

# Selekce a adaptace

# Jednotky selekce

- ▶ Přírodní selekce – základní dopad na život organizmů, formování evoluční historie, podněcuje adaptaci
- ▶ Přírodní selekce, adaptace, fitness...
- ▶ -> **selekce se vyskytuje v jakémkoliv systému za podmínek variability, dědičnosti a rozdílů ve fitness**
- ▶ Geny (molekuly) -> buňky -> organizmy -> populace -> druhy -> monofyletické skupiny („clades“)

# Selekce závisí na tom, co je selektováno

- ▶ Vždy zahrnuje interakce mezi tím, co je selektováno a prostředím
- ▶ Selekcce má **interní** a externí příčiny
- ▶ pro gen - další geny v genomu
- ▶ pro znak organismu - další znaky organismu
- ▶ pro organismu v populaci - další organismy (reprodukční partneři, jedinci v kompetici)
- ▶ **Nepřímá selekce** – gen blízko genu pod vlivem selekce zvyšuje frekvenci

# Některé organizmy si vybírají prostředí, v kterém jsou selektovány

- ▶ Př. Chapadlovky (Phoronida)
- ▶ Př. Vrabec domácí – lidské obydlí





# Schopnost selekce produkovat evoluční změnu

- ▶ 1. variabilita v reprodukčním úspěchu mezi jednotkami
- ▶ 2. síla korelace mezi znakem pod vlivem selekce a variabilitou v reprodukčním úspěchu jednotky
- ▶ 3. genetická variabilita znaku mezi jednotkami

# Selekce prospěšná pro skupinu a nákladná pro jedince?

- ▶ Relativní síla selekce na každé úrovni hierarchie závisí na míře genetické variability a variability v reprodukčním úspěchu dané úrovně
- ▶ Děje se selekce ve prospěch skupiny (druhu) nebo jedince?
- ▶ Zvyšování stability a dlouhodobého přežívání skupiny, i když jedinec je postižen (!!!)

Drozd stěhovavý (*Turdus migratorius*)



Selekce na úrovni skupiny neomezí selekci na úrovni jedince

Williams (1966)

# Selekce působící na skupiny versus selekce působící na jedince

- ▶ Korelace mezi znaky a reprodukčním úspěchem je slabší pro skupiny než pro jedince
- ▶ Síla individuální selekce je vyšší než síla skupinové selekce
- ▶ Odpověď k selekci na úrovni jedince je vyšší než na úrovni populace
- ▶ Počet selekčních událostí na jednotku času je u jedinců vyšší než u skupin
- ▶ Jedinci - diskrétní jednotky s měřitelným reprodukčním úspěchem, hranice skupiny jsou široké

# Selekce na úrovni genů

- ▶ Fitness nelze definovat jako individuální reprodukční úspěch
- ▶ Altruismus - zvyšování fitness jednoho za současného snižování fitness druhého
- ▶ Selektce favorizuje geny pro altruismus za předpokladu:  
 $rB - C > 0$
- ▶ Altruistické chování  $C/B < r$



*Myrmecocystus*



*Heterocephalus glaber*



termiti

# Selekce na úrovni genů

- ▶ **Inkluzivní fitness** = reprodukční úspěch organismu s náklady a benefity ze sociálního prostředí plus benefity od příbuzného snížený o koeficient příbuznosti
- ▶ **Příbuzenská selekce („kin selection“)** – individuální selekce upravená pro vliv inkluzivního fitness
- ▶ Gen je cíl selekce, organizmus nosič genu
- ▶ Genetický element je nepřátelský zájmům organismu = sobecká DNA

*Nasonia vitripennis* – genetický element na B chromozome samců



# Faktory limitující adaptaci

- ▶ Adaptace není nevyhnutelný výstup evoluce, vyskytuje se pouze pokud jsou vhodné podmínky
- ▶ Tok genů
- ▶ Čas pro objevení adaptace
- ▶ Kompromisy („trade-off“)
- ▶ Omezení



# Tok genů způsobuje maladaptace

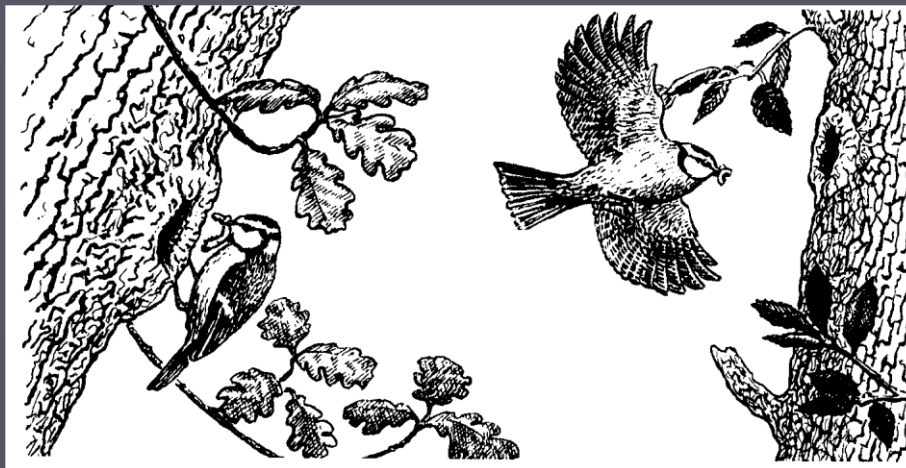
- ▶ Stádium znaku, které vede ke snížení reprodukčního úspěchu



Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*)

Adaptace pro dub pyřitý (*Quercus pubescens*)

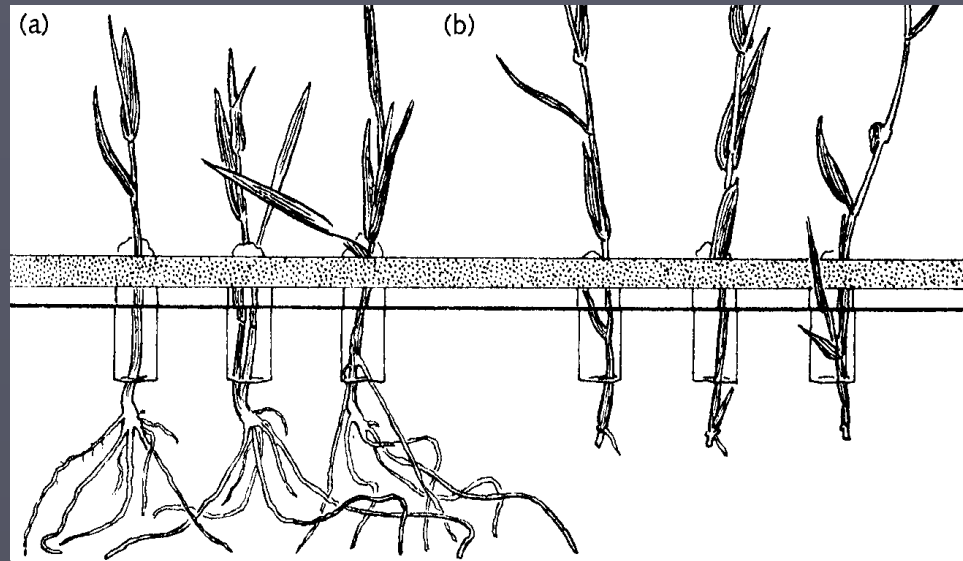
Maladaptace pro dub cesmínový (*Quercus ilex*)



