

Změny v organizaci genomu a vznik sociality u bezobratlých

V minulém čísle *Živy* (2009, 2: 74–77) jsme představili životní projevy sociálních pavouků. Stejně jako u všech sociálních živočichů je i u nich altruistické chování zdánlivé, motivované sobeckým zájmem – šířením vlastních genů. U sociality hrají totiž v soutěži o co největší počet předaných genů významnou roli nejen vlastní potomci, ale i geny předané pomocí příbuzných. Některé změny v organizaci genomu mohou usnadnit šíření vlastních genů prostřednictvím příbuzných jedinců. Jistě není náhodou, že se takové změny objevují s vyšší frekvencí u sociálních živočichů, kteří spolupracují více než ostatní organismy. Specifické modifikace snižující genotypovou variabilitu příbuzných u sociálních živočichů byly jedním z nejsilnějších argumentů při postulování teorií, které uvažují jako základní jednotku evoluce určitý úsek DNA a které byly zpopularizovány např. v knize R. Dawkinse *Sobeký gen*.

Existuje mnoho teorií vysvětlujících vznik sociality u živočichů. Z pohledu genetiky je evoluce sociality značně ovlivňována působením příbuzenského výběru. Jedinci pomáhají svým příbuzným a tím i svým vlastním genům, které s nimi sdílejí. Z genetického hlediska lze tedy socialitu chápat jako propagaci vlastních genů podporováním příbuzných, tedy i jejich reprodukce. U sociálních živočichů navíc často dochází ke snižování genotypové variability, což činí vzájemnou pomoc obzvláště výhodnou. Nejvíce jsou totiž zvýhodněni jedinci, jejichž genom je co nejpodobnější genomům těch, jimž pomáhají.

Haplodiploidie u sociálních blanokřídlých

Podívejme se nyní, jaké modifikace v organizaci genomu podporují snižování genotypové variability u sociálních bezobratlých. Nejlépe prostudovány jsou v tomto směru různé skupiny řádu blanokřídlých (*Hymenoptera*). Nejen sociální mravenci, včely, vosy a čmeláci, ale i samotářsky žijící blanokřídlí mají tzv. haplodiploidní systém určení pohlaví. Tento fenomén jim dovolil dosáhnout jednoho z vrcholů sociálního chování v živočišné říši. Haplodiploidie totiž umožňuje snižovat genotypovou variabilitu příbuzných a je tedy významnou predispozicí k evoluci sociálního chování (Hamilton 1964).

Samice blanokřídlého hmyzu jsou diploidní stejně jako drtivá většina ostatních živočichů, samci jsou ale haploidní (viz obr. 2). To znamená, že nesou jen jedinou sádku chromozomů: každý chromozomový pár je v jejich genomu zastoupen jedním chromozomem. Tvorba vajíček diploidními samicemi probíhá klasickou meiózou. Rekombinace a náhodný rozchod homologických chromozomů v průběhu meiózy vedou k promíchání obou genomů, které samice zdědila po rodičích.

Pravděpodobnost shody dvou vajíček v určitém homologickém úseku DNA je 50 %. Na rozdíl od samic nesou haploidní samci, rodičí se partenogeneticky z neoplozených vajíček, jen sádku chromozomů od matky. Vzhledem k přítomnosti jediné sádky chromozomů nemůže meióza samců zahrnovat rekombinace a náhodný rozchod homologických chromozomů. Genomy jejich spermií jsou tedy naprosto shodné, samci svým dcerám předají veškerou svou genetickou výbavu. V důsledku toho jsou si sestry navzájem příbuznější, než by byly svým vlastním potomkům samičího pohlaví. Sestry haplodiploidních blanokřídlých mají v průměru 75 % DNA totožné (pokud by byli samci diploidní, bylo by to pouze 50 %). Podporovat reprodukci sester je tedy pro dělnici blanokřídlých výhodnější než produkovat dcery, se kterými by ji pojilo méně společných genů (viz obr. 3).



