

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie**



Bakalářská práce

**Koevoluce hostitel-parazit ve vodním prostředí
Host-parasite coevolution in aquatic environments**

Jana Hubová

ABSTRAKT

Antagonistická koevoluce je hlavní hnací silou v evoluci hostitele a parazita. Hypotéza Červené královny odvozená pro koevoluci hostitele a parazita předpokládá, že paraziti budou vytvářet na své hostitele časově zpožděnou, negativně frekvenčně závislou selekci, která povede k oscilaci genotypů u obou antagonistů. Pro studium koevoluce hostitel-parazit ve vodním prostředí jsou (díky jejich vlastnostem) nejčastěji využívány tyto systémy: rozsivka *Asterionella* a chytridie *Zygorhizidium*, vodní plž *Potamopyrgus* a motolice *Microphallus*, perloočky rodu *Daphnia* a jejich mikroparaziti. Koevoluce mezi hostitelem a parazitem je příčinou řady fenoménů, jako je například: udržování genetického polymorfismu, časová oscilace frekvence genotypů, přetrvávání sexuálního rozmnožování a lokální adaptace parazitů a hostitelů. Tato práce shrnuje dosavadní publikované poznatky o koevoluci těchto tří systémů hostitel-parazit ve vodním prostředí.

Klíčová slova: Hypotéza Červené královny, koevoluce hostitel-parazit, negativní frekvenčně závislá selekce, vodní prostředí, *Asterionella formosa*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Daphnia*.

ABSTRACT

Antagonistic coevolution is a major driving force in the evolution of host and parasite. Parasites create on their host a time delay, negative frequency-dependent selection, which leads to oscillations in both genotypes of antagonists, as suggested by the Red Queen hypothesis derived for coevolution of host and parasite. The most commonly used systems for the study of host-parasite coevolution in an aquatic environment are (thanks to their features): diatom *Asterionella* and chytrid *Zygorhizidium*, aquatic snail *Potamopyrgus* and trematods *Microphallus*, water fleas *Daphnia* and their microparasites. Coevolution between host and parasite causes a number of phenomena, such as maintenance of genetic polymorphism, temporal oscillations of genotype frequencies, the persistence of sexual reproduction, parasite local and host adaptations. This thesis summarizes the current knowledge on the coevolution of the above-mentioned three host-parasite systems in the aquatic environment.

Key words: Red Queen hypothesis, host-parasite coevolution, negative frequency-dependent selection, aquatic environments, *Asterionella formosa*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Daphnia*.

OBSAH

| | |
|---|----|
| ABSTRAKT | 2 |
| ABSTRACT | 2 |
| OBSAH | 3 |
| 1 ÚVOD | 4 |
| 2 ČERVENÁ KRÁLOVNA | 6 |
| 3 HLAVNÍ MODELOVÉ SYSTÉMY HOSTITEL – PARAZIT | 10 |
| 3.1 Rozsivka <i>Asterionella formosa</i> + chytridie <i>Zygorhizidium planktonicum</i> | 10 |
| 3.1.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly | 10 |
| 3.1.1.1 <i>Asterionella formosa</i> | 10 |
| 3.1.1.2 <i>Zygorhizidium planktonicum</i> | 11 |
| 3.1.2 Koevoluce hostitel-parazit v systému <i>Asterionella-Zygorhizidium</i> | 12 |
| 3.1.3 Vliv abiotických faktorů na interakci <i>Asterionella-Zygorhizidium</i> | 14 |
| 3.1.4 Vliv biotických faktorů na interakci <i>Asterionella-Zygorhizidium</i> | 16 |
| 3.2 Plž <i>Potamopyrgus antipodarum</i> + motolice <i>Microphallus</i> sp. | 18 |
| 3.2.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly | 18 |
| 3.2.1.1 <i>Potamopyrgus antipodarum</i> | 18 |
| 3.2.1.2 <i>Microphallus</i> sp. | 19 |
| 3.2.2 Lokalizace experimentálních studií | 19 |
| 3.2.3 Adaptace parazitů na hostitelské populace v systému <i>Potamopyrgus-Microphallus</i> | 20 |
| 3.2.4 Časově zpožděná oscilace genotypů | 21 |
| 3.2.5 Koexistence asexuálně a sexuálně se rozmnožujících plžů | 23 |
| 3.2.6 Vliv motolice na chování plžů a jejich výsledná prostorová distribuce | 24 |
| 3.2.7 Koevoluční „horká“ a „chladná“ místa | 25 |
| 3.3 Perloočky rodu <i>Daphnia</i> a jejich mikroparaziti | 27 |
| 3.3.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly | 27 |
| 3.3.1.1 <i>Daphnia</i> | 27 |
| 3.3.1.2 <i>Pasteuria ramosa</i> | 28 |
| 3.3.1.3 <i>Spirobacillus cienkowskii</i> | 28 |
| 3.3.1.4 <i>Octosporea bayeri</i> | 28 |
| 3.3.1.5 <i>Caullerya mesnili</i> | 29 |
| 3.3.1.6 <i>Metschnikowia bicuspidata</i> | 29 |
| 3.3.2 Koevoluce hostitel-parazit v systému <i>Daphnia</i> -parazit | 30 |
| 3.3.3 Časová dynamika ve vzájemné adaptaci parazitů a perlooček | 31 |
| 3.3.4 Heterogenní prostorová distribuce parazitů perlooček rodu <i>Daphnia</i> | 32 |
| 3.3.5 Vliv parazitů na koexistenci perlooček rodu <i>Daphnia</i> a jejich mezidruhových hybridů | 34 |
| 3.3.6 Vliv kvality potravy na systém <i>Daphnia</i> -parazit | 35 |
| 3.3.7 Vliv teploty na systém <i>Daphnia</i> -parazit | 37 |
| 3.3.8 Predace a parazitizmus u perlooček rodu <i>Daphnia</i> | 37 |
| 4 ZÁVĚR | 38 |
| 5 SEZNAM LITERATURY | 39 |

Těmito řádky bych chtěla poděkovat lidem, bez kterých by tato práce jen stěží vznikala. Velké děkuji, patří mému školiteli, který snad nikdy nespí a je ochoten radit a opravovat kdykoli a kdekoli. Velkou zásluhu na této práci má také můj přítel, který mi neustále se vším pomáhal. Bez podpory rodiny a kamarádů si své studium jen stěží dokážu představit. Všem moc děkuji!

1 ÚVOD

Koevoluce je definována jako proces, kdy dva druhy na sebe navzájem vyvíjejí selekční tlak, který vede ke změně jejich vlastností nebo chování. Formy koevoluce mohou být: kompetice, mutualismus nebo antagonistická evoluce (Thompson 2010). Antagonistická evoluce může být hlavní hnací silou v evoluci mezi těmito skupinami: rostlinou a herbivorem, kořistí a predátorem nebo hostitelem a parazitem (De Bruin et al. 2008). Antagonistická interakce může vést k dynamice, kdy evoluční výhoda jednoho hráče je spojena s nevýhodou jeho soupeře (Ebert 2008), což bývá označováno jako „závody ve zbrojení“.

Koevoluce hostitel-parazit je obzvláště důležitá a zajímavá, kvůli jejich těsnému vztahu a silnému selekčnímu tlaku, který na sebe obě strany navzájem vytvářejí (Thompson 1994; podle Bruin 2008). Proto tento systém bude cílový pro mou bakalářskou práci. I když na téma koevoluce bylo provedeno mnoho prací, nebudu se zde zabývat všemi případy koevoluce hostitel-parazit, nýbrž se zaměřím na modelové skupiny využívané pro výzkum koevoluce ve vodním prostředí.

Toto prostředí je velice specifické nejen z hlediska trojrozměrného prostoru, ve kterém se organismy pohybují (Hall 2005), ale také díky fyzikálním a chemickým vlastnostem vody, která funguje jako dobrý tlumič proti výkyvům prostředí. Vodní ekosystémy, zejména stojaté vody, jsou navíc proti okolním ekosystémům dobře vymezeny a vzájemně izolovány, mají v podstatě ostrovní charakter. To činí vodní ekosystémy obzvláště užitečné pro studium interakcí mezi organismy (Lampert & Sommer 2007). Z hlediska koevoluce hostitele a parazita nejsou tyto interakce ve vodním prostředí tak značně studovány jako v terestrických ekosystémech (De Bruin et al. 2004). Je sice mnoho teoretických prací a modelů zabývajících se vztahem hostitel-parazit, aplikovatelných i na vodní prostředí (např. Hamilton 1980; Hamilton et al. 1990; Anderson & May 1982), nicméně stále je nedostatek studií zabývajících se tímto vztahem konkrétně ve vodním prostředí. Terénní či laboratorní experimenty jsou omezené také časovou náročností, kterou studium evoluce vyžaduje (Decaestecker et al. 2007) a hlavně problémem nalezení vhodných modelových organismů, které by měly krátkou generační dobu vhodnou pro design pokusu.

Nejčastěji studovanými systémy pro výzkum koevoluce hostitele a parazita ve sladkých vodách jsou: rozsivky rodu *Asterionella*, perloočky rodu *Daphnia* a jejich mikroparaziti nebo vodní plž *Potamopyrgus antipodarum* a jeho motolice rodu *Microphallus*. Perloočky rodu *Daphnia* jsou 0,5 mm až 6 mm malí planktonní korýši, vyskytující se celosvětově v mnoha

typech stojatých vod (Petrusek et al. 2010). Mají krátkou generační dobu s produkcí relativně velkého počtu potomků (dospělá samice může produkovat snůšku vajíček každé 3 až 4 dny), jsou lehce kultivovatelní v laboratorních podmínkách (zde se dožijí až dvou měsíců) (Ebert 2005a; Brönmark & Hansson 1998). Z evolučního hlediska jsou také zajímaví způsobem rozmnožováním, kdy mohou za určitých podmínek „přepnout“ z partenogeneze na sexuální rozmnožování a vytvořit tak diapauzující stádia přetrvávající v sedimentech v životaschopném stavu po mnoho let (Ebert 2005a; Decaestecker et al. 2007). To je předurčuje k tomu, aby se staly výbornými modely v populační ekologii, paleoekologii, evoluční biologii a řadě dalších oborů (Lampert 2006). *Potamopyrgus antipodarum* je malý (4-12 mm) vodní předožábrý plž (Winterbourn 1970). Jeho populace jsou většinou složeny z partenogenetických samic, ale některé populace jsou složeny z jedinců rozmnožujících se asexuálně i sexuálně, což je ideální pro alternativní modely evoluce. Jejich generační doba v laboratorních podmínkách je 4 měsíce. *Potamopyrgus* slouží jako mezihostitel nejméně 11 druhům motolic (Winterbourn 1970; Dybdahl & Lively 1998). *Potamopyrgus* byl introdukovan z Nového Zélandu okolo roku 1859 lodní dopravou do Temže. Právě díky partenogenezi se stal velmi hojným plžem v Evropě a tedy i invazivním druhem v ČR (Čejkal et al. 2008). Pro tyto vlastnosti věnuji výše zmíněným modelovým organismům největší pozornost ve své bakalářské práci.

V systémech, kterými se budu zabývat, mohou paraziti vytvářet na své hostitele časově zpožděnou, negativně frekvenčně závislou selekci (dále NFZS), vyúsťující v oscilaci genové frekvence jak u parazita, tak i u hostitele, což je v souladu s hypotézou Červené královny (dále Čk) (Dybdahl & Lively 1998; Wolinska & Spaak 2009). Na tento jev bych se chtěla u uvedených systémů primárně zaměřit, popsat příčiny, následky a faktory, které se podílejí na utváření této genové oscilace ve vodním prostředí. Hypotéza Červené královny je jednou z nejznámějších hypotéz evoluční biologie a je ve většině případů uváděna v souvislosti s vysvětlením vzniku a udržování sexuality (např. Hamilton 1980). Následující kapitolu tedy podrobněji věnuji poznatkům, které jsem o této hypotéze, a také o NFZS, během své práce získala. V dalších kapitolách se už budu věnovat konkrétním příkladům hostitel-parazit ve vodním prostředí.

2 ČERVENÁ KRÁLOVNA

Tuto kapitolu bych chtěla začít tématem, které je – nejen podle mého názoru - velkou záhadou biologie, tj. vznik a udržování sexuálního rozmnožování. Může se zdát, že toto téma se příliš vzdaluje od tématu koevoluce hostitele a parazita ve vodním prostředí, ale ráda bych čtenáře přesvědčila o opaku a vysvětlila tak spojitost mezi možnými způsoby reprodukce organismů, hypotézou Červené královny a negativní frekvenčně závislou selekcí.

Přestože se tématem sexuality zabývalo několik desítek let mnoho významných biologů, není ani dnes nalezena jednoznačná odpověď na otázku, proč u většiny eukaryotních organismů sexuální rozmnožování převládlo nad zdánlivě výhodnějším asexuálním rozmnožováním. Pohlavní rozmnožování s sebou přináší řadu nevýhod a rizik (Bell 1982; Flegr 2007; Tobler & Schlupp 2008; Lively 2010):

- Časová a energetická náročnost při vyhledávání partnera.
- Nákladné udržování aparátu pro pohlavní rozmnožování.
- Při pohlavním rozmnožování samice předává do každého z potomků pouze polovinu svých genů („cena meiózy“).
- Při pohlavním rozmnožování v průběhu meiózy dochází k rozpadu osvědčených kombinací rodičovských genů a v procesu rekombinace se tak vytváří zcela nové, neopakovatelné genotypy potomků.
- Populace pohlavně se množících jedinců při nízké populační hustotě může vymřít.
- Pohlavně se rozmnožující jedinci šíří své geny dvojnásobně pomaleji („dvojnásobná cena sexu“), na rozdíl od asexuálních jedinců, z nichž každý může produkovat potomky.

Musí tedy existovat nějaké výhody, které by kompenzovaly dvojnásobnou nevýhodu sexu (Lively 2010). Byla navržena řada hypotéz nabízející pravděpodobné scénáře (např. Kondrashov 1988; Bernstein et al. 1981, 1985), ale ani jedna dosud nedává definitivní odpověď na otázky, proč a jak vzniklo pohlavní rozmnožování a proč je (navzdory dvojnásobným nákladům) všudypřítomné (Tobler & Schlupp 2008).

Stále více biologů začíná vidět řešení této „záhady sexu“ v ekologii. Lákavá se zdá být myšlenka, že produkcí geneticky různorodého potomstva se druhy mohou lépe a rychle adaptovat na změny prostředí. Pro vysvětlení sexuality bychom tedy měli hledat něco, co se mění nebo jedná velmi rychle, abychom vysvětlili, proč genetické změny z generace na generaci jsou tak časté. Je jasné, že se nemůžeme odvolat např. na dlouhodobé změny klimatu, které jsou obvykle velmi pomalé (Lively 2010). Také častěji než změny abiotických

faktorů jsou to jiné organismy, které zabíjejí své protivníky nebo jim znemožňují rozmnožování (Paterson 2010).

Jedna stránka prostředí, které jsou organismy neustále vystaveny, se přeci jen velmi rychle mění, a to i dokonce v rámci jedné generace – paraziti. Paraziti jsou všudypřítomní a parazitismus je nejčastější životní strategií v živočišné říši (Anderson & May 1982). Paraziti by tedy mohli být důvodem, proč se organismům vyplatí, aby jejich potomci měli v další generaci nové geny, protože geneticky odlišné potomstvo bude ztěžovat parazitovi specializovat se na konkrétní genotyp (Lively 2010; Ebert 2005b). V sexuální populaci tedy každý hostitel představuje geneticky unikátní prostředí pro parazita (Ebert 2005b). Snahou hostitele je zdokonalovat své obranné strategie a minimalizovat ztrátu fitness vyvolanou parazity a snahou parazita je vyhnout se obraně hostitele a co nejlépe využít zdroje dostupné v rámci hostitele k vlastní reprodukci (Tobler & Schlupp 2008; Ebert 2005b). V těchto neustálých závodech ve zbrojení by byly ve vedení paraziti. Jsou mnohem menší než jejich hostitelé, mají relativně krátký životní cyklus, za který jsou schopni obvykle vyprodukovat daleko více generací než jejich hostitel, a jejich životní prostředí je mnohem předvídatelnější (De Bruin 2008; Volf et al. 2007). Proto probíhá jejich evoluce rychleji (Hamilton et al. 1990). Řešením, jak by mohly organismy poměrně rychle reagovat na parazity, je nová strategie - produkce potomstva s odlišným genotypem pomocí sexuálního rozmnožování, což je podstatou hypotézy Červené královny (Bell 1982; Ebert 2005b). R. Dawkins (1990) ve svém článku napsal: „Budete-li naslouchat u ranní kávy v jakémkoliv centru evolučních teorií, zjistíte, že nejčastější slovo při konverzaci je parazit. Paraziti jsou pokládáni za primární hnací sílu v evoluci sexuality, slibující konečné řešení tohoto velkého problému.“

Původně byla hypotéza Červené královny navržena Leigh Van Valenem v roce 1973 jako vysvětlení pozorování, že pravděpodobnost vymření druhů je stále stejná, bez ohledu na stáří druhu ve fosilním záznamu. Evoluční změny jedním druhem mohou vést k extinkci dalších druhů a tak pravděpodobnost takových změn může být nezávislá na věku druhu, proto se tedy šance na přežití během jejich existence nezlepšují. O tom zda druh vymře nebo ne rozhoduje náhoda. Důsledkem je, že boj o přežití se nikdy nezmírní a nemá nikdy vítěze, protože rozložení sil se neustále mění (Ridley 1999; Ebert 2005b). Van Valen se inspiroval postavou Šachové královny, z knihy Lewise Carolla „Through the looking glass and what Alice found there“, která vysvětluje Alence: „Nu, zde jak vidíš, aby si zůstala na místě, musíš běžet rychleji. Chceš-li se dostat někam jinam, musíš běžet dvakrát tak rychleji!“ (Carroll 1872, osobní překlad). Analogií věty z tohoto příběhu a tedy tak známá hypotéza Čk, znamená, že druhy se neustále musí vyvíjet, aby zůstaly na stejném místě. V parazitologickém

kontextu by Červená královna měla vysvětlovat koevoluční závody ve zbrojení mezi hostitelem a jeho nepřítelem, který nikdy nepřestane bojovat - parazitem.