Tok genů může být i prospěšný – nová alela do malých izolovaných populací, redukce inbreedingu

# Silná selekce může produkovat adaptaci i přes tok genů

Př. Tolerance k těžkým kovům u rostlin





# Odpověď k selekci vyžaduje čas

- ▶ Vytvoření adaptace k environmentálním změnám vyžaduje čas
- ▶ Příklad: Adaptace (enzymy) k trávení mléka (absorpce laktózy) u lidí
- ▶ jediná mutace -> frekvence alely 90% - 350-400 generací 7-8000 let



# Omezení selekce kompromisem

- ▶ Změna v jednom znaku zvyšujícím fitness vede ke změně ve druhém znaku snižujícím fitness (cena za zisk = náklady na zisk)
- ▶ genetické nebo energetické interakce
- ▶ Přirozená selekce optimalizuje výsledek kompromisů
- ▶ Kompromis mezi reprodukcí a přežíváním
- ▶ Příklad: Octomilka – počet vajíček časně v životě vs. délka života



# Historické omezení odpovědi k selekci

- ▶ Důležitost historie organizmů pro interpretaci současnosti
- ▶ Proč drak se 4 nohama a 2 křídly není výsledkem evoluce?
- ▶ Fylogeneze = historická omezení nebo lokální omezení



# Formální omezení odpovědi k selekci

- ▶ Formální = univerzální omezení
- ▶ Vliv fyzikálních a chemických zákonů na biologické struktury
- ▶ Zákony fyziky řídí expresi forem tj. dynamika buněčných interakcí determinuje fenotyp, základní role genů je evokovat vývojové procesy





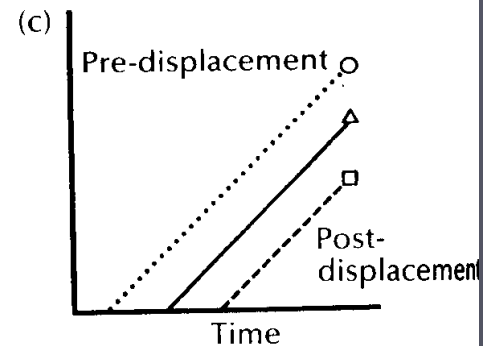
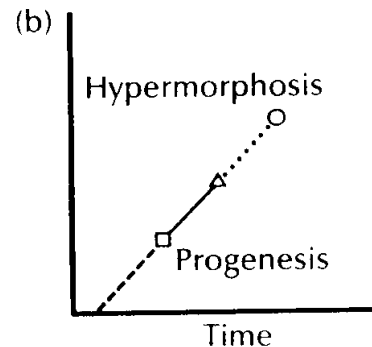
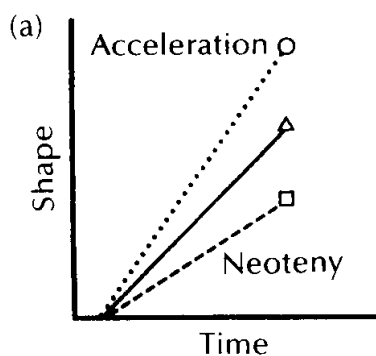
# Formální omezení odpovědi k selekci



# Tvarové a vývojové omezení odpovědi k selekci

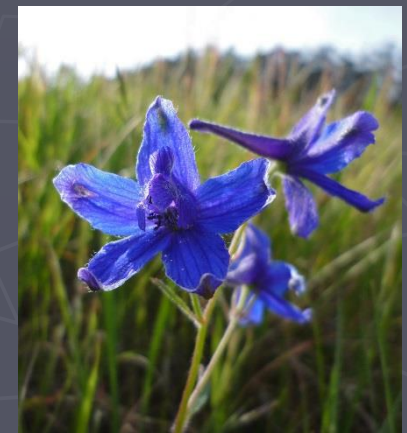
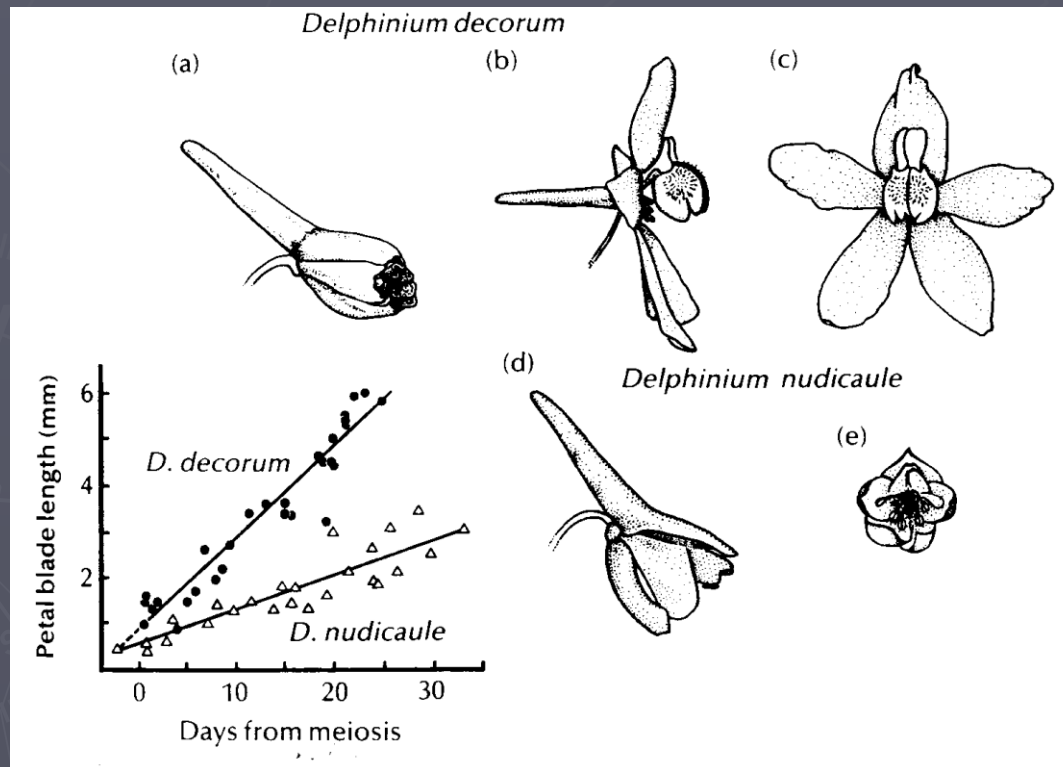
- ▶ Hlavní fenotypové změny se změnami v načasování existujících vývojových procesů = **heterochronie**
- ▶ změny v rychlosti vývoje, v ukončení nebo na začátku vývoje

