

Univerzita Karlova v Praze  
Pedagogická fakulta  
Katedra biologie a ekologické výchovy

**Vybrané aspekty vztahu parazita a hostitele  
s důrazem na ovlivnění chování hostitele  
parazitem**

*Selected aspects of the relationship between the  
parasite and his host with focus on the influence  
of the parasite on the host's behaviour*

Autor: Kateřina Křišťoufková  
Vedoucí práce: Mgr. Jan Mourek

**Praha 2009**

## **Abstract**

This bachelor's thesis deals with selected aspects of the relationship of parasites to their hosts and because of that the name is "*Selected aspects of the relationship between the parasite and his host with focus on the influence of the parasite on the host's behaviour*". In the general section are discussed the ambiguity of definitions of parasitism, types of parasitism and similar types of coexistence. The parasites which manipulate with the host together with hosts themselves are of the main focus of the thesis. Important part of the evolution of parasites and hosts is their coexistence. Parasites manipulate with the host mainly to get to another intermediate host or a final host where their life cycle can be finalized. Therefore, transfer mechanisms of parasites are described in the thesis. Parasites which manipulate with the host are plentiful. The thesis focuses on the manipulation of nine most interesting and most typical parasites for manipulation hypothesis. The manipulation forces the host to do various actions. For example a housefly – host of fungus *Entomophthora muscae* – dies at specific time in specific position and *Saculina carcini* even persuades a male crab to care about "its" eggs. Parasites can do this and even more to their hosts.

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce se zabývá vybranými aspekty vztahu parazitů s jejich hostiteli. V obecné části poukazuje na nejednotnost definice parazitizmu, jeho druhy a jemu podobné typy soužití mezi organismy. Nejvíce je však zaměřena na parazity manipulující svým hostitelem, ale samozřejmě je pozornost zaměřena také na samotné hostitele. Důležitým bodem v evoluci parazitů a hostitelů je vývoj jejich soužití. Paraziti manipulují svým hostitelem hlavně proto, aby se dostali do dalšího mezihostitele nebo do svého definitivního hostitele, kde mohou dokončit svůj životní cyklus. Proto jsou v této práci popsány mechanismy přenosu parazita mezi jednotlivými hostiteli. Parazitů manipulujících svého hostitele je mnoho. V této práci je věnována hlavní pozornost devíti příkladům nejzajímavějších a nejtypičtějších parazitů manipulujících svým hostitelem. Manipulace parazita donutí svého hostitele k různým činům. Například moucha domácí, hostitel houby *Entomophthora muscae*, umírá jen v určitý čas ve specifické poloze a *Saculina carcini* přesvědčí i samce kraba, že se stará o svoji „snůšku vajíček“. Toto a mnohem více dokáží paraziti se svými hostiteli.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Jana Mourka a že jsem citovala všechny použité zdroje.

Praha, 30.3.2009

*Kateřina Kriřtoufková*  
.....

**Kateřina Kriřtoufková**

## Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat Mgr. Janu Mourkovi za cenné odborné rady a připomínky, které přispěly ke vzniku této bakalářské práce.

|       |    |
|-------|----|
| ..... | 8  |
| ..... | 10 |
| ..... | 10 |
| ..... | 14 |
| ..... | 16 |
| ..... | 20 |
| ..... | 20 |
| ..... | 22 |
| ..... | 24 |
| ..... | 25 |
| ..... | 26 |
| ..... | 27 |
| ..... | 29 |
| ..... | 30 |
| ..... | 31 |
| ..... | 31 |
| ..... | 35 |
| ..... | 38 |
| ..... | 38 |
| ..... | 38 |
| ..... | 39 |
| ..... | 40 |
| ..... | 40 |
| ..... | 41 |
| ..... | 42 |
| ..... | 42 |
| ..... | 43 |
| ..... | 44 |
| ..... | 44 |
| ..... | 44 |
| ..... | 48 |
| ..... | 48 |
| ..... | 48 |
| ..... | 49 |
| ..... | 50 |
| ..... | 50 |
| ..... | 50 |
| ..... | 51 |

# Obsah

|  |    |
|--|----|
| Abstrakt.....  | 2  |
| 1. Úvod.....   | 7  |
| 2. Metodika získávání informací.....   | 8  |
| 3. Parazitizmus.....   | 10 |
| 3.1. Definice a charakteristika parazitizmu.....                                       | 10 |
| 3.2. Druhy parazitizmu.....  | 14 |
| 3.2.1. Hnízdní parazitizmus.....   | 16 |
| 4. Evoluce parazitizmu.....  | 20 |
| 4.1. Vztah vývoje hostitele a parazita.....  | 20 |
| 4.2. Hypotéza Červené královny.....  | 22 |
| 4.3. Adaptace parazita vůči hostiteli.....   | 24 |
| 5. Manipulační hypotéza.....   | 25 |
| 5.1. Definice manipulační hypotézy.....  | 26 |
| 5.2. Mechanismy umožňující přenos parazita mezi hostiteli.....                         | 27 |
| 5.3. Zásahy do nervové soustavy hostitele.....   | 29 |
| 6. Hostitel a jeho chování.....  | 30 |
| 6.1. Definice a změny chování hostitele.....   | 31 |
| 6.2. Adaptace hostitele vůči parazitům.....  | 31 |
| 6.3. Imunitní systém hostitele.....  | 35 |
| 7. Konkrétní parazité.....   | 38 |
| 7.1. Parazité ovlivňující reprodukční schopnost svých hostitelů.....                   | 38 |
| 7.1.1. Tasemnice krysí ( <i>Hymenolepis diminuta</i> ).....                            | 38 |
| 7.1.1.1. Obecná charakteristika.....   | 38 |
| 7.1.1.2. Ovlivnění hostitele.....  | 39 |
| 7.1.2. <i>Wolbachia</i> .....  | 40 |
| 7.1.2.1. Obecná charakteristika.....   | 40 |
| 7.1.2.2. Ovlivnění hostitele.....  | 41 |
| 7.2. Parazité využívající svého hostitele k efektivnímu rozšíření svého potomstva..... | 42 |
| 7.2.1. Hmyzomorka muší ( <i>Entomophthora muscae</i> ).....                            | 42 |
| 7.2.1.1. Obecná charakteristika.....   | 42 |
| 7.2.1.2. Ovlivnění hostitele.....  | 43 |
| 7.2.2. Kořenohlavec krabí ( <i>Sacculina carcini</i> ).....                            | 44 |
| 7.2.2.1. Obecná charakteristika.....   | 44 |
| 7.2.2.2. Ovlivnění hostitele.....  | 44 |
| 7.3. Parazité využívající svého hostitele pro obranu potomstva.....                    | 48 |
| 7.3.1. Lumčík rodu <i>Glyptapanteles</i> sp.....                                       | 48 |
| 7.3.1.1. Obecná charakteristika.....   | 48 |
| 7.3.1.2. Ovlivnění hostitele.....  | 49 |
| 7.4. Parazité zvyšující pravděpodobnost predace svého hostitele.....                   | 50 |
| 7.4.1. Motolice kopinatá ( <i>Dicrocoelium dendriticum</i> ).....                      | 50 |
| 7.4.1.1. Obecná charakteristika.....   | 50 |
| 7.4.1.2. Ovlivnění hostitele.....  | 51 |

|          |   |    |
|----------|---|----|
| 7.4.2.   | Toxoplasma gondii.....  | 51 |
| 7.4.2.1. | Obecná charakteristika.....                                   | 51 |
| 7.4.2.2. | Ovlivnění hostitele.....                                      | 52 |
| 7.5.     | Parazité ovlivňující fenotyp svého hostitele.....             | 56 |
| 7.5.1.   | Motolice podivná ( <i>Leucochloridium macrostornum</i> )..... | 56 |
| 7.5.1.1. | Obecná charakteristika.....                                   | 56 |
| 7.5.1.2. | Ovlivnění hostitele.....                                      | 56 |
| 7.5.2.   | <i>Podocotyloides stenometra</i> .....                        | 57 |
| 7.5.2.1. | Obecná charakteristika.....                                   | 57 |
| 7.5.2.2. | Ovlivnění hostitele.....                                      | 57 |
| 8.       | Závěrečné shrnutí.....  | 59 |
| 9.       | Seznam obrázků.....   | 63 |
| 10.      | Použitá literatura.....                                       | 65 |

# 1. Úvod

Cílem této bakalářské práce je shrnout informace z různých, cizojazyčných i českých, zdrojů o parazitech schopných cíleně ovlivňovat chování svého hostitele a zmapovat mechanismy, kterými k této manipulaci dochází. Budu vycházet z takzvané manipulační hypotézy, kterou uvádí Flegr (2005, 2007). Proto také jedním z mých úkolů bude zjistit původního autora této hypotézy a dozvědět se co nejvíce o jejím vývoji.

Na začátku se budu věnovat základním pojmům a definicím, důležitým pro uvedení do celého děje. Uvedu a porovnám definice parazitizmu z knih a učebnic středních a vysokých škol. Dále porovnám různé typy vztahů mezi organismy a blíže popíši rozdíl mezi parazitizmem a predací, jelikož tyto dva vztahy mezi organismy se na první pohled mohou zdát velice podobné. Dalším bodem této kapitoly budou druhy parazitizmu.

Budu se snažit poukázat na parazity jako na organismy schopné manipulovat svými hostiteli. Tuto manipulaci přehledně popíši u každého parazita zvlášť. Parazity rozdělím do několika skupin podle toho, jakým způsobem svým hostitelem manipulují. Parazitů je samozřejmě nespočetně mnoho, proto vyberu ty „nejzajímavější“ a typické příklady. Tím bych nechtěla nijak snižovat ty, které do svého seznamu nezahrnu. Vzhledem k rozsahu tématu se budu věnovat parazitům (bakteriím, jednobuněčným eukaryotickým organismům – prvoků, houbám a živočichům), kteří parazitují na živočišných hostitelích. Do tohoto přehledu nezahrnu viry a rostlinné parazity, kterými se zabývají specializovaná odvětví vyčleněná z parazitologie.

## 2. Metodika získávání informací

Obecné informace o parazitizmu pro tuto bakalářskou práci jsem získávala především z vysokoškolské učebnice *Evoluční biologie*, Flegr, (2005), z vysokoškolské učebnice *Paraziti a jejich biologie*, Volf a kol., (2007) a z populárně naučné publikace *Vládce parazit*, Zimmer, (2000). Z těchto zdrojů jsem vyhledala citace původních vědeckých prací, ze kterých jsem dále čerpala, a tím jsem získala také část citací dalších původních cizojazyčných článků.

Základní informace o manipulační hypotéze uvádějí autoři odborných článků velice podobně, ne-li stejně. Poprvé byla manipulační hypotéza definována v článku: *Holmes, J. C., and W. M. Bethel., (1972)*. Samotný vývoj manipulační hypotézy je určen objevováním stále nových parazitů, kteří jsou schopni manipulovat svými hostiteli a také nově objevenými mechanismy, které hostitele ovlivňují.

Pro výběr nejzajímavějších manipulací hostitele parazitem jsem využila hlavně populárně naučnou publikaci Zimmer, (2000). Po prostudování této publikace jsem vybrala devět nejzajímavějších parazitů, o kterých jsem vyhledala původní články. Cizojazyčné články v elektronické podobě, ke kterým jsem měla kompletní citaci, jsem získala pomocí internetových databází vědeckých časopisů [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com) a [www.jstor.com](http://www.jstor.com). Další vědecké a populárně-naučné články jsem získala pomocí vyhledávače [google.co.uk](http://google.co.uk), do kterého jsem zadávala klíčová slova – latinská jména parazitů, manipulační hypotéza, vztah parazit-hostitel a samozřejmě jejich anglické překlady. Pomocí původních článků jsem mohla vyhledat další články o původním tématu.

Ke své práci jsem dále využila odborných článků z archivu časopisu *Vesmír*, který publikuje odborné články v České republice již od 3. května roku 1871.

Vzhledem k rozsahu takto získaných informací jsem je roztřídila a porovnávala podle významu a důležitosti ve vztahu k této bakalářské práci. Články jsem sesbírala a rozdělila podle toho, o jakém parazitovi obsahovaly informace. Poté jsem našla podobnost ve způsobu ovlivňování parazita svého hostitele. Proto jsem parazity rozdělila do pěti skupin:

- *Parazité ovlivňující reprodukční schopnost svého hostitele*
- *Parazité využívající svého hostitele k efektivnímu rozšíření svého potomstva*



- *Parazité využívající svého hostitele pro obranu svého potomstva*
- *Parazité zvyšující pravděpodobnost predace svého hostitele*
- *Parazité ovlivňující fenotyp svého hostitele*

...kterému se budu věnovat základním definicím parazitizmu, jeho  
 ... Definice, jak by se na první pohled  
 ... a proto je také důležité na ně poukázat a zaměřit se i  
 ... literárních zdrojích. Obecná charakteristika parazitizmu je  
 ... a uvedení do celého děje bakalářské práce. Součástí této  
 ... organismy považujeme za parazity, jak se rozmnožují a jak  
 ... organismů liší od těch neparazitických. Zabru se i vztahy mezi  
 ... mezi parazitizmem a predací, jelikož podle  
 ... (mož. organismy) jsou tyto dva vztahy na první pohled množné.  
 ... druhům parazitizmu, které můžeme dělit podle

## *Definice a charakteristika parazitizmu*

... parazitizmus je vztah mezi dvěma organizmy, z nichž jeden  
 ... (hostitele), kterému tím škodí. Například ve slovníku  
 ... jako cizopasník, vykořisťovatel a příživník (Lichner a  
 ... definice tohoto slova není tak jednoduché, jak se na  
 ... pod pojemem parazitizmus vyloučit  
 ... z nich nemusí být úplná. V dnešní době je nejrozšířenější  
 ... který získává živiny z jednoho či více hostitelů,  
 ... (Volš, Hrák a kol., 2007). Paraziti tedy nejsou  
 ... ekologicky, a proto mezi ně můžeme řadit různé  
 ... (Flegt, 2005).

... z kterých vycházím:

... *„Parazit“ je docela ošemetné. Může  
 ... organismu a na jeho  
 ... z národních historických  
 ... parazitický, žravý huberil a vřel.*

### 3. Parazitizmus

V této kapitole se budu věnovat základním definicím parazitizmu, jeho charakteristice a také popíši druhy parazitizmu. Definice, jak by se na první pohled mohlo zdát, nejsou jednoznačné, a proto je také důležité na ně poukázat a zaměřit se i na to, jak se liší v různých literárních zdrojích. Obecná charakteristika parazitizmu je celkově důležitá pro představu a uvedení do celého děje bakalářské práce. Součástí této kapitoly bude popsat, jaké organismy považujeme za parazity, jak se rozmnožují a jak se život parazitických organismů liší od těch neparazitických. Zahrnu sem i vztahy mezi organismy a popíši základní rozdíly mezi parazitizmem a predací, jelikož podle základní definice (vztah mezi organismy) jsou tyto dva vztahy na první pohled totožné. Poslední podkapitola je věnována druhům parazitizmu, které můžeme dělit podle různých kritérií.

#### 3.1. Definice a charakteristika parazitizmu

Obecně platí, že parazitizmus je vztah mezi dvěma organismy, z nichž jeden (parazit) využívá druhého (hostitele), kterému tím škodí. Například ve slovníku cizích slov je parazit popsán jako cizopasník, vykořisťovatel a příživník (Linhart a kol., 2004). Vytvořit znění definice tohoto slova není tak jednoduché, jak se na první pohled zdá. Přestože si každý dokáže pod pojmem parazitizmus vybavit určitou definici, žádná z nich nemusí být úplná. V dnešní době je nejrozšířenější tento názor: parazit je organismus, který získává živiny z jednoho či více hostitelů, kterým škodí, ale nemusí je zabít (Volf, Horák a kol., 2007). Paraziti tedy nejsou vymezení taxonomicky nýbrž ekologicky, a proto mezi ně můžeme řadit různé organismy od virů až po obratlovce (Flegr, 2005).

Definice parazitizmu autorů knih, ze kterých vycházím:

Podle Zimmera, (2000): „*To slovo „parazit“ je docela ošemetné. Může označovat cokoli, co žije na povrchu nebo uvnitř jiného organismu a na účet tohoto organismu. Vědci samotní označují z nějakých zvláštních historických důvodů tímto slovem všechno, co žije paraziticky, kromě bakterií a virů.*“

Podle Flegra, (2005): „Klasická definice praví, že parazit je organismus, který v některé fázi svého životního cyklu využívá organismy jiné (hostitele) jako zdroj potravy i jako stálé nebo dočasné životní prostředí, a tím jim přímo nebo nepřímo škodí.“

Definice parazitizmu v učebnicích základních a středních škol:

Podle Rosypala a kol, (2003): „Při parazitizmu je cizopasník zpravidla menších rozměrů než hostitel. Cizopasník hostitele nezabijí, ale postupně z něho odčerpává potřebné živiny.“

Podle Papáčka a kol., (1994): „Mezi parazity, kteří na rozdíl od predátorů svoji kořist ihned neusmrcují, řadíme endoparazity žijící uvnitř hostitelského organismu (hlísty, motolice, vrtejše, jazyčnatky, larvy lumků, střechků aj.) a ektoparazity žijící dočasně či trvale na povrchu těla hostitele (píjavky, vši, klíšáta, upíry aj.).“

Parazitizmus se považuje z hlediska životní strategie za odvozený jev, jelikož nejdříve musí existovat potenciální hostitel. Přejít organismu k parazitickému způsobu života musí být pro parazita přínosem, to znamená zvýšení jeho fitness (Volf, Horák a kol., 2007). Původně pojem **fitness** vyjadřuje celkovou schopnost jedince produkovat plodné potomstvo, ve srovnání s ostatními členy populace.

Dále je důležité, aby byl parazit adaptován na tento způsob života a to například tak, aby byl schopen přežít průchod trávicí soustavou svého budoucího hostitele a později se z něj naučit získávat zdroje. Další takovou adaptací může být například sací ústrojí, kterým svého hostitele využije. Blíže se tomuto tématu budu věnovat v kapitole 5.2 (Flegr, 2007).

Rozmnožování parazitů může být pohlavní i nepohlavní. Můžeme se u nich setkat v rámci **infrapopulace** (populace, kde převažují samice) s formami množení jako je například **partenogeneze** (vývoj vajíčka bez předchozího oplodnění) anebo **polyembryonomie**, což je rozmnožování, při kterém se embrya rozdělí na několik dalších zárodků.

U eukaryotických organismů je pohlavní rozmnožování nejběžnější, proto by se tedy dalo předpokládat, že je i evolučně výhodné. Některé parazitické druhy

schopnost pohlavního rozmnožování nemají, případně se pohlavně množí jen v životním cyklu ve svém definitivním hostiteli, anebo pohlavním rozmnožováním produkují pouze invazní stádia, která opouštějí hostitele do vnějšího prostředí. U parazitů s přímým životním cyklem je časté, že pohlavně vzniklé propagule odcházejí z těla hostitele nezralé a infekčními se mohou stát teprve po dozrání ve vnějším prostředí. Tímto způsobem se snižuje riziko, že by se potomci vzniklí sexuálními procesy vrátili zpět do stejné infrapopulace, a tímto by tedy infikovali svého původního hostitele. Jestliže se parazit uvnitř hostitele rozmnožuje pohlavně, bývá toto množení často doprovázeno ireverzibilní diferenciací na novou životní formu parazita, která odchází do jiného orgánu hostitele. A proto si nemohou konkurovat s rodičovskou populací.

Pokud by si měli potomci konkurovat mezi sebou, či konkurovat samotnému rodičovskému jedinci, jsou produkováni nepohlavním množением. Většinou se uvádí, že hlavním důvodem nepohlavního rozmnožování je potřeba zajistit pokračování generace a to i v takovém případě, že se do hostitele dostane jen jeden jedinec parazita (Volf, Horák a kol., 2007).

V souvislosti s rozmnožováním parazitů je důležité se zmínit o tzv. **hypotéze Červené královny** (van Valen, 1973), která také souvisí s evolucí parazitizmu, o níž se zmíním podrobněji v kapitole 5. Paraziti zřejmě představují hlavní sekční faktor udržující v přírodě vysokou frekvenci pohlavního rozmnožování. Tam, kde tomu nebrání evoluční zábrany a kde vedle sebe může existovat pohlavní a nepohlavní množení, zvyšuje přítomnost parazitů frekvenci pohlavního rozmnožování. Během pohlavního rozmnožování vzniká geneticky různorodější potomstvo, a proto se na dané lokalitě přítomné linie parazitů nemohou dostatečně účinně adaptovat na místní genotypy hostitelského druhu. Tento model je základem hypotézy Červené královny, která vysvětluje existenci a přetrvávání sexuálního rozmnožování v přírodě na základě výhody sexuálně se rozmnožujících druhů v koevolučním zápase s parazitickými organismy (Volf, Horák a kol, 2007).

Organismy existují pouze ve vzájemném vztahu s okolím a ostatními organismy, kteří v něm žijí (viz. tabulka 1). Podle toho, jestli jejich soužití přináší tomu druhému škodu, či prospěch rozeznáváme různé druhy soužití jako je: parazitizmus,

predace, mutualismus, komensalismus, amensalismus, neutralismus, protokooperace a kompetice (Volf, Horák a kol, 2007).

Tabulka 1: Vztahy mezi organismy podle Volf a kol., (2007)

| Typ vztahu     | Zisk jednoho | Zisk druhého |
|----------------|--------------|--------------|
| Parazitismus   | +            | -            |
| Predace        | +            | -            |
| Kompetice      | -            | -            |
| Protokooperace | +            | +            |
| Mutualismus    | +            | +            |
| Komensalismus  | +            | 0            |
| Amensalismus   | -            | 0            |
| Neutralismus   | 0            | 0            |

Z hlediska vztahů mezi organismy mají **predace a parazitismus** podle výše uvedené tabulky stejnou definici. Proto jsou někdy predátoři a parazité označováni jako přirození nepřátelé. Avšak mezi parazity a predátory je hned několik rozdílů. Prvním z nich je počet jedinců, který je během života využíván. U parazitů je většinou jen jeden hostitel oproti predátorům, kteří napadají velké množství kořisti (Volf, Horák a kol., 2007). Druhý rozdíl spočívá v tom, že hostitel poskytuje parazitovi dočasné nebo trvalé životní prostředí na rozdíl od dravců. Zatímco vztahy dravce a kořisti, jako dvou individuí, jsou pouze protichůdné, vztah parazita a jeho hostitele je do určité míry asymetrický. Hostitelovy zájmy jsou zcela odlišné od zájmů parazita. Oproti tomu parazit, který potřebuje živého hostitele jako své životní prostředí, má alespoň nějaké zájmy shodné se zájmy svého hostitele. Hostitel napadený parazitem musí alespoň nějakou dobu přežít a pokud možno se i rozmnožovat (Flegr, 2005). Třetí rozdíl záleží na tom, jak nepřítel sníží biologickou zdatnost – fitness – své oběti. Predátor zničí biologickou zdatnost veškeré své kořisti. **Parazitoidi** (například Hymenoptera: *Chalcidoidea*, *Braconidae*), kteří se svojí strategií podobají predátorům, napadají jen jednoho hostitele, ale pro dokončení svého vývoje ho musejí zabít ještě před tím, než se hostitel stačí

rozmnožit. Na druhé straně **mikropredátoři**, mezi které patří například i komáři, svou kořist nezabíjejí, přestože jejich hostitelů bývá více. Mezi parazity, kteří sníží fitness svého hostitele na nulu, patří **parazitičtí kastrátoři**. Sice svého hostitele nezabíjejí, ale znemožní mu se rozmnožovat. Což má z hlediska ekologie a evoluce stejný důsledek jako usmrčení (Volf, Horák a kol., 2007).

