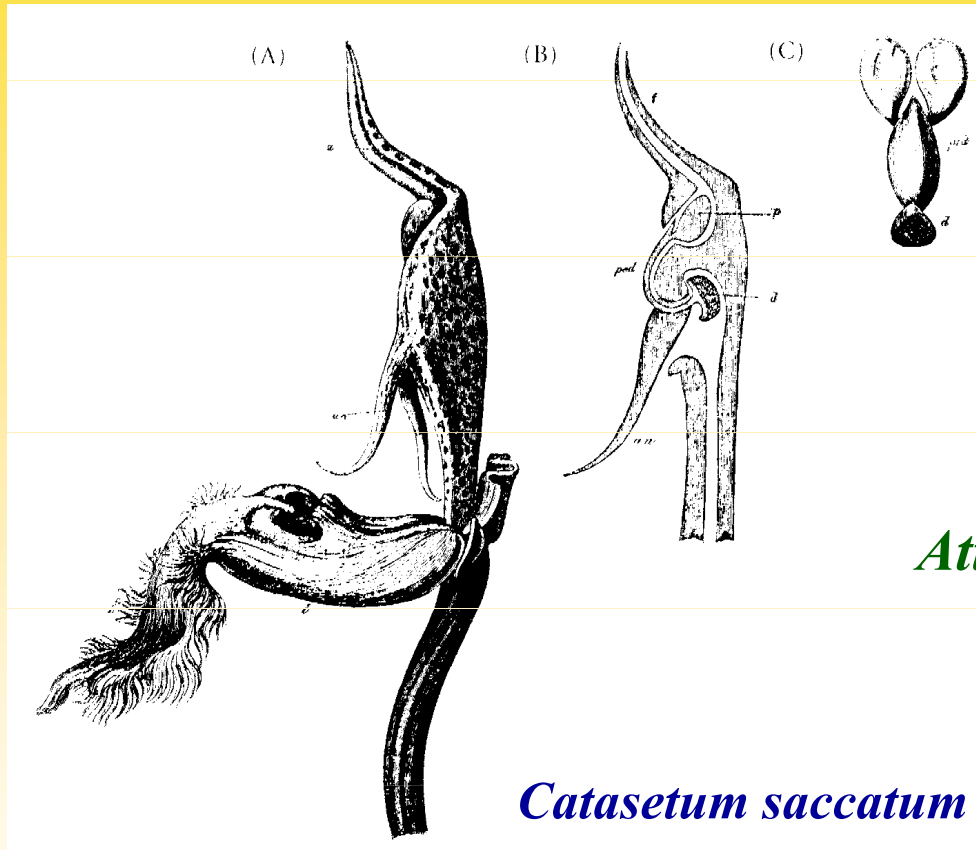


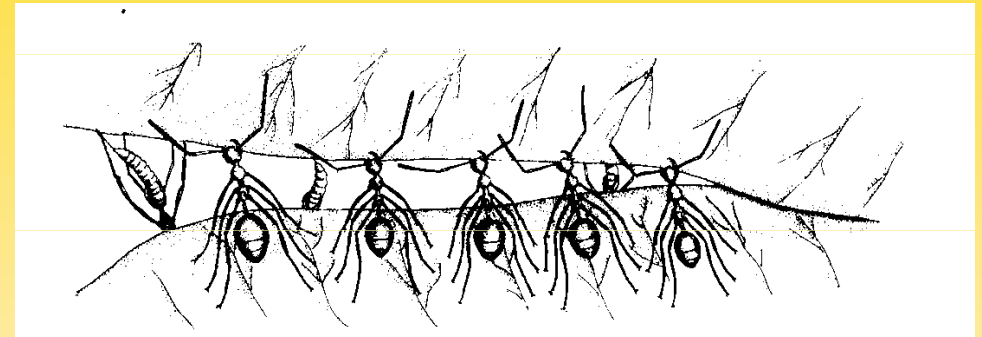
# ADAPTACE A PŘÍRODNÍ VÝBĚR



*Catasetum saccatum*

*Zacryptocerus varians*

parazitě × hostitelé



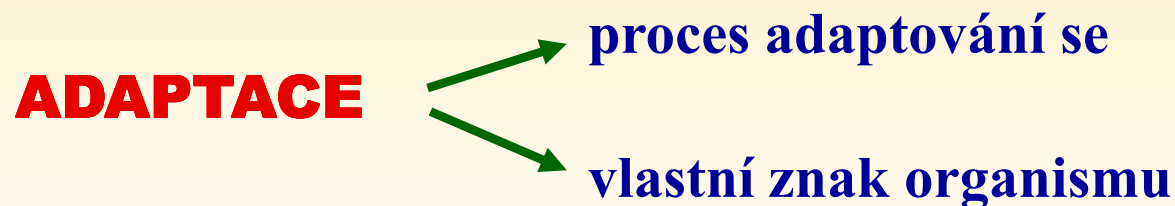
*Oecophylla smaragdina*

*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 segregáčního 