

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

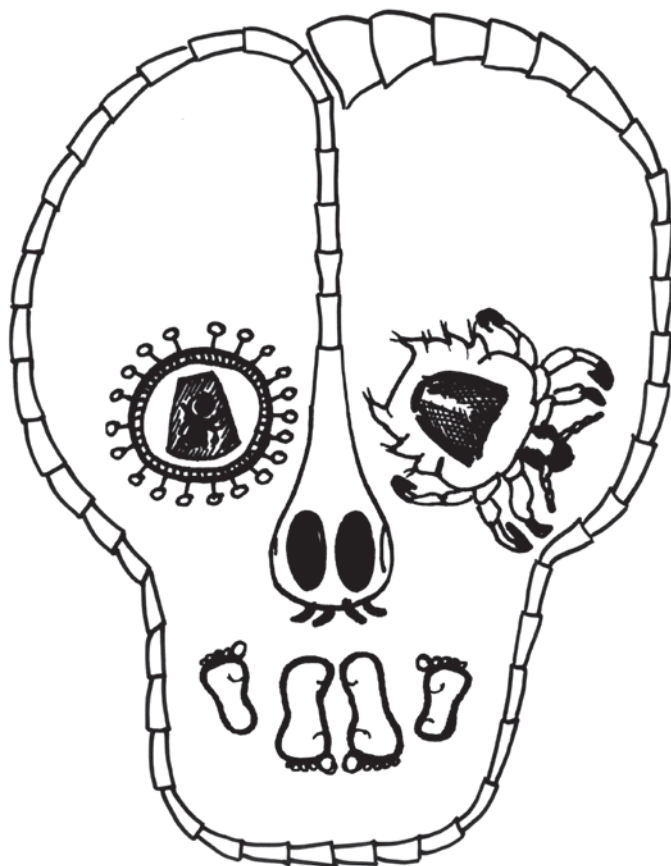
Vojtech Baláž, Alena Balážová, Jan Fíla, Filip Kolář, Michael Mikát

Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin

Biologická olympiáda 2012–2013, 47. ročník
přípravný text pro kategorie A, B



Praha 2012



Recenzovali:

RNDr. David Honys, Ph.D.

Mgr. Jindřich Chrtek, CSc., Ph.D.

RNDr. Michal Vinkler, Ph.D.

prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Poděkování za spolupráci:

Kateřina Černá, Milan Dunder, Anna Elexhauserová, Jaroslav Icha, Jana

Kalušková, Ivo Králíček, Jarka Kubešová, Libor Mořkovský, Marie Pospíšková,

Juraj Sekereš, Petr Synek, Petr Šíma, Tomáš Urfus, Zuzana Varadínová, Magda

Vítková, Ondřej Zemek, Petr Zouhar

Vojtech Baláž, Alena Balážová, Jan Fíla, Filip Kolář, Michael Mikát

Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin

Biologická olympiáda 2012–2013, 47. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

OBSAH

ÚVOD.....	7
1. PŮVOD SEXUALITY	8
1.1 Sexualita a rozmnožování.....	8
1.2 Výskyt pohlavního a nepohlavního rozmnožování	19
1.3 Oddělení pohlaví	25
1.4 Shrnutí	32
2. ŽIVOČICHOVÉ.....	33
2.1 Pohlavní a nepohlavní rozmnožování	33
2.2 Gonochoristé a hermafrodité.....	37
2.3 Určení pohlaví	40
2.4 Mezipohlavní a vnitropohlavní konflikt.....	44
2.5 Rozmnožovací systémy	47
2.6 Pohlavní výběr	63
2.7 Poměr pohlaví	68
2.8 Námluvy	71
2.9 Shrnutí	76
3. ROSTLINY	77
3.1 Specifika rozmnožování rostlin	77
3.2 Skrytý sex rostlin	82
3.3 Samosprášení – sex sám se sebou.....	96
3.4 Mechanizmy bránící samosprášení.....	100
3.5 Nepohlavní rozmnožování	111
3.6 Shrnutí	125
4. SLOVNÍČEK POJMŮ	129
5. LITERATURA	133
5.1 Doporučená literatura	133
5.2 Použitá literatura	133
5.3 Použité webové zdroje	135

Tento přípravný text v elektronické verzi a mnohé další informace
k Biologické olympiádě naleznete na stránkách

www.biologickaolympiada.cz

Úvod

U všech organismů bez výjimky je rozmnožování naprosto zásadní součástí jejich života. Snahou každého z nich je vytvořit co nejvíce životaschopných potomků, a předat tak svoji genetickou informaci do další generace. V přírodě se proto setkáváme s mnoha důmyslnými způsoby, jak pokračování svého rodu zajistit. Jedná se o nejrůznější typy nepohlavního i pohlavního množení, ale také o mnoho souvisejících jevů – od lákání opylovačů, přes vyhledávání partnera či snahu se mu zalíbit, až po složité námluvy.

Přestože se jedná o téma v biologii zcela zásadní, většinou se omezuje pouze na suché věcné popisy. Tomu jsme se snažili vyhnout, a v této brožurce se setkáte spíše s principy a způsoby „jak a proč to funguje“. Tento text tedy není středoškolskou učebnicí, ve které byste se dozvěděli všechno o rozmnožování. Téma je samo o sobě tak obsáhlé, že by na jeho zpracování bylo potřeba několik tlustých knih. Naším cílem však bylo ukázat, jak se dnes evoluční biologové dívají na rozmnožování organismů, a představit několik příkladů a zajímavostí z rostlinné a živočišné říše. Nezabýváme se zde „technickou“ stránkou věci – pokud by vás zajímalo, jak přesně probíhá proces množení u jednotlivých skupin organismů, můžete si přečíst přípravný text „Rozmnožování organismů“ z roku 2000 nebo jinou doporučenou literaturu. Všechny odkazy na starší brožurky, se kterými se v textu potkáte, však **nejsou povinnou četbou**, ale rozšířením pro zájemce.

Během čtení se setkáte s odstavci, které jsou psány šedou barvou. Jedná se o úseky, které obsahují zajímavé, ale komplikovanější problémy, a představují tak rozšíření probíraného tématu. Úlohy pro mladší kategorii B z těchto pasáží nebudou vůbec vycházet, ale ani úlohy kategorie A na nich nebudou postaveny. Samozřejmě doporučujeme si je přečíst, ale další text lze pochopit i bez nich.

Než se pustíte do čtení, chtěli bychom vás upozornit na několik důležitých skutečností. Rozhodně po vás nechceme, abyste se text učili z paměti. Také slovníček pojmů na konci není seznam k naučení, ale slouží pouze jako pomůcka pro vás k přehlednému vysvětlení cizích slov. Jistě se v soutěži objeví i otázky na znalosti z brožurky, ale není nutné znát každý detail. V biologické olympiádě vás nebudeme zkoušet jako ve škole. Daleko důležitější je chápat principy, které v textu vysvětlujeme, a používat při soutěži vlastní logické myšlení.

Nakonec jedno velmi podstatné upozornění: ve všech kolech biologické olympiády se k tématu daného ročníku vztahují **jen praktické a teoretické úlohy**. Test je na brožurce zcela nezávislý a jeho otázky jsou cíleny na **všeobecné biologické znalosti**.

Příjemnou četbu přejí autoři.

1. PŮVOD SEXUALITY

Dříve, než se budeme zabývat konkrétními způsoby rozmnožování a projevy sexuality u různých skupin živočichů a rostlin, zastavíme se u sexuality z obecného pohledu. Cílem této kapitoly je podívat se na podstatu sexuality a jevů s ní spojených. Nejprve se zaměříme na to, jaká je vlastně podstata sexuality a rozmnožování a jaký je mezi nimi vzájemný vztah. Ukážeme si vlastnosti typického pohlavního procesu a jeho místo v životním cyklu různých organismů. Dále se zaměříme na to, jaké jsou rozdíly mezi pohlavním a nepohlavním rozmnožováním, a na to, jak jsou oba typy v přírodě rozšířené. Rovněž si popíšeme evoluční mechanismy, které zodpovídají za udržení pohlavního rozmnožování v přírodě, ačkoliv se sex zdá být na první pohled nevýhodný. Na závěr kapitoly se zaměříme na vznik a vlastnosti odděleného pohlaví.

1.1 Sexualita a rozmnožování

Když se řekne *sexualita*, je dalším pojmem, který se obvykle každému vybaví, *rozmnožování*. U člověka a mnohých živočichů jsou spolu oba procesy velice úzce spjaty a probíhají současně. U některých jiných organismů ale mohou být tyto procesy odděleny (viz **rámeček 1.A**).

Při rozmnožování dochází ke zvyšování počtu jedinců. Samozřejmě každý nový jedinec nevzniká sám od sebe, ale oddělením od jiného jedince, nebo rozdělením jedince původního.

Při pohlavním procesu, tedy **sexualitě**, dochází k míchání genetické informace mezi různými jedinci. V typickém případě dva jedinci *předají* část své genetické informace (např. do pohlavních buněk) a jejím zkombinováním vzniká jedinec nový, který se geneticky liší od obou svých rodičů.

Nyní se podívejme na to, „jak se sexualita dělá“, tedy na její mechanismy. Standardní sexualita se skládá z meiózy a oplození. **Meióza** je speciální typ **buněčného dělení**, jehož výsledkem je snížení počtu sad chromozomů na polovinu. **Diploidní** organismus nese dvě sady chromozomů. Každá z těchto sad obsahuje kompletní genetickou informaci, každý z genů tak najdeme u diploidního organismu dvakrát – jednou na sadě chromozomů pocházející od matky daného jedince, podruhé na chromozomech od otce. Úkolem meiózy je vytvořit buňky s jednou sadou chromozomů. Vzniklé buňky s jednou sadou chromozomů se nazývají **haploidní**. U člověka a dalších savců (jejichž tělní buňky jsou diploidní) tak vznikají meiózou haploidní pohlavní buňky – spermie a vajíčka.

Při **oplození** dochází ke splynutí **dvou** haploidních buněk (např. lidské spermie a vajíčka), čímž vznikne buňka diploidní. Obnoví se tak množství genetické informace, buňka vzniklá oplozením má opět dvě kopie každého chromozomu. Každá z těchto kopií pochází od jednoho z rodičů (více viz **rámeček 1.B**).

Při sexualitě tak dochází nejdříve k rozpadu původního **genotypu** (souboru genetických vlastností organismu) a poté ke splynutí s jiným genotypem. Buňka se nejdříve poloviny své genetické informace zbaví (do buňky vzniklé meiózou

1.A Proč sexualita neznamená přímo rozmnožování? Vzhledem k tomu, že buňka vstupující do meiózy měla zmnouženou genetickou informaci na dvojnásobek, vznikají meiózou čtyři buňky. Teoreticky by tak vznikly z jedné samčí diploidní buňky čtyři samčí pohlavní buňky a z jedné samičí diploidní buňky čtyři samičí pohlavní buňky. Víme, že dvě haploidní buňky splývají v jednu buňku diploidní – tedy ze čtyř samčích pohlavních buněk a čtyř samičích by měly vzniknout čtyři buňky diploidní. Z původních dvou buněk by celým dlouhým procesem vznikly čtyři nové buňky. Z této úvahy vyplývá, že by při celém pohlavním procesu mělo dojít ke zvýšení počtu jedinců – a tedy k rozmnožování.

Ne vždy jsou ale všechny čtyři buňky vzniklé meiózou životaschopné, v případě samičích pohlavních buněk často přežívá jen jedna. Například u člověka vzniká z jedné buňky vstupující do meiózy jen jedno vajíčko a zbylé dvě až tři buňky v průběhu meiózy zanikají (u člověka se jim říká pólové buňky).

Kromě toho většina buněk vzniklých meiózou se oplození vůbec nedočká. Například z tisíce spermií vstoupí do vajíčka jen jediná. Pohlavní proces sám o sobě je tedy dosti neefektivní cestou, jak se rozmnožit. To však nevadí. Samotným cílem sexuality není vyřešit problém rozmnožování, ale změnit genetickou informaci (tedy promíchat svou genetickou informaci a přidat k ní něco od jiného jedince). Jak vidno, sexualita a rozmnožování spolu souvisí, ale nejsou tím samým.

se „vejde“ jen polovina genetické informace) a následně získá druhou polovinu genetické informace splynutím s jinou buňkou. Pohlavní proces je tedy spravedlivý – po meióze zbuďe buňce jedna sada chromozomů a při oplození každá ze zúčastněných buněk jednou sadou chromozomů přispívá. Na výsledném genotypu se tak každá z buněk podílí právě z poloviny.

Nyní si vysvětlíme rozdíl mezi pohlavním (sexuálním) a nepohlavním rozmnožováním. K sexualitě dochází pouze při **pohlavním rozmnožování**, které slouží k vytvoření nových geneticky různorodých jedinců. Naopak **nepohlavní rozmnožování** slouží k pouhému navýšení počtu jedinců, aniž by došlo k „míchání“ genetické informace. Jedinci vzniklí nepohlavním rozmnožováním jsou geneticky téměř identičtí se svými rodiči (liší se pouze nově vzniklými mutacemi, viz dále). Nazýváme je **klony**.

U mnohobuněčných organismů bývá zvykem rozlišovat, který z jedinců je rodič a který potomek. Rodiče a potomky lze vcelku snadno odlišit u pohlavně se množících organismů, u nichž genotyp rodiče vznikl dříve než genotyp potomka. U nepohlavního rozmnožování je hlavní rozdíl mezi rodičem a potomkem v jejich velikosti – těsně po rozmnožování je potomek menší (např. pučící nezmar, nebo kyčelnice klíčící z pacibulky). V případě jednobuněčných organismů nedává rozlišení na rodiče a potomka smysl. Rodičovský organismus zaniká buněčným dělením. Mateřská buňka se rozdělí na dvě stejnocenné dceřiné buňky. Nelze tak odlišit, která z buněk je rodič a která potomek. Závěrem shrňme, že výsledkem rozmnožování je větší počet jedinců, zatímco výsledkem sexuality (pohlavního procesu) je vznik nových genotypů (tedy nových kombinací forem genů – alel).

1.B Mitóza a meióza. Dělením buněk vznikají z jedné mateřské buňky dvě nebo čtyři buňky dceřiné. Rozlišujeme dva základní typy buněčného dělení: **mitózu** a **meiózu**.

Buňky eukaryotických organismů mají téměř veškerou genetickou informaci uloženou v jaderné DNA. Tato DNA je rozdělena do několika oddělených částí – na jednotlivé **chromozomy**

Buňky během svého života procházejí buněčným cyklem. V rámci buněčného cyklu můžeme rozlišit interfázi a dělení. Během interfáze buňka roste, replikuje (zdvojuje) svou DNA a připravuje se na další dělení. Každý chromozom se tak po replikaci DNA skládá ze dvou identických kopií svých ramének – ze dvou chromatid. Jak do mitózy, tak meiózy vstupuje buňka s takto zmnoženou genetickou informací.

V interfázi jsou chromozomy rozvolněné (despiralizované), aby mohlo docházet k syntéze RNA a následně tvorbě proteinů. Při dělení jsou naopak chromozomy **spiralizované** – DNA je výrazně kompaktnější a pevněji namotaná na proteinové lešení. Proto můžeme chromozomy při dělení mnohem lépe pozorovat pod mikroskopem.

Při mitóze dochází k rozdělení buňky včetně její zdvojené genetické informace na dvě poloviny. Nejprve dojde k podélnému rozpůlení chromozomů, takže ke každému pólu buňky putuje jedna chromatida od každého chromozomu. Později dojde i k rozdělení buněk. Mitózou tak vznikají dvě nové buňky, které nesou totožnou genetickou informaci, jako měla buňka mateřská.

Na rozdíl od mitózy sestává meióza ze dvou po sobě jdoucích buněčných dělení. První dělení (meióza I) se liší od mitózy v tom, že nedochází k rozpůlení chromozomů na dvě chromatidy, ale ke každému pólu buňky putuje jeden z homologních chromozomů. Tímto pojmem označujeme dvojice odpovídajících si chromozomů v genomu diploidního organismu, které nesou odpovídající genetickou informaci (nesou tytéž geny, které se však mohou lišit svými konkrétními formami – alelami). Jeden z homologních chromozomů je původem od matky, druhý od otce.

Výsledkem prvního dělení jsou dvě buňky nesoucí poloviční množství chromozomů, došlo tedy k redukci množství genetické informace na polovinu. Vzhledem k tomu, že buňka prošla před meiózou zdvojením genetické informace, skládají se tyto chromozomy ze dvou chromatid – tedy informace každého chromozomu je v buňce dvakrát. Při druhém dělení (meióza II) zbývá oddělit chromatidy jednoho chromozomu. Mechanismus meiózy II je tak velmi podobný výše popsané mitóze – ke každému pólu buňky putuje pouze jedna chromatida od každého chromozomu. Výsledkem meiózy jsou tedy čtyři buňky nesoucí polovinu počtu chromozomů mateřské buňky. Těmto buňkám říkáme u živočichů **buňky pohlavní neboli gamety** (z řec. *gaméin* – vdávat se, ženit se).

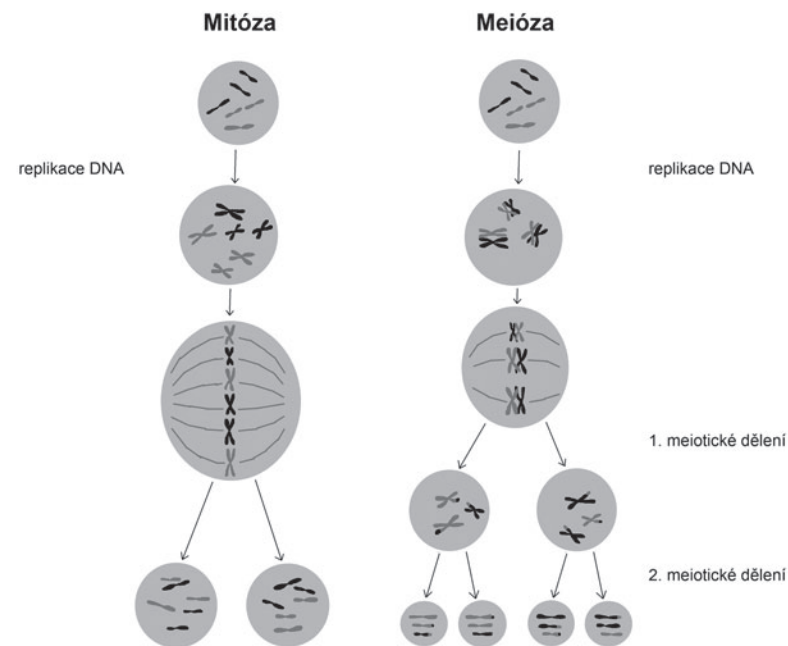
Gamety vzniklé z jedné mateřské buňky nejsou úplně shodné, nýbrž každá nese mírně odlišnou genetickou informaci. To je způsobeno dvěma procesy, které probíhají v průběhu prvního meiotického dělení: rekombinací a náhodným rozchodem homologních chromozomů.

K rekombinaci dochází na počátku prvního meiotického dělení procesem nazývaným anglickým termínem *crossing-over*. Homologní chromozomy se k sobě přiblíží a náhodně si vymění některé sobě odpovídající úseky DNA. Až do této chvíle šlo jednoznačně určit, který chromozom je původem od otce a který od matky. Při

rekombinaci je však přenesen úsek chromozomu od otce na chromozom od matky a naopak.

Homologní chromozomy se rozcházejí při prvním meiotickém dělení náhodně. Původně mateřské chromozomy se tak nemusí ocitnout spolu v jedné buňce a otcovské ve druhé. Naopak bude docházet k různým kombinacím – vždy však bude důležité, aby každý z chromozomů skončil v každé buňce právě jednou.

Závěrem zopakujeme, že výsledkem meiózy jsou čtyři buňky, z nichž každá má mírně odlišnou genetickou informaci (viz **obr. 1.1**). Oproti tomu mitóza vede ke vzniku dvou totožných dceřiných buněk se stejným počtem chromozomů jako buňka mateřská.



Obr. 1.1: Rozdíly mezi mitózou a meiózou. Černě a šedě jsou odlišeny chromozomy pocházející od různých rodičů. Při mitóze vznikají z jedné mateřské buňky dvě stejné buňky dceřiné se stejným počtem chromozomů, zatímco meióza vede ke vzniku čtyř buněk o polovičním množství chromozomů. Všimněte si náhodného rozchodu otcovských a mateřských chromozomů a rekombinace při meióze.

Co způsobuje rozdíly mezi jedinci?

Jak už jsme zmiňovali výše, stěží bychom našli dva jedince téhož druhu (třeba člověka), kteří by měli genetickou informaci totožnou. Nyní si položíme otázku, jak tyto rozdíly vznikají. – Děje se tak dvěma způsoby: mutacemi a sexualitou.

Mutace jsou náhodné změny v uspořádání nukleotidů (vlastně jakýchsi jednotek informace) v DNA. Před dělením buňky se její **DNA replikuje** (kopíruje) a právě při tomto procesu náhodně vznikají chyby (mutace), které se v dalších kolech replikace

budou udržovat. Je to podobné, jako byste opisovali nějaký text stokrát pořád dokola a přitom si jako vzor brali vždy svůj poslední opis (buňka nemá na výběr, protože pouze ten je k dispozici). Pokud v nějakém slově v jednom kroku náhodou zaměníte *a* za *x*, bude se od tohoto okamžiku šířit pouze varianta s chybným písmenkem *x*. Tento typ mutací se nazývá bodové záměnné mutace. Existují však i další typy mutací, například inserce (vloží se nukleotid či několik nukleotidů, které v sekvenci předtím nebyly) či delece (jeden či více nukleotidů je z původní informace vynechán). Mutace tak představují jediný zdroj, kterým se opravdu zcela nově mohou vytvořit nové sekvence DNA (a s tím i nové varianty genů – alely).

Mutace se mohou uplatnit jak při pohlavním, tak při nepohlavním rozmnožování. V obou typech množení totiž dochází k dělení buněk a s tím spojenému kopírováním DNA. Při nepohlavním rozmnožování představují mutace jediný způsob, jak může vznikat potomstvo geneticky odlišné od svého rodiče. Jak je to s vlivem mutací při pohlavním rozmnožování? Aby se mutace přenesla do potomstva, musí se objevit v pohlavní buňce. U některých živočichů je totiž linie pohlavních buněk oddělena od buněk tělních (somatických) brzy v embryonálním vývoji jedince. Mutace v tělních buňkách samozřejmě mohou vznikat (a nemusí jich být málo), ale potomstvu být předány nemohou. Tomuto oddělení pohlavních buněk se říká **weismannovská bariéra**. Rostliny a někteří živočichové (např. houbovci a žahavci) ale weismannovskou bariéru postrádají.

Proč se tedy veškerá genetická proměnlivost nevytváří pouze mutacemi? Jejich nevýhodou je, že jsou pouze *náhodnými* zásahy do sekvence DNA a nelze předem naplánovat, jaký budou mít na svého nositele vliv. Působí jako „neřízené střely“. Proto na biologickou zdatnost svého nositele mnohem častěji nemají vliv žádný (trefí se do oblasti DNA, která žádný gen nenese), nebo mají vliv negativní (něco pokazí), než že by měly vliv pozitivní (něco vylepší). Neřízenost mutací si můžeme připodobnit na příkladu: pokud kladívkem náhodně praštíte do hodinek, spíše je rozbijete, než vylepšíte jejich funkci.

Tvorba nových užitečných forem genů pomocí mutací je právě díky své náhodnosti cestou značně krkolomnou. Tento problém lze elegantně obejít vynálezem **sexuality**. Nové kombinace genů vzniknou tak, že si dva jedinci vymění části svých ozkoušených genomů. Na rozdíl od mutací nevznikají při sexualitě nové sekvence, ale dochází k pouhému přeskupování a kombinování různých původních sekvencí.

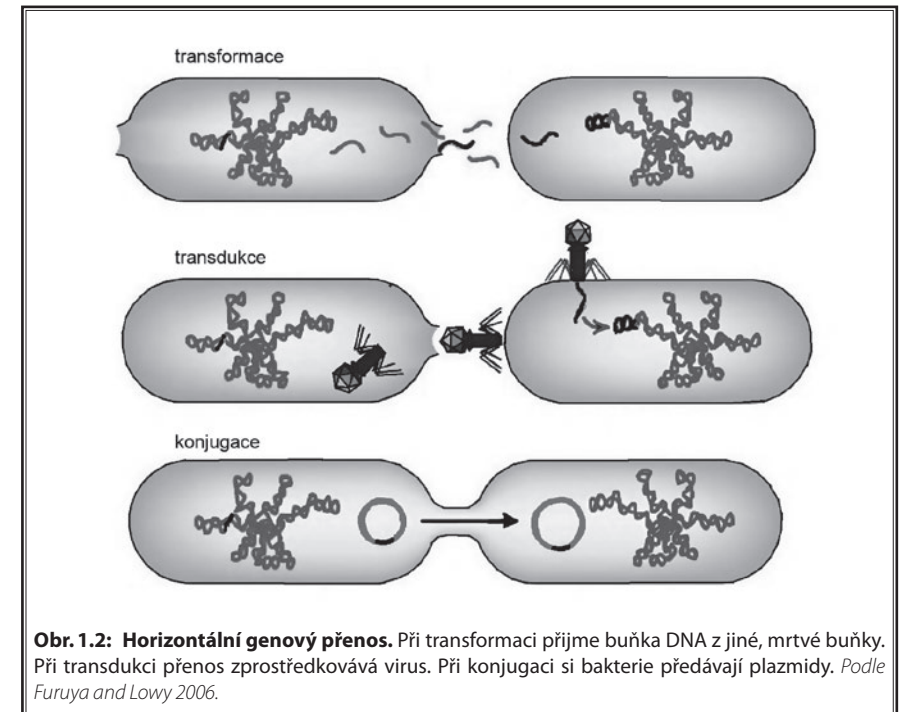
A jak k tomuto „míchání“ a přeuspořádávání genetické informace dochází? Zodpovídají za to celkem tři navazující procesy – rekombinace, náhodný rozchod homologních chromozomů a náhodné splývání haploidních buněk. V **ráměčku 1.B** jste se dočetli, že už v počáteční fázi meiózy si jednotlivé homologní chromozomy náhodně prohazují své části – dochází k **rekombinaci**. To je však pouze první část celého „triku“. Dalším zásadním procesem je **rozchod homologních** (čili sesterských) **chromozomů** po prvním meiotickém dělení. Protože je i tento proces

náhodný, vzniknou různé kombinace haploidních buněk, které nesou různé kopie homologních chromozomů.

Haploidní buňky (gamety živočichů) vzniklé meiózou však posléze opět splývají, aby se obnovilo množství genetické informace v buňce. Tímto splýváním vzniká diploidní buňka zvaná zygota. A právě tento proces **splývání haploidních buněk**, který je také víceméně náhodný, je třetí částí celé skládky. Není předem dáno, které dvě buňky spolu splynou. Je jasné pouze to, že jedna ze splývajících buněk pochází od otce a druhá od matky. Na náhodě ale závisí to, která konkrétní otcovská buňka splyne se kterou mateřskou buňkou. Představte si tisíce spermií mířících k vajíčku – každá ze spermií má šanci ho oplodnit.

Všechny tři zmiňované procesy tvořící nové kombinace genomů se navíc sčítají – každá nová diploidní buňka vznikla splnutím různých buněk, které se lišily kombinací do ní rozešlých homologních chromozomů. Navíc se i tyto chromozomy od sebe mezi různými buňkami lišily podle toho, které jejich části se náhodně proházely rekombinací.

Pohlavní proces způsobí velmi výrazné promíchání alel různých genů. Vzniknou sice zcela nové kombinace alel, tedy i takové, které se u rodičů nevyskytovaly, ale samotné alely byly již v genomech rodičů obsaženy. Je značně pravděpodobné, že alely, které ponese potomek, budou funkční, protože byly v minulosti ozkoušené



Obr. 1.2: Horizontální genový přenos. Při transformaci přijme buňka DNA z jiné, mrtvé buňky. Při transdukci přenos zprostředkovává virus. Při konjugaci si bakterie předávají plasmidy. Podle Furuya and Lowy 2006.

jeho rodiči. Nové kombinace alel však umožní vznik nově vyhlížejícímu jedinci. V odborné mluvě řekneme, že vznikl nový fenotyp, tedy soubor vlastností, které se projevují i navenek (např. na vzhledu jedince).

Alternativy typického pohlavního procesu

Kromě „klasického“ pohlavního rozmnožování (vertikální přenos genetické informace, tedy přenos z rodičů na potomky) existuje řada dalších procesů, při kterých se genotyp organismu mění následkem toho, že přijme genetickou informaci z okolí. Souhrnně se tyto procesy označují jako **horizontální přenos genetické informace** (nazývaný také horizontální genový transfer).

U eukaryot je většina situací, kdy dojde k „míchání“ genetické informace mezi různými organismy (ať už uvnitř druhu, či mezi druhy), způsobena pohlavním procesem a horizontální přenos genetické informace se vyskytuje relativně vzácně. Naopak prokaryota (bakterie a archea) využívají horizontální genový transfer velmi často a pohlavní rozmnožování se u nich nevyskytuje vůbec. Jednobuněčné organismy mívají obecně vyšší frekvenci horizontálního genového přenosu, přičemž menší pravděpodobnost tohoto procesu je u organismů s ochrannými strukturami na povrchu buněk – s tlustou buněčnou stěnou, schránkou nebo slizem.

Oproti pohlavnímu rozmnožování je horizontální přenos mnohem různorodější (viz obr. 1.2). Organismy se na něj dopředu zpravidla nepřipravují, spíše využívají momentálně se naskýtajících příležitostí. Při tomto procesu nedochází ke splývání buněk, ale „pouze“ k obohacení buňky o genetickou informaci, která byla předána jinou buňkou, nebo se nacházela volně v prostředí.

Množství genetické informace, které buňka v rámci horizontálního přenosu získává, je zanedbatelné oproti celkovému množství genetické informace v buňce. Na rozdíl od pohlavního procesu může získaná genetická informace pocházet z jakéhokoliv organismu, nejen od příslušníka vlastního druhu. Horizontální přenos genetické informace tak často probíhá mezi organismy ze vzdálených evolučních linií.

Pohlavní rozmnožování i horizontální genový přenos zvětšují genetické rozdíly mezi příbuznými jedinci a zmenšují rozdíly mezi individui nepřibuznými. Oproti pohlavnímu rozmnožování stírá horizontální genový přenos genetické rozdíly také mezi druhy a vzdálenějšími evolučními liniemi.

Proberme si nyní jednotlivé mechanismy horizontálního přenosu genetické informace. Jeho nejjednodušší formou je transformace – přijetí okolní volné DNA pocházející z nějakého mrtvého organismu a její zařazení do genomu.

Další typ horizontálního přenosu genetické informace – **transdukci** – způsobují některé viry (nebuněčné organismy tvořené nukleovou kyselinou s proteinovým obalem). V jedné fázi svého životního cyklu začleňují svoji genetickou informaci do DNA hostitele. Když takový virus chce z buňky uniknout, musí svou DNA z genomu hostitele opět vyjmout. Nežádá se omylem vyčlenění s genetickou

informací viru také sousedící oblasti hostitelovy DNA, kterou pak přenesou do další buňky. Nebo naopak v hostitelské buňce kousek své DNA „zapomene“.

Jinou formou horizontálního přenosu genetické informace je **konjugace** bakterií. Konjugace se (podobně jako sexuálního rozmnožování eukaryot) účastní dvě buňky. Zúčastněné buňky při konjugaci nesplývají, ale vytvoří se mezi nimi dočasné spojení, jakýsi „most“. Přes toto spojení je z jedné buňky do druhé předán **plazmid** – malá, kruhová molekula DNA. Bakterie mohou obsahovat kromě kruhového chromozomu několik plazmidů. Plazmidy nejsou většinou nezbytně nutné k přežití bakterie v optimálních podmínkách, výhodu svému nositeli obvykle přinášejí až v okamžiku stresového působení – plazmidy například kódují geny pro rezistenci proti antibiotikům. Genetická informace obsažená v plazmidu není od té v bakteriálním chromozomu oddělena napořád – mezi plazmidem a bakteriálním chromozomem může docházet k rekombinacím.

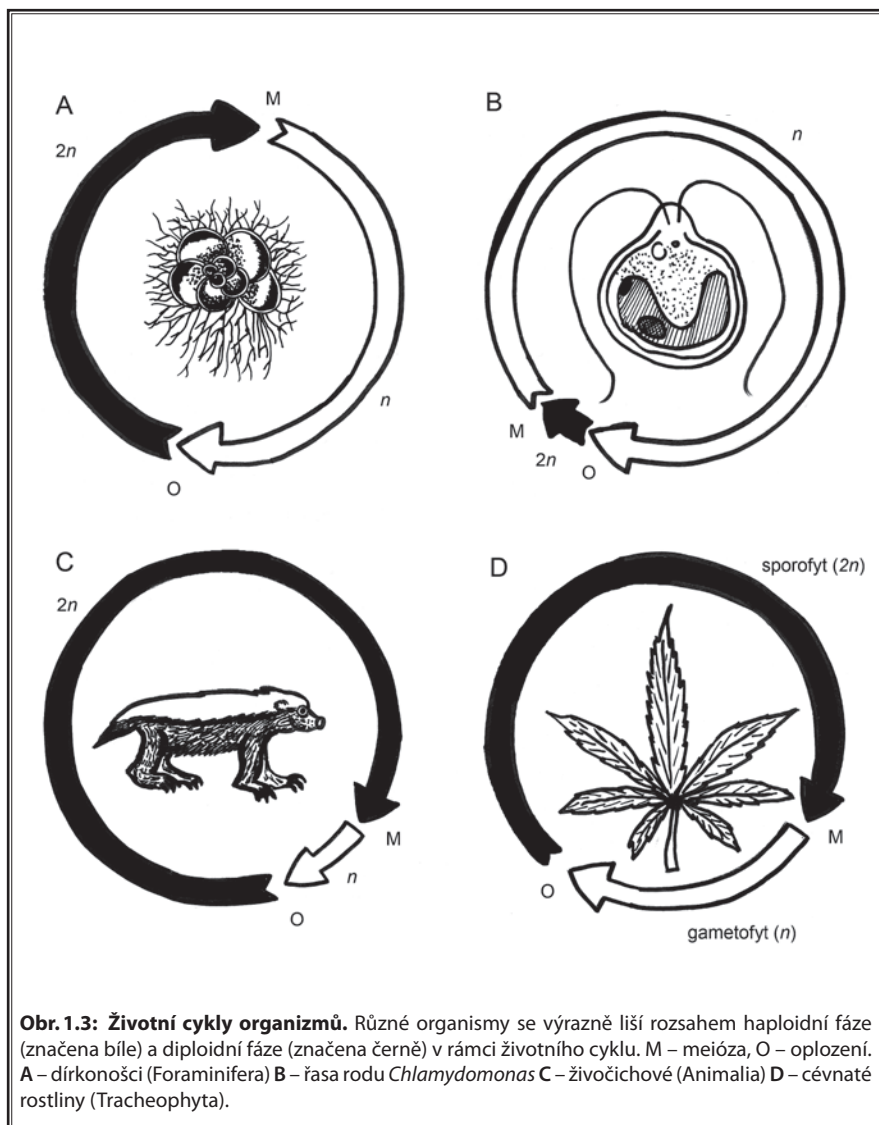
Horizontální přenos se však netýká jen prokaryot. Naopak u všech eukaryot došlo v minulosti k přenosu určitých genů z mitochondriální DNA do jádra. Vzhledem k tomu, že mitochondrie vznikla v evoluci z α -proteobakterie, lze tak mitochondriální DNA považovat za původně bakteriální genetickou informaci. Jejím zabudováním do jaderného genomu eukaryot tak vlastně došlo k přenosu do „cizího“ genomu.

Za typ horizontálního přenosu genetické informace můžeme považovat i genetické manipulace prováděné výzkumníky v laboratořích. Příkladem, který našel praktické uplatnění, je vnesení genu pro tvorbu Bt toxinu (toxin z bakterie *Bacillus thuringiensis*) do kukuřice. Transgenní kukuřice vytváří ve svých buňkách původně bakteriální toxin, a je tak odolná proti hmyzím škůdcům, protože toxin housenkám rozloží stěnu střeva. Geneticky modifikovanou kukuřici tak stačí ošetřovat insekticidy méně často než „klasickou“.

Jiným příkladem horizontálního přenosu genů v laboratorních podmínkách je připojení sekvence kódující zelený fluorescenční protein (GFP), pocházející z medúzy *Aequorea victoria*, ke genům kódujícím různé proteiny. Díky fluorescenci je možné sledovat umístění daných proteinů v buňce.

Cílený přenos genetické informace do jiného organismu ovládá kromě člověka například bakterie *Agrobacterium tumefaciens*, jež umí přenést svoje plazmidy do rostlinných buněk. Tyto plazmidy kódují mnohé geny, mezi nimi součásti aparátu, který umožňuje začlenění úseků bakteriální DNA do genomu napadené rostliny. Hostitelská rostlina poté vytváří v místě napadení bakteriemi zduřelé pletivo, ve kterém se bakteriím dobře žije.

U mnohobuněčných organismů je hlavním typem příjmu nové genetické informace pohlavní proces. Nemohou totiž v mnohobuněčné fázi svého životního cyklu efektivně přijímat genetickou informaci z okolí. Pokud přesto dojde k příjmu okolní genetické informace buňkou mnohobuněčného organismu, projeví se tato změna jen v ní a v jejích potomcích, ale ne v ostatních buňkách tohoto organismu. Kromě toho většina buněk mnohobuněčného organismu slouží pouze k výstavbě



těla, ne k tvorbě pohlavních buněk. Obě linie buněk jsou v raném stadiu vývoje jedince odděleny tzv. weismannovskou bariérou (viz výše). Genetická informace, kterou tělní buňky přijmou horizontálním přenosem, tak nemůže být předána potomkům.

Je očividné, že horizontální přenos genetické informace je pro mnohobuněčné organismy nesnadný. Čím je organismus složitější, tím méně genetické informace

přijímá nahodile z okolí, a tím je pro něj důležitější ritualizovaný pohlavní proces, který má čím dál pevnější a předpověditelnější místo v rámci životního cyklu.

Základní životní cyklus

Dosud jsme o pohlavním procesu uvažovali jako o jedné události, která je ještě k tomu často spojená s rozmnožováním. U živočichů je obvyklé, že haploidní buňky vzniklé meiózou (pohlavní buňky, gamety) se již dále mitoticky nedělí. Dokáží pouze splynout za vzniku diploidní zygoty (proces oplození). Oproti tomu velká část ostatních eukaryot má životní cyklus složitější – haploidní fáze u nich trvá déle, protože jejich buňky vzniklé meiózou se mohou dále dělit.

Začneme u jednoduchých jednobuněčných organismů, jež se u eukaryot nazývají souhrnným názvem prvoci. Jako první představíme cyklus, který v jistém směru odpovídá i tomu, co známe od živočichů – diploidní fáze drtivě převládá. Diploidní prvek (např. zástupce hnědých „řas“ rozsivek, *Diatomeae*) se obvykle rozmnožuje rozdělením jedné mateřské buňky na dvě buňky dceřiné. Protože je jednobuněčný, každé jeho buněčné dělení můžeme považovat za rozmnožování (přesněji rozmnožování nepohlavní).

Kromě toho je tento diploidní prvek také schopen pohlavního procesu. Nejprve proběhne meióza, kdy z jedné původně diploidní buňky vzniknou čtyři buňky haploidní. Při následném oplození splynou dvě haploidní buňky v jednu diploidní buňku. Množství genetické informace je po oplození stejné jako před meiózou, vzniklý organismus bude vypadat stejně jako na začátku a cyklus se může opakovat. Protože k mitóze dochází mnohem častěji než k meióze, převažuje u tohoto organismu nepohlavní rozmnožování nad pohlavním.

Životní cykly jiných skupin organismů však mohou vypadat značně odlišně (obr. 1.3). První změnou cyklu je, že haploidní buňky nesplynou ihned po svém vzniku, ale budou se určitou dobu mitoticky dělit. Takový organismus bude tedy tvořit dvě generace – jednu haploidní a druhou diploidní. To je kupříkladu případ dírkonošců (Foraminifera) a nálevníků (Ciliata), viz obr. 1.3A.

Tento cyklus o dvou rovnocenně dlouhých generacích lze dále modifikovat. Diploidní fáze je zredukována tak, že ihned po oplození bude následovat meióza. Všechny buňky tohoto organismu tak budou haploidní s výjimkou zygoty. Zygota se však po svém vzniku oplozením okamžitě rozdělí meioticky za vzniku čtyř haploidních buněk. Cyklus s převahou haploidní fáze najdeme u řady řas, například pláštěnek (rod *Chlamydomonas*), viz obr. 1.3B.

Ale dost bylo prvoků. Většina dosud popsaných druhů organismů je **mnohobuněčných**. Mnohobuněčné organismy se od prvoků liší tím, že se jejich buňky po mitóze od sebe neoddělují, ale zůstávají pohromadě. Aby z jedné buňky vzniklo mnohobuněčné tělo, dochází k mitóze mnohokrát po sobě.

U živočichů vzniká mnohobuněčné tělo v diploidní fázi životního cyklu (obr. 1.3C). Haploidní fáze u nich bývá omezena pouze na pohlavní buňky, tedy gamety. Haploidní buňky nebývají schopny dělení a dlouho nepřežijí.

V důsledku toho nepovažujeme pohlavní buňky za samostatné organizmy. Přesto se každá pohlavní buňka snaží bojovat za sebe (nebo přesněji za své geny) a v některých případech dochází k výrazné konkurenci mezi pohlavními buňkami vyprodukovanými tímž jedincem.

Cyklus s takto redukovanou haploidní fází však není mezi mnohobuněčnými organizmy univerzální. V životním cyklu vyšších rostlin (kam patří „mechorosty“ a cévnaté rostliny) dochází k tvorbě mnohobuněčného těla dvakrát – vznikají dvě fáze životního cyklu, diploidní sporofyt a haploidní gametofyt (**obr. 1.3D**). Diploidní sporofyt tvoří meiózou haploidní spory (výtrusy). Ze spor vyrůstá haploidní gametofyt, na němž se tvoří mitotickým dělením gamety. Splýváním gamet se obnoví diploidní množství genetické informace a vzniká opět diploidní sporofyt (blíže v **kap. 3.2**). Různé skupiny vyšších rostlin se liší rozsahem haploidní a diploidní fáze (u mechů a jatrovek převažuje gametofyt, zatímco u ostatních vyšších rostlin sporofyt).

U některých organizmů může docházet k tvorbě mnohobuněčného těla pouze v haploidním stadiu. Jde například o hlenku rodu *Dictyostelium* či parožnatky (Charophyta).

U hub se setkáme s řadou různých typů životních cyklů, uvedeme si však jediný příklad typický pro většinu vám známých stopkovýtrusých hub (Basidiomycota; např. hřib či choroš) a vřeckovýtrusých hub (Ascomycota; např. smrž či štětičkovec). Ze spory (výtrusu) vzniklé meiózou vyroste haploidní mycelium (podhoubí). Když se potkají dvě haploidní mycelia, splynou některé jejich buňky a vytvoří dvoujaderné mycelium. Nedochozí ke splynutí jader, takže v jedné buňce zůstanou vedle sebe dvě samostatná jádra, odtud název „dvoujaderné“. Obě rodičovská haploidní mycelia i dvoujaderné mycelium se mohou proplétat a vytvořit složité mnohobuněčné tělo houby. Až těsně před meiózou dvě samostatná jádra splývají, čímž vzniká diploidní buňka. Její meiózou se opět tvoří haploidní spory a životní cyklus se opakuje.

Zajímavé je porovnat význam mitózy při rozmnožování jedno- a mnohobuněčných organizmů. Zatímco u jednobuněčných organizmů představuje mitóza hlavní prostředek rozmnožování, u mnohobuněčných neslouží mitóza k rozmnožování, ale ke zvětšování těla. I mnohobuněčné organizmy se však dokáží množit nepohlavně, což je vcelku jednoduché – mnohobuněčné tělo se rozdělí na víc částí. Nepohlavně vzniklí jedinci se mohou svojí velikostí lišit minimálně (např. rozdělený trs trávy či odškrcený nezmar). Nový jedinec může ale také vyrůst z jediné buňky, která se oddělila od mateřského organismu. Tomuto jevu se říká partenogeneze (blíže viz **kap. 2.1** a **kap 3.5**).

V souvislosti s životními cykly je důležité uvědomit si, jakým mechanismem vznikají gamety. Od živočichů – diploidních mnohobuněčných organizmů – jsme zvyklí, že za vznik gamet zodpovídá meióza. Naopak u *haploidního* mnohobuněčného organismu (např. gametofytu vyšších rostlin) meióza už není potřeba, neboť proběhla už před jeho vznikem (u vyšších rostlin meiózou vznikají spory, z nichž pak klíčí gametofyt). Za vznik gamet tu zodpovídá mitóza. Zajímavým

důsledkem je, že díky přítomnosti haploidní generace jsou oba procesy sexuality – tedy meióza a oplození – časově odděleny (srovnejte s **obr. 1.3D**). Nelze tedy říci, že s pohlavním procesem je spojena jen meióza, zatímco mitóza je parketou pouze nepohlavního množení, záleží na životním cyklu daného organismu. Na druhou stranu však neplatí ani to, že u rostlin je meióza nástrojem nepohlavního množení (často se mylně hovoří o „nepohlavních“ sporách) – jen zde došlo k odložení zbylé části pohlavního cyklu (tj. oplození) „na později“.

Životní cykly řady organismů mohou být ještě zkomplikovány střídáním pohlavního a nepohlavního rozmnožování (např. u mšic, žahavců a velké části rostlin). V převládající části životního cyklu se množí nepohlavně a pouze jednou za několik generací prodělají rozmnožování pohlavní. V životním cyklu dochází častěji k rozmnožování než k pohlavnímu procesu. Takové organizmy označujeme jako **fakultativně** (částečně) **nepohlavní**. Někdy může jít o pravidelné střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování, jako je tomu například u medúz (viz **obr. 2.1** v **kap. 2.1**). Toto pojetí má zajímavý důsledek i pro jednobuněčné organizmy. Lze tvrdit, že jsou všechny fakultativně nepohlavní, neboť při každé mitóze dojde k rozmnožení. Jejich buňky jsou totiž zároveň samostatní jedinci.

Závěrem zopakujme, že sexualita rozhodně není s rozmnožováním původně spojena. U složitých mnohobuněčných organizmů se ale pohlavní procesy nemůžou uskutečnit jindy než v období tvorby nových nezávislých jedinců, což vede k silnému spojení sexuality s rozmnožováním.

1.2 Výskyt pohlavního a nepohlavního rozmnožování

Pohlavní rozmnožování provozují téměř všechna eukaryota. Odhaduje se, že striktně nepohlavní je asi pouhá jedna tisícina eukaryotických druhů (např. některé druhy strašilek, mšic, vířníků, kontryhelů či pampelišek). Pohlavní rozmnožování vzniklo jednou – u předka všech eukaryot asi před dvěma miliardami let. Z toho mimo jiné plyne i to, že pohlavní procesy rostlin a živočichů mají stejný evoluční původ. Tento fakt je podpořen například podobností v genech řídicích klíčový mechanismus sexu – meiózu – u různých nepříbuzných skupin eukaryot.

Všetchna eukaryota, která nejsou v současné době pohlavních procesů schopna, tak měla předka, který sex provozoval, avšak v průběhu evoluce se sexem skoncoval. Skupiny organismů, u kterých dnes pohlavní procesy vůbec neprobíhají, jsou ve většině případů relativně mladé – ke ztrátě pohlavního rozmnožování tedy došlo před několika miliony let. Na základě těchto skutečností byly vysloveny domněnky, že neschopnost pohlavního rozmnožování je z dlouhodobého hlediska nevýhodná. Jedinou velkou striktně nepohlavní skupinou živočichů jsou vířníci ze skupiny pijavenky (*Bdelloida*), kteří na sex zapomněli přibližně před osmdesáti miliony let (viz **rámec 2.A** v **kap. 2.1**).

Protože pohlavní rozmnožování vzniklo v evoluci jen jednou, jsou příčiny jeho vzniku obtížně interpretovatelné. Zvláště, když k nim došlo před tak dlouhou dobou a za výrazně odlišných podmínek, než jaké panují na Zemi dnes. Proto musíme

přiznat, že důvody vedoucí kdysi dávno ke vzniku pohlavního rozmnožování, neznáme.

Mnohem více však můžeme říci o tom, proč se pohlavní rozmnožování udrželo a je mezi eukaryoty převládající strategií. Teorií vysvětlujících výhody sexuality bylo vytvořeno obrovské množství – s těmi nejpobulárnějšími se seznámíme na následujících řádcích. Nelze tvrdit, že by platila jen jedna z nich a ostatní by byly špatné. Je pravděpodobné, že většina z nich může za určitých podmínek fungovat. Kromě toho k udržení pohlavního rozmnožování může vést několik důvodů současně. Nakonec je také možné, že se různé skupiny organismů liší v tom, jaká výhoda sexuality je pro ně nejdůležitější.

Nevýhody pohlavního rozmnožování

Nejdříve se ještě krátce zastavme u toho, proč může být sex nevýhodný. U snadní nám to orientaci při úvahách o poměru nákladů a zisků, které jsou v evolučním myšlení tak zásadní.

První nevýhodou sexu je časová a energetická náročnost. Organismus má omezené množství energie, které může vložit do rozmnožování. Nepohlavní cestou vyprodukuje větší množství potomků, než kolik jich zplodí pohlavním množením. Jestliže se organismus věnuje tak náročnému procesu, jakým je sex, hrozí mu, že padne za oběť nepříznivým podmínkám prostředí, bude sežrán predátorem nebo podlehne nějakému parazitovi. Řada parazitů se přenáší mezi hostiteli právě v době, kdy se hostitel věnuje sexu. Tento způsob šíření parazita je značně efektivní – hostitel s obligátním (výlučným) pohlavním rozmnožováním se nemůže rozmnožit bez toho, aby dal parazitovi šanci se rozšířit na dalšího hostitele.

Další nevýhodou je neefektivnost sexu z pohledu rychlosti populačního růstu. Organismy ztrácí čas vyhledáváním pohlavních partnerů. U organismů s oddělenými pohlavími (gonochoristů), což je většina pohlavně se množících organismů, je rychlost populačního růstu dvakrát pomalejší. Důvodem je to, že se samci přímo nemnoží, ale pouze dodávají gamety samicím.

Pohlavně se množící jedinci předají svému potomkovi pouze polovinu svých genů (gamety jsou haploidní), zatímco nepohlavně se množící jedinci předají potomkovi geny všechny.

Pohlavní rozmnožování rovněž způsobuje rozpad osvědčených kombinací genů (výše popsanými mechanismy rekombinace a náhodného rozchodu homologních chromozomů). Jisté alely přinášejí svému nositeli užitek pouze v kombinaci s konkrétními formami určitých genů, zatímco v přítomnosti jiných alel jsou škodlivé. Například velké parohy jsou většinou pro jelena výhodou, neboť vyhraje v soubojích s jinými jeleny. Pokud by velké parohy určovala jedna alela a sešla by se s alelami jiných genů, které zodpovídají za celkově malý vzrůst, tak by jelenovi spíše škodila. Velké parohy by představovaly příliš velkou zátěž pro jeho hlavu. Podobně platí, že pro pistolníka je výhodné mít kolty proklatě nízko pouze za předpokladu, že má zároveň dostatečně dlouhé ruce (viz **obr. 1.4**).

Co přispělo ke vzniku a udržení pohlavního rozmnožování

Jak jsme si ukázali v **kap. 1.1**, pohlavní rozmnožování vede ke vzniku rozdílů mezi jedinci téhož druhu. Většina výhod pohlavního rozmnožování pramení právě z větší variability potomstva.

Výhody vzniku a udržení pohlavního rozmnožování mohou působit na řadě úrovní biologické organizace – druhu, populace, jedince či genu.

Nejstarší vysvětlení tvrdí, že pohlavní rozmnožování je výhodné z hlediska druhu nebo skupiny jedinců (např. populace). Jestliže se jedinci mezi sebou liší, rozšiřuje se spektrum prostředí s různými podmínkami, které druh může osídlit (druh rozšiřuje svoji ekologickou niku).

Kromě toho se snižuje vnitrodruhová konkurence, protože se každý jedinec žije něčím trochu jiným, či obývá trochu jiné prostředí, z čehož logicky plyne to, že si jedinci tolik navzájem „nepřekážejí“. Výhody z hlediska skupiny mohou k udržení dominantní pozice pohlavního rozmnožování přispívat, nicméně působí příliš pomalu – v řádu milionů let. Mechanismy působící na úrovni jedince či genu tak nepochybně budou sehrávat důležitější úlohu.

Sestupme tedy níže, na úroveň jedince. Hned na začátku však vyvstane jeden zdánlivý paradox. Genetická diverzita (různorodost) – tedy to, jak se liší genetická informace jedinců mezi sebou – je vlastnost, která se projevuje až na úrovni populace, a ne na úrovni jedince. Až soubor různých jedinců tvoří variabilní populaci, samotný jedinec „nepoznává“, že je jiný než ostatní členové populace. Na první pohled se tedy zdá, že není důvod, proč by měla být variabilita jedinci prospěšná.

Abychom našli odpověď, musíme si otázku trochu přeformulovat. Neptejme se „proč je výhodná variabilita populace“, ale „**proč může být pro jedince výhodné odlišovat se na genetické úrovni od ostatních členů populace** (od svých rodičů, sourozenců i dalších soupeřů z populace)“? Zjednodušeně řečeno to je proto, že jedince obklopuje v čase i prostoru proměnlivé prostředí – různé podmínky stanoviště, ale hlavně okolní organismy, mezi nimiž je řada konkurentů či parazitů.



Obr. 1.4: „Tak mi laskavě vysvětli, k čemu jsou mi dobré kolty proklatě nízko, když mám krátký ruce!“

Kresba © Neprakta.

Aby jedinec (resp. jeho geny) dokázal těmto výzvám čelit, je pro něj výhodné, aby se jeho geny ocitávaly v různých a stále nových kombinacích. Jedinec tedy vytváří geneticky proměnlivé potomstvo – a to už jsme zpět u vlastní podstaty sexuality!

Toto vysvětlení je však příliš obecné. Pohlavní proces v takové podobě, jak jsme si ho popsali výše, vytváří tak velkou proměnlivost, že ne každá z podmínek prostředí by ho dokázala vysvětlit (např. pohlavně se množící myš se asi nepřizpůsobuje geologickému podkladu své lokality). Podívejme se tedy na celý problém hlouběji a zkusme odhalit, kvůli jakým faktorům je potřeba být tolik proměnlivý.

Během evoluce se organizmy přizpůsobují dvěma základním typům faktorů – abiotickým (neživému prostředí) a biotickým (ostatním živým organizmům). Přizpůsobení se neživému prostředí je mnohem snazší, protože se příliš často nemění. Zjednodušeně řečeno stačí, aby po nějaký čas úspěšně působil přírodní výběr, a vzniknou jedinci „dokonale“ přizpůsobení daným podmínkám. Toto tvrzení je velmi zjednodušující, protože i neživé prostředí se samozřejmě mění a organizmy navíc mohou kolonizovat prostředí nová. Přesto však platí, že mnohem obtížnější je přizpůsobit se vztahům s ostatními živými organizmy. I ony se totiž snaží přizpůsobit.

Vztahy mezi živými organizmy se tak neustále mění. Je důležité si uvědomit, že záleží zejména na těsnosti daných vztahů, jak složité toto přizpůsobování bude. Představme si například velké herbivory (býložravce), kteří mohou spásat více druhů rostlin. Vzájemný vztah těchto organismů bude docela volný, tudíž je přizpůsobování jednodušší a podobá se přizpůsobování neživému prostředí.

