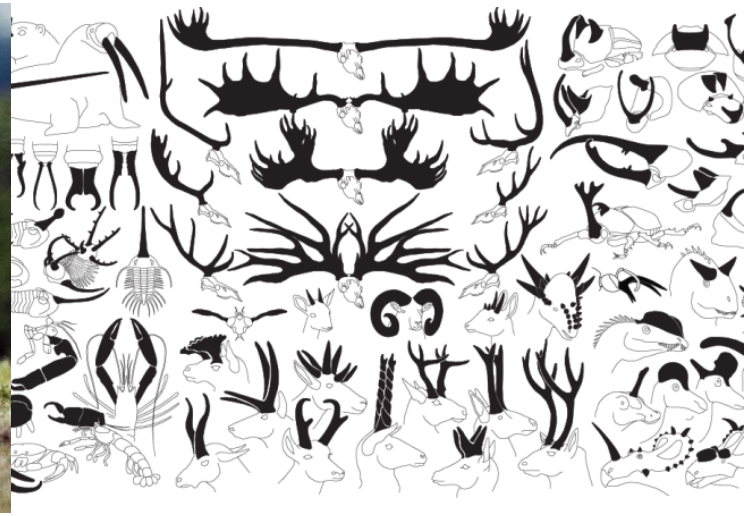
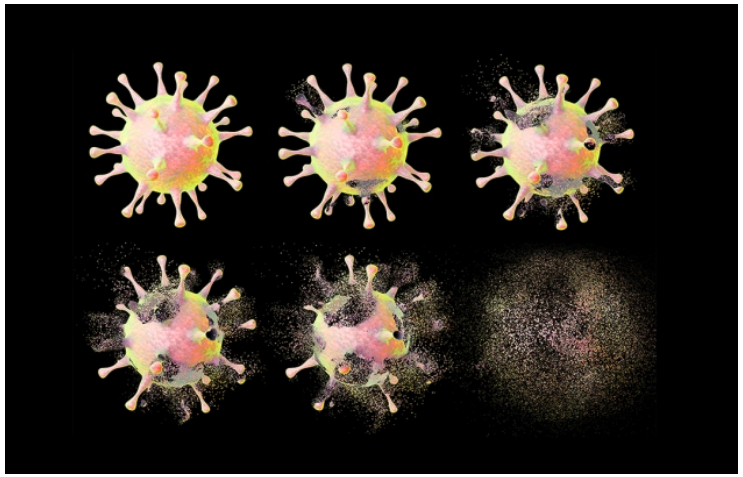
Antagonistična koevolucija, utrka u naoružanju i Crvena kraljica





- selekcija se događa pod utjecajem okoliša
- okoliš – abiotički i **biotički** čimbenici

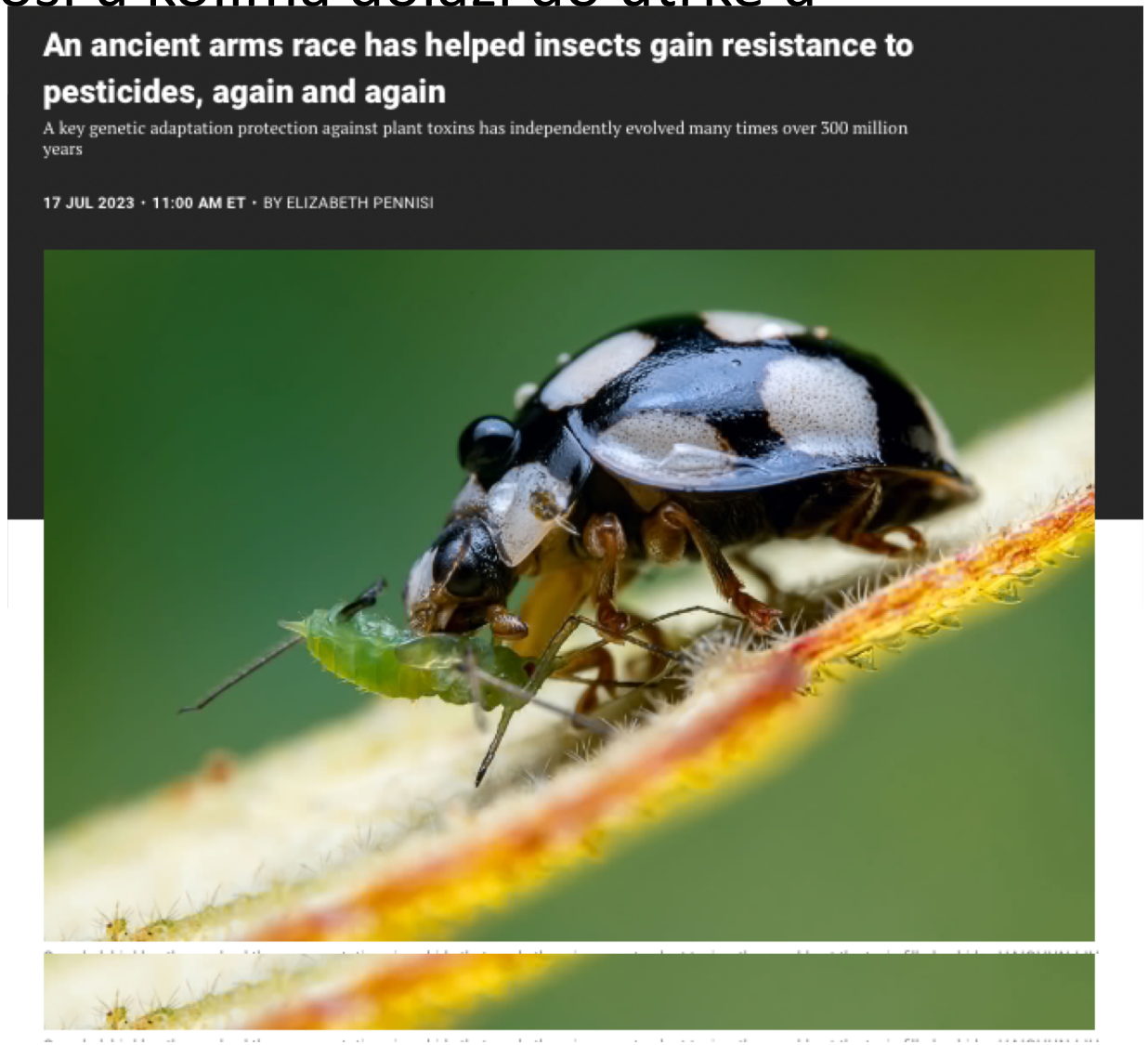
- **Koevolucija je proces recipročne evolucijske promjene među parovima ili skupinama vrsta koje su u ekološkoj interakciji**
- **I unutar vrsta (npr. spolovi)!**