Antagonistická interakce mezi hostitelem a parazitem má potenciál k produkci rychlé koevoluční dynamiky (Ebert 2008), která má charakter časově zpožděné, negativní frekvenčně závislé selekce (Hamilton 1980). NFZS je založena na předpokladu, že hostitelská náchylnost k parazitaci a parazitova schopnost infekce je závislá na interakci genotypů hostitele a parazita (Tobler & Shlupp 2008). Genotyp parazita, který může infikovat nejčastější hostitelský genotyp, bude neúspěšnější v reprodukci. Tento reprodukční úspěch bude pro parazita znamenat zvýšenou pravděpodobnost v infikování nejčastějšího hostitelského genotypu v další generaci. Jakmile parazit sníží fitness infikovaných hostitelů, vzroste selekční tlak na tyto nejčastější hostitelské genotypy a následně jejich podíl v populaci bude klesat. Dříve vzácné neinfikované hostitelské genotypy získají výhodu a stanou se nejpočetnějšími v hostitelské populaci. A cyklus začíná znovu, ale v každém „kole“ je očekáváno časové zpoždění před tím, než se nejčastější hostitelské genotypy stanou neúměrně napadány parazitem (Koskella & Lively 2007). Fitness genotypů tedy závisí na jejich frekvenci v populaci. Je to jakoby hostitel a parazit běželi tak rychle jak mohou, ale jen proto, aby zůstali stát na tom samém místě (Lively 2010). Tato myšlenka, že koevoluce mezi interagujícími druhy může řídit molekulární evoluci (Van Valen 1974; Paterson 2010), a tedy oscilační změny v genotypové frekvenci, a dlouhodobé udržování genetického polymorfismu je podstatou hypotézy Čk (Bell 1982).

Jeden z nejvíce fascinujících aspektů koevoluce pomocí NFZS je její pozoruhodná rychlost, se kterou se mohou v populaci hostitele a parazita objevit genotypové změny (Dybdahl & Lively 1998; Ebert 2008). Nicméně oscilační dynamika je málokdy demonstrována v přírodních podmínkách, protože vyžaduje studie několika generací hostitelů a jejich parazitů (Koskella & Lively 2007), a navíc dynamika Čk nemusí být ihned patrná, protože ačkoliv vyvolává neustálé změny v genotypu, fenotypové změny mohou být málo patrné nebo žádné (Decaestecker et al. 2007). Také oscilační změna je časově zpožděná, a proto nemůže být očekávána pozitivní korelace mezi parazitovou prevalencí a frekvencí hostitelských klonů (Ebert 2005b).

Nechtěla bych, aby z této kapitoly vylýnula domněnka, že nebyt sexuality, není frekvenčně závislá selekce, ba naopak. Má snaha byla poukázat na to, jak velkou roli paraziti hrají v ekologii svých hostitelů a že neustále závody mezi nimi mohou sloužit k vysvětlení řadě fenoménů, mezi nimiž sexualita je velkou záhadou evoluční biologie. Navíc díky tomu, že sexualita existuje, a organismy „mají na výběr“ z více způsobů rozmnožování, je o to

studium koevoluce mezi parazitem a hostitelem zajímavější. To ukáží v dalších kapitolách, kde se budu věnovat koevoluci různých systémů hostitel-parazit s odlišným způsobem rozmnožování. Například rozsivky rodu *Asterionella* nebo perloočky rodu *Daphnia* se rozmnožují asexuálně a jen v určitém období „přepnou“ na sexuální rozmnožování (Urban & Kalina 1980; Ebert 2005a), naopak vodní plži rodu *Potamopyrgus* se mohou vyskytovat jako pohlavně či nepohlavně se rozmnožující populace nebo v jedné populaci existovat společně. V této smíšené populaci mohou paraziti zabránit klonům převládnout nad pohlavně se rozmnožujícími jedinci, i když mají klonální jedinci reprodukční výhodu, ale jakmile se stanou běžnými, mohou se také stát silně infikováni parazity (Jokela et al. 2009). Z hypotézy Čk lze odvodit, že při vysoké míře infekce a nedostatku rekombinace u nejčastějších asexuálních klonů, by NFZS měla průběžně zvýhodňovat geneticky odlišné sexuální jedince a podporovat krátkodobou koexistenci sexuálních a asexuálních populací (Hamilton et al. 1990; Tobler & Shlupp 2008; Jokela 2009). Rozdílné způsoby parazitismu a koevoluce u sexuálních a asexuálních populací mohou být v souladu s Čk, ale mohou být také způsobeny rozdíly v ekologii a chování, na které by se při studiu nemělo zapomínat (Tobler & Shlupp 2008).

Následující kapitoly budou pojednávat o koevoluční dynamice mezi konkrétními systémy hostitel-parazit se zaměřením na následující testovatelné předpovědi založené na hypotéze Červené královny:

- Paraziti s určitým genotypem infikují určité hostitelské genotypy (Lively 2010).
- Frekvence hostitelských a parazitických genotypů v průběhu času cykluje (Ebert 2005b).
- Paraziti jsou lépe adaptováni na lokální hostitelské genotypy (Lively 1989).
- Paraziti jsou lépe adaptováni na hostitelské genotypy z té samé časové škály než na genotypy z jiného časového období (Decaestecker et al. 2007).
- Sexuální reprodukce je zvýhodněná tam, kde je riziko infekce vysoké, naopak asexuální populace jsou očekávány tam, kde jsou paraziti vzácní nebo se vůbec nevyskytují (Hamilton et al. 1990).
- Koexistují-li v populaci sexuální jedinci s asexuálními, je vyšší parazitické zatížení u asexuálních klonů a zvyšuje se podíl pohlavního rozmnožování (Lively 2010; Volf et al. 2007).
- Díky časově zpožděné NFZS v současnosti nejhojnější hostitelské genotypy budou v blízké budoucnosti nejvíce náchylné na infekci parazitem (Dybdahl & Lively 1998).

3 HLAVNÍ MODELOVÉ SYSTÉMY HOSTITEL – PARAZIT

3.1 Rozsivka *Asterionella formosa* + chytridie *Zygorhizidium planktonicum*

3.1.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly

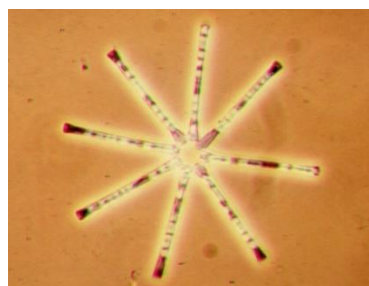
3.1.1.1 *Asterionella formosa*

Asterionella formosa patří do říše Chromista, oddělení Heterokontophyta, třída Bacillariophyceae (Urban & Kalina 1980). Rozsivky jsou jednou z nejrozšířenějších skupin jednobuněčných řas a tedy významnou složkou fytoplanktonu. Rozsivky mají křemičitou schránku – frustulu, která se skládá ze dvou do sebe zapadajících polovin (misek). Jednotlivé buňky rozsivky *A. formosa* jsou penátní (dvoustranně souměrné) tvořící kolonie hvězdicovitěho tvaru (obr. 1).

Rozmnožování rozsivek (a tedy u *A. formosa*) je většinou nepohlavní: rovina dělení buňky je rovnoběžná s plochou misek. Každý dceřiný jedinec má jednu půlku rodičovské misky a druhou nově vytvořenou, ta je vždy menší a zapadá do rodičovské. Nicméně tímto nepohlavním dělením dochází k postupnému zmenšování velikosti schránky. Redukce buněčných rozměrů má své meze, pak musí nastat pohlavní rozmnožování. Vzniklá zygota roste ve velkou diploidní buňku, auxosporu, čímž je obnovena původní velikost rozsivky (Urban & Kalina 1980; Lee 2008).

Rozsivky mohou vytvářet za nepříznivých podmínek klidové spory nebo klidové buňky. Klidové spory jsou tlustostěnné a menší než původní buňka (ztrácí vakuoly a buněčný obsah) a jsou životaschopné až 3 roky. Po vyklíčení je nová buňka větší než mateřská. Znovuobnovení velikosti schránek pomocí auxospory nenastává často (jednou za 2 až 40 let) (Urban & Kalina 1980), ale tvorba klidových spor může nastat kdykoli za stresových podmínek a tím může vrátit velikost schránky zpět na původní rozměr mnohem častěji a bez nutnosti pohlavního rozmnožování (Lee 2008). Klidové buňky jsou podobné vegetativním buňkám a nemají ochrannou vrstvu. Klidová buňka obsahuje mnohem více chlorofylu. Během léta rozsivky padají do větších hloubek, kde tvoří klidové buňky a nastává klidová fáze s velmi nízkou fotosyntetickou aktivitou. Vertikální míchání vody později vynese klidové buňky do vrstev bohatých živinami, kde se následně začnou množit (Lee 2008).

Obr. 1: Jednotlivé buňky rozsivky *Asterionella formosa* Hassall utvářející typický hvězdicovitý útvar (převzato z http://en.wikipedia.org/wiki/File:Asterionella_formosa.jpg)

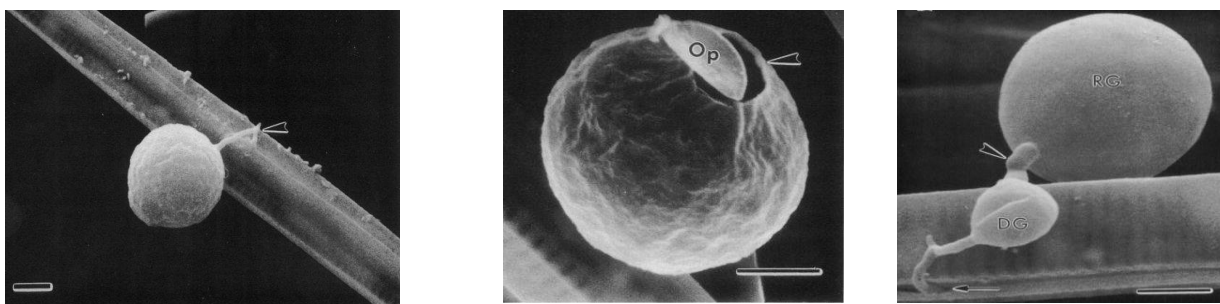


3.1.1.2 *Zygorhizidium planktonicum*

Patří do říše Fungi, oddělení Chytridiomycota (často označované jako chytridie), třída Chytridiomycetes, řád Chytridiales (Urban & Kalina 1980). *Z. planktonicum* je obligátní parazit vyskytující se v mořském i sladkovodním prostředí a vlhké půdě (Doggett & Porter 1995; Ibelings et al. 2004). Jejich stélka je epibiotická (obr. 2) (je mimo substrát, do něhož pronikají pouze rhizoidy) a nikdy nevytváří hyfy, pouze rhizoidy (Urban & Kalina 1980).

Z. planktonicum má haplo-diploidní životní cyklus. Při asexuálním rozmnožování se celá stélka mění v rozmnožovací orgán, operkulární sporangium, otevírající se víčkem (obr. 2) (Javorský 2003). Ve sporangiu se tvoří haploidní jednobíčíkaté zoospory (Urban & Kalina 1980). Volně pohyblivé zoospory představují jedinou disperzní část parazita. Jako hrubý odhad životaschopnosti infekčních zoospor se odhaduje 3,5 dne (Bruning 1991). Zoospory aktivně vyhledávají hostitele. *Z. planktonicum* má úzké spektrum hostitelů. Mechanismus chemotaxe, přilnutí a proniknutí do hostitelské buňky bude asi hlavním faktorem způsobující parazitovu specializaci. Zoospory této chytridie začnou tvořit uvnitř hostitelské buňky rhizoidní systém, který přímo dopravuje živiny z hostitele do parazita (Van Donk & Bruning 1995). Napadení parazitem se projeví nejprve změnou barvy buňky, obvykle do hnědého odstínu, neboť je porušena syntéza chlorofylu. Parazit postupně stráví protoplast hostitelské buňky až na červenohnědé karotenoidy (Lukavský 2003). Zoospora se postupně rozšiřuje a stává se z ní sporangium, které dozrává a vytváří nové zoospory (Urban & Kalina 1980).

Sexuální rozmnožování představuje konjugaci jednojaderných gametangií. Ze zoospor se nevyvíjí sporangia, ale stélky: jedna větší chovající se jako samičí a jedna menší chovající se jako samčí (obr. 2). Následnou konjugací vzniká diploidní zygotická tlustostěnná klidová spora. Po aktivaci vzniká na spoře, jeden klíčící pór a tenkostěnné operkulární meiosporangium se objeví jako rozšíření vnitřní stěny spory. Jádro migruje do meiosporangia, kde dochází k meióze (Van Donk & Bruning 1995; Doggett & Porter 1996).



Obr. 2: *Zygorhizidium planktonicum* (upraveno podle Doggett & Porter 1995). Na prvním snímku je vyvíjející se sporangium přichycené na povrchu hostitelské buňky. Uprostřed je již zralé otevřené operkulární sporangium (Op = operkulum- víčko). Poslední snímek zachycuje konjugaci menšího dárcovského samčího gametangia (DG) a větší samičího gametangia (RG), šipka ukazuje na konjugační kanálek.

3.1.2 Koevoluce hostitel-parazit v systému *Asterionella-Zygorhizidium*

První úvahy o významu parazitických hub ve vodním prostředí se objevily zřejmě až počátkem 40. let 20. století (Weston 1941; podle Van Donk & Bruning 1995). Houboví parazité mohou mít významný vliv na fytoplanktonní společenstva díky své schopnosti zničit řasovou populaci během epidemie (De Bruin et al. 2004). Nejvíce studií o interakcích rozsivky *A. formosa* a parazitické houbě *Z. planktonicum* pochází z Nizozemska ze studií umělých jezer Maarsseveen I a II. Dříve tato oblast sloužila pro těžbu rašeliny (Ringelberg 1981). Jezera zde vznikly po pozdějším dolování písku kolem roku 1960. Jsou zásobována hlavně podzemní a dešťovou vodou. Jejich maximální hloubka je 30 m. Jezera jsou oligo-mezotrofní. Teplotní stratifikace nastává v dubnu až květnu a celkové míchání vody nastává v listopadu (Van Donk & Bruning 1995). Většina studií probíhala na jezeru Maarsseveen I, které představuje malý izolovaný vodní ekosystém (De Bruin et al. 2004). Další popis se tedy vztahuje zejména na poznatky ze studia tohoto jezera.

Na konci zimy a začátkem jara jsou dominantním fytoplanktonem hlavně rozsivky *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus hantzschii* a *S. astraea*, které se objevují jako první (Van Donk & Ringelberg 1983). V jezeře Maarsseveen bylo zaznamenáno vysoké procento infekce houbou *Z. planktonicum* pouze u rozsivky *A. formosa*. Prevalence infekce dosáhla více než 90 %, obzvláště během období jarního a podzimního vodního květu (Van Donk & Ringelberg 1983). V tomto období je hledání nových neinfikovaných hostitelských buněk pro zoospory snazší (De Bruin et al. 2008). Nicméně v období vrcholu infekce jsou některé kolonie rozsivky rezistentní a tudíž nejsou parazitem napadány (De Bruin et al. 2004).

