

Může se stát skokan zelený druhem?

Lukáš Choleva

Již po dlouhá staletí znají lidé hlasité žabí chóry linoucí se našimi mokřady nejen za jarních nocí. Jsou to však pouze čtyři desítky let, kdy polský prof. Leszek Berger dlouholetou, zatvrzele cílevědomou experimentální prací prokázal, že jejich hlavní původce, dobře známý skokan zelený (*Rana kl. esculenta*), ač není z definice biologickým druhem, je přece jen samostatnou biologickou entitou, dobře rozeznatelnou evoluční linií či spíše liniemi. Výsledky prof. Bergera a jejich překvapivá interpretace podnítily následný intenzivní výzkum celé problematiky, jenž odhalil a potvrdil evolučně hybridní charakter skokana zeleného a mimo jiné také to, že způsob, jakým se tyto skokani rozmnožují a jak koexistují s rodičovskými druhy, je velmi složitý, rozmanitý a závisí na charakteru a složení příslušné populace. Starší články v *Živě* (1977, 3: 107-109; 1989, 5: 217-219) seznamují čtenáře s vývojem poznání této nesmírně zajímavé problematiky evoluční biologie. Můj příspěvek má však poněkud jiný smysl — totiž zamyšlení nad evolučním významem a osudem ekologicky nepochybně velmi úspěšné hybridní hybridogeneticky se rozmnožující formy obratlovce. Jinými slovy — jaké poučení si můžeme vzít z příběhu skokana zeleného.

Původ a rozmanitost skokana zeleného

Skokani zelení jsou bezesporu obecně dobře známí zástupci našich obojživelníků, dosud běžně pozorovatelní obyvatelé rozličných mokřadních biotopů. Bohužel již podstatně méně se ví o jejich původu, stejně jako o unikátním mechanismu, jakým se rozmnožují.

Skokani zelení se poprvé objevili zřejmě v oblasti střední Evropy. Jejich vznik je obecně spjat se šířením a kontaktem původně alopatrických druhů (s odděleným areálem výskytu) během posledních dob meziledových. Z rozboru genetických dat víme, že historický původ těchto žab spočívá v mezi-

druhovém reprodukčním kontaktu: tedy křížení většího skokana skřehotavého (*Rana ridibunda*) a naopak velikostně menšího skokana krátkonohého (*Rana lessonae*), přičemž k takovému reprodukčnímu kontaktu vzácně dochází dodnes. Genomy obou druhů vykazují příliš vysokou odlišnost na to, aby při vzájemném křížení umožnily řádné rozdělení chromozomů hybridního genomu spojené s procesem zvaným crossing-over za vzniku rekombinovaného genomu běžných dceřiných (F1) mezidruhových hybridů. Evoluční rozdíly v genetické struktuře mezi haploidními genomy hybridizujících druhů rekombinační proces během meiózy (vzniku pohlavních buněk) narušovaly, nicméně bez výrazného dopadu

na životaschopnost vzniklého potomstva. Navíc daná evoluční (ne)podobnost chromozomových sad obou taxonomicky příbuzných druhů byla příčinou vzniku mechanismu reprodukce vzácného v celé živočišné říši a nazývaného hybridogeneze.

Hybridogeneze je způsob rozmnožování s modifikovanou gametogenezí, která je odpovědná za tvorbu pohlavních buněk (viz obr.). Uplatňuje se při reprodukci několika málo forem živočichů hybridního původu. Ve stručnosti jde o formu oboupohlavního rozmnožování postrádající klasickou rekombinaci genetického materiálu. Poprvé byla popsána u mexických živorodých ryb r. *Poeciliopsis*. Samice těchto hybridních rybek vytvářejí vajíčka s chybějící chromozomovou sadou svého otce — eliminovanou v průběhu gametogeneze. Páření s rodičovským druhem nesoucím ztracený genom umožňuje jeho opětovné získání a splynutím spermie s vajíčkem znovuzrození samičího hybridogenního potomstva. Celý průběh rozmnožování se shodně opakuje i v následujících generacích. Genom pochází od matky a dědí se klonálně, je tedy nerekombinovaný, zatímco genom předávaný otcem sexuální rekombinací prochází — odtud hemiklonální dědičnost.

