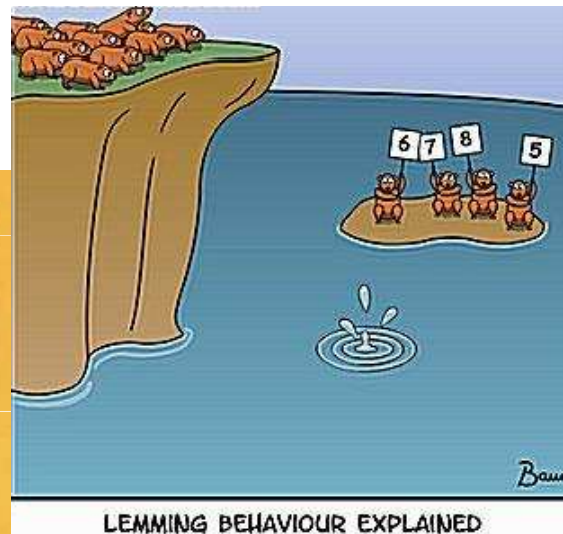


# KONFLIKT A KOOPERACE I.

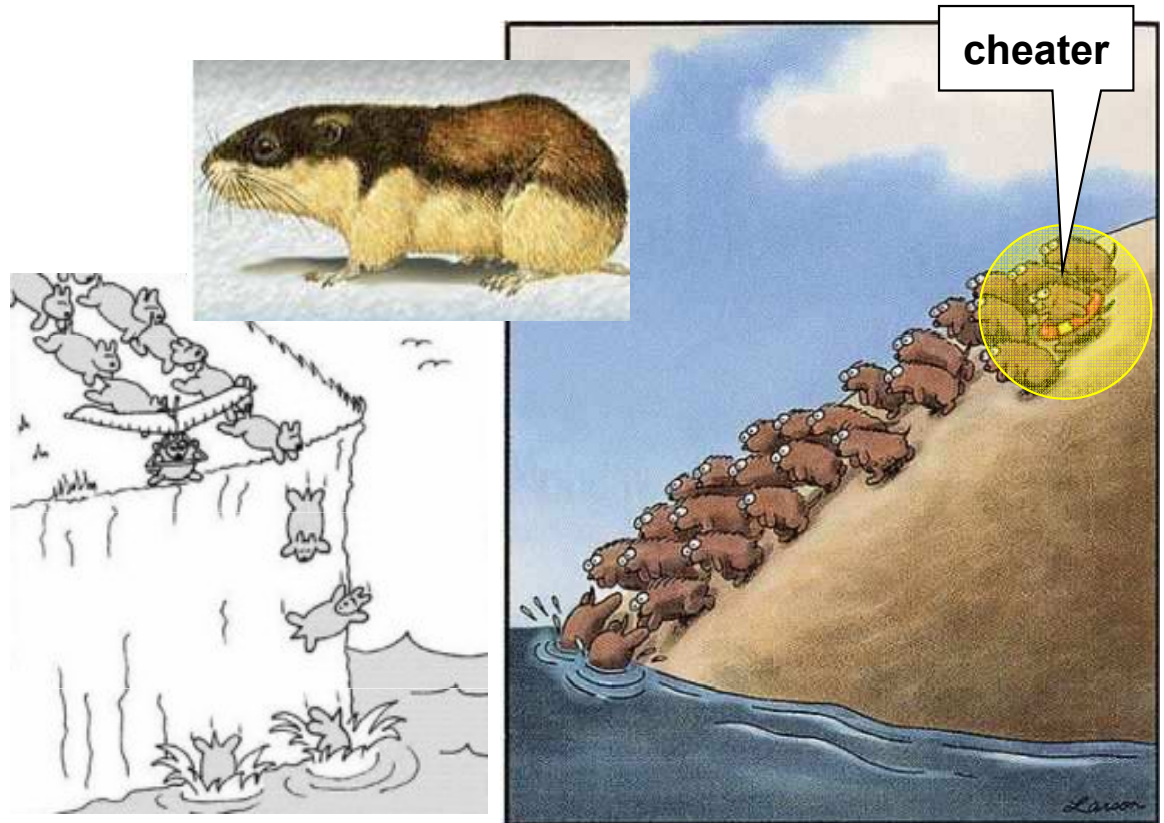


- přírodní výběr je v podstatě kompetitivní proces ⇒
- kooperace mezi organismy je jedním z nejzvláštnějších rysů živé přírody
- sociální hmyz, člověk
- mutualismus
- **Jak se navzdory konfliktu mezi organismy může kooperace vyvinout?**
- Charles Darwin: „struggle for life“  
ale i spolupráce mezi krávou a teletem (kooperace mezi příbuznými)
- neodarwinismus: **evoluce v populacích**, **selekce** působí **na jedince**  
× tento předpoklad ale spíše implicitní, až do 60. let 20. stol.  
(př. Wrightova „interdémová selekce“)

- **1962 – Vero C. Wynne-Edwards:**  
*Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour:*
- shlukování do hejn, disperze, omezení plodnosti, altruismus
- kooperace vysvětlena jako selekce celých skupin spíše než individuální výběr (v krajní podobě „adaptace pro přežití druhu“)

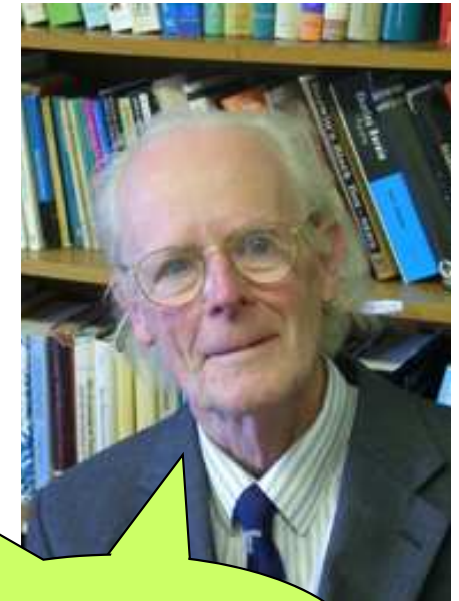
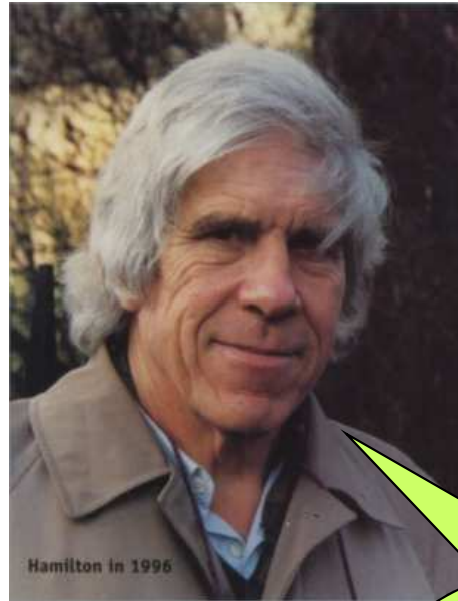


**V. C. Wynne-Edwards**



reakce:

- 1964: William D. Hamilton,  
John Maynard Smith



příbuzenský  
výběr

- 1966: George C. Williams



důležité jsou  
*geny*

- 1976: Richard Dawkins



# SKUPINOVÁ SELEKCE (group selection)

- V.C. Wynne-Edwards:
  - disperze proto, aby nedošlo k vyčerpání zdrojů
  - produkce méně potomstva než potenciálně možné
- varovný křik ptáků, hejna ryb
- skákání („stotting“) gazely Thomsonovy



**Výhoda pro jedince!**

*Gazella thomsoni*

- strážní hlídky timálie šedé (*Turdoides squamiceps*) a surikat (*Suricata suricatta*)

