Együttélés

Kooperáció

Mutualizmus

Szimbiózis

- Prokarióta vonalak egyesülése

  eukarióták eredete

- Gazdaszervezet metabolikus hatékonyságát megnövelő és kiterjesztő baktériumok

  korábban elérhetetlen életterek meghódítása

- Szárazföld meghódítása

  első mykorrhizák

  szárazföldi növények 92-95%

- 100 billiárd mikrobiális sejt az emberrel kapcsolatban

  (10:1 arány)

Ősi

Több szerveződési szinten

DIVERZ

Szimbiózis
=
Együtt élés (görög)

Anton de Bary definíciója (1879)

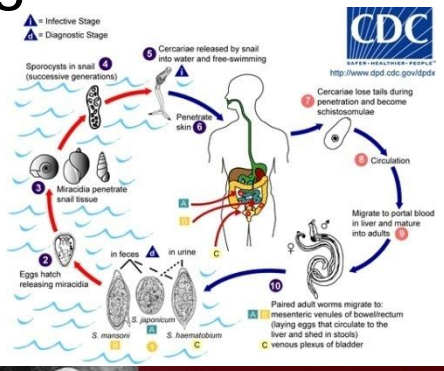
Szimbiózis: különböző fajok együttélése (mutualizmus?!)

- hosszú távú
- lehet negatív kapcsolat is (parazitizmus)

Kritérium 1.: együtt élés, fizikai kapcsolat

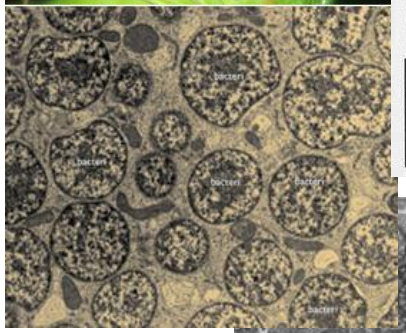
DE… van amikor igaz, van amikor nem

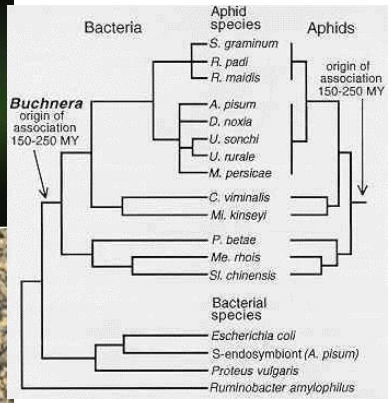
A- *Scistosoma (vérmétely)* + gazdaszervezet

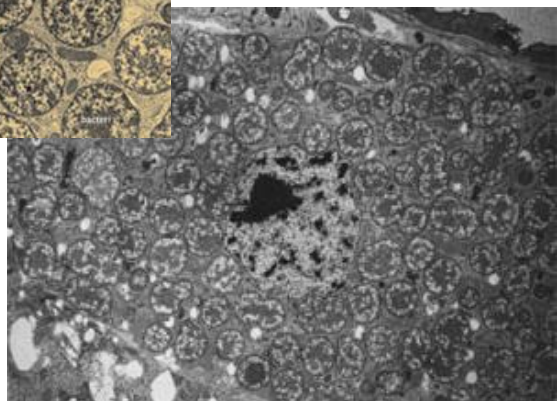


B- növény + pollinátor

C- levéltetvek + *Buchnera* (aminósavak)







szűkebb definíció

olyan asszociáció, melyből minden résztvevő hasznot húz,

Mindkét résztvevő számára előnyös

Kritérium 2.: haszon, nyereség

Mutualizmus
=
Kölcsönösen előnyös kapcsolatok

Kooperáció – Mutualizmus

Fajon belüli kooperatív viselkedés

- Együttműködés (kooperáció)
- Nincs együttműködés (defektálás,csalás)

Fajok közötti kooperatív viselkedés

- Együttműködés (mutualizmus)
- Nincs együttműködés (kizsákmányolás)

Szimbiózis

- Kölcsönösen előnyös [+,+] (mutualizmus)
- Egyoldalúan előnyös [+,0] (kommenzalizmus)
- Egyold. előnyös -hátrányos [+,-] (parazitizmus)

Kooperáció: a recipiens partner fitneszét növelő cselekedet vagy tulajdonság

Mutualizmus: két faj egyedei között kialakuló kölcsönös kooperáció

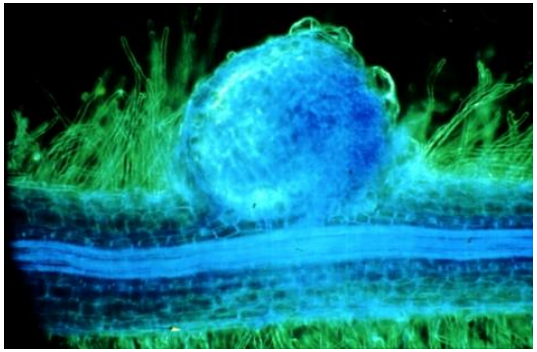
Szimbiózis: olyan kölcsönhatás, melyben egy élőlény az életciklusa jelentős részét egy másik élőlény közelségében/ másik élőlénnyel szoros fizikai kapcsolatban tölti

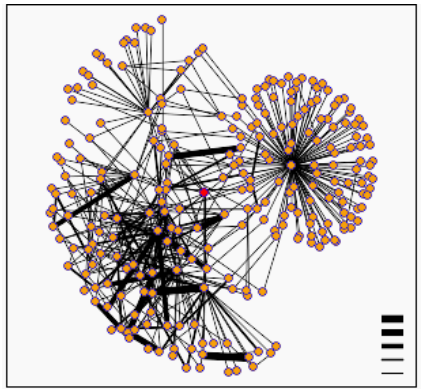
DE…

Problémák:

• hogy merjük a hasznot?	➢ metodikai probléma
• mikor merjük …?	➢ évszakos, napszakos ciklikusság, „jó év-rossz év”
• hol merjük …?	➢ környezeti heterogenitás, mozaikosság
• milyen egyede(ke)n …?	➢ egyedi különbségek, nagy variáció a kapcsolat minőségében
• mennyi ideig …?	➢ ökológiai vagy evolúciós időskálán zajló változások követése

- hogy mérjük a hasznot?
- mikor mérjük …?
- hol mérjük …?
- milyen egyede(ke)n …?
- mennyi ideig …?
- fitnesz komponensek megkülönböztetése
- interakciók megkülönböztetése

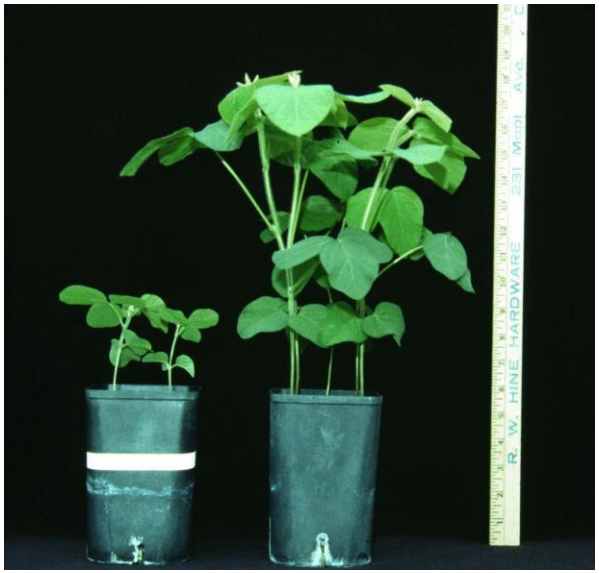




- Partner minőségétől függhet
- Tápanyagellátottságtól függ (N_2)
- *„Jó év – rossz év”* hatás

A: „gyenge partner”

B: „jó partner”



A B

Hogy működik pontosan? (Mechanizmus)

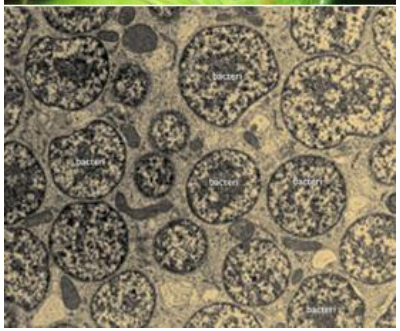
Hogy alakul ki? (Evolúció)

Hogy marad fenn? (Stabilitás)

Hogy működik pontosan?

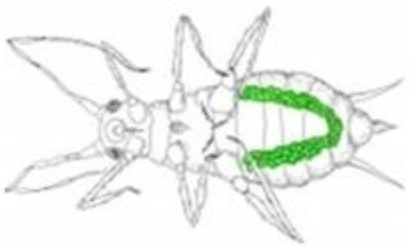
Sok kérdés megválaszolható modellek segítségével

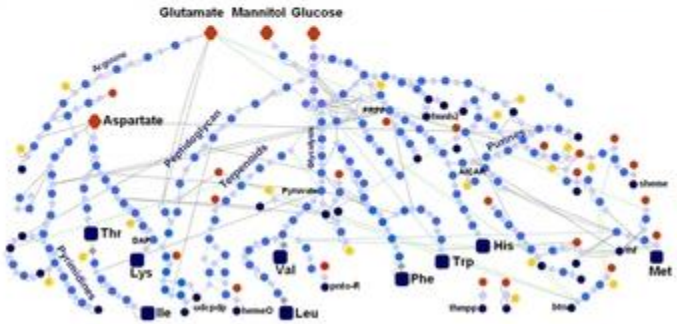
Pl.: FBA analízis

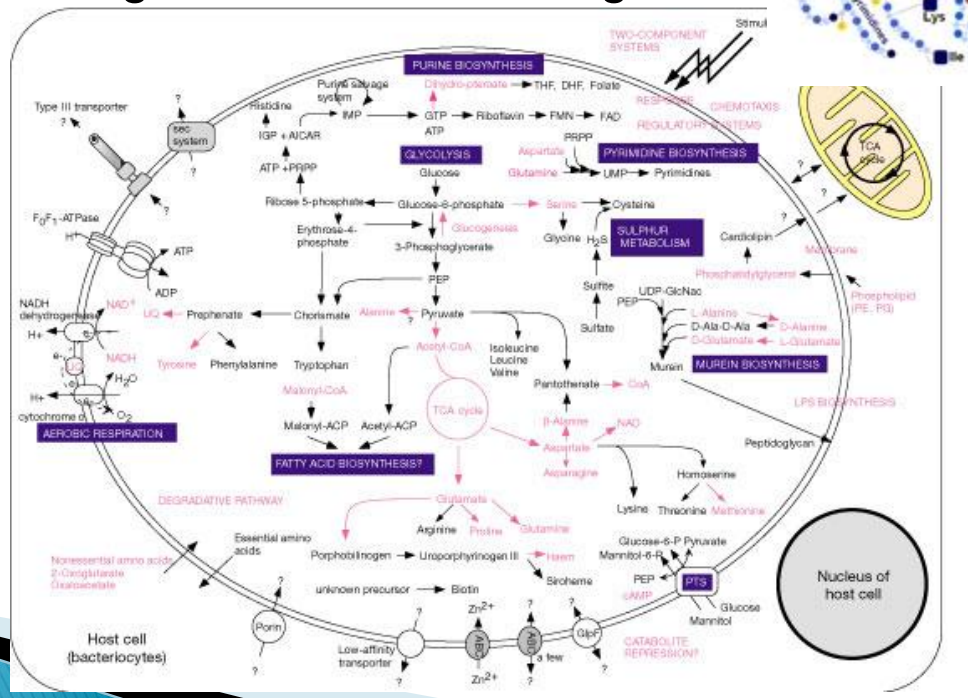


Levéltetvek +
Buchnera aphidicola

- 196 gén
- 240 metabolikus termék
- 263 reakció
- gének >90% szükséges







www.nature.com
http://thomaslabyork.weebly.com/

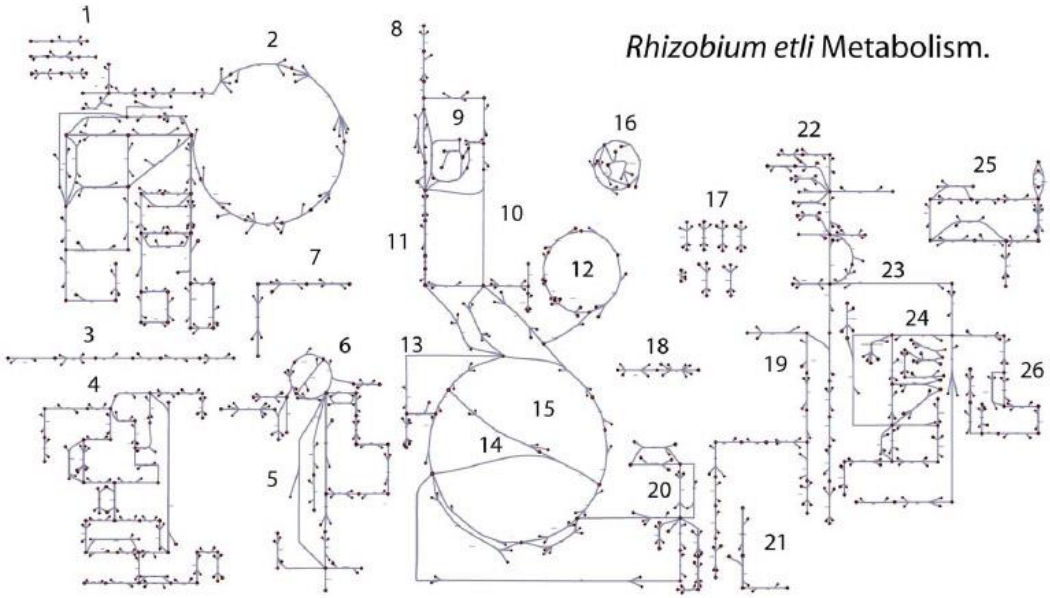
[Thomas et al. 2009 *BMC Syst Biol*]

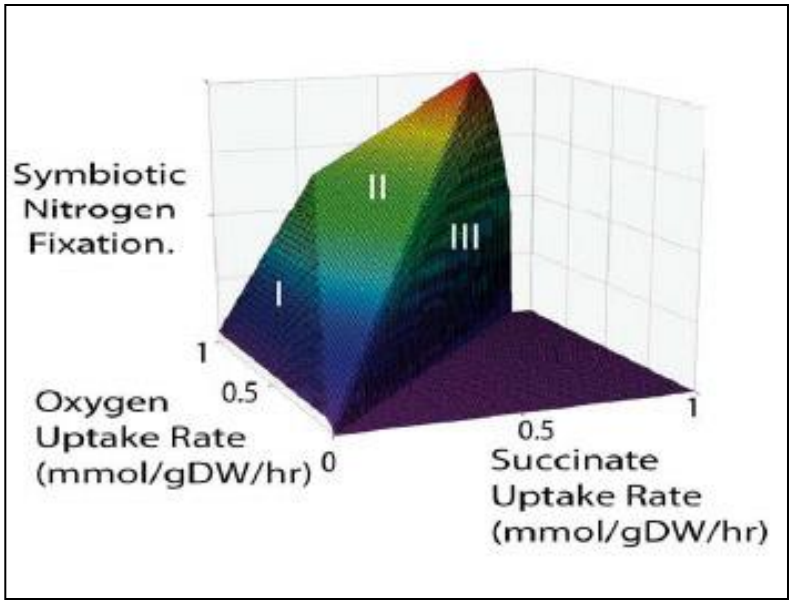
Sok kérdés megválaszolható modellek segítségével

Pl.: FBA analízis

Gazdanövény +
Rhizobium etli

- 363 gén
- 371 metabolikus termék
- 387 reakció





OPEN ACCESS Freely available online PLoS COMPUTATIONAL BIOLOGY

Metabolic Reconstruction and Modeling of Nitrogen Fixation in *Rhizobium etli*

Osbaldo Resendis-Antonio[1,2], Jennifer L. Reed[1], Sergio Encarnación[2], Julio Collado-Vides[2], Bernhard Ø. Palsson[1*]

1 Bioengineering Department, University of California San Diego, La Jolla, California, United States of America, 2 Centro de Ciencias Genomicas, Universidad Nacional

22. Glycine, serine and threonine metabolism.
23. Methionine metabolism.
24. Sulfur assimilation and cysteine metabolism.
25. Nicotine/nicotinamide.
26. Lysine.

