

## Koevoluce

- **koevoluce** (*coevolution, co-evolution*)
- reciproční evoluční změna
- zpětná vazba
- adaptace a protiadaptace (feedback)
- predátor – kořist
- parazit – hostitel (motolice – vodní měkkýš)
- mutualista – mutualista (mšice – mravenec, opylování, mykorrhiza)
- **sequential evolution** (herbivorní hmyz – rostlina)
- třetí strana: křivka obecná *vs* šišky *vs* veverka čikari
- **makroevoluční procesy:**
  - druhá selekce
  - extinkce
  - koevoluce
  - makroevoluční trendy

## Závody ve zbrojení

- **závody ve zbrojení** (*arms-races*) = antagonistická koevoluce
- výhra jednoho je prohrou druhého
- **výdaje** spojené s interakcí & **pravděpodobnost** interakce
- **princip života a večeře** (*life/ dinner principle*)
- **efekt vzácného nepřítele** (*rare enemy effect*)
- vysvětlují nedokonalost koevolučních adaptací

<b>arms-races</b>	<b>mezidruhové</b>	<b>vnitrodruhové</b>
<b>asymetrické</b>	hnízdni paraziti <i>vs</i> hostitelé	královna <i>vs</i> dělnice
<b>symetrické</b>	kompetice → divergence nik	intrasexuální kompetice

### • výsledek závodů ve zbrojení

- jedna strana vyhrává, druhá vyhyne
- evoluční rovnováha (např. nákladná obrana, vzácný parazit)
- cyklické změny frekvence alel hostitele a parazita

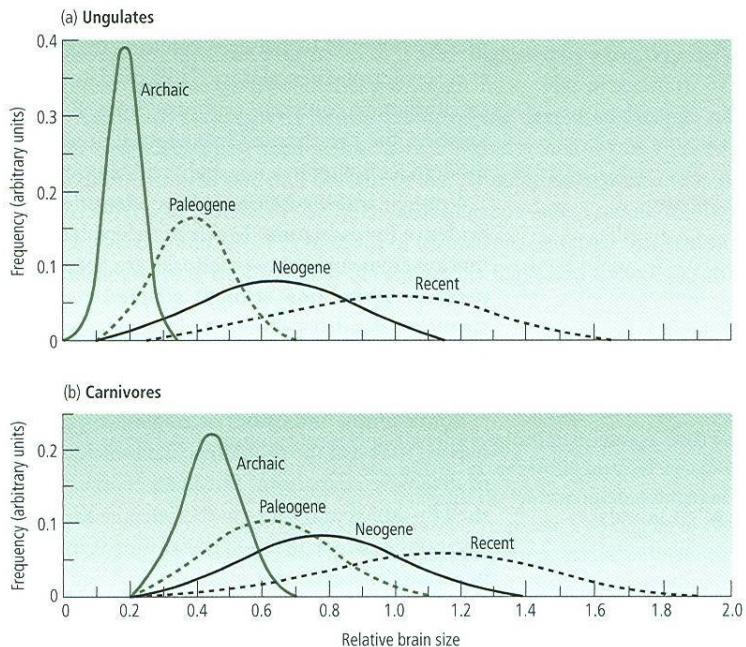
➤ Dawkins R. & Krebs J. R. 1979: Arms races between and within species. Proc. R. Soc. Lond. B 205: 489–511.

## **Červená královna: jak běžet a zůstat stát na místě**

- Červená královna (*Red Queen hypothesis*)
- adaptivní vybavení v evoluci stoupá...
- ...jeho efektivita nikoliv
- prostředí samo evoluuje

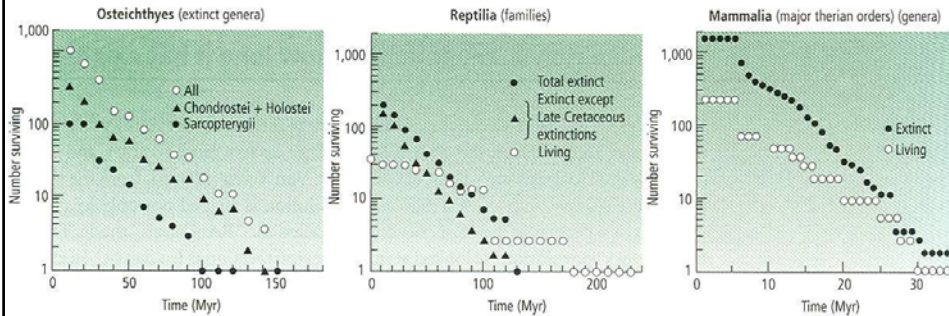
➤ Ridley M. (1999): Červená královna. Sexualita a vývoj lidské přirozenosti. Mladá fronta, Praha.

