

PAWEŁ MICHALAK

Instytut Biologii Środowiskowej
Uniwersytet Łódzki

SPECJACJA A DOBÓR PŁCIOWY

Za główne kryterium klasyfikacji mechanizmów specjacji uważa się to, czy rozszczepiające się populacje są geograficznie odizolowane (specjacja allopatryczna), przylegające (parapatryczna i klinalna) czy też wymieszane (sympatryczna).

Wraz ze wzrostem zainteresowania modelami specjacji parapatrycznej i sympatrycznej coraz większą uwagę przywiązuje się do doboru płciowego jako potencjalnego czynnika gatunkotwórczego. Pojęcie doboru płciowego zostało wprowadzone przez D a r w i n a [10], ale sformułowanie możliwości specjacji (bez izolacji geograficznej) poprzez dobór płciowy przypisuje się F i s h e r o - w i [14]. Dobór płciowy wydaje się też odgrywać bardzo ważną rolę w przypadku specjacji allopatrycznej. Porównawcze badania molekularne przeprowadzone na wielu populacjach i gatunkach, często fenotypowo bardzo się różniących, potwierdzają fakt, że bariery reprodukcyjne nie powstają wskutek zasadniczych reorganizacji materiału genetycznego, lecz zmian w preferencjach seksualnych. Spostrzeżenie D a r w i n a, że blisko spokrewnione gatunki zwierząt różnią się najbardziej drugorzędowymi cechami płciowymi samców, można łatwo wyjaśnić przyjmując udział doboru płciowego w ewolucji.

SPECJACJA ALLOPATRYCZNA I DOBÓR PŁCIOWY

M a y r w swojej wielce wpływowej książce *Animal Species and Evolution* [27] jednoznacznie sugerował, że jedynym liczącym się mechanizmem powstawania gatunków jest specjacja allopatryczna. Szczególne znaczenie nadawał tu małym populacjom i ich „efektom założycielskim”. Efekty te polegać miałyby na redukcji zmienności genetycznej, prowadzącej w konsekwencji do „rewolucji genetycznej” i izolacji reprodukcyjnej względem populacji wyjściowej. Ponowny kontakt obydwu populacji powodowałby wzmacnianie przygotowanych barier reprodukcyjnych ze względu na obniżoną przeżywalność i płodność hybrydów, co podkreślał m.in. D o b z h a n s k y [11]. Jako dalszą radykalizację tych poglądów należy postrzegać punktualizm [7].

Ostatnio można jednak zauważyć poważną krytykę tych koncepcji, a co za tym idzie wzrost zainteresowania parapatrycznymi i sympatrycznymi modelami specjacji [1, 3, 13, 22]. W r i g h t [32] stwierdził, że nawet populacje hodowlane

pochodzące w całości od jednej zapłodnionej samicy nie wykazują zmian fenotypowych ani śladów izolacji reprodukcyjnej. Modele matematyczne genetyki ilościowej potwierdzają fakt, że M a y r przeceniał znaczenie efektu założyciela, albowiem w ciągu jednego pokolenia dryf genetyczny może spowodować utratę heterozygotyczności lub V_A addytywnej wariancji genetycznej cechy ilościowej) jedynie o $1/2 N_e$ (N_e to tzw. efektywna wielkość addy-populacji) [22, 31].

Krytyka ta okazała się zgodna z wynikami ostatnich molekularnych badań genetycznych, jakim poddano naturalne populacje zwierząt. Spektakularne okazały się zwłaszcza badania szybko mutującego DNA mitochondrialnego [30].

Jednym z chętniej przytaczanych przykładów na specjację allopatryczną i radiację adaptacyjną jest 14 gatunków zięb Darwina (*Geospizinae*), które ewoluowały w ciągu ostatniego miliona lat [17]. Badania molekularne wykazały, że międzygatunkowa zmienność allozymatyczna — w przeciwieństwie do morfologicznej — jest znikoma. Dwudziestoletnie niemal obserwacje *G r a n t ó w* [16, 17] ujawniły różny stopień „szczelności” barier reprodukcyjnych populacji tych ptaków. Grupy reprodukcyjnie izolowane mogą występować w obrębie jednego gatunku [16, 18], a z drugiej strony bariery reprodukcyjne istniejące między gatunkami nie zawsze są szczelne. Dlatego płodne mieszańce międzygatunkowe zięb Darwina nie należą do rzadkości. Zatem bariery te mają zwykle charakter behawioralny, a wydają się opierać głównie na śpiewie samców i preferencjach seksualnych samic.