Intraspecijski i interspecijski biotički odnosi u kojima dolazi do utrke u naoružanju

- herbivori i biljke
- polinatori i biljke
- predatori i plijen
- paraziti i domadari
- spolovi!

polinatori i biljke
mutualizam, simbioza

"It is this antagonistic dynamic between plants and their insects that has driven the diversity of these groups"



https://www.nature.com/articles/s41559-023-02127-4

Hipoteza Crvene kraljice

“Well in our country,” said Alice, still panting a little. “you’d generally get to somewhere else-if you ran very fast for a long time as we’ve been doing.”

“A slow sort of county!” said the Queen. “Now, here, you see, ***it takes all the running you can do to keep in the same place****. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!”*

- **Van Valen 1973 - Hipoteza Crvene kraljice** (‘Red Queen hypothesis’) naglašava **važnost biotičkih interakcija u odnosu na abiotičke čimbenika u evoluciji**. To je bila revolucionarna promjena u razmišljanjima o načinima na koje selekcija utječe na evolucijske promjene.
- Organizmi se stalno trebaju adaptirati i evoluirati ne samo da dobiju reproduktivnu prednost, nego da **prežive u natjecanju s konstantno evoluirajućim oponentima** u promjenjivom okolišu
- Originalna ideja je da koevolucija dovodi do situacije u kojoj je vjerojatnost izumiranja stalna kroz dugi vremenski niz (Van Valen 1973).
- Evolucijska promjena jedne koevoluirajuće vrste (npr. predator ili plijen) može dovesti do izumiranja druge vrste, i vjerojatnost takvog događaja ne mijenja se sa starošću vrsta. Hipoteza je nazvana po Crvenoj kraljici jer u ovom scenariju vrste moraju stalno evoluirati da ostanu ”na istom mjestu”

- **nestanak promjene može dovesti do izumiranja!**

Seksualni konflikt

https://youtu.be/iMCtE2-YsLc

Trivers 1972 “**čak i kada naizgled surađuju u aktivnosti sa zajedničkom svrhom, interesi mužjaka i ženke u rijetko jednaki**”.

Razlika u reproduktivnim interesima među spolovima izvire između ostalog i u **anizogamiji** (razlika u veličini muških i ženskih gameta). To stvara asimetričnost među spolovima u kojoj **je muški reproduktivni uspjeh limitiran brojem spolnih partnera, dok je ženski reproduktivni uspjeh limitiran resursima investiranim u reprodukciju** (Bateman 1948).

Da bi se postigao odnos između ženke i mužjaka bez ikakvog konflikta, bila bi potrebna **cjeloživotna monogamija, u kojoj ne postoje šanse za naknadno parenje s drugim partnerima ni nakon smrti prvog partnera**. Rezultati teoretskog modeliranja ukazuju da je to iznimno rijedak scenarij.

Mužjaci stvaraju „čepove” koji blokiraju ženkinu kloaku da spriječe bilo kojeg mužjaka da naknadno inseminira ženku - ova aktivnost troši i do 18% dnevnog utroška energije

PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B | BIOLOGICAL SCIENCES

Sexual conflict over mating in red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) as indicated by experimental manipulation of genitalia

Christopher R. Friesen, Emily J. Uhrig, Mattie K. Squire, Robert T. Mason and Patricia L. R. Brennan

Proc. R. Soc. B 2014 **281**, 20132694, published 13 November 2013

- mužjaci imaju **kukice na hemipenisima** pomoću kojih produžuju vrijeme kopulacije
- ženke su koevoluirale razvijanjem **iznimno muskularnih kloaka** čije kontrakcije omogućuju izbacivanje mužjaka, te izbacivanje „čepova”. Osim toga ženke se rješavaju mužjaka uvijanjem tijela.

EKSPERIMENT – manipulacija genitalijama i mužjaka i ženki

*„…removed the spines of the males and anesthetized the female cloacas to see what happens when each sex loses its **primary weapon**. As expected, plugs were smaller when the males were trimmed, but the **effect of anesthetizing the females was more complex, with sex lasting longer**, but plugs not decreasing in size.”*

