

KONFLIKT A KOOPERACE I.



přírodní výběr je v podstatě kompetitivní proces \Rightarrow

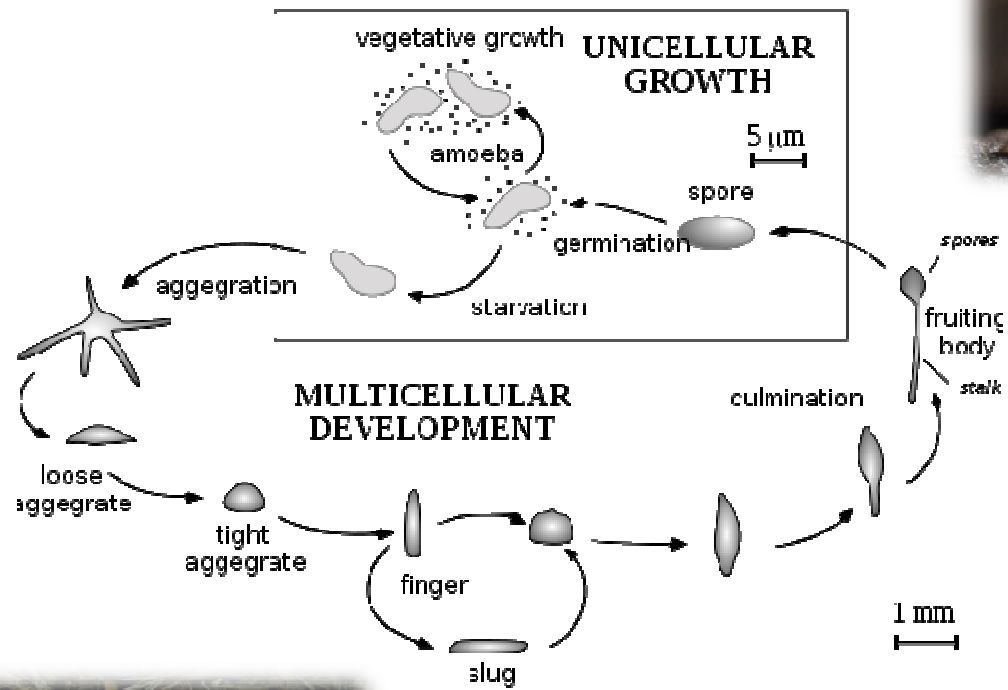
kooperace mezi organismy je jedním z nejzvláštnějších rysů živé přírody

sociální hmyz, člověk

mutualismus



Př.: hlenky (*slime molds*)



Jak se navzdory konfliktu mezi organismy může kooperace vyvinout?

Charles Darwin: „*struggle for life*“ nebo „*struggle for existence*“
ale i spolupráce mezi krávou a teletem (kooperace mezi příbuznými)

neodarwinismus: evoluce v populacích, selekce působí na jedince

× až do 60. let 20. stol. tento předpoklad ale spíše implicitní

Darwin, Wallace, Konrad Lorenz atd.: „prospěch druhu“, „přežití druhu“....

William Forster Lloyd (1833) → **Garrett Hardin** (1968):

Tragédie obecné pastviny (*Tragedy of the commons*)

přidání 1 ovce do stáda ⇒ přímý užitek vlastníkovi
× náklady (úbytek pastvy) rozložen na celou skupinu

⇒ pokud se lidé chovají z hlediska svého prospěchu nezávisle a racionálně, nakonec nutně dojde k vyčerpání zdrojů



Garrett Hardin (1968)
Tragedy of the Commons



Řešením dobrovolné omezení ze strany pastevců →

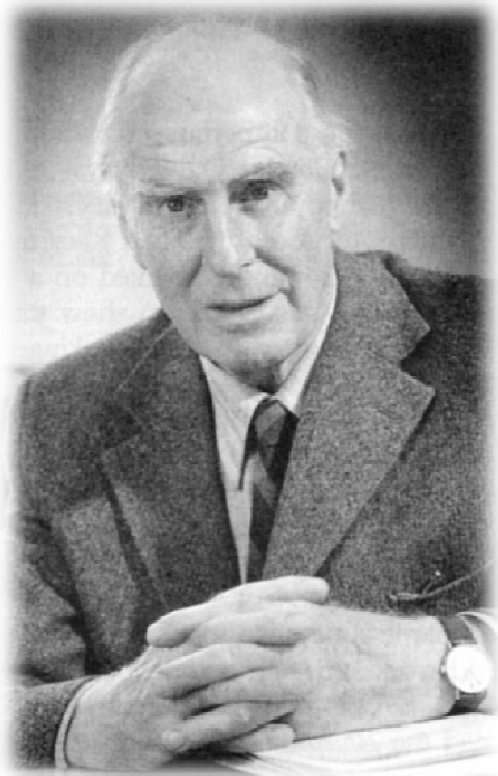
Proč by takové chování měl podporovat přírodní výběr?

1962 – Vero Copner Wynne-Edwards:

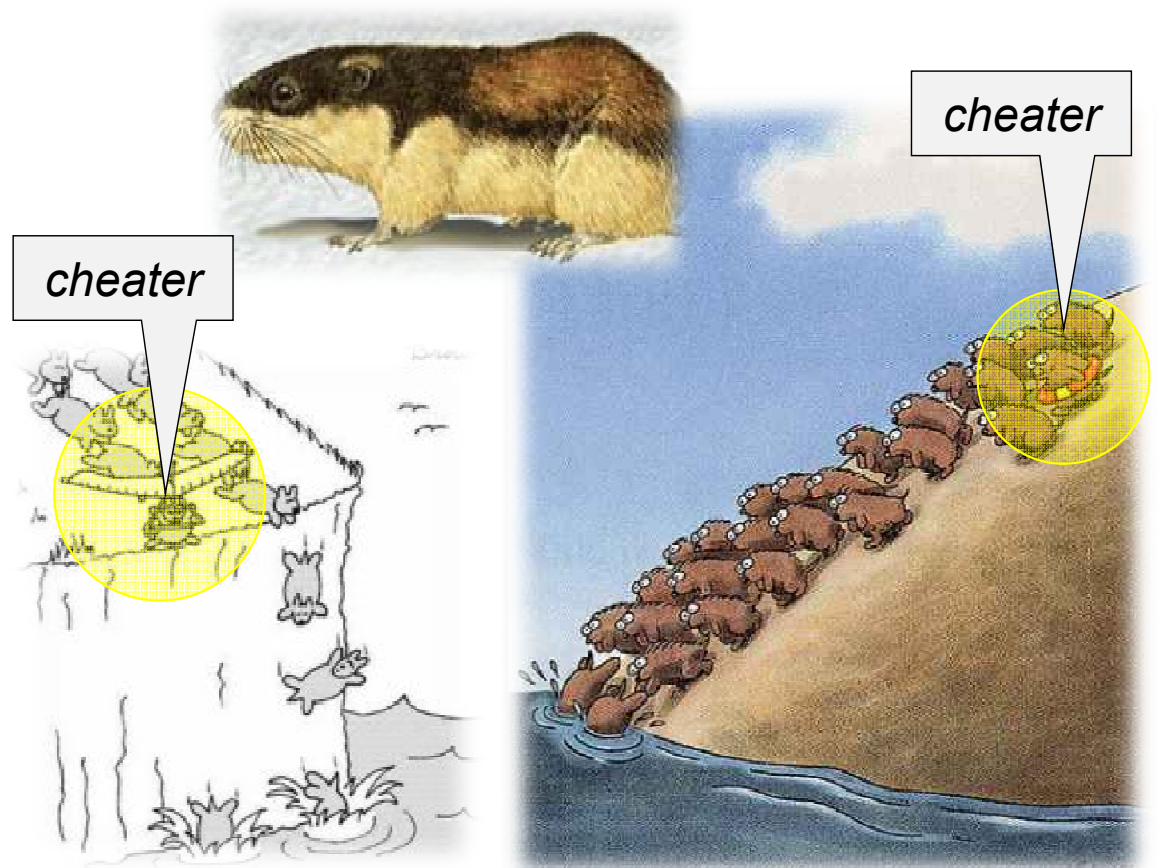
Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour

shlukování do hejn, disperze, omezení plodnosti, altruismus

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

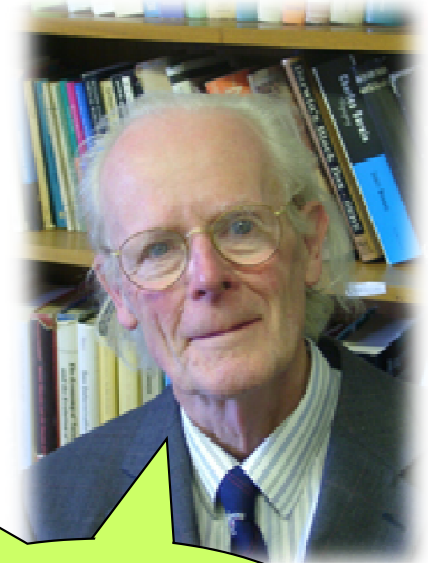
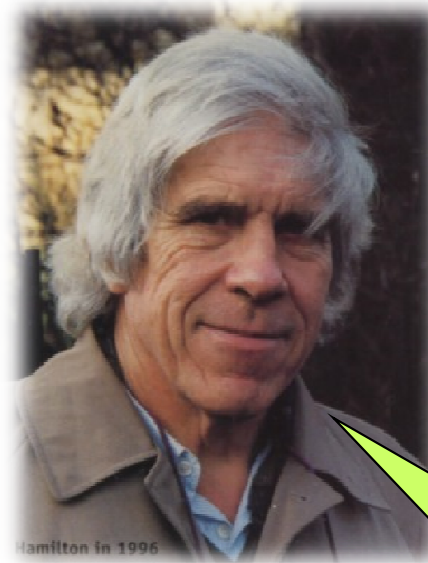


V. C. Wynne-Edwards



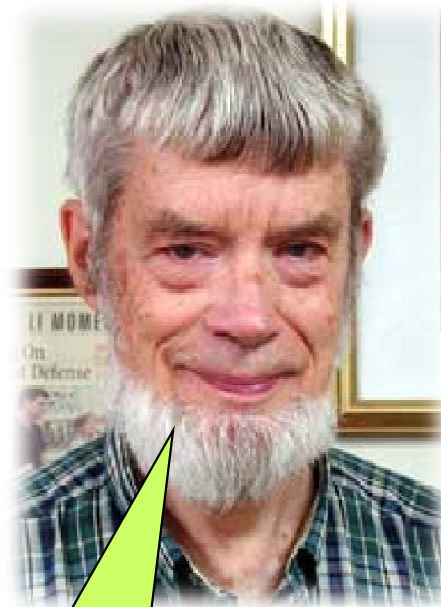
reakce:

1964: William D. Hamilton,
John Maynard Smith

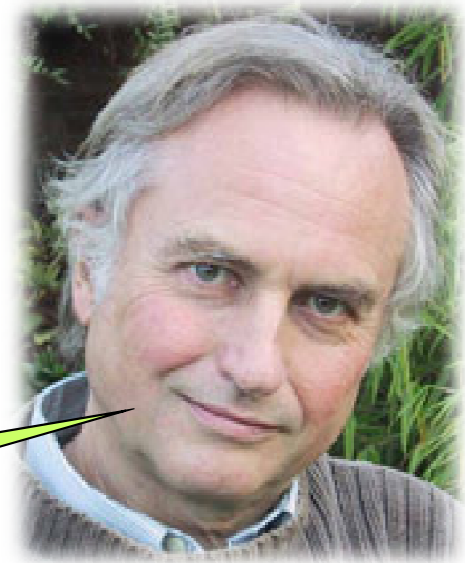


příbuzenský
výběr

1966: George C. Williams



1976: Richard Dawkins



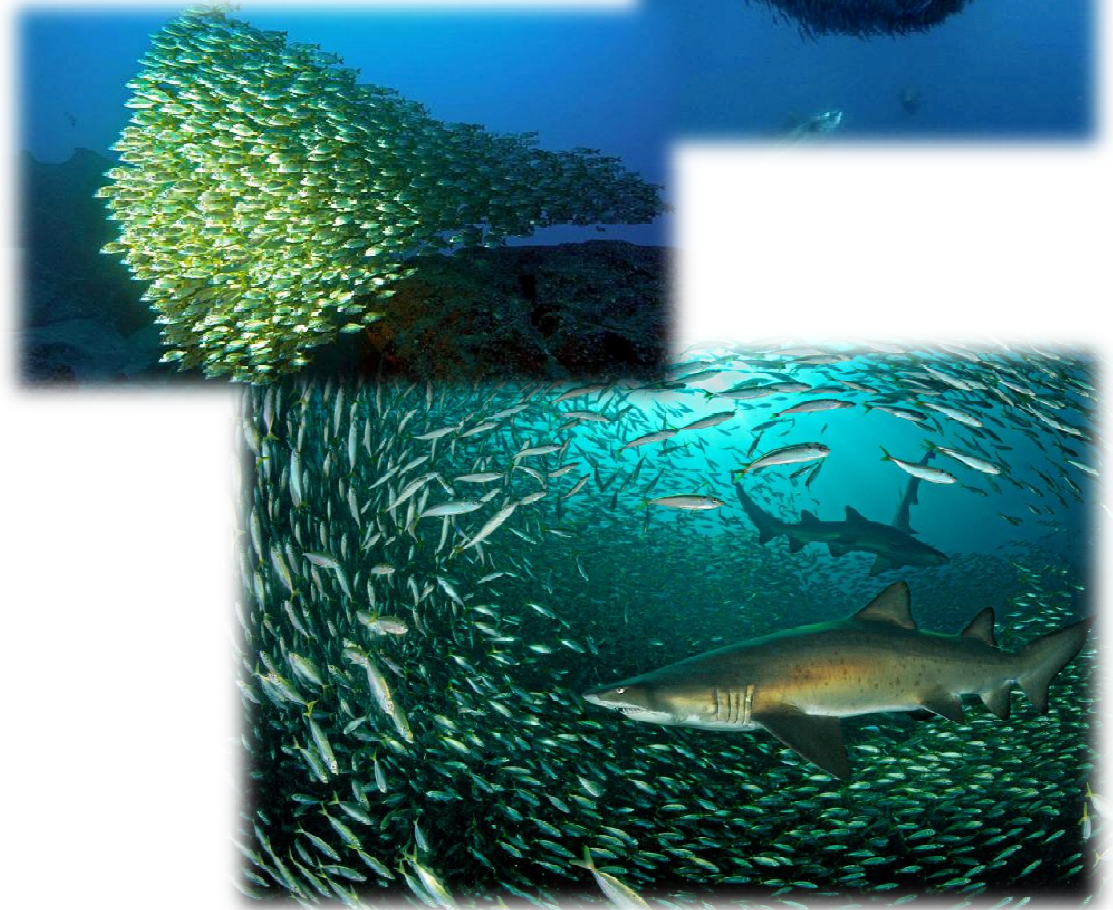
důležité jsou
geny!

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



„stotting“

gazela Thomsonova, antilopa skákavá, jelenec ušatý, vidloroh americký atd.



Výhoda pro jedince!

<https://www.youtube.com/watch?v=jMliB9DnRXg>

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

T. squamiceps



alfa
samec

Výhoda pro jedince!

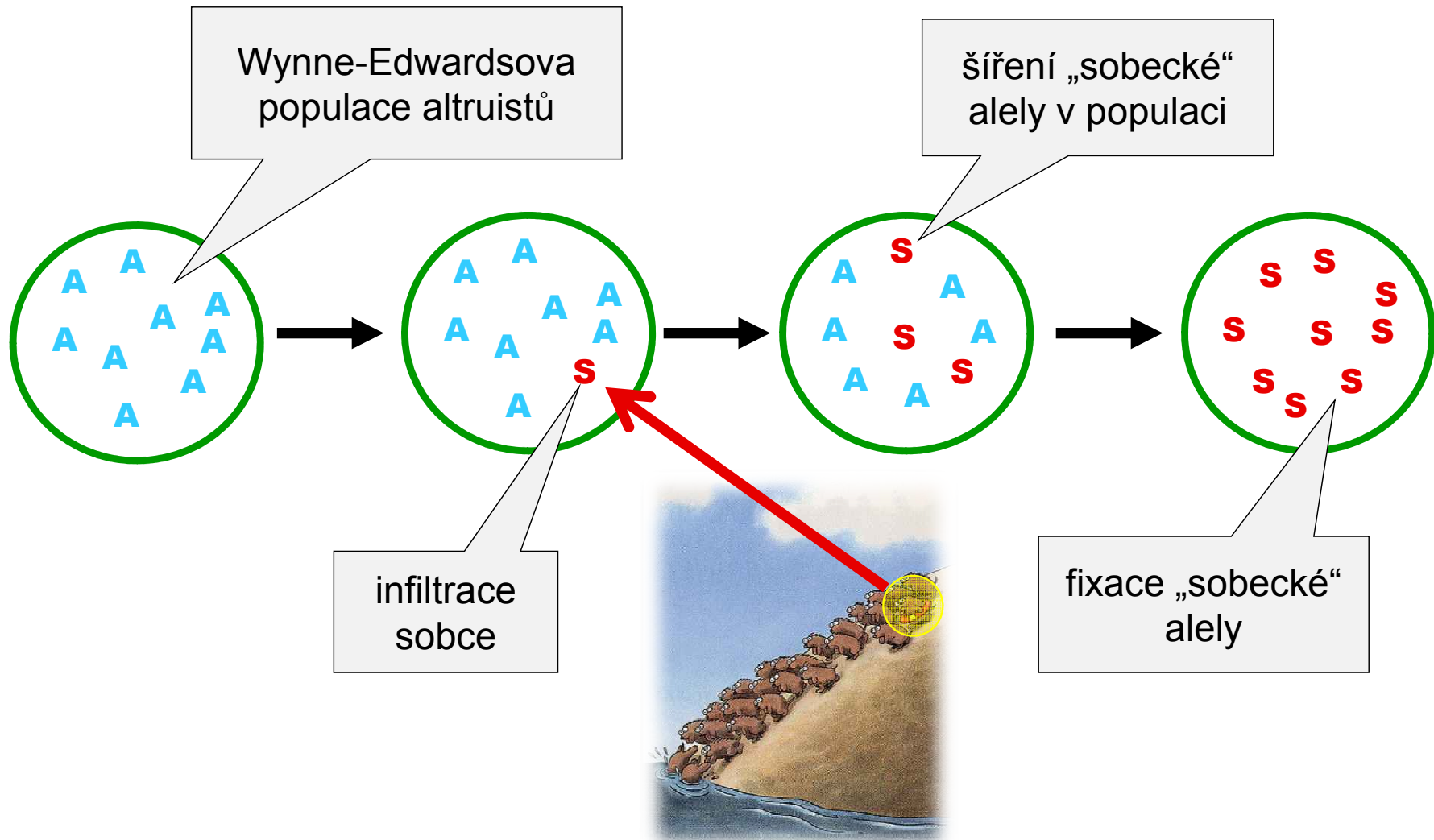


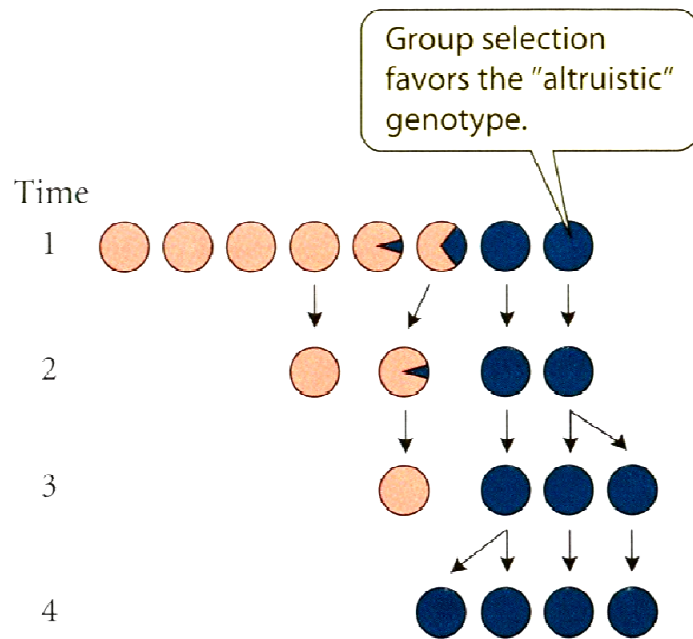
stráž

Suricata suricatta

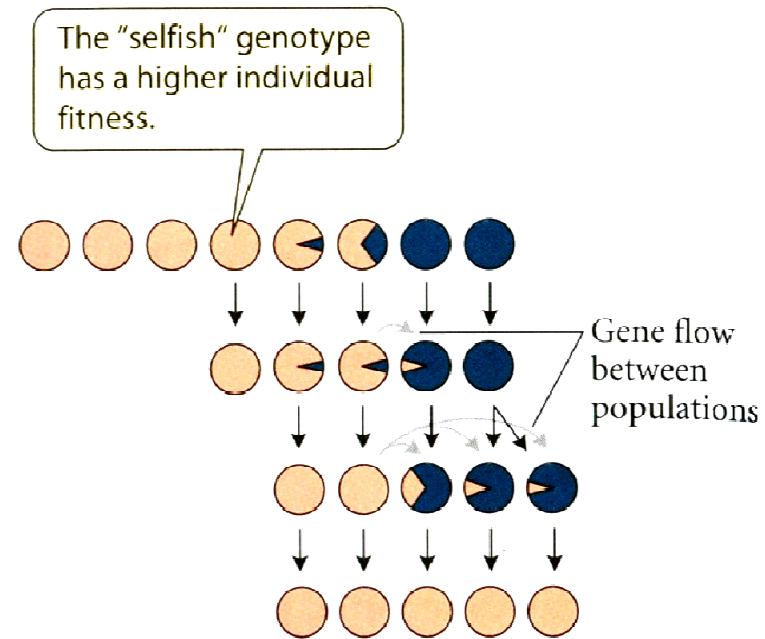
Teoretické důvody proti skupinové selekci:

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





Wynne-Edwards: Altruistic behavior will evolve because group selection favors it (i.e., more "selfish" populations go extinct.)



Williams: Within-population selection favors the "selfish" allele and increases it more rapidly than whole-population events, so the "selfish" allele will become fixed.

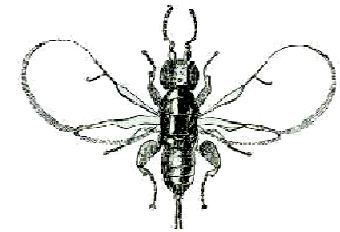
Nízká heritabilita skupiny ve srovnání s heritabilitou jedinců a krátký generační čas jedince ve srovnání se skupinou \Rightarrow změny na úrovni jedinců mnohem rychlejší

\Rightarrow infiltrace sobeckých jedinců, zánik altruistické populace

Podmínky pro skupinovou selekci:

rychlé střídání extinkce a nového vzniku démů

Př.: fíkovnice čeledi Agaonidae („fíkové vosy“)



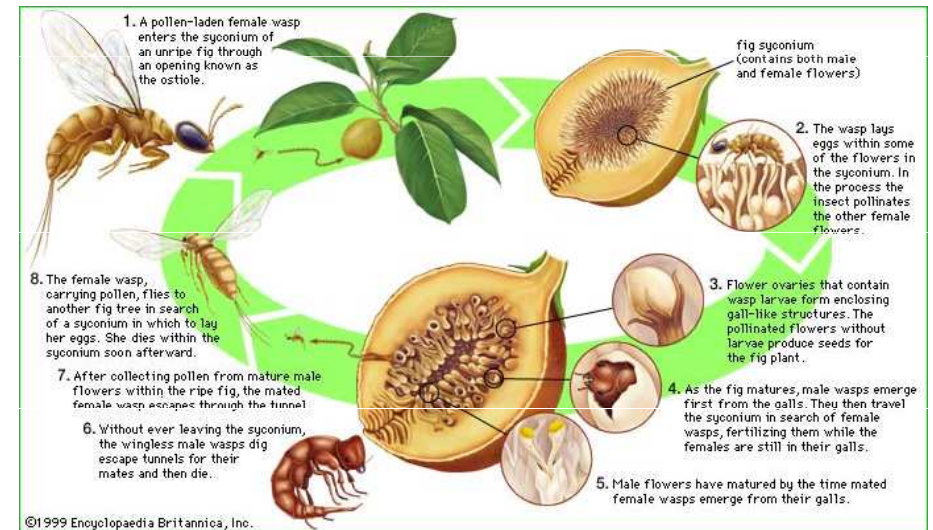
prakticky nulová migrace:

c ... ztráta jedince (*cost*)

