

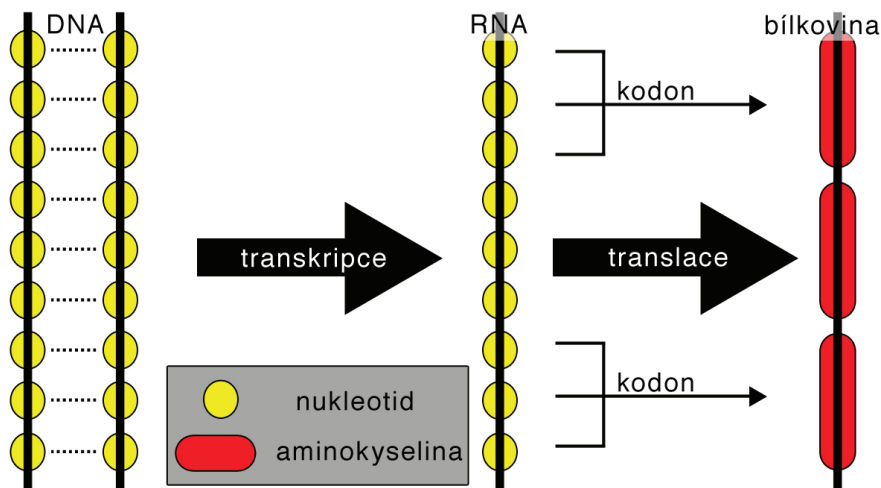
NEODARWINISTICKÉ REPETITORIUM

Vznik neodarwinismu, završený ve čtyřicátých letech 20. století, učinil konečně z evoluční biologie vědu schopnou celkem bez problémů začleňovat naše nové znalosti o přírodě a neohrožovanou na životě každým novým objevem. Ani rozvoj molekulární genetiky, započatý o nějakých patnáct dvacet let později, nepřinesl nutnost zásadní změny neodarwinistického chápání evoluce. K zásadním změnám neodarwinismu nicméně přece jenom došlo – ale protože neodarwinismus čtyřicátých let představuje bohužel dodnes to, co se studenti učí a s čím polemizují lamarckisté či kreacionisté, použijme toto navyké učení jako bod, od kterého se dostaneme k pozdějším změnám v evolučním myšlení. (Nutno zdůraznit, že starožitný neodarwinismus se stává svou vlastní karikaturou, pokud na něj dnes někdo věří nebo na něj útočí. Aby nedošlo k omylu, jsou následující odstavce psané kurzivou – aby ti zvědaví laici, kterým budou připadat povědomé, protože takhle se to učili, i ti kolegové z oboru, kteří by si mohli myslet, že jsme úplně zblbli, na první pohled poznali, že to neříkáme úplně za sebe.)

Klasická představa evoluce začíná náhodně vzniklou variabilitou, která je dána náhodnými mutacemi. Jde o drobné změny v „dědičné hmotě“ každé buňky, tedy v molekule deoxyribonukleové kyseliny (DNA); tuto molekulu tvoří řetězec čtyř druhů stavebních prvků, nukleotidů (konkrétně adeninu, cytosinu, guanosinu a tyminu neboli A, C, G a T), opakujících se v přesném pořadí. V tom uspořádání nukleotidů je obsažena informace – tak jako je informace skryta třeba v uspořádání knih v knihovně nebo v uspořádání číslic v telefonním čísle; stačí poměrně nevelká odchylka od správného pořadí, a knihu nenajdete a nedovoláte se. Tato genetická informace se překládá do pořadí aminokyselin v řetězci bílkovin neboli proteinů, a to tak, že každé konkrétní trojici nukleotidů v DNA (kodonu) odpovídá právě jedna aminokyselina (ale neplatí to naopak, tatáž aminokyselina může být určena několika různými kodony). Samotný proces výroby proteinu podle informace v DNA má dvě kola, „přepis“ neboli transkripce (kdy je podle informace DNA syntetizován meziproduct, kyselina ribonukleová, RNA, molekula podobná DNA) a „překlad“ čili translaci (kdy je podle informace v RNA syntetizováno cosi zásadně odlišného, totiž protein; obr. 2.1).

Nenáhodný, systematický způsob, jakým se informace z nukleových kyselin překládá do informace v proteinech, se nazývá genetický kód a je u všech organismů s drobnými odchylkami víceméně totožný. Proteiny jsou velké a složité molekuly, které nejenže představují jednu z hlavních stavebních složek buněk a mimobuněčné hmoty, ale především usnadňují nezbytné biochemické reakce, které by bez účasti proteinového katalyzátoru (enzymu) v podstatě nemohly proběhnout. Proteiny také hrají roli buněčných receptorů, tedy kanálů, jimiž do buňky kontrolovaně vstupují (anebo nevstupují) konkrétní molekuly z vnějšího prostředí, anebo fungují jako signální molekuly přenášející informaci v rámci buňky i z buňky ven. Bez proteinů zkrátka

II. STRATEGIE



Obr. 2.1: Syntéza proteinů na základě genetické informace uložené v DNA.

nemůže proběhnout skoro žádný biologický děj – a funkce proteinů, bezprostředně určená jejich aminokyselinovou strukturou, vychází z genetické informace ve struktuře DNA.

V každé živé buňce (a lidské tělo se skládá z bilionů živých buněk) najdeme DNA a při dělení buněk se musí tedy zdvojit, replikovat, i tato molekula. Starý řetězec DNA se v průběhu replikace stává vzorem pro syntézu řetězce nového. Kopírování informace nemůže být úplně bez chyb – zkuste si opsat třeba Starý zákon! – a protože v dalších kolech replikací už jako vzor slouží zkopírovaná, tedy nepatrně pozměněná, nepatrně chybná verze, kopírovací omyly se postupně hromadí. Těmito omylům říkáme mutace. Objevují se náhodně, a pokud změni strukturu vznikajícího proteinu natolik, že pozmění i její funkci, mění ji také náhodně. Někdy se fungování proteinu zhorší, výjimečně zlepši, často se sice struktura změní, ale funkce zůstane nezměněná. Podle toho můžeme mutace rozdělit na negativní, pozitivní a neutrální. Kromě mutací, které vznikají úplnou replikační náhodou, existují ovšem i mutace indukované prostředím, třeba chemikáliemi nebo zářením, ale i tyto mutace jsou náhodné v tom smyslu, že nevedou k lepšímu přizpůsobení mutantu tomu prostředí, které je vyvolalo.

V důsledku mutací v populaci vzniká variabilita, primárně variabilita ve stavbě řetězců DNA, protože v buňkách různých jedinců sedí různě zmutované varianty původní DNA. Každý jedinec zanechává různé množství potomků, kteří jsou skoro stejní, jako byli jejich rodiče, ale na druhou stranu představují nové kombinace rodičovských znaků, vzniklé rozchodem (segregací) chromozomů a rekombinací rodičovských alel v průběhu pohlavního rozmnožování. Navíc se potomstvo od rodičů může lišit i nějakou tou novou mutací. Tady začíná pracovat přirozený výběr neboli selekce. Z rozmanitého potomstva někteří jedinci (tedy některé kombinace alel) přežívají úspěšněji než jiní,

nebo se úspěšněji množí. V dalších generacích se tak nenáhodně mění podíl jednotlivých alel v populaci, tedy genetické složení populace. Jestliže se velikost populace příliš nezvětšuje (a i kdyby, žádné zvětšování populace nemůže trvat věčně, musí se zastavit, jakmile narazí na první nedostatek nezbytného zdroje), jedinci si konkurují o dostupné zdroje, o prostor, potravu, místa k rozmnožování. Právě tak i různé alely soupeří o to, která obsadí tu DNA, která je tu v reálných jedincích k dispozici. Mutace, v okamžiku svého vzniku omezená na jedinou molekulu DNA v jediné buňce jediného organismu, postupně – jak se tento jedinec množí – vstupuje do populačního kontextu: stává se součástí celkové nabídky alel v populaci, genofondu, z něhož jsou v průběhu rozmnožování „sestavováni“ noví jedinci. Úspěšné rozmnožování jedinců, kteří nesou mutantní alelu, vede k rozšiřování této alely, a naopak, neúspěšní jedinci svou neúspěšností kazí budoucnost svých alel. Konečným výsledkem je buď fixace neboli absolutní převládnutí jedné alely daného genu a likvidace jejích konkurentek, či naopak vymizení této alely a fixace některé z jejích konkurentek. Selektce je vlastně různě úspěšné rozmnožování nositelů různých alel a z toho plynoucí nenáhodná změna složení genofondu populace.

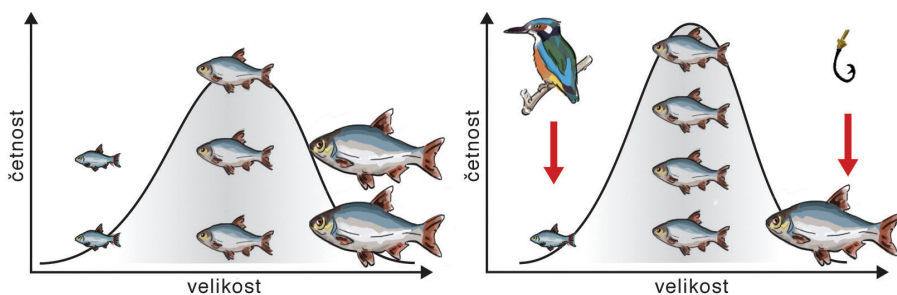
Organismy nejsou různě reprodukčně úspěšné bezprostředně kvůli tomu, že mají či nemají nějakou alelu, ale proto, že mají různé vlastnosti morfologické (velikost, barvu, tvar), fyziologické (trávení, dýchání) či etologické (chování). Alela bude selektována pouze tehdy, jsou-li tyto vlastnosti organismů nějak spojeny s její přítomností. To, co rozhoduje o vítězství alely v konkurenci, není přímo tato alela sama o sobě, nýbrž fenotyp (tedy soubor vlastností organismu) – a teprve zprostředkovaně i alela skrývající se za tímto fenotypem. Fenotypy jsou určeny přítomnými alelami: v diploidním ($2n$) stavu, tedy v každé buňce našeho těla kromě buněk pohlavních, máme dvě alely každého lokusu, jednu z vajíčka (původně od matky), druhou ze spermie (od otce). Tyto dvě alely mohou být stejné, ale také rozdílné; v takovém případě může jedna, dominantní alela svou činností kompletně překrýt projev alely druhé (recesivní), anebo mohou vzniknout zvláštní fenotypy vyvolané právě přítomností dvou různých alel v jedné buňce (obvykle „něco mezi“). Jedna alela se tak může „skrývat“, překryta dominantním působením alely pocházející od druhého rodiče.

