

Téma: Etológia a fyziológia živočíchov. Behaviorálne prejavy agresivity u živočíchov

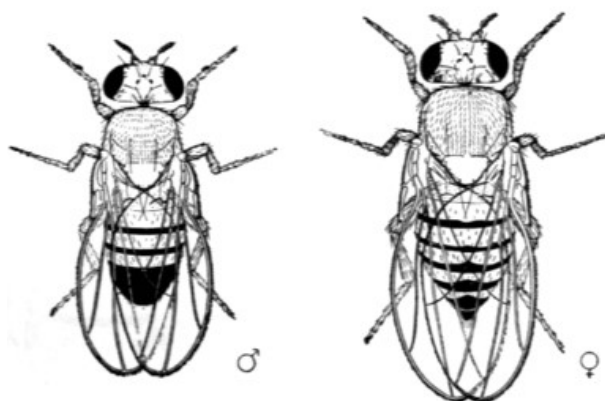
Agresivita je behaviorálny vzorec, ktorý sa vyskytuje u väčšiny preštudovaných zástupcov živočíchov. Spravidla je spojená so zápasom o zdroje potravy, výberom sexuálneho partnera alebo s bojom prežitie. Anatomické a fyziologické mechanizmy zapojené v behaviorálnych prejavoch agresivity sú u mnohých zástupcov organizmov aspoň do istej miery známe a vďaka tomu začíname lepšie rozumieť aj proximálnym (bezprostredným) a distálnym (evolučným) príčinám agresivity.

V tejto praktickej úlohe sa budete venovať analýze prejavov agresivity u niekoľkých živočíšnych druhov. Vaším cieľom bude pochopiť vplyv pohlavia jedinca na prejavy agresivity, pôsobenie vybraných neurotransmiterov na agresívne správanie a nakoniec preskúmať dostupné dáta a vyvodit' z nich hypotézu o evolučných aspektoch agresívneho správania. Text ku každej otázke si dôkladne prečítajte.

Súčasťou praktickej úlohy bude vyhodnocovanie behaviorálnych vzorcov u živočíchov na základe videozáznamov. Tieto videá (spolu 7 samostatných nahrávok) budú pustené päťkrát za sebou po prvých desiatich minútach od začiatku úlohy, ďalších päťkrát po 45 minútach a päťkrát 70 minút po začiatku, resp. 20 minút pred koncom časového limitu. Na celú úlohu máte 90 minút.

Úloha: Pozorovanie agresívneho správania u samcov a samičiek vínnej mušky (*Drosophila melanogaster*)

Preštudujte si nižšie uvedené informácie o vínnej muške a behaviorálnych vzorcoch, ktoré možno u oboch pohlaví pozorovať počas agresivity. Potom si pozorne prezrite prehrávané videá a odpovedzte na otázky uvedené nižšie.



Charakteristické prejavy agresivity u oboch pohlaví vínnej mušky zoradené podľa frekvencie:

Samičky	Samčekovia
Strkanie (<i>shove</i>) – odtlačanie druhej muchy pomocou hlavy alebo končatín	Šermovanie (<i>fencing</i>) – obaja protivníci používajú končatiny na “šermovanie” (zboku alebo spredu)
Údery hlavou (<i>headbutt</i>) – prudké narážanie hlavou, spredu, zboku alebo zozadu tela protivníka	Výpad (<i>lunge</i>) – eskalovaný prejav agresivity, prudké vrhnutie sa celým telom na protivníka s použitím vysoko zdvihnutých predných nôh
Hrozby krídlami (<i>wing threats</i>) – charakteristické pohyby krídel, ktoré slúžia na zastrašenie protivníka	Boxovanie (<i>boxing</i>) – obaja jedinci stoja na dvoch zadných pároch nôh a predný pár používajú na údery
Šermovanie (<i>fencing</i>) – obaja protivníci používajú končatiny na “šermovanie” (zboku alebo spredu) – menej časté ako u samčekov	Hrozby krídlami (<i>wing threats</i>) – charakteristické pohyby krídel, ktoré slúžia na zastrašenie protivníka

1. otázka: Prvé 3 videá zobrazujú charakteristické behaviorálne prejavy agresivity pozorované u vínnych mušiek. Na základe popisu jednotlivých behaviorálnych vzorov v tabuľke vyššie priradte videá k názvom behaviorálnych prejavov.

