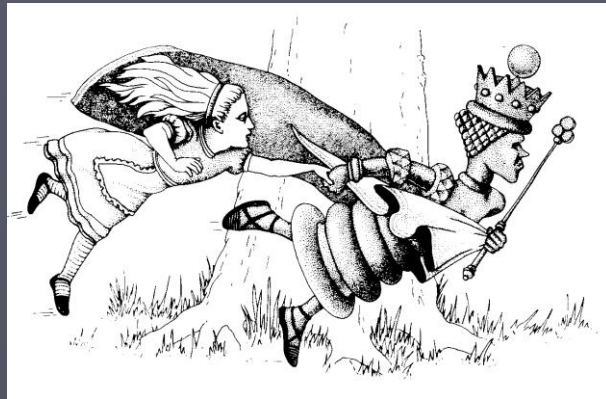


# Evoluční ekologie sexuální reprodukce

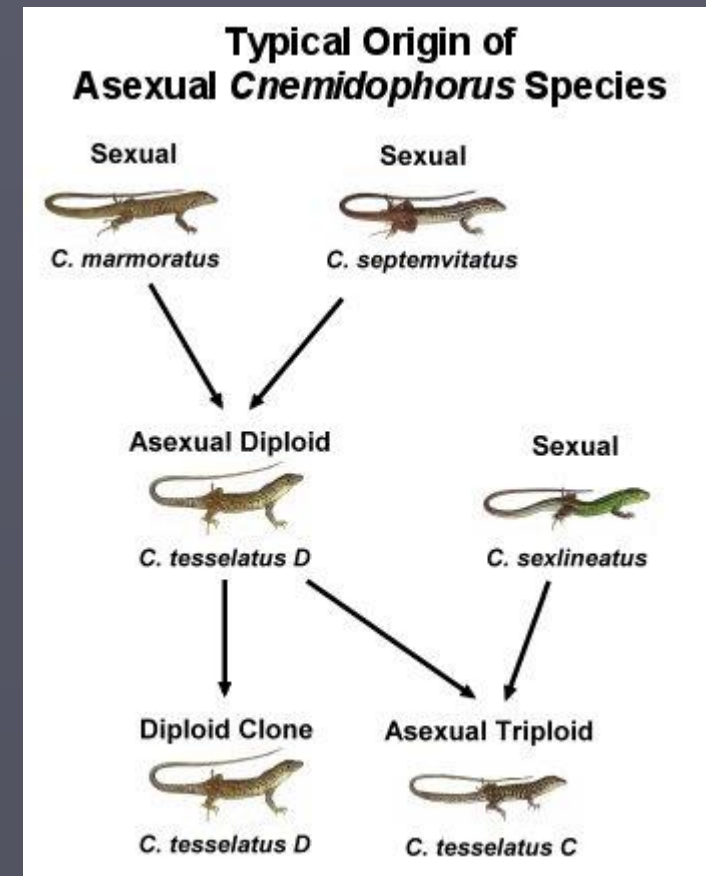


# Sexuální reprodukce je královnou problémů v evoluční biologii

- ▶ formování nových organismů obsahujících genetický materiál dvou rodičů
- ▶ extenzivní náklady spojené se sexuální reprodukcí
- ▶ má fascinující následky
- ▶ vliv rozdílné selekce na rozdílná pohlaví = **sexuální selekce**
- ▶ způsoby jakými rodiče investují různě do samčího a samičího potomstva = **sexuální alokace**

# Mnoho druhů nemá pohlavní rozmnožování

- ▶ Dva typy asexuální reprodukce
- ▶ 1. předek neměl pohlavní rozmnožování
  - Protozoa, Bdelloidea (Rotifera)
- ▶ 2. předek měl pohlavní rozmnožování
  - asexualita spojená s polyploidii
  - *Cnemidophorus* - partenogeneze
  - asexuální druh je závislý na sexuálním
  - *Poeciliopsis monarcha-lucida*



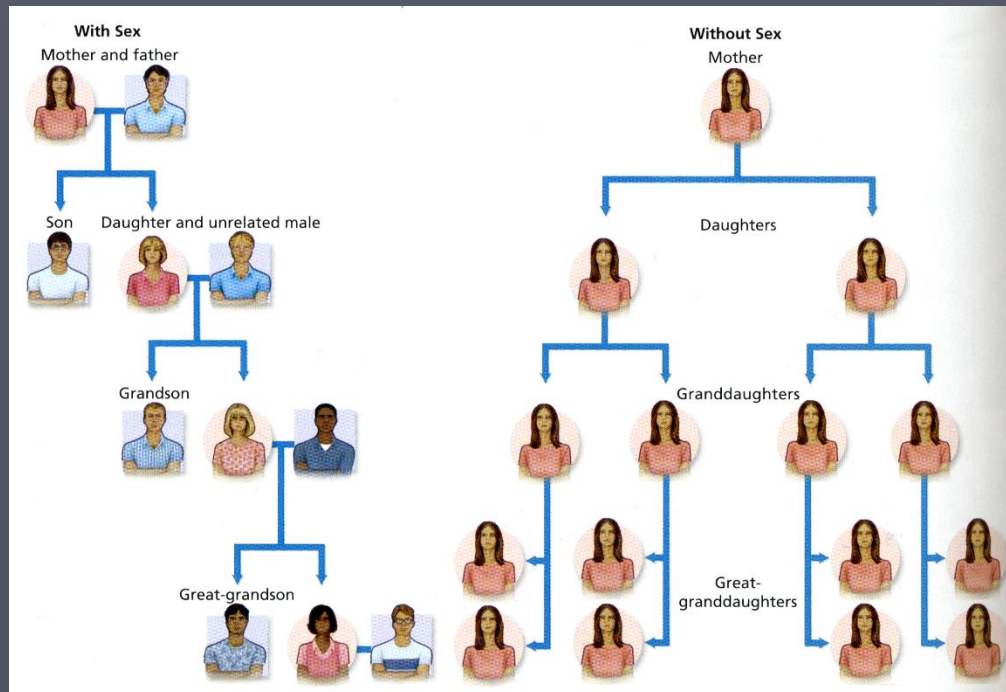
# Paradoxní náklady na pohlavní reprodukci

- ▶ Sexuální reprodukce ničí úspěšné adaptované genotypy
- ▶ Meioza a syngamie trvají déle než dvojitá mitóza
- ▶ Plýtvání gamet, náklady spojené se sexuálním polymorfizmem a sexuální kompeticí
- ▶ Nízké populační hustoty a nepříznivé podmínky - sexuální reprodukce nevýhodná
- ▶ Zředění genomu u sexuálních samic = sexuální samice přispívá pouze polovinou genetického materiálu



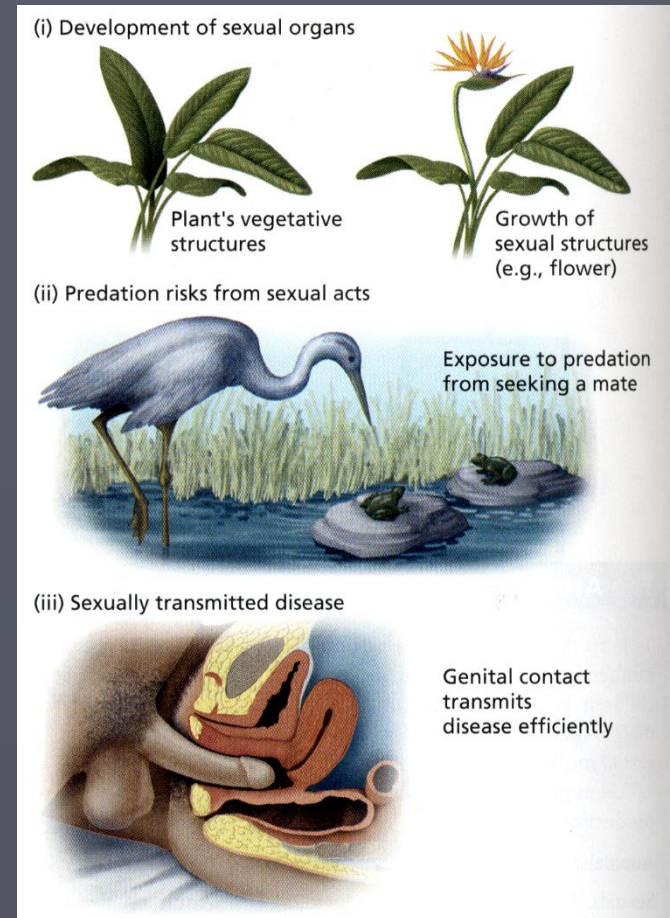
# Dvojité ztráty fitness samic plynoucí z produkce synů