Naopak v případě těsného vztahu (představte si mravence rodu *Atta* a jeho houby, které si pěstuje) dochází ke **koevoluci** – tedy situaci, kdy změna u jednoho člena vztahu vyvolá změnu u druhého. Co je však nejdůležitější: v případě obdobné změny se oba členové vzhledem ke svému okolí změní, i když jejich **vzájemná pozice** zůstává stále stejná. Ani jeden tak nezíská nad druhým výhodu. Vztah se podobá dvěma lyžařům, kteří spolu běží vedle sebe na závodě – ačkoli se oba snaží z plných sil a krajina kolem ubíhá, zůstávají neustále vedle sebe a ani jeden se neposouvá kupředu oproti druhému závodníkovi.

Tento princip je v evoluční biologii dobře znám jako **princip Červené královny**. Lewis Carroll vytvořil ve své knize *Alenka v říši divů* postavu Červené královny, která Alence říká: „A zde potřebujete běžet, kolik dovedete, abyste zůstala na místě.“ A v evoluci je také potřeba běžet neustále dopředu, aby organizmy uhájily svoji pozici. Princip Červené královny je v současnosti nejuznávanějším vysvětlením výhod plynoucích z pohlavního rozmnožování. Proč? Vysvětlení hledíme v jednom z nejtěsnějších a zároveň obecně nejrozšířenějších vztahů na planetě – vztahu **parazita** a hostitele.

Parazita chápeme v ekologickém smyslu slova – je to takový organizmus, který ze soužití s hostitelem získává, zatímco hostitel jeho vinou trátí. Parazit napadá za svůj život jednoho či několik málo hostitelských jedinců. Parazit se obvykle vyznačuje velkou **specializací**. Jsou často vázáni na jeden, či několik málo druhů hostitelů.

Mívají vyvinuté dosti důmyslné, specifické mechanismy, jak hostitele najít, vniknout do něj a překonat jeho obranu. Parazité nejsou specializováni dobrovolně – nepochybně by raději vnikali do většího množství hostitelů. Jenže překonání obrany hostitele bývá náročné, a proto se musí parazit snažit co nejdokonaleji překonat obranu alespoň jednoho z nich, jinak by byl odsouzen k neúspěchu.

Vyvstává otázka, jak poznat svého hostitele a nevniknout do jiného organismu, kde by na parazita čekala téměř jistá smrt. Parazité jsou většinou zvyklí rozpoznávat své hostitele podle určitých „značek“ (např. tvar nějakého povrchového proteinu). Parazit pronikající aktivně do hostitele musí svého hostitele nejdříve vyhledat. Jiné druhy parazitů se do hostitele dostávají pasivně (např. tak, že je hostitel sežere), ale i ti musí poznat, že už jsou v hostiteli a ne třeba v okolním prostředí, a podle toho se chovat. Pro hostitele je za takovýchto okolností výhodné vypadat jinak než ostatní potenciální hostitelé, protože ho parazit nerozpozná. Potomci hostitele, který se od ostatních členů populace liší a který úspěšně unikl rozpoznávacím schopnostem parazita, budou úspěšněji přežívat a bude jich přibývat. Brzy se ale objeví parazit, který se naučí poznávat nový vzhled hostitele, překoná jeho obranu, a nový vzhled hostitele přestane být výhodným. Čím je určitá podoba hostitele (včetně jeho značek) v populaci vzácnější, tím je z hlediska obrany proti parazitům výhodnější – šance, že bude rozpoznán parazitem, se snižuje. Z toho vyplývá, že je výhodné pro každého jedince hostitelského druhu (alespoň v některých znacích) se co nejvíce odlišovat od ostatních členů populace. Navíc je samozřejmě výhodné plodit potomstvo, které je co nejodlišnější od ostatních jedinců v populaci. A nejlepším procesem, který evoluce „vynalezla“ k tvorbě rozdílného potomstva, je právě sex.

Hostitel se může parazitovi aktivně bránit svým **imunitním systémem**. Jestliže rozpozná ve svém těle cizorodé struktury, snaží se je zničit. Hostitel však umí rozpoznávat pouze omezený počet cizorodých struktur – a to nejčastěji ty, se kterými se v minulosti setkal a které patřily parazitům. I pro parazita je tedy výhodná proměnlivost. Pro daného jedince parazita je nejlepší mít co nejvzácnější podobu (např. typ svých povrchových molekul), protože pak bude s větší pravděpodobností neviditelný pro imunitní systém hostitele. Parazité samozřejmě vynalezli možnosti, jak nejčastější imunitní mechanismy hostitele přelstít, takže pro hostitele je zase výhodné mít co nejodlišnější imunitní odpověď v porovnání s ostatními jedinci.

Pokud tedy naše vysvětlení shrneme, ve vztahu parazit–hostitel se vyplatí být odlišný jak ve fázi vzájemného rozpoznávání, tak i při následném boji. Být odlišný se přitom vyplatí oběma stranám. Oba se snaží toho druhého co nejlépe rozpoznat a zároveň pro něj být co nejvíce neviditelným.

Pro teorii, že parazité sehráli zásadní roli pro vznik či alespoň udržení sexuality jak své, tak svých hostitelů nalezneme v přírodě mnoho příkladů. Nepohlavně se rozmnožující mutanti bývají obvykle mnohem více parazitováni než jim blízké příbuzné sexuálně se množící druhy. Geny pro složky imunitního systému mají v populaci obvykle mnohem větší variabilitu (množství alel) a rychlejší evoluci

než většina ostatních genů. Kromě toho bývají předmětem pohlavního výběru (viz **rámeček 2.K v kap. 2.6**).

Hypotéza Červené královny (tvrdící, že pohlavní rozmnožování se v přírodě udržuje kvůli boji parazitů a hostitelů) je pravděpodobně ze všech teorií snažících se vysvětlit udržení pohlavního rozmnožování nejpříjímavější. Vcelku dobře se dá aplikovat na živočichy, i když třeba u rostlin nemusí být její význam tak veliký.

Rostliny samozřejmě také mají své parazity (viry, bakterie, houby, hmyz), ale reagují na jejich útok plastičtěji. Napadení části těla nezpůsobí rostlině příliš velké škody. Rostliny jsou naopak mnohem těsněji svázány se svým bezprostředním okolím (hlavně s půdou či okolními rostlinami). Vyšší variabilita jim spíše může pomoci osidlovat trochu širší spektrum podmínek. Nový jedinec s odlišným genotypem si méně konkuruje se svými příbuznými. Další výhodou existence vyšší variability u rostlin může být v určitých těsných vzájemně prospěšných (mutualistických) vztazích, ve kterých musí svého partnera neustále dobře hlídat, aby nebyly ošizeny. Příkladem takových interakcí jsou vztahy s houbami při mykorrhize nebo vztahy s hmyzími opylovači.

Na závěr ještě zmiňme, že se často můžeme setkat i s jinými vysvětleními výhod pohlavního rozmnožování. Například výhradně pohlavním rozmnožováním se u řady druhů vytváří odolná a snadno šířitelná stadia (např. semena většiny rostlin, nebo odolná vajíčka vodních bezobratlých). Takové „technické“ výhody však vznikly spíše druhotně – když už se vytvořila zygota, proč toho nevyužít také k šíření. Tyto výhody sexu samy o sobě nevysvětlují, proč při pohlavním rozmnožování vzniká genetická proměnlivost! Pořád je ale možné, že v některých konkrétních případech se organizmy opravdu množí pohlavně především kvůli snadné tvorbě odolných stadií, než že by „toužily“ po variabilnějším potomstvu.

Výhody pohlavního rozmnožování z hlediska druhu

Řada výhod pohlavního rozmnožování se projeví až na úrovni populace či druhu. Pohlavní rozmnožování umožňuje efektivní zbavování se nevýhodných mutací a naopak snazší šíření pozitivních mutací, vzniklých nezávisle u více jedinců.

Výhody pohlavního rozmnožování z hlediska druhu určitě nezpůsobily vznik pohlavního rozmnožování, mohly však nepřímo napomoci jeho udržení a rozšíření. Selektce působí na jedince nebo na jejich geny (viz **rámeček 1.C**), tudíž v evoluci mají tendenci vznikat znaky výhodné z hlediska těchto jednotek. Pokud jsou vzniklé vlastnosti výhodné i pro druh, dostávají se do výhody oproti ostatním druhům a lépe se šíří.

Na druhou stranu je možné, že nevýhody nepohlavního rozmnožování na úrovni druhu způsobují častější vymírání nepohlavně se množících linií organizmů. Striktně asexuálních linií není úplně zanedbatelné množství, i když se v naprosté většině případů jedná o linie velmi mladé (staré maximálně několik milionů let). To napovídá, že linie striktně nepohlavně se množících organizmů sice vznikají, ale většinou záhy zanikají.

Pohlavní rozmnožování může urychlit evoluci, protože se do jednoho organismu mohou dostat geny pro dvě nezávisle vzniklé výhodné vlastnosti. Představme si, že vzniknou u dvou různých jedinců pozitivní mutace ve dvou různých genech. V případě striktně nepohlavní populace by si nositelé obou mutací vzájemně konkurovali a v krajním případě by nositelé jedné mutace mohli z populace konkurenčně vytlačit nositele druhé mutace, kteří by vyhynuli. Jelikož v nepohlavní populaci by žádný jedinec nenesl obě mutace zároveň, nakonec by v populaci zůstala jen jedna výhodná mutace. U pohlavně se množící populace je otázkou času, kdy vznikne jedinec nesoucí obě výhodné mutace – obě výhodné mutace se mohou potkat v jednom jedinci díky splývání gamet. Takovýto jedinec zplodí nejvíce potomstva, a obě mutace se v populaci rozšíří. Čím dál častěji se mutace budou setkávat v jednom jedinci, až nakonec obě vytlačí konkurenční alely. Dojde tedy k zafixování obou.

Podobně to funguje v případě negativních mutací. Většina mutací nemá žádný výrazný vnější účinek, a pokud účinek mají, jedná se mnohem častěji o negativní vliv než pozitivní. Předpokládá se, že při každém buněčném dělení dojde ke vzniku několika negativních mutací. Protože vznik nové negativní mutace je mnohem pravděpodobnější než zpětná mutace, která by opravila původní funkci dříve zmutovaného genu, měly by se negativní mutace v buňkách neustále hromadit. Toto hromadění se nazývá **Müllerova rohatka** – rohatka je typ ozubeného kolečka, které se vyskytuje například na volejbalové síti, a díky západce se mnohem lépe otáčí jedním směrem než druhým. Situace s mutacemi je podobná jednosměrnému pohybu rohatky – mutace se stále akumulují, vývoj jde tedy jedním směrem, ke zvyšování počtu mutací.

Pohlavní rozmnožování umožňuje druh průběžně očišťovat od negativních mutací, a umožňuje tedy efektivní obranu proti Müllerově rohatce – jelikož každý organismus nese negativní mutace v jiných genech, vzniknou díky pohlavnímu procesu jedinci, kteří mají těchto mutací velké množství, a ti s největší pravděpodobností zahynou či se nerozmnoží. Naopak ale vzniknou i jedinci, kteří nesou méně negativních mutací, a ti se mohou rozmnožit ve větší míře.

Pohlavní rozmnožování rovněž zodpovídá za udržování diploidie. Jestliže se organismus začne množit striktně nepohlavně, jeho geny se na homologních chromozomech čím dál více odlišují, až se v delším časovém horizontu veškerá podobnost vytratí a organismus se stane haploidním (ovšem se shodným počtem chromozomů jako původní diploidní organismus). Diploidie však svým nositelům poskytuje určité výhody – pokud například dojde k poškození kopie genu na jednom chromozomu, může její funkci zastat kopie na druhém chromozomu.

1.3 Oddělení pohlaví

Nápadným důsledkem sexuality, který jsme doposud podrobně nezmínili, je rozdělení jedinců na dvě pohlaví. Odlišujeme dva stupně tohoto oddělení. Prvním stupněm je vznik dvou typů pohlavních buněk a druhým to, že každý jedinec produkuje

1.C Na co působí selekce? Selekcce (přirozený výběr) je nejdůležitější proces, který pohání evoluci živých organismů, jejichž snad nejnepřítější vlastností je rozmnožování. Protože je na světě omezené množství místa a zdrojů, mohou přežít jen někteří jedinci. Organismy stejného druhu se mezi sebou liší schopností přežít a rozmnožit se. Schopnější jedinci jsou selekcí upřednostňováni, a postupně tak vytlačí jedince méně úspěšné. Selekcce nepůsobí přímo na genetickou informaci (**genotyp**) skrytou uvnitř buněk, ale na její vnější projev – **fenotyp** jedince. Kromě genetické výbavy je fenotyp ovlivněn i podmínkami prostředí – například pokud má organismus málo potravy, vyroste méně. Selekcce tak prostřednictvím fenotypu vybírá optimální genotyp pro dané podmínky prostředí.

Dle Darwinova pojetí biologické evoluce spolu jedinci soutěží o to, který zplodí více potomků, přičemž počet potomků se označuje jako **biologická zdatnost** (*fitness*) jedince. Soupeření jedinců o vyšší zdatnost je nazýváno individuální výběr. Jedinci by tedy postupně měli získávat takové znaky, které jim umožní zplodit co nejvíce potomků na úkor ostatních jedinců.

V biologické evoluci se však dlouhodobě udržely i takové znaky, které jedinci v cíli zplodit co nejvíce potomků zjevně škodí. Příkladem je altruistické chování, kdy jedinec pomáhá jinému jedinci, přičemž za to zaplatí určitou cenu. Extrémní altruismus se vyskytuje u dělní sociálního hmyzu, které bývají sterilní, ale intenzivně pracují na tom, aby královna měla co nejvíce potomků. Altruističtí jedinci by z logiky individuálního výběru měli být brzy eliminováni (viz také **rámeček 2.E v kap. 2.3**).

Tento příklad ukazuje, že jedinec není ve všech případech nejlepší úroveň, na které lze přírodní výběr popisovat. Za jednotku selekce je možné považovat jednotlivé alely genů, jak formuloval Richard Dawkins ve své **teorii sobeckého genu**. Podle teorie sobeckého genu soutěží v evoluci alely o to, která se přenesou do další generace na úkor alely alternativní. Vzhledem k tomu, že teorie byla zpopularizována, nazývá se teorií sobeckého genu, ačkoliv by se přesněji měla označovat jako teorie sobeckých alel, protože spolu soupeří alely jednoho genu, ne geny mezi sebou. Aby celý systém správně fungoval, snaží se většina alel co nejvíce pomoci celému organismu. Ve většině situací tak vede selekce z pohledu jedince ke stejným účinkům jako selekce na úrovni forem genu.

Aby to nebylo tak jednoduché, existují také alely, které se snaží přenést do další generace, aniž by podporovaly biologickou zdatnost nositele, nebo dokonce na její úkor. Takovým alelám se říká **ultrasobecké geny** nebo **sebeprosazující elementy**.

Vraťme se k alelám, které vedou k altruistickému chování, z pohledu teorie sobeckého genu. Tyto alely se nepředávají do další generace přímo (protože altruista má buď méně potomků, nebo žádné potomky), ale díky blízkým **příbuzným**. Aby tento systém fungoval a alely pro altruismus se mohly v populaci udržet a šířit, musí platit, že jedinec pomůže svému příbuznému pouze, pokud to, co tím příbuzný jedinec získá, bude větší než jeho vlastní ztráta násobená pravděpodobností, že jedinec sdílí tutéž alelu. Tedy rodičům či sourozencům, s nimiž sdílí jedinec 50% alel, se vyplatí pomoci za situace, kdy jejich zisk je víc než 2x větší než ztráta tohoto jedince.

Koncept sobeckého genu je užitečný především pro pohlavně se rozmnožující organismy. U nich se genotyp v každé generaci rozpadá, což umožňuje vzájemnou soutěž jednotlivých alel téhož genu. Při nepohlavním rozmnožování se předává do další gene-

race kompletní genotyp organismu a alely zde nemají příležitost ke vzájemné soutěži. Díky tomu se pro vysvětlení jejich evoluce spokojíme s teorií individuálního výběru, a není tak nutné aplikovat teorii sobeckého genu.

V dřívější době byla populární teorie skupinového výběru. Podle skupinového výběru spolu v evoluci soutěží skupiny jedinců (např. populace či druhy). Skupinový výběr předpokládá, že by v evoluci převládaly takové vlastnosti organismů, které znevýhodňují přežívání či množení jedince, ale zvyšují průměrné přežívání a množení jedinců v rámci celé skupiny, a to bez ohledu příbuznosti daných jedinců. Ve skutečnosti však v přírodě obvykle pozorujeme přesně opačnou situaci – nejvíce potomků zplodí jedinci, kteří využívají pomoc ostatních, ale sami nikomu nepomáhají. Skupinový výběr většinou v přírodě nemůže efektivně fungovat, protože výhoda ze sobeckého chování se pro jedince projeví dříve než negativní dopady tohoto chování na celou skupinu.

Dalším konceptem selekce je **druhový výběr**. V druhovém výběru nejde o soutěžení jedinců různých druhů (mezidruhovou konkurenci), ale o to, jak často v jednotlivých taxonech (druzích, ale i vyšších taxonech, jako je např. rod, čeleď či řád) dochází ke **speciaci** (vzniku druhů) a **extinkci** (vymírání druhů). Čím častěji bude u dané linie docházet ke speciacím a čím vzácněji k extinkcím, tím bude tato linie úspěšnější. Například ve skupinách hmyzu, které ztratily křídla, může docházet k častějšímu vzniku druhů, protože výrazně menší bariéra způsobí dokonalou izolaci populací, takže si mezi sebou nebudou schopny vyměňovat jedince. Druhovým výběrem nemohou vznikat nové komplexní (složitě) znaky. Může ale přispívat k udržení některých znaků, které jsou nevýhodné v krátkodobém měřítku, ale výhodné v měřítku dlouhodobém (milióny let). Druhový výběr může mít mimo jiné vliv na udržení pohlavního rozmnožování (viz **kap. 1.3**).

výhradně pohlavní buňky jednoho typu. Opět platí, že rostliny upoutávají svými zvláštnostmi – setkáme se u nich s různými podobami rozlišení pohlaví, jak bude probráno níže (**kap. 3.4**).

Téměř vždy se odlišují pohlavní buňky dvou typů. Při oplození pak mohou buňky jednoho typu splynout pouze s druhým typem buněk, není možné splývání stejných buněk se sebou.

Většinou jsou pohlavní buňky vzhledově odlišené na dva typy: **makrogamety** (samičí – vajíčka živočichů, vaječné buňky rostlin) a **mikrogamety** (samčí – spermie živočichů, spermatické buňky rostlin). Jak z označení vyplývá, samičí pohlavní buňky jsou větší než samčí. Mikrogamety obvykle mívají bičík(y), zatímco makrogamety ho většinou nemají. Mikrogameta většinou přináší do zygoty pouze svoji část genetické informace, zatímco makrogameta přináší kromě svého podílu genů naprostou většinu organel a látek, ze kterých bude buňka vytvořena. Ve většině případů se přenášejí endosymbiotické organely (mitochondrie a plastidy) i s jejich genetickou informací výhradně makrogametami. Výjimkou jsou nahosemenné rostliny, které předávají své plastidy a často i mitochondrie (včetně jejich DNA) pylem.

U některých organismů (např. řasy *Chlamydomonas*) se vyskytují dva typy pohlavních buněk, které se neliší svým vzhledem. Odlišují se povrchovými molekulami, které jim umožňují rozpoznání a splnutí výhradně s buňkami

opačného párovacího typu. Obvykle se dva párovací typy gamet označují jako + a –. Mohou spolu splynout pouze buňky + a –, nikoliv dvě + nebo dvě –. Vzhledově nerozlišené buňky odlišných párovacích typů najdeme také například u některých kvasinek (kde se označují jako pohlaví **a** a **alfa**) a u některých řas.

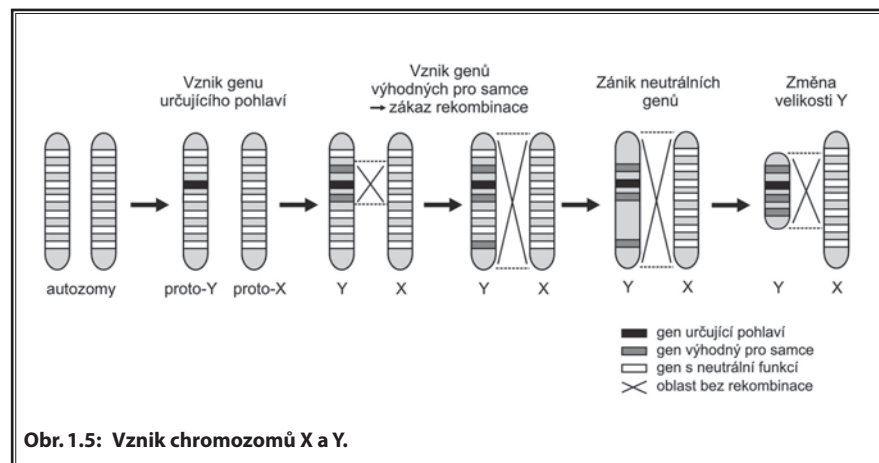
Jen u velmi malého množství organismů nejsou splyvající buňky odlišeny ani funkčně. Příkladem jsou některé vřekovýtusné houby (Ascomycota), například kropidlák (*Aspergillus*), a některé kvasinky (Saccharomycetes).

Nyní se věnujme druhému stupni odlišení pohlaví, tedy odlišení celých jedinců. Samčí a samičí pohlavní buňky může produkovat jediný jedinec, v tom případě ho nazýváme **hermafrodit** (z řec., *Hermafroditos* – syn bohů Herma a Afrodity). Jindy produkují různé pohlavní buňky různí jedinci odděleného pohlaví – jeden typ pohlavních buněk produkuje samice, druhý samci. V takovém případě se jedná o **gonochoristu** (v případě živočichů) nebo **dvoudomou rostlinu** (funkčně je to totéž, botanika a zoologie však tradičně užívá jiného názvu).

Pokud došlo ke vzniku gonochorizmu (z řec. *gonos* – semeno), tak také musel vzniknout nějaký mechanismus, který určuje, jestli bude organizmus sameček nebo samička. V některých případech je pohlaví určeno prostředím. Příkladem je určení pomocí teploty u želvy či krokodýlů. Pohlaví může být ale určeno i geneticky, nejčastěji pomocí pohlavních chromozomů (viz **rámeček 1.D a kap. 2.3**).

Gonochorizmus i hermafroditizmus jsou v přírodě časté. V evoluci došlo u různých skupin organismů mnohokrát k přesmyku z gonochorizmu k hermafroditizmu a naopak, přičemž u některých skupin ani není možné rozhodnout, který stav je původní.

I když je většina druhů buď striktně hermafroditická, nebo gonochoristická, setkáme se i s organismy, u nichž najdeme vedle sebe jak hermafrodity, tak gonochoristy. Příkladem je oblíbený modelový organizmus háďátka (*Caenorhabditis elegans*), které má některé jedince samčí a jiné hermafroditní.



Obr. 1.5: Vznik chromozomů X a Y.

1.D Evoluce pohlavních chromozomů. Pohlavní chromozomy vznikají v drtivé většině případů z páru autozomů (tj. chromozomů, které se vyskytují u obou pohlaví ve stejném počtu), z nichž jeden získal gen určující pohlaví jedince. Přítomnost takového genu spustí běh událostí, který významně změní podobu jednoho chromozomu (Y a W) a do jisté míry ovlivní i složení druhého chromozomu (X a Z).

Představme si modelový případ vzniku pohlavních chromozomů X a Y, kde Y nese gen řídící vývoj zárodku v samce (čili případ téměř všech savců včetně člověka) – viz **obr. 1.5**. Gen určující pohlaví se objeví na autozomu („normálním“ nepohlavním chromozomu), například vznikne přímo na místě mutací některého genu. Tento chromozom, říkejme mu proto-Y, bude už vždy přítomen jen v samci, protože nese gen, který samce dělá. Jeho homologní partner, proto-X, bude trávit $\frac{1}{3}$ svého času v samci a $\frac{2}{3}$ času v samici (jde o pravděpodobnost – v samici je proto-X ve dvou kopiích, proto také bude mít dvojnásobnou pravděpodobnost se do ní opět dostat). Na chromozomu, který se vyskytuje výhradně v jednom pohlaví, se začnou objevovat geny, které jsou pro toto pohlaví potřebné/výhodné (např. geny, které se uplatňují během tvorby spermií), protože tím bude zajištěn jejich výhradní pobyt v žádaném pohlaví. Protože ale oba chromozomy svojí stavbou stále připomínají spíše normální autozomy, probíhá mezi nimi rekombinace (*crossing-over*), která občas tyto samčí geny odloučí od genu určujícího pohlaví a pošle je na proto-X. Selektce tedy začne preferovat takové změny na chromozomech, které zabrání rekombinaci alespoň v oblastech, kde se tyto geny vyskytují (takovou změnou je především tzv. inverze, kdy se část chromozomu vylomí a vloží zpět „vzhůru nohama“). Jak přibývá genů výhodných pro samce, rozšiřuje se i oblast bez rekombinace. Jenže nic není zadarmo. Rekombinace je mechanismus, který je mimo jiné důležitý pro ozdravení chromozomů, protože omezuje šíření „sobecké DNA“ (DNA, která nekóduje geny užitečné pro organizmus, ale pouze šíří sebe samu) a umožňuje opravu genů poškozených mutací. To, že na nějakém chromozomu neprobíhá rekombinace, má pro podobu tohoto chromozomu dalekosáhlý dopad. Po chromozomu Y se začne šířit „sobecká DNA“, a řada jeho původních genů se začne vlivem mutací měnit na neaktivní, „rozpadající se geny“. Výsledkem je genetický hřbitov, na kterém je minimum genů a spousta „sobecké DNA“. Díky přítomnosti „sobecké DNA“ se může velikost chromozomu Y měnit – buď se část zbytečného genetického materiálu ztratí a chromozom se zmenší (jako lidský chromozom Y), nebo naopak nabude přílivem „sobecké DNA“ (**obr. 1.5**).

Ani chromozom X nezůstane zcela beze změn, i když je zasažen nesrovnatelně méně než jeho partner. Chromozom X totiž prodělává očistnou rekombinaci, kdykoliv je v tom pohlaví, kde se nachází ve dvou kopiích (XX nebo ZZ). Díky tomu si zachovává svou původní podobu běžného chromozomu, čili nese mnoho genů a přiměřené množství „sobecké DNA“. Liší se jen částečně složením genů – ne překvapivě jsou zde geny výhodné pro samice (X je v samicích $\frac{2}{3}$ času), ale nalezneme zde i geny, jejichž recesivní alely jsou výhodné pro samce. To proto, že v samci se alely všech genů nesených chromozomem X projeví bez ohledu na to, jestli jsou dominantní nebo recesivní, protože jsou v samci jen v jedné kopii (v jediném chromozomu X).

Pokud se stane, že se gen určující pohlaví přestěhuje z Y na jiný chromozom, nebo je jeho funkce nahrazena jiným genem, chromozom Y může zcela zaniknout a celý cyklus začíná znovu na nových proto-pohlavních chromozomech.

Magda Vítková

S podobným jevem se setkáme u gynodioecních rostlin, kde v populaci nalézáme vedle sebe hermafrodity a funkčně samičí rostliny (viz **kap. 3.4**)

Výhody rozdělení pohlavních buněk

Tvarové odlišení pohlavních buněk umožnilo specializaci každé z nich, čímž se ve výsledku uspoří náklady na jejich tvorbu. Náklady na tvorbu izogamet (tvarově nerozlišených gamet) jsou dosti vysoké. Jestliže se vyskytl jedinec, který začal produkovat větší množství gamet menší velikosti, byl nejspíše oproti ostatním jedincům ve výhodě. Lze tedy předpokládat, že jedinec, který začal produkovat větší množství gamet menší velikosti, měl výrazně více potomstva. Jeho zygoty sice byly o trochu menší (a tím zřejmě i méně životaschopné), ale bylo jich více.

Schopnost produkovat malé gamety se posléze v populaci rozšířila. Čím byla tvorba malých gamet v populaci rozšířenější, tím se stávala méně výhodnou, protože se tím stávala vzácnější tvorba velkých gamet, bez nichž nemůže vzniknout životaschopné potomstvo. Tyto efekty vedly k ustálení určitého poměru velkých a malých gamet.

Tvarové rozlišení na mikrogamety a makrogamety je pro organizmy výhodné i z důvodu **specializace**. Větší gamety jsou životaschopnější, zatímco menší se lépe šíří a lze jich vyprodukovat více. Proto se odlišují obvykle větší nepohyblivé makrogamety a menší mikrogamety specializované k efektivnějšímu šíření, avšak méně životaschopné.

Rozlišení gamet dále umožňuje předávání mitochondriální a chloroplastové DNA výhradně jednou gametou (ve většině případů makrogametami). Pokud by organely s vlastní DNA předávaly obě gamety, mohlo by to vést k bojům mezi organelami získanými od otce a od matky, což by vzniklému jedinci uškodilo.

Obvykle se setkáme právě se dvěma typy pohlavních buněk, protože rozlišení na dva typy pohlaví bývá dostatečné. Přidání třetího či dalšího typu pohlavních buněk by nejspíše přineslo jen malé výhody při vyhýbání se samooplození. V případě možné funkční specializace gamet by nebyly výhody nejspíše žádné, neboť třetí typ by buď vypadal jako jeden z původních, anebo by měl prostřední, tedy nejméně výhodnou podobu. Jelikož při oplození splývají dvě buňky, je další pohlaví zbytečné. Pokud by se vůbec vyvinulo, mohlo by vcelku snadno vymizet vlivem náhodných procesů, protože ostatní dvě pohlaví se bez něj obejdou.

Větší počet pohlaví se vyskytuje například u některých hlenek, které jich mají třináct. U hlenek se může rozmnožovat každé pohlaví s jakýmkoliv jiným než svým vlastním. Více pohlaví se zřejmě vyvinulo z důvodu malé pohyblivosti hlenek – zvětšením počtu pohlaví se zvyšuje šance, že si hlenka najde pohlavního partnera.

S existencí dvou různých typů gamet souvisí i problém samooplození. Samooplození je situace, kdy spolu splývají dvě gamety z téhož jedince. Jedná se většinou o jev nežádoucí. Potomek vzniklý samooplozením totiž nenese žádnou genetickou informaci, kterou by neměl rodič a pravděpodobně bude mít nižší

variabilitu, protože se v něm u řady genů sejdou dvě stejné alely (bude ve větším počtu genů homozygotní).

Samooplození je z genetického hlediska pro organizmus ještě horší než nepohlavní rozmnožování – nejenže potomci nezískají nové alely, které rodič neměl, ale nepříznivě se změně i jejich „poskládání“ do jedinců (geneticky řečeno se snížila míra jejich heterozygotnosti). Tím se může snáze „odmaskovat“ vliv některých škodlivých alel a vznikne méně kvalitní potomstvo (blíže se o nevýhodách samooplození zmíníme v **kap. 3.4**). Na druhou stranu může být samooplození výhodné v situacích, kdy je problém s nalezením sexuálního partnera, tedy zejména při nízké pohyblivosti či malé populační hustotě organismu (viz **kap. 2.2** a **kap. 3.3**).

Z výše uvedeného je zřejmé, že jedinci se samooplození mohou vyhýbat prostorovým či časovým oddělením zrání svých gamet (viz také **kap. 2.2**). Extrémní příklad prostorového oddělení představuje oddělení do různých jedinců – tedy gonochorismus (viz následující kapitola). I v případě hermafroditů bývají oba typy gamet produkovány v odlišných orgánech (a často v různou dobu) s odlišnými vývody, čímž jsou od sebe prostorově (a často také časově) oddělené (příkladem může být i časové oddělení dozrávání tyčinek a pestíků v květech rostlin, viz **kap. 3.4**). To umožňuje hermafroditnímu jedinci ovlivňovat, jakým způsobem budou gamety splývat – zda splynou gamety z různých jedinců, nebo zda dojde k samooplození.

Výhody jedinců s odděleným pohlavím

U organismů s odlišnými pohlavími produkuje každý jedinec jen jeden typ gamet. Produkce jediného typu gamet zcela zabraňuje samooplození. Jak tomu v přírodě bývá, přináší i svá negativa – tím je riziko, že organizmus nenajde žádného pohlavního partnera a že se pohlavně vůbec nerozmnoží. Hermafrodité se přednostně snaží rozmnožit s jiným jedincem, ale jestliže to nevyjde, mají často v záloze možnost samooplození. Zářným příkladem schopnosti samooplození jsou rostliny (viz **kap. 3.3**). K samooplození může docházet i u některých tasemnic (Cestoda) a hlístic (Nematoda), viz **kap. 2.2**.

Pro jedince může být výhodná specializace k produkci jediného typu pohlavních buněk, protože může lépe přizpůsobit své chování k optimálnímu šíření svého typu gamet. Pro jedince, který produkuje pouze mikrogamety (samce), je výhodné se pářit co nejčastěji, naopak pro jedince, který produkuje makrogamety (samice), je výhodné si co nejlépe vybírat pohlavní partnery (viz **kap. 2.4**).

Zda je výhodnější gonochorismus či hermafroditismus nelze říci obecně – závisí to na tom, v jakém prostředí druh žije a jaký je jeho způsob života. Gonochorismus bývá častější u pohyblivých organismů a těch s většími populačními hustotami, kdy je větší šance, že se příslušníci opačných pohlaví potkají. Gonochoristé převažují mezi nejvíce pohyblivými živočichy – členovci a obratlovci. Naopak hermafrodity je většina přisedlých či omezeně pohyblivých organismů, příkladně rostlin, houbovců

(Porifera) či žahavců (Cnidaria). V rámci členovců jsou hermafrodity svijonožci (Cirripedia), kteří jsou až na larvální stadia přisedlí (viz **kap. 2.1**).

1.4 Shrnutí

Výsledkem pohlavního procesu je vznik nových, unikátních genotypů kombinací genotypů rodičovských. Jinými slovy, sexualitou vznikají potomci, kteří se liší jak od svých rodičů, tak i od sebe navzájem. Sexualitu nalezneme u naprosté většiny eukaryotických organismů. Ačkoli se prokaryotické organizmy a některá eukaryota bez sexuality obejdou, vyskytuje se u nich ve zvýšené míře horizontální genový přenos, který rovněž vede ke vzniku nových genotypů.

Rozmnožování a sexualita nemusejí být v rámci životního cyklu organismu pevně spojenými procesy. Jednotlivé složky pohlavního procesu – meióza a oplození – na sebe nemusí navazovat, i když čím složitější je stavba těla organismu, tím častěji jsou meióza, oplození i rozmnožování těsně spojeny.

Nevýhodami pohlavního rozmnožování jsou především jeho energetická náročnost, rizikovitost a malá rychlost. Hlavní výhodou pohlavního rozmnožování je větší odlišnost jedinců v rámci populace. Taková odlišnost může být užitečná například jako efektivní obrana proti parazitům. Parazit potřebuje svého hostitele specificky rozpoznat, což se mu nepovede, jestliže se hostitelé mezi sebou příliš liší. Vzájemná odlišnost jedinců může být výhodná i v jiných těsných vztazích mezi organizmy (např. vztah rostlin s opylovači nebo mykorhizními houbami) a také pro snazší přizpůsobování se novým podmínkám různorodých stanovišť.

Z přírody známe i výhradně nepohlavně se množící skupiny eukaryot, ve většině případů jsou však evolučně mladé. Z toho lze usoudit, že nepohlavnost může být výhodná krátkodobě, ale z dlouhodobého hlediska vyhrávají linie sexuální. Je tedy možné, že za udržení sexuality stojí i procesy, které působí na úrovni populace či druhu, například zbavování se škodlivých mutací.

Pohlavně se rozmnožující organizmy obvykle produkují dva typy gamet: makrogamety a mikrogamety. Funkční odlišení gamet je výhodné kvůli minimalizaci samooplození. Tvarové odlišení gamet je pravděpodobně výhodné kvůli možnosti specializace na vyšší přežívání nebo na efektivnější šíření gamet. U hermafroditů jsou jedinci schopni produkovat oba typy gamet, zatímco gonochoristé vytvářejí typ jediný – samčí nebo samičí. Gonochorismus zvýrazňuje výhody oddělení pohlavních buněk, ale představuje pro své nositele riziko, že se vůbec nerozmnoží, pokud nenajdou vhodného partnera.

2. ŽIVOČICHOVÉ

V této kapitole se podrobněji podíváme na rozmnožování u živočichů. Nebudeme ale provádět výčet konkrétních způsobů, jak se která skupina množí. Spíše si projdeme a na příkladech vysvětlíme obecné principy, které se při rozmnožování živočichů uplatňují.

Nejprve se krátce zastavíme u nepohlavního množení. Co se týče pohlavního rozmnožování, podíváme se nejdříve na hermafrodity a dále se budeme věnovat už pouze živočichům s odděleným pohlavím. Dozvíme se, jakými způsoby může být pohlaví určeno. A také to, že mít dvě pohlaví s sebou nenesou jen výhody, ale způsobuje i určité konflikty.

Konflikt mezi zájmy různých pohlaví vede ke vzniku nejrůznějších strategií rozmnožování. Postupně se jimi budeme zabývat. Na příkladu drobného pěvce pěvušky modré (*Prunella modularis*) si ukážeme, jak rozmanité mohou tyto strategie být u jednoho jediného druhu podle toho, jak se mění podmínky prostředí.

Vysvětlíme si, jak funguje pohlavní výběr. Pomocí tohoto mechanismu vznikají mimo jiné nejrůznější barevné či jinak nápadné ozdoby u samečů. Také si řekneme, jaký je v populacích živočichů poměr samečů a samic, a proč tomu tak je. Nakonec se budeme věnovat námluvám a chování, které je spojené s rozmnožováním.

2.1 Pohlavní a nepohlavní rozmnožování

Jak již bylo zmíněno (**kap. 1.1**), při nepohlavním rozmnožování nedochází ke splývání pohlavních buněk, a tedy k míchání genetické informace. Potomci jsou geneticky kopiemi svého rodiče a nemusí ani vznikat ze specializovaných tkání nebo buněk. Rostliny se nepohlavně rozmnožují naprosto běžně, více si o tom povíme v **kap. 3.5**. U živočichů je tento způsob množení běžný především u skupin s jednodušší stavbou těla (např. houbovci Porifera nebo žahavci Cnidaria).

Nejjednodušší je prostá **fragmentace** (rozpad) rodičovského těla na více částí, z nichž posléze dorostou noví jedinci. Takto se umí množit živočišné houby (houbovci, Porifera) nebo některé ploštěnky (Turbellaria). **Dělení** je vlastně řízeným rozpadem na dvě části, a to buď podle **podélné** (u mnoha druhů prvoků), nebo **příčné** osy (např. u ploštěnek). Častým typem fragmentace je **polyembryonie**, kdy se na více částí nerozpadá tělo dospělého jedince, ale jeho embryo. Protože je významným jevem především u rostlin, více si o ní povíme v **ráměčku 3.1 v kap. 3.5**. Poněkud složitější je **pučení**, které je známé například u nezmarů (rod *Hydra*) a dalších žahavců (Cnidaria). Při něm na těle rodiče vyrůstá nový jedinec, který se později oddělí.

Zvláštním, ale efektivním způsobem nepohlavního množení je **partenogeneze** (z řec. *parthenos* – panna a *genesis* – zrod). Jedná se o množení pomocí vajíček, která však nesou dvě sady chromozomů, a jsou tedy diploidní. Potomstvo vzniká přímo z těchto vajíček bez nutnosti jejich oplození samcem. Ačkoli na první pohled by se mohlo zdát, že jde o pohlavní rozmnožování (využívá specializované pohlavní

buňky), ale výsledek je stejný jako u jakéhokoliv jiného rozmnožování nepohlavního (potomek je klonem své matky).

Partenogeneticky se běžně množí někteří bezobratlí, například vířníci (Rotifera, viz rámeček 2.A), hrotnatky (rod *Daphnia*), některé ploštěnky (rod *Dugesia*) nebo mšice (Aphididae). Zvláštní příklad partenogeneze nalezneme také u řady blanokřídlých (např. u včely medonosné, *Apis mellifera*), kde partenogeneticky vznikají samci z vajíčka, které je však normálně haploidní (má jednu sadu chromozomů). Samci jsou proto haploidní, kdežto samičky vznikají pohlavně a jsou diploidní (o ještě bizarnějším případě si přečtěte v rámečku 2.B).

Partenogeneze je také způsobem, jak obejít „nemožnost“ rozmnožování. Dojde-li k mezidruhovému křížení, jsou kříženci zpravidla neplodní, protože nejsou schopni pářit se ani s jedním z rodičovských druhů, ani sami mezi sebou. Řešením je množit se přímo pomocí vajíček bez nutnosti meiózy (právě ta způsobuje problémy při „normálním“ množení mnoha kříženců). Příkladem jsou americké ještěrky bičochvosti (rod *Cnemidophorus*). Několik jejich druhů jsou původně kříženci, kteří se nyní rozmnožují pouze partenogeneticky. U těchto druhů nejsou vůbec známi samci, populace sestávají ze samých samic. Zajímavé je, že k úspěšnému

2.A Skandál evoluční biologie. Pijavenky (*Bdelloida*, obr. 2.1) jsou skupinou vířníků (*Rotifera*), která po dlouhá léta komplikuje život všem evolučním biologům. Tito drobní vodní živočichové se totiž množí výhradně partenogeneticky. Nejsou u nich dokonce ani známi samci, pouze samice. To samozřejmě není nic tak unikátního, s podobnou situací se v přírodě vzácně setkáme, většinou ovšem u evolučně mladých druhů (viz kap. 1.2) Problém je, že pijavenky si takto spokojeně fungují už 80 milionů let, a to v téměř 400 druzích. Teorie přitom praví, že druh, který úplně ztratí možnost sexuálního rozmnožování, se tím odsoudí k záhubě – ztratí možnost pružně reagovat na změny prostředí. Jak se ale zdá, vířníci mají na to jiný názor. Proč?

Jedním z důvodů může být jejich schopnost úplného vyschnutí. Zdá se, že paraziti vířníků (nejrůznější houby) nedokáží naprosto vysušení přežít. Vysychání tedy funguje jako účinný alternativní způsob boje proti parazitům (namísto pohlavního množení).

Další z vlastností, která jim pomáhá přežít, je schopnost využívat každou kopii genu (alelu) k jiné funkci (v diploidním organizmu takové kopie nalézáme vždy dvě). K tomuto rozrůznění dojde postupně u všech čistě asexuálních linií, tedy ne pouze u vířníků. Naopak úplné oddělení funkcí dvou kopií stejného genu není možné u druhů množících se pohlavně, kdy každá alela přichází od jednoho z rodičů. Příkladem je gen, který pomáhá při vysychání vířníka. Jedna z bývalých alel tohoto genu zabraňuje shlukování proteinů při vysychání, zatímco druhá pomáhá stabilizovat buněčné membrány.

Třetí vlastností, která pravděpodobně umožňuje pijavenkám přežít, je jejich schopnost začleňovat do svého genomu (i do genomu vajíček) cizí DNA. Zatímco DNA pohlavních buněk ostatních organismů je pečlivě chráněna proti takovým „zásahům zvenčí“, u vířníků je přenos DNA naprosto běžný. V jejich genomu se můžeme setkat s kusy DNA bakterií, hub, a dokonce rostlin. Zdá se, že tímto mechanismem získávají tolik potřebnou variabilitu, která jim dovoluje dlouhodobě přežít bez sexuálního rozmnožování. Takže s trochou nadsázky lze říct, že pijavenky ztratily možnost sexu mezi sebou, ale vynahrazují si ho jinými způsoby výměny DNA s kýmkoliv.

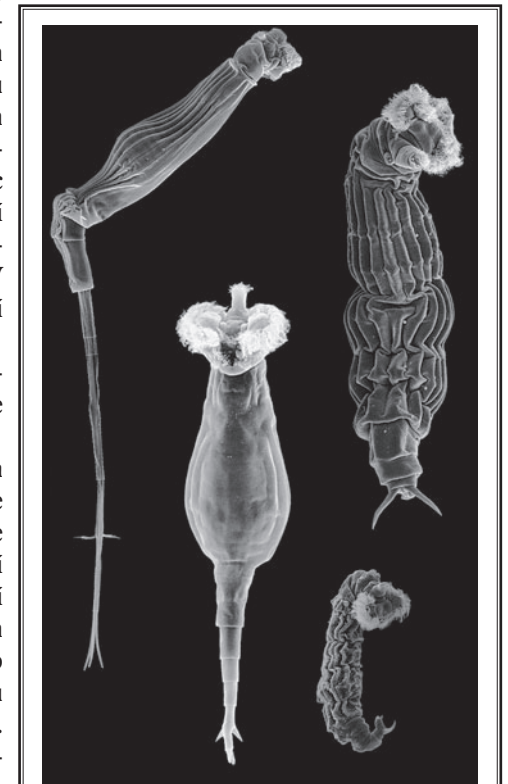
rozmnožení potřebují bičochvosti, aby proběhly normální námluvy. Proto na sebe některé samice berou roli samců a rituálním kousáním stimulují ostatní samice k rozmnožování. Podobně jako u bičochvostů je vznik partenogeneze propojen s mezidruhovým křížením i u ještěrky dívčí (*Darevskia unisexualis*) z Kavkazu.

Partenogenetické rozmnožování u obratlovců je obecně velmi vzácné. Kromě výše uvedených ještěrek se s ním setkáme pouze u několika dalších druhů plazů, například slepáka květinového (*Ramphotyphlops braminus*). Vzácně se objevuje i u varana komodského (*Varanus komodoensis*), který se jinak množí pohlavně. Dále je partenogeneze známa jako alternativa pohlavního rozmnožování u několika žraloků, například kladivouna tiburo (*Sphyrna tiburo*). U savců dosud nebyla prokázána.

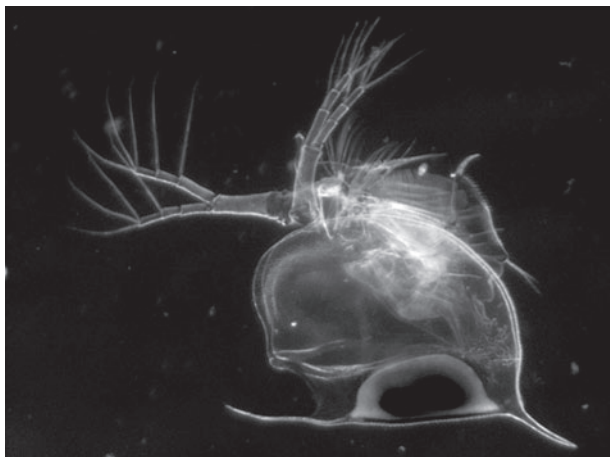
Na první pohled stejná situace byla pozorována u krocánů (*Meleagris gallopavo*). Jejich samice dokáží u již existujících haploidních vajíček zdvojit chromozomovou sadu, a tak se rozmnožit bez oplození. Nicméně genetická informace potomků se v tomto případě liší od matčiny, protože jsou ve všech genech homozygotní, a potomci se navzájem od sebe také liší. Protože u ptáků nesou samci stejné typy pohlavních chromozomů (ZZ), líhnou se z partenogenetických krocáních vajec pouze samci. Tato strategie není ale nijak výhodná – polovina vajíček (ta, která nesla chromozom W a po zdvojení mají tedy WW) není životaschopná a záhy umírá.

Partenogeneze se u rostlin nazývá apomixie, více se o ní dozvíte v kap. 3.5.

Jak jsme si již řekli, naprostá většina živočichů se rozmnožuje pohlavně. To však neznamená, že by se nepohlavního rozmnožování zcela zřekli. U velkého množství druhů, převážně s jednodušším tělním plánem, se totiž oba tyto způsoby střídají. Tomuto systému se říká **metageneze (rodozměna)**. Obvykle funguje tak, že se organizmus množí několikrát nepohlavně, pak vytvoří pohlavní stadia, dojde ke vzniku gamet, oplození



Obr. 2.1: Tvarová různorodost vířníků ze skupiny pijavenky (*Bdelloida*). Upraveno dle Gross (2007).



Obr.2.2: Svlečka hrotnatky (rod *Daphnia*) obaluje útvar zvaný sedélko (epípium). Ten obsahuje dvě pohlavně vzniklá zimní vajíčka. Epípium slouží k přečkání zimy a může být šířeno větrem. Autor: Adam Petrušek.

a obvyklému pohlavnímu rozmnožení. Následuje zase několik cyklů množení nepohlavního. Zde je asi na místě zdůraznit, že termín metageneze se používá jak pro popsané střídání pohlavního a nepohlavního množení, tak také pro střídání haploidní a diploidní fáze života (především u rostlin).

K čemu je metageneze dobrá? Je to způsob, jak využít výhody obou způsobů množení. Pohlavně živočišné vytvářejí nejrůznější odolná stadia (vajíčka, cysty) nebo formy, pomocí nichž se šíří (obr.2.2). Stadia vzniklá pohlavní cestou také nesou nejrůznější kombinace genů. Ty umožní alespoň některým z nich přežít nevhodné podmínky, které na nově vylhlého jedince mohou čekat v následujícím roce nebo na nově kolonizovaném stanovišti (např. v případě přezimujících vajíček, která navíc vítr roznáší po širokém okolí). Naopak nepohlavní rozmnožování slouží k rychlému namnožení v příznivých podmínkách, kde již nezáleží tolik na genetické

2.B Úchylní mravenci. U mravenců obvykle vznikají samci z neoplozených (haploidních) vajíček, zatímco samice (královny i dělnice) z vajíček oplozených. Jinak je tomu ale u tropického mravence *Wasmannia auropunctata*.

U tohoto druhu královny vznikají partenogenezí (tedy z vajíček, která neprošla meiózou, ani oplozením a jsou geneticky identická s matkou). Dělnice vznikají standardně z oplozených vajíček. Samci vznikají také z oplozených vajíček, ale genom pocházející od matky (královny) je rychle zničen, tudíž jejich genom je kopií genomu jejich otce.

Tento rozmnožovací systém má zajímavé důsledky: genetická informace od otce a od matky se reálně setkají jen v dělnicích, které nemají žádné potomstvo. Samci a samice tvoří tedy dvě samostatné nepohlavně se množící linie. Na obě pohlaví tedy lze pohlížet jako na samostatné druhy, které jsou v mutualistické (vzájemně prospěšné) symbióze.

variabilitě, ale spíše na rychlosti obsazení vhodného stanoviště. Na něm se množí jedinci s nejuspěšnějšími variantami genotypu (nejlépe přizpůsobení konkrétnímu prostředí) a je vhodné genotypy dál nemíchat.

Typickým příkladem metageneze jsou medúzy (Scyphozoa, obr.2.3). Nejprve vytvoří polypové stadium, které se množí nepohlavně tzv. strobilací. To znamená, že se z něj postupně odškrucují malé medúzky. Ty vyrostou a vytvoří pohlavní buňky, které vypouští do vody. Po oplození vzniká larva planula, která dosedá na podklad a mění se v polypa, který opět začne se strobilací.

Metageneze je také hojně využívána parazity. Velké množství z nich se nemnoží pouze pohlavně (v konečném hostiteli), ale také nepohlavně (v mezihostiteli). Jako příklad si můžeme uvést motolici jaterní (*Fasciola hepatica*), viz obr.2.4.

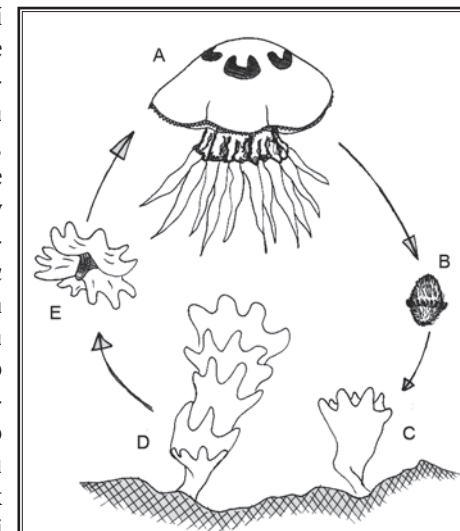
2.2 Gonochoristé a hermafrodité

Nyní se už vrátíme k pohlavnímu rozmnožování. Tento způsob množení má dvě základní podoby – hermafroditismus a gonochorismus. Jak již bylo řečeno (kap.1.3), hermafroditi jsou takové organizmy, u nichž jeden jedinec obsahuje samčí i samičí pohlavní orgány. Naproti tomu u gonochoristů existují dvě oddělená pohlaví, samec a samice.

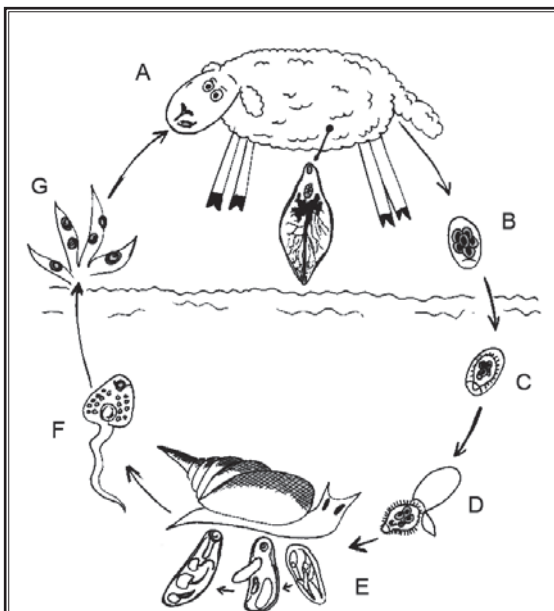
Nejprve se budeme věnovat hermafroditům. Za určitých okolností může být tento způsob rozmnožování velmi výhodný.

Nejnámějším příkladem jsou vnitřní parazité. Ti jsou trvale umístěni v těle svého hostitele a nemají příležitost vylézt ven a hledat si vhodného partnera k páření. Dokonce se málokdy stane, že by se v těle potkali dva, a mohli se oplodit navzájem. Proto se u většiny setkáme se samooplozením. Například u tasemnice bezbranné (*Taenia solium*) dozrávají vajíčka ve starších tělních článcích a ta jsou oplozena spermii z mladších článků. Pro upřesnění je třeba uvést, že hermafroditismus ploštěnců nevznikl jako přizpůsobení parazitickému způsobu života. Hermafroditičtí jsou totiž jak paraziti, tak volně žijící zástupci a jedná se o původní způsob množení celé skupiny. Parazité jej pouze vhodně využili.

Jen pro doplnění zmiňme, že samozřejmě existují i paraziti, kteří mají



Obr.2.3: Životní cyklus medúzy (Scyphozoa). Dospělý jedinec (A) se množí pohlavně. Vzniklá larva planula (B) přisedá na podklad a změní se v polypa (C). Ten se množí nepohlavně strobilací (D), při které odškrucuje nové mladé medúzky (E).



Obr.2.4: Životní cyklus motolice jaterní (*Fasciola hepatica*). Dospělec v játrech ovce (A) se množí pohlavně. Vzniklé vajíčko je vyloučeno z těla (B) a vyvíjí se z něj volně plovoucí stadium (C, D). To napadá meziphostitele plovatku (Limnidae) a v ní se několikrát nepohlavně množí (E). Poslední stadium opouští plovatku, volně plave ve vodě (F) a přichytí se na pobřežní vegetaci (G). Ta je následně spasena ovci a cyklus začíná nanovo.

oddělená pohlaví. Ti musí různými způsoby řešit problém hledání partnera. Buď infikují hostitele v takových množstvích, že jim nečiní problém se setkat (např. roup dětský, *Enterobius vermicularis*), nebo využijí příležitostného setkání a trvale spolu srůstají (např. trefně nazvaná srostlice trvalá, *Syngamus trachea*).

U vnitřních parazitů je tedy samooplození výhodnou strategií. To je ovšem spíš výjimka, ostatní hermafrodité se mu obvykle snaží vyhnout. Pokud totiž živočich oplodní sám sebe, dochází sice k namíchání genetické informace, ta se ale míchá „špatně“ (hromadí se jedinci s týmiž alelami, homozygoti). Do potomků nepřicházejí nové alely, které by poskytoval druhý rodič. Takto geneticky ochuzovaní potomci jsou pak často méně životaschopní,

jsou náchylnější k chorobám, mají problémy s dalším množením atd. Samooplození praktikují mnohem častěji rostliny, blíže se k jeho výhodám i problémům vrátíme v **kap. 3.3**.

