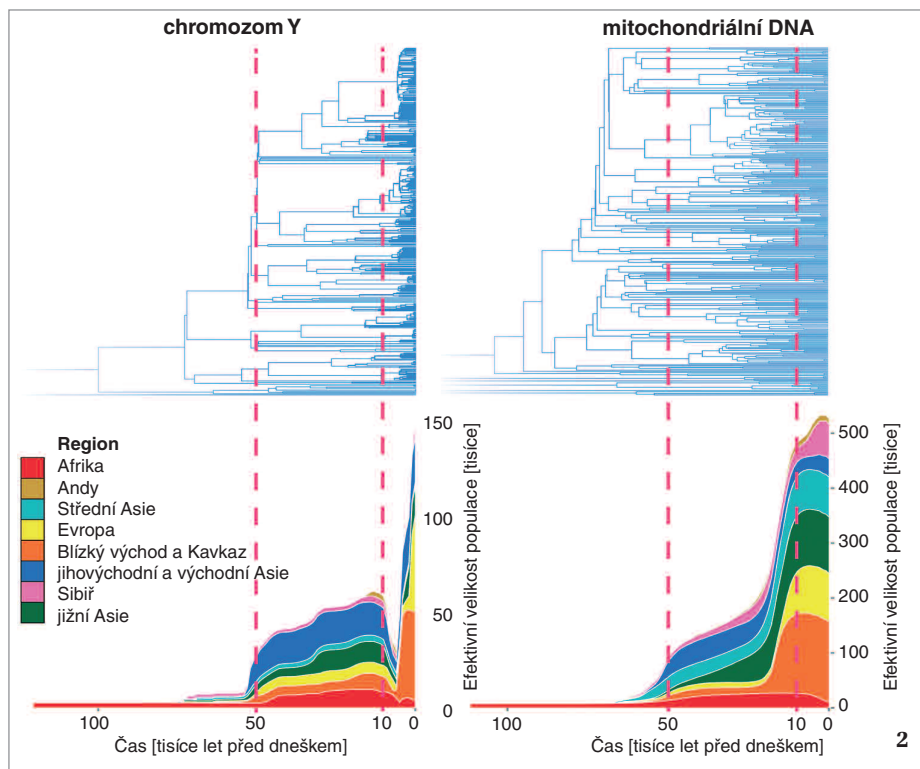


Další populační růst nastal podle výše uvedené studie po ústupu posledního maxima doby ledové, ale opět jen v ženské části populace. U mužů je naopak podle genetické diverzity chromozomu Y patrný výrazný pokles efektivního počtu před 4–8 tisíci let, který podle autorů není výsledkem selekce, ale souvisí s rozšířením zemědělství. Byli to totiž právě muži, kteří předávali novou kulturu (pěstování obilovin a chov dobytka), čímž zároveň zvýšili variabilitu své reprodukční úspěšnosti (platí, že čím je tato variabilita vyšší, tím je efektivní velikost populace vzhledem k reálné populaci nižší).

Skutečnost, že rozdíl v reprodukční zdatnosti mužů a žen mohou skutečně ovlivnit variabilitu chromozomu Y, byla již dříve ukázána na historickém příkladě – na území bývalé Mongolské říše se dnes v neobvykle vysoké frekvenci (ca 8 %, tedy asi 16 milionů osob) objevuje haploskupina označovaná C3\*, jejíž stáří spadá do doby vlády Čingischána na začátku 13. stol. A podle autorů výše citované studie lze podobné „harémové“ chování připisat i mužům, kteří kdysi zakládali zemědělské kolonie na nových územích. Počkejme si, k jakým dalším zjištěním se analýzami genetické diverzity uniparentálních linií dospěje, až budou z jednotlivých světových regionů výsledky analýz srovnatelného množství vzorků.

Seznam použité literatury najdete na webové stránce Živy.