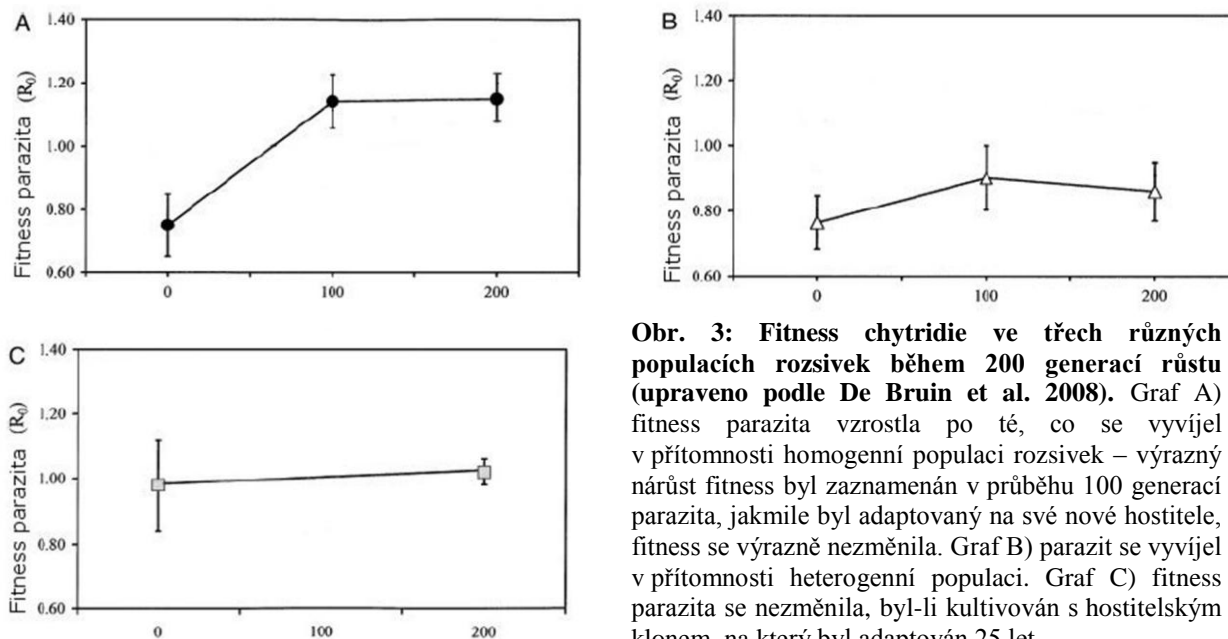
Přestože infekce až 90 % hostitelských buněk dává dojem, že univerzální paraziti jsou schopni infikovat všechny hostitele, tak v jezeře Maarsseveen byla v populaci rozsivky zjištěna vysoká genetická variabilita, která má vliv na odolnost vůči různým kmenům parazita (De Bruin et al. 2004). I když sexuální rozmnožování u rozsivek může nastat jednou za několik let, tak tato relativně vzácná událost může mít významný vliv na vytváření a udržování vysoké genetické variability v populaci rozsivek *A. formosa* (De Bruin et al. 2004), jak předpokládá hypotéza Čk (Bell 1982).

Koevoluce mezi *A. formosa* a *Z. planktonicum* je založena na vzájemném ovlivňování fitness, geneticky odlišné kmeny rozsivek nejsou schopné odolat infekci různým parazitickým kmenům a parazitické kmeny nejsou schopné úspěšně infikovat všechny hostitelské kmeny (De Bruin et al. 2004). Nicméně laboratorní experimenty ukázaly, že různé geneticky odlišné hostitelské kmeny *A. formosa* se lišily ve své náchylnosti ke dvěma kmenům *Z. planktonicum*

(De Bruin et al. 2004). Tento výsledek je v souladu s hypotézou Čk, která předpokládá, že diverzita hostitelské populace zvyšuje pravděpodobnost, že některé hostitelské genotypy budou rezistentní (Hamilton 1980; Bell 1982; Ebert 2005b). Sexuální rozmnožování je ale mnohem častější u chytridie než u rozsivky, proto vysoká prevalence infekce (až 90 %) může být důsledkem vysoké variability parazitů, mezi nimiž se tedy obvykle najdou nějaké genotypy schopné jednotlivé hostitelské buňky napadnout (De Bruin et al. 2004; Ibelings et al. 2004). Zbylé vzácné (a tudíž rezistentní) rozsivky klesají za nepříznivých podmínek ke dnu, kde slouží jako „semenná banka“ pro pozdější založení populace.

Pokud je genetická variabilita hostitele vysoká, je menší pravděpodobnost, že dojde k adaptaci parazita na nejrozšířenější hostitelský genotyp (De Bruin et al. 2004). To bylo testováno i experimentálně (De Bruin et al. 2008). De Bruin a jeho kolegové sledovali adaptaci parazitické chytridie během 200 generací jejího růstu. Evoluce fitness parazita byla sledována na heterogenní hostitelské populaci (skládající se z 10 geneticky odlišných hostitelských kmenů) a dvou homogenních hostitelských populací, jedna populace byla tvořena náhodně vybraným klonem ze zmíněných 10 a druhá populace byla tvořena původním hostitelským kmenem, na kterém byl parazitický kmen chytridie kultivován více než 25 let. Tyto kmene se lišily ve své počáteční náchylnosti k infekci. Když byl kmen parazitické chytridie přenesen z původního kmene rozsivky (na který byl adaptován více než 25 let) do nového hostitelského prostředí, ihned jeho fitness (měřená jako reprodukční rychlost neboli počet sekundárních infekcí) klesla. V případě, kdy genetická diverzita nových hostitelů byla nízká (geneticky homogenní hostitelská populace), byl parazit schopný se následně rychle adaptovat a jeho fitness opět vzrostla (za 100 generací). Zvýšení fitness parazita bylo výsledkem rychlejšího a efektivnějšího přenosu. Fitness parazita zůstala neměnná, když byla nová hostitelská populace geneticky heterogenní (obr. 3) (De Bruin et al. 2008). Geneticky homogenní hostitelská populace nejen zvyšuje riziko výskytu houbové epidemie, ale také nové parazitické kmene jsou schopny se rychle adaptovat na nové hostitelské prostředí a zvýšit svou fitness (sporangium se vytváří rychleji, zoospory jsou uvolňovány dříve a je jich ve sporangiu více) (De Bruin et al. 2008).

Interakce hostitel-parazit může být také komplikovaná hypersenzitivitou hostitele (tj. přecitlivělou reakcí na parazita). Ta může způsobit smrt hostitelské buňky ihned poté, co je napadena parazitickou houbou. To znamená, že pokud parazit přisedne na hostitelskou buňku, která je extrémně citlivá k infekci, je parazitovi znemožněn jakýkoliv další vývoj a spolu s hostitelem zahyne. (Canter & Jaworski 1979). Hypersenzitivní hostitelské buňky tedy snižují výskyt infekce v populaci.



Obr. 3: Fitness chytridie ve třech různých populacích rozsivek během 200 generací růstu (upraveno podle De Bruin et al. 2008). Graf A) fitness parazita vzrostla po té, co se vyvíjel v přítomnosti homogenní populaci rozsivek – výrazný nárůst fitness byl zaznamenán v průběhu 100 generací parazita, jakmile byl adaptovaný na své nové hostitele, fitness se výrazně nezměnila. Graf B) parazit se vyvíjel v přítomnosti heterogenní populaci. Graf C) fitness parazita se nezměnila, byl-li kultivován s hostitelským klonem, na který byl adaptován 25 let.

3.1.3 Vliv abiotických faktorů na interakci *Asterionella-Zygorhizidium*

Studie přírodních populací mají také za cíl objasnit, za jakých okolností se paraziti množí dostatečně rychle na to, aby začala epidemie (Van Donk & Bruning 1995). Mnoho pozornosti bylo věnováno abiotickým faktorům jako světlo, teplota, živiny a turbulence, které ovlivňují začátek epidemie (Kagami et al. 2004). Paraziti mohou způsobit epidemii jen tehdy, když populace parazita roste rychleji než populace hostitele. Minimální hodnota hostitelské hustoty potřebná pro růst parazita se označuje jako práh přežívání. Práh hostitelské hustoty pro vývoj epidemie je taková hustota hostitelské populace, při které je růstová rychlost parazita a hostitele stejná. Překročí-li parazit tuto prahovou hodnotu rychlejším růstem, výskyt infekce se zvýší a epidemie se může začít vyvíjet. Jakýkoliv faktor, který potlačí růst hostitele nebo zvýhodní růst parazita, sníží tuto prahovou hodnotu (Bruning 1991). Proto epidemie nastává snadněji, když jsou růstové podmínky pro hostitele nevýhodné, např. při vysoké populační hustotě rozsivek, kdy dochází k vyčerpání živin (Van Donk & Bruning 1995).

Parazitické houby, obzvláště ty napadající fytoplankton, jsou často vysoce hostitelsky specifické. Selektivní parazitismus na jednom druhu může zvýhodňovat vývoj dalšího druhu a tak být jedním z faktorů ovlivňující sezónní sukcesi a vztahy v potravním řetězci (Van Donk & Bruning 1995). Houbová infekce může být příčinou nahrazení populace jednoho druhu fytoplanktonu populací jiného druhu, který by byl za normálních podmínek slabším kompetitorem. Například v jezeře Maarseveen silný parazitismus na rozsivkách *A. formosa*

zvýhodňuje vývoj dalších rozsivek, jako jsou *Fragilaria crotonensis*, *Stephanodiscus hantzschii* a *S. astraea* (Van Donk & Ringelberg 1983).

Uvedené druhy rozsivek jsou slabšími kompetitory, v důsledku horší schopnosti získávat fosfor. *Asterionella* má nejvyšší afinitu k fosforu a je tedy schopná kompetičně vytěsnit ostatní druhy při nízké koncentraci fosforu. Když je *Asterionella* oslabena vlivem parazitismu, další druhy jako *Fragilaria* a *Stephanodiscus* dostanou šanci převládnout ve vodním květu (Van Donk & Ringelberg 1983). Parazitace na fosforem limitovaných rozsivkách má negativní vliv i na vývoj chytridie: mají menší sporangia produkující méně zoospor a celkově je prodloužená doba vývoje sporangia a následný vývoj zoospor. Laboratorní experimenty na rozsivkách s omezeným množstvím fosforu ukázaly, že parazitická houba dosáhla nižší růstové rychlosti na dané hostitelské hustotě a přežívání parazita vyžadovalo vyšší hostitelskou hustotu ve srovnání s rozsivkami nelimitovanými fosforem (Bruning 1991). Produkce zoospor nicméně zůstala dostatečně vysoká, aby umožnila parazitovi růst rychleji než hostitel. Růst rozsivky je v důsledku toho redukován více než parazita a limitace fosforem zvýhodňuje vývoj epidemie. Navíc hostitelská limitace fosforem snižuje práh hostitelské hustoty potřebné k vývoji epidemie (Bruning 1991). Na druhou stranu rozsivky adaptované na nižší limitaci fosforem byly posléze méně náchylné k infekci než rozsivky neadaptované (Bruning 1991).

Teplota může být také důležitým faktorem ovlivňujícím výskyt fytoplanktonních parazitů a možnost výskytu epidemie. Zdá se, že nízká teplota vody inhibuje parazitovu aktivitu. V laboratorních podmínkách se parazitická houba nebyla schopna množit při teplotě 1,5 °C (Van Donk & Ringelberg 1983). V jezeře Maarsseveen se inhibice parazitické houby shodovala s periodou zamrzlé vody bez sněžné pokrývky, kdy teplota vody v horních 10 m byla nižší než 3 °C. Během období zamrzlé vody nastal pokles v počtu zoospor ve sporangích a naopak se vytvářely tlustostěnné spory, které umožňují parazitovi přežít nepříznivé podmínky. Za těchto podmínek *A. formosa* stále rostla a byla schopná kompetičně vyloučit jiné druhy rozsivek, díky své vysoké afinitě k fosforu (Van Donk & Ringelberg 1983). Naopak vysoká infekce nastala po roztání ledu, kdy teplota vody vzrostla nad 4 °C. Zda je parazit schopný růst rychleji než hostitel hned poté, co roztaje led, je závislé na délce a začátku chladné periody, protože klidové tlustostěnné spory parazita přežijí přes měsíc a tato doba je také potřebná ke klíčení spor (Doggett & Porter 1995). Proto se po delším období zámru populace parazita nerozvine do fáze masivní epidemie dříve, než populace rozsivek zkolabuje z jiného důvodu (např. vyčerpáním živin). Po dlouhé zimě tedy parazit výrazně neškodí rozsivkám a taky výrazně neovlivní hostitelskou genetickou strukturu (Van Donk &

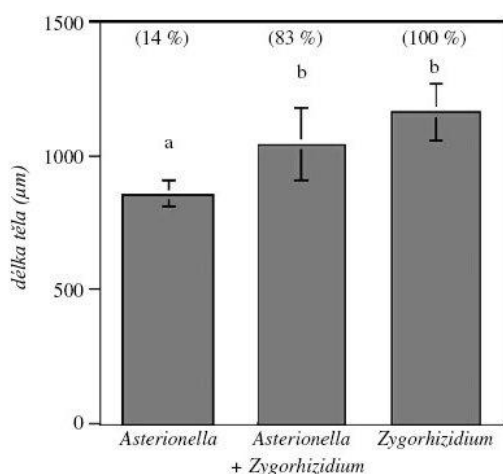
Ringelberg 1983). Na začátku jarního období je v jezeře nízká teplota, dostatek světla a dostatečný obsah živin, to umožňuje rychlejší růst populace rozsivek než parazita. Následná letní vysoká teplota vody (okolo 30 °C), vysoké sluneční záření a nízký obsah živin (např. křemíku, který si rozsivky zabudovávají do schránek), vede k rychlejšímu vývoji sporangií parazita, zatímco hostitelské buňky rostou pomaleji (Van Donk & Bruning 1995; Lee 2008). Další růst rozsivek může být až na podzim, kdy je vlivem podzimního míchání vody dostupný křemík z hypolimnia (Lee 2008).

Nepříznivé růstové podmínky pro hostitele, např. nízká intenzita světla, nemusí nutně znamenat zvýhodnění vývoje epidemie, protože nejen růstová míra hostitele, ale také produkce a infekčnost zoospor je snížena. Když se *A. formosa* stane limitována světlem, parazit potřebuje vyšší hostitelskou hustotu k růstu nebo roste pomaleji na dané hostitelské hustotě. Nicméně střední hodnota světelné limitace už vývoj epidemie zvýhodní, navzdory faktu, že růst parazita je snížen (oproti nelimitovaným podmínkám), ale je ještě dostatečný na to, aby předběhl růst limitovaných rozsivek (Van Donk & Bruning 1995). Je možné, že pro hledání a rozpoznání hostitelské buňky, využívají zoospory chytridie hostitelské exkreční produkty spojené s procesem fotosyntézy, takže snížení produkce takových atraktantů by mohlo být způsobeno světelnou limitací (Van Donk & Bruning 1995). Velká limitace světlem dokonce znemožňuje přežívání parazita (Bruning 1991).