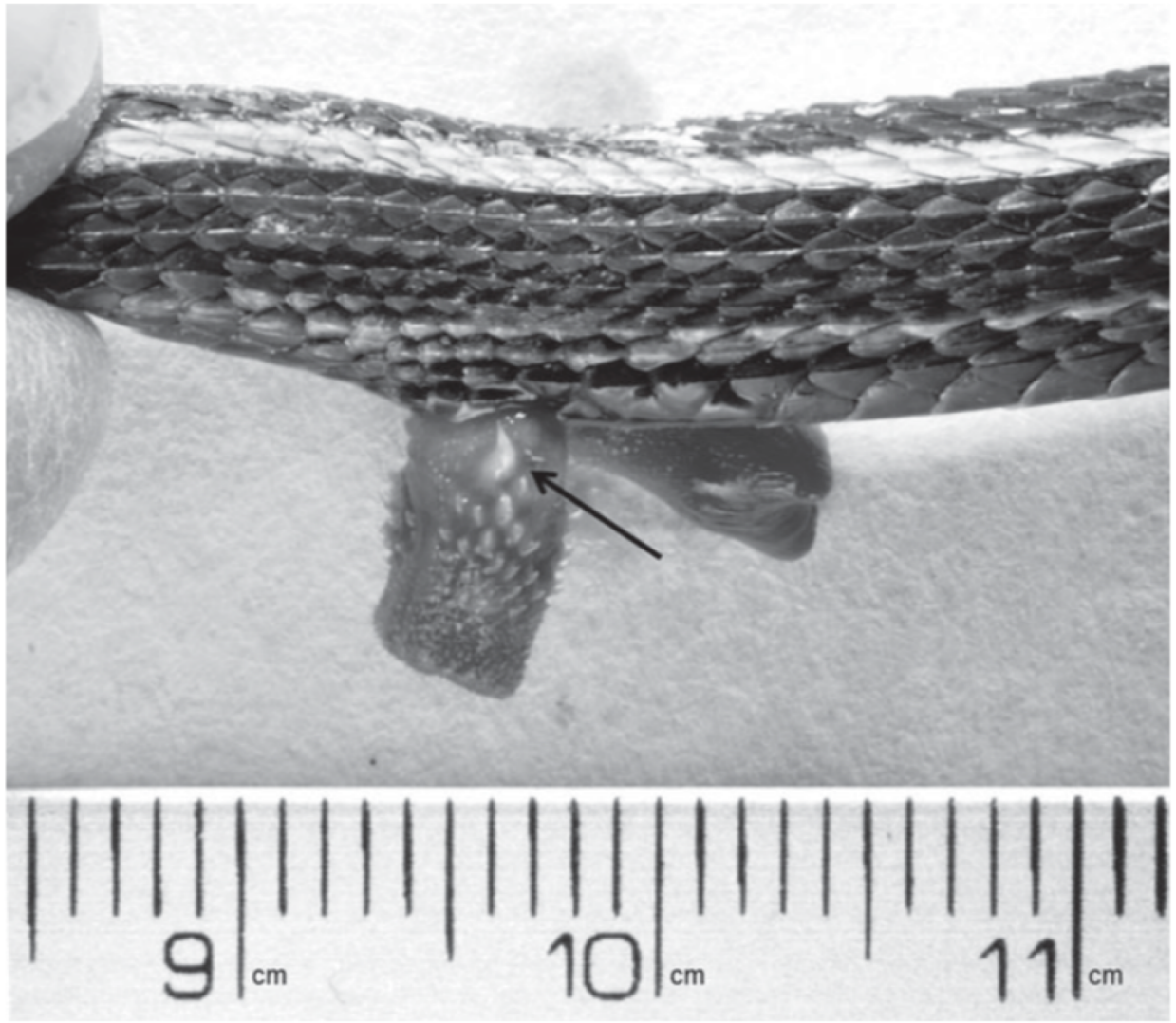


Figure 1. A photo of the basal spine on the right hemipene of *Thamnophis sirtalis parietalis*. The arrow indicates the basal spine.

slika 2- mužjaci bez kukica kopuliraju kraće
slika 4 – anestezirane ženke kopuliraju duže

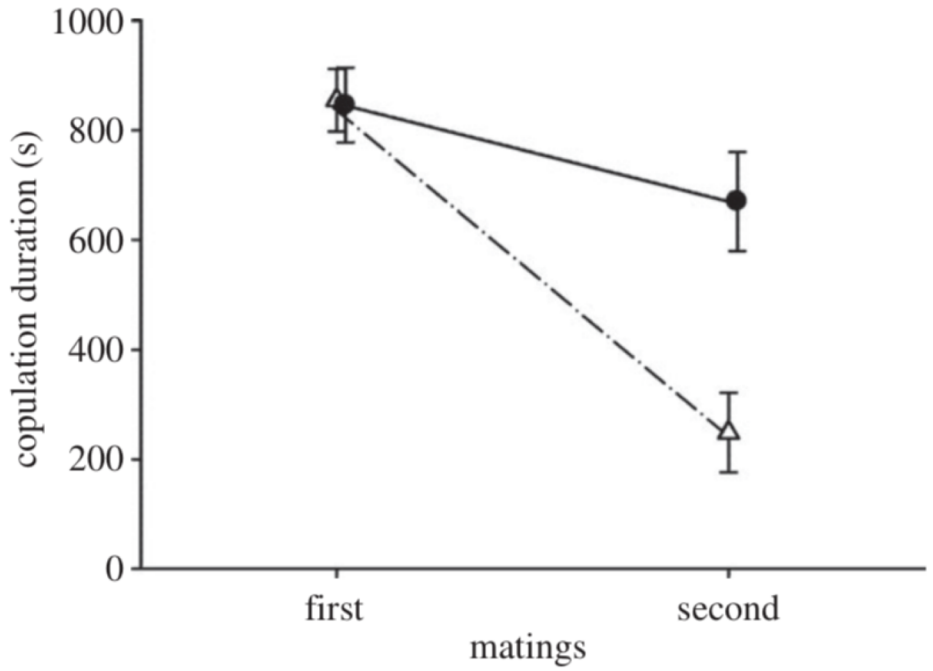


Figure 2. (*a*) Spine-ablated males (open triangles): copulation duration at first mating (pre-ablation) $\bar{X}$ (s.e.m.), 855 s (57 s); at second mating (post-ablation) 249 s (73 s). (*b*) Control males (filled circles): copulation duration at first mating $\bar{X}$ (s.e.m.), 819 s (68 s); at second mating 643 s (90 s).

