

O pohlavním rozmnožování a jeho paradoxech 2.

V první části tohoto dvoudílného seriálu o jedné z největších záhad evoluční biologie – velkém rozšíření pohlavního rozmnožování navzdory jeho očividným nevýhodám – jsme se věnovali zejména historickému přehledu teorií, které se tento jev pokoušely vysvětlit (viz Živa 2015, 4: 154–156). Výsledky jejich testování, mírně řečeno, neoslňily. Ne snad, že by tyto koncepty byly do posledního vyvrácené. Právě naopak. Pro téměř všechny nalezneme více či méně pádné doklady. Zdá se, že naprostá většina z nich, přinejmenším za určitých okolností, do jisté míry platí. Jak z této zapeklité situace ven? Jednu z možných cest nabízí „naše domácí“ teorie zamrzlé plasticity (Flegr 2006 a 2015), podle které se na starší hypotézy možná jen musíme podívat z většího nadhledu.

Zamrzlá plasticita aneb změna perspektivy

Jednotlivé teorie pohlavního rozmnožování, které jsme podrobně rozebrali v prvním dílu článku, si většinou neodporují a dokonce se mohou ve vysvětlení paradoxu pohlavního rozmnožování efektivně doplňovat. Nic nám ale nebrání pokračovat v našich úvahách o krok dál. Nemohou dokonce být z většiny pouhými dílčími pohledy na mnohem obecnější vysvětlení, zrcadlovými odrazy všeobecnějšího konceptu? Jak uvidíme, je to docela pravděpodobné. Nejprve bychom si ale měli vysvětlit základy teorie zamrzlé plasticity, z níž vysvětlení paradoxu pohlavního rozmnožování vychází. Jen pro upřesnění, čtenář se může v literatuře setkat i s termínem teorie zamrzlé evoluce. Ta je však ještě obecnějším konceptem, zahrnujícím v sobě i dlouhodobé, makroevoluční, důsledky evolučního zamrzání postulovaného původní teorií zamrzlé plasticity. Nás ovšem zajímají hlavně krátko- a střednědobé důsledky těchto jevů, které si záhy popíšeme, a proto se přidržíme původního užšího vymezení teorie.

Teorie zamrzlé plasticity tvrdí, že mezi evolucioně nepohlavních a pohlavních druhů existují zásadní rozdíly (obr. 1). Nepohlavní druhy se vyvíjejí způsobem, který navrhl Charles Darwin a rozvinula tzv. moderní syntéza – tedy klasicky, jak evoluci popisují učebnice. Jejich evoluce probíhá postupně po malých krocích, gradualisticky, prostřednictvím hromadění náhodně vznikajících mutací, jež procházejí sítím přirozeného výběru a vesměs ovlivňují fenotyp jen velmi omezeně. Tímto způsobem se plasticity přizpůsobují podmínkám svého prostředí. Naopak evoluce pohlavních druhů má charakter punktuacionalistický. Postupuje zpravidla po větších krocích oddělených delšími obdobími, kdy se druh prakticky nemění. Na selekční tlaky prostředí pohlavní druhy reagují spíše elasticky – zpočátku na ně odpovídají velice ochotně (dokonce rychleji než nepohlavní

druhy), ale později se odpověď zpomaluje, až téměř zastavuje. Po odeznění momentálních selekčních tlaků se jejich fenotyp vrací k původním formám.

Proč se ale pohlavní druhy v evoluci chovají právě tímto způsobem? V důsledku je zodpovědnost na pohlavním rozmnožování. Představa, že jeden gen kóduje jeden znak, bývá v drtivé většině případů příliš zjednodušená. Téměř každý gen ovlivňuje vývoj a činnost řady znaků (pleiotropie) a zároveň je každý znak ovlivňován ať už přímo, nebo zprostředkovaně množstvím genů (epistáze). Tyto faktory nehrají příliš velkou roli u nepohlavních druhů, kde se genom předává z rodiče na potomka jako celek, ale mají zásadní význam u pohlavních druhů, u nichž se genom potomka vždy ustavuje *de novo* náhodným namícháním alel genů pocházejících vždy jednou polovinou od obou rodičů. Vliv jednotlivých alel na fenotyp navíc není stálý, závisí na genovém pozadí – jinými slovy na tom, se kterými alelami stejných i jiných genů se nacházejí v genomu jedince. Rozdíly v působení dané alely na fenotyp mohou být značné a podle svého genového okolí může alela ovlivňovat fenotyp třeba i v úplně opačném směru. Dědičnost genotypu, a potažmo fenotypu a biologické zdatnosti, je tedy u pohlavních druhů velmi malá.