Skokan zelený tedy není druhem, je to hybrid, ne však klasický, nýbrž hybridogenní, hybridogenezí udržovaný v trvalém stavu první filiální (F1) generace.

Objev hybridogeneze u skokanů zelených počátkem 70. let 20. stol. podnítily vznik řady detailních studií reprodukční genetiky vztahů v populacích několika modelových území převážně střední Evropy, oblasti typické pro výskyt jmenovaných hybridů. Studie zprvu přinášely rozdílné výsledky, zdánlivě ve vzájemném rozporu, ten však nebyl ničím jiným než setkáním vědců tvářící v tvář pozoruhodné a netušené rozmanité adaptované formy obratlovce.

Interpretace výsledků získaných z různých populací následně ukázaly, že proces hybridogenetické reprodukce, stručně výše popsaný u mexických živorodých rybek, se odehrává u skokanů zelených v daleko složitějších podobách. Příčinou je odlišná evoluční historie jednotlivých hybridních linií, přítomnost obojího pohlaví hybridů různých genotypových konstitucí současně s existencí polyploidie. Významnou roli zde hraje také výskyt různých typů prostředí a smíšených populací s rodičovskými druhy, které jsou provázány pestrými vzájemnými eko-etologickými vztahy. Podíváme-li se zjednodušeně na některé výsledky populačně genetických studií, potom lze snadno pochopit celkový značný rozsah těchto reprodukčních způsobů závislých na odlišných populačních strukturách těchto žab.

Skokani zelení (hybridní genom RL — podle latinských názvů rodičovských druhů: R — *ridibunda*, L — *lessonae*) obývají z důvodu vzájemné reprodukční vazby biotopy téměř výhradně s jedním z rodičovských druhů, buď se skokanem krátkonohým (genom LL), nebo skokanem skřehotavým (RR). Nejběžnější typ představují smíšené populace hybridů s prvně jmenovaným druhem. Skokani zelení typicky diploidního genotypu RL (po jedné haploidní sadě od otce jednoho a matky druhého druhu) hybridogeneticky eliminují během gametogeneze genom L a tvoří haploidní pohlavní