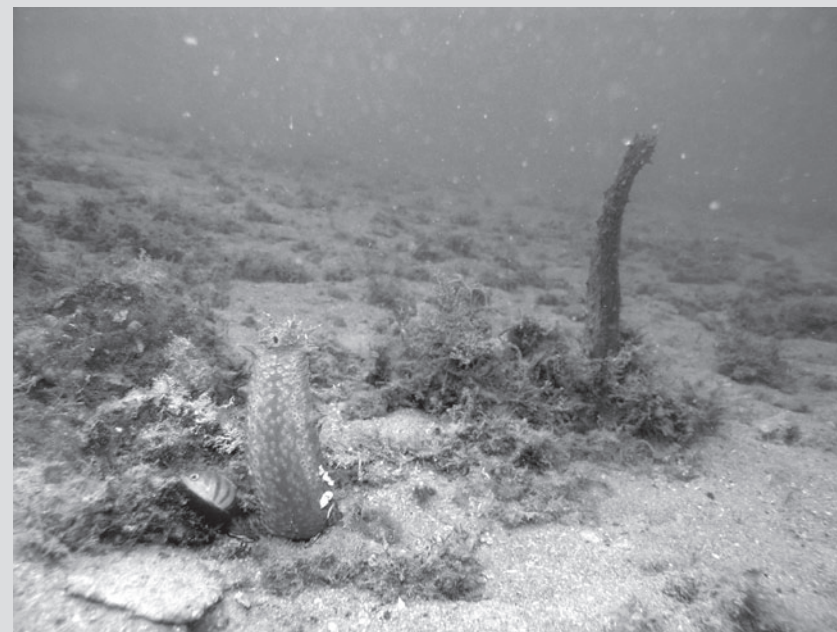
Mechanismů, jak se vyhnout splynutí vlastních pohlavních buněk, je několik. Jedním ze způsobů je časové oddělení tvorby spermií a vajíček. Tzv. **proterandričtí** hermafrodité tvoří nejprve spermie, později vajíčka (např. sasanka pučivá, *Epiactis prolifera*, nebo rybky klauni rodu *Amphiprion*). Opakem jsou hermafrodité **proterogyničtí**, u nichž první dozrávají vajíčka (např. ryby z čeledi pyskounovitých, Labridae). Někdy k tomuto střídání tvorby gamet dochází v průběhu jedné sezóny, jindy v delším časovém úseku (viz **kap. 2.3**). V konkrétním okamžiku jsou tedy tyto živočichové vlastně gonochoristy – buď produkují vajíčka, nebo spermie, ale ne obojí naráz.

Samčí a samičí pohlavní buňky lze od sebe oddělit také prostorově. To se děje u tzv. **simultánních** hermafroditů, u kterých dozrávají gamety zároveň. Například

u hlemýžďů zahradních (*Helix pomatia*) jsou vajíčka a spermie skladovány zvlášť. Když se setkají dva hlemýžďi, předají si balíček spermií a vzájemně se oplodní. Se způsoby, jak řeší tento problém rostliny (které jsou v drtivé většině hermafrodity), se seznámíme v **kap. 3.4**.

2.C Synchronizace. Jak přisedlí hermafrodité (např. koráli), tak i gonochoristé (např. sumýši) využívají často synchronizace. Všichni jedinci z širokého okolí jsou vnitřně nastaveni tak, aby vypouštěli gamety ve stejnou dobu. Například sumýš obecný (*Holothuria tubulosa*), žijící ve Středoziemním moři, se řídí fázemi měsíce. V letních měsících vždy okolo novu dochází v noci pod hladinou k pěkné podívané. Všichni sumýši, kteří jinak leží jako neformenné válce na mořském dně, se vztyčují do výšky (**obr. 2.5**). Z pohlavního otvoru vypouští gamety, které jsou ve vodě v takovém množství, že pod vodou prudce klesne viditelnost. Takže až se někdy půjdete koupat do moře, které bude ráno mléčně zakalené, vězte, že se koupete v sumýších pohlavních buňkách.

Podobně se měsíčním cyklem řídí i známý přisedlý mnohoštětinatec palolo zelený (*Eunice viridis*). V průběhu poslední čtvrti 12.–13. lunárního měsíce (obvykle v listopadu) u nich dochází k uvolnění celé koncové části těla. Ta vyplave k hladině, kde se postupně rozpadne a vypustí do vody svůj obsah – spermie nebo vajíčka (palolo je gonochorista). Synchronizace je tak dokonalá, že u všech jedinců k tomu dojde v průběhu jedné, maximálně dvou nocí v roce. Plovoucí zadečky palola jsou oblíbenou pochoutkou na některých ostrovech (např. Vanuatu a Samoa). Domorodci je sbírají na plážích nebo loví sítěmi a pojídají, často syrové.



Obr. 2.5: Rozmnožování sumýšů obecných (*Holothuria tubulosa*) ve Středoziemním moři. Ze vztyčeného konce těla vypouští pohlavní buňky, které se tak lépe rozptýlí do okolí. Autor: Adam Petrušek, Brač, 2005.

S hermafroditizmem se velmi často potkáme u přisedlých živočichů, například svijonožců (Cirripedia), mechovek (Ectoprocta) nebo některých sasanek (Actiniaria). Ti jsou v tomto ohledu spíše podobní rostlinám než pohyblivým živočichům. Nemají příležitost aktivního vyhledávání partnera, a tak pro ně tato strategie může být jakousi pojistkou – když už je nejhůř, mohou se oplodnit i sami. To ovšem neznamená, že by se nepokoušeli o rozmnožení s jiným jedincem (o jednom ze způsobů, jak přisedlí řeší tento problém, si přečtěte v **rámečku 2.C**).

2.3 Určení pohlaví

V této kapitole se již konečně dostáváme k běžné situaci u živočichů, tedy pohlavnímu množení s odděleným pohlavím. Povíme si něco o tom, jakým způsobem může

2.D Určení pohlaví u rostlin. Pouze asi 4% rostlin mají jedince se striktně odděleným pohlavím (takovým druhům říkáme dvoudomé rostliny). Protože však i v případě rostlin vznikla dvoudomost mnohokrát nezávisle na sobě, jsou i jejich způsoby určení pohlaví velice rozmanité. U většiny dvoudomých rostlin se z jednoho páru „běžných“ chromozomů také vyvinuly pohlavní chromozomy.

Většina rostlin se známým mechanismem určení pohlaví spadá do typu *Drosophila* (samčí rostlina nese XY, zatímco samičí květy vytváří rostlina s kombinací XX). Pro pořádek jen doplníme, že shodný typ určení pohlaví neznamená, že by pohlavní chromozomy rostlin přímo odpovídaly těm živočišným, vznikly samozřejmě nezávisle a podobnost je jen povrchní. Proto je například chromozom Y u silenky mnohem větší než její chromozom X. Velikostní poměr mezi chromozomy je tedy naprosto opačný tomu, jaký známe třeba u člověka. XY pohlavní chromozomy mají například dvoudomí zástupci silenek (to jsou všechny silenky dříve řazené do rodu knotovka), silenka dvoudomá (*Silene dioica*) nebo silenka široolistá (*Silene latifolia*), dvoudomé šťovíky (např. šťovík menší – *Rumex acetosella* a šťovík kyselý – *Rumex acetosa*), posed dvoudomý (*Bryonia dioica*) a papája obecná (*Carica papaya*).

Modelová rostlina molekulární biologie, topol chlupatoplodý (*Populus trichocarpa*), má oproti tomu typ *Abraxas*. U rostlin se však setkáme také s typem určení pohlaví, kdy přítomnost dvou chromozomů X (XX) vede k vývoji samičky, zatímco samec má pouhý jeden chromozom X (X0) – byl objeven u jamu (*Dioscorea sinuata*).

U bažanky roční (*Mercurialis annua*) bychom pak pohlavní chromozomy hledali marně – pohlaví je u ní určeno kombinací určitých alel kódovaných na několika „běžných“ nepohlavních chromozomech.

Vzhledem k tomu, že rostliny jsou organizmy mnoha možností, najdeme i příklady druhů s negenetickým určením pohlaví, případně s genetickým určením, které může být silně ovlivněno dalšími vlivy prostředí. Například pokud výše zmiňované silenky (u nichž je pohlaví jinak určováno chromozomy) napadne houba sněť fialová (*Ustilago violacea*), vyvolá i u geneticky samičích (XX) rostlin tvorbu prašníků. Ty mohou vytvořit nějaká pylová zrna, avšak většinu jejich obsahu tvoří spory houby, která si tak zajišťuje snazší šíření. A nejen to, podobně jako u živočichů může významnou roli sehrát aplikace hormonů, u rostlin tedy fytohormonů – aplikace auxinů může vést u samičích rostlin k zakládání prašníků, zatímco aplikace cytokininů může způsobit zakládání blizen u rostlin samčích.

být pohlaví určováno – tedy co rozhoduje, zda se vyvíjející se zárodek stane samcem nebo samicí. To může být ovlivněno buď geneticky, nebo okolním prostředím.

Pro velké množství živočichů včetně savců je typické **genetické** určení pohlaví. Znamená to, že zde existují specializované **pohlavní chromozomy**, jejichž kombinace určuje, zda se bude jednat o samce či samici. To, ve které pohlaví se zárodek vyvine, je tedy dáno hned v okamžiku splynutí pohlavních buněk. Jedno pohlaví má dva stejné pohlavní chromozomy, zatímco druhé má dva odlišné. U savců, většiny hmyzu a některých plazů je pohlavím s různými pohlavními chromozomy samec (má tedy XY), zatímco u samice jsou stejné (XX). Tomuto typu určení pohlaví se říká **savčí** typ, nebo také typ **Drosophila** podle mouchy octomilky (*Drosophila melanogaster*). Opačná situace, kdy samec nese stejné (ZZ) a samice různé (ZW) pohlavní chromozomy, se nazývá typ **ptačí** neboli **Abraxas** podle píďalky skvrnopásníka angreštového (*Abraxas grossulariata*). Takto je určeno pohlaví u ptáků, motýlů, některých ryb, obojživelníků a plazů.

Pojmenování savčího typu určení pohlaví *Drosophila* je dosti nešťastné, protože právě octomilka sama je speciálním případem. Rozhodujícím faktorem, který způsobí vznik samčího pohlaví u savců, je přítomnost samčího chromozomu Y, respektive genu SRY ležícího na tomto chromozomu. Avšak u některých druhů hmyzu (např. právě u octomilky *Drosophila melanogaster*) na přítomnosti chromozomu Y při určení pohlaví nezáleží. Octomilka (ale také mnoho blanokřídlých) má pohlaví určeno tím, jaké alely se nachází na úseku chromozomu X, který rozhoduje o pohlaví. Aby vznikla samička, musí být heterozygotní – na svých chromozomech X musí nést odlišné alely. V běžné populaci se nachází desítky různých alel, které lze zkombinovat pro vznik samice. Samec s jedním chromozomem X nese jen jednu alelu, takže vznikne samec. Sám Y do rozhodování o pohlaví nepřispívá. Tento způsob určení má svou stinnou stránku v případě, že populace druhu klesne na nízkou úroveň. Snížení počtu jedinců v populaci vede automaticky ke ztrátě rozmanitosti alel v genofondu populace a tím pak vzrůstá pravděpodobnost, že se v potomstvu potkávají dvě stejné alely – takoví jedinci jsou pak samci přesto, že nesou chromozomy XX.

U některých druhů může chromozom Y úplně chybět, takže pohlaví je určeno kombinacemi XX (samice) nebo X0 (samec). S tím se setkáme například u švábů (Blattodea) nebo kobylek a cvrčků (Ensifera). Kromě nich existuje tento způsob také u několika málo druhů savců, například u krysy japonské (*Tokudaia osimensis*).

Různé typy chromozomového určení pohlaví se vyskytují také u dvoudomých rostlin, více v **rámečku 2.D**.

Další způsob genetického určení pohlaví je tzv. **haplodiploidní**, kde je pohlaví odlišeno počtem celých chromozomových sad. Samice zde vznikají z oplozených vajíček, která obsahují dvě sady chromozomů – jednu od otce a druhou od matky – a jsou tedy diploidní. Naopak samci se vyvíjejí z vajíček neoplozených, která nesou pouze jednu chromozomální sadu (od matky) a jsou haploidní. Tento způsob se vyskytuje například u blanokřídlého hmyzu a je často považován za jednu

z vlastností, která umožnila vznik eusociálních společenstev, například u včel nebo mravenců (viz **rámeček 2.E**).

Pohlaví jedince nemusí být určeno geneticky, tj. z vnitřních příčin, ale rozhodovat může **prostředí**. V okamžiku oplodnění tedy není jasné, zda se zárodek vyvine v samec či samice. O tom rozhodují vnější vlivy působící na embryo. Typickým příkladem je teplota, která ovlivňuje pohlaví u mnoha plazů nebo ryb. Je-li vajíčko zahřáté na vyšší teplotu, bude se zárodek lépe vyvíjet a bude větší. Proto se z prohrátých vajíček líhnou zástupci toho pohlaví, které potřebuje dorůst větší velikosti. Například u aligátorů jsou to samci, protože později v dospělosti bojují o teritoria. Naopak u želv se při vyšší teplotě líhnou samice, neboť větší samice má šanci naklást větší množství vajíček. Zároveň tento mechanismus znemožňuje

2.E Haplodiploidita a eusocialita. Základ pro vznik a existenci eusociálních společenství představuje altruismus, tedy chování, kdy se jeden jedinec obětuje ku prospěchu jiného jedince, aniž by mu z toho plynuly okamžité výhody. V případě eusociálních společenstev jsou altruisty dělnice (dělníci a vojáci), které se samy nerozmnožují, ale pomáhají královně (své matce) vychovávat vlastní sourozence.

Jak však vysvětlíme existenci tohoto altruizmu? Klíčovým pojmem pro pochopení této záhady je příbuzenský výběr. Ten zahrnuje evoluční strategie, v rámci nichž je výhodnější pomoci svému příbuznému v rozmnožování, než se rozmnožovat sám (a to i např. za cenu ztráty vlastního života). Celý princip příbuzenského výběru je založen na faktu, že příbuzní jedinci spolu sdílí shodné formy genů (alely).

Čím jsou si jedinci příbuznější, tím větší procento shodných alel mají. Pokud tedy daný jedinec pomáhá vychovávat své sourozence, pak tím nepřímo pomáhá přenášet alely, které pravděpodobně také sám nese, do další generace, i když se sám nerozmnoží. U diplodiploidních organismů (otec i matka mají dvojnásobnou sadku genetické informace, jsou diploidní) sdílí sourozenci navzájem v průměru 50 % stejných alel, rodiče s potomky také 50 % stejných alel. U haplodiploidních organismů tedy (zjednodušeně řečeno) vyjde na stejno plodit vlastní potomky jako pomoci vychovávat vlastního sourozence. V obou případech se totiž do další generace přenesou 50 % alel daného jedince.

U haplodiploidních skupin blanokřídlého hmyzu (samice diploidní z oplozených vajíček, samec haploidní z vajíček neoplozených) však může být genetická příbuznost ještě větší. Zde totiž samci potomkovi nepředávají 50 % své genetické informace, ale předají mu všechno (100 %), protože jsou haploidní (gamety vznikly pouhou mitózou, která genetickou informaci nijak nedělí). Diploidní samice dávají svému potomkovi obvyklých 50 %. Výsledkem této nerovnováhy je to, že jejich dcery jsou si navzájem příbuzné na 75 % (veškerou informaci od otce mají shodnou, k tomu mají shodných 50 % informace od matky). Dělnice v eusociálních blanokřídlých společenstvích jsou tedy svým sestrám příbuznější (75 %), než by mohly být svým potomkům (50 %). Dělnice (resp. jejím genům) se proto vyplatí pomáhat své matce, která díky tomu vyprodukuje více jejích sester. Haplodiploidní určení pohlaví je tedy jedním z velice důležitých mechanismů spojených s evolucí eusociality (nicméně není jediný, jak je patrné z existence a veliké evoluční úspěšnosti termitů, kteří jsou diplodiploidní).

Kateřina Černá

páření sourozenců, neboť všichni jsou zpravidla stejného pohlaví. Prostředí může také ovlivňovat pohlaví jedince dodatečně – o tom, jak se samci ryb mohou funkčně měnit na samice, si přečtěte v **rámečku 2.F**. Poměrně kuriózním způsobem určení pohlaví je situace, kdy rozhoduje přítomnost či nepřítomnost ostatních příslušníků stejného druhu. Příkladem je podivný mořský živočich rypohlavec zelený (*Bonellia viridis*, **obr. 2.6**). Samice tohoto druhu vypadají jako zelený vak s dlouhým chobotem, kterým ryjí ve dně a sbírají potravu. Samci naopak nejsou téměř vidět, jsou to pouze malinké „přívěsky“ na těle samice nebo v jejích vaječnicích. Samice je živá a jedinou funkcí sameců tak zůstává oplodňování jejich vajíček. O tom, které pohlaví se z volně plovoucího zárodka vyvine, rozhoduje moment jeho přisednutí na podklad. Jestliže má štěstí a dosedne na samici, promění se v samec. Pokud do určité doby samici nenalezne, dosedne na volný substrát a vyrostle v samici.

Zcela jiným případem určení pohlaví je situace zvaná **sukcesivní hermafroditismus**. Jedná se o schopnost hermafroditů změnit své pohlaví v průběhu života. Rozhodujícím faktorem je tu věk a velikost daného jedince. Například u mořských teritoriálních ryb kaniců písmenkových (*Serranus scriba*) jsou menší a mladší rybky samicemi, které žijí v harému s jedním samcem. Ve chvíli,



Obr. 2.6: Rypohlavec zelený (*Bonellia viridis*). Jedinou částí rypohlavce, kterou můžeme na mořském dně vidět, je rozebraný „chobot“ samice. Tím rypohlavec sbírá drobné částice potravy ze dna a kanálkem je vede k tělu ukrytému pod povrchem. Pokud na chobot dosedne larva, změní se v samec. Autor: Adam Petrusek, Brač, 2005.

kdy samec zemře, největší samice změní své pohlaví, stane se samcem a převezme po něm harém. Samci malé velikosti by neměli šanci se vůbec rozmnožit, každý vzrostlý vládce harému si svoje teritorium a samičky před menšími samci ohlídá. Proto je pro mladé rybky výhodnější být samicemi, tvořit jikry a čekat do momentu, kdy jsou dost velké na to zastávat roli samce – ohlídat teritorium a ubránit harém.

2.4 Mezipohlavní a vnitropohlavní konflikt

Jakmile u organismu dojde k oddělení pohlaví, tj. vzniknou samci a samice, nastávají okamžitě problematické situace, kdy mohou mít různí jedinci rozdílné zájmy a dochází mezi nimi ke konfliktu. Konflikty vznikají jak mezi pohlavími, tak i v rámci jednoho pohlaví.

Mezipohlavní (intersexuální) konflikt se odvíjí od toho, že samci a samice investují svou energii do potomstva různým způsobem. Problém začíná již na úrovni gamet – spermie jsou „levné“ a je možné jich vyprodukovat obrovský nadbytek. Oproti tomu vajíčko musí být větší a lépe zásobené, proto je jejich produkce omezená. Navíc se samice často musí starat o narozené či vylihlé mládě, což její vklad dále zvyšuje. Z toho plyne, že samice bude klást důraz na kvalitu potomků, zatímco samec se bude snažit o co největší kvantitu (množství). Extrémním případem jsou savci, kde samice investuje do každého potomka obrovské množství

2.F Antikoncepce a ryby. Na počátku 80. let se začaly na rybářských udicích nahozených do řeky Lee v anglickém Hertfordshire objevovat plotice s neurčitým pohlavím. Ač se původně jednalo o samce, pohlavní cesty měly ryby více či méně pozmeněné a občas se v jejich varlatech objevila i vajíčka. Od té doby byly podobné úchytky popsány u hrouzků, kaprů, cejnů, platýsů a lopatonosů ve sladkých i brakických vodách Evropy, Severní Ameriky a Japonska. Pokusně bylo prokázáno, že ryby s takto záhadně změněným pohlavím vykazují sníženou plodnost. Dopad na životaschopnost celých populací zůstává nedořešen, někteří ekologové se však bojí nejhroššího. Proto se intenzivně řeší otázka, kde se feminizované ryby berou.

V posledních letech se patrně ve vodách objevují látky, které narušují hormonální pochody v rybích tělech. Mezi takové „endokrinní disruptory“ patří například ftaláty a bisfenol A, používané při výrobě plastů, alkylfenoly z výroby detergentů a četné pesticidy. Dlouhodobé vystavení bytí i nízkým koncentracím těchto látek může dělat s rybími samci divy.

Nejsilnější podezření ovšem padá přímo na pohlavní hormony estrogenu. I ty se totiž v řekách často objevují. Vinu na tom patrně nese velká obliba antikoncepčních pilulek. Tzv. kombinovaná orální antikoncepce ženám od 60. let minulého století umožňuje pohodlně převzít kontrolu nad početím. Zvyšuje v jejich těle hladiny estrogenů a gestagenů a hormonálně simuluje těhotenství, čímž brání uvolňování dalších vajíček. Velká část estrogenů však z těla odchází v moči a zneprůjemňuje život obyvatelům řek.

Současné antikoncepční pilulky již sice oproti původním preparátům obsahují zpravidla nižší koncentrace zmíněných hormonů, přesto je ve sladkých vodách estrogenů i jiných škodlivin zatím nashádáno víc než dost.

Petr Zouhar

energie (nejprve v období březosti a pak ještě následnou péčí a krmením). Naopak samci savců jsou teoreticky schopni oplodnit spousty samic s nepatrnými náklady.

Je logické, že tento nevyrovnaný stav musí vést ke střetu zájmů. Ideální situací pro samce by bylo, kdyby mohl pouze oplodňovat samice. Ty by pak zvládaly veškerou péči o potomstvo samy. Naopak samičím ideálem je stav, kdy ona dodá pouze vajíčko, samec ho oplodní a další péči obstará sám. Jak uvidíme v následující kapitole, oba tyto extrémy se u živočichů skutečně vyvinuly. Většinou ale dochází k jakémusi „kompromisu“. Samec je více či méně přinucen nějakou energií do mláďat investovat a alespoň dočasně se samicí spolupracovat. Podrobněji se různým formám partnerské spolupráce, sporů i podvodů budeme věnovat v dalším textu.

Ke sporům však nedochází pouze mezi pohlavími, ale i v rámci každého z nich (**vnitropohlavní, intrasexuální konflikt**). U samců je jeho zdrojem obrovská konkurence. U většiny živočichů je totiž část samců v populaci v podstatě nadbytečná, k oplození všech samic by jich stačilo méně. Proto se u nich vyvinuly nejrůznější systémy soubojů, při kterých se snaží zastrašit nebo rovnou fyzicky poškodit soupeře. Obvykle totiž jen ti nejlepší získají samici a příležitost k rozmnožování. Kam až může vést taková snaha, si přečtěte v **ráměčku 2.G**.

Tento důvod ke konfliktům u samic odpadá, s výjimkou několika málo druhů, u kterých došlo k výměně rolí (viz **kap. 2.5**). Pochopitelně u nich dochází ke sporům o teritorium nebo sociální postavení, ale obvykle si vzájemně nebrání v množení. Výjimkou jsou některé sociální druhy, například sociální blanokřídli, společenší hlodavci rypoši lysi (*Heterocephalus glaber*) nebo vlci (*Canis lupus*), kde dominantní samice potlačuje množení ostatních členek společenství. Všechny samice v tomto společenství jsou si však vzájemně příbuzné. Proto i ty, které se samy nemnoží

2.G Cena za rozmnožení. To, že námluvy a páření mohou být pro samce skutečně náročnou záležitostí, nejlépe dokazuje australský drobný savec vakomyš (rod *Antechinus*). V období páření stráví samci souboji, snahou získat partnerku a kopulacemi až 12 hodin denně, takže doslova nemají čas na nic jiného. Postupně u nich dochází k naprostému vyčerpání organismu, při kterém ztrácí nezbytné živiny, a nakonec jim zkolabuje imunitní systém. Všichni samci tedy vzápětí po rozmnožovací sezóně hynou, doslova se „upáří“ k smrti. Tento mechanismus má však svoji logiku. Vakomyš se živí nejrůznějším drobným hmyzem, podobně jako naši rejsci. Mláďata se rodí v zimě, tedy v období, kdy je hmyzu relativní nedostatek. Protože samci uhynuli, zůstává víc potravy pro březí samice a jejich potomky.

Podíváme-li se však do říše hmyzu, zjistíme, že vakomyší sameček si navzdory všemu „užívá života“. Například u řasníků (*Strepsiptera*) má sameček jedinou funkci – oplodnit samičku. Řasníci parazitují na jiných druzích hmyzu, například na včelách. Samice žije trvale v těle hostitele, zatímco samec jej opouští a hledá si možnost páření. Celý život dospělého samce (od vylihnutí z kukly a opuštění hostitele po smrt) trvá pouze několik málo hodin. Během této doby nedělá samec nic jiného, než že vyhledá samici pomocí jejích feromonů, spáří se s ní a uhyne.

a pouze pomáhají pečovat o mláďata dominantní samice, tím napomáhají rozšíření vlastních genů (viz rámeček 2.E).

Jiná situace ovšem nastává, pokud si samice konkurují o nějaký důležitý zdroj, bez něhož se nemohou rozmnožit. Krásným příkladem jsou samice hrobaříků (rod *Nicrophorus*). Ty kladou vajíčka do mršin, ve kterých se pak vyvíjejí larvy. Čím více larev v mršině je, tím méně potravy zbývá pro každou z nich. Proto si samice vzájemně larvy zabíjejí, aby se ty jejich měly lépe.

Zajímavé je, když se několik nepříbuzných samic rozhodne spolupracovat při stavbě hnízda či péči o mláďata. Pokud by všechny jednaly „čestně“, vychovala by každá víc potomků, než by zvládla sama. Ale tento stav přímo vybízí k tomu, využít ostatní samice k péči o svá vlastní mláďata, a přitom se nestarat o ta jejich.

Příkladem jsou jihoamerické kukačky ani (*Crotophaga ani*, obr. 2.7). Tito ptáci si staví jedno velké společné hnízdo, kde několik samic odchovává mláďata. Důvodem je daleko účinnější obrana proti predátorům. Strategií, jak snížit množství cizích vajíček v hnízdě, je jejich vyhazování ven. Protože ale neexistuje způsob, jak rozeznat vlastní a cizí vajíčka, vyhazují samice vajíčka pouze do doby, než začnou samy snášet. Přitom samice, která mezi ostatními získá dominantní postavení, začíná klást vajíčka jako poslední. Z toho plyne, že tato dominantní samice vyháží většinu cizích a v hnízdě pak převažují její vajíčka. Samozřejmě se tento stav podřízeným samicím nemůže líbit. Jejich obranou je to, že začnou sedět na vejcích co nejdřív. Ta se pak začnou inkubovat, a tím končí veškeré další snášení. Nemělo by dále význam, protože pozdě snesená vejce by se začala vyvíjet se zpožděním, později by se vylíhla a malá ptáčata by mezi silnějšími sourozenci strádala hladu.



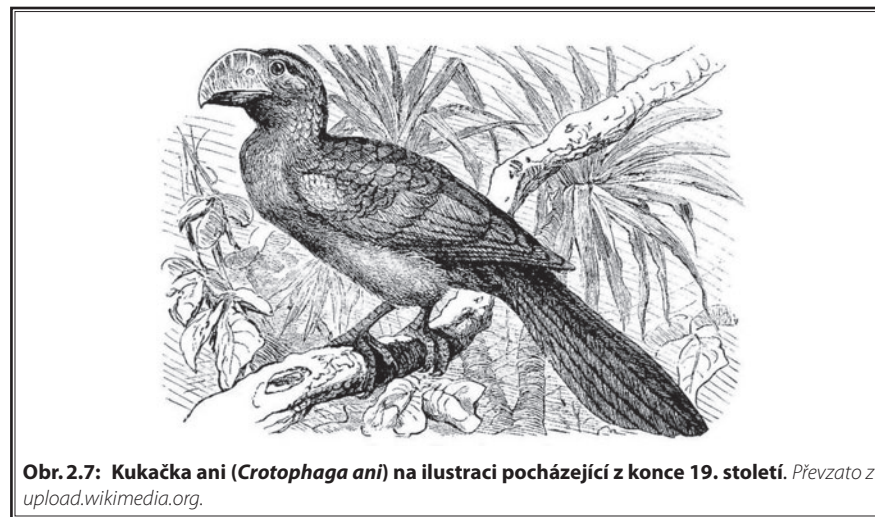
Až vyrostu, chci být takový samec,
jako je Chuck Norris !!!

2.5 Rozmnožovací systémy

Nyní se zaměříme na to, jakým způsobem se živočichové párují a jaké výhody či nevýhody tyto typy svazků přináší jedincům opačného pohlaví. Nečekejte však, že náš výčet a vysvětlení bude úplné a univerzálně platné. Při tom, jak je příroda pestrá a proměnlivá, není možné všechno utřídit do uhlazených kategorií a jednoznačných pojmů.

Co to rozmnožovací systémy, respektive reprodukční strategie, u živočichů vlastně jsou? Zjednodušeně řečeno se snaží popsat role a chování jedinců opačného pohlaví během jedné reprodukční sezóny. Je důležité si uvědomit, že reprodukční strategie jsou strategiemi jedinců a popisují, jakým způsobem se jednotlivci snaží v rámci svých možností maximalizovat svůj úspěch v rozmnožování. Nejedná se o strategie druhů. Někdy je určitá strategie využívána všemi jedinci daného druhu a je pro daný druh typická (např. albatrosi žijí v trvalých párech, jsou monogamní). Často se ale u jednoho druhu setkáváme s různými možnostmi, jak se jedinci k rozmnožování postaví. Důvodem vzniku odlišných způsobů párování jsou **rozdílné rodičovské investice** do potomstva. Jak jsme si již řekli, samice je schopná vytvořit jen omezené množství vajíček, která musí nést dostatečné zásoby pro zdárný vývoj případného potomka. Již od začátku tedy investuje víc než samec. Protože je škoda o počáteční nákladnou investici přijít, zpravidla se i v péči o mláďata samice nadře víc. Naproti tomu samčí investice je na začátku malá – jediný samec je schopen vytvořit téměř neomezené množství spermií a teoreticky oplodnit všechna vajíčka všech samic v okolí.

Je docela pravděpodobné, že výchozím modelem všech současných reprodukčních strategií u živočichů je **promiskuita**. Jedná se o nejjednodušší řešení, znamená v podstatě „každý s každým“. Samozřejmě to doslova tak není, nikdy nedochází



Obr. 2.7: Kukačka ani (*Crotophaga ani*) na ilustraci pocházející z konce 19. století. Převzato z upload.wikimedia.org.



Obr.2.8: Lek je populární i v televizi. Tvůrci seriálu Futurama se inspirovali principem leku a použili ho na obyvatele planety Decapod 10. Dr. Zoidberg byl ale jen podřadný sameček a příležitost k páření nedostal. Upraveno dle <http://futurama.wikia.com>.

k tomu, že by se spolu skutečně náhodně pářili všichni samci a samice (takovýto stav se nazývá **panmixie**). Obvykle se za promiskuitu považuje situace, kdy se každý jedinec snaží spářit s více jedinci opačného pohlaví.

Nejsnadněji si lze promiskuitu představit na živočiších, kteří reálné párování nijak neřeší – na přisedlých formách (např. koráli). Nejedná se o typický příklad, jelikož o rozmnožovacích systémech se obvykle uvažuje u organismů, které mají možnost si vybírat. Přisedlí živočichové nám ale dobře poslouží k ilustraci principu. Do prostředí totiž volně vypouštějí svoje pohlavní buňky. Tak

vzniká situace, při které vajíčka jednoho jedince mohou být oplozena spermii velkého množství jedinců opačného pohlaví. O tom, které gamety splynou, rozhoduje víceméně náhoda – jedná se tedy o panmixii. Přesto v případě gonochoristů můžeme i v takto jednoduchém systému vidět začátky rozrůznění rolí samic a samců.

Obě pohlaví se snaží být v rozmnožování co neúspěšnější, produkují co nejméně gamet, které jsou od sebe odlišeny. Vajíčka jsou naplněna zásobami pro úspěšný rozvoj potomka, tím pádem mají určitou minimální velikost, pod kterou se už nedá jít. Spermie naproti tomu nesou jen minimum zásob a mohou si dovolit být miniaturizované a pohyblivé. Lze je tedy produkovat ve větším množství. Z těchto rozdílů vyplývá, o co se i jednoduchý, přisedlý, promiskuitní živočich bude snažit. Samci budou produkovat co největší množství dobře pohyblivých gamet, samice investují do kvalitního zásobení vajíček. U přisedlých živočichů nemohou samičky testovat kvalitu samečků, ale udělá to za ně prostředí – jen spermie kvalitních jedinců si dokážou najít cestu k vajíčku a oplodnit ho.

O opravdových pohlavních strategiích lze uvažovat až u organismů, u kterých mají obě pohlaví šanci vybírat si partnery. Při promiskuitě závisí reprodukční úspěch samečka čistě na množství potomstva, které zplodí. Z toho vyplývá, že samečci svou energii investují do shánění samic a soupeření s ostatními samci. Samičky si vyberou několik nejzdatnějších samců, se kterými se páří. Potomstvo vychovávají samy, samec k tomu nijak nepřispívá. Péče o mláďata musí tedy být dostatečně snadná.

Důvody, proč se samička často nespokojí s jedním samcem, mohou být dva. Prvním z nich je, že potomci zplodění různými samci budou mít větší genetickou

variabilitu. Jak už bylo psáno v **kap. 1.3**, celý fenomén pohlavního rozmnožování se odvíjí od této jednoduché věci – produkovat variabilní potomstvo. Pokud má samička různorodé potomstvo, může předpokládat, že alespoň někteří jedinci budou opravdu „kvalitní“ a rozmnoží se v další generaci. Druhým důvodem vícenásobných kopulací je pojištění oplození. Pokud by si samička vybrala pouze jednoho samce, mohlo by se jí stát, že bude zrovna neplodný. Tím by její úsilí přišlo nazmar a nerozmnožila by se vůbec. Každý sameček se samozřejmě snaží zvýšit šance na oplození vajíček právě svými spermii. Dochází k tzv. kompetici (soupeření) spermii, o které si více povíme dále.

Zvláštním případem promiskuity je **lek** neboli využití **tokaniště** (**obr.2.8**). Při leku se samci shromáždí na omezeném, snadno dostupném a přehledném místě. Samičky si pak vybírají, se kterými z nich se spáří. Samice se samozřejmě snaží volit tak, aby získaly pro své potomstvo geny od co nejlepšího samce. Jak ho ale poznat? Samci v leku nejsou pasivní a nestojí jen tak na místě jako modely ve vitrině. Naopak se vzájemně předhánějí ve snaze ukázat, oč jsou lepší než všichni ostatní. Na tokaništi si vytváří svoje vlastní miniaturní teritoria, která brání proti ostatním samcům. Nejsilnější samci se soustředí v centru dění, slabší jsou vytlačeni na okraje tokaniště.

Atraktivita jednotlivých samců je posuzována samičkami. Dost často pro rozhodování platí snadné pravidlo, které se ale tak trochu točí v kruhu: Ten samec, se kterým se páří nejvíce samic, je pro ostatní nejpřitažlivější. Je asi zřejmé, že naprostá většina samců v takovém případě nemá šanci, samičky o ně prostě nestojí. Lekový systém je reprodukční strategií, kde se může v maximální míře prosadit pohlavní výběr (o tom blíže v **kap. 2.6**).

Tento systém vzniká tehdy, je-li teritorium samic tak veliké, že by ho žádný sameček nebyl schopen obsadit a obhájit. Dokonce by mohl mít problém v něm samičku vůbec najít. Proto se všichni samci ze širokého okolí shromáždí za účelem přilákání samic a vzájemné soutěže o to, který z nich bude pro samičky nejatraktivnější. Velké shromáždění samců na malé ploše působí jako silná návnada a samičky se tam slétnou (slezou, sjedou) ze svých domácích okrsků. Aby byl umocněn účinek tokanišť, některé druhy je vytvářejí na místech, která už sama od sebe samičky přitahují (např. u napajedel).

Lekový systém je běžný u mnoha žab. Zkuste se někdy zaposlouchat do „zpěvu“ skokanů skřehotavých (*Pelophylax ridibundus*) a zjistíte, že jednotlivé hlasy se liší svou tóninou. Každý samec se také snaží doslova přehlušit ostatní. Podle intenzity hlasu pozná samička, v jak dobré kondici sameček je, protože zdatnější samci kvákají hlasitěji. Zároveň podle hloubky hlasu určí, jak je samec veliký. Ta totiž závisí na velikosti rezonančních měchýřků, a tedy na velikosti těla (větší samec má hlubší hlas). Skokani samičky si díky tomu mohou v množství řvoucích samců vybrat toho největšího a momentálně nejsilnějšího.

Nejznámějšími živočichy s lekovým systémem jsou asi tetřivci, například tetřevka obecná (*Tetrao tetrix*) nebo pelyňkový (*Centrocercus urophasianus*,

obr.2.9). Kromě nich se s lekem setkáme u dalších ptáků, jako jsou bekasína větší (*Gallinago media*), jespák bojovný (*Philomachus pugnax*), drop velký (*Otis tarda*), rajky (Paradisaeidae) nebo kakapo soví (*Strigops habroptilus*). Vzácně se vyskytuje i u savců, například u kaloně kladivohlavého (*Hypsiphius monstrosus*) a některých kopytníků, jako jsou buvolec modrý (*Damaliscus korrigum*) a voduška kob (*Kobus kob*).

Dalším velmi rozšířeným rozmnožovacím systémem je **polygamie** (z řec. *poly* – mnoho, *gamos* – sňatek). Jedná se o párování jednoho samce s více samicemi (**polygynie**, z řec. *gynos* – žena) nebo jedné samice s více samci (**polyandrie**, z řec. *andros* – muž). Zatímco polygynie je velmi běžná, polyandrie se vyskytuje dost vzácně, a to obvykle za zcela specifických podmínek.

Polygynie je situace, kdy jeden sameček oplodní více samic a určité množství samců se nerozmnoží vůbec. Rozdíl proti promiskuitě je ten, že samička se páří jen s jedním samcem. Polygynie je známa ve třech variantách:

První z nich je tzv. **harémový systém**, kdy jeden samec „vlastní“ skupinu samic (harém) a má možnost je kontrolovat, aby vyloučil případné páření s jinými samci. Obvykle tento systém nalezneme u druhů, kde samičky tvoří víceméně trvalé skupiny. Takové skupiny jsou pak zabrány dominantním samcem a hájeny proti ostatním. Samec vlastní harém musí být stále v nejlepší kondici, protože nezadaní

samci z okolí se mu neustále snaží harém přebrat, nebo alespoň ukrást některé samice.

Výhodný je tento stav i pro samice, protože získají pro své potomky geny nejlepšího dostupného samce. Navíc je samec hlídá a brání jejich teritorium. S harémovým systémem se setkáme například u jelena lesního (*Cervus elaphus*), zebry stepní (*Equus quagga*) nebo lva pustinného (*Panthera leo*).

Výrazně snadnějším způsobem, jak si pro sebe zabezpečit samičky, je okupovat životně **důležitý zdroj** (např. keř s potravou, napajadlo a podobně). Tento zdroj pak samec „nabízí“ výměnou za páření. Samičky mají možnost volby a vybírají si samce, u kterého mají šanci na největší množství daného zdroje. Typickým příkladem jsou divocí osli kiangové (*Equus kiang*) nebo zebry Grévyho (*Equus grevyi*). Samci u nich brání teritoria s pastvou a pokouší se pářit se samicemi, které jejich územím procházejí.

Dalším způsobem, jak může jeden samec získat více samic, je tzv. **sukcesivní (postupná) polygynie**. Ta byla popsána například u lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*). Sameček si vytvoří teritorium, zpěvem naláká samičku a dvoří se jí. Zůstává s ní až do momentu, kdy samička naklade vajíčka a začne na nich sedět. V tu chvíli se sameček ztratí z dohledu, odletí dále a vytvoří si další teritorium. V něm se snaží spářit s další samičkou. Když nastane doba klubání mláďat z prvního svazku, sameček se vrátí a pomáhá své první samičce s péčí o ně. Druhá samička zůstává na potomstvo sama. V jakémkoliv konkrétním okamžiku má tedy sameček jen jednu samičku a je formálně monogamní. To znamená, že náklady na dvoření, stavbu hnízda a páření nedělí mezi více samic. Je ale jasné, že je to „bouda“ na samičky. V tomto systému zkrátka vyhrávají atraktivní samečci, kteří přesvědčí obě samičky o svých kvalitách. Výsledkem je, že potomstvo z prvního svazku má péči od dvou rodičů. Ve volném čase si navíc schopný sameček vytvoří možný reprodukční „bonus“ u druhé samičky, pokud se jí povede mláďata vychovat samostatně.

Samozřejmě existují situace, kdy se i samečci s péčí o potomstvo pěkně nadřou. Někdy to jde tak daleko, že jejich vlastní investice přesáhnou pracovní výrobu vajíček. V takovém případě může dojít k **převrácení (inverzi) rolí**. Samečci se stávají žádaným pohlavím a samičky se předbíhají v tom, která sežene více partnerů. Stávají se teritoriálními a intenzivně mezi sebou soupeří o dostupné samičky. Systém, kdy jedna samice má více samečků, kteří pečují o mláďata, se nazývá **polyandrie**.

Typickým příkladem převrácení rolí je jihoamerický pták ostnák trnitý (*Jacana spinosa*, **obr.2.10**). V období rozmnožování samice tvrdě obhajují teritoria, ve kterých si drží samečky. Sameček z rostlin postaví hnízdo, oplodní samičku, pak sám měsíc inkubuje vajíčka a následně vodí ptáčata. Samičky si hlídají své samečky a vyhánějí cizí samičky. Když mají příležitost, vyplní hnízda cizích samic a pokusí se spářit s místním samcem a naklásat vajíčka. Takové počínání samic má ale i své stinné stránky – vzhledem k tomu, že prakticky celou dobu rozmnožování



Obr.2.9: Samci tetřivků pelyňkových (*Centrocercus urophasianus*) se předvádí na tokaništi.

Autor: Mackenzie Jeffress, Colorado, 2006.



Obr.2.10: Ostrnák trnitý (*Jacana spinosa*). Ostrnáci celý svůj život tráví na vodní hladině porostlé vegetací. Pomocí dlouhých prstů a drápů jsou schopni rozložit celou svou hmotnost na vodní rostlinstvo. Z toho důvodu se jim někde říká „Ježšovi ptáci“ – vypadá to, že podobně jako Ježíš umí chodit po vodě. Převzato z upload.wikimedia.org, autor Hans Hillewaert.

(ve vhodných oblastech celoročně) snášejí vajíčka a obhajují teritorium, dožívají se samičky kratšího věku než samci.

Vznik polyandrie u ostrnáků se vysvětluje docela zajímavě. Ukazuje se, že u skupiny dlouhokřídlých (Charadriiformes), kam ostrnáci patří, je velikost snůšky limitována na 4 vejce. Aby měla samička šanci mít za sezónu více potomků než 4, musí péči přenechat samečkovi. Jakmile ale došlo k tomu, že samečci na sebe přebrali všechny rodičovské povinnosti, mezi samičkami vznikla silná vnitropohlavní rivalita a soutěž o volné samečky. U ostrnáků tento systém zatím nevedl k výraznému vzhledovému odlišení pohlaví (dimorfizmu), ale například u evropského polyandrického bahňáka lyskonoha ploskozobého (*Phalaropus fulicarius*) jsou samičky větší a výrazněji vybarvené než samečci.

Polyandrie může vzniknout nejen z důvodu převrácení rolí, ale také kvůli náročné péči o potomstvo. Tedy jsou-li nároky na výchovu mláďat tak vysoké, že samička nemá šanci je samostatně odchovat a i pomoc jednoho samce je nedostatečná. Jako příklad se uvádí jihoamerické opičky tamarini (rod *Saguinus*). Jejich samičky rodí zpravidla dvojčata a z toho plyne, že fyziologické nároky na rodiče jsou obrovské. Proto je nutné, aby o ně pečovali dva samci – obvykle mláďata celý den nosí a samice si je bere pouze na krmení. U tamarinů dokonce pomáhají s péčí i starší potomci a další příbuzní, kteří se sami nemnoží. Více o nákladné péči a polyandrii se dozvíte dále na složitějším příkladu pěvušky modré.

Zajímavá situace, kterou by šlo nazvat **polygynandrie**, se vyskytuje u lvů. Smečky lvic jsou hlídány zpravidla dvojicí samců, obvykle bratrů, kteří mají ke všem samicím stejný přístup. Páni smečky spolupracují při obraně svého harému před ostatními samci. U lvů je dobře známý fenomén, kdy při výměně vlastníků harému dochází k zabíjení lvíčat novými samci. Samice pak rychle přicházejí znovu do říje a dávají jim šanci se ihned pářit. Z tohoto důvodu je pro lvice důležité, aby si zajistily silnou ochranu. Na vyvedení několika vrhů mají šanci jen do doby, než dojde k výměně vlastníků harému a nevyhnutelnému vraždění nevíňátek. Aby byli oba vedoucí samci motivováni spolupracovat při hájení harému, musí být přesvědčeni,

že lvíčata mohou být jejich. Proto se samice s oběma často páří a oba mají šanci na zplození potomků.

Když už jsme u výčtu strategií, stojí za to zmínit systém s krkolomným názvem **sukcesivní polygynandrie**. Jak funguje a kde ji lze najít? Samička jespáka šedého (*Calidris temminckii*) si najde partnera a společně s ním zahnízdí. Po naklazení vajíček se samička z páru uvolní a přenechá péči samci. Ten se pak postará o snůšku a potomstvo, později se může začít shánět po další partnerce. Jeho původní samička se v mezičase potuluje krajem a hledá si nového samce. Když se jí to povede, taky s tím zahnízdí. V druhém partnerství se ale o vajíčka a potomstvo stará nakonec samička a samec si jde hledat novou samici. Takže jak už název napověděl: samičky mají více samců, jsou polyandrické, samci mohou mít taky více samiček, jsou tudíž polygynní, a vše probíhá postupně (v sukcesi).

Když vycházíme z toho, že promiskuita je původním způsobem párování, lze naopak **monogamii** (z řec. *monos* – jeden, *gamos* – sňatek), tj. trvalý svazek dvou jedinců opačného pohlaví, považovat za nejdvozenější systém. Obě pohlaví se totiž vzdávají možnosti páření s více partnery. Aby monogamie fungovala, je nutné, aby se ani jednomu pohlaví nevyplatilo opustit partnera. Vyskytuje se hlavně v situacích, kdy náklady na odchování mláďat jsou tak vysoké, že není možné přenechat je jednomu jedinci. Proto je nutná trvalá péče obou rodičů. Aby byla kooperace při výchově potomstva efektivní, musí se pár společně sladit a naučit se spolupracovat. Proto jsou monogamní svazky často doživotní. U orlů (např. rod *Aquila*) se párům zpravidla nedaří vyhnout několika prvním let, proto je pro oba partnery výhodné si tímto obdobím projít pouze jednou a sehraný pár udržet co nejdéle.

V monogamních systémech si v podstatě vybírají obě pohlaví způsobem tzv. **výběrového párování**. Neatraktivnější (kvalitnější, schopnější) jedinci si vybírají nejlepší jedince opačného pohlaví, horší samci si berou slabší samičky.

Monogamie ale není úplně jednoduchou záležitostí. V principu existují dva typy párového soužití – **pravá genetická monogamie** (pár má společně všechny potomky) a **sociální monogamie** (pár se chová jako monogamní, ale samičky mají tendence se pářit s cizím samečkem a naopak). Sociální monogamie je vlastně způsobem, jak samičky řeší problém s výběrem vhodného samce. U „super párů“, tj. párů složených z nejatraktivnějšího samce a nejdokonalejší samičky, nedochází k žádným problémům. Případná nevěra od samečka není pro pár problém, pokud péči o mláďata mezi samičky nedělí, ale všechnu věnuje potomstvu své partnerky. Oba jsou spokojeni, že získali toho nejlepšího partnera.

Ale u ostatních párů dochází k rozporům. Slabá samička má šanci získat zase jen slabého samečka, který by v jiném systému párování neměl vůbec šanci. Takové samičce by se ale mnohem víc hodilo, kdyby se mohla pářit také se „super samcem“ – její potomstvo by bylo jistě kvalitnější. Proto mají samice ze slabých párů sklony k nevěře s atraktivnějšími samci, než jsou ti jejich – získají kvalitní geny od „super samce“ a o výchovu potomků se postará jejich partner.

Po několik století byla naprostá většina ptáků považována za monogamní a byli uváděni jako příklad partnerské věrnosti v živočišné říši (např. vlaštovky nebo labuť). Na základě genetických výzkumů se ale ukázalo, že u ptáků jde v naprosté většině případů jen o sociální monogamii s velkým podílem „nemanželských“ potomků. Existují i případy, kdy „legální otec“ zplodí jen polovinu mláďat v hnízdě. Podobně je tomu koneckonců i u lidí, kde asi 20 % dětí má jiného biologického otce, než který je vychovává (o určování otcovství si přečtěte v **rámečku 2.H**). Pravá monogamie (a tedy partnerská věrnost) je výrazně vzácnější a vyskytuje se například u hrdliček zahradních (*Streptopelia decaocto*), albatrosů (rod *Diomedea*) nebo už zmiňovaných orlů (rod *Aquila*).

Na tomto místě by asi bylo vhodné podotknout, že teorie, které si zde uvádíme, jsou značně zjednodušené. Není proto možné používat na všechny případy a už vůbec jimi nelze omlouvat chování lidí. Předchozí odstavce tedy rozhodně neslouží jako zdůvodnění, nebo dokonce schválení nevěry a podvádění v lidské společnosti (více o lidech se dozvíte v **rámečku 2.I**).

2.H Jak se pozná nevěra nebo usvědčí vrah. Až do nedávné doby neexistovaly metody, jak s jistotou určit, jestli bylo potomstvo zplodeno konkrétním samcem. Na konci 20. století přišly na scénu pokročilé metody molekulární biologie a možnost studovat přímo nositele dědičnosti – DNA. Na ní se objevilo množství znaků, které jsou v populaci dostatečně rozmanité na to, aby s jejich pomocí šlo rozlišovat jedince a jejich případnou „genetickou stopu“ v potomstvu. Za tímto účelem se v současné době nejvíce využívají mikrosatelity (neboli krátké tandemové repetice). Jedná se o úseky DNA, ve kterých se opakuje motiv dvou nukleotidů (např. CACACACA). Počet opakování je mezi jedinci rozmanitý a u diploidních organismů nese každý jedinec dvě alely konkrétního mikrosatelitu. Výhodou je, že u mikrosatelitů v zásadě platí jednoduchá mendelovská dědičnost. Pokud má samička alely pro mikrosatelit o délce 22 a 28 párů bazí a sameček 18 a 32, může mít jejich potomstvo (v případě, že nedošlo k mutaci měnící počet párů) jenom kombinaci těchto alel: 22+18, 22+32, 28+18, 28+32. Protože je poloha mikrosatelitů na chromozomech přesně definována, lze použít polymerázovou řetězovou reakci (PCR) se specifickými primery, namnožit konkrétní úsek DNA a pak jednotlivé produkty odlišit dle délky pomocí elektroforézy. Protože PCR má velkou citlivost, lze použít i vzorky obsahující nepatrné množství DNA. Jeden mikrosatelit samozřejmě nestačí k jisté identifikaci jedince, ale pokud se použije větší počet mikrosatelitů, přesnost metody výrazně roste a umožňuje pak identifikovat jedince téměř s jistotou. Kombinace délek mikrosatelitů jsou pro každého jedince unikátní. Použití této metody není zdaleka výsadou studia ekologie živočichů, masově se prosadila ve forenzních vědách a používá se pro dokazování otcovství, identifikaci pachatele při zločinech nebo obětí různých katastrof. U člověka se standardně používá až 16 mikrosatelitových sekvencí a jejich zpracování je z velké části automatizované. V kriminalistice se využívají databáze genetických profilů pachatelů a podezřelých. Vyšetřovatelům pak stačí, aby recidivista na místě činu zanechal jediný chloupek, a mají v ruce způsob, jak ho identifikovat.

Jak je vidět, vztahy mezi samcem a samicí při párování nejsou nijak idylické. Skutečně se mezi nimi jedná spíše o souboj, jehož vítěz získá více potomků za menší náklady, než o přátelskou spolupráci.

Nakonec si povíme, jak je to s výhodností rozmnožovacích strategií z pohledu jednotlivých pohlaví. Promiskuita umožňuje samičkám vybrat si hned několik nejlepších samců, čímž svému potomstvu zabezpečí jak dobré geny, tak potřebnou variabilitu. Ale zůstávají samy na péči o mláďata, takže se to vyplatí jen tehdy, je-li péče snadná. Ačkoliv se to nezdá, monogamie zvyhodňuje spíše samečky, protože si samičku najdou i ti slabší. Jestli je to pro ně opravdu výhodné, to závisí na dodržování věrnosti samičkami. Ale monogamie (jak sociální, tak pravá) přináší výhodu i pro samičky, protože sameček pomáhá s péčí o mláďata. V monogamii tak nastává situace, kdy i obecně podřadný sameček, který nevyniká krásou, ani postavením, může mít vysokou úspěšnost v množení. Stačí, aby byl dobrým a pečlivým otcem a pomohl co nejlépe vykrmit potomstvo. Ve srovnání s atraktivním samcem, který sice zplodí vyšší počet potomků, ale nepostará se o ně, může být úspěšnost pečujícího otce vyšší – jeho potomstvo má vyšší šance

2.I Rozmnožovací systémy lidí. Lidé (*Homo sapiens*) by se jistě zařadili mezi organizmy s nejpestřejším a nejzajímavějším repertoárem reprodukčních strategií. I když nejběžněji se v různých lidských kulturách vyskytuje polygynie, nutno podotknout, že ve většině těchto kultur převládají monogamní svazky. Polygynii si totiž mohou dovolit pouze ti nejbohatší a nejvýše postavení muži. Jenom asi ve 30% kultur praktikuje polygynii více než jedna pětina mužů v populaci. Monogamie je známa asi u 17% kultur a nejvzácnější polyandrie se vyskytuje u 1% kultur (např. v Tibetu, severní Indii, Nepálu, v Yunnanu a Sečuánu v Číně, ale i u Masajů v Keni a Tanzanii, či u některých původních kmenů Severní Ameriky). Polyandrie je typická pro ta lidská společenstva, u kterých je velmi obtížné uživit ženu a děti. Z toho důvodu se například v Tibetu o ženu často dělí dva bratři, kteří se o ni společně starají. Ale jaký je ten prapůvodní rozmnožovací systém lidí?

Evoluční biolog by se raději zeptal, jaký systém jsme tak mohli zdědit po našem předkovi. Sestavil by si fylogenetický strom příbuzenských vztahů našich nejbližších příbuzných, čili lidoopů (Hominoidea) a vynesl by si na něj reprodukční strategie, jež u našich příbuzných známe. Potom by složitě spočetl, jaký byl náš předek. A tu nastává problém. Giboni (rod *Hylobates*) jsou totiž monogamní, orangutani (rod *Pongo*) samotářští s tendencí k polygynnímu párování, gorily (rod *Gorilla*) jsou polygynní a šimpanzi (rod *Pan*) jsou promiskuitní. Člověk by tak teoreticky mohl zdědit po svém předkovi kterýkoli systém. Anatom či morfolog by nám taktéž moc nepomohl. Velikostní pohlavní dimorfismus je u lidí malý oproti typicky polygynním druhům, jako jsou gorila nebo orangutan, což by nasvědčovalo spíše pro monogamnější uspořádání lidské společnosti. Naopak relativní velikost varlat (testes) k tělu je podobnější spíše druhům s vícenásobným pářením (obecně platí, že polygynní druhy mají relativně větší varlata než druhy monogamní). Očividně je lidské chování výrazně flexibilní a kromě evolučních předpokladů ho ovlivňuje i kulturní dědictví.

