

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tomáš Palata

Poměry pohlaví u plazů v závislosti na typu určení pohlaví

Sex ratios in reptiles according to the type of sex determination

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3. 8. 2022

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především svému školiteli prof. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D., který se mnou měl trpělivost a velmi ochotně mi předával mnoho cenných rad, díky kterým tato práce mohla vzniknout. Nemalé poděkování patří i mé rodině, přítelkyni a přátelům, kteří mi vždy byli velkou oporou.

Abstrakt:

Existuje mnoho faktorů, které ovlivňují poměry pohlaví v populacích plazů a tyto faktory se mohou lišit na každé úrovni poměru pohlaví. Pozorovaný poměr pohlaví je tak výsledkem komplexních procesů. Jedním ze základních faktorů, který v tomto ohledu hraje roli, je způsob určení pohlaví. U plazů jsou rozlišovány dva typy určení pohlaví. Jedná se o genotypové určení pohlaví (GSD), kdy je pohlaví určeno během splynutí gamet na základě přítomnosti pohlavních chromozomů. Druhy s GSD mají vyrovnanější poměry pohlaví po narození, či vylíhnutí a v dospělosti se vyskytuje častější mortalita heterogametického pohlaví. Dále existují druhy s environmentálním určením pohlaví (ESD), jejichž pohlaví je určeno teplotou během termosenzitivní fáze inkubace vejce. Tyto druhy mají naopak poměry pohlaví po vylíhnutí mnohem variabilnější a tato variabilita může být zachována až do dospělosti. Tato práce se zaměřuje na rozdíly v poměrech pohlaví u druhů s GSD a ESD. Zabývá se i otázkou ohroženosti populací plazů s ESD z hlediska vychýlených poměrů pohlaví v důsledku současné změny klimatu.

Klíčová slova:

poměr pohlaví, plazi, určení pohlaví, GSD, ESD, změna klimatu

Abstract:

There are many factors influencing sex ratios in reptile populations and these factors can differ among sex ratios in different developmental stages. The observed ratio is the result of many complex processes. One of the key factors is the mechanism of sex determination. In reptiles we distinguish two mechanisms of sex determination. The first is genotypic sex determination (GSD), where sex is determined during the fusion of gametes. Species with GSD show just little variation in sex ratios after birth or hatching and during adulthood there is a higher mortality rate of the heterogametic sex. Secondly, there are reptiles possessing environmental sex determination (ESD). The sex of the developing individual of this species is influenced by incubation temperature during the thermosensitive phase of development. Reptiles with ESD show much greater variability in sex ratios after hatching and this variability may persist to adulthood. This thesis focuses mainly on the differences in sex ratios between GSD and ESD species. One of its interests is also the question of vulnerability of reptiles with ESD in terms of skewed sex ratios during contemporary climate change.

Key words:

sex ratio, reptiles, sex determination, GSD, ESD, climate change

Obsah

1. Úvod	1
2. Proč by poměr pohlaví (ne)měl být vyrovnaný?	2
3. Variabilita mechanismů určení pohlaví u plazů	5
4. Metodika měření poměru pohlaví	6
5. Genotypové určení pohlaví (GSD)	9
5.1 Faktory ovlivňující poměry pohlaví u druhů s GSD	9
5.2 Empirické poměry pohlaví u druhů s GSD	11
6. Environmentální určení pohlaví (ESD).....	15
6.1 Faktory ovlivňující poměry pohlaví u druhů s ESD.....	15
6.2 Empirické poměry pohlaví u druhů s ESD	16
7. Poměry pohlaví druhů s ESD a klimatická změna	20
7.1 Ne všechny druhy, či populace druhů s ESD jsou stejně ohrožené.....	20
7.2 Je možné se přizpůsobit?.....	21
7.3 Pohlavní reverze v důsledku globálního oteplení.....	23
7.4 Budoucnost plazů s ESD	24
8. Závěr	25
9. Literární zdroje	26

1. Úvod

Poměr pohlaví je jedním ze základních populačních parametrů, který může mít vliv na mnoho různých aspektů biologie živočichů. Může ovlivnit i tak důležité jevy, jako je reprodukční chování a parentální péče (Liker et al. 2013, Liker et al. 2014), sociální chování a agresivní chování spojené s převahou samců (Le Galliard et al. 2005), či náchylnost populace k extinkci a její evoluční potenciál (Wright 1931, Bessa-Gomes et al. 2004). Vliv poměru pohlaví se však neomezuje pouze na populace divoce žijících živočichů, ale lze jej spatřit i u člověka (Griskevicius et al. 2012, Schacht et al. 2014). Doposud není vždy jasné, jaké jsou hlavní příčiny vychýleného, či vyrovnaného poměru pohlaví. Tato práce se zabývá především plazy a jejím hlavním cílem je zaměřit se na variabilitu poměrů pohlaví v jejich populacích a zjistit, jaké by mohly být nejdůležitější příčiny pozorovaných poměrů. Soustředění práce by také mělo směřovat na otázku, zda se poměry pohlaví liší v závislosti na typu určení pohlaví a případně vysvětlit, proč tomu tak je.

V současné době panují také obavy o osud populací plazů s environmentálně určeným pohlavím v souvislosti s pozorovanou změnou klimatu, která by mohla výrazným způsobem vychýlit jejich poměry pohlaví. Takové vychýlení by v krajním případě mohlo znamenat zánik ohrožených populací (Blechsmit et al. 2020). Mimo výše zmíněné cíle bych se chtěl zaměřit i na tento jev a na základě literatury zhodnotit, jakým způsobem by se druhy s environmentálním určením pohlaví mohly vyvarovat takto způsobenému extrémnímu vychýlení poměrů pohlaví.

2. Proč by poměr pohlaví (ne)měl být vyrovnaný?

Problematikou poměru pohlaví v populacích živočichů se zabýval již Charles Darwin v druhé polovině 19. století ve své knize *The Descent of Man* (1871). Darwin sbíral data o poměrech pohlaví v různých skupinách živočichů, počínaje člověkem přes hospodářská zvířata až po zvířata divoce žijící, a to včetně některých druhů hmyzu. Všiml si, že poměr pohlaví je u většiny živočichů nápadně vyrovnaný (1:1).¹

S uspokojivým vysvětlením vyrovnaného poměru pohlaví přišel Ronald Aylmer Fisher (Fisher 1930, podle Bull & Charnov 1988), z jehož teorie vyplývá, že vyrovnaný poměr pohlaví je udržován na základě negativní frekvenčně závislé selekce. Pokud by jedno pohlaví v populaci bylo vzácnější, potomci rodičů produkující toto pohlaví by byli z hlediska zdatnosti zvýhodněni. Fisher předpokládá, že tendence plodit jedno pohlaví, je dědičná, a tak by tito potomci produkovali opět jedno preferované pohlaví. Tímto mechanismem by se postupně ustanovila rovnováha poměru pohlaví 1:1. Fisher zároveň vycházel z předpokladu, že na vzniku každé zygoty se podílí samec i samice rovným dílem a pro produkci dcer i synů je potřeba investovat stejné množství zdrojů.

Pokud by produkce jednoho pohlaví vyžadovala menší investice než produkce druhého, mohlo by toto pohlaví být nadprodukováno a to by vedlo k vychýlenému poměru pohlaví (Fisher 1930, podle Bull & Pease 1988). Pro rodiče by to nicméně neznamenal nevýhodu, protože ačkoliv by jeden jedinec nadprodukovaného pohlaví měl průměrně menší reprodukční úspěch, bylo by to vykompenzováno větším počtem jedinců tohoto „levnějšího“ pohlaví (Fisher 1930, podle Jennions et al. 2017). Problémem však zůstává, jak odhadnout množství investic potřebných pro produkci jedinců jednotlivých pohlaví (Bull & Pease 1988).

I když se podaří odhadnout zvýšenou potřebnou investici pro produkci jednoho pohlaví, nemusí to automaticky znamenat, že „levnější“ pohlaví bude v populaci zastoupeno častěji (Clutton-Brock 1981). Otázka obecné platnosti vyrovnaných investic rodičů do obou

¹ Edwards (1998) a Osborne (2021) uvádí, že v úplně prvním vydání knihy *The Descent of Man* (1871), které je dnes jen obtížně dostupné, Darwin nabízí podobné vysvětlení tohoto jevu jako Fisher (1930), které v dalším vydání této knihy ovšem na základě svých pochybností smazal, a tak je dnes prvenství přisuzováno Fisherovi.

pohlaví tak nebyla jednoznačně zodpovězena a je potřeba se na poměry pohlaví dívat komplexněji.

Mohlo by se zdát, že dalším faktorem, který by mohl narušit vyrovnaný poměr pohlaví, je pohlavně-specifická mortalita mláďat. Fisher (1930, podle Pirrie & Ashby 2021) si toho byl vědom a uvažoval o tom, že je důležité, kdy vzhledem k rodičovským investicím k mortalitě mláďat dochází. Předpokládal, že pokud ke zvýšené mortalitě mláďat jednoho pohlaví dochází až po dokonání všech rodičovských investic, bude toto pohlaví rodiči produkováno ve stejné míře, jako kdyby ke zvýšené mortalitě nedocházelo. Ačkoliv bude jedinců pohlaví s vyšší mortalitou nakonec méně, množství pro ně potřebných rodičovských investic se nezmění. Zároveň si díky jejich sníženému počtu budou méně konkurovat, což povede ke zvýšení průměrné reprodukční úspěšnosti jednotlivce. Tento Fisherův předpoklad je podpořen i recentním teoretickým modelem (Pirrie & Ashby, 2021).

Odlišný pohled na poměry pohlaví v populacích oproti Fisherovi (1930) přináší Hamilton (1967), který přichází s příklady, kdy bude narušeno Fisherovské ekvilibrium poměru pohlaví 1:1. Hamilton tvrdí, že pokud by na nepárovém pohlavním chromozomu heterogametického pohlaví vznikla mutace zajišťující jeho výhradní přenos do další generace, docházelo by pak k častější produkci heterogametického pohlaví. To by vedlo k nevyrovnanému poměru pohlaví, ale ve svém důsledku by zároveň mohlo dojít i k extinkci dané populace (například pokud by heterogametickým pohlavím byli samci, postupně by převládli v populaci a ta by vyhynula). Jedná se ve své podstatě o vychýlení poměru pohlaví ultrasobeckou alelou narušující Fisherem uvažovanou selekci na úrovni jedinců, konkrétně o meiotický tah, kterému se věnuji v kapitole 5.1.

Další situací, podpořenou empirickými daty, kde Hamilton (1967) očekává narušení vyrovnaného poměru pohlaví, je případ lokální kompetice o páření (*local mate competition*). Dochází k ní, pokud páření probíhá v menších skupinkách mezi sourozenci (např. jako u učebnicového příkladu stehnatky fíkové [*Blastophaga psenes*]). Pokud by v takové skupince bylo více bratrů, docházelo by ke kompetici o oplodnění sester, tudíž samice zvýší produkci dcer, čímž vychýlí poměr pohlaví, což se zdá být v tomto případě výhodné. Jedná se vlastně o adaptaci příbuzenského výběru.