*T. squamiceps*



sentinel

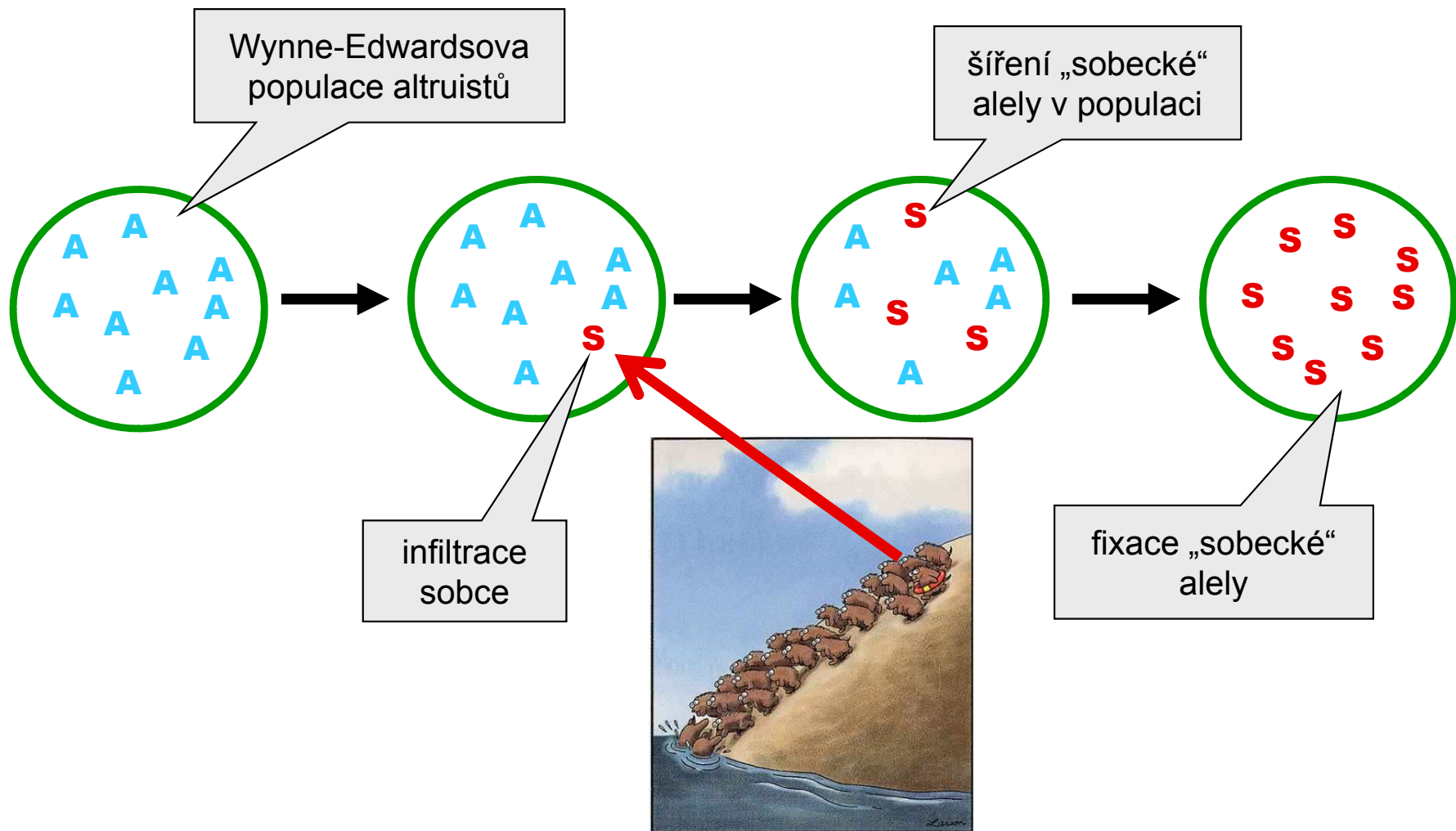


**Výhoda pro jedince!**

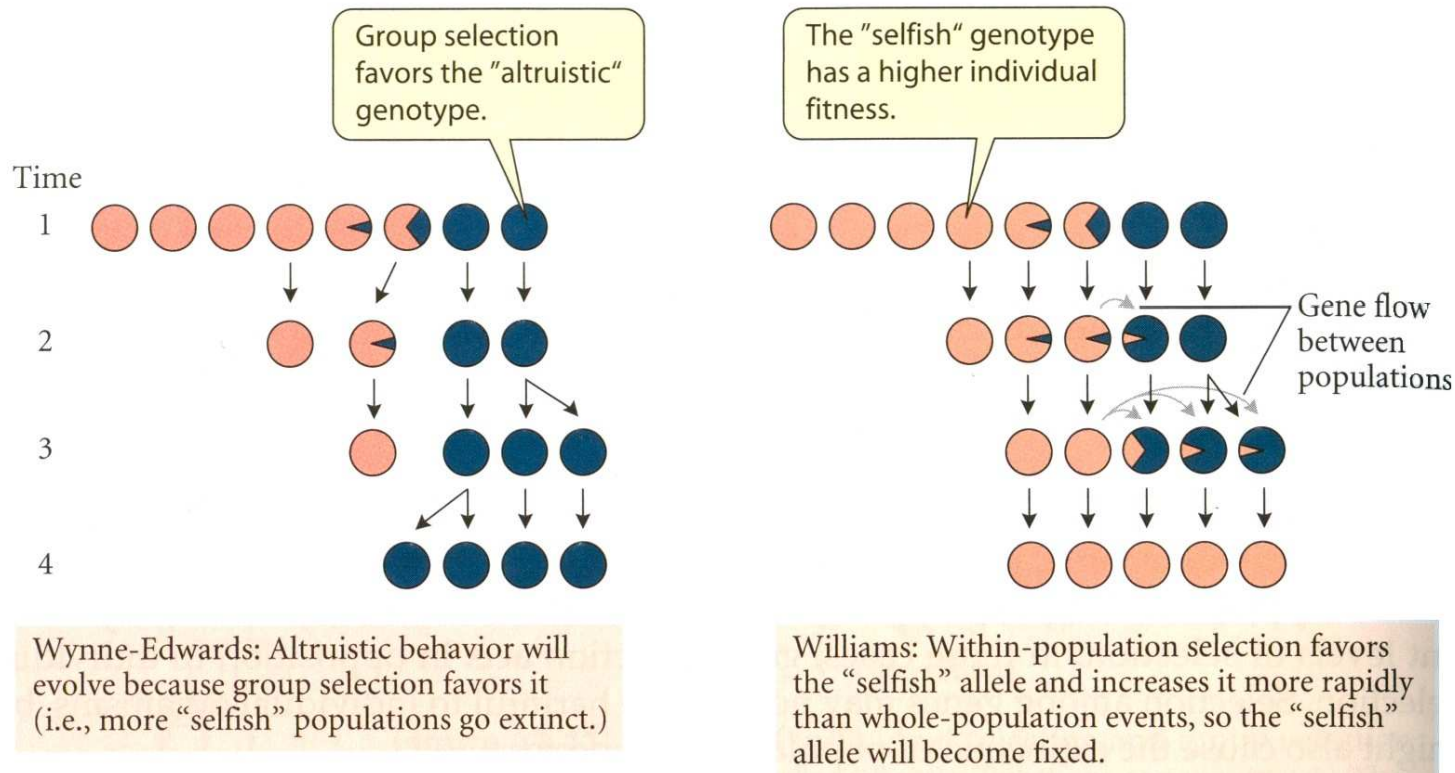
*Suricata suricatta*

# Teoretické důvody proti skupinové selekci:

- **altruismus** = chování zvyšující fitness příjemce a současně snižující fitness dárce (donora)



# Teoretické důvody proti skupinové selekci:



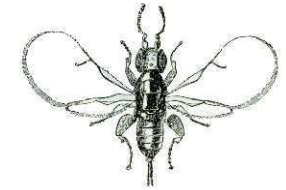
- Problém: nízká heritabilita skupiny ve srovnání s heritabilitou jedinců a krátký generační čas jedince ve srovnání se skupinou ⇒
- změny na úrovni individuí mnohem rychlejší