Zuzana Varadínová

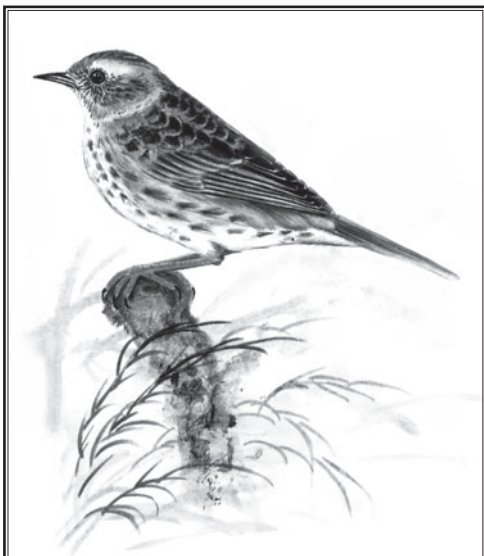
přežít a rozmnožit se. U polyandrických živočichů mají jasny prospěch samičky, protože péče o mláďata se rozloží mezi více samců, kteří se určitým způsobem dělí o nároky na páření. V případě, že samec je hodně dobrý a zabezpečí dobré zdroje, je pro samičky dobrá i harémová polygynie. Sukcesivní polygynie se zdá být vždy nevýhodná pro opuštěnou samici.

Paleta rozmnožovacích strategií u pěvušky modré

Detailní poznání jednoho konkrétního organismu dokáže mnohem lépe ilustrovat teoretické modely než spousta slov a grafů. Proto se teď podíváme na nenápadného ptáčka pěvušku modrou (*Prunella modularis*, obr. 2.11), která je příkladem toho, jak může okolní prostředí ovlivňovat systém rozmnožování. Vyskytuje se u ní totiž celá škála reprodukčních strategií v závislosti na kvalitě jí obývaných teritorií.

Pěvuška modrá je relativně běžný, skrytě žijící pěvec. Vyskytuje se od hor po nížiny, často i v městských parcích. Jen v České republice se její počty odhadují na stovky tisíc. Pěvušky se živí drobnými bezobratlými, v zimě i semínky. Z velké části je variabilita reprodukčních strategií u pěvušek dána právě jejich potravní specializací – sběrem drobné potravy, jehož úspěšnost není závislá ani tak na jeho kvalitě, jako na prostém počtu pracujících.

Většina populací pěvušek je stálá, jen populace ze severu Evropy přelétají jižněji. Zimování je však náročné a pěvušky každou zimu zaznamenávají citelné ztráty. Samičky jsou na tom o poznání hůře a v zimě jich umírá více než samečků, čímž



Obr. 2.11: Nenápadný ptáček s pestrým sexuálním životem – pěvuška modrá (*Prunella modularis*). Upraveno dle Anděra (1999).

se vychyluje poměr pohlaví ve prospěch samečků. Přesto mají všichni samci v období rozmnožování šanci získat samičku. U pěvušek se totiž vytvářejí jak polygynní, tak i monogamní, a dokonce polyandrické svazky (obr. 2.12). Jediný typ rozmnožování, se kterým se zde nesetkáme, je promiskuita. Ta je vyloučena, protože samičky vždy potřebují alespoň nějakou pomoc samečků.

Důvod takové variability musíme hledat v teritorialitě. U pěvušky si, na rozdíl od většiny ptáků, teritoria mezi sebou dělí samičky a vzájemně se z nich vyhání. Velikost svých teritorií samičky nastavují podle kvality prostředí. Každá z nich musí totiž zabrat takové území, aby měla dost potravy pro sebe a svá mláďata.

Samičky, které mají to štěstí a objeví úživnou plochu (hodně keřů, správný podrost, hodně potravy), budou mít teritorium malé. Teritoria na neúživných plochách budou naopak hodně veliká. Samečci si poté najdou samičku s teritoriem a obsadí ho. Samička si v podstatě udělá domácí okrsek, ale nijak neovlivní, který sameček se k ní nastěhuje.

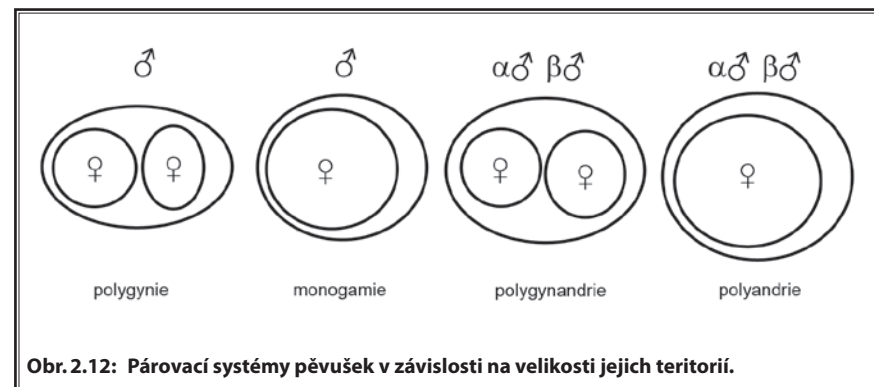
Všichni samečci jsou schopni zabrat jen území o určité maximální velikosti a toto maximum se mezi jedinci příliš neliší. Zásadní rozdíl není ve velikosti, ale v kvalitě. „Supersamec“ tedy obsadí kvalitní území, kde se nachází více samičích domácích okrsků. Slabý sameček ovládá stejně veliké, avšak neúživné teritorium, kde se nachází pouze jeden samičí okrsek.

Z toho plyne, že dobří samečci se snaží najít a obhájit oblast s hodně zdroji. Obsadí tím rovnou několik samičích teritorií a vytvoří se samičkami polygynní svazky. Samičky z toho samozřejmě nejsou nadšené, potřebují totiž samečka na výpomoc s péčí o mláďata. Proto v „polygynních vztazích“ dochází k velké rivalitě mezi samičkami, která vede až ke vzájemnému ničení snůšek.

Monogamní páry mají situaci asi nejsnadnější. Území samce a samice se překrývají a ani jeden z nich nemá příležitost k nevěře. Atraktivita samečků totiž spočívá v jejich závazku k péči – přelétavý sameček žádnou samičku nezíská.

V určitých situacích se dva samečci dělí o jedno velké teritorium. Pokud se v něm nachází dvě teritoria samiček, systém se obvykle rozpadne na dva monogamní svazky, kdy si lepší sameček vybere lepší samičku.

Nakonec přichází nejkurióznější situace – teritorium samičky ve velmi neúživném terénu. V tomto teritoriu je tak málo potravy a vzdálenosti mezi jejími zdroji a hnízdem jsou tak velké, že na odchování mláďat je potřeba více než dva rodiče. Samička si zaváže prvního samečka (α), ale stále se snaží najít a zlákat ještě dalšího, který by přiložil zobák k dílu. Co může ale samička nabídnout dvěma samcům? Potomstvo. Když se to samičce povede, mají oba samci šanci na zplození části potomstva. Oba samci přitom musí být přesvědčeni, že jsou alespoň některá mláďata jejich. Proto pak mají zájem na přežití ptáčat a pomáhají s krměním.



Obr. 2.12: Párovací systémy pěvušek v závislosti na velikosti jejich teritorií.

Přestože samečci v polyandrii spolupracují na hájení samičky a teritoria, nejsou si rovnocenní. α samec je zpravidla starší, zkušenější a má právo se se samičkou pářit. Podřadného samečka proto od samičky v období plodnosti odhání a samičku si hlídá. Aby si samička udržela i přízeň β samečka, umožňuje mu se s ní pářit v tajnosti, a to v podstatě při každé příležitosti.

Aby to bylo ještě trochu komplikovanější, u ptáků o otcovství nerozhoduje, kdo se spáří se samičkou jako první. Samičky mají totiž možnost sperma skladovat v pohlavních cestách a k oplození jsou nejdříve uvolněny nejčerstvější spermií. Proto u pěvušek navíc existuje chování, kterému by šlo říkat klování kloaky. Než se sameček se samičkou spáří, klovně ji do kloaky, načež ona aktivně vystříkne ejakulát z předchozího páření. Samec tak má „důkaz“ toho, že jeho páření má smysl.

Sameček, který se se samičkou spáří těsně před ovulací, má tak šanci oplodnit většinu vajíček. Páření pěvušek je proto velmi rychlé a časté, trvá vteřiny a počítá se na desítky denně. Sameček, který chce obstát, musí mít dostatečně rychlou produkci spermatu, a tak jsou varlata pěvušek ve srovnání s monogamními druhy ptáků stejné velikosti až 1000× větší. Zároveň s tím samozřejmě dochází i ke kompetici spermií obou samečků. Jakmile získají samečci indicie o tom, že už došlo k oplození a o otcovství je rozhodnuto (samička začne před kladením vajíček nabírat na váze), můžou si konečně odpočinout. Pokud má ale jeden ze samečků vážné podezření, že potomstvo není jeho, může samičku opustit, nebo dokonce snůšku zničit, a odstartovat tak pářící maraton nanovo. Ukazuje se, že samičky, které jsou schopné získat dva samečky, mají větší reprodukční úspěch – společně jsou schopni uživit větší počet mláďat než monogamní nebo polygynní pěvušky. Dodatečné zdroje navíc zvyšují šance potomstva přežít první zimu a být úspěšní v další generaci. Polyandrie se vyplatí i podřadným β samcům, o potomky se totiž dělí průměrně v poměru asi 6:4 ve prospěch α samečka.

Jak se možné strategie mezi sebou liší z pohledu samců a samic? Samec se snaží o polygynii, protože tak získá nejvíc potomků. Na péči o jeho mláďata pracuje více samiček a on. Každý samec by proto chtěl mít dostatečně kvalitní teritorium, aby zabral několik samiček. Pokud se mu to nedaří, snaží se alespoň vyhnat možné konkurenty, aby u své samičky měl 100% jistotu otcovství, a vzniká monogamie. Samičky jsou na tom hůře, nemají si jak vybírat, kdo jim přijde do teritoria. Jedině pokud mají velké, těžko ohlídatelné teritorium (tedy to chudé, které jiné samičky nechtěly), mají šanci zlákat ještě druhého samečka. Pak mají možnost naklásť větší snůšku a využívat služeb dvou pomocníků.

Tato proměnlivost pohlavních strategií krásně dokládá, jak významný vliv na chování živočichů má prostředí, ve kterém žijí.

Jednoduchou změnou úživnosti prostředí může přímo i lidský experimentátor pěvuškám změnit strategie rozmnožování – přidáním krmítek se sníží velikost teritorií a vzroste množství samečků v polygynii.

Alternativní rozmnožovací strategie

Různé alternativní způsoby získání samičky se uplatňují při polygynii. V tomto systému se jeden dobrý samec páří s mnoha samicemi a ostatní samci zůstanou „na ocet“. Tito podřadní samci samozřejmě nejsou z dané situace nadšení a snaží se jí nějak vyhnout. Pokud nemají na to, aby fyzicky porazili silnějšího soupeře, zbývá jim ještě možnost ho nějak podvést. Na několika příkladech si ukážeme, jak je možné, že i nejslabší samci se občas rozmnoží.

Prvním případem jsou skokani volšti (*Lithobates catesbeianus*) a mnoho dalších druhů skokanů, ropuch i rosniček. Využívají strategii tzv. **satelitních samců**, která spočívá v tom, že slabí samci si nedrží teritorium a vůbec se neozývají. Tiše se přibližují k některému z dominantních kvákajících samců a tam čekají. Když se blíží samička, která je přilákána jeho projevem, pokusí se jí slabý samec zmocnit. Pokud se mu to povede dostatečně rychle, může se mu podařit „bez námahy“ zplodit potomstvo.

Ocasatý obojživelník axolotl drobnoušty (*Ambystoma texanum*) používá podobnou metodu. Pokud samec narazí na jiného, který má u sebe samičku, čeká opodál. Ke konci páření samec položí na zem spermatofor (balíček spermií), který potom samice nasaje do své kloaky a oplodní jím svá vajíčka. Na tuto chvíli čeká druhý sameček, který na již nakladený spermatofor prvního samce položí svůj vlastní. Samice tedy nasaje především spermiie druhého samce, který tím bez námahy s námluvami získá alespoň část potomstva.

Obdobným způsobem postupují satelitní samci bahňáka jespáka bojovného (*Philomachus pugnax*). U tohoto lekujícího druhu se vyskytují samci, kteří jsou fyzicky menší a slabší než dominantní jedinci. Úplně proto vzdají pokusy si při leku hájit vlastní teritorium. Místo toho se volně potulují okolím tokaniště, a potkají-li samičku, snaží se s ní spářit. Zdá se, že dominantní samci tolerují ty satelitní, množství samců na tokaništi totiž určuje jeho atraktivitu a tím i množství samic, které se tam slétnou. Samičí volba u jespáků je zajímavá v tom, že se zpravidla nechají oplodnit jak dominantními, tak satelitními samci.

Ještě propracovanější metodou, jak přelstít dominantního samce, je využit **sexuální mimikry** (mimikry je obecně jev, kdy jeden organizmus napodobuje jiný, více v **rámečku 2.J**). Jak název napovídá, slabší samec se maskuje, aby vypadal jako samička. Nejen svým vzhledem, ale i chováním připomíná samičku poměrně dokonale. Dominantní samec ho tedy nevyhání ze svého teritoria. Tento způsob se vyskytuje například u ryb slunečnic obecných (*Lepomis macrochirus*). Zatímco velcí samci staví hnízda, lákají samice a pečují o snůšku, malí předstírají, že jsou samicemi. Potom se snaží vetřít mezi samici kladoucí jikry a samce, který je oplodňuje. Vypustí své vlastní mlíčí a tím si zajistí, že oplodní alespoň část snůšky. Nedávno byla tato strategie objevena i u ptáků, konkrétně u motáka pochopa (*Circus aeruginosus*). Někteří jejich samci se umí celoživotně tvářit jako samice, v jedné francouzské populaci bylo dokonce 40 % takovýchto samců.

2.J Agresivní mimikry. Jako mimikry označujeme situaci, kdy jsou si podobné dva nepříbuzné druhy. Obvykle se jedná o podobnost vzhledovou, nicméně níže uvidíme, že napodobovat je možné také zvuky, feromony či vizuální podněty. Nejčastějším důvodem pro vznik tohoto fenoménu bývá snaha uniknout predátorům. Známým příkladem je sdílení výstražného (aposematického) zbarvení nebezpečnými druhy (tzv. müllerovské mimikry), například podobné žlutočerné zbarvení blanokřídlých majících žihadlo, nebo kopírování tohoto výstražného zbarvení druhy jedlími (batesovské mimikry), které známe například u pestřenek či nesetek. Mimikry však mohou být jako všechno v přírodě zneužita predátory či parazity, kterým pomáhají buď kořist přímo lákat, nebo se pro ni stát alespoň neviditelnými. Takovéto agresivní (nebo také Peckhamovo) mimikry je v přírodě překvapivě hojné.

Predátor může pomocí mimikry lákat kořist na dva zcela neodolatelné podněty – na potravu nebo na sex. Známým příkladem první možnosti je želva kajmanka supí (*Macrochelys temminckii*), která láká ryby pomocí speciálního výběžku v ústní dutině připomínajícího červa. Poněkud odvozenějším příkladem, kdy předmětem napodobování a zneužívání není vzhled, ale chování, je australská zákeřnice *Stenolemus bituberus*. Ta dokáže napodobit vibrace, které vydává kořist lapená v pavoučích sítích, tak dokonale, že přiláká obyvatele sítě a uloví ho. Je v tom tak efektivní, že většinu svého života (včetně páření a rozmnožování) stráví v pavoučích sítích a pavouci jsou jejím výhradním zdrojem potravy.

Daleko důmyslnějším způsobem lákání kořisti však je zneužívání sexuální touhy. Už z principu věci se toto nebezpečí týká povětšinou pouze samečků, kteří představují aktivnější pohlaví hledající samičky. Predátor může zneužít v podstatě jakékoli signály, kterými samičky kořisti lákají své samečky. První možností je zneužití samičích feromonů. Touto strategií proslul například americký pavouk zvaný bolas (rod *Masthophora*), který se specializuje na lov samců much koutulí (čeleď Psychodidae). Tito pavouci se naučili vyrábět analogy pohlavního feromonu těchto much (každý druh je specializovaný na jiný druh koutule) a samečky koutulí přilákané feromonem lovit pomocí házení speciálního vláčénka s lepkavou kuličkou na konci jako ryby na udičku. Jinou možnost využívá severoamerická světluška rodu *Photuris*. Tento druh se naučil napodobovat druhově specifické světelné sexuální signály samiček jiného rodu světlušek (rod *Photinus*), čímž k sobě láká samečky rodu *Photinus* a žere je.

Zcela odlišný příklad agresivního mimikry mají různí parazité. Zde se role obrací, neboť cílem parazita není sežrat hostitele, ale naopak jím být pozřen. Parazit se tak může uchýlit k napodobování přirozené potravy svého hostitele. Hezkým příkladem je známá motolice *Leucochloridium*, jejímž definitivním hostitelem jsou různí pěvci. Mezihostitelem jsou však šneci jantarky (rod *Succinea*), které nejsou zrovna oblíbenou potravou pěvců. Parazit tuto situaci vyřešil elegantně. Sporocysty (tedy stadia žijící v jantarcích, kterými se od ní nakazí pěvec) jsou u tohoto druhu motolice velice pestře zbarvené a během vývoje v těle jantarky postupně doputují do stopkovitého oka plže. Napadené tykadlo výrazně pulzuje, a láká tak pozornost definitivního ptačího hostitele, který ho pokládá za pohybující se hmyz či jinou přirozenou potravu.

Kateřina Černá

Pokud jde o množení, jsou samci, kteří spolu jinak bojují, dokonce ochotni spolupracovat. Například u delfínů rodu *Tursiops* skupina samců obklídí samici a páří se s ní často i bez jejího svolení.

Asi by bylo vhodné zmínit, že to, jaký přístup k získání samic samec použije, je obvykle určeno jeho aktuálními možnostmi. V mládí, než samci dorostou dostatečné velikosti a síly, zkusí podvádět a získat možnost páření pomocí některé z alternativních metod. Přestože u alternativních strategií je počet potomků výrazně nižší, než získají α samci, je to mnohdy lepší než nečinné čekání na tu pravou chvíli. Samozřejmě jsou případy, kdy různé chování samců při získávání samic je podmíněno geneticky a konkrétní jedinci mají svými geny napevno „určené“ role. Příkladem takového systému je severoamerický losos kisuč (*Oncorhynchus kisutch*), u kterého existují dvě základní strategie samců. Velcí samci se v boji o přístup k samicím na trdlišti vzájemně fyzicky napadají pomocí hákovitých čelistí a zvětšených zubů. Malí samci se bojům vyhýbají a snaží se „splynout s davem“ a nepozorovaně jikry oplodnit. Rozdíl ve velikosti samců je dán hlavně dobou, kterou před rozmnožováním strávili v moři. Zatímco normální bojovní lososi se vrací do řek ve věku 3 let, malí samečci jsou jaksi předčasní a množí se už po dvou letech. To, jak dlouho se samec zdrží v moři, má zřejmě nastaveno dědičně po svém otci.

„Boj o vajíčko“

Snahou každého samce je, aby jeho úsilí při rozmnožování došlo kýženého výsledku – oplodnění vajíčka. Musí tedy být dostatečně atraktivní a schopný, aby vůbec nějakou samici získal. Ale to není vše. Musí se také vypořádat s konkurencí, tedy s ostatními samci, s nimiž by mu mohla být partnerka nevěrná.

Samečci se proti nevěře brání různými způsoby. Nejčastějším je hlídání samice. I na své zahradě si můžete na jaře všimnout, že v období páření se ptačí páry drží neustále spolu. Jakmile samice někam poodletí, samec se ji okamžitě vydá hledat. Důvodem není žádný silný citový vztah obou partnerů, ale snaha samečka si svou





Obr. 2.13: Páření vážky rudé (*Sympetrum sanguineum*). Převzato z upload.wikimedia.org, autor Quartl.

samičku ohlídat. Pokud už se musí samec od ní vzdálit, okamžitě po návratu dojde ke kopulaci. Snaží se tak alespoň zmenšit podíl potomků případného soka. Pokud má sameček silné podezření, že potomstvo není jeho, může samičku opustit a obrátit ji tak o pomoc při péči o mláďata.

Z předcházejícího příkladu je zřejmé, že o samici spolu nesoupeří přímo samci, ale spíše jejich spermie. Každému samci jde o to, aby to byly právě ty jeho, které zplodí další generaci. Proto si vyvinuli několik způsobů, jak zvýhodnit své a současně zlikvidovat nebo alespoň poškodit spermie soupeře.

Nejjednodušším způsobem, jak si lze pojistit zplodění alespoň části potomstva, je prodloužená doba kopulace. Ta trvá tak dlouho, že již při ní dojde k oplození, a tím si samec pojistí své otcovství. Tento způsob je

běžný u mnoha druhů hmyzu (příkladem za všechny může být ploštička pestrá, *Lygaeus equestris*, u níž trvá kopulace až 24 hodin). Setkáme se s ním ovšem i u savců, nejznámějším příkladem je jistě pes (*Canis lupus f. domestica*), u něhož je samcův penis po kopulaci doslova zaseknutý v pohlavních cestách samice (obvykle po dobu okolo 15 minut).

U mnoha druhů hmyzu, pavouků, hadů nebo hlodavců samci využívají tzv. **kopulační zátky**. Po úspěšném spáření se samici se v jejich pohlavních cestách vytvoří jakýsi „špunt“, který brání dalšímu oplození. Fyzicky totiž zabraňuje průniku cizích spermií k vajíčkům samice. Ještě o stupeň dál dovedla tuto strategii parazitická hlístice *Moniliformis dubius*. Nejenže umí zalepit pohlavní otvor samice, ale dokáže také „kopulovat“ s jinými samci, kterým zašpuntuje jejich genitální vývody. Tím jim zabrání v dalším páření. Některé druhy hmyzu, například včely ze skupiny Meliponini, zase místo zátky zanechají v genitáliích samice ulomenou část svého penisu (penis hmyzu je tvořen zpevněnou kutikulou, a je proto tvrdý a lámavý). Výsledek je tentýž – ohlídnou si, že se samice už nebude pářit s jiným samcem. Daní za to je, že už se sami vícekrát nerozmnoží.

Jiný mechanismus využívají samci vážek (Odonata). Jejich samice se páří s více samci a spermie si uchovávají ve zvláštním váčku (spermatéce). Postupně je pak využívají. Samci se pochopitelně snaží, aby vajíčka oplodnily právě jejich spermie.

Proto mají na konci penisu obrvené vlákno, kterým „vymetou“ a vyčistí spermatéku před tím, než do ní vloží své vlastní spermie. Navíc samičku po celou dobu páření drží za krk a hlídají ji, dokud nenaklade do vody oplozená vajíčka – tzv. „létání v kole“ (**obr. 2.13**).

Samci jihoamerických motýlů *Heliconius erato* zase po ukončení páření vypustí na samičku jakýsi repelent. Ten odrazuje ostatní samečky od páření, je to vlastně „anti-feromon“.

Nejkurióznější metodou soupeření spermií se vyznačují některé ploštice, například druh *Xylocoris maculipennis*. K páření u nich dochází tzv. traumatickou inseminací. Samec nekopuluje do určitého pohlavního otvoru, ale probodne tělní stěnu zadečku samice kdekoliv. Jeho spermie pak putují jejím tělem a po setkání s vajíčkou je oplodní. Zajímavé ovšem je, že samci ploštic se umí takto „pářit“ i s jinými samci. V jejich těle pochopitelně nedochází k žádnému oplození. Místo toho spermie docestují až do varlat postiženého samce, kde vyčkávají, a jsou pak uvolněny spolu s jeho vlastními. Tento samec tak při páření nepředá samičce pouze svoje spermie, ale i cizí.

Hlodavci „vymysleli“ úplně jiný způsob soupeření spermií založený na jejich vzájemné spolupráci. Poprvé byl popsán u myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*), ale zdá se, že je daleko běžnější. Spočívá v tom, že se spermie spojují do tandemu – pomocí háčků na hlavičce se připojí na konec bičíku spermie před sebou. Tyto tandemy, nazývané „vláčky“, putují pohlavními cestami samice rychleji než samostatné spermie. Cílem je doslova dotlačit spermii, která je na špičce „vláčku“, k vajíčku rychleji, než se to podaří „vláčku“ konkurenčního samce.

2.6 Pohlavní výběr

U mnoha živočišných druhů existují často až bizarní znaky, které vypadají, jako by přírodním výběrem neměly vůbec vzniknout. Jsou obvykle vázány na samčí pohlaví a svému nositeli nepřinášejí zjevné výhody pro přežití, ale spíše ho znevýhodňují. Jedinou výhodou je, že se nositel tohoto znaku stává přitažlivějším pro opačné pohlaví. Těchto znaků si povšiml již Charles Darwin a nazval mechanismus jejich vzniku pohlavním výběrem. Samozřejmě tyto viditelné znaky jsou jen pomyslnou špičkou ledovce. Pohlavní výběr je daleko obecnější součástí evolučních procesů a formuje jak vzhled, tak i fyziologii či chování živočichů. My se ale budeme věnovat hlavně situacím, kdy výsledky pohlavního výběru jsou patrné na první pohled.

Typickým příkladem takových znaků je „ocas“ páva (*Pavo cristatus*), peří rajek (ptáci z čeledi Paradisaeidae) či mečovitá ocasní ploutev samců ryb mečovok (*Xiphophorus helleri*). Proč pro vysvětlení vzniku těchto struktur nestačí pouze „obyčejný“ přírodní výběr?

Přírodní výběr totiž vybírá znaky, které pomáhají organizmům lépe se přizpůsobit svému okolí (umí lépe shánět potravu, unikat před predátory atd.) a díky tomu přežít déle a rozmnožit se více než ostatní (viz **rámček 1.C v kap. 1.1**). Taková přizpůsobení se pak postupně šíří do dalších generací. Přírodní výběr „tlačí“ organizmy



Obr. 2.14: Mečovka. Rybky mečovky (*Xiphophorus helleri*) jsou natolik slavné, že se dostaly i na maďarskou poštovní známku. Převzato z upload.wikimedia.org.

k tomu, aby se zdokonalovaly ve vztahu k okolnímu prostředí. Některé znaky však jdou jako by proti této tendenci vytvářet lépe fungující těla. Zamysleme se, jestli by mechanismem výběru funkčnějších jedinců šlo vysvětlit vznik a vývoj pavího „ocasu“ (přesněji řečeno barevných ocasních krovek, pro zjednodušení však budeme používat ne zcela správné slovo „ocas“).

Základním předpokladem toho, aby se geny pro výrazný paví ocas dostaly do dalších generací pomocí přírodního výběru, a tento znak se tedy v populaci udržel, je, že by musel být pro páva výhodný, napří-

klad umožňovat lepší let. Opak je pravdou – nadrozměrný ocas je dobrému letu spíše na škodu, navíc je jeho tvorba velmi energeticky nákladná, je nápadný pro predátory, a jeho nositel je tak pro ně snadnější kořistí. Přírodním výběrem by tudíž měly zbytečně velké ocasy zmizet z populace. Nyní si představme, že dlouhý ocas hypoteticky přeci jen nějakou výhodu přináší (např. jej páv používá proti komárům, a proto se výrazně snižuje riziko, že se nakazí ptačí malárií). Dokonce to může být výhoda tak veliká, že vyvažuje výše zmíněné potíže s predátory a schopností letu. Proč by však potom tuto (hypotetickou) výhodu měli mít pouze samci a ne obě pohlaví? Kdyby jediným mechanismem, který formuje druhy, byl přírodní výběr, pak se zdá, že by paví ocas neměl v evoluci místo. Přesto se o jeho existenci můžeme přesvědčit v nejbližší zámecké zahradě. Na vině je pohlavní výběr.

Základním mechanismem pohlavního výběru je to, že u jednoho pohlaví je obrovský nepoměr mezi malým množstvím jedinců, kteří se rozmnoží, a většinou, které se to nepovede. I drobný rozdíl může znamenat, že jeden samec oplodní 100 samic a zbylých 99 samců má smůlu. Proto existuje obrovský tlak na všechny znaky, které zvyšují šanci získat samice. Lze očekávat, že druhy, které žijí v určitém stabilním prostředí už dost dlouho, jsou na něj obecně tak dobře přizpůsobené, že se jedinci mezi sebou liší jen minimálně. Samice si tedy nemůže účinně vybírat kvalitní samce podle toho, jak dobře létají nebo jestli umí dobře sbírat zrní – všichni jsou v tom, obrazně řečeno, stejně dobří. Pak přichází na řadu i okrajové rozdíly, které mohou pohnout jazýčkem vah z 0 na 100. A zde hraje roli soupeření samců a/ nebo rozhodování se samic, které si volí samce podle jeho přitažlivosti.

Podrobněji se pohlavním výběrem zabývají dvě teorie – teorie sexy synů a teorie dobrých genů. My si teď o každé z nich něco řekneme.

Podle **teorie sexy synů** stojí na počátku vzniku složitých pohlavních znaků různé samicí preference. Představme si, že větší část samic v populaci začne z nějakého důvodu upřednostňovat samce s dlouhými ocasními pery. Jak délka per, tak i jejich obliba u samic jsou znaky, které se dědí do další generace. To vede k situaci, kdy se

samicím vyplatí pářit se pouze se samci, kteří mají ocasní pera dlouhá. V takovém případě se jim totiž narodí synové, kteří budou pro další generaci samic dostatečně „sexy“ a budou mít šanci se rozmnožit. Pokud by se tu vyskytla samice, která tuto „módní vlnu“ odmítá a spáří se s krátkoocasým samcem, snižuje šance svých potomků – její synové nebudou pro další generaci samic atraktivní. Délka ocasních per samců tímto způsobem postupně v průběhu generací narůstá, až vytvoří struktury, jaké známe u rajek či pávů. Časem samozřejmě i pohlavní výběr narazí na výběr přírodní, a to v momentu, kdy „sexy“ znaky jsou pro své nositele tak nevýhodné, že už nejsou slučitelné s přežitím.

Teorie sexy synů navíc nevyklučuje, že si samice začnou vybírat takový samčí znak, který svého nositele zvýhodňuje. Prodloužená pera mohla původně pomáhat při stabilizaci letu – samci s delšími pery byli tedy lepšími letci a samice si je pochopitelně volily. S tím, jak se samci snažili samicím zalíbit, se pera prodlužovala, až ztratila svou výhodnou funkci a stala se pouhou ozdobou.

Další možností je, že se samci „trefili“ do předem připravených samicích preferencí. To znamená, že samice jsou vyladěny na určitou barvu, zvukovou frekvenci, tvar a podobně. Pokud u některého samce náhodou vznikne struktura, která vyhovuje tomuto vyladění, bude tento samec upřednostňován před ostatními. Příkladem mohou být rybky mečovky (*Xiphophorus helleri*, obr. 2.14) – u tohoto druhu si samice vybírají samce s co nejdelším spodním lalokem ocasní ploutve (ten tvoří známý „meč“). Pokusně však bylo zjištěno, že i u velmi blízce příbuzného druhu platy (*Xiphophorus maculatus*) existuje tato preference – a to přesto, že samci plat žádný „meč“ nemají. Pokud ho však některým samcům přilepíme, samice je budou výrazně upřednostňovat. Zdá se, že se kdysi u některých samců mečovek vyvinul znak (meč), po kterém samice „tajně toužily“ již předtím.

Jiným příkladem může být americká žába hvízdalka pěnodějná (*Engystomops pustulosus*), jejíž samci lákají samice hvízdáním a mlaskáním. U jednoho příbuzného druhu, jehož samci nemlaskají, dávají samice přednost cizím mlaskajícím samcům, pokud se s nimi potkají. Opět se zdá, že se samci hvízdalk mlaskáním pouze trefili do zvukové frekvence, která se samicím líbí.

Dalším typem znaků, které mohou být samicemi preferovány, jsou znaky pomáhající jim rozeznat správnou druhovou příslušnost samce. Tato situace mohla nastat, pokud jsou si dva příbuzné druhy podobné a odlišují se nějakým jasným znakem (barevnou skvrnou, zpěvem a podobně). Samice si musí opatrně volit, aby se náhodou nespáříly se samcem jiného druhu – jejich případní potomci by byli málo životaschopní a neplodní. Samci jim mohou volbu „ulehčit“ zvýrazněním daného znaku, který postupně nabývá na intenzitě či velikosti. Díky pohlavnímu výběru tak může docházet ke stále výraznějšímu odlišení blízce příbuzných druhů.

Teorie dobrých genů tvrdí, že samice si vybírají samce, kteří nesou co nejkvalitnější genetickou výbavu. Samčí atraktivní vzhled a výrazné pohlavní znaky tedy ukazují na genetickou kvalitu nositele.



Obr. 2.15: Rajka červená (*Paradisaea rubra*) na ilustraci z roku 1869. Převzato z upload.wikimedia.org, autor T. W. Wood.

Nejnámější aplikací teorie dobrých genů je tzv. **handicapová teorie**. Představme si samce rajky (*Paradisaeidae*, **obr. 2.15**). Jeho složitě uspořádané barevné peří jistě nepřispívá k dobrému letu a navíc je nápadné pro dravce. Toto opeření je tedy pro samce vlastně handicapem. Proč si samice takového znevýhodněného samce volí? Odpovědí – podle této teorie – je, že právě proto, že i přes svůj handicap dokáže přežít. Znamená to, že v ostatních důležitých aspektech (jako únik před predátory) musí být tento samec velmi zdatný (jinak by ho už dávno něco sežralo). Složitá, nákladná a nadbytečná struktura na těle samce tedy signalizuje, že má skutečně dobré ostatní pro život důležité geny. Je zde tedy předpoklad, že jeho potomci zdědí jak tyto kvalitní geny, tak i „handicap“ (v tomto případě ozdobné peří), který bude tyto geny navenek demonstrovat samicčkám.

V dnešní době je tato teorie aplikována především na vztah nositele znaku a odolnosti vůči parazitům. Paraziti

představují pro své hostitele rychle a stále se měnící tlak. Jejich generační doba je obvykle kratší než hostitelova, a tak se parazité mění rychleji, než je hostitel schopen reagovat. Proto je odolnost vůči parazitům velmi cenná a mezi jedinci hostitele proměnlivá vlastnost (více viz **rámeček 2.K**). Pokud je jedinec nemocný (parazitován), má jen málo energie nazbyt, kterou by mohl investovat do svého zevnějšku. Samci tedy ukazují kvalitou svých ozdobných struktur, že nejsou napadeni parazity.

Krásným příkladem tohoto mechanismu jsou vlaštovky. U jejich samců byl totiž zjištěn vztah mezi mírou parazitace roztoči a délkou vidlicovitého ocasu. Čím měl samec delší ocas, tím méně parazitů bylo v jeho peří, a tím byl také vyhledávanější samicemi.

S teorií dobrých genů souvisí také různá zbarvení a barevné skvrny na tělech samců. Ty bývají signálem o kvalitě samce jak pro samice, tak i pro ostatní samce. Jsou tedy jak signálem „jsem sexy“, tak i výhrůžkou „jsem nebezpečný, nic si se mnou nezačíněj“. Předejde se tím radě soubojů, které by vedly ke zbytečným ztrátám energie nebo i zraněním. Často je míra vybarvení podmíněna hladinou hormonu

testosteronu v krvi – čím je hladina vyšší, tím je barva intenzivnější a sameček je atraktivnější.

Jistě vás teď napadne, zda je zbarvení spolehlivým signálem – nebylo by pro samce výhodné vždy mít vysokou hladinu testosteronu a pořádně se vybarvit? Vždyť by tím získal velké množství samic! Avšak vysoká hladina testosteronu v krvi způsobuje kromě barevnosti i jiné věci – zvyšuje například agresivitu a také náchylnost k chorobám. Slabý samec, který by zkusil podvádět, by velmi riskoval, že chytne nějakou nemoc, nebo že se potyčkami a bojem vyčerpá až k smrti. Jinými slovy je vysoká hladina testosteronu vlastně handicapem a jen opravdu zdatní samci si ji mohou dovolit a přežít.

Zdá se, že jistá forma handicapu přitažlivého pro samicčky funguje i u lidí. Je totiž možné, že například adrenalinové sporty nebo „předvádění se“ na U-rampě

2.K Čichám, čichám. Ne všichni živočichové se honosí výraznými ozdobami nebo zvukovými projevy. Přesto to neznamená, že by si samice nijak nevybíraly samce. Podle čeho si vybírají své partnery k páření myši?

V 70. letech se ukázalo, že jedním z důležitých kritérií je, jak podobné nebo rozdílné jsou u případného partnera geny pro membránový proteinový komplex MHC. MHC (*major histocompatibility complex*, hlavní histokompatibilní komplex) je skupina membránových proteinů důležitá pro činnost imunity. Jejich prostřednictvím mohou bílé krvinky nahlížet do nitra různých buněk a zjišťovat, jestli se tam neděje něco nekalého. MHC pracuje tím způsobem, že chytí uvnitř buňky nějaký fragment proteinu a vystaví ho na povrchu. Pokud je tento vystavený kousek rozpoznán bílými krvinkami (speciálním typem zvaným T-lymfocyt) jako potenciální hrozba, může se rozjet imunitní odpověď.

Myší sameček preferuje tu myšku, která nese jiné varianty daných genů než on sám. Rozdíl doslova vycítí z jejího tělesného pachu.

V 90. letech se zjistilo, že i lidské samicčky vnímají libě především výpotky jedinců s odlišnými variantami genů, zatímco shodné alely jim nevoní. Není sice jasné, jakým způsobem ovlivňují membránové proteiny naše vnímání, byla však vyslovena zajímavá teorie, která vysvětluje, proč preference odlišných MHC dává z evolučního hlediska smysl.

Konkrétní forma MHC váže fragmenty určitých peptidů náležejících přítomnému patogenovi. Kdybychom všichni nesli stejné MHC komplexy, mohli by všichni nebezpeční patogeni snadno zmutovat natolik, aby těch několik málo odhalitelných částí proteinů prostě nevyrobili. MHC je ovšem kódováno hned několika geny, z nichž každý má mnoho různých variant. Každá varianta MHC genu zachytává jiný fragment proteinu. Hostitelé lišící se ve formě genu pro MHC tak budou škodlivý protein poznávat podle jiné části. V takové situaci je pro patogenní organizmy velice obtížné připravit se na to dopředu. V příští generaci může být všechno jinak. A obzvláště těžké je to pak v situacích, kdy si záměrně vybíráme partnery nesoucí odlišné alely. To, že nám někdo právě nevoní, je tedy (podle této teorie) užitečné varování, že potomci, které bychom s daným člověkem mohli mít, budou „příliš podobní“ a tím i potenciálně znevýhodněni v boji s patogenními organizmy. Proto dejte na svůj nos!

Petr Zouhar

či skateboardu mají velmi podobnou funkci. Cílem je v podstatě ukázat ženám svou schopnost přežít. Z tohoto pohledu by se s trochou nadsázky také dalo říci, že metrosexuálové naopak dávají najevo, jak jsou hezky neparazitováni, a tedy vhodní partneři.

Nyní je na místě si říct něco o tom, kde se s působením pohlavního výběru setkáváme nejvíce. Je to u druhů, u nichž je rozmnožovací strategií polygynie, tzn. jeden samec může získat více samic. U těchto druhů se samci vyplatí tvorba složitých sexy „dekorací“, neboť případný zisk je obrovský. V extrémních případech se může stát, že několik málo nepřitažlivějších samců oplodní většinu samic v populaci (ostatní samci zůstanou na ocet anebo musí podvádět, třeba jako satelitní samci). V relativně vzácných případech převrácení rolí a z něho vyplývající polyandrie, kdy samice získává více samců, je situace obrácená. U těchto druhů se časem stanou samice pestřejším a nápadnějším pohlavím.

U monogamních druhů (tj. jeden samec se páří s jedinou samicí) je vliv pohlavního výběru slabší. I zde je samozřejmě výhodné být sexy samec – ten jako první získá samici, může se tedy dříve začít rozmnožovat, nebo má na výběr a zvolí si kvalitnější samici a také se mu nestane, že na něj samice prostě nezbude. Navíc u sociálně monogamních druhů může „svést“ i některou samici „od sousedů“ a pořídit si několik levobočků. Logicky se tedy s barevnými ozdobami či ornamenty potkáme spíše u sociálně monogamních druhů. U druhů s pravou monogamií se s křiklavými příklady pohlavního výběru nesetkáváme a často mají i velmi nevýrazný pohlavní dimorfismus.

2.7 Poměr pohlaví

Poměr pohlaví (často též označovaný anglickým termínem *sex ratio*) vyjadřuje poměr počtu samců ku počtu samic v populaci. Pokud je 1:1, znamená to, že v populaci je 50 % samců a 50 % samic, na jednoho samce tedy vychází teoreticky jedna samice. Kdyby byl například 1:5, značilo by to pětinašobnou převahu samic (pět samic na jednoho samce).

U naprosté většiny živočichů je tento poměr právě 1:1. Naskytá se otázka, proč tomu tak je. Je to naprosto logické u druhů, kde jsou k výchově potomků potřební oba partneři, například u albatrosů, tučňáků, gibbonů nebo koneckonců i u lidí. Z praktického hlediska je poměr 1:1 méně pochopitelný u druhů, kde se samec na péči o potomstvo nijak nepodílí, například u bažantů nebo jelenů. Z hlediska rychlosti množení druhu bychom spíše čekali, že samců bude u takovýchto druhů právě tolik, aby zvládli oplodnit všechny dostupné samice. Další samci jsou v populaci jaksi nadbyteční, očekávali bychom tedy poměr pohlaví výrazně vychýlený ve prospěch samic. Přesto se s takovou situací v přírodě téměř nepotkáváme (o výjimkách si povíme později).

Přírodní výběr však nepůsobí na druh jako celek, ale na jeho jednotlivé jedince. Proto nemůžeme uvažovat o nejvýhodnější strategii z hlediska druhu, ale vždy

se musíme dívat z pohledu „sobeckého“ jedince. Jak to asi vypadá, si ukážeme na příkladu:

Představme si, že v populaci dlouhověkého živočicha s opakovaným množením došlo k vychýlení poměru pohlaví (např. samci byli částečně vyhubeni nemocí). Nyní je v populaci velký nadbytek samic. V této situaci bude mít obrovskou výhodu každý rodič, který dokáže plodit více synů než dcer. Synové totiž nebudou mít v soutěži o samice moc konkurentů, a proto zanechají velké množství potomstva. Prakticky žádný nezůstane bez příležitosti se rozmnožit, protože samci jsou v takové situaci prostě nedostatkovým zbožím. Proto se jejich geny rychle šíří populací, a to včetně genu či schopnosti pro plození většího množství synů. Po čase tak dojde ke stavu, kdy se poměr pohlaví nejen vyrovná, ale dokonce převáží ve prospěch samců. V této chvíli se samozřejmě situace obrací a je daleko výhodnější mít dcery. Ty se rozmnoží bez problémů, zatímco na spoustu synů se nedostane. Tímto mechanismem negativní zpětné vazby udržuje přírodní výběr poměr pohlaví okolo 1:1.

Abychom byli zcela přesní, u některých živočichů nemůžeme počítat prostý poměr samců a samic. Konkrétně v případě, kdy se výrazně liší množství energie investované do potomků jednoho pohlaví. Pokud je například nutné do samců investovat dvakrát tolik co do samic (musí dosáhnout větší velikosti, být lépe a více krmení atd.), bude poměr pohlaví 2:1 ve prospěch samic. Příkladem mohou být vosíci rodu *Polistes*. U druhu *P. metricus* jsou samci větší než samice a poměr pohlaví je vychýlený k většímu počtu samic. U druhu *P. fuscatus* jsou obě pohlaví stejně velká a poměr pohlaví je 1:1. U obou druhů je však poměr energie investované do samců a samic 1:1.

Jak jsme již naznačili, existují výjimky, ve kterých se poměr pohlaví (nebo investic) odchyluje od 1:1. Ty mohou nastat v případě, kdy by si synové jedné matky (tedy bratři) konkurovali o samice výrazně víc mezi sebou než s ostatními nepřibuznými samci. Extrémním příkladem jsou roztoči z čeledi Pyemotidae (např. štítovník hmyzí, *Acarophenax tribolii*), jejichž rozmnožování je jednou z největších podivností, s jakou se v přírodě setkáme. Samice produkuje vajíčka, která se vyvíjejí v jejím těle. Mezi těmito vajíčky je vždy pouze jeden samec, ostatní jsou samice. Samec oplodní své sestry ještě v matčině těle a rovnou umírá. Na svět tedy přicházejí pouze oplodněné dcery. Je logické, že tvorba dalších samců by pro matku byla zbytečným plýtváním. V tomto případě také nedochází ke zpětné vazbě, o které jsme si povídali v předchozím odstavci. Protože k oplodnění dochází v uzavřeném systému (matčině těle), je vyloučené, aby se sem zvenčí dostali cizí samci. Poměr pohlaví zde tedy není ovlivněn tím, kolik synů či dcer mají ostatní příslušníci druhu.

Dalším příkladem podobné strategie jsou fíkové vosičky neboli fíkovnice (např. čeleď Agaonidae), které kladou vajíčka do vnitřku fíku, v němž potom probíhá vývoj larev, kuklení i oplození vylíhlých samiček (z fíku pak unikají pouze oplozené samičky). Samice fíkové vosičky má dvě možnosti. Buď klade svá vajíčka do fíku, kde ještě žádná konkurenční vajíčka nejsou. V tom případě je v jejím potomstvu

právě tolik samců, aby stačili oplodnit všechny své sestry. Může se ale stát, že vosička klade do fíku, který již obsahuje vajíčka jiné samice (a většina z nich je samičích). Tehdy je pro ni lepší, když bude mít víc synů, kteří oplodní nejen vlastní sestry, ale i vajíčka cizí samice. Opět se zde jedná o uzavřený systém (vnitřek fíku), kam neproniknou samci zvenčí.

K odchylkám v poměru pohlaví dochází také tehdy, jestliže jedno pohlaví konkuruje svým rodičům a druhé nikoliv. Například u vačnatce kusu liščího (*Trichosurus vulpecula*) mladí samci opouštějí svá rodná teritoria, zatímco samice zůstávají poblíž. Konkuruje tak jak své matce, tak i sestrám o potravu a úkryt. Výhodnější je tedy mít více synů, kteří v dospělosti odejdou z domova. Opačným příkladem, kdy samci zůstávají a samice odcházejí, jsou například chápani (rod *Ateles*).

Vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samců můžeme pozorovat u psů hyenovitých (*Lycan pictus*) nebo u některých ptáků, například strakapoudu kokardového (*Picoides borealis*). U nich mladí samci, kteří si nedokázali sehnat partnerku, zůstávají doma a pomáhají svým rodičům s výchovou další generace (hlídají mláďata, sbírají či loví potravu a podobně). Takoví pomocníci se označují jako helpři (z angl. *help* – pomoc). Pro rodiče je proto výhodné „udělat si“ pár synů navíc – ti budou mít problém najít si samici, a proto nejspíš zůstanou jako výpomoc v domácnosti a zvýší úspěšnost rozmnožování rodičů. Je nutno dodat, že helpři u ptáků nejsou nijak výjimeční, obvykle ale vypomáhají jen omezenou dobu, než získají zkušenosti a „postaví se na vlastní nohy“.

Poměr pohlaví výrazně posunutý ve prospěch samic nalezneme také u sukcesivních hermafroditů, například některých ryb – kaniců (*Serranidae*) či kněžika pruhovaného (*Thalassoma bifasciatum*) – viz **kap. 2.3**.

Nyní si ještě něco povíme o tom, kdy je pro matku výhodné ovlivňovat pohlaví svých potomků. Upozorňujeme, že v následujících příkladech nedochází k vychýlení celkového poměru pohlaví v populaci, ten zůstává 1:1. Mění se však poměr synů a dcer zplozených jednou samicí.

Rozhodnutí, zda plodit syny či dcery, může záviset na fyzické kondici samice. Matka, která je na tom dobře (má dostatek potravy, výhodné teritorium nebo sociální postavení, netrpí nemocemi) pravděpodobně vychová zdatnější potomky. Proto se jí vyplatí investovat do toho pohlaví, které musí více vyrůst. Příkladem jsou jeleni lesní (*Cervus elaphus*); u nich úspěšnost samce silně závisí na jeho tělesné velikosti, a tedy také na dostatku výživy v mládí. Proto laně, které jsou sociálně vysoce postavené a mají dostatek potravy, rodí častěji jelínky, zatímco slabé laně se spokojí s plazením dcer. Rozdíl mezi počtem vnoučat, která mohou matky očekávat od svých slabých nebo silných dcer, je totiž nevelký – tento počet závisí především na délce březosti a mateřské péči (mít dcery tedy znamená „hrát na jistotu“). Naopak silný syn si udrží harém a zplodí velké množství vnoučat, zatímco slabý nemusí zplodit žádná.

Podobná situace nastává, pokud potomek jednoho pohlaví dědí společenské postavení své matky. Například u vřešťanů rezavých (*Allouata seniculus*) nebo paviánů pláštíkových (*Papio hamadryas*) toto postavení dědí dcery. Pro matku, která stojí vysoko na společenském žebříčku, je tedy lepší mít větší počet dcer. Naopak sociálně slabá samice bude raději rodit syny, kteří tlupu opouštějí, aby si své postavení vydobyli v rámci jiné tlupy. Dcery slabé matky by nikdy neměly šanci na dobrou pozici, zatímco její synové mohou začít „s čistým štítem“.

Na závěr ještě důležitá poznámka – v celé této kapitole jsme používali pojmy jako „samice si volí pohlaví potomků“ nebo „samice se rozhoduje“. Všichni však víme ze svého okolí, že vědomě si zvolit pohlaví dítěte není možné. Celé generace neúspěšných lékařů, alchymistů, šarlatánů i vědců, kteří vymýšleli zaručeně účinné způsoby, vám to mohou potvrdit (viz **rámeček 2.L**). Jak to tedy v přírodě funguje?

U některých druhů, například u blanokřídlých (kam patří i již zmíněné fíkové vosičky), je to poměrně jednoduché. Jelikož samice se líhnou z oplozených vajíček a samci z neoplozených, může matka pohlaví potomstva lehce určit. Může skutečně „rozhodnout“, zda naklade vajíčka neoplozená, a bude tedy produkovat syny, nebo naopak.

Jak ale dochází k ovlivnění pohlaví u savců či ptáků, netušíme. Je možné, že u ptáků je samice schopná ovlivnit, zda uvolní vajíčko s chromozomem Z nebo W, a zda se tedy narodí potomci samčího nebo samičího pohlaví. Podobně by savci mohli umět „vybrat“, zda bude vajíčko oplodněno spermií nesoucí chromozom X nebo Y. Není to však nijak dokázáno. Spíše asi vybírají mezi již existujícími embryi tzv. selektivním potratem – zabijí tedy pouze samčí nebo pouze samičí zárodky. Avšak ani mechanismus, kterým pozná matka pohlaví potomka v děloze, není znám. Pokud nefunguje ani tento způsob, některé samice se uchylují k přímému vraždění již narozených mláďat jednoho pohlaví.

2.8 Námluvy

Na závěr našeho vyprávění o různých podobách rozmnožování u živočichů se ještě chvíli zastavíme u jejich námluv. Ty jsou pro nás jako pozorovatele často nejnapadnějším rozmnožovacím projevem živočichů. Samotné páření, sezení na vejcích či výchova mláďat se obvykle odehrávají v skrytu. Naopak námluvy jsou často přímo orgiemi barev, zvuků a nápadného chování – vzpomeňme například kvákání žab, tance potápek roháčů nebo troubení jelenů.

Již zde byla řeč o námluvách, které mají za úkol ukázat kvalitu samce, popřípadě jej porovnat s ostatními (např. tok u tetřívků). Samice si pak vybírají toho, kdo se jim zdá z nějakého důvodu nejlepší (ať už je nejzdravější, s dobrými geny nebo prostě krásný). To však zdaleka nevysvětluje, proč jsou námluvy u mnoha druhů tak komplikovanou záležitostí. Často trvají velmi dlouho (i několik dní), účastní se jich oba partneři a obsahují velké množství rituálů.

Jedním z důvodů může být, že se oba partneři potřebují ujistit o správné druhové příslušnosti toho druhého. Námluvy jsou tedy mechanismem, který brání křížení

dvou (byť velmi blízkých) druhů. Mezidruhová kříženci, pokud mohou vůbec vzniknout, jsou totiž obvykle málo životaschopní a neplodní. Samice si tedy musí být naprosto jista tím, že její partner je stejného druhu, jako je ona sama, protože jinak vynaloží spoustu zbytečné energie na péči o křížence. A pouze příslušník vlastního druhu zná správný rituál, zkrátka umí se „řádne“ chovat. Příkladem by

2.1 Poměr pohlaví u člověka. U člověka je pohlaví určeno zcela náhodně tím, zda vajíčko oplodní spermie nesoucí pohlavní chromozom X, nebo Y. Díky tomuto mechanismu by měl být poměr obou pohlaví vyvážený. Ve skutečnosti však chlapci trpí zvýšenou úmrtností, a aby byl tento vliv vyvážen, musí se jich rodit o malinko víc. Samčí embrya jsou také o něco málo častěji samovolně potracena, a proto je podíl vajíček oplodněných spermií Y ještě o trochu vyšší než procento narozených chlapců (snad až 1,6 : 1). Vedle těchto stálých vlivů však může být poměr pohlaví ovlivněn i momentálním rozpoštěním matky (a možná dokonce i otce). Změny v hladinách některých hormonů ovlivňují vlastnosti poševního prostředí a hlenu v děložním krčku, a mohou tak teoreticky zvýhodnit spermie nesoucí jeden určitý chromozom.

Mnoho rodičovských párů (nebo i zootechniků) by rádo rozhodovalo o pohlaví nové generace. Zatímco náročné cytometrické techniky na oddělení obou druhů spermií jsou v současnosti teprve vyvíjeny, v přírodě k něčemu takovému možná dochází běžně a odjakživa. Je například známo, že během válek a krátce po nich se chlapců rodí ještě více než normálně. Lze si představit, že pokud muži narukují, musí ženy zaujmout dominantnější pozici, což ovlivní hladiny jejich hormonů, a tím pohlaví potomků. V často citované novozélandské studii se skutečně ukázalo, že ženy projevující se během těhotenství dominantně, porodí spíše chlapečka a naopak. Těžko však rozhodnout, co je příčina a co následek – zda tedy hladina mateřských hormonů ovlivňuje pohlaví potomka, nebo spíše pohlaví plodu působí na mateřské hormony.

Z genealogických a sociologických studií vyplývá, že mezi dětmi vysoce postavených rodičů (jako jsou vyšší kasty v Indii, některé evropské aristokratické rody nebo bývalí američtí prezidenti) převažují chlapci. Existují náznaky, že u nižších hinduistických kast a chudších afrických kmenů jsou častější holčičky. Jedna teorie říká, že muži s vyšší hladinou testosteronu (který je ponouká do vůdčích pozic) mají více spermií Y a tím pádem i více synů. Lze tedy spekulovat, že společenské postavení ovlivňuje prostřednictvím hormonů poměr pohlaví potomků. V případě amerických prezidentů by to ovšem znamenalo, že v poslední době již nevládnou v USA žádní pořádní chlapi, neboť tři poslední prezidenti mají naopak samé dcery. Alternativní možnost představuje nevědomá (hormonálně ovlivněná) úmrtnost plodů jednoho pohlaví nebo vědomá manipulace. Například Číňané na „politiku jednoho dítěte“ reagovali zabíjením holčiček, šlechtici se zase mohli přestat snažit o další děti, jakmile se jim jednou narodil mužský dědic.

