

Evoluční biologie



Jan Zrzavý
(zrzavy@centrum.cz)

zkouška (písemná, 3 otázky)

Literatura

- **Flegr: *Evoluční biologie*** (některé kapitoly)
- **Zrzavý, Storch a Mihulka: *Jak se dělá evoluce*** (některé kapitoly, 2. přepracované vydání 2016)
- + desítky populárních knih, např. od **Matta Ridleyho** (*Červená královna, Původ ctnosti, Genom*) a **Richarda Dawkinse** (*Sobecký gen, Slepý hodinář, Příběh předka*)

Evoluce

- ireverzibilní historická změna (tj. nikoli cyklus)
- trvalo dlouho, než si toho lidi všimli
- a nevšimli si toho nikde jinde než v euroamerické civilizaci
- → není to triviální, nerozumí se to samo sebou

Je „evoluce“ věda?

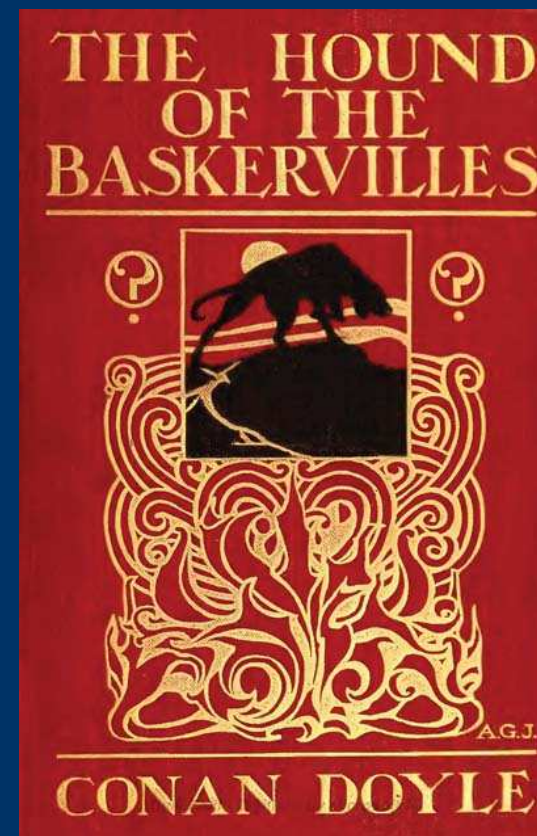
- jak se pozná věda: produkuje testovatelné, tj. **potenciálně** vyvratitelné (falzifikovatelné) hypotézy
- věda nic nedokazuje (neverifikuje), protože to nejde + věda nezačíná od sběru materiálu (žádným sběrem materiálu nic dokázat nelze)
- věda začíná od **vymyšlené hypotézy** a tu potom vyvrací – nežijeme mezi „fakty“, ale mezi **(dosud) nevyvrácenými hypotézami**

Je „evoluce“ věda?

- = je „evoluce“ vyvratitelná?
- **obecný evoluční přístup** vyvratitelný není (cokoliv kolem nás **mohlo** vzniknout evolucí), „evoluce“ není věda, ale paradigma:
- **evoluci jsme si vymysleli, abychom vysvětlili to, co vidíme, bez aktivity nadpřirozených sil, které nemůžeme zkoumat**
- (kreationismus je taky nedokazatelné paradigma, navíc založené na víře v síly, které jsou nepřístupné našemu zkoumání)

Věda a Nadpřirozeno

- Sherlock Holmes (např. *Pes baskervillský*): nadpřirozené vysvětlení zločinu je principiálně nepřijatelné, má-li jít o poctivou detektivku
- máte-li podezření, že vám prádlo na půdě krade Dábel, nevolejte Sherlocka Holmese, ale vymítače
- máte-li podezření, že Svět stvořil Bůh, nevolejte vědce



„Bůh mezer“ (*God of gaps*)

- Bůh hraje roli tmelu, kterým se ucpe to, čemu nerozumíme
- např. cytosin dosud nebyl syntetizován v (předpokládaných) prebiotických podmínkách, snadno hydrolyzuje
- opravdu nevíme, jak to bylo...
- ... ale to neznamená, že máme Boha degradovat na dodavatele chybějícího cytosinu

Je „evoluce“ věda?

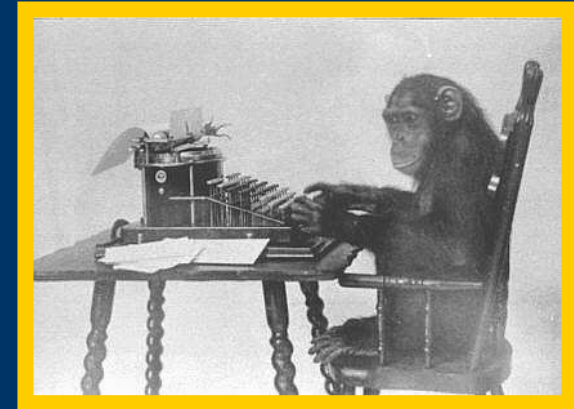
- = je „evoluce“ vyvratitelná?
- **darwinismus** vyvratitelný (např. lamarckismem), a tedy vědecký je
- (pozor: kreacionisté říkají „darwinismus“ evoluci, evoluční biologové říkají „darwinismus“ darwinismu)
- **jednotlivé evoluční hypotézy** („vznikla lidská ruka z rybí ploutve?“, „je altruismus v haplodiploidním systému geneticky výhodný pro altruistu?“) pochopitelně vyvratitelné jsou (experimentálně či fylogeneticky)

Je „evoluce“ věda? aneb Evoluce a pravděpodobnost

- je možné, aby evoluční novinky vznikly prostým přirozeným výběrem?
- variabilita vzniká náhodně, nenáhodný proces je až selekce
- s jakou pravděpodobností dokáže selekce vyrobit účelnost z náhodné variability v reálném čase?

Evoluce a pravděpodobnost

- „šimpanz dokáže napsat Shakespearovy sonety, když má nekonečně mnoho času na náhodné pokusy“ (analogicky „potřásání pytlíkem se součástkami hodinek“)
- je to vhodná analogie selekce?
- 1. selekce je kumulativní (šimpanz se musí trefit najednou)
- 2. selekce se netrefuje do předem zadaných výsledků (šimpanz nemusí napsat zrovna Shakespearovy sonety)
- (3. ... vlastně právě tohle se stalo...)

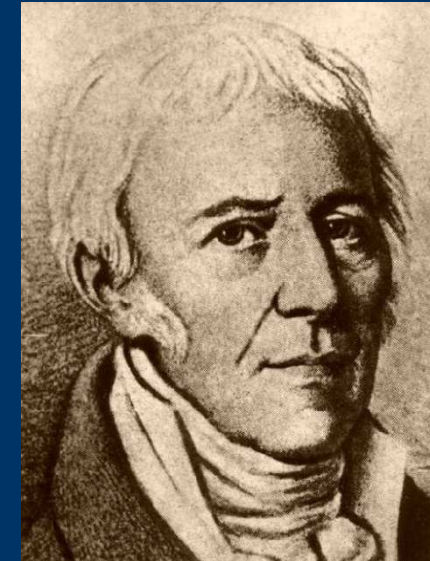


Evoluce a pravděpodobnost

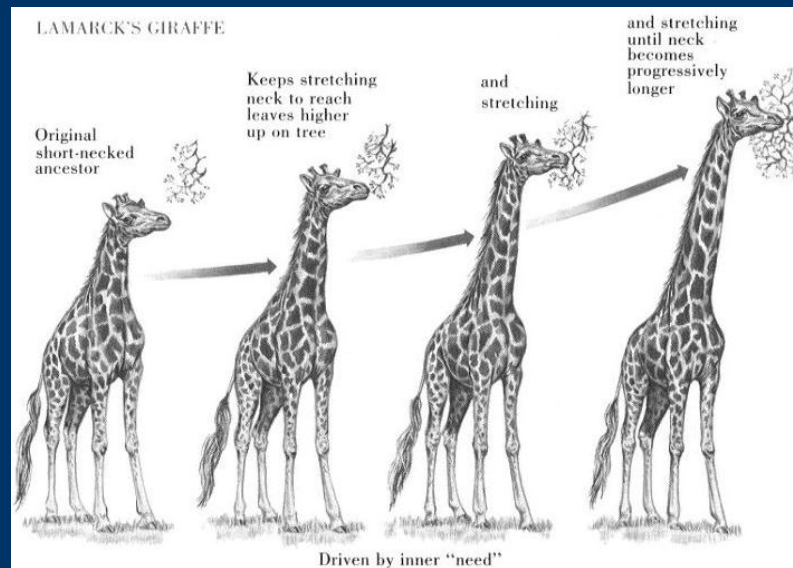
- všechny evoluční události jsou unikátní
- → nemají žádnou pravděpodobnost, kterou bychom mohli vypočítat dopředu
- každá událost má při pohledu zpět pravděpodobnost buď 1 (stalo se), nebo 0 (nestalo se)
- např. každý z nás je geneticky unikátní jedinec, jaký tu nikdy nebyl a nikdy nebude
- → jaká byla v roce 1800 pravděpodobnost, že se narodí Darwin? skoro nulová (ledaže by na to bylo „nekonečně mnoho času“)
- ... no a vidíte, o devět let později...
- v historii se dějí samé „nepravděpodobné“ věci (narození Darwina, Bitva národů, vznik savců, vznik Života...)

Jean-Baptiste Lamarck

(1744–1829)



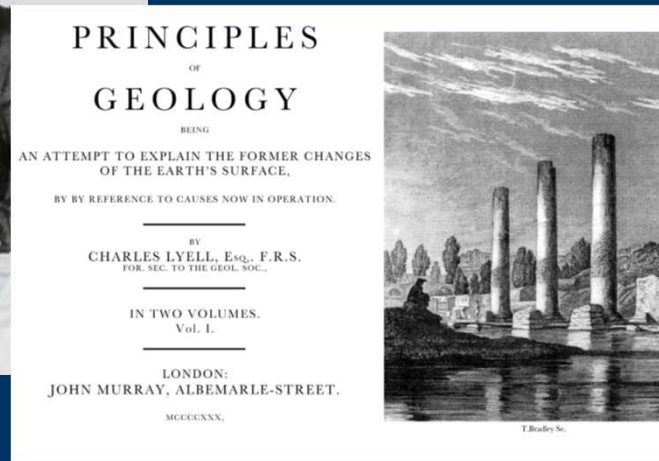
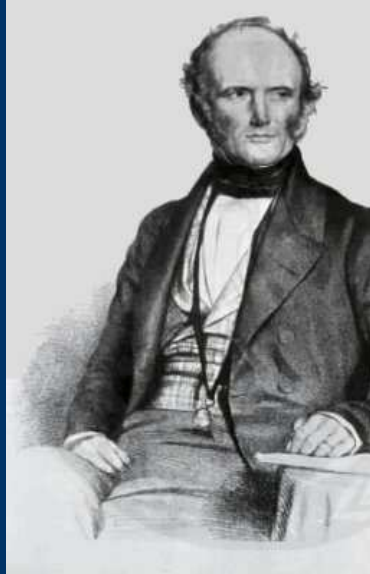
Philosophie Zoologique



- organismus se aktivně přizpůsobuje, aktivně se zdokonaluje apod.
- co v organismu umožňuje puzení k evoluci?
- *le pouvoir de la vie*
- *l'influence des circonstances*
- (tj. spíš „chemie“ než „Bůh“)

Charles Lyell

(1797–1875)



- geologie objevila **čas** (resp. ho „vynalezla“, jako žárovku) → evoluce se má kam vejít
- **uniformitarianismus**: „Přítomnost je klíč k minulosti“
- ale pozor: svět se mění (*evoluce!*)



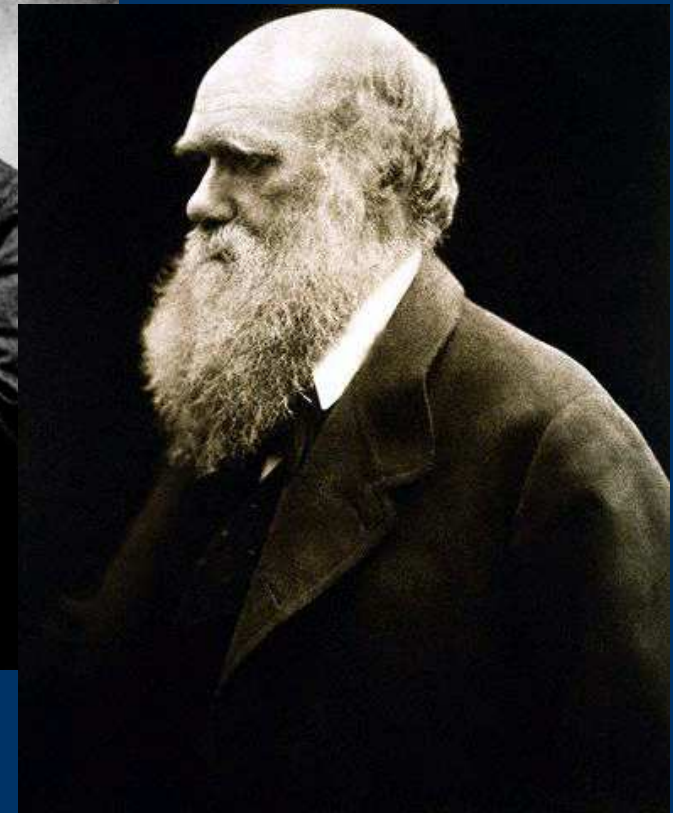
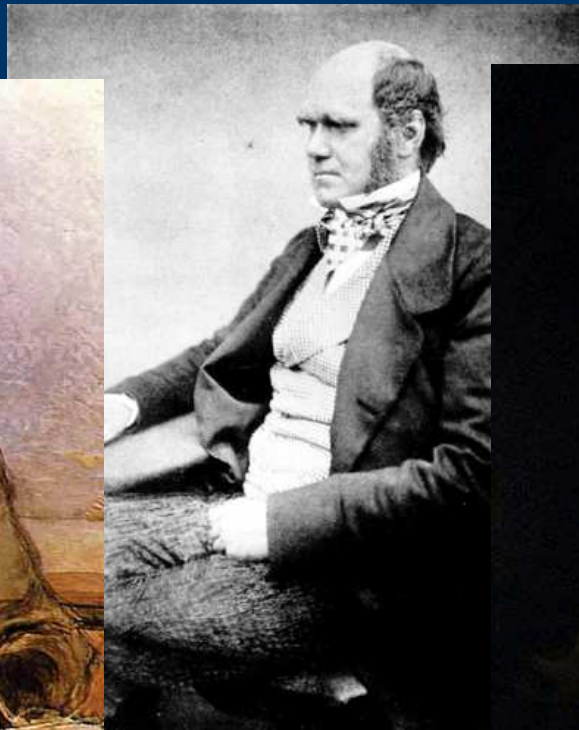


Thomas Robert
Malthus
(1766–1834)

An Essay on the Principle of Population

Charles Darwin

(1809–1882)



Selekce



- rozmnožování
- dědičnost
- proměnlivost (např. mutace)
- nadprodukce potomstva → **kompetice**
- **nenáhodný** vztah mezi úspěšností jedince a jeho vlastnostmi → **selekce**
- → **evoluce není ani zájem, ani povinnost organismů**
- → **evoluce není Velká Síla vládoucí světu (není to náhražka Boha, není „Evoluce“)**
- → **evoluce je jenom vedlejší zplodina života a rozmnožování**

Evolve x vývoj

- **Vývoj** (*development*, ontogeneze)
- 1. cyklický (vejce–slepice–vejce ...)
- 2. naprogramovaný (ze slepičího vejce se vylíhne slepice/kohout, anebo nic)
- 3. predikovatelný (lze počítat pravděpodobnost, že nějak dopadne)
- **tj. evoluci se vůbec nepodobá**
 - **ALE**
- evoluční změny musí jít přes změny ontogeneze (mění se „návod na výrobu slepice“) → „*evo-devo*“

Skandál s Darwinem

- 19. století: víra v existenci přírodních zákonů nezávislých na prostoru a čase, které jsou pro nás principiálně dokonale poznatelné → hledání „evolučních zákonů“
- před Darwinem: evoluce je něco jako individuální vývoj – **organismus „evolvuje“, protože musí, aktivně se přizpůsobuje, aktivně se zdokonaluje apod. (Lamarck)**
- evoluční teorie ~ morfologie a fyziologie x Darwinova teorie nemá s „biologií v úzkém smyslu“ nic společného, není to žádný „přírodní zákon“, který by umožňoval predikovat, jak věci dopadnou („Darwin x Newton“)
- je to záležitost v podstatě sociologická či ekonomická
- **x víra v racionální zákony přírody**

Proximativní × ultimativní vysvětlení



- *Kos zpívá*
- **proximativní**: jak je to uděláno?
- fyziologie: **protože** se mu něco děje s hormony
- embryologie: **protože** se mu udělalo zpěvné ústrojí
- fylogenetika: **protože** vznikl ze zpívajících předků
- **ultimativní**: k čemu je to dobré?
- evoluční biologie: **aby** dostal své geny do další generace
- **vysvětlení nejsou v rozporu, doplňují se**

„... to nemůže fungovat, protože
zvířata nejsou tak chytrá!“

- pozn. pro teď i pro budoucno:
- **NIKDO NIKDY NIC NEVÍ, ale přežívají ti, kdo se
CHOVAJÍ, JAKO KDYBY VĚDĚLI**
- nejenže fungování sociálních vztahů *není*
podmíněno chápáním podstaty věci...
- ... ale všechno funguje *líp*, když tomu hráči
nerozumí

Proximativní x ultimativní vysvětlení

- když říkáme, že kvasinka nebo gen „něco chtějí“, není těžké pochopit, že je to metafora („chovají se, jako by chtěly“)
- ale když říkáme, že člověk „něco chce“ ...
- ... můžeme to myslet doslova, anebo je to taky tatáž metafora
- v evoluci: „člověk něco chce“ = chová se, jako by chtěl

Proč horníci kopají uhlí?

- prox: aby se užívali
- ult: aby bylo v zimě teplo
- obojí je pravda
- (ale horník by kopal uhlí, i kdyby si nebyl vědom, k čemu se to používá)



Proximatívni x ultimativní vysvětlení

- nikdo (ani člověk!!!) si neuvědomuje své ultimativní cíle (povel "maximizuj svůj reprodukční zisk!" nebo „dostaň své geny do příští generace!“ by nemohl fungovat)
- jednáme podle proximatívniích pokynů (hormony, nervová soustava apod.)
- kdo měl proximatívni pokyny nastavené tak, že neplnil ultimativní cíle, ten už tady není
- (= existuje jen to, co v minulosti vzniklo a co z minulosti přežilo)

Proximatívni x ultimativní vysvětlení

- proximatívni povely a ultimativní cíle se mohou dostat do rozporu (např. proto, že kulturní evoluce je rychlejší než genetická):
- evolučně (geneticky) úspěšný (**ult**) je jedinec, který (**prox1**) má rád sex, a který (**prox2**) je ochoten se starat o mláďata ve své noře
- kultura, technologie apod.: proximatívni potřeby lze uspokojovat bez plnění ultimativního cíle

Pozor

- záliba v sexu + záliba v péči o bezmocné tvorečky → přenos genů do další generace



Pozor

- záliba v sexu + záliba v péči o bezmocné tvorečky → přenos genů do další generace
- **anebo ne!!!**



Proximativní x ultimativní

- aby to fungovalo, musí být proximativní mechanismy nastaveny (předchozí selekcí) co nejpřesněji
- ale ne moc draze – např. proti vzácným rizikům se nemá cenu složitě bránit
- (cena prevence musí být menší než cena průšvihu krát pravděpodobnost průšvihu)



Proč je divizna žlutá?

- divizna je žlutá **proto, že** obsahuje žluté barvivo (**prox.**)
- divizna je žlutá **proto, „aby“** přilákala opylovače (**ult.**)
- = *divizna je žlutá **proto, že** v populaci jsou mutanti schopní syntetizovat žluté barvivo zvýhodnění tím, že lákají opylovače, a tudíž dokážou zanechat víc potomstva než jedinci neschopní syntetizovat žluté barvivo*



Fitness

(„biologická zdatnost“)

- ~ schopnost být úspěšný v darwinovském světě, tj. schopnost zanechat víc potomků než konkurenti
 - **ALE**
- neexistuje žádná vlastnost, která by to zaručovala a priori (tj. selekce **není** „vítězství silnějších“ ani vítězství rychleji se množících“, dokonce ani „vítězství lépe přežívajících“)
- výrok „selekce preferuje jedince s vyšší *fitness*“ je pravdivý, ale tautologický (“jestli neumřeli, tak žijou dodnes“)

Fitness

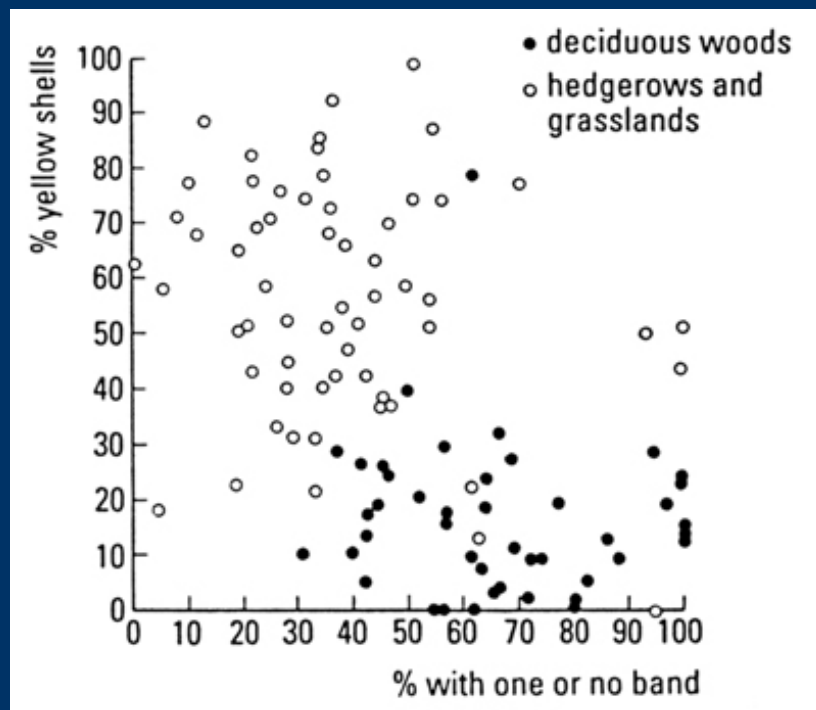
- v konkrétní situaci lze zkoumat i predikovat, kdo bude úspěšný, ale neexistuje univerzální měřítko úspěšnosti
- je to jako na olympiádě: úspěšní jsou ti, kdo mají medaili, ale jednou je to 30kg holčička a jednou velký tlustý chlap – záleží na disciplíně
- neexistuje obecný fenotyp úspěšného olympionika



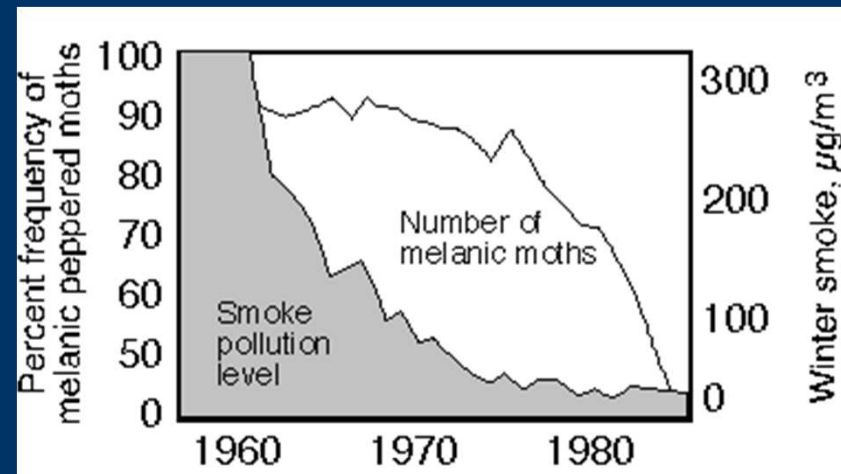
„Důkazy evoluce“

- „evoluce“ je paradigma, žádné „důkazy“ nepotřebuje, a taky je nemá
- to, co se za „důkazy“ považuje, je obvykle o něčem jiném a kreacionisty to zjevně nepřesvědčuje
- 1. vnitrodruhová variabilita, fenotypová plasticita, schopnost reagovat na selekční tlak
→ mikroevoluce (= vnitrodruhová evoluce)
- 2. fosilie
- 3. lokální optima (panda a spol.)
- 4. fylogeneze, homologie

Vnitrodruhová variabilita (genetická) x fenotypová plasticita (*Cepaea nemoralis*)



„Industriální melanismus“ (*Biston betularia*)



Framingham, Massachusetts

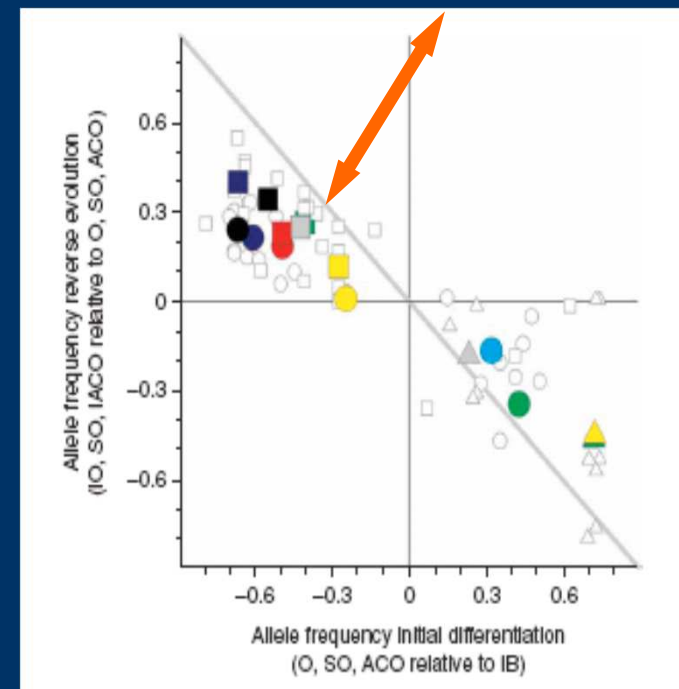


- dlouhodobá studie kardiovaskulárních chorob (1948-2008): cca 5000 lidí a dvě generace jejich potomků (celkem 14,5 tis. jedinců):
- reprodukční úspěch žen pozitivně koreluje s nižší a tlustší postavou, snížením systolického krevního tlaku a hladiny cholesterolu, pozdější menopauzou a ranějším prvním porodem
- extrapolace na globální měřítko a příštích 400 let: v roce 2409 bude průměrná žena na planetě o 2 centimetry nižší a o 1 kilogram těžší, než je dnes, a bude mít první dítě o 5 měsíců dříve a menopauzu o 10 měsíců později než dnešní ženy

Reverzibilní populačně-genetické změny, anebo mikroevoluce?

- mikroevoluce: spíš změny frekvence už hotových alel, než vznik a selekce nových alel
- *Drosophila melanogaster* – chov v různých podmínkách, selekce např. na rychlost ontogeneze (několik let), poté 50 generací v původních podmínkách
- vrátí se frekvence alel k původnímu stavu?
- ano, asi z 50 % (neboli už takto krátká historie nese významný podíl evoluce!!!)

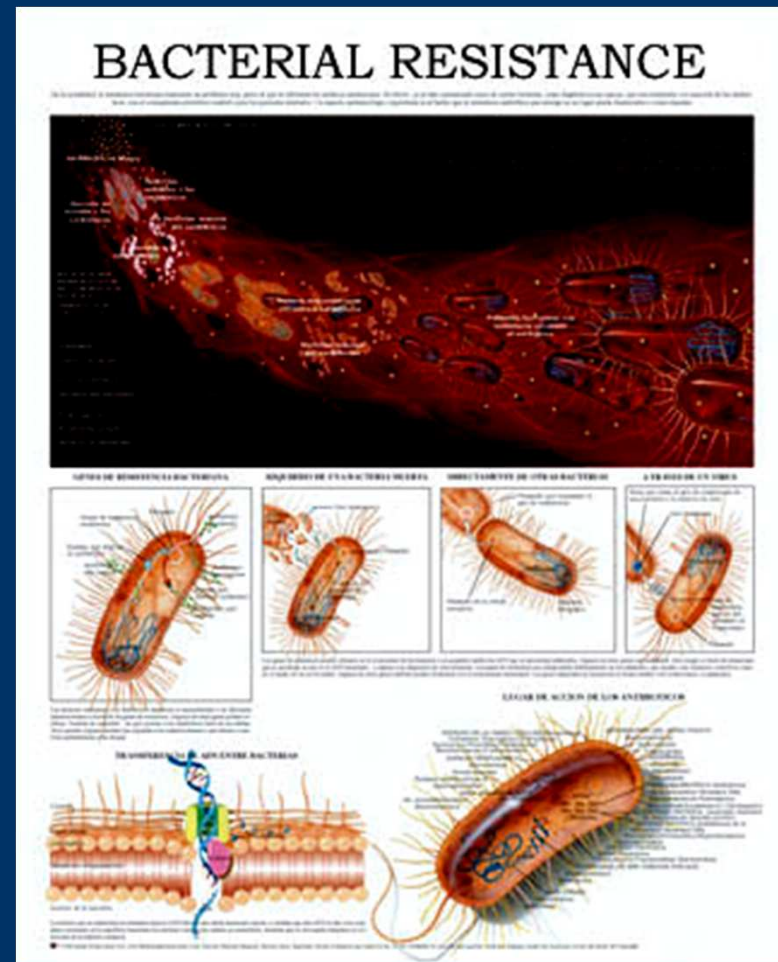
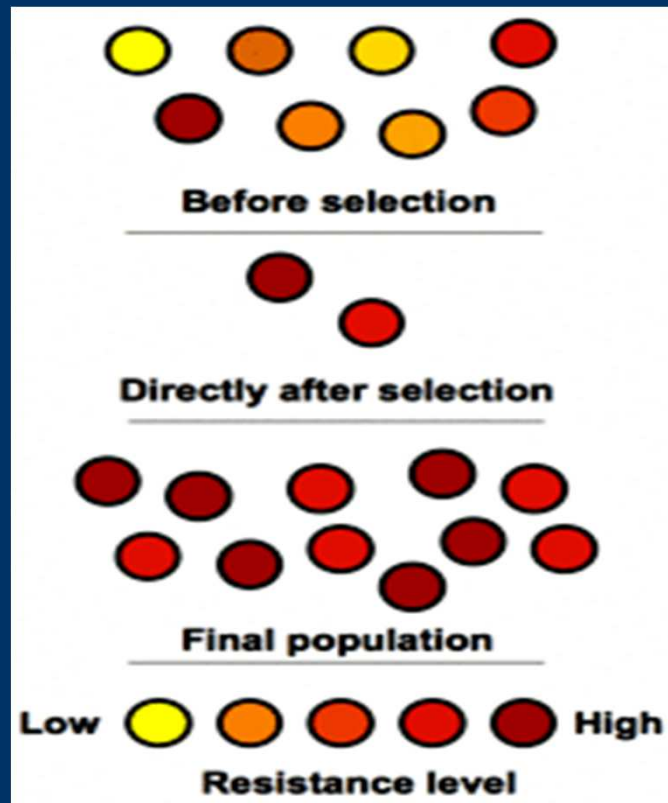
100% konvergence k původnímu stavu



Umělá selekce

- běží podle stejných principů jako „přirozený výběr“, jenom selektorem je člověk
 - ALE
- přirozená selekce je obvykle také poháněná soužitím s predátory, parazity, sexuálními a sociálními partnery apod.
- proč by zrovna selekce člověkem měla být – **z pohledu selektovaného organismu** – něco zásadně jiného?
- umělá selekce je nesmírně efektivní

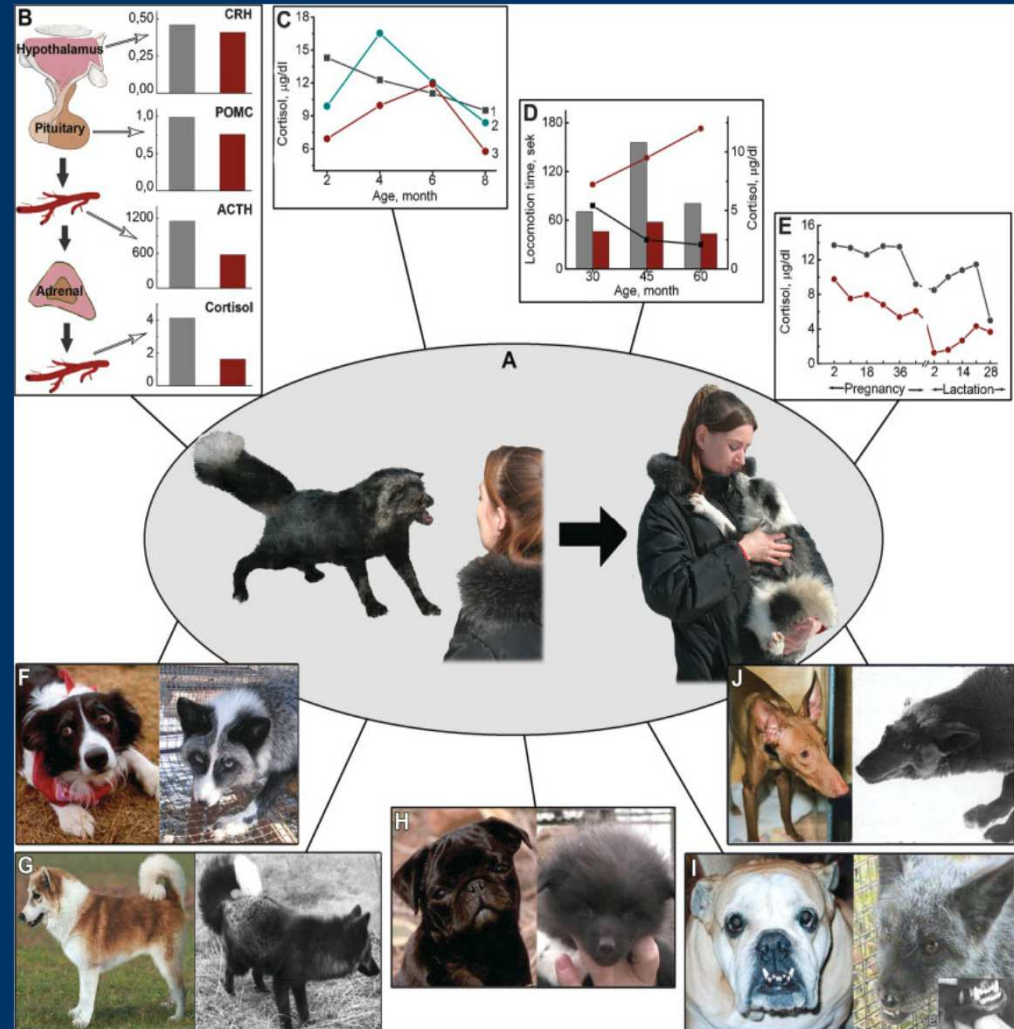
Přirozená, anebo umělá selekce?





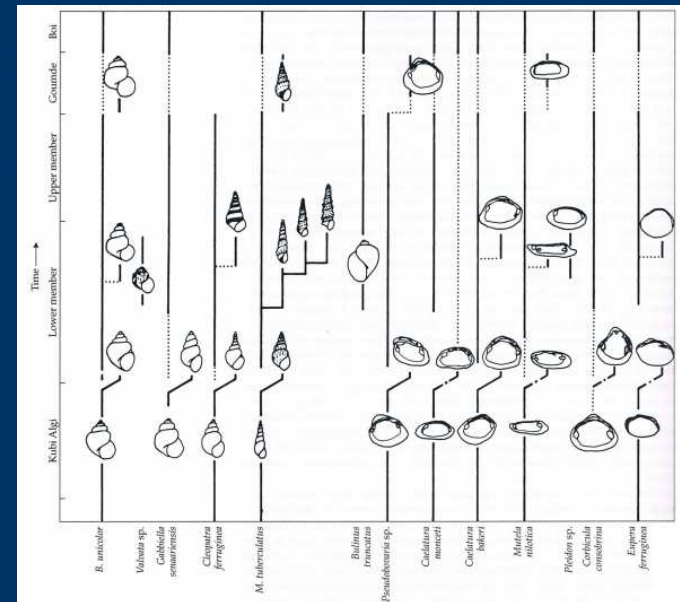
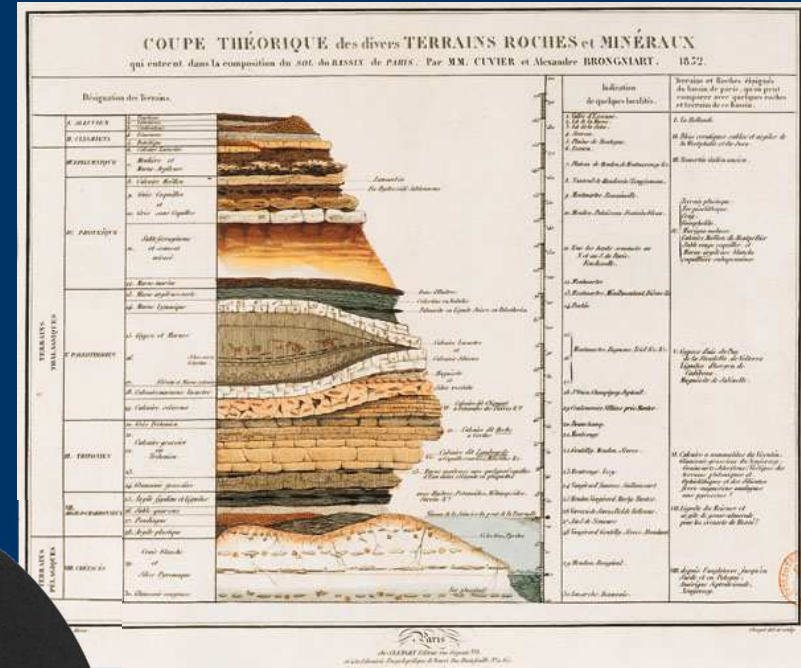
Domestikace

- umělá selekce je z velké části neuvědomělá
- znaky jsou propojené (Beljajevovy lišky) → i umělá selekce nese jasné prvky „přirozenosti“
- autodomestikace člověka (tolerance laktózy)



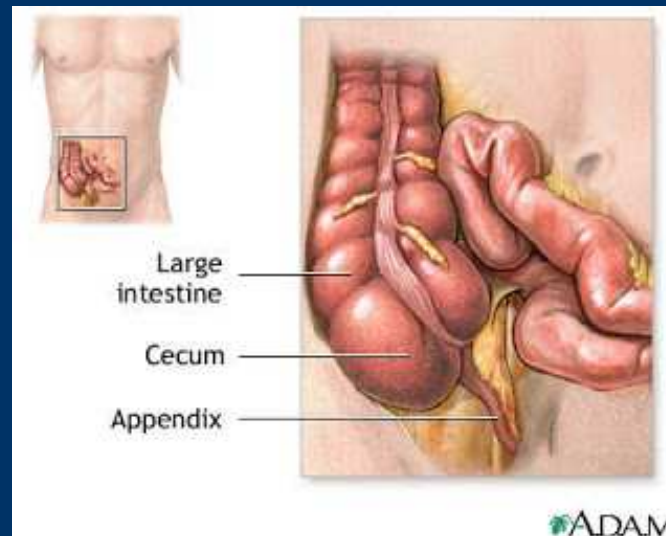
Fosilie

- paleontologie je starší než evoluce (Cuvier byl kreacionista)
- fosilie pouze dokazují, že **jindy bylo jinak**, z čehož evoluce nutně nevyplývá



Funkce jako „důkaz evoluce“???

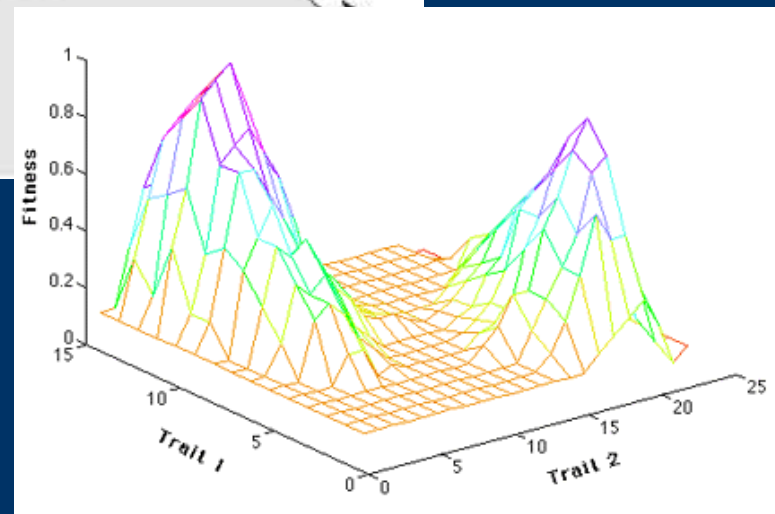
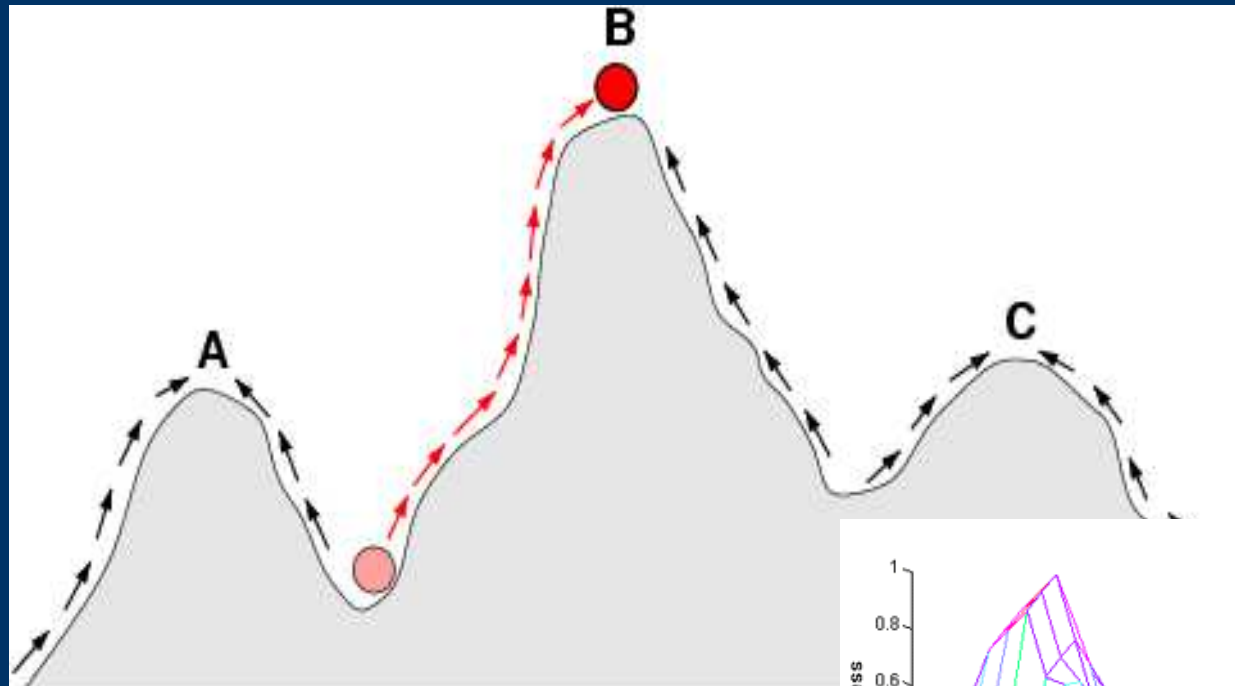
- pozor: dokonalá funkce není důkazem evoluce, ale naopak (Stvořitel by patrně tvořil věci dokonale funkční)
- důkazem evoluce jsou stopy minulé historie, které k ničemu nejsou
- proto se vedou spory např. o funkci apendixu slepého střeva



Evoluce a paměť

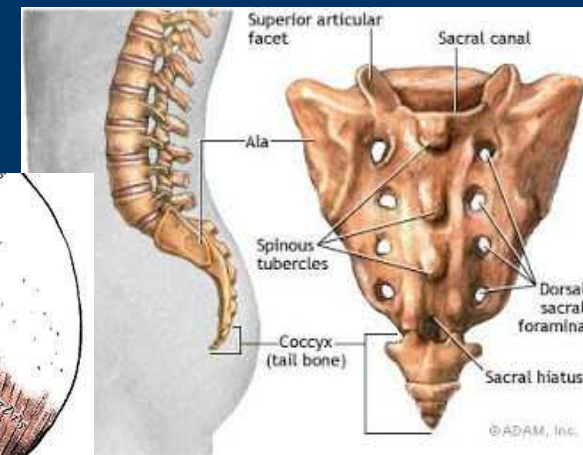
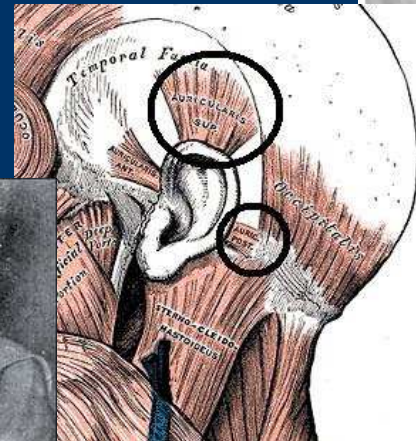
- evoluce probíhá v reálné historii světa
- „systém s pamětí“: chování systému závisí na momentální kombinaci vstupních signálů
- ale také na signálech, s nimiž se setkal v minulosti, neboli dokáže kumulovat změny
- **gen, organismus, jazyk, společnost etc.**

Adaptivní krajina

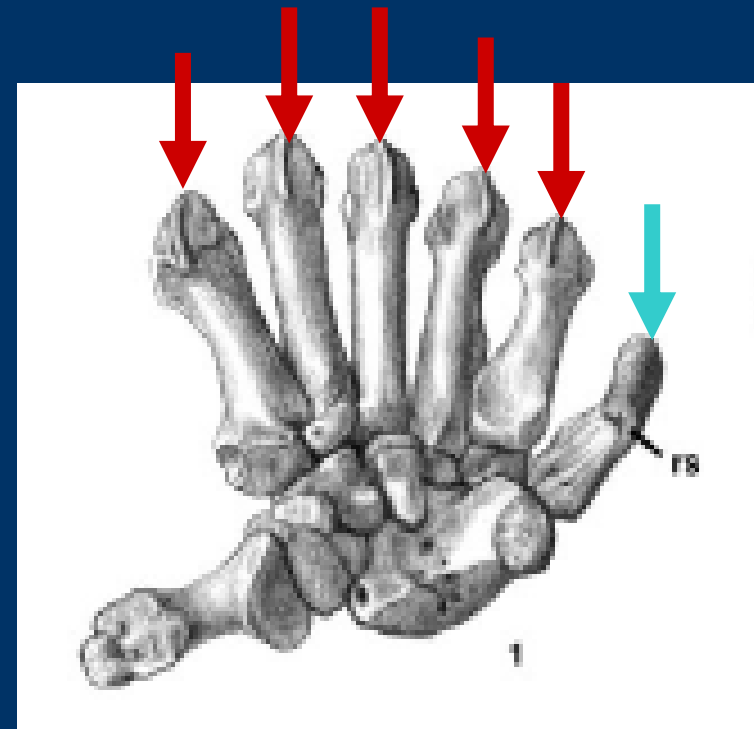


Rudimenty a atavismy jako „důkazy evoluce“

- pozor: nemusí být úplně bez funkce (i ta je rudimentární) nebo mají novou funkci x kreacionisti hledají funkce jako důkaz, že to *nejsou* rudimenty...



Lokální optimum



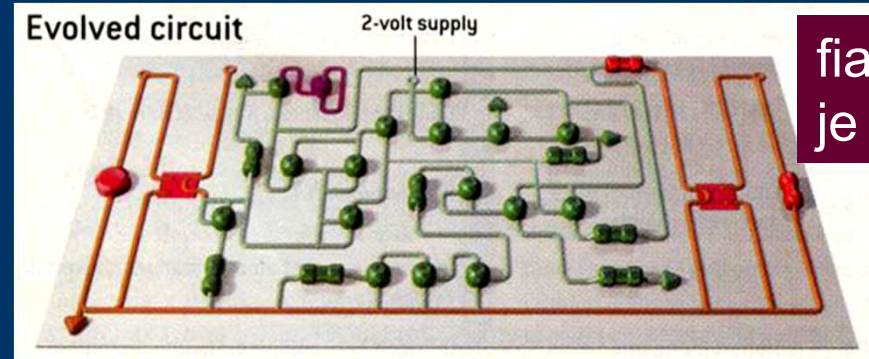
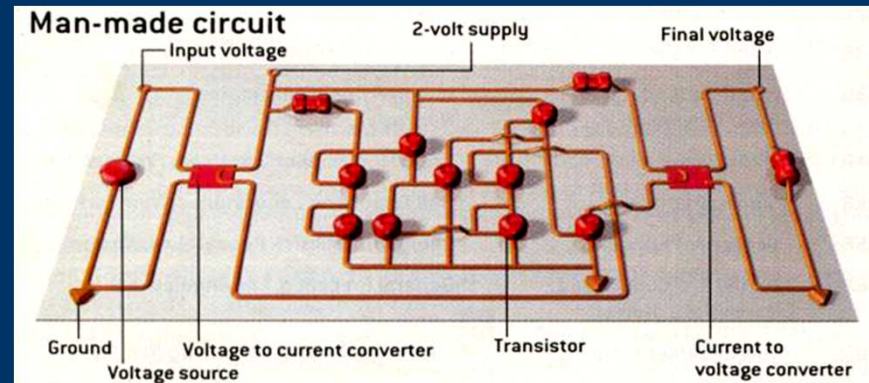
„MacGyverův princip“

- „James Bond chudých“
(bez Q)



Generátor kubického signálu

lidským
vynálezcem
patentovaný
obvod

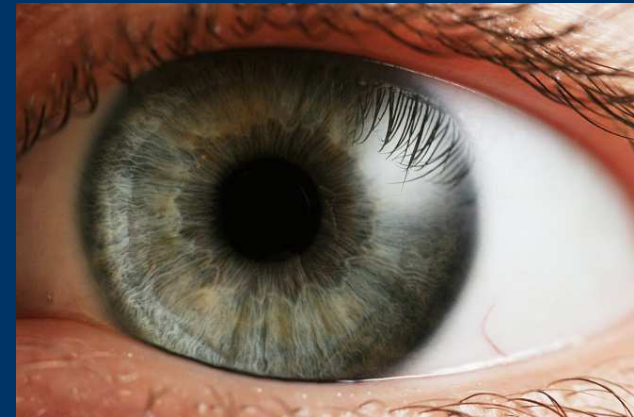


fialová část
je asi k ničemu

stejný obvod, v zelené a fialové části vytvořený strojovým
evolučním algoritmem
je **složitější**, lepší než lidský patent a **nikdo přesně neví, jak to
funguje!**

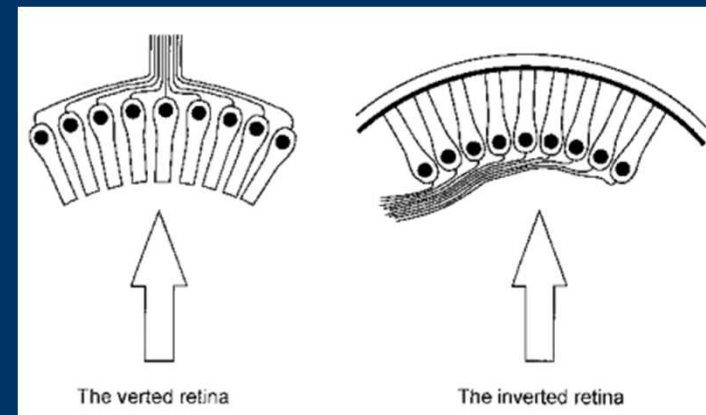
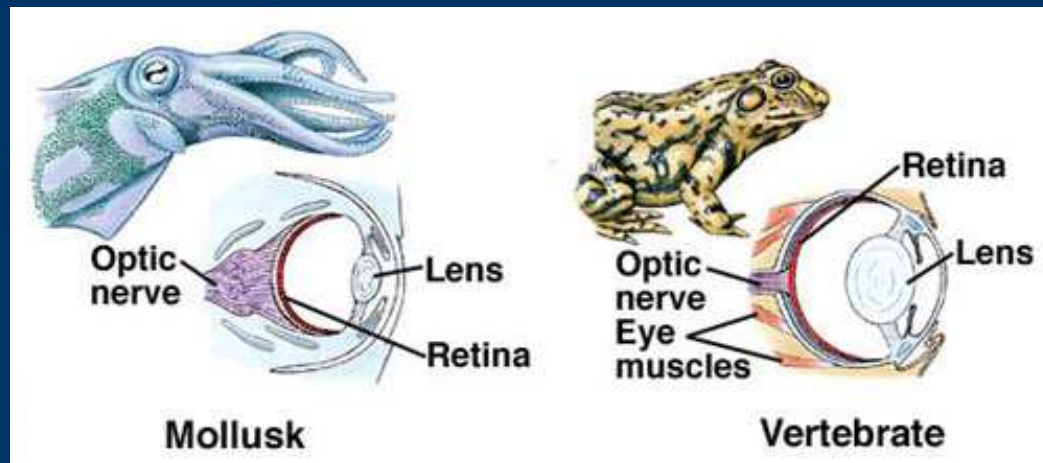
„Dokonalé oko“

1. sítnice je naruby, neboť zrakové buňky jsou na její odvrácené, vnější straně; světlo se jich dotkne, teprve když projde vrstvou nervů a cév na vnitřní straně sítnice
2. zrakový nerv směřuje k mozku dírou v sítnici („slepá skvrna“): nevidíme nic, co je asi 30° doleva od místa, na něž jsme zaostřili levé oko, a 30° doprava od místa, kam míří pravé oko
3. mrkáme, abychom udržovali rohovku vlhkou, takže 5 % svého bdělého života nevidíme nic – mrkáme synchronně oběma očima naráz
4. jedno mrknutí trvá 50 milisekund, takže 5 % dějů trvajících 50 milisekund a méně nikdy nespatříme (vržený kámen za 50 milisekund uletí metr)



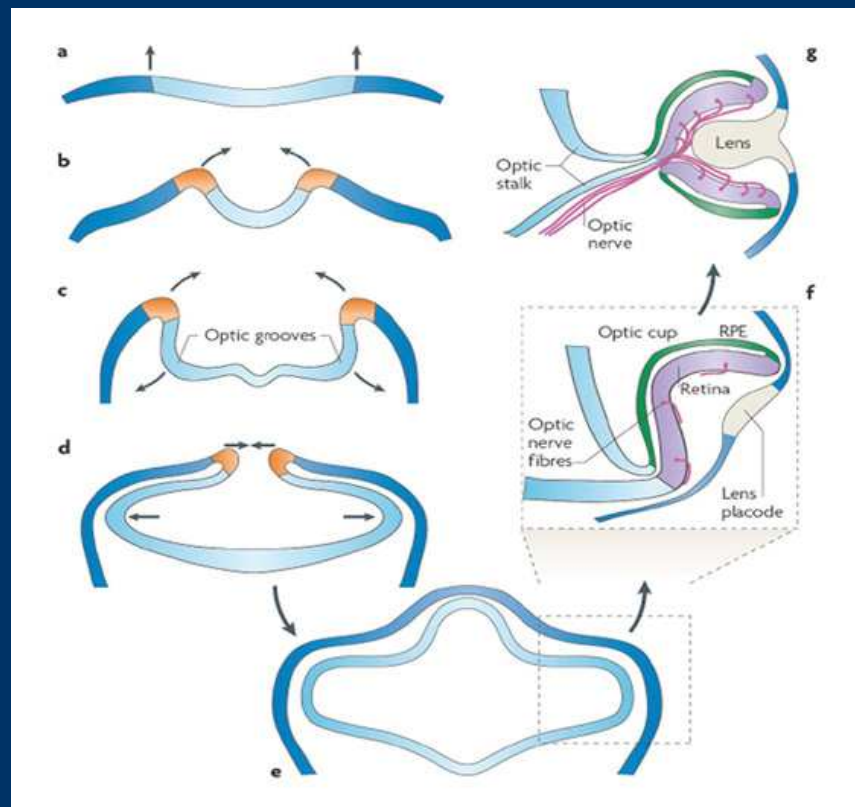
Evoluce komorového oka

- evoluce mohla být zcela povlovná – i špatné oko vidí
- molekulární podstata fotorecepce všude skoro stejná (*Pax6*)
- různě dokonalá „kamera“ vznikla mnohokrát nezávisle



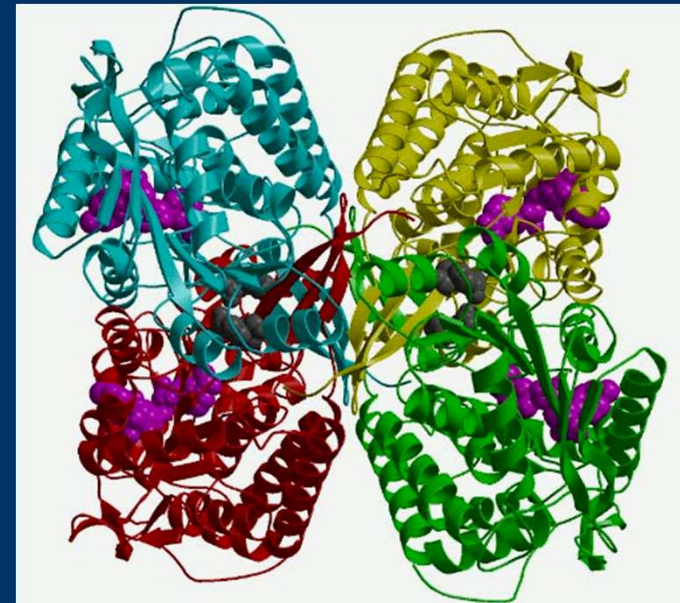
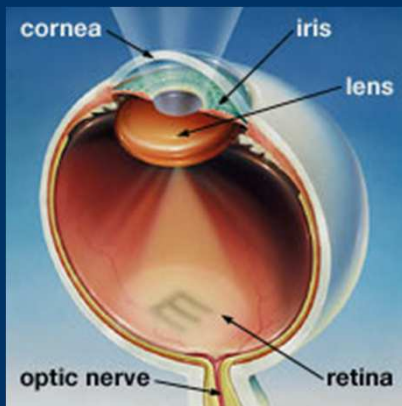
Proč je sítnice naruby?

- protože se sítnice vychlípne z vchlípené nervové trubice
- x kreacionisté hledají funkční výhody inverzní sítnice (protože *výhoda nepotřebuje historii!*)

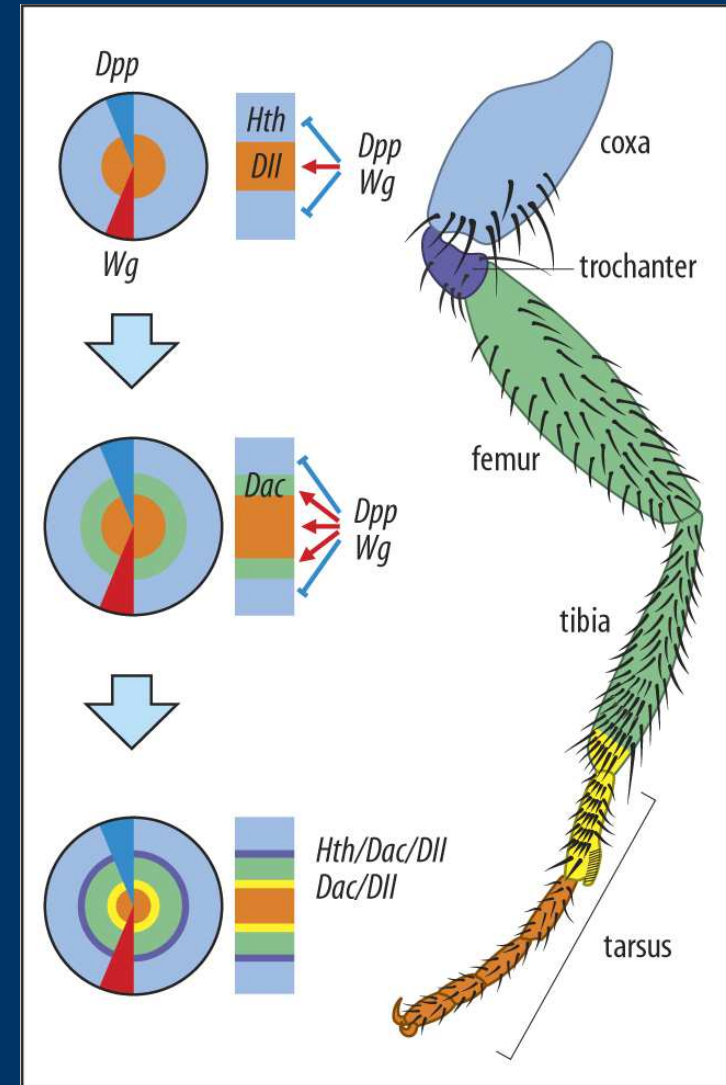
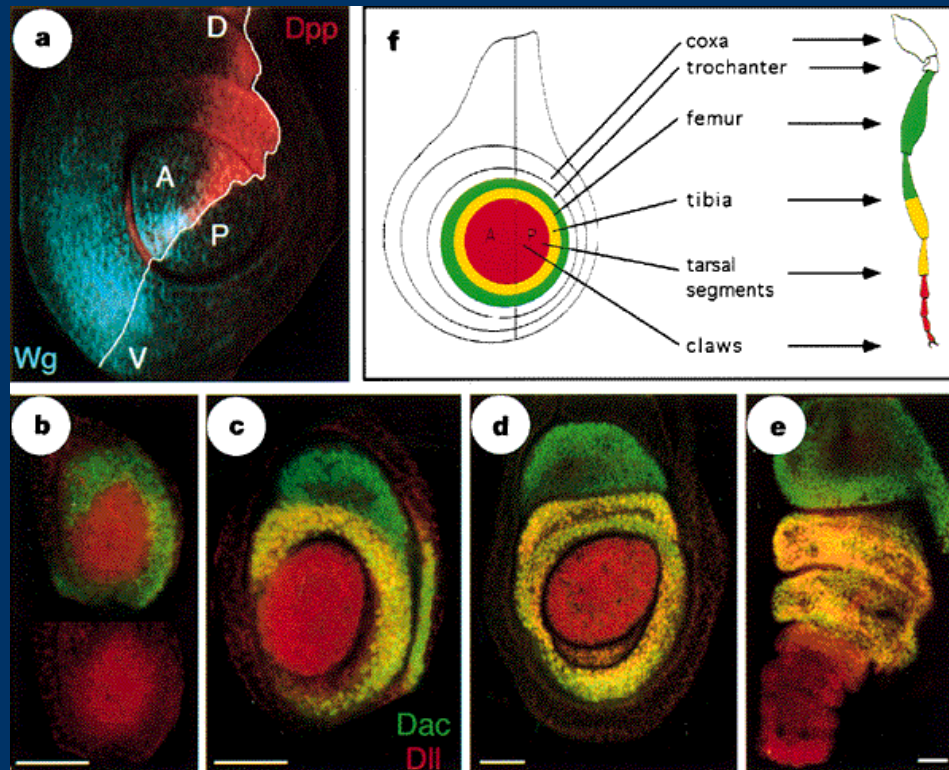


Evoluce oka: krystaliny

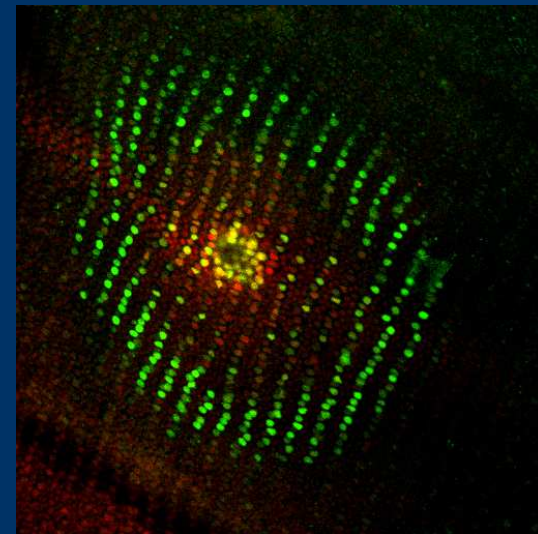
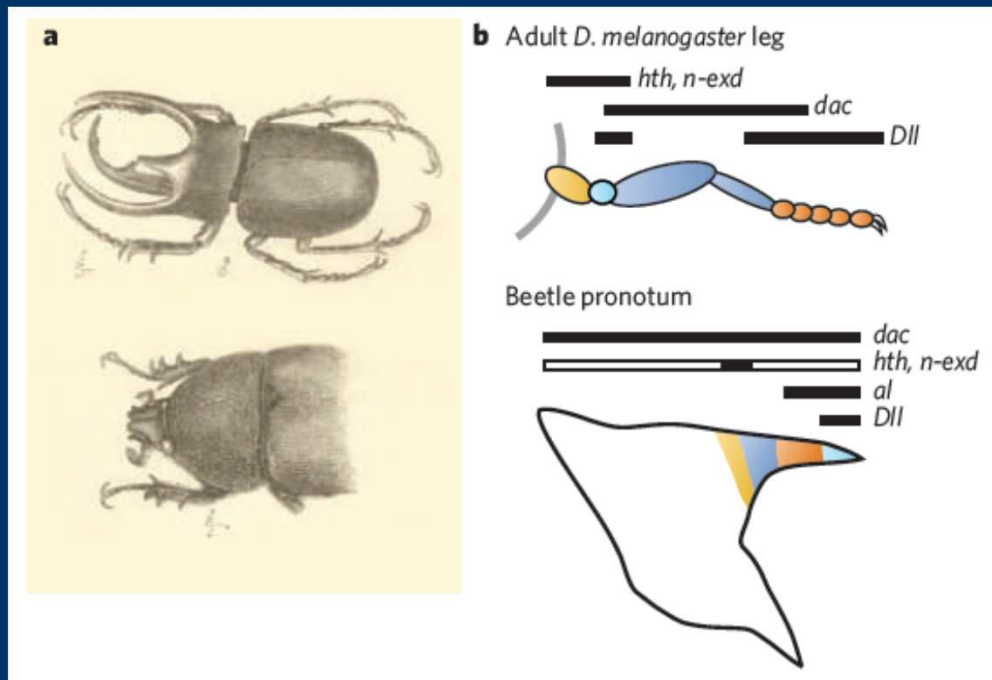
- ϵ -krystalin archosaurů = laktátdehydrogenáza B_4
- Ω -krystalin = aldehyddehydrogenáza - v oční čočce i ve světelných orgánech (svalového původu!)



