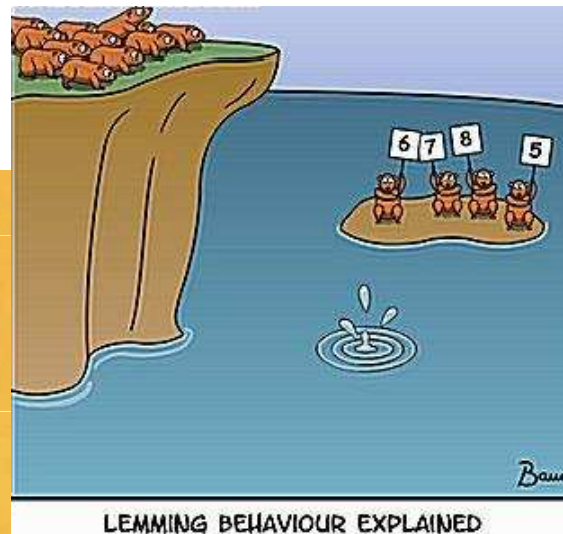


KONFLIKT A KOOPERACE I.



přírodní výběr je v podstatě kompetitivní proces ⇒

kooperace mezi organismy je jedním z nejzvláštějších 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:

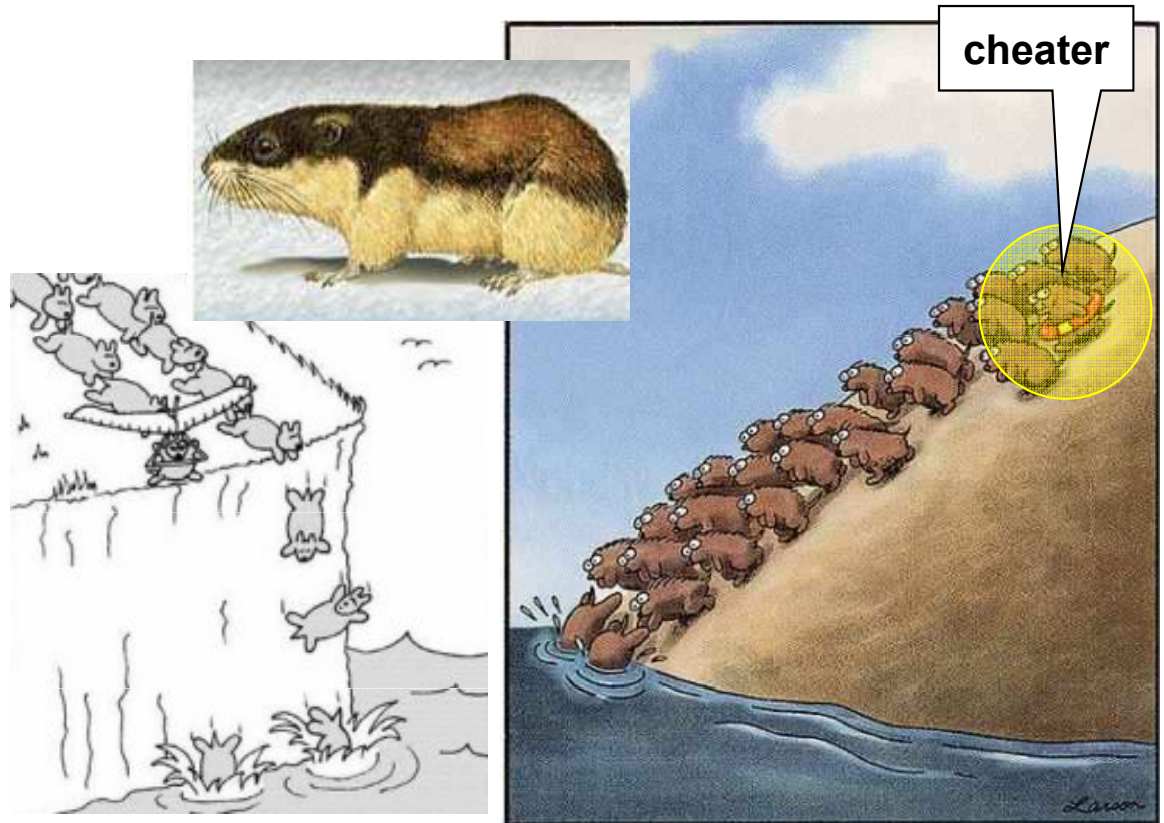
Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour:

shlukování do hejn, disperze, omezení plodnosti, altruismus

kooperace vysvětlena jako selekce celých skupin spíše než individuální výběr (v krajní podobě „adaptace pro přežití druhu“)

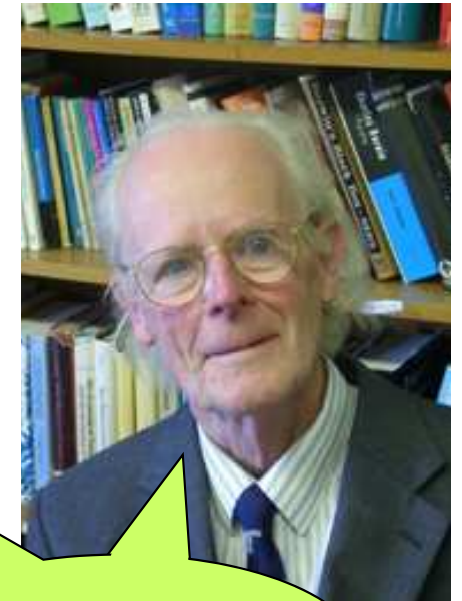
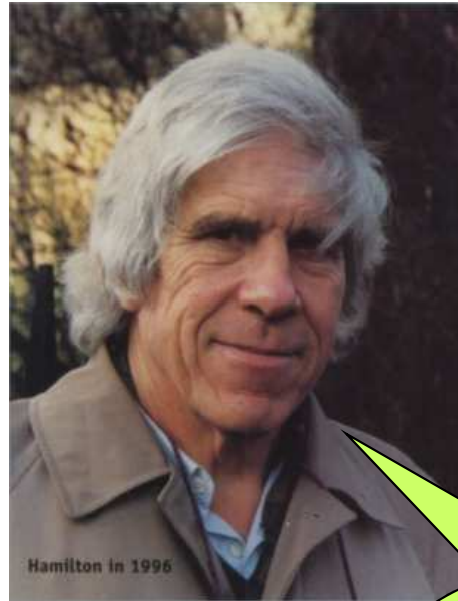


V. C. Wynne-Edwards



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 tímálie šedé (*Turdoides squamiceps*)
a surikat (*Suricata suricatta*)

