



**Vše, co jste chtěli vědět o sexu
a ještě trochu více**



© John White

***Co je hlavním projevem pohlavního
rozmnožování?***

Prokaryota

Transformace

Transdukce

Konjugace

Eukaryota

Crossing over

Segregace

Největší energetická daň za pohlavní rozmnožování je udržování meiotického aparátu a tvorba samců



Meioza je až 100x časově náročnější než mitóza – možnost chyb

Pohlavní rozmnožování a ploidie genomu

Pohlavní rozmnožování udržuje diploidní stav genomu

Diploidie urychluje evoluci nových genů

Diploidie souvisí s mnohobuněčností

u haploidních organizmů cis regulace

u diploidních trans (často protichůdné signály z vnitřního a vnějšího prostředí)

Pohlavní rozmnožování

fyzická rekombinace chromozómů

- oprava DNA
- nové kombinace alel

- meioza
- syngamie (druhá fáze kombinace alel)

Rekombinace původně pravděpodobně sloužila jako způsob, jak opravit poškozenou DNA, vzájemné kombinování alel při meioze je až využití existujícího jevu

Důsledky pohlavního rozmnožování

- Pohlavní rozmnožování umožňuje, aby se výhodná mutace zbavila sousedství nevýhodných
- Druhy vznikly až s pohlavním rozmnožováním
- Pohlavní rozmnožování umožňuje reparaci mutací
- Nemožnost genetické rekombinace může být příčinou stárnutí somatických buněk (Hayflickův limit = 50-60 mitóz)

Hypotézy

- Pohlavní rozmnožování zvyšuje evoluční potenciál
- Pohlavní rozmnožování je evoluční past, nepřináší svým nositelům žádnou výhodu
- Pohlavní rozmnožování je vnuceno organismům zvenčí na jejich úkor

Pohlavní rozmnožování je evoluční past, nepřináší svým nositelům žádnou výhodu

- Nahromadění recesivních letálních mutací v diploidním genomu může zabránit přechodu k nepohlavnímu rozmnožování
- Imprinting jako účinná evoluční past

I při umělém oplození dochází k narušení procesu imprintingu

6x vyšší výskyt Beckwithova-Wiedemannova syndromu
Nadměrný růst a zvýšený výskyt různých typů rakoviny



Souvisí se špatnou regulací genu pro růstový faktor **IGF2** –
Střet zájmů otec x matka

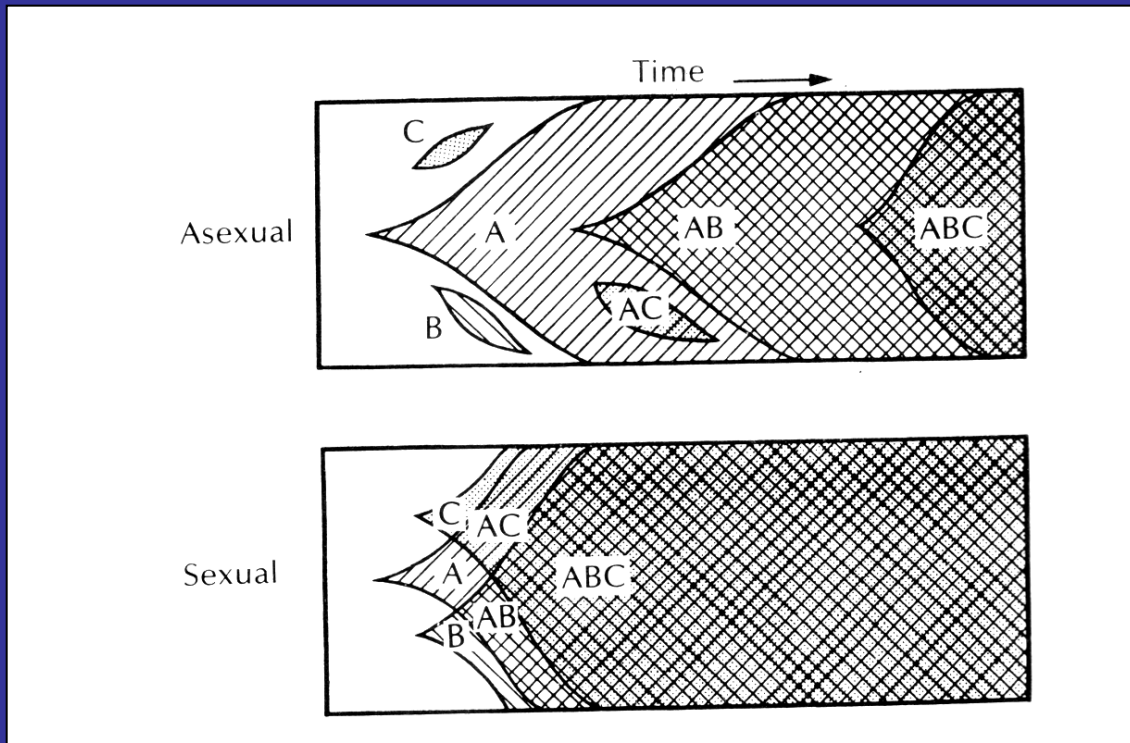
- Funkcí pohlavního rozmnožování je tvořit nové genotypové kombinace
- K čemu je to dobré ??????

Vysvětlení na úrovni populací:

Populace s pohlavním rozmnožováním se rychleji přizpůsobí změnám prostředí

Populace s nepohlavním rozmnožováním hromadí škodlivé mutace, jinak odstranitelné při rekombinaci

Fisherova-Mullerova hypotéza

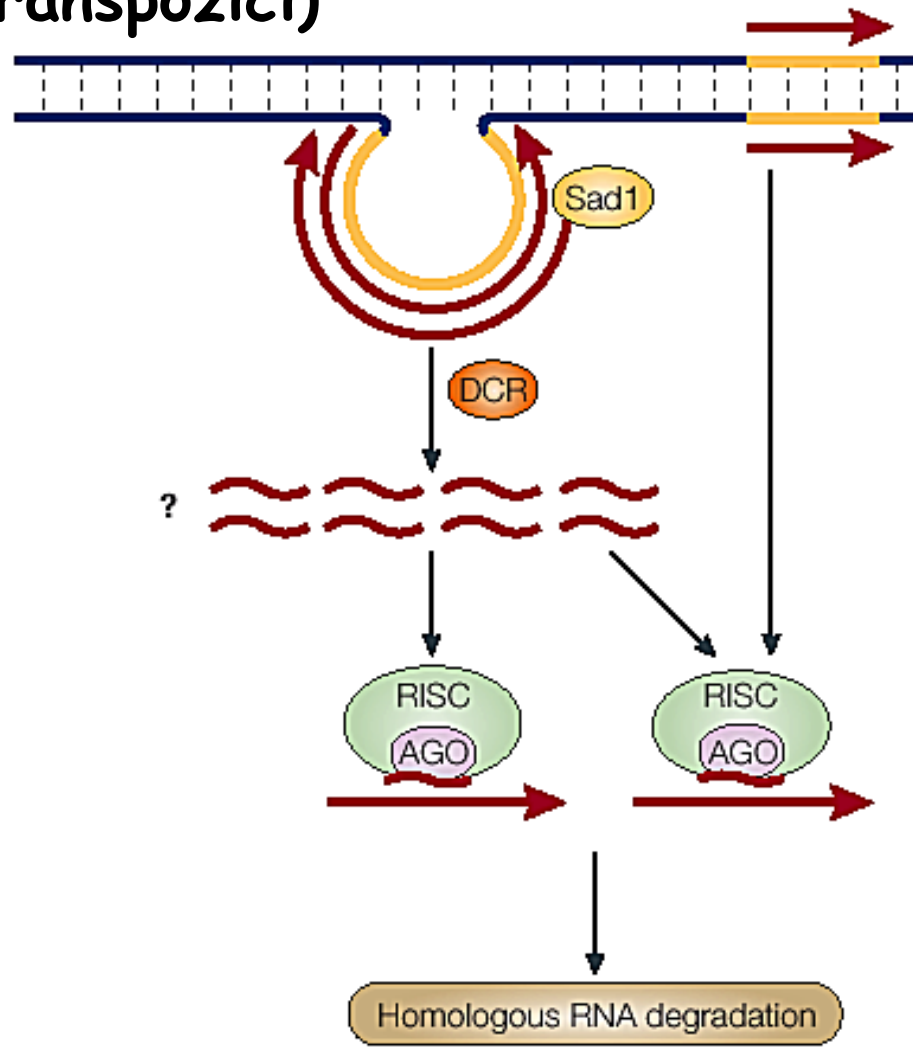


Maynard Smith 1987.