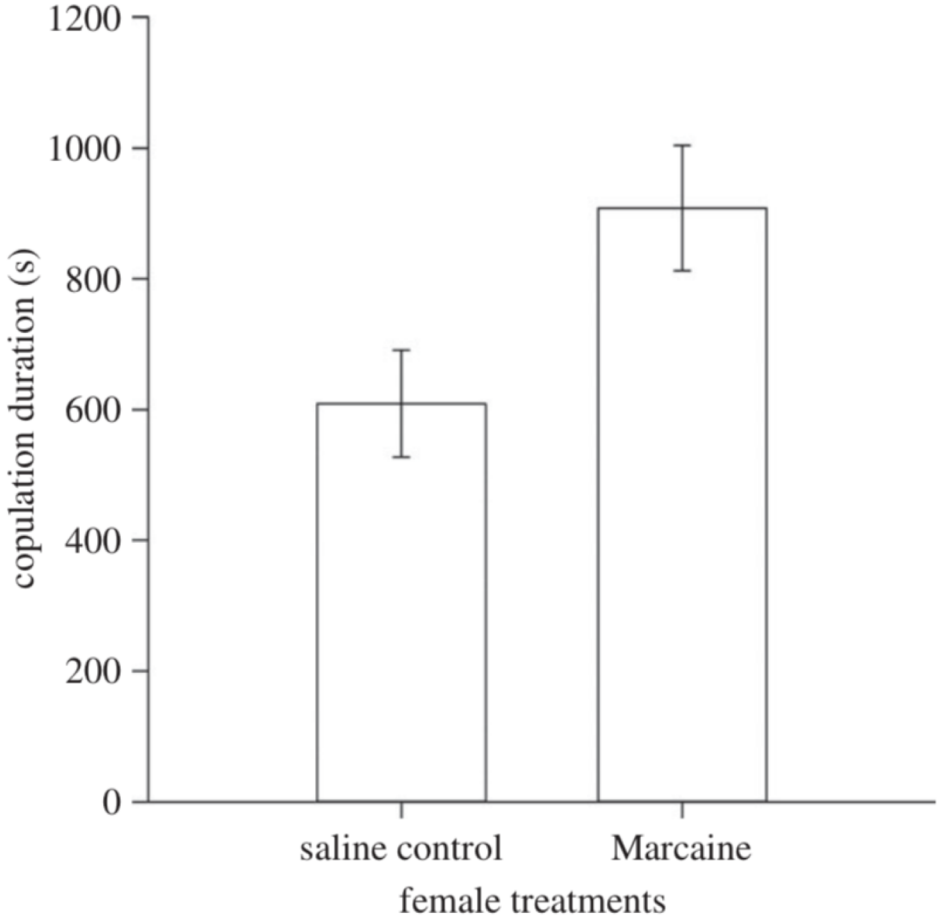


Figure 4. Copulation duration as a function of female treatment in locally anaesthetized females (Marcaine treated) versus saline-injected (control) females. Copulation was much longer in Marcaine-treated females. Bars in the graph represent the s.e.

KOEVOLUCIJA PARAZITIZMA

Kukavica u Velikoj Britaniji koristi 4 različita domadara

3 različita genotipa u populaciji kukavica, koji odgovaraju fenotipu jajeta domadara

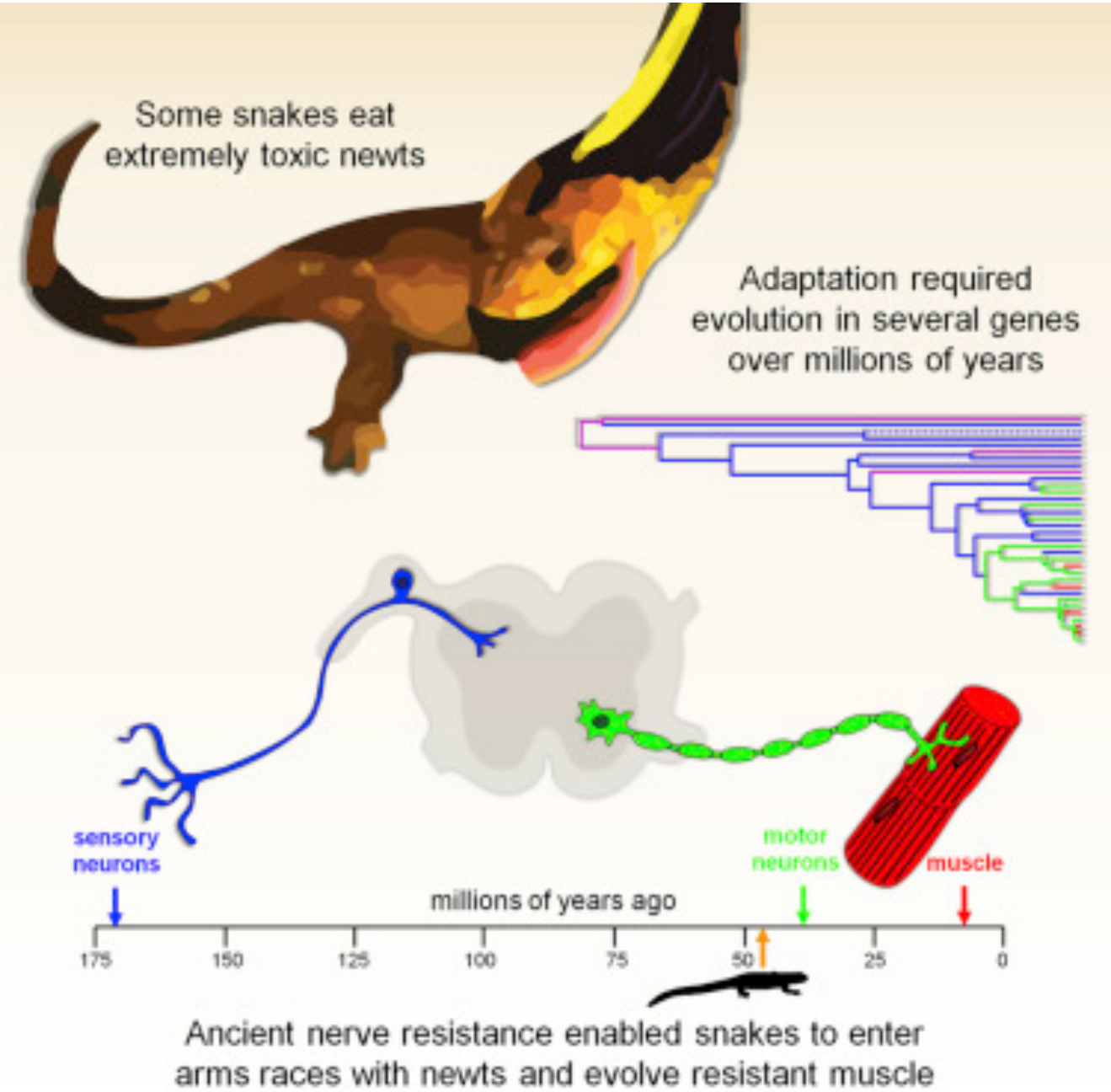
Selekcija – domadari izbacuju jaja koja ne sliče njihovima