Formálně vzato, může být selektce několikerého druhu. Představme si, že selektovaným znakem je třeba velikost těla. Nejčastější je selektce stabilizující, odstraňující či znevýhodňující oba extrémů, tedy jedince malé (třeba proto, že je snadno sežerou i drobní predátoři) nebo jedince příliš velké (třeba proto, že se na ně specializují velcí predátoři), takže průměrná hodnota velikosti těla v populaci se nemění, zato rozmezí různých existujících velikostí se zužuje směrem k průměru (obr. 2.2). Jiným, pro nás zajímavějším typem je selektce nasměrovaná (direktivní). Ta odstraňuje či znevýhodňuje jedince na jednom konci spektra, třeba ty velké, ale ponechává jedince průměrné i malé (obr. 2.3). Výsledkem takové selektce je postupné zmenšování průměrné velikosti těla jedinců v populaci. A lze si představit i selekci disruptivní, která z populace odstraňuje jedince s průměrnými hodnotami vlastnosti (obr. 2.4).

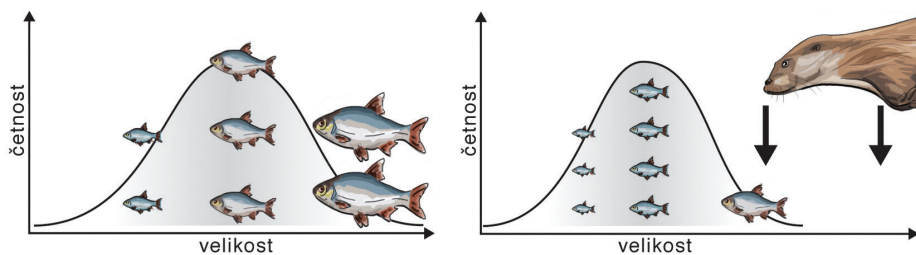
II. STRATEGIE

Tento prostý „darwinovský algoritmus“ variabilita–konkurence–selektce je nesmírně účinný. Počítačové simulace přesvědčivě dokazují, že je skutečně schopen vytvořit složité a účelné tvary z ničeho, čistě jenom různým přežíváním různých jedinců (viz box 2.1). K tomu, aby vznikly účelné vlastnosti organismů, není vůbec potřeba nijak organizovat vznik těch pravých, „účelných“ mutací.

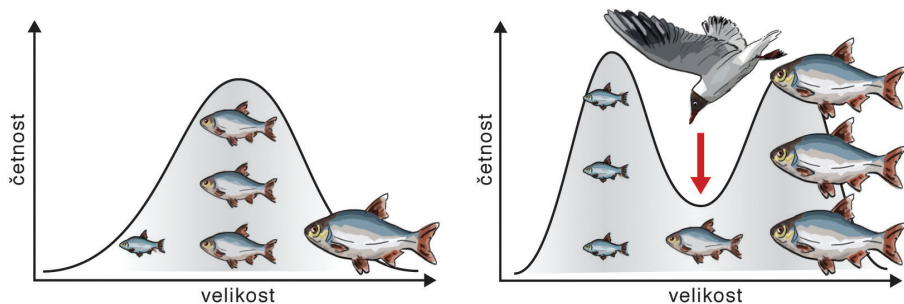
Takto, ve dvou kolech, kombinací náhodného vzniku variability a následné nenáhodné selektce, vznikají adaptace, tedy to, co je na živé přírodě nejnápadnější a co vlastně svým evolučním příběhem chceme vysvětlit. Postupnou kumulaci těchto drobných adaptivních změn pak vznikají změny velké: evoluce je tudíž principiálně plynulá, gradualistická, bez velkých skokových změn. Také vznik nových druhů (speciace) začíná obvykle náhodnými, fakticky nebiologickými procesy. Tak například



Obr. 2.2: Stabilizující selektce.



Obr. 2.3: Nasměrovaná selektce.



Obr. 2.4: Disruptivní selektce.

Box 2.1. Evoluční algoritmy

Zásadní otázka, která se při úvahách o evoluci stále vtírá, zní: je vůbec možné, aby zásadní evoluční novinky vznikly prostým přirozeným výběrem? Odtud je jenom krůček k otázce, s jakou pravděpodobností dokáže selekce vyrobit účelnost z „náhodné“ variability v reálném čase. Tím se dostáváme k oblíbeným metaforám o „náhodném vzniku hodinek, když potřásáme součástkami v pytlíku“, neboli k tomu, že „šimpanz bušící naslepo do psacího stroje dokáže napsat Shakespearovy sonety, ale jen tehdy, má-li nekonečně mnoho času na náhodné pokusy“ – v obou případech je zjevné, že hodinky ani sonety těmito metodami vzniknout nemohou. Každá metafora trochu zavádí, tyhle zavádějí hodně a jako metafora darwinovské selekce jsou zcela nevhodné. Zaprvé, selekce je kumulativní proces, který vychází z předchozích fází evoluce, nikoli pořád znova z původního neuspořádaného stavu. Šimpanz se tedy nemusí do Shakespearových sonetů trefit najednou (to se patrně netrefil ani Shakespeare). Zadruhé, šimpanz z metafory má za úkol napsat Shakespearovy sonety, zatímco evoluce žádný úkol nemá, evoluce se netrefuje do žádného předem předepsaného stavu (pravděpodobnost, s níž šimpanz napíše něco jakkoli smysluplného, je jistě vyšší než pravděpodobnost, že napíše zrovna něco od Shakespeara).

Nejjednodušším způsobem, jak si vyzkoušet moc selekčního algoritmu, je vytváření textů z chaotických shluků písmenek, s čímž přišel Richard Dawkins. Jako příklad zvolil Hamletovu větu „Methinks it is like a weasel“ („Řekl bych, že je jako lasička“ – co tím Hamlet myslel, to čtenář jistě ví, nebo si to najde v Shakespearově, bude mu to jenom k užítku). Pravidla jsou jednoduchá: vezmete libovolná písmena a mezery, dejme tomu *WDLMNLT-DTJBKWIRZREZLMQCO-P*, a začnete dělat mnohonásobně drobně odlišné kopie; důležité je, že odchylky jsou vzácné a náhodné, v tomto případě opravdu úplně náhodné. Z kopií vyberete tu, která se cílové Hamletově větě nejvíc podobá, řekněme *WDLTMNLT-DTJBSWIRZREZLMQCO.P* (všimněte si, že Hamletova věta se tam už začíná klubat: první mezera už je na správném místě!). Tuto nejlepší ze všech kopií zase mnohokrát zkopírujete a zase v ní naděláte chyby (ani ta správná mezera, kvůli které tato kopie zvítězila nad svými konkurentkami z prvního kola, nebude do budoucna chráněná před náhodnými změnami). A tak pořád dál: v 10. kole jsme dospěli k větě *MDLDMNLS-ITJISWHRZREZ-MECS-P*, ale už ve 30. kole k velice pěkné větě *METHINGS-IT-ISW-LIKE-B-WECSSEL*, hotovo bylo ve 43. kole. Z principu selekce z náhodné variability plyne, že kdybychom to dělali víckrát, bude to trvat různé množství kol a mezikroky se budou lišit, ale výsledek bude stejný.

Tohle pochopitelně není obraz evoluce, tohle je důkaz účinnosti selekčního mechanismu. Dokáže stvořit cokoli, co si buď my, anebo „prostředí“ žádáme; můžeme takto generovat texty i obrázky různých pseudozvířátek (Dawkins tomu říkal „biomorfy“). Takovou metodu je škoda nevyužít v praxi. Že to skutečně funguje, ukazují například evolučně vytvořený *generátor kubického signálu* (co to je, nemáme tušení, patrně to generuje jakýsi kubický signál): je složitější než patentovaná verze téhož, nikdo neví, jak to funguje, a některé části jsou tam zřejmě k ničemu, ale celkově to funguje lépe než inženýrská verze. To známe z normálního života: člověk vytvořený selekcí chodí nesrovnatelně lépe než chodící robot vytvořený inženýrem, ale principům chůze robota je jaksí snazší porozumět.

II. STRATEGIE

může být areál rozšíření jednoho druhu rozdělen vyvrásněním pohoří, rozpadem ostrova nebo poklesem hladiny jezera, a protože v každém nově vzniklém areálu jsou trochu jiné podmínky života, trochu jiné prostředí, začnou se postupně místní populace diferencovat v nové druhy.

Znovu zopakujeme, že to, co jste teď četli, je velmi zjednodušená a v detailech už i vyvrácená představa evoluce. V druhé polovině 20. století totiž došlo k řadě významných objevů, a hlavně se urodilo množství nových nápadů, které pozměnily náš pohled na evoluci organismů. Nejprve se podívejme na základní pravidla evoluční hry – co je vlastně kritériem evoluční úspěšnosti organismu.