V souvislosti s evolucí sociálního chování není bez zajímavosti, že i velká část roztočů je haplodiploidních včetně všech skupin, u kterých bylo pozorováno sociální chování. Haplodiploidie se vyskytuje také u trásněnek (*Thysanoptera*) včetně druhů s nejrozvinutějším typem sociálního chování (tzv. eusocialitou). Ještě dále než k haplodiploidii zašly eusociální mšice čeledi *Pemphigidae* a *Hormaphididae*, jejichž kolonie tvoří geneticky zcela shodné samice – klony vznikající partenogeneticky. U dalších eusociálních živočichů, tedy rypošovitých hlodavců (rody *Heterocephalus* a *Cryptomys*), všekazů neboli termitů (*Isoptera*), mořských koryšů rodu *Synalpheus* (*Decapoda*) a nosatce *Austroplatypus incompertus*, nebyla haplodiploidie zjištěna. Někteří z nich však využívají ke snížení genotypové variability jiné mechanismy.

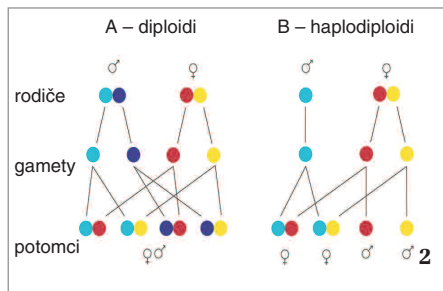
Modifikace genomu u všekazů

Méně známou možností snižování genotypové variability vyskytující se u některých všekazů je jev nazývaný stabilní translokační heterozygotnost (dále též komplexní heterozygotnost). Tento fenomén známe zejména z rostlinné říše, kde fixuje v genomu heterozygotní kombinace. V důsledku chromozomových přestaveb typu reciprokových translokací mezi několika různými chromozomovými páry (jde o vzájemné výměny částí chromozomů) dochází v meióze jedinců heterozygotních pro tyto translokace (tzv. translokačních heterozygotů) k pozoruhodné situaci. Místo obvyklé tvorby bivalentů (dvojic chromozomů vzniklých párováním homologických chromozomů) dojde v prvním meiotickém dělení ke vzniku tzv. multivalentu – řetězce (obr. 4) nebo i kruhu, kterého se účastní několik chromozomů. U komplexních heterozygotů se chromozomy multivalentu nerozcházejí do dceřiných jader náhodně jako u bivalentů. Do jedné dceřině buňky a potažmo do gamety přejde vždy celý klastř chromozomů (jedna strana řetězce) účastníci se tvorby multivalentu. Správná distribuce genetického materiálu je zajištěna tím, že se homologické chromozomy rozcházejí do různých klastřů.

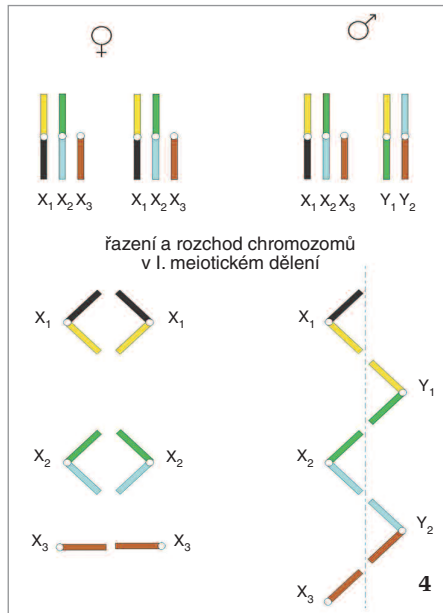
U živočichů byla komplexní heterozygotnost objevena pouze u některých druhů, většinou ve spojení s pohlavními chromozomy. Vyskytuje se pouze u heterogametickeho pohlaví, tedy u pohlaví produkujícího dva různé typy gamet (s chromozomem X nebo Y, Z nebo W atp.). U organismů s pohlavními chromozomy spočívá klíč ke správnému (nenáhodnému) rozchodu dvou klastřů chromozomů v začlenění pohlavních chromozomů do tvorby řetězce (viz obr. 4). Pokud se např. chromozom X spojí s některým chromozomem z řetězce, pro ostatní chromozomy na stejné straně řetězce není už jiná možnost, než následovat pohlavní chromozom do jádra, které se bude podílet na vzniku samičího zárodku.