## **Červená královna: kopytníci vs šelmy**



## Červená královna

- křivky přežívání/vymírání (*survivorship curves*)
- Van Valen (1973) – konstantní míra vymírání v čase
- pravděpodobnost vyhynutí druhu nezávisí na době jeho existence!



- Raup D. M. 1995: O zániku druhů. NLN, Praha
- Kolibáč J. 1996: Vliv taxonomické metody na permské vymírání. Vesmír 75(11): 611–614.

## Koevoluce parazit-hostitel

- parazitismus starší než vznik buňky!
- 80% organismů jsou paraziti! ➔ „the real diversity is *inside*“
- parazitismus selektuje biodiverzitu
- parazitismus může za **sex** (Ridley M. 1999: Červená královna)
- a snad i za **speciáci**
- evoluce parazita je rychlejší než evoluce hostitele
- biogeografie – rovníková Afrika: *Glossina*, trypanosoma, dobytek

### **Evoluční trendy:**

- specializace
- zjednodušování tělesné stavby
- zmenšování těla (víry, Myxozoa) *kontra* Copeho pravidlo

- Zimmer C. 2005: Vládce parazit. Paseka, Praha.

## Parazit snižuje fitness hostitele

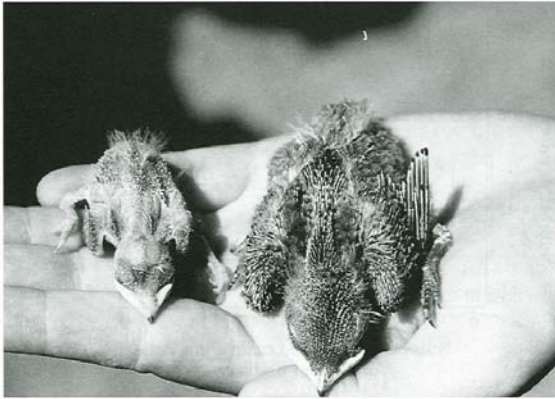


Figure 6.2  
Two 10-day-old cliff swallow (*Hirundo pyrrhonota*) chicks. The bird on the left was from a nest infested with swallow bugs, the one on the right from a nest fumigated to remove bugs. (Photograph by Charles R. Brown.)

## Manipulace chování hostitele parazitem

- motolice *Dicrocoelium* vs mravenec
- hlístice *Mermis* vs mravenčí vodní hara-kiri
- vrtejš *Polymorphus* vs blešivec a potápivě/plovavé kachny
- roupi, pohlavní choroby + toxoplasma vs člověk
- motolice *Leucochloridium* vs jantarka

## V evoluci stoupá rezistence hostitele...

Table 22.3

Rabbits have evolved resistance over time after the introduction of the myxoma virus. These results are for wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) caught at different times in two regions (Mallee and Gippsland) of Victoria, Australia; the rabbits were then challenged with a highly virulent standard laboratory strain (SLS) of the myxoma virus. The strain caused 100% mortality in unselected rabbits. From Fenner & Myers (1978) based on the data of Douglas *et al.*

	Mallee		Gippsland	
	Number tested	Mortality (%)	Number tested	Mortality (%)
Unselected rabbits		100		100
Selected rabbits				
1961–66	241	68	169	94
1967–71	119	66	55	90
1972–75	73	67	482	85

## ...proč ale klesá virulence parazita?

Table 22.2

The myxoma virus has evolved lower virulence over time after its introduction into Australia, France, and Britain. Strains of the virus are classified into five virulence grades: I is the most virulent, V the least. The table shows the percentage occurrence of the different strains in wild rabbits through time. Modified from Ross (1982), who compiled the results from a number of sources.