PROČ MÁ JELEN PAROHY A PÁV DLOUHÝ OCAS

Nápadně složité a zjevně účelné vlastnosti organismů by měly být vytvořeny selekcí, měly by být *k něčemu*. Občas ovšem není úplně snadné odhalit k čemu. Budeme-li lpět na obvyklé představě, že selekce podporuje rychlost, sílu, bystrozrakost, ostrozubost a podobné vlastnosti, které činí organismy odolnějšími vůči vnějším tlakům, usvědčí nás prostá procházka zoologickou zahradou z naivity.

Organismy evidentně mají nejen struktury, jež jim pomáhají v přežívání a rozmnožování, ale i znaky přinejmenším na první pohled zbytečné až nevýhodné. K takovým patří paví „ocas“ (on to totiž není skutečný ocas, jak ornitologové nikdy nezapomenou zdůraznit, aby i té své vědě dodali kýžené kontraintuitivní učenosti), prodloužené a nádherně barevné peří bažantů, rajek či kolibříků – to všechno organismům k bezprostřednímu přežití nijak nepomáhá a často dokonce vysloveně překáží, láká to predátory a znemožňuje to únik před nimi, nebo je to přinejmenším energeticky náročné. Už Darwin rozpoznal, že k vysvětlení vzniku mnoha bizarních, barevných a různým způsobem zvětšených struktur na těle samců některých živočichů nestačí přirozený výběr sám o sobě, a navrhl ještě jeden odlišný „mechanismus“, totiž *pohlavní výběr (sexuální selekci)*, kdy si samice vybírají ty samce, kteří mají některé znaky výraznější. Říkáme tomu *excesivní struktury* nebo možná raději obecně „excesivní znaky“, protože různé typy excesivního chování jinak vcelku nenápadných zvířat sem jednoznačně patří – počínaje ptačím zpěvem a konče svatebními altánky australsko-novoguinejských ptáků lemčíků (Ptilonorhynchidae), na jejichž nádheru samci lákají potenciální partnerky. Když ale nejde zrovna o paví chvost, bývá obtížné poznat, která vlastnost organismu vznikla klasickým přirozeným výběrem, aby organismu pomáhala přežít v jeho prostředí, a co je produkt pohlavního výběru. Dobrým indikátorem pohlavního výběru je sexuální dimorfismus příslušného znaku (i když ne každý sexuálně selektovaný znak musí být dimorfní), jeho vznik či

bouřlivý vývoj v pubertě (nebo později) a jeho spojení se sexuálním chováním (předvádění, umělé zdůrazňování, zdobení či vlastní kopulace).

Od dob Darwinových si jen těžko dokážeme představit, že by excesivní struktury (či chování) mohly vznikat nějak jinak než pohlavním výběrem, ale to je možná jenom zdání: základní principy vládnoucí pohlavnímu výběru můžeme najít i jinde - všude tam, kde selektujícími činiteli jsou živé bytosti, které nikdy nemají dost. Tak jako pávice nejsou nikdy spokojené s délkou chvostů svých nápadníků, nekončí ani válka parazitů a hostitelova imunitního systému či predátorů a kořisti. Otázka, zda jsou excesivní struktury na těle dinosaurů (třeba ty na hlavách rohatých, nosorožcovitých dinosaurů ze skupiny Ceratopsia, jako je třeba slavný *Triceratops*) produktem sexu, nebo predace, je otevřená, a protože jde o zvířata dávno vymřelá, těžko budeme někdy vědět s jistotou, kdo s kým a o co tehdy vlastně hrál.

Pohlavní výběr spočívá v soutěži o efektivní získávání sexuálního partnera. V přírodě převládá dámská volenka, tedy samice si vybírají své partnery mnohem pečlivěji než naopak. Důvody mohou být různé a rozdíl mezi lácí jedné spermie a náročností jednoho vajíčka, jaký známe z učebnic, nemusí být vůbec relevantní - nicméně učebnicovým výkladem je nejlépe začít. Samice představují nedostatkové zboží, protože vajíčka jsou větší a energeticky náročnější než spermie, a tak je vajíček méně a samci se musí hodně snažit, aby se k vzácnému vajíčku dostali. Pohlavnímu výběru jsou tudíž vystaveni hlavně samci. To, že jeleni trkají a tetřevi tokají, není důkazem toho, že oni jsou těmi aktivními hráči; naopak: někde za bukem jsou vždy laně a tetřevíce a své partnery si přísně vybírají. Z toho plyne převis nabídky samců a při obvyklém poměru pohlaví přibližně 1 : 1 i velká variabilita v reprodukční úspěšnosti samců - u člověka je až desetkrát vyšší variabilita v plodnosti u mužů než u žen (v závislosti na typu rodiny). Všechny ženy mají srovnatelný počet dětí, zatímco někteří mužové mají dětí desítky až stovky - od marockého sultána Mulaie Ismaila ibn Šarifa, řečeného *Krvežízivý* (1646-1727), s údajně „nejméně 888 dětmi“ (kdo by se s tím počítal) po rockové hvězdy, které ovšem své děti, rozetě porůznu po světě, nemívají přesně spočítané - což je kompenzováno značným množstvím úplně bezdětných mužů. U mnoha organismů, typicky u savců, ale třeba i u much tse-tse, je asymetrie samčích a samičích investic navíc ještě zvýšena ohromnými energetickými náklady samic na různé varianty březosti a kojení. Samice má tedy nesrovnatelně větší zájem na kvalitě svých potomků prostě proto, že jich z energetických a časových důvodů nemůže mít moc. Samec může zvýšit počet svých potomků tím, že zvýší počet svých sexuálních partnerek, ale samice nikoli. Tolik navyklé schéma; realita je pochopitelně složitější. Samci sice mají laciné spermie, ale zase jich produkují hodně, a navíc musí investovat do drahého ejakulátu (a často i do hnízd, svatebních tanců či darů pro

II. STRATEGIE

povolnou samici), takže nakonec investují obě pohlaví víceméně stejně. To, co se liší, není celková investice samců a samic do rozmnožování, ale investice do *jedné zygoty* (neboť poměr *úspěšných* pohlavních buněk je nakonec obvykle 1 : 1, tedy jedna spermie na jedno vajíčko).

Pohlavní výběr je silnější u druhů s jednopohlavní péčí o potomstvo, obvykle samičí, výjimečně samčí (třeba u mořských koníček a příbuzných ryb, kde při páření nepřecházejí spermie do těla samice, nýbrž vajíčko do těla samce, takže těhotný je nakonec otec – a podílejí se na tom kupodivu stejné geny jako u lidí), protože tam jsou investice do potomstva výrazněji vychýlené na stranu jednoho pohlaví. Tam, kde nejen matka, ale i otec investují do svých potomků (obrana teritoria, budování hnízd, obrana a výživa potomků), se investice obou rodičů sbližují a obě pohlaví jsou pak srovnatelně vybíravá. Možnost kompenzovat nízkou kvalitu jedné partnerky a následující nízkou kvalitu potomstva získáním mnoha dalších partnerek v takovém případě prudce klesá. Což je případ našeho druhu: máte-li zplození syna spojit se stavbou domu, nemůžete mít partnerek moc (to byste museli stavět moc domů a na to jen málokdo má), a je tudíž důležité si dobře

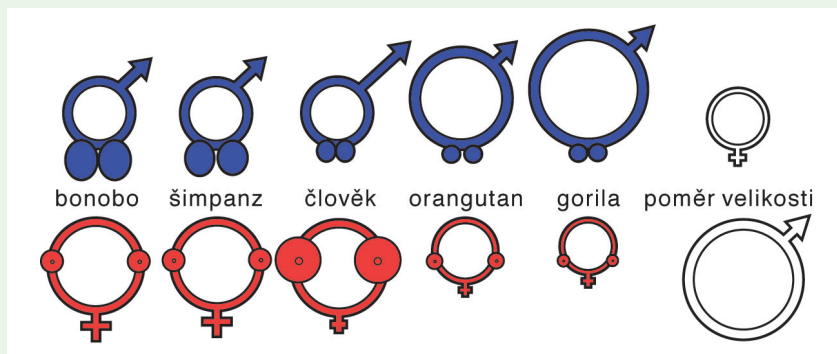
Box 2.2. Lidé a párovací strategie

Pro lidi je typický život v dlouhodobých svazcích (monogamních, ale i polygamních či vzácně polyandrických) a nápadná je sexuální vybíravost obou pohlaví. Lidé nejsou promiskuitní, i když se tak jedincům s velkým počtem sexuálních partnerů ze závisti říká. Ani pátou ženu do harému, ani sexuálního partnera na jednu noc si nevolíme náhodně, nýbrž vždy na základě určitých, obvykle dosti přísných kritérií (proto se tak mnoho lidí nestává ani jedním). Ze srovnání člověka a ostatních primátů (pokud jde o stupeň sexuálního dimorfismu ve velikosti těl, špičáků či genitálií; obr. 2.5) plyne, že základním typem lidské rodiny by měla být mírná polygynie (mnohoženství).