1 Ke studiu změn genomu spjatých s evolucí sociálního chování lze využít různé modelové organismy. V naší laboratoři pracujeme se stepníky rodu *Stegodyphus* s různými úrovněmi sociálního chování. Na snímku samice subsociálního druhu *S. dufouri* (Egypt). Foto M. Forman

2 Schematické znázornění rozdílů mezi haplodiploidními a diploidními organismy (každý kroužek odpovídá haploidní sadě). Organismy s oběma pohlavními diploidními (A) plodí potomstvo se čtyřmi kombinacemi sad. U haplodiploidních organismů (B) předává otec jedinou haploidní sadu. U jeho dcer se tedy mohou vyskytovat jen dvě kombinace sad. Z neoplozených vajíček vznikají samci. Pro větší názornost není uvažováno rekombinace.



3 Diploidní a haplodiploidní organismy, schematické znázornění shody genomů mezi rodiči a potomky a mezi sourozenci. Každý kroužek odpovídá haploidní sadě. Procento příbuznosti dvou jedinců odpovídá počtu shodných haploidních sad (označeny stejnou barvou). Jelikož všechny varianty vznikají v potomstvu se stejnou pravděpodobností, lze odvodit celkovou příbuznost mezi danými jedinci zprůměrováním jejich příbuzností (pro větší názornost není uvažována rekombinace). A – diploidní rodiče předávají potomkům polovinu genomu. Shoda mezi genomy rodičů a potomků je tedy vždy 50 %. V potomstvu vzniknou čtyři varianty, sourozenci mohou být zcela identičtí i naprosto odlišní. Průměrná shoda genomu mezi sourozenci je u diploidních organismů $50\% = (100 + 50 + 50 + 0)/4$;

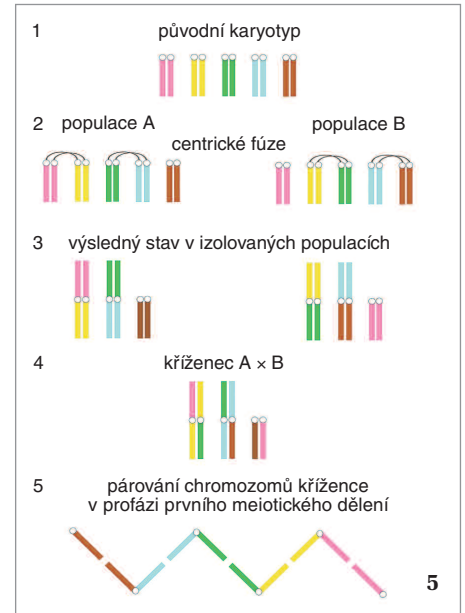
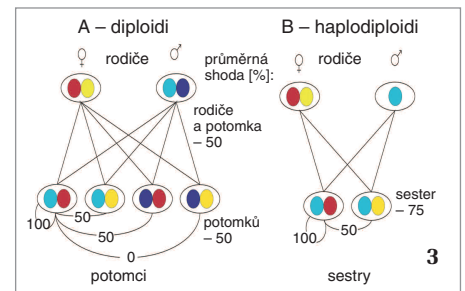


B – sestry u haplodiploidních organismů mohou být zcela shodné, nebo sdílet polovinu genomu. Průměrná shoda sester je tudíž $75\% = (100+50)/2$. Z genetického hlediska je tedy pro dělnici výhodnější realizovat svůj genom prostřednictvím sester. Orig. M. Forman a J. Král, pokud není uvedeno jinak