Behaviorálny prejav agresivity	Video č.
Údery hlavou (<i>headbutt</i>)	
Výpad (<i>lunge</i>)	
Hrozby krídlami (<i>wing threats</i>)	

2. otázka: Určte na základe jedného morfológického a jedného behaviorálneho znaku, v ktorom z videí 4 a 5 vidíte samčekov a v ktorom samičky. Vychádzať pritom môžete aj z vyššie uvedených schém a informácií.

Video 4:

Video 5:

Odôvodnenie na základe morfológických znakov:

Odôvodnenie na základe behaviorálnych prejavov:

3. otázka: Chcete preštudovať behaviorálne prejavy agresivity u blízko príbuznej muchy *D. melanogaster*, konkrétne u druhu *Drosophila simulans*. Doteraz neboli u tejto muchy robené žiadne experimenty na popísanie behaviorálnych prejavov agresivity. Máte k dispozícii dve nasledujúce experimentálne schémy:

- a) po zakuklení sú jednotlivé kukly odseparované do samostatných komôrok, kde sa vyľahnu imága, ktoré sú vo veku 3-5 dní konfrontované s iným jedincom toho istého druhu.
- b) všetky muchy sú od začiatku chované v jednej nádobe, v ktorej sa z kukiel priebežne ľahnu imága. Pred samotným experimentom je z tejto nádoby vybratá jedna mucha a konfrontovaná s iným jedincom toho istého druhu, ktorý bol chovaný v inej nádobe s ďalšími muchami.

Najviac vás zaujíma otázka, či sú behaviorálne prejavy agresivity u tejto muchy kódované geneticky. Ktorú z vyššie uvedených experimentálnych schém si vyberiete pre svoje experimenty a prečo?

Agresívne súboje samčekov drozofily vedú v konečnom dôsledku k nastoleniu hierarchie, čo znamená, že z dvojice samčekov sa jeden stane dlhodobo dominantným a druhý dlhodobo submisívnym. Submisivita sa v tomto prípade prejavuje napríklad tak, že submisívny samček sa v ďalších súbojoch veľmi výnimočne dostane k prejavom intenzívnej agresie (napr. výpady) a dlhodobo prehráva s dominantným samčekom všetky ďalšie súboje o zdroje (potravu alebo samičky).

V tabuľke nižšie sú popísané výsledky nasledujúceho experimentu. V prvom kole sa nechali navzájom súperiť samčekovia *D. melanogaster* o potravu. Výsledkom tohto súperenia bolo nastolenie hierarchie – vzťahu dominancie a submisivity medzi danými dvoma jedincami. Títo dvaja jedinci potom boli prenesení do dvoch oddelených komôrok, kde samostatne zápasili s ďalšími muchami (druhé kolo). Výsledky súbojov z druhého kola sú uvedené v tabuľke nižšie. Ako kontrola v tomto experimente slúžil samček, ktorý predtým vôbec nebojoval (sociálne izolovaný).

	Vít'az		Porazený		Sociálne izolovaný	
	Celkovo	%	Celkovo	%	Celkovo	%
Výhra	16.0	59.3	3.0	8.1	18.0	36.0
Prehra	6.0	22.2	20.0	54.1	11.0	22.0
Remíza	5.0	18.5	14.0	37.8	21.0	42.0
Spolu zápasov	27.0	100.0	37.0	100.0	50.0	100.0

Tabuľka: Absolútne a percentuálne podiely výhier, prehíer a remíz v súbojoch troch rôznych typov múch (popísané v texte vyššie).

4. otázka: Ktoré z nasledujúcich tvrdení sú v súlade z dátami uvedenými v tabuľke?

- A) Samček, ktorý bol v prvom kole ustanovený ako porazený, síce častejšie prehráva, ale predsa len si vyvinul taktiku boja a je v súbojoch úspešnejší ako samček, ktorý nikdy predtým nebojoval.
- B) Samček, ktorý bol v prvom kole ustanovený ako porazený si zachováva porazeneckú mentalitu a je náchylný prehrávať aj ďalšie súboje.
- C) Vít'az prvého kola vyháva ďalšie súboje častejšie než samček, ktorý nikdy nebojoval – vybudoval si teda mentalitu víťaza.
- D) Úspech či neúspech v prvom kole súbojov nijako neovplyvňuje úspech v druhom kole – nič ako porazenecká či víťazná mentalita neexistuje.

