

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra filosofie a dějin přírodních věd

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Toman

Ekologické souvislosti pohlavního rozmnožování

Ecological aspects of sexual reproduction

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Jaroslav Flegr, CSc.

Praha, 2011

Rád bych poděkoval svému školiteli prof. RNDr. J. Flegrovi, CSc. za inspiraci a nesčetné cenné rady při sepisování této práce; Mgr. M. Eliášovi, Ph.D. za mnoho tipů na užitečné informační zdroje; otci za celou řadu postřehů a celé své rodině za podporu.

Prohlášení:

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

V Praze,

Podpis

Obsah

| | |
|--|----|
| Abstrakt | 1 |
| Abstract | 1 |
| 1 Úvod | 2 |
| 2 Pohlavní rozmnožování | 3 |
| 2.1 Vymezení pohlavního rozmnožování | 3 |
| 2.2 Vznik pohlavního rozmnožování | 4 |
| 2.3 Taxonomické rozšíření pohlavního rozmnožování | 7 |
| 2.4 Druhotné ztráty pohlavního rozmnožování | 8 |
| 3 Teorie..... | 9 |
| 3.1 Různé přístupy k tvorbě teorií a jejich změny v čase | 9 |
| 3.2 Teorie molekulárně-biologického okruhu | 9 |
| 3.3 Teorie genetického okruhu | 10 |
| 3.4 Teorie ekologického okruhu..... | 11 |
| 4 Prostředí..... | 17 |
| 4.1 Predikce ekologických teorií o prostředí favorizujícím pohlavní a nepohlavní druhy..... | 17 |
| 4.1.1 Teoretické odvození charakteru prostředí favorizujícího pohlavní, nebo nepohlavní rozmnožování | 17 |
| 4.1.2 Možná úskalí výzkumu a úvod ke konkrétním pozorováním..... | 19 |
| 4.2 Konkrétní pozorování..... | 22 |
| 4.2.1 Klasické jednodruhové až vícedruhové studie korelace pohlavnosti s prostředím | 22 |
| 4.2.2 Studie s větším časovým a prostorovým přesahem | 24 |
| 4.2.3 Starobyle nepohlavní linie..... | 25 |
| 4.2.4 Extrémní prostředí..... | 27 |
| 5 Závěr..... | 31 |
| 6 Seznam použité literatury | 33 |

Abstrakt

Pohlavní rozmnožování je jedním z nejzajímavějších biologických fenoménů. Dodnes se žádné teorii nepodařilo kompletně vysvětlit jeho široké rozšíření napříč eukaryotickými klady navzdory jeho výrazným nevýhodám (například dvojnásobné ceně sexu). Můžeme rozlišit tři okruhy přístupů k řešení tohoto problému – teorie molekulárně-biologické, genetické a ekologické. Poslední jmenované jsou dnes nejrozvinutější a předpokládá se, že právě mezi nimi leží odpověď na záhadu sexu. Většina teorií se navzájem nevylučuje a je možné je spojit, nebo mohou působit zároveň. Prostředí abioticky stálá a bez biotických interakcí (tj. homogenní) by podle teorií měla upřednostňovat druhy s nepohlavním způsobem množení, prostředí abioticky proměnlivá a s velkým množstvím biotických interakcí (tj. heterogenní) naopak druhy pohlavní. Podporou těchto domněnek je mimo jiné i fenomén přerušovaných rovnováh a řada jeho vysvětlení, například hypotéza *plus ça change* P. R. Sheldona, nebo teorie zamrzlé plasticity J. Flegra. V současnosti existuje velké množství empirických dat, která jsou s uvedenou tezí v souladu. Prostředí výrazně homogenní (zejména různá extrémní prostředí) zřejmě opravdu upřednostňují nepohlavní organismy – ať už primárně nepohlavní prokaryota, nebo sekundárně nepohlavní eukaryota. Naopak ve většině biotopů planety Země, které se nacházejí někde mezi oběma extrémy, se pattern zdá slabý a velmi těžko testovatelný na jednoduchých biogeografických studiích rozšíření pohlavních a nepohlavních druhů. Slibnější jsou v tomto ohledu studie s větším časovým a prostorovým přesahem nebo studie starobylé asexuálních kladů.

Klíčová slova: Sex, pohlavní rozmnožování, nepohlavní rozmnožování, prostředí, prokaryota, eukaryota, ekologie, evoluce

Abstract

Sexual reproduction is one of the most interesting biological phenomena. No theory has ever entirely explained its wide occurrence among Eukaryotic clades despite its clear disadvantages (e.g. twofold price of sex). Theories can be divided into three groups according to the approach to solve this problem – molecular, genetic and ecological (environmental). Environmental theories are slightly preferred in the last decades and the opinion that the key to the sex enigma lies among them is widely accepted. Most of the environmental theories do not counter each other and there is possibility either to integrate them in several ways or presume that several of these theories might act simultaneously. According to theories, abiotically stable environments without biotic interactions (homogenous) should be suitable for and select for asexual species, whereas environments abiotically variable and rich in biotic interactions (heterogenous) should be suitable for and select for sexual species. The anagenetic phenomenon of punctuated equilibria and some of its explanations, e.g. P. R. Sheldon's *Plus ça change hypothesis* or J. Flegr's *Frozen plasticity theory*, also supports this division. There is a vast amount of empirical data supporting this division in ecological studies. Clearly homogenous environments (especially the extreme environments) probably favorize asexual organisms – either primary asexual Prokaryotes or secondary asexual Eukaryotes. Most of the remaining habitats on Earth lies somewhere between the two extremes and the pattern of predomination of sexual or asexual organisms is weak and practically indistinguishable in simple biogeographic studies of the sexual and asexual species spatial distribution. Studies of larger spatial and temporal extend or studies of ancient asexuals are much more promising in this way.

Key words: Sex, sexual reproduction, asexual reproduction, environment, Prokaryotes, Eukaryotes, ecology, evolution

1 Úvod

Pohlavní rozmnožování je jedním z nejzajímavějších fenoménů nejen v evoluční biologii, ale v celé biologii vůbec. Po objevu nepohlavního rozmnožování, kterým se velmi úspěšně může množit řada organismů, se existence sexu stala záhadou. Pohlavní rozmnožování je totiž z nejrůznějších důvodů oproti svému protějšku velice nákladné. Celý problém vtipně glosoval G. C. Williams: „Nikdo prozatím nenavrhl mechanismus, který by alespoň vzdáleně vyrovnával nevýhody pohlavního rozmnožování... *Nemožnost* sexu se zdá být pevně teoreticky podpořena... Avšak očividně tento závěr musí být chybný“ (volně přeloženo podle Williams (1975, str. 11)). Ačkoli se v průběhu posledních desetiletí se o vysvětlení vzniku a udržování sexuality pokoušely stovky badatelů, nikdo z nich nedospěl k definitivnímu rozuzlení.

Já se v následující práci soustředím zejména na práci vědců, kteří se snaží vysvětlit záhadu pohlavního rozmnožování prostřednictvím různých ekologických teorií, tedy takových, které vidí v sexu mechanismus poskytující jedincům či druhům ekologickou výhodu. Cílem práce je přezkoumat možné souvislosti mezi charakterem prostředí a módem rozmnožování, který upřednostňuje (tj. pohlavní, nebo nepohlavní). První částí práce bude teoretický úvod do problematiky, kde vymezím jednotlivé termíny a celkově shrnu fenomén pohlavního rozmnožování, jeho vznik, rozšíření a charakteristiky, včetně jeho zřejmých nevýhod. V druhé části práce popíšu teorie pohlavního rozmnožování se zaměřením na ekologické modely a je testující studie. Pro celkový obraz však zmíním i zbývající okruhy teorií a jejich přesahy. Není tajemstvím, že zatím neexistuje jedna všeobecně přijímaná teorie vysvětlující fenomén pohlavního rozmnožování. Jak ukážu, je pravděpodobné, že pravdu má několik teorií, které se nejen nevyklučují, ale v mnoha bodech i doplňují. To platí i pro jejich predikce, co se týče charakteru prostředí upřednostňujícího pohlavní a nepohlavní druhy. Ve třetí a nejdůležitější části práce se pokusím tyto predikce shrnout a nejdříve teoreticky a poté i v souvisejících ekologických studiích z terénu nalézt tato prostředí. V práci tohoto rozsahu by bylo neúnosné provádět rozsáhlou srovnávací studii, ať už napříč fylogenetickými skupinami, nebo napříč všemi prostředími. Proto, s výhledem na další práci, rozčlením poslední část podle různých přístupů k řešení problému, přičemž prozkoumám užitečnost a přínosnost jednotlivých přístupů a určím, které jsou vhodnější než jiné. Nesoustředím se jen na jednu taxonomickou skupinu, ale pokusím se zahrnout co nejširší spektrum organismů.

Z předcházejících řádků je zřejmé, že se jedná o velice široké téma. Proto se snad mohou některé pasáže zdát zjednodušující a příliš povšechné. Domnívám se však, že, jako u všech komplexních témat, by bez určitých zjednodušení nebylo možné práci dokončit ve snesitelném rozsahu. Cílem této práce je podat ucelený souhrn poznatků této nepochybně zajímavé oblasti evoluční biologie a vytvořit tak základ k dalšímu zkoumání v této oblasti.

2 Pohlavní rozmnožování

2.1 Vymezení pohlavního rozmnožování

V dalším textu budu používat termíny pohlavní rozmnožování a sex jako synonyma. Myslet jimi budu výhradně amfimixis, proces skládající se z meiózy a syngamie dvou pohlavních buněk zpravidla dvou různých jedinců stejného druhu, charakteristický segregací a rekombinací, typický pro doménu eukaryota (Eukaryota) (Flegr 2005, str. 242). Někteří, zejména američtí, autoři označují za sex i nejrůznější parasexuální procesy (konjugaci, transformaci a transdukcii prokaryot), např. Redfield (2001), nebo nepohlavní procesy sekundárně ze sexu odvozené (automixis, apomixis, gynogeneze či hybridogeneze; souhrnně partenogeneze). Parasexuální procesy však s největší pravděpodobností nejsou s takto definovaným sexem vůbec homologické (alespoň z velké části, viz kapitola 2.2). Prokaryota jsou, na rozdíl od eukaryot (viz kapitola 2.3), organismy primárně nepohlavní. Sekundárně odvozená nepohlavnost některých eukaryot (tj. zejména různé formy partenogeneze) sice má svůj předstupeň v pohlavním rozmnožování, ale některé z jeho důležitých charakteristik vždy ztratila (Simon et al. 2003). Jako nepohlavní rozmnožování budu označovat jakýkoli způsob množení, který nesplňuje podmínky sexu, jak jsem ho definoval výše. Nepohlavní ale není vždy synonymem termínu asexuální. Někteří autoři vyhrazují u eukaryot termín asexuální výhradně pro vegetativní množení. U prokaryot jsou termíny nepohlavní a asexuální synonymní, stejně tak v teoretických modelech. Ne všechny druhy jsou výhradně (obligátně) pohlavní či nepohlavní. Neopominutelným fenoménem je fakultativní pohlavní rozmnožování (viz kapitola 2.3). Pokud však nebude uvedeno jinak, termínem nepohlavní druhy budu v textu označovat druhy obligátně nepohlavní, termínem pohlavní potom druhy obligátně pohlavní.

Nelze se alespoň stručně nezastavit u tzv. parasexuálních procesů, které řada badatelů, např. Redfield (2001), z různých úhlů srovnává s pohlavním rozmnožováním. Mechanismem parasexuálních procesů prokaryota často zažívají pro ně charakteristický intenzivní horizontální genový transfer, jak shrnul Maynard Smith (1990). Z tohoto důvodu jsou prokaryotické genomy většinou pestrá mozaikou sekvencí z nejrůznějších linií, viz např. Zhaxybayeva et al. (2006). Adaptivní povaha parasexuálních procesů prokaryot je dodnes sporná. Někteří badatelé je považují za adaptivní vlastnost prokaryotických organismů (Markoš & Hajnal 2007, str. 227-235). Většinový názor však zní, že rekombinace je pravděpodobně vedlejším efektem proteinů zajišťujících replikaci a reparaci a transdukce a konjugace je způsobena různými parazitickými agens (Dubnau 1999). Nejzajímavější je z tohoto hlediska fenomén transformace. Bylo zdokumentováno, že některé bakterie za krizových situací používají transformaci, dostávají se do stavu kompetence a vysávají DNA z okolí, což shrnul např. Dubnau (1999). Dříve se tato činnost téměř bez výjimky interpretovala jako snaha získat nový genetický materiál pro řešení aktuálních problémů, například s cílem zisku nových genů (Levin & Bergstrom 2000), nebo templátu pro reparaci poškozené DNA (Michod, Wojciechowski & Hoelzer 1988). Jev ale lze ve většině případů nejlépe vysvětlit jako reakci na nedostatek potravy (Redfield 1993). Krizové podmínky totiž často bývají v laboratoři vyvolávány nedostatkem určitého substrátu a bakterie potom přijímá DNA z okolí s cílem získat nukleotidy jako živiny (Macfadyen et al. 2001). Dnešní mainstreamový názor tak zní, že přijímání cizí DNA do buňky je spíše rizikovou činností, které se bakterie co nejdéle snaží vyhnout. Šance, že DNA, kterou by bakterie chtěla zakomponovat do své genetické informace, jí přinese užitek, je velmi malá v porovnání s rizikem, že jí naopak

uškodí či přímo zabije (Redfield 2001). Horizontální genový transfer je doložen i od některých eukaryot (Loftus et al. 2005, Carlton et al. 2007), zřejmě zde ale hraje menší roli.

Sex je z mnoha hledisek velmi nevýhodný způsob množení. Pohlavní rozmnožování samo o sobě je bezesporu náročné na molekulární výbavu organismu, energii i čas (Flegr 2005, str. 243). Pokud se jedinec neoplodňuje sám, musí hledat partnera. Dlouhé cesty jsou spojeny s rizikem predace (Rowe 1994), fyzické spojení s partnerem zase hrozí přenosem parazitů (Hastings 1999). Sexuální druh, který vyžaduje oplodnění od cizího jedince, je také daleko náchylnější na zmenšení velikosti populace – samec a samice se musí najít a existuje zde prahová hodnota hustoty životaschopné populace. Tento fenomén se nazývá Alleeho efekt (Courchamp, Clutton-Brock & Grenfell 1999). Pokud je druh gonochoristický, nezřídka „platí“ dvojnásobnou ekologickou cenu samců (Maynard Smith 1978, str. 1-10). Neproduktivní samci sami potomstvo nevytváří, jsou třeba jen k oplodnění. Populace složená z mutantních partenogenetických samic, které by nepotřebovaly oplodnění od samce, by se mohla množit dvojnásobně rychle. Dvojnásobná cena samců se však netýká izogametických organismů s vnějším oplozením, hermafroditů a jednobuněčných organismů. Navíc se jí lze vyhnout i za standardních okolností. Například tím, že samec vkládá do péče o mláďata tolik energie, že s jeho pomocí samice vyvede dvojnásobný počet mláďat. Oproti tomu dvojnásobné genetické ceně sexu (Williams & Mitton 1973, převzato z Uyenoyama 1984) se u pohlavního rozmnožování nelze vyhnout nikdy. Jedinec při pohlavním procesu předá potomkovi pouze polovinu svých genů, druhá polovina pochází od partnera. Pohlavní jedinec musí ve srovnání s nepohlavním pro stejný reprodukční úspěch vyprodukovat dvojnásobné množství potomků. V neposlední řadě také sex rozbíjí výhodné a zjevně úspěšné (rozmnoží se jen jedinci, kteří se úspěšně dožili reprodukčního věku) kombinace alel (Crow 1970). I když se jen u mála pohlavních druhů projevují všechna zmíněná negativa v plné míře, stále jsou sexuální druhy oproti nepohlavním vysoce znevýhodněny. Většina studií počítá s dvojnásobnou cenou sexu, ale přinejmenším v některých případech (ale dost možná většinou) je cena ještě vyšší. Přesto je naprostá většina eukaryotických druhů pohlavní. Teorie pohlavního rozmnožování se snaží vysvětlit tento paradox.

2.2 Vznik pohlavního rozmnožování

Sex téměř jistě nevznikl naráz v dnešní podobě. Pohlavní rozmnožování se s velkou pravděpodobností vyvinulo v souvislosti s eukaryogenezí (vznikem eukaryotické buňky) (Forterre 2011), a to zřejmě v několika krocích (Cavalier-Smith 2002a). Molekulární kořeny sexu leží v několika nezávislých procesech, které původně vůbec nemusely být spojeny s rozmnožováním (Cavalier-Smith 2002a, Wilkins & Holliday 2009). Všechny recentní hlavní eukaryotické klady (Simpson & Roger 2004) jsou s největší pravděpodobností primárně pohlavní (Dacks & Roger 1999, Ramesh, Malik & Logsdon 2005). Z molekulární podobnosti pohlavního procesu u všech dnešních zástupců eukaryot také můžeme usuzovat, že sex-zajišťující molekulární aparát u LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor; společný předek všech *recentních* eukaryot) se od toho dnešního příliš nelišil (Cavalier-Smith 2002a). Tudíž, vzhledem k všeobecnému rozšíření sexuality a její molekulární homologii u všech skupin eukaryot, můžeme o LECA prohlásit, že byl s největší pravděpodobností pohlavním organismem. Pohlavní rozmnožování typické pro recentní eukaryota je tedy homologický proces, vzniklo pouze jednou.

Problematika eukaryogeneze je neobyčejně komplikovaná a v současné době nelze označit její stav jinak, než jako vrcholně krizové období tohoto odvětví vědy, viz Forterre (2011). S absolutní jistotou o vzniku eukaryotické buňky nevíme téměř nic. Aniž bych na tomto místě dál rozebíral úskalí různých hypotéz, podržím se

konzervativního pohledu, že předkem eukaryotické buňky je organismus z blízkosti (či přímo vnitřní skupina) domény archea (Archaea), zatímco předchůdcem mitochondrie je blíže nespecifikovaná α -proteobakterie. Pokud bychom dokázali nalézt kořen eukaryot, ať už uvnitř archeí, nebo na pozici jejich sesterské skupiny, mohli bychom hledat u archeí hypotetické „předstupně“ pohlavního rozmnožování. Tímto způsobem můžeme identifikovat kandidáty na proces homologický pohlavnímu rozmnožování. Je jím specifická archeální konjugace, popsaná například od *Halobacterium volcanii* (Rosenshine, Tchelet & Mevarech 1989) nebo *Sulfolobus solfataricus* (Fröls et al. 2008, Fröls, White & Schleper 2009). Archea ji zřejmě využívají k opravě dvouřetězcových zlomů DNA za kritických podmínek vyvolaných například působením UV paprsků (Fröls et al. 2008, Fröls et al. 2009). V eukaryotické meióze se taktéž tvoří dvouřetězcové zlomy, takže by archeální konjugace mohla být jedním ze základních kamenů pohlavního rozmnožování (Gross & Bhattacharya 2010). Vzhledem k obrovskému množství nejasností ohledně fylogenetické pozice eukaryot bychom však zatím měli mít tuto možnost spíše za spekulativní.

Vznik sexu se můžeme pokusit datovat podle paleontologických nálezů. První eukaryotům podobné fosilie akritarchů pochází zhruba z období pozdního paleoproterozoika a raného mesoproterozoika před asi 1800 až 1650 miliony let (Knoll et al. 2006). Akritarchové jsou souhrnnou skupinou pro mikrofosilie organismů uzavřených v pevných stěnách z organického materiálu (Knoll et al. 2006). Kvůli jejich spíše eukaryotické velikosti a některým dalším morfologickým znakům, které se ale zdaleka nemusí vyskytovat u všech zástupců – jde téměř jistě o sběrnou polyfyletickou skupinu, se paleontologové přiklání k jejich zařazení do domény eukaryota. Nález eukaryotům podobných organismů však automaticky neimplikuje, že do stejného časového úseku můžeme řadit i vznik sexu v jeho dnešní podobě. Pokud se ale některý fosilní organismus podaří s velkou dávkou jistoty zařadit do některé z recentních eukaryotických skupin, objev zmíněné fosilie nám (vzhledem k tomu, že LECA zřejmě byla pohlavní organismus) poodhalí dolní hranici vzniku pohlavního rozmnožování. Ideální je situace, kdy se nám podaří ve fosilním materiálu objevit přímo gonády, gamety nebo zygoty či další pohlavní stadia organismů (Butterfield 2000, Budd 2008). Jeden z prvních kandidátů na celkem spolehlivé zařazení do recentní taxonomické skupiny je *Bangiomorpha pubescens*, zkamenělina z vrstev starých zhruba 1200 milionů let (Butterfield 2000). Jedná se o fosilii velmi podobnou recentním vláknitým ruduchám (Rhodophyta), zvláště rodu *Bangia*. Zařazení podporuje celá řada přesvědčivých synapomorfii na buněčné a ontogenetické úrovni. Různé druhy filamentů, prokazatelně náležejících stejnému druhu, odpovídají gametofytu (haploidní pohlavní fázi) recentního rodu *Bangia*. Mezi filamenty můžeme rozlišit samičky, samčí či nepohlavní zástupce, případně rozmnožovací stadia. Na druhou stranu se mezi fosiliemi nepodařilo identifikovat diploidní sporofyt. Sporofyt má u moderních ruduch odlišný habitus než gametofyt, a tak se i v tomto případě nemusel zachovat vlivem růstu na odlišném, nefosilizujícím, podloží. Na celý nález to ale vrhá stín pochybnosti. Nelze vyloučit možnost, že se jedná o zatím nepoznaného bizarního prokaryota (například sinici podobnou rodu *Oscillatoria*) (Cavalier-Smith 2002b, str. 38). Ve svrchnějších vrstvách z období před zhruba 1 miliardou let se množí podobné nálezy, které bývají přisuzovány různým mnohobuněčným „řasám“ (Butterfield 2000, Knoll et al. 2006). Nejspolehlivějším dokladem pohlavního organismu by mohla být nezvratná fosilie mnohobuněčného živočicha (Metazoa). Nejstarší takovou zkamenělinu nedávno poskytl americký tým zkoumající australské stromatolitové vápence z období zhruba před 650 miliony let, který s největší pravděpodobností objevil nejstarší nalezené organismy na úrovni dnešních houbovců (Porifera) – nejbazálnější skupiny Metazoa (Malloof et al. 2010). V případě, že zavrhneme jako nespolehlivý i

tento nález, zbývají makroskopické fosilie z období ediakary, například z formace Doshantuo v jižní Číně. Díky unikátním podmínkám se zde zachovaly výborné fosilie nejrůznějších eukaryot, zahrnující mimo dospělce i pravděpodobná embrya či vajíčka mnohobuněčných živočichů. Spodní vrstvy této formace spadají do období před asi 630 až 565 miliony let (Budd 2008).

