

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Manipulační hypotéza: kritická revize
publikovaných prací o parazitických
bezobratlých**

Bakalářská práce

Jana Trávníčková

Školitel: Prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

České Budějovice 2012

Trávníčková J. 2012. *Manipulační hypotéza: kritická revize publikovaných prací o parazitických bezobratlých (literární rešerše)* [Manipulation hypothesis: critical review of published works on parasitic invertebrates. Bc. Thesis, in Czech], 35 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

The manipulation hypothesis has attracted many researchers, and at present it seems to be documented for a wide range of parasites. However, in the last thirty years, numerous parasites have been revealed that, in fact, cannot be manipulated with their host morphology, behaviour, and/or habitat preference, unlike conclusions of the previous studies. The major purpose of this study is to test critically the plausibility of the hypothesis about parasitic manipulation, based on metaanalysis of 55 papers concerning four helminth taxa, namely, Acanthocephala, Cestoda, Trematoda, and Nematomorpha.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 26.4. 2012

Jana Trávníčková

Nejprve bych ráda poděkovala svému školiteli Janu Zrzavému za mnohé cenné rady a pomoc se zpracováním mé bakalářské práce. Dále bych také chtěla poděkovat všem svým přátelům a známým za obrovskou psychickou podporu a technickou pomoc a Kiře za její trpělivost.

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Historie teorie manipulace	1
1.2 Hlavní typy parazitické manipulace	1
1.3 Jakými způsoby se dá manipulovat?	2
1.4 Ekologický význam manipulace	3
1.5 Proteomika	4
2 Evoluce parazitismu a uplatnění parazitární manipulace	5
3 Věrohodnost hypotézy o parazitární manipulaci	9
3.1 Kritéria	9
3.2 Alternativní vysvětlení	11
4 Výzkum parazitární manipulace: Acanthocephala	15
5 Kritická revize publikovaných prací	20
5.1 Charakteristika studovaných skupin	20
5.1.1 Tasemnice (Cestoda)	20
5.1.2 Motolice (Trematoda)	21
5.1.3 Vrtejši (Acanthocephala)	22
5.1.4 Strunovci (Nematomorpha)	23
5.2 Analýza	24
6 Diskuse	27
6.1 Metodologie	27
6.2 Taxonomie	27
Literatura	30

1 Úvod

1.1 Historie teorie manipulace

Fakt, že parazité mohou nějakým způsobem ovlivňovat chování svého hostitele, znali vědci již na počátku 20. století. V roce 1952 van Dobben poprvé zaznamenal, že ryby získané z kormoránů sloužily mnohem častěji jako mezihostitelé pro tasemnici *Ligula intestinalis* než ryby ulovené rybáři (Thomas et al., 2005; Lefèvre et al., 2009), ale první podrobný a přesvědčivý popis manipulačního chování byl zveřejněn až Holmsem a Bethelem (1972), kteří prováděli laboratorní pokusy na vrtejších *Polymorphus paradoxus* (Poulin, 2000; Thomas et al., 2005).

Myšlenka, že by mohli parazité pomocí manipulace s fenotypem hostitele zvyšovat úspěšnost svého přenosu, se záhy stala značně populární. Díky působivému počtu studií provedených především během posledních 30 let, jsou změny vyvolané v hostitelském chování zdokumentovány pro široký rozsah parazitů. Z evolučního hlediska mohou být tyto změny viděny také jako tzv. rozšířený fenotyp navržený Dawkinsem (1982), podle něhož geny jednoho organismu (parazita) mohou ovlivňovat fenotyp druhého organismu (hostitele). Tyto strategie se staly často probíraným tématem, jehož pochopení by mohlo vyřešit řadu základních biologických otázek (Thomas et al., 2005).

Od osmdesátých let se však začali vědci dívat na manipulační hypotézu více kriticky a navrhopvat další možná alternativní vysvětlení zahrnující i neadaptivní možnosti. Tento pohled vyvrcholil publikací Moore a Gotelliho (1990), která otevřela cestu pro nové, přísnější přístupy ke studiu manipulačního chování. Následné teoretické analýzy poukázaly na mnoho parazitů, kteří svým hostitelem, na rozdíl od výsledků předchozích studií, ve skutečnosti nemanipulují (Poulin, 1994, 2000, 2010; Brown, 1999; Thomas et al., 2005).

Cílem mé práce je kritická revize publikovaných prací testujících oprávněnost hypotézy o parazitické manipulaci chování, ekologie, fyziologie či morfologie hostitele ve prospěch fitness parazita z hlediska takových parametrů, jako jsou druh a taxonomické zařazení hostitele, ekosystém a bionomie hostitele (potravní ekologie, pohyblivost, sexualita, péče o potomstvo apod.), typ předpokládaného ovlivnění hostitele parazitem, metoda studia či průkaznost výsledků.

1.2 Hlavní typy parazitické manipulace

Způsob parazitické manipulace bychom mohli rozdělit do tří hlavních typů:

1. **Manipulace sensu stricto** – zde je aplikována myšlenka rozšířeného fenotypu, která vyjadřuje, že za změny v hostitelském chování jsou zodpovědné geny parazita. Jako dobře známý příklad si můžeme uvést vrtejše, kteří využívají již existujících „programů“ svých hostitelů blešivců pro změnu fotofóbního chování na fototaxní, vnímání geotaxe a přichytávacího se chování k okolní vegetaci. Toto chování vrtejši způsobují pravděpodobně pomocí neuromediátoru serotoninu. Problémem zůstává, že experimentální dávky tohoto neuromediátorů značně přesahují úroveň reálně představitelné v přírodních podmínkách (Zimmer, 2005; Tain, 2006).
2. **Využívání hostitelské kompenzační odpovědi** – v tomto pohledu jsou geny parazita selektovány pro jejich patologický dopad, způsobující hostitelskou vyrovnávací odpověď. Zde si jako příklad můžeme uvést tasemnici *Schistocephalus solidus*, která svému mezihostiteli koljušce ubírá energetické zdroje, ta tyto ztráty kompenzuje intenzivnějším přijímáním potravy, redukcí reprodukce a snížením velikosti vajíček (Heins a Baker, 2008), tedy změnami, které jsou nepřímo výhodné pro parazita. Toto chování koljušky způsobují tasemnice ovlivněním neuroendokrinního systému hostitele uvolňováním neuroaktivních substancí (Lefèvre et al., 2009).
3. **Mafiánská manipulace** – změny v hostitelském chování jsou zde brány jako kolaborace s parazitem, která je vynucená u hostitelů tak, že parazit zvýší svoje fitness nároky způsobem, při němž hostiteli nezbude jiná možnost, než se jim přizpůsobit. Z tohoto pohledu jsou geny parazita selektovány podle jejich schopnosti odhalit nekolaborativní chování (Lefèvre et al., 2009). Klasickým příkladem mafiánské manipulace je kukačka, nutící svého hostitele přijmout cizí (její) vajíčko, což je pro něj méně riskantní než jeho odmítnutí (Hudec et al., 2005). Jelikož je mafiánská manipulace prozatím známá pouze u hnízdních parazitů, budu se ve své diplomové práci věnovat pouze manipulacím sensu stricto a využíváním hostitelské kompenzační odpovědi.

1.3 Jakými způsoby se dá manipulovat?

Lze si představit několik možností, jak úspěšně manipulovat s hostitelem ve prospěch parazita:

- změnou mikrohabitatu hostitele – například motolice *Curtuteria australis* mění bentickým bezobratlým dostupnost a kvalitu habitatu, kterým jsou schránky mlžů *Austrovenus stutchburyi* (Thomas et al., 2005). U tohoto hostitele jsou velké rozdíly

mezi neinfikovanými jedinci, kteří se zahrabávají do bahna a infikovanými jedinci, kteří zůstávají na povrchu, čímž poskytují nová stanoviště pro okolní druhy (Thomas et al., 1998).

- změnou chování hostitele – tasemnice *Taenia crassiceps* redukuje stresové chování svého mezihostitele myši a tím zpomaluje únikovou reakci v přítomnosti predátora kočky (Gourbal et al., 2001).
- změnou morfologie hostitele – jako příklad změny morfologie můžeme uvést motolici *Leucochloridium* sp., která mění velikost, tvar a zabarvení tykadel hostitelského plže, jež navíc při kontaktu se světlem pulsují. Plži s pozměněnými tykadly výrazně přitahují definitivního hostitele, kterým jsou u této motolice ptáci (Poulin, 2010).

1.4 Ekologický význam manipulace

Ačkoli bývá parazitická manipulace zkoumána spíše v oblasti parazitologie, v dnešní době má velký význam i pro ekologii. Parazité, jakožto ekosystémoví inženýři, přímo i nepřímo ovlivňují dostupnost zdrojů pro jiné druhy, změnou okolního prostředí. Parazitická manipulace, vedoucí ke změně chování hostitele, může vést ke změně jeho vlastní niky i nik ostatních organismů a tím mít významné následky pro celé společenstvo. Z ekologického hlediska můžeme rozlišit dva hlavní způsoby zasahování do tvorby stanovišť. Prvním způsobem ekosystémového inženýrství je vytváření nových stanovišť pozměněním hostitelských vlastností ovlivňujících dostupnost zdrojů pro další druhy (Lefèvre et al., 2008).

Jako příklad můžeme uvést novozélandského mlže *Austrovenus stutchburyi*, parazitovaného dvěma druhy motolic *Curtuteria australis* a *Acanthopariphium* sp., u kterého se vyskytují obrovské rozdíly mezi neinfikovanými jedinci zahrabanými v bahně a infikovanými jedinci vyskytujícími se na povrchu. V tomto případě představují infikovaní mlži nová stanoviště pro přisedlé druhy, jako jsou vilejší a sasanky, které by se zde běžně vůbec nevyskytovaly (Thomas et al., 1998).

Druhý způsob probíhá uvnitř živočichů. Protože jsou žijící organismy sami o sobě ekosystémem, nejvýznamnější role parazitů, jakožto ekosystémových inženýrů, se koná uvnitř hostitelských druhů. Životní cyklus tohoto ekosystému a cesty parazitárního přenosu mohou být provázeny spoluprací, nebo konfliktem mezi společenstvem organismů vyskytujících se uvnitř jednoho hostitele. Například motolice *Microphallus papillorobustus* parazituje v blešivci a manipuluje s jeho chováním. V tomto blešivci parazituje i motolice

Maritrema subdolum, která s ním neumí manipulovat, ale má stejného definitivního hostitele, a proto využívá společné cesty přenosu. Kdyby se však v hostiteli vyskytl parazit, který s ním má jiné plány, došlo by k neutralizaci účinku manipulativního chování nebo k převládnutí jednoho z parazitů (Lefèvre et al., 2008). Fenotypové změny v chování mohou ovšem vést i k přenosu do nevhodného hostitele, tím by však byla výhoda manipulace výrazně snížena. Například bylo zjištěno, že u blešivců *Gammarus pulex*, infikovaných vrtejšem *Pomphorhynchus laevis*, je sníženo riziko konzumace nehostitelskou žábou oproti hostitelské vrankce přesto, že neinfikovaní blešivci jsou v žaludku žab nalézáni běžně. Infikovaní blešivci však byli nejvíce pozorováni v noci, což může být také způsobeno záměrným vyhýbáním se nevhodným denním predátorům, jako jsou žáby či vodní ptactvo (Largue et al., 2007).

Jako další příklad můžeme uvést změnu přirozeného prostředí. Velké množství parazitů, především strunovců, potřebuje pro dokončení svého životního cyklu opustit svého hostitele a strávit nějaký čas ve vnějším prostředí. Pro parazitární vývoj nejsou vhodná všechna prostředí, a proto musí donutit svého hostitele, aby se dostal do takového, jaké pro dokončení vývoje parazit potřebuje (Poulin, 1995). Jako typický příklad si můžeme uvést strunovce *Paragordius tricuspidatus*, který ovlivňuje geotaxní chování, působící na lokomoci jeho hostitele cvrčka (*Nemobius sylvestris*), čímž docílí skoku cvrčka do vody, ve které může parazit dokončit svůj vývojový cyklus (Sánchez et. al., 2008a, Sánchez et. al., 2008b).

1.5 Proteomika

Pro lepší pochopení změn vyvolaných v hostitelském chování je velice významná i proteomika, která studuje reakce hostitele na genom parazita prostřednictvím exprese hostitelských a parazitických genů. Proteomické studie ukazují, že parazité manipulují se svým hostitelem pomocí proteinů, napodobujících funkci jeho vlastních bílkovin. Například v mozku cvrčka *Nemobius sylvestris* a kobylky *Meconema thalasinum* infikovaných strunovcem se oproti neinfikovaným jedincům vyskytuje odlišný vzor proteinů, zodpovědných za vizuální procesy, geotaktické chování a aktivitu neurotransmiterů (Lefèvre et al., 2009).