3.1.4 Vliv biotických faktorů na interakci *Asterionella-Zygorhizidium*

Stejně jako abiotické, tak i biotické faktory mohou hrát důležitou roli v průběhu infekce a zvýhodnit tak buď parazita, nebo hostitele. Jak již bylo zmíněno, rozsivka rodu *Asterionella* má v jezeře Maarsseveen dvě odlišné populační maxima - na přelomu zimy a jara a na přelomu léta a podzimu - a tehdy také nastává rozvoj epidemie. Závažnost infekce je v zimě obvykle vyšší než v létě (Kagami et al. 2004). I když bylo v laboratorních podmínkách prokázáno že, chytridie při vyšších teplotách rostou rychleji a mají kratší generační dobu (Van Donk & Ringelberg 1983). Naskýtá se otázka proč je *Asterionella* v létě tak hojná, i přes lepší podmínky pro parazita, a proč je tedy výskyt infekce v létě méně závažný než v zimě? Vysvětlením nám může být interakce se zooplanktonem. Během léta je v jezeře větší výskyt filtrujícího zooplanktonu zejména perlooček ze skupiny *Daphnia longispina* (Kagami et al. 2004). I když chytridie spíše napadají větší druhy fytoplanktonu (Sommer 1987; podle Kagami 2004), které jsou pro filtrující zooplankton nedostupnou potravou, neznamená to, že

mezi fytoplanktonem, parazitující houbou a filtrujícím zooplanktonem není žádná vazba. Ukázalo se, že perloočky rodu *Daphnia* mohou negativně ovlivnit parazita filtrací parazitických zoospor (Kagami et al. 2004). Volně plavající zoospory jsou pro perloočky vhodnou potravou díky jejich tvaru a velikosti 2-5 μm (Kagami et al. 2004). Experimentálně bylo dokázáno, že *Daphnia* je schopná dobře růst a přežít i v přítomnosti pro ni nepoživatelných rozsivek, růst je totiž podporován přenosem živin z velkých rozsivek do parazitické chytridie, jejíž uvolněné zoospory jsou intenzivně filtrovány perloočkami (obr 4). Obsah uhlíku, dusíku a fosforu v jedné zoospoře se rovná 20% obsahu těchto prvků v jedné rozsivce, to znamená, že filtrace 5 zoospor již perloočce nahradí jednu nepoživatelnou rozsivku (Kagami et al. 2007). Během epidemie může hustota zoospor přesáhnout až 70 000 spor na mililitr (Van Donk & Ringelberg 1983). Navíc jsou zoospory bohaté na cholesterol. To naznačuje, že jsou vysoce kvalitní složkou potravy a zdrojem sterolů pro perloočky (Kagami et al. 2007). Tok uhlíku z primárních producentů přes chytridie do vyšších trofických úrovní připomíná tok látek přes mikrobiální smyčku, ale ta je, ve srovnání s cestou přes parazity, v přenosu energie méně efektivní (Kagami et al. 2007). Parazitické houby mohou tedy být důležitým prvkem v utváření dynamiky potravních řetězců ve vodních ekosystémech i přes jejich nevýznamnou biomasu. Filtrace zoospor může dokonce zvýhodnit růst perlooček díky vysoké nutriční kvalitě (Kagami et al. 2007), a omezit tak výskyt infekce u rozsivek a zmírnit letní epidemie. Jediný pozitivní vliv pro parazita měly perloočky v laboratorních podmínkách, kde svou filtrační činností vytvářely slabé proudění vody, které zvyšovalo šanci zoospor potkat hostitelskou buňkou. Tato „mikroturbulence“ v přírodních podmínkách může být považováno za zanedbatelnou, vzhledem k daleko větší cirkulaci vody způsobené větrem nebo proudy (Kagami et al. 2004).



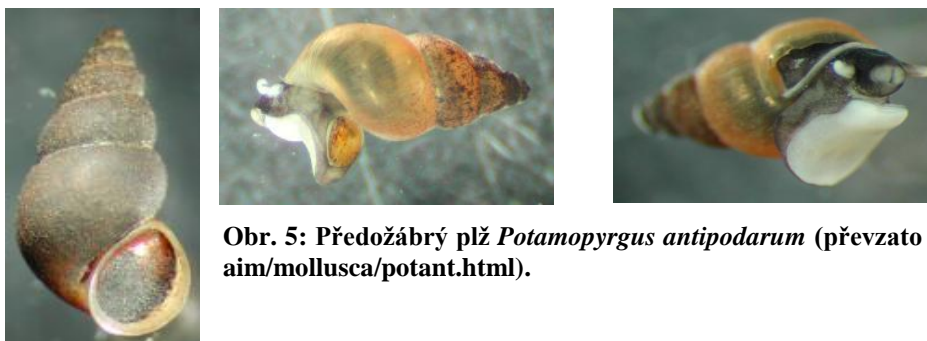
Obr. 4: Délka těla perloočky *Daphnia galeata x hyalina* ve třech experimentech s různým složením potravy (upraveno podle Kagami et al. 2007). Hodnoty na svislé ose znázorňují délku těla perlooček udržovaných v médiu v přítomnosti potencionální potravy: velkých rozsivek, rozsivek napadených chytridií a v přítomnosti parazitických zoospor. Hodnoty v závorkách znázorňují % přežitých perlooček živených danou skupinou.

3.2 Plž *Potamopyrgus antipodarum* + motolice *Microphallus* sp.

3.2.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly

3.2.1.1 *Potamopyrgus antipodarum*

Potamopyrgus antipodarum je předožábřý plž z čeledi Hydrobiidae hojný ve sladkovodních habitatech Nového Zélandu, ale i v brakických vodách. V dočasných vodách se nevyskytuje, postrádá totiž odolná stádia (Winterbourn 1970). Z Nového Zélandu byl introdukovan do Evropy v 19. století, zde byl známý pod jménem *P. jenkinsi* (Winterbourn 1970). *Potamopyrgus* je velký 3–12 mm. Má vejčitě-kuželovitou ulitu uzavíratelnou víčkem (obr. 5), někdy je ulita s trnovitými výběžky (Winterbourn 1970; Lively 1989). Její barva je proměnlivá od šedé, tmavě hnědé až po světle hnědou (Winterbourn 1970). *Potamopyrgus* má převážně noční aktivitu. Vyskytuje se na pevných substrátech, kde se živí nárostovými řasami a detritem (Winterbourn 1970; Levri & Lively 1996). Populace se skládá z obligátně diploidních sexuálních nebo obligátně triploidních partenogenetických samic, ale některé populace jsou složeny i z asexuálních a sexuálních jedinců dohromady (dále uváděno jako smíšená populace) (Lively 1989; Dybdahl & Lively 1995a; Dybdahl & Lively 1998). Je důležité poznamenat, že jedinci nejsou schopni svou reprodukční strategii měnit (Lively 2010). Klonálně se rozmnožující linie obvykle vznikají z místních sexuálně se rozmnožujících jedinců a jsou jim geneticky i fenotypicky bližší než klonálním jedincům z jiných jezer (Dybdahl & Lively 1995a). Klonální diverzita je v těchto populacích značně vysoká (Fox et al. 1996; Dybdahl & Lively 1998). V laboratorních podmínkách dosáhnou plži pohlavní dospělosti přibližně kolem 4. měsíce (Koskella & Lively 2007). Samice jsou ovoviviparní a přestanou růst po své první snůšce (Jokela & Lively 1995b). *Potamopyrgus* je loven hlavně vodními ptáky a rybami (Levri & Lively 1996). Také slouží jako mezihostitel nejméně 11 druhům motolic (Winterbourn 1970). Nečastěji je však infikován dosud zřejmě nepopsaným druhem motolice rodu *Microphallus* (Dybdahl & Lively 1998).



Obr. 5: Předožábřý plž *Potamopyrgus antipodarum* (převzato z www.esg.montana.edu/aim/mollusca/potant.html).

3.2.1.2 *Microphallus sp.*

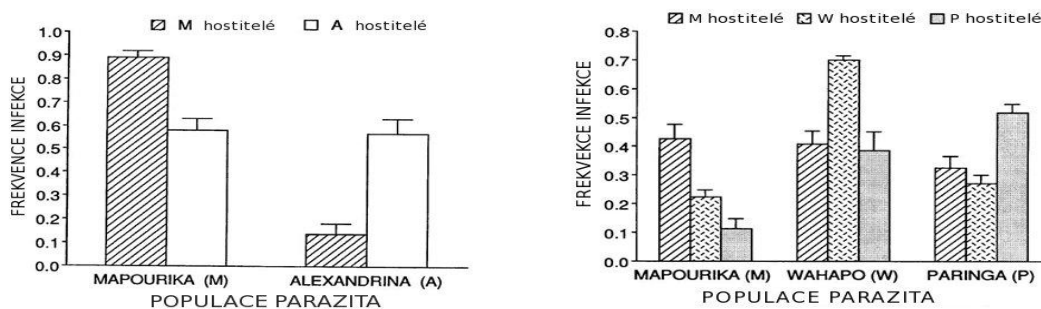
Microphallus je 0,2 mm velká dvourodá (s dvouhostitelským životním cyklem) hermafroditická motolice z čeledi Microphallidae (Lively 1989; Levri & Lively 1996; Lively & Jokela 2002). Jejím konečným hostitelem jsou vodní ptáci, ale může přežít a produkovat infekční vajíčka i v myších - toho je využíváno v laboratorních experimentech (Lively 1989; Dybdahl & Lively 1998; Jokela et al. 2009). Vajíčka motolic se spolu s výkaly ptáků dostávají do vodního prostředí, kde je ze sedimentu může pozřít vodní plž *P. antipodarum* (Lively 1989). Vajíčko se líhne ve střevech plže a malá larva miracidium migruje do gonád a trávicích žláz svého hostitele (King & Lively 2009; Lively 2010). Zde se množí asexuálně a postupně nahradí velkou část hostitelovy reprodukční tkáně, což způsobí úplnou sterilitu u samic i samců (Lively 1989; Lively 2010). První viditelná parazitická stádia, několik stovek až tisíců blastocerkárií, jsou zjistitelná do 4. měsíce po infekci, ty dále encystují jako metacerkárie, zjistitelná do 7 měsíců. Jakmile je plž uloven vodním ptákem, z metacerkárií se líhnou dospělé hermafroditické motolice. Ty dokončí svůj životní cyklus pohlavním rozmnožováním (Lively 1989; Lively & Jokela 1996; Dybdahl & Lively 1998). Zdá se, že motolice vodním ptákům a myším nijak závažně neškodí (Lively 2010).

3.2.2 Lokalizace experimentálních studií

Jak bylo výše zmíněno, *P. antipodarum* pochází z Nového Zélandu. Všechny zde zmíněné práce tedy pochází ze studií ledovcových jezer z této oblasti, konkrétně z Jižního ostrova. Středem ostrova se táhne pohoří Southern Alps. Jezera ležící na západní straně pohoří jsou např.: Poerua, Wahapo a Mapourika (vzdálené od sebe 7 km) a vzdálenější jezero Paringa. Na východní straně pohoří se nachází jezero Alexandrina (Lively 1989; Dybdahl & Lively 1995b) Toto uspořádání jezer je pro design koevolučních experimentů velmi výhodné (viz. níže). Při popisu interakcí mezi hostitelem a parazitem se dále zmíněné práce odkazují také na charakteristiku jednotlivých habitatů v rámci jezer. Podle hloubky byly jezera rozděleny na následující typy habitatů: příbřežní, kamenitý, střední habitat charakteristický výskytem makrofyt *Isoetes alpina*, písčiny, hluboký habitat charakteristický výskytem makrofyt *Eloдея canadensis* a nejhlubší bahnitý habitat. Všechny tyto habitaty lze nalézt na jednom transektu od břehu do hloubky (Jokela & Lively 1995a; King et al. 2009).

3.2.3 Adaptace parazitů na hostitelské populace v systému *Potamopyrgus-Microphallus*

Paraziti mohou významně ovlivňovat frekvenční dynamiku hostitelských genotypů a vytvářet na své hostitele NFZS vedoucí k oscilaci genové frekvence jak u hostitele, tak u parazita. Tudíž by se dalo očekávat, že *Microphallus* infikuje různé hostitelské genotypy nenáhodně (Dybdahl & Lively 1998). Jedna z prvních prací zabývající se nenáhodnou infekcí motolicí *Microphallus* byla založena na předpokladu, že pokud existuje genetický základ pro hostitelskou citlivost k infekci, a jestliže se hostitelské populace liší v této vlastnosti, bude zjištěna adaptace parazitů na lokální hostitelskou populaci (Lively 1989). Při porovnávání schopnosti parazitů z jezer Mapourika a Alexandrina infikovat hostitelské plže z obou jezer se ukázalo, že paraziti infikovali větší podíl hostitelských plžů ze svého jezera než z jezera druhého (obr. 6). Paraziti byli na genotypy plžů ze svého jezera adaptováni. Druhé jezero je odděleno pohořím, a tedy se mezi jezery očekává jen velmi vzácné šíření parazitů pomocí vodních ptáků (Lively 1989). Stejná lokální adaptace parazitů byla zjištěna při porovnávání tří jezer ze západní strany pohoří. Vzhledem k malé vzdálenosti mezi dvěma jezery Wahapo a Mapourika jsou paraziti díky migraci (skrže ptáky) schopni infikovat plže ze sousedního blízkého jezera. Paraziti z obou jezer infikovali daleko méně plže ze vzdáleného jezera Paringa než paraziti odebraní z tohoto jezera (obr. 6) (Lively 1989).



Obr. 6: Adaptace parazitických motolic rodu *Microphallus* na lokální hostitelské populace vodního plže *Potamopyrgus antipodarum* (upraveno podle Lively 1989).

První graf porovnává schopnost parazitů infikovat hostitelské plže jak ze svého jezera, tak z jezera, které se nachází na opačné straně pohoří – předpokládá se velmi vzácný genový tok. Druhý graf porovnává schopnost parazitů infikovat hostitelské plže jak ze svého jezera, tak z jezer nacházející se na stejné straně pohoří. Jezera Wahapo a Mapourika jsou blízko sebe – předpokládá se významný genový tok.

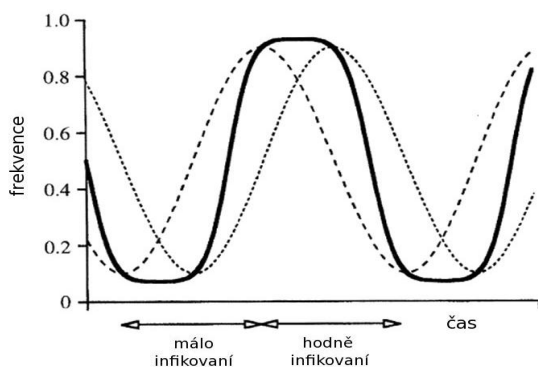
Adaptace parazitů na lokální hostitelské genotypy může být velmi rychlá. Ukázalo se, že již po 3 generacích společného růstu motolice s různými klony plžů jsou paraziti schopni adaptovat se na své hostitele. Paraziti lépe napadali plže ze „své“ nádrže, než plže z kontrolní nádrže bez parazitů (Koskella & Lively 2007). Paraziti odebraní z jezera napadali kontrolní

plže se stejnou mírou jako plže odebrané z jezera, ale daleko méně plže z nádrže s parazity. To naznačuje, že v nepřítomnosti parazity zprostředkované selekce se klonální složení populace plžů (od jejího založení v laboratoři) jen velmi málo změnilo, kdežto při vysoké virulenci a hostitelské specifitě paraziti vytvářeli na své lokální hostitelské genotypy silný selekční tlak (Koskella & Lively 2007).

3.2.4 Časově zpožděná oscilace genotypů

Jestliže se tedy parazitická motolice *Microphallus* přizpůsobuje svým hostitelům, bude očekávána vysoká míra infekce u nejčastějších hostitelských genotypů, jak předpokládá hypotéza Čk (Dybdahl & Lively 1995b). Výsledek z porovnávání 4 jezer ale ukázal, že pouze v jednom jezeře byl nejčastější hostitelský klon výrazně infikován, v dalších byly nejčastější klony infikovány nevýznamně. Absence výrazné infekce u nejčastějších klonů by mohla být považována jako důkaz proti zmíněnému předpokladu (Dybdahl & Lively 1995b).

Paraziti s výrazným vlivem na fitness svého hostitele, způsobují časově zpožděné oscilační cykly. Proto kvůli časovému zpoždění mohou být nejčastější klony v nějakém časovém úseku málo infikovány a v dalším časovém úseku naopak silně infikovány (obr. 7) (Dybdahl & Lively 1995b). Dybdahl a Lively (1998) zjistili, že hostitelské klony, které byly v předchozích generacích vzácné, a mimo nebezpečí infekce, se staly neúměrně napadány parazity až po té, co se staly v populaci častými. Časově zpožděné cykly tedy vysvětlují nenáhodnou infekci (Dybdahl & Lively 1995b).

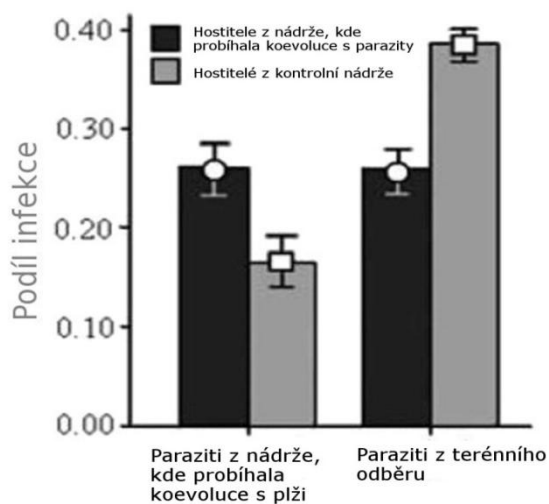


Obr. 7: Frekvence hostitelských genotypů (čárkovaná čára), parazitických genotypů schopných infekce (tečkovaná čára) a hostitelských genotypů mezi infikovanými jedinci (plná čára) v průběhu času (upraveno podle Dybdahl & Lively 1995b). Graf znázorňuje časově zpožděný cyklus parazita za cyklem hostitele. Hostitelský klon je určitou dobu mimo nebezpečí infekce. Poté, co se stane v populaci nejčastějším, je silně parazitován.