Skokan zelený (Rana kl. esculenta). Foto L. Choleva

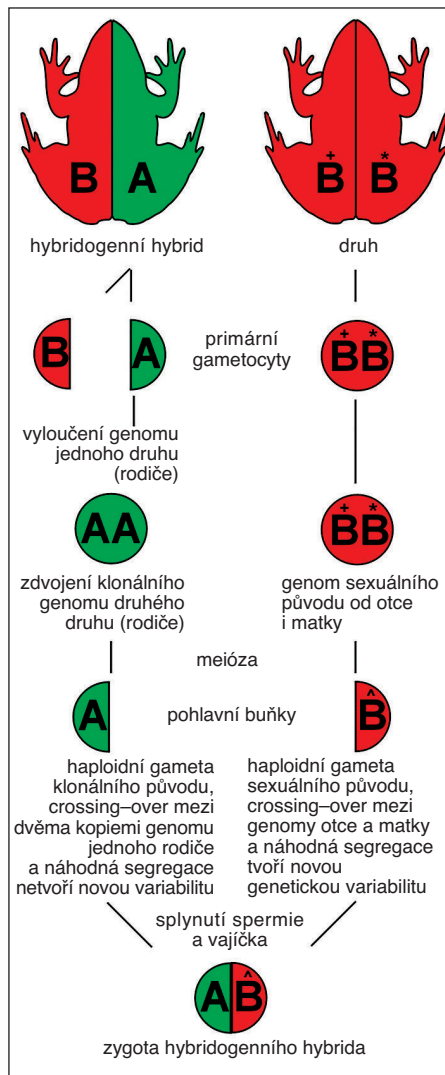


buňky R. Ztracený genom L získávají zpětným pářením se skokanem krátkonožým (LL), čímž opět vzniká hybridní kombinace RL. Spojení dvou hybridů plodí potomstvo skokana skřehotavého (RR), které často nepřežívá z genetických a ekologických příčin. V některých populacích silně převažuje hybridní forma a navíc se objevují triploidní formy genotypu RRL a RLL v různém početním poměru. Diploidní hybridi v nich mohou produkovat R, ale také L a (či) RL pohlavní buňky, triploidní jedinci pak gamety R, L, RR, LL anebo RL, křížením vzniká několik možných genotypových kombinací. Úspěšnost přežití té či oné kombinace se v přírodě řídí dalšími genetickými a biologickými pravidly. Analogie výše uvedeného probíhá také ve smíšených populacích hybridů ze skokanem skřehotavým, selektivně eliminován je však převážně genom R. Vše komplikuje např. skutečnost, že pohlaví potomstva často určuje přímo klonálně děděný genom. Výjimkou pak nejsou smíšené populace, kde chybí jedno pohlaví u hybridů či dokonce u skokana skřehotavého (RR)!

Studie skokanů zelených prokázaly také několik pozoruhodných jevů, jež se v čase svého objevu vymykaly poznatkům získaných studiemi u jiných hybridních forem živočichů. Jednou takovou skutečností je, jak již bylo uvedeno, výskyt i samčího pohlaví skokanů zelených účastnících se reprodukce. U jiných mezidruhových hybridů bylo dosud známo téměř výhradně pohlaví samičí. Studium dědičnosti jaderných znaků zase ukázalo, že u skokanů zelených hybridogenní systém tzv. netěsní (neúplný hybridogenetický systém, angl. leaky). Znamená to, že během hybridní gametogeneze občas dojde, před stadiem selektivní eliminace jedné části hybridního genomu, k určitému rekombinačnímu kontaktu obou genomů, který má za následek genomovou introgresi, tedy zanesení některých genů eliminovaného genomu do genomu klonálního (v pohlavní buňce zachovalého), tudíž do potomstva. Naprosto nevšedním objevem byl nálezný čistých hybridních populací skokana zeleného bez přítomnosti obou rodičovských druhů skokana krátkonožého i skřehotavého. V severozápadní Evropě tvoří místy skokani zelení populace diploidních a triploidních jedinců obou pohlaví, kde sami hybridi produkují směs haplo- a diploidních gamet obou rodičovských druhů, čímž nahrazují jejich nepřítomnost.

Unikátní znaky skokanů zelených byly v literatuře řadu let popisovány a citovány spíše jako pozoruhodná variabilita komplikovaného reprodukčního systému, přičemž ojedinělé myšlenky vyzdvihující skutečný evoluční potenciál těchto jevů zanikaly mezi ostatními. Chápání role hybridogenních skokanů v přírodě jistě dlouhodobě ovlivnil také pokus o zavedení taxonomické jednotky klepton (z řečtiny kleptos = zloděj), zkratka kl., pro tento typ hybridů. Přes jistou potřebu vytvořit souhrnný název definující specifické hybridy, následný antropocentrický pohled a zvolený termín klepton (o úrovni výstižnosti lze diskutovat) přišel skokanům zeleným postavat sexuální (genetických) parazity, doslova zloděje, kteří k vlastnímu přežití sobecky kradou „nebohým“ rodičovským druhům jejich reprodukční potenciál — gamety.

Skokani zelení byli navíc spolu s dalšími hybridními (asexuálně, tj. klonálně se mno-



*Porovnání základních mechanismů gametogeneze (vzniku pohlavních buněk) u hybridogenního skokana a klasického druhu a princip hybridogenetického rozmnožování. A — genom druhu A, B — genom druhu B; znaky + * ^ ukazují, že genomy B nejsou identické. Orig. L. Choleva*

žícími) formami po dlouhá léta studií tradičně považováni za formy bez evoluční budoucnosti, vzhledem k významným evolučním omezením způsobeným vazbou na rodičovské druhy a absencí sexuálních rekombinací zbloudil do vývojové slepé uličky. Věřilo se, že jim s vysokou pravděpodobností hrozí vyhynutí, neboť nejsou schopni variability potřebné pro adaptaci na měnící se prostředí (klon dědí genom vcelku), eliminovat škodlivé mutace (hromadí se v klonálním genomu) a opravovat poškozenou DNA. Vysoká početnost a značné rozšíření některých forem byly přikládány jejich poměrně nedávnému vzniku a neustálé tvorbě nových klonů z geneticky variabilních druhů.