Úzká hranice je také mezi **komenzalismem a parazitizmem**. Komenzalismus v doslovném překladu z latiny znamená „spolustolovník“ (com – s, mensa – stůl). Z tohoto symbiotického vztahu má jeden prokazatelný prospěch, zatímco druhému to nijak neškodí. Tento vztah je většinou založen na využívání zbytků potravy, nestravitelných částí nebo odpadních látek. Například v našem trávicím traktu žije mnoho mikroorganismů, kteří se živí zbytky naší potravy. Zvláštním druhem komenzalismu je **foréza**, kdy je menší symbiont (**foront**) přichycen na svém hostiteli, kterého využívá k přemístění. Například na bříše chrobáka (*Geotrupes*) můžeme často nalézt oranžové roztoče rodu *Parasitus*, *Alliphus* nebo *Macrocheles*, kteří jej využívají jako dopravní prostředek. Proto je právě často obtížné rozhodnout, zda foront svému hostiteli skutečně neškodí, nebrání či ho neznevýhodňuje od ostatních druhů (Votýpka, a kol., 2003).

### 3.2. Druhy parazitizmu

Parazity můžeme dělit z několika rovin a pohledů a právě základní rozdělení bych zde uvedu.

**Z hlediska životních strategií** se paraziti dělí na makroparazity a mikroparazity. Prvotně toto dělení nesouviselo s velikostí parazita, ale s množstvím infikujících parazitů, které způsobuje patogenní projevy.

**Makroparaziti** se v hostiteli nemnoží, nezvyšují svůj počet. Produkují infekční stádia, která se dostanou do dalších hostitelů. Patogenní projevy proto záleží na počtu infikujících jedinců. Infekce je chronická s nevýznamnou úmrtností. Mezi makroparazity patří například členovci a „červi“ (helminți).

**Mikroparaziti** se naopak množí v těle svého hostitele. Onemocnění probíhá prudce a buď končí smrtí hostitele, nebo jeho uzdravením s následným vytvořením imunity proti danému parazitovi. Do této skupiny řadíme hlavně viry, bakterie,

prvky a houby. Můžeme také najít obě tyto formy životní strategie v různých částech životního cyklu u jednoho parazita. Tím je například motolice, která v plži představuje mikroparazita, zatímco v definitivním hostiteli je makroparazit.

Dále můžeme parazity dělit **z hlediska jejich životních cyklů** na jednohostitelské (monoxenní) a na vícehostitelské (heteroxenní). Například u giardie probíhá celý vývojový cyklus v jednom hostiteli – například v člověku. Oproti tomu echinokok musí vystřídat dva hostitele, kteří patří do úplně odlišných taxonomických skupin – býložravec a jeho predátor, psovité šelma. Podle toho, kde probíhá pohlavní fáze rozmnožování, dělíme hostitele v rámci vícehostitelského cyklu na mezihostitele a definitivního (konečného) hostitele. V **mezihostiteli** buď neprobíhá žádné množení, nebo dochází pouze k asexuálnímu množení. Zatímco v **definitivním hostiteli** parazit dospívá a dochází k sexuálnímu množení.

Podle toho, kde se parazit v hostiteli nalézá, dělíme parazity na ektoparazity a endoparazity. **Ektoparaziti** žijí na tělním povrchu svého hostitele. Do této skupiny řadíme například vši, které žijí v ochlupení svých hostitelů. Komáři jsou z tohoto hlediska dočasní ektoparazité, ale z ekologického hlediska jsou zařazeni mezi mikropredátory. Komáři také mohou sloužit jako **přenašeči (vektory)**. To znamená, že přenášejí na svého hostitele ještě jiného patogena – jako například viry, bakterie, prvky nebo červy. Tímto způsobem jsou využíváni mnozí parazitičtí členovci. Ve vektoru se parazit může mezitím množit a vyvíjet se v něm. **Endoparaziti** žijí v tělních tkáních či dutinách svého hostitele (Bednář a kol., 1999; Volf, Horák a kol., 2007). Do této skupiny řadíme například tasemnice a vlasovce. Endoparazity můžeme ještě dále rozdělit na **vnitrobuněčné** (intercelulární), kteří žijí přímo uvnitř buněk hostitele a na **extracelulární**, kteří žijí uvnitř tělních dutin hostitele.

Z hlediska počtu druhů, které parazitovi slouží jako hostitel v určitém stádiu vývoje, rozlišujeme parazity s úzkou a širokou hostitelskou specifitou, tedy stenoxenní a euryxenní jedince. Například mezi parazity s úzkou hostitelkou specifitou patří veš muňka, která parazituje pouze na člověku. Na druhé straně parazitický prvek *Toxoplasma gondii* má široké spektrum mezihostitelů, mezi které patří kromě člověka prakticky všichni savci a některé druhy ptáků.

### 3.2.1. **Hnízdní parazitizmus**

Zvláštním typem parazitizmu je **hnízdni parazitizmus**. Hnízdní parazit je živočich, který nevychovává své potomstvo sám, ale využije k tomu jiné jedince, kteří se tak nedobrovolně (nevědomky) stanou adoptivními rodiči potomků parazita. Hnízdní parazitizmus je znám u ptáků, blanokřídlého hmyzu a u některých druhů ryb. Pokud parazit své potomky svěří do péče rodičům stejného druhu, jedná se o vnitrodruhový hnízdni parazitizmus. Když si za adoptivní rodiče zvolí jedince odlišného druhu než jsou oni sami, jedná se o mezidruhový hnízdni parazitizmus.

Hnízdní parazitizmus může být **fakultativní**, což znamená, že parazit je schopen vychovávat své potomky i sám. **Obligátní** parazitizmus naopak znamená, že veškerá péče o potomstvo je vždy závislá na hostiteli.

Hnízdní parazitizmus se považuje za jednu z forem **sociálního parazitizmu**, což je stav, kdy jedinec využívá zdroje poskytované od příslušníků jiného či stejného druhu, ale sám ostatním členům populace neposkytuje náhradu. Sociální parazit jednoduše zneužívá sociální prvky chování jedinců dané populace ke zvýšení své vlastní biologické zdatnosti.

Hnízdní parazitizmus u hmyzu se vyskytuje hlavně v řádu blanokřídlých (*Hymenoptera*). Parazit vykořisťuje práci členů společenství, jejichž altruistické chování je určeno příbuzným. Okolo 200 druhů mravenců žije v nějakém druhu symbiózy, která může být obligátní nebo fakultativní. Rozlišuje dva typy soužití. Prvním jsou **složená hnízda**, která se vyskytují u nepříbuzných druhů, a snůšky jsou oddělené. Parazit okrádá o potravu cizí dělnice ze sousedství, nebo menší paraziti žijí ve stěnách mraveniště hostitele a kradou mu potravu, popřípadě sežerou jeho potomstvo. V dalším případě spolu žijí dva druhy ve společném hnízdě a jeden ovládá druhý, případně parazit žije ve hnízdě hostitele a nechá se jím krmit. Druhým typem soužití jsou **smíšené kolonie**, u kterých rozlišujeme hlavní tři typy sociálního parazitizmu: dočasný sociální parazitizmus, otrokářství a stálý parazitizmus bez otrokářství.

**Dočasný sociální parazitizmus** vzniká, když čerstvě oplozená královna pronikne do hostitelského společenstva. Musí využít různé strategie, maskuje se



pachem dělnice, kterou v okolí hnízda zabije. Vyhledá a zabije i původní královnu a s pomocí hostitelských dělnic začne produkovat své vlastní potomky, kteří postupně nahradí vymírající hostitelský druh. Tato strategie je rozšířena u různých druhů, například u mravenců rodu *Formica*.

**Otrokářství** (dulosis) je druh soužití, kdy otrokářské druhy využívají pro práci ve své kolonii mravenčí dělnice volně žijících příbuzných druhů. Tyto dělnice získají pomocí nájezdů, během kterých pronikají do hnízd hostitelů a odnášejí larvy a kukly. Po vylíhnutí se otroci starají jen o práci spojenou s udržováním kolonie otrokářů, otrokářští mravenci nejsou často ani schopni sami získávat potravu. Ke svému životnímu stylu jsou výrazně morfologicky přizpůsobeni, například srpovitými čelistmi u rodu *Polyergus*, které slouží k prokousnutí hlavy bránících se dělnic z napadeného mraveniště. Královny otrokářů zakládají svá hnízda podobně jako královny dočasných parazitických druhů. Mladá královna pronikne do hostitelského hnízda, kde zabije původní královnu a nahradí ji. K produkci otrokářů nejdříve slouží původní populace, nájezdy do okolí provádějí až nově vylíhnutí otrokářští jedinci.

**Stálý parazitismus bez otrokářství** (inkvilinismus) patří mezi nejrozšířenější parazitické strategie u mravenců. Parazitický druh hostitelskou královnu většinou nezabije. Při inkvilinismu paraziti nevytvářejí dělnickou kastu a dělníky nezískávají pomocí nájezdů do cizích hnízd. Parazitický druh využívá kompletní strukturu i organizaci hostitelského hnízda a produkuje pouze sexuální kastu, případně vojáky. Paraziti u hostitele tráví celý život kromě páření a hledání nových kolonií.

U smíšených kolonií jsou si paraziti a hostitelé fylogeneticky velmi blízko. Existují dvě hypotézy o vzniku těchto vztahů. Prvním krokem v evoluci otrokářství mohl být přímý lov (predace) příbuzných mravenců. Z ukradených kukel se náhodou mohly v hnízdě predátora vylíhnout dělnice, které byly jako dostatečná pracovní síla začleněny do kolonie. Podobně tomu mohlo být i v případě vzájemných teritoriálních bojů o území, kdy může dojít k vyhlazení kolonie.

Vývoj stálého i dočasného sociálního parazitizmu by mohl souviset i s **polygynním** uspořádáním kolonií, které nacházíme u mnoha druhů volně

živících mravenců. Těmto koloniím nevládne jedna královna, ale několik královen stejného druhu. Tyto královny však velmi často kolonii ani nezakládají společně, ale přicházejí do ní až postupem času. Adopce nových, čerstvě oplozených královen stejného druhu je podobný způsobu, kterým pronikají královny sociálních parazitů do hostitelských hnízd. V mírném pásmu je výskyt tohoto parazitizmu nejvyšší. Pravděpodobně je dán zdejší extrémní rizikovostí zakládání nových mravenišť.

Hnízdní parazitizmus se také vyskytuje u 15% druhů včel (Volf, Horák a kol., 2007). Samice těchto kleptoparazitických včel si nestavějí žádné hnízdo ani nezkoušejí spolupracovat a tvořit společenstva, ale kladou svá vajíčka do hnízd jiných druhů včel. Kladoucí samice nebo vylíhlé larvy zneškodní vajíčka či larvy hostitelského druhu. Larva se živí pylem, který do hnízda nosí samice hostitele (Bogusch, 2003). Parazitická včela, stejně jako u mravenců, se často podobá svému hostiteli (Volf, Horák a kol., 2007).

Pojem hnízdní parazitizmus se především používá ve spojitosti s ptáky a někteří autoři dokonce používají tento termín pro označování tohoto jevu výlučně u ptáků. Vnitrodruhový hnízdní parazitizmus se vyskytuje například u kachen a pěvců. Zatímco mezidruhový je známý u kukaček (*Cuculidae*), šplhavců (*Indicatoridae*), pěvců (*Ploceidae*, *Estrildidae*, *Icteridae*) a u jednoho druhu kachny (*Anatidae*). Je známo asi 100 druhů obligátních hnízdních parazitů, přičemž hnízdní parazitizmus vznikl několikrát nezávisle.

Nejnámějším hnízdním parazitem u nás je kukačka obecná (*Cuculus canorus*), jejíž hostitelé jsou pěvci krmící mláďata hmyzem. Kukačka parazituje u sta druhů pěvců, ale v určité lokalitě je to jen několik druhů (Volf, Horák a kol., 2007). Podle nejnovějších sbírek významných evropských muzeí se kukaččí vajíčko nejčastěji objevuje v hnízdech rákosníka obecného, pěníce slavíkové a konipasa bílého (Honza, 2000). Kukačka je tomuto způsobu života velice dobře přizpůsobena. Její vejce jsou menší než vejce neparazitických druhů kukaček a jsou barevně velmi podobná vejcům hostitele. Právě barva vejce kukačky je pravděpodobně řízena geny lokalizovanými na samičím pohlavním chromozomu. Také mají silnější skořápku a kratší dobu inkubace než u neparazitických druhů. Samice při kladení zlikviduje jedno až dvě vejce

hostitele. Pokud hostitel zjistí, že je jeho hnízdo parazitováno, kukaččí vejce vyhodí nebo hnízdo opustí. Jednotlivé kukačky proto parazitují jen jeden druh hostitele, aby jeho snůšku mohly co nejlépe napodobovat. Pokud se mládě kukačky vylíhne, není už hostitelem rozpoznáno. Do dvou dnů mládě kukačky vyhodí ostatní vejce či mláďata hostitele z hnízda. Dostatečný příjem potravy si mládě zajistí žadoněním, které hlasitostí odpovídá celé snůšce, a také větší vnitřní plochou zobáku, která adoptivní rodiče stimuluje ke krmení (Volf, Horák a kol., 2007). Telemetrickým sledováním kukaček na jižní Moravě bylo zjištěno, že domovský okrsek samice má rozlohu asi 60 ha, ale velikost vlastního teritoria, ve kterém snáší vejce, je překvapivě malá jen asi 4 ha. Často jsou to rákosiny kolem rybníka, dlouhé jen několik metrů. Svá teritoria navštěvují kukačky téměř denně. Znalost průběhu hnízdění je pro kukačku velice důležité, a proto v tomto období zde tráví ještě více času. Pečlivě sleduje hnízda svých možných hostitelů, jelikož vejce klade do hnízda, kam právě snášejí samotní majitelé. Asi 20 minut jejich hnízdo pozoruje z nedalekého keře, a poté tam slétne a přidá své vejce. Vlastní snesení vejce je velice rychlé. Videozáznamy kukaček z jihomoravských rybníků odhalily, že se samice zdrží na hnízdě hostitele v průměru 10 vteřin (Honza, 2000).

Celkem existuje asi padesát druhů parazitických kukaček, což je polovina všech kukaččích druhů. V Evropě se ještě kromě kukačky obecné vyskytuje kukačka dešťová (*Clamator glandarius*), která parazituje straky. Od kukačky obecné se liší tím, že nelikviduje své adoptivní sourozence.

Odlišnou životní strategii mají američtí vlhovci (*Icteridae*), kteří stejně jako kukačka dešťová nelikvidují potomstvo hostitele, ale na druhé straně jeho vejce nejsou napodobeninou vajec hostitele. Přes to všechno je hostitel většinou akceptuje. Se zvláštním druhem „spolupráce“ se můžeme setkat mezi druhem *Scaphidura oryzivora* a jeho hostitelem. Mládě tohoto hnízdního parazita zbavuje mláďata hostitele parazitických muších larev (rodu *Philornis*), a pokud mouchy ohrožují hostitele, je parazit v jeho hnízdě tolerován (Volf, Horák a kol., 2007).

## 4. Evoluce parazitizmu

V této kapitole se budu zabývat charakterem koevolučního zápasu mezi parazitem a jeho hostitelem. Koevoluční charakter evoluce parazitických druhů s sebou přináší řadu jevů, se kterými se v takového podobě v jiných systémech nesetkáme (Flegr, 2005). Proto je důležité zmínit rozdíly a jedinečnost evoluce parazitů a parazitizmu od evoluce jiných druhů. Dále se budu věnovat vývoji adaptací parazita vůči hostiteli, které teprve nedávno upoutaly pozornost vědců. Je důležité si uvědomit, že paraziti byli a možná i jsou dominantní silou v evoluci života (Zimmer, 2000).

### 4.1. Vztah vývoje hostitele a parazita<sup>1</sup>

V evolučním zápase mezi parazitem a hostitelem je parazit v roli útočníka. A právě to už je první výhoda parazita, jelikož má možnost volit si zbraně. Další výhodou je mu jeho životní strategie a jeho biodemografické parametry. Paraziti se v mnohém spoléhají na svého hostitele, například v zajišťování vegetativních funkcí. Díky tomu si mohou dovolit vkládat většinu zdrojů do produkce potomstva. Proto většina parazitů vyprodukuje za svůj život velké množství potomků (Combes, 2001). Například jako měchovec (*Necator*) z kmene hlístic (*Nematoda*), který produkuje až 15 000 vajíček za den, některé motolice 24 000, škrkavka 200 000 a tasemnice až 720 000 vajíček denně. Tento fakt může mít zásadní vliv na průběh i výsledek evolučního zápasu mezi hostitelem a parazitem. Pokud druh produkuje velké množství potomků, z nichž se jen malá část dožije reprodukčního věku, potom u něj přirozený výběr může fungovat velmi efektivně a evoluce adaptivních znaků může probíhat velmi rychle. A jelikož generační doba parazita bývá často mnohonásobně kratší než generační doba jeho hostitele, tak to vše přispívá k tomu, že i evoluce parazita probíhá rychleji než evoluce hostitele.

Z hlediska evoluce je zajímavý ještě další jev – **večeře, nebo život**, který značně určuje výsledek koevolučního zápasu mezi parazitem a hostitelem. Parazit a hostitel nemají v tomto koevolučním zápase stejný zájem. Pokud parazit tento zápas prohraje, znamená to pro něj smrt, zatímco pro hostitele to znamená větší nebo menší snížení biologické zdatnosti (Dawkins, Krebs, 1979; Dawkins, 1982). Fakt, že i hostitel bývá svým parazitem někdy usmrcen nebo se nedokáže rozmnožovat a jeho biologická

---

<sup>1</sup> Převzato včetně původních citací, podle Flegr (2005), zkráceno a upraveno

zdatnost se tím sníží až na nulu, na věci mnoho nemění. Nejedná se totiž o typickou situaci, jelikož parazit by se ve svém vlastním zájmu měl pokusit svého hostitele neusmrtit. Proto i příslušné selekční tlaky, kterým je parazit vystaven, vedou k postupnému snižování jeho patogenity na určitou úroveň.

Princip večeře, nebo život se uplatňuje nejen ve vztahu parazita a hostitele, ale v dalších mezidruhových i vnitrodruhových vztazích. Nejdříve byl tento princip rozpoznán a pojmenován ve vztahu – dravec a kořist - predace. Můžeme si to zjednodušeně popsat na příkladu zajíců, kteří běhají rychleji než liška, protože zajícům jde o život, zatímco lišce o večeři (Flegr, 2005).

Další důvod, proč je evoluce parazitického druhu rychlejší než evoluce druhu hostitelského, spočívá v intenzivnějším a systematictější působícím selekčním tlaku, kterému je populace parazita ve srovnání s populací hostitele vystavena. Zatímco v každé generaci hostitele je jen část jedinců vystavena působení parazita, na druhé straně kterýkoli jedinec generace parazitického druhu musí interagovat s hostitelem (Dawkins, 1982). Paraziti jsou tedy selekčnímu tlaku ze strany hostitele vystaveni neustále, zatímco hostitelé jsou vystaveni selekčnímu tlaku ze strany parazita jen nesystematicky a přerušovaně.

Negativní působení parazita na hostitele může být velmi intenzivní. Rozšíření určitého druhu parazita může dokonce vymezit areál výskytu pro daný hostitelský druh. Například ve velké části rovníkové Afriky nemohou dlouhodobě přežívat běžná plemena hovězího dobytka, tedy zde nemůže žít ani větší lidská populace, protože na tomto místě žijí mouchy tse-tse (bodalky rodu *Glossina*). Tento hmyz přenáší trypanosomy, prvoky způsobující u dobytka smrtelnou nemoc nagana (Moloo a kol., 1980).

Díky rychlejší evoluci dokáže specializovaný parazit přelstít obranný systém hostitelského druhu. Na první pohled by se tedy mohlo zdát, že hostitelský druh nemá šanci v evolučním zápase s parazitem přežít. Skutečnost je naštěstí jiná. Zatímco pro hostitele znamená vytvoření nového systému obrany proti parazitům jednoznačnou výhodu, pro parazita může být takováto přestavba mechanismu obrany proti hostitelskému obrannému systému v konečné fázi i smrtelná. Pokud by totiž byl jeho hostitel vyhuben nebo by byla ohrožena jeho populace a počet jedinců by klesl pod určitou hranici, musel by nutně vyhynout i parazit. Je tedy jasné, že specializovaný,

jednohostitelský parazit nemůže svého hostitele vyhubit, aniž by sám dřív nevymřel. Jiná situace nastává u méně specializovaných druhů parazitů s širším spektrem hostitelských druhů. Zde může dojít i k tomu, že parazit některý ze svých hostitelských druhů vyhubí (Flegr, 2005).

