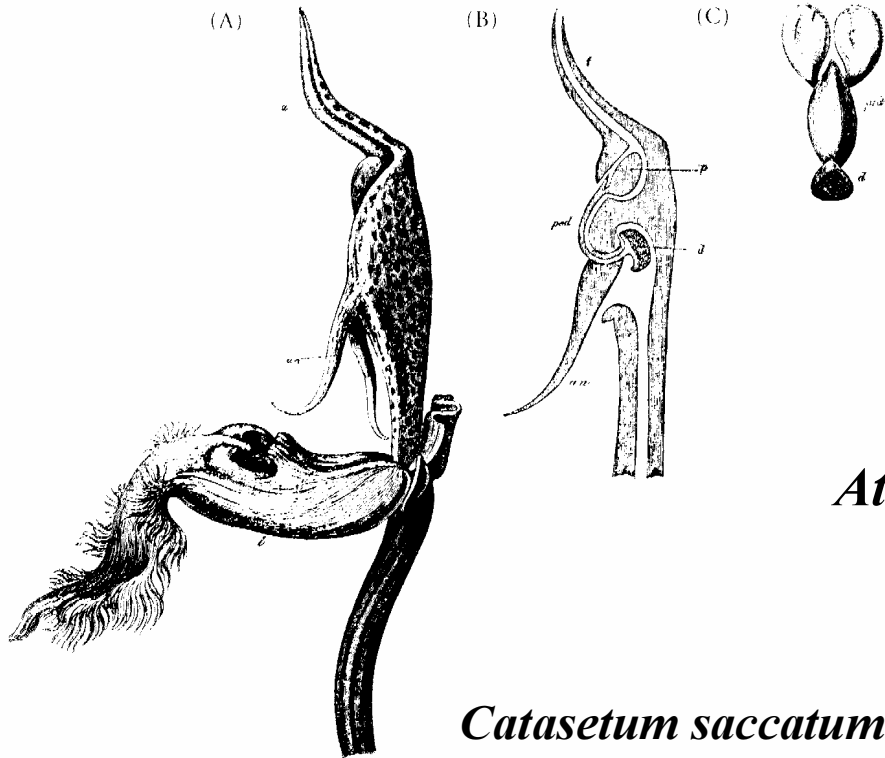


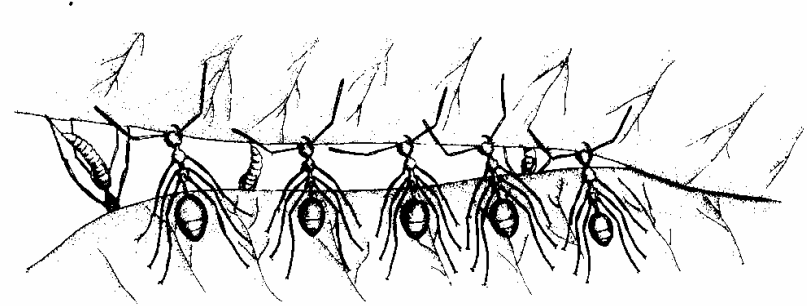
ADAPTACE A PŘÍRODNÍ VÝBĚR



Catasetum saccatum

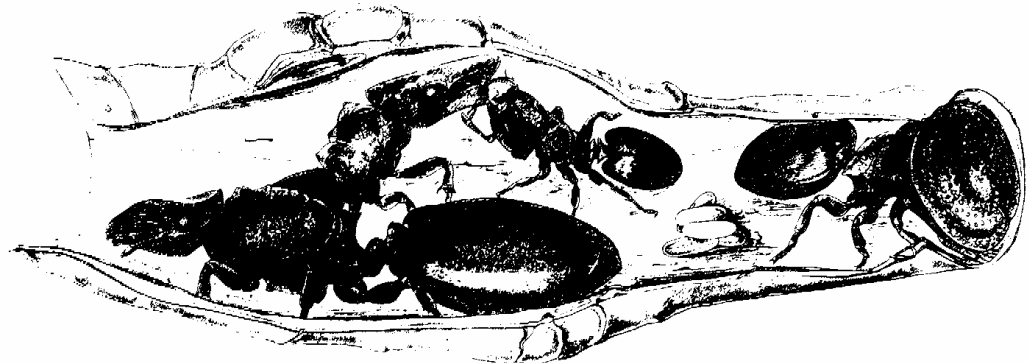
Zacryptocerus varians

parazitě × hostitelé



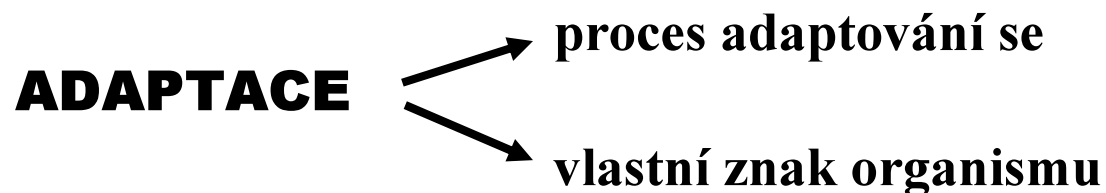
Oecophylla smaragdina

Atta, Acromyrmex: větší dělníci - krájení listů,
vojáci - jejich ochrana,
malí dělníci - žvýkání listů,
pěstování hub



Co musí evoluční teorie vysvětlit:

- rovnováha v přírodě
- vznik složitých adaptací
- vznik znaků, jako rekombinace, pohlavní rozmnožování, programovaná délka života včetně senescence a smrti, posunutí segregčního poměru, které nositeli nepřinášejí (nebo zdánlivě nepřinášejí) užitek
- kooperace v rámci druhu a mezi druhy × antagonismus v rámci druhu (např. infanticida) a mezi druhy (např. kastrace hostitele parazitem)
