kořisti útočník vyřadil její obranné mechanismy, je tato strategie svou povahou bližší spíše predaci.

Z hlediska svých životních strategií jsou paraziti rozděleni na mikroparazity a makroparazity. Primárně se nejedná o dělení na základě velikosti parazita, ale podle toho, zda způsobené patogenní projevy závisejí na množství infikujících parazitů.

Mikroparaziti se v těle svého hostitele množí, většinou nemají vytvořena specifická infekční stadia, onemocnění probíhá akutně a končí buď smrtí hostitele, nebo jeho uzdravením současně se vznikem imunity proti reinfekci. Patří sem hlavně bakterie, viry, houby a prvoci. **Makroparaziti** v hostiteli nezmnožují svůj počet, ale produkují infekční stadia, která se přenášejí na další hostitele. Proto patogenní projevy záleží na počtu infikujících jedinců. Infekce je chronická s mortalitou spíše nevýznamnou. Mezi makroparazity řadíme hlavně červy a členovce. Ovšem i v rámci životního cyklu jednoho parazita můžeme

najít obě tyto životní strategie – motolice v plži je mikroparazit, kdežto v definitivním hostiteli makroparazit.

1.2 Diverzita parazitů

Parazitismus jako životní strategie je velice rozšířen. Vzhledem k tomu, že každý organismus může hostit několik druhů parazitů, je pravděpodobné, že většina druhů je parazitických, a pokud jde o počet jedinců, nejvíce je parazitů. Parazitickému způsobu života se přizpůsobily organismy na všech úrovních, od virů přes bakterie, jednobuněčná eukaryota až po mnohobuněčné organismy (parazitičtí obratlovci viz box 1). Z důvodů historických se však parazitologie zabývá hlavně eukaryotickými parazity obratlovců: prvoky, červy a členovci. Příkladem může být střevní bičíkovec *Giardia intestinalis*, tasemnice *Echinococcus granulosus* a komár *Anopheles maculipennis*. Ostatní typy parazitů včetně virů, bakterií a parazitických hub jsou zpravidla studovány v rámci samostatných oborů. Rovněž všechny druhy parazitů rostlin jsou studovány

Box 1

Parazitičtí obratlovci

Ačkoli je parazitismus jako životní strategie velice rozšířen, v rámci obratlovců se s ním setkáváme poměrně málo. Paraziticky žijí některé druhy mihulí. Jejich způsob získávání potravy je přechodem mezi predací a parazitismem. Vzhledem k tomu, že jejich oběť může přežít, patří mihule nejspíše mezi mikropredátory, i když se velikostí těla blíží hostiteli. Mihule jsou vodní živočichové. Larvy zvané minohy žijí zavrtány v bahně potoků a živí se filtrací. Potravou dospělých je krev či tkáň ryb. Na tělo hostitele se přichycují kruhovitým ústním otvorem opatřeným zuby. Parazitické druhy migrují po proudu řek do moře či do jezer a dospělé mihule se před rozmnožováním opět vracejí. Některé druhy v dospělosti vůbec nepřijímají potravu a migrace u nich neprobíhá. Předpokládá se, že tyto neparazitické „satelitní" druhy se odštěpily od parazitů, protože jsou si morfologicky blízké. Takovou dvojicí je například *Lampetra fluviatilis* – parazitický druh, a *L. planeri* – v současnosti jediný druh vyskytující se na území ČR. Mihule mořská *Petromyzon marinus* také již z naší fauny vymizela. Ve dvacátých letech minulého století tento druh pronikl Wellandským kanálem do kanadských Velkých jezer a vyhubil zde sivena. Obrovské hospodářské ztráty ukončilo chemické hubení mihulí.

Endoparaziticky se vyvíjí potěr sladkovodní ryby hořavky duhové *Rhodeus sericeus*. Samice vstřikuje několik jiker do žaberní dutiny mlžů, především zástupců rodu velevrub (*Unio*). Teprve zde dochází k oplození mlíčím samce a zde se také 20–30 dnů přichyceny na žábrách vyvíjejí zárodky hořavky. Pikantním detailem je, že larvy těchto mlžů se vyvíjejí jako ektoparaziti přichycení na povrchu různých druhů ryb.

především v rámci samostatného vědního oboru fytopatologie (parazitické rostliny viz box 2). Při studiu obecných zákonitostí parazitismu se však mezi jednotlivými skupinami parazitů takto nerozlišuje a například evoluční, ekologická či teoretická parazitologie studuje veškeré parazity od retrotransposonů po kukačku.

Z hlediska životních cyklů parazity rozdělujeme na **jednohostitelské** (monoxenní) a **vícehostitelské** (heteroxenní). U giardie proběhne celý vývojový cyklus v jednom hostitelském jedinci, např. v člověku, echinokok naproti tomu musí vystřídat dva hostitele patřící do zcela odlišných taxonomických skupin: býložravce a jeho predátora – psa. Podle toho, kde probíhá sexuální fáze rozmnožování, potom hostitele v rámci vícehostitelských cyklů dělíme na **mezihostitele** (žádné množení nebo pouze asexuální množení) a **definitivní** (finální) **hostitele** (sexuální část cyklu). Podle toho, kde se parazit v hostiteli nalézá, rozlišujeme endoparazity a ektoparazity. **Endoparaziti** žijí uvnitř těla hostitele (např. giardie a tasemnice) a můžeme je rozdělit na **vnitrobuněčné (intracelulární)** a **extracelulární**, kteří žijí mezi buňkami hostitele nebo uvnitř jeho tělních dutin. **Ektoparaziti** parazitují na povrchu těla hostitele, např. vši trvale žijí v ochlupení svých hostitelů. Komár je z tohoto hlediska dočasný ektoparazit, ale z ekologického pohledu je vhodnější ho zařadit mezi mikropredátory. Komár může navíc sloužit jako **přenašeč (vektor)**, tzn. přenáší na svého hostitele jiného patogena. Takto je patogeny využívána řada parazitických členovců. Přitom se parazit ve vektoru může namnožovat, vyvíjet se v něm, nebo může být přenos pouze mechanický. Giardie dále patří mezi mikroparazity, tj. množí se ve svém hostiteli, zatímco echinokok v definitivním hostiteli (psu) je makroparazit, produkující infekční stadia do prostředí. Zvláštní typ parazitismu představuje **hnízdní parazitismus**. Hnízdní parazit je živočich, který nevychovává své potomstvo sám, ale využívá k tomu jedince jiné, kteří se tak stanou nedobrovolnými adoptivními rodiči potomstva parazita. Hnízdní parazitismus se vyskytuje u ptáků (viz box 3), blanokřídlých (viz box 4) a minimálně jednoho druhu ryby. Parazit své potomstvo svěřuje do péče jedincům stejného druhu (**vnitrodruhový** hnízdní parazitismus) či druhu odlišného (**mezidruhový** hnízdní parazitismus). Parazitismus může být **fakultativní**, tzn. parazit je schopen potomstvo vychovat sám, či **obligátní**, kdy je veškerá péče o potomstvo svěřena hostiteli. Hnízdní parazitismus bývá považován za jednu z forem **sociálního parazitismu**. Za sociální parazitismus (viz box 4) je považován stav, kdy jedinec využívá zdrojů poskytovaných příslušníky jiného či stejného druhu a sám přitom neposkytuje ostatním členům příslušné populace adekvátní náhradu. Sociální parazit v podstatě zneužívá některých prvků sociálního chování ostatních jedinců k jednostrannému zvyšování vlastní biologické zdatnosti. Sociální parazitismus známe nejen z lidské společnosti, ale s jeho různými formami