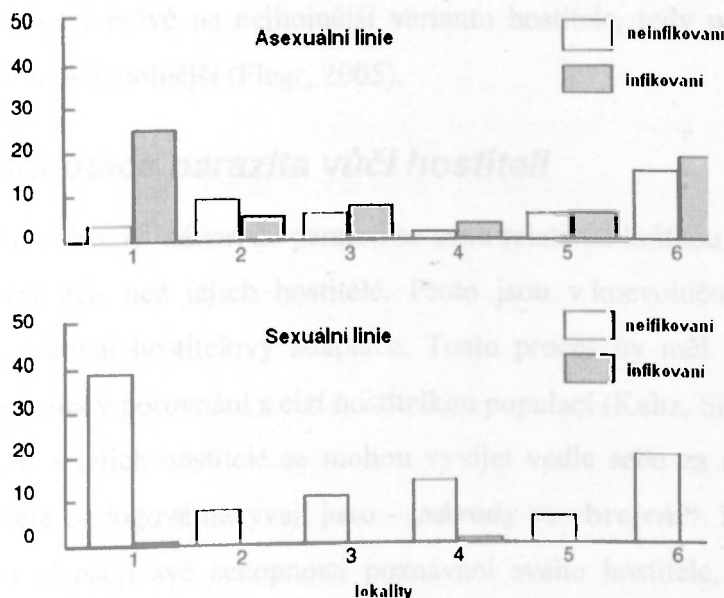
#### **4.2. Hypotéza Červené královny**

V souvislosti s evolucí parazitů a parazitizmu je důležité se zmínit o **hypotéze Červené královny**. Tento princip byl poprvé popsán L. van Valenem v knize *A new evolutionary law* v roce 1973. Tato hypotéza, pojmenovaná podle postavy z knihy Lewis Carrolla „Thought the looking-glass and what Alice found there“, popisuje to, že v některých situacích je nutné rychle běžet kupředu, abychom zůstali alespoň na místě. Abychom se pohnuli dopředu, nestačí jen běžet, ale je nutné běžet rychleji než ostatní (Flegr, 2005).

Základní myšlenkou hypotézy Červené královny je upřednostňování pohlavního rozmnožování před nepohlavním. Otázkou je, kdy této možnosti organismy využívají. Hlavním důvodem u hostitelů je obrana proti parazitům. Jelikož při pohlavním rozmnožování vznikne zcela nový jedinec, který je genetickou kombinací obou rodičů. Oproti tomu, při nepohlavním rozmnožování vzniká klon jednoho z rodičů. Sexuální rozmnožování je pro hostitele výhodnější a to z jasného důvodu – má vyšší pravděpodobnost se parazitovi bránit. Protože je potomek pohlavně se rozmnožujících rodičů novou kombinací genů, pro parazita je mnohem těžší „rozluštit kód svého hostitele“ (Lively, 1987).

Výsledky studií prokázaly, že snížením genetické variability v konkrétních genech se může zvýšit náchylnost k parazitárním onemocněním. Snížení genetické variability by poté mohlo mít za následek vyhynutí populací, jejichž početnost nedávno prošla **efektem hrdla láhve** (Heneberg, 2009).

V prostředí jsou za většinu selekčního tlaku odpovědné biotické faktory, především paraziti a predátoři. Proto je výhodné se lišit od vlastních rodičů a od většiny dalších jedinců stejného druhu. Opakovanými pokusy bylo potvrzeno, že geneticky různorodější organismy, které se množí pohlavně, jsou vůči parazitům podstatně odolnější než jejich nepohlavně se množící konkurenti.



**Obrázek 1: Rozšíření nákazy parazitickými roztoči u gekonů rozmnožujících se pohlavně a partenogenezí. U gekonů *Heteronotia binoei* bylo zjištěno, že počet nakažených jedinců byl výrazně nižší u sexuálně se množících gekonů (dolní graf) než u partenogenetických gekonů (horní graf). Tento pokus byl proveden v šesti různých lokalitách. (Flegr, 2005)**

Tento extrémní tlak vykonávají právě parazitické organismy, viry, bakterie a eukaryotičtí paraziti. Je dokázáno, že populace hostitelského organismu může být vyhubena svým parazitem a že epidemii může přežít pouze několik rezistentních jedinců. Ti dají vzniknout nové populaci jedinců, kteří jsou sice rezistentní k původnímu kmenu parazita, ale vzhledem ke své uniformitě mohou vyhnout v další vlně epidemie mutovaného parazita. Přitom paraziti jsou ve srovnání se svými hostiteli vystaveni mnohem silnějšímu selekčnímu tlaku na změnu svých vlastností, kterou je například změna antigenních vlastností proteinů, které jsou terčem imunitního systému hostitele. Také navíc oproti hostiteli mají téměř vždy kratší generační dobu, takže jejich

mikroevoluce probíhá rychleji než evoluce hostitele. Parazit si tak v koevolučním zápase vůči svému hostiteli udržuje neustálý náskok. To bylo prokázáno například tím, že hostitele lze nejlépe infikovat parazity, kteří pocházejí ze stejné lokality. Jediným účinným protiútokem hostitele je produkce různorodého potomstva, jelikož pouze to může zajistit, že vždy alespoň někteří jedinci přežijí jednotlivé vlny epidemie. Odolnost vůči epidemii vykazuje výrazně negativní dědičnost. Paraziti nové vlny epidemie jsou nejlépe adaptováni právě na nejhojnější variantu hostitele, tedy na tu, která byla při minulé epidemii nejodolnější (Flegr, 2005).

### **4.3. *Adaptace parazita vůči hostiteli***

Je znám obecný názor, že paraziti se svou relativně krátkou generační dobou se vyvíjejí rychleji než jejich hostitelé. Proto jsou v koevolučním zápase schopni rychleji překonat hostitelovy adaptace. Tento proces by měl vést k lepší lokální úpravě parazita v porovnání s cizí hostitelkou populací (Kaltz, Shykoff, 1998).

Paraziti a jejich hostitelé se mohou vyvíjet vedle sebe za stálého vylepšování zbraní, které biologové nazývají jako - „**závody ve zbrojení**“. Paraziti se postupně vyvíjejí a zlepšují své schopnosti poznávání svého hostitele. Pokoušejí se najít slabiny v jeho obraně a zařídit vše podle sebe a pro své dobro (Zimmer, 2000).

Biologové sestavili matematické modely těchto blízkých vztahů. Pokud je jeden kmen hostitele běžnější než ostatní (nazveme jej hostitel A), paraziti na něj adaptovaní mají před sebou světlou budoucnost. V určitý časový úsek jen přeskakují z hostitele na hostitele, využívajíce jejich velkého množství a množí se. Problém nastane v té chvíli, kdy začnou usmrcovat nebo oslabovat mnoho hostitelů, neboť postupem času začne hostitel A vymírat. Pozornost, kterou paraziti věnují nejčastějšímu kmenu hostitele, zvýhodňuje méně rozšířené kmeny. Jelikož na ně nejsou adaptováni nejčastější paraziti, mají možnost se množit. Když počet parazitů A klesá, jsou jiní hostitelé, řekněme B, na vzestupu. V této situaci jsou však paraziti, kteří se dokáží adaptovat na hostitele B, odměněni přírodním výběrem a množí se také. Nakonec sníží počet hostitele B a umožní vzestup hostitele C, pak D, E, a tak dále až nakonec možná i hostitele A. Někdy vznikne mutací nový vzácný kmen hostitele – hostitel F a ten se znovu zapojí do koloběhu dění (Zimmer, 2000).



Tím, že se parazit dokonale přizpůsobí určitému druhu hostitele, si často uzavírá možnost parazitovat na druzích jiných. „Závody ve zbrojení“ mají tedy často za následek velmi přísnou specializaci parazitického druhu a vedou mnohdy k úzké hostitelské specifitě parazita. Zužování hostitelského spektra často vyústí až ve stav, kdy je parazit schopen dokončit svůj životní cyklus jen v příslušnících jediného hostitelského druhu a vůbec nenapadá ani velmi příbuzné druhy. To jasně kontrastuje se situací u řady skupin dravců, kde úzká specializace dravce na jednu kořist nebývá pravidlem (Flegr, 2005).

Pro některé parazitické organismy, včetně virů, jsou charakteristické tzv. molekulární mimikry neboli molekulární mimeze (Moloo a kol., 1980). Parazit přizpůsobuje strukturu svých makromolekul struktuře příslušných makromolekul hostitele. Určitý virus by například mohl být schopen odstranit postupnou kumulací substitučních mutací ze svých bílkovin veškeré peptidy, které jsou rozpoznávány imunitním systémem hostitele jako cizorodé. Přizpůbil by tak svůj „peptidový slovník“, což je množina peptidů vyskytující se v jeho bílkovinách, slovníku svého hostitele. Uniknul by tak bezpečně z dosahu imunitního systému hostitele a mohl by se v dané hostitelské populaci nekontrolovaně šířit. Pokud se ale peptidové slovníky dvou hostitelských organismů vzájemně liší, je to vzhledem k příslušnému selekčnímu tlaku ze strany parazitů velmi pravděpodobné. Parazit nemůže současně přizpůsobit svůj slovník dvěma rozdílným slovníkům dvou hostitelských druhů, jedině za cenu drastického omezení vlastního peptidového slovníku, které by bylo slučitelné s funkčností jeho bílkovin. Jakákoli forma využívání principu molekulární mimeze tak vytváří selekční tlak na postupné zužování hostitelského spektra parazita (Flegr, 2005).

## 5. Manipulační hypotéza

V této kapitole se budu věnovat samotné manipulační hypotéze. Právě manipulací svého hostitele se parazit může přesunout z jednoho mezihostitele na druhého nebo z mezihostitele na definitivního hostitele – což je hlavním cílem. Budu zde popisovat mechanismy umožňující přenos parazita mezi hostiteli. V poslední podkapitole se zmíním o možnostech, jak parazit zasahuje do nervové soustavy svého hostitele.

## **5.1. Definice manipulační hypotézy**

Studie parazitických manipulací je nekonečným zdrojem fascinujících biologických příběhů (Moore, 2002). Jak jsou paraziti schopni manipulovat svými hostiteli? Zodpovězení této otázky jednoznačně vyžaduje bližší pohled na vztah mezi parazitem a hostitelem (Gandon, 2005).

Poprvé byla manipulační hypotéza popsána v článku: Holmes, J. C., and W. M. Bethel, (1972). Podle manipulační hypotézy může parazit změnit chování svého hostitele pro svůj vlastní prospěch, nebo také pro lepší přenos, nakažení dalších hostitelů (Flegr, 2007). Hypotéza naznačuje, že takovéto změny chování hostitele představují propracovaný výtvar evoluce parazita zaměřeného na manipulaci hostitele více než na náhodnou nákazu hostitele (Barnard & Behnke, 1990; Poulin, 1994). Řada parazitů využívá k přenosu potravní řetězec. Vývojová stádia parazita se nacházejí v těle mezihostitele, který obvykle musí být sežrán predátorem, definitivním hostitelem, aby parazit mohl dokončit svůj vývoj a životní cyklus. Bohužel málo studií se zaměřuje na výzkum přenosu parazita hostitelem v přirozeném prostředí, většina zkoumá hostitele v umělých podmínkách laboratoří (Moore & Gotelli, 1990; Webster a kol., 2000).

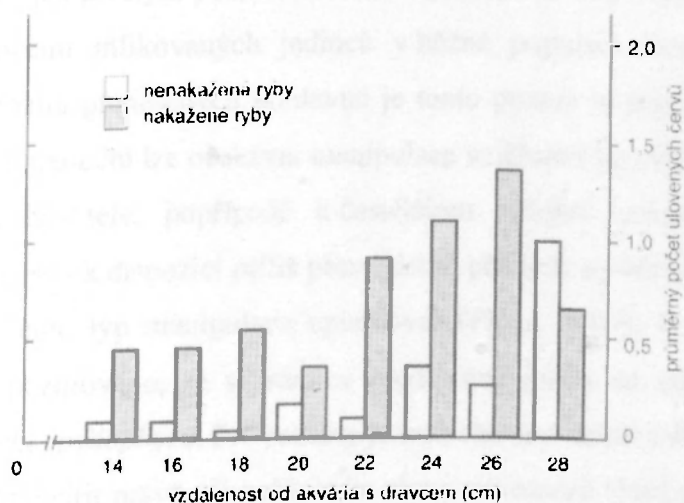
Důležitým mechanismem, který umožňuje zvyšovat šance přenosu parazita mezi hostiteli, je vyvolání změn v chování infikovaného hostitele. Tyto změny mohou pozitivně ovlivnit pravděpodobnost přenosu parazita z hostitele na hostitele (Barnard & Behnke 1990, Moore 1984). Parazit může vyvolávat tyto změny různými způsoby. Ke specifickým mechanismům patří přímé zásahy do centrální nervové soustavy hostitele, kterými parazit dokáže spustit i velmi složité vzorce chování. K jednodušším mechanismům patří nespecifické patogenní působení na hostitelský organismus, které snižuje vitalitu hostitele, a tím zvyšuje šanci, že parazit svého hostitele usmrtí a sám zahyne. Na druhé straně v některých případech může být z hlediska šíření parazita velmi funkční. Typy změn chování, které parazit indikuje, závisí hlavně na mechanismu jeho šíření. Je jasné, že jiné změny chování napomáhají šíření z mezihostitele na hostitele predací a úplně jiné zvyšují účinnost šíření pohlavně přenosné parazitózy. Důležitý mechanismus, který zvyšuje šance přenosu parazita mezi hostiteli, je vyvolání takových změn v chování infikovaného hostitele, které pozitivně ovlivní pravděpodobnost přenosu parazita z hostitele na hostitele nebo tedy

z mezipřenositele na definitivního hostitele (Flegr, 2005, odstavec převzat včetně původních citací, upraven).

## 5.2. Mechanismy umožňující přenos parazita mezi hostiteli

Rozšíření parazita a hostitele je důležitým faktorem, který ovlivňuje vývoj vztahu parazit–hostitel. Právě rozšíření parazita a hostitele může hrát významnou roli v evoluci virulence parazita (Boots, Sasaki, 1999) a jeho adaptace na prostředí (Gandon a kol., 1996). Nicméně většina studií nebere v úvahu možnost, že hostitelovo rozšíření by mohlo být strategií úniku před parazitem. Například bylo zjištěno, že hostitel preferuje oblasti bez parazitů před oblastmi s výskytem parazita. U několika druhů ptáků tvořící kolonie, jako je vlaštovka (*Hirundo pyrrhonota*), se ektoparaziti projeví jako hlavní důvod pro opuštění hnízda (Loye, Carroll, 1998). Na druhé straně existují důkazy, že přenos a rozšíření parazita spolu úzce souvisí, a je známo, že právě přemístění hostitele může parazit využívat ke svému vlastnímu přenosu (Lion a kol., 2006).

Paraziti také mohou vyvolávat různé změny chování svého hostitele (obr. 2). Typ těchto změn závisí na způsobu, kterým dochází k šíření daného druhu parazita, který se přenáší z kořisti na dravce **predací**. Při tomto typu přenosu se hostitel nakazí pozřením kořisti napadené parazitem. Parazit může zvýšit pravděpodobnost ukořistění jedince, kterého následně infikuje, například tím, že zvýší jeho aktivitu (Brown a kol., 1994;



**Obrázek 2: Menší strach infikovaných hostitelů z dravce.** Graf ukazuje výsledek pokusu, při kterém byla v akváriu vždy dvojice koljušek (jedna zdravá, druhá nakažená tasemnicí *Schistocephalus solidus*) s jejich oblíbenou potravou – nitěnkami. U stěny akvária bylo umístěno další akvárium s dravou cichlidou. Bylo pozorováno, kolik nitěnek sežerou zdravé a nakažené koljušky v té které vzdálenosti od stěny s cichlidou. Bylo zjištěno, že nakažené koljušky mnohem častěji sbírají nitěnky v blízkosti dravce. Je tedy pravděpodobné, že parazit ovlivňuje chování svého hostitele. (Flegr, 2005)

Webster, 1994; Hay a kol., 1986). Také může jeho aktivitu přesunout na jinou denní dobu, například z noci na den, dále může buď prodloužit jeho reakční reakce, nebo snížit jeho strach z nebezpečí a z neznámých podnětů (Hutchinson, Aitken, Wells, 1980; Hay a kol., 1983; Hay, Aitken, Graham, 1984).

V některých případech parazit upraví útekovou reakci hostitele natolik, že tato reakce spíše zvyšuje než snižuje pravděpodobnost ulovení mezihostitele definitivním hostitelem. Typickým příkladem jsou vrtejší rodu *Polymorphus*, kteří přinutí svého mezihostitele, blešivce rodu *Gammarus*, reagovat na vyrušení útekem k vodní hladině, pokud je definitivním hostitelem nepotápivá kachna. Naopak, pokud je definitivním hostitelem potápivá kachna, tak mezihostitele přinutí plavat ke dnu (Barnard, Behnke, 1990; Minchella, 1985). *Odstavec včetně původních citací převzat z Flegra (2005), upraven.*

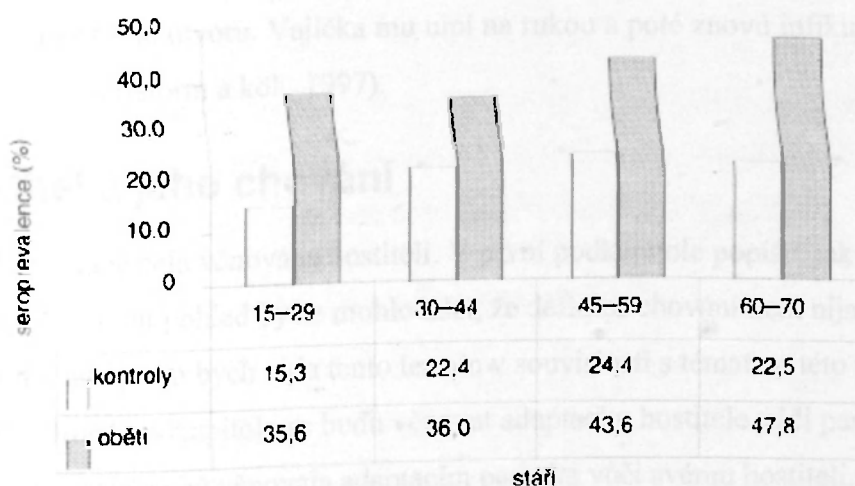
Známé jsou také případy manipulace ze strany parazitů, kteří jsou přenášeni členovci sajícími krev. V těchto případech dochází k manipulaci chováním vektoru, která vede k opakovanému sání krve, což vede k tomu, že se hostitel zdržuje na místě většího výskytu vektoru nebo se stěhuje na větší vzdálenosti (Flegr, 2005).

**U pohlavně přenosných parazitů** se důkazy ohledně manipulace ze strany parazitů získávají mnohem obtížněji. V případech, kdy je parazit na hostitele přenesen pomocí predace, se může už jen prostým porovnáním frekvencí infikovaných jedinců ulovených dravcem s frekvencemi infikovaných jedinců v běžné populaci rozpoznat existenci manipulace. U parazitů přenesených pohlavně je tento postup nepoužitelný. Zvláště u tohoto typu přenosu parazitů lze očekávat manipulace směřující ke zvyšování frekvence pohlavního styku hostitele, popřípadě k častějšímu střídání pohlavních partnerů. V současné době nejsou k dispozici příliš přesvědčivé příklady systémů parazit-hostitel, ve kterých by se tento typ manipulace uplatňoval (Flegr, 2005). U pakomárů rodu *Chironomus* bylo pozorováno, že se samice přednostně pářily se samci nakaženými roztočem *Unionicola ypsilophora*. Pro roztoče je toto chování velmi výhodné, jelikož se v populaci může dále šířit právě při pohlavním styku pakomárů (McLachlan, 1999). U mnohých živočichů (například u řady druhů ještěrek a hadů) existují pozorování, která podobnou manipulaci nepřímo dokládají. U samice zmije obecné bylo zjištěno, že se páří několikrát za sezónu, přitom k oplození snůšky vajíček by stačila pouze jedna

kopulace na začátku sezóny. Další činnost jedince je v tomto případě nadbytečná a ničím nepřispívá ke zvýšení její biologické zdatnosti. Může však velmi výrazně přispívat k efektivitě šíření případného pohlavně přenosného parazita, takže není vyloučeno, že je některým takovým parazitem indukováno (Flegr, 2005, *převzato včetně původních citací, upraveno*).

### 5.3. Zásahy do nervové soustavy hostitele

Mnozí paraziti zasahují do centrální nervové soustavy hostitele prostřednictvím hormonů vylučovaných do krve nebo prostřednictvím lokálních mediátorů (chemické látky působící v bezprostřední blízkosti svého vzniku). Skutečnost, že mnoho endoparazitů je v těle hostitele umístěna v nervové tkáni, souvisí s tím, že centrální nervová soustava je privilegovaným orgánem z hlediska imunitního systému organismu. Imunitní reakce proti cizorodé látce zde neprobíhají nebo probíhají jen s malou účinností, takže parazit je zde proti obranným mechanismům hostitele relativně chráněn. Dalším důvodem umístění parazitů do orgánů centrální nervové soustavy také může být i to, že právě zde dokáže parazit velmi účinně zasahovat do chování hostitele prostřednictvím přirozených mediátorů jejich analogů, případně faktorů stimulujících syntézu těchto látek přímo v nervových buňkách hostitele. Příkladem může být prvok



**Obrázek 3:** Vyšší zastoupení osob nakažených prvokem *Toxoplasma gondii* u obětí dopravních nehod ve srovnání s neinfikovanými jedinci. Frekvence toxoplazmózy u účastníků dopravních nehod na území centra Prahy byla porovnána s frekvencí toxoplazmózy v kontrolním souboru osob s trvalým bydlištěm na stejném místě. Z rozdílu obou frekvencí bylo zjištěno, že osoby infikované toxoplazmou mají přibližně 2,6x vyšší riziko havárie než osoby nenakažené. (Flegr, 2005)

*Toxoplasma gondii*, jehož cysty jsou dlouhodobě tolerovány v nejrůznějších tkáních meziphostitele, ale které jsou přesto lokalizovány z velké části právě v mozku infikovaných jedinců (Stibbs, 1985).

Druhým způsobem, jak může parazit zasahovat do nervové soustavy hostitele, je pomocí předání signálů do centrální nervové soustavy příslušnými sensorickými orgány hostitele. Mezi ně patří například vylučování nejrůznějších feromonů, kterými za normální situace komunikují příslušníci hostitelského druhu a pomocí nichž proto dokáže parazit spouštět u hostitele i velmi složité vzorce chování. Typickým příkladem jsou hmyzí paraziti mravenců, z nichž někteří dokážou pomocí feromonů přinutit své hostitele, aby si je odnesli do hnízda, krmili je a v případech, kdy je to pro parazita výhodné, také třeba zabili vlastní královnu (Fiedler, Hölldobler, Seifert, 1996).

Parazit působí na smysly hostitele nejen specializovanými feromony. V některých případech může použít zcela jednoduché nespécifické podněty. Sexuální touha hostitele zvyšující frekvenci pohlavního styku, a tím tedy i frekvenci přenosu parazita šířeného právě touto cestou, může být velmi účinně pozitivně ovlivněna už pouze tím, že parazit (například původce kapavky *Neisseria*) vyvolá v pohlavních orgánech hostitele svědění (Dawkins 1976).

Roup dětský používá obdobný mechanismus, ale ne ke zvyšování sexuální apetence, ale k podstatně jednoduššímu cíli. Samičky v noci vylézají z konečníku infikovaných dětí a kladou zde vajíčka. Přitom vyvolávají svědění kolem řitního otvoru, takže se dítě škrábe v okolí řitního otvoru. Vajíčka mu ulpí na ruku a poté znovu infikuje sebe nebo další hostitele (Herrstorm a kol., 1997).