⇒ **infiltrace sobeckých jedinců, zánik altruistické populace**



## Podmínky pro skupinovou selekci:

- rychlé střídání extinkce a nového vzniku dýmů  
př.: fíkové vosy

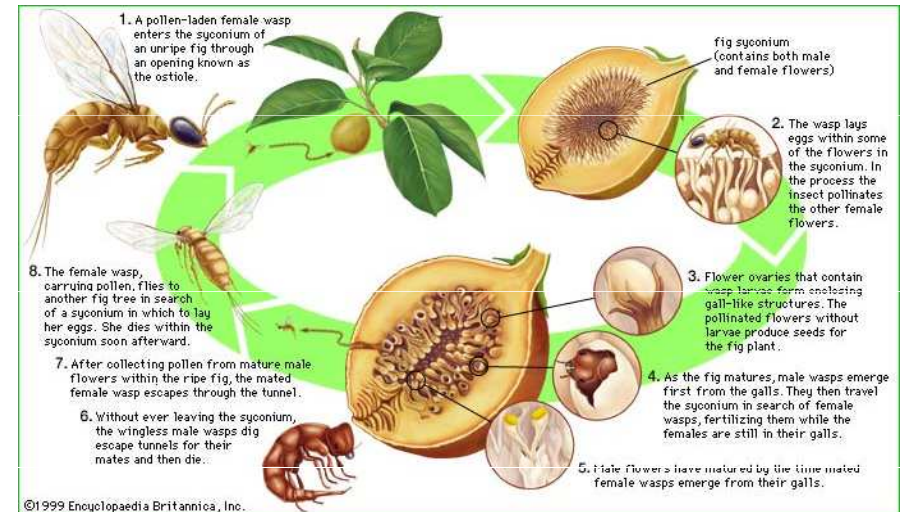


- prakticky nulová migrace:

$c$  ... ztráta jedince (cost)

$(b - c)$  ... prospěch skupiny (benefit)

ostrovní model: 
$$\frac{b - c}{c} > 2 Nm$$

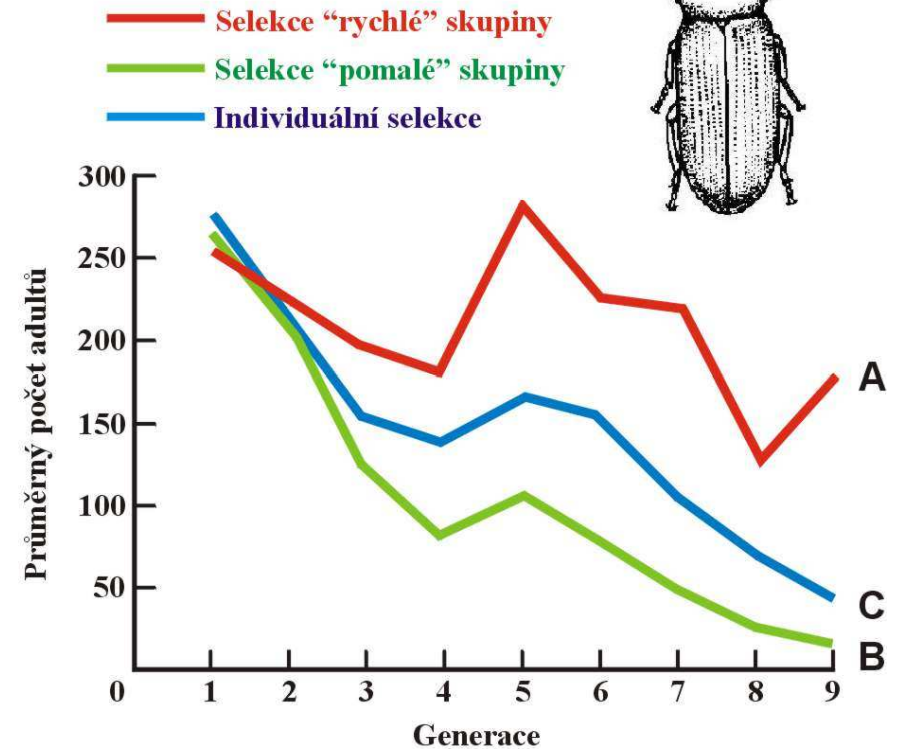
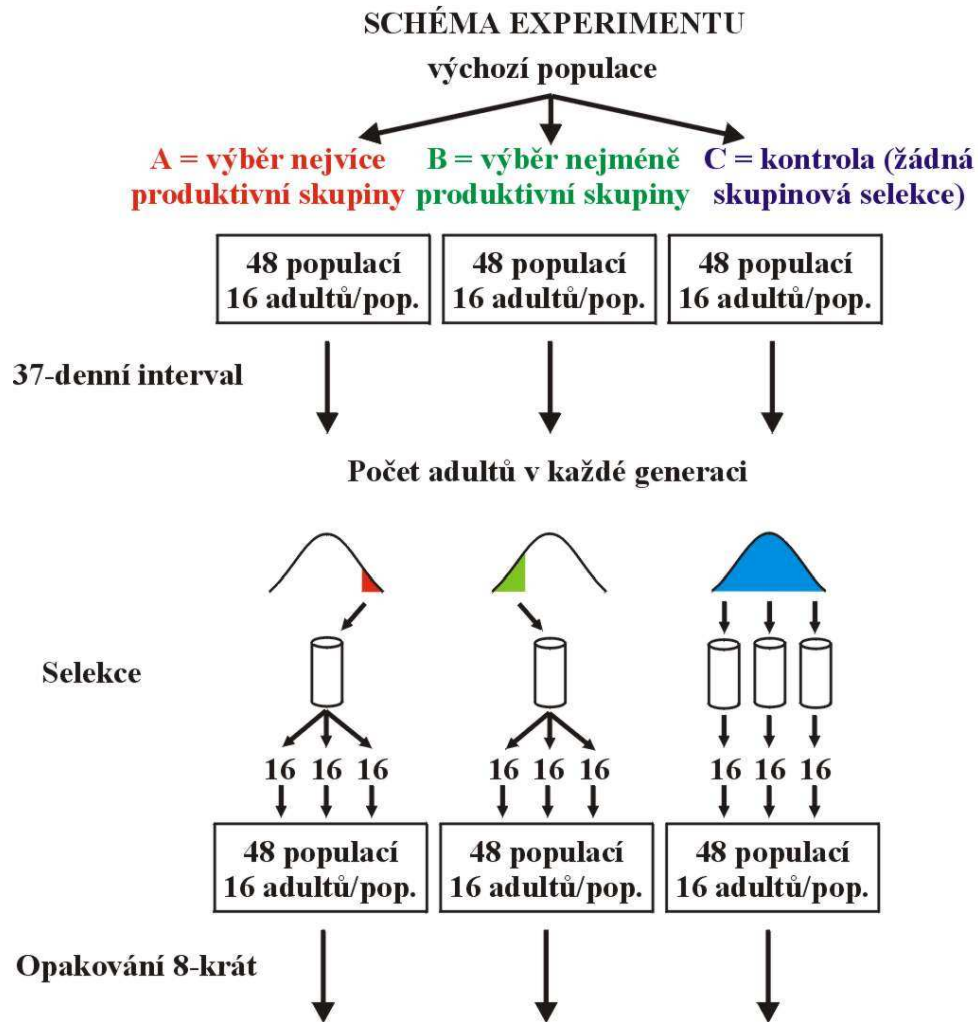


**Závěr: selekce mezi démy (skupinová) bude silnější než selekce uvnitř dýmů (individuální) pouze je-li prospěch skupiny v porovnání se ztrátou jedince vyšší než průměrný počet migrantů v každé generaci.**

- Příkladem skupinové selekce je pravděpodobně evoluce virulence různých kmenů viru myxomatózy

## Michael Wade (1977):

- experiment se skupinovou selekcí u potměníka moučného (*Tribolium castaneum*)