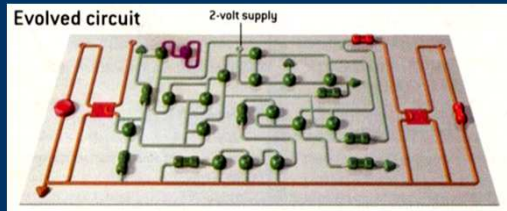
Vznik nohy: *Distal-less*



Distal-less: motýlí paví oka a brouččí rohy



Evolve x kreatce

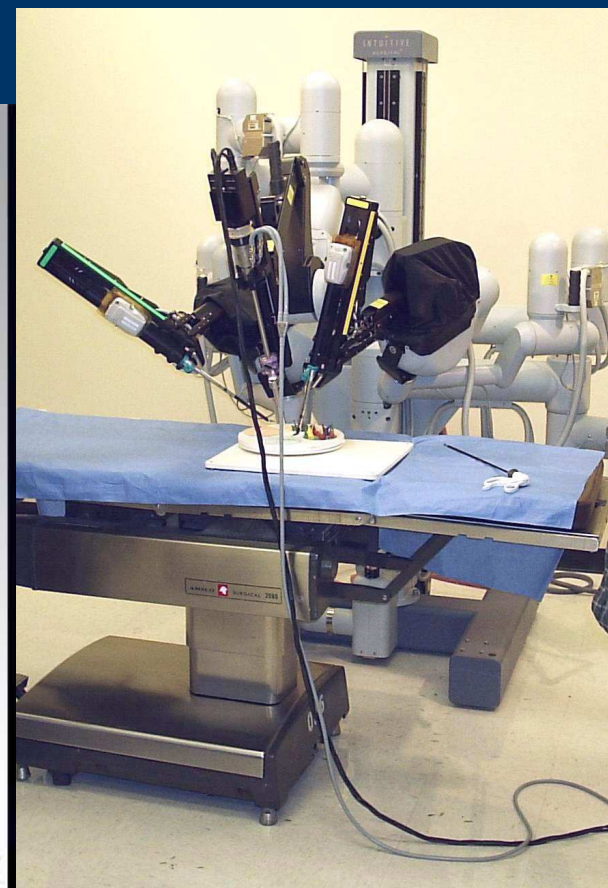


- evolve letadel???
- 1. můžeme dělat jen malé změny
- 2. v každém okamžiku to musí létat (ne hůř než předchozí verze)
- **důkaz evoluce: ta věc má zjevnou historii ~ nefunguje dokonale**



- terminátor musel vzniknout spontánní evolucí (~ kyborg)
- nemůže to být produkt zdravého rozumu
- x průmyslový robot

Evoluce terminátora

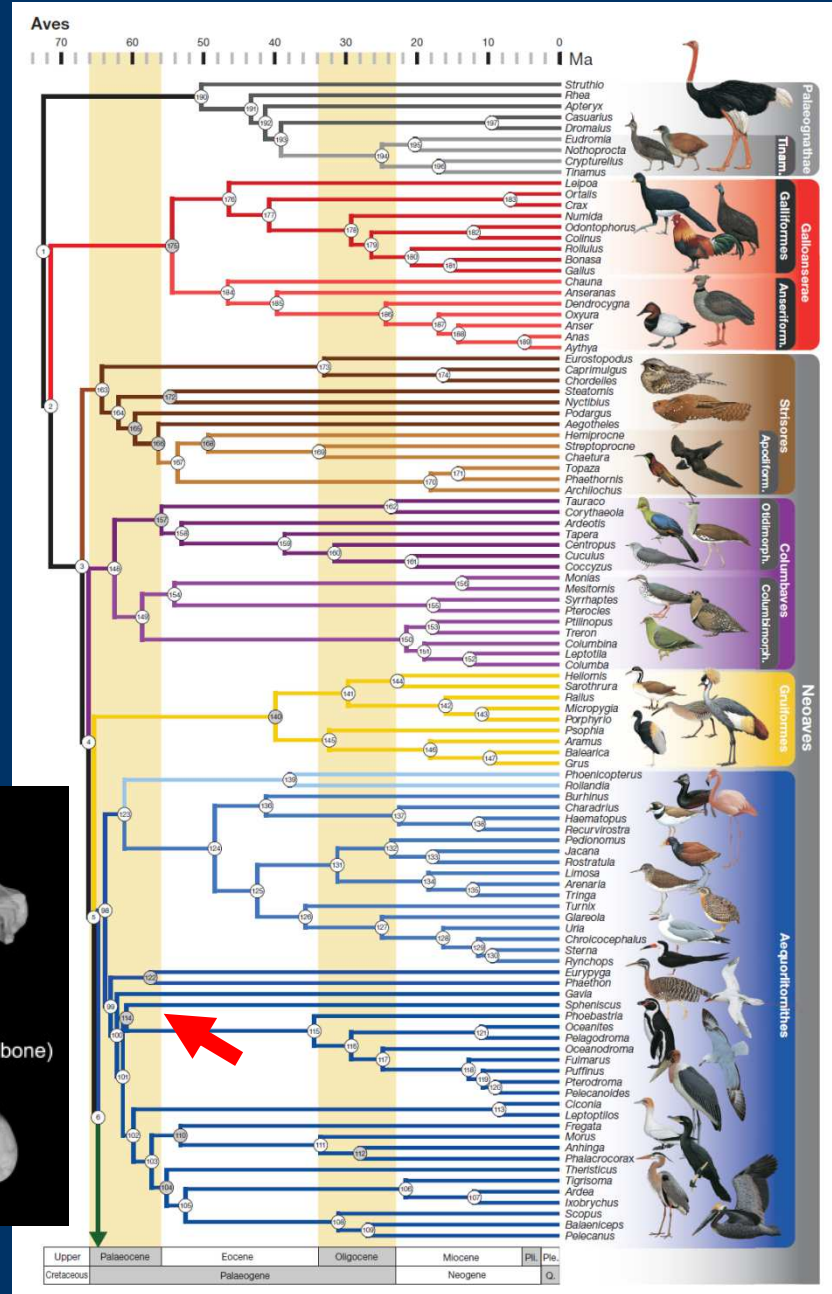
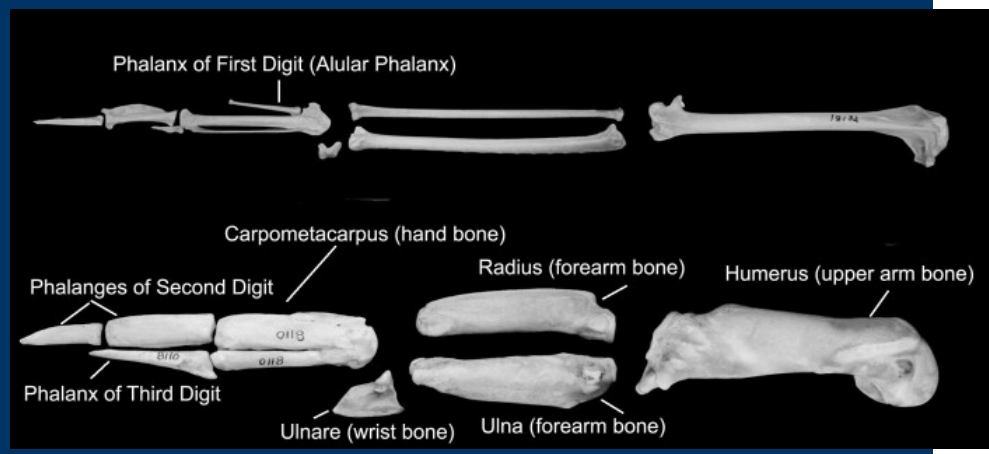


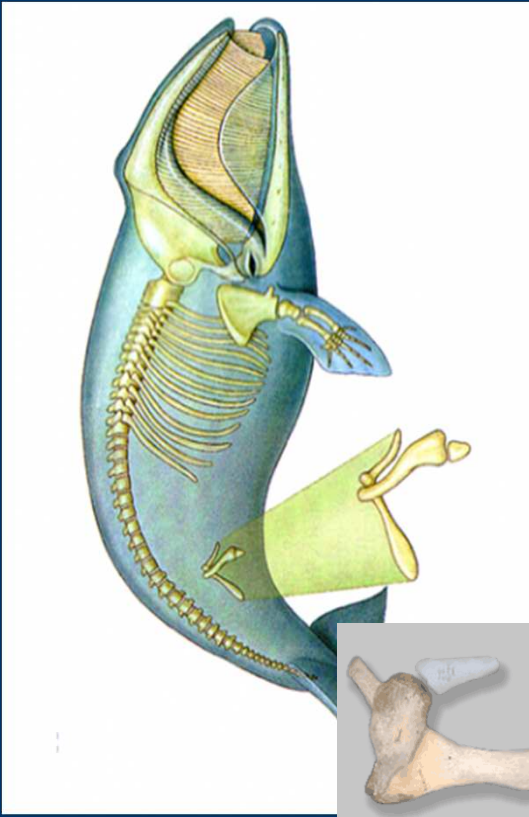
Pandí palec a technologie: *QWERTY*





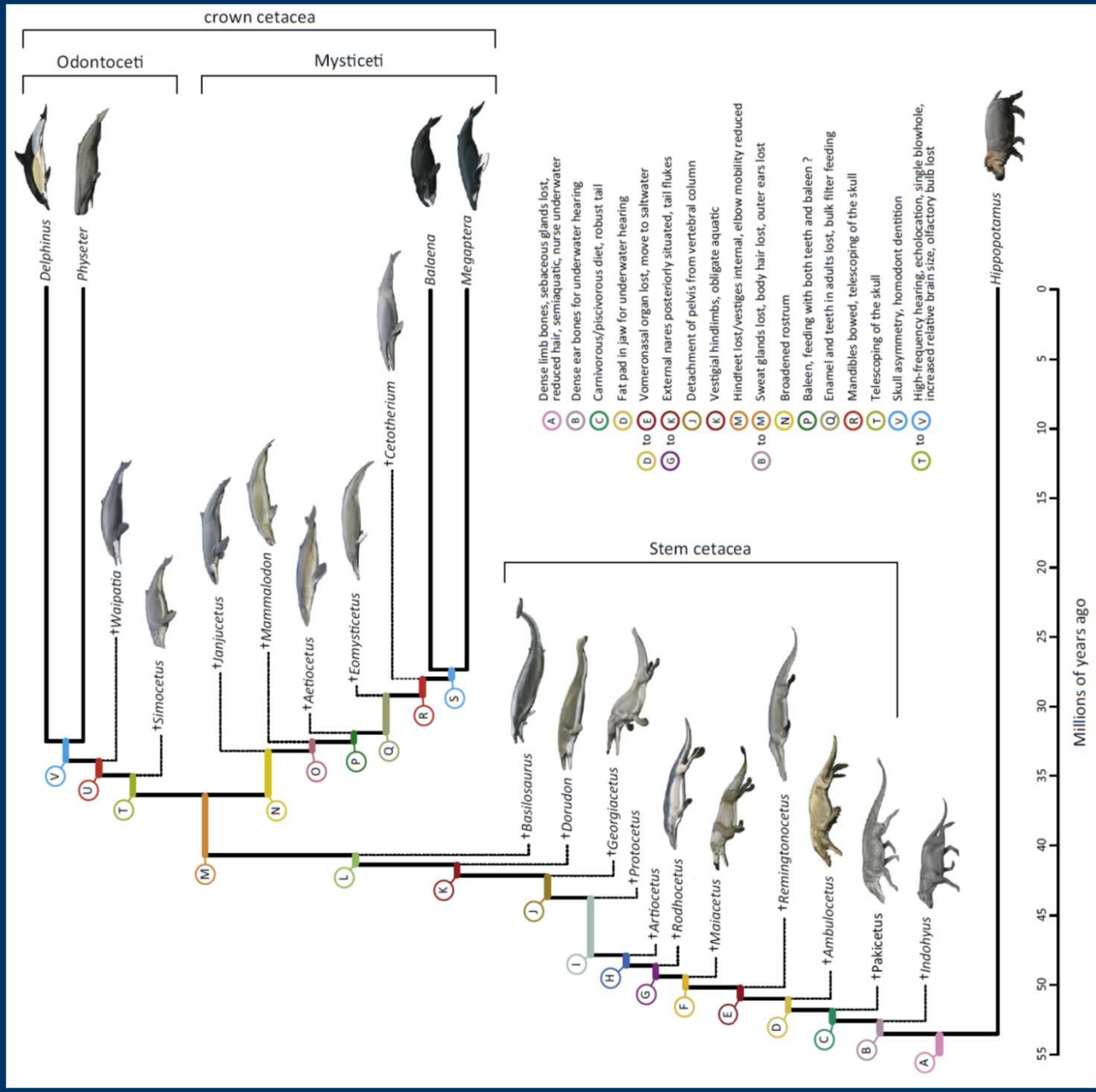
- mají tučňáci rudimentární křídlo (důkaz evoluce), anebo speciálně stvořené veslo?





Struthers' Dissection 1881
<http://www.edwardbibinski.us/whales/>





Hippopotamus

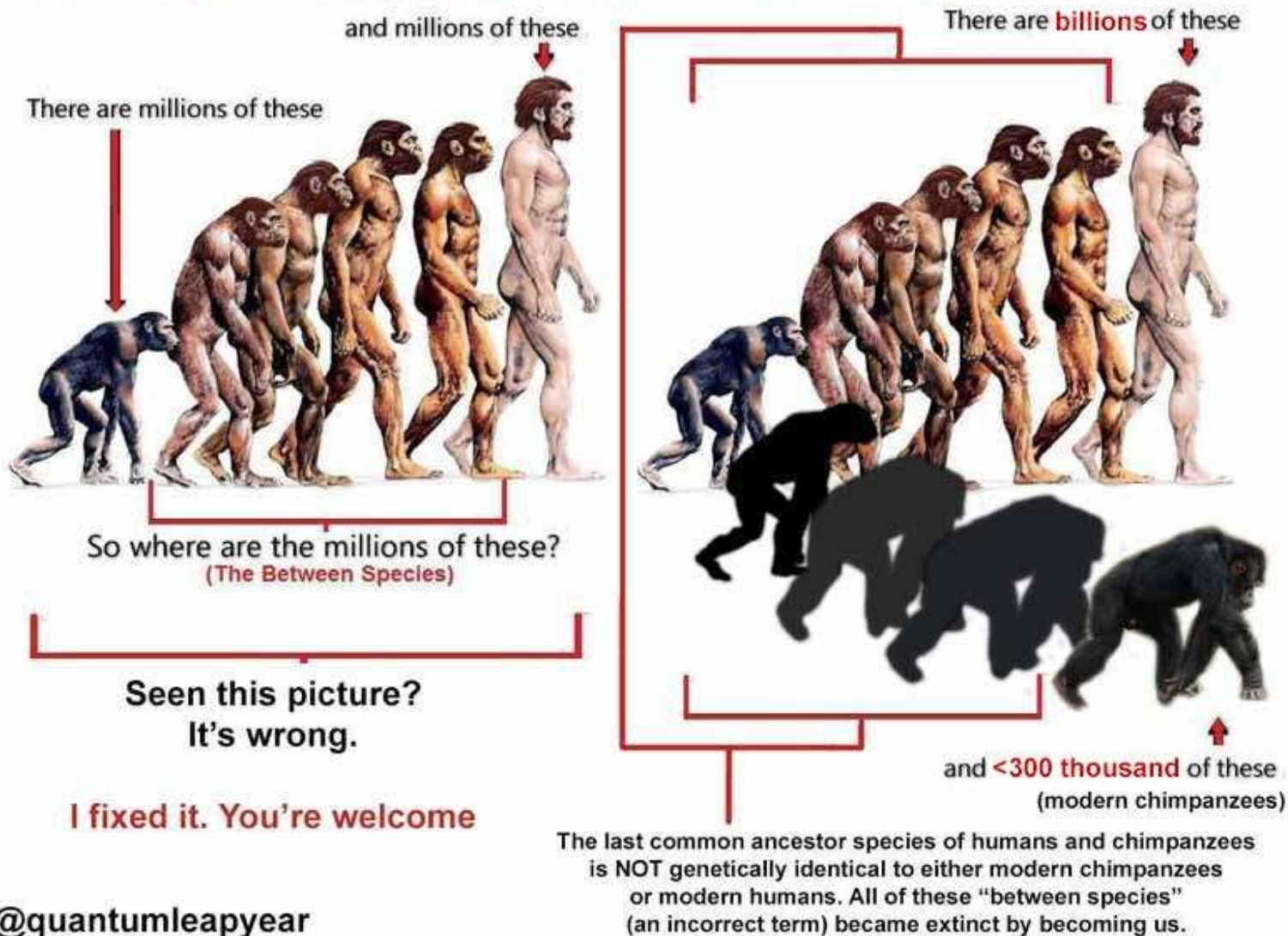
Evoluční novinky a přechodné články



- „přechodný článek“ *není* aritmetický průměr svých potomků!!!



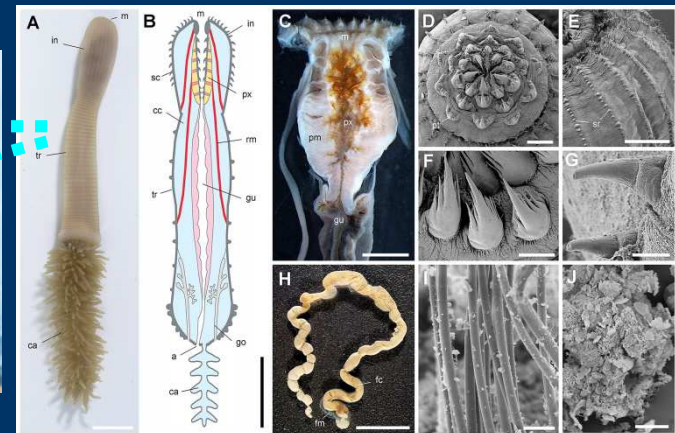
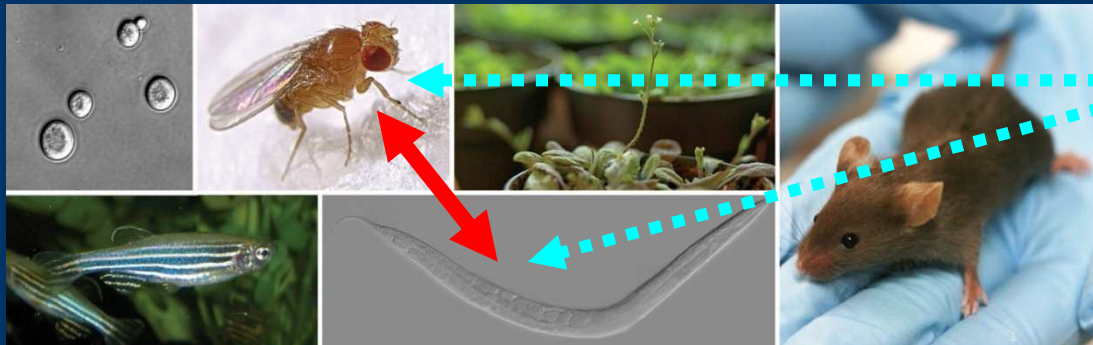
If The Theory of Evolution Were True (and it is) it actually looked like this ↓



- Evoluce *není* lineární žebřík od primitivních k pokročilým

„Nedostatek přechodných článků“ a kreacionismus

- přechodné články ~ rudimenty (klíčové pro polemiku s kreacionisty)
- pozor na *modelové organismy* – biologové (biochemici, biofyzici), kteří neznají diverzitu, si také často „nedokážou představit“ přechodné články (přechod mezi drozofilou a háďátkem je opravdu těžko k představení, když jiné zvíře neznáte...)



Neredukovatelně komplexní struktury

- oblíbené téma (tajných) soft kreacionistů („**inteligentní design**“)
- William Paley (1743-1805)



Neredukovatelná komplexita bakteriálního bičíku?

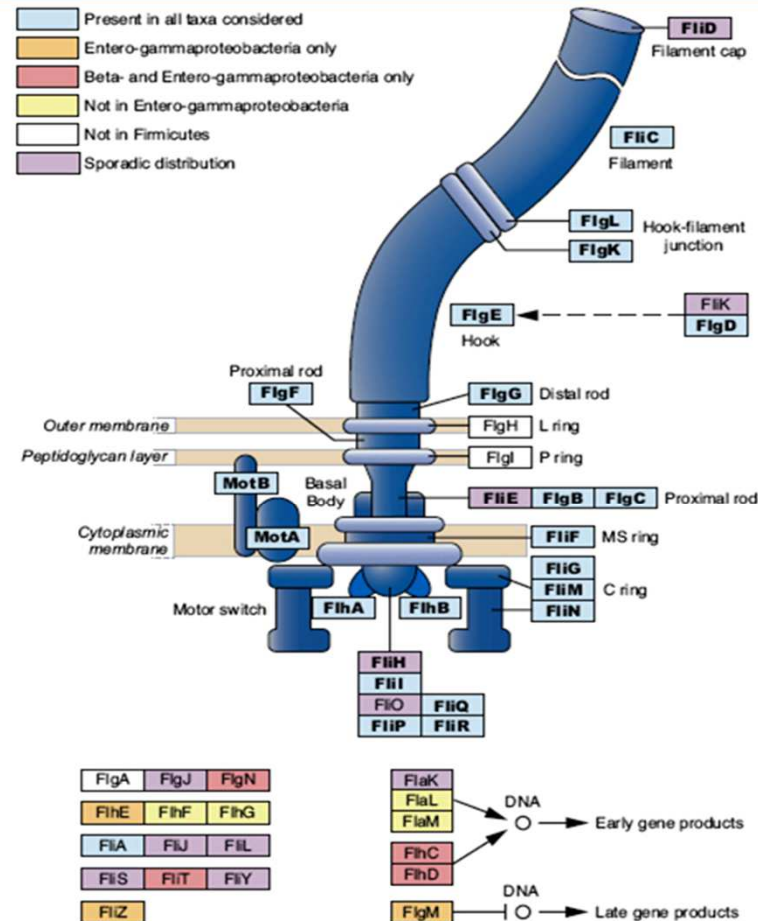
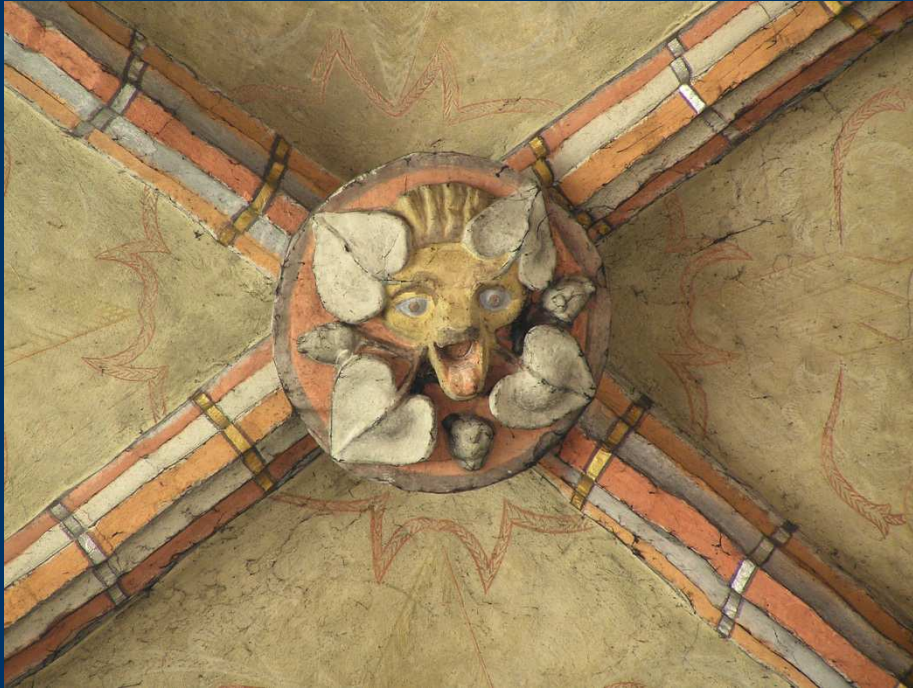
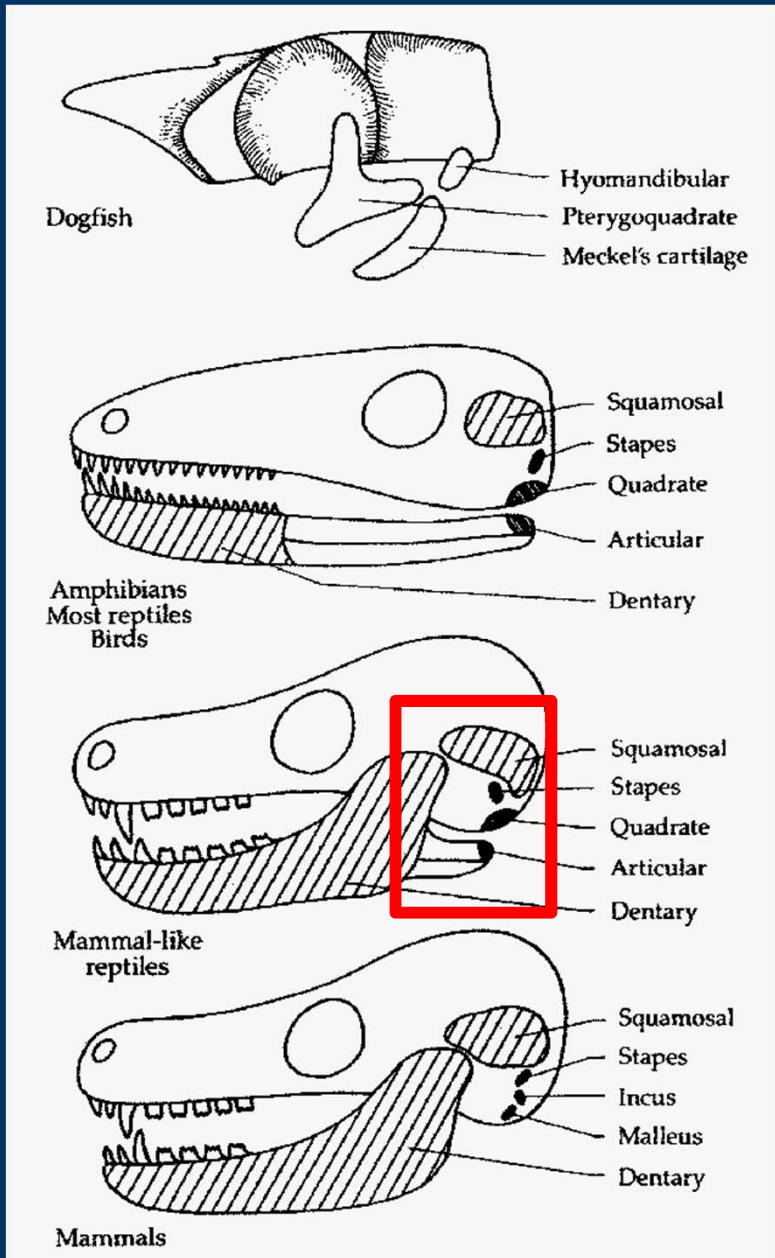


Fig. 1. Distribution of flagellar proteins (excluding chemotaxis proteins) among flagellated bacterial species. Those proteins encoded by the core genes are designated in bold. This figure is redrawn with permission from that appearing in the KEGG pathway database (www.genome.jp/kegg/pathway/eoc/eoc02040.html).

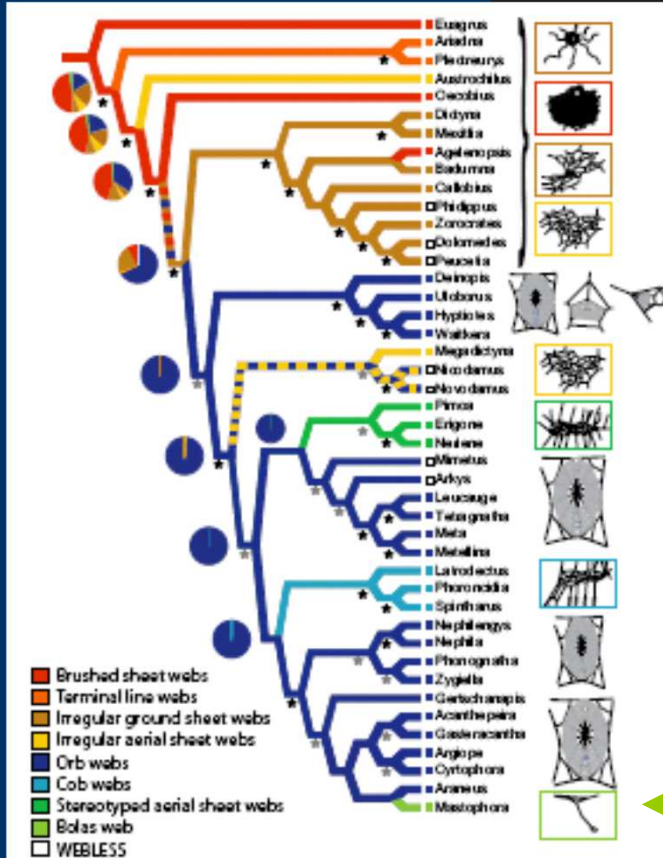
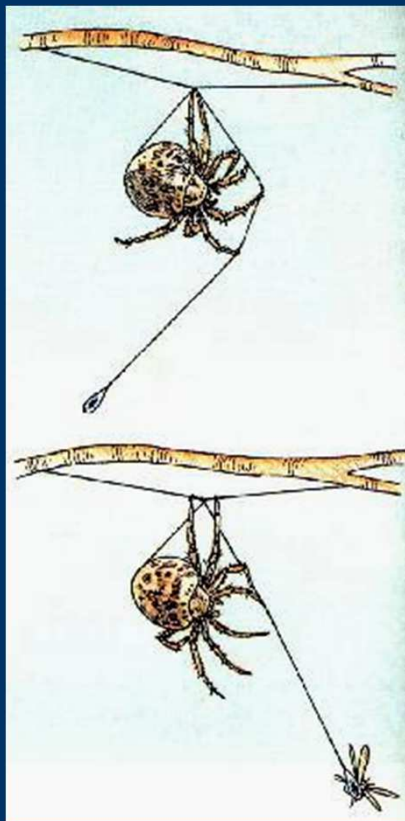
Neredukovatelně komplexní struktura



Vznik sekundárního čelistního kloubu savců

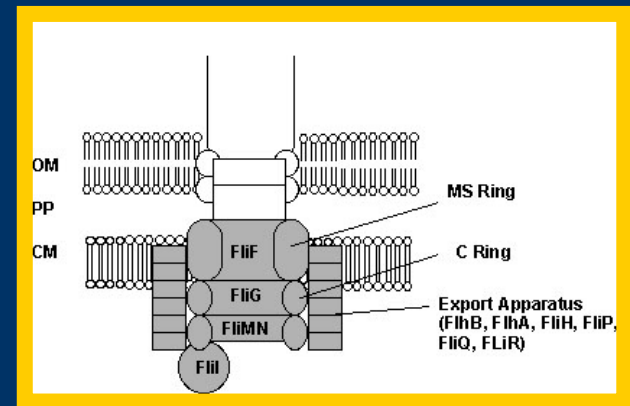
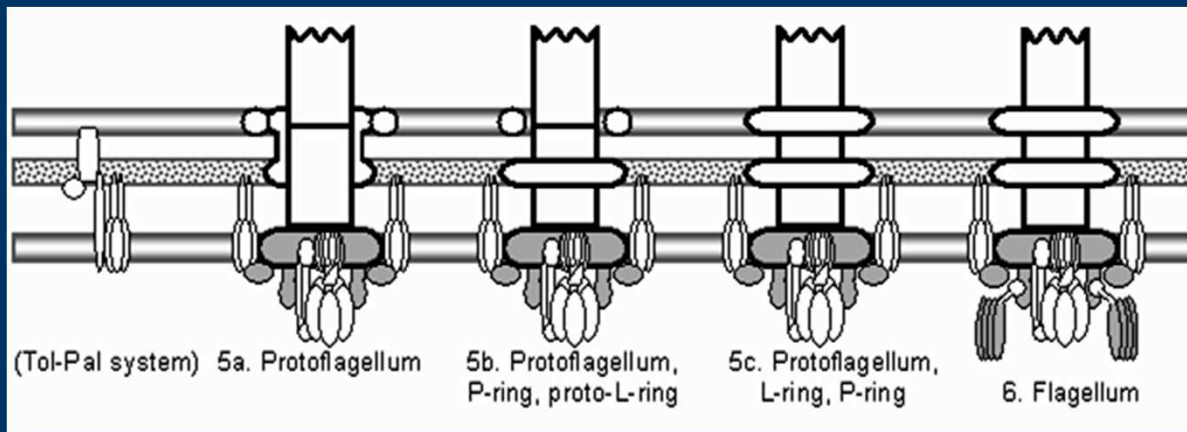
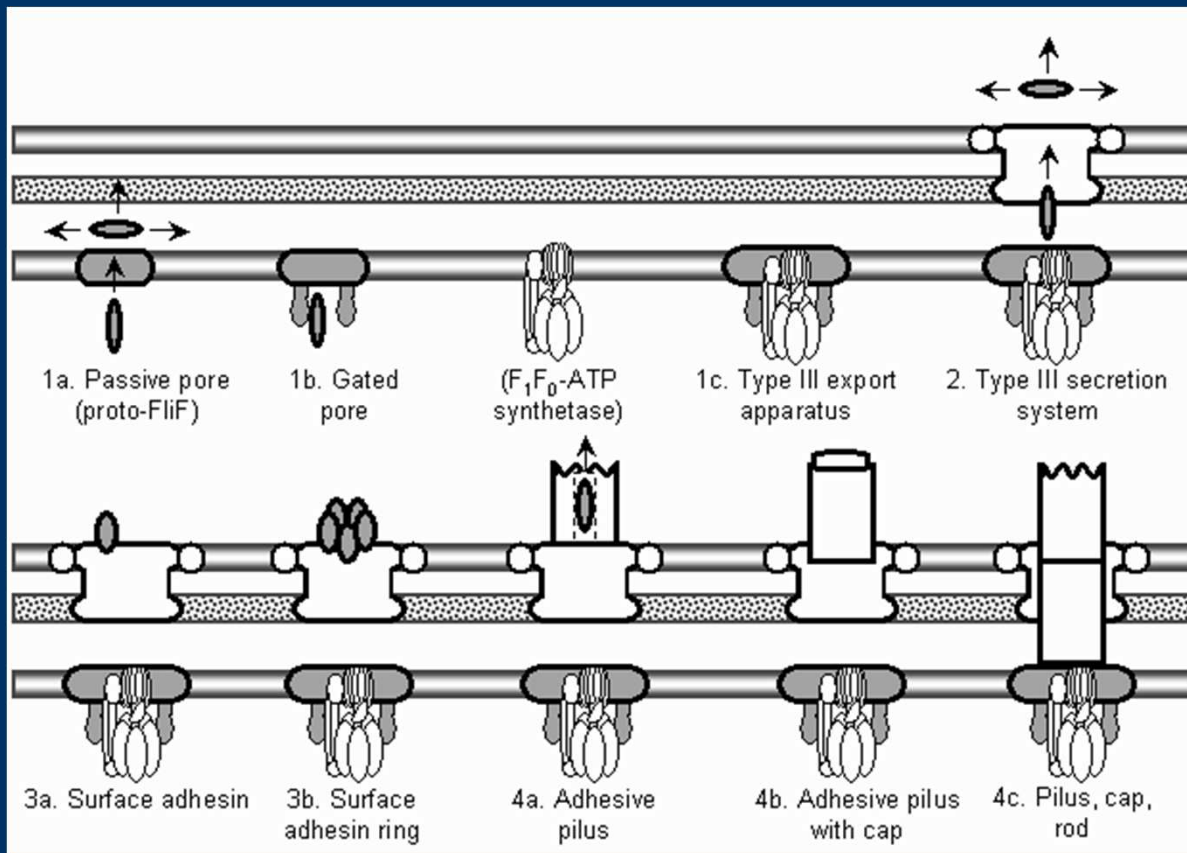


Diarthrognathus



Neredukovatelná komplexita „bolasoví pavouci“ (*Mastophora*)





Evolve bakteriálního bičíku

Poučení

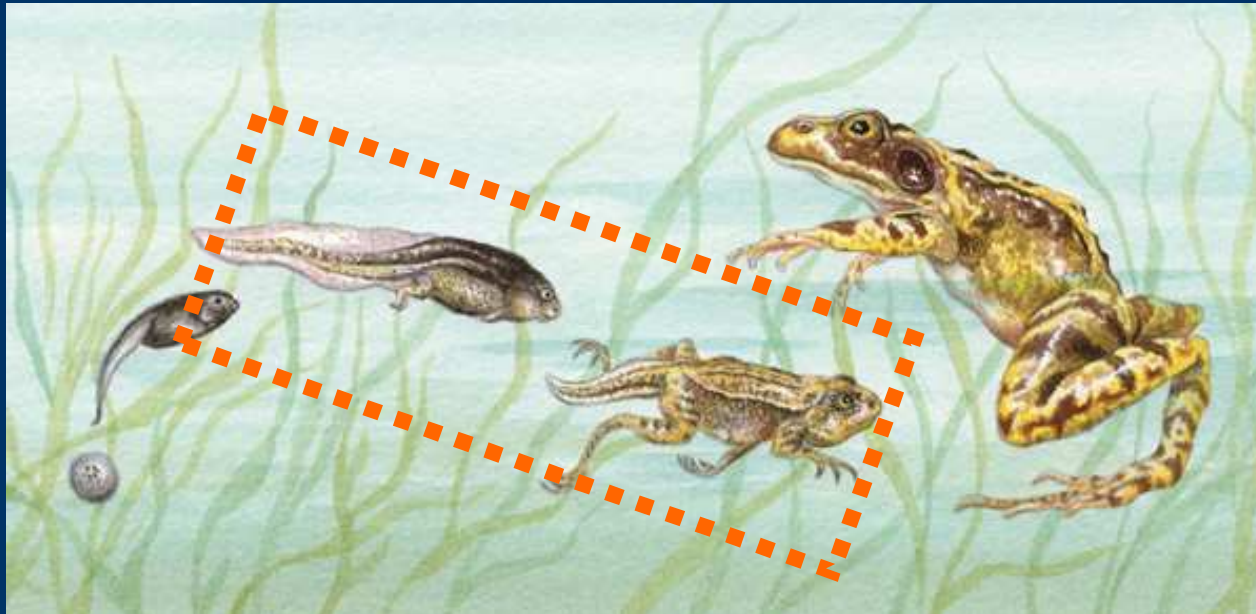
- musíme znát
- 1. fylogenezi
- 2. genový základ evoluční novinky
- 3. co dělají homologické geny u jiných organismů
- neznáme-li (*aspoň*) toto **všechno**, nemůžeme o evoluční obtížnosti vzniku novinky říct **nic**
- **intuice nám funguje špatně!** (nežijeme v evolučním čase)

„Přechodné články?“

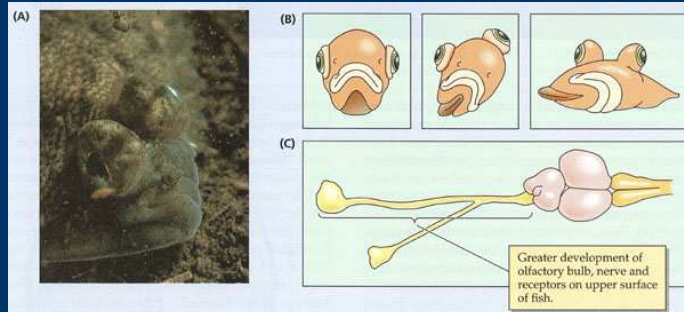
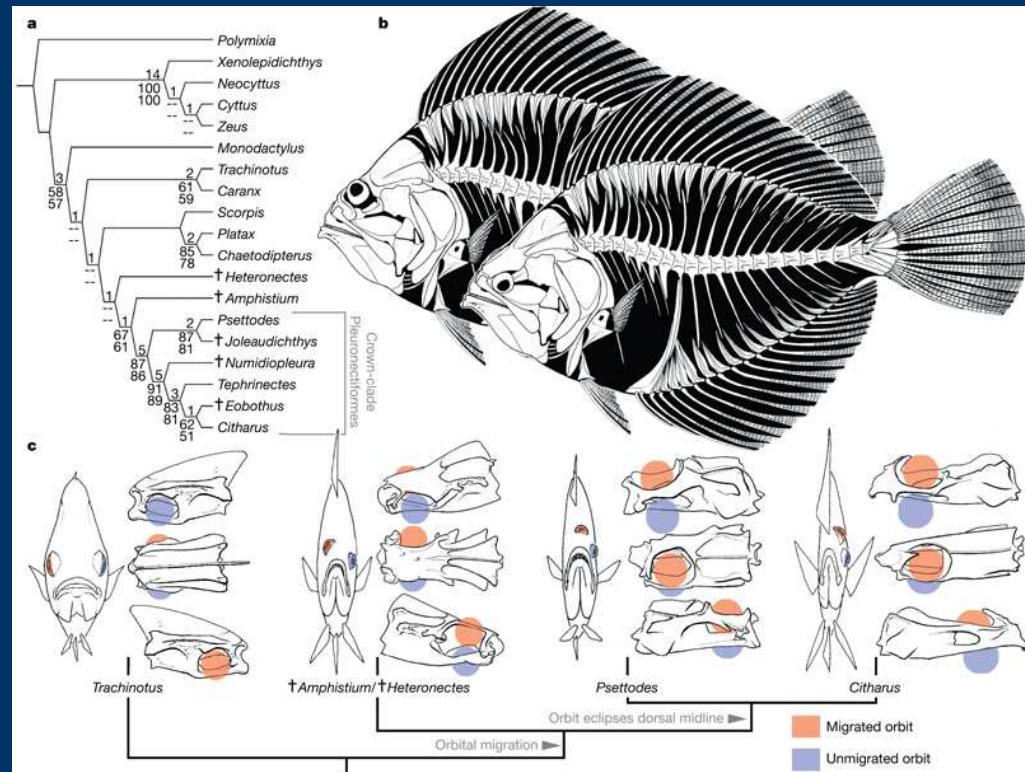
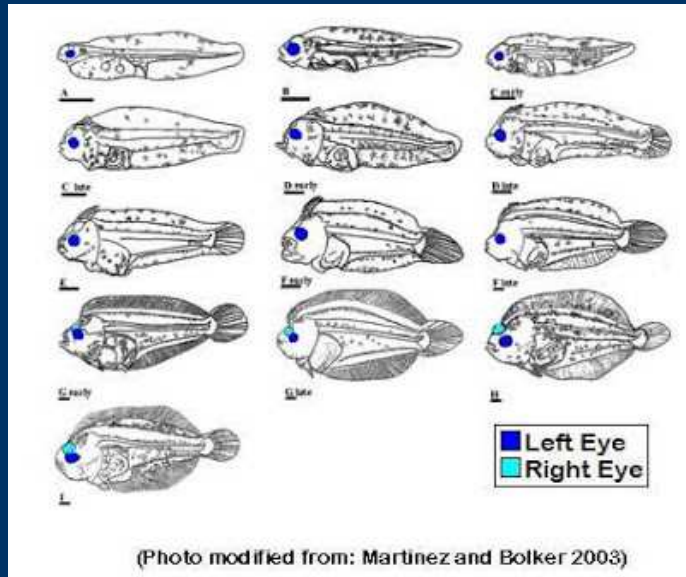


Ontogeneze a „přechodné články“

- i když vývoj a evoluce jsou velmi odlišné procesy...
- ... ontogeneze ukazuje, že **plně funkční** „přechodné články“ žijou všude kolem



Ontogeneze a fylogeneze platýsů



Selekce

- Selekcce je jediný známý proces, který dokáže sám od sebe, bez účasti vnějších (či nadpřirozených) sil vytvářet **účelné vlastnosti**

Je evoluce náhodná???

- 1. není deterministická (tj. ze znalosti vstupů nelze vyvodit, jak to dopadne)
- 2. je oportunistická (neplánuje dopředu → nelze ji predikovat)
- 3. nachází lokální, nikoliv globální optima („adaptivní krajina“), tj. neoptimalizuje, ale jenom vylepšuje to, co už je (ovšem kumulativně)
 - **ale**
- 1. každý druh má různá omezení ve své schopnosti „evolvovat“ (→ *constraint*)
- a především
- 2. **selekce je nenáhodný proces**

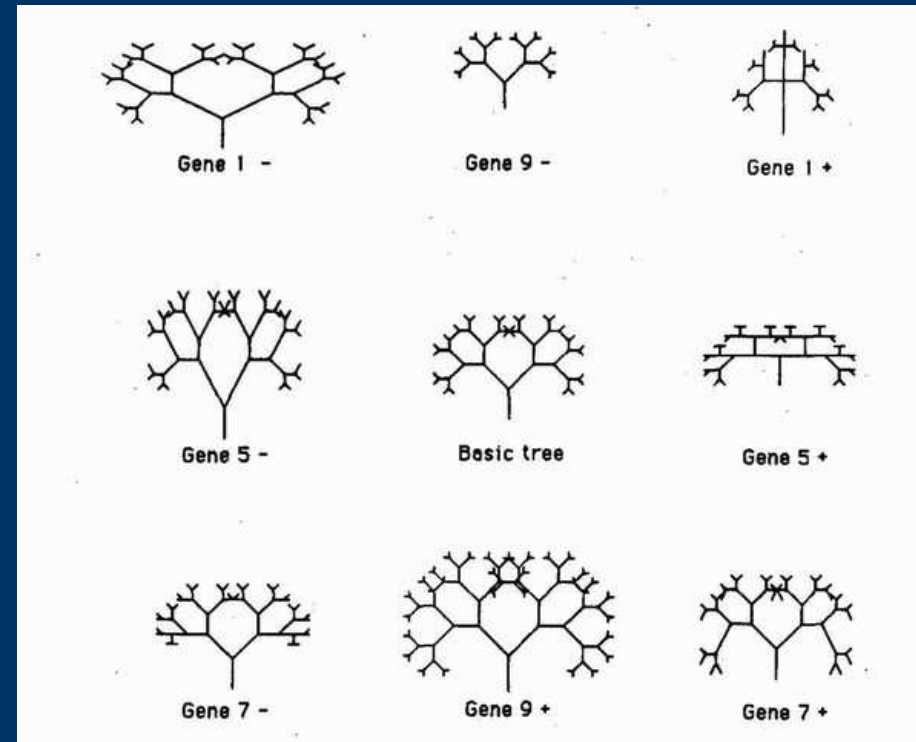
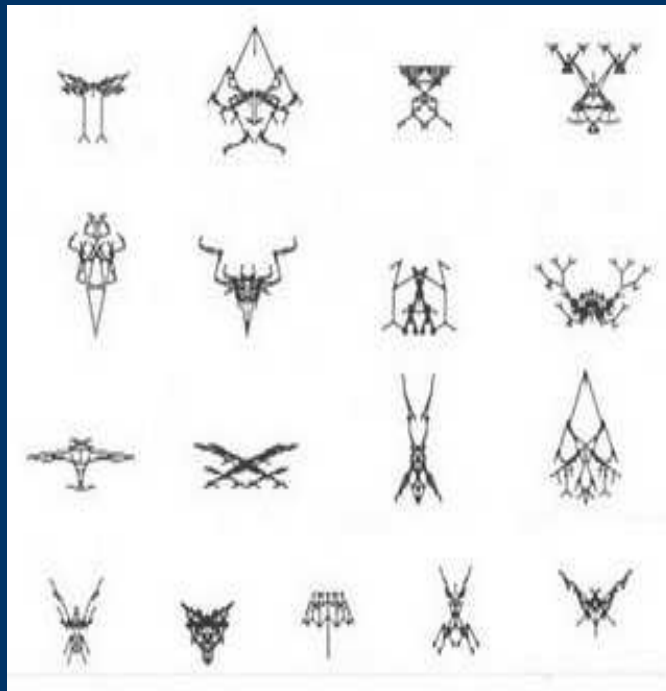
Selekce je *nenáhodná*

- aby bylo jasno:
- *žádná složitá (natož účelná) věc nikdy nevznikla jednorázově z ničeho*
- *žádná složitá (natož účelná) věc nikdy nevznikla náhodou*
- *k vysvětlení vzniku žádné složité (ani účelné) věci nepotřebujeme Stvořitele – dokáže to **selekce***

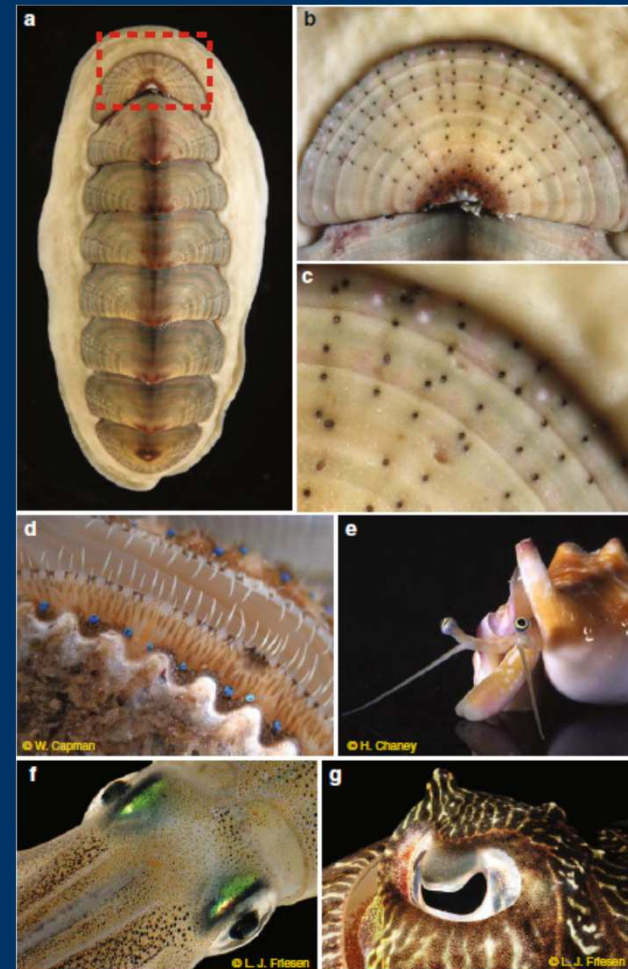
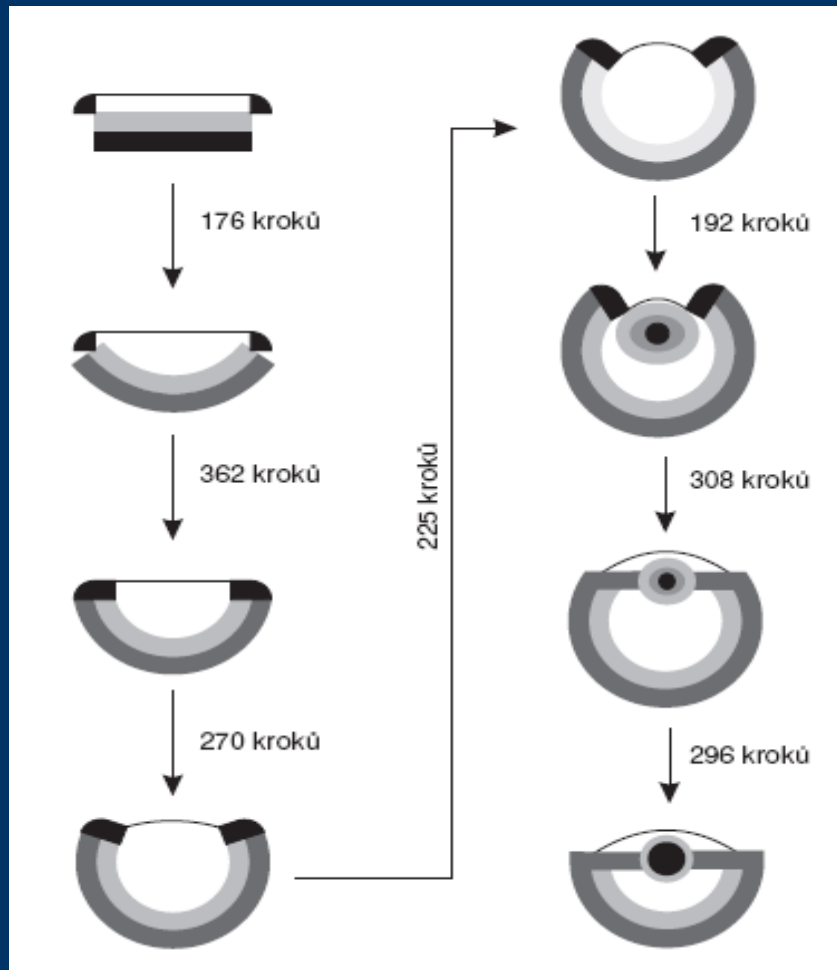
- Generation 1: WDLMNLT DTJBKWIRZREZLMQCO P
 - Generation 2: WDLTMNLT DTJBSWIRZREZLMQCO P
 - Generation 10: MDLDMNLS ITJISWHRZREZ MECS P
 - Generation 20: MELDINLS IT ISWPRKE Z WECSEL
 - Generation 30: METHINGS IT ISWLIKE B WECSEL
 - Generation 40: METHINKS IT IS LIKE I WEASEL
 - Generation 43: METHINKS IT IS LIKE A WEASEL
-
- to tak úplně nepopisuje evoluci, ale selekční mechanismus je v tom zcela dokonalé
 - *(ale i evoluce: trefit se do textu je analogie trefení se do podmínek, v nichž organismus musí žít)*

Selekční mechanismus

- Ize aplikovat i na “morfologii” („evoluce“ **Dawkinsových biomorf**: rozlišení genotypu a fenotypu, Ize zařadit sex...)



Evolve oka: počítačová simulace reálné evoluce



Evoluční algoritmy

optimalizační algoritmy inspirované biologickou evolucí

1. náhodná první generace řešení
2. aplikace „fitness funkce“ na jednotlivá řešení
3. selekce podle fitness
4. reprodukce s využitím funkcí křížení a/nebo mutace
5. další kolo selekce fitness funkcí
6. ukončení algoritmu po dosažení požadované fitness nebo vypršení časového limitu



anténa NASA družice
Space Technology 5 (ST5)
na měření magnetosféry
(2006)

Darwinismus: selekce

- rozmnožování
 - dědičnost
 - proměnlivost
 - nadprodukce potomstva a kompetice
 - nenáhodný vztah mezi úspěšností jedince a jeho vlastnostmi
-
- při aplikaci evolučních algoritmů mizí spousta variant ve virtuálním prostoru – **ale jak je to v přírodě?**

Selekce

- aby se mohla nějaká vlastnost *dostat přednostně* do další generace,
- musí se tam konkurenční vlastnost *přednostně nedostat*
- tj. některé fenotypy (*někteří jedinci*) jsou eliminovány (*eliminování*)
- v nerostoucí populaci **sexuálních** organismů zanechá každý jedinec **průměrně právě 2 potomky**, ale individuální variabilita v plodnosti je obrovská

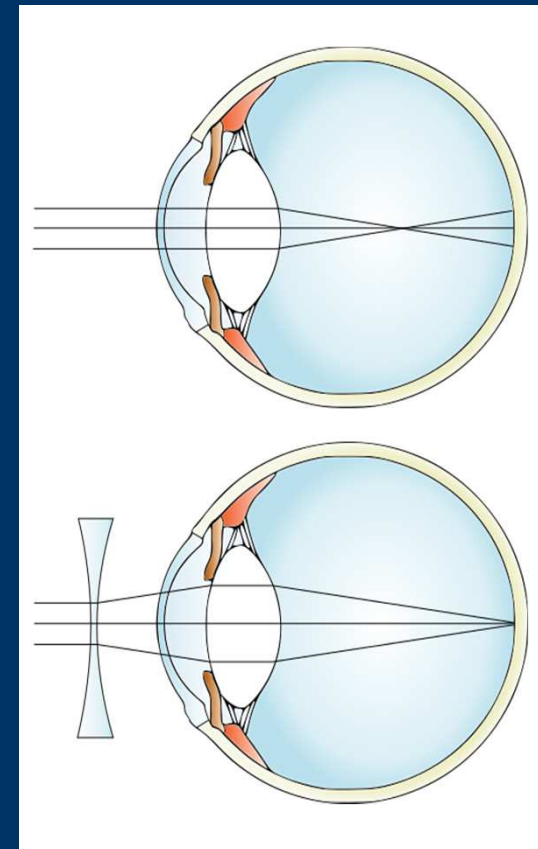
Selekce

- „... jsou eliminováni“ znamená
- 1. uhynou nebo jsou zabiti předčasně, aniž by se rozmnožili
- 2. dožijí se optimálního věku, aniž by se rozmnožili
- 3. rozmnoží se, ale míň než konkurence
- 4. produkují méně plodné potomstvo

Konec evoluce člověka?



- nikdo neumírá, všichni se množí, škodlivé geny se šíří populací, kvalita genofondu se snižuje...
- x fenotyp vzniká interakcí genotypu s prostředím
- „geny pro krátkozrakost“ možná škodily, a proto se nešířily (???)
- po vynálezu brýlí přestaly být škodlivé a šíří se
- proč to vadí, když už nejsou škodlivé?
- (očekáváme snad zánik brýlí?)

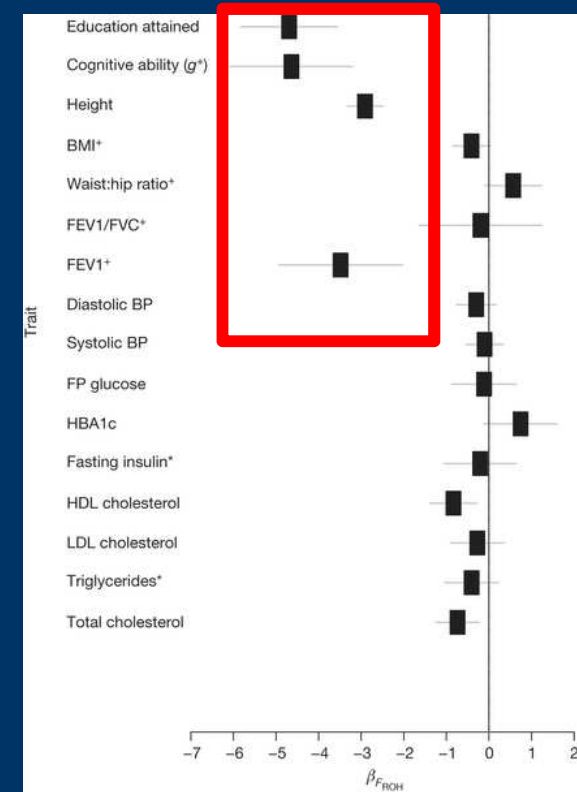


Konec biologické evoluce lidstva?

- **nesmysl**
- změna prostředí jenom způsobila, že jsou selektovány jiné vlastnosti než předtím a že genetické složení budoucích generací bude jiné, než kdyby se prostředí nezměnilo
- změna prostředí přináší nové možnosti, jak být úspěšný/neúspěšný, o jakým se orangutanům ani nesní
- selekce není (jenom) umírání!!! (x „Darwinovy ceny“)
- (viz Framingham...)

Heterozygozita člověka a vznik adaptací

- inbreeding škodí – můžeme zkoumat, které vlastnosti jsou pozitivně/negativně korelované s genetickou vzdáleností rodičů
- 16 vlastností u cca 350k lidí: na heterozygozitě závisí výška, objem plic, kognitivní schopnosti a dosažené vzdělání (děti bratrance a sestřenice: o 1,2 cm nižší, vzdělání o 10 měsíců kratší)
- → výška a inteligence jsou pozitivně selektované x většina „medicínsky významných“ vlastností (krevní tlak, cholesterol) nikoli... (projevují se v postreprodukční době? stařecké choroby populaci *nevadí*)



„Darwinův démon“

- proč nemohou organismy maximalizovat celou svou úspěšnost (množit se od narození, mít nekonečné množství potomků a množit se donekonečna)?
- x fyzikální zákony i historie
- *trade-off*. nemůžete mít všechno
- každý druh musí tento problém nějak řešit a každý ho řeší jinak



K- a *r*-selekce

- produkce nadbytečného potomstva: ve stabilní sexuální populaci zanechá každý jedinec **právě 2 potomky**
- nadbytek potomků malý, velké investice do jednotlivých potomků, tj. maximální využívání limitujícího zdroje → ***K*-strategie**
- nadbytek potomků velký, malá investice do jednotlivců, tj. maximální rychlost množení → ***r*-strategie**

„Rychlé“ a „pomalé“ druhy

- *trade-off* mezi aktuálním a budoucím rozmnožováním – řešení záleží na pravděpodobnosti, že se jedinec dožije příští sezóny
- pravděpodobnost nízká → investovat do okamžitého rozmnožování → rychlá životní strategie (jednorázové množení)
- pravděpodobnost vysoká → nevyčerpat se hned



Oncorhynchus nerka

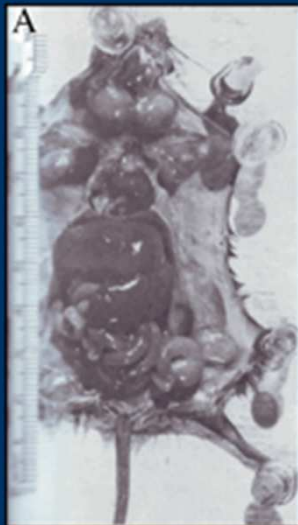
Furcifer lobardi: vylíhne v listopadu, pohlavně dospěje v lednu a na přelomu února a března naklade vajíčka a umře



© Ken Preston-Mafham / Premaphotos Wildlife

Délka života

- živý organismus během života kumuluje poškození → rakovina
- x investice do obranných mechanismů jsou nákladné → nevyplatí se do nich investovat, když pravděpodobnost smrti z jiných příčin (predace) je příliš vysoká
- (nesežraná) myš hyne na rakovinu během několika měsíců (ale stihla se rozmnožit) x rypoši, dikobrazi...