Box 2

Parazitické rostliny

Parazitický způsob života se vyskytuje i u rostlin. Celkem 1 % druhů krytosemenných rostlin je parazitických, tj. asi 3000 druhů z 15 čeledí. Parazitismus se zde vyvinul několikrát nezávisle. Parazity najdeme mezi nejrůznějšími životními formami rostlin, od letniček přes trvalky, keře, liány i stromy. Jejich hostiteli jsou jiné rostliny. Podle přítomnosti či nepřítomnosti chlorofylu je dělíme na **hemiparazity** a **holoparazity**, podle místa připojení na hostitele na **kořenové** a **stonkové**. Spojení s cévním systémem hostitele se nazývá haustorium. Jeho původ je nejasný, vzniklo pravděpodobně z kořenů, neboť jeho funkce jsou obdobné: absorpce látek z hostitele, uchycení na něm, skladování zásobních látek.

Parazitické rostliny se vyskytují na celém světě, ale nejvíce holoparazitů najdeme v tropických lesích. Hemiparaziti jsou častí ve Středomoří a na slunných otevřených stanovištích. U nás se vyskytují zástupci několika čeledí. *Pedicularis* (všivec), *Euphrasia* (světlík), *Odontites* (zdravínek), *Rhinanthus* (kokrhel) a *Melampyrum* (černýš) jsou hemiparaziti, zatímco holoparazity jsou *Lathraea* (podbílek) a *Orobanche* (záraza). Parazitičtí zástupci z čeledi Scrophulariaceae jsou dnes řazeni do čeledi Orobanchaceae. Rod *Orobanche* je hospodářsky významný, neboť sem patří i parazit tabáku. Jednotlivé druhy rodu *Orobanche* se liší hostitelskou specifitou, některé jsou generalisty parazitujícími u většiny druhů určité čeledi, jiné pouze u zástupce určitého rodu, a specialistou je pouze druh jediný. Na jednoděložných parazituje jiný zástupce čeledi, druh rodu *Striga*. Ze Starého světa byl tento druh zavlečen do Spojených států. Může způsobovat až úhyn hostitele, kterému předchází schnutí a žloutnutí. *Striga* má funkční chlorofyl, přesto i plně vyvinutá saje z hostitele organické látky.

V Evropě a v Severní Americe se vyskytuje rod *Cuscuta* (Cuscutaceae). Tento liánovitý holoparazit v dospělosti zcela ztrácí kontakt s půdou. Rotující úponky mohou napadat další rostliny a též mezi nimi přenášet viry. Hostitel je tak oslaben a může uhynout.

Kosmopolitně je rozšířen rod *Viscum* (Viscaceae) – jmelí. Parazituje na větvích stromů. Bobule jsou uzpůsobeny k přenosu ptáky, s jejichž trusem se lepivá semena dostanou na další stromy. Jmelí je stálezelený keř. V životním cyklu je nejcitlivějším stadiem semenáček, který se musí napojit na hostitele, jinak hyne. Stimulem ke klíčení jsou chemické signály hostitele – produkty degradace ligninu. Pokud je hostitel silně napaden, může strádat a postupně odumírat. Náš druh *Viscum album* se dělí na tři poddruhy (někdy považované za druhy) s různou hostitelskou specifitou, nikdy jej však nenajdeme na dubech. Tam parazituje ochmet – *Loranthus* (Loranthaceae). Je to opadavý keř, jehož žluté bobule jsou opět roznášeny v trusu bobuložravých ptáků. Někteří zástupci této čeledi mají květy opylované ptáky. Australské

aridní druhy ochmetu mimetizují listy svého hostitele, což je zřejmě ochrana proti fytofágům. Parazit je ukryt mezi nepoživatelnými listy hostitele, např. akácie nebo eukalyptu.

V jihovýchodní Asii se na některých druzích révy rodu *Tetrastigma* vyskytují holoparazitické rostliny rodu *Rafflesia* (Rafflesiaceae), jejichž jednopohlavné květy patří mezi největší na světě. Květ je jediná vnější část parazita, vše ostatní je uvnitř hostitele. Opylující hmyz lákají zápachem připomínajícím hnijící maso.

se setkáváme prakticky u všech druhů, u kterých se vyskytuje sociální chování.

Šíření parazitů v populacích hostitele, které může probíhat mezi nepříbuznými jedinci, se nazývá **horizontální přenos**. **Sexuálně přenosní paraziti** se přenášejí mezi sexuálními partnery při rozmnožování příslušníků hostitelského druhu. Někteří paraziti se mohou přenášet přednostně či dokonce výhradně na potomstvo infikovaného hostitele, pak se přenos nazývá **vertikální**. K tomu může dojít například infekcí *in utero* u parazitů jinak přenosných horizontálně.

1.3 Hostitelská specifita

Z hlediska počtu druhů, které mohou danému parazitovi sloužit jako hostitelé v určitém stadiu vývoje, rozlišujeme parazity se širokou a úzkou hostitelskou specifitou (tj. parazity **euryxenní** a **stenoxenní**). Například veš muňka parazituje pouze u člověka, kdežto *Toxoplasma gondii* má spektrum mezihostitelů zahrnující kromě člověka i prakticky všechny savce a některé ptáky. Různá stadia stejného druhu parazita se přitom mohou velmi podstatně lišit svou hostitelskou specifitou, například právě *Toxoplasma* se dokáže pohlavně rozmnožovat pouze ve střevě kočkovitých šelem.

Většina parazitů je poměrně hostitelsky specifická, avšak příčiny často nejsou dostatečně známy. Aby parazit mohl nakazit svého hostitele, musí se s ním nejprve setkat, což je ovlivněno ekologií a etologií hostitele. Pro úspěšnou infekci pak musí být parazit schopen hostitele nakazit, přežít v něm a eventuálně se namnožit, zde je tedy závislost fyziologická.

Úzká hostitelská specifita představuje pro parazita výhodu v tom, že se může dokonale přizpůsobit svému hostiteli, tedy vyvinout mechanismy, jak přelstít jeho obranu. Na druhou stranu však snížení početnosti daného druhu hostitele představuje pro parazita riziko vyhynutí. Nízké početnosti hostitele by tedy měly vyvolávat vznik generalistů.

1.4 Ekologie parazitů

Životní prostředí parazitických organismů se velmi zásadně liší od životního prostředí organismů volně žijí-

Box 3

Hnízdní parazitismus u ptáků

Pojem hnízdní parazitismus se používá především u ptáků a někteří autoři dokonce používají tento termín pro označování tohoto jevu výlučně u ptáků. Vnitrodruhový hnízdní parazitismus se vyskytuje např. u kachen a pěvců, mezidruhový u kukaček (Cuculidae), šplhavců (Indicatoridae), pěvců (Ploceidae, Estrildidae, Icteridae) a jednoho druhu kachny (Anatidae). Známe asi 100 druhů obligátních hnízdních parazitů, přičemž hnízdní parazitismus vznikl několikrát nezávisle.

