

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Helena Fuxová

**Evoluce menopauzy a trvání reprodukční délky života u člověka a srovnání se
sociálně žijícími savci**

**The Evolution of Menopause and Duration of Reproductive Life-span in Humans
and it's Comparison with Social Mammals**

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce

Doc. RNDr. Jaroslav Brůžek, Ph.D.

Praha, 2011

Prohlášení:

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

V Praze, 28.04.2011

Podpis

Poděkování:

Poděkování patří mému vedoucímu práce Doc., RNDr., Jaroslavu Brůžkovi, Ph.D. za hodnotné rady, odbornou pomoc při psaní práce a dodání literárních podkladů. Dík patří též RNDr. Vladimíru Blažkovi, CSc. za poskytnutí mnoha literárních pramenů.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za neustálou podporu, protože bez ní by tato práce nemohla vzniknout.

Abstrakt

Práce shrnuje základní údaje o reprodukční délce života u člověka, zvláštní důraz je kladen především na syntézu dostupných poznatků o existenci a evoluci menopauzy a postreprodukčního období. Na základě publikovaných údajů se práce zabývá výskytem těchto jevů nejen u člověka, ale i u dalších sociálně žijících savců. Následně bakalářská práce dochází k zjištění, že ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím není pouze výsadou člověka, ale s obdobnými projevy se můžeme setkat i u jiných taxonů. Zvláštní pozornost je věnována primátům a kytovcům, u kterých je fenomén menopauzy a postreprodukčního života intenzivně studován. Pro získání uceleného přehledu a možnosti odlišného pohledu na věc jsou krátce shrnuty i poznatky týkající se přítomnosti těchto jevů u jiných skupin obratlovců i bezobratlých. Jsou zde též srovnávány fenomény menopauzy a postreprodukčního života u lidí a dalších zástupců živočišné říše. Bakalářská práce dochází k zjištění, že menopauza, či ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím, jsou jevy v biologii častější, než se obecně předpokládá.

Klíčovou součástí je též kritický pohled na nejdůležitější teorie zabývající se evolucí menopauzy u člověka („Teorie babičkovství“, „Teorie pečující matky“ atd.). Dále se tato práce zabývá časovým zařazením vzniku menopauzy u člověka. Na základě dostupných údajů se kloní k názoru, že menopauza je jev evolučně starý a objevil se zřejmě už u žen prvních zástupců *Homo erectus*.

Klíčová slova

Menopauza, evoluce, reprodukční délka, postreprodukční délka, hypotéza babičkovství, kytovci, šimpanzi

Abstract

This paper concludes basic information about reproductive life-span in humans, however the special emphasis is placed on a synthesis of available knowledge about the existence and evolution of menopause and postreproductive period. Based on published data, the paper focuses on the occurrence of these phenomena, not only in humans but also in other social mammals. Subsequently, this paper finds out that the termination of reproduction followed by postreproductive life-span is not only present in humans, but similar phenomena can be found also in other taxa. The special attention is given to the primates and the cetaceans, where the menopause phenomenon is being well studied. Moreover, to present a more complex and in-depth view into the topic, it is also crucial to mention a different point of view by the short insight into the existence of the menopause in other vertebrata and invertebrates. Moreover, there are compared phenomena of menopause and postreproductive period of humans and other representatives of the animal kingdom. Bachelor's thesis is the finding that menopause or end of reproduction followed by postreproductive life-span are phenomena more common than it is generally believed.

The subsequent goal is a critical look at the main theories about the evolution of menopause in humans („The Grandmother hypothesis“, „The Mother hypothesis“ etc.). Then the paper focuses on framing of this phenomena in the context of evolutionary history of the man. Available data led to believe that menopause is evolutionarily old phenomenon, and probably it appeared already in the first females of *Homo erectus*.

Keywords

Menopause, evolution, reproductive life-span, postreproductive life-span, grandmother hypothesis, primates, cetaceans

OBSAH:

1. ÚVOD.....	2
1.1. Cíle práce.....	3
2. MENOPAUZA A TRVÁNÍ REPRODUKČNÍ DÉLKY ŽIVOTA U SAVCŮ.....	4
2.1. Menopauza a reprodukční délka u člověka	4
2.1.1. Reprodukční délka života u člověka	4
2.1.1.1. Muži	4
2.1.1.2. Ženy.....	5
2.1.2. Teoretické vymezení menopauzy	6
2.1.2.1. Různé definice menopauzy a jejich srovnání	6
2.1.2.2. Fyziologické pozadí jevu u člověka	8
2.1.3. Teorie vysvětlující evoluci menopauzy u člověka	9
2.1.3.1. Teorie babičkovství	9
2.1.3.2. Hypotéza reprodukčního konfliktu	11
2.1.3.3. Teorie pečující matky	12
2.1.3.4. Menopauza jako prostředek k zabránění infanticidy	13
2.1.4. Menopauza u mužů?	13
2.1.5. Evoluční počátky.....	14
2.2. Menopauza a reprodukční délka u ostatních sociálně žijících savců	17
2.2.1. Primáti	17
2.2.1.1. Šimpanzi.....	17
2.2.1.2. Ostatní primáti	18
2.2.2. Kytovci	19
2.2.3. Další skupiny sociálně žijících savců.....	20
3. KOMPARACE MENOPAUZY A REPRODUKČNÍ DÉLKY U LIDÍ A OSTATNÍCH SOCIÁLNĚ ŽIJÍCÍCH SAVCŮ.....	21
4. ODLIŠNÝ ÚHEL POHLEDU NA EVOLUCI MENOPAUZY	24
4.1. Postreprodukční období u bezobratlých	24
4.2. Omezenost antropocentrického pohledu	25
4.3. Postreprodukční období u jiných obratlovců.....	25
4.4. Diskuse	25
5.ZÁVĚR	28
SEZNAM LITERATURY.....	29

1. Úvod

Slovo menopauza vyvolává u většiny lidí představu ženy ve středních letech, ženy, kterou ještě čeká mnoho let produktivního života, kdy většinou naplňuje své poslání babičky. Menopauza, či klimakterium (viz dále) mohou být stejně tak chápány jako krizové období, které je často doprovázeno depresemi (např. Bosworth et al., 2001), tak jako to může být přelomové období vstupu do jiné životní fáze, která přináší nové možnosti a není méně hodnotná, než ta předchozí. Vnímání jednoho, či druhého přístupu je však věcí každého z nás.

Rozhodně však menopauza není pojmem, který by vyvolával představu nemohoucí bytosti na konci života. Při hledání odpovědi, proč tomu tak není, se obracíme k jádru tohoto jevu, hledáme jeho příčiny i důsledky.

Menopauza se dotýká přímo všech žen, ale jak uvidíme dále, nepřimo i všech mužů. Při uvažování širších demografických souvislostí, zvláště v dnešní době, pocítujeme i v České republice dopad menopauzy. V ekonomicky vyspělých zemích se totiž díky přítomnosti dlouhého postreprodukčního období, v kombinaci se skvělou lékařskou péčí, věkový průměr obyvatelstva zvyšuje. Nerovnoměrné věkové rozložení obyvatelstva má už dnes a do budoucna bude mít ještě zásadnější ekonomické následky, které mohou vyústit až v ekonomickou krizi. S takovýmto vývojem událostí musí počítat většina vyspělých evropských států.

Navíc, se stále se zlepšující zdravotní péčí v ekonomicky vyspělých zemích se zároveň i přetváří tradiční postavení starších žen ve společnosti. Jejich kondice je udržována až do vysokého věku na dobré úrovni, což jim nabízí možnosti, které byly ještě před sto lety nereálné. Postavení babičky ve společnosti bylo v minulosti mnohem více svázáno s životem jejích potomků, kteří jí nečastěji poskytovali ubytování a jídlo. Jednalo se tedy o poměrně dosti nesamostatné ženy, které si již života příliš neužívaly. Dnes se situace mění. Moderní babičky cestují po světě, mají různé koníčky a někdy až do velmi vysokého věku pracují. Je otázkou, zdali se spolu s takovýmto novým životním stylem též poji tradiční role babičky, role pečovatelky a nositelky tradic. Bylo by tedy možné, že by teorie ohledně dlouhého postreprodukčního období u žen mohly být za několik desetiletí aplikovatelné pouze na rozvojové země?

Toto téma jsem si vybrala hlavně proto, že reprodukční období, menopauza i postreprodukční období jsou jedny ze základních stavebních kamenů jak života lidského, tak životů mnoha jiných organismů. Pro člověka má existence menopauzy a následné dlouhé postreprodukční období zásadní význam, a to jak z hlediska fyziologického, tak i kulturního.

Zkoumáním evoluce menopauzy a pátráním po odpovídajících jevech v různých koutech živočišné říše se můžeme dovědět více o nás samých a zároveň se může jednat o jedno z vodítek, která nám mohou pomoci při hledání odpovědí na otázky týkajících se vzniku anatomicky moderního člověka.

1.1. Cíle práce

Prvním z cílů práce je zjistit, jak vypadá reprodukční období u lidí a vybraných zástupců jiných sociálně žijících savců. Zvláštní důraz bude kladen na problematiku postreprodukčního života a menopauzy. Po nastínění několika zásadních přístupů k evoluci menopauzy u člověka budu hledat odpověď na otázku, kdy a za jakých okolností se v evoluci člověka objevila menopauza a relativně dlouhé postreprodukční období.

Jelikož práce nebude zaměřena pouze na člověka, ale i na další sociálně žijící savce, dalším cílem práce je: zjistit, zdali menopauza není vlastní pouze člověku. Pokud ne, tak další otázkou bude, kdy a u jakých druhů se fenomén postreprodukčního života objevil a jaké jsou jeho důsledky pro existenci daných taxonů. Dalším logickým stupněm bude porovnání zkoumaných skupin s důrazem na odlišnosti mezi nimi.

2. Menopauza a trvání reprodukční délky života u savců

Stáří postihuje všechny organizmy na planetě, nehledě na jejich postavení ve fylogenetickém žebříčku. Se stárnutím tělesné schránky se pojí i pokles aktivity nejrůznějších fyziologických funkcí. Mezi tyto funkce můžeme zahrnout i reprodukci.

Reprodukční stárnutí zahrnuje všechny aspekty spojené se snižující se reprodukční schopností v závislosti na zvyšujícím se věku. Jedná se o jev vysoce charakteristický pro každého jednotlivce a týká se jak samčího, tak samičího pohlaví (Saal et al., 1994).