- ▶ Asexuální reprodukce:  $a \rightarrow$  vajíčka:  $2a \rightarrow$  dospělá samička:  $2a \rightarrow$  vajíčka:  $4a$
- ▶ Sexuální reprodukce:  $s \rightarrow$  vajíčka:  $2s \rightarrow$  dospělá samička:  $s \rightarrow$  vajíčka:  $2s$



# Další náklady spojené se sexuální reprodukcí

- ▶ Nutnost speciální anatomie – pohlavní orgány – externí nebo interní fertilizace
- ▶ Námluvy a páření partnerů - rizikové



# Sexuální reprodukce ničí úspěšné genotypy

- ▶ Nikdy neprodukuje stejné potomky
- ▶ Genetické kombinace v důsledku sexuální reprodukce
- ▶ Příklad 10 lokusů, každý 2 alely  $\rightarrow 2^{10}$  různých gamet = 1024

- ▶ Ztráty spojené se sexuální reprodukcí

Příklad. Fitness:  $A_1A_2 = 2$ ,  $A_1A_1 = 1$ ,  $A_2A_2 = 1$

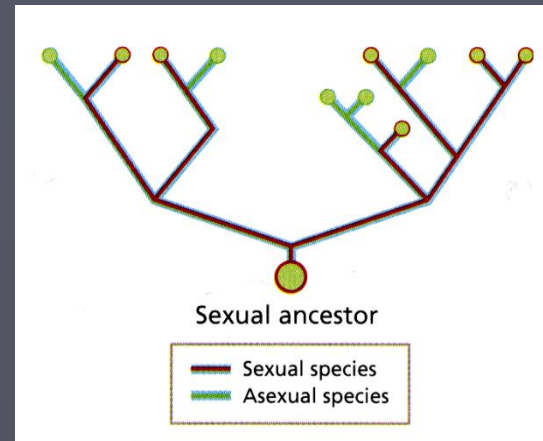
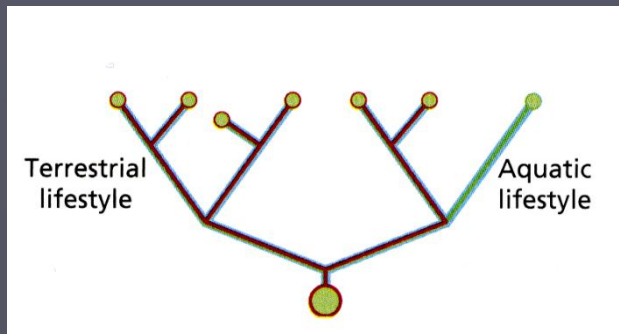
Asexuální reprodukce – fitness = 2

Sexuální reprodukce není schopná uchovat nejlepší genotyp

$$p^2(1) + 2pq(2) + q^2(1) = 0.25 + 1 + 0.25 = 1.5$$

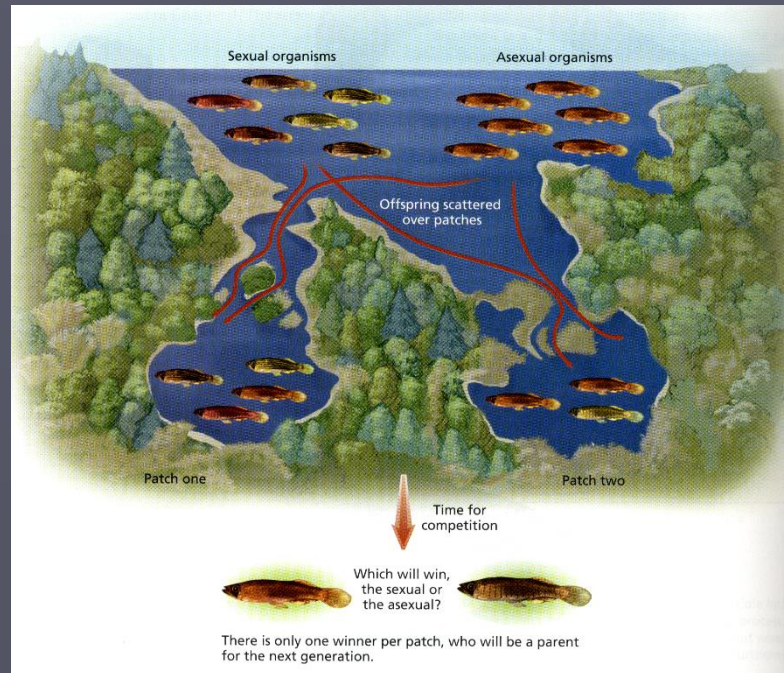
# Je pohlavní rozmnožování dobrou věcí i přes jeho problémy?

- ▶ Existence pohlavního rozmnožování - **historická nedokonalost?**
- ▶ Většina organismů se rozmnožuje sexuálně – pohlavní rozmnožování má obecné benefity, asexualita sporadicky derivovaná ze sexuální reprodukce



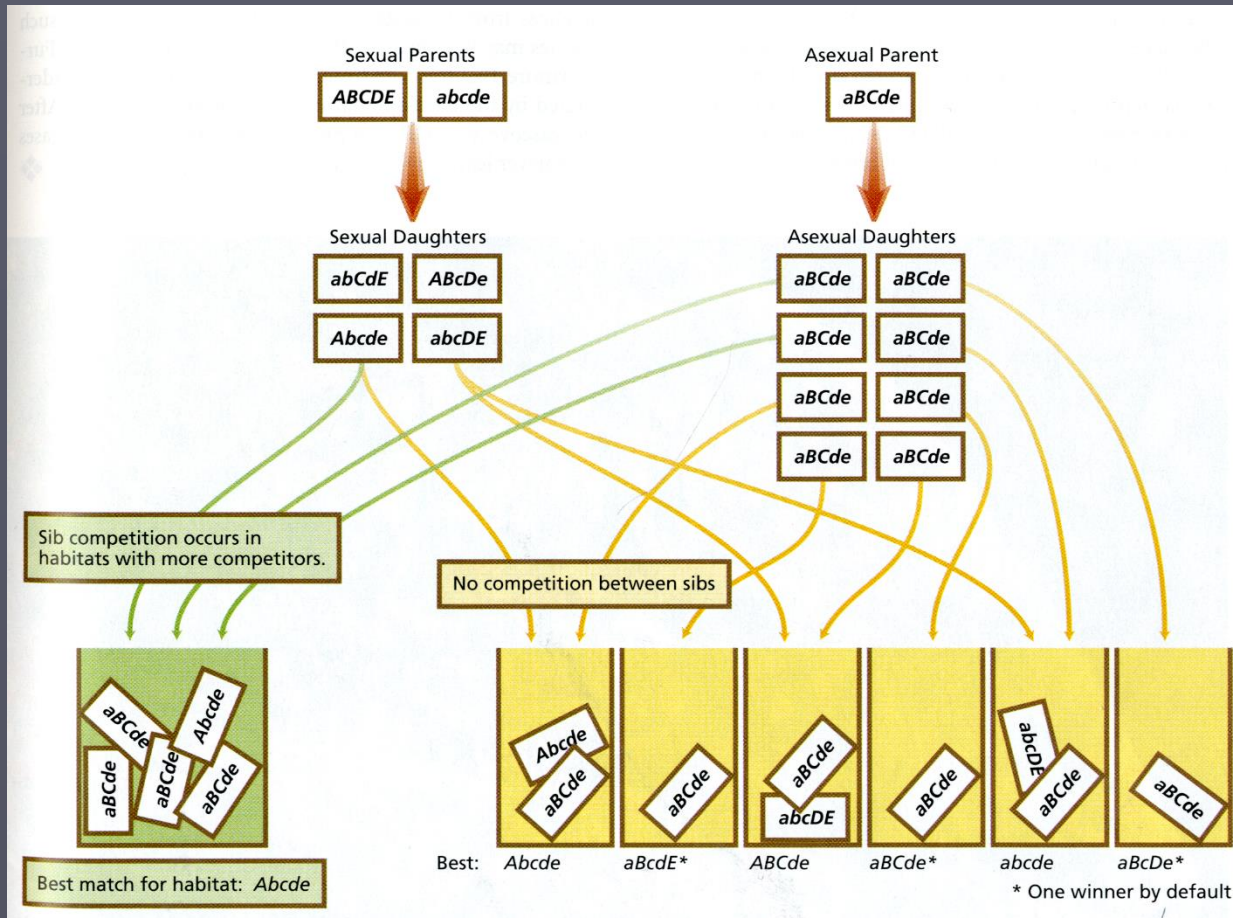
# Model sourozenecké kompetice v evoluci pohlavní reprodukce