× v přírodě však role skupinové selekce zřejmě minimální

# PŘÍBUZENSKÁ SELEKCE (kin selection)

- **William Hamilton (1964)**

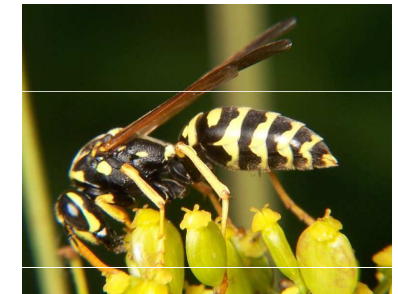
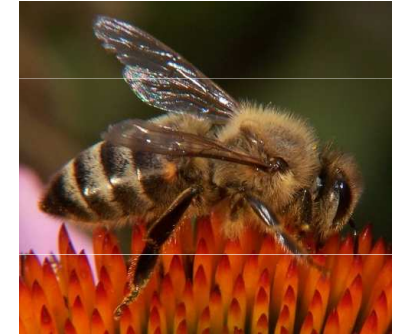
- blanokřídlý hmyz: haplo-diploidní systém určení pohlaví:  
samice  $2N$ , samci  $N$

⇒ příbuznost:

dělnice – dělnice =  $\frac{3}{4}$

královna – potomci =  $\frac{1}{2}$

dělnice – trubci =  $\frac{1}{4}$



- **inkluzivní fitness** = součet fitness altruistického jedince a fitness „příjemců“ násobený mírou příbuznosti mezi ním a těmito „příjemci“

- altruismus mezi příbuznými = **příbuzenský altruismus**

- závislost na stupni příbuznosti mezi dárce a příjemcem (= na pravděpodobnosti, že sdílejí společné geny)

- **Hamiltonovo pravidlo:**  $rb > c$

$r$  = příbuznost;  $b$  = výhoda (benefit) pro recipienta;  $c$  = znevýhodnění (cost) altruisty

$r > c/b \Rightarrow$  kooperace je výhodná, jestliže příbuznost je vyšší než poměr jejich nákladů a výhod

*H. glaber*

- **eusocialita:**

- blanokřídílí (Hymenoptera)
- termiti (Isoptera)
- savci : rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), rypoši rodu *Cryptomys* a *Fucomys* (Bathyergidae)



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



*Cryptomys*



# INTRAGENOMOVÝ KONFLIKT

- konflikt mezi jedinci v populaci
- konflikt mezi příbuznými jedinci (sourozenci, matka – potomek)
- konflikt mezi samcem a samicí (pohlavní výběr)
- **kooperace a konflikt na úrovni genomu:**
- **George Williams:**
  - tělo smrtelné × geny (skoro) nesmrtelné
  - „genový pohled“



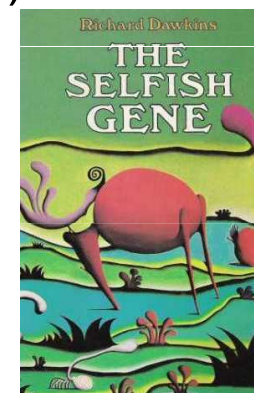
- **Richard Dawkins:**

pojem **sobecký gen** (*The Selfish Gene*, 1976):

- tělo pouze jako dopravní prostředek, přenosné médium (šířitel) replikátorů (genů), které se nedokážou šířit samy
- proto selekce působí na geny spíše než na celý organismus
- geny spolu nutně musí spolupracovat (analogie s osmiveslicí)

- **Pozor! pojem „sobecký“ chápán jako metafora!**

- občas se některý genetický element chová „neférově“ → **ultrasobecká DNA**





Gregor Mendel

zákon o  
segregaci

***Aa***

***A***

***a***

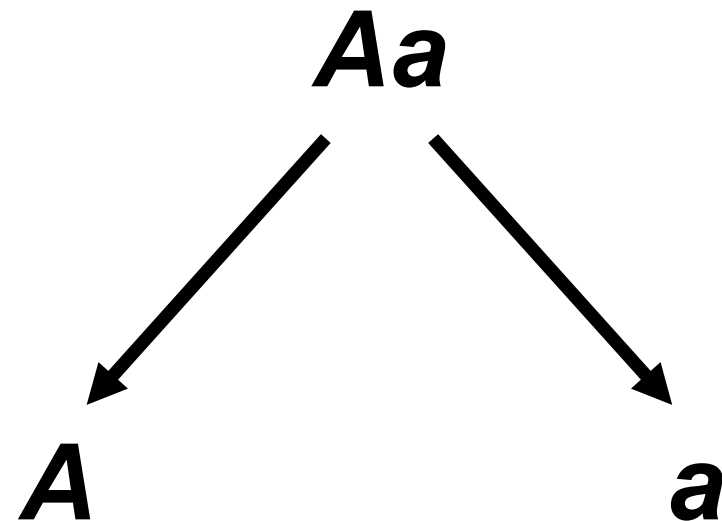
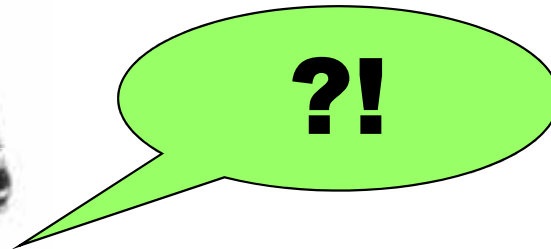
**50%**

**50%**

# Intragenomový konflikt vede k většímu zastoupení některého genomového elementu v příští generaci



Gregor Mendel



„drive“ (tah)

95%

5%

„drag“  
(vlečení)

**vychýlení segregacího (transmisního) poměru**

= segregation distortion (SD)

= transmission ratio distortion (TRD)



Intragenomový konflikt může mít mnoho podob, např.:

- **Interference**

= zabránění přenosu alternativní alely

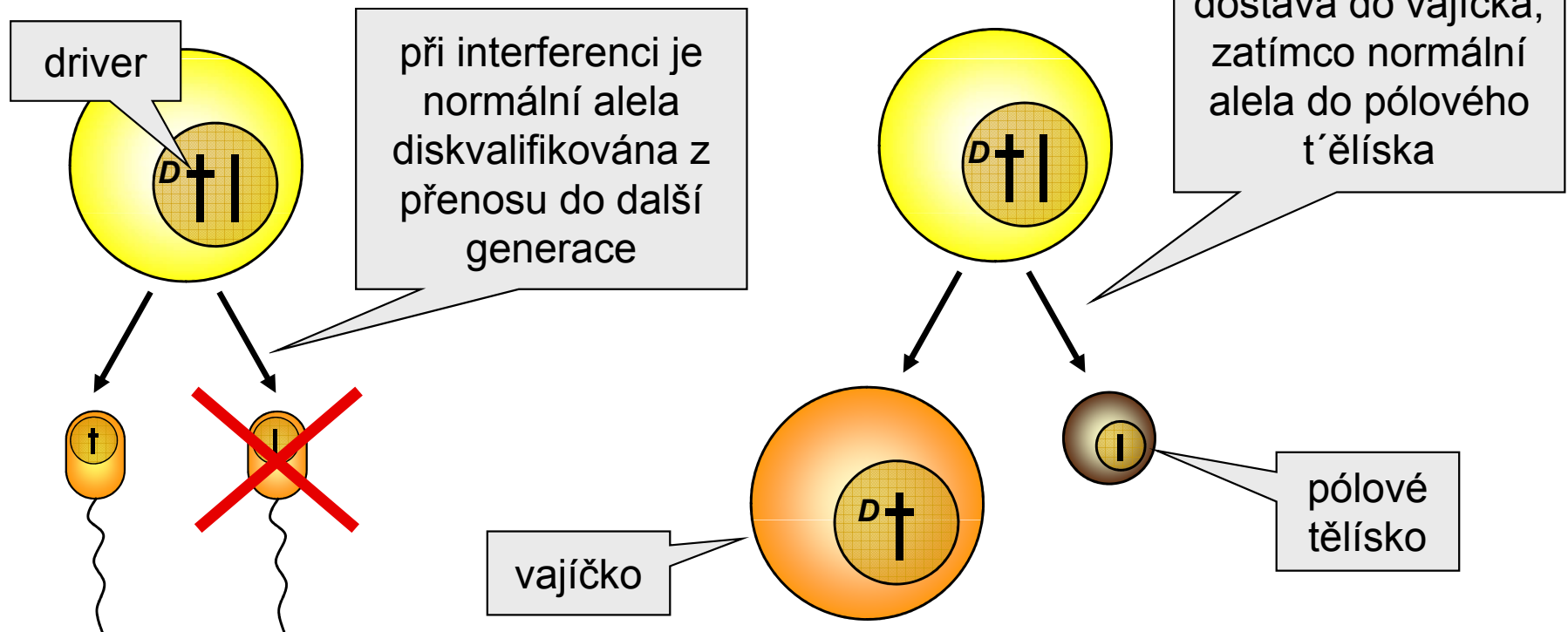
- **Gonotaxe**

= přednostní přenos do germinální linie

- **Vyšší tempo replikace (overreplication)**

např. transpozony

**MEIOTICKÝ TAH  
(meiotic drive)**



# Interference

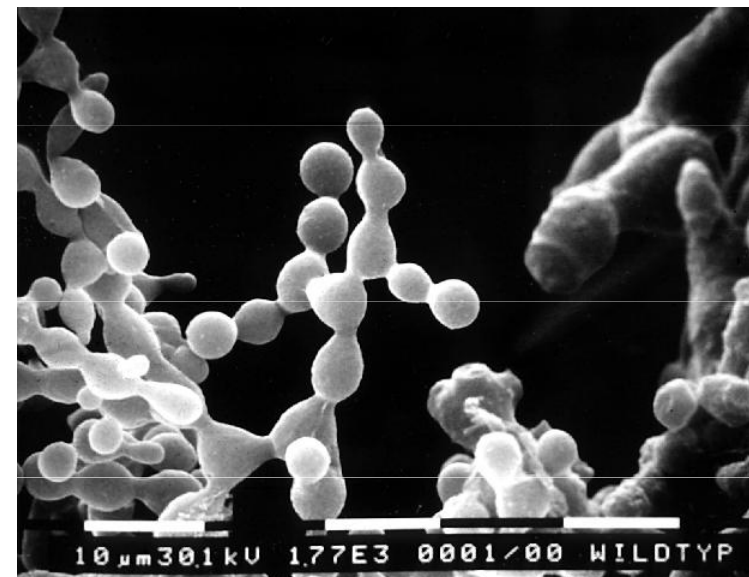
## 1. Autozomální

*SD* (segregation distorters) geny:

- *Drosophila melanogaster*
- u samců
- preferenční přenos 95–99%
- distorter a responder
- zástava spermatogeneze u buněk s diskvalifikovanou alelou
- často vznik modifikátorových genů
- SD geny = „psanecké geny“

„Spore killers“ (*sk* geny):

- *Neurospora*

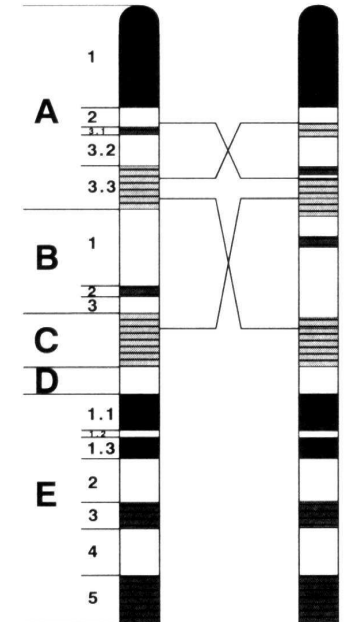
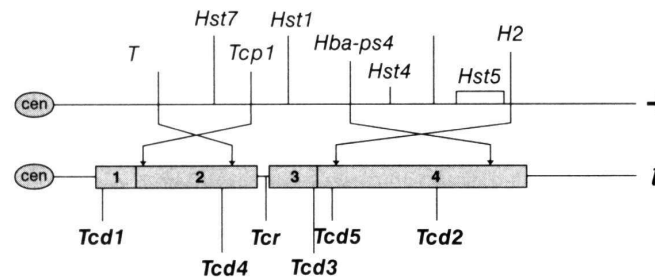
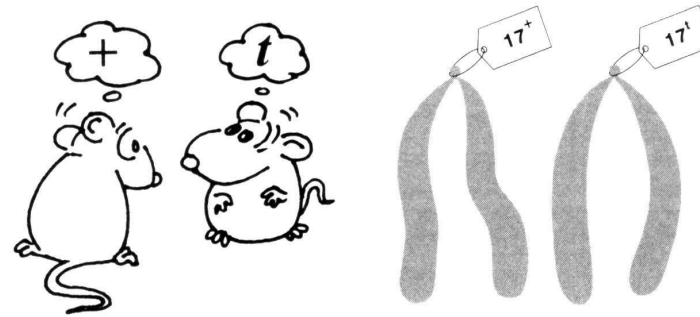