△ancestrální tvar □ paedomorfický tvar potomka ○ peramorfický tvar potomka



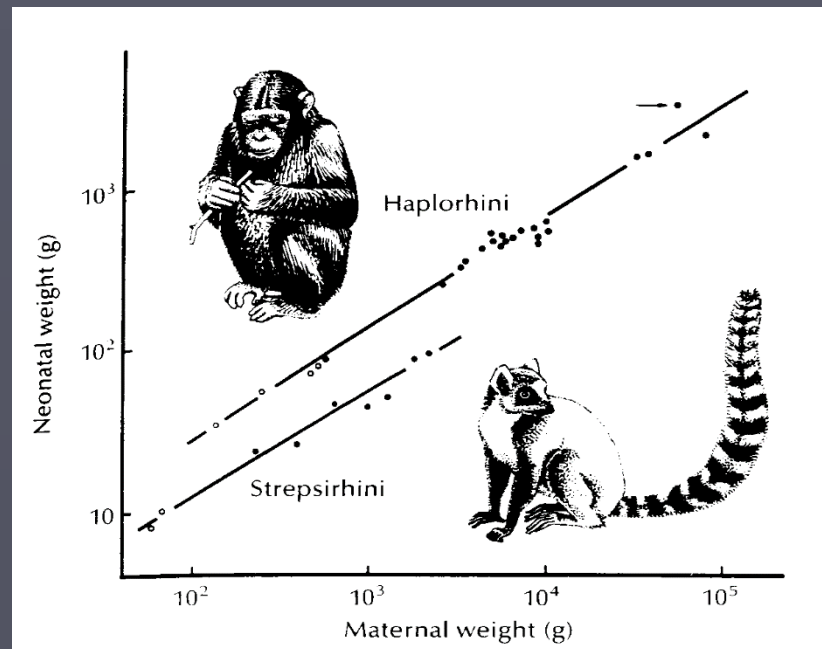
# Tvarové a vývojové omezení odpovědi k selekci

- Evoluce využívá modifikaci existující cesty vývoje před tvorbou úplně nové vývojové trajektorie = **linie nejmenšího odporu**



# Alometrické omezení

- ▶ Velikost těla koreluje s fenotypem
- ▶ Studium velikosti těla = alometrie (alometrický vztah, alometrické omezení)
- ▶ Velikost těla je korelována s mnoha charaktery
- ▶  $Y = aX^b$  ,  $Y$  – znak zájmu,  $a$ ,  $b$  – konstanty,  $X$  – velikost těla  
 $\log(Y) = a + b \log(X)$





# Komparativní metody

- ▶ Úzce spojené s pojmem adaptace
- ▶ Adaptace je odpověď k procesu přírodní selekce
- ▶ Detekuje korelaci mezi prostředím (selekční tlak) a daným znakem



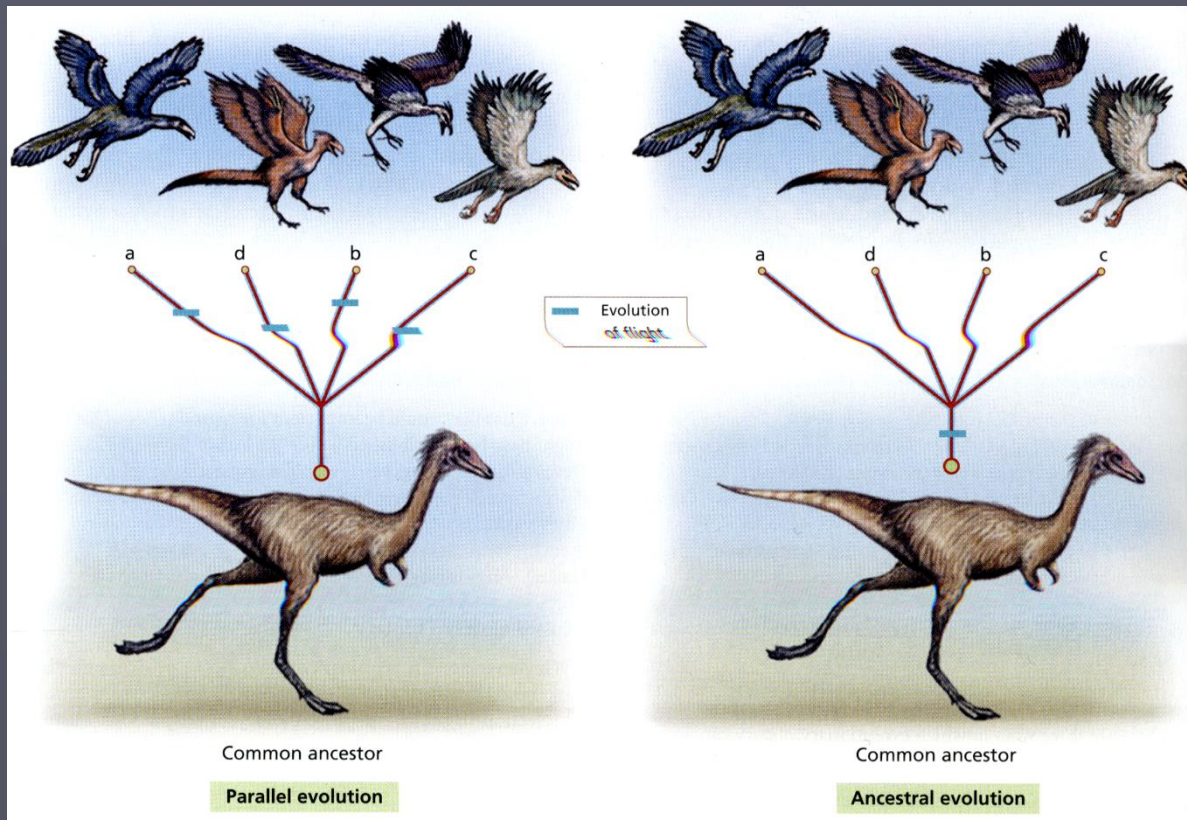
# Evoluční příčiny adaptací: adaptace mezi druhy a jejich prostředím

- ▶ Organizmy létají - morfologické struktury, aerodynamický tvar
- ▶ Létavé vs. nelétavé organizmy -> křídla jsou adaptace k letu pro organizmy závislých na tomto způsobu života
- ▶ Proč mají křídla druhy, které nelétají?
  - námluvy partnera
  - ztráta by byla škodlivá
  - nemají žádný funkční význam