Na videách 6 a 7 vidíte súboje dvoch jedincov (video 6 – dve samičky, video 7 – dvaja samčekovia), u ktorých je istým spôsobom poškodená regulácia vývinu pohlavia.

5. otázka: Vyberte z nasledujúcich možností tie, ktoré najlepšie opisujú každé z videí:

- A) Prejavy agresivity viditeľné vo videu sú najmä šermovanie (*fencing*), hrozby krídlami (*wing threats*) a údery hlavou (*headbutt*). Ide o prejavy agresivity typické pre samičky.
- B) Prejavy agresivity viditeľné vo videu sú najmä šermovanie (*fencing*), hrozby krídlami (*wing threats*) a údery hlavou (*headbutt*). Ide o prejavy agresivity typické pre samčekov.
- C) Hlavným prejavom agresivity je niekoľko za sebou nasledujúcich výpadov (*lunge*). Ide o typický prejav samčej agresivity.
- D) Hlavným prejavom agresivity je niekoľko za sebou nasledujúcich výpadov (*lunge*). Ide o typický prejav samičej agresivity.
- E) Hlavným prejavom agresivity je niekoľko za sebou nasledujúcich sérií strkania (*shove*). Ide o typický prejav samčej agresivity.

Video 6: možnosť _____

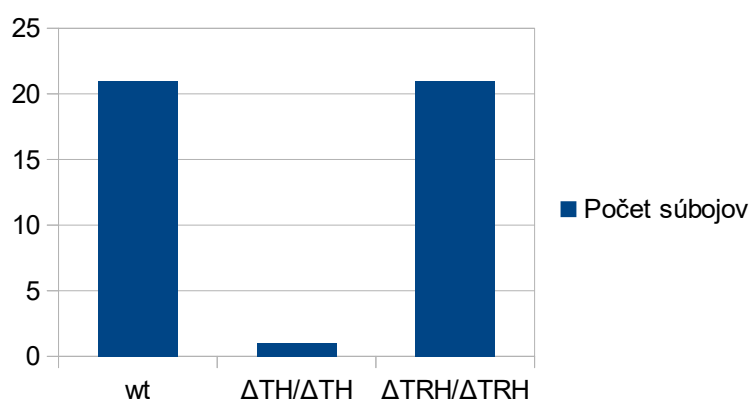
Video 7: možnosť _____

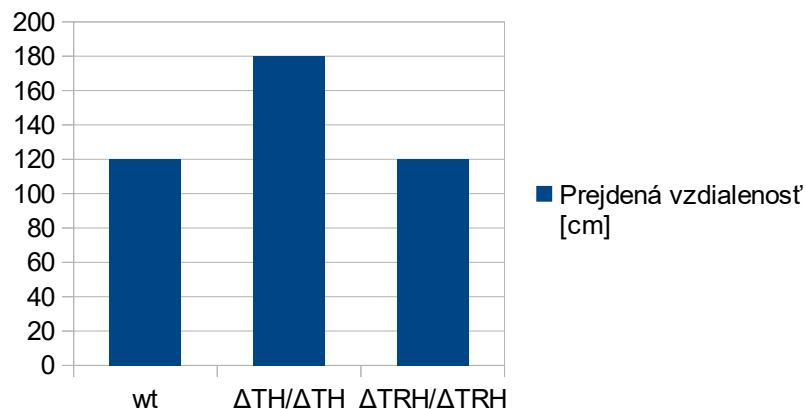
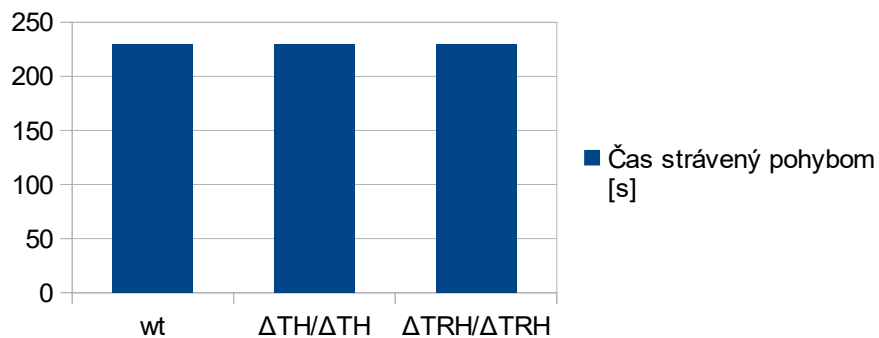
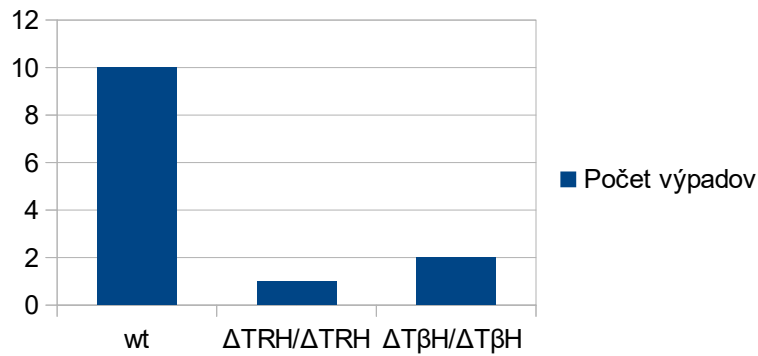
6. otázka: Videá 6 a 7 boli natočené v rámci experimentu, ktorý skúmal úlohu génu *transformer* (*tra*) v určovaní agresívneho správania u oboch pohlaví. Jedince, ktoré ste pozorovali vo videách 6 a 7, majú na úrovni konkrétnych neurónov vymenené pohlavne-špecifické verzie génu *transformer* (*tra*), to znamená, že samičky majú iba verziu génu *tra* špecifickú pre samčekov a naopak. Čo na základe týchto informácií a správania múch, ktoré ste pozorovali vo videách, usudzujete o úlohe génu *tra* v determinácii pohlavne-špecifických behaviorálnych vzorov u *D. melanogaster*?