Existuje mnoho modelů pro vznik pohlavního rozmnožování a já zde ukážu spíše reprezentativní průřez, než vyčerpávající seznam. Velká část předností pohlavního rozmnožování, na rozdíl od nevýhod, téměř jistě nemohla fungovat od počátku; faktory vzniku pohlavnosti mohou být odlišné od faktorů jejího udržování (West, Lively & Read 1999). Modely vzniku pohlavního rozmnožování mají vesměs mechanomorfní povahu, snaží se vysvětlit vznik sexu jako „dominovou“ soustavu na sebe navazujících kroků, kdy jedna změna vytváří problém, který následně řeší změna další. To dobře koresponduje s poznatkem, že sex má své molekulární kořeny v několika nezávislých procesech (Cavalier-Smith 2002a, Wilkins & Holliday 2009). Sex je v těchto případech jakýmsi slepencem adaptací řešících aktuální problémy buňky. Jako úvodní spouštěč obvykle působí nějaký s rozmnožováním původně nesouvisející proces. V úvahu přichází například adaptace na dlouhá období hladovění prostřednictvím zesložnění životního cyklu (Cavalier-Smith 2002a), nebo invaze manipulativního parazita (Bell 2001, Bell 2006, Forterre 2011). Další teorie, které si můžeme označit jako reparační, považují za zásadní faktor změny abiotického prostředí planety Země – například nárůst obsahu kyslíku v atmosféře působením autotrofních bakterií (Gross & Bhattacharya 2010). Pohlavní proces je v tomto případě primárně adaptací k opravám genetického materiálu (zejména dvouřetězcových zlomů) či obranou proti jeho další degradaci (vznik odolných polyploidních stadií) a všechny další vlastnosti získal až sekundárně, a to buď v přímé souvislosti se svou primární funkcí, nebo i zcela nezávisle. Důležitou postavou na straně reparačních teorií je i Bernstein, který se ale roli sexu v reparaci DNA věnuje obecně a neuvažuje žádný konkrétní „spouštěč“ (Bernstein, Byers & Michod 1981, Bernstein 1983).

Teorie vzniku pohlavního rozmnožování dokáží dobře vysvětlit molekulární kořeny procesů doprovázejících pohlavní rozmnožování a jeho proximální výhody. Jejich velkou slabinou je ale neschopnost identifikovat dlouhodobé výhody pohlavnosti. Modely vzniku pohlavnosti nám neřeknou, z jakého důvodu se sexuální organismy časem staly dominantní složkou naprosté většiny pozemských ekosystémů, aniž by po vyvázání se ze specifických podmínek způsobivších vznik sexu (a specifických pro každou teorii jeho vzniku) masivně tíhly zpět k nepohlavnosti. Pokud mají tyto modely ambice vysvětlit nejen vznik, ale i udržování pohlavního rozmnožování, musí zahrnovat nějaké evoluční omezení (constraint), které organismům znemožňuje přechod k nepohlavnímu množení. U savců (Mammalia) je myslitelný například genomový imprinting znemožňující partenogenetické rozmnožování. Zárodek potřebuje pro úspěšný vývoj odlišný imprint ze strany matky a otce, což shrnuli Bartolomei & Tilgham (1997). Podobný mechanismus snad znesnadňuje partenogenezi nahosemenných rostlin (Gymnospermae); pro zdárný vývoj zárodku jsou třeba orgány z otcovské gamety (Neale, Marshall & Sederoff 1989). Některé další případy shrnuli Hurst & Peck (1996), jde však vesměs o taxonomicky úzce vymezené skupiny. Mezi ostatními pohlavně se rozmnožujícími organismy nalézáme velké množství skupin, které sekundárně přešly k nepohlavnímu rozmnožování. Zajímavý je však fylogenetický pattern sekundárně nepohlavních skupin. Až na několik málo výjimek (viz kapitola 2.4) jde o drobné a mladé „koncové větve“ stromu života (Butlin 2002). Právě z tohoto charakteristického patternu vyplývá nejpravděpodobnější dnes uvažované evoluční omezení – druhový výběr. Nepohlavní klad může prohrát v dlouhém časovém horizontu

s pohlavním kladem z důvodu častější extinkce nebo nižší míry speciace; například klady generující evolučně neživotaschopné, ale krátkodobě úspěšné nepohlavní klony jimi mohou být nahrazeny a dohnány k extinkci (Nunney 1989). Možností je i snížení selekčního tlaku na opravné mechanismy a jejich degradace, způsobené jejich sníženou potřebou po přechodu k pohlavnímu rozmnožování (které může v populaci efektivně odstraňovat škodlivé mutace, viz kapitola 3.3); přechod k sekundární nepohlavnosti by v takovém případě znamenal velký nárůst mutační zátěže (Holsinger & Feldman 1983).

2.3 Taxonomické rozšíření pohlavního rozmnožování

Amfimixis se vyskytuje pouze u eukaryot. Donedávna se zdála pravděpodobnou možnost, že existují recentní primárně asexuální linie eukaryot – větve, které se oddělily od eukaryotického stromu ještě před vznikem pohlavního rozmnožování (Cavalier-Smith 2002a). Tato variace na hypotézu archezoa (tj. že existují primárně amitochondriální eukaryota) však, stejně jako samotná hypotéza archezoa, nedávno padla, jak shrnuli Embley & Martin (2006). Ve všech hlavních kladech eukaryot (Simpson & Roger 2004) nalézáme pohlavní rozmnožování, včetně naprosté většiny dřívějších kandidátů na primárně asexuální skupiny (Dacks & Roger 1999, Ramesh et al. 2005). U řady hypoteticky nepohlavních skupin se podařilo objevit doklady o tom, že dodnes krypticky jsou, či v minulosti byli, pohlavní. Z poslední doby mohou jmenovat například exkaváta *Giardia intestinalis* (Ramesh et al. 2005), zelené řasy *Ostreococcus spp* (Grimsley et al. 2010) a *Chlorella variabilis* (Blanc et al. 2010), vřeckovýtrusnou houbu *Aspergillus fumigatus* (O’Gorman, Fuller & Dyer 2009) či bazálního opisthokonta *Pseudoperkinsus tapetis* (Marshall & Berbee 2010). Samozřejmě nemůžeme definitivně vyloučit existenci primárně asexuálních (stejně jako primárně amitochondriálních) eukaryot, která jsme ještě neobjevili; taková možnost je ale pouze teoretická.

Neoddiskutovatelným fenoménem je existence fakultativního pohlavního rozmnožování. Ve skutečnosti je zřejmě nejrozšířenějším módem rozmnožování mezi eukaryoty, protože ho využívá většina protistních skupin (Dacks & Roger 1999), ale i řada dalších linií (Bell 1982, str. 150-331). Obligátní sexuální rozmnožování je u protistů naopak vzácné. Výhody takovéto strategie jsou zřejmé. Po většinu času jedinci těží z výhod nepohlavního rozmnožování a sexuálním cyklem si projdou jednou za mnoho generací, případně jím produkují jen část potomstva (Hurst & Peck 1996). Ve většině matematicko-parametrických modelů vychází fakultativní sexualita jako nejvýhodnější mód rozmnožování za většiny situací. Už rychlý přehled konkrétních studií ukazuje, že i relativně malý podíl pohlavního rozmnožování by teoreticky stačil k zastavení Mullerovy rohatky a pro překonání problému selekce ve prospěch dvou mutací (Pamilo, Nei & Li 1987); dostačoval by ke spojování výhodných alel segregací a rekombinací (Green & Noakes 1995); poskytuje výhodu dokonce i za řady nastavení syntetického modelu redukce mutační zátěže – Červená královna (Lively & Howard 1994, Howard & Lively 1998) a tak dále. Otázkou tak spíše je, proč se všechny pohlavní organismy nerozmnožují fakultativně pohlavně. Různé teorie vysvětlují tento fakt různě (viz kapitola 3). Řešením může být například existence evolučních omezení, které znemožňují či výrazně znesnadňují přechod od pohlavního k nepohlavnímu rozmnožování (například zmíněný savčí imprinting (Bartolomei & Tilghman 1997), nebo biparentální přenos organel do zárodečné buňky (Neale et al. 1989)). Celý problém ale zatím nemá uspokojivé všeobecné vysvětlení.

2.4 Druhotné ztráty pohlavního rozmnožování

Druhotné ztráty pohlavního rozmnožování jsou běžné, je jich zdokumentována celá řada. Naprostá většina z nich však představuje pouze jednotlivé populace, druhy či maximálně rody. Na fylogenetickém stromu života by představovaly pouze „koncové větve“ (Butlin 2002). Tradiční vysvětlení říká, že přechod k nepohlavnosti je pro druh slepou uličkou a velmi brzo dovede druh k vymření. Celý pattern však může být teoreticky způsoben i tím, že by se druh po řadě generací nepohlavního množení opět vrátil k pohlavnímu rozmnožování (Normark, Judson & Moran 2003). Jakkoli se tato možnost zdá nepravděpodobná, nemůžeme ji a priori vyloučit. V tomto případě ale nejspíše byla naše intuice správná; výzkumy ukazují, že sekundárně nepohlavní druh ztrácí schopnost vrátit se k sexualitě překvapivě brzo (Carson, Chang & Lyttle 1982, Gottlieb & Zchori-Fein 2001). Sekundárně nepohlavní linie tedy opravdu ve většině případů relativně brzy vymírá. Možností, proč se tomu tak děje, je celá řada a de facto odpovídají jednotlivým teoriím o výhodách pohlavnosti (viz kapitola 3). Několika kladům se podařilo nástrahám nepohlavnosti pro delší časová období vyhnout. Jedná se o tzv. starobyle nepohlavní skupiny (ancient asexuals), které si svůj status udržují velmi dlouho (řádově miliony let a víc) (Welch & Meselson 2000, Butlin 2002), a tudíž musejí mít nějakou adaptaci (či kdysi musely mít preadaptaci) ke zdárnému dlouhodobému přechodu k nepohlavnosti. Můžeme sestavit dlouhý seznam kandidátů na starobyle nepohlavní linie, nicméně většina kandidátů je značně nejistá; detailní seznam sestavili například Normark et al. (2003). Nejjistější a relativně nejprozkoumanější mezi většími skupinami jsou vířníci (Rotatoria) třídy Bdelloidea (Welch & Meselson 2000), lasturnatky (Ostracoda) čeledi Darwinulidae (Butlin, Schon & Martens 1998) či houby z čeledí Lepiotaceae a Tricholomataceae, které si ve svých hnízdech pěstují některé druhy mravenců (Currie, Mueller & Malloch 1999a, Currie et al. 1999b); mezi drobnějšími skupinami nalezneme například některé kapradiny, měkkýše, roztoče, hmyz, hlísty, houby, obojživelníky a řadu prvoků (Normark et al. 2003). Důvody jejich úspěšnosti v některých případech relativně dobře odpovídají teoretickým konceptům o výhodách pohlavnosti. Možným vysvětlením úspěchu starobyle asexuálních linií se budu věnovat v kapitole 4.2.3.

3 Teorie

3.1 Různé přístupy k tvorbě teorií a jejich změny v čase

Během posledních dvou století se fenomén širokého rozšíření pohlavního rozmnožování na úkor nepohlavnosti snažilo vysvětlit více než dvacet hlavních teorií a bezpočet jejich modifikací či teorií menšinových (Kondrashov 1993). Chronologicky můžeme vidět tři přístupy k řešení problému. První a dodnes trvající je klasický přístup, tvorba nových teorií a jejich testování na empirických pozorováních v přírodě, ať už z oboru popisné biogeografie (Griffiths & Butlin 1995, Dorken & Eckert 2001), nebo cílených experimentů (Lively 1987). O něco později přibyl další přístup, matematicko-parametrický, snažící se o matematický popis teorií a definující rozmezí parametrů, za kterých jednotlivé teorie dokáží problém vysvětlit (Charlesworth 1976, Misevic, Ofria & Lenski 2010). Výhodou matematicko-parametrického přístupu je jeho exaktnost a operativnost, nevýhodou přílišná zjednodušení komplexních přírodních jevů a příliš často úzké zaměření. Podmínky (mutační rychlost na genom na generaci, genové interakce, velikost populace, síla selekce, směr selekce a jeho změny v čase, vliv parazitů na fitness aj.), za kterých je pohlavní rozmnožování výhodné, vesměs vycházejí ve velmi úzkém rozmezí hodnot a je velice nepravděpodobné, že by se takový stav mohl v přírodě dlouhodobě a všeobecně udržovat (West et al. 1999). Žádná jedna teorie se po definování předpokladů, za kterých by pohlavnost vysvětlila, nezdá pravděpodobnou. Východiskem z krize může být syntéza. Ukazuje se, že mnoho teorií se navzájem dobře doplňuje; zejména různé ekologické teorie (viz kapitola 4.1) (West et al. 1999), ale i zdánlivě vzdálenější modely, jako například hypotézy o redukcii mutační zátěže a teorie Červené královny (Lively & Howard 1994, Howard & Lively 1994, Howard & Lively 1998). Rozmezí podmínek se tak rozšiřuje na realistické hodnoty (West et al. 1999). Třetí přístup je novinkou posledních let. V určitých případech můžeme využít postupů molekulární biologie a studovat určité genomové charakteristiky – například charakter nukleotidové substituce, jak provedli Welsch & Meselson (2001) na vířnicích skupiny *Bdelloidea*. Různé teorie dávají různé předpovědi pro charakter substitucí a tyto předpovědi můžeme ověřovat na konkrétní sekvenci (viz kapitola 4.2.3).

Teorie snažící se vysvětlit široké rozšíření pohlavního rozmnožování můžeme podle různých hledisek rozdělit do několika kategorií. V této práci zaměřené na ekologické souvislosti pohlavního rozmnožování jsem se po vzoru Ridleyho (2007) rozhodl rozdělit teorie do tří okruhů, zhruba odpovídajícím jednotlivým biologickým oborům. Samozřejmě existují i další, exaktnější, přístupy, dělicí teorie podle jiného klíče, například Kondrashovův (1993) nebo Flegrův (2005, str. 246).

3.2 Teorie molekulárně-biologického okruhu

Tzv. „molekulárně-biologické teorie“ jsem zmínil v kapitole 2.2. Teorie z tohoto okruhu dokáží dobře vysvětlit molekulární kořeny procesů doprovázejících pohlavní rozmnožování, jeho vznik a proximální výhody. Kupříkladu Gross & Bhattacharya (2010) navrhují ve své teorii molekulární kořeny sexu (archeální konjugace), selekční tlak (genotoxické prostředí vlivem vysoké hladiny UV záření pronikajícího bezozónovou atmosférou a související vznik toxických sloučenin kyslíku) i mechanismus vzniku pohlavního rozmnožování (hypertrofie archeální konjugace k opravě poškozené DNA a tvorbě odolných polyploidních stadií, postupné ustálení mechanismu a vznik meiózy). Jejich velkou slabinou je ale neschopnost nalézt dlouhodobé výhody pohlavnosti (k předchozímu příkladu – Proč sex udržovat potom, co se vytvořila ozonová vrstva chránící povrch Země před UV

zářením?) a vysvětlit fakt, že navzdory častým ztrátám pohlavnosti jen velmi málo takových linií dokázalo přejít k sekundární nepohlavnosti evolučně úspěšně (tzv. starobyle nepohlavní linie), zatímco všechny ostatní brzy došly k extinkci (Butlin 2002). Jak jsem zmínil, teorie z tohoto okruhu obvykle zahrnují nějaké evoluční omezení, které konkrétní taxonomické skupině znemožňuje přechod k nepohlavnímu množení (Neale et al. 1989, Hurst & Peck 1996, Bartolomei & Tilghman 1997). Pozorování z přírody však ukazují velmi časté ztráty pohlavnosti u nejrůznějších linií, takže většina myslitelných evolučních omezení, odvozených u konkrétních skupin (např. savčí genomový imprinting), nedokáže vysvětlit problém v celé šíři. Jediným myslitelným všeobecným omezením je druhový výběr a selekce na vyšší taxonomické jednotky; nepohlavní druhy (až na starobyle nepohlavní linie) by z nějakého důvodu musely být v evolučním časovém horizontu odsouzeny k záhubě (Holsinger & Feldman 1983, Nunney 1989). Samotný mechanismus takovéto selekce si ale stejně zaslouhuje vysvětlení, které mohou dát jen další teorie ze zbývajících dvou okruhů.

3.3 Teorie genetického okruhu

Druhou skupinu teorií můžeme označit jako „genetickou“. Původní úvaha zněla, že prostřednictvím pohlavního rozmnožování se udržuje diploidie (Lewis & Wolpert 1979, Kondrashov 1993) se všemi výhodami z toho plynoucími (např. rychlejší evoluce nových genů, udržení polymorfismu). Při rekombinaci se k sobě mohou dostat dvě výhodné mutace, nebo se naopak výhodná mutace může zbavit při segregaci sousedství mutace škodlivé (Kondrashov 1993). Procesem segregace a následnou syngamií se mohou v jedinci sejít dvě výhodné recesivní alely (Kirkpatrick & Jenkins 1989, Wiener, Feldman & Otto 1992). Oba procesy zrychlí evoluci druhu. Taková úvaha je však chybná; zmíněné procesy by trvaly velmi dlouho a mezitím by v populaci působením individuálního výběru převládli nepohlavní mutanti (Williams 1974, str. 92-124). Navíc pohlavní rozmnožování stejně efektivně výhodné mutace spojuje, jako rozpojuje (Crow 1970). Daleko pravděpodobnější je možnost, že pohlavní rozmnožování slouží k odstraňování škodlivých mutací, snižuje mutační zátěž. Na tomto základě vznikla mutačně stochastická hypotéza, známá jako hypotéza Mullerovy rohatky (Muller's ratchet) (Muller 1964). V genofondu druhu se v čase hromadí mírně negativní mutace, které na rozdíl od výrazně škodlivých mutací ovlivňují fenotyp jen velmi lehce a zejména v malých populacích (ale dost možná ve všech konečně velkých populacích (Gordo & Charlesworth 2000)) uniknou působení selekce (Ohta 1993). Tak se postupně nezvratně zhoršuje průměrná životaschopnost jedinců nepohlavního druhu. Pohlavní rozmnožování však náhodně mutace rozděluje mezi potomky, takže jedinci se zvýšeným počtem škodlivých mutací budou působením selekce eliminováni (Crow 1970). Tak se postup Mullerovy rohatky zastaví, nebo alespoň zpomalí. S nárůstem hodnot pozitivní epistáze (tj. každá další škodlivá mutace působí větší škody, než předchozí) mezi škodlivými mutacemi se postup rohatky zpomaluje a i účinnost pohlavního rozmnožování v jejím zpomalení se stupňuje; v extrémním případě, kdy každá další mutace znamená smrt, se rohatka zastavuje i bez nutnosti rekombinace (Charlesworth, Morgan & Charlesworth 1993). Extenzí původní hypotézy je mutačně deterministická hypotéza, známá jako hypotéza Kondrashovovy sekerky (Kondrashov's hatchet) (Kondrashov 1982, Rice 1999). Ta ve zkratce tvrdí, že sex výrazně zvyšuje efektivitu selekce proti pozitivně epistatickým škodlivým mutacím. Působením rekombinace se v populaci vyštěpují jedinci s větším i menším počtem škodlivých mutací než rodiče, přičemž jedinci mutacemi více zatížení mají za zmíněných podmínek výrazně sníženou zdatnost a s jejich smrtí je z populace odstraněno mnoho negativních mutací. Vysvětlení sexuality jako systému působícímu proti akumulaci škodlivých mutací bylo intenzivně zkoumáno a za určitých nastavení mutační rychlosti U (počet mutací větší než jedna na

genom na generaci), frekvence zpětných mutací, pozitivní epistáze mezi škodlivými mutacemi a velikosti populace (malá efektivní velikost populace) může teoreticky dobře fungovat (Kondrashov 1993). V současnosti je toto řešení považováno za jedno z nejpravděpodobnějších vysvětlení udržení sexuality. Nicméně teoretické modely jej předpokládají jen za splnění zmíněných předpokladů, jejichž naplnění v přírodě je sporné. Mutační rychlost se pohybuje v širokém intervalu od 0,1 do 3 a liší se i v různých regiorech jednoho genomu (Kondrashov 2001); pozitivní epistáze asi není příliš častá (Peters & Keightley 2000). Problémem všech teorií z této skupiny je fakt, že jen těžko mohly být prvotní příčinou vzniku pohlavního rozmnožování. Navíc jejich efekty se vesměs projeví až za relativně dlouhou dobu, která je zřejmě tak dlouhá, že by je dříve vytlačil nepohlavní klon. Pouze v případě silné pozitivní epistáze mezi škodlivými mutacemi se projevuje i krátkodobá výhoda (Kondrashov 1993). Genetické efekty však mohou působit v součinnosti s dalšími navrženými mechanismy a rozšiřovat okruh podmínek, za kterých pohlavnost mohla vzniknout v následujících modelech (West et al. 1999).

