

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Petr Varga

Bimodální rozložení spojitých znaků a pravidelnosti jeho evoluce

Bimodal distribution of continuous traits and regularities of its evolution

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Tureček Ph.D.

Praha, 2024

Poděkování

Rád bych zde poděkoval především Mgr. Petru Turečkovi Ph.D. za velmi efektivní a kvalitní vedení práce. Těžko bych asi hledal člověka, pod jehož vedením by se mi dařilo lépe. Další díky neodmyslitelně patří mojí přítelkyni za upřímný, inspirující zájem o mnou vybrané téma, mamince za neomezený přísun jídla a v neposlední řadě všem, kteří se mnou nejrůznější bimodální rozložení někdy rozebírali a poskytli zpětnou vazbu.

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, 8. 8. 2024

Petr Varga

Abstrakt

Tato práce se zabývá původem, udržením a významem bimodálních rozložení v živých systémech. Lze jmenovat řadu příkladů z biologie, evoluční psychologie i kulturní evoluce, kdy v rámci jednoho systému pozorujeme dva stabilní stavy, nejčastěji vznikající disruptivní selekcí a udržované na frekvenci závislou selekcí. Cílem práce bylo vytvořit přehled dalších možných za tuto skutečnost zodpovědných mechanismů a zhodnotit, do jaké míry může existence jednoho bimodálního rozložení ovlivňovat vznik a stabilitu dalších.

Klíčová slova

Bimodalita, evoluční psychologie, disruptivní selekce, anisogamie, frekvenčně závislá selekce, zamrzlá plasticita

Abstract

This work examines the origin, maintenance, and significance of bimodal distributions in living systems. Numerous examples can be cited from biology, evolutionary psychology, and cultural evolution, where two stable states are observed within a single system, most often generated by disruptive selection, and maintained by frequency-dependent selection. The aim of this thesis was to provide an overview of other possible mechanisms responsible for this, and to assess the extent to which the existence of one bimodal distribution may influence the emergence and stability of others.

Keywords

Bimodality, evolutionary psychology, disruptive selection, anisogamy, frequency-dependent selection, frozen plasticity

Obsah

1. Úvod	3
2. Bimodální rozložení ve statistice	4
3. Bimodální rozložení v biologii.....	7
3.1. Relevantní selekční procesy.....	7
3.2. Makroevoluční potenciál.....	9
3.2.1. Zamrzlá plasticita a frekvenčně závislá selekce	10
3.2.2. Disruptivní selekce.....	11
3.3. Střídání diploidní a haploidní fáze.....	16
3.4. Anisogamie	17
4. Bimodální rozložení v evoluční psychologii a kulturní evoluci.....	20
4.1. Výrazné mezipohlavní rozdíly	20
4.2. Kulturně fixované znaky často vychází z biologicky fixovaných	23
4.3. Bimodálně rozložené znaky nevázané na pohlaví.....	25
5. Závěr.....	28
6. Reference	30

Seznam zkratk

DNA	deoxyribonukleová kyselina
ESS	evolučně stabilní strategie
FBI	Federal Bureau of Investigation [Federální úřad pro vyšetřování]
GGGI	Global Gender Gap Index [Globální index genderové nerovnosti]
IQ	intelligence quotient [intelligenční kvocient]
SMS	short message service [služba krátkých textových zpráv]
SQ	systemizing quotient [systemizační kvocient]
USA	United States of America [Spojené státy americké]

1. Úvod

Bimodální rozložení, tedy rozložení, jejichž distribuční funkci charakterizují dva podobně vysoké vrcholy, nejsou jen jakýmsi abstraktním konceptem statistiků, ale nacházejí se všude kolem nás. Tato práce se převážně zaměřuje na spojité znaky, které si v biologii obvykle lze představit jako výslednici řady genů, z jejichž aditivního účinku a volné rekombinace odvozujeme očekávatelnost rozdělení unimodálních.

Objeví-li se v našem vzorku dvě distinktní skupiny, každá s jinými průměrnými hodnotami sledovaného znaku, máme najednou co do činění se smíšeným bimodálním rozložením. Taková rozložení jsou pak zajímavá obzvláště proto, že rozdíl mezi dvěma skupinami musí být opravdu velký (na poměry některých humanitněji zaměřených vědeckých disciplín téměř nemyslitelný), aby se do grafu promítl bimodálně.

Zajisté má tedy smysl takové zásadní rozdíly zkoumat, jelikož s velkou pravděpodobností odráží nějaké mechanismy s velkým dopadem na fungování světa, jak jej známe. V biologii jsou těmito mechanismy nejčastěji disruptivní a frekvenčně závislá selekce, avšak bimodální rozložení její hranice dalece přesahují – dva vrcholy bychom našli například i u hmotnosti neutronových hvězd (Schwab et al., 2010) a černých děr (Schneider et al., 2023), u barvy malých objektů Kuiperova pásu (Wong & Brown, 2017) či u doby trvání gama záblesků (Mao et al., 1993).

Tato práce byla sepsána s cílem nabídnout nový úhel pohledu na zcela reálné jevy, mezi nimiž se objevují i hojně medializovaná témata jako mezipohlavní rozdíly či názorová polarizace. Mohly by snad mechanismy podílející se na vzniku těchto témat zodpovídat také za druhovou diverzitu? Od čeho se odvíjí stabilita bimodálních rozložení? Je možné zvrátit třeba pohlavní role? Na tyto a mnohé další otázky se pokusí odpovědět následující syntéza.

2. Bimodální rozložení ve statistice

Bimodální rozložení dat poznáme často na první pohled, jak již název napovídá, podle přítomnosti dvou vrcholů – modů (modus = nejčastěji se vyskytující hodnota ve statistickém souboru). Běžně se vysvětluje na histogramech výšky člověka (viz Obr. 1).



Obrázek 1 – Živý histogram výšky (ženy v bílém, muži v modrém); fotografie: Linda Strausbaugh, 1994 (Friar, 2019).

Základní představa je taková, že v souboru máme ve skutečnosti dvě oddělené skupiny – zde muže a ženy – přičemž v každé z nich nalezneme data rozložená už normálně (obdobně jako třeba IQ). Konkrétně příklad s výškou lidí však, bohužel, i přes svoji názornost, neodráží realitu zcela přesně (Schilling et al., 2002). Efekt pohlaví na výšku sice skutečně existuje, jenže i přes jeho velkou sílu (Cohenovo $d = 2,0$; Hines, 2020) se rozložení výšky v populaci do grafu bimodálně často nepromítne.

Cohenovo d je definováno jako rozdíl průměrů dvou skupin $\bar{x}_1$ a $\bar{x}_2$ vydělený odmocninou z rozptylu dat s^2 (někdy z angličtiny také variance) společného oběma skupinám:

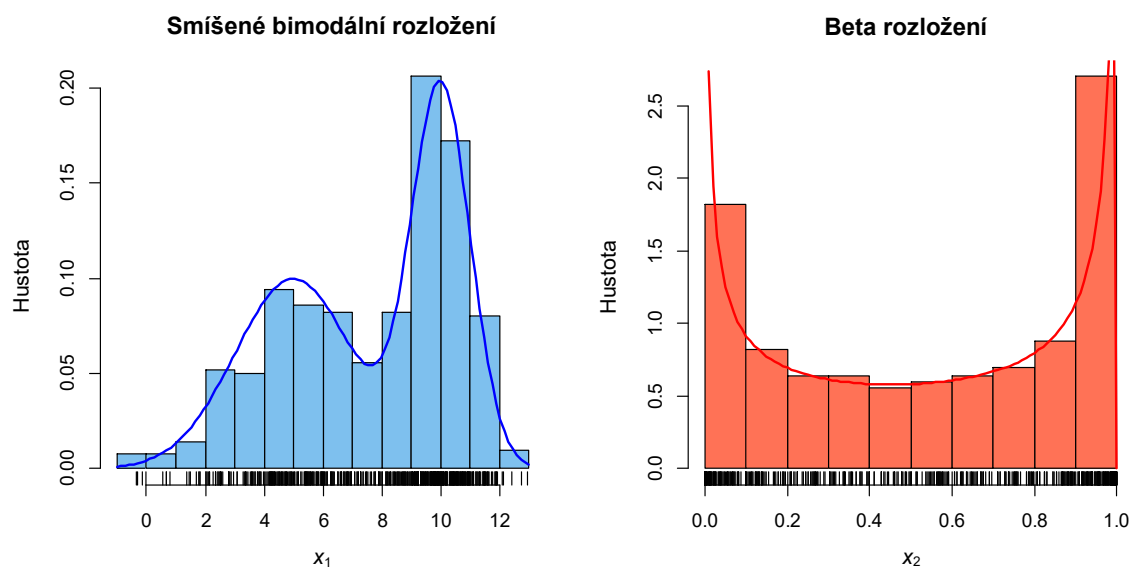
$$d = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{s^2}}$$

Rozptyl s^2 je aditivní (Fisher, 1918) a společný rozptyl oběma skupinám tak můžeme jednoduše získat váženým aritmetickým průměrem (n_1 a n_2 značí velikosti prvního a druhého souboru):

$$s^2 = \frac{n_1 \times s_1^2 + n_2 \times s_2^2}{n_1 + n_2}$$

Po odmocnění rozptylu s^2 získáme váženou směrodatnou odchylku s – Cohenovo d tak jako bezrozměrná veličina vypovídá, ve vzdálenosti kolika směrodatných odchylek se od sebe nacházejí průměrné skupiny. Sám Cohen (1988) navrhoval rozdělovat efekty podle síly na slabé ($d = 0,20$), střední ($d = 0,50$) a silné ($d = 0,80$). Avšak pozorovat v grafu zřetelné bimodální rozložení obvykle znamená naměřit efekt větší než $d = 2,0$ (obrovský rozdíl mezi průměry skupin, typicky větší než součet jejich směrodatných odchylek; Schilling et al., 2002).

Cohenovo d sice dobře ilustruje, na jak zásadní efekty se tato práce převážně omezuje, ale jeho využití je vyhrazeno pro případy, kdy dopředu víme, které dvě skupiny náš dataset obsahuje. Obecně bývá nejvhodnější chápat většinu bimodálních rozložení jako **smíšená rozložení** (mixture distribution), skládající se ze dvou unimodálních a jednoho binomického. Zatímco unimodální normální rozložení je v souladu s principem zachování maximální entropie nejméně překvapivé a pro jeho popis postačují dva parametry, bimodální jich často může vyžadovat i pět (dva parametry na každé z unimodálních + parametr p určující relativní zastoupení čísel z těchto rozložení). Z rozložení jevících se bimodálně zachovává maximální entropii pouze **beta rozložení** (vyžaduje 2 parametry) tvrdě omezené zespoda i shora. Jedná se o rozložení veličin nabývajících hodnot 0 až 1. V principu lze rozložení přeškálovat mezi dvě arbitrární hodnoty, mezi kterými existuje kontinuum (tyto hraniční hodnoty jsou pak samostatnými parametry). V praxi se ale téměř vždy rozložení používá ve tvaru s hranicemi 0 a 1 a jiné intervaly se na tento základní interval mapují. Pro srovnání smíšeného bimodálního a beta rozložení viz Obr. 2.



Obrázek 2 – Smíšené bimodální rozložení (5 parametrů) a beta rozložení (2 parametry); generováno v programu R 4.3.1 ($n = 500$).

Velmi často se beta rozložení používá pro popis poměrů. Představme si kád' s vánočními kapry obsahující jejich šupinaté a lysé formy. Pokrytí takových kaprů šupinami se v absolutních číslech (cm^2) promítne do grafu jako smíšené bimodální rozložení (modré) obsahující skupinu s vysokým a nízkým pokrytím. Na druhou stranu, jejich relativní pokrytí šupinami v poměru k velikosti těl se do grafu už promítne jako rozložení beta (červené), jelikož převedením každé proměnné na poměr dochází ke ztrátě informace. Ztracenou informací je v tomto případě průměrná velikost kaprů (μ), směrodatná odchylka velikosti kaprů (σ) a korelace mezi velikostí těla šupinatostí (r), přičemž funkce zůstává se dvěma parametry α a β popisující beta rozložení – veličina se stává bezrozměrnou.

Zjišťování poměrů není samoúčelné. Jejich výpočtem totiž pro vypadlé parametry kontrolujeme – například díky relativnímu pokrytí kaprů šupinami snadno vyčteme z grafu existenci jejich dvou různých skupin i za hypotetického předpokladu, že všichni šupinatí kapři jsou oproti lysým u daného prodejce velmi malí a v absolutních číslech (cm^2) tak dosahují obě skupiny obdobného pokrytí. Možná by proto bylo přesnější hovořit spíše než o ztrátě informace o extrakci relevantní informace.

Pokud v našich datech narazíme na libovolné multimodální rozložení, daná situace si žádá vysvětlení. Jen nepravděpodobně by jím vzhledem k očekávané síle efektu mohla být prostá přítomnost šumu, přestože některé ekologické modely tuto možnost za velmi specifických podmínek připouštějí. Například Abbott & Dakos (2021) simulací demonstrovali vznik bimodálního rozložení velikostí populací v důsledku šumu, nejednalo se však o superpozici populací dosahujících víceméně stabilní velikosti. Větší šum v případě těchto rozvíjejících se populací mohl vést k situaci, kdy se jejich část dočasně překlopila do nestabilního ekvilibria.

Vždy je každopádně třeba rozhodnout, který proces stojí za introdukcí oněch dalších parametrů umožňujících popis složitějších rozložení. Následující kapitoly nabízí shrnutí těch nejdůležitějších známých.

3. Bimodální rozložení v biologii

Bez bimodálně rozložených znaků si lze evoluci jen stěží představit. Dříve či později se nějaké objeví, ať už v návaznosti na speciaci či s vytvořením různých silně determinovaných strategií uvnitř druhů, jako je anisogamie a navazující pohlavní role, rodozměna nebo schopnost larev využívat zcela jiné niky než dospělci.

3.1. Relevantní selekční procesy

Častou příčinou vzniku bimodálních rozložení v biologii je **disruptivní selekce**. Jev pojmenoval v polovině minulého století britský profesor genetiky Kenneth Mather (1953, převzato z Mather, 1955) a nejvíce postihováni jsou zde jedinci s průměrnými a od průměru málo vzdálenými hodnotami znaku (opak stabilizující selekce). Disruptivní selekce se tedy uplatňuje například v situacích, kdy příslušníci jednoho druhu vykazují dvě různé životní strategie – malí jedinci se před dravcem snáze schovávají, velcí s ním mohou bojovat a zbytek je eliminován přirozeným výběrem (Flegr, 2018).

Jako jeden z mnoha konkrétních příkladů disruptivní selekce můžeme uvést tropické motýly rodu *Heliconius*. Zbarvení druhů *H. melpomene* a *H. cydno* účinně informuje predátory o jejich nejedlosti (Giraldo et al., 2008) – tzv. Müllerovská mimeze (Müller, 1879). K hybridizaci mezi těmito dvěma druhy příležitostně dochází, ale zbarvení hybridů není predátory rozeznáváno, přičemž je poměrně rychle nějaký sežere (viz Obr. 3).