T. squamiceps



alfa
samec



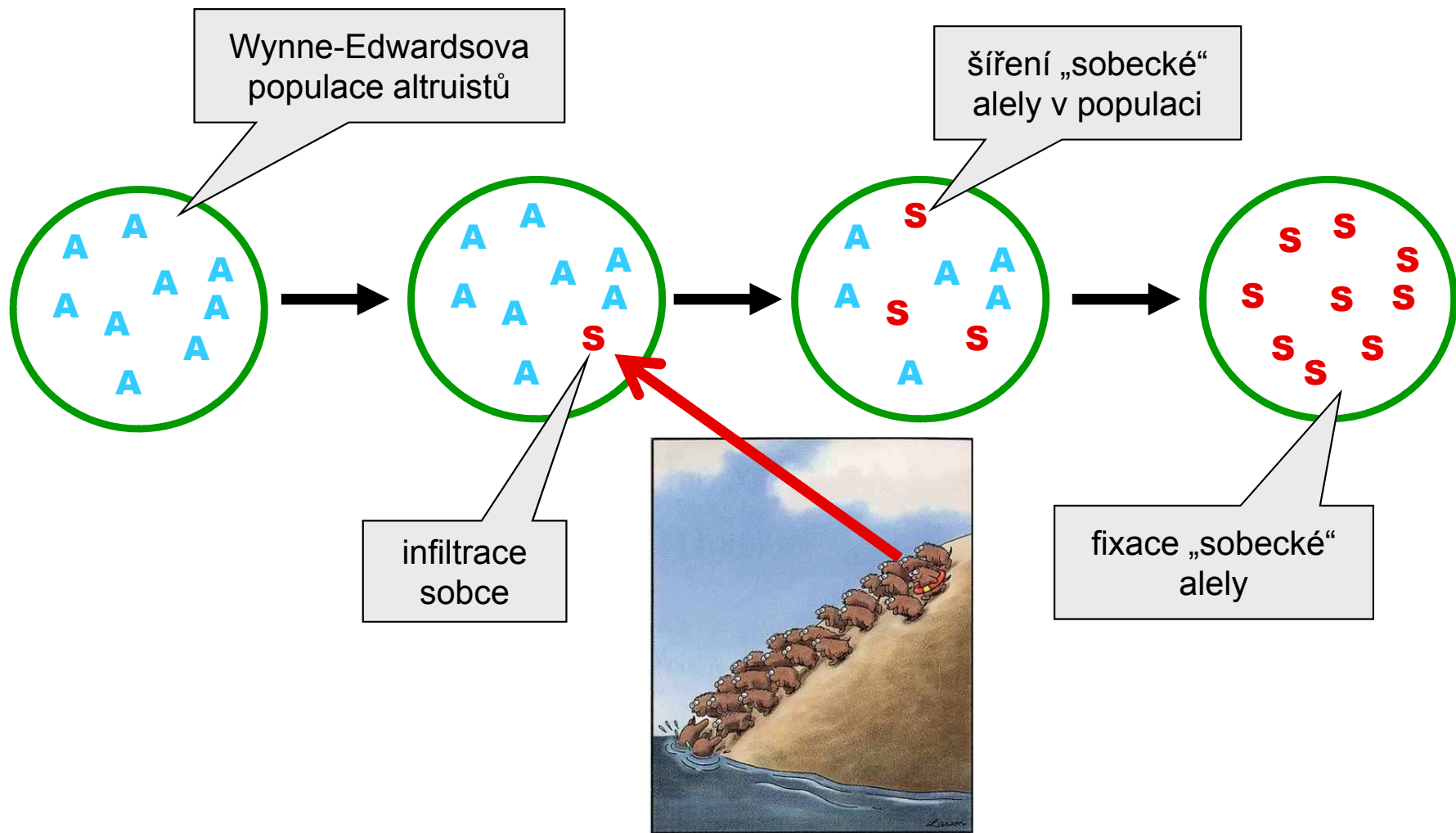
sentinel

Výhoda pro jedince!

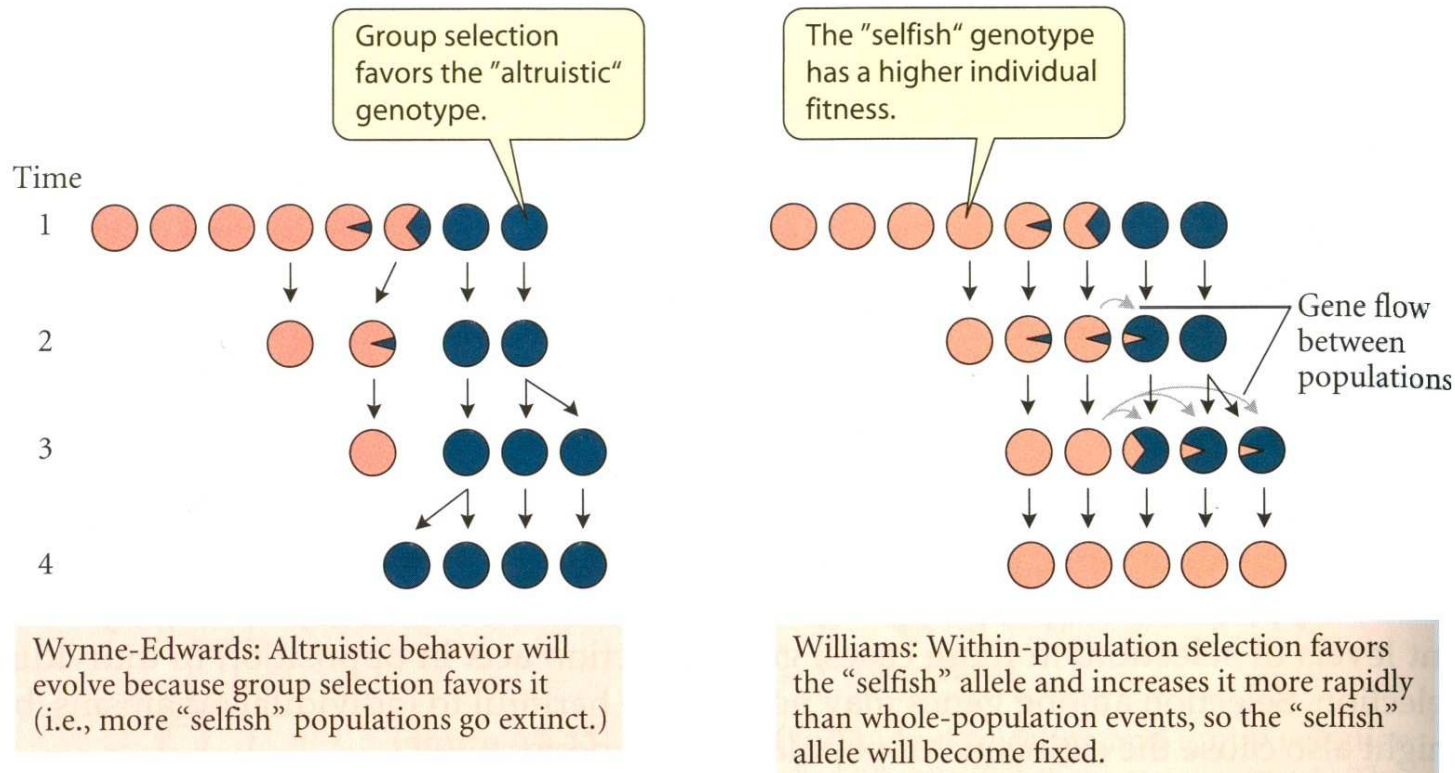
Suricata suricatta

Teoretické důvody proti skupinové selekci:

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



Teoretické důvody proti skupinové selekci:

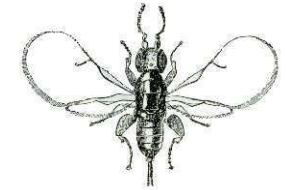


Problém: nízká heritabilita skupiny ve srovnání s heritabilitou jedinců a krátký generační čas jedince ve srovnání se skupinou ⇒ změny na úrovni individuí mnohem rychlejší

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

Podmínky pro skupinovou selekci:

rychlé střídání extinkce a nového vzniku démů
př.: stehnatky čeledi Agaonidae („fíkové vosy“)