Podobně je na příbuzenském výběru založen i model nazývaný *local resource competition* zformulovaný Clark (1978) na základě pozorování komby velké (*Otolemur crassicaudatus*). Ten by odpovídal případu, kdy příbuzné samice mají překrývající se teritoria a kompetují spolu o zdroje, zatímco samci více dispergují do okolního prostředí. Samicím se potom vyplatí produkovat více samčích potomků, kteří jim nekonkurují.

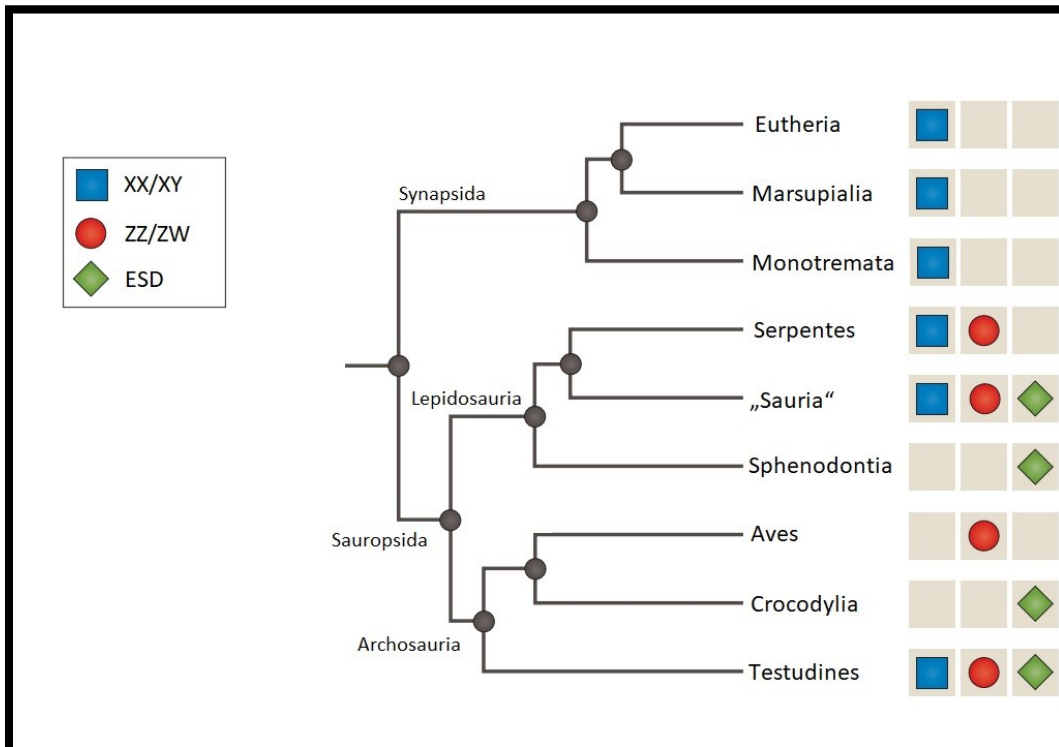
Také není možné opomenout Trivers – Willardovu hypotézu uvažující opět o individuální výhodě (Trivers & Willard 1973). Trivers & Willard tvrdí, že samice nebudou rovnocenně investovat do produkce synů i dcer, ale budou ve své reprodukci upřednostňovat pohlaví podle vlastní kondice. Vychází z předpokladu, že pokud je matka v dobré kondici, může mláděti poskytnout více zdrojů, přičemž toto množství zdrojů investovaných do potomka ovlivní jeho budoucí úspěch v reprodukci. Zároveň také platí, že reprodukční úspěch samců je variabilnější a více závisí na množství zdrojů, které danému samci byly poskytnuty matkou (více zdrojů znamená lepší reprodukční úspěch v dospělosti). V důsledku to znamená, že samice, které mají lepší kondici, budou produkovat více synů, zatímco samice v horší kondici více dcer.

Můžeme ale poměry pohlaví v populacích vysvětlit pouze těmito tradičními ultimátními mechanismy, které se soustředí především na individuální výběr, případně na výběr alel? Co když je poměr pohlaví výsledkem výběru na vyšší než individuální úrovni? A jak fungují navrhované tradiční ultimátní mechanismy, které zpravidla neřeší mechanismy určení pohlaví? Co když je vyrovnaný poměr pohlaví dán diploidíí a náhodnou segregací pohlavních chromozomů a nejedná se tak o adaptivní individuální strategii? A jak je tomu u skupin s environmentálně určeným pohlavím – mají adaptivní poměry pohlaví i při změně klimatu? Za vhodnou skupinu k zamyšlení nad těmito otázkami mně budou sloužit plazi, kteří mají variabilní typy určení pohlaví (Ezaz et al. 2006, Obr. 1, Pokorná & Kratochvíl 2009).

3. Variabilita mechanismů určení pohlaví u plazů

Za plazy (Reptilia) v této práci budu považovat konvenčně uznávanou parafyletickou skupinu, která zahrnuje všechny taxony z linie Lepidosauria (šupinatí [Squamata] a hatérie [Sphenodontia]) a také želvy (Testudines) s krokodýly (Crocodylia). Fylogenetické vztahy v této skupině jsou znázorněny na obrázku 1.

U plazů jsou rozeznávány dva základní mechanismy, které zajistí vývin jedince buď v samčí, nebo samičí pohlaví. Jedná se o genotypové určení pohlaví (GSD) a environmentální určení pohlaví (ESD). GSD představuje jistou formu genetického polymorfismu, kdy je samčí a samičí pohlaví spojeno s genotypem specifickým pro dané pohlaví (přítomností pohlavních chromozomů) vznikajícím během oplození. U druhů, které disponují ESD, se pohlaví liší pouze fenotypově a pohlaví je determinováno environmentálním faktorem působícím v průběhu vývoje (Bull 1980, Johnson Pokorná & Kratochvíl 2016). Z hlediska mechanismů pohlavního určení je skupina plazů velmi variabilní (Obr. 1) a zdá se tak být vhodnou modelovou skupinou pro výzkum vlivu pohlavního určení na poměr pohlaví.



Obrázek 1 – Kladogram amniotických obratlovců s označením mechanismem určení pohlaví u jednotlivých linií (Capel 2017, upraveno) skupina „Sauria“ označena jako parafylum.

4. Metodika měření poměru pohlaví

Poměr pohlaví lze studovat na několika úrovních, nicméně samotné získávání spolehlivých dat na jednotlivých úrovních může být obtížné (Ancona et al. 2017). Je rozlišován primární, sekundární, terciární a operační poměr pohlaví. Primární poměr pohlaví je poměr pohlaví zjištěný bezprostředně po oplození, sekundární je měřen po vylíhnutí, či narození mláďat, zatímco terciární poměr pohlaví je měřený u adultních jedinců schopných reprodukce (taktéž ASR – *adult sex ratio*) (Székely et al. 2014). Tzv. operační poměr pohlaví je poměr pohlaví u adultních jedinců přímo participujících v daném období na reprodukci (Székely et al. 2014).

Data týkající se primárních poměrů pohlaví u plazů s GSD chybí. Pro obstarání dat sekundárního poměru pohlaví u plazů lze využít metody odchytu gravidních samic v přírodě, následné inkubace jejich vajec a spočítání mláďat jednotlivých pohlaví po vylíhnutí (př. Iverson 1990, Manjarrez et al. 2007, Pilgrim et al. 2011, Li et al. 2022). Tímto způsobem lze data obstarávat i od samic dlouhodobě chovaných v zajetí (Frynta et al. 2016), avšak v tomto případě je možné, že naměřené poměry pohlaví nemusí přímo reflektovat přirozený stav v přírodě z důvodu nemožnosti přesného napodobení přírodních podmínek. U druhů s ESD, kdy je sekundární poměr pohlaví závislý na inkubační teplotě, tento přístup pro získání dat o přírodních populacích postrádá smysl a je třeba sekundární poměry pohlaví měřit *in situ*.

Při měření poměrů pohlaví na dalších úrovních počítáním jedinců narazíme na několik faktorů ztěžujících získání přesných dat. Mezi tyto faktory patří především rozdílná chytatelnost či detektabilita jednoho pohlaví (př. Iverson 1990, Bonnet et al. 2002), případně obtížnost rozeznání pohlaví u juvenilních jedinců nebo druhů s nevyvinutým pohlavním dimorfismem (Donald 2007). S řadou těchto obtíží se v současné době lze vypořádat pomocí statistických metod, které uvádí Ancona et al. (2017) a v případě problematické identifikace pohlaví se nejčastěji využívají klasické metody pro identifikaci pohlaví u plazů (sondování, palpce, pitva gonád), lze ale využít i jiné, relativně šetrné, metody, jako je například molekulárně genetické (př. Baumgardt et al. 2013, využitelné pouze u druhů s GSD) či endokrinologické vyšetření (Jensen et al. 2018), přičemž využitá metoda by měla být adekvátní zkoumanému druhu.

Kromě samotného počítání jedinců lze pro odhad terciárního poměru pohlaví využít i metodu nepřímého stanovení pomocí znalosti populačních parametrů, jako je přežívání obou pohlaví v jednotlivých věkových kohortách (Kosztolányi et al. 2011). Model těchto autorů byl vytvořen pro odhad terciárního poměru pohlaví v populacích kulíků mořských (*Charadrius alexandrinus*) a počítá i se znalostí sekundárního poměru pohlaví, který je stanoven přímo počítáním vylíhlých mláďat ze snůšek, což je teoreticky aplikovatelné i u plazů. Problémem tohoto modelu však může být nutnost dlouhodobého výzkumu dané populace pro získání kvalitních dat týkajících se výše zmíněných populačních parametrů a přítomnosti dalších faktorů ovlivňujících poměr pohlaví (viz konec kapitoly).

Tabulka 1 se snaží postihnout hlavní možnosti, jakými by mohl být poměr pohlaví ovlivněn. Mechanismy, které jsou v tabulce uvedeny, budou podrobněji diskutovány v kapitolách 5.1 a 6.1.

Úroveň poměru pohlaví	Možný mechanismus ovlivnění
Primární (při oplodnění)	<ul style="list-style-type: none"> • segregace pohlavních chromozomů u druhů s GSD (Maynard-Smith 1978, podle Bull & Charnov 1988) • meiotický tah působící na pohlavní chromozomy u druhů s GSD (Jaenike 2001) • selekce X/Y spermií či Z/W vajíček u druhů s GSD (Lovern & Wayde 2003, u ptáků Pike & Petrie 2003) • u druhů s ESD neexistuje
Sekundární (při vylíhnutí/narození)	<ul style="list-style-type: none"> • primární poměr pohlaví u druhů s GSD • selektivní mortalita embryí u druhů s GSD (př. Luiselli et al. 1996, Warner et al. 2009)

	<ul style="list-style-type: none"> • prostředí inkubace u druhů s ESD ovlivněné třeba hnízdní volbou matky (př. Doody et al. 2006) • alokace hormonů do vajec u druhů s ESD (review Navara 2013)
Terciární (u dospělců)	<ul style="list-style-type: none"> • sekundární poměr pohlaví (Ewert & Nelson 1991, Schwanz et al. 2010) • rozdíl v načasování dospívání (př. Lovich et al. 2014) • mortalita závislá na pohlaví (př. Aresco 2005, Lee et al. 2019) • lokálně odlišná disperze pohlaví (př. Veran & Beissinger 2009)
Operační	<ul style="list-style-type: none"> • terciární poměr pohlaví • reprodukční chování daného druhu, např. frekvence reprodukce u jednotlivých pohlaví (př. Hays et al. 2010a)

Tabulka 1 – mechanismy ovlivňující poměr pohlaví na různých úrovních (částečně převzato od Székely et al. 2014)

5. Genotypové určení pohlaví (GSD)

5.1 Faktory ovlivňující poměry pohlaví u druhů s GSD

U plazů je GSD podmíněno přítomností pohlavních chromozomů, které nalzáme u hadů, většiny ještěřů a některých želv (Ezaz et al. 2006, Obr. 1, Bista & Valenzuela 2020). Jedná se jak o chromozomy typu XX/XY (samčí pohlaví je heterogametické), tak chromozomy typu ZZ/ZW (samičí pohlaví je heterogametické) (Ezaz et al. 2006, Ezaz et al. 2010) a oba tyto typy mohou být u různých druhů heteromorfní, nebo homomorfní (kryptické), tedy cytogeneticky rozlišitelné, respektive nerozlišitelné od autozomů (Bull 1980, Ezaz et al. 2010, Alam 2018).