Obrázek 3 – *H. cydno chioneus* (vlevo), *H. melpomene rosina* (vpravo), jejich nemimetický hybrid (střed); převzato z Merrill et al., 2019.

Aby se předcházelo vzniku hybridů s nízkou zdatností (fitness), objevuje se zde výrazná sexuální preference pro sobě podobné jedince (Giraldo et al., 2008; Merrill et al., 2019) – tzv. **pozitivní asortativní párování**. Bimodální rozložení tedy mohou být udržována i behaviorálně a s tím může a nemusí souviset další mechanismus jejich stabilizace – **frekvenčně závislá selekce** (Poulton, 1884). Fenomén se dobře vysvětluje na příkladu dravců často preferujících nejhojnější typ kořisti (Gotmark & Olsson, 1997; Hoy et al., 2021). Zdatnost potenciální kořisti tak běžně není statická, ale závisí na její frekvenci – tzv. apostatická selekce (Allen et al., 1998).

Je pravděpodobné, že právě **negativní** frekvenčně závislá selekce (vzácnější jedinci jsou ve výhodě) vytváří předpoklady pro dlouhodobou koexistenci různých druhů na téže lokalitě (Christie & McNickle, 2023) a podílí se i na udržení genetického polymorfismu zvýhodňováním některých vzácných alel (Elena & Lenski, 1997; Fitzpatrick et al., 2007). Proměnlivost fitness dává za vznik **evolučně stabilním strategiím** (ESS). Jako evolučně stabilní lze označit takové strategie, které, převládnu-li v populaci, budou za každé situace úspěšnější než strategie ostatní (Smith & Price, 1973).

Jednou takovou ESS může být nápadně časté nastolení sekundárního poměru pohlaví (poměr pohlaví po narození) 1 : 1. Zcela jistě se nejedná o náhodu, protože samčí a samičí gamety běžně vznikají v poměru odlišném (tzv. poměr primární – na 100 lidských samičích zygot připadá 160 samičích, ale na 100 narozených holčiček připadne už jen 106 chlapečků, viz Dorak et al., 2002). Zřejmě zde rozhoduje individuální výběr – selekční hodnota samců i samic je v průměru u většiny druhů stejná jen s tím, že u samců mívá výrazně větší rozptyl (Flegr, 2018). Zvýhodnění jsou každopádně jedinci s větší pravděpodobností produkující o něco vzácnější, momentálně cennější pohlaví (Shaw & Mohler, 1953), a tento jev vešel ve známost jako **Shawův-Mohlerův princip**.

Vedle negativní frekvenčně závislé selekce existuje i frekvenčně závislá selekce **pozitivní**, zvýhodňující naopak časté fenotypy – například, čím jsou varovné signály používanější, tím jsou účinnější (Chouteau et al., 2016). Mechanismus se neomezuje na varovné signály zvířat a setkáme se s ním obdobným způsobem též v lingvistice (Pagel et al., 2019) nebo dokonce v evoluci genů pro lidskou řeč (Cartwright, 2011). Pozitivní frekvenčně závislá selekce každopádně s výjimkami (např. pozitivní zpětná vazba působící na frekvenci heterozygotů, viz Calsbeek et al., 2010) vede spíše k fixaci jedné strategie a má tak častěji unimodalizující tendenci (z populace se díky ní vytrácejí vzácné alely a zvýhodněny jsou naopak alely běžné, viz Stevens, 2011).

Za zmínku stojí, že všechny výše nastíněné procesy jsou jen speciálním případem obecnějšího **třídění systémů z hlediska jejich stability**. Vznikají a zanikají-li v libovolném systému určité struktury, budeme se v libovolném čase setkávat s těmi vznikajícími nejčastěji, či s těmi zanikajícími nejpomaleji. Zatímco nejčastěji vznikají struktury jednoduché, komplexita může být u jiných struktur jednou z cest ke stabilitě, a tedy k jejich pomalejšímu zániku (Flegr, 2018). Tento princip dalece přesahuje hranice biologie a nevyžaduje dědičnost. Setkáme se s ním například také ve struktuře galaxií nebo v modelech logických sítí (Kauffman, 1993). Pro nás budou nyní nejdůležitější jeho implikace pro **mikroevoluci** (základní jednotkou je mutace) a **makroevoluci** (základní jednotkou je vznik nového druhu).

3.2. Makroevoluční potenciál

Jak disruptivní selekce, tak i obě varianty frekvenčně závislé selekce hrají důležitou roli při vzniku nových druhů neboli **specií**. Specie se dělí na alopatickou, sympatickou a parapatickou. Nejméně kontroverze zahrnuje specií alopatickou zakládající se na vzniku vnější reprodukční bariéry (geografická izolace populace) a jejím opakem je specie sympatická vycházející z existence vnitřní reprodukční bariéry (například infekce bakteriemi rodu *Wolbachia* způsobujícími sexuální inkompatibilitu s nenakaženými jedinci, viz Cruz et al., 2021). Na pomezí alopatické a sympatické specie se nachází ještě specie parapatická, při které jsou populace od sebe sice geograficky izolovány, ale nedokonalé a slabý genový tok prostřednictvím migrace je umožněn. Alespoň teoreticky k takové variantě zřejmě někdy dochází za předpokladu, že počet migrantů je dostatečně nízký a jejich potomci jsou navíc regresí k průměru hůře adaptováni a mají tak nižší fitness (Flegr, 2018).

Alopatická specie geografickou izolací se může odehrát v zásadě dvěma způsoby: buď populaci rozdělí přibližně napůl nějaká bariéra jako pohoří, řeka apod. (vikariantní specie), nebo se z mateřské populace oddělí jen velmi malá subpopulace (peripatická specie). Druhý proces je častější (nová pohoří se neobjevují každý den) a dává za vznik více fenotypově odlišnějším druhům od mateřských (Mayr, 1999). Například příbuzné druhy a rasy ledňáček rodu *Tanyptera* s výskytem na ostrůvcích poblíž Nové Guineje jsou si fenotypově podstatně méně podobné než stejně příbuzné druhy a rasy s výskytem na Nové Guineji (Mayr, 1963). Jinými slovy, lze mezi nimi pozorovat v průměru větší množství bimodálně rozložených znaků ve srovnání s jejich mateřskými populacemi.

Prvním vysvětlením tohoto fenoménu může být, že zatímco při vikariantní specií na obě části původní populace stále působí obdobné selekční tlaky, při peripatické na oddělenou malou subpopulaci nečasto působí selekční tlaky docela jiné a adaptace na nové přírodní podmínky tak bývají nápadnější (Flegr, 2018). Jako další vysvětlení se uvádí **efekt zakladatele** (founder effect) (Mayr, 1963). Ten popisuje genovou kohezi u sexuálně se rozmnožujících druhů, jejichž genofond představuje integrovaný celek, tzv. **adaptivní genový komplex**. V něm se prostřednictvím genetické homeostázy udržuje zhruba konstantní zastoupení jednotlivých alel. Objeví-li se alela nová, nebude spíše schopna fungovat v kontextu ostatních (zakladatelských) alel v genofondu tak dobře jako již mnohokrát vyzkoušené alely původní a časem dojde k její eliminaci. Pokud se však oddělí jen malá subpopulace, mnohé alely z mateřské populace se do ní vůbec nedostanou, případně se v ní budou vyskytovat v neobvyklé frekvenci. Tím se výrazně naruší homeostatická stabilizace složení genofondu a daná subpopulace může ochotněji (a především ireverzibilně)

odpovídat na selekční tlaky – selekce nových alel v geneticky uniformní populaci bývá mnohem účinnější než v populaci geneticky polymorfní a nově vzniklé dceřiné druhy se tak od druhů mateřských budou moci výrazněji lišit (Flegr, 1998).

3.2.1. Zamrzlá plasticita a frekvenčně závislá selekce

Efekt zakladatele je dále rozvíjen **teorií zamrzlé plasticity** (Flegr, 2010), která zdůrazňuje, že sexuální druhy prodělávají největší změny právě na počátku svého vzniku, krátce po průchodu hrdlem láhve, neboli při drastickém snížení velikosti populace na několik málo jedinců, mezi kterými navíc začne nevyhnutelně docházet k inbreedingu. Genetický polymorfismus se tak v důsledku ještě více redukuje a dané druhy se na čas stávají tzv. evolučně **plastickými**. Tato fáze trvá přibližně po dobu prvních 1–2 % doby existence každého druhu (Gould, 2002), než se s mutacemi v populaci genetický polymorfismus obnoví a nový druh opět ztratí schopnost reagovat na selekční tlaky ireverzibilně. Stává se tzv. **elastickým** a jeho fenotyp se v zásadě na pohled příliš nemění až do chvíle, kdy duh projde hrdlem láhve a evolučně „rozmrzne“, případně dokud nevymře. Elastické druhy si skutečně můžeme představit trochu jako pružinu, která se po deformaci navrácí do původní polohy. Pokusíme-li se například vyšlechtit co nejrychlejšího koně, zpočátku to půjde snadno a selekční odpověď bude rychlá. Po několika desítkách generací však naše snaha z velké části ztratí na významu, jelikož kůň už zkrátka rychleji nepoběží – geny často ovlivňují více než jeden znak (tzv. pleiotropie) a přemíra pomyslných alel pro rychlost má negativní vliv na životaschopnost. To také vysvětluje, proč je v posledních letech tak obtížné překonávat světové rekordy v parkuru. Konec už víceméně dosáhli svého stropu a prostým křížením nedokáží jako elastický, evolučně zamrzlý druh zásadně změnit tělní plán. Na druhou stranu, přestaneme-li na koně vyvíjet selekční tlak, postupně se navrátí k průměrným hodnotám rychlosti (Flegr, 2010).

Kromě toho, že se teorie zamrzlé plasticity elegantním způsobem vypořádává s obtížnou dohledatelností mezičlánků v paleontologickém záznamu, nabízí také další pohled na evoluci pohlavního rozmnožování. Všechny asexuální druhy podle ní lze klasifikovat jako plastické, ochotně a ireverzibilně reagující na změny prostředí. Sexuální druhy naopak díky schopnosti udržovat v populacích vysokou míru polymorfismu zůstávají po většinu doby svojí existence elastické, a tak i méně evolvabilní. Flegr & Ponížil (2018) modelováním zjistili, že plastické druhy oproti elastickým sice díky své vyšší evolvabilitě prosperují lépe po naprostou většinu času, ale při rychlých přechodných změnách se u nich objevuje větší riziko extinkce – ireverzibilita, se kterou se dokáží plastické druhy relativně rychle přizpůsobovat novým podmínkám, snadno může předznamenávat i jejich konec, pokud se ony nové podmínky skokově vrátí do původního stavu.

Vzhledem k tomu, že k podobným situacím dochází v přírodě poměrně často, není velkým překvapením, že sexuální druhy s omezenou schopností reagovat na selekční tlaky dnes převažují ve většině biotopů.

Jak již bylo zmíněno, klíčovým procesem pro udržování genetického polymorfismu, a tedy i pro evoluční „zamrzání“ populací, je negativní frekvenčně závislá selekce. Ta je sice zásadní také pro biodiverzitu (Christie & McNickle, 2023), se kterou souvisí mnohá multimodální rozložení, ale v kontextu speciace na úrovni alel zprostředkovává ve své podstatě opak – geneticky polymorfni populace se v důsledku negativní frekvenčně závislé selekce od mateřské populace nedokáže odlišit příliš výrazně (není plastická). Mezi geneticky polymorfni populací a její mateřskou populací tak nalezneme v průměru menší množství bimodálně rozložených znaků než mezi dočasně evolučně zplastičtělou populací a její mateřskou populací. Na druhou stranu, frekvenčně závislá selekce pozitivní může i přes uváděnou unimodalizující tendenci někdy vést k bimodalizaci. Pokud totiž mezi dvěma populacemi vyvstane reprodukční bariéra, zvýhodňování nositelů nejčastějších hodnot spojitých znaků povede ke zmenšení vnitroskupinového rozptylu v oněch znacích, které následně spíše zaznamenáme jako bimodálně rozložené. To v teorii obzvláště může platit při peripatrické speciaci, kdy oddělená malá subpopulace disponuje vyšší plasticitou, její genetická homeostáze je narušená, a především, průměrné hodnoty spojitých znaků jedinců subpopulace se díky nenáhodnému výběru mohou nacházet i poměrně daleko od průměru populace mateřské. Evoluční zamrzání druhů nově vzniklá bimodální rozložení následně stabilizuje.

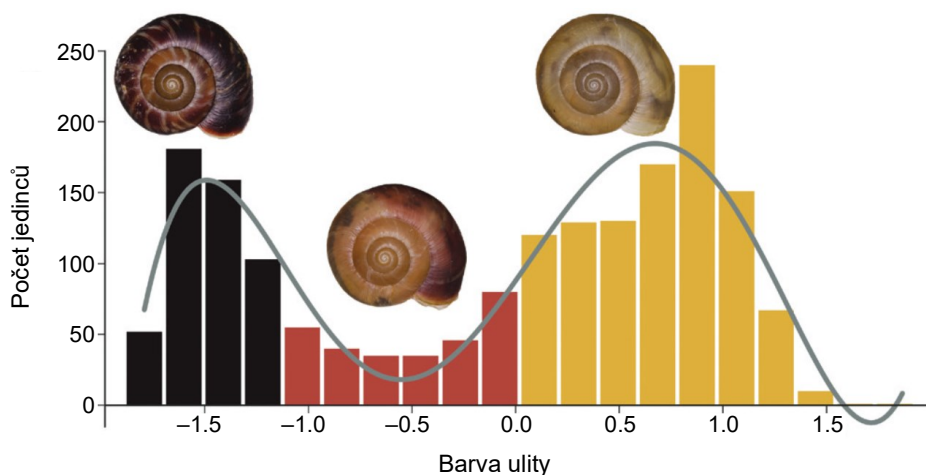
3.2.2. Disruptivní selekce

Zbývajícím z předeslaných procesů s potenciálem podílet se na vzniku bimodálních rozložení, a tím i na speciaci, je disruptivní selekce (Geritz & Kisdi, 2000; Dieckmann & Doebeli, 1999). V tomto případě můžeme očekávat speciaci sympatrickou (Van Doorn & Weissing, 2002; Kondrashov & Kondrashov, 1999). Už jsme si představili motýly *Heliconius melpomene* a *H. cydno*, jejichž nemimetiční hybridy nejsou rozeznávány jako nejedlí a končí tak častěji jako nepříliš vydatná potrava predátorů (Giraldo et al., 2008). Kromě predace se ale v přírodě setkáme i s mnoha dalšími hnacími motory disruptivní selekce. Například japonské můry *Inurois punctigera* se pohlavně množí buď na začátku, nebo na konci zimy, kdy panují příhodné teploty. Lze předpokládat, že jedinci, kteří by se v současné době pokusili o rozmnožení uprostřed studené zimy, dopadnou velmi špatně, a na místě tak koexistují dvě sympatrické skupiny oddělené **allochronickou reprodukcí** (Yamamoto & Sota, 2009).