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 (bezkrídlost 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  $\Rightarrow$  trendy (...mechanismus?)
- **přírodní výběr**

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

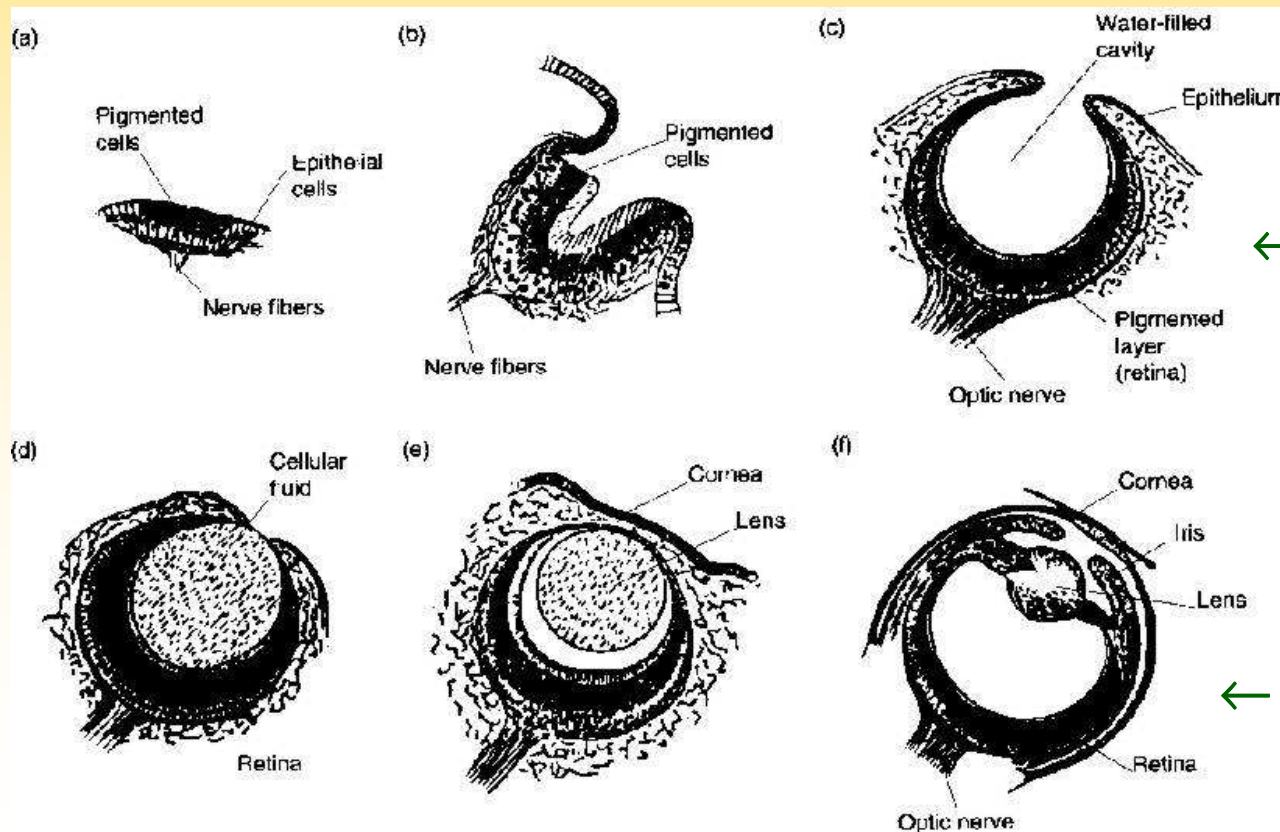
Může přírodní výběr vysvětlit všechny adaptace?