- „škodlivé“ adaptace (např. včelí žihadlo)



➔ znak, který svému nositeli umožňuje lépe přežít a rozmnožit se

➔ podmínkou přírodní výběr, ohled na historii (bezkřídlost blech × Collembola)

- adaptace známy již dříve - filozofové, přírodní teologové (John Ray, William Paley)
- „the argument from design“

Vysvětlení adaptací:

- nadpřirozená bytost - nadpřirozené vlivy k vysvětlení přirozených jevů zbytečné
Stvořitel sám o sobě dokonalý, vysoce adaptivní
- lamarckismus a adaptivní mutace
(zebra a lev ... zesílení svalstva samo o sobě adaptivní)
- ortogeneze - nutnost mutací pouze jedním směrem ⇒ trendy (...mechanismus?)
- přírodní výběr

Pluralismus při studiu *evoluce* (selekce, drift), nikoli při studiu *adaptací*

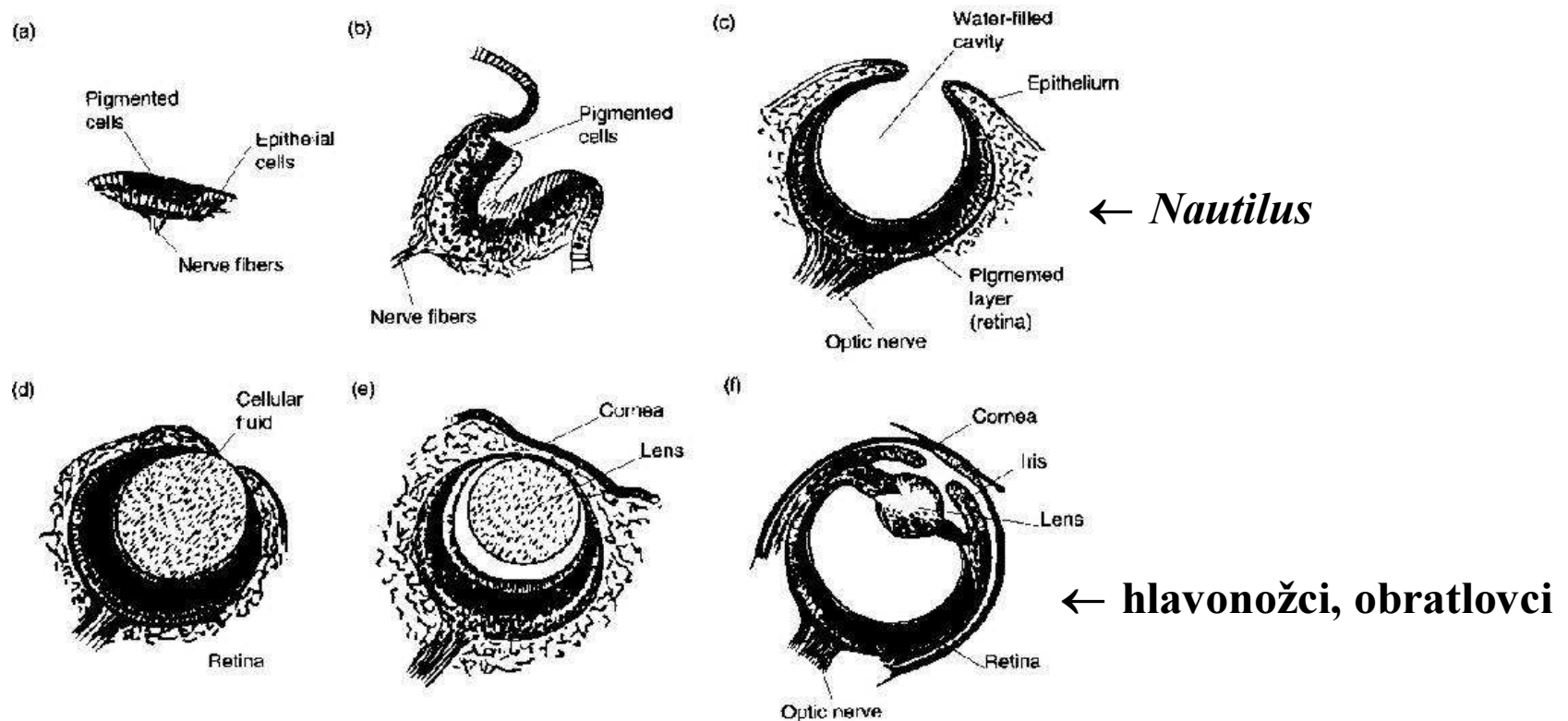
Může přírodní výběr vysvětlit všechny adaptace?

