Článek: Postkopulační pohlavní výběr snižuje genetickou variabilitu na Z chromozomu a může být jednou z příčin tzv. *large X/Z* efektu u pěvců.

Autoři: Václav Janoušek, Jitka Fischerová, Libor Mořkovský, Jiří Reif, Marcin Antczak, Tomáš Albrecht a Radka Reifová

Vydáno: The Genetics Society (2018)

Hybridní inkompatibilita je zajímavý jev, který trápí hlavy evolučních biologů už notnou řádku let. Už Charles R. Darwin se domníval, že vzniká ne jako přímý výsledek přirozeného výběru na hybridní inkompatibilitu samotnou, ale spíše jako vedlejší produkt oddělení sesterských druhů. Pro potřeby tohoto eseje bude však důležitější zmínit jiného britského evolučního biologa a tím je J.B.S. Haldane. Ten totiž v roce 1922 formuloval pravidlo, později nazvané Haldanovo pravidlo, které zní přibližně takto: *„Pokud v F1 generaci vzniklé křížením dvou rozdílných druhů jedno pohlaví chybí, je vzácné nebo sterilní, je to heterogametické pohlaví.“* Toto pravidlo, ač mluví samo za sebe, ale úplně nevysvětluje, proč je to zrovna heterogametické pohlaví (u XY systémů určení pohlaví jsou to samci, u ZW systémů samice). Bylo navrženo vícero hypotéz popisujících příčiny tohoto jevu. Nejvíce intuitivní z nich by pak byla hypotéza odhalení recesivních hybridních inkompatibilit díky hemizygotní povaze X a Z chromozomů v heterogametickém pohlaví. Později bylo nicméně pozorováno, že mutace způsobující hybridní inkompatibilitu se akumulují rychleji, a tím pádem jsou častější, na homoganetických pohlavních chromozomech než na autozomech. Tento jev byl pojmenován jako *large X/Z effect*. Na jeho vysvětlení už ale hypotéza odhalení recesivních hybridních inkompatibilit sama o sobě nestačí. Jedním z potenciální vysvětlení *large X/Z* efektu by mohla být rychlejší evoluce X/Z chromozomu (studie se týká ptáků a ti mají Z a W pohlavní chromozomy, dále tady jen rychlejší evoluce Z chromozomu).

Rychlejší evoluce Z chromozomu, někdy také jen rychlý Z nebo rychlejší Z, je fenomén charakteristický relativně početnějšími změnami v sekvencích Z chromozomů (v čase) oproti autozomům. Lze ho vysvětlit dvěma možnými způsoby. První z nich je, že na prospěšné recesivní alely na Z chromozomu v heterogametickém pohlaví může působit pozitivní selekce přímo, protože jsou v hemizygotním stavu, a tudíž se projeví. To je ohromná výhoda, protože většina nově vzniklých recesivních alel na autozomech je po dlouhou dobu (dokud se nesejdou dvě stejné v homozygotovi) pod vlivem genetického driftu, který většinu z nich, díky extrémně malé početnosti, odstraní z populace. Druhý říká, že za rychlejší evoluci Z chromozomu může genetický drift, který je obecně efektivnější u menších populací. Tomuto tvrzení nahrává fakt, že efektivní velikost populace pro Z chromozomy vzhledem k autozomům je v poměru 3/4. Tento poměr mohou dále vychylovat ve prospěch autozomů i systémy párování některých organismů. Například, pokud se jeden samec tetřeva spáří se šesti samicemi, poměr Z chromozomů vůči autozomům bude 4/7 (resp. 8/14).

Pro potřeby této studie byly vybrány dva sesterské druhy slavíků, které se od sebe oddělily zhruba před 1,8 miliony let a jsou to druhy: slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) a slavík tmavý (*Luscinia*

luscinia). Areály rozšíření těchto druhů se na hranicích překrývají a slavíci zde žijí v sympatrii a hybridizují spolu, přičemž hybridní samice jsou sterilní. Oba druhy udržují sociální monogamii, ale je u nich předpokládána určitá míra postkopulačního pohlavního výběru.

Celkový cíl výzkumu byl otestovat, zda rozdílná míra postkopulačního pohlavního výběru může ovlivnit molekulární evoluci a rychlost akumulace hybridních inkompatibilit u zvolených druhů slavíků.

Pro tento účel byla nejprve odvozena míra poskopulačního pohlavního výběru u obou druhů. Pro slavíka obecného byla tato hodnota experimentálně stanovena předchozí studií na 21,5%. Ale protože podobná data pro slavíka tmavého chybí, byla tato hodnota použita jen jako kontrolní a hodnoty postkopulačního pohlavního výběru byly odvozeny od variability a délky spermií. Bylo zjištěno, že studované druhy slavíků se liší v míře poskopulačního pohlavního výběru, který u slavíka obecného dosahuje 24% a je znatelně vyšší oproti výsledku slavíka tmavého s 6%. Toto koresponduje s větší délkou spermií a jejich nižší velikostní variabilitou mezi samci u slavíka obecného. V praxi tato čísla znamenají, že o téměř každé čtvrté mládě (resp. 24% potomstva) slavíka obecného se stará samec, který není jeho biologickým otcem.

Dále bylo potřeba zjistit genetickou variabilitu, evoluční *patterns* kódujících sekvencí a hybnou sílu, která stojí za zrychlenou evolucí Z chromozomů u studovaných druhů. Po získání příslušných sekvencí byly porovnávány hodnoty synonymních a nesynonymních fixovaných substitucí (mezi druhy) a polymorfismů (vnitrodruhově). Pro tyto účely se skvěle hodí McDonald-Kreitmanův test (MK test), který dokáže odhalit, zda má variabilitu mezi porovnávanými sekvencemi na svědomí v tomto případě spíše pozitivní selekce (více nesynonymních fixovaných mutací mezi druhy) nebo genetický drift (více nesynonymních vnitrodruhových polymorfismů). Byly porovnávány jak studované druhy mezi sebou, tak i každý zvlášť se třemi jinými, ne tak blízce příbuznými druhy. Tato série experimentů ukázala, že Z chromozom slavíka tmavého je výrazně méně polymorfní (v rámci druhu) než se bylo očekávalo. Naproti tomu Z chromozom slavíka obecného vykazoval vyšší hodnoty nesynonymního polymorfismu vzhledem k hodnotám nesynonymních fixovaných substitucí a dá se tedy předpokládat, že je pod vlivem genetického driftu.

V neposlední řadě byl určen směr a síla genového toku mezi Z chromozomy zkoumaných druhů. Ukázalo se, že introgrese sekvencí na Z chromozomech studovaných druhů probíhá asymetricky, a to především ve směru od slavíka obecného ke slavíkovi tmavému.

Dohromady tyto výsledky podporují tvrzení, že efektivní velikost populace Z chromozomů může být zmenšena specifickým postkopulačním pohlavním výběrem. Na takové pohlavní chromozomy bude efektivněji působit genetický drift, který byl i na Z chromozomech slavíka obecného detekován. V konečném důsledku povede k rychlejší akumulaci hybridních inkompatibilit a může být jedním z možných vysvětlení *large Z* efektu.