

Základy evoluční biologie 1

Co je evoluce, biologická evoluce, její zvláštnosti, podmínky a mechanismy. Mikroevoluce (selekce, genetický drift a draft, genový tok).

Mgr. Hana Šigutová, Ph.D.
hana.sigutova@osu.cz

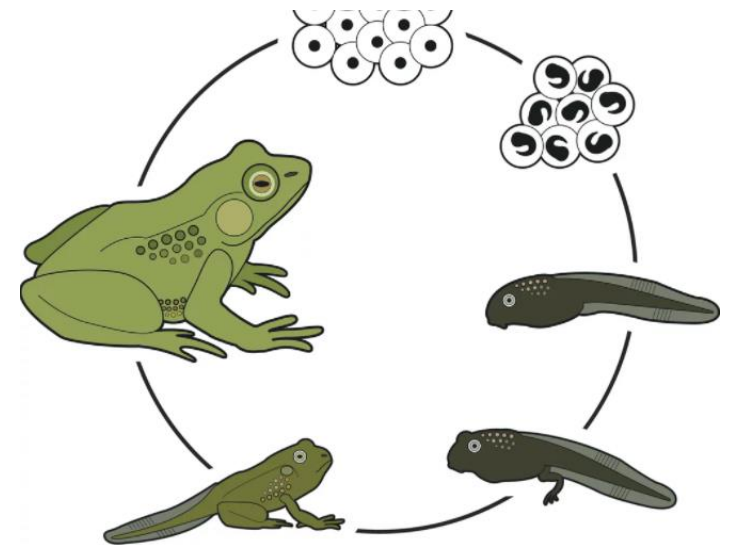
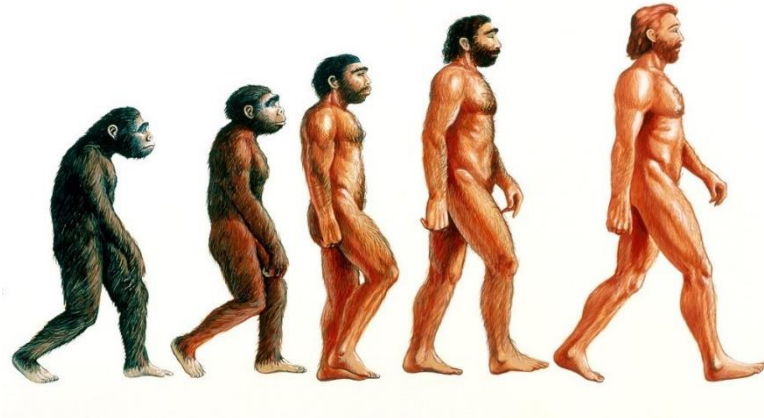
Vymezení základních pojmů

- **Evoluce:**

- Postupná změna systémů (živých i neživých)
- Proces vzniku živých systémů z neživých studuje protobiologie

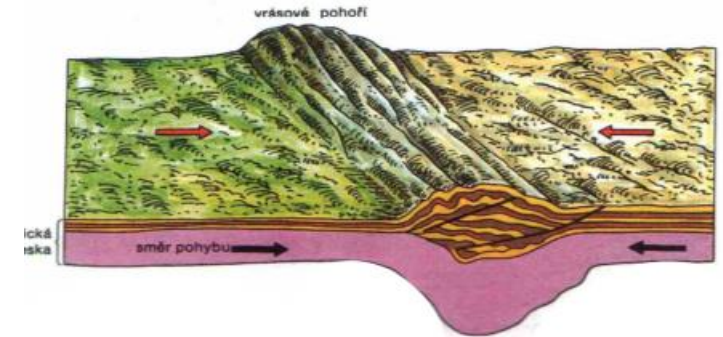
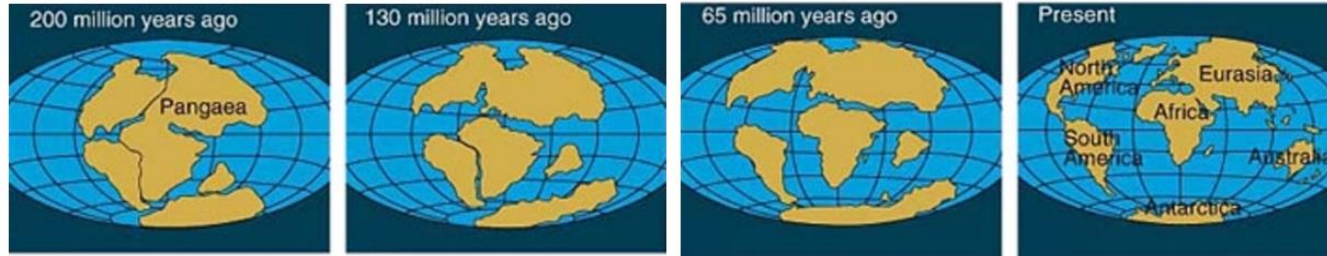
- **Evoluce vs. vývoj (ontogeneze, development):**

- Evoluce je ireverzibilní (nevratná) historická změna (ne cyklus)
- Vývoj je cyklický, naprogramovaný, predikovatelný (můžeme očekávat, co z toho „vyleze“)



- Evoluce vs. biologická evoluce:

- Různé systémy v čase hromadí změny = podléhají **evoluci**



- **Biologická evoluce:** dlouhodobý, samovolný proces vzniku **živých systémů**, jejich dalšího vývoje a vzájemné diverzifikace
- Klíčová vlastnost biologické evoluce: vznik účelných vlastností (**adaptací**) (x ne účelovost – účelné chování je to, kt. se vyplatí, účelové je prováděno za určitým účelem); Evoluce je (někdy) účelná, ale nikdy účelová
- Má smysl ptát se „k čemu“ (K čemu jsou křídla?, K čemu je peří?) x (K čemu je hora?)
- Účelné vlastnosti vznikají působením **přírozeného výběru (selektce)**

Adaptace

- Evoluční proces, při kterém se daný organismus přizpůsobuje vnějším podmínkám a dalším faktorům prostředí, ve kterém se vyskytuje
- Díky adaptacím umožněným přirozeným výběrem vznikají účelné vlastnosti (přirozený výběr „vybírá“ z náhodných mutací ty, které jsou účelné a užitečné)
- Některé vlastnosti se mohou stát adaptivními až po svém vzniku – **exaptace** – znaky, které měly původně jiný účel a vznikly v jiném selekčním kontextu (původně termín *preadaptace*), např. peří ptáků, kutikula hmyzu
- Exaptace – náhodná predispozice znaku či struktury k jiné funkci, než k jaké byl původně určen

Zvláštnosti produktů biologické evoluce

1. obrovská komplexita

- Během evoluce dochází k zvyšování rozmanitosti biologických forem (biodiverzity) i jejich komplexity
- Obecná definice komplexity neexistuje; společnou vlastností komplexních systémů je však vždy hierarchické uspořádání subsystémů a funkční vazby mezi nimi
- Biologická komplexita: lze charakterizovat podle četnosti různých typů sekvencí DNA, na základě množiny různých typů RNA, proteinů, vnitrobuněčných struktur a funkcí.
 - Liší se praktický význam jednotlivých kriterií; u jednobuněčných organismů to mohou být rozdíly v počtu funkcí, u mnohobuněčných organismů počty různých typů buněk a tkání.