W sposób bardzo dynamiczny musiała następować specjacja pielęgnic afrykańskich (*Cichlidae*) [15]. Zróżnicowanie morfologiczne i ekologiczne tych ryb jest tak duże, że skłaniało systematyków do wyróżniania nawet odmiennych rodzajów czy podrodzin. Przebadanie DNA mitochondrialnego dało wynik kuriozalny: zmienność genetyczna w obrębie tej grupy ryb okazała się mniejsza niż w populacji ludzkiej [28].

Mała zmienność genetyczna ponad 300 gatunków hawajskich much *Drosophila* jest znana od dość dawna. Wcześniej też dostrzegano tu potencjalny udział doboru płciowego w specjacji [29], jako że taksonomiczne różnice dotyczą przede wszystkim drugorzędowych cech płciowych samców. *C a r s o n* [5] wykazał zmienność genetyczną zarówno cech płciowych samców, jak i seksualnych preferencji samic. Sugeruje on też [4, 6], że takie zaburzenia demograficzno-populacyjne, jak np. tzw. „wąskie gardło” liczebności (bottleneck) czy hybrydyzacja, powodują w pierwszym rzędzie przeformowanie w genetycznym podłożu cech płciowych, co staje się głównym źródłem barier rozrodczych i specjacji. Model specjacji sympatrycznej *K o n d r a s h o v a* [21], który ukazuje, że poligeniczne podłoże cech ułatwia ewolucję izolacji reprodukcyjnej, zdaje się potwierdzać tezę *C a r s o n a*, bowiem cechy behawioralne (samice preferencje) mają niewątpliwie charakter złożonej cechy ilościowej [2, 12].

Analiza przeprowadzona przez C o y n e ' a i O r r a [8] na 119 parach blisko spokrewnionych gatunków D r o s o p h i l a znacząco ujmującą wagę wzmacniania barier prezygotycznych, tj. twierdzeniu, że izolacja prezygotyczna powinna być poprzedzona postzygotyczną [11].

Powyższe przedstawienie kilku zaledwie „podręcznikowych” przykładów na specjację allopatriczną, w których to dobór naturalny ma odgrywać decydującą rolę, *explicite* uświadamia dotychczasowe niedocenywanie roli doboru płciowego w specjacji. W tym miejscu łatwo już sobie wyobrazić odwrócenie natężeń doborów w czasie specjacji na korzyść doboru płciowego, zwłaszcza dla przykładów ze słabą izolacją przestrzenną lub jej brakiem. Przykładem takim mogą być formy jaszczurki *Anolis marmoratus* z Gwadelupy (Małe Antyle), które ze względu na zróżnicowanie morfologiczne można traktować jako odrębne gatunki [24].

Wszystko to uświadamia przy okazji jeszcze jedno: iluzoryczność koncepcji gatunku i złożoność adaptacyjnego krajobrazu Wrighta.

MODELE SPECJACJI POPRZEZ DOBÓR PŁCIOWY

Darwin już w 1871 r. [10] przedstawił teorię doboru płciowego, a jej zarys można nawet znaleźć w *The Origin of Species* [9]. Jednak dopiero F i s h e r [14] w roku 1930 opisał dobór płciowy na gruncie genetyki, co umożliwiło wchłonięcie tego pojęcia przez neodarwinizm. Koncepcja doboru płciowego, którego mechanizm sprowadza się do zróżnicowania efektywności kojarzenia par (mating success) i związanego z tym sukcesu reprodukcyjnego, została wykorzystana głównie do wyjaśniania ewolucji dymorfizmu płciowego.