2.1. Menopauza a reprodukční délka u člověka

2.1.1. Reprodukční délka života u člověka

2.1.1.1. Muži

Problematika mužské plodnosti a délka jejich reprodukčního období bývá někdy širší veřejností opomíjena, protože muži neprodělávají zdaleka tak razantní přelomové období, jako ženy a zpravidla jsou fertilní až do vysokého věku. Přesto se však i mužská schopnost reprodukce s postupem věku snižuje (např. Kidd et al., 2001). Ford et al., 2000, například došel ve své studii, kdy se zaměřoval na dobu početí, k závěru, že mužská fertilita se snižuje už krátce po 30. roce života ve srovnání s muži pod hranicí 25 let. Tyto závěry jsou však zpochybnovány, protože mohlo dojít k systematické chybě způsobené neuspokojivou definicí věku jednotlivých skupin mužů v době početí (Sallmen, Luukkonen, 2001).

Další možností studia mužské reprodukční délky je zaměření se na analýzu kvality spermatu. Z výsledků těchto analýz je pak možné získat informaci o tom, jak jsou muži v dané věkové kategorii plodní. Bylo zjištěno, že muži nad věkovou hranicí 50 let mají nižší kvalitu spermatu, než muži mladší 30 let, přičemž nejdůležitějším parametrem je pohyblivost spermií. Neexistují však silné důkazy o snížení kvality spermatu mezi 30. a 40. rokem života (Kidd et al., 2001).

Zdá se tedy, že mužská plodnost se opravdu s věkem snižuje, avšak rozsah tohoto snížení je stále předmětem diskusí a není tedy možné vyvodit zcela konkrétní stanovisko.

2.1.1.2. Ženy

Na délku plodného období ženy má vliv řada faktorů, jedná se například o zdravotní stav či energetický příjem. Obecně by se dalo říci, že reprodukční období ženy začíná někdy mezi 11. a 15. rokem života a je ukončeno menopauzou..

Na počátek reprodukce má vliv řada faktorů. Zdá se například, že ženy, které pocházejí ze čtvrtí, kde je naděje na dožití vysokého věku nižší, mají první potomky dříve, než ty ženy, které pocházejí z ekonomicky rozvinutějších oblastí, kde mají naději dožít se vyššího věku (Nettle, 2010).

Když má žena dobré zázemí a dostatek výživy, menopauza nastává v pozdějším věku, jako například v Evropě, kde je střední věk pro dosažení menopauzy 54 let, oproti tomu střední věk dosažení menopauzy v Jižní Americe je 48, 6 let (Palacios et al., 2010), viz Tabulka 1.

Tabulka 1 – střední věk menopauzy v různých geografických regionech, převzato a upraveno z Palacios et al., 2010

Geografická oblast	Studie	Počet studovaných žen	Počet zemí	Střední věk menopauzy
Evropa	Dratva et al., 2009	5 288	9	54
Severní Amerika	Gold et al., 2001	2 200	1 (USA)	51.4
Jižní Amerika	Castelo-Branco et al., 2006	17 150	15	48.6
Asie	Boulet et al., 1994	400	7	51.1

Se zvyšujícím se věkem dochází, stejně jako u mužů, k poklesu plodnosti. Například v USA bylo zjištěno, že mezi 70. až 90. lety 20. století byl podíl rodičích žen starších 40 let asi 5%. I v těchto datech však dochází k posunu. V 60. letech bylo totiž porodů u žen starších 40 let pouze 2,5% (Fretts et al., 1995).

Jak píše Perls, Fretts, 2001, na nástup menopauzy má vliv řada faktorů, a to jak environmentálních, tak dědičných. Jedním z nejčastěji působících vnějších faktorů je kouření, které mimo zvýšeného rizika předčasné smrti způsobuje i dřívější nástup menopauzy (McKinlay, Bifano, McKinlay 1985).

Z energetického hlediska dochází ve vyšším věku ke zlomovému bodu, kdy je výhodnější starat se o již narozené potomky, či vykonávat jinou činnost ve společnosti, než pokračovat ve vlastní reprodukci (Perls, Fretts, 2001). Jak píše Hawkesa a Smith, 2010, v nejlépe prostudovaných lovecko-sběračských populacích je naděje na dožití při

narození menší než 40 let, zároveň však ženy, které se dožijí dospělosti, mají 63-77% šanci, že prodělají menopauzu (Howell, 1979, Hill et al., 1996, Blurton Jones et al., 2002, Hawkes et al., 2005). Jelikož menopauza je velice významný a charakteristický projev lidského reprodukčního stárnutí, který má velký vliv na variabilitu délky reprodukčního života, budu se jím více zabírat v dalších kapitolách.

Ačkoliv fyziologické pozadí reprodukce zůstává nezměněné, ve vyspělých státech dochází v dnešní době skrze kulturní vlivy ke zkrácení reprodukčního období (Velde, Pearson, 2002). K tomuto zkrácení dochází zvláště díky plánovanému těhotenství. Ve výsledku se tak stále zvyšuje věk ženy, ve kterém porodí první dítě. Na druhé straně, starší, stále ještě fertlní ženy, jsou obeznámeny s riziky, která jsou spojena s porody ve vyšším věku (zvláště se jedná o zvýšenou možnost výskytu různých genetických poruch). To má pak za následek, že ženy vědomě ukončují svůj reprodukční život ještě před obdobím menopauzy.

Na délku reprodukčního období člověka mají tedy vliv nejen ekologické a fyziologické limity, ale též i kulturní pozadí a výchova.

2.1.2. Teoretické vymezení menopauzy

2.1.2.1. Různé definice menopauzy a jejich srovnání

Not surprisingly, true menopause is extremely rare in the animal kingdom, and virtually unique to humans (Lahdenpera, Lummaa, Russell, 2004).¹

Tato citace v sobě skrývá možná nejdramatičtější část problému, týkající se menopauzy. Rozhodující totiž je, co znamená pojem "pravá menopauza"? Menopauza může být totiž definována různými způsoby. Některé definice se snaží pojmut menopauzu v co nejširším slova smyslu, aby bylo možno tento termín aplikovat na různé organizmy, jiné se zaměřují na striktní vymezení tohoto pojmu pouze pro užívání ve spojitosti s člověkem nebo vyššími primáty. Asi nejjednodušší a zároveň nejméně přesnou definicí je nejspíš ta, která staví na věkovém rozmezí, kdy obvykle menopauza

¹ Není překvapující, že pravá menopauza je extrémně vzácná v živočišné říši a prakticky unikátní u lidí.

nastává. O věkové vymezení, a to mezi 45 a 55. rokem, se opírají např. Dancey et al., 2001. Tuto nepřesnou definici použili Dancey et al. ve své studii hlavně proto, že neměli k dispozici dostatek zpřesňujících informací, které by menopauzu charakterizovaly lépe. Zároveň s touto definicí však Dancey et al. přiznávají, že ne všechny ženy, která jsou nad tímto limitem menopauzu už prodělaly a zároveň některé ženy mladší 45 let už jsou ve fázi postmenopauzální.

K jinému typu definice se přiklání Saal et al., 1994, menopauza má být posledním menstruačním cyklem u člověka či u primátů, přičemž nezáleží na tom, jestli se jedná o cyklus ovulační nebo anovulační (Saal et al., 1994). Mnohem častěji se vyskytující definice se týkají doby bez pravidelného menstruačního krvácení, která předchází samotné menopauze. Například Ceccarelli et al., 2001, definoval ve své práci menopauzu jako období šesti po sobě následujících měsíců bez menstruace. Asi nejvíce užívanou definicí je ta, kterou publikovala v roce 1981 Světová zdravotnická organizace, WHO. Tuto definici používají například Ahlborg et al., 2003, menopauza potom znamená permanentní ztrátu menstruace v důsledku zastavení folikulární aktivity. K stanovení menopauzy přistupujeme po 12 měsících bez menstruačního krvácení a po naměření zvýšené hladiny folikulostimulačního hormonu (FSH).

Jiný pohled na tento jev nabízí ve své práci Walker et al., 2008, kteří uvádí, že menopauzu lze definovat jako ztrátu sekrece ovariálních steroidních hormonů v důsledku degradace oocytů a okolního folikulárního ústrojí (Johnson et al., 2004). Walker et al. dále uvádí, že tato definice je univerzálnější, než dříve zmíněné, a to hlavně proto, že předchozí definice stavějí na druzích, které vykazují menstruaci – tedy pravidelný vaginální výtok krve. Naopak tato definice více podtrhuje roli ovariálních změn v ukončení reprodukčního života a diskontinuální menstruace je pouze jedním komponentem této definice. Díky této definici skrze fyziologii můžeme dojít k většímu zevšeobecnění pojmu, což nám umožní aplikovat tuto definici na reprodukční stárnutí mnoha druhů, například primátů.

Definice menopauzy by měla tedy pojmut fyziologické, ale i anatomické a biochemické změny, které se váží s ukončením cyklické činnosti vaječnicků, nehledě na to, jestli je přítomné či nepřítomné menstruační krvácení. Walker et al. definují v návaznosti na tyto argumenty definici tak, že se jedná o permanentní a nepatologické zastavení ovulace, které je svázáno s určitým věkem (Walker et al. 2008).

V této práci se bych se chtěla přiklonit k definici, kterou použili Walker et al., 2008, protože je aplikovatelná nejen na člověka, ale i na živočichy, kteří nevykazují pravidelné menstruační krvácení. Jelikož se nebudu zabývat pouze menopauzou u člověka, ale i obdobnými jevy u dalších sociálně žijících savců, tak se jedná o východisko, které je pro účely této práce klíčové.

2.1.2.2. Fyziologické pozadí jevu u člověka

U savců dosahuje počet oocytů svého maxima před narozením a v průběhu života se jejich množství zmenšuje, menopauza by pak měla nastat ve chvíli, kdy se zásoby zcela vyčerpají (Saal et al., 1994). U žen dochází se zvyšujícím se věkem k výrazným změnám ve funkci vaječnicků a s tím spojeným odlišným hormonálním profilem. Zjednodušeně by se dalo říci, že menopauza nastává v důsledku snížení počtu folikulů a redukovanou činností vaječnicků. Tyto jevy pak mají za následek snížení sekrece progesteronu a estrogeneru (Lahdenpera, Lummaa, Russell, 2004). Fázi menopauzy předchází takzvaná perimenopauza. Jedná se o období změn ve funkci vaječnicků, které nastává 2-8 let před poslední menstruací. V tomto období dochází u žen k zvyšování nepravidelností menstruačního cyklu v důsledku snížení počtu folikulů, s čímž je spojena i změna hladiny hormonů. Dochází ke snižování produkce estrogenů, což má dále i vliv na produkci LH, může docházet k anovulačním cyklům. Dále dochází k náhlým pocitům zvýšeného tepla spojeného se zvýšenou mírou pocení. Tyto stavy nastávají zhruba 2 roky před poslední menstruací. Koncentrace FSH může být v období perimenopauzy zvýšena až na hladinu srovnatelnou s obdobím po menopauze, avšak dochází k opakovaným poklesům koncentrace až na hladinu charakteristickou pro fertilní období (Greendale, Lee, Arriola, 1999, Tsavachidou, Liebman, 2002).