**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:**



← *Nautilus*

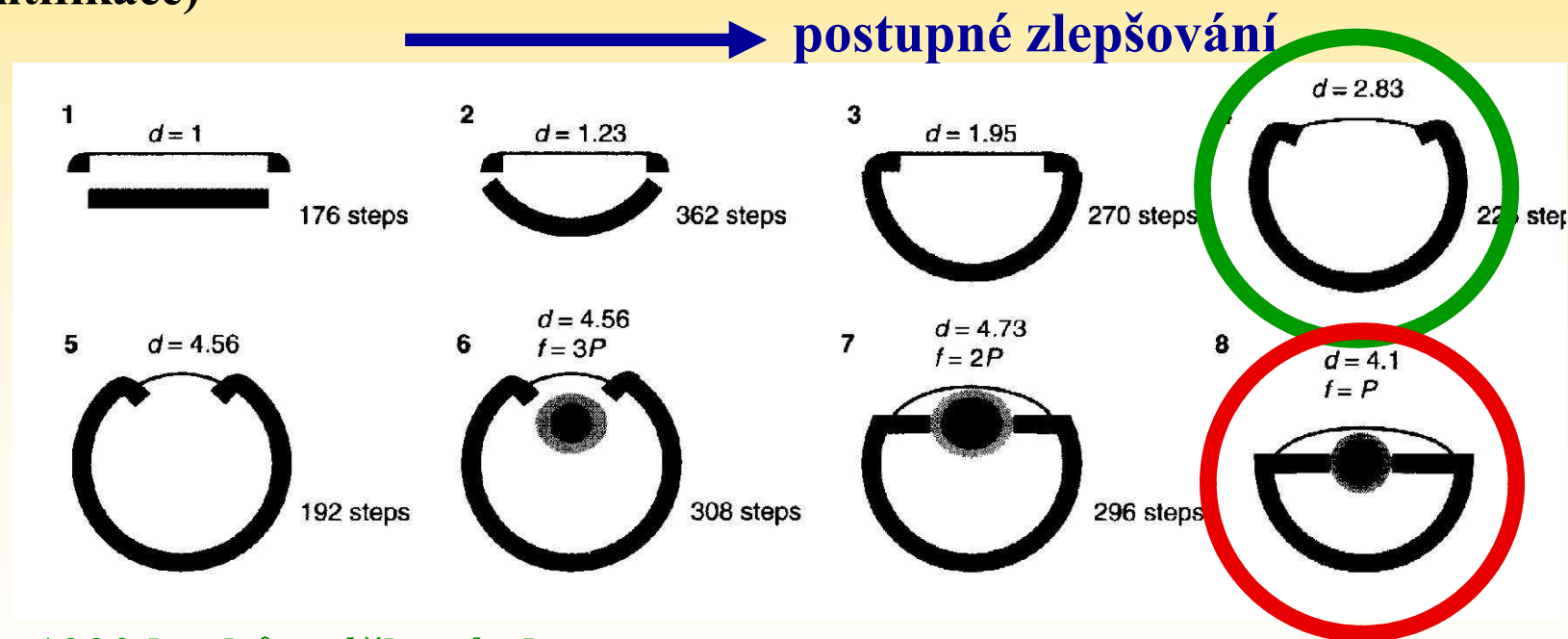
← **hlavonožci, obratlovci**

## 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)



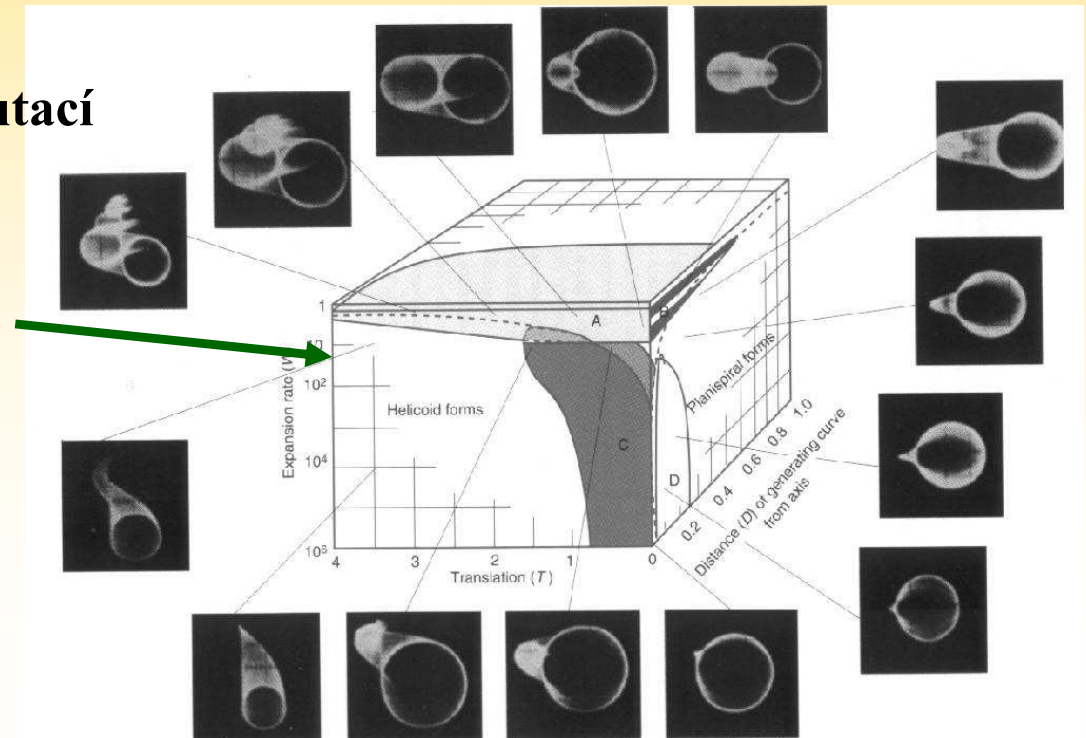