# Testování hypotéz adaptace: využití evolučních stromů

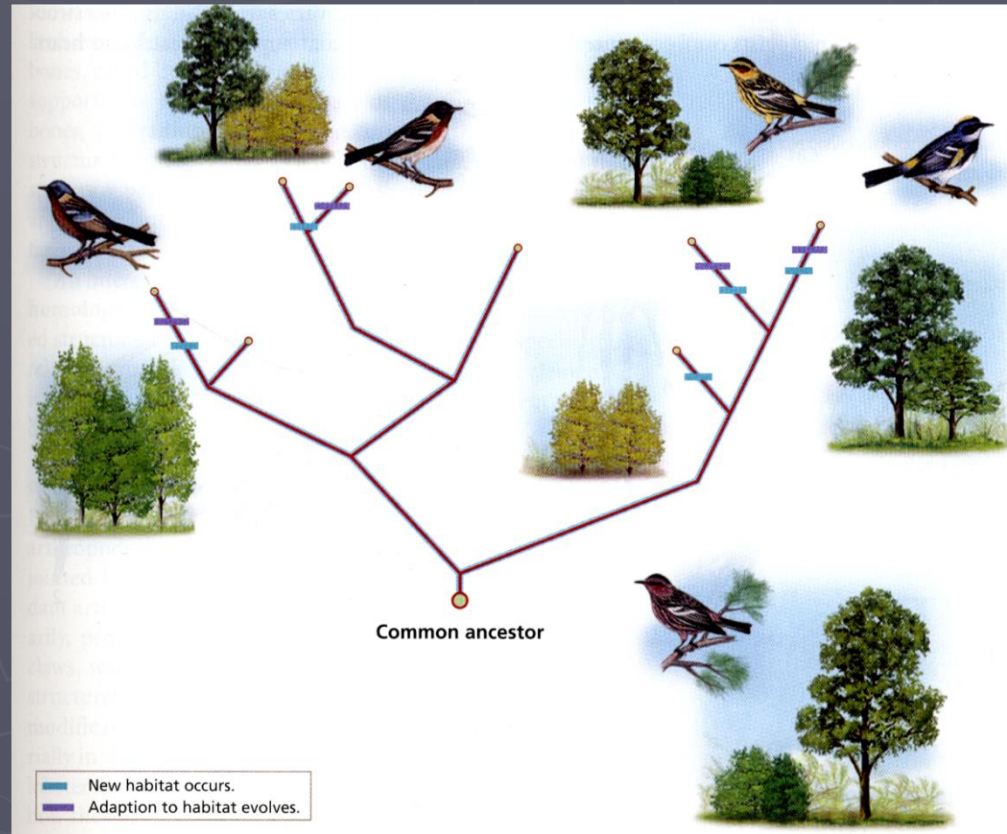
- ▶ odráží biologickou historii taxonomické skupiny
- ▶ umožňuje studium adaptace v závislosti na historii





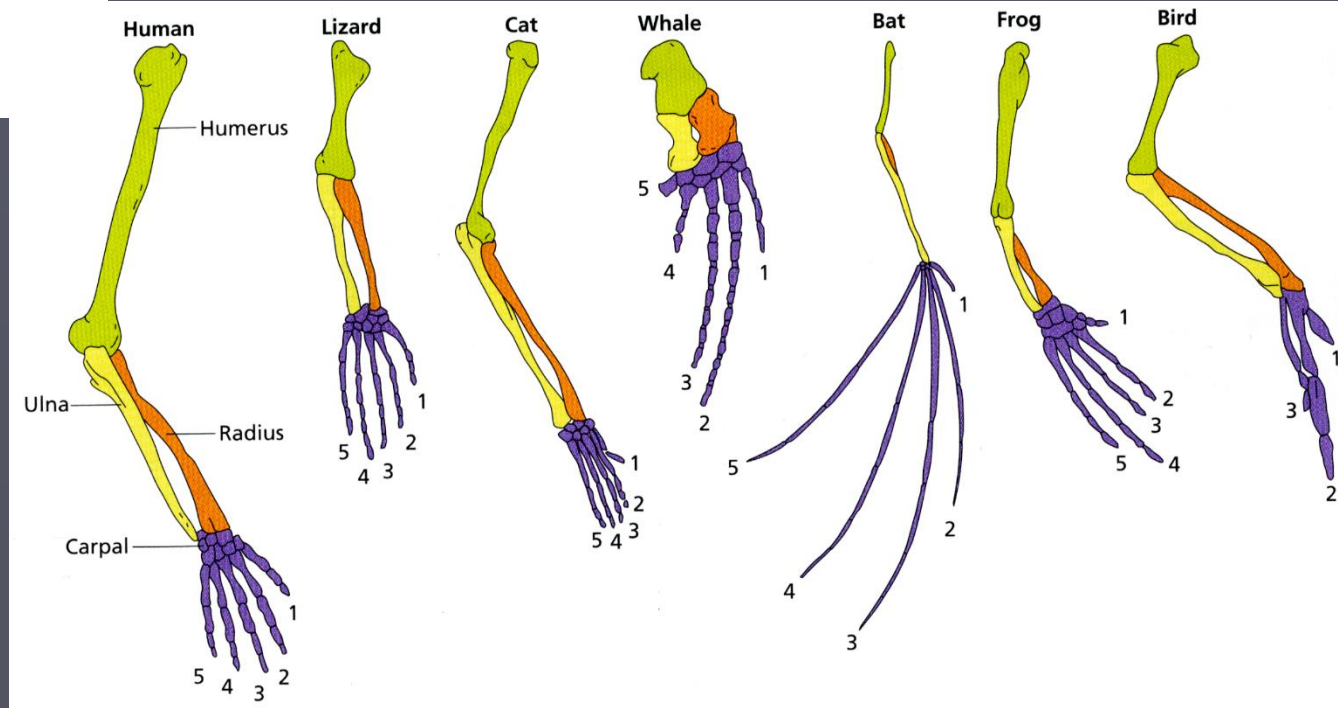
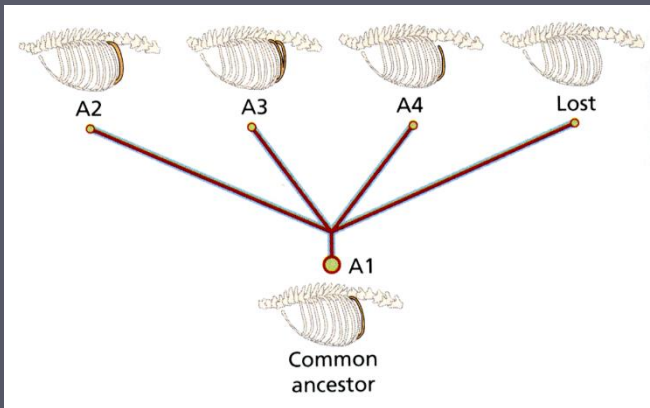
# Testování hypotéz adaptace: využití evolučních stromů

- ▶ Vícenásobní adaptace spolu s ekologickou změnou
- ▶ Informace z evolučního stromu:
  - evoluční vztahy mezi druhy
  - ekologické události
  - čas adaptace



