

University of Groningen

## Evolutionary dynamics of a selfish gene

van Boven, Robert Michiel

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

1997

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

van Boven, R. M. (1997). *Evolutionary dynamics of a selfish gene*. s.n.

**Copyright**

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

**Take-down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

## Samenvatting

Mendels eerste wet van gelijke uitsplitsing van genen is één van de basisprincipes in de biologie. Elk sexueel diploid organisme bezit twee kopieën van de meeste genen en geeft met waarschijnlijkheid  $\frac{1}{2}$  de ene kopie, en met waarschijnlijkheid  $\frac{1}{2}$  de andere kopie aan de nakomelingen door. Hoewel het in de praktijk gebleken is dat verreweg de meeste genen eerlijk uitsplitsen, zijn er ook uitzonderingen op deze regel. Het bestaan van deze 'segregation distorters' heeft geleid tot de vraag waarom de uitsplitsing van genen tijdens de meiose doorgaans zo eerlijk verloopt. Immers, elk gen dat er in slaagt om in meer dan de helft van de nakomelingen terecht te komen heeft een selectief voordeel, en zal in frequentie toenemen in de populatie.

Het *t* complex van de huismuis is één van de bekendste segregation distorters. De zogenaamde *t* haplotypen hebben, in combinatie met het wildtype (+), een sterk segregatie-voordeel (een *+/t* mannetje levert ongeveer 90 procent *t*-dragende geslachtscellen). Aan de andere kant hebben *t* haplotypen een groot nadeel in homozygote toestand: Homozygote *t/t* mannetjes zijn bijna altijd steriel, en bovendien zijn meestal zowel de homozygote mannetjes als vrouwtjes verminderd levensvatbaar.

In dit proefschrift worden een aantal modellen naar voren gebracht om de evolutie van segregation distorters beter te begrijpen. Hoewel alle modellen geïnspireerd zijn door het *t* complex van de huismuis, heb ik geprobeerd om de modellen zo algemeen te houden dat de inzichten ook nog van algemeen belang zijn. In het bijzonder richt ik me op de competitie tussen verschillende segregation distorters, en op het effect van populatiestructuur op het evolutionair succes van een segregation distorter.

In de meeste modellen wordt de aanname gemaakt dat populaties oneindig groot en ongestructureerd zijn. Dit wordt voornamelijk gedaan om de analyse te vergemakkelijken. Het is echter helemaal niet zo duidelijk of de resultaten verkregen met zulke modellen ook nog betekenis hebben in populaties die niet oneindig groot en goed gemengd zijn. De huismuis bijvoorbeeld leeft in relatief kleine en geïsoleerde familieverbanden, en het is al vaak gesuggereerd dat de groepsstructuur een belangrijke rol speelt bij het laag houden van de frequentie van het *t* haplotype. Daarom wordt in hoofdstuk 2 een model bestudeerd waarin die groepsstructuur expliciet is meegenomen. De aandacht is vooral gericht op de vraag hoe de eigenschappen van het *t* haplotype en de populatiestructuur de frequentie van een segregation distorter bepalen. Het blijkt dat de meest "zelfzuchtige" distorters die heel efficiënt het wildtype "uitbuiten" meestal niet de hoogste frequentie bereiken. Aan de ene kant bereiken zulke efficiënte distorters wel heel hoge frequenties in afzonderlijke families, maar beperken aan de andere kant ook de output van zulke families (in de vorm van nageslacht). Ik suggereer dat het feit dat de segregation ratio (=de mate van zelfzuchtigheid) van het *t* haplotype in natuurlijke populaties wel hoog, maar niet maximaal is, een gevolg is van deze tegengestelde belangen.

Op verschillende plaatsen in hoofdstuk 2 wordt impliciet aangenomen dat segregation distorters die hoge frequenties bereiken een evolutionair voordeel hebben ten opzichte van segregation distorters die minder efficiënt het wildtype uitbuiten. Er is, met andere woorden, verondersteld dat in de loop van de evolutie segregation distorters die de hoogste frequenties bereiken alle

andere segregation distorters uit de populatie zullen verdringen. Om te zien of dat ook werkelijk gebeurt, wordt in hoofdstuk 3 systematisch de competitie tussen twee segregation distorters bestudeerd. Het blijkt dat, in tegenstelling tot wat vaak wordt gedacht, coëxistentie van twee distorters heel wel mogelijk is. Zelfs in een oneindig grote populatie slagen distorters die hoge frequenties bereiken er meestal niet in om minder zelfzuchtige genen uit te sluiten. De meest belangrijke voorwaarde voor coëxistentie van verschillende segregation distorters is het optreden van complementariteit, het fenomeen dat de fitness van individuen die heterozygoot zijn voor twee *t* haplotypen vaak hoger is dan de fitness van de homozygoten (die steriel of letaal zijn). De resultaten van dit hoofdstuk zijn geen artefact van de aanname dat de populatie oneindig groot is, maar worden ook gevonden in een een gestructureerde populatie met beperkte migratie tussen de families.