Zvláštnosti produktů biologické evoluce

2. organizovanost (uspořádanost) – vznik:

- Přirozený výběr (viz dále)
- Třídění z hlediska stability
- Efekt zdi (pasivní evoluce) – např. přežívání příslušníků určité evoluční linie ohraničeno zdola minimálním počtem buněk, které ještě mohou zajistit životaschopnost příslušného organismu
- Samoorganizace (není výlučnou vlastností živých systémů, samovolný vznik uspořádanosti vzájemným působením mezi složkami neuspořádaného systému)

Bělousova-Žabotinského reakce vytváří periodicky měnící se obrazce vzájemným působením kys. citronové, bromidu draselného, kyseliny sírové a iontů ceru



Zvláštnosti produktů biologické evoluce

3. diverzita a disparita

- Vzájemná různorodost: diverzita (počty druhů)
- Rozmanitost životních forem: disparita (počty tělních plánů a jejich rozdílnost; fenotypová různorodost druhů)
- Zdroje diverzity: jednotlivé evoluční mechanismy (mutace, selekce, drift,...)
 - Efekt zdi
 - Druhý termodynamický zákon o narůstání entropie v uzavřených systémech (entropie = „nevratnost“)

4. adaptivnost (vznik účelných vlastností – adaptací, viz výše)

Mikroevoluce

- vývoj organismů v průběhu generací na úrovni jedinců (na úrovni druhu)
- Mechanismy biologické evoluce:
 - Mutace (deterministický i stochastický proces)
 - Selekcce (deterministický)
 - Genetický drift a draft (stochastický)
 - Genový tok (deterministický i stochastický)
- Mikroevoluční změny vedou v delším časovém rozmezí ke vzniku druhů (speciacím) a jejich zániku (extinkcím)
(x makroevoluce – vývoj nad úrovní druhů)

Mutace

- Při replikaci genetické informace dochází k mutacím (chybám), které mohou generovat fenotypové změny
- Na úrovni druhu je zdrojem variability a evolučních novinek
- Nenáhodné z hlediska času, místa a frekvence vzniku
- Náhodné z hlediska směru
- Spontánní vs. indukované
- Vliv na fitness: výhodné x nevýhodné x neutrální (pozitivní x negativní selekce x genet. drift)
- Mutací s pozitivním vlivem na organismus (a na evoluci) je ve srovnání se škodlivými a neutrálními velmi málo



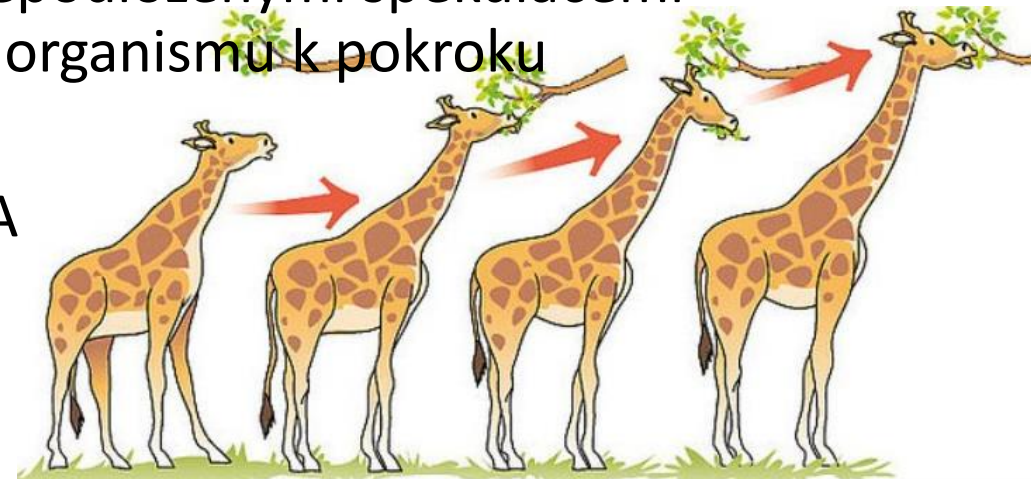
Např. v rostlině s červenými květy je bílkovina, která z bezbarvé látky vyrábí červenou. Když mutace vyřadí bílkovinu z provozu, budou květy bílé.

Historie evolučního myšlení

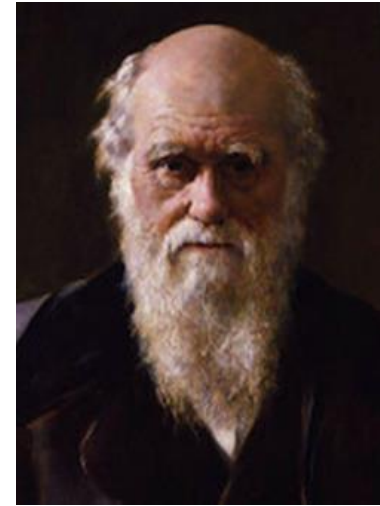


Jean-Baptiste Lamarck (1744 – 1829): *Philosophie zoologique*

- První pokus o vysvětlení adaptací, **lamarckismus**
- Organismus se aktivně zdokonaluje, přizpůsobuje vlivem prostředí (hadi ztratili nohy zalézáním do děr, vodní ptáci plovací blánu plaváním s roztaženými prsty, ...)
- Změny získané za života jedince jsou dědičné a přenášejí se na potomstvo **bezprostředně**
- Své teorie zasadil do nešťastných souvislostí s nepodloženými spekulacemi – působí různé nezvažitelné látky (fluida) – „vůle“ organismu k pokroku
- Nemožnost přepsat informaci z proteinů do DNA (popírá centrální dogma molekulární biologie)

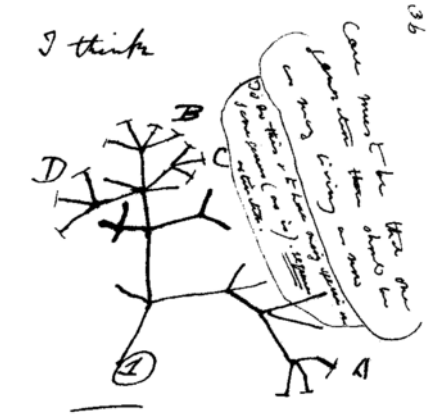
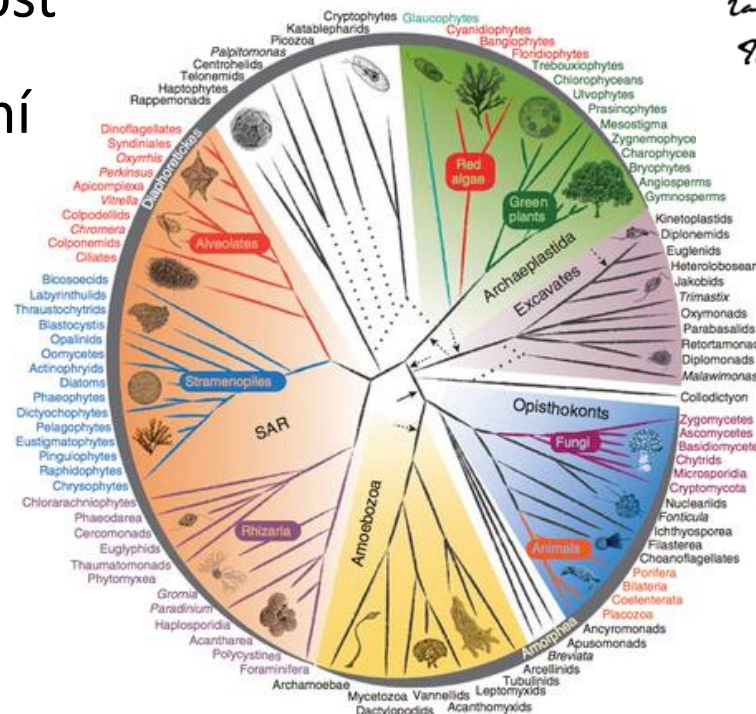