Nejznámějším hnízdním parazitem je u nás kukačka obecná (*Cuculus canorus*). Hostiteli jsou pěvci krmící mláďata hmyzem. Kukačka parazituje asi u 100 druhů pěvců, ale v určitém území je to vždy jen několik druhů. Kukačka je parazitismu velice dobře přizpůsobena. Její vejce jsou menší než u neparazitických druhů kukaček a často jsou barevně podobná vejcím hostitele. Mají silnější skořápku a kratší dobu inkubace než u neparazitických druhů. Samice při kladení sežere 1–2 vejce hostitele. Pokud hostitel zjistí, že jeho hnízdo je parazitováno, kukaččí vejce vyhodí nebo snůšku opustí. Jednotlivé kukačky proto parazitují vždy jeden druh hostitele a vejce tohoto druhu vzhledově napodobují. Pokud se mládě kukačky vylíhne, není už hostitelem rozpoznáno a do dvou dnů vyhodí vejce či mláďata hostitele. Dostatečný příjem potravy si zajistí žadoněním, které odpovídá svou intenzitou celému hnízdu hostitele, a také větší vnitřní plochou zobáku, která „rodiče" stimuluje ke krmení. Otázkou zůstává, jak samice pozná, kam má klást svá vejce, když vejce svého hostitele v mládí nevidí (vejce vyhazuje ještě slepé mládě). Předpokládá se vtištění (imprinting) na hostitele nebo na jeho prostředí. Další otázka je, jak se udržují v populaci „kmeny" („gentes") specializované na jednoho hostitele: barva vejce kukačky je pravděpodobně řízena geny lokalizovanými na samičím pohlavním chromozomu.

Celkem existuje asi 50 druhů parazitických kukaček – polovina všech kukaččích druhů. V Evropě se vyskytuje kromě kukačky obecné ještě kukačka dešťová (*Clamator glandarius*), často parazitující straky. Její mládě ale nelikviduje své adoptivní sourozence.

Odlišnou životní strategii mají američtí vlhovci (Icteridae). Též nelikvidují potomstvo hostitele a jejich vejce nejsou mimetická. Přesto je hostitel většinou akceptuje. Druh *Molothrus ater* je generalista nejen na úrovni druhu, ale i jedince. Zvláštní „spolupráce" se vyvinula mezi druhem *Scaphidura oryzivora* a jeho hostitelem. Mládě hnízdního parazita likviduje z mláďat hostitele parazitické muší larvy (*Philornis*), a pokud mouchy hostitele ohrožují, je parazit v jeho hnízdě tolerován.

Box 4

Hnízdní a sociální parazitismus u hmyzu

U hmyzu se hnízdní parazitismus vyskytuje hlavně u blanokřídlých. U mravenců se zpravidla nazývá sociální parazitismus. Parazit vykořisťuje práci členů society, jejichž altruistické chování je jinak určeno příbuzným. Asi 200 druhů mravenců žije v nějakém typu symbiózy, která může být fakultativní či obligátní. Rozlišujeme dva typy soužití: **složená hnízda** a **smíšené kolonie**.

Složená hnízda se vyskytují u nepříbuzných druhů a snůšky jsou oddělené. Parazit krade potravu cizím dělnicím ze sousedství, nebo menší parazit žije ve stěnách mraveniště hostitele a krade mu potravu, případně žere jeho potomstvo. V jiných případech dva druhy žijí ve společném hnízdě a jeden ovládá druhý, případně parazit žije ve hnízdě hostitele a je jím krmen regurgitovanou potravou.

U smíšených kolonií rozlišujeme tři hlavní typy sociálního parazitismu:

1. Dočasný sociální parazitismus vzniká tehdy, když čerstvě oplozená královna pronikne do hostitelské kolonie. Při tom využívá různé strategie, např. maskování pachem hostitelské dělnice, kterou zabije v okolí hnízda. Vyhledá a zabije původní královnu a začne s přispěním péče hostitelských dělnic produkovat vlastní potomky. Ti postupně nahradí vymírající hostitelský druh. Formy této strategie jsou značně rozšířeny např. u mravenců rodu *Formica* (hostiteli jsou často druhy komplexu *F. fusca*) a rodu *Lasius*.

2. Otrokářství (dulosis) je soužitím, kdy otrokářské druhy využívají pro práci ve vlastní kolonii mravenčí dělnice volně žijících příbuzných druhů. Ty získávají nájezdy, během kterých pronikají do hnízd hostitelů a odnášejí odtud larvy a kukly. Po vylíhnutí obstarávají otroci práci spojenou s udržováním kolonie otrokářů. Otrokářští mravenci často ani nejsou sami schopni získávat potravu. Ke svému životu mohou mít i výrazná morfologická přizpůsobení, např. srpovité čelisti u rodu *Polyergus*, sloužící k prokousnutí hlavy bránících se dělnic z napadeného mraveniště. Královny otrokářů zakládají své hnízdo podobně jako dočasně parazitické druhy – mladá královna pronikne do hnízda, kde zabije původní královnu. K produkci otroků slouží zpočátku potomstvo původní královny, nájezdy do okolí provádějí až nově vylíhnutí otrokářští vojáci.

3. Stálý parazitismus (inkvilinismus) bez otrokářství je vůbec nejrozšířenější parazitická strategie u mravenců. Parazitický druh hostitelskou královnu většinou nezabíjí, protože při inkvilinismu nevytvářejí paraziti dělnickou kastu a dělníky nezískávají ani nájezdy do cizích hnízd. Parazitický druh tedy využívá kompletní strukturu i organizaci hostitelského hnízda a produkuje pouze sexuální kastu a případně vojáky. U hostitele tráví celý život kromě páření a hledání nových kolonií.

U smíšených kolonií je častá vzájemná příbuznost obou partnerů – pa-

raziti jsou fylogeneticky velmi blízcí svým hostitelům. Otázku vzniku těchto vztahů řeší dvě hypotézy. Prvním krokem v evoluci otrokářství mohla být přímá predace (lov) příbuzných mravenců. Z uloupených kukel se náhodou v hnízdě predátora vylíhly dělnice, které byly jako dodatečná pracovní síla začleněny do kolonie. Podobně tomu mohlo být v případě vzájemných teritoriálních bojů o území, kdy dochází i k vyhlazování cizí kolonie.

Vývoj stálého i dočasného sociálního parazitismu však může souviset i s tzv. polygynním uspořádáním kolonií, které nacházíme u mnoha druhů volně žijících mravenců. Těmto koloniím nevládne jedna královna, ale hned několik královen stejného druhu, které ovšem často kolonii nezakládají společně, ale přicházejí do ní až postupem času. Adopce nových, čerstvě oplozených královen stejného druhu se podobá způsobu, jakým pronikají královny sociálních parazitů do hostitelských hnízd. Nejvyšší výskyt tohoto parazitismu v mírném pásmu je dán zřejmě zdejší extrémní rizikovostí zakládání nových mravenišť.