4 Komplexní heterozygotnost u živočichů. Samice (vlevo) má dvě shodné sady chromozomů X, homologické pohlavní chromozomy se rozcházejí v první meiotické dělení. Samec (vpravo) má dvě různé sady pohlavních chromozomů. Díky začlenění původního pohlavního chromozomu X (znázorněn černou barvou) do multivalentu se autozomy v řetězci stanou neopohlavními chromozomy. Jedna sada je tvořena neopohlavními chromozomy X (X_1, X_2, X_3), druhá neopohlavními chromozomy Y (Y_1, Y_2). Bratři budou vždy sdílet chromozomy Y a sestry budou mít vždy společně chromozomy X z otcovy strany. Upraveno podle: D. M. Rowell (1985)

5 Znázornění vzniku komplexní heterozygotnosti u australské maloočky *Delena cancerides*.

1 – původní karyotyp tvořený akrocentrickými chromozomy; 2 a 3 – ve dvou izolovaných populacích (A a B) došlo k odlišným centrickým fúzím akrocentrických chromozomů za vzniku dvouramenných chromozomů; 4 – kříženci populací A a B jsou heterozygotní pro různé fúze dvouramenných chromozomů; 5 – v profázi prvního meiotického dělení chromozomy párují podle homologie původních akrocentriků, což vede ke tvorbě řetězce. Upraveno podle: H. E. Sharp a D. M. Rowell (2007)



Chromozomy z druhé strany řetězce putují společně jako chromozomy Y do samčí zygoty. Sourozenci stejného pohlaví mají tedy jistotu přítomnosti shodné strany řetězce a genů v něm obsažených, čímž klesne jejich vzájemná genotypová variabilita (Lacy 1980). Formálně lze na všechny chromozomy účastníci se tvorby takového řetězce pohlízet jako na chromozomy pohlavní. Správnější je však používat termín neopohlavní chromozomy, který upomíná na jejich nedávný původ z nepohlavních autozomů. V meiotických řetězcích je navíc potlačena rekombinace. Crossing over – rekombinační proces, při němž se v profázi prvního meiotického dělení vyměňují homologické úseky mezi chromozomy jednoho páru – bývá omezen pouze na koncové oblasti chromozomů, čímž se dále zvyšuje genetická podobnost sourozenců (části chromozomů bez crossing overu si podržují původní sestavu alel). Je nutno zdůraznit, že snižování genotypové variability se týká pouze sourozenců stejného pohlaví. Bratři vždy sdílejí chromozomy Y a sestry mají společně chromozomy X z otcovy strany. To, že se podobnost omezuje jen na sourozence stejného pohlaví, vedlo některé vědce ke zpochybňování schopnosti komplexní heterozygotnosti ovlivňovat evoluci sociality (např. Leinaas 1983).

Komplexní heterozygotnost byla popsána jen u některých všekazů, a to u primitivních druhů, což podle některých názorů odráží původní chromozomový stav, který stál na počátku evoluce sociality u této skupiny hmyzu. Kromě všekazů byla komplexní heterozygotnost včetně meiotických chromozomových řetězců objevena pouze u ptakořitných savců, některých

brouků, mnohonožek, štírů a pavouků.

Komplexní heterozygotnost u sociálních pavouků

V současné době je známo více než 41 tisíc druhů pavouků, chromozomy byly studovány přibližně u 600 druhů. Nejpokročilejší a druhově zdaleka nejpočetnější vývojovou větví jsou tzv. entelegynní pavouci (*Entelegynae*), součást infrařádu *Araneomorphae*. Do této větve patří i všechny sociální druhy. Chromozomy entelegynních pavouků jsou většinou akrocentrické, tedy s centromerou umístěnou na jednom konci chromozomu. V evoluci pavouků docházelo většinou k postupnému snižování počtu chromozomů. Velmi zajímavým aspektem cytogenetiky těchto živočichů jsou neobvyklé systémy pohlavních chromozomů. Pro pavouky je patrně evolučně původní přítomnost dvou nehomologických chromozomů X (X_1X_2) u samce a dvou párů homologických chromozomů ($X_1X_1X_2X_2$) u samic. Tento vzácný systém pohlavních chromozomů se často označuje jako $X_1X_2X_0$ (nula znamená nepřítomnost chromozomu Y).