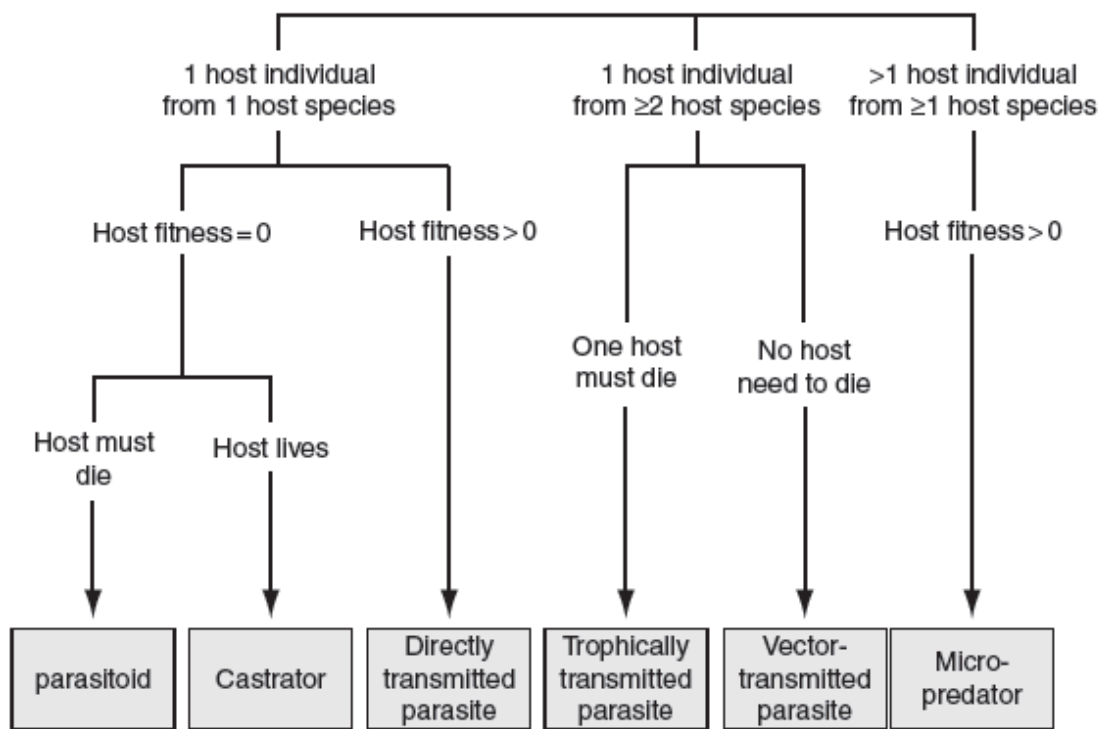
2 Evoluce parazitismu a uplatnění parazitární manipulace

Evoluce parazitů probíhá z velké části formou koevolučního zápasu s jejich hostitelským druhem (Volf et al., 2007). Původně se parazité řadili do kategorií na základě společných podobných znaků. Například v ekologické biologii je běžné rozdělovat parazity na vnitřní endoparazity a vnější ektoparazity. Toto rozdělení však není nejvhodnější, neboť existuje mnoho organismů, které jsou na pomezí takto vyhraněných kategorií. Jako příklad si můžeme uvést mesoparazitické buchanky, které jsou částečně usazené v hostitelských tkáních, a částečně stále vystavovány vodnímu prostředí. Dále se mohou dělit podle složitosti životního cyklu na ty se složitým životním cyklem zahrnujícím více hostitelů a s jednoduchým životním cyklem zahrnujícím pouze jednoho hostitele, podle způsobu přenosu na ty, kteří svého mezihostitele potřebují pro dokončení vývojového cyklu zabít, a na ty, co ho zabít nepotřebují, a podle velikosti na mikroparazity, jejichž virulence je nezávislá na množství infekčních jedinců uvnitř hostitele, a makroparazity, jejichž virulence je přímo úměrná počtu jedinců množících se v hostiteli. Všechny tyto pokusy o klasifikaci parazitárních strategií jsou založené pouze na jednoduchých znacích, a proto mohou vést u určitých organismů k nepřesným výsledkům (Poulin, 2011).

Největší vliv na rozdělení parazitů měla Andersova a Matysova dichotomie (1972), která rozdělila parazity na mikroparazity a makroparazity. Toto rozdělení bylo doprovázeno navržením matematické analýzy dynamiky populací v systému hostitel-parazit, která je považována za základní práci celé generace epidemiologů a sehrála důležitou roli v pochopení dynamiky parazitů v medicíně (Poulin, 2011).

U parazitických helmintů mohou být juvenilní stádia, vyskytující se v mezihostitelích, velice odlišná od dospělých jedinců. Z toho důvodu jsou určité typy strategií často charakteristické pro určitá stádia parazita a ne pro celé druhy. Integrované způsoby šíření parazita mezi odlišnými hostiteli vytvářejí selekční tlak, sloužící jako globální strategie pro určitý genotyp, která je v různých fázích životního vývoje parazita zastoupena různě.

Poulin (2011) popsal šest obecných evolučních strategií, ke kterým má sklon směřovat většina parazitů (obr. 1). Žádná z těchto šesti strategií nemá jednotný evoluční původ; uvnitř každé strategie jsou druhy patřící do mnoha kmenů (Poulin, 2011)



Obr. 1: Šest obecných evolučních strategií, ke kterým má sklon směřovat většina parazitů.

Zdroj: Poulin, 2011.

1. **Parazitoidi** se vyvíjejí uvnitř svého hostitele a pro dokončení vývojového cyklu, hostitele obvykle zabijí. Smrt hostitele však v principu není nezbytná pro další vývoj parazita a občas se může stát, že infekci nějakým způsobem přežije. Toto přežití nemá vůbec žádný dopad na fitness parazitoida, z čehož vyplývá, že smrt hostitele není selektována geny parazita. Parazitoid ale poškodí během svého životního vývoje hostitele takovým způsobem, že je jeho smrt ve většině případů nevyhnutelná. Běžným projevem parazitoidů je obrovské zvětšování jejich vlastní tělní velikosti, až do dosáhnutí konečných rozměrů, které jsou jen o málo menší než sám hostitel. Mezi nejznámější patří mnohé skupiny blanokřídlých a dvoukřídlých, kteří svého hostitele mnohdy zmanipulují takovým způsobem, že dobrovolně zaleze do jejich hnízda, kde do něj nakladou vajíčka a vylíhlé larvy ho zaživa postupně jedí. Termín parazitoid byl vytvořen téměř před sto lety a původně označoval životní strategie tohoto hmyzu. V dnešní době se mezi ně zahrnují strunovci a mermitidní hlístice, houby skupiny *Cordyceps* a mnohoštětinatci z čeledi Oenonidae. Jako klasický příklad si můžeme uvést strunovce *Spinochordodes tellinii*, který se potřebuje pro dokončení svého vývojového cyklu dostat do vodního prostředí. Z toho důvodu mění geotaxní chování jeho hostitele cvrčka *Meconema thalassinum*, čímž u něj dosáhne „sebevražedných“ skoků do vody (Biron et al., 2005b)

2. **Parazitičtí kastrátoři** jsou v mnoha věcech podobní parazitoidům, například dosahují obrovských rozměrů blížících se velikosti jejich hostitele. Namísto zabití hostitele ovlivňují kastrátoři jeho investice do reprodukce takovým způsobem, který mu zcela zabrání se rozmnožovat. Těchto investic pak využívají pro svou vlastní reprodukci. Mezi kastrátory bychom mohli zařadit kapsovce, určité řády hmyzu a koryše skupiny Rhizocephala, kteří svého hostitele kraba (*Carcinus maenas*) nejdříve vykastrují, čímž sníží jeho energetické nároky a mohou si dovolit se v něm přeměnit na parazitické stádium kentrogen, které vytvoří složitou síť trubiček, jimiž hostitele za živa vysává. Svého meziphostitele jsou schopná kastrovat i larvální stádia různých helmintů, například sporocysty a redie motolic a larvální stádia tasemnic a vrtejšů (Lafferty a Kuris, 2009), jako dospělci však tyto parazité převzali odlišné strategie pro přežití a kastrace je tak pouze částí jejich životního cyklu. Cesty jakými lze dosáhnout kastrace jsou dvě, a to buď přímo snědením gonád hostitele, nebo nepřímo přesměrováním energie z vývoje gonád či sekrecí „kastročnických“ hormonů (Webb a Hurt, 1999).
3. **Parazité přenášení přímým přenosem** musí svého hostitele kontaktovat přímo. Tito parazité infikují pouze jednoho hostitele a způsobují převážně malé nebo středně velké patologické změny. Tato strategie může být použita pro poměrně široký rozsah parazitů. Parazité přenášení pomocí přímého přenosu mají většinou sklon rozmnožovat se uvnitř hostitele. Z tohoto typu strategie se pravděpodobně vyvinuly vykořisťovací strategie, které zahrnují parazitoidy, kastrátory a přibírání dalších hostitelů do vývojového cyklu parazita. Typickými parazity pro tuto skupinu jsou hlístice, motolice, u nichž jsou manipulujícím stádiem cercarie (Volf et al., 2007), ploštěnky, žábrohliště, buchanky, různonožci, hmyz, vši a roztoči, mikrosporidie, mnoho druhů prvoků, množství hub, bakterií a patogenních virů.
4. **Troficky přenášení parazitů** bývají parazité se složitým životním cyklem, kteří musí infikovat dva nebo více hostitelů, do nichž se dostávají skrze predaci s tím, že rozmnožit se mohou až v posledním, definitivním hostiteli. Aby se dokázali do definitivního hostitele úspěšně dostat, musí mnoho druhů ovlivňovat fenotyp jejich meziphostitelů, a proto jsou hlavním tématem manipulační hypotézy. Definitivním hostitelem je vždy nějaký obratlovec, kdežto jako meziphostitelé slouží široký rozsah bezobratlých i obratlovců v závislosti na parazitárním taxonu. Patří mezi ně všechny motolice (přenos skrz predaci následujícím hostitelem zmizel u schistosom až druhotně a začaly si svého hostitele aktivně vyhledávat), tasemnice, vrtejši, jazyčnatky, mnoho hlístic a několik prvoků. Někteří z nich mohou být ve svých

mezihostitelích velice silně virulentní. Například manipulační stádia motolic cerkarie působí v plžích mezihostitelích skoro vždy jako parazitičtí kastrátoři (Lafferty a Kuris, 2009) a manipulační stádia jiných taxonomických skupin, jako jsou cystakantní stádia vrtejšů a plerocerkoidi či larvocysty tasemnic, mnohdy také výrazně redukuje reprodukční schopnost jejich mezihostitele (Webb a Hurt., 1999; Rauque a Semenas, 2009). Na druhou stranu virulence dospělých stádií v definitivních hostitelích je oproti larválním stádiím velice nízká a často je u ni dopad na fitness hostitele téměř nepovšimnutý.

5. **Vektorově přenášení parazitů** musí pro dokončení jejich životního cyklu infikovat dva hostitele s tím, že jedním z nich bývá obvykle obratlovec a druhým krevsající mikropredátor sloužící jako vektor přenášející novou generaci parazitů do nového hostitele. Parazit je obvykle velice malý a žije v krvi svého definitivního hostitele, odkud ho mikropredátor získá při sání krve infikovaného jedince. Poté co mikropredátor začne sát krev jiného obratlovce, parazit se do ní uvolní a pokračuje ve svém vývoji. Mezi vektorově přenášené parazity patří filarioidní hlístice, mnoho prvoků, bakterií a virů. Tito parazité, běžně se rozmnožující v tělech jejich hostitelů, zahrnují významné patogeny a původce vážných lidských onemocnění jako je například malárie, či spavá nemoc (Ewald, 1983).
6. **Mikropredátoři** jsou ektoparazité, kteří nejsou trvale závislí na jednom typu hostitelského jedince, jak je pozorováno u většiny ostatních parazitů, ale parazitují na velké škále hostitelů, které využívají především jako zdroj živin. Mezi mikropredátory patří pijavice, kapřivci, někteří koryši, komáři a další krevsající dvoukřídli, blechy, klíšťata, mihule či upíři.

3 Věrohodnost hypotézy o parazitární manipulaci

3.1 Kritéria

Parazité a jejich hostitelé, dva soupeři bojující mezi sebou škálou evolučních zbraní. Zatímco hostitelé vyvíjejí množství obranných mechanismů sloužících k vyhnutí se nákaze, nebo odstranění či tolerování parazita, parazité se snaží nalézt nové způsoby, pomocí nichž budou moci efektivněji využívat svého hostitele.