K dokázání časově zpožděných cyklů je potřeba studovat populační dynamiku v průběhu několika generací (Lythgoe and Read 1998). Dybdahl a Lively (1998) sledovali úroveň infekce, a zda selekce vyvolaná parazitem působí s časovým zpožděním, během pěti let u čtyř klonálních genotypů *P. antipodarum* z jezera Poerua. Množství těchto čtyř klonů

během studie významně kolísalo (Dybdahl & Lively 1998). Bylo to důsledkem frekvenčně závislé selekce? Na první pohled zřejmě ne: nebyl zde žádný vztah mezi frekvencí těchto klonů a změnou v úrovni infekce v konkrétním roce. Lythgoe a Read (1998) ve svém review navrhuje vrátit se zpět v čase a srovnat úroveň infekce v jednom roce a četnost hostitelských klonů v předchozím roce. Jak radila pohádková růže Alence, aby se potkala s Červenou královnou, měla jít od ní opačným směrem (Carroll 1872) „The advice of the Rose“ neboli „rada Růže“ se tedy stala inspirací pro testování existence časově zpožděné, parazity zprostředkované selekce (Koskella & Lively 2007). Jak bylo předpokládáno, hostitelské klony nebyly infikovány v poměru k jejich současné frekvenci. Vzácné klony měly nízkou úroveň infekce, ale jakmile se staly častými, staly se více napadány parazity a následně jejich frekvence poklesla.

Další dobré řešení jak studovat NFZS představuje práce Koskella a Livelyho (2007) V laboratorních podmínkách byla porovnávána závažnost infekce u hostitelských plžů. Část plžů z jezera byla v laboratoři vystavena parazitům, kteří byli opakovaně přidáváni k těm samým plžům, kteří parazitaci přežili a tudíž mezi nimi probíhala přímá koevoluce. K druhé části populace plžů byli přidáni paraziti, kteří se už jednu generaci vyvíjeli s první částí plžů – tedy měli před plži o jednu generaci „koevoluční náskok“. Tento postup je ekvivalentní návratu v čase, jak navrhuje Lythgoe a Read (1998), protože genotypové složení druhé hostitelské populace plžů v čase 2 je podobné jako v první hostitelské populaci v čase 1. Plži z druhé části populace vykazovali vyšší míru infekce, než plži, kteří se vyvíjeli přímo s parazity. Navíc se ukázalo, že plži z druhé části populace byli více náchylní na parazity s „jedno-generačním evolučním náskokem“, než plži z nádrže, kde se tyto paraziti po celou dobu vyvíjeli (obr. 8). To je v souladu s očekáváním časově zpožděné frekvenčně závislé selekce zprostředkované parazity (Koskella & Lively 2007).



Obr. 8: Míra infekce u hostitelských plžů způsobená parazity odebranými z jezera a parazity odebranými z nádrže, kde se vyvíjeli s hostitelskými plži (vodorovná osa) (upraveno podle Koskella & Lively 2007). Paraziti z jezera infikovali lépe kontrolní plže než plže, kteří se vyvíjeli po celou dobu v nádrži s parazity. Tito paraziti zase lépe infikovali své plže z nádrže lépe než plže kontrolní.

3.2.5 Koexistence asexuálně a sexuálně se rozmnožujících plžů

Jak předpokládá hypotéza Čk odvozená pro udržování sexuálního rozmnožování, parazitická motolice by mohla úspěšně zabránit reprodukčně výhodnějším klonálním plžům v nahrazení sexuálně se rozmnožujících jedinců (Bell 1982; Hamilton 1980). V jezeře Alexandrina bylo zjištěno určité prostorové rozmístění klonů a sexuálních jedinců (Fox et al. 1996). Časté klony se s větší pravděpodobností nacházely v těch samých hlubkových habitatech podél obvodu jezera (i když byly od sebe vzdáleny i několik stovek metrů), než v různě hlubokých habitatech v rámci jednoho transektu. Přestože klonální diverzita byla vysoká ve všech habitatech, relativní četnost jednotlivých klonů a sexuálně se množících jedinců se lišila mezi habitaty v rámci jednoho transektu (Fox et al. 1996). Distribuce a diverzita klonů by mohla být buď důsledkem přítomnosti různých habitatů, jak předpokládá hypotéza o zamrzlé variabilitě nik (tj. každý klonální genotyp je specializovaný na určitou niku a klonální diverzita je výsledek existence několika mikrohabitatů), nebo parazity zprostředkovanou selekcí (Fox et al. 1996). Jak již bylo popsáno v úvodních kapitolách, sexuálně se rozmnožující jedinci mají dvojnásobnou nevýhodu sexu (Lively 2010). Vzhledem k takovým nákladům musí být selekce pro udržování sexuální reprodukce mnohem silnější, než selekce pro udržování klonální diverzity (Jokela et al. 2009). Studie tohoto problému vyžaduje populaci, ve které asexuální a sexuální jedinci soutěží o stejné zdroje (Jokela et al. 2009). Výsledky ze studie jezera Alexandrina ukazují, že za méně než 10 let nastal ve smíšené populaci plžů dramatický obrat v klonální struktuře v důsledku silné selekce proti častým klonům. Navíc podíl sexuálních jedinců během studie lokálně kolísal, což naznačuje, že koevoluce je spojená se zánikem nejčastějších klonů, které by jinak sexuální populaci mohly nahradit (Jokela et al. 2009). Tato studie naznačuje, že paraziti mohou být důvodem přetrvávání sexuálního rozmnožování ve smíšené populaci plžů (Jokela et al. 2009). Proto je očekáváno, že partenogenetické samice převládnu tam, kde riziko infekce parazity je nízké a sexuální reprodukce bude zvýhodňována v oblastech, kde je toto riziko naopak vysoké (Bell 1982; Lively 1992; Lively & Jokela 2002). Dlouholeté studie několika desítek jezer a říček z Nového Zélandu tuto hypotézu podpořily a vyvrátily alternativní scénáře.

V obou typech vod byl zjištěný významný vztah mezi frekvencí samců a výskytem motolice. Tento vztah platil na různých od sebe vzdálených místech a zdá se, že parazity zprostředkovaná selekce zvýhodňující sexuální rozmnožování v říčkách a v jezerech není dočasná, ale přetrvává po řadu let. Pokud by tomu tak nebylo, bylo by těžké si představit, jak by mohli být paraziti odpovědní za udržování sexuality u smíšené populace. Podobně byl

zjištěn pevný vztah mezi frekvencí hostitelských samců mezi dvěma obdobími (Ridley 1999; Lively & Jokela 2002; King & Lively 2009). Frekvenci samců plže lze tedy použít ke stanovení frekvence sexuálně se rozmnožujících diploidních samic a také jako indikátor procentuálního podílu sexuálních jedinců ve smíšené populaci (King & Lively 2009). Alternativně by se dalo předpokládat, že vztah mezi nízkou parazitací a partenogenezí může být ovlivněn nějakým dalším faktorem, např. pokud by sexuální jedinci, kteří jsou diploidní, byli více náchylní k parazitaci, než asexuální jedinci, kteří jsou triploidní. Ale tato hypotéza se ze studia smíšené populace nepotvrdila (Lively 1989; Lively & Jokela 2002).

3.2.6 Vliv motolice na chování plžů a jejich výsledná prostorová distribuce

Paraziti často ovlivňují chování svých mezihostitelů, protože přírodní selekce zvýhodňuje jakoukoliv změnu v chování, která vede ke zvýšenému přenosu parazita do dalšího hostitele (Levri & Lively 1996). Změněné chování bylo pozorováno i u plžů *P. antipodarum* infikovaných motolicí *Microphallus* (Levri & Fisher 2000). Neinfikovaní plži se živí řasami na povrchu substrátu převážně v noci, kdy predáční tlak vizuálně orientujících se predátorů je minimální, během dne se stěhují pod kameny (Levri 1998). Infikovaní plži, se ale na kamenech nachází časně z rána, kdy vodní pláči hledají potravu. Zdá se tedy, že parazit ovlivňuje chování svých hostitelů tak, aby zvýšil pravděpodobnost, že bude plž uloven vodním ptákem, ve kterém motolice dokončí svůj životní cyklus a infekce se může dále šířit (terénní pozorování ukázalo, že vodní ptáci jsou aktivnější a loví spíše časně ráno, max. 15 m od břehu). V pozdějších ranních hodinách je pro parazita lepší, aby se plž schoval před rybími predátory, kteří neslouží motolici jako koneční hostitelé (Levri & Lively; 1996 Levri 1998; Levri & Fisher 2000). V laboratorních experimentech se ukázalo, že zdraví plži vykazují pozitivní geotaxi, tj. v určitou denní dobu se orientují po směru gravitace a slézají z kamenů (Levri & Fisher 2000). Absence geotaktické odpovědi u nakažených plžů může vysvětlit, proč se infikovaní plži vyskytují na kamenech i brzy ráno a neschovávají se před predátory (Levri & Fisher 2000).

3.2.7 Koevoluční „horká“ a „chladná“ místa

Rozmístění parazitů a hostitelů s určitým způsobem rozmnožování vytváří tzv. geografickou mozaiku koevoluce. To znamená, že v rámci daného vodního útvaru můžeme nalézt tzv. „horká“ a „chladná“ koevoluční místa. V „horkých“ místech je intenzivní vzájemná selekce a adaptace mezi parazitem a hostitelem, zatímco v „chladných“ místech je tato interakce nepatrná (King et al. 2009; Lively 2010). Sexuální jedinci plže *P. antipodarum* jsou zvýhodňováni v koevolučních „horkých“ místech, kde jsou paraziti častí, a asexuální jedinci jsou zvýhodňováni v „chladných“ místech, kde jsou paraziti vzácní nebo se vůbec nevyskytují (Lively 2010). V jezeře Alexandrina rostla frekvence triploidních klonálních jedinců s rostoucí hloubkou, naopak diploidní sexuální jedinci byli více častí v mělkých oblastech, kde je větší výskyt parazitů (Fox et al. 1996). Ale nabízí se také možnost, že by všichni hostitelé z mělkých míst byli celkově více náchylní k parazitaci a proto by v těchto oblastech byl větší výskyt sexuálních jedinců, to se však ze studie na jezeře Alexandrina nepotvrdilo (King et al. 2009).

Prostorově specifický výskyt parazitů v mělkých oblastech je výsledkem distribuce vodních ptáků, kteří slouží jako definitivní hostitelé pro motolici *Microphallus* (Lively & Jokela 1996; Jokela et al. 2009). Většina brodivých a potápivých ptáků má tendenci pobývat a lovit v oblastech kolem příbřežní vegetace, s max. hloubkou vody kolem 3 m, kde po ponoření dosáhnou zobákem na dno (King et al. 2009; Lively 2010). Uloví-li nakaženého plže, jejich výkaly budou později obsahovat infekční vajíčka motolice. Proto je větší výskyt parazita v mělkých habitatech dán častým výskytem kachen v těchto oblastech. Z pozorovaného chování finálních hostitelů se tedy očekává, že motolice *Microphallus* bude více „recyklována“ v mělkých vodách a že migrace parazitů směřuje z těchto oblastí do větších hloubek, a tedy evoluce mezi hostitelskými plži a motolicí je omezena na oblasti mělkých vod (Lively & Jokela 1996; King et al. 2009). Je zajímavé, že v kamenité zóně (kde je ještě malá hloubka 0,5-1,5 m) je výskyt infekce motolicí nízký (Jokela & Lively 1995a). Možné vysvětlení je, že na balvanech jsou infikovaní plži lehce ulovitelní vodními ptáky, kdežto u pobřeží jsou schováni mezi kořeny vrby a v hlubším habitatu jsou už hůře dosažitelní pro potápivé kachny (Jokela & Lively 1995a). Navíc infikovaní plži se v této zóně vyskytují na kamenech častěji hlavně brzo ráno, kdy jsou kachny více aktivní (viz. výše) (Levri & Lively 1996).

Motolice *Microphallus* z mělkých míst by tedy měla být lokálně adaptována na plže z těchto habitatů. Jelikož přítomnost parazitů ve větších hloubkách je spíše dána výkaly nakažených kachen, které sem připlavaly od pobřeží, neměli by být paraziti z hlubokých habitatů lokálně adaptováni na hostitelské plže z těchto hloubek (Lively & Jokela 1996). Tato hypotéza byla také experimentálně potvrzena (Lively & Jokela 1996). Paraziti z hlubokých habitatů si stále zachovávají schopnost infikovat plže jak z této hloubky, tak plže z mělčin (odkud byli pomocí kachen přeneseny). Podobně tomu bylo i s citlivostí hostitelů na parazity. Plži odebráni z mělčin byli nejvíce náchylní na infekci od parazitů z této lokality a plži ze středních a větších hloubek byli spíše náchylní na infekci od parazitů z mělčin (Lively & Jokela 1996). Tento výsledek je v souladu s očekávaným jednosměrným genovým tokem v populaci parazita z mělkých habitatů do hlubších oblastí jezera (Lively & Jokela 1996).

Také se předpokládá, že vysoké riziko infekce v mělkých habitatech by mělo zvýhodňovat dřívější reprodukci, obzvláště jestliže infekce způsobuje hostitelskou kastraci nebo smrt (Jokela & Lively 1995b). Bylo prokázáno, že juvenilní jedinci plže *P. antipodarum* jsou také citliví k infekci motolicí *Microphallus*, což podporuje myšlenku, že hostitelské populace s rizikem infekce by měly být selektovány k dřívější pohlavní dospělosti a většímu reprodukčnímu úsilí (Krist & Lively 1998). Plži z mělkých habitatů z jezera Alexandrina opravdu dospívali dříve než plži z hlubších oblastí (Lively & Jokela 1996). Infikovaní juvenilní jedinci měli pomalejší růst a menší konečnou velikost než neinfikovaní plži (Krist & Lively 1998). V oblastech s větším výskytem infekce byly také samice - které už nesly snůšku - celkově menší (dáno tím, že infikovaní plži dospívají dříve a věk plže souvisí s délkou ulity) (Jokela & Lively 1995b). Vysoká míra partenogeneze a pozdější pohlavní dospělost u samic jsou tedy spojovány s nízkým rizikem infekce ve větších hloubkách a v rámci jedné smíšené populace plže *P. antipodarum* parazity zprostředkovaná selekce vede k sexuální reprodukci a rychlejšímu pohlavnímu dospívání (Jokela & Lively 1995b).

3.3 Perloočky rodu *Daphnia* a jejich mikroparaziti

3.3.1 Charakteristika, ekologie a životní cykly

3.3.1.1 *Daphnia*

Perloočky rodu *Daphnia* jsou malé (0,5–6 mm), průhlední, planktonní lupenonozi korýši (Branchiopoda: Anomopoda) (Ebert 2005a; Petrusek 2010). Zástupci rodu *Daphnia* obývají různé typy vnitrozemských stojatých vod po celém světě, kromě extrémních habitatů jako jsou například horké prameny (Ebert 2008; Petrusek 2010). Perloočky se živí filtrací suspendovaných částic (Ebert 2005a; Lampert 2006). Samy jsou potravou pro ryby a některé bezobratlé (Ebert 2008). Většina druhů rodu *Daphnia* se rozmnožuje cyklickou partenogenezí, tj. za příznivých podmínek produkují asexuální samice dcery (apomiktická partenogeneze). Když nastanou nepříznivé podmínky (např. zkracování denní periody, shlukování jedinců), ty samé samice mohou produkovat i asexuální syny. Tito samci následně oplodní samičky. Sexuálně vzniklá diploidní vajíčka (obvykle 2) jsou uložena v ochranném pouzdře, tvarově připomínající sedélko, s obsahem velkého množství melaninu (Lampert 2006; Ebert 2008; Petrusek 2010). Vajíčka uložena v tomto pouzdře, tzv. efipiu, slouží jako dormantní stádia schopná přežít drsné podmínky na dně sedimentu i několik desítek let (Decaestecker et al. 2007). Někteří zástupci rodu *Daphnia* jsou schopni tvořit dormantní vajíčka i bez meiózy a tudíž nepotřebují samce (obligátní partenogeneze) (Ebert 2008). V laboratorních podmínkách mohou být perloočky udržovány jen v klonálním stádiu (Carius et al. 2001). První snůšku, která bývá menší, mají perloočky obvykle kolem 7. až 15. dne od narození (Carius et al. 2001; Ebert 2005a). Samice během svého života mohou mít až 20 snůšek (Ebert 2008). Perloočky se vyvíjí přímo, bez metamorfózy. Juvenilové se rodí s každým dospělým instarem, u rychle rostoucích druhů za optimálních podmínek zhruba každé 3 dny (Carius et al. 2001). Podobně jako u jiných korýšů dochází k růstu těla jedince pouze tehdy, když je svlékán starý karapax (Carius et al. 2001). Ke svlékání karapaxu u dospělé samice dochází po té, co uvolní dceřinné jedince, ještě než jsou další vajíčka umístěny do plodové komůrky (Ebert 2008). Perloočky rodu *Daphnia* slouží jako hostitelé pro řadu parazitů různých taxonomických skupin (Ebert 2008; Wolinska et al. 2009). Níže uvádím charakteristiku jen nejčastěji studovaných parazitů, které budu dále v textu zmiňovat.