Trade-off:
PHB vs N_2 fixáció

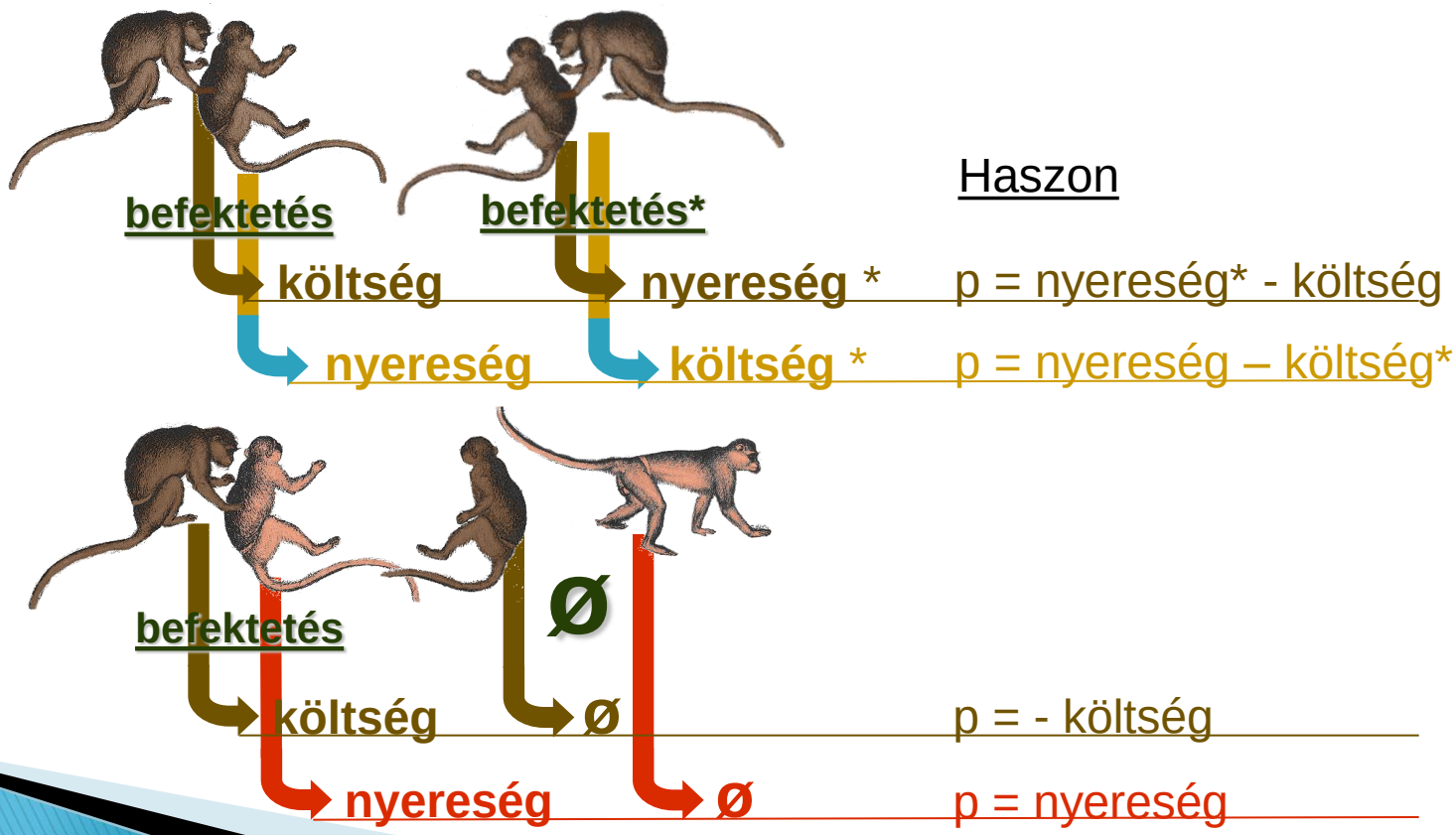
Hogy marad fenn?

/

Csalás

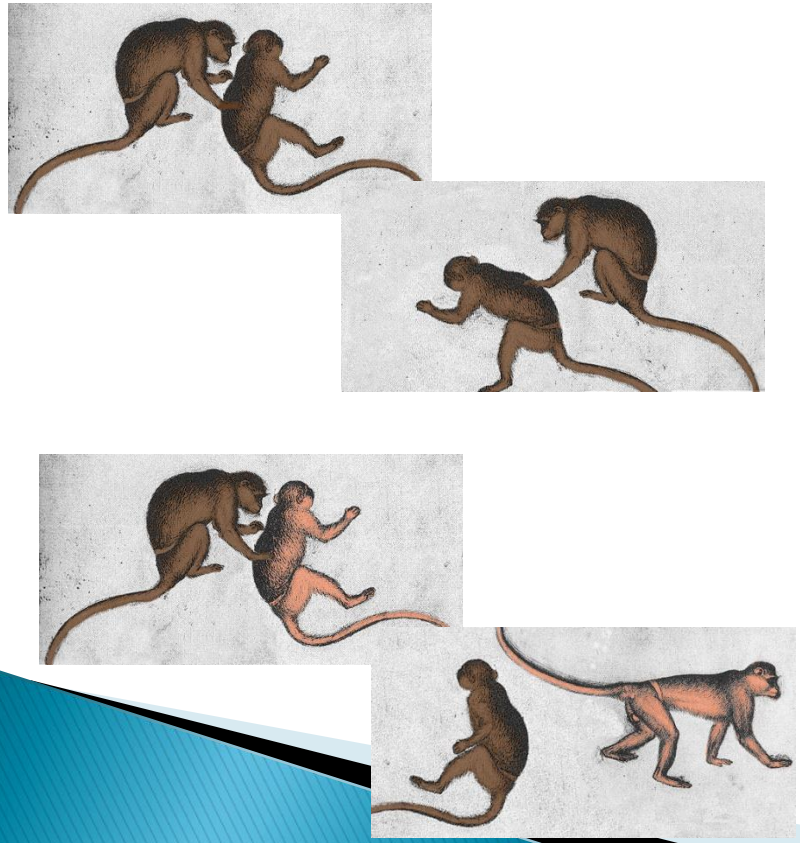
Mutualizmus, kooperáció

Kölcsönös segítségnyújtás…….



Játékelmélet

- Rabok Dilemmája Játék



2. / 1.	C	D
C	3	0
D	5	1

C: kooperátor

D: defektor / csaló

A szimbiózis egy egyszerű modellje I.

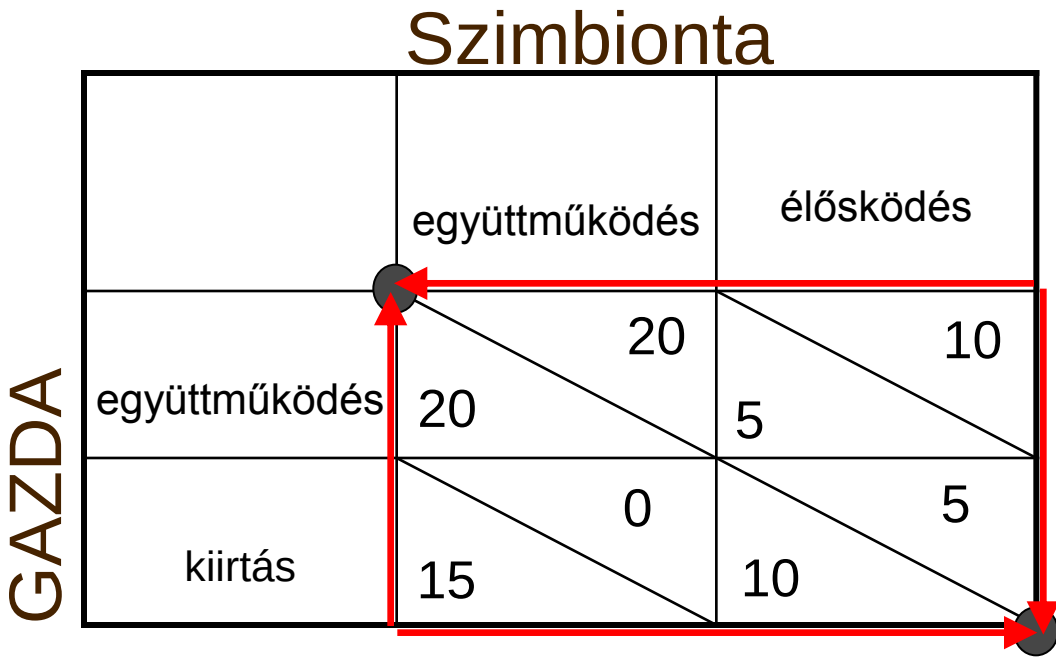
- ha a szimbionta kooperál, a gazdaszervezetnek megéri táplálnia
- ha a szimbionta parazita, a gazdaszervezetnek megéri elpusztítani
- a gazdának mindig előnyösebb, ha a szimbionta kooperál, mint ha parazita
- a szimbiontának mindig előnyösebb parazita életmódot folytatni, bármilyen stratégiát követ is a gazda

Szimbionta

GAZDA	együttműködés	élősködés
együttműködés	20 / 20	30 / 5
kiirtás	0 / 15	5 / 10

A szimbiózis egy egyszerű modellje II.

- ha a gazdaszervezet táplál, a szimbiontának érdemes kooperálnia; ha viszont nem, érdemes parazitálnia



A szimbiózis egy egyszerű modellje III.

- a szimbiontának mindig érdemes kooperálnia, bármilyen stratégiát követ is a gazda

Szimbionta

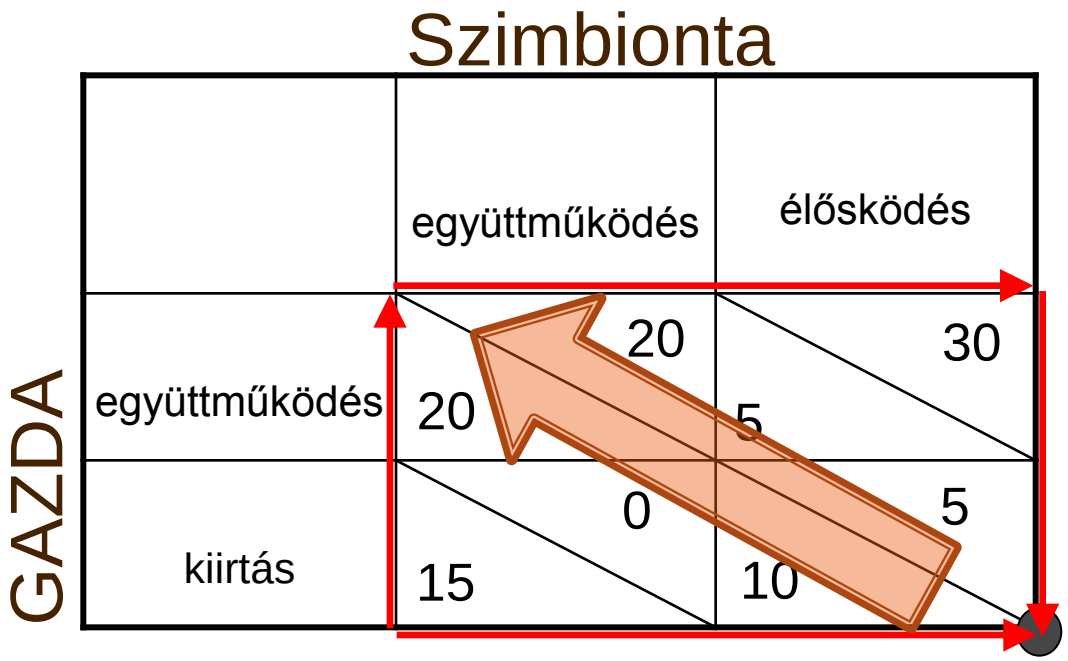
GAZDA	együttműködés	élősködés
együttműködés	20 / 20	10 / 5
kiirtás	15 / 15	0 / 10

	együttműködés	élősködés
együttműködés	20 / 20	30 / 5
kiirtás	0 / 15	5 / 10

	együttműködés	élősködés
együttműködés	20 / 20	10 / 5
kiirtás	0 / 15	5 / 10

	együttműködés	élősködés
együttműködés	20 / 20	10 / 5
kiirtás	15 / 15	0 / 10

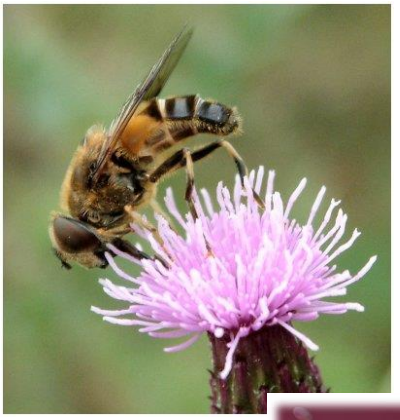
Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

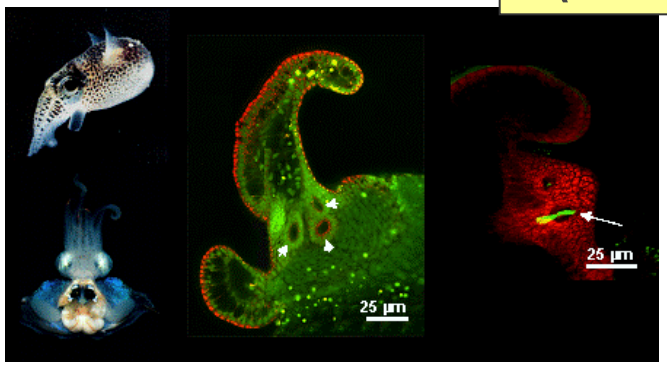


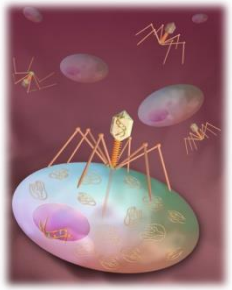
Mutualizmus

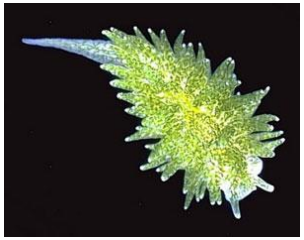
feltételes

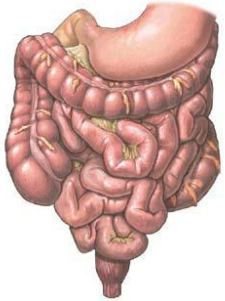
(fakultatív)

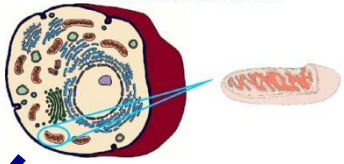








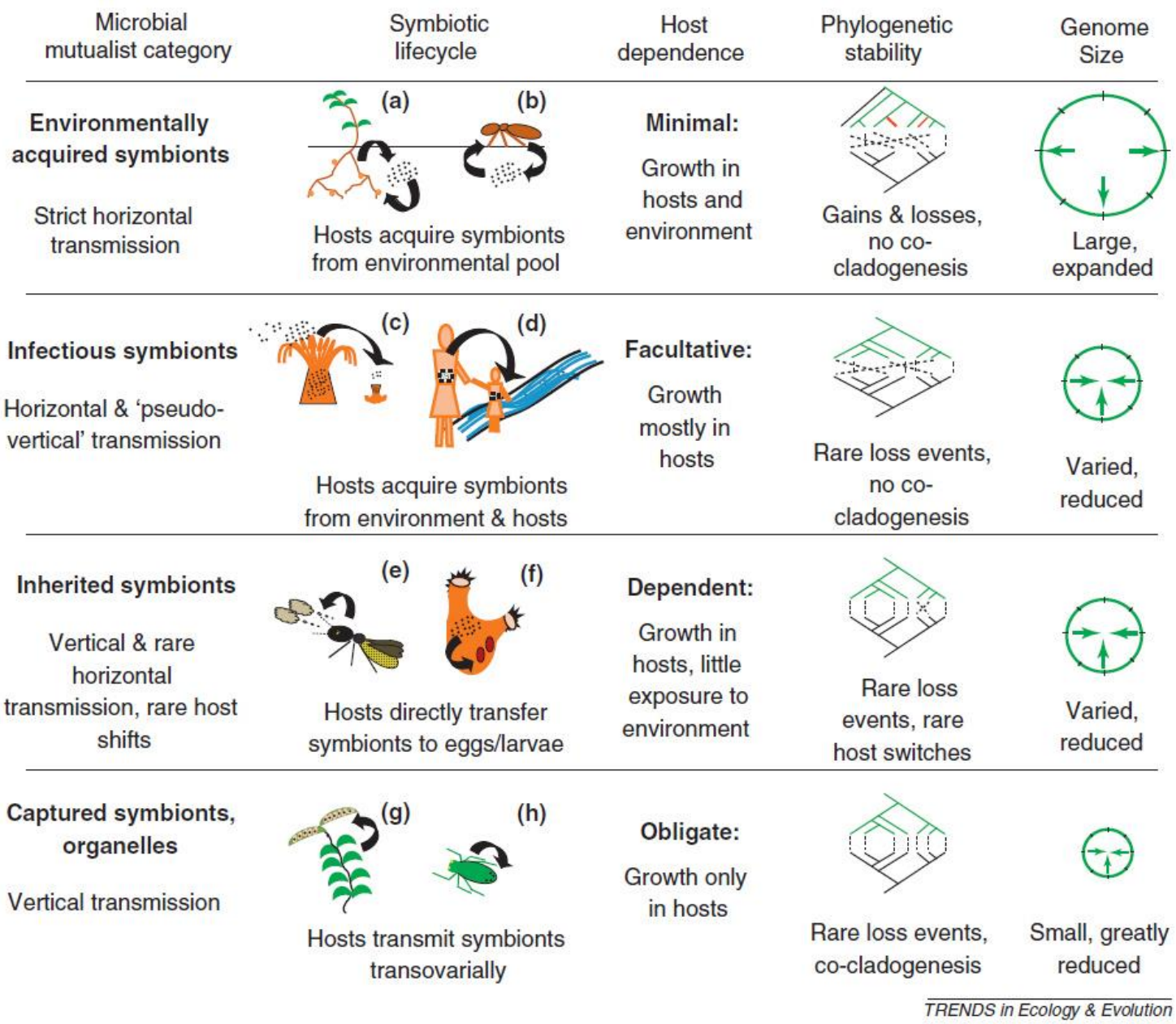




obligát

(szimbiózis)

Kölcsönösen előnyös kapcsolatok változatai



[Sachs 2011 *TREE*] **Figure I.** Microbial mutualist categories that vary in key lifestyle and evolutionary parameters.