2 Bayesovské panoramatické grafy zachycující nárůst efektivního počtu mužů (vlevo) a žen (vpravo) v jednotlivých regionech. Zatímco u mužů došlo zhruba před 10 tisíci let ke snížení efektivního počtu a poté k dramatickému nárůstu,

ženy expandovaly od období ca před 50 tisíci let stále. Grafy mají jiná měřítka na ose y – efektivní velikost počtu žen je tedy mnohem vyšší než u mužů. Blíže v textu. Podle: M. Karmin a kol. (2015), se svolením vydavatele, upraveno

Jan Toman

## O pohlavním rozmnožování a jeho paradoxech 1.

**Pohlavní rozmnožování bývá označováno jako královna všech evolučních problémů. Od vydání Darwinova díla O původu druhů a začátku moderní éry evoluční biologie uplynulo více než půl druhého století, ale stále s jistotou nevíme, proč tento způsob rozmnožování mezi eukaryotickými organismy zcela převažuje.**

### Proč je tak paradoxní?

Pohlavní rozmnožování si můžeme definovat jako proces sestávající z redukčního dělení – meiózy, kterou vznikají haploidní (s polovičním počtem chromozomů oproti dospělému diploidnímu jedinci) pohlavní buňky, a splynutí (syngamie) dvou těchto pohlavních buněk pocházejících zpravidla od dvou různých jedinců stejného druhu. Jako savci si už ani neuvědomujeme, jak je existence pohlavního rozmnožování vlastně paradoxní. Ve skutečnosti představuje jednu z nejzáhadnějších vlastností živých organismů – přináší totiž s sebou mnoho naprosto očividných nevýhod. Jednou z nej-

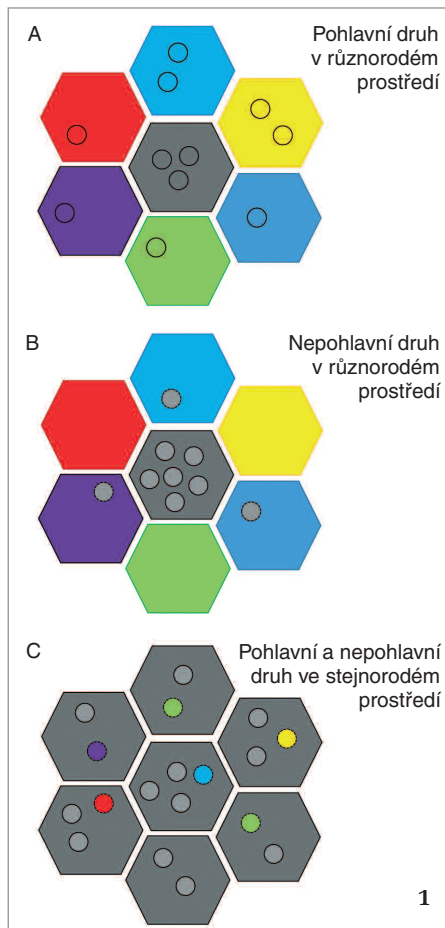
markantnějších je tzv. dvojnásobná cena sexu neboli dvojnásobná ekologická cena samců. Populace nepohlavních jedinců, např. partenogenetických samic, jež ztratily schopnost pohlavního rozmnožování, by za ideálních podmínek prostředí a dostatku živin mohla růst dvojnásobnou rychlostí v porovnání s populací, která musí neustále vyšetpovat samce. Už ne tak zjevná, ale o to důležitější je tzv. cena meiózy neboli dvojnásobná genetická cena samců. Pohlavní jedinec předá každému ze svých potomků právě polovinu své genetické výbavy. Nepohlavní potomstvo oproti tomu sdílí se svými rodiči, s výjimkou vzácně

vznikajících mutací, naprosto všechny geny v totožných variantách – alelách. Pohlavní rozmnožování spojené s vyhledáváním partnerů je také velmi náročné na energii a čas, které by nepohlavní jedinec mohl vložit přímo do vytváření potomků. Nejrušnější způsoby lákání nebo vyhledávání partnerů navíc výrazně zvyšují riziko parazitace a predace pohlavního jedince, o pohlavním styku nemluvě – stačí si vzpomenout, kolik patogenů se přenáší pohlavní cestou. Genetický aparát zodpovědný za meiózu je v porovnání s mitózou mnohem komplexnější, což zvyšuje pravděpodobnost jeho poškození v důsledku mutací a následnou neplodnost či sníženou plodnost jedince. Meióza je také energeticky a hlavně časově náročnější než mitóza. Jedinec, který se dožil pohlavní dospělosti, navíc dokázal svou životaschopnost, a kombinace alel v jeho genomu je tudíž v daném prostředí výhodná. V průběhu meiózy se ale náhodně namíchá a potomkovi předá jen z jedné poloviny. A to jsme zatím nezmiňovali zvýšenou mutační rychlost samců nebo Alleeho efekt, tedy náchylnost pohlavních druhů, v nichž se partneři pro úspěšnou produkci potomstva musejí nejprve vyhledat, ke zmenšení populace. Pokud klesne hustota populace pod určitou úroveň, druh vymře.