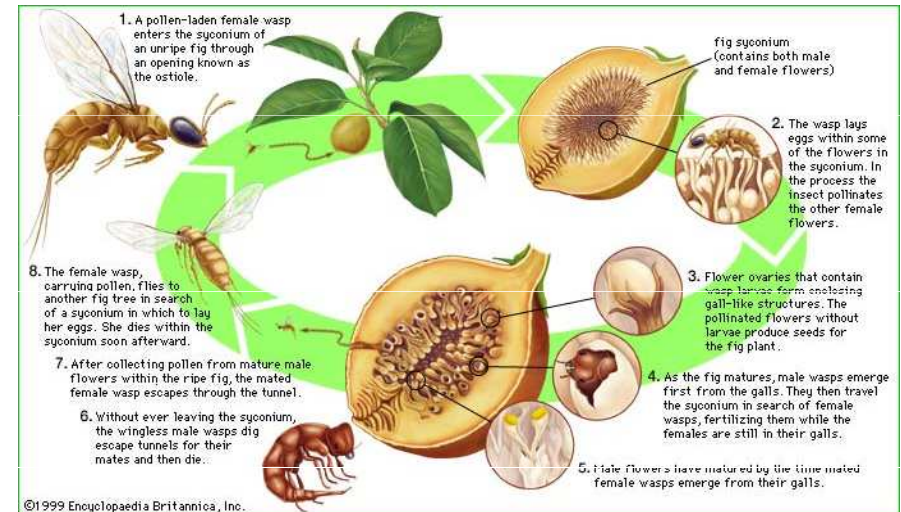


prakticky nulová migrace:

c ... ztráta jedince (cost)

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

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

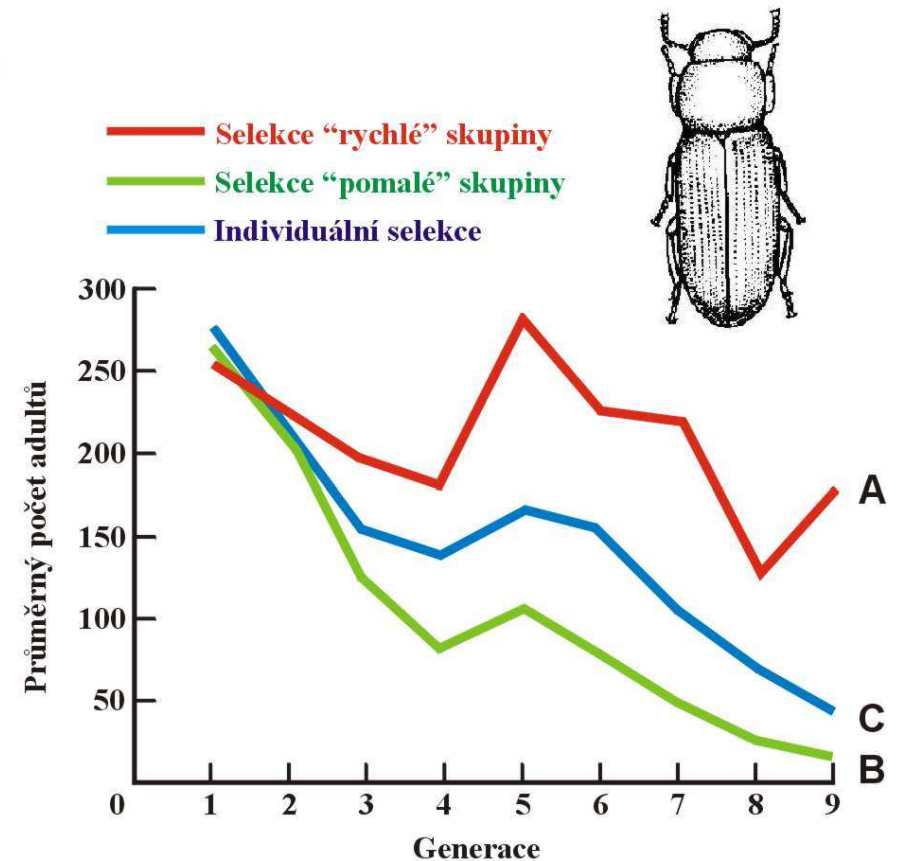
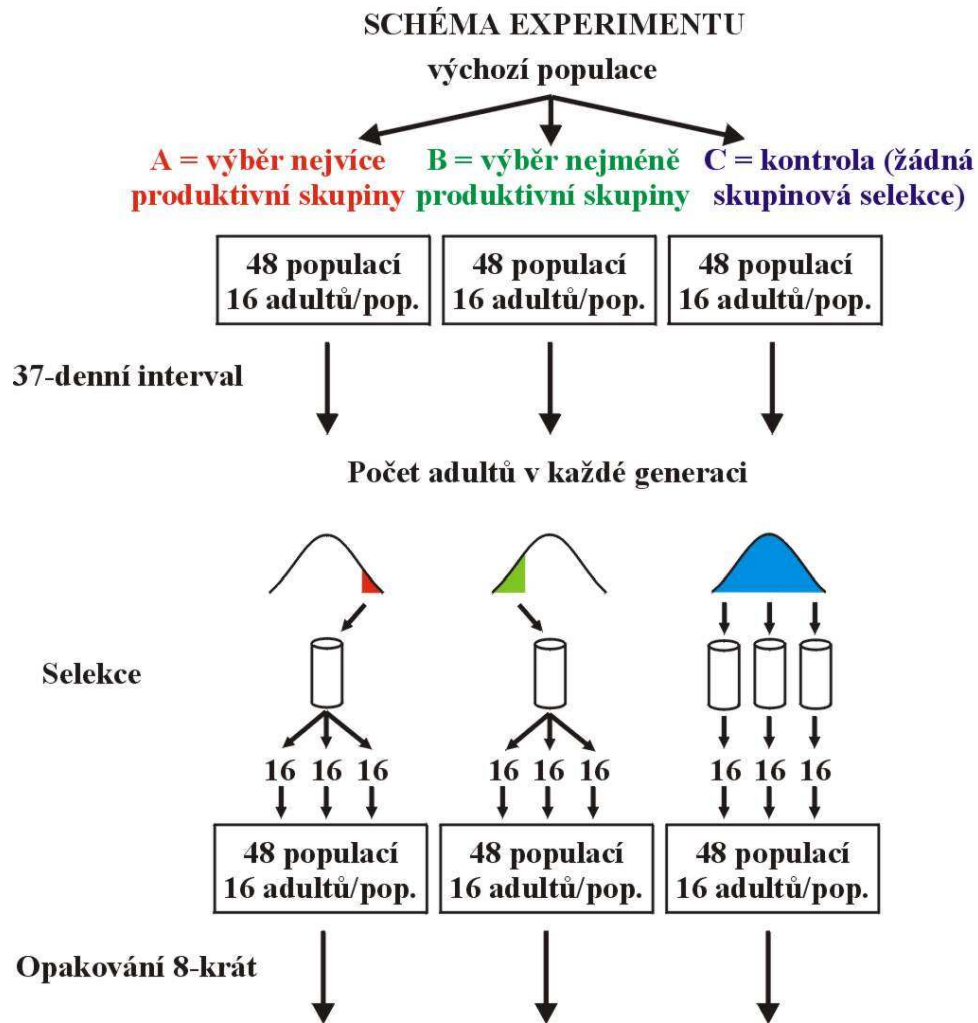


Závěr: selekce mezi démy (skupinová) bude silnější než selekce uvnitř démů (individuální) pouze je-li prospěch skupiny v porovnání se ztrátou jedince vyšší než průměrný počet migrantů v každé generaci.