Je sice předpokládáno, že primární poměr pohlaví u druhů s GSD bude v důsledku mendelistické segregace pohlavních chromozomů vyrovnaný, avšak nelze vyloučit možnost jeho vychýlení či manipulace (Wapstra & Warner 2009). Předmětem diskuzí bývá vliv meiotického tahu, a to jak při vzniku samčích, tak i samičích gamet. V případě meiotického tahu působícího při vzniku samčích gamet alela, která jej způsobuje, vyvolá ztrátu životaschopnosti spermie nesoucí alternativní alelu a sama se tak přenesla do potomstva (Montchamp-Moreau & Joly 1997). Meiotický tah uplatňující se při vzniku samičích gamet pak využívá asymetrie samičí meiózy, při které vzniká pouze jedna gameta a tři pólová tělíska. Alela, která tah způsobuje, ovlivní, zda se přednostně dostane do gamety, či pólového tělíska (viz Clark & Akera 2021). Pokud se alela způsobující meiotický tah nachází na pohlavním chromozomu, může vychýlit poměr pohlaví, což by mohlo v krajním případě při fixaci této alely vést k extinkci dané populace (Hamilton 1967, Jaenike 2001). V experimentální studii na drozofilách se ale ukázalo, že proti fixaci alel, které tímto způsobem ovlivňují poměr pohlaví, působí selekce, jak ji popsal Fisher (1930, viz kapitola 2), a tak by tyto alely neměly v populaci zcela převládnout (Carvalho et al. 1998). Ačkoliv je meiotický tah působící na pohlavní chromozomy známým jevem u různých skupin živočichů, je potřeba zmínit, že studie přímo potvrzující jeho efekt u plazů chybí.

Kromě meiotického tahu je znám i vliv hormonů na poměr pohlaví, u obratlovců především některých steroidních hormonů – glukokortikoidů, testosteronu a estrogenů (Navara 2013). Primární poměr pohlaví může být u druhů s GSD ovlivněn selektivním oplozením spermií nesoucí Y, nebo X chromosom (Lovern & Wayde 2003, Grant 2007), nebo

odlišným poměrem Y a X nesoucích spermií u samce (Douhard & Geffroy 2021) a nelze vyloučit ani možnost hormonálního zprostředkování meiotického tahu (Rutkowska & Badyaev 2008). Sekundární poměr pohlaví potencionálně může být hormonálně ovlivněn skrze mortalitu embryí závislou na pohlaví embrya (Warner et al. 2009), případně i skrze pohlavní reverzi dokumentovanou u plazů (viz dále). Pohlavně závislou mortalitu mohou hormony ovlivnit i na úrovni terciárních poměrů pohlaví (př. Belliure et al 2004).

Zatímco studie, které byly provedeny u savců, naznačují spíše konzistentní výsledky efektu působení různých koncentrací výše zmíněných hormonů na poměr pohlaví mláďat, studie provedené u ptáků vykazují podobné výsledky a studie provedené u plazů přináší často velmi protichůdné výsledky, a to i v rámci jednoho druhu (viz review Radder 2007 a Navara 2013). Zdá se, že u savců a ptáků vyšší hladina testosteronu samice (a to jak fyziologická hodnota, tak i exogenně manipulovaná) indukuje spíše produkci samce a vyšší hladina glukokortikoidů je naopak asociována se vznikem samice (studie sledující fyziologické hodnoty ve shodě, manipulační studie u ptáků vykazují mírné rozpory) (Navara 2013). U ptáků (a plazů také) je však potřeba si všimnout i hormonů deponovaných matkou do vaječného žloutku. Pro detailnější popis vlivu hormonů na poměr pohlaví mláďat savců a ptáků odkazují čtenáře na souhrnný článek, který sepsala Kristen Navara (2013).

U plazů byl zájem výzkumníků zaměřen především na hodnoty steroidních hormonů, které se nacházely ve vejci, v závislosti na budoucím pohlaví mláďat. Bylo zjištěno, že hormony přirozeně se nacházející ve vejci pravděpodobně nemají žádný pohlavně-specifický vliv na mláďata, ačkoliv se ve vaječných žloutcích nacházejí v různých koncentracích a poměrech (Kratochvíl et al. 2006, Radder 2007, Navara 2013). Výjimku tvoří anolis *Anolis carolinensis*, u kterého se ve žloutcích vajec, ze kterých se vylíhl samec, přirozeně vyskytoval testosteron ve vyšších koncentracích (Lovern & Wayde 2003). Autoři této studie navrhují, že tato odlišná koncentrace testosteronu může ovlivnit specifické oplození spermií nesoucí buď X, nebo Y chromozom. Podobná studie ale doposud nebyla zopakována. Na druhou stranu studie, které prováděly experimentální manipulaci hormony ve vejci, vliv hormonů na pohlaví mláďat registrují – po aplikaci hormonů do vajec došlo k pohlavní reverzi². Podání estradiolu je

² Pohlavní reverze je jev, při kterém u druhů s GSD dochází v důsledku působení genetické mutace, nebo environmentálního faktoru v průběhu vývoje jedince k přehlušení role pohlavních chromozomů v určení pohlaví. Mláďě tak má ve výsledku pohlaví neodpovídající jeho genotypu. (Holleley et al. 2016)

spojeno s feminizací potomstva (Bull et al. 1988, Freedberg et al. 2006, Liang et al. 2019), a naopak podání testosteronu způsobilo maskulinizaci u agamy *Calotes versicolor* (Ganesh et al. 1999). Vliv glukokortikoidů je rozporupný (Warner et al. 2009, Uller et al. 2009). Je podstatné, že ačkoliv tento experimentální přístup dokládá roli hormonů v pohlavní reverzi jedince (a změně poměru pohlaví potomstva), nemusí ovšem odrážet situaci odehrávající se v přírodě.

Z hlediska terciárního a operačního poměru pohlaví v populacích plazích druhů v přírodě je nutno vzít v potaz další faktory, které tyto poměry mohou ovlivňovat. Jedná se především o:

- Sekundární poměr pohlaví (Ewert & Nelson 1991, Schwanz et al. 2010).
- Rozdílný věk dospívání jedinců – pohlaví, které dospívá dříve, by mělo tvořit větší podíl pohlavně dospělých jedinců (Lovich et al. 2014).
- Odlišnou mortalitu pohlaví – ta může být následkem mnoha různých příčin, jako jsou například behaviorální odlišnosti pohlaví (Aresco 2005, Lee et al. 2019), predace závislá na pohlaví (Antczak et al. 2019), typ GSD (Pipoly et al. 2015), či potenciálně hladina hormonů (př. Belliure et al 2004).
- Větší disperzi jednoho pohlaví (Veran & Beissinger 2009) – u plazů bývají častěji dispergujícími pohlavím samci (Dubey et al. 2008, Qi et al. 2013).

U operačního poměru pohlaví je potřeba vzít v potaz především terciární poměr pohlaví a reprodukční biologii daného druhu (př. Hays et al. 2010a). Tyto faktory však mohou být velmi diverzifikované a je třeba posuzovat je spíše individuálně z hlediska druhu, který studujeme a zároveň musíme také počítat s tím, že poměr pohlaví se může dynamicky měnit (Székely et al. 2014).

5.2 Empirické poměry pohlaví u druhů s GSD

V minulé kapitole bylo nastíněno, že poměr pohlaví na různých úrovních může být výsledkem komplexních procesů. Nyní se ale zaměřím na to, jak mechanismus určení pohlaví souvisí s poměry pohlaví v populacích a především, zda existují obecné zákonitosti, kterými se v tomto ohledu vyznačují druhy s genotypovým určením pohlaví. Porovnání s druhy s environmentálním určením pohlaví pak nabízí kapitola 6.2.

V první řadě je nutno říci, že poměry pohlaví na všech úrovních jsou u plazů s GSD mnohem méně variabilní a bližší rovnosti než u druhů s ESD (Bull & Charnov 1988, Bókony et al. 2019). I když existuje možnost vychýlení primárního a sekundárního pohlaví u druhů s GSD (kapitola 5.1), dochází zde pravděpodobně ke značné limitaci plynoucí z principu mendelistické dědičnosti pohlavních chromozomů (tj. jejich náhodné segregace) (Maynard-Smith 1978, podle Bull & Charnov 1988). Vnucení vyrovnanějšího poměru pohlaví pohlavními chromozomy ale může být výhodné. Pokud je terciární poměr pohlaví nevyrovnaný, může být zásadně ovlivněna náchylnost populace k extinkci při jejím populačním poklesu (Bessa-Gomes et al. 2004). Zároveň vyrovnaný terciární poměr pohlaví implikuje větší efektivní velikost populace, což může znamenat omezení působení inbreedingu, zajištění větší genetické variability a lepší schopnosti evoluce adaptivních znaků v reálné populaci (Wright 1931, review Caballero 1994). Možná je tak přítomnost pohlavních chromozomů udržována díky tomu, že dokáží efektivněji navést k vyrovnanému poměru pohlaví a linie, které si je v evoluci dokázaly obstarat, byly stabilnější. Ostatně většina druhů plazů má pohlavní chromozomy (Kostmann et al. 2021).

Přítomnost a přetrvání pohlavních chromozomů lze však vysvětlit i jinak. Z fylogenetické analýzy vyplývá, že ancestrálním typem určení pohlaví u plazů bylo pravděpodobně ESD a k přechodu k různým typům GSD docházelo v průběhu evoluce několikrát nezávisle (Pokorná & Kratochvíl 2009, Johnson Pokorná & Kratochvíl 2016). Pokud však došlo ke vzniku pohlavních chromozomů, je jejich opuštění a přechod zpět k ESD mnohem složitější, než tomu bylo obráceně (Pokorná & Kratochvíl 2009, Johnson Pokorná & Kratochvíl 2016). Přítomnost pohlavních chromozomů tak může být evoluční pastí, ze které není jednoduché uniknout (Pokorná & Kratochvíl 2009) a tím pádem nemusí být adaptivním znakem udrženým v důsledku selekce na vyrovnaný poměr pohlaví.