Na Islandu, gdje je kukavica nova vrsta, drugačija jaja se ne izbacuju iz gnijezda – dokaz evoluirajuće sposobnosti izbacivanja kukavičjih jaja

Zašto domadari ne diskriminiraju ptiće kukavice

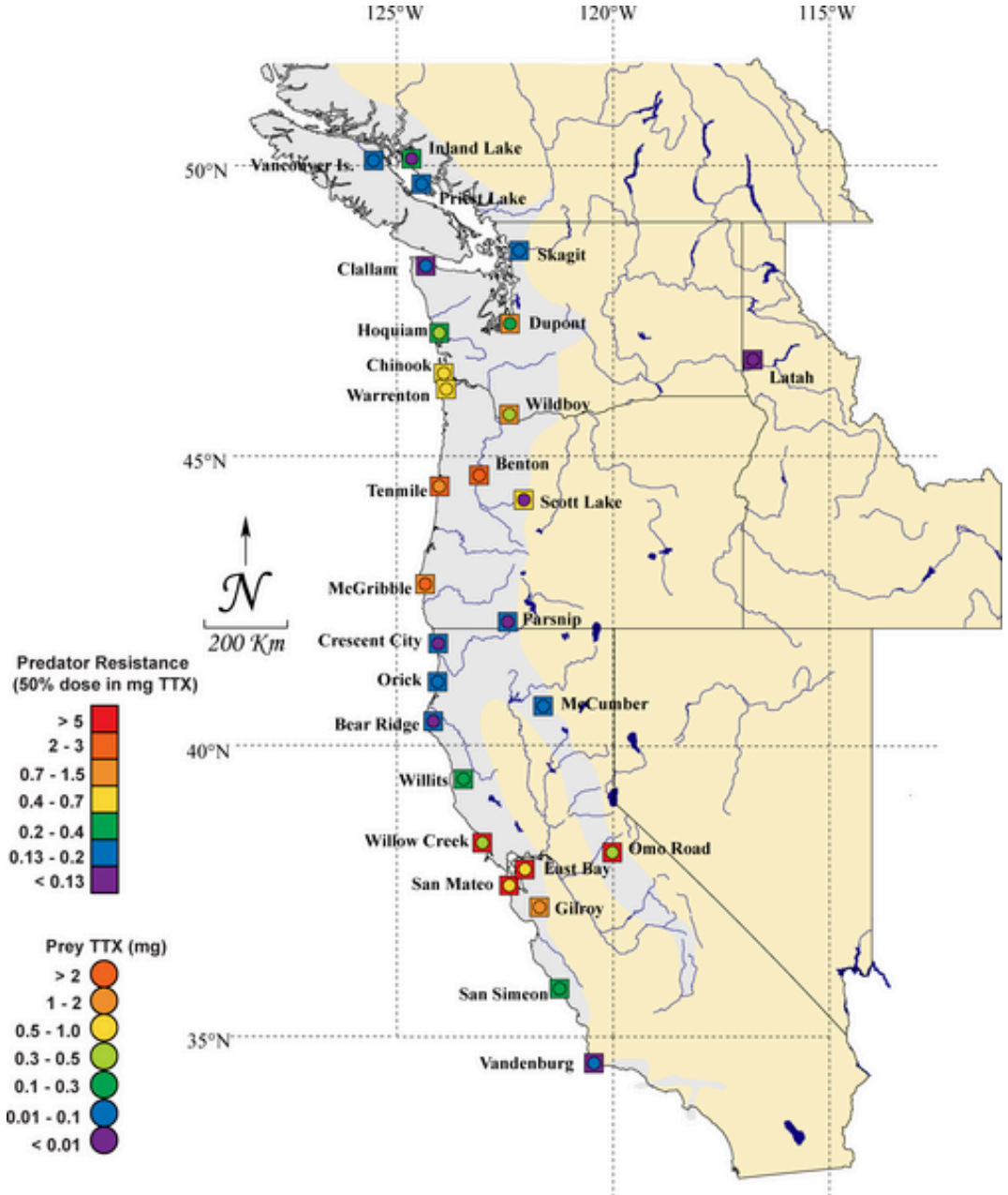
- Jedno objašnjenje je „evolucijsko zakašnjenje”.
- Davies & Brooke (1988) domadari parazitskih vrsta kao što je kukavica imaju puno veću prednost što ranije izbace jaja, nego da izbacuju kasnije ptiće (te neke vrste diskriminiraju jaja, a ne ptiće, kao npr. trstenjak cvrkutić *Acrocephalus scirpaceus)*

Otpornost Gartnerovih zmija na tetrodotoksin daždevanjaka



Prva adaptacija zmija dogodila se na motornim neuronima prije 40 milijuna godina.
Ista adaptacija dogodila se još tri puta neovisno u 3 evolucijske linije zmija.
Ekstremna rezistentnost uzrokovana mutacijom natrijevih kanala u mišićnim stanicama prije 12 milijuna godina. Samo 5 vrsta zmija posjeduje ovu mutaciju.

Figure 1. The Geographic Distribution of TTX Resistance of Garter Snakes and TTX Toxicity of Newts in Western North America



WHEN ONE CAN'T KEEP UP…

U jednoj trećini lokacija najmanje otporne zmije mogu jesti najotrovnije daždevanjake. To znači da neovisno o razini otpornosti **sve zmije mogu jesti daždevnjake, pa nema evolucijskog pritiska na razvoj daljnje rezistentnosti**
Dok najtoksičniji daždevnjaci imaju 14 do 15 milligrama TTX, neke su zmije otporne i na 100 milligrama TTX. Da bi dosegli toliku koncentraciju, daždevanjaci bi morali imati TTX jednu desetinu biomase kože, što je fiziološki gotovo nemoguće

Hanifin CT, Brodie ED Jr, Brodie ED III (2008) Phenotypic Mismatches Reveal Escape from Arms-Race Coevolution. PLOS Biology 6(3): e60.
https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060060
https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.0060060

PLOS BIOLOGY
FIFTEENTH ANNIVERSARY

A Mosaic of Chemical Coevolution in a Large Blue Butterfly

)08

David R. Nash,[1]* Thomas D. Als,[2]† Roland Maile,[3]‡ Graeme R. Jones,[3] Jacobus J. Boomsma[1]

Mechanisms of recognition are essential to the evolution of mutualistic and parasitic interactions between species. One such example is the larval mimicry that *Maculinea* butterfly caterpillars use to parasitize *Myrmica* ant colonies. We found that the greater the match between the surface chemistry of *Maculinea alcon* and two of its host *Myrmica* species, the more easily ant colonies were exploited. The geographic patterns of surface chemistry indicate an ongoing coevolutionary arms race between the butterflies and *Myrmica rubra*, which has significant genetic differentiation between populations, but not between the butterflies and a second, sympatric host, *Myrmica ruginodis*, which has panmictic populations. Alternative hosts may therefore provide an evolutionary refuge for a parasite during periods of counteradaptation by their preferred hosts.