# Interference

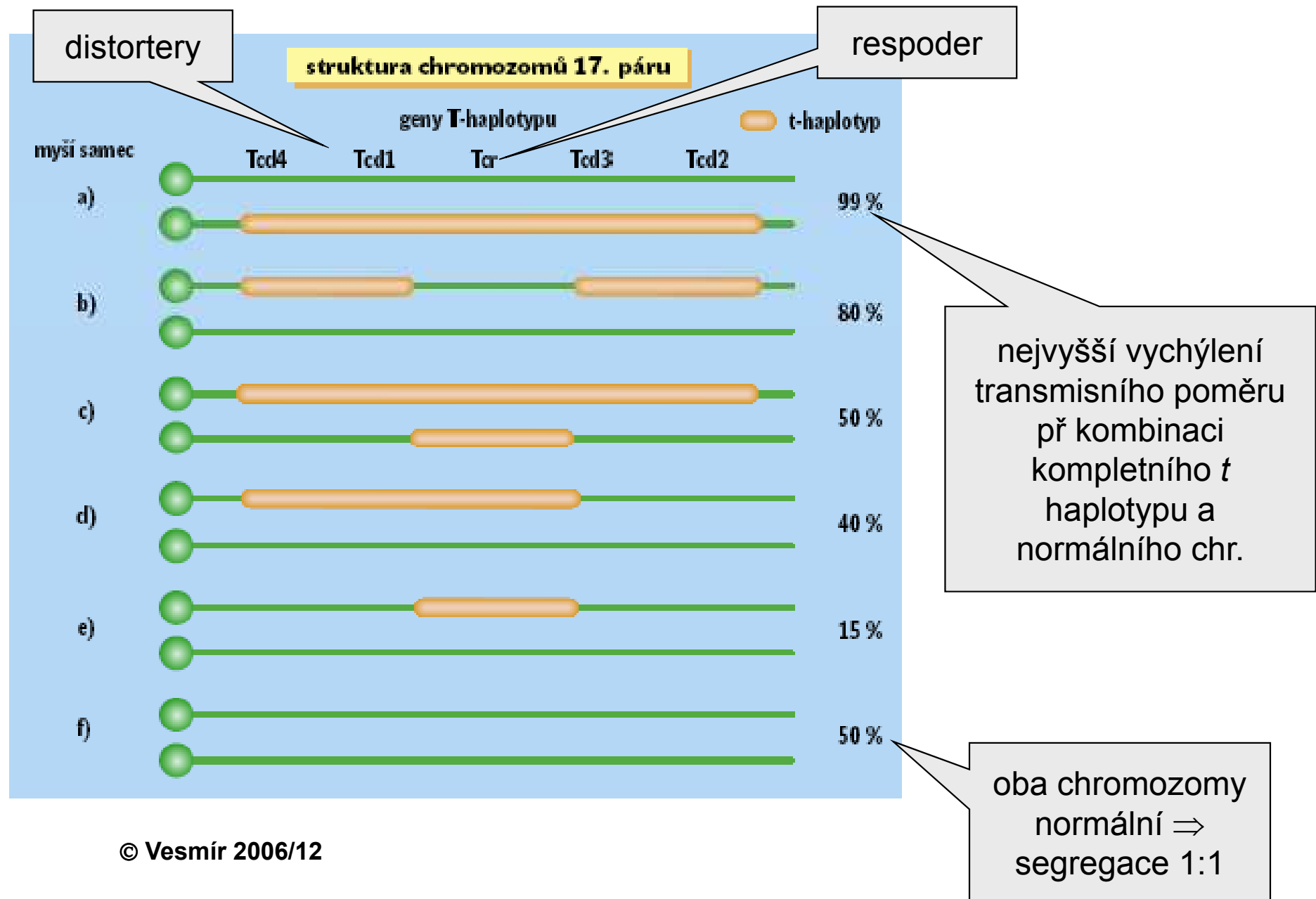
## 1. Autozomální

### *t* haplotyp:

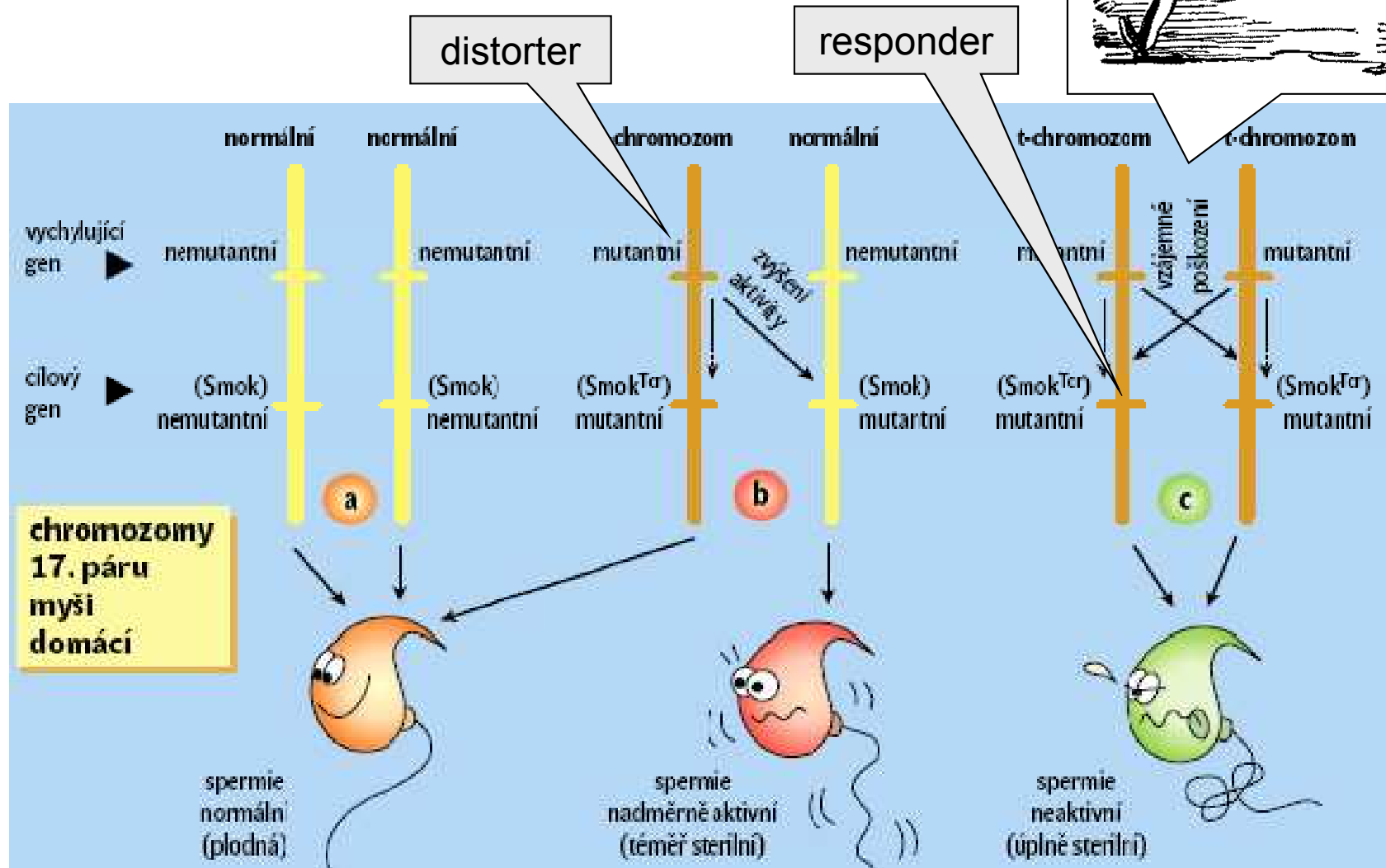
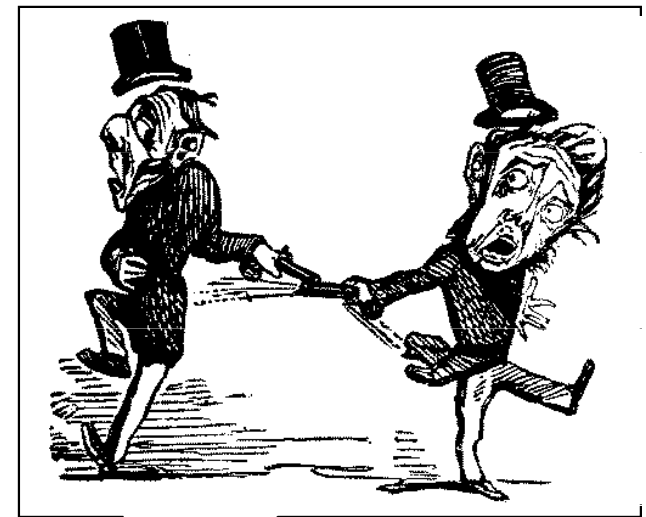
- myš domácí
- u samců
- ~ třetina chr. 17
- preferenční přenos 95–99%
- 4 paracentrické inverze  
⇒ rekombinace jen 2%
- responder + několik distorterů
- *t/t* samci sterilní
- ⇒ více než 15 letálních genů



- různý genetický make-up vede k odlišným výsledkům tahu:



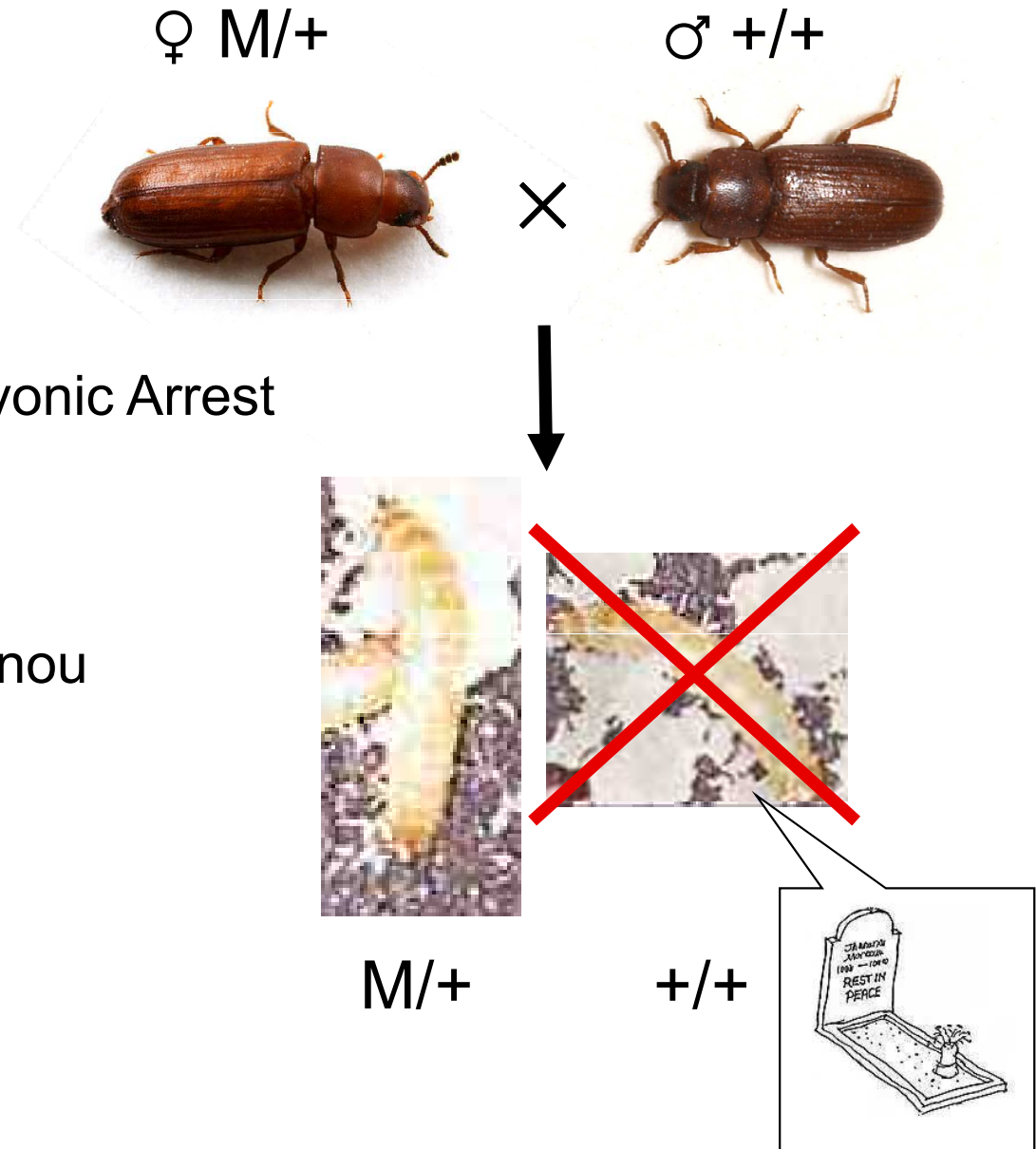
- mechanismus TRD odlišný od octomilky:
  - responder = *Smok* (fúzovaný gen)
  - regulace kaskády genů podílejících se na tvorbě bičíku



## 2. Maternal-effect killers

gen *Medea*:

- Maternal-Effect Dominant Embryonic Arrest
- *Tribolium castaneum*
- matka *M/+*
- gen likviduje všechny potomky, kteří ho nemají – potomci *+/+* hynou ve 2. larválním instaru



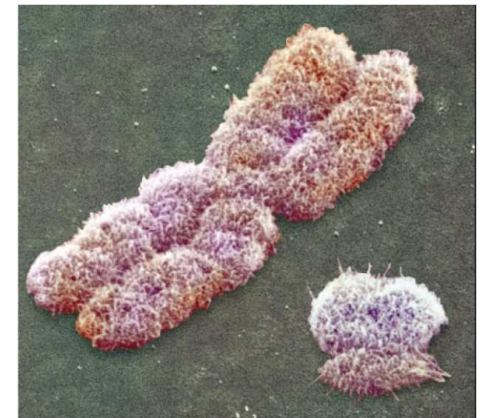
### 3. Dědičnost ve prospěch jednoho pohlaví (sex-biased inheritance)

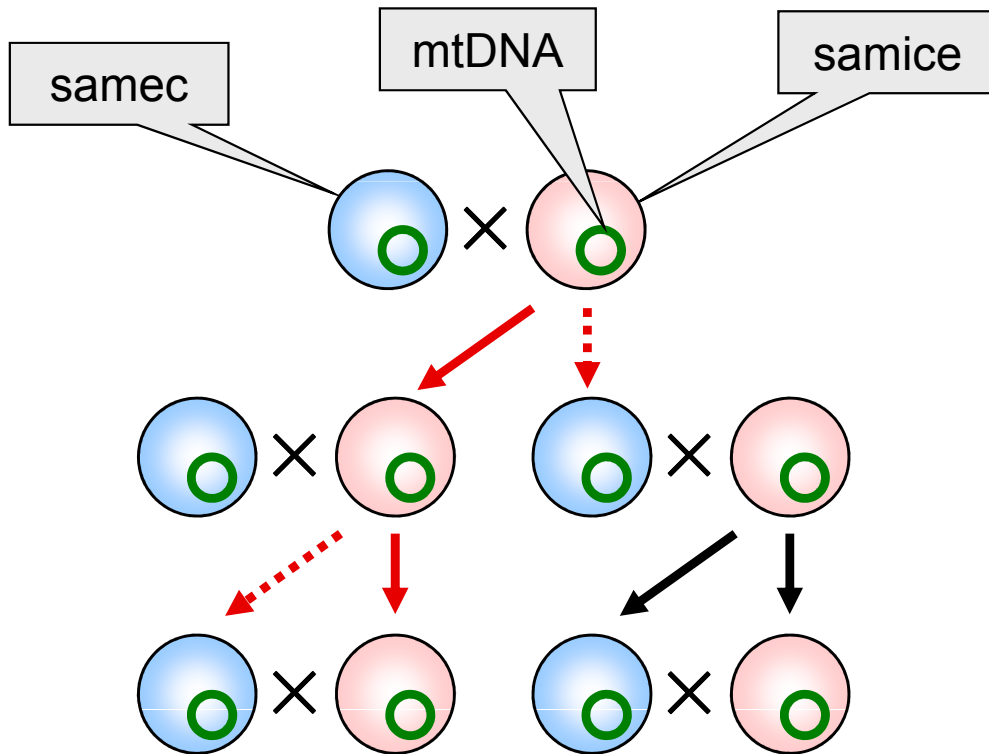
- geny předávané výhradně skrze jedno pohlaví mají zájem o vyšší reprodukci právě tohoto pohlaví ⇒
- vychýlení poměru pohlaví
- tah chr. X ⇒ vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic ⇒ selekce bude podporovat návrat k původnímu stavu

- **cytoplazmová samčí sterilita**

(CMS, cytoplasmic male sterility):

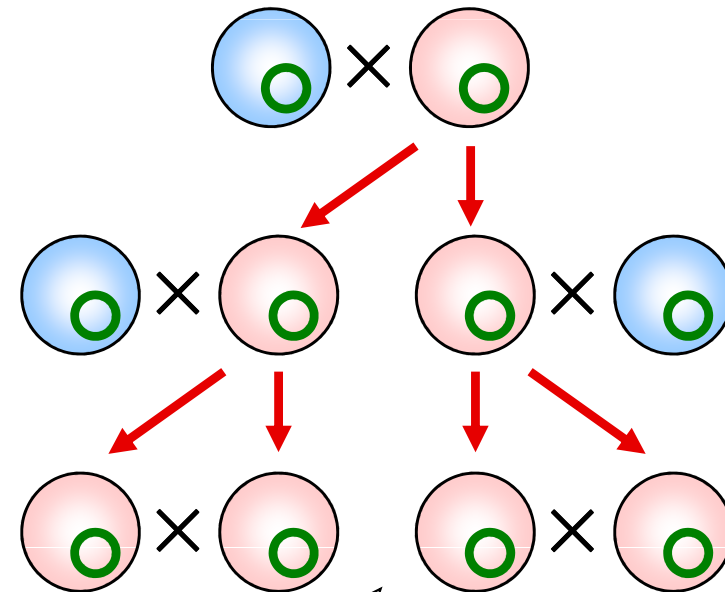
- u 5-10% populací jednodomých rostlin smíšené populace se sterilními samčími rostlinami
- tato sterilita způsobena mutantním mitochondriálním genomem
- výhoda pokud rostliny se sterilním samčím pohlavím investují zdroje místo do pylu pouze do semen ⇒ přenos většího počtu mitochondrií





jestliže má matka 1 syna a 1 dceru, počet kopií její mtDNA zůstává stále stejný

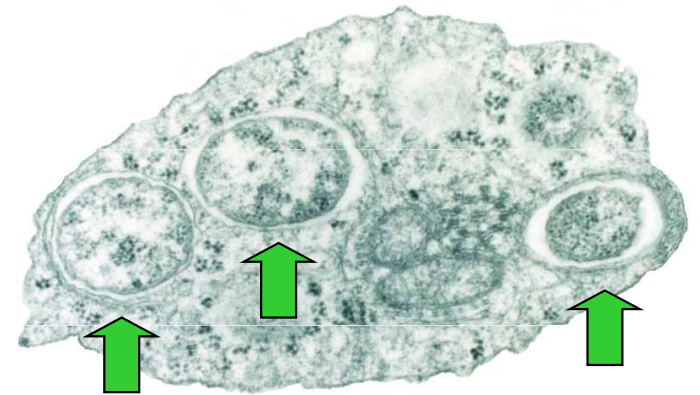
## CMS



jestliže mtDNA způsobí, že jsou produkovány jen dcery, počet jejich kopií se v každé generaci zdvojnásobí