Jako kdyby „komplikací“ nebylo málo, přispění dané alely ke zdatnosti organismu může záviset i na její frekvenci v populaci. Pokud např. alela umožňuje svým nositelům využívat nějaký nový nebo vzácný zdroj, je zpočátku v nízkých frekvencích výhodná a v populaci se rychle šíří. Jak ale její frekvence výskytu stoupá, výhoda jejich nositelů klesá, až se nakonec četnost alely ustálí na určité rovnovážné hodnotě. Na tuto frekvenci se bude vracet po jakémkoli vychýlení působením vnějších okolností. Zatímco v ukázkových případech (jako v tom právě popsaném) vystačíme s jednoduchou matematikou, v reálném světě jsou frekvenčně závislé vlivy alel na

biologickou zdatnost vesměs mnohem komplexnější a k jejich popisu musíme využít aparátu teorie her – konkrétně teorii evolučně stabilních strategií. Z ní lze odvodit, že alely a organismy nakonec nesoupeří o co největší biologickou zdatnost (vyjádřenou např. počtem potomků), ale o evolučně stabilní strategii – takovou strategii (např. frekvenci různých alel), která nemůže být za daných podmínek vytěsněna žádnou strategií menšinovou.

Kontextová a frekvenční závislost se však nevztahují pouze na vliv alel na vlastnosti organismu, ale také na působení celých znaků na biologickou zdatnost. Pokud jsem silný a ve skupině dominantní jedinec, je výhodné, abych byl agresivní, pouštěl se často do soubojů a odehnal veškeré soky; jestliže jsem malý a třeba podvyživený nebo se netěším dobrému zdraví, zvýšená agresivita je pro mě naopak nevýhodná. Co se týče frekvenční závislosti vlivu znaků na zdatnost, na příkladu křivky obecné (*Loxia curvirostra*) vidíme, že se u těchto ptáků živících se vyzobáváním semen ze šišek dlouhodobě udržuje stabilní poměr jedinců s pravotočivým a levotočivým zobákem. Jakmile převáží v populaci jeden typ otáčecího zobáku, jeho nositelé si začnou intenzivněji konkurovat o potravu. Ptáci druhé formy jí naopak budou mít k dispozici více, zanechají více potomků a frekvence výskytu jedinců s napravo a nalevo natočeným zobákem se zanedlouho opět vyrovnají.

Vraťme se ale ještě na chvíli k alelám. I kdyby alel s frekvenčně závislým vlivem na zdatnost bylo jen málo, prostřednictvím zmíněné pleiotropie a epistatických interakcí se ve svých účincích na fenotyp propojí s ostatními alelami v hustou síť genetikých vazeb. Jakákoli nová alela se do této sítě záhy zachytí a prakticky nemůže dojít k jejímu vymizení (eliminaci) z genofondu druhu (pokud je nevýhodná; jednoduše mohou být eliminovány zřejmě pouze výrazně škodlivé alely, např. snižující životaschopnost organismu na nulu), ani k tomu, že by se rozšířila mezi všechny jedince a vytlačila ostatní alternativní alely daného genu (je-li výhodná). Na druhou stranu se však díky stejným procesům v populaci pohlavního druhu udržuje obrovský genetický polymorfismus, neustále jsou zde alespoň v malé frekvenci zastoupeny i alely v dané situaci nevýhodné. Pohlavní druh se tak sice nemůže přizpůsobovat fixací momentálně výhodných mutací, ale zato dokáže na selekční tlaky odpovídat změnou frekvence alel již přítomných v populaci a následným vyštěpením jedinců s jejich vhodnými kombinacemi. Z tohoto důvodu pohlavní druh zpočátku reaguje na selekční tlaky velmi ochotně a mění se dokonce rychleji než druh nepohlavní. Nemusí totiž čekat na vzácné mutace. Se zvětšujícím se vychýlením oproti původnímu stavu se však jeho odpověď na selekci začne zpomalovat vlivem negativních pleiotropických účinků selektovaných alel na biologickou zdatnost, především jejich funkčního spojení s alelami udržovanými v polymorfním stavu frekvenčně závislou selekcí, které se dostávají dál a dál od rovnováhy (obr. 3). Po odeznění selekčního tlaku se poměrná zastoupení alel vracejí do původní rovnovážné frekvence a fenotyp druhu se elasticky navrácí k původnímu stavu.