In hoofdstuk 4 wordt de competitie tussen twee segregation distorters in een oneindig grote populatie op een meer wiskundige manier bestudeerd. De meeste modellen veronderstellen dat er geen verschillen zijn tussen de geslachten (dit weer ter vergemakkelijking van de analyse). Het blijkt dat het vaak mogelijk is om de resultaten voor een model met twee geslachten te begrijpen op basis van een model zonder verschillende geslachten. Een volledige analyse is echter niet altijd mogelijk. Daarom is de aandacht voornamelijk gericht op invasie van zeldzame distorters. Het blijkt mogelijk om een aantal expliciete invasie-criteria af te leiden. De invasie-criteria laten zien dat het bijna altijd mogelijk is om distorters te vinden die kunnen binnendringen, ook als ze minder zelfzuchtig zijn dan de reeds aanwezige distorter. Het blijkt dat zelfs distorters die een segregatie-nadeel hebben in combinatie met het wildtype, soms kunnen binnendringen. Ik beargumenteer dat zeldzame distorters een inherent voordeel hebben, en dat het evolutionair success van segregation distorters zeker niet kan worden bepaald op grond van simpele fitness-vergelijkingen.

In de hoofdstukken 3 en 4 ligt de nadruk op competitie tussen twee segregation distorters. In hoofdstuk 5 bestudeer ik de competitie tussen grote aantallen segregation distorters. Eerst wordt het meest simpele geval van een constante mate van complementariteit bekeken. In dit geval blijkt er een eenvoudige relatie te bestaan tussen de mate van complementariteit en de minimale segregation ratio die nodig is voor invasie. Naarmate de hoeveelheid complementariteit toeneemt, neemt de minimale segregation ratio die nodig is voor invasie af. In het minder simpele (maar meer realistische) geval dat er een trade-off bestaat tussen de segregation ratio en de mate van complementariteit hangt de uitkomst van competitie af van details van de trade-off: In sommige gevallen kunnen grote aantallen distorters samenleven, en bereiken de minst zelfzuchtige distorters de hoogste frequentie, terwijl in andere gevallen alleen heel zelfzuchtige typen kunnen samenleven. In specifieke gevallen blijkt het bovendien mogelijk dat de uitkomst van competitie sterk afhangt van de beginvoorwaarden. Al met al laat de analyse zien dat coëxistentie van verschillende segregation distorters gemakkelijk optreedt, en dat alleen onder heel bijzondere omstandigheden alleen de meest zelfzuchtige distorter overblijft.

In hoofdstuk 6 worden de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* besproken. Het blijkt dat de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* in het algemeen overeenstemmen met de theoretische voorspellingen. In hoofdstuk 6 worden de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* besproken. Het blijkt dat de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* in het algemeen overeenstemmen met de theoretische voorspellingen. In hoofdstuk 6 worden de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* besproken. Het blijkt dat de resultaten van de experimenten met *Drosophila* en *Arabidopsis* in het algemeen overeenstemmen met de theoretische voorspellingen.

zien of dat ook werkelijk  
e segregation distorters  
t, coëxistentie van twee  
agen distorters die hoge  
uit te sluiten. De meest  
distorters is het optreden  
: heterozygoot zijn voor  
ie steriel of letaal zijn).  
it de populatie oneindig  
ie met beperkte migratie

ers in een oneindig grote  
odellen veronderstellen  
elijking van de analyse).  
met twee geslachten te  
en volledige analyse is  
op invasie van zeldzame  
af te leiden. De invasie-  
e kunnen binnendringen,  
olijkt dat zelfs distorters  
kunnen binnendringen.  
en dat het evolutionair  
nd van simpele fitness-

segregation distorters.  
gation distorters. Eerst  
tariteit bekeken. In dit  
omplementariteit en de  
heid complementariteit  
asie af. In het minder  
en de segregation ratio  
details van de trade-off:  
en bereiken de minst  
leen heel zelfzuchtige  
ogelijk dat de uitkomst  
t de analyse zien dat  
t, en dat alleen onder  
overblijft.

In hoofdstuk 6 wordt een aantal modellen bestudeerd die meer specifiek op het *t* complex zijn toegesneden. In de voorafgaande hoofdstukken zijn segregation distorters beschouwd als verschillende varianten van één gen. In de praktijk gaat het echter altijd om meerdere nauw gekoppelde genen: Een 'responder' gen dat bepaalt of het chromosoom gevoelig is voor segregation distortion, en een aantal 'distorter' genen die de kracht van segregation distortion bepalen. In het lab zijn zo een groot aantal verschillende *t* haplotypen geconstrueerd. In de natuur blijken echter maar twee typen voor te komen, het wildtype en het 'complete' *t* haplotype. Dit zou het gevolg kunnen zijn van selectie tegen zogenaamde partiële *t* haplotypen. Mijn modellen voorspellen echter dat partiële, insensitive, en suicidale *t* haplotypen kunnen samenleven met het complete *t* haplotype. De modellen laten bovendien zien dat het zelfs niet ondenkbaar is dat een combinatie van twee partiële *t* haplotypen het complete *t* haplotype uit de populatie verdringt. Toch blijken partiële *t* haplotypen afwezig te zijn in natuurlijke populaties. De discrepantie tussen modelvoorspellingen en situatie in het veld duidt er op dat nog lang niet alle aspecten van het *t* complex goed begrepen zijn. Toekomstig onderzoek naar de precieze situatie in het veld, naar de structuur en functie van het responder gen, als ook theoretisch onderzoek (o.a. naar de rol van seksuele selectie), is nodig om tot een beter begrip van dit fascinerende modelsysteem te komen.