S pohlavním rozmnožováním může být výhodná mutace zkombinována s ostatními výhodnými mutacemi rychle (rychlejší adaptace)

U nepohlavního rozmnožování se výhodné mutace fixují postupně

RNAi degrades unpaired DNA during meiosis (elimination of transposons)



Nevýhody pohlavního rozmnožování

- V gametách je pouze polovina naší genetické informace
- Při rekombinaci ničíme osvědčený genotyp

Nevýhody pohlavního rozmnožování

- Hledání partnera a energetické výdaje s tím související jsou obrovské
- Možnost přenosu parazitů

Anisogamie

V podstatě jediné obecné pravidlo týkající se pohlavního rozmnožování je, že pohlaví s většími gametami je samičí



Batesmanovo pravidlo

- Když jedno pohlaví investuje do rozmnožování výrazně více, příslušníci druhého pohlaví bojují mezi sebou navzájem o jeho přízeň.

Hypotéza sexy-synů

- Pro samici je výhodnější vybírat si sexuálního partnera, který se o potomstvo sice nestará, ale je atraktivní pro ostatní samice – její geny se lépe uplatní v další generaci

Červená královna aneb závody ve zbrojení-sexualita a parazitismus

- U nepohlavního rozmnožování je potenciální parazit už přizpůsoben genotypu hostitele.
- U pohlavního rozmnožování musí parazit reagovat na nový genotyp.

Wolbachia

- Častý endosymbiont členovců (pouze v některých případech kooperují)
- Parazituje na obou pohlavích, přenáší se pouze maternálně =>

Výskyt v samečkovi je nežádoucí

Wolbachia

- Evoluční imperativ zvýšit relativní nebo absolutní počet samičích potomků.
- Jak toho dosáhnout:
 - Snížit počet samečků
 - Zvýšit počet samiček

***Wolbachia* dosahuje svého cíle třemi
způsoby:**

-feminizace genetických samečeků

-partenogeneze

-zabíjení samečeků



Feminizace

- genetičtí samci se vyvinou v samice prostřednictvím inhibice syntézy androgenů
- v některých populacích změna poměru samčích a samičích potomků ve prospěch samic (celkové množství potomků zachováno)
- Některé populace korýšů tvořené pouze samicemi, které jsou genetickými samci!



Zabíjení samců

**- poměr samčích a samicích potomků
změněn ve prospěch samic, počet potomků
redukován.**



Partenogeneze

Trichogramma

BLANOKŘÍDLÍ- Z oplodněných vajíček vznikají samičky, z neoplozených samci. *Wolbachia* způsobí zdvojení chromozomové sádky a tudíž vzniknou samice.

-změněn poměr samic a samců

Některé druhy, které byly považovány za nepohlavně se rozmnožující, začaly po inkubaci s antibiotiky produkovat samce a začaly se pohlavně rozmnožovat

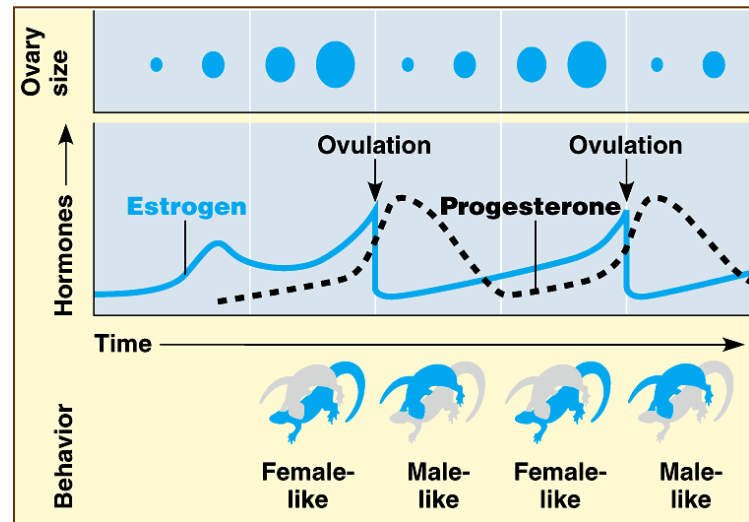


Některí vířníci se nepohlavně rozmnožují nejméně 50 milionu let.

Obratlovci: některé ryby, obojživelníci a ještěrky se rozmnožují partenogeneticky
(zdvojení počtu chromozómů, jež následuje po meióze)

15 druhů ještěrek rodu *Cnemidophorus* se rozmnožuje výhradně **parthenogeneticky**. Ačkoli se nevyskytují u těchto druhů žádní samečci, samičky potřebují k rozmnožování napodobit sexuální chování příbuzných druhů, které se rozmnožují pohlavně

Během „páření“ jedna samice napodobuje samce (příště to může být naopak). Samčí chování se vyskytuje po ovulaci, když je hladina estrogenu nízko, samičí potom se zvyšující se hladinou estrogenu.



Varan komodský

(*Varanus komodoensis*)



ZZ/ZW systém determinace pohlaví

Parthenogenese v době osidlování nové niky (ostrova)

→ rodí se jenom samečci

Pak se vrátí zpět k pohlavnímu rozmnožování

Determinace pohlaví

- V závislosti na prostředí (ESD)
- Systém pohlavních chromozomů (samičky=XX, WZ; samečci=XY, ZZ)
- Komplexní determinace

Table 2-3 Chromosomal Determination of Sex in *Drosophila* and Humans

Species	<i>Sex chromosomes</i>			
	XX	XY	XXY	XO
<i>Drosophila</i>	♀	♂	♀	♂
Human	♀	♂	♂	♀

Note: O indicates absence of a chromosome.