Pokud je poměr pohlaví u druhů s GSD vychýlen, děje se tak spíše na úrovni terciárního poměru pohlaví (Bókony et al. 2019). To, na jakou stranu bude tento poměr vychýlen, je do jisté míry asociované s typem GSD, kterým se daný druh vyznačuje (Pipoly et al. 2015). Platí, že záleží na tom, jaké pohlaví je heterogametické, a toto pohlaví je pak v populacích v menšině. To znamená, že u druhů s pohlavními chromozomy typu ZZ/ZW častěji převažují spíše samci, zatímco u druhů s pohlavními chromozomy typu XX/XY je častěji více samic (Pipoly et al. 2015). U plazů typ GSD vysvětlí 36 % variability terciárních poměrů pohlaví

(Pipoly et al. 2015), což v souvislosti se zmiňovanou diverzitou faktorů ovlivňujících terciární poměr pohlaví osobně považuji za význačné.

Co je však příčinou těchto vychýlení ve prospěch homogametického pohlaví, je spíše spekulativní. Pipoly et al. (2015), kteří provedli komparativní analýzu variability terciárních poměrů pohlaví v závislosti na typu GSD, navrhuje několik mechanismů, které by potenciálně mohly být příčinou těchto výchylek. Mezi tyto mechanismy patří:

- Přítomnost alely fixované pohlavním výběrem zvyšující fitness samce, ale snižující jeho schopnost přežít (Pipoly et al. 2015).
- Hypotéza nechráněného chromozomu – efekt recesivní škodlivé mutace se častěji projeví u heterogametického pohlaví v důsledku nepřítomnosti alternativní alely na druhém párovém pohlavním chromozomu (Trivers 1985, podle Donald 2007). V dostupné literatuře jsem sice nenašel konkrétní mutace mající takový efekt u plazů, u lidí jsou však onemocnění přenášená na X chromozomu známá dlouhou dobu (př. daltonismus, hemofilie, některé svalové dystrofie – viz Dobyns et al. 2004). Na druhou stranu studie prováděná na drozofilách však naznačuje určitou pochybnost této hypotézy a ukazuje, že samice, které byly vyšlechtěny tak, aby byly homozygotní pro X chromosom, nemají větší míru mortality, jak to predikuje hypotéza nechráněného chromozomu (Brendahl et al. 2018).
- Nedokonalá kompenzace genové dávky – spekulativní, existují druhy bez kompletní kompenzace genové dávky a zdá se, že tím nejsou ovlivněny (Mank 2013).
- Meiotický tah působící na pohlavní chromozomy – taktéž spekulativní, pokud je poměr pohlaví vychýlen, děje se tak spíše na úrovni terciárního poměru pohlaví, zatímco sekundární poměr pohlaví je méně variabilní a bližší rovnosti (Bókony et al. 2019).
- Degenerace nepárového pohlavního chromozomu během života způsobující ztrátu vitality jedince, který jej nosí (Pipoly et al. 2015)

Další mechanismus, který by v tomto ohledu mohl být významný, formuluje hypotéza toxického Y a W chromozomu (Marais et al. 2018). Tato hypotéza spočívá v tom, že Y a W chromozomy obsahují množství transponovatelných elementů, které se mohou šířit v genomu jedince a ovlivnit tak negativně jeho přežívání (viz Marais et al. 2018). Hypotéza toxického Y a

W chromozomu je podpořena i recentními studiiemi (Nguyen & Bachtrog 2021, Peona et al. 2021).

Evaluace příspěvku zmíněných jevů k vychýlení terciárních poměrů pohlaví v závislosti na typu GSD u plazů se tak zdá být nezbytná pro pochopení tohoto jevu.

6. Environmentální určení pohlaví (ESD)

Předpokládaným environmentálním faktorem, který určuje pohlaví plazů, je teplota a často se tak mluví o teplotně určeném pohlaví (TSD) (Bull 1980). S tímto typem určení pohlaví se setkáme ze studovaných druhů u všech krokodýlů, majoritní části druhů želv, hatérie a některých druhů ještěřů (Valenzuela & Lance 2004, Martínez-Juárez & Moreno-Mendoza 2019, Bista & Valenzuela 2020), ale pravděpodobně jedná o menšinovou skupinu, okolo 5 % druhů z celkového počtu popsáných druhů plazů (Kostmann et al. 2021).

Lze rozpoznat tři typy teplotního určení pohlaví. U některých druhů se při nízkých teplotách líhnou samice a při vyšších samci (př. hatérie [Cree et al. 1995]), zatímco u jiných se při nízkých teplotách líhnou samci a při vyšších samice (př. karety [Standora & Spotila 1985]) a další druhy mají největší líhivost samců ve středních teplotách a samice se líhnou nejvíce při vyšších a nižších možných neletálních teplotách (př. krokodýli – González et al. 2019 a někteří ještěři – př. Viets et al. 1993).

6.1 Faktory ovlivňující poměry pohlaví u druhů s ESD

Na rozdíl od druhů s GSD nemá smysl v důsledku absence pohlavních chromozomů u druhů s ESD mluvit o meiotickém tahu a o vlivu hormonů na primární poměr pohlaví. Hormony však mohou hrát důležitou roli v indukci vzniku jednoho, či druhého pohlaví zastíněním funkce teploty v pohlavní determinaci. Studie zaměřené na vlivy hormonů (opět především některých steroidních hormonů – glukokortikoidů, testosteronu a estrogenů) na poměr pohlaví přinášejí velmi podobné výsledky jako u druhů s GSD (viz kapitola 5.1). Hormony přirozeně deponované samicí do vajec u některých studovaných druhů nehrají žádnou roli v tom, zda se z vejce vylíhne samec, či samice (review Radder 2007). Ale manipulační studie dokázaly u několika druhů exogenním podáním hormonu úspěšně podpořit existenci schopnosti hormonů indukovat přednostní vznik jednoho pohlaví. Jako u druhů s GSD je exogenní podání estrogenů do vajec spojeno s feminizací potomstva (Bull et al. 1988, Rhen & Lang 1994, Tousignant & Crews 1994, Barske & Capel 2010, Tavalieri et al. 2019), přičemž efektivitu pohlavní reverze zvyšuje větší dávka (Crews et al. 1991). Podání testosteronu je poněkud překvapivě také spojeno s feminizací potomstva (Crews et al. 1994, Crews et al. 1995), a to zřejmě z důvodu

činnosti enzymu aromatáza, který konvertuje testosteron na estrogen (Crews et al. 1994). Pokud byl testosteron přidán společně s inhibitorem aromatázy, došlo k maskulinizaci potomstva (Rhen & Lang 1994), stejně jako když byl podán samotný inhibitor (Rhen & Lang 1994, Warner & Shine 2008). Vliv glukokortikoidů na poměr pohlaví mláďat je nejistý (Warner et al. 2009).

Opět je ale nutné si pokládat otázku, do jaké míry jsou tyto manipulační studie relevantní z pohledu dějů odehrávajících se v přírodě. Ačkoliv dokládají roli hormonů v ovlivnění poměru pohlaví mláďat, koncentrace hormonů ve vejci po jejich aplikaci může mnohonásobně překročit jejich fyziologickou koncentraci (Murray et al. 2016). I přesto je nutno brát v potaz potenciální roli těchto látek ve změně poměru pohlaví v přírodních populacích, a to i například, pokud se vyskytují jako polutanty antropogenního původu (př. Murray et al. 2016 a McNabb et al. 2020).

Co se týká faktorů ovlivňujících terciární a operační poměry pohlaví, platí u druhů s ESD stejné zákonitosti, které byly popsány v kapitole 5.1.

6.2 Empirické poměry pohlaví u druhů s ESD

Jako v kapitole o empirických poměrech pohlaví u druhů s GSD se zde pokusím zaměřit především na obecné zákonitosti, kterými se vyznačují druhy s ESD a současný pohled na danou problematiku.

Na rozdíl od druhů s GSD jsou druhy s ESD častěji spojeny s mnohem větší variabilitou v poměrech pohlaví, a to na všech úrovních. Největší vnitrodruhová variabilita v poměrech pohlaví je nacházena v rámci sekundárních poměrů pohlaví (Bókony et al. 2019). U druhů s ESD jsou známy jak vychýlení ve prospěch samic, tak ve prospěch samců, a to i v rámci různých populací jednoho druhu (Bull & Charnov 1989, Zweifel 1989, Freedberg & Bowne 2006, Bókony et al. 2019). Poměr pohlaví je ale u druhů s ESD mnohem častěji asociován s větším počtem samic, a to především na úrovni sekundárního poměru pohlaví (Bull & Charnov 1989, Bókony et al. 2019). Tento poměr pohlaví může být vychýlen i velmi podstatně, kdy některé populace tvoří samice i z více než 90 % (Jensen et al. 2018). Míra vychýlení se oproti sekundárním poměrům pohlaví na dalších úrovních snižuje (Bókony et al. 2019), avšak

jsou známy i případy přenesení sekundárního poměru pohlaví na úroveň terciární (Ewert & Nelson 1991, Schwanz et al. 2010).

Co je důvodem těchto jevů? Jedním z důvodů velké variability v sekundárních poměrech bude pravděpodobně fluktuující teplota, která řídí vývoj mláďat (Bókony et al. 2019). Například u želvy *Testudo hermani* změna inkubační teploty o 3 °C znamená, že se místo 100 % jednoho pohlaví vylíhne 100 % druhého pohlaví (Eendebak 2001). Vztah mezi teplotou inkubace a poměrem pohlaví mláďat je ale druhově specifický (př. Standora & Spotila 1985, Viets et al. 1993, Cree et al. 1995, González et al. 2019)

Dlouhodobé vychýlení sekundárního poměru pohlaví ve prospěch samic může mít několik různých příčin. Již dlouhou dobu je předpovídáno, že vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic by měl být favorizován při skupinovém výběru (Colwell 1981). Tento model skupinového výběru od Colwella (1981), kdy v rámci populace zvítězí skupiny s poměrem pohlaví vychýleným ve prospěch samic, vychází z předpokladu, že v populaci vznikají a zanikají menší skupinky, ve kterých se jedinci množí a do kterých se dostanou náhodně samice s různými strategiemi pro produkci poměru dcer a synů (detailněji v práci Cowell 1981). Pro uplatnění tohoto modelu v populacích plazů považuji za problematické právě vyžadované populační uspořádání zahrnující tvorbu a rozpad malých náhodně utvořených skupinek, jehož ekvivalent jsem nebyl schopen nalézt v literatuře týkající se populací plazů.

Byla testována i rozdílnost v míře příbuznosti mezi druhy s ESD s předpokladem, že pokud se jedinci množí v malých izolovaných populacích, měli by vykazovat velkou míru příbuznosti a mohla by se pak podle Ewerta a Nelsona (1991) mohla uplatnit hypotéza *local mate competition* (Hamilton 1967) vedoucí k větším investicím do produkce dcer. Snížená míra genetické variability a předpokládaná větší příbuznosti v rámci těchto populací ale vychýlení ve prospěch samic vysvětlit nedokázala (Burke 1993).