Zajímavým důsledkem pohlavního rozmnožování je vznik fenoménu druhovosti jakožto vedlejšího produktu pohlavnosti. Zatímco prokaryota sestávají spíše z těžko odlišitelných jednotlivých linií (jejichž nedokonalou druhovou kohezi zajišťuje centripetální selekce a čas od času evoluční vymetení), pravé druhy (jejichž druhovou kohezi zajišťuje existence reprodukčně izolačních bariér) známe jen od eukaryot (Mayr 2009, str. 197-204). Je pravděpodobné, že anageneze pohlavních druhů může (Watson, Weinreich & Wakeley 2011), nebo dokonce zpravidla musí (Bernstein et al. 1985), postupovat po větších krocích. Tímto způsobem může pohlavní druh přeskočit údolí v adaptivní krajině a teoreticky obsadit i globální optima (zatímco nepohlavní druh obsadí jen lokální optima). Pohlavní rozmnožování a s ním související změny genomové architektury a ontogenetických procesů také mohou být prerekvizitou pravé mnohobuněčnosti (Lewis & Wolpert 1979, Butterfield 2000). Oba tyto mechanismy by hypoteticky mohly poskytovat druhu výhodu v druhovém výběru.

3.4 Teorie ekologického okruhu

Zbývající skupinu teorií můžeme označit jako „ekologickou“, protože všechny teorie považují za zásadní faktor zvýhodňující pohlavní rozmnožování abiotické či biotické tlaky prostředí. Dále nastíním průřez nejvýznamnějšími teoriemi s jejich silnými a slabými místy.

Nejstarší vysvětlení pohlavního rozmnožování jej objasňovalo jako prostředek urychlení evoluce druhu pomocí kombinace prospěšných vlastností rodičů v potomkovi. Podle Weismanna (1889, převzato z Ridley 2007, str. 33) je sex zdrojem individuální variability, jenž dodává materiál, s nímž pracuje přírodní výběr. Jako hypotézu shrnul tento názor Bell (1982, str. 91-101) a pojmenoval jej hypotézou vikáře z Bray, podle anglického duchovního proslaveného schopností velmi rychle reagovat změnou svého vyznání na aktuální změnu na trůně. Hypotéza je ve své jednoduché podobě vyvrácená. Počítá totiž se skupinovým výběrem, který je téměř vždy slabší než výběr individuální (Williams 1974, str. 92-124). Nepohlavní mutant by díky sobecké výhodě vytlačil všechny pohlavní jedince bez ohledu na to, jak by sexualita mohla být výhodná někdy v budoucnu. Navíc evoluční novinky vzniklé rekombinací mají jen nízkou dědivost (Becerra, Bricchette & Garcia 1999). Pohlavní rozmnožování také zřejmě musí poskytovat především krátkodobou selekční výhodu nad nepohlavním (Kondrashov 1993). Následující teorie se tedy snaží obejít bez skupinového výběru.

Jednou z možností je, že pohlavnost zvyšuje inkluzivní zdatnost pohlavního jedince. Známý model, ve kterém zvyšuje sex zdatnost potomků pohlavně se rozmnožujícího páru, je teorie loterie (též Best man). U jejího zrodu stál Williams (1975, str. 15-61). Sexualitu viděl jako prostředek tvorby různorodého potomstva, což je

výhodné v prostředí, kde se potomek často dostane do prostředí odlišného od rodičova. Pohlavní rozmnožování tedy bude výhodné v prostředí, které je heterogenní (například sestává z mnoha mikrohabitátů s odlišnými podmínkami). Při náhodné disperzi potomků má pohlavní druh produkující různorodé potomstvo šanci, že se mezi jeho potomky nalezne zvlášť vhodný jedinec pro každý konkrétní mikrohabitat, který vytlačí ostatní suboptimální zástupce. Oproti tomu nepohlavně se rozmnožující druh má možnost přizpůsobit se jednomu typu stanoviště, nebo průměrnému stanovišti. V prvním případě by prosperoval pouze na úzce vymezených místech, v druhém případě by dokonce mohl být celkově vytlačen pohlavním druhem. V homogenním prostředí by ale naopak měl nepohlavní druh výhodu, protože by nevyštěpoval suboptimálně přizpůsobené jedince, jak názorně shrnul Flegr (2005, str. 258). Model můžeme nazírat (1) z časového hlediska (model mšice-vířník (Williams 1975, str. 15-25)): dokud je prostředí předvídatelné, tak je výhodné rozmnožovat se nepohlavně; v situaci těžko předvídatelných změn naopak pohlavně. Další možností (2) je nazírat jej z prostorového hlediska (model jahoda-korál (Williams 1975, str. 26-34)): rozmnožování na konkrétním ostrůvku je nejvýhodnější nepohlavní, pokud se ale chystá organismus vyslat disperzní stádia daleko na jiné mikrohabitaty, výhodná je naopak sexualita. Případně (3) může být sexualita výhodná, pokud je prostředí hustě obsazeno a o každé volné místo soutěží mnoho uchazečů. V tom případě je třeba vyštěpit výborně adaptovaného jedince (model jilm-ústřice (Williams 1975, str. 35-43)). V přírodě bychom podle této teorie očekávali, že sexuální druhy budou přednostně malé a budou žít v heterogenním prostředí (např. velkých nadmořských výšek či zeměpisných šířek, v ruderálním prostředí nebo periodicky se měnícím prostředí). Zpočátku se teorie zdála dobře podpořená empirickými poznatky (Williams 1975), časem byl ale jeden po druhém zpochybněn. Poslední ránu teorii loterie zasadil Bell (1982). Srovnáním ekologie dlouhé řady mnohobuněčných živočichů dospěl k závěru, že pohlavní druhy přednostně obývají prostředí naprosto opačného charakteru, než předpovídá Williamsova teorie (Bell 1982, str. 377-378). Je však otázkou, nakolik průkazné je Bellovo srovnání (viz kapitola 4.2.1). Pokud je selekce na konkrétním mikrohabitu silná a přežije jen ten opravdu nejlepší, model teoreticky může fungovat (Bell 1982, str. 104-121). Z matematických modelů však dále vyplývá, že pro výhodu sexuálně se rozmnožujících druhů by byly třeba velmi časté a silné fluktuace prostředí v čase do opačných extrémů – situace v přírodě spíše neočekávatelná (Maynard Smith 1978, str. 89-96, Charlesworth 1976). Stejnou podmínku potvrdily i výzkumy s „digitálními organismy“ (Misevic et al. 2010). Ani heterogenita v prostoru se sama o sobě nezdá být dostatečným vysvětlením (Maynard Smith 1978, str. 96-99). Teorie loterie ve své původní podobě tak byla opuštěna. Nicméně určitým způsobem z ní většina následujících teorií vychází.

Jako na speciální případ předchozí teorie se můžeme dívat na situaci, kdy pohlavní rozmnožování vyštěpuje jedince mimořádně dobře přizpůsobené momentálním podmínkám proměnlivého prostředí, tzv. genetickou elitu (Dobzhansky 1964) nebo sisyfovské genotypy (Williams 1975, str. 35-43, 44-61). Takoví jedinci mohou mít několikanásobně víc potomků než ostatní, suboptimální, zástupci. Sisyfovské genotypy se v populaci vyštěpují působením segregace a rekombinace, jejich genotyp je však působením stejných procesů dědičný jen velmi omezeně, takže se elitní jedinci vždy znovu nezávisle vyštěpují v každé generaci. Teorie ale trpí značnými omezeními. Je aplikovatelná jen na druhy s obrovskými populacemi a velkým rozmnožovacím potenciálem, u nichž se dospělosti dožije pouze zlomek jedinců, kteří se ale dokáží rozmnožit až na nosnou kapacitu prostředí bez ohledu na jejich původní počet (počet jedinců v jedné generaci nezávisí na počtu jedinců v generaci předchozí). Také musíme předpokládat, že u těchto druhů hraje v přežití jedince roli opravdu zmíněná vysoká

přizpůsobenost aktuálním podmínkám prostředí a ne pouhá náhoda. U všech ostatních druhů, které nespĺňují dané předpoklady, by se pohlavní rozmnořování muselo udržovat působením evolučních omezení. Nemůžeme vyloučit, že mechanismus genetické elity je výhodný pro druhy s určitými charakteristickými životními strategiemi, ale vzhledem k velkému množství předpokladů se nezdá dostatečným vysvětlením celého fenoménu pohlavního rozmnořování.

Z jiného úhlu se na problém podívali Bell a Ghiselin (Bell 1982, str. 127-142). Vyzdvihli fakt, že potomci pohlavního páru mají díky variabilitě širší ekologickou niku, než nepohlavní klony. Bell svůj model nazval teorií životem kypícího břehu a ve svém srovnání mnohobuněčných živočichů dospěl k názoru, že výsledky nejlépe ze všech teorií odpovídají právě této teorii (Bell 1982, str. 377-378, 385). Navrhovaný mechanismus je de facto přímá ekologická konkurence mezi skupinami nebo druhy. Teorie však má četné problémy. Není například jasné, jaká by byla individuální výhoda jedince; proč by měl mít jedinec doživiší se dospělosti a tudíž úspěšný „chtít“ rozmělnit svůj genom rekombinací (Ridley 2007, str. 56). Za určitých podmínek stanoviště ale mohou pohlavní a nepohlavní druhy koexistovat, ve velmi specifickém případě by mohl pohlavní druh nepohlavního konkurenta i vytlačit, což ukázaly matematické modely (Lomnicki 2001). Matoucí aspekt teorie životem kypícího břehu je, že v rámci ní badatelé často počítají i s inkluzivní výhodou jedinců pohlavního druhu plynoucí z omezené kompetice jeho různorodých potomků. Jedná se v podstatě o tentýž mechanismus jako zmíněné širší ekologické niky na úrovni druhu, jen převedený na úroveň jednotlivých jedinců. Tento mechanismus je však z hlediska selekční výhody odlišný od původního a na jeho základě je postavená jiná teorie – o něco později popsany model vlastního pokoje (viz dále). Z tohoto důvodu vznikají nejasnosti ohledně vymezení teorií životem kypícího břehu a vlastního pokoje, i v odborných kruzích řada autorů buď druhou teorii vůbec nezmiňuje a obě směšuje v jakýsi široce pojatý životem kypící břeh (Ridley 2007, str. 55-58), nebo dokonce pod hlavičkou životem kypícího břehu testuje teorii vlastního pokoje (Koella 1993). Domnívám se, že bychom měli mezi dvěma teoriemi rozlišovat, a pokud to z nějakého důvodu odmítáme, alespoň vždy uvést, jak široce teorii životem kypícího břehu pojmáme.

Maynard Smith (1978, str. 99-108) vyzdvihl hypoteticky omezenou kompetici mezi variabilními potomky pohlavně se rozmnořujícího páru v heterogenním prostředí. Model je znám jako teorie vlastního pokoje (též ostrých loktů). Potomci pohlavního páru se mezi sebou odlišují v ekologických nárocích. V heterogenním prostředí si tedy různorodí potomci pohlavního páru nekonkurují v tak vysoké míře jako téměř identické nepohlavní klony a mají vyšší inkluzivní zdatnost. Testování tohoto modelu shrnuli a svůj vlastní výzkum provedli Garcia & Toro (1992); teorii podporují jen některé experimenty, přičemž jiné byly neprůkazné či dokonce predikcím modelu odporovaly. Model vlastního pokoje však má řadu problémů. Například jej lze uplatnit jen na druhy, kde si přednostně konkurují potomci jednoho páru. Dále bychom podle něj očekávali, že přednostně budou pohlavní druhy s velkým množstvím navzájem si konkurujících potomků; v tomto bodě ale pozorování ale nasvědčuje spíše opaku (Bell 1982, str. 150-331). Dále bychom předpokládali, že organismy s velkým počtem navzájem si konkurujících potomků budou mít tendenci produkovat různorodější potomstvo. Počet rekombinací ale (přinejmenším u savců) nesouvisí s počtem mláďat (Burt & Bell 1987). U krytosemenných rostlin (Magnoliophyta) výsledky podobného srovnání zdánlivě teorii vlastního pokoje nasvědčují (Koella 1993), intenzivnější byla rekombinace u druhů s nedisperzními semeny a u druhů jejichž semena roznášejí živočichové (kteří je mohou hromadit na jednom místě), nicméně jde zároveň o druhy s malým počtem velkých semen (a

nikoli velkým počtem navzájem si konkurujících potomků), takže poměrně jednostranná interpretace autorů může být přinejmenším unáhlená. V každém případě bych ani jedné ze zmíněných dvou studií nepřikládal zásadní význam – první zahrnovala pouze 32 druhů savců (i když poměrně široce pokrývajících fylogenetickou diverzitu skupiny), druhá 194 druhů rostlin (z nichž ale téměř polovina spadala do čeledi Fabaceae a desetina do velmi specifické čeledi Poaceae, navíc všechny vzorky bez výjimky spadají pouze mezi korunové krytosemenné). Tak zejména v druhém případě vyvstává podezření, zda výsledky neovlivnil hlavně výběr vzorků.

V současnosti je patrně nejznámějším a nejfavorizovanějším modelem výhod sexuality model negativní dědičnosti zdatnosti, známější jako teorie Červené královny. Princip Červené královny vychází z paleontologického objevu van Valena (1973), který výzkumem mořských fosilií dospěl k závěru, že pravděpodobnost vymření živočišné čeledi se s časem nemění. Za většinu „heterogenity“ prostředí a změn směru selekce v čase totiž mohou být zodpovědné ostatní organismy. Pokud by hlavním protivníkem živočichů bylo stabilní abiotické prostředí, čekali bychom, že se mu v řadě případů s časem lépe přizpůsobí a klesne riziko jejich extinkce. Empirická data tomu ale nenasvědčují. Pravděpodobnější je, že hlavním protivníkem organismů jsou jiné organismy a druhy tak vedou nikdy nekončící soubor mezi sebou. Van Vallen teorii pojmenoval podle postavy Červené královny (podle šachové figurky, která má ve Velké Británii tradičně červenou barvu, zatímco v kontinentální Evropě černou; v českém překladu románu a české vědecké terminologii je však zažitý přímý překlad z anglického originálu, tj. Červená královna) z románu „*Alenčina dobrodružství v říši divů a Zarcadlem*“ od Lewise Carrola. Inspirací mu byla zejména pasáž, kde Alenka s Královnou běží jako o závod, ale přesto se nehnou z místa: „*Nu, zde, jak vidíte, potřebujete běžet, kolik dovedete, abyste zůstala na místě. Chcete-li se dostat někam jinam, musíte utíkat alespoň dvakrát tak rychle!*“ (Carrol 1996). Předpokladem modelu Červené královny je, že za většinu selekčních tlaků jsou odpovědné biotické interakce (Bell 1982, str. 143-156). Protivníky mohou být například predátoři, hypoteticky vnitrodruhová či mezidruhová konkurenti, nejlépe ale podmínce odpovídá faktor parazitismu; viz Hamilton, Axelrod & Tanese (1990). V tom případě je možné, že v řadě případů genotyp výhodný (a tudíž hojný) v jedné generaci, bude velmi nevýhodný v generaci další, protože se na něj protivník adaptuje. Představme si hypotetickou variabilní nepohlavní populaci a letálního parazita. První vlnu parazitace přežije jen několik rezistentních jedinců, kteří dají základ další generaci. Ta je však už z hlediska rezistence k parazitovi uniformní a vydána napospas další vlně parazitismu. Jakákoli nová rezistence může vzniknout jen pomalým hromaděním mutací. Sex však v populaci udržuje polymorfismus, v malé míře se po dlouhou dobu udržují i momentálně nevýhodné alely; pohlavním rozmnožováním vzniká variabilní potomstvo. Variabilita se projevuje i v odolnosti proti parazitům (případně ve strategii dalších biotických interakcí), takže alespoň malá část potomstva je v každém případě oproti konkrétnímu parazitu rezistentní (Hamilton et al. 1990). Pohlavní rozmnožování je účinný proces generující v každé generaci různorodé potomstvo. Červenou královnou podporuje řada výzkumů a význam parazitismu je nezpochybnitelný. Nasvědčuje jí například pozitivní závislost mezi generační dobou druhu a počtem rekombinací (Burt & Bell 1987). Mezi vysoce polymorfními geny patří řada těch, které kódují záležitosti spjaté s imunitou (Hughes et al. 1994, Hughes & Yeager 1998). Počítačové modely frekvenčně závislou selekci ze strany parazitů a její možnou roli v udržení sexuality potvrdily; funguje i u organismů s nízkou plodností, překrývajících se generacemi, za realistických podmínek rozložení zdatnosti, realistické proměnlivosti prostředí a vysoké frekvence vzniku nepohlavních klonů (Hamilton et al. 1990). Na rozdíl od změn abiotického prostředí (teorie loterie) má koevoluce hostitel-parazit tendenci produkovat fluktuace

selektce v míře teoreticky favorizující pohlavní rozmnožování (Nee 1989). Červené královně nasvědčují i výsledky ekologických studií. Někteří krátkověcí parazité (například červci (Coccoidea)) jsou údajně lépe přizpůsobeni starším stromům (například borovice douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*)), než mladším (Edmunds & Alstad 1978, převzato z Ridley 2007, str. 71). Klasická studie pochází od Livelyho (1987), který výzkumem různých sladkovodních ekosystémů na Novém Zélandě dospěl k závěru, že zastoupení pohlavních a nepohlavních jedinců v populacích plže *Potamopyrgus antipodarum* a pattern jejich parazitace odpovídají předpokladům teorie Červené královny (větší zastoupení nepohlavních jedinců až celé nepohlavní populace v proměnlivých vodách typu potoků, kde je zároveň méně parazitů; opačný pattern ve stabilních jezerech). Z dalších studií mohu jmenovat například výzkum parazitace pohlavních a nepohlavních populací mexických halančíků *Poecilopsis monacha* (Lively, Craddock & Vrijenhoek 1990), australských gekonů *Heteronotia binoei* (Moritz et al. 1991) či karasů *Carassinus auratus* (Hakoyama et al. 2001); riziko parazitismu by mohlo souviset i s frekvencí polyandrie u sociálního blanokřídlého hmyzu, což ukázala studie na čmelácích *Bombus terrestris* (Baer & Schmid-Hempel 1999). Ve všech zmíněných studiích se potvrdily předpoklady teorie Červené královny. Spolu s hypotézami o redukci mutační zátěže patří dnes Červená královna k nejzkoumanějším a nejfavorizovanějším teoriím pohlavního rozmnožování (West et al. 1999). Stále však zůstává otázkou, do jaké míry je teorie schopná bezzbytku vysvětlit fenomén pohlavního rozmnožování. V některých studiích se předpoklady teorie Červené královny nepotvrdily, například výzkum živorodek sexuálního druhu *Poecilia latipina* a příbuzného nepohlavního druhu *Poecilia formosa* neukázal žádnou souvislost parazitace a sexu (Tobler & Schlupp 2005). Pochybnosti vyvolává i fakt, že teorie předpovídá pravidelné populační cykly vyvolané parazity (Bell & Maynard Smith 1987). Ty ale nacházíme jen u minima druhů. Často ovlivňuje velikost populace výrazněji abiotické prostředí (Varley 1970). Aby model teoreticky fungoval, je také třeba, aby parazité velmi výrazně snižovali fitness své oběti (Howard & Lively 1994), nebo aby se v populaci hostitele rozmnožili výhradně nejzdravější jedinci (Hamilton et al. 1990).