O kolik jednodušší by byla prostá nepohlavní reprodukce, kterou vidíme u prokaryot. Nebo alespoň druhotně nepohlavní rozmnožování občas se vyskytující u eukaryotických organismů. Přesto ale pohlavní rozmnožování mezi eukaryotickými druhy naprosto převažuje. Jaké zásadní výhody

1 Podle hypotéz loterie (Williams 1975), vlastního pokoje (Maynard Smith 1978) a životem kypícího břehu (Bell 1982; o všech hypotézách viz také Flegr 2005) přináší pohlavní rozmnožování výhodu produkcí variabilního potomstva.

- Hypotéza loterie vidí výhodu konkrétně v tom, že se v různorodém prostředí vždy nalezne unikátní potomek skvěle přizpůsobený danému ostrůvku (A). Uniformní nepohlavní potomstvo je naopak přizpůsobeno pouze jednomu typu ostrůvku, nebo průměrnému stanovišti (B). Extrémním případem je výhoda pohlavnosti podle teorie genetické elity (sisyfovských genotypů) – v každé generaci se vyšťepí malá frakce momentálně výborně přizpůsobených jedinců s obrovským rozmnožovacím potenciálem.
- Podle hypotézy vlastního pokoje výhoda různorodých pohlavních potomků spočívá v jejich menší vzájemné konkurenci. Každý si na stanovišti najde ostrůvek a zdroj, který mu vyhovuje nejlépe (A).
- Hypotéza životem kypícího břehu pak vyzdvihuje schopnost vyšťepovat potomky, kteří dokáží využívat nové a neobvyklé kombinace zdrojů. Pohlavní druh tak diverzifikuje využití prostředí a má širší ekologickou niku (A). Ve stejnorodém prostředí ale bude mít podle všech hypotéz výhodu nepohlavní druh (C). Může se ideálně adaptovat na stabilní podmínky a nevyšťepuje v daném prostředí špatně přizpůsobené jedince.



1

musí přinášet, aby vyrovnalo uvedené nevýhody?

### Teorie udržování pohlavnosti

Je třeba zdůraznit, že problémy pohlavního rozmnožování zmíněné výše se prakticky u žádného druhu neprojevují všechny najednou a v tak extrémní formě. K výraznému snížení nevýhod plynoucích z dvojnásobné ceny sexu např. stačí, aby byl druh hermafroditický, případně schopný vnějšího oplození s přibližně stejně velkými pohlavními buňkami obou typů, nebo aby samci pomáhali samicím s péčí o potomky. U některých druhů se tak za určitých okolností nevýhody pohlavního rozmnožování téměř stírají.

Ve většině případů se však musíme obrátit na teorie jeho dlouhodobého udržování, snažící se nalézt a pojmenovat výhody, které sex svým nositelům přináší. Zde ovšem narážíme na další problém. Jen počet hlavních konceptů s ambicemi vysvětlit paradoxní povahu pohlavního rozmnožování dosahuje několika desítek a spolu se všemi doprovodnými hypotézami se dostaneme o řád výš. (Kromě bezpočtu zdrojů v angličtině existuje k tématu řada publikací v češtině, např. Flegr 2005, Petr 1995, Ridley 2007, Vesmír 2010, 1: 54–58 a 1995, 5: 268–271, částečně Živa 2009, 5: 204–208 nebo 2007, 4: 148–150 a 3: 134–137.) Evoluční biologové se jimi zabývají od dob Charlese Darwina a Thomase Huxleyho, kteří se o vysvětlení paradoxu pohlavního rozmnožování také, byť neúspěšně, pokoušeli. Naštěstí si ale teorie můžeme podle různých hledisek rozdělit do několika skupin. Nejjednodušší je zřejmě dělení na teorie zdůrazňující genetické, nebo naopak ekologické výhody pohlavních organismů.

### Genetické a molekulárně biologické teorie pohlavního rozmnožování

Do první skupiny lze zařadit široké spektrum teorií zdůrazňujících molekulárně biologické a genetické výhody pohlavního rozmnožování.