←
koadaptace

→
preadaptace

KOADAPTACE

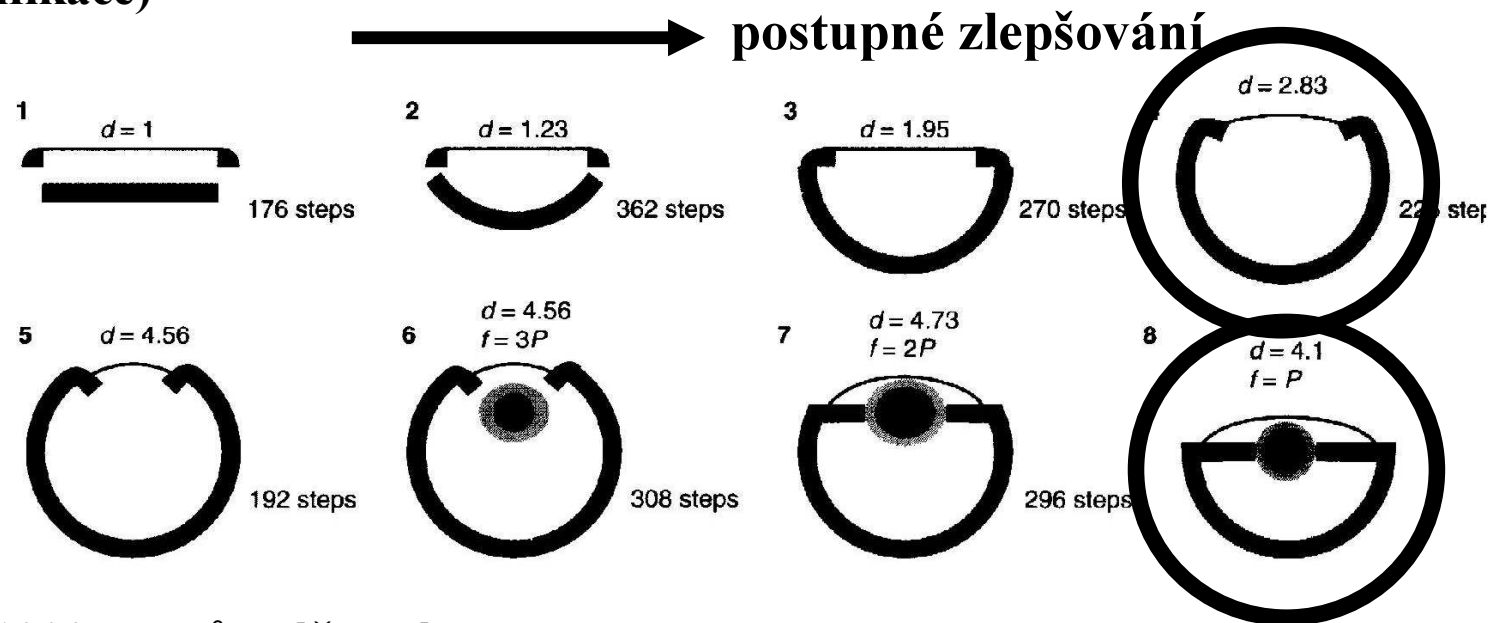
- = složité adaptace, vyžadující vzájemně koordinované změny více než 1 části
- (genová, organismální, mezidruhová úroveň)
- Herbert Spencer: krk žirafy - současné změny kostí, svalů, nervů, cév
× neovlivňují samostatné geny
- evoluce komorového oka:



koadaptace

světločivné orgány → nezávislý vznik 40-60× u různých skupin bezobratlých

- Nilsson & Pelger: počítačová simulace
- vrstva světločivných buněk mezi tmavou vrstvou buněk dole a průhlednou ochrannou vrstvou nahoře
- náhodné změny <1% → změny k horšímu zavrhnuty
- kritérium = schopnost rozlišovat objekty v prostoru (optická fyzika → možnost kvantifikace)



→ ca 1000 kroků: váčkové oko

→ ca 2000 kroků: komorové oko

~400 000 generací

preadaptace

- Jak může být funkční poloviční oko nebo poloviční křídlo?



↓
lepší než 1/4 oko a než žádné oko



klouzavý let apod.

- preadaptace → malá změna struktury ⇒ velká změna funkce
- př. lalokoploutvé ryby - pohyb po dně → šplhání na břeh; peří ptáků (termoregulace → let), kutikula hmyzu (integument → kostra); mléčné žlázy savců (potní žl.)
- S.J. Gould, E. Vrba: exaptace = znak původně adaptovaný na jinou funkci (v původním znění širší smysl - tj. včetně původně neutrálních znaků)

Zdánlivě adaptivní znaky:

- fyzikální a chemické zákony (létající ryby, barva hemoglobinu)
- nedědičný základ znaku (kulturní dědičnost některých vzorců chování)
- drift (přechod od sexuality k partenogenezi u *D. mercatorum*; ztráta struktury v důsledku akumulace škodlivých mutací; pseudogeny)
- korelace znaku se znakem selektovaným (pleiotropie, hitchhiking)
- v adaptivní krajině mnoho vrcholů (historická náhoda - lokomoce klokana a gazely, mezidruhové rozdíly v ochranném zbarvení)
- důsledek fylogeneze (bezkrídlost některých skupin hmyzu)

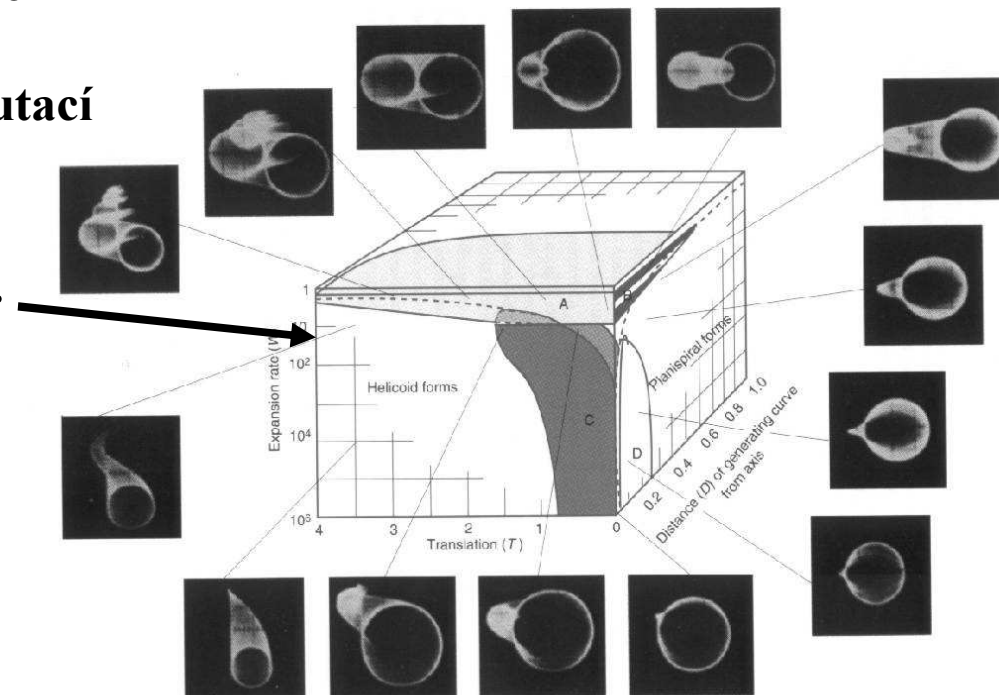
Jsou adaptace dokonalé?