Country	Virulence grade					
	I	II	IIIA	IIIB	IV	V
Australia						
1950-51	100	0	0	0	0	0
1958-59	0	25	29	27	14	5
1963-64	0	0.3	26	34	31.3	8.3
France						
1953	100	0	0	0	0	0
1962	11	19.3	34.6	20.8	13.5	0.8
1968	2	4.1	14.4	20.7	58.6	4.3
Britain						
1953	100	0	0	0	0	0
1962-67	3	15.1	48.4	21.7	10.3	0.7
1968-70	0	0	78	22	0	0
1971-73	0	3.3	36.7	56.7	3.3	0
1974-76	1.3	23.3	55	11.8	8.6	0
1977-80	0	30.4	56.5	8.7	4.3	0

## Proč klesá virulence parazita

**virulence** = relativní snížení fitness parazitovaného hostitele  
(přesněji: virulence = pronikání, patogenita = poškozování)

### Hypotézy

#### **1. parazit je závislý na hostiteli**

ale: krátkodobá individuální výhoda > dlouhodobá skupinová výhoda

#### **2. příbuznost parazitů**

- a) infekce 1 kmenem parazitů ⇨ příbuzenský výběr (kin selection)
- b) infekce více kmeny parazitů ⇨ sobecká rvačka (⇨ virulence stoupá!)

#### **3. typ přenosu: horizontální vs vertikální**

horizontální

vertikální (transovariálně, mlékem, tělesným kontaktem v hníždě...)

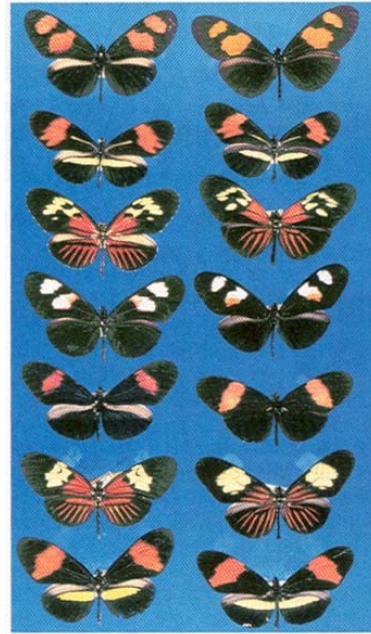
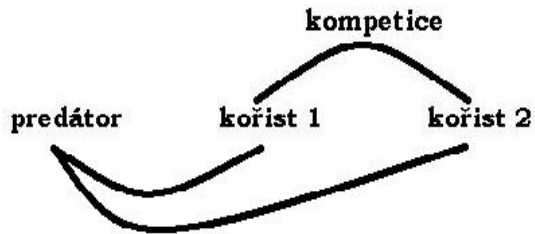
parazit má „zájem“ na přežití hostitele (... alespoň chvíli)

chloroplasty, mitochondrie, ...

➤ Zrzavý J. 1998: O egoismu všeho živého. Vesmír 77(2): 67-71.

## Není koevoluce jako koevoluce

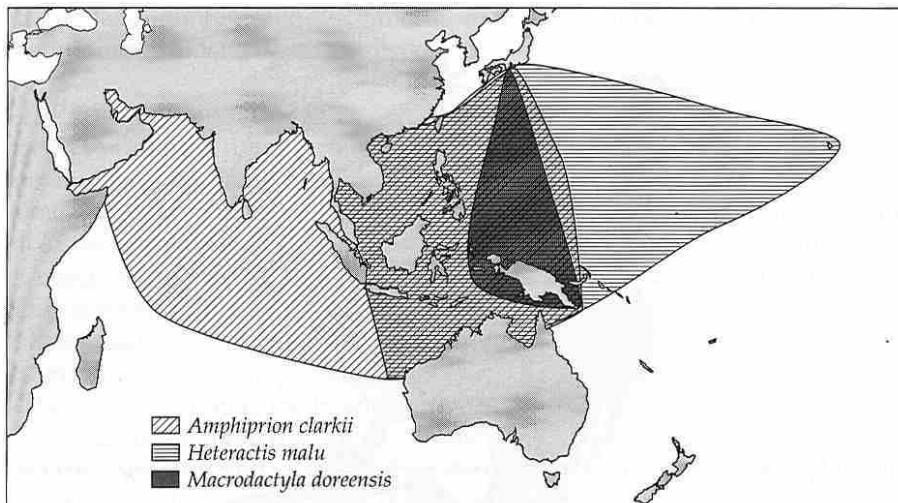
1. difusní koevoluce
2. párová koevoluce
3. cyklická koevoluce –  
frekvenčně závislá selekce
4. mutualistická koevoluce  
(nepřímý mutualismus)