Stejný závěr nám poskytuje i etnografie: většina lidí sice žije v monogamii, ale většina společností (84 %) umožňuje polygynii. Polygynii si totiž mohou dovolit pouze ti bohatí a vysoce postavení muži (jenom asi ve 30 % „polygynních“ kultur praktikuje polygynii více než jedna pětina mužů v populaci). Striktní monogamie je známa asi u 17 % kultur; je jistě nápadné, že „monogamii“ v naší společnosti je nutno udržovat zákonem (jako by snad ani nebyla úplně přirozeným uspořádáním lidských věcí) a že oficiální monogamie nevylučuje nejen „sukcesivní polygynii“ (tedy opakovanou výměnu starší partnerky za novější), ale ani existenci paralelních neoficiálních partnerství. Polygynie ovšem – jak známo – plodí sociální konflikty. Při víceméně vyrovnaném poměru pohlaví připadá na každého úspěšného vládce harému určitý počet neúspěšných mužů odsouzených k nedobrovolnému celibátu. Problém s polygynií tedy nemají ani tak ženy – neboť při značných rozdílech mezi muži je výhodnější být druhou ženou („milenkou“) bohatce než jedinou ženou („manželkou“) chudáka – jako spíše neúspěšní muži, kterým z polygynie nekyne vůbec žádná výhoda. Nutno přiznat, že v tradičních společnostech mají ženy v polygynním uspořádání někdy méně dětí než v monogamii, buď proto, že na ně

zbývá méně zdrojů, nebo proto, že soužití několika manželek vede k potlačení reprodukce vinou zvýšeného sociálního stresu. Příznačně se sesterská polygynie (muž se ožení se skupinou sester) odehrává v jednom domě, kdežto nesesterská – patrně více stresující – raději v oddělených domech: i v naší společnosti bývají druhé manželky raději ubytovány někde jinde a činí se důkladná opatření, aby se o nich první manželka pokud možno vůbec nedozvěděla (na to pozor). Nejvzácnějším typem lidské rodiny je mnohomužství, polyandrie (nejlépe známá je ta tibetská). Nespochívá v tom, že si žena postupně rozšiřuje svou sbírku manželů (tedy nejde o zrcadlový obraz harémové polygynie), ale v tom, že více mužů (obvykle bratři) pojme jednu ženu za společnou manželku. V Tibetu totiž extrémně nízká produktivita zemědělství vyžaduje společnou práci několika mužů, aby vůbec uživil *jednu* rodinu.

Obdobná ekologická pravidla párování (*mating*) platí v přírodě v podstatě všude, nápadně třeba u ptáků, a vysvětlují rozdíly mezi jednotlivci, mezi populacemi uvnitř druhů i mezi druhy: v chudých poměrech převládá monogamie, v bohatých polygynie, v extrémně chudých nebo jinak anomálních polyandrie. Pouze *povinná* monogamie tam, kde by podmínky umožňovaly polygynii, je lidský unikát – pokus o stabilizaci společnosti tím, že každému muži přidělíme právě jednu manželku, aby byl klid.



Obr. 2.5: Relativní velikost genitálií a pohlavních znaků hominidů. Velikost modrých, případně červených kruhů pohlavních symbolů zobrazuje velikost těla samce v poměru k průměrné velikosti těla samice příslušného druhu (bílý symbol, horní řada) anebo naopak (spodní řada); tvar symbolů popisuje délku penisu, velikost varlat, velikost prsou a vulvy. Srovnávací morfologie a etologie primátů ukazují, že párovací systém a typ rodiny pevně korelují se stupněm sexuálního dimorfismu (gorily a v podstatě i orangutani žijí v harémech, kde záleží na velikosti a síle vládnoucího samce, šimpanzi a bonobové ve skupinách s mnoha samci i samicemi, kde rozhoduje množství spermií, a lidé jsou něco mezi...).

všimát, komu ten jeden jediný dům stavíte (totéž se v menší míře týká i kupování dárečků a placení nóbl večeri). Věc ještě doplňují různé párovací strategie – uhlídat harém manželek představuje větší úsilí než uhlídat manželku jedinou, takže na vládce harémů jsou kladeny vyšší nároky než na monogamní samce.

Existují dva základní typy pohlavního výběru. Samice si mohou vybírat vítěze skutečných fyzických či sociálních soubojů mezi samci; pak budou i v pohlavním

Box 2.3. Pohlavní výběr u lidí

V jaké míře se pohlavní výběr uplatnil v evoluci člověka, není příliš jisté, nicméně pouhý pohled na náš sexuální dimorfismus naznačuje, že to bylo v míře značné. Za výsledky minulé sexuální selekce se u lidí považují nápadně dimorfní tělní ochlupení, vlasy a vousy, oční bělmo, tvar nosu, tvar boltců, rty s vnější sliznicí, obličej s výraznější expresí emocí, převládající ventro-ventrální („misionářská“) kopulační pozice, sexuálně dimorfní stavba laryngu (a hloubka hlasu), ženská prsa, barva pleti, výška a tvar postavy (především poměr obvodu pasu a boků, tedy sexuálně dimorfní ukládání tuku) a umístění a tvar genitálií. Sexuální selekce neformuje jen tělo, ale také chování (selekce ve prospěch jazyka, tance, hudby, vyprávění, vtipu, sexuální předehty). Analogicky je sexuálně selektována i vyšší agresivita mužů, spojená se sexuálním dimorfismem ve velikosti a síle. Muži zabíjejí jiné muže nesrovnatelně častěji, než ženy zabíjejí jiné ženy. Tato vyšší agresivita mužů je známa ze všech kultur, od jihoafrických Kungů (na 19 zaznamenaných vražd, kdy muž zabil muže, nepřipadá ani jedna vražda, kdy by žena zabila ženu) až po moderní Kanadu (na 2 965 vražd muž–muž připadá 175 vražd žena–žena, tedy 94 % „jednopohlavních“ vražd se odehrálo mezi muži). Mužská psychika je obecně ochotnější přijímat riziko v různých soupeřeních, poněvadž variabilita v reprodukčním úspěchu mužů je nesrovnatelně vyšší než variabilita v úspěšnosti žen, a muži tedy mají mnohem víc oč hrát než ženy. Lze jistě argumentovat, že ženy nejsou agresivní méně, nýbrž jsou agresivní *jinak*, verbálně, že provokují muže k zástupné agresí (viz například *Macbeth*), ale právě v takových rozdílech ten sexuální dimorfismus koneckonců vězí.

výběru vítězit ti velcí, silní, obratní anebo mocní, vlivní, bohatí. Na tom, že se laním líbí jeleni s mohutnými parohy, není nic podezřelého, protože parožím můžete například odehnat či zabít útočícího vlka. Obecně si svého partnera vybíráme podle vlastností, které nám o něm něco relevantního říkají, tedy podle indikátorů věku, zdraví, plodnosti, hormonální hladiny či absence patogenů. Na tohle se často zapomíná: teorii pohlavního výběru jsme kdysi zavedli proto, abychom vysvětlili, proč pávi nebo rajky vypadají a chovají se tak šileně, což opravdu v mnoha případech lze těžko vysvětlit jinak než skrze sex (každému lze jen doporučit, aby se podíval, co při svatebních tanečcích provádí samec rajky *Lophorina superba*, který se mění v černo-tyrkysový oválný útvar, jakýsi „psychedelický smajlík“, strojově poskakující ze strany na stranu). Ale to neznamená, že pohlavní výběr nutně musí být v rozporu s přirozeným výběrem zvyšujícím šanci na prosté přežití a rozmnožení. Naopak, často směřují ke stejnému závěru. Dlouholetý experiment s brouky potemníky (*Tribolium castaneum*) ukázal (Lumley a spol., 2015), že populace chované v podmínkách, kdy mohl fungovat pohlavní výběr (různé kombinace většího množství samců a většího množství samic), lépe odolávaly riziku vymření než populace bez pohlavního výběru (tedy populace chované v podmínkách monogamie nebo harémového uspořádání s jediným samcem).



Obr. 2.6: Symetrie a fluktuální asymetrie: nápadná symetrie mnoha struktur na těle živočichů přímo svádí ke sledování drobných odchylek, indikujících ne zcela vyladěnou ontogenezi.

Anebo si samice vybírají opravdu jen podle vzhledu a chování a pak mohou aplikovat libovolná kritéria; co z toho v takovém případě mají, je otevřená otázka. V čem je vlastně páv s dlouhým chvostem lepší než páv s krátkým chvostem? (Pozor: poprvé se tu setkáme se situací ve vědě vcelku běžnou, kdy se do krve přou teorie, které se při pohledu zvenčí liší hlavně svými názvy a jmény svých autorů, i se situací ještě běžnější, kdy se do krve přou teorie, které se navzájem nevylučují, nýbrž doplňují, takže mohou bez problémů koexistovat vedle sebe.) Jedna možnost je, že i excesivní znaky jsou jakýmsi indikátorem budoucí úspěšnosti potomků daného samce. Velikost jeleních parohů může například demonstrovat, kolik energie má samec navíc, kolik energie je schopen investovat do tvorby něčeho, co se každoročně shazuje a pak zase obnovuje fascinující rychlostí až 1,8 centimetru denně. (Protože se jeleni běžně pohybují v lese za konečnou stanicí autobusu, nepřipadají nám nijak divní, ale kdyby něco takto šíleného páchal jurský dinosaur, byly by toho plné filmy.) Tento přebytek energie samce bude pravděpodobně v souladu s tím, kolik energie budou jeho dcery schopny investovat do svých potomků, tedy do vnoučat té laně, jež se právě rozmýšlí, který jelen je ten pravý. Zrovna v případě jelenů to odpovídá skutečnosti – velikost parohů otce koreluje s množstvím sušiny v mléce jeho dcer a s velikostí jejich potomků při narození. Není tedy divu, že si samice vybírají samce s mohutnějšími parohy (Kostic-Brown a Brown, 1984). Excesivní znaky tak nakonec vždycky vedou k poznání kvality jejich nositele, i když třeba velmi nepřímému.