- časové zpoždění - „neotropické anachronismy“
- genetická omezení - superdominance (letální systém chromozomu 1 u *Triturus cristatus*)
- ontogenetická omezení = vychýlení produkce různých fenotypů, nebo omezení fenotypové variability způsobené strukturou, charakterem, složením nebo dynamikou vývojového systému

různé organismy \Rightarrow různé typy mutací
pleiotropie (pravá a levá končetina)
narušení vývoje organismu novou mutací

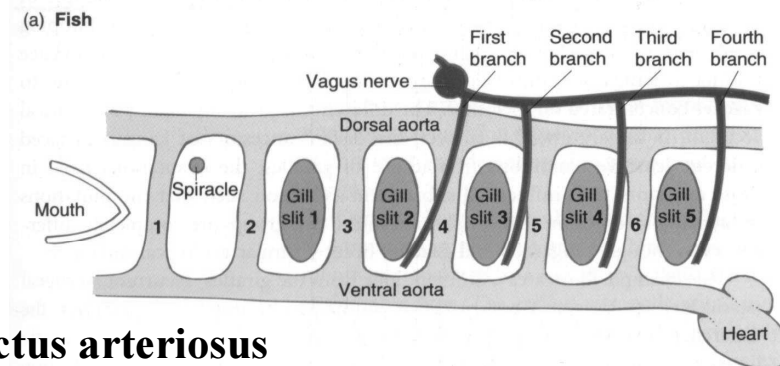
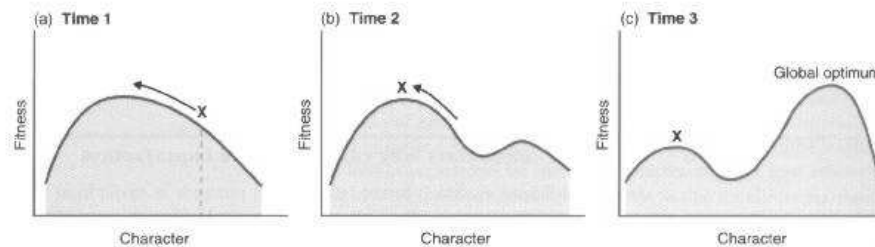
David Raup - pojem morfoprostor (morphospace)

- \rightarrow simulace vývoje ulit plžů
- \rightarrow variabilita jako výsledek pouze 3 proměnných (translace, expanze, vzdálenost od osy)



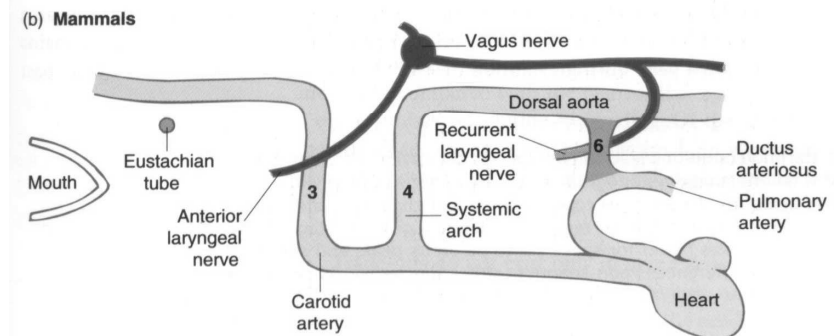
Jsou adaptace dokonalé?

- historická omezení - hrtanový nerv (větev bloudivého nervu - nervus vagus)



6. žaberní oblouk → ductus arteriosus

- konflikt na různých úrovních - selekce na úrovni genu vs. selekce na úrovni organismu



- kompromis různých adaptivních potřeb:
 - současné dýchání a příjem potravy při absenci sekundárního patra
 - kompromis life-history parametrů (počet mláďat × věk při první reprodukci)
 - rozdělení času mezi různé aktivity (příjem potravy, odpočinek, ...)