Opomenout se nedá jedna z prvních teorií, a to, že umožňuje v potomcích promíchat vlastnosti rodičů. Tuto myšlenku vyslovil již August Weismann na konci 19. stol. Právě na základě takto vytvořené variability potomků může mezi potomky probíhat přírodní výběr. Potomci, v nichž se sejdou výhodné vlastnosti (alely genů), mají zvýšenou biologickou zdatnost, zanechají více potomků a druh se v evoluci posune o něco dál. Sex tak vlastně urychluje evoluci. Na neštěstí je ale Weismannova teorie v takto jednoduché formě téměř jistě chybná. Spoléhá totiž na skupinový výběr, který je skoro za všech okolností slabší než výběr individuální – nepohlavní mutanti by v populaci rychle převládli. Nehledě na to, že pohlavní rozmnožování výhodné kombinace alel stejně efektivně spojuje, jako rozpojuje. Další výzkumníci si však povšimli, že by za určitých speciálních okolností v principu mohla fungovat a navrhli její upřesnění, zatímco jiní formulovali teorie alternativní. Weismannova teorie tak svým způsobem sehrála roli intelektuální roznětky.

Další badatelé uvažovali, že pohlavní rozmnožování by mohlo přinášet výhodu ve spojování výhodných mutací, které vznikly ve dvou nezávislých liniích. Prostřednictvím rekombinace by se také mohla výhodná mutace zbavit sousedství s mutací nevýhodnou. Pohlavní rozmnožování by rovněž mohlo bránit šíření genomových parazitů – genetických elementů množících a šířících se na úkor celého organismu.

Není bez zajímavosti, že existují teorie pokládající pohlavní rozmnožování za výsledek činnosti nějaké parazitické entity, např. sobeckých genů, virů nebo plazmidů, které by takto získaly možnost horizontálního šíření mezi členy populace, tedy nikoli jen z rodičů na potomky.

Výhodné by mohlo být i udržení diploidního stavu genomu, jehož lze dosáhnout jen pohlavním rozmnožováním. Nepohlavní druh by nebyl penalizován za ztrátu funkce kopie dané alely na druhém odpovídajícím (homologním) chromozomu (jedincům obvykle stačí od naprosté většiny genů pouze jedna kopie a u nepohlavního druhu by se nemohli vyšťepovat neživotaschopní homozygoti s dvěma nefunkčními alelami genu). Tyto alely by tak vlivem náhodně vznikajících mutací postupně ztrácely funkčnost nebo získávaly funkce nové, a druh by se poměrně rychle stal funkčně haploidním. A na co je dobré mít dvě kopie genetické informace? Tento stav např. umožňuje rychlejší evoluci nových alel, udržování vysokého genetického polymorfismu (přítomnosti mnoha různých alel od všech genů), případně poskytuje možnost oprav DNA nebo značek kódujících její regulaci podle homologního řetězce z druhého chromozomu.

Zřejmě nejznámější genetické teorie pohlavního rozmnožování se ale týkají fenoménu Mullerovy rohatky – jednostranného hromadění mírně škodlivých mutací, v průběhu času nevratně snižujících životaschopnost linie (stejně jako mechanismus kruhový pohyb, tak se mírně škodlivé mutace v konečně velkých populacích mohou bez přítomnosti pohlavního rozmnožování jen hromadit). V nekonečně velké nebo obrovské populaci by takové mutace mohl odstranit přirozený výběr, v konečně velkých a zejména v malých populacích se však osud alel ovlivňujících zdatnost jedinců jen mírně, řídí náhodou – genetickým driftem. Pohlavní rozmnožování dává prostor hromadění těchto mutací v některých potomcích, což se negativně projeví na jejich zdatnosti. Jejich smrtí se ale tyto mírně škodlivé mutace odstraní z populace a druh není odsouzen k záhubě.

Třebaže mohou výhody pohlavnosti popisované genetickými teoriemi hrát v udržování pohlavního rozmnožování velkou roli, zřejmě jeho paradox nedokáží beze zbytku vysvětlit. Řady z nich lze dosáhnout i bez pohlavního rozmnožování. Např. při těch způsobech druhotně nepohlavního rozmnožování, kdy samice meioticky produkuje diploidní vajíčka bez nutnosti oplození (mimo jiné u mnoha druhotně nepohlavních mnohobuněčných živočichů). Nejpodstatnějším nedostatkem genetických teorií ale je, že nedokáží vysvětlit pozorované trendy v geografickém rozšíření a ekologických charakteristikách pohlavních a druhotně nepohlavních druhů, naznačující důležitou roli rozdílů v jejich ekologii.