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:

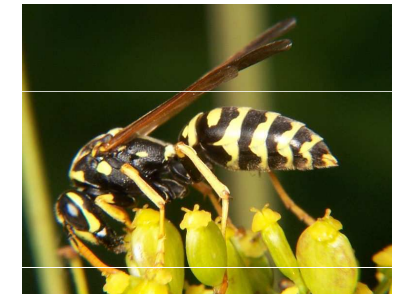
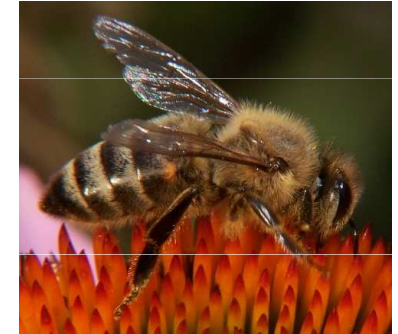
samice $2N$, samci N

⇒ příbuznost:

dělnice – dělnice = $\frac{3}{4}$

královna – potomci = $\frac{1}{2}$

dělnice – trubci = $\frac{1}{4}$



inkluzivní fitness = fitness jedince a jeho příbuzných

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); c = znevýhodnění (cost)

vztah příbuznosti a skupinové selekce:

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

H. glaber

eusocialita:

blanokřídlí (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):

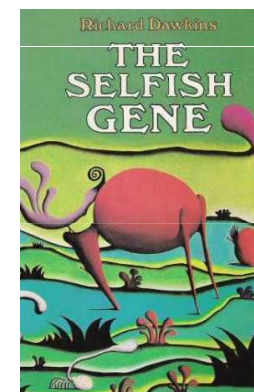
tělo pouze jako dopravní prostředek, přenosné médium (šířitel) replikátorů (genů), které se nedokážou šířit samy

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

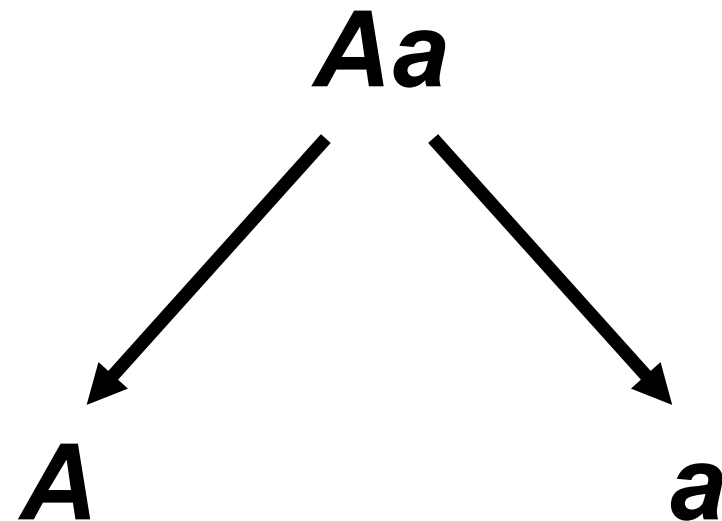
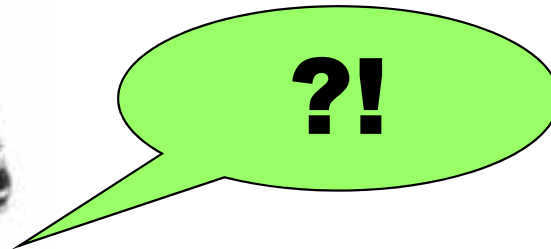
50%

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

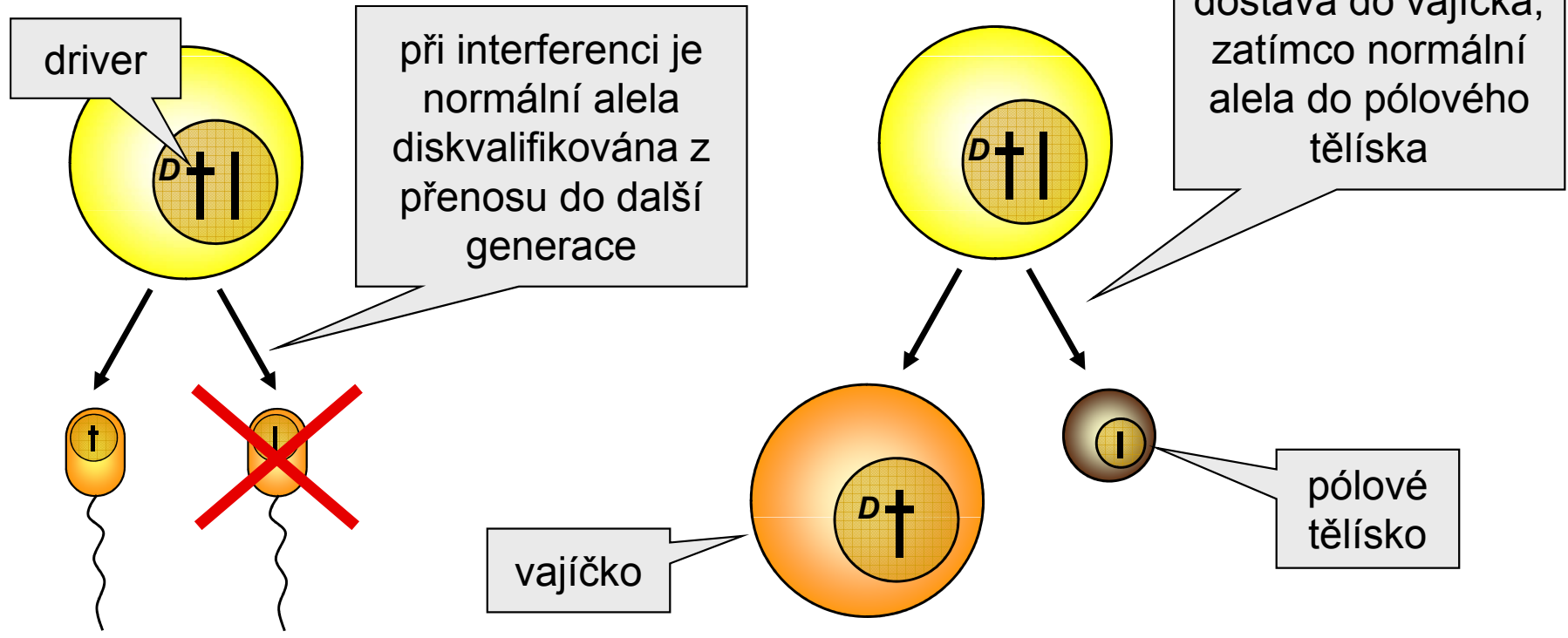
Gonotaxe

= přednostní přenos do germinální linie

MEIOTICKÝ TAH (meiotic drive)

Vyšší tempo replikace (overreplication)

např. transpozony



Interference

1. Autozomální

SD (segregation distorters) geny:

Drosophila melanogaster

u samců

preferenční přenos 95–99%

distorter a responder

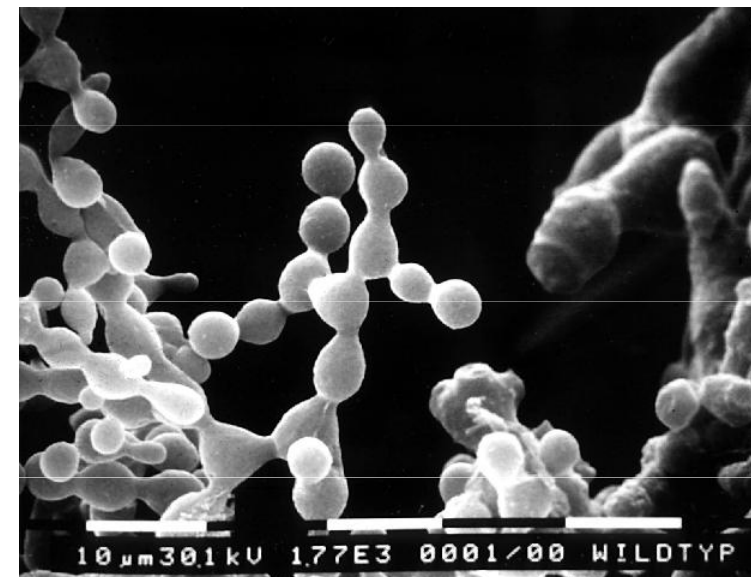
zástava spermatogeneze u buněk
s diskvalifikovanou alelou