Mutualizmus a természetben

- Szállításon alapuló mutualizmus

  (pollináció, magterjesztés, füge-fügedarázs, yukka-yukkamoly)

- Védelemre épülő mutualizmus

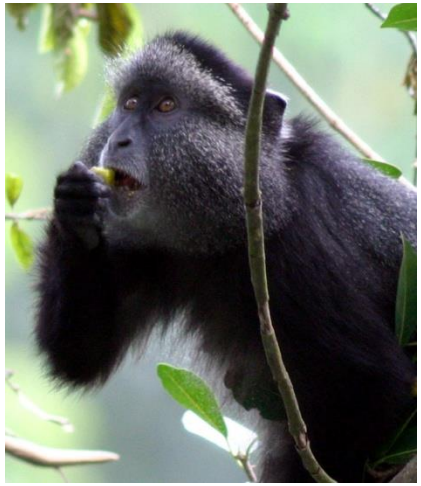
  (tisztogatás, hangya mint védelmező, Mülleri mimikri)

- Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus

  (gazdanövény-mikorrhiza, gazdanövény-rhizobium, zuzmó, korall)

• Szállításon alapuló mutualizmus

(**<u>pollináció, magterjesztés</u>**, fig-fig wasp, yucca-moly)



- biológiai piacmodellek
- partner választás

• Szállításon (+) alapuló mutualizmus

(pollináció, magterjesztés, **<u>füge-füge darázs</u>**, yucca-moly)

füge (*Ficus*)-
füge darazs (*Hymenoptera, Agaonidae*); 70-90 M

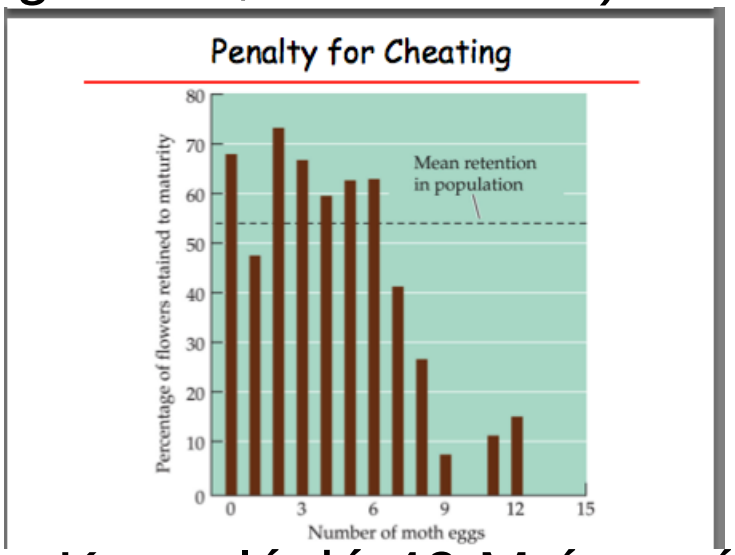
• partner ellenőrzés
választás
szankciók

[Herre & West 1997 *PRSB*]
[Cook & Rasplus 2003 *TREE*]

• Szállításon (+) alapuló mutualizmus

(pollináció, magterjesztés, füge-füge darázs, **<u>yucca-moly</u>**)

yukka -
yukka moly (*Tegeticula, Parategeticula, Prodoxidae*)



Koevolúció 40 M éven át
Hosszú távú stabilitás

• partner ellenőrzés
  választás
  szankciók

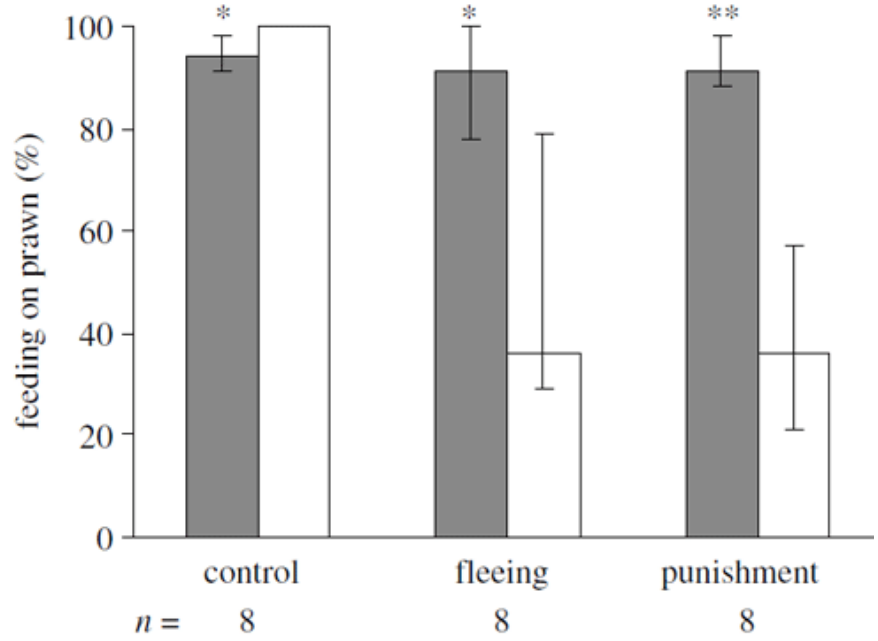
[Pellmyr & Huth 1994 *Nature*]

• Védelemre épülő mutualizmus

(**<u>tisztogatás</u>**, hangya-védelme, Mülleri mimikri)

Tisztogatóhal (*Labroides dimidiatus*
kliens

naív / tanulási fázis után



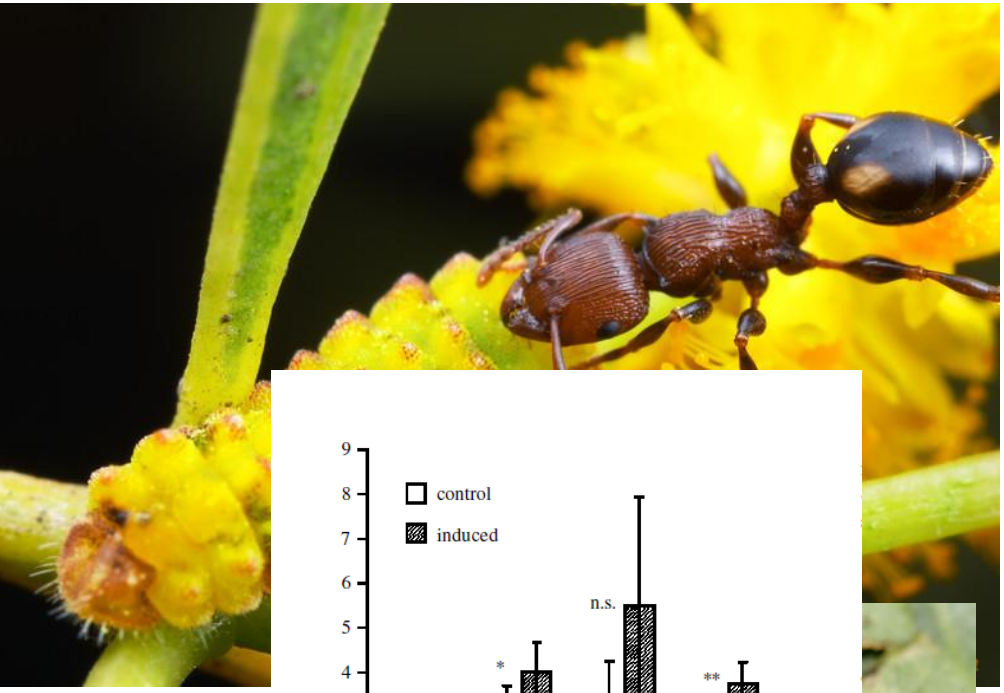
- „image scoring” (imázs pontok)
  (bámészkodók)
- partner választás/
  p. ellenőrzés
  (tisztogató állomások)

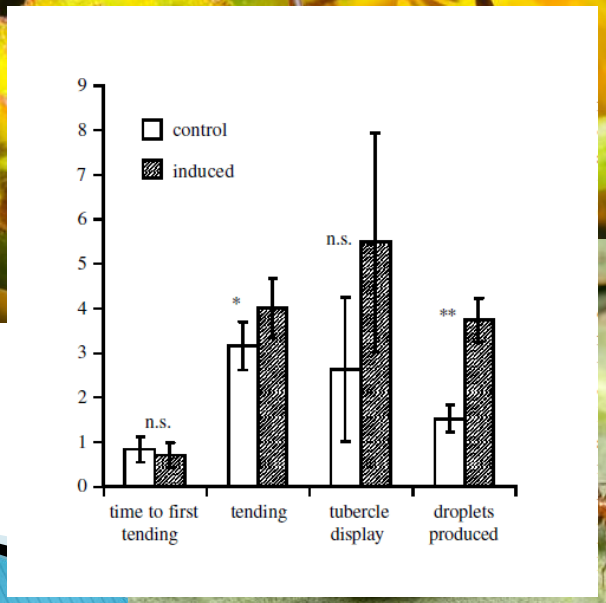
[Bshary & Grutter 2005 *Biol Lett*]

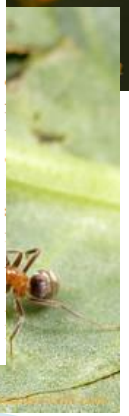
• Védelemre épülő mutualizmus

(tisztogatás, **hangya-védelme,** Mülleri mimikri)

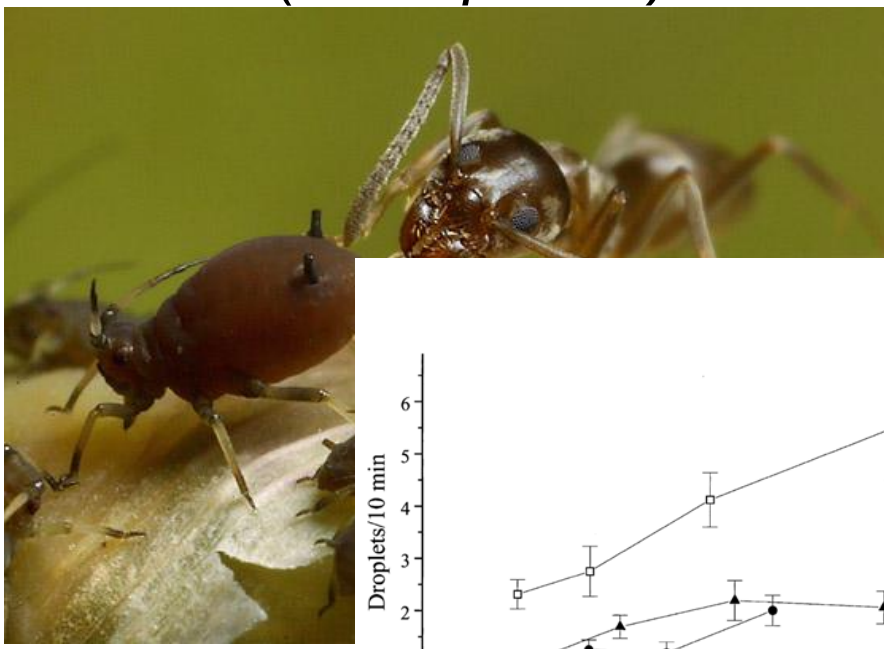
hangya –
lárva és báb (Lycaenid)

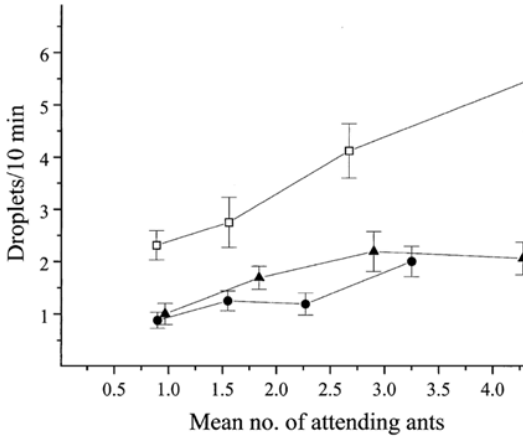






hangya–
levéltetű (*Homopteran*)





- reciprok jutalom
- partner választás

[Pierce 2002 *Biol Lett*]
[Agrawal 2000 *PRSB*]

• Védelemre épülő mutualizmus

(tisztogatás, **<u>hangya-védelme</u>**, Mülleri mimikri)

Hangya (*Myrmelachista schumanni*)–
fa (*Duroia hirsuta*)

- reciprok jutalom
- partner választás

[Frederickson 2005 *Nature*]

- **Védelemre épülő mutualizmus**

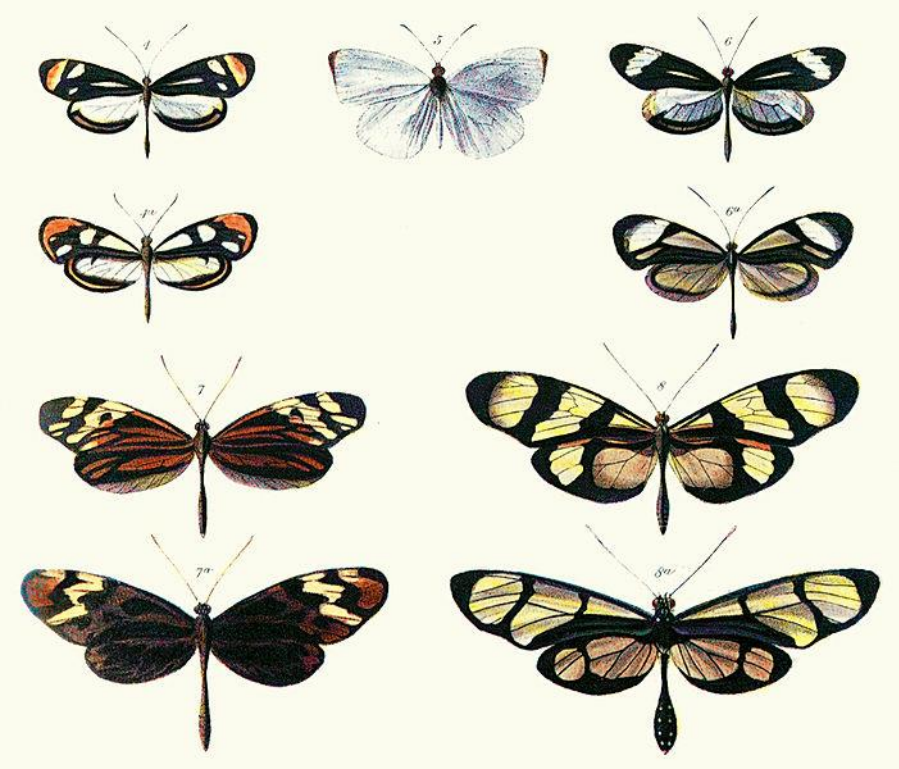
(tisztogatás, hangya-védelme, **Mülleri mimikri**)

Heliconius - Müllerian

Aposzematikus mintázat,

konvergens evolúció

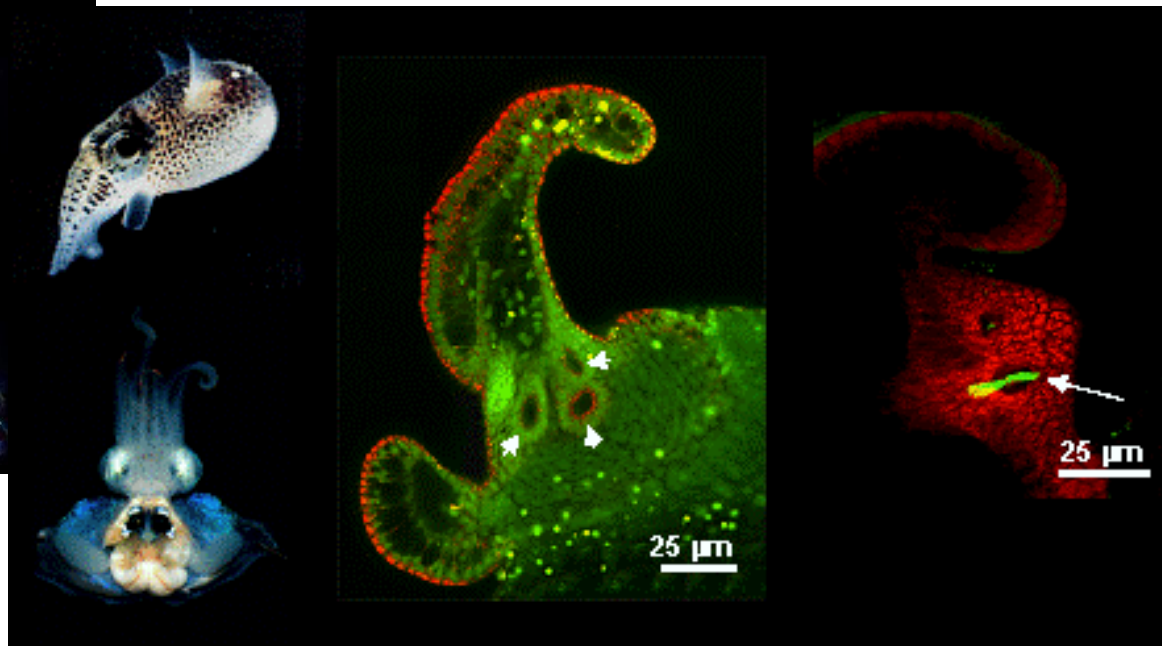
Batesian



- frekvenciafüggő hatások

• Védelemre épülő mutualizmus

Tintahal (*Sepiolida*)-
fénytermelő baktérium (*Vibrio/ Aliivibrio fischeri*)