## Jsou adaptace dokonalé?

- **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

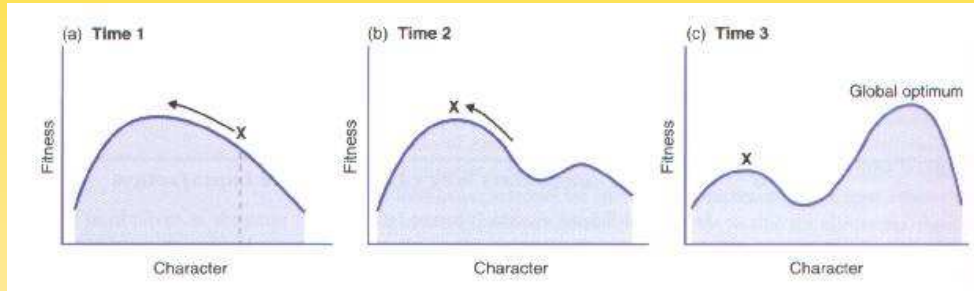
**David Raup** - pojem **morfoprostor**  
(morphospace)

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



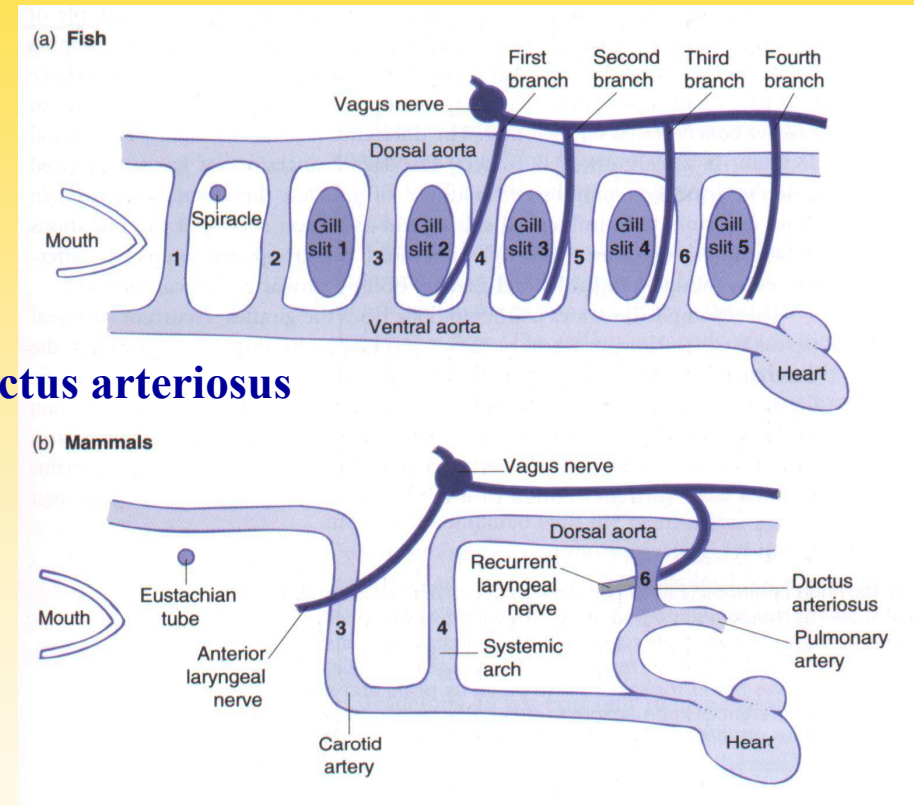
## Jsou adaptace dokonalé?