Původ některých bimodálních rozložení ani nemusí být nutně zřejmý. Třeba Ito & Konuma (2020) objevili skoro až učebnicovou disruptivní selekci pro barvu ulit u japonských

suchozemských plžů *Euhadra peliomphala simodae* (viz Obr. 4). Odpovědných ekologických mechanismů by podle autorů mohlo být hned několik. Světlí jedinci (žluté ulity) jsou před predátory zřejmě lépe maskováni ve světlém a otevřeném prostředí, kdežto tmaví jedinci (černé ulity) se lépe skryjí v prostředí tmavém a uzavřeném (Surmacki et al., 2013). Barva ulit může zároveň souviset se schopností absorpce tepla ze slunečního záření (Knigge et al., 2017) – světlé ulity světlo odráží a pro jejich vlastníky je tak snazší udržovat optimální tělesnou teplotu v otevřených prostorech, zatímco tmavé ulity pohlcující světlo jsou vhodné pro prostory otevřené. V obou případech se prostřední možnost (hybrid, červená ulita) každopádně příliš nevyplácí.

Alespoň ne na první pohled. Bimodální závislost barvy na fitness totiž platí pouze u juvenilních jedinců a těžko se argumentuje, že by dospělci termoregulaci a ochranu před predací nepotřebovali. Proč tedy měli všichni dospělci ze studie na rozdíl od juvenilů podobnou pravděpodobnost, že se dožijí dalšího odchytu, nezávisle na své barvě? Jako poslední vysvětlení Ito & Konuma navrhuji, že hybridní tmavých a světlých forem ve větší míře riskují **genetickou inkompatibilitu**, a tím i sníženou životaschopnost. Je pravděpodobné, že takový problém by se u postižených jedinců projevil ještě před dosažením dospělosti a dospělci všech forem by se tak ocitli se stejnou pravděpodobností opakovaného odchytu, ačkoli na hybridní červené jedince narazíme ve srovnání se zbytkem méně často. Bohužel, ani tohle zdůvodnění nakonec nemusí být pravdivé, jelikož populace tmavých i světlých forem se zdají být si fylogeneticky velmi podobné (Hayashi & Chiba, 2004, 2000). Alespoň prozatím.



Obrázek 4 – Rozložení četnosti barev ulit odchycených jedinců *E. p. simodae*. Barvy ulit byly kvantifikovány pomocí hodnot RGB pixelů na snímcích plžů, přičemž vyšší hodnoty představují světlejší barvy. Histogram prolnutý polynomičnou regresí byl převzat od Ita & Konumy (2020), kteří na základě inflexních bodů regresní rovnice uvedené v jejich článku rozdělili ulity do tří kategorií podle barvy: žlutá (světlá), černá (tmavá) a červená (hybrid); upraveno.

Přestože téma barevnosti ulit u *E. p. simodae* ještě není zdaleka dořešeno, můžeme si na něm přiblížit základní způsob přemýšlení o disruptivní selekci – aby probíhala, nositelé střední hodnoty

buď obtížněji přežívají, obtížněji se rozmnožují, nebo se jich týká obojí naráz. Na tom se podílejí dva druhy izolací: prezygotická a postzygotická. **Prezygotická izolace** předchází vzniku zygot hybridů (asortativní párování, allochronická reprodukce...), **postzygotická** hybridy vzniknout nechá, ale redukuje jejich fitness (sterilita hybridů, náchylnost hybridů k predaci...) Izolace na sebe nezářídka navazují a vzájemně bimodální rozložení stabilizují, jako když se rodiče motýlů *H. melpomene* a *H. cydno* snaží vyhnout vzniku nemimetických hybridů asortativním párováním.

Jako stabilizující faktor se v souvislosti s disruptivní selekcí objevuje i již probraná negativní frekvenčně závislá selekce. Poměrně známým dokladem této skutečnosti je asymetrická spodní část zobáku křivek obecných (*Loxia curvirostra*), která zřejmě vznikla jako adaptace k získávání semen z šišek jehličnanů (viz Obr. 5). Zahnutí, ať už doleva či doprava, je pro křivky výhodnější, než rovná spodní část zobáku směřující doprostřed, jelikož zkřížený zobák umožňuje snadno vytahovat semenné šupiny šišek (Benkman & Lindholm, 1991). Při jejich sběru se ptáci vždy orientují tak, aby spodní čelist směřovala k ose šišky. Záleží proto na přístupu k dané šišce, která varianta zobáku bude zvýhodněna. V populacích křivek závislých na omezeném množství šišek těžko odstranitelných z větví se tedy přibližně konstantní poměr obou morfotypů udržuje negativní frekvenčně závislou selekcí (Benkman, 1996). Zajímavé je, že se varianta zobáku nepojí s druhem, pohlavím a nedaří se pro ni dohledat ani genetickou determinaci (Edelaar et al., 2005).



Obrázek 5 – Dva morfotypy křivky obecné (*Loxia curvirostra*); převzato z Rueffler et al., 2006.

Celou další skupinu pozorování probíhající disruptivní selekce tvoří interakce rostlin s jejich opylovači. Ti pro svoje preference mnohdy mívají i dobrá, mechanická opodstatnění. Například, disponuje-li rostlina velmi úzkým okvětím, může být opylována kolibříky, ale netopýří čenich se dovnitř nedostane. Naproti tomu, široké okvěti je dobře přístupné jak kolibříkům, tak i netopýřům, což zní na první pohled optimálně, avšak aby došlo k opylení, je nutný dotyk pylu s plochou opylovače, k čemuž pak v případě kontaktu s kolibříkem pravděpodobně docházet nebude (Muchala, 2007). V souvislosti s opylovači byla disruptivní selekce potvrzena také v následujících znacích: velikost okvěti a tvar nektarových vodítek (nectar guides) u kejkličky

Erythranthe lutea (Medel et al., 2003); délka korunní trubky a kališních lístků, šířka korunních lístků a vůně u jirnice *Polemonium viscosum* (Galen et al., 1987); tvar koruny u violky *Viola portalesia* (Murúa et al., 2010); délka stonku u koniklece *Pulsatilla alpina* (Chen & Pannell, 2022); délka korunní trubky u lapérusie *Lapeirousia anceps* (Anderson et al., 2016) a délka korunní trubky u mečíku *Gladiolus longicollis* (Rymer et al., 2010). Nejsou to však ideální příklady, protože se do nich často promítá vedle preferencí opylovačů i několik dalších faktorů – tvar koruny u *V. portalesia* je nepřímým následkem lidské činnosti, délka stonku u *P. alpina* je pravděpodobně zároveň i dílem herbivorů a délka korunní trubky u *L. anceps* souvisí se vzájemnou částečnou genetickou inkompatibilitou nejčtetnějších morfotypů. Mírně zarážející také je, že délku korunní trubky u *G. longicollis* se podařilo zaznamenat pouze v jednom roce.

Že bimodalizace nemusí být vždy řešením první volby naznačuje také experiment s modelovým druhem *Arabidopsis thaliana* provedený autory Mauricio et al. (1997). Ti u rostlin sledovali rezistenci (hustota trichomů, koncentrace glukosinolátu) a toleranci (rozdíl v průměrné fitness mezi jedinci napadenými a nenapadenými herbivory). Předpokládali, že by se tyto vlastnosti mohly vzájemně vylučovat, podobně jako akácie buď pro svoji obranu využívají pouze kyanogenní glykosidy, nebo pouze symbiotické mravence (Rehr et al., 1973). Jenže u *A. thaliana* se ukázala snaha o zachování rezistence ve všech případech. Ke svému překvapení Mauricio et al. však zaznamenali disruptivní selekci pro toleranci – zjistili, že náklady na ni rostou nelineárně, a je tak nejvýhodnější do ní buď neinvestovat prakticky vůbec (herbivoři se někdy ani nemusí objevit), nebo překonat práh počáteční investice a následně v navyšování tolerance pokračovat. Pro potvrzení původní hypotézy autorů by ale nejspíš bylo potřeba, aby se přínosy rezistence a tolerance kombinovaly hůře než aditivně, pak by pro rostlinu skutečně bylo užitečnější vybrat si z daných strategií jen jednu a na tu se zaměřit. Rezistence a tolerance navíc nejsou u *A. thaliana* geneticky v negativní korelaci, a tedy nesplňují důležitou podmínku vzniku disruptivní selekce – podobně jako například jeden květ nemůže být zároveň široký a úzký. Rostlina by se v takovém případě musela „rozhodnout“, kterou cestu zvolí, a takovým evolučním rozhodnutím se pak souhrnně říká **trade-offs** (Garland, 2014).

Nejedná se mnohdy o rozhodnutí snadná. Je sporné, jak často se vůbec můžeme setkat s adaptací rostliny třeba právě na jednoho konkrétního opylovače, jelikož neefektivnější opylovači nebývají snadno rozeznatelní a jejich efektivita se navíc mění v prostoru a čase (Price et al., 2005; Herrera, 1996). V teorii lze sice každého horšího opylovače považovat za parazita, jehož návštěva květu představuje ztrátu příležitosti přenosu pylu opylovačem efektivnějším, ale rozdíly nemusí být velké a rostlina zároveň dopředu neodhadne, kteří opylovači z okolí zmizí. Příliš nepřekvapí, že s úzkou specializací se zvyšuje riziko extinkce (Stang et al., 2007). Výhodnější proto může být

tzv. **adaptivní generalizace** (Ohashi et al., 2021). Dokonce se zdá, že více taxonů rostlin v evoluci vzniklo právě generalizací než specializací (Dellinger et al., 2019; Brito et al., 2016; Vereecken et al., 2012). Takový trend je velmi jasně patrný například u čeledi Asteraceae (Proctor et al., 1997). Adaptivní generalizace existuje v mnoha podobách: znaky důležité pro opylovače mohou jednoduše začít nabývat středních hodnot, nebo se můžeme setkat třeba i s časovým oddělením příležitostí k opylení jako u zimolezu *Lonicera japonica* – nejprve se pro jeho nektar dostanou pouze noční motýli s nepravidelným výskytem a přes den je změnou tvaru květů umožněn přístup také méně efektivním včelám (Miyake & Yahara, 1999).

Jenže i adaptivní generalizaci můžeme pozorovat právě v návaznosti na disruptivní selekci (díky vzniku dvou různých strategií má populace najednou mezi čím generalizovat). To byl nejspíše případ onoho mečíku *G. longicollis*, jehož bimodální rozložení délky korunní trubky se udrželo pouze rok – tedy po dobu, kdy preference opylovačů vedly k dostatečně silnému asortativnímu párování. Existují důkazy, že za předpokladu splnění této podmínky může být adaptace na specifické opylovače velmi rychlá, například během experimentu se čmeláky na brukvi *Brassica rapa* stačilo uplynutí pouhých devíti jejích generací, aby čmeláci začali preferovat rostliny, které si sami vyselektovali (Gervasi & Schiestl, 2017). Je tak vcelku jisté, že preference opylovačů stály za vznikem mnoha taxonů rostlin, a to především v době, kdy se jejich populace navíc nacházely v evolučně plastické fázi. Bohužel, vzhledem k relativně krátkému trvání této fáze, se speciace tímto způsobem pozorují v reálném čase poměrně špatně, jak koneckonců bývá u specií zvykem.

Disruptivní selekce se tedy odehrává jak v mikroevolučním, tak i v makroevolučním měřítku. Makroevoluce skrze disruptivní selekci však nemusí probíhat pouze v plastické fázi druhů, ale také při **druhovém výběru** – závodu, o co největší množství specií a co nejmenší množství extinkcí (Flegr, 2018). Příkladem může být efektivita reparačního aparátu u starobyle asexuálních organismů. Asexuální organismy musí na rozdíl od sexuálních čelit zvýšenému hromadění slabě negativních mutací, které z populací jiných sexuálních organismů pravidelně odstraňuje přirozený výběr. Většina mutací jsou ve své podstatě chyby a chyby obecně s větší pravděpodobností něco narušují, než vylepšují. Sexu (splnutí pohlavních buněk) však u pohlavních druhů předchází rekombinace genetické informace a každý potomek tak od rodičů obdrží náhodné množství oněch slabě negativních mutací. Někteří z potomků v pomyslné loterii vyhrají a povedou si velmi dobře, zatímco jiní zemřou předčasně bez mnoha příležitostí předat dál svůj méně kvalitní genom. S trochou nadsázky by se dalo říci, že život není fér, a právě proto v případě sexuálních organismů jako celek prosperuje lépe.

Životaschopnost příslušníků asexuálních organismů se na druhé straně kumulací slabě negativních mutací pomalu, ale nezvratně, snižuje. Tento proces vešel ve známost jako **Mullerova rohatka** (Muller, 1964) – podle stejnojmenného ozubeného kolečka, kterému západka umožňuje otáčet se pouze jedním směrem. I přesto se v přírodě vyskytuje několik starobylých asexuálních druhů, z nichž nejznámější je asi nepohlavní linie vířníků (Rotifera), pijavenky (Bdelloidea). Stáří této skupiny se z fosilního záznamu odhaduje nejméně na 35–40 milionů let (Waggoner & Poinar, 1993; Poinar & Ricci, 1992), ale zřejmě bude ještě vyšší (Welch & Meselson, 2000). Jakým způsobem podobné skupiny tedy i přes Mullerovu rohatku po desítky milionů let unikají před vymřením? Paradoxně se nabízí dvě zcela protichůdné strategie. Intuitivnější z nich je snížení mutační rychlosti na minimum například zdokonalením opravných mechanismů DNA (Schön & Martens, 2003, 1998; Schön et al., 1998), ale dobře funguje také zvýšení škodlivosti každé škodlivé mutace natolik, aby ji rychle odstranil přirozený výběr, tj. například učinit většinu škodlivých mutací letálními (Gabriel et al., 1993; Lynch et al., 1993) – takový vliv by podle Tomana (2015) mohlo mít naopak výrazné snížení aktivity opravných mechanismů DNA. Nedokonalé opravné mechanismy DNA sice nepřinášejí výhodu jednotlivci v individuálním výběru, ale, obdobně jako opravné mechanismy velmi dobré, zvýhodňují celou jeho populaci v druhovém výběru, který působí sice slaběji, ale má tak říkajíc poslední slovo (Flegr, 2018). Středně výkonný reparační aparát se asexuálními organismy v dlouhodobém horizontu zřejmě příliš nevyplatí.