často vznik modifikátorových genů

SD geny = „psanecké geny“

„Spore killers“ (*sk* geny):

Neurospora crassa



Interference

1. Autozomální

t haplotyp:

myš domácí

u samců

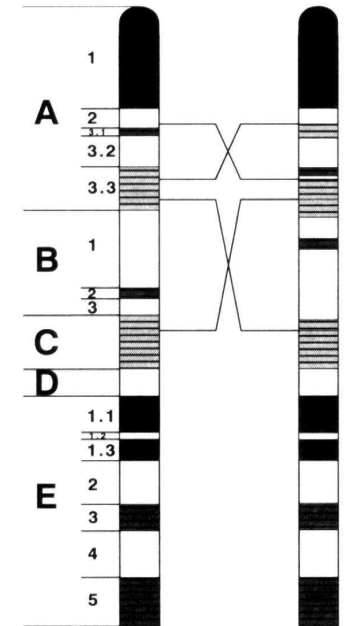
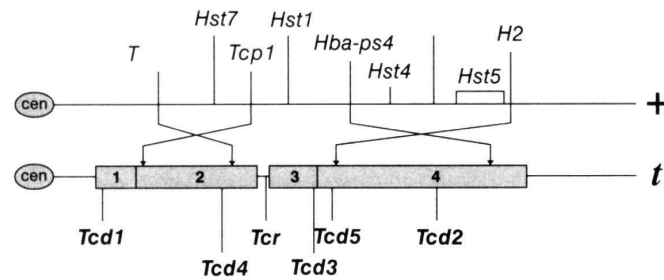
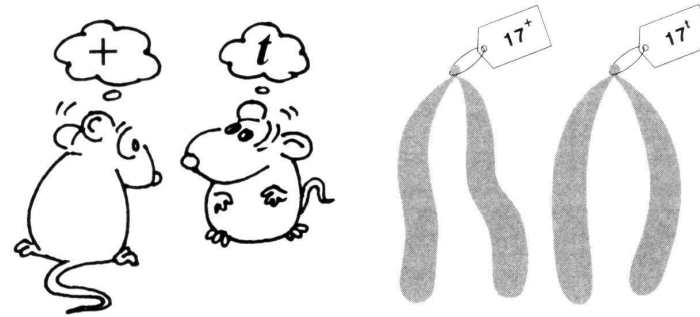
~ třetina chromozomu 17

preferenční přenos 95–99%

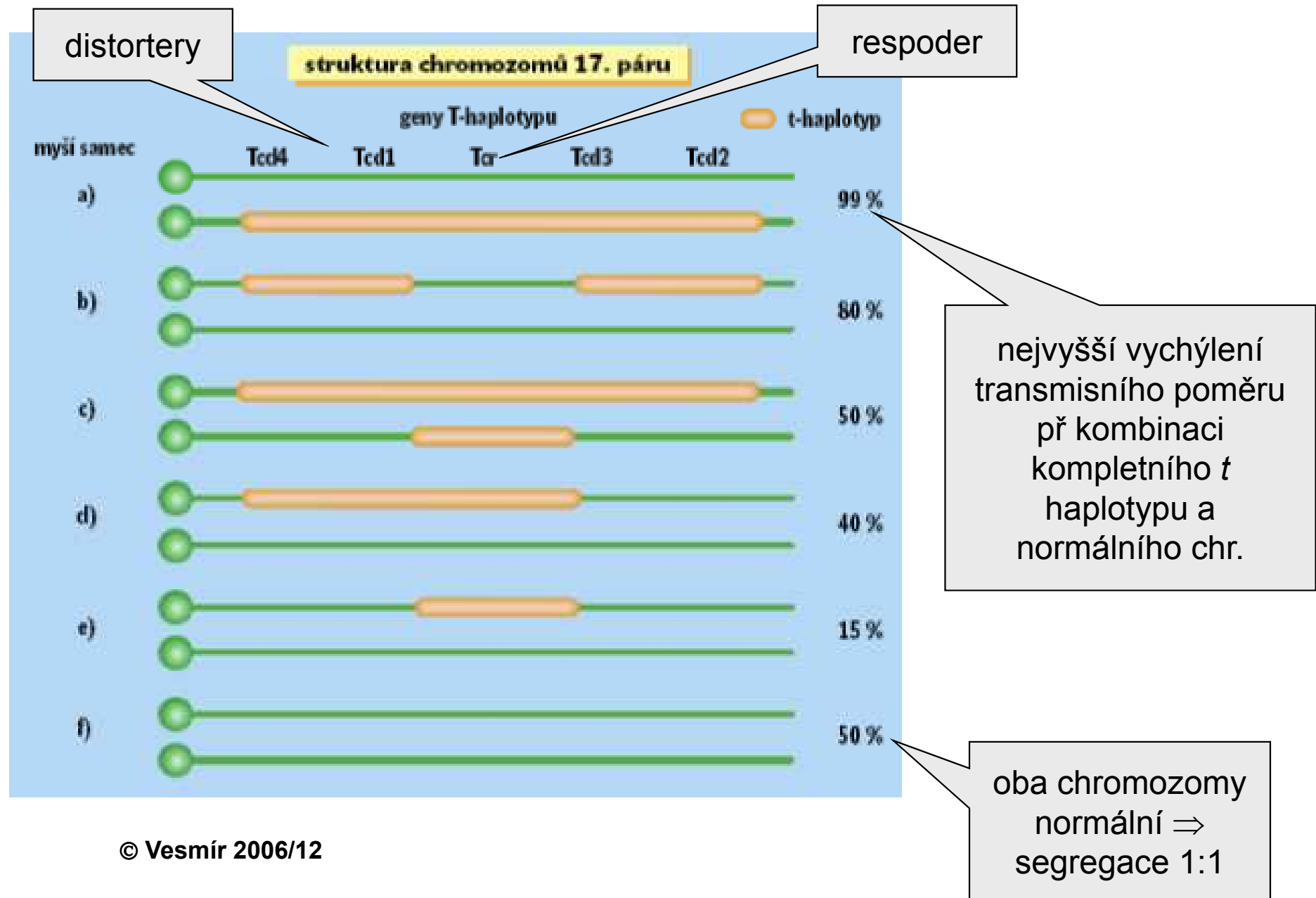
4 paracentrické inverze \Rightarrow rekombinace jen 2%