U samců některých pavouků byly objeveny dokonce tři nehomologické chromozomy X (systém $X_1X_2X_3$). U malooček (*Sparassidae*) je evolučně původní karyotyp samců tvořen 43 akrocentrickými chromozomy a zahrnuje tento systém. Uvedený karyotyp byl nalezen i u některých populací sociálního druhu *Delena cancerides*, u jiných populací došlo ke vzniku komplexní heterozygotnosti (obr. 5). V evoluci tohoto druhu docházelo nejprve k centrickým (Robertsonovým) fúzím chromozomů. Při nich se spojily dva akrocentrické chromozomy v oblasti centromery (u akrocentriků leží na konci chromozomů),



čímž vznikne dvouramenný chromozom s centromerou uprostřed. Tyto fúze byly časté a docházelo k nim nezávisle v různých populacích. Ve všech případech se na vzniku dvouramenných chromozomů podílely téměř všechny akrocentrické chromozomy mimo jednoho – lichého. V různých populacích se ale spojovaly odlišné akrocentrické chromozomy, takže vznikaly dvouramenné chromozomy s jinými kombinacemi ramen. V izolovaných populacích nedocházelo po fúzích k větším problémům při párování chromozomů v meióze a po určité době převládla tvorba standardních bivalentů.

V některých případech však situaci komplikovala migrace nebo zánik geografické překážky, což vedlo ke křížení různých populací. U kříženců se v genomu nacházejí chromozomy s různými kombinacemi ramen. V meiotickém dělení se jednotlivá ramena (vlastně původní akrocentrické chromozomy) snaží párovat se svými homology bez ohledu na to, jakým materiálem je tvořeno druhé rameno metacentrického chromozomu. Tím dojde ke tvorbě řetězcovitých multivalentů. Jednotlivé hybridní populace se liší složením chromozomů a počtem chromozomů v meiotických řetězcích. Celkem bylo nalezeno 14 ras formujících různé dlouhé řetězce, 6 z nich má dokonce řetězce dva. „Rekordman“ má řetězec tvořen 19 chromozomy. Kromě jednoho autozomového páru a chromozomu X je tak v řetězci obsažen celý genom. Z pohledu cytogenetika jistě není bez zajímavosti, že jde o jeden z nejsložitějších systémů pohlavních chromozomů u živočichů s 11 X a 9 Y chromozomy (Sharp a Rowell 2007). Se vzrůstajícím počtem chromozomů v řetězci se zvyšuje podobnost mezi sourozenci stejného pohlaví.

Karyotypová evoluce ostatních sociálních pavouků

Poněkud dvousečnou zbraň využívají ke snížení genotypové variability ostatní sociální pavouci. Je jím příbuzenské křížení (inbreeding), které sice zvyšuje genetickou podobnost jedinců v kolonii, zároveň ale dochází k degeneraci kolonií a nižší schopnosti adaptovat se na změny prostředí. Je ale nutno zdůraznit, že v případě inbreedingu nejde o predispozici, ale pouze o důsledek sociálního chování. Vyšší účinnost inbreedingu umocňuje nízký

počet samců v kolonii (Živa 2009, 2: 74–77). Specifické modifikace genomu typu komplexní heterozygotnosti nebo haplodiploidie nebyly u dalších sociálních pavouků nalezeny. U řady druhů jsou však k dispozici pouze základní údaje o karyotypu, jakými jsou počet chromozomů, resp. typ chromozomového určení pohlaví. Tyto informace se využívají pro stanovení poměru pohlaví u mláďat. Z údajů vyplývá, že sociální snovačky rodu *Anelosimus* mají stejný diploidní počet chromozomů jako jejich subsociální příbuzní (s neúplně rozvinutým sociálním chováním). Tento diploidní počet je zároveň nejčastější i u dalších doposud studovaných snovaček (*Theridiidae*). Karyotyp sociálního paslídáka *Tapinillus* sp. ($2n$ samce = 22, X_1X_2O) také nijak nevybočuje z rámce této čeledi. Pro stanovení chromozomových změn, které mohly doprovázet vznik sociality, by však byly žádoucí mnohem podrobnější údaje o cytogenetice sociálních druhů včetně srovnání s údaji o příbuzných s nižší úrovní sociálního chování.