Selekce

- → selekce není nutně „boj o život“!!! (v originále „*struggle for existence*“ ~ „úsilí existovat“)
- skoro každá selekce je založena na konkurenci, je **relativní**
- problém není v absolutním nedostatku zdrojů, ale v relativním přebytku konkurentů: **neumíráte hladem kvůli nedostatku potravin, ale proto, že ostatní vám všechno snědli**
- skoro každá selekce je **vnitrodruhová** (uvnitř druhu jsme si nejpodobnější, proto máme největší překryv zájmů, a tedy největší důvod bojovat)



Bob Geldof: *Live Aid*

Vnitrodruhová selekce

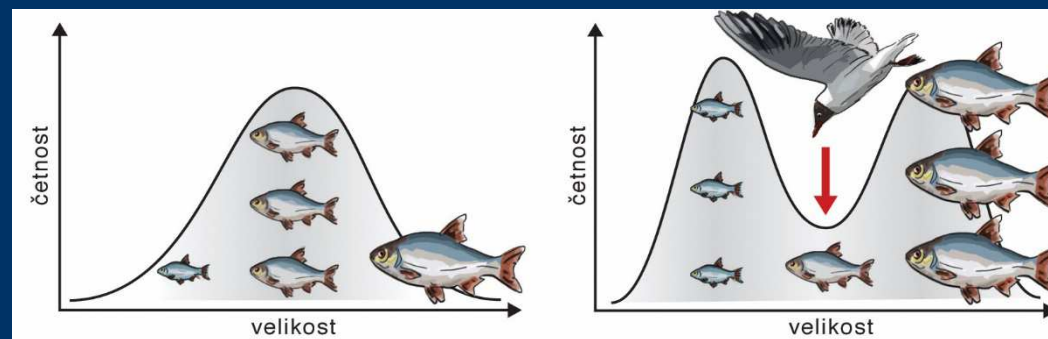
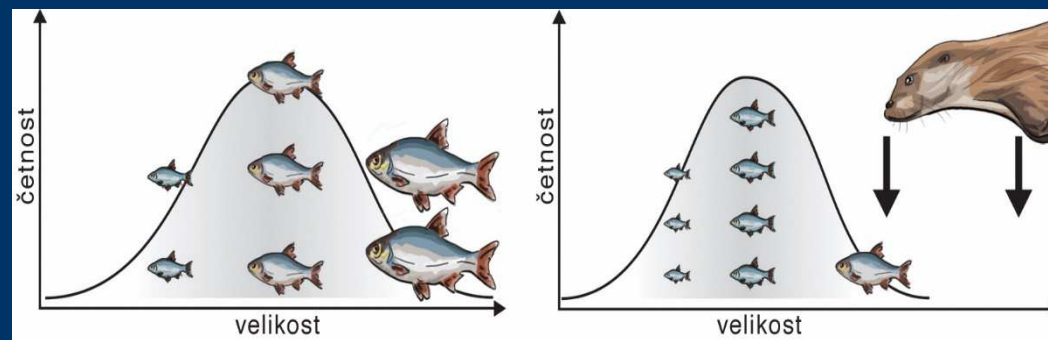
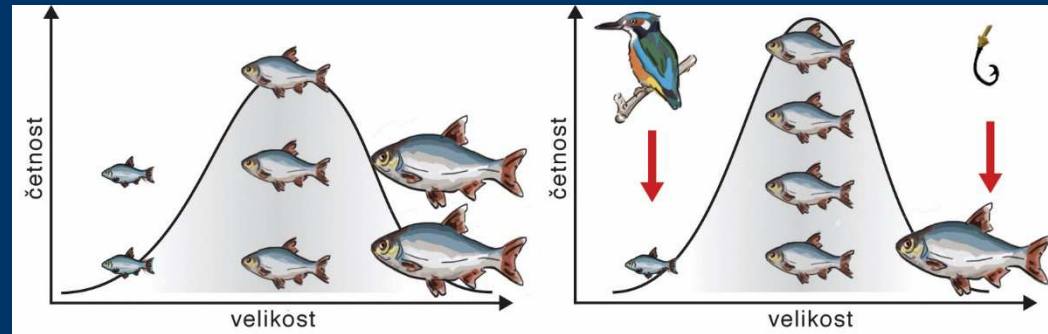
- když liška uloví myš, proběhla selekce
- 1. mezi liškou, která ulovila, a liškou, která neulovila
- 2. mezi myší, která utekla, a myší, která neutekla
- 3. ale NE mezi liškou a myší!!!



„Tvary selekce“

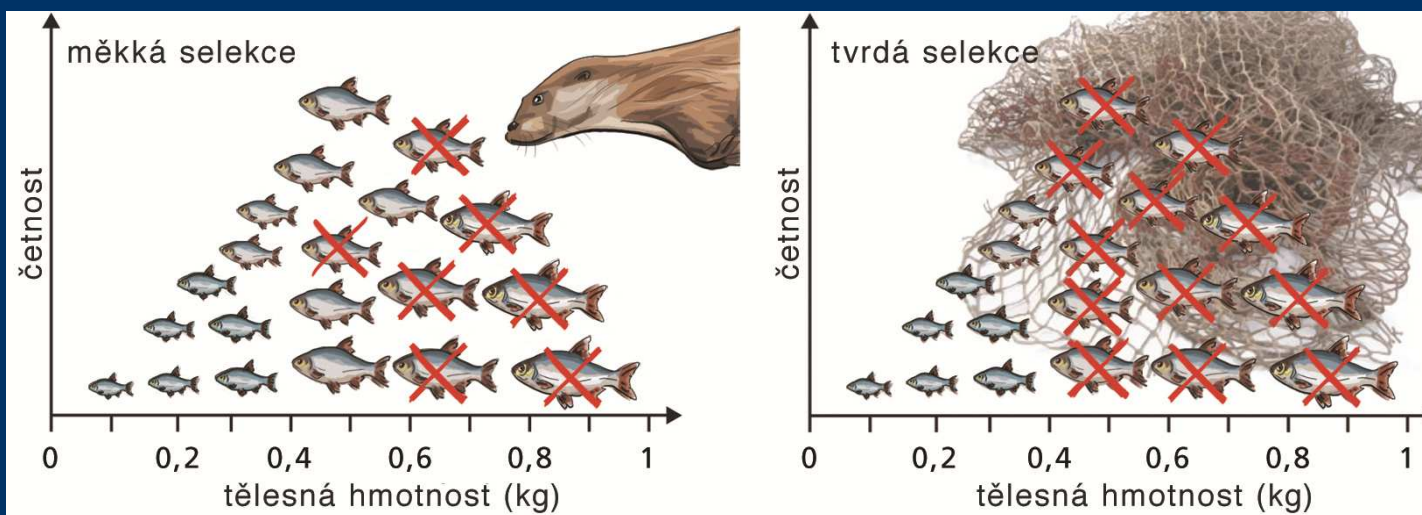
- **stabilizující selekce** odstraňuje jedince s oběma extrémními hodnotami (neplést s constrainty!)
- **usměrňující (direktivní) selekce** odstraňuje jedince na jednou konci distribuce
- **disruptivní selekce** odstraňuje průměrné jedince

„Tvary selekce“



Tvrdá a měkká selekce

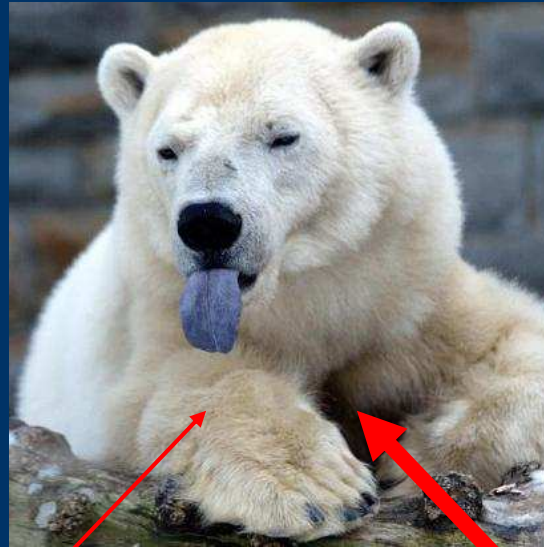
- **tvrdá selekce** eliminuje jedince, jejichž vlastnost X nedosahuje nějaké *absolutní* hodnoty
- **měkká selekce** eliminuje jedince, kteří jsou ve vlastnosti X *relativně* nejhorší
- **měkké selekci nelze uniknout**



- **tvrdá selekce**: např. student PŘF musí umět cytosin + jednoděložné + valenční elektrony + kotrmelec ... pak by nemusel být vybrán ani jeden!
- **měkká selekce**: např. student PŘF má v testech z buněčné biologie, botaniky, chemie a tělocviku tolik bodů, že ho to řadí do horních 30 (50, 80) % pořadí ... pak jich může být vybráno libovolné množství

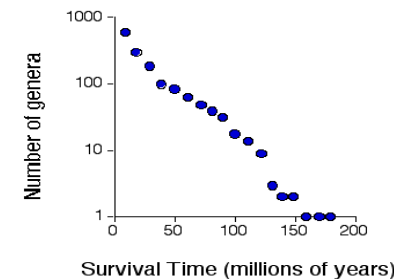


Selekce „živá“ a „neživá“



Red Queen

- evoluce nevede k lepšímu, ale brání horšímu
- tj. organismům je v lepším případě pořád stejně (= stejně špatně)
- pravděpodobnost vymření se během doby nezmenšuje
- platí pro veškerou „živou selekci“



The macroevolutionary Red Queen. Survival times for extinct genera of the Class Echinoidea (sea urchins and sand dollars). The linear relationship between number of genera and the logarithm of survival time suggests that the probability of extinction is constant over time. Redrawn from Van Valen (1973).

Selekce a polymorfismus

- za normálních okolností vede selekce (i drift) k vítězství jedné alely (obvykle té staré = „*wildtype*“, vzácněji té nové mutace)
- polymorfismus = vítězství dosud nedokonáno, kompetice alel trvá
- trvalý polymorfismus ← **rovnovážná (*balancing*) selekce**, např. selekce závislá na frekvenci, cyklická selekce, selekce ve prospěch heterozygotů

Cyklická selekce



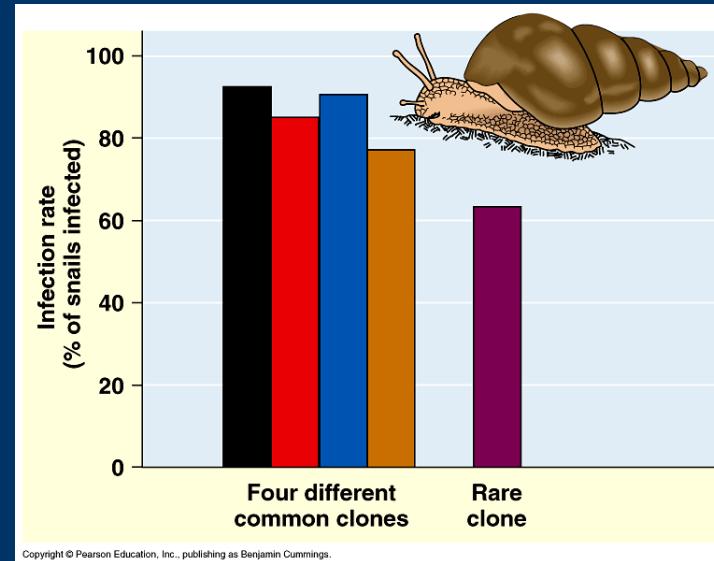
- *Araschnia levana*
- cyklicky se střídající selekční režim působící na následující generace



- ... to je ovšem spíš extrémní příklad rovnovážné selekce

Selekce závislá na frekvenci

- úspěšnost jedince často závisí nejen na jeho fenotypu, ale také na kontextu (měkká selekce: zda jste nebo nejste v posledních 10 %, to nezáleží jenom na vás) → fitness není pevně daná veličina
- závislost na frekvenci může být pozitivní („hojné je dobré“) i negativní („vzácné je dobré“):
- výhoda vzácnějšího (predátor, parazit, imunitní systém, sex, opylovači) – může být i mezidruhová



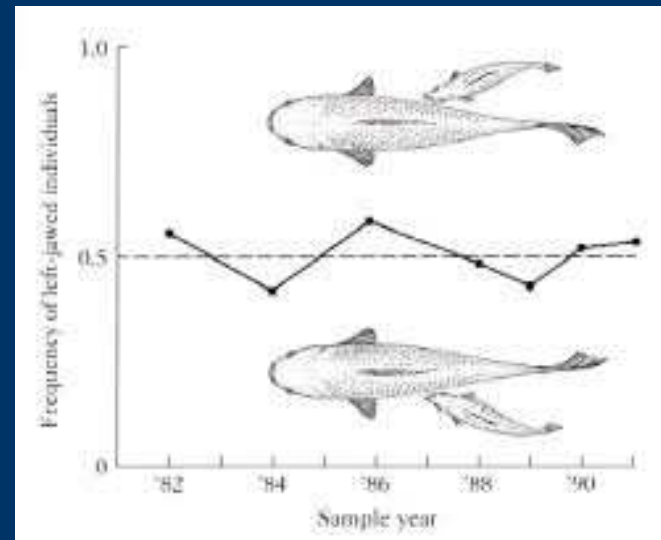
Dactylorhiza sambucina

Lateralita

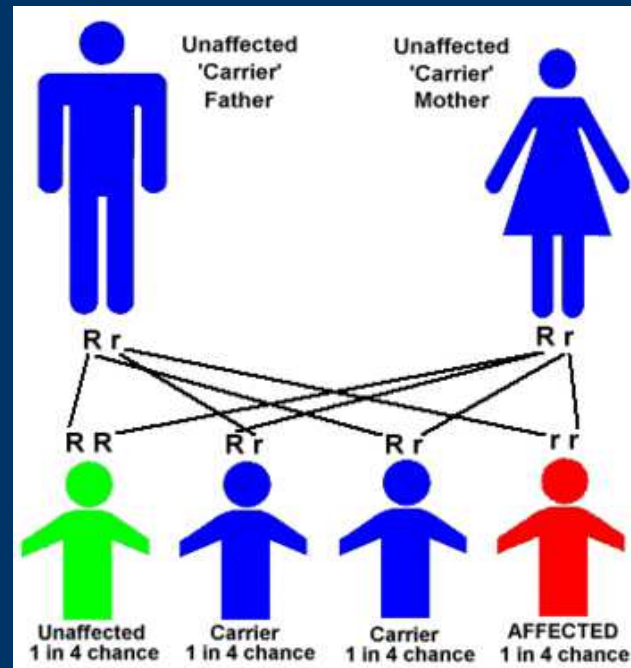
- u lidí: stabilně 10-13 % leváků (už od paleolitu) x dědičnost levorukosti spojená s dědičností různých neduhů (i menší délka života)
- podíl leváků roste v interaktivních sportech (32 %), nikoli v individuálních sportech
- víc leváků mezi muži (cca 8 % u žen)
- podíl leváků roste v agresivních společnostech (koreluje s počtem násilných smrtí nezpůsobených střelbou)
- **frekvenčně-závislá adaptace na boj?**



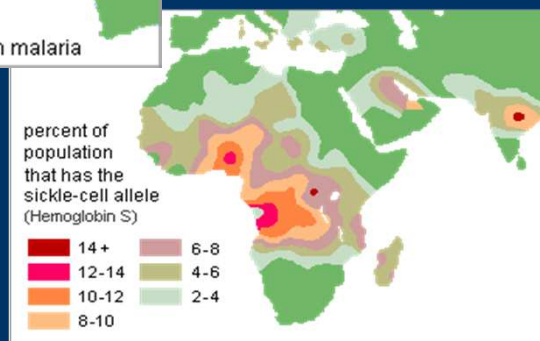
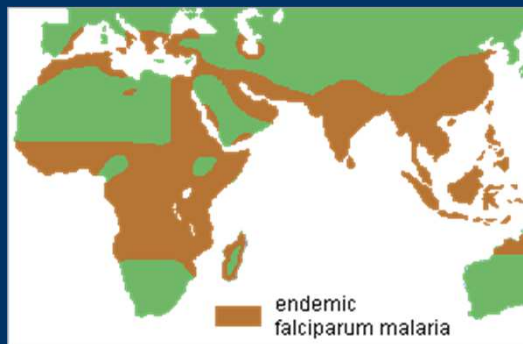
Perissodus microlepis



Selekce ve prospěch heterozygotů



zase frekvenční závislost: alela *S* je pozitivní, když je vzácná (tj. produkuje hlavně heterozygoty *Ss*), ale je negativní, když je hojná (produkuje i letální homozygoty *SS*)



Panadaptacionismus

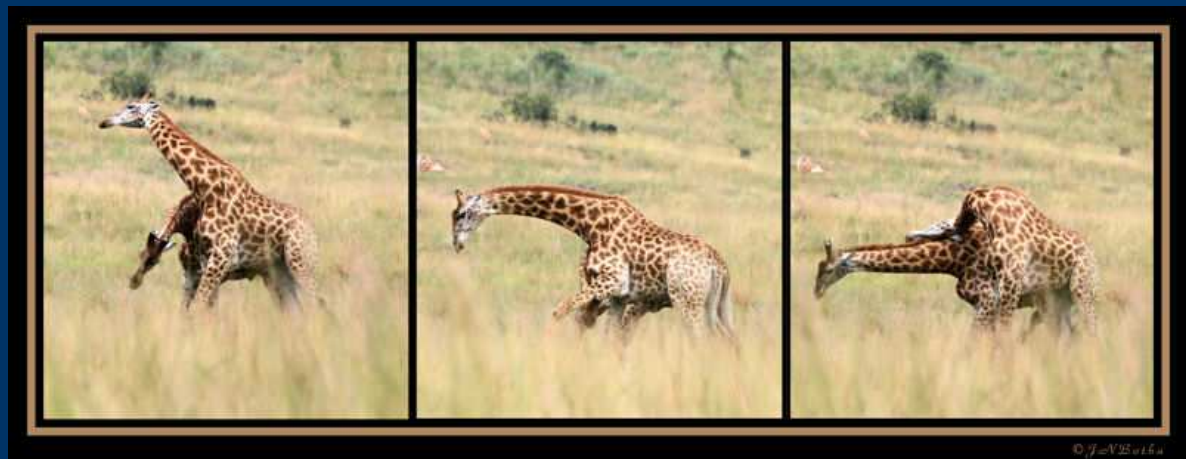
- Voltaire: Pangloss (*Candide*)
- otázka: opravdu žijeme v nejlepším z možných světů? ale je všechno k něčemu?
- v evoluční biologii: **opravdu všechno vzniká a udržuje se selekcí?**



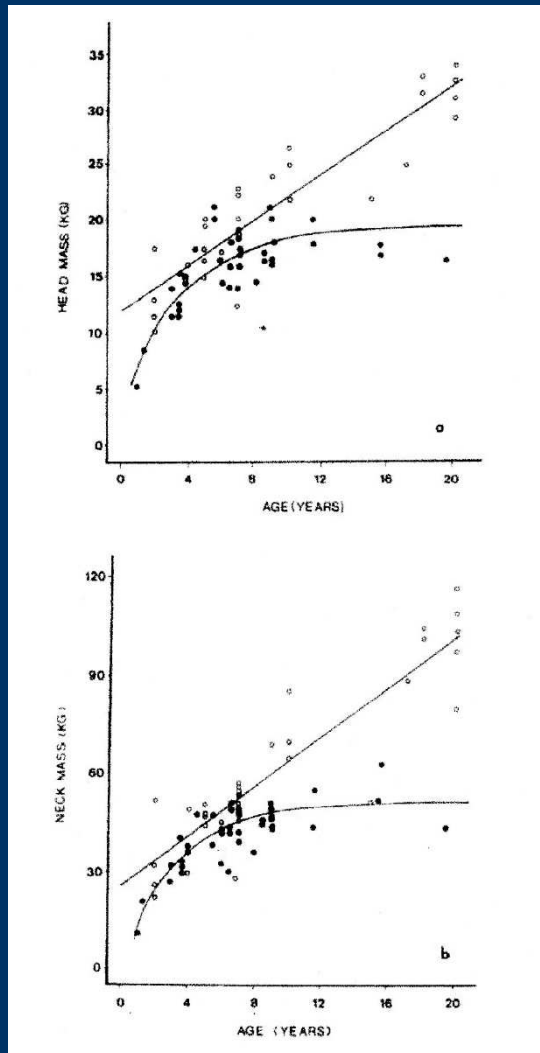
Parodie na panadaptacionismus (*just-so-stories*)

- Ellstrand (1983): *Why are juveniles smaller than their parents?*
- *mimikry* (menší jedinci snáze uniknou pozornosti predátorů)
- *alokace zdrojů mezi potomky* (vyšší počet musí být kompenzován menší velikostí)
- *alokace napříč časem* (rodiče rozdělují své zdroje mezi jednotlivé generace menších potomků)
- *rozptýlení potomstva* (je účinnější při menší velikosti těl)
- *konflikt mezi rodičem a potomkem* (v případě menších potomků dopadá ku prospěchu větších rodičů)
- *dělení zdrojů mezi rodiči a potomky* (potomci vystačí s množstvím zdrojů, které by dospělcům k přežití nestačily)
- ... a proč jsou potomci vždy *mladší* než jejich předci???

Proč má žirafa dlouhý krk?



Proč má žirafa dlouhý krk?



- růst hmotnosti hlavy a krku u samců a samic žiraf; větší sexuální dimorfismus (1.6:1) u žiraf než u okapi
- listožravé adaptace (jazyk) jsou starší než dlouhý krk

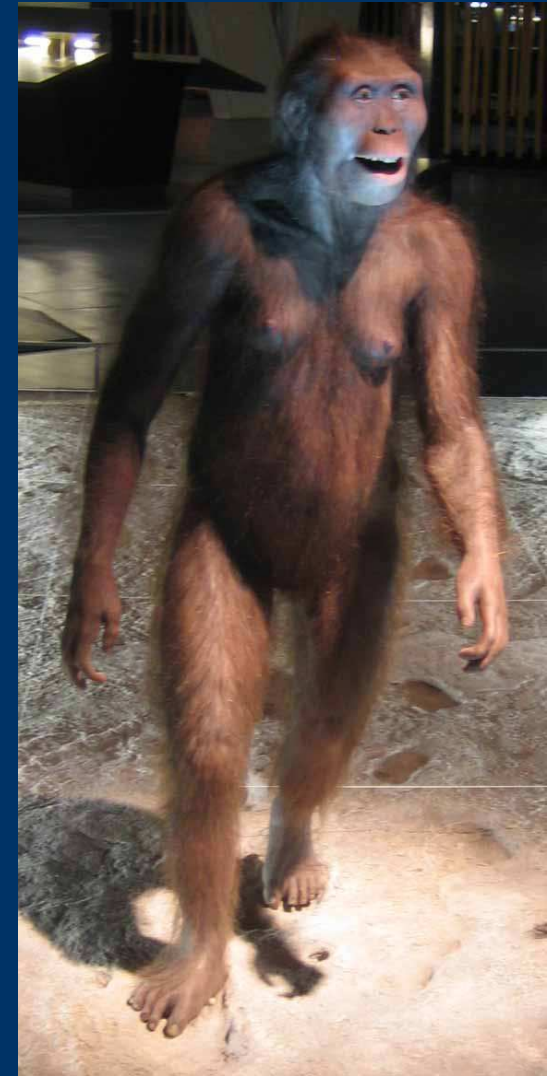
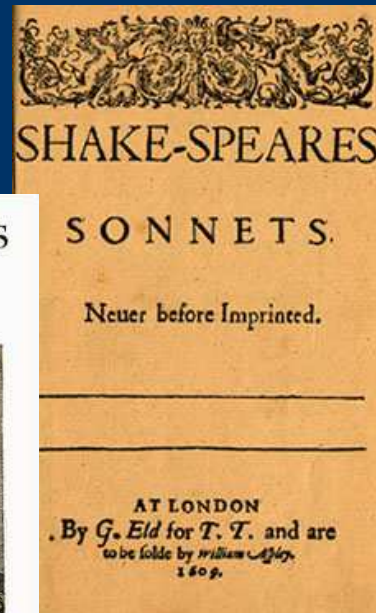
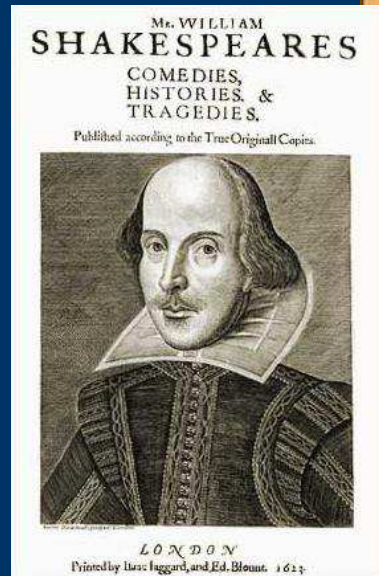


Adaptace

- 1. evoluční novinka produkovaná a udržovaná (stejnou) selekcí → **adaptace**
- (proč **novinka**? protože nás zajímá fáze, kdy účelný znak **vzniká**)
- 2. vlastnost vznikla náhodně (nebo „za nějakým zapomenutým účelem“) a teď je používána k nějakému (jinému) účelu → **exaptace** (**preadaptace**)
- 3. vlastnost vznikla náhodně nebo „za nějakým účelem“, ale dnes je udržována pouze evoluční setrvačností → **constraint**

Adaptace

- současná funkce (např. psaní sonetů) **není** důkazem (původní) evoluční adaptace!!!
(specializovaný lidský mozek vznikl dřív)



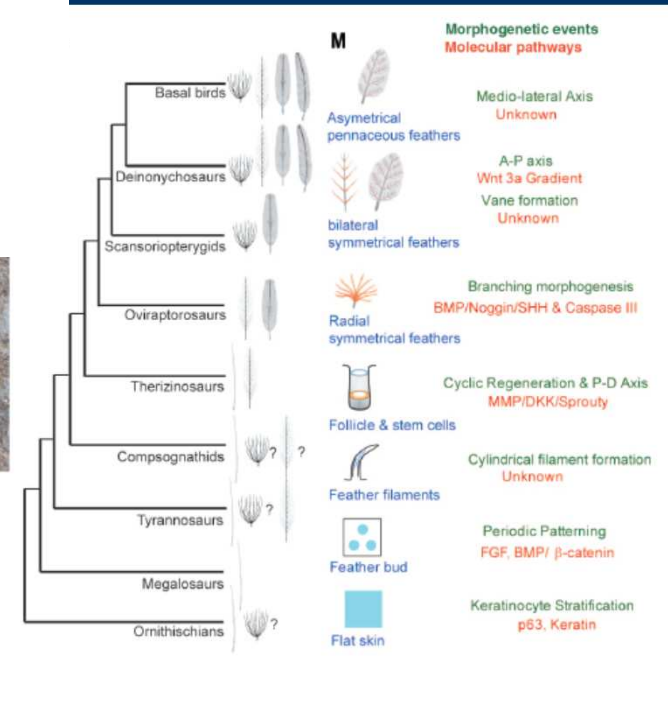
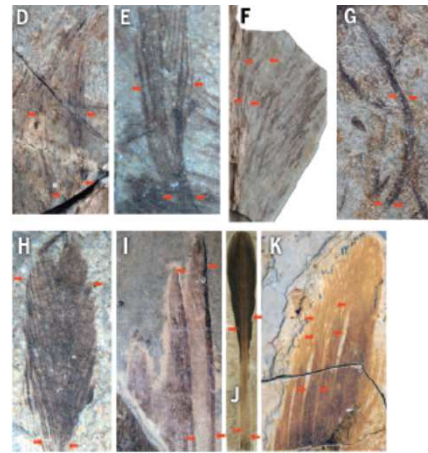
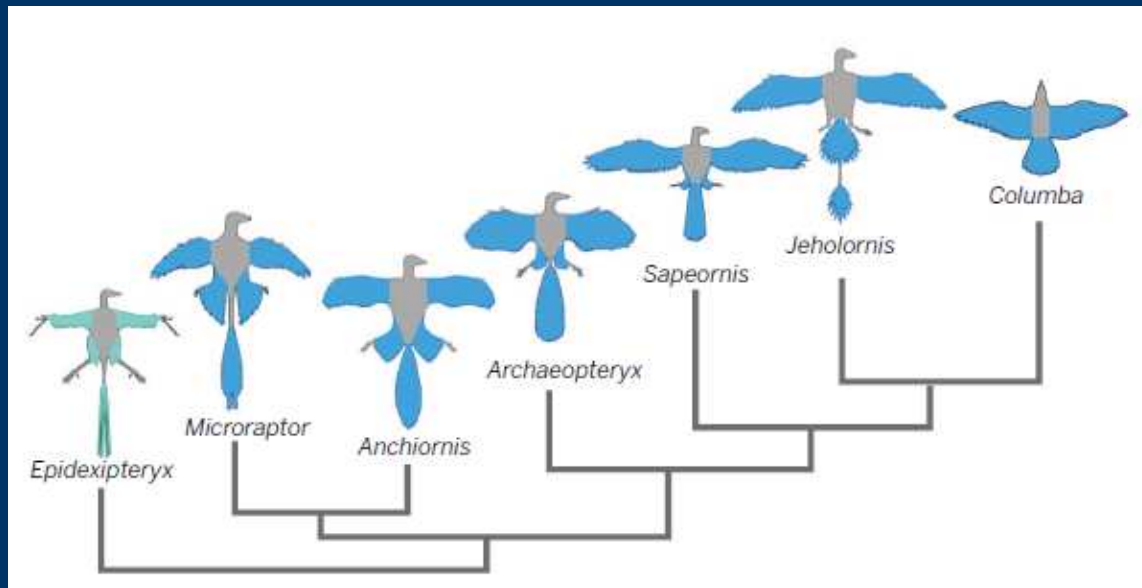
Preadaptace (= exaptace = koopce)

- adaptace (*ad* = „k něčemu“) x exaptace (*ex* = „z něčeho“)
- staré adaptace jsou používány v nových kontextech (staré funkce obvykle nemizí), takže evoluce je vlastně potřeba mnohem míň
- neplatí otázka „k čemu je půl XXX?“
- (patrně k témuž, anebo *ještě* k něčemu jinému než XXX)

Exaptace



Evolve peří a letu



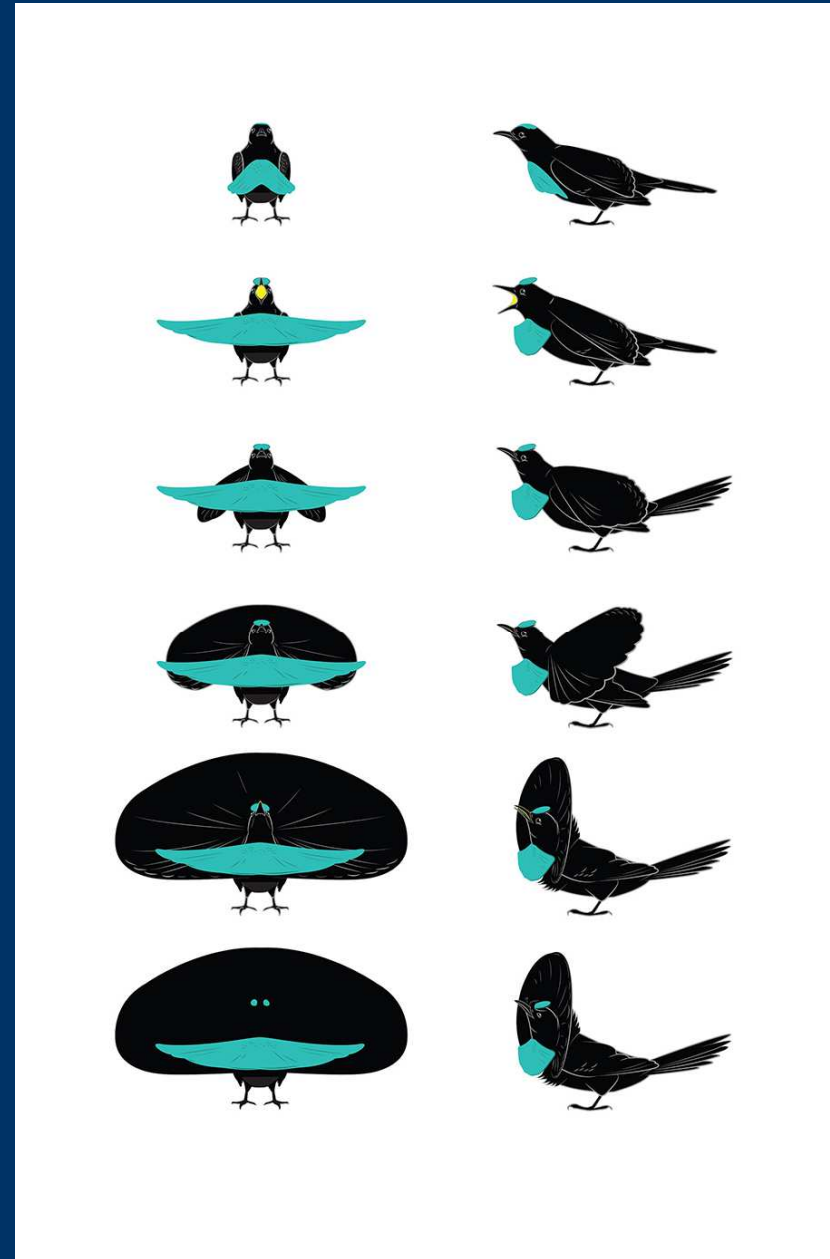


Peří jako zdroj dalších preadaptací



Lophorina superba

<https://www.youtube.com/watch?v=UYbn9R11Rrs>

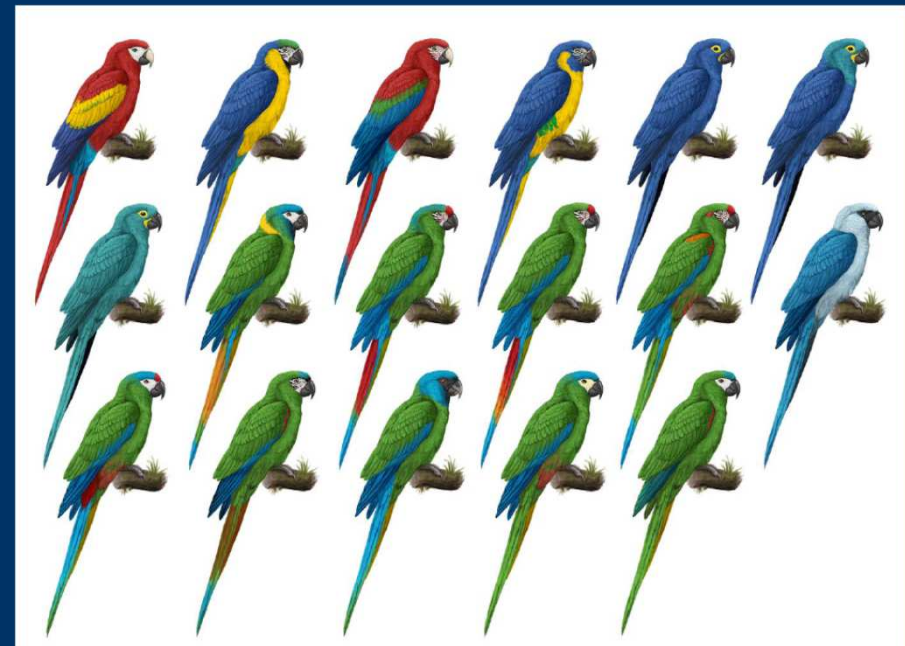
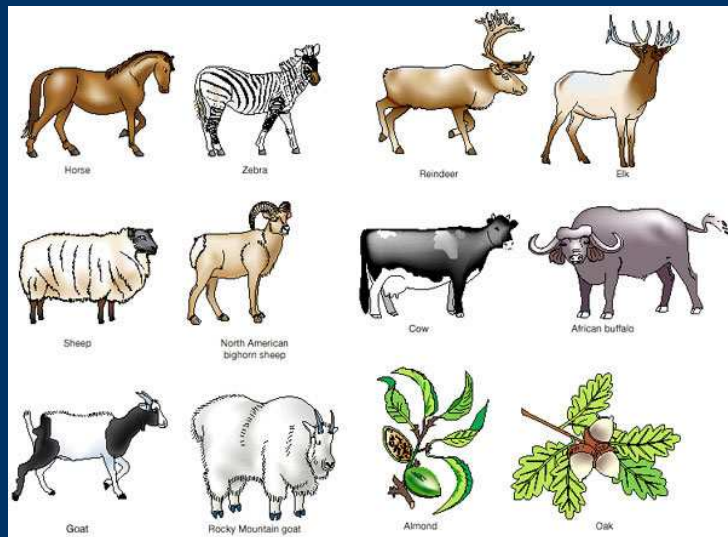
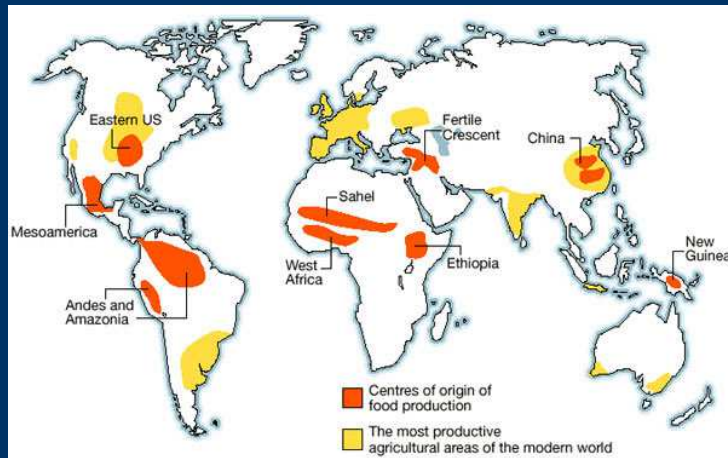




*Egretta
ardesiaca*

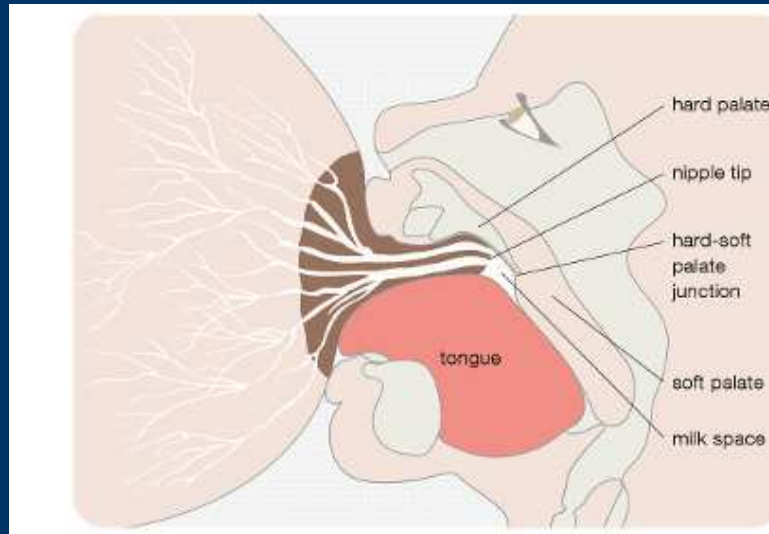


Preadaptace a člověk



















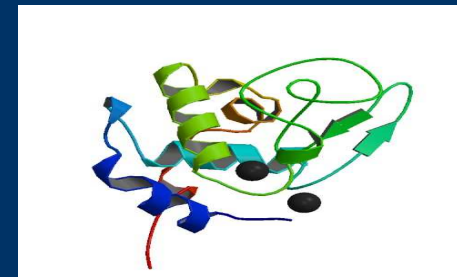
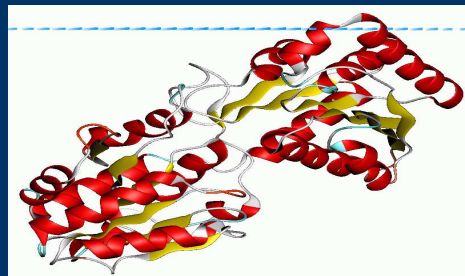
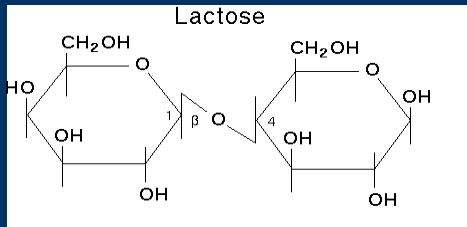
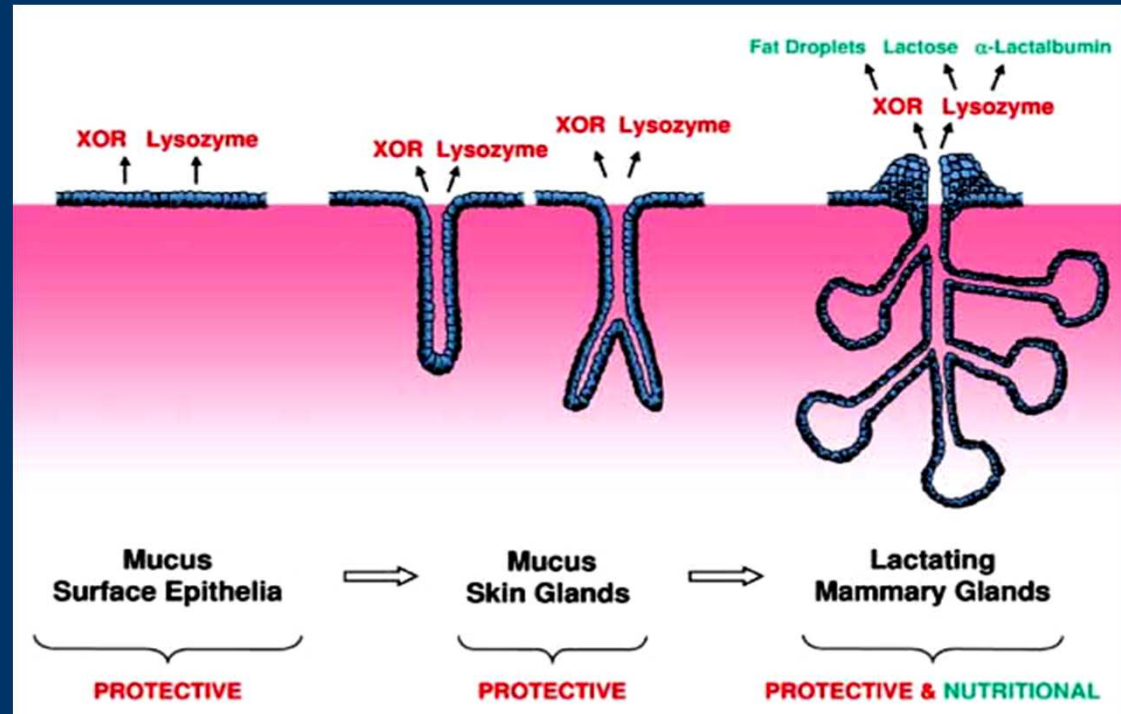
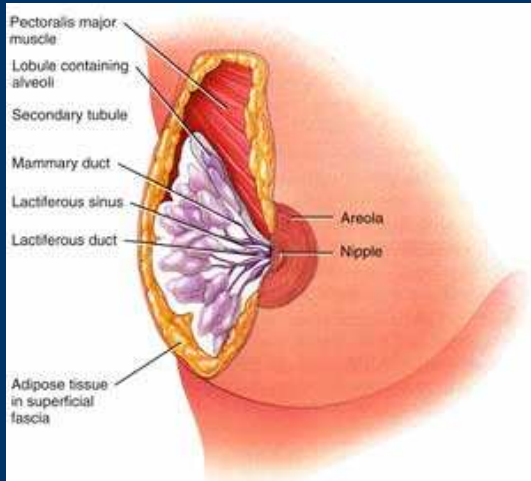
- vlastnosti vhodné pro budoucí domestikaci
- vlastnosti vhodné pro oblibu a chov v zoo (x „záchrana ohrožených druhů *ex situ*“)

Molekulární exaptace



Steven Seagal Emotion Chart

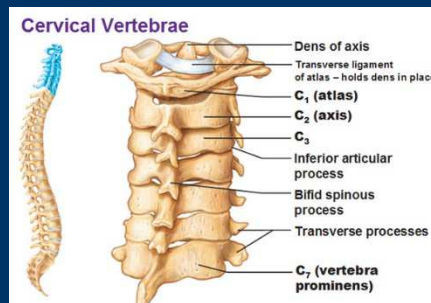
			
Happy	Sad	Petulant	Lonely
			
Amused	Skeptical	Furious	Wistful
			
Confused	Bored	Sarcastic	Regretful
			
Aroused	Terrified	Proud	Mischievous



laktóza:
 laktózsyntetáza =
 galaktozyltransferáza + α -laktalbumin
 α -laktalbumin je vlastně lysozym

Limitovaná evoluce

- evoluce není povinná!!!
- např. stabilizovaný počet krčních obratlů u savců (7) a želv (8) x totálně nestabilní počet ostatních obratlů i krčních obratlů u většiny obratlovců (ptáci 11–25)
- **stabilizující selekce x constraint???**



Constraint

(evoluční omezení, „mantinel“)

- organismus „neevoluje“, protože z nějakých vnitřních příčin nemůže → **organismus není dokonale adaptován**
- x stabilizující selekce
- **konvergence** ←
- ← 1. paralelní selekce (vznik oka)
- ← 2. společné constrainty (redukce počtu prstů u miniaturizovaných mloků)

tambalakov
Sideroxylon
grandiflorum

x blboun nejapný

Raphus
cucullatus

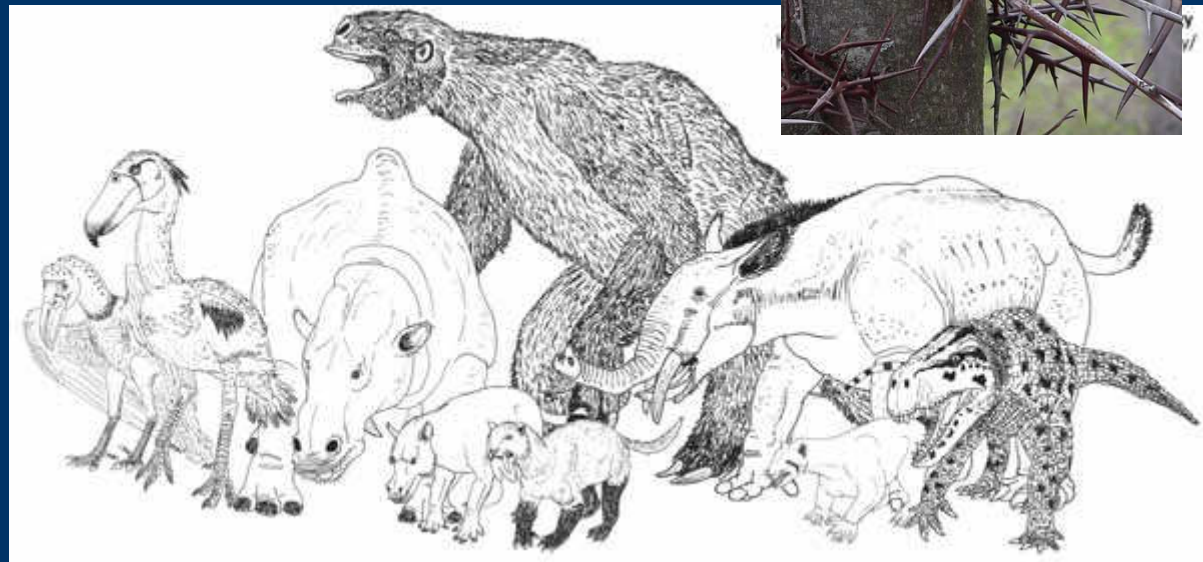
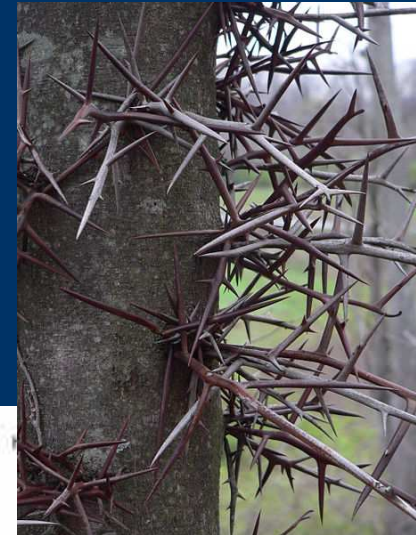
???



Evoluční lag (zdržení)



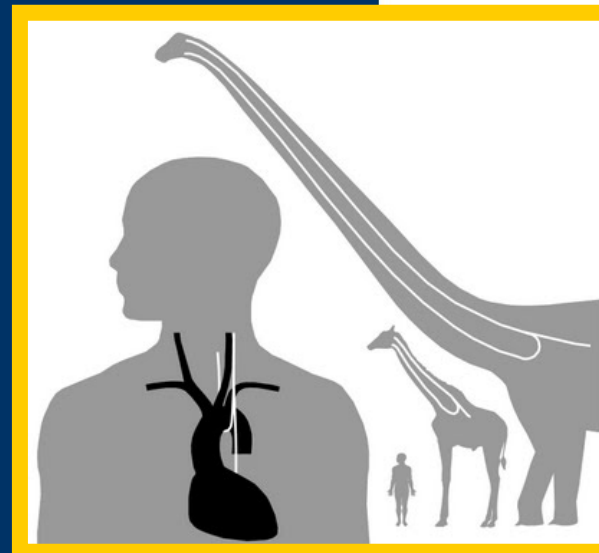
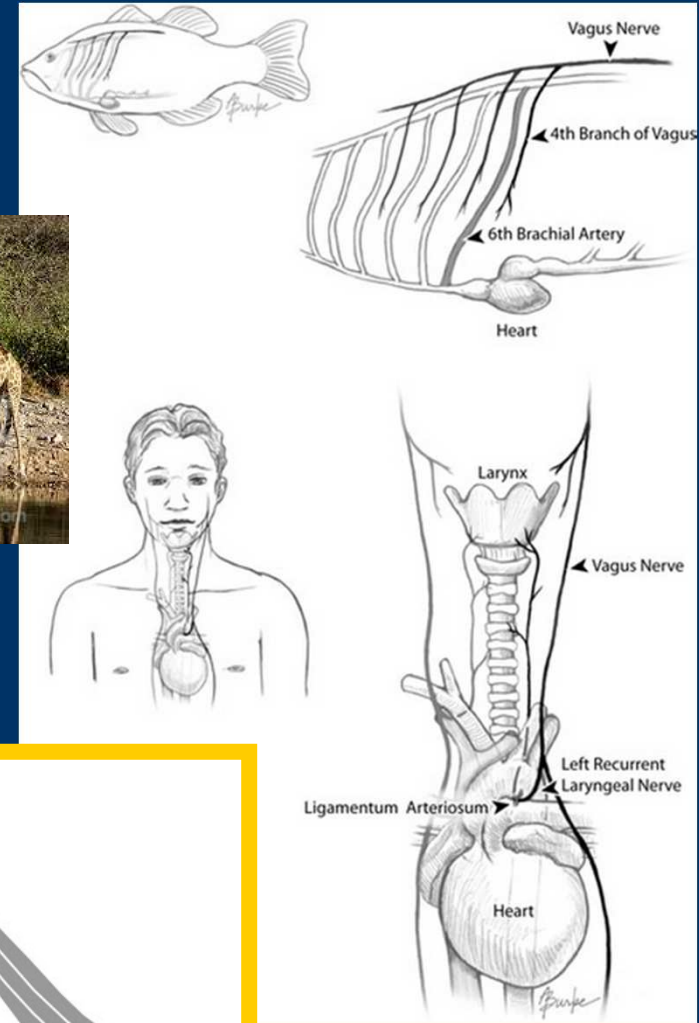
„neotropický paradox“



Historický constraint

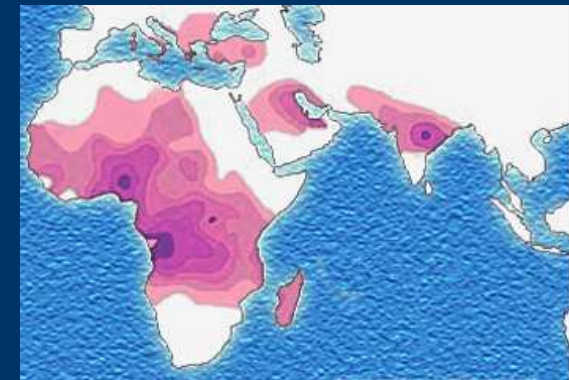
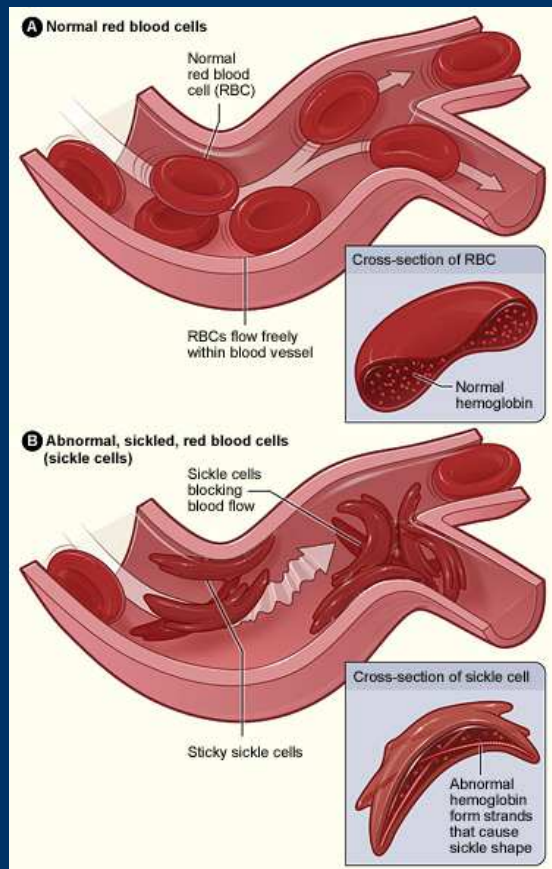
proč to selekce
nenapraví?

1. třeba to nejde
(zásadní změna
embryogeneze je
riskantní)
2. třeba se to jenom
dosud nestalo –
„čekáme na
mutaci“
3. ono to slušně
funguje, dokud tu
není kompetující
lepší alternativa



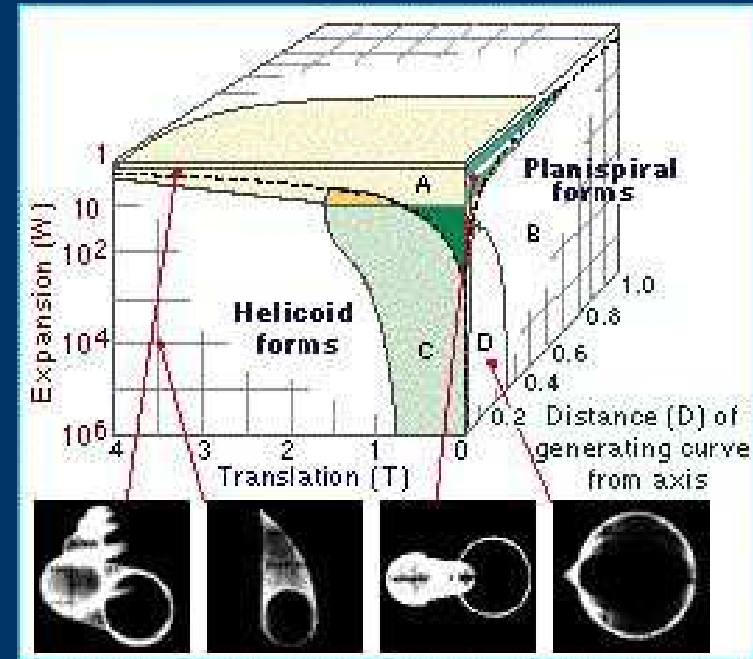
Vývojový constraint

- nedostatek genetické variability, vývojová integrace
- genetická omezení – např. srpkovitá anémie (oba typy homozygotů jsou méněcenné, takže „čekáme“ na duplikaci ...)



(Ne)využití morfoprostoru

- obsazené a neobsazené oblasti morfoprostoru šnečích ulit
- neobsazené ←
- 1. nemůže to vzniknout (**vývojový constraint**)
- 2. je to nevýhodné (**selekce**)
- 3. *dosud* to nevzniklo (**historie**)



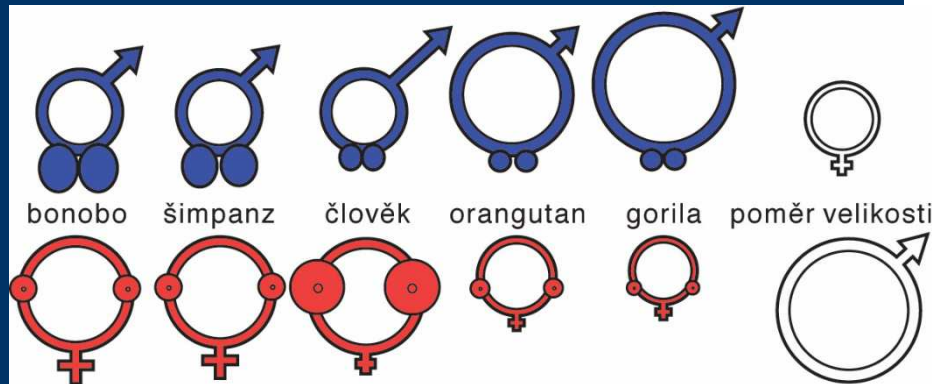
Adaptace x constraint?

- 1. experiment (možno odhalit selekci na uměle vytvořené variabilitě)
- 2. dlouhodobé selekční experimenty – lze odpojit evoluci několika znaků, nebo jsou pevně spojené? (*Cyrtodiopsis*)
- 3. dědičnost – dědivost – variabilita (kolik % variability je dáno geneticky?)
- 4. srovnávací studie: alometrie (~ *constraint?*) a odchylky od alometrické křivky (~ adaptace?)

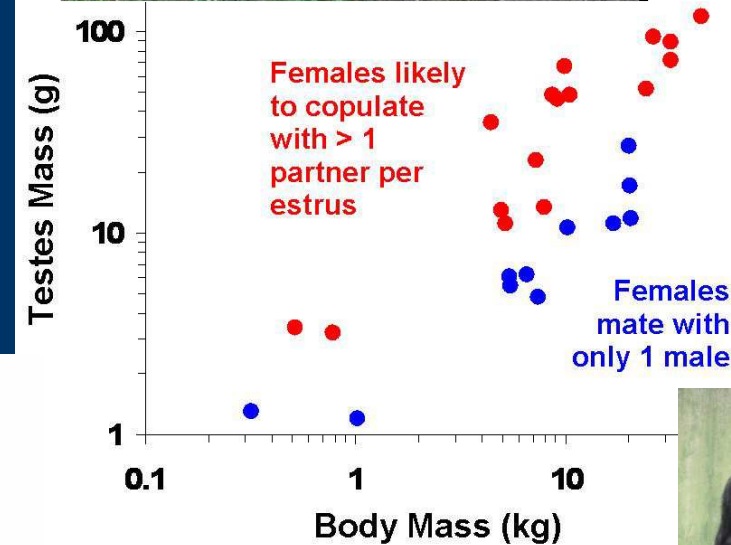


Constraint nebo adaptace?

- srovnávací studie:
alometrie
- velcí primáti mají velká varlata (hlavy, játra, nehty...)
- zajímavé jsou odchylky od pravidla



Selection



Evolučně stabilní strategie

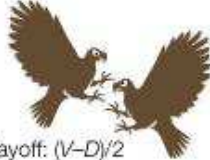



- selekce velmi často nevede k převládnutí nejvyšší „biologické zdatnosti“, ale k evoluční stabilitě
- **evolučně stabilní strategie (ESS)**: strategie (typ chování, rozmnožování apod.), která když jednou převládne, nemůže být nahrazena alternativou...
- ~ **klimax**
- (... ledaže by došlo k zásadní změně pravidel hry)



- 2 „holubice“: o nedostatkový zdroj se dělí (nebo oba utečou): odměna $d/2$
- 2 „jestřábi“: o nedostatkový zdroj se poperou, vítěz získá odměnu o , poražený platí cenu c : $(o-c)/2$
- „jestřáb“ a „holubice“: jestřáb o , holubice 0
- nejlepší je být „jestřáb“ mezi samými „holubicemi“
- populace ze samých „holubic“ by na tom byla nejlíp, protože $d/2 > (o-c)/2$, ale jsou-li v populaci „jestřábi“, „holubice“ je nevytlačí, protože v interakci s nimi prohrávají

ESS a chování: „jestřábi“ a „holubice“

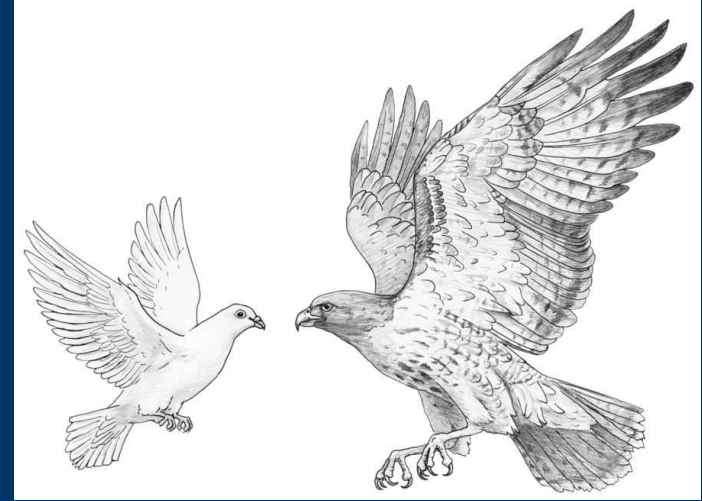
Hawk-Dove Model: Costs and Benefits of Fighting over Resources

Payoff* to...	...in fights against:	
	hawk	dove
hawk	 Hawk wins 50% of fights; is injured in 50% of fights. Payoff: $(V-D)/2$	 Hawk always wins; dove flees. Payoff: V
dove	 Dove never wins; is never injured. Payoff: 0	 Dove wins 50% of fights; is never injured; wastes time. Payoff: $V/2 - T$

* V = fitness value of winning resources in fight
 D = fitness costs of injury
 T = fitness costs of wasting time

© 2007 Encyclopædia Britannica, Inc.

ESS a chování: „jestřábi“ a „holubice“



- časem se ustálí poměr „jestřábů“ a „holubic“ ...
- „jestřáb“: frekvence p , průměrný zisk Z_j
- „holubice“: frekvence $(1 - p)$, průměrný zisk Z_h
- $Z_j = p^*(o - c)/2 + (1 - p)^* o$;
- $Z_h = p^* 0 + (1 - p)^* d/2$;
- $p = d/c$
- ... který závisí na poměru odměny a ceny, tedy na vzácnosti limitujícího zdroje

ESS a chování: „jestřábi“ a „holubice“

- evolučně stabilní strategie: ani „holubice“, ani „jestřáb“, nýbrž
- jedinec, který se s frekvencí o/c chová jako „jestřáb“ a s frekvencí $(1 - o/c)$ jako „holubice“
- je mu hůř, než kdyby byl „holubice“ mezi samými „holubicemi“ → stabilita je víc než fitness



























Erythrura gouldiae: „jestřábi“ a „holubice“ na první pohled

- dutinový hnízdič – stálá nouze o hnízdní příležitosti
- výběrové páření (+ vyšší mortalita mláďat různobarevných párů)
- červenohlaví (cca 30 %) = „jestřábi“ (úspěšně bojují o teritoria, ale hůř pečují o mláďata a dřív hynou)

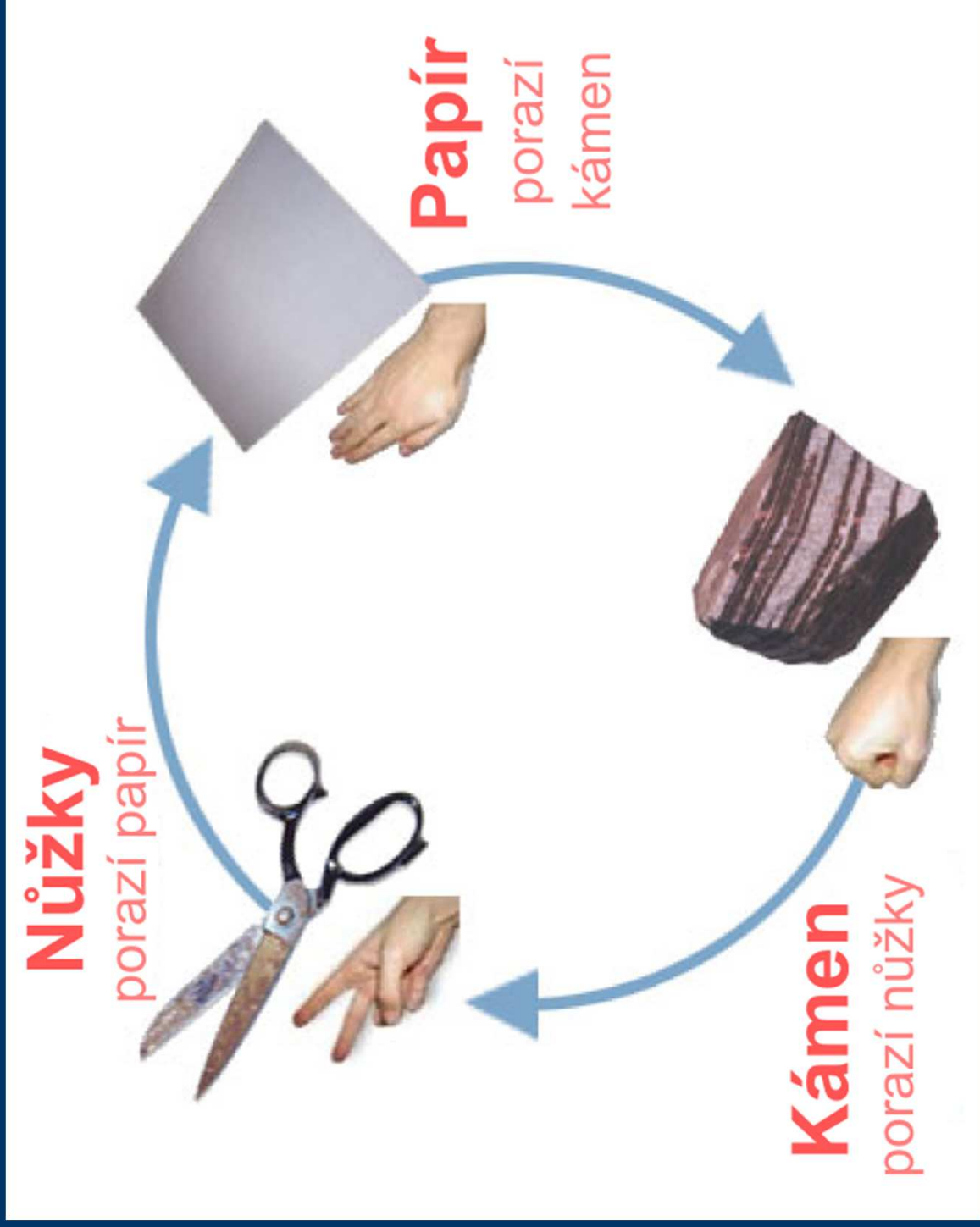


Biological competition

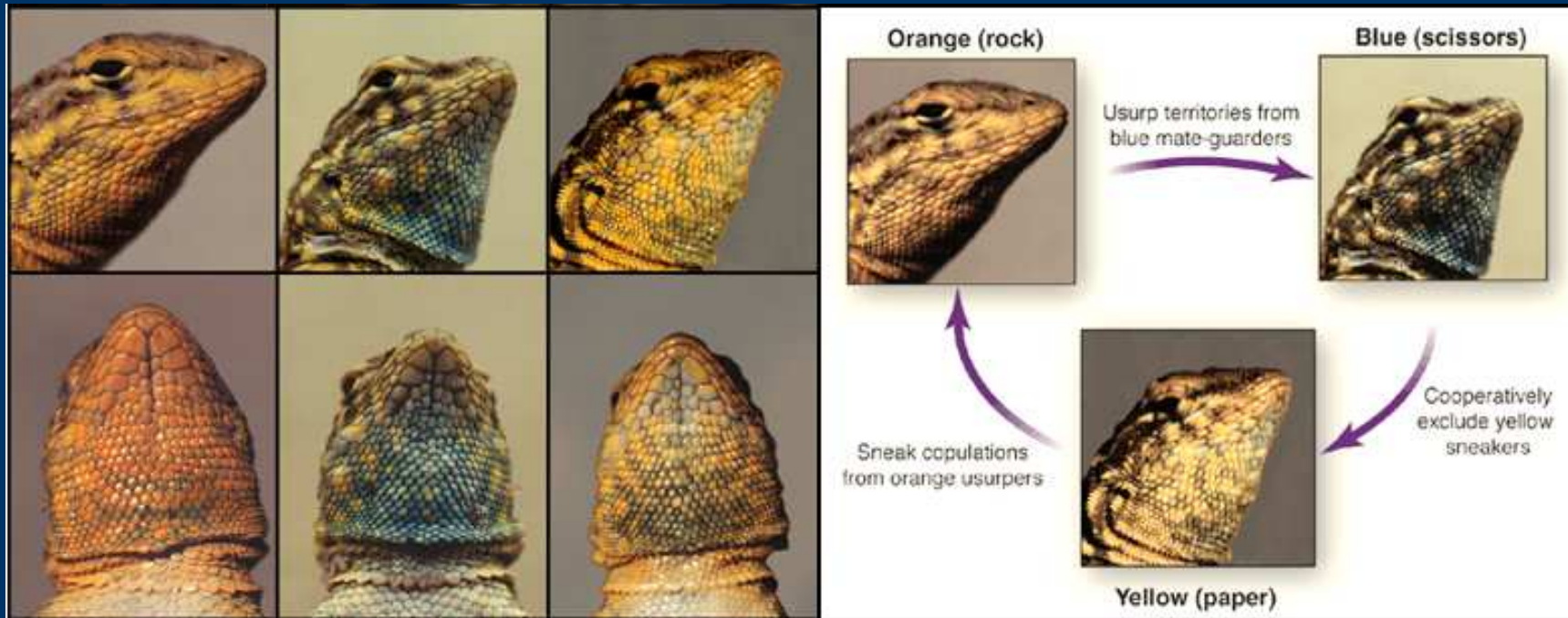
	 hawk	 dove	 bourgeois			
 hawk	 lose -5 offspring	 lose -5 offspring	 gain +10 offspring	 gain none, lose none	 gain +2.5 offspring	 lose -2.5 offspring
 dove	 gain none, lose none	 gain +10 offspring	 gain +2 offspring	 gain +2 offspring	 gain +1 offspring	 gain +6 offspring
 bourgeois	 lose -2.5 offspring	 gain +2.5 offspring	 gain +6 offspring	 gain +1 offspring	 gain +5 offspring	 gain +5 offspring

© 2006 Encyclopædia Britannica, Inc.