S obdobím menopauzy je též spojován termín klimakterium. Dalo by se říci, že tento termín rámcově koresponduje s termínem perimenopauza. Oproti menopauze se jedná o poměrně dlouhé období. Dochází k postupné ztrátě schopnosti se rozmnožovat, k změnám hormonálního profilu, funkcí pohlavní soustavy, ale i s tím spojeným modifikacím jiných částí těla (González, 1997 v Frutos et al., 2002). Po ukončení ovulačních cyklů, a tedy s nástupem menopauzy, dochází k vzestupu hladiny LH a FSH. Tento vzestup FSH však nemá vliv na hladinu estrogeneru, protože je limitována exprese FSH receptorů ve folikulech, což je činí necitlivými k FSH. S obdobím menopauzy je tudíž spjat i pokles hladiny estrogenů a progesteronu (Tsavachidou, Liebman, 2002).

2.1.3. Teorie vysvětlující evoluci menopauzy u člověka

Při studiu evoluce menopauzy u člověka jsme postaveni před dvě zásadní otázky.

1. Proč se objevila menopauza u žen v průběhu evoluce člověka?

2. Jaké důvody a procesy k tomuto jevu vedly?

V zásadě můžeme jmenovat dva hlavní přístupy, které se zaobírají objasněním výše položených dotazů.

V prvním případě se vědci domnívají, že menopauza je pouze jakýmsi vedlejším efektem jiných dějů probíhajících v organismu. Druhý možný přístup je ten, že menopauza se mohla vyvinout jako adaptace, která našim předkům přinášela určité výhody (Kuhle, 2007).

V této práci bych se chtěla spíše držet druhého přístupu, který vnímá menopauzu jako adaptaci.

2.1.3.1. Teorie babičkovství

Dnes nejrozšířenější hypotézou je "Grandmother hypothesis" (Hawkes 1997,1998). Babičky mají podle tohoto konceptu nezanedbatelnou roli při výživě a výchově svých vnoučat. Dalo by se říci, že tato hypotéza hledá za vznikem menopauzy zvýšení inkluzivní fitness² ženy a nabízí mimo jiné odpověď na to, proč a jak lidé mohou mít několik vysoce závislých potomků na mateřské péči v jednom čase (Hawkes, 2003). V přírodě dochází standardně ke zvyšování inkluzivní fitness mladých jedinců tak, že pomáhají svým rodičům s výchovou mladších sourozenců. Činí tak v prereprodukčním věku, někdy i odkládají svou vlastní reprodukci, aby mohli pomáhat. Situace, kdy si jedinec zvyšuje svou inkluzivní fitness až v postreprodukčním období je však velmi neobvyklá (Hamilton, 1964). Pomocné péči o příbuzné jedince bývá někdy přikládána taková váha, že postmenopauzální fáze zaujímá zvláštní status a nebývá neztotožňována s postreprodukční fází (Volland, 2008). Dle jeho názoru je pro toto období mnohem výstižnější termín „postgenerativní fáze“.

Teorie babičkovství však objímá mnohem širší spektrum jevů týkajících se menopauzy. U starších žen dochází spolu se somatickým stárnutím k rapidnímu zvýšení rizik spojených s dalšími porody. I kdyby tedy byla zachována fertilita do vyššího věku,

² inkluzivní fitness- jedná se o schopnost jedince předat své geny do další generace skrze pomoc dalším příbuzným jedincům, kteří sdílejí část genů s daným jedincem. Jedná se též o možné objasnění altruismu (Hamilton, 1964).

rizika spojená s těhotenstvím by převládla, a to by mělo za efekt zvýšení mortality. Došlo tedy k vývoji období, kdy se sice žena už dále rozmnožovat nemůže, ale podílí se významnou měrou na přežívání potomků svých příbuzných (Hawkes, 2003). Babičky představovaly podle hypotézy babičkovství nezastupitelnou roli ve vývoji a výživě potomků svých příbuzných. Tím, že babičky pomáhají ve výživě svých vnoučat, ulehčují tak práci svým dcerám. Ty se pak mohou zaměřit na vlastní přímou reprodukci a mít kratší intervaly mezi jednotlivými porody. Svým stávajícím potomkům matky nemusí věnovat tolik péče, protože část břemene výchovy na sebe převezme babička (Hawkes, Jones, 2005). Babičky by se měly dožít ideálně toho věku, kdy jejich vlastní potomci dosáhnou menopauzy.

Mortality rates accelerate from the time that offspring begin to terminate reproduction suggests that selection for post-reproductive longevity is deferred only until a woman's own offspring finish reproducing and can become the future generation of helpers (Lahdenpera et al., 2004).³

Nejen při studiu menopauzy, ale i při jiných výzkumech jsou zásadní data získaná studiem lovecko-sběračských kmenů. Takovéto výsledky nám totiž mohou poskytnout informaci o situaci v preindustriálních společnostech a lépe z nich odvodíme evoluční počátky zkoumaného jevu. Doklady o užitečnosti žen v postreprodukčním věku pocházejí například z etnografických studií v Tanzanii. Bylo zjištěno, že v lovecko-sběračských kmenech Hadza babičky představují obrovský přínos pro společnost. Díky svým zkušenostem získávají potravu snáze a efektivněji. Děti se sice též zapojují při získávání potravy, ale jejich efektivnost je pochopitelně mnohem menší (Hawkes, 2003).

Další studie podtrhující zvýšení inkluzivní fitness byly provedeny na datech pocházejících z Finska a Kanady. Tato data byla shromážděna v průběhu 18. a 19. století. Byl zkoumán vliv ženy v postreprodukčním období života na počet zanechaných vnoučat. Babičky získávaly s každým desetiletím po 50. roce života dvě vnoučata navíc. Čím déle zůstávají matky naživu po začátku reprodukce svých dětí, tím větší je

³ Mortalita matek se výrazně zvyšuje v době, kdy u potomků začíná docházet k snížení schopnosti reprodukce. To by znamenalo, že selekce ve prospěch postreprodukčního života žen se uplatňuje pouze do té doby, než potomci sami dosáhnou ukončení reprodukce a stávají se další generací helperů.

reprodukční úspěch těchto potomků. Tyto výsledky byly i přes značnou kulturní a sociální odlišnost obou zemí si navzájem velmi podobné (Lahdenpera et al., 2004). V neposlední míře se babičky uplatňují nejen při pomoci s výchovou a výživou vnoučat a dalších příbuzných jedinců, ale též se jedná o nositelky tradic. Jedná se často o specifické tradice týkající se pouze jednoho kmenu či rodiny. Jindy může jít ale i o obecně platné kodexy v rámci společnosti, či národa.

V kontrastu s těmito studii však stojí data získaná studiem jihoamerických lovecko-sběračských kmenů Ache a Hiwi. Postreproduktivní ženy těchto kmenů neseženou za den ani polovinu množství jídla, kterou potřebuje k doplnění energie dospělý muž. Jejich přínos pro společnost není zdaleka tak veliký jako u afrických Hadzů (Kaplan et al., 2000). V opozici proti hypotéze babičkovství vystupuje i Kaplan, který tvrdí, že tato hypotéza předpokládá, že učení se vyvinulo jako důsledek dlouhého období dětství, nikoliv se jednalo o jeho příčinu. Dále namítá, že hypotéza nevysvětluje, proč by měli muži žít stejně dlouho jako jejich partnerky. Argumentuje zde tím, že muži mají jiné reprodukční cíle, než ženy, a to přímou reprodukci, nikoliv snahu o přežití již stávajících jedinců. Za třetí, Hawkes neobsáhla ve své teorii neodmyslitelnou roli muže při výpomoci ženě (Kaplan et al., 2000). Jak píše Peccei, 2001, ženy v žádné fázi života neposkytují odkojeným potomkům takové množství potravy, jako muži. Navíc je celkově pro ženy v postreprodukční fázi neobvyklé, aby získávaly nadbytek potravy a tím přispěly k výživě příbuzných (Kaplan et al., 2000).

Dalo by se říci, že právě aspekt mužské péče zohledňuje ve své teorii Barry X. Kuhle. Otec má při výživě též nezanedbatelnou roli a s vyšším věkem se snižuje jak produktivita matky, tak zároveň i produktivita otce. Nové potomstvo by tedy už nemělo tak kvalitní přísun živin, které jsou tolik důležitým faktorem. Je proto i pro otce výhodnější věnovat pozornost už žijícím potomkům (Kuhle, 2007).

Další opoziční názor zastávají Ward et al., 2009, kteří vysvětlují, že mnoho navazujících prací nenašlo oporu pro hypotézu babičkovství při studiích dalších sociálních druhů. Jednalo se například o lvy a paviány (Packer et al., 1998) a dále o makaky (Fedigan, Pavelka, 2001).

2.1.3.2. Hypotéza reprodukčního konfliktu

Tato hypotéza předpokládá, že ženská reprodukce se vyvíjela tak, aby byla co nejvíce eliminována reprodukční kompetice mezi jednotlivými generacemi v jedné skupině. Oproti jiným primátům dochází u lidí mnohem méně k překrytí reprodukčního

období matek a dcer (Cant a Johnstone, 2008). Jak dále píše Cant a Johnstone, 2008, reprodukčně podmíněná kompetice vedla i u jiných druhů k oddělení jednotlivých reprodukčně aktivních generací, většinou se však rozmnožují starší jedinci na úkor mladších (Macdonald et al., 1983, Wasser et al., 1983, Brown, 1987, Moehlman, 1989, French, 1997), u lidí je tento trend opačný. Odpověď na otázku, proč tomu tak je, by mohla nabídnout odlišná míra filopatrie⁴ mužů a žen. Když se žena provdá do nové skupiny, její příbuznost k ostatním členům je nízká nebo žádná (viz. dále kapitola 2.1.5. Evoluční počátky). V tuto chvíli je výhodnější investovat do přímé reprodukce. Čím je však žena starší, její příbuzenské vztahy k ostatním členům se stávají silnější a může zvolit i výpomoc při výchově příbuzných, místo přímé reprodukce (Cant a Johnstone, 2008).

Jak je patrné z výše zmíněného, spíše než alternativou k Hypotéze babičkovství, je Hypotéza reprodukčního konfliktu jejím doplněním a nástavbou.

2.1.3.3. Teorie pečující matky

Peccei (2001), se domnívá, že pokud je menopauza opravdu adaptací, tak klíč k jejímu vysvětlení, neleží v teorii babičkovství, ale spíše v pohledu ze strany matky. Argumentuje tím, že studie poukazující na investici babiček do svých příbuzných mohou stavět na zcela špatném základě. Tyto ženy, jelikož menopauzu zákonitě prodělávají, si už totiž nevybírají mezi přímou reprodukcí a zvyšováním inkluzivní fitness, ale mají jedinou možnost, a to pomáhat (Peccei, 2001).