- **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 mlád'at × 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“)

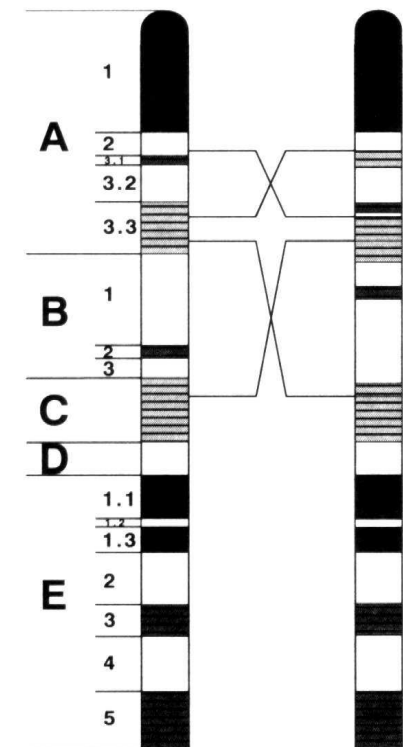
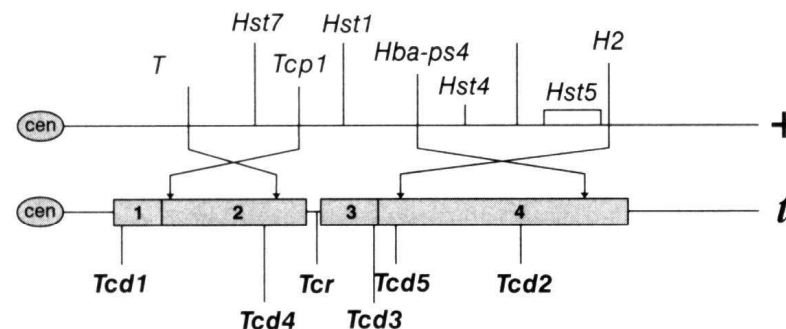
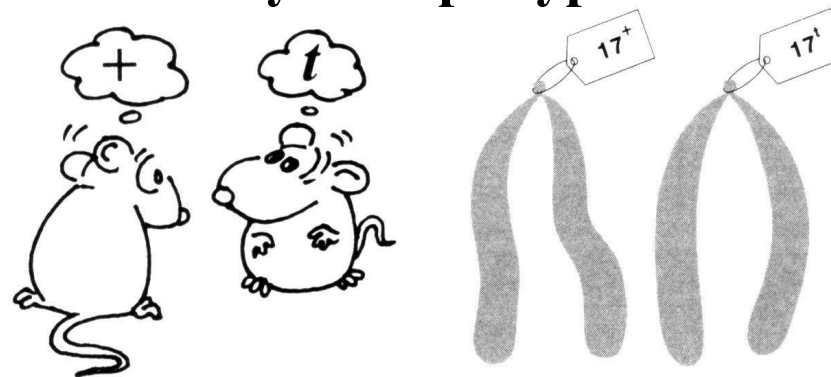
## Jednotka přírodního výběru

### 1. MEIOTICKÝ TAH (meiotic drive)

= SD (segregation distortion = segreganční deformace)