- ▶ vyšší fitness jedinců pokud rostou v kompetici s jiným genotypem než s vlastním





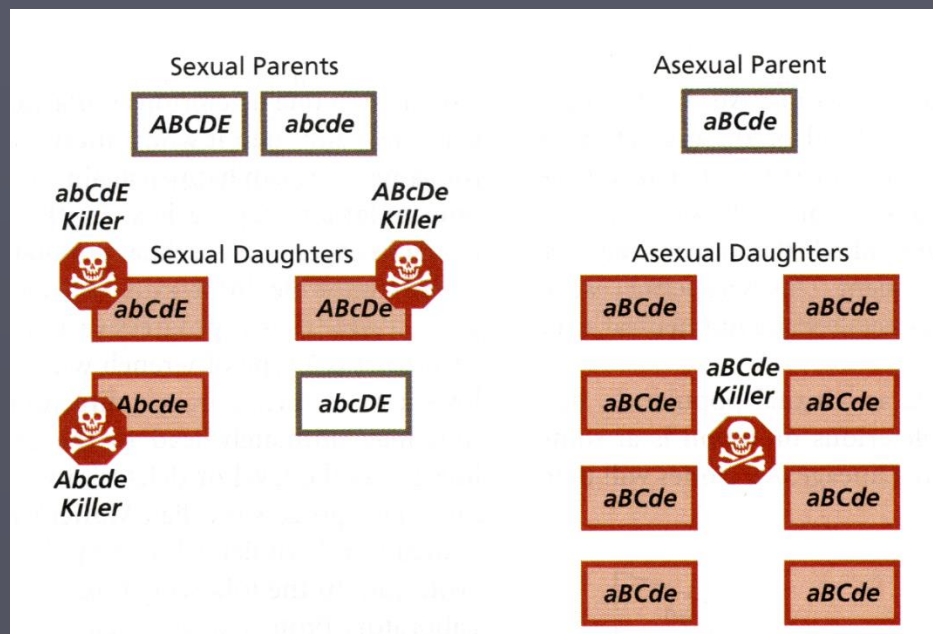
# Model sourozenecké kompetice v evoluci pohlavní reprodukce





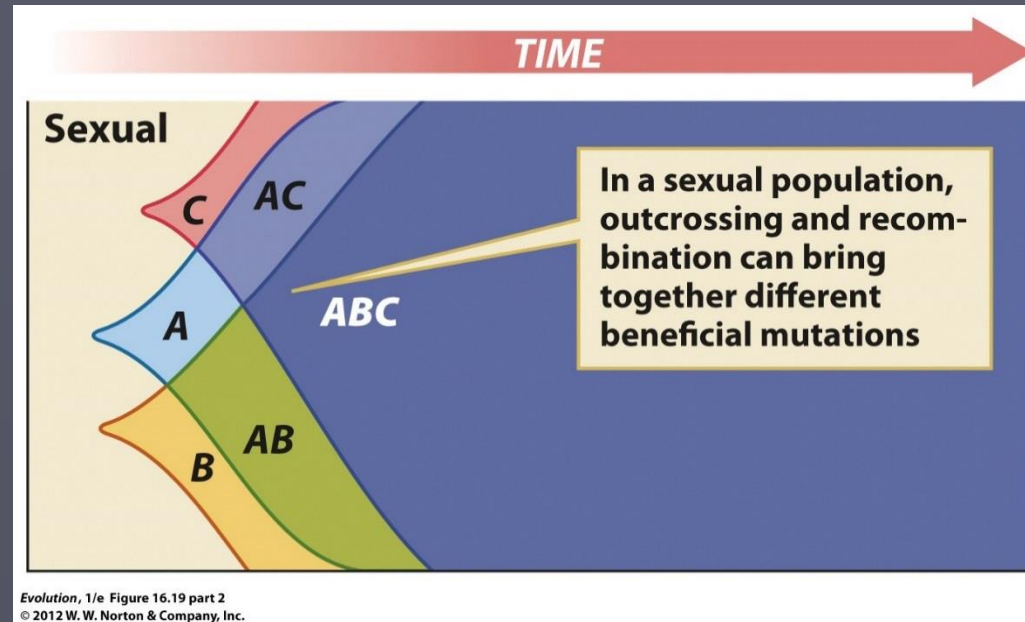
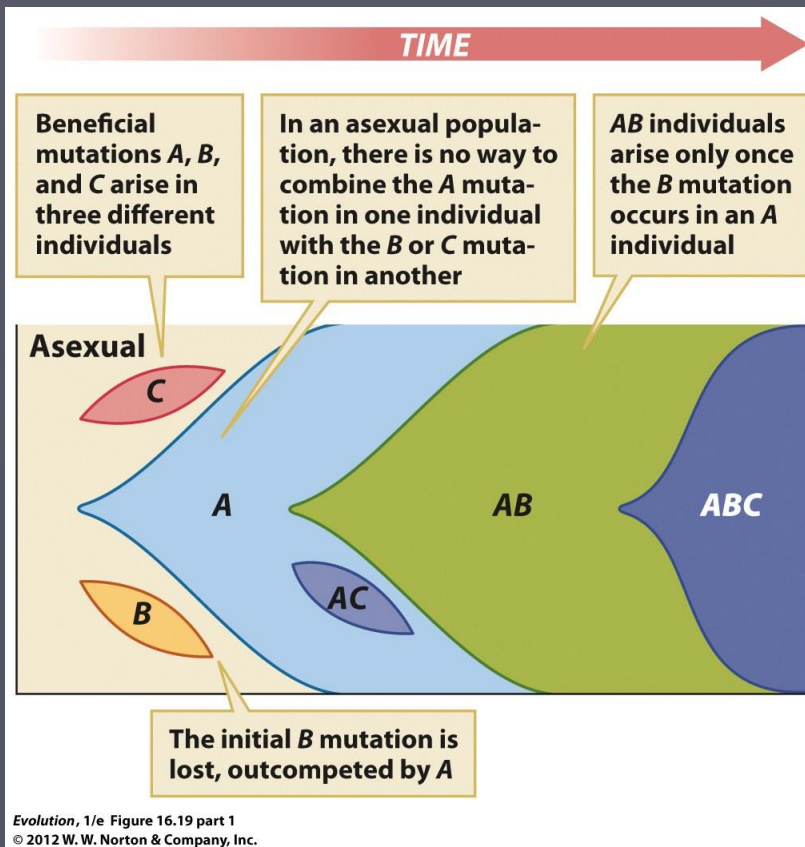
# Sexuální reprodukce generuje rychlejší evoluci hostitelů než je evoluce jejich a parazitů

- ▶ Speciální případ scénáře sourozenecké kompetice
- ▶ Sexuální potomstvo má 4 x vyšší šanci vyhrát (uniknout nemoci)
- ▶ Koevoluce typu závod ve zbrojení
- ▶ Selektivní výhoda = být odlišný