3.3. Střídání diploidní a haploidní fáze

Jak přesně vznikla nejčastěji uváděná možnost zvrácení Mullerovy rohatky – **pohlavní rozmnožování** – je stále předmětem sporu. Možná se zpočátku jednalo o snahu hostitelů neustálými rekombinacemi uniknout parazitárním infekcím, možná o získání schopnosti rychlejší adaptace na měnící se prostředí, a dokonce mohly u zrodu pohlavního rozmnožování stát i zcela jiné entity (například retroviry), které tak získaly schopnost vertikálního přenosu na nové hostitele (Flegr, 2018). Ať už to bylo jakkoli, pohlavní rozmnožování dnes známe jako velmi úspěšnou strategii, která s sebou nese jedno velmi důležité bimodální rozložení – počet chromozomových sad. Aby mohlo dojít ke splynutí gamet, musí napřed každá z nich obsahovat pouze polovinu chromozomů, protože v opačném případě by se chromozomy po několika cyklech do buněk už nevešly. Polyploidizace (zmnožení chromozomových sad) je sice možná a evolučně důležitá (Van De Peer et al., 2017), ale děje se relativně vzácně, rozhodně ne každou generaci (například lidé za celou svoji evoluční historii zřejmě dosáhli nanejvýš na oktaploidii, viz Makiłowski, 2001). V každý okamžik se tak v populacích sexuálních organismů setkáme zároveň s **diploidními** buňkami s určitým počtem chromozomů a **haploidními** buňkami s počtem chromozomů přesně polovičním, které plní odlišnou funkci.

U většiny sexuálních organismů převládá diploidní fáze (u rostlin označovaná sporofyt), ale najdou se i výjimky, jako mechy (Bryophyta), s dominantní haploidní fází (gametofytem). Pohlavní rozmnožování pro mechy není jednoduché, jelikož se jejich samčí a samičí rostlinky musí za tímto účelem dostat velmi blízko k sobě. Častěji proto volí tzv. selfing neboli funkčně nepohlavní rozmnožování spářením klonálních rostlinek (Haig, 2016). Právě dominance gametofytu nepřímo zajišťuje, že si všechny mechy takový inbreeding mohou bez problémů dovolit – nacházet se po většinu času v haploidní fázi znamená perfektní adaptaci na život pouze s jednou sadou chromozomů, která tak musí být celá dokonale funkční (Otto & Marks, 1996).

To samé obvykle nelze říci o druzích s převažující diploidní fází, jejichž nově vzniklé letální a semiletální alely bývají kompenzovány funkčními alelami sesterskými a přirozený výběr je tak nemůže eliminovat okamžitě – tzv. **maskovací hypotéza** (Crow & Kimura, 1965). Maskování nepovedených mutací druhou sadou alel jedince zvýhodňuje v individuálním výběru a dokud se vyhýbá inbreedingu, víceméně platí, že dvě sady alel jsou pro něj z hlediska adaptace navíc lepší než jedna. Metaanalýza autorů Chapman et al. (2009) sice odhalila, že možná ne o tolik lepší, ale i přesto korelace heterozygoticity (zastoupení lokusů obsahujících dvě různé alely) a fitness zůstává měřitelná a společně s maskovací hypotézou může do určité míry vysvětlovat onu dominanci diploidních stádií u většiny pohlavních druhů.

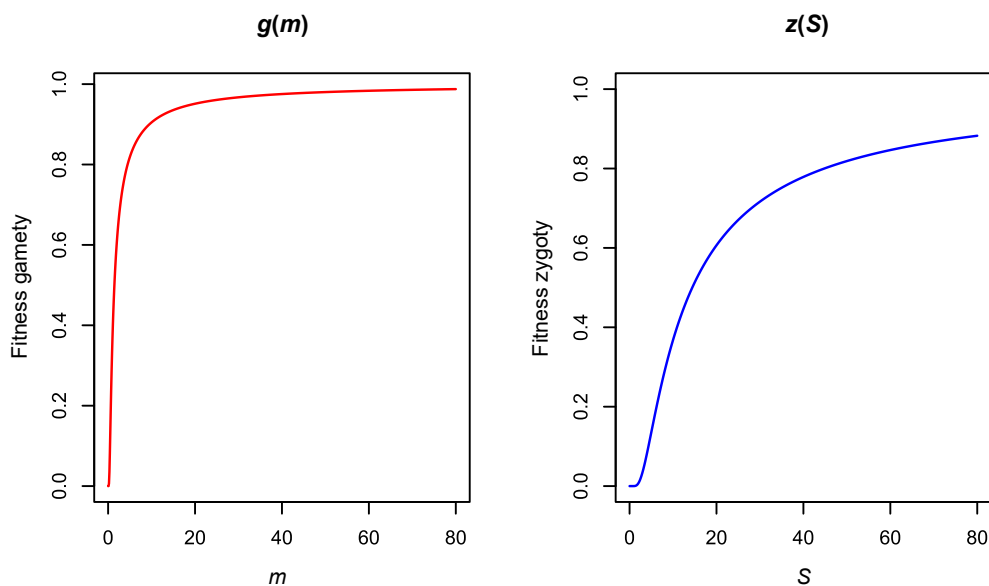
3.4. Anisogamie

Zisk schopnosti pohlavního rozmnožování je navíc prvním krokem k **anisogamii** neboli nestejně velikosti gamet. Ve spoustě případů jde o jedno z nejnápadnějších bimodálních rozložení v biologii vůbec – například u člověka bývá spermie přibližně 85 000× menší než vajíčko (Tay et al., 2021) a mnoho znaků včetně psychologických/etologických na tuto skutečnost navazuje (Lehtonen et al., 2016; Schärer et al., 2012). Panuje shoda, že anisogamii vždy předchází vznik **párovacích typů** „+“ a „–“ (Matsuda & Abrams, 1999). Ke spojení gamet jsou totiž zapotřebí minimálně dvě komplementární molekuly a organismy pro ušetření nákladů často začnou povrch svých gamet osazovat pouze jednou sadou z nich (Szathmáry & Maynard Smith, 1995). Celé to může být i o něco složitější, avšak empirickým faktem zůstává, že všechny současně známé anisogamní druhy mají na rozdíl od některých isogamních dobře definované párovací typy (Hoekstra, 1987).

Anisogamie je pak klasickým příkladem znaku vzniklého disruptivní selekcí a udržovaného negativní frekvenčně závislou selekcí (viz Shawův-Mohlerův princip z kapitoly 3.1). Odvíjí se od rozdílných nákladů na vytvoření životaschopné gamety a životaschopné zygoty – gameta si sama o sobě obvykle může dovolit být i velmi malá, kdežto zygota pro svůj další vývoj mnohdy potřebuje výrazně větší objem. Nastává proto trade-off mezi velikostí části gamet a jejich nejvyšším možným

počtem (Bulmer & Parker, 2002). V pomyslném ancestrálním moři se tak menších gamet najednou objevovalo stále více, ale vzájemně by neutvořily příliš životaschopné zygoty a zůstaly odkázány na gamety větší, které to dokázaly ve většině případů. Právě proto jsou pro vyvstání anisogamie tak důležité ony párovací typy a jejich úzká genetická spříazenost s velikostí gamet (Matsuda & Abrams, 1999) – jinak by se malé gamety bez úspěchu vzájemně spojovaly v neživotaschopné zygoty, zatímco zbytek systému by za realistických podmínek zůstal isogametický.

Nůžky se rozevírají a střední velikost gamet se vytrácí. Tato cesta je zákonitě **jednosměrná** – menší velké gamety by daly za vznik zygotám s nižší fitness a větší malé gamety by prohrály v kompetici s organismem, který za stejnou cenu vyprodukuje více gamet. Celá anisogamie by tak snadno mohla být i evoluční pastí, ze které se nelze vymanit. Naštěstí matematické modely ukazují, že anisogamie v konečném důsledku přináší spíše výhody (Yasui & Hasegawa, 2024; Iyer & Roughgarden, 2008; Matsuda & Abrams, 1999) a koreluje s komplexitou organismů (Umen & Coelho, 2019). Totiž, zatímco u jednoduchých organismů se **fitness gamety** $g(m)$ od **fitness zygoty** $z(S)$, příliš neliší (m je velikost jedné gamety a S je součet velikostí gamet $S = m_1 + m_2$), u mnohobuněčných nároky na velikost zygoty rostou (viz Obr. 6) (Bulmer & Parker, 2002).



Obrázek 6 – Srovnání funkcí fitness gamety $g(m)$, kdy m je její velikostí, a fitness zygoty $z(S)$, kdy S je její velikostí ($S = m_1 + m_2$). U jednodušších organismů lze očekávat podobnější grafy. Vizualizace matematického zápisu části modelu Bulmera & Parkera (2002); R.

Stejný herně-teoretický model předpokládající, že fitness gamety $g(m)$ a zygoty $z(S)$ jsou funkcemi jejich velikostí, má zároveň potenciál vysvětlit, proč některé druhy anisogamii unikají. Jak isogamní, tak i anisogamní zástupce najdeme například u řas nebo hub (James, 2023). Da Silva & Drysdale (2018) zkoumali 39 druhů řas rodu *Volvox* a došli k závěru, že zvolená strategie u nich

souvisí s mírou střetávání gamet. Při malé šanci potkat druhou hledanou gametu se musí všechny gamety dokázat udržet naživu velmi dlouho a za tímto účelem jsou vybaveny chloroplastem zabírajícím většinu jejich objemu – $g(m)$ se tak téměř rovná $z(S)$ a v systému převládne isogamie. V opačném případě si gamety však vystačí i se zakrnělým chloroplastem, a tím i nižší velikostí – $g(m)$ bude oproti $z(S)$ velikostí saturována rychleji a v systému nejspíše převládne anisogamie.

Zásadním aspektem anisogamie je nakonec její význam pro evoluci **pohlavních rolí**. Ty se obvykle odvíjí od ancestrálního rozdělení na větší (samičí) a menší (samčí) gamety, přičemž u samic zvýšená investice výrobou větších gamet často nekončí a samce v péči o potomstvo v průměru převyšují (Queller, 1997). U některých druhů však narazíme i na vyvážený, či přímo obrácený systém, jako třeba u samců koníček rodu *Hippocampus* odchovávajících potěr v břišní dutině (Kloc, 2023). Tento jev označovaný někdy také jako samčí těhotenství (male pregnancy) lze považovat za extrémní variantu **zvratu** pohlavních rolí (sex-role reversal). Obecně je u ryb ale vzhledem k povaze tření nemalá pravděpodobnost, že právě na samce připadne péče o potomky. Mlčí (spermie), totiž musí být administrováno na jikry, přičemž samice má po jejich naklazení čas odplavat. Samci tak bývají znevýhodněni v pomyslné hře „na línějšího rodiče“ (Flegr, 2018). Zvraty pohlavních rolí se na ryby každopádně neomezují. Například autoři Liker et al. (2013) při svém pozorování bahňáků rodu *Charadrii* dospěli k závěru, že míra jejich investice do potomstva se odvíjí od poměru dospělých samců v populaci. Je-li jich výrazně více, samice si po naklazení vajec může dovolit z hnízda odletět a spářit se s novým samcem, zatímco podvedenému samci nezbyvá lepšího východiska než vyvést mladé sám.

Rozvoj anisogamie tak sice pohlavním rolím udává prvotní směr, ale ten se s nárůstem organismální komplexity občas může stát méně podstatným než jiné faktory. Bylo vypočítáno, že samice v průměru do gamet investují o asi 2–4 řády více energie než samci (Hayward & Gillooly, 2011). Ve srovnání s celkovou velikostí těla a energetickou náročností orgánů některých zvířat (například enormní spotřeba glukózy lidským mozkem; Deitmer et al., 2017) ale může být i o tolik větší investice do produkce samičích gamet relativně zanedbatelná. Pro úspěšnost reprodukce se stává důležitější třeba mnohdy velmi nákladná schopnost přilákání a udržení partnera. Možná také proto se u savců dnes ani nedaří prokázat trade-off mezi množstvím a velikostí jejich gamet (Tourmente et al., 2015), ze kterého vychází výše uvedené matematické modely – selekční tlak na maximální ekonomii gamet zřejmě přestává být na vyšší úrovni komplexity tak silný jako selekční tlak na ostatní aspekty reprodukce. Hlavní evoluční význam anisogamie by tak nakonec vedle umožnění mnohobuněčnosti mohl spočívat především v takřka dokonalé **stabilizaci původních párovacích typů**. K těm se následně vážou i pohlavní role, avšak ty jsou později za specifických podmínek už zvrtné.

4. Bimodální rozložení v evoluční psychologii a kulturní evoluci

S bimodálně rozloženými znaky se setkáváme také u lidí, přičemž jejich převážná část nějakým způsobem zřejmě vychází právě z anisogamie (Lehtonen et al., 2016; Schärer et al., 2012).

4.1. Výrazné mezipohlavní rozdíly

Rozdílů mezi muži a ženami byla popsána velká spousta, avšak s výjimkou několika zásadních se obvykle jedná o relativně slabé efekty, které se do grafu bimodálně nepromítnou – nejen, že se vzácně blíží hranici $d = 2,0$, ale například meta-analýza Janet Hyde (2005) odhalila, že u 78 % sledovaných rozdílů hodnota d nepřesáhla ani 0,35 a naopak se pohybovala spíše kolem nuly. Svoji práci, ze které vyvodila, že muži a ženy jsou si navzájem více podobní než rozdílní, nazvala *The gender similarities hypothesis* [Hypotéza podobnosti genderů]. Taková hypotéza není nová a jak zjistili už dříve třeba autoři Buss et al. (1990) ve své studii zahrnující 37 kultur, příliš se obě pohlaví u člověka neliší ani v preferovaných vlastnostech u potenciálních partnerů – v tomto pořadí vede vzájemná přitažlivost (mutual attraction-love), spolehlivost, (dependable character), emoční stabilita (emotional stability and maturity) a přívětivá povaha (pleasing disposition). Všechno jsou to víceméně vlastnosti umožňující/zjednodušující společné soužití. Existují i další, kterým muži a ženy přiřkládají zásadně odlišný význam (dnes již učebnicovým příkladem může být schopnost muže získávat zdroje), ale celkově preference obou pohlaví korelují velmi silně ($r_s = 0,87$).

Na muže i ženy zkrátka působí obdobné selekční tlaky ze strany vnějšího prostředí (stejně zdroje živin, parazitace, predace...) a odděluje je „pouze“ pohlavní výběr. Přesto mají zmiňované rozdíly velký význam při predikcích konkrétního chování jedince (Archer, 2019) i pro tuto práci. V tabulce 1 následuje přehled výraznějších z nich ($d > 0,65$).