## 6. Hostitel a jeho chování

Tato kapitola je celá věnována hostiteli. V první podkapitole popíšu, jak je chování definováno. Na první pohled by se mohlo zdát, že definice chování není nijak složitá, ale není tomu tak, proto bych ráda tento termín v souvislosti s tématem této práce upřesnila. V druhé podkapitole se budu věnovat adaptacím hostitele vůči parazitovi, stejně tak jako jsem se již věnovala adaptacím parazita vůči svému hostiteli. V poslední podkapitole popíšu imunitní systém hostitele, tedy jeho způsoby ubránění se svému parazitovi.

## **6.1. Definice a změny chování hostitele**

Chování je možno definovat různě. Je možno jej chápat jako reakce jednotlivých organismů na podněty přicházející z jejich vnějšího i vnitřního prostředí, přičemž tyto reakce nejčastěji spočívají ve změnách jejich polohy či změnách polohy nebo vlastností jejich orgánů. Spojování signálů a uchovávání informací, které řídí chování jedince, se neděje na úrovni geonomu, ale na úrovni specializovaných či orgánových soustav, u živočichů je to především na úrovni soustavy nervové. Chování je také nedílnou součástí fenotypu organismu. V některých případech není jednoduché rozlišit, kde u jedince končí **vlastnosti**, ve smyslu morfologických, fyziologických či molekulárních znaků, a kde začíná jeho chování. Například i barva tělního povrchu, součást fenotypu, která na první pohled jednoznačně spadá do kategorie morfologických vlastností, je velmi často výsledkem či projevem chování organismu – například změny zabarvení chameleona, hlavonožců a některých ryb. Pokud bychom organismus přirovnali k počítači, tak morfologické vlastnosti organismu můžeme přirovnat k hardwaru a chování k softwaru počítače. Genotyp jedince v průběhu ontogeneze dále určí vlastnosti organismu, jak jedinec s těmito vlastnostmi naloží, jak využije orgány, ale jak se bude chovat, už záleží na jeho softwaru. Jednu morfologickou strukturu – hardware – lze využívat ke zcela odlišným účelům. Stejným zobákem je možné loupat semena nebo vylamovat plže z ulity a například chápaté nohy primátů jsou ještě univerzálnější. Zatímco hardware (stavba těla organismu) zůstává po celý život organismu téměř stejný, software se může neustále vyvíjet, jedinec mění své chování například v důsledku hromadění zkušeností. Je jasné, že existují prvky chování, které se podobají v principu spíše softwaru, například naučené vzorce chování, zatímco jiné připomínají spíše hardware, jako například vrozené fixní vzorce chování (Flegr, 2005).

## **6.2. Adaptace hostitele vůči parazitům<sup>2</sup>**

Stejně jako si paraziti vytvářejí různé adaptace, aby přemohli svého hostitele, tak i hostitelé si vytvářejí různé úpravy, aby se parazitům mohli bránit. Přestože je imunitní systém pro přežití útoku parazitů velmi důležitý, je to vlastně až ta poslední zbraň, po které jedinec sáhne. Bojuje proti parazitům, kteří se do těla hostitele už dostali. Právě

---

<sup>2</sup> Informace čerpány z Zimmer (2000), upraveno podle původních pramenů

adaptace si hostitelé vytvářejí, aby k proniknutí do těla vůbec nedošlo. Hostitelé jsou adaptováni na boj s parazity tvarem těla, chováním, způsobem páření, dokonce i strukturou svých společenstev – vše je navrženo tak, aby ke střetu parazita a hostitele nejlépe vůbec nedošlo (Zimmer, 2000).

Například studiem DNA včel přišli vědci na to, že královna se na svém svatebním letu pravděpodobně páří s deseti až dvaceti samci. Takové množství pohlavních styků je pro královnu velmi náročné. Pářící se královna se také stává velmi snadnou kořistí pro predátory a nezbyvá jí příliš mnoho energie na přežití zimy. Švýcarský biolog Paul Schmid-Hempel proto testoval hypotézu, zda genetická rozmanitost potomstva může včelám poskytnout ochranu proti parazitům. Uměle oplodnil královnu čmeláka (*Bombus terrestris*) a vypěstoval jejich kolonie. Některé královny dostaly sperma jen z několika blízce příbuzných samců a ostatní dostaly sperma s čtyřnásobnou genetickou různorodostí. Geneticky různorodější potomstvo bylo ve všech směrech odolnější proti parazitům než to, které vzniklo z méně různorodého spermatu. „Různorodí potomci“ měli méně parazitů a větší reprodukční schopnost. Místo toho, aby si královna pečlivě vybírala jednoho nejlepšího samce, hledá si mnoho samců, aby v budoucím úlu zaručila genetickou pestrost. Je tedy pravděpodobné, že frekvence páření včel je zčásti ovlivněna parazity (Baer, Schmid-Hempel, 1999).

Některý býložravý hmyz má tvar těla dokonale přizpůsobený k boji proti parazitům. Různými adaptacemi musejí snižovat pravděpodobnost, že je parazit vůbec najde nebo se k nim dostane. Ve svém larválním stádiu je hmyz nejvíce vystaven nebezpečí, proto je důležité, aby byl v tomto období chráněn. Některé druhy jsou pokryty ostny a tvrdou pokožkou, která znemožňuje parazitickým vosičkám, aby do nich nakladly vajíčka. Jiné mají na těle chomáčky chlupů, které se uvolňují pokud se vosička pokouší na těle přistát a zamotá se do nich. I kukly motýlů jsou zavěšeny na dlouhém hedvábném vlákne, takže vosičky nemohou propíchnout jejich tlustý povrch, jelikož nemají dostatečnou oporu (Gross, 1993).

Ale ne každému druhu takové brnění stačí. Takovým příkladem mohou být tisíce druhů mravenců a tisíce jim vlastních druhů parazitických much. To je odhadem 16000 druhů z řádu dvoukřídlých (*Diptera*), tedy přibližně 20% z celkového počtu organismů s tímto způsobem života (Feener, Brown, 1997).



Moucha pouze počká na vhodného hostitele – mravence, kterému se snese na záda a vloží své kladélko do otvoru mezi hlavou a jeho zbytkem těla. Z vajíčka, které tam naklade, se okamžitě vylihne larva a prokouše si cestu mravencovým tělem až do hlavy, kde se potom živí svalovou hmotou. Na rozdíl od lebky vyšších živočichů je hlava mravence jen volným pletencem neuronů a zbytek prostoru vyplňují svaly, které hýbou kusadly. Larva v mravenčí hlavě tyto svaly požírá, opatrně se vyhýbá nervům a roste, dokud nezaplní celý prostor. Jednoho dne mravenec zemře nehezkou smrtí, jelikož moucha rozleptá spojení mezi hlavou a zbytkem těla, takže mu hlava upadne. Mezitím co se bezhlavý hostitel potácí okolo, zahájí larva další stádium – začne se kuklit uvnitř mravencovy hlavy. Proti těmto mouchám si mravenci vyvinuli obranné manévry. Někteří se dají do běhu, aby mouše unikli, jiní se zastaví, když ucítí, že je moucha nad nimi a začnou sebou zuřivě trhat a cvakat kusadly. Mravencům tyto mouchy také změnily celé jejich sociální uspořádání. Tito mravenci lezou z mraveniště na strom, kde naporcují listy na kusy a odnášejí je zpět domů, kde na nich pěstují houby a těmi se živí. V mraveništích najdeme velké jedince – nosiče listů a malé jedince, kteří pečují o houbovou zahradu. Tyto malé jedince můžeme najít na vrcholcích listů, které nosiči nesou do mraveniště. Entomologové dlouho nevěděli, proč tito malí jedinci plýtvají časem takovými projížďkami. Někteří se domnívali, že sbírají na stromech jinou potravu a poté se nechají nést, aby ušetřili energii. Pravda je, že tito malí mravenci jsou obranou proti parazitům. Parazitické mouchy přistanou na kusu listu a slezou až k místu, kde mravenec drží list v kusadlech. Poté vloží do mezery mezi hlavou a zbytkem těla vajíčko. Vezoucí se malí mravenci však sedí s rozevřenými kusadly jako hlídači na listech a když zahlédnou mouchu, zaženou ji a někdy i usmrtí (Feener, Brown, 1997).

Větší savci bojují s parazity stejně intenzivně, i když ne tak nápadně. Savci jsou neustále napadáni různými ektoparazity – vešmi, blechami, klíšťaty atd., kteří sají krev nebo kladou vajíčka přímo do kůže. Například klíšťata mohou být pro zvíře velmi nepříjemná, protože kvůli nim se hostiteli snižuje chuť k jídlu a také mu odebírají krev. Jako adaptace se u savců vyvinula přímo posedlost v drbání a péči o srst. Gazela má zuby ve tvaru hrábí, a to ne kvůli potravě, ale aby mohla lépe vyškrabovat parazity v srsti. Pokud bychom jí v tom zabránili, počet klíšťat by se zosminásobil. Drbání u ní není reakcí na svědění, ale čistí se podle časového rozvrhu, protože paraziti jsou

neúnavní. Drbání ubírá čas, kdy by se zvíře mohlo pást nebo dávat pozor na predátory. Proto například vůdčí samec impaly má nakonec šestkrát více klíšťat než samice, protože je příliš zaneprázdněn starostmi o bezpečnost svého stáda. Také se diskutuje o možnosti, že samotný parazit by mohl využívat hostitelovo chování k usnadnění svého přenosu (Hart a kol., 1992; Hart, 1994).

Podle Katherine Milton, primatoložky z Kalifornské univerzity v Berkley, mohou **paraziti učit zvířata určitému chování**. Cestovala do Panamy, kde si všimla na krku, tvářích a všude po těle vřešťanů velkých boulí. Jako nováček v tomto oboru nevěděla o co se jedná, ale kolegové ji poučili, že tyto boule vřešťanům způsobují myázní mouchy ze skupiny bzučivek. Tyto mouchy vyhledávají na savcích otevřené rány, do kterých poté nakladou vajíčka a larvy začnou požírat maso hostitele. Mohou způsobit i taková poškození, že svého hostitele lehce zabijí. Bzučivky jsou v hledání ran natolik úspěšné, že během evoluce donutily vřešťany zřít se agresivního chování. I boj, při kterém by jedinec utrpěl sebemenší škrábnutí, by ho mohl stát život. Stali se z nich přátelští tvorové s takovými způsoby střetů, při kterých se nezraní – vřískání a plácání, namísto kousání a škrábání (Milton, 2003).

Některé adaptace, které si hostitelé vyvinuli, aby si jich paraziti nevšimli, jsou někdy opravdu šokující. Třeba například housenky *Epargyreus clarus* střelí svými výkaly jako dělovými koulemi. Mechanismus této „zbraně“ funguje spíše na principu závory nežli páky. Když z housenky povyleze kousek výkalu, zatlačí ho ohebnou destičku dozadu proti cévám obklopujícím řitní otvor. Nakonec tlak v análním otvoru povolí. Pomocí simulací bylo zjištěno, že tlakem hemocoelu může být 10 mg výkalu vystřeleno průměrnou rychlostí 1,3 metrů až za sekundu. Vysokým obloukem doletí i do vzdálenosti šedesát centimetrů. Tuto adaptaci si housenka vytvořila kvůli parazitickým vosičkám. Když vosička hledá housenku, je pro ni vodítkem pach výkalů. Tím, že housenka vystřelí své výkaly daleko od sebe, má větší šanci uniknout pozornosti vosiček (Caveney a kol., 1998).

I obratlovci se snaží různými způsoby vyhýbat parazitům. Kravince hnojí trávu, že je pak vysoká a šťavnatá, ale krávy si od ní většinou drží odstup. Drží se dál, protože kravince často obsahují vajíčka parazitů. Paraziti, kteří se z nich vylíhnou, pak vyšplhají na nejbližší stéblo trávy a doufají, že je kráva sežere. Někteří vědci se domnívají, že savci, kteří migrují, směřují svůj pohyb tak, aby se vyhnuli místům zamořeným parazity

(Hart, 1997). Například vlaštovky se vracejí do starých hnízd a používají je znovu, pokud nezjistí, že jsou zamořena červy, blechami nebo jinými parazity. Pokud je hnízdo zamořené, postaví si nové. Pokud paviáni zjistí, že oblast, kde přespávají je plná hlístů, opustí ji a nevrátí se dokud paraziti nepojdou. Jiříčky modrolesklé dokonce obklopují svá hnízda divokou mrkví a turanem, protože tyto rostliny obsahují látky hubící parazity. Sova někdy chytí slepana (had rodu *Leptotyphlops*), ale místo toho aby ho dala svým mláďatům, donese si ho do hnízda, kde pak požírá parazity (Zimmer, 2000).

### 6.3. Imunitní systém hostitele<sup>3</sup>

K nejčastějším fyziologickým změnám způsobeným parazity patří zásahy do funkcí imunitního systému (Chandra 1982; Binaghi 1993). V některých případech působí parazit jen jako pasivní agens – jeho přítomnost v organismu vyvolá specifickou imunitu namířenou proti danému druhu parazita. V ostatních případech je působení parazita aktivní. Specifickou či nespecifickou **imunopresí** (stav snížené imunity) dokážou určité druhy parazitů vyřadit z funkce danou část imunitního systému hostitele (Landolfo, Martinetto, Cavallo, 1978). Například bylo zjištěno, že prvok *Toxoplasma gondii* v akutní fázi infekce dokáže u infikované myši indukovat **apoptózu** – programovanou buněčnou sebevraždu – pomocných T-lymfocytů, čímž drasticky sníží obranyschopnost nakažených zvířat (Khan, Matsuura, Kasper, 1996). U parazitických helmitů můžeme často pozorovat nápadné projevy manipulací imunitním systémem hostitele (Wilson, 1993). Helmitózy jsou provázány posuny v rovnováze mezi T-lymfocyty podskupin Th<sub>1</sub> a Th<sub>2</sub>, a to směrem k Th<sub>2</sub>-pomocným buňkám, což jsou lymfocyty, které posilují produkci protilátek a naopak snižují intenzitu většiny reakcí buněčné imunity. Tato změna má za následek výrazné posuny v koncentracích jednotlivých lymfokinů a poté i posun k humorálním a buněčným reakcím určitého typu (Dimier, Woodman, Bout, 1992).

V učebnicích se většinou uvádí, že tyto posuny například směrem ke zvýšené produkci imunoglobulinů třídy IgE jsou adaptivní z hlediska rezistence hostitele a že napomáhají likvidaci helmitů. Čím dál více se však objevují práce, které popisují,

<sup>3</sup> Převzato včetně původních citací podle Flegr, (2005), zkráceno

jak zmíněné posuny v hladině lymfokinů (mediátory produkované lymfocyty) i hladině jednotlivých tříd imunoglobulinů jsou spíše produktem cílené manipulace imunitním systémem ze strany parazita a že spíše přispívají k jeho ochraně (Allen, Maizels, 1996). Existuje zajímavá a fakty doložená hypotéza, která předpokládá, že současný nárůst alergických onemocnění v civilizovaných zemích je vyvolán absencí helmitóz u moderního člověka, a tedy i absencí již zmíněných posunů v hladině jednotlivých lymfokinů (Bell, 1996). Autor této hypotézy R. G. Bell popisuje, jak zvýšená hygiena, která umožňuje, aby se lidé vyhnuli nákaze helminty, je jev, ke kterému došlo teprve v posledních sto letech. Do té doby, ale stejně tak je tomu teď v rozvojových zemích, byla normálním stavem u člověka trvalá nákaza některými druhy helmintů, a tedy i příslušný posun v hladině lymfokinů. Z hlediska dlouhodobého vývoje našeho druhu tak mohou být abnormální hladiny lymfokinů, popřípadě absence daných antigenů u moderního člověka primární příčinou alergických onemocnění (Flegr, 2005).

Schopnost parazita vyvolat u hostitele specifickou či generalizovanou imunitu nebo imunosupresi představuje adaptivní vlastnost, která je či byla předmětem přirozeného výběru. Pro parazita je z hlediska jeho životního cyklu důležité, jestli dovolí, aby proti němu vznikala imunita v hostitelském organismu, a nebo jestli tomu zabrání pomocí specifických mechanismů. Pokud je nějaká pravděpodobnost, že na stejném hostiteli bude daný jedinec parazitovat opakovaně, jako je tomu například u blech, anebo na něm budou parazitovat jeho potomci, tak potom je pro parazita životně důležité, aby vytvoření imunity zabránil. Na druhé straně pokud je pravděpodobné, že hostitel bude infikován opakovaně, a to vzájemně nepříbuznými jedinci, je výhodnější, aby parazit svého hostitele imunizoval proti invazním stádiím parazita a sám zároveň buď změnil své povrchové antigeny nebo ještě před rozvinutím imunity přešel na dalšího hostitele (klíšťata), a tím ztížil výchozí pozici a biologickou zdatnost svého konkurenta. Podobné jevy, ale v opačném směru se také uplatňují v případě imunosuprese. Pokud v průběhu trvání infekce nehrozí další nákaza nepříbuznými parazity, ať už se jedná o příslušníky stejného nebo cizího druhu, je pro parazita výhodné, aby vyřadil z funkce hostitelův imunitní systém. Pokud je ale v zájmu parazita, aby hostitel přežil co nejdéle, není tato taktika zrovna nejúčelnější a parazit musí vyvinout specifičtější mechanismy obrany, které vyřadí

pouze část imunitního systému hostitele a naopak posílí některé obranné funkce jiných. Takovéto procesy byly pozorovány na některých modelech parazitů bezobratlých hostitelů (Loker, 1994).

Zajímavý způsob vyřazování určité části obranného systému hmyzího hostitele vytvořili například lumci a lumčici (Fleming, 1992). Žijí v trvalé symbióze s viry ze skupiny polydnvirů, v některých případech je daný provirus přímo začleněn do jaderné DNA parazitoida (Fleming, Summers, 1991). Když kladou vajíčka do hostitele, zároveň nakazí hostitele i těmito viry. Viry se v hostiteli pomnoží (Schmidt, Schuchmann-Feddersen, 1989) a tím drasticky sníží obranyschopnost plasmacytů – důležitých ejektorových buněk imunitního systému hmyzu (Davies, Vinson, 1988). Supresorový efekt je vysoce druhově specifický, často inhibuje funkci obranného systému pouze u jednoho konkrétního druhu hostitele (Loker, 1994). Je tedy možné, že specifčnost tohoto obranného mechanismu je zodpovědná za mimořádnou druhovou diverzitu těchto skupin parazitoidů. Podobný systém používají i některé druhy hlístic, například z rodů *Steinernema* a *Heterorhabditis*. Tito helminti mají ve své trávicí soustavě bakterie rodu *Xenorhabdus* (Forst a kol., 1997). Poté co vniknou do hostitelského organismu, například do motýla *Galleria mellonella*, jsou tyto bakterie uvolněny do hemolymfy hostitele, kde se pomnoží. U některých druhů helminti slouží tyto bakterie jako hlavní zdroj potravy parazita. U jiných bakterie přednostně likvidují hemocyty hostitele, a tím účinně zabrání enkapsulaci a zničení helmintů (Dunphy, 1994). Bakterie také produkují látky s bakteriocidními a fungicidními účinky, kterými zabrání zničení hostitele konkurenčními parazity (Li, Chen, Webster, 1997). Specificky zabraňovat některým prvkům obranného systému hmyzího hostitele jsou schopny i larvy vrtejšů (*Moniliformis*), které cizopasí v tkáních švábů rodu *Periplaneta* (Loker, 1994). Také schopnost larev motolic přežít a množit se v hostiteli je často podmíněna jejich schopností inaktivovat některé obranné systémy hostitele, jako je tomu například u motolice *Echinostoma paraensei*, která je schopna inaktivovat hemocyty svého mezihostitele plže *Biomphalaria glabrata* (DeGaffe, Loker, 1998). Tento příklad však není nijak výjimečný, jelikož právě u motolic je známo, že řada druhů je schopna infikovat určitého hostitele jen tehdy, když je jeho obranný systém inaktivován předchozí infekcí parazitem jiného druhu. Tento jev se nazývá **získaná**

**vnímavost** (Lie, Lim, Ow-Yang, 1973a). Také známe i řadu případů získané rezistence, kdy předchozí infekce určitým druhem motolice vyloučí následnou infekci jiným druhem (Lie, Lim, Ow-Yang, 1973a; Lie, Lim, Ow-Yang, 1973b). Je tedy možné, že vysoká frekvence těchto jevů u motolic, které parazitují v měkkýších, souvisí s tím, že se v těchto mezihostitelích motolice rozmnožují nepohlavně – vytvářejí geneticky identický klon. To znamená, že z hlediska inkuzivní zdatnosti parazita je výhodné, pokud se jedinec v hostiteli dokáže ubránit před jeho obrannými systémy (například maskováním pomocí hostitelských proteinů na svém povrchu) a zároveň je důležité, aby byl jedinec schopný ubránit inaktivací obranného systému i své příbuzné (Flegr, 2005).

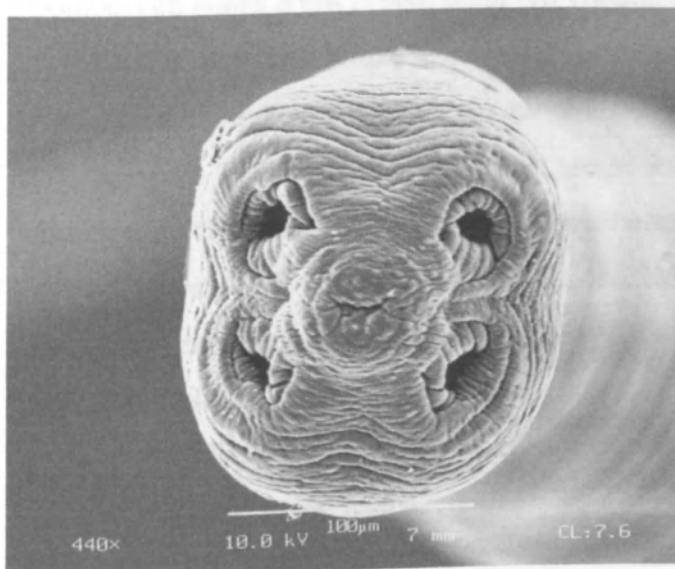
## 7. Konkrétní parazité

V této kapitole popisují již slíbené parazity. Parazitů ovlivňujících svého hostitele je mnoho, proto jsem se snažila, podle svého uvážení, vybrat ty nejzajímavější. Ke každému parazitovi vypíšu obecnou charakteristiku pro přiblížení jedince. Poté shrnu základní manipulace hostitele, díky kterým může parazit dokončit svůj cyklus.