Mimikrija gusjenica plavaca koje parazitiraju u mravljim kolonijam pokazuju sličnost u kemijskom sastavu kutikule kod gusjenica i lokalnih populacija mrava na kojima parazitiraju

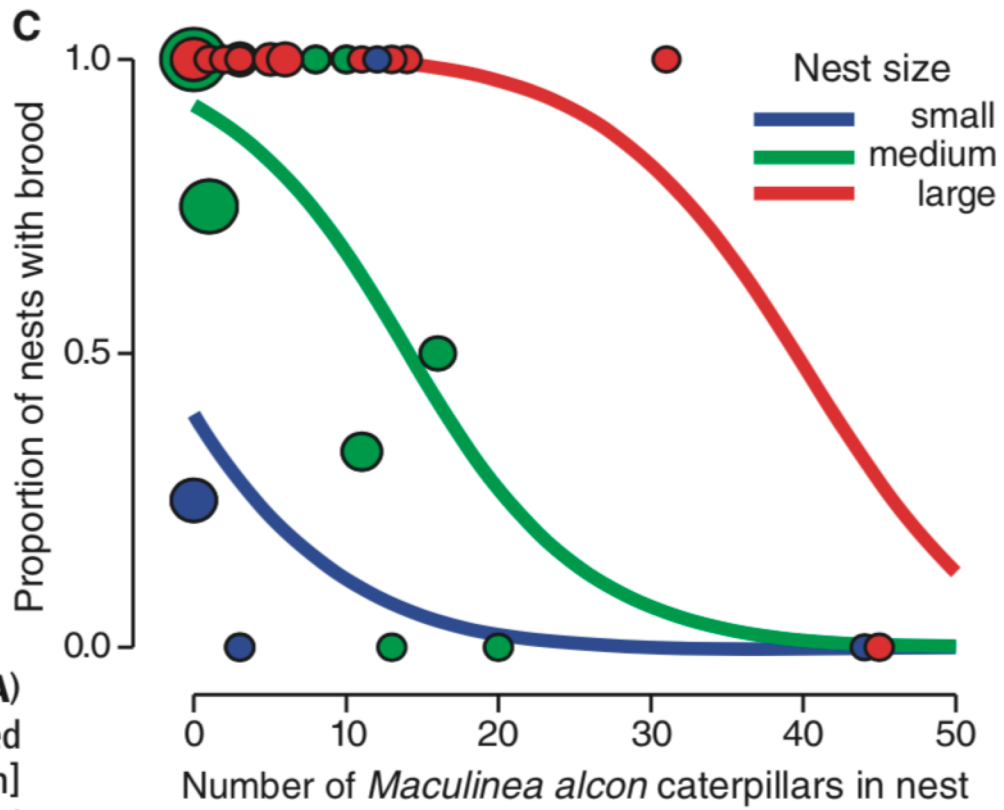


Fig. 1. Effect of the parasitic Alcon blue butterfly on its host ant colonies. (**A**) Caterpillar emerging from a *G. pneumonanthe* bud with eggs. (**B**) Recently emerged caterpillar being carried to the nest by a worker of *M. rubra*. [Photographs, D. R. Nash] (**C**) Relationship between the number of caterpillars present in small, medium, and large *M. rubra* nests (SOM text) in late spring and the probability of ant brood being present. The area of each symbol is proportional to the number of nests observed with that number of caterpillars. Lines are fitted logistic regressions.

Leptir *Maculinea alcon* je socijalni parazit na dvije vrste mrava roda *Myrmica* u Danskoj (u ovom primjeru, inače žive i kod nas). Gusjenice se razvijaju u početku na biljkama vrste *Gentiana pneumonanthe* (1A), s kojih ih uzimaju mravi i odnose u mravinjak (1B). U mravinjaku ih mravi hrane, preferirajući ih čak nad svojim ličinkama. To dovodi do smanjenja fitnesa kolonije mrava, pogotovo u manjim zajednicama.