Další příčinu vychýlení sekundárního poměru pohlaví ve prospěch samic navrhují Freedberg & Wade (2001). Jedná se o filopatii samic (tj. vracení se na místo hnízdiště, kde se daná samice vylíhla) – pokud se například na nějaké pláži líhne více samic (například z důvodu přítomnosti tmavšího písku než na okolních plážích [Laloë et al. 2014], nebo z důvodu orientace pláže zajišťující její větší oslunění [Janzen 1994a]), tyto samice se sem pak budou vracet zpět, až dospějí a budou zde klást své snůšky, ze kterých se opět pravděpodobněji

vylíhnou samice. Tento princip se uplatňuje především u mořských želv, které se filopatrií vyznačují (Peare & Parker 1996, Lee et al. 2007). Autoři Freedberg & Wade (2001) poukazují na to, že vliv filopatrie u mořských želv na vychýlení ve prospěch samic by neměl být narušen posunutím prahových teplot vznikajícího jedince tak, aby se samci líhli i ve vyšších teplotách, ale neberou přitom v potaz možnou behaviorální reakci samic (př. zahrabání vajec do větší hloubky [Blechs Schmidt et al. 2020]).

Jako další vysvětlení nabízí Freedberg a Wade (2004) silnou kompetici mezi samci. Vycházejí částečně z Trivers-Willardovy (Trivers-Willard 1973) a Fisherovy hypotézy (Fisher 1930). Předpokládají, že existují výhodné a nevýhodné teploty pro vývoj mláďete, které budou predikovat jeho budoucí zdatnost. Zdatnost samce bude kvůli silné kompetici na podmínkách inkubace více závislá. Podle Trivers-Willardovy hypotézy by se tak za optimálních podmínek měli líhnout spíše samci. Samice vyprodukované v horších, ale stále život umožňujících, inkubačních teplotách budou mít větší míru mortality a nebudou tedy přispívat takovou měrou do selektovaného vyrovnaného terciárního poměru pohlaví. Samice tak budou na úrovni sekundárního poměru pohlaví převažovat, z důvodu nemožnosti se úplně vyhnout nevýhodným teplotám v důsledku teplotní fluktuace.

Ačkoliv autoři nabízejí solidní důkazy o tom, že u některých krokodýlů a kajmanek jsou splněny podmínky silné samčí kompetice a líhnutí samců ve výhodných teplotách, považují tento model za mírně rozporuplný v souvislosti s Fisherovým modelem (Fisher 1930) předpovídajícím vyrovnanou investici do produkce dcer i synů bez ohledu na mortalitu mláďat po narození. Je ovšem možné, že Fisherův model teoreticky nemusí být univerzálně platný, nebo jeho efekt může být někdy slabý. I tak je zjevné, že vychýlené sekundární poměry pohlaví ve prospěch samic u druhů s ESD nejsou jednoduše vysvětlitelné.

To, že jsou sekundární poměry častěji asociovány s více samicemi, ale nutně neznamená, že tento stav přetrvává do dalších poměrů pohlaví. Samice mohou mít často delší dobu dospívání než samci, což způsobí jejich menší podíl na terciárním poměru pohlaví (Lovich et al. 2014). Zároveň jsou samice některých druhů schopny se množit méně často než samci, což může také nahrávat vyrovnanějšímu operačnímu poměru pohlaví, pokud sekundární poměr pohlaví byl vychýlen ve prospěch samic (Hays et al. 2010a, Laloë et al. 2014).

I pokud by poměr pohlaví na dalších úrovních byl vychýlen ve prospěch samic, nemusí to nutně znamenat nevýhodu z hlediska životaschopnosti populace. Vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic může zajistit větší reprodukční rychlost populace díky menšímu podílu samců jakožto pohlaví, které se přímo samo nereprodukuje (tzv. dvojnásobná cena samců, Fisher 1930, podle Kobayashi & Hasegava 2016).

Stále je však potřeba mít také na paměti teoretické modely, které předpovídají větší zranitelnost populací, jejichž poměr pohlaví je dlouhodobě vychýlen, i když větší zranitelnost je spíše asociována s převahou samců (Bessa-Gomez et al. 2004, Le Galliard et al. 2005). Nevyrovnaný terciární poměr pohlaví také může ovlivnit efektivní velikost populace (Wright 1931).

Zda jsou tedy vychýlené poměry pohlaví ve prospěch samic výhodné, je spekulativní, a proto nepřináším v tomto ohledu jednoznačný závěr. Na závěr této kapitoly bych chtěl také zmínit, že na výchyly v poměrech pohlaví pozorované v současnosti lze nahlížet i z úplně jiné perspektivy. V současné době je zmiňován vliv klimatické změny (bude podrobněji diskutován v další kapitole) a vliv antropogenních faktorů (př. kácení vegetace v místech, kde hnízdí samice [Freedberg & Bowne 2006], chemikálie vypouštěné do přírody [př. Murray et al. 2016]) na posun v poměrech pohlaví.

7. Poměry pohlaví druhů s ESD a klimatická změna

V současné době panuje obava o druhy s ESD kvůli možnému vychýlení poměrů pohlaví v důsledku probíhající klimatické změny (IPCC 2021), které by mohlo vést až k zániku některých populací (Janzen 1994b, Hulin et al. 2009, Mitchell & Janzen 2010, Mitchell et al. 2010, Grayson et al. 2014, Blechschmidt et al. 2020). Existují důkazy, že nadprůměrně teplé roky mají vliv na vychýlený poměr pohlaví (Janzen 1994b, Schwanz et al. 2010) a na základě teoreticky možných scénářů globálního oteplení (IPCC 2021), podle kterých by teplých sezón mělo přibývat, se zdá, že je tato obava opodstatněná. Je tedy otázkou, zda druhy s ESD této klimatické změně podlehnou, nebo se dokáží přizpůsobit, případně zda bude potřeba lidského zásahu pro zachování existence těchto druhů.

7.1 Ne všechny druhy, či populace druhů s ESD jsou stejně ohrožené

Zdá se, že míra ohrožení z hlediska vychýlení poměru pohlaví není u všech druhů s ESD stejná. Mitchell & Janzen (2010) uvádějí hlavní faktory, které podle nich ovlivní schopnost přežití populací, či celých druhů.

Patrně jedním z nejzásadnějších faktorů je typ ESD. Jak bylo zmíněno v kapitole 6, existují 3 typy ESD, přičemž nejohroženější se zdají být druhy, u kterých se líhnou samci ve vyšších teplotách. Převaha samců v populaci pravděpodobněji ohrozí její existenci (Bessa-Gomes et al. 2004, Le Galliard et al. 2005, Mitchell & Janzen 2010). Jedním z druhů, který má tento typ ESD, je hatérie novozélandská (*Sphenodon punctatus*) (Cree et al. 1995). Některé populace hatérie v současnosti vykazují vzestupný trend počtu dospělých samců a prognózy jejich budoucího vývoje, pokud nebude ze strany člověka přistoupeno k záchrannému managementu, jsou negativní (Mitchell et al. 2010, Grayson et al. 2014).

Kromě samotného typu ESD lze jednotlivé druhy (nebo dokonce i populace) rozlišovat pomocí tzv. přechodového rozmezí teplot (dále jen TRT – *transitional range of temperatures*), což je rozmezí teplot, ve kterém se líhnou obě pohlaví. TRT může být široké několik desetin stupňů až několik stupňů (Hulin et al. 2009). Druhy s širším TRT by měly být rezistentnější k produkci pouze jednoho pohlaví (Mitchell & Janzen 2010). Dalo by se předpokládat, že druhy

(či jejich populace) vyskytující se v místech o vyšší zeměpisné šířce s větší variabilitou teplot budou mít širší TRT. Taková závislost se ale nepotvrdila jako obecně platná a je třeba pohlížet na druhy (či populace jednoho druhu) z hlediska TRT individuálně (Hulin et al. 2009, Li et al. 2022)

Mitchell & Janzen (2010) předpovídají, že více ohrožené druhy z hlediska rychlé změny teploty budou i takové, jejichž generační doba je delší. Například během života jednoho jedince karety obrovské (*Chelonia mydas*) by se mohlo oteplít až o 0,8 °C a není tak jasné, zda tento druh (a jiné druhy s dlouhou generační dobou) dokáže udržet tempo s takovou změnou skrze mikroevoluční adaptace a zamezit produkci pouze jednoho pohlaví (Refsnider & Janzen 2015, Blechschmidt et al. 2020).

Další proměnnou ovlivňující adaptační potenciál je schopnost druhu efektivně dispergovat do okolí a využít tak jiný vhodný habitat pro inkubaci vajec, ve kterém by byl umožněn vznik i vzácnějšího pohlaví (Mitchell & Janzen 2010). Schopnost druhů s ESD pohybovat se v prostoru na delší vzdálenosti může být velmi omezená (Escobedo-Galván et al. 2011). Jsou ale i druhy, které tvoří výjimku (př. *Caretta caretta* [Hays et al. 2010b]). Potíží může být i fragmentované prostředí znemožňující tyto přesuny do míst s vhodnějšími podmínkami pro reprodukci (Mitchell & Janzen 2010).

Mimo výše zmíněné parametry hraje roli při ohroženosti populace i její aktuální početní velikost (Mitchell & Janzen 2010). Menší populace jsou obecně náchylnější k zániku z důvodu přítomnosti inbreedingu, snížení genetické variability, působení driftu a jiných stochastických jevů, zatímco větší populace s vyrovnaným poměrem pohlaví mají větší adaptační potenciál (Wright 1931, Frankham 2005).

7.2 Je možné se přizpůsobit?

I když by se některé druhy jevily jako velmi ohrožené z hlediska rychlého oteplení, bylo navrženo několik možností, jak by se mohly přizpůsobit z hlediska produkce i vzácnějšího pohlaví, aniž by došlo k jejich extinkci. Tyto možnosti bych rozdělil do dvou kategorií na behaviorální a nebehaviorální mechanismy. Mezi ty behaviorální patří:

Možnost disperze do míst s příhodnějšími podmínkami pro produkci i druhého pohlaví – v tomto případě hraje roli schopnost disperze daného druhu. Jak bylo zmíněno výše, schopnost disperze plazů s ESD na dlouhé vzdálenosti může být značně omezená (review Mitchell & Janzen 2010, Escobedo-Galván et al. 2011). Například mořské želvy, na které je často zaměřen výzkum spojený s posunem poměru pohlaví v důsledku globálního oteplení, jsou schopny dispergovat (Hays et al. 2010b), avšak mohou být značně limitovány ve výběru nového vhodnějšího místa pro hnízdění filopatrií (Freedberg & Wade 2001).

Změna mikrohabitatů pro inkubaci vajec v rámci jednoho stanoviště – i v rámci jednoho stanoviště může být více vhodných míst pro inkubaci vajec. Některá tato místa mohou být například více zastíněná než jiná, čímž by ve svém důsledku mohla být zajištěna nižší teplota inkubace a vývoj vzácnějšího pohlaví. Jsou známy případy, kdy samice australské agamy *Physignathus lesueurii* vyskytující se v místech s vyšší průměrnou teplotou, kladly vejce na více zastíněná místa a díky tomu se teplota v rámci snůšky nelišila oproti snůškám samic z míst s nižší teplotou (Doody et al. 2006). Podobný fenomén byl zaznamenán i u kajmanky dravé (*Chelydra serpentina*), kdy samice z míst blíže rovníku kladly vejce do více zastíněných míst (Ewert et al. 2005). Teplota inkubace by mohla být snížena, i pokud samice zahrabe vejce do větší hloubky (Blechs Schmidt et al. 2020).