Specifickou teorií je model Božích mlýnů, u jehož zrodu stála Williamsová a Price, formulovaný Maynardem Smithem (1993, str. 203-204). Hypotetický nepohlavní klon má zpočátku v populaci pohlavních organismů velkou výhodu, trvalo by ovšem mnoho (stovek) generací, než by pohlavní zástupce vytlačil. Pohlavní linie však vytváří díky segregaci a rekombinaci relativně rychle vhodné adaptace, takže dokáže vyrovnat původní výhodu nepohlavního klonu dříve, než je jím sama vytlačena. Fakt, že stejné procesy vytvořené adaptace opět rozštěpují, není z krátkodobého hlediska v ničem nevýhodný. Pod selekčním tlakem se výhodné genotypy v každé generaci znovu vyštěpují, obvykle dokonce projevují vyznívající dědičnost. Efekty zdokumentoval například Brecerra (1999) na experimentu mezidruhovému kompetice dvou kmenů octomilek (*Drosophila*), v němž sexuální linie získala výhodu už po šesti generacích. Model obecně vyzdvihuje mikroevoluční plasticitu pohlavních druhů umožněnou segregací, rekombinací a udržováním vysokého polymorfismu v populaci. Pohlavní organismy díky ní dokáží rychle reagovat na krátkodobé a často vratné změny prostředí. Sexualita obecně udržuje v nízké frekvenci i momentálně nevýhodné alely (Hamilton et al. 1990), což umožňuje rychlé, ale reverzibilní reakce na změny prostředí. Jak poznamenal o charakteru evoluce pohlavních a nepohlavních druhů Flegr (2006, str. 221-224, 240-243, 245-246), schopnost rychlé reakce pohlavních druhů na změnu podmínek (abiotických i biotických) zřejmě poskytuje sexualitě značnou krátkodobou výhodu. Oproti tomu zdrojem variability nepohlavní linie jsou pouze mutace. Nepohlavní druh reaguje na selekční tlak pomaleji, ale nevratně. V čase ztrácí

variabilitu, což je z hlediska adaptace na krátkodobé a reverzibilní změny prostředí nevýhodné. Naopak na dlouhodobé selekční tlaky zřejmě reagují ochotněji nepohlavní linie se stejnou mírou polymorfismu. Modelu nahrává pozorování, že pohlavní druh jako celek má obvykle široké geografické rozšíření, zatímco jím odštěpené partenogenetické rasy jsou nečastěji adaptované pouze na lokální podmínky specifického stanoviště (Maynard Smith 1993, str. 204). V jiných případech ale naopak partenogenetická linie dosáhla širšího geografického rozšíření než nepohlavní, například u polyploidních rostlin (van Dijk 2003).

4 Prostředí

4.1 Predikce ekologických teorií o prostředí favorizujícím pohlavní a nepohlavní druhy

4.1.1 Teoretické odvození charakteru prostředí favorizujícího pohlavní, nebo nepohlavní rozmnožování

Všechny organismy žijí v neustálých interakcích s okolními biotickými a abiotickými faktory, které tvoří jejich životní prostředí. Pokud mají ohledně pohlavního rozmnožování pravdu „ekologické teorie“ (viz kapitola 3.4), oprávněně bychom mohli očekávat, že určitá prostředí budou favorizovat pohlavní druhy, zatímco jiná druhy nepohlavní. Ve zbytku práce se pokusím odhalit, jestli tomu tak opravdu v přírodě je a zda existují nějaké konkrétní rysy prostředí favorizující jeden, nebo druhý mód rozmnožování.

V předchozí kapitole jsem prozkoumal různé ekologické teorie a zjistil, že velká většina z nich (jen s výjimkou vikáře z Bray) nikdy nebyla úplně vyvrácena a spíše byly jen opuštěny ve prospěch teorií zdánlivě vysvětlujících problém lépe a objasňujících širší spektrum fenoménů. Pro každou ze zmíněných teorií existují studie svědčící pro i proti, jen některé teorie jsou podpořené lépe (např. Červená královna). Z toho důvodu se někteří výzkumníci přiklánějí spíše k syntetizujícímu přístupu, než ke snaze testovat jednotlivé úzce zaměřené modely (West et al. 1999). Tento přístup se setkal s pozitivní odezvou (Birky 1999, Butlin, Schon & Martens 1999, Rice 1999). Někteří propojují dokonce teorie z různých směrů (např. hypotézy o redukci mutační zátěže s Červenou královnou (Lively & Howard 1994, Howard & Lively 1998)), pro tuto práci je však klíčové navrhované spojení teorií z ekologického směru, s kterým řada zastánců syntetizujícího směru operuje téměř automaticky (West et al. 1999, Butlin et al. 1999). V podstatě jediným velkým odpůrcem tohoto konceptu je Kondrashov (1993), ale i ten je s postupujícím časem znatelně smířlivější (Kondrashov 1999). Údajně i van Valenův „nový evoluční zákon“ (Van Valen 1973), na jehož základě vznikla teorie Červené královny, v původní formě zahrnoval „všechny změny prostředí, biotické i abiotické, parazity, predátory i konkurenty“ (Butlin et al. 1999). Syntetizujícího přístupu se podržím i já, protože pro analýzu souvislostí mezi charakterem prostředí a pohlavností či nepohlavností druhu se zdá být velmi přínosným. Pro teorie z genetického okruhu nehraje charakter prostředí zvláštní roli, a proto se jimi už dále nebudu zabývat. Predikce ekologických teorií pro charakter prostředí favorizující pohlavní či nepohlavní druhy mají široké průniky a dokonce se mohou i vhodně doplňovat (viz dále). Ačkoli některé zmíněné teorie uvažují spíše biotické tlaky, zatímco další tlaky; některé přisuzují pohlavnímu druhu výhodu ve vyšším polymorfismu, zatímco jiné jedincům pohlavního druhu větší inkluzivní zdatnost; v řadě případů se mezi sebou jednotlivé modely nevyklučují a mohou ukazovat na reálně existující prostředí.

Po zjednodušení se nám rýsují dva pomyslné extrémy podle všech uvedených teorií teoreticky upřednostňující pohlavní a naopak nepohlavní druhy. Na jedné straně leží *stálost, předvídatelnost, homogennost a málo biotických interakcí* (tato prostředí budu dále pro zjednodušení označovat jako HOMOGENNÍ). Takováto prostředí favorizují nepohlavně se rozmnožující druhy (Flegr 2006, str. 221-224, 240-243, 245-246). Nejlepší strategií je zde co nejlépe se přizpůsobit neměnným, případně predikovatelně (například cyklicky) se měnícím, podmínkám. Druhy favorizované těmito prostředími plodí potomstvo klonálním způsobem, což jim kromě velmi rychlého množení umožňuje udržet si maximální přizpůsobení získaná v průběhu minulých generací, protože předávají genom jako jeden celek podléhající selekci (Weider 1993). Vyvíjejí se způsobem klasické darwinovské gradualistické selekce, tedy hromaděním více méně drobných změn v genomu působením mutací. Selekcí

podléhají stejnou měrou a stejným způsobem po celou dobu existence „druhu“, pravděpodobnost anagenetické (fenotypové) změny nesouvisí s výskytem speciací (Flegr 2010). Tento mód evoluce jim umožňuje se do velké hloubky a téměř dokonale přizpůsobit daným podmínkám prostředí (Flegr 2006, str. 221-224, 240-243, 245-246). Dalo by se říct, že jsou evolučně plastické (Flegr 1998, Flegr 2010). Ovšem za cenu toho, že adaptace probíhá relativně dlouho, pouhým hromaděním mutací. Pohlavní druh by v tomto prostředí měl jen málo výhod (nebo vůbec žádné), protože potomci i toho nejlépe adaptovaného jedince by kvůli segregaci a rekombinaci zátěží (Crow 1970) doprovázející pohlavní rozmnožování zdědili jen část jeho úspěšného fenotypu. Pravděpodobně by byl vytlačen nepohlavní linií, což může být příčinou mnoha sekundárních ztrát pohlavnosti nebo přechodů k fakultativnímu sexu.

Na druhé straně pomyslné škály prostředí se nacházejí *proměnlivost, nepředvídatelnost, heterogenita a hodně biotických interakcí* (tato prostředí budu dále pro zjednodušení označovat jako HETEROGENNÍ). V tomto prostředí by měl veliké problémy naopak nepohlavní organismus. Jakékoli „trpělivě a precizně“ selekcí zdokonalované znaky zde téměř ihned přijdou vniveč. V tak nestálém prostředí se už po malém posunu (ať už v čase nebo prostoru) jedinec dostane do výrazně odlišného prostředí s výrazně odlišnými požadavky na jeho adaptivní vlastnosti (ať už změnou biotických nebo abiotických tlaků). Ideální by naopak bylo mít v zásobě velké množství různých vlastností, které by v tomto prostředí mohl v každé generaci pohotově „promíchávat a prostřídávat“. Stále by tak nacházel nejrůznější varianty a kombinace vlastností pro své potomky, z nichž některé by poměrně dobře odpovídaly momentálnímu prostředí. Právě tuto úlohu s velkou pravděpodobností hraje pohlavní rozmnožování. To umožňuje mít v genofondu druhu uloženou velkou variabilitu a v každé generaci ji sexem promíchávat pomocí segregace a rekombinace. Z toho vyplývá schopnost rychle a přitom reverzibilně reagovat na okamžité selekční tlaky (Hamilton et al. 1990, Maynard Smith 1993, str. 203-204, Flegr 2006, str. 221-224, 240-243, 245-246, Flegr 2010). Alely kódující momentálně nevýhodné znaky se v populaci pohlavního druhu dlouhou dobu drží v malém zastoupení, což dává možnost reakce i na opětovnou změnu podmínek (zatímco nepohlavní druh reaguje pomaleji a zároveň se jakékoli v danou chvíli nevýhodné znaky u něj selekcí ztrácí). Pohlavní druhy však za to platí jistou evoluční rigidností (elasticitou) (Flegr 1998, Flegr 2010), protože i ten nejlepší vyštěpený fenotyp se vlivem segregace a rekombinace časem „rozpustí“ mezi ostatními (Crow 1970), namísto aby dal základ nové linii jako u nepohlavních organismů. Ze stejného důvodu pohlavní organismy také zřejmě nedokáží selekcí změnit základní fenotypové rysy (například metabolické dráhy nebo adaptace k extrémnímu prostředí), které naopak primárně asexuální prokaryota mohou v dlouhém časovém horizontu modifikovat (Flegr 2006, str. 221-224, 240-243, 245-246, Cohan & Koeppel 2008). Podle některých modelů je výhodou sexuálního druhu nejen to, co bychom mohli nazvat elasticitou, ale i samotná tendence pohlavního druhu v heterogenním prostředí nepodléhat rychle selekci, která se projevuje v delším časovém měřítku vyšší a relativně stálou rychlostí růstu populace (Roughgarden 1991).

Také speciace u pohlavně se rozmnožujících organismů je zřejmě obtížnější a evoluce má u nich, na rozdíl od nepohlavních organismů, převážně punktuacionalistický charakter. Přetržitého průběhu evoluce u eukaryot si jako první všimli paleontologové Eldredge & Gould (1972) a nazvali jej přerušovanou rovnováhou. Tento jev se projevuje náhlým střídáním druhů ve fosilním záznamu, což bylo dříve vysvětlováno výhradně neúplností fosilního záznamu. Okolo teorie přerušovaných rovnováh se záhy rozpoutala živá diskuze; viz Schopf, Hoffman & Gould (1983); která zcela neutichla dodnes. Přerušovaný pattern je dnes dobře zdokumentován i

z komplexních studií výborně zachovaných skupin (Cheetham 1986), takže jeho existenci nelze jednoduše popírat. Na druhou stranu existují stejně přesvědčivé doklady pro gradualistický průběh evoluce, zejména od planktonních organismů (Sorhannus et al. 1988, Wei & Kennett 1988, Lazarus et al. 1995). Celá věc tak zřejmě bude složitější a v přírodě se uplatňuje jak gradualismus, tak puntuacionalismus; druhé je ale u zkoumaných skupin prokazatelně častější (Erwin & Anstey 1995, převzato z Benton & Pearson 2001). Fenomén přerušovaných rovnováh je způsoben tím, že pohlavní druhy klasickým způsobem podléhají selekci jen po krátký čas při svém vzniku (kdy získají svůj charakteristický fenotyp) a po zbytek doby existence se dále příliš nemění (Eldredge & Gould 1972). Možné vysvětlení poskytl např. Flegr (1998, 2010) v teorii zamrzlé plasticity. Na selekci sice reagují pohlavní druhy za každých okolností, ale obvykle mají tendenci být spíše „elastické“ ve svých vlastnostech; po skončení selekčního tlaku se vrací do původního stavu. Pattern přerušovaných rovnováh s velkou pravděpodobností souvisí právě s rekombinací a pohlavním rozmnožováním. Výhodné kombinace alel jsou znovu a znovu rozbíjeny, což vede k jejich „zadrátování“ a sofistikovaným způsobům regulace, pleiotropii a genetické epistázi (Azevedo et al. 2006). Nakonec je adaptivní evoluce možná jen za zvláštních příležitostí v období existence druhu, kdy populační hustota a genetická variabilita poklesnou, geny se ocitají pokaždé v podobném prostředí a selekce tak může plně zapůsobit. Tímto způsobem vzniká nový druh, což se děje obvykle alopatricky – peripatricky na okraji areálu (Flegr 1998, Flegr 2010). Elegantně vysvětluje vznik fenoménu přerušovaných rovnováh i hypotéza plus ça change, která tvrdí, že heterogenní prostředí s množstvím změn selektuje na relativně inertní linie, které se, pokud změny nedosáhnou kritických prahových hodnot, v čase příliš nemění (Sheldon 1996). Model dává různé predikce pro průběh evoluce v heterogenních (puntuacionalistická) a homogenních prostředích (gradualistická) a je zcela slučitelný s představou, že za neochotu druhu odpovídat na selekci permanentní změnou fenotypu může pohlavní rozmnožování (či že by dokonce mohlo být adaptací na podobná prostředí).

Pohlavní druhy tedy mají zřejmě v heterogenním prostředí výhodu. Nicméně i nepohlavní druhy zde mohou přežít nebo dokonce prosperovat. Musejí ale využívat specifické strategie – například rychle kolonizovat nové ostrůvky prostředí, ve kterých se, pokud dorazí první, díky své nepohlavnosti dokáží rychle namnožit (Weider 1993). Po nějaké době je pohlavní druhy obvykle vytlačí (Griffiths & Butlin 1995). V mezidobí už ale nepohlavní druh s velkou pravděpodobností stačil vyslat disperzní stádia do okolí (ať už prostorem na sousední ostrůvky, nebo do budoucnosti pomocí vytrvalých stadií) a celý cyklus kolonizace rozjeli znovu od začátku. Podobné vysvětlení by bylo možné aplikovat i na dynamiku rozšíření prokaryot na většině prostředí naší planety, která očividně spadají spíše do kategorie heterogenní, a přesto tu prokaryota nalézáme.

4.1.2 Možná úskalí výzkumu a úvod ke konkrétním pozorováním

Při uvažování o heterogenních a homogenních prostředích se nevyhneme řadě překážek. Především je nutné heterogenitu vhodně definovat, neboť existuje řada alternativních definic, z nichž většina by zde byla zcela nevhodná (např. počet koexistujících druhů); problematiku shrnuli např. Li & Reynolds (1995). *V této práci navrhuji heterogenitu chápat jako souhrn proměnlivosti v prostoru a proměnlivosti v čase, přičemž zejména druhou jmenovanou můžeme vyjádřit i jako (ne)předvídatelnost změn. Obě tyto proměnlivosti mohou být způsobovány jak abiotickými faktory, tak biotickými faktory.*

Dalším velkým problémem je srovnávání životních prostředí různě velkých organismů. Je pravděpodobné, že míra heterogenity prostředí se ve většině případů s měřítkem mění (např. prostředí velkých

savců, roztočů, půdních mikroorganismů – vše na jednom habitatu) a různě velké organismy tak nelze jednoduše srovnávat podle nějaké společné heterogenity prostředí.

Další překážkou v našem bádání jsou metodické problémy studia výhodnosti sexuality. Naprostá většina studií se totiž soustřeďuje na rozdíl mezi určitým eukaryotickým primárně sexuálním druhem a (nejlépe příbuzným) druhem či populací, který pohlavnost sekundárně ztratil. Tak byly přezkoumány četné mnohobuněčné organismy – například cévnaté rostliny (Tracheophyta) vyšších nadmořských výšek (Gugerli 1998) a zeměpisných šířek (Dorken & Eckert 2001), některé houby (Chapela et al. 1994), řada obratlovců (Lively et al. 1990), bezobratlých (Lively 1987) a další organismy (viz kapitola 4.2.1). Velkou výhodou pro studium je zde existence sesterských pohlavních druhů nebo linií a relativní přístupnost makroskopických organismů. Neměli bychom ale zapomínat, že sekundárně nepohlavní druhy mohou reprezentovat velmi specifické případy nepohlavnosti vznikuvší působením velmi specifických místních selekčních tlaků. Sekundární ztráty pohlavnosti také charakterizuje zmíněný pattern „koncových větví“ stromu života (Butlin 2002). Nepohlavní populace často vznikají, ale téměř se stejnou frekvencí brzo zanikají. Velmi často jde spíše o různé nepohlavní linie ve stavu vzniku, než dokonale přizpůsobené nepohlavní klady. Je otázkou, do jaké míry u nich můžeme odhalit nějaké fundamentální předpoklady přechodu k nepohlavnosti. Spíše objevíme nějakou místní specifickou výhodu, jako například u zmíněných cévnatých rostlin. Obecná příčina sekundární ztráty pohlavnosti napříč všemi takovými studovanými skupinami možná ani neexistuje. Problému si je vědoma řada výzkumníků, kteří varují, že musíme srovnávat pohlavně se rozmnožující organismy se skutečně a dlouhodobě nepohlavními, které jsou nepohlavností dokonale přizpůsobené (Maynard Smith 1986, Kondrashov 1993). Je otázkou, do jaké míry většina sekundárně nepohlavních druhů tuto podmínku splňuje; kompletně asi jen starobyle nepohlavní linie. Zřejmě nikdo zatím nenavrhl srovnávat primárně sexuální druhy s druhy primárně asexuálními, prokaryotickými (viz dále), přičemž ty splňují ze zřejmých důvodů podmínku přizpůsobení nepohlavnímu životu dokonale (v mnoha ohledech jistě nejsou prokaryota a eukaryota srovnatelná, ale porovnání charakteru jedněmi či druhými preferovaného prostředí je jistě možné). Z recentního rozšíření sekundárně nepohlavních druhů tedy pravděpodobně moc nevyčteme (Kondrashov 1993).

Jinak tomu ale je, pokud se rozhodneme studovat historickou dynamiku rozšíření pohlavních a nepohlavních populací či druhů (Griffiths & Butlin 1995). Také se můžeme soustředit na starobyle nepohlavní linie, které „prokázaly“, že z nějakého důvodu je pro ně dlouhodobá absence pohlavnosti překonatelná či dokonce výhodná a nepohlavnímu způsobu života jsou dokonale přizpůsobeny (Welch & Meselson 2000, Butlin 2002). Studium sekundárních ztrát pohlavnosti s cílem odhalit výhody sexuality tedy nemusí být tak beznadějně, jak by se mohlo při studiu konkrétních příkladů na první pohled zdát.

Zdaleka nejzajímavější by ale byl přístup, kdy bychom porovnávali primárně pohlavní eukaryotické druhy s primárně nepohlavními prokaryotickými druhy. Primární asexualita prokaryot a primární sexualita (recentních) eukaryot jsou dvě odlišné, ale velmi úspěšné životní strategie; každá je výhodná v odlišném prostředí a z každé plynou jiné výhody a nevýhody (Markoš & Hajnal 2007). Primárně asexuální prokaryota jsou řádově menší než jednobuněčná eukaryota a ta zase než mnohobuněčné organismy. Zde vyvstává více než kde jinde zmíněný problém měřítka. Je totiž možné, že heterogenita prostředí souvisí s měřítkem. Pokud ano, zůstává otázkou, zda má abiotické prostředí tendenci stávat se se zvětšujícím se měřítkem čím dál prostorově heterogennějším (což se na první pohled zdá pravděpodobnější), nebo naopak. Z časového hlediska by prostředí

malých organismů mohla být homogennější vlivem jejich kratších generačních dob – stejně dlouhé fluktuace jsou pro ně subjektivně delší. Co se biotické složky heterogenity týče, situace je zcela nejasná. Pokud by však heterogenita prostředí skutečně rostla s prostorovým měřítkem, potom by se vznikem řádově větších eukaryot mohl souviset vznik sexu právě jako adaptace na heterogenitu prostředí. V praxi by možná bylo uskutečnitelné porovnávání protistních eukaryotických druhů s prokaryotickými druhy, neboť ty se svou velikostí nezdá alespoň blíží (např. někteří planktonní zástupci (Grimsley et al. 2010)). Naneštěstí podobný přístup, pokud je mi známo, ne zvolil nikdo. U prokaryot logicky nenajdeme sesterské druhy nebo linie s pohlavním rozmnožováním, jako tomu je u sekundárních ztrát sexuality. Na druhou stranu jsou prokaryota nepohlavnímu způsobu života dokonale přizpůsobena. Proto musíme zvolit jinou metodiku. Pokud existují nějaká prostředí převážně, nebo výhradně obývaná prokaryoty na úkor eukaryot, můžeme s poměrně velkou jistotou usuzovat, že v takových prostředích je nepohlavní rozmnožování výhodné. Podle neodarwinistického paradigmatu totiž nemáme žádný apriorní důvod domnívat se, že by u eukaryot měla fungovat adaptivní evoluce jinak než u prokaryot; že by eukaryota neměla být schopna dosáhnout stejných adaptací svému prostředí jako prokaryota. Přesto zřejmě existují prostředí obývaná výhradně prokaryoty, např. některá tzv. extrémní prostředí (Schulze-Makuch & Irwin 2008, str. 52-63).