### 7.1. Parazité ovlivňující reprodukční schopnost svých hostitelů

#### 7.1.1. Tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*)

##### 7.1.1.1. Obecná charakteristika



**Obrázek 4:** Hlavička tasemnice krysí (*Hymenolepis diminuta*), od ostatních tasemnic se liší absencí rostelárních háčků

Tasemnice krysí (obr. 4) je rozšířena po celém světě. Dospělí jedinci žijí a páří se v těle svého definitivního hostitele – nejčastěji krysy, kde dorůstají až do 60 centimetrů. Od ostatních tasemnic se liší absencí rostelárních háčků. Vajíčko tasemnice se pomocí

krysích výkalů dostane do meziphostitele, potemníka skladištního (*Tribolium confusum*). Jakmile se vajíčko ocitne v těle brouka, rozpustí se vaječný obal a tasemnice se zachytí v jeho oběhové soustavě a dále se vyvíjí v krátkoocasou larvu. Poté čeká až ji potkan či krysa sežere, aby mohla dokončit svůj životní cyklus (Volf, Horák, 2007).

#### 7.1.1.2. Ovlivnění hostitele

Tasemnice *Hymenolepis diminuta* manipulují svého hostitele ještě předtím, než se do něho dostanou. Již dříve bylo zjištěno, že potemníci skladištní (*Tribolium confusum*) jsou více přitahováni výkaly nakažených potkanů než výkaly zdravých. Výkaly infikovaných potkanů totiž obsahují těkavé látky, které potemníky přitahují (Evans, a kol., 1998).

Dále bylo publikováno, že tasemnice **snížují reprodukční schopnost samic brouka**. Potemníci skladištní, stejně jako ostatní brouci skladují tuk na zádech jako zásobu energie. Samička z této zásoby později tvoří vaječný žloutek. Pomocí hormonů se část tukové zásoby odloučí a vytvoří žloutkové těleso vitelogenin. Ten putuje tělem samičky do té doby, dokud nenajde vajíčko a přemění se na žloutek. Problém je, že cesta vitelogeninu k vajíčku není vůbec jednoduchá. Aby se vitelogenin k vajíčku dostal, musí se malé štěrbinové pomocných buněk umístěných na povrchu vajíčka zvětšit. Tomuto procesu napomáhají specifické hormony, které se musejí správně navázat na povrch pomocných buněk a tím zvětšit cestu pro vitelogenin.

A právě tasemnice může této složité cestě zabránit hned v několika krocích. Buď začne produkovat látky, které zabrání tvorbě vitelogeninu a jelikož je ho tak málo tak je malá pravděpodobnost, že se k vajíčku vůbec dostane. Druhá možnost je, že zabrání navázání správných hormonů na pomocné buňky a tím znemožní průchod vitelogeninu do vajíčka. Všechny tyto kroky pomohou parazitovi zabránit, aby hostitel spotřeboval energii, kterou sám potřebuje (Webb, Hurd, 1999).

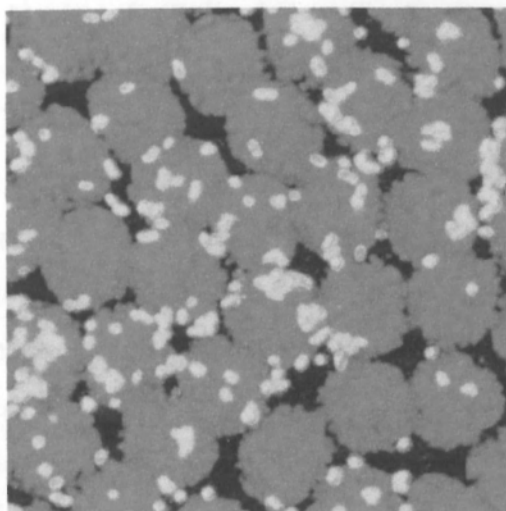
Další studie prokázaly, že infikovaní potemníci se před svými predátory neschovávají, ale právě naopak. Tasemnice vypustí do brouků určité látky, které

způsobí, že brouk pomaleji utíká a vystavuje se na nekrytých místech (Webster, a kol., 2000).

Také byla poprvé zdokumentována manipulace, kdy parazit zpomalí a zabráni chemické ochraně mezipřijímatel. Bylo dokázáno, že žlázy infikovaných jedinců obsahují méně toluquinonu a m-kresolu než žlázy zdravých jedinců. Jakmile se totiž tasemnice do brouka dostane, tyto žlázy mu zablokuje. Potemník je těmito žlázami vybaven z jasného důvodu a to, aby se mohl bránit potkanům. Když potkan brouka chytí do tlamy, může se potemník ještě bránit, a to právě vypuštěním tohoto zápachu, potkan ho poté pustí. A proto je větší pravděpodobnost, že potkan sežere infikovaného jedince, kterému tyto žlázy nefungují (Blankespoor, a kol., 1997).

## 7.1.2. *Wolbachia*

### 7.1.2.1. Obecná charakteristika



Obrázek 5: Buňky vaječníku octomilky (červeně zbarvené) infikované bakterií *Wolbachia* (žlutě zbarvené)

*Wolbachia* (obr. 5) je rod bakterie děděné po mateřské linii, která žije v reprodukční tkáni mnoha členovců (Werren, 1997). Tato bakterie poutá pozornost mnoha vědců, jelikož dokáže manipulovat rozmnožováním svých hostitelů (Hurst a kol., 1999). Patří mezi gramnegativní bakterie čeledi *Rickettsiaceae*. Některé z nich způsobují závažná onemocnění

jako je například skvrnivka, Q-horečka nebo horečka Skalistých hor. Zajímavé jsou také tím, že předpokládáný předchůdce našich mitochondrií se odvozuje od této skupiny (Lom, 1995).



### 7.1.2.2. Ovlivnění hostitele

V roce 1995 bylo popsáno, že *Wolbachia* je schopna zvýšit kompetitivní schopnost spermií u potemníka skladištního (*Tribolium confusum*). Sexuchtivé samičky tohoto brouka se pářily opakovaně s různými samečkami, často i několikrát denně, a kdykoliv bychom v nich našly „skladované“ spermie různých samečků. Zvláštní bylo, že spermie infikovaných samečků měly zřetelnou výhodu před ostatními – samička brouka je přednostně využívá pro oplození svých vajíček. Soupeření mezi spermii je u členovců již známý jev, ale toto je první případ, kdy je ovlivňováno intracelulární bakterií. Zárodky vzniklé pářením nakažených samců s neinfikovanými samicemi zaniknou. V populaci pak mají lepší příležitost k uplatnění potomci infikovaných samiček. Linie samic, u kterých se vyvine odolnost vůči této bakterii, jsou tak odsouzeny k vymření. Infikované samičky jsou sice zvýhodněny, ale jejich infekce je poškozuje a redukuje jejich plodnost (Wade, Chang, 1995).

Například *Wolbachia pipientis* je nitrobuněčný parazit, nacházející se převážně v tkáni gonád komárů, jak druhové jméno naznačuje. Není známo, že by se přenášel z jednoho hostitele na druhého, tedy horizontálně, ale ví se, že se šíří přenosem na potomstvo v mateřské linii. Když se nakažený sameček spáří s nenakaženou samičkou (stejně jako u potemníků), nevznikne životaschopné potomstvo, jelikož při spájení spermií s vajíčkem dojde k abortivní karyogamii – neúspěšnému splývání jader gamet. Toto neúspěšné páření šíření wolbachie neomezí, ale právě naopak – šíří se jen cytoplazmou vajíčka. Omezení potomstva neinfikovaných samiček dává lepší příležitost potomstvu infikovaných samiček, což má velký význam ve smíšené populaci infikovaných a neinfikovaných samiček, kde je těch infikovaných méně (O'Neil, 1995).

*Wolbachia* manipuluje s reprodukčním potenciálem i jinak. Některým cizopasným vosičkám je schopna navodit partenogenezi (způsob pohlavního rozmnožování, při kterém se nový organismus vyvine z neoplozeného vajíčka). Infikované samičky nakladou neoplozená vajíčka, ze kterých se později vyvinou funkční, infikované samičky a jejich populace se tak může dále reprodukovat. Další zajímavou schopností wolbachie je změna pohlaví u korýšek stejnonožců

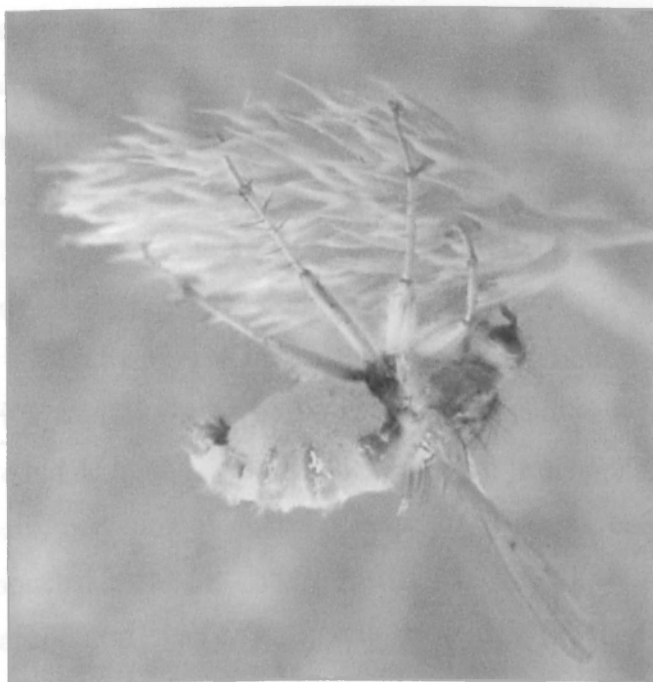
(*Isopoda*). Infikovaná embrya, ze kterých by se podle genetické výbavy měli vyvinout samci, dospějí ve funkční infikované samičky, což znovu umožňuje vertikální přenos wolbachie (Lom, 1995).

Tým australských biologů vedených viroložkou Karyn Johnson nedávno zjistil, že *Wolbachia* chrání mušky octomilky před virovou nákazou. Při testech vnímavosti mušek k virózám bylo dokázáno, že právě linie nakažená touto bakterií byla nejodolnější. Na samotných muškách se specifické manipulační schopnosti wolbachii neprojevují, ale jelikož *Wolbachia* prodlouží život infikovaným jedincům až o několik týdnů, mušky mohou zplodit další potomstvo, které je samozřejmě nakažené bakteriemi. Zatím nebylo prokázáno, že by *Wolbachia* „uzdravovala“ i jiné bezobratlé, ale pokud ano, mohla by výrazně pomoci v boji proti přenašečům hmyzích chorob (Hedges, a kol., 2008).

## **7.2. Parazité využívající svého hostitele k efektivnímu rozšíření svého potomstva**

### **7.2.1. Hmyzomorka muší (*Entomophthora muscae*)**

#### **7.2.1.1. Obecná charakteristika**



Obrázek 6: Výkalnice hnojní (*Scathophaga stercoraria*) infikovaná hmyzomorkou muší (*Entomophthora muscae*) s nápadně zduřelým zadečkem

Hmyzomorka muší (*Entomophthora muscae*) je velmi známé plísňové onemocnění dospělců dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*) s celou řadou potenciálních hostitelů (obr. 6). Patří do třídy zygomycet (*Zygomycetes*) a řádu hmyzomorkotvarých (*Entomophthorales*).

První ji objevil Cohn

v roce 1855 a byla dlouho využívána jako prostředek biologického boje (biologické agens).

Nakažení hostitele probíhá na jaře nebo na podzim, kvůli vhodným podmínkám pro spory. Hmyzomorka je rozšířena ve většině oblastí mírného pásu (Weeden, a kol., 2007).

### **7.2.1.2. Ovlivnění hostitele**

Jelikož hmyzomorka musí způsobuje mouše domácí dramatickou a do nejmenších detailů promyšlenou smrt, heslem tohoto parazita by mohlo být: „Žij volně, a zhyneš!“ (Zimmer, 2000).

Pokud přijdou spory houby do kontaktu s mouchou, přilepí se na její tělo a začnou jím prorůstat výběžky. Hmyzomorka vyše tělem mouchy vlákna podobná vláknům sakuliny a začne nasávat výživu z krve. Jak roste, začne se hostiteli zvětšovat zadní část těla. Několik dní se chová normálně, poletuje od sladkostí k exkrementům a nasává sosákem potravu. Dříve či později ji však popadne nekontrolovatelné nutkání nalézt si vysoko položené místo, ať už list trávy nebo horní okraj dveří. Vystrčí sosák a jako příchytka se jím k vyvýšenému místu přilepí, pak pokrčí přední nohy a vystrčí zadeček. Několik minut mává křídly a poté je nechá zvednuté. Během této doby protlačí hmyzomorka své výběžky, na jejichž vrcholcích jsou malé váčky se spory a jakousi pružinou, ven z nohou a zadečku mouchy. V této zajímavé pozici moucha umírá a houba se katapultuje z jejího těla. Všechny detaily smrtelné polohy – výška, úhel křídel a zadečku – to všechno vytváří pro hmyzomorku vhodné postavení, ze kterého může vystřelovat spory do větru a rozprašovat je na mouchy poletující dole.

Jako by samo o sobě nebyl od zárodku houby dostatečně účtyhodný výkon, infikovaná moucha umírá tímto způsobem vždy těsně před západem slunce. Pokud se houba dočká bodu, ve kterém je schopna produkovat spory, uprostřed noci, celý proces zadrží a čeká do svítání a celý den. To hmyzomorka, ne moucha, rozhoduje nejen o tom jak, ale i kdy – že se tak stane těsně před zapadnutím slunce. Jen v tuto dobu jsou nejvhodnější podmínky – vzduch je chladný a dostatečně vlhký, aby mohly spory rychle vyklíčit na jiné mouše, a

právě v tuto dobu klesají na noc zdravé mouchy z výšek a pohybují se při zemi, kde se stávají snadným cílem. Nakonec houba využije svého hostitele i po smrti. Nakažené mouchy jsou pro samce daleko více přitažlivější a přilétnou se s infikovaným jedincem kopulovat a nakazí se (Krasnoff a kol., 1995).

## 7.2.2. Kořehlavec krabí (*Sacculina carcini*)

### 7.2.2.1. Obecná charakteristika



Obrázek 7: Kořehlavec krabí (*Sacculina carcini*) na spodní straně kraba *Pagurus bernhardus*

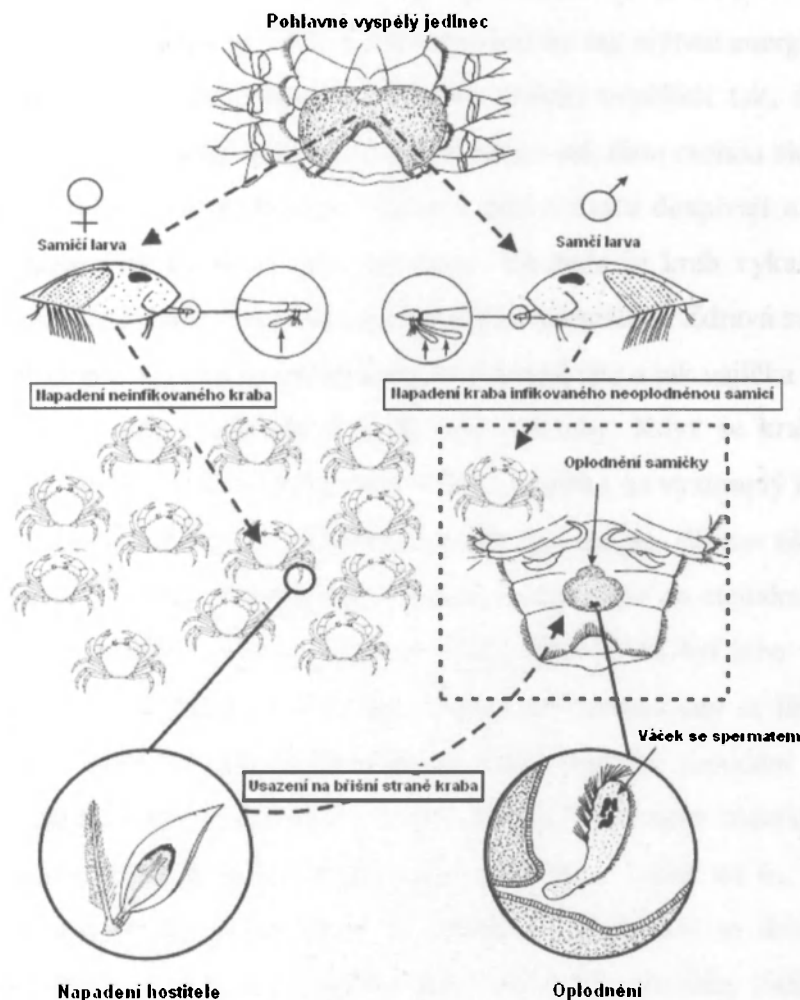
Kořehlavec krabí (viz obr. 7) patří do třídy svijonožců (*Cirripedia*) a řádu kořehlavců (*Rhizocephala*). Je to skupina specializovaných koryšů, kteří jsou v dospělosti adaptováni

na usedlý a parazitický způsob života. Poté, co dospělec nemůže změnit místo svého žití, tak úkol najít vhodného hostitele spadá na volně plovoucí larvu, která je známá pod názvem **cyprid** a je charakteristická pro všechny svijonožce. Larvy kořehlavců mají oddělená pohlaví, z nichž každá plní samostatné úkoly, se kterými se musejí vypořádat. Samičí cyprisová larva najde vhodného hostitele - kraba a infikuje ho, zatímco samčí cyprisová larva musí najít hostitele infikovaného neoplozenou samičí parazita (Glennner, 2001; Glennner, a kol. 1995; Pasternak, 2005).

### 7.2.2.2. Ovlivnění hostitele

Paraziti jako sakulina jsou schopni převzít kontrolu nad svým hostitelem tak, že se vlastně stanou novým mozkiem a udělají z něj nového tvora. Hostitel se nakonec stane loutkou a sakulina rukou, která tahá za nitky.

Samičí larva napadne kraba jako první (obr. 8). Na nohou má umístěny smyslové orgány, které poznají pach hostitele. Larva za svým hostitelem pluje, dokud se nezachytí na jeho krunýři. Potom leze po končetině kraba, který sebou celým rozčilením třese a snaží se parazita zbavit, ale marně. Larva se mu dostane ke kloubu končetiny, kde se ztvrdlé pláty vnější kostry spojují v měkké štěrbině. Zde začne hledat malé chloupky, které krabovi vyrůstají z končetiny, každý z vlastního otvoru. Do jednoho z těchto otvorů pak zatne něco jako dlouhou dutou dýku a pomocí ní vstříkne do krabího těla kapku několika buněk. Tato injekce, která trvá jen několik sekund, je určitou formou svlékání, jímž koryši procházejí a jež jim umožňuje růst. V případě samice sakuliny se opuštěným pouzdem stává téměř celé její tělo. Část, která přežívá už nevypadá jako koryš, ale spíše jako slimák. Tento „slimák“ se ponoří do hlubin kraba, a až přijde jeho čas, usadí se na břišní straně kraba a začne růst. Vytvoří na krunýři malou bulku a zapustí do kraba kořeny. Biologové sice říkají těmto výrůstkům kořeny, ale rozhodně se nejedná o nic podobného jako jsou kořeny rostlin. Jsou pokryty jemnými masitými výběžky podobným klkům, které lemují naše střeva. Na rozdíl od vnější kostry kraba se tyto kořeny nikdy nesvlékají, jen nasávají živiny z hemolymfy kraba. Krab zůstává po celou dobu naživu a na první pohled je nerozpoznatelný od zdravých jedinců. Jediný problém je, že jeho imunitní systém nedokáže sakulinu přemoci, přesto krab může žít dál s parazitem, který vyplňuje celé jeho tělo a jehož výběžky mu dokonce obrůstají oční stopky (informace převzaty z Zimmer, (2000) a upraveny podle Pasternak a kol., 2005).



**Obrázek 8: Životní cyklus kořenohlavce krabího:** Samičí larva napadne kraba jako první. Má za úkol najít neinfikovaného kraba. Poté najde měkké místo na končetině, kam vstříkne několik buněk. Samice se dále vyvíjí na břišní straně kraba, kde se může i množit. Samčí larva najde tuto neoplozenou samici. Dále má za úkol nalézt na povrchu samice otvor, do kterého vstříkne jen část svého těla – bodlinatý váček se spermatem. (Pasternak a kol., 2005)

Po nějaké době se samice zvětší. Její vnější vrstva se odštípne a odhalí otvor na vrcholu. V tomto stádiu by mohla zůstat do konce života, pokud by nenašla samčí larvu. Ta se zachytí na povrchu kraba a leze po jeho těle, až narazí na samičí

larvu. Na jejím vrcholu nalezneme otvor, do

kterého stejně jako jeho předchůdce vstříkne jen část svého těla - bodlinaté, červenohnědé torpédo dlouhé jen několik stotisícin milimetru – vklouzne do pulzujícího kanálu a ten ji zanesou hluboko do těla samičky. Asi za deset hodin se dostane na jeho konec, splyne se samičkou a začne se vytvářet sperma. Každá samička má tyto vstupní otvory dva a obvykle nese po celý svůj život dva samečky, kteří neustále oplodňují vajíčka, takže v několika týdnech vyprodukuje tisíce larev.

Krab se pomalu, ale jistě začíná měnit v nový druh tvora, ve služebníka parazita. Přestane se svlékat a růst, jelikož by tak plýtval energií, kterou sakulina potřebuje pro svůj růst. Krabi často unikají nepříteli tak, že upustí klepeto, jelikož jim později doroste. Ti, kteří nesou sakulinu mohou sice klepeto upustit, ale nové jim už nedoroste. Zatímco zdraví krabi dospívají a plodí potomstvo, parazitovaní krabi se stále jen krmí. Přestože je krab vykastrovaný, neztrácí rodičovské pudy. Svou náklonnost věnuje parazitovi. Zdravá samička kraba nese oplodněná vajíčka ve váčku na spodní straně těla a jak vajíčka zrají, starostlivě o váček pečuje a oškrabává z něj řasy a houby. Když se krabí larvy líhnou a potřebují se dostat z váčku ven, vyleze samička na vystouplý kámen a pohupuje se nahoru a dolů, aby se larvy uvolnily do oceánu. Přitom všem mává klepety, aby se vytvořil větší proud. Sakulina je umístěna na stejném místě, jako bývá váček s vajíčky, a tak o ni krab pečuje, jako by to byl jeho vlastní váček. Jak larvy rostou, samice bouli čistší, a když jsou připraveny se líhnout, mohutnými stahy vystřeluje larvy do vody a navíc pomáhá proudění máváním klepet. Sakulina napadá i samečky. Zdraví samečci mají úzký zadeček, ale nakaženým naroste zadeček stejně široký jako samičkám – dost na to, aby se tam vešel váček s vajíčky nebo boule se sakulinou. Sameček se dokonce chová jako samička a stará se o „vaječný váček“ stejně jako samičky (informace převzaty z Zimmer, (2000) a upraveny podle Pasternak a kol., 2005).