! Velmi podobná zbarvení, přesto dva odlišné druhy – *Heliconius melpomene* (vlevo) a *Heliconius erato* (vpravo)

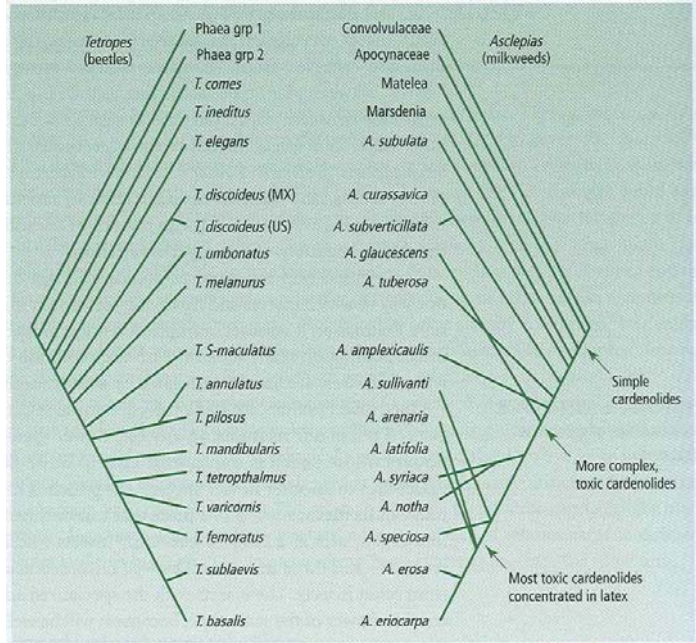
## Difusní koevoluce

- koadaptace neznamená obligátní závislost
- difusní koevoluce:  
kolibříci vs opylované rostliny  
klauni vs sasanky



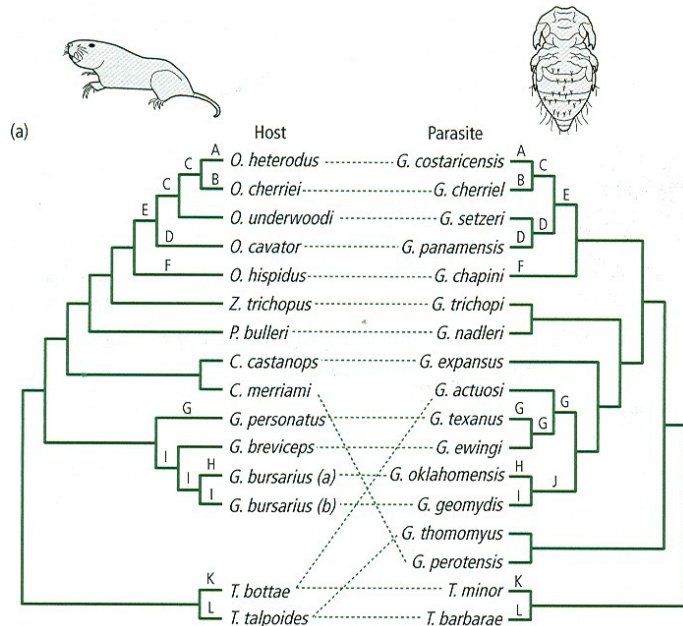
## Párová koevoluce: kospeciace vs „host-switching“

- koadaptace
- kospeciace
- kongruence kladogramů
- disperzní schopnost



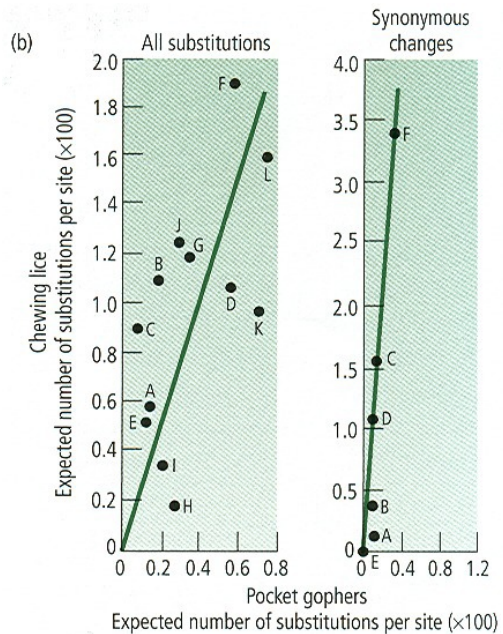
## Párová koevoluce: kospeciace vs nezávislá kolonizace

- pytlonošovití  
(Geomyidae)  
vs  
všenky  
(Mallophaga)



## Párová koevoluce: kospeciace vs „host-switching“

- kongruence kladogramů nedokazuje kospeciace!
- test: molekulární hodiny
- primáti vs lentiviry – kongruence kladogramů, ale žádná kospeciace!