- A) Gén *tra* determinuje samčí typ agresivity u samčekov a samičí typ agresivity u samičiek.
- B) Gén *tra* je významný pri determinácii behaviorálnych prejavov agresivity u samčekov, no nie u samičiek.
- C) Gén *tra* je významný pri determinácii behaviorálnych prejavov agresivity u samičiek, no nie u samčekov.
- D) Gén *tra* nemá úlohu v determinácii prejavov agresivity.

Expresia vybraných génov – to znamená výroba proteínov na základe informácie v DNA – v konkrétnych neurónoch môže ovplyvňovať, aké receptory sa na povrchu týchto neurónov nachádzajú a tým pádom aj ich citlivosť na vybrané neurotransmitery. Neurotransmitery dopamín, serotonín a oktopamín (analog noradrenalínu u stavovcov) u vlnnej mušky ovplyvňujú agresívne správanie.

V nasledujúcich grafoch vidíte výsledky experimentov so samčkami *D. melanogaster*. Správanie dvoch samčekov bolo sledované v každom experimente v rovnakých podmienkach, počas časového intervalu 20 minút. Charakteristiky jednotlivých jedincov sú v grafoch označené nasledovne: $\Delta TH/\Delta TH$ – znefunkčnenie génu pre tyrozín hydroxylázu (enzým esenciálny pre biosyntézu dopamínu); $\Delta TRH/\Delta TRH$ – znefunkčnenie génu pre tryptofán hydroxylázu (enzým esenciálny pre biosyntézu serotonínu); $\Delta T\beta H/\Delta T\beta H$ – znefunkčnenie génu pre tyramín β -hydroxylázu (enzým esenciálny pre biosyntézu oktopamínu). Označenie *wt* znamená štandardný typ, teda jedinec s funkčnými verziami všetkých enzýmov.