Historie evolučního myšlení



Charles Darwin (1809–1882)

- Teorie **přírozeného výběru** (*natural selection*) = jednoduchý mechanismus schopný generovat účelnost
- Založil fylogenetiku (hierarchické štěpení linií) a propojil ji s evolucí
- Teorie vzniku živých organismů na Zemi (**darwinismus**)



then between A & B. various
sort of relation. C & D. The
first predation, B & D
rather greater distinction
then genus would be
formed. - binary relation



Přirozený výběr (selekce)

- Může fungovat jen u dostatečně komplexních systémů
- **Předpoklady:**
 - Rozmnožování
 - Dědičnost
 - Variabilita jedinců (různorodost)
 - Nadprodukce potomstva (\Rightarrow konkurence)
- Nenáhodný vztah mezi úspěšností jedince a jeho vlastnostmi (\Rightarrow selekce)
- Evoluce je **oportunistická**, neplánuje dopředu, ale podle aktuálních podmínek
- Evoluce není ani zájem, ani povinnost organismů
- Evoluce je průvodním jevem života a rozmnožování
- Evoluce **neoptimalizuje** (nevybírá NEJLEPŠÍ řešení), **ale vylepšuje**, nenachází globální, ale **lokální optima**

Přirozený výběr (selekce)

- Založený na nerovnoměrném předávání alel pocházejících od jednotlivých individuí do genofondu následujících generací
- Soubor vlastností zvyšujících šance svého nositele předat geny dále: **biologická zdatnost** - *fitness*
 - Závisí na vlastnostech jedince, zdatnosti ostatních jedinců v populaci a vnějších podmínkách
 - ! fitness jako skutečná „zdatnost“, výkonnost, případně schopnost obstát v daném prostředí x *fitness* jako reprodukční úspěšnost
 - Zde definováno jako schopnost zanechat více potomstva než konkurenti



Proč je divizna žlutá?



- Je žlutá proto, že obsahuje žluté barvivo
- Je žlutá proto, „aby“ přilákala opylovače (žlutá barva je adaptace zvyšující fitness)
- Znamená to tedy, že má snad evoluce cíl? – evoluce ne, ale divizna ano:
 - Je žlutá proto, že v populaci jsou jedinci (mutanti) schopni syntézy žlutého barviva zvýhodnění tím, že lákají opylovače, a proto zanechají více potomků než jedinci, kteří žluté barvivo syntetizovat neumí (žlutá barva nakonec v populaci převládne)

Proximativní vs. ultimativní vysvětlení

- Slavík zpívá.

Proximativní vyvětlení: Jak je to možné?

- **Protože** to souvisí s hormonální aktivitou (fyziologie)
- **Protože** má vyvinuté zpěvné ústrojí (embryologie)
- **Protože** vznikl ze zpívajících předků (fylogeneze)

Ultimativní vysvětlení: K čemu je to dobré?

- **Aby** dostal své geny do další generace (evoluční biologie)
- Ultimativní cíle si nikdo neuvědomuje („maximalizuj svůj reprodukční zisk!“), ale organismy jednají podle proximativních pokynů (hormony, NS)
- Přežijí ti, co mají správně nastavené proximativní pokyny k plnění ultimativních cílů



Přirozený výběr

1. O co se soutěží?
2. Jak se soutěží?
3. Kdo soutěží?





1. O co se soutěží?

- Přirozený výběr preferuje jedince s vyšší zdatností (***fitness***) na úkor těch s nižší zdatností (schopnost být úspěšný v darwinovském světě, tj. schopnost zanechat víc potomků než konkurenti); „*survival of the fittest*“
- Evolučně se ale fixují znaky, které představují evolučně stabilní strategii (ESS), ne ty, které poskytují svému nositeli nejvyšší zdatnost (tj. strategie, která v populaci převládne, bude vždy úspěšnější než minoritní strategie)

ESS a chování: model „jestřáb“ a „holubice“

- 2 „holubice“: o nedostatkový zdroj se rozdělí (nebo utečou): *odměna* = $o/2$
- 2 „jestřábi“: o zdroj se poperou, vítěz získá odměnu o , poražený platí cenu c : $(o-c)/2$
- Nejlepší je být „jestřáb“ mezi samými „holubicemi“ (vždy vyhrajou, protože holubice uteče), ale mezi „jestřábi“ tratím
- Populace ze samých „holubic“ by na tom byla nejlépe, neboť $o/2 > (o-c)/2$, ale jsou-li v populaci „jestřábi“, holubice je nevytlačí, protože v interakci s nimi prohrávají

Hawk-Dove Model: Costs and Benefits of Fighting over Resources

Payoff* to...	...in fights against:	
	hawk	dove
hawk	 Hawk wins 50% of fights; is injured in 50% of fights. Payoff: $(V-D)/2$	 Hawk always wins; dove flees. Payoff: V
dove	 Dove never wins; is never injured. Payoff: 0	 Dove wins 50% of fights; is never injured; wastes time. Payoff: $V/2-T$

* V = fitness value of winning resources in fight

D = fitness costs of injury

T = fitness costs of wasting time

© 2007 Encyclopædia Britannica, Inc.

ESS a chování: model „jestřáb“ a „holubice“

- Časem se ustálí poměr „jestřábů“ a „holubic“, který závisí na poměru odměny a ceny, tedy na **vzácnosti limitujícího zdroje**
- ESS není ani „holubice“, ani „jestřáb“, ale jedinec, který se s frekvencí o/c chová jako „jestřáb“ a s frekvencí $(1-o/c)$ jako „holubice“
- Má se hůře, než kdyby byl „holubice“ mezi samými „holubicemi“, ale **stabilita je více než fitness**

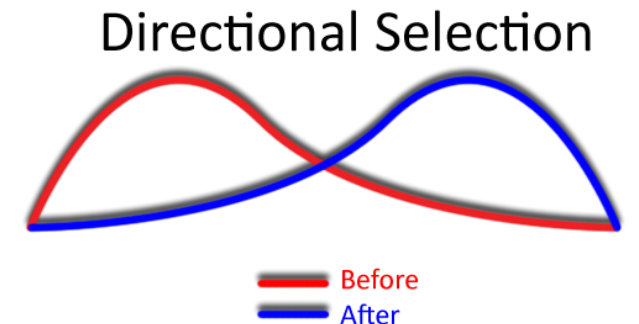
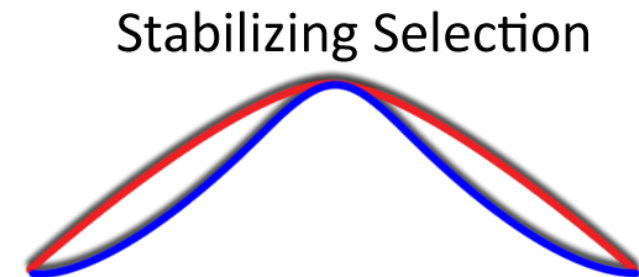
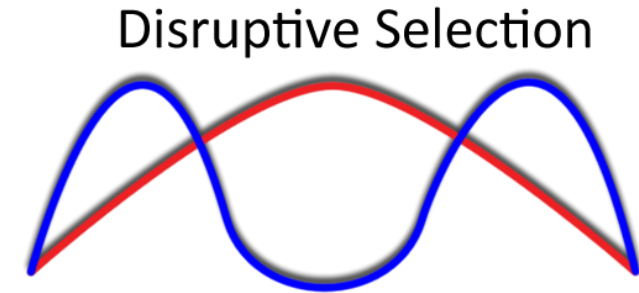