### Ekologické teorie

Tyto teorie zdůrazňují předpoklad, že sex poskytuje pohlavním druhům určitou ekologickou výhodu, např. v interakci s jinými organismy nebo měnícími se podmínkami abiotického prostředí.

Pravděpodobně nejnámějším konceptem v tomto směru je teorie Červené královny neboli teorie negativní dědičnosti zdatnosti. „Zde, jak vidíte, potřebujete běžet, kolik dovedete, abyste zůstala na místě. Chcete-li se dostat někam jinam, musíte utíkat alespoň dvakrát tak rychle!“ sděluje Červená královna Alence v knize Alenka v říši za zrcadlem od Lewise Carrola. Stejně tak se musejí organismy přizpůsobovat stále se měnícím podmínkám svého prostředí. To by bylo relativně lehké u poměrně stálých a na přizpůsobení zpětně nereagujících podmínek neživého prostředí. Ostatní organismy se však nikdy neustále mění a odpovídají na evoluční tahy organismu svými protitahy. Na každý druh dorážejí konkurenti, predátoři a paraziti. Parazit se vždy přizpůsobí nejčastějšímu genotypu hostitele, takže v daném momentu jsou vždy ve výhodě jedinci s méně častými sestavami alel. Ti se v následující generaci rozmnoží, stanou se častými, tedy i vysoce parazitovanými, a tak pořád dokola. Zatímco nepohlavní druh by v takovém režimu rychle ztratil veškerý genetický polymorfismus, pohlavní rozmnožování umožňuje neustále vyštěpovat nové kombinace alel, čímž svým nositelům v souboji s parazitem poskytuje zásadní výhodu. Na interakce mezi organismy se soustředí i další koncepty, které např. postulují, že pohlavní druh dokáže díky vysokému a dlouhodobě udržovanému genetickému polymorfismu v souboji s nepohlavním druhem vždy vyštěpit vhodné kombinace alel, což mu přináší zásadní krátko- až střednědobou výhodu.

Další ekologické teorie pohlavního rozmnožování zdůrazňují výhody, které přináší svým nositelům (ať už jednotlivcům nebo druhům) v prostředí různorodém z hlediska abiotických podmínek (obr. 1). Hypotéza loterie si všímá větší genetické i fenotypové (fenotyp je souborem všech vlastností organismu) variability mezi potomstvem u pohlavního druhu. Na každý odlišný ostrůvek prostředí se tak může dostat právě ten nejlépe adaptovaný jedinec. Uniformní potomstvo nepohlavních druhů je naopak přizpůsobeno jen průměrnému stanovišti. U druhů s obrovským rozmnožovacím potenciálem může hrát důležitou roli vyštěpení genetické elity neboli sisyfovských genotypů – nepočtené frakce potomků, kteří jsou ale téměř dokonale přizpůsobeni právě panujícím podmínkám. Hypotéza vlastního pokoje si rovněž všímá větší proměnlivosti pohlavně produkovaných potomků, ale hlavní výhodu vidí v omezení jejich vzájemné konkurence na jednom stanovišti – každý dokáže efektivně využívat jiný zdroj. Podle hypotézy života kypícího břehu plyne základní výhoda z toho, že pohlavní druh vyštěpuje jedince schopné využívat i nové a neobvyklé kombinace zdrojů. To se vyplatí hlavně v prostředí plném navzájem interagujících organismů, na které působí co do využití zdrojů negativní frekvenčně závislá selekce – čím více jedinců využívá daný zdroj, tím menší mají biologickou zdatnost. Opomenout bychom neměli ani hypotézu fluktuující selekce, vycházející z podobných předpokladů jako teorie Červené královny a dávající podobné předpovědi. Týká se ale cyklicky proměnlivých podmínek prostředí.