Mnohé studie pozdějších let však naznačily, že skokan zelený není jedinou vysoce rozmanitou mezidruhovou přírodní hříčkou. Rozvoj molekulárně genetických metod umožnil získat důkazy také o tom, že někteří asexuální obratlovci mohou být evolučně starší, než se původně předpokládalo. Další práce (Alves a kol. 2001, Stöck a kol. 2002) mezitím předložily výsledky, v nichž zdůrazňují schopnost i jiných hybridních forem disponovat vlastní genetickou proměnlivostí či ji dokonce vytvářet.

Zdroje genetické variability

Současná úroveň poznání diverzity některých hybridů mění zásadním způsobem pohled na jejich roli a zžitý přívlastek asexuální. Příběh skokana zeleného je modelovým příkladem, jak mohou samotní hybridi alternativně kompenzovat nevýhody nepřítomnosti klasických rekombinací.

Víme, že mnohé hybridní linie skokanů zelených jsou nezávislého a polyfyletického původu a že populace tvoří četné diverzifikované klony, resp. hemiklony, vzniklé a mnohde stále vznikající z geneticky rozmanitých sexuálních předků. Další variabilita (hemi)klonů může vzrůst přidáním třetího genomu u diploidů — polyploidizační události, mutacemi a výše zmíněnou introgresí jaderné, ale také mitochondriální DNA. Významným zdrojem nového genetického materiálu hybridogenních skokanů se jeví začlenění eliminovaného genomu od rodičovských druhů. Křížení diploidního skokana zeleného (RL) se skokanem krátkonožým (LL) kombinuje v hybridním potomstvu typicky klonální genom skokana skřehotavého (R) a nově přijatý sexuální rekombinovaný genom skokana krátkonožého (L), „vypůjčený“ však jen na jednu generaci a v další nahrazený cyklicky jiným. Na úrovni hybridních populací se takto kombinuje množství odlišných klonů (mnohdy velmi starých z dob prvotní hybridizace) s nově rekombinovanými lokálně adaptovanými genomy rodičovských druhů, lišících se vzájemnou interakcí a stupněm adaptivní variability.

Evoluční potenciál hybridních skokanů

Je obecně známo, že hybridní skokani, žijí-li např. ve společné populaci se skokanem krátkonožým, vylučují během gametogeneze nenávratně genom syntopického druhu (v místě výskytu souběžně žijícího, tj. v tomto případě skokana krátkonožého) a skokany krátkonožé „jen“ reprodukčně využívají jako dárce genomu nového. Stejně však lze proto skokany zelené považovat v evolučním měřítku za pouhé „sexuální parazity“. Recipročně totiž existují smíšené populace hybridů s druhým druhem, skokanem skřehotavým, kde naopak genom skokana krátkonožého je předáván dál do potomstva klonálně právě hybridy. Samotný skokan krátkonožý zde přítom, obvykle z ekologických příčin, nemůže vůbec existovat. Naopak skokan zelený dokáže těžit z heterozního efektu hybridního stavu (tj. dceřiná F1 generace má některé vlastnosti výraznější než rodiče). Využívá a obývá rozdílné niky obou rodičovských druhů a životní škálu prostředí i tam, kde už samotné druhy neprosperují, jak dokládá existence čistých hybridních populací. Zároveň tak plní významnou roli jakéhosi nositele genomů svých rodičovských druhů. Dnes se např. předpokládá, že skokani zelení zavlekli genom skokana skřehotavého na území Francie, kde křížením s místním druhem *R. perezi* vznikl nový hybridogenní hybrid (*Rana* kl. *graffi*). Nutno připomenout, že křížení dvou hybridů vede v určitých případech zpětně k potomstvu také přímo rodičovských druhů, část z nich má navíc rekombinovaný genom. Hybridi jsou tedy i vektorem (přenašečem) genů mezi druhy. A čistě hypoteticky tak mohou samotní hybridi založit populaci rodičovského druhu ve

vhodném biotopu, kam se samotný druh nemohl rozšířit.