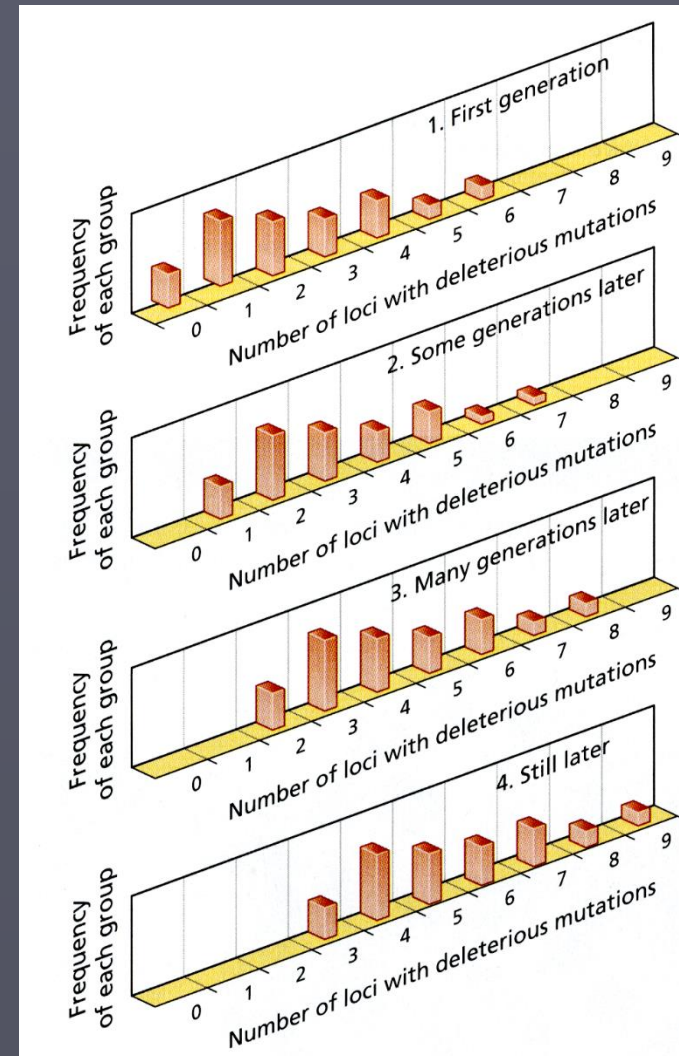
# Sexuální reprodukce usnadňuje rychlejší kombinaci prospěšných mutací

- ▶ Fisher – Muller hypotéza
- ▶ Čas potřebný pro substituci prospěšné mutace a čas prospěšný pro fixaci mutace selekcí



# Sexuální reprodukce pomáhá odstranit škodlivé mutace z genomu

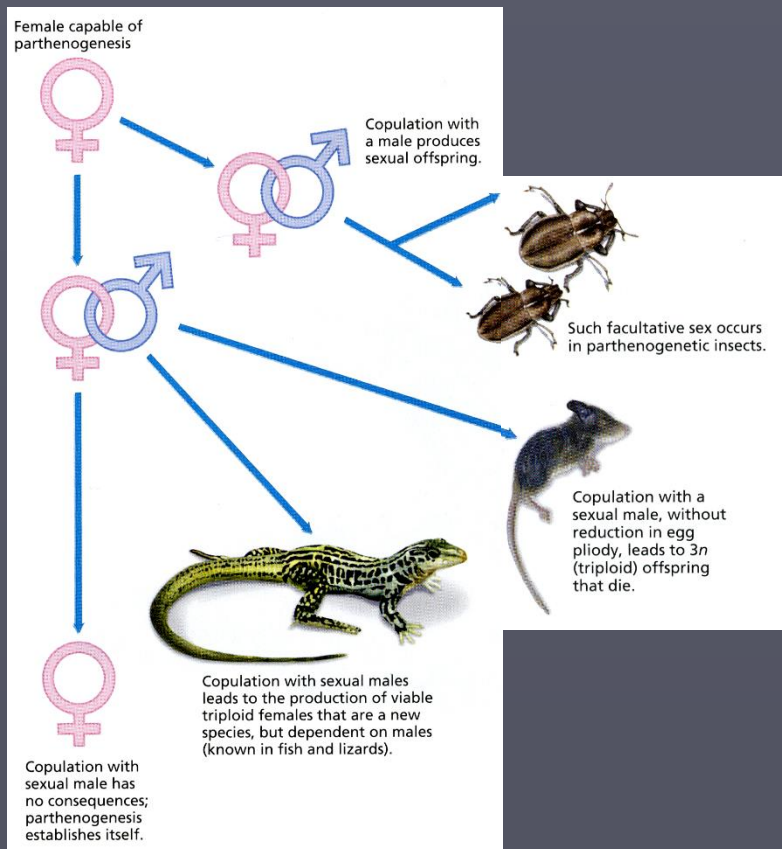
- ▶ Muller (1964) **Model Mullerovi rohatky**  
= model skupinové selekce
- ▶ Asexuální reprodukce –  
škodlivé mutace všem potomkům  
→ progresivní redukce průměrného  
fitness → extinkce klonální linie
- ▶ Předpoklad: efekt škodlivých mutací  
se zvyšujícím se počtem lokusů je aditivní



# Sexuální reprodukce je udržována, protože nové asexuální samice mají snížené fitness

## ► Nové asexuální samice

- nemají tak efektivní reprodukční systém jak sexuální samice
- nemůžou uniknout riziku ze strany samců



# Geografická a taxonomická distribuce sexuální reprodukce

## ► Krátkodobé výhody sexuální reprodukce

- častější v habitatech bez dramatické fluktuaace
- častější v konstantních mořských habitatech
- méně častá v extrémních zem. šířkách a v ranních sukcesích
- u druhů s alternovanou reprodukcí, sexuální fáze ve vysokých hustotách

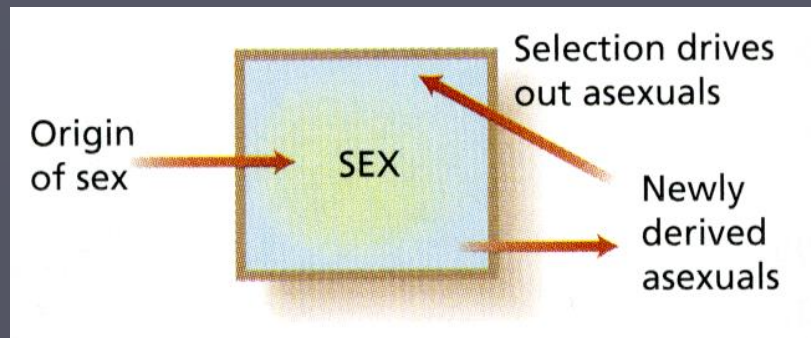
## ► Výhody asexuální reprodukce

- v nepříznivém prostředí
- náklady na sexuální reprodukci vysoké



# Původ pohlavní reprodukce

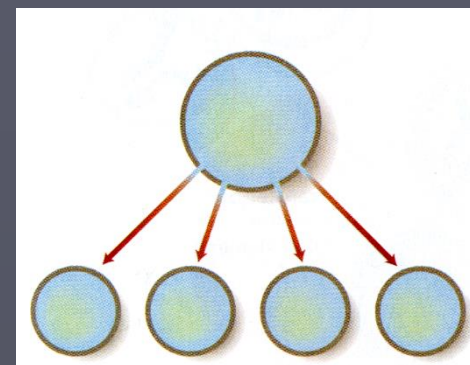
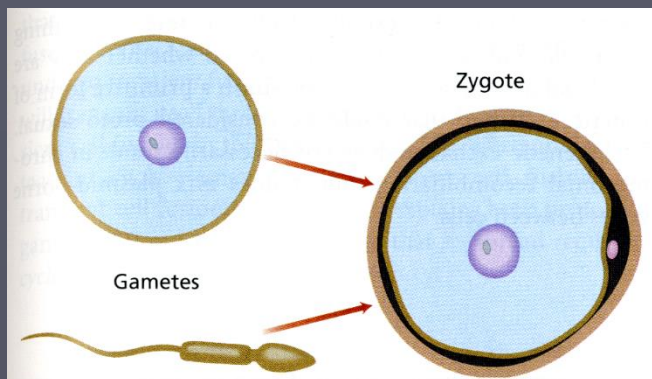
- ▶ Je daleko více komplikovaný než její udržování
- ▶ **Pohlavní reprodukce není úspěšná vždy. Proč je tak běžná?**
- ▶ Je těžké uniknout pohlavní reprodukci, pokud se již vyskytuje – existují samci a nižší fertilita u partenogenetických samic
- ▶ **Pohlavní reprodukce = vypracovaná reprodukční adaptace**
- ▶ Závisí na evolučních silách, které determinují její původ a udržování