Jak jsme se již zmínili v textu, u opic se zdá, že pro jedince s vysokým sociálním postavením je výhodné rodit přednostně to pohlaví, kterému lze rodičovskou pozici snáze předat. U většiny lidských komunit, stejně jako u chápanů a šimpanzů, se postupuje po mužské linii. Proto ti důležití protěžují své syny, zatímco spodní vrstvy se snaží výhodně provdat své dcery.

Pozorované výchylky v poměru pohlaví dobře odpovídají předpokladům této teorie, přestože o jejich statistickém významu se stále vedou spory.

Petr Zouhar

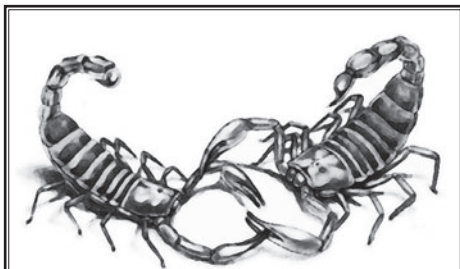
mohli být budničci (rod *Phylloscopus*). Tito drobní pěvci našich lesů se vyskytují v několika druzích, které jsou si vzájemně velmi podobné a mohou se křížit. Každý ornitolog vám potvrdí, že nejlépe je od sebe lze odlišit podle zpěvu. A zpěvem se neorientují pouze vědci, ale také samičky budničků. Zpěv jim zkrátka pomáhá určit, jestli ten univerzálně hnědý sameček, kterého si zvolily, patří skutečně ke stejnému druhu jako ony.

Další věcí, kterou musí živočichové rozeznat, je správné pohlaví partnera. Samec si musí být jist, že se dvoří samici, a neplýtvá energií na pokusy pářit se s jiným samcem. Tento fakt nám z našeho pohledu může připadat samozřejmý, ale u některých organizmů tak jednoduchý není. Například u ropuch obecných (*Bufo bufo*) se samci v období páření přichytávají na záda samice a v této pozici oplodňují vypouštěná vajíčka. Někdy jim však činí potíže rozeznat samici a chytit se jiného samce. Aby nedocházelo k nedorozumění, vydávají ropušáci zvláštní zvukový signál – tzv. *release call* (česky by se dal název přeložit jako „uvolňovací signál“). Je to tiché kuřkání s jediným poselstvím: „Nechej mě, jsem samec!“ Vydá-li jeden žabák takový zvuk, druhý ho ihned pustí, protože si uvědomí svůj omyl. Samci ropuch se ovšem nechytají jen příslušníkům svého druhu, ale všeho, co jim připomíná samičku. Takže je můžeme vidět přichycené k různým odpadkům nebo k mrtvým rybám či potkanům. Těchto předmětů se vytrvale drží a čekají, kdy začnou vypouštět vajíčka. Z pohledu samce se totiž musí jednat o samici, neboť tento objekt nevydává žádný uvolňovací signál.

Při námluvách také dochází k synchronizaci a vzájemnému „vyladění“ partnerů. Prvním krokem je potlačení agresivních výpadů toho druhého – pár si na sebe musí zkrátka zvyknout. To platí obzvlášť u druhů, které celý život žijí samotářsky a potkávají se pouze při páření (např. většina velkých kočkovitých šelem nebo medvědi).

Dále je potřeba, aby u samice došlo v pravý čas k uvolnění zralého vajíčka (ovulaci). U některých druhů k tomu totiž dochází až po nějaké době intenzivních námluv a páření. Tomuto jevu, kdy se vajíčko uvolňuje až po delším kontaktu se samcem, se říká provokovaná ovulace. Vyskytuje se například u tygrů, kdy je její nutnou podmínkou opakovaná kopulace. Samčí penis je přitom opatřen háčky, které samici bolestivě zraňují. Bez tohoto drastického mechanismu však vůbec k ovulaci (a tedy k rozmnožení) nedojde.

U živočichů, kteří mají vnitřní oplození, ale nemají žádný specializovaný kopulační orgán, musí dojít k transportu spermií do těla samice jinak. K tomu účelu se například u některých štírů (*Scorpiones*) nebo mloků skvrnitých (*Salamandra salamandra*) vyvinuly složité „tance“. Samec mloka položí na zem balíček spermií (tzv. spermatofor) a potom vodí samici za sebou. Ona má přitom hlavu položenou na jeho ocase. Když ji přivede přesně nad spermatofor, samička jej nasaje do své kloaky. Štíří námluvy (obr. 2.16) vypadají podobně. Pár se při nich drží za klepeta a pochoduje sem a tam, dokud není samice správně „umístěna“.



Obr. 2.16: Zásnubní tance štírů. Před předáním balíčku spermií štíři provozují složité zásnubní tance, při kterých se drží klepety. Upraveno dle Parson (1992).

Prodlužování námluv může také být způsobem, kterým samice „nutí“ svého partnera, aby zvýšil energii investovanou do potomstva. Jak jsme si již řekli (**kap. 2.5**), samice je tím pohlavím, jehož náklady na rozmnožování jsou skoro vždycky větší. Pokud se sameček nijak nestará ani o březí partnerku, ani o mláďata, jediným jeho výdajem je tvorba spermií, námluvy a samotná kopulace. A právě ve fázi námluv je možné ho přinutit přece jen něco do svého budoucího potomstva investovat – je zkrátka ochoten něco

obětovat proto, aby se mohl pářit. Tento samčí vklad vypadá samozřejmě různě. Někdy se jedná o opravdu cennou výpomoc, například u afrických pěvců snovačů (rod *Ploceus*, **obr. 2.17**) musí samci utkat kvalitní hnízdo ze stébel trav. Dobře postavené hnízdo je zavěšené na větvi volně v prostoru a poskytuje ptáčatům ochranu před predátory. Tato práce není vůbec jednoduchá a vyžaduje zkušenosti (mladí ptáci často několik prvních hnízd vůbec nedokončí, protože se jim rozmotají nebo spadnou z větvičky). Samička si vybírá samce, který odvedl dobrou práci, s ním se páří a pomůže mu hnízdo dokončit. O snůšku se pak stará sama, zatímco sameček se pustí do tkaní domova pro další partnerku. Podobný příklad najdeme i v říši hmyzu. U cvrčka polního sameček hloubí noru, ve které potom cvrká. Jakmile k němu



Obr. 2.17: Sameček snovače žlutého (*Ploceus velatus*) při tkaní hnízda ze stébel trav. Upraveno dle upload.wikimedia.org, autor Steve Evans.

přijde samice, spáří se s ní a noru jí přenechá. Ona si ji upraví a naklade do ní vajíčka.

Budování hnízda je ústředním motivem námluvních rituálů mnoha druhů ptáků. Například u amadiny diamantové (*Stagonopleura guttata*) předává samec samici pouze symbolické stéblo trávy jako důkaz svých schopností při budoucí opravdové stavbě hnízda, se kterou sameček pomáhá. Stejný základ mají zřejmě i kuriózní stavby lemčičků (*Ptilonorhynchidae*), ačkoliv zde se jedná už vyloženě o rituál, který s reálnou výpomocí samici nemá nic společného. Samečci některých lemčičků budují jakási loubí – splétají dohromady větvičky a stébla, ze kterých postupně vzniká složitá konstrukce. Ta nemá jiný účel než přilákat samičku a přesvědčit ji o kvalitě samce (neslouží tedy jako hnízdo). Toto loubí si navíc lemčičci různě zdobí, především nápadnými barevnými objekty. Některé druhy preferují bílou, jiné žlutou nebo modrou barvu. Nerozlišují přitom, zda jsou nalezené barevné objekty přírodního původu, klidně do své sbírky zapojí i nápadné odpadky, jako třeba střepy nebo kusy plastu. Lemčík hedvábný (*Ptilonorhynchus violaceus*, **obr. 2.18**) jde dokonce tak daleko, že stěny svého loubí doslova vymaluje – natírá je na modro rozmačkanými bobulemi.

Někdy místo výpomoci v domácnosti samička vyžaduje dárek. Většinou se jedná o potravu, ať už opravdu hodnotnou, nebo opět symbolickou. Například u sokolů stěhovavých (*Falco peregrinus*) je běžné předávání kořisti přímo během svatebního letu. Samec vyletí s kořistí nahoru, pustí ji a samice si ji v letu chytne. Vzhledem k tomu, že sokoli vychovávají mláďata v páru, dokazuje tak samec svou schopnost lovit a postarat se o rodinu.

Zajímavý způsob předávání svatebních darů mají mouchy kroužilký (Empididae). Samice je u nich výrazně větší a může se stát, že svého partnera sežere. Ten se tomu pochopitelně snaží předejít, a tak jí přináší potravu. Čím je darovaná kořist větší, tím déle trvá, než ji samička pozře a pustí se případně do dalšího chodu, tedy do svého nápadníka. Ulovení velké kořisti je však pro samce velmi energeticky náročné a často se to nepodaří vůbec. Aby se tedy mohli pářit i přesto, že jejich kořist není dostatečná, pečlivě ji napřed zabalí do vláknů vytvořeného ze slin. Samici trvá nějakou dobu, než dárek rozbalí, pak teprve si na něm může pochutnat, a samec tak má dostatek času ke kopulaci. Ovšem například u druhu *Hilara sartor* dochází k tomu, že se samec vůbec neobtěžuje s chytáním kořisti. Vyrobiti prostě dostatečně



Obr. 2.18: Lemčík hedvábný (*Ptilonorhynchus violaceus*). Lemčík si staví loubí ze stébel a jeho okolí okrašluje ozdobnými předměty. Upraveno dle Kitchen (1995).

velký prázdný balíček, samička jej rozmotává, a než zjistí, že v něm nic není, samec stihne dokončit páření.

Extrémním způsobem, jak samici obstarat potřebnou potravu, je být od ní sežrán. Tento tzv. sexuální kanibalismus se vyskytuje například u kudlanek (Mantodea) nebo některých pavouků (nejznámější z nich jsou černé vdovy, rod *Latrodectes*, které za své jméno vděčí právě požívání partnerů). Podmínkou je, aby samice byla výrazně větší, než samec. Samci se samozřejmě snaží sežráním vyhnout – pokoušejí se odvést pozornost samice nebo po páření rychle utéct a zachránit si život. Šikovný samec, kterému se to podaří, totiž může oplodnit další samice. Naprosto bizarní je situace u kudlanek. Samice se dost často podaří začít samce požívat již při samotné kopulaci. Nejprve mu ukousne hlavu a pak pokračuje dál. Zajímavé je, že bezhlavý „samec“ nejenže nepřestane s pářením, ale dokonce se zvýší intenzita jeho populačních pohybů a délka celé kopulace.

2.9 Shnutí

Živočichové jsou většinou gonochoristé. Kvůli existenci odděleného pohlaví u nich dochází ke střetům zájmů při rozmnožování a případné péči o potomstvo, a to jak uvnitř pohlaví, tak mezi nimi. Samice má oproti samci v naprosté většině případů menší množství potomků, investuje do nich víc a snaží se, aby byli co „nejkvalitnější“. Proto si musí pro svá mláďata vybírat co nejlepšího otce. Tento výběr může vést i ke vzniku bizarních struktur nebo pestrých barev u samců.

Samice se také často snaží si samce udržet a využít jeho pomoc při péči o potomstvo. Samec má naopak tendenci zplodit co nejvíce potomků s mnoha samicemi. Z těchto vztahů se pak odvíjejí nejrůznější reprodukční strategie. Ty jsou ovšem velmi proměnlivé i v rámci jednoho druhu, protože závisí také na okolním prostředí.

S rozmnožováním se u živočichů pojí celá řada typů chování, které předcházejí samotnému aktu páření a následují jej. Jedná se o různé rituály, námluvy a podobně. Ty slouží buď ke zvýšení úspěšnosti rozmnožování (stimulace), nebo při nich samci předvádějí své schopnosti, i když někdy pouze rituálně.

I přes převahu gonochorizmu se u živočichů setkáme i s hermafrodity nebo druhy schopnými nepohlavního množení. Tyto strategie se vyplácí jednak u přisedlých živočichů, u parazitů a také při tvorbě odolných a snadno šířitelných stadií.

3. ROSTLINY

V této kapitole si povíme o rozmnožování rostlin. Text se bude převážně zabývat krytosemennými rostlinami (Angiospermae, Magnoliophyta), i když některé z jevů lze zobecnit i na další rostlinné skupiny. Nejprve si popíšeme, čím se rozmnožování rostlin vyznačuje třeba oproti živočichům (Animalia). Tato specifika nám pomohou pochopit následující kapitoly, kde si nejprve představíme pozoruhodný rozmnožovací cyklus krytosemenných rostlin.

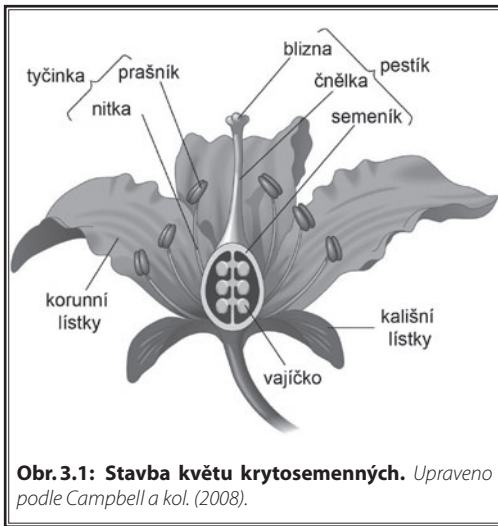
Bližší se podíváme na samčí a samičí gametofyt a řekneme si, kde probíhá „skrytý sex“ rostlin. Následně si představíme květy jako výborný nástroj pro produkci spor, gametofytu a následně gamet. „Správně“ by gamety měly sloužit k tvorbě potomstva, na jehož tvorbě se podílí genetická informace dvou jedinců, často se ale u rostlin setkáme i se samosprášením a následným samooplozením (kdy potomstvo vznikne kombinací genů z jednoho rodiče). Mnohé rostlinné druhy se však samosprášení brání, k čemuž využívají nejrůznější mechanismy. Seznámíme se tak s časově odděleným vývojem samčích a samičích struktur v rámci jednoho květu, povíme si o prostorovém oddělení tyčinek a pestíků, ukážeme si rostliny s odlišnými podtypy květu lišícími se délkou pestíků a tyčinek a v neposlední řadě se podíváme na rozličné mechanismy, které rostlině pomáhají „odmítnout“ vlastní pyl.

Kromě sexuálního rozmnožování jsou rostliny mistry v nepohlavním rozmnožování. Tento způsob množení může využívat vegetativních orgánů (pak mluvíme o vegetativním rozmnožování), nebo spoléhat na vývoj neoplozených zárodečných vaků (tedy partenogenezi, která se u rostlin nazývá apomixie). Na závěr si připomeneme, že rostliny patří mezi organizmy, které se umí pružně přizpůsobit prostředí a mimo jiné různě pozměňovat svůj styl rozmnožování. Koneckonců přisedlý způsob života rostlin si vynucuje různá přizpůsobování k podmínkám na daném stanovišti – rostlina nepřízní podmínek unikne leda v čase, v prostoru však ne...

Nežádka se tak v našem povídání dostaneme do zdánlivě „schizofrenních“ situací, kdy jev v jedné chvíli vychválený spoustou výhod záhy ukážeme v tom nejhorším světle. To je však pouze odraz stavu, který nalézáme v okolní přírodě. Dokonce i v našem lese nalezneme vedle sebe rostliny, které vyvíjejí sofistikované mechanismy bránící opylení vlastním pylem a hned vedle nich druhy, které se jinak než pomocí vlastního pylu nerozmnožují. Stále je totiž potřeba si uvědomovat, že výhodnost daných strategií se může poměrně rychle měnit v závislosti na tom, jak vypadají okolní podmínky včetně ostatních organizmů...

3.1 Specifika rozmnožování rostlin

Doposud jsme hovořili o rozmnožování živočichů a také při vysvětlování obecných zákonitostí jsme pro příklady sahali převážně do živočišných řad. Rozmnožování rostlin se od živočichů liší v řadě klíčových skutečností, z nichž mnohé souvisejí se strukturou rostlinného těla a způsobem jejich života.



Obr. 3.1: Stavba květu krytosemenných. Upraveno podle Campbell a kol. (2008).

První odlišnost rostlin souvisí s pohybovými možnostmi. Většina živočichů se může aktivně pohybovat. O aktivním pohybu celého těla se může rostlinám pouze zdát – jsou totiž **přisedlé**. Ke svému podkladu se přichycují kořeny a v případě nepříznivých podmínek musejí na daném místě přežít (ať už jako dospělé organismy, nebo v klidových stádiích), nemohou odejít někam, kde by byly podmínky příhodnější. Pohybovat se mohou v podstatě jen prostřednictvím růstu (např. pýr šířící se výběžky), a tím pádem nanejvýš v řádu několika metrů za rok.

Přesto i ony potřebují nějak zajistit své šíření na větší vzdálenosti. Tento problém vyřešily pokročilejší skupiny rostlin vznikem semen – tedy struktur vznikajících zpravidla pohlavním rozmnožováním. Ovšem i tady téměř vždy platí, že se semena nešíří aktivně, tedy vlastními silami. Naopak spoléhají například na pomoc větru, živočichů, nebo vody.

Tim problémy s přisedlostí nekončí. I při tvorbě semen musí rostliny čelit této komplikaci. Má-li dojít k pohlavnímu rozmnožování, musí splynout samčí a samičí gameta. Základ samčích gamet je ukryt v pylovém zrnu, které opět není schopno aktivního pohybu, takže se rostliny zase musí spolehnout na pomoc větru, vody nebo živočichů.

Na rozdíl od živočichů tak rostliny praktikují pouze **pasivní sex** (anglicky říkáme, že jsou pasivními sexuálními partnery – *passive maters*) – neprovozují žádné vábení partnera, námluvy, předkopulační hry a podobně. Vše záleží na třetím hráči celého procesu – na opylovači, kterým může být hmyz, savci, vítr a vzácněji také voda. Proto vznikl květ – zcela klíčový „vynález“ krytosemenných rostlin (**obr. 3.1**).

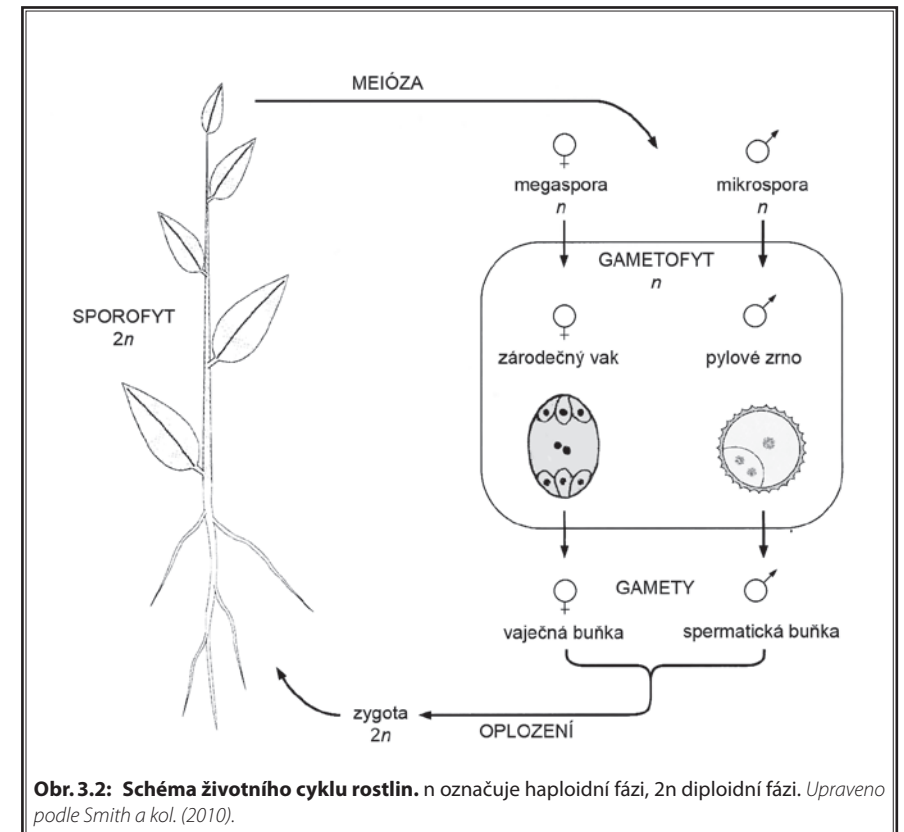
Zatímco barevný samec kachny se snaží být atraktivní kvůli samici, krása barev či bohatství nektaru květu neslouží pro upoutání sexuálního partnera, ale právě tohoto třetího aktéra, tedy opylovače. Úspěch rozmnožování bude v konečném důsledku záležet právě na něm. Pokud na stanovišti vůbec nebude, rostlina se s lákáním může sebevíc snažit a k opylení nedojde. Podobně to může být s větrem – rostlina nemůže aktivně ovlivnit, zda bude v době, kdy jí zraje pyl, bezvětří, vichřice nebo příznivě silný vítr.

Další zásadní vlastností rostlin je skutečnost, že 96 % krytosemenných jsou **hermafrodité**. Představte si typický oboupohlavný květ s pestíkem a tyčinkami.

V pestíku se tvoří vajíčka, uvnitř nichž vznikají samičí gamety, zatímco v prašnicích vznikají pylová zrna poskytující základ samčím gametám (blíže si o vzniku gamet povíme v následujících kapitolách). Naopak živočichové bývají častěji odděleného pohlaví (tzv. gonochoristé).

Hermafroditismus pak přímo umožňuje další zvláštnost v rostlinném rozmnožování – sex se sebou samým. Takzvané samosprašení (samoopylení), tedy opylení vlastním pylem vedoucí k **samooplození**, je u rostlin překvapivě běžné. Funguje totiž jako jakási pojistka při selhání jiných způsobů rozmnožování – je lepší vytvořit alespoň nějaké potomstvo se sebou samým než nemít potomky žádné. Pokud je někde nedostatek opylovačů (nebo sexuálních partnerů), umožňuje samosprašení obejít závislost na třetím hráči.

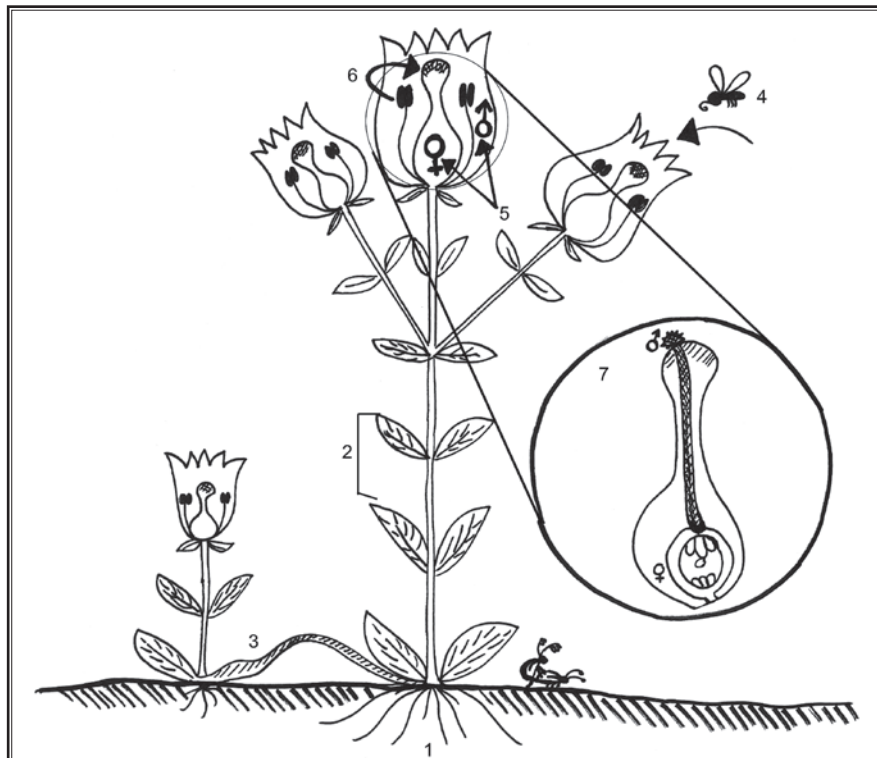
Všechny vyšší rostliny (a také mnohé řasy) se také vyznačují střídáním pohlavní a nepohlavní generace (gametofytu a sporofytu) – tedy **rodověměnou**. Typický živočich má generaci jedinou – diploidní. Tato generace prostřednictvím meiózy vytváří haploidní gamety, které záhy splynou v zygotu. Naopak typická rostlina



Obr. 3.2: Schéma životního cyklu rostlin. n označuje haploidní fázi, 2n diploidní fázi. Upraveno podle Smith a kol. (2010).

(v podobě diploidní generace – sporofytu) vytvoří pomocí meiózy haploidní spory, které nesplynou, ale naopak dají vznik celé haploidní generaci – gametofytu. Až tato generace produkuje gamety, které následně splynou a vytvoří opět diploidní sporofyt (**obr. 3.2**). Protože gametofyt je sám haploidní, vznikají gamety rostlin mitózou.

To, že se nám rozmnožování odvozenějších skupin rostlin (hlavně u nahosemenných a krytosemenných) zdá jako „normální“, je způsobeno pouze extrémní redukcí haploidní fáze (gametofytu), který je celý skryt v diploidní generaci sporofytu (vlastní rostlině, jak ji známe) – k této záhadě „skrytého sexu rostlin“ se vrátíme v následující kapitole.



Obr. 3.3: Zvláštnosti ve stavbě rostlinného těla a v jejich rozmnožování. Rostliny tráví svůj život přisedlé na jednom místě (1), jejich tělo se skládá z opakujících se základních stavebních kamenů, modulů (2), což jim běžně umožňuje nepohlavní vegetativní množení (3). Rostliny praktikují i sex, ovšem pouze pasivní, který je zprostředkováván přenašečem pylu (např. hmyzem nebo větrem – 4). Jsou převážně hermafrodity (5), díky čemuž jsou často schopné samosprašení (6). Pro jejich životní cyklus je typické střídání haploidní a diploidní generace, tedy rodozměna, přičemž haploidní gametofyt je u krytosemenných silně redukován (7).

Další odlišnost souvisí s utvářením rostlinného těla. Rostlinný jedinec se skládá z opakujících se tří struktur: článků (neboli meziuzlinových článků, internodií; v jednotném čísle internodium, z lat. *inter* – mezi, *nodus* – uzlina), uzlin (nodů) a listů. Z uzlin mohou vyrůst postranní větve, ale i ony se budou skládat ze systému opakujících se uzlin, článků a listů. I když může být strom obrovský a zdánlivě mít komplikovanou stavbu koruny, ve skutečnosti můžeme jeho větve rozložit na tento základní motiv – článek, uzlina a příslušný list (**obr. 3.3**). Organizmy, u nichž je tělo tvořeno nekonečným opakováním jednoduchého motivu, se nazývají **modulární** (o modularitě a jejím vztahu k rozmnožování viz **rámeček 3.A**).

V modulární struktuře rostliny (tedy systému s opakujícími se motivy) jsou několikrát umístěny pohlavní orgány – rostlina nemá jedinou pohlavní žlázu, jak tomu bývá třeba u obratlovců. Naopak může tvořit tisíce květů. Díky tomu může docházet nejen k samosprašení v rámci jednoho květu, ale také mezi různými květy téže rostliny!

A nejen to. Pokud je rostlin na stanovišti více, mohou se chovat velmi **promiskuitně**. Mohou tvořit potomky s několika dalšími jedinci! A pokud jsou hermafrodity (což je nejčastější situace), mohou na sobě tvořit potomstvo s několika dárci pylu a zároveň jim mohou samy darovat pyl pro vznik jejich potomků! Jedna rostlina tak bude mít potomky s mnoha okolními jedinci, navíc svou genetickou informaci uplatní jako samec i jako samice, vždy několikrát. O tak silné promiskuitě se může většině živočichů jen zdát, snad jen s výjimkou přisedlých živočichů, kteří vypouštějí synchronizovaně svoje pohlavní buňky do vody (viz **rámeček 2.C v kap. 2.2**).

Modularita zároveň výrazně usnadňuje **nepohlavní rozmnožování**, které je další parketou rostlin. Při nepohlavním rozmnožování vzniká jedinec bez splývání gamet, představuje tedy genetickou kopii svého rodiče, jeho klon. U rostlin se setkáme se dvěma typy nepohlavního rozmnožování. Při prvním způsobu vegetativního rozmnožování se využívá orgánů, jejichž původní a hlavní funkce je vegetativní – kořene, stonku, listů (např. jahodník množící se šlahouny), nebo dochází k rozdělení celého jedince (např. vyrašení z podzemních dceřiných hlíz a zánik hlízy mateřské). Druhým způsobem nepohlavního rozmnožování je apomixie, tedy klonální množení pomocí semen. Na rozdíl od vegetativního rozmnožování se při apomixii uplatňují generativní orgány (květ, semena), embryo však vzniká nepohlavně.

V neposlední řadě se rostliny liší možnostmi předávat svým potomkům mutace vzniklé v průběhu individuálního života jedince. U mnohých živočichů se setkáváme s tím, že linie buněk vedoucí ke vzniku gamet se v ontogenetickém vývoji jedince odděluje již během embryonálního vývoje. Toto oddělení pohlavní a nepohlavní linie se nazývá weismannovská bariéra (viz **také kap. 1.1**). Mutace vzniklé v DNA tělních (somatických) buněk tak nemůže být předána potomkům, protože potomci vznikají z pohlavní linie buněk. U rostlin k takovému **oddělení pohlavní linie buněk nedochází** a květy vznikají ze stejné linie buněk jako listy, pouze pod vlivem jiných vývojových signálů. Rostliny tedy nemají weismannovskou bariéru.

Pokud dojde u rostliny ke změně genetické informace (např. mutacemi) během individuálního vývoje, může být předána potomkům při pohlavním rozmnožování.

3.2 Skrytý sex rostlin

Životní cyklus rostlin zahrnující pohlavní rozmnožování je typický střídáním dvou generací – tzv. **rodozměnou (metagenezi)**, viz **obr. 3.2**. S termínem metageneze jsme se setkali již u živočichů, rodozměna u rostlin je však v lecčems jiná. Pohlavní a nepohlavní generace se střídají pravidelně (u živočichů bývá několik nepohlavních generací za sebou). Hlavním rozdílem je ale to, že se u rostlin jednotlivé generace

3.A Co je ještě jedinec? Tělo rostlin (ale i některých přisedlých živočichů, např. korálů) se skládá ze stále stejných jednotek (**modulů**), které se opakují v několika hierarchických úrovních nad sebou. Základním modulem nadzemní části rostlinného těla je uzlina, na ni navazující článek a z ní vyrůstající list. Představte si nějakou krytosemennou rostlinu, například pryskyřník nebo kopřivu – je to vlastně skládanka neustále se opakujících hierarchicky poskládaných listů a stonkových článků; jen květy vypadají trochu jinak, jejich jednotlivé části jsou ale původně také listy, které se jen přeměnily a jejich příslušné články se redukovaly. Kořeny jsou také modulární, na nich to ale není tak jasně patrné. Modulární podoba s sebou nese řadu výhod – pokud se část těla ulomí nebo je sežrána, zmizí jen část modulů, které ze zbytku těla opět snadno dorostou.

Rostlinným modulem vyššího řádu však může být i celá jedna rostlina se stonkem, kořeny i květy. Takové jedné rostlině se říká **rameta**, celý vzájemně propojený soubor opakujících se modulů (ramet) se pak nazývá **geneta**. Představme si například záhon s jahodami – ačkoliv jsme na jaře vysadili jen několik málo zakládajících jedinců, jednotlivé genety během léta vytvořily spoustu svých modulárních kopií (ramet) a celý záhon je pak spleť ramet vzájemně propojených šlahouny. Co je však jedinec? Můžeme vyznávat dva extrémní pohledy. Z čistě genetického pohledu bychom mohli za jedince považovat soubor všech geneticky shodných ramet bez ohledu na to, zda jsou ještě propojené či nikoliv. Z pohledu vzhledu a funkce bychom však spíše mohli za plnoprávného jedince považovat každou jednotlivou rametu (na záhonu pak vidíme armádu dále a dále se množících klonů).

Z čistě praktických důvodů bude nejrozumnější považovat za jedince jen genetiku, která se skládá z propojených ramet (např. všechny rostlinky jahody pospojované šlahouny). Tento pohled má svou logiku, protože propojené ramety pořád (alespoň zčásti) fungují jako jeden celek, mohou si například posílat živiny, jejich kořeny se v půdě rozpoznávají apod. Je zřejmé, že při takovém pojetí vytvoříme nového jedince jahodníku snadno – prostým seknutím motyčkou. Pro zajímavost uvedme, že největším takto chápaným rostlinným jedincem je kořeny propojený háj tvořený topolem osikovitým (*Populus tremuloides*) v americkém Utahu. Tento pořizek, který má i své vlastní jméno (Pando), zabírá asi 43 hektarů, váží kolem 6 000 tun a není mladší než 80 000 let. Svou hmotností tak představuje největší živý organizmus na Zemi.

Jako při každé umělé definici ale vždy někde nastane problém, například pokud spoje mezi rametami nebudou jasně patrné. Představme si například postupně se rozrůstající trs trávy, kterým navíc prorůstají ramety náležející k dalšímu trsu... Opět se tu ukazuje známý fakt, že v přírodě nemůžeme nic, ani definici jedince, napasovat do jasných škatulek.

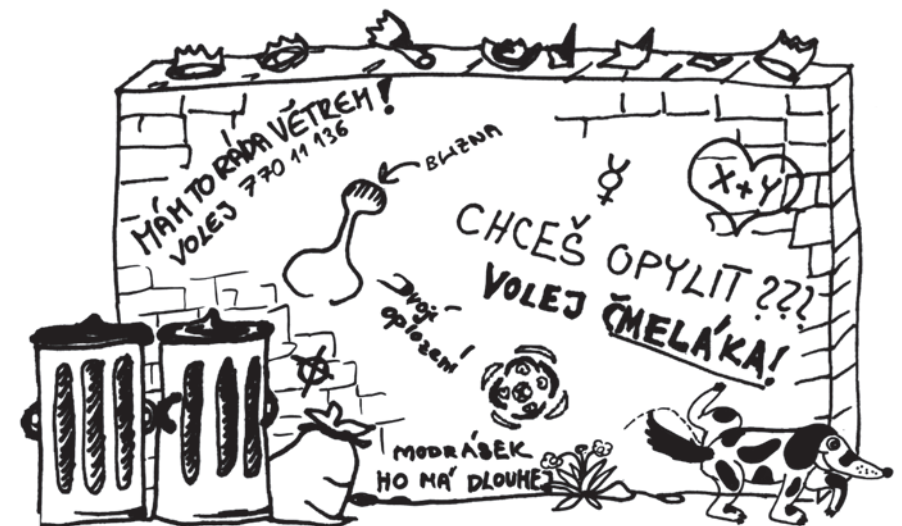
liší v počtu chromozomových sad (u živočichů zůstávají obě generace diploidní, výjimkou jsou případy s haploidními samci).

Pohlavní generace rostlin se nazývá **gametofyt** a je **haploidní**, zatímco nepohlavní **sporofyt** je **diploidní**. Obě generace jsou bytostně spjaty a jedna dává vzniknout druhé.

Dříve než se pustíme do rozebírání životního cyklu krytosemenných (Angiospermae), ještě jednou se pozastavíme nad dvěma důležitými pojmy – gameta a spora. **Spora** (výtrus) je produktem meiózy sporofytických buněk a vzniká z ní gametofytická generace. Spory jsou tvořeny ve specializovaných útvech zvaných sporangia (výtrusnice). **Gamety** vznikají mitotickým dělením buněk gametofytu. To je zásadní rozdíl oproti gametám živočichů, které vznikají meiózou! Rostlinné gamety splývají za vzniku zygoty, která se postupně vyvíjí v embryo a zralý sporofyt.

Striktně vzato jsou strukturami sexuálního rozmnožování rostlin pouze gamety, protože ony spolu splývají a vedou ke vzniku nových kombinací genotypu. Oproti tomu spory jsou vlastně strukturami nepohlavního množení – jsou sice haploidní, ale nespývají spolu, „pouze“ dávají vzniknout gametofytické haploidní generaci. Na první pohled nás to může mást, protože při pohlavním rozmnožování známém u živočichů na sebe jeho obě základní složky (meióza a oplození) těsně navazují. U vyšších rostlin jsou ale odděleny díky existenci gametofytu (co to znamená pro chápání pohlaví a pohlavních orgánů u rostlin, se dočtete v **ráměčku 3.B**).

Z evolučního hlediska je zajímavá otázka, proč se vůbec takovéto podivné střídání generací vytvořilo. Odpověď je zřejmě vcelku jednoduchá: pravděpodobně se jedná o ještě ne zcela dokončený přechod od čistě haploidních rostlin k diploidním.



Předek rostlin pravděpodobně trávil většinu života v haploidní fázi (tedy jako gametofyt). Jenže i tito předkové ovládali sexuální množení.

Na haploidních jedincích vznikaly haploidní gamety. Gamety opačného pohlaví pak spolu splývaly za vzniku zygoty, čímž se dostáváme k diploidní fázi cyklu. U prapředků však zygota okamžitě podléhala meióze, čímž opět došlo k redukci genetické informace na haploidní. Diploidní fáze, sporofyt, se tak původně omezoval pouze na zygotu. Pro toto vysvětlení svědčí fakt, že nejbližší předkové vyšších rostlin trávil celý svůj život, s výjimkou zygoty, v haploidní fázi – jedná se o určité skupiny zelených řas, z nichž známější jsou parožnatky (Charophyceae) a spájivky (Zygnematomyphyceae).

Postupně ale došlo k oddálení meiózy a zygota se několikrát mitoticky rozdělila za vzniku embrya (zárodku). Do životního cyklu přibylo tímto krokem další mnohobuněčné stadium, kterému říkáme sporofyt (embryo představuje mladý sporofyt) – viz **obr. 3.4**.

3.B Co jsou pohlavní orgány rostlin? Celou touto kapitolou se táhne jako červená nit jedna nesrovnalost. Zatímco neustále hovoříme o gametofytu jako pohlavní generaci, zároveň opakovaně zmiňujeme pohlavní orgány (tyčinky, pestíky) přítomné na nepohlavní generaci sporofytu. Navíc i celý květ bývá často označován jako rostlinný pohlavní orgán (raději nezmiňovat při předávání kytice...). A aby toho nebylo málo, v případě gametofytů původnějších skupin rostlin, jako jsou mechy nebo kapradiny, navíc slyšíme o zcela jiných pohlavních orgánech – samčích pelatkách (antheridiích) a samičích zárodečnicích (archegoniích). Které z těchto orgánů tedy představují pohlavní orgány rostlin?

Celý ten zmatek budeme muset začít rozmatávat od gametofytů. Opravdovými a prapůvodními pohlavními orgány jsou totiž opravdu pelatky a zárodečnický (přítomné na gametofytu), neboť v nich přímo vznikají gamety. Jenže vlivem extrémní redukce gametofytu v průběhu rostlinné evoluce oba tyto orgány zanikly, až z nich v několikabuněčných gametofytech krytosemenných nezbylo nic (zárodečnický jsou zachovány ještě u většiny nahosemenných).

I tyto drobné gametofyty jsou ale u semenných rostlin pohlavní (pylová láčka a zárodečný vak), a co více, vznikají z pohlavně odlišných spor, které se tvoří v oddělených sporangiích. Celý problém oddělení pohlaví se proto dostává i „o generaci zpět“, na teoreticky nepohlavní generaci sporofyt. V květu pak máme tyčinky vytvářející drobné a transportovatelné samčí spory (pylová zrna) a také pestíky s vajíčky, v nichž vznikají dobře zásobené a nepohyblivé samičí spory (základ zárodečného vaku) – nu, neříkejte tomu pohlavní orgány!

Z evolučního hlediska je důležité, že přírodní výběr působí především právě na takto pohlavně oddělené útvary sporofytu. Vzpomeňme například různé interakce květů s hmyzími opylovači. Gametofyt je zkrátka příliš maličký, ukrytý a závislý na sporofytu. I tak ale existují případy, kdy pohlavní výběr působí přímo na gametofyt – například proces prorůstání pylové láčky čnělkou.

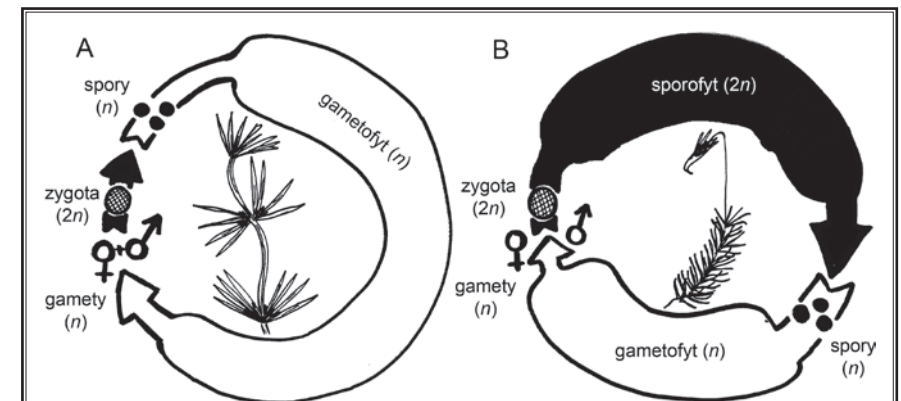
A jak je to s květem jako pohlavním orgánem? Vzhledem k tomu, že kromě tyčinek a pestíků jej tvoří také kalich a koruna (popř. i další části), které hrají klíčovou roli v lákání opylovačů, funguje květ do značné míry jako jeden funkční celek. A jeho hlavní funkcí je pohlavní rozmnožování – tedy zase důvod, proč mu říkat pohlavní orgán!

Jenže ani ponechání obou rovnocenných generací se neukázalo být výhodné a během evoluce došlo postupně k převládnutí jedné z nich. Pro rostliny totiž zřejmě bylo problémem mít gametofyt a sporofyt podobného vzhledu a podobných ekologických nároků. Za takových okolností si obě generace vzájemně konkurují, a na dané stanoviště se tak vejde méně rostlin než v případě druhů, které budou mít jednu z generací odlišnou (např. zmenšenou).

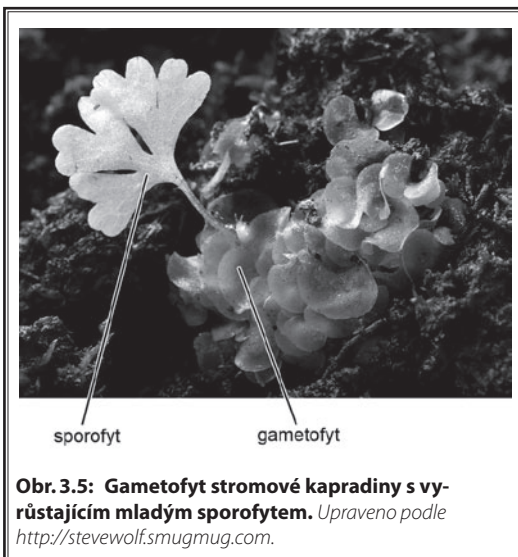
U játrovek, mechů a hlevíků (souhrnně zahrnovaných do nesourodé skupiny mechorostů) je převládající generací gametofyt. To je ta drobná zelená rostlinka mechu. Nezelený sporofyt (štet s tobolek) vyrůstá po splynutí gamet přímo z gametofytu, jímž je vyživován, a je na něm zcela závislý (s částečnou výjimkou hlevíků, jejichž sporofyt je zelený). O životním cyklu mechorostů se blíže dočtete v přípravném textu *BiO 2000 – Rozmnožování organismů*, s. 34–35.

Oproti tomu plavuně (Lycopodiophyta), kapradiny a přesličky (Monilophyta), nahosemenné (Gymnospermae) a krytosemenné (Angiospermae) se vydaly cestou opačnou. Upozorňujeme, že skupina kapradorostů zahrnovala nepříbuzné skupiny organismů (plavuně, přesličky a kapradiny) a že se v dnešní době užívají výše zmiňované názvy, které oddělují jednotlivé skupiny podle příbuznosti. Dominantní životní formou je u těchto skupin sporofyt. Gametofyt je u starších skupin ještě mnohobuněčný, ale u mladších linií (krytosemenné) dochází k jeho redukci na pouhých několik buněk.

I tato postupná redukce gametofytu má své logické opodstatnění. Poté, co byl gametofyt zredukován na podobu drobného samostatného útvaru, jak jej známe například u kapradin (**obr. 3.5**), byl vyřešen problém konkurence, avšak nastala jiná, možná závažnější potíž. K čemu je rostlině tvorba dokonalého a úspěšného sporofytu, když je jeho další rozmnožení závislé na přežití takového „nedomrlého“ gametofytu? V této chvíli nastoupily semenné rostliny se svou klíčovou inovací,



Obr. 3.4: Srovnání životních cyklů. A – řasy nejbliže příbuzné vyšším rostlinám (spájivky a parožnatky), B – vyšší rostliny. U vyšších rostlin došlo k začlenění diploidní generace (sporofytu) do cyklu.



totiž „skrytím“ gametofytu do těla vzrostlého sporofytu, který ho může mnohem efektivněji chránit i vyživovat.

Pak už bylo snadné tělo gametofytu dále redukovat až na dnešní typicky tří- či osmijaderné gametofyty krytosemenných rostlin. Je zajímavé, že podobný trend, tedy pokus „schovat“ gametofyt ve svém těle (nebo alespoň spoře) potkáváme i u jiných skupin vyšších rostlin – u části plavuní (vranečků a šidlatek) a u podivných vodních kapradin, například u marsilky (rod *Marsilea*) a nepukalky (rod *Salvinia*).

Je zajímavé, že krytosemenné

rostliny to s péčí dotáhly ještě dále. V těle matky totiž neschovávají pouze gametofyt, ale vyvíjí se tam i embryo. Embryo opouští matku až v pokročilé fázi vývoje a navíc na cestu dostane zásobní látky (např. endosperm, viz níže) a ochranu v podobě tvrdých obalů semene. Takto propracovanou péčí o potomstvo sdílí krytosemenné pouze se živorodými živočichy (především savci).

V tomto textu se nadále budeme věnovat právě krytosemenným, na nichž si vysvětlíme, jak rostliny provozují sex. Zájemce o detailní popis životních cyklů plavuní, kapradin či nahosemenných odkazujeme opět na *přípravný text BIO 2000 – Rozmnožování organismů*, s. 36–41, případně na středoškolské učebnice biologie.

Životní cyklus krytosemenných rostlin

Nejprve se podíváme na životní cyklus krytosemenných jako celek, přičemž v následujících podkapitolách si některé jeho fáze probereme detailněji (obr. 3.2 a obr. 3.6).

Cyklus začneme u dospělé rostliny. Představte si například lilii (rod *Lilium*). Dospělá rostlina je diploidní (má dvě sady chromozomů) a náleží ke sporofytické fázi vývoje rostliny. K rozmnožování jsou uzpůsobeny generativní orgány – tedy květy a plody. Ostatní orgány určené k udržování životních funkcí rostliny se nazývají vegetativní (patří k nim kořen, stonk a listy).

Dospělá rostlina vytváří květy. K tomu, aby vznikly květy, musí rostlina být dospělá a posleze obdržet příslušné vnitřní signály i signály z vnějšího prostředí. Jmenujme například správnou teplotu, délku dne a vystavení rostliny nízkým teplotám

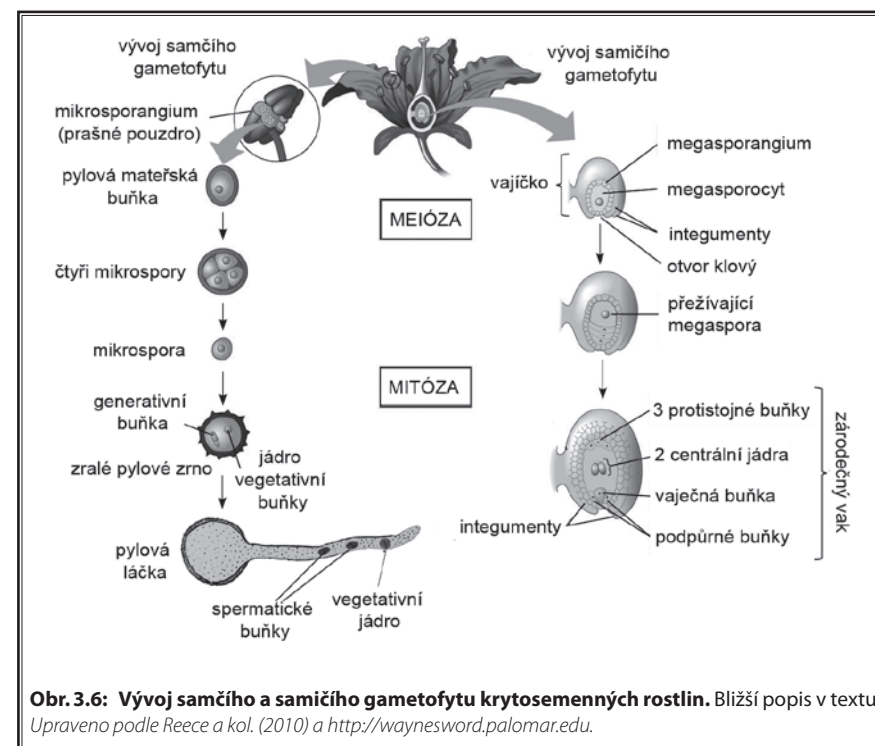
před nástupem kvetení. V neposlední řadě je nutná správná hladina fytohormonů (rostlinných hormonů).

Typický květ se skládá z několika kruhů květních orgánů (obr. 3.1). Během evoluce se květ vyvinul z listů, pouze květní lůžko je odvozeno ze stonku.

Vypadají-li vnější květní obaly jinak než vnitřní, mluvíme o korunních a kališních lístcích. Nápadně zbarvené koruny a zelené kalichy má většina rostlin (představte si např. jablono, *Malus* nebo pryskyřník, *Ranunculus*). Výše zmiňovaná lilie však vnější i vnitřní obaly odlišené nemá a nápadné lístky obalující květ nazýváme okvěti. Uvnitř květu pak najdeme samotné pohlavní orgány – tyčinky a pestík(y) (obr. 3.1). Stavba květu je detailněji popsána v *přípravném textu BIO 2000 – Rozmnožování organismů*, s. 43–46, tuto pasáž doporučujeme ke zhlédnutí.

Uvnitř pohlavních orgánů vznikají samčí a samičí spory. Jak jsme si už říkali, spory vznikají meiózou a dávají vznik gametofytu. Pro pochopení dalšího textu je zcela zásadní si uvědomit, že **spory** a následně i **gametofyty** jsou u krytosemenných rostlin **odděleného pohlaví** – samčí a samičí.

Mikrospory (samčí spory) jsou strukturami, z nichž se vyvíjejí pylová zrna. Z mikrospory vznikají mitózou nezralá pylová zrna, obsahující 2 buňky – už ta považujeme za počátek vývoje samčího gametofytu. Zralá pylová zrna jsou dvojbuněčná



Obr. 3.6: Vývoj samčího a samičího gametofytu krytosemenných rostlin. Bližší popis v textu. Upraveno podle Reece a kol. (2010) a <http://waynesword.palomar.edu>.

nebo trojbuněčná, a protože jsou tím, co nejvíce připomíná sporu (širitelné a pevně obalené stadium), jsou občas v ekologicky a systematicky zaměřené literatuře také nazývána mikrosporami – z pohledu vývojové biologie rostlin je však toto označení nepřesné (ta nazývá mikrosporou pouze vývojová stadia do první pylové mitózy a ne samotný nezralý a zralý pyl). Dalším stadiem samčího gametofytu je pylová láčka, tedy útvar vzniklý po vyklíčení pylu na blizně. Z ní se potom uvolňují samčí gamety.

V případě megaspor (samičích spor), samičího gametofytu a samičích gamet je situace složitější a k jejímu popisu se vrátíme za chvíli – nyní si řekněme, že vše souvisí se vznikem a vývojem zárodečného vaku v rostlinném vajíčku. U krytosemenných jsou gametofyty obklopeny buňkami sporofytu a jsou na něm závislé. Další charakteristikou gametofytu krytosemenných je jeho silná redukce – samčí gametofyt se ve zralém stadiu skládá ze tří jader, zatímco samičí gametofyt je typicky osmijaderný.

Splynutím gamet, tedy oplozením, vzniká zygota. Protože splynuly dvě haploidní buňky, je obnoveno množství chromozomů na dvě sady. Zygota je tedy diploidní a náleží k nové sporofytické generaci. Ze zygoty se posléze po sérii několika mitotických dělení vyvíjí embryo, které je společně s vyživovacími a ochrannými pletivy složkou semene. Semena nejsou u krytosemenných umístěna volně, ale jsou chráněna plodem (odtud název krytosemenné – semena mají ukryta v plodu). Zralé semeno může vyklíčit a může se z něj vyvinout nová dospělá rostlina, která bude náležet ke sporofytické části cyklu. V jejích květech pak ve skrytu může dojít opět k sexuálnímu rozmnožování.

Samčí gametofyt

Začneme u samčího pohlavního orgánu, který je ještě součástí sporofytu – tyčinky. Tyčinka se skládá z prašníků a nitky (**obr. 3.1**), pylová zrna vznikají v prašnicích.

Tvorba pylu začíná tak, že uvnitř prašníků, pod vrstvou pokožky (epidermis), se zakládají dva typy buněk. První typ buňky, tzv. pylová mateřská buňka (zvaná také mikrosporocyt), představuje diploidního předka, z něhož meiotickým dělením vzniknou čtyři haploidní mikrospory.

Druhá buňka představuje jednu ze součástí buněčné vrstvy, která zodpovídá za výživu vznikajících mikrospor (a následně pylových zrn). Kromě toho se v těchto vyživujících buňkách syntetizují součásti vnější buněčné stěny pylu (exiny), které hrají důležitou úlohu při ochraně pylového zrna. Exina je tvořena úžasným „vynálezem“ rostlin – extrémně odolným polymerem zvaným **sporopolenin**. Sporopolenin je tak pevný, že s jeho trávením mají problém i bakterie (ve vhodném prostředí se pylová zrna zachovávají až desítky tisíc let). Proteiny a další polysacharidy přítomné v exině se pak podílí na rozpoznávání pylu na blizně opylené rostliny (o tom více v **kap. 3.4**). Obal pylového zrna je obdobou obalů spory mechů či kapradin (odtud název *sporopolenin*). Kromě toho nalezneme sporopolenin už na sporách některých zelených řas.

Vrátme se nyní k mikrosporám, které vznikly meiotickým dělením z pylové mateřské buňky. Stadium mikrospory končí první pylovou mitózou. Po tomto buněčném dělení vzniká pylové zrno, které náleží už ke gametofytické generaci. Zajímavostí této mitózy je, že při ní vznikají dvě nestejně velké buňky, vegetativní a generativní. **Vegetativní buňka** je velká buňka, která časem obklopuje menší buňku **generativní**. Generativní buňka dá posléze vzniknout gametám, které se u krytosemenných nazývají **spermatické buňky** – buněčné dělení, jímž vznikají spermatické buňky, označujeme jako druhou pylovou mitózu. Vegetativní buňka se už dále nedělí, její úlohou je po dopadu na bliznu (opylení) vyklíčit v pylovou láčku a dopravit vzniklé gamety k zárodečnému vaku.

Pylové zrno může být uvolňováno v **dvojbuněčném stadiu** (obsahuje buňku vegetativní a generativní), jak se tomu děje asi u 70 % rostlinných čeledí, například lilkovitých (*Solanaceae*) včetně modelového tabáku virginského (*Nicotiana tabacum*) či liliovitých (*Liliaceae*). K mitóze generativní buňky dochází až po opylení při růstu pylové láčky.