Metody studia adaptací:

- **strukturní složitost**
- **účelnost, demonstrování funkce: Bergmannovo a Allenovo pravidlo, křídlo sokola a krahujce atd.**
- **komparativní metoda - spojení s fylogenetickou analýzou**
- **experiment**

**Někdy nelze ani experimentem jednoznačně určit, zda se daná vlastnost vyvinula k určitému cíli → nebezpečí záměny funkce a účinku:
např. alkaloidy a terpeny u rostlin (odpuzování hmyzu × odpadní produkty metabolismu)**

JEDNOTKA PŘÍRODNÍHO VÝBĚRU

Otázka: Na jaké úrovni působí přírodní výběr?

- **genová - sekvence, gen, skupina genů, chromozom → meiotický tah**
- **[buněčné linie (rostliny)]**
- **jedinec → individuální selekce**
- **skupina příbuzných jedinců → příbuzenská selekce**
- **skupina nepříbuzných jedinců → skupinová selekce**

- **1962 - V.C. Wynne-Edwards:**
Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour
- **shlukování do hejn, disperze, omezení plodnosti ⇐ altruismus**

- **selekce celých skupin silnější než individuální výběr („adaptace pro přežití druhu“)**

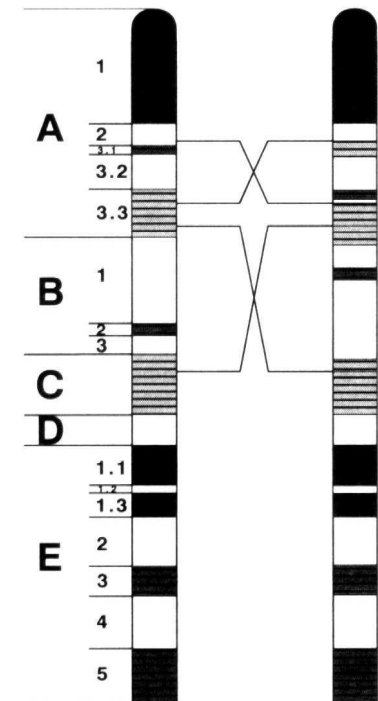
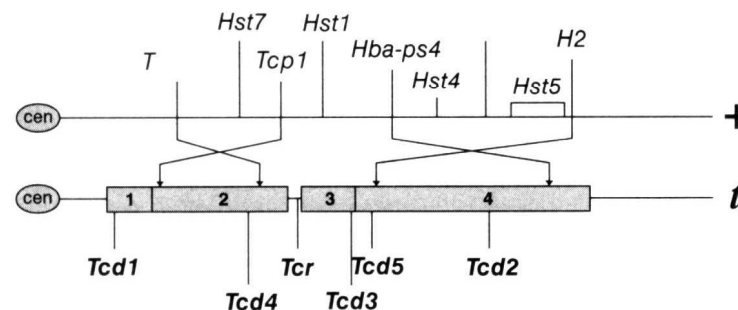
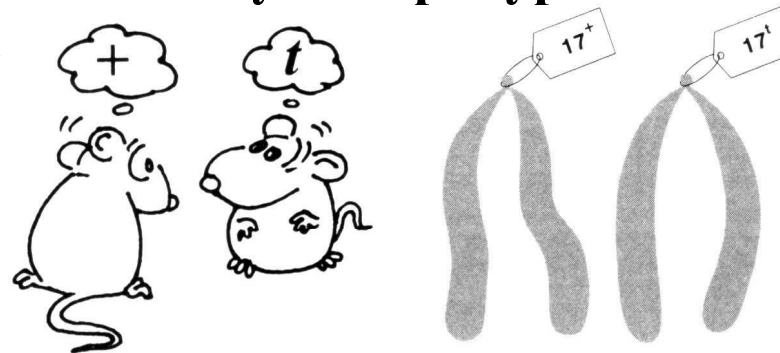
Jednotka přírodního výběru

1. MEIOTICKÝ TAH (meiotic drive)

= SD (segregation distortion = segreganční deformace)

= TRD (transmission ratio distortion = deformace [vychýlení] transmisního poměru)

- *D. melanogaster* - SD geny
- myš domácí a příbuzné druhy - *t* haplotyp
- *Neurospora crassa* - „spore killers“
- pohlavní chromozomy