Dále byly cyprisové larvy sakuliny testovány na hostitelích kraba *Carcinus maenas*. Pozorovatelé vypustili larvy sakuliny do žlabu s imobilizovanými kraby, kteří se začínali svlékat, a nedávno svlečenými. Zjistili, že sakuliny daleko více preferují nedávno svlečené kraby. Když larvy dostaly jen jednu možnost, parazitace nedávno svlečených krabů se ještě zvýšila (Glenner, Werner, 1998).

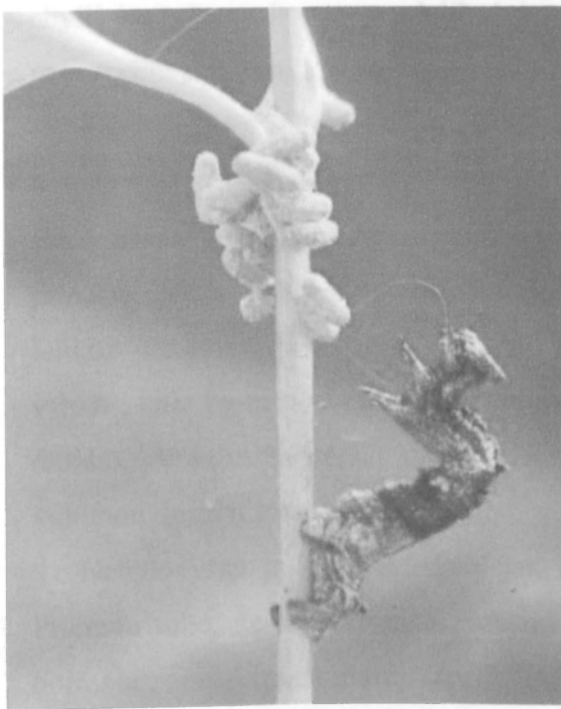
Nedávno byly provedeny laboratorní pokusy hostitelské specifčnosti sakuliny. Tento pokus měl pomoci vyřešit otázku bezpečnosti jejího použití jako možného biologicky – kontrolního agenta, kvůli evropskému zelenému krabovi *Carcinus maenas*. Tento krab je mořský dravec zavlečený na pobřeží Severní Ameriky. Čtyři druhy původních kalifornských krabů (*Hemigrapsus oregonensis*, *H. nudus*, *Pachygrapsus crassipes* a *Cancer magister*) byly

vystaveny infekčním larvám sakuliny. Parazitování těchto druhů se pohybovalo v rozmezí 33 až 53%, oproti 79% parazitování zelených krabů (*Carcinus maenas*). Přestože měly cyprisové larvy větší tendenci usadit se na zelených krabech, tito nepůvodní dravci se projeví jako odolnější než ostatní. Ne všichni infikovaní jedinci zeleného kraba zemřeli, narozdíl od původních krabů – všichni nakažení jedinci zemřeli. Všichni původní krabi před smrtí vykazovali příznaky jako cukání tělem a ztráta pohybu. Tyto výsledky naznačují, že použití kraba *Carcinus maenas* jako biologicky – kontrolního agenta by mohl mít za následek smrt původních krabů (Goddard a kol., 2005).

### 7.3. Parazité využívající svého hostitele pro obranu potomstva

#### 7.3.1. Lumčík rodu *Glyptapanteles* sp.

##### 7.3.1.1. Obecná charakteristika



Obrázek 9: Housenka motýla *Thyriniteina leucocerae* brání kukly lumčíka rodu *Glyptapanteles* ve specifické poloze: se vztyčenou hlavou co nejlíže snůšce kukel

Lumčík rodu *Glyptapanteles* patří do druhého největšího hmyzího řádu – blanokřídlí (*Hymenoptera*). Tento jihoamerický druh využívá tělesnou schránku svých hostitelů, která z části slouží jako potrava larvám, a pokud hostitel přežije, zůstane stát jako napůl živý strážce nad snůškou svého „pána“ (obr. 9) (Grosman a kol., 2008).

Není tedy divu, že rod *Glyptapanteles* (nebo také *Protapanteles*) se umístil na páté příčce seznamu deseti nejpodivnějších živočichů roku 2008 (Otčenášková, 2009).



### 7.3.1.2. Ovlivnění hostitele

Za dalšího dokonalého vládce loutek může být považován právě tento druh lumčíka.

Tým vědců univerzit v Brazílii a Amsterdamu zjistil, že tento lumčík využívá ke svému rozmnožování housenky motýla *Thyrinteina leucocerae*. Dospělá samička lumčíka naklade do těla housenky několik desítek vajíček. Počet vajíček však musí být takový, aby housenka líhnutí a následné prokousání larev ven z těla přežila. Většina housenek tento proces přežije, bylo prokázáno, že jen 3% hostitelů zemře na přemnožení parazity (Lázňovský, 2008).

Po několika dnech, kdy se larvy živí tělními tekutinami housenky, se prokoušou ven. Poté co se larvy dostanou ven z těla housenky, by se na první pohled mohlo zdát, že zde úloha hostitele končí, ale právě naopak. Aby se z larev stali dospělí jedinci, musejí se na dva týdny zakuklit. A právě v této chvíli je řada na housence. Jelikož je toto období pro kukly lumčíků velice nebezpečné, housenka se stane jejich bodyguardem.

Když se larvy zakuklí, housenka se přestane hýbat a krmit. Ustrne v obranné poloze – se vztyčenou hlavou – co nejbližší shluku kukel. Pokud by se ke snůšce chtěl predátor jen přiblížit, housenka ji začne bránit údery hlavou. Vědci prokázali, že ke kuklám bráněných housenkou se dostalo jen 35% predátorů. A jelikož parazitovaná housenka odradí predátora v 58% a neparazitovaná jen v 15%, dalo by se tvrdit, že je tato obrana prospěšná pro obě strany. Ne na moc dlouho, protože housenka umírá přibližně ve stejné době, kdy se z kukel vylihnou dospělí lumčíci.

Nebylo však jasně prokázáno, jak lumčíci mění chování svého hostitele. Příčinou toho, že se housenka přestane krmit, je zvýšení hladiny juvenilního hormonu, neurotransmiterů (např. oktopamin) a ekdyteroidů těsně před prokousáním larev z těla ven. Není ale jasné, zda tyto látky paraziti vyprodukují v takovém množství, aby změnily hostitelovo chování. Mezi larvami jsou podle předpokladů určeni takzvaní „housenkovodi“. Alespoň to naznačuje fakt, že i po

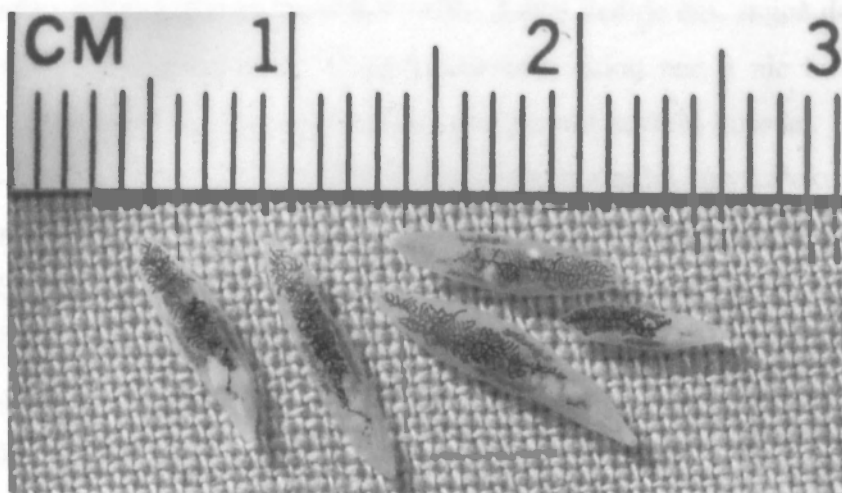
několika hodinách, kdy už ostatní larvy byly vylíhnuté, jedna nebo dvě larvy zůstaly nevyhlíhnuté v těle housenky. Podobný příklad můžeme pozorovat i u motolice kopinaté, kde se jeden brainworm obětuje pro své sourozence. Vědci však varují, že v případě lumčíků jde zatím jen o hypotézu, kterou je třeba ověřit v laboratoři (Grosman a kol., 2008).

## 7.4. Parazité zvyšující pravděpodobnost predace svého hostitele

### 7.4.1. Motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*)

#### 7.4.1.1. Obecná charakteristika

Motolice kopinatá (obr. 10) je 6-10 mm dlouhá motolice, parazitující v játrech domestikovaných i volně žijících přežvýkavců. Vajíčka, která jsou vyprodukována dospělci motolic, odcházejí se žlučí do střeva a dále do vnějšího prostředí. Vajíčka s vyvinutými larvami (miracidium) jsou požitá **1. meziphostitelem**, kterým jsou nejčastěji suchozemští plži rodu lačník (*Zebrina*) a



Obrázek 10: Motolice kopinatá: dospělí jedinci motolice kopinaté, kteří žili ve žlučovodech ovce

suchomilka (*Helicella*). Ve střevě plžů se *miracidia* uvolní z vaječných obalů a migrují do hepatopankreatu plže, kde prodělávají další vývoj. Postupně přes stádia *sporocysta*, *redie* a *dceřiná redie* vznikají *cerkarie*, které jsou vylučovány slizem plže do vnějšího prostředí. **2. meziphostitelem** jsou mravenci rodu *Formica*, kteří se tímto slizem živí a právě tímto způsobem se nakazí. Cercarie

pronikají dále do tělní dutiny mravence ancystují v infekční stádium – *metacerkarii*. Definitivní hostitel se nakazí při pastvě, kdy spolu s trávou pozře i infikovaného mravence (Drisdelle, 2007).

#### **7.4.1.2. Ovlivnění hostitele<sup>4</sup>**

Klasickým učebnicovým příkladem manipulace hostitele parazitem je právě motolice kopinatá. Infikovaný mravenec, který je jedním z mezihostitelů této motolice, se zakousne do špičky stébla a čeká na pozření ovci, definitivním hostitelem (Roming a kol., 1980). Poté, co je mravenec nakažen, pouze jedna cerkarie („**brainworm**“) putuje do hlavového ganglia mravence a mění chování hostitele, ostatní zůstávají v hemocélu a vytvářejí cysty (Poulin a kol., 2005; Wilson, 1977).

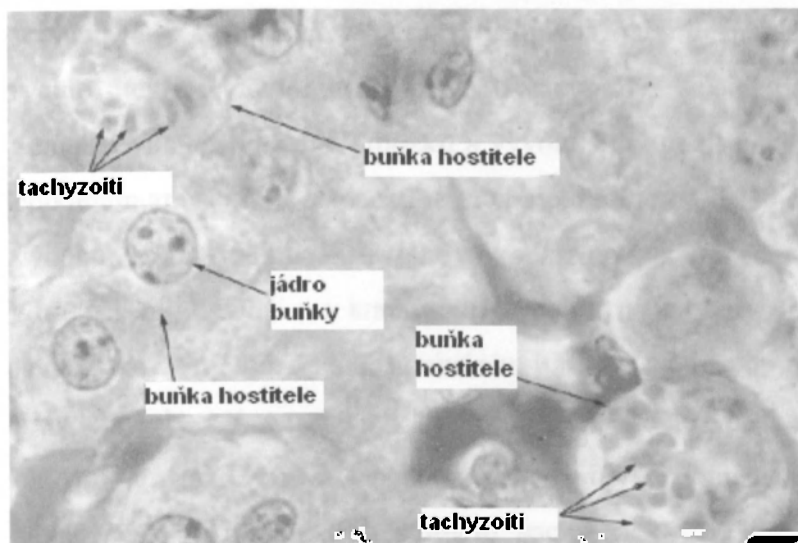
Jakmile se k večeru začne ochlazovat, mravenec se zatouží vzdálit od ostatních a láká ho to nahoru na vrcholky stonků trávy. Jediným důvodem proč toto woo-doo s hostitelem dělá, je dostat se do definitivního hostitele. Jelikož je mravenec zakousnutý na vrcholku trávy, je velice pravděpodobné, že ho pozře ovce nebo jiný býložravec. Motolice velice dobře sleduje čas, stejně dobře jako například hmyzomorka muší. Čeká-li mravenec celou noc a nic ho nespase, motolice mu umožní, aby za slunného rána povolil sevření kusadel. Mravenec pak běží zpět na zem a po celý den se chová jako normální hmyz. Pokud by totiž mravenec zůstal za slunného dne na vrcholku trávy, zemřel by a s ním i parazit. Jakmile přijde další večer, motolice pošle mravence na druhý pokus zpět na list trávy (Roberts, Janovy, 2000). Když je mravenec spasen ovci, brainworm umírá spolu s hostitelem, zatímco ostatní cerkarie putují do definitivního hostitele (Wickler, 1976).

### **7.4.2. Toxoplasma gondii**

#### **7.4.2.1. Obecná charakteristika**

*T. gondii* (obr. 11) má složitý životní cyklus, ve kterém jsou kočkovité šelmy definitivními hostiteli a jedinými známými savci, jejichž výkaly mohou

obsahovat oocysty *T. gondii* (Hutchinson a kol., 1969). Když jsou oocysty pozřeny jiným savcem například hlodavci (mezihostitelem), malé, tenkostěnné cysty se shlukují v různých tkáních, převážně v mozku. Tyto cysty zůstávají



**Obrázek 11:** *Toxoplasma gondii* v jaterních buňkách hostitele: trachyzoit je vegetativní stádium *Toxoplasma gongii*, které se rychle množí a může napadnout kteroukoliv buňku hostitele kromě červených buněk

životaschopné po celý život hostitele (Remington & Krahenbuhl, 1982).

Kočkovitá šelma se tudíž může nakazit těmito dvěma cestami: buď může přímo pozřít oocystu z přírody od jiné

kočkovité šelmy, nebo může pozřít cystu v nakaženém mezihostiteli (obr. 12) (Hutchinson a kol., 1969).

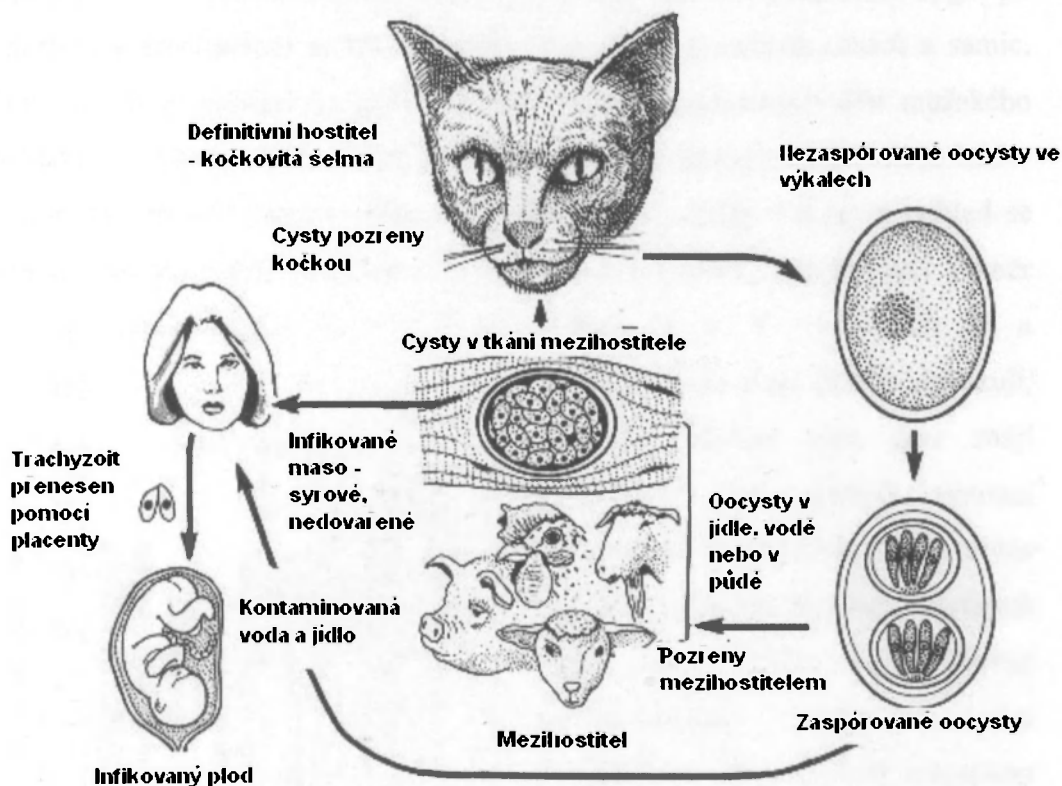
Vztah hostitel (potkan *Rattus norvegicus* – parazit *Toxoplasma gondii*) je výborným modelem pro prozkoumání mnoha otázek. *T. gongii* je vnitrobuněčný parazit (Beverley, 1976) schopný nakazit všechny savce. Nemoc, kterou *T. gondii* způsobuje, se nazývá toxoplasmóza. Tato nemoc je významná ekonomicky, veterinárně i medicínsky (Luft & Remington, 1986; Schmidt & Roberts, 1989) a zasloužila se o znovuobjevený zájem oslabující reaktivaci u pacientů s AIDS i dalších imunopresivních onemocnění (Luft & Remington, 1986).

#### 7.4.2.2. Ovlivnění hostitele

Na univerzitě v Oxfordu vědci studovali několik let vliv toxoplazmy na chování potkanů. Postavili venkovní ohradu a v ní bludiště z chodbiček a místnůstek z cihel. Do každého rohu ohrady umístili krabici s hnízdem, miskou

<sup>4</sup> Informace čerpány z Zimmer, (2000), upraveno podle původních článků

jídla a miskou vody. Každé hnízdo pokapali určitým pachem – na jedno pach čerstvé podestýlky, na druhé podestýlky z krysího hnízda, na další pach králičí moči a na poslední pach moči kočičí. Zdravé krysy vpuštěné do ohrady prohledávaly okolí a prozkoumávaly hnízda, jakmile narazily na pach kočky, rychle utekly a do tohoto rohu se už nevrátily. Kočičí pach způsobí náhlou změnu v chemii potkaních mozků a vyvolá silný pocit úzkosti. Záchvat úzkosti potkanům způsobí, že se pachu leknou a odradí je od dalšího zkoumání. Poté do výběhu pustili jedince nakažené toxoplazmou, které se na první pohled od zdravých nijak neliší – v konkurenci o pohlavní partnery obstojí stejně dobře a nemají ani žádné potíže s obstaráváním potravy. Liší se jen v jedné věci. S větší pravděpodobností se stanou kořistí kočky. Kočičí pach je nijak nevyleká, chovají se, jakoby se nic nedělo. Pohybovaly se v místech s kočičím pachem stejně často jako v místech s jinými pachy, někdy se do těchto míst naopak



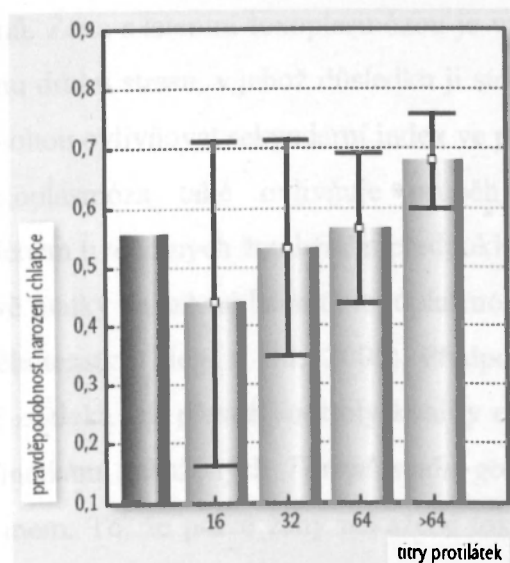
**Obrázek 12: Cyklus *Toxoplasma gondii*:** Kočkovité šelmy, definitivní hostitelé *T. gondii*, se mohou infikovat pozřením zaspórované oocysty nebo sežráním infikovaného zvířete. Oocysty jsou infekční pro většinu ptáků a savců. *Toxoplasma* může infikovat dalšího hostitele pomocí oocyst nebo placentou.

vracely. Tím, že toxoplazma změní chování potkanů, patrně zvýší svou šanci dostat se do kočky (Bedroy a kol., 2000).

O druhu *Toxoplasma gondii* je známo, že dokáže ovlivnit i chování lidského hostitele tak, aby zvýšil pravděpodobnost svého přenosu na dalšího hostitele (Flegr, Havlíček, 1999a). Například bylo prokázáno, že ženy nakažené toxoplasmózou mají jiný osobnostní profil než ženy nenakažené. Ženy, které jsou nakažené mají vyšší inteligenci, jsou více náchylné k pocitu viny (jsou více znepokojené, sebekritické a nejisté), vnitřně napjaté a radikální (Flegr, Havlíček, 1999b).

Nejnovější výsledky z Přírodovědecké fakulty UK ukázaly, že *Toxoplasma gondii* manipuluje i s pohlavním indexem člověka a určuje, zda se ženě narodí chlapec nebo holčička (Kaňková a kol., 2007).

Termínem pohlavní index rozumíme poměr narozených samců a samic v potomstvu. **Primární pohlavní index** je poměr samčích a samicích zygot po oplození a **sekundární pohlavní index** je poměr narozených samců a samic. Tedy u lidí je sekundární pohlavní index poměr narozených dětí mužského pohlaví k narozeným dětem ženského pohlaví. Celosvětový průměr udává 1,06 – což je na 106 narozených chlapců 100 narozených dívek. Na první pohled se zdá, že primární a tím i sekundární pohlavní index ovlivňují hlavně muži. Poměr



**Obrázek 13:** Závislost pravděpodobnosti narození syna na titru protilátek proti *T. gondii*. První sloupec znázorňuje ženy, které s toxoplasmózou nepřišly do styku. (Kaňková, 2006)

spermií X a Y v ejakulátu je u každého muže jiný. Studie dokazují, že muži plodící více dcer mají v ejakulátu více spermií nesoucí chromozóm X. Pohlavní index může být také ovlivněn hladinou hormonů v krvi obou rodičů, a to hlavně gonadotropního hormonu a testosteronu. Ženy i muži s vysokou hladinou těchto hormonů v krvi mění

pohlavní index svých dětí a sice plodí více synů.