Želvy jako systém mnoha typů determinace pohlaví

**Obecně želvy prezentovány jako organismy
bez pohlavních chromozomů s
enviromentální determinací pohlaví**

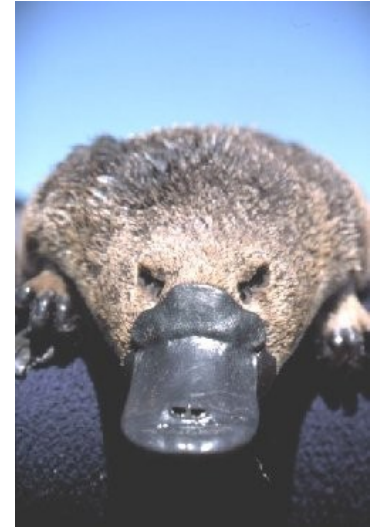
Chelidae - XY rod *Platemys*

Kinosternidae - XY rod *Staurotypus*

Bataguridae - XY rod *Siebenrockiella* a **ZW** u *Kachuga smithii*

Neobvyklý fenomén spojený s výskytem pohlavních chromozomů

- **Ptakopysk-** 5 chromozomů X a 5 Y, které vždy segregují dohromady

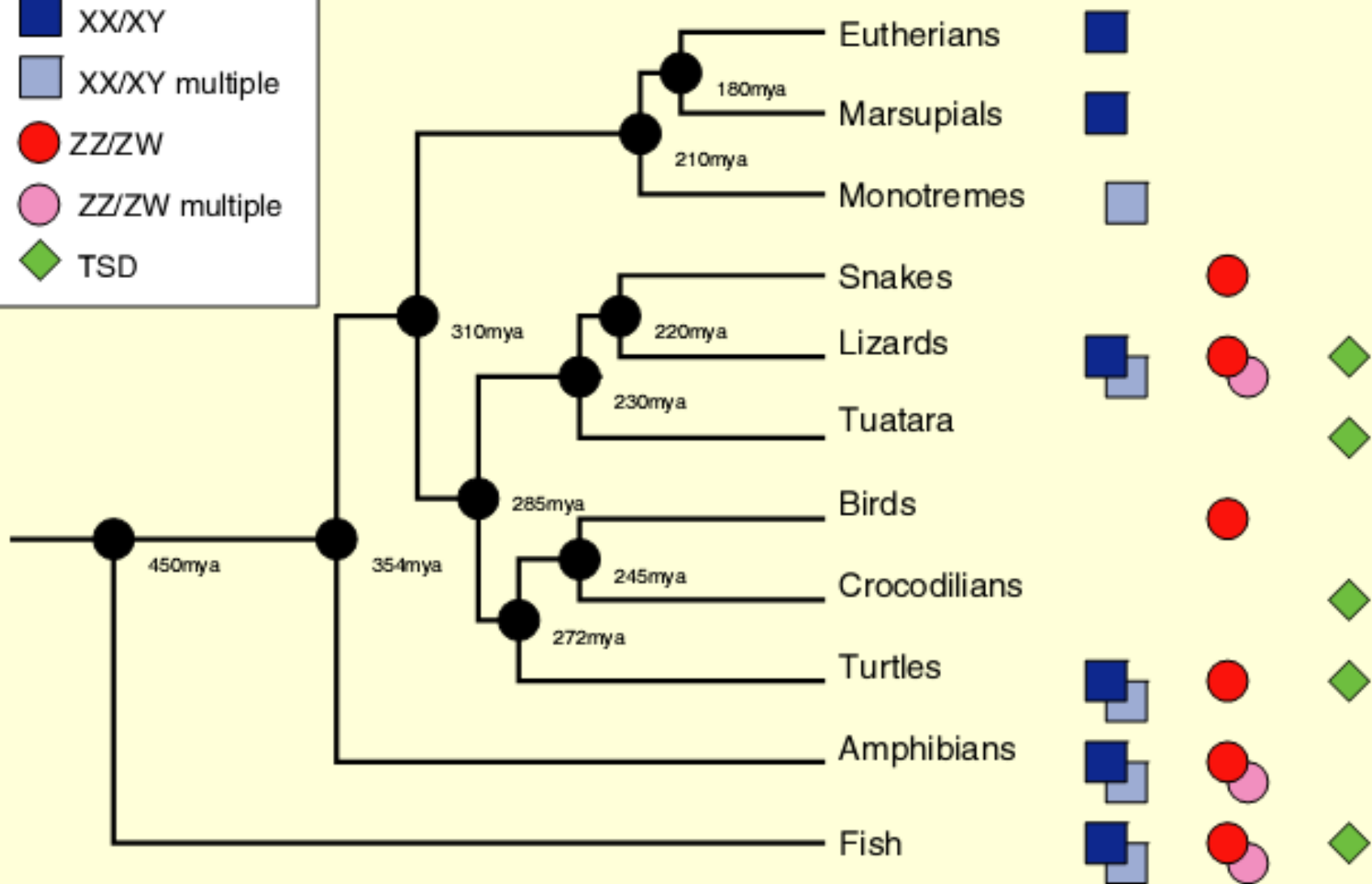
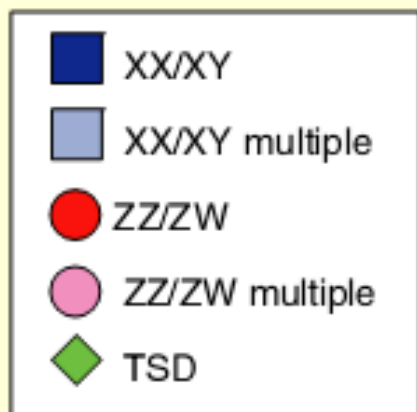


Další fenomény:

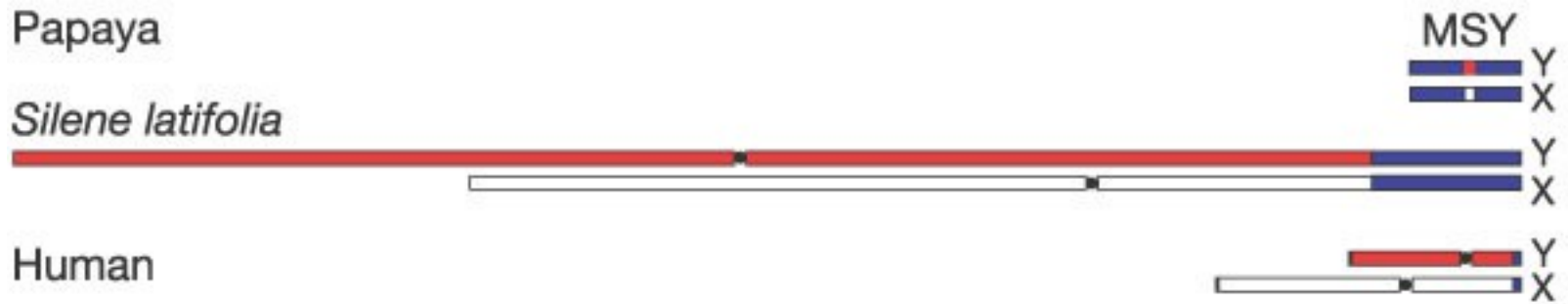
- **Arrhenotokie** – samečci se vyvinou z neoplozených vajíček.
- **Pseudoarrhenotokie** – samečci se vyvinou z oplozených vajíček, u kterých je následně samčí paternální sada chromozomů zničena nebo inaktivována.

Jak se vyvinuly pohlavní chromozomy?

**Pohlavní chromozomy se vyvinuly:
z páru autozomů,
nezávisle,
během evoluce opakovaně
a to jak u rostlin, tak u živočichů**



Pohlavní chromozomy se vyvinuly jak u rostlin, tak u živočichů.