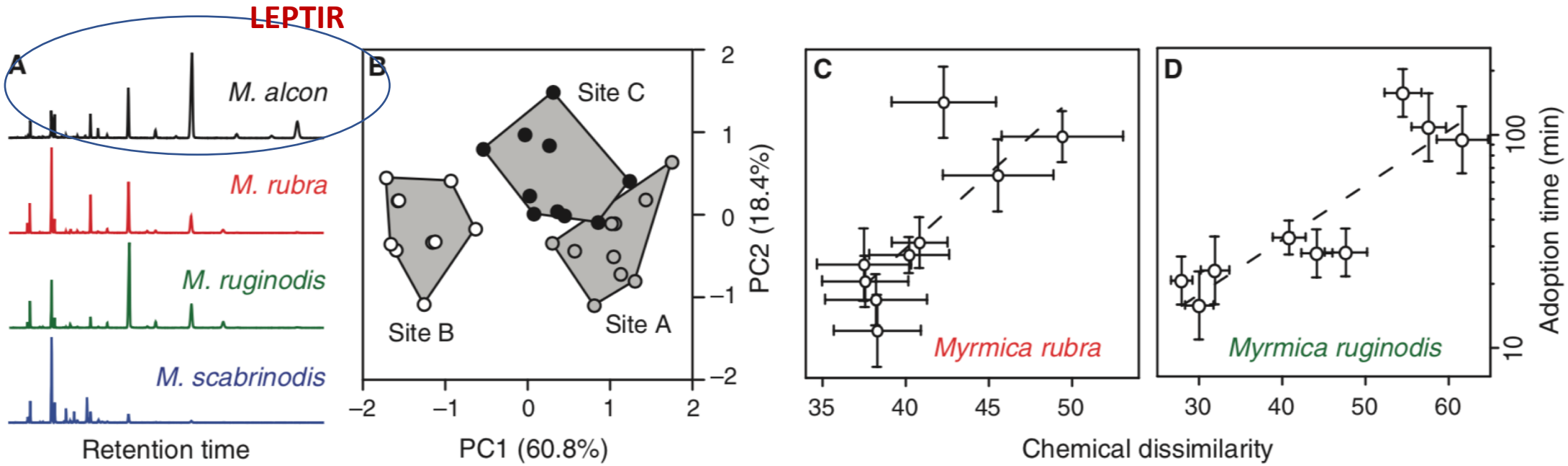


Fig. 2. Chemical mimicry of *Myrmica* ants by Alcon blue caterpillars. (**A**) Representative gas chromatograms for surface extracts of caterpillars of *M. alcon*, larvae of the host ants *M. rubra* and *M. ruginodis*, and larvae of the sympatric nonhost *M. scabrinodis*. (**B**) Ordination plots showing the first two principal components of the chemical profiles of *M. alcon* caterpillars from the three sample sites. Markers show the chemical profiles for individual caterpillars. The data for each study population are enclosed by a minimum convex polygon. (**C** and **D**) Relationship between adoption time (log scale) and dissimilarity in chemical profiles (Mahalanobis distance) between *M. alcon* caterpillars and larvae of *M. rubra* (C) and *M. ruginodis* (D). Each point is the mean ± SE of five observations for each of the nine combinations of butterflies and ants from the three infected sites (*17*). Lines are major axis regressions: for *M. rubra*, $r^2 = 0.62$, $P = 0.011$; for *M. ruginodis*, $r^2 = 0.78$, $P = 0.002$.

Kada su paraziti relativno česti, selekcija da domadar izbjegne parazite dovodi do utrke u naoružanju, u kojoj paraziti razvijaju bolju mimikriju, a domadari evoluiraju u sposobnosti prepoznavanja parazita. Zanimljivo je da je međusobna koadaptacija uglavnom izražena na mjestima dugotrajne i intenzivne interakcije (hot spots), dok na drugim mjestima evoluiraju neovisno (cold spots). Što su gusjenice kemijski različitije od mrava domadara mravima treba duže da ih uzmu.

nature Vol 450 | 6 December 2007 | doi:10.1038/nature06291

LETTERS

Host–parasite 'Red Queen' dynamics archived in pond sediment

Ellen Decaestecker[1,3], Sabrina Gaba[4,5], Joost A. M. Raeymaekers[1,2], Robby Stoks[1], Liesbeth Van Kerckhoven[1], Dieter Ebert[4]* & Luc De Meester[1]*

Antagonistične interakcije među domadarima i parazitima su ključni čimbenici u strukturiranju populacija i pokretanja koevolucije

U ovom radu pokazano je kako se paraziti račića *Daphnia* ubrzano adaptiraju na domadare u roku nekoliko godina. U skladu s hipotezom konstantne koevolucije temporalna varijabilnost infektivne snage parazita je dosta niska.
Dapače, primjećuje se **lagani poraz virulentnosti kroz vrijeme**, povezan s višim fitnesom parazita.