Tohle vysvětlení má ale jeden háček. Představte si, že „kvalita samce“, vyjadřovaná třeba právě velikostí parohů, je čistě geneticky podmíněná. V takovém případě se díky samičímu výběru během pár generací zafixují alely pro maximální možný vývoj příslušného znaku a další evoluce sexuálně selektované struktury tím skončí, aniž by se stihla stát příliš excesivní. Není žádný tlak na to, aby se příslušné struktury zvětšovaly přes míru, kdy jsou z hlediska přežití optimálně velké; stačí, když samec bude mít ty alely, o něž šlo v soutěži s jinými

II. STRATEGIE

samci, dokud ta soutěž trvala, protože mezi samci existovala nějaká variabilita. Výběr znaků, které přímo korelují s pevně danou genetickou „kvalitou“, zkrátka vede k rychlé eliminaci těch „nekvalitních“ jedinců a jejich genů, a pak se to celé brzy zastaví. Extrémní variantou tohoto jevu jsou zvířata s „arénovým tokem“ (anglicky *lekking*), jako jsou třeba tetřívci nebo rajky, ale také někteří motýli či třeba afričtí kaloni kladivohlaví (*Hypsingathus monstrosus*), jejichž samci značnou část své anatomie přeměnili v rezonanční útvary. Všichni samci těchto druhů se sejdou na jednom palouku a předvádějí, jak jsou skvělí, a všechny samice se na to dívají a pak si vyberou toho nejlepšího z nich. Tento způsob selekce je tak účinný, že by už po několika generacích nebylo koho vybírat, všichni samci by byli (aspoň ve vybíraném znaku) stejní a samice by udělaly nejlépe, kdyby přestaly být vybíravé – což se zjevně neděje. Samice pořád nemají dost a excesivní struktury pokračují ve své evoluci ke stavům stále excesivnějším.

Tento rozpor lze vysvětlit za předpokladu, že genetická „kvalita“ není dána jednou provždy, ale musí být stále znovu testována, poněvadž tlaky prostředí se neustále mění. Parohy jelenů, ale i dlouhá pera bažantů mohou třeba signalizovat, že daný jedinec není nakažen parazity, což je pro samici klíčové, ať už proto, že jí nehrozí, že by se od něho sama nakazila, nebo proto, že její potomci zplození tímto samcem budou pravděpodobně dobře odolávat parazitům, anebo obojí. Paraziti mají rychlou evoluci (obecně rychlejší než jejich hostitelé), a proto není pravděpodobné, že se populace jelenů dokáže na parazitaci postupně úspěšně adaptovat, čímž by se evoluce excesivních struktur zastavila. Je to jako s módou: kdyby se pořád neměnila, nakonec bychom do módního stavu dospěli všichni a rozlišování těch, kdo jsou *trendy*, od různých pobudů by ztratilo opodstatnění; selekce by se zastavila a žádný vyhazovač by už nepoznal, koho nepustit na raut. Proto se musí tvar límečků a délka sukni neustále měnit.

Podle této „hypotézy dobrých genů“ jsou tedy excesivní struktury indikátorem schopnosti jedince vypořádat se s proměnlivými tlaky prostředí, například s parazitací. Tato hypotéza má jednu výhodu. Vysvětluje nejen extrémní velikost excesivních struktur, ale například i jemné detaily kresby na peří či jiných strukturách. Pouze správně fungující organismus vytvoří dokonalou a souměrnou kresbu. Souměrnost je ostatně jedním z nejdůležitějších indikátorů zdraví; opakem symetrie je tu *fluktuující asymetrie*. Není geneticky zapříčiněná a nelze v ní rozeznat žádný „systém“ (u některých jedinců je dominantně vyvinutá levá strana, u jiných zase ta pravá, asymetrie se může v průběhu života měnit a podobně). Předpokládáme, že fluktuující asymetrie vzniká v důsledku drobných poruch v průběhu ontogeneze; symetrie by tedy byla důkazem dobré kvality ontogeneze, tedy i dobrých genů (obr. 2.6). Je prokázáno, že samičky vlašovek si skutečně vybírají samce s co nejsymetričtějším ocasem (Møller, 1992). Ti jsou také nejméně napadáni parazity a reprodukčně jsou nejúspěšnější (počítáno jako množství mláďat té

samice, která si je vybrala). Na druhou stranu symetrie není všechno: třeba symetrické paroží jelenů je pro laně atraktivní, ale jen když si vybírají mezi srovnatelně vyvinutými jedinci; jinak preferují jeleny s větším a rozvětvenějším parožím bez ohledu na stupeň symetrie.

HENDIKEP

Hypotéza dobrých genů je asi nejlépe empiricky doložené vysvětlení vzniku excesivních struktur. Existují i jiné, z určitých hledisek snad i zajímavější hypotézy. Jednou z nejpozoruhodnějších (i nejproblematictějších) je *hypotéza hendikepu* izraelského biologa Amotze Zahaviho (obr. 2.7). Podle ní vede samičí výběr ke vzniku struktur, které znamenají nevýhodu v přežívání, právě *pro* tuto nevýhodu, podle logiky „tenhle samec už musí být nějaký pašák, když se s tak nesmyslným parožím (nebo ocasem) dožil dospělosti!“. Hendikep by tedy opět měl prokazovat kvalitu samce, jeho význam je ovšem ryze testovací – co všechno si samec může dovolit, aby ještě přežil (obr. 2.8).

Genetickou kvalitu je třeba signalizovat takovým způsobem, který je náročný, tedy hodnověrný a nefalšovatelný, poněvadž jinak by se mohli najít podvodníci, kteří by signalizovali své zdánlivě dobré geny, aniž by skutečně byli jejich nositeli, a byli by *proto* nesmírně úspěšní. Nemůže stačit, když máte na čele cedulku „jsem inteligentní, zdatný a spolehlivý“, poněvadž schopnost vyrobit si takovou cedulku nemusí dostatečně korelovat s inteligencí, zdatností ani spolehlivostí. Samci mohou signalizovat dobré geny jakkoli, ale aby to bral někdo vážně, musí je to skutečně poněkud znevýhodňovat, protože teprve fakt, že jim tento hendikep až tak nevadí, svědčí o jejich kvalitě. A pak se nelze divit, že ony hodnověrné signály, jejichž vytvoření a udržování klade na samce obzvláštní nároky, představují jistý hendikep.

Tak třeba lvice preferují lvy s mohutnou černou hřívou. Lví hříva je pozoruhodný útvar, budící důvodné podezření, že se na jejím vzniku podílel pohlavní výběr – je sexuálně dimorfní, vzniká v průběhu dospívání, je mimořádně variabilní individuálně i mezipopulačně (a žádná jiná šelma nic podobného nemá). Barva hřívy se navíc mění i během života jedince v závislosti na jeho kondici, výživě či utrpěných zraněních, takže podává velmi cennou informaci



Obr. 2.7: Amotz Zahavi (* 1928).

II. STRATEGIE



Obr. 2.8: Hendikepy a excesivní struktury: vymřelý veledaněk (*Megaloceros*) a africký pěvec vdovka (*Vidua*).

může černou hřívou dovolit. Podobně je to se všemi znaky samčí krásy a mohutnosti, které jsou vyvolány zvýšenou hladinou testosteronu. Vysoké hladiny tohoto hormonu způsobují oslabení imunitního systému – krása a mohutnost tedy nejsou zadarmo a jen skutečně skvělý samec může předvádět, že je skvělý (West a Packer, 2002).

Čím krutější je prostředí, v němž druh žije, tím důležitější je vybírat si partnery schopné v tomto prostředí úspěšně přežít. Čím krutější je prostředí, tím náročnější musí být kritéria výběru – ale také vlastnosti druhu musí být nastaveny tak, aby se podle nich variabilita samců dala snadno poznat. Pokud by nějaká nemoc

o příslušném samci. Vzhledem k sociálnímu uspořádání lvů mají lvice velmi silný důvod starat se o schopnosti samců – lvi žijí ve smečkách ovládaných jedním samcem či skupinou bratrů, cizí samci se snaží smečky převzít a v případě úspěchu pak zlikvidují potomstvo poražených samců, takže 25 % koťat hyne infanticidou (neboli vražděním neviňátek). Lvi tedy cosi sdělují lvicím. Lvům s mohutnou černou hřívou je pod žhavým africkým nebem pochopitelně špatně, rozhodně hůř než jejich konkurentům se světlými či málo vyvinutými hřívami. Otázka, proč samice *přesto* dávají přednost přehříváním ubožákům, je špatně položená; samice jim dávají přednost *právě proto*: slabý samec si totiž ne-

Box 2.4. Hendikep a mezidruhové signalizování

Princip hendikepu není omezen jen na sexuální vztahy, ale vztahuje se na libovolné situace, kdy jeden organismus něco signalizuje druhému, třeba i jiného druhu. Typickým příkladem jsou varovné výkřiky různých ptáků, kteří jako první z hejna zahlédnou blízkého se predátora. Tradiční vysvětlení, že varují ostatní členy hejna (jedince vesměs nepříbuzné), a přitahují tím na sebe pozornost predátora, je podezřelé – není důvod, proč by měl pták chovající se právě takto zanechat víc potomků než pták sobecky tichý, což by mělo být, aby se toto chování zachovalo. Jakmile by jednou takové altruistické chování ve skupině vzniklo, ostatním příslušníkům skupiny by se právě proto vyplatilo přijímat varování, ale neoplácet je a zůstat potichu. Je dobré mít v hejnu strážce, a vůbec nejlepší je, když to nejsem já.

Hendikepové vysvětlení, založené na detailním studiu chování jednotlivých varujících ptáků, především blízkovýchodních tímálií šedých (*Turdoides squamiceps*), ukazuje, že křičící pták na sebe opravdu upozorňuje, jenže nejen blízcího se dravce, nýbrž i ostatní příslušníky hejna, a tím zvyšuje svou sexuální atraktivitu a sociální prestiž (Zahavi, 1995). Ke stejnému vysvětlení odkazuje i nápadně provokativní vyskakování antilop skákavých (*Antidorcas marsupialis*), když spatří lva (Burger a spol., 2000; viz obr. 2.9). (Ony tedy skáčou skoro pořád, ale nenechají toho, ani když vidí lva, což by člověk jaksí očekával.) Jde o chování srovnatelné s různými projevy „testosteronové demence“ mladých mužů; ani oni neriskují své životy na motorkách, při surfování na vlakových soupravách či na barikádách jen tak pro nic za nic. Ale varující jedinec navíc skutečně cosi signalizuje i tomu predátorovi – že je silný, obratný a nebojácný, zřejmě tedy obtížně ulovitelný, a že predátor dobře udělá, zaútočí-li na někoho jiného. Že se v této interpretaci stává z domnělého hrdiny práškač, je smutné, ale nikoli v rozporu s naší běžnou životní zkušeností, kdy skutečného altruistického hrdinu často nepotkáme celé týdny.