„buržoust“ se chová různě v závislosti na sociálním kontextu (např. vlastnictví teritoria: *Ize vyzkoušet i ve vlakovém kupě*)
 → **alternativní strategie**



Uta stansburiana



Alternativní strategie

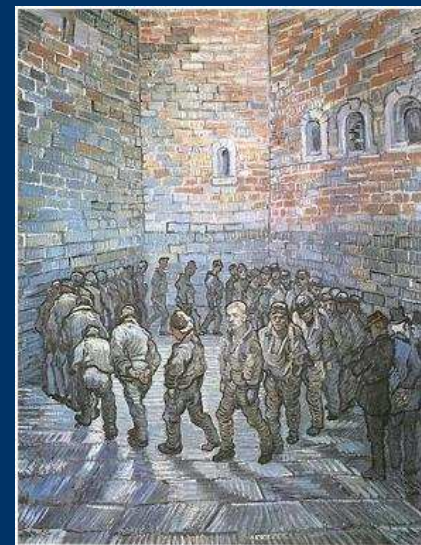
- v přítomnosti dominantních samců orangutanů mladí samci dospějí, ale nevyvinou si morfologické, fyziologické a behaviorální znaky
- nevstupují do agresivních interakcí mezi samci, nejsou atraktivní pro samice, násilné kopulace
- 2 alternativní strategie (obě podporované selekcí):
„*combat and consort*“ x
„*sneak and rape*“



Onthophagus sp.

Alternativní strategie u lidí?

- kdyby šel „arestovaný orangutan“ k doktorovi, byl by shledán nemocným (*nedovyvinutý hajzlík s aberantním hormonálním profilem a vysoce patologickým asociálním sexuálním chováním*)
- „**antisociální osobnostní porucha**“ (absence sociálních emocí, jako je empatie, láska, stud, vina apod.) je spojená s vyšší fyzickou atraktivitou, vyšší symetrií (→ *není* to porucha!!!), vyšším počtem dětí, vyšší tolerancí bolesti ...
- → je to alternativní strategie založená na využívání vyšších zisků při akceptování vyššího rizika ~ sociální podvodníci (berou zisk ze sociálního uspořádání, ale neplatí za něj)



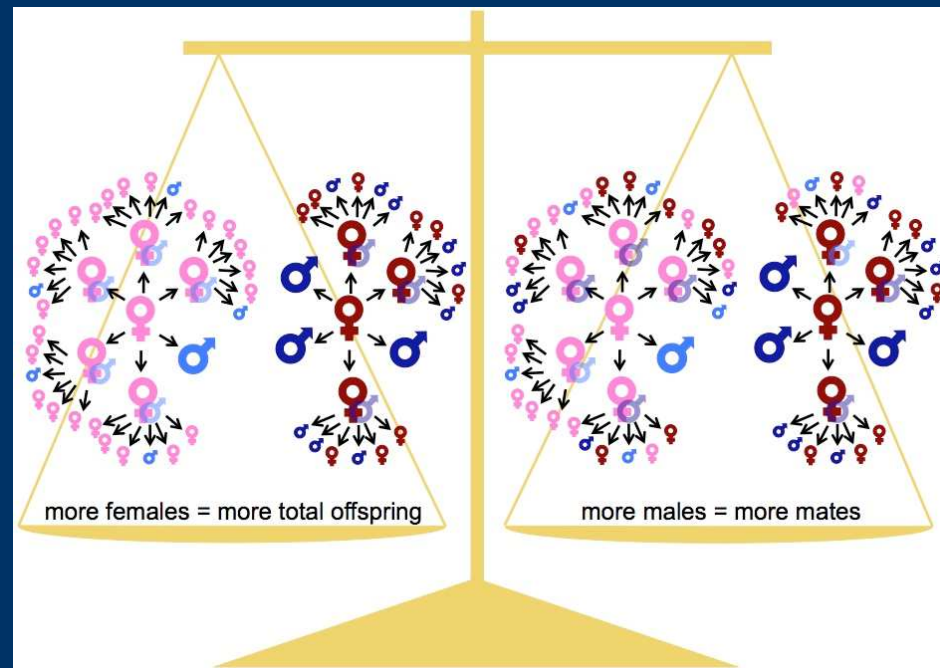
ESS a frekvenční závislost

- zločin ~ alternativní strategie (~ “*R* strategie”: snášení disturbance ~ **ochota snášet riziko pro krátkodobý zisk**) závislá na frekvenci
- úroveň je daná antropologickými charakteristikami, ale také ekonomickou (= ekologickou) situací populace (*causa* USA + potraty)
- společnost bez zločinců je nemožná (stejně jako společnost složená ze samých zločinců: *causa* Austrálie)



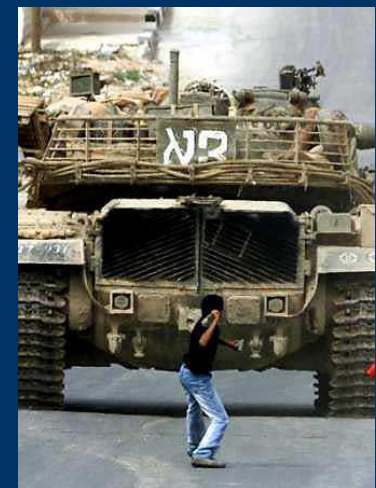
Evolučně stabilní strategie

- netýká se pouze chování: jde o kompetici alel, a tudíž je jedno, zda kódují chování nebo metabolismus
- viz např. **poměr pohlaví**



Poměr pohlaví

- pozor: počítáme **primární poměr pohlaví** (tj. poměr pohlaví zygot)
- může následovat pohlavně specifická mortalita (např. **testosteronová demence** u lidských samců v pubertě a rané dospělosti)
- diferenciální mortalitu ovšem rodiče nemohou „brát v úvahu“: produkovat vzácné pohlaví, které je vzácné proto, že hodně chcípá, znamená produkovat potomky, kteří budou hodně chcípat



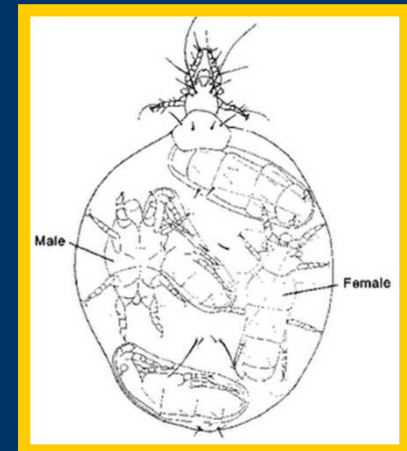
ESS a poměr pohlaví

- obvykle ~1:1 (**pokud jsou investice do synů a dcer zhruba stejné**), ale to je energeticky velmi nevýhodné (při nadbytku spermií je zbytečně produkovat 50 % synů)
- x 1:1 je geneticky nejvýhodnější (maximální variabilita potomstva)... ale mutant, který dělá hodně dcer, bude úspěšný a poměr pohlaví se vychýlí k samicím
- **poměr 1:1 je ESS**: když „nevíme“, jak úspěšní budou naši jednotliví potomci, je ESS dělat „pro jistotu“ potomky obojího pohlaví: když je nadbytek samic, začne být velmi výhodné produkovat syny → fluktuace kolem 50 %

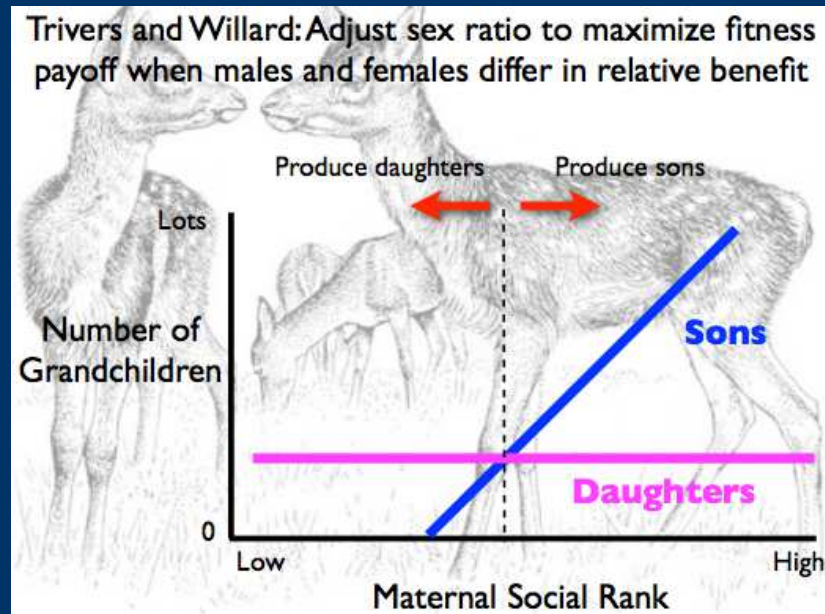


Acarophenax mahunkai

extrémně nevyrovnaný
poměr pohlaví
(„kleistogamie“, ale NE
partenogeneze!)



Triversův–Willardův model



- 1. kondice rodičů ovlivňuje kondici potomstva
- 2. kondice potomstva perzistuje do dospělosti
- 3. dobrá kondice ovlivňuje reprodukční úspěšnost jednoho pohlaví víc než druhého
- → rodiče podle své kondice a sociálního postavení „vědí“, jak úspěšní mohou být jejich potomci, a příslušně manipulují s poměrem pohlaví









Tragédie obecního majetku (*tragedy of commons*)

- proč nezabít poslední velrybu?
- rozhodně zabít...
- ... protože se neumíme domluvit, protože si nevěříme (když ji neulovím já, uloví ji on, v obou případech velrybářství končí, ale *já* buď mám, anebo nemám poslední tu hromadu masa)
- musíme nesmyslně riskovat či nesmyslně vynakládat energii



Vězňovo dilema

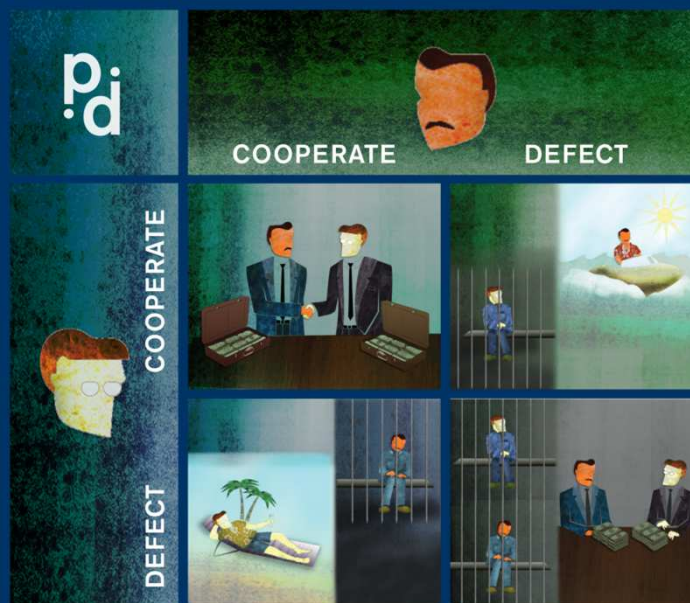
Prisoners' dilemma		prisoner B	
		confess 	remain silent 
prisoner A	confess 	 5 years 5 years 0 year 20 years	
	remain silent 	 20 years 0 year 1 year 1 year	

© 2006 Encyclopædia Britannica, Inc.

- dva zločinci zatčeni, ale policie si není jistá, kdo z nich zločin spáchal, a tak je drží v izolaci
- když jeden bude svědčit proti druhému, bude propuštěn a obviněný půjde do vězení na 20 let
- když budou oba solidárně mlčet, půjdou do vězení na 1 rok
- když budou oba svědčit jeden proti druhému, půjdou oba do vězení na 5 let

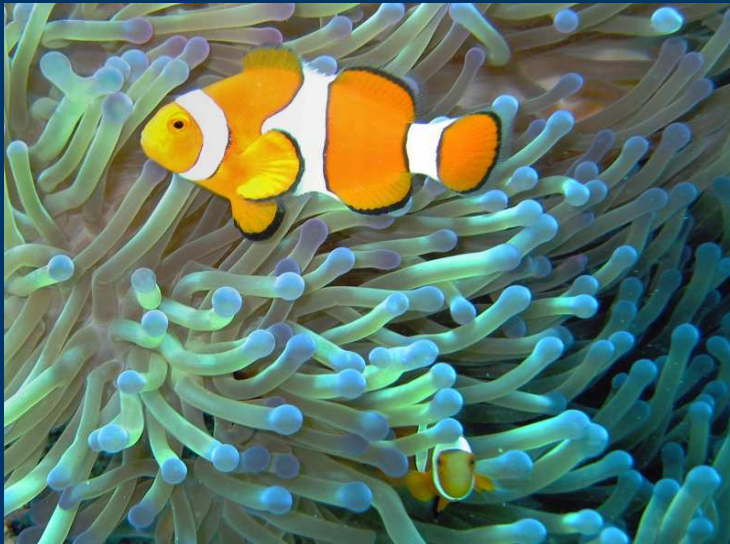
Vězňovo dilema: řešení

- 1. je lepší spolupracovat než být sobec, ALE :
- 2. úplně nejhorší je nabídnout spolupráci, ale pak být zrazen tím druhým sobcem,
- A PROTO (pro jistotu): **nikdy nespolupracuj!**



Kooperace

- ... i když by podle vězňova dilematu neměly, organismy běžně kooperují, a to v rámci druhu i v rámci vícedruhových asociací (tedy nezávisle na příbuznosti!)
- není zajímavé, že něco **vzniklo** (pořád něco vzniká a byly na to miliardy let času), nýbrž že to **nezaniklo**
- kooperace musí být **evolučně stabilní**, tj. nevyvratitelná vznikem nebo imigrací egoistů

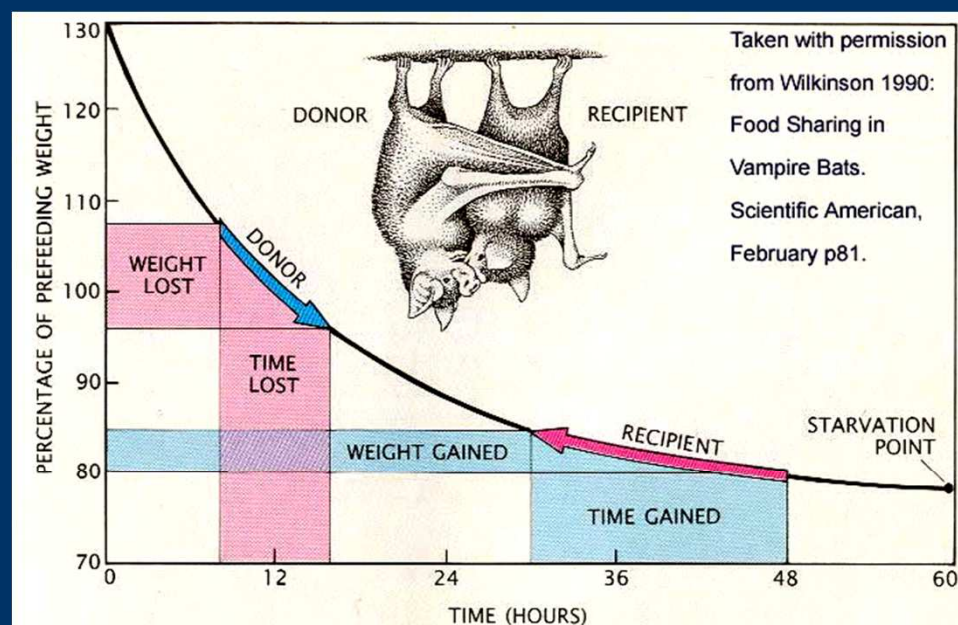


- když se vězňovo dilema opakuje, vede k jiným výsledkům:
- kooperace je možná



Desmodus rotundus

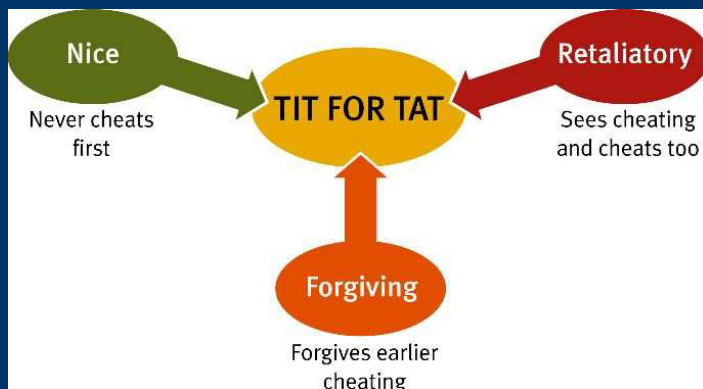
Reciproční altruismus



COST-BENEFIT ANALYSIS of blood sharing among vampire bats indicates that recipients benefit more than donors lose. The author weighed adult females returning to the roost after feeding and then weighed them every hour for the next 24 hours. An individual who had fed might return at 130 percent of its prefeeding weight (half the weight of a blood meal is lost through urination within the first hour after feeding), whereas a bat who failed to feed on two successive nights might return at 80 percent of its earlier weight. By regurgitating five milliliters of condensed blood to a hungry roostmate, the donor bat might drop from 110 to 95 percent of its prefeeding weight but lose only six hours of the time it has remaining until starvation. The recipient bat, however, gains 18 hours and so benefits more than the donor loses.

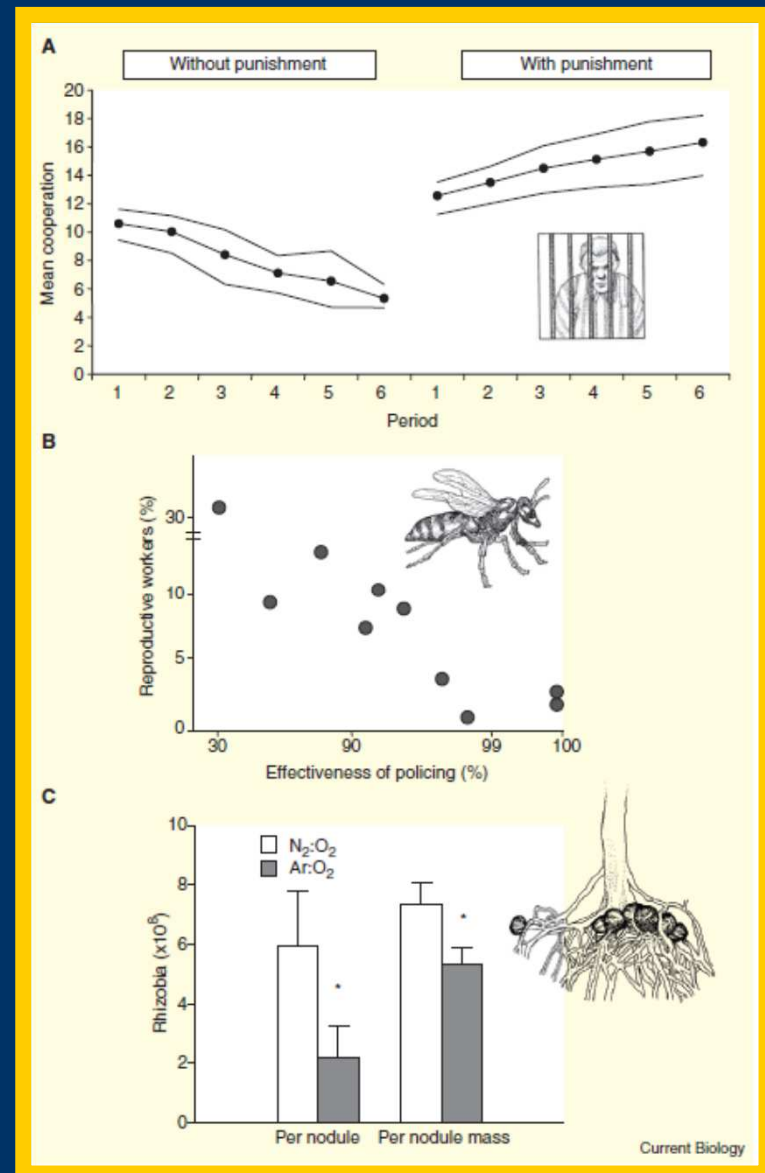
Vznik kooperace: *tit-for-tat* a podobné hry

- herní strategie pro opakované vězeňské dilema
- nabízíme spolupráci, ale trestáme zradu (tj. strategie „kdo do tebe kamenem, ty do něho chlebem“ nefunguje)
- nebezpečí: „spirála smrti“ – např. krevní msta x chovejte se pravděpodobně



Vynucená kooperace

- i když se kooperace vyplácí, lidé více kooperují, když jim hrozí trest
- dělnice vos kladou méně vajíček, když existuje „policie“
- rostlina blokuje přísun kyslíku do kořenových hlízek, kde je málo fixovaného N_2



Sukcese strategií

- altruismus ← trestání sobců
 - ale
- trestající altruista má dvojitý výdaj: podporuje bližní a trestá sobce
- 2 vlastnosti: altruismus/egoismus a trestání/netrestání
- nejprve mizí sobci, potom trestající altruisté, zůstává rovnováha netrestajících altruistů a trestajících sobců → např. policie



Eugène François Vidocq
La Sûreté Nationale

Kooperativní a kompetitivní hry

- **1. kooperativní hra** (= hra s nenulovým součtem, *non-zero sum*): oba hráči mají prospěch
- **D. Ricardo**: zákon komparativní výhody (obchodní výměna se vyplácí i tomu, kdo je nejlepší v produkci *všeho* zboží)
- **Ötzi** (3300 let př. Kr.): překvapivě pokročilá industrie nasvědčující pokročilé dělbě práce



Kooperativní a kompetitivní hry

- **2. kompetitivní hra** (= hra s nulovým součtem, *zero sum*): prospěch jednoho hráče je ztráta druhého... ale je to složitější (obchodník-zákazník, sport)
- konflikt rodič-potomek
- rodičovské investice (blaho mláděte x budoucí rozmnožování rodiče)
- rivalita mezi sourozenci (až po siblicidu a intrauterinní kanibalismus)

AO1: Parent-offspring conflict



- **Conflict before birth:** Foetus secretes a hormone that damages the mother to gain more nutrition.
- **Conflict after birth:** Parents often need to take their attention from older children when they have a new offspring.
- **Sibling rivalry:** This then leads to fighting between siblings for access to parents.



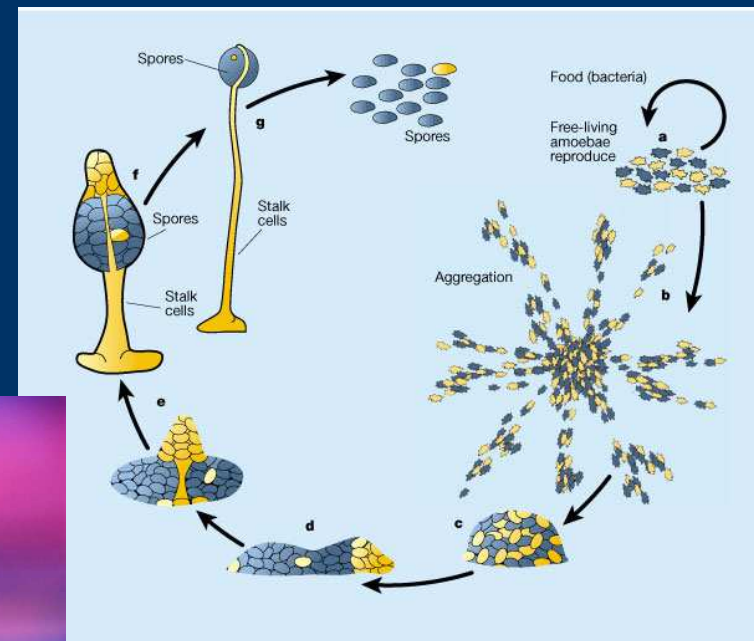
Kooperace → podvody

- v egoistické společnosti nemohou podvodníci existovat
- vnitro- i mezidruhové
- např. falešní čističi



Kooperace → podvody

- batesovské mimikry („vosa + nesytka“), gonotaxe apod.
- vnitrodruhové podvody (*free riders*, *tragedy of commons*)
- podvod – strategie závislá na frekvenci!

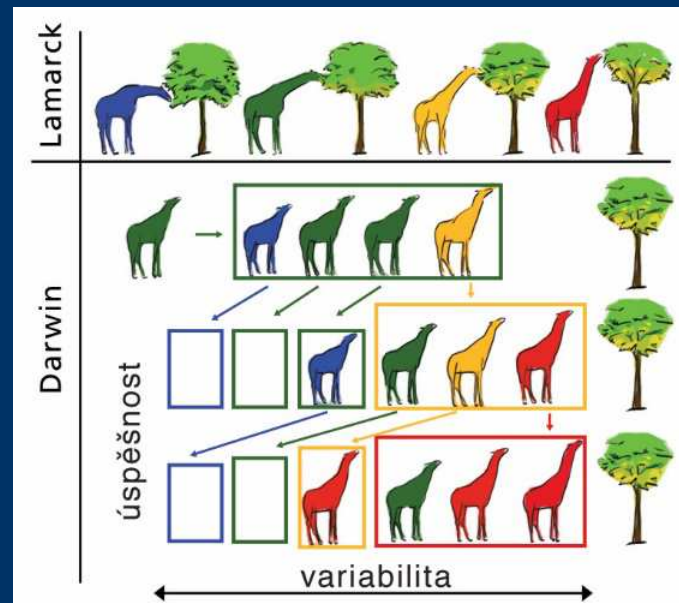


Dictyostelium discoideum



(Neo)lamarckismus

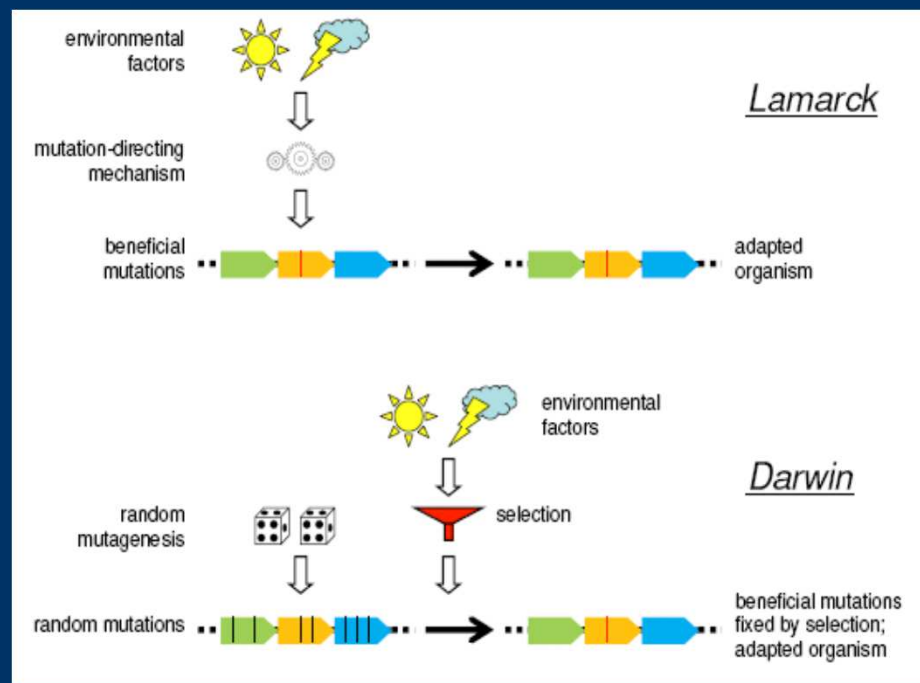
- alternativní vysvětlení adaptací (tj. i tady věříme, že vlastnosti organismů jsou „k něčemu“)
- lamarckovské organismy se mění proto, že „chtějí“ – opravdu se aktivně přizpůsobují (× darwinovské organismy jenom žijí a množí se, přizpůsobení je vedlejší efekt)
- a své přizpůsobení přímo předávají potomstvu



- **Darwinismus:**
organismus produkuje mutace všech druhů (dokáže měnit rychlost mutageneze, dokáže mutagenezi soustřeďovat do jednotlivých genů, ale nedokáže vytvářet *ty správné, potřebné mutace*), ty správné vybírá až selekce

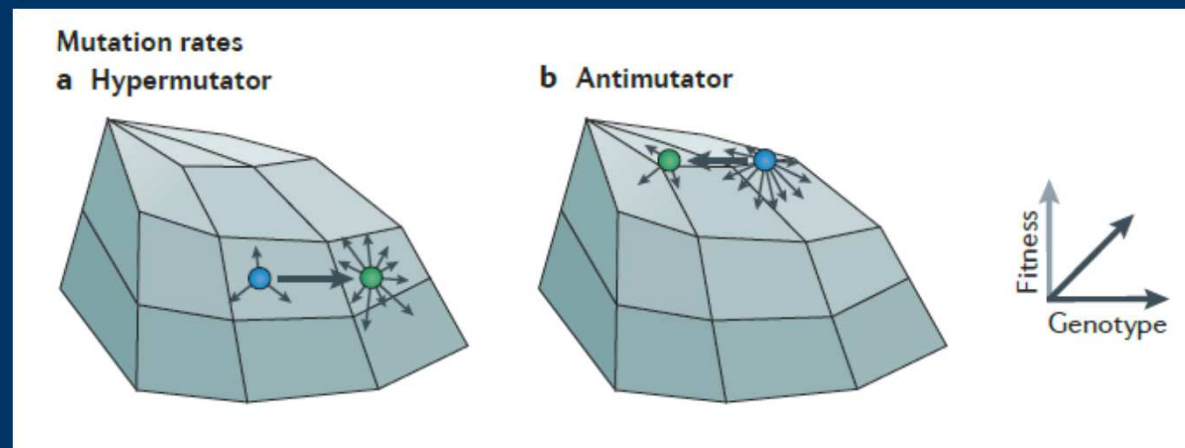
- **Lamarckismus:**
organismus dokáže poznat, které mutace potřebuje, a *právě jenom ty* si pak sám „naordinuje“

Darwinismus x lamarckismus



„Náhodné mutace“

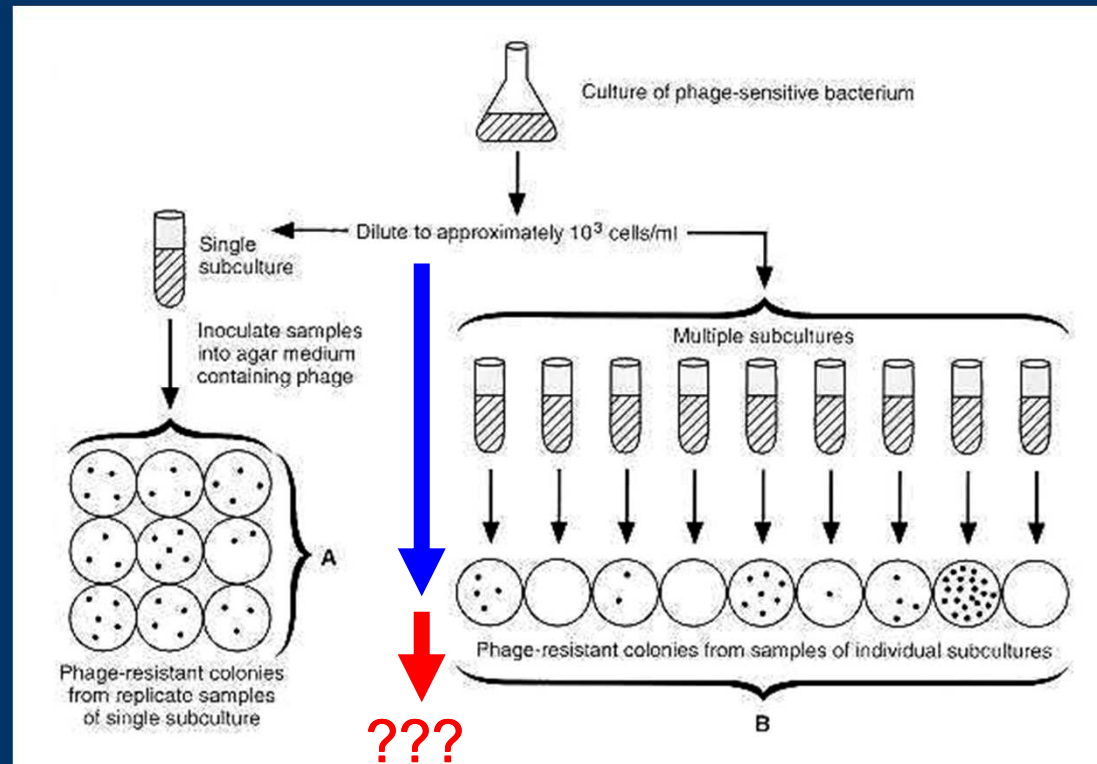
- mutace „náhodné“ – to znamená pouze to, že mutace nevznikají „**proto, aby** vyřešily problém“
- x mutace jsou indukovány prostředím, rychlost mutageneze se mění (hypermutátoři x antimutátoři), *hot spots*...
- geny hodně exprimované nebo silněji selektované mají pomalejší mutagenezi (selekce mění mutační rychlost, aby omezila mutační škody) x nebo rychlejší mutagenezi ???
- **celková mutageneze může být adaptivní**





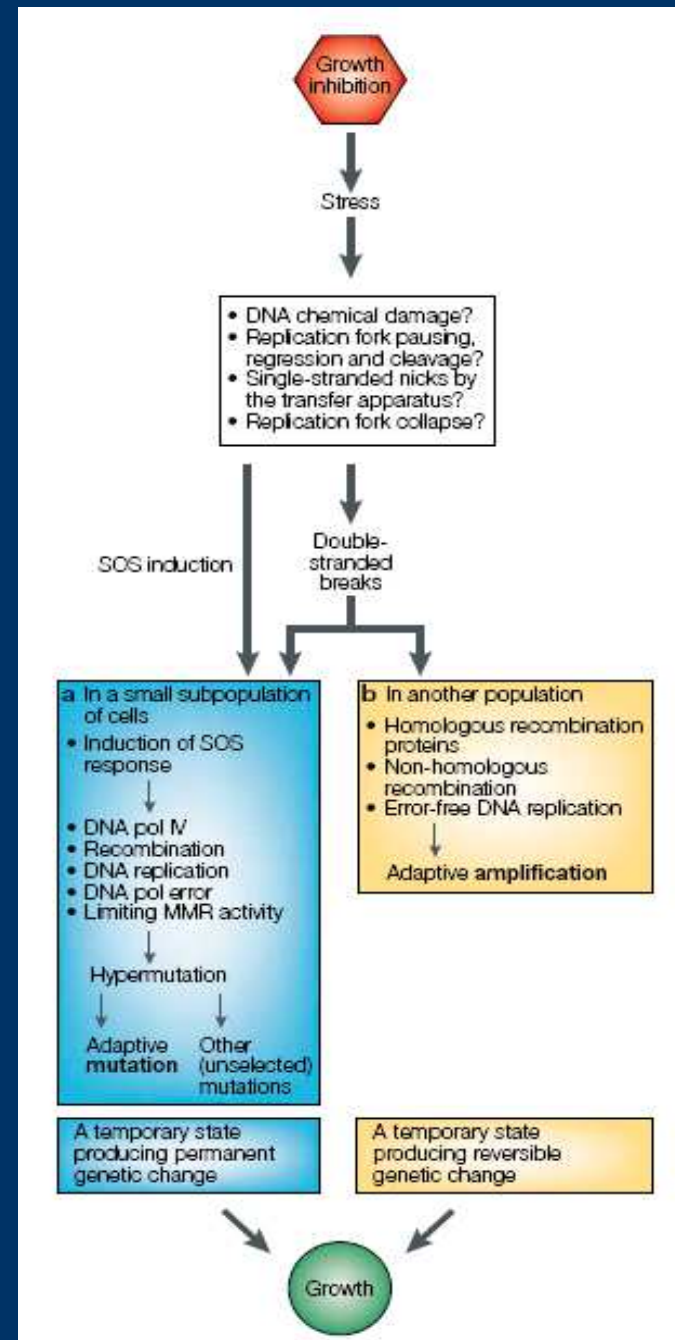
- fluktuační test: mutace nevznikají jako *specifická* reakce na změnu prostředí...

- ... ledaže by na to měly víc času



„Cílené“ mutace?

- modifikovaný fluktuační test ukazuje, že mutanti *vznikají postupně*
- ale **nečeká se** na tu správnou reverzní či supresorovou mutaci
- kolabující reparační mechanismy mohou zvýšit celkovou úroveň mutagenese → **přechodně hypermutátorská subpopulace** (10^{-3} – 10^{-4} , přechodnost minimalizuje mutační zátěž)
- molekulární mechanismus adaptivních mutací odlišný od mutací spojených s růstem (spojený s reparační „SOS odpovědí“?)

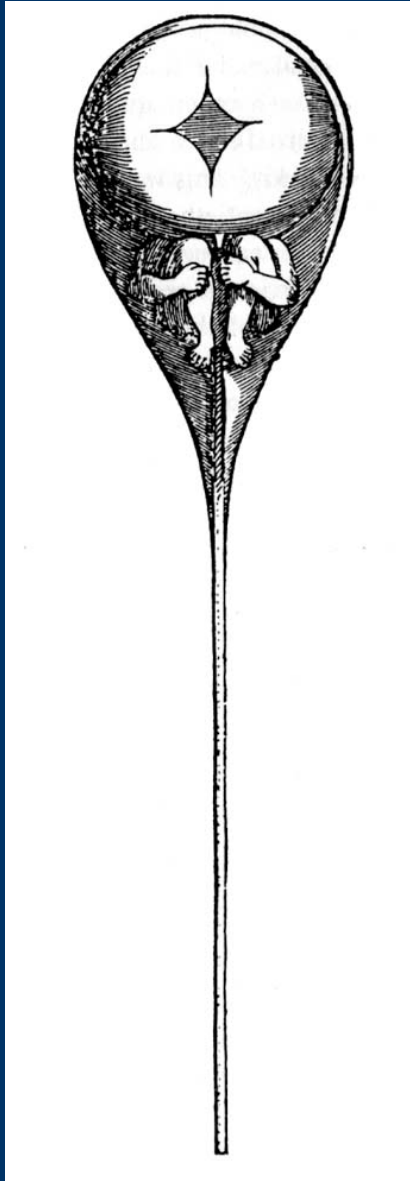


Lamarckismus?

- buňky pracují s frekvencí mutací (náhodné otáčení osudím, ale rychlejší), ale pořád nedokážou vytvořit tu pravou adaptivní mutaci („náhodnost“ = **necílenost, neadaptivnost**)
- neznáme mechanismus, kterým by se mohla fenotypová „zkušenost“ přepsat do DNA (skoro určitě neexistuje)
- + jak se určí, která „zkušenost“ se má dědit a ne zapomenout? (předchozí selekce) → pokud lamarckovské fenomény objevíme, budou spíš produktem darwinovské selekce než alternativním mechanismem
- **weismannovská bariéra** odděluje zárodečnou linii od somatu (adaptivní mutace by se musela trefit do DNA v gametě) – cokoliv se děje v somatických buňkách, nemá evoluční význam

Lamarckismus?

- genetická informace není (preformacionistický) plánek, ale (epigenetický) návod!!!



vylijeme do máslem vymazané a moukou vysypané babovky. Pečeme v dobře prohřáté troubě asi 30 minut, babovka tato jest lehoučká a jemná.

TŘENA BÁBOVKA.

16 dkg másla utřeme do pěny, přidáme 4 žloutky, 30 dkg cukru a třeme dále, celkem asi půl hodiny. Naposledy přidáme koflík studeného mléka, 30 dkg mouky, do které jsme zamíchaly půl pečivového prášku a trochu strouhané citronové kůry, ze 4 bílků tuhý sníh a vše zlehka promícháme. Těsto vlijeme do babovkového tvořítka máslem vymazaného, moukou nebo houskou vysypaného a upečeme v dobře prohřáté troubě asi za 3/4 hodiny. Upečenou, trochu prochladiou babovku vyklopíme a pocukrujeme.

OBYČEJNÁ VANOČKA.

Do mísy dáme 80 dkg jemné mouky, 5 lžic cukru, roztaveného másla

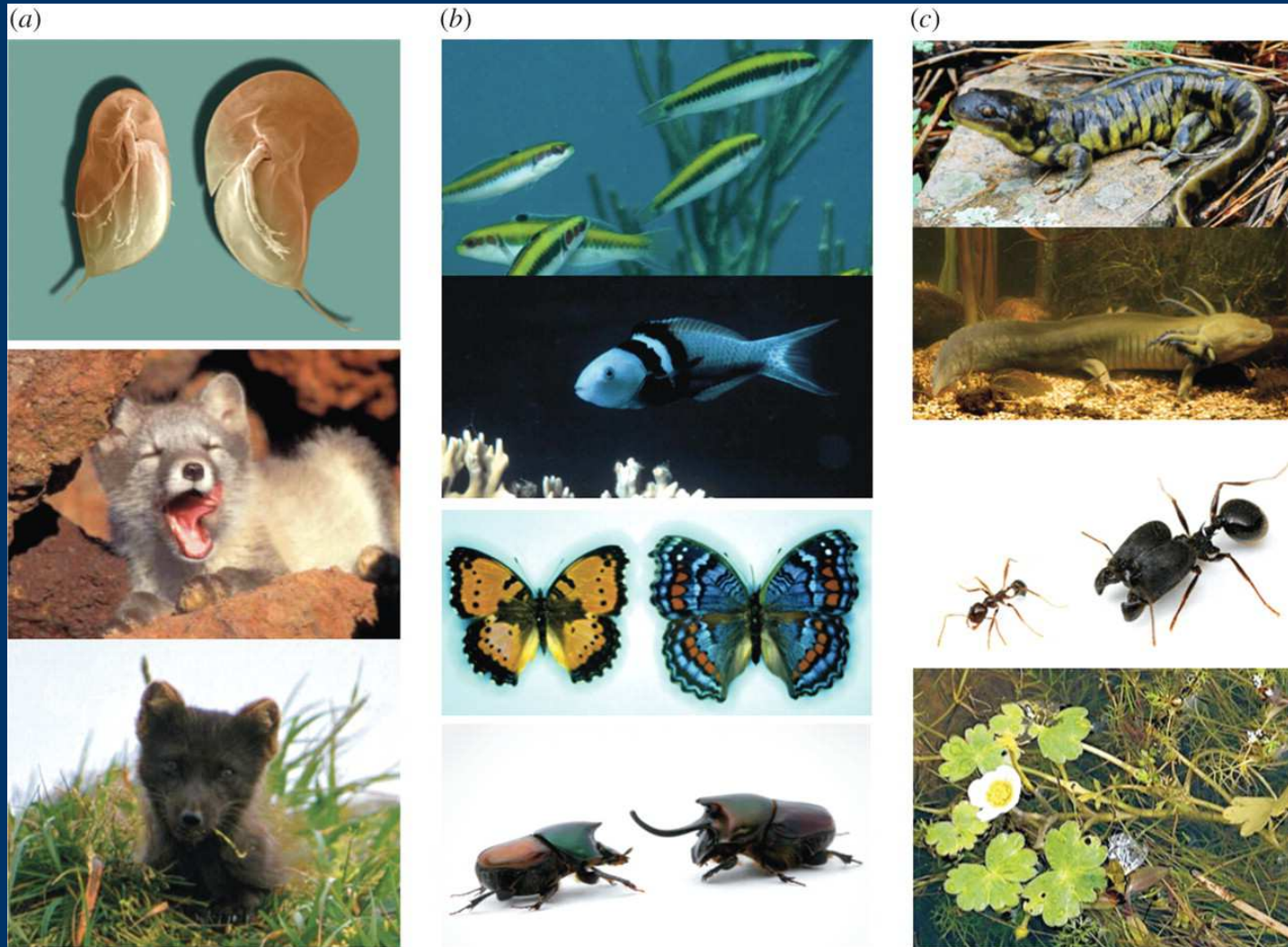
© hařentak.blog.cz 2010

„Kvazi-lamarckismus“

- ale mnoho fenoménů jako lamarckismus jenom vypadá
- 1. „dědičnost získaných znaků“
- 2. „dědičnost bez DNA“



Fenotypová plasticita: jeden genotyp x několik fenotypů



Fenotypová plasticita x (evoluční) adaptace



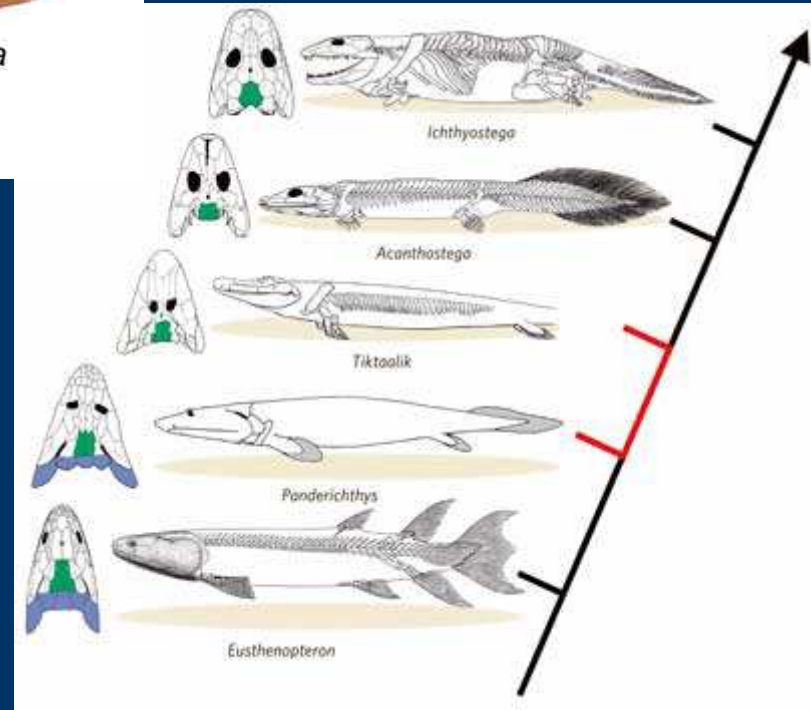
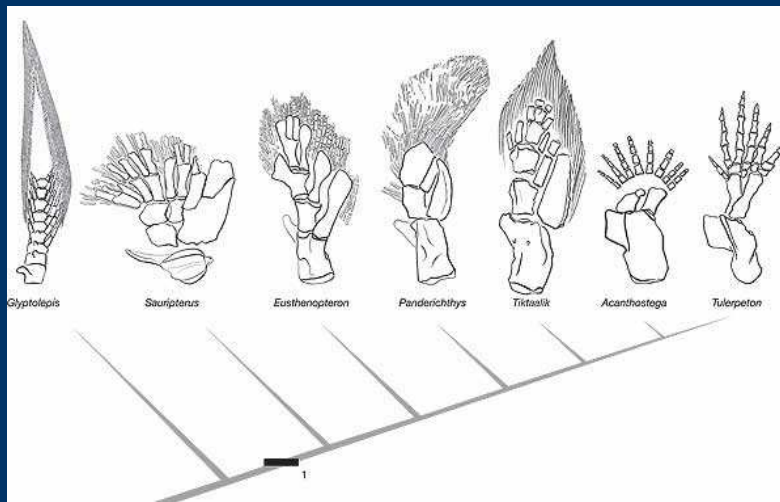
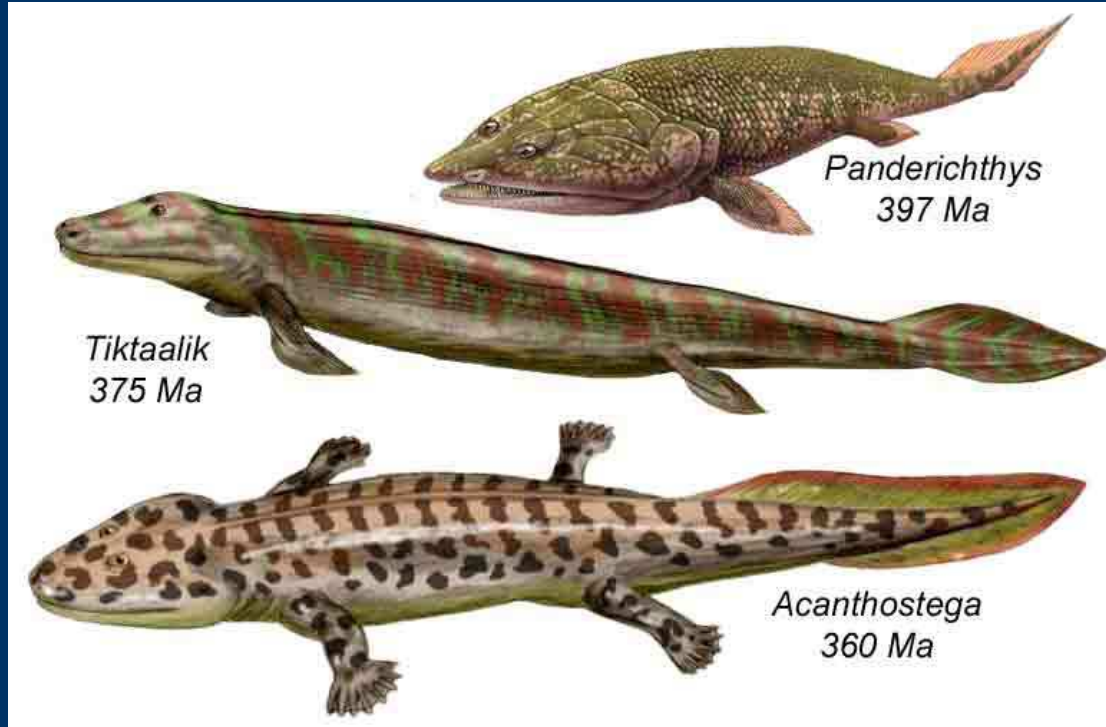
na život v horách se nelze
individuálně „adaptovat“, ale jenom
si na něj zvyknout

- „terestriční bichři“ – lepší chůze, změny kostry pletenců, uvolnění kostry hlavy...
- ... a to všechno v průběhu života jedince (tj. vůbec žádná selekce!)



Tiktaalik

(2004)
devon



Fenotypová plasticita v makroevoluci?

Standard model: mutate first, adapt later

Mutation in egg or sperm



Mutation produces physical changes in offspring



Mutation spreads if advantageous



Genetic assimilation **adapt first**, mutate later

No mutation at first



Physical changes are a plastic response to a different environment

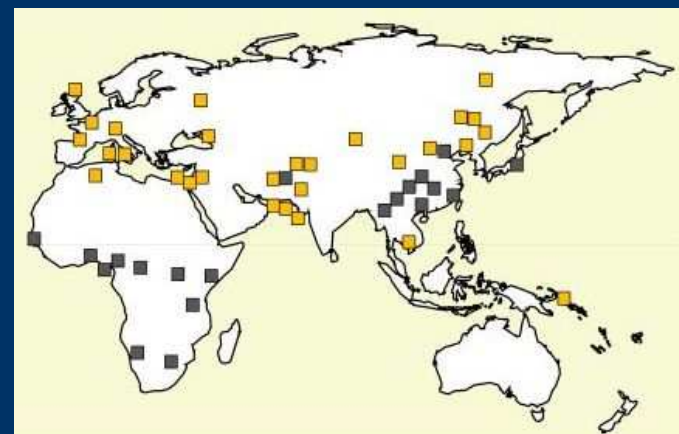
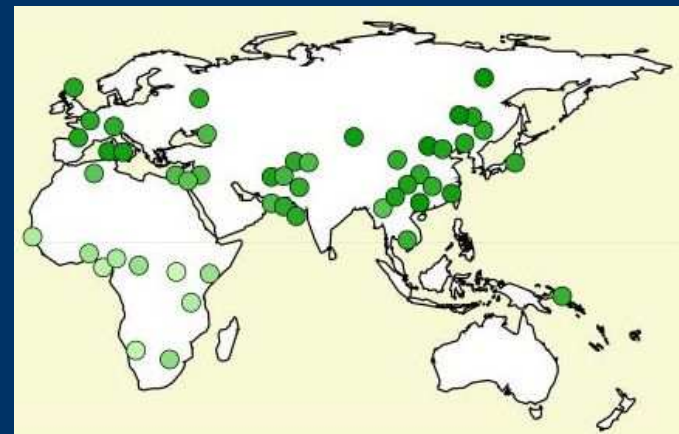
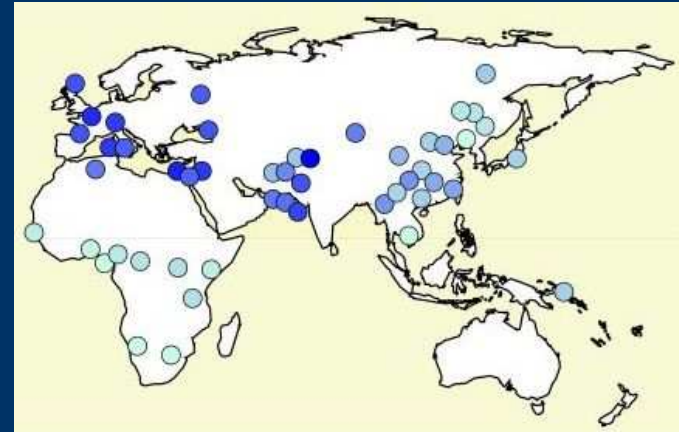


Only later do mutations "fix" the physical changes



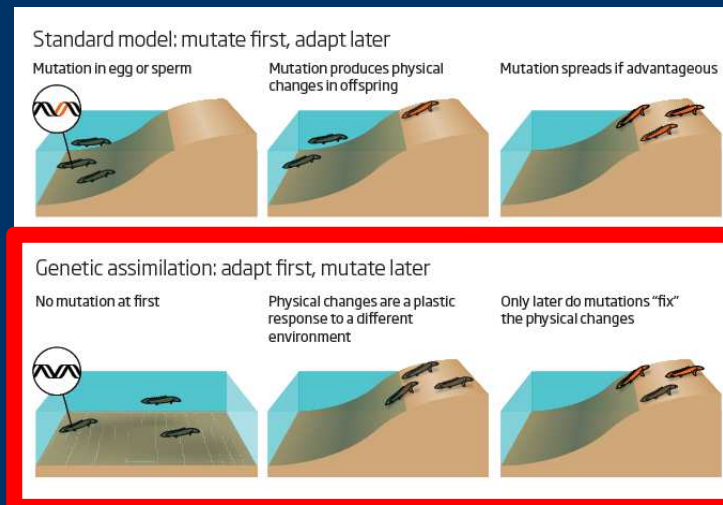
„Mozkové“ geny a tonální jazyky

- přítomnost „mutace pro čínštinu“ se pozná, pouze když se učíte čínsky – pak je ta mutace výhodná a selekce ji upevní – jinak je neviditelná, neutrální a selekce si jí nevšímá (patrně náhodně zmizí)
- → učení se čínštině mění kontext pro selekci → mezi studenty čínštiny převládnou mutanti, kteří se to učit *nemusí*



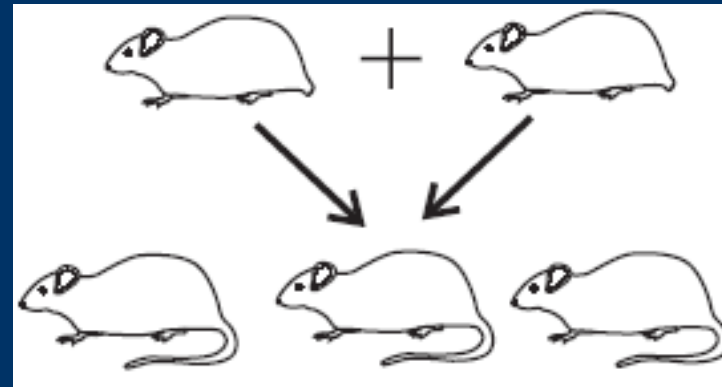
Genetická asimilace

- **genetická asiimlace**: adaptivní genetická změna vytvořená selekcí ve prospěch (environmentálně) indukovaného nového fenotypu
- kde je fenotypový výsledek plastických změn nutný pro přežití, tam se mohou fixovat jen mutace, které tento fenotyp podporují nebo mu aspoň neškodí → tento fenotyp se postupně stává geneticky dědičným
- evoluce je šíření mutací, ale plasticita spoluurčuje, *které z mutací se budou šířit*



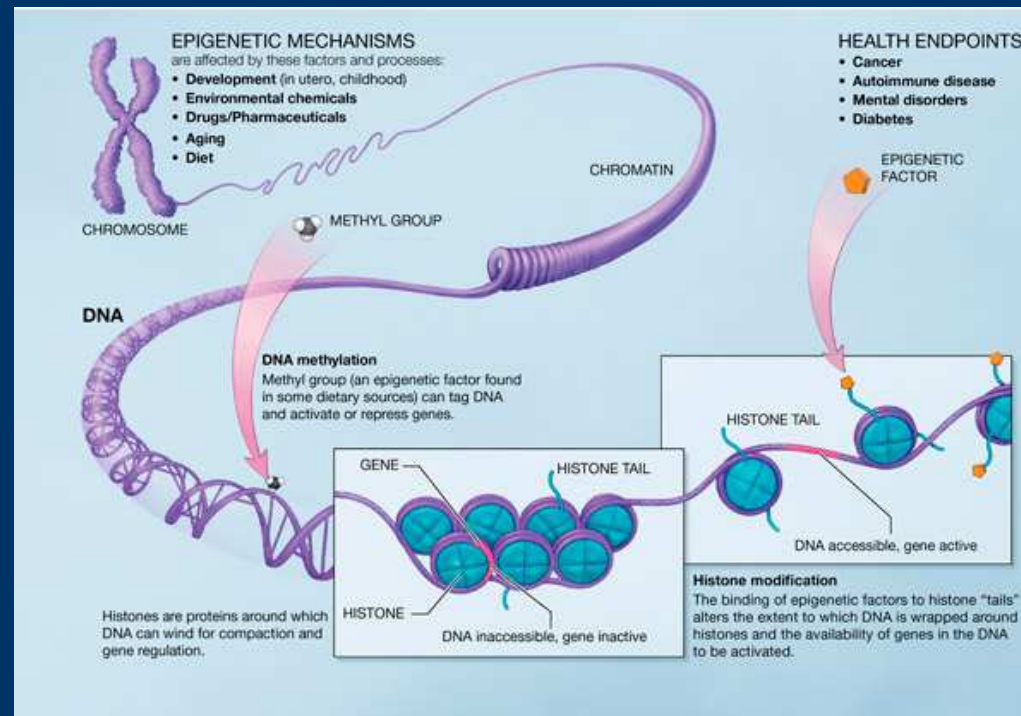
Genetická asimilace a Baldwinův efekt

- změna prostředí → změna fenotypu (= změna exprese genů) → selekčně neutrální mutace se hromadí v jiných částech genomu → původní fenotyp nelze vytvořit ani v původním prostředí
- takže kdyby Weismanna nepřestalo sekání ocásků bavit předčasně (po 22 generacích)...
- „novým fenotypem v novém prostředí“ může být i naučené chování (**Baldwinův efekt**): od naučeného k vrozenému (instinktivnímu)



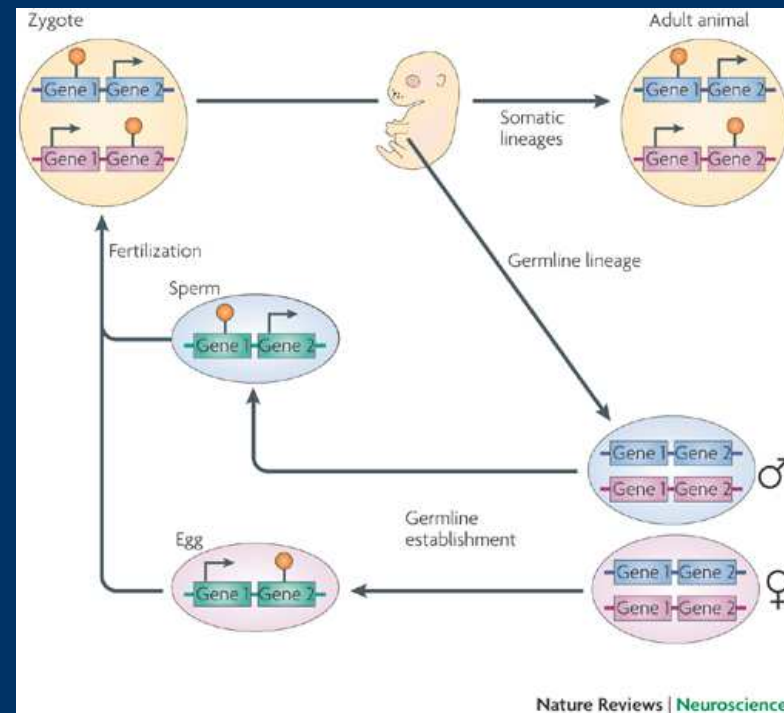
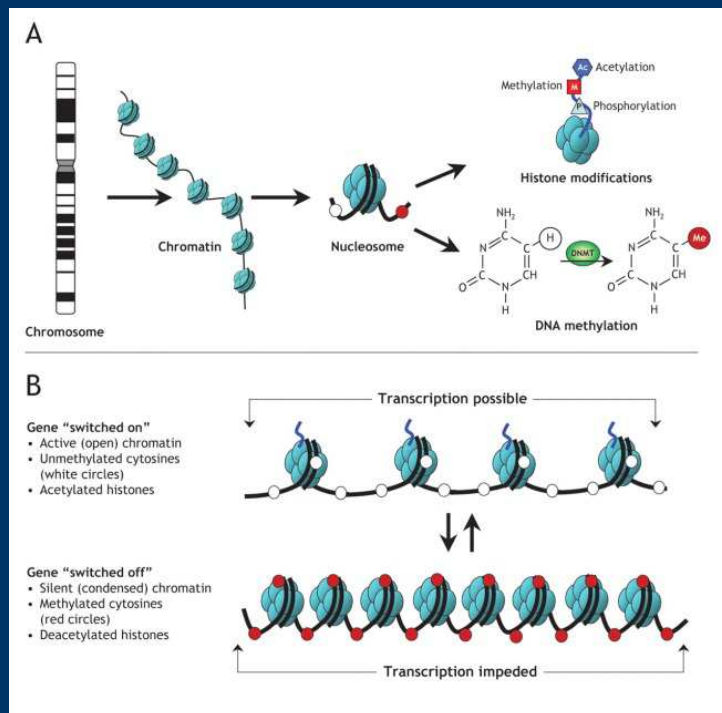
Epigenetika

- v jádře není „DNA“, ale chromatin (DNA + spousta proteinů, které ovlivňují expresi DNA)
- exprese DNA je ovlivněna např. specifickou metylací bází → struktura chromatinu



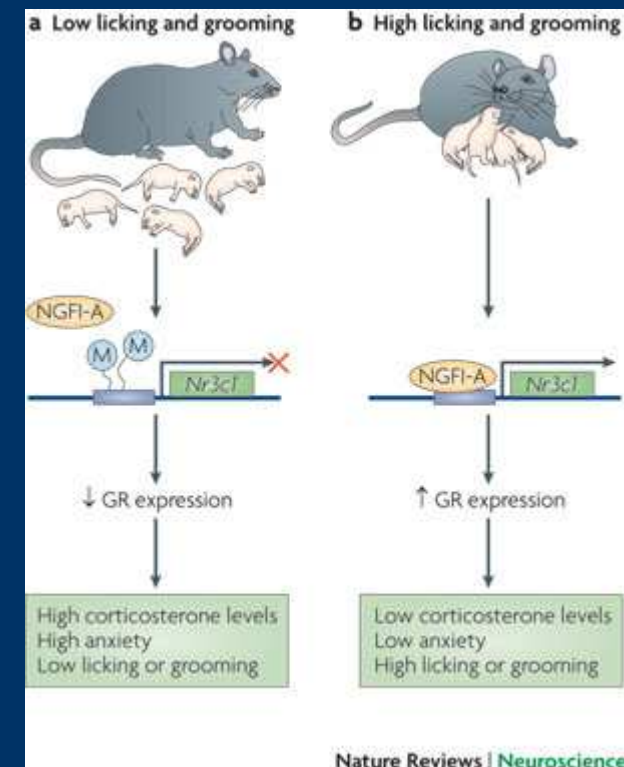
Epigenetika

- metylace přežívá mitózu → všechny somatické buňky v těle mají **stejný imprinting** (mateřský a otcovský)
- při gametogenezi se metylace smaže a nastaví znovu: buď samčí, anebo **samičí** → (obvykle) žádná mezigenerační dědičnost



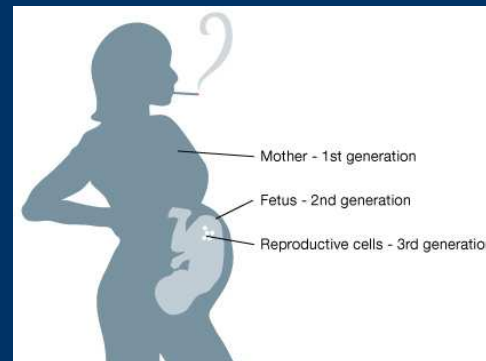
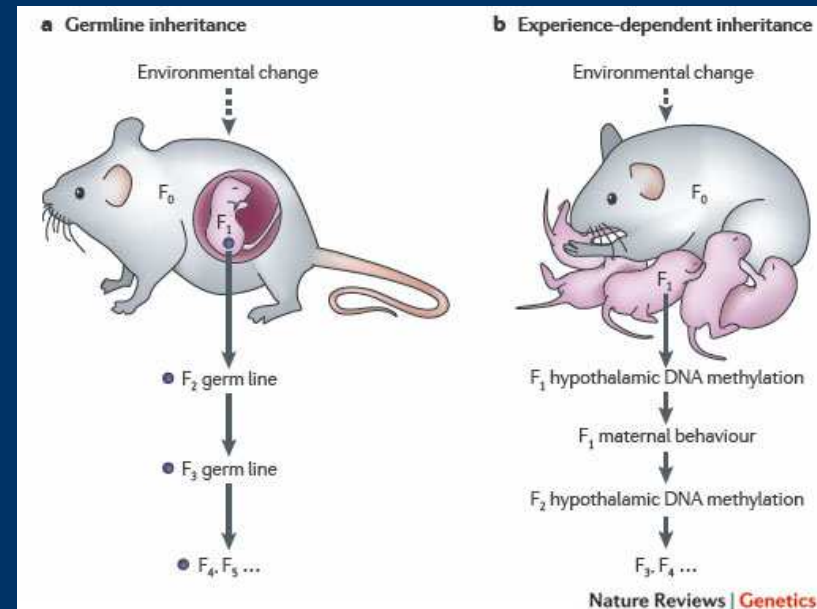
Epigenetika

- hodně a málo pečující matky krys ovlivňují vývoj neuroendokrinní hypothalamo-adrenální dráhy a chování mláďat (náchylnost ke stresu) ← metylace genu pro glukokortikoidní receptor během prvního týdne po narození
- epigenetický stav genu je ovlivnitelný chováním
- chování může být epigeneticky (zde behaviorálně) dědičné („**epialely**“)



Epigenetická dědičnost

- epigenetickou změnu vyvolává buď přímé ovlivnění zárodečné linie, nebo životní zkušenost
- většinou se začíná od nuly, ale cca 20 % epigenetických značek se dědí
- „epigenetická dědičnost“ = „neúplně přeprogramování“
- odlišit od genetiky a od přímého ovlivnění matka–plod–zárodečné buňky v plodu (**aspoň 4 generace!**)



Linaria vulgaris: „epialela“ genu *Lcyc*

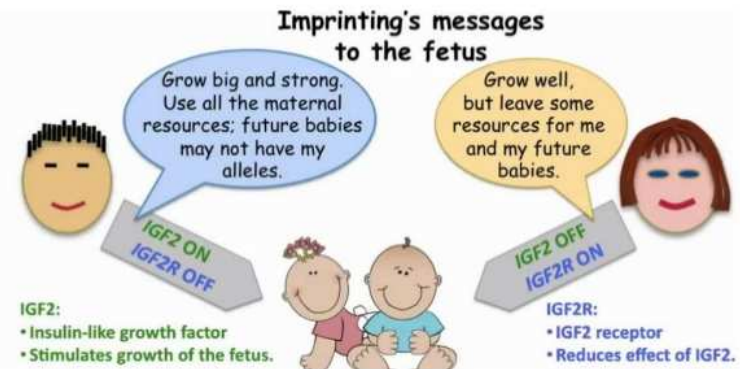
Epigenetika a evoluce

- málo epigenetické dědičnosti? – epigenetika *nemá* být dědičná, protože má naopak jemně adjustovat jedince na prostředí, v němž zrovna žije
- ledaže by byl důvod, proč epigenetiku dědit – **genomový imprinting**: geny v novém organismy si pamatují, od kterého rodiče přišly → mohou „kopat za jeho zájmy“
- geny v jedinci nejsou ostatním jedincům stejně příbuzné
- příbuznost mezi bratrem a jeho *nevlastní* sestrou („*mateřskou polosestrou*“):
 - **gen na mtDNA**: 100 % (13 proteinových genů)
 - **gen na chromosomu Y**: 0 % (70)
 - **gen na chromosomu X**: 50 % (1,000)
 - **normální (neimprintovaný) gen na autosomu**: 25 % (15,000)
 - **od matky odvozený gen na autosomu**: 50 % „jako X“ (100)
 - **od otce odvozený gen na autosomu**: 0 % „jako Y“ (100)
- procenta příbuznosti vysvětlíme později

- kde je konflikt mezi zájmy matky a embrya (výživa: **matrotrofie**), budou se otcovské a mateřské alely v embryu chovat odlišně, pokud vědí, odkud pocházejí:
- otcovské alely jsou více „sobecké“ ve prospěch embrya a v neprospěch matky a sourozenců (**mateřská alela**: matka 100 %, sourozenci 50 %; **otcovská alela**: matka a nevlastní sourozenci 0 %, vlastní sourozenci 50 % – ale jsou tam vůbec?)