2 Pancířník rodu *Damaeus* (*Oribatida*), zástupce skupiny s druhotně nepohlavním rozmnožováním, na spodní straně padlého kmene v dubobukovém lese. Foto P. Krásenský

Pohlavní rozmnožování by mohlo mít i tu přednost, že naopak omezuje reakci na fluktuující selekci. Nepohlavní druhy se oportunisticky adaptují na aktuální podmínky prostředí rychlým šířením nositelů v tuto chvíli výhodných alel, které tak získají všichni členové populace, a úbytkem (vymřením) nositelů alel nevýhodných. Po případné rychlé změně podmínek v opačném směru tedy nepohlavní druhy zůstávají nepřizpůsobeny a musejí čekat na vzácné mutace. Pohlavní druhy si naopak dlouhodobě udržují vysoký genetický polymorfismus a na selekční tlaky mohou přinejmenším zpočátku reagovat hlavně vratnou změnou frekvence různých alel v populaci.

O teorie tedy vskutku není nouze. Problematičtější je jejich testování. V průběhu posledních 150 let, s tím, jak vznikaly nové koncepty a měnila se módní vysvětlení, se dostalo testování a hledání podpory všem uvedeným teoriím. Některé byly podpořené hůře, jiné lépe, ale zcela vyvrácena nebyla žádná z nich. Některé sice dokážou vysvětlit dlouhodobé udržování pohlavního rozmnožování za širšího spektra podmínek, ale všechny mají alespoň za určitých okolností svou váhu. V souladu s tím stoupala v posledních letech skepse ohledně možného finálního vysvětlení, ale na druhou stranu vzrostla obliba vysvětlení tohoto paradoxu beroucích v potaz i několik zmíněných teorií zároveň.

### (Ne)vysvětlení: pohlavní rozmnožování jako evoluční past

Nabízí se však ještě jedno potenciální vysvětlení paradoxu pohlavního rozmnožování. Nepochybně původně přinášelo některé z výhod zmíněných výše nebo další dosud neidentifikované, ale nemůžeme vyložit, že dnes je už z větší části neposkytuje a u většiny linií se udržuje mechanismem evoluční pasti. Jinými slovy, z důvodu určitých evolučních omezení už pohlavní linie nejsou schopny přejít k nepohlavnímu rozmnožování. U některých skupin zřejmě může tento mechanismus hrát důležitou roli. Např. savci nejspíše nemohou přejít k nepohlavnímu rozmnožování kvůli pohlavně specifickým způsobům regulace

genů předávaných do potomstva, přičemž pro úspěšný vývin zárodku jsou nutné samčí i samičí regulační modifikace DNA. Podobně možná nedokáží přejít k nepohlavnímu množení nahosemenné rostliny, neboť jejich zárodek potřebuje ke zdárnému vývoji i orgány z otcovských pohlavních buněk. Naprostá většina linií ovšem žádná tak zjevná evoluční omezení nemá a známe od nich řadu přechodů k druhotně nepohlavnímu rozmnožování.

Zajímavé je rozložení těchto druhotně nepohlavních skupin na pomyslném stromu života. Zpravidla totiž tvoří pouhé koncové větve – druhy, nejvýše rody, většinou ne starší než několik set tisíc let. Jedno všeobecné evoluční omezení týkající se pohlavních linií tak přece jen možná existuje – omezení v druhovém výběru, souboji o co největší rychlost speciací a co nejnižší rychlost extinkcí. Krátkodobě může být přechod k nepohlavnímu rozmnožování výhodný za řady okolností, ale v dlouhodobém měřítku nabudou na váze výhody pohlavního rozmnožování (ať jsou jakékoli) a oportunistické druhotně nepohlavní linie se stanou evolučně neživotaschopnými – zaniknou v důsledku snížené míry odštěpování nových druhů nebo zvýšené míry vymírání existujících druhů. Výjimek, skutečně rozrůzněných anebo miliony let starých nepohlavních linií, nalezneme jen několik – jde např. o vířníky pijavenky (*Bdelloidea*, viz též Živa 2015, 2: XXI–XXII), lasturnatky čeledi *Darwinulidae*, několik linií roztočů pancířníků (*Oribatida*, obr. 2) a několik málo dalších skupin.

V navazujícím článku v prosincové Živě (2015, 6) se pokusíme celou problematiku vyjasnit a určit, jestli se dá pro rozšíření pohlavního rozmnožování nalézt jednotné vysvětlení. Možné to je a může jím být naše „domácí“ teorie zamrzlé plasticity.

Více o tématu najdete spolu s odkazy na původní zdroje v autorově publikaci, z níž článek volně vychází – *Pohlavní rozmnožování optikou evoluce: Vznik, vývoj a paradoxy největší evoluční záhady* (Academia, Praha 2015, edice Studentské práce).

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