Převažujícím evolučním vysvětlením těchto a mnohých dalších rozdílů je již od dob Darwina (1871) **vnitropohlavní kompetice** (intrasexual competition) o přístup k jedincům opačného pohlaví. Ten lze v zásadě získat dvěma způsoby – přímo a nepřímo. Přímá vnitropohlavní kompetice spočívá v odstranění konkurence, nepřímá ve snaze se tvářit, že naše reprodukční hodnota je ve srovnání s okolím relativně vyšší (Buss, 1988). Přímá je nápadnější u mužů – Daly & Wilson (1990) ve svojí studii reportovali počty zabítí nepříbuzných mužů jiným mužem a nepříbuzných žen jinou ženou. Informace jmenovaní autoři vytáhli z datasetů pro celkem 12 různých států. Za všechny lze jmenovat například Chicago (1965–1981) s 7439 mužskými stejnopohlavními vraždami na 195 ženských, Kanadu (1974–1983) s 2387 mužskými na 59 ženských a Anglii/Wales (1977–1986) s 2195 mužskými na 95 ženských. Rozdíl je v tomto znaku propastný a jistě daleko za hranicí $d = 2,0$.

Proměnná	<i>d</i>	<i>CI</i>
Zabití člověka stejného pohlaví (homicide)	2,54	N/A
Znásilnění (rape)	2,32	0,77; 3,86
Hraní násilných počítačových her (violent computer-game use)	1,41	1,33; 1,49
Profesní zájmy (occupational interests)	1,39	1,38; 1,40
Škála SQ (systemizing quotient scale)	1,21	1,20; 1,22
Práh bolesti (pain tolerance)	1,17	1,16; 1,18
Násilná trestná činnost (violent crime)	1,11	1,10; 1,12
Technické zájmy (engineering interests)	1,11	1,01; 1,20
Zabití partnera (partner homicide)	1,06	N/A
Mechanické uvažování (mechanical reasoning)	0,98	0,97; 0,98
Zájem o věci (interest in things)	0,97	0,80; 1,15
Užívání zbraně (weapon use)	0,88	0,82; 0,95
Sexuální x emoční žárlivost (sexual vs emotional jealousy)	0,87	0,83; 0,91
Pomstychtivost (revenge)	0,83	0,43; 1,24
Sociosexualita (sociosexuality)	0,74	0,74; 0,75
Mentální rotace (mental rotation)	0,66	0,52; 0,80
Prosociální schopnosti a sklony (social interests)	-0,68	-0,74; -0,62
Preference pro dobré finanční vyhlídky (financial prospects)	-0,76	-0,81; -0,72
Empatie (empathy)	-0,91	-0,97; -0,85
Úsilí o sebekontrolu (effortful control)	-1,01	-1,37; -0,64
Strach v reálných situacích (fear in real-world situations)	-1,16	-1,32; -1,01
Preferovaný věkový rozdíl respondenta od partnera (age difference)	-2,00	-2,05; -1,95

Tabulka 1 – Velké mezipohlavní rozdíly, kladná čísla znamenají, že efekt jde směrem k mužům, záporná k ženám; upraveno podle Archera (2019), v případech méně jednoznačných anglických termínů jsme přistoupili k interpretativnímu překladu na základě četby příslušných pasáží článku.

Že muži soupeří mnohdy velmi intenzivně dokládá také zpráva FBI z roku 2019, podle které v USA na muže připadlo celých 72,5 % všech zatčení – 88 % za vraždu, 84,2 % za krádež, 79,3 % za vloupání a 90,4 % za přenášení nebo vlastnění zbraní (Federal Bureau of Investigation, 2019). Všechny tyto trestné činy mohou zároveň spadat i pod nepřímou vnitropohlavní kompetici, pokud je jejich cílem zisk zdrojů, a tedy lepšího socioekonomického statusu atraktivního pro ženy. Jak již bylo zmíněno, samci většiny druhů mají ve srovnání se samicemi výrazně větší rozptyl úspěšnosti páření (mating success), což platí i u lidí, ačkoli v o něco menší míře; možná proto, že volba partnera je zde obvykle vzájemná (zdaleka nejlepším prediktorem počtu potomků ve vyspělém světě je rodinný stav, viz Fieder & Huber, 2022). S ekonomickou nerovností ale onen rozptyl reprodukční úspěšnosti mužů narůstá a zvyšuje se frekvence vražd (Jacobs & Richardson, 2008) a rizikového chování (Payne et al., 2017) – preference žen pro dobré finanční vyhlídky potenciálního partnera jsou poměrně velké a muži na socioekonomickém dně pak nemají příliš co ztratit. Hodnota muže na partnerském trhu navíc vrcholí později než u žen (Conroy-Beam & Buss, 2019), z čehož zřejmě vyplývá preference žen pro starší muže.

Ženy ve srovnání s muži naopak riskují méně (vyšší úsilí o sebekontrolu) a v tomto znaku byla mj. prokázána pozitivní korelace s testosteronem, jehož hladiny u běžných žen dosahují řádově nižších hodnot (Stanton et al., 2011). V průměru se ženy také více bojí a jsou tedy opatrnější, nejspíše kvůli skutečnosti, že rozptýl jejich reprodukční úspěšnosti je malý (většina samic má oproti samcům za život přibližně stejně potomků) a riskovat se jim tedy nevyplatí. Evoluční vysvětlení se tak v tomto případě odvíjí od **větší rodičovské investice samic** (greater parental investment of females) (Archer, 2019). Sem spadá i silnější emoční žárlivost žen (obrana před ztrátou partnerových zdrojů). Muži prožívají spíše žárlivost sexuální, hnanou nejistotou otcovství (Edlund et al., 2019).

Opět s mezi-mužskou kompeticí dále souvisí technické zájmy (Su et al., 2009) a orientace na věci (object-centered orientation), neboli **systemizace**. Systemizace umožňuje predikovat chování systémů a jejich následnou kontrolu, přičemž muži k tomuto způsobu uvažování inklinují nápadně více – mají tedy vyšší SQ (systemizing quotient). Průměrné až vysoké SQ skóry v kombinaci s nízkou mírou empatie sice naznačují poruchy autistického spektra (Baron-Cohen et al., 2003), ale sama schopnost systemizace byla evolučně zřejmě velmi výhodná – k výrobě a užívání nástrojů, lovu, obchodování a obecně k získání a udržení vysokého sociálního statusu (Baron-Cohen, 2003).

Systemizace se často dává do protikladu právě k empatii (ability to systemize vs empathize), která je typičtější pro ženy, což možná odráží jednak jejich připravenost k péči o potomstvo a jednak jejich ancestrální život v menších skupinkách s hlubokými vztahy (oproti velkým kooperovaným loveckým skupinám mužů). Evolučním mechanismem je zde tedy **větší význam sociálních vazeb pro ženy** (greater importance of social relations for women than men) (Archer, 2019).

Poslední dva fenomény z tabulky hodné přiblížení jsou sociosexualita a znásilnění. Oba efekty souvisejí se **ženskou volbou** (female choice), což lze hezky doložit na příkladech homosexuálně orientovaných jedinců z doby před epidemií AIDS – zatímco homosexuální muži měli výrazně více sexuálních partnerů než mužští a ženští heterosexuálové, homosexuální ženy se co do počtu sexuálních partnerů od heterosexuálních žen nelišily. Muži se tedy zdají být omezeni menší ochotou žen provozovat nezávazný sex (Symons, 1979). Od doby vypuknutí epidemie se sice jmenované rozdíly v počtech sexuálních partnerů nepodařilo replikovat, ale na rozdíl od chování však u mužů stále přetrvává větší touha (Baumeister et al., 2001).

Extrémním projevem takových **sexuálních konfliktů** (sexual conflicts) je pak právě znásilnění. V naprosté většině případů (96,6 % všech zatčení) za něj v souladu s evoluční logikou

zodpovídají muži (Federal Bureau of Investigation, 2019). Ženy ani moc nemají důvod – pouze 25–31 % mužů by totiž odmítlo návrh k nezávaznému sexu bez předchozí známosti (Clark & Hatfield, 1989; nepřímě replikováno Conley, 2011) a navíc ženám muži za sexuální služby ochotně platí, o čemž svědčí i 63 % ženských zatčení za prostituci, která je v Americe nelegální (Federal Bureau of Investigation, 2019). Znásilnění jako takové působí ženám značný distress a není vůbec divu – akt obchází ženskou volbu a hrozí tak otěhotnění s nevhodným partnerem, který se o dítě pravděpodobně ani nebude starat a potenciálně přenáší pohlavní choroby (Buss, 2023). Intenzita následné emoční bolesti odráží nepříjemně vysokou četnost znásilnění v evoluční historii a souvisí s velkou motivací současných žen se úspěšně vyhýbat z tohoto hlediska rizikovým situacím (zapadlé uličky, noční parky...) – za většinou znásilnění tak dnes stojí milenci, manželé a fiktivní partneři, nikoli náhodní lidé z ulice (Gavey, 1991).

4.2. Kulturně fixované znaky často vychází z biologicky fixovaných

Všechny mezipohlavní rozdíly nemusí být natvrdo kódovány geneticky, což by částečně dokládala i vybíravost žen při speed-datingových událostech. Minimální investice žen do potomka činí devět měsíců těhotenství (+ období laktace, nenásleduje-li hned baby box), kdežto mužům v ideálním případě stačí jediný pohlavní akt. V souvislosti s tím dává evolučně dobrý smysl, že alespoň v kontextu krátkodobých vztahů jsou ženy při volbě partnera v průměru nápadně vybíravější. Pokud jde o dlouhodobé vztahy, rozdíly v investici se stírají a vybíravost mužů a žen se přestává lišit (Buss & Schmitt, 1993; Symons, 1979). Speed-dating pak zřejmě představuje jakýsi střed. Doslovný překlad „rychlírandění“ je sám o sobě poměrně výstižný – akce běžně sestává přibližně z 10 krátkých pohovorů trvajících kolem pěti minut. Po jejím skončení uchazeči dostanou příležitost zaškrtnout pro ně zajímavé protějšky, na které v případě opětované náklonnosti následně obdrží kontaktní údaje. Takový koncept dělá radost nejen lidem s nedostatkem volného času, ale také evolučním psychologům, kterým umožnil s relativně vysokou externí validitou otestovat řadu hypotéz.

Speed-datingové experimenty mnohokrát ukázaly, že ženy zaškrťávají v průměru méně potenciálních partnerů z nabídky (Todd et al., 2007; Fisman et al., 2006; Kurzban & Weeden, 2005). Znamená to, že ženské uchazečky musí při podobných akcích být v průměru i vybíravější? S takovou interpretací se plně nespokojili Finkel & Eastwick (2009), kteří ve svém výzkumu na 340 vysokoškolských studentech pro polovinu z nich převrátili jednu zásadní proměnnou – **rotující pohlaví**. Běžnou praxí je, že během speed-datingu ženy sedí u stolu a muži je obcházejí. Slovy profesionálních pořadatelů seznamovacích akcí taková varianta řeší problém s většími ženskými taškami a vše v ní navíc působí „galantněji“. Finkel & Eastwick původně předpokládali, že nechat

pro změnu obcházet ženy by mohlo mezipohlavní rozdíl ve vybíravosti zmírnit či vynulovat. K jejich překvapení však obcházející ženy najednou pro další setkání zaškrtovaly dokonce signifikantně více potenciálních partnerů než sedící muži potenciálních partnerek.

Možných vysvětlení autoři nabídli hned několik, přičemž nejpravděpodobnější podle nich navazuje na hypotézu **sociálního vtělení** (social embodiment) (Barsalou et al., 2003). Lidská mysl někdy chybí v atribuci propriocepce („cítění z vlastního těla“). Pokud například skousneme tužku, zapojíme přitom stejné svaly jako při úsměvu. Ty vyšlou do mozku signál o kontrakci, která je následně z části vnímána jako úsměv, což vyústí třeba v dočasné zvýšení naší přátelskosti (Epstein et al., 2016). Hypotéza sociálního vtělení pak tuto představu mírně rozšiřuje. Pokud za někým fyzicky přijdeme, přebíráme tím na sebe sociální roli dominantnějšího jedince, s níž se pojí také zvýšená sebedůvěra (self-confidence). Tu Finkel & Eastwick u rotujících účastníků vskutku naměřili. Existuje tak reálná šance, že naše mysl si může skriptované fyzické přiblížení k cizí osobě přetavit do mentálního nastavení „vím, co dělám, a tuhle partnerku jsem si vybral“.

Autoři pro svůj článek zvolili poutavý titulek *Arbitrary social norms influence sex differences in romantic selectivity* [Arbitrární sociální normy ovlivňují mezipohlavní rozdíly v romantické vybíravosti]. Jak ale i sami připouštějí, jejich výzkum nebyl designován tak, aby odhalil, do jaké míry jsou ony sociální normy arbitrární mimo laboratoř. V tomto ohledu spíše pomůže zaměřit se na mezipohlavní rozdíly v zemích s nejvyšší mírou rovnoprávnosti, jakými jsou například Norsko či Nizozemsko. Pokud by rozdíly mezi muži a ženami totiž byly způsobeny pouze odlišným způsobem socializace, silně egalitářské prostředí by je mělo odstranit, či přinejmenším zmírnit. Mezipohlavní rozdíly v Norsku (sociosexualita, žárlivost, iniciace pohlavního styku, preference pro věkový rozdíl...) naproti tomu však přetrvávají v obdobné výši jako například ve Spojených státech, které se za Norskem v rovnoprávnosti umístily podle GGGI (Global Gender Gap Index) ve vzdálenosti více než padesáti pozic (Kennair et al., 2023).

Jedním takovým univerzálním rozdílem by mohla být právě i tendence mužů na své protějšky v případě zájmu promlouvat jako první (Grammer et al., 2000). V počátku formování nové společnosti zřejmě stačí, aby muži měli v průměru třeba větší sex-drive než ženy (Kennair et al., 2023) – proměnná oslovující pohlaví se pak může snadno fixovat kulturně, a to téměř ve všech kulturách stejně. Určitě se dnes najde nemálo mužů, kteří by preferovali naopak být osloveni první, ale i ti nejspíš nakonec budou okolnostmi donuceni za účelem zahájení milostného vztahu zvolit stejný přístup jako jejich konkurence. Naštěstí, v souladu s **teorií sexuálních strategií** (Buss & Schmitt, 1993), mají obě pohlaví k dispozici kompletní repertoár sexuálních strategií a závisí na kontextu, které zvolí. Jen nelze opomíjet, že součástí onoho kontextu je i celá evoluční historie.

Přestože tedy některé sociální normy nejsou tak arbitrární, jak se domnívali například někteří sociální konstruktivisté (Sabini & Schulkin, 1994), Finkel & Eastwick úpravou základního speed-datingového paradigmatu efektně ukázali, že zvrát pohlavních rolí (a ruku v ruce s nimi také psychologických rozdílů) je dobře možný i u lidí, a to přinejmenším manipulací proměnných, které za běžných podmínek zůstávají intaktní. Veškeré chování nemusí být tvrdě kódováno geneticky, protože zbytek informace se nachází v prostředí – a součástí tohoto prostředí je nepochybně také kultura. Externí validita klasických speed-datingových studií je proto větší a jejich závěry o vyšší vybíravosti žen na pomezí krátkodobých a dlouhodobých vztahů lépe korespondují s jinými výzkumnými designy (Clark, 1990; Clark & Hatfield, 1989). Na druhou stranu, studie Finkela & Eastwicka nabízí zajímavý náhled na mechanismus stabilizace tohoto velmi důležitého evolučně psychologického konceptu.