Změny v hostitelském chování, vyvolané parazitem mohou být brány buď jako patologický náhodný vedlejší produkt infekce, nebo záměrná manipulace s hostitelským chováním, což od sebe nebývá vždy jasně rozlišitelné. Vedlejším produktem infekce bývají nejčastěji změny vyvolané imunitním systémem hostitele a morfologickými projevy infekce. Tyto změny se vyznačují tím, že prvotně nevedou ke zvýšení přenosu parazita do následujícího hostitele. Záměrná manipulace je obvykle způsobená ovlivňováním nervového systému hostitele a vždy vede ke zlepšení přenosu parazita. V populaci bývá často udržována selekcí takových jedinců, kteří jsou schopni úspěšně se adaptovat na svého hostitele způsobem, který poskytuje výhody pro zlepšení přenosu (Poulin, 1995).

Adaptivní změny v chování infikovaných mezihostitelů většinou zvyšují náchylnost pro predaci definitivním hostitelem a spolu s tím i pro přenos parazita. Předpokládá se, že pokud bude infikovaný hostitel provádět nějaké zvláštní chování (geotaxe, fototaxe, vylézání z úkrytu, neobvyklá reakce na pach hostitele atd.), stane se viditelnější pro predátora, což parazitovi usnadní přenos. Někteří parazité, jako je například vrtejš *Moniliformis moniliformis* jsou schopni měnit chování svých hostitelských druhů, v tomto případě švábů, takovým způsobem, že pokud se jedná o hostitelský druh, zviditelní se predátorovi, ale pokud se dostanou do nehostitelského druhu, raději ho před predátorem co nejvíce skrývají, aby zabránili nevhodnému přenosu a usnadnili přenos jedincům, nacházejícím se v hostitelském druhu (Moore a Gotelli, 1992).

Na otázku, zda jde o skutečnou adaptaci sloužící šíření parazita, není snadné odpovědět. Pravděpodobnost, že jde o manipulaci, roste, jsou-li splněna tato základní kritéria:

1. **Složitost** – změny v chování hostitele můžeme rozdělit na složité a jednoduché. Mnoho na první pohled jednoduchých změn v systémech parazit-hostitel, může být pouhou patologickou odpovědí, nebo vedlejším účinkem infekce, stejně tak jako vnějším projevem složitějšího systému biochemického ovlivňování hostitele parazitem (Poulin, 1995). Složitě znaky nemohou být způsobeny náhodnou změnou

a jejich vznik s vysokou pravděpodobností vyžaduje specifickou selekci (Futyuma, 1986). Hlavním problémem spojeným s určením složitých a jednoduchých znaků je, že často pouze odhadujeme složitost daného chování bez sledování mechanismů odpovědi na tento znak. Jednoduchý znak v hostiteli může například vyžadovat složité fyziologické a morfologické parazitární přizpůsobení pro produkci chemikálií a jejich uvolnění ve správný čas na správném místě v těle hostitele. Jako příklad si můžeme uvést blešivce *Gammarus pulex*, který při infekci vrtejšem *Pomphorhynchus laevis* vykazuje na první pohled jednoduché silně fotofilní chování doprovázené přichytáváním se k okolní vegetaci. Toto chování je však způsobeno složitými procesy založenými na nadměrné produkci neuromediátorů serotoninu a dopaminu. Ovlivnění chování pomocí produkce neuromediátorů bylo potvrzeno obarvením neuronů blešivců sloučeninami způsobujícími fluorescenci v přítomnosti určitých neuropřenašečů (Zimmer, 2005). V dalších experimentech se injikoval serotonin do neinfikovaných *G. pulex* a po jeho navázání na non-5-HT receptor byla pozorována změna fotofóbního chování na fototaxní (Tain et al., 2007).

2. **Účelnost designu** – adaptivní znaky jsou vytvářeny takovým způsobem, že mohou být považovány za změny vyvolané přímo přírodním výběrem. Typickým příkladem je motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*), která ve svém druhém mezihostiteli mravenci obětuje jednu z cercárií, aby se změnila v „brain worm“. Tato cercárie vlezle mravenci k nervovému gangliu a všechnu svou energii věnuje jeho manipulaci. Mravenec se pak každý večer chytá na stéblo trávy a čeká, jestli ho nesežere definitivní hostitel (např. ovce). Ráno ho motolice nechá slézt a fungovat jako ostatní mravenci aby zabránila jeho upečení horkem. Jakmile se opět vyskytnou optimální podmínky (večer), je mravenec nucen znovu vylézt na stéblo trávy a čekat na definitivního hostitele (Zimmer, 2005).
3. **Konvergence** – u různých fylogenetických linií, vyvíjejících se nezávisle na sobě pod podobným selekčním tlakem, mohou vzniknout podobné způsoby adaptací (Poulin, 1995). Množství těchto nezávislých adaptivních vlastností ukazuje, že se nejedná o náhodný, vedlejší efekt (Futyuma, 1986). Mnoho skupin hlístic nebo strunovců používá jako svého hostitele suchozemský hmyz, ale vývoj potřebují dokončit ve vodním prostředí, kde se mohou pářit a naklást vajíčka. Velice známým příkladem jsou sarančata (*Meconema thalassinum*) infikovaná strunovci (*Spinochordodes tellini*). *S. tellini* mění funkci centrální nervové soustavy sarančat, produkci proteinů z rodiny Writ. Tyto proteiny mají vliv na geotaxní chování, které působí

na lokomoci hostitele (Biron et al., 2005a). Dalšími konvergentními změnami jsou zvyšování nebo snižování aktivity hostitele, změna jeho mikrohabitatů, změny v trofismu, fototaxním chování a také v „zachycovacím“ chování vyvolaném motolicí kopinatou (*Dicrocoelium dendriticum*) v mravenci (Roming et al., 1980) a vrtejšem *Polymorphus paradoxus* v blešivci (Lefévret et al., 2009; Cézilly et al., 2010).

4. **Fitness účinek** – zjevně nejjasnějším důkazem, že jsou dané znaky opravdu adaptivní, je prokázat, že vedou ke zvýšení fitness parazitů. Fitness je ale obtížně měřitelná, a proto je mnohdy jednodušší raději zjistit, jaké vlastnosti mají vztah k určitému chování, způsobujícímu přenos parazita do dalšího hostitele (Poulin, 1995).

Je patrné, že tato čtyři kritéria nejsou vyhraněná natolik, jak by bylo zapotřebí, ale přinejmenším nám mohou pomoci nějakým způsobem ohodnotit a stanovit věrohodnost hypotézy o adaptivním chování.

3.2 Alternativní vysvětlení

Změny v chování parazitovaných zvířat mohou být zaznamenány u různých druhů parazitů a jejich hostitelů. V těchto systémech se mohou projevovat od snížení aktivity či vytrvalosti hostitelů až po různé reakce na podněty prostředí, které u infikovaných jedinců způsobí obsazování odlišných mikrohabitatů. Tyto změny se vyskytují zejména v situacích, kdy je parazitem nějaký helmint se složitým životním cyklem, využívající pro svůj přenos potravinového řetězce, v němž je jeho mezihostitel obvykle predován definitivním hostitelem parazita. Vyvolané změny v chování pak odliší infikovaného jedince od ostatních a učiní ho pro definitivního hostitele ještě atraktivnějším (Poulin, 1994).

Pozor bychom si měli dát na chybné interpretování manipulačního chování. Infikovaný jedinec může například strávit více času mimo úkryt, čímž je pro predátory viditelnější než neinfikovaný jedinec, ale přitom nemusí být manipulován. To proto, že chování, při kterém se infikovaný jedinec více zviditelní, může být také způsobeno vedlejším projevem infekce, způsobujícím vyšší energetické výdaje hostitele a tudíž i potřebu shánět více potravy (Milinski, 1985; Godin a Sproul, 1988). Proto by experimentální pokusy měly být navrženy tak, abychom díky nim byli schopni rozlišit, zda se jedná o změnu v chování způsobenou adaptací, nebo zda jde o změnu, která může být pro parazita výhodná, ale vznikla náhodným efektem. To je dobře ukázáno u blešivců infikovaných cystakantním stádiem vrtejše *Acanthocephalus dirus*, kteří stráví více času mimo úkryt než neinfikovaní jedinci. Takové chování se však u blešivců vyskytuje i v případě, že je jim vložena potrava přímo do jejich

úkrytu, a proto by se nemuseli namáhat ji vyhledávat – tudíž se zde pravděpodobně jedná o manipulaci parazitem, nikoliv o potravní chování. Kdyby se jednalo o snahu hostitele vyrovnat se s vyššími energetickými nároky způsobenými infekcí, jistě by rád nabízenou potravu přijal a zůstal bezpečně v úkrytu (Hechtel et al., 1993).

Snahu hostitele vyrovnat se s působením infekce bychom mohli rozdělit do pěti fenoménů: behaviorální horečka, samoléčba, fyzické odstranění ektoparazitů, kompenzace a programovaná smrt hostitele, s tím, že behaviorální horečka vyvolává z těchto kategorií nejméně změn v chování (Poulin, 1995):

1. **Behaviorální horečka** se vyznačuje zvýšením tělesné teploty infikovaného jedince, protože některé složky imunitního systému fungují za vyšší teploty lépe. Způsob, jakým dochází ke zvýšení tělesné teploty, může vyvolat jednoduché změny v hostitelském chování, jako například vyhledávání odkrytých a vyvýšených lokací, kde se jedinci mohou dostat k výhřevnějšímu slunečnímu svitu. Takové chování může ovšem působit i jako parazitická manipulace vedoucí k zvýšení viditelnosti mezihostitele pro predátory. Interpretace změn v chování založených na parazitární či hostitelské adaptaci je bez vhodných kvantitativních experimentů obtížná.
2. **Samoléčba** je složité chování, pozorované u mnoha živočichů, které funguje na základě používání přírodních látek, pocházejících převážně z rostlin, ale někdy i z živočichů, k boji s endoparazity či ektoparazity. Toto chování není natolik rozdílné od používání syntetických anthelmintických léků u lidí. Skutečnost, že se jedná o adaptivní chování, je prokázána faktem, že látky požívané infikovanými živočichy mají negativní dopad na parazita a zároveň zvyšují i fitness hostitele. Například malpy (*Cebus capucinus*) si záměrně vtírají do své srsti plody různých druhů citrusů (Rutaceae) a listy nebo stonky *Piper marginatum* (Piperaceae) a *Clematis dioica* (Ranunculaceae). Tyto rostliny mají širokou škálu bioaktivních složek, které jsou běžně používané i v tradičních medicínách k léčbě různých onemocnění (Lozano, 1998).
3. **Fyzické odstranění parazitů** buď samotným hostitelem, nebo jinými organismy je složité chování jednoznačně zvyšující fitness infikovaných jedinců. Mechanické odstraňování parazitů může mít například u primátů i sociální kontext.
4. **Kompenzace** je způsob vyrovnání se s parazity založený na základě dobrovolné změny v chování infikovaných hostitelů, sloužící k minimalizaci parazitárního dopadu na jejich fitness. Pokud parazit ubírá hostiteli nadměrné množství energie, hostitel se snaží vyrovnat energetické nároky sháněním většího množství potravy,

nebo snížením ochoty se rozmnožovat. Zajímavým případem jsou cvrčci, infikovaní střevními prvoky, jejichž plodnost je sice redukována, ale zároveň se začnou pářit mnohem častěji než neinfikovaní jedinci (Simmons, 1994). V tomto případě parazité z takového chování nemají žádnou výhodu, a proto musí být změny hostitelskou, celkem složitou a drastickou adaptací samic na parazita. Samice mají kvůli infekci zvýšené nutriční požadavky, které vyrovnávají tím, že při páření dostanou od samců spermatofylax – „darovanou námluvní potravu“, jíž je bílkovinná hmota kolem spermatoforů a tuto hmotu pak samice resorbují (Simmons, 1994).

5. **Zvýšení pravděpodobnosti smrti hostitele spolu s parazitem** zvyšuje inkluzivní fitness, neboť se tím ochrání příbuzní hostitele, kteří by se od něj mohli potencionálně nakazit. Příklady těchto adaptací na infekci ovšem bývají často kritizovány (Müller a Schmid-Hempel, 1992). Například parazitované mšice se záměrně pouští své domovské rostliny a spadnou na zem, kde velice rychle vyschnou a zahynou, čímž sice spáchají sebevraždu, ale zároveň zabijí i parazitoida čímž zabrání vylíhnutí dalších parazitoidů a ohrožení tak příbuzných jedinců.

Teorie manipulace se stala ve vědeckém světě velice populární tematikou, což vedlo k masivnímu objevování nových druhů využívající pro svůj přenos manipulačního chování. Teprve v devadesátých letech 20. století se vědci začali dívat na parazitickou manipulaci více kriticky a navrhnout alternativní vysvětlení zaměřená především na to, zda daná manipulace není pouze vedlejším efektem infekce.

Následné teoretické analýzy evoluce hostitelské manipulace nakonec prokázaly, že existuje mnoho parazitů se složitým životním cyklem, kteří se svým hostitelem, na rozdíl od závěrů předchozích studií, ve skutečnosti pravděpodobně nemanipulují (Brown, 1999).