F i s h e r w swoich teoretycznych rozważaniach posunął się znacznie dalej. Zasugerował mianowicie możliwość specjacji na drodze doboru płciowego. Kluczową rolę odgrywają, zdaniem F i s h e r a, zmiany w strukturze genetycznej: „Oczywista jest właściwość stanów niestabilnych polegająca na tym, że minimalne wpływy powodują nieproporcjonalnie duże zmiany; dlatego przy rozważaniu możliwości rozszczepiania się gatunków bez izolacji geograficznej wystarczy znajomość natury tych czynników, które warunkują genetyczną niestabilność” [14 rozdz. 6]. F i s h e r, mimo swoich gradualistycznych poglądów, postulował „żywiolowe” działanie („runaway” process) doboru płciowego, przerywane długimi okresami względnej stabilności. Takie operowanie doboru płciowego szybko obejmowałoby całą populację i powodowałoby wykładniczo wzrastające tempo ewolucyjnych zmian drugorzędowych cech płciowych samców wraz z seksualnymi preferencjami samic. Byłby to, według F i s h e r a, w konsekwencji skuteczniejszy mechanizm powstawania barier reprodukcyjnych — a także klinalnej dywergencji cech — od selekcji przeciw hybrydyzacji.

Słuszność wniosków F i s h e r a została potwierdzona m.in. przez Lande'a, który przedstawił matematyczną interpretację mechanizmu „żywiolowe-

go” doboru płciowego [23], jak też rozwinięcie tego modelu [24, 25, 26]. Podstawowym założeniem modelu F i s h e r a - L a n d e’a jest sprzężenie genetyczne samiczych preferencji w wyborze partnera z drugorzędowymi cechami płciowymi samców. Sprzężenie takie może powstać dzięki plejotropii, choć w przypadku cechy behawioralnej z jednej strony (samice) i cech morfologicznych z drugiej (samce) bardziej prawdopodobną przyczyną wydaje się asortatywne kojarzenie partnerów, które z kolei jest warunkowane wariacją genetyczną preferencji seksualnych. Na skutek tego sprzężenia zadziałanie selekcji na jedną cechę, np. samicze preferencje seksualne, powoduje skorelowaną odpowiedź cechy drugiej. Udział doboru naturalnego w ewolucji samiczych preferencji mógłby być ograniczony do zainicjowania odnośnej asocjacji genetycznej, która dalej ulegałaby zmianom — „samowzmacnianiu” — pod wyłącznym wpływem doboru płciowego. Tym wyjaśnia się ewolucję morfologicznych cech samców ponad poziom, w którym przestały mieć wartość dostosowawczą [19, 20].

Powyższy model dotyczy gatunku poligamicznego, u którego samce nie mają żadnego wkładu rodzicielskiego, a następnym pokoleniom przekazują jedynie materiał genetyczny. Liczba potomstwa wyprodukowanego przez samice natomiast nie zależy od wyboru partnera i dlatego samicze preferencje seksualne są tu cechą selekcyjnie neutralną. Niezależnie od tego, jak bardzo średni fenotyp samców będzie odbiegał od optimum przystosowawczego, dobór naturalny będzie balansowany przez natężenie samiczych preferencji. Między średnimi preferencjami samic a średnimi cechami samców wytwarza się linia lub punkt równowagi, których stabilność zależy od parametrów genetycznych populacji, jak również interakcji doboru (naturalnego i płciowego) z dryfem genetycznym.

Opisany model nie czyni założeń dotyczących warunków przestrzennych. Oznacza to, że dobór płciowy może izolować reprodukcyjnie populacje allopatryczne, ale równie dobrze „rozrywać” populacje ciągłe. Rozszczepienie to może być zapoczątkowane stromym podnoszeniem się kliny zmienności cechy reprodukcyjnej [24]. L a n d e i K i r k p a t r i c k [26] rozwinęli model specjacji poprzez dobór płciowy dla populacji, która ma wolne nisze ekologiczne. Okazuje się, że dobór płciowy umożliwia skuteczne pokonywanie dolin krajobrazu adaptacyjnego.