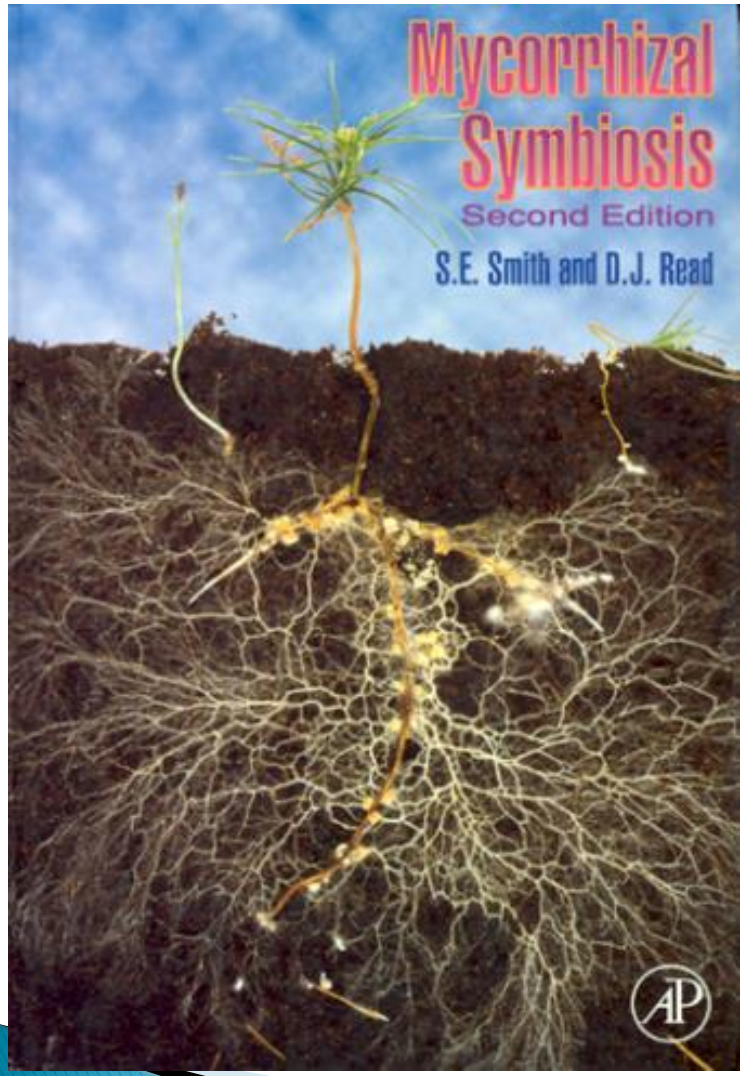


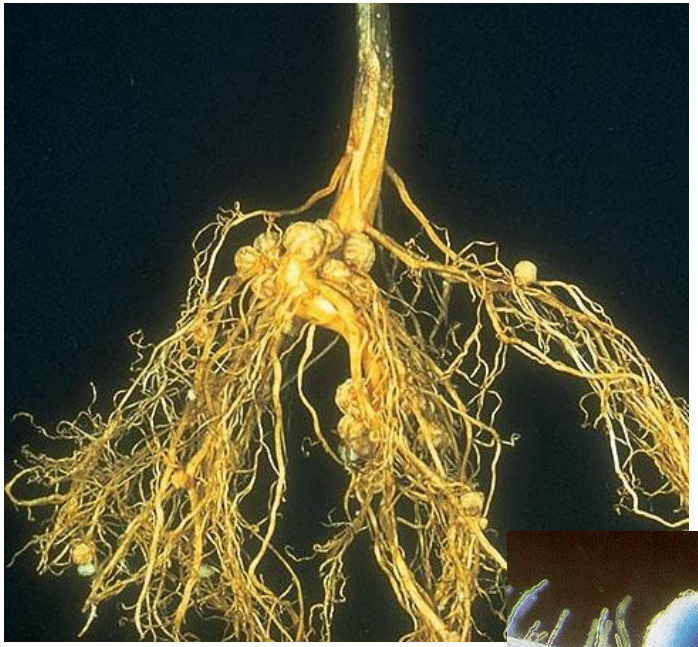
- horizontális
- ???

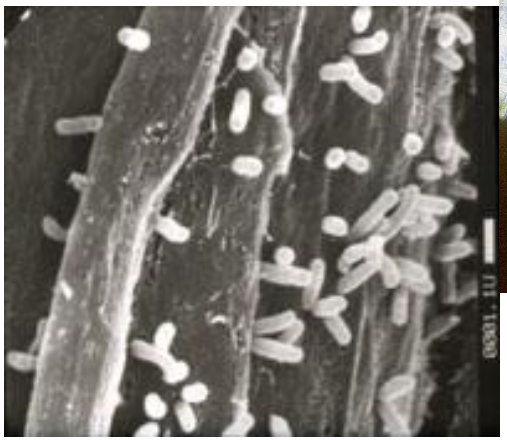
[McFall-Ngai 2014 *PLoS B*]

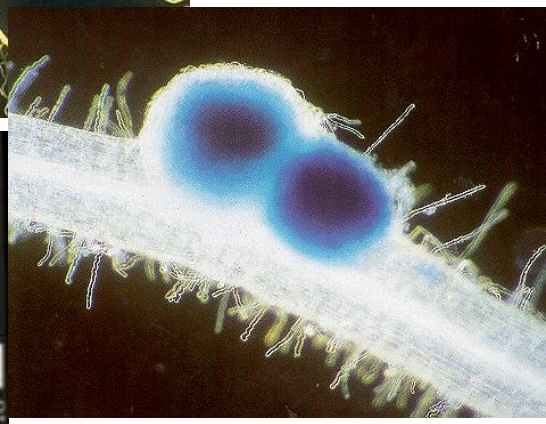
- **Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus**

(**mikorrhiza**, **rhizobia**, zuzmó, korall)







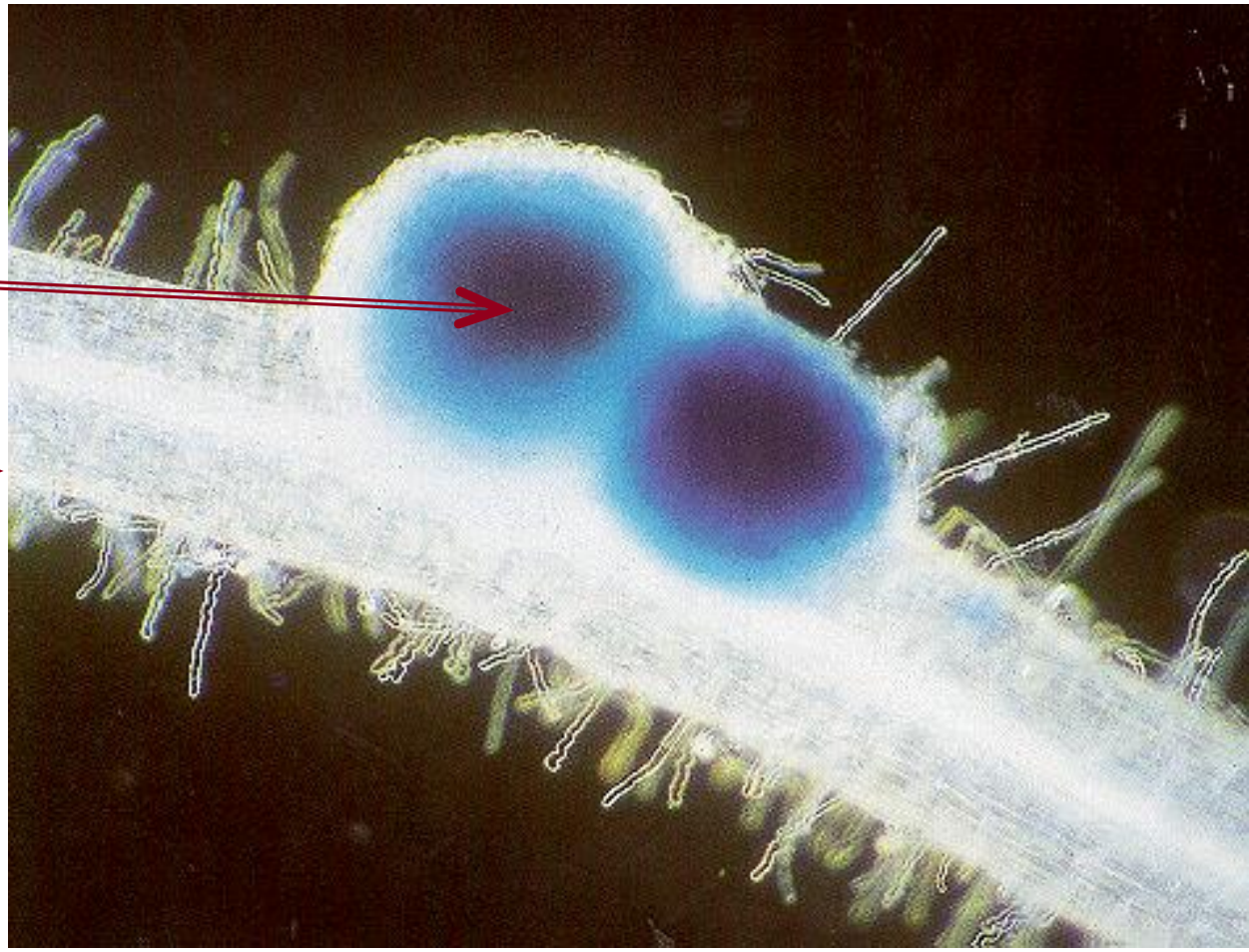


- **Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus**

(mikorrhiza, **rhizobia**, zuzmó, korall)

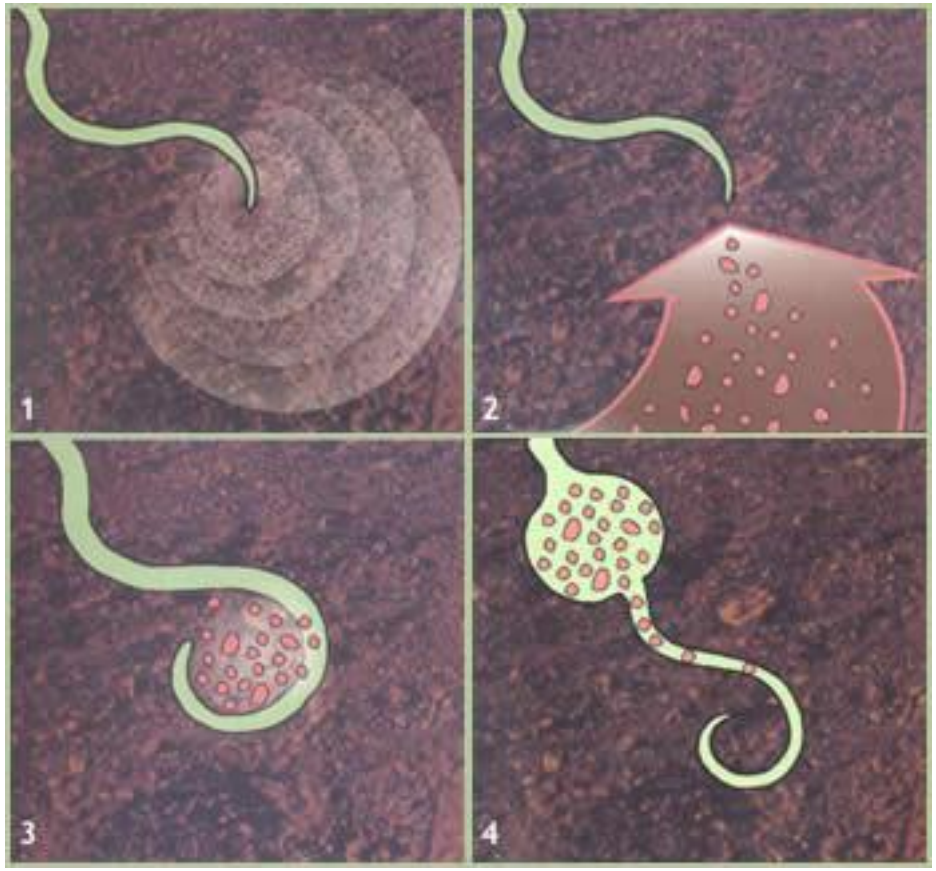
Rhizobia (bakterium)

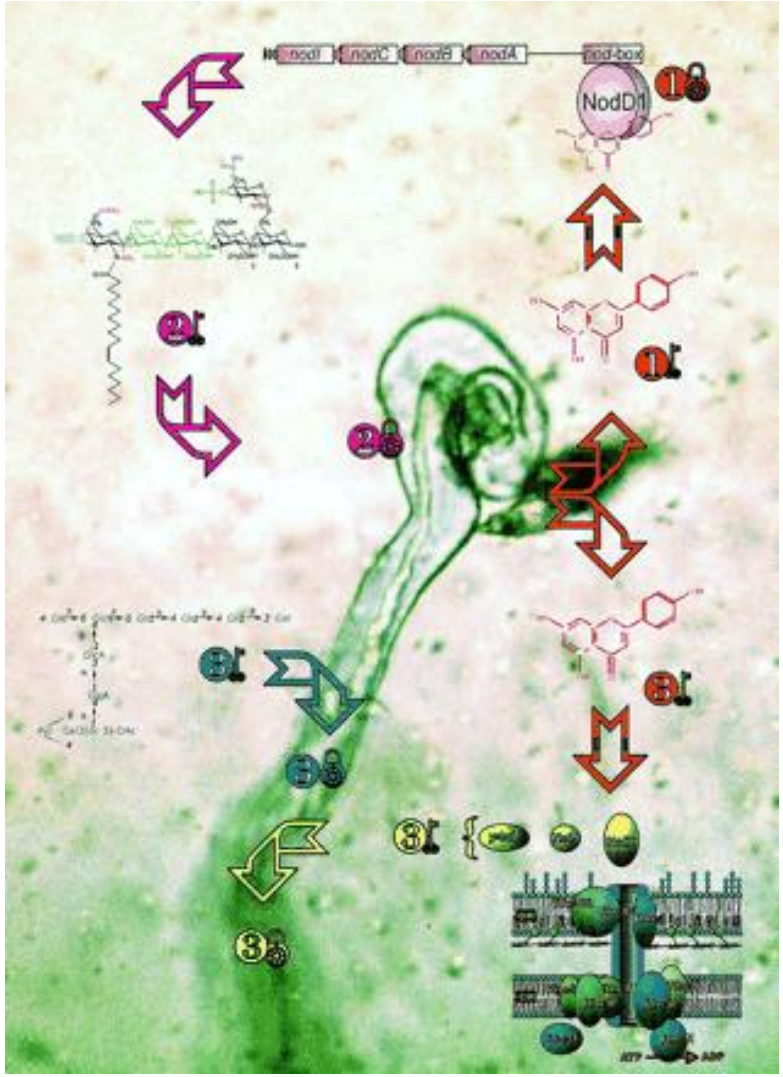
növény



• Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus

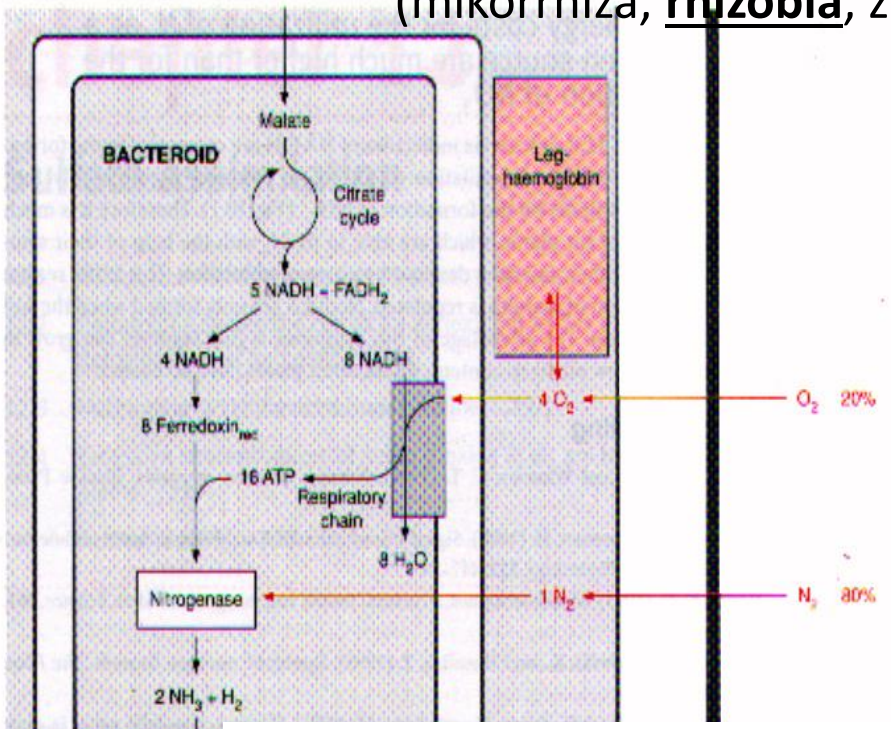
(mikorrhiza, **rhizobia**, zuzmó, korall)