U zbylých rostlinných čeledí však k mitóze generativní buňky dochází už před uvolněním zralého pylu z prašníků. Zralý pyl tak bude **trojbuněčný** a už bude obsahovat obě gamety, tedy spermatické buňky. S tímto typem pylu se setkáváme například u lipnicovitých (*Poaceae*) či brukvovitých (*Brassicaceae*) včetně modelového huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Více se dozvíte v **ráměčku 3.C**.

Spolu s tvorbou gametofytu a se zráním pylových zrn dozrává i prašík. Jeho nitky se prodlužují, aby se prašík dostal dostatečně vysoko a pyl měl šanci opustit květ. Kromě toho postupně odumírají buňky stěny prašníku – stěna prašníku pak praskne a uvolní se pylová zrna.

Zralý pyl je dopraven za pomoci opylovače (kterým může být nějaký živočich, vítr nebo voda) na bliznu téže nebo jiné rostliny (v případě samosprašení nejsou služby opylovače vždy potřeba). Tento jev se nazývá **opylení**. Proces opylení a s tím spojené fascinující interakce rostlin s jejich opylovači jsou předmětem celé samostatné vědní disciplíny a není naším cílem je zde rozvádět – případně zájemce o rozšiřující informace ale můžeme odkázat na *přípravný text BiO 2008 – Mutualizmus, s. 40–56*).

To, že dojde k opylení, však ještě neznamená, že gamety obsažené v daném pylovém zrnu skutečně oplodní vaječnou buňku! Na bliznu se obvykle dostává směs pylu – pyl daného druhu rostliny, ale i pyl cizích druhů. První nutnou podmínkou je, že blizna musí rozpoznat, že pyl náleží danému druhu rostliny. Jedině tehdy mu bude povoleno vyklíčit v pylovou láčku (viz **ráměček 3.D**). Přesto i pyl příslušného druhu nemusí vyklíčit. Pochází-li z téhož jedince, k vylíčení pylu často nedojde, popř. se růst pylové láčky rychle zastaví, protože se tak rostlina brání samosprašení (ke konkrétním mechanismům se vrátíme v **kap. 3.4**). Po prorůstání pylové láčky čnělkou dosáhne vrchol láčky semeníku se zralými zárodečnými vaky. Až ve vajíčku pak dojde k vlastnímu oplození – tedy splynutí **spermatických buněk** (samčích gamet) s příslušnými buňkami zárodečného vaku (viz **kap. 3.2**).

Zajímavé jsou velké rozdíly v délce prodlevy mezi opylením a následným oplozením. Zatímco u nejrychlejších druhů roste pylová láčka rychlostí asi jednoho centimetru za hodinu (např. kukuřice) a po opylení takřka okamžitě klíčí, u orchideje rodu *Phalaenopsis* uplyne mezi opylením a oplozením až neuvěřitelných 80 dní.

3.C Dvojbuněčný nebo trojbuněčný pyl? V základním textu jsme zmínili, že většina rostlin tvoří zralý pyl obsahující dvě buňky, ale že u některých rostlin najdeme buňky tři. Většinou tvoří celá rostlinná čela jediný typ pylu, ale občas se setkáme i s rody, kde se jednotlivé druhy typem pylu odlišují.

Jak je to z evolučního pohledu? Domníváme se, že dvojbuněčný pyl je původním znakem. O tom svědčí fakt, že s trojbuněčným pylem se setkáváme u mnohých nepříbuzných skupin, jejichž předkové původně měli dvojbuněčný pyl. Naopak k návratu od trojbuněčného k dvojbuněčnému pylu během evolučního vývoje nedošlo (nebo se o tom přinejmenším neví).

Přibližme si nejprve výhody dvojbuněčného pylu. Jedná se o „pouhé“ hypotézy, jejichž platnost je obtížně dokazatelná. Dvojbuněčný pyl bývá mnohem odolnější než trojbuněčný. Za tuto odolnost zodpovídají dva faktory – prvním je to, že dvojbuněčný pyl má více dehydratovanou cytoplazmu. Menší množství obsažené vody činí dvojbuněčný pyl odolnějším třeba proti vyschnutí (obdobně například mezi plody jsou ty suché odolnější než ty dužnaté). Druhým faktorem zlepšujícím odolnost dvojbuněčného pylu je to, že je méně vyvinutý a obsažené látky jsou „ušetřeny“ na počáteční fázi růstu pylové láčky. Trojbuněčný pyl naopak spotřebovává značné množství uskladněných látek při dělení generativní buňky na dvě buňky spermatické, a je tak daleko více závislý na výživě od čnělky.

Jak tomu bývá v přírodě obvyklé, i trojbuněčný pyl má své výhody. Vzhledem k tomu, že obě spermatické buňky jsou uvnitř připraveny, je vývoj pylové láčky snazší, protože druhá pylová mitóza už proběhla – spermatické buňky jsou tedy připraveny k oplození. Navíc je-li trojbuněčný pyl méně dehydratovaný, růst pylové láčky může začít takřka okamžitě – oproti tomu dvojbuněčný pyl se musí nejprve rehydratovat (tedy znovu zavodnit svoji cytoplazmu). Trojbuněčný pyl je tak vhodný v podmínkách, kde je zapotřebí rychlý start růstu pylové láčky, ale kde pylové zrno nemusí dlouho přežívat ve vnějších podmínkách, popř. kde vnější podmínky nejsou příliš extrémní (např. kde není vzduch příliš suchý).

Úchvatným příkladem, který napovídá o platnosti této hypotézy, je čerimoja *Annona cherimola*, primitivní krytosemenná rostlina. Jedná se o vzácný příklad, kdy jeden druh rostliny tvoří jak dvojbuněčný, tak trojbuněčný pyl. Ba co víc, oba typy pylu se tvoří na jediné rostlině, uvnitř každého prašníku! Za chladného počasí převládá tvorba dvojbuněčného pylu – nejspíše se vyplatí tvořit pyl, který lépe odolává vnějším podmínkám a který má vyšší šanci přežít i delší transport. Pokud je teplota vzduchu vyšší, tvoří čerimoja převážně pyl trojbuněčný – za vyšší teploty probíhá vývoj samičího gametofytu rychleji, a je tak přednostně důležité, aby k oplození stihlo dojít, než květ „zvadne“. Poměr dvojbuněčného a trojbuněčného pylu se tak mění takovým způsobem, aby se čerimoja mohla co nejefektivněji množit. Podotýkáme, že oba dva typy pylu mohou dát vzniknout rovnocenně kvalitním potomkům, liší se „jen“ vhodností za daných okolních podmínek.

Tab. 3.1: Názvy rozmnožovacích útvarů u krytosemenných.

♂		♀	
obecný název	název u krytosemenných	obecný název	název u krytosemenných
list nesoucí mikrosporangia (mikrosporofyl)	tyčinka	list nesoucí megasporangia (megasporofyl)	plodolist (plodolisty srůstají v pestík)
mikrosporangium (samčí výtrusnice)	prašné pouzdro	megasporangium (samičí výtrusnice)	vajíčko
mikrospora (samčí spora)	nezralé pylové zrno	megaspora (samičí spora)	nezralý zárodečný vak
samčí gametofyt	zralé pylové zrno a pylová láčka	samičí gametofyt	zralý zárodečný vak
samčí gameta	spermatická buňka	samičí gameta	vaječná buňka

Samičí gametofyt

Samičí pohlavní orgán, pestík, můžeme rozčlenit na bliznu, čnělku a semeník (**obr. 3.1**). Na bliznu dopadá pyl, pletivy čnělky prorůstají pylové láčky a v semeníku je ukryt samičí gametofyt.

Začneme **vajíčkem** (megasporangiem), tedy útvarem, kde se zakládají samičí spory (megaspory). Pozor! Vinou nešťastného názvosloví je pod termínem vajíčko

3.D Rozeznání pylu vlastního druhu. Představte si vítr, který unáší pyl mnoha druhů rostlin. Je pouze otázkou náhody, kam pyl dopadne. Pokud vůbec dopadne na bliznu, nemusí to vůbec být blizna stejného druhu. Nebo jiná situace: představte si hmyzího opylovače, který přelétává z květu na květ. Pověštinou si všimá několika druhů a rodů rostlin. Spolu se správným přenosem mezi jedinci stejného druhu musí pyl nutně tu a tam skončit na blizně jiného druhu, nebo dokonce rodu. A co s pylem, který nepatří stejnému druhu?

Blizna dokáže většinou rozeznat vlastní pyl (popř. pyl několika příbuzných druhů) a o pylu cizích druhů nebo rodů se vůbec „nedozví“. Taková cizí zrna zpravidla nevyklíčí nebo přestanou růst někde uprostřed čnělky. To se děje z důvodu, že si pyl a blizna mezi sebou „nerozumí“, protože každý produkuje jiné biochemické signály, kterým „rozumí“ pouze vlastní druh (popř. několik blíže příbuzných druhů). Tento komunikační problém lze s jistotou nadsázkou připodobnit k tomu, že pyl klepe na dveře (tedy na bliznu), ale blizna s čnělkou ho „neslyší“ a „dveře“ neotevře. Na rozdíl od inkompatibility vlastního pylu (viz **kap. 3.4**) tak vlastně blizna o pylu neví, nerozpoznává ho, a pyl neklíčí právě díky tomuto „nezájmu“, ne kvůli aktivním mechanismům, které ho zabíjejí.

Na tomto jevu je také patrné to, že blizna vysílá látky, které podporují růst pylové láčky – jedná se tedy o souhrn obou pohlaví, ne o násilné prorůstání pylové láčky bez „vědomí“ blizny.

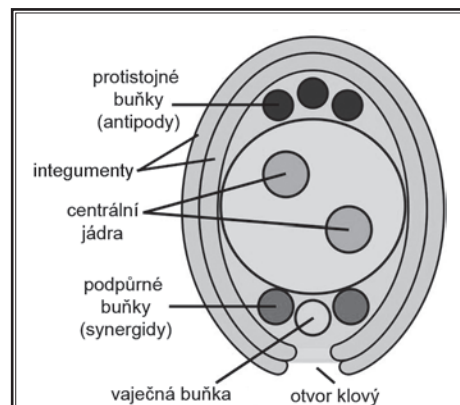
míněno u rostlin něco zcela jiného než u živočichů. Vajíčko živočichů je přímo samičí gameta. Oproti tomu vajíčko rostlin je složitý mnohobuněčný orgán, v jehož útrobách se teprve časem vyvíjí vlastní samičí gameta (zvaná vaječná buňka). Tyto dvě struktury je tedy nutno důsledně odlišovat.

Vajíčko se zakládá z pletiva zvaného placenta, které bývá typicky uspořádáno v pruzích na vnitřní straně semeníku. To, jak jsou vajíčka v semeníku uspořádána a kolik jich bude, je většinou druhově specifickým znakem. Například u většiny trav a jejich příbuzných (řád Poales) se setkáme s jedním vajíčkem, u huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) je jich 50–60 a u čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*) můžeme v semeníku nalézt až 10 000 vajíček.

Podívejme se nyní na vnitřní stavbu vajíčka. Vajíčko se skládá ze základního pletiva (**nucellus**), které je obaleno dvěma vaječnými obaly **integumenty** (obr. 3.6 a obr. 3.7). Integumenty neobalují vajíčko úplně. Ve spodní části zůstává **otvor klovy** (mikropyle), místo, kudy se později dostane pylová láčka k vaječné buňce.

Cesta k samičímu gametofytu začíná u jedné z buněk nucellu, která se zvětší a vytvoří stále ještě diploidní **materšskou buňku zárodečného vaku** (megaspocyt). Až nyní následuje meióza a vznikají čtyři haploidní buňky, **megaspory** (samičí spory, obr. 3.6). Na rozdíl od samčího gametofytu (kde se vyvíjejí všechny čtyři spory) se většinou dále vyvíjí jediná buňka a zbývající tři projdou programovanou buněčnou smrtí (apoptózou). Ve vajíčku tak zbývá jediná haploidní megaspóra.

Z megaspory vzniká samičí gametofyt, který se častěji nazývá **zárodečný vak**. Nejprve dojde ke třem mitotickým dělením, která však nejsou následována buněčným dělením – tedy tvorbou buněčných stěn. Vzniká tak osmijaderný zárodečný vak. Poté se vytvoří buněčné přepážky a buňky jsou přesně uspořádány. **Vaječná buňka** (oosféra, samičí gameta) je obklopena dvěma **podpůrnými buňkami** (synergidami). Naproti ní se nacházejí tři **protistojné buňky** (antipody, obr. 3.7). Zbývající dvě jádra přítomná uprostřed zárodečného vaku splynou, a vzniká tak diploidní **centrální jádro zárodečného vaku** (zbylých šest buněk zůstává haploidních). Ještě jednou připomínáme, že vaječná buňka a vajíčko u rostlin představují odlišné struktury a tyto pojmy nelze zaměňovat!



Obr. 3.7: Schéma zralého zárodečného vaku. Dvě centrální haploidní jádra časem splyvají v jediné diploidní centrální jádro zárodečného vaku. Upraveno podle <http://www.sciencekids.co.nz>.

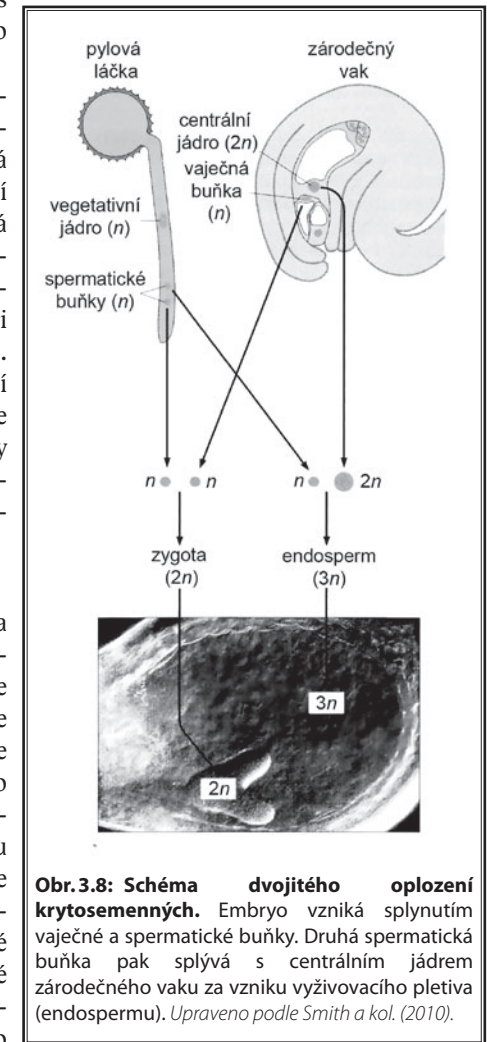
Takto popsaný vývoj zárodečného vaku je nejčastější a podle rdesna, u něhož byl poprvé popsán, se nazývá

typ **Polygonum**. Je však dobré upozornit, že existuje celá škála odchylek lišících se například počtem zanikajících megaspór nebo počtem jader zárodečného vaku. Těm se ale blíže zabývat nebudeme.

A nyní nastal čas vrátit se k samičímu gametofytu – pylové láčce. Ta prorůstá otvorem klovy a k zárodečnému vaku přináší dvě spermatické buňky. Podpůrné buňky navádějí pylovou láčku podobně, jako maják navádí loď do přístavu, tedy ne světlem, ale chemickými signály. Pylová láčka doroste k jedné z podpůrných buněk. Tato buňka prochází po kontaktu s pylovou láčkou programovanou buněčnou smrtí, aby udělala prostor pro přenos spermatických jader do zárodečného vaku.

Obě spermatické buňky jsou uvolněny z pylové láčky. První z nich splyne s vaječnou buňkou, čímž vzniká zygota a posléze embryo. Diploidní jádro zárodečného vaku pak splyvá s druhou spermatickou buňkou. Protože splyvá diploidní a haploidní buňka, bude vzniklé jádro obsahovat tři sady chromozomů – bude triploidní. Tímto splynutím vzniká sekundární vyživovací pletivo (endosperm). Je tedy zřejmé, že krytosemenné rostliny mají **dvojitě oplození** a obě spermatické buňky jsou při pohlavním rozmnožování využity (obr. 3.8).

Vývoj embrya a endospermu
Dvojitým oplozením vzniká zygota a triploidní jádro endospermu. Oplozené vajíčko se vyvíjí v semeno. Je dobré si uvědomit, že zygota obsahuje polovinu genetické informace od otce a druhou polovinu od matky, zatímco triploidní jádro nese dvě kopie mateřské genetické informace a jedinou kopii otcovskou. Kromě toho je zde stále přítomen nucellus, tedy původní sporofytické pletivo vajíčka, které nese jen dvě kopie původní mateřské genetické informace. Sečteno a podtrženo, oplozené vyvíjející se vajíčko



Obr. 3.8: Schéma dvojitého oplození krytosemenných. Embryo vzniká splynutím vaječné a spermatické buňky. Druhá spermatická buňka pak splyvá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku vyživovacího pletiva (endospermu). Upraveno podle Smith a kol. (2010).

je tvořeno pletiv s různě vyváženou směsí mateřských a otcovských genů – takový genetický „zmatek“ v živém světě hned tak někde nenajdeme!

Integumenty se přeměňují v osemení, zatímco nucellus bývá nejčastěji spotřebován a přetrvává jen jako vrstva odumřelých buněk pod osemením. U některých rostlin však z nucellu vzniká vyživovací pletivo zvané **perisperm**. Pozor! Perisperm je původu sporofytického, je tudíž diploidní a nese genetickou informaci mateřského sporofytu. Tvoří se například u rostlin z čeledi pepřovníkovitých (*Piperaceae*), leknínovitých (*Nymphaeaceae*) a hvozdíkovitých (*Caryophyllaceae*).

Endosperm je na rozdíl od perispermu triploidní a vzniká až při dvojitém oplození. V závislosti na konkrétní skupině rostlin může endosperm postihnout různý osud.

U většiny dvouděložných (Rosopsida) je spotřebován rostoucím embryem a zásoba živin pro vyklíčení je pak uchována v samotném embryu, přesněji v prvním páru „listů“ zvaných **děložní listy** (dělohy). Na zásobních děložních listech si pochutnáváme, například pokud jíme hrách, fazole, nebo čočku – tedy zástupce čeledi bobovitých (*Fabaceae*).

Oproti tomu u lipnicovitých (*Poaceae*) endosperm v semeni zůstává a je embryem využit až při klíčení. Zásoby z endospermu pak jíme například v chlebu, rýžovém nákypu nebo popcornu, protože mezi lipnicovité patří všechny obiloviny (pšenice, ječmen, rýže, žito, oves, kukuřice apod.). Olejem bohatý endosperm představuje i bílá část kokosového „ořechu“ (samotný oloupaný kokosový „ořech“ je vlastně obří peckou peckovice).

Naopak u některých rostlin se endosperm netvoří vůbec. Známým příkladem je čeleď vstavačovitých (*Orchidaceae*), jejíž zástupci produkují obrovské množství malých semen. Tato malá semena jsou unášena větrem, takže při jejich naplnění endospermem by byla příliš těžká a šíření by bylo ztíženo, ne-li nemožné. O výživu klíčícího semene orchidejí se potom starají mykorrhizní houby, na nichž klíčí orchidej vlastně parazituje.

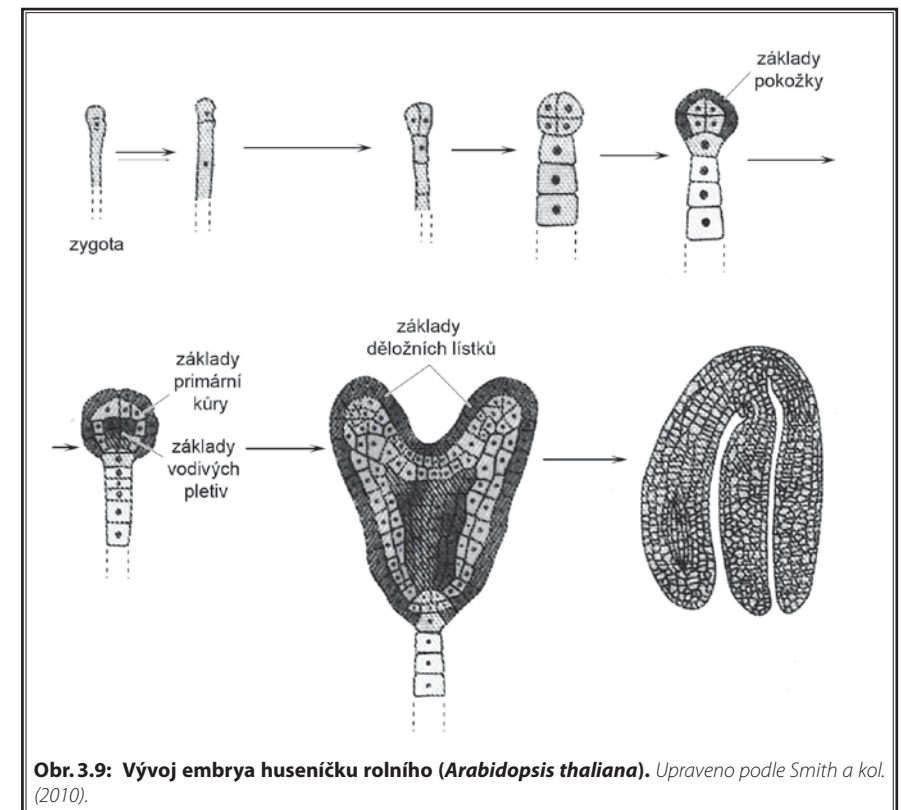
Semena jsou u krytosemenných rostlin ukryta v plodech. Plod vzniká přeměnou semeníku, obvykle je tato přeměna podmíněna přítomností embrya a jeho pokračujícím vývojem, i když to nemusí platit u všech rostlin (viz **rámček 3.E**).

3.E Partenokarpie. Plod krytosemenných rostlin vzniká přeměnou semeníku. Tato přeměna je obvykle nastartována oplozením a vývojem embrya. U některých druhů rostlin však vyvíjející se embryo není zapotřebí a vznikají plody bez obsažených semen – tento jev se nazývá **partenokarpie** (z řec. *parthenos* – panna; *karpos* – plod). Partenokarpické plody mohou vznikat bez oplození vaječné buňky, popř. k oplození dochází, ale embryo se nevyvine. Partenokarpie lze u mnohých druhů vyvolat aplikací vhodné kombinace a koncentrace rostlinných hormonů (nejčastěji gibberelinů).

Partenokarpie má praktické využití u kulturních rostlin, u nichž je cílem získat plody bez pecek, aby byla jejich konzumace příjemnější. Při šlechtění tak partenokarpické odrůdy budí značnou pozornost šlechtitelů. Jmenujme například banány, citrusy, okurky nebo ananas.

Vraťme se nyní k **zygotě**, která představuje jedinou buňku s takovou diploidní genetickou informací, z níž polovina pochází od otce (tedy ze spermatické buňky pylu) a polovina od matky (vaječná buňka zralého zárodečného vaku). Zygota stojí na počátku vývoje nové sporofytické generace. Mnoha organizovanými děleními a diferenciací buněk vzniká postupně zralé embryo (**obr. 3.9**).

Zralé embryo je ukryto uvnitř semene. Je v klidovém stavu, přerušilo tedy svůj vývoj do doby klíčení. Po vyklíčení vyrůstá nová rostlina, která je opět sporofytem (stejně jako zygota a embryo), a až dospěje, může se opět rozmnožit a cyklus se opakuje.



Obr. 3.9: Vývoj embrya huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Upraveno podle Smith a kol. (2010).

Tab. 3.2 – Co se děje po oplození krytosemenné rostliny.

Útvar těsně po oplození	Pozdější útvar
zygota	embryo
centrální jádro zárodečného vaku	endosperm
nucellus	zaniká nebo se mění v perisperm
integument(y)	osemení
vajíčko	semeno
semeník	plod
stěny semeníku	oplodí

3.3 Samosprašení – sex sám se sebou

V předchozí kapitole jsme si popsali rozmnožování krytosemenných rostlin spíše z mechanického pohledu „jak na to“. Od této kapitoly se už budeme věnovat rostlinnému rozmnožování spíše z evolučně-ekologického pohledu, tedy především různým rozmnožovacími strategiím. Úvodem je dobré říci, že pod rozmnožovacími (reprodukčními) strategiemi chápeme u rostlin něco trochu jiného, než co jsme uváděli u živočichů. Zatímco v případě (převážně) gonochoristických živočichů se reprodukční strategie zaměřovaly hlavně na konflikty mezi samci a samicemi, rostliny se zabývají spíše tím, zda opylovat cizí jedince nebo sám sebe, či se dokonce raději množit nepohlavně. A ze všeho nejvíce je „zajímá“ to, jak tyto přístupy nejlépe skloubit a nakombinovat.

Jak jsme si řekli v úvodní kapitole, většina rostlin jsou hermafrodité a u většiny z nich jsou samčí a samičí pohlavní orgány umístěny velmi blízko sebe – v tomtéž květu. Teoreticky by tedy mohlo být opylení vlastním pylem (samosprašení, autogamie v širším slova smyslu) a na ně navazující samooplození velmi snadno proveditelné.

V realu je to ale mnohem složitější, nalézáme celou škálu rostlin od zcela cizosprašných až po striktně autogamické druhy. Alespoň částečné samosprašení praktikuje přibližně 40 % rostlin, na druhou stranu obligátní (výlučná) autogamie je velmi vzácná. V této kapitole se nejprve podíváme, jak rostliny samosprašení provozují, a potom se zaměříme na to, kdy se může tato strategie vyplácet. Další kapitola se pak naopak bude věnovat důvodům, proč je dobré se samosprašení vyvarovat. Nakonec si přiblížíme konkrétní mechanismy, jimiž se rostliny autogamii vyhýbají.

Mechanismus samosprašení

Začneme tím, jak k samosprašení dochází. Hned na úvod je potřeba upozornit, že pod samosprašení spadají dva mechanicky odlišné případy (avšak neuvažujeme-li mutace, se shodnými genetickými důsledky) – (1) přenos pylu na pestíky v rámci

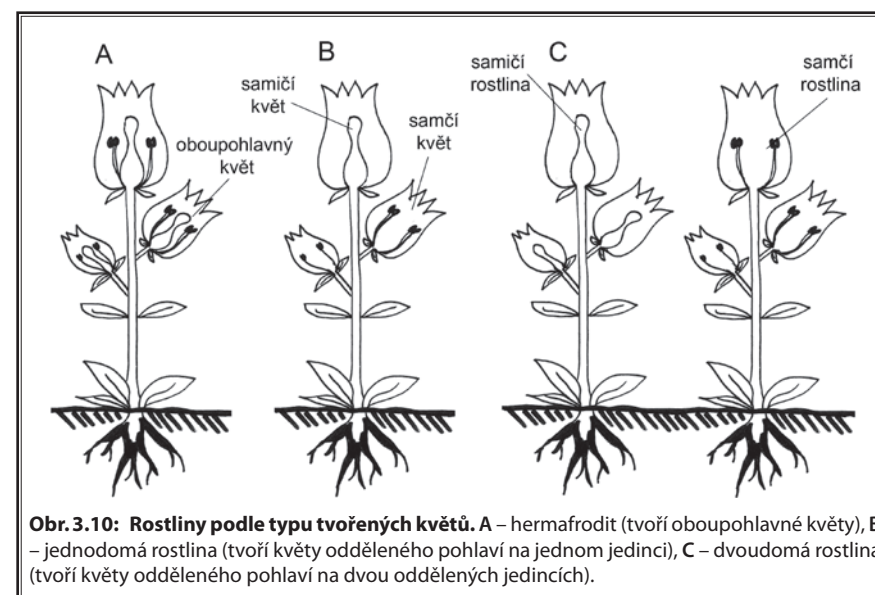
jednoho květu (autogamie v úzkém slova smyslu) a (2) přenos pylu mezi různými květy téhož jedince (**obr. 3.11**). První případ je možný pouze u oboupohlavných květů, kde jsou tyčinky a pestíky pohromadě (**obr. 3.10**). Výhodou je, že se může zcela obejít bez pomoci opylovače, postačí, když se během zrání květu přimknou tyčinky k pestíku, a je to.

Druhá situace, tedy opylení květů pylem z jiných květů téhož jedince, se odborně nazývá **geitonogamie** (z řec. *geiton* – soused). Tento pylový přenos se bez služeb opylovače (ať už větru nebo hmyzu) takřka nikdy neobejde (bizarní výjimku najdete v **rámečku 3.F**).

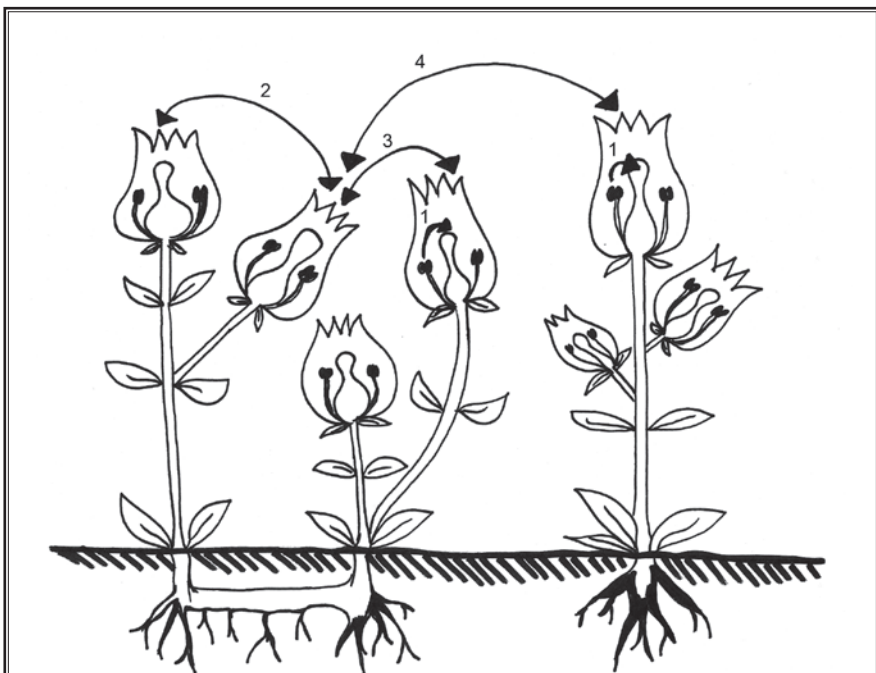
Geitonogamie je cestou k samosprašení také v případech, kdy se rostlina účinně brání samosprašení v rámci jednoho květu. Například v případě časového oddělení dozrávání tyčinek a pestíků se přenesou pyl z jednoho květu v samčí fázi na květ jiný, který je zrovna ve fázi samičí (podívejte se např. na kvetoucí chrastavec – z některých hlávek budou trčet tyčinky, zatímco z jiných hlávek téže rostliny budou koukat již zralé pestíky; blíže viz **kap. 3.4**).

Právě kvůli zaměstnání opylovače je geitonogamie takřka vždy jevem nežádoucím. Například u rostlin, které mají jiné zábrany v samosprašení (vlastní pyl nevyklíčí na blizně), představuje geitonogamie jen jakýsi omyl, který pouze snižuje šanci, že opylovač přenesou dostatek pylu na květy cizích rostlin (nějaký pyl se „ztratí“ při cestě na jiné květy téže rostliny).

Naopak samosprašení v rámci jednoho květu služeb opylovačů nepoužívá. Může se proto hodit, pokud je opylovačů nedostatek. Představuje pak jakousi rozmnožovací **pojistku** pro případ, že opylovači nepřiletí. Je totiž lepší vytvořit



Obr. 3.10: Rostliny podle typu tvořených květů. A – hermafrodit (tvoří oboupohlavné květy), B – jednodomá rostlina (tvoří květy odděleného pohlaví na jednom jedinci), C – dvoudomá rostlina (tvoří květy odděleného pohlaví na dvou oddělených jedincích).



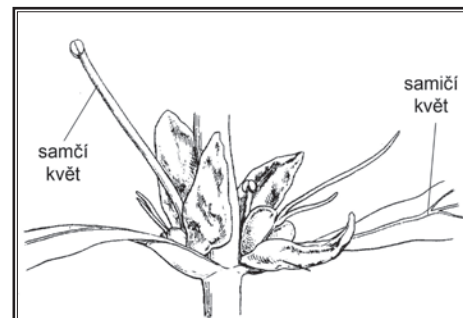
Obr. 3.11: Různé typy autogamie. U rostlin existuje, díky jejich modulární stavbě, více různých možností, jak se mohou samy sprášit. Samosprášení (autogamie) může probíhat v rámci jednoho květu (1, autogamie v úzkém slova smyslu), ale i mezi různými květy téže ramety (2) i mezi květy různých ramet náležejících k témuž genetickému jedinci, genetě (3). Oba případy 2 a 3 můžeme označovat jako geitonogamii. K cizosprášení dochází až při přenesení pylu mezi odlišnými genetickými jedinci (4).

méně variabilní (a nejspíše i méně kvalitní, viz níže) potomstvo sám se sebou než nezanechat potomstvo žádné. Samosprášení tak často provozují rostliny z extrémních stanovišť, kde panují nelehké klimatické podmínky a kde není dostatek opylovačů (např. arktické rostliny). Za těchto okolností je celkem vysoká šance, že by se bez autogamie rostlina vůbec nerozmnožila. Obdobná situace platí pro populace, které mají velmi malou hustotu – s klesající hustotou se snižuje šance na opylení. Samoopylení jako pojistku mohou zvolit i rostliny s nenápadnými květy, které někdy vykvetou současně s jinými nápadnějšími druhy, které jim jejich opylovače „přetáhnou“.

Výhodu může samosprášení poskytnout i v případě **kolonizace** nějakého nového místa – pokud daný druh umí opylit sám sebe, může založit populaci i jediný jedinec. Na daném místě pak přečká i po několik generací v malém počtu jedinců, než ho dostihne jiný kolonista s další porcí genetické variability. Jistě není překvapivé, že schopnost samosprášení má také celá řada invazních druhů, tedy zavlečených

druhů, které se v novém prostředí úspěšně šíří většinou z velmi malé zakládající populace.

Další výhodou jsou **úspory**. Pokud se rostlina přizpůsobí k samosprášení, ušetří energii na lákání opylovačů. Může se spokojit s menším množstvím květů. Tyto květy navíc mohou být menší a produkovat výrazně méně pylu, protože šance, že pyl dopadne na bliznu, je mnohonásobně větší než u rostlin cizosprašných, kde většina pylu na bliznu nedoputuje, a je tak ztracena. Nemusí ani vytvářet různé barvy, vůně, nektar, ani jiná lákadla a odměny.



Obr.3.12: Samčí a samičí květ hvězdoše bahenního (*Callitriche palustris*) umístěné proti sobě v paždí listu. Upraveno podle <http://www.mainevolunteerlakemonitors.org>.

Další výhodou představuje v určitých podmínkách **udržení určitého výhodného souboru vlastností**. Představte si rostlinu, u níž se náhodou zkombinovaly výhodné alely, díky čemuž se například uchytila na nějakém novém stanovišti. Takovou genetickou kombinaci by bylo dobré zachovat, dále předávat svým potomkům a „nepromíchat“ s jiným genotypem během cizosprášení (např. s nedalekými jedinci přizpůsobenými jinému stanovišti). Pro pořádek připomeňme, že i při samosprášení dochází k míchání genetické informace (i když jen v rámci téhož jedince) a opravdovou zárukou zachování přesně též kombinace vhodných alel je nepohlavní rozmnožování, o němž si povíme v dalších kapitolách.

A jak je to s rozšířením samosprášení u různých skupin rostlin? Častěji podléhají samosprášení letničky než rostliny vytrvalé a u bylin se setkáme se samosprášením

3.F Jak se samosprášit pod vodou? Vodní rostliny mají s opylením problém. Transport pylu ve vodním prostředí je značně nespolehlivý, a proto se mu vodní rostliny snaží všemožně vyhnout (rostlin opylovaných přímo vodou je jen malý zlomek).

První strategií je tvorba květů nad vodní hladinou (např. u leknínu) – květy se tak vyhnou vodnímu prostředí a může dojít k opylení „klasickým“ způsobem, například hmyzem.

Druhou strategií je samosprášení. Bizarní způsob samosprášení vynalezly nenápadné vodní rostlinky hvězdoše (např. hvězdoš bahenní, *Callitriche palustris*), které najdeme i v našich rybnících a loužích. Hvězdoše jsou jednodomé rostlinky, jejichž květy podlehly silné redukci – samičí květ je tvořen pouze pestíkem, zatímco samčí květ představuje jediná tyčinka (obr. 3.12)!

Otázkou, jak přenést pyl mezi květy, které bývají umístěny naproti sobě v paždí protilehlých listů, přitom vyřešily svérázně – vnitřkem. Jejich pyl se vůbec neuvolňuje, naopak začne klíčit již v prašniku a rostoucí pylová láčka proroste nitkou, uzlinou mezi listy a semeníkem, až dorazí k vajíčku protilehlého samičího květu, kde dojde k oplození. Samosprášení je zajištěno, aniž by bylo potřeba riskovat ztráty pylu uvolněním do vody.



Obr. 3.13: Kleistogamický květ violky vonné (*Viola odorata*).
Upraveno podle <http://bobklips.com>.

častěji než u dřevin. Tato zjištění jsou opět v souladu s tvrzením, že samosprašení je vynuceno vnějšími podmínkami a nedostatkem opylovačů. U jednoletých rostlin a bylin je nutnost rozmnožit se teď a ne až příští sezónu mnohem větší než u vytrvalých rostlin a dřevin. Jednoduše řečeno: pokud se nerozmnoží v této sezóně, nerozmnoží se už nikdy.

Vrcholem adaptace k samosprašení jsou **kleistogamické (krytosnubné) květy (obr. 3.13)**. Tyto květy se vůbec neotevírají – pouze se uvnitř květu tyčinky přimknou k blizně. Opylovačem už být opyleny nemohou a jsou plně adaptovány na samosprašení. Případy obligátně kleistogamických rostlin jsou zřejmě extrémně vzácné, pokud vůbec existují (uvvažuje se např.

o některých rostlinách kvetoucích pod vodou). Většinou kleistogamie představuje jen vhodný doplněk k normálním květům, které se klasicky otevírají.

Záleží na vnějších podmínkách, jaký podíl květů bude kleistogamický, pokud vůbec nějaké takové rostlina vytvoří. Například ječmen (rod *Hordeum*) květy otevírá za slunných podmínek, za deště květy neotevře a dojde ke kleistogamii. Nápadným příkladem rostlin s oběma typy květů jsou i lesní violky (rod *Viola*) – zatímco z růžice listů trčí nápadně zbarvené a voňavé květy určené k cizosprašení, při zemi jsou jako záloha nenápadně připraveny kleistogamické květy připomínající veliká fialovo-zelená poupata. Podobnou pojistku na pozdější fáze sezóny, kdy ubývá opylovačů, mají i další druhy vyskytující se v podrostu našich lesů, například šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*), popenec obecný (*Glechoma hederacea*) nebo netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli-tangere*).

3.4 Mechanizmy bránící samosprašení

Nyní je třeba říci, že samosprašení má i své stinné stránky. Již v úvodu jsme si řekli, že pohlavní rozmnožování slouží k tomu, aby došlo ke splynutí gamet z odlišných jedinců, a vznikly tak nové kombinace genetické informace. Pokud dojde k samosprašení, výhoda sexu se zásadně zmenšuje. Splynutím gamet ze stejného jedince sice dochází ke vzniku geneticky variabilního potomstva, variabilita je však značně omezená.

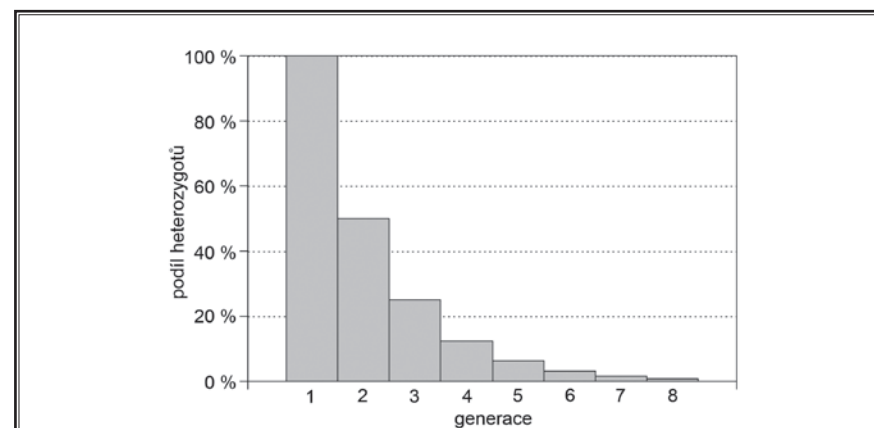
Variabilita tu vzniká proto, že autogamie navazuje na klasicky proběhlou meiózu, při níž dochází k rekombinaci (promíchání mezi částmi chromozomů) i k náhodnému rozchodu chromozomů do gamet. Také zygoty vznikají splynutím náhodných gamet. Rozdílem však je, že nedochází ke splývání gamet různých rodičů – do potomků proto nepřicházejí žádné nové alely (které by jinak poskytl

druhý rodič), pracuje se pouze se zásobou alel od jediného jedince, tedy zároveň otce a matky.

I ty stávající alely se navíc kombinují značně nešťastným způsobem, který postupně vede k hromadění jedinců s týmiž alelami – homozygotů. V případě výhradně samosprašné rostliny totiž platí, že pokud jednou vytvoří homozygota, už není cesty zpět (v následující generaci není co kombinovat, všechny gamety už nesou tutéž alelu). A protože homozygoti vznikají neustále, stačí teoreticky jen několik generací a jedinci budou nést takřka všechny geny v homozygotním stavu. V nejjednodušším mendelovském případě dvou alel *A*, *a* vznikne z každého heterozygota 50 % homozygotů – pokud by se tedy organizmus skládal výhradně z takovýchto genů, klesl by podíl jeho heterozygotních genů během každé generace na polovinu předchozího stavu (**obr. 3.14**)!

A proč jsou homozygoti tak nežádoucí? U řady homozygotů totiž může dojít k „odmaskování“ vlivu škodlivých recesivních alel, což vede ke snížení zdatnosti potomků. Taková alela přitom nemusí být škodlivá z nějakého konkrétního důvodu, typicky se může jednat jen o nefunkční zmutovanou variantu genu (z ní vznikne poškozený protein, který nebude schopen správně zajistit průběh nějakého procesu v organizmu). Také svého nositele nemusí nutně zabít, jak to bývá v neznámějších učebnicových příkladech, stačí, když mu sníží jeho životaschopnost nebo jinak omezí rozmnožovací úspěšnost.

Pokud vám to připomíná důsledky příbuzenského křížení, *inbreedingu*, jste na zcela správné cestě. Samosprašení je vlastně nejextrémnější možnou formou *inbreedingu* – kříží se nejpříbuznější možná kombinace, tedy jedinec sám se sebou.



Obr. 3.14: Počet heterozygotů v následných generacích rostliny množící se výhradně samosprašením. Na počátku stojí heterozygotní jedinec (1. generace), podíl heterozygotů tedy činí 100 %. V následujících generacích dochází k postupnému snižování heterozygotů, vždy o polovinu v každé generaci.

Navenek se *inbreeding*, a s ním spojený pokles genetické variability, většinou neprojevuje přímo smrtí – poznáme ho spíše tak, že klesá reprodukční zdatnost (*fitness*) potomků samosprašné rostliny. Tomuto poklesu se říká **inbrední deprese** a v reálu může mít širokou škálu projevů, jako například horší plodnost, vyšší náchylnost k chorobám a obecně horší životaschopnost postižených jedinců. Inbrední deprese je tak nejvýraznějším negativním projevem samosprašení.

S negativními důsledky inbrední deprese se však dá leccos dělat. Předně, situace se zásadně mění, pokud samosprašení není jedinou rozmnožovací možností. Stačí, když se rostliny v populaci alespoň čas od času spráší s cizím partnerem. Ne náhodou je právě částečná, tedy **fakultativní autogamie** strategií drtivě většiny rostlin schopných samosprašení! Naopak striktně autogamických druhů je velice poskrovnu (z našich rostlin jmenujme např. některé kruštíky, rod *Epipactis*). Jakmile totiž dojde k cizosprašení, okamžitě se vytvoří řada heterozygotů a podíl homozygotů se sníží (každý jedinec v autogamní populaci je sice značně homozygotní, ale vždy má trochu jinou sestavu alel – např. jeden má *AA*, druhý *aa*, jejich zkřížením pak nemůže vzniknout nic jiného než *Aa*, tedy heterozygot).

Další důvod je také logický. Díky přírodnímu výběru budou totiž z populace snáze odstraňovány právě ty zmiňované škodlivé recesivní alely, protože postižení recesivní homozygoti budou spíše umírat nebo se hůř množit. Populace samosprašných rostlin se tak průběžně samy „ozdravují“ a inbrední deprese se už nemusí projevat tak silně. V přírodě však známe i nemalý počet druhů, kterým život v silně autogamických homozygotních populacích viditelně nevadí (jako extrém zmiňme opět kruštíky).

Že se lze s negativními dopady *inbreedingu* evolučně vyrovnat, ukazují i druhy, které již dlouhou dobu žijí v malých populacích, kde se opylují samy nebo s blízkými příbuznými, a přesto stále úspěšně přežívají (např. různé druhy izolované od ledových v ostrůvcích v naší krajině). Souhrnně řečeno, na pravidelné samosprašení se dá „zvyknout“ a jeho negativní důsledky navíc lze snadno omezit, pokud se čas od času různí jedinci opylí mezi sebou.

Vzhledem k tomu, že si nejspíše ne každá rostlina dokázala na samosprašení zvyknout, existují různé mechanismy, jak samosprašení zabránit. Ty nejdůležitější si teď detailněji přiblížíme.

Odmítnutí vlastního pylu

U oboupohlavných květů se nezdá stává, že pyl dopadne na bliznu stejného květu. Tomuto se u některých květů dá stěžít nějak mechanicky zabránit. Přesto nemusí dojít k oplození! Vzpomeňte na to, že pro oplození je nutné, aby pyl na blizně vyklíčil v pylovou láčku a přenesl genetickou informaci až do zralého zárodečného vaku, kde dochází k dvojmu oplození. A právě zastavení klíčení pylu je účinný způsob, jak se oplození vyhnout.

Rostliny proto vyvinuly mechanismus zvaný pylová **(auto)inkompatibilita**. Slovo inkompatibilita značí obecně odmítnutí pylu některých jedinců vlastního

druhu (např. z jiné příbuzné rostliny), autoinkompatibilita značí odmítnutí *vlastního* pylu; mechanismus je však v obou případech stejný. Některé rostliny spoléhají pouze na mechanismy pylové inkompatibility, zatímco jiné druhy kombinují pylovou inkompatibilitu s ostatními mechanismy bránícími samoopylením (viz další podkapitoly).

Pylová autoinkompatibilita spočívá ve velmi elegantním mechanismu, kdy pyl z jedné rostliny může opylit výhradně cizí květy, nikoliv květy vlastní rostliny. Podstatou jsou různé interakce mezi klíčícím pylem a pletivem blizny a čnělky pestíku. Pyl totiž obsahuje určitý kód a blizna je schopna rozpoznat, zda je daný kód stejný (popř. příbuzný) jejímu kódu a posléze zabráni pylu ze stejné (popř. příbuzné) rostliny v dalším prorůstání bliznou a čnělkou.

Mechanismy pylové autoinkompatibility

Mechanismy vedoucí k pylové autoinkompatibilitě se v průběhu evoluce vyvinuly několikrát nezávisle na sobě. Je to patrné ze skutečnosti, že molekulárních mechanismů lze vysledovat hned několik. A právě na vybrané mechanismy se nyní blíže zaměříme. S pylovou inkompatibilitou se setkáváme u zástupců asi sta čeledí jak dvouděložných (Rosopsida), tak jednoděložných (Liliopsida).

Za **gametofytickou** pylovou inkompatibilitu zodpovídá genetická výbava pylu – tedy samotného haploidního genomu gametofytu. Je nejčastějším typem pylové inkompatibility a setkáme se s ní například u čeledi lilkovité (*Solanaceae*), růžovité (*Rosaceae*), bobovité (*Fabaceae*) či lipnicovité (*Poaceae*). Nekompatibilní pylová láčka začne klíčit obvyklým způsobem, její růst je zastaven až ve zhruba jedné třetině pestíku.

Pyl nese určitou formu daného genu (alelu) zodpovědného za pylovou inkompatibilitu. V rostlinné populaci je obvykle velmi velká variabilita daných alel tohoto genu – jsou jich desítky až stovky (nikoliv pouhé dvě jako v nejnámějším omílaném příkladě *A/a*) a většinou se označují jako *S*-alely – alela $S_1, S_2 \dots S_x$.

Haploidní pyl má jednu sadu chromozomů, „vejde“ se tak do něho pouze jediná alela, zatímco diploidní blizna má alely dvě. Pokud se jedna z alel blizny shoduje s pylovou alelou, růst pylu bude pozastaven (**obr. 3.15A**). Produkt tohoto genu nalézáme obvykle ve vnitřní buněčné stěně nebo v cytoplazmě pylu.

Z uvedeného popisu je zřejmé, že pyl neoplození vajíčka v semenících na květech své původní rostliny, ale také na květech příbuzných rostlin stejného druhu, které sdílejí stejnou alelu. Na molekulární úrovni lze rozlišit různé mechanismy gametofytické pylové inkompatibility, z nichž zde si zmíníme dva nejnámější.

Prvním mechanismem je přítomnost enzymu RNázy (enzym štěpící RNA) ve čnělce. Tato RNáza začne štěpit pouze v příbuzném pylu, ne v nepříbuzném. Štěpení pylové RNA je neslučitelné s dalším růstem, a tak se růst zastaví, a k oplození nemůže dojít.

Druhý mechanismus spoléhá na rozeznání povrchových proteinů (receptorů) na pylové láčce. Pokud je stejná forma receptoru přítomna i v pletivech čnělky,

přeneše se do pylové láčky signál a otevřou se membránové přenašeče pro vápník. Tím dojde k silnému vtoku iontů vápníku do pylové láčky a k zastavení jejího růstu.

Sporofytická pylová inkompatibilita je určena diploidním genotypem prašníku, z něhož byla pylová láčka utvořena (tedy sporofytu, proto sporofytická). Tento způsob pylové inkompatibility nalezneme například u brukvovitých (*Brassicaceae*), hvězdnicovitých (*Asteraceae*) či hvozdíkovitých (*Caryophyllaceae*).

I tady se setkáme s vysokým množstvím jednotlivých *S*-alel. Pro vyklíčení pylu není klíčové jenom to, kterou z forem má ve svém genotypu dané pylové zrno, ale také druhá alela, kterou nesl prašník, v němž pylové zrno vzniklo, a která není součástí genomu daného pylového zrna (**obr. 3.15B**).

Asi se ptáte, jak se podaří do haploidního pylu „zakódovat“ veškerou potřebnou informaci o jeho diploidním původci? Pyl nese na svém povrchu, ve vnější buněčné stěně (exině), produkty sporofytických pletiv, tedy prašnickových buněk. V případě sporofytické inkompatibility je nekompatibilní pyl rozeznán podle povrchových molekul rovnou na blizně, ještě před vyklíčením. Vyklíčí tedy výhradně pyl, který je nepříbuzný. V případě sporofytické inkompatibility tedy dostane šanci k oplodnění ještě menší podíl příbuzných rostlin než v předchozím případě – pouze pokud neměly obě zúčastněné rostliny ani jedinou shodnou *S*-alelu (u gametofytické inkompatibility mohl bliznu opylit pyl z rostliny, která měla část shodných *S*-alel za předpokladu, že se shodná alela nedostala při meióze do genotypu vzniklého pylového zrna).

Zvláštním způsobem provozuje inkompatibilitu silenka nadmutá (*Silene vulgaris*). Rozdílem oproti výše zmiňovaným inkompatibilitním strategiím je fakt, že pyl může opylit vlastní květy, nedojde tedy k úplnému zamezení samosprašení. Pyl z vlastní rostliny však čnělkou prorůstá hůře a potomstvo je méně kvalitní než z cizosprašné rostliny. Při opylení obojím pylem (jak vlastním, tak cizím) má

větší šanci cizí pyl, protože čnělkou proroste rychleji, a oplodní tak větší množství zárodečných vaků. I v případě, kdy nedojde k opylení cizím pylem (ať už je důvod jakýkoliv), tak rostlina vyprodukuje nějaké potomstvo, i když ho bude méně a bude méně kvalitní než při úspěšném cizosprašení. Jedná se tak o jakousi skrytou inkompatibilitu (kryptickou, z řec. *kryptos* – skrytý). Skrytou se nazývá kvůli tomu, že nezamezuje vlastnímu pylu v růstu úplně, ale pouze ho „zpomaluje“ a znevýhodňuje oproti cizímu – navenek se silenka jako inkompatibilní rostlina jevit nebude.

Pylová inkompatibilita může být v některých případech celkem snadno prolomena. Sprášíme-li bliznu směsí pylu dané rostliny a cizího druhu, může se stát, že pyl z vlastní rostliny nebude rozpoznán jako cizí. Vysvětlení je zřejmé – pokud na blizně přistane pyl cizího druhu (nebo dokonce rodu), rostlina si „řekne“, že je lepší opylit sebe samu než nic, a bariéra se prolomí. Tomuto umožnění samosprašení díky dopadu pylu z jiného druhu se říká **mentor efekt**.

K odmítnutí tvorby potomstva sám se sebou může dojít až v pozdějším stadiu vývoje – mluvíme o autoinkompatibilitě zárodečného vaku. Než příbuzná pylová láčka stihne uvolnit spermatické buňky, dojde k odumření zárodečného vaku. Případně může dojít k oplození, ale vývoj raného embrya je brzy ukončen a ke vzniku potomků také nedojde. Existence tohoto jevu bývá občas zpochybňována a připisována pouhým následkům inbrední deprese a ne speciálním mechanismům.

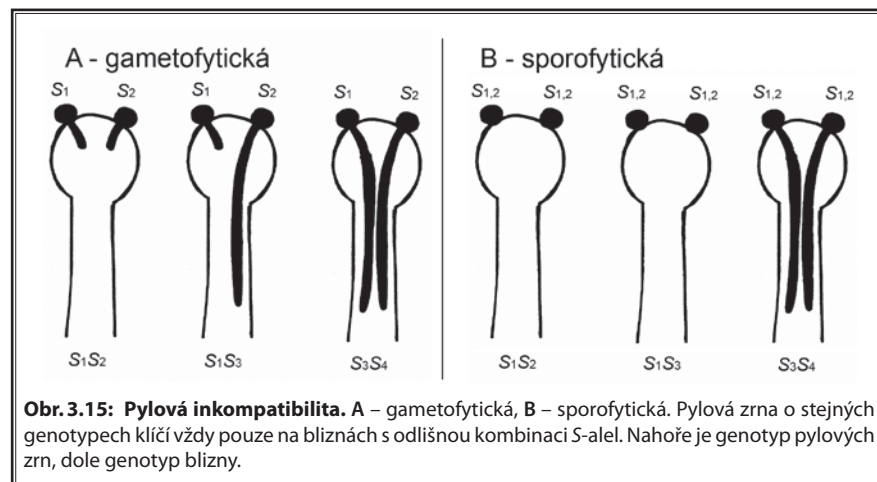
Oddělení pohlaví v čase

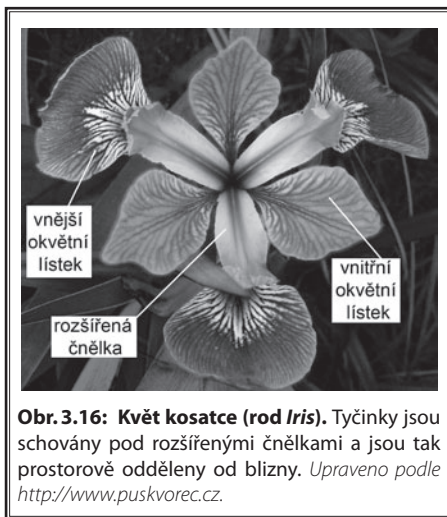
Řada rostlin se brání již samotnému opylení, tedy dopadnutí pylu na bliznu. Elegantní možností, jak tomu zamezit, je **časové oddálení** vývoje jednoho pohlaví. Podle toho, která část květů dozrává dříve, odlišujeme proterandrii (někdy také protandrie; česky prvosprašnost) a proterogynii (prvobliznost). Vzhledem k tomu, že českých termínů se užívá zřídka, v následujícím textu se podržíme vžitých cizích synonym.