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

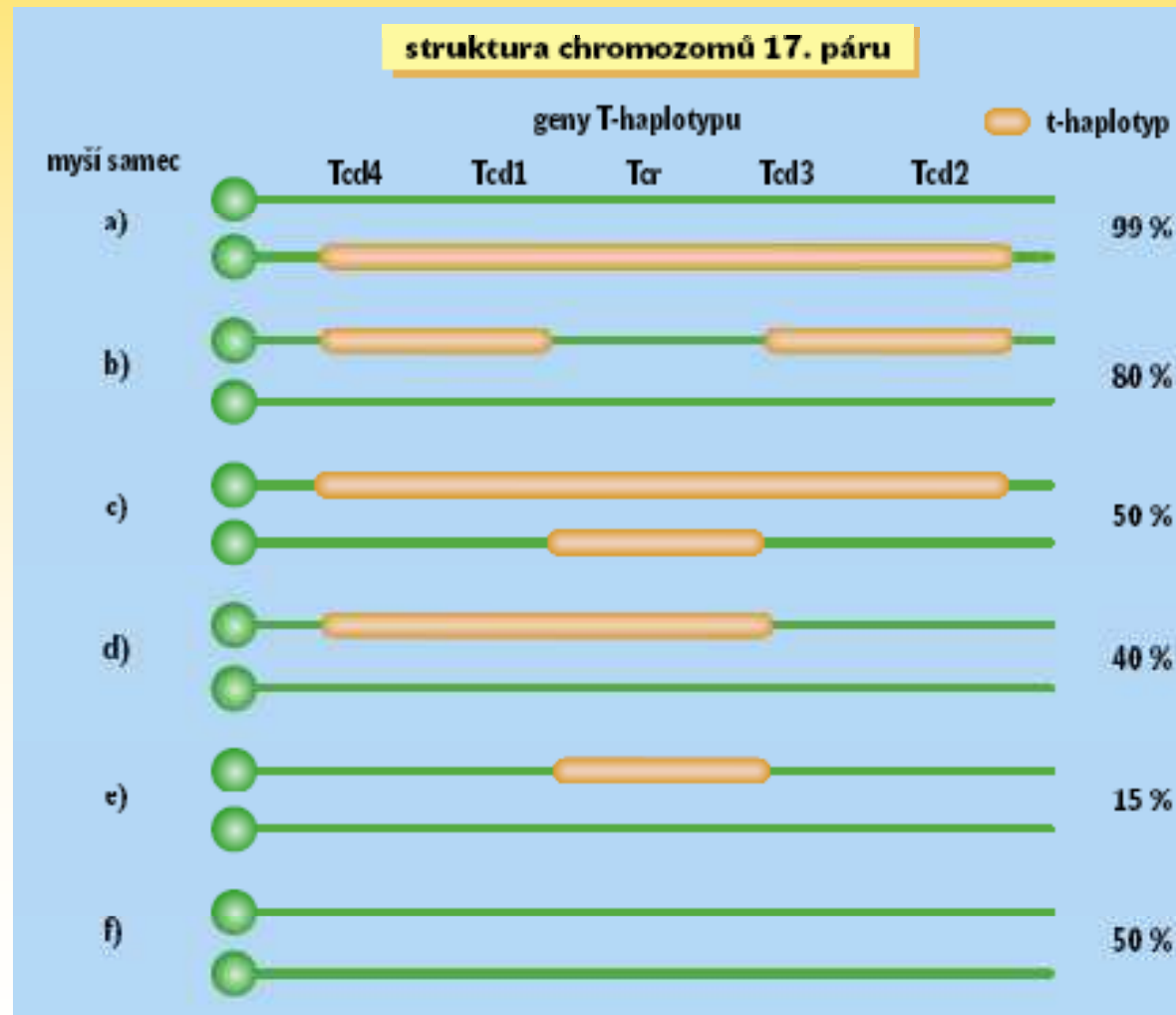
- *D. melanogaster* - SD geny
- myš domácí a příbuzné druhy - *t* haplotyp
- *Neurospora crassa* - „spore killers“
- pohlavní chromozomy



## Jednotka přírodního výběru

### 1. MEIOTICKÝ TAH (meiotic drive)

- myš domácí a příbuzné druhy - *t* haplotyp





## 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  $N \Rightarrow$  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**