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

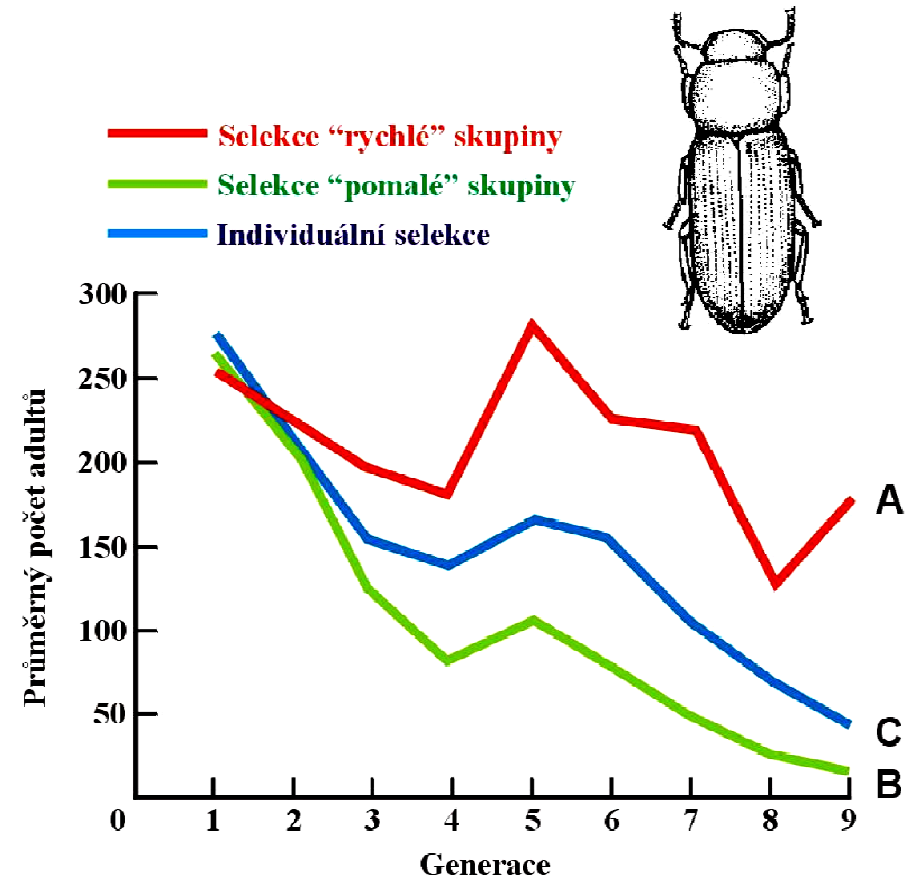
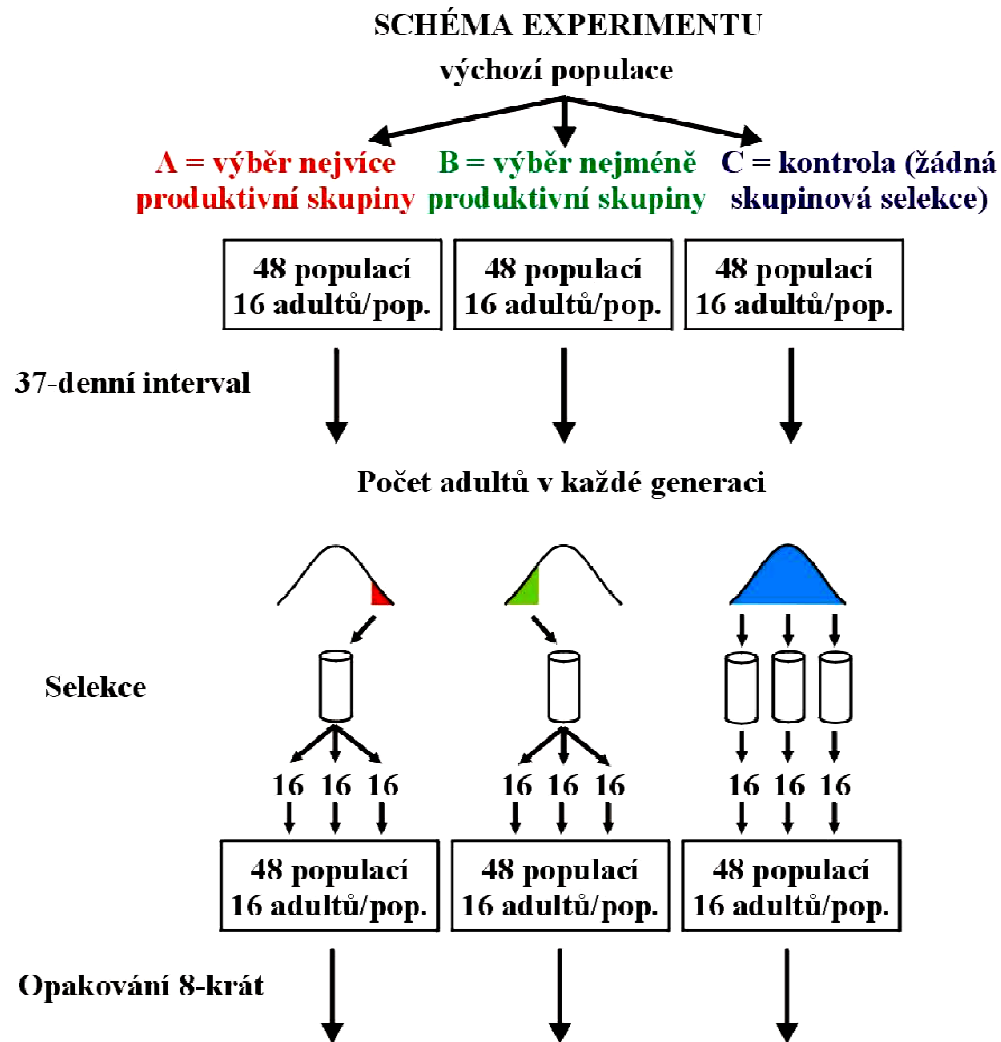
ostrovní model:

$$\frac{b - c}{c} > 2 Nm$$



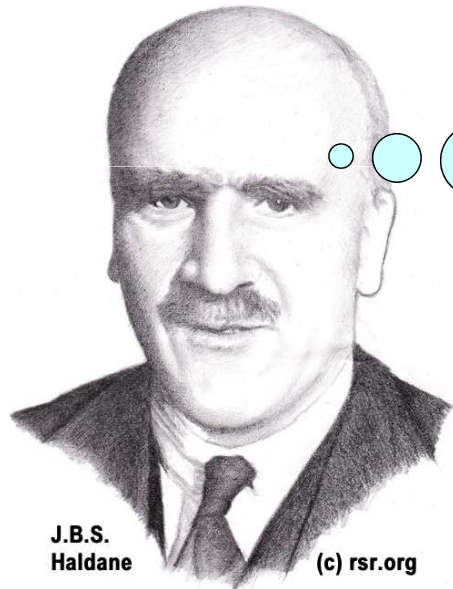
Závěr: selekce mezi démy (skupinová) bude silnější než selekce uvnitř démů (individuální) pouze je-li prospěch skupiny v porovnání se ztrátou jedince vyšší než průměrný počet migrantů v každé generaci.

Michael Wade (1977): experiment se skupinovou selekcí u potměníka moučného (*Tribolium castaneum*)



V přírodě však role skupinové selekce zřejmě minimální

PŘÍBUZENSKÁ SELEKCE (*kin selection*)



Kdybych z řeky
zachránil své dva bratry,
jako bych zachránil sám
sebe!



William Hamilton (1964):

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

⇒ příbuznost:

dělnice – dělnice = $\frac{3}{4}$

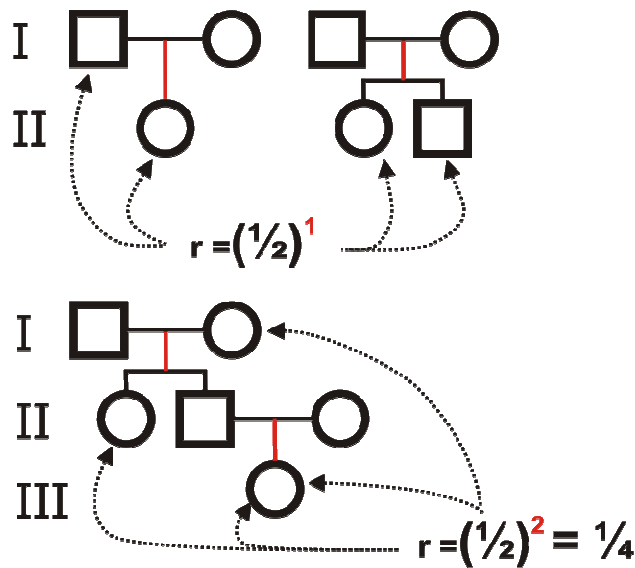
královna – potomci = $\frac{1}{2}$

dělnice – trubci = $\frac{1}{4}$



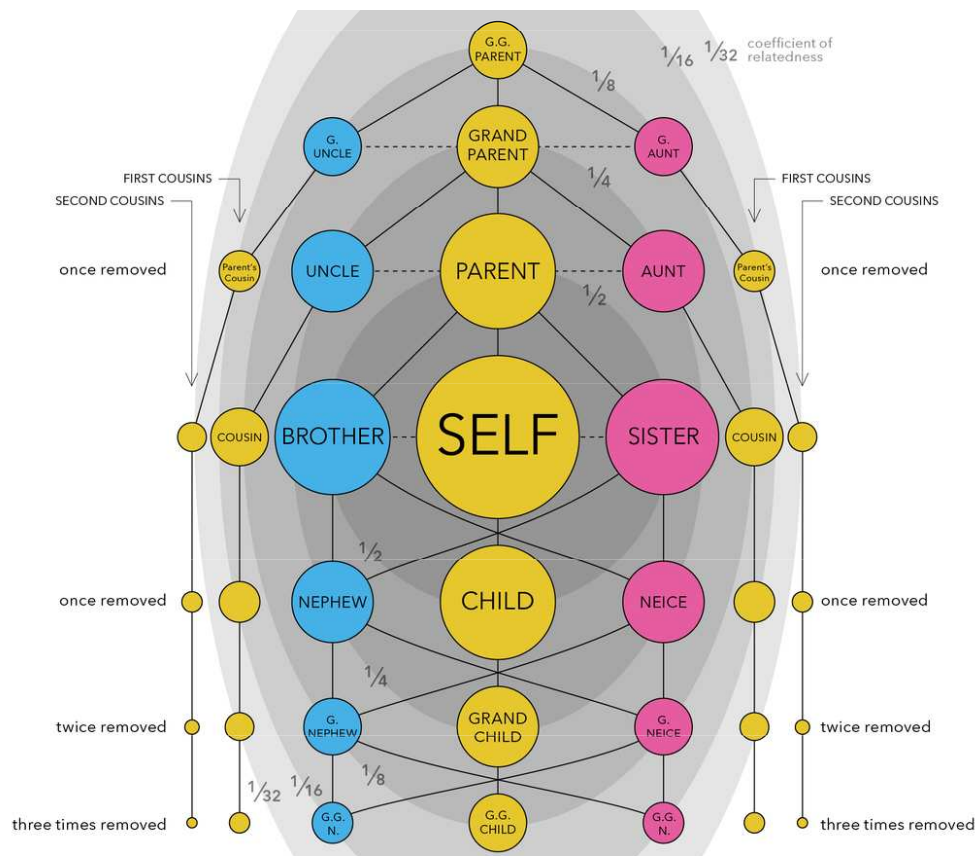
inkluzivní fitness = fitness jedince a jeho příbuzných

altruismus mezi příbuznými = **příbuzenský altruismus**



koeficient příbuznosti:

Degree of relationship	Relationship	Coefficient of relationship (r)
0	identical twins; clones	100% ^[4]
1	parent-offspring ^[5]	50% (2^{-1})
2	full siblings	50% ($2^{-2}+2^{-2}$)
2	3/4 siblings or sibling-cousins	37.5% ($2^{-2}+2 \cdot 2^{-4}$)
2	grandparent-grandchild	25% (2^{-2})
2	half siblings	25% (2^{-2})
3	aunt/uncle-nephew/niece	25% ($2 \cdot 2^{-3}$)
4	double first cousins	25% ($2^{-3}+2^{-3}$)
3	great grandparent-great grandchild	12.5% (2^{-3})
4	first cousins	12.5% ($2 \cdot 2^{-4}$)
6	quadruple second cousins	12.5% ($8 \cdot 2^{-6}$)
6	triple second cousins	9.38% ($6 \cdot 2^{-6}$)
4	half-first cousins	6.25% (2^{-4})
5	first cousins once removed	6.25% ($2 \cdot 2^{-5}$)
6	double second cousins	6.25% ($4 \cdot 2^{-6}$)
6	second cousins	3.13% ($2^{-6}+2^{-6}$)
8	third cousins	0.78% ($2 \cdot 2^{-8}$)
10	fourth cousins	0.20% ($2 \cdot 2^{-10}$) ^[6]



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

Eusocialita:



blanokřídlí (Hymenoptera)

termiti (Isoptera)



H. glaber

savci : rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*),
rypoši rodu *Fucomys* (Bathyergidae)

Fucomys sp.