Při **proterandrii** dozrávají nejprve prašníky, zatímco pestíky jsou nezralé. Jedinou možností pro opylení proto skýtají blizny jiných květů. V okamžiku, kdy dozrají pestíky, jsou prašníky již příliš staré a jejich pyl je již vypadaný. Pestíky tak opět mohou být opyleny pouze pylem z jiného květu. Příkladem rostliny s proterandrií je zvonek (rod *Campanula*) a mnozí zástupci hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Například u šalvěje (rod *Salvia*) z čeledi hluchavkovitých (*Lamiaceae*) se s fází dozrávání mění i poloha blizny – nezralá blizna je schována a nepřekáží pohyblivým tyčinkám v přesném umístění pylu na záda opylovače, naopak zralá blizna se sklóní a pyl ze zad opylovače přesně sbírá.

Proterogynie je jevem obdobným, rozdílem je, že pestíky (a zárodečné vaky) dozrávají jako první. Vyskytuje se třeba u jabloně (rod *Malus*), hrušně (rod *Pyrus*), jitrocele (rod *Plantago*) a některých zástupců čeledi lipnicovitých (*Poaceae*).

Původně se uvažovalo, že časové oddělení dozrávání pestíků a tyčinek je především obranou proti inbrední depresi – tedy negativním vlivům vyplývajícím ze





Obr. 3.16: Květ kosatce (rod *Iris*). Tyčinky jsou schovány pod rozšířenými čnělkami a jsou tak prostorově odděleny od blizny. Upraveno podle <http://www.puskvorec.cz>.

samosprášení. Jenže proterandrii nebo proterogynii nezřídka provozují i rostliny, které se před samosprášením chrání i jinými účinnými mechanismy (např. již zmiňovanou pylovou inkompatibilitou). I v tomto případě však proterandrie může pomoci – omezuje totiž plýtvání pylem, který by skončil na vlastní blizně a nevyklíčil by.

Poslední dobou se také uvažuje, že časové oddělení by mohlo omezovat také opylení jiného květu na téže rostlině (tedy geitonogamii). Geitonogamie je závadná stejně jako případ, kdy se pyl vysype z tyčinky na pestík stejného květu samovolně – k inbrední depresi dojde úplně stejně. Na rozdíl od samosprášení stejného květu rostlina musela přivábit opylovače, ten odnese značné množství pylu a navíc mohl zkonzumovat odměnu (např. nektar), kterou mu rostlina připravila. Došlo tedy k výraznému plýtvání. V případě celého květenství tak časové rozruznění zrání prašníků a pestíků minimalizuje čas, po němž bude hrozit samosprášení (i ve smyslu opylení jiných květů téže rostliny).

Mohli byste namítnout, že nejlepší strategií by bylo mít pouze jediný proterandrický květ – ten se sám spráší nemůže. Jenže více květů vyprodukuje více semen a navíc větší květenství je vhodné pro snazší přilákání opylovače (náhodný kolemletící si spíše všimne velkého sloupu divizny než drobného kvítka rozrazilu při zemi; koneckonců s lákáním náhodných kolemjdoucích reklamou je to obdobné). Velikost květenství tak může být vybalancována na základě těchto protichůdných zájmů.

Proterandrie se ukazuje být velmi vhodnou pro rostliny opylované včelou. Ta zpravidla přiletí na květy ve spodní části květenství a pak přelétává z květu na květ směrem nahoru. Proterandrická rostlina bude mít květy v samičí fázi umístěny ve spodních patrech květenství a ty v samčí fázi nad nimi (nejprve dozrávají květy ve spodní části květenství). Nejdříve tak včela odevzdá na samičích květech pyl přinesený z květenství jiné rostliny a poté sebere pyl ve svrchních patrech a odletí k jinému květenství. Tímto způsobem je tak napomáháno tomu, aby maximální množství pylu opylovač odnesl na květy jiného jedince téhož druhu a aby se minimalizovala geitonogamie.

Proterandrie se ukazuje být velmi vhodnou pro rostliny opylované včelou. Ta zpravidla přiletí na květy ve spodní části květenství a pak přelétává z květu na květ směrem nahoru. Proterandrická rostlina bude mít květy v samičí fázi umístěny ve spodních patrech květenství a ty v samčí fázi nad nimi (nejprve dozrávají květy ve spodní části květenství). Nejdříve tak včela odevzdá na samičích květech pyl přinesený z květenství jiné rostliny a poté sebere pyl ve svrchních patrech a odletí k jinému květenství. Tímto způsobem je tak napomáháno tomu, aby maximální množství pylu opylovač odnesl na květy jiného jedince téhož druhu a aby se minimalizovala geitonogamie.

Prostorové oddělení pohlaví

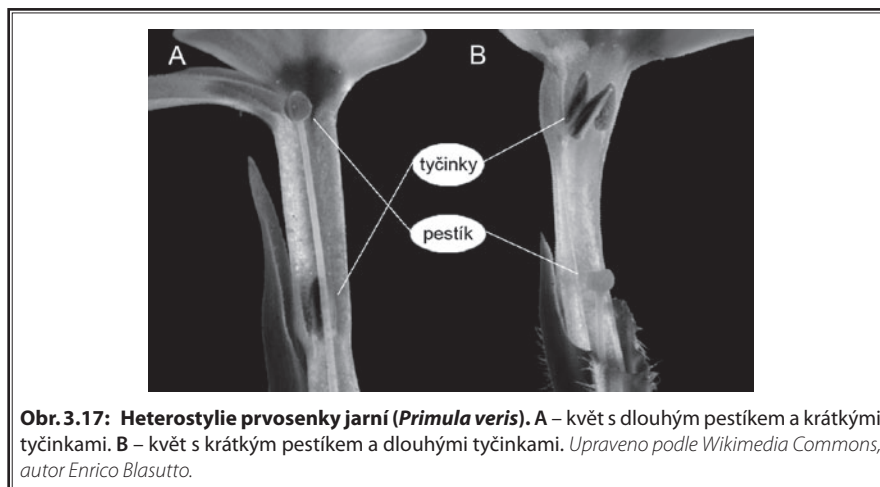
Proterandrie a proterogynie oddělují dozrávání tyčinek a pestíků v čase. Jenže toto oddělení může být i prostorové. Díky různě utvářeným „přepážkám“ se nemůže pyl ze stejného květu dostat na bliznu, a k samosprášení tak nedojde (**obr. 3.16**). Takto utvářené květy mají například mnohé kosatce (rod *Iris*) nebo orchideje.

Speciálním typem prostorového oddělení je také **heterostylie** (různočnělečnost). Jak již název tohoto uzpůsobení napovídá, tento mechanismus spočívá v různé délce čnělek u jednotlivých jedinců daného druhu. Daný jedinec má v rámci jednoho květu různé dlouhé tyčinky a pestíky. Jedna část populace má delší tyčinky a kratší pestíky, zatímco zbytek má opačné délky, tedy kratší tyčinky a delší pestíky (oba typy se navíc liší i povrchovou strukturou pylových zrn a povrchem blizny).

Vzhledem k tomu, že opylení v daném patře květu – tedy například opylení dlouhých blizen – zajišťuje určitá skupina opylovačů, je zajištěno, že přenášejí pyl v tomto patře a nepřenesou na dlouhý pestík pyl z krátkého prašníku toho samého květu (**obr. 3.17**). I kdyby došlo k přenosu pylu v rámci jednoho květu, pyl nezačne čnělkou prorůstát díky pylové inkompatibilitě (viz **kap. 3.4**).

Geny pro inkompatibilitu jsou na chromozomu umístěny poblíž genů zodpovědných za danou formu květu, a dědí se tak pospolu. Heterostylie je tak opět spíše obranou před plýtváním pylem než před důsledky samosprášení – o to se postará autoinkompatibilita.

Příkladem rostlin, u nichž se setkáme s heterostylií se dvěma délkami tyčinek a pestíků, jsou například prvosěnka jarní (*Primula veris*), len (rod *Linum*) či zlatice (rod *Forsythia*). Formy květů mohou být také tři, pak se kromě dlouhých a krátkých květních struktur přidávají ještě středně dlouhé tyčinky a pestíky; takový systém má kupříkladu kyprj vrvice (*Lythrum salicaria*). Z kulturních rostlin nalezneme heterostylii u pohanky (*Fagopyrum esculentum*).



Obr. 3.17: Heterostylie prvosěnky jarní (*Primula veris*). A – květ s dlouhým pestíkem a krátkými tyčinkami. B – květ s krátkým pestíkem a dlouhými tyčinkami. Upraveno podle Wikimedia Commons, autor Enrico Blasutto.

Až dosud jsme řešili pouze oddělení v rámci téhož květu. Alternativním způsobem, jak oddělit funkci jednotlivých částí v květenství, je nemít hermafroditické květy, ale květy s odděleným pohlavím, tedy samičí a samčí. To je případ **jednodomých rostlin (obr. 3.10)**, tedy rostlin, které mají jednopohlavné květy umístěné na tomtéž jedinci. Například jednodomá líska má samčí květy umístěné v jehnědách, zatímco samičí květy jsou úplně jinde – jsou uzavřené v pupenech a ven čouhají jen blizny. Pokud by byly tyčinky i pestíky umístěny v témže květu, vítr (hlavní opylovač lísky) by mnohem snáze přenesl pyl na bliznu téhož květu.

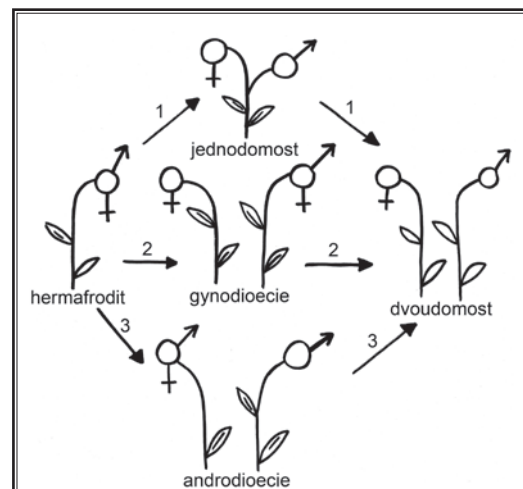
Dvoudomost

Jak jsme zmiňovali v úvodu, klíčovou vlastností rostlin, která umožňuje samosprašení (a posléze samooplození), je hermafroditismus. Aby vůbec mohlo dojít k samosprašení, musí jedinec produkovat gamety obou pohlaví.

A právě tento problém vyřešily dvoudomé rostliny velmi elegantním způsobem. Kdybychom je označili jazykem užívaným v zoologii, daly by se označit za organizmy odděleného pohlaví, tedy gonochoristy (a naopak savce bychom mohli označit za „dvoudomé“ organizmy). Rozdílné označení v zoologii a v botanice přetrvává z dob, kdy obě tyto vědecké disciplíny zažívaly oddělený vývoj, a tak si vytvořily vlastní názvosloví.

Dvoudomí zástupci mají jedince odděleného pohlaví, to znamená, že jedinec produkuje buď výhradně samčí, nebo výhradně samičí květy a k opylení a oplození může dojít pouze mezi různými jedinci. Dvoudomost je jevem poměrně vzácným, z krytosemenných rostlin mají oddělené pohlaví asi 4 % druhů, i když v průběhu evoluce došlo ke vzniku dvoudomých rostlin asi stokrát nezávisle na sobě!

Na tomto místě upozorníme, že zařazení dvoudomosti mezi mechanismy bránící samosprašení ještě neznamená, že dvoudomost v evoluci musela vždy nutně vzniknout kvůli tomu, aby samosprašení zabránila. Roli alespoň v některých případech mohly sehrát i jiné procesy, které



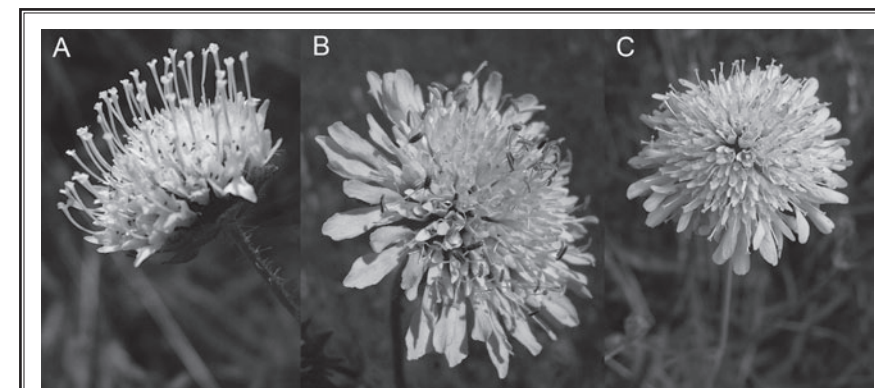
Obr. 3.18: Vznik dvoudomosti u rostlin. (1) Z hermafroditní rostliny s oboupohlavnými květy mohou nejprve vzniknout rostliny jednodomé – tedy hermafrodité s květy odděleného pohlaví. V následujícím kroku vznikne dvoudomá rostlina. Mezikrokem směrem k dvoudomosti však může být také rostlina mající v populaci jak samičí jedince, tak hermafrodity (gynodioecie, 2), nebo rostlina, jejíž populace se skládá ze samčích jedinců a hermafroditů (androdioecie, 3).

jsme popisovali výše (**kap. 1.4**), například výhoda specializovanější investice do odlišných vlastností samců a samic. Dlužno říci, že modulárně stavěné rostliny mohly na rozdíl od živočichů tento problém řešit i jinak než rozdělením na samčí a samičí individua. Stejný problém vyřeší také vznik stavebně odlišných samčích a samičích květů u některých jednodomých rostlin (např. již zmiňovaná líska s efektivně uzpůsobenými samčími i samičími květy) a výhoda oboupohlavnosti jedince přitom zůstane zachována.

A jak vlastně dvoudomost v evoluci vznikla? Původním typem květů byly takřka jistě oboupohlavné květy. Posléze došlo k oddělení jednotlivých pohlaví do různých květů. Tento krok nemusel proběhnout naráz a na rostlině mohly existovat zároveň hermafroditní květy se samičími květy nebo naopak hermafroditní se samčími květy – nemusí se tedy nutně jednat jen o samčí a samičí květy (**obr. 3.18**).

Dalším krokem bylo oddělení květů obou typů pohlaví na jiný typ rostliny – vznikly tak samčí a samičí rostliny. V celém procesu ještě mohl být vznik mezičlánku v podobě společné přítomnosti hermafroditních a samičích rostlin (s takovými zástupci se setkáme celkem často i dnes, viz dále). Posléze se z hermafroditní rostliny vyvinul samčí jedinec, a vývoj tak dospěl ke dvěma typům rostlin s jednopohlavnými květy (samcům a samicím). Protože vznik dvoudomosti se u rostlin tolikrát nezávisle opakoval, jsou rozmanité i způsoby, které určují, zdali bude rostlina samčí nebo samičí (blíže se jim věnuje **rámeček 2.D v kap. 2.3**).

Zajímavé je, že ještě častěji než s čistě dvoudomými rostlinami se setkáváme s rostlinami, které sice mají oddělená pohlaví, ne však striktně na samce a samice. Do všeho totiž může zasahovat ještě „třetí pohlaví“, tedy hermafrodit! Nejčastějším

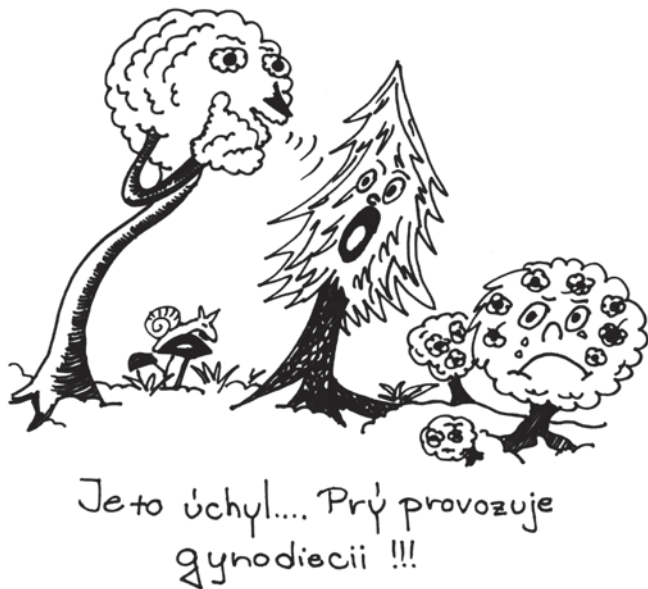


Obr. 3.19: Typy květů chřastavce. Chřastavec je příkladem gynodioeické rostliny, v jeho populacích tedy nalézáme funkčně samičí (A) i oboupohlavné (B, C) rostliny (v obou případech jsou květy nahuštěné do hlávkovitých květenství, strboulů). Je zajímavé, že funkčně samičí rostliny chřastavce můžeme snadnou poznat již na první pohled – mívají menší květenství bez nápadných okrajových paprskujících květů. Oboupohlavné květy chřastavce jsou navíc ještě proterandrické – dozrávají v nich nejdříve tyčinky (B) a až poté pestíky (C).

případem je přitom již zmiňovaná situace, kdy v populaci nacházíme vedle sebe hermafrodity a funkčně samičí jedince, tedy tzv. **gynodioecie**.

Gynodioecie přitom nemusí představovat jen nějaký dočasný mezičlánek na cestě k dvoudomosti, ale evolucí pečlivě vybalancovaný poměr mezi výhodami oddělení pohlaví (jako obrany před samosprašením) a výhodami plynoucími z hermafroditizmu. O tom, že se jedná o úspěšnou strategii, svědčí i její nezanedbatelný výskyt (odhady hovoří o 7 % všech rostlin jako o gynodioecních). Z našich rostlin jmenujme například zástupce rodů chrastavec (rod *Knautia*, obr. 3.19), mateřídouška (rod *Thymus*), popenec (*Glechoma*) nebo pcháč (rod *Cirsium*).

A jak je to s rozšířením „pravých“ dvoudomých rostlin? Předně zmiňme, že v naší flóře máme jednu striktně dvoudomou čeleď, a to vrbovité (*Salicaceae*), kam patří vrby (rod *Salix*) a topoly (rod *Populus*). Z dalších dvoudomých zástupců krytosemenných vzpomeňme kociánek dvoudomý (*Antennaria dioica*), chmel otáčivý (*Humulus lupulus*), konopí seté (*Cannabis sativa*) a kopřivu dvoudomou (*Urtica dioica*). U nahosemenných se setkáme s dvoudomostí například u tisů červeného (*Taxus baccata*), jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba*) a cykasů (rod *Cycas*).



3.5 Nepohlavní rozmnožování

Doposud jsme se zabývali pohlavním rozmnožováním rostlin. Pro něj je typické, že se uplatňují generativní orgány rostlin (květ a plod) a že v průběhu životního cyklu dochází k meióze a splyvání haploidních gamet. Naopak nepohlavním množením budou vznikat potomci se stejnou genetickou výbavou jako rodiče (zvané také **klo-ny**) a k meióze a splyvání gamet docházet nebude.

Obecné výhody a nevýhody nepohlavního rozmnožování byly zmíněny již v **kap. 1.3 a 2.1**; zde se zaměříme spíše na to, jak nepohlavní rozmnožování probíhá u rostlin. Již vás asi nepřekvapí, že i v tomto případě se seznámíme s pestrou paletou strategií. V první podkapitole se budeme zabývat nepohlavním rozmnožováním zprostředkovaným vegetativními orgány, zvaným také **vegetativní rozmnožování**. Druhá podkapitola se bude zabývat **apomixií**, geniální strategií, která dokázala spojit výhody nepohlavního rozmnožování s využitím propracovaného aparátu, který rostliny původně vyvinuly pro rozmnožování pohlavní (především semen).

Ještě drobná terminologická vložka. Zejména v anglosaské literatuře se termín apomixie (nebo apomixe) používá v širším smyslu nepohlavního rozmnožování jako celku (včetně vegetativního množení). Apomixie v užším smyslu se pak nazývá agamospermie. V našem textu užíváme termínu apomixie v užším smyslu.

Vegetativní rozmnožování

Vegetativní rozmnožování probíhá **bez tvorby spor a semen**. Nejprve bychom se měli pozastavit nad faktem, jak je možné, že vegetativní orgány mohou zprostředkovat rozmnožování. Většina rostlinných buněk si i po diferenciaci (tedy specializaci k určité funkci) zachovává možnost návratu k dělivé funkci. Pokud se znovu začne dělit, vyprodukuje buňky schopné specializovat se ke všem možným funkcím; v extrémním případě lze z jediné buňky kultivovat i celý rostlinný organismus (viz **rámeček 3.G**).

Proto si například z jediného utrženého listu africké fialky (rod *Saintpaulia*) můžeme vypěstovat celou novou rostlinu. Schopnost buněk diferencovat se v jakékoliv typu tělních buněk (tedy i v ten dělivý) se nazývá **totipotence**. Oproti tomu diferencované savčí buňky tuto schopnost nemají. Představte si buňku výstelky trávicí soustavy – nového jedince z ní ani v laboratorních podmínkách nenakultivujete. Totipotentní buňky mají savci pouze ve stadiu embrya, nazýváme je embryonální kmenové buňky.

Nabízí se otázka, proč rostliny udržují své buňky v totipotentním stavu? Důvodem může být **přisedlost** rostlin a s ní související modulární stavba. Velmi snadno se může stát, že nepříznivé podmínky prostředí nebo býložravci rostlinu připraví o značnou část jejích orgánů (podívejte se na pokosený trávník nebo spasenou louku). Rostlina před negativními vlivy neuteče. Jedinou šancí na pokračování života jedince s poškozenými orgány je **regenerace** a náhrada poškozených částí novými. A taková náhrada se bez totipotentních buněk schopných opětovného dělení neobejde. A když už umím dorůstat, proč se nezačít rovnou množit?

3.G Explantáty. Rostliny člověk nemnoží pouze v obvyklých podmínkách, ale využívá i množení v podmínkách *in vitro* (ve skle, z lat. *vitrum* – sklo, **obr. 3.25**). Tento způsob množení spadá mezi způsoby nepohlavního rozmnožování – nedochází při něm ke splývání gamet. Namnožení jedinci si zachovávají rodičovskou genetickou informaci (pokud neuvažujeme spontánní vznik mutací), jedná se tedy o klony.

Explantát (z lat. *ex* – z, *planta* – rostlina) je izolát rostlinného pletiva, se kterým se dále pracuje. Odebrání živého kusu pletiva z rostliny vede k poranění a k přerušení toku signalizace, který do orgánu proudil. Tyto faktory spolu s užitím média s vhodnými živinami (minerálními látkami a sacharidy) a růstovými regulátory „přinutí“ pletivo utvářet dělivá centra z již specializovaných (diferencovaných) buněk. Poté mohou dělivá pletiva dát vzniknout dalším buňkám, nebo dokonce celým novým jedincům.

Noví jedinci mohou vznikat u těchto metod přímo, tedy bez toho, aby vznikaly struktury podobné embryu (ze shluku buněk začne vyrůstat přímo nový jedinec). Jinou možností je tvorba struktur podobných klasickému embryu. Tento proces nazýváme **somatická embryogeneze**. Aplikací vhodných růstových regulátorů je možno získat zralé embryo, které pak lze dále kultivovat. Stále se jedná o nepohlavní rozmnožování, na rozdíl od klasického embrya nese tedy somatické embryo genetickou informaci totožnou se svým rodičem.

Embryogenezi lze využít k produkci homozygotních rostlin, což se může hodit pro potřeby šlechtění. Jako výchozí materiál se obvykle užívají mikrospory přítomné v prašnicích (popř. zralá pylová zrna, záleží na konkrétním rostlinném druhu). Dokonce i haploidní mikrosporu totiž můžeme určitými podmínkami donutit, aby vytvořila embryo, z něhož lze dopěstovat rostlinu. Výsledná rostlina bude haploidní. Pokud chceme obnovit diploidní stav, stačí v průběhu růstu rostliny aplikovat kolchicin. Kolchicin je alkaloid z ocunu jesenního (*Colchicum autumnale*), který navozuje rozpad dělicího vřeténka. Mitóza tak nemůže být dokončena a v buňkách zůstane zdvojená původní genetická informace. Vzniklý jedinec tak obsahuje vždy dvě totožné formy daného genu (alely), a je tudíž homozygotní.

Množení rostlin pomocí explantátových kultur může hrát svou roli u druhů, které se přírodním způsobem nesnadno množí, případně se jedná o ohrožené rostliny, jichž na zemi zbylo málo, a které tak lze rychleji namnožit. Při množení rostlin a případně snaze vysadit les z rostlin namnožených z explantátových kultur je třeba mít na paměti, že vzniklí jedinci jsou klony – sdílí genetickou informaci a liší se pouze drobnými mutacemi (problém klonů je blíže rozveden v **rámečku 3.H**). Proto pro účely zachování genetické variability by bylo potřeba provést odvození buněčné kultury a dospělých rostlin mnohokrát nezávisle na sobě. Genetická stejnorodost se naopak může hodit pro určité pokusy, kde potřebujeme mít stejné rostliny, abychom vyloučili vliv odlišného genotypu při vyhodnocování výsledků. Nevýhodou množení *in vitro* jsou časté potíže při převodu získaných rostlin do přírodních podmínek, nutnost aseptické práce (kultury nesmíme kontaminovat mikroorganismy) a jistá pracnost při manipulaci s kulturami a při přípravě živných médií.

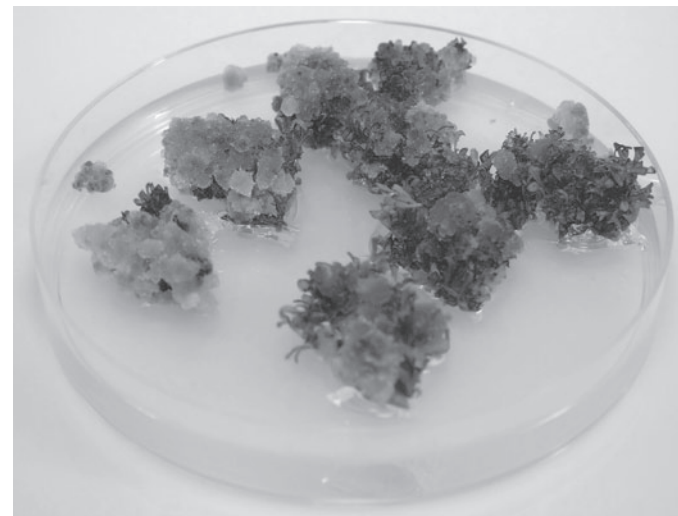
Explantátové kultury se nepoužívají pouze k produkci nových jedinců, mají i další význam. První z nich spočívá v tom, že lze z rostlin odvodit buněčné kultury. Na buněčných kulturách lze některé experimenty provádět rychleji nebo snadněji. Explantátové

kultury jsou tedy důležitým nástrojem pro základní výzkum rostlinné fyziologie a molekulární biologie.

Máme-li buněčnou kulturu daného druhu, je snazší vnést gen našeho zájmu do těchto buněk a z takto „upravené“ buňky odvodit geneticky modifikovanou rostlinu.

Když pěstujeme kultury vybraného rostlinného druhu, můžeme snadněji získávat sekundární metabolity. Tyto látky mohou mít potenciál při vývoji nových léčiv a jejich izolace z přírodního materiálu může být velmi náročná. Příkladem využití kultur *in vitro* pro syntézu sekundárního metabolitu je kultura tisů (*Taxus brevifolia*) produkující taxol. Taxol je jako součást chemoterapie využíván pro léčbu nádorových onemocnění. V přírodě je látka v kůře tisů přítomna v poměrně malé koncentraci. V kulturách *in vitro* byly odvozeny buňky, které produkují asi čtyřicetkrát více taxolu, než je možno nalézt v kůře. Kromě toho je izolace z buněčných kultur snazší než z kůry. Komerční produkce taxolu se tak asi před deseti lety začala provádět právě za pomoci kultur *in vitro*.

Další oblast využití kultivace *in vitro* je při ozdravování odrůd užitkových rostlin, které obsahují viry. Velké množství druhů krytosemenných obsahuje viry, které rostlinu nezabíjejí, ale „pouze“ snižují životaschopnost jedince nebo kupříkladu snižují hospodářský výnos. Zbavit vybranou odrůdu virů pomocí klasických metod bývá velmi obtížné (ne-li nemožné). Využití explantátových kultur toto ozdravování rostlin značně usnadňuje. Ne ve všech orgánech musí být viry přítomny. Explantátovou kulturu lze odvodit z části rostliny, kde se virus nevyskytuje, a z takto získané kultury pak odvodit odrůdu zbavenou virů. I když použijeme k odvození kultury napadenou část rostliny, růst rostlinných buněk bývá rychlejší než množení viru. V kultuře tak zpravidla najdeme alespoň několik buněk bez obsazených virů. Z nich pak můžeme dopěstovat celé rostliny.



Obr. 3.25: Tkáňová kultura tabáku virginského (*Nicotiana tabacum*). Upraveno podle Wikimedia Commons, autor Igge.

S mechanizmy regenerace rostlinného těla tak přímo souvisí řada mechanismů vegetativního množení. Jak uvidíme záhy, vytvořit ostrou hranici mezi regenerací a vznikem nového jedince někdy ani nepůjde.

V případě vegetativního rozmnožování opět nalézáme celou škálu případů rostlin, které se ani jinak nerozmnožují (např. kyčelnice cibulkonosná, *Dentaria bulbifera*, u nás téměř netvoří semena a množí se takřka výhradně pacibulkami), přes různé vyvážené poměry s pohlavním množením až po druhy neschopné takového způsobu množení (většina jednoletky). Některé druhy je možné k vegetativnímu rozmnožování „donutit“ až aplikací vhodných fytohormonů.

Nyní probereme jednotlivé možnosti vegetativního rozmnožování detailněji. Jednou z možností je **rozpad mateřského jedince** na několik dceřiných jedinců. Tento způsob množení rutinně provozují jednobuněčné řasy, některé mnohobuněčné organizmy však tento způsob množení také ovládají. Stélka vícebuněčných řas se může rozpadat na několik menších částí. Podobně jsou toho schopny mechy a z krytosemenných rostlin například okřehek trojbrázdý (*Lemna trisulca*).

3.H Hladomor v Irsku a stinná stránka nepohlavního množení. Možná si říkáte, že brambory stačí množit vegetativně. Po několika sezónách byste sice vypěstovali značné množství hlíz, ale všechny by měly stejnou genetickou informaci, pokud neuvažujeme nově vzniklé mutace. Z kulinářského hlediska nám může být jedno, jestli jíme geneticky variabilní pokrm, nebo jídlo sestávající z klonů o stejné genetické informaci. Problém však může nastat při pěstování.

I rostliny mají své patogeny, před kterými se musejí bránit. A právě variabilita genetické informace pomáhá celé populaci v ochraně před patogenem. Někteří jedinci jsou odolnější k jedné nemoci, zatímco jiní jedinci odolávají lépe jiné chorobě. Na dlouhodobě nepohlavně se množící hostitele se může patogen snadno přizpůsobit (hostitel s ním nebude držet krok – viz princip Červené královny v kap. 1.3).

Vraťme se však k bramboru. V letech 1845–1852 zasáhl Irsko velký hladomor. Tento hladomor způsobilo zavlečení plísňě bramborové (*Phytophthora infestans*) do Irsku. V celé zemi se pěstovaly brambory, které byly geneticky uniformní (byly jediným klonem). Tento klon byl bohužel dosti náchylný k plísni a většina úrody byla zničena – napadené brambory neskončily na talíři, ale „shnily“. Vzhledem k tomu, že značná část Irů byla potravně závislá právě na bramborách, vyžádala si tato neúroda obrovský počet lidských životů – odhaduje se, že zemřela osmina celého národa.

Přes toto varování poukazující na nevhodnost pěstování geneticky uniformních plodin došlo k dalším, tentokrát však méně katastrofálním neúrodám způsobeným náhlým útokem chorob. V sedmdesátých letech minulého století v USA pěstovali geneticky uniformní kukuřici, jejíž úroda byla zničena díky houbovému patogenu. V osmdesátých letech minulého století pak došlo k napadení révy vinné hmyzím škůdcem – opět šlo o geneticky uniformní rostliny. V současnosti se podobný problém týká především banánu (rod *Musa*) a papáji (*Carica papaya*).

Tyto příklady dokládají, že i v zemědělství je dobré pamatovat na genetickou variabilitu. Je tak vhodné nerezignovat na pohlavní rozmnožování, i když může být dražší a náročnější než vegetativní množení. Vegetativní množení sice dokáže namnožit jedince do úctyhodné veliké populace, ty však mohou naráz padnout za oběť náporu choroby.

K vegetativnímu množení mohou posloužit všechny tři typy vegetativních orgánů. Začneme u kořenů. Přimo na kořenech mohou vznikat **kořenové pupeny**, z nichž vyrůstá nová rostlina – takto skrytě se množí i řada rostlin běžně považovaných za jednoletky, například pcháč oset (*Cirsium arvense*) nebo svlačec rolní (*Convolvulus arvensis*). Kořeny mohou být také přeměněny v **hlízy**, z nichž vyrůstají menší hlízkové, které mohou dát vzniknout novým jedincům. S takovým rozmnožováním se setkáme třeba u jirinek (rod *Dahlia*) a orseje (rod *Ficaria*).

Stonk se také může přeměnit ve hlízu, pomocí které je možné se účinně vegetativně množit, jmenujme například mečík (rod *Gladiolus*, obr. 3.20) nebo šafrán (rod *Crocus*). Variací na podobné téma jsou **oddenkové hlízy** bramboru (rod *Solanum*). Pokud na pole vysázíte pytel brambor, obvykle sklídíte pytlů několik. Kdybyste brambory nesnědli, mohli byste těchto několik pytlů znovu vysadit, a znásobit tak velikost své sbírky – opět bez účasti pohlavního rozmnožování (co to přináší za rizika, viz **rámeček 3.H**).

Když už jsme se dostali k různým typům hlíz, nelze nezmínit **cibule**, tedy odvozeninu listů a stonku. V paždí velké, původní cibule zpravidla vznikají vegetativně malé cibulky, které opět mohou vést ke vzniku nových jedinců. Příkladem rostlin tvořících malé vegetativní cibule jsou sněženka podsněžník (*Galanthus nivalis*) nebo bledule jarní (*Leucojum vernum*). Z užitkových rostlin ji umí například česnek kuchyňský (*Allium sativum*) nebo cibule kuchyňská (*Allium cepa*).

K vegetativnímu množení jsou využívány také **oddenky** nepřeměněné v hlízy. Na jednom konci mohou oddenky odumírat, ale na druhém se rozrůstají a dále větvi. Jednotlivé větve se mohou oddělit v nové organizmy. Pomocí oddenků se množí celá řada rostlin včetně obtížných plevelů – vzpomeňte si, až budete ze zahrádky plít pýr plazivý (*Elytrigia repens*, obr. 3.21), kopřivu dvoudomou (*Urtica dioica*) nebo bršlici kozí nohu (*Aegopodium podagraria*). Pravým mistrem v rychlém oddenkovém růstu je rákos obecný (*Phragmites australis*), který je během jediného roku schopen takto klonálně odmigrovat na vzdálenost v řádu mnoha metrů.

Další modifikací stonku zodpovědnou za vegetativní rozmnožování rostlin jsou specializované **výběžky** (šlahouny, obr. 3.22) jahodníku (rod *Fragaria*)



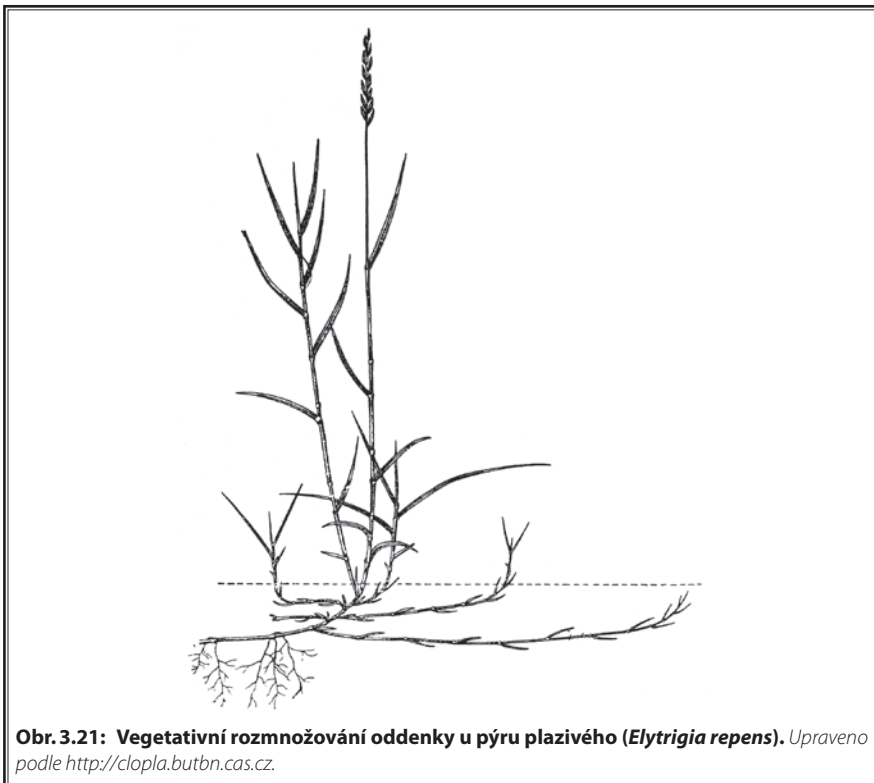
Obr. 3.20: Vegetativní rozmnožování stonkovými hlízami u mečíku (rod *Gladiolus*). Upraveno podle <http://kalipso-busybee.blogspot.com>.

nebo mochny plazivé (*Potentilla reptans*). Vzpomeňte na zahrádku – jahodník se v zahradnické praxi množí převážně vegetativně, ne pohlavním rozmnožováním.

Pokud zakoření celý nesespecializovaný stonk nebo větev a propojení s mateřskou rostlinou se přeruší, vzniká nový jedinec. Tato strategie se nazývá **hřížení** a v přírodě ji provozuje například ostružiník (rod *Rubus*). V zahradnické praxi se hřížením množí celá řada dřevin včetně meruzalky (rybízu – rod *Ribes*) a srstky angreštu (*Ribes uva-crispa*); ponořte pod zem část spodní větve rybízu a za rok máte nového zakořeněného jedince.

Další důležitou strukturou jsou adventivní pupeny. Mohou vznikat na různých částech těla a být využity k vegetativnímu rozmnožování. První možností je úžlabí listů, kde má opadavé pupeny označované jako **pacibulky** uloženy kyčelnice cibulkonosná (*Dentaria bulbifera*, obr. 3.23) nebo lilie cibulkonosná (*Lilium bulbiferum*).

Dalším, poněkud nečekaným místem pro opadavé adventivní pupeny, z nichž mohou vyrůstat noví jedinci, jsou okraje listů. Takovými útvary jsou známy pokojové rostliny kalanchoe (rod *Kalanchoe*) a náduť (rod *Bryophyllum*). U náduť je možno na listu nových jedinců nalézt hned několik (obr. 3.24). Adventivní pupeny mohou



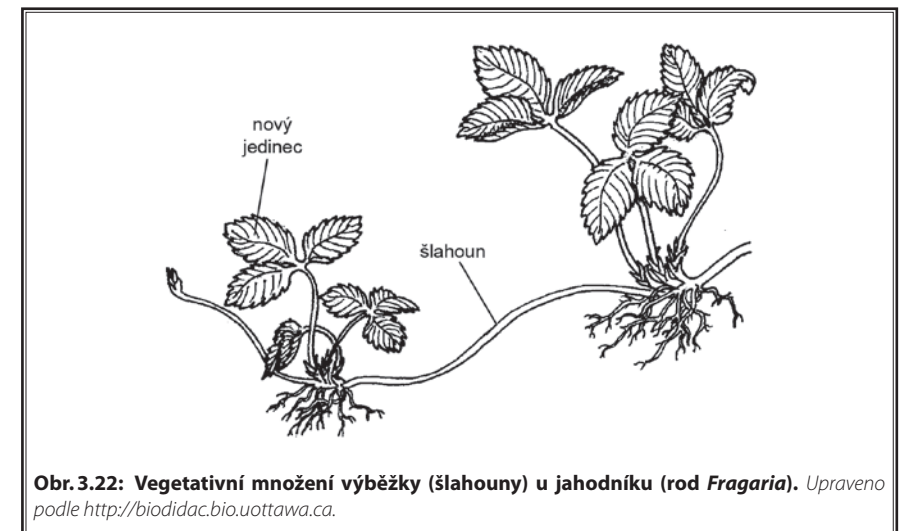
být také uloženy v květenství. Takový způsob rozmnožování najdeme u „živorodé“ trávy lipnice cibulkaté (*Poa bulbosa*) nebo pacibulek našich divoce rostoucích česneků (rod *Allium*).

V zahradnické praxi se vegetativního množení využívá poměrně často. Rozmnožují se tak rostliny, jejichž pohlavní rozmnožování je komplikované nebo ekonomicky náročnější než nepohlavní rozmnožování. Některé zahradnické způsoby množení kopírují přírodní způsoby (např. množení jahodníku nebo brambor), jiné rostliny se množí způsobem, který v přírodě běžný není. Jedním z těchto způsobů je **řízkování**. Z mateřské rostliny se uříznou kousky stonku nebo listů. Tyto segmenty se umísťují do substrátu, aby mohly zakořenit a aby z nich časem vyrostly nové rostliny. Listovými řízků se množí například africká fialka (rod *Saintpaulia*) nebo masožravá tučnice (rod *Pinguicula*). Stonkovými řízků můžete namnožit například „muškát“ (rod *Pelargonium*), chmel otáčivý (*Humulus lupulus*), topoly (rod *Populus*) nebo vrby (rod *Salix*).

Všimněte si, že výše zmíněný výčet zahrnoval jak útvary vysloveně specializované k vegetativnímu množení (např. kořenové pupeny, pacibulky, výběžky), tak i orgány s jinou funkcí, které mohou „náhodou“ posloužit i k množení (zásobní hlízy, hřížené větve). Jak bylo řečeno již v úvodu, možnosti nepohlavního množení rostlin jsou díky totipotentním buňkám takřka neomezené.

Apomixie

Apomixie je zvláštním typem nepohlavního rozmnožování. Na rozdíl od vegetativního rozmnožování je apomixie typická tvorbou květů a následně semen, která však vznikají bez oplození. Embryo, které se vyvíjí bez oplození, nese obvyklou neredukovanou (funkčně diploidní, 2n) sadu chromozomů – obě kopie ale pocházejí





Obr. 3.23: Pacibulky kyčelnice cibulkonosné (*Dentaria bulbifera*). Tato rostlina se u nás rozmnožuje takřka výhradně vegetativně pomocí specializovaných orgánů – pacibulek. Jen vzácně se vytváří podlouhlé pukavé plody obsahující pohlavně vzniklá semena. Upraveno podle Thomé 1885.

od matky. Jedná se tak o analogii partenogeneze (tedy vývoje z neoplozených vajíček) u živočichů.

Rostliny vynálezem apomixie dokázaly zkombinovat výhody nepohlavního množení s výhodami semen (a plodů). Na první pohled však nemusíme vůbec poznat, že se nejedná o klasické pohlavní rozmnožování – rostlina kvete a produkuje semena. Odhalení apomixie umožní až promyšlený opylovací experiment (viz **rámeček 3.I**) nebo důkladné cytologické či cytoembryologické výzkumy. Většinou je apomixie doprovázena klasickým pohlavním rozmnožováním, takže daná skupina si zachovává schopnost obou strategií rozmnožování. Známe však i skupiny výhradně apomiktické, například kontryhele (rod *Alchemilla*).

Apomixie je výhodná z důvodu jistoty, že rostlina vytvoří nějaké potomstvo. Na rozdíl od samosprašení si potomstvo zachovává genetickou výbavu mateřského organismu a nedochází ke snižování počtu heterozygotů, naopak, míra heterozygotnosti zůstává plně

zachována. Je to kvůli tomu, že při apomixii, jakožto nepohlavním množení, nedochází k meióze, ani splývání gamet, tedy jevům zodpovědným za přeskládání alel a vznik homozygotů – nedochází tedy ani k inbrední depresi (blíže viz **rámeček 3.J**). Apomixie se také hodí v případě druhů vzniklých křížením (obdobně jako u bičochvostů zmiňovaných v **kap. 2.1**). Protože v sobě hybrid kombinuje chromozomy odlišných druhů, mívá často problémy při meióze (chromozomy se špatně párují apod.). A právě apomixie umožní meiózu elegantně obejít a přitom se rozmnožit.

Apomiktické rostliny pořád dokola produkují své vlastní genetické kopie, klony. Jedinou možností tvorby nové variability je vznik spontánních mutací, které však nejsou tak časté a většinou nemají konkrétní dopady na biologické vlastnosti (viz **kap. 1.1**).

Podíváme-li se na rozkvetlou pampeliškovou louku, vidíme šiky několika nejúspěšnějších klonů, navíc dokonale uzpůsobených ke svému dalšímu šíření pomocí létavých nažek. Autoři sci-fi mohou jen závidět...

Na apomixii se kvůli tomu upírá pozornost šlechtitelů. U některých druhů rostlin (např. u kukuřice seté – *Zea mays*) mají největší výnosy rostliny s vysokou měrou heterozygotnosti. Pokud vytvoříme apomiktický kultivar takové rostliny, bude zachovávat genetickou informaci rodičovského jedince, a bude tedy produkovat samé výnosné heterozygoty. Oproti vegetativnímu rozmnožování bude navíc skýtat jednu zásadní výhodu – produkci semen. Semena jsou jednoduchá k manipulaci a transportu. Navíc je možné je po nějakou dobu skladovat – s tím se ani vegetativní hlízy či cibule nemohou srovnávat.

S apomixii se setkáme asi u 440 rodů krytosemenných rostlin patřících do čtyřiceti čeledí, přičemž v evoluci vznikla apomixie několikrát nezávisle na sobě. Je jevem poměrně vzácným, na úrovni druhu se setkáme s apomixii u pouhého 1 % druhů. Na rozdíl od samosprašení se apomixie vyskytuje takřka výhradně u vytrvalých rostlin. Dřeviny a byliny se výrazněji neliší v zastoupení apomiktických druhů.

V naší flóře máme poměrně mnoho apomiktických skupin, které jsou však koncentrovány do několika málo čeledí: pryskyřníkovitých (okruh pryskyřníku zlatožlutého, *Ranunculus auricomus*), růžovitých (kontryhel, mochna, ostružiník, jeřáb, hloh), hvězdnicovitých (pampeliška, jestřábník, turan) a lipnicovitých (okruh lipnice luční, *Poa pratensis*). Zajímavostí je, že obdobu apomixie nalezneme také u některých kapradin, u nás často v rodu kaprad' (*Dryopteris*) – embryo zde vyrůstá



Obr. 3.24: Noví jedinci vyrůstající z okraje listu nádutě (rod *Bryophyllum*). Upraveno podle Wikimedia Commons, autor CrazyD.

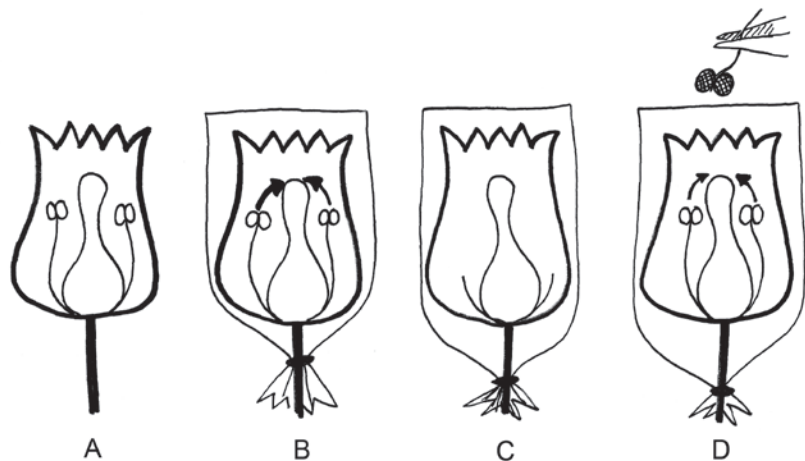
přímo z diploidního, tedy neredukovaného gametofytu, který vyrostl z diploidní spory, opět tedy nedošlo k meióze.

U výše uvedeného seznamu jste si mohli všimnout, že se jedná o přehledku „průšvihových“ skupin našich rostlin – tedy skupin oplývající obrovským bohatstvím druhů (u našich pampelišek asi 180), které však pozná jen několik odborníků (u našich pampelišek asi jenom tři). To není náhoda. Jak jsme již zmínili, apomixie vytváří linie samostatně se množících klonů se specifickým

3.1 Jak na reprodukční hrátky rostlin. Bohatství reprodukčních strategií botanici usilovně zkoumají. Rostliny však svá tajemství dokáží skrývat a pouhým pohledem na rostlinu její strategii nezjistíme. Vzpomeňte si třeba na apomiktické druhy, které normálně kvetou a tvoří semena – to, že vznikla nepohlavní cestou, na první pohled nezjistíme. Nejspolehlivějším (i když pracným) způsobem, jak zjistit, co všechno daná rostlina dokáže, je **opylovací pokus**.

Následující obrázek popisuje různé zásahy, které v opylovacím pokusu běžně provádíme. Květ A je ponechán volnému sprášení, ostatní jsou obaleny sáčkem z jemné tkaniny, kterou neprojdou pylová zrna. Opylení je ponechán volný průběh (květ B) nebo jej provedeme uměle – přenesením pylu z jedince zcela jiného druhu (květ D). Květ C je vykastován.

A proč provádíme tolik zásahů? Květ A je kontrolní, zajímá nás, jak úspěšný je květ ponechaný volnému sprášení. V případě květu B sledujeme schopnost samovolného samosprášení (autogamie). U květu C sledujeme možnost spontánní tvorby semen bez opylení, tedy apomixie. Pozoruhodný je případ D, který testuje možnost vyvolání samosprášení, pokud se na blizně objeví kromě vlastního pylu i pyl zcela jiných druhů (jedná se o již zmiňovaný mentor efekt). Je dobré si uvědomit, že právě takováto situace není nějakým výstřelkem (používaným např. pěstiteli, kteří se snaží donutit své „miláčky“ k rozmnožení samosprášením), ale běžným jevem – například na louce plné různých květů se velmi snadno stane, že na blizně přistane pyl cizích druhů.



3.J Genetická variabilita populací a reprodukční systémy. To, jakým způsobem se rostlina rozmnožuje, má vliv nejen na podobu jejich potomků, ale odrazí se i v genetické struktuře celé populace. Právě populační pohled nám přitom nejlépe pomůže pochopit genetické důsledky různých reprodukčních systémů.

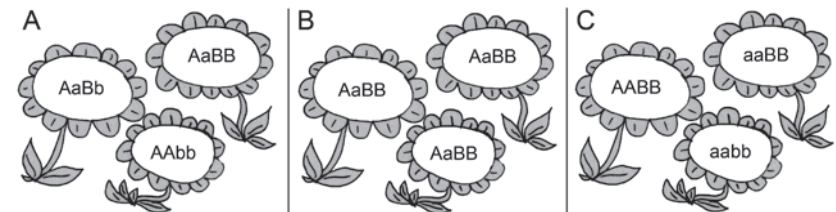
Při standardním **pohlavním** rozmnožování mezi různými jedinci dochází k opakovanému míchání genetické informace, jakákoliv alela (varianta genu) se může ocitnout v jakémkoliv jedinci. Alely se skládají víceméně náhodně, v některém jedinci se v daném genu dostávají k sobě ty samé alely (homozygoti), jinde se k sobě dostanou alely odlišné (heterozygoti, **obr. 3.26A**). Každý jedinec je tak trochu jiný.

Pokud se rostlina množí **nepohlavně** (vegetativně či apomikticky), záleží, kolik jedinců populaci založilo. Pokud má populace jediného zakladatele, všichni jedinci v populaci budou geneticky naprosto shodní (vyjma rozdílů v důsledku případných mutací). To však neznamená, že nemohou nést různé alely od téhož genu – v řadě genů mohou být heterozygotní (např. *Aa*), stále tedy ponosou určitou formu genetické variability (**obr. 3.26B**). Navíc nehrozí, že by se od sebe jednotlivé alely odloučily, protože nedochází k meióze – jejich heterozygotní uspořádání bude „jednou provždy“ fixováno. Problém však je, že všichni jedinci v populaci budou z genetického pohledu úplně stejní. Tam, kde budou heterozygotní, budou všichni jedinci heterozygotní úplně stejně.

Naopak pokud budou jedinci v populaci silně **samosprašní**, budou od svých genů nést takřka výhradně shodné alely – budou to sami homozygoti. Každý jedinec ale bude trochu jiný, protože se bude lišit v tom, jaké konkrétní alely má v sobě naskládané (např. někdo *AA*, jiný *aa*, **obr. 3.26C**).

Pokud to tedy shrneme, jedinci z populace nepohlavně se množících rostlin sice mohou být vnitřně různorodí (heterozygotní), ale navzájem se neliší, jsou to klony. Populace samosprašných rostlin se skládá z geneticky odlišných, avšak vnitřně „ochuzených“ jedinců (homozygotů).

Zatímco první populaci (B) může snadno zdecimovat například nějaký zákeřný patogen a budou se v ní hromadit škodlivé mutace principem Müllerovy rohatky (viz **kap. 1.3**), druhá (C) bude zřejmě trpět důsledky inbrední deprese (odmaskování škodlivých recesivních alel) a obě (B a C) mohou mít problém v dlouhodobém měřítku pružně reagovat na změny podmínek prostředí. Na druhou stranu, jejich množení bude rychlé a z mnoha pohledů efektivní. V praxi proto samozřejmě takto extrémně vyprofilovaných příkladů nalézáme jen poskrovnu – rostliny jednotlivé přístupy k rozmnožování různě kombinují. Avšak již různý poměr těchto základních rozmnožovacích strategií zanechá v genetické diverzitě rostlinné populace výrazný otisk.



Obr. 3.26: Příklad rozložení variability u dvou genů (s alelami *A, a* a alelami *B, b*) v populacích rozmnožujících se různými strategiemi. A – pohlavní rozmnožování, B – nepohlavní rozmnožování, C – samosprášení.

vzhledem a ekologickými nároky, které se s okolními klony vůbec nekříží. Krásně tedy vyhovují představě reprodukčně vymezeného druhu, jak ho rádi vymezují především zoologové (tzv. biologický druh).

Proč však není takový druh jen jeden a ve skupinách s apomixií naopak nalzáme druhů nepřebernou škálu? Jednotliví apomikticky vzniklí potomci se od sebe i od matky mohou drobně lišit nově vzniklými mutacemi – to však pro tak nápadné odlišení nestačí. Mnohem důležitější je, že většina apomiktických druhů není zcela „svatých“ a čas od času u nich k nějakému sexu dojde (zkřížením s jiným druhem). Tím se nově nakombinuje odlišný genetický materiál rodičů a vznikne velmi různorodé potomstvo. A to se zase následně začne množit nepohlavně, každý sám za sebe... Každého takového potomka pak můžeme opět považovat za samostatný druh. Takové druhy jsou navíc zpravidla evolučně velmi mladé, a proto rozdíl mezi nimi nejsou tak znatelné a pozná je jen pravý specialista (blíže viz **rámeček 3.K**).