Jak píše Lahdenperä et al., 2010, individuální selekce by tak měla upřednostňovat ty matky, které ukončí činnost svého reprodukčního systému dříve a věnují plnou péči již narozeným potomkům, a to z několika důvodů. Lahdenperä et al., 2010, pokračují, že za prvé, mají lidé abnormálně dlouhou dobu závislosti na matce, která se musí většinou v průběhu výchovy starat o několik potomků zároveň, za druhé, se stále se zvyšujícím věkem ženy rostou i rizika spojená s porodem (Williams, 1957, Packer et al., 1998, Moss de Oliveira et al., 1999, Peccei, 2001). Tím, že se matka vzdá dalšího rozmnožování, může svým stávajícím potomkům poskytnout více péče a tím zároveň i zvýšit jejich naději na přežití. Takovéto chování, kdy se z člověka stal vrcholový K-stratég, mohlo mít klíčový význam v evoluci člověka. Kdyby totiž matka neinvestovala tolik do svých potomků a vsadila by spíše na kvantitu než na kvalitu,

⁴ filopatrie - věrnost místu narození

nejspíše by se nevyvinuly komplexní rodinné struktury, které měly dále v evoluci člověka tak obrovskou roli.

Jistým nedostatkem této hypotézy je ale fakt, že není postavena na dostatečně silných statistických základech. Například pouze 3 studie se zabývaly tím, jaký vliv má ztráta matky na vývoj jejich potomků v různém věkovém rozpětí, přičemž žádná z nich nezahrnovala reprodukční následky této ztráty (Lahdenperä et al., 2010). Naopak žádný důkaz pro podpoření této hypotézy nepřinesla studie kanadských a finských demografických dat. Bylo zjištěno, že pouze smrt matky v prvních dvou letech života dítěte má vliv na jeho přežití v daném či následujícím roce. Jestliže však dítě překoná tyto kritické 2 roky bez matky, jeho další vývoj není výrazně ohrožen. Zdá se totiž, že po překonání tohoto období může být pro dítě postačující péče otce, či ostatních členů rodiny (Lahdenperä et al., 2010).

2.1.3.4. Menopauza jako prostředek k zabránění infanticidy

Jedná se spíše o minoritní přístup k evoluci menopauzy, avšak jistě i tato teorie může mít při studiu tohoto jevu svůj význam. Nabízí se však otázka, proč by žena měla podstoupit tak velkou změnu životní strategie jen kvůli tomu, aby zabránila infanticidě. V živočišné říši se totiž s fenoménem infanticidy setkáváme. Nejen u myši, kde je fenomén infanticidy dobře studován, ale též u i goril a šimpanzů se infanticida vyskytuje a bývá iniciována i ze strany matky mlád'at (McCarthy a vom Saal, 1985, Arcadi a Wrangham, 1999).

2.1.4. Menopauza u mužů?

Ačkoliv se v případě mužů nejedná o fyziologický jev, a tudíž mužská "menopauza" nespadá do definice, kterou jsem pro vymezení menopauzy pro tuto práci použila, tak u nich též nastává kulturně podmíněná varianta ženské menopauzy.

Jak píše Lahdenperä et al., 2007, o mužské menopauze můžeme hovořit, pakliže uvažujeme monogamní, či polyandrickou společnost (Paget, Timaeus, 1994). Mužská reprodukce je v těchto svazcích svázána s ženskou, a tudíž po skončení reprodukčního období ženy se už ani muž nerozmnožuje. V kontextu s přínosným postreprodukčním obdobím žen je nutné hledat podobné zvyšování inkluzivní fitness i u mužů. Dále Lahdenperä et al., 2007 navazují, že ačkoliv jsou striktně monogamní společnosti velmi vzácné, většina sňatků (až na extrémně polygamní společnosti) bývá monogamního rázu (tzn. až 80%) (Marlowe, 2003).

Analýzou demografických dat získaných studiem Tsimanů (etnická lovecko-sběračská skupina žijící v Bolívii) bylo zjištěno, že 90% mužů, jejichž partnerky dosáhly menopauzy, se již dále nerozmnožovalo (Kaplan et al., 2010).

Jak píše Lahdenpera et al. (2007), studiem dat, která byla získána v preindustriální finské společnosti, kdy můžeme hovořit o striktně monogamních manželstvích (Luther, 1970), byly získány podklady pro zkoumání významu dlouhého postreprodukčního období u mužů. Výsledkem tohoto bádání bylo zjištění, že dědečkové se významnou měrou nepodílejí na zvýšení reprodukčního úspěchu svých potomků, a tudíž ani zároveň nezvyšují svou inkluzivní fitness. Mužská dlouhověkost se tedy nejspíše musela vyvinout jako prostředek pro získání více potomků aktivní reprodukci v polygynních společenstvech nebo k tomu došlo prostým získáním genů dlouhověkosti od žen (Lahdenpera et al, 2007).

Muži jsou pro partnerky se zvyšujícím se věkem méně atraktivní, a to převážně ze dvou důvodů. Za prvé, jelikož potomci jsou dlouhodobě na obou rodičích závislí a muži zastávají velmi významnou roli při výživě. Sňatek mladé ženy se starším mužem by byl nevýhodný, a to hlavně proto, že muž by nejspíše zemřel ještě před tím, než by žena ukončila svůj reprodukčně aktivní úsek života. Musela by se pak sama starat o dosud nesamostatné potomky (Kaplan et al., 2010). Za druhé, starší muž bude spíše mít už existující závazky z minulých let, co se péče o potomky týče. Hrozí nebezpečí, že péče takového muže o další potomky, které by měl s novou ženou, by nemusela být tak kvalitní a dokonce by mohla být i nedostačující (Kaplan et al., 2010).

2.1.5. Evoluční počátky

Jelikož menopauza není spojena s výraznými morfologickými přestavbami, jsme při datování vzniku menopauzy u člověka odkázáni na nepřímé důkazy a spíše se snažíme spojovat vznik menopauzy s jinými evolučními změnami, které člověk prodělal. Existují paleodemografické důkazy vypovídající o existenci dospělých jedinců, kteří se již dožívali značného stáří, v období svrchního paleolitu. To by znamenalo, že lidskou populaci provází dlouhověkost již od nejstaršího období lidských dějin a je to tudíž jedním ze základních kamenů biologie člověka. (Kaplan et al., 2010).

Mezi první písemně doložené památky o existenci menopauzy patří zmínka z Bible, kde se v knize Genesis píše:

Abraham i Sára byli staří, sešli věkem, a Sáře již ustal běh ženský (Bible, 1979)

S menopauzou je tedy lidstvo dobře obeznámeno minimálně 3 000 let (Peccei, 2001), ale je jasné, že kořeny tohoto jevu sahají mnohem dále do minulosti. Při sledování vývoje menopauzy se nabízí otázka, proč se menopauza vyvinula jen u několika druhů? Dalo by se totiž říci, že předpoklady pro menopauzu (dlouhověkost a kooperativní způsob života) bychom našli u mnoha druhů.

Odpověď by mohla ležet ve změnách věkově specifické příbuznosti k ostatním členům skupiny, které jsou charakteristické právě pro druhy vykazující menopauzu (Johnstone, Cant, 2010). Pakliže mateřskou skupinu opouštějí samice nebo rozmnožování neprobíhá lokálně, příbuznost samic k samcům časem roste. Samice sice začíná svůj reprodukční život v nepřibuzné skupině, a tudíž její počáteční příbuznost k ostatním samcům je nízká. Její synové však většinou zůstávají spolu s matkou ve skupině, což vede ke zvyšování vzájemné příbuznosti. Příbuznost jednotlivých samic časem roste i k jiným lokálně se rozmnožujícím párům, a tudíž i k jejich potomkům (Johnstone a Cant, 2010). Jak uvádí Johnstone a Cant, 2010, většina sociálních savců vykazuje společenskou strukturu, v níž samci opouštějí mateřskou skupinu (Clutton-Brock 1989; Lawson Handley, Perrin 2007).

Oproti tomu některé ukazatele nasvědčují tomu, že se člověk vyvíjel ve společnosti strukturované tak, že spíše ženy opouštěly mateřskou skupinu. Johnstone a Cant, 2010 dále uvádí, že zprv, i u našich nejbližších příbuzných, šimpanzů (a to jak *Pan troglodytes*, tak *Pan paniscus*) jsou migranti mezi skupinami spíše samice (Pusey et al. 1997; Nishida et al. 2003; Langergraber et al. 2007, Eriksson et al. 2006), též i u dalšího velmi příbuzného druhu, u goril, je situace obdobná (Yamagiwa, Kahekwa 2001, Stokes et al. 2003). Zadruhé, v lovecko-sběračských skupinách je odchod ženy z mateřské do manželovy rodiny mnohem častější, než opačné schéma (Ember 1978; Marlowe 2004).

Z takto se vyvíjejících příbuzenských vztahů u některých kytovců a lidí můžeme předpokládat rozvoj pomocného chování ne v mládí, jako u většiny jiných druhů, ale naopak ve vyšším věku (Johnstone a Cant, 2010). Toto nás opět vede k teorii

babičkosvství apod. Podle této teorie by se tedy menopauza mohla vyvinout spolu s ustálením zvyků, kdy se ženy odcházely „provdat“ do sousední skupiny. Zdá se též logické předpokládat, že přeměna ze způsobu života třetihorního primáta v lidský byla dokončena v době, kdy se objevil anatomicky moderní člověk, *Homo sapiens* (Peccei, 2001).

Jak dále píše Peccei, 2001, jelikož děti prodělávají postnatálně další velice složitý vývoj, při kterém je nezbytná přítomnost matky, vyžadují zvýšenou míru péče. Maximální délka života přesáhla hranici 50 let již u prvních *Homo erectus*, což by mohlo poukazovat na vznik menopauzy už někdy před 1,8 miliony lety (Wood, Collard, 1999, Hammer, Foley, 1996). Peccei však dále uvádí, že první zástupci *Homo erectus* však obecně nejsou spojováni s jevem opožděné dospělosti (Wood, Collard, 1999, Smith, 1991, Smith, 1993), který se zdá být jedním z klíčových jevů, které vedly ke vzniku menopauzy u moderního člověka.

Zdá se, že posuny v životních strategiích a zvětšování velikosti mozku spolu korelovaly. U pozdějších zástupců *Homo erectus* měl mozek kapacitu 1 200 cm³, což bylo o 700 cm³ více, než u prvních zástupců rodu *Homo* (např. Blažek, 2005). Taková extrémní změna ve velikosti mozku s sebou musela přinést určité inovace. Docházelo tedy k tomu, že spolu se zvětšováním velikosti mozku docházelo zároveň i k prodloužení období dětství. Tím, že se prodloužilo toto jedno období, došlo pochopitelně i k prodloužení celkového života. Díky možnostem učení mohlo zároveň docházet i k zlepšování strategií pro získání potravy (Kaplan et al., 2000). Dále mohly začít vznikat různé kulturní inovace, které mohly být předávány prostřednictvím řeči (Blažek, 2005).