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



INTRAGENOMOVÝ KONFLIKT

konflikt mezi jedinci v populaci

konflikt mezi příbuznými jedinci (sourozenci, matka – potomek)

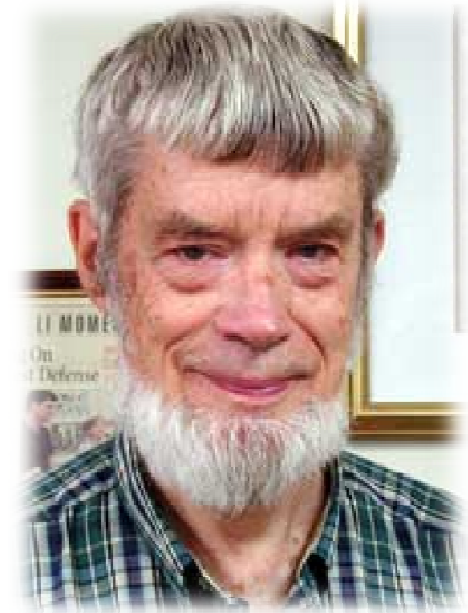
konflikt mezi samcem a samicí (pohlavní výběr)

kooperace a konflikt na úrovni genomu:

George Williams:

tělo smrtelné × geny (skoro) nesmrtelné

„genový pohled“



Richard Dawkins:

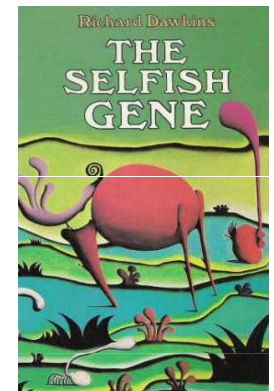
pojem **sobecký gen** (*The Selfish Gene*, 1976):

tělo pouze jako dopravní prostředek, přenosné médium
(širitel) 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

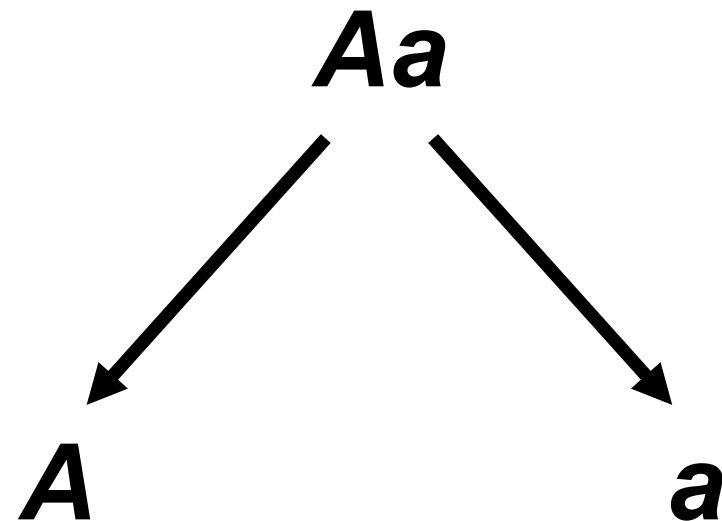
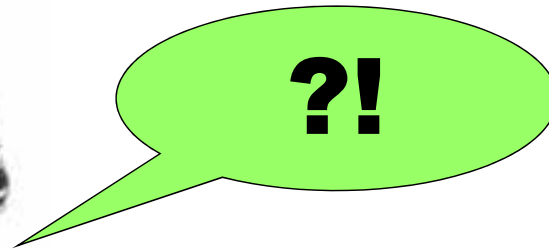
50%

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

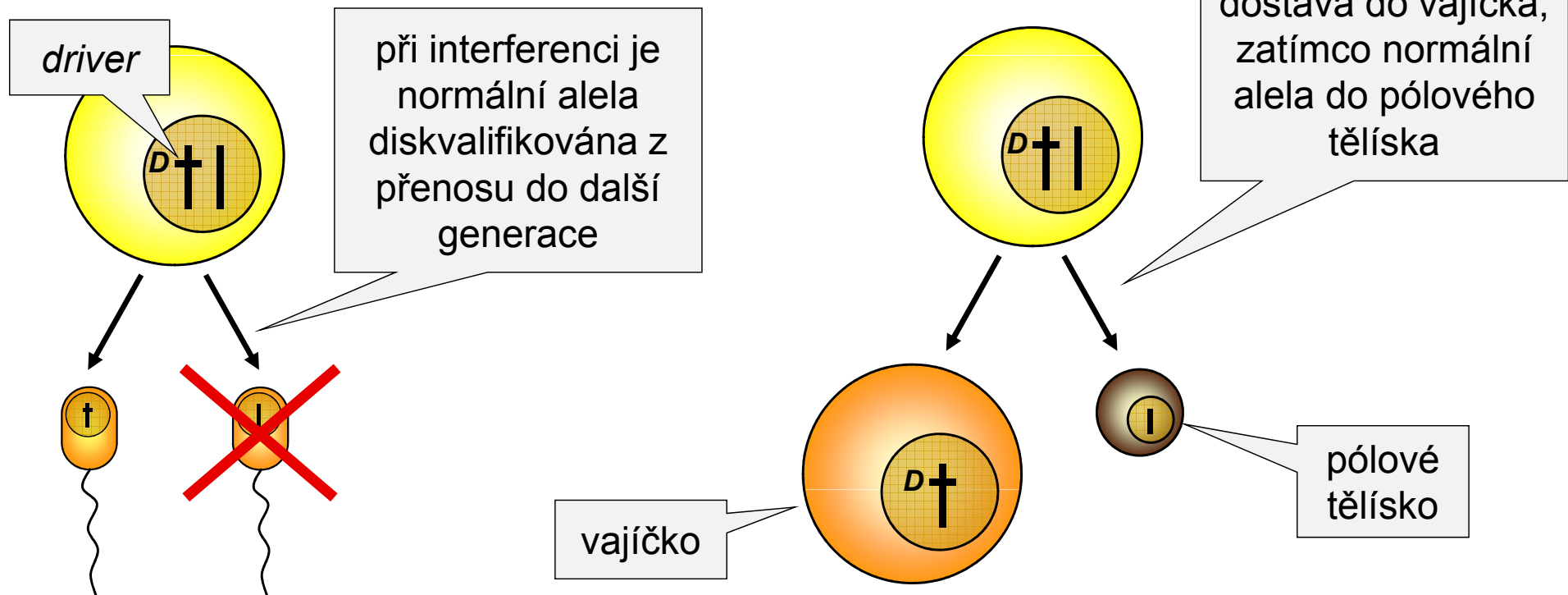
Gonotaxe

= přednostní přenos do germinální linie

Vyšší tempo replikace (*overreplication*)

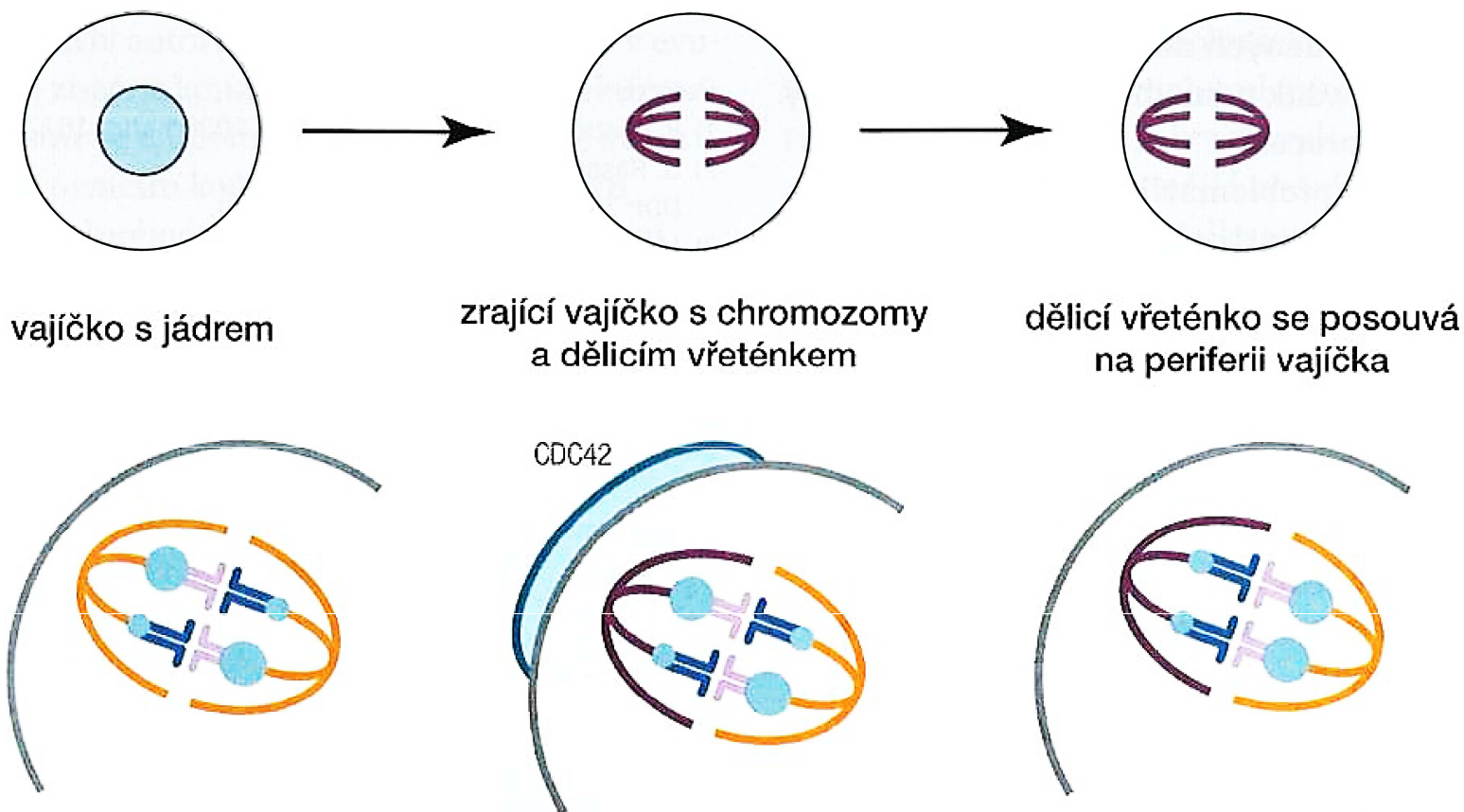
např. transpozony

MEIOTICKÝ TAH (*meiotic drive*)



Gonotaxe

Akera et al., Science (2017)



Na periferii vajíčka se hromadí enzym CDC42. Na mikrotubuly v části vřetenka, která je blíže periferii vajíčka, se větší měrou vážou molekuly aminokyseliny tyrozinu. Centromery „sobeckých chromozomů“ se od takto pozměněných mikrotubulů snadno odpoutají a navážou se na mikrotubuly, které chromozom odtáhnou do nitra vajíčka.



Schéma zrání vajíčka se sobeckými chromozomy; upraveno dle Akera et al. 2017.

Interference

1. Autozomální

SD (segregation distorters) geny:

samci *Drosophila melanogaster*

preferenční přenos 95–99%

distorter a responder

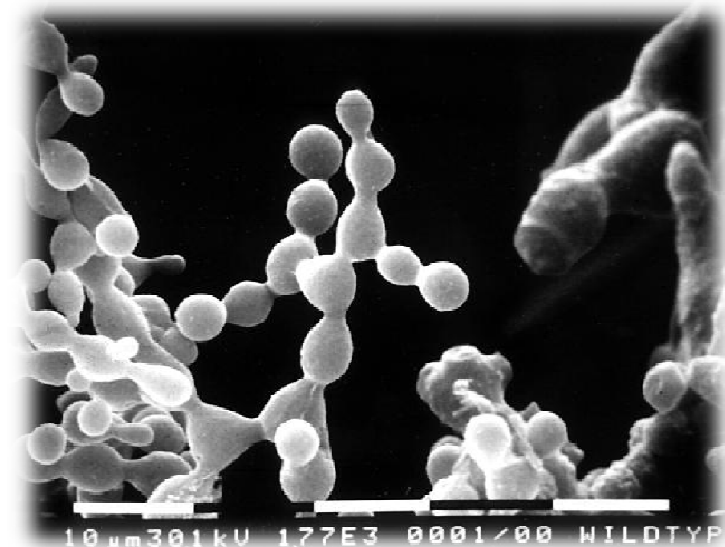
zástava spermatogeneze u buněk
s diskvalifikovanou alelou

často vznik modifikátorových genů

SD geny = „psanecké geny“

„*Spore killers*“ (*sk* geny):