Přirozený výběr

1. O co se soutěží?
 2. **Jak se soutěží?**
 3. Kdo soutěží?
- Výběr kvantitativních znaků
- Tvrdá a měkká selekce

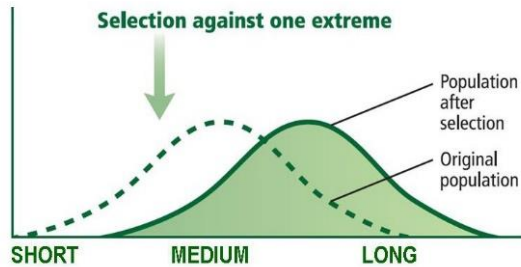
Výběr kvantitativních znaků:

- **Disruptivní** (*disruptive selection*)
eliminuje průměrné jedince, zvýhodňuje extrémny; v mozaikovitém prostředí
- **Stabilizující** (*stabilizing selection*)
odstraňuje z populace jedince s extrémní hodnotou znaku (z obou stran) – např. příliš malé a příliš velké
- **Usměrňující** (*directional selection*)
odstraňuje „extrémní“ jedince z jedné strany distribuční křivky; reakce druhu na změnu životních podmínek

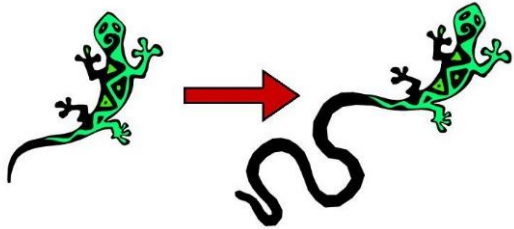


HOW does the trait change?

Directional Selection

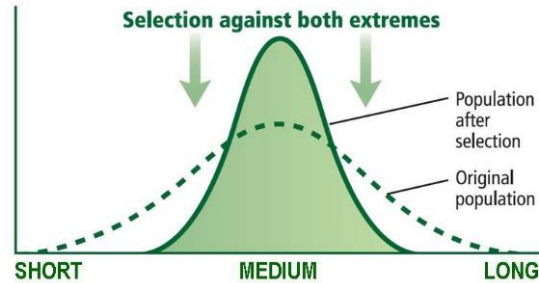


FOR: one extreme trait
AGAINST: the other extreme

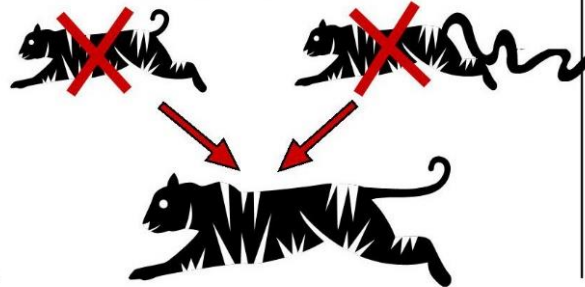


EX. Long wiggly tails look like a snake and scare predators. The longer the tail, the more it looks like a snake.

Stabilizing Selection

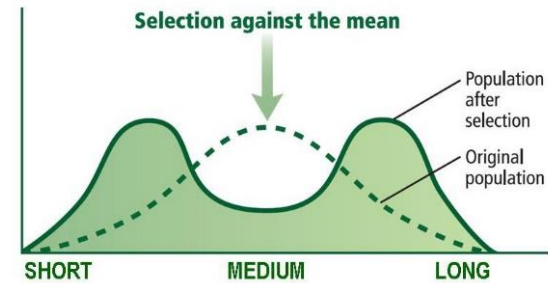


FOR: moderate traits
AGAINST: both extremes

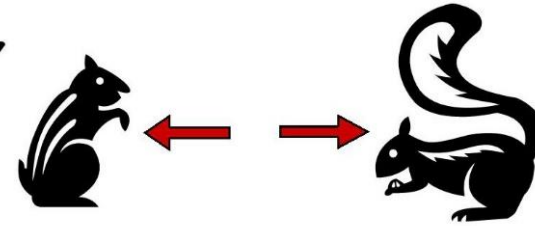


EX. Short tails mess up the cat's balance. Long tails drag on the ground. Medium tails are best.

Disruptive Selection

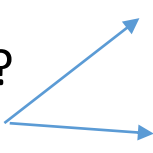


FOR: both extremes
AGAINST: moderate traits



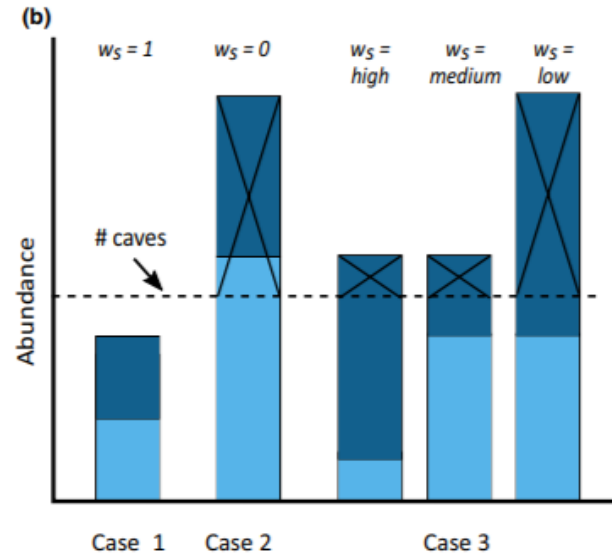
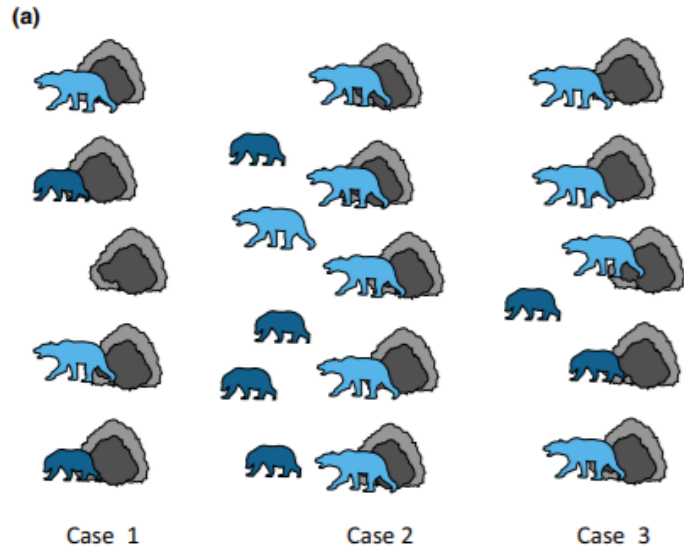
EX. Short tails help keep predators from catching you on the ground. Long tails are good for balance in the trees. Medium tails don't help.