Výsledky studií Přírodovědecké fakulty prokázaly, že ženy s latentní toxoplasmózou plodí o něco více synů a mají vyšší sekundární pohlavní index (1,55) než ženy, které s toxoplasmózou nepřišly do styku (1,11). Sekundární pohlavní index stoupá v závislosti na rostoucích hladinách protilátek, a proto je tedy nutné uvést hodnoty sekundárního pohlavního indexu větší než 2,6 u žen s vysokými titry protilátek – ty, u kterých přešla akutní toxoplasmóza do latentní fáze nedávno. Což znamená, že se těmto ženám dvakrát častěji rodili chlapani než dívky. Velmi podobné výsledky byly pozorovány i u pokusně nakažených laboratorních myší, samičkám se brzy po nakažení rodilo více mláďat samčího pohlaví, ale po čase tento jev vymizel. Také sekundární pohlavní index byl u matek s negativním nálezem toxoplazmy vyšší než v běžné populaci (viz obr. 13).

Otázkou je, proč toto všechno *Toxoplasma gondii* dělá a co z toho má. Jak už víme, paraziti manipulují chováním svého hostitele a tím zvyšují pravděpodobnost svého přenosu do definitivního hostitele. K efektivnosti přenosu může přispívat právě i posun pohlavního indexu. Například u hlodavců, kteří jsou hlavní a snadnou kořistí pro kočkovitou šelmu, je výskyt toxoplasmózy vysoký a přenos ze samice na plod běžný. Je možné, že nakažené samice plodí více samců, protože právě samci hlodavců migrují na velké vzdálenosti. *Toxoplasma gondii* by se tímto způsobem mohla přenášet přednostně na samce, kteří by ji roznášeli na nová území. Jiné vysvětlení spočívá ve vysoké hladině hormonů. Žena s latentní toxoplasmózou je vzhledem k přítomnosti parazita vystavena určitému druhu stresu, v jehož důsledku jí stoupne hladina steroidních hormonů v krvi, které mohou ovlivňovat sekundární index ve prospěch synů (Kaňková, 2006).

Toxoplasmóza také ovlivňuje průběh těhotenství u lidí. Díky ultrazvuku prováděném u těhotných žen během předpokládaného šestnáctého týdne bylo dokázáno, že právě matky nakažené latentní toxoplasmózou mají ve skutečnosti mladší plod a také delší těhotenství (Flegr a kol., 2005). Předpokládá se, že ženy nakažené toxoplasmózou nemají zdaleka tak přesné kontroly kvality embryí. Hostomská a kol. (1957) objevili, že 94 matkám nakažených *Toxoplasmou gondii* se narodilo 84% dětí s Downovým syndromem. To, že právě ženy nakažené toxoplasmózou rodí často děti s Downovým syndromem může být nejlépe vysvětleno nepřesnou kontrolou kvality embryí (Kaňková a kol., 2007).

Nedávno bylo popsáno, že toxoplazma by také mohla zvyšovat riziko rozvinutí schizofrenie. Výzkumníci zjistili, že ze 180 zkoumaných osob, které měly schizofrenii, 7% bylo dříve nakaženo toxoplazmou, než zjistili svoji diagnózu. Lidé vystaveni nákaze toxoplazmou měli o 24% vyšší pravděpodobnost, že se u nich rozvine schizofrenie. Robert Yolken, M. D. z Hopkinsovy dětské nemocnice řekl, že jejich výzkumy odhalily nejsilnější asociaci, kterou kdy viděli, a to mezi infekcí toxoplazmy a následujícím rozvojem schizofrenie (Hopkins, 2008).

## 7.5. Parazité ovlivňující fenotyp svého hostitele

### 7.5.1. Motolice podivná (*Leucochloridium macrostorum*)

#### 7.5.1.1. Obecná charakteristika



**Obrázek 14:** Jantarka obecná nakažená motolicí podivnou. Motolice podivná se nachází uvnitř tykadel jedince. Tykadla jsou výrazně pruhovaná a pulzují. Tímto přitahují definitivního hostitele motolice (drozdovitěho ptáka), jelikož si myslí, že se jedná o housenku.

Motolice podivná patří mezi motolice vyskytující se u nás, i v jiných evropských zemích jako je například Norsko, Velká Británie, Francie, Itálie a další, s tím, že je výskyt tohoto ploštěnce úzce vázán na jeho meziphostitele jantarku obecnou (*Succinea putris*).

Můžeme ji tedy najít na podmáčených loukách a

mokřadech, zkrátka všude kde se vyskytuje i její meziphostitel. Stejně jako ostatní motolice má i tato složitý vývojový cyklus (Machač, 2009).

#### 7.5.1.2. Ovlivnění hostitele

Jak již bylo řečeno, meziphostitelem motolice je plž jantarka obecná a definitivním hostitelem jsou hmyzožraví ptáci – většinou drozdovití. Přestože



mezi hlavní potravu těchto pěvců jantarky nepatří, tak tento parazit umožní, aby si jich určité všimli.

Z vajíček motolic se líhne miracidium, které vyleze na rostliny a čeká na spasení plžem. Z nich se v těle jantarky stanou sporocysty, které lezou do tykadel hostitele. Infikovaná jantarka je na první pohled rozpoznatelná od zdravých jedinců – její oční stopky jsou zduřelé, na povrchu mají zelené nebo hnědé pruhy a rychle pulzují (obr. 14). To je vše dobře vidět přes průhledná tykadla, takže pták si myslí, že je to housenka. V trávicím traktu ptáků žijí dospělé motolice - produkují další vajíčka, která se s trusem dostanou znovu do koloběhu (Machač, 2009; Volf, Horák, 2007).

## 7.5.2. *Podocotyloides stenometra*

### 7.5.2.1. Obecná charakteristika



**Obrázek 15:** Narůžovělý korál infikovaný mořskou motolicí *Podocotyloides stenometra*. Motolice změni nevýraznou barvu korálu na růžovou, aby byl infikovaný jedinec přitažlivější pro ryby – definitivní hostitele mořské motolice.

Mořská motolice *Podocotyloides stenometra* (obr. 15) začíná svůj život uvnitř škeblí a v další fázi svého života napadá korálové polypy. Odtud se potřebuje dostat do střev korálové ryby, *Chaetodon multicinctus*, jejíž hlavní potravou jsou právě koráli.

Při posledním šetření byla zjištěna v oblastech Oahu, Hawaii a Kaneohe Bay 100% prevalence a

průměrná intenzita infekce 6,5 červů na 28 ryb *Chaetodon multicinctus* (Aeby, 1992; Aeby, 1998).

### 7.5.2.2. Ovlivnění hostitele

Hlavním problémem pro parazita je, jakým způsobem přilákat definitivního hostitele. Pro mořskou motolicí to není tak jednoduché, jako pro ostatní (Aeby, 1992; Aeby, 1998). Koráli nemohou přilákat pozornost dalšího hostitele

podivným tancem, jako je tomu například u halančíků infikovaných motolicí *Euhaplorchis californiensis*, které si rybožraví ptáci vybírají s třicetkrát větší pravděpodobností (Lafferty, 1992).

Bylo však zjištěno, že způsob nalákání hostitele je stejně účinný jako u ostatních parazitů, a to jednoduchým způsobem. *Podocotyloides* přiměje polypa, aby změnil svou původně neatraktivní hnědou barvu na výrazně růžovou. Nejen, že svého meziphostitele přiměje změnit barvu, ale zapříčiní, že jedinec napuchne a vytvoří si na povrchu těla výběžky z uhličitanu vápenatého. Polyp se poté nemůže zatáhnout zpět do vnější kostry a napučený tak visí ven ze schránky. Pro korálovou rybu je tak snadným cílem. Dále bylo vyzorováno, že právě infikovaní jedinci jsou pro definitivního hostitele mnohem přitažlivější – v 80% si ryba vybrala právě jedince nakažené motolicí *Podocotyloides*. Proto se také může stát, že ryba za půl hodiny pozře až 340 jedinců motolic (Aeby, 1992; Aeby, 1998).

## 8. Závěrečné shrnutí

V této bakalářské práci jsem shrnula základní informace o parazitizmu a schopnosti parazita manipulovat svým hostitelem.

Ve **třetí kapitole** jsem porovнала definice parazitizmu, které nejsou tak jednoznačné, jak se na první pohled může zdát. Dále jsem v této kapitole porovнала různé typy vztahů mezi organismy, které mají na první pohled velice podobné důsledky. Za prvé je to parazitizmus a predace. Oba tyto vztahy mají podle prospěchu jednoho a druhého jedince stejnou definici – jeden druh získává prospěch na úkor druhého. Při bližším prozkoumání těchto dvou soužití je však mezi nimi několik zásadních rozdílů – počet jedinců, který je během jejich života využíván, prostředí, ve kterém žijí a využití kořisti. Druhé soužití, které je velice podobné parazitizmu je komensalismus. Komensalismus je symbiotický vztah dvou jedinců, při kterém jeden jedinec má prospěch z druhého, kterému ale neškodí. Avšak při využívání druhého jedince například k převozu – foréze – může vzniknout tenká hranice mezi využíváním a zneužíváním druhého jedince. Dále v této kapitole popisuji druhy parazitizmu, kterých je mnoho a rozdělují se podle kritérií jako: životní strategie, životní cykly, umístění, počet hostitelů. Jako samostatnou podkapitolu jsem vyčlenila hnízdní parazitizmus. Tento druh parazitizmu je znám u několika druhů ptáků a také u hmyzího řádu blanokřídlí.

Ve **čtvrté kapitole** jsem se věnovala evoluci parazitizmu, což zahrnuje fylogenetický vývoj parazita, hostitele i jejich vzájemného soužití. V této souvislosti je důležitá hypotéza Červené královny. Ve vztahu vývoje parazita a hostitele má parazit určité výhody. Jelikož hostitel zajišťuje veškeré jeho vegetativní funkce, parazit se může plně soustředit na produkci potomstva. A jelikož je generační doba parazita mnohem kratší než generační doba hostitele, evoluce samotných parazitů probíhá mnohem rychleji než u hostitelů. **Hypotéza Červené královny** byla poprvé zmíněna v roce 1973 L. van Valenem. Základní myšlenkou této hypotézy je obrana hostitelů před parazity pomocí pohlavního rozmnožování. Pohlavní rozmnožování umožňuje genetickou různorodost potomků hostitelů, čímž znemožňují parazitovi jednoduché ovládnutí jeho organismu. V adaptaci parazita vůči hostiteli je důležitý pojem „závody

ve zbrojení“. Právě díky mnohem kratší generační době parazita se vyvíjejí i jeho adaptace vůči hostiteli mnohem rychleji.

V **páté kapitole** jsem se věnovala samotné **manipulační hypotéze**. Schopnost parazita manipulovat chováním svého hostitele byla poprvé popsána v článku *Holmes, J. C., and W. M. Bethel., (1972)*. Podle manipulační hypotézy parazit manipuluje chováním svého hostitele pro svůj vlastní prospěch, především ve snaze dokončit svůj vývojový cyklus – zajistit si přenos do definitivního hostitele. Hypotéza naznačuje, že takovéto změny v chování hostitele nejsou náhodným, nýbrž evolučně propracovaným výtvorem parazita. Právě proto, že hlavním cílem parazita je dokončení jeho cyklu v definitivním hostiteli, v další podkapitole jsem vypsala mechanismy umožňující přenos parazita mezi hostiteli. První možnost přenosu ve vztahu parazit-hostitel je pomocí predace, kdy se parazitovaný mezihostitel stává kořistí dravce. Další možností je pohlavní přenos parazita na svého hostitele. Poté jsem v této podkapitole zmínila, že přenos parazita, který manipuluje svým hostitelem, je možný samozřejmě i u člověka. Již v historii byly zaznamenány údaje o změně chování člověka po prodělání chronické nákazy streptokokem. A bylo důležité se i v této části zmínit o v současnosti nejznámějším parazitovi manipulující i člověkem – *Toxoplasma gondii*. V poslední podkapitole jsem popsala možné zásahy parazitů do nervové soustavy svého hostitele. Jedním z mechanismů, jak parazit ovlivňuje nervovou soustavu hostitele, je pomocí hormonů nebo lokálních mediátorů. Dále mohou paraziti ovlivnit hostitelovu nervovou soustavu pomocí signálů, které do mozku vysílají jejich smyslové orgány.

**Šestou kapitolu** jsem věnovala samotnému hostiteli. V první podkapitole jsem popsala definice a změny v chování hostitele. Chování lze definovat jako reakce jedince na různé podněty vnějšího a vnitřního prostředí. Je také důležité si uvědomit tenkou hranici mezi chováním a vlastnostmi jedince. Například tak je tomu u zbarvení jedince, které na první pohled spadá do morfologických vlastností jedince, ale samozřejmě změnu zbarvení může vyvolat i chování jedince (změny barvy chameleona). Druhou částí této kapitoly jsou adaptace hostitele, protože stejně jako si paraziti vytvářejí adaptace vůči hostiteli, hostitelé si tvoří určité formy obrany proti parazitům. Cílem hostitele je, aby k setkání s parazitem nejlépe vůbec nedošlo. Například na první pohled obyčejné drbání gazely je naplánováno přesně podle časového rozvrhu, které zmírňuje napadení klíšťaty a blechami. V poslední části této kapitoly jsem popsala jakými

způsoby parazitů ovlivňují imunitní systém hostitele. Jelikož nejčastější změny způsobené parazity jsou právě zásahy do imunitního systému. V některých případech působí parazit pasivně, kdy svou přítomností vyvolá specifickou imunitu imunitního systému svého hostitele namířenou přímo na něj. Přesto ve většině případů parazit způsobuje vyřazení konkrétní části imunitního systému pomocí specifické či nespecifické imunosuprese.

**V poslední kapitole** této práce je zahrnuto devět parazitů nejzajímavějších a nejtypičtějších z hlediska manipulace hostitelem. Parazitický korýš *Sacculina carcini* zmanipuluje svého hostitele – kraba, aby chránil a pečoval o jeho snůšku vajíček. Tato péče je tak starostlivá, že se i samečkovi kraba rozšíří zadní část těla, aby o tuto snůšku, o které si jedinec myslí, že je jeho, mohl pečovat. Lumčík rodu *Glyptapanteles* využívá housenky motýla k ochraně svých zakuklených larev. Larvy se uvnitř těla housenky živí jejími tekutinami, a když nastane čas se zakuklit, vylezou z jejího těla ven. V tuto chvíli je řada na housence, která se změní v polomrtvou stráž potomků lumčíka. Plísňové onemocnění *Entomophthora muscae* parazituje na mouše domácí. Pokud se spory této houby přilepí na tělo mouchy, je její osud zpečetěn. Moucha má za úkol rozšířit spory na co nejvíce dalších much. Nejideálnější čas pro klíčení spor je chvíle před západem slunce, kdy je vzduch vlhký a mouchy létají při zemi. Z toho důvodu infikovaná moucha hledá vyvýšené místo, kde ustrne ve speciální poloze. Tasemnice *Hymenolepis diminuta* manipuluje potměnkem skladištním ještě dříve, než se do něj dostane. Tento brouk se totiž živí výkaly potkanů a tasemnice zařídí, aby právě výkaly plné jejich vajíček byly pro potměníka přitažlivější. U samic potměníka snižují tasemnice jejich reprodukční schopnost. energii, kterou by samička pro reprodukci využila, spotřebuje tasemnice sama pro sebe. Bakterie rodu *Wolbachia* také ovlivňuje rozmnožování svých hostitelů. Například infikované samičky potměníka skladištního upřednostňují spermie infikovaných samečků. U některých druhů parazitických vosiček může změnit typ jejich rozmnožování na partenogenezi. Pro wolbachii je toto rozmnožování výhodné, jelikož je bakterie děděna po mateřské linii – všichni potomci partenogeneze jsou infikováni. Motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*) dělá všechno proto, aby její mezihostitel – mravenec skončil v žaludku přežvýkavce – definitivního hostitele. Jakmile se k večeru ochladí, mravenec vyleze na špičku stébla trávy, kde se zakousne a čeká, až ho spase například ovce. Pokud by ho přes celou noc nikdo nesežral, sleze z vrcholku trávy a

chová se jako „normální“ jedinec. Kdyby totiž zůstal na vrcholku trávy přes slunný den, zemřel by a s ním i jeho parazit. Tento koloběh se opakuje do té doby, dokud se mravenec nedostane do definitivního hostitele svého parazita. Parazitický prvok *Toxoplasma gondii*, v dnešní době velmi známý parazit, manipuluje chováním svých mezipřenositelů různými způsoby. Například myši, které se za normálních podmínek vyhýbají místům, kde cítí pach kočky. Infikované myši se naopak těmito k místům vrací a vysloveně se vystavují nebezpečí predace. V poslední době bylo zjištěno, že *Toxoplasma* manipuluje i chováním člověka. Například infikované ženy i muži mají jiný osobnostní profil než nenakažení jedinci. Díky ultrazvuku prováděném u těhotných žen během předpokládaného šestnáctého týdne bylo zjištěno, že i těhotenství infikovaných žen se liší od normálního průběhu - ve skutečnosti mají infikované ženy mladší plod a také delší těhotenství. Navíc ženy infikované latentní toxoplazmózou rodí častěji syny. Motolice podivná (*Leucochloridium macrostornum*) se pro dokončení svého životního cyklu potřebuje dostat do těla drozdovitého ptáka. Z toho důvodu leze do tykadel jantarky, která se tím odlišuje od ostatních jedinců. Její tykadla jsou totiž barevně výrazná a pulzují, aby definitivnímu hostiteli připomínaly jeho oblíbenou potravu, housenku. Mořská motolice *Podocotyloides stenometra* změnila svému hostiteli – mořskému korálu – jinak nevýraznou barvu na růžovou a infikovaní jedinci zduří, čímž jim je znemožněno se ve chvíli útoku ryby zatáhnout do své schránky. Těmito změnami se na první pohled přehlédnutelní koráli stanou pro ryby přitažlivější.

Mnoho let trvalo, než paraziti upoutali pozornost samotných vědců. Teprve nedávno byla doceněna vynalézavá přizpůsobení parazitů, která si vytvořili ve svém mikroskopickém světě. Tato práce má pomoci odhalit parazity jako organismy schopné manipulovat chováním svého hostitele.

## 9. Seznam obrázků

- OBR 1:** převzato z: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academie. Praha. 559 s.  
ISBN 80-200-1270-2 (strana 259)
- OBR 2:** převzato z: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academie. Praha. 559 s.  
ISBN 80-200-1270-2 (strana 357)
- OBR 3:** převzato z: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academie. Praha. 559 s.  
ISBN 80-200-1270-2 (strana 360)
- OBR 4:** dostupné z: <http://people.uvawise.edu/jrb/images/Scolex.jpg>
- OBR 5:** dostupné z:  
[http://www.cosmosmagazine.com/files/imagecache/news/files/20070831\\_wolbachia.jpg](http://www.cosmosmagazine.com/files/imagecache/news/files/20070831_wolbachia.jpg)
- OBR 6:** dostupné z: <http://homepage.eircom.net/~hedgerow7/hanging-fly-19-web.jpg>
- OBR 7:** dostupné z: [http://www.glaucus.org.uk/Sacculina4\\_RP.jpg](http://www.glaucus.org.uk/Sacculina4_RP.jpg)
- OBR 8:** převzato z: PASTERNAK, Z., GARM, A., HØEG, J. T., 2005: The morphology of the chemosensory aesthetasc-like setae used during settlement of cypris larvae in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Cirripedia: Rhizocephala), *Marine Biology*, 146: 1005-1013
- OBR 9:** dostupné z:  
[http://www.popsi.com/files/imagecache/article\\_image\\_large/files/articles/Glyptapantel es.jpg](http://www.popsi.com/files/imagecache/article_image_large/files/articles/Glyptapantel es.jpg)
- OBR 10:** dostupné z:  
[http://search.icq.com/search/selected\\_img.php?q=dicrocoelium%20dendriticum&index=11&img\\_src=http://images.google.com/images?q=tbn:CaKWYAuf4QB0XM:http://cal.vet.upenn.edu/projects/paraav/images/lab6-6.jpg&title=lab6-6.jpg&width=750&height=450&size=71&url=cal.vet.upenn.edu&tbn\\_width=141&tbn\\_height=85&url=http://cal.vet.upenn.edu/projects/paraav/images/lab6-6.jpg&url\\_rf=cal.vet.upenn.edu&site\\_url=http%3A%2F%2Fcal.vet.upenn.edu%2Fprojects%2Fparaav%2Flabs%2Flab6.htm&q=dicrocoelium%20dendriticum](http://search.icq.com/search/selected_img.php?q=dicrocoelium%20dendriticum&index=11&img_src=http://images.google.com/images?q=tbn:CaKWYAuf4QB0XM:http://cal.vet.upenn.edu/projects/paraav/images/lab6-6.jpg&title=lab6-6.jpg&width=750&height=450&size=71&url=cal.vet.upenn.edu&tbn_width=141&tbn_height=85&url=http://cal.vet.upenn.edu/projects/paraav/images/lab6-6.jpg&url_rf=cal.vet.upenn.edu&site_url=http%3A%2F%2Fcal.vet.upenn.edu%2Fprojects%2Fparaav%2Flabs%2Flab6.htm&q=dicrocoelium%20dendriticum)
- OBR 11:** dostupné z:  
<http://www.umanitoba.ca/faculties/science/zoology/facultv/dick/z346/images/toxo4.jpg>
- OBR 12:** dostupné z: [http://gsbs.utmb.edu/microbook/images/fig84\\_2.JPG](http://gsbs.utmb.edu/microbook/images/fig84_2.JPG)

**OBR 13:** převzato z: KAŇKOVÁ, Š., 2006: Ovlivňuje toxoplazma pohlaví dítěte?

*Vesmír*. 85, 724, 2006/12

**OBR 14:** dostupné z: [http://www.semioticon.com/seo/M/images/mimicry\\_2.jpg](http://www.semioticon.com/seo/M/images/mimicry_2.jpg)

**OBR 15:** dostupné z: <http://www.aims.gov.au/pages/research/reef-monitoring/coral-diseases/images-02/image11-230.jpg>

ADLEY, J. S., 1992: The potential effect the ability of a coral intermediate host to acquire has had on the evolution of its association of a marine parasite. *Proc. of the 9th Int. Symp. on the Evolution of Parasitism*, Guam, 2, 807-813

ADLTON, J. T., MALZITIS, R. M., 1996: Immunology of human helminth infection. *Int. Rev. Allergy Immunol.* 109, 1-10

MORIGNARD, C. J., BEHNKE, J. M., 1996: Parasitism and Host Behaviour. *Taylor and Francis*, New York, ed: BEDROY, M. a kol., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594

BAUER, B., SCHMIDT-DEMPEL, P., 1999: Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature*. 6715, 151-154

BEDROJ, M., FRANKOVÁ, V., SCHINDLER, J., BOUČEK, A., VAVRA, J., 1999. *Česká zoologická literatur*.