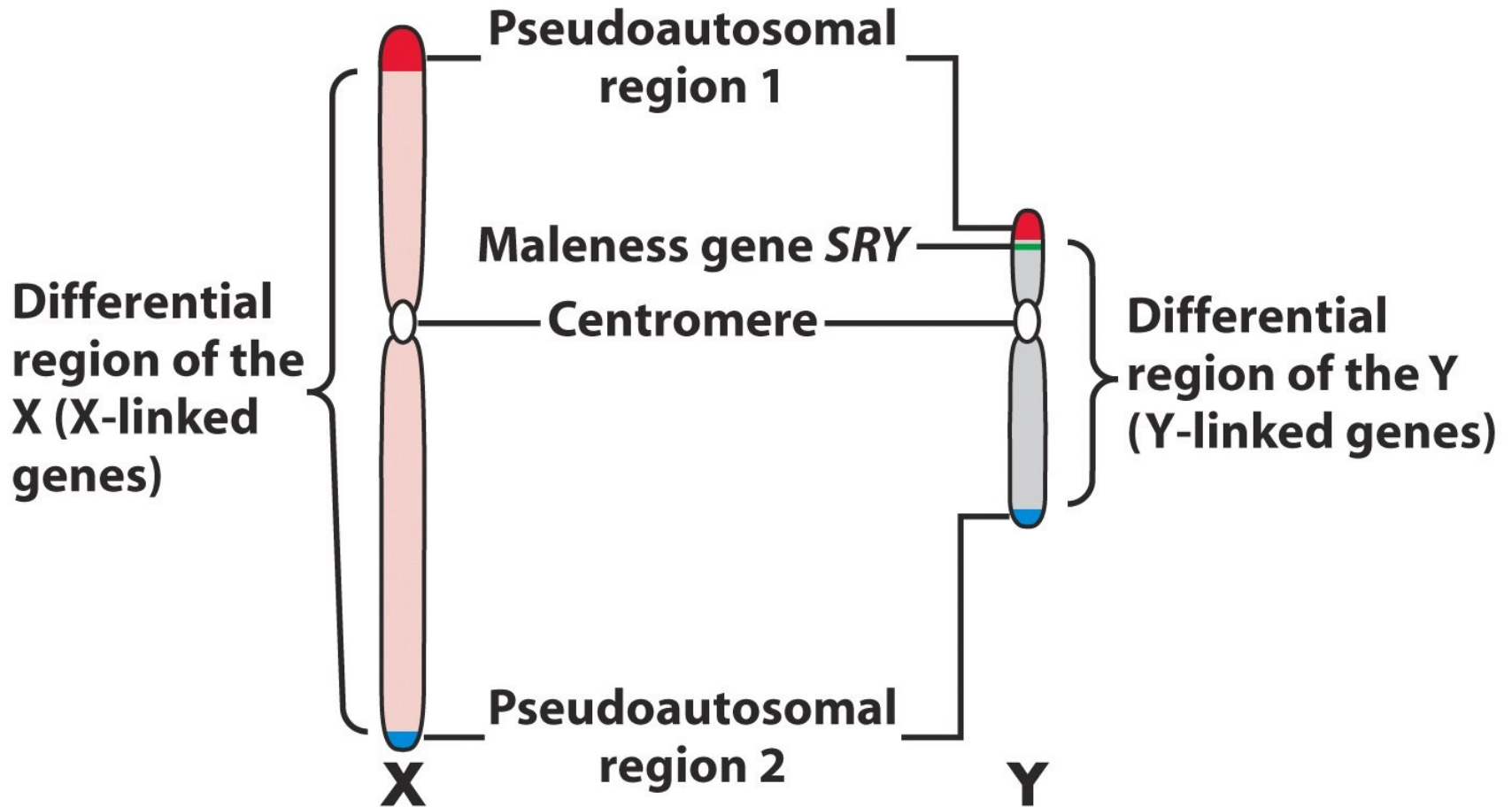
Silene latifolia



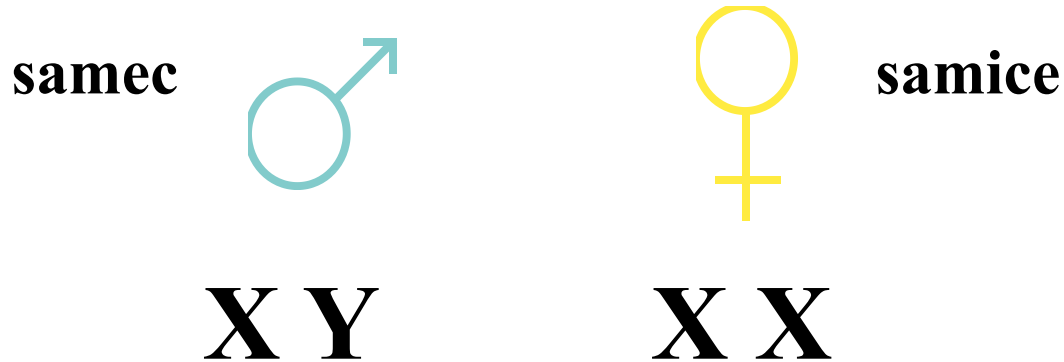
Papaya



Lidské pohlavní chromozomy



Lidské pohlavní chromozomy



X chromozom obsahuje stovky funkčních genů

Y chromozom obsahuje méně než sto genů

- SRY gen, hlavní gen pro vývoj samečka
- několik genů pro samčí fertilitu
- několik genů nesouvisejících s projevem pohlavnosti

X a Y chromozom rekombinují pouze na dvou krátkých pseudoautozomálních oblastech

Vzestup a pád chromozomu Y

Vznik chromozomu

**Y vytvořením dominantní
alely výhodné
pro vývoj samečka**

**Alely podobné funkce se přesouvají
na proto-Y**



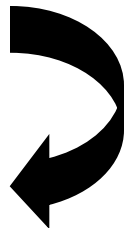
**Akumulace
mutací v blízkosti těchto
alel**

**Ztráta rekombinace s X
chromozomem**

**Akumulace mutací podél
nerekombinující oblasti**

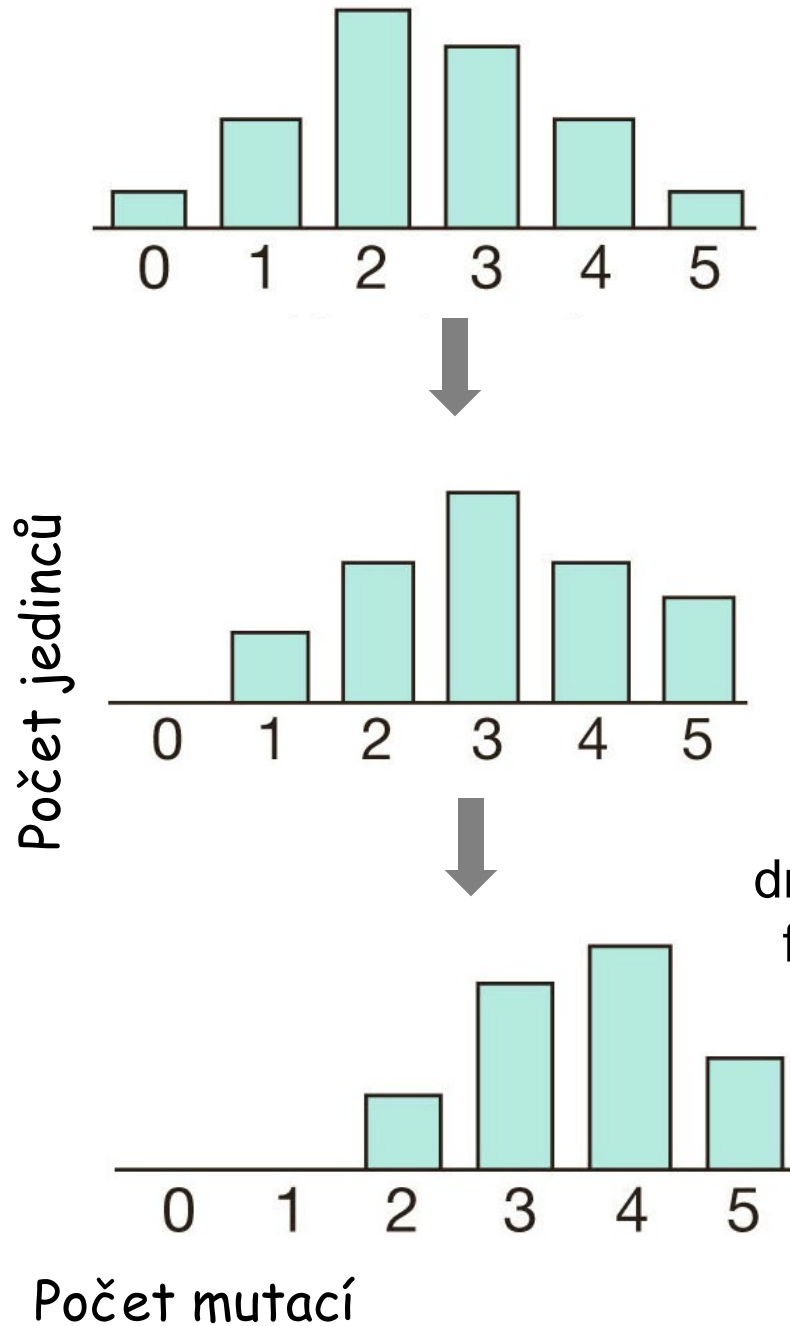
Degenerovaný Y

Zánik chromozómu Y



Müllerova rohatka

Muller's ratchet



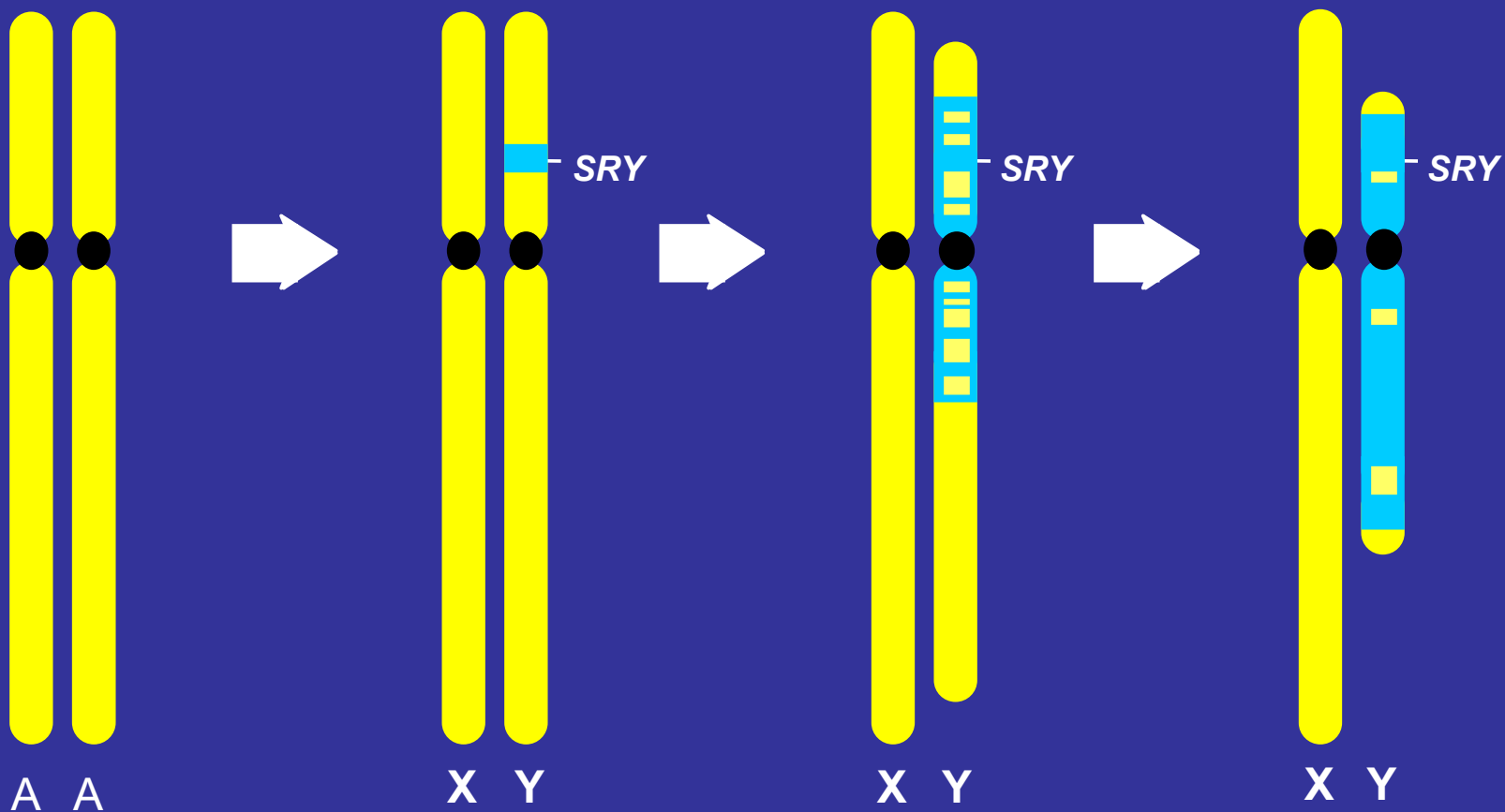
Mírně škodlivé a neutrální mutace nejsou rekombinací odstraňovány a jsou na Y chromozómu kumulovány. Genetickým driftem je potom v populaci nejpravděpodobněji fixován chromozóm s nejčastěji se vyskytující mutační zátěží.