Z příkladů uvedených výše je zřejmé, že hybridy jsou naopak velmi platiným a aktivním hráčem na poli evoluce, kde se podílí na tvorbě biologické rozmanitosti obratlovců. A nejen to. Dokonce se předpokládá jejich účast na vzniku nových druhů. Výčet evolučních rolí nutí totiž neopomenout další dva jevy s významným evolučním potenciálem, objevené u jiných hybridogenních hybridů. Je to snaha obnovit mechanismus meiózy a stabilizace konstituce hybridního genomu, a to cestou polyploidizace.

Zásadní zlom v pohledu na evoluci mechanismu hybridogeneze přinesl výzkum dvou hybridních komplexů: iberských populací kaprovitých ryb r. *Squalius* a ropuch *Bufo pseudo-raddei baturae* z hor indicko-pákistánského Karákóramu. Vybraní jedinci tamních populací, u ropuch dokonce výhradně triploidních, disponují schopností klasické meiózy mezi dvěma chromozomovými sadami za předchozí hybridogenní eliminace třetího genomu. Výsledkem jsou typické sexuálně rekombinované haploidní gamety! Druhý fenomén může mít evoluční dopad ještě dalekosáhlejší. V geneticky komple-

kovaných iberských populacích zmíněných ryb již dnes plavou tetraploidní formy obou pohlaví. Jejich genotyp, označený pro názornost AABB, vznikl křížením hybridů genotypu AB, tvořících diploidní gamety taktéž genotypu AB. Dva haploidní genomy od každého druhu jsou optimálně vyrovnané pro meiotickou rekombinaci a jsou mezikrokem pro obnovení plně sexuální biparentální reprodukce (tedy se zapojením rodičů obou pohlaví), vedoucí k formaci nového polyploidního druhu, zapůsobí-li reprodukčně-izolační a další mechanismy. Tak např. známí tetraploidní bisexuální jedinci ropuch druhové skupiny ropuchy zelené (*Bufo viridis*) vznikli v minulosti nezávisle přinejmenším dvakrát, mnozí žijí dodnes ve smíšených populacích s triploidními ropuchami, jakožto možným mezičlánkem v evoluci polyploidizace. A nakonec příklad jedné speciace, tedy vzniku nového druhu, z Mexika. Řeku Rio Magdalena obývá druh ryby r. *Poeciliopsis*, u něhož se předpokládá právě hybridní původ, byť z diploidního předka.

Může se tedy stát skokan zelený druhem?

Evoluční perspektiva tomuto obratlovcu určitě nechybí. Skokani zelení již místy žijí

zcela samostatně, jsou rozmanití, polyploidní, tvoří různé gamety (není vyloučeno, že i meioticky rekombinované). Dynamika takto složitěho systému za reprodukce téměř každého s každým přitom dokáže plodit pozoruhodné zdroje variability. Bohužel, směr evoluční dynamiky složitých hybridních komplexů, jakým je náš skokan zelený, můžeme teží předpovědět či zobecnovat.

Skokan zelený tak třeba vyhyne z nedostatečné schopnosti konkurovat sexuálně proměnlivějším druhům, anebo možná ne. Trocha sexu v podobě introgrese může být dostačující a hybridy přežijí v dnes úspěšné hybridogenní formě. Možná ale (pů)jde jen o přechodný model reprodukce na cestě ke vzniku nové životní formy, druhu, doprovázený v čase a prostoru procesy náhody a selekce.

Jisté je, že skokan zelený jednoznačně stojí za naši pozornost jako pozoruhodný živý tvor a objekt pro výzkum biodiverzity a evoluce životních forem. Místo přívlastku evolučně nevýznamné entity zasluhuje náš pokorný obdiv.

Studium evolučních rolí modelových skupin asexuálních obratlovců podpořil výzkumný záměr ÚZFG AV ČR číslo A VOZ50450515.