Jaké konkrétní habitaty můžeme zařadit do první skupiny (heterogenní), nebo do druhé skupiny (homogenní)? Naprostá většina makroskopických biotopů bude patrně spadat do první kategorie. Navíc je možné, že stabilní a homogenní podmínky abiotického prostředí budou nezdá směřovat ke vzniku společenstev s velkým množstvím biotických interakcí (parazitismu, souboje mezi sourozenci atd.) a celkový charakter zůstane heterogenní. Nejryzejší prostředí homogenního typu pravděpodobně nalezneme na specifických místech naší planety. Jedná se o prostředí, která mají sice extrémní, ale jinak celkem stabilní a homogenní podmínky a také zřejmě omezené biotické interakce (Bell 1982, str. 383-385). Mohli bychom je označit za extrémní a místní organismy za extremofilní, souhrnně o nich pojednali např. Rothschild & Mancinelli (2001). Konkrétně se jedná o prostředí uvnitř zemské kůry (Lippmann-Pipke et al. 2011); dlouhodobě zamrzlá prostředí oblasti pólů (zejména interiér antarktického kontinentálního ledovce nebo pod ním ležící jezera tekuté vody) (Priscu et al. 1999, Karl et al. 1999, Christner et al. 2000, Sheridan, Miteva & Brenchley 2003), prostředí extrémně vysokých teplot (Kelley et al. 2005); vysoce slaná (Perez et al. 1994), kyselá (Schleper et al. 1995), zásaditá (Kelley et al. 2005), ale i další. Označovat je za extrémní je však mimořádně antropocentrické. My jako eukaryotické organismy jednoduše považujeme za extrémní ty biotopy, které neodpovídají našemu vlastnímu prostředí. Z pohledu „extremofilních“ druhů by možná naopak naše prostředí bylo extrémním a člověk a ostatní pohlavní druhy by byli přizpůsobeni na extrémně heterogenní a proměnlivé prostředí. Jako kandidáti na homogenní prostředí dále přicházejí v úvahu i jiná prostředí než extrémní, pokud by splňovala podmínky na abiotickou stabilitu a málo biotických interakcí (viz kapitola 4.2.4).

Bez konkrétních dokladů by výše uvedené domněnky nebyly ničím víc než spekulacemi. Proto v následujícím oddíle blíže přezkoumám některé studie, které se souvislostmi mezi charakterem prostředí a pohlavností zabývaly či se ho dotkly. Vyčerpávající přehled by byl nad možností i povolený rozsah bakalářské práce. Proto se s výhledem na možné budoucí rozsáhlejší srovnání soustředím především na různé přístupy k problému s cílem prozkoumat jejich vhodnost a přínosnost. Nejprve se soustředím na klasický přístup, biogeografické studie korelace pohlavnosti s vlastnostmi prostředí (kapitola 4.2.1). Dále zmíním studie s větším

prostorovým a časovým přesahem studující dynamiku populací (kapitola 4.2.2). V neposlední řadě přezkoumám některé doklady od starobyle nepohlavních linií (kapitola 4.2.3). Nakonec se pokusím prozkoumat, zda nějaká prostředí favorizují primárně asexuální prokaryota a nakolik je tato oblast vůbec zkoumatelná (kapitola 4.2.4).

4.2 Konkrétní pozorování

4.2.1 Klasické jednodruhové až vícedruhové studie korelace pohlavnosti s prostředím

Výzkum jednotlivých případů ztráty pohlavního rozmnožování je i přes své nedostatky (viz kapitola 4.1.2) směrem nejprozkoumanějším.

Často studovanou skupinou organismů jsou krytosemenné rostliny, konkrétně možný latitudinální a altitudinální gradient výskytu pohlavního rozmnožování (Bliss 1962). Jejich výhodou je kromě ostatních předností makroskopických organismů častá schopnost zástupců množit se pohlavně i nepohlavně. Se zvětšující se vzdáleností od rovníku a stoupající nadmořskou výškou stoupá heterogenita abiotického prostředí (Bell & Bliss 1980). Pokud uvažujeme jen podmínky abiotického prostředí (pro tuto chvíli vynecháme biotické interakce), v takových prostředích by teoreticky měly mít výhodu sexuální organismy (viz kapitola 4.1.1). Avšak u krytosemenných rostlin do věci vstupují další, zřejmě ještě významnější, faktory. Se vzdáleností od rovníku a stoupající nadmořskou výškou totiž vlivem tvrdých abiotických podmínek a kratší sezóny ubývá hmyzu (Insecta) – hlavního opylovače; stejné podmínky rovněž mohou znesnadnit až znemožnit úspěšnou tvorbu nebo klíčení semen (Barrett 1980, Arroyo, Primack & Armesto 1982, Garcia et al. 2000). Snížená šance úspěšného pohlavního rozmnožení tak zvýhodňuje nepohlavní rozmnožování, vytváří adaptace k vegetativnímu rozmnožování nebo samosprašnosti, což v souhrnném článku zmiňuje Bliss (1962). Rostliny se musí vypořádat se dvěma protichůdnými selekčními tlaky (Gugerli 1998); v heterogenním prostředí by bylo teoreticky výhodnější produkovat potomky sexuálním způsobem, kvůli nedostatku opylovačů je ale často výhodnější nespoléhat na ně a rozmnožit se alespoň nepohlavně. Rdesno živorodé (*Polygonum viviparum*) průkazně se vzdáleností od rovníku více investuje do vegetativních rozmnožovacích cibulek (Bauert 1993), což naznačuje latitudinálně rostoucí roli klonálního množení. Řada výzkumů ukazuje, že vysokohorské rostliny mají adaptace k samosprašení a trpí méně negativními efekty z něj plynoucími – například inbrední depresí (Husband & Schemske 1996). Porovnání rozmnožování jednotlivých populací *Decodon verticillatus*, rostliny z čeledi kyprejovitých (Lythraceae), na pětisetkilometrovém transektu Novou Anglií, ukázalo, že severní populace mají silně redukovány všechny komponenty pohlavního množení, ale navíc i sníženou schopnost vegetativního množení (Dorken & Eckert 2001). Genetická analýza ukázala, že množení je u severních populací téměř kompletně nepohlavní. Za jev není zodpovědné jen prostředí, protože celý efekt se potvrdil i na srovnání jižních a severních jedinců za kontrolovaných podmínek ve skleníku. Rozdíly mezi jedinci ze severních a jižních populací se při pěstování za stejných podmínek sice stírají, avšak nejméně 20 % variability v komponentech pohlavního množení zůstává, za což je zodpovědný genetický základ. Naopak za rozdíly ve vegetativním množení je zřejmě zodpovědné jen prostředí. Výzkumem polyploidních rostlin vědci došli k závěru, že velice často je nová nepohlavní polyploidní linie úspěšnější než mateřský pohlavní druh nebo druhy; mj. má větší areál výskytu, o čemž pojednal v souhrnném článku například van Dijk (2003). V kontrastu s tím ale žádný vyšší rostlinný klad není starobyle nepohlavní a platí zde opět pattern „koncových větví“ (Butlin 2002); nepohlavní linie jsou z nějakého důvodu velmi často dlouhodobě evolučně neživotaschopné. Z předcházejících příkladů by se mohlo zdát, že omezení

opylovačů (a klíčivosti) jsou dominantním faktorem převažujícím i teoretické výhody sexuality v heterogenních prostředích. Na druhou stranu ale máme jasné důkazy, že i převážně nepohlavně se rozmnožující druhy si dlouhodobě či trvale udržují schopnost pohlavního množení, které preferují. Doklady poskytl výzkum arktických a alpských rostlin (Molau 1992). Celá řada druhů, o kterých se tradičně myslelo, že se rozmnožují výhradně vegetativně, ve skutečnosti čas od času prochází sexuálním procesem, který jedinci obvykle preferují před nepohlavním množením. To na mnoha místech ústí v překvapivou genetickou variabilitu porostů, dříve považovaných za klonální. Do celé problematiky dále vstupují i konkrétní charakteristiky místního prostředí a predispozice konkrétních rostlin. Výzkum na Ostrově krále Kristiána (King Christian Island) v Kanadě ukázal, že přestože jde o arktické společenstvo rostlin, pouze zhruba třetina místních druhů se dokáže rozmnožovat vegetativně a z toho pouze tři druhy s rozumnou efektivitou (Bell & Bliss 1980). Až na jeden druh všichni místní zástupci kvetou, byť zpravidla neúspěšně. Některé výzkumy neprokázaly žádnou statisticky významnou závislost mezi výškovými gradienty a způsobem rozmnožování, ani převahu rozmnožování nezávislých na opylovačích v heterogenním prostředí (Gugerli 1998). Jiné studie zase zpochybňují úbytek opylovačů s nadmořskou výškou a zdůrazňují, že (přínejmenším v tropech) jde spíše o změnu zastoupení různých hmyzích skupin (Warren, Harper & Booth 1988). Navíc souvislost mezi množstvím opylovačů a pravděpodobností opylení nemusí být jednoduchá a za jistých okolností se rostliny vysokých a nízkých nadmořských výšek v pravděpodobnosti opylení hmyzem nemusí lišit (Arroyo, Armesto & Primack 1985). Navíc nemusí existovat obligátní závislost na hmyzu jako opylovači ani u hmyzospašných druhů (Berry & Calvo 1989). U krytosemenných rostlin se tedy zřejmě uplatňují nejrozličnější, často protichůdné, selekční tlaky na různé reprodukční systémy. Objevit u nich nějaký hlavní pattern je obtížné a k výzkumu fenoménu pohlavního rozmnožování jsou v tomto směru zřejmě vhodnější jiné skupiny organismů či jiné typy studií.

Existují i studie zkoumající na rostlinách jiné aspekty rozmnožování než zmíněné výškové a latitudinální gradienty. Určité výzkumy údajně ukazují, že červci (Coccoidea; krátkověcí parazité) jsou lépe přizpůsobeni starším stromům borovice douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*; organismus s dlouhou generační dobou), což by nasvědčovalo východiskům teorie Červené královny a ukazovalo na zásadní roli biotických interakcí (Edmunds & Alstad 1978, převzato z Ridley 2007, str. 71).

Z výzkumu na bezobratlých živočiších mohou jmenovat například klasickou studii Livelyho (1987), který výzkumem různých sladkovodních ekosystémů na Novém Zélandě dospěl k závěru, že zastoupení pohlavních a nepohlavních populací plže *Potamopyrgus antipodarum* nejlépe odpovídá předpokladům teorie Červené královny. Ve stojatých vodách s větším zastoupením parazitů byly populace plže přednostně pohlavní, v tekoucích vodách s méně parazity naopak nepohlavní. Výzkum sexuality u obratlovců představuje například studie téhož výzkumníka na mexických halančících *Poecilopsis monacha*, u nichž rovněž našel doklady pro teorii Červené královny (Lively et al. 1990). Ryba tvoří kromě klasické sexuální populace dva různé klony nepohlavních triploidních gynogenetických jedinců. Jedinci hojnějšího z klonů byli prokazatelně rychleji a více parazitováni než zástupci sexuální populace této ryby, s výjimkou situace, kdy byla sexuální populace výrazně inbrední a tudíž geneticky uniformní. Pozorování jako celek dobře odpovídá frekvenčně závislé selekci, „závodům ve zbrojení“ v systému hostitel-parazit a tudíž předpokladům teorie Červené královny. Je možné vyjmenovat celou řadu dalších podobných studií, z nichž některé jsem uvedl v kapitole 3.4. Není náhodou, že se většina studií na živočiších vztahuje k Červené královně. Tento model je v poslední době zřejmě nejkoumanější.

Nejúplnější výzkum tohoto typu provedl Bell (1982, str. 150-331), když sestavil katalog nejrůznějších druhů mnohobuněčných živočichů, ve kterém je srovnával podle ekologie a způsobu rozmnožování. Za cíl si dal ověřit ekologické doklady pro různé teorie pohlavního rozmnožování a tak odhalit tu, která pozorování odpovídá nejlépe. Ze srovnání vyplynulo, že nepohlavní druhy častěji obývají narušená prostředí, vysoké nadmořské výšky, vysoké zeměpisné šířky, sladké vody a mají obecně menší hmotnost těla. Pokud tedy podle autora můžeme z ekologických pozorování vůbec něco usuzovat, potom zmíněná zjištění interpretuje jako důkaz, že nepohlavní druhy *neobývají* přednostně homogenní prostředí. Bell postupně vyvrací různé teorie sexu včetně teorie loterie a Červené královny, až nakonec dochází k přesvědčení, že nejlepším vysvětlením jeho srovnání je teorie životem kypícího břehu. Je však třeba kriticky zhodnotit, jak průkazný zmíněný výzkum je. Bell totiž uvažoval z hlediska ekologie tak široké kategorie jako „sladká voda“ vs. „oceány“, „vysoké nadmořské výšky“ vs. „nízké nadmořské výšky“, „vysoké zeměpisné šířky“ vs. „nízké zeměpisné šířky“ či „ruderální prostředí“ vs. „klimax“. První ze dvou možností vždy označil za heterogenní prostředí a druhou za homogenní. Navíc výběr druhů nebyl reprezentativní, ze zřejmých důvodů se zde objevují jen ty, které byly v minulosti zkoumány. Celý tento přístup se zdá velmi naivní, přestože si lze jen těžko představit jiné proveditelné uspořádání podobného srovnání. Je velmi pravděpodobné, že nezbytné zjednodušení na tyto distinktní kategorie zakrylo jakékoli patterny. Možný signál se pravděpodobně ztratil v informačním šumu jednotlivých speciálních případů, podobně jako u krytosemenných rostlin (viz dříve). Bellovy kategorie jsou příliš zevšeobecňující a neberou ohled na škálovitost přírody (viz kapitola 4.1.2). Navíc organismy nebojují jen s abiotickým prostředím svého habitatu, ale také (a možná především) s ostatními organismy, čímž se celé srovnání komplikuje. Bell také bohužel vůbec neuvažuje primárně asexuální prokaryota, potažmo význam toho, když je prostředí obýváno převážně, nebo výhradně jimi. Zmíněný výzkum je tak sice skvělým informačním pramenem pro další studie, ale z uvedených důvodů bychom se měli vyhnout unáhlených interpretací jeho výsledků.

4.2.2 Studie s větším časovým a prostorovým přesahem

Jak je zřejmé z předchozích příkladů, studiem recentního rozšíření sekundárně nepohlavních druhů a populací se často dostáváme do slepých uliček a jasný generální pattern nám uniká. Nadějnějším přístupem než studovat jednotlivé případy ztráty pohlavnosti je komplexní výzkum s větším časovým a prostorovým přesahem, jaký byl proveden například na základě subfossilních lasturnatek z 34 vrtných jader sladkovodních sedimentů z období holocénu (konkrétní sedimenty pocházely z období před zhruba 10 000 let až 5 000 let) v Evropě (Griffiths & Butlin 1995). Lasturnatky jsou vodní korýši, kteří obsazují efemérní i dlouhotrvající vodní tělesa. Sladkovodní zástupci mají vysokou tendenci tvořit nepohlavní populace a druhy (Bell 1982, str. 249-265), jedna jejich čeleď (Darwinulidae) je pravděpodobně starobyle nepohlavní (Butlin et al. 1998) (viz kapitola 4.2.3). Inkrustované schránky se dobře zachovávají ve fosilním materiálu, kde lze dobře rozeznat samce a samice a potažmo pohlavní a nepohlavní druhy, což z lasturnatek dělá výborný modelový druh pro studium výhod pohlavnosti (Griffiths & Butlin 1995). Společenstva lasturnatek velmi rychle odpovídají na změny prostředí (Forester et al. 1994). Období od konce poslední doby ledové bylo v Evropě charakteristické neustálými změnami teploty, vlhkosti i celkového charakteru prostředí (Mayewski et al. 2004). Teoreticky bychom tedy očekávali, že pohlavní druhy budou ve výhodě (viz kapitola 4.1.1). Výsledky studie ukazují, že pohlavní i nepohlavní druhy jsou časté a neřídka koexistují spolu v jednom vodním tělese. Ani jedna skupina nevykazuje trend k osidlování spíše dočasných, nebo naopak dlouhotrvajících vodních nádrží. *Pohlavní druhy jsou ale obecně přítomny častěji,*

jsou v průměru početnější a vykazují menší fluktuace v populační početnosti než druhy nepohlavní. Všechny tyto trendy jsou vysoce signifikantní. Z toho můžeme usuzovat, že dokonce už v období řádově tisíců let se projeví výhoda sexuálních druhů. Početnost nepohlavních linií naznačuje, že lasturnatky často odštěpují nepohlavní linie nebo že v nejkratším časovém úseku je výhodná nepohlavnost; nejpravděpodobněji ale platí obojí. Schopnost rychlé odezvy sexuálních druhů na změny prostředí je nejlepším vysvětlením získaných dat. Z důvodu pozorované četnosti nepohlavních linií se nezdá příliš pravděpodobné vysvětlení ve stylu teorie životem kypícího břehu. Pokud by omezení konkurence mezi potomky přinášelo takovou výhodu, nepohlavní linie bychom nečekali ve fosilním záznamu tak často. V úvahu by přicházela i možnost, že se nepohlavní lasturnatky lépe a rychleji šíří. Avšak výzkum rovněž ukázal, že spíše opak je pravdou a častěji se na lokalitě objeví první sexuální druhy. Efekt byl lehce signifikantní, ale ne tak konzistentní jako ostatní; je tedy možné, že se jedná o artefakt a my o prvním příchodu nemůžeme usuzovat nic. Teorii Červené královny neodpovídá neexistující preference nepohlavních druhů pro efemérní vody (s méně parazity) a pohlavních pro dlouhotrvající (s více parazity). Genetická vysvětlení pozorovaných jevů se zdají být nejméně pravděpodobná. Podobný typ studie má však i své slabiny. Například ve fosilním záznamu jen těžko rozeznáme prostorovou heterogenitu uvnitř jednoho vodního tělesa, některé druhy mohou uniknout naší pozornosti kvůli nekompletnímu fosilnímu záznamu, nepohlavní „druhy“ mohou ve skutečnosti reprezentovat několik nezávislých klonálních linií (Butlin & Menozzi 2000), fosilní záznam může začínat až nějakou dobu po vzniku vodního tělesa (nicméně fosilní záznam téměř vždy začíná po nějaké výrazné změně abiotického prostředí) (Griffiths & Butlin 1995) a tak dále. Vzhledem k množství dat a faktu, že se druhy velmi dynamicky ve vodních tělesech střídají, je ale celkové vyznění této studie velmi přesvědčivé. Ukazuje se, že výzkumem na velké časové a prostorové škále se můžeme dobrat velice užitečných poznatků a právě to může být jedna z cest porozumění záhadě pohlavního rozmnožování. Další výzkum na srovnatelných modelových organismech by byl více než žádoucí; nabízejí se například srovnatelně rozsáhlé záznamy holocenních měkkýšů (Ložek 2009).

4.2.3 Starobyle nepohlavní linie

Poměrně zajímavé pro výzkum výhod sexuality jsou i starobyle nepohlavní linie (Maynard Smith 1986). U nich si totiž na rozdíl od většiny ostatních sekundárně nepohlavních linií můžeme být jisti, že se nejedná jen o nějaké krátkodobé, v delším časovém měřítku neživotaschopné, mutantní linie. Starobyle nepohlavní linie si svůj status udržují velmi dlouho (řádově miliony let a víc) (Welch & Meselson 2000, Butlin 2002). Existuje dlouhý seznam kandidátů na starobyle nepohlavní linie, ale o statusu celé řady těchto skupin panují pochybnosti. Komplexní seznam kandidátů sestavili například Normark et al. (2003). Nejjistější a relativně nejprozkoumanější mezi většími skupinami jsou Bdelloidea (Welch & Meselson 2000), Darwinulidae (Butlin et al. 1998) či houby z čeledí Lepiotaceae a Tricholomataceae, které si ve svých hnízdech pěstují mravenci (Currie et al. 1999a, Currie et al. 1999b); mezi drobnějšími skupinami nalezneme například některé kapradiny, měkkýše, roztoče, hmyz, hlísty, houby, obojživelníky a řadu jednobuněčných eukaryot (Normark et al. 2003).