U mnoha druhů byla zaznamenána změna fenologie (změna v načasování rozmnožování) v důsledku vyšší teploty, přičemž teplejší období před rozmnožováním znamenalo dřívější reprodukci (Ewert et al. 2005, Doody et al. 2006, Schwanz & Janzen 2008, Patel et al. 2016). Změna fenologie tak představuje další potenciální mechanismus, jak se vyrovnat se zvyšující se teplotou.

Kromě výše zmíněných behaviorálních změn byla zjištěna i schopnost vyvíjejícího se mláděte ovlivnit, zda se z něj stane samec, či samice skrze behaviorální termoregulaci ve vejci (Ye et al. 2019). Bylo tak navrženo, že se může také jednat o potenciální mechanismus, který by pomohl druhům s ESD vyrovnat se s oteplením (Ye et al. 2019). Zároveň je nutné si uvědomit, že behaviorální termoregulace embrya v rámci vejce je značně prostorově omezená, a tak k ovlivnění pohlaví mláděte může dojít pouze v případě, že je vejce inkubováno v blízkosti pivotální teploty (T_{piv} – teplota, při které se líhne stejný počet samců a samic) a zároveň musí být v rámci vejce dostatečný teplotní gradient (Ye et al. 2019).

Kromě těchto možných behaviorálních odpovědí na zvyšující se teplotu rozlišují ještě další odpovědi, které nejsou behaviorálního charakteru. Jedná se o změnu T_{piv} , rozšíření TRT a potenciálně i přechod na genotypové určení pohlaví (Mitchell & Janzen 2010).

Ačkoliv u plazů k přechodu na GSD docházelo v evoluci několikrát nezávisle na sobě (Pokorná & Kratochvíl 2009, Johnson Pokorná & Kratochvíl 2016) a tento mechanismus by mohl účinně kompenzovat vychýlení sekundárního poměru pohlaví (Bull & Charnov 1988, Bókony et al. 2019), musel by přechod ke GSD v závislosti na scénáři rychlosti oteplení proběhnout v rámci několika desítek až stovek let. Je ale velmi nepravděpodobné, že by zafixování pohlavních chromozomů v populaci proběhlo v tak krátkém časovém horizontu (Abbott et al. 2017).

Data týkající se T_{piv} a TRT naznačují, že existuje variabilita v rámci různých populací jednoho druhu (Ewert et al. 2005, Hulin et al. 2009, Refsnider et al. 2014, Lockley & Eizaguirre 2021, Li et al. 2022). Pravděpodobně by se mohlo jednat o adaptace na lokální podmínky, ale není jasné, zda by evoluce těchto znaků sama o sobě mohla udržet tempo s rychle se zvyšující teplotou v horizontu několika desítek až stovek let (Refsnider & Janzen 2015).

7.3 Pohlavní reverze v důsledku globálního oteplení

Z hlediska vychýlení poměru pohlaví v důsledku oteplování nemusí být ohrožené pouze druhy s ESD. I u plazů byl zaznamenán jev zvaný pohlavní reverze, při kterém dochází v důsledku působení environmentálního faktoru v průběhu vývoje jedince ve vejci ke změně pohlaví, které by za jinak bylo určeno pohlavními chromozomy (Holleley et al. 2016). Jedním ze stimulů navozujících pohlavní reverzi je teplota. Dnes jsou s jistotou potvrzené dva druhy plazů, které jsou této reverze v důsledku teplotních změn během inkubace schopny. Jedná se o australské druhy – agamu vousatou (*Pogona vitticeps*) a scinka *Bassiana duperreyi* (Shine et al. 2002, Quinn et al. 2007). Ohroženější z hlediska oteplení bude spíše agama vousatá (*Pogona vitticeps*), protože u ní se při vyšších inkubačních teplotách mezi 34 až 37 °C líhnou samice s pohlavními chromozomy ZZ, které jinak determinují samčí pohlaví (Quinn et al. 2007). Současné predikce naznačují, že by pohlavně revertovaných jedinců mohlo přibývat a v krajním případě by mohlo dojít až ke ztrátě W chromozomu a přechodu z GSD na ESD (Bókony et al. 2017, Schwanz et al. 2020). Zda k tomu dojde, bude záležet především na tom,

s jakou frekvencí budou vznikat revertovaní jedinci v přírodě, jaká bude jejich reprodukční zdatnost oproti normálním jedincům a případně, zda do populace s revertovanými samicemi budou migrovat samice s pohlavními chromozomy ZW (Bókony et al. 2017, Schwanz et al. 2020).

7.4 Budoucnost plazů s ESD

Jaký mechanismus by mohl zachránit druhy s ESD? To není zcela jisté. V současné době se předpokládá, že nejefektivnější by byla participace více z výše zmíněných mechanismů, tedy evoluce nebehaviorálních znaků společně s behaviorální plasticitou samic (Refsnider & Janzen 2015, Ye et al. 2019, Blechschmidt et al. 2020). To, zda se druhy vůbec dokáží přizpůsobit, bude pravděpodobně záviset na tom, jak rychlé bude oteplování a na individuálních schopnostech populací (Blechschmidt et al. 2020). Současné přístupy snaží se predikovat možné scénáře limituje fakt, že není vždy známý způsob, jakým se dědí znaky, které by dokázaly druhy vymanit z vychylujících se poměrů pohlaví (Mitchell & Janzen 2010, Blechschmidt et al. 2020).

Jak bylo zmíněno v kapitole 6.2, některé studie dokonce tvrdí, že vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic může být výhodný z hlediska růstu populace, avšak platí to pouze, pokud produkce samic nebude zcela dominantní a bude dostatek samců, kteří budou moci samice oplodnit (Wedekind 2002, Laloë et al. 2014). Na druhou stranu v případě, že bude pouze několik málo samců oplodňovat všechny samice v populaci, hrozí riziko inbreedingu (Blechschmidt et al. 2020).

Je také potřeba mít na paměti, že plazi s ESD jsou na Zemi již dlouho a přežili mnohé teplotní fluktuace v průběhu jejich existence (review v Mitchell & Janzen 2010). I tak si ale myslím, že je třeba věnovat pozornost poměrům pohlaví plazů během současně probíhající změny klimatu a případně nastavit vhodný management ochrany, díky kterému by v případě silného ohrožení mohli plazi s ESD na Zemi přetrvat.

8. Závěr

Poměry pohlaví u plazů na různých úrovních mohou být ovlivněny mnoha různými komplexními procesy. I tak lze ale nalézt souvislost mezi typem určení pohlaví a pozorovaným poměrem pohlaví. Druhy s GSD mají poměry na všech úrovních vyrovnanější a důvodem tohoto jevu je pravděpodobně limitace spojená s mendelistickou dědičností pohlavních chromozomů. Pokud je poměr pohlaví u druhů s GSD vychýlen, je tomu tak spíše na úrovni terciárního poměru pohlaví a méně početné je nejčastěji heterogametické pohlaví. Bylo navrženo několik mechanismů zapříčiňujících tento jev, ale síla příspěvku každého z nich je spíše předmětem diskuzí, a tak se tato oblast nabízí jako směr dalšího výzkumu. Na druhou stranu druhy s ESD mají poměry pohlaví variabilnější, což je předpokládané v důsledku variability teploty během inkubace. Stále zde však zůstává ne zcela zodpovězená otázka, proč je sekundární poměr pohlaví druhů s ESD častěji asociován s nadbytkem samic.

V souvislosti se současně probíhající změnou klimatu panují diskuze o osudu druhů s ESD, které by mohly v krajním případě vyhynout kvůli extrémnímu vychýlení poměru pohlaví. Osud těchto druhů závisí na mnoha faktorech a jejich extinkci nelze zcela vyloučit. V současnosti je třeba populace druhů s ESD studovat a v případě potřeby zvolit vhodný management ochrany.

9. Literární zdroje

Hvězdička (*) označuje sekundární citaci

- Abbott, J. K., Nordén, A. K., & Hansson, B. (2017). Sex chromosome evolution: historical insights and future perspectives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1854), 20162806.
- Alam, S., Sarre, S. D., Gleeson, D., Georges, A., & Ezaz, T. (2018). Did Lizards Follow Unique Pathways in Sex Chromosome Evolution?. *Genes*, 9(5), 239.
- Ancona, S., Dénes, F. V., Krüger, O., Székely, T., & Beissinger, S. R. (2017). Estimating adult sex ratios in nature. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 372(1729), 20160313.
- Antczak, M., Ekner-Grzyb, A., Majláth, I., Majláthová, V., Bona, M., Hromada, M., & Tryjanowski, P. (2019). Do males pay more? A male-biased predation of common lizard (*Zootoca vivipara*) by great grey shrike (*Lanius excubitor*). *acta ethologica*, 22(3), 155-162.
- Aresco, M. J. (2005). The effect of sex-specific terrestrial movements and roads on the sex ratio of freshwater turtles. *Biological Conservation*, 123(1), 37-44.
- Barske, L. A., & Capel, B. (2010). Estrogen represses SOX9 during sex determination in the red-eared slider turtle *Trachemys scripta*. *Developmental biology*, 341(1), 305–314.
- Baumgardt, J. A., Goldberg, C. S., Reese, K. P., Connelly, J. W., Musil, D. D., Garton, E. O., & Waits, L. P. (2013). A method for estimating population sex ratio for sage-grouse using noninvasive genetic samples. *Molecular ecology resources*, 13(3), 393-402.
- Belliure, J., Smith, L., & Sorci, G. (2004). Effect of testosterone on T cell-mediated immunity in two species of Mediterranean lacertid lizards. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 301(5), 411-418.
- Bessa-Gomes, C., Legendre, S., & Clobert, J. (2004). Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecology Letters*, 7(9), 802-812.
- Bista, B., & Valenzuela, N. (2020). Turtle insights into the evolution of the reptilian karyotype and the genomic architecture of sex determination. *Genes*, 11(4), 416.
- Blechs Schmidt, J., Wittmann, M. J., & Blüml, C. (2020). Climate Change and Green Sea Turtle Sex Ratio-Preventing Possible Extinction. *Genes*, 11(5), 588.
- Bókony, V., Kövér, S., Nemesházi, E., Liker, A., & Székely, T. (2017). Climate-driven shifts in adult sex ratios via sex reversals: the type of sex determination matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1729), 20160325.
- Bókony, V., Milne, G., Pipoly, I., Székely, T., & Liker, A. (2019). Sex ratios and bimaturism differ between temperature-dependent and genetic sex-determination systems in reptiles. *BMC evolutionary biology*, 19(1), 57.