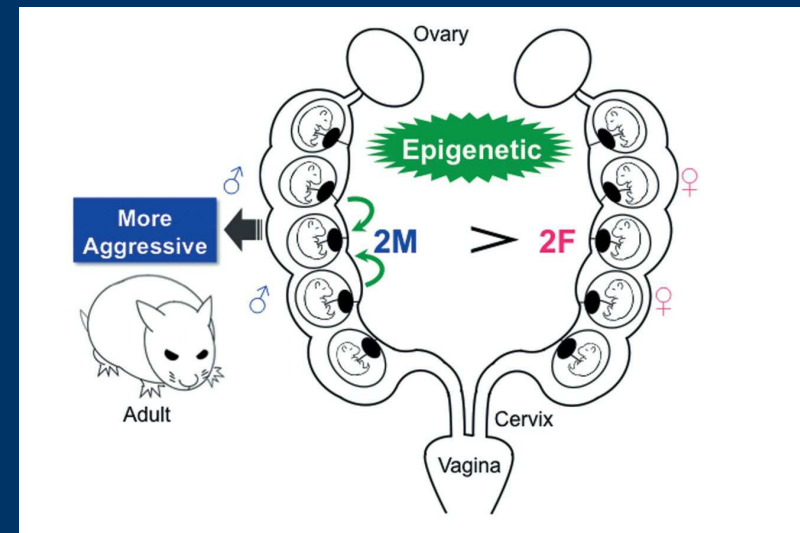
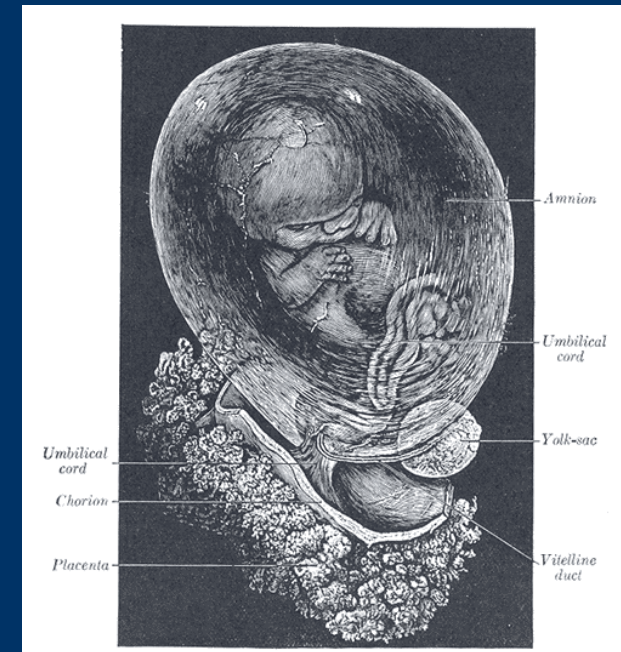
Děloha a (epi)genetické konflikty

Parental Conflict Theory



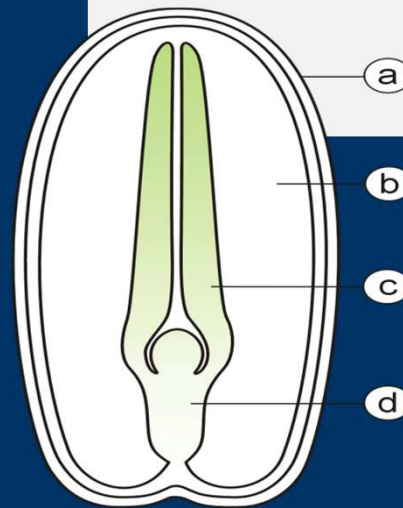
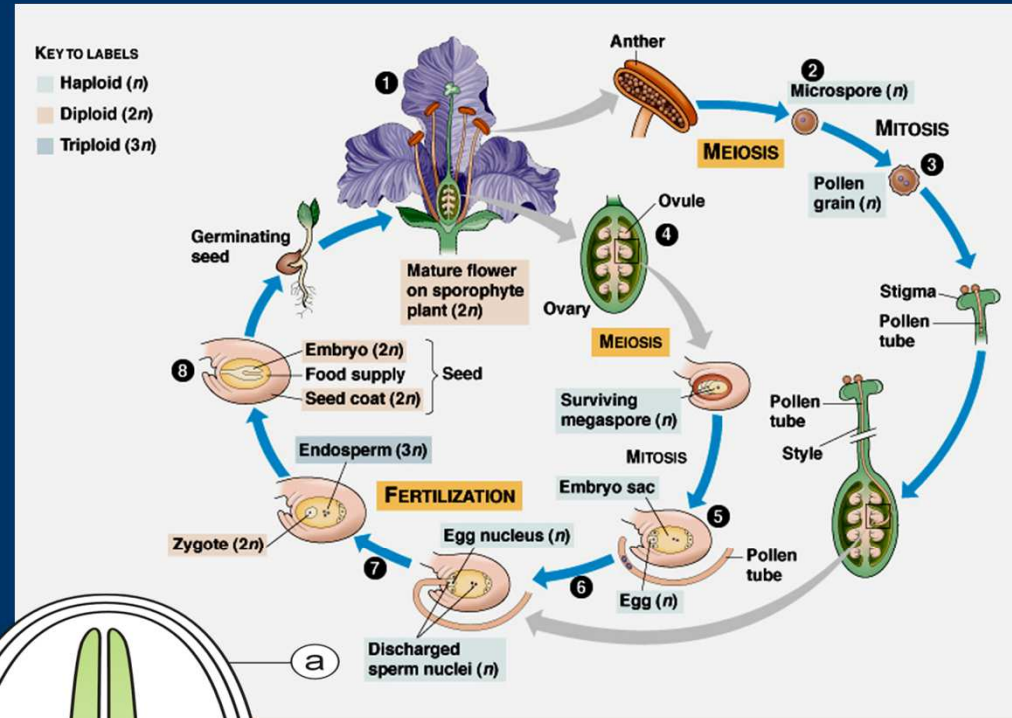
Děloha a (epi)genetické konflikty

- embrya jsou biochemicky spojená s matkou, otcovské geny v embryích mohou přímo ovlivnit fyziologii matky
- matka: ponechat si živiny i pro sebe (uložit glukózu do glykogenu)
- otcovské geny v embryu: co nejvíc glukózy v krvi
- → placenta (součást embrya) produkuje „anti-inzuliny“
- např. antagonistický pár: otcovský *IGF2* (*insulin-like growth factor II*) a mateřský *IGF2r*



Exprese genů závislá na rodiči

- dlouhodobé soužití mateřských a embryonálních tkání:
- placenta savců
- semeno = embryo (MP) + endosperm (MMP) + mateřská tkáň (MM) vyšších rostlin (gen *MEDEA*: gen po matce podporuje růst endospermu na úkor embrya)
- sociální interakce: kanibalismus (?)



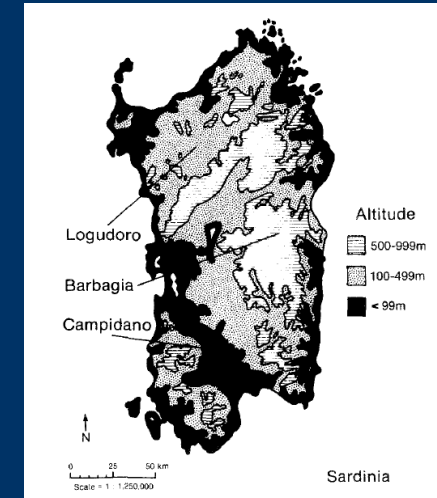
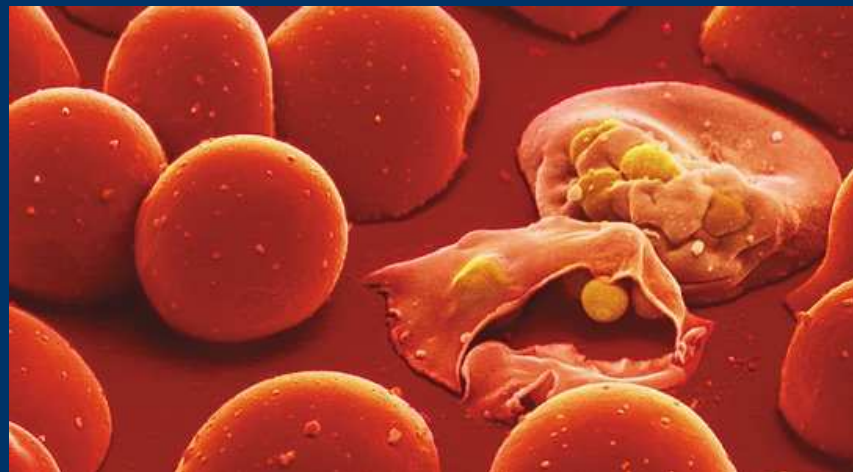
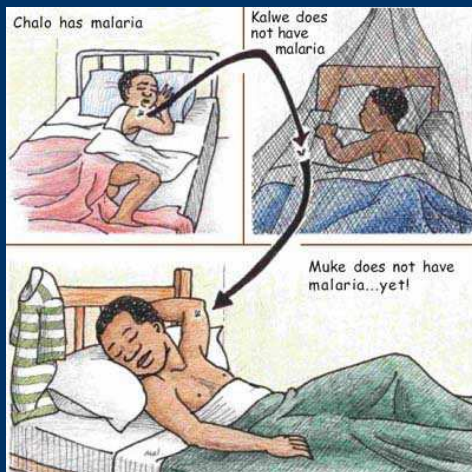
Genetika – kultura (*nature × nurture*)

- **kultura** = přesvědčení či pravidla chování, která jsou na základě sociálního učení (napodobování, vyučování) přenášeno z jedince na jedince
- často velmi vysoká věrnost kopírování (korelace rodič-potomek: náboženství 0.71, politika 0.61, výška postavy 0.51, IQ 0.49, délka předloktí 0.42)
- žádné chování **není** *bud'* genetické, *nebo* kulturní
- geneticky podmíněná neofilie/neofobie, schopnost učení apod.: např. hudební nadání se víceméně dědí – je to genetika (stavba mozku, ultrastruktura synapsí, neuro-modulátory), nebo kultura?



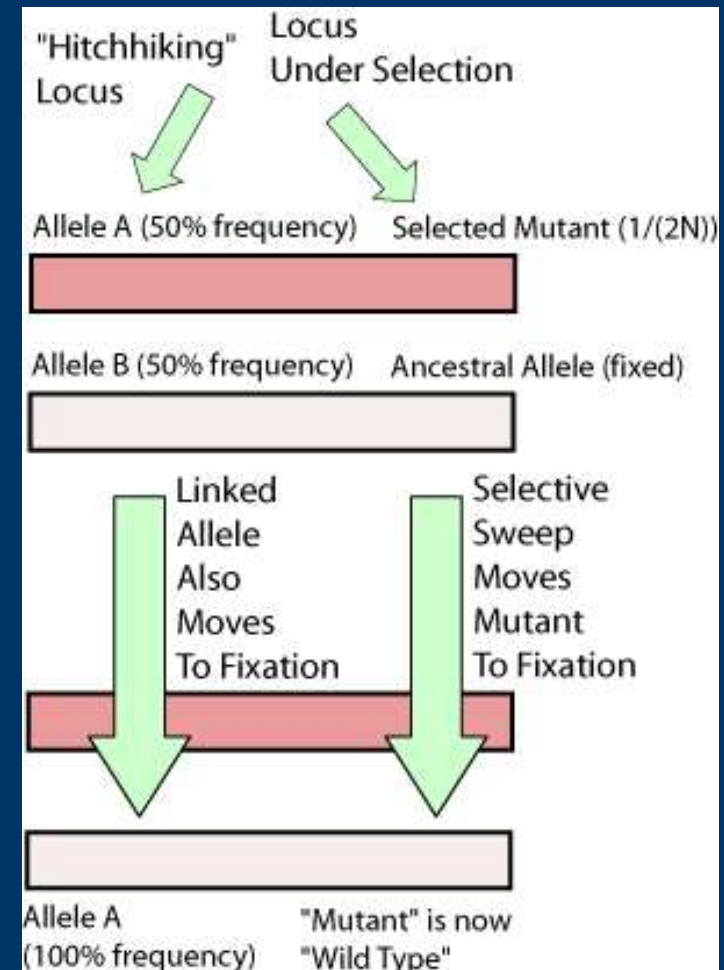
Genokulturní koevoluce

- Sierra Leone: **pěstování jamů** → **šíření srpkovité anémie** (= mýcení lesů a pěstování jamů → kumulace povrchové vody → malárie → šíření srpkovité alely hemoglobinu)
- Sardinie: pastevci tráví léto v horách, vesnice jsou v horách, ženy a děti je nemají opouštět, aby nebyly postiženy *Zlým okem*



Genetický (a genokulturní?) draft (*hitchhiking*)

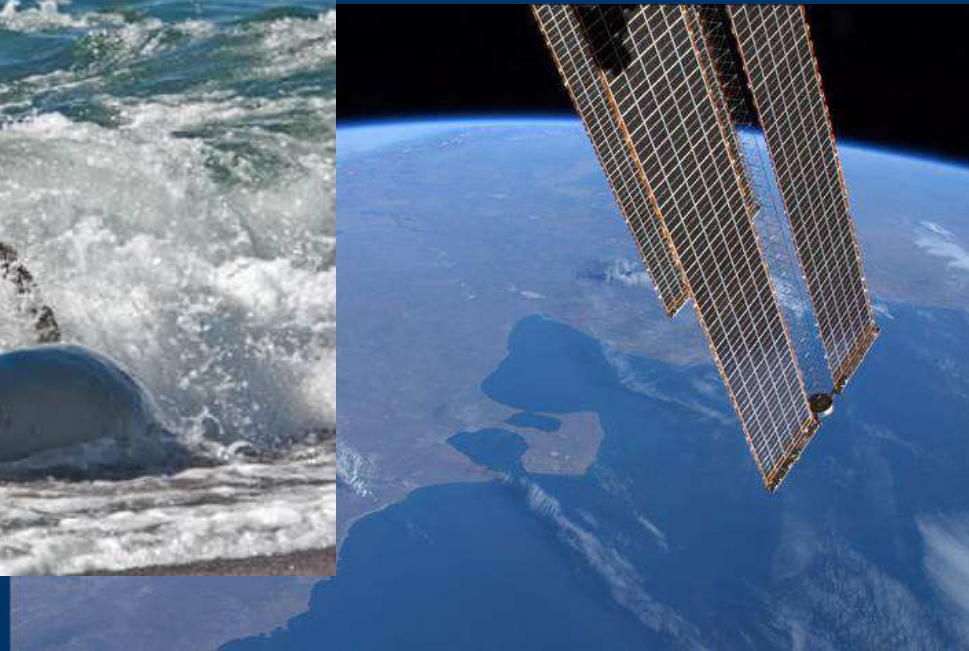
- s pozitivní selekcí jednoho genu se může svézt i neutrální nebo mírně škodlivý gen v okolí
- silně (pozitivně i negativně) selektovaná alela vymete polymorfismus všech genů, které jsou s ní v těsné vazbě (haplotyp, celý genom u nepohlavních organismů, organelový genom)
- a proč jenom různé **geny**?



Kultura a genetika u kytovců

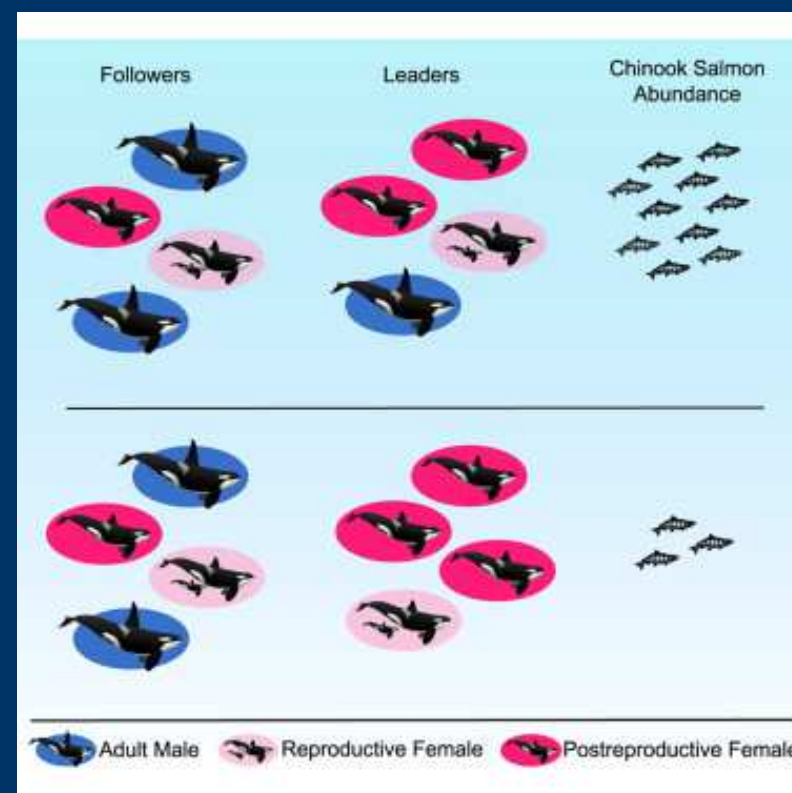
- mimořádně nízká genetická variabilita mitochondriální DNA u druhů s matrilineární populační strukturou
- kulturní přenos fitness
- kultura se přenáší z matek na děti stejným způsobem jako cytoplazmatické geny
- → silná selekce kultury může redukovat polymorfismus genů (**genokulturní draft**)

Kultura a matrilineární populační struktura kosatek



Role postreprodukčních samic (babiček) kosatek

- kulturní znalosti, ale i přímá ekologická zkušenost
- babičky vedou skupinu při nízké koncentraci kořisti

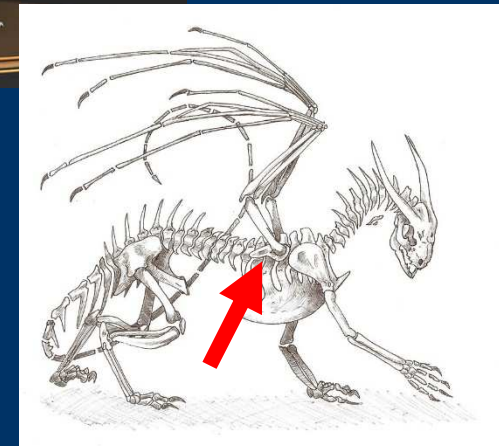


Selekce

- “Selekce je jediný známý proces, který dokáže sám od sebe, bez účasti vnějších sil vytvářet účelné vlastnosti“
- ale nemůže být náhodou všechno jinak? (= jak poznáme, že vlastnost je účelná = adaptivní?)
- → **meze darwinismu?**
- 1. vlastnosti „jinak adaptivní“ (lamarckismus?)
- **2. vlastnosti úplně neadaptivní**

Meze darwinismu

- „Selekce je ...“
 - ALE
- ne všechny vlastnosti organismů vznikly selekcí
- 1. historie (fylogeneze): „**historický constraint**“ – všechno vzniká z něčeho a kde nic není, nemůže nic vzniknout
- 2. statistika: **genetický posun (drift, neutrální evoluce)**



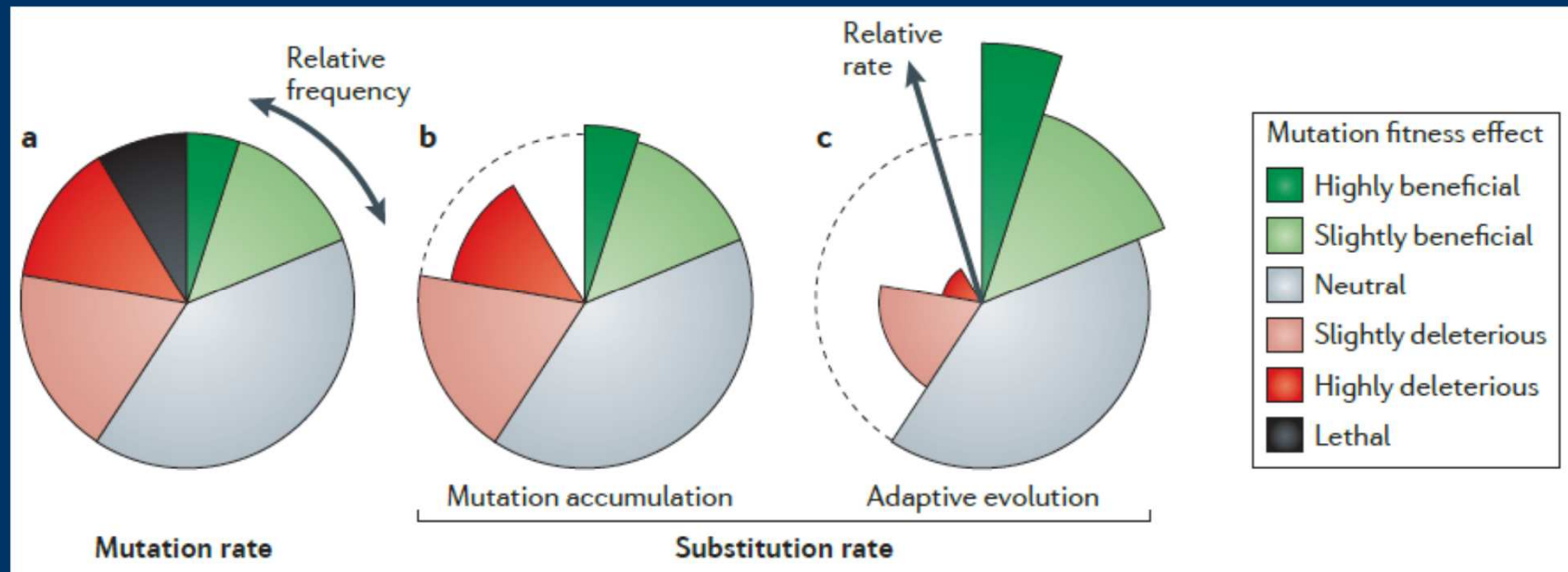
Meze darwinismu

- 3. fyzika, termodynamika, geometrie etc.: „**formální constraint**“
- proč je buňka plástve šestiúhelníková?
- selekce na maximum medu + selekce na minimum vosku
- → *v našem světě* šestiúhelník
- (x není žádná „selekce na šestiúhelník“!)



Mutace

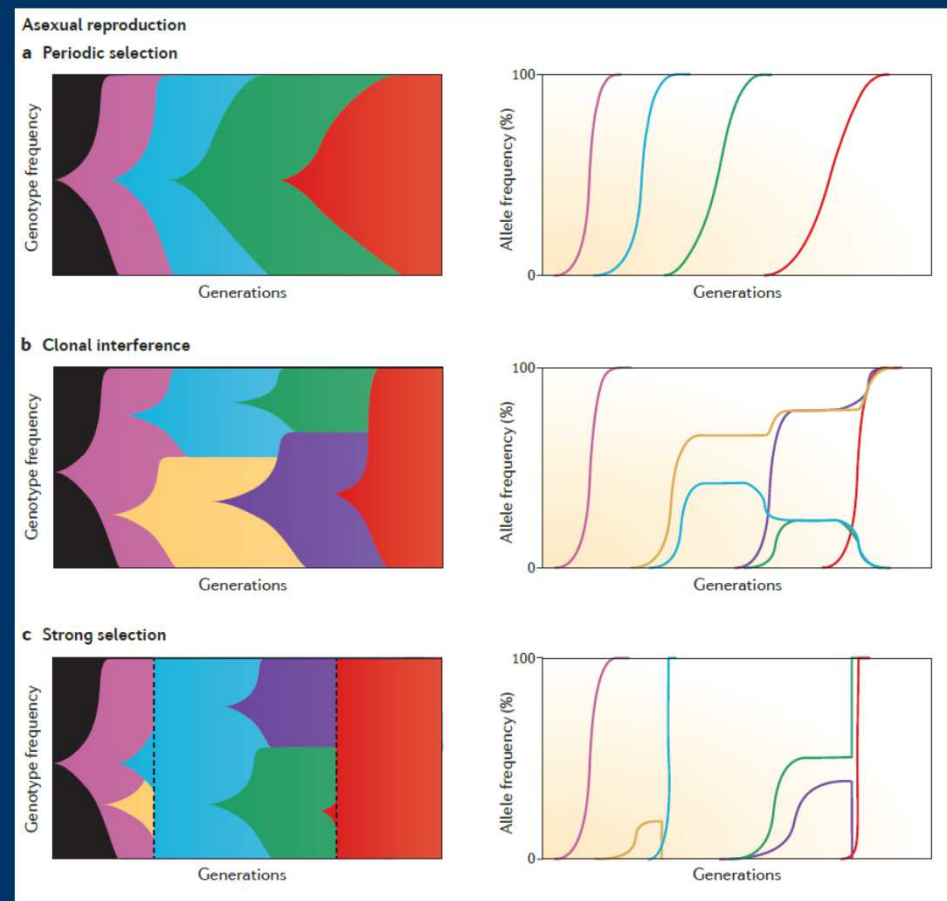
(z hlediska vlivu na fenotyp)



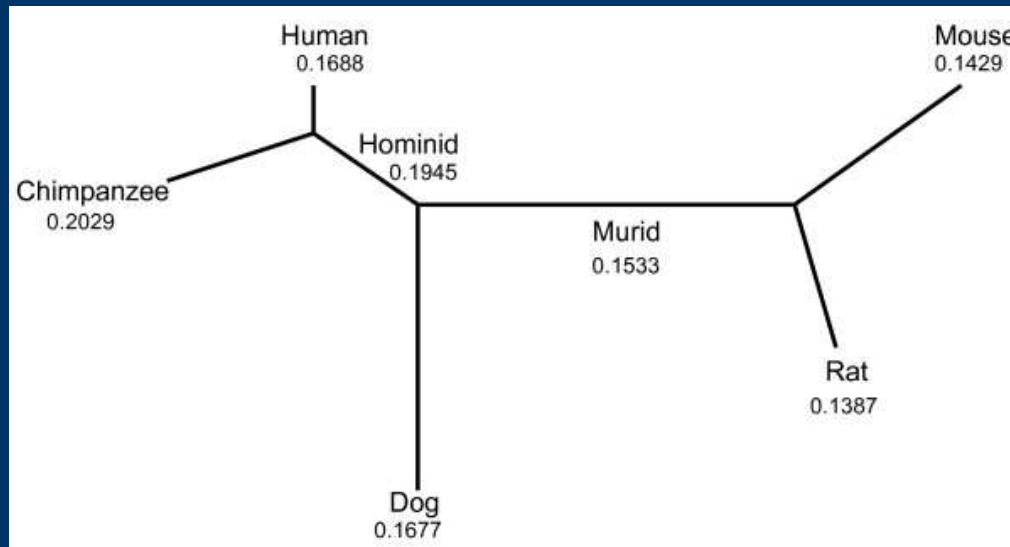
- vznik mutací x akumulace mutací v přežívajících liniích x podíl mutací na adaptacích

Selekční režimy (u asexuálních organismů)

- **periodická selekce** – vznik mutací je vzácný, stačí se zafixovat
- **klonální interference** – mutace vznikají často a konkurují si
- **silná selekce** – občasná likvidace velké části jedinců (vznik velkých novinek, např. antibiotiková rezistence)



Jak poznáme minulou selekci?



154:233

Chimps lead evolutionary race

Humans are generally believed to be more highly 'evolved' than our chimpanzee cousins. But in at least one sense that isn't true, say geneticists who have hunted for the hallmarks of natural selection in our respective genomes — and found more of them in chimps.

The discovery suggests that, since our evolutionary paths diverged 6 million years ago, greater numbers of chimpanzee genes have been shaped by 'positive selection', in which natural selection favours beneficial mutations.

Researchers at the University of Michigan, Ann Arbor, combed through 14,000 matching genes from the human and chimpanzee genomes. As they report in *Proceedings of the National Academy of Sciences* this week, 233 chimp genes showed signs of having been shaped by positive selection (M. A. Bakewell, P. Shi and J. Zhang *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* doi:10.1073/pnas.0701705104; 2007). The corresponding figure for our own genes was just 154.

The result overturns the view that, to promote humans to our current position as the dominant animal on the planet, we must have encountered considerable positive selection, says lead author Jianzhi Zhang. "We think we're very different from animals, with our large brain size and speech," he says.

The gene discrepancy might be due to the fact that, for much of our histories, chimpanzees had the larger population size. Humans, with a smaller and more fragmented population, may have been shaped by random, erratic changes.

It is difficult to put together a coherent

picture, says Zhang, because it is hard to know which genes would have been crucial in shaping traits such as our large brain size. "It is possible that the genetic changes underlying brain size are very few," he says.

A sample of 14,000 genes does not tell the whole story. The team could not compare the entire genome as the chimp sequence has not been completed to the same level of detail as the human one. But for genes with good sequences, they were taken to show signs of positive selection if they had a high proportion of 'non-synonymous mutations' — DNA changes that alter the protein sequence produced by the gene — which could be a 'lever' for natural selection.

Zhang admits it is difficult to spot genes that have been the subject of more recent positive selection. Such genes could have been responding to selection pressures — such as changes in climate and food source — encountered by humans as they began to move out of Africa and across the planet over the past 100,000 years.

There also seems to be little pattern to the functions of the selected genes, says Zhang. Among those favoured in chimps are genes for protein metabolism and stress responses, whereas the human genes are involved in processes such as fatty-acid metabolism.

Victoria Horner, who works with chimpanzees at Yerkes National Primate Research Center in Atlanta, Georgia, says: "We assume that chimpanzees have changed less than us, when that's actually not the case."

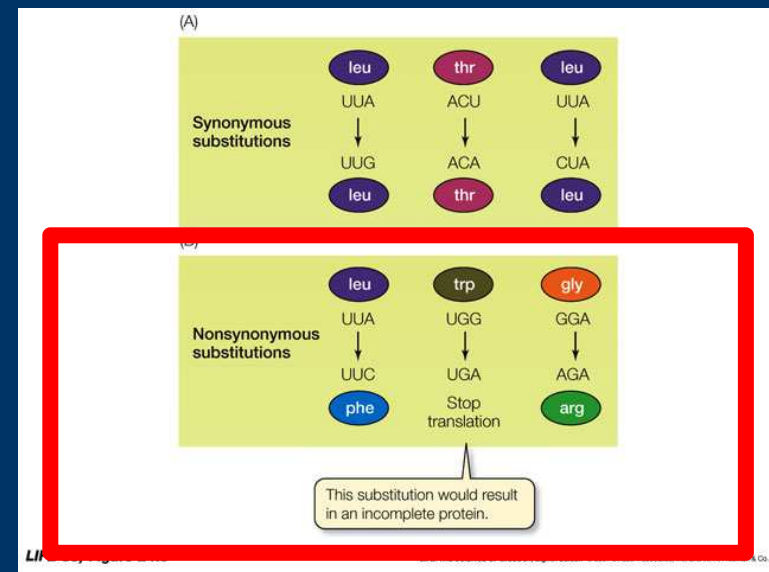
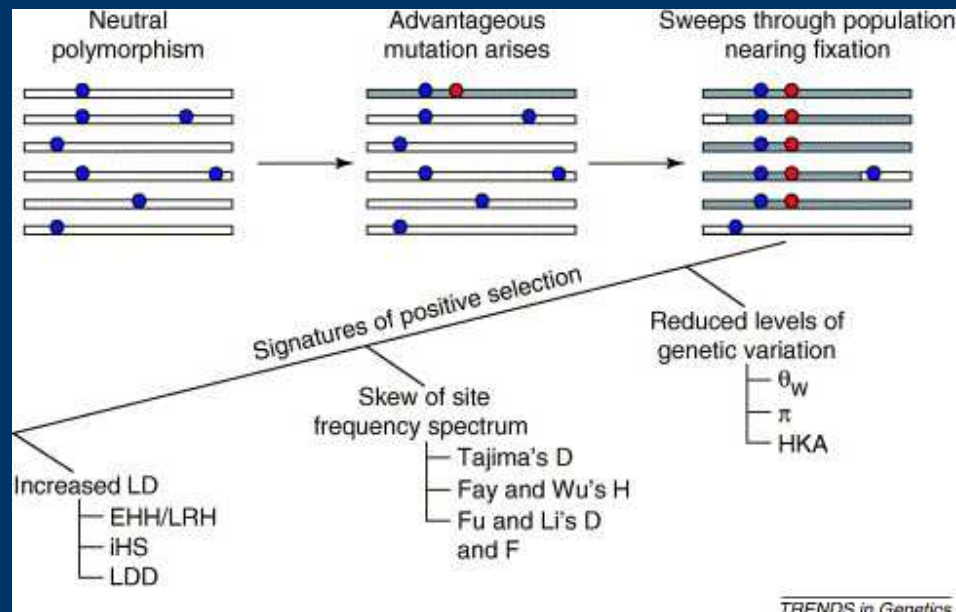
Michael Hopkin



Chimpanzees have at least 233 genes thought to be shaped by selection for beneficial mutations.

Jak poznáme minulou selekci?

1. **spekulace** (nejčastější „metoda“)
2. **fylogenetická analýza** (vznik adaptivní vlastnosti následuje po změně selekčního režimu)
3. **analýza fixovaných mutací**



Mikroevoluce

v mikroevoluci (tj. vnitrodruhové evoluci) je hlavním zdrojem evolučních novinek genetická variabilita, která už byla v lokální populaci přítomná (nebo tok genů zvenčí)

NE

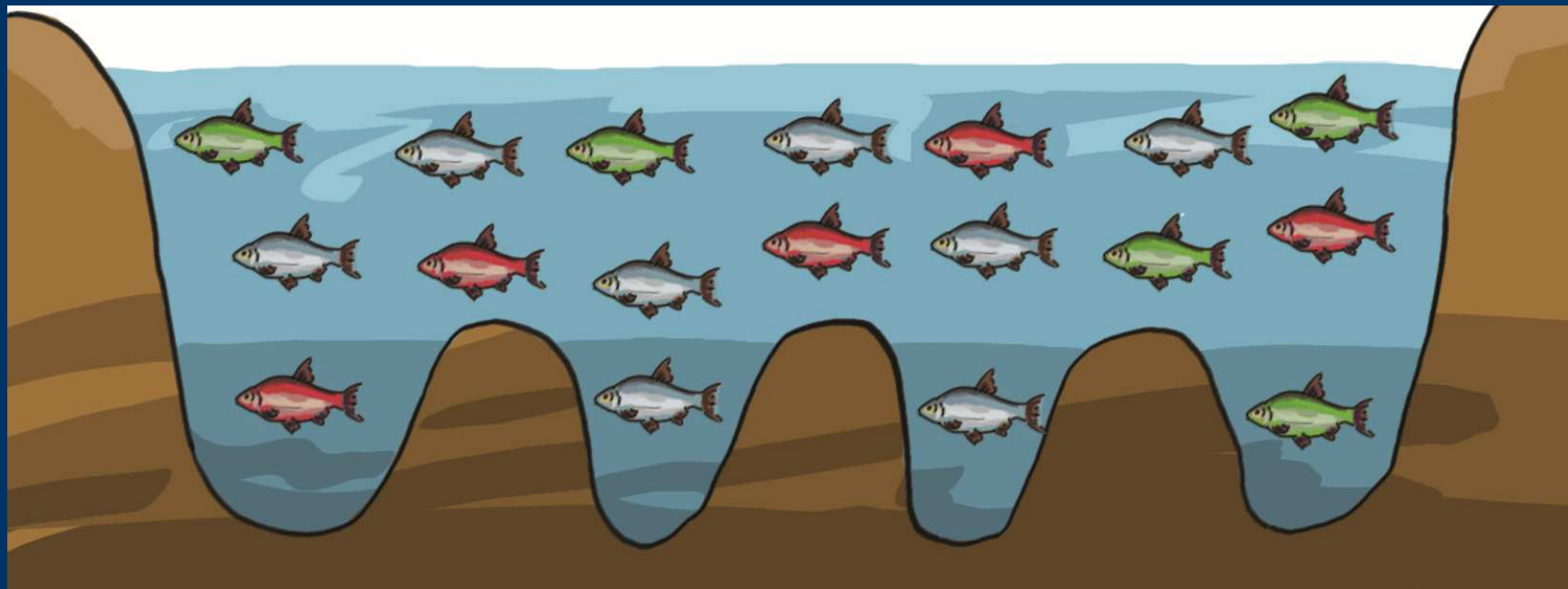
vznik nových alel
mutagenezí

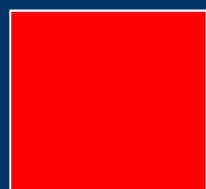
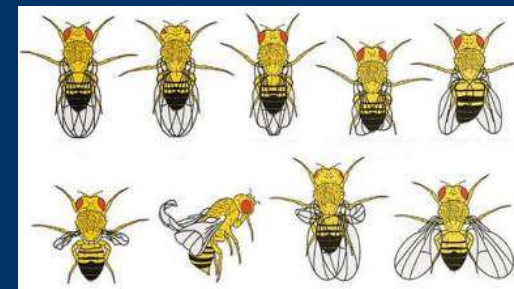
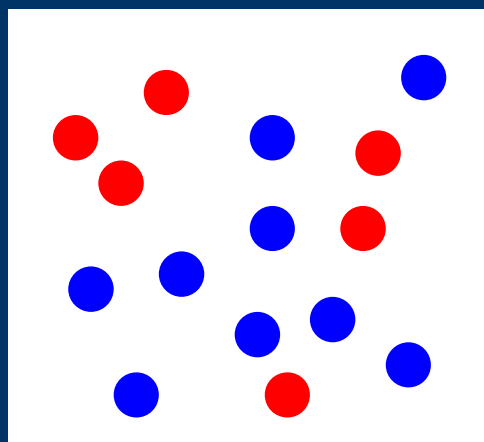


Genetický posun (*drift*)

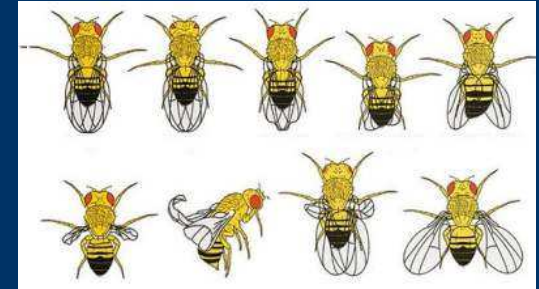
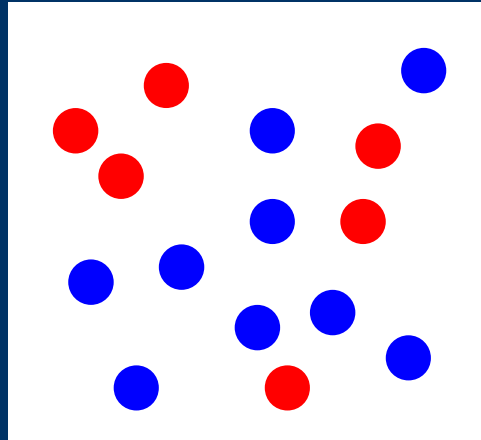
- náhodné posuny frekvence alel v genofondu: **žádná biologie, jenom statistika!**
- reálných genotypů je vždycky mnohem méně, než kolik by jich teoreticky mohlo být
- lze předpovědět, jak dlouho bude trvat, než se např. nějaká alela náhodně zafixuje (neboli její konkurentky zmizí), ale nevíme, *která* z nich to bude (jenom víme, že pravděpodobnost fixace alely *statisticky* závisí na počáteční frekvenci)
- je stejně pravděpodobné, že frekvence alely náhodně z generace na generaci vzroste nebo že poklesne
- ... ***když nepůsobí selekce!***

Genetický drift





pravděpodobnost fixace alely statisticky závisí na její počáteční frekvenci



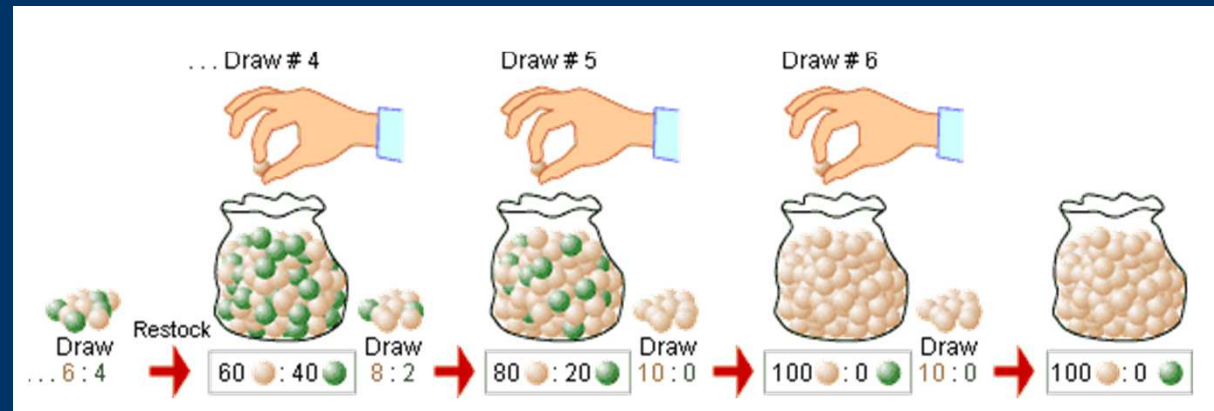
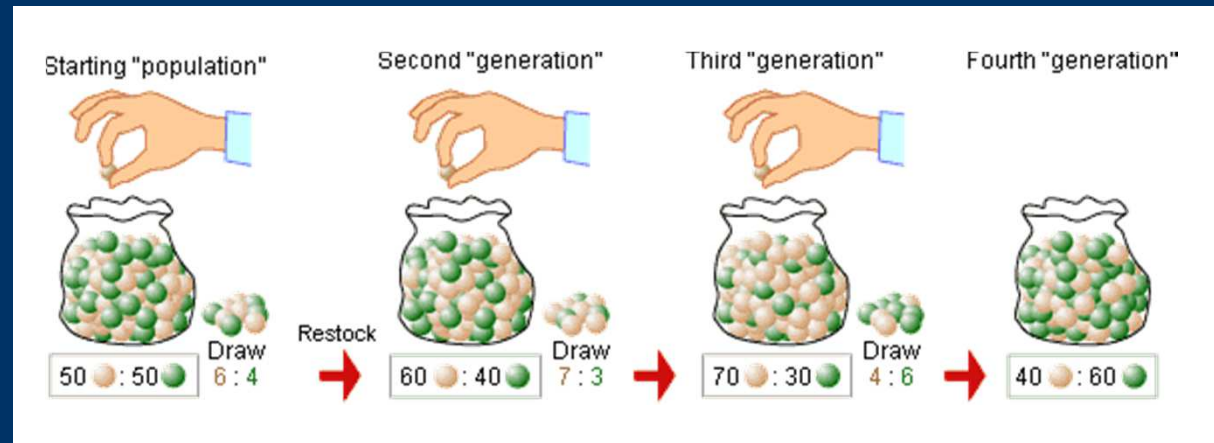
40 % : 60 %

... ale nedokážeme říct najisto, která alela to v konkrétním případě bude

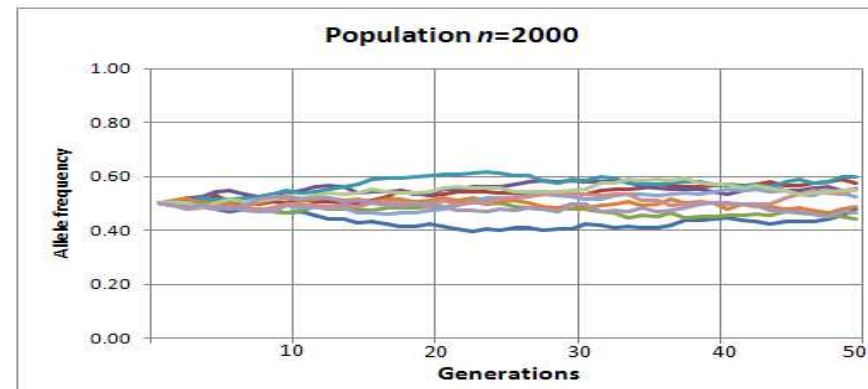
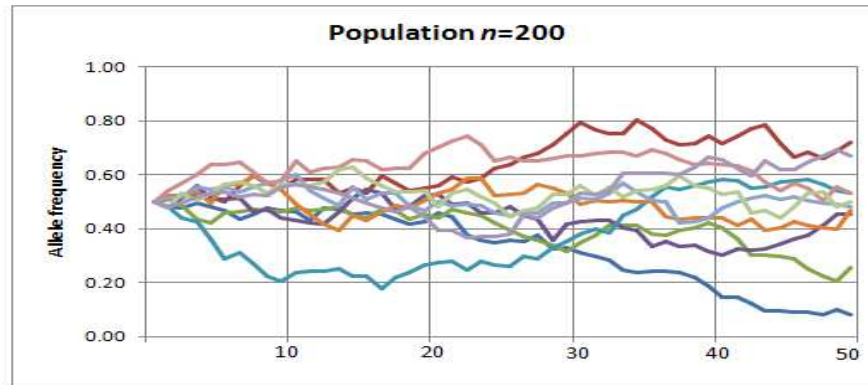
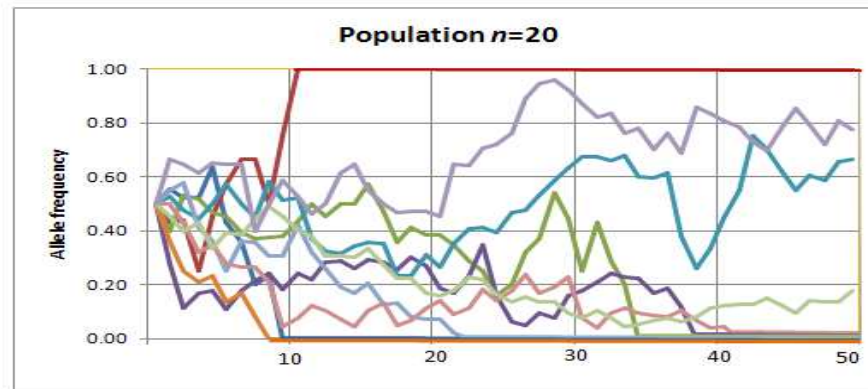
poměr „driftuje“
kolem 1:1

v konečné
populaci nakonec
vždy dojde k fixaci
(100 %), ta už je
ireverzibilní

výsledek kriticky
závisí na velikosti
populace

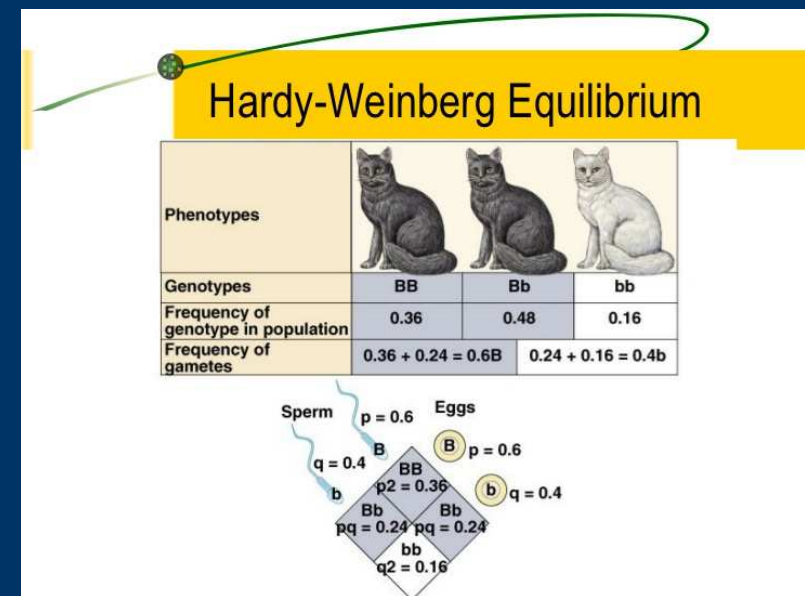
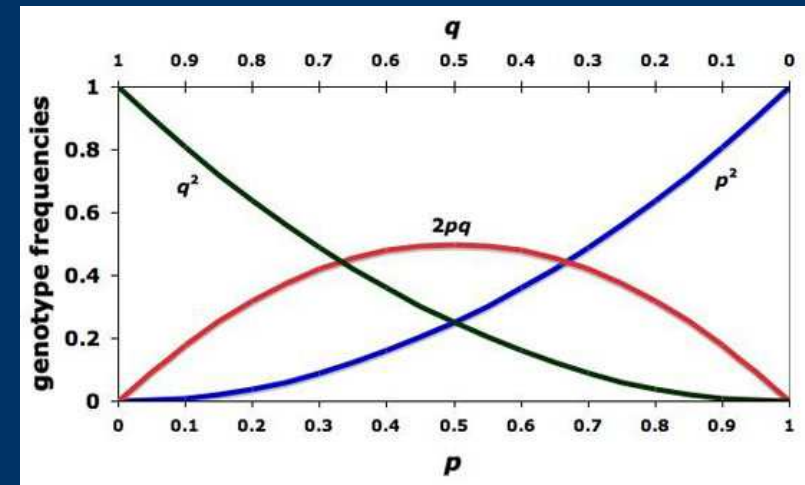


Genetický drift a velikost populace



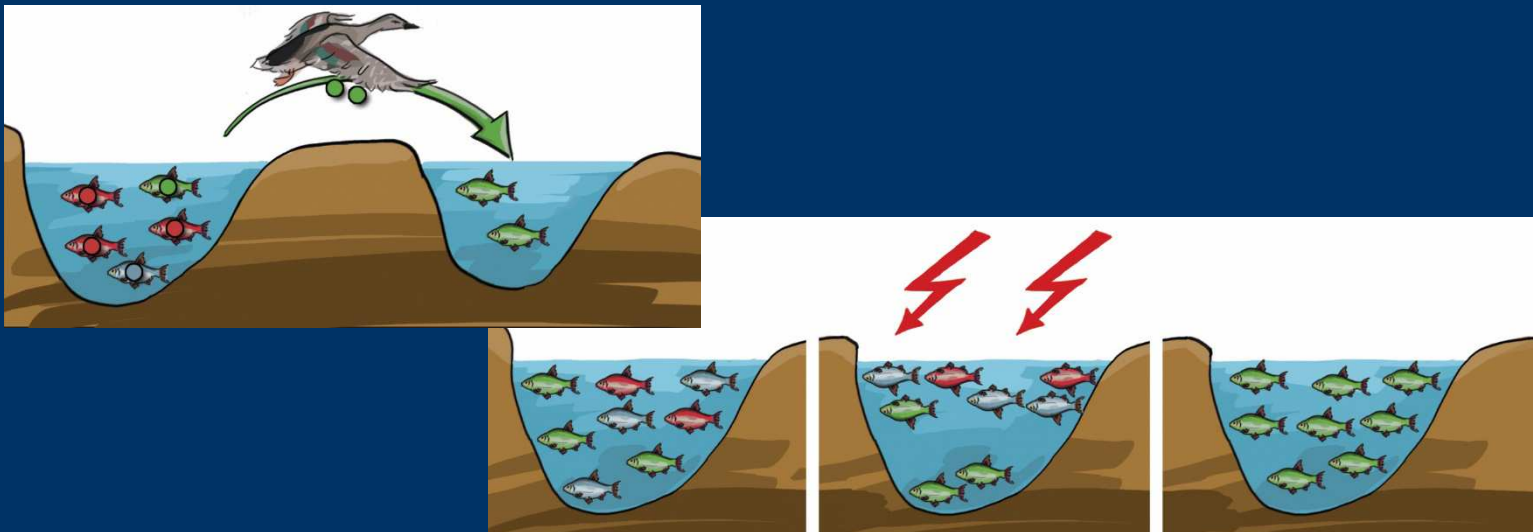
Drift a velikost populace

- v nekonečně velké populaci drift způsobuje fluktuace (Hardy-Weinbergova rovnováha)
- nekonečně velké populace nejsou (→ HW neplatí nikdy)
- v konečné populaci (tj. vždy) drift vede k fixaci alel

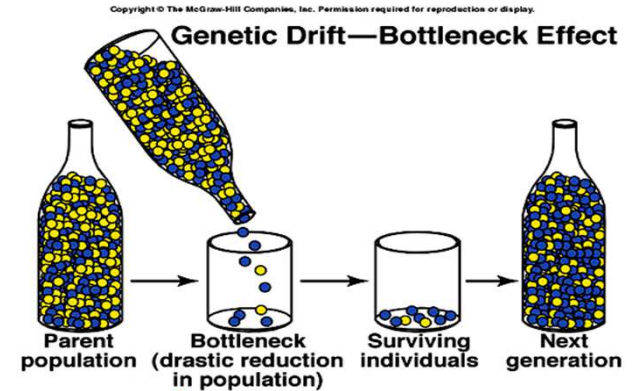


Drift a velikost populace

- ve velmi malých populacích je drift velmi významný
- efekt zakladatele (*founder effect*)
- efekt hrdla láhve (*bottleneck effect*)

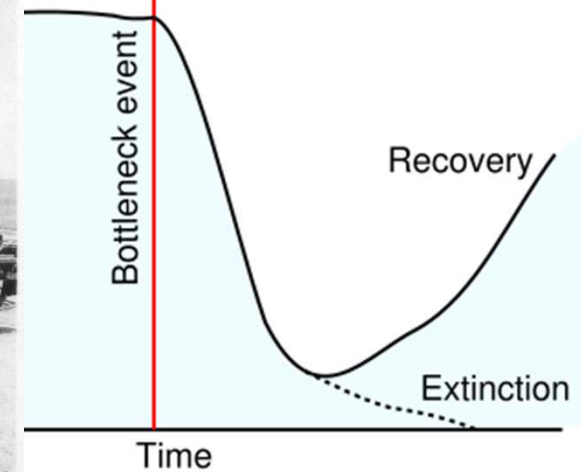


Efekty zakladatele a hrdla láhve



Homo sapiens

Afrikánci a Huntingtonova chorea



Pravidla driftu

- pravděpodobnost fixace alely závisí na její počáteční frekvenci
- nová mutace v populaci N má pravděpodobnost fixace $1/(2N)$ ($N = 1000 \rightarrow$ fixuje se každá dvoutisící mutace)
- o nové mutaci rozhoduje skoro výhradně náhoda bez ohledu na její selekční význam
- zvláště špatně jsou na tom recesivní mutace (nejsou vidět \rightarrow rozhoduje o nich drift, i kdyby byly selekčně výhodné)

Pravidla driftu

- mutace je driftem zafixovaná za $4N_e$ generací (N_e je **efektivní velikost populace...**)
- (*o tom potom*)
- rychlost fixace mutací je daná počtem vznikajících mutací na jednotku času (s velikostí populace stoupá) a pravděpodobností fixace (s velikostí populace klesá) → **frekvence fixace ~ frekvence mutací na jednu gametu a jednu generaci** (tj. nezávisí na velikosti populace)
- → **molekulární hodiny**

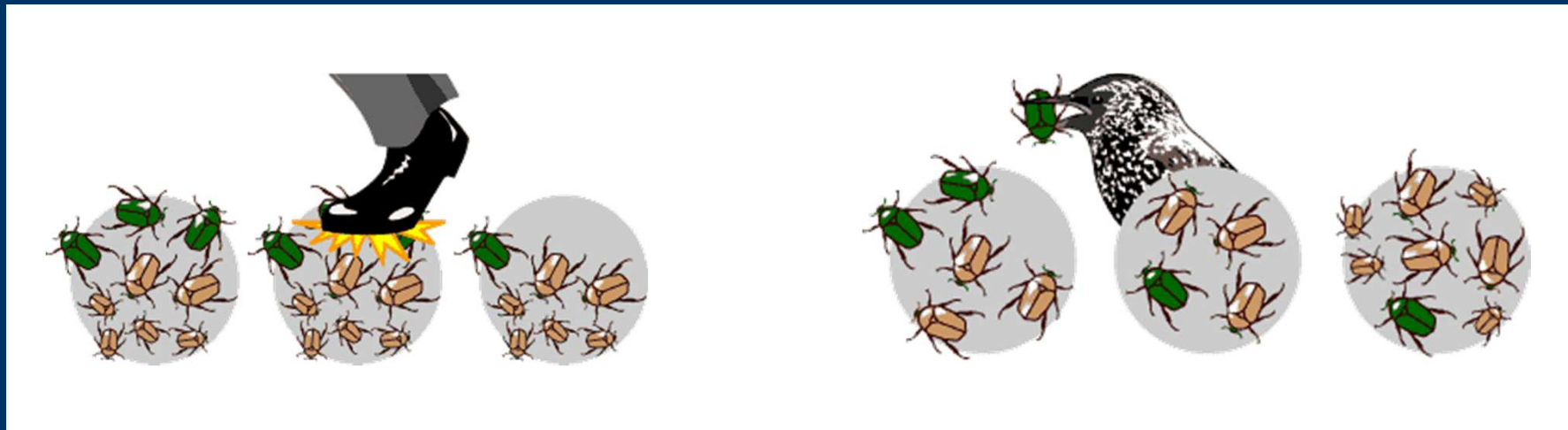
Efektivní velikost populace

- N_e = velikost **geneticky ideální populace**, v níž by genetické procesy probíhaly stejně jako v reálné populaci, kterou studujeme
- rozdíl mezi N a N_e tedy ukazuje na odchylku reálné populace od ideálu
- **obvykle $N > N_e$**
- odchylky: nevyrovnaný poměr pohlaví, variabilita v plodnosti, kolísání velikosti populace, překrývání generací, metapopulační struktura
- **~ stranické preference (N) x volební model (N_e)**