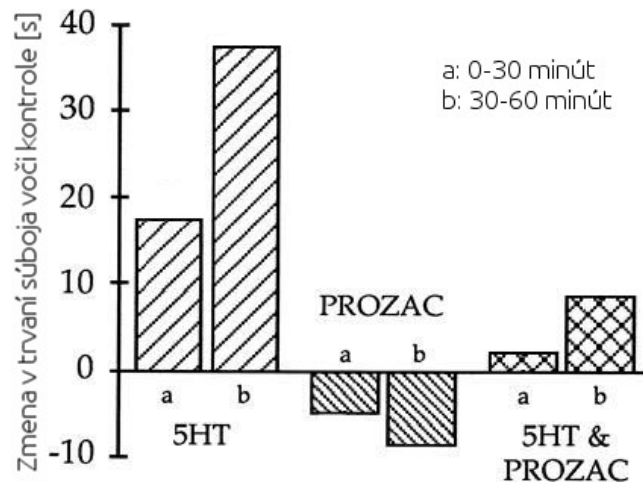
7. otázka: Ktoré z nasledujúcich tvrdení o vzťahu neurotransmitterov a regulácie agresivity u samčiekov *D. melanogaster* súhlasia s výsledkami experimentov zobrazenými v grafoch?

- A) Dopamín je kľúčový pre prejavy eskalovanej agresivity.
- B) Serotonín aj oktopamín sú dôležité pre eskaláciu agresivity.
- C) Muchy deficitné v syntéze oktopamínu majú problémy zapájať sa do sociálnych interakcií vo všeobecnosti a preto je počet súbojov, ktoré absolvujú za daný čas oveľa nižší než u štandardných múch.
- D) Dopamín je kľúčový pre zapojenie sa do sociálnych interakcií – muchy, ktoré majú poškodenú syntézu dopamínu, sa menej zapájajú do súbojov a čas trávia rýchlym pohybom po teritóriu.

- E) Deficiencia v syntéze serotonínu vedie k nižšej excitabilite – takéto muchy sa menej zapájajú do súbojov a súboje, do ktorých sa zapoja, spravidla neeskalujú.
- F) Oktopamín je neurotransmitterom kľúčovým pre iniciáciu motorických prejavov – muchy deficitné v jeho syntéze sa v porovnaní so štandardnými muchami menej a pomalšie pohybujú.
- G) Správna syntéza serotonínu podmieňuje štandardnú motoriku – muchy s poruchou v syntéze serotonínu sa hýbu rovnako veľa, ale pomalšie ako štandardné muchy.

8. otázka: Ako už viete, pri súbojoch samčiekov *D. melanogaster* dochádza k nastoleniu hierarchických vzťahov. Boli robené experimenty, v ktorých bolo krížené potomstvo víťazov. V rámci takéhoto potomstva boli znovu vyselektovaní samčekovia, ktorí najčastejšie vyhrávali súboje, a potomstvo týchto múch bolo opäť skrížené. Takýmto krížením línií víťazov počas 35 generácií boli získaní samčekovia s tzv. *bully* fenotypom. *Bully* samčekovia v 100 % prípadov víťazia nad muchami z 1. generácie. Stratégia *bully* samčiekov je zaútočiť skôr ako súper, skôr sa u nich v súboji objavia eskalované prejavy agresivity a pri výpadoch protivníka nikdy neuhnú, ale bojujú ďalej. Experimenty naznačujú, že za *bully* fenotyp môžu zodpovedať zmenené hladiny neurotransmitterov. Vysvetlite, ako je možné dosiahnuť krížením línií víťazných samčiekov zmeny v hladinách neurotransmitterov.

Vínne mušky nie sú jediným zástupcom bezstavovcov, u ktorých bolo študované agresívne správanie. U homárov (*Homarus americanus*) je agresívne správanie preštudované ako prostriedok získavania schránok, potravy alebo partnera na párenie. Podobne ako u drozofíl, po súbojoch sa ustanovuje hierarchia víťaza a porazeného. V experimente, ktorého výsledkom je graf nižšie, boli skúmané efekty serotonínu (5HT) a Prozacu (látka zabraňujúca prijatiu 5HT neurónmi) na správanie submisívneho samčeka v druhom kole súbojov. Na osi y je zobrazený rozdiel medzi submisívnym samčekom, ktorému bola do hemolymfy injektovaná uvedená látka (5HT alebo Prozac; experimentálny súboj) a kontrolným submisívnym samčekom, ktorému bol injektovaný fyziologický roztok (kontrolný súboj). Výška každého stĺpca v grafe zodpovedá hodnote, ktorá sa vypočíta ako trvanie experimentálneho súboja mínus trvanie kontrolného súboja. Pri každej kombinácii injektovaných látok bola agresivita meraná počas prvých 30 minút (stĺpec a) a počas druhých 30 minút (stĺpec b) od začiatku experimentu.