Mechanismy apomixie

Protože apomixie využívá aparátu pohlavního rozmnožování, je logické, že je z něj i do značné míry odvozena. Při popisu toho, jak to při apomixii probíhá, tedy budeme využívat pojmů, se kterými jsme se seznámili v **kap. 3.2**. Podle způsobu, jakým dochází ke vzniku semen, rozlišujeme tři typy apomixie: aposporie, diplosporie a adventivní embryonie. Zárodečný vak se tvoří pouze u aposporie a diplosporie, ne u adventivní embryonie.

U **aposporie** vznikají klasickým meiotickým dělením mateřské buňky zárodečného vaku čtyři megaspory. Z jedné z nich se po meióze vyvíjí redukovaný zárodečný vak způsobem obvyklým pro pohlavní rozmnožování. V té době už se však z okolního pletiva vajíčka (nucellu) začne mitoticky tvořit alternativní neredukovaný vak (jakýsi „podvodník“). Ten může původní redukovaný vak zcela vytlačit a převzít jeho místo, nebo mohou oba vaky „sedět“ vedle sebe a čekat na příchod pylové láčky.

Přestože je ve vajíčku vytvořen neredukovaný zárodečný vak, většina aposporických druhů vyžaduje určitou přítomnost pylu – ne však k oplození neredukované vaječné buňky. Někdy opylení slouží jen jako jakýsi signál, aby se neredukovaný zárodečný vak začal samovolně vyvíjet v embryo. Takovým signálem může být pouhé vyklíčení pylu na blizně, jindy je to oplození vedlejšího redukovaného zárodečného vaku. Někdy však musí pylová láčka dorůst až do neredukovaného „podvodníka“ a oplodnit přímo jeho centrální jádro zárodečného vaku (oplození, z něhož přímo nevzniká nový jedinec, souhrnně nazýváme **pseudogamie**).

Toto oplození může být dáno nutností vybalancovat aktivitu genů pocházejících od otce a od matky. Otcovské geny se snaží zvětšit množství endospermu na úkor velikosti embryí. Mateřské geny mají zájmy opačné. Pouze rovnováha mezi aktivními geny tak zajišťuje správnou velikost endospermu a embryí. Vychýlení

z této rovnováhy může vést až ke smrti embrya, proto může být dodnes nutné, aby se samčí pohlavní buňka podílela na tvorbě endospermu i u apomiktických rostlin.

Možná vás napadne, že by mohlo dojít omylem i k oplození vaječné buňky neredukovaného zárodečného vaku. Většinou nemohlo – rostlina se tomuto kroku brání třeba tím, že aposporickou vaječnou buňku obalí do zvláštního polysacharidu kalózy, a ta je pak nedostupná. Tento proces najdeme například u prosa (*Panicum maximum*). Jiné druhy problém řeší o něco časnějším počátkem vývoje aposporické

3.K Proč dělají apomiktické skupiny vrásky botanikům. V hlavním textu jsme si vysvětlili, že skoro ve všech apomiktických skupinách občas dochází k nějakému sexu, po kterém následuje vznik nových apomiktických linií (nebo druhů, chcete-li). Jakými způsoby k tomu dochází a jak se s tím vypořádávají botanici, si ukážeme na příkladech dvou skupin, které jistě z naší přírody znáte – ostružiníků a pampelišek.

Podívejme se nejprve na naše ostružiníky (budeme hovořit hlavně o podrodu *Rubus*, kam patří všechny naše typické ostružiníky kromě maliníku, morušky a ostružiníku skalního). Různé podskupiny z podrodu *Rubus* se liší v četnosti sexuálních avantýr – není překvapivé, že zatímco druhy z téměř striktně apomiktických skupin ještě jdou jakž takž poznávat, ve skupinách s častějším sexem se už ani největší odborníci nevyznají. Nové typy tu vznikají tak často, že jich je v součtu ohromné množství a jejich vzájemné rozdíly se stírají.

Důsledky takového „evolučního kotle“ jsou zřejmé. Jen ve střední Evropě bylo odhadnuto, že pokud by se uznávaly všechny nezávisle vzniklé apomiktické „druhy“ ostružiníků, počítaly by se na mnohé tisíce (používá se průměr, že každá vesnice by měla „svůj druh“)! Botanici studující ostružiníky si proto vymysleli jednoduché pravidlo – aby takovou samostatnou genetickou linií prohlásili za druh, musí mít její areál v jednom směru alespoň 50 kilometrů. Na první pohled to sice vypadá podivně, má to ale svou logiku – jako druhy jsou chápány jen ty genetické linie, které se byly schopny ve svém prostředí nějak uchytit, prosadit a rozšířit. Zbylé linie, které může reprezentovat třeba i jen jediný keř, zůstanou jen krajovými nepopsanými „speciály“. Až budete někdy na kraji lesa ochutnávat zralé ostružiny, vzpomeňte si, že možná máte tu čest s takovým jedinečným „druhem“.

Trochu jinak jdou na celou věc pampelišky (rod *Taraxacum*). Většina našich pampelišek představuje poměrně výjimečný případ obligátně (výhradně) apomiktických rostlin, ze kterých jiné než nepohlavně vzniklé semeno nedostanete. Jenže jsou stále schopné produkovat pyl! K čemu je však pyl, když semeno vzniká bez oplození (a pampelišky ho nepotřebují ani k tvorbě endospermu)? Jsou s ním totiž schopné opylit jiné, sexuálně se množící druhy pampelišek (ty jsou u nás poměrně vzácné, dále směrem na jih Evropy jich ale přibývá). Kromě rozšiřování pomocí apomiktických semen mají geny takovýchto pampelišek jakýsi „bonus“ v podobě možnosti šíření svých genů do jiných druhů. Do takto opylených sexuálních pampelišek se mohou přenést i geny způsobující apomixii, což vede k vytvoření nových apomikticky se množících potomků. A nový druh je na světě!

A ještě zajímavost na závěr. Apomikticky se množící pampelišky mají poruchy meiózy (nejspíš související s tím, že nesou větší počty chromozomových sad, tři nebo čtyři namísto dvou) a jen část pylu je proto normálně vyvinuta a schopna oplození. Ostatní pylová zrna jsou různě poškozená a zakrnělá. Apomiktickou pampelišku tak snadno poznáme už pod mikroskopem podle nestejně velkých (různě zakrnělých) pylových zrn.

vaječné buňky, a spermatické buňky tak do apomiktického zárodečného vaku dorazí pozdě.

V naší flóře se kromě lipnic (rod *Poa*) s aposporií setkáme například u mochen (rod *Potentilla*), pryskyřníků (*Ranunculus auricomus* agg.) a jestřábníků ze skupiny chlupáčku (*Hieracium* subg. *Pilosella*). Protože u aposporie stále dochází ke vzniku normálního redukovaného zárodečného vaku, může být mnohem snadněji „přepnuta“ zpět k pohlavnímu rozmnožování, nebo může fungovat obojí zároveň. Například u lipnic může dojít i k oplození celého redukovaného („slušného“) zárodečného vaku a vzniklé semeno pak obsahuje dvě embrya – pohlavně vzniklé embrya i apomiktický klon! Aposporické druhy tak většinou provozují pouze částečnou (fakultativní) apomixii.

Druhý typ apomixie, **diplosporie** vede ke vzniku zárodečného vaku na první pohled stejným způsobem, jaký známe u klasického pohlavního rozmnožování. Jediným rozdílem je, že zárodečný vak je neredukovaný. Mateřská buňka zárodečného vaku se totiž nedělí meiózou, ale mitózou, megasporie jsou tudíž funkčně diploidní (*diploidní spora* – odtud název diplosporie). Neredukovaná vaječná buňka pak dá vzniknout zygotě a embryu, aniž by došlo k oplození.

Na rozdíl od aposporie, se endosperm většinou tvoří spontánně bez nutnosti opylení, například u diplosporických zástupců čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*): u pampelišek (rod *Taraxacum*) či pravých jestřábníků (rod *Hieracium*). Výjimečně vyžadují diplosporické druhy splnutí spermatické buňky s jádrem zárodečného vaku, například tráva příbuzná kukuřici (rod *Tripsacum*) a milička (rod *Eragrostis*).

U **adventivní polyembryonie** vznikají diploidní embrya přímo z buněk diploidního pletiva vajíčka (nucellu). Nevzniká tedy struktura obdobná

3.1 Polyembryonie. Při polyembryonii rostlin dochází ke vzniku klasického haploidního osmijaderného zárodečného vaku. Dojde ke klasickému dvojitému oplození a vznikne zygota. Ta se následně mitoticky rozdělí a každá z buněk dá vznik jednomu embryu (z jednoho oplození tedy vzniknou dvě totožná embrya). S polyembryonií se setkáme například u mochny zlaté (*Potentilla aurea*). U pivoňky (rod *Paeonia*) vznikají další embrya až z buněk prvního embrya. Jev se také označuje jako štěpení embrya.

Polyembryonii najdeme i u živočichů. Je to jediný způsob nepohlavního rozmnožování, který se týká i člověka. Dochází při ní k rozdělení zárodku na dva (vznikají jednovaječná dvojčata), nebo i více. Z jedné zygoty tedy vzniká několik potomků, kteří jsou pochopitelně geneticky identičtí. Polyembryonie se vyskytuje téměř u všech savců, většinou ale jako nežádoucí jev. Výjimkou jsou pásovci (rod *Dasybus*), kteří pravidelně rodí jednovaječná čtyřčata – proto mají mláďata z jednoho vrhu vždy stejné pohlaví.

Speciální příklad polyembryonie je znám u lumčků. Jsou to parazitoidi, kteří se živí celý život na jednom hostiteli, jehož nakonec zahubí. Parazitují nejčastěji v housenkách motýlů. Původní embryo lumčika se rozdělí na několik částí a vylihně se několik larviček, tedy sourozenců, z nichž některé dají nakonec vzniknout dospělci, zatímco jiné na vývoj rezignují a místo toho bojují s imunitním systémem housenky nebo s larvami konkurenčních parazitoidů.

zárodečnému vaku. Tento jev se nazývá polyembryonií z důvodu, že buněk nucellu přeměněných v embrya může být hned několik (z řec. *poly* – více).

Zajímavé je, že adventivní embrya ve vajíčku většinou opět koexistují s normálním redukovaným zárodečným vakem. Poté, co v něm dojde k dvojitému oplození, adventivní embrya vytlačí embrya vzniklé oplozením a „ukradne“ mu jeho endosperm. Adventivní polyembryonie je výhradně fakultativní strategií, tedy jakýsi doplněk ke standardnímu pohlavnímu rozmnožování. Vyskytuje se například u zástupců čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*), ze známých rodů z jiných čeledí jmenujme například citrusy (rod *Citrus*), mango (rod *Mangifera*), nopál neboli opuncii (rod *Opuntia*), či vrbovku (rod *Epilobium*). Adventivní polyembryonie by neměla být zaměňována s polyembryonií, tedy jevem, kde vzniká embryo klasickým pohlavním rozmnožováním a posléze se rozpadá na více identických částí (viz **rámeček 3.L**).

Závěrem stojí za zmínku jedna zajímavost. Doposud jsme si říkali, že ke vzniku apomiktických semen přispívala pouze mateřská rostlina. U afrického cypřiše *Cupressus dupreziana* je ale situace opačná – genetická informace apomiktických embryí pochází výhradně z pylu, tedy od samčího rodiče. Pyl tohoto druhu je diploidní, čemuž napovídá i to, že je největší ze všech druhů cypřišů. Po opylení vzniká embryo z diploidního pylu, mateřská rostlina žádnou genetickou informaci nepředává, „pouze“ vyvíjející se embryo vyživuje! O přesných důvodech, proč je apomixie realizována z otcovské genetické informace, se pouze spekuluje – vzhledem k neschopnosti tohoto cypřiše tvořit samičí gamety by se tak mohlo jednat o záchrannou strategii umožňující přežití druhu. Kromě toho by tato strategie mohla být výhodná z hlediska obrany proti křížení s příbuznými druhy, jenže znemožňuje návrat ke klasickému pohlavnímu rozmnožování, a je tak jakousi slepou uličkou evoluce... Tento druh cypřiše je kriticky ohrožen – jeho přírodní populace čítající něco přes 200 jedinců roste na Sahaře v jihovýchodním Alžírsku.

3.6 Shrnutí

Až dosud jsme si v celé rostlinné kapitole povídali o pohlavním a vegetativním rozmnožování a apomixii odděleně, na závěr je však důležité říci to nejdůležitější. Klíčem k úspěchu je právě kombinace těchto jednotlivých přístupů. Každá jednotlivá strategie má své výhody a nevýhody, a právě proto jejich vhodně vybalancovaný poměr může vést k nejlepším výsledkům.

Pohlavní rozmnožování je výborným nástrojem pro vznik potomků s novou kombinací dědičné informace. Představuje ale velkou investici – je nutné vytvořit květy, spory, gamety. Ve většině případů je také nutné přilákat hmyzí opylovače a za jejich službu je náležitě odměnit (např. pylem nebo nektarem). Pokud opyluje vítr nebo voda, není nutné nikoho lákat, ale zase dochází k velikým ztrátám pylu (vzpomeňte na žluté povlaky na chodnicích v době, kdy zraje větrosprašný pyl jehlíčanů – všechna tato zrna přijdou vniveč...).

Zejména v případě stabilních podmínek může sex představovat i další nevýhodu – pokud náhodnými kombinacemi vznikne vhodně přizpůsobený potomek, je jeho vhodný genotyp v dalších generacích bez milosti rozředen rozmnožováním s dalšími jedinci.

Nutnost opylovačů a rizika ztráty pylu elegantně obchází možnost přenesení pylu na vlastní bliznu – samosprašení. Jenže praktikování sexu se sebou samým přináší jiný velký problém v podobě velmi rychlé ztráty genetické variability, která vede k méně úspěšnému či méně životaschopnému potomstvu. Silná míra samosprašení se tak většinou vyplatí jen tehdy, pokud hrozí velký nedostatek opylovačů nebo sexuálních partnerů (v Arktidě, při kolonizaci nového místa apod.). Většinou samosprašení představuje jen jakýsi vhodný doplněk, pojistku pro špatné časy či alternativu pro úsporu pylu.

Ve stálých podmínkách může být výhodnější držet úspěšnou kombinaci výhodných vlastností (tj. vhodnou kombinaci alel, genotyp) a snažit se obsadit co nejvíce prostoru. K tomu slouží různé formy nepohlavního množení. První typ, vegetativní rozmnožování, využívá mechanismy sloužící původně k regeneraci či výživě, případně i speciální rozmnožovací útvary vzniklé přeměnou vegetativních orgánů (kořen, stonek, list). Je založen na skutečnosti, že jednotlivé části rostlinného jedince se neustále modulárně opakují – v určité fázi vývoje rostliny pak není problém nějakou část (modul) oddělit a nechat ji žít svým vlastním životem. Vegetativní množení umožňuje přežít i tam, kde panují extrémní podmínky, dokonce i tam, kde rostlina nemůže vykvést. Vegetativní množení představuje jistotu rozmnožení také proto, že obchází nejcitlivější stadium v životě rostliny – stadium malého zranitelného semenáčku.

Vegetativní rozmnožování však nevede k tvorbě semen – což může být nevýhodou. Semeno (nebo plod, který ho obaluje) je odolným útvarem, který na stanovišti může přečkat nevhodné podmínky. Zároveň je také nejdokonalejší strukturou k dálkovému šíření. Spojit výhody nepohlavního rozmnožování s výhodami pohlavního aparátu rostlin se podařilo apomiktickým rostlinám. Tvoří sice semena, ale bez toho, aby došlo k meióze a následnému oplození. Nevýhodou oproti vegetativnímu množení je, podobně jako u pohlavního množení, nákladná investice do vytvoření celého aparátu a riziko úmrtí semenáček při klíčení.

Výhodou nepohlavního množení jsou obecně jeho rychlost a udržování stejné genetické informace u potomků (pokud neuvažujeme drobné mutace, které mohou spontánně vzniknout). Jenže v případě nečekané změny prostředí se výhradně nepohlavně množící jedinec dostává do pořádné šlamastyky – on ani jeho potomci nejsou nikterak proměnliví, a nemohou tedy na změnu podmínek, příchod parazita či býložravce pružně reagovat.

Takže znovu – elegantní řešení představuje tyto jednotlivé přístupy **kombinovat**. Často vám mohlo připadat, že pokud je některá strategie popsána izolovaně, vypadá jako slepá ulička evoluce (stále se prohlubující homozygotní uspořádání u samosprašné rostliny, apomiktická pampeliška čekající na změnu podmínek

a vymření). Pokud si ale představíme, že je daná strategie praktikována pouze částečně (**fakultativně**) a je ještě navíc doplněna jinou fakultativní strategií, situace se rázem mění.

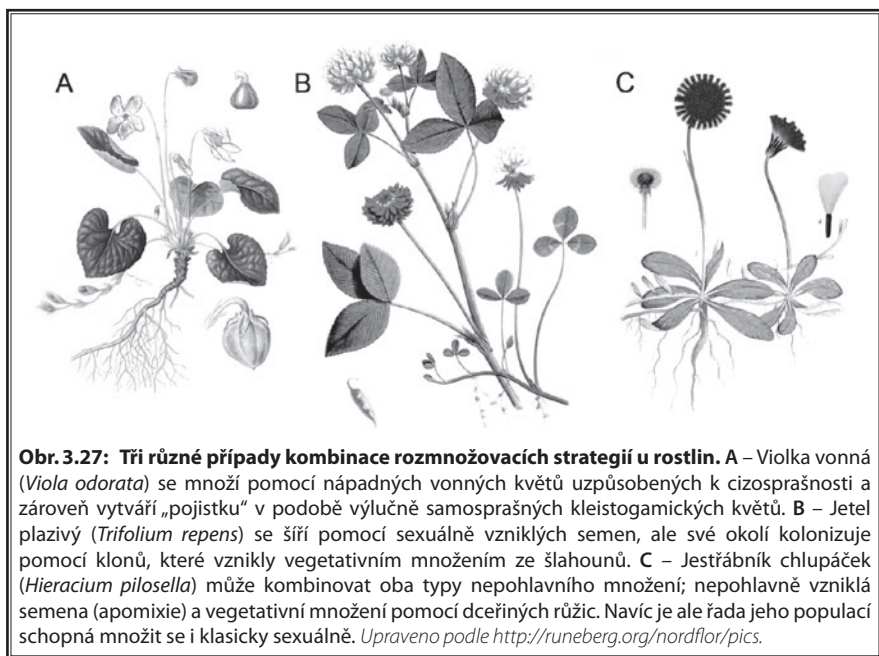
Například převážně apomiktické ostružiníky se mohou zároveň šířit lokálně vegetativním hřížením a diverzitu svých potomků čas od času zvýší sexem. A skutečně, případů, kdy se u rostlin vyskytuje pouze jeden z typů rozmnožování, je velmi málo – skoro vždy se kombinují alespoň dva z nich (**obr. 3.27**), občas i v poměrně bizarní podobě, jakou je například jejich spojení do jediné buňky (viz **rámeček 3.M**).

3.M Jak šípkové růže spojily nepohlavní a pohlavní množení. Jednu z nejpodivnějších rozmnožovacích strategií na světě vynalezly růže ze skupiny „klasické“ růže šípkové (*Rosa canina* agg.). Abychom celý jedinečný systém pochopili, budeme se muset ponořit až na úroveň jednotlivých chromozomů. Právě na způsobu jejich rozchodu pomocí zvláště pozměněné meiózy celá podivnost spočívá. V diploidní buňce šípkové růže nalezneme dva typy chromozomů. Jeden typ jsou typické chromozomy (bývá jich 14), které mají v buňce svého odpovídajícího (homologního) partnera a při meióze se spořádaně seřazují po párech (7 párů), rekombinují a následně se rozcházejí, každý do jiné buňky. Druhý typ jsou chromozomy, které se při meióze nepárují a nerozcházejí, ale naopak zůstávají osamocené a všechny jako jeden muž v prvním dělení meiózy odcházejí do jedné ze vznikajících buněk (takových chromozomů bývá většinou 21). Meióza růží tedy produkuje dva typy buněk – jeden pouze se sedmi „spořádanými“ chromozomy (14 děleno dvěma je sedm) a druhý se sedmi „spořádanými“ plus všemi 21 „samotáři“. Původní diploidní buňka obsahující 35 chromozomů se tedy meiózou rozdělí na buňky se 7 a 28 (7 a 21) chromozomy.

A nyní přichází zásadní rozdíl mezi samčími a samičími sporami. Zatímco pyl vzniká pouze z buněk se sedmi chromozomy, zárodečný vak a z něj vznikající vaječná buňka se naopak zakládají pouze z buněk s 28 chromozomy (druhý typ buněk zaniká). Balíček 21 „samotářských“ chromozomů se tak dědí pouze po mateřské linii, podobně jako chromozomy apomiktických rostlin. Po splnutí gamet (7+28) se opět obnoví původní počet 35.

Co z toho vyplývá? Zatímco část chromozomů (ty „spořádané“) podstupují běžný sexuální proces, „samotářské“ chromozomy se dědí nepohlavně. Proč nepohlavně? I „samotářské“ chromozomy sice podstupují obě složky pohlavního procesu (meiózu a oplození), chovají se však tak, jako by se jich to ani netýkalo – nerekombinují DNA mezi sebou, nerozcházejí se náhodně do různých buněk a ani se náhodně nesetkávají se svými protějšky z jiných gamet.

Tímto pozoruhodným mechanickým „trikem“ tak růže dokázaly spojit pohlavní i nepohlavní rozmnožování do jediné buňky! Protože však jsou oba typy chromozomů přítomny pohromadě, lze si i představit, že by si růže mohly pomoci náhodných chromozomových přestavb (např. ulamování a následně „nalepování“ částí chromozomů) v průběhu času některé alely mezi chromozomy přemísťovat. Například by mohly některé užitečné alely „uklízet“ do spolehlivě nepohlavně děděných „samotářských“ chromozomů a naopak geny, u nichž je důležitá variabilita (např. pro boj s patogeny), ponechávat na chromozomech pohlavně děděných. Alespoň z teoretického hlediska se může zdát, že se růžím možná podařilo vynalézt nejdokonalejší způsob rozmnožování, který dokáže naráz spojit výhody pohlavního i nepohlavního rozmnožování. Jestli toho však růže opravdu využívají, zatím nevíme.



O důsledcích kombinace reprodukčních strategií svědčí i případy extrémně bohatých skupin rostlin, u nichž pestrost jejich reprodukčních strategií vedla k vytvoření obrovské variability, která se projevuje i navenek nepřehledným množstvím různých genetických linií, druhů a druhových skupin (viz **rámček 3.K**). Samozřejmě nelze vše kombinovat volně a bez důsledků. Například klonální rostlina s mnoha kvetoucími lodyhami snáze podlehne samosprašení z okolních lodyh téhož klonu (geitonogamii). Vše zkrátka záleží na nastavení okolních podmínek prostředí – co se vyplatí ve stabilním, ale konkurenčně náročném lese, se nemusí vyplatit ve stále se měnícím prostředí rumiště. Co se vyplatí krátkodobě, může být v dlouhodobějším měřítku nevhodné a podobně.

Rostliny jsou ohromně plastické organizmy a v mnoha ohledech, včetně svých reprodukčních strategií, se dokáží přizpůsobit výzvám okolního prostředí. Jinak by totiž se svým údělem – být v rámci života jedince upevněn na jednom místě – přežily jen stěží...

4. SLOVNÍČEK POJMŮ

- alela** – konkrétní forma genu
- adventivní polyembryonie** – druh apomixie u rostlin, kde vznikají diploidní embrya přímo z diploidních buněk vajíčka
- agregovaný druh** – soubor několika blízkce příbuzných druhů, které se mezi sebou obtížně odlišují, ale jako celek se dají celkem snadno odlišit
- apomixie** – způsob nepohlavního rozmnožování rostlin, při němž se tvoří semena
- aposporie** – druh apomixie u rostlin, při níž se tvoří „klasický haploidní“ zárodečný vak, vedle něhož se z diploidního pletiva vajíčka vyvine diploidní zárodečný vak, často pak diploidní zárodečný vak „předběhne“ ten haploidní ve vývoji a vytlačí ho
- autogamie** – samosprašení, opylení blizny pylem z téhož nebo jiných květů téže rostliny
- autozom** – nepohlavní chromozom, tedy stejný v obou pohlavích
- crossing-over** – mechanismus rekombinace, překřížení a výměna úseků homologických chromozomů
- diplosporie** – druh apomixie u rostlin, při níž vzniká zárodečný vak „klasickým“ způsobem, liší se jen tím, že zakládající buňka byla diploidní, a tak i zárodečný vak bude diploidní
- dvoudomé rostliny** – rostliny, které tvoří jednopohlavné květy na oddělených jedincích, mívají tedy samčí a samičí jedince
- endosperm** – triploidní vyživovací pletivo vznikající dvojítm oplozením u krytosemenných rostlin
- exina** – vnější část buněčné stěny pylového zrna
- fakultativní** – příležitostný
- gameta (rosl.)** – haploidní buňka, jež vzniká mitózou buněk gametofytu; splynutím dvou haploidních gamet opačného pohlaví vzniká diploidní sporofyt
- gameta (živ.)** – pohlavní buňka živočichů, vzniká meiózou, splynutím gamet vzniká zygota
- gametofyt** – haploidní fáze životního cyklu rostlin; vyrůstá z haploidní spory a mitotickým dělením dává vzniknout gametám
- geitonogamie** – samosprašení, kdy dojde k přenosu pylového zrna na jiný květ téže rostliny
- generativní buňka** – menší buňka uvnitř pylového zrna, z generativní buňky vznikají druhou pylovou mitózou dvě spermatické buňky
- gonochorista** – živočich s odděleným pohlavím, má samce a samice
- gynodiecie** – rostlina, která má oddělené samičí a hermafroditní jedince
- hermafrodit** – organizmus mající samčí i samičí pohlavní orgány přítomné v jednom jedinci:
 - proterandrický – nejprve mu dozrávají samčí pohlavní buňky
 - proterogynický – nejprve mu dozrávají samičí pohlavní buňky

simultánní – samčí i samičí pohlavní buňky dozrávají zároveň
sukcesivní – v určité fázi života je organizmus samcem, v jiné samicí
heterostylie – způsob prostorového oddělení prašníků a tyčinek; část rostlin tvoří květy s dlouhými prašníky a krátkými tyčinkami a druhá část má naopak květy s krátkými prašníky a dlouhými tyčinkami; k oplození dochází hlavně v rámci stejného patra, tudíž je snížena intenzita samosprášení
heterozygot – jedinec s různými formami alel určitého genu
homozygot – jedinec se stejnými formami alel určitého genu
hřížení – nepohlavní rozmnožování rostlin, při němž ze zakořeněných větví (ne-specializovaných k vegetativnímu množení) vzniknou noví jedinci
inbrední deprese – zhoršená životaschopnost potomků vzniklých křížením příbuzných jedinců (u rostlin také při samosprášení) vlivem kumulace škodlivých alel
integumenty – obaly rostlinného vajíčka
jednodomé rostliny – rostliny s květy odděleného pohlaví umístěnými na témže jedinci
kleistogamie – samosprášení v květu, který se vůbec neotevírá
lek – speciální případ polygynie; samci se shromáždí na jednom místě, kam za nimi přicházejí samice; samci se jim předvádí a samice si vybírají partnery
meióza – buněčné dělení, při němž z jedné buňky diploidní vznikají čtyři buňky haploidní
megaspóra – samičí spora
megasporocyt – mateřská buňka zárodečného vaku; diploidní sporofytní buňka, která se meioticky dělí za vzniku čtyř samičích spor (megaspor)
mentor efekt – opylení cizím pylem umožňující úspěšné opylení nekompatibilním pylem
metageneze (rosl.) – rodozměna; střídání dvou generací, haploidního gametofytu a diploidního sporofytu
metageneze (živ.) – rodozměna; střídání pohlavní a nepohlavní generace
mikrosporocyt (pylová mateřská buňka) – diploidní sporofytní buňka, z níž meiózou vznikají čtyři samčí spory (mikrospory)
mikrospóra – samčí spora
mitóza – buněčné dělení, při němž z jedné diploidní buňky vznikají dvě diploidní buňky
množení – zvyšování počtu jedinců daného druhu
monogamie – párové soužití jednoho samce s jednou samicí
pravá genetická – pár má všechny potomky společné
sociální – někteří potomci, o které se pár stará, mohou pocházet z mimopárových kopulací, vyskytuje se nevěra
nepohlavní rozmnožování – množení bez účasti gamet vznikajících meiózou a jejich následného splyvání; potomci jsou až na případné mutace genetickou kopii (klonem) své matky

nucellus – základní pletivo vajíčka rostlin
obligátní – probíhající vždy, nutný
oplození dvojité (rosl.) – oplození u krytosemenných rostlin; splyvají jedna spermatická buňka s jádrem zárodečného vaku za vzniku vyživovacího pletiva a druhá spermatická buňka s vaječnou buňkou za vzniku zygoty
opolení – dopad pylového zrna na bliznu
panmixie – náhodné párování samců a samic, systém „každý s každým“
partenogeneze – nepohlavní rozmnožování, při kterém vzniká nový jedinec z diploidního vajíčka
partenokarpie – tvorba a dozrávání plodů bez proběhnutého oplození a tvorby embryí
perisperm – diploidní vyživovací pletivo, které vzniká ze základního pletiva rostlinného vajíčka (nucellu)
pohlavní dimorfismus – viz *sexuální dimorfismus*
pohlavní rozmnožování – rozmnožování za účasti gamet vzniklých meiózou
polyandrie – způsob párování, při kterém se samice páří s více samci, ale samec pouze s jednou samicí; samec se stará o potomstvo
polyembryonie – způsob nepohlavního rozmnožování, při kterém dochází k rozpadu embrya na dvě nebo více částí, z nichž vznikají noví jedinci
polygamie – způsob párování, při kterém se samec páří s více samicemi nebo samicemi s více samci
polygynandrie – způsob párování, kdy se dva nebo několik samců dělí o harém a páří se se všemi samicemi v něm
sukcesivní – samci i samice mají postupně více partnerů
polygynie – způsob párování, při kterém se samec páří s více samicemi, ale samice pouze s jedním samcem
poměr pohlaví – poměr počtu samců ku počtu samic v populaci
provokovaná ovulace – uvolnění vajíčka, ke kterému dojde až po kontaktu se samcem nebo po páření
pseudogamie – opylení apomiktických rostlin, které má signalizační funkci, genetická informace pylového zrna není využita k tvorbě potomstva
pylová inkompatibilita – neschopnost pylu vyklíčit na blizně tožného jedince a příbuzných jedinců:
gametofytická – o inkompatibilitě rozhoduje genotyp pylového zrna
sporofytická – o inkompatibilitě rozhoduje genotyp prašníku, v němž pylové zrno vzniklo
rekombinace – výměna úseků homologních chromozomů
replikace – zdvojení genetické informace v buňce
rodozměna – viz *metageneze*
řízkování – způsob vegetativního rozmnožování, který nechává zakořenit listové nebo stonkové segmenty, z nichž po čase vznikají noví jedinci
sexualita – míchání genetické informace mezi různými jedinci

sexuální dimorfismus – vzhledové odlišení samců a samic
somatická embryogeneze – vznik rostlinného embrya ze somatických (tělních) buněk, zpravidla v podmínkách *in vitro*
spermatická buňka – samčí gameta rostlin, dvě spermatické buňky jsou neseny pylovou láčkou
spermatofor – balíček spermií
spora (rosl.) – haploidní útvar vznikající meiózou sporofytní buňky, vyrůstá z ní gametofyt
sporofyt – diploidní generace rostlin, je zahájena splynutím gamet a produkuje spory
sporopolenin – odolný polymer, který tvoří vnější buněčnou stěnu pylu
vaječná buňka – samičí gameta rostlin; jejím splynutím se spermatickou buňkou vzniká základ sporofytu
vajíčko (rosl.) – mnohobuněčný útvar, uvnitř něhož se zakládají samičí spory (megaspory)
vajíčko (živ.) – samičí pohlavní buňka
vegetativní buňka – větší buňka pylového zrna, která posléze klíčí v pylovou láčku
vegetativní rozmnožování – nepohlavní rozmnožování, které využívá vegetativních orgánů (kořenu, stonku nebo listu)
zárodečný vak – samičí gametofyt krytosemenných rostlin; ve zralém stadiu obsahuje nejčastěji osm jader, mimo jiné samičí gametu, vaječnou buňku
zygota – diploidní buňka vzniklá splynutím dvou gamet

5. LITERATURA

5.1 Doporučená literatura

- BÍLÝ M, HAJEK J, KOUTECKÝ P, KRATZEROVÁ L (2000): *Rozmnožování organismů, přípravný text BiO kategorie A, B*. Znojmo: Sprint
- DAWKINS R (1998): *Sobecký gen*. Praha: Mladá fronta
- DUŠEK A (2007): *Bude to chlapeček, nebo holčička (Jak ovlivnit pohlaví potomka)*. Vesmír 86, 484, 2007/8
- HARAŠTOVÁ M a SOBOTKA R (2003): *Proč je (pro rostliny) výhodná alergie na pyl*. Vesmír 82, 513, 2003/9
- KEJNOVSKÝ E (2003): *Evoluce lidských pohlavních chromozomů*. Vesmír 84, 323, 2005/6
- KREKULE J (2008): *Kdy a jak kvetou*. Živa 1/2008
- MIHULKA S (2001): *Jak vzniká oddělené pohlaví u rostlin?* Vesmír 80, 12, 2001/1
- MIHULKA S (2006): *Pohlavní války bažanek*. Vesmír 85, 443, 2006/8
- RIDLEY M (2007): *Červená královna: Sexualita a vývoj lidské přirozenosti*. Praha: Portál
- SKALICKÁ K (2005): *Polyploidie dokáže s rostlinnými genomy pořádně zatrást*. Živa 2/2005
- STRAKA J (2003): *Včely a evoluce barev květů*. Vesmír 82, 507, 2003/9
- STORCHOVÁ R (2000): *Život bez sexu*. Vesmír 79, 546, 2000/10
- STORCHOVÁ Z (2005): *Buněčné dělení*. Vesmír 84, 138, 2005/3
- ŠTORCHOVÁ H (2010): *Tyčinky, pestíky a evoluce*. Vesmír 89, 50, 2010/1
- ZRZAVÝ J (2009): *Evoluce a chiméry*. Vesmír 88, 456, 2009/7
- ZRZAVÝ J (1999): *O nezabíjení babiček*. Vesmír 78, 225, 1999/4
- ZRZAVÝ J, STORCH D, MIHULKA S (2004): *Jak se dělá evoluce: Od sobeckého genu k rozmanitosti života*. Praha a Litomyšl: Ladislav Horáček – Paseka

5.2 Použitá literatura

- ANDĚRA M, PROCHÁZKA P, ZADRAŽIL V (1999): *Zvířata v lese*. Praha: Aventinum
- BARRETT SCH, HARDER LD (1996): *Ecology and evolution of plant mating*. Trends in Ecology & Evolution 11: 73–79
- BREWBAKER JL (1967): *The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms*. American Journal of Botany 54, 9: 1069–1083
- CAMPBELL NA, REECE JB, URRY LA, CAIN ML, WASSERMAN SA, MINORSKY PV, JACKSON RB (2008): *Biology*. Pearson Education, San Francisco
- CLUTTON-BROCK TH, ALBON SD, GUINNESS FE (1986): *Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer*. Animal Behaviour 34, 2: 460–471
- DARWIN CH (2005): *O pohlavním výběru*. Praha: Academia
- DAVIES NB (1954): *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford: Oxford University Press
- DAWKINS R (1998): *Sobecký gen*. Praha: Mladá fronta
- DUŠEK A. (2007): *Bude to chlapeček, nebo holčička (Jak ovlivnit pohlaví potomka)*. Vesmír 86: 484–485
- FISCHER L, PAVLOVÁ L (2011): *Růst a vývoj rostlin*. Praha: Karolinum
- FLEGR J (2005): *Evoluční biologie*. Praha: Academia

FURUYA EY AND LOWY, FD (2006): *Antimicrobial-resistant bacteria in the community pe-*
tting. Nature Reviews Microbiology 4, 1: 36–45

GROSS L (2007): *Who needs sex (or males) anyway?*. PLoS Biology, 5, 4: 685

GROSS-SOROKIN MY, ROAST SD, BRIGHTY GC (2006): *Assessment of feminization of male fish in*
English rivers by the environment agency of England and Wales. Environmental Health
Perspectives 114, 147–151

HARDER LD, BARRETT SC, COLE WW (2000): *The mating consequences of sexual segregation*
within inflorescences of flowering plants. Proc. Biol. Sci. 267: 315–320

HÖRANDL E (2010): *The evolution of self-fertility in apomictic plants*. Sex. Plant Reprod. 23: 73–86

JANOUSEK B, MRACKOVA M (2010): *Sex chromosomes and sex determination pathway dynamics in*
plant and animal models. Biological Journal of the Linnean Society 100: 737–752

JOHNSON CN, CLINCHY M, TAYLOR AC, KREBS CJ, JARMAN PJ, PAYNE A, RITCHIE EG (2001):
Adjustment of offspring sex ratios in relation to the availability of resources for philopatric
offspring in the common brushtail possum. Proc. R. Soc. B. 268: 2001–2005

KINZEY WG (1997): *New World primates ecology, evolution and behavior*. New York: Aldine de
Gruyter

KITCHEN B (1995): *And so they build*. Somerville: Candlewick Press.

KREBS JR, DAVIES NB (1993): *An introduction to behavioral ecology*. Oxford: Blackwell Publishing

LERSTEN NR (2004): *Flowering plant embryology*. Oxford: Blackwell publishing.

LORA J, HERRERO M, HORMAZA JI (2009): *The coexistence of bicellular and tricellular pollen in*
Annona cherimola (Annonaceae): Implications for pollen evolution. American Journal of
Botany 96, 4: 802–808

MCCORMICK S (1993): *Male gametophyte development*. Am. Soc. of Plant Physiol. 5: 1265–1275

PARSON A (1992): *Jedovatí živočichové*. Bratislava: Champagne Avantgarde.

PAVLOVÁ L (2006): *Fyziologie rostlin*. Praha: Karolinum

PICHOT C, FADY B, HOCHU I (2000): *Lack of mother tree alleles in zymograms of Cupressus duprezi-*
ana A. Camus embryos. Annals of Forrest Science 57: 17–22

REECE JB, URRY LA, CAIN ML, WASSERMAN SA, MINORSKY PV, JACKSON RB (2010): *Campbell*
biology. San Francisco: Pearson Education

REINHARDT K, SIVA-JOTHY MT (2007): *Biology of the Bed Bugs (Cimicidae)*. Annu. Rev. Entomol.
52:351–74

RIDLEY M (2007): *Červená královna: Sexualita a vývoj lidské přirozenosti*. Praha: Portál

RICHARDS AJ (1997): *Plant breeding systems*. London: Chapman and Hall

ROSPAL S A KOL. (2003): *Nový přehled biologie*. Praha: Scientia

SICARD A, LENHARD M (2010): *The selfing syndrome: a model for studying the genetic and evolution-*
ary basis of morphological adaptation in plants. Annals of Botany 107: 1433–1443

SMITH AM, COUPLAND G, DOLAN L, HARBERD N, JONES J, MARTIN C, SABLowski R, AMEY A (2010):
Plant biology. New York: Garland Science

STERNALSKI A, MOUGEOT F, BRETAGNOLLE V (2012): *Adaptive significance of permanent female*
mimicry in a bird of prey. Biology Letters 8, 167–170

THOMÉ OW (1885): *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Gera, Německo

TORICES R, MENDEZ M, GOMEZ JM (2011): *Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution*
of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. New Phytologist 190: 234–248

VESELOVSKÝ Z (2005): *Etologie, Biologie chování zvířat*. Praha: Academia, p. 408

VOTRUBOVÁ O (2011): *Anatomie rostlin*. Praha: Karolinum

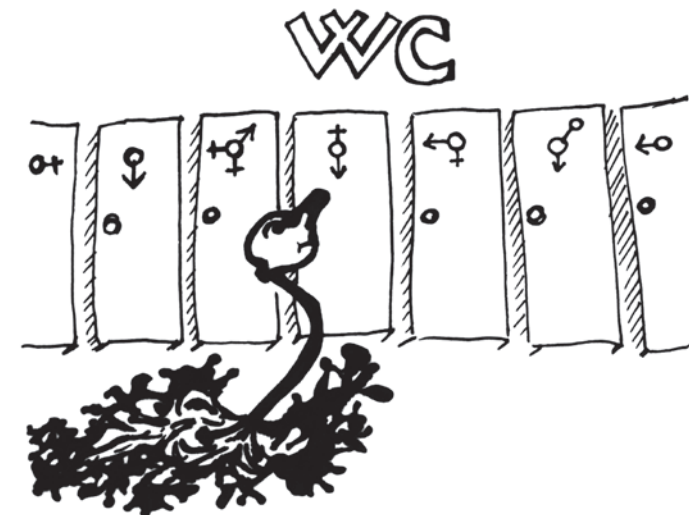
ZRZAVÝ J, STORCH D, MIHULKA S (2004): *Jak se dělá evoluce: Od sobeckého genu k rozmanitosti*
života. Praha a Litomyšl: Ladislav Horáček – Paseka

5.3 Použité webové zdroje

<http://botanika.prf.jcu.cz/morfologie/MorfologieKvet.htm>

<http://www.biolib.cz>

<http://www.wikipedia.org>





Lesnická
a dřevařská
fakulta

Mendelova
univerzita
v Brně

Lesnická a dřevařská fakulta Mendelovy univerzity v Brně

Lesnická a dřevařská fakulta Mendelovy univerzity v Brně vzešla z lesnického oboru, který byl na naší univerzitě zřízen již v roce 1919. Naše fakulta je zaměřena na přípravu odborníků, kteří působí v různých sférách lidské činnosti souvisejících s krajinou, lesem, dřevem a interiérem.



V rámci akreditovaných dvoustupňových studijních programů nabízíme tříleté bakalářské a dvouleté navazující magisterské studium v těchto studijních oborech:

• Bakalářské studijní programy (titul Bc.)

Studijní program	Obor
Dřevařství	Dřevařství
Krajinářství	Krajinářství
Lesnictví	Arboristika
	Hospodaření s přírodními zdroji tropických a subtropických oblastí
	Lesnictví
Stavby na bázi dřeva	Stavby na bázi dřeva
Nábytek	Tvorba a výroba nábytku
Design nábytku	Design nábytku

• Magisterské studijní programy (titul Ing.)

Studijní program	Obor
Dřevařské inženýrství	Dřevařské inženýrství
European Forestry	European Forestry
Krajinné inženýrství	Biotechnické úpravy krajiny
	Integrované využití krajinného prostoru
Lesní inženýrství	Lesní inženýrství
Stavby na bázi dřeva	Stavby na bázi dřeva
Design nábytku	Design nábytku
Nábytkové inženýrství	Nábytkové inženýrství

Všechny zájemce srdečně zveme na **DEN OTEVŘENÝCH DVEŘÍ**, který se koná
7. 12. 2012 a 1. 2. 2013

Termín podání přihlášek do 31. 3. 2013, termín přijímacích zkoušek 10.–12. 6. 2013,
možnost podání elektronické přihlášky

Podrobné informace o možnostech studia lze získat na www.ldf.mendelu.cz

Adresa:

Lesnická a dřevařská fakulta
Mendelova univerzita v Brně
Zemědělská 3
613 00 Brno

Telefon: +420 545 134 006

e-mail: certekov@mendelu.cz

www.ldf.mendelu.cz

MASARYKOVA UNIVERZITA PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

www.sci.muni.cz



PŘIJĎTE K NÁM STUDOVAT BIOLOGII!

EKOLOGICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE

příklad z nabízených studijních programů

Co se u nás studuje?

Ústav botaniky a zoologie (ÚBZ) zajišťuje výuku mnoha základních předmětů v bakalářském i magisterském stupni biologických programů, odborných i učitelských kombinací. Dále je možno pokračovat v doktorském studijním programu v oborech Botanika, Ekologie, Hydrobiologie, Parazitologie a Zoologie. Výzkumná činnost na ÚBZ umožňuje studentům zapojení do atraktivních výzkumných projektů (viz <http://botzool.sci.muni.cz>).

Co se u nás naučíte?

Základní vyučované předměty pokrývají problematiku rozmanitosti, třídění a vzájemné příbuznosti organismů, jejich ekologie, zeměpisného rozšíření, metodiky různých biologických a ekologických disciplín a didaktiku biologie. Do výuky jsou zapojeni i externí učitelé z Akademie věd ČR a dalších vysokých škol. Nedílnou součástí výuky jsou determinační praktika a terénní cvičení v České republice i v zahraničí.

Jak se k nám připojit?

Přímo přijati jsou účastníci krajských a celostátních kol BO nebo SOČ s průměrem ze čtyř vybraných předmětů do 1,5. Podrobněji na: <http://www.sci.muni.cz>.



MOŽNOSTI STUDIA NA PŘÍRODOVĚDECKÉ FAKULTĚ

bakalářské studium (12 studijních programů)
a navazující **magisterské studium** (9 studijních programů)
21 učitelských kombinací v obou programech

Ekologická a evoluční biologie
Experimentální biologie
Antropologie
Matematika
Fyzika
Aplikovaná fyzika
(pouze bc program)
Chemie

Biochemie
Aplikovaná biochemie
(pouze bc program)
Geologie
Geografie a kartografie
Aplikovaná geografie
(pouze bc program)

doktorské studium
(7 studijních programů)

Biologie
Matematika
Fyzika
Chemie
Biochemie
Geologie
Geografie a kartografie

Studium na Fakultě životního prostředí ČZU v Praze



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Zajímá tě problematika ochrany životního prostředí, přírody a krajiny? Nechceš se jen biflovat, ale poznávat věci také v praxi?

Pojď studovat některý z oborů nabízených Fakultou životního prostředí.

- Studium na fakultě životního prostředí není jen výukou v teple přednáškových sálů, ale je doplněno četnými exkurzemi, praxemi a terénními cvičeními.
- Studuje se v tříступňovém systému (Bc. → Ing. → Ph.D.) V kterémkoliv stupni se můžeš rozhodnout, zda odejdeš do praxe nebo budeš pokračovat ve studiu na mateřské fakultě nebo na kterékoliv jiné univerzitě v ČR nebo v zahraničí.
- Můžeš využít možnosti studia v zahraničí po dobu 3-12 měsíců na některé ze spolupracujících univerzit v Evropě i mimo ni.
- Když vydržíš a staneš se úspěšným absolventem, budeš mít možnost získat zajímavé zaměstnání.
- V současnosti je možné volit z 5 bakalářských, 7 magisterských a 4 doktorských studijních oborů.

Bakalářské studijní obory – titul Bakalář (Bc.)

Aplikovaná ekologie (P, K) – komplexní péče o životní prostředí s důrazem na ekologické disciplíny

Krajinářství (P, K) – ochrana a plánování krajiny s důrazem na technické disciplíny

Územní technická a správní služba (P, K) – problematika životního prostředí ve státní správě a samosprávě

Vodní hospodářství (P) – ochrana vodních zdrojů, projektování vodních prvků v krajině

Územní plánování (P) – ochrana životního prostředí v procesu územního plánování

Ve studiu je možné pokračovat na FŽP v magisterských studijních oborech a získat titul Inženýr (Ing.): **Aplikovaná ekologie (P)**, **Ochrana přírody (P)**, **Krajinné inženýrství (P)**, **Krajinné a pozemkové úpravy (P)**, **Environmentální modelování (P)**, **Regionální environmentální správa (P, K)**, **Voda v krajině (P)**, dále také v oborech vyučovaných v anglickém jazyce: **Land and Water Management**, **Nature Conservation**, **Environment Modelling**.

Prezenční forma studia (P) je organizována formou pravidelné docházky na přednášky a cvičení v semestru. Kombinovaná forma studia (K - dříve také dálkové studium) probíhá formou 3-4 konzultačních období za semestr a klade větší důraz na samostudium. V kombinované formě je možné studovat nejen v Praze, ale i v našich vzdálených střediscích v Litvínově, v Karlových Varech a v Březnici na Příbramsku.

Další informace o Fakultě životního prostředí a organizaci studia včetně jednotlivým studijním oborů nalezneš na www.fzp.czu.cz v sekci Studium.

VŠECHNY ZÁJEMCE SRDEČNĚ ZVEME NA DEN OTEVŘENÝCH DVEŘÍ, KTERÝ SE KAŽDOROČNĚ KONÁ KONCEM LEDNA

www.fzp.czu.cz



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Kontakt na studijní oddělení:

Fakulta životního prostředí
Česká zemědělská univerzita
Kamýcká 1176, 165 21 Praha 6 - Suchdol

e-mail: uchazec_fzp@fzp.czu.cz
www.fzp.czu.cz



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská



FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

České zemědělské univerzity v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská ČZU nabízí široké spektrum vzdělání pokrývající celou oblast lesního hospodářství, zpracování dřeva a myslivosti. To vše v návaznosti na ekologii, zkvalitňování životního prostředí a další odvětví.

Prezenční i kombinované studium je tříступňové: bakalářské, magisterské a doktorské. Během studia je možno studovat jeden až dva semestry na mnoha univerzitách v Evropě i mimo ni, případně se zúčastnit až půlročních praxí v Jižní a Střední Americe i jinde. Fakulta pořádá s vybranými univerzitami Double-Degree studium, kdy získá absolvent současně diplom náš i zahraniční.

Budova fakulty se nachází v klidném areálu univerzity v Praze 6 – Suchdole, odkud je snadný přístup k bohatému kulturnímu zázemí hlavního města. K dispozici je zde rozsáhlé

studijně–informační centrum, sportovní areál i ubytování na kolejích.

Aktuální informace, strukturu studijních programů, podmínky přijímacího řízení i mnoho dalších informací naleznete na www.fld.czu.cz



www.fld.czu.cz



Staňte se fanouškem
Fakulty lesnické a dřevařské
www.facebook.com/fld.czu.cz



STUDIUM

Studium biologických oborů má na PřF JU mnohaletou tradici spojenou s Biologickou fakultou JU. V současnosti je rozšiřováno o další přírodovědné obory, zaměřené především na **Chemii, Fyziku, Informatiku a Matematiku**, a také o studium pro budoucí středoškolské učitele.

CO SE NAUČÍTE A ZAŽIJETE NA PŘF JU

Studenti se silným zájmem o biologické obory si mohou od prvního ročníku volit podle vlastního zaměření z široké nabídky obecných i velmi specializovaných přednášek. Ti, kteří mají vztah k vědě a praktickému výzkumu, mají možnost pracovat přímo v laboratořích. Jako členové vědeckých týmů se mohou zapojit do projektů z různých oborů biologie. Studenti, kteří dávají přednost terénní práci se účastní výzkumu často ve velmi exotických částech světa, jako je Papua Nová Guinea, některé oblasti Afriky, nebo v blízkosti severního pólu. O těchto zajímavých projektech najdete podrobnosti na našich stránkách:

www.prf.jcu.cz

JAK SE STANETE STUDENTEM PŘF JU

Do studia nebiologických oborů můžete vstoupit bez přijímací zkoušky. V biologických oborech jsou přímo přijati úspěšní účastníci krajských kol, studenti, kteří se umístili na předních místech celostátního kola přírodovědně orientovaných olympiád, nebo uchazeči, kteří vypracovali písemnou práci z přírodovědných oborů a jsou pozváni k její obhajobě na PřF JU.

Pokud vás zajímá, pohled studentů na život a dění na PřF JU, můžete si přečíst jejich vlastní postřehy ve studentské příručce **BINOLUPA** (<http://shp.prf.jcu.cz/binowiki/>).



Bakalářské a navazující magisterské studium

- Přírodovědecká fakulta nabízí vysokoškolské vzdělání v oblasti věd biologických, geografických, geologických, chemických, v ekologii a ochraně životního prostředí. Fakulta poskytuje svým studentům zapojení do výzkumu v přírodních vědách, přístup k nejnovějším poznatkům a jejich využití, výuku propojenou s vědeckou a výzkumnou činností fakulty a úzkou spoluprací s Akademií věd ČR.
- Prezenční studium je třístupňové: bakalářské – navazující magisterské – doktorské, s podporou zahraničních studijních pobytů.
- Bakalářský stupeň nabízí vzdělání v devíti studijních programech, které umožňují výběr z 27 studijních oborů.
- Magisterský stupeň je možno absolvovat v osmi studijních programech s volbou 45 studijních oborů.
- Absolventi Přírodovědecké fakulty získají kromě diplomu také celoevropsky uznávaný **Dodatek k diplomu (Diploma Supplement)** v anglickém jazyce, který usnadňuje pozici na zahraničním trhu práce.
- Absolventi chemických studijních oborů získávají navíc certifikát **Eurobachelor** a absolventi magisterského studia certifikát **Euromaster**. Certifikát garantuje srovnatelnost vzdělání s přísnými evropskými standardy.

BIOLOGIE • GEOGRAFIE • GEOLOGIE • CHEMIE • EKOLOGIE • OCHRANA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ





ŠKOLNÍ

Mikroskopy a stereomikroskopy.

- Nový standard pro školy a univerzity
- Kompaktní a odolná konstrukce
- Jednoduchý transport
- Ergonomie

Olympus CX22

laboratorní mikroskop pro výuku a vzdělávání

Olympus SZ51/61

univerzální stereomikroskopy s možností spodního i horního osvětlení

OLYMPUS

Your Vision, Our Future
Vaše Představy, Naše Budoucnost

OLYMPUS CZECH GROUP S.R.O.

člen koncernu, divize mikroskopů
Evropská 176/16, 160 41 Praha 6
tel.: +420 221 985 267, +420 221 985 111
e-mail: mikroskopy@olympus.cz, www.olympus.cz



ČESKÁ
SPOLEČNOST
ENTOMOLOGICKÁ

ČSE je vědecká společnost sdružující profesionální a amatérské entomology z České republiky i ze zahraničí.

Jejím cílem je podpora a propagace entomologie jako vědního oboru, který hraje klíčovou roli v poznání přírody a v ní probíhajících dějů.

- pořádá odborné přednášky nejen pro členy, ale i pro širokou veřejnost;
- pořádá Entomologické dny (ve spolupráci s Agenturou ochrany přírody a krajiny České republiky);
- organizuje výzkum hmyzu na území České republiky;
- spolupracuje při pořádání tematických výstav;
- zaujímá odborná stanoviska k problémům ochrany přírody;
- vlastní rozsáhlou knihovnu jak současných, tak historických entomologických periodik, která jsou k dispozici členům;
- vydává vědecký časopis *Klapalekiana*;
- s Entomologickým ústavem Akademie věd v Českých Budějovicích se podílí na vydávání prestižního mezinárodního časopisu *European Journal of Entomology*.

- Zajímá Tě svět hmyzu?
- Není Ti lhostejné, jak v Tvém okolí ubývá druhů živočichů?
- Chceš se podílet na výzkumu bezobratlých v České republice?
- Zajímavé informace objevíš na www.entopol.cz, kde snadno najdeš v případě Tvého zájmu i přihlášku do Společnosti.

Těšíme se!



ČESKÁ
SPOLEČNOST
ENTOMOLOGICKÁ

Láska, sex a něžnosti v říši živočichů a rostlin

Biologická olympiáda 2012–2013, 47. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Vojtech Baláž (*Ústav biologie a chorob volně žijících
zvířat, Fakulta veterinární hygieny a ekologie,
Veterinární a farmaceutická univerzita Brno*)

Alena Balážová

Jan Fíla (*Ústav experimentální botaniky, AV ČR,
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Filip Kolář (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Michael Mikát (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze*)

Ilustrace Petr Synek

Editor Alena Balážová

Jazyková úprava Hana Nůsková

Grafická úprava Libor Mořkovský

Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze,

Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 – Suchbátka

Vytiskla Tiskárna FLORA, s. r. o.,

Štěrboholská 44, 102 00 Praha 10

Základní písmo Lido STF – Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

Vydání první, náklad 6 000 kusů

Vydáno roku 2012

Neprodejně

ISBN 978-80-213-2288-2