Ať už se jedná o spojitost mezi zvětšováním mozku a prodlouženou dobou závislosti dítěte na matce, či o míru filopatrie, je dosti pravděpodobné, že při evoluci menopauzy hrály všechny výše zmíněné faktory určitou roli. Jelikož však musel být vznik menopauzy a dlouhého postreprodukčního období evolučně velmi zdlouhavý proces, domnívám se, že se jedná spíše než o jev z novodobé historie člověka, o fenomén velmi evolučně starý, který provázel evoluci rodu *Homo*.

2.2. Menopauza a reprodukční délka u ostatních sociálně žijících savců

Obecně nelze charakterizovat tak širokou skupinu ani v ohledu reprodukční délky, ani v ohledu předčasného ukončení reprodukce. Aby bylo možné lépe nastínit situaci u sociálně žijících savců, vyberu tedy z této taxonomické jednotky některé skupiny, které jsou z různých důvodů pro studium zmíněných aspektů reprodukce zásadní či zajímavé.

2.2.1. Primáti

Studie prováděné na primátech jsou obecně jedny z nejpodstatnějších, protože se jedná o linii člověku evolučně nejbližší. Lze tak modelovat historii lidského vývoje, a to nejen z hlediska reprodukční délky či menopauzy.

2.2.1.1. Šimpanzi

Ve srovnání s lidmi vykazují šimpanzi sice mnohem menší podíl lovu při získávání potravy, ale na druhou stranu při srovnání s opicemi používají mnohem vynalézavější techniky. V tomto smyslu pak představuje jejich vysoká vyspělost a inteligence stejný druh evolučních sil, které separovaly člověka od jiných primátů (Kaplan et al., 2000). Vzhledem k těmto závěrům, ale i dalším evolučním důvodům, je možné, aby nám studium šimpanzů mohlo dopomoci k objasnění evoluce reprodukční délky a menopauzy u člověka?

Ve srovnání se šimpanzi by lidská dlouhověkost mohla být výsledkem shromažďování zdrojů a celkové podpory v rámci kmene či komunity. Tato vzájemná podpora měla totiž za následek, že byla mnohonásobně snížena úmrtnost, která by normálně následovala například po zranění nebo nemoci. Jestliže měla právě lidská kooperace a vzájemná podpora za následek prodloužení lidského života, je potom možné hledat rozdíl mezi lidským a šimpanzím věkem právě v kulturních aspektech života obou druhů (Hawkes et al., 2003).

Bylo prováděno poměrně velké množství výzkumů ohledně menopauzy u šimpanzů (např. Hawkes et al., 2003, Thompson et al., 2007, Walker et al., 2008), avšak velká část těchto bádání probíhala v zajetí, kde mohlo docházet ke zkreslení výsledků oproti volně žijícím jedincům. Jedna z těchto studií dochází k zajímavým výsledkům, a to, že většina zkoumaných samic byla plodná až do konce života (Lacreuse et al., 2008).

Existují studie, které podporují teorii o přítomnosti menopauzy u šimpanzů. Jak píše Walker et al., 2008, menopauza by u šimpanzů mohla nastávat někdy mezi 35. až 40. rokem, podporu pro tyto závěry přinesla data z výzkumu volně žijících šimpanzů, kdy 28 % samic ze zkoumané skupiny prošlo menopauzou po 30. roce života (Nishida et al., 2003). Dále však, v kontrastu s těmito výsledky, Walker et al., 2008, uvádí alternativní data, která prezentovala studie prováděná na Harvardu v roce 2007.

Thompson et al., 2007, v této studii tvrdí, že šimpanzi mívají poněkud ranější počátky reprodukce a v průběhu života se oproti lidem více množí. Jinak jsou si však reprodukční období lidí a šimpanzů velmi podobná. U obou druhů dochází například ke snižování porodnosti ve čtvrté dekádě života. K patrným rozdílům dochází až teprve v pozdějším období. U šimpanzů v závislosti na zvyšujícím se věku dochází ke snížení nejen reprodukční zdatnosti, ale též i celkové kondice. Pouze 7% samic se dožilo 40 let, přičemž k reprodukci nadále docházelo ve všech pěti zkoumaných populacích. Tato studie vypovídá o tom, že reprodukční stárnutí u šimpanzů, narozdíl od lidí, koreluje mnohem více se somatickým stárnutím. Výsledkem je tedy to, že u volně žijících šimpanzů nedochází k dlouhému postreprodukčnímu období (Thompson et al., 2007).

Navíc, jak píše Hawkes, 2003, mezi volně žijícími šimpanzy (Hill et al., 2001) pouze 5% samic dosahuje věku, kdy by potenciálně mohly ukončit svou reprodukční fázi života. Jedná se o tak malé číslo, že je statisticky v podstatě nepodchytitelné.

Se zajímavou myšlenkou přichází Hawkes a Smith, 2010, a to, že šimpanzi by prodělávali menopauzu ve stejném věku, jako lidé, jen kdyby žili dostatečně dlouho.

Z výše zmíněných informací je tedy možné usuzovat, že ačkoliv má šimpanzi a lidské reprodukční období vcelku obdobný průběh, jeho ukončení u obou druhů je rozdílné. Zdá se, že šimpanzi ve volné přírodě prodělávají menopauzu jen velmi vzácně, a tudíž jejich ukončení reprodukce je jako u většiny jiných živočichů často spojené se smrtí.

2.2.1.2. Ostatní primáti

Studie reprodukční délky života prováděné u paviána anubi (*Papio anubis*) ukázaly, že mortalita u samic je nejnižší mezi 4. a 5. rokem života. Po tomto mezníku dochází ke zvyšování úmrtnosti, přičemž žádná samice se nedožila více než 27 let. Míra porodnosti však oproti tomu zůstává konstantní až do 21 let a až potom dochází k jejímu

snížení. Spolu se sníženou hladinou fertility dochází i ke změnám v menstruačním cyklu, nepravidelnosti narůstají po 23. roce života (Packer et al., 1998).

Zvláště dobře prostudovaným druhem je Makak rhesus (*Macaca mulatta*). I u něj byl sledován výskyt menopauzy. Data pocházejí většinou z laboratorních podmínek a tudíž nemusí odpovídat skutečné situaci ve volné přírodě. Za těchto umělých podmínek u makaků byla pravá menopauza pozorována kolem 25. roku života (Walker et al., 2008).

Jak píše Walker et al., 2008, při studiu volně žijících orangutanů sumaterských (*Pongo abelii*) se nepodařilo prokázat výskyt menopauzy u tohoto druhu (Wich et al., 2004). To však neznamená, že menopauzu nemají, možná se ji v dané studii pouze nepodařilo podchytit. Naopak, jak uvidíme v kapitole 3, v umělých podmínkách byla menopauza i výrazně dlouhé postreprodukční období zaznamenáno (Atsalis a Margulis, 2008).

All menstruating primates can potentially experience the senescent cessation of menses, or menopause, if they live long enough

(Robson, Wood, 2008).⁵

Toto tvrzení naznačuje, jak moc záleží při studiu menopauzy na okolních podmínkách. Pakliže jsou vnější faktory příznivé a primáti se dožijí dostatečně vysokého věku, mají naději prodělat menopauzu. Proto je velmi důležité výrazně odlišovat výsledky studia menopauzy u jedinců žijících v zajetí a ve volné přírodě.

2.2.2. Kytovci

Nedávno bylo zjištěno, že menopauzu a dlouhé postreprodukční období vykazují i jistí zástupci z řádu kytovců (Cetacea). Zvláště výrazný projev menopauzy byl zjištěn u kosatky dravé (*Orcinus orca*) a u kulohlavce Sieboldova (*Globicephala macrorhynchus*). Tyto dva druhy se vyznačují naprosto charakteristickým způsobem života v matrilineárních společenstvech, kde hraje vzájemná příbuznost velkou roli (Foote, 2008). U kosatky dravé bylo prováděno testování hypotéz vysvětlující menopauzu u člověka. Bylo zjištěno, že samice, jejichž matky jsou stále ještě naživu,

⁵ Všichni primáti mající menstruaci mohou teoreticky vykazovat ukončení reprodukce, či menopauzu, jestliže žijí dostatečně dlouhou dobu.

mají o něco delší reprodukční fázi. Výsledky však nebyly natolik významné, aby z nich bylo možné vyvozovat konkrétní závěry. Díky malé velikosti vzorku nebylo též možné prokázat, zda-li mají babičky vliv na reprodukci svých dcer. Zdá se však, že na vývoj vnoučat nemají babičky vliv téměř žádný. Jediný významnější rozdíl byl pozorován v přežívání mláďat starých 3 roky, kdy mláďata bez babičky měly poněkud vyšší mortalitu než mláďata s žijící babičkou. I přes toto zjištění však výsledky nebyly dostatečně průkazné, aby bylo podle nich možné potvrdit hypotézu babičkovství u kosatek (Ward et al., 2009).

Jeden z možných přístupů k hledání evolučních pilířů menopauzy u člověka jsem nastínila v kapitole 2.1.5., *Evoluční počátky*. Jednalo se o míru filopatrie u samců a samic. U kytovců se zdá být tato hypotéza neaplikovatelná, jelikož filopatrická jsou obě pohlaví a dochází pouze k páření mimo mateřskou skupinu. Přesto však dochází k zvyšování příbuznosti stárnoucí samice k samcům ve skupině, což mohlo vést ke vzniku menopauzy a dlouhého postreprodukčního období u zmíněných druhů kytovců (Johnstone a Cant, 2010).

Důvodem, proč se menopauza u těchto kytovců objevila, by mohla být například i vysoká investice, kterou kladou matky do svých potomků. U kulohlavce Sieboldova kojí matka svá mláďata 14 let, což naznačuje velkou míru závislosti potomka na matce, stejně jako je tomu u lidí (Perls a Fretts, 2001).