3.3.1.2 *Pasteuria ramosa*

Pasteuria ramosa je grampozitivní bakterie (Ebert 2005a). Tento extracelulární parazit infikuje hemolymfu hostitele. *P. ramosa* způsobuje úplnou sterilitu svého hostitele krátce po infekci, ale smrt hostitele navodí později (Duncan & Little 2007). Perloočky nakažené touto bakterií rostou více než nenakažené perloočky – fenomén uváděný jako parazity vyvolaný gigantismus (obr. 9) (Ebert 2008). Tělo nakažených perlooček je tmavší (Ebert 2005a). Další přenos parazita mezi jedinci je horizontální, uskutečňuje se přes spory uvolněné



z rozkládajících se mrtvých těl perlooček (Carius et al. 2001). Perloočky se nakazí spory při filtraci nebo při kontaktu se sedimentem obsahujícím spory (Ebert 2005a).

Obr. 9: Neinfikovaná a infikovaná perloočka, u které bakterie *P. ramosa* způsobuje gigantismus a tmavší zbarvení (převzato z Ebert 2005a).

3.3.1.3 *Spirobacillus cienkowskii*

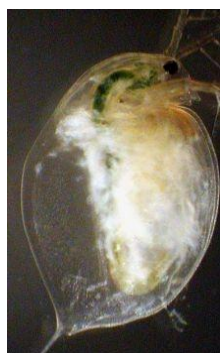
Spirobacillus cienkowskii je bakteriální extracelulární parazit (Ebert 2008). Tento parazit napadá hemolymfu hostitele a způsobuje růžovo-červené zbarvení perlooček (obr. 10) (Duffy & Hall 2008). Infekce vysoce snižuje plodnost a přežívání hostitelů (Hall et al. 2005). Infekce se přenáší horizontálně, spory se uvolní z rozkládajících se mrtvých těl perlooček (Ebert 2008)



Obr. 10: Neinfikovaná a infikovaná perloočka *D. magna*, u které bakterie napadá hemolymfu a způsobuje růžové zbarvení (převzato z Ebert 2005a).

3.3.1.4 *Octosporea bayeri*

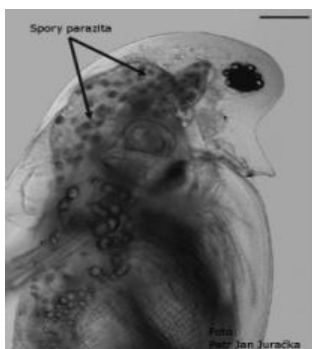
Octosporea bayeri patří mezi nejčastěji studované mikrosporidie napadající *D. magna* (Ebert 2005a). Tento intracelulární parazit napadá tuková tělíska a vaječníky perlooček. Infekce způsobí mléčně zbarvení těla (obr. 11). Parazit snižuje plodnost a přežívání hostitele (Ebert 2008). Infekce se přenáší mezi jedinci vertikálně z matek na potomky při partenogenezi nebo horizontálně uvolněním spor z mrtvých těl perlooček.



Obr. 11: Infikovaná perloočka *D. magna*, u které mikrosporidie *O. bayeri* způsobuje mléčné zbarvení těla (převzato z Ebert 2005a).

3.3.1.5 *Caullerya mesnili*

Caullerya mesnili je parazitický prvok řazený do třídy Ichthyosporaea (Lohr et al. 2010). Je to intracelulární parazit napadající střevní epitel hostitele, kde tvoří velké množství spor

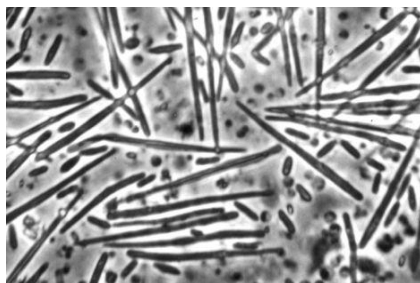


(obr. 12) (Ebert 2008; Wolinska & Spaak 2009). Infikované perloočky mají silně redukovanou plodnost a životnost. Na rozdíl od výše zmiňovaných parazitů neovlivňuje infekce *C. mesnili* průhlednost perlooček (Ebert 2005a). Infekce se mezi jedinci přenáší horizontálně, spory odchází ze střeva hostitele se zbytky potravy (Ebert 2008).

Obr. 12: Perloočka *D. galeata* infikována *C. mesnili* (foto Petr Jan Juračka, převzato z Lohr et al. 2010). U nakažené perloočky lze pozorovat velké množství parazitických spor ve střevním epitelu.

3.3.1.6 *Metschnikowia bicuspidata*

Metschnikowia bicuspidata patří mezi kvasinky (Ascomycota, Saccharomycotina). Tato kvasinka je extracelulární parazit, jehož spory pronikají střevní stěnou hostitele a klíčí v hemolymfě. (Ebert 2005a; Ebert 2008). *M. bicuspidata* vytváří masivní množství parazitických spor charakteristického jehličkovitého tvaru (obr. 13), které vyplňují celou tělní dutinu hostitele (Ebert 2008). Infikované perloočky mají sníženou plodnost a životnost (Duffy & Hall 2008) a jejich těla jsou bělavé barvy (Ebert 2005a). Infekce se přenáší horizontálně, spory se uvolní z rozkládajících se mrtvých těl perlooček (Ebert 2008). Epidemie se často vyskytuje na podzim (Duffy & Hall 2008).

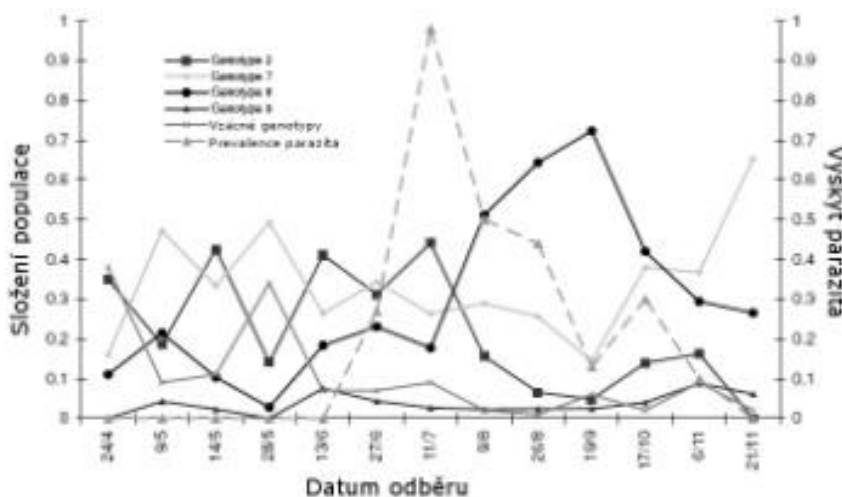


Obr. 13: Infikovaná perloočka *D. magna* a jehličkovitě vypadající askospory *M. bicuspidata*, které vyplňují celou tělní dutinu perloočky a způsobují bílé zbarvení těla (převzato z Ebert 2005a).

3.3.2 Koevoluce hostitel-parazit v systému *Daphnia*-parazit

K přítomnosti frekvenčně závislé selekce musí existovat genotypově specifická interakce mezi hostitelem a parazitem s neustálou adaptací parazita na nejčastější hostitelské genotypy a s vývojem hostitelské rezistence na nejčastější parazitické genotypy (Carius et al. 2001; Little & Ebert 2001). Určit genetickou variabilitu v rezistenci v rámci hostitelské populace je ale problematické, když není známo, který gen je za rezistenci odpovědný. Tento problém může být obejit použitím klonálních hostitelů. Partenogenetické perloočky jsou tedy obzvláště vhodné pro odhalení asociace mezi hostitelskými genotypy a parazitismem, protože na rozdíl od sexuálně se množících jedinců je jejich genotyp během asexuální reprodukce stabilní a nedochází k rekombinaci (Little & Ebert 1999; Wolinska & Spaak 2009).

Carius et al. (2001) testovali přítomnost genové variability v hostitelské rezistenci a infekčnosti parazita a vzájemnou interakci mezi jednotlivými kmeny bakterie *Pasteuria ramosa* a hostitelskými klony perlooček *Daphnia magna*. Experimentální studie ukázala, že žádný hostitelský klon, nebyl rezistentní ke všem parazitickým kmenům a žádný parazitický kmen nebyl infekční ke všem hostitelským klonům (Carius et al. 2001). Interakce mezi mírou infekce a hostitelskými genotypy může vést k parazity zprostředkované selekci a ke změně ve frekvenci genotypů v rámci populace (Little & Ebert 1999), jak dokazuje řada laboratorních a terénních studií (Duncan & Little 2007). Bakterie *P. ramosa* se v jezeře prvně objevila ke konci června a brzy dosáhla výskytu u perlooček až 100 %, poté výskyt parazita poklesl a v listopadu infekce zmizela úplně (Duncan & Little 2007). Klonální diverzita perlooček poklesla, jakmile vzrostl výskyt infekce v populaci. Laboratorní analýza odhalila změnu ve frekvenci jednotlivých genotypů před, během a po epidemii (obr. 14) (Duncan & Little 2007). Tyto výsledky naznačují, že frekvenčně závislá selekce operuje v tomto systému a koevoluce má oscilační dynamiku, jak je předpokládáno podle hypotézy Čk (Carius et al. 2001).



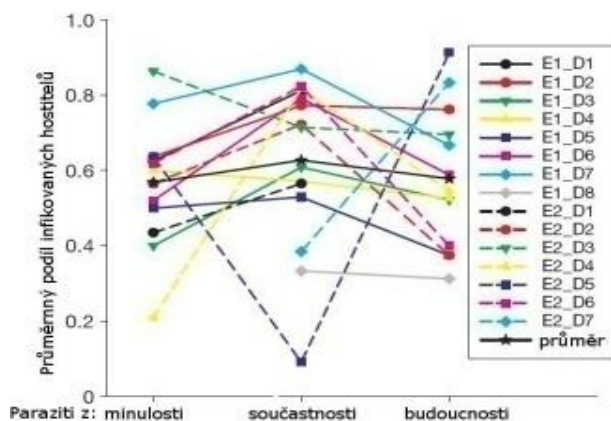
Obr. 14: Změna ve frekvenci jednotlivých genotypů v populaci perlooček *Daphnia magna* při epidemii bakterií *Pasteuria ramosa* (upraveno podle Duncan & Little 2007).

Paraziti jsou schopni s časovým zpožděním sledovat nejčastější hostitelské genotypy, ty mohou být buď pod silnou infekcí, nebo mimo nebezpečí infekce v závislosti na tom, v jaké fázi oscilačního cyklu se nachází. Tato dynamika brání jakémukoliv klonu, aby převládl v celé populaci, protože tento klon by měl být preferován parazity a posléze negativně selektován, jak dokazují laboratorní výsledky měření frekvence nejčastějších klonálních skupin v populaci druhového komplexu *Daphnia galeata x hyalina x cucullata* infikovaných parazity *C. mesnili*, oomycety a bakteriemi (Wolinska & Spaak 2009).

Nejčastěji studovaní paraziti perlooček nepotřebují dalšího mezihostitele ve svém životním cyklu, takže obrat v interakci hostitel-parazit je v tomto systému obzvláště rychlý (Wolinska & Spaak 2009). To dokazuje i studie několika druhů perlooček a jejich parazitů, kdy v rámci pouhých 7 dní frekvence nejčastějších hostitelských klonů, které byly pod silnou parazitací, klesla a frekvence dříve vzácných a málo infikovaných klonů se zvýšila (Little a Ebert 1999).

3.3.3 Časová dynamika ve vzájemné adaptaci parazitů a perlooček

Jednotlivé vrstvy jezerního sedimentu poskytují jedinečnou možnost k rekonstrukci evoluční dynamiky v přírodních populacích v průběhu času. Jak perloočky, tak i někteří jejich paraziti tvoří dormantní stádia, která jsou zakonzervována v jezerním sedimentu i několik desítek let (Decaestecker et al. 2007). Tento fakt byl použit k dokázání rychlé adaptace parazitů na své hostitele v průběhu několika málo roků (Decaestecker et al. 2007). Z různých vrstev sedimentu se nechaly vylíhnout perloočky *D. magna*. V laboratorním experimentu byly klony perlooček z různých hloubkových vrstev vystaveny parazitům *P. ramosa* získaných z perlooček z předchozí vrstvy, z té samé vrstvy a následující vrstvy sedimentu (Decaestecker et al. 2007). Paraziti nejlépe infikovali perloočky z té samé vrstvy, ze které byli získáni i paraziti (obr. 15).



Obr. 15: Experimentální výsledek časové dynamiky v koevoluci hostitel-parazit (upraveno podle Decaestecker et al. 2007). Průměrný podíl infikovaných hostitelských perlooček po té, co čelily parazitům získaných z perlooček ze starší vrstvy sedimentu, z té samé vrstvy sedimentu a následující vrstvy sedimentu. Každá barevná křivka znamená jeden testovaný hostitelský klon s parazitickými klony *P. ramosa* ze tří různě starých vrstev sedimentu.

Další příklad časové dynamiky v adaptaci parazitů představuje studie populace perloočky *D. magna* a bakterie *P. ramosa* (Little & Ebert 2001). Ze tří tůňek byly odebírány vzorky ve dvou letech. V laboratoři byly hostitelské perloočky vystaveny pouze parazitům z jejich vlastní tůňky (Little & Ebert 2001). Ukázalo se, že paraziti infikovali daleko větší podíl perlooček odebraných ve stejném roce než perlooček odebraných o rok později (Little & Ebert 2001). Perloočky infikované parazity ze stejného roku odběru měly daleko nižší plodnost než perloočky z následujícího odběru infikované těmito parazity (Little & Ebert 2001). Tyto změny mohou být interpretovány jako postupný vývoj hostitelské rezistence v průběhu času a adaptace parazitů na hostitelskou populaci z toho samého časového období (Little & Ebert 2001).

3.3.4 Heterogenní prostorová distribuce parazitů perlooček rodu *Daphnia*

Sladkovodní zooplankton může vlivem abiotických a biotických gradientů vykazovat heterogenní distribuci v rámci jednoho vodního útvaru. To by potencionálně mohlo vést k lokální interakci s parazity a silně ovlivnit výskyt a přetrvávání parazitů. Dobrým příkladem hostitelské populace čelící heterogennímu prostředí jsou perloočky rodu *Daphnia* obývající údolní přehradní nádrže ve Střední Evropě (Wolinska et al., rukopis). V těchto typech nádrží lze snadno rozdělit třírozměrný prostor na vertikální a horizontální složku (Straškraba 1998). Přítok řeky do přehrady vytváří horizontální gradient, ten je hlavním zdrojem živin pro primární producenty a následně ovlivňuje změny v hustotě fytoplanktonu (Petrušek et al. 2008a). To dále ovlivňuje ryby, které se častěji vyskytují v oblasti přítoku (Prchalová et al. 2008, 2009). Vertikální gradienty ve stratifikovaném vodním sloupci zahrnují: změnu teploty, intenzitu světla, obsah živin, a obsah plynů. Tyto faktory ovlivňují distribuci primárních producentů a následně další členy trofické kaskády (Straškraba 1998; Lampert & Sommer 2007; Prchalová et al. 2008). Tedy údolní přehradní nádrže poskytují dobrou příležitost studovat vliv environmentálních gradientů na výskyt parazitů a dynamiku hostitelské populace na malé geografické oblasti (Wolinska et al., rukopis).