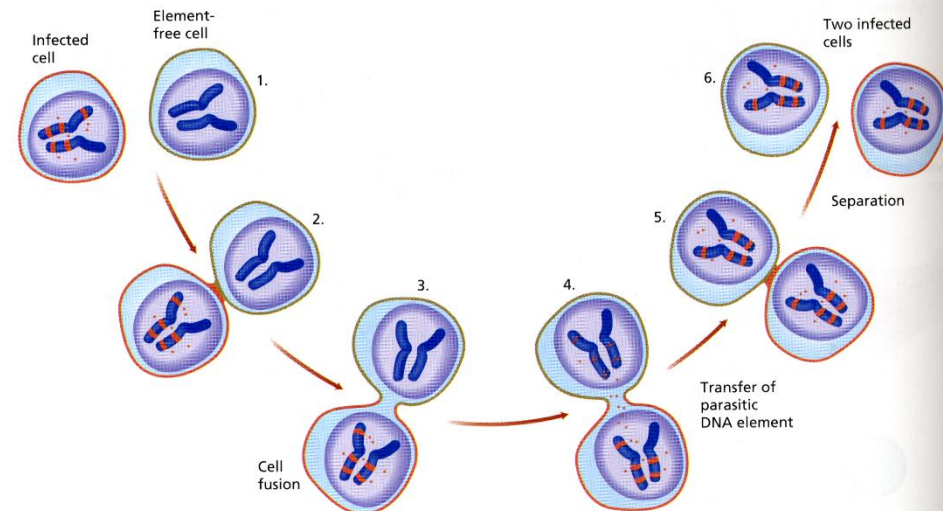
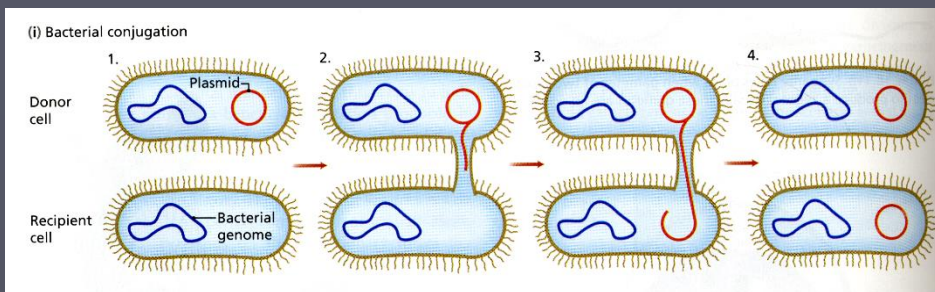
# Původ pohlavní reprodukce

- procesy: syngamie, segregace a rekombinace, gametogeneze



# Jednoduché formy pohlavní reprodukce pocházejí z mobilních genetických elementů

- ▶ Evoluční scénář, který nevychází z předpokladu, že pohlavní reprodukce je obecně prospěšná
- ▶ PŘ. Prospěšnost vs. neprospěšnost konjugace – proto-sexuální genetická výměna
- ▶ PŘ. Transmise parazitické DNA – buněčná fuze vysvětluje proto-syngamii a proto-gametogenezi



# Rekombinace a genetická diverzita

- ▶ Efekty rekombinace
  - narušuje vazby, rozbíjí výhodné genetické kombinace
  - umožňuje transfer nových alel (mutace nebo tok genů)
- ▶ Rekombinace je častější v některých regionech genomu (MHC)
- ▶ Střední úroveň rekombinace u druhů s kombinací sexuální a asexuální reprodukce
  
- ▶ **Důsledky různých způsobů reprodukce**

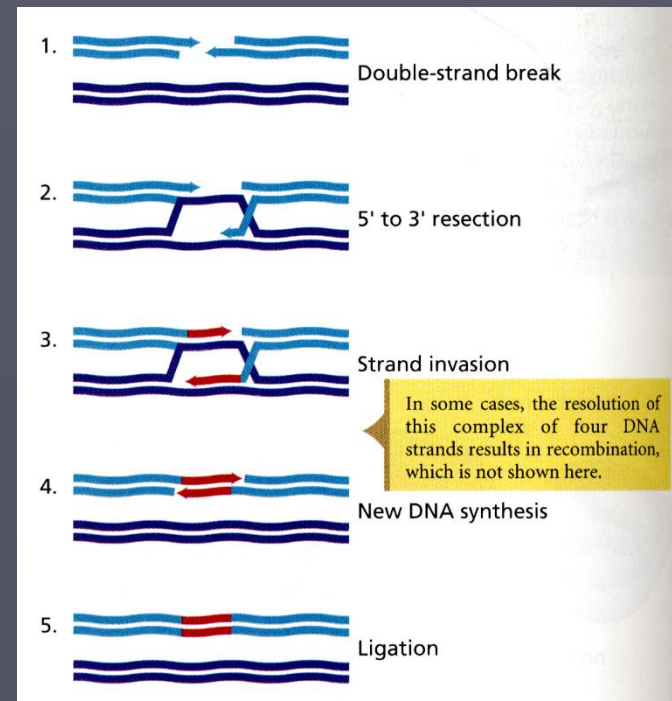
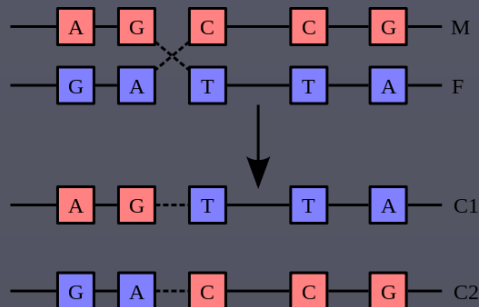
	Progeny genomes		
	Diversity	Heterozygosity	Costliness
Asexual	Low	Very high	Minimal
Sexual			
Self-fertilisation	Intermediate	Low	Low
Sex	Very high	High	Very high

# Hlavní hypotézy významu rekombinace a segregace

- ▶ 1. Segregace a rekombinace u meiózy výhodné - usnadňují jiné procesy (zvyšování frekvence genů pro rekombinací → selekce pro jiné funkce). Role rekombinace pro DNA opravu.
- ▶ 2. Rekombinace má přímé benefity. Hypotéza mutace/eliminace.
- ▶ 3. Segregace v meióze má přímé benefity. Hypotéza segregace.
- ▶ 4. Rekombinace je výhodná pouze za určitých podmínek. Hypotéza gen/prostředí.

# Rekombinace se může vyvinout jako vedlejší produkt selekce pro opravu DNA

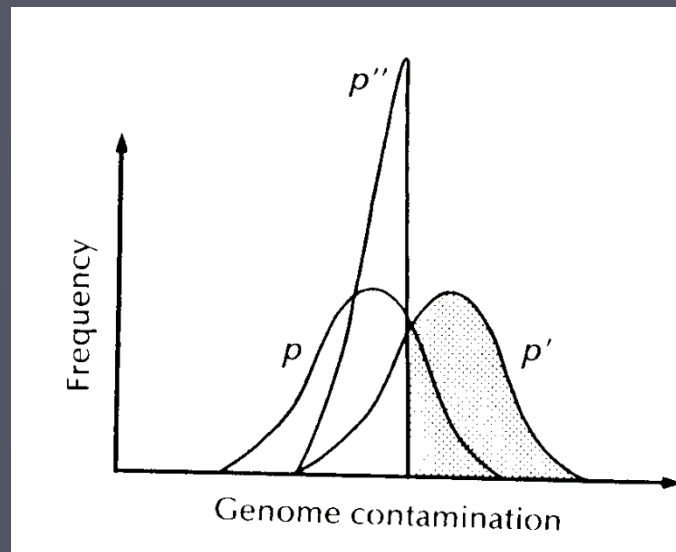
- ▶ Narušení dvojvlákna DNA, oprava pomocí templátové DNA homologního chromozomu
- ▶ Vedlejší produkt této opravy je rekombinace
- ▶ Je oprava DNA základní funkcí sexuální reprodukce?