2.2.3. Další skupiny sociálně žijících savců

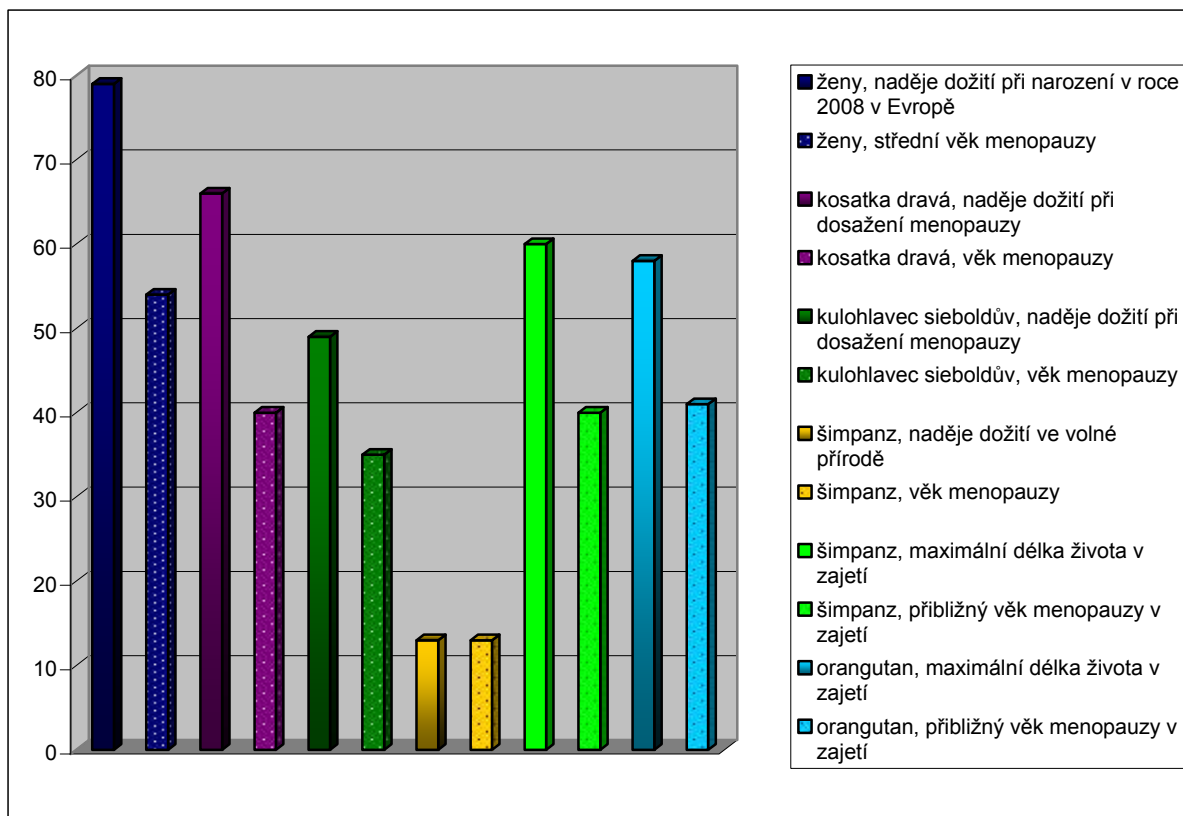
U lvích samic je hladina mortality nejnižší mezi 3. a 4. rokem života. Žádná lvice se nedožila více než 17 let. Porodnost zůstává relativně konstantní až do 14 let, pak dochází k jejímu snižování. Dokladem je značně zmenšující se velikost vrhu po dosažení tohoto věku. Ve 14 letech má lvice před sebou zpravidla ještě 1,8 let života, postreprodukční délka života nejspíše souvisí s krátkou dobou nutnou k dosažení samostatnosti mláďat z posledního vrhu (Packer et al., 1998).

3. Komparace menopauzy a reprodukční délky u lidí a ostatních sociálně žijících savců

Jak píše Kaplan et al., 2000, ve věku patnácti let má šimpanz reálnou šanci se dožít dvojnásobku této hodnoty, tedy třiceti let. Naopak člověk má ve věku patnácti let před sebou průměrně ještě dalších 39 let. Navíc jedna třetina žen se dožívá postreprodukční fáze života, u šimpanzů se jedná jen o několik málo jedinců. Další srovnání se týká dožitých let. Šimpanzi se dožívají v 10% případů více než 40 let, zatímco u lovců sběračů se více než 15% jedinců dožívá 70 let. Rozdíl je také v intervalu mezi jednotlivými porody. U šimpanzů je toto období 1,5× delší, než u moderních lovců sběračů. Období dětství je však u lovecko-sběračských kmenů oproti šimpanzům 1,4× delší (Kaplan et al., 2000).

Výše zmíněná studie, spolu s poznatky, které byly shromážděny v kapitole 2.2.1.1. *Šimpanzi*, by se daly shrnout následovně. U šimpanzů má průběh reprodukční části života obdobný charakter jako u lidí. Zásadní rozdíly mezi oběma druhy můžeme zaznamenat až v období, ve kterém dochází k ukončení reprodukce. Ukončení reprodukce u šimpanzů je v naprosté většině spojeno s věkem dožití a zánikem jedince, zatímco u žen dochází k ukončení fertálního období, které zdaleka tolik nekoreluje s celkovým somatickým stárnutím a smrtí.

Jak vyplývá z grafu 1, mezi třemi velkými sociálně žijícími savci má šimpanz výjimečné postavení. Věk menopauzy se u něho shoduje s věkem dožití, protože nebyly předloženy dostatečně silné důkazy pro výskyt menopauzy u volně žijících šimpanzů - menopauza byla zaznamenána jen u několika málo jedinců (například Hawkes, 2003). Naopak u šimpanzů i orangutanů žijících v zajetí může být zaznamenáno poměrně dlouhé postreprodukční období, nicméně tato data nejsou zdaleka tak hodnotná, jako data získaná studiem volně žijících jedinců. Navíc je potřeba zdůraznit, že se jedná o maximální možné postreprodukční období, kterého mohou tyto druhy dosáhnout. Je tedy nutné vzít v potaz, že narozdíl od údajů týkajících se člověka, kosatky, kulohlavce i šimpanze v zajetí, se jedná o extrémní údaje.

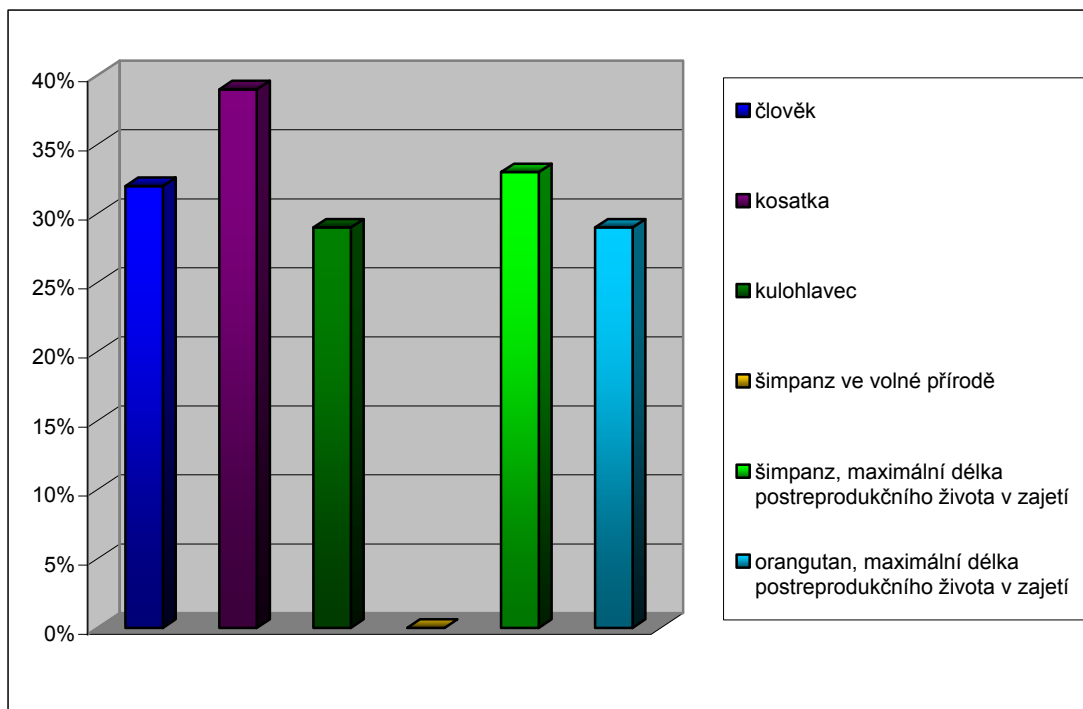


Graf 1 - srovnání věku dosažení menopauzy a věku dožití u vybraných živočišných druhů

Zdroje dat: 1. Ženy, naděje dožití - WHO, Global Health Observatory Database, 2. Ženy, střední věk menopauzy - Dratva et al., 2009 v Palacios, et al., 2010, 3. Kosatka dravá, naděje dožití a věk menopauzy, kulohlavec sieboldův, naděje dožití a věk menopauzy - Austad, 1997, 4. Šimpanz, naděje dožití ve volné přírodě, věk menopauzy - Finch, 2009, 5. Šimpanz, maximální délka života v zajetí a jeho přibližný věk menopauzy v zajetí, orangutan, maximální délka života v zajetí a jeho přibližný věk menopauzy v zajetí - Atsalis, Margulis, 2008

Jak píše Ward et al., 2009, je velice zajímavé, že u kosatek se dožívá menopauzy dokonce více jedinců, než u lidí. Přibližně 30% žen v lovecko-sběračských populacích se dožívá menopauzy. Jak dále uvádějí Ward et al., 2009, v případě volně žijících jedinců kosatky dravé se jedná o více než 50% samic (Ward, Holmes, Balcomb, 2008 a Olesiuk, Bigg, Ellis, 1990).

Graf 2 poukazuje na to, že u kytovců, stejně jako u člověka, je délka postreprodukčního života též velmi významnou periodou. Zvláště zásadní se zdá být tato perioda u kosatky dravé. Z následujícího grafu též plyne, že kosatky mají procentuálně postreprodukční délku života ze všech zmíněných druhů nejdelší, a to i přes to, že data o menopauze člověka pocházejí nikoliv z lovecko-sběračských kmenů, ale z Evropy.



Graf 2 - Relativní podíl postreprodukční délky života ku délce celého života (%)

Zdroje dat: 1. člověk - WHO, Global Health Observatory Database, Dratva et al., 2009 v Palacios, et al., 2010, 2. Kosatka dravá, kulohlavec sieboldův, naděje dožití a věk menopauzy - Austad, 1997, 3. Šimpanz ve volné přírodě - Finch, 2009, 4. Šimpanz, maximální délka života v zajetí, orangutan, maximální délka života v zajetí - Atsalis, Margulis, 2008

Při srovnání menopauzy, reprodukční i postreprodukční délky života u lidí s jinými sociálně žijícími savci zjišťujeme mezi zkoumanými druhy pochopitelně mnoho rozdílů. Zásadní je ale fakt, že primáti nevykazují menopauzu v té míře, jakou bychom mohli u nejpříbuznější skupiny očekávat (Walker et al., 2008, Thompson *et al.*, 2007). Naopak jistí zástupci z řad kytovců vynikají v oblasti postreprodukčního dokonce natolik, že v jistých parametrech (viz graf 2) převyšují člověka (Austad, 1997).