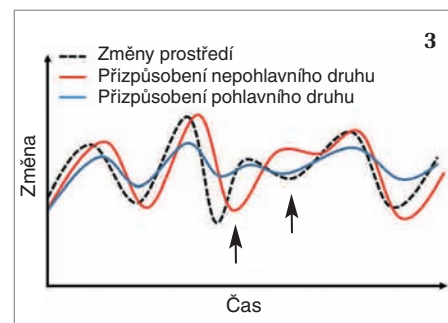
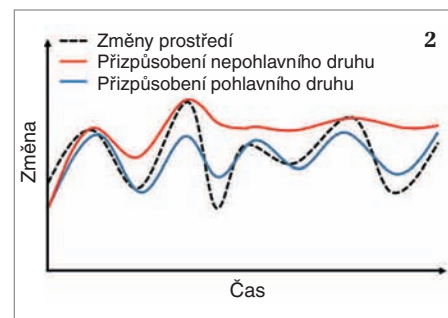
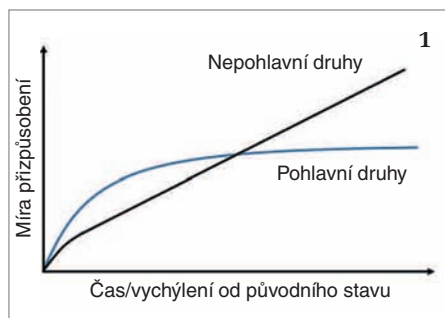
Pohlavní druh tedy stabilně udržuje dlouhodobě vysoký genetický polymorfismus, může se rychle přizpůsobovat prostřednictvím změny frekvence alel v populaci a vyštěpení jedinců s vhodnými kombinacemi alel, a slepě nesleduje momentální změny podmínek prostředí tak, že by fixoval dočasně výhodné a eliminoval dočasně nevýhodné mutace (obr. 2). Tyto vlastnosti shrnují většinu výhod pohlavního druhu navržených dřívějšími teoriemi.

Úvahy sice pěkné, ale podporují je nějaké důkazy?

Na podporu těchto implikací teorie zamrzlé plasticity nalezneme množství přímých i nepřímých dokladů. Opakovaně bylo např. dokázáno, že pohlavní organismy opravdu mají za řady podmínek výhodu plynoucí z jejich omezené schopnosti (slepě) se přizpůsobovat svému prostředí. To může vyústit mimo jiné v delší přežívání takové linie, větší průměrnou zdatnost potomků nebo v delším časovém měřítku vyšší a vyrovnanější rychlost růstu populace v porovnání s linií nepohlavní.

Z uvedených důvodů by zjevně pohlavní organismy měly mít výhodu také v těch typech prostředí, která jsou z hlediska abiotických podmínek různorodá a bohatá na interakce s jinými organismy – jsou ostrůvkovitá, se strukturovanými zdroji, nepředvídatelná, v čase výrazně proměnlivá a s velkým množstvím konkurentů, predátorů a parazitů. Naopak nepohlavní druhy by měly upřednostňovat prostředí opačného charakteru – jednolitá, s nestrukturovanými zdroji, měnící se předvídatelně, pomalu nebo vůbec, a s nepočtenými konkurenty, predátory a parazity. Nejenže by v těchto podmínkách pohlavní druhy neměly žádnou výhodu, ale nepohlavní organismy zde navíc dokáží vytěžit nejvíc ze své schopnosti se sice pomalu, ale plasticky a téměř dokonale přizpůsobit stabilnímu prostředí.

Naprostá většina prostředí na Zemi se pravděpodobně pohybuje někde mezi těmito extrémy. Často tak zřejmě může docházet k situaci, že momentálně panující podmínky zvýhodňují nepohlavnost, ale po jejich opětovné změně mají výhodu druhy pohlavní. Právě tento fenomén by mohl vysvětlovat minule uvedenou skutečnost, že naprostou většinu druhotně nepohlavních linií tvoří krátkověké druhy či rody. Možná se druhy za příhodných okolností relativně často oportunisticky vydávají v tu chvíli výhodnou cestou ztráty sexuality a přechodu k druhotně nepohlavnímu rozmnožování, ale po opětovné změně podmínek jsou vytlačeny druhy pohlavními. U starobyle nepohlavních linií, které se prokazatelně rozmnožují výhradně nepohlavním způsobem více než 1 milion let (viz první díl článku), by se dalo naopak očekávat, že obývají prostředí z abiotického hlediska stejnorodá, v čase dlouhodobě stabilní a kde jsou interakce s jinými organismy omezeny na minimum. Pokusil jsem se tuto hypotézu otestovat na srovnání podmínek prostředí, v nichž žijí starobyle nepohlavní linie a jim příbuzné linie pohlavní, a zdá se, že starobyle nepohlavní linie opravdu upřednostňují prostředí jmenovaného charakteru (Toman 2015). Např. starobyle nepohlavní skupiny roztočů až nápadně často dávají přednost hlubokým vrstvám půdy