Ale pozor, upozorňování na sebe sama nemůže být zadarmo, protože kdyby predátor nikdy nezaútočil na varujícího jedince, „varovali“ by za nějakou dobu úplně všichni a signál, ať už je určen dovnitř hejna nebo predátorovi, by ztratil svůj obsah. (Kdo ví, zda se to občas neděje: někteří ptáci jsou tak hluční, až člověka napadá, že by to mohl být vlastně varovací hendikep, rozšířený po celé populaci poté, co nějak ochablo riziko predace.) Varující jedinec tedy musí být nějak reálně hendikepován, aby si na to troufli jenom ti nejsilnější a nejobratnější; tímto hendikepem je fakt, že jedinec, který na sebe upozornil, se opravdu občas stává přednostně kořistí.



Obr. 2.9: Riskantní samčí chování: provokativní vyskakování antilop skákavé a testosteronová demence mladých mužů (ač to z obrázků není patrné, nikdo jistě nepředpokládá, že protagonisty jsou muži nad čtyřicet či ženy, ačkoli ani to nelze úplně vyloučit).

II. STRATEGIE

způsobovala dejme tomu změnu barvy pokožky, bylo by vhodné preferovat partnery co nejbarevnější, na nichž vidíte, že tu nemoc nemají, a snadno byste poznali, kdyby ji dostali. Čím nebezpečnější by taková nemoc byla, tím barevnější jedinci by byli preferováni selekcí a tím barevnější by příslušný druh nakonec byl. A opravdu: na samcích jihoamerické lyso- a rudohlavé opice uakari (*Cacajao calvus*) se na dálku dobře pozná, že dostali malárii, protože následně vyblednou. Také složitost a barvitost druhotných pohlavních znaků u pěvců pozitivně koreluje s rizikem parazitace pro daný druh typickým. Ptáci, kteří mají málo parazitů, si mohou dovolit být všichni nenápadně hnědí, protože tu o nic nejde, na kvalitě individuální obrany proti parazitaci nezáleží. U silně parazitovaných skupin je naopak třeba mít hodně excesivních struktur, na jejichž stavu se pozná, jak na tom který jedinec je. Zase si v této souvislosti těžko nevzpomenout na složitou soustavu signálů, které o biologické i sociální kvalitě lidských bytostí vysílá móda (namátkou jak nemilosrdně a na dálku - a tedy vlastně předčasně - informativní věcí je taková minisukně).

To všechno nicméně neznamená, že každý signál o kvalitě je zároveň hendikepem. Příkladem je zmíněná symetrie ocasních per, a pokud to zobecníme, tak všechny znaky, které odrážejí správný chod ontogenetických procesů nebo dobrý zdravotní stav, třeba znaky rozhodující v pohlavním výběru člověka (svěží pleť, souměrná postava, zdravé zuby). Všechny tyto znaky jsou ze zřejmých důvodů preferovány pohlavním výběrem, ovšem proto, že vlastně demonstrují normální stav věcí, nám vznik excesivních struktur příliš neosvětlí. Souměrná postava nemůže být pořád souměrnější a souměrnější, kdežto dlouhý ocas může být čím dál delší.

Hypotéza hendikepu nám nabízí zajímavou možnost, že evoluce pohlavním výběrem systematicky vytváří struktury, které organismy znevýhodňují, dokud se to nestane fatálním. Z toho by plynul poněkud neobvyklý závěr: mnohé organismy jsou sice díky přirozenému výběru (v úzkém slova smyslu) přizpůsobené, ale zároveň jsou díky výběru pohlavnímu tak znevýhodněné, jak jen je to možné. Právě u morfologických struktur to tak jednoduše asi nefunguje (ostatně většina druhů má spíše dobré adaptivní rysy), velmi pravděpodobně však bude princip hendikepu fungovat u různých podivných typů chování. Ptáci v hnízdní sezoně, tedy v době, kdy by měli mít hromadu starostí o mláďata, zpívají ostrošest, třeba slavici doslova ve dne v noci. Samci tak dávají najevo, že si to mohou dovolit, že i za takové situace se užijí, případně i nakrmí mláďata a uchrání se před predátory. Výhodou takového bezprostředně znevýhodňujícího rysu je, že se jej lze snadno zbavit: v okamžiku, kdy opravdu přijde nouze či nebezpečí, bude slavík méně zpívat a víc se starat o holý život. Takové chování má všechny výhody hendikepu, poněvadž dokládá zdatnost příslušného samce, ale nemá jeho nevýhody, poněvadž se tu nedědí přímo hendikep, jen schopnost jej

předvádět – a ta sama o sobě neškodí. Je klidně možné, že velká část prvků chování, které nejsou bezprostředně spojené s přežitím, slouží ve skutečnosti pouze jako signál o zdatnosti jedince. Problematicnost této hypotézy spočívá v tom, že potomci samce s hendikepem zdědí nejen jeho kvalitu, ale i onen hendikep.

To je zřejmě nejen případ zpěvných ptáků, ale i člověka. Řada činností, které člověk provozuje, je z hlediska přežití zcela nepodstatná, ale právě tyto zbytečnosti, do nichž je třeba investovat spoustu energie a času, svědčí o skrytých schopnostech jejich nositelů. Schopnost řešit diferenciální rovnice nebo skládat symfonie je jistě z hlediska přežití k ničemu, nicméně skutečnost, že člověk schopný řešit diferenciální rovnice se ještě k tomu dokáže i jakžtakž uživit, svědčí o něčem mimořádném. Podobně funguje třeba kolektivní konzumace alkoholu: jistěže to není výhodné, poněvadž to – jak známo – podlamuje zdraví a otupuje smysly, nicméně dokáže-li někdo po deseti pivech nejen neusnout a udržet se na nohou, ale ještě k tomu udržovat takzvanou dobrou zábavu, půjde asi o člověka zdatného i v jiných ohledech. Hrdost mužů na utržená zranění a sklony k veřejnému předvádění jizev jsou stejného původu. Podobné signály se velmi těžko falšují; nicméně pokusy o falšování všichni známe, totiž úmorná vyprávění mužů o tom, co všechno už zažili, a ač se tomu všichni diví, i přežili. (Pokud se vám to nezdá, také dobře – toto není nutně věrohodné adaptivní vysvětlení vzniku alkoholismu, riskantního chování a žvanivosti; je to jen model ukazující, jak funguje hendikepová evoluce.)

VŠECHNO JE MÓDA

Existuje ale i možnost, že spousta nápadných excesivních struktur vznikla úplně jinak a vůbec žádnou kvalitu samců nedemonstruje. Tuto představu publikoval už roku 1930 Ronald Fisher (obr. 2.10), jeden ze zakladatelů populační genetiky, a tak je to vlastně úplně první pokus o vysvětlení, proč si samice vybírají nějak extrémní typy samců. Fisherova hypotéza nepředpokládá, že by excesivní struktury musely mít jakýkoli význam. Stačí, aby si samice vůbec začaly nějak vybírat samce, třeba na základě zcela obskurního kritéria. Vybíravé samice budou mít větší reprodukční úspěšnost než nevybíravé, protože o jejich syny bude větší zájem ze strany vybíravých samic v další generaci. Za předpokladu, že obě vlastnosti (vybíravost a zároveň vyhovění kritériím této vybíravosti) jsou dostatečně silně korelovány, tedy že potomci vybíravé samice budou mít s vysokou pravděpodobností obě vlastnosti, se bude počet vybíravých samic i počet samců, kteří vyhovují kritériu výběru, v populaci neustále zvyšovat. Každý jedinec tak má v sobě nejen geny pro vybíranou strukturu (po otci), ale i geny pro preferenci této struktury (po matce); ty první se ale projeví jen u samců, ty

II. STRATEGIE



Obr. 2.10: Ronald Aylmer Fisher (1890–1962).

druhé u samic. Třeba u ryb koljušek (*Gasterosteus aculeatus*) platí, že čím červenější je samec, tím víc se červení samci líbí *jejho sestřám*. Pokud bude – což je pravděpodobné – kritérium výběru relativní (například ocas delší a barevnější, než mají ostatní), bude se navíc daná struktura neustále zvětšovat. Samci s delším ocasem jsou samicemi preferováni proto, že i jejich budoucí synové budou pravděpodobně díky zděděnému delšímu ocasu budoucími samicemi také preferováni. Takovýto kolotoč bude pokračovat, dokud preferované znaky nezačnou vysloveně znesnadňovat přežití, a zastaví se v okamžiku, kdy potenciálně preferovaní samci se už ani nedožijí dospělosti, a druh tudíž vymře, nedojde-li ke změně směru,

kterým pohlavní výběr působí (taková změna ovšem nepřijde proto, aby druh nevyumřel, nýbrž náhodou a nelze na ni spoléhat). Protože i páv se svým obrovským chvostem je pořád ještě zvíře docela pohyblivé (i když s letovými schopnostmi už to není ono), a když na to přijde, i bojovné, mají zřejmě pávice ve své zálibě v dlouhých ocasech pořád ještě kam pokračovat.