Přirozený výběr

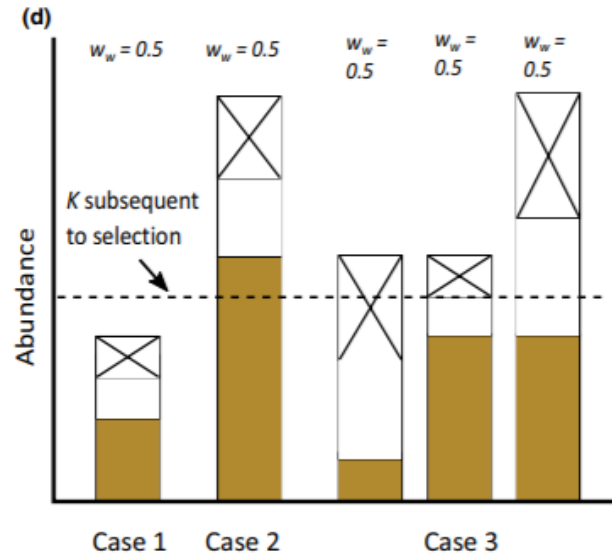
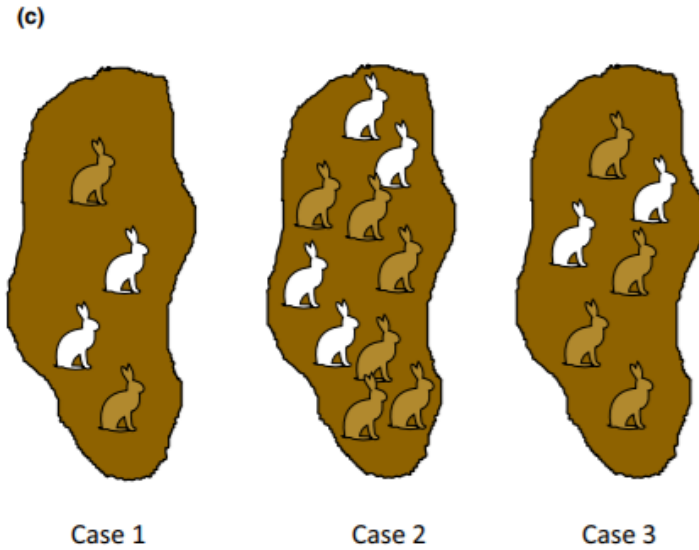
1. O co se soutěží?
2. **Jak se soutěží?**  Výběr kvantitativních znaků
Tvrdá a měkká selekce
3. Kdo soutěží?

- **Tvrdá selekce** – eliminuje jedince, jejichž vlastnost XY nedosahuje nějaké absolutní hodnoty, hustotně nezávislá
- **Měkká selekce** – eliminuje jedince, kteří jsou ve vlastnosti XY relativně nejhorší; hustotně závislá (kompetice)
- Měkká selekce probíhá vždy, tvrdé selekci lze uniknout (pokud se daný organismus vejde do požadovaného intervalu vlastnosti, žádné selekční tlaky na něj již nepůsobí)

Měkká selekce



Tvrdá selekce



Přirozený výběr

1. O co se soutěží?
2. Jak se soutěží?
- 3. Kdo soutěží?**

3. Kdo soutěží?

- a) Vnitrodruhový (všechny výše popsané jevy, postupné vylepšování struktur)
- b) Mezidruhový (výběr druhů nejvhodnějších pro dané stanoviště)
- c) Druhový (kompetice celých evolučních linií, popsán nedávno)
- d) Individuální (rozhodující jsou vlastnosti a kvality jedince, např. vegetativně se množící organismy, mix individuální, skupinové a příbuzenské selekce)
- e) Skupinový (*group selection*) – altruismus
- f) Příbuzenský (*kin selection*) – altruismus

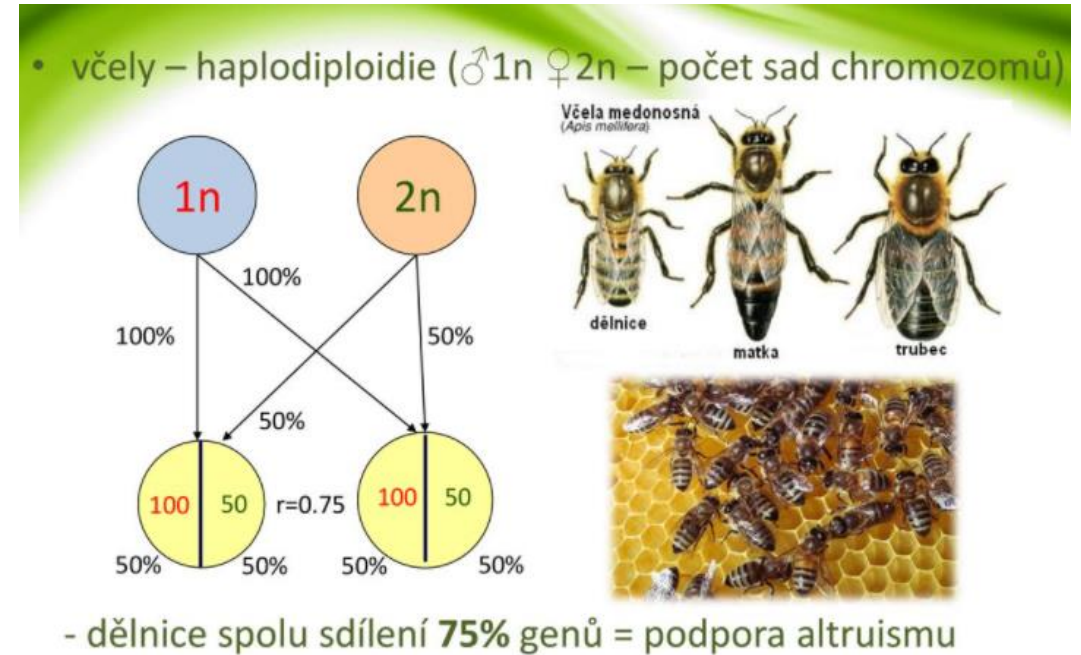
Altruismus: chování, které zvyšuje schopnost přežití celého druhu díky jedinci, který přijal roli altruisty; není výhodný pro samotného jedince, ale pro skupinu; může být reciproční (např. upíři, kteří po lovu vyvrhnou z žaludku trochu krve svým neúspěšným druhům; *tit for tat*)

Příbuzenský výběr (kin selection)

- Předpokládá, že altruistické chování bude pravděpodobněji namířeno na příbuzné než nepříbuzné jedince
- „inkluzivní fitness“: na evoluční úspěšnosti jedince se podílejí i jiní jedinci nesoucí jeho geny
- kolonie společenského hmyzu, (blanokřídlý hmyz), produkce sterilních samic („dělnic“), které obětují vlastní možnost se rozmnožovat na úkor svých matek (podporují své sestry)