Horizontální variabilita v rozšíření zooplanktonu se díky výše zmíněným podélným gradientům objevuje také v jezerech (Hall et al. 2005). Studie horizontální prostorové heterogenity perlooček *D. dentifera* a *D. retrocurva* nakažených 3 druhy parazitů ukázala, že nenakažení juvenilní jedinci perlooček byli hojnější v mělkých oblastech u břehu, zatímco

výskyt infekce byl nejčastější u dospělých perlooček ve střední části jezera ve větších hloubkách, kde byla abundance perlooček nízká (Hall et al. 2005). Tento vztah může být vysvětlen prostorově heterogenním predaním tlakem. Planktonožravé ryby (v tomto případě slunečnice obecná) se často shromažďují blízko břehu. Tato slunečnice spíše uloví parazitované perloočky (Hall et al. 2005), protože nakažení jedinci jsou vlivem parazitace různě zbarvení a pro ryby lépe viditelní (Ebert 2005a). V příbřežních habitatech tudíž mohou být infikované dospělé perloočky přednostně vyžírány rybami. V hlubších částech jezera je výskyt ryb menší, a tudíž zde lze najít i infikované dospělé perloočky (Hall et al. 2005; Prchalova et al. 2008). Vzhledem k relativně malé velikosti jezer, kde studie probíhaly, a tím i menší heterogenitě vodního prostředí, nebyla distribuce perlooček a jejich parazitů tak patrná, jako u studia 11 českých údolních přehradních nádrží (Wolinska et al., rukopis).

V těchto nádržích se vyskytuje druhový komplex perlooček *Daphnia longispina* a řada jejich parazitů. Výskyt *C. mesnili* byl vyšší u přítoku, parazit *M. bicuspidata* se v horním toku nevyskytoval vůbec. Parazitické oomycety byly častější v dolní části přehrady a výskyt mikrosporidie byl na všech místech obdobný (Wolinska et al., rukopis).

Důležité faktory, které mohou ovlivnit tuto distribuci parazitů, jsou potravní zdroje a predace perlooček rybami (Hall et al. 2009). Výskyt *C. mesnili* byl vyšší u přítoku, kde jsou pro perloočky nejlepší potravní podmínky. Naopak výskyt parazitů *Metschnikowia* a oomycet se zvyšoval při nižším obsahu řas a tedy horších potravních podmínkách pro perloočky (Wolinska et al., rukopis). Gradient predaním tlaku v rámci přehrady se snižuje od přítoku k hrázi. To je kvůli lepší potravní nabídce a vhodnějším místům ke tření v oblasti přítoku než dále směrem k hrázi (Prchalová et al. 2008, 2009). Infekce kvasinkou *M. bicuspidata*, mikrosporidii a oomycety způsobí zbarvení těla perlooček a tím jsou lépe viditelné pro ryby. Takže výskyt infekce těmito parazity poklesne s rostoucím predaním tlakem (Duffy & Hall 2008). Zatímco infekce *C. mesnili* nijak neovlivňuje průhlednost perlooček a tudíž se tato infekce vyskytuje převážně v oblasti přítoku, kde je sice větší výskyt ryb, ale infekce se může šířit mezi perloočkami (Wolinska et al., rukopis).

Pro vertikální distribuci perlooček a parazitů byla navržena hypotéza, která předpokládá, že ve větších hloubkách vodního sloupce je u perlooček rodu *Daphnia*, které vykazující diurnální vertikální migraci, vyšší výskyt parazitismu. To je dáno tím, že sediment slouží jako „banka“ parazitických spor. Perloočky, které se migrací vyhýbají predátorům, se dostanou blízko sedimentu a mají větší pravděpodobnost, že se s těmito infekčními spory setkají (Decaestecker et al. 2002). V českých přehradních nádržích byla zaznamenána vertikální distribuce parazitických oomycet (Wolinska et al., rukopis). Oomycety byly častější

nacházeny u perlooček z hlubších vrstev vodního sloupce. Nicméně v českých přehradních nádržích nebyla pozorována diurnální vertikální migrace zooplanktonu (Petrušek, osobní sdělení). Vyšší výskyt infekce v hlubších vrstvách vodního sloupce může být způsoben vyžíráním nakažených perlooček rybami v horních vrstvách (Duffy & Hall 2008). Alternativně by se dalo také předpokládat, že nakažené perloočky mají sníženou pohybovou aktivitu, což může vést k pasivnímu klesání do větších hloubek (Wolinska et al., rukopis). Pokud však mohou ryby sloužit jako alternativní hostitele pro oomycety, tak únik perlooček do větších hloubek může snížit přenos infekce (Wolinska et al., rukopis). Jestliže vizuálně lovící ryby neslouží parazitické houbě jako koneční hostitelé, potom migrace nakažených perlooček do hlubších vrstev, kde je menší výskyt ryb a menší predáční tlak (Prchalová et al. 2008, 2009), by mohla zvýšit fitness parazita (Wolinska et al., rukopis).

3.3.5 Vliv parazitů na koexistenci perlooček rodu *Daphnia* a jejich mezidruhových hybridů

Nejčastější druhy perlooček komplexu *Daphnia longispina* obývající řadu evropských nádrží jsou *D. galeata*, *cucullata*, *longispina (hyalina)* (Petrušek et al. 2008b). Tyto druhy mohou vytvářet mezidruhové hybridy (Seda et al. 2007). Mezidruhovní hybridy mohou mít větší fitness než jejich rodičovské druhy díky vhodné kombinaci zděděných znaků, např. hybridy *D. galeata* x *D. cucullata* mají větší míru populačního růstu a malou velikost těla, která jim dává selektivní výhodu v přítomnosti planktonožravých ryb (Spaak & Hoekstra 1997). Jelikož jsou rodičovské druhy často přítomny v populaci, kde převládají hybridy, musí existovat nějaký faktor, který umožní koexistenci obou druhů (Wolinska et al. 2004). Jeden potenciální faktor, který má silný vliv na populace je parazitismus. Paraziti snižují fitness svých hostitelů, rozdíl v úrovni infekce mezi rodičovskými druhy a jejich hybridy mohou ovlivnit relativní úspěch hybridů v populaci a mohou také převrátit výsledek mezidruhové kompetice (Wolinska et al. 2006). Paraziti tedy mohou mít podstatný vliv na hybridizující populaci (Wolinska et al. 2008). Sympatrický komplex druhů *D. galeata* a *D. longispina* byl zkoumán pro porovnání výskytu infekce *C. mesnili* u rodičovských druhů a mezidruhových hybridů (Wolinska et al. 2004; 2006). V roce 2001 byli hybridy *D. galeata* x *D. longispina* často infikováni, zatímco rodičovský druh *D. galeata* nebyl parazitován (Wolinska et al. 2004). Následně se frekvence jednotlivých taxonů v jezeře změnila, po téměř absolutní dominanci hybridů, k dominanci druhu *D. galeata*. I přes silný nárůst v početnosti byl druh *D.*

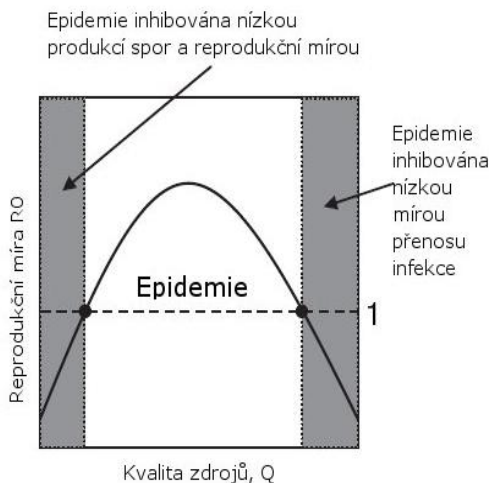
galeata v roce 2001 stále slabě infikován (Wolinska et al. 2006). Nicméně dominance *D. galeata* trvala i v letech 2003 a 2004 a v tomto období už byl tento druh silně infikován (Wolinska et al. 2006). Toto pozorování je v souladu s předpokladem, že paraziti infikují nejčastější hostitelský genotyp s časovým zpožděním a jsou tedy schopni změnit výsledek mezidruhové kompetice (Wolinska et al. 2006). Parazit *C. mesnili* tedy představuje silnou selekční sílu v přírodních hybridizujících populacích perlooček (Wolinska et al. 2006).

3.3.6 Vliv kvality potravy na systém *Daphnia*-parazit

Hostitel a parazit jsou často citliví na změny prostředí, ve kterém interagují (Schoebel et al. 2010). Navzdory tomuto faktu kolísání environmentálních faktorů nebývá často zahrnuto do koevolučních studií. Tyto faktory (jako např. teplota, živiny) mohou podstatně ovlivnit sílu a specifitu selekce, zpomalit koevoluční dynamiku nebo jí úplně zastavit (Wolinska & King 2009; Ebert 2008). Jak ukázaly laboratorní experimenty, podmínky, při kterých jsou samičky *D. magna* kultivovány, mohou silně ovlivnit citlivost jejich potomků k infekci bakterií *P. ramosa*. Tento jev bývá označován jako maternální efekt (Mitchell & Read 2005). Potomci matek, které trpěly nedostatkem potravy, byli méně náchylní k parazitaci než potomci dobře živěných matek (Mitchell & Read 2005). Nejméně náchylní potomci byli ti, jejichž matky měly dostatek potravy během vlastního vývoje a v období reprodukce byly vystaveny stresujícím podmínkám (Mitchell & Read 2005). Snížená citlivost potomků k parazitaci, kteří se narodili matkám vystavených stresujícím podmínkám, může být důsledkem optimalizované alokace zdrojů při reprodukci. Perloočky mají krátkou generační dobu a je pravděpodobné, že potomci budou sdílet stejné podmínky jak jejich matky. Proto je v zájmu matky, aby investovala ve stresujících podmínkách více zdrojů do menší snůšky s následně odolnějšími potomky, a zvýšila tím pravděpodobnost přežití potomků (Mitchell & Read 2005).

Kvalita zdrojů může také silně ovlivnit dynamiku epidemie nebo ji zcela inhibovat (Hall et al. 2009). Experiment s využitím řas jako zdrojové potravy pro perloočky ukázal, že kvalita zdrojů má na vznik epidemie protichůdný efekt (Hall et al. 2009). Vysoká kvalita potravy podpoří u perlooček větší produkci potomstva. Vyšší reprodukční míra zvýhodňuje parazita, protože poskytuje parazitovi nové náchylné hostitele (Hall et al. 2009). Infikované perloočky krmící se kvalitnější potravou rostou do větších velikostí a poskytují parazitovi více energie a živin a produkují také více parazitických spor (Hall et al. 2009). Na druhou stranu, neinfikované perloočky živící se kvalitní potravou mohou být odolnější k infekci, tudíž mají

více potomků (Hall et al. 2009). Vyšší kvalita potravy tedy zajišťuje vyšší produkci spor a citlivých hostitelů pro další infekci, ale snižuje pravděpodobnost přenosu (obr 16). Když se kvalita zdrojů nízká, míra přenosu infekce je vysoká, ale produkce spor parazita a potomků perlooček zůstává nízká. Negativní vliv nízké kvality potravy na produkci spor a potomků perlooček může převážit pozitivní vliv vyšší míry přenosu infekce a inhibovat začátek epidemie (Hall et al. 2009). Tyto výsledky také potvrzují výskyt infekce *M. bicuspidata* v přírodních podmínkách. Epidemie u *D. dentifera* způsobená houbovým parazitem *M. bicuspidata* v severoamerických jezerech začíná ke konci léta, kdy je kvalita potravy nízká v důsledku vyčerpání živin (Hall et al. 2009). Během podzimu vyvolává ochlazení vody turbulenci, která nakonec vodu promíchá a podpoří tím růst výživnějších a lépe stravitelných řas a výskyt epidemie klesá (Hall et al. 2009)



Obr. 16: Vztah mezi čistou reprodukční mírou R_0 a kvalitou zdrojů v systému perloočka-parazit-řasa (upraveno podle Hall et al. 2009). Epidemie se objeví, když R_0 přesáhne 1 (bílá oblast) a je inhibována, když $R_0 < 1$ (šedá oblast). Nízká kvalita zdrojů brání epidemii, protože infikované perloočky produkují málo parazitických spor a neinfikované perloočky produkují málo potomků, kteří by mohli být dále infikováni. Tyto dva faktory převáží zvýšenou míru přenosu infekce. Při vysoké kvalitě potravy je také epidemie inhibována, protože je redukován přenos parazitů. Jestliže tento faktor převáží pozitivní vztah mezi vysokou kvalitou zdrojů a zvýšenou produkcí spor a reprodukční mírou, epidemie bude omezena.

Slábnutí epidemie se může také objevit jako výsledek evolučních procesů (Duffy & Sivars-Becker 2007). Rychlý vývoj odolnosti hostitelské populace může mít za důsledek vymizení citlivých hostitelských genotypů (Duffy & Sivars-Becker 2007). Perloočky *D. dentifera* z jezer, kde se nedávno vyskytovala infekce *M. bicuspidata*, byly daleko odolnější k infekci než z perloočky z jezer, kde se infekce nevyskytovala. Také diverzita hostitelské populace je důležitým faktorem ovlivňujícím schopnost čelit parazitické epidemii (Duffy & Sivars-Becker 2007). Zvýšená genetická diverzita perlooček zvýší rychlost vývoje rezistence a tím snižuje délku epidemie a snižuje dopad parazitace na hustotu hostitelské populace (Duffy & Sivars-Becker 2007).

3.3.7 Vliv teploty na systém *Daphnia*-parazit

Teplota je jedním z hlavních abiotických faktorů, které mohou ovlivnit fyziologii, biochemii a chování hostitelů a parazitů (Schoebel et al. 2010). Jak ukázaly laboratorní studie, teplota významně ovlivnila výskyt infekce *C. mesnili*. Vyšší podíl perlooček byl infikován tímto parazitem při teplotě 12 °C než při teplotě 20 °C. Byla také zjištěna rozdílná reakce konkrétních hostitelských genotypů k dané teplotě (Schoebel et al. 2010). Těmto výsledkům odpovídá i výskyt *C. mesnili* i *M. bicuspidata* v přírodních populacích u hybridizujícího komplexu *Daphnia longispina*, kdy vyšší výskyt infekce je za nižší teploty (Schoebel et al. 2010; Wolinska et al., rukopis). Vyšší výskyt těchto parazitů za nižší teploty může odrážet teplotní optimum parazita nebo sníženou obrannou reakci perlooček (Schoebel et al. 2010). Pokles teploty vyvolává podzimní míchání vody, které rozmíchává i infekční spory parazita ze sedimentu, to může následně vést k většímu výskytu infekce (Hall et al. 2009). U infekce parazitem *P. ramosa* je vliv teploty je opačný, infekce dosahuje vrcholu v létě (Duncan & Little 2007). V jednom roce byla dokonce zaznamenána až dvojnásobně větší infekce parazitem *P. ramosa*, to bylo připisováno velkým vedrům, které snížily hloubku jezera, což mohlo zvýšit pravděpodobnost setkání perlooček se sporami parazitů (Duncan & Little 2007).

3.3.8 Predace a parazitizmus u perlooček rodu *Daphnia*

Ryby jako predátoři škodí parazitům nepřímo redukcí množství citlivých hostitelů a přímo konzumací infikovaného zooplanktonu (Duffy & Hall 2008). Snaha perlooček vyhnout se predátorům nebo parazitům může velmi ovlivnit jejich výběr habitatů a tím mohou vyvážit riziko obou faktorů (Decaestecker et al. 2002). V mělkých nádržích může být výběr habitatů s porostem makrofyt pro perloočky výhodnější než únik před predátory do větších hloubek k sedimentu obsahujícímu parazitické spory (Decaestecker et al. 2002). Mohlo by se zdát, že to platí jen pro mělké nádrže nebo zooplankton vykazující výraznou diurnální vertikální migraci (DVM), při níž se perloočky přes den dostanou blíže k sedimentu, kde jsou vystaveny většímu riziku parazitace. Nicméně tento model platí i pro hluboká jezera, kde zooplankton sestupuje při DVM jen k metalimniu (Decaestecker et al. 2002). Nepohyblivé spory parazitů určité hustoty se díky hustotnímu gradientu vody vyskytují v oblasti termokliny a tedy i zde jsou perloočky vystaveny vysokému riziku infekce (Decaestecker et al. 2002). Migrující zooplankton tedy musí řešit kompromis mezi snížením rizika predace a zvýšením rizika infekce parazitem (Decaestecker et al. 2002).