Jednotka přírodního výběru

2. PŘÍBUZENSKÝ VÝBĚR (kin selection)

- reakce na Wynne-Edwardse → 1964: W.D. Hamilton - blanokřídlý hmyz
- haplo-diploidní systém určení pohlaví: samice $2N$, samci N ⇒
příbuznost mezi dělnicemi $3/4$, královna - potomci $1/2$, dělnice - trubci $1/4$
- inkluzivní fitness = fitness jedince a jeho příbuzných
- altruismus = chování, které zvyšuje fitness příjemce a současně snižuje fitness dárce
- altruismus mezi příbuznými = příbuzenský altruismus - závislost na stupni příbuznosti mezi dárce a příjemcem (= pravděpodobnost, že sdílejí společné geny)
- Hamiltonovo pravidlo: $rb > c$
 r = příbuznost; b = výhoda (benefit); c = znevýhodnění (cost)
- termiti, savci : rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), rypoši rodu *Cryptomys* (Bathyergidae) → eusocialita

Adaptace a přírodní výběr



Heterocephalus glaber

- sojka *Aphelocoma coerulescens* (Florida): $c = 7\%$, $b = 14\%$

Jednotka přírodního výběru

3. SKUPINOVÝ VÝBĚR (group selection)

- Wynne-Edwards:
- disperze proto, aby nedošlo k vyčerpání zdrojů
- produkce méně potomstva než potenciálně možné
- varovný křik ptáků, hejna ryb („rybí školy“)
- skákání („stotting“) gazely Thomsonovy (*Gazella thomsoni*)
- strážní hlídky timálie šedé (*Turdoides squamiceps*) a surikat (*Suricata suricatta*)

Výhoda pro jedince!



Adaptace a přírodní výběr



Suricata suricatta

Jednotka přírodního výběru

Teoretické důvody proti skupinovému výběru:

- nízká heritabilita skupiny ve srovnání s jedinci
- krátký generační čas jedince ve srovnání se skupinou
⇒ změny na úrovni individuí mnohem rychlejší

⇒ infiltrace sobeckých jedinců

Nutné podmínky:

- rychlé střídání extinkce a nového vzniku dómů
- prakticky nulová migrace:

$$r > \frac{b-c}{c}$$

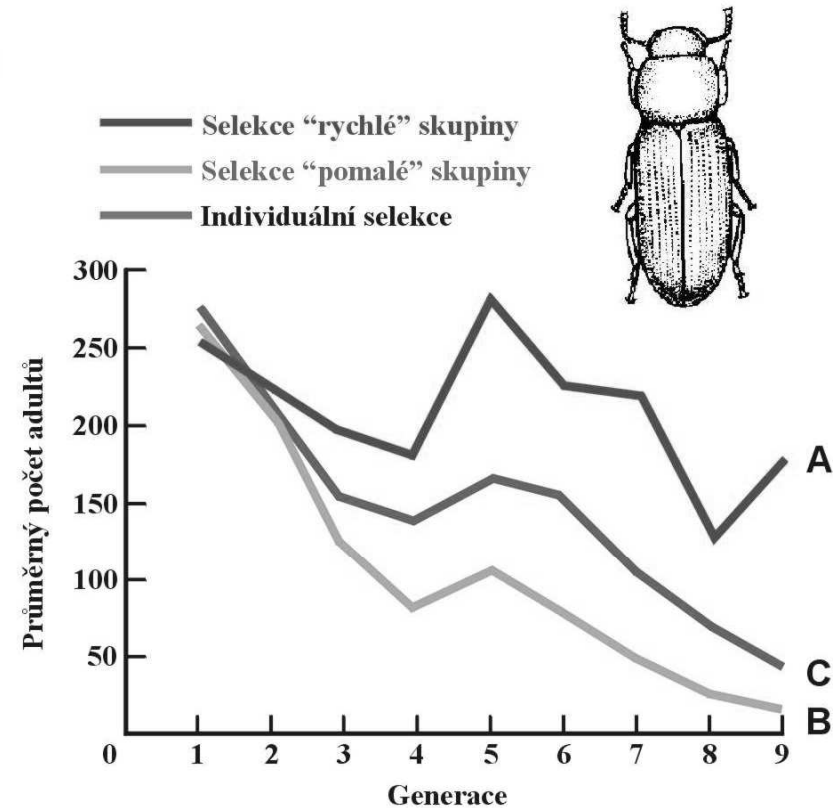
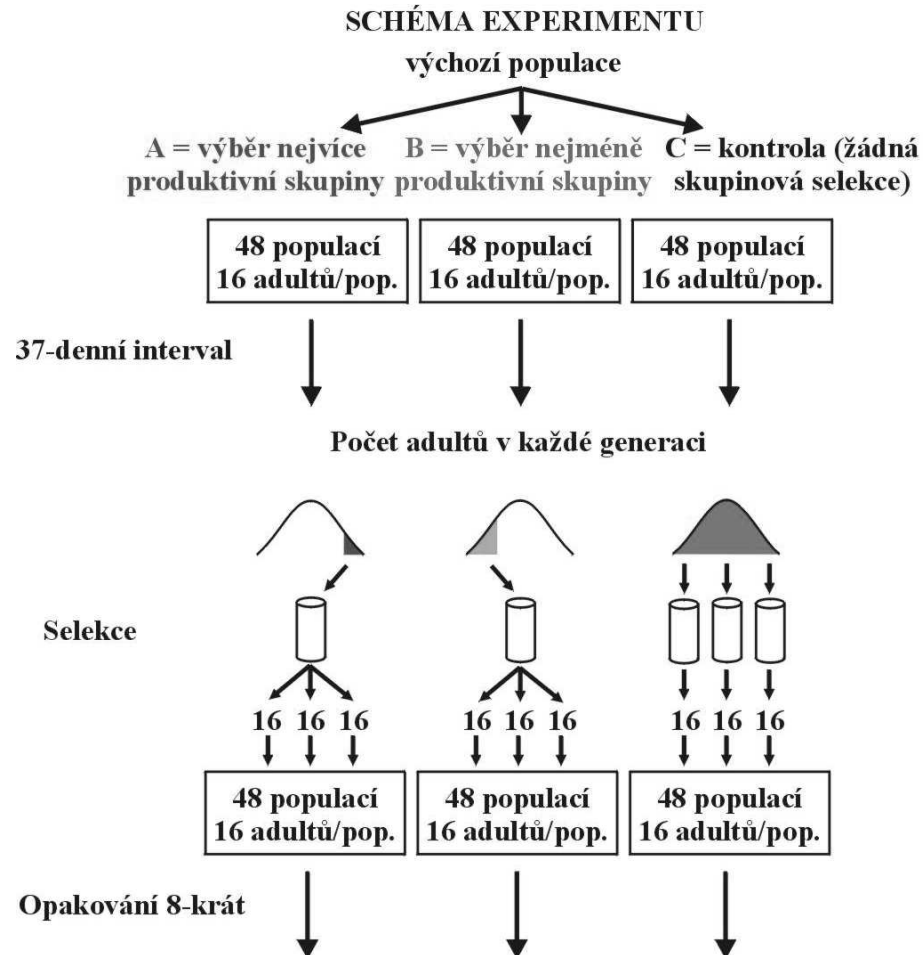
prospěch pro skupinu (b-c)
ve vztahu ke
ztrátě jedince (c)

koeficient inbreedingu: $r = \frac{2F}{1+F} \Rightarrow F = \frac{r}{2-r} \Rightarrow \frac{b-c}{c} > \frac{1-F}{2F}$

ostrovní model: $F = \frac{1}{1+4Nm} \Rightarrow \frac{b-c}{c} > 2Nm$

- selekce mezi démy > uvnitř dómů pouze je-li prospěch skupiny v porovnání se ztrátou jedince vyšší než průměrný počet migrantů v každé generaci
- Příklad: virulence různých kmenů viru myxomatózy

M.J. Wade: experiment se skupinovou selekcí u potemníka moučného (*Tribolium castaneum*)



× v přírodě však role skupinové selekce zřejmě minimální

- **1966 George Williams: pouze geny trvají dostatečně dlouho, aby mohly být jednotkou selekce**
- **1976 Richard Dawkins: pojem sobecký gen (*The Selfish Gene*)**
→ spolu s Hamiltonem a Williamsem - „genový pohled“ na evoluci chování aj.
- **extenze účinků genu mimo vlastní organismus (*The Extended Phenotype*):**
- **domečky chrostíků, pavoučí sítě**
- **motolice → tlustší ulity parazitovaných měkkýšů**
- **kořenohlavec (*Sacculina*): kastrace parazitovaných krabů**
- **mravenec *Monomorium santschii*: absence dělnické kasty → průnik do cizího mraveniště, „příkaz“ k zabití vlastní královny a adopci cizí**
- **pestrobarvec petrklíčový: na hlavě housenky orgán produkující omamný nektar; další pár výpustí, jejichž produkt způsobuje zvýšenou agresivitu vůči všemu živému kromě vlastní housenky → ochrana housenky („bodyguard“), drogová závislost mravence (několik dní se od housenky nevzdaluje)**