Selekce vs. drift

- o osud nové mutace „soupeří“ dva mechanismy: selekce a drift
- účinnost selekce závisí na **selekčním koeficientu mutace (s)**, tj. na rozdílu mezi fitness mutanta a „ne-mutanta“ (*wildtype*)
- účinnost driftu závisí na efektivní velikosti populace

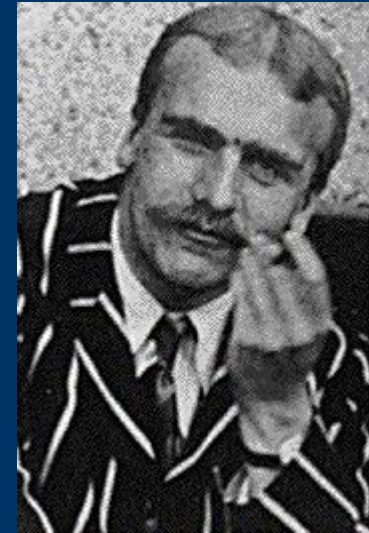


Selekce vs. drift

- mutace s velmi malým selekčním koeficientem je pro selekci „neviditelná“: rozhoduje o ní drift i ve velké populaci
- mutace ve velmi malé populaci je pro selekci „neviditelná“: rozhoduje o ní drift, i když má vysoký selekční koeficient
- **neutrální mutace**: rozhoduje o ní drift, její selekční koeficient $|s| \leq 1/N_e$
- **neutrálnost mutace není vlastnost jí samé, záleží na populačním kontextu**

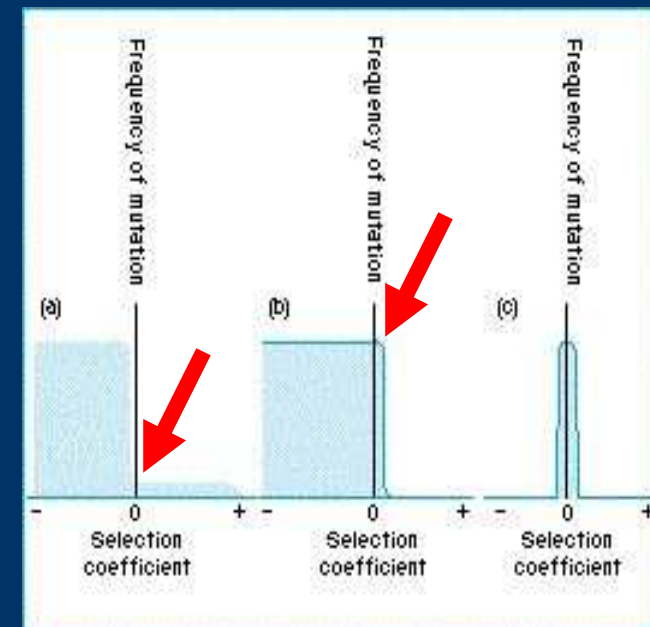
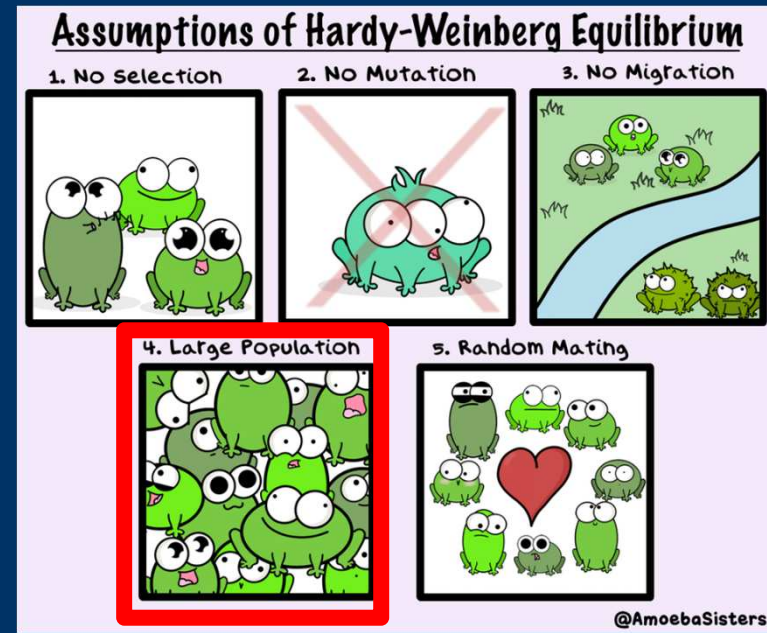
Neutrální evoluce

- pokud je mutace fixována selekcí, je cenou za její fixaci eliminace nositelů jiné alely (**selekční zátěž**)
- Haldaneovo dilema: pro množství selekčně fixovaných mutací na generaci existuje strop (jinak by selekční zátěž populaci zlikvidovala)
- řešení: **měkká selekce** (= zátěž se nesčítá) + **žádná selekce (drift)**

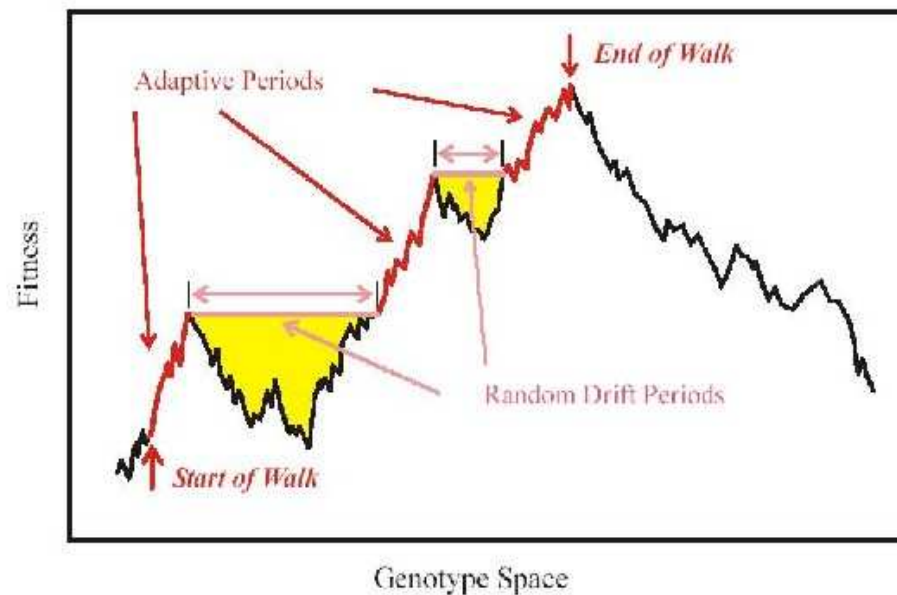
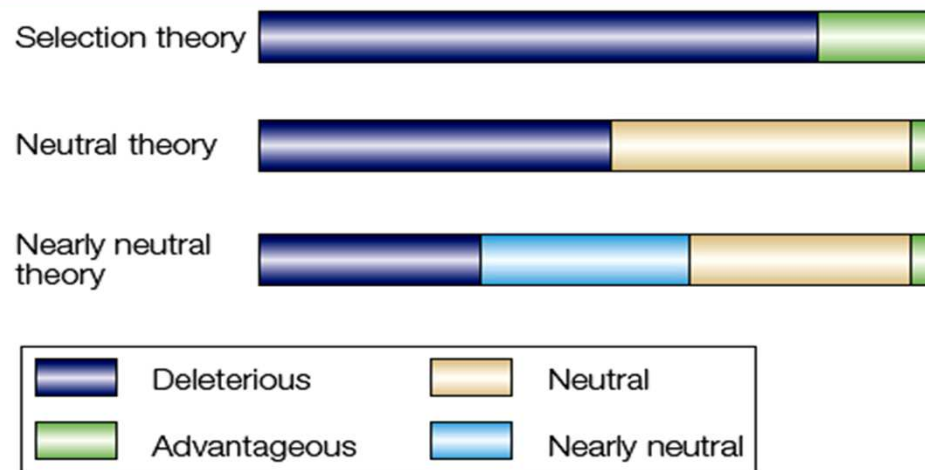


Neutrální evoluce

- M. Kimura: drift není významný jen v malých populacích, ale v každé konečné populaci → „**neutrální teorie evoluce**“
- zcela odlišný pohled na fungování a evoluci organismů
- **tradiční darwinismus**: organismus je tak dokonalý stroj, že ho každá mutace dokáže rozbít (tj. pozitivních i neutrálních mutací je málo, negativních moc)
- „**neutralismus**“: nejvíc je neutrálních nebo mírně negativních mutací (tj. organismus *není* dokonalý stroj)



Selekce vs. drift

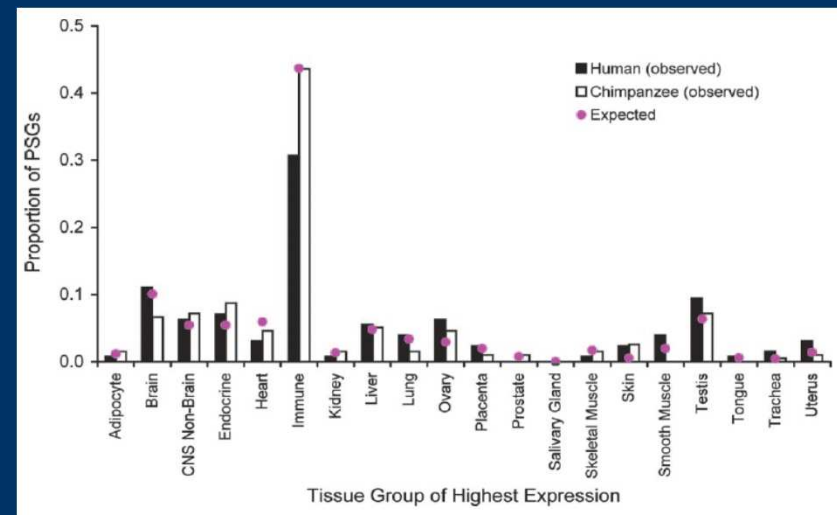


- (téměř) neutrální evoluce umožňuje občas přeskočit problém „povinného stoupání“ v adaptivní krajině

Co znamenají rozdíly v množství pozitivně selektovaných genů?

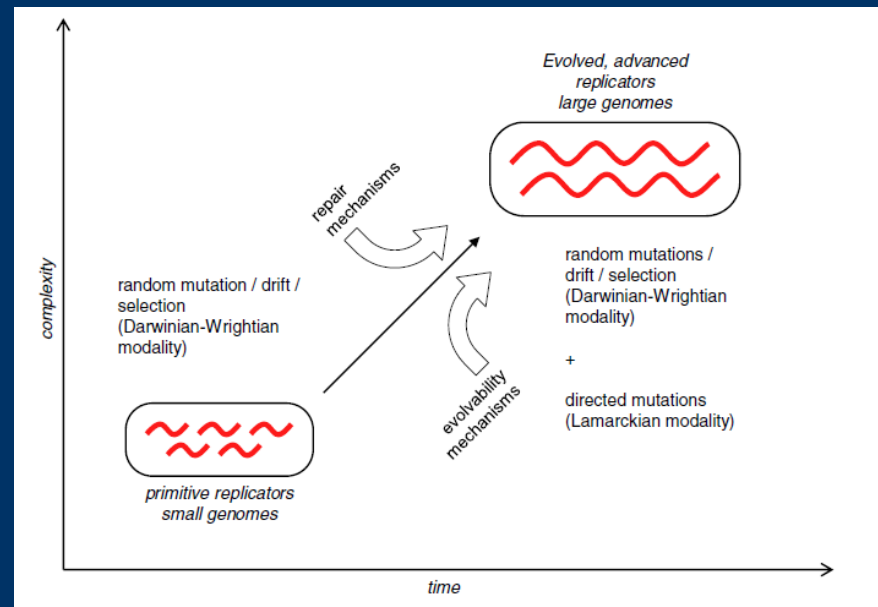
- nevíme
- víc adaptivní evoluce v linii vedoucí k šimpanzům než v linii vedoucí k lidem
- x možná jenom víc driftu v evoluci člověka – lidé žili v menších populacích?

PANTHER category	# of genes	# of PSGs		χ^2
		Human	Chimp	
Biological Process				
Protein metabolism & modification	2,815	9	40	9.09
mRNA transcription	1,144	5	25	6.50
Anion transport	171	6	1	6.29
Phosphate transport	80	4	0	6.15
Proteolysis	938	2	16	6.04
Ectoderm development	604	8	3	5.11
mRNA transcription regulation	891	3	17	4.99
Stress response	780	2	14	4.85
Fatty acid metabolism	169	3	0	4.61
Ion transport	578	12	7	4.49
G-protein mediated signaling	682	14	9	4.44
Molecular Function				
Lyase	153	6	0	9.22
Phosphatase	194	5	0	7.69
Nucleic acid binding	2,597	13	46	7.46
Nuclease	2,285	12	42	6.68
Transferase	1,296	5	25	6.50
Other transporter	208	6	2	4.24



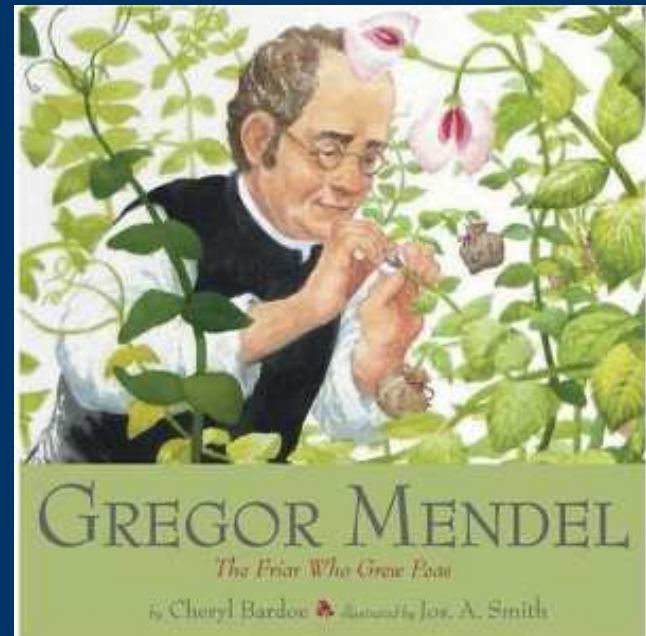
- to, z čeho vychází darwinismus (mutace, selekce, drift), jsou nezbytné důsledky replikačního procesu – musí to fungovat už od počátku života
- lamarckovské (???) a „kvazi-lamarckovské“ procesy jsou pozdější evoluční novinky, více či méně adaptivní pro komplexní organismy (buňky) s rozvinutými reparačními mechanismy
- + epigenetika je závislá na genetice (někdo musí dělat ty epigenetické značky)

Selekce, drift, lamarckismus...



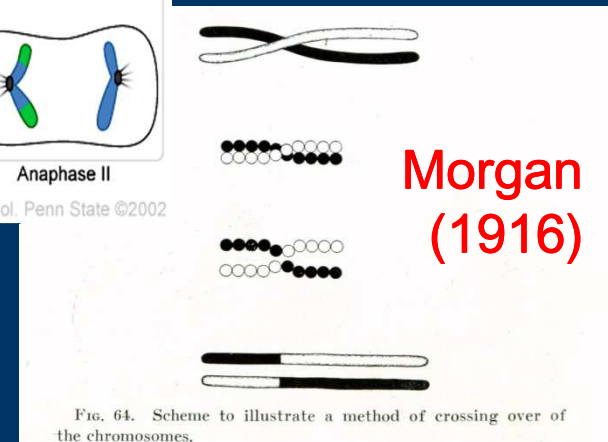
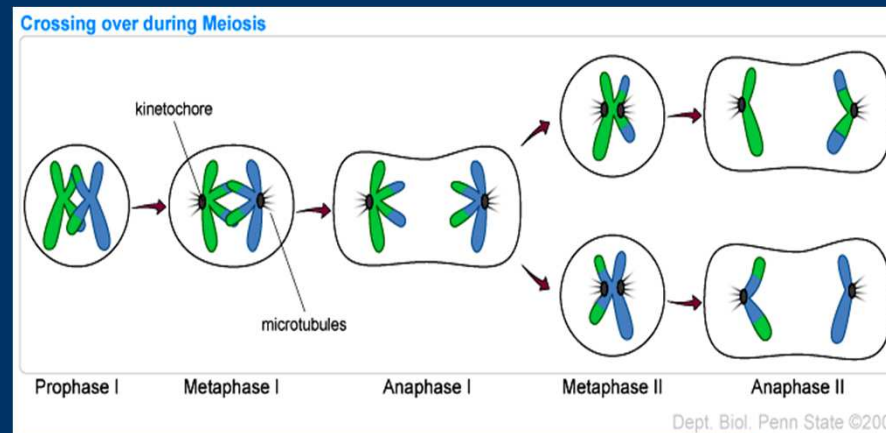
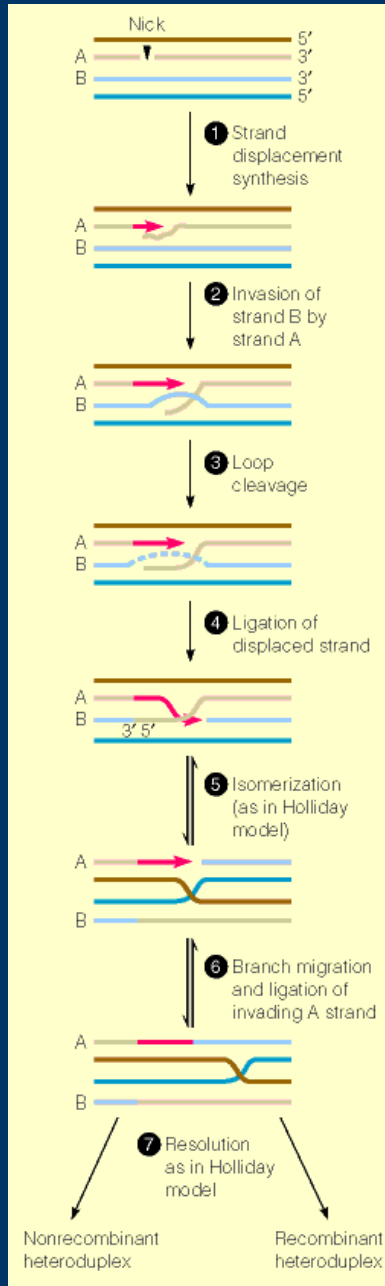
Darwinismus a genetika

- „**mendelovská krize**“ na přelomu 19. a 20. století: nedědí se vlastnosti, dědí se hotové vlohy, variabilita potomstva vzniká jejich kombinováním
- tak kde je ta evoluce???
- vlohy (geny) se sice dědí („tvrdá dědičnost“), ale nejsou úplně neměnné → **mutace**



Genotyp

- unikátní soubor alel v jedinci
- zaniká **smrtí**, ale také **rekombinací** (malý problém u prokaryot, velký u eukaryot)
- máme geny svých rodičů, ale ne jejich genotypy



Rekombinace a darwinismus

- co je tedy selektováno, když jedinec dlouhodobě neexistuje ani jako eko-morfo-fyziologická jednotka, ani jako genomická jednotka???
- **platí vůbec darwinismus u sexuálních organismů?**



Geny a evoluce

- zásadní „objev“ 60. a 70. let:
- 1. ani fenotyp, **ani genotyp** se nedědí, ale v každém jedinci (počínaje zygotou) znova vznikají
- 2. dědí se jednotlivé „geny“ (kusy DNA dost krátké, aby přežily většinu rekombinací: **rekony**)
- 3. **jednotkou evoluce nemůže být jedinec (ani genotyp), nýbrž rekon („evoluční“ či „dawkinsovský gen“)**

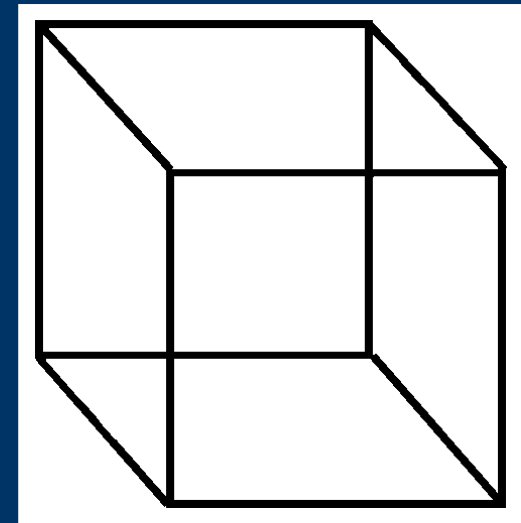
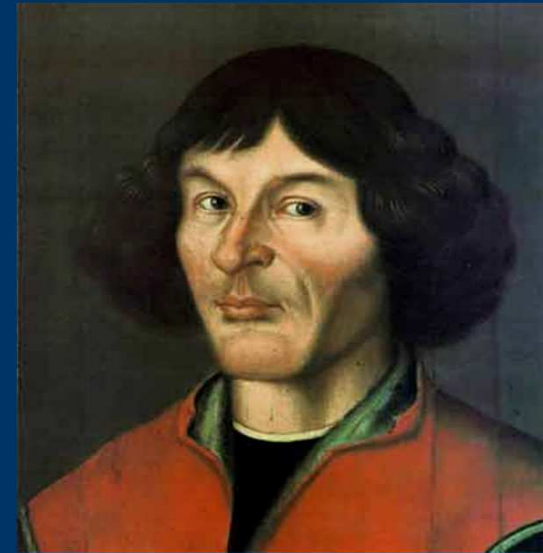
R. Dawkins: „Sobecký gen“



- kompetice neprobíhá mezi jedinci, ale mezi alelami („geny“)
→ **interalelická selekce**
- obvyklá (**ale ne jediná**) strategie alely, jak být úspěšná, je programovat úspěšného jedince
- těla jsou nástroje (**vehicles**), jejichž jediným úkolem je dopravit geny do další generace
- geny v organismu mají **povětšinou** společné zájmy, tvoří „konsorcium“ s cílem naprogramovat si úspěšného jedince

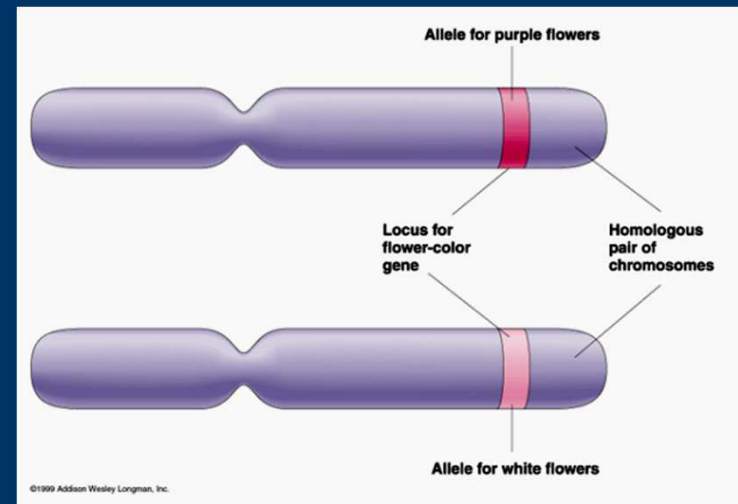
„Dawkinsovská revoluce“

- „koperníkovský obrat“ („Neckerova krychle“): realitu můžeme interpretovat různě – otázka je, která interpretace je přínosnější pro další bádání
- Dawkins → jednotkou selekce nejsou jedinci, kteří užívají své geny jako „zbraně“, nýbrž geny, které si staví své jedince → obojí je pravda, ale genocentrickým jazykem lze mluvit o čemkoli bez výjimek
- + lze očekávat existenci **ultrasobeckých (*self-promoting*) genů**, které nebudou podporovat svého „hostitele“



„Dawkinsovská revoluce“

- úspěšná alela je ta, která dokáže obsadit co nejvíc lokusů v příštích generacích (na úkor konkurenčních alel)
- („gen“ = někdy lokus, jindy alela...)
- je úplně jedno, kterým tělem se do další generace dostane
- proto není nic divného na (příbuzenském) altruismu (z hlediska „mých“ alel nejsem „já“ o nic lepší nástroj než „ne-já“)



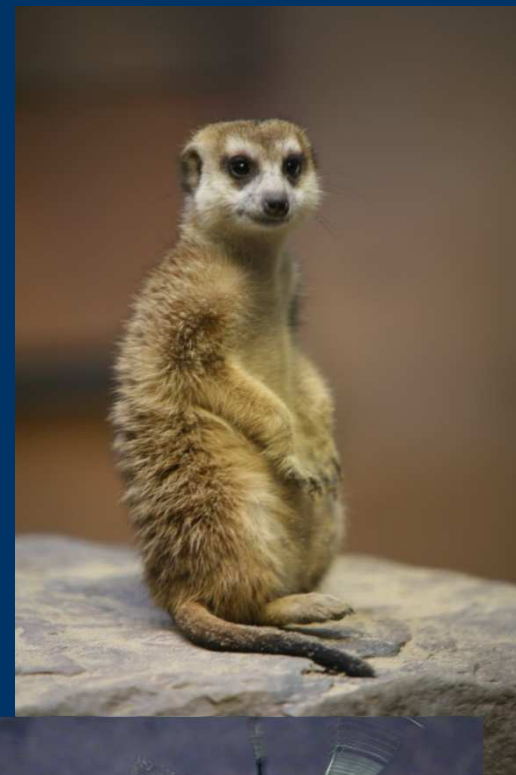
Altruismus

- kde se bere **altruismus**? – možná největší otázka lidstva...
- těžko jasně poznat, jaké chování je opravdu altruistické
- **definice: jedinec obětuje svůj život nebo své množení**
- velká část jedinců na této planetě je naprogramována, aby se **nemnožili!**



Altruismus

- není snadné poznat, co je vlastně skutečné chování ve prospěch někoho jiného
- jsem-li na jiné hodný, můžu z toho snadno něco mít (kooperace, reciprocita) + obchod se společenskou prestiží (pořád se někdo dívá...)
- **strážci surikat**
- **ritualizace soubojů**



Altruismus

- klíčovým kritériem altruismu je tedy
- **sebevražda ve prospěch jiných jedinců**
- **rezignace na rozmnožování ve prospěch jiných jedinců**
 - PROČ TO DĚLAJÍ?
- „dělají to ve prospěch druhu“
- myslíte snad vy na prospěch druhu?
- a věříte, že na něj myslí včela???
- (a proč se tedy tak často příslušníci vlastního druhu vraždí?)



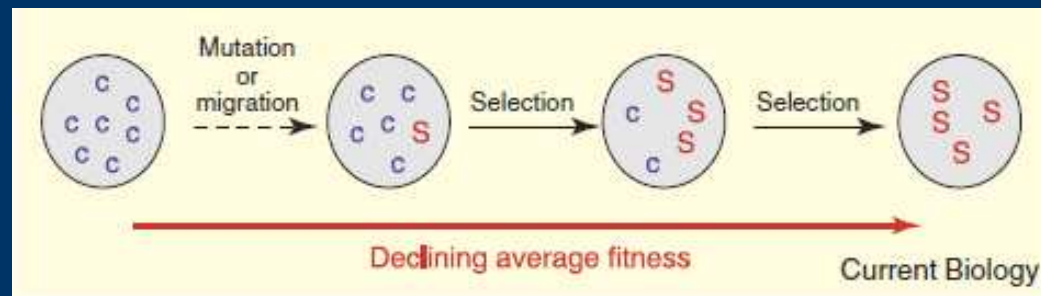
Skupinová selekce (*group selection*)



- nesoutěží jedinci, nýbrž skupiny
- jedinci mají takové vlastnosti, které umožňují jejich skupinám být úspěšné v kompetici s jinými skupinami
- např. „udržitelný“ x „neudržitelný“ růst (např. snižování virulence parazitů → usnadnění další infekce)

ALE

- může to být evolučně stabilní???
- **může altruista infikovat egoistický dém, anebo naopak?**



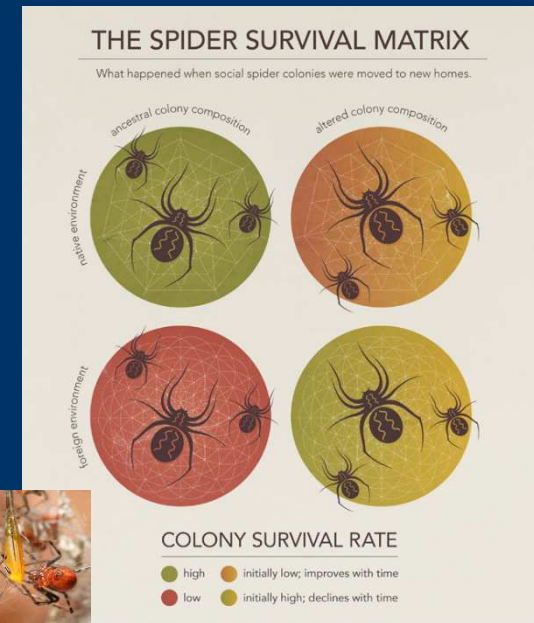
Skupinová selekce v praxi!

- vysoká produkce vajec ~ vysoká agresivita – v klecovém chovu nevhodné!
- selekce celých skupin, aby měly co nejvyšší kolektivní produkci
- x co by se stalo, kdyby tam přišla ta vysoce agresivní a vysoce produktivní slepice?
- v přírodě nejsou ty mříže...



Skupinová selekce?

- sociální pavouk *Anelosimus speciosus*
- samičí kolonie s 2 „povahami“: bojovnice a chůvy, obvykle je neopouštějí, kolonie často vymírají → dobré předpoklady pro skupinovou selekci
- složení kolonie je adaptivní (adaptace skupinová!) a „dědičné“
- x neznáme příbuzenské vztahy, nevíme, co se děje, když např. přibývá chův?
- je to skupinová selekce (tj. selekce proti zájmům jednotlivců)???



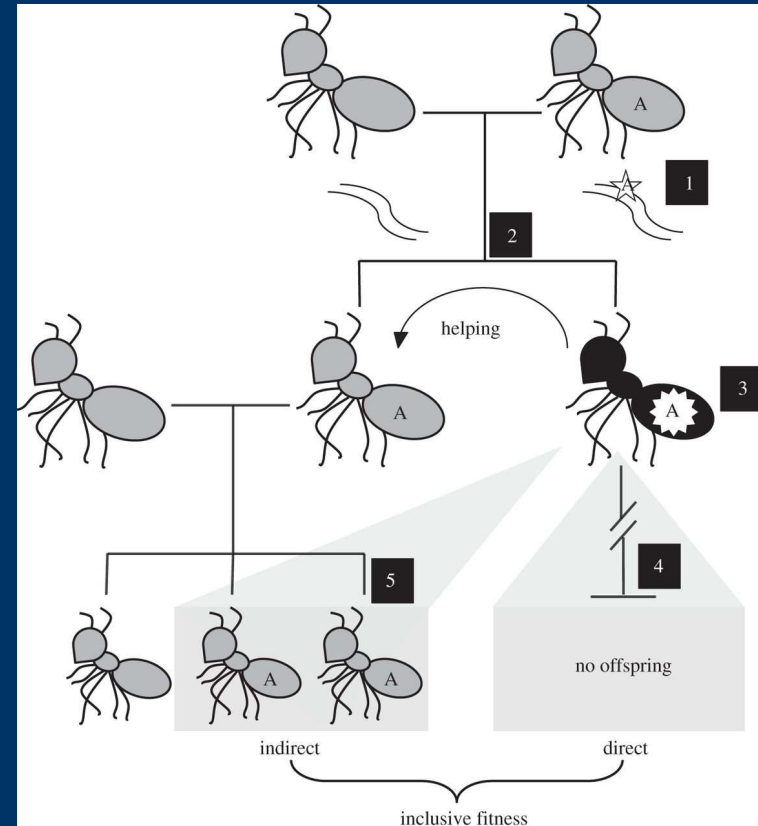
Nejběžnější altruismus: péče o potomstvo

- tomuto altruismu se kupodivu nikdo nediví...
- ale i rodič a potomek jsou geneticky odlišní jedinci!
- embryo **není** „součást mateřského těla“ (imunitní systém matky musí být zablokován, aby embryo nezlikvidoval – zvláště synové s chromosomem Y to mají špatné)



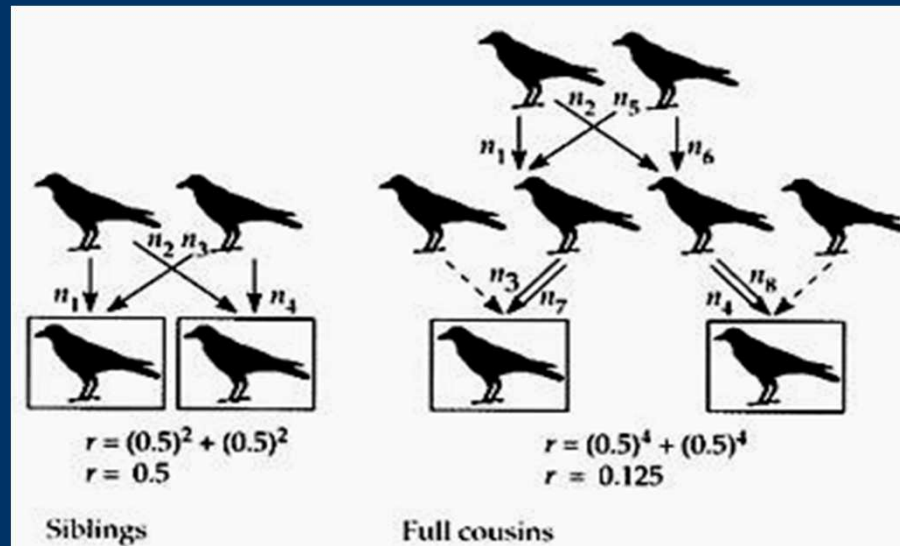
Příbuzenská selekce (*kin selection*)

- „altruismus“ namířený na jedince, kteří jsou nám mimořádně geneticky podobní
- „**inkluzivní fitness**“: na mé evoluční úspěšnosti se podílejí i jiní jedinci, v nichž bydlí moje geny
- přenos přes mé blízké příbuzné je mnohem pravděpodobnější než přes jedince nepříbuzné (nebo přes jedince s neznámou příbuzností)

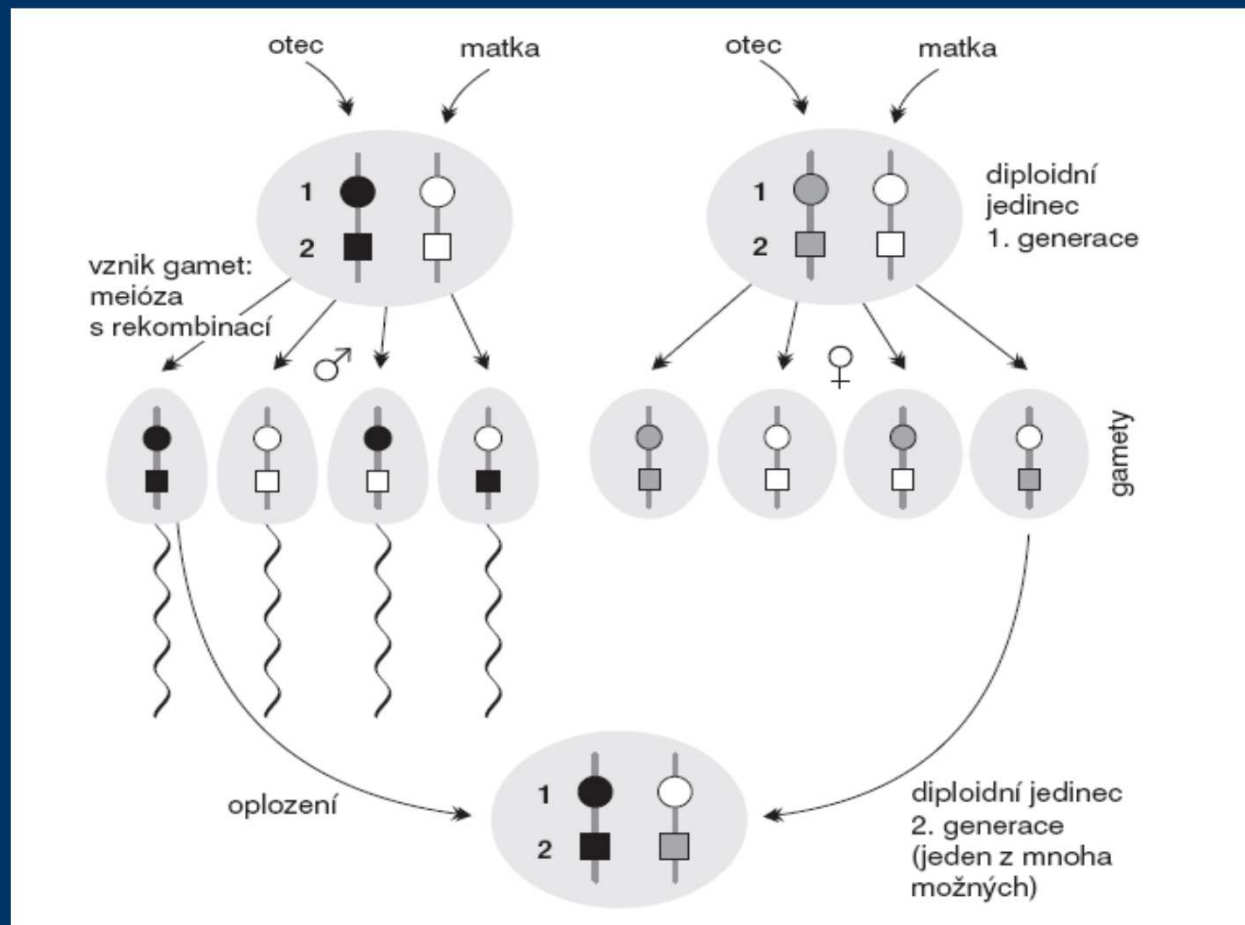


Jak se počítá genetická příbuznost

- matka i otec jsou diploidní, každý dává potomkovi 50 % svých genů (ale kvůli rekombinaci se „neví“, které to jsou)
- příbuznost 2 jedinců = pravděpodobnost, že v obou jedincích najdeme stejnou alelu jednoho genu**



Příbuzenské vztahy = rekombinace a segregace alel



diploidní systém
rodič-potomek 50 %
sourozenci 50 %

Altruismus a diploidní systém

- *helpers*
- přímá výhoda (ochrana)
- oddálená výhoda (teritorium)
- pozor: helperovství může škodit mládřatům (ti, které vychovávají jenom rodiče, na tom někdy bývají líp), ale pomáhat rodičům
- **+ příbuznost!!!**
- váš sourozenec, rodič i potomek jsou vám úplně stejně příbuzní:
- **je úplně jedno, zda produkuje potomky nebo sourozence**



Eusociální diploidní systémy

- helpři přebírají od svých rodičů péči o své mladší sourozence
- tím osvobodí rodiče od veškeré práce a uvolní je pro čisté množení
- helpři dřív umřou, než opustí rodinu...
- ... vzniká **eusociální inbrední „velkorodina“** s trvale nedospělými, někdy nevratně sterilními jedinci, kteří se mohou diferencovat v „kasty“ (dělníci, vojáci)

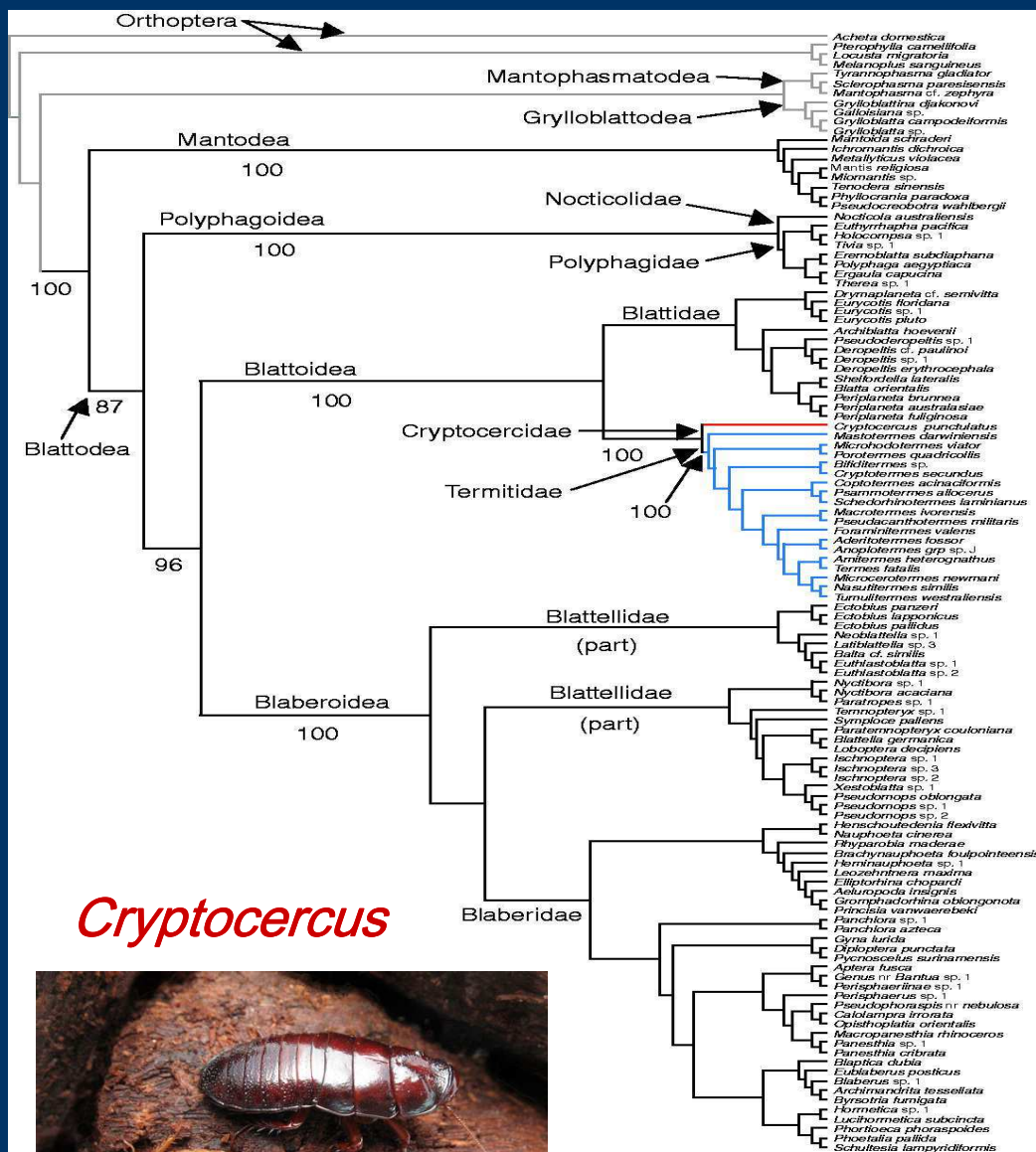


Termiti (Blattodea: Isoptera)



Původ termitů

požírání dřeva, střevní symbionti, monogamie, prodloužená rodičovská péče, allogrooming, proktodeální trofalaxe
Cryptocercus ~ mladá rodina termitů
 termiti: + péči o potomstvo přebírají od rodičů starší sourozenci, tj. helpři

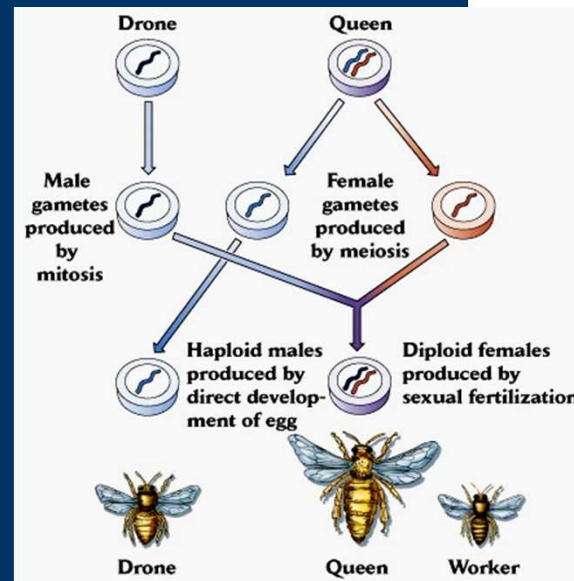
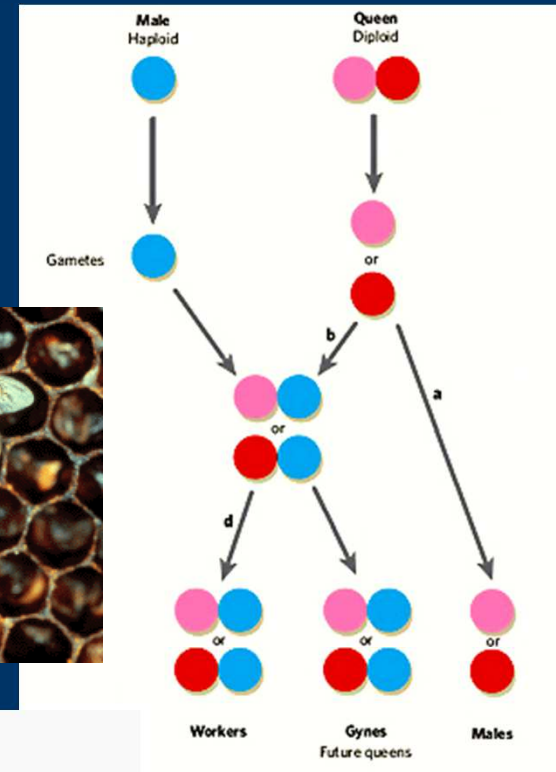


Cryptocercus



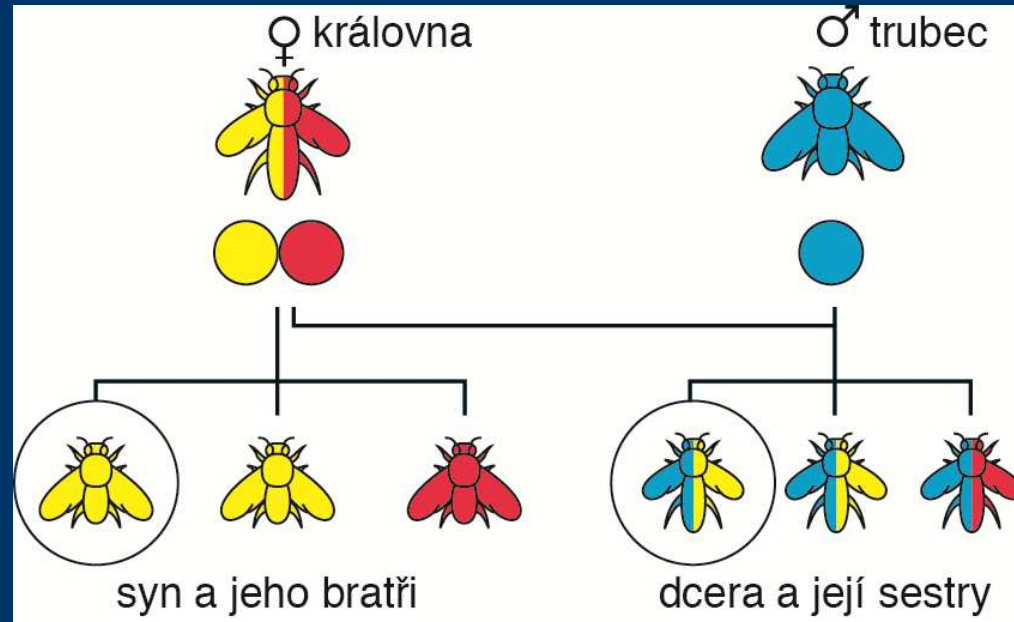
Haplodiploidní systém

- samice vznikají pohlavně
- samci vznikají partenogeneticky (arrhenotokie)
- rekombinace pouze u samic
- samci vlastně geneticky neexistují (spermie, které produkují = vajíčko, z kterého vznikli): „mnohobuněčné spermie“



Příbuzenské vztahy v haplodiploidním systému

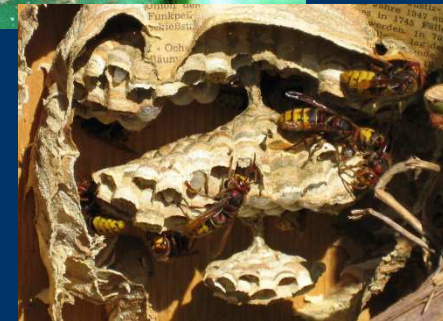
- vznikají zcela bizarní příbuzenské vztahy
- otec-syn: 0% (otec nemá syny)
- otec-dcera: 100% x dcera-otec: 50%
- matka-syn: 50% x syn-matka: 100%
- matka-dcera: 50%
- **sestra-sestra: 75%**
- bratr-bratr: 50%
- sestra-bratr: 25%





Haplodiploidní eusocialita

- Hymenoptera: mravenci, včely, vosy
- Thysanoptera
- sklon k vytváření sterilních samic („dělnic“), které neprodukují 50% dcery, nýbrž 75% sestry
- neplatí absolutně (královna se může pářit s několika samci, takže ne všechny její dcery jsou 75% sestry, dělnice se někdy „bouří“ a kladou vlastní „samčí“ vajíčka, samci mohou být i homozygotní diploidi...) – zrovna u včely medonosné je všechno špatně



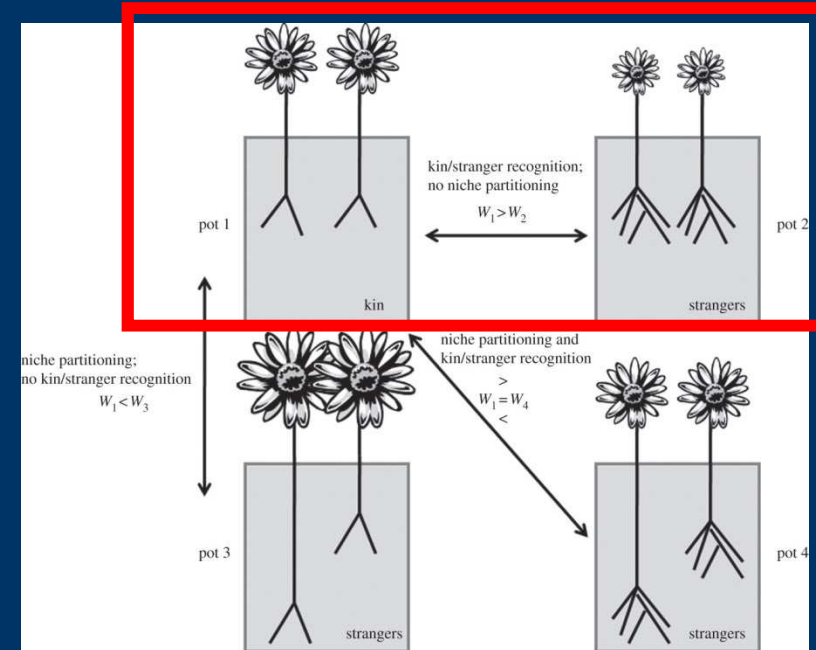
“Eusocialita”

- překryv generací, dělba práce, kooperativní péče o potomstvo
 - ALE
- 1. nejasná hranice mezi „eusocialitou“ a jinými typy sociálního uspořádání (proč vlk není „eusociální“?)
- 2. spojení několika zcela odlišných mechanismů:
 - **trvalé diploidní velkorodiny** (rypoši, termiti, krevety *Synalpheus*)
 - **haplodiploidní „hemiklonální“ society** (mravenci, včely, vosy, třásněnky)
 - **partenogenetické klony** („jeden organismus v několika tělech“: mšice)



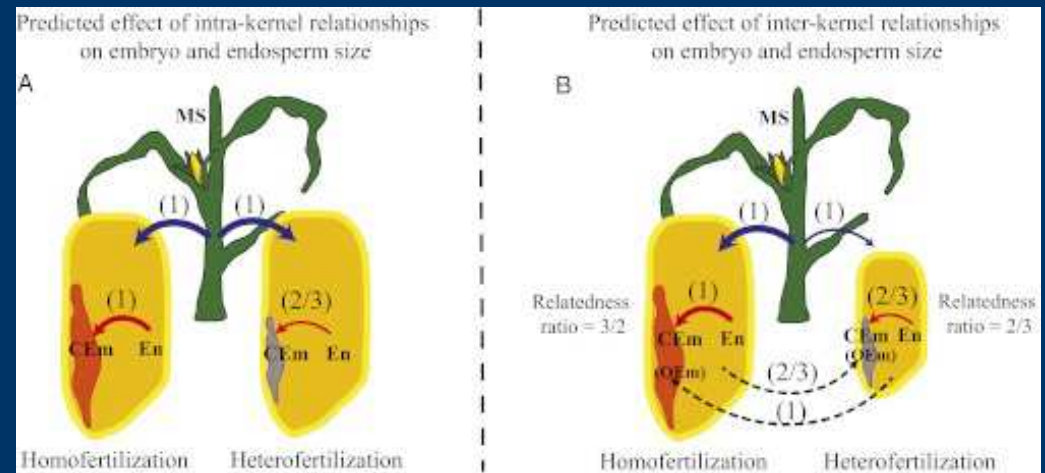
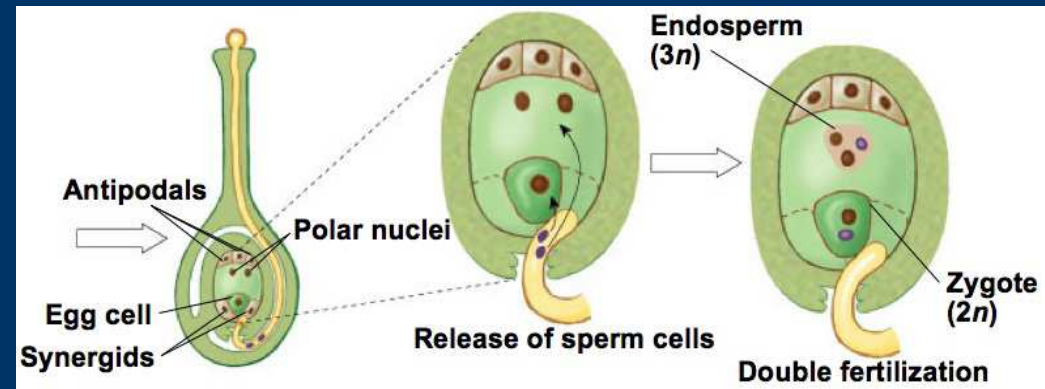
Příbuzenský výběr u rostlin

- příbuzní x nepříbuzní jedinci: kompetice = větvení kořenů x hloubka kořenů
- netýkavky (*Impatiens*) – liší se větvením kořenů i růstem nadzemní části (vzájemné stínění)
- rozpoznávání pomocí kořenů



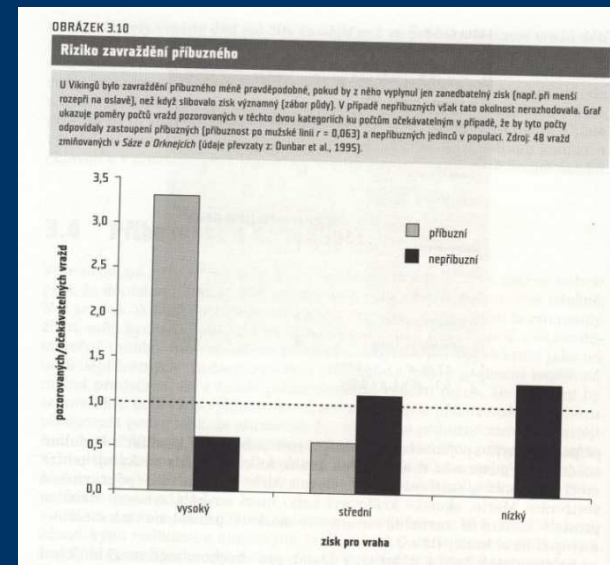
Příbuzenský výběr u rostlin

- dvojí oplození: embryo $2n$ a endosperm $3n$
- příbuzenské vztahy mezi embryem a endospermem závisí na otcovství (homo- x heterofertilizace)
- endosperm lépe vyživuje příbuzné embryo



Příbuzenská x skupinová selekce

- pozor: skupinová selekce se *musí* týkat jedinců nepříbuzných, jinak splývá se selekcí příbuzenskou x účinnost příbuzenské selekce se omezuje jen na velmi úzké příbuzenské vztahy
- **Hamiltonovo pravidlo: $rB > C$** (r = příbuznost, B = zisk příjemce, C = náklady dárce)
- na příbuzné nemusíme být hodní, ale pokud jsme na příbuzné zlí, musíme z toho mít větší užitek (*Sága o Orknejcích*)



„Zelenovous“

- alela, která dokáže kódovat
- 1. nápadnou fenotypovou vlastnost („zelené vousy“)
- 2. její rozpoznávání ostatními nositeli genu
- 3. **selektivní altruismus** mezi nimi (nebo **selektivní škodění** těm ostatním)
- extrémně úspěšná strategie (pomáhají si pouze skuteční nositelé alely) x náchylná k podvodům

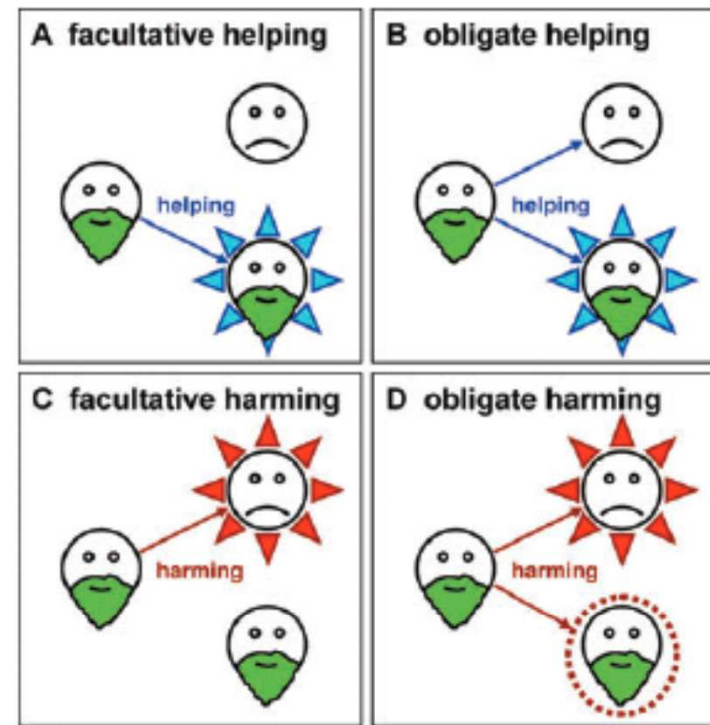
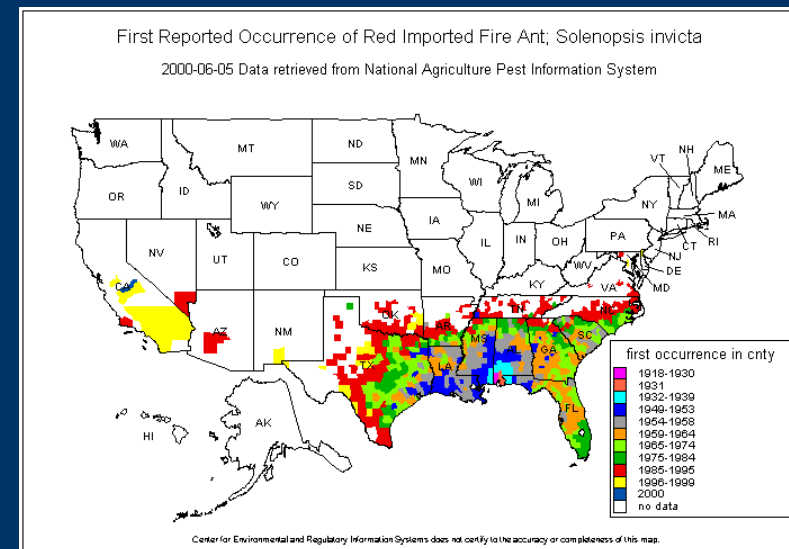


Figure 2. There are four types of greenbeard. (A) Facultative-helping greenbeards, such as those described by Dawkins (1976, 1982), involve the greenbeard actor facultatively adjusting his social behavior so as to provide help only to those social partners who also carry the greenbeard gene. (B) Obligate-helping greenbeards involve the actor expressing the helping behavior in all social interactions, but only carriers of the greenbeard gene can benefit from this help. (C) Facultative-harming greenbeards involve the actor facultatively adjusting his social behavior so as to inflict harm only against those social partners who do not carry the greenbeard gene. (D) Obligate-harming greenbeards involve the actor expressing the harming behavior in all social interactions, but carriers of the greenbeard gene are immune to the behavior's harmful effects.

„Zelenovous“

gen *Gp-9* mravence *Solenopsis invicta*



samice *bb* hynou, *BB* jsou likvidovány dělnicemi (*Bb*), samice *Bb* přežívají → alela *b* je zelenovous (ale nemůže úplně vyhrát: *bb†*)

„Zelenovous“

- kvasinky: alkohol, který produkují, je ohrožuje → adheze buněk do „vloček“ (vnější chrání ty vnitřní): gen pro adhezi (*FLO1*) je zelenovous (kdo ho nemá, nemůže vytvářet „vločky“)
- gen *csA* (buněčná adheze) u hlenek (rozpoznává příslušníky vlastního klonu a brání vzniku chimér)

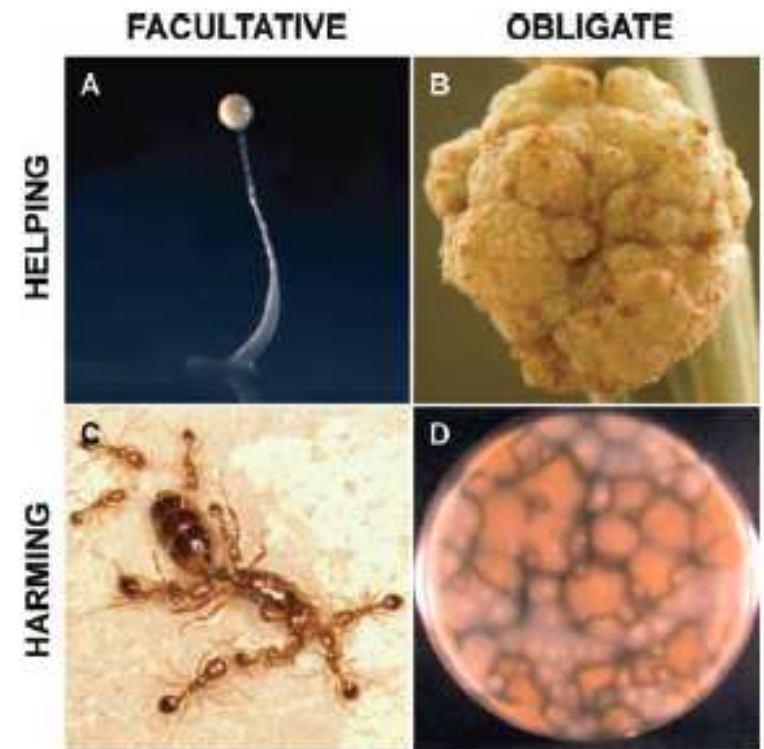


Figure 3. Greenbeards in the real world. (A) Facultative-helping greenbeards include the *csa* cell adhesion gene in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*, which forms cooperative fruiting bodies (Photo credit: O. Gilbert). (B) Obligate-helping greenbeards include the Ti (tumor-inducing) plasmid of the bacterium *Agrobacterium tumefaciens*, responsible for gall formation in plants (Photo credit: H. Aames). (C) Facultative-harming greenbeards include the *Gp-9* gene of the red fire ant *Solenopsis invicta*, which makes carrier workers execute noncarrier queens (Photo credit: J. All & K. Ross). (D) Obligate-harming greenbeards include bacteriocin-encoding genes of the bacterium *Photorhabdus luminescens*, responsible for the inhibition zones (bacterial No Man's Land) on this agar plate (Photo credit: R. Massey).