Změny v chování infikovaných zvířat nejčastěji vedou k vyrovnání se hostitele s parazitárním dopadem na jeho fitness, nebo ke zvýšení přenosu parazita do definitivního hostitele. Rozdíl mezi manipulačními změnami v chování a patologicky vedlejším projevem infekce však není zcela vyhraněný. Vedlejší projevy infekce bývají mnohdy velice podobné manipulačním změnám a hojnost těchto obou typů je poměrně velká (Paulin, 1994). Proto bychom měli být velice opatrní v určování toho, jaké chování je adaptivní a u jakého se jedná pouze o vedlejší efekt.

Poulin (2000) testoval, zda se v publikovaných člancích mění hojnost zaznamenaných změn v hostitelském chování vyvolaném parazitem a rychlost jejich přenosu v průběhu let. U nezájatých pozorování by měly obě tyto veličiny zůstat v průběhu let přibližně stejné.

Z jeho výsledků vyplývá, že v době kdy byla parazitická manipulace čerstvým tématem, hojnost parazitárních změn v chování infikovaných jedinců i jejich význam v průběhu let prudce vzrůstá, ale spolu s rozvojem kritického pohledu na manipulační hypotézu začala klesat.

Horton a Moore (1993) navrhli kritéria určující, zda se jedná nebo nejedná o adaptivní chování:

1. **Pozorování variability** v dopadu změn chování na fitness u různých druhů hostitelů.
2. **Kvantifikování fitness** výhod pro hostitele a parazita. Změny v chování, které vedou ke zvýšení parazitární fitness, mohou vést i ke zvýšení fitness hostitele. Zvýšení fitness hostitele však činí manipulační chování pro parazita obtížnější.
3. **Provádění výzkumů ve volné přírodě**, nebo alespoň použití tak dobrých laboratorních podmínek, aby zcela nahrazovaly přirozené prostředí.
4. **Používání spíše experimentálně infikovaných hostitelů**, než infikovaných hostitelů získaných z volné přírody. U hostitelů infikovaných ve volné přírodě nemůžeme vědět, zda je změna jejich chování vyvolaná parazitem nebo zda byli infikováni proto, že se chovali jinak než ostatní jedinci už dříve.
5. **Odhalování konkrétního mechanismus** vyvolávajícího změny v chování.

Tato pravidla jsou však pouze návodem pro budoucí vyšetřování změn v hostitelském chování a nemusí být aplikovatelná pro všechny systémy (Paulin, 1995).

Dříve bylo manipulační chování považováno spíše za znak typický pro vrtejše (Moore, 1984). Podobný způsob přenosu se však vyskytuje i u jiných helmintů. Vrtejši způsobují podstatné změny především v mikrohabitatu svého hostitele, tasemnice v aktivitě hostitele a strunovci mají podstatný vliv na změny v jeho mikrohabitatu i na jeho aktivitu. Všechny tyto změny v chování mohou být i pouhým patogenním následkem infekce způsobeným jednotlivými skupinami (Poulin, 1994). Rozdílné skupiny parazitů budou mít různý patologický dopad na chování svého hostitele, a ten bude produkovat odlišnou odpověď na změnu chování.

Přesto že je manipulační chování prozkoumáno pro široký rozsah parazitů, stále toho víme velice málo o evolučních silách a mechanismech stojících za příčinou těchto změn v chování. Proto by se budoucí studie měly zabývat spíše odhalováním těchto aspektů, než hledáním dalších hostitelsko-parazitických systémů, pro něž platí teorie manipulace (Poulin, 1994).

4 Výzkum parazitární manipulace: Acanthocephala

Jako příklad postupného doplňování našich znalostí o parazitické manipulaci si můžeme zvolit vrtejše (*Acanthocephala*). Manipulační chování vrtejšů je pravděpodobně zděděno od jejich fylogenetických předků a v populaci se udržuje skrze selekci znaků usnadňujících přenos do dalšího hostitele (Thomas et al., 2005). Mechanismem tohoto chování jsou změny obsahu neurotransmiteru serotoninu v mozku blešivců, injekce jiných biogenních aminů jako například oktopaminu či dopaminu toto chování nevyvolává (Lefèvre et al., 2009). Vrtejši však neumí hladinu serotoninu zvyšovat do takové míry, která by zvládla pozměnit hostitelovo chování, proto přimějí blešivce, aby si ji zvýšil sám. Mechanismy vyvolávání zvýšené hladiny serotoninu jsou obtížně zkoumatelné, a proto je tato hypotéza těžko prokazatelná (Thomas et al., 2005).

Bethel a Holmes (1977) použili poprvé laboratorní experimenty, které ukázaly, že cystakantní stádia vrtejše *Polymorphus paradoxus* vyvolávají v blešivcích *Gammarus lacustris* abnormální chování, které zvyšuje šanci k predaci definitivním hostitelem kachnou (Thomas et al., 2005; Lefèvre et al., 2009). První pokusy, které prokázaly, že se u vrtejšů jedná skutečně o manipulaci, provedla až Moorová (1983), která si vybrala pro své studium druhy vrtejšů, jejichž mezihostitelem jsou koryši řádu stejnonožců (*Armadillidium*) a definitivním hostitelem špačci. Moorová (1983) sledovala reakce koryšů na vlhkost pomocí dvou komůrek, vzájemně propojených pouze úzkou štěrbinou vycpanou nylonovou sítkou. V jedné z komůrek vytvořila, pomocí dichromanu draselného, vlhké prostředí. Do druhé nalila slanou vodu, která ze vzduchu vlhkost vytahuje. Do připravených komůrek nasypala koryše a sledovala, kterou komůrku preferují více. Poté koryše rozpitvala a zjišťovala, zda v sobě nesou larvy vrtejšů. V dalším pokuse sledovala, zda se koryši spíše schovávají pod přístřešek, nebo vylézají do otevřeného prostoru, a nakonec nasypala do mísy černý a bílý štěrk aby zjistila, zda budou přitahováni světlým či tmavým podkladem. Zdraví koryši žijí ve vlhké lesní půdě. Infikovaní koryši lezli oproti zdravým jedincům mnohem častěji do suché komůrky, více se procházeli po bílém štěrku než po tmavém a méně často se skrývali v přístřešku, což by mělo vést k zvýšení predace těchto koryšů ptačími hostiteli. Zda tomu tak opravdu je, ověřila dalším experimentem, v němž pustila koryše do klece se špačky, a zjistila, že opravdu upřednostňují jako svou potravu infikované jedince. Dále vytvořila pro špačky budky. Špačci vyvedli mláďata a nosili jim potravu. Moorová podvázala mláďatům krky, aby nemohla potravu spolýkat, a ze zobáků a hnízd jim koryše vybírala. Pitva prokázala, že se ve hnízdech objevují infikovaní koryši mnohem častěji, než by měli. Průměrná populace koryšů infikovaných vrtejšem je v přírodě 1 %, v hnízdech bylo infikovaných koryšů 30 % (Zimmer, 2005). Po těchto pokusech následovalo mnoho dalších

testů prokazujících zvýšení přenosu parazita skrze manipulaci s fenotypem hostitele. Ne všechny však byly provedeny stejně pečlivě jako tento.

Cézilly et al. (2000) se zabývali vertikálním rozložením blešivců (*Gammarus pulex*) a porovnáváním jejich reakcí na světlo. Zmíněné faktory byly zkoumány u blešivců infikovaných vrtejšem *Pomphorhynchus laevis*, *Polymorphus minutus* i oběma druhy současně.

Pokud mají dva parazité společného mezihostitele, ale odlišného definitivního hostitele, mohou nastat tyto situace. Nemanipulující druh se stane v přítomnosti manipulujícího druhu „nešťastným cestujícím“, který je součástí jeho manipulace vedoucí do pro něj nevhodného definitivního hostitele, nebo mezi nimi může dojít ke konfliktu zájmů, což se stává, pokud jsou manipulátory oba parazité (Lafferty, 1999). V takovém případě vede selekční tlak buď k vyhýbání se mezihostiteli, který již hostí jiného parazita, nebo ke kompetitivním procesům vedoucím k převzetí kontroly jednoho z parazitů, což je popisováno jako „hijacking“ (Lafferty, 1999).

Zatímco se neinfikovaní blešivci chovají fotofóbně a mají sklon zdržovat se spíše u dna vodního sloupce, blešivci infikovaní *P. laevis* vykazují silně fotofilní chování, vedoucí ke zvýšení predace jejich definitivním hostitelem rybou, a blešivci infikovaní *P. minutus* mají sklon měnit své vertikální rozložení a plavat blíže k vodní hladině, kde jsou více predováni jejich definitivním hostitelem, vodním ptactvem. Při nákaze blešivce oběma parazity bylo jeho vertikální chování výrazně slabší než při samotnými *P. minutus*, ale fotofilní chování zůstávalo stejné jako při infekci samotnými *P. laevis* (Cézilly et al., 2000). Z toho vyplývá, že *P. laevis* jsou při společné infekci lepšími manipulátory než *P. minutus*.

Dalším autorem zabývajícím se konfliktem mezi vrtejši *Polymorphus minutus* a *Pomphorhynchus laevis* je Outreman et al. (2002), který zjistil, že tyto dva parazité infikují mnohem častěji samce blešivců než samice.

Perrot-Minnot (2004) se zabývala genetickým polymorfismem a změnami v chování, vyvolanými dvěma odlišnými cystakantními formami *Pomphorhynchus laevis*. Zjistila, že hostitelé infikovaní hladkým typem cystakantních stádií vykazují fotofilní chování, zatímco ti, kteří byli infikovaní zvrásněným typem cystakantních stádií mají stejně fotofóbní chování jako neinfikovaní jedinci. Genetická analýza 18S rDNA genů hladkého a zvrásněného typu odhalila existenci tří fixovaných mutací z 1662 osekvenovaných párů bází. Ačkoli polymorfismus nalezený u cystakantních stádií odráží rozdíly v životních strategiích na vnitrodruhové úrovni, morfologické znaky chobotku a genetické analýzy těchto typů

naznačují, že se jedná spíše o dva odlišné druhy, a to *Pomphorhynchus laevis* (hladký typ) a *Pomphorhynchus tereticollis* (zvrásněný typ).

Baldauf et al. (2007) se ve svých experimentech snaží rozlišit vizuální podněty na přítomnost predátora, vyvolané v blešivcích vrtejší *P. laevis*, od čichových podnětů. Pokud blešivci predátora pouze pozorovali skrze transparentní zelenou síť položenou na průhledné plastové ploše, nevykazovali infikovaní ani neinfikovaní jedinci žádnou změnu v chování. Pokud byly blešivcům poskytnuty pouze čichové podněty, pomocí vody kontaminované pachem predátora, neinfikovaní jedinci se přemístili co nejdále od zdroje těchto podnětů, kdežto infikovaní jedinci výrazně preferovali místo s kontaminovanou vodou.

Tain et al. (2006) se zabýval pozorováním změn v hladině serotoninu (5-HT) vyvolaných třemi druhy vrtejšů (*Pomphorhynchus laevis*, *Pomphorhynchus tereticollis* a *Polymorphus minutus*) v mozku blešivců (*Gammarus pulex*). U vrtejšů *P. laevis* a *P. tereticollis*, jejichž definitivním hostitelem jsou ryby, je změna reakce na světlo vyvolána zvýšenou hladinou serotoninu v mozku blešivců, zatímco u *P. minutus*, který parazituje na vodním ptactvu, k této změně nedochází. Na tuto práci navázali Tain et al. (2007) pozorováním změny sekrece serotoninu vyvolané jedním druhem vrtejše (*P. laevis*) v mozku dvou druhů blešivců (*Gammarus pulex* a *G. roeseli*). Tímto způsobem zjistil, že po aplikaci stejných dávek serotoninu, dostačujících ke změně fototaxe, se každý druh blešivce choval odlišně. Zatímco *G. pulex* vykazoval silně fotofilní chování, *G. roeseli* se choval stejně jako neinfikovaní jedinci, tudíž fotofobně. Z toho vyplývá, že je manipulátor schopen ovlivňovat pouze určitý druh, na který je specializován.

Problémem zůstává, že použité laboratorní dávky serotoninu mnohonásobně převyšují hladiny, které by mohly být reálně produkovány ve volné přírodě.

Již docela dlouho se vědělo, že jsou vrtejši schopni nějakým způsobem měnit antipredační chování svého meziphostitele. Nejasné ovšem bylo, zda jde o změnu zcela záměrně vyvolanou vrtejšem, nebo o pouhý následek infekce. Tímto problémem se u *Pomphorhynchus laevis* a *Polymorphus minutus* zabýval Kaldonski et al. (2007). Blešivci infikovaní ptačím vrtejšem *P. minutus* vykazují změny v geotaxním chování, vedoucí k zvýšení přenosu do ptačího hostitele, zatímco u blešivců infikovaných rybím vrtejšem *P. laevis* vykazují změny ve fototaxním chování, vedoucí k zvýšení přenosu do rybího definitivního hostitele. Z této specifikace vyplývá, že změny v hostitelském chování pravděpodobně nejsou pouhým následkem infekce, ale blešivci je vyvolávají záměrně pro zlepšení jejich přenosu do definitivního hostitele.