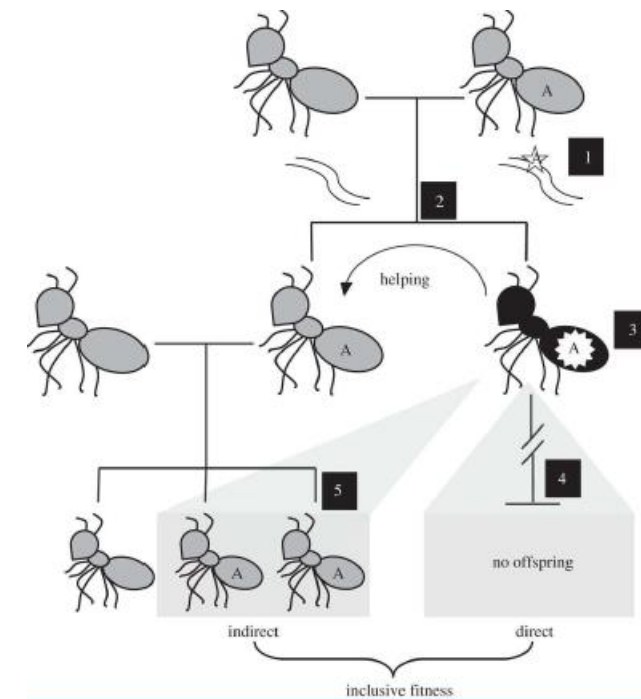
W.D. Hamilton: „Pokrevným příbuzným se vyplatí pomoci v přímé úměře k jejich genetické blízkosti, vážené velikostí přínosu, který získají.“

Aneb jestliže jedinec obětuje svůj život, aby zachránil dva sourozence, čtyři synovce nebo osm bratranců, jedná se v evolučním pojetí o „spravedlivé řešení“, protože sourozenci jsou si vzájemně příbuzní z 50 %, synovci z 25 % a bratraci z 12,5 %.



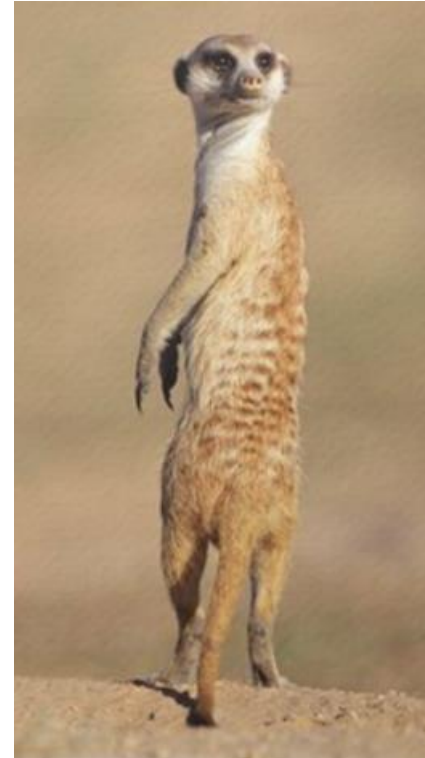
Příbuzenský vs. skupinový výběr

- Skupinový se týká nepříbuzných jedinců x příbuzenský je omezený na velmi úzké příbuzenské vztahy
- skupinový výběr: skupiny se skládají z nepříbuzných jedinců, jejichž chování zvýhodňuje skupinu ve skupinové kompetici, ale zároveň znevýhodňuje jedince v individuální kompetici
- Skupinový výběr: přežití jedince závisí na schopnostech celé skupiny (tlupy, hejna), selekce vlastností výhodných pro skupinu – altruismus



Příbuzenský výběr? Příklad surikat

- Skupina obvykle zahrnuje dominantní pár (75 % mláďat), 2-15 dospělých helperů (starší sourozenci, kt. se sami nerozmnožují) obojího pohlaví a mláďata; příp. nepříbuzné samce-imigranty
- 5-8 hodin denně shání potravu → hlava v písku až 20 cm hluboko → jeden člen skupiny hlídá před predátory → **hlídač se obětuje pro dobro svých příbuzných (altruismus)**... nebo ne?
- Výzkum na Kalahari (1999):
 - hlídač uvidí predátora první – není nikdy sežrán
 - podíl denní doby věnovaný hlídání roste se zmenšováním smečky
 - všichni jedinci občas hlídají, i nepříbuzní imigranti, dominantní samice nejméně
 - Nasycení jedinci hlídají „nejochotněji“
 - neexistuje pravidelný hlídací pořádek, jedinec si jenom všímá, zda je hlídán⇒ **Surikaty hlídají samy sebe**, ostatní členové smečky z toho těží. Ve hře není nic složitějšího než nezávislá optimalizace aktivity každého jedince, jeho nutriční situace a přítomnost či nepřítomnost nějakého hlídače.



Přírozený výběr (natural selection)

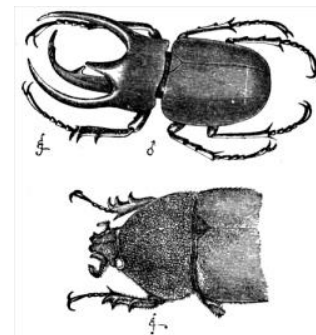
Přírodní (environmental selection)

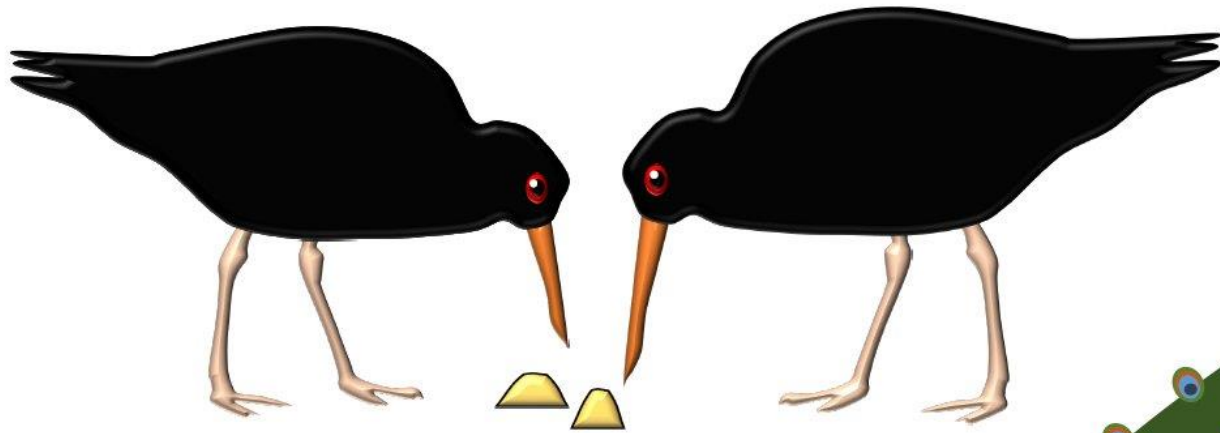
- Selekcce jedinců na základě jejich životaschopnosti, resp. schopnosti dožít se páření (rozmnožování)
- Výběr prostředím, výše zmíněné mechanismy



Pohlavní (sexual selection)