izolovaným před změnami okolí a s malým množstvím potenciálních protivníků. Podobný charakter mají zřejmě i temné převisy obývané jediným starobyle nepohlavním organismem z rostlinné říše, kapradinou *Vittaria appalachiana*. Vodní skupiny starobyle nepohlavních organismů bývají přisedlé, což může omezit přenos parazitů. U nejistější starobyle nepohlavní skupiny, vírníků pijavenek (*Bdelloidea*), a v menší míře u lasturnatek ze skupiny *Darwinuloidea*, se setkáme s odolnými stadii, která jim umožňují nepříznivé podmínky jednoduše přespát.

Dále bychom mohli předpokládat, že se tyto starobyle nepohlavní linie umí přizpůsobit svému prostředí ve větší míře než příbuzné linie pohlavní. To se však na srovnání teplotních extrémů, za kterých ještě dokáží aktivovat zástupci výše zmíněných starobyle nepohlavních pijavenek, lasturnatek, roztočů a několika dalších skupin, neprokázalo. Někdy obývaly extrémnější prostředí starobyle nepohlavní druhy, jindy zástupci příbuzných pohlavních skupin. Statisticky významný rozdíl v rozsahu teplotní aktivity se mezi nimi nepotvrdil. Na vině ale v tomto případě může být jednoduše nedostatek dat. Zůstává také otázkou, zda by podobně neprůkazně vyšla i studie při použití jiných faktorů prostředí, nebo zda není vhodnější srovnávat místo rozsahu rozptylu, který bychom v případě platnosti teorie čekali větší u nepohlavních linií.

Závěr

Pohlavní rozmnožování nadále zůstává evoluční záhadou. Nemůžeme ovšem vyloučit, že jsme se na něj celá desetiletí zaměřovali v příliš velkém detailu a objasnění by nakonec mohla přinést obecnější teorie, třeba právě teorie zamrzlé plasticity. Ta dává pro jeho existenci věrohodné vysvětlení a odpovídá jí i řada dokladů. Na druhou stranu, jak jsme viděli, ne všechny testy jejích předpovědí vyšly průkazně. Rozhodně se ale zdá, že konečná odpověď na otázku po výrazném rozšíření a dlouhodobém udržování pohlavnosti už netone kdesi v mlze, ale s pokračujícím výzkumem se začíná rýsovat. Můžeme jen doufat, že nejde o *fatu morganu* nebo Lewisovu Červenou královnu, se kterou můžeme sprintovat, jak dlouho chceme, jen aby se posléze ukázalo, že jsme se vůbec nehnuli z místa...

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 Živý.

1 Průběh přizpůsobování podle teorie zamrzlé plasticity. Pohlavní druhy zpočátku díky vysokému genetickému polymorfismu udržovanému v populaci reagují na selekční tlaky rychle – pouhou změnou zastoupení různých alel v populaci. Postupně se ale jejich odpověď na selekci z důvodů uvedených v textu výrazně zpomaluje a nemohou se efektivně přizpůsobovat ani pomocí fixace výhodných mutací.

Nepohlavní druhy sice po vyčerpání původního genetického polymorfismu (který je zpravidla menší než u pohlavních druhů) reagují na selekční tlaky pomaleji, ale nic jim nebrání v postupném stálém přizpůsobování fixací výhodných mutací.

2 a 3 Omezení evolvability, schopnosti odpovídat na selekční tlaky prostředí. Podle teorie zamrzlé plasticity má v proměnlivém a různorodém prostředí výhodu pohlavní druh proto, že se díky vysokému a dlouhodobě v populaci udržovanému genetickému polymorfismu dokáže rychle, pouhou změnou frekvence alel, přizpůsobit momentálním podmínkám a zároveň při tom, na rozdíl od nepohlavního druhu, neztrácí svou genetickou variabilitu (obr. 2). V delším časovém měřítku se však nedokáže přizpůsobit tak výrazně jako druh nepohlavní.

Ale i tato vlastnost může překvapivě v řadě prostředí s určitou charakteristickou proměnlivostí podmínek přinášet výhodu. Schéma zjednodušeně ilustruje, že přizpůsobení pohlavního druhu (modrá linka) může být v delším časovém měřítku ideálu v daném proměnlivém prostředí (čárková linka) v průměru blíže než u druhu nepohlavního (červená linka). Oportunistické přizpůsobování nepohlavního druhu momentálním podmínkám může také ve velmi proměnlivém prostředí vést až k vymizení druhu po náhlé změně do opačného extrému (obr. 3, viz šipky). Všechny orig. J. Toman