Experimenty však byly prováděné v laboratorních podmínkách, a proto se Lagrue et al. (2007) pokusili odlišit, zda tyto změny, pozorované v laboratořích, můžeme pozorovat i v přírodních podmínkách a zda vedou opravdu pouze k přenosu do definitivního hostitele. Blešivci *G. pulex* infikovaní *P. laevis* byli mnohem častěji nalézáni v nočním driftu, což může být strategií vedoucí k vyhnutí se nehostitelským denním predátorům. Prozkoumáním obsahu žaludků hostitelských nočních vranek a nehostitelských denních žab, jejichž potravu běžně tvoří i blešivci, bylo potvrzeno, že jsou infikovaní *G. pulex* opravdu výrazně častěji predováni nočními druhy ryb. Tento fakt však neplatí pro blešivce *G. roeseli*, s nimiž *P. laevis* manipulovat neumí.

Franceschi et al. (2008) se zabývali tím, proč někteří vrtejši (*P. laevis*) infikující blešivce (*G. pulex*) manipulují se svým hostitelem hodně a jiní téměř vůbec. Zjistil, že při infekci dvěma vrtejši bylo fotofilní chování intenzivnější než při infekci jedním vrtejšem, ale větší počty neměly na intenzitu infekce žádný vliv. Dále zkoumal vliv stáří vrtejšů na intenzitu infekce. Zatímco akantela se svým hostitelem téměř nemanipuluje a dokonce jeho antipredační chování spíše zvyšuje, u cystakantních jedinců, kteří se potřebují dostat do definitivního hostitele, se manipulace vyskytuje a její intenzita se zvyšuje přímo úměrně k věku hostitele.

Cornet et al. (2009) se zabývali aktivitou profenoloxidázového (ProPO) systému, spojenou se snížením schopnosti tvorby protilátek, u tří druhů vrtejšů (*Pomphorhynchus laevis*, *Pomphorhynchus tereticollis* a *Polymorphus minutus*) infikujících stejného mezihostitele blešivce (*Gammarus pulex*). Všichni vrtejši byli schopni výrazně snížit aktivitu fenoloxidázy (PO) a koncentraci haemocytů v infikovaných blešivcích. Pouze u blešivců infikovaných *P. laevis* souvisela s intenzitou infekce i jejich velikost. Samice vykazovaly větší (PO) aktivitu než samci. Infekce vrtejšů byla spojená se snížením odolnosti proti bakteriím. Cornet et al. (2011) s výzkumem imunitní odpovědi pokračoval a zjistil, že se virulence vrtejšů výrazně zvýší v případě, že se vyskytují ve znečištěném prostředí.

Kaldonski et al. (2009) zkoumali vliv zabarvení cystakantních stádií vrtejšů (*Pomphorhynchus laevis* a *Polymorphus minutus*), pozorovatelné skrz kutikulu blešivců (*G. pulex*), na zvýšení predace definitivním hostitelem, a zjistili, že zabarvení vrtejšů nemá na zvýšení predace žádný vliv.

Dianne et al. (2010) se zabývali dopadem společné infekce vrtejšů (*P. laevis*) na blešivce (*G. pulex*). Pokud byli blešivci infikovaní larvou akantelou a cystakantním stádiem, byla jejich reakce na světlo a něco málo slabší než při infekci samotným cystakantním stádiem, pokud však byli infikovaní dvěma cystakantními stádii, jejich fotofilní chování ještě výrazněji zesílilo. Při poskytnutí úkrytu infikovaným blešivcům zjistil, že jedinci napadení pouze

akantelou se schovávají do úkrytu mnohem častěji než neinfikovaní jedinci, a tudíž jsou i oproti neinfikovaným jedincům méně predováni. Zvýšení náchylnosti blešivců k predaci, bylo pozorováno až ve chvíli, kdy vrtejš dosáhl cystakantního stádia (Dianne et al., 2011). Tímto chováním se vrtejši pravděpodobně brání před predací v nevhodné vývojové fázi.

Franceschi et al. (2010a) zkoumali na šesti různých lokalitách, zda může manipulační chování vrtejšů (*P. laevis*) nějakým způsobem souviset s místem jejich výskytu. Všichni vrtejši byli schopni manipulace se svým hostitelem, ale její intenzita byla variabilní podle místa původu parazita i hostitele. Cystakantní stádia se na jaře vyvíjejí pomaleji než v zimě, a celkově vykazují blešivci infikovaní v zimě mnohem silnější fotofilní chování než ti infikovaní na jaře (Franceschi et al., 2010b).

Médoc et al. (2011) se zabývali ekologickým a evolučním významem paratenických hostitelů *P. laevis*. Více než 90% těchto hostitelů tvoří malé kaprovité, koljuškovité a sumečkovité ryby, které mohou být predovány tloušťem. Získání lepších znalostí o paratenických hostitelích může napomoci k doladění přenosových strategií a zlepšení odhadu parazitární biomasy.

5 Kritická revize publikovaných prací

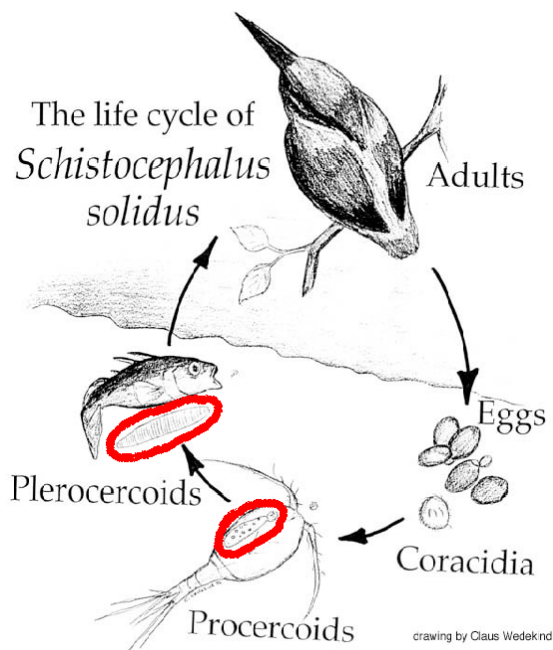
5.1 Charakteristika studovaných skupin

V této práci se zabývám čtyřmi skupinami helmintů. Dvě jsou blízké příbuzné, možná dokonce sesterské (Spiralia: Platyhelminthes: Neodermata: **Cestoda + Trematoda**), třetí je jim vzdáleně příbuzná (Spiralia: Rotifera: **Acanthocephala**), čtvrtá zcela nepříbuzná (Ecdysozoa: **Nematomorpha**) (Zrzavý, 2001, 2006).

Tyto skupiny byly vybrány na základě následujících kritérií: 1. jde o univerzálně parazitické skupiny, takže lze očekávat fylogeneticky staré adaptace, 2. mají takový typ parazitismu, který naznačuje, že manipulační chování může být přítomno (obvykle trofický přenos), 3. zahrnují dobře známé modelové druhy, které byly v minulosti zmiňovány jako příklady parazitické manipulace.

5.1.1 Tasemnice (Cestoda)

Jsou to endoparazité trávicího traktu všech skupin obratlovců. Vývojový cyklus tasemnic bývá obvykle dvouhostitelský nebo tříhostitelský (obr. 2), zahrnující jako mezihostitele bezobratlé živočichy i obratlovce. U štěrbínovek (*Pseudophyllidea*) se z vajíček líhne larva koracidium, která je opatřená šesti larválními háčky. Po pozření prvním mezihostitelem koryšem ztrácí řasinkový epitel a mění se v onkosféru, vytvářející protáhlý procerkoid, který je také opatřen šesti háčky. Po pozření koryše dalším mezihostitelem rybou se procerkoid mění na plerocerkoid, kterým v definitivním hostiteli dorůstá v dospělé tasemnici. U kruhovek (*Cyclophyllidea*) se v mezihostiteli z vajíčka líhne rovnou onkosféra s šesti larválními háčky. Tato larva proniká ze střeva do různých částí těla a mění se v larvocystu, která má podle její morfologie různé názvy cysticerkoid, cysticerkus, cenurus a echinokokus. Až na výjimky se tasemnice ve svém přenosu spoléhají na potravní řetězce svých hostitelů, a proto probíhá přenos perorálně (Sedlák, 2000; Volf et al., 2007).



Obr. 2: Vývojový cyklus tasemnice (*Schistocephalus solidus*). Červeně vyznačená jsou manipulující stádia procercoidi a plerocercoidi.

Zdroj: http://www.toptenz.net/top-10-zombie-parasites.php/life_cycle_of_schistocephalus_solidus.

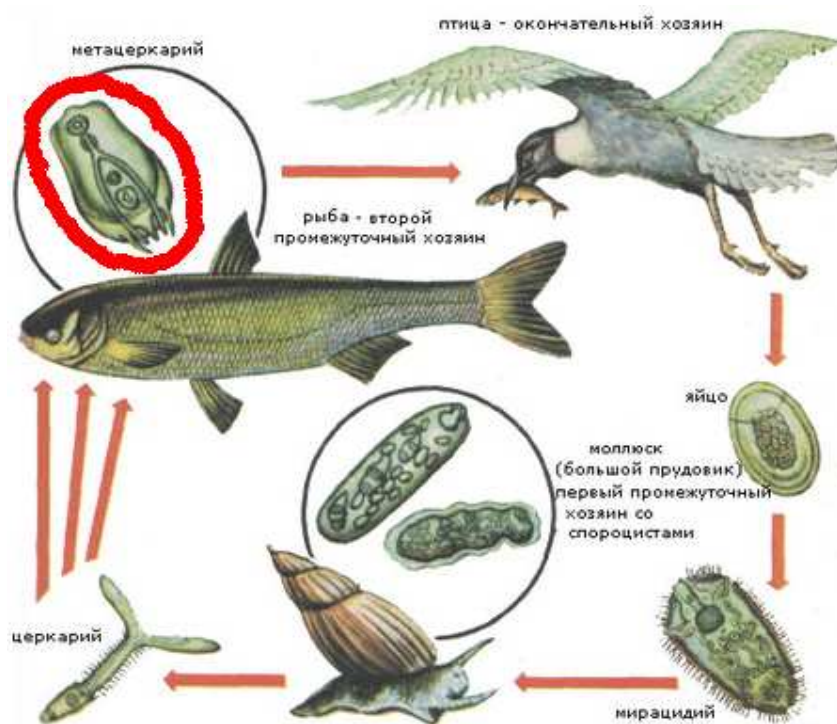
5.1.2 Motolice (Trematoda)

Jedná se o skupinu zahrnující převážně endoparazity obratlovců, ale omezené množství druhů (například *Transversotrematidae*) může žít i ektoparaziticky (Volf et al., 2007). Jejich prvním mezihostitelem pro nepohlavní stádia bývají měkkýši (obr. 3). Dospělí jedinci se vyskytují převážně v trávicím traktu, ale i v dýchacích cestách, krevním řečišti, nervové soustavě, urogenitálním traktu, tělních dutinách a tak podobně.

Motolice jsou převážně hermafroditi s dvěma až třemi mezihostiteli. Z vajíčka se líhne obrvená larva miracidium, která se ve svém mezihostiteli mění ve sporocysty, z níž asexuálně vznikají rédie. V rédiích obdobným způsobem vznikají cercarie, u nichž se může vyskytovat manipulační chování, sloužící k zefektivnění přenosu do definitivního hostitele. Z cercárií se mohou vyvinout buď adolescerkárie, metacerkárie, anebo mohou rovnou proniknout do definitivního hostitele. V definitivním hostiteli vždy dozrávají v dospělého jedince (Sedlák, 2000; Volf a kol., 2007).

Celá skupina Neodermata, kam tasemnice i motolice patří, je parazitická. Ze současných názorů na fylogenezi neodermátů plyne, že původní vývojový cyklus byl jednohostitelský a

původními hostiteli byli výhradně obratlovci. Jelikož dnes převládá názor, že žábrolísti (Monogenea) jsou spíše sesterskou skupinou (nebo dokonce parafyletickou bazální skupinou) všech neodermátů než sesterskou skupinou tasemnic (Lockyer a Littlewood, 2003; Perkins et al., 2010), zdá se, že původní neodermáti mohli být dokonce ektoparazitičtí. V průběhu evoluce tasemnic a motolic došlo k přechodu k endoparazitismu a k adoptování bezobratlých mezihostitelů (členovců u tasemnic, měkkýšů u motolic), tedy také k přechodu od přímé infekce k trofickému přenosu, a tudíž i ke vzniku prostoru pro parazitickou manipulaci.



Obr. 3: Životní cyklus motolice (*Diplostomum spathaceum*), červeně vyznačené je manipulující stádium v oku rybího mezihostitele.