Počet mutací

Genetic Hitchhiking

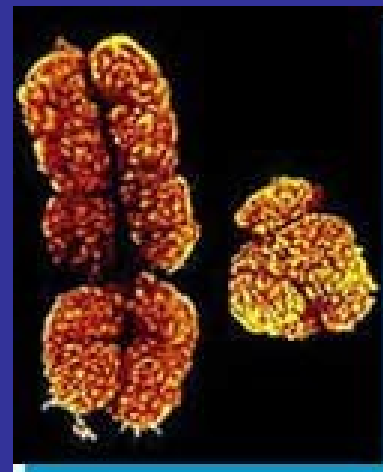
- Neutrální nebo negativní mutace se přenáší do další generace v případě vazby na pozitivně selektovanou alelu

Evolve pohlavních chromozomů



Budoucnost lidských pohlavních chromozomů

Geny z chromozomu Y postupně mizí díky degenerativním procesům



Původně bylo na Y chromozomu 1500 genů, ale během evoluce dlouhé cca. 300 milionů let zbylo posledních několik desítek

Pokud budou pokračovat degenerativní procesy stejnou rychlostí, lidský chromozom Y zmizí za 10 mil. let

The day after Y chromosome disappears

SRY has been lost in some rare rodents and replaced by a new sex determining gene



So as the human Y runs out of options, new sex determining genes may evolve, leading to evolution of different hominid species.

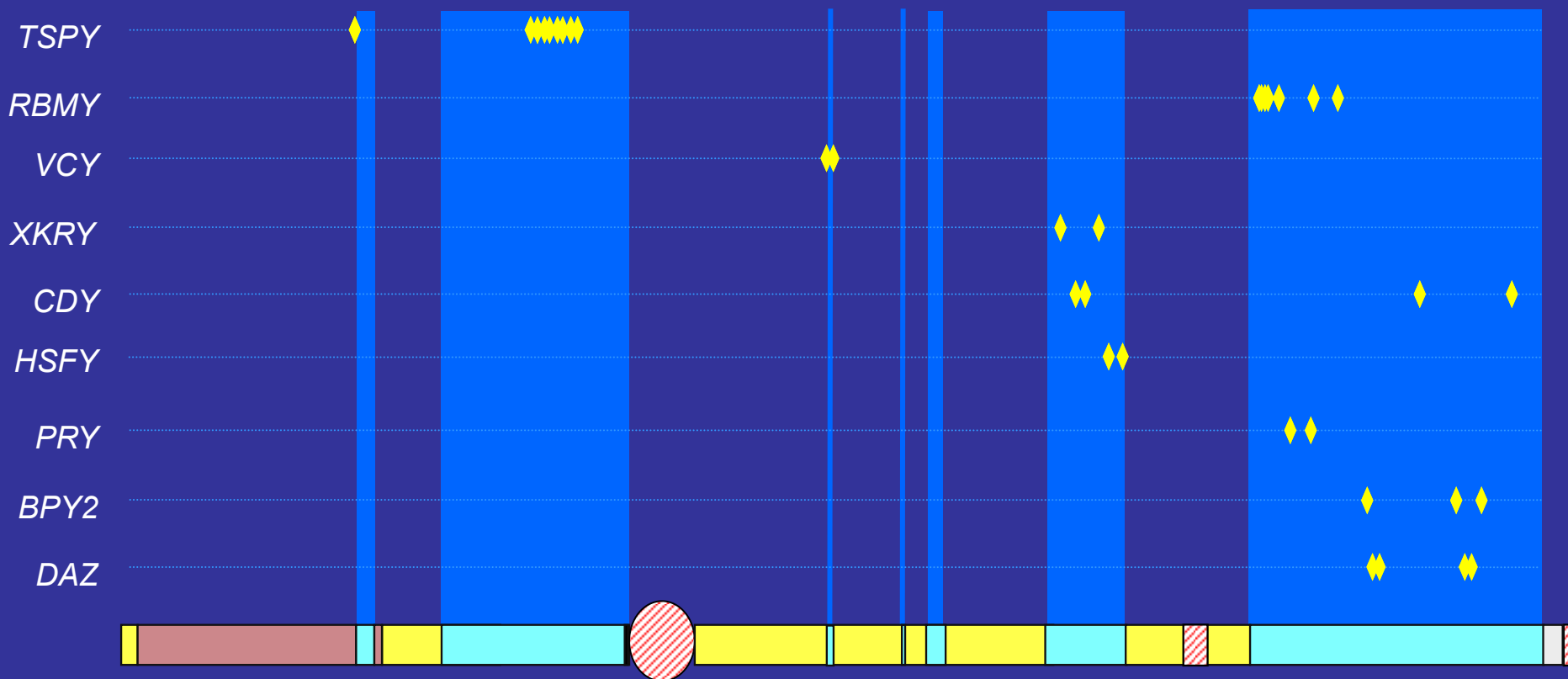
Euchromatin na chromozomu Y



Y-specifické repetitivní bloky genů představují třetinu euchromatinu chromozomu Y