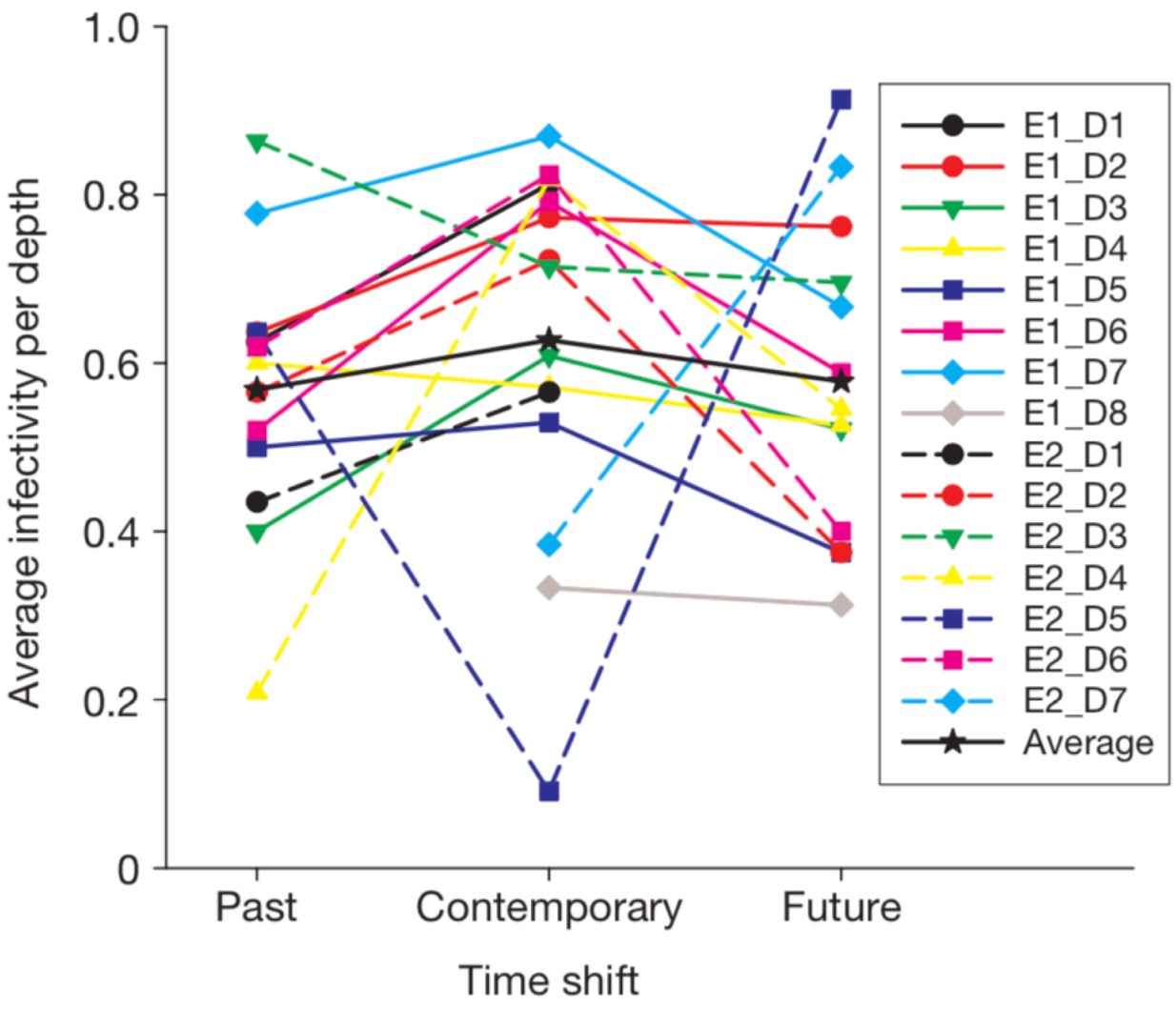


Figure 1 | Experimental results on temporal parasite adaptation. Average proportion of infected hosts when confronted with 'past', 'contemporary' and 'future' parasite isolates. Black stars, mean infectivity.

Najstariji sloj sedimenta je star oko 39 godina, i to je vrijeme kada su *Daphnia magna* i *Pasteuria ramosa* prvi put zabilježeni u jezeru

U okviru ovog eksperimenta izloženi su sojevi dafnije iz različitih dubina parazitima iz istog, slijedećeg dubljeg ili plićeg sloja sedimenta (što odgovara parazitima koji su živjeli u isto vrijeme, prije ili poslije).

Praćena je prosječna infektivnost.

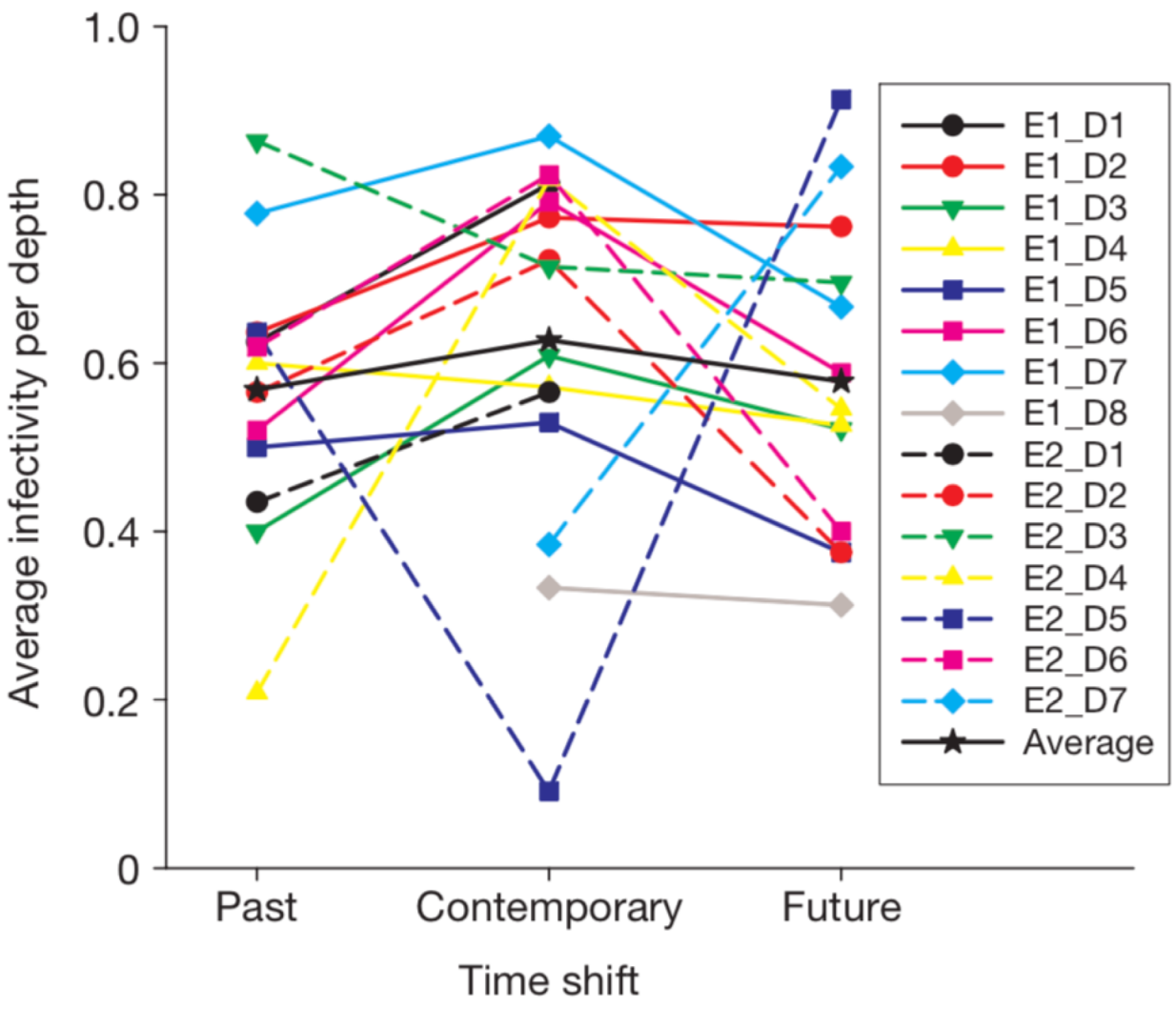


Figure 1 | Experimental results on temporal parasite adaptation. Average proportion of infected hosts when confronted with 'past', 'contemporary' and 'future' parasite isolates. Black stars, mean infectivity.

Prosječna infektivnost bila je najveća kada su dafnije izložene parazitima iz istog sloja.

No, ta infektivnost se brzo gubi, jer je niža kada su dafnije izložene „budućim" parazitima.

Zamijećeno je i stalno povećanje produkcije spora kod parazita (adaptacija na domadara)