responder + několik distorterů

t/t samci sterilní \Rightarrow více než 15 letálních genů



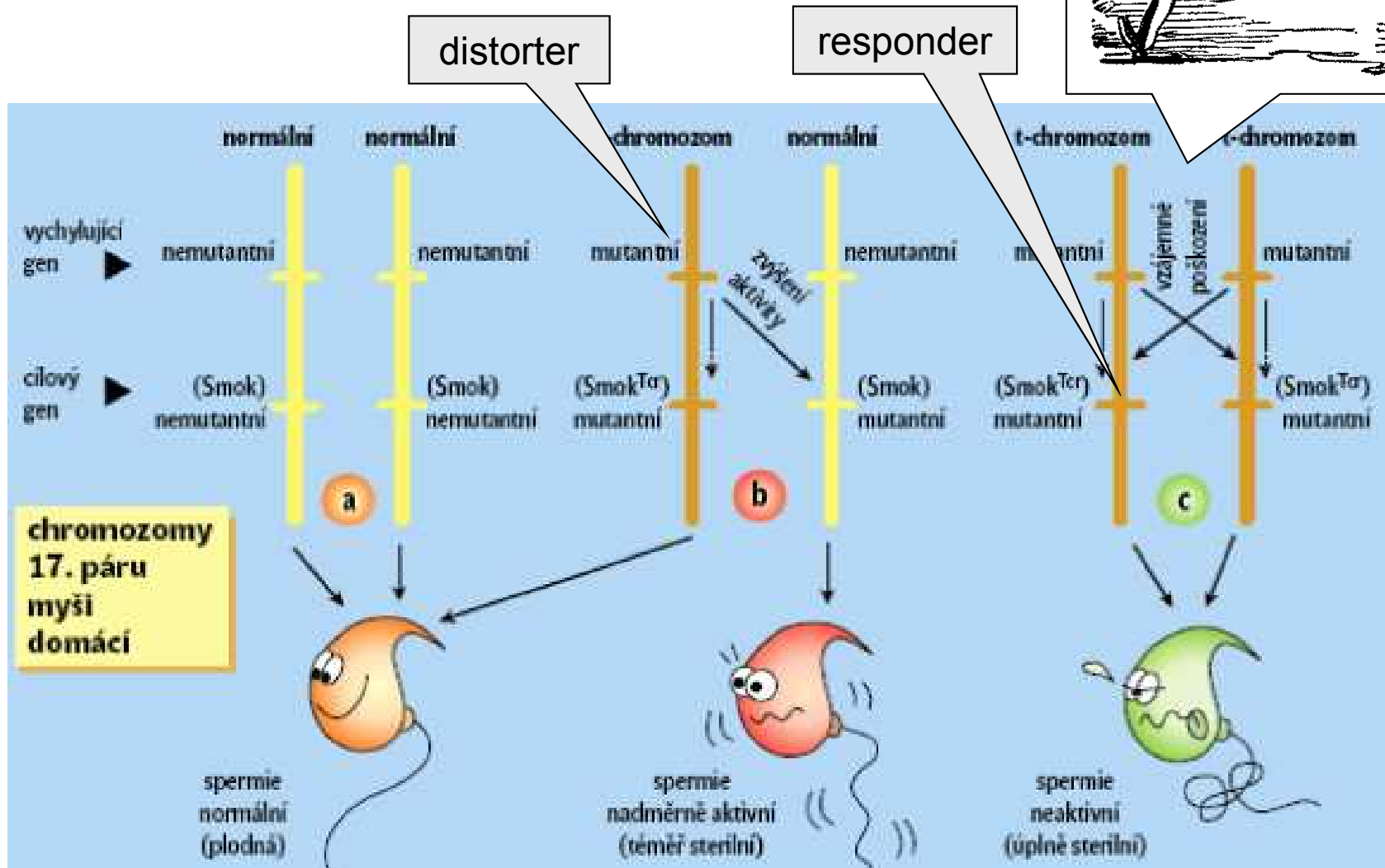
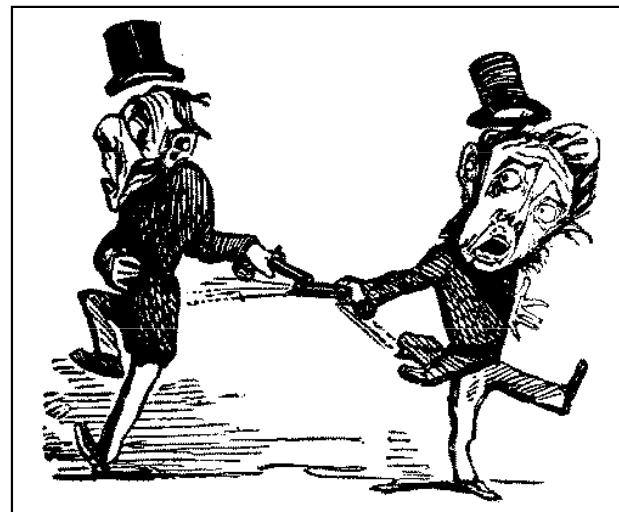
různá genetická struktura vede k odlišným výsledkům tahu:



mechanismus TRD odlišný od octomilky:

responder = *Smok* (fúzaný gen)

regulace kaskády genů podílejících se na tvorbě bičíku



2. Maternal-effect killers

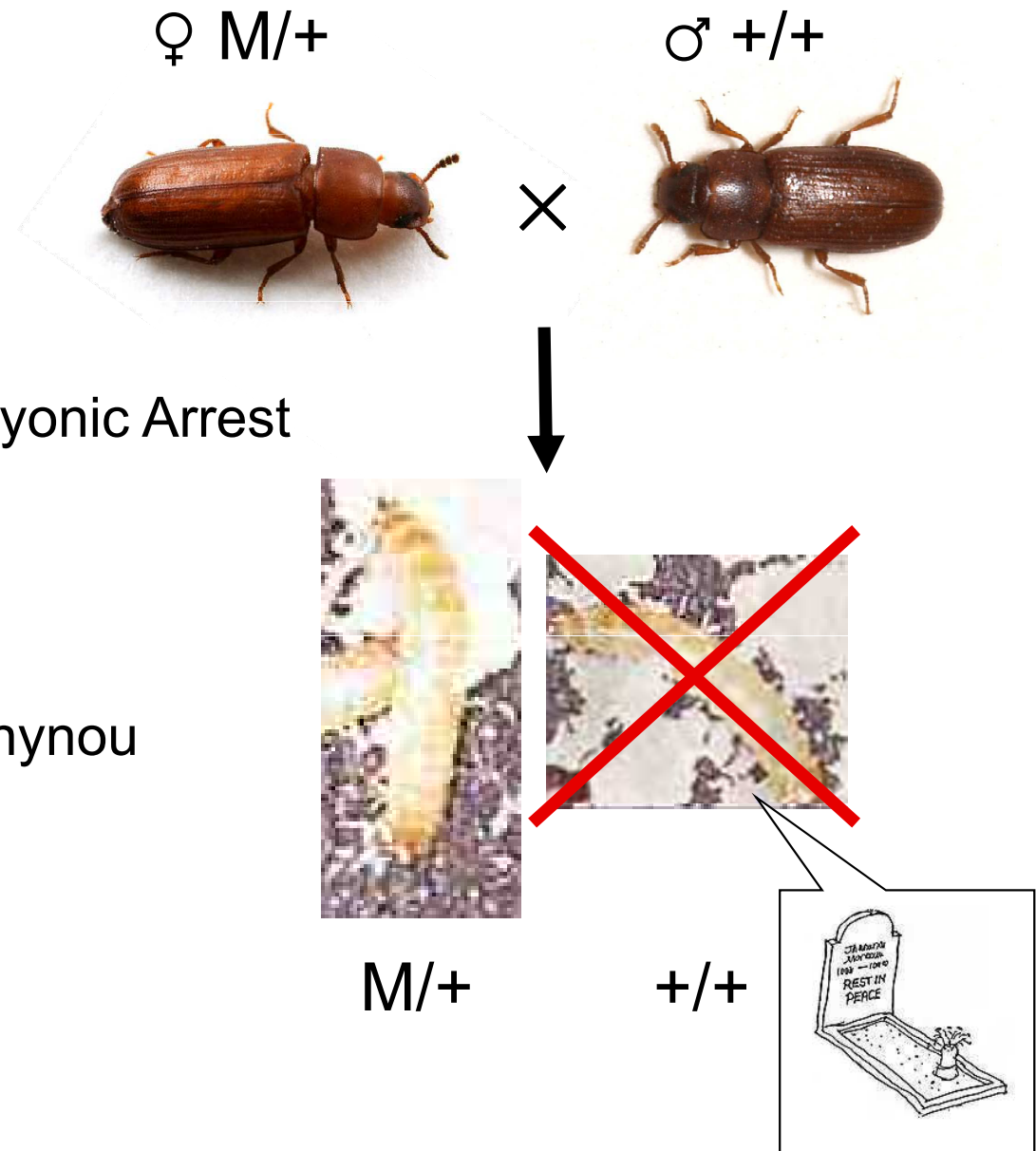
gen *Medea*:

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 \Rightarrow **vychýlení poměru pohlaví**

tah chr. X \Rightarrow vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic \Rightarrow selekce bude podporovat návrat k původnímu stavu

cytoplazmová samčí sterilita

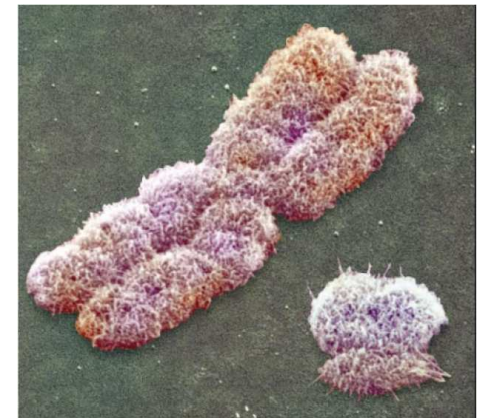
(CMS, cytoplasmic male sterility):

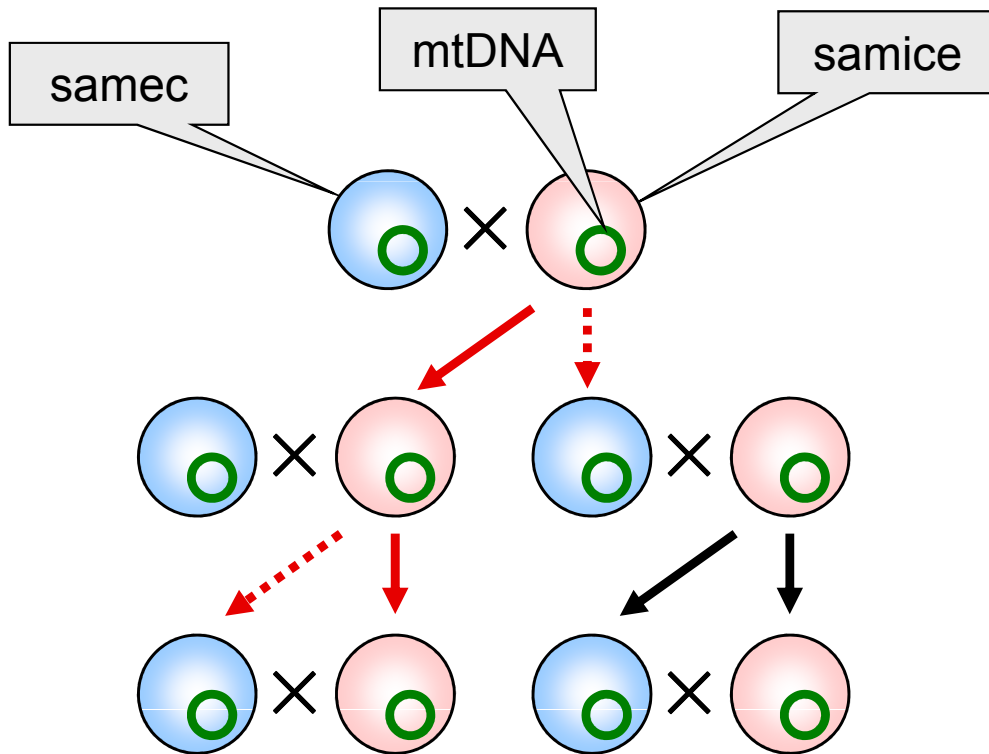
u 5-10% populací jednodomých rostlin

smíšené populace se sterilními samčími rostlinami

tato sterilita způsobena mutantním mitochondriálním genomem

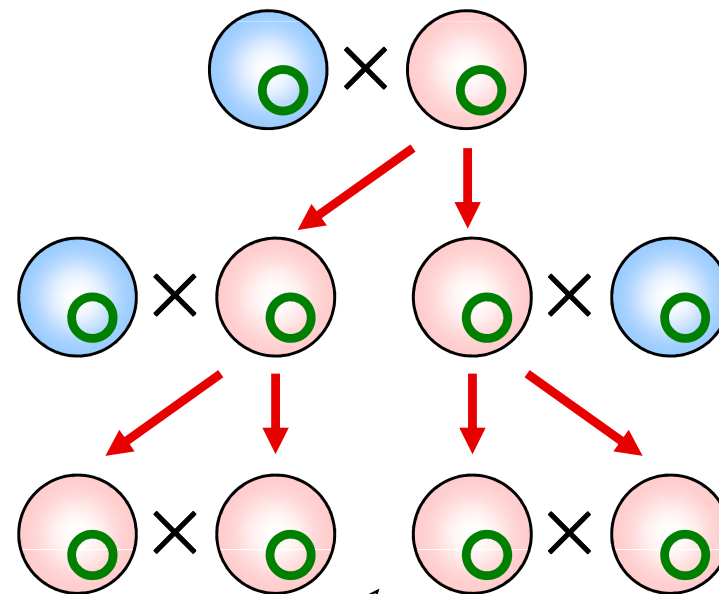
výhoda pokud rostliny se sterilním samčím pohlavím investují zdroje místo do pylu pouze do semen \Rightarrow přenos většího počtu mitochondrií





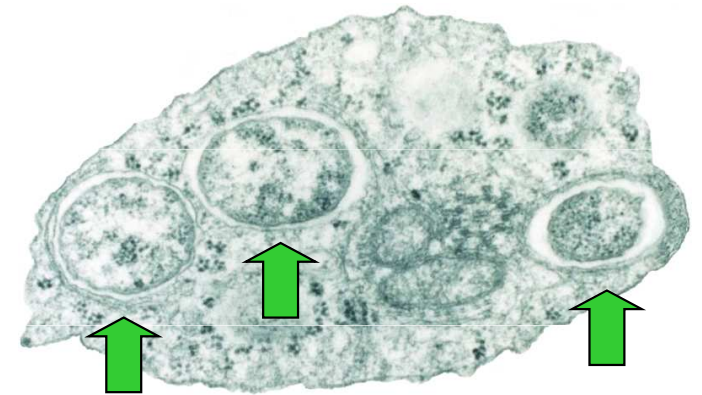
jestliže má matka 1 syna a 1 dceru, počet kopií její mtDNA zůstává stále stejný

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:

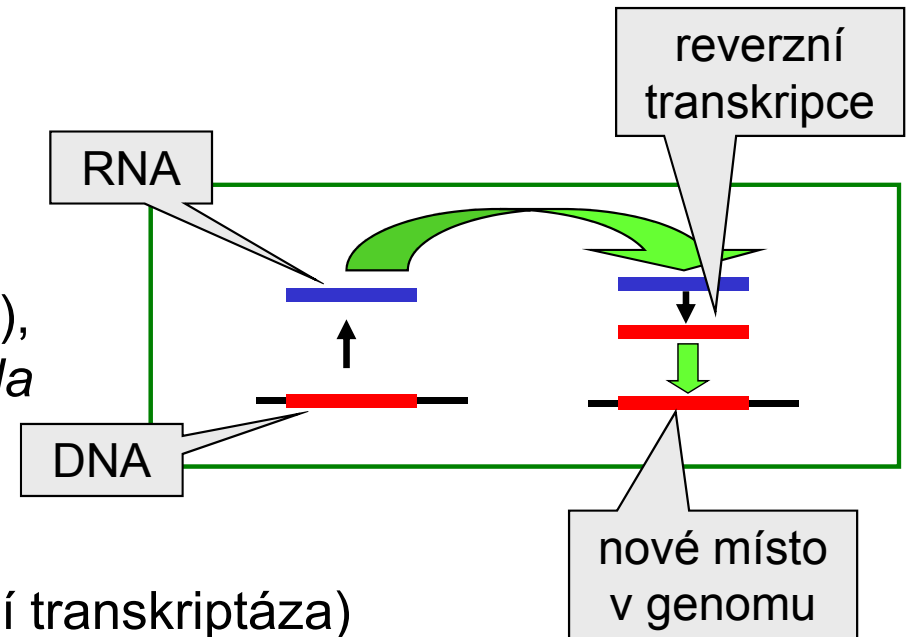
LINE – L1 u člověka: 17% genomu

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*

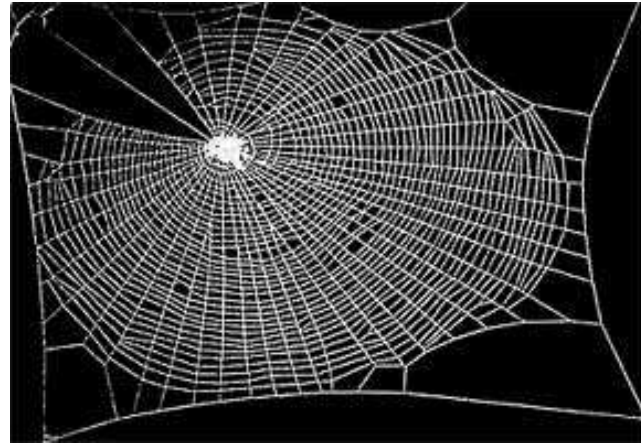


účinky genu mohou zasahovat i mimo organismus –
R. Dawkins: *The Extended Phenotype*

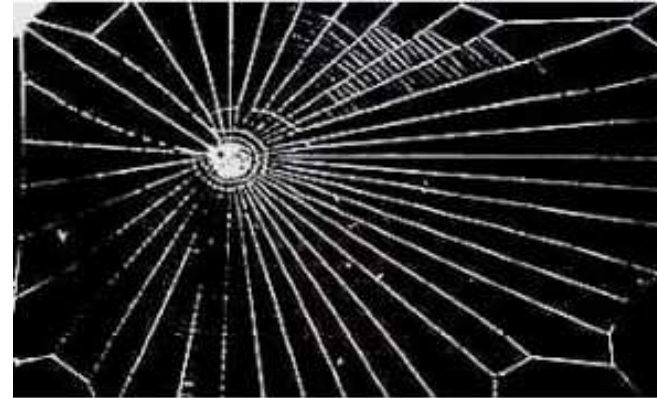
Př.: domečky chrostíků, pavoučí sítě



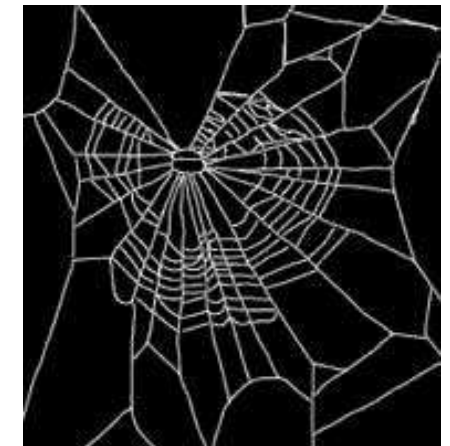
chloralhydrát



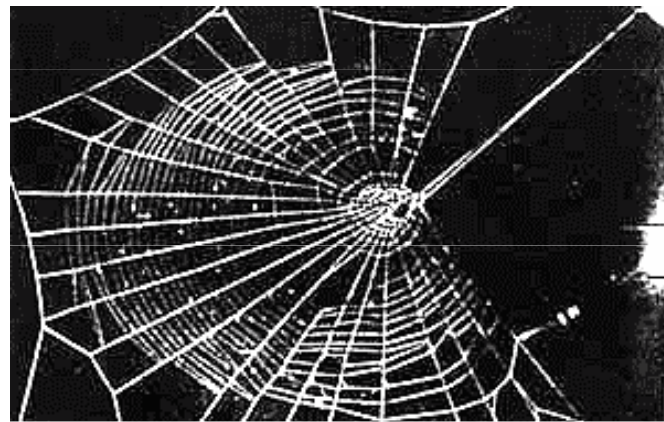
normální



LSD



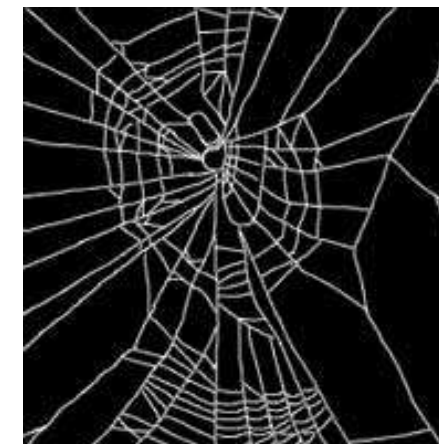
benzedrin



meskalin



kofein



marihuana (THC)

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

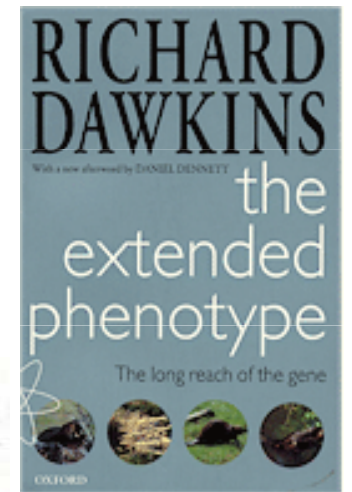
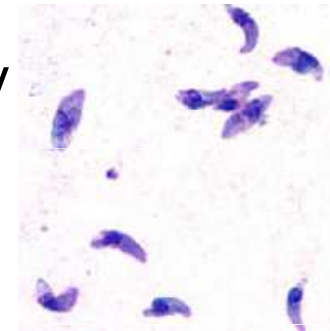
Př.: domečky chrostíků, pavoučí sítě

motolice: parazitovaní 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em)



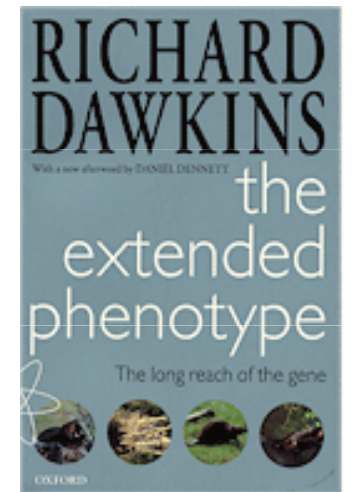
účinky genu mohu zasahovat i mimo organismus –

R. Dawkins: *The Extended Phenotype*

mravenec *Monomorium santschii*: absence dělnické kasty

→ průnik do cizího mraveniště, „příkaz“ k zabití vlastní královny a adopci cizí

pestrobarvec petrklíčový (*Hamearis 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)

Př.: transpozon = jednotka selekce (přenáší se jako celek) i cíl selekce (vykazuje fenotyp = transpozici, který má vliv na jeho přenos do další generace)