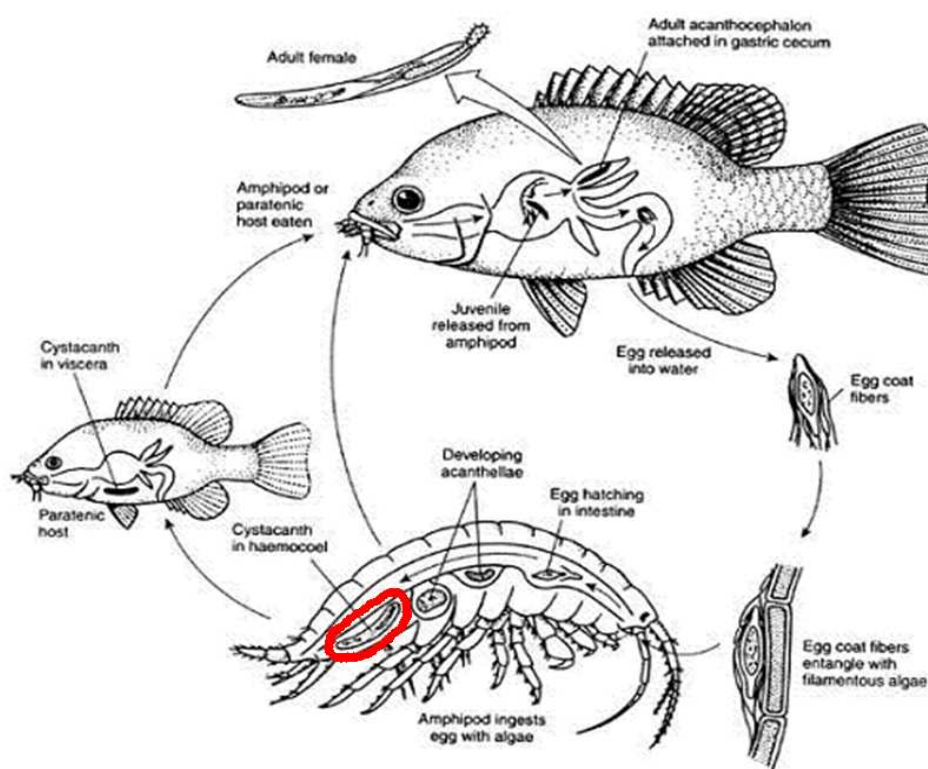
Zdroj: <http://www.fishtour.by/ichthyology.php?id=381>

5.1.3 Vrtejši (Acanthocephala)

Vrtejši jsou pseudocoelní živočichové s obligátně dvouhostitelským cyklem (obr. 4), kde je mezihostitelem členovec (korýši, hmyz, stonožkovci) a v dospělosti parazitují výhradně ve střevech obratlovců. Všichni jedinci jsou gonochoristé s nápadným sexuálním dimorfismem. Zralá vajíčka odcházejí do vnějšího prostředí s již vyvinutou larvou a akantorem s 6-8 háčky. Po pozření vajíčka mezihostitelem se larva uvolní, pronikne do hemocoelu a přemění se na druhé larvální stádium acantela. Vývoj v mezihostiteli končí přeměnou v třetí, cystakantní larvální stádium, infekční pro definitivního hostitele, který se nakazí perorálním pozřením

infikovaného jedince. Právě u těchto cystakantních stádií se nejvíce vyskytuje manipulační chování. V zájmu efektivnějšího přenosu může parazit využívat i paratenické hostitele (Volf et al., 2007).

Z evolučního hlediska jde o druhotně endoparazitické vířníky (Rotifera), jejichž nejbližšími příbuznými jsou patrně vířníci z čeledi Seisonidae, ektoparaziti (či ektokomensálové) na koryšcích (Sorensen a Giribet, 2006; Witek et al., 2008). Stejně jako u neodermatů je tedy základním znakem všech vrtejšů přechod k endoparazitismu a k trofickému přenosu s významným prostorem pro manipulaci. Zásadní rozdíl spočívá v tom, že obratlovci trvalý hostitel zde představuje evoluční novinku.



Obr. 4: Životní cyklus vrtejše. Červeně vyznačená jsou manipulující cystakantní stádia.

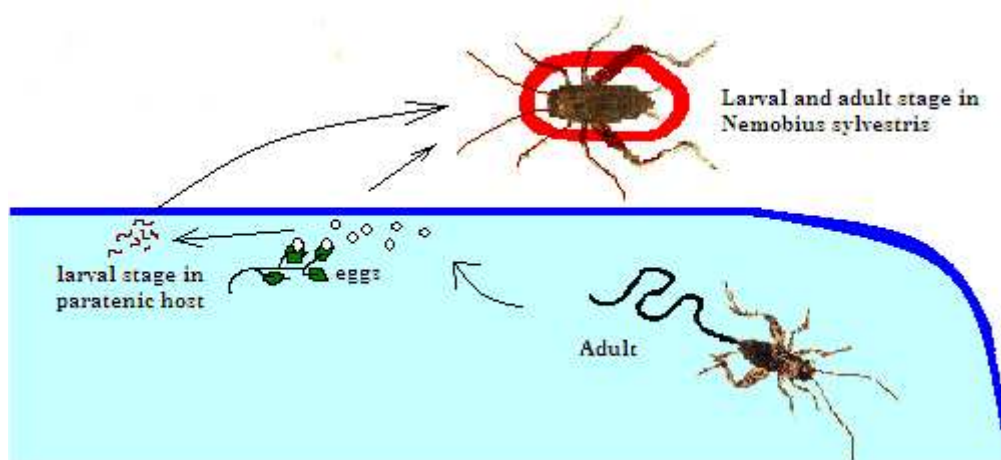
Zdroj: http://www.vuvb.uniza.sk/Zoology/zoo_web/lophotrochozoa.html

5.1.4 Strunovci (Nematomorpha)

Juvenilní stadia strunovců parazitují v členovcích, dospělí jedinci žijí volně. Jedná se o gonochoristy, jejichž reprodukce a časný vývoj probíhá ve vodním prostředí. Ve vajíčku se vyvíjí larva vybavená třemi zatažitelnými kruhy kutikulárních háčků a třemi zatažitelnými kutikulárními stylety tvořícími tzv. introvert. Larvy se do svého hostitele dostanou buď pozřením vajíčka hostitelem, nebo penetrací skrz tělní povrch za použití introvertu, a usadí se v hemocoelu. Pro přenos vodních larev do terestrického hmyzu využívají někteří

strunovci paratenické hostitele zahrnující různé vodní bezobratlé. Vývoj v hostiteli trvá obvykle několik měsíců a dospělé stádium opouští svého hostitele penetrací mezi tergity či sklerity v blízkosti řitního otvoru. Pro zlepšení svého přenosu do vodního prostředí ovlivňuje parazit chování svého terestrického hostitele vedoucí k sebevražedným skokům do vody (Volf et al., 2007).

Fylogenetické postavení strunovců je nejasné (patrně sesterská skupina hlístic, ale je zde možná i blízká příbuznost skupině Loricifera) (Sorensen et al., 2008; Telford et al., 2008), nicméně troficky přenášený parazitismus nesporně představuje evoluční novinku. Obdobný životní cyklus hlístic ze skupiny Mermithidae je nesporně konvergentní (Mermithidae nepředstavují bazální skupinu hlístic (Schmidt-Rhaesa, 1998)).



Obr. 5: Životní cyklus strunovce (*Paragordius tricuspidatus*). Manipulujícím stádiem je dospělý jedinec uvnitř těla cvrčka (*Nemobius sylvestris*).

Zdroj: Orig.

5.2 Analýza

Celkem bylo prostudováno 21 publikací o vrtejších, 17 prací o tasemnicích, 12 o motolicích a 5 o strunovcích. Práce byly získány z databáze Web of Science pomocí klíčových slov: manipulation*acanthocephala, manipulation*cestoda, manipulation*trematoda, manipulation* nematomorph. Z nich jsem vybrala pouze ty z roku 2000 a mladší, které se skutečně týkaly výzkumu manipulačního chování.

Každá z publikací byla hodnocena z hlediska následujících 14 otázek. Otázky jsou zaměřené 1. na design publikace, na aplikaci srovnávacího (evolučního) přístupu a na explicitní uvedení alternativních možností vysvětlení pozorovaných jevů a 2. na rozsah a význam pozorovaných rozdílů mezi přirozenými a manipulovanými hostiteli.

1. **Je daná práce spíše laboratorní?**
2. **Je daná práce spíše terénní?**
3. **Jedná se spíše o pozorovací práci?** Jako pozorovací, jsem hodnotila takovou práci, ve které se změny v chování, vyvolané v různých situacích hodnotily buď pouze vizuálně (například se pozorovalo místo výskytu infikovaného jedince, změna pohybu, úspěšnost predace hostitelským druhem, popřípadě se stopoval čas jednotlivých změn), nebo také pitvou, odběrem hemolymfy a podobně.
4. **Jedná se spíše o experimentální práci?** Za experimentální práci jsem považovala takovou, která mění vstupní podmínky (mění se stupeň infekce, injikují se do hostitele různé látky a podobně).
5. **Usiluje práce o realistickou simulaci přirozené predační situace?** Za simulaci přirozené predační situace jsem považovala snahu o zachování reálné hladiny nakaženosti a snahu o vybavení akvária takovým způsobem, aby co nejvíce napodobovalo přirozené podmínky.
6. **Je v dané práci usilováno o odlišení teorie manipulace od alternativních vysvětlení?** Za snahu o odlišení teorie manipulace od alternativních vysvětlení jsem považovala publikace, v nichž autor popisoval, zda a proč může/ nemůže být změna v chování způsobena i jinými faktory než manipulací (například se zmiňuje, že se může jednat o vedlejší projev infekce, že mohou být výsledky zkreslené absencí kontroly, nedodržením přirozené hladiny nakaženosti, zvířata mohou být vystresovaná a tak podobně).
7. **Zvyšuje manipulace fitness parazita i hostitele?** Za zvyšování fitness parazita i hostitele jsem považovala situace, v nichž parazit manipuluje s hostitelem takovým způsobem, že to prospívá jemu i jeho hostiteli. Například larva vrtejšů, akantela zvyšuje účinnost antipredačního chování jejich mezihostitelů blešivců. Blešivcům to prospívá, protože je menší šance, že budou predováni a akantela to také prospívá, neboť se pro úspěšné dokončení vývojového cyklu musí v blešivci ještě přeměnit na cystakantní stádium. (přesto je v těchto případech všude mínus, protože ty články řešily i cystakantní stádia a ty už nezvyšují fitness hostitele).
8. **Sníží manipulace výrazně fitness hostitele?** Za výrazné snížení fitness hostitele jsem považovala situace, v nichž vede manipulace k smrti hostitele, nebo k trvalé ztrátě schopnosti reprodukce, a tedy zabránění přenosu genetické informace do následující generace.

9. **Zkoumá daná práce změny reakce hostitele na parazitaci v čase?** Jako změny reakce hostitele na parazitaci v čase jsem považovala sledování postupného vlivu infekce na chování, morfologii či fyziologii hostitele v průběhu času u různých životních stádií jednoho zvířete.
10. **Jedná se spíše o přímý vliv parazita na hostitele?** Za přímý vliv parazita na hostitele jsem považovala situace, v nichž jsou ovlivněny nervové nebo svalové tkáně hostitele, takovým způsobem, jaký parazitovi vyhovuje.
11. **Jedná se spíše o nepřímý vliv parazita na hostitele?** Za nepřímý vliv parazita na hostitele jsem považovala situace, v nichž je ovlivněna ontogeneze, metabolismus, nebo imunita hostitele, jakožto důsledek onemocnění, z čehož pak parazit profituje.
12. **Jedná se spíše o složitý znak měnící chování hostitele?** Za složitý znak jsem považovala situace, v nichž hostitel mění způsob pohybu, nebo se zahrabává a vyhrabává. Chová se tak, jak se nikdy dřív nechoval.
13. **Jedná se spíše o jednoduchý znak měnící chování hostitele?** Za jednoduchý znak jsem považovala situace, v nichž hostitel mění habitat, ale ne způsob pohybu nebo zanoření do substrátu, hostitel mění kvantitu chování, které provádí i jinak, morfologie hostitele se mění tak, že je přímo vidět parazit, nebo jeho metabolity.
14. **Zabývá se práce fylogenezí studovaných druhů?** Jako publikace zabývající se fylogenezí studovaných druhů jsem považovala ty, které řešily, zda jsou manipulační vlastnosti parazitů, nebo schopnost hostitelů vyhnout se plnému dopadu infekce zděděny od jejich fylogenetických předků, tedy sdíleny s jinými příbuznými druhy, a to zvláště v případě, kdy jde o vlastnosti, které nejsou bezprostředně spojené se vznikem parazitismu (např. schopnost jednoho druhu hostitele obývat různé habitaty nemusí být spojená se vznikem parazitické asociace a mohla být pouze dodatečně adoptována pro reakci na chování parazita).