## Hnízdní parazitismus jako koevoluční model

### Výhody:

- párová koevoluce
- snadná kvantifikace výdajů a zisků
- komunikace parazit-hostitel:  
vizuální a vokální podněty  
(snadná detekce)
- aktivity soustředěny kolem  
hnízda hostitele

### Obligátní vs fakultativní parazitismus

### Vnitrodruhový genetický parazitismus = EPC

### Literatura:

- Davies N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. Academic Press, London.
- Rothstein S. I. & Robinson S. K. 1998: Parasitic birds and their hosts. Studies in coevolution. Oxford University Press, Oxford.



### Kontext: reprodukční dělba práce I

	plození potomstva ( <i>child-bearing</i> )	péče o potomstvo ( <i>child-caring</i> )		fitness pečovatele
pohl. rozmn. u mnohobuněč. organismů	generativní buňky	somatické buňky	Metazoa	
polygynie		samice	pěvuška savci	<b>přímé</b>
polyandrie		samec	pěvuška, řada bahňáků a Nepálců	- // -
polygynandrie		samice & samec	pěvuška	- // -
monogamie		samice & samec	pěvuška, ptáci	- // -
helpers – prereprodukční		subadultní jedinci	sojka křovinná, šakal, ledňáči	<b>nepřímé</b>
helpers – postreprodukční		babičky	člověk	- // -

### Kontext: reprodukční dělba práce II

	plození potomstva ( <i>child-bearing</i> )	péče o potomstvo ( <i>child-caring</i> )		fitness pečovatele
reprodukční altruismus		(často) sterilní kasty	kreveta <i>Synalpheus regalis</i> , všekazi, třásněnky, mšice, blanokřídli, brouci, rypoši	<b>nepřímé</b>
EPC u monogamních druhů	samec A	soused B	ptáci, savci	<b>reprodukční harakiri</b>
vnitrodruhový hnízdni parazitismus	parazitní pár	hostitel = jiný pár	ptáci (vrubozobí, špačci, sýkory...)	- // -
mezidruhový parazitismus	parazit	hostitel = jiný druh		- // -

## Kdo jsou hnízdní paraziti?

### Vnitrodruhový parazitismus:

- vrabec, vlaštovka, špaček, ...

### Mezidruhový parazitismus:

- kukačky (Cuculinae, Neomorphinae)
- vlhovci (Icteridae, rod *Molothrus*, *Scaphidura*)
- vdovkovití (Viduidae)
- medozvěstky (Indicatoridae)
- kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*)

## Adaptace parazita – přehled

### **zvyšující se „virulence“**

- rychlé kladení
- načasování kladení
- **mimikry** vajec (i v UV-světle!)
  - velikost
  - barva
  - skvrnění
- krátká inkubační perioda
- pevnější skořápka (☞ líhnutí z pevných vajec)
- likvidace mláďat hostitele (*Cuculus*, *Tapera*, *Clamator*)
- nadnormální podnět
- mafie (penalizace odmítajících hostitelů)

- 
- Grim T. 2001: Mafiánské kukačky a tyranští mravenci. Kukačky nutí hostitele vychovávat parazitická mláďata. Vesmír 80(9): 488–490.
  - Grim T. 2002: Příživníci, nebo pomocníci? Jak predátoři a paraziti zvyšují reprodukční úspěch svých obětí. Vesmír 81(2): 92–93.

## Adaptace parazita – adaptace mlád'at k líhnutí

- ☞ kukaččí vejce jsou 2.2 krát pevnější než by odpovídalo jejich velikosti
- ☞ **benefit:** vejce je pevné zvenku → obrana proti *puncture-ejection*
- ☞ **cost:** vejce je pevné zevnitř → jak se mládě dostane ven?
  - frekvence klovaní: kukačka=hostitel (rákosník velký – klade stejně velká vejce)
  - kukaččí mládě začíná klovat dříve než rákosník (7 vs 4 hodiny)
  - počet klovnutí: kukačka > hostitel
  - hmotnost: kukačka > hostitel
  - řezná hrana vaječného zubu: kukačka > hostitel
  - kukaččí mládě musí vynaložit více úsilí, aby se vylíhlo ze strukturálně velmi silných vajec

---

➤ Honza M. et al. 2001: How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the common cuckoo. *J. Avian Biol.* 32: 249–255.