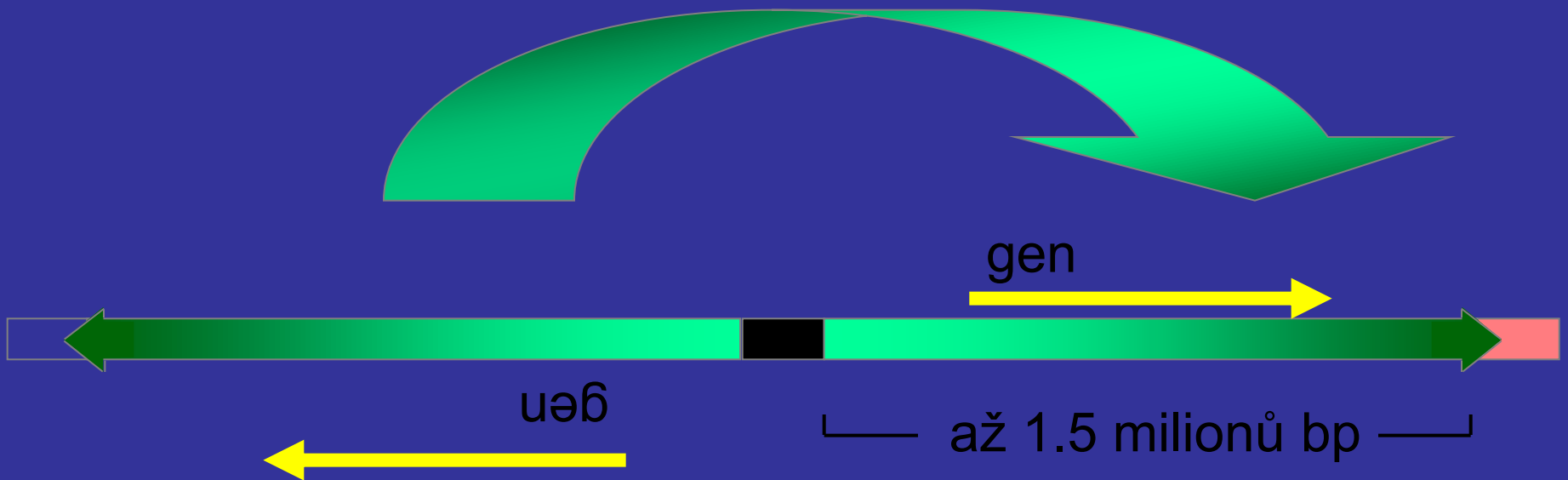
MSY

**9 genových rodin pro spermatogenezi:
60 genů, všechny v amplikonech**

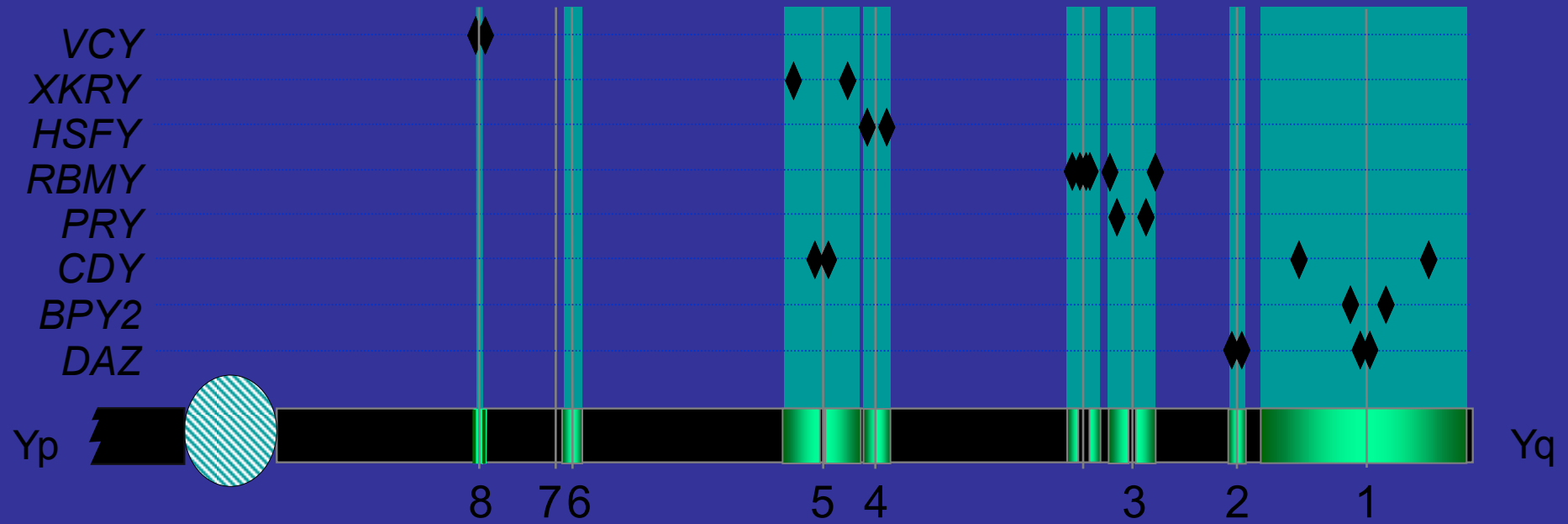


Většina těchto amplikonů tvoří palindromy

99.9% - 99.99% identické



8 palindromů tvoří 25% euchromatinu MSY



Skaletsky *et al.*, *Nature* 423: 825 (2003)

Dva způsoby rekombinace na chromozomu Y



1. X-Y crossing-over v PAR oblasti

2. Y-Y genová konverze v palindromech

Dva pohledy na MSY

genetická „poušť“

~76 protein kódujících genů →
27 různých proteinů

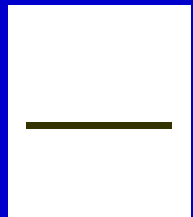
kumulace repeticí

genově bohaté palindromy

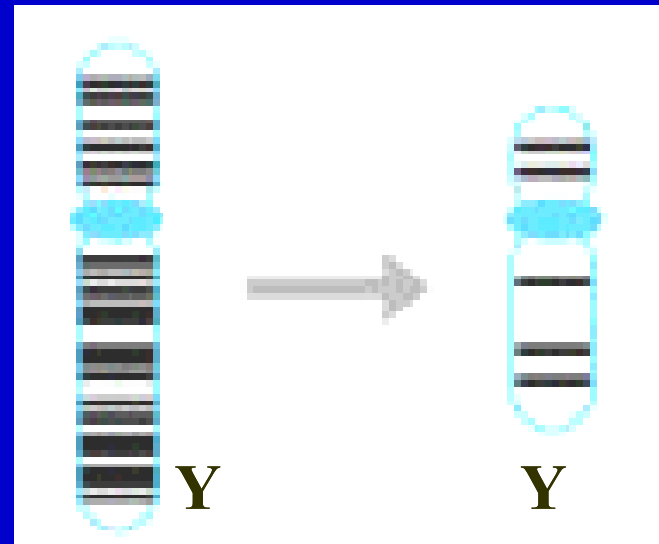
Ztráta rekombinace a
postupná
funkční degenerace

genová konverze →
zachování integrity genů

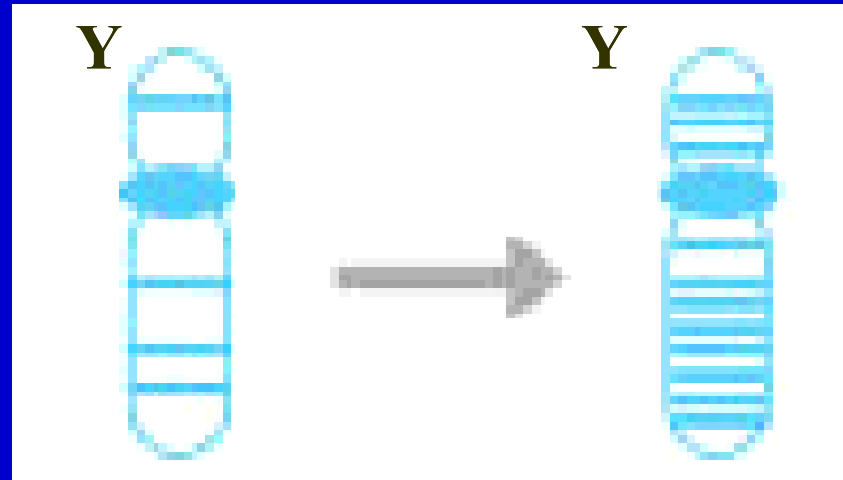
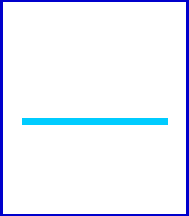
Asexual decay of the Y chromosome



Genes

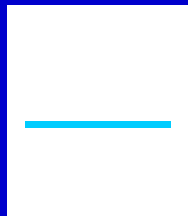
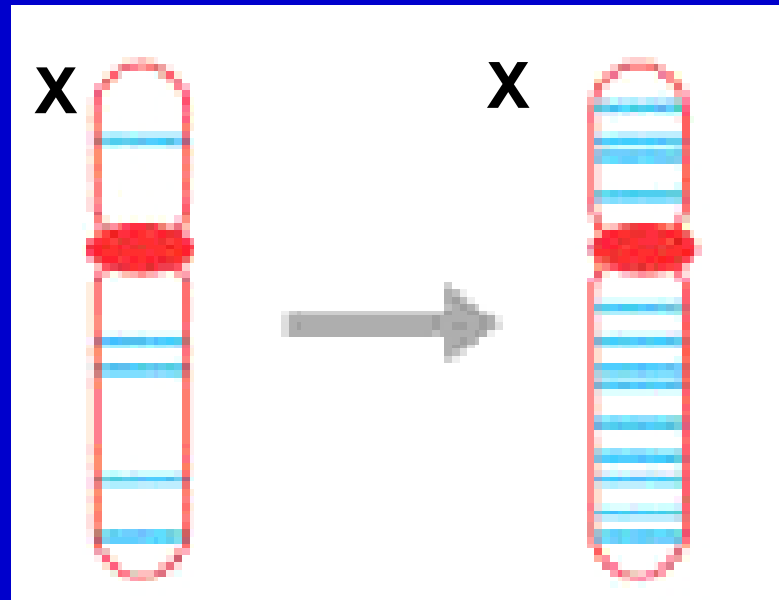