4. Odlišný úhel pohledu na evoluci menopauzy

V této kapitole se budu věnovat zvláštními případy menopauzy z různých oblastí živočišné říše. Zásadním významem této kapitoly je fakt, že existence menopauzy či ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím u tolika různých skupin organismů může vrhnout na evoluci menopauzy zcela jiný stín.

4.1. Postreprodukční období u bezobratlých

Fenomén postreprodukčního života není vlastní pouze savcům, jestli je možné i nadále mluvit o menopauze, záleží na definici tohoto jevu. Jelikož se však týká tento jev i živočichů, kteří mají jak fyziologickou, tak i morfologickou stavbu těla značně odlišnou od savců, bude korektnější nazvat tento stav obecně, jako postreprodukční období.

Nedávno byla v Japonsku prováděna studie na jednom druhu sociálně žijící mšice, *Quadrartus yoshinomyai* (Nipponaphidini). Tyto mšice se po většinu života rozmnožují partenogeneticky, a tudíž jsou si jedinci v kolonii vysoce příbuzní. Navíc si formují hálky, což ještě více podporuje sounáležitost (Uematsu et al., 2010). Hálky jsou formovány jedinou samičkou, která přivádí na svět živorodé bezkřídle samice. Potomky těchto bezkřídlych samic jsou okřídlené samičky, které vylétají z hálky a hledají svou druhou hostitelskou rostlinu. Bezkrídle samice zůstávají v hálce, nejčastěji právě v okolí otvoru, a v případě ohrožení produkují vazký sekret, kterým se lepí na predátora a tím jej imobilizují. Tímto činem se však zároveň odsuzují k jisté smrti a prokazují tak nejvyšší stupeň altruistického chování. Zajímavé je, že při studiu ve volné přírodě ani jedna z těchto bezkřídlych samic nenesla v abdomenu embryo a z laboratorních studií se jednalo pouze o 5%. Je nutné zmínit, že bezkrídle samičky v prereprodukčním i reprodukčním věku mívají velké množství embryí v abdomenu, z tohoto bylo odvozeno, že samičky, které chrání vstup do hálky jsou v postreproduktivní fázi. K této změně dochází s otevřením hálky, kdy téměř celý objem abdomenu zabírá lepkavý sekret sloužící k obraně. V období, kdy je hálka uzavřena, všechny bezkrídle samice mají v abdomenu embryo, což naznačuje, že původně mají všechny bezkrídle samičky reprodukční potenciál (Uematsu et al., 2010).

4.2. Omezenost antropocentrického pohledu

Stejně jako u mnoha jiných výzkumů nás i při studiu evoluce menopauzy a postreprodukčního období svazuje poměrně silný vliv antropocentrismu. Často nás ve studiích utvrzují v tom, že ten či onen jev je vlastní pouze člověku a jak moc jsme jako druh výjimeční. Předchozí podkapitola přitom jasně ukazuje, že ukončení reprodukce a investice energie do jiných činností, které mohou pomoci k přižití příbuzných jedinců, nemusí být v živočišné říši zdaleka tak vzácná.

4.3. Postreprodukční období u jiných obratlovců

Zastavení ovulace ve středním věku, následované obdobím života, kdy se už daný jedinec nemůže rozmnožovat, bylo spolehlivě dokumentováno u širokého spektra obratlovců v zajetí nebo za jiných vhodných podmínek (Reznick et al., 2006). Podle Reznick et al., (2006) mezi tyto druhy patří například živorodka duhová (Comfort, 1961), plata skvrnitá (Schreibman et al., 1989), křepelka japonská (Woodard et al., 1971, Cherkin et al., 1977, Ottinger, 2001), andulka (Holmes et al. 2003), laboratorní krysa, myš (Faddy et al., 1983, Gosden et al., 1983, Nelson et al., 1985), či oposum (Austad, 1993) a někteří primáti (VomSaal et al., 1994, Austad et al., 1994, Gage, 1998).

I přes to, že ryby, na rozdíl od savců, jsou považovány za živočichy produkující primární oocyty po celý svůj život, bylo nalezeno předčasné ukončení reprodukce i u této skupiny, a to u živorodky duhové (*Poecilia reticulata*). V populaci živorodek, která byla vystavena vyšší míře predačního tlaku s dostatkem potravy, prodělávalo postreprodukční období až 76% jedinců. Jedinci s vyšší mírou predačního tlaku jsou totiž nuceni rozmnožovat se dříve a častěji, což pak následně koreluje se zvýšeným procentem jedinců v postreprodukční fázi (Reznick et al., 2006).

4.4. Diskuse

To, že menopauza není vlastní pouze lidem může být pro někoho překvapující novinkou. To že bychom ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím našli i u nižších obratlovců, ryb (Reznick et al., 2006), už zní až znepokojivě, ale to, že se tento jev vyskytuje i u bezobratlých živočichů (Uematsu et al., 2010) je skoro až neuvěřitelné. Spíše než jako výsledek kin selekce, může být ztráta fertility ve středním věku a postreprodukční období života alternativně spjata s prodloužením života ve zvláště dobrých podmínkách. Tyto podmínky jsou většinou dány dobrou výživou a neobvykle nízkou mírou mortality způsobenou parazity, predátory, nemocemi

a jinými faktory (Reznick et al., 2006). Je nasnadě, že s takovými podmínkami se většinou ve volné přírodě nesetkáme a jedná se tudíž spíše o umělé laboratorní podmínky.

Zásadní je ale fakt, že ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím souvisící s prodloužením života, lze navodit u řady druhů v příhodných podmínkách. Tento jev tedy nemusí být nutně spjat s fenoménem rodinné příbuznosti (např. Hawkes, 2003, Lahdenpera et al., 2004), na kterém často lidský model evoluce menopauzy staví. U člověka má ukončení reprodukce zvláštní charakter hlavně díky neobvykle dlouhému období, které následuje po menopauze.

Při uvažování evoluce menopauzy u člověka se zdá, že není vhodné dávat různé hypotézy vysvětlující tento jev tak ostře do kontrastu. Teorie jako takové se totiž navzájem nevylučují a sloučením určitých prvků těchto prací bychom se mohli mnohem více přiblížit k zjištění evolučních příčin vzniku menopauzy a k pochopení důsledků této události. Tento názor přiblížíme příkladem. Sloučením „Teorie babičkovství“ (např. Hawkes 1997, 1998) s „Teorií pečující matky“ (např. Peccei, 2001) by mohl vzniknout nový model, který by kladl důraz jak na zvýšení inkluzivní fitness babiček a jejich roli při péči o vnoučata, tak na snahu matky o výchovu a zvýšení naděje na přežití již žijících potomků.

Zajímavé jsou též výsledky, které nám poskytují studie zabývající se výskytem menopauzy u dalších druhů savců, popř. jiných taxonomických skupin živočichů (např. Foote, 2008, Packer et al., 1998, Uematsu et al., 2010). Oproti očekávání se u našich nejbližších příbuzných, šimpanzů, menopauza vyskytuje jen vzácně a spíše u jedinců chovaných v zajetí než ve volné přírodě. V kontrastu s těmito daty jsou výsledky studií prováděných na kytovcích (např. Foote, 2008), kdy se dozvídáme, že u několika zástupců této skupiny se menopauza vyskytuje, a to velmi často.

K vývoji menopauzy tedy zjevně nestačí, aby daný druh byl sociálně žijící, inteligentní a měl poměrně komplexní péči o potomky, jako tomu je např. u šimpanzů. Menopauza je spíše výsledkem vlivů komplexního souboru faktorů než jednoho nebo několika málo z nich. Je zřejmé, že mezi tyto vlivy by se dal zahrnout způsob kooperace, vliv prostředí, genetické predispozice a v neposlední řadě i evoluční kontext.

Bylo by proto jistě přínosné se při studiu evoluce menopauzy zaměřit i na další dlouho žijící živočichy nejen ze skupiny savců. Zajímavé by bylo prozkoumat případný výskyt menopauzy například u želvy sloní (*Geochelone elephantopus*), jelikož tento druh se dožívá i více než 100 let a sexuálně dospívá až kolem 20 let, což z ní činí

jednoho z obratlovců s nejdelší dobou vývoje (de Magalhães, 2006). Stejně tak přínosné by mohlo být studium některých dlouhověkých ptáků, např. papoušků apod.

V předchozích kapitolách byla nastíněna nejružnější stanoviska týkající se menopauzy i dalších jevů spojených s reprodukcí, a to jak u žen, mužů, tak i dalších vybraných živočichů. V současné době umožňuje věda otěhotnění i po menopauze, mužům pak vysokou míru potence až do pozdního věku. Rovněž opotřebením naší vnější schránky je pomocí zdravého životního stylu i s přispěním plastické chirurgie oddáleno. Otázkou však zůstává, jestli i v pozdním věku v perfektně vypadajícím těle budeme schopni zajistit stejně tak bezchybné fungování orgánů včetně, lidově řečeno, „zdravého ducha“.

5. Závěr

Reprodukční délka, menopauza či postreprodukční období jsou velmi specifické jevy, které jsou svázány se změnou fyziologie, životní strategie a často i sociálního postavení jednotlivce. Zvláště důležitým poznatkem je to, že ukončení reprodukce následované postreprodukčním obdobím se nevyskytuje pouze u lidí, ale můžeme se s tímto jevem setkat i u dalších zástupců z různých taxonomických skupin.

Je velmi pravděpodobné, že evoluční kořeny tohoto jevu jsou pro rozmanité skupiny organismů různé, výsledný přínos má však u všech obdobný charakter. Ať už se jedná o člověka, savce či jiné živočichy, postreprodukčním obdobím se samice snaží zvýšit možnost přežití dalších členů skupiny (nejčastěji příbuzných). Lidé jsou v projevu menopauzy výjimeční zvláště proto, že jejich postreprodukční období je velmi dlouhé v porovnání s ostatními živočichy, ale i přes to nejsme zcela jedineční. Též někteří kytovci žijí ještě velmi dlouho po ukončení své reprodukční fáze života.

Na vznik menopauzy a extrémně dlouhého postreprodukčního období měla jistě vliv řada faktorů, mezi něž patří například zvětšování velikosti mozku a s tím svázaná změna životní strategie. Datování tohoto jevu je velmi obtížné a vyžaduje využití nepřímých důkazů při sledování vzniku tohoto fenoménu v evoluci člověka. Je však možné předpokládat, že menopauza představovala jednu z evolučních strategií, která se formovala při vývoji anatomicky moderního člověka. Nepřímé důkazy o její existenci sahají až do dob existence *Homo erectus*.