Určité znaky jsou tak preferovány pouze proto, že později budou preferovány ostatními; jde tedy o proces vzniku jakési módy. Samice dobře udělá, bude-li preferovat partnera, který se líbí ostatním samicím, protože tak eliminuje nebezpečí, že její vlastní osobní vkus je nějak zvrhlý a její synové budou většinovým vkusem samic v příští generaci odmítáni. Jak známo, u lidí to tak platí. Ačkoli to vypadá absurdně, muži se zjevně úspěšným polygammním chováním nemívají problémy se sháněním dalších partnerek, na rozdíl od nekuřáků, abstinentů a milovníků lesů a vážné hudby – jak sami sebe popisují v seznamovacích inzerátech – kteří mají co dělat, aby získali aspoň nějakou. Co ženy i v reálném světě láká na bytostech typu Micka Jaggera, není tak nejasné, jak by se mohlo zdát: láká je tam přítomnost jiných žen.

Jak rozlišit excesivní struktury, které indikují nějakou (jakoukoli) kvalitu, od těch, kteří odrážejí jen náhodně vzniklou módu? To by neměl být takový problém, poněvadž všechny modifikace hypotézy dobrých genů – na rozdíl od Fisherovy hypotézy – předpokládají, že excesivní struktury mají nějakou funkci, přinejmenším v tom smyslu, že nějak souvisejí s reprodukční úspěšností jedince. Naproti tomu excesivní struktury vzniklé fisherovským setrvačným efektem nemusí korelovat vůbec s ničím. Jenže to nám ve snaze odlišit roli indikátorů kvality od pouhé módy moc nepomůže. Existující korelace s reprodukční úspěšností nemůže vyloučit, že se setrvačný efekt na evoluci daného znaku aspoň nějak

podílel (a třeba až později – když se stal hendikepem – znak začal indikovat i kvalitu), zatímco nepřítomnost korelace může znamenat také jen to, že daný znak vznikl selekčními tlaky, které už pominuly či kterým prostě jenom nerozumíme.

Proti Fisherově hypotéze byla vznesena jedna pozoruhodná námitka. Když preferované znaky nejsou adaptivní, proč se vyvíjejí jen jedním směrem, totiž k větší velikosti a barevnosti? Mohli bychom si přece představit, že by samice preferovaly menší velikost, případně nenápadnější vybarvení, když jde jen o to, aby jejich synové byli opět preferováni podle stejného klíče. Odpověď je nasnadě. I to se snadno může stát, ale my si toho patrně nevšimneme. Preference menšího a nenápadnějšího orgánu povede k jeho zmenšení a znenápadnění; známe opravdu řadu případů, kdy se sexuálně selektovaný orgán druhotně zmenší či úplně zmizí, ať už jde o ztrátu nápadného zbarvení u amerických pěvců tanger nebo o zjednodušení stavby pohlavních orgánů vodních ploštic bruslařek. Máme sklon takové situace interpretovat tak, že pohlavní výběr jaksi zeslábl či ustal, ačkoli může jít spíše o jeho přesměrování na jinou vlastnost, nebo složitou souhru mnoha různých, vzájemně nezávislých selekcí. Třeba samice bornejských skokanů *Limnectes blythii* přestaly dávat přednost hlasitě kvákajícím samcům s dobře vyvinutými sexuálními znaky a s vysokou hladinou samčích hormonů a začaly preferovat partnery méně chlapáckého typu, protože ti se starají o potomstvo (Emerson a spol., 1993). Sexuální evoluce tedy nemusí vést pouze ke stálému zvětšování excesivních struktur.

Pohlavní výběr nemusí probíhat tak jednoduše, že samice preferují přímo samce s nějakým znakem. Nezapomeňme, že kromě mezipohlavní selekce, tedy vybírání sexuálních partnerů, tu existuje i vnitropohlavní boj o teritoria a o sociální dominanci. I jeho selekčním důsledkem mohou být excesivní struktury, především tam, kde je dominantní zápolení nějak ritualizováno, kde si samci spíše imponují svým zjevem, místo aby se opravdu servali (mnohé ryby i ptáci, ale koneckonců i lidé). Samice si pak mohou vybírat vítěze těchto soubojů proto, že jsou vítězi, a ne přímo podle vlastností, které jim vítězství původně umožnily. Mnozí tokající samci (třeba rajky nebo tetřevi) skutečně působí dojmem, že jim o nějaké samice vlastně ani nejde, že skutečným bezprostředním terčem aktivity samce je jiný samec, a teprve ten, kdo dokáže jině samce úspěšně porazit, má šanci být samicemi vybrán.

KOŘENY SEXUÁLNÍCH PREFERENCÍ

Je řada důvodů domnívat se, že samičí výběr, i kdyby byl posléze řízen „módou“ podle Fisherovy představy, nemusí být od počátku úplně náhodný, ale může odrážet nějaké původní preference. Jednou možností, proč si samička vůbec začne podle

II. STRATEGIE

něčeho vybírat samce, je, že aspoň zpočátku má vybíraný znak nějakou adaptivní hodnotu (svědčí o dobrých genech či o dobrém zdravotním stavu), a setrvačným mechanismem se to jen přezene do extrému. Je také možné, že samice má nějaké psychické predispozice, které souvisejí třeba s funkcí jejích smyslových orgánů. Peří samečků některých havajských šatovníků (*Drepanidinae*) je jasně červené, a to skoro přesně tak jako květy stromů rodu *Metrosideros*, dominanty havajské přírody. Za normálních okolností by to člověk asi interpretoval jako krycí zbarvení, jenže na Havaji nejsou žádní původní predátoři, kteří by šatovníky ohrožovali. Je proto klidně možné, že samičky začaly preferovat samečky, kteří měli jejich oblíbenou barvu, barvu květů rostliny, na níž sbírají hmyz i nektar. Na první pohled to vypadá trochu přitažené za vlasy (my obvykle nepreferujeme ženy podle toho, že mají stejnou barvu jako naše oblíbené jídlo), ale ptáci mají přece jen jiné uvažování než savci a hlavně u nich hrají barvy nesrovnatelně důležitější roli. Proto jsou ostatně také většinou barevnější než savci.

Není divu, že takovému systému různých libostí a nelibostí občas my, jichž se tyto preference netýkají, špatně rozumíme. Trochu nám mohou pomoci různé manipulační experimenty. Tak se třeba zjistilo, že samice severoamerického čížka žlutého (*Carduelis tristis*) preferují samce s oranžovou chocholkou, ačkoli takoví samci v přírodě vůbec neexistují a chocholku jim museli experimentátoři přilepit. Zároveň ale tyto samice preferují samce s jasně oranžovými zobáky, neboli líbí se jim partner co nejoranžovější (snad proto, že schopnost samce syntetizovat červenooranžové barvivo karoten souvisí s jeho imunitní odolností), a to bez ohledu na to, kde tu barvu má. (Samice australských zebříček zmátly vědce ještě perfidněji: nějakou dobu trvalo, než si povšimli, že vlastnost, pro kterou si vybírají určitého samce, je červený identifikační kroužek na noze; Hunt a spol., 1997.) To umožňuje jistou předpověď: jakmile se v populaci objeví samci s oranžovými či červenými skvrnami (kdekoli), budou touto psychickou predispozicí samic jednoznačně preferováni (obr. 2.11a).

Podobně je to u středoamerických živorodek rodu *Xiphophorus*. Patří sem známé mečovky (například *Xiphophorus helleri*), jejichž samci mají spodní lalok ocasní ploutve protažený v dlouhý a kontrastně pruhovaný mečík, ale také platy (například *Xiphophorus maculatus*), které mečík nemají. Víme, že samice mečovek preferují samce s nejlépe vyvinutými mečíky, ale samice plat to kupodivu dělají také, když dostanou k dispozici samce s přilepenými mečíky. Fylogenetické analýzy rodu *Xiphophorus* ukazují, že záliba v mečících by mohla být starší než mečíky samy. Mečíky mečovek tedy vypadají jako vlastnost, která vznikla jako přímá odpověď na samičí preferenci. Popravdě řečeno, tento výsledek závisí na tom, jaké geny jsme pro rekonstrukci fylogeneze užili a jakými metodami jsme rekonstruovali primitivní stavy znaků, ale také na tom, jak si definujeme „mečík“; zda jako každý výběžek ocasní ploutve nebo jen jako nápadně zbarvený dlouhý mečík;



Obr. 2.11: Záliba samic v excesivních strukturách: samice čížka žlutého preferuje samce s červenou barvou, i když takoví samci v přírodě neexistují; samice mečovky preferuje i menšího samce, jen když má nápadnější mečík.

v jiných analýzách tedy zase mečík vychází jako původní vlastnost celého rodu *Xiphophorus*. To by znamenalo, že mečík se v rámci fylogeneze živorodek redukoval – jako by samičí preference někdy nestačila převálcovat nevýhodnost mečíků pro pohyb a únik před predátory (Kang a spol., 2013). Jenže situace je ještě zajímavější: mečíky na ocase se líbí i samcům (ačkoli samice je nemají nikdy), takže jde zjevně o obecnou mentální predispozici těchto ryb, která není vázána na pohlaví a kterou sexuální selekce pouze použila. Vůbec se zdá, že živorodky jsou jaksi posedlé zkoumáním velikosti, barev a kvality svých ploutví; vzpomeňme na prodloužené ocasní ploutve pavích oček (*Poecilia reticulata*) či obrovské hřbetní ploutve ryb ze skupiny *Mollienesia*. Není pak divu, že zrovna u této skupiny jsou akvaristé tak úspěšní ve šlechtění různých závojových forem, když s nimi ryby tak nadšeně spolupracují. Nejde ovšem – jak bychom to asi měli tendenci vysvětlovat

II. STRATEGIE

my - o prostou preferenci velkých partnerů, které by ryby „měřily“ od tlamy ke konci ocasu (v takovém případě by produkce mečíku představovala relativně laciný způsob, jak se jevit velkým), neboť přinejmenším u některých druhů jsou malí samci s dlouhým mečíkem preferováni před velkými samci se špatně vyvinutým mečíkem (obr. 2.11b). Živorodkám se pěkné ploutve prostě líbí.