Neurospora crassa



t haplotyp:

samci myši domácí

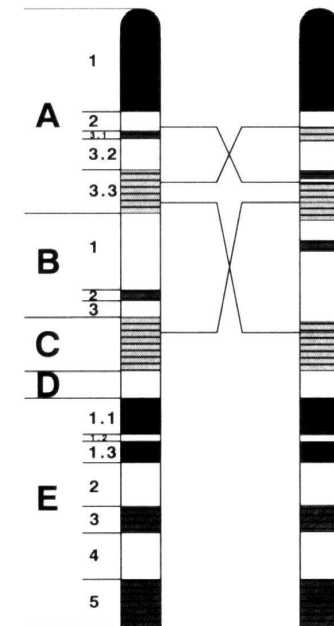
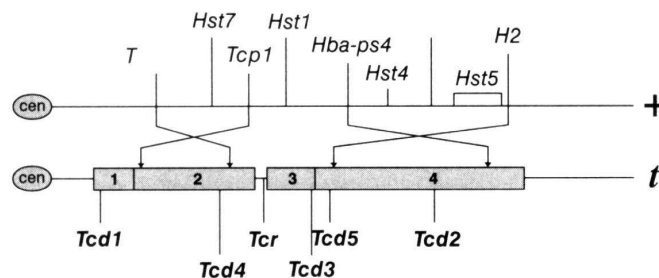
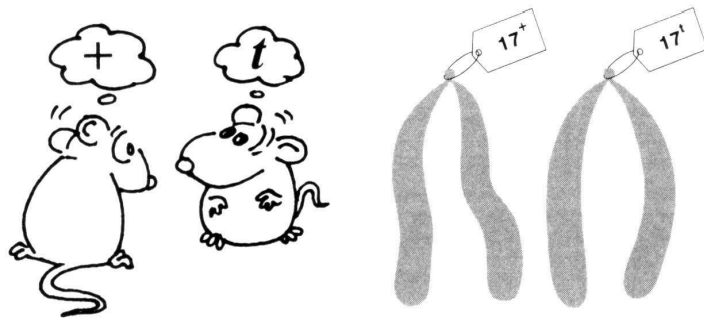
~ proximální třetina chromozomu 17

preferenční přenos 95–99%

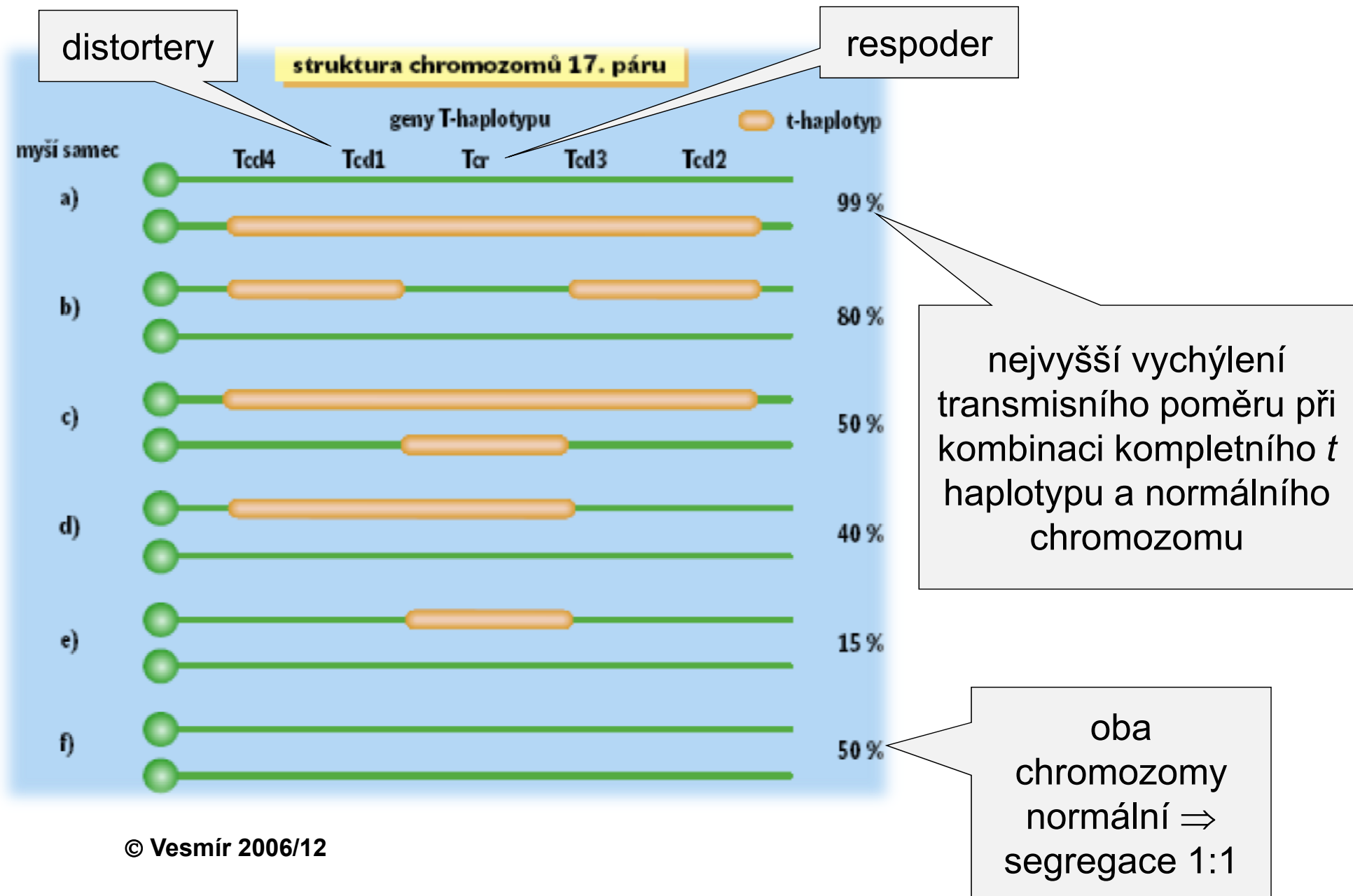
4 paracentrické inverze \Rightarrow rekombinace jen 2%

responder + několik *distorterů*

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



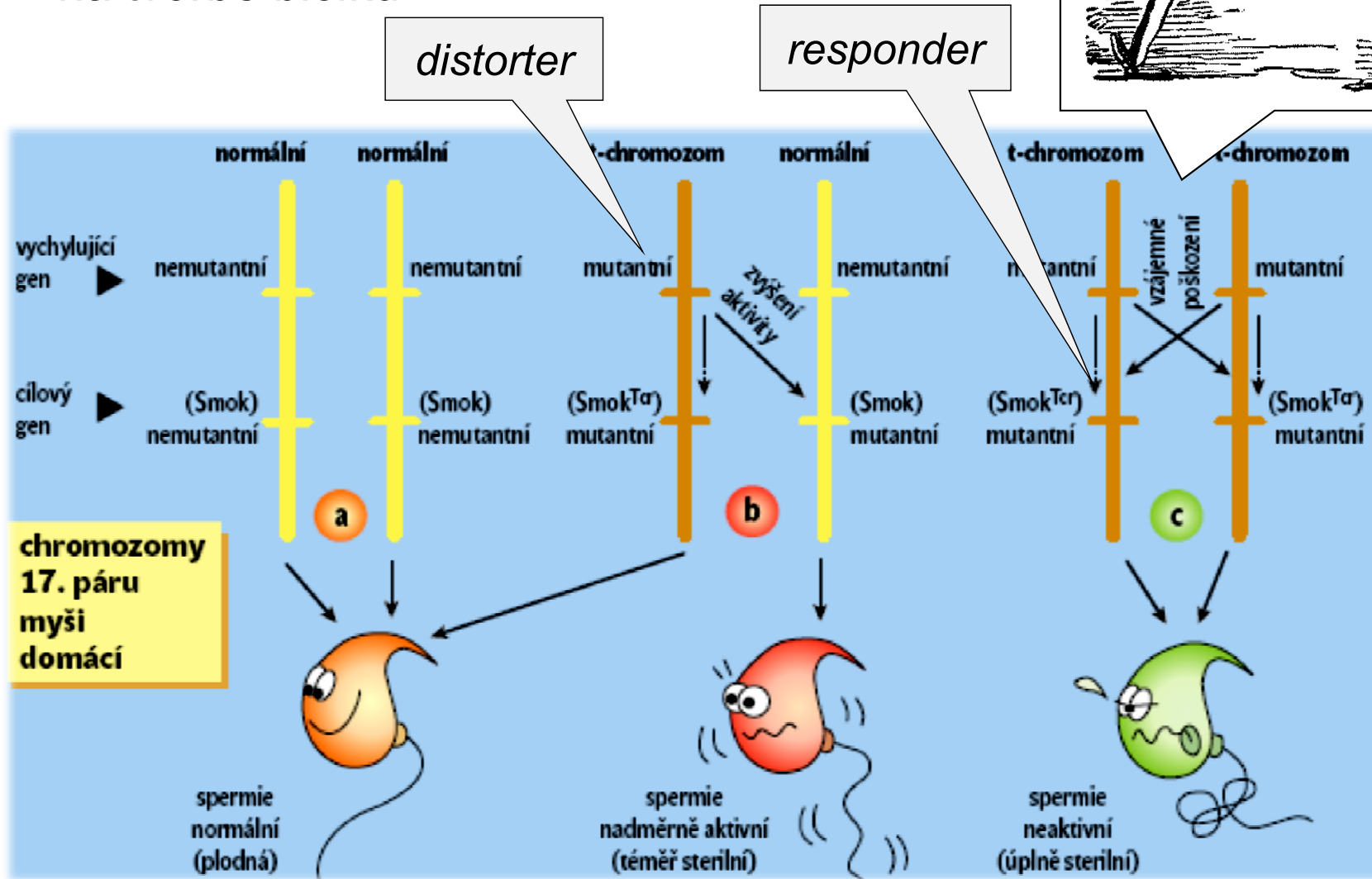
různá genetická struktura vede k odlišným výsledkům tahu:

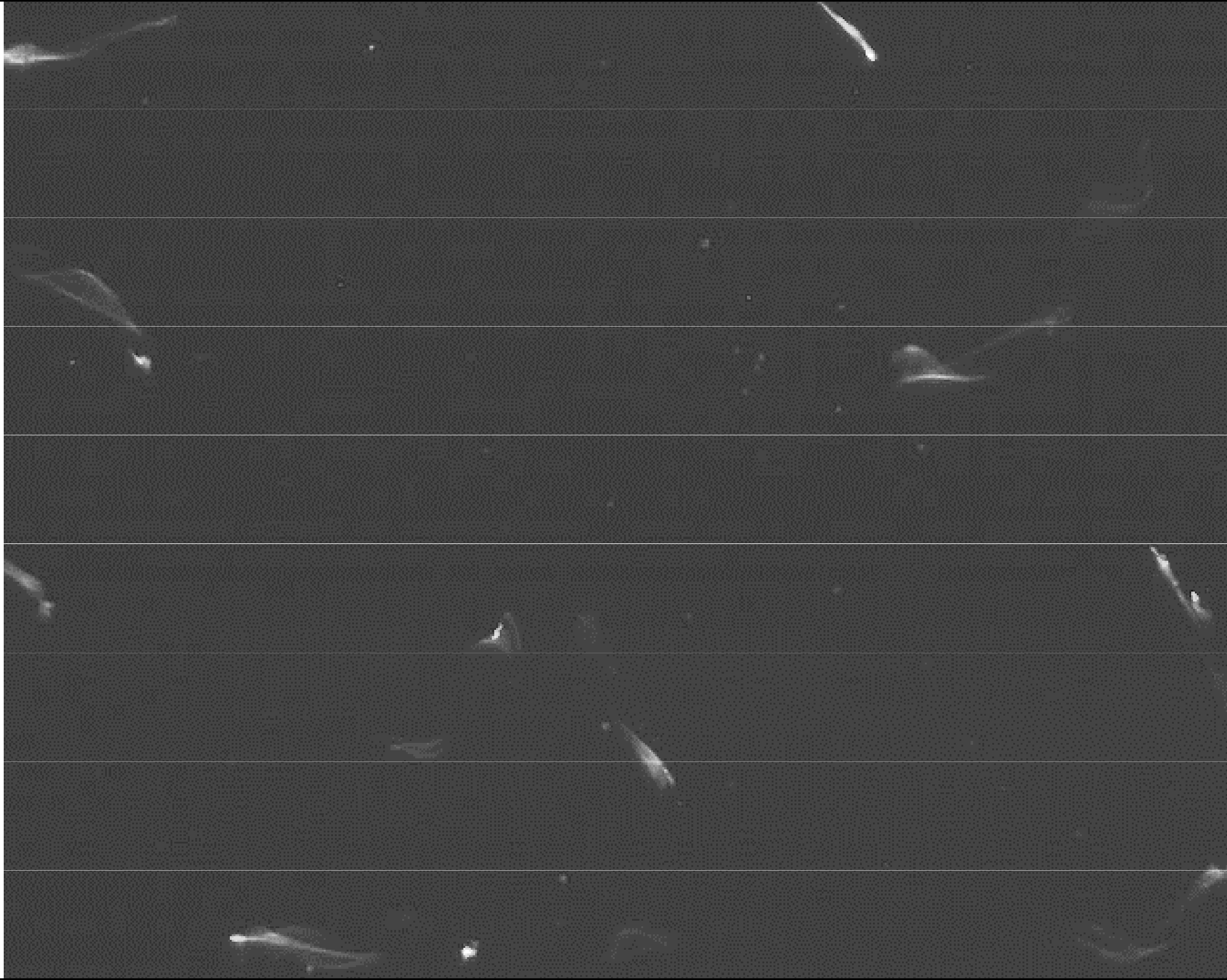


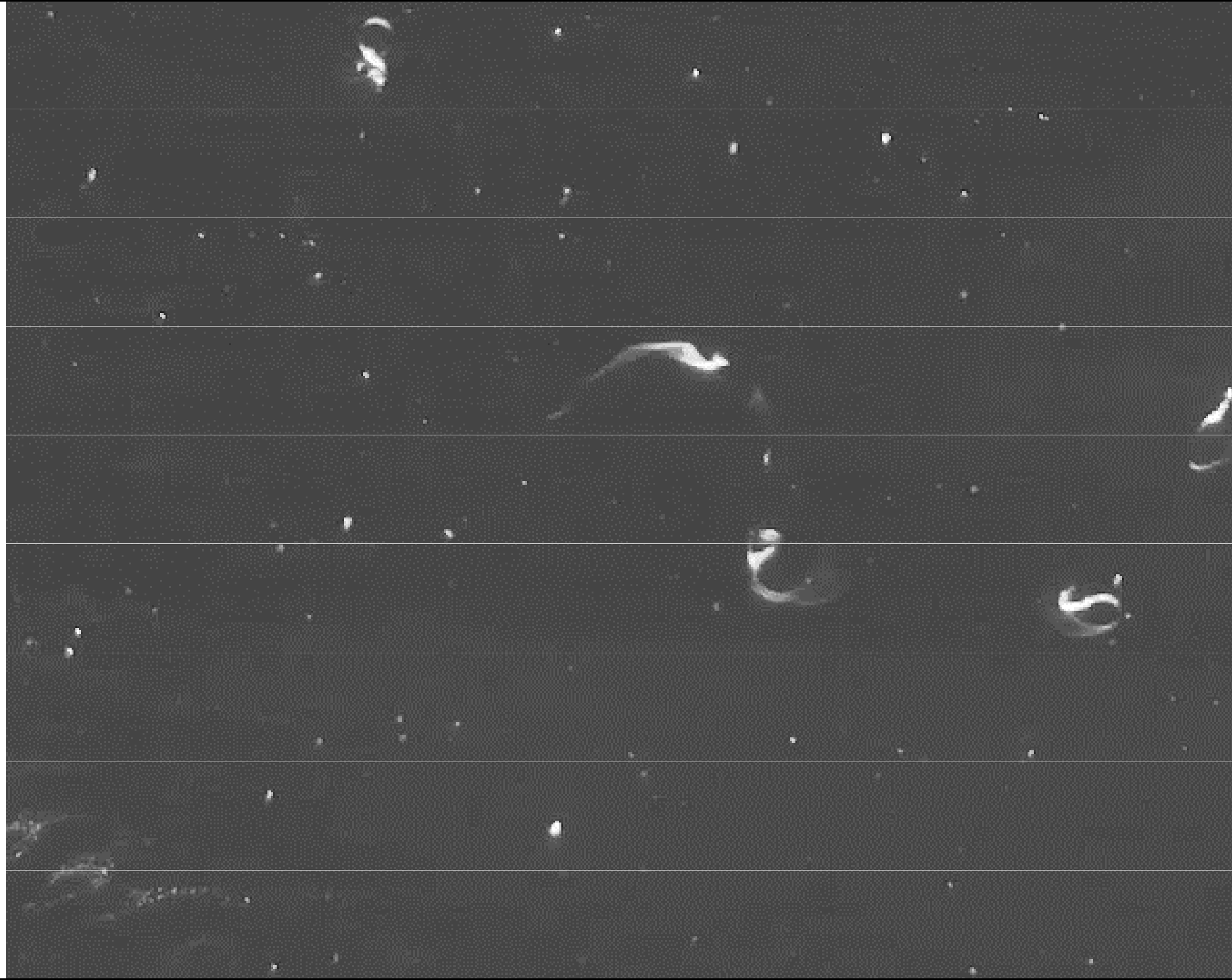
mechanismus TRD odlišný od octomilky:

responder = Smok (fúzovaný gen)

regulace kaskády genů podílejících se na tvorbě bičíku







2. Maternal-effect killers

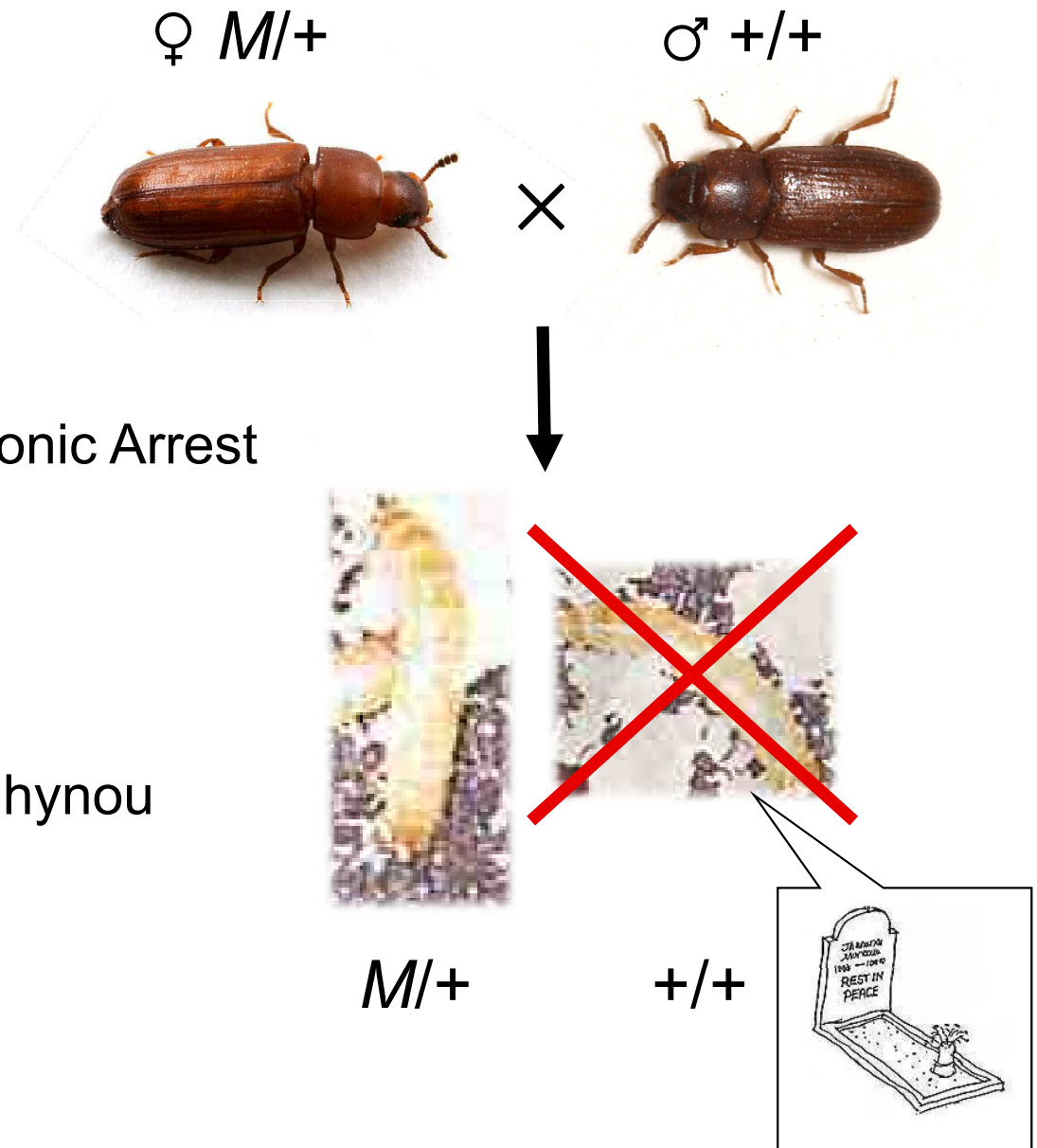
gen *Medea*:

Maternal-Effect Dominant Embryonic Arrest

Tribolium castaneum

matka *M/+*

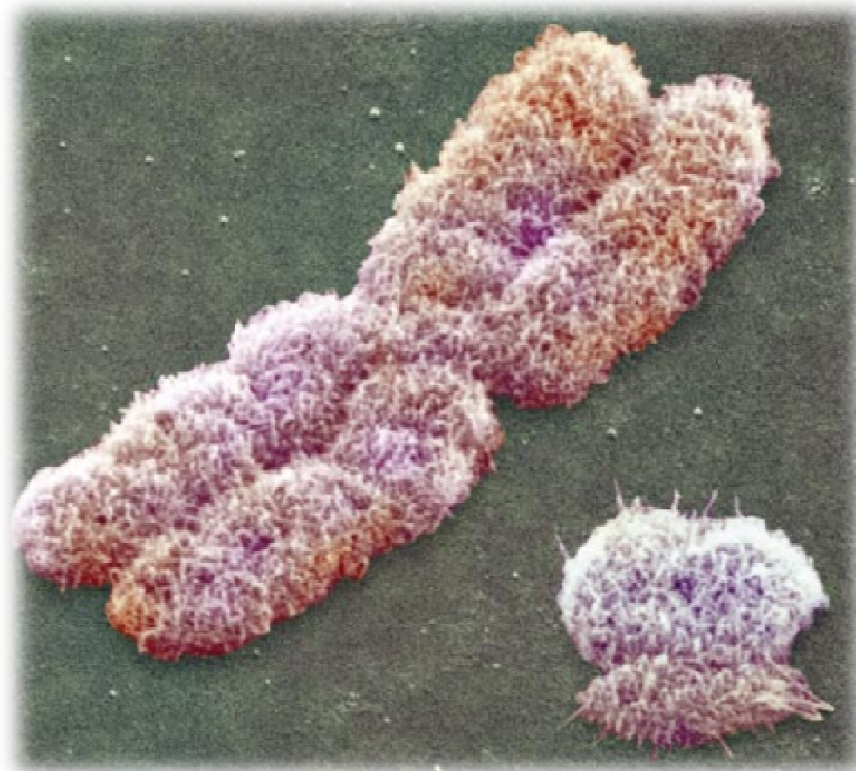
gen likviduje všechny potomky,
kteří ho nemají – potomci *+/+* hynou
ve 2. larválním instaru



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



Model konfliktu mezi X-vázaným (*S/x*) a Y-vázaným genem (*S/y*)