# Eliminace mutací

- ▶ Kondrashov (1988) – model založený na škodlivých mutacích ovlivňujících úspěch asexuálních jedinců
- ▶ Model Mullerovi rohatky versus Kondrashov model – ztráta nejlépe adaptovaných genotypů versus eliminace škodlivých mutací, aditivní versus synergistický efekt mutací
- ▶ Schéma distribuce kontaminace genomu u sexuální populace





# Segregace a homozygotnost příznivé mutací

- ▶ Kirkpatrick & Jenkins (1989) – aplikace hypotézy Fisher-Muller pro získání preferované homozygotní mutace u jedince
- ▶ Mutant  $A_1A_1 \rightarrow A_1A_2$  adaptivní tranzice  $A_1A_2 \rightarrow A_2A_2$  pouze ze segregací
- ▶ Problém v případě kompletní dominance – redukuje výhodu segregace poskytovanou sexuálům

# Heterogenita habitatu a korelace gen/prostředí

- ▶ „Tangled bank“ (lokálně komplexní prostředí) hypotéze - Bell (1982) – prostorová heterogenita je důležitá pro udržování pohlavní reprodukce
- ▶ **Selekce na hustotě-závislá – sib-kompetice je důležitá**
- ▶ Genotyp úspěšný na jedné lokalitě může být neúspěšný na jiné lokalitě
- ▶ Fitness úspěšných rodičů nemůže být odevzdáno potomkům na náhodných lokalitách – je výhodné „rozbít“ genotypy → zvyšování lokálního úspěchu

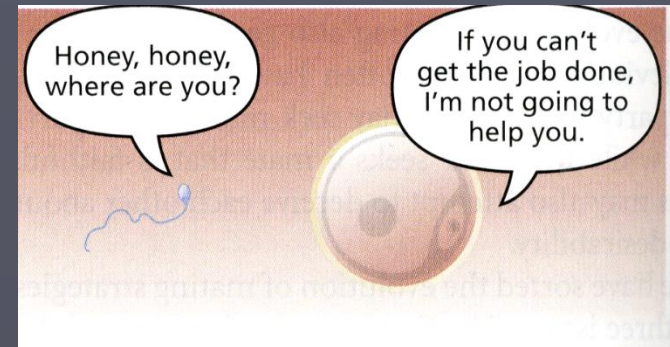
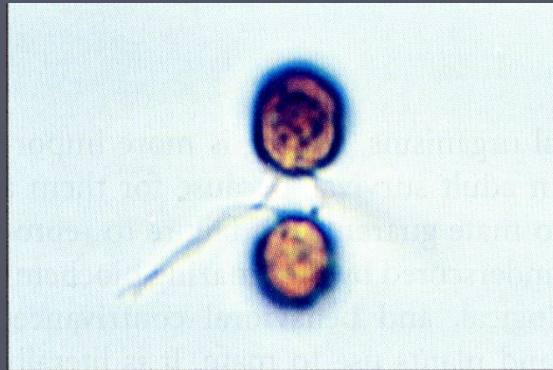
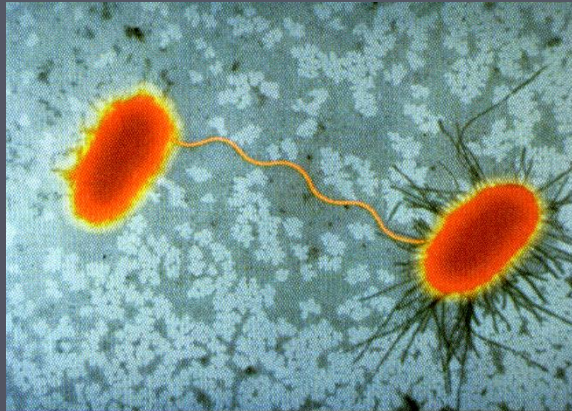
# Sexuální reprodukce z pohledu hypotézy Červené královny

- ▶ Paraziti obvykle krátký životní cyklus → větší míra selekce → silné selektivní agens
- ▶ **Selekce na frekvenci závislá – nejběžnější genotyp hostitele je pod největším selekčním tlakem**
- ▶ pohlavní rozmnožování a rekombinace produkují vzácné genotypy schopné uniknout parazitům
- ▶ Př. *Poeciliopsis monacha* - partenogenetické formy akumulovaly parazity mnohem rychleji než pohlavně se rozmnožující formy
- ▶ Př. Nejběžnější gynogenetické genotypy formy *Carassius gibelio* – vyšší počet parazitických druhů



# Kdo je samec a kdo je samice?

- ▶ Proč jsou dvě pohlaví?
- ▶ Izogamní reprodukce vs. anizogamní reprodukce
- ▶ Pohlavní reprodukce může probíhat i bez diferenciacce mezi gametami – proč existují vajíčka a spermie?
- ▶ 1. původní gamety byli podobné spermii, vajíčka se vyvinuli jako imobilní gamety
- ▶ 2. původní gamety byli vajíčkům podobné – velké, málo mobilní





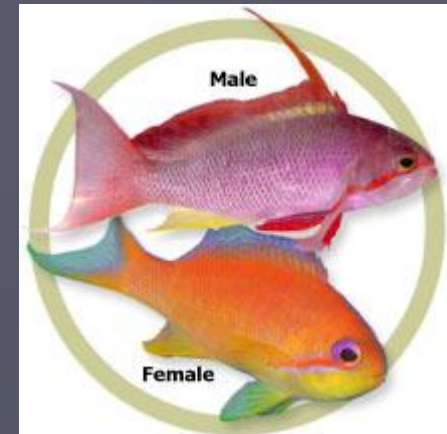
# Sekvenční a simultánní hermafroditizmus

- ▶ **Sekvenční hermafroditizmus** - oba typy gamet produkované jedním jedincem - přeskakuje z produkce malých na produkci velkých gamet
- ▶ **Simultánní hermafroditizmus** - produkce samčích a samičích gamet ve stejném čase, možnost samooplození (u živočichů vzácný)



# Některé druhy můžou „přeskočit“ z jednoho pohlaví na druhé z důvodu zvyšování fertility

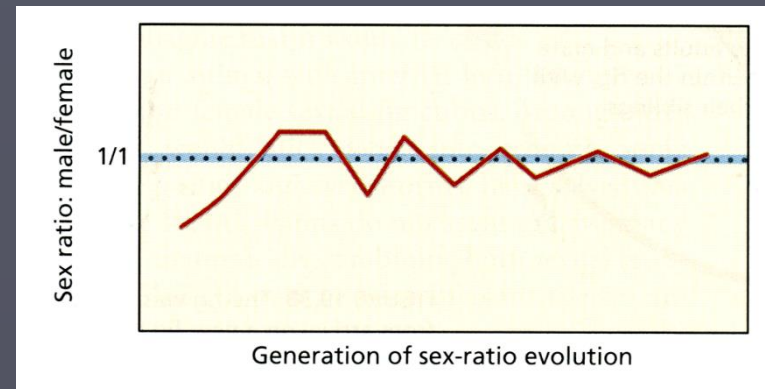
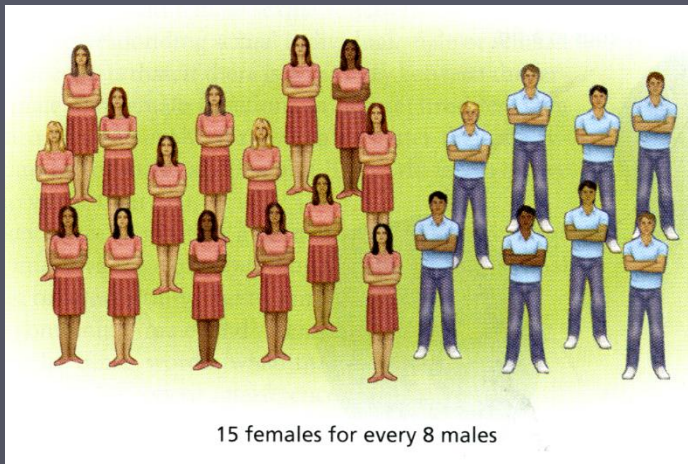
- ▶ Přírozená selekce favorizuje změnu pohlaví, když reprodukční úspěch závisí na věku nebo velikosti
- ▶ *Anhias* – korálové útesy
- ▶ Hermafrodit, od narození funguje jako samice