Navíc stojí za úvahu ještě jedna hypotéza: že excesivní struktury vznikají jako extrémní projev znaků, které původně sloužily k rozpoznávání druhové příslušnosti. Je-li dobrý důvod, aby se spolu pářili pouze příslušníci stejného druhu - a takový dobrý důvod obvykle je, neboť mezidruhová kříženci bývají málo plodní či málo životaschopní - a poznají-li se partneři svého druhu (tedy doslova „soudruzi“) podle zbarvení pruhu nad okem, podle chocholky, podle zpěvu či podle svatebního tance, musí se samice velmi pečlivě zaměřit právě na tyto znaky. Samec, o jehož druhové identitě nemusí samice pochybovat, je jistě ve výhodě. Člověk se do této situace těžko vcítuje, ale jenom proto, že našimi nejbližšími příbuznými jsou šimpanzi, a ty od lidí snadno rozeznáme, protože jsou v kleci. Ale ještě nedávno spolu na světě žili současně lidé několika druhů, v Evropě například neandertálců a moderní lidí. O tom, zda vznik některých morfologických vlastností dnešního člověka (namátkou třeba ornamentálně uspořádané a sexuálně dimorfní ochlupení, tvar a barva rtů nebo tvar ušních boltců) nebyl kdysi poháněn potřebou odlišit se jasně od jiných lidských druhů, můžeme jen spekulovat, protože pochopitelně až na výjimky netušíme, jak fosilní pralidé ve skutečnosti vypadali.

V této souvislosti je dobré zdůraznit jednu na první pohled triviální věc. Druhy procházejí od okamžiku, kdy vznikly, svou vlastní evolucí a naprostá většina selekčních procesů působí vnitrodruhově. Je absurdní klást otázky, zda je životu ve vodě lépe přizpůsoben delfín či žralok, protože delfín se žralokem nesoutěží o reprodukční úspěch, v reálném světě se navzájem bezprostředně neporovnávají, pouze jeden druhému tvoří „prostředí“, v němž se jeho evoluce odehrává. To platí i pro sexuální selekci: páv má dlouhý chvost, aby se líbil pávicím, a kdyby jej neměl, zanechal by méně potomků. Fakt, že samci koroptví dlouhý chvost nemají, a přece jsou sexuálně úspěšní, je zcela nepodstatný - samice koroptví si jistě také vybírají partnery, činí tak podle nějakého kritéria, ale tímto kritériem není paví chvost, nýbrž něco jiného, třeba tmavočervená podkovovitá skvrna na hrudi, kterou zase nemá páv. Samec páva a samec koroptve spolu nesoupeří o přízeň pávic ani koroptvic, a proto se nemůžeme divit, že pohlavní výběr vyprodukoval páva s dlouhými pery, ačkoli koroptev se úspěšně množí i bez nich.

Výsledkem pak je, že obdobné typy excesivních znaků nacházíme jen u blízce příbuzných druhů. Směr působení pohlavního výběru se pořád mění, tak jako každá móda; to, co mají všechny druhy velké skupiny společné, to asi je spíše k něčemu dobré. Protože naše představa života dlouhokrkých sauropodních dinosaurů (typu *Brontosaurus*) byla vždy ovlivněna našimi znalostmi života nejen slonů, ale

i žiraf, projevila se hypotéza o sexuálním významu žirafích krků okamžitě i v analogické interpretaci sauropodích krků (neboli „*necks for sex*“). Dlouhé krky sauropodů charakterizují celou obrovskou skupinu existující po 150 milionů let - což nevypadá na produkt pohlavního výběru. Je to něco podobného, jako by všichni hrabaví ptáci měli kohoutí hřeben a lalůček nebo všichni sudokopytníci losí parohy - asi bychom pak pro ně hledali nějaké funkční vysvětlení, protože takhle pohlavní výběr nepracuje (Taylor a spol., 2011). Ale nezapomeňme, že obyčejný přirozený výběr nemusí být s pohlavním výběrem v konfliktu; naopak, oba mohou podporovat jednu vlastnost - pokud se například samicím brontosaurům líbili velcí samci s dlouhými krky, protože ti toho nejvíc sežrali.

Jednotlivé hypotézy týkající se excesivních struktur se každopádně vzájemně nevylučují. Každý z navržených mechanismů může sice fungovat samostatně, ale typický příklad nejspíš vypadá tak, že si samice začne vybírat takového samce, který nejlépe odpovídá jejím psychickým predispozicím (třeba i proto, že zdůrazňuje rysy typické pro vlastní druh), a tato preference bude poté posílena působením fisherovského setrvačného efektu. Pak už budou extrémně vyvinuté vlastnosti natolik nákladné a hendikepující, že si je budou moci dovolit pouze samci zdatní, kteří tak jimi budou indikovat svou kvalitu. Výzkum sexuálních vztahů především ukazuje, že značná část vlastností organismům neslouží k „přežití“, jak si mysleli staří darwinisté, ale spíše zvyšuje jejich šance na vítězství v dosti komplikovaných vnitro- i mezidruhových hrách.

STRATEGIE A STABILITA

Jedinci usilují o maximalizaci svého reprodukčního úspěchu, a toho mohou dosáhnout pouze na úkor jiných jedinců - nemusí své konkurenty zrovna zabít, ale je-li jeden jedinec úspěšnější, je druhý právě proto v posledku méně úspěšný. Výsledkem by tedy mělo být co nejrychlejší množení každého jedince, maximální replikace jeho DNA a největší naděje na dlouhodobé přetrvání jeho alel. Jenže v mnoha případech se rychlé rozmnožování kupodivu nevyplácí. Představme si dva druhy organismů, Červený a Bílý, které jsou loveny určitým predátorem, a to predátorem, který se učí, jak lovit svou kořist, a zároveň si Červení a Bílí potravně konkurují, takže jednoho může přibývat pouze na úkor druhého. Jakkmile se jeden druh kořistí, třeba ten Červený, rozmnoží a potlačí Bílého, predátor jej začne lovit víc, začne se na něj specializovat. Pak ovšem bude onen víc namnožený Červený druh mnohem víc ohrožen predátorem, zatímco Bílý může v klidu zvyšovat svou početnost. Situace se obrátí, jakmile převáží Bílý. A tak pořád dokola. Tam, kde je úspěšnost organismu nepřímou závislou na jeho hojnosti, nelze trvale převládnout, nelze zvítězit. To se děje třeba u krevních

Box 2.5. Pohlavní výběr u rostlin

Je nutno vystoupit z antropomorfního pohledu na sexuální selekci. Nejenže se samičím může líbit i to, co se nám nelíbí (nebo čeho si ani nevšimneme), ale navíc vůbec nemusí jít o skutečné zalíbení zprostředkované smyslovými orgány a nervovou soustavou. Pohlavní výběr totiž známe i u rostlin. Pylové láčky (lalokvitě výběžky vyrůstající ze samčích pylových zrn usedlých na pestík, tedy na samičí orgán) soutěží o to, která se dostane k vajíčkům ukrytým hluboko v pestíku, a mateřská rostlina si mezi nimi aktivně vybírá. Selektce tu probíhá bezprostředně na úrovni biochemických signálů mezi jednotlivými buňkami. Ovšem i u rostlin existuje pohlavní výběr založený na smyslových orgánech: pohlavní výběr zprostředkovaný opylovači, zejména hmyzími, ale i ptačími, netopýřmi či šnečími. Samičí rostlina se nemůže „líbit“ samčí rostlině, která si jí přirozeně nevšímá, poněvadž nemá, čím by si jí všímala, ale musí se líbit nějakému kolibříkovi nebo mouše. Proto jsou nápadně barevní nejen ptáci a motýli, kteří vidí, ale i květy, ačkoli nevidí. Takový výběr pak ještě ke všemu nebývá omezen na jediný druh rostlin, protože opylovači obvykle navštěvují květy více druhů rostlin. Složitost systémů sexuální selekce u rostlin tak může přesahovat běžnou situaci u rajek, jelenů nebo živorodek.

parazitů. Proti rychle se množícím kmenům parazitů vystartují buňky imunitního systému a ničí je, takže se nakonec vyplácí držet se zpátky a množit se pomalu. Jaksi tu nedospíváme k optimálnímu řešení; nikdo trvale nepřevládne, naopak se udržuje koexistence různých druhů, kmenů či alel, takže selekční válka trvá věčně. (Na obdobném principu fungují úřady pro podporu hospodářské soutěže. Brání tomu, aby nějaký ekonomický subjekt tržní válku vyhrál, perzekvují ty velké a úspěšné, čímž tu válku udržují navěky.)

To znamená, že skutečná adaptivní strategie často není ta, kterou jsme si schopni předem vymyslet jako nejlépe fungující, ale nějaká jiná – neboť o úspěchu tu rozhoduje *hra* mezi predátorem a kořistí či mezi parazitem a imunitním systémem, anebo (možná především) sexuální a sociální hry uvnitř jednoho druhu. Adaptace ledního medvěda na chlad může vypadat tak, jak si adaptace obvykle představujeme: kožich, jehož optimální hustotu, barvu a délku chlupů můžeme předem vypočítat. To proto, že lední medvěd nehraje s klimatem žádnou hru, klima mu na houštění jeho kožichu nijak neodpovídá, neboť zhoustnutí a zbělení medvědíků kožichů nepůsobí významné klimatické změny. Pokud se medvěd adaptuje na lov tuleňů (třeba je bílý proto, aby ho tuleni na ledu neviděli), evoluce jeho kožichu nebude směřovat k podobně definitivnímu „dokonalému“ stavu, neboť tuleni se sami adaptují, aby je medvěd neuložil, třeba aby prokoukli jeho krycí zbarvení. Dobrý medvěd se sice může přiblížit k nic netušícímu tuleni a ulovit ho, ale dobrý tuleň nikdy není „nic netušící tuleň“ a ulovit se nedá.