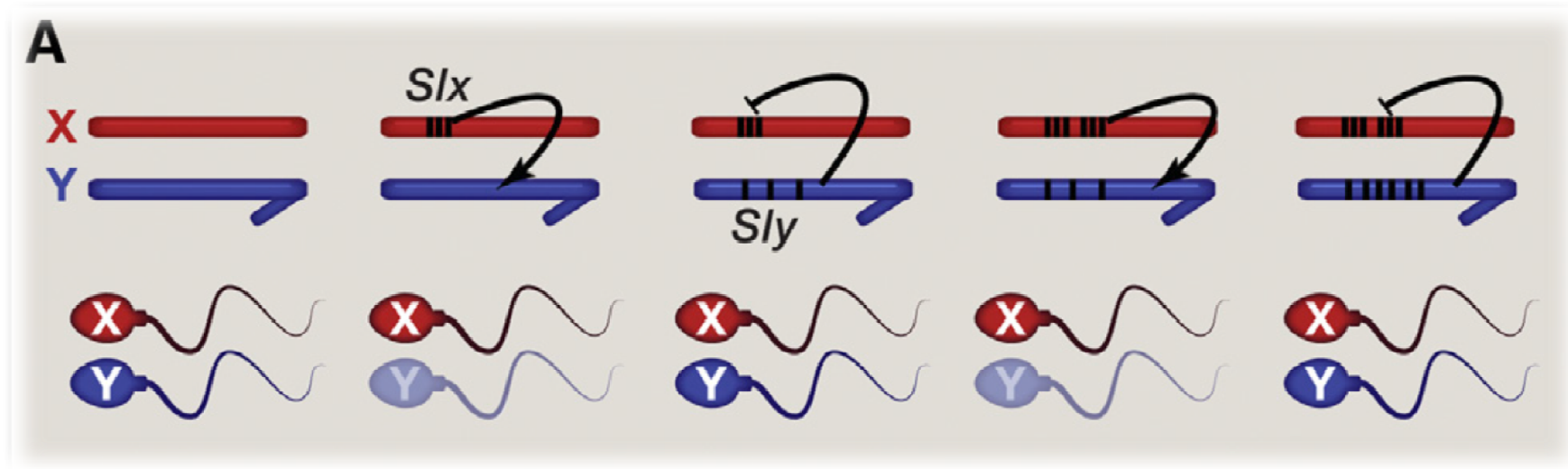
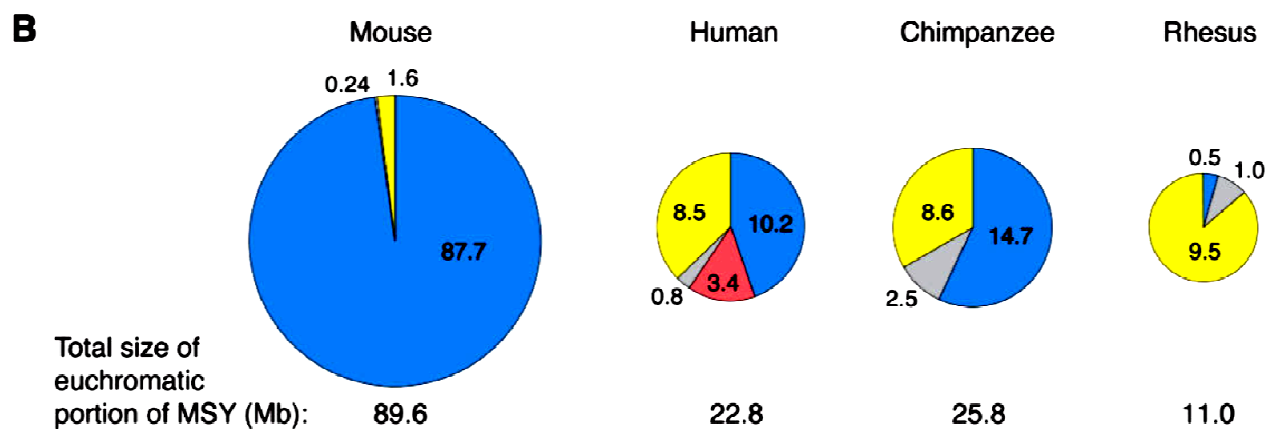
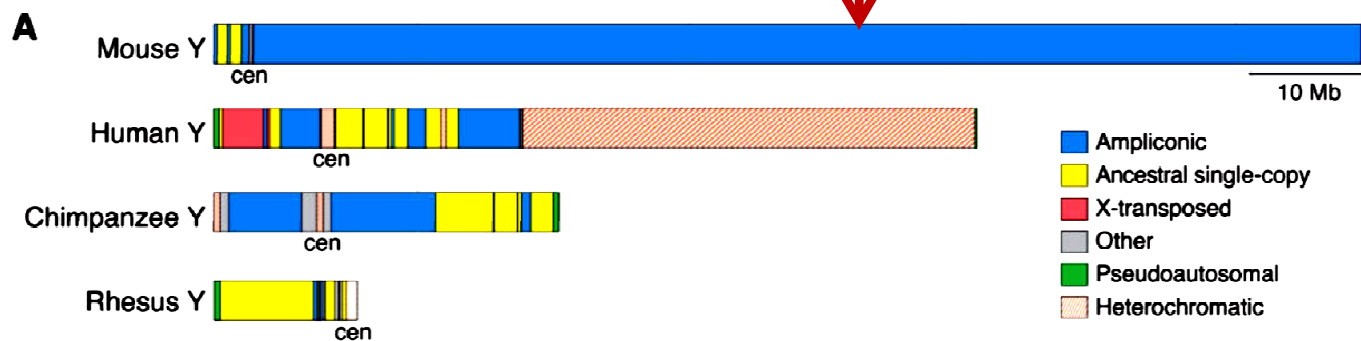
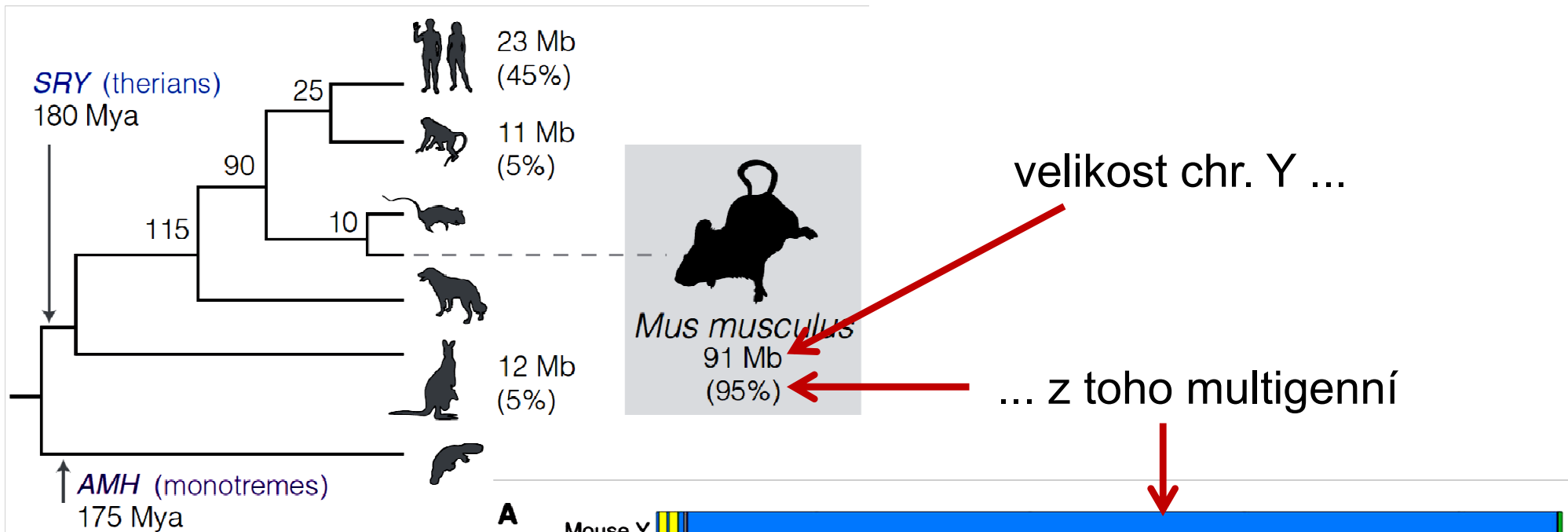


Figure 1. Why Convergent Acquisition and Amplification of Genes on Mouse X and Y Chromosomes May Occur, Yielding a Gene-Rich Euchromatic Mammalian Y Chromosome

(A) Model of recurrent bouts of coevolution between sex ratio distorters and suppressors. A sex ratio distorter on the X chromosome (*S/x*) that incapacitates Y-bearing sperm (indicated by arrow and transparent sperm) invades the population, skewing the population sex ratio. This creates a selective advantage to evolve a Y-linked suppressor (*S/y*) that is resistant to the distorter (indicated by repression line). Increased copy number of *S/x* can increase its ability to drive against the Y chromosome, and the Y will respond by increasing the copy number of *S/y* to neutralize the effects of increased *S/x*-dose.



Cytoplazmová samčí sterilita

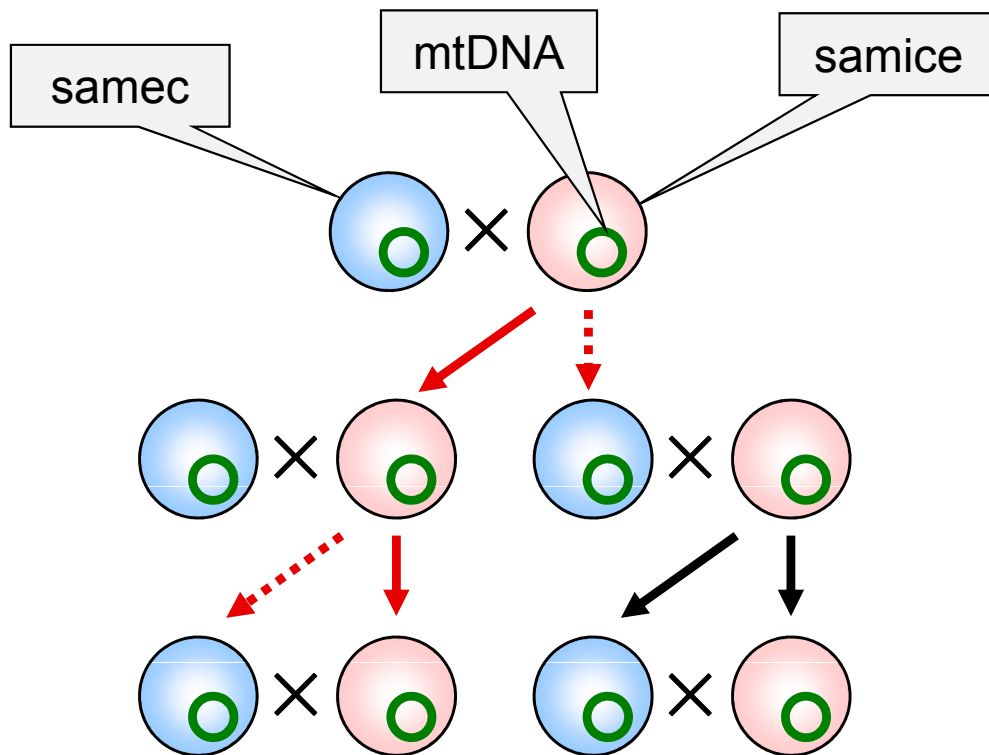
(CMS, *cytoplasmic male sterility*):

u 5-10% populací jednodomých rostlin

smíšené populace se sterilními samčími rostlinami

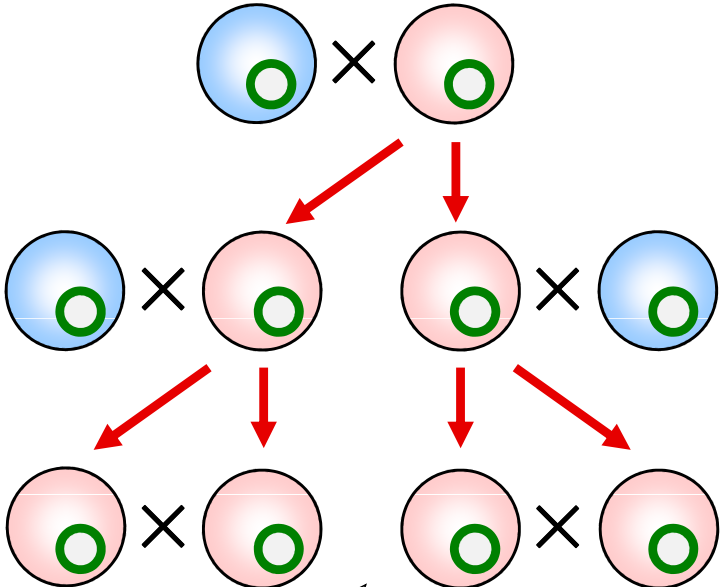
tato sterilita způsobena mutantním mitochondriálním genomem

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



1. DNA elementy

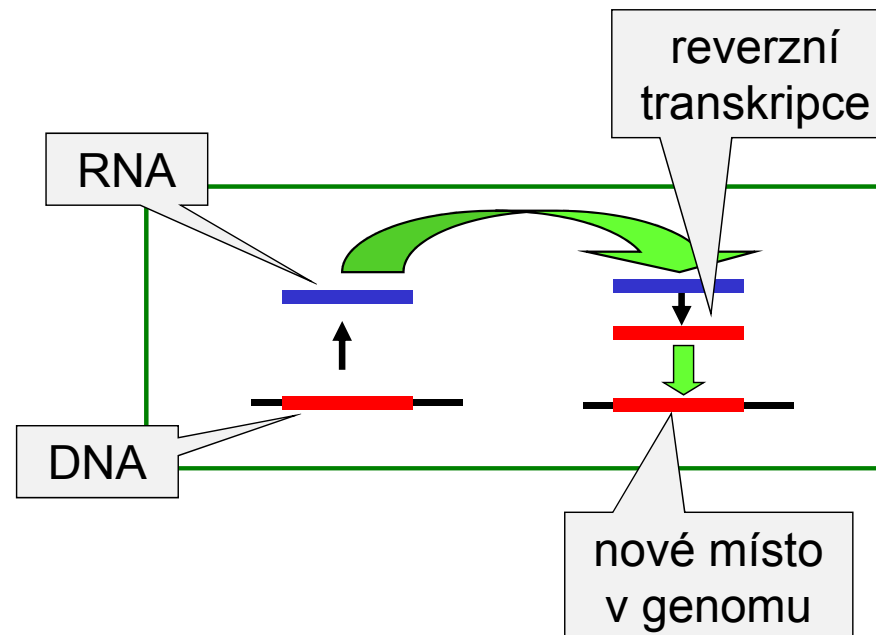
„*cut-and-paste*“

enzym transpozáza

Ac a *Ds* elementy u kukuřice (B. McClintock), *mariner* u živočichů,
P elementy u *Drosophila*

2. Retroelementy

„*copy-and-paste*“



přes fázi RNA, reverzní transkripce (reverzní transkriptáza)

templát zůstává na původním místě \Rightarrow zvyšování počtu kopií

Retroelementy

LTR-retrotranspozony: *copia* u *D. melanogaster*

retropozony: LINE – L1 u člověka: 17% genomu

SINE: krátké, nekódují vlastní reverzní transkriptázu

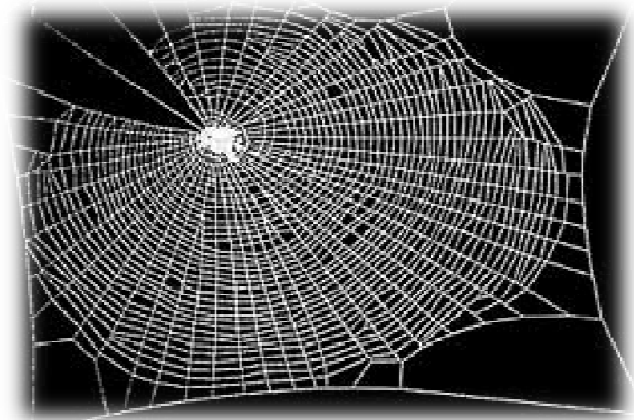
Alu sekvence u člověka – 12% genomu; B1 a B2 u myši