V dnešní době se objevuje stále více prací, které se snaží osvětlit evoluci a význam menopauzy u člověka. Stále častěji se též objevují výzkumy tohoto jevu u jiných živočichů. Možná právě skloubení obou těchto přístupů poskytne větší vhled a nové poznatky v dané problematice.

Seznam literatury

- Ahlborg HG, Johnell O, Turner CH, Rannevik G, Karlsson MK. 2003. Bone Loss and Bone Size after Menopause. *The New England Journal of Medicine* 349:327-334.
- Arcadi AC, Wrangham RW. 1999. Infanticide in Chimpanzees: Review of Cases and a New Within-group Observation from the Kanyawara Study Group in Kibale National Park. *Primates* 40:337-351.
- Atsalis S, Margulis S. 2008. Primate reproductive aging: from lemurs to humans. *Interdisciplinary Topics in Gerontology* 36: 186-194.
- Austad S.N. 1997. Chap 9. Postreproductive Survival, IN: Wachter KW, Finch CE (Eds.). *Between Zeus and the Salmon: The biodemography of longevity*. National Academy Press 161-174.
- Bible. 1979. Knižní výroba, N. P., Brno, Závod 3, Český Těšín, vydání první, Genesis (18:11)
- Blažek V. 2005. Předcházela menopauza „babičkovství“ nebo naopak? *Klimakterická Medicína* 10: 17-19.
- Bosworth HB, Bastian LA, Kuchibhatla MN, Steffens DC, McBride CM, Skinner CS, Rimer BK, Siegler IC. 2001. Depressive symptoms, menopausal status, and climacteric symptoms in women at midlife. *Psychosomatic Medicine* 63:603-608.
- Cant M A, Johnstone RA. 2008. Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5332-5336.
- Caro TM, Sellen DW, Parish A, Frank R, Brown DM, Voland E, Borgerhoff M. 1995. Termination of Reproduction in Nonhuman and Human Female Primates. *International Journal of Primatology* 16, 2:205-220.
- Ceccarelli C, Bencivelli W, Morciano D, Pinchera A, Pacini F. 2001. I Therapy for Differentiated Thyroid Cancer Leads to an Earlier Onset of Menopause: Results of a Retrospective Study. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 86, 8:3512-3515.
- Cohen AA. 2004. Female post-reproductive lifespan: a general mammalian trait. *Cambridge Univ Press, Biological Reviews* 79: 733-750.
- Dancey DR, Hanly PJ, Soong C, Lee B, Hoffstein V. 2001. Impact of Menopause on the Prevalence and Severity of Sleep Apnea. *Chest* 120: 151-155.
- de Magalhães JP. 2006. Species Selection in Comparative Studies of Aging and Antiaging Research. IN: Conn PM, editor. 2006. *Handbook of Models for Human Aging*. Elsevier Academic Press 9–20.
- Ember CR. 1978. Myths about hunter gatherers, *Ethnology*, citováno podle Cant MA, Johnstone RA. 2008. Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:5332-5336.
- Fedigan L M, Pavelka MS McDonald. 2001. Is there adaptive value to reproductive termination in Japanese macaques? A test of maternal investment hypotheses. *International Journal of Primatology* 22:109-125.
- Finch CE. 2009. Evolution of the human lifespan and diseases of aging: Roles of infection, inflammation, and nutrition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 107, 1:1718-1724.
- Foote AD. 2008. Mortality rate acceleration and post-reproductive lifespan in matrilineal whale species. *Biology Letters* 4: 189-191.

- Ford CL, North K, Taylor H, Farrow A, Hull MGR, Golding J W. 2000. Increasing paternal age is associated with delayed conception in a large population of fertile couples: evidence for declining fecundity in older men. *Human Reproduction* 15: 1703-1708.
- Fretts RC, Schmittiel J, McLean F H, Usher RH, Goldman MB. 1995. Increased maternal age and the risk of fetal death. *The New England Journal of Medicine* 333: 953 - 957.
- Frutos R, Rodríguez S, Miralles L, Machuca G. 2002. Oral manifestations and dental treatment in menopause. *Medicina Oral* 7: 26-35.
- Greendale GA, Lee NP, Arriola ER. 1999. The menopause. *The Lancet* 353: 571-578.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Hammer MLA., Foley RA. 1996. Longevity and life history in hominid evolution. *Human Evolution* , citováno podle Peccei JS. 2001. Menopause: Adaptation or Epiphenomenon? *Evolutionary Anthropology* 10: 43 - 57.
- Hawkes K. 2003. Grandmothers and the Evolution of Human Longevity. *American Journal of Human Biology* 15: 380–400.
- Hawkes K. 2010. How grandmother effects plus individual variation in frailty shape fertility and mortality: Guidance from human–chimpanzee comparisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 110: 8977–8984.
- Hawkes K, Jones NB. 2005. Human Age Structures, Paleodemography, and the Grandmother Hypothesis. IN: Voland E, Chasiotis A, Schiefenhövel W. (Eds.) *Grandmotherhood: the evolutionary significance of the second half of female life*. Rutgers University Press 118-140.
- Hawkes K, Smith KR. 2010. Do women stop early? Similarities in fertility decline in humans and chimpanzees. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1204: 43-53.
- Johnson BD, Merz CNB, Braunstein GD, Berga SL, Bittner V, Hodgson TK, Gierach GL, Reis SE, Vido DA, Sharaf BL, Smith K M, Sopko G, Kelsey SF. 2004. Determination of Menopausal Status in Women: The NHLBI-Sponsored Women's Ischemia Syndrome Evaluation (WISE). *Journal of Women's Health* 13(8): 872-887.
- Johnstone RA, Cant MA. 2010. The evolution of menopause in cetaceans and humans: the role of demography. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, online před vytištěním; doi: 10.1098/rspb.2010.0988.
- Kaplan H, Hill K, Lancaster J, Hurtado AM. 2000. A Theory of Human Life History Evolution: Diet, Intelligence, and Longevity. *Evolutionary Anthropology* 9:156-182.
- Kaplan H, Gurven M, Winking J, Hooper PL, Stieglitz J. 2010. Learning, menopause, and the human adaptive complex. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1204: 30-42.
- Kidd SA., Eskenazi B, Wyrobek AJ. 2001. Effects of male age on semen quality and fertility: a review of the literature. *Fertility and Sterility* 75: 237-248.
- Kuhle BX. 2007. An evolutionary perspective on the origin and ontogeny of menopause. *Maturitas* 57: 329-337.
- Lacreuse A, Chennareddi L, Gould KG, Hawkes K., Wijayawardana SR, Chen J, Easley KA., Herndon JG. 2008. Menstrual Cycles Continue into Advanced Old Age in the Common Chimpanzee (Pan troglodytes). *Biology of Reproduction* 79: 407–412.
- Lahdenpera M, Lummaa V, Helle S, Tremblay M, Russell AF. 2004. Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. *Nature* 428: 178-181.

- Lahdenperä M, Russell AF, Lummaa V. 2007. Selection for long lifespan in men: benefits of grandfathering? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274:2437–2444.
- Lahdenperä M, Russell AF, Tremblay M, Lummaa V. 2010. Selection on menopause in two pre-modern human populations: no evidence for the mother hypothesis. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01142.x>.
- Lahdenperä M, Lummaa V, Russell AF. 2004. Menopause: why does fertility end before life? *Climacteric* 7, 2:327–332.
- Marlowe FW. 2004. Marital residence among foragers. *Current Anthropology* citováno podle Cant MA, Johnstone RA. 2008. Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105:5332-5336.
- McCarthy MM, vom Saal FS. 1985. The influence of reproductive state on infanticide by wild female house mice (*Mus musculus*). *Physiology & behavior* 35: 843-849.
- McKinlay SM, Bifano NL, McKinlay JB. 1985. Smoking and Age at Menopause in Women, citováno podle Frutos R, Rodríguez S, Miralles L, Machuca G. 2002. Oral manifestations and dental treatment in menopause. *Medicina Oral* 7: 26-35.
- Nettle D. 2010. Flexibility in reproductive timing in human females: integrating ultimate and proximate explanations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 357- 365.
- Packer C, Tatar M, Collins A. 1998. Reproductive cessation in female mammals. *Nature*, 392: 807-811.
- Palacios S, Henderson VW, Siseles N, Tan D, Villaseca P. 2010. Age of menopause and impact of climacteric symptoms by geographical region. *Climacteric* 13:419-428.
- Peccei JS. 2001. Menopause: Adaptation or Epiphenomenon? *Evolutionary Anthropology* 10: 43-57.
- Perls TT, Fretts RC. 2001. The evolution of menopause and human life span, *Annals of Human Biology* 28, 3: 237- 24.
- Reznick D, Bryant M, Holmes D. 2006. The Evolution of Senescence and Post-Reproductive Lifespan in Guppies (*Poecilia reticulata*). *Public Library of Science: Biology* DOI: 10.1371/journal.pbio.0040007.
- Robson SL, Wood B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy* 212, 4: 394-425.
- vom Saal FS, Finch CE. 1994. Natural history and mechanisms of reproductive aging in humans, laboratory rodents, and other selected vertebrates. *The physiology of reproduction*, 2nd ed. Raven Press: 1213-1314.
- Sallmen M, Luukkonen R, 2001. Is the observed association between increasing paternal age and delayed conception an artefact? *Human Reproduction* 16: 2027-2031.
- Thompson ME, Jones JH, Pusey AE, Brewer-Marsden S, Goodall J, Marsden D, Matsuzawa T, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Wrangham RW. 2007. Aging and Fertility Patterns in Wild Chimpanzees Provide Insights into the Evolution of Menopause. *Current Biology* 17: 2150-2156.
- Tsavachidou D, Liebman MN. 2002. Modeling and Simulation of Pathways in Menopause. *Journal of the American Medical Informatics Association* 9, 5:461-471.
- Uematsu K, Kutsukake M, Fukatsu T, Shimada M, Shibao H. 2010. Altruistic Colony Defense by Menopausal Female Insects. *Current Biology* 20:1182-1186.
- Velde ER, Pearson PL. 2002. The variability of female reproductive ageing. *Human Reproduction* 8:141-154.

Voland E. 2008. Evolutionary ecology of human reproduction. *Annual Review of Anthropology* 27: 347-374.

Walker ML, Herndon JG. 2008. Menopause in Nonhuman Primates? *Biology of Reproduction*, 79, 3: 398-406.

Ward EJ, Parsons K, Holmes EE, Balcomb KC, Ford JKB. 2009. The role of menopause and reproductive senescence in a long-lived social mammal. *Frontiers in Zoology* 6: 1-10.

Wood B, Collard M. 1999. The human genus. *Science*, citováno podle: Peccei JS. 2001. Menopause: Adaptation or Epiphenomenon? *Evolutionary Anthropology* 10: 43-57.