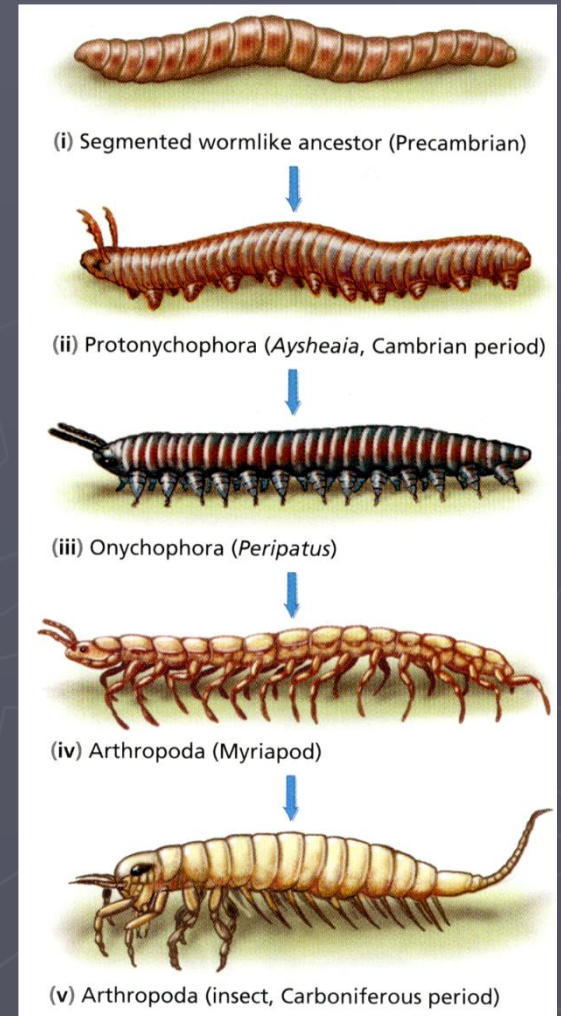
# Homologie

- Struktura přítomná u předka se vyskytuje u druhů odvozených s možnou evoluční modifikací



# Seriální homologie

- ▶ opakované strukturální rysy
- ▶ Společný předek má jednoduché opakování strukturálních znaků, u potomků dochází k evoluční divergenci individuálních segmentů
- ▶ Př. Strukturální evoluce těla členovců





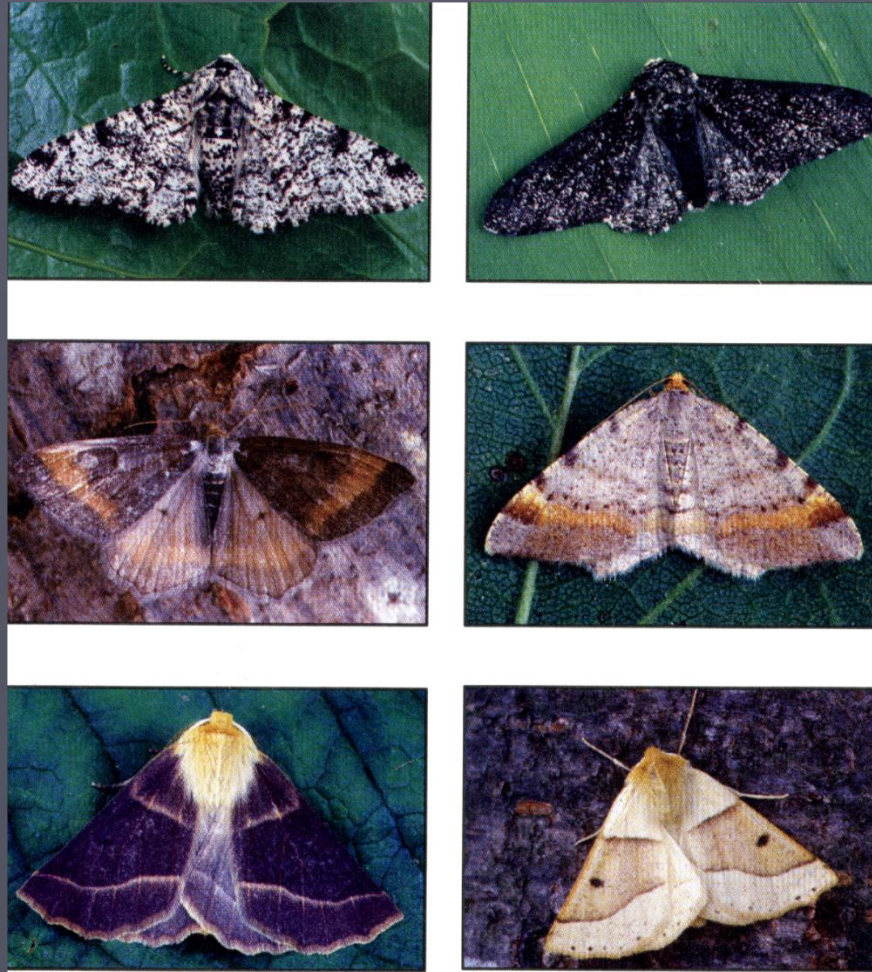
# Homoplazie

- ▶ Paralelní znaky v evoluci
  - výsledek přírodní selekce a ne výsledkem společné evoluce (tj. nejsou odvozeny od společného předka)
- ▶ Konvergentní evoluce



# Homoplazie

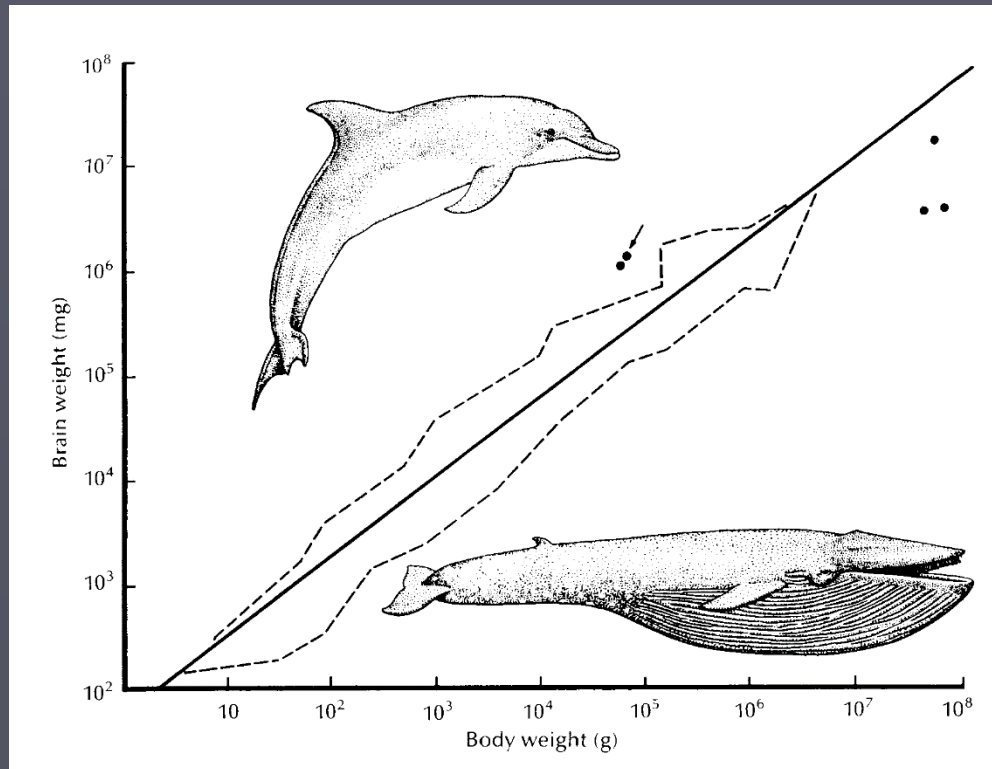
- Evoluce industriálního melanizmu





# Komparativní analýza – problémy s interpretací

- Problémy s interpretací komparativních dat
- Alometrický vztah – vliv velikostí těla