4 ZÁVĚR

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní znalosti o hlavních modelových systémech používaných pro výzkum koevoluce hostitel-parazit ve vodním prostředí. Těmito nejčastěji studovanými systémy (díky jejich krátké generační době, možnosti asexuálního a sexuálního množení, velké produkci potomků a snadnému kultivování v laboratorních podmínkách) jsou: rozsivka *Asterionella* + chytridie *Zygorhizidium*, vodní plž *Potamopyrgus* + motolice *Microphallus* a perloočky rodu *Daphnia* + jejich mikroparaziti. Má snaha byla u různých příkladů hostitele a parazita vyvážit jednotlivé kapitoly stejným množstvím informací, ale záhy jsem zjistila, že každý systém je něčím unikátní a že si určitá část zaslouží více pozornosti než u ostatních systémů. Jedno však mají tyto systémy společné a to dynamiku, s jakou probíhá jejich koevoluce. Paraziti se neustále vyvíjejí, aby infikovali nejčastější hostitelský genotyp, a hostitelé se neustále vyvíjejí, aby získali rezistenci k nejčastějšímu parazitickému genotypu. Tyto neustálé „závody ve zbrojení“ vedou k časově zpožděné oscilaci genotypů jak u parazita, tak i u hostitele, jak předpokládá hypotéza Červené královny. Tato časově zpožděná, negativně frekvenčně závislá selekce je v přírodě příčinou řady fenoménů, jako jsou:

- udržování genetického polymorfismu
- oscilace genotypů jak u parazita, tak u hostitele
- koexistence asexuálního a sexuálního rozmnožování
- zvýhodnění sexuálního rozmnožování v oblastech s větším rizikem parazitace
- adaptace parazitů na lokální hostitelské populace

Při popisu jednotlivých terénních a laboratorních výsledků jsem se snažila také uvést možné alternativní hypotézy. Nicméně některé stejné výsledky byly různými autory interpretovány odlišně. Někdy zůstalo i pro mne otázkou, které z logických vysvětlení je tou pravou příčinou daného jevu. Tyto někdy nejednotné názory jsou podle mého názoru dány právě se rozvíjejícím intenzivním zájmem biologů, parazitologů a ekologů o studium koevoluce hostitele a parazita ve vodním prostředí. Věřím, že postupem času se díky získanému většímu množství informací na toto téma jednotlivé názory sjednotí a pomůžou vyřešit další otázky týkajících se vztahů ve vodních ekosystémech. Doufám, že i mé terénní a laboratorní výsledky z diplomové práce, která se bude konkrétně zabývat morfologickou analýzou, diverzitou a výskytem parazitů perlooček rodu *Daphnia* na podélných gradientech v českých přehradních nádržích, přispějí v budoucnu k lepšímu pochopení koevoluce ve vodním prostředí.

5 SEZNAM LITERATURY

- Anderson R.M., May R.M. (1982): Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology* **85**: 411-426.
- Bell G. (1982): *The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality*. University of California Press, Berkeley.
- Bernstein H., Byers G.S., Michod R.E. (1981): The evolution of sexual reproduction: the importance of DNA repair, complementation, and variation. *American Naturalist* **117**: 537-549.
- Bernstein H., Byerly H., Hopf F., Michod R.E. (1985): Genetic damage, mutation and the evolution of sex. *Science* **229**: 1277-1281.
- Bronmark C., Hansson L.A. (1998): *The biology of lakes and pond*. Oxford University Press, New York.
- Bruning K. (1991): Effects of phosphorus limitation on the epidemiology of a chytrid phytoplankton parasite. *Freshwater Biology* **25**: 409-417.
- Canter H.M., Jaworski G.H.M. (1979): The occurrence of a hypersensitive reaction in the planktonic diatom *Asterionella formosa* Hassall parasitized by the chytrid *Rhizophyidium planktonicum* Canter emend., in culture. *New Phytologist* **82**: 187-206.
- Carius H.J., Little T.J., Ebert D. (2001): Genetic variation in a host-parasite association: potential for coevolution and frequency-dependent selection. *Evolution* **55**: 1136-1145.
- Carroll L. (1872): *Through the looking glass and what Alice found there*. Macmillan, London.
- Čejkal T., Dvořák L., Košek V. (2008): Present distribution of *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) (Mollusca: Gastropoda) in the Slovak Republic. *Malacologica Bohemoslovaca* **7**: 21-25.
- Dawkins R. (1990): Parasite, desiderata lists and the paradox of the organism. *Parasitology* **100**: S63-S73.
- De Bruin A., Ibelings B.W., Rijkeboer M., Brehm M., van Donk E. (2004): Genetic variation in *Asterionella formosa* (Bacillariophyceae): is it linked to frequent epidemics of host-specific parasitic fungi? *Journal of Phycology* **40**: 823-830.
- De Bruin A., Ibelings B.W., Kagami M., Mooil W.M., Van Donk E. (2008): Adaptation of the fungal parasite *Zygorhizidium planktonicum* during 200 generations of growth on homogeneous and heterogeneous populations of its host, the diatom *Asterionella formosa*. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* **55**: 69-74.
- Decaestecker E., De Meester L., Ebert D. (2002): In deep trouble: habitat selection constrained by multiple enemies in zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 5481-5485.
- Decaestecker E., Gaba S., Raeymaekers J.A.M., Stoks R., Van Kerckhoven L., et al. (2007): Host-parasite "Red Queen" dynamics archived in pond sediment. *Nature* **400**: 870-873.
- Doggett M.S., Porter D. (1995): Further evidence for host-specific variants in *Zygorhizidium planktonicum*. *Mycologia* **87**: 161-171.
- Doggett M.S., Porter D. (1996): Sexual reproduction in the fungal parasite, *Zygorhizidium planktonicum*. *Mycologia* **88**: 720-732.
- Duffy M.A., Sivals-Becker L. (2007): Rapid evolution and ecological host-parasite dynamics. *Ecology Letters* **10**: 44-53.
- Duffy M.A., Hall S.R. (2008): Selective predation and rapid evolution can jointly dampen effects of virulent parasites on *Daphnia* populations. *The American Naturalist* **171**: 499-510.
- Duncan A.B., Little T.J. (2007): Parasite-driven genetic change in a natural population of *Daphnia*. *Evolution* **61**: 796-803.
- Dybdahl M.F., Lively C.M. (1995a): Diverse, endemic and polyphyletic clones in mixed populations of a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Journal of Evolutionary Biology* **8**: 385-398.
- Dybdahl M.F., Lively C.M. (1995b): Host-parasite interactions: infection of common clones in natural populations of a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Proceedings: Biological Sciences* **260**: 99-103.
- Dybdahl M.F., Lively C.M. (1998): Host-parasite coevolution: evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* **52**: 1057-1066.

- Ebert D. (2005a): *Ecology, epidemiology, and evolution of parasitism in Daphnia* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>
- Ebert D. (2005b): How to catch the Red Queen?, *Narrow roads of gene land: the collected papers of W. D. Hamilton*, Oxford University Press.
- Ebert D. (2008): Host-parasite coevolution: insights from the *Daphnia*-parasite model system. *Current Opinion in Microbiology* **11**: 1-12.
- Flegr J. (2007): *Úvod do evoluční biologie*. Academia, Praha.
- Fox J.A., Dybdahl M.F., Jokela J., Lively C.M. (1996): Genetic structure of coexisting sexual and clonal subpopulations in a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Evolution* **50**: 1541-1548.
- Hall S.R., Duffy M.A., Tessier A.J., Caceres C.E. (2005): Spatial heterogeneity of daphniid parasitism within lakes. *Oecologia* **143**: 635-644.
- Hall S.R., Knight C.J., Becker C.R., Duffy M.A., Tessier A.J., et al. (2009): Quality matters: resource quality for hosts and the timing of epidemics. *Ecology Letters* **12**: 118-128.
- Hamilton W.D. (1980): Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* **35**: 282-290.
- Hamilton W.D., Axelrod R., Tanese R. (1990): Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **87**: 3566-3573.
- Ibelings B.W., De Bruin A., Kagami M., Rijkeboer M., Brehm M., et al. (2004): Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota). *Journal of Phycology* **40**: 437-453.
- Jokela J., Lively C.M. (1995a): Spatial variation in infection by digenetic trematodes in a population of freshwater snails (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* **103**: 509-517.
- Jokela J., Lively C.M. (1995b): Parasites, sex, and early reproduction in a mixed population of freshwater snails. *Evolution* **49**: 1268-1271.
- Jokela J., Dybdahl M.F., Lively C.M. (2009): The maintenance of sex, clonal dynamics, and host-parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails. *American Naturalist* **174**: S43-S53.
- Kagami M., Van Donk E., De Bruin A., Rijkeboer M., Ibelings B.W. (2004): *Daphnia* can protect diatoms from fungal parasitism. *Limnology and Oceanography* **49**: 680-685.
- Kagami M., Von Elert E., Ibelings B.W., De Bruin A., Van Donk E. (2007): The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankter, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asterionella*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**: 1561-1566.
- King C.K., Delph L.F., Jokela J., Lively C.M. (2009): The geographic mosaic of sex and the Red Queen. *Current Biology* **19**: 1438-1441.
- King C.K., Lively C.M. (2009): Geographic variation in sterilizing parasite species and the Red Queen. *Oikos* **118**: 1416-1420.
- Kondrashov A.S. (1988): Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* **336**: 435-440.
- Koskella B., Lively C.M. (2007): Advice of the Rose: experimental coevolution of a trematode parasite and its snail host. *Evolution* **61**: 152-159.
- Krist A.C., Lively C.M. (1998): Experimental exposure of juvenile snails (*Potamopyrgus antipodarum*) to infection by trematode larvae (*Microphallus* sp.): infectivity, fecundity compensation and growth. *Oecologia* **116**: 575-582.
- Lampert W. (2006): *Daphnia*: model herbivore, predator and prey. *Polish Journal of Ecology* **54**.
- Lampert W., Sommer U. (2007): *Limnoecology*. Oxford University Press.
- Lee R.E. (2008): *Phycology. Fourth edition*. Cambridge University Press, New York.
- Levri E.P., Lively C.M. (1996): The effects of size, reproductive condition, and parasitism on foraging behaviour in a freshwater snail, *Potamopyrgus antipodarum*. *Animal Behaviour* **51**: 891-901.
- Levri E.P. (1998): Perceived predation risk, parasitism, and the foraging behavior of freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Canadian Journal of Zoology* **76**: 1878-1884.

- Levri E.P., Fisher L.M. (2000): The effect of a trematode parasite (*Microphallus* sp.) on the response of the freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* to light and gravity. *Behaviour* **137**: 1141-1151.
- Little T.J., Ebert D. (1999): Associations between parasitism and host genotype in natural populations of *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). *Journal of Animal Ecology* **68**: 143-149.
- Little T.J., Ebert D. (2001): Temporal patterns of genetic variation for resistance and infectivity in a *Daphnia*-microparasite system. *Evolution* **55**: 1146-1152.
- Lively C.M. (1989): Adaptation by a parasitic trematode to local populations of its snail host. *Evolution* **43**: 1663-1671.
- Lively C.M. (1992): Parthenogenesis in a freshwater snail: reproductive assurance versus parasitic release. *Evolution* **46**: 907-913.
- Lively C.M., Jokela J. (1996): Clinal variation for local adaptation in a host-parasite interaction. *Proceedings: Biological Sciences* **263**: 891-897.
- Lively C.M., Jokela J. (2002): Temporal and spatial distributions of parasites and sex in a freshwater snail. *Evolutionary Ecology Research* **4**: 219-226.
- Lively C.M. (2010): Antagonistic coevolution and sex. *Evolution: Education and Outreach* **3**: 19-25.
- Lohr J.N., Laforsch C., Koerner H., Wolinska J. (2010): A *Daphnia* parasite (*Caullerya mesnili*) constitutes a new member of the Ichthyosporea, a group of protists near the animal–fungi divergence. *J. Eukaryot. Microbiol.* **57**: 328-336.
- Lukavský J. (2003): Houboví parazité řas Čech a Slovenska. *Elektronická publikace* http://www.sinicearasy.cz/pro_prof/ElektroPublikace: 1-87.
- Lythgoe K.A., Read A.F. (1998): Catching the Red Queen? The advice of the Rose. *Trends in Ecology & Evolution* **13**: 473-474.
- Mitchell S., Read A.F. (2005): Poor maternal environment enhances offspring disease resistance in an invertebrate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 2601-2607.
- Paterson S., Vogwill T., Buckling A., Benmayor R. (2010): Antagonistic coevolution accelerates molecular evolution. *Nature* **464**: 275-278.
- Petrusek A., Seda J., Machacek J., Ruthova S. (2008a): *Daphnia* hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**: 2931-2941.
- Petrusek A., Hobaek A., Nilssen J.P., Skage M., Černý M., et al. (2008b): A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). *Zoologica Scripta* **37**.
- Petrusek A. (2010): Modelka *Daphnia*. Perloočky jako modelové organismy v biologii. *Vesmír* **89**: 470-473.
- Prchalová M., Kubečka J., Vašek M., Peterka J., Sed'a J., et al. (2008): Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. *Journal of Fish Biology* **73**: 54-78.
- Prchalová M., Kubečka J., Čech M., Frouzová J., Draštík V., et al. (2009): The effect of depth, distance from dam and habitat on spatial distribution of fish in an artificial reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **18**: 247-260.
- Ridley M. (1999): *Červená královna. Sexualita a vývoj lidské přirozenosti*. Mladá fronta, Praha.
- Ringelberg J. (1981): Introduction to the research area. *Aquatic ecology* **15**: 5-9.
- Seda J., Petrusek A., Machacek J., Smilauer P. (2007): Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* **29**: 619-628.
- Schoebel C.N., Tellenbach C., Spaak P., Wolinska J. (2010): Temperature effects on parasite prevalence in a natural hybrid complex. *Biology Letters* **article in press**: 1-4.
- *Sommer U. (1987): Factors controlling the seasonal variation in phytoplankton species—a case study for a deep, nutrient rich lake. *Progress in Phycological Research* **5**: 124-178.
- Spaak P., Hoekstra J.R. (1997): Fish predation on a *Daphnia* hybrid species complex: a factor explaining species coexistence? *Limnology and Oceanography* **42**: 753-762.

- Straškraba M. (1998): Limnological differences between deep valley reservoirs and deep lakes. *International Review of Hydrobiology* **83**: 1-12.
- *Thompson J.N. (1994): *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson J.N. (2010): Four central points about coevolution. *Evolution: Education and Outreach* **3**: 7-13.
- Tobler M., Schlupp I. (2008): Expanding the horizon: the Red Queen and potential alternatives. *Canadian Journal of Zoology* **86**: 765–773.
- Urban Z., Kalina T. (1980): *Systém a evoluce nižších rostlin*. Státní pedagogické nakladatelství, n.p., Praha.
- Van Donk E., Ringelberg J. (1983): The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen I (The Netherlands). *Freshwater Biology* **13**: 241-251.
- Van Donk E., Bruning K. (1995): Effects of fungal parasites on planktonic algae and the role of environmental factors in the fungus-alga relationship., *Algae, Environment and Human Affairs*, Biopress Ltd. pp. 223-234
- Van Valen L. (1973): A new evolutionary law. *Evolution Theory*. **1**: 1-30.
- Van Valen L. (1974): Molecular evolution as predicted by natural selection. *Journal of Molecular Evolution* **3**: 89-101.
- Volf P., Horák P., kol. a. (2007): *Paraziti a jejich biologie*. Triton, Praha.
- *Weston W.H. (1941): The role of aquatic fungi in hydrobiology., *Symposium on hydrobiology*, University of Wisconsin Press, Madison. pp. 129-151
- Winterbourn M.J. (1970): The New Zealand species of *Potamopyrgus* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Malacologia* **10**: 283-321.
- Wolinska J., Keller B., Bittner K., Lass S., Spaak P. (2004): Do parasites lower *Daphnia* hybrid fitness? *Limnology and Oceanography* **49**: 1401-1407.
- Wolinska J., Bittner K., Ebert D., Spaak P. (2006): The coexistence of hybrid and parental *Daphnia*: the role of parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**: 1977-1983.
- Wolinska J., Lively C.M., Spaak P. (2008): Parasites in hybridizing communities: the Red Queen again? *Trends in Parasitology* **24**: 121-126.
- Wolinska J., King C.K. (2009): Environment can alter selection in host-parasite interactions. *Trends in Parasitology* **25**: 236-244.
- Wolinska J., Giessler S., Koerner H. (2009): Molecular identification and hidden diversity of novel *Daphnia* parasites from European lakes. *Applied and Environmental Microbiology* **75**: 7051-7059.
- Wolinska J., Spaak P. (2009): The cost of being common: evidence from natural *Daphnia* populations. *Evolution* **63**: 1893-1901.
- Wolinska J., Seda J., Koerner H., Petrussek A. Spatial variation of *Daphnia* parasite load within individual waterbodies. *Rukopis v recenzním řízení*.

* sekundární citace