Hnízdní parazitismus se vyskytuje i u včel, a to celkem u 15 % druhů. Včela naklade vejce do hnízda jiného druhu, přičemž ona sama nebo vylíhlá larva zlikviduje vejce či larvu hostitele. Parazitická včela se často podobá svému hostiteli. Generalisté na druhové úrovni jsou na úrovni individuální specialisty, tj. kladou vejce vždy k jednomu druhu hostitele, podobně jako u kukačky.

cích. Paraziti tráví významnou část svého životního cyklu uvnitř těl jiných organismů, na povrchu jejich těl nebo alespoň v jejich těsné blízkosti (například v hnízdech). Těla hostitelů vytvářejí pro parazita bohatou a kontinuálně se doplňující zásobu živin. Hlavním nedostatkem těchto „ostrovů hojnosti" a zároveň prvním důležitým znakem životního prostředí parazitů je to, že **hostitelé jsou smrtelní**. V důsledku toho ostrovy dříve nebo později zanikají a infrapopulace parazitů, tj. populace parazitů vázaná na jednoho konkrétního jedince hostitelského druhu, se musí buď přestěhovat na jiného hostitele, nebo založit nové dceřiné populace, tj. infikovat nového hostitele.

Schopnost infikovat dostatečný počet nových jedinců hostitelského druhu je klíčovým parametrem biologické zdatnosti parazita. Evoluce (přesněji řečeno mikroevoluce) parazita díky tomu ve většině případů vede k maximalizaci tzv. **základní reprodukční konstanty R_0**. Tato konstanta odpovídá v případě **mikroparazitů** průměrnému počtu hostitelů, které nakazí jeden nakažený jedinec v populaci neimunizovaných a nenakažených jedinců, v případě **makroparazitů** průměrnému počtu potomků jednoho parazita, kteří se dostanou v populaci neimunizovaných a nenakažených hostitelů do nového hostitele. Rychlost, jakou se dokáže infrapopulace parazitů množit uvnitř nakaženého

hostitele, nehraje z hlediska biologické zdatnosti parazita obvykle zásadnější roli. V některých případech je dokonce linie parazita s větší růstovou rychlostí evolučně znevýhodněna oproti linii s menší růstovou rychlostí, neboť v důsledku své větší virulence rychle zabije svého hostitele a celkově tak vyprodukuje menší počet **propagulí**, tj. infekčních stadií daného druhu parazita.

Růst populace parazitického druhu je tak obvykle dlouhodobě limitován počtem vnímavých jedinců hostitelského druhu. To znamená, že mnozí paraziti jsou i navzdory své často obrovské plodnosti z ekologického hlediska spíše **K-stratégy**, tj. nemaximalizují svou rychlost množení (počet propagulí produkovaných za jednotku času), ale efektivnost množení (počet propagulí vyprodukovaných za život nakaženého hostitele).

Druhým zásadním rozdílem mezi životním prostředím parazitických a volně žijících organismů je skutečnost, že paraziti mohou poměrně snadno **nevratně zničit své prostředí přílišnou exploatací**. Jakmile se populace parazita v těle hostitele příliš namnoží nebo jakmile začne pro své potřeby odčerpávat nadlimitní množství zdrojů, svého hostitele si zahubí a tím se sama odsoudí k zániku. Pro infrapopulaci parazita je tudíž mimořádně důležité, aby svého hostitele nepoškozovala přespříliš. Poznatky evoluční biologie i etologie přitom ukazují, že dosáhnout takového cíle není ani zdaleka triviálním úkolem. Z hlediska celé infrapopulace je samozřejmě výhodné, když se její členové množí natolik pomalu, že hostitel dokáže jejich vliv na své vitální funkce kompenzovat. Z hlediska jednoho člena infrapopulace je ovšem zároveň výhodnější, když právě on se množí co nejrychleji. Individuální selekce, která maximalizuje fitness jedince, zde tudíž působí opačným směrem než selekce skupinová, maximalizující celkový počet propagulí, které daná infrapopulace po dobu svého trvání vyprodukuje. V dlouhodobé evoluční perspektivě zvítězí ty parazitické druhy, které si vytvořily mechanismy omezující účinnost selekce individuální a posilující účinnost selekce skupinové.

Jedním z velmi efektivních a parazity často užívaných mechanismů omezujících účinnost individuální selekce je **asexuální množení**. U velkého počtu vzájemně nepříbuzných druhů se setkáváme se situací, že paraziti se v rámci infrapopulace zmnožují některou formou **sekundárního pohlavního množení**, například **partenogenezí** nebo **polyembryonií**, a sexuálně produkují pouze propagule, které odcházejí z hostitele do vnějšího prostředí a které jsou určeny k nakažení dalších hostitelů.

U parazitů s přímým životním cyklem se často setkáváme se situací, že sexuálně vzniklé propagule odcházejí z těla hostitele nezralé a infekčními se mohou stát teprve po dozrání (maturaci) ve vnějším prostředí. Tím se snižuje riziko, že by se potomci vzniklí sexuálními procesy vrátili přímo do původní infrapopulace, tj. infikovali původního hostitele. Jestliže se parazit uvnitř hostitele zmnožuje

sexuálně, bývá toto množení často provázeno ireverzibilní diferenciací na novou životní formu parazita, která odchází do jiného orgánu hostitele a nekonkuruje si tak s rodičovskou populací. Při asexuálním množení jsou potomci geneticky uniformní a téměř identičtí se svými rodiči. To má mimo jiné za následek, že mezi nimi nemůže docházet k selekci. Díky tomu mezi nimi nemohou převládnout linie jedinců, kteří by se množili příliš rychle, a tak předčasně zahubili svého hostitele.

Třetím důležitým znakem životního prostředí parazita je jeho **mimořádná predikovatelnost**. Zatímco životní prostředí volně žijících organismů se lokalitu od lokality náhodně liší prostorovým i časovým uspořádáním potřebných zdrojů, těla jedinců příslušného hostitelského druhu jsou v tomto aspektu téměř shodná. Zatímco volně žijící organismy se musí ve svém prostředí naučit orientovat pomocí širokého spektra podmíněných a nepodmíněných reflexů, paraziti v těle hostitelského organismu velmi často vystačí s předem geneticky naprogramovanými sekvencemi fixních vzorců chování. Parazit nemusí uvnitř těla hledat cestu ze střeva do jater, stačí, když po opuštění lumenu střeva urazí určitou vzdálenost podél pobřišnice a nutně se ocitne na horní ploše jater.

Predikovatelnost a současně i relativní heterogenita vnitřního prostředí hostitelského organismu zároveň umožňuje, že si jednotlivé druhy parazitů rozdělí dostupné niky a každý se specializuje na optimální využívání některé z nich. Díky tomu se například s určitými druhy střevních parazitů setkáváme zpravidla pouze v úzce vymezeném úseku tenkého střeva. Extrémním případem je parazitická houba rodu *Laboulbenia,* která parazituje pouze na třetím článku pravého tykadla střevlíčka rodu *Bembidion*. Možnost takovéto úzké specializace je patrně i jednou z příčin nesmírné druhové bohatosti mnohých taxonů parazitických organismů.