Vzhledem k dlouhotrvající nepohlavnosti musejí mít starobyle nepohlavní linie nějakou adaptaci (či kdysi musely mít preadaptaci) k úspěšnému trvalému přechodu k nepohlavnosti. Tyto preadaptace mohou zahrnovat například krátké generační časy (Tooby 1982), vysoký polymorfismus dosažitelný i bez sexu (např. hybridizací) (Brown, Kwan & Shero 1995) či vysoce strukturované populace (Ladle, Johnstone & Judson 1993). Celá řada výzkumníků navrhla genetické nebo molekulární mechanismy, ve kterých by se mohl skrývat jejich úspěch, což

shrnutí např. Schon & Martens (2003) nebo Normark et al. (2003). Například hromadění škodlivých mutací se lze vyhnout výrazným omezením mutační rychlosti, což bylo zdokumentováno (přes jisté pochybnosti (Gandolfi et al. 2001)) jako zpomalená molekulární evoluce (na příkladu nukleárního regionu ITS1) u lasturnatky *Darwinula stevensoni* (Schon et al. 1998). Mezi vířníky Bdelloidea byl objeven překvapivě intenzivní horizontální genový přenos (Gladyshev, Meselson & Arkhipova 2008), který by teoreticky mohl nahradit absenci pohlavního rozmnožování. Nás však zajímají ekologické mechanismy, jež byly také mnohokrát zmíněny v těchto souvislostech. Neschopnost odpovídat na rychlé reakce protivníka může být suplována například vysokou disperzí v čase a prostoru (Ladle et al. 1993), nebo stádií anabiózy očišťujícími organismus od parazitů (Wilson & Sherman 2010). Také byla vynesena na světlo zajímavá možnost, že Bdelloidea mohou být tak evolučně úspěšná proto, že žijí v relativně stabilním prostředí upřednostňujícím nepohlavnost (Welch & Meselson 2001). Zmíněná možnost byla testována oproti konkurenční mutační hypotéze na nukleotidových sekvencích proteinu hsp82 porovnáním Bdelloidea se sesterskou skupinou Monogononta. Zvýšené množství nesynonymních substitucí (1) by indikovalo sníženou schopnost Bdelloidea odstraňovat (slabě) škodlivé mutace hromaděné v důsledku téměř neutrální evoluce (Ohta 1993). Zvýšené množství synonymních mutací (2) by značilo malou míru adaptivní evoluce a tudíž stabilní (biotické i abiotické) prostředí. Snížená míra synonymních mutací (3) by značila obecně sníženou mutační rychlost zpomalující akumulaci škodlivých mutací. Snížená mutační rychlost (3) se nepotvrdila, ale bohužel nebylo možno rozhodnout ve prospěch žádné ze dvou zbývajících hypotéz (1,2), neboť pozorované efekty nebyly signifikantní. Přesto je podobný metodický přístup inspirací pro budoucí výzkumy u starobyle nepohlavních linií. Status celé čeledi Darwinulidae jako archaicky nepohlavní byl nedávno zpochybněn nálezem samců rodu *Vestalenula* v Japonsku, čímž se potvrdila více než sto let stará pozorování (Smith, Kamiya & Horne 2006). Poznatek, že za extrémně vzácných okolností mohou určité druhy čeledi Darwinulidae tvořit samce, je však z hlediska výzkumu ekologických souvislostí sexuality přinejmenším stejně zajímavý, jako kdyby byli opravdu starobyle nepohlavní. Můžeme se ptát například proč a za jakých okolností ke vzniku samců dochází. Houby mravenčích farmářů (Agaricales: Lepiotaceae, Tricholomataceae) mohou být nepohlavní z důvodu dlouhotrvajícího soužití s mravenci (Chapela et al. 1994). Mladá královna si do nového hnízda nenese jen kultivar houby, ale i specifickou filamentózní bakterii, která produkuje antibiotika specifická na hlavní patogen jejich hub – vřeckovýtrusnou houbu rodu *Escovopsis* (Currie et al. 1999a, Currie et al. 1999b). Tak mravenci chrání houbu před útokem patogenu a dopady plynoucími z teorie Červené královny. Bylo dokázáno, že *Escovopsis* je virulentnější u starších kultivarů mravenčích hub, než u mladších (Currie et al. 1999a). Mimoto uvnitř hnízda panují stabilní a příhodné podmínky pro růst houby, stejné v každé generaci. Zajímavou možnost výzkumu skrývá i korýš *Artemia parthenogenetica*, skupina starobyle nepohlavních linií označovaná za druh, žijící v hypersalinním extrémním prostředí (Perez et al. 1994). Právě stabilní prostředí, navíc s málo biotickými interakcemi, by mohlo zvýhodňovat jeho nepohlavnost.

Neměli bychom zapomínat, že u celé řady linií je dodnes sporné, zda vůbec jsou starobyle nepohlavní či jak dlouho. Také se, přinejmenším při nynějším stavu poznání, zdá, že neexistuje jeden univerzální důvod umožňující linii starobylou asexualitu. U mnoha z nich se tím důvodem zdá být život v homogenním prostředí, u dalších jiné mechanismy. V neposlední řadě o celé řadě těchto skupin víme příliš málo a o důvodech jejich nepohlavnosti můžeme jen spekulovat. Ve výzkumu starobyle asexuálních linií máme mnoho zajímavých, leč osamocených, pozorování a zatím velmi málo rozsáhlejších studií. Podobně tomu je i v následující podkapitole.

4.2.4 Extrémní prostředí

Podmínky homogenního prostředí mohou dobře splňovat tzv. extrémní prostředí jakožto biotopy s relativně stabilními podmínkami (Bell 1982, str. 383-385) a zároveň se slabými biotickými tlaky (Tobler et al. 2007), čímž by zvýhodňovala nepohlavní organismy. Věnoval se jim například i Bell (1982, str. 383-385) ve své studii. Eukaryota abioticky i bioticky stabilních prostředí by se teoreticky měla rozmnožovat přednostně nepohlavně. Bell sice v podobných habitatech objevil řadu sekundárně nepohlavních druhů, ale nakonec dospěl k závěru, že tyto doklady nejsou průkazné. Zdůrazňuje, že nemáme žádné doklady pro to, že by konkrétní sexuální druh po přechodu k životu v extrémním prostředí pohlavní rozmnožování ztratil. Také namítá, že jím navrhovaná prostředí (horké prameny, vysoce kyselá či slaná jezera, jeskyně) ve skutečnosti nemají dostatečně stabilní podmínky. V tom má zřejmě pravdu, ale na Zemi existují i prostředí, která obě podmínky (abiotickou stabilitu i málo biotických tlaků) splňují. Jen se musíme poohlédnout jinde – například na výrony horkých vod na mořském dně – tzv. kuřáky (Markoš & Hajnal 2007, str. 104-107), habitaty v zemské kůře (Markoš & Hajnal 2007, str. 107-109, Lippmann-Pipke et al. 2011), prostředí uvnitř ledovců (Priscu et al. 1999, Karl et al. 1999, Christner et al. 2000, Sheridan et al. 2003) a další (viz dále).

Bell také zcela opomíjí prokaryota (Eubacteria i Archaea), primárně asexuální skupiny organismů, které jsou ve všech druzích extrémních prostředí úspěšnější a dokáží žít ve všech ohledech za extrémnějších podmínek než eukaryota (viz dále). Navíc mají nesrovnatelně větší diverzitu základních metabolických drah (Cohan & Koeppel 2008). Tento fenomén je ale záhadou, uvědomíme-li si, že podle neodarwinistického paradigmatu nemáme žádný apriorní důvod domnívat se, že by u eukaryot měla fungovat adaptivní evoluce jinak než u prokaryot; že by eukaryota neměla být schopna dosáhnout stejných adaptací extrémnímu prostředí jako prokaryota. Přesto jich nedosahují (Schulze-Makuch & Irwin 2008, str. 52-63). Kdyby šlo o jeden faktor, mohli bychom přemýšlet nad různými konkrétními evolučními omezeními. Protože ale jde o velké množství faktorů, jejichž extrémní hodnoty eukaryota nezvládají, domnívám se, že musíme hledat obecné vysvětlení. Je pravděpodobné, že za tuto neschopnost eukaryot změnit základy svého fungování je zodpovědné pohlavní rozmnožování (viz kapitola 4.1.1) (Flegr 2006, str. 221-224, 240-243, 245-246). Sexualita umožňuje relativně rychlé reakce na změny abiotického nebo biotického prostředí prostřednictvím segregace a rekombinace; stejné procesy ale zřejmě brání úspěšné hluboké adaptaci na stabilní podmínky. Proto se domnívám, že máme pádné důvody zahrnout prokaryotní organismy do studií pohlavnosti. Jejich obrovskou výhodou pro studium sexuality je, že jsou nepohlavnímu způsobu života dokonale přizpůsobeny. Na druhou stranu u nich logicky nenajdeme sesterské druhy nebo linie s pohlavním rozmnožováním, jako tomu je u sekundárních ztrát sexuality. Pokud ale existují nějaká prostředí převážně, nebo výhradně obývaná prokaryoty na úkor eukaryot, můžeme s poměrně velkou jistotou usuzovat, že v takových prostředích je nepohlavní rozmnožování výhodné. Výzkum ekologických souvislostí sexuality porovnáváním prostředí obývaných převážně prokaryoty či eukaryoty z metodických důvodů nikdo ve větší míře neprováděl. V následujícím textu tak zmíním jen izolované poznatky, které ale mohou poskytnout zajímavou informaci.

V následujících odstavcích uvedu mj. nejzazší limity různých faktorů, které jsou ještě slučitelné s životem jak prokaryotických, tak eukaryotických organismů. Pokud u nich nebude uvedeno jinak, čerpal jsem z knihy Schulze-Makucha & Irvina (2008, str. 52-63).

Nejvyšší teplota, při které organismy dokáží aktivovat je obvykle totožná s limity přežití. Z eukaryot drží rekord ruducha *Cyanidium caldarium*, která je aktivní i za teplot okolo 60 °C. Nad teplotou limitní pro eukaryota jsou prostředí obývána výhradně prokaryoty. Archea druhu *Pyrolobus fumarii* přežívá i za teploty 113 °C, určité hypertermofilní eubakterie (strain 121) dokonce při 121 °C. Komplexní terénní pozorování pocházejí z výzkumu mořských černých kuřáků (Spiess et al. 1980, Kelley et al. 2005). Mikrobiologický průzkum interiéru 302 °C mořského kuřáku Finn z hlubokomořského zlomu Juan de Fuca odhalil početná prokaryotická společenstva prosperující při extrémních teplotách, snad i přes 200 °C (Schrenk et al. 2003). Je evidentní, že nejextrémnější prostředí obývají výhradně prokaryota. Mezi prostředí charakteristická vysokou teplotou obývaná termofily a hypertermofily můžeme zahrnout nejrůznější povrchová jezírka a vývěry termálních pramenů či další povrchové struktury související s vulkanismem, stejně jako podmořské vývěry (tzv. kuřáky) a tektonicky aktivní prostředí hlubokomořských hřbetů (Schulze-Makuch & Irwin 2008, str. 53, 55-56). Abiotickou stabilitou a nízkou mírou biotických interakcí se ale vyznačují některá z nich, například povrchová horká jezera mohou podmínky relativně rychle měnit. Přesto obecně mezi termofilními eukaryoty nacházíme nápadně velký podíl nepohlavních druhů (Bell 1982, str. 383-384).

Co se extrémně kyselých nebo zásaditých prostředí týče, některé druhy vřeckovýtrusných hub rodu *Cephalosporium* nebo ruducha *Cyanidium caldarium* snáší i pH 0, řada viřníků a protistů pH 10. Hlíst Hádě octové (*Turbatrix acetii*) roste i při pH 3,5 - 9, přežívá pH 1,6 - 11. Archea druhu *Ferroplasma acidarmanus* (Edwards et al. 2000) snáší pH 0, archea druhu *Picrophilus oshimae* a *torridus* dokonce pH -0,06 (Schleper et al. 1995). Sinice rodu *Plectonema* snáší pH 13, archea druhu *Natrobacterium* pH 10,5. Mikrobiální společenstva prokaryotních organismů z jezera Maqarin v Jordánsku žijí v hyperalkalickém prostředí s výkyvy až k pH 12,9 (Pedersen et al. 2004). Některé horké prameny na mořském dně středního Atlantiku hostí prokaryotická (převážně archeální) společenstva, přičemž pH se pohybuje stabilně mezi 9 a 11 (Kelley et al. 2005). Nejextrémnější prostředí tohoto typu opět obývají výhradně prokaryota.

Nejnižší teplota, při které je schopen aktivovat eukaryotický organismus je -16 °C až -18 °C, což bylo zaznamenáno u některých hub a himalájského ledovcového pakomára rodu *Diamesa* (Koshima 1984). Oproti tomu některé doklady svědčí pro aktivitu prokaryot i při zhruba -40 °C (Campen, Sowers & Alley 2003). Ledová prostředí obývaná kryofilními organismy jsou různorodá a já se pro zjednodušení soustředím pouze na sezónní periodicky zamrzající oblasti oceánů (Helmke & Weyland 1995, Bowman et al. 1997, Junge, Eicken & Deming 2004) v oblasti pólů a na prostředí uvnitř ledovců (Prisco et al. 1999, Karl et al. 1999, Christner et al. 2000, Sheridan et al. 2003); vyhnu se sezónnímu chladu, permafrostu a podobně. U kontinentálního i horského ledovce se potom liší jeho exponovaný povrch (kterému se dále věnovat nebudu), interiér a spodní vrstvy v kontaktu s podloží. Sezónně zamrzlé oblasti oceánů jsou dynamické biotopy vytvářející se znovu každý rok (Junge et al. 2004). Vnitřní struktura sestává z členitého prostředí kanálků a pórů s vymrzlou solankou. Působením gradientů salinity, živin, světla a teploty zde vzniká prostředí hustě osídlené mikroskopickými organismy. V létě zde převažují penátní rozsivky a další převážně fotoautotrofní protistní organismy (Bowman et al. 1997). V zimě uvnitř ledu mezi aktivními organismy nalezneme převážně chemoheterotrofy prokaryotního původu (Helmke & Weyland 1995, Junge et al. 2004), ale i některé eukaryotní protisty (Bowman et al. 1997, Mock & Thomas 2005). Konkrétně se jedná o zástupce eubakterií (hlavně Cytophaga, Flavobacteria, Bacteroides) i archeí (Junge et al. 2004). Oproti tomu ledovec je dlouhodobě stabilním prostředím, netvoří se zde kanáلكovitá struktura ledu a

organismy jsou tu obecně vzácnější, metabolicky pasivnější a výhradně prokaryotní (Priscu et al. 1999, Karl et al. 1999, Christner et al. 2000, Sheridan et al. 2003). Určité prokaryotní mikroorganismy dokáží dlouhodobě přežívat jen z plynů difundujících krystalovou mřížkou ledu, který je obklopuje (Rohde & Price 2007). Jisté doklady svědčí pro metabolismus probíhající i ve vrstvách ledu o teplotě $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, zejména pokud je přítomen horninový podklad či minerálních částice (Campen et al. 2003). Organismy tedy zjevně v ledu nejen přežívají, ale přinejmenším v některých případech i aktivně metabolizují. Oblast kontaktu kontinentálního ledovce s podložím je nesmírně zajímavá, ale bohužel nejméně prozkoumaná. Pokud led dosáhne určité mocnosti, zvýšený tlak na podloží zkapalní jeho hraniční vrstvu a ledovec začne po hornině „klouzat“. Hraniční plastická vrstva s dostupnou vodou v kapalném stavu a množstvím živin z podkladu je obydlena prokaryotickými mikroorganismy (Skidmore, Foght & Sharp 2000). Za určitých topografických a tektonických podmínek prostředí vznikají pod kontinentálním ledovcem unikátní subglaciální jezera (Siegert et al. 2005, Bell et al. 2006). Celé prostředí subglaciálních jezer je pravděpodobně dlouhodobě vysoce stabilní (Christner et al. 2006). Klid narušují jen dva procesy. Voda v jezeře pomalu cykluje, ze svahů pod tlakem stéká plastická vrstva spodní části ledovce, zatímco voda z hladiny je vytlačována vzhůru (Siegert et al. 2000, Bell et al. 2007). Dále mohou být někdy jezera propojena subglaciálními periodickými řekami, které vyrovnávají tlak ledovce na jedno jezero upuštěním vody do tělesa sousedního nebo do moře (Wingham et al. 2006). O biotě těchto jezer máme pouze náznaky, ale je pravděpodobné, že sestává výhradně z prokaryotických organismů; fylogenetická analýza genů pro 16S RNA odhalila zejména eubakteriální skupiny Proteobacteria a Actinobacteria (Priscu et al. 1999). Další plánovaný výzkum je více než vítaný. Pokud se pokusíme o souhrn poznatků ze zmíněných ledových biotopů, dospějeme k závěru, že ledová prostředí proměnlivá a relativně hustě osídlená (tj. s velkou biotickou i abiotickou heterogenitou) jsou často obývána protisty, zatímco prostředí stabilní výhradně prokaryoty. Zatím se ale jedná o pouhý souhrn osamocených pozorování a je třeba dalších studií.

Podmínky extrémního prostředí velmi dobře splňují i prostředí uvnitř zemské kůry. Z konkrétních studií mohu jmenovat například několik výzkumů „hlubokých biosfér“ z formace Witwatersrand Basin v Jižní Africe, kde jsou různé hluboké vrstvy zemské kůry až do hloubky okolo tří a půl kilometru přístupné díky síti zlatých dolů. Vrstvy z hloubek do zhruba jednoho kilometru odhalily společenstva metanogenních prokaryot a sulfát-redukujících eubakterií. Hlubší vrstvy do zhruba tří kilometrů potom druhově chudší a řídkěji osídlené biotopy s blíže neurčenými společenstvy chemoautotrofních prokaryot (Moser et al. 2003, Ward et al. 2004, Gihring et al. 2006). U všech těchto organismů se jedná výhradně o prokaryota; druhové složení a další specifika těchto habitatů nebudu na tomto místě dále popisovat, příslušné informace jsou však dostupné v uvedených pramenech. V jiných podobných prostředích nalezneme i eukaryotické organismy. Analýza podzemní vody z hloubek okolo 200 – 400 metrů pod Baltským mořem odhalila kromě prokaryot i několik druhů eukaryot – pravé kvasinky, kvasinkovité houby a hlenkovité organismy (Ekendahl et al. 2003). Kvasinky jeví fyziologické i morfologické adaptace na podobný habitat, takže nemůžeme jejich přítomnost připsat pouhé náhodě či kontaminaci. Nedávný průzkum ve více než kilometrových hloubkách v Jihoafrických zlatých dolech objevil dokonce mnohobuněčné organismy – hlísty (Nematoda) (Borgonie et al. 2011). Ve vodě z vrtu o hloubce 1300 metrů se podařilo objevit zcela nový druh *Halicephalobus mephisto*, další vrt o hloubce 900 metrů obsahoval dva už dříve objevené druhy hlístů, poslední o hloubce 3600 metrů nesl stopy DNA dalšího pravděpodobně nového druhu. Není bez zajímavosti, že ze zmíněných druhů byly dva (tj. oba, které se rozmnožovaly i za laboratorních podmínek)

partenogenetické. Samozřejmě proti tomuto poznatku lze vznést řadu připomínek, například si zatím nemůžeme být jisti, zda jsou výhradně partenogenetické i ve svém přirozeném prostředí, nicméně se zde rýsuje další možný směr bádání. Neméně zajímavá je analýza mořských usazenin (Wilms et al. 2006). Mělce pod povrchem nalezneme bohatá společenstva archeí, eubakterií i eukaryot. Se zvyšující se hloubkou se společenstva mění a eukaryotům výrazně ubývá diverzita, ale ještě ve 360 cm pod povrchem byla v malé míře detekovatelná. Nepoznáme však, nakolik jsou ve větších hloubkách aktivní a nakolik jen přežívají v klidových stádiích, stejně jako zatím neznáme jejich způsob rozmnožování. I jiné výzkumy naznačily, že v kůře mořského dna může být větší zastoupení eukaryotických organismů. Studie hlubokomořských vyvřelin objevila známky biogenních struktur identifikovaných jako pozůstatky endoliticky rostoucích hub (Schumann et al. 2004). Identifikace založená na morfologických charakteristikách (větvení vláken, charakter sept a vzhled centrálních pórů) není nezpochybnitelná, ale i kdyby se nejednalo o houbové organismy, nález by byl stále důležitý. Přítomnost eukaryot ve všech jmenovaných prostředích je obzvláště zajímavá, protože nabízí možnost testovat, zda v podobném prostředí většina původně pohlavních druhů nepřejde k nepohlavnímu rozmnožování.