Uvedený srovnávací přístup k chromozomové evoluci sociálních pavouků se snažíme uplatňovat v naší laboratoři, kde jsme se zaměřili na stepníky rodu *Stegodyphus*. Vzhledem k tomu, že u tohoto rodu byly prokázány tři nezávislé přechody od subsociality k socialitě, jde o ideální model pro sledování případných změn spjatých s evolucí sociálního chování. Zajímavým výsledkem je tendence ke snižování diploidního počtu chromozomů během přechodu k socialitě. Původní samčí karyotyp rodu byl s největší pravděpodobností tvořen 30 akrocentrickými chromozomy a zahrnoval dva chromozomy X (systém X_1X_2O). Tento stav byl zjištěn u většiny subsociálních druhů. Mechanismem, kterým dochází ke snižování počtu chromozomů, jsou pravděpodobně tandemové fúze. Stejně jako u centrické fúze jde o spojení dvou akrocentrických chromozomů. U tandemové fúze se však centromera jednoho chromozomu připojí nikoli k centromere, ale k opačnému konci druhého chromozomu. Výsledný chromozom má tedy opět akrocentrickou morfologii. Podle našeho názoru by mohlo snižování počtu chromozomů napomáhat ke snížení genotypové variability – není totiž doprovázeno zvýšením frekvence rekombinací.

6a, b Metafáze prvního meiotického dělení (metafáze I) u samců dvou různých populací sociálního stepníka *Stegodyphus mimosarum* (šipky označují pohlavní chromozomy X_1 a X_2); a – populace z Jihoafrické republiky: metafáze I obsahuje 14 autozomových bivalentů a dva chromozomy X ($2n = 30$); b – populace z Tanzanie: metafáze I je tvořena 11 autozomovými bivalenty a dvěma pohlavními chromozomy X ($2n = 24$). Rozdíl v počtu chromozomů u různých populací naznačuje, že *S. mimosarum* je komplexem více druhů. Foto M. Forman

I u forem s nižším počtem chromozomů zůstává frekvence rekombinací nízká, nejčastěji jedna na chromozomový pár. Pozoruhodné je, že se u sociálních forem zvyšuje velikost genomu, a to pravděpodobně akumulací nekódující DNA.

Jak jsme již zmínili, snižování diploidních počtů je obvyklým trendem karyotypové evoluce u entelegynních pavouků; na rodové úrovni ale většinou není tak rychlé jako u rodu *Stegodyphus*. Naše výsledky naznačují, že by vznik sociality mohl u stepníků urychlovat karyotypovou evoluci. Jak již bylo zmíněno, socialita vznikla u stepníků třikrát, redukce počtu chromozomů jsou přitom patrné ve všech třech druhových skupinách. Je zajímavé, že ke snižování počtu docházelo evidentně i po vzniku sociálního chování. U sociálního druhu *S. sarasinorum* z Indie byly popsány jak formy s původním karyotypem rodu ($2n = 30$), tak i formy s 24 chromozomy. Stejnou situaci jsme objevili u afrického sociálního druhu *S. mimosarum* (obr. 6). Formy s takto odlišnými karyotypy tvořenými akrocentrickými chromozomy budou při křížení produkovat jen nepatrný podíl nebo vůbec žádné životaschopné potomstvo. Je tedy jasné, že tyto dva druhy jsou vlastně komplexem různých druhů, které se liší jen nepatrně svou morfologií. V budoucnu lze tedy očekávat i zvýšení celkového počtu pavouků se sociálním způsobem života zmapováním jejich skryté druhové diverzity.

Vypracování článku bylo podpořeno projektem Grantové agentury AV ČR (č. IAA 601110808) a Výzkumným záměrem