**Constant
selection**



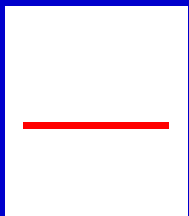
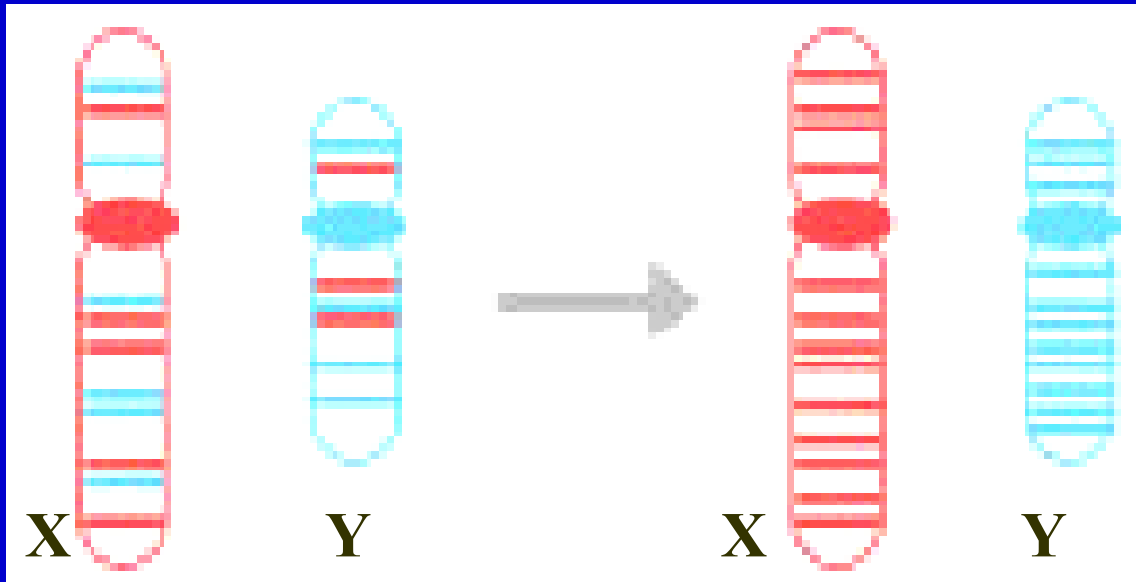
Genes beneficial to males

Hemizygous exposure

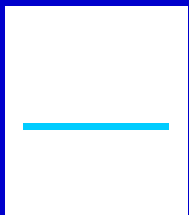


Genes beneficial to males

Sexual antagonism

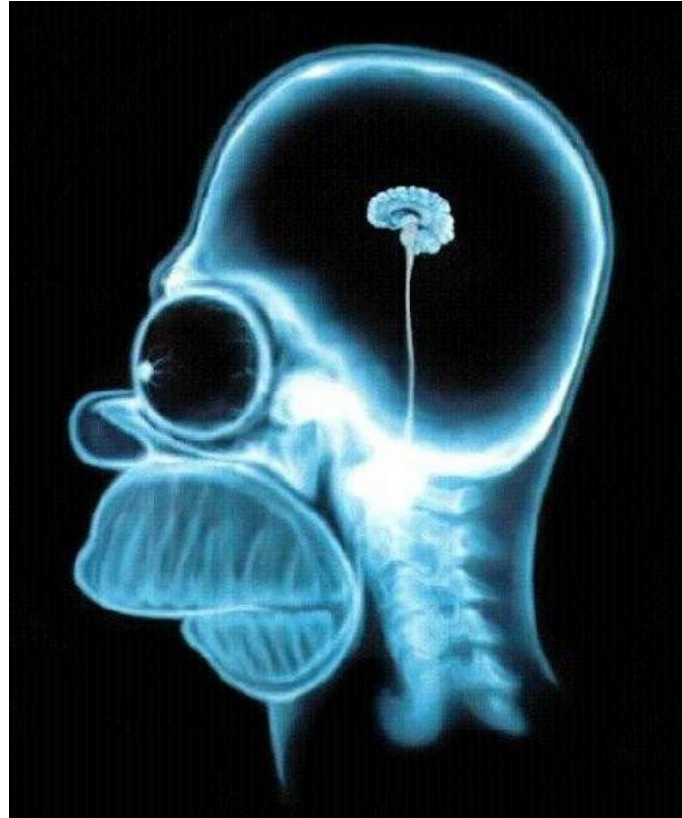


Genes beneficial to females but harmful to males



Genes beneficial to males but harmful to females

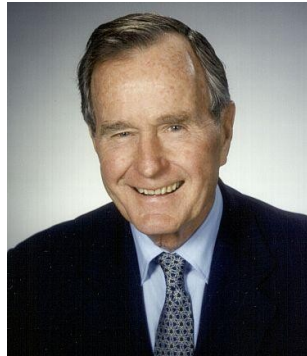
Accumulation of „brain specific“ genes on the X chromosome



The presence of genes on the X chromosome that get expressed in the brain may allow more rapid selection for favorable genetic variations which enhance cognitive function

Consequences for father-son relation

- Intelligence of male offsprings is not influenced by genotype of a father



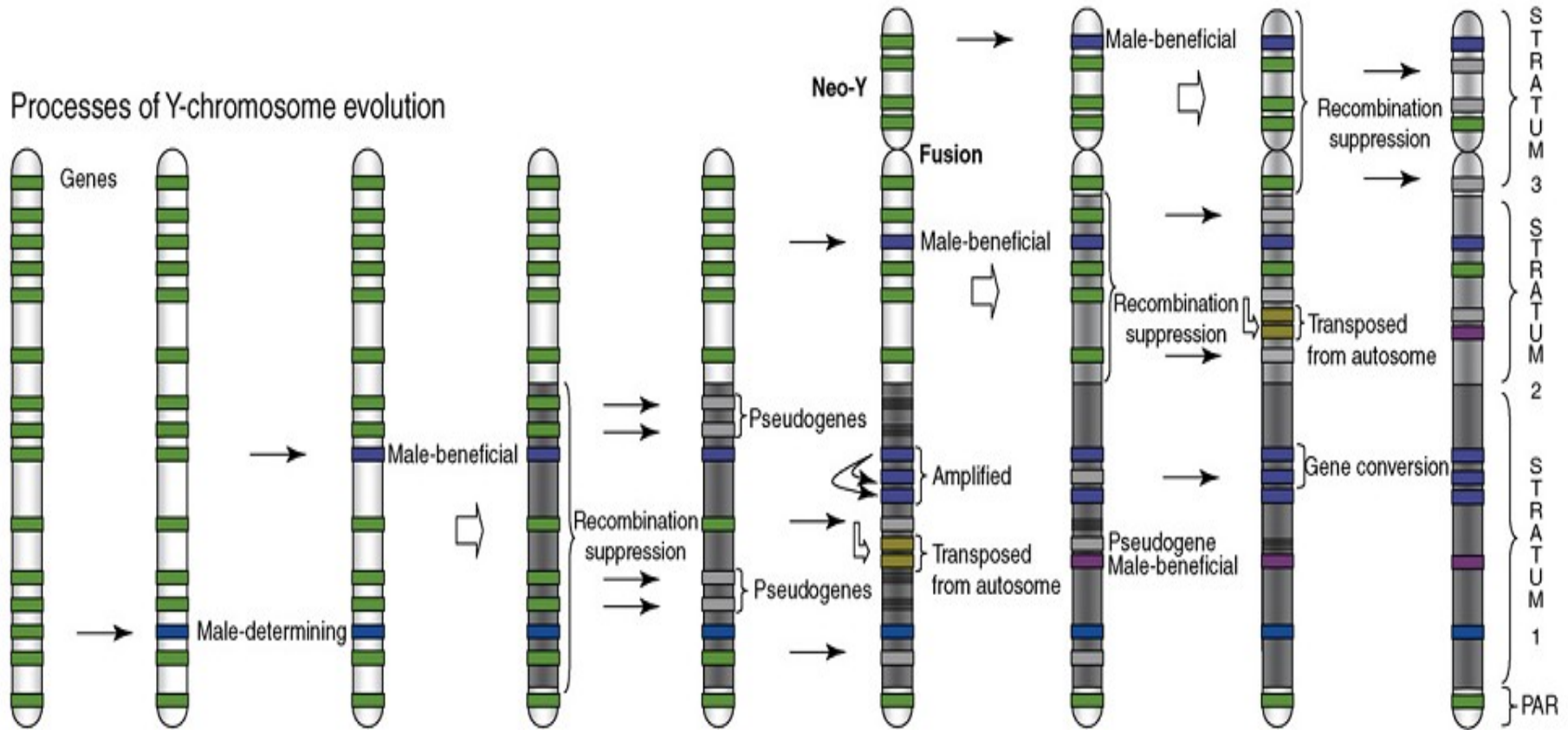
- In case of exception remember:
"Mother's baby. Father's maybe."