- „zelenovous“ = selektivní altruismus vůči jedinci, o němž vím, že nese mou alelu (vím to kvůli genové vazbě)
- **příbuzenský výběr** = selektivní altruismus vůči jedinci, o němž s vysokou pravděpodobností předpokládám, že nese mou alelu (kvůli genealogii)
- „zelenovous“ v příbuzenské selekci: znak „já jsem tvůj bratr“ (např. MHC) nebo „vyrostli jsme spolu v jednom hnízdě“ (naučené příbuzenství)
- **příbuzenský altruismus je pravděpodobnostní (tj. nedokonalý) pokus o „zelenovouse“**

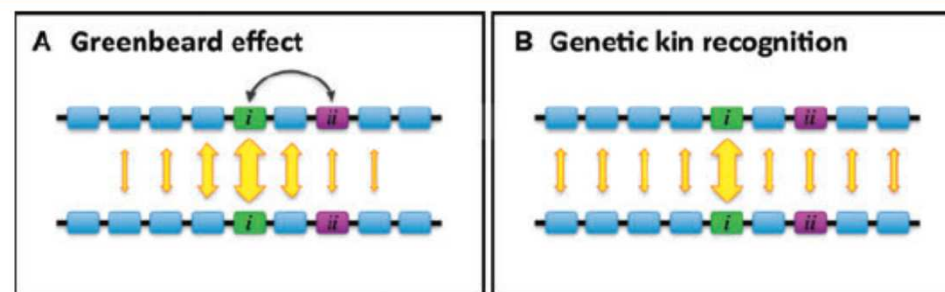


Figure 1. Greenbeard effect versus genetic kin recognition. (A) The greenbeard effect is mediated by linkage disequilibrium (black arrow) between beard (i) and behavior (ii) loci. Fellow beard bearers (the two individuals whose genomes are shown in alignment) are strongly related ($r = 1$, thick yellow arrow) at the beard locus and hence also related (yellow arrows) at other loci that are in linkage disequilibrium with the beard locus—possibly including genes for social behavior. (B) Genetic kin recognition is mediated by genealogical relatedness between social partners. Individuals sharing a phenotypic marker—and hence a marker gene (i)—in common are more likely to be close kin, and hence genetically similar ($r > 0$) at all loci across the genome—including genes for social behavior (ii).

Námitky proti „sobeckému genu“

- 1. námitky blbé
- gen nemůže být „sobecký“, protože nic nechce
- (ANO, taky to nikdo netvrdí)
- to, co se dědí, nemusí být (molekulárněbiologický) gen (= cistron)
- (ANO, evoluční gen = haplotyp, „rekon“, nikoliv cistron!) ... evoluční gen nemusí být z DNA, je to cokoliv, co dlouhodobě přežívá z generace na generaci
- zavádí ideál obecného sobectví
- (NO A I KDYBY, TAK CO MÁ BEJT?)
- (NE, „sobecké“ jsou právě jenom geny, jedinci naopak můžou nebýt sobečtí, pokud tím pomůžou svým genům)

Námitky proti „sobeckému genu“

- 2. námitka oprávněná
- (asi opravdu jenom jedna)
- (a) jestliže je fenotyp ovlivněn složitou souhrou genů
- a zároveň
- (b) jestliže selekce pracuje s fenotypem (geny „nejsou vidět“),
- jak může být gen „jednotkou selekce?“

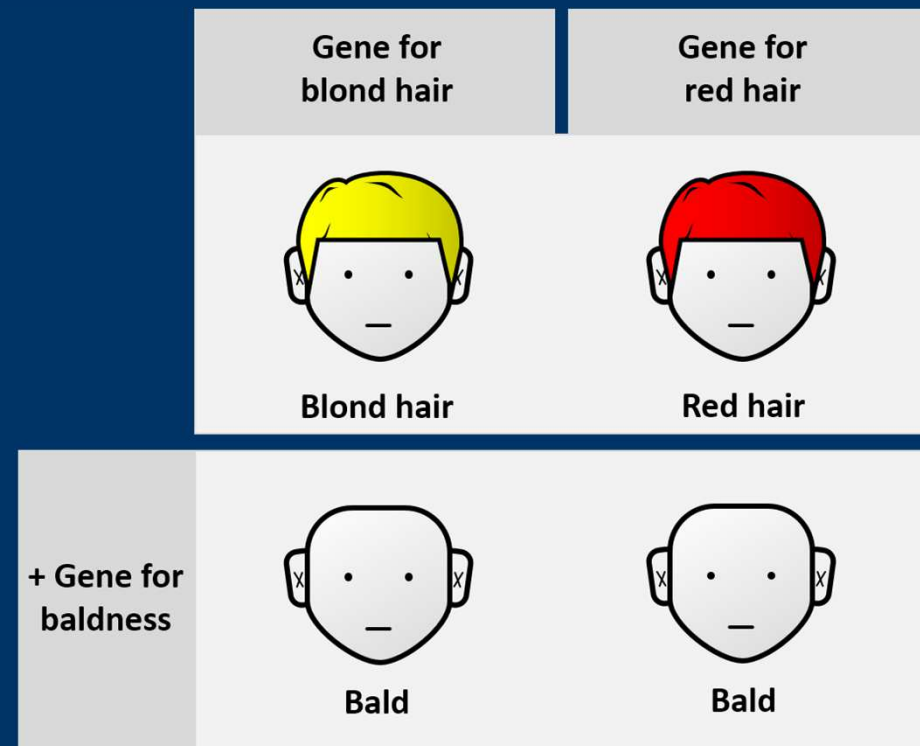
„Sobecký gen“ a fenotyp

- 1. jedna alela = jeden znak: **žádný problém** (ale také výjimečný případ)
- 2. znak je multigenní, ale účinek genů je aditivní: **žádný problém** („veslice“)
- známe cca 50 genů, které ovlivňují výšku postavy (odhad: $\Sigma 600$)
- selekce ve prospěch vysoké postavy – možná aditivita...
- ... ale kolik z těch 600 genů ovlivňuje ještě něco jiného???



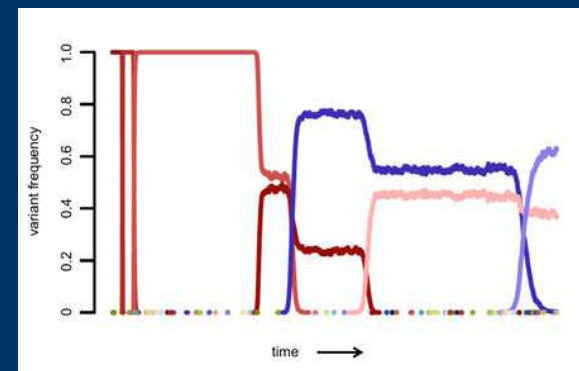
„Sobecký gen“ a fenotyp: epistáze

- 3. znak je multigenní a mezi geny jsou složité epistatické vztahy: **možná zásadní problém x záleží na tom, jak je to časté**
- **tatáž alela má různý projev u různých jedinců – může ze to vnější prostředí (věk, dieta...) nebo genetické prostředí (= ostatní alely v genomu)?**
- selekce ve prospěch červených vlasů – nemůže být účinná, pokud je gen pro plešatost příliš hojný



- 4. projev jednotlivých alel je frekvenčně-závislý (např. vzácné fenotypy jsou ve výhodě při pohlavním výběru): **možná zásadní problém x záleží na tom, jak je to časté**
- teorie: mnoho úspěšných mutací skončí balancovanou rovnováhou, ne 100% fixací – selekce ve prospěch heterozygotů je frekvenčně-závislá (nová mutace musí být patrná i u heterozygotů)
- praxe: 2 lidské populace (Američané afrického a evropského původu), 13,400 genů – rovnovážná selekce patrná **v 60 genech (0.4 %)** x mnoho genů z oblasti imunity a obrany proti parazitům

„Sobecký gen“ a fenotyp: frekvenční závislost

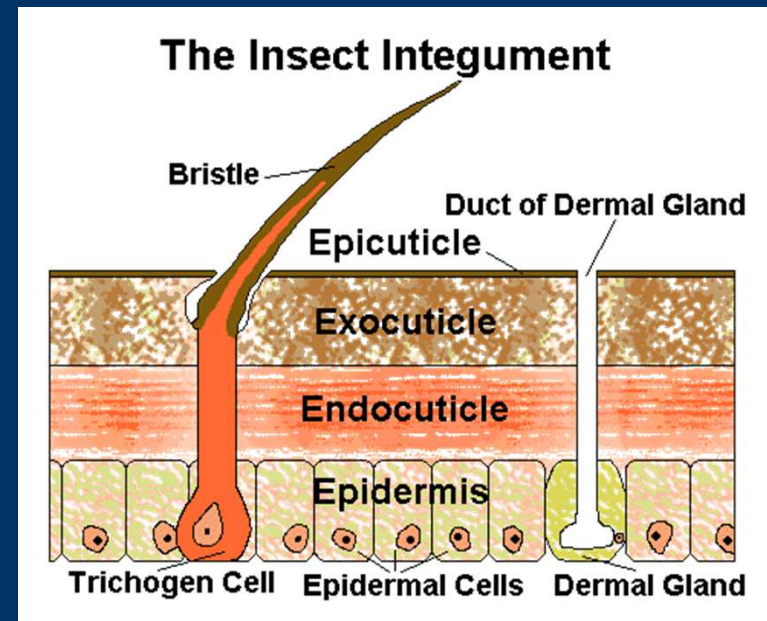


Sobecký gen a fenotyp

- má cenu se pořád věnovat „sobeckému genu“, když pořádně nevíme, jak z genotypu vzniká fenotyp?
- 1. návrat k „sobeckému jedinci“ není řešení
- 2. „na detailech vývojových procesů nezáleží“ (Dawkins) – pokud se **něco** přenáší z generace na generaci, je to predikovatelně distribuované mezi jedinci (rodič–dítě 50 % apod.) a vyplývá z toho predikovatelná strategie jedinců... je jedno, co to „něco“ vlastně je
- → EB jako **čistě ultimativní věda** – ne genetika, vývojová biologie apod.

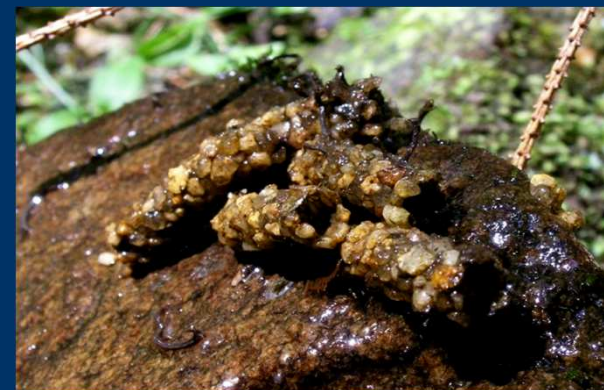
Rozšířený fenotyp (*extended phenotype*)

- geny ovlivňují vlastnosti svých nositelů/„hostitelů“
- např. geny kraba ovlivňují vlastnosti jeho krunýře (tvar, tloušťka, mechanické vlastnosti)
- nicméně kutikula členovců vlastně není část jejich těla: je to produkt jejich pokožkových buněk vypouštěný mimo tělo
- selekce působí skrz fenotyp na příslušné geny, tj. preferuje geny, které „dělají“ dobrou kutikulu



Rozšířený fenotyp

- mnohé organismy vyrábějí hnízda, hálky, schránky apod.
- kdo to dělá špatně, je selekcí eliminován, neboli:
- selekce působí skrz fenotyp na příslušné geny, tj. preferuje geny, které „dělají“ dobrá hnízda, hálky, schránky apod.
- **hnízdo, hálka, schránka apod. je fenotypovým produktem příslušných genů**



Rozšířený fenotyp

organismy často
ovlivňují své okolí

ALE

o rozšířený fenotyp jde
pouze v případě, kdy
různě ovlivněné
prostředí má zpětně vliv
na fitness ovlivňovatele

„geny pro bobří hráze“



Rozšířený fenotyp

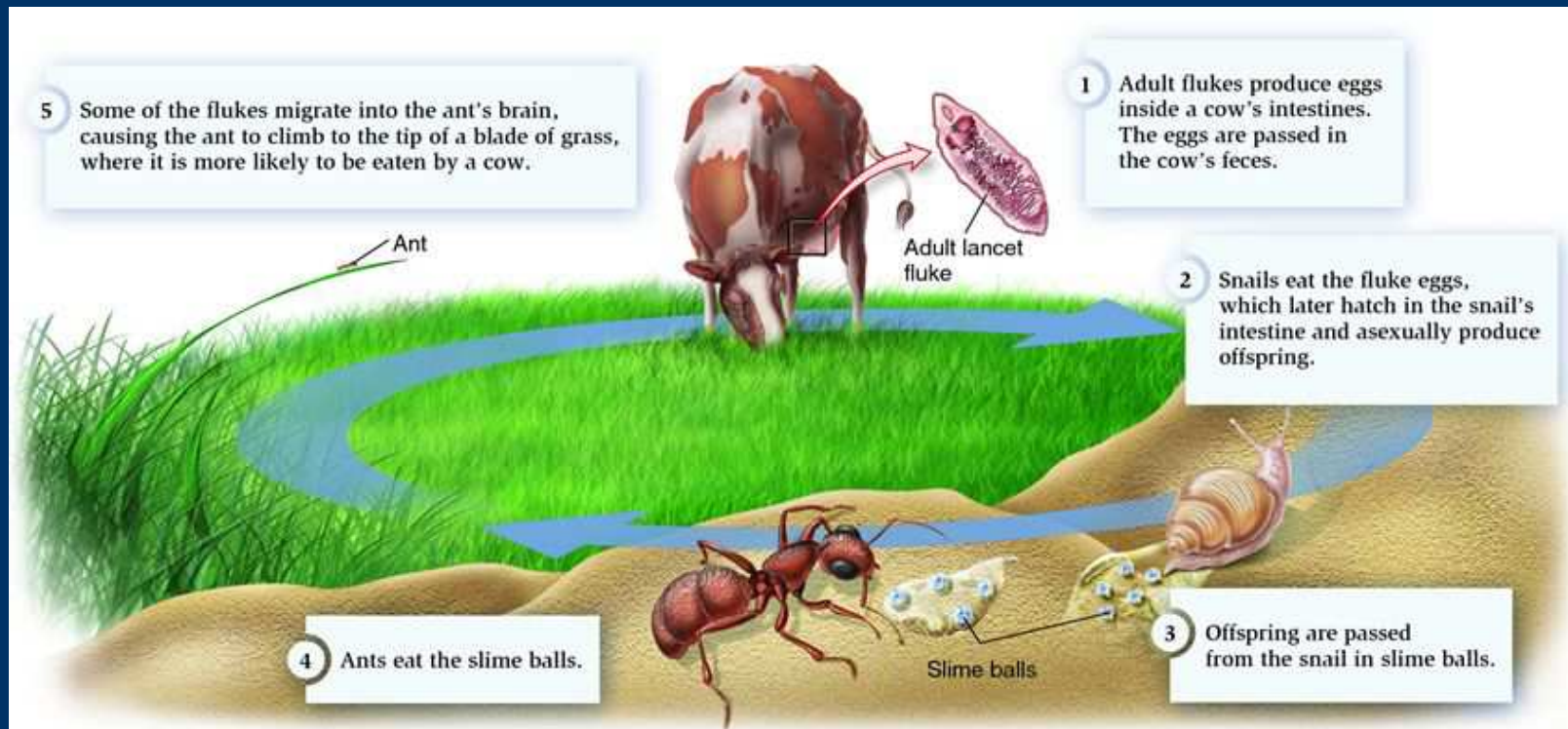
- některé organismy dokážou ovlivnit chování jiných organismů
- kdo to dělá špatně, je selekcí eliminován, neboli:
- selekce působí skrz fenotyp na příslušné geny, tj. preferuje geny, které dobře manipulují chování jiných organismů
- **chování (často i morfologie) hostitele je fenotypovým produktem příslušných genů parazita**

Rozšířený fenotyp

- to, že rákosník krmí mládě kukačky, je nevýhodné pro jeho geny, ale výhodné pro geny kukačky
- chování rákosníka ke kukačce není produktem jeho genů (ty tomu jenom nedokážou zabránit), je to produkt genů kukačky
- chování rákosníka je směs fenotypu jeho genů, kukaččích genů, genů jeho střevních parazitů, genů rostlin v okolí (které determinují stavební materiál i potravu)...
- **fenotyp genu není omezen na tělo nositele/„hostitele“**



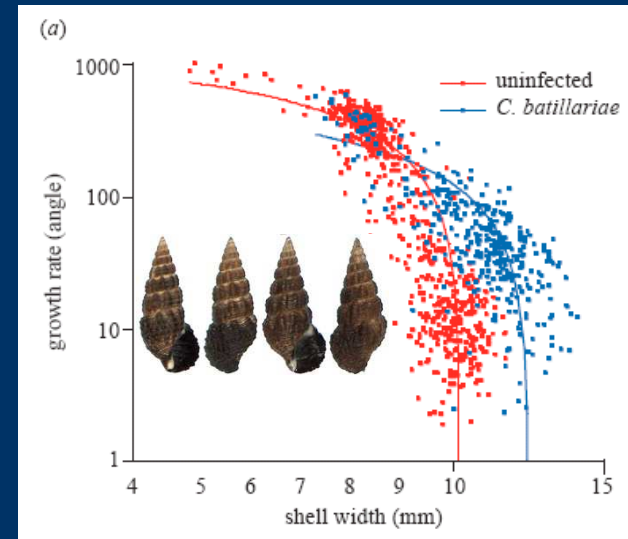
Rozšířený fenotyp: manipulace hostitele parazitem



motolice *Dicrocoelium* vs. šnek, mravenec, ovce

Rozšířený fenotyp a morfologie hostitele

- motolice: změny ve velikosti, tvaru a tloušťce ulity infikovaného měkkýše
- parazit nemá zájem na tom, aby hostitel investoval do svého množení, ale chce, aby investoval do svého růstu (~ do množení parazita)
- → „parazitární kastrace“
- ~ „... odkvetlý květní stvol seřízněte nad úžlabím listů, aby se rostlina nevysilovala tvorbou semen“

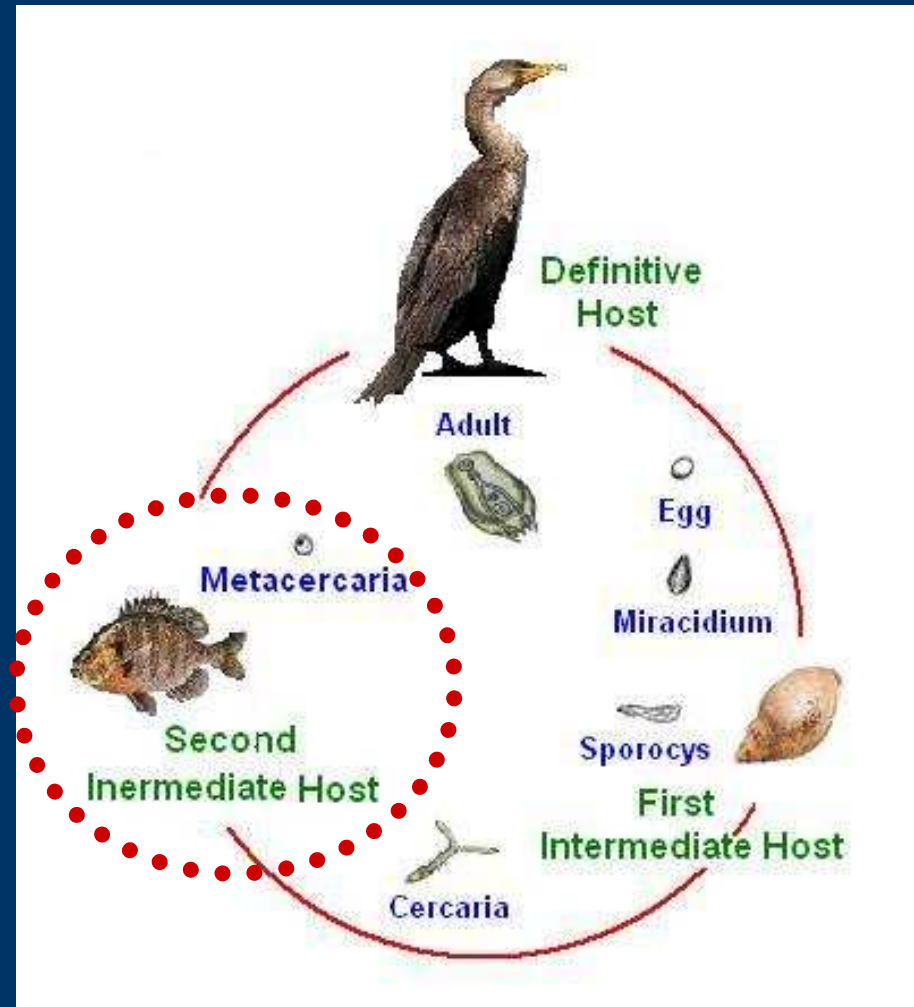


Batillaria x Cercaria

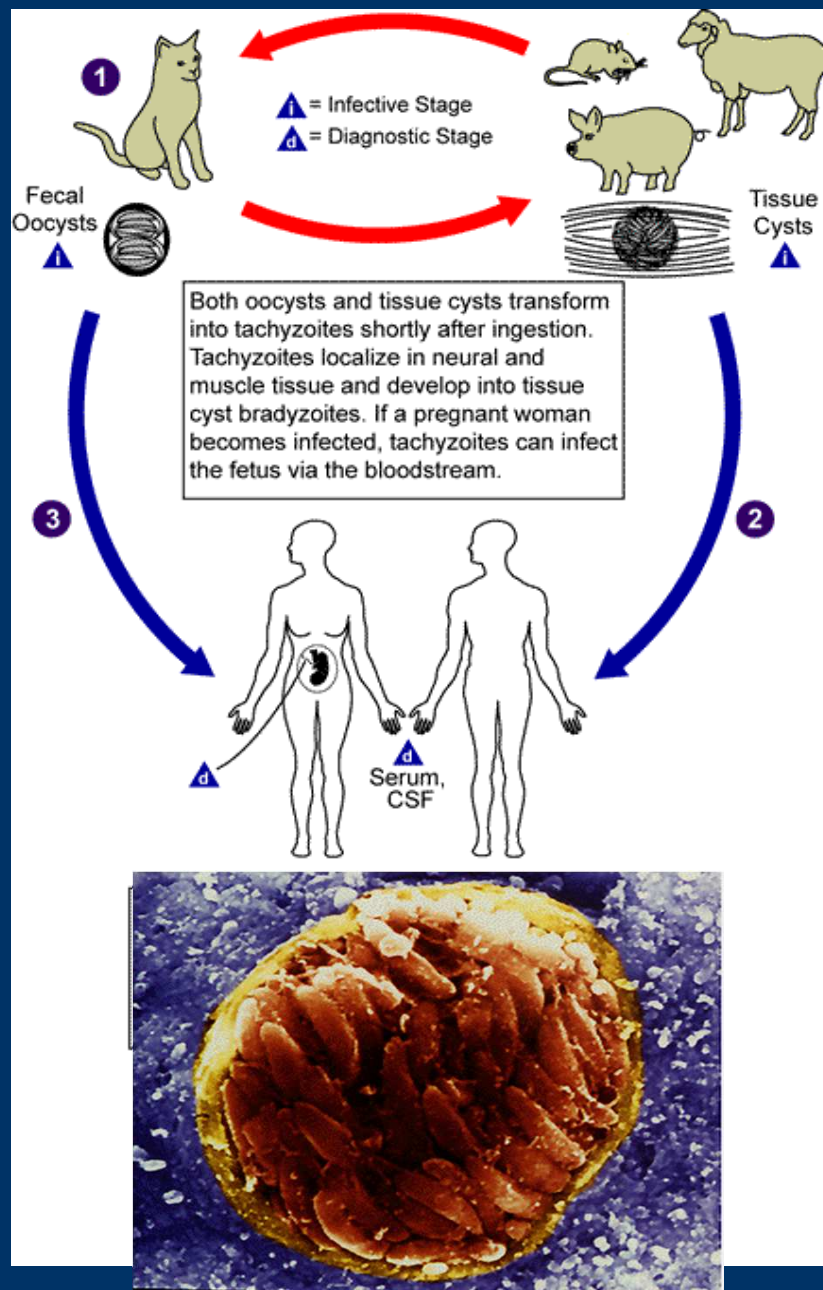


Mechanismus manipulace

- může být překvapivě prostý:
- *Diplostomum spathaceum*



Manipulace hostitele parazitem a člověk



Toxoplasma vs. Homo

Manipulation hypothesis?



Evolve a parazitismus

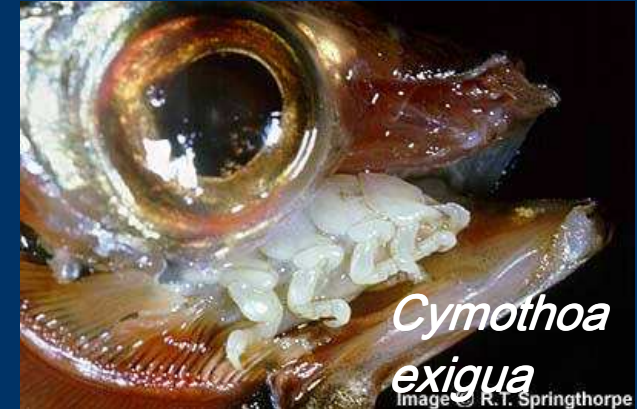
- pod pojem „parazit“ se sice schovávají zcela odlišné fenomény (parazitoidi, mikropredátoři...)
- ALE
- nápadně velký počet druhů („parazitů“) závisí na jiných druzích („hostitelích“) víc, než je tomu naopak



španělská chřipka 1918-1920: 50-100M obětí za 1,5 roku x WWI: 15M za 4,5 roku... prý
x vzpomeňme si na měkký a tvrdý výběr...

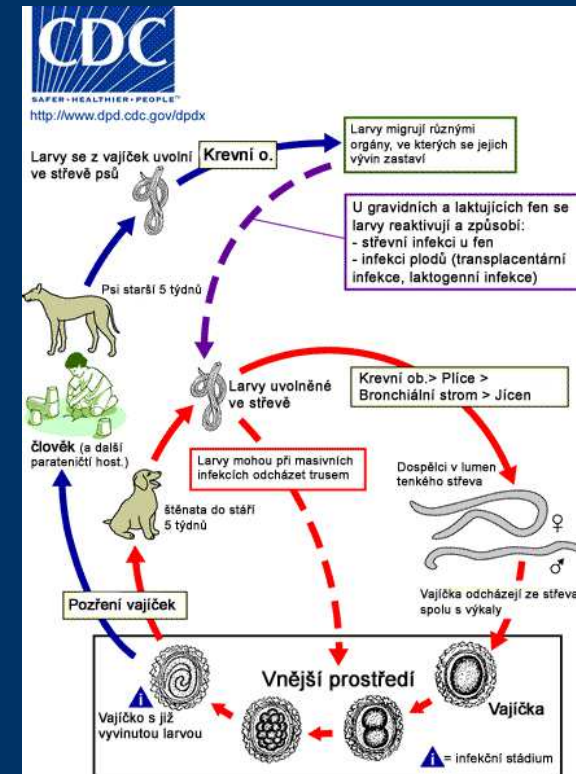
Evolve a parazitismus

- „večeře, nebo život“: v boji parazita s hostitelem jde parazitovi o život, kdežto hostiteli obvykle jenom o zdraví
- každý parazit je potomkem generací, které **vždy** našly a přemohly hostitele, ale pro hostitele totéž neplatí
- paraziti mají rychlejší evoluci než hostitelé („večeře, nebo život“, selekční tlak hostitele + kratší generační doba + větší relativní mortalita)



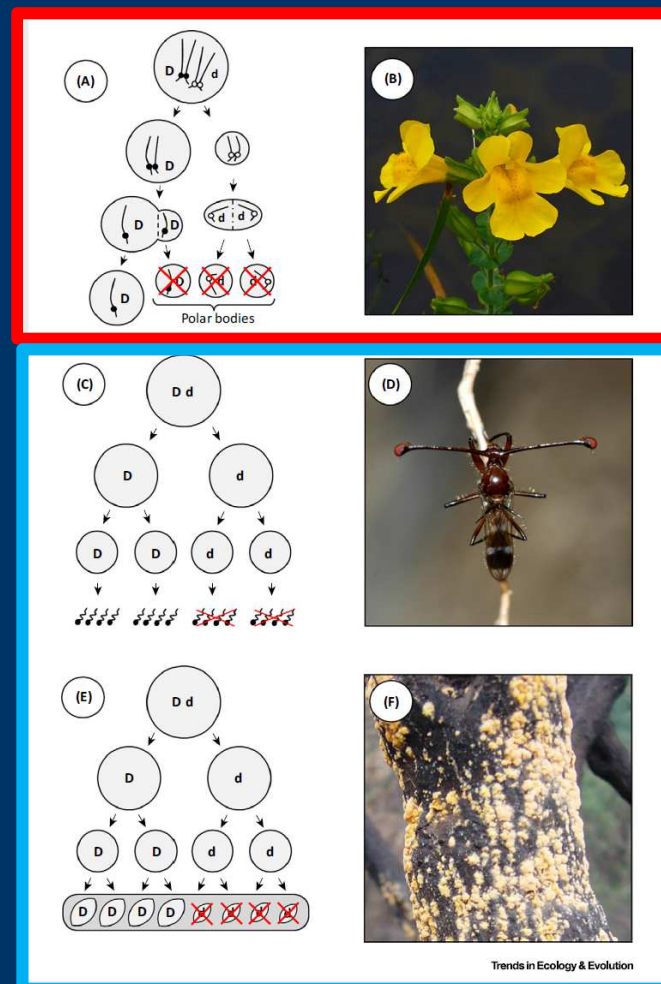
Jsou paraziti hodní nebo zlí?

- parazitický druh nesmí vyhubit hostitelský druh
- ALE: parazit buď smí, anebo nesmí zabít svého individuálního hostitele
- záleží na způsobu přenosu:
- vertikální jsou hodní („evoluční rozpouštění“),
- horizontální jsou právě tak hodní, aby stihli svůj vývoj
- někteří zvládnou obojí (*Toxocara*)
- záleží na postavení hostitele ve vývojovém cyklu parazita (mezihostitel x trvalý hostitel při trofickém přenosu)



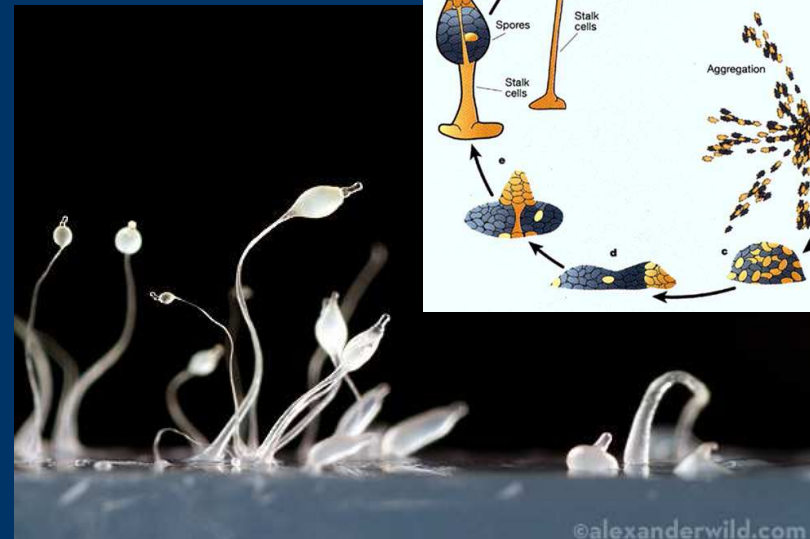
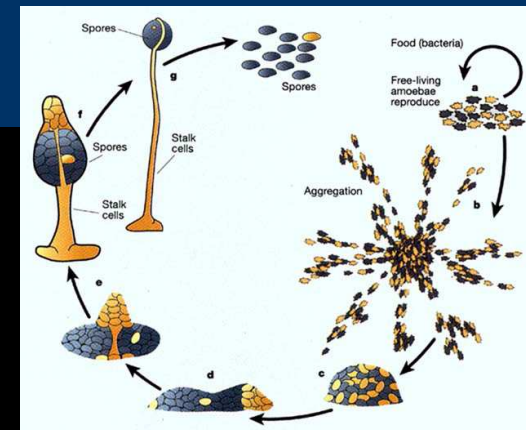
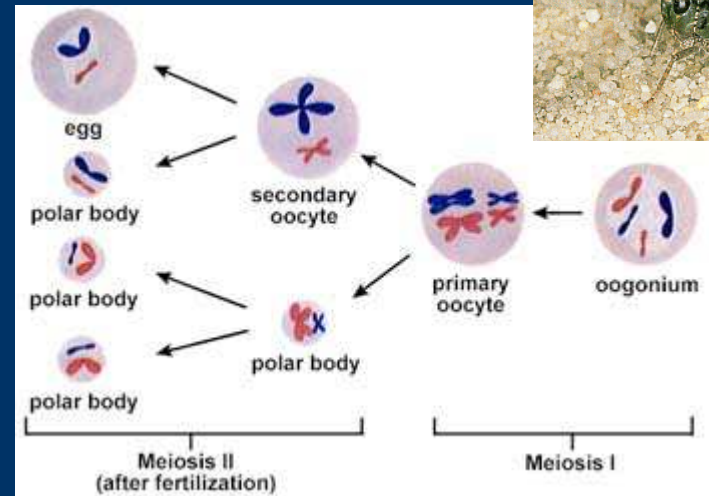
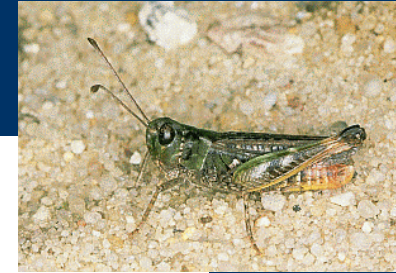
Konflikt genů: vychylování transmise alel

- intragenomická kompetice – rovnoměrná segregace alel je jenom křehké příměří
- x jak se nešířit mendelovskými (50 %), ale „tahem“ (*drive*):
- **1. gonotaxe**: preferovat pobyt v zárodečné linii na úkor somatu
- **2. interference**: překazit šíření konkurenční alely
- **3. přemnožení (*overreplication*)**: namnožit se víc než konkurenční alela



Gonotaxe

- **B chromozomy:** malé nadbytečné chromozomy (různý počet i v buňkách jednoho jedince), vznikly z normálních chromozomů, snižují plodnost a růst „hostitele“
- při oogenezi selektivně lezou do vajíček, ne do pólových buněk (saranče *Myrmeleotettix*)
- obdobně např. boj o obsazení vnitřku plodnice u hlenek a myxobakterií

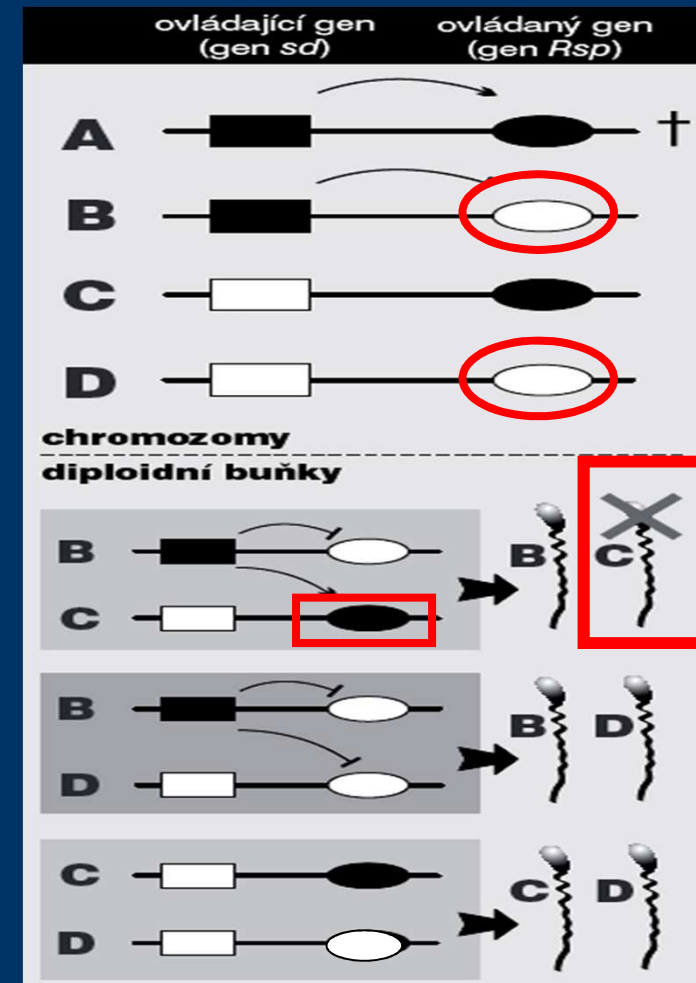


Interference: autosomální zabijáci

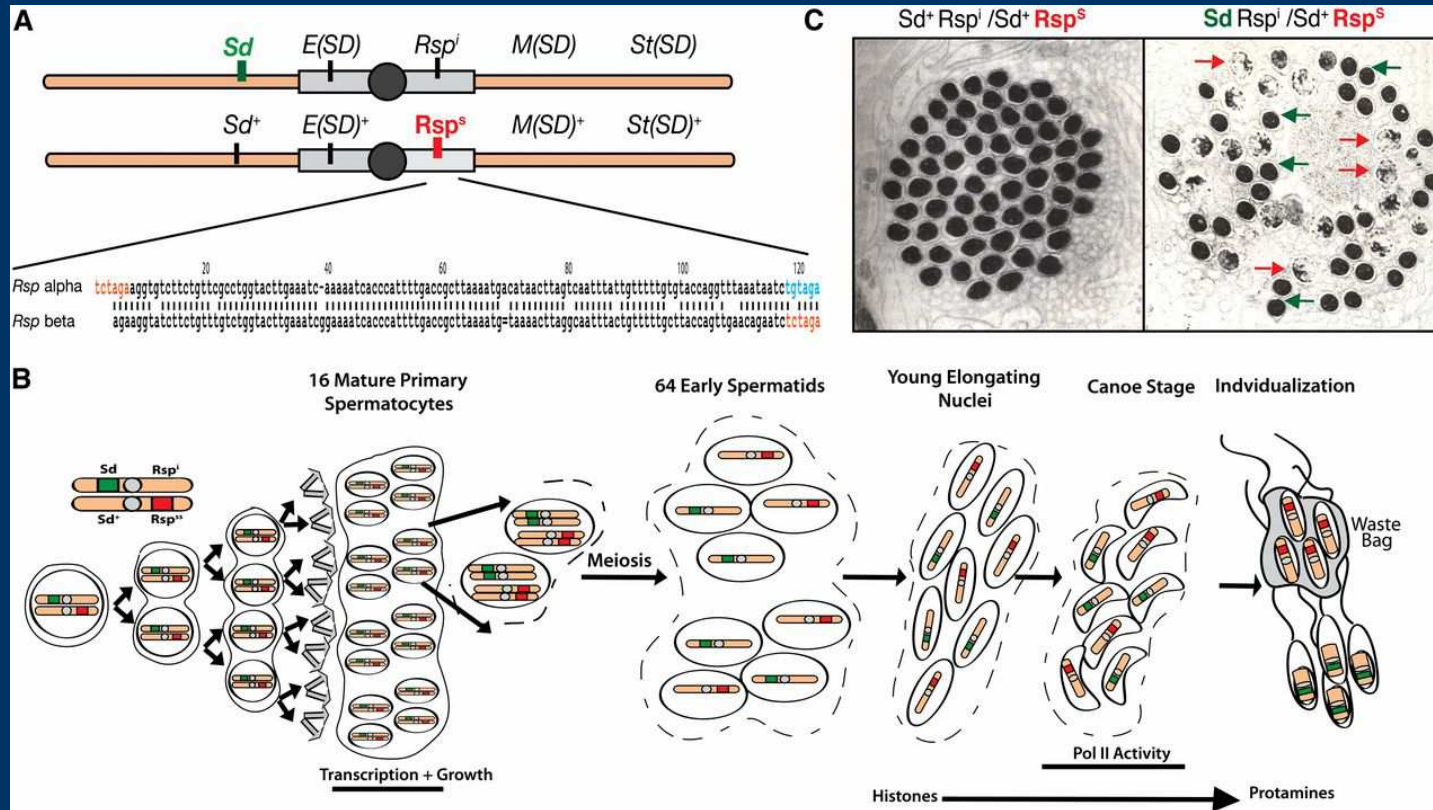


2 geny oddělené centromerou

- např. *t* haplotyp u myši, *SD* (*Segregation Distorter*) u drosofil
- diploidní zygota má dvě alely pro každý lokus a produkuje dva typy gamet (1:1),
- ... pokud funguje řádná meióza
- alela, která dokáže ošálit meiózu a obsadit většinu gamet na úkor konkurentky, bude nesmírně úspěšná → **meiotický tah**



Interference: meiotický tah



- geny tlumící a povzbuzující MD (supresory, enhancery) – závody ve zbrojení
- válka skončí, když agresor prohraje, anebo když vyhraje (rozhoduje „parlament genů“)

Ekologické a evoluční důsledky meiotického tahu

- důsledky meiotického tahu – často vychylování poměru pohlaví (samčí „driver“ na chromozomu X způsobí zánik spermií s chromozomem Y, takže vznikají samé samice XX)
- rezistentní Y bude mít obrovskou selekční výhodu
- populace s více samicemi rychleji rostou – vnitro- i mezidruhová kompetice → vymření druhu (?)



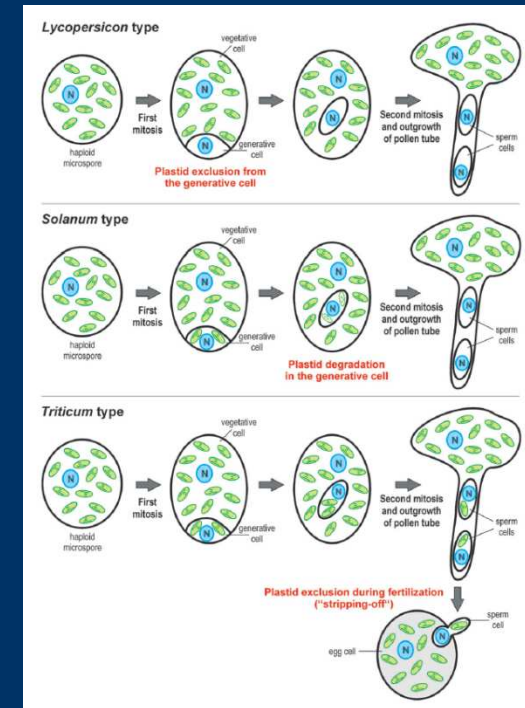
Mendelův démon

- mnohobuněčnost ~ spolupráce buněk na společném projektu
→ obrana proti ultrasobeckým genům
- ignorance: neškodí ten, kdo neví, komu škodit
- hutterité (od 15. stol.): o budoucnosti kolonií se losuje



Přemnožení sobeckých genů v cytoplazmě

- mitochondrie se přenášejí až na výjimky mateřskou cestou (ve spermích jsou 1,000–100,000krát vzácnější) – otcovské mitochondrie jsou speciálně označeny a v zygotě zlikvidovány (značení zařizuje otec!)
- brání se konfliktu mezi dvěma liniemi mitochondrií (x válka chloroplastů u chlamydomonád)
- x **mitonukleární konflikt** (uniparentální mitochondrie → konflikt mezi pohlavími)



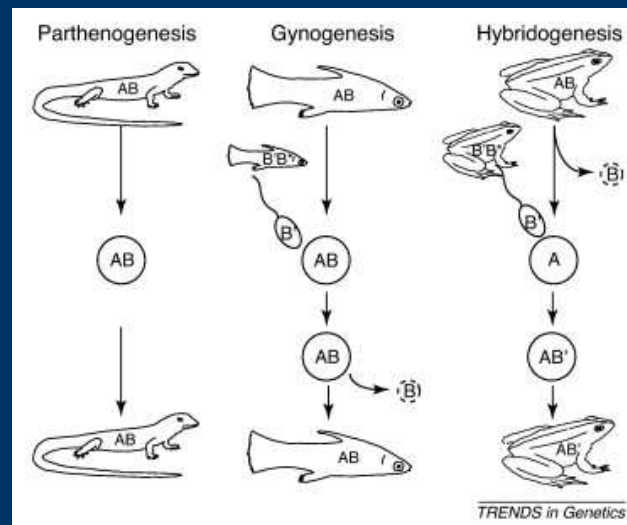
Mating Type and Chloroplast Segregation in *Chlamydomonas*

- *Chlamydomonas reinhardtii* is a single-celled, haploid green alga with a single large chloroplast containing 50 to 100 genomes, divided among 5 to 15 nucleoids
- *Chlamydomonas* cells of different mating type, *mt+* or *mt-*, produce diploid cells that then undergo meiosis to produce haploid progeny
- Both mating types contribute to the cytoplasmic content of the zygote, but in 95% of matings, the chloroplast genome is contributed by the *mt+* parent







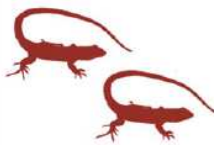


















































Genetické konflikty

- konflikt nenastává, pokud není porušena „mendelovská symetrie“:
- 1. mateřský/otcovský původ neovlivňuje expresi alely (x **genomový imprinting**)
- 2. od obou rodičů pochází stejný soubor autosomů potomka libovolného pohlaví (x **partenogeneze, gynogeneze**)
- 3. mateřský/otcovský původ neovlivňuje přenos alely do další generace potomků libovolného pohlaví (x **hybridogeneze, haplodiploidie**: samec přenáší pouze nezměněné geny své matky)



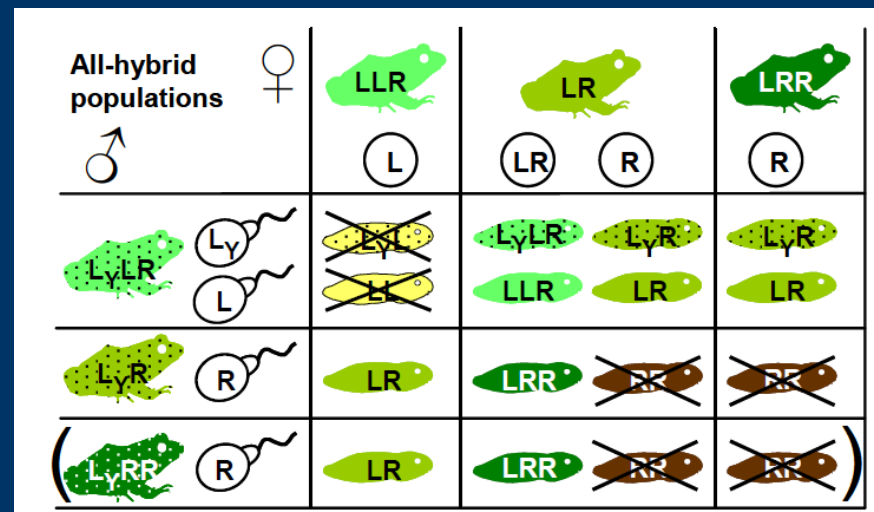
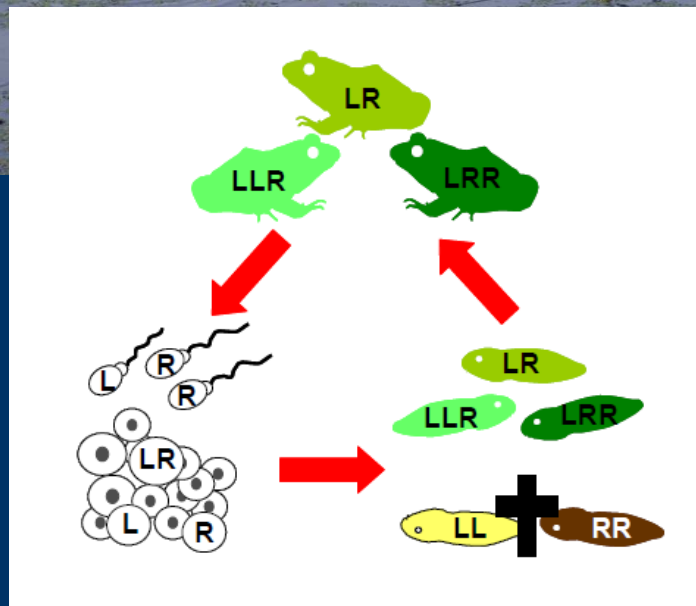
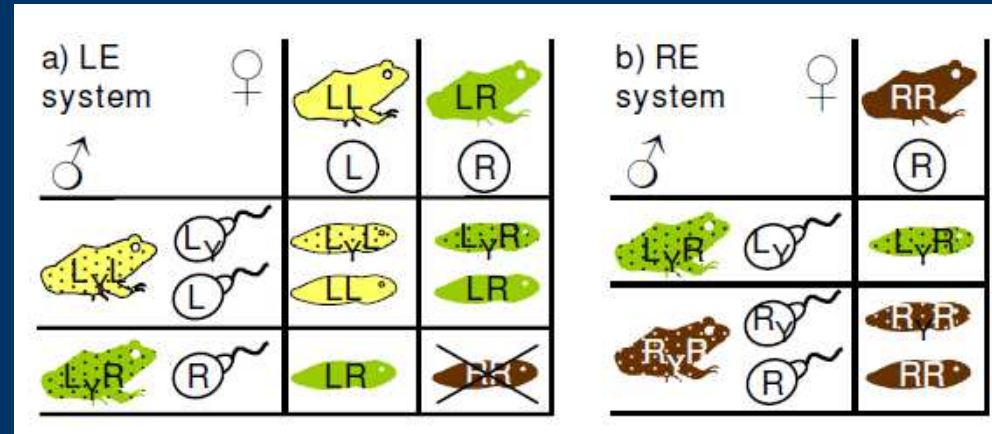
Genetické konflikty

- obvykle trápí otec a/nebo cytoplazma
- meiotické tahy obvykle nepřežívají dlouho, ale tyto typy rozmnožování ano
- hybridogeneze: potomstvo má fenotyp hybrida – může být ekologicky úspěšný („vehicle“ pro mateřské geny)
- sexuální parazitismus

	parents	gametes	embryos	offspring
sperm absent	parthenogenesis 	 automixis  apomixis		
	gynogenesis   from other sp.	 		
	hybridogenesis   from other sp.	 	 father's genes eliminated from germline	
sperm present	arrhenotoky  	 		
				
	PGE  	 		
			 father's genes eliminated	
	androgenesis  	 	 	 
	cyclic parthenogenesis  	 asexual generation   sexual generation	 	 
 			 	

Hybridogeneze

„kleptospecies“
„synklepton“

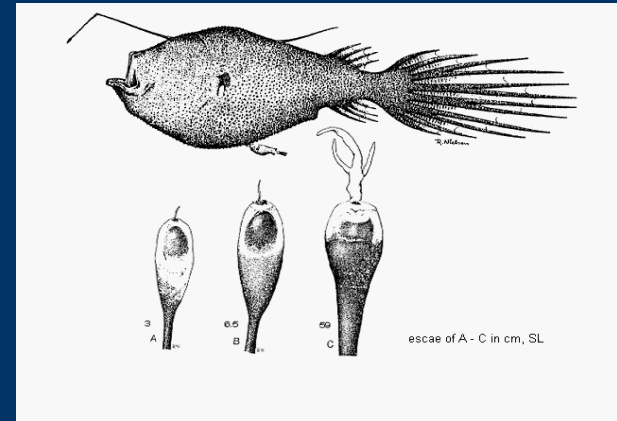
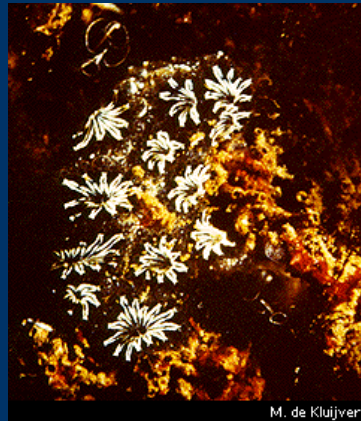


Vnitrogenomové konflikty shrnutí

- záleží na způsobu, jakým se geny dostávají do další generace (ty, které jdou spolu, mají společné zájmy)
- nezáleží na evolučním původu genů: geny vlastní i geny pocházející z parazitů a symbiontů se chovají stejně, pokud je stejný i přenos
- většinu genů hlídá mitóza → většina genů (na autosomech) má zájem o zdatnost „hostitele“
- **život bez genomových konfliktů?**
- **bud'te:** jednobuněční, haploidní, asexuální, s jedním chromosomem, bez cytoplazmatických genů a symbiontů, bez skákavých genů... **a budete šťastní**

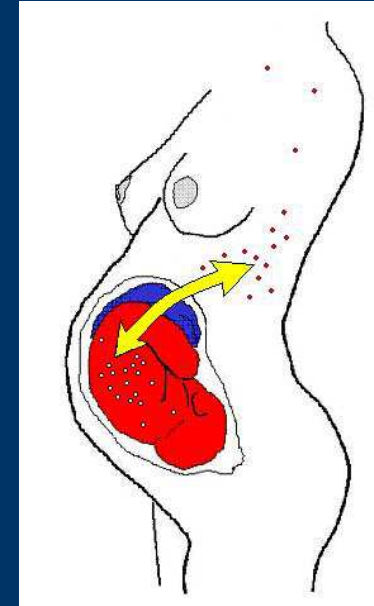
Extrazygotická dědičnost (chiméry)

- ne každý organismus je klon (kolonie buněk vzniklá dělením z jediné mateřské buňky)
- někdy splývají embrya (která nejsou geneticky totožná) a tvoří **chimérické organismy** (→ konflikty)
- analogicky – *Dictyostelium*, *Myxococcus*, dikaryotické houby, sumky...



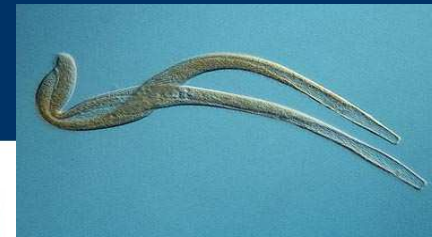
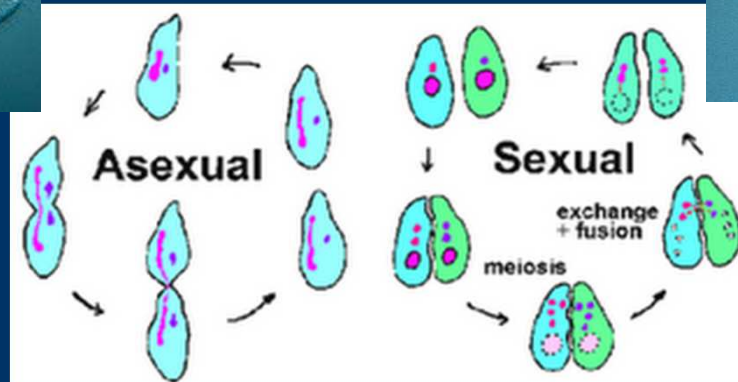
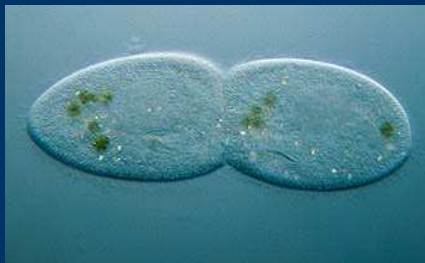
Chimerismus u primátů

- **mikrochimerismus**
- fétomaternální – 50-75 % matek obsahuje klony imunitních buněk z embrya (často desítky let, např. v prsních nádorech!); cca o polovinu vzácněji naopak
- v krvi u 8 % dvojvaječných dvojčat a u 21 % trojčat
- *vaše spermie mohou být ve skutečnosti spermie vašeho bratra, který mohl mít jiného otce než vy, takže váš syn může být ve skutečnosti váš nevlastní synovec...*
- ***(dobře vám tak: neměli jste ho sníst!)***
- otcovská kontrola nad úspěšností budoucích embryí (od jiných samců) → autoimunitní choroby (častější u samic), potraty, špatná péče o potomstvo...



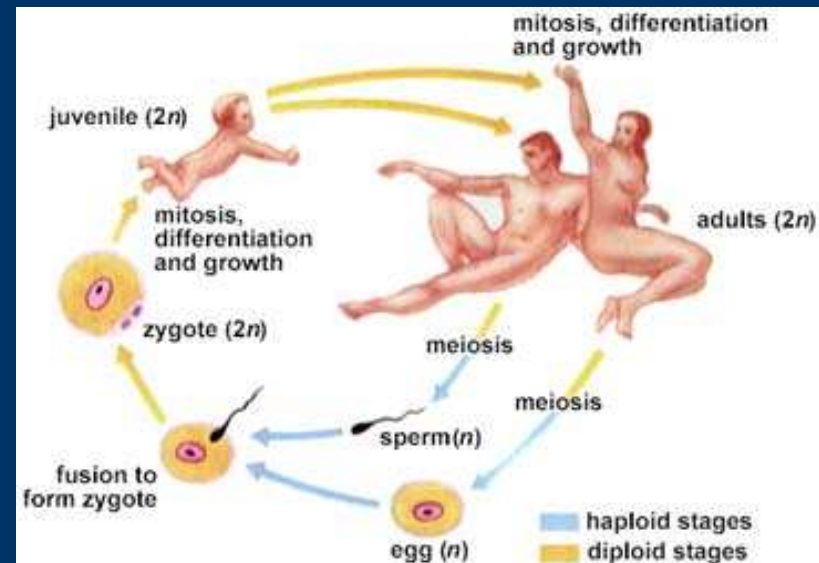
„Pohlavní rozmnožování“

- POZOR!
- **rozmnožování** je vytváření nových jedinců x **sexualita** je míchání genů pocházejících z různých jedinců
- rozmnožování a sexualita principiálně nemusí mít nic společného – spojení obou jevů je druhotná záležitost (mnohobuněčné organismy množící se jednobuněčnými oplozenými vajíčky)
- *(ale neříkejte to papežovi...)*



Vznik a zánik sexu

- meióza, rekombinace, oplození... – vzniklo jednou u předka všech eukaryot
- + analogické procesy u prokaryot (konjugace archeí)
- mimořádně evolučně stabilní fenomén



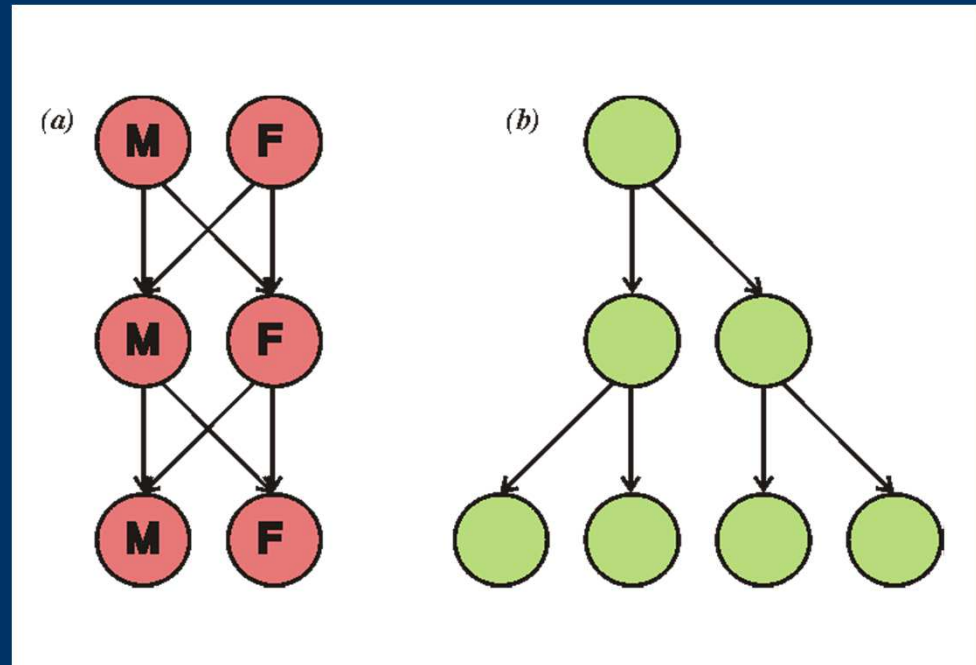
- časová a energetická náročnost
- složitý molekulární aparát (meióza)
- riziko predace a parazitace
- rozpad osvědčených kombinací genů (segregační a rekombinační zátěž)
- prahová hodnota hustoty populace (efektivita vyhledávání partnera klesá s hustotou populace)

Nevýhody sexu



Nevýhody sexu

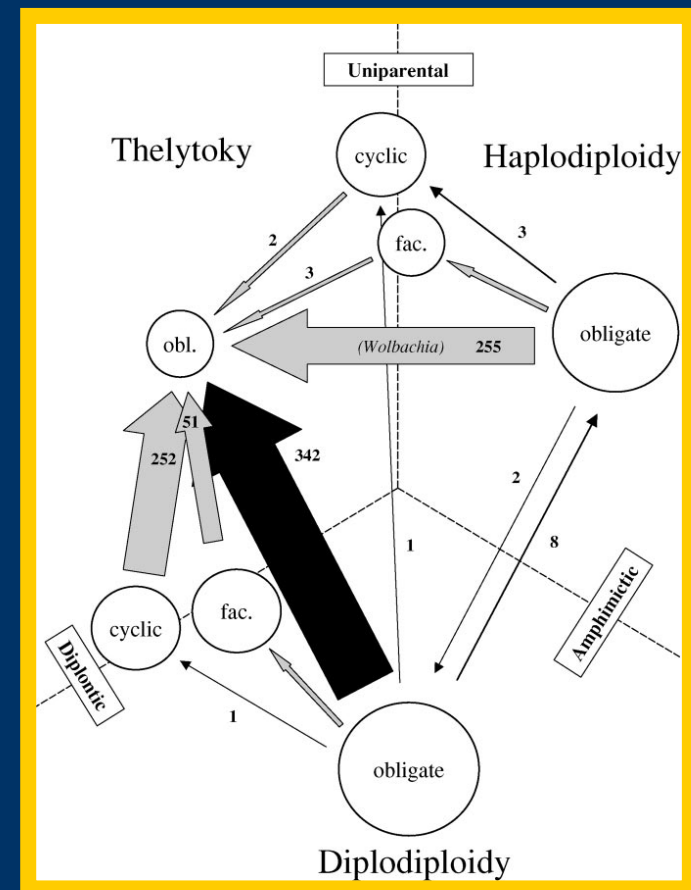
- zpomalení rozmnožování kvůli nadbytečným samcům
- samice rozředuje své geny na polovinu – proti zájmu sobeckých genů
- výhody sexuality musí převážit tyto nevýhody!!!



Zánik sexu: thelytokie

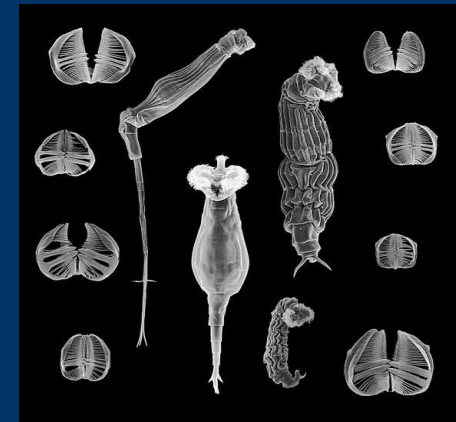


- asexualita je vzácná, druhotná, často způsobená symbionty či cytoplazmatickými geny (které nestojí o samce...), nebo spojená s mezidruhovou hybridizací
- je omezená na izolované druhy či skupiny druhů



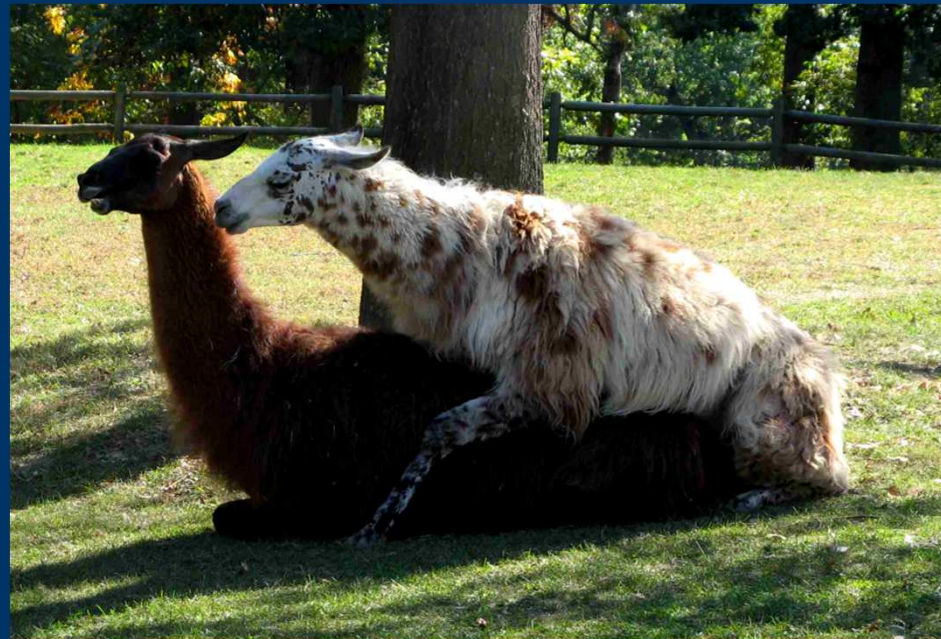
„Biologický skandál“

- výjimka: **Bdelloida** (Rotifera)
- dlouhodobá thelytokie (~ 40-100 My)
- schopnost anhydrobiózy a rehydrobiózy: obrana proti parazitům a patogenům (náhrada za sex?)
- velká odolnost proti ionizujícímu záření (velmi efektivní reparační systém? mohl by být účinný i proti akumulaci mutací v asexuálním systému?)
- velký HGT z hub, rostlin a bakterií (souvislost se sexualitou nejasná – kompenzace nevýhod asexuality?)