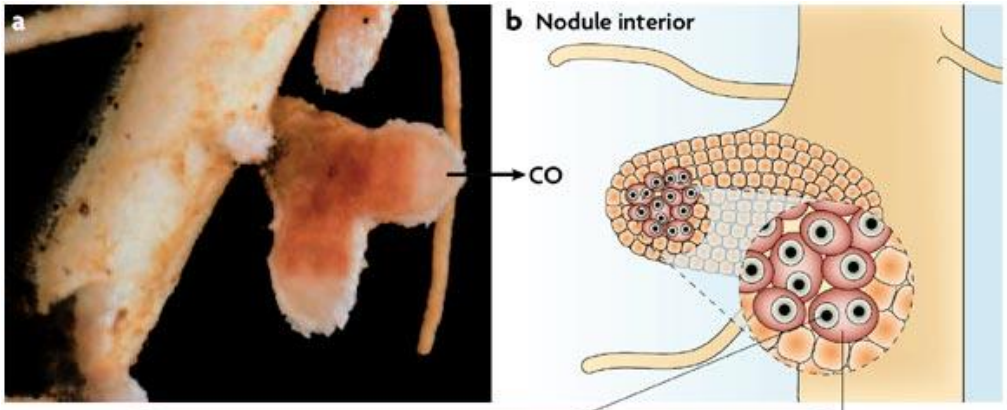


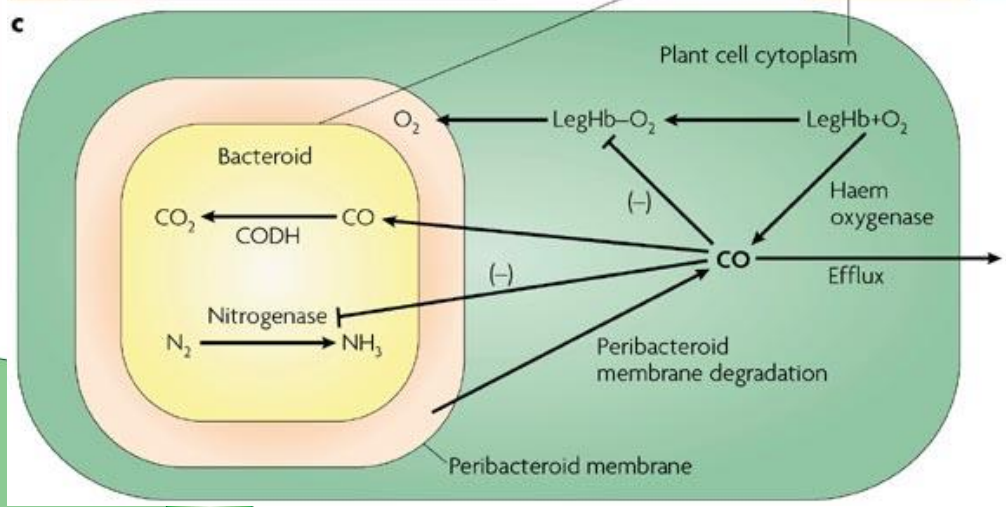


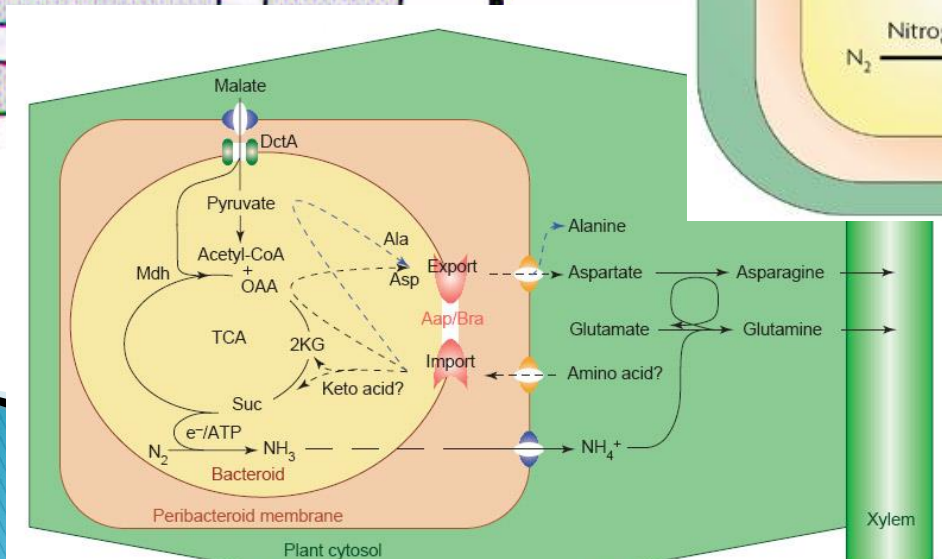
• Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus

(mikorrhiza, **rhizobia**, zuzmó, korall)







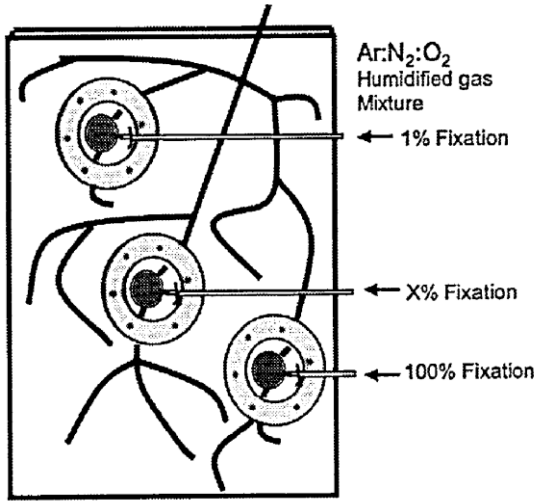


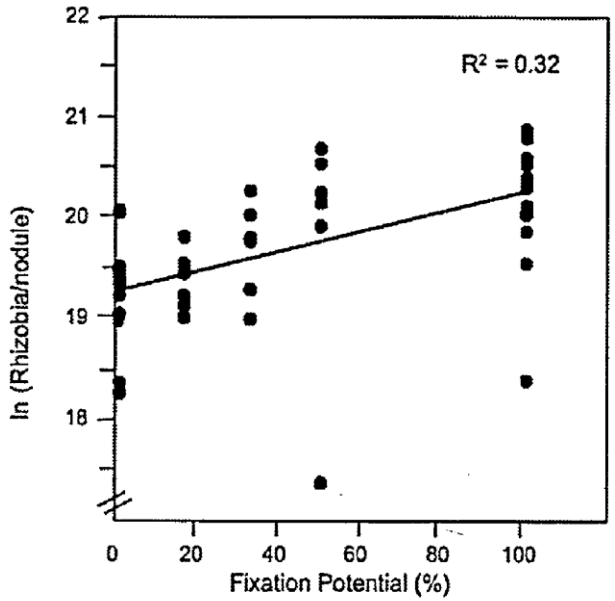
- reciprok jutalom / reciprok befektetés
- partner választás

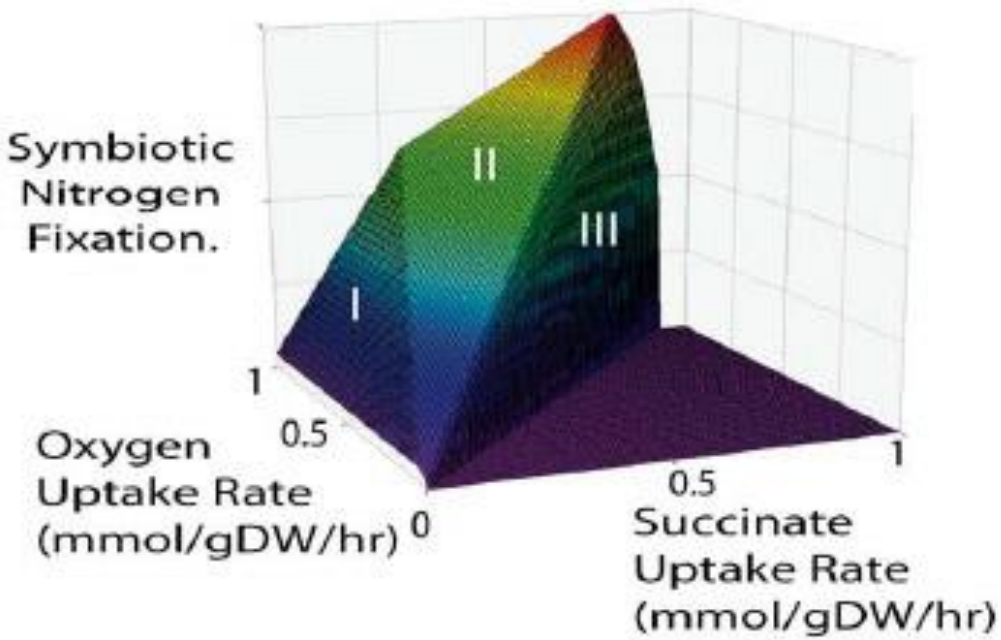
• Tápanyagszolgáltatáson alapuló mutualizmus

(mikorrhiza, **rhizobia**, zuzmó, korall)

Kiers *et al.*





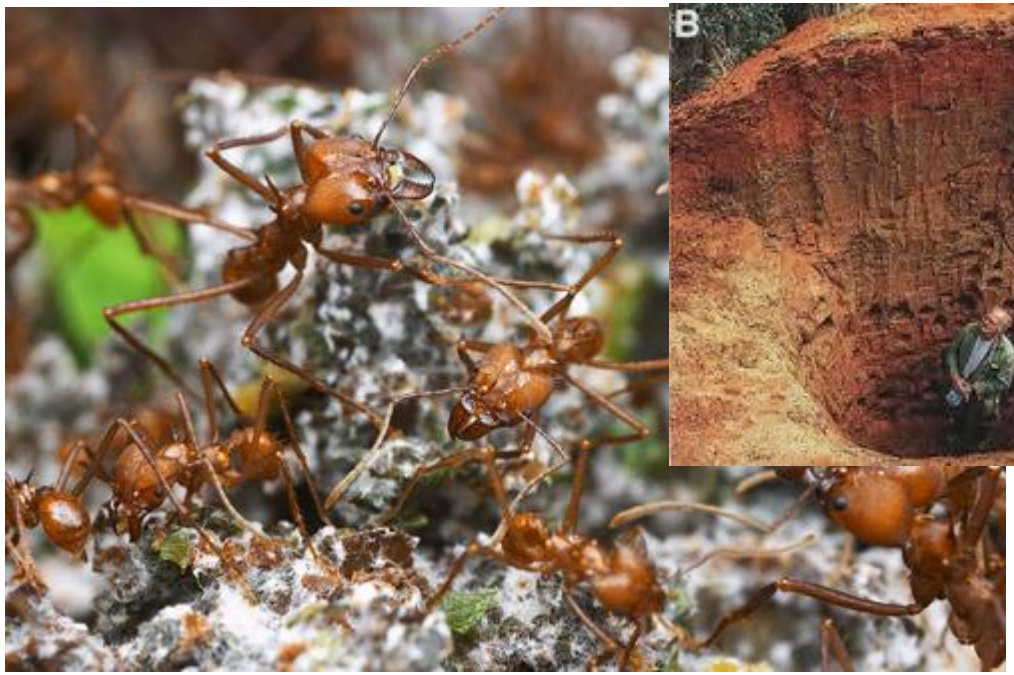


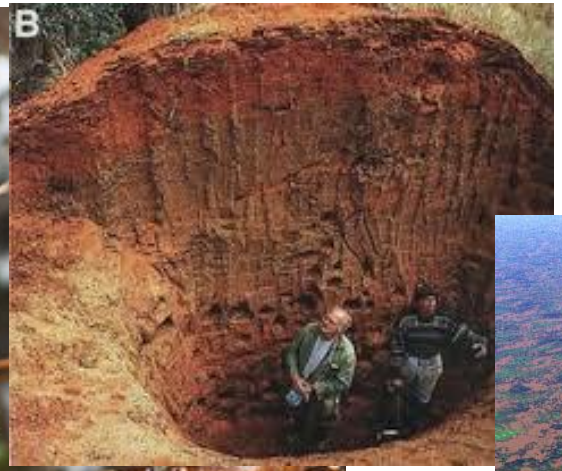
- reciprok jutalom / reciprok befektetés
- partner választás

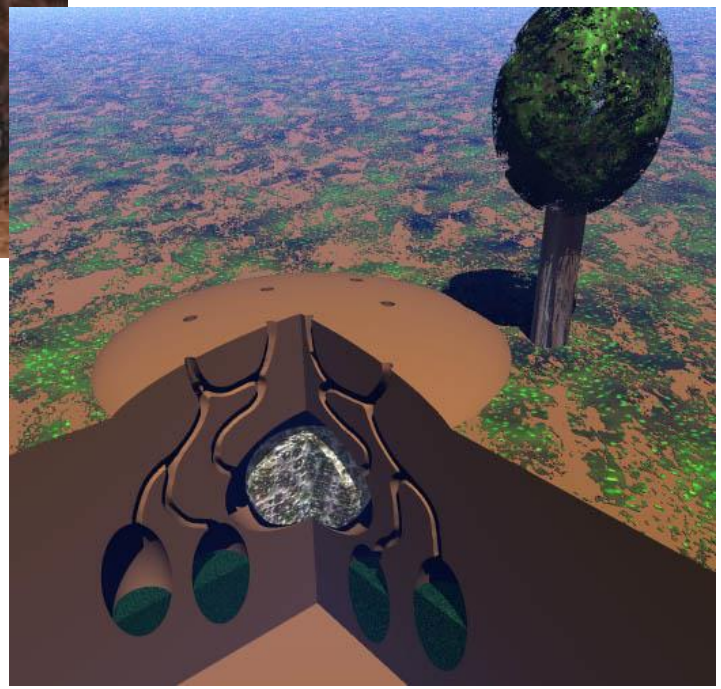
- **Szállítás/Védelem/Tápanyagszolgáltatás**

(kombinált esetek)

Attine hangyák (*Myrmicinae*), [termeszek]
+ gomba farmok (*Leucocoprineae*)
+ baktériumok (*Pseudonocardia*)







Kölcsönösen előnyös kapcsolatokat befolyásoló hatások, mechanizmusok

- Denzitásfüggő hatások
- Reciprok kizsákmányolás?
- Reciprok befektetés?
- Feltételektől, helyzettől függő kimenetel
- Kizsákmányolás
- …

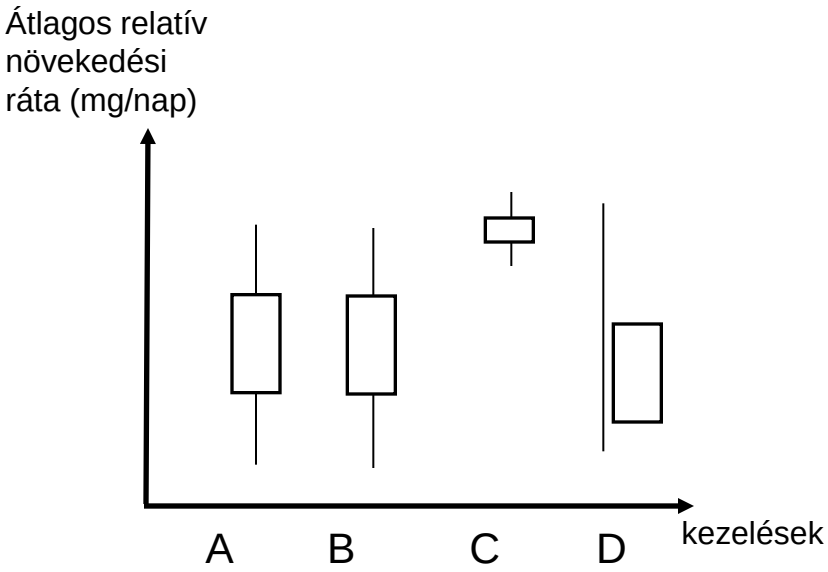
- Kizsákmányolás
  - kizsákmányoló fajok: paraziták
  - tiszta kizsákmányolók (csalók, defektorok)
  - feltételes kizsákmányolók

Kölcsönösen előnyös kapcsolatokat befolyásoló hatások, mechanizmusok

- Denzitásfüggő hatások
- Reciprok kizsákmányolás?
- Reciprok befektetés?
- Feltételektől, helyzettől függő kimenetel
- Kizsákmányolás
- …

Denzitás függés

Roridula dentata + Pameridea marlothii (*hemiptera*)



A: kontroll

B: + 0 egyed

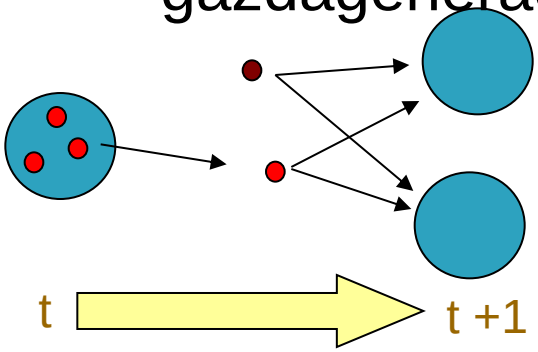
C: + közepes egyed denzitás

D: + magas egyed denzitás

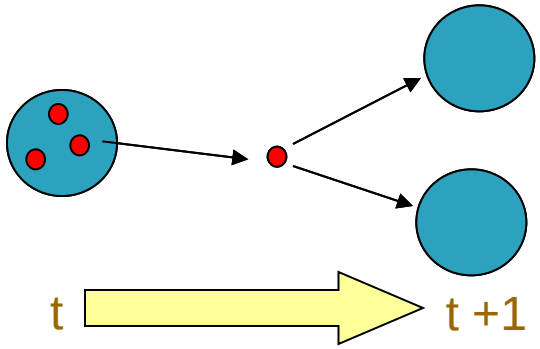
[Anderson 2007 *Oecol*]

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

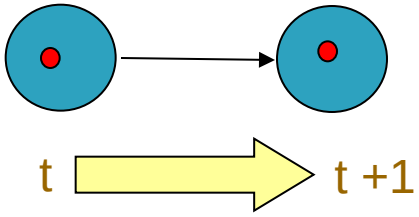
1. A szimbionták átadódásának módja a következő gazdagenerációba.