BEDROY, M., WEBSTER, J. P., MACDONALD, D. W., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594

BLI, J. P. G., 1966: IgE, allergies and helminth parasites: a new perspective on an old association. *Immunol. Cell Biol.* 74, 337-345

BLUMPELLEY, J. K. A., 1976: Toxoplasmosis in mammals. *Par. Rec.* ed: BEDROY, M. a kol., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594

BRINAGHI, R. A., 1993: The immunological aspects of parasitic diseases. *Allergy Immunol. (Paris)* 25, 203-210

BLANKESPOOR, G. L., PAPPAS, P. W., EISNER, T., 1997: Impairment of the chemical defence of the beetle, *Tenebrio molitor*, by metacystodes (cysticercoids) of the leaf-miner, *Hymenolepis diabuta*. *Parasitology* 115, 103-110

BOUČEK, P., 2003: Včely jako paraziti a hostitelé. *Vesmír* 82, 501.

Číslo 12, ročník 85, listopad-prosinec 2006



## 10. Použitá literatura<sup>5</sup>

- AEBY, G. S., 1998: A digenean metacercaria from the tref coral, *Porite compressa*, experimentally identified as *Podocotyloides stenometra*. *Journal of Parasitology*. 84, 1259-1261
- AEBY, G. S., 1992: The potential effect the ability of a coral intermediate host to regenerate has had on the evolution of its association of a marine parasite. *Proc. of the Seventh internat. coral tref symposium. Guam*. 2, 809-815
- ALLEN, J. E., MAIZELS, R. M., 1996: Immunology of human helminth infection. *Int. Arch. Allergy Immunol.* 109, 3-10
- \*BARNARD, C. J., BEHNKE, J. M., 1990: Parasitism and Host Behaviour. *Taylor and Francis, New York*. ex: BEDROY, M. a kol., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594
- BAER, B., SCHMIDT-HEMPEL, P., 1999: Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature*. 6715, 151-154
- BEDNÁŘ, M., FRAŇKOVÁ, V., SCHINDLER, J., SOUČEK, A., VÁVRA, J., 1999: *Lékařská mikrobiologie*.
- BEDROY, M., WEBSTER, J. P., MACDONALD, D. W., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594
- BELL, R. G., 1966: IgE, allergies and helminth parasites: a new perspective on an old conundrum. *Immunol. Cell Biol.* 74, 337-345
- \*BEVERLEY, J. K. A., 1976: Toxoplasmosis in mamals. *Vet. Rec.* ex: BEDROY, M. a kol., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B267*, 1591-1594
- BINAGHI, R. A., 1993: The immunological aspects of parasitic diseases. *Allerg. Immunol. (Paris)* 25, 205-210
- BLANKESPOOR, C. L., PAPPAS, P. W., EISNER, T., 1997: Impairment of the chemical defence of the beetle, *Tenebrio molitor*, by metacestodes (cysticercoids) of the tapeworm, *Hymenolepis diminuta*. *Parasitology*. 115, 105-110
- BOGUSCH, P., 2003: Včely jako paraziti a hostitelé. *Vesmír* 82, 501

---

<sup>5</sup> Sekundární citace jsou označené hvězdičkou

- BOOTS, M., SASAKI, A., 1999: „Small worlds“ and the evolution of virulence: infection occurs locally and at the distance. *Proc. R. Soc. B* 266, 1933-1938
- \*BROWN, E. D. a kol., 1994: Apodemus sylvaticus infected with *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in an arable ecosystem: epidemiology and effects of infection on the movements of male mice. *J. Zool.* 234, 623-640 ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- CAVENEY, S., MCLEAN, H., SURRY, D., 1998: Faecal firing in a skipper caterpillar is pressure-driven. *Journal of Experimental Biology.* 201, 121-133
- \*COMBES, C., 2001: *Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions*. The Univ. Chicago Press, Chicago ex : FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- DAVIES, D. H., VINSON, S. B., 1988: Interference with function of plasmatocytes of *Heliothis virescens* in vivo by calyx fluid of the parasitoid *Campoletis sonorensis*. *Cell Tissue Res.* 251, 467
- \*DAWKINS, R., 1982: *The extended phenotype, The gene as the unit of selection*. W. H. Freeman and Comp., Oxford ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*DAWKINS, R., KREBS, J. R., 1979: Arm races between and within species. *Proc. R. Soc. London, B, Biol. Sci.* 205, 489-511 ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*DAWKINS, R., 1976: *The selfish gene*. Oxford University Press. Oxford. ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- DEGAFFE, G., LOKER, E. S., 1998: Susceptibility of *Biomphalaria glabrata* to infection with *Echinostoma paraensei*: correlation with the effect of parasite secretory-excretory products on host hemocyte spreading. *J. Invertebr. Pathol.* 71, 64-72
- DIMIER, I. H., WOODMAN, J. P., BOUT, D. T., 1992: Human endothelial cells activated by gamma-interferon, by interleukin-1 and TNF inhibit the replication of *Toxoplasma gondii*. *Ann. Rech. Vet.* 23, 329-330
- DRISDELLE, R., 2007: *Dicrocoelium dendriticum*: The lacert fluke controls intermideate host behavior. (dostupné z: [www.zoology.suite101.com/article.cfm/dicrocoelium\\_dendriticum](http://www.zoology.suite101.com/article.cfm/dicrocoelium_dendriticum))

- DUNPHY, G. B., 1994: Interaction of mutant of *Xenorhabdus nematophilus* (*Enterobacteriaceae*) with antibacterial systems of *Galleria mellonella* larvae (Insecta: *Pyralidae*). *Can. J. Microbiol.* 40, 161-168
- EVANS, W. S., WONG, A., HARDY, M., CURRIE, R. W., Vanderwel, D., 1998: Evidence that the factor used by the tape worm, *Hymenolepis diminuta*, to direct the foraging of its intermediate host, *Tribolium confusum*, is a volatile attractant. *Journal of Parasitol.* 84, 1098-1101
- FEENER, D. H., BROWN, B. V., 1997: *Diptera* as parasitoids. *Ann. Rev. of Entomology.* 42, 73-97
- \*FIEDLER, K., HÖLLDOBLER, B., SEIFERT, P., 1996: Butterflies and ants: The communicative domain. *Experientia* 52, 14-24 ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- FLEGR, J., 2007: *Zamrzlá evoluce aneb je to jinak, pane Darwin*. Academia. Praha. 326 s. ISBN 978-80-200-1526-6
- FLEGR, J., HAVLÍČEK, J., 1999a: Ukaž mi své parazity a já ti povím, kdo jsi. *Vesmír* 78, 667, 1999/12
- FLEGR, J., HAVLÍČEK, J., 1999b: Changes in the personality profile of young women with latent toxoplasmosis. *Folia Parasitol.* 46, 22-28
- FLEMING, J. A., 1992: Polydnaviruses: mutualists and pathogens. *Annu. Rev. Entomol.* 37, 401-425
- FLEMING, J. G., SUMMERS, M. D., 1991: Polydnavirus DNA is integrated in the DNA of its parasitoid wasp host. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 88, 9770-9774
- FORST, S., DOWDS, B., BOEMARE, N., STACKEBRANDT, E., 1997: *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: Bugs that kill bugs. *Annu. Rev. Microbiol.* 51, 47-72
- GANDON, S., 2005: Parasitic manipulation: a theoretical framework may help. *Nebav. Processes.* 68, 247-248
- GANDON, S., CAPOWIEZ, Y., DUBOIS, Y., MICHALAKIS, Y., OLIVIERI, I., 1996: Local adaption and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proc. R. Soc. B* 263, 1003-1009

- GLENNER, H., 2001: Cypris metamorphosis, injection and earliest internal development of the *Rhizocephalan Loxothylacus panopaei* (Gissler). Crustacea: Rhizocephala: Sacculinidae. *J Morphol.*, 249: 43-75
- GLENNER, H., WERNER, M., 1998: Increased susceptibility of recently moulted *Carcinus maenas* (L.) to attack by the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thomson 1836. *Journal of experimental marine biology and ecology*. ISSN 0022-0981
- GLENNER, H., HØEG, J. T., 1995: A new motile, multicellular stage involved in host invasion by parasitic barnacles (*Rhizocephala*). *Nature* 377, 147-149
- GODDARD, J. H. R., TORCHIN, M. E., KURIS, A. M., LAFFERTY, K.D., 2005: Host specificity of *Sacculina carcini*, a potential biological control agent of the introduced European green crab *Carcinus maenas* in California. *Biological Invasions* 7, 895-912
- GROSMAN, A. H., JANSSEN, A., DE BRITO, E. F., CORDEIRO, E. G., COLARES, F., FONSECA, J. O., LIMA, E. R., PALLINI, A., SABELIS, M. W., 2008: Parasitoid increases survival of its pupae by including host to figure predators. *PLoS ONE*, 6: 2276
- GROSS, P., 1993: Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 38, 251-273
- \*HART, B. L., 1997: Behavioral defence, Host-parasite evolution: General principles and avian models, edd. D. H. CLAYTON, J. MOORE, Oxford: Oxford University Press
- ex: ZIMMER, C., 2000: *Vládce parazit*. Simon & Schuster. New York. 262 s. ISBN 80-7185-685-1
- HART, B. L., 1994: Behavioral defense against parasites: Interaction with parasite invasiveness. *Parasitology* 109, 139-151
- HART, B. L., HART, L. A., MOORING, M. S., OLUBAYO, R., 1992: Biological basis of grooming behavior in antelope: The body-size, vigilance and habitat principles. *Animal Behavior* 44, 615-631
- \*HAY, J. a kol., 1984: Toxoplasma infection and response to novelty in mice. *Z. Parasitenkd.* 70, 575-588 ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*HAY, J. a kol., 1986: Experimental toxocariasis and hyperactivity in mice. *Z. Parasitenkd.* 72, 115-120 ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2

- \*HAY, J. a kol., 1983: The effect of congenital and adult-acquired *Toxoplasma* infections on activity and responsiveness to novel stimulation in mice. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 77, 483-495 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- HEDGES, L. M., BROWNLIE, J. C., O'NEILL, S. L., JOHNSON, K. N., 2008: *Wolbachia* and virus protection in insects. *Science* 322, 702
- HENEBERG, P., 2009: Heterozygotnost jako obrana proti parazitům: Příčiny náhlého vymírání. *Vesmír* 88, 151-152
- \*HERNSTORM, P. a kol., 1997: Enterobius vermicularis and finger sucking in young Swedish children. *Scand. J. Prim. Health Care* 15, 146-148 : FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*HOLMES, J. C., BETHEL, W. M., 1972: Modification of intermediate host behaviour by parasites. *Zoological Journal of the Linnean Society, Supplement* 51, 123-149 ex: EDELAAR, P., DRENT, J., DE GOEIJ, P., 2003: A double test of the parasite manipulation hypothesis a burrowing bivalve. *Oecologia* 134, 66-71
- HOPKINS, J., 2008: Toxoplasma infection increases risk of schizophrenia, study suggest. *Science Daily, Jan. 18*
- HONZA, M., 2000: Kukačka a závody ve zbrojení. *Vesmír.* 79, 283
- \*HOSTOMSKÁ, L. a kol., 1957: Účast toxoplasmické infekce matky při vniku mongoloidismu dítěte. *Českoslov Pediatr* 12: 713 – 723 ex: KAŇKOVÁ. Š., a kol., 2006: *Women infected with parasite Toxoplasma have more sons*. Naturwissenschaften, DOI 10.1007/s00114-006-0166-2
- HURST, G. D. D., JIGGINS, F. M., VON DER SCHULENBURG, H. G., BERTRAND, D., WEST, S. A., GORIACHEVA, I. I., ZAKHAROV, I. A., WERREN, J. H., STOTHAMER, R., MAJERUS, M. E. N., 1999: Male-killing *Wolbachia* in two species of insect. *The Royal Society* 1, 735-740
- \*HUTCHINSON, W. M. a kol., 1980: Chronic *Toxoplasma* infection and familiarity-novelty discrimination in the mouse. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 74, 145-150 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- HUTCHINSON, W. M., DUNACHIE, J. F., 1969: The life cycle of *Toxoplasma gondii*. *Br. Med. F* 4, 806

- CHANDRA, R. K., 1982: Immune response in parasiti diseases. *Rev. Infect. Dis.* 4, 756-762
- KALTZ, O., SHYKOFF, J. A., 1998: Local adaptation in host-parasite systems. *Heredity.* 81, 361-370
- KAŇKOVÁ, Š., ŠULC, J., NOUZOVÁ, K., FAJRLÍK, K., FRYNTA, D., FLEGR, J., 2007: Women infected with parasite *Toxoplasma* have more sons. *Naturwissenschaften,* 94, 122-127
- KAŇKOVÁ, Š., 2006: Ovlivňuje toxoplazma pohlaví dítěte? *Vesmír.* 85, 724, 2006/12
- KHAN, I. A., MATSUURA, T., KASPER, L. H., 1996: Activation-mediated CD4(+) T cell unresponsiveness during acute *Toxoplasma gondii* infection in mice. *Int. Immunol.* 8, 887-896
- KRASNOFF, S. B., WATSON, D. W., GIBSON, D. M., KWAN, E. C., 1995: Behavioral effects of the Entomopathogenic fungus, *Entomophthora muscae* on its host *Musca domestica*: Postural changes in dying host and gated pattern of mortality. *J. Insect Physiol.* 41, 895-903
- LAFFERTY, K. D., 1992: Foraging on prey that are modified by parasites. *American Naturalist.* 140, 854-867
- LANDOLFO, S., MARTINETTO, P., CAVALLO, G., 1978: The parasite-host relationship: an immunological game. *G. Bacteriol. Virol. Immunol.* 71, 192-197
- LÁZŇOVSKÝ, M., 2008: Zombie podle lumčika. *Lidové noviny.* Dostupné z: [www.lidovky.cz/zombie-podle-lumcika-Orf-/ln\\_veda.asp?c=A080605\\_115648\\_ln\\_veda\\_ter](http://www.lidovky.cz/zombie-podle-lumcika-Orf-/ln_veda.asp?c=A080605_115648_ln_veda_ter) (citováno: 11.3.2009)
- LI, J., CHEN, G., WEBSTER, J. M., 1997: Nematophin, a novel antimicrobial substance produced by *Xenorhabdus nematophilus* (Enterobactereaceae). *Can. J. Microbiol.* 43, 770-773
- \*LIE, K. J., LIM, H. K., OW-YANG, C. K., 1973b: Synergism and antagonism between two trematode species in the snail *Lymnaea rubiginosa*. *Int. J. Parasitol.* 3, 729-733
- FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie.* Academia. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*LIE, K. J., LIM, H. K., OW-YANG, C. K., 1973a: Antagonism between *Echinostoma audyi* and *Echinostoma hystricosum* in the snail *Lymnaea rubiginosa* with a discussion on patterns of trematode interaction. *Southeast. Asian. J. Trop. Med. Public Health* 4,

- 504-508 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- LINHART, J., a kol., 2004: *Slovník cizích slov pro nové století*. Dialog. Litvínov. 413 s. ISBN 80-85843-61-7
- LION, S., VAN BAALEN, M., WILSON, W.G., 2006: The evolution of parasite manipulation of host dispersal. *Proc. R. Soc. B* 273, 1063-1071
- LIVELY, C. M., 1987: Evidence from a New Zealand snail for the maintenance of sex by parasitism. *Nature* 328, 519-521
- LOKER, E. S., 1994: On being a parasite in an invertebrate host: A short survival course. *J. Parasitol.* 80, 728-747
- LOM, J., 1995: *Wolbachia*: O složitosti parazitohostitelských vztahů. *Vesmír*, 74, 667
- LOYE, J. E., CARROLL, S. P., 1998: Ectoparasite behaviour and its effects on avian nest site selection. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91(2), 159-163
- LUFT, B. J., REMINGTON, J. S., 1986: Toxoplasmosis in the central nervous system. *Curr. Clin. Top. Infect. Dis.* 6, 316-357
- MACHAČ, O., 2009: *Urogonimus macrostomus* – motolice podivná. Dostupné z: [www.naturabohemica.cz/urogonimus-macrostomus/](http://www.naturabohemica.cz/urogonimus-macrostomus/) (citováno 13.2.2009)
- MCLACHLAN, A., 1999: Parasites promote mating success: the case of a midge and a mite. *Anim. Behav.* 57, 1199-1205
- \*MILTON, K., 2003: Something to howl about: howler monkeys and their bot fly parasites. *Natural History*, 20-24
- \*MINCHELLA, D. J., 1985: Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology* 90, 205-216 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*MOLOO, S. K., KUTUZA, S. B., BOREHAM, P. F., 1980: Studies on *Glossina pallidipes*, *G. fuscipes* and *G. brevipalpis* in term sof the epidemiology and epizology of trypanosomiase in south-eastern Uganda. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 74, 219-237 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*MOORE, J., GOTELLI, N. J., 1990: A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours : a critical ook at the manipulation hypothesis. In Parasitism and host behaviour. London ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2

- MOORE, J., 2002: *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, ISBN: 0195146530, 9780195146530, str. 315 (dostupné z: [www.books.google.cz/books](http://www.books.google.cz/books))
- \*MOORE, J., 1984: Parasites that change behavior of their host. *Sci. Am.* 250, 108-115
- ex: FLEGR, J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- NOKES, C., BUNDY, D. A. P., 1994: Does helminth infection affect mental processing and educational achievement? *Parasitol. Today* 10, 14-18
- O'NEILL, S. L., 1995: *Wolbachia pipientis*: Symbiont or parasite? *Parasitol. Today*, 11, 168-169
- OTČENÁŠKOVÁ, M., 2009: 10 nejpodivnějších zvířat roku 2008. Dostupné z: [www.rozhlas.cz/přiroda/clanky/\\_pda/53335](http://www.rozhlas.cz/přiroda/clanky/_pda/53335) (citováno 1.3.2009)
- PAPÁČEK, M., MATĚNOVÁ, V., MATENA, J., SOLDÁN, T., 1994: *Zoologie*. Scientia. Praha. 285 s. ISBN 80-85827-57-3
- PASTERNAK, Z., GARM, A., HØEG, J. T., 2005: The morphology of the chemosensory aesthetasc-like setae used during settlement of cypris larvae in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Cirripedia: Rhizocephala), *Marine Biology*, 146: 1005-1013
- \*POULIN, R., 1994: The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. *Parasitology* ex: BEDROY, M. a kol., 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B*267, 1591-1594
- POULIN, R., FREDENSBORG, B. L., HANSEN, E., LEUNG, T. L. F., 2005: The true cost of host manipulation by parasites. *Behavioural Processes*. 68, 241-244
- \*REMINGTON, J. S. & KRAHENBUHL, J. L., 1982: Immunology of *Toxoplasma gondii*. In Immunology of human infection. New York, *Plenum Publishing Corporation*. pp. 327 - 371
- ex: BEDROY, M. a kol. 2000: Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proc. R. Soc. London B*267, 1591-1594
- \*ROBERTS, L. S., JANOŮVY, J., 2000: Gerald D. Amidy and Larry Roberts' foundation of parasitology. 6. *Dubuque, IA: McGraw-Hill* ex: ZIMMER, C., 2000: *Vládce parazit*. Simon & Schuster. New York. 262 s. ISBN 80-7185-685-1
- ROMING, T., LUCIUS, R., FRANK, W., 1980: Cerebral larva in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1981) and *Dicrocoelium hospes* Losos, 1907 (Trematoda, Dicrocoelidae). *Z. Parasitenk.* 63, 277-286



- ROSYPAL, S. a kol., 2003: *Nový přehled biologie*. Scientia. Praha. 797 s. ISBN 978-80-86960-23-4
- SCHMIDT, O., SCHUCHMANN-FEDDERSEN, I., 1989: Role of virus-like particles in parasitoid-host interaction of insects. *Subcell. Biochem.* 15, 91-119
- \*STIBBS, H. H., 1985: Changes in brain concentrations of catecholamines and indoleamines in *Toxoplasma gondii* infected mice. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 79, 153-157 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- \*VAN VALEN, L., 1973: A new evolutionary law. *Evolutionary theory.* 1, 1-30 ex: FLEGR. J., 2005: *Evoluční biologie*. Akademie. Praha. 559 s. ISBN 80-200-1270-2
- VOLF, P., HORÁK, P. a kol., 2007: *Paraziti a jejich biologie*. Triton. Praha. 318 s. ISBN 978-80-7387-008-9
- VOTÝPKA, J., VARGA, V., VARGA, M., 2003: Parazitismus. Dostupné z: [www.natur.cuni.cz/~parazit/nove/cz\\_data/parazitismus.pdf](http://www.natur.cuni.cz/~parazit/nove/cz_data/parazitismus.pdf) (citováno 13.3.2009)
- WADE, M. J., CHANG, N. W., 1995: Increased male fertility in *Tribolium confusum* beetles after infection with the intercellular parasite *Wolbachia*. *Nature*, 373, 72-74
- WEBB, T. J., HURD, H., 1999: Direct manipulation of insect reproduction by agents of parasite origin. *Proc. of the Royal Society of London.* 266, 1537-1541
- WEBSTER, J. P., 1994: The effects of *Toxoplasma gondii* and other parasites on activity levels in wild and hybrid *Rattus norvegicus*. *Parasitology* 109, 583-589
- WEBSTER, J. P., a kol., 2000: Predation of Beetles (*Tenebrio molitor*) infected with tapeworm (*Hymenolepsis dominuta*): a note of caution for the Manipulation Hypothesis. *Parasitol.* 120, 313-318
- WEEDEN, C. R., SHELTON, A. M., HOFFMAN, M. P., 2007: Biological control: A guide to natural enemies in North America. Dostupné z: [www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/pathogens/entomophthora\\_m.html](http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/pathogens/entomophthora_m.html) (citováno: 12.11. 2008)
- WERREN, J. H., 1997: Biology of *Wolbachia*. *Annu. Rev. Entomol.* 42, 587-609
- WICKLER, W., 1976: Evolution – oriented ethology, kin selection, and altruistic parasites. *Z. Tierpsychol.* 42, 206-214
- WILSON, D. S., 1977: How nepotistic is the brain worm? *Nebav. Exil. Sociobiol.* 2, 421-425

WILSON, R. A., 1993: Immunity and immunoregulation in helminth infections. *Curr. Opin. Immunol.* 5, 538-547

ZIMMER, C., 2000: *Vládce parazit.* Simon & Schuster. New York. 262 s. ISBN 80-7185-685-1