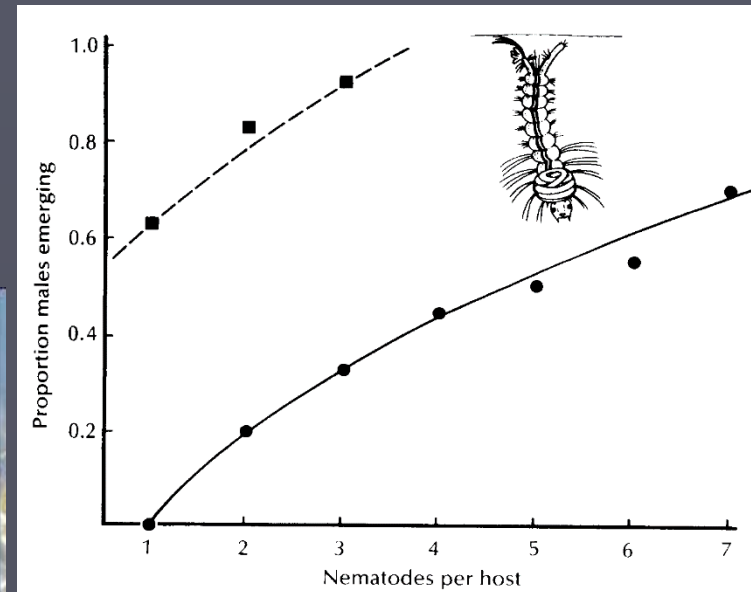
# Poměr pohlaví

- ▶ evolučně stabilní strategii pro rodiče - stejná investice do produkce samčích a samicích potomků
- ▶ 1:1 poměr pohlaví je favorizován přirozenou selekcí pro monogamní druhy
- ▶ Evoluce udržuje vyrovnaný poměr pohlaví



# Odchyvky od vyrovnaného poměru pohlaví

- ▶ Poměr pohlaví vychýlený v přírodě – vlivy predace, parazitizmu, ekologických procesů
- ▶ Některé živočichy kontrolují a mění poměr pohlaví
- ▶ **Environmentální determinace pohlaví**
- ▶ Hypotéza velikost-fekundita př. nematod *Romanomeris culicivorax*



# Odchytky od vyrovnaného poměru pohlaví

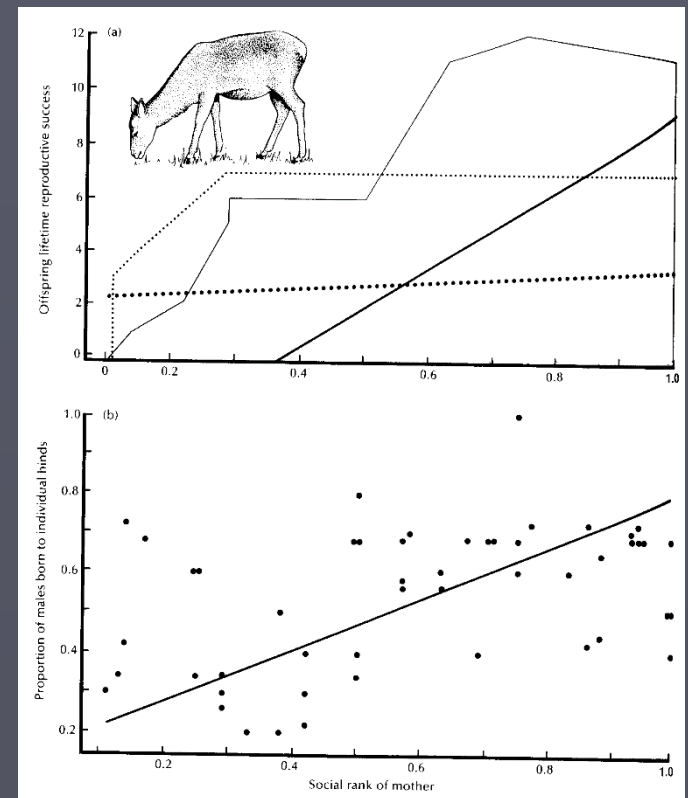
## ► Lokální kompetice páření

- posunutý poměr pohlaví ve prospěch dcer (syny stejné matky) nebo ve prospěch synů (samečky různých matek)
- herbivorní hmyz a parazitoidi



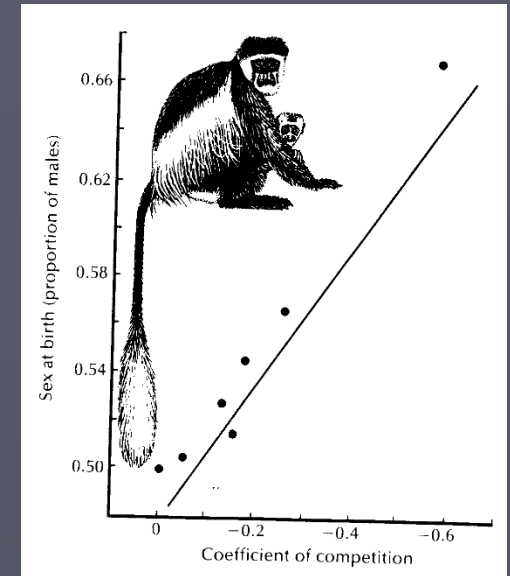
## ► Zvyšování fitness jednoho pohlaví

- Laň s dominantním postavením produkuje více synů (fitness synů je větší než fitness dcer)



# Odchytky od vyrovnaného poměru pohlaví

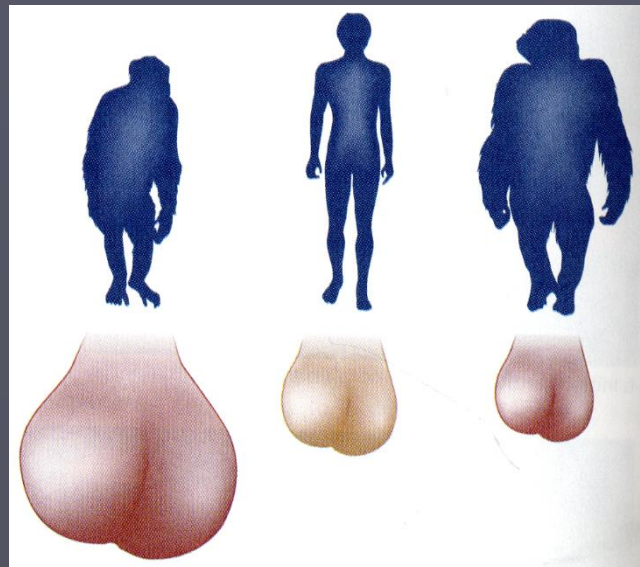
- ▶ **Lokální kompetice o zdroje nebo lokální vylepšení** – jedno pohlaví pomáhá nebo brání úsilí rodičů
- ▶ Jedno pohlaví je disperzní, druhé filopatrické – kompetice rodič – potomek
  - Př. Primáti – poměr pohlaví posunut ve prospěch samců s narůstajícím velikosti samčí skupiny
- ▶ Filopatrické pohlaví (samec) pomáhá rodičům s reprodukci a obranou teritoria
  - Př. *Picoides borealis*



# Sexuální selekce a systém páření

		Male pairs with	
		1 female	> 1 female
Female pairs with	1 male	Monogamy	Polygyny
	> 1 male	Polyandry	Polygyandry

No pairing (usually many mates) — promiscuity



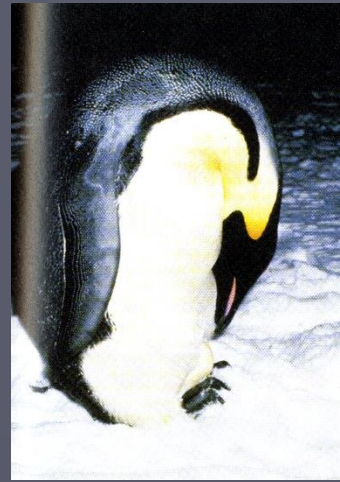


# Kompetice spermii

- ▶ Kompetice mezi samci, kompetice mezi spermii
- ▶ Samice manipulují se schopností samců dodávat spermie (spermatéka nebo využití jako zdroje živin)
- ▶ Kontra-adaptace u samců – penis k odstranění spermatu jiných samců *Calopteryx maculata* (motýlice skvrnitá)