LITERATURA

1. B a r t o n N. H., C h a r l e s w o r t h B. — *Genetic revolutions, founder effects, and speciation*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15: 133–164, 1984.
2. B r o w n J. L. — *The Evolution of Behavior*. Norton, New York, 1975.
3. B u s h G. L. — *Modes of animal speciation*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 339–364, 1975.
4. C a r s o n H. L. — *Speciation and sexual selection in Hawaiian Drosophila*. [W:] P. F. B r u s s a r d (red.), *Ecological Genetics: The Interface*. s. 93–107, Springer-Verlag, New York, 1978.
5. C a r s o n H. L. — *Genetic variation in a courtship-related male character in Drosophila silvestris from a single Hawaiian locality*. Evolution 39: 678–686, 1985.

6. Carson H. L. — *Sexual selection and speciation*. [W:] S. Karlin & E. Nevo (red.), *Evolutionary Processes and Theory*. s. 391–409, Academic Press, New York, 1986.
7. Charlesworth B., Lande R. & Slatkin M. — *A neo-Darwinian commentary on macroevolution*. *Evolution* 36: 474–498, 1982.
8. Coyne J. A., Orr H. A. — *Patterns of speciation in Drosophila*. *Evolution* 43: 362–381, 1989.
9. Darwin K. — *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego*. PWRiL, Warszawa 1859 (oryg. 1859).
10. Darwin K. — *Dobór płciowy*. PWRiL, Warszawa 1960 (oryg. 1871).
11. Dobzhansky Th. — *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York 1937.
12. Ehrman L. & Parsons P. A. — *The Genetics of Behavior*. Sinauer, Sunderland, MA 1976.
13. Endler J. A. — *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton Univ. Press, Princeton 1977.
14. Fisher R. A. — *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford 1930.
15. Fryer G. & Iles T. D. — *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa. Their Biology and Evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh 1972.
16. Grant B. R., Grant P. R. — *Evolutionary Dynamics of a Natural Population: The Large Cactus Finch of the Galapagos*. Univ. of Chicago Press, Chicago 1989.
17. Grant P. R. — *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. Press, Princeton 1986.
18. Grant P. R., Grant B. R. — *Sympatric speciation and Darwin's Finches*. [W:] D. Otte & J. A. Endler (red.), *Speciation and its Consequences*. s. 433–457, Sinauer Associates, Massachusetts 1989.
19. Kirkpatrick M. — *Sexual selection and the evolution of female choice*. *Evolution* 36: 1–12, 1982.
20. Kirkpatrick M. — *Evolution of female choice and male parental investment in polygynous species: the demise of the "sexy son"*. *Amer. Nat.* 125: 788–810, 1985.
21. Kondrashov A. S., Mina M. V. — *Sympatric speciation: when is it possible?* *Biol. J. Linn. Soc.* 27: 201–223, 1986.
22. Lande R. — *Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation*. *Amer. Nat.* 116: 463–479, 1980.
23. Lande R. — *Modes of speciation by sexual selection on polygenic traits*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 3721–3725, 1981.
24. Lande R. — *Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline*. *Evolution* 36: 213–223, 1982.
25. Lande R. — *Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences*. [W:] J. W. Bradbury & M. B. Andersson (red.), *Sexual Selection: Testing the Alternatives*, s. 83–94, J. Wiley & Sons, New York 1987.
26. Lande R., Kirkpatrick M. — *Ecological speciation by sexual selection*. *J. Theor. Biol.* 133: 85–98, 1988.
27. Mayr E. — *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge 1963.
28. Meyer A., Kocher T. D., Basasibwaki P. & Wilson A. — *Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences*. *Nature* 347: 550–553, 1990.
29. Templeton A. R. — *Once again, why 300 species of Hawaiian Drosophila*. *Evolution* 33: 513–517, 1979.
30. Wilson A., Cann R. L., Carr S. M., George M., Gyllenstein U. B., Helm-Bychowski K. M., Higuchi R. G., Palumbi S. R., Prager E. M., Sage R. D. & Stoneking M. — *Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics*. *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 375–400, 1985.
31. Wright S. — *Evolution in Mendelian populations*. *Genetics* 16: 97–159, 1931.
32. Wright S. — *Modes of speciation*. *Paleobiology* 4: 373–379, 1980.