- Bonnet, X., Pearson, D., Ladyman, M., Lourdais, O., & Bradshaw, D. (2002). 'Heaven' for serpents? A mark-recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. *Austral Ecology*, 27(4), 442-450.
- Brengdahl, M., Kimber, C. M., Maguire-Baxter, J., & Friberg, U. (2018). Sex differences in life span: Females homozygous for the X chromosome do not suffer the shorter life span predicted by the unguarded X hypothesis. *Evolution; international journal of organic evolution*, 72(3), 568-577.
- Bull, J. J. (1980). Sex determination in reptiles. *The Quarterly Review of Biology*, 55(1), 3-21.
- Bull, J. J., Gutzke, W. H., & Crews, D. (1988). Sex reversal by estradiol in three reptilian orders. *General and comparative endocrinology*, 70(3), 425-428.
- Bull, J. J., & Charnov, E. (1988). How fundamental are Fisherian sex ratios?. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 5, 96-135
- Bull, J. J., & Charnov, E. L. (1989). Enigmatic reptilian sex ratios. *Evolution*, 43(7), 1561-1566.
- Bull, J. J., & Pease, C. M. (1988). Estimating relative parental investment in sons versus daughters. *Journal of Evolutionary Biology*, 1(4), 305-315.
- Burke, R. L. (1993). Adaptive value of sex determination mode and hatchling sex ratio bias in reptiles. *Copeia*, 1993(3), 854-859.
- Caballero A. (1994). Developments in the prediction of effective population size. *Heredity*, 73(6), 657-679.
- Capel B. (2017). Vertebrate sex determination: evolutionary plasticity of a fundamental switch. *Nature reviews. Genetics*, 18(11), 675-689.
- Carvalho, A. B., Sampaio, M. C., Varandas, F. R., & Klaczko, L. B. (1998). An experimental demonstration of Fisher's principle: evolution of sexual proportion by natural selection. *Genetics*, 148(2), 719-731.
- Clark, A. B. (1978). Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, 201(4351), 163-165.
- Clark, F. E., & Akera, T. (2021). Unravelling the mystery of female meiotic drive: where we are. *Open biology*, 11(9), 210074.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. (1981). Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, 289(5797), 487-489.
- Colwell, R. K. (1981). Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios. *Nature*, 290(5805), 401-404.
- Cree, A., Thompson, M. B., & Daugherty, C. H. (1995). Tuatara sex determination. *Nature*, 375(6532), 543-543.
- Crews, D., Bergeron, J. M., Bull, J. J., Flores, D., Tousignant, A., Skipper, J. K., & Wibbels, T. (1994). Temperature-dependent sex determination in reptiles: Proximate mechanisms, ultimate outcomes, and practical applications. *Developmental genetics*, 15(3), 297-312.
- Crews, D., Bull, J. J., & Wibbels, T. (1991). Estrogen and sex reversal in turtles: a dose-dependent phenomenon. *General and comparative endocrinology*, 81(3), 357-364.

- Crews, D., Cantú, A. R., Bergeron, J. M., & Rhen, T. (1995). The relative effectiveness of androstenedione, testosterone, and estrone, precursors to estradiol, in sex reversal in the red-eared slider (*Trachemys scripta*), a turtle with temperature-dependent sex determination. *General and comparative endocrinology*, 100(1), 119–127.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man*. J. Murray, London
- Dobyns, W. B., Filauro, A., Tomson, B. N., Chan, A. S., Ho, A. W., Ting, N. T., Oosterwijk, J. C., & Ober, C. (2004). Inheritance of most X-linked traits is not dominant or recessive, just X-linked. *American journal of medical genetics. Part A*, 129A(2), 136–143.
- Doody, J. S., Guarino, E., Georges, A., Corey, B., Murray, G., & Ewert, M. (2006). Nest site choice compensates for climate effects on sex ratios in a lizard with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology*, 20(4), 307–330.
- Douhard, M., & Geffroy, B. (2021). Males can adjust offspring sex ratio in an adaptive fashion through different mechanisms. *BioEssays*, 43(5), 2000264.
- Dubey, S., Brown, G. P., Madsen, T., & Shine, R. (2008). Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae). *Molecular ecology*, 17(15), 3506–3514.
- Edwards A. W. (1998). Natural selection and the sex ratio: Fisher's sources. *The American naturalist*, 151(6), 564–569.
- Donald, P. F. (2007). Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149(4), 671–692.
- Eendebak, B. T. (2001, March). Incubation period and sex ratio of *Testudo hermanni boettgeri*. In *International Congress on Testudo Genus, Hyères*, 227–331.
- Escobedo-Galván, A. H., González-Salazar, C., López-Alcaide, S., Arroyo-Peña, V. B., & Martínez-Meyer, E. (2011). Will all species with temperature-dependent sex determination respond the same way to climate change? A reply to Kallimanis (2010). *Oikos*, 120(5), 795–799.
- Ewert, M. A., Lang, J. W., & Nelson, C. E. (2005). Geographic variation in the pattern of temperature-dependent sex determination in the American snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Journal of Zoology*, 265(1), 81–95.
- Ewert, M. A., & Nelson, C. E. (1991). Sex determination in turtles: diverse patterns and some possible adaptive values. *Copeia*, 1991(1), 50–69.
- Ezaz, T., Sarre, S. D., O'Meally, D., Graves, J. A., & Georges, A. (2010). Sex chromosome evolution in lizards: independent origins and rapid transitions. *Cytogenetic and genome research*, 127(2–4), 249–260.
- Ezaz, T., Stiglec, R., Veyrunes, F., & Marshall Graves, J. A. (2006). Relationships between vertebrate ZW and XY sex chromosome systems. *Current biology*, 16(17), R736–R743.
- *Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. The Clarendon Press, Oxford
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological conservation*, 126(2), 131–140.
- Freedberg, S., Bowden, R. M., Ewert, M. A., Sengelaub, D. R., & Nelson, C. E. (2006). Long-term sex reversal by oestradiol in amniotes with heteromorphic sex chromosomes. *Biology letters*, 2, 378–381.

- Freedberg, S., & Bowne, D. R. (2006). Monitoring juveniles across years reveals non-Fisherian sex ratios in a reptile with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology Research*, 8(8), 1499-1510.
- Freedberg, S., & Wade, M. J. (2001). Cultural inheritance as a mechanism for population sex-ratio bias in reptiles. *Evolution*, 55(5), 1049-1055.
- Freedberg, S., & Wade, M. J. (2004). Male combat favours female-biased sex ratios under environmental sex determination. *Animal Behaviour*, 67(1), 177-181.
- Frynta, D., Vejvodová, T., & Šimková, O. (2016). Sex allocation and secondary sex ratio in Cuban boa (*Chilabothrus angulifer*): mother's body size affects the ratio between sons and daughters. *Die Naturwissenschaften*, 103(5-6), 48.
- Ganesh, S., Choudhary, B., & Raman, R. (1999). Temporal difference between testis and ovary determinations with possible involvement of testosterone and aromatase in gonadal differentiation in TSD lacking lizard, *Calotes versicolor*. *The Journal of experimental zoology*, 283(6), 600–607.
- González, E. J., Martínez-López, M., Morales-Garduza, M. A., García-Morales, R., Charruau, P., & Gallardo-Cruz, J. A. (2019). The sex-determination pattern in crocodylians: A systematic review of three decades of research. *The Journal of animal ecology*, 88(9), 1–11.
- Grant V. J. (2007). Could maternal testosterone levels govern mammalian sex ratio deviations?. *Journal of theoretical biology*, 246(4), 708–719.
- Grayson, K. L., Mitchell, N. J., Monks, J. M., Keall, S. N., Wilson, J. N., & Nelson, N. J. (2014). Sex ratio bias and extinction risk in an isolated population of Tuatara (*Sphenodon punctatus*). *PloS one*, 9(4), e94214.
- Griskevicius, V., Tybur, J. M., Ackerman, J. M., Delton, A. W., Robertson, T. E., & White, A. E. (2012). The financial consequences of too many men: sex ratio effects on saving, borrowing, and spending. *Journal of personality and social psychology*, 102(1), 69–80.
- Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary Sex Ratios: A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. *Science*, 156(3774), 477-488.
- Hays, G. C., Fossette, S., Katselidis, K. A., Mariani, P., & Schofield, G. (2010)b. Ontogenetic development of migration: Lagrangian drift trajectories suggest a new paradigm for sea turtles. *Journal of the Royal Society, Interface*, 7(50), 1319–1327.
- Hays, G. C., Fossette, S., Katselidis, K. A., Schofield, G., & Gravenor, M. B. (2010)a. Breeding periodicity for male sea turtles, operational sex ratios, and implications in the face of climate change. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 24(6), 1636–1643.
- Holleley, C. E., Sarre, S. D., O'Meally, D., & Georges, A. (2016). Sex Reversal in Reptiles: Reproductive Oddity or Powerful Driver of Evolutionary Change?. *Sexual development*, 10(5-6), 279–287.
- Hulin, V., Delmas, V., Girondot, M., Godfrey, M. H., & Guillon, J. M. (2009). Temperature-dependent sex determination and global change: are some species at greater risk?. *Oecologia*, 160(3), 493–506.

- IPCC (2021): Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou [eds.]). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 3–32
- Iverson, J. B. (1990). Sex ratios in snakes: a cautionary note. *Copeia*, 1990(2), 571-573.
- Jaenike, J. (2001). Sex chromosome meiotic drive. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 25-49.
- Janzen F. J. (1994)b. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(16), 7487–7490.
- Janzen, F. J. (1994)a. Vegetational cover predicts the sex ratio of hatchling turtles in natural nests. *Ecology*, 75(6), 1593-1599.
- Jennions, M., Székely, T., Beissinger, S. R., & Kappeler, P. M. (2017). Sex ratios. *Current Biology*, 27(16), R790-R792.
- Jensen, M. P., Allen, C. D., Eguchi, T., Bell, I. P., LaCasella, E. L., Hilton, W. A., Hof, C., & Dutton, P. H. (2018). Environmental Warming and Feminization of One of the Largest Sea Turtle Populations in the World. *Current biology*, 28(1), 154–159.
- Johnson Pokorná, M., & Kratochvíl, L. (2016). What was the ancestral sex-determining mechanism in amniote vertebrates? *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 91(1), 1–12.
- Kobayashi, K., & Hasegawa, E. (2016). A female-biased sex ratio reduces the twofold cost of sex. *Scientific reports*, 6, 23982.
- Kostmann, A., Kratochvíl, L., & Rovatsos, M. (2021). Poorly differentiated XX/XY sex chromosomes are widely shared across skink radiation. *Proceedings of the Royal Society B*, 288: 20202139.
- Kosztolányi, A., Barta, Z., Küpper, C., & Székely, T. (2011). Persistence of an extreme male-biased adult sex ratio in a natural population of polyandrous bird. *Journal of evolutionary biology*, 24(8), 1842–1846.
- Kratochvíl, L., Kubička, L., & Landová, E. (2006). Yolk hormone levels in the synchronously developing eggs of *Paroedura picta*, a gecko with genetic sex determination. *Canadian journal of zoology*, 84(11), 1683-1687.
- Laloë, J. O., Cozens, J., Renom, B., Taxonera, A., & Hays, G. C. (2014). Effects of rising temperature on the viability of an important sea turtle rookery. *Nature Climate Change*, 4(6), 513-518.
- Lee, C. Y., Pike, D. A., Tseng, H. Y., Hsu, J. Y., Huang, S. L., Shaner, P. L., Liao, C. P., Manica, A., & Huang, W. S. (2019). When males live longer: Resource-driven territorial behavior drives sex-specific survival in snakes. *Science advances*, 5(4), eaar5478.
- Lee, P. L., Luschi, P., & Hays, G. C. (2007). Detecting female precise natal philopatry in green turtles using assignment methods. *Molecular ecology*, 16(1), 61–74.