9. otázka: Aká je na základe uvedených výsledkov úloha serotonínu v ovplyvňovaní prejavov agresivity u homárov?

- A) Serotonín je zapojený do udržiavania hierarchie – stimuluje pretrvávanie submisívneho správania.
- B) Prerušenie serotonínovej signalizácie stimuluje submisívnych samčekov k prejavom agresivity, ku ktorým by inak nedošlo.
- C) Serotonín zabezpečuje eskaláciu agresivity najmä u dominantných samčekov.
- D) Homáre pravdepodobne nemajú žiadnu prirodzenú serotonínovú signalizáciu a serotonín ovplyvňuje ich agresívne správanie iba v prípade, že je dodaný externe.
- E) Serotonín sa podieľa na stimulácii agresívneho správania u submisívnych samčekov.

10. otázka: V šesťdesiatych rokoch minulého storočia španielsky vedec José Delgado, ktorý sa dlhodobo venoval fyziológii mozgu, vykonal jeden zo svojich najznámejších experimentov. Do mozgu býka implantoval elektrické zariadenie, ktoré bolo ovládateľné diaľkovo. Po stlačení tlačidla na ovládači zariadenie vyslalo krátky elektrický pulz do mozgu zvierat'a. Pomocou tohto ovládača dokázal Delgado zastaviť útočiaceho býka na diaľku. Býk sa po stimulácii elektrickým zariadením ďalej o človeka, na ktorého predtým útočil, nezaujímal. Vysvetlite, aký by mohol byť mechanizmus pôsobenia takéhoto zariadenia.

11. otázka: Pre bezstavovce aj stavovce sú charakteristické vzorce agresívneho správania, pri ktorých dochádza najprv k ritualizovaným alebo málo intenzívnym prejavom agresivity (hrozby krídlami u drozofíl, pohybovanie zdvihnutými klepetami u homárov, šuchorenie peria u vtákov) a ďalej konflikt môže, no nemusí eskalovať do ďalších, intenzívnejších štádií (výpady u drozofily, útok klepetami na súperu u homárov, d'obanie u vtákov). Akú evolučnú výhodu pre oboch súperov predstavuje ukončenie súboja pred eskaláciou k intenzívnym prejavom agresivity?

12. otázka: Agresívne správanie je u mnohých druhov živočíchov typickým prejavom samčieho súperenia o partnerku na párenie. Súboje samčekov sú tak súčasťou pohlavného výberu. Je možné ich zaradiť do dvoch podtypov pohlavného výberu: buď ako **intrasexuálnu** selekciu, pri ktorej dva samčeky navzájom zápasia a víťaz získa právo párenia, zatiaľ čo porazený sa dobrovoľne vzdá tejto možnosti, alebo ako **intersexuálnu** selekciu, keď na základe pozorovania súboja samička rozhodne, s ktorým zo súperov sa bude páriť.

- a) Ktorý z podtypov pohlavného výberu – inter- alebo intrasexuálna selekcia – môže viesť k evolučnému vzniku znakov, ktoré majú negatívny dopad na prežívanie daného jedinca? Typickým príkladom takejto štruktúry je páví chvost, ktorý čím je pôsobivejší, tým väčšou prekážkou je pre svojho nositeľa pri unikaní predátorom. Svoj výber vysvetlite.

- b) Prejavy agresivity ako nástroj na získanie partnera na párenie sa v rámci druhov živočíchov oveľa častejšie vyskytujú u samcov než u samičiek. Pokúste sa sformulovať hypotézu, ktorá by vysvetľovala evolučný význam tohto nepomeru.

Poznámky:

Autor: Mgr. Katarína Juríková
Recenzia: Mgr. Zuzana Dzirbíková, PhD.

Redakčná úprava: doc. Mgr. Miroslava Slaninová, PhD.
Slovenská komisia Biologickej olympiády
Vydal: IUVENTA Slovenský inštitút mládeže, Bratislava 2016