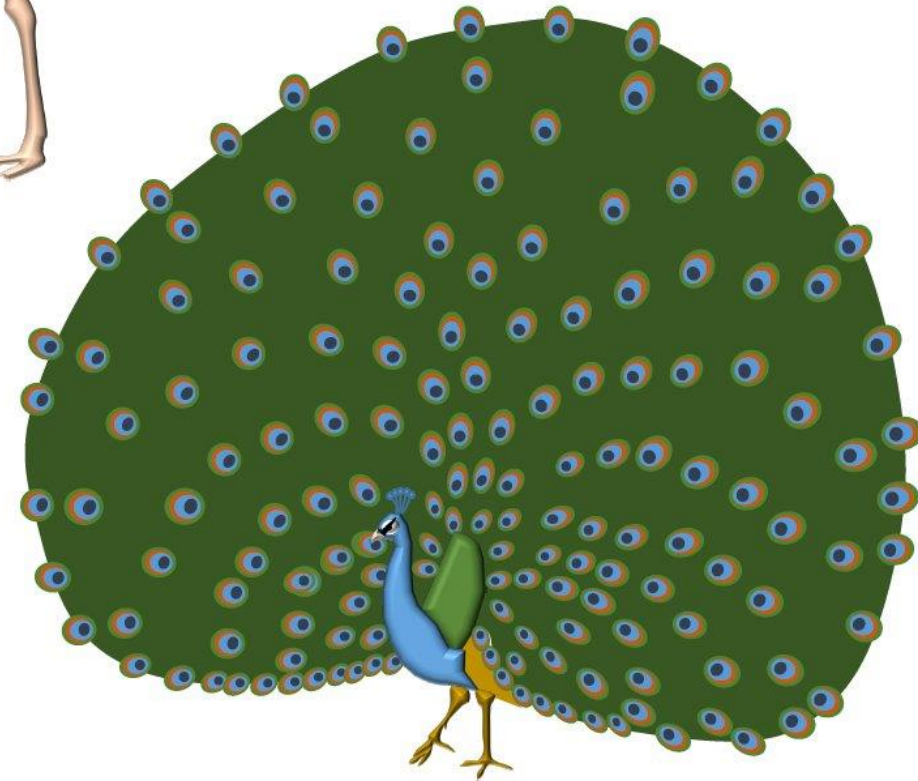
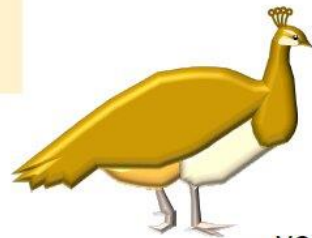
- Selekcce jedinců na základě schopnosti se rozmnožit, resp. najít si partnera a vyprodukovat potomky
- proces ovlivňující průchod genů (alel) na základě upřednostňování nebo znevýhodňování jejich fenotypu rozmnožujícími se jedinci při volbě partnera
- Může selektovat fenotypy, které nejsou upřednostňovány přírodním výběrem (čili ne *survival of the fittest*)





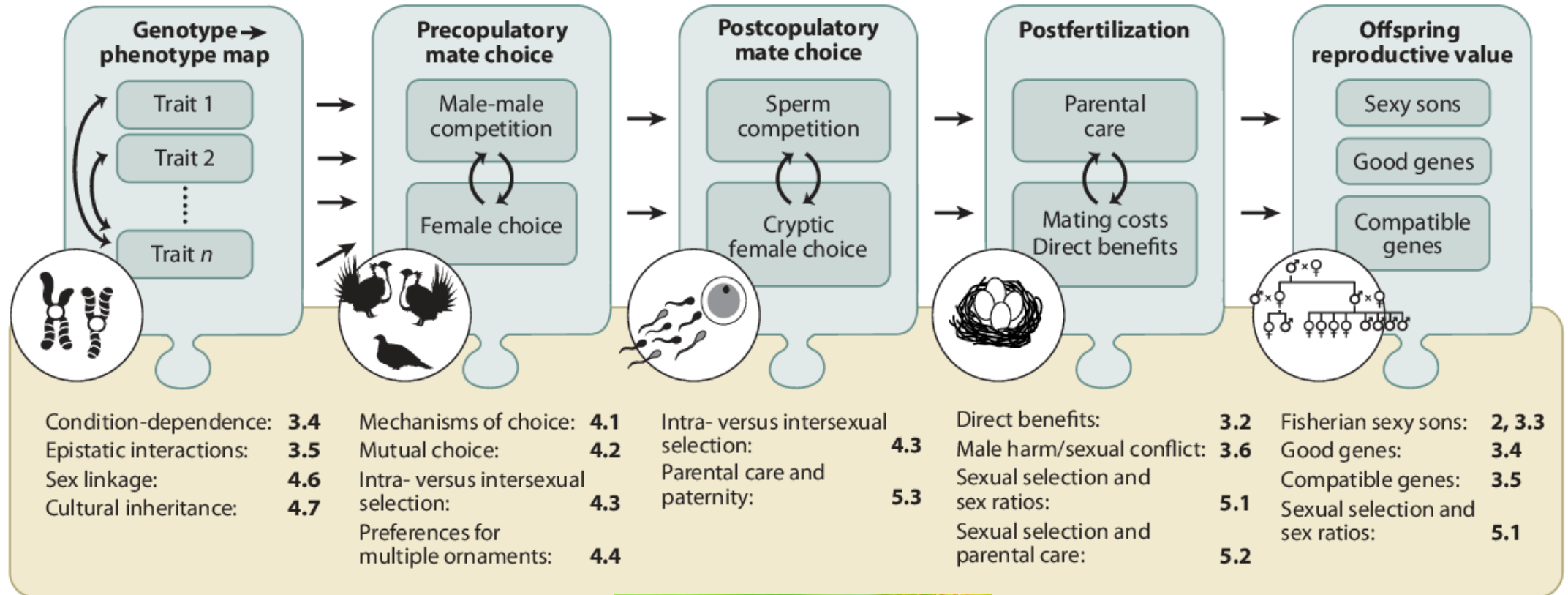
Sexually dimorphic traits impacting individuals' foraging niches...

Is it only an impression that dimorphism is milder when caused by natural (not sexual) selection – or is the difference real? If real: why?



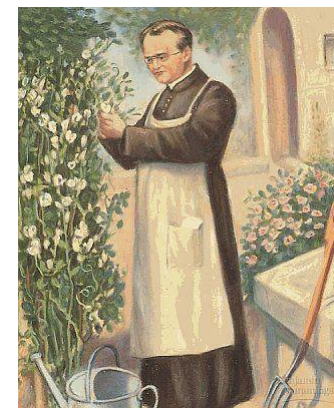
...versus dimorphism that arises through sexual selection

Components of sexual selection models...



...and their mechanistic context

Od Darwina až k sobeckému genu



- Mendelovská krize darwinismu (přelom 19./20. stol.):
nedědí se vlastnosti, ale hotové vlohy; variabilita potomstva
- Spojení darwinismu s mendelovskou genetikou – **neodarwinismus** (mutace způsobí existenci různých alel, které se dědí z generace na generaci, a přitom na jejich nositele působí přirozený výběr a dlouhodobě se tak udrží jen nositelé, kteří se díky svým alelám lépe adaptují)
- ALE! Genetická informace však určuje vlastnosti organismů zprostředkovaně (vlastnosti vznikají spoluúčastí genet. informací v řadě úseků genomů); dědí se genotypy ale selektují se fenotypy
- V každé generaci navíc dochází k „promíchání“ mateřské a otcovské informace ⇒ dědičnost vlastností velmi nízká (chybí)
- **Dawkins: Teorie sobeckého genu** (1976) – výběr probíhá **na úrovni alel**, nikoli jedinců, organismy jsou pouze vehikly, které si alely postavily, aby se mohly účinněji prosazovat ve světě

Od sobeckého genu k zamrzlé evoluci



- ⇒ JENŽE! alela, která by měla být z hlediska sobeckého genu tím, oč běží, se v každé generaci dostane do odlišného souboru genů, v němž bude její vliv na biologickou zdatnost nositele kvůli genovým interakcím jiný, než tomu bylo u rodiče
- **Jaroslav Flegr: [teorie zamrzlé plasticity](#) (1998, 2010)**
 - druhy evolučně plastické pouze bezprostředně po svém vzniku (nízký polymorfismus) – mohou adaptivně odpovídat na selekční tlaky, po nahromadění polymorfismu druh evolučně zamrzne a po většinu své existence se nemění (přesah do makroevoluce)