- Le Galliard, J. F., Fitze, P. S., Ferrière, R., & Clobert, J. (2005). Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards. *Proceedings of the National academy of Sciences*, 102(50), 18231-18236.
- Liang, H., Meng, Y., Cao, L., Li, X., & Zou, G. (2019). Effect of exogenous hormones on R-spondin 1 (RSPO1) gene expression and embryo development in *Pelodiscus sinensis*. *Reproduction, fertility, and development*, 31(9), 1425–1433.
- Li, S., Xu, Z., Luo, L., Ping, J., Zhou, H., Xie, L., & Zhang, Y. (2022). Latitudinal Variation in the Pattern of Temperature-Dependent Sex Determination in the Japanese Gecko, *Gekko japonicus*. *Animals: an open access journal from MDPI*, 12(8), 942.
- Liker, A., Freckleton, R. P., & Székely, T. (2013). The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nature communications*, 4, 1587.
- Liker, A., Freckleton, R. P., & Székely, T. (2014). Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. *Current biology: CB*, 24(8), 880–884.
- Lockley, E. C., & Eizaguirre, C. (2021). Effects of global warming on species with temperature-dependent sex determination: Bridging the gap between empirical research and management. *Evolutionary Applications*, 14(10), 2361-2377.
- Lovern, M. B., & Wade, J. (2003). Yolk testosterone varies with sex in eggs of the lizard, *Anolis carolinensis*. *Journal of experimental zoology. Part A, Comparative experimental biology*, 295(2), 206–210.
- Lovich, J. E., Gibbons, J. W., & Agha, M. (2014). Does the timing of attainment of maturity influence sexual size dimorphism and adult sex ratio in turtles? *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(1), 142-149.
- Luiselli, L., Capula, M., & Shine, R. (1996). Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia*, 106(1), 100-110.
- Manjarrez, J., Venegas-Barrera, C. S., & García-Guadarrama, T. (2007). Ecology of the Mexican alpine blotched garter snake (*Thamnophis scalaris*). *The Southwestern Naturalist*, 52(2), 258-262.
- Mank, J. E. (2013). Sex chromosome dosage compensation: definitely not for everyone. *Trends in genetics*, 29(12), 677-683.
- Marais, G. A., Gaillard, J. M., Vieira, C., Plotton, I., Sanlaville, D., Gueyffier, F., & Lemaitre, J. F. (2018). Sex gap in aging and longevity: can sex chromosomes play a role?. *Biology of sex differences*, 9(1), 1-14.
- Martínez-Juárez, A., & Moreno-Mendoza, N. (2019). Mechanisms related to sexual determination by temperature in reptiles. *Journal of thermal biology*, 85, 102400.
- *Maynard-Smith, J. (1978). The evolution of sex, *Cambridge University Press*, Cambridge
- Montchamp-Moreau, C., & Joly, D. (1997). Abnormal spermiogenesis is associated with the X-linked sex-ratio trait in *Drosophila simulans*. *Heredity*, 79(1), 24-30.
- McNabb, N. A., Bernhard, M. C., Brunell, A., Lowers, R. H., Katsu, Y., Spyropoulos, D. D., & Kohno, S. (2020). Oil dispersant Corexit 9500 is weakly estrogenic, but does not skew the sex ratio in *Alligator mississippiensis*. *Journal of Applied Toxicology*, 40(2), 245-256.

- Mitchell, N. J., Allendorf, F. W., Keall, S. N., Daugherty, C. H., & Nelson, N. J. (2010). Demographic effects of temperature-dependent sex determination: will tuatara survive global warming?. *Global Change Biology*, 16(1), 60-72.
- Mitchell, N. J., & Janzen, F. J. (2010). Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development*, 4(1-2), 129-140.
- Murray, C. M., Easter, M., Merchant, M., Rheubert, J. L., Wilson, K. A., Cooper, A., Mendonça, M., Wibbels, T., Marin, M. S., & Guyer, C. (2016). Methyltestosterone alters sex determination in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *General and comparative endocrinology*, 236, 63–69.
- Navara K. J. (2013). Hormone-mediated adjustment of sex ratio in vertebrates. *Integrative and comparative biology*, 53(6), 877–887.
- Nguyen, A. H., & Bachtrog, D. (2021). Toxic Y chromosome: Increased repeat expression and age-associated heterochromatin loss in male *Drosophila* with a young Y chromosome. *PLoS genetics*, 17(4), e1009438.
- Osborne, M. J. (2021). Darwin, Fisher, and a theory of the evolution of the sex ratio., *Department of Economics, University of Toronto*, opravené vydání z roku 1996
- Patel, S. H., Morreale, S. J., Saba, V. S., Panagopoulou, A., Margaritoulis, D., & Spotila, J. R. (2016). Climate Impacts on Sea Turtle Breeding Phenology in Greece and Associated Foraging Habitats in the Wider Mediterranean Region. *PloS one*, 11(6), e0157170.
- Peare, T., & Parker, P. G. (1996). Local genetic structure within two rookeries of *Chelonia mydas* (the green turtle). *Heredity*, 77 (6), 619–628.
- Peona, V., Palacios-Gimenez, O. M., Blommaert, J., Liu, J., Haryoko, T., Jønsson, K. A., Irestedt, M., Zhou, Q., Jern, P., & Suh, A. (2021). The avian W chromosome is a refugium for endogenous retroviruses with likely effects on female-biased mutational load and genetic incompatibilities. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 376: 20200186.
- Pike, T. W., & Petrie, M. (2003). Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 78(4), 553–574.
- Pilgrim, M. A., Farrell, T. M., May, P. G., Vollman, M. R., & Seigel, R. A. (2011). Secondary sex ratios in six snake species. *Copeia*, 2011(4), 553-558.
- Pipoly, I., Bókony, V., Kirkpatrick, M., Donald, P. F., Székely, T., & Liker, A. (2015). The genetic sex-determination system predicts adult sex ratios in tetrapods. *Nature*, 527(7576), 91–94.
- Pirrie, A., & Ashby, B. (2021). Does differential mortality after parental investment affect sex ratio evolution? No. *Evolution*, 75(12), 3175-3180
- Pokorná, M., & Kratochvíl, L. (2009). Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap?. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 168-183.
- Qi, Y., Yang, W., Lu, B., & Fu, J. (2013). Genetic evidence for male-biased dispersal in the Qinghai toad-headed agamid *Phrynocephalus vlangalii* and its potential link to individual social interactions. *Ecology and evolution*, 3(5), 1219–1230.

- Quinn, A. E., Georges, A., Sarre, S. D., Guarino, F., Ezaz, T., & Graves, J. A. M. (2007). Temperature sex reversal implies sex gene dosage in a reptile. *Science*, 316(5823), 411-411.
- Radder R. S. (2007). Maternally derived egg yolk steroid hormones and sex determination: review of a paradox in reptiles. *Journal of biosciences*, 32(6), 1213–1220.
- Refsnider, J. M., Milne-Zelman, C., Warner, D. A., & Janzen, F. J. (2014). Population sex ratios under differing local climates in a reptile with environmental sex determination. *Evolutionary ecology*, 28(5), 977-989..
- Refsnider, J. M., & Janzen, F. J. (2015). Temperature-Dependent Sex Determination under Rapid Anthropogenic Environmental Change: Evolution at a Turtle's Pace?. *The Journal of heredity*, 107(1), 61–70.
- Rhen, T., & Lang, J. W. (1994). Temperature-dependent sex determination in the snapping turtle: manipulation of the embryonic sex steroid environment. *General and comparative endocrinology*, 96(2), 243–254.
- Rutkowska, J., & Badyaev, A. V. (2008). Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex ratio adjustment in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1497), 1675-1686.
- Schacht, R., Rauch, K. L., & Borgerhoff Mulder, M. (2014). Too many men: the violence problem?. *Trends in ecology & evolution*, 29(4), 214–222.
- Schwanz, L. E., Georges, A., Holleley, C. E., & Sarre, S. D. (2020). Climate change, sex reversal and lability of sex-determining systems. *Journal of evolutionary biology*, 33(3), 270–281.
- Schwanz, L. E., Spencer, R. J., Bowden, R. M., & Janzen, F. J. (2010). Climate and predation dominate juvenile and adult recruitment in a turtle with temperature-dependent sex determination. *Ecology*, 91(10), 3016–3026.
- Schwanz, L. E., & Janzen, F. J. (2008). Climate change and temperature-dependent sex determination: can individual plasticity in nesting phenology prevent extreme sex ratios?. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(6), 826-834.
- Shine, R., Elphick, M. J., & Donnellan, S. (2002). Co-occurrence of multiple, supposedly incompatible modes of sex determination in a lizard population. *Ecology Letters*, 5(4), 486-489.
- Standora, E. A., & Spotila, J. R. (1985). Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia*, 1985(3), 711-722.
- Székely, T., Weissing, F. J., & Komdeur, J. (2014). Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of evolutionary biology*, 27(8), 1500–1512.
- Tavalieri, Y. E., Galoppo, G. H., Canesini, G., Truter, J. C., Ramos, J. G., Luque, E. H., & Muñoz-de-Toro, M. (2019). The external genitalia in juvenile *Caiman latirostris* differ in hormone sex determinate-female from temperature sex determinate-female. *General and comparative endocrinology*, 273, 236–248.
- Tousignant, A., & Crews, D. (1994). Effect of exogenous estradiol applied at different embryonic stages on sex determination, growth, and mortality in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*). *The Journal of experimental zoology*, 268(1), 17–21.

- *Trivers, R.L. (1985). *Social Evolution*. Benjamin-Cummings Publishing Company, Menlo Park.
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Uller, T., Hollander, J., Astheimer, L., & Olsson, M. (2009). Sex-specific developmental plasticity in response to yolk corticosterone in an oviparous lizard. *The Journal of experimental biology*, 212(8), 1087–1091.
- Valenzuela, N., & Lance, V. (Eds.). (2004). Temperature-dependent sex determination in vertebrates (1-194). *DC: Smithsonian Books*, Washington
- Veran, S., & Beissinger, S. R. (2009). Demographic origins of skewed operational and adult sex ratios: perturbation analyses of two-sex models. *Ecology Letters*, 12(2), 129-143.
- Viets, B. E., Tousignant, A., Ewert, M. A., Nelson, C. E., & Crews, D. (1993). Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology*, 265(6), 679-683.
- Wapstra, E., & Warner, D. A. (2009). Sex allocation and sex determination in squamate reptiles. *Sexual development*, 4(1-2), 110–118.
- Warner, D. A., Radder, R. S., & Shine, R. (2009). Corticosterone exposure during embryonic development affects offspring growth and sex ratios in opposing directions in two lizard species with environmental sex determination. *Physiological and biochemical zoology*, 82(4), 363–371.
- Warner, D. A., & Shine, R. (2008). The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature*, 451(7178), 566-568.
- Wedekind, C. (2002). Manipulating sex ratios for conservation: short-term risks and long-term benefits. *Animal Conservation*, 5(1), 3-20.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 97-159.
- Ye, Y. Z., Ma, L., Sun, B. J., Li, T., Wang, Y., Shine, R., & Du, W. G. (2019). The embryos of turtles can influence their own sexual destinies. *Current Biology*, 29(16), 2597-2603.
- Zweifel, R. G. (1989). Long-term ecological studies on a population of painted turtles, *Chrysemys picta*, on Long Island, New York. *American Museum novitates*, no.2952.