Mycorrhiza, Vibrio



Termesz, hangya



levéltetű,endoszimbionták

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

Vertikális átadódás

- *Bacteroides thetaiotaomicron* + emberi bélrendszer

  (közel rokonnak átadva közelíti a vertikális átadódást)

- endoszimbionták, sejtorganellumok

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

Vertikális átadódás

Elmélet:

vertikális átadódásnál, azaz mikor a horizontális terjedés teljesen hiányzik, a gazda érdeke és a szimbionta érdeke ugyanaz lesz

Parazitizmus (neutrális) → mutualizmus

Vertikális átadódás + koevolúció

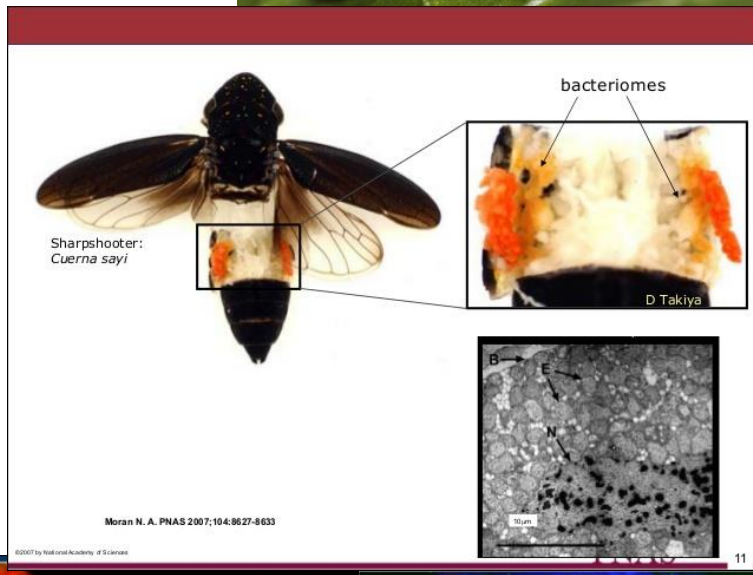
Pl. kabóca (*Cicadellinae*) +

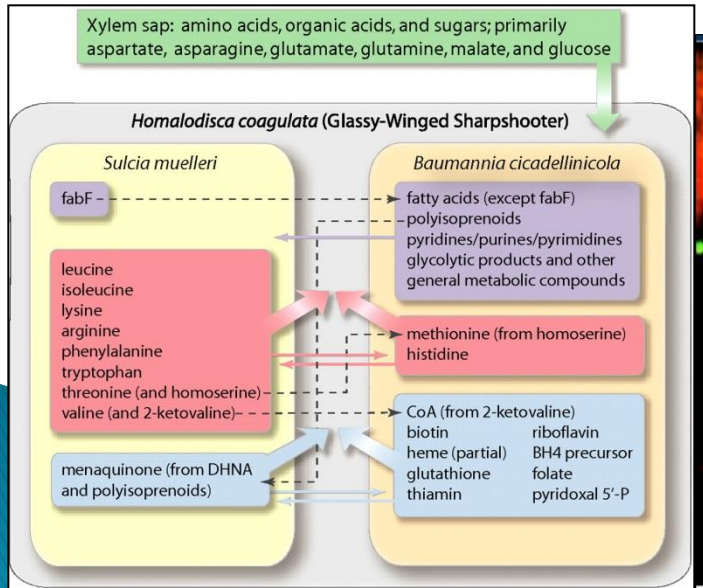
Több szimbionta baktérium

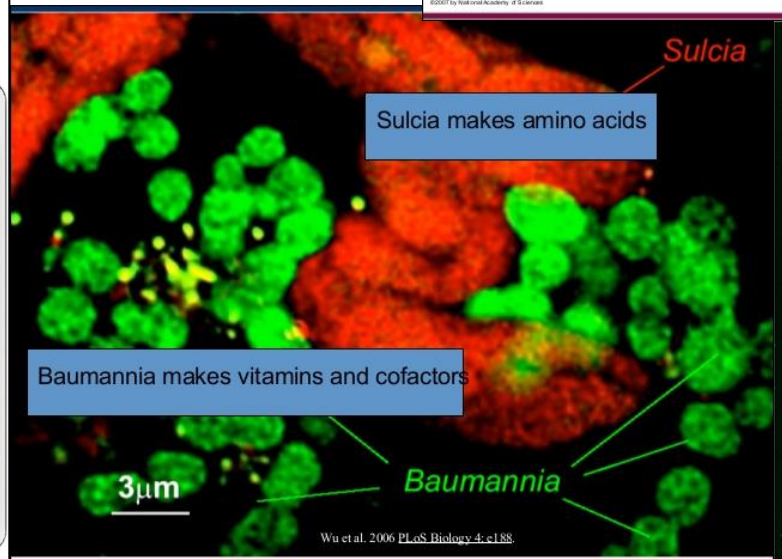
(*Sulcia muelleri & Baumannia cicadellinicola*)

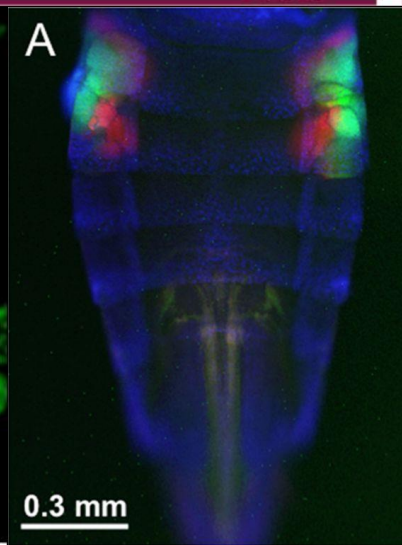
[McCutcheon & Moran 2007 *PNAS*]

>260 M éves, kodiverzifikáció: komplementer metabolikus funkciók kialakulása xylém nedv komponenseinek lebontásában, hasonló evolúciós út









Vertikális átadódás

De: nem mindig igaz

pl: Rickettsia, *Wolbachia!!!*

Befolyásolni tudja a nemi arányt

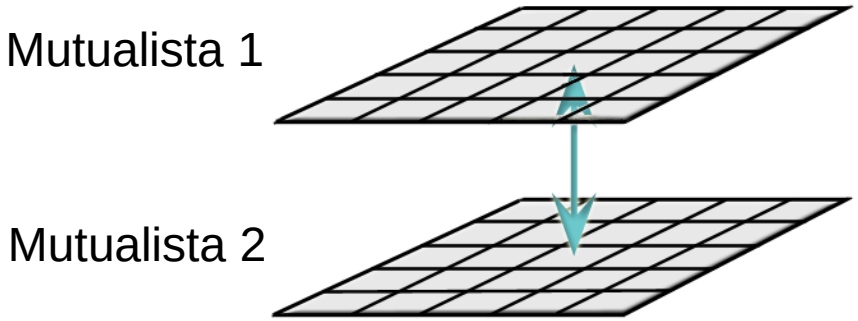
(citoplazma inkompatibilitás, csak női ágon adódik át, hímek elpusztítása)

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

Térbeli kötöttség,

kapcsolatok a szomszédsággal

A logika hasonló a vertikális transzmisszió esetén felvetettekkel



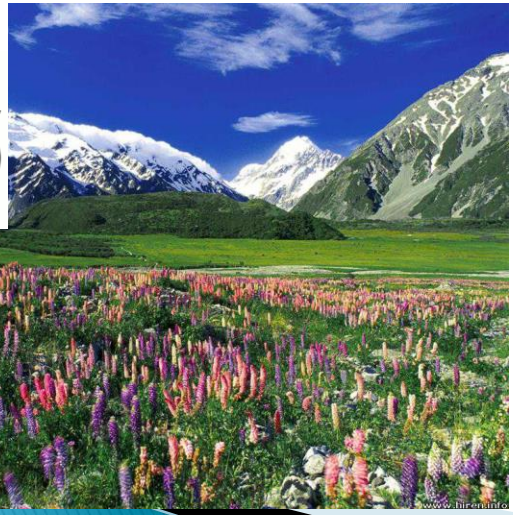
- *Bacteroides thetaiotaomicron* + emberi bélrendszer

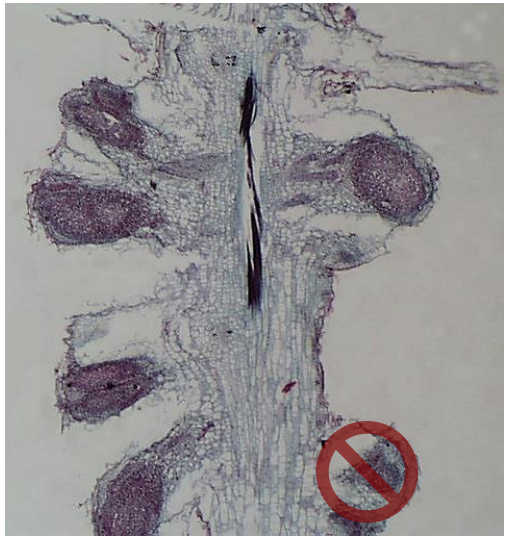
(közel rokonnak átadva közelíti a vertikális átadódást)

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

2. Partner kontroll mechanizmusok.

- partner választás (biológiai piacmodellek)
- partner elutasítás (büntetés)



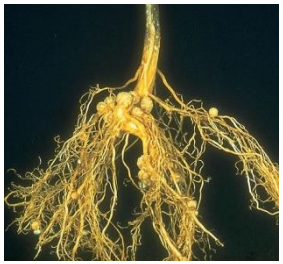


Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

Biológiai piacmodellek

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

Büntetési mechanizmusok, szankciók

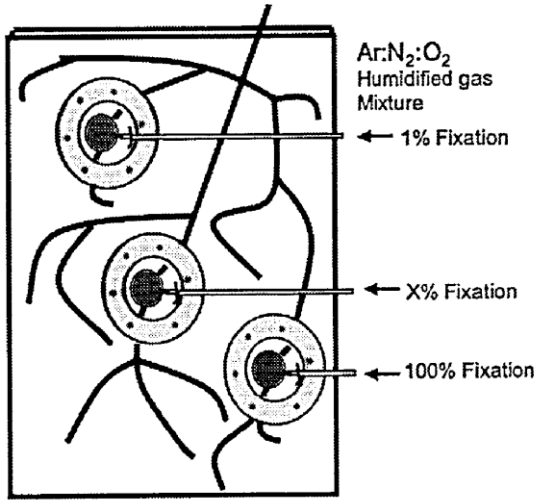


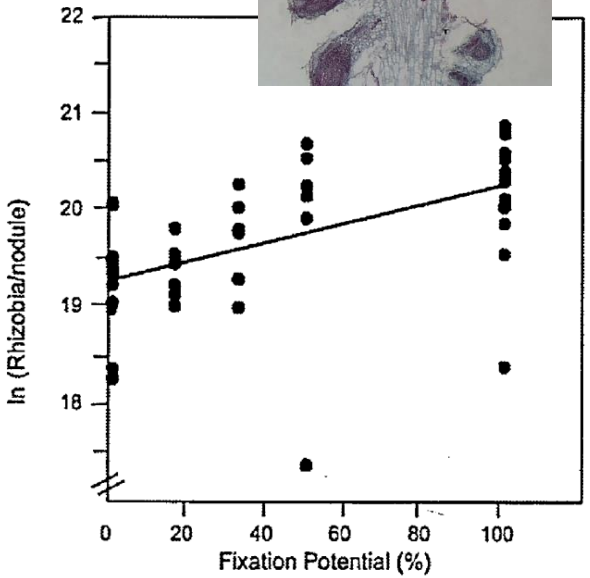
Evolutionary Ecology Research, 2006, 8: 1077–1086

Measured sanctions: legume hosts detect quantitative variation in rhizobium cooperation and punish accordingly

E. Toby Kiers,[1,2]* Robert A. Rousseau[1] and R. Ford Denison[1,3]

Kiers *et al.*

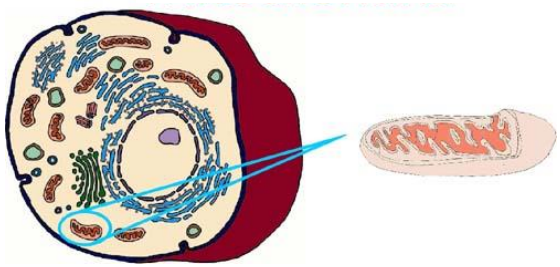


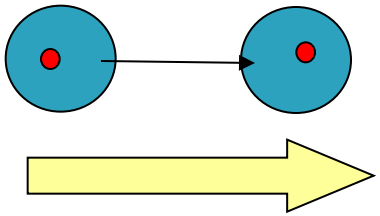


Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

3. Partnerek hűség visszacsatolás.

- hosszú távú interakció,
- kölcsönösen egymástól függő fitneszek
- visszafordíthatatlanság





Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?

4. Melléktermék mutualizmus (*kommenzalizmus*).

(nem parazitizmus, hanem neutralizmus az alternatíva).

Nincs nettó költsége a donor számára

Példák melléktermék mutualizmusra

- Pl. a növényen levéltetveket nevelő hangyák,
  a parazitált növény kártevőit távol tarthatják → kisebb rossz

- Mikorrhizák: patogének távol tartása, nehézfémek neutralizálása a rhizoszférában

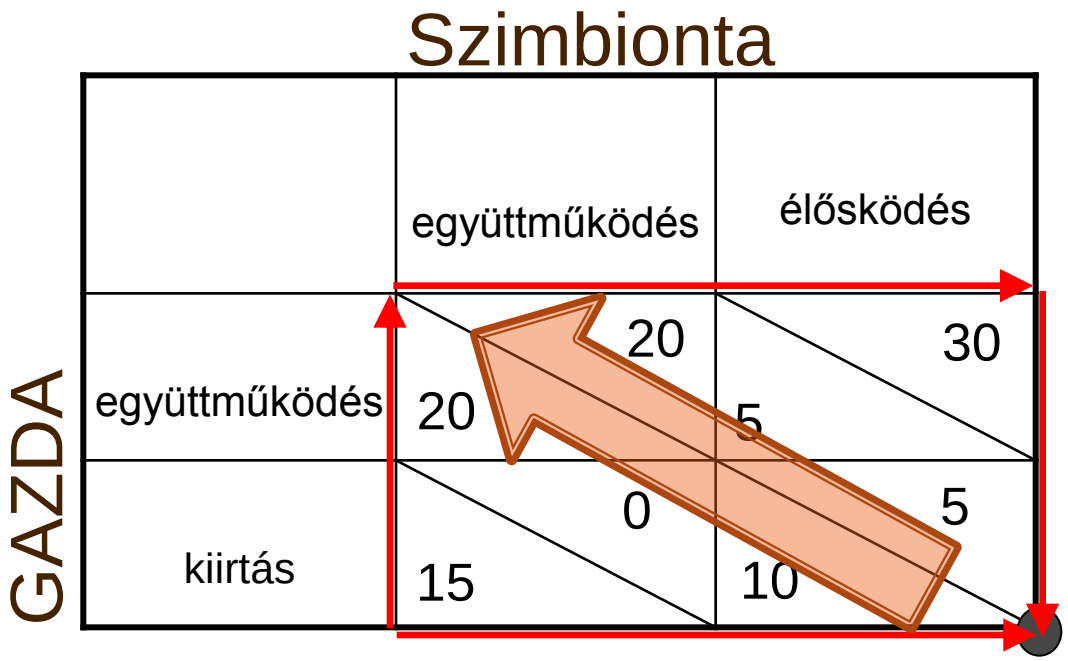
- *Actinomycete* baktérium + hangyák (gombafarmon)

  bakteriális antibiotikum: antikompetitív funkció, de hasznára van a gazdának is

- *Bacteroides thetaiotaomicron* + emberi bélrendszer

  komplex, emészthetetlen anyagok extracelluláris lebontása, emésztése

Milyen folyamatok, tényezők befolyásolhatják a kölcsönhatás kimenetelét?



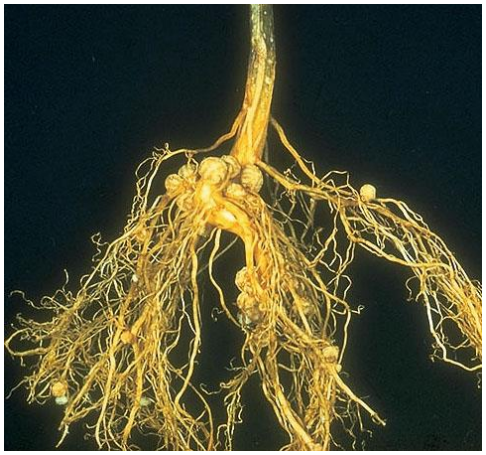
Rhizobium – pillangósvirágú növény kölcsönhatása

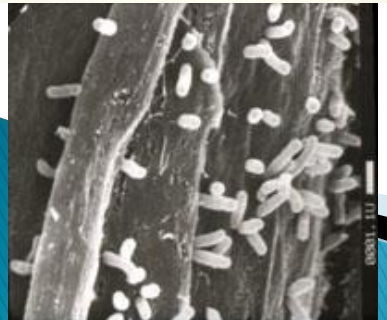
pillangósvirágúak + *Rhizobium* fajok

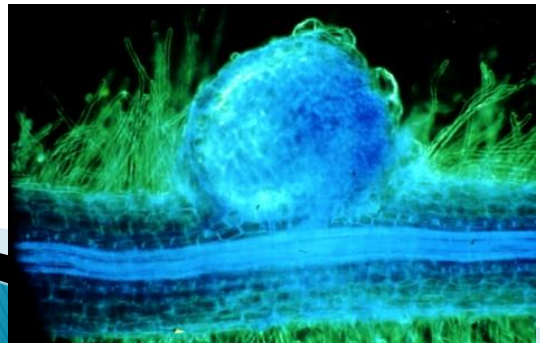
(17 500 faj +3 *Parasponia*)