- podobný efekt vyvolává bakterie *Wolbachia*
- buněčný parazit členovců
- zabíjí samce, v jejichž buňkách se vyskytuje
- snížení kompetice o zdroje – příbuzenský výběr



- kromě zabíjení samců může mít *Wolbachia* i další fenotypové projevy:
  - **feminizace**: infikovaní samci se vyvíjejí jako samice nebo neplodné pseudosamice
  - **partenogeneze**: např. u vosy *Trichogramma* jsou samci vzácní (zřejmě v důsledku činnosti wolbachii) → wolbachie pomáhají samicím rozmnožovat se partenogeneticky, tj. bez samců
  - **cytoplazmatická inkompatibilita**: neschopnost samců s wolbachii rozmnožit se se samicemi, které je nemají, nebo mají wolbachie jiného kmene → **reprodukční bariéra, speciace**

# Vyšší tempo replikace

## Transpozabilní elementy (transpozony)

- začlenění kopií na nové místo v genomu  
([Barbara McClintock](#): „skákající geny“ u kukuřice)
- obvykle nejsou z genomu odstraňovány  
→ molekulární fosilie
- obvykle obrovské množství  
- člověk: > polovina genomu
- horizontální transfer, i mezi druhy
- v některých případech vliv na genovou regulaci



## Typy transpozonů:

### 1. DNA elementy

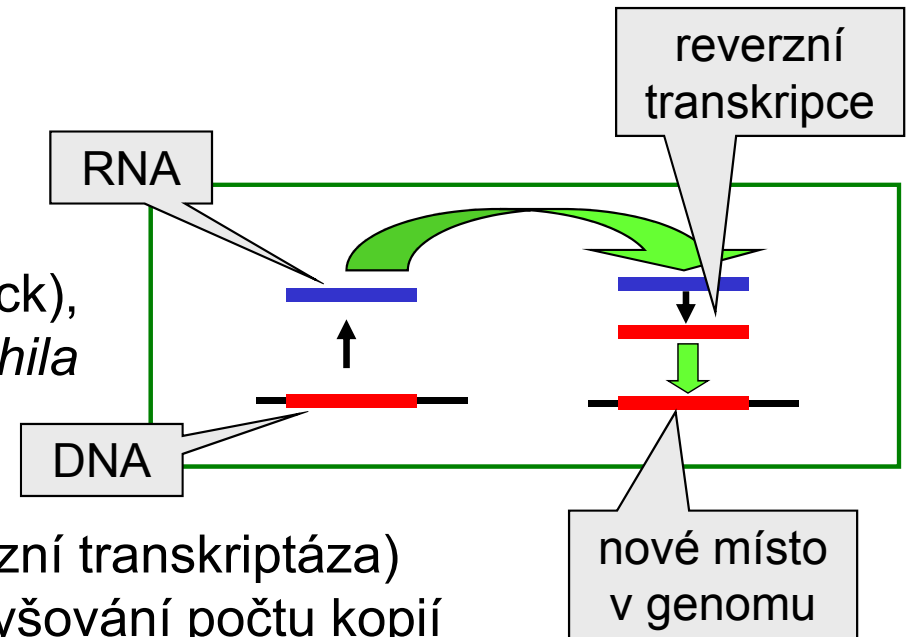
- „cut-and-paste“
- enzym transpozáza
- *Ac* a *Ds* elementy u kukuřice (B. McClintock), *mariner* u živočichů, *P* elementy u *Drosophila*

### 2. Retroelementy

- přes fázi RNA, reverzní transkripce (reverzní transkriptáza)
- templát zůstává na původním místě ⇒ zvyšování počtu kopií
- LTR-retrotranspozony: *copia* u *D. melanogaster*
- retropozony:
  - LINE – L1 u člověka: 17% genomu
  - SINE: krátké, nekódují vlastní reverzní transkriptázu
  - Alu* sekvence u člověka – 12% genomu; B1 a B2 u myši

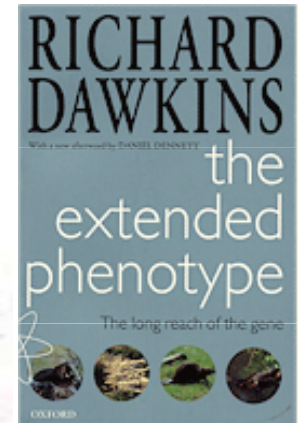
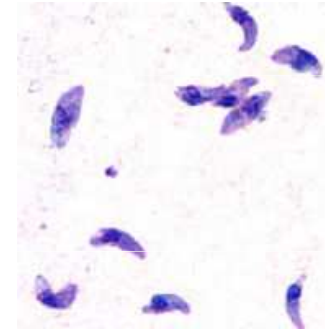
### 3. MITE (miniature inverted-repeat transposable elements)

- *Stowaway*, *Tourist*



- účinky genu mohu zasahovat i mimo organismus –  
**R. Dawkins: *The Extended Phenotype***

- Př.: domečky chrostíků, pavoučí síť
- motolice: parazitování jedinci vytvářejí silnější ulity
- *Toxoplasma gondii*: snížení reakční doby hostitele
- podobně parazitické motolice:
  - např. abdomen nakaženého mravence *Cephalotes atratus* zčervená, takže připomíná jedlou bobuli (jiné druhy mění chování mravence, který vylézá na vrcholky trav, kde je spasen dobyt看kem)
- mravenec *Monomorium santshii*: absence dělnické kasty → průnik do cizího mraveniště, „příkaz“ k zabití vlastní královny a adopci cizí
- pestrobarvec petrklíčový (*Hemearis lucina*): na hlavě orgán produkující omamný nektar; další pár výpustí, jejichž produkt způsobuje zvýšenou agresivitu vůči všemu živému kromě vlastní housenky → ochrana („bodyguard“), několikadenní drogová závislost mravence, který se od housenky nevzdaluje



## Jednotka a cíl selekce

- Debata o „jednotce“ selekce (jedinec, skupina, gen?)
- ve skutečnosti 2 odlišné pojmy:
  - **jednotka selekce** = úroveň, která umožňuje predikci genetické odpovědi na selekci (jednolokusový genotyp, dvoulokusový genotyp atd.), tj. úroveň, které lze přiřadit fitness fenotypu
    - týká se *genetické* organizační úrovně
    - musí existovat genetická kontinuita v čase, např. určitá kombinace alel se musí objevit znovu v následující generaci
  - **cíl selekce** = úroveň, která vykazuje selektovaný fenotyp
    - týká se *biologické* organizace
    - může být pod úrovní jedince (např. meiotický tah), nebo nad ní (např. příbuzenská selekce)
- Příklad: transpozon = jednotka selekce (přenáší se jako celek) i cíl selekce (vykazuje fenotyp = transpozici, který má vliv na jeho přenos do další generace)