## Parazit ovlivňuje optimální hodnoty life-history znaků hostitele

### Velikost hnízda

- pohlavní výběr ☞ pozitivní selekce větších hnízd (indikátor kvality stavitele)
- parazitický výběr ☞ velká hnízda ( - // - )
- antagonistické selekční tlaky ☞ objem hnízda o 33.2% menší v sympatrii
- negativní korelace mezi objemem hnízda a intenzitou parazitismu

### Velikost snůšky

- alopatrický výskyt: menší snůšky
- sympatrický výskyt: větší snůšky (kompenzace “cost of parasitism”)

---

➤ Soler J.J. & Soler M. 2000: Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia* 125: 309-320.

## Ekologické rasy (gentes) vs kryptické druhy

- Jak je možné, že kukačka obecná klade *mimetická* vejce k tolika *různým* druhům hostitelů?
- mitochondriální DNA - liší se významně mezi hostiteli
- jaderná DNA - neliší se
- samice se specializují (geny pro barvu vejce na chromozomu W?)
- samci udržují volným pářením jednotnost druhu
- divergence kukaček ve Velké Británii: 80 000 (+/- 50 000) let
- hostitelsky specifická rasa může být polyfyletická - opakovaná kolonizace téhož hostitele

---

➤ Gibbs H. L. et al. 2000: Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. Nature 407: 183-185.

## Adaptace hostitele

zvyšující se „rezistence“

- **ukrytí** hnízda
- rozpoznávání dospělého parazita  
→ **obrana hnízda**
- rozpoznávání parazitických vajec  
→ **odmítání vajec**
  - vyhazování
  - zastavení snůšky
  - opuštění hnízda
- rozpoznávání parazitických mláďat  
→ **odmítání mláďat**
- snížená vnitrosnůšková **variabilita vajec**
- zvýšená mezisnůšková variabilita vajec

## Rozpoznávání & diskriminace

- rozpoznávání (*recognition*) – kognitivní proces
- diskriminace (*discrimination*) – behaviorální proces
- **některé** chování má výhody – **zisky** (*benefits*)
- **každé** chování má nevýhody – **výdaje** (*costs*)
- optimální investice do rozpoznávání a následného chování
- hostitel může rozpoznat, ale nemusí diskriminovat (viz k. mafie)

## Proč všichni hostitelé neodmítají parazitismus?

samotná existence parazitismu = nedokonalost hostitelských adaptací

### **evoluční zpoždění** (*evolutionary lag*)

- noví hostitelé (nedostatek času)
- nedostatek vhodných mutací

### **evoluční rovnováha** (*evolutionary equilibrium*)

- rovnováha výdajů a zisků  
(kompromis – *trade-off*)
- je adaptivnější parazitismus akceptovat
- nízká pravděpodobnost parazitismu
- nízké výdaje spojené s parazitismem
- vysoké výdaje spojené s obranou  
(*rejection costs, recognition errors*)

## Vznik hnízdního parazitismu

- **Degenerace** hnízdních **instinktů**
- Predace ⇒ **nouzové** kladení
- **Adaptivní strategie** sama o sobě

1. Mezistupeň vnitrodruhový hnízdní parazitismus

2. Přímá cesta

- ↻ **větší parazituje menšího**
- ↻ vliv délky inkubační periody
  
- přímá cesta výhodnější (lepší přežívání, lepší kondice)
- omezení: nidifugní/nidikolní, přístupnost hnízda, velikost hostitele (efektivita inkubace, délka péče o mláďata), kvalita potravy, relativní rychlost růstu mláďat hostitele, hostitelská obrana

---

➤ Slagsvold T. 1998: On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds. *American Naturalist* 152: 264–272.

## Koevoluce

- jeden z procesů zodpovědných za utváření živé přírody
- vliv na diverzitu (kospeciace)
- analýza výdajů, zisků a adaptací
- koadaptace neznamená obligátní závislost

© Tomáš Grim

tomas.grim@upol.cz