alpha-Proteobacteria

Rhizobium, Bradyrhizobium



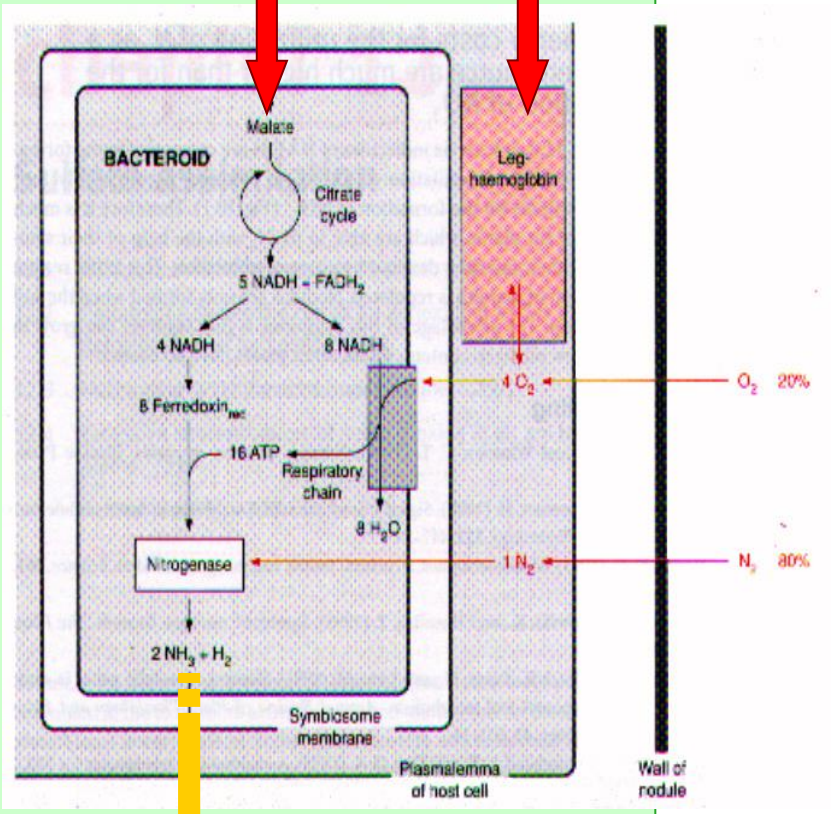


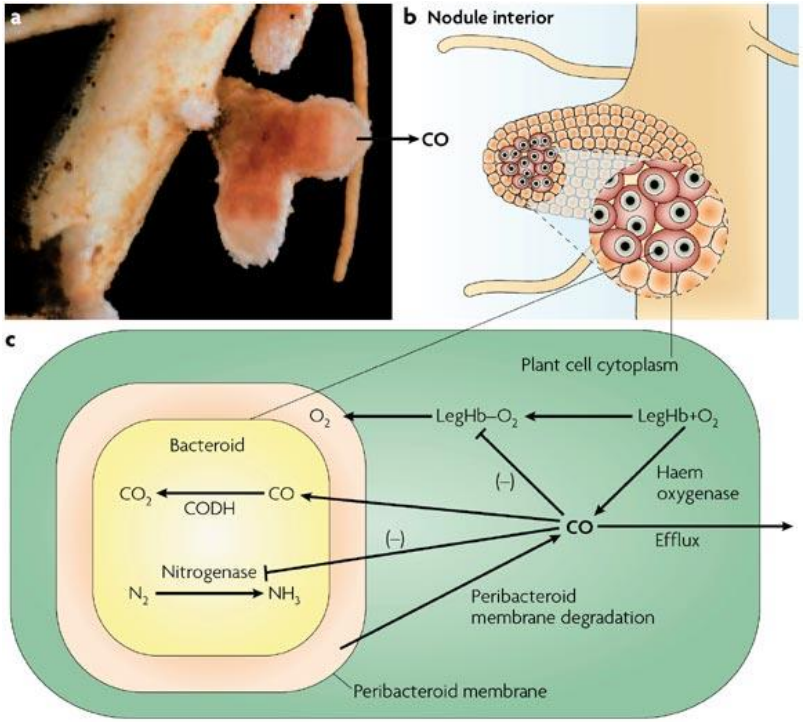


<u>N_2 fixációs szimbiózis ezen kívül még:</u>

- *Frankia (actinomycete)* + 200 nem pillangósvirágú kétszikű
- cyanobaktériumok (*Nostocaceae*) + 150 edényes növény (*Azolla, Gunnera*)

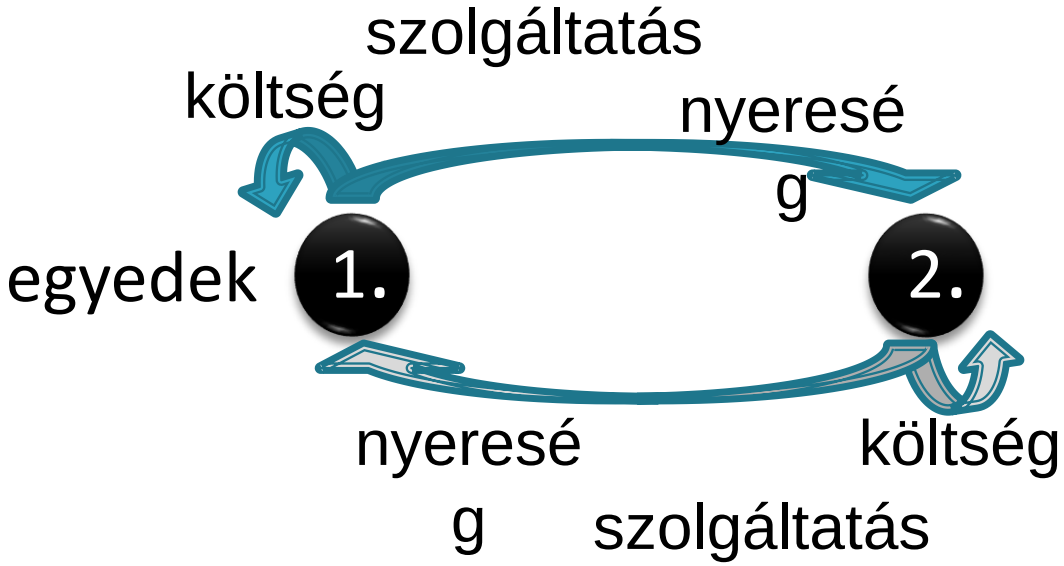
Rhizobium – pillangósvirágú növény kölcsönhatása





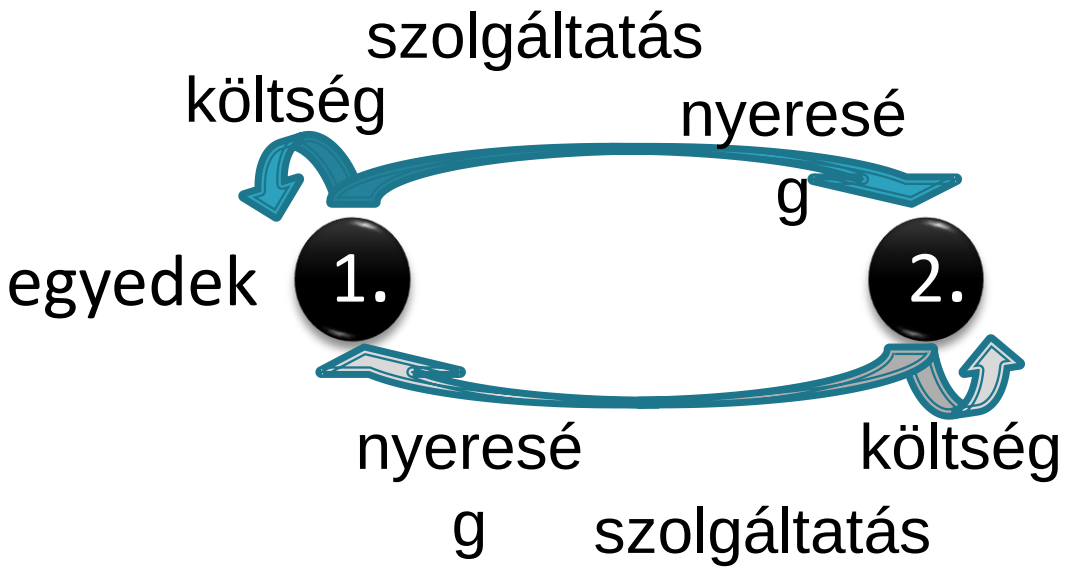
A szimbiózis egy folytonos modellje

Direkt kölcsönösség



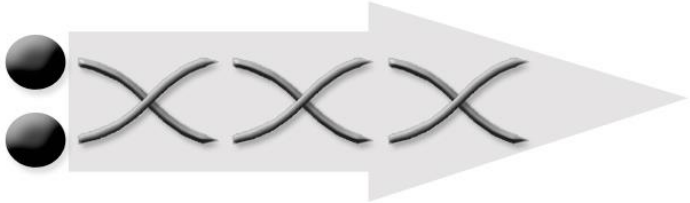
A szimbiózis egy folytonos modellje

Direkt kölcsönösség



ismételt kölcsönhatás

folytonos kölcsönhatás

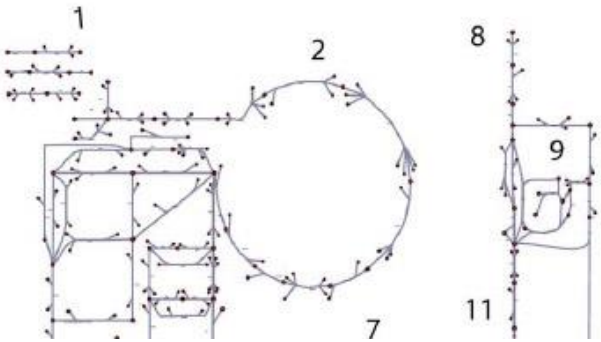


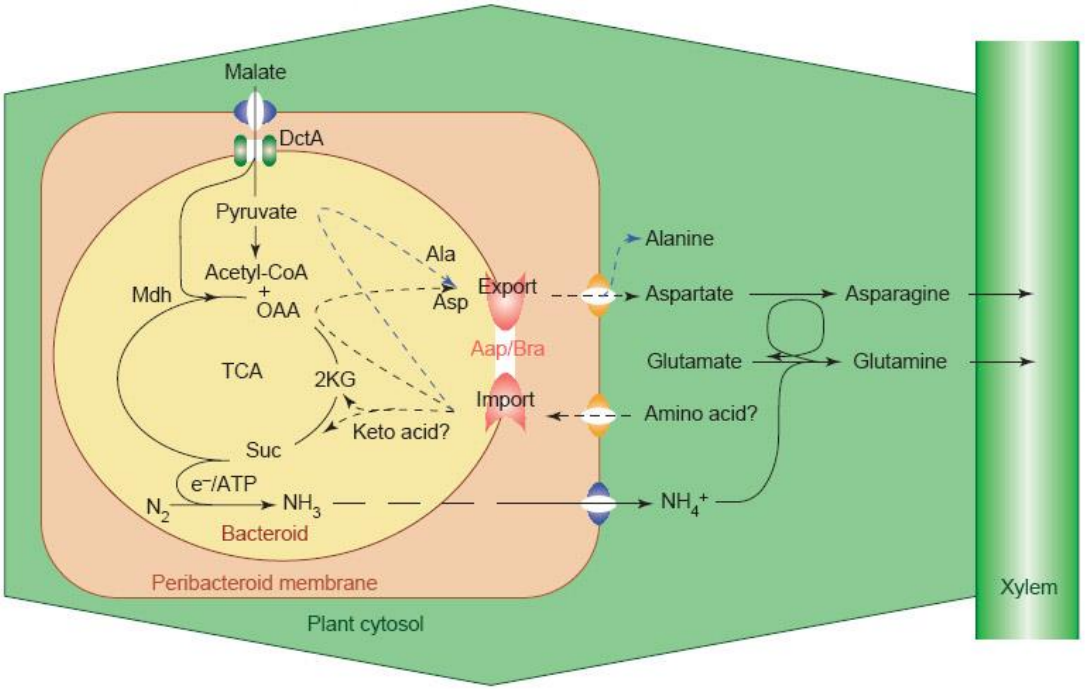
Rhizobium metabolizmusa

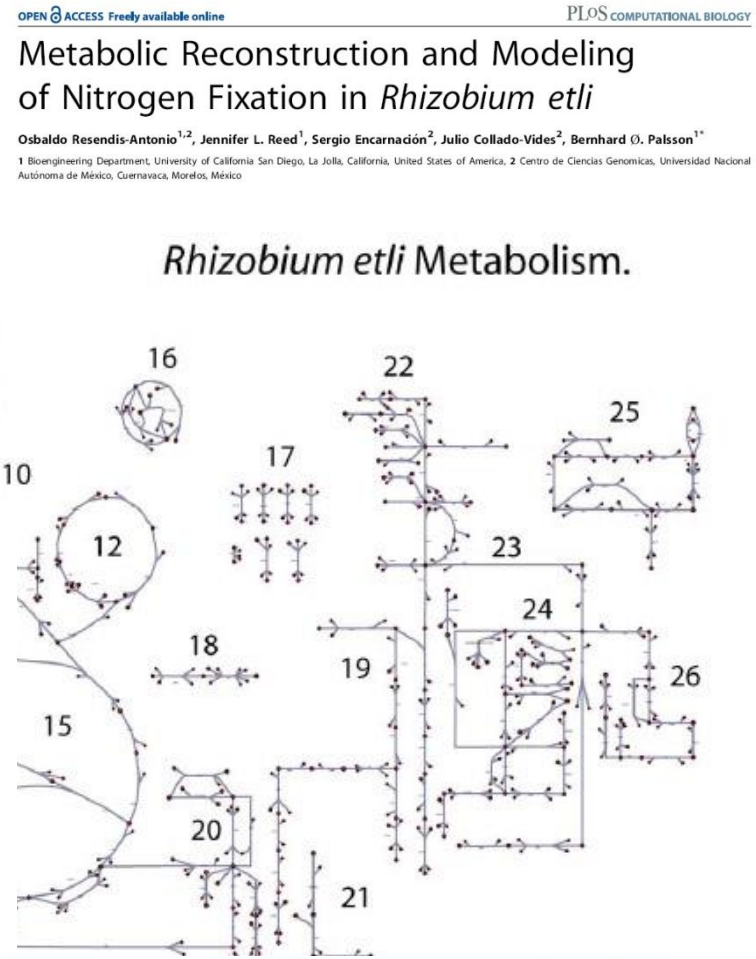
Rhizobium etli

Metabolikus hálózat vizsgálata

- 387 reactions
- 371 metabolites
- 363 genes







OPEN ACCESS Freely available online PLoS COMPUTATIONAL BIOLOGY

Metabolic Reconstruction and Modeling of Nitrogen Fixation in *Rhizobium etli*

Osbaldo Resendis-Antonio[1,2], Jennifer L. Reed[1], Sergio Encarnación[2], Julio Collado-Vides[2], Bernhard Ø. Palsson[1*]

1 Bioengineering Department, University of California San Diego, La Jolla, California, United States of America, 2 Centro de Ciencias Genomicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Morelos, México

Rhizobium etli Metabolism.

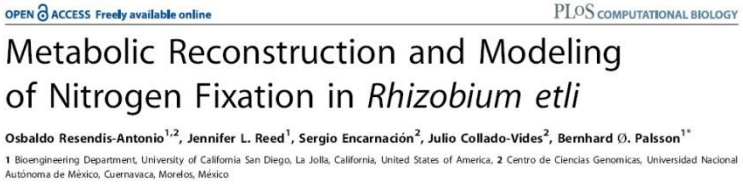
Review TRENDS in Microbiology Vol.14 No.4 April 2006

Metabolic changes of rhizobia in legume nodules

Juergen Prell and Philip Poole

School of Biological Sciences, University of Reading, UK, RG6 6AJ

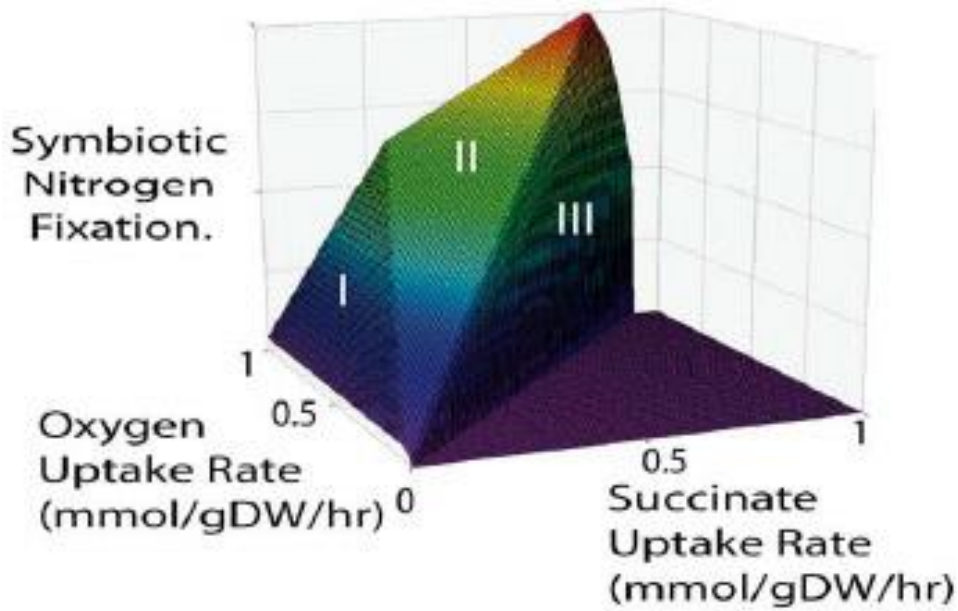
Feltételes befektetések

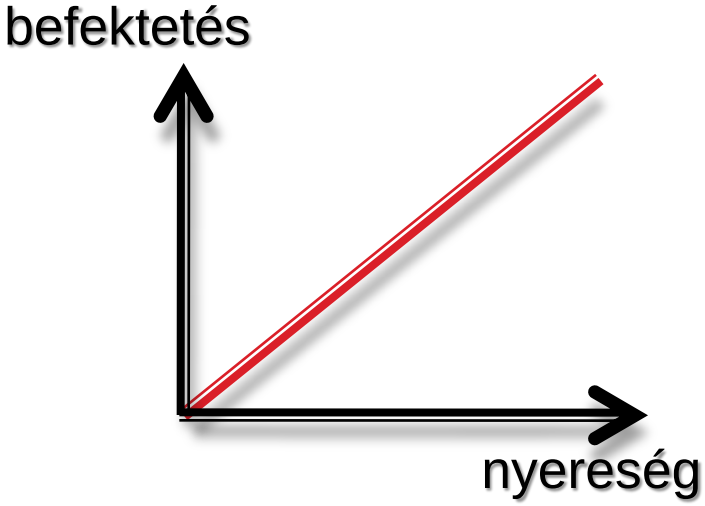

OPEN ACCESS Freely available online PLoS COMPUTATIONAL BIOLOGY

Metabolic Reconstruction and Modeling of Nitrogen Fixation in *Rhizobium etli*

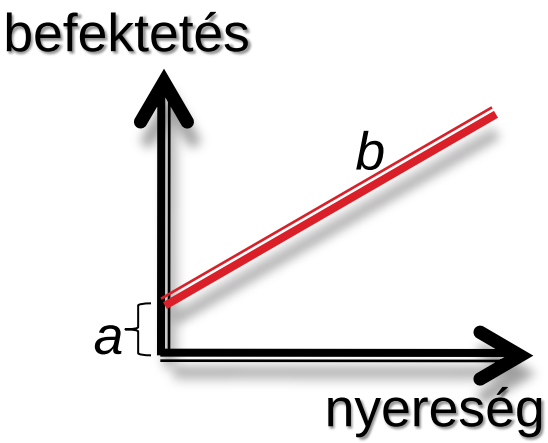
Osbaldo Resendis-Antonio[1,2], Jennifer L. Reed[1], Sergio Encarnación[2], Julio Collado-Vides[2], Bernhard Ø. Palsson[1*]