Human X chromosome and cancer genes



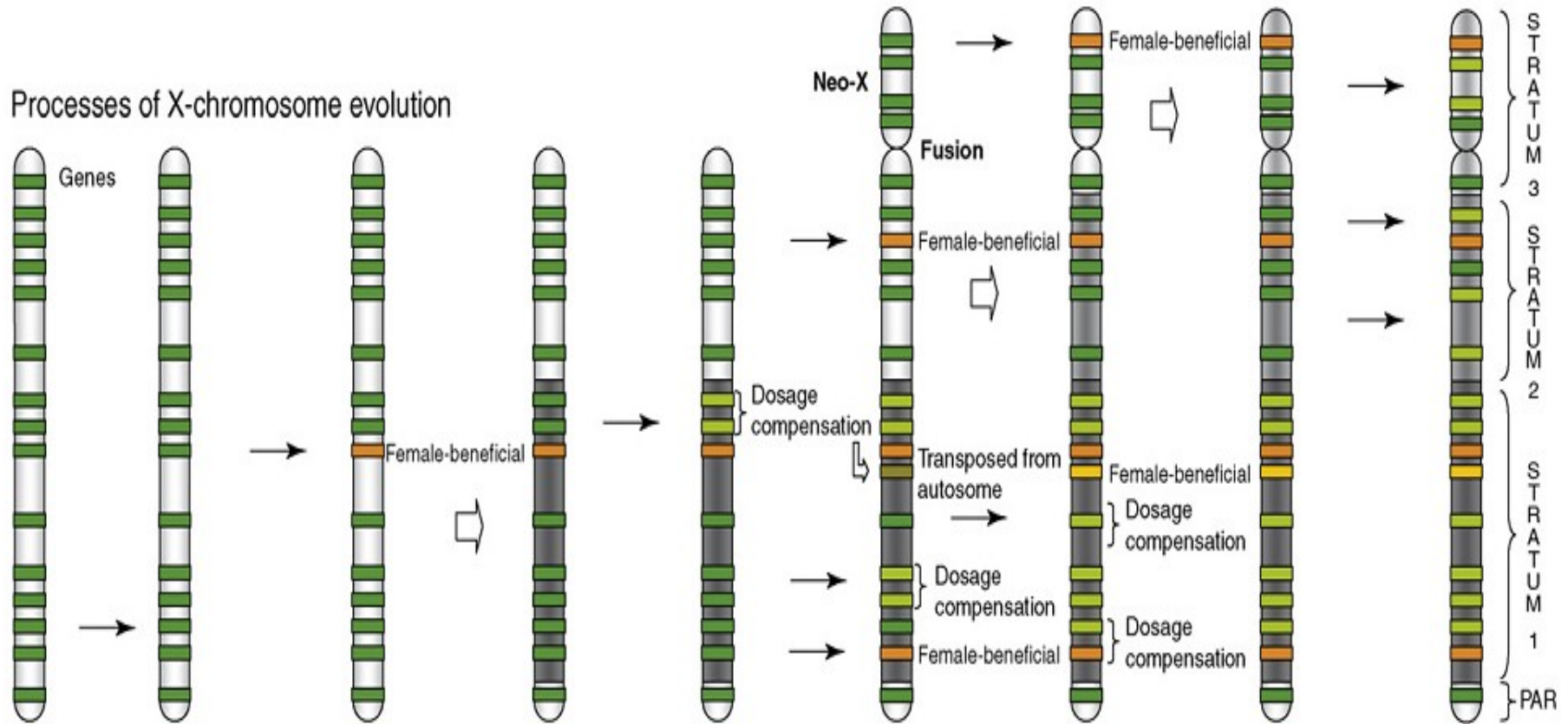
- Human X chromosome is almost depleted of cancer genes due to selection

Evolve chromozomu Y



Evolve chromozomu X

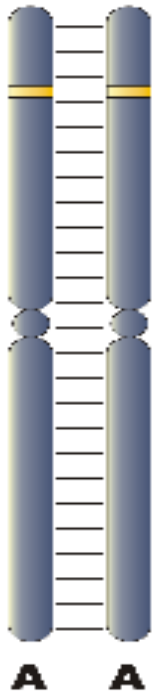
Processes of X-chromosome evolution



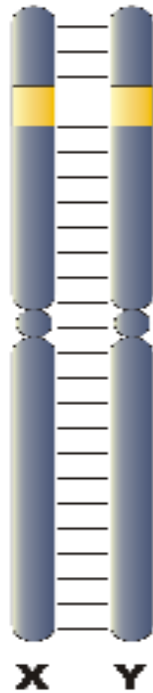
Plant sex chromosomes



Ecballium



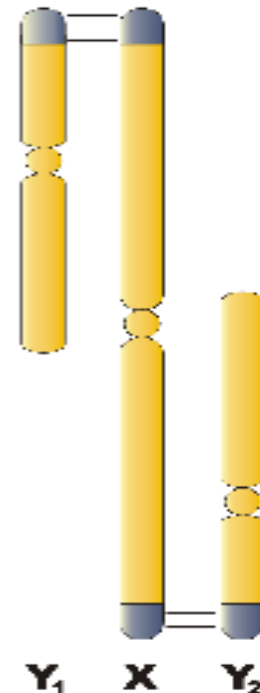
Carica



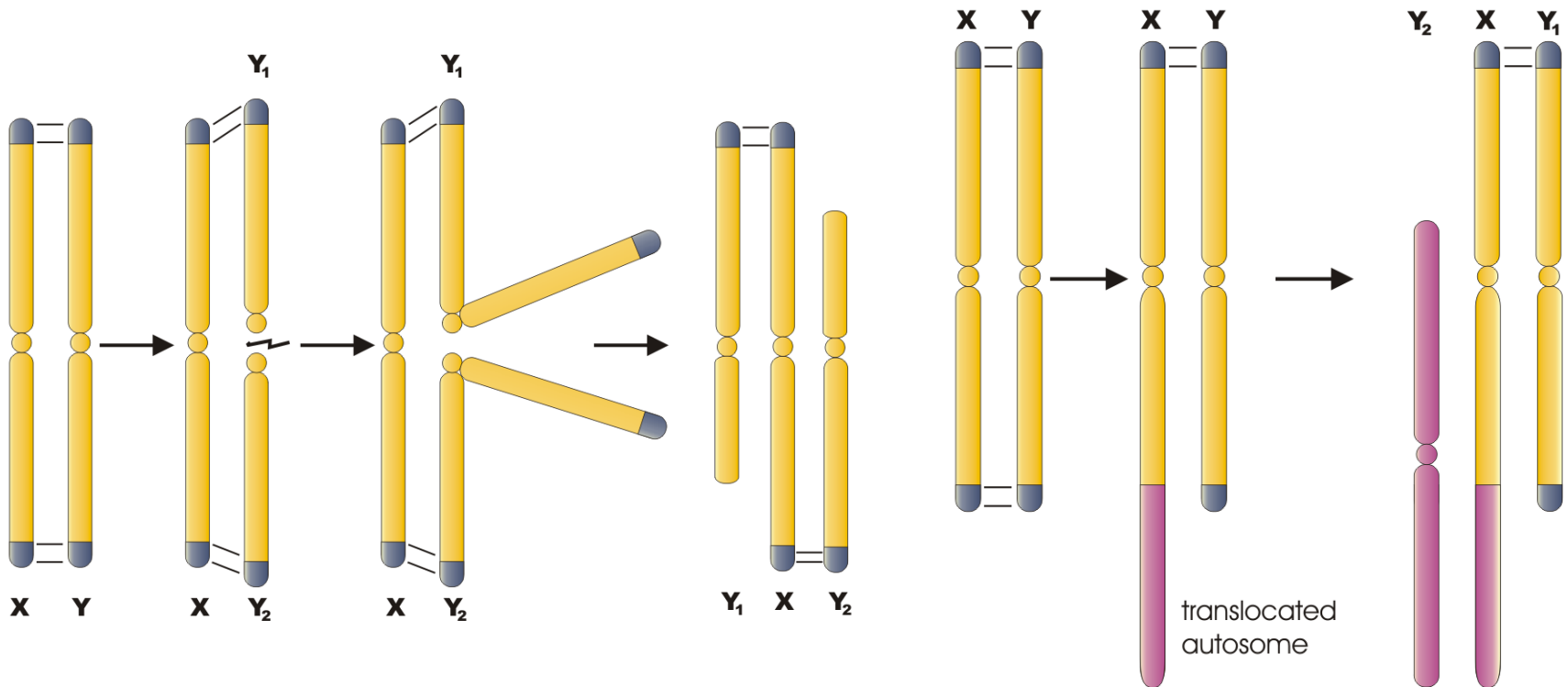
Silene










Rumex



Alternative evolution of XX/XYY sex chromosome system



Dávková kompenzace

	Male		Female	
<i>Drosophila melanogaster</i>	 Y	AA	XX	AA
<i>Homo sapiens</i>	 Y	AA	 	AA
<i>Caenorhabditis elegans</i>		AA	 	AA