4.3. Bimodálně rozložené znaky nevázané na pohlaví

Až doteď tvořily náplň této kapitoly pouze bimodální rozložení odrážející mezipohlavní rozdíly. Ale co na pohlaví nevázané bimodálně rozložené znaky? Na první pohled zdá, že jsou spíše vzácné. Příkladem jednoho takového znaku by mohla být tendence k **sémantické pareidolii** (Tureček & Jelínek, 2017). Pareidolii obecně lze definovat jako psychologický jev, při kterém bezprostředně mylně přiřazujeme význam náhodným konfiguracím systémů (v mracích pozorujeme obličej a zvířata, v bílém šumu slyšíme hlasy...) Podle Grégra (2021) se jedná o speciální případ **apofenie**, což je termín zastřešující navíc též kognitivní chyby vzniklé ve snaze nějaké systémy predikovat (pseudostatistika u gamblerů, důvěra v horoskopy...)

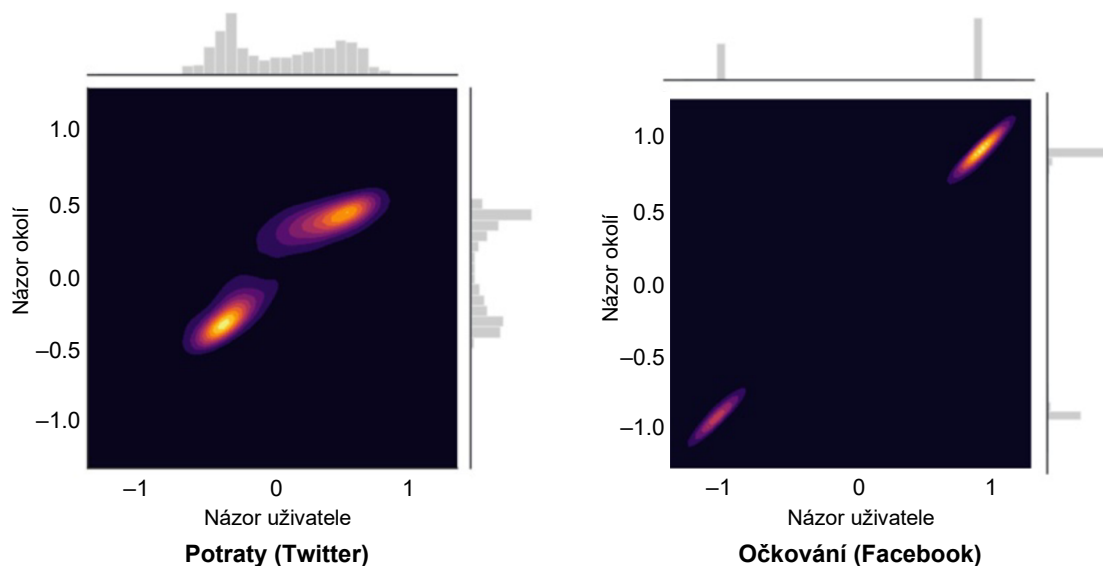
Tureček & Jelínek (2017) ve svém výzkumu sémantické pareidolie nechali respondenty ($n = 763$) zhodnotit 1500 výroků vzniklých strojovým překladem náhodně vybraných slov z latinského sazečského textu *Lorem ipsum*, který je navržený tak, aby nedával vůbec žádný smysl a čtenář se mohl plně soustředit pouze na sazbu. Respondenti přiřazovali výroky vždy do jedné ze 4 kategorií: „dada“ (dadaistická báseň), „rada“, „pravda“ nebo „citát ze *Stopařova průvodce po Galaxii*“ (celkem 41 228 individuálních přiřazení). Tyto čtyři kategorie lze dále zjednodušit na dvě – **absence významu** („dada“) a **snaha přiřadit význam** (zbytek původních kategorií).

Ukázalo se, že lidé přiřazují výroky nějaký význam buď ve většině případů („meaning attributors“), anebo naopak jen sporadicky („misunderstanding avoiders“). Proč se setkáváme právě s takovým vzorcem zatím není zcela zřejmé a autoři ho spojují s evolucí jazyka. Dynamika mezi „meaning attributors“ a „misunderstanding avoiders“ by podle nich mohla jazykům zajišťovat dostatečnou pružnost v adaptaci na měnící se prostředí a zároveň zabránovat přílišnému slévání významů, kvůli kterému by přenos informace ztrácel na efektivitě.

Skutečně však s nejvyšší pravděpodobností půjde o jeden z mála známých bimodálně rozložených psychologických znaků nevázaných na pohlaví, ačkoli jeho robustnost bude zapotřebí ještě potvrdit v dalších studiích. Větší tendenci k sémantické pareidolii mají sice v průměru ženy ($d = 0,3$), což by bylo v souladu se zjištěním, že právě dospívající dívky obvykle jako první začleňují nová slova a obraty, čímž nejspíše pohání evoluci jazyka (Nevalainen & Raumolin-Brunberg, 2017). Znak ale najdeme bimodálně rozložený pro každé pohlaví. Nejde proto o klasické bimodální rozložení vzniklé nápadnými rozdíly mezi muži a ženami o síle $d > 2,0$. Stabilní poměr „meaning attributors“ a „misunderstanding avoiders“ pak v populaci může být udržován negativní frekvenčně závislou selekcí. Rovněž si lze představit, že skupiny s vyváženým poměrem obou sémantických typů prosperují lépe než skupiny, kde jeden typ výrazně převažuje.

Proč se další bimodální rozložení nevázaná na pohlaví hledají tak těžko? Možná jsou jen opravdu vzácná, protože rozdělení lidské populace na muže a ženy atrahuje dokonce i některé zcela arbitrární znaky, jakými je třeba barva oblečení. Ještě začátkem 20. století se synové oblékali do růžové spojované s kuráží, zatímco dcerám náležela barva modrá symbolizující jemnost. Ze současnosti však známe opačný trend (Paoletti, 2012). Jiným důvodem, proč tato kapitola neobsahuje příliš velké množství příkladů bimodálních rozložení, může být povaha psychologického výzkumu. Pokud si vědec data patřičným způsobem nevizualizuje a nechá si například statistickým programem pouze vygenerovat korelační matici, riskuje, že mu tu a tam nějaké bimodální rozložení unikne. Jeho projekt může následně skončit pouhým odpublikováním slabého efektu pohlaví ve formátu Cohenova d s nízkou p -hodnotou značící signifikanci. Cohenovo d totiž nejjednodušší statistické testy počítají pro předem známé skupiny a jeho prostřednictvím neodhalíme ty, o jejichž existenci v době administrace testových baterií netušíme.

Specifickým zdrojem bimodálních rozložení nezávislých na pohlaví, je **názorová polarizace**. Tento jev se týká spíše kulturní evoluce a nejvíce patrný je na sociálních sítích, které jej často akcelerují. Jak je dobře známo, algoritmus většiny sociálních sítí předhazuje jejím uživatelům obsah, který chtějí vidět, aby u displeje vydrželi co nejdéle, a přitom samozřejmě shlédli také co nejvíce reklam. Tím vznikají tzv. echo chambery (v doslovném překladu komnaty ozvěn), kde na sebe lidé v komentářích reagují a vzájemně se **zpětnou vazbou** utvrzují ve svých názorech. Velká část výzkumu názorové polarizace probíhá právě formou analýzy obsahu sociálních sítí. Autoři Cinelli et al. (2021) takto našli bimodálně rozložené například názory na očkování či potraty (viz Obr. 7). Bimodálně rozložená je podle nich dokonce i předpojatost zpravodajských serverů na škále extrémní levice až extrémní pravice s vrcholy v levici a extrémní pravici. Možná by se tu dala spatřovat paralela s disruptivní selekcí z biologické evoluce – zajímavé, extrémnější názory, rezonují, zatímco obyčejné, neutrální názory probouzejí menší ohlas a replikují se méně.



Obrázek 7 – Sdružené distribuce názoru (leaning) uživatelů x a průměrného názoru jejich okolí x^{NN} pro různé datasety z Twitteru (potraty) a Facebooku (očkování). Čím světlejší barva, tím větší počet uživatelů. Na osách x a y jsou vynesena okrajová rozdělení $P(x)$ a $P^N(x)$. Převzato z Cinelli et al. (2021); upraveno.

Je však vhodné zmínit, že některé lidi politika vůbec nezajímá a sociální sítě převážně používají jako levnější náhradu za SMS, případně se do svého feedu chodí dívat na roztomilá koťátka. Podobně, ne všichni příznivci politiky musí na síti nutně zanechávat příspěvky. Lze předpokládat, že většina textu na internetu pochází od lidí, kteří jsou si „jistí“ tím, co píší, přičemž právě sebejistota vzrůstá s extrémností pozic (Heinzelmann & Tran, 2024). Z tohoto důvodu zřejmě nelze zjištění ze sociálních sítí plně extrapolovat na reálná rozložení politických orientací celkových populací jednotlivých států, která bimodální už zpravidla nebývají (Gestefeld et al., 2022; Alwin & Tufiş, 2016).

5. Závěr

S bimodálními rozloženími (tedy rozloženími, jejichž distribuční funkci charakterizují dva podobně vysoké vrcholy) přicházíme do styku na denní bázi a nejčastěji se odvíjí od přítomnosti dvou distinktních skupin v našem vzorku. V biologii za ně obvykle zodpovídá disruptivní a frekvenčně závislá selekce – dva procesy, které lze chápat jako speciální případy obecného třídění z hlediska stability. Zatímco disruptivní selekce vede na bimodální rozložení vcelku přímočaře zvýhodňováním nositelů od průměru vzdálenějších znaků, u frekvenčně závislé selekce velmi záleží na jejím typu a kontextu. Klíčovým nástrojem pro pochopení tohoto kontextu by mohla být Flegrova (2010) teorie zamrzlé plasticity, podle které jsou sexuální druhy po většinu svojí existence v důsledku nastrádání genetického polymorfismu evolučně „zamrzlé“, tzv. (elastické) a na pohled se až do průchodu hrdlem láhve, kdy ztrácí většinu svého genetického polymorfismu, příliš nemění.

Negativní frekvenčně závislá selekce (zvýhodňující nositele vzácnějších znaků) je sice zásadní pro biodiverzitu na úrovni organismů (= multimodální rozložení), ale stejný mechanismus způsobuje i narůst genetického polymorfismu na úrovni alel, a tedy evoluční zamrznutí, v jehož důsledku se dceřiná populace ve většině znaků nedokáže od mateřské populace příliš výrazně odlišit, a dát tak za vznik bimodálním rozložením. Naopak, frekvenčně závislá selekce pozitivní (zvýhodňující nositele nejčastějších hodnot znaků) mívá už ze svojí podstaty unimodalizující tendenci. Při peripatrické speciaci, kdy malá oddělená dceřiná subpopulace navíc disponuje větší plasticitou, však zvýhodňování nositelů nejčastějších hodnot znaků povede ke zmenšení vnitroskupinového rozptylu ve sledovaných znacích, které následně na úrovni celé populace spíše zaznameneáme jako bimodálně rozložené. Tomu významně napomáhá i fakt, že průměrné hodnoty znaků v oddělné dceřiné populaci se díky nenáhodnému výběru mohou nacházet i poměrně daleko od průměru populace mateřské. Evoluční zamrznutí druhů nově vzniklá bimodální rozložení následně stabilizuje, čímž se ale dostává mimo hledáček prací, které se soustředí na bimodální distribuce znaků v rámci jediného druhu.

Negativní frekvenčně závislá selekce sice není jediným stabilizujícím faktorem bimodálních rozložení, ale patří mezi ty nejlépe zdokumentované. Vedle ní narazíme i na dva typy izolací, které povětšinou lze zařadit pod disruptivní selekci. Izolace pre-zygotické předchází vzniku hybridů z distinktních skupin (asortativní párování, allochronická reprodukce...), izolace post-zygotické hybridy vzniknout nechají, ale redukuje jejich fitness (sterilita hybridů, náchylnost hybridů k predaci...) Hodí se zmínit, že mechanismy stabilizující bimodální rozložení jsou často těmi stejnými, jež je v první řadě vytvořily – občas je tak v praxi velmi obtížné (až nemožné) určit, který z nich bimodalizaci systému odstartoval.

Přestože jsou bimodální rozložení častá, nemusí je obsahovat každý systém. Běžnou podmínkou jejich vzniku disruptivní selekcí je, že pozorované znaky se musí vzájemně geneticky nacházet v negativní korelaci (podobně jako třeba jedna gameta nemůže být naráz malá i velká). V opačném případě mezi znaky nenastává trade-off a organismy se budou snažit pro udržení všech výhod zachovat oba znaky zároveň, obzvláště pak kombinují-li se jejich přínosy lépe než aditivně. Takový proces stojící v protikladu k disruptivní selekci bývá označován jako adaptivní generalizace a jeho prostřednictvím prokazatelně vzniklo například mnoho taxonů rostlin (viz kapitola 3.2.2).

Nejdůkladněji probraným bimodálním rozložením v rámci této práce je každopádně anisogamie (nestejná velikost gamet) – jedno z nejpůvodnějších bimodálních rozložení v biologii vůbec, vzniklé disruptivní selekcí a udržované negativní frekvenčně závislou selekcí. Herně-teoretické modely představené v kapitole 3.4 naznačují, že právě anisogamie by mohla být zásadním způsobem provázána se vznikem mnohobuněčnosti. Mnohobuněčnost totiž prokazatelně klade zvýšené nároky na velikost životaschopné zygoty, zatímco vliv velikosti na fitness gamety zůstává víceméně zachován. Evoluční význam anisogamie však nespočívá pouze v umožnění mnohobuněčnosti, ale také v částečné determinaci pohlavních rolí. Přestože pohlavní role jsou na vyšších úrovních organismální komplexity za specifických podmínek už zvrtné, anisogamie svojí jednosměrností zajišťuje takřka dokonalou stabilizaci původních párovacích typů, která je pro další evoluci pohlavních rolí někdy důležitější než počáteční rozdíl v energetické investici do jedné gamety.