*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!**





**Výhoda pro jedince!**



*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:

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

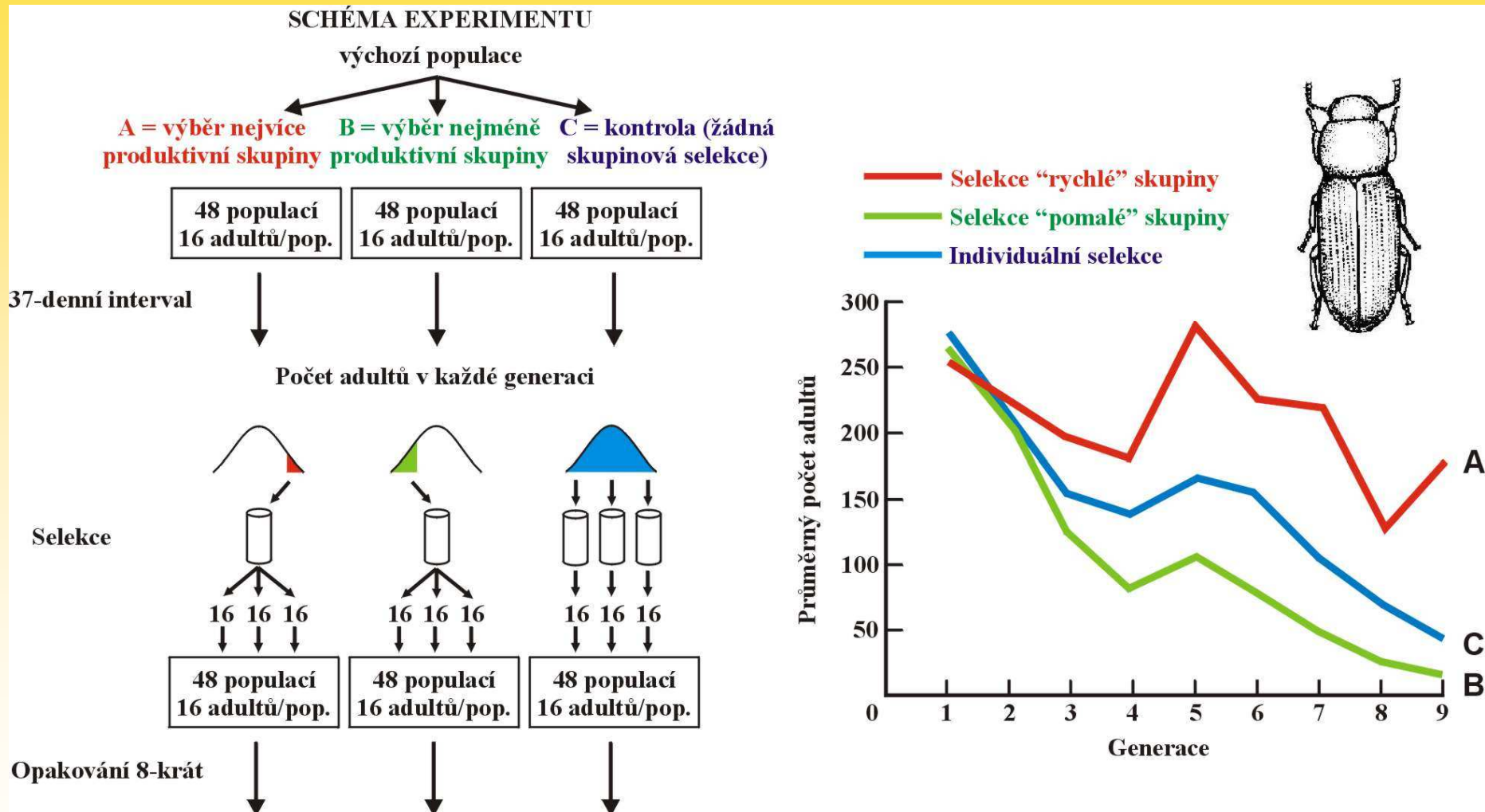
$$r > \frac{b-c}{c}$$

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
- Př.: virulence různých kmenů viru myxomatózy

## M.J. Wade: experiment se skupinovou selekcí u potměníka 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)