1 Bioengineering Department, University of California San Diego, La Jolla, California, United States of America, 2 Centro de Ciencias Genomicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Morelos, México





A modell

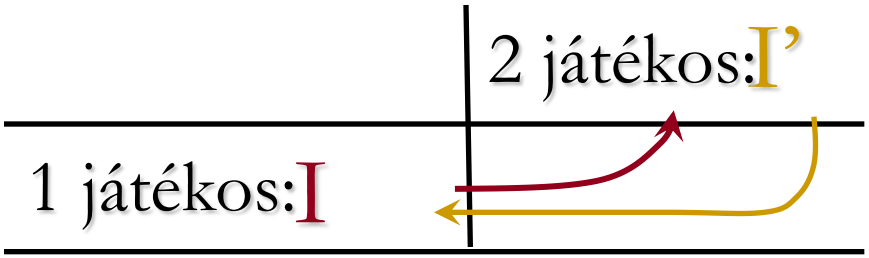


$$I_t = a + b \cdot payoff_{t-1}$$

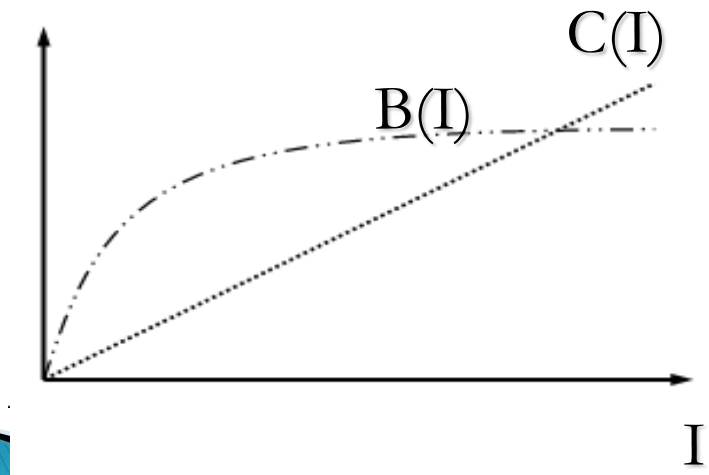
Feltétlen befektetés

Feltételes befektetés

Folytonos Rabok Dilemmája Játék



I = Bekeftetés [0-∞]



1 játékos:

költség	C(I)
nyereség	B(I')
kifizetési érték	

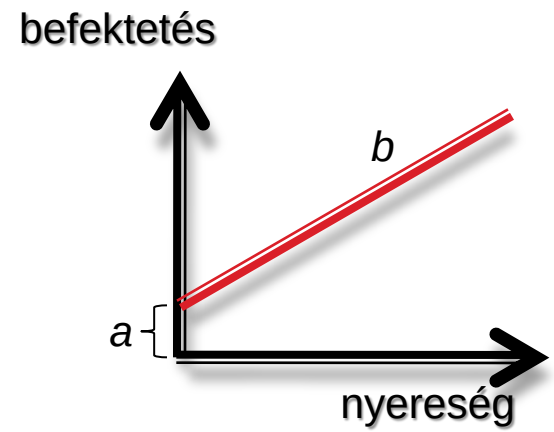
payoff= B(I')- C(I)

a, b = tulajdonság [0-∞]

$I_t = a + b_1 \cdot payoff_{t-1}$

t ⇨ ismételt játék

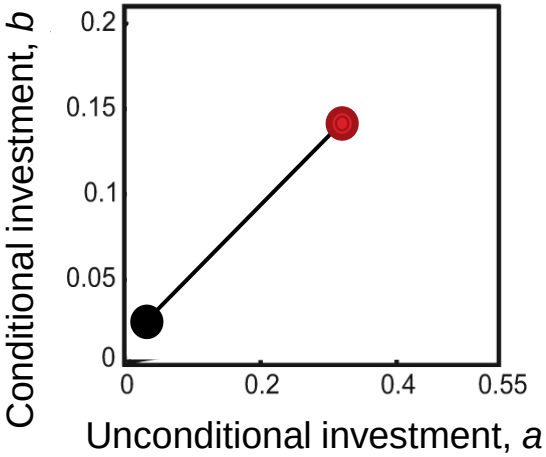
A befektetési ciklus

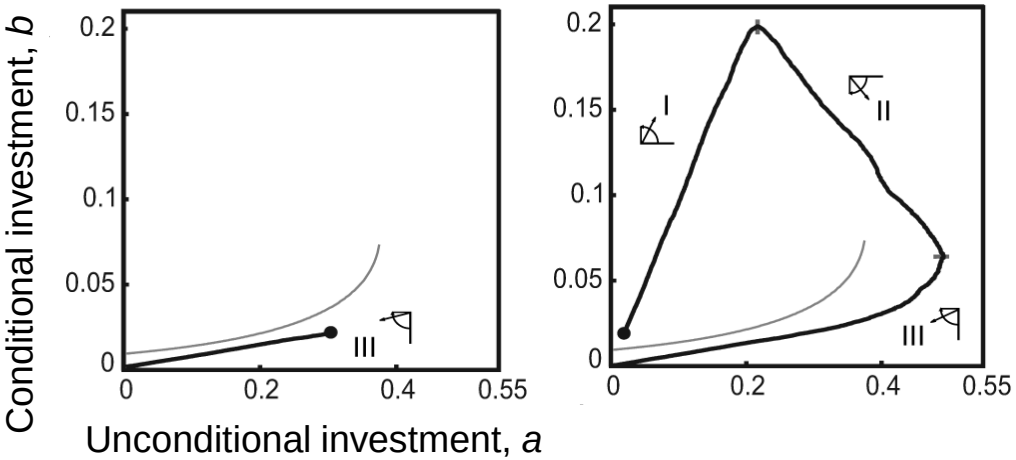


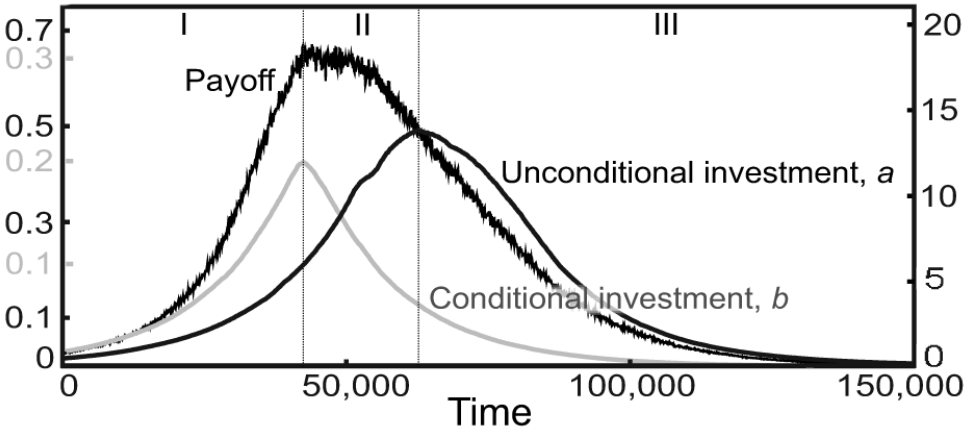
$I_t = a + b \cdot payoff_{t-1}$

Feltétlen befektetés

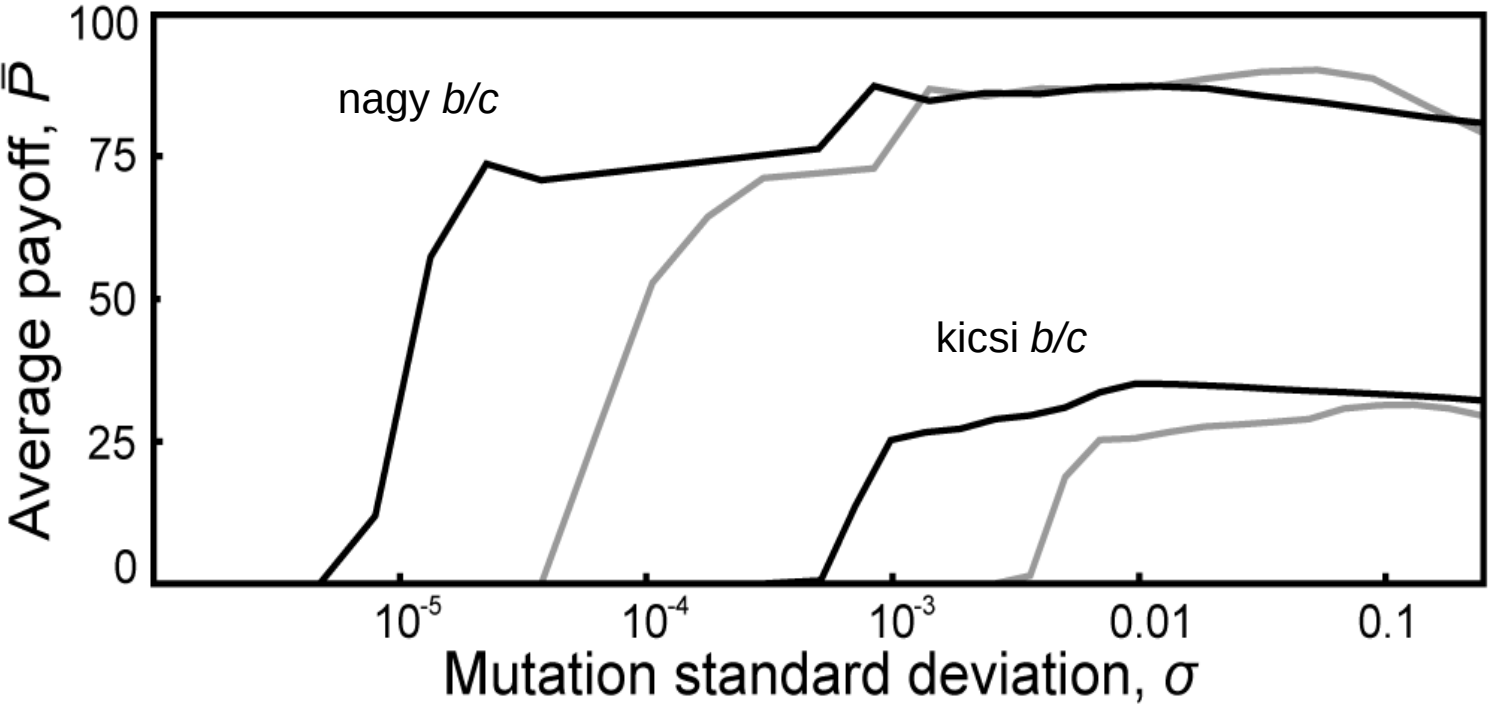
Feltételes befektetés

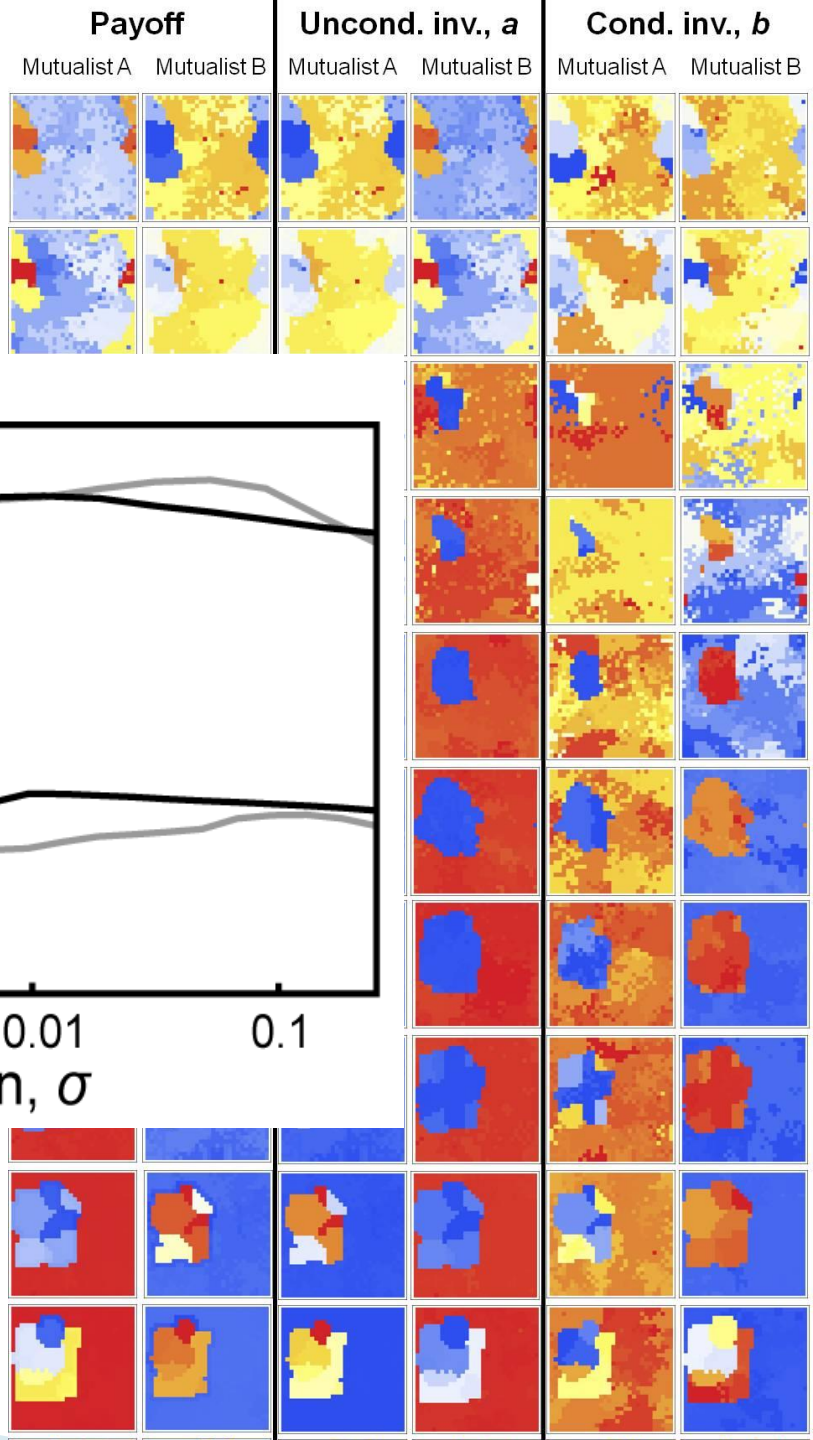






Stratégia polimorfizmus és mozaik struktúra



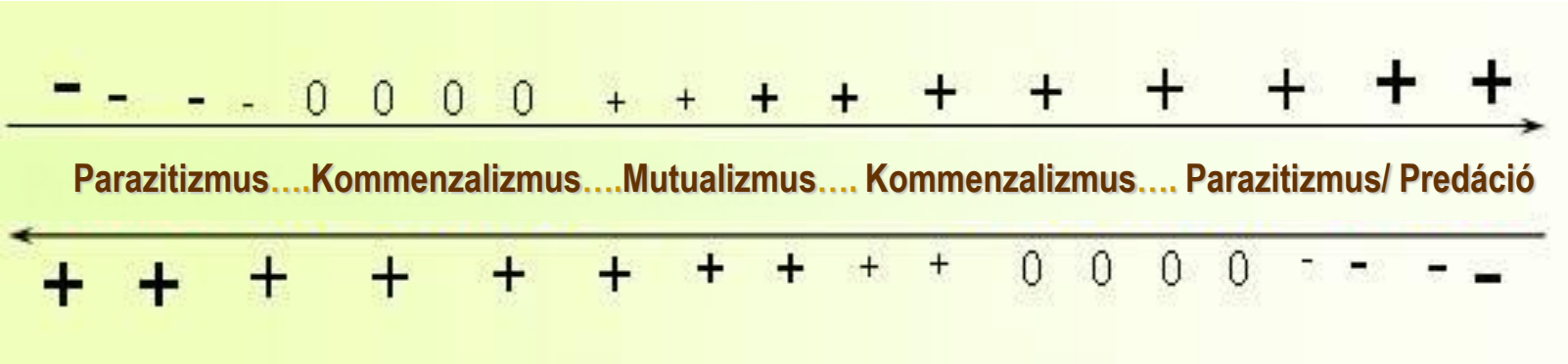


Fajkölcsönhatások

	+	0	-
+	Mutualizmus	Kommenzalizmus	Predáció/ Parazitizmus
0	Kommenzalista gazda	Neutralizmus	Amenzalizmus/ Antibiózis
-	Kizsákmányolás (préda)	Amenzalizmus	Kompetíció

Antagonizmus

Fajkölcsönhatások …. kicsit másképp



Boza Gergely
(7.505)
Email:boza.gergely5@gmail.com

Irodalom:

Az evolúció nagy lépései. 11 fejezet. (1997, Budapest) John Maynard Smith & Szathmáry Eörs

A földi élet regénye.

Symbiotic interactions. (1994, Oxford) Douglas, A. E.

The evolution of cooperation. (2004, *Quat. Rev. Biol*.) Sachs, J. L. *et al.*

New paradigms for the evolution of beneficial infections (2011, TREE) Sachs, J. L. *et al.*

Evolutionary transitions in bacterial symbiosis (2011, PNAS) Sachs, J. L. *et al.*