# Komparativní analýza – problémy s interpretací

- ▶ Speciace a diverzifikace blízce příbuzných druhů ve stejných habitatech – **stejný selekční tlak a podobné adaptace**
- ▶ Historické a formální omezení v odpovědi k selekci = **fylogenetická konzervatismus**
- ▶ Odpověď k selekci závislá na **historickém omezení druhu** – př. schopnost boje



# Komparativní analýza – studium adaptace jako produktu selekce

- ▶ Studujeme kolikrát se určitý znak vyvíjí jako odpověď k určité environmentální selekci
- ▶ Nutno eliminovat efekt fylogeneze = vyloučit nadhodnocení korelace znak/prostředí z důvodu společného předka
- ▶ Znaky vyjádřené jako kategorické nebo kontinuální

# Komparativní analýza – studium adaptace jako produktu selekce

- ▶ Znaky kategorické
- ▶ Př. Insektivorní ptáci v eukalyptových lesech
- ▶ Fylogenetická tendence ke kooperaci, nedostatek času pro adaptaci u invazivních druhů
- ▶ Řešení: čas divergence dvou skupin

	Breeding system	
	<i>Cooperative</i>	<i>Non-cooperative</i>
Ground	10.5	6.5
Leaves	7	13
Bark	3.5	3
Air	2	9.5

(b)

	Breeding system	
	<i>Cooperative</i>	<i>Non-cooperative</i>
Pursue	21	17
Sit-and-wait	2	15

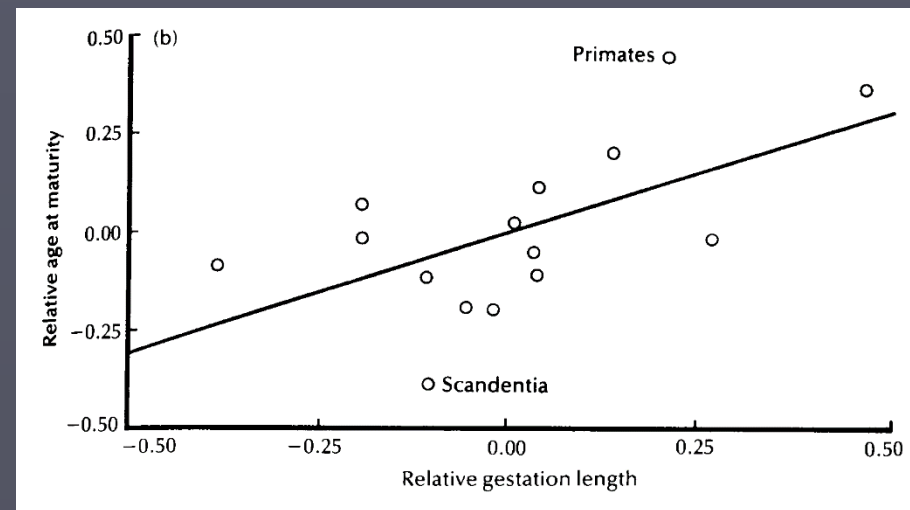
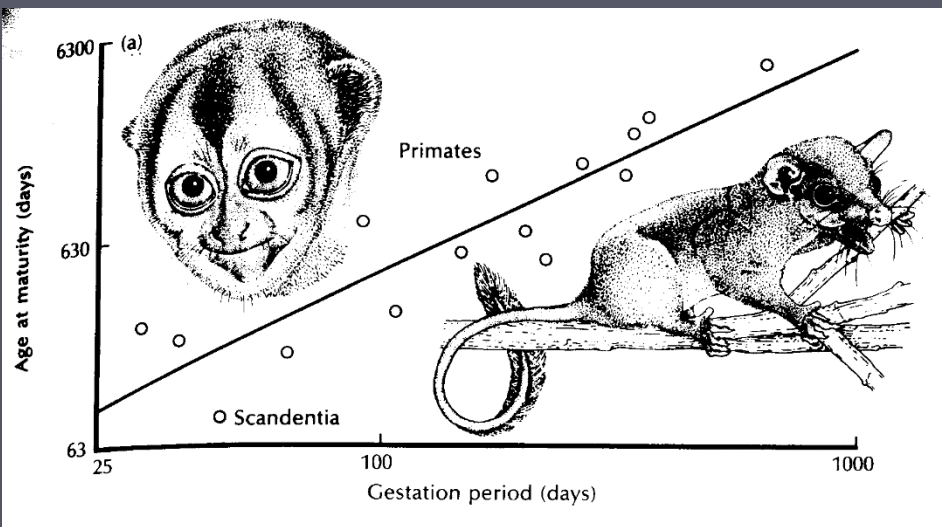
# Komparativní analýza – studium adaptace jako produktu selekce

- ▶ Znaky kontinuální – typ dichotomický
- ▶ Analyzovány pouze znaky nezávislé na fylogeneze

Theory		$P_2$	$n$	$p$
<i>Counting species</i>				
Mating plug	Present	0.48	9	0.0056
	Absent	0.75	31	
Spermatheca	Spheroid	0.68	12	0.41
	Tubular	0.75	18	
Male investment	Low	0.62	22	0.02
	High	0.78	31	
Mating frequency	Single mating	0.42	14	<0.0001
	Multiple mating	0.83	39	
<i>Independent trials</i>				
Mating plug	Present	0.46	4	0.1
	Absent	0.73	8	
Spermatheca	Spheroid	0.58	5	0.08
	Tubular	0.77	8	
Male investment	Low	0.63	5	0.37
	High	0.73	7	
Mating frequency	Single mating	0.45	9	<0.0001
	Multiple mating	0.82	8	

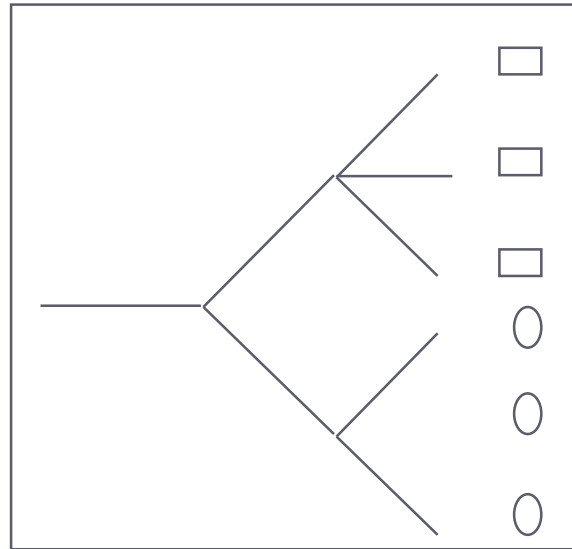
# Komparativní analýza – studium adaptace jako produktu selekce