Sex

- ... neboli sex musí mít nějakou výhodu, když se asexualita trestá
- partenogenetiční mutanti vznikají, ale obvykle nepřevládají
- → sex je ESS



Sex jako ESS

- sex → diploidie: **reparace škodlivých mutací**
- reparační mechanismy odhalí mutaci (řetězce nepárují), ale nelze poznat, který je ten špatný, pokud nemáte pro srovnání druhý chromosom (**homologní rekombinace?**)
- sex je často vzácná událost – možná jde jenom o občasné korekce nahromaděných mutací
- genomový imprinting brání druhotné „asexualizaci“

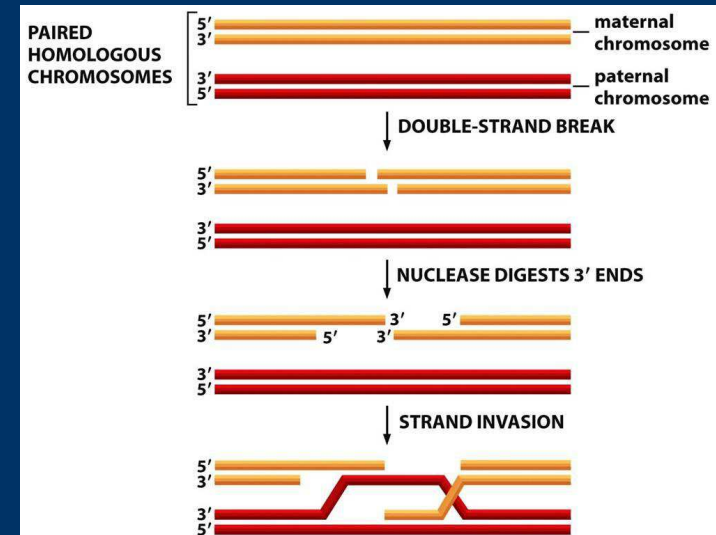
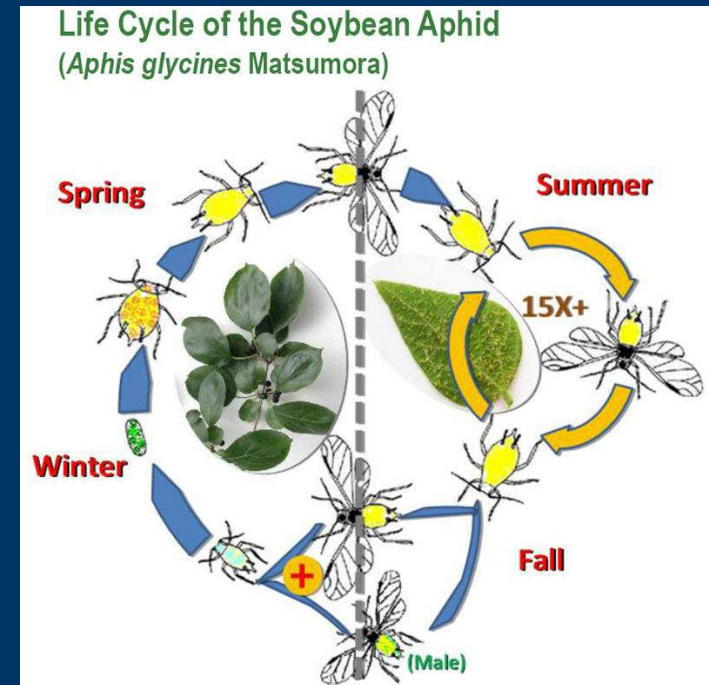
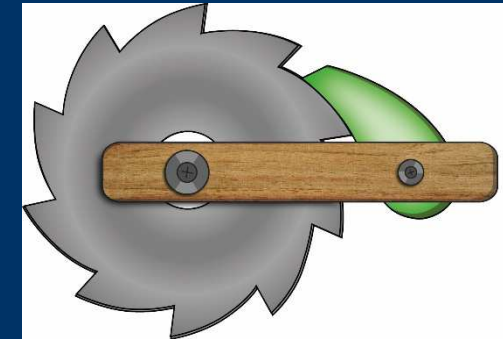
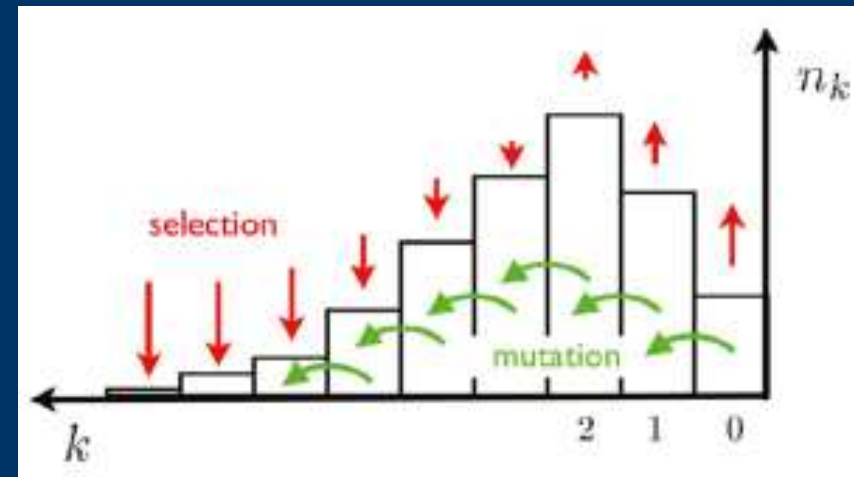


Figure 6-31 part 1 of 2 Essential Cell Biology 3/e (© Garland Science 2010)

Sex a Mullerova rohatka (*Muller's ratchet*)

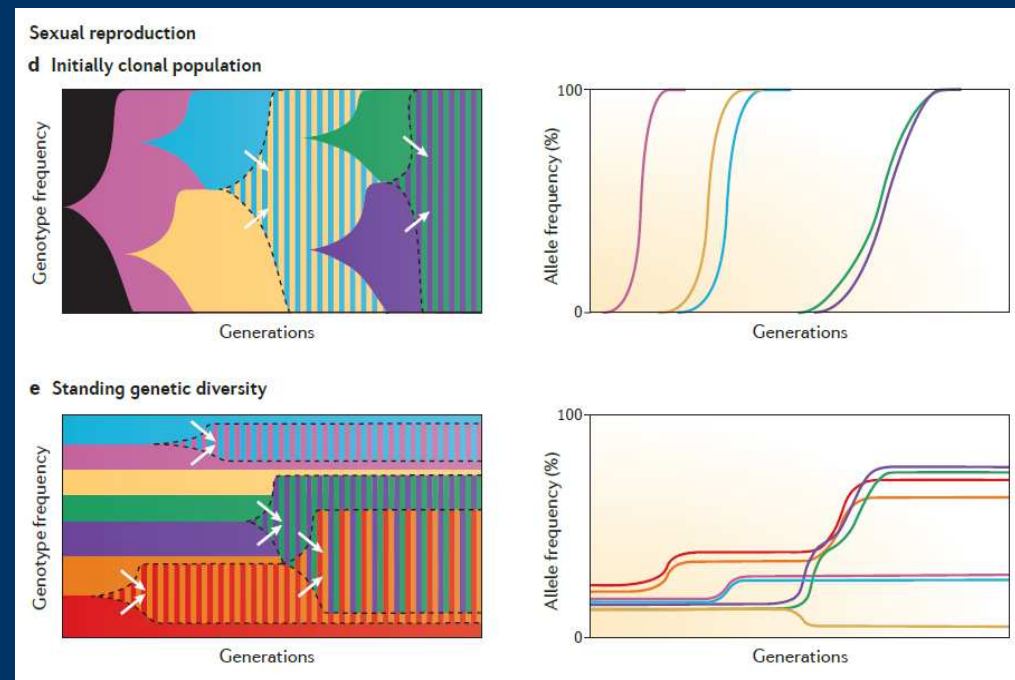
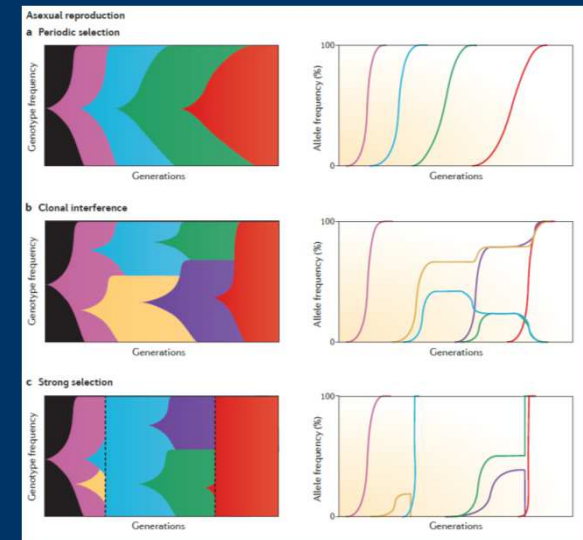


- mírně škodlivé mutace se hromadí v genomu a postupně ho kazí (jedinci s malým počtem mutací jsou podporováni selekcí, ale postupně mizí se vznikem nových mutací x jedinci s mnoha mutacemi jsou znevýhodněni, ale přibývá jich)
- mutaci lze odstranit pouze reverzní mutací (velmi nepravděpodobné)
- sex dokáže rohatku zastavit či zpomalit (rekombinací může vzniknout i genom bez mutací)



Sex a „evoluční potenciál druhu“

- 1. mutace si mohou „pomáhat“ vzájemnou rekombinací (tj. nekompetují si)
- 2. míchání existující variability je nadějnější cesta k nové adaptaci než čekání na novou mutaci ~ vliv nové mutace bývá slabý



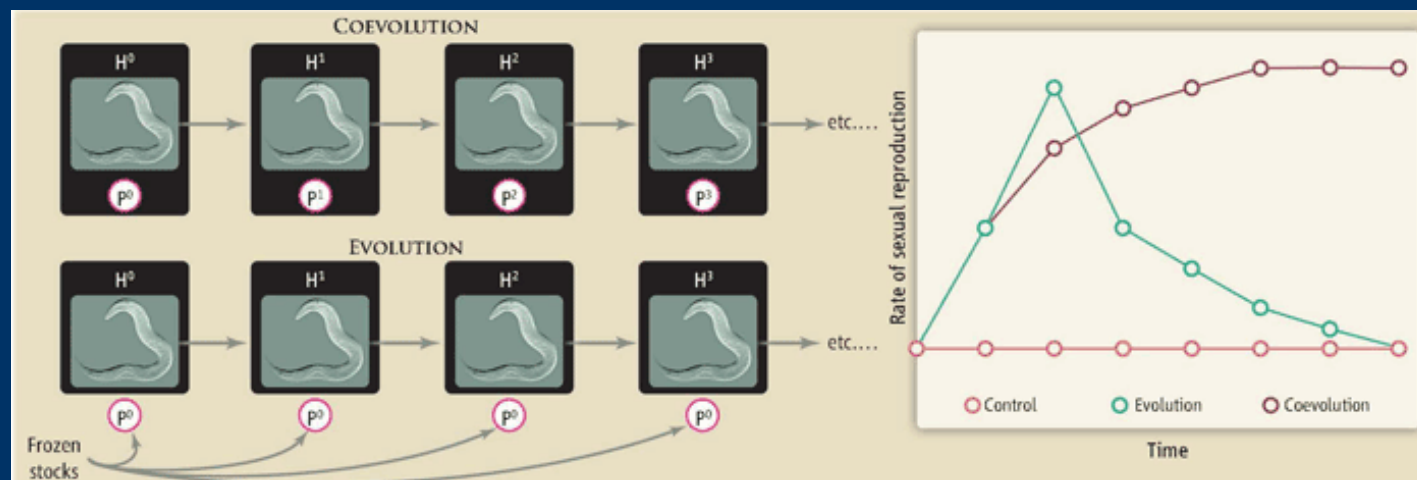
Sex a udržování polymorfismu v populaci

- 1. polymorfismus je dlouhodobě výhodný ??? („boží mlýny“: partenogenetický mutant má sice výhodu, ale než potlačí sexualitu, nějakou dobu to trvá – během této doby jsou partenogenetici pořád víceméně stejní, kdežto sexuálové jsou variabilní → časem vytlačí partenogenetiky)
- 2. omezení kompetice mezi blízkými příbuznými: v heterogenním světě nelze produkovat úspěšné homogenní potomstvo – umožňuje obsadit víc prostředí a zdrojů (*tangled bank hypothesis*) – **heterogenita v prostoru**



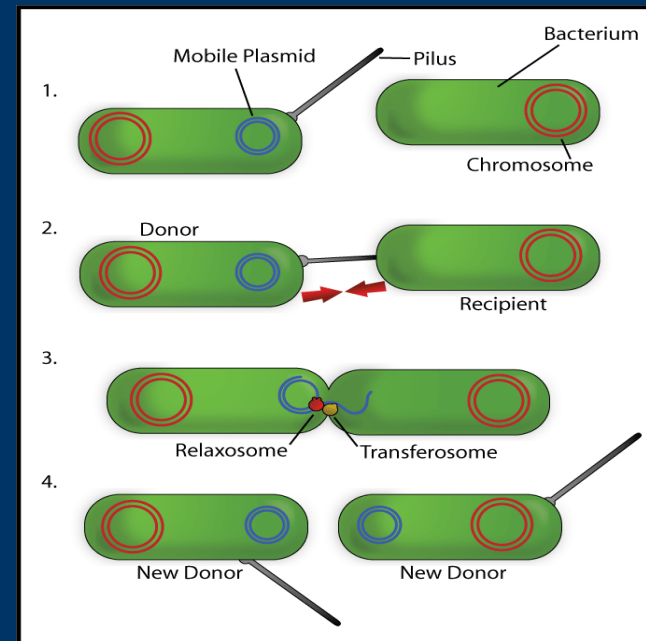
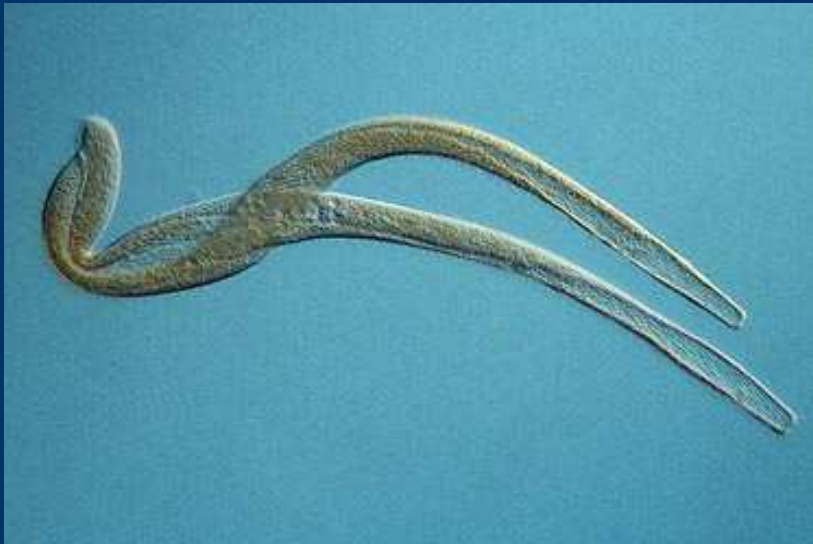
Sex a paraziti (*Red Queen*)

- 3. kde za většinu selekčního tlaku mohou živé organismy (např. paraziti)... tam se vyplatí odlišovat se od vlastních rodičů – **heterogenita v čase**
- asexuální populace háďátka a patogenní bakterie (*Serratia*): bez patogenů, koevoluce s patogeny, přidávání patogenu do každé generace (tj. patogen se nemění) → různý podíl sexuálů



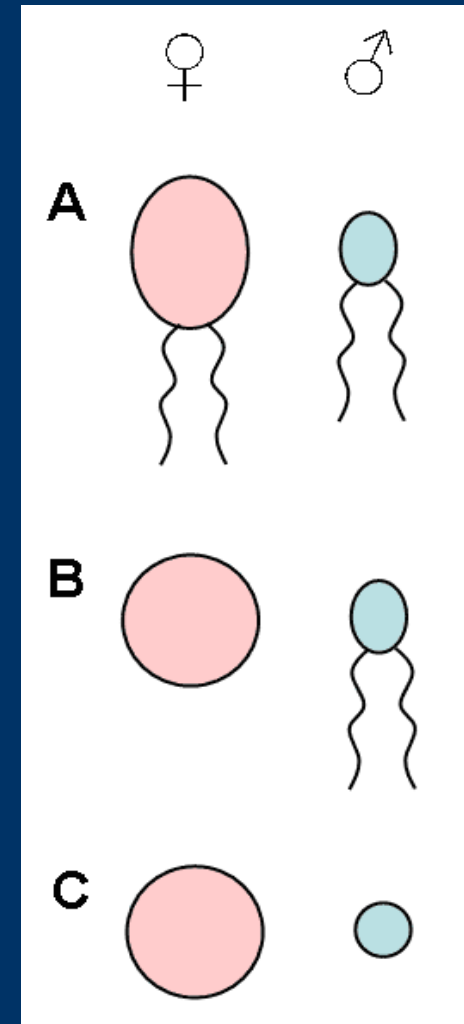
Typy sexuality: konjugace

- Sex je míchání genů/jader, ale ne vždy také splývání buněk
- 1. **konjugace** (mezi buňkami se vytvoří úzký kanálek, tím proleze jádro, ale skoro žádná cytoplazma)

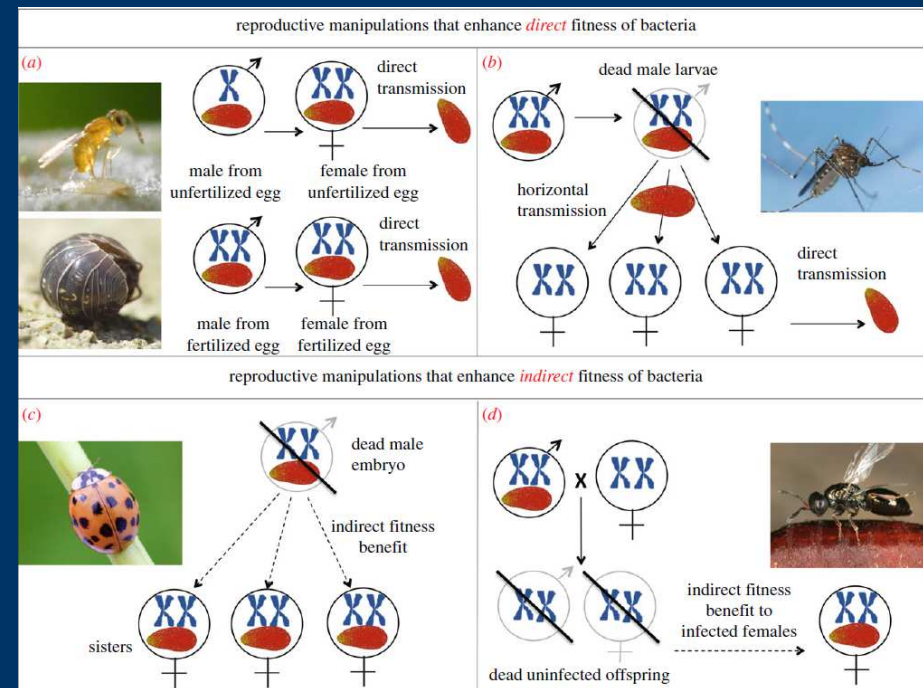


Fúze gamet a vznik anizogamie

- 2. **fúze buněk**: splývání cytoplazmy obou rodičů
- funkční anizogamie: brání splývání stejných jedinců (výhody sexu by byly pryč)
- → **morfologická anizogamie (mikro- a makrogamety)**:
- 1. disruptivní selekce (na gamety má organismus dva základní požadavky: nést co nejvíc výživy pro další generaci; najít partnera)
- 2. obrana proti cytoplazmatickým ultrasobeckým genům



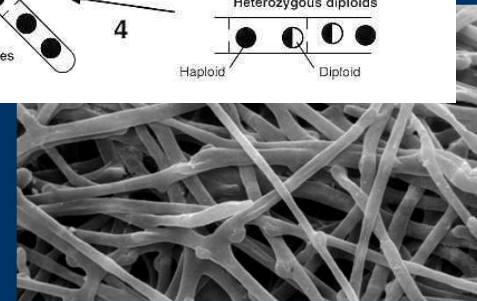
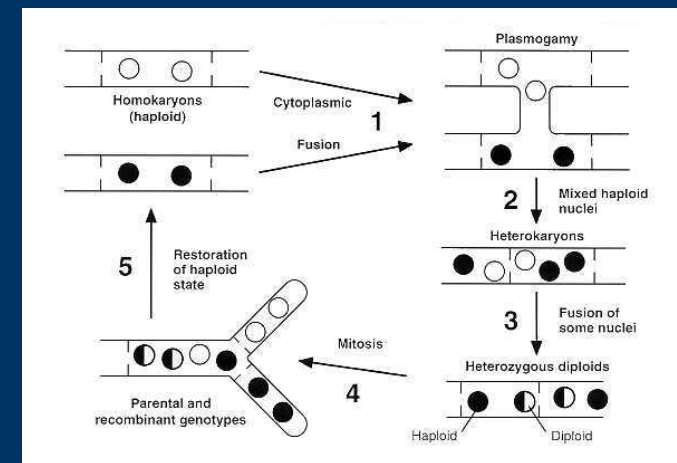
Konflikt mezi jadernými a cytoplazmatickými geny



- **anizogamie** → jaderný gen má zájem na potomstvu obojího pohlaví, cytoplazmatický gen jenom na dcerách
- **feminizace** (konverze samců v samice)
- **pozdní zabíjení synů** (mrtví samci slouží jako zdroj infekce pro sousední samice)
- **rané zabíjení samců** (uvolnění kompetice, kanibalismus)
- **cytoplazmatická inkompatibilita** (spermie se symbionty ničí neinfikovaná vajíčka, přežijí jen vajíčka infikovaná s „protijedem“)

Počet pohlaví

- 1. sex s fúzí buněk: → **dvě různá pohlaví** („bezpečný sex“: redukce přenašečského potenciálu spermií) → dalekosáhlé evoluční důsledky (morfo-ekologická diferenciacce pohlaví): producenti velkých gamet = „samice“ a producenti malých gamet = „samci“ → **různé strategie samců a samic**
- 2. sex s konjugací (= cytoplazma se nemíchá): **velké množství nerozlišitelných „pohlaví“** (až 36k)



Anizogamie a dvě pohlaví

- „sex je to, co samci chtějí a samice mají“
- samice jsou ve výběru partnera mnohem vybíravější, protože hrají o větší investici
- celková investice do gamet může být stejná, ale investice do 1 zygoty se zásadně liší
- pozor: nepočítáme spermie/vajíčka, ale ejakuláty/vajíčka
- lidský ejakulát: 2-6 ml, 20M/ml, aspoň 60% motilita, sex 10krát za měsíc → cca 700M spermii/1 vajíčko (v monogamii)
- + těhotenství + kojení ~ cca 3 roky → muž může oplodnit dejme tomu 300-400 žen...
- → konflikt mezi pohlavími (**intersexuální selekce**) i konflikt mezi jedinci téhož pohlaví (**intrasexuální selekce** = „**pohlavní výběr**“ v úzkém smyslu)



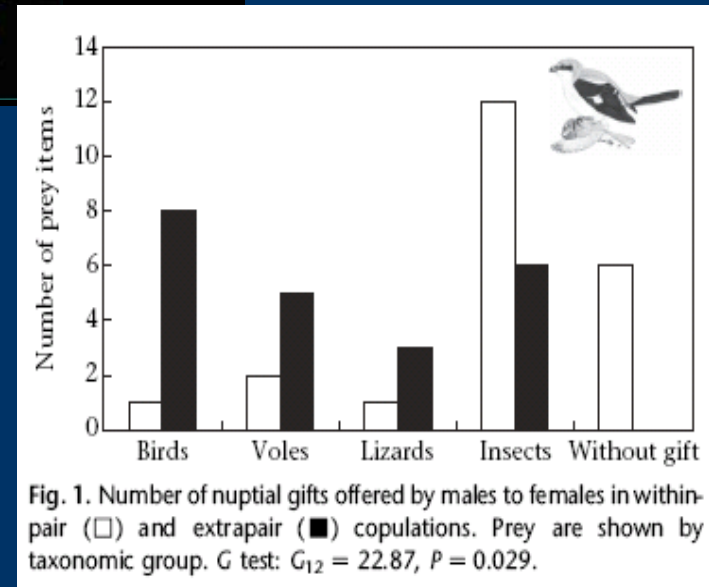
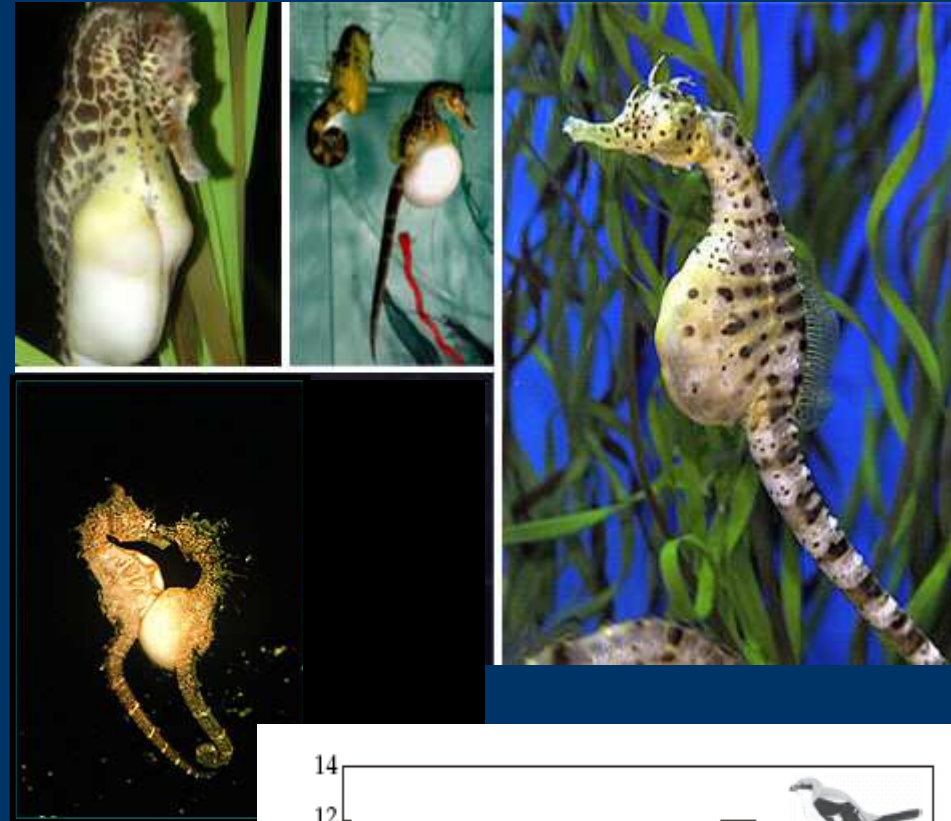
Párovací (*mating*) systémy

- záleží na ekologických (= ekonomických) podmínkách (i v rámci druhu!)
- 1. monogamie (chudoba)
 - pozor: rozlišujeme monogamii sociální a reprodukční!
- 2. polygynie (bohatství)
- 3. polyandrie (extrémní chudoba)
- 4. inverzní role pohlaví (ryby, ptáci)
- vysoká otcovská investice → i samice začnou být selektovány



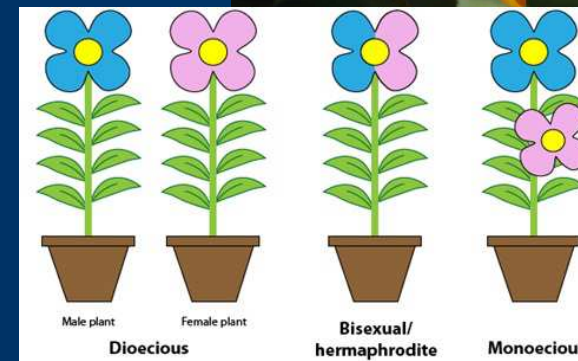
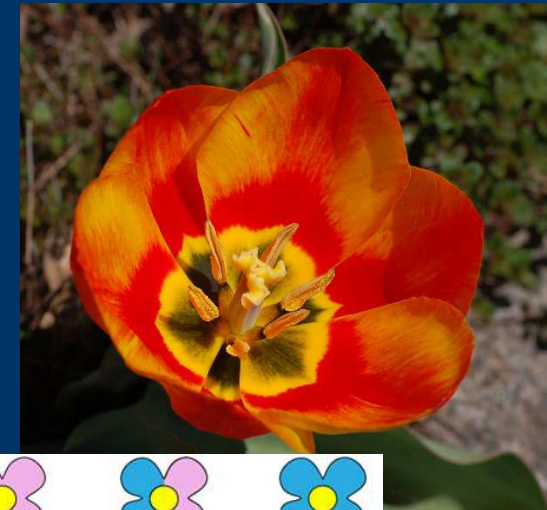
Konflikt pohlaví

- samice nemůže nic získat zvyšováním počtu partnerů, samec ano → samice může profitovat pouze z kvality partnera
- konflikt se vyostřuje s **velikostí mateřské investice** (vnitřní oplození, gravidita, kojení, péče o potomstvo)
- v okamžiku páření jsou role nevyrovnané (samice **už** investovala) → prodlužování předkopulační fáze



Hermafroditismus

- *sex allocation* – jak rozdělit zdroje mezi pohlaví (→ konflikty)
- **gonochorismus (dioecie)**: rozhodnutí o poměru pohlaví
- **sekvenční hermafroditismus (*sex changers*)**: časování a směr změn pohlaví
- **simultánní hermafroditismus** (6 % druhů živočichů, zcela běžné u rostlin): rozdělení samčích a samičích reprodukčních funkcí



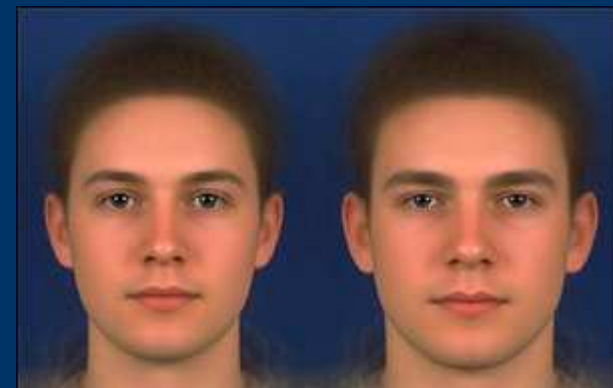
Konflikt pohlaví a péče o potomstvo

- „hra na línějšího rodiče“ – obvykle vítězí otec, ale u teritoriálních zvířat s vnějším oplozením (např. koljušky) to může být i naopak
- samec (u druhů s nízkou otcovskou investicí!!!) směřuje k polygynii/promiskuitě
- samice...?



Konflikt pohlaví a samičí strategie

- samice má dva úkoly
- 1. získat geny od nejlepšího samce, a tedy produkovat syny, kteří budou mimořádně úspěšní (*sexy sons*)
- 2. získat samce ochotného podílet se na péči o potomstvo
- jenže potomci samce #2 budou pečovat o potomstvo, a tedy vyprodukují méně kopií genů své matky než potomci samce #1
- rada do života: ideální manžel = mamlas ochotně pečující o potomstvo jiného, a to skvělého samce
- volba záleží na fázi ovulačního cyklu



Atraktivita mužů: změny preferencí během cyklu

- zprůměrovaná tvář
- tvář preferovaná při „nízkém riziku“ otěhotnění
- tvář preferovaná při „vysokém riziku“ otěhotnění



Změny preferencí během cyklu: ploužák

- většina romantických afér (ve Francii) začíná v nočním klubu
- *Wikipedia: nightclub is a drinking, dancing and entertainment venue which does its primary business after dark*
- 3 muži (20 let, předem identifikovaní jako maximálně atraktivní) žádali o tanec cca 20leté ženy
- kladné odpovědi: 35 % v menstruační fázi (dny 1-5), 40 % v luteální fázi (15-28), 60 % ve fertilní fázi (6-14)



Hormonální antikoncepce

- duální sexualita žen: preference pro různé druhy partnerů v různých fázích cyklu **pro krátkodobé vztahy**

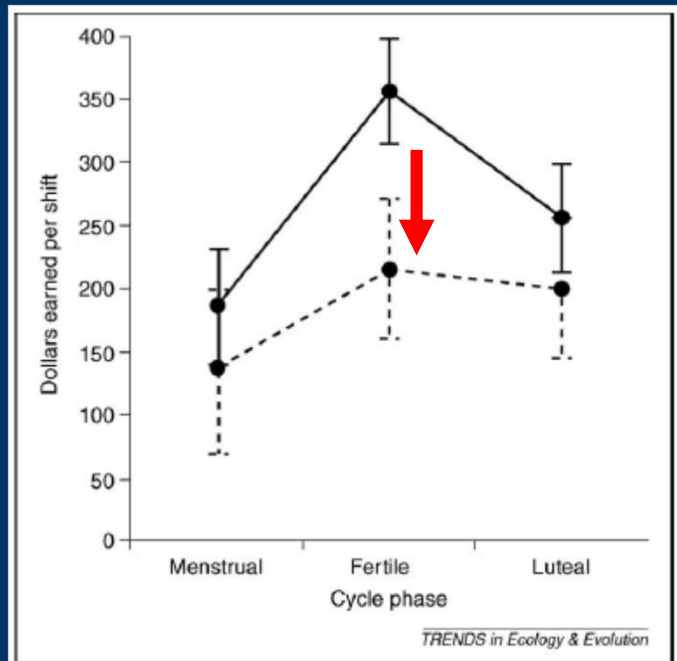
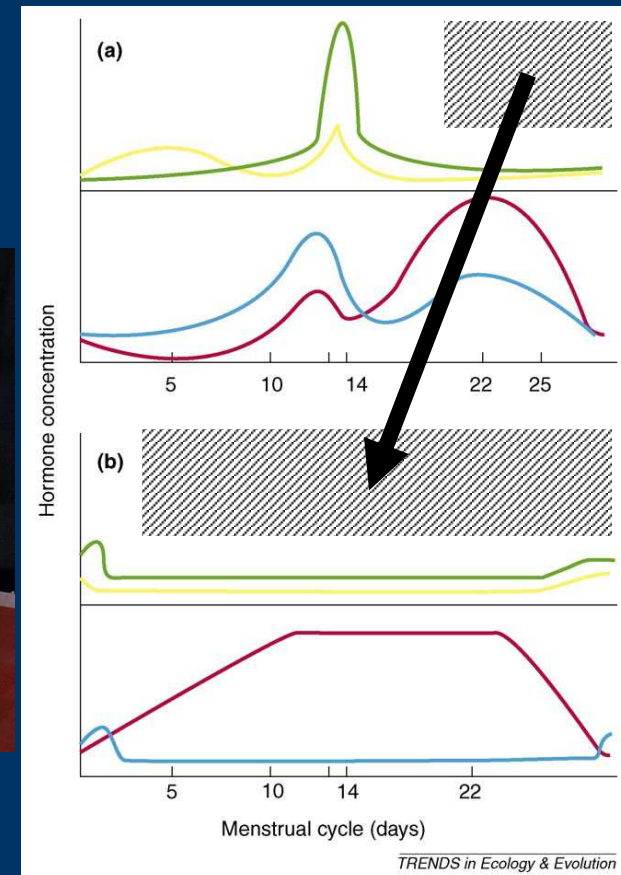


Figure 1. Effects of ovulatory-cycle phase on lapdancer tip earnings per shift in normally cycling women (solid lines) versus women using hormonal contraception (pill users, dashed lines). Over a 60-day period, 18 heterosexual women working as lap-dancers reported day-by-day start or stop of menstruation and their tip earnings from any shift they worked. Normally cycling participants earned ~US\$335 per 5-hr shift during oestrus, US\$260 per shift during the luteal phase, and US\$185 during menstruation. By contrast, pill users showed no rise in earnings during oestrus, suggesting that the use of pill interrupts cycling attractiveness of women to men. Error bars represent 95% confidence intervals.



TRENDS in Ecology & Evolution

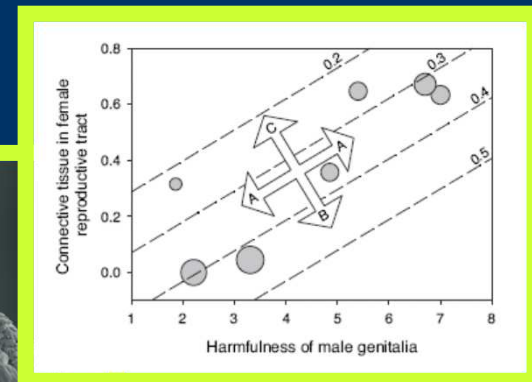
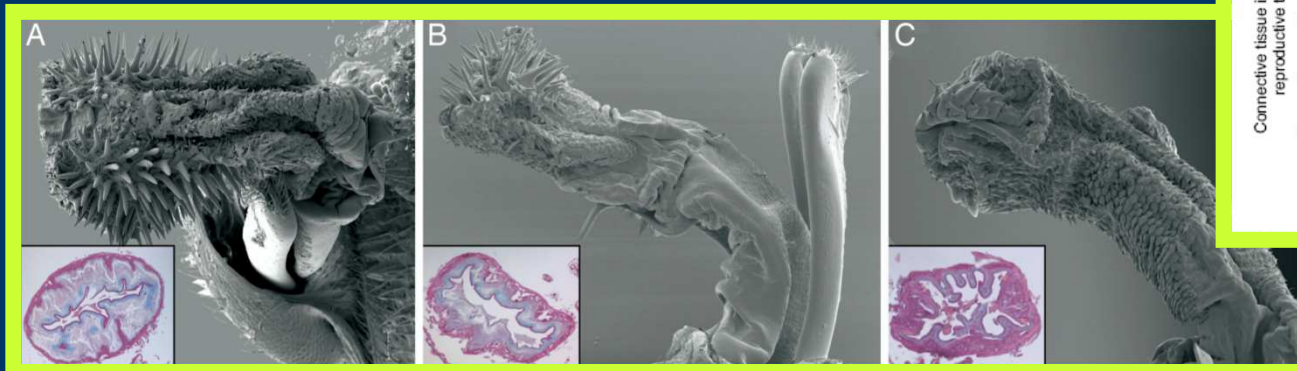
Atraktivita žen

- signály mládí (neotenie): obličej modelů jsou neoteničtější než obličej stejně starých VŠ studentek (supernormální stimulus)
- regionální rozdíly ~ adaptace na:
 - → nepředvídatelný přísun potravy (tloušťka)
 - → nedostatek potravy (malá postava)
 - → chlad (tloušťka)
 - → znaky plodnosti (WHR, prsa)
 - → móda (blond – v Římě za 200 let kolem změny letopočtu: dovoz germánských otrokyň → blond paruky a přelivy vysoce postavených Římanek)



Konflikt pohlaví: partnerská nevěra (*extra-pair copulation*)

- u člověka: 1-10 % dětí nepatří oficiálnímu otci (pozor: donedávna nadhodnocováno!!! x obrovská variabilita, např. v Michiganu 1,4 % u bělochů a 10,1 % u černochoů)
- protiobrana samců: monopolizace samice, dlouhá kopulace, „pásy cudnosti“, traumatická inseminace, kopulační zátky
- *Callosobruchus*: válka pohlaví (zraňující penisy x samičí vazivová tkáň)



Konflikt pohlaví: infanticida

- infanticida (po převzetí cizí society)
- Bruceové efekt (spontánní potrat v kontaktu s cizím samcem)
- **zájem obou pohlaví je tu tentýž:** zbavit se „nepřijatelného“ mláděte, pokud je matka nemůže spolehlivě uhájit (což obvykle nemůže)
- nejvíc netratí matka, nýbrž původní otec



Konflikt pohlaví

- **samičí promiskuita** (proč samice radši nehledá nejlepšího samce a pak mu není věrná?)
 1. zvyšuje genetickou diverzitu svého potomstva (?)
 2. získává dary/bílkoviny
 3. znejistění samců co do otcovství (antiinfanticidní strategie)
 4. umožňuje válku spermií, a tedy vlastně **hledá** nejlepšího samce



Intergametická selekce („válka spermií“)

- mnohobuněčný organismus a jednobuněčná gameta mají společný genofond
- ale selekční tlaky na ně jsou úplně jiné (třeba aktivita téhož enzymu musí být jiná v organismu a v gametě)
- samice sama se stará o oplození a nenechává to na spermiích (i u člověka: ženský orgasmus?)



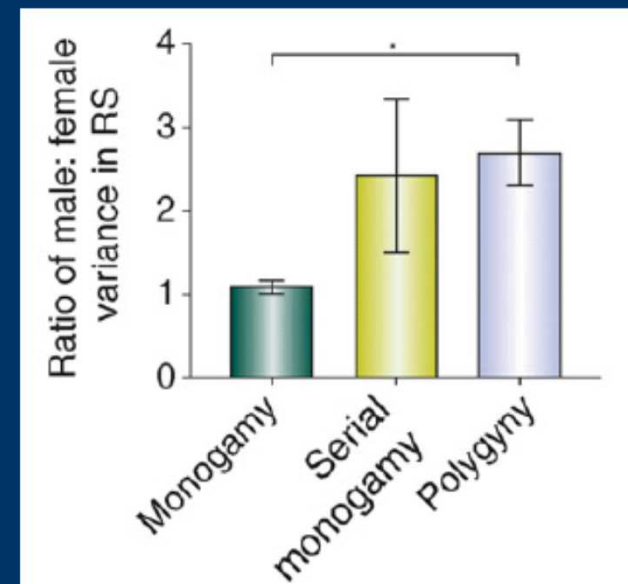
Intergametická selekce

- **skrytá samičí volba** (samice rozhodne, která spermie oplodní vajíčko – i u rostlin: ovlivnění růstu různých pylových láček)
- **válka spermií (aréna)**
- u člověka: množství spermií rozhoduje (různá velikost ejakulátu, pohyby při kopulaci)
- existence sebevražedných spermií sporná (mortalita spermií ve směsném vzorku nestoupá)
- sex cca jednou za 3 dny ~ kontinuální přísun spermií do těla ženy → kompetice spermií pouze v případě nevěry



- kompetice o efektivní získávání sexuálního partnera
- samice = nedostatkové zboží → pohlavnímu výběru jsou vystaveni především samci
- samec může zvýšit počet svých potomků tím, že zvýší počet sexuálních partnerek, ale samice nikoliv → převis nabídky samců
- při poměru pohlaví ~1:1 → velká variabilita v reprodukční úspěšnosti samců (u člověka 2-10krát větší variabilita u mužů než u žen, v závislosti na párovacím systému)
- pohlavní výběr je silnější u druhů s jednopohlavní péčí o potomstvo

Intrasexuální selekce („pohlavní výběr“)



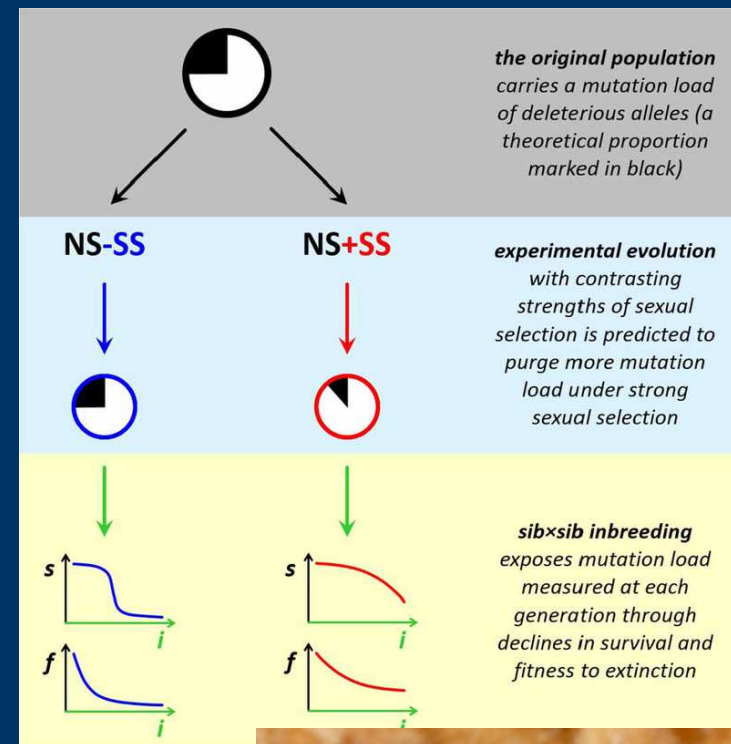
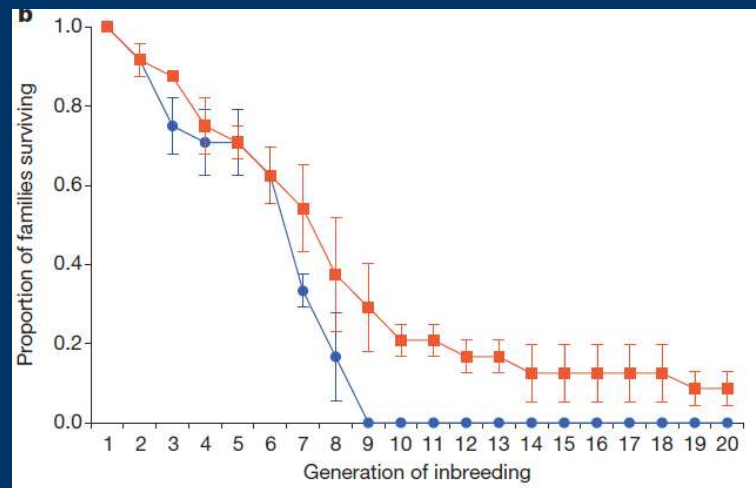
Pohlavní výběr

- produkuje vlastnosti zvyšující sex-appeal svého nositele
- ale mohou snižovat jeho životaschopnost (*trade-off*): více dimorfní druhy jsou méně adaptabilní, mají vyšší mortalitu samců
- když si samice vybírá vítěze souboje, bude to asi ten velký, silný, obratný (mocný, vlivný, bohatý...),
- ale když si samice vybírá podle vzhledu, může aplikovat libovolné kritérium
- → neplatí mezidruhové srovnání typu „proč má páv ohon, když křepelka funguje i bez nich?“



Pohlavní výběr a „fitness“

- pohlavní výběr má vysvětlovat fenomény typu pavího ocasu, tj. snižování fitness
- x samice si mohou vybírat i „rozumně“

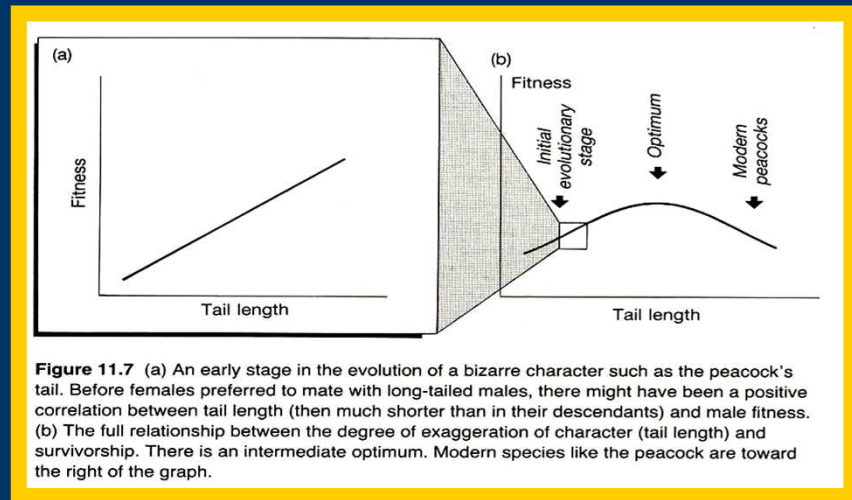


Tribolium:
polyandrie x
monogamie



Pohlavní výběr

- ovlivňuje nejen morfologii, ale i chování (výhoda: nevhodné chování lze v případě nutnosti vypnout)
- **ptačí zpěv**
- pohlavní výběr je **téměř výhradně měkký** (tj. nelze mu uniknout, samice nemají nikdy dost – že narůstání sexuálních znaků není nekonečné, způsobuje interference s „přírodním“ výběrem)



Pohlavní výběr

- **setrvačnost**: samice preferují partnery, kteří vyprodukují atraktivní syny
- tj. partnery, kteří se líbí všem samicím – je dobré nevěřit vlastnímu vkusu
- atraktivní partner = hodně kopulací s jinými samicemi



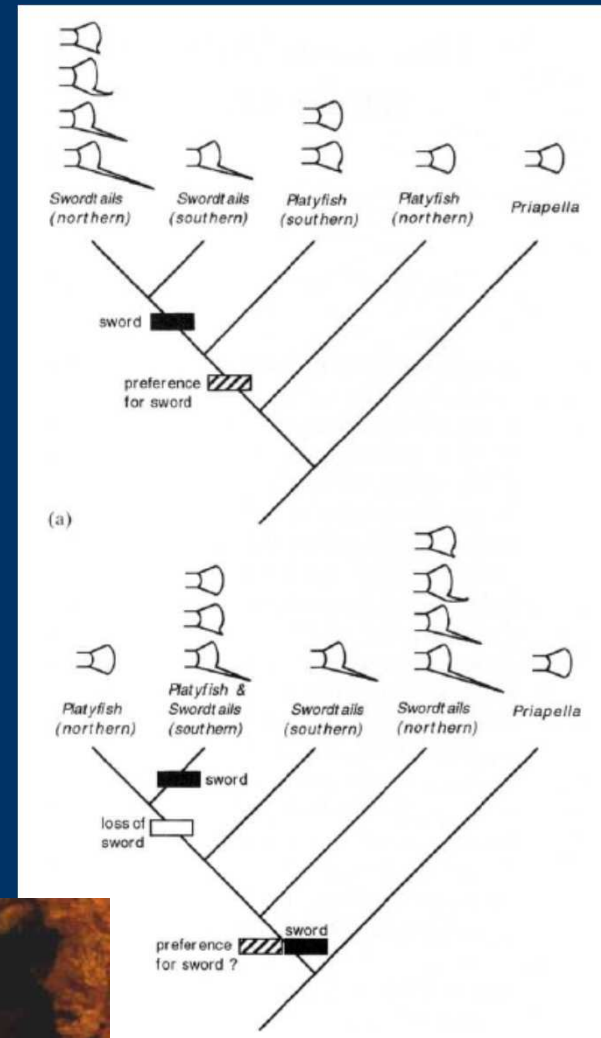
Znak a preference

- R. A. Fisher: koevoluce selektovaného znaku i preference
- samici se líbí samec se znakem X, ten zanechá víc potomků, ale všichni jeho potomci mají jak **gen pro znak X** (po otci), tak **gen pro preference znaku X** (po matce)
- koljušky: čím červenější samec, tím víc se červení samci líbí jeho *sestrám*
- zásadní otázka není, jak funguje pohlavní výběr, ale jak to celé začalo, kde se vzala **samičí preference** nějakého znaku



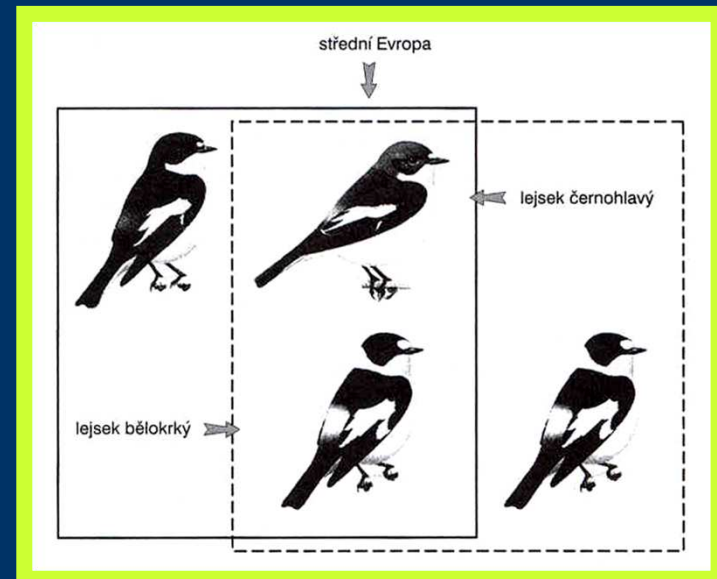
Vznik preference: smyslový tah (*sensory bias*)

- barvy, oční kresby... (*Metrosideros polymorpha* + Drepanidini)
- nově vznikající znak se „trefuje“ do existujícího smyslového biasu: *Xiphophorus*???



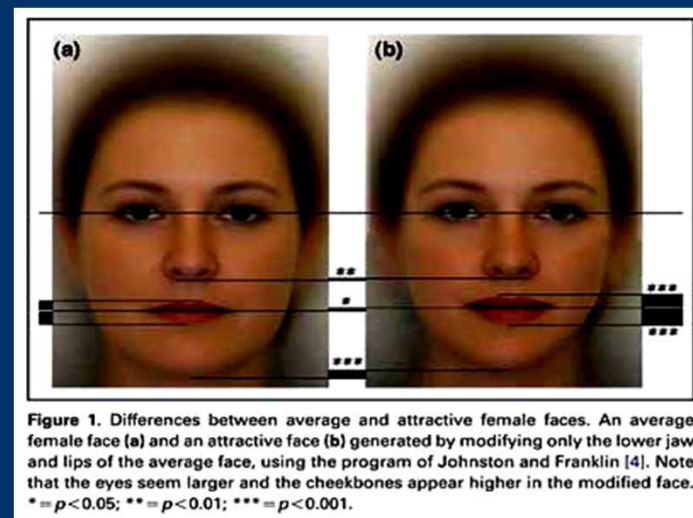
Vznik preference: mezidruhové rozpoznávání

- speciace spočívá v rozdělení rekogničního a preferenčního systému druhu (*specific-mate recognition system, SMRS*) → velký vliv sexuální selekce
- lejsci (*Ficedula* spp.): geny znevýhodňující hybridy, geny určující zbarvení samců i geny pro vybíravost samic leží na pohlavním chromozomu Z → sexuální selekce ve prospěch nenápadnosti



Vznik preference: hledání skutečné kvality samce

- „**přímá výhoda**“: samice rozpoznává samce *aktuálně* silné, životaschopné, zdravé apod.
- „**dobré geny**“: samice rozpoznává samce, kteří dokážou předat své kvalitní geny potomkům, tj. samce *potenciálně* silné, životaschopné, zdravé apod.
- těžko v praxi rozlišit, např.
preference symetrických partnerů:
dobrá ontogeneze = dobré geny i
dobrý zdravotní stav



Indikátor zdravotního stavu

- sexuálně selektovaný znak indikuje kvalitu samce
- → tj. musí být těžké ho vyrobit, **nesmí být falšovatelný** (jinak by ho měli všichni)
- sexuálně selektovaný znak musí mít malou dědivost, výrazně záviset na prostředí (vč. zdraví)
- např. exprese sexuálních znaků negativně koreluje se stupněm parazitace

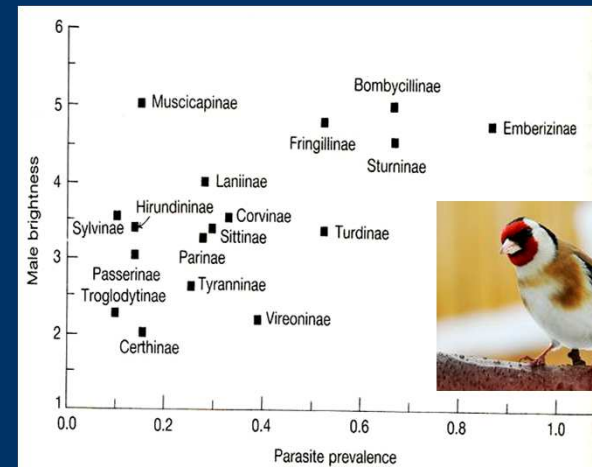


Figure 11.9 Bird species subject to higher degrees of parasitism tend to have more brightly colored males. The graph shows the relation for 17 subfamilies of North American passerines (based on data for 114 species). The scale of male brightness is a subjective ranking from 1–6. From Read (1988).



Vznik preference: handicap

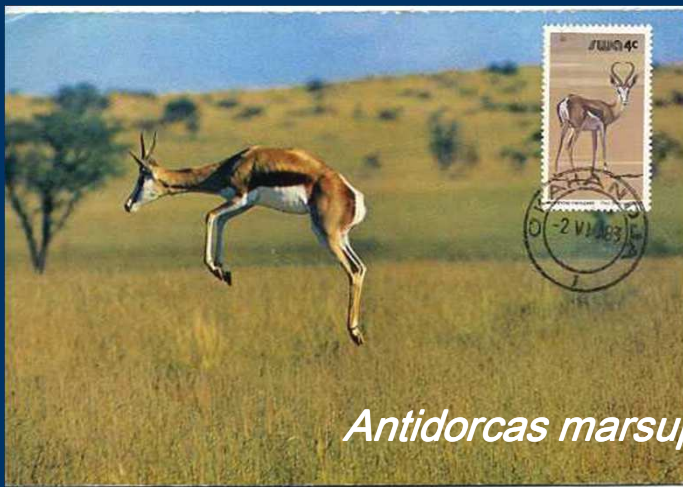


- Ivi s černou hřívou jsou sexuálně atraktivní *proto*, že jim je termoregulačně špatně
- např. **imunokompetenční handicap** (= exprese sexuálních znaků ~ hladina testosteronu ~ poškození imunitního systému → pouze opravdu skvělý samec si může dovolit být krásný)
- + zranění? věk? – starší samci u pěvců jsou častěji otci nemanželských dětí



Handicap

- POZOR
- **handicapový princip** se týká každé selekce, nejen sexu (signál predátorovi nebo sociálnímu partnerovi)



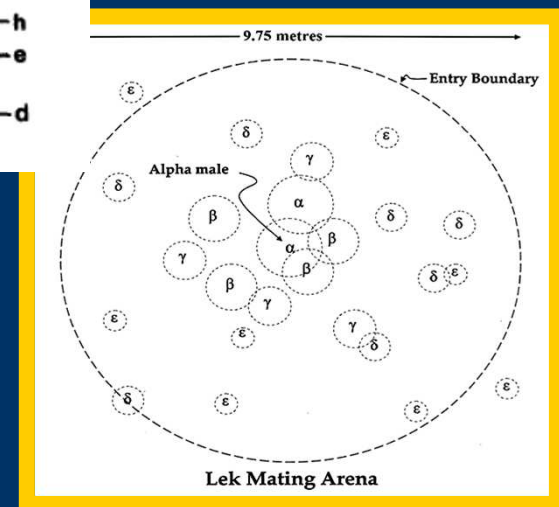
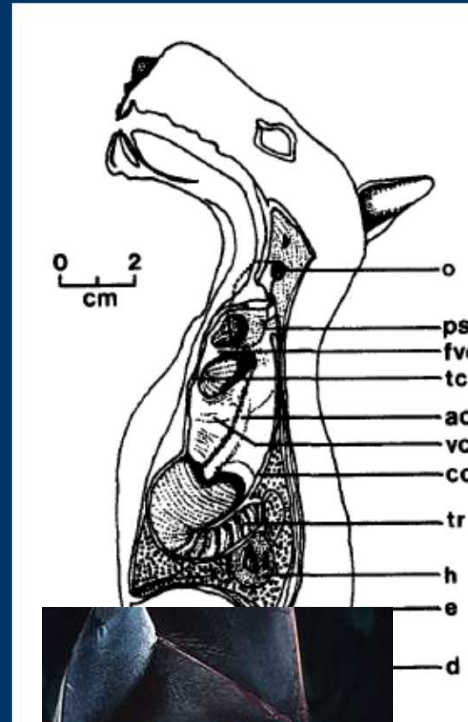
Antidorcas marsupialis



Turdoides squamiceps

„Dobré geny“ a selekce

- koevoluce sexuálně selektovaného znaku a preference: velmi účinný proces, polymorfismus rychle zaniká
- extrém: arénový tok (*lekking*) → *lek paradox* („není koho vybírat“)
- samice by udělaly nejlíp, kdyby přestaly být vybíravé
- ... což se zřejmě neděje

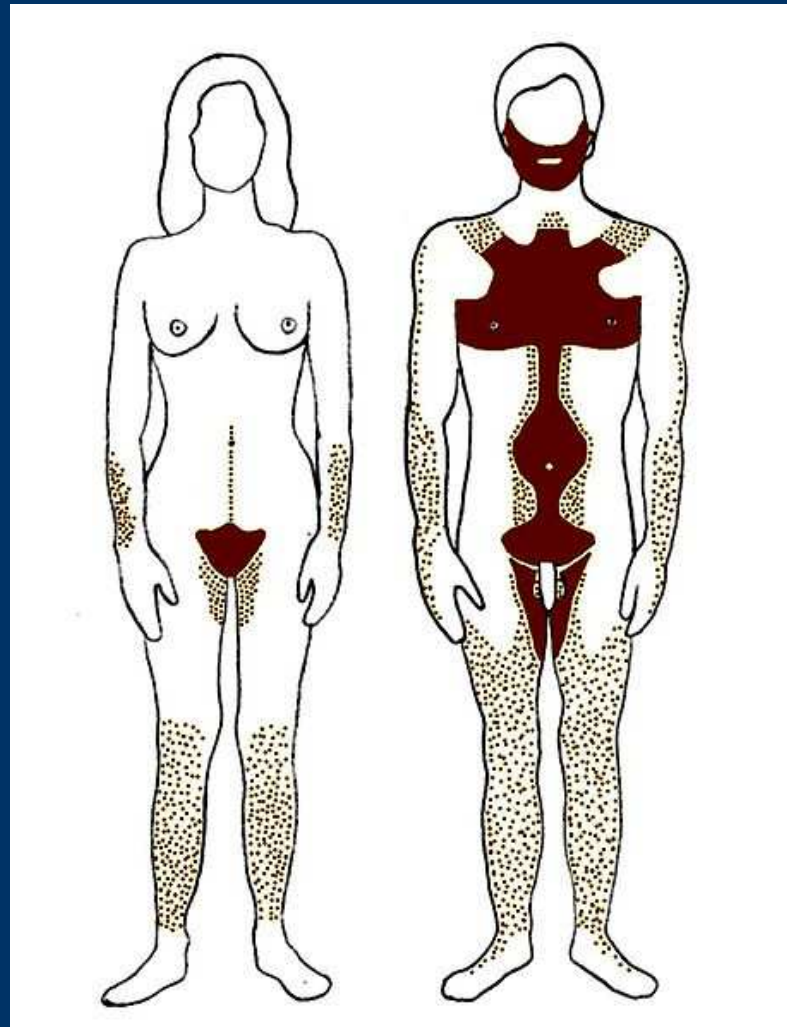


„Dobré geny“ a selekce

- → samice hledají „dobré geny“, ale který gen je dobrý, se neustále mění (**Červená královna**): např. rezistence proti parazitům (může mít i negativní dědivost: co je výhodné u rodičů, to je nevýhodné u potomstva)
- v následujících generacích se vyplácí mít jiný znak → pořad je dobrý důvod všimnout si okamžité kvality samců (→ variabilita nemizí)
- ~ móda: kdyby se pořad neměnila, žádný vyhazovač by nepoznal, koho pustit na raut



Pohlavní výběr u lidí?



Závěrem

- 1. nějakou „evoluci“ má všechno – ale biologická evoluce produkuje účelné vlastnosti (tj. můžeme se ptát „proč?“)
- 2. neznáme jiný mechanismus adaptivní evoluce než selekci (existence lamarckovských adaptivních mutací je vysoce pochybná)
- 3. selektují především jiní živí tvorové (a zároveň jsou sami selektováni) → *Red Queen*
- 4. důležitá je evoluční stabilita (ESS), ne „optimalita“
- 5. „subjekt“ evoluce musí přežít mnoho generací → „sobecký gen“, konflikty genů
- 6. zdaleka ne všechny vlastnosti organismů prošly adaptivní evolucí (tj. otázka „proč?“ je často nesmyslná)

Pokračování

- ***KZO/394 Fylogeneze a diverzita organismů***
 - (co je druh a jak druhy vznikají, makroevoluce, vymírání, fylogeneze...)
- ***KZO/271 Evoluční biologie člověka***