Odpovědi na otázky jsem vyhodnotila znaménky [+] pro kladnou odpověď, [-] pro zápornou odpověď a [?] pokud nebyla otázka v daném článku řešena, a zaznamenala je do tabulky I.

6 Diskuse

6.1 Metodologie

Z analýzy vybraných publikací plyne, že naprostá většina studií manipulace se odehrává v laboratoři, nicméně většina autorů usiluje o realistickou simulaci přírodního prostředí. Práce pozorovací a experimentální jsou zhruba stejně zastoupené, ale detailní fyziologické, biochemické a podobné experimentální studie jsou dosud vzácné.

Velice často je usilováno o odlišení manipulace od alternativních vysvětlení. Na druhou stranu, se mnoho prací bohužel nevěnovalo změnám v chování hostitele, vyvolanými přítomností parazita v průběhu času infekce, a žádná práce se nezabývala fylogenezí studovaných druhů, která by mohla podhalit další zajímavé informace o teorii manipulačního chování. I samotné srovnávání reakce příbuzných druhů hostitelů na manipulaci parazitem či srovnávání působení příbuzných druhů parazitů je dosud vzácné.

6.2 Taxonomie

Srovnání čtyř studovaných skupin helmintů ukazuje, že v případě vrtejšů (především druhu *Pomphorhynchus laevis*) představuje studium parazitární manipulace samostatný výzkumný program (blíže viz kap. 4). Studium strunovců je sice kvantitativně méně rozvinuté, ale i v tomto případě lze rozpoznat postupně se rozvíjející koncepční výzkum. Naopak v případě obou skupin ploštěnců jde o práce spíše příležitostné (s výjimkou druhů *Diplostomum spathaceum*, *Schistocephalus solidus* a *Ligula intestinalis*) a v těchto evolučně velmi diverzifikovaných a ekologicky heterogenních skupinách málo reprezentativní.

Tabulka I.: Hodnocení jednotlivých publikací. + je kladná odpověď, - záporná a ? znamená, že v daném článku nebyla otázka řešena.

Publikace	Druh parazita	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<u>Acanthocephala</u>															
Paterson et al, (2011)	<i>Acanthocephalus galaxii</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-
Benesh et al, (2009)	<i>Acanthocephalus lucii</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-
Baldauf et al, (2007)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	-	+	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Cornet a Sorci, (2010)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	-	+	-	+	-	?	-	?	?	?	?	-
Dianne et al, (2011)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	-	?	-	+	-	-
Franceschi et al, (2008)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	+	+	-	+	-	+	+	+	?	?	+	-	-
Franceschi et al, (2010a)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	+	-	-	+	-	+	+	?	?	+	-	-
Franceschi et al, (2010b)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-
Lagrue et al, (2007)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Médoc et al, (2011)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	+	+	-	-	+	-	?	-	-	+	?	?	-
Tain et al, (2007)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-
Perrot-Minnot et al, (2007)	<i>Pomphorhynchus teretricolis</i>	+	+	+	-	-	+	-	-	-	?	?	-	+	-
Cézilly et al, (2000)	<i>P. laevis</i> a <i>P. minutus</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	+	?	?	+	-	-
Kaldonski et al, (2007)	<i>P. laevis</i> a <i>P. minutus</i>	+	-	-	+	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Kaldonski et al, (2009)	<i>P. laevis</i> a <i>P. minutus</i>	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-
Outreman et al, (2002)	<i>P. laevis</i> a <i>P. minutus</i>	+	+	-	+	+	-	?	?	-	?	?	?	?	-
Dianne et al, (2010)	<i>P. laevis</i> a <i>P. tereticollis</i>	+	+	-	+	?	-	+	+	+	+	-	+	-	-
Perrot-Minnot (2004)	<i>P. laevis</i> a <i>P. tereticollis</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Cornet et al, (2009)	<i>P. laevis</i> , <i>P. tereticollis</i> , <i>P. minutus</i>	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-
Tain et al, (2006)	<i>P. laevis</i> , <i>P. tereticollis</i> , <i>P. minutus</i>	+	-	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-
Kolluru et al, (2011)	<i>Profilicollis altmani</i>	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-
<u>Cestoda</u>															
Sánchez et al, (2009a)	<i>A. tringae</i> , <i>A. microphallos</i> , <i>E. avoceti</i>	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	-
Knudsen et al, (2001)	<i>C. truncatus</i> , <i>C. farionis</i>	+	-	+	-	?	-	-	+	-	?	?	+	-	-
Sánchez et al, (2007)	<i>Flamingolepis liguloides</i>	+	-	-	+	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Sánchez et al, (2009b)	<i>F. liguloides</i> , <i>A. tringae</i> , <i>C. podicipina</i>	+	-	+	-	?	?	?	?	-	+	-	-	+	-
Hurd et al, (2001)	<i>Hymenolepis diminuta</i>	+	-	+	-	?	+	-	?	+	+	-	-	+	-
Shea (2007)	<i>Hymenolepis diminuta</i>	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	?	-	+	-
Brown et al, (2001)	<i>Ligula intestinalis</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-
Brown et al, (2002)	<i>Ligula intestinalis</i>	+	-	-	+	+	+	?	?	-	?	?	?	?	-
Loot et al, (2001a)	<i>Ligula intestinalis</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-
Loot et al, (2001b)	<i>Ligula intestinalis</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	-	?	?	+	-	-
Carreon et al, (2011)	<i>Polypocephalus</i> sp.	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-
Hammerschmidt et al, (2009)	<i>Schistocephalus solidus</i>	+	-	+	-	-	+	-	+	+	?	?	-	+	-

Heins a Baker, (2003)	Schistocephalus solidus	+ - + - ? + - + - - + - + -
Heins a Baker, (2008)	Schistocephalus solidus	+ + + - ? + - + - + + - + -
Scharsack et al, (2007)	Schistocephalus solidus	+ - + - - - ? ? + + + ? ? -
Gourbal et al, (2001)	Taenia crassiceps	+ - - + - + - + + + + + - -
Gourbal et al, (2002)	Taenia crassiceps	+ - - + ? + - + + ? + - + -
<u>Trematoda</u>		
Santos et al, (2011)	Acanthocollariotrema umbilicatum	+ - + - - - - - + ? ? - + -
Mikheev et al, (2010)	Diplostomum spathaceum	+ - + - + + - + + - + - + -
Seppälä et al, (2004)	Diplostomum spathaceum	+ - - + + + - + + ? ? - + -
Seppälä et al, (2005)	Diplostomum spathaceum	+ - - + - + - - + ? ? - + -
Seppälä et al, (2008)	Diplostomum spathaceum	+ - - + + + - + - ? ? - + -
Seppälä et al, (2011)	Diplostomum spathaceum	+ - + - ? + ? ? - - + - + -
Koga (2007)	Gynaecotyla squatarolae	+ - + - + + - - + - + - + -
McCurdy (2001)	Lepocreadium setiferoides	+ - + - + + - + + ? ? + - -
Helluy a Thomas, (2003)	Microphallus papillorobustus	+ - - + ? ? ? ? - + + ? ? -
Helluy a Thomas, (2010)	Microphalus papillorobustus	+ - - + ? + - + - + + + - -
Hansen a Poulin, (2005)	Microphallus papillorobustus	+ - - + + + - + - ? ? + - -
Addino et al, (2010)	Tagelus plebeius	- + + - + + - - - ? ? ? ? -
<u>Nematomorpha</u>		
Biron et al, (2005b)	Paragordius tricuspidatus	+ - + - - + - + + ? ? + - -
Sánchez et al, (2008a)	Paragordius tricuspidatus	+ + + - ? + - + + ? ? + - -
Sánchez et al, (2008b)	Paragordius tricuspidatus	+ - + - ? + - - - ? ? + - -
Thomas (2002)	Paragordius tricuspidatus	+ + + - + + + ? + ? ? + - +
Biron et al, (2005a)	Spinochordodes tellinii	+ - + - - + - ? + + - + - +

Literatura

- Addino, M., Lomovasky, B. J., Cremonese, F., and Iribarne O. (2010). Infection by gymnophallid metacercariae enhances predation mortality of SW Atlantic stout razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Sea Research* **63**, 102–107.
- Baldauf, S. A., Thünken, T., Frommen, G. J., Bakker T.C.M., Heupel O., and Kullmann H. (2007). Infection with acanthocephalan manipulates an amphipod's reaction to a fish predator's odours. *International Journal for Parasitology* **37**, 61-65.
- Benesh, D. P., Hasu, Seppälä, T. O., and Valtonen E. T. (2009). Seasonal changes in host phenotype manipulation by an acanthocephalan: time to be transmitted? *Parasitology* **136**, 219–230.
- Bethel, W. M., and Holmes, J. C. (1977). Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans. *Canadian Journal of Zoology* **55**, 110–115.
- Biron, D. G., Marché, L., Ponton, F., Loxdale, H. D., Galéotti, N., Renault, L., Joly, C., and Thomas, F. (2005a). Behavioural manipulation in a grasshopper harbouring hairworm: a proteomics approach. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **272**, 2117–2126.
- Biron, D. G., Ponton, F., Joly, C., Menigoz, A., Hanelt, B., and Thomas, F. (2005b). Water-seeking behaviour in insects harboring hairworms: should the host collaborate? *Behavioural Ecology* **16**, 656- 660.
- Brown, S. P. (1999). Cooperation and conflict in host-manipulating parasites. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **266**, 1899-1904.
- Brown, S. P., Loot, G., Grenfell, B. T., and Guégan, J. F. (2001). Host manipulation by *Lingula intestinalis*: accident or adaptation? *Parasitology* **123**, 519-529.
- Brown, S. P., Loot, G., Teriokhin, A., Brunel, A., Brunel, C., and Guégan, J. F. (2002). Host manipulation by *Lingula intestinalis*: a cause or consequence of parasite aggregation? *International Journal for Parasitology* **32**, 817-824.
- Carreon, N., Faulkes, Z., and Fredensborg, B. L. (2011). *Polypocephalus* sp. infects the nervous system and increases activity of commercially harvested white shrimp (*Litopenaeus setiferus*). *Journal of Parasitology* **97**, 755-759.
- Cézilly, F., Grégoire, A., and Bertin, A. (2000). Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex*. *Parasitology* **120**, 625–630.
- Cézilly, F., Thomas, F., Médoc, V., and Perrot-Minnot, M. J. (2010). Host manipulation by parasites with complex life cycles: adaptive or not? *Trends in Parasitology* **26**, 311-317.
- Cornet, S. (2011). Density-dependent effects on parasite growth and parasite-induced host immunodepression in the larval helminth *Pomphorhynchus laevis*. *Parasitology* **138**, 257–265.
- Cornet, S., Franceschi, N., Bauer, A., Rigaud, T., and Moret, Y. (2009). Immune depression induced by acanthocephalan parasites in their intermediate crustacean host: consequences for the risk of super-infection and links with host behavioural manipulation. *International Journal for Parasitology* **39**, 221-229.