Anisogamii odráží i velké množství lidských mezipohlavních rozdílů studovaných evolučními psychology. Shodou okolností jsou tyto rozdíly jen zřídka tak silné, aby se do grafu promítly bimodálně ($d > 2,0$), což však v mnoha případech nebrání jejich efektivnímu využití společně s dalšími daty při predikcích konkrétního chování jedince. Napomáhá skutečnost, že ty nejsilnější rozdíly jsou pro společnost často také těmi nejproblematictějšími (například za naprostou většinu vražd a znásilnění celosvětově zodpovídají muži; viz kapitola 4.1). Za zmínku dále stojí, že ne všechny menší mezipohlavní rozdíly musí být natvrdo determinovány geneticky – zbytek informace se nachází v prostředí, jehož součástí je navíc zároveň kultura. I rozdíly, ke kterým existují jen drobné biologické predispozice, se tak mohou časem snadno fixovat kulturně, a to téměř ve všech kulturách stejně. Takové případy pak lze odhalit manipulací proměnných, které mimo laboratoř zůstávají intaktní (viz speed-datingový experiment z kapitoly 4.2). Na pohlaví nevázaných bimodálně rozložených znaků bylo u lidí jinak zatím prokázáno jen velmi málo (asi jeden). Více bimodálních rozložení ke zkoumání se možná nabízí v kulturní evoluci, kde přinejmenším názorová polarizace na sociálních sítích vykazuje mnohé znaky disruptivní selekce.

6. Reference

1. Abbott, K. C., & Dakos, V. (2021). Mapping the distinct origins of bimodality in a classic model with alternative stable states. *Theoretical Ecology*, 14(4), 673–684. <https://doi.org/10.1007/s12080-020-00476-5>
2. Allen, J. A., Raison, H. E., & Weale, M. E. (1998). The influence of density on frequency-dependent selection by wild birds feeding on artificial prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1400), 1031–1035. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0395>
3. Alwin, D. F., & Tufiş, P. A. (2016). The changing dynamics of class and culture in American politics: A test of the polarization hypothesis. *The ANNALS of the American Academy of Political and Social Science*, 663(1), 229–269. <https://doi.org/10.1177/0002716215596974>
4. Anderson, B., Pauw, A., Cole, W. W., & Barrett, S. C. H. (2016). Pollination, mating and reproductive fitness in a plant population with bimodal floral-tube length. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(8), 1631–1642. <https://doi.org/10.1111/jeb.12899>
5. Archer, J. (2019). The reality and evolutionary significance of human psychological sex differences. *Biological Reviews*, brv.12507. <https://doi.org/10.1111/brv.12507>
6. Baron-Cohen, S. (2003). *The essential difference: The truth about the male and female brain*. Basic Books.
7. Baron-Cohen, S., Richler, J., Bisarya, D., Gurunathan, N., & Wheelwright, S. (2003). The systemizing quotient: An investigation of adults with Asperger syndrome or high-functioning autism, and normal sex differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 358(1430), 361–374. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1206>
8. Barsalou, L. W., Niedenthal, P. M., Barbey, A. K., & Ruppert, J. A. (2003). Social embodiment. In *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 43, 43–92). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(03\)01011-9](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(03)01011-9)
9. Baumeister, R. F., Catanese, K. R., & Vohs, K. D. (2001). Is there a gender difference in strength of sex drive? Theoretical views, conceptual distinctions, and a review of relevant evidence. *Personality and Social Psychology Review*, 5(3), 242–273. https://doi.org/10.1207/S15327957PSPR0503_5
10. Benkman, C. W. (1996). Are the ratios of bill crossing morphs in crossbills the result of frequency-dependent selection? *Evolutionary Ecology*, 10(1), 119–126. <https://doi.org/10.1007/BF01239352>
11. Benkman, C. W., & Lindholm, A. K. (1991). The advantages and evolution of a morphological novelty. *Nature*, 349(6309), 519–520. <https://doi.org/10.1038/349519a0>
12. Brito, V. L. G., Fendrich, T. G., Smidt, E. C., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2016). Shifts from specialised to generalised pollination systems in Miconieae (Melastomataceae) and their relation with anther morphology and seed number. *Plant Biology*, 18(4), 585–593. <https://doi.org/10.1111/plb.12432>

13. Bulmer, M. G., & Parker, G. A. (2002). The evolution of anisogamy: A game-theoretic approach. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1507), 2381–2388. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2161>
14. Buss, D. M. (1988). The evolution of human intrasexual competition: Tactics of mate attraction. *Journal of Personality and Social Psychology*, 54(4), 616–628. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.54.4.616>
15. Buss, D. M. (2023). Sexual violence laws: Policy implications of psychological sex differences. *Evolution and Human Behavior*, 44(3), 278–283. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2023.01.003>
16. Buss, D. M., Abbott, M., Angleitner, A., Asherian, A., Biaggio, A., Blanco-Villasenor, A., Bruchon-Schweitzer, M., Ch'U, H.-Y., Czapinski, J., Deraad, B., Ekehammar, B., El Lohamy, N., Fioravanti, M., Georgas, J., Gjerde, P., Guttman, R., Hazan, F., Iwawaki, S., Janakiramaiah, N., ... Yang, K.-S. (1990). International preferences in selecting mates: A study of 37 cultures. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 21(1), 5–47. <https://doi.org/10.1177/0022022190211001>
17. Buss, D. M., & Schmitt, D. P. (1993). Sexual Strategies Theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100(2), 204–232. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.100.2.204>
18. Calsbeek, R., Bonvini, L., & Cox, R. M. (2010). Geographic variation, frequency-dependent selection, and the maintenance of a female-limited polymorphism. *Evolution*, 64(1), 116–125. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00808.x>
19. Cartwright, R. A. (2011). Bards, poets, and cliques: Frequency-dependent selection and the evolution of language genes. *Bulletin of Mathematical Biology*, 73(9), 2201–2212. <https://doi.org/10.1007/s11538-010-9619-z>
20. Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J., & Sheldon, B. C. (2009). A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, 18(13), 2746–2765. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04247.x>
21. Chen, K., & Pannell, J. R. (2022). Disruptive selection via pollinators and seed predators on the height of flowers on a wind-dispersed alpine herb. *American Journal of Botany*, 109(11), 1717–1729. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16073>
22. Chouteau, M., Arias, M., & Joron, M. (2016). Warning signals are under positive frequency-dependent selection in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(8), 2164–2169. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519216113>
23. Christie, M. R., & McNickle, G. G. (2023). Negative frequency dependent selection unites ecology and evolution. *Ecology and Evolution*, 13(7), e10327. <https://doi.org/10.1002/ece3.10327>
24. Cinelli, M., De Francisci Morales, G., Galeazzi, A., Quattrociocchi, W., & Starnini, M. (2021). The echo chamber effect on social media. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(9), e2023301118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023301118>

25. Clark, R. D. (1990). The impact of AIDS on gender differences in willingness to engage in casual sex. *Journal of Applied Social Psychology*, 20(9), 771–782.
<https://doi.org/10.1111/j.1559-1816.1990.tb00437.x>
26. Clark, R. D., & Hatfield, E. (1989). Gender differences in receptivity to sexual offers. *Journal of Psychology & Human Sexuality*, 2(1), 39–55.
https://doi.org/10.1300/J056v02n01_04
27. Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Routledge.
<https://doi.org/10.4324/9780203771587>
28. Conley, T. D. (2011). Perceived proposer personality characteristics and gender differences in acceptance of casual sex offers. *Journal of Personality and Social Psychology*, 100(2), 309–329. <https://doi.org/10.1037/a0022152>
29. Conroy-Beam, D., & Buss, D. M. (2019). Why is age so important in human mating? Evolved age preferences and their influences on multiple mating behaviors. *Evolutionary Behavioral Sciences*, 13(2), 127–157. <https://doi.org/10.1037/ebs0000127>
30. Crow, J. F., & Kimura, M. (1965). Evolution in sexual and asexual populations. *The American Naturalist*, 99(909), 439–450. <https://doi.org/10.1086/282389>
31. Cruz, M. A., Magalhães, S., Sucena, É., & Zélé, F. (2021). Wolbachia and host intrinsic reproductive barriers contribute additively to postmating isolation in spider mites. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 75(8), 2085–2101.
<https://doi.org/10.1111/evo.14286>
32. Da Silva, J., & Drysdale, V. L. (2018). Isogamy in large and complex volvocine algae is consistent with the gamete competition theory of the evolution of anisogamy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1890), 20181954.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1954>
33. Daly, M., & Wilson, M. (1990). Killing the competition: Female/female and male/male homicide. *Human Nature*, 1(1), 81–107. <https://doi.org/10.1007/BF02692147>
34. Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.110063>
35. Deitmer, J. W., Theparambil, S. M., Ruminot, I., & Becker, H. M. (2017). Our hungry brain: Which role do glial cells play for the energy supply? *E-Neuroforum*, 23(1), 1–8.
<https://doi.org/10.1515/nf-2016-A102>
36. Dellinger, A. S., Chartier, M., Fernández-Fernández, D., Penneys, D. S., Alvear, M., Almeda, F., Michelangeli, F. A., Staedler, Y., Armbruster, W. S., & Schönenberger, J. (2019). Beyond buzz-pollination: Departures from an adaptive plateau lead to new pollination syndromes. *New Phytologist*, 221(2), 1136–1149.
<https://doi.org/10.1111/nph.15468>
37. Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400(6742), 354–357. <https://doi.org/10.1038/22521>

38. Dorak, M. T., Lawson, T., Machulla, H. K. G., Mills, K. I., & Burnett, A. K. (2002). Increased heterozygosity for MHC class II lineages in newborn males. *Genes and Immunity*, 3(5), 263–269. <https://doi.org/10.1038/sj.gene.6363862>
39. Edelaar, P., Postma, E., Knops, P., & Phillips, R. (2005). No support for a genetic basis of mandible crossing direction in crossbills (*Loxia* Spp.). *The Auk*, 122(4), 1123–1129. <https://doi.org/10.1093/auk/122.4.1123>
40. Edlund, J. E., Buller, D. J., Sagarin, B. J., Heider, J. D., Scherer, C. R., Farc, M.-M., & Ojedokun, O. (2019). Male sexual jealousy: Lost paternity opportunities? *Psychological Reports*, 122(2), 575–592. <https://doi.org/10.1177/0033294118806556>
41. Elena, S. F., & Lenski, R. E. (1997). Long-term experimental evolution in *Escherichia coli*: 7 mechanisms maintaining genetic variability within populations. *Evolution*, 51(4), 1058–1067. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb03953.x>
42. Epstein, N., Brendel, T., Hege, I., Ouellette, D. L., Schmidmaier, R., & Kiesewetter, J. (2016). The power of the pen: How to make physicians more friendly and patients more attractive. *Medical Education*, 50(12), 1214–1218. <https://doi.org/10.1111/medu.13002>
43. Federal Bureau of Investigation. (2019). *Crime in the United States*. United States Department of Justice. <https://ucr.fbi.gov/crime-in-the-u.s/2019/crime-in-the-u.s.-2019/tables/table-42/table-42.xls>
44. Fieder, M., & Huber, S. (2022). Contemporary selection pressures in modern societies? Which factors best explain variance in human reproduction and mating? *Evolution and Human Behavior*, 43(1), 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2021.08.001>
45. Finkel, E. J., & Eastwick, P. W. (2009). Arbitrary social norms influence sex differences in romantic selectivity. *Psychological Science*, 20(10), 1290–1295. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02439.x>
46. Fisher, R. A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 52(2), 399–433. <https://doi.org/10.1017/S0080456800012163>
47. Fisman, R., Iyengar, S. S., Kamenica, E., & Simonson, I. (2006). Gender differences in mate selection: Evidence from a speed dating experiment. *The Quarterly Journal of Economics*, 121(2), 673–697. <https://doi.org/10.1162/qjec.2006.121.2.673>
48. Fitzpatrick, M. J., Feder, E., Rowe, L., & Sokolowski, M. B. (2007). Maintaining a behaviour polymorphism by frequency-dependent selection on a single gene. *Nature*, 447(7141), 210–212. <https://doi.org/10.1038/nature05764>
49. Flegr, J. (1998). On the “origin” of natural selection by means of speciation. *Rivista Di Biologia – Biology Forum*, 91, 291–304.
50. Flegr, J. (2010). Elastic, not plastic species: Frozen plasticity theory and the origin of adaptive evolution in sexually reproducing organisms. *Biology Direct*, 5, 2. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-5-2>
51. Flegr, J. (2018). *Evoluční biologie* (3. opravené a rozšířené vydání). Academia.

52. Flegr, J., & Ponížil, P. (2018). On the importance of being stable: Evolutionarily frozen species can win in fluctuating environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 125(1), 210–220. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly110>
53. Friar, G. (2019, July 18). *Genetic study takes research on sex differences to new heights*. MIT News | Massachusetts Institute of Technology. <https://news.mit.edu/2019/genetic-study-takes-sex-differences-research-to-new-heights-0718>
54. Gabriel, W., Lynch, M., & Burger, R. (1993). Muller's ratchet and mutational meltdowns. *Evolution*, 47(6), 1744. <https://doi.org/10.2307/2410218>
55. Galen, C., Zimmer, K. A., & Newport, M. E. (1987). Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: A mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution*, 41(3), 599–606. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05830.x>
56. Garland, T. (2014). Trade-offs. *Current Biology*, 24(2), R60–R61. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.036>
57. Gavey, N. (1991). Sexual victimization prevalence among New Zealand university students. *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 59(3), 464–466. <https://doi.org/10.1037/0022-006X.59.3.464>
58. Geritz, S. A., & Kisdi, E. (2000). Adaptive dynamics in diploid, sexual populations and the evolution of reproductive isolation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1453), 1671–1678.
59. Gervasi, D. D. L., & Schiestl, F. P. (2017). Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators. *Nature Communications*, 8(1), 14691. <https://doi.org/10.1038/ncomms14691>
60. Gestefeld, M., Lorenz, J., Henschel, N. T., & Boehnke, K. (2022). Decomposing attitude distributions to characterize attitude polarization in Europe. *SN Social Sciences*, 2(7), 110. <https://doi.org/10.1007/s43545-022-00342-7>
61. Giraldo, N., Salazar, C., Jiggins, C. D., Bermingham, E., & Linares, M. (2008). Two sisters in the same dress: *Heliconius* cryptic species. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 324. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-324>
62. Gotmark, F., & Olsson, J. (1997). Artificial colour mutation: Do red-painted great tits experience increased or decreased predation? *Animal Behaviour*, 53, 83–91. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0280>
63. Gould, S. J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Belknap Press of Harvard University Press.
64. Grammer, K., Kruck, K., Juetten, A., & Fink, B. (2000). Non-verbal behavior as courtship signals: The role of control and choice in selecting partners. *Evolution and Human Behavior*, 21(6), 371–390. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(00\)00053-2](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(00)00053-2)
65. Grégr, R. (2021). *Pareidolie a její evoluční signifikance* [Bakalářská práce, Univerzita Karlova]. <https://dspace.cuni.cz/handle/20.500.11956/126251>