# Rozdíly v příležitosti pro selekci u samců a samic



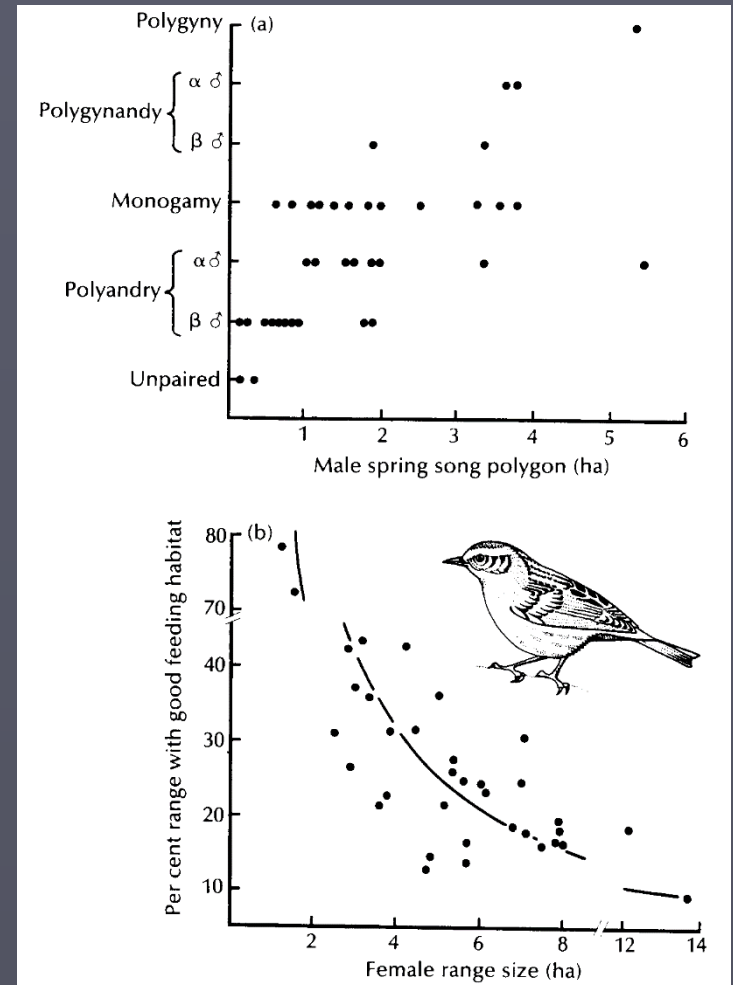
- ▶ U samců selekce k zvýšení páření, u samice selekce k péči o potomky
- ▶ Otcovská starostlivost o potomky méně častá než mateřská
  1. kompetici spermii → samec není jistý svým potomstvem
  2. samice produkují vajíčka → je v kontaktu v období kladení a líhnutí
  3. produkce spermii je levnější – samec investuje méně reprodukčního úsilí do kopulace

## Starostlivost obou rodičů o potomstvo

- Monogamie
- Riziko predace
- Starostlivost o potomstvo překračuje kapacitu jednoho rodiče

# Rozdíly v příležitosti pro selekci u samců a samic

- ▶ Př. *Prunella modularis* (pěvuška modrá)
- ▶ Komplikovaná sociální organizace
- ▶ Hlavní motivace: samci – páření
- ▶ Samice – kvalita potravy pro mláďata
- ▶ Samice aktivně směřuje ke kopulaci s více samci – benefit starostlivost o potomky



# Sexuální selekce a samičí výběr

- ▶ Sexuální selekce versus přírodní selekce
- ▶ Selektované sexuální znaky – cena za životaschopnost
- ▶ Zvyšuje schopnost samců získat partnerku
- ▶ **Intrasexuální selekce** – zvyšuje kompetiční schopnost samce ve vztahu k ostatním samcům (být schopen námluv, boje, signálů vnímaných samici)
- ▶ **Intersexuální selekce** – samičí výběr pro samčí genotyp

# Samec versus samice

- ▶ Samec reaguje na cokoliv podobné samici (orchideje podobné samičkám včel, falešná kráva, brouci a láhev piva)
- ▶ Samice – často ignorují námluvy, diskriminují samce, hledají benefity pro sebe a potomstvo
- ▶ Př. *Hylobittacus apicalis* – svatební dary





# Sexuální selekce pro promiskuitu

- ▶ **Promiskuita se vyskytuje:**
  - u obou pohlaví, pokud ani jedno neposkytuje dostatek rodičovské péče
  - u jednoho pohlaví
- ▶ **Promiskuitní jedinec hledá partnera:**
  - udělá vše, co souvisí s inkubací
  - nebude útočit na promiskuitního partnera
  - poskytne dobrý genetický materiál pro potomstvo
- ▶ **Promiskuita je selektována za účelem:**
  - najít více partnerů
  - být atraktivní

# Selekce inkubujícího jako sexuálně atraktivního a pomoci schopného partnera

- ▶ Jeden nebo obě pohlaví můžou být inkubující, pokud se obě pohlaví starají o potomstvo
- ▶ **Inkubující hledá partnera, který:**
  - pomáhá starat se o potomstvo
  - nebude zasahovat do role inkubujícího
  - dodá kvalitní habitat (potrava, ochrana teritoria)
  - dodá kvalitní genetický materiál pro potomstvo
- ▶ **Selekce na inkubujícího:**
  - najít partnera
  - být atraktivní
  - starostlivost o potomstvo

# Obrácené role partnerů

- ▶ Samice jsou v kompetici s dalšími samicemi o samci, harém samců

pisík americký  
*Actitis macularia*



- ▶ Samec inkubuje mláďata ve speciální kapse

*Hippocampus*



# Krátkodobé a dlouhodobé benefity samičího výběru

- ▶ Z pohledu evolučního diskriminace samců na základě kvality genů – výběr dobrých genů
- ▶ Krátkodobé benefity – předchází páření se sourozenci, s jedinci jiných druhů
- ▶ Dlouhodobé benefity – výběr ovlivňuje potomky, vybraný znak spojený s fitness a musí být dědičný

# Samičí výběr a evoluce sexuálního dimorfizmu

- ▶ **Hypotéza „runaway“ selekce** (Fisher 1930)
- ▶ Náhodná genetická korelace mezi preferencí partnera a fenotypem (expresi znaků u samce)
- ▶ Samice vybírá samce pouze na základě exprimovaného charakteru znaku, znak není adaptivní
- ▶ Další generace samců pravděpodobně má znak a samičí potomstvo si pravděpodobně bude mít preferenci pro znak





# Samičí výběr a evoluce sexuálního dimorfizmu

- ▶ Na kondici závislá **hypotéze handikapu** (Zahavi, 1975, 1977)
- ▶ Výrazně exprimovaný znak je (1) nákladný, (2) indikátorem kvality samce (pouze kvalitní samec si může dovolit exprimovat nákladní znak)
- ▶ Samice pozoruje schopnost samce se z nadměrně exprimovaným znakem (handicapem) vyrovnat – je vitální
- ▶ Dědičnost handikapu
  
- ▶ **Hamilton-Zuk hypotéze** (1982)
- ▶ Dědičnost fitness
- ▶ Samci exprimují znak, který indikuje kvalitu tj. rezistenci k nemocím

# Samičí výběr a evoluce sexuálního dimorfizmu

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) a roztoči

## Hamilton Zuk hypotéze

1. Exprese ornamentace je spojená s intenzitou parazitace

Samci s dlouhým ocasem - méně roztočů

Samice preferují samce s dlouhým ocasem



2. Parazit ovlivňuje fitness hostitele

Mláďata s vysokou parazitací jsou menší a mají nižší přežívání

3. Dědičnost v rezistenci k parazitům

Potomstvo dlouhoocasých samců vykazuje dědičnou rezistenci k roztočům

# Samičí výběr a evoluce sexuálního dimorfizmu

- ▶ Hypotéza imunokompetičního handicapu (Fostad a Kartet, 1992)
- ▶ dualistický charakter testosteronu
  1. zvyšují expresi sekundárních pohlavních znaků
  2. snižují rezistenci a potlačují imunitní obranyschopnost organismů (indukce imunosupresivního efektu)
- ▶ Jenom silní samci se s negativním efektem testosteronu dokáží vyrovnat – životaschopní a rezistentní k parazitům