Extrémní prostředí jsme si definovali jako prostředí stálá v čase a s relativně malým počtem biotických interakcí, kterým jsou jejich obyvatelé vystaveni. Mohou tyto podmínky splňovat i nějaká jiná prostředí na Zemi, která běžně za extrémní nepovažujeme? Můžeme předběžně uvažovat o několika kandidátech. Například v souvislosti s nedávným objevem obrovských mnohobuněčných archeálních filamentů žijících v symbióze s γ -proteobakteriemi v sulfidem bohatých mělkých vodách tropických mangrovových porostů. Tato konsorcia žijí výhradně v oblastech se stabilním pH v okolním kalu (Muller et al. 2010). V podobných habitatech, kde se pH v čase nepředvídatelně mění, žijí v symbióze s bakteriemi protistní druhy nálevníků (Ciliata) (Laurent et al. 2009). Spekulovat můžeme i o prostředí eufotické zóny vodního sloupce stabilních vodních těles (zejména oceánu) a místním planktonu (Markoš & Hajnal 2007, str. 97-104). Místní eukaryota sice pohlavnost často zachovávají, ale jedná se vesměs o fakultativní sexualitu s pohlavním procesem jen za specifických podmínek (Grimsley et al. 2010). Může s tím souviset i fakt, že řada místních protistů (spolu s bakteriemi součást tzv. pikoplanktonu) patří mezi nejmenší a nejjednodušší eukaryota, která se množstvím znaků a potažmo způsobem života blíží prokaryotům (Grimsley et al. 2010). Na druhou stranu biotické interakce jsou v tomto prostředí spíše bohatší (Gaedke et al. 2010), takže interpretace nemůže být příliš jednoduchá. Charakter prostředí s málo abiotickými změnami a málo biotickými interakcemi by do jisté míry mohly mít i mořské hlubiny, v nichž byly například nedávno objeveny mimo prokaryotických organismů v překvapivém množství i eukaryota (Lopez-Garcia et al. 2001).

5 Závěr

Existence pohlavního rozmnožování zůstává, celé půldruhé století od doby, kdy si vědci poprvé uvědomili, jaký „luxus“ představuje, stále záhadou. Nicméně, v poslední době přibývá o tomto fenoménu zrychlujícím se tempem obrovské množství poznatků ze všech myslitelných biologických oborů. Všechny myslitelné teorie i nejrůznější myslitelné poznatky tak s největší pravděpodobností máme před sebou a k odhalení záhady pohlavního rozmnožování se je stačí naučit správně číst.

V kapitole 3 jsem zmínil tři různé okruhy teorií snažících se vysvětlit fenomén pohlavního rozmnožování a všechny tři okruhy pravděpodobně hrají svou roli. Molekulárně-biologické teorie dokáží velmi dobře vysvětlit vznik fenoménu pohlavního rozmnožování, protože u řady dnes fungujících výhod sexu (které uvažují ostatní teoretické okruhy) si jen těžko dovedeme představit, že by stejným způsobem fungovaly i v prvopočátcích (např. působení proti Mullerově rohatce aj.). Mezi genetickými teoriemi je několik dobře podpořených konceptů, které ale samy o sobě nedokáží vysvětlit zjevné ekologické korelace pohlavního rozmnožování. Mohou však snadno spolupůsobit s ekologickými teoriemi (West et al. 1999). Těžiště tak s největší pravděpodobností opravdu leží v teoriích ekologického okruhu. Na tomto poli můžeme vysledovat dvě protichůdné tendence zastávané dvěma skupinami badatelů – volání po dobře testovatelných distinktních teoriích s diskrétními předpověďmi (Kondrashov 1993, Kondrashov 1999), a naopak snaha o syntézu různých teorií a pluralistický přístup (např. West et al. 1999, Butlin et al. 1999, Rice 1999, Birky 1999). Je velmi pravděpodobné, že pravda leží spíše na straně druhých jmenovaných. Celá historie zkoumání pohlavního rozmnožování připomíná jiné velké intelektuální výzvy – od zdánlivě jednoduchého, avšak mylného řešení, přes stádium mnoha dílčích a zdánlivě odporujících si teorií až po konečnou syntézu či existenci několika mechanismů bok po boku (Birky 1999). Jak se zdá, mnoho konceptů, zejména z ekologického okruhu skutečně lze sjednotit pod jeden teoretický rámec (např. biotické interakce z teorie Červené královny a Božích mlýnů, abiotické z teorie loterie). Některé teorie však zřejmě zůstanou stát vedle a mohou reprezentovat určité speciální případy či mohou být časem vyvrácené. Není vyloučeno ani to, že na různých úrovních (jedinec, populace, druh) mohou spolupůsobit odlišné mechanismy zvyhodňující sexualitu (Birky 1999).

Naštěstí pro studium souvislostí mezi charakterem prostředí a módem rozmnožování, který favorizuje, jsou predikce jednotlivých ekologických teorií slučitelné. Heterogenní prostředí (ať už z časového nebo prostorového hlediska či se zdrojem proměnlivosti v biotických nebo abiotických interakcích) podle všech teorií selektuje ve prospěch pohlavního rozmnožování. Na druhé straně prostředí ve všech ohledech homogenní upřednostňuje nepohlavní druhy. Je jisté, že naprostá většina prostředí na Zemi bude v nějakém ohledu heterogenní a tak zbývá určit, které faktory jsou pro celkovou heterogenitu důležitější, než jiné (Proměnlivost v čase, nebo v prostoru? Biotické nebo abiotické interakce? Jak mezi sebou různé faktory interagují?). Proto jsou tak zajímavá prostředí, která jsou skutečně homogenní, tj. bioticky i abioticky stálá. Jedná se zejména (i když zřejmě ne bez výjimky) o tzv. extrémní prostředí. Tato prostředí jsou však zatím málo probádaná, jak co se týče zdejších organismů a jejich interakcí, tak i abiotických podmínek. Jakýkoli další výzkum, zejména se zaměřením na způsob rozmnožování zdejších organismů, by jistě přinesl cenné poznatky. Mezi biogeografickými studii nalezneme řadu těch, které nasvědčují souvislosti pohlavnosti s heterogenním prostředím, mnoho ostatních ale takovou závislost neobjevilo či ukázalo vztah opačný. Většina studií o závislosti mezi prostředím a módem rozmnožování byla provedena v

„normálním“ prostředí (tedy v prostředí někde mezi oběma extrémy, homogenitou a heterogenitou). Zde se uplatňuje množství často protichůdných vlivů (které například mohou způsobit krátkodobý rozvoj nepohlavního klonu), a proto klasický přístup – krátkodobé korelační studie (provedené např. na latitudinálních a altitudinálních gradientech pohlavnosti rostlin) nedávají příliš přesvědčivé výsledky. Buď nejsou trendy signifikantní, nebo vycházejí nejrůznější ekologické souvislosti pohlavnosti. Důsledkem této situace je, že „téměř každá hypotéza dokáže s trochou důvtipu vysvětlit jakoukoli ekologickou korelací“ (West et al. 1999) a ze souboje hypotéz se stává spíše souboj osobních přesvědčení. Podle mého názoru za různorodé výsledky mohou zejména nejrůznější konkrétní vlivy působící v daném čase a konkrétním habitatu na studovaný druh, a které v těchto studiích nerozeznáme od dlouhodobých trendů. Tomu nasvědčuje i pozorování o častém vzniku nepohlavních linií, ale jejich vesměs dlouhodobé evoluční neživotaschopnosti (Butlin 2002). Daleko nadějnějším přístupem se zdají být studie s větším časovým a prostorovým přesahem, ve kterých se skutečně projeví vysoce signifikantní trendy. Také může být vysoce informativní studium jednotlivých starobyle asexuálních linií, sekundárně asexuálních kladů, které jsou však prokazatelně evolučně životaschopné. Příčinou této životaschopnosti může v řadě případů být právě život v homogenním prostředí. Poslední navržený směr výzkumu, studium vysoce homogenních, včetně extrémních, prostředí, jsem již zmínil.

Na nynější, často fragmentární, poznatky v oblasti ekologických souvislostí pohlavního rozmnožování by v budoucnu bylo možné navázat v celé řadě směrů. Jakákoli budoucí korelační studie by měla stát na důkladné znalosti ekologie druhu v celém areálu a pokud možno za co nejdelší dobu, čímž by se alespoň částečně eliminovaly rušivé vlivy. Možné by bylo i srovnání módu rozmnožování mnoha druhů podle Bellova (1982) vzoru, například formou metastudie, s poněkud menším fylogenetickým záběrem, ale exaktnější a s lepším a detailnějším pojetím heterogenity prostředí. Velmi přínosné by byly další studie s velkým časovým a prostorovým přesahem, po vzoru výzkumu Griffithse & Buttlina (1995) na lasturnatkách či další výzkum starobyle asexuálních linií. Možná nejpřínosnější by však byla srovnávací studie či metastudie druhů obývajících hypotetická homogenní prostředí, která by objasnila, zda například eukaryotické druhy extrémních prostředí netíhnou k nepohlavnosti, nebo zda nezabírají prokaryotické druhy v prostředí homogenním ale nikoli extrémním širší spektrum nik, než v prostředí heterogenním. Také by bylo možné ověřit, zda pohlavní druhy nejsou díky vnitrodruhové variabilitě a „elastické“ odpovědi na selekci schopny žít za širšího rozmezí podmínek heterogenního prostředí, než druhy nepohlavní (Flegr, osobní sdělení).

6 Seznam použité literatury

- Arroyo, M., J. Armesto & R. Primack (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187-203.
- Arroyo, M., R. Primack & J. Armesto (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69, 82-97.
- Azevedo, R., R. Lohaus, S. Srinivasan, K. Dang & C. Burch (2006) Sexual reproduction selects for robustness and negative epistasis in artificial gene networks. *Nature*, 440, 87-90.
- Baer, B. & P. Schmid-Hempel (1999) Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature*, 397, 151-154.
- Barrett, S. (1980) Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). II. Seed production in natural populations. *Journal of Applied Ecology*, 17, 113-124.
- Bartolomei, M. & S. Tilghman (1997) Genomic imprinting in mammals. *Annual Review of Genetics*, 31, 493-525.
- Bauert, M. (1993) Vivipary in *Polygonum viviparum*: an adaptation to cold climate? *Nordic Journal of Botany*, 13, 473-480.
- Becerra, M., I. Brichette & C. Garcia (1999) Short-term evolution of competition between genetically homogeneous and heterogeneous populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolutionary Ecology Research*, 1, 567-579.
- Bell, G. 1982. *The masterpiece of nature : the evolution and genetics of sexuality*. London: Croom Helm.
- Bell, G. & J. Maynard Smith (1987) Short-term selection for recombination among mutually antagonistic species. *Nature*, 328, 66-68.
- Bell, K. & L. Bliss (1980) Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic and Alpine Research*, 12, 1-10.
- Bell, P. (2001) Viral eukaryogenesis: Was the ancestor of the nucleus a complex DNA virus? *Journal of Molecular Evolution*, 53, 251-256.
- (2006) Sex and the eukaryotic cell cycle is consistent with a viral ancestry for the eukaryotic nucleus. *Journal of Theoretical Biology*, 243, 54-63.
- Bell, R., M. Studinger, M. Fahnstock & C. Shuman (2006) Tectonically controlled subglacial lakes on the flanks of the Gamburtsev Subglacial Mountains, East Antarctica. *Geophysical Research Letters*, 33, -.
- Bell, R., M. Studinger, C. Shuman, M. Fahnstock & I. Joughin (2007) Large subglacial lakes in East Antarctica at the onset of fast-flowing ice streams. *Nature*, 445, 904-907.
- Benton, M. & P. Pearson (2001) Speciation in the fossil record. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 405-411.
- Bernstein, H. (1983) Recombinational repair may be an important function of sexual reproduction. *Bioscience*, 33, 326-331.
- Bernstein, H., H. Byerly, F. Hopf & R. Michod (1985) Sex and the emergence of species. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 665-690.
- Bernstein, H., G. Byers & R. Michod (1981) Evolution of sexual reproduction: importance of DNA repair, complementation, and variation. *American Naturalist*, 117, 537-549.
- Berry, P. & R. Calvo (1989) Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 76, 1602-1614.
- Birky, C. (1999) An even broader perspective on sex and recombination - Commentary. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 1013-1016.
- Blanc, G., G. Duncan, I. Agarkova, M. Borodovsky, J. Gurnon, A. Kuo, E. Lindquist, S. Lucas, J. Pangilinan, J. Polle, A. Salamov, A. Terry, T. Yamada, D. Dunigan, I. Grigoriev, J. Claverie & J. Van Etten (2010) The *Chlorella variabilis* NC64A Genome Reveals Adaptation to Photosymbiosis, Coevolution with Viruses, and Cryptic Sex. *Plant Cell*, 22, 2943-2955.
- Bliss, L. C. (1962) Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic*, 15, 117-144.
- Borgonie, G., A. Garcia-Moyano, D. Litthauer, W. Bert, A. Bester, E. van Heerden, C. Moller, M. Erasmus & T. Onstott (2011) Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa. *Nature*, 474, 79-82.
- Bowman, J., S. McCammon, M. Brown, D. Nichols & T. McMeekin (1997) Diversity and association of psychrophilic bacteria in Antarctic sea ice. *Applied and Environmental Microbiology*, 63, 3068-3078.
- Brown, S., S. Kwan & S. Shero (1995) The parasitic theory of sexual reproduction: parasitism in unisexual and bisexual geckos. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 260, 317-320.
- Budd, G. (2008) The earliest fossil record of the animals and its significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 363, 1425-1434.
- Burt, A. & G. Bell (1987) Mammalian chiasma frequencies as a test of two theories of recombination. *Nature*, 326, 803-805.
- Butlin, R. (2002) The costs and benefits of sex: new insights from old asexual lineages. *Nature Reviews Genetics*, 3, 311-317.
- Butlin, R. & P. Menozzi (2000) Open questions in evolutionary ecology: do ostracods have the answers? *Hydrobiologia*, 419, 1-14.
- Butlin, R., I. Schon & K. Martens (1998) Asexual reproduction in nonmarine ostracods. *Heredity*, 81, 473-480.
- (1999) Origin, age and diversity of clones - Commentary. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 1020-1022.
- Butterfield, N. (2000) *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*, 26, 386-404.

- Campen, R., T. Sowers & R. Alley (2003) Evidence of microbial consortia metabolizing within a low-latitude mountain glacier. *Geology*, 31, 231-234.
- Carlton, J., R. Hirt, J. Silva, A. Delcher, M. Schatz, Q. Zhao, J. Wortman, S. Bidwell, U. Alsmark, S. Besteiro, T. Sicheritz-Ponten, C. Noel, J. Dacks, P. Foster, C. Simillion, Y. Van de Peer, D. Miranda-Saavedra, G. Barton, G. Westrop, S. Muller, D. Dessi, P. Fiori, Q. Ren, I. Paulsen, H. Zhang, F. Bastida-Corcuera, A. Simoes-Barbosa, M. Brown, R. Hayes, M. Mukherjee, C. Okumura, R. Schneider, A. Smith, S. Vanacova, M. Villalvazo, B. Haas, M. Perteu, T. Feldblyum, T. Utterback, C. Shu, K. Osoegawa, P. de Jong, I. Hrdy, L. Horvathova, Z. Zubacova, P. Dolezal, S. Malik, J. Logsdon, K. Henze, A. Gupta, C. Wang, R. Dunne, J. Upcroft, P. Upcroft, O. White, S. Salzberg, P. Tang, C. Chiu, Y. Lee, T. Embley, G. Coombs, J. Mottram, J. Tachezy, C. Fraser-Liggett & P. Johnson (2007) Draft genome sequence of the sexually transmitted pathogen *Trichomonas vaginalis*. *Science*, 315, 207-212.
- Carroll, L. 1996. *Alenčina dobrodružství v říši divů a Za zrcadlem*. Praha: Aurora.
- Carson, H., L. Chang & T. Lyttle (1982) Decay of female sexual behavior under parthenogenesis. *Science*, 218, 68-70.
- Cavalier-Smith, T. (2002a) Origins of the machinery of recombination and sex. *Heredity*, 88, 125-141.
- (2002b) The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 52, 7-76.
- Chapela, I., S. Rehner, T. Schultz & U. Mueller (1994) Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science*, 266, 1691-1694.
- Charlesworth, B. (1976) Recombination modification in a fluctuating environment. *Genetics*, 83, 181-195.
- Charlesworth, D., M. Morgan & B. Charlesworth (1993) Mutation accumulation in finite outbreeding and inbreeding populations. *Genetical Research*, 61, 39-56.
- Cheetham, A. (1986) Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology*, 12, 190-202.
- Christner, B., E. Mosley-Thompson, L. Thompson, V. Zagorodnov, K. Sandman & J. Reeve (2000) Recovery and identification of viable bacteria immured in glacial ice. *Icarus*, 144, 479-485.
- Christner, B., G. Royston-Bishop, C. Foreman, B. Arnold, M. Tranter, K. Welch, W. Lyons, A. Tsapin, M. Studinger & J. Prisco (2006) Limnological conditions in Subglacial Lake Vostok, Antarctica. *Limnology and Oceanography*, 51, 2485-2501.
- Cohan, F. & A. Koeppel (2008) The Origins of Ecological Diversity in Prokaryotes. *Current Biology*, 18, R1024-U17.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock & B. Grenfell (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 405-410.
- Crow, J. (1970) Genetic loads and the cost of natural selection. *Biomathematics. Volume 1. Mathematical topics in population genetics*, 1, 128-177.
- Currie, C., U. Mueller & D. Malloch (1999a) The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 7998-8002.
- Currie, C., J. Scott, R. Summerbell & D. Malloch (1999b) Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, 398, 701-704.
- Dacks, J. & A. Roger (1999) The first sexual lineage and the relevance of facultative sex. *Journal of Molecular Evolution*, 48, 779-783.
- Dobzhansky, T. (1964) How Do the Genetic Loads Affect the Fitness of Their Carriers in Drosophila Populations? *American Naturalist*, 98, 151-166.
- Dorken, M. & C. Eckert (2001) Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology*, 89, 339-350.
- Dubnau, D. (1999) DNA uptake in bacteria. *Annual Review of Microbiology*, 53, 217-244.
- *Edmunds, G. & D. Alstad (1978) Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science*, 199, 941-945.
- Edwards, K., P. Bond, T. Gihring & J. Banfield (2000) An archaeal iron-oxidizing extreme acidophile important in acid mine drainage. *Science*, 287, 1796-1799.
- Ekendahl, S., A. O'Neill, E. Thomsson & K. Pedersen (2003) Characterisation of Yeasts isolated from deep igneous rock aquifers of the fennoscandian shield. *Microbial Ecology*, 46, 416-428.
- Eldredge, N. & S. J. Gould. 1972. Punctuated Equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology*, ed. T. J. M. Schopf, 82-115. San Francisco: Freeman, Cooper and Co.
- Embley, T. & W. Martin (2006) Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature*, 440, 623-630.
- *Erwin, D. H. & R. L. Anstey. 1995. Speciation in the Fossil Record. In *New Approaches to Speciation in the Fossil Record*, 11-38. New York: Columbia University Press.
- Flegr, J. (1998) On the "origin" of natural selection by means of speciation. *Rivista Di Biologia-Biology Forum*, 91, 291-304.
- . 2005. *Evoluční biologie*. Praha: Academia.
- . 2006. *Zamrzlá evoluce aneb je to jinak, pane Darwin*. Praha: Academia.
- (2010) Elastic, not plastic species: Frozen plasticity theory and the origin of adaptive evolution in sexually reproducing organisms. *Biology Direct*, 5, -.
- Forester, R., S. Colman, R. Reynolds & L. Keigwin (1994) Lake Michigan's late Quaternary limnological and climate history from ostracode, oxygen isotope, and magnetic susceptibility. *Journal of Great Lakes Research*, 20, 93-107.
- Forterre, P. (2011) A new fusion hypothesis for the origin of Eukarya: better than previous ones, but probably also wrong. *Research in Microbiology*, 162, 77-91.