- ▶ Znaky kontinuální
- ▶ Pozor na alometrický vztah – velikost těla koreluje se složkami životních historií

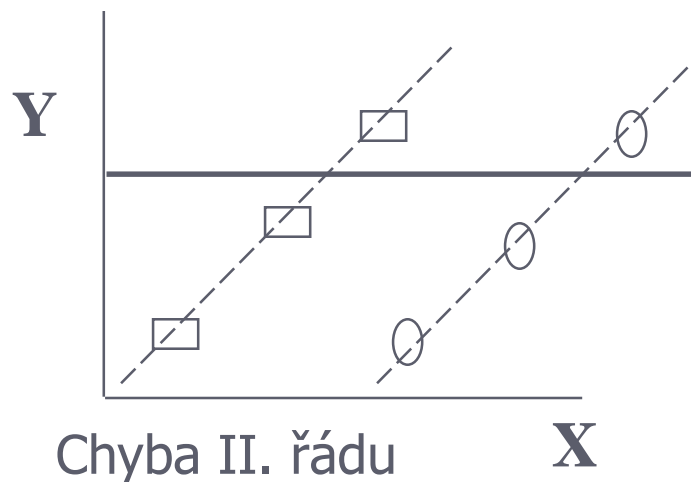


# Vliv fylogeneze hostitele při analýze vztahů mezi znaky

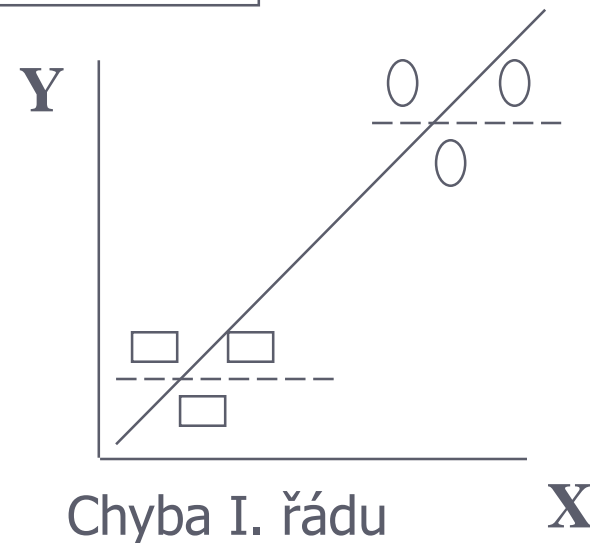
$H_0$  – není vztah mezi X a Y



Chybná akceptace  $H_0$



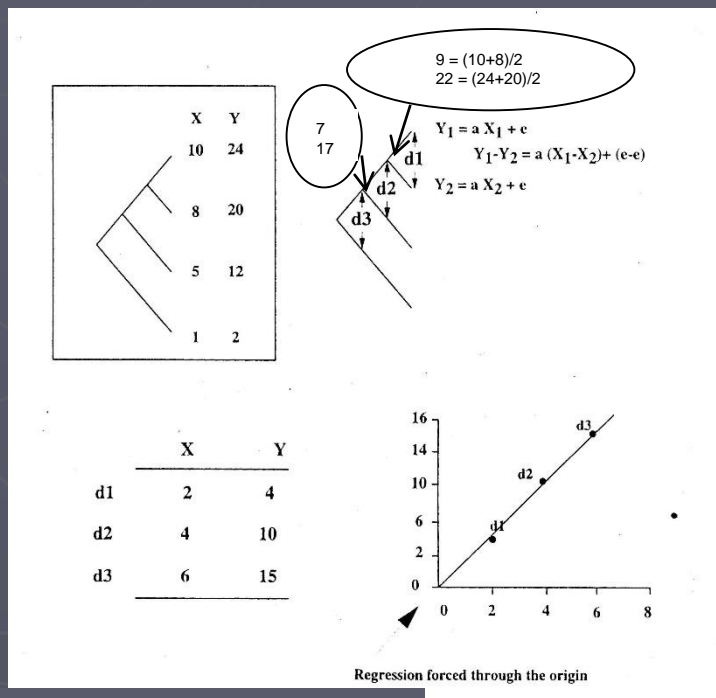
Chybné zamítnutí  $H_0$





# Metoda fylogeneticky nezávislých kontrastů

(1) Nezávislé kontrasty srovnávají hodnoty odpovídající sesterským skupinám



(2) Výpočet hodnot pro společného předka

(c) Tři nezávislé kontrasty (d1, d2, d3) byly získané výpočtem  
 $d1(X) = 10 - 8 = 2$ ,  $d1(Y) = 24 - 20 = 4$   
 $d2(X) = 9 - 5 = 4$ ,  $d2(Y) = 22 - 12 = 10$

(d) Regresní přímka prochází bodem 0

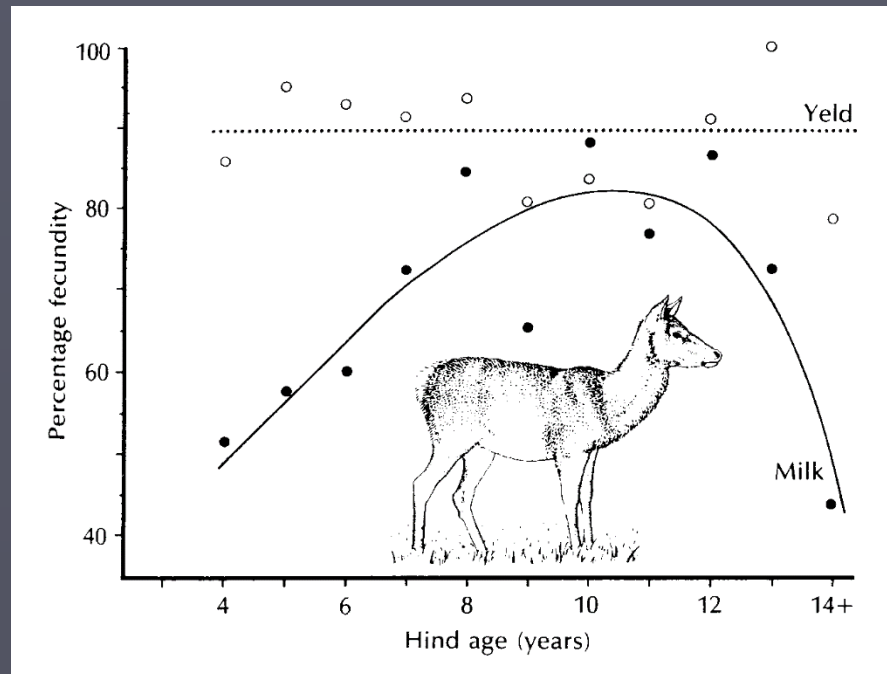


# Co je dobré vzít do úvahy při aplikaci komparativních metod?

- ▶ Druhy nejsou nezávislé – potomci společného předka sdílejí určité znaky, korekce pro fylogenezi – počet nezávislých objevení znaku
- ▶ Důvěryhodná fylogeneze
- ▶ Získáme korelace, nezjistíme příčiny
- ▶ Nemůžeme určit co vysvětluje adaptace a co omezení