- Cornet, S., and Sorci, G. (2010). Parasite virulence when the infection reduces the host immune response. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **277**, 1929-1935.
- Dianne, L., Peerot-Minnot, M. J., Bauer, A., Gaillard, M., Léger, E., and Rigaud, T. (2011). Protection first facilitation a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage. *Evolution* **65**, 2692-2698.
- Dianne, L., Rigaud, T., Léger, E., Motreuil, S., Bauer, A., and Perrot-Minnot, M. J. (2010). Intraspecific conflict over host manipulation between different larval stages of an acanthocephalan parasite. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 2648-2655.
- Ewald, P. W. (1983). Host-parasite relations, vectors, and the evolution of disease severity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **14**, 465-485.
- Franceschi, N., Bauer, A., Bollache, L., and Rigaud, T. (2008). The effects of parasite age and intensity on variability in acanthocephalan-induced behavioural manipulation. *International Journal for Parasitology* **38**, 1161-1170.
- Franceschi, N., Bollache, L., Cornet, S., Bauer, A., Motreuil, S., and Rigaud, T. (2010a). Co-variation between the intensity of behavioural manipulation and parasite development time in an acanthocephalan-amphipod system. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 2143-2150.
- Franceschi, N., Cornet, S., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F. X., Bauer, A., Motreuil, S., and Rigaud, T. (2010b). Variation between population and local adaptation in acanthocephalan-induced parasite manipulation. *Evolution* **64**, 1417- 1430.
- Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Second Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Godin, J. G. J., and Sproul, C. D. (1988). Risk taking in parasitized sticklebacks under threat of predation-effects of energetic needs and full food availability. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 2360-2367.
- Gourbal, B. E. F., Lacroix, A., and Gabrion, C. (2002). Behavioural dominance and *Taenia crassiceps* parasitism in BALB/c male mice. *Parasitology Research* **88**, 912-917.
- Gourbal, B. E. F., Righi, M., Petit, G., and Gabrion, C. (2001). Parasite-altered host behaviour in the face of a predator: manipulation or not? *Parasitology Research* **87**, 186-192.
- Hansen E. K., and Poulin, R. (2005). Impact of a microphallid trematode on the behaviour and survival of its isopod intermediate host: phylogenetic inheritance? *Parasitology Research* **97**, 242-246.
- Hechtel, L. J., Johnson, C. L., and Juliano, S. A. (1983). Modification of antipredator behavior of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. *Ecology* **74**, 710-713.
- Heins, D.C., and Baker, J. A. (2003). Reduction of egg size in natural populations of threespine stickleback infected with a cestode macroparasite. *Journal of Parasitology* **89**, 1-6.
- Heins, D.C., and Baker, J. A. (2008). The stickleback-*Schistocephalus* host-parasite system as a model for understanding the effect of a macroparasite on host reproduction. *Behaviour* **145**, 625-645.
- Helluy, S., and Thomas, F. (2003). Effects of *Microphallus papillorobustus* (Platyhelminthes: Trematoda) on serotonergic immunoreactivity and neuronal architecture in the brain of

- Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **270**, 563–568.
- Helluy, S., and Thomas, F. (2010). Parasitic manipulation and neuroinflammation: evidence from the system *Microphallus papillorobustus* (Trematoda) - *Gammarus* (Crustacea). *Parasitic & Vectors* **3**, 38.
- Hudec, K., Šťastný, K. a kol. (2005). *Fauna ČR. Ptáci – Aves 2/II*. Academia, Praha.
- Hurd, H., Warr, E., and Polwart, A. (2001). A parasite that increases host lifespan. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **268**, 1749-1753.
- Kaldonski, N., Perrot-Minnot, J., and Cézilly F. (2007). Differential influence of two acanthocephalan parasites on the antipredator behaviour of their common intermediate host. *Animal Behaviour* **74**, 1311-1317.
- Kaldonski, N., Perrot-Minnot, J., Dodet, R., Martinaud, G., and Cézilly, F. (2009). Carotenoid-based colour of acanthocephalan cystacanths plays no role in host manipulation. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **276**, 169- 176.
- Knudsen, R., Gabler, H. M., Kuris A. M. and Amundsen P. A. (2001). Selective predation on parasited prey - a comparison between two helminth species with different life-history strategies. *Journal of Parasitology* **87**, 941-95.
- Koga T. (2008). A trematode infection with no effect on reproductive success of a sand-bubbler crab. *Ecological Research* **23**, 557–563.
- Kolluru, G. R., Green, Z. S., Vredevoe, L. K., Kuzma, M. R., Ramadan, S. N., and Zosky, M. R. (2011). Parasite infection and sand coarseness increase sand crab (*Emerita analoga*) burrowing time. *Behavioural Processes* **88**, 184– 191.
- Lafferty, K. D. (1999). The evolution of trophic transmission. *Parasitology Today* **15**, 111-115.
- Lafferty, K. D., and Kuris, A. M. (2009). Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends in Parasitology* **25**, 564-572.
- Lagrue, C., Kaldonski, N., Perrot-Minnot, J., Motreuil, S., and Bollache, L. (2007). Modification of hosts behavior by a parasite field evidence for adaptive manipulation. *Ecology* **88**, 2839-2847.
- Lefèvre, T., Lebarbenchon, C., Gauthier-Clerc, M., Misse´, D., Poulin, R., and Thomas, F. (2008). The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution* **24**, 41-48.
- Lefèvre , T., Adamo, S. A., Biron, D. G., Misse, D., Hughes, D., and Thomas, F. (2009). Invasion of the body snatchers: the diversity and evolution of manipulative strategies in host-parasite interactions. *Advances in Parasitology* **68**, 45-83.
- Lockyer, A. E., and Littlewood, D. T. J. (2003). Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 155–171.
- Loot, G., Brosse, S., Lek, S., and Guégan, J. F. (2001a). Behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.) altered by *Lingula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidae): a field demonstration. *Freshwater Biology* **46**, 1219-1227.
- Loot, G., Lek, S., Brown S. P., and Guégan J. F. (2001b). Phenotypic modification of roach (*Rutilus Rutilus* L.) infected with *Ligula intestinalis* L. (Cestoda: Pseudophyllidea). *Journal of Parasitology* **87**, 1002-1010.

- Lozano, G. A. (1998). Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Advances in The Study of Behavior* **27**, 291–317.
- McCurdy, D. G. (2001). Asexual reproduction in *Pygospio elegans* Claparède (Annelida, Polychaeta) in relation to parasitism by *Lepocreadium setiferoides* (Miller and Northup) (Platyhelminthes, Trematoda). *The Biological Bulletin* **201**, 45–51.
- Médoc, V., Rigaud, T., Motreuil, S., Perrot-Minnot, M. J., and Bollache, L. (2011). Paratenic hosts as regular transmission route in the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*: potential implications for food webs. *Naturwissenschaften* **98**, 825-835.
- Mikheev, V. N., Pasternak, A. F., Taskinen, J., and Valtonen, E. T. (2010). Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host. *Parasites & Vectors* **3**, 17.
- Milinski, M. (1985). Risk of predation of parasitized sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) under competition for food. *Behaviour* **93**:203–216.
- Moore, J. (1984). Altered behavioural responses in intermediate hosts: an acanthocephalan parasite strategy. *American Naturalist* **123**, 572-577.
- Moore, J., and Gotelli, N. J. (1992). *Moniliformis moniliformis* increases cryptic behaviours in the cockroach *Supella longipalpa*. *Journal of Parasitology* **78**, 49-53.
- Müller, C. B., and Schmid-Hempel, R. (1992). To die for host or parasite? *Animal Behaviour* **44**, 177-179.
- Outreman, Y., Bollache, L., Plaistow, S., and Cézilly, F. (2002). Patterns of intermediate host use and levels of association between two conflicting manipulative parasites. *International Journal for Parasitology* **32**, 15-20.
- Perkins, E. M., Donnellan, S. C., Bertozzi, T., and Whittington, I. D. (2010). Closing the mitochondrial circle on parphyly of the Monogenea (Platyhelminthes) infers evolution in the diet of parasitic flatworms. *International Journal for Parasitology* **40**, 1237-1245.
- Perrot-Minnot, M. J. (2004). Larval morphology, genetic divergence, and contrasting levels of host manipulation between forms of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephalan). *International Journal for Parasitology* **34**, 45-54.
- Perrot-Minnot, M. J., Kaldonski, N., Cézilly, F. (2007). Increased susceptibility to predation and altered anti-predator behaviour in an acanthocephalan-infected amphipod. *International Journal for Parasitology* **37**, 645–651.
- Paterson, R. A., Townsend, C. R., Poulin, R., and Tompkins, D. M. (2011). Introduced brown trout alter native acanthocephalan infections in native fish. *Journal of Animal Ecology* **80**, 990–998.
- Poulin, R. (1994). Meta-analysis of parasite-induced behavioural changes. *Animal Behaviour* **48**, 137-146.
- Poulin, R. (1995). „Adaptive“ changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *International Journal for Parasitology* **25**, 1371-1383.
- Poulin, R. (2000). Manipulation of host behaviour by parasites: a weakening paradigm? *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **267**, 787-792.
- Poulin, R. (2010). Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked question. *Advances in The Study of Behaviour* **41**, 151-186.
- Poulin, R. (2011). The many roads to parasitism: a tale of convergence. *Advances in Parasitology* **74**, 1-40.

- Rauque, C. A., and Semenas, L. (2009). Effects of two acanthocephalan species on the reproduction of *Hyaella patagonica* (Amphipoda, Hyallellidae) in an Andean Patagonian lake (Argentina). *Journal of Invertebrate Pathology* **100**, 35-39.
- Roming, T., Lucius, R., and Frank, W., (1980). Cerebral larvae in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) and *Dicrocoelium hospes* Looss, 1907 (Trematode, Dicrocoelidae). *Zeitschrift fur Parasitenkunde* **63**, 277-286.
- Sánchez, M. I., Georgiev B. B., and Green A. J. (2007). Avian affect the behaviour of their intermediate host *Artemia parthenogenetica*: an experimental study. *Behavioural Processes* **74**, 293 - 299.
- Sánchez, M. I., Ponton F., Schmid - Rhassa, A., Hughes, D. P, Missed, D., & Frederic, T. (2008a). Two steps to suicide in crickets harbouring hairworms. *Animal Behaviour* **76**, 1621-1624.
- Sánchez, M. I., Ponton F., Schmid - Rhassa, A., Hughes, D. P, Missed, D., & Frederic, T. (2008b). Hairworm response to notonectid attacks. *Animal Behaviour* **75**, 823-826.
- Sánchez, M., I., Hortas, F., Figuerola, J., and Green, J. A. (2009a). Sandpipers select red brine shrimps rich in both carotenoids and parasite. *Ethology* **115**, 196-200.
- Sánchez, M. I., Thomas, F., Peerot-Minnot, M. J., Biron, D. G., Bertrand-Michel, J., and Missé, D. (2009b). Neurological and physiological disorders in *Artemia* harboring manipulative cestodes. *Journal of Parasitology* **95**, 20-24.
- Santos, E. G. N., Cunha, R. A., and Santos, C. P. (2011). Behavioral responses of *Poecilia vivipara* (Osteichthyes: Cyprinodontiformes) to experimental infections of *Acanthocollarietremata umbilicatum* (Digenea: Cryptogonimidae). *Experimental Parasitology* **127**, 522–526.
- Sedlák, E. (2000). *Zoologie bezobratlých*. Masarykova universita v Brně. Brno.
- Seppälä, O., Karvonen A., and Valtonen E. T. (2004). Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke-fish interaction. *Animal Behaviour* **68**, 257-263.
- Seppälä, O., Karvonen A., and Valtonen E. T. (2005). Manipulation of fish host by eye flukes in relation to cataract formation and parasite infectivity. *Animal Behaviour* **70**, 889–894.
- Seppälä, O., Karvonen A., and Valtonen E. T. (2008). Shoaling behaviour of fish under parasitism and predation risk. *Animal Behaviour* **75**, 145-150.
- Seppälä, O., Karvonen A., and Valtonen E. T. (2011). Eye fluke-induced cataracts in natural fish populations: is there potential for host manipulation? *Parasitology* **138**, 209–214.
- Shea J. F. (2007). Lack of preference for infective faeces in *Hymenolepis diminuta*-infected beetles (*Tenebrio molitor*). *Journal of Helminthology* **81**, 293-299.
- Scharsack, J. P., Koch, K., and Hammerschmidt, K. (2007). Who is control of the stickleback immune system: interactions between *Schistocephalus solidus* and its specific vertebrate host. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **274**, 3151-3158.
- Schmidt-Rhaesa, A. (1998). Phylogenetic relationships of the Nematomorpha: a discussion of current hypotheses. *Zoologischer Anzeiger* **236**, 203-216.
- Simmons, L. W. (1994). Courship role reversal in bush crickets: another role for parasites? *Behavioural Ecology* **5**, 259-266.

- Sorensen, M. V., and Giribet, G. (2006). A modern approach to rotiferan phylogeny: combining morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**, 585-608.
- Sorensen, M. V., Hebsgaard, M. B., Heiner, I., Glenner, H., Willerslev, E., and Kristensen, R. M. (2008). New data from an enigmatic phylum: evidence from molecular sequence data supports a sister-group relationship between Loricifera and Nematomorpha. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **46**, 231-239.
- Tain, L., Perrot-Minnot, M. J., and Cézilly, F. (2006). Altered host behaviour and brain serotonergic activity caused by acanthocephalans: evidence for specificity. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **273**, 3039-3045.
- Tain, L., Perrot-Minnot, M. J., and Cézilly, F. (2007). Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on brain serotonergic activity in two congeneric host species. *Biology Letters* **3**, 68–71.
- Telford, M. J., Bourlat, S. J., Economou, A., Papillon, D., and Rota-Stabelli, O. (2008). The evolution of the Ecdysozoa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363**, 1529-1537.
- Thomas, F., Adamo, S. A., and Moore, J. (2005). Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes* **68**, 185–199.
- Thomas, F., Renaud, F., Demee, T., and Poulin, R. (1998). Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265**, 1091–1096.
- Webb, T. J., and Hurd, H. (1999). Direct manipulation of insect reproduction by agents of parasite origin. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* **266**, 1537-1541.
- Witek, A., Herlyn, H., Meyer, A., Boell, L., Bucher, G., and Hankeln, T. (2008). EST based phylogenomics of Syndermata questions monophyly of Eurotatoria. *BMC Evolutionary Biology* **8**, 345.
- Zimmer, C. (2005). *Vládce parazit*. Paseka, Praha.
- Zrzavý, J. (2001). The interrelationships of metazoan parasites: a review of phylum- and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. *Folia Parasitologica* **48**, 81-103.
- Zrzavý, J. (2006). *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia, Praha.