66. Haig, D. (2016). Living together and living apart: The sexual lives of bryophytes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1706), 20150535. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0535>
67. Hayashi, M., & Chiba, S. (2000). Intraspecific diversity of mitochondrial DNA in the land snail *Euhadra peliomphala* (Bradybaenidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(3), 391–401. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01230.x>
68. Hayashi, M., & Chiba, S. (2004). Enhanced colour polymorphisms in island populations of the land snail *Euhadra peliomphala*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81(3), 417–425. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2003.00292.x>
69. Hayward, A., & Gillooly, J. F. (2011). The cost of sex: Quantifying energetic investment in gamete production by males and females. *PLoS ONE*, 6(1), e16557. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016557>
70. Heinzelmann, N., & Tran, V. (2024). Extremists are more confident. *Erkenntnis*, 89(5), 2031–2056. <https://doi.org/10.1007/s10670-022-00616-9>
71. Herrera, C. M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. In D. G. Lloyd & S. C. H. Barrett (Eds.), *Floral Biology* (pp. 65–87). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1165-2_3
72. Hines, M. (2020). Neuroscience and sex/gender: Looking back and forward. *The Journal of Neuroscience*, 40(1), 37–43. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0750-19.2019>
73. Hoekstra, R. F. (1987). The evolution of sexes. In S. C. Stearns (Ed.), *The Evolution of Sex and its Consequences* (pp. 59–91). Birkhäuser. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-6273-8_3
74. Hoy, S. R., MacNulty, D. R., Metz, M. C., Smith, D. W., Stahler, D. R., Peterson, R. O., & Vucetich, J. A. (2021). Negative frequency-dependent prey selection by wolves and its implications on predator-prey dynamics. *Animal Behaviour*, 179, 247–265. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.06.025>
75. Hyde, J. S. (2005). The gender similarities hypothesis. *American Psychologist*, 60(6), 581–592. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.60.6.581>
76. Ito, S., & Konuma, J. (2020). Disruptive selection of shell colour in land snails: A mark–recapture study of *Euhadra peliomphala simodae*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(2), 323–333. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz168>
77. Iyer, P., & Roughgarden, J. (2008). Gametic conflict versus contact in the evolution of anisogamy. *Theoretical Population Biology*, 73(4), 461–472. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2008.02.002>
78. Jacobs, D., & Richardson, A. M. (2008). Economic inequality and homicide in the developed nations from 1975 to 1995. *Homicide Studies*, 12(1), 28–45. <https://doi.org/10.1177/1088767907311849>

79. James, T. Y. (2023). Sex without sexes: Can the cost of finding a mate explain diversity in fungal mating systems? *Integrative And Comparative Biology*, 63(4), 922–935. <https://doi.org/10.1093/icb/icad037>
80. Kauffman, S. A. (1993). *The origins of order: Self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press.
81. Kennair, L. E. O., Grøntvedt, T. V., Kessler, A. M., Gangestad, S. W., & Bendixen, M. (2023). Mating strategies in sexually egalitarian cultures. In D. M. Buss (Ed.), *The Oxford Handbook of Human Mating* (1st ed., 262–285). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780197536438.013.4>
82. Kloc, M. (2023). Seahorse male pregnancy as a model system to study pregnancy, immune adaptations, and environmental effects. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(11), 9712. <https://doi.org/10.3390/ijms24119712>
83. Knigge, T., Di Lellis, M. A., Monsinjon, T., & Köhler, H.-R. (2017). Relevance of body size and shell colouration for thermal absorption and heat loss in white garden snails, *Theba pisana* (Helicidae), from Northern France. *Journal of Thermal Biology*, 69, 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.06.001>
84. Kondrashov, A. S., & Kondrashov, F. A. (1999). Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature*, 400(6742), 351–354. <https://doi.org/10.1038/22514>
85. Kurzban, R., & Weeden, J. (2005). HurryDate: Mate preferences in action. *Evolution and Human Behavior*, 26(3), 227–244. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2004.08.012>
86. Lehtonen, J., Parker, G. A., & Schärer, L. (2016). Why anisogamy drives ancestral sex roles. *Evolution*, 70(5), 1129–1135. <https://doi.org/10.1111/evo.12926>
87. Liker, A., Freckleton, R. P., & Székely, T. (2013). The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nature Communications*, 4(1), 1587. <https://doi.org/10.1038/ncomms2600>
88. Lynch, M., Bürger, R., Butcher, D., & Gabriel, W. (1993). The mutational meltdown in asexual populations. *Journal of Heredity*, 84(5), 339–344. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111354>
89. Makalowski, W. (2001). Are we polyploids? A brief history of one hypothesis. *Genome Research*, 11(5), 667–670. <https://doi.org/10.1101/gr.188801>
90. Mao, S., Narayan, R., & Piran, T. (1993). *On the bimodal distribution of gamma-ray bursts*. <https://doi.org/10.48550/arxiv.astro-ph/9304016>
91. Mather, K. (1955). Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution*, 9(1), 52. <https://doi.org/10.2307/2405357>
92. Matsuda, H., & Abrams, P. A. (1999). Why are equally sized gametes so rare? The instability of isogamy and the cost of anisogamy. *Evolutionary Ecology Research*, 1(7), 769–784.

93. Mauricio, R., Rausher, M. D., & Burdick, D. S. (1997). *Variation in the defense strategies of plants: Are resistance and tolerance mutually exclusive?* 78(6).
94. Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press.
<https://doi.org/10.4159/harvard.9780674865327>
95. Mayr, E. (1999). Understanding evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(9), 372–373.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01667-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01667-5)
96. Medel, R., Botto-Mahan, C., & Kalin-Arroyo, M. (2003). Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower *Mimulus luteus*. *Ecology*, 84(7), 1721–1732. <https://doi.org/10.1890/01-0688>
97. Merrill, R. M., Rastas, P., Martin, S. H., Melo, M. C., Barker, S., Davey, J., McMillan, W. O., & Jiggins, C. D. (2019). Genetic dissection of assortative mating behavior. *PLOS Biology*, 17(2), e2005902. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005902>
98. Miyake, T., & Yahara, T. (1999). Theoretical evaluation of pollen transfer by nocturnal and diurnal pollinators: When should a flower open? *Oikos*, 86(2), 233–240.
<https://doi.org/10.2307/3546441>
99. Muchhala, N. (2007). Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist*, 169(4), 494–504.
<https://doi.org/10.1086/512047>
100. Müller, F. (1879). *Ituna* and *Thyridia*: A remarkable case of mimicry in butterflies (R. Meldola, Trans.). *Kosmos*.
101. Muller, H. J. (1964). The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research / Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 1(1), 2–9.
[https://doi.org/10.1016/0027-5107\(64\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0027-5107(64)90047-8)
102. Murúa, M., Espinoza, C., Bustamante, R., Marín, V. H., & Medel, R. (2010). Does human-induced habitat transformation modify pollinator-mediated selection? A case study in *Viola portalesia* (Violaceae). *Oecologia*, 163(1), 153–162.
<https://doi.org/10.1007/s00442-010-1587-3>
103. Nevalainen, T., & Raumolin-Brunberg, H. (2017). *Historical sociolinguistics: Language change in Tudor and Stuart England* (Second edition). Routledge.
104. Ohashi, K., Jürgens, A., & Thomson, J. D. (2021). Trade-off mitigation: A conceptual framework for understanding floral adaptation in multispecies interactions. *Biological Reviews*, 96(2258), 2258–2280. <https://doi.org/10.1111/brv.12754>
105. Otto, S. P., & Marks, J. C. (1996). Mating systems and the evolutionary transition between haploidy and diploidy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(3), 197–218.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb00309.x>
106. Pagel, M., Beaumont, M., Meade, A., Verkerk, A., & Calude, A. (2019). Dominant words rise to the top by positive frequency-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(15), 7397–7402. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816994116>

107. Paoletti, J. B. (2012). *Pink and blue: Telling the boys from the girls in America*. Indiana University Press.
108. Payne, B. K., Brown-Iannuzzi, J. L., & Hannay, J. W. (2017). Economic inequality increases risk taking. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(18), 4643–4648. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616453114>
109. Poinar, G. O., & Ricci, C. (1992). Bdelloid rotifers in Dominican amber: Evidence for parthenogenetic continuity. *Experientia*, 48(4), 408–410. <https://doi.org/10.1007/BF01923444>
110. Poulton, E. B. (1884). Notes upon, or suggested by, the colours, markings and protective attitudes of certain lepidopterous larvae and pupae, and of a phytophagous hymenopterous larva. *Transactions of the Entomological Society of London*, 27–60.
111. Price, M. V., Waser, N. M., Irwin, R. E., Campbell, D. R., & Brody, A. K. (2005). Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: A seven-year study. *Ecology*, 86(8), 2106–2116. <https://doi.org/10.1890/04-1274>
112. Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1997). The natural history of pollination. *HarperCollins Publishers*. <https://doi.org/10.3366/anh.1997.24.2.307>
113. Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1388), 1555–1557. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0216>
114. Rehr, S. S., Feeny, P. P., & Janzen, D. H. (1973). Chemical defence in Central American non-ant-acacias. *The Journal of Animal Ecology*, 42(2), 405. <https://doi.org/10.2307/3294>
115. Rueffler, C., Van Dooren, T. J. M., Leimar, O., & Abrams, P. A. (2006). Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5), 238–245. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.003>
116. Rymer, P. D., Johnson, S. D., & Savolainen, V. (2010). Pollinator behaviour and plant speciation: Can assortative mating and disruptive selection maintain distinct floral morphs in sympatry? *New Phytologist*, 188(2), 426–436. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03438.x>
117. Sabini, J., & Schulkin, J. (1994). Biological realism and social constructivism. *Journal for the Theory of Social Behaviour*, 24(3), 207–217. <https://doi.org/10.1111/j.1468-5914.1994.tb00253.x>
118. Schärer, L., Rowe, L., & Arnqvist, G. (2012). Anisogamy, chance and the evolution of sex roles. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5), 260–264. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.12.006>
119. Schilling, M. F., Watkins, A. E., & Watkins, W. (2002). Is Human Height Bimodal? *The American Statistician*, 56(3), 223–229. <https://doi.org/10.1198/00031300265>
120. Schneider, F. R. N., Podsiadlowski, P., & Laplace, E. (2023). Bimodal black hole mass distribution and chirp masses of binary black hole mergers. *The Astrophysical Journal Letters*, 950(2), L9. <https://doi.org/10.3847/2041-8213/acd77a>

121. Schön, I., Butlin, R. K., Griffiths, H. I., & Martens, K. (1998). Slow molecular evolution in an ancient asexual ostracod. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1392), 235–242. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0287>
122. Schön, I., & Martens, K. (1998). DNA repair in ancient asexuals: A new solution to an old problem? *Journal of Natural History*, 32(7), 943–948. <https://doi.org/10.1080/00222939800770481>
123. Schön, I., & Martens, K. (2003). No slave to sex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1517), 827–833. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2314>
124. Schwab, J., Podsiadlowski, Ph., & Rappaport, S. (2010). Further evidence for the bimodal distribution of neutron-star masses. *The Astrophysical Journal*, 719(1), 722–727. <https://doi.org/10.1088/0004-637X/719/1/722>
125. Shaw, R., & Mohler, J. (1953). The selective significance of the sex ratio. *American Naturalist*, 87(837), 337–342. <https://doi.org/10.1086/281794>
126. Smith, J. M., & Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), Article 5427. <https://doi.org/10.1038/246015a0>
127. Stang, M., Klinkhamer, P. G. L., & van der Meijden, E. (2007). Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: A matter of morphology or abundance? *Oecologia*, 151(3), 442–453. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0585-y>
128. Stanton, S. J., Liening, S. H., & Schultheiss, O. C. (2011). Testosterone is positively associated with risk taking in the Iowa Gambling Task. *Hormones and Behavior*, 59(2), 252–256. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.12.003>
129. Stevens, L. (2011). Selection: Frequency-dependent. In *eLS*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001763.pub2>
130. Su, R., Rounds, J., & Armstrong, P. I. (2009). Men and things, women and people: A meta-analysis of sex differences in interests. *Psychological Bulletin*, 135(6), 859–884. <https://doi.org/10.1037/a0017364>
131. Surmacki, A., Ożarowska-Nowicka, A., & Rosin, Z. M. (2013). Color polymorphism in a land snail *Cepaea nemoralis* (Pulmonata: Helicidae) as viewed by potential avian predators. *Naturwissenschaften*, 100(6), 533–540. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1049-y>
132. Symons, D. (1979). *The evolution of human sexuality*. Oxford University Press.
133. Szathmáry, E., & Maynard Smith, J. (1995). The major evolutionary transitions. *Nature*, 374(6519), 227–232. <https://doi.org/10.1038/374227a0>
134. Tay, A. J., Yong, J. C., & Li, N. P. (2021). Production of eggs and sperm. In T. K. Shackelford & V. A. Weekes-Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (6305–6309). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-19650-3_1991

135. Todd, P. M., Penke, L., Fasolo, B., & Lenton, A. P. (2007). Different cognitive processes underlie human mate choices and mate preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(38), 15011–15016. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705290104>
136. Toman, J. (2015). *Pohlavní rozmnožování optikou evoluce: Vznik, vývoj a paradoxy největší evoluční záhady* (Vyd. 1). Academia.
137. Tourmente, M., Delbarco Trillo, J., & Roldan, E. R. S. (2015). No evidence of trade-offs in the evolution of sperm numbers and sperm size in mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10), 1816–1827. <https://doi.org/10.1111/jeb.12698>
138. Tureček, P., & Jelinek, J. (2017). *Project Cicero: Semantic pareidolia introduced*. 94–95.
139. Umen, J., & Coelho, S. (2019). Algal sex determination and the evolution of anisogamy. *Annual Review of Microbiology*, 73(1), 267–291. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-020518-120011>
140. Van De Peer, Y., Mizrachi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, 18(7), 411–424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
141. Van Doorn, G. S., & Weissing, F. J. (2002). Ecological versus sexual selection models of sympatric speciation: A synthesis. *Selection*, 2(1–2), 17–40. <https://doi.org/10.1556/Select.2.2001.1-2.3>
142. Vereecken, N. J., Wilson, C. A., Hötling, S., Schulz, S., Banketov, S. A., & Mardulyn, P. (2012). Pre-adaptations and the evolution of pollination by sexual deception: Cope's rule of specialization revisited. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1748), 4786–4794. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1804>
143. Waggoner, B. M., & Poinar, G. O. (1993). Fossil habrotrochid rotifers in Dominican amber. *Experientia*, 49(4), 354–357. <https://doi.org/10.1007/BF01923421>
144. Welch, M. D., & Meselson, M. (2000). Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science (New York, N.Y.)*, 288(5469), 1211–1215. <https://doi.org/10.1126/science.288.5469.1211>
145. Wong, I., & Brown, M. E. (2017). The bimodal color distribution of small Kuiper belt objects. *The Astronomical Journal*, 153(4), 145. <https://doi.org/10.3847/1538-3881/aa60c3>
146. Yamamoto, S., & Sota, T. (2009). Incipient allochronic speciation by climatic disruption of the reproductive period. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1668), 2711–2719. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0349>
147. Yasui, Y., & Hasegawa, E. (2024). *Male contributions to female-male mutualism overcome the twofold cost of sex*. <https://doi.org/10.1101/2024.01.11.575303>