- Fröls, S., M. Ajon, M. Wagner, D. Teichmann, B. Zolghadr, M. Folea, E. Boekema, A. Driessen, C. Schleper & S. Albers (2008) UV-inducible cellular aggregation of the hyperthermophilic archaeon *Sulfolobus solfataricus* is mediated by pili formation. *Molecular Microbiology*, 70, 938-952.
- Fröls, S., M. White & C. Schleper (2009) Reactions to UV damage in the model archaeon *Sulfolobus solfataricus*. *Biochemical Society Transactions*, 37, 36-41.
- Gaedke, U., M. Ruhlenstroth-Bauer, I. Wiegand, K. Tirok, N. Aberle, P. Breithaupt, K. Lengfellner, J. Wohlers & U. Sommer (2010) Biotic interactions may overrule direct climate effects on spring phytoplankton dynamics. *Global Change Biology*, 16, 1122-1136.
- Gandolfi, A., P. Bonilauri, V. Rossi & P. Menozzi (2001) Intraindividual and intraspecies variability of ITS1 sequences in the ancient asexual *Darwinula stevensoni* (Crustacea : Ostracoda). *Heredity*, 87, 449-455.
- Garcia, C. & M. Toro (1992) Sib competition in *Tribolium*: A test of the elbow-room model. *Heredity*, 68, 529-536.
- Garcia, D., R. Zamora, J. Gomez, P. Jordano & J. Hodar (2000) Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 88, 436-446.
- Gihring, T., D. Moser, L. Lin, M. Davidson, T. Onstott, L. Morgan, M. Milleson, T. Kieft, E. Trimarco, D. Balkwill & M. Dollhopf (2006) The distribution of microbial taxa in the subsurface water of the Kalahari Shield, South Africa. *Geomicrobiology Journal*, 23, 415-430.
- Gladyshev, E., M. Meselson & I. Arkhipova (2008) Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science*, 320, 1210-1213.
- Gordo, I. & B. Charlesworth (2000) On the speed of Muller's ratchet. *Genetics*, 156, 2137-2140.
- Gottlieb, Y. & E. Zchori-Fein (2001) Irreversible thelytokous reproduction in *Muscidifurax uniraptor*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 100, 271-278.
- Green, R. & D. Noakes (1995) Is a little bit of sex as good as a lot? *Journal of Theoretical Biology*, 174, 87-96.
- Griffiths, H. & R. Butlin (1995) A timescale for sex versus parthenogenesis: evidence from subfossil ostracods. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 260, 65-71.
- Grimsley, N., B. Pequin, C. Bachy, H. Moreau & G. Piganeau (2010) Cryptic Sex in the Smallest Eukaryotic Marine Green Alga. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 47-54.
- Gross, J. & D. Bhattacharya (2010) Uniting sex and eukaryote origins in an emerging oxygenic world. *Biology Direct*, 5, -.
- Gugerli, F. (1998) Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia*, 114, 60-66.
- Hakoyama, H., T. Nishimura, N. Matsubara & K. Iguchi (2001) Difference in parasite load and nonspecific immune reaction between sexual and gynogenetic forms of *Carassius auratus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 401-407.
- Hamilton, W., R. Axelrod & R. Tanese (1990) Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87, 3566-3573.
- Hastings, I. (1999) The costs of sex due to deleterious intracellular parasites. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 177-183.
- Helmke, E. & H. Weyland (1995) Bacteria in sea ice and underlying water of the eastern Weddell Sea in midwinter. *Marine Ecology-Progress Series*, 117, 269-287.
- Holsinger, K. & M. Feldman (1983) Modifiers of mutation rate: Evolutionary optimum with complete selfing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences*, 80, 6732-6734.
- Howard, R. & C. Lively (1994) Parasitism, mutation accumulation and the maintenance of sex. *Nature*, 367, 554-557.
- (1998) The maintenance of sex by parasitism and mutation accumulation under epistatic fitness functions. *Evolution*, 52, 604-610.
- Hughes, A., M. Hughes, C. Howell & M. Nei (1994) Natural selection at the class II major histocompatibility complex loci of mammals [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 346, 359-366.
- Hughes, A. & M. Yeager (1998) Natural selection at major histocompatibility complex loci of vertebrates. *Annual Review of Genetics*, 32, 415-435.
- Hurst, L. & J. Peck (1996) Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex (vol 11, pg 46, 1996). *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 310-310.
- Husband, B. & D. Schemske (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50, 54-70.
- Junge, K., H. Eicken & J. Deming (2004) Bacterial activity at -2 to 20 degrees C in Arctic wintertime sea ice. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, 550-557.
- Karl, D., D. Bird, K. Bjorkman, T. Houlihan, R. Shackelford & L. Tupas (1999) Microorganisms in the accreted ice of Lake Vostok, Antarctica. *Science*, 286, 2144-2147.
- Kelley, D., J. Karson, G. Fruh-Green, D. Yoerger, T. Shank, D. Butterfield, J. Hayes, M. Schrenk, E. Olson, G. Proskurowski, M. Jakuba, A. Bradley, B. Larson, K. Ludwig, D. Glickson, K. Buckman, A. Bradley, W. Brazelton, K. Roe, M. Elend, A. Delacour, S. Bernasconi, M. Lilley, J. Baross, R. Summons & S. Sylva (2005) A serpentinite-hosted ecosystem: The lost city hydrothermal field. *Science*, 307, 1428-1434.
- Kirkpatrick, M. & C. Jenkins (1989) Genetic segregation and the maintenance of sexual reproduction. *Nature*, 339, 300-301.
- Knoll, A., E. Javaux, D. Hewitt & P. Cohen (2006) Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 361, 1023-1038.
- Koella, J. (1993) Ecological correlates of chiasma frequency and recombination index of plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48, 227-238.

- Kondrashov, A. (1982) Selection against harmful mutations in large sexual and asexual populations. *Genetical Research*, 40, 325-332.
- (1993) Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *Journal of Heredity*, 84, 372-387.
- (1999) Being too nice may be not too wise - Commentary. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 1031-1031.
- (2001) Sex and U. *Trends in Genetics*, 17, 75-77.
- Koshima, S. (1984) A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, 310, 225-227.
- Ladle, R., R. Johnstone & O. Judson (1993) Coevolutionary dynamics of sex in a metapopulation: escaping the Red Queen. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 253, 155-160.
- Laurent, M., O. Gros, J. Brulport, F. Gaill & N. Le Bris (2009) Sunken wood habitat for thiotrophic symbiosis in mangrove swamps. *Marine Environmental Research*, 67, 83-88.
- Lazarus, D., H. Hilbrecht, C. Spencercervato & H. Thierstein (1995) Sympatric speciation and phyletic change in *Globorotalia truncatulinoides*. *Paleobiology*, 21, 28-51.
- Levin, B. & C. Bergstrom (2000) Bacteria are different: Observations, interpretations, speculations, and opinions about the mechanisms of adaptive evolution in prokaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 6981-6985.
- Lewis, J. & L. Wolpert (1979) Diploidy, evolution and sex. *Journal of Theoretical Biology*, 78, 425-438.
- Li, H. & J. Reynolds (1995) On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73, 280-284.
- Lippmann-Pipke, J., B. Lollar, S. Niedermann, N. Stroncik, R. Naumann, E. van Heerden & T. Onstott (2011) Neon identifies two billion year old fluid component in Kaapvaal Craton. *Chemical Geology*, 283, 287-296.
- Lively, C. (1987) Evidence from a New Zealand snail for the maintenance of sex by parasitism. *Nature*, 328, 519-521.
- Lively, C., C. Craddock & R. Vrijenhoek (1990) Red Queen hypothesis supported by parasitism in sexual and clonal fish. *Nature*, 344, 864-866.
- Lively, C. & R. Howard (1994) Selection by Parasites for Clonal Diversity and Mixed Mating [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 346, 271-280.
- Loftus, B., I. Anderson, R. Davies, U. Alsmark, J. Samuelson, P. Amedeo, P. Roncaglia, M. Berriman, R. Hirt, B. Mann, T. Nozaki, B. Suh, M. Pop, M. Duchene, J. Ackers, E. Tannich, M. Leippe, M. Hofer, I. Bruchhaus, U. Willhoeft, A. Bhattacharya, T. Chillingworth, C. Churcher, Z. Hance, B. Harris, D. Harris, K. Jagels, S. Moule, K. Mungall, D. Ormond, R. Squares, S. Whitehead, M. Quail, E. Rabinowitsch, H. Norbertczak, C. Price, Z. Wang, N. Guillen, C. Gilchrist, S. Stroup, S. Bhattacharya, A. Lohia, P. Foster, T. Sicheritz-Ponten, C. Weber, U. Singh, C. Mukherjee, N. El-Sayed, W. Petri, C. Clark, T. Embley, B. Barrell, C. Fraser & N. Hall (2005) The genome of the protist parasite *Entamoeba histolytica*. *Nature*, 433, 865-868.
- Lomnicki, A. (2001) Carrying capacity, competition and maintenance of sexuality. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 603-610.
- Lopez-Garcia, P., F. Rodriguez-Valera, C. Pedros-Alio & D. Moreira (2001) Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature*, 409, 603-607.
- Ložek, V. (2009) Refugia, migrace a brány I. Ohlédnutí za starými problémy. *Živa*, 4/2009.
- Macfadyen, L., D. Chen, H. Vo, D. Liao, R. Sinotte & R. Redfield (2001) Competence development by *Haemophilus influenzae* is regulated by the availability of nucleic acid precursors. *Molecular Microbiology*, 40, 700-707.
- Maloof, A., C. Rose, R. Beach, B. Samuels, C. Calmet, D. Erwin, G. Poirier, N. Yao & F. Simons (2010) Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia. *Nature Geoscience*, 3, 653-659.
- Markoš, A. & L. Hajnal. 2007. *Staré pověsti (po)zemské aneb malá historie planety a života*. Červený Kostelec: Pavel Melvart.
- Marshall, W. & M. Berbee (2010) Population-Level Analyses Indirectly Reveal Cryptic Sex and Life History Traits of *Pseudoperkinsus tapetis* (Ichthyosporidia, Opisthokonta): A Unicellular Relative of the Animals. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 2014-2026.
- Mayewski, P., E. Rohling, J. Stager, W. Karlen, K. Maasch, L. Meeker, E. Meyerson, F. Gasse, S. van Kreveld, K. Holmgren, J. Lee-Thorp, G. Rosqvist, F. Rack, M. Staubwasser, R. Schneider & E. Steig (2004) Holocene climate variability. *Quaternary Research*, 62, 243-255.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge [Eng.]; New York: Cambridge University Press.
- (1986) Evolution: Contemplating life without sex. *Nature*, 324, 300-301.
- (1990) The Evolution of Prokaryotes: Does Sex Matter? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 1-12.
- . 1993. *The theory of evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr, E. 2009. *Co je evoluce: Aktuální pohled na evoluční biologii*. Praha: Academia.
- Michod, R., M. Wojciechowski & M. Hoelzer (1988) DNA repair and the evolution of transformation in the bacterium *Bacillus subtilis*. *Genetics*, 118, 31-39.
- Misevic, D., C. Ofria & R. Lenski (2010) Experiments with Digital Organisms on the Origin and Maintenance of Sex in Changing Environments. *Journal of Heredity*, 101, S46-S54.
- Mock, T. & D. Thomas (2005) Recent advances in sea-ice microbiology. *Environmental Microbiology*, 7, 605-619.
- Molau, U. (1992) On the occurrence of sexual reproduction in *Saxifraga cernua* and *S. foliolosa* (Saxifragaceae). *Nordic Journal of Botany*, 12, 197-203.
- Moritz, C., H. Mccallum, S. Donnellan & J. Roberts (1991) Parasite loads in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): support for the Red Queen hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 244, 145-149.

- Moser, D., T. Onstott, J. Fredrickson, F. Brockman, D. Balkwill, G. Drake, S. Pfiffner, D. White, K. Takai, L. Pratt, J. Fong, B. Lollar, G. Slater, T. Phelps, N. Spoelstra, M. Deflaun, G. Southam, A. Welty, B. Baker & J. Hoek (2003) Temporal shifts in the geochemistry and microbial community structure of an ultradeep mine borehole following isolation. *Geomicrobiology Journal*, 20, 517-548.
- Muller, F., T. Brissac, N. Le Bris, H. Felbeck & O. Gros (2010) First description of giant Archaea (Thaumarchaeota) associated with putative bacterial ectosymbionts in a sulfidic marine habitat. *Environmental Microbiology*, 12, 2371-2383.
- Muller, H. (1964) The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research*, 1, 2-9.
- Neale, D., K. Marshall & R. Sederoff (1989) Chloroplast and mitochondrial DNA are paternally inherited in *Sequoia sempervirens* D. Don Endl. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 9347-9349.
- Nee, S. (1989) Antagonistic co-evolution and the evolution of genotypic randomization. *Journal of Theoretical Biology*, 140, 499-518.
- Normark, B., O. Judson & N. Moran (2003) Genomic signatures of ancient asexual lineages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79, 69-84.
- Nunney, L. (1989) The maintenance of sex by group selection. *Evolution*, 43, 245-257.
- O'Gorman, C., H. Fuller & P. Dyer (2009) Discovery of a sexual cycle in the opportunistic fungal pathogen *Aspergillus fumigatus*. *Nature*, 457, 471-U5.
- Ohta, T. (1993) Interaction of selection and drift in molecular evolution. *Japanese Journal of Genetics*, 68, 529-537.
- Pamilo, P., M. Nei & W. Li (1987) Accumulation of mutations in sexual and asexual populations. *Genetical Research*, 49, 135-146.
- Pedersen, K., E. Nilsson, J. Arlinger, L. Hallbeck & A. O'Neill (2004) Distribution, diversity and activity of microorganisms in the hyper-alkaline spring waters of Maqarin in Jordan. *Extremophiles*, 8, 151-164.
- Perez, M., J. Valverde, B. Batuecas, F. Amat, R. Marco & R. Garesse (1994) Speciation in the *Artemia* genus: mitochondrial DNA analysis of bisexual and parthenogenetic brine shrimps. *Journal of Molecular Evolution*, 38, 156-168.
- Peters, A. & P. Keightley (2000) A test for epistasis among induced mutations in *Caenorhabditis elegans*. *Genetics*, 156, 1635-1647.
- Priscu, J., E. Adams, W. Lyons, M. Voytek, D. Mogk, R. Brown, C. McKay, C. Takacs, K. Welch, C. Wolf, J. Kirshtein & R. Avci (1999) Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, 286, 2141-2144.
- Ramesh, M., S. Malik & J. Logsdon (2005) A phylogenomic inventory of meiotic genes: Evidence for sex in *Giardia* and an early eukaryotic origin of meiosis. *Current Biology*, 15, 185-191.
- Redfield, R. (1993) Genes for breakfast: the have-your-cake-and-eat-it-too of bacterial transformation. *Journal of Heredity*, 84, 400-404.
- (2001) Do bacteria have sex? *Nature Reviews Genetics*, 2, 634-639.
- Rice, W. (1999) Genetic polarization: unifying theories for the adaptive significance of recombination - Commentary. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 1047-1049.
- Ridley, M. 2007. *Červená královna: Sexualita a vývoj lidské přirozenosti*. Praha: Portál.
- Rohde, R. A. & P. B. Price (2007) A new habitat in glacial ice: Metabolism by solid-state diffusion to isolated microbes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 16592-16597.
- Rosenshine, I., R. Tchelet & M. Mevarech (1989) The mechanism of DNA transfer in the mating system of an archaebacterium. *Science*, 245, 1387-1389.
- Rothschild, L. & R. Mancinelli (2001) Life in extreme environments. *Nature*, 409, 1092-1101.
- Roughgarden, J. (1991) The evolution of sex. *American Naturalist*, 138, 934-953.
- Rowe, L. (1994) The costs of mating and mate choice in water striders. *Animal Behaviour*, 48, 1049-1056.
- Schleper, C., G. Pühler, B. Kühlmorgen & W. Zillig (1995) Life at extremely low pH. *Nature*, 375, 741-742.
- Schon, I., R. Butlin, H. Griffiths & K. Martens (1998) Slow molecular evolution in an ancient asexual ostracod. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 235-242.
- Schon, I. & K. Martens (2003) No slave to sex. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 827-833.
- Schopf, T., A. Hoffman & S. Gould (1983) Punctuated equilibrium and the fossil record. *Science*, 219, 438-439.
- Schrenk, M., D. Kelley, J. Delaney & J. Baross (2003) Incidence and diversity of microorganisms within the walls of an active deep-sea sulfide chimney. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 3580-3592.
- Schulze-Makuch, D. & L. N. Irwin. 2008. *Life in the universe : expectations and constraints*. Berlin: Springer.
- Schumann, G., W. Manz, J. Reitner & M. Lustrino (2004) Ancient fungal life in North Pacific eocene oceanic crust. *Geomicrobiology Journal*, 21, 241-246.
- Sheldon, P. (1996) Plus ça change - A model for stasis and evolution in different environments. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 127, 209-227.
- Sheridan, P., V. Miteva & J. Brenchley (2003) Phylogenetic analysis of anaerobic psychrophilic enrichment cultures obtained from a Greenland glacier ice core. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 2153-2160.
- Siegert, M., S. Carter, I. Tabacco, S. Popov & D. Blankenship (2005) A revised inventory of Antarctic subglacial lakes. *Antarctic Science*, 17, 453-460.
- Siegert, M., R. Kwok, C. Mayer & B. Hubbard (2000) Water exchange between the subglacial Lake Vostok and the overlying ice sheet. *Nature*, 403, 643-646.

- Simon, J., F. Delmotte, C. Rispe & T. Crease (2003) Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79, 151-163.
- Simpson, A. & A. Roger (2004) The real 'kingdoms' of eukaryotes. *Current Biology*, 14, R693-R696.
- Skidmore, M., J. Foght & M. Sharp (2000) Microbial life beneath a high Arctic glacier. *Applied and Environmental Microbiology*, 66, 3214-3220.
- Smith, R., T. Kamiya & D. Horne (2006) Living males of the 'ancient asexual' Darwinulidae (Ostracoda : Crustacea). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273, 1569-1578.
- Sorhannus, U., E. J. Fenster, L. H. Burckle & A. Hoffman (1988) Cladogenetic and anagenetic changes in the morphology of *Rhizosolenia praebergonii* Mukhina. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 1, 185-205.
- Spiess, F., K. Macdonald, T. Atwater, R. Ballard, A. Carranza, D. Cordoba, C. Cox, V. Diazgarcia, J. Francheteau, J. Guerrero, J. Hawkins, R. Haymon, R. Hessler, T. Juteau, M. Kastner, R. Larson, B. Luyendyk, J. Macdougall, S. Miller, W. Normark, J. Orcutt & C. Rangin (1980) East Pacific Rise: hot springs and geophysical experiments. *Science*, 207, 1421-1433.
- Tobler, M. & I. Schlupp (2005) Parasites in sexual and asexual mollies (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei): a case for the Red Queen? *Biology Letters*, 1, 166-168.
- Tobler, M., I. Schlupp, F. de Leon, M. Glaubrecht & M. Plath (2007) Extreme habitats as refuge from parasite infections? Evidence from an extremophile fish. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 31, 270-275.
- Tooby, J. (1982) Pathogens, polymorphism, and the evolution of sex. *Journal of Theoretical Biology*, 97, 557-576.
- Uyenoyama, M. (1984) On the Evolution of Parthenogenesis: A Genetic Representation of the " Cost of Meiosis". *Evolution*, 38, 87-102.
- van Dijk, P. (2003) Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from Taraxacum and Chondrilla. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358, 1113-1120.
- Van Valen, L. M. (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1-30.
- Varley, G. C. 1970. The effects of natural predators and parasites on winter moth populations in England. In *Proceedings of the Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management No. 2*, 103-116. Tallahassee Florida.
- Ward, J., G. Slater, D. Moser, L. Lin, G. Lacrampe-Couloume, A. Bonin, M. Davidson, J. Hall, B. Mislowack, R. Bellamy, T. Onstott & B. Lollar (2004) Microbial hydrocarbon gases in the Witwatersrand Basin, South Africa: Implications for the deep biosphere. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 68, 3239-3250.
- Warren, S., K. Harper & G. Booth (1988) Elevational distribution of insect pollinators. *American Midland Naturalist*, 120, 325-330.
- Watson, R., D. Weinreich & J. Wakeley (2011) Genome Structure and the Benefit of Sex. *Evolution*, 65, 523-536.
- Wei, K. & J. Kennett (1988) Phyletic gradualism and punctuated equilibrium in the late Neogene planktonic foraminiferal clade Globococcone. *Paleobiology*, 14, 345-363.
- Weider, L. (1993) A test of the " general-purpose" genotype hypothesis: differential tolerance to thermal and salinity stress among Daphnia clones. *Evolution*, 47, 965-969.
- *Weismann, A. 1889. *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*. Oxford: Clarendon Press.
- Welch, D. & M. Meselson (2000) Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science*, 288, 1211-1215.
- (2001) Rates of nucleotide substitution in sexual and anciently asexual rotifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 6720-6724.
- West, S., C. Lively & A. Read (1999) A pluralist approach to sex and recombination. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 1003-1012.
- Wiener, P., M. Feldman & S. Otto (1992) On genetic segregation and the evolution of sex. *Evolution*, 46, 775-782.
- Wilkins, A. & R. Holliday (2009) The Evolution of Meiosis From Mitosis. *Genetics*, 181, 3-12.
- *Williams, G. & J. Mitton (1973) Why reproduce sexually? *Journal of Theoretical Biology*, 39, 545-554.
- Williams, G. C. 1974. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- . 1975. *Sex and evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wilms, R., H. Sass, B. Kopke, H. Koster, H. Cypionka & B. Engelen (2006) Specific bacterial, archaeal, and eukaryotic communities in tidal-flat sediments along a vertical profile of several meters. *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 2756-2764.
- Wilson, C. & P. Sherman (2010) Anciently Asexual Bdelloid Rotifers Escape Lethal Fungal Parasites by Drying Up and Blowing Away. *Science*, 327, 574-576.
- Wingham, D., M. Siegert, A. Shepherd & A. Muir (2006) Rapid discharge connects Antarctic subglacial lakes. *Nature*, 440, 1033-1036.
- Zhaxybayeva, O., J. Gogarten, R. Charlebois, W. Doolittle & R. Papke (2006) Phylogenetic analyses of cyanobacterial genomes: Quantification of horizontal gene transfer events. *Genome Research*, 16, 1099-1108.

* sekundární citace