Rehabilitační stanice pro gibony lary

František Šusta

Turistický ruch se pro tropické oblasti světa stává stále významnějším zdrojem příjmů a výjimkou není ani jihovýchodní Asie. Během pobytu v Thajsku v lednu 2004 jsme dostali možnost se několikrát přesvědčit, jak velký vliv má turistický průmysl na ohrožení i navazující ochranu některých živočišných druhů. Jakkoli jevy s ním související přinášejí životnímu prostředí nemalé problémy, může se zároveň při dobré osvětové podpoře stát významným prvkem, který danému projektu pomáhá finančně přežít. Využili jsme možnosti navštívit přímo v terénu několik projektů ochrany přírody, které fungují pod částečnou nebo úplnou podporou nadace The Wild Animal Rescue Foundation of Thailand (WAR). Velice nás zaujala rehabilitační stanice pro gibony lary (*Hylobates lar*) na ostrově Phuket (GRP — Gibbons Rehabilitation Project), která je klasikou ukázkou skloubení vlivů turistiky a zájmů ochrany přírody do kvalitního výsledku. Činnost stanice se soustřeďuje na péči o zabavené gibony a jejich repatriaci do volné přírody.

Gibon lar je typický svým bíle zbarveným obličejem a stejně bílým zbarvením na svrchní části dlaní a chodidel. Samotná základní barva srsti na zbytku těla může být od černé po světle krémovou. Hmotnost samců nepřesahuje obvykle 8 kg, u samic 7 kg. Gibon lar je rozšířen od Barmy po Sumatru a rozlišuje se obvykle pět poddruhů. Někdy bývá za poddruh *Hylobates lar*

považován i gibon tmavoruký (*H. agilis*), kterého lze odlišit podle tmavě zbarvených svrchních stran dlaní a chodidel. Samotné Thajsko obývají především dva poddruhy — *H. lar carpenteri*, vázaný svým výskytem na severní horskou oblast a horské hranice s Barmou, a *H. lar entelloides*, obývající hlavně thajskou část Malajského poloostrova. Na styku s populacemi dalších dvou druhů — gibona kápového (*H. pileatus*) a výše zmíněného g. tmavorukého — je patrná hybridní zóna (Rowe 1996).

V přirozených podmínkách se gibon lar vyskytuje v rodinných skupinách tvořených základním párem a odrůstajícími mláďaty. Jeho jídelníček tvoří ovoce (ca 50 %), listy stromů (30 %), hmyz (13 %) a květy (7 %). Typickou vlastností všech gibonů jsou jejich hlasité zvukové projevy, které souvisejí především s teritoriálním chováním. Gibon lar se ozývá hlavně po ránu, kdy párový duet začíná samice a samec se přidává ke konci její fráze. Společná vokalizace ale může být opakována i několikrát během dne, kdy zřejmě více než k obhajobě teritoria slouží k utužení páru.

Situace gibona lara v přírodě není v současné době ještě tak kritická jako u mnoha jiných příbuzných druhů. Odhady hovoří přibližně o 250 000 jedinců v celém areálu výskytu. Současné stavy v přírodě se ale rychle zmenšují. Podle údajů, které nám rehabilitační stanice pro gibony poskytla, se jen v samotném Thajsku ročně sniží



Pravidelná kontrola gibonů larů (Hylobates lar) vypuštěných v rezervaci Khao Pha Theaw

počet volně žijících gibonů asi o 3 000 zvířat pouze z důvodu odlesňování. Na současný úbytek mají ale vliv i další aspekty. Gibon, podobně jako mnoho jiných primátů, doplácí na přirozenou roztomilost mláďat a jejich odchyt v přírodě pro účely pochybného domácího chovu a atrakce pro turisty. I když v Thajsku je odchyt mláďat v přírodě od r. 1992 ilegální a jejich používání v turistice se pokud možno potírá, stále se vyplácí. Na jedno odchycené mládě připadá vždy minimálně jeden mrtvý dospělec. Je to matka, na jejímž břiše se mládě po narození přidržuje. Samice šplhající ve větvích stromů je při odchytu zastřelena a i s mláďetem padá na dno pralesa často z výšky několika desítek metrů. Ne každé mládě samozřejmě takový způsob odchytu přežije ve zdraví. Proto připadá podle odhadů GRP na každého úspěšně odchyceného a přeživšího jedince přibližně 9 mrtvých zvířat (mláďata, která pád nepřezila, jejich matky a event. i další členové rodinné skupiny). Následná „služba“