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

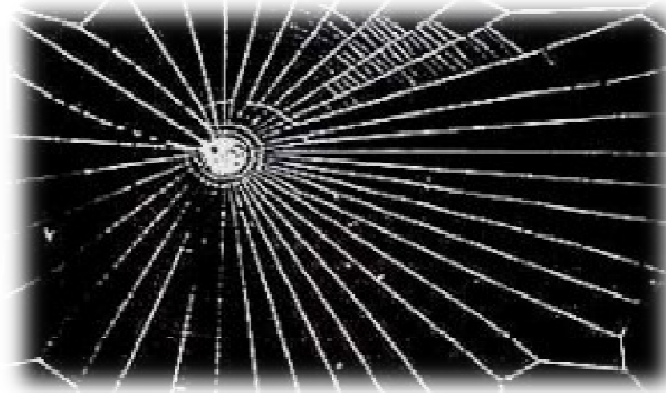
Stowaway, Tourist

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

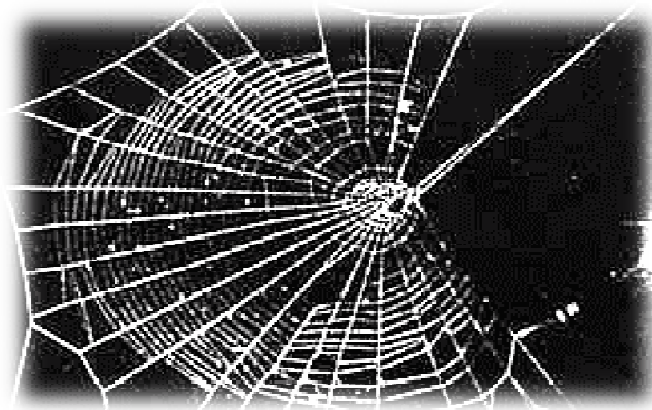
Př.: domečky chrostíků, pavoučí sítě



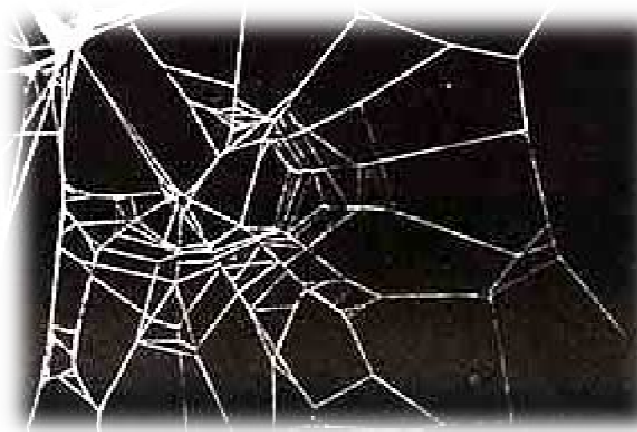
normální



LSD



meskalin



kofein



chloralhydrát



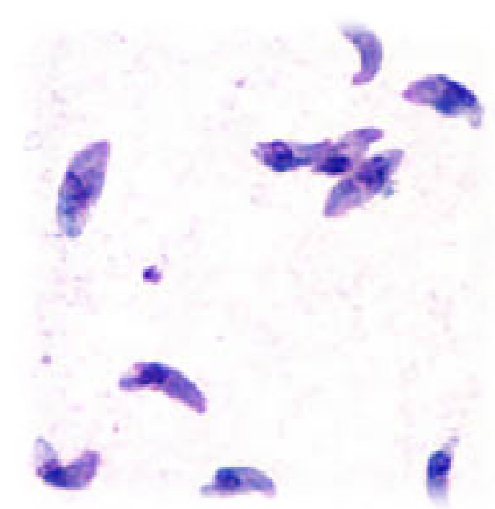
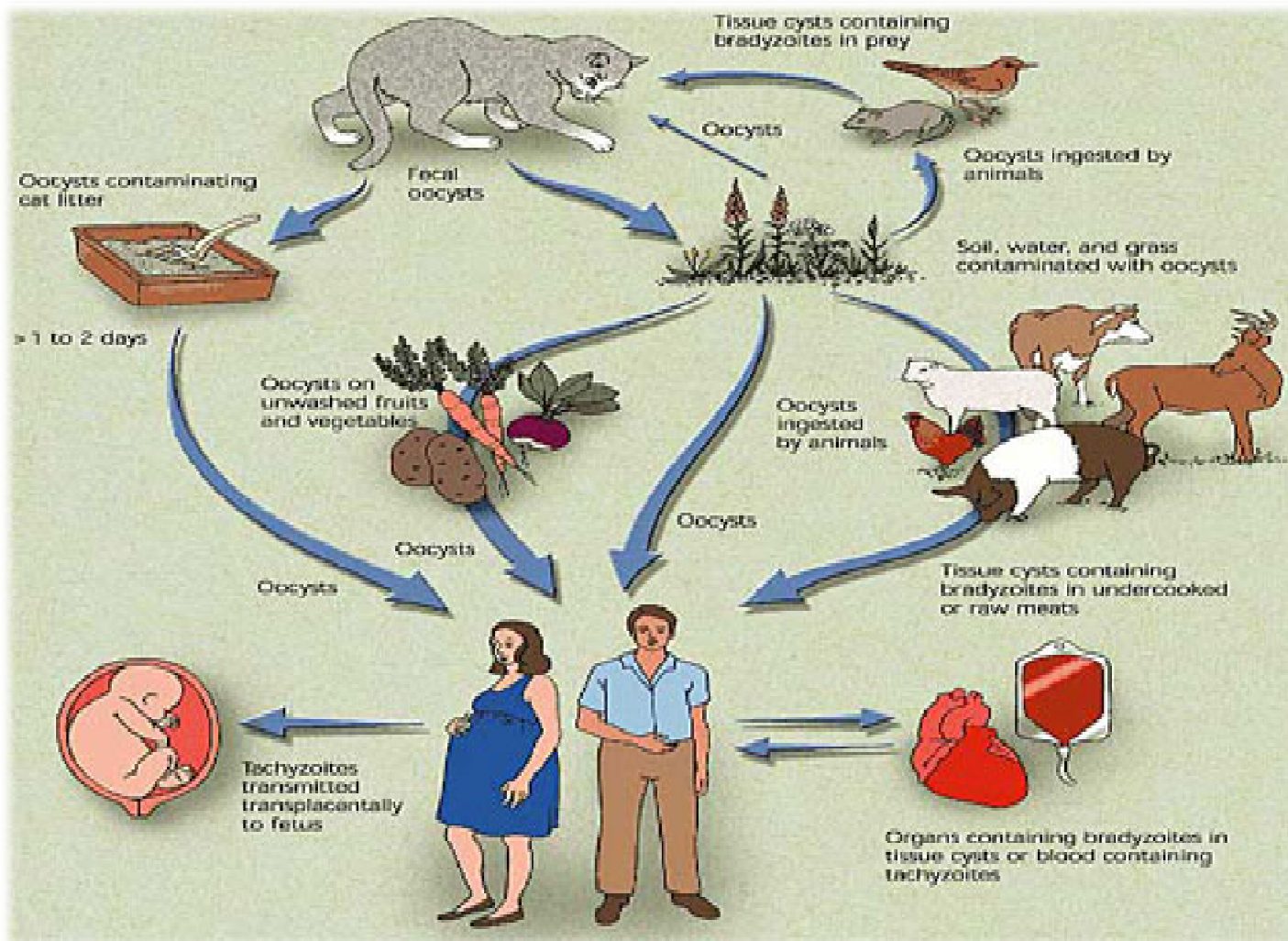
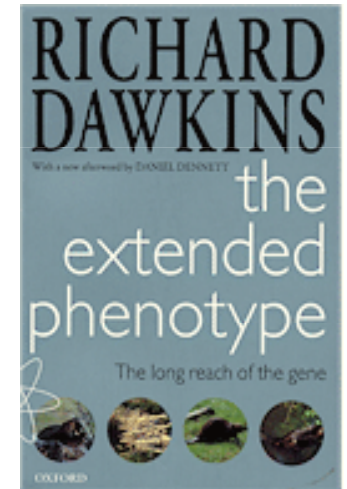
benzedrin



marihuana (THC)

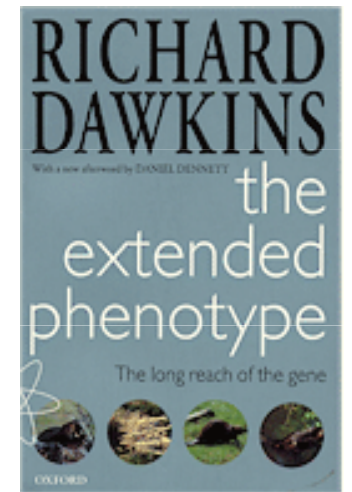
motolice: parazitovaní jedinci vytvářejí silnější ulity

Toxoplasma gondii: snížení reakční doby
hostitele

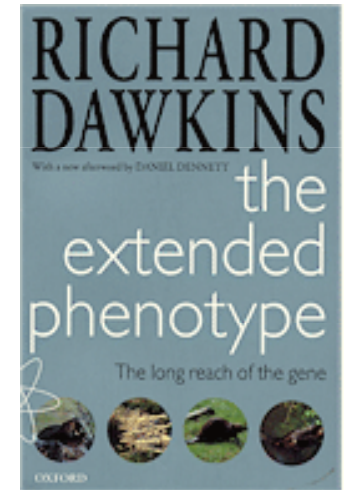


podobně parazitické motolice:

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)

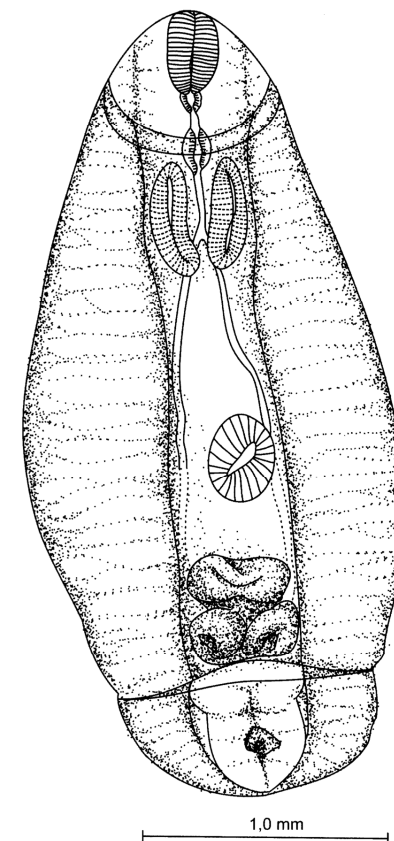


mravenec *Monomorium santschii*: absence dělnické kasty
→ průnik do cizího mraveniště, „příkaz“ k zabití vlastní královny a adopci cizí



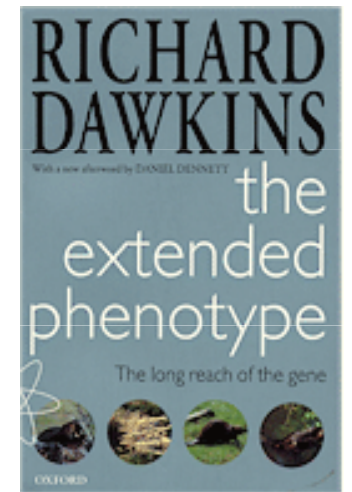
halančík tyrkysový (*Nothobranchius furzeri*) infikovaný metacerkáriemi motolice *Apatemon* sp.

© Veronika Michálková



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



Pavouci se mění v otroky vosiček, tkají sítě podle jejich příkazu

19. září 2012

Vědci z Masarykovy univerzity v Brně přišli na to, že larvy parazitické vosičky dokážou neznámou látkou změnit chování pavouků tak, že jim slouží jako ochránci a potrava zároveň. Pokud se podaří látku izolovat, mohla by být využitelná ve farmacii.

Neottiura bimaculata
Theridion varians

Zatypota
percontatoria

Larva parazitické vosičky si "osedlala" pavouka snovačku. | foto: Stano Pekár

Normálně si pavouk snovačka buduje klasické terčovité pavučiny. Když se však na něj přisaje larva parazitické vosičky, najednou pavouk začne spřádat sítě zmateně a navíc v nich tvoří zámotky, kde se pak larva zakuklí.

Na podivuhodné chování pavouků napadených těmito larvami přišel tým vědců profesora Stana Pekára z Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity. Objev publikoval v mezinárodním odborném časopise PLoS One.