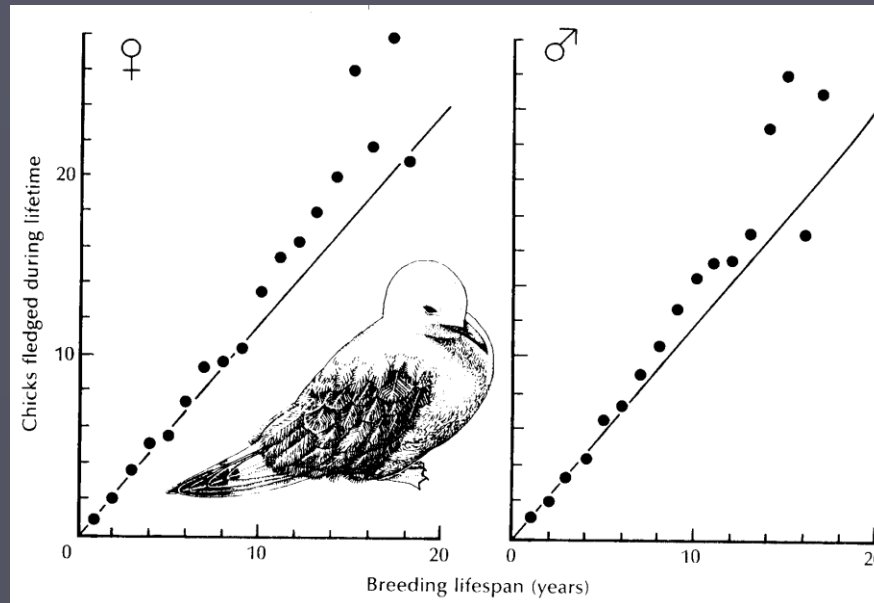
# Popis selekce

- ▶ Reprodukční úspěch jako měřítko fitness
- ▶ environmentální změny, temporální změny ve vlastní investici do reprodukce, závislost na věku
- ▶ Korelace s délkou života
- ▶ Důležitý element selekce – změna znaku s věkem jedinců



# Falešné korelace reprodukčního úspěchu

- ▶ Vliv pleiotropických mutací – negativní korelace mezi znaky pozitivně korelovanými s fitness
- ▶ V příznivých podmínkách pozitivní korelace mezi komponenty fitness kryje selekci pro znak se škodlivými pleiotropickými účinky na znak druhý
- ▶ Fenotypická úspěšnost organismu závisí na jeho vnitřním stavu

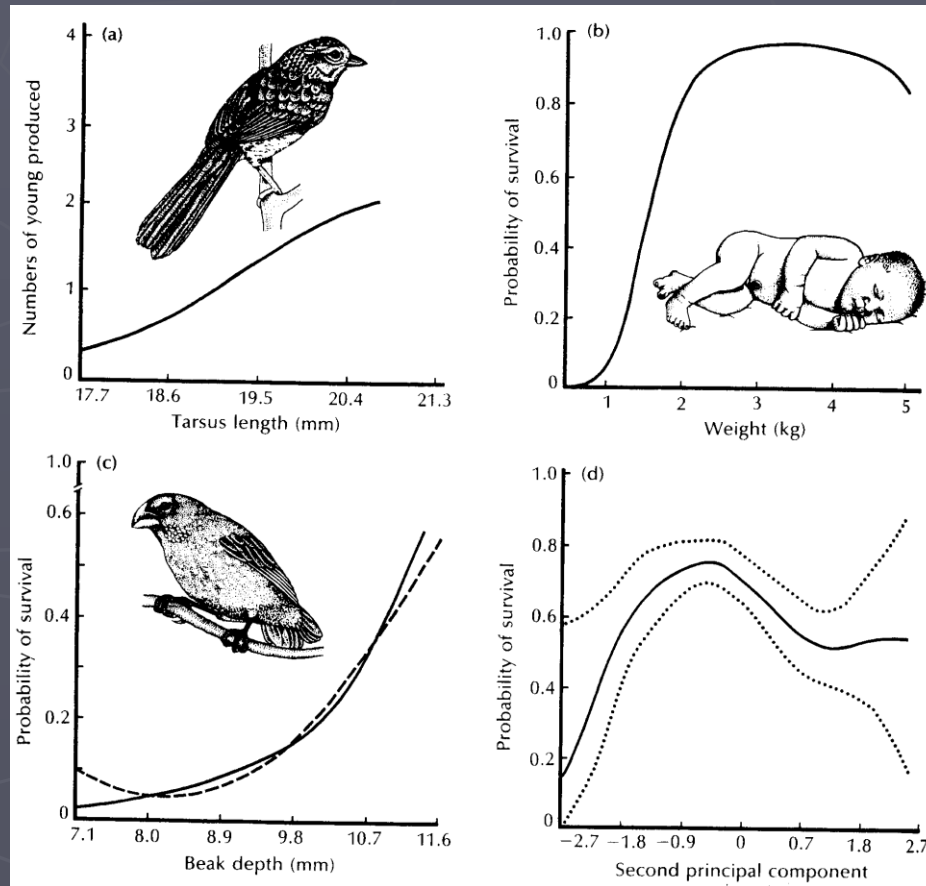


# Fenotypický popis selekce

- ▶ Měření genetické variability znaku a kovariance mezi znaky je složité
- ▶ Fenotypické korelace často odrážejí genetické korelace -> **studium selekce na úrovni fenotypů**
- ▶ Tvar selekční křivky (tvar křivky fitness)
- ▶ Příležitost k selekci
- ▶ Komponenty selekce

# Tvar selekční křivky (tvar křivky fitness)

- ▶ 1. Znak nemusí mít normální distribuci, řešení – vyjádření křivky neparametricky s konfidenčními limity





# Tvar selekční křivky (tvar křivky fitness)

- ▶ 2. vzácné a extrémní fenotypy – síla selekce může být podhodnocena (velký ocas u ptáků)
- ▶ 3. víceznaková selekce – nepřesné konfidenční limity (př. strnad zpěvný)



# Příležitost k selekci

- ▶ Selektce fenotypu probíhá za předpokladu, že fenotyp ovlivňuje variabilitu v přežívání a reprodukční úspěch
- ▶  $I = \frac{\text{poměr variability ve fitness (reprodukční úspěch v životě)}}{\text{druhé mocniny průměrného fitness}}$
- ▶ Limitace použití mezi druhy, ale vhodný vnitrodruhově
- ▶ Rozdílné selekční tlaky pro různé pohlaví – více samic oplodněno jedním samcem, hodně samců neúspěšných



# Komponenty selekce

- ▶ Selekcce působí v různých stádiích vývojového cyklu různě
- ▶ Vymezení času významného pro reprodukční úspěch
- ▶ Př. Skokan volský – studium selekce velikosti těla