Genetický posun (drift) a draft

DRIFT

- **náhodný** posun frekvence alel v genofondu
- Může významně ovlivnit průběh evoluce či dokonce zvrátit/omezit tlak přirozeného výběru
- Uplatňuje se především v malých populacích, kde drift rozhoduje o osudu mutace spíše než selekce
- je stejně pravděpodobné, že frekvence alely náhodně z generace na generaci vzroste nebo že poklesne
- pravděpodobnost fixace alely statisticky závisí na počáteční frekvenci

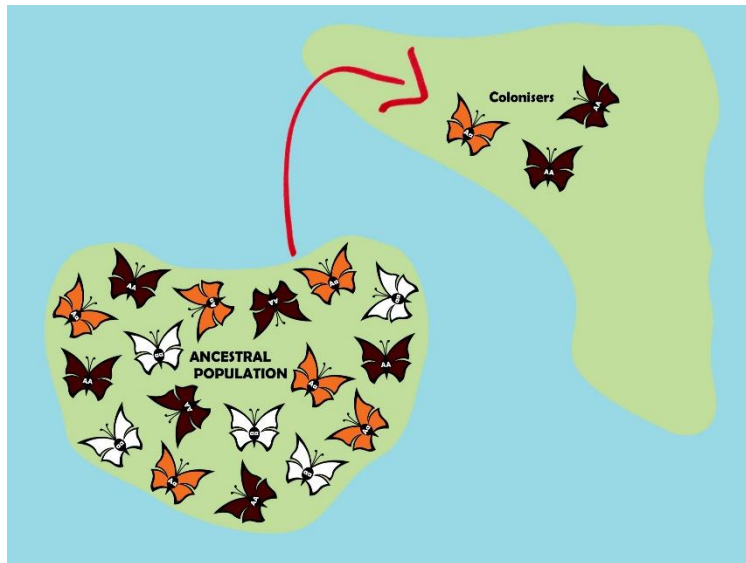


drift

DRIFT

Efekt zakladatele (*founder effect*) / Efekt hrdla lahve (*bottleneck effect*)

- Ztráta genetické variability v důsledku velmi malého počtu jedinců zakládajících novou kolonii (zubr evropský – dnešní populace čítá 3600 jedinců, pochází z 10 samic a 2 samců)
- Ztráta genetické variability v důsledku náhlého prudkého poklesu jedinců v populaci (např. přírodní katastrofa)



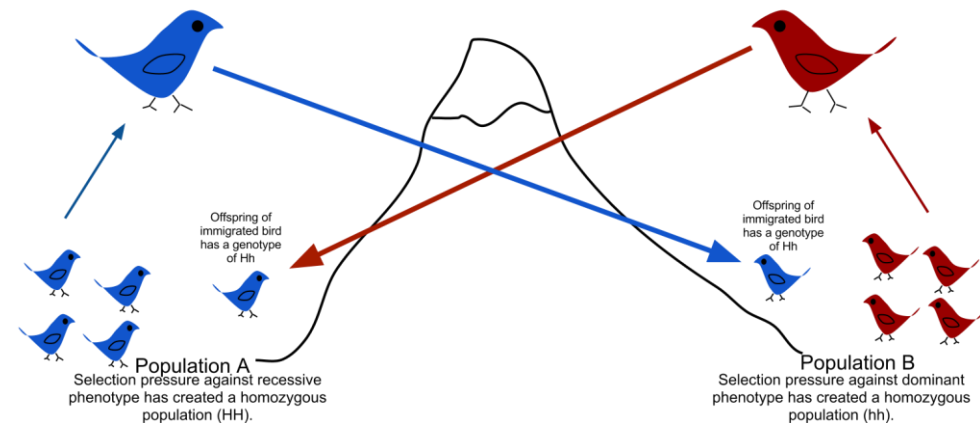
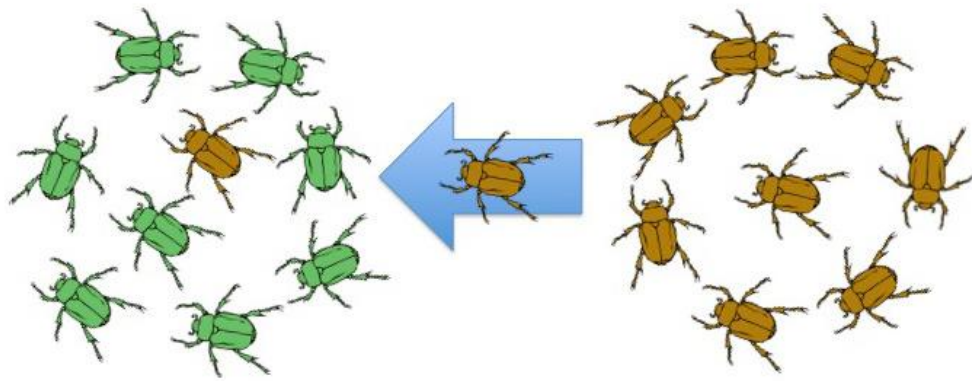
Genetický posun (drift) a draft

DRAFT

- **náhodné** „svezení se“
- Frekvence výskytu alely v populaci se mění, protože je blízko jinému genu ve stejném chromozomu (= dědí se společně, i když není přímo selektována)
- Uplatňuje se především ve **velkých populacích** – fixují se velmi výhodné mutace (pozitivní selekcí) a s nimi všechny mutace na chromozomu v blízkosti velmi výhodné mutace (genetickým draftem)

Genový tok

- Předávání genů **mezi** populacemi (x drift a draft v rámci populací)
- Zdrojem evolučních novinek v rámci populace
- Udržuje genetickou variabilitu populace, ale zabraňuje populaci se optimálně adaptovat na lokální podmínky (kombinace genů různých populací)



Mechanismy mikroevoluce – shrnutí

- Přirozený výběr (selekce)
- Genetický drift (draft)
- Genový tok
- Evoluční tahy (změna genomu, která probíhá v celé populaci podobně; chemické procesy na molekulární úrovni, které způsobují upřednostňování některých druhů mutací před jinými a tím i postupný posun genetické výbavy celé populace jedním směrem; molekulární, meiotický, mutační, reparační tah)
- Probíhají evoluční procesy pod úrovní druhu (individuální selekce)
- Nositelem evolučních novinek migrant (genový tok)

Závěr

- Biologická evoluce produkuje účelné vlastnosti (můžeme se ptát „Proč?“)
- ! **ALE** ne všechny vlastnosti živých organismů prošly adaptivní evolucí (otázka „proč?“ často nedává smysl)
- Jediný známý mechanismus adaptivní evoluce je selekce (x pochybná existence lamarckovských adaptivních mutací)
- Důležitost adaptivní stability (ESS), ne optimality
- Subjekt evoluce musí přetrvávat po generace – sobecký gen

Literatura

- FLEGR, Jaroslav. *Evoluční biologie* (2005)
- DARWIN, Charles a Stanislav KOMÁREK. *O vzniku druhů přírodním výběrem* (2007)
- Zrzavý, Jan a spol.: *Jak se dělá evoluce* (2017)
- Dawkins, Richard: *Sobecký gen* (1976)
- Flegr, Jaroslav: *Zamrzlá evoluce, aneb, Je to jinak, pane Darwin* (2006)

