

JACEK RADWAN

Uniwersytet Jagielloński
Zakład Zoopsychologii i Etologii Zwierząt
Instytut Biologii Środowiskowej
Ingardena 6, 30-060 Kraków

WYBÓR PARTNERA DO ROZRODU: PERSPEKTYWA EWOLUCYJNA

WSTĘP

Dobór naturalny polega na zróżnicowanej przeżywalności i reprodukcji osobników różniących się cechami dziedzicznymi (DARWIN 1859). U organizmów rozmnażających się płciowo na jakość i liczbę potomstwa będą miały wpływ cechy obojga rodziców. Zatem to, z jakim partnerem osobnik połączy gamety, może mieć istotny wpływ na jego sukces reprodukcyjny. Jeżeli osobnik potrafi wybrać partnera, z którym jest w stanie wydać więcej potomstwa lub wydać potomstwo o lepszej przeżywalności niż kojarząc się losowo, to dobór naturalny doprowadzi do utrwalenia się wybiórczego kojarzenia w populacji. Nie znaczy to jednak, że wybierając partnera osobnik musi „wiedzieć”, jakie cechy partnera podniosą na przykład przeżywalność jego potomstwa i opierać wybór na tych właśnie cechach. Na przykład, kojarząc się z chorym partnerem osobnik może ryzykować zarażeniem siebie, jak również potomstwa, co w obu wypadkach miałoby z pewnością negatywny wpływ na jego sukces reprodukcyjny. Aby uniknąć kojarzenia z chorym partnerem nie jest jednak potrzebna wiedza medyczna — wystarczy na przykład unikać partnera wykazującego mały wigor w czasie zalotów. Osobniki chore zapewne nie będą się w stanie takim wigorem wykazać, tak więc preferując energiczne zaloty osobnik może pośrednio wybierać kojarzenie z nie zarażonymi partnerami, podnosząc tym samym swój sukces reprodukcyjny (ANDERSSON 1994). Dobór naturalny będzie też faworyzował kojarzenie się z partnerem, który będzie zdolny wydać dużą liczbę potomstwa. Jeżeli ta zdolność będzie korelowała na przykład z wielkością ciała, to dobór doprowadzi do utrwalenia się preferencji dużych partnerów.

Obecnie jest opisanych bardzo wiele przykładów wykazywania przez organizmy preferencji partnerów posiadających określone cechy (BATESON 1983, ANDERSSON 1994). Oczywiście, wybór partnera najłatwiej jest obserwować u organizmów zachowujących się aktywnie, zwłaszcza u zwierząt cechujących się rozbudowanymi zalotami. Należy jednak podkreślić, że termin „wybór partnera” nie ogranicza się do aktywnych zachowań wykazywanych przez zwierzęta. Na

przykład uniemożliwienie rozwoju na znamieniu słupka pyłku o pewnym genotypie