Čtvrtým důležitým znakem životního prostředí parazita je jeho **prostorová uzavřenost a ohraničenost.** Volně žijící organismy obývají prostředí, kde se mohou chemické signály, například feromony, šířit do okolí. Přitom s rostoucí vzdáleností od svého zdroje a rostoucí dobou od vypuštění se molekuly nesoucí daný signál zřeďují. Díky tomu mezi sebou mohou ve volné přírodě jedinci v prostoru komunikovat, mohou se například pomocí pohlavních feromonů vyhledávat pohlavní partneři, nebo mohou jedinci vyhledávat vhodné zdroje živin. Uvnitř těl hostitele je tento typ komunikace podstatně ztížený. V krevním řečišti dochází k rychlému promíchávání všech látek, takže jakákoli chemická látka zde brzy homogenně prosytí celý prostor. Jedinec přijímající daný signál proto může jen s obtížemi lokalizovat její zdroj. Paraziti proto ke vzájemné komunikaci a orientaci v prostoru musí, podobně jako například buňky imunitního systému, používat odlišného mechanismu. Musí buď spoléhat na fixní vzorce chování, které nevyžadují přijímání žádného podnětu z vnějšího prostře-

dí, nebo jejich signální molekuly nesou pouze informaci vedoucí k určité akci (například informaci: „v těle hostitele je samička tvého druhu", „v těle probíhá zánětlivá reakce"). Vyhledání místa, kde se nachází samička nebo kde probíhá zánět, zprostředkují až receptory pro ligandy vyskytující se přímo na buňkách hostitele či parazita (např. adheziny). Na malou vzdálenost v rámci určité tkáně však paraziti mezi sebou komunikovat mohou, zejména když případný gradient signální molekuly je udržován její difuzí do krevního řečiště nebo do dutiny plic.

Ztížená možnost komunikovat na delší vzdálenosti může být důležitou příčinou již zmiňované vysoké tkáňové a orgánové specifity mnohých parazitických druhů. Bez této vysoké tkáňové specifity by se v těle hostitelského organismu například nemohli najít pohlavní partneři patřící do stejného druhu.

Vzájemná prostorová izolovanost příslušníků hostitelského druhu je pátým důležitým znakem životního prostředí parazita. S výjimkou některých koloniálních organismů bývají jedinci hostitelského druhu od sebe zpravidla odděleni vnějším prostředím, které paraziti překonávají jen s obtížemi. Jedním z důsledků této izolovanosti infrapopulací parazita je častý výskyt hermafroditismu u parazitických druhů. U gonochoristů může novou sexuálně se rozmnožující populaci založit pouze dvojice jedinců opačného pohlaví. V případě hermafroditů může novou infrapopulaci založit díky možnosti samooplození i jediný parazit a infekce libovolnou dvojicí parazitů může dokonce zajistit plnohodnotný **outcrossing** (oplození vajíček jednoho jedince spermiemi jiného jedince).

U parazitů gonochoristů má prostorová izolovanost infrapopulací vliv na hodnotu sekundárního pohlavního indexu, tj. na početní zastoupení samců a samic v právě narozeném potomstvu. U většiny volně žijících druhů je za normální situace sekundární pohlavní index rovný 1, tj. v potomstvu se rodí stejně samců jako samic. Jakmile však k oplození dochází převážně mezi sourozenci, je pro samici evolučně výhodnější posunout poměr pohlaví v potomstvu výrazně ve prospěch samic. Jeden samec v potomstvu je totiž zpravidla schopný zajistit oplození všech sester. U parazitů díky prostorové izolovanosti jednotlivých infrapopulací dochází ke křížení mezi příbuznými velmi často a z tohoto důvodu se zde velmi často setkáváme s posuny v pohlavním indexu ve prospěch samic.

Dalším znakem, který souvisí s prostorovou izolovaností infrapopulací parazitů, je tzv. **shlukovitost** (agregovanost, „overdisperse") jejich výskytu. V hostitelské populaci se obvykle vyskytuje velké množství jedinců neinfikovaných nebo infikovaných malým množstvím parazitů a zároveň malý počet jedinců s vysokou intenzitou nákazy, tj. infikovaných velkým počtem parazitů příslušného druhu. Populace volně žijících druhů přitom mají daleko častěji symetrická rozložení – většina příslušníků daného druhu se vyskytuje v populacích prů-

měrné velikosti. Infrapopulace parazitických druhů mají zpravidla výrazně asymetrická rozložení, kde rozptyl ve velikostech populací často výrazně převyšuje příslušný aritmetický průměr intenzity infekce. Srovnávací studie ukázala, že z 269 studovaných systémů parazit–hostitel 268 systémů vykazovalo více či méně výraznou shlukovitost výskytu parazitů.

Shlukovitost výskytu parazitů má několik příčin a zároveň několik důležitých důsledků pro ekologii parazitických druhů i pro metodiku parazitologických výzkumů (měření shlukovitosti viz box 5). U mikroparazitů je pochopitelně nejdůležitější příčinou shlukovitosti množení parazitů uvnitř hostitelského organismu. Když se hostitel nenakazí, má nulový počet parazitů, když se nakazí byť jen jediným parazitem, ponese po nějaké době početnou infrapopulaci parazita. Dalšími příčinami shlukovitosti uplatňujícími se i u makroparazitů je například rozdílná rezistence jednotlivých členů hostitelské populace, shlukovitý výskyt propagulí v prostředí, produkce parazitárních feromonů či látek, jejichž syntézu indukuje parazit v hostitelském organismu. Posledně zmíněný mechanismus se uplatňuje především u definitivních hostitelů, jejichž hlavní úloha v životním cyklu parazita obvykle spočívá právě v umožnění setkávání pohlavních partnerů. U mezihostitelů, kde se množí nepohlavně, nebo u hostitelů, kde se parazit nemnoží, se paraziti naopak snaží další infekci vyhnout, ať

Box 5

Měření shlukovitosti parazitů

Pro porovnání míry parazitace pro dva různé parazity nebo pro stejného parazita na dvou lokalitách se používají neparametrické testy nebo ještě lépe Monte Carlo test a permutační testy. Míru shlukovitosti lze například charakterizovat **parametrem *k*** negativně binomického rozdělení (největší shlukovitost $k = 0$, $k = 1$ odpovídá rozdělení geometrickému a pro $k = 8$ přechází rozdělení v rozdělení poissonovské). Vzhledem k tomu, že se tento parametr obtížně počítá a že nelze jeho pomocí srovnávat různě početné populace, je vhodnější spíše používat **index diskrepance**. Z hlediska selekčních tlaků působících na parazita je důležitá hodnota **Loydova indexu shlukovitosti**, která vyjadřuje průměrný počet spoluparazitů v hostiteli/průměrný počet parazitů na hostitele. Z hlediska selekčních tlaků působících na hostitelskou populaci je ovšem důležitějším parametrem samotná **abundance parazita** nebo průměrná **intenzita nákazy**, tedy parametry odrážející početnost určitého druhu parazita na lokalitě. Při výpočtu průměrné abundance se vztahuje počet parazitů na počet všech vyšetřených hostitelů (včetně neparazitovaných jedinců), při výpočtu průměrné intenzity nákazy se vztahuje pouze na počet nakažených jedinců.

již pomocí produkce antiagregačních feromonů nebo prostřednictvím imunizace hostitelského organismu proti invazním stadiím parazita. O úspěšnosti těchto strategií svědčí fakt, že v některých případech bývají jednotliví hostitelé nakaženi pokaždé pouze jediným parazitem, ačkoli vzhledem k celkově vysoké prevalenci parazita bychom očekávali častý výskyt mnohočetných nákaz. Například v jedné studii bylo zjištěno, že u 1924 nakažených ryb se v 1922 případech vyskytoval parazitický klanonožec *Lepsophilus labrei* právě v jednom exempláři. Podobný jev se uplatňuje i u některých lidských tasemnic.

Jedním z důsledků shlukovitosti výskytu parazitů je často výrazná **fenotypová plasticita** příslušníků stejného parazitického druhu. Parazit musí být schopen optimálně fungovat jak za situace, kdy se vyskytuje v hostitelském organismu samotný, tak za situace, kdy je členem velmi početné infrapopulace. Velikost, plodnost, rychlost dospívání i další fenotypové znaky jsou proto u parazitů nesmírně plastické a liší se u jednotlivých členů populace. Například u tasemnice *Triaenophorus crassus* byly zjištěny váhové rozdíly mezi pohlavně dospělými jedinci v rozmezí 5,7–124 mg, u hlístice *Raphidascaris acus* dokonce v rozmezí 0,7–61 mg.

Shlukovitost výskytu má i řadu ekologických důsledků. Obvykle zvyšuje riziko vymření populace parazita, zvyšuje šance na současnou koexistenci většího počtu parazitických druhů na stejné lokalitě (parazitární pestrost) a snižuje regulační (omezující) vliv parazita na populaci hostitelského druhu.

Shlukovitost výskytu parazitů má i řadu důsledků pro metodiku parazitologických studií. Odhadovat zastoupení parazita v hostitelské populaci je třeba na velkých vzorcích vyšetřených hostitelů. Při nedostatečném počtu vyšetřených hostitelů totiž těžko zachytíme vzácné jedince s vysokou intenzitou nákazy. Právě tito jedinci přitom mohou hostit většinu parazitů v populaci.

Obdobně jako jsou nenáhodně a nerovnoměrně rozděleni v hostitelské populaci příslušníci stejného parazitického druhu, bývají zde někdy nenáhodně a nerovnoměrně rozděleni i příslušníci různých parazitických druhů. Bylo zjištěno, že zástupci jednotlivých druhů nejsou mnohdy v jednotlivých hostitelích vzájemně asociováni náhodně, ale že vytvářejí strukturovaná společenstva. Ve strukturovaných společenstvech existují pozitivní nebo naopak negativní korelace mezi výskytem příslušníků různých parazitických druhů.

Primární příčinou strukturovanosti společenstev parazitických druhů je skutečnost, že pravděpodobnost úspěšné infekce jedním druhem parazita závisí na přítomnosti jedinců jiných parazitických druhů v daném jedinci hostitelského druhu. Paraziti různých druhů na sebe mohou v hostiteli negativně působit, nebo se mohou naopak vzájemně podporovat. Toto působení může být jak přímé, tak nepřímé, například zprostředkované specifickými regulačními zásahy do imunitního systému hostitele. Pří-

pady negativních i pozitivních mezidruhových interakcí projevujících se navenek negativní nebo pozitivní asociací (současným výskytem parazitů příslušného druhu ve stejném jedinci hostitelského druhu) byly opakovaně pozorovány u larev motolic v plžích, ale také u střevních cizopasníků sladkovodních ryb, zejména mezi vrtejši a hlísticemi. Naopak studie prováděné na parazitech mořských ryb strukturovanost populací obvykle neprokázaly.

1.5 Vliv parazitů na ekologické procesy

Paraziti mají zásadní vliv na fungování přirozených i umělých ekosystémů, a to jak na průběh mikroekologických, tak i makroekologických procesů. Paraziti jsou patrně nejčastějším faktorem zajišťujícím regulaci velikosti populace prostřednictvím změny průměrné mortality v závislosti na hustotě populace. Jestliže dojde v důsledku náhodné fluktuace ke zvětšení velikosti hostitelské populace, zefektivní se procesy přenosu parazita z jedince na jedince, díky čemuž je velikost populace opět redukována na původní hodnotu. Když byly na určitých lokalitách experimentálně redukovány pomocí antihelmintik počty hlístic druhu *Trichostrongylus tenuis*, došlo zde k přerušení populačního cyklu bělokura skotského *Lagopus scoticus*. Na kontrolních lokalitách pravidelné populační cykly (střídání populačního minima a maxima) i nadále pokračovaly.

Regulační působení parazitů umožňuje, že jednotlivé druhy volně žijících organismů nejsou v přírodě natolik početné, aby zcela vyčerpaly příslušné zdroje v prostředí. Působení parazitů tak umožňuje současnou koexistenci různých druhů odlišujících se schopností čerpat stejné zdroje a zároveň odolností vůči různým parazitům. Přítomnost parazitů může snížit mezidruhovou kompetici o zdroje, a tím pozitivně ovlivnit místní biodiverzitu.

V určitých případech, a to zejména v lokálním měřítku, zase paraziti ovlivňují biodiverzitu spíše negativně. Známý je fenomén tzv. **parazitární arbitráže**, zprostředkování kompetice mezi dvěma různými hostitelskými druhy nebo zásadní ovlivnění jejího výsledku. Například potemníci druhu *Tribolium confusum* vytlačí v přímé kompetici potemníky *T. castaneum*, když je však v prostředí přítomen parazit *Adelina tribolii* (Apicomplexa), je výsledek mezidruhové kompetice přesně opačný.

Řada druhů parazitů **ovlivňuje fenotyp** svého hostitele (viz kap. 1.7). V některých případech tím paraziti vytvářejí zcela nový typ prostředí a zcela nový typ zdrojů pro jiné organismy. Například kořenohlavec *Sacculina* způsobí, že infikovaní krabi nerostou a nesvlékají se. Tím vytvářejí příznivé prostředí pro řadu druhů epibiontů, kteří porůstají jejich krunýře a kteří by jinak neměli šanci se na dané lokalitě dlouhodobě udržet. Obdobně ovlivňuje populaci epibiontů i motolice *Curtuteria australis*, která zabraňuje infikovaným mlžům zahra-

bávat se přes den do písčitého mořského dna.

Někteří biologové se domnívají, že jednu z klíčových rolí v zajišťování produktivity rozsáhlých slanišťních mokřadů na americkém pobřeží hraje motolice *Euhaplorchis californiensis*, jejíž larvy (metacerkárie) parazitují v mozcích drobných ryb. Rybky infikované larvami této motolice se chovají mnohem nápadněji než rybky neinfikované a stávají se tak zhruba 30krát častěji kořistí rybožravých ptáků, definitivních hostitelů této motolice. Svým definitivním hostitelům tyto motolice v podstatě neškodí. Je možné, že bez spolupráce motolic by se na mokřadech uživily méně početné populace rybožravých ptáků, čímž by se následně omezil přísun guana, a tím i rostlinná produkce na daném biotopu.

Paraziti se patrně výrazně uplatňují při vymezování areálů výskytu hostitelských druhů, včetně areálu výskytu člověka. Na rozsáhlých územích Afriky zabraňuje výskyt trypanosom chovu vysoce užitkových plemen dobytka. Díky tomu se zde prakticky nemůže udržet početnější zemědělská populace. Lidské trypanosomy mohou omezit areál výskytu člověka i přímo. Když byla na začátku století přesídlena část lidské populace v Ugandě do oblastí výskytu spavé nemoci, redukovala se četnost dané populace z 6,5 milionu na 2,5 milionu. V současnosti v Severní Americe dochází k expanzi areálu výskytu jelence běloocasého *Odocoileus virginianus*. Tento druh je přirozeným hostitelem helminta *Parelaphostrongylus tenuis*. Zatímco jelenci parazit příliš neškodí, ostatní jelenovité i některé další druhy kopytníků likviduje. Z území obsazeného jelencem tak rychle mizí ostatní jelenovitá zvěř, přičemž parazit přetrvává na dané lokalitě i dlouho poté, co na ní byli jelenci eradikováni.

Z makroevolučních a zároveň makroekologických procesů jsou parazitismem zřejmě významně ovlivněny **procesy vznikání a zanikání druhů**. Srovnávací studie prováděné na savcích i na krytosemenných rostlinách ukazují, že mezidruhoví kříženci jsou mnohem vnímavější k infekcím než příslušníci obou rodičovských druhů. Je proto možné, že selekční tlak ze strany parazitů je důležitým faktorem udržujícím druhovou kohezi pohlavně se rozmnožujících druhů.

Některé druhy parazitů jsou schopny přímo vyvolávat vznik mezidruhové bariéry. Nejznámějším případem jsou bakterie rodu *Wolbachia* vyskytující se u velkého množství druhů hmyzu, korýšů i nematodů. Nakažení a nenakažení jedinci se velmi často mezi sebou nemohou plodně rozmnožovat. Častý je zejména případ, že nenakažení samci se nemohou plodně rozmnožovat se samicemi nakaženými stejnou linií wolbachií. Proto jestliže dvě různé linie wolbachií infikují dvě různé populace určitého druhu, vytvoří se mezi těmito populacemi účinná reprodukční bariéra, díky níž se původní druh rozpadne na dva druhy dceřiné. Někteří biologové předpokládají, že nesmírná druhová bohatost hmyzu a nematodů je částečně důsledkem činnosti wolbachií.

Paraziti, zejména pak viry, jsou považováni za velmi významný faktor vymírání druhů. Druhy vymírají buď hromadně, současně s mnoha dalšími druhy vyskytujícími se na příslušném území, v důsledku náhlých ekologických katastrof, nebo naopak jednotlivě, zdánlivě bez jakékoli vnější příčiny. Druhá varianta vymírání, průběžné vymírání nazývané rovněž **vymírání na pozadí**, je co do celkového počtu zasažených druhů významnější než mnohem spektakulárnější vymírání hromadné. Vůči vymírání na pozadí jsou mnohem vnímavější druhy s prostorově nestrukturovanými populacemi. Právě takové druhy jsou samozřejmě mnohem snáze zničeny epidemií (pandemií) vyvolanou parazitem, vůči kterému nejsou jejich příslušníci rezistentní. Nejpravděpodobnějšími původci takovýchto pro druh zhoubných pandemií jsou viry, mohou se zde ale uplatňovat i jiné typy parazitů. Vymření populací v důsledku epidemie je ostatně i v současnosti druhou nejčastější příčinou vymření známých druhů (hned po zlikvidování příslušných lokalit činností člověka).

1.6 Evoluce parazitického druhu

Evoluce parazita probíhá z velké části formou **koevolučního zápasu** s jeho hostitelským druhem. V tomto zápase má parazit několik strategických výhod. Má zpravidla výrazně kratší generační dobu a často i výrazně početnější populace než jeho hostitel. Jeho životní prostředí je predikovatelnější než životní prostředí volně žijících organismů. Díky všem těmto faktorům na jeho populace účinněji působí selekce a jeho evoluce tak může probíhat rychleji. Selekční tlaky působící na parazita jsou také mnohem systematičtější. Je zřejmé, že všichni přímí předci kteréhokoli parazita se v minulosti setkali se svými hostiteli (jinak by zahynuli bez potomků). Naproti tomu pro hostitelský druh toto neplatí, v každé generaci se pouze část jeho příslušníků setká s daným druhem parazita.

Působení parazitů na hostitelské druhy je velmi intenzivní. Jeho výsledkem je šíření genů pro rezistenci a toleranci a dále modifikace nejrůznějších biodemografických parametrů („life history parameters“) napadené populace. **Rezistence** je schopnost zabránit úspěšné (produktivní) infekci provázené množením nebo vývojem. Naproti tomu **tolerance** je schopnost hostitele snížit či zcela eliminovat negativní důsledky úspěšné infekce pro svou biologickou zdatnost.

V přírodě se častěji setkáváme s geny pro rezistenci. Je tomu tak především proto, že tyto geny přetrvávají v populacích dlouhou dobu v polymorfním stavu. Jakmile totiž zastoupení alel podmiňujících rezistenci v populaci vzroste, sníží se nutně prevalence parazita a tím i klesne selekční výhoda příslušných alel. Naproti tomu vzestup frekvence alel podmiňujících toleranci nevede k poklesu prevalence parazita, takže se příslušné alely mohou v populaci hostitele zcela fixovat (příslušnou alelu ponesou

všichni jedinci v populaci) a my se tak o přítomnosti genů pro toleranci metodami klasické genetiky vůbec nedozvíme.

Z biodemografických parametrů ovlivňují paraziti nejčastěji rychlost dospívání a tam, kde je to možné, i poměr sexuálního a asexuálního rozmnožování hostitelských druhů. Jestliže vysoká prevalence parazita snižuje průměrnou dobu dožití příslušníků hostitelského druhu, existuje zvýšený selekční tlak na rychlé dospívání. Příslušníci hostitelského druhu, například plži *Biomphalaria glabrata*, kterým na určité lokalitě hrozí nákaza larvami schistosom, musí dospět a rozmnožit se ještě předtím, než budou nakaženi nebo významně poškozeni parazitací, a to i za cenu, že z hlediska maximalizace jejich potenciální plodnosti by bylo vhodnější před zahájením množení věnovat více času a více zdrojů růstu vlastního těla. Podobně výskyt sněti *Microbotryum violaceum* způsobuje výrazné zkrácení doby kvetení samičích květů silenky *Silene latifolia*. Tím se na jedné straně snižuje šance květů na úspěšné opylení, na druhé straně se tak rovněž snižuje riziko nákazy spórami sněti přenášenými z infikovaných květů prostřednictvím opylovačů.

Paraziti rovněž představují hlavní selekční faktor udržující v přírodě vysokou frekvenci pohlavního rozmnožování. Tam, kde tomu nebrání evoluční zábrany a kde vedle sebe existuje možnost pohlavního i nepohlavního množení, zvyšuje přítomnost parazitů frekvenci pohlavního rozmnožování. V průběhu pohlavního rozmnožování vzniká geneticky různorodější potomstvo, takže na dané lokalitě se přítomné linie parazitů nemohou dostatečně účinně adaptovat na místní genotypy hostitelského druhu. Tento model je základem **hypotézy Červené královny**, která se snaží vysvětlit existenci a přetrvávání sexuálního rozmnožování v přírodě právě na základě výhody sexuálně se množících druhů v koevolučním zápase s parazitickými organismy.

V současnosti je nejlépe tento fenomén prostudován na modelovém příkladu plžů *Potamopyrgus antipodarum*. Uvnitř svého původního areálu výskytu se tito plži dokážou rozmnožovat jak sexuálně, tak partenogeneticky. Na lokalitách s velkým výskytem motolic mají výraznou početní převahu sexuálně se množící linie. Z klonů asexuálních zde mají větší rezistenci vůči parazitům ty klony, které jsou na dané lokalitě nejméně početně zastoupené, a nejméně rezistentní jsou zde naopak klony majoritní, tj. klony, na které jsou podle všeho nejlépe adaptované místní populace motolic. Při infekci parazity z jiné lokality nejsou rozdíly v rezistenci mezi majoritními a minoritními klony plžů zřetelné. To ukazuje, že příčinou daného jevu nejsou tzv. **„trade offs"**, tj. snížená investice do obrany vůči parazitům u rychle se množících a tedy početných klonů. Větší rezistence příslušníků sexuálně se množících linií byla pozorována i u gekonů parazitovaných střevními nematody a v celé řadě dalších systémů.

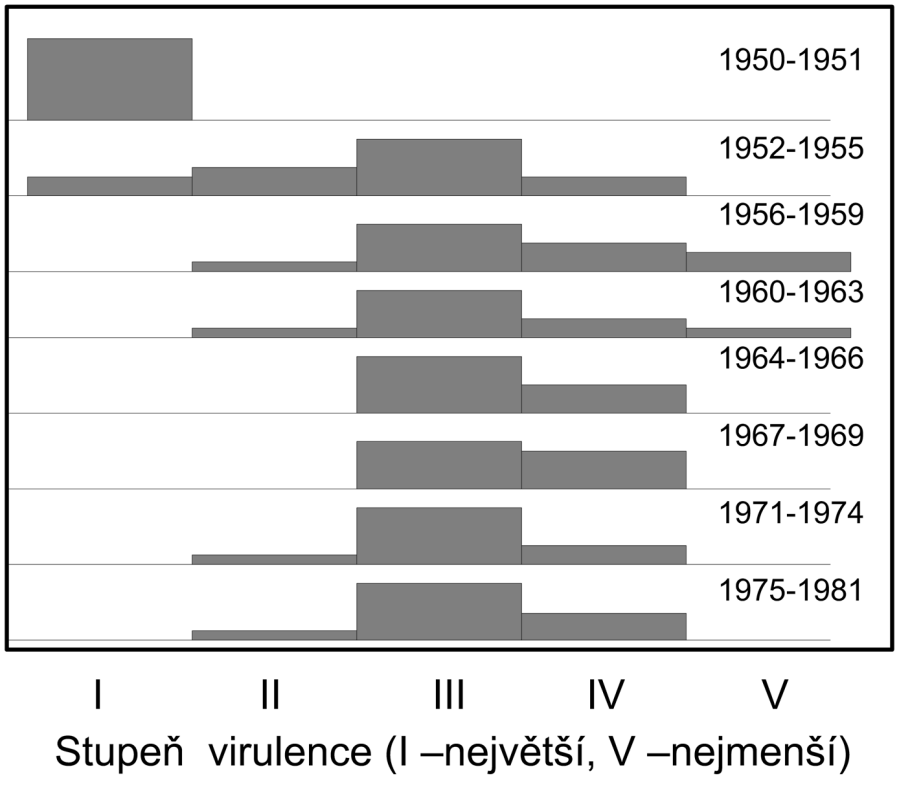
Studium evoluce parazita se z velké části soustřeďuje na problematiku

evoluce virulence. V evoluční a epidemiologické literatuře se stupněm virulence rozumí míra, v jaké příslušný druh nebo příslušný kmen parazita snižuje biologickou zdatnost svého hostitele. Naproti tomu v humánní a veterinární medicíně se stupněm virulence rozumí míra patogenního působení parazita na organismus hostitele. Motolice, která například přesměruje všechny zdroje plže z reprodukce na růst a odolnost vůči predátorům, je tak z hlediska evolučního parazitologa vysoce virulentní, neboť snižuje na nulu biologickou zdatnost svého hostitele, z pohledu lékaře má spíše nulovou nebo dokonce zápornou virulenci, protože prodlužuje délku života infikovaných jedinců. Fytopatologové navíc rozumí termínem virulence schopnost infikovat daný druh nebo danou odrůdu hostitelské rostliny.

Velmi často bývá kladeno rovnítko mezi virulenci a **rychlost množení infrapopulace** parazita. Toto pojetí je do značné míry oprávněné. Míra poškození hostitelského organismu, a tedy i míra snížení biologické zdatnosti jedince, je totiž u stejného druhu parazita zpravidla přímo úměrná rychlosti zmnožování infrapopulace parazita uvnitř hostitelského organismu, případně rychlosti produkce propagulí odcházejících z organismu do vnějšího prostředí. Klíčovým parametrem biologické zdatnosti parazita je ve většině případů jeho základní reprodukční konstanta R_0, tedy u mikroparazitů průměrný počet hostitelů, které nakazí jeden nakažený jedinec v populaci neimunizovaných a nenakažených jedinců hostitelského druhu a u makroparazitů průměrný počet potomků jednoho parazita, které se v takovéto situaci dostanou do dalšího hostitele. Během času v populaci převládnou ty kmeny parazita, které se množí dostatečně rychle a přitom jejich zmnožování umožní hostiteli dlouhodobé přežívání a tedy dlouhodobou produkci příslušných infekčních stadií parazita.

Součástí vědeckého folklóru je představa, že postupnou adaptací parazita na nového hostitele klesá jeho virulence. Podle této představy hostitele výrazně poškozují nebo dokonce zabíjejí především noví, dosud nedostatečně adaptovaní paraziti. V této souvislosti je často připomínán případ viru myxomatózy záměrně introdukovaného do Austrálie za účelem redukce přemnožené populace divokých králíků (obr. 1–1). V tomto případě skutečně zpočátku virus velmi rychle zabíjel většinu infikovaných králíků a během několika let tuto svou vysokou virulenci ztratil. Podrobné studium vývoje virulence ovšem i v tomto případě ukázalo, že pokles virulence nebyl ani zdaleka monotónní a že od určitého roku virulence myxomatózy opět mírně stoupla.

Tento vzestup virulence se dává do souvislosti s větší prevalencí parazita v hostitelské populaci a s tím spojenou vyšší pravděpodobností superinfekcí, tj. opakovaných nákaz již infikovaného hostitele, viz níže. V současnosti se spíše zdá, že během adaptace parazita na nového hostitele dochází častěji ke vzestupu virulence, přičemž tento vzestup se vždy zastaví na hodnotě



Obr. 1–1 Změny virulence viru myxomatózy po introdukci na území Austrálie. Z histogramů je zřejmé, že největší virulenci (měřenou úmrtností nakažených králíků) vykazovala myxomatóza bezprostředně po introdukci, tj. roku 1950, nejnižší mezi roky 1956–1959. V pozdějších obdobích virulence nákazy opět spíše rostla. Vymírání nejvirulentnějších kmenů v prvních rocích po introdukci do Austrálie bylo nejspíše způsobeno tím, že viry zabíjely své hostitele tak rychle, že je hmyzí vektoři nestihli přenést na dalšího hostitele. Vymírání nejméně virulentních kmenů v pozdějších letech mohlo být zase způsobeno tím, že vlivem poklesu virulence stoupla prevalence nákazy, díky tomu se zvýšila frekvence superinfekcí a během nich pomalu se množící viry podléhaly v konkurenci virům rychleji se množících kmenů (dle Fenner, 1994, upraveno).

maximalizující pro daného parazita a daného hostitele základní reprodukční konstantu.

Virulence parazita závisí do značné míry na biodemografických parametrech hostitelské populace. Jestliže se jedná o hostitelské druhy krátkověké (například o drobné hlodavce), nebo jestliže mají hostitelé v dané době přechodně zvýšenou úmrtnost například z příčin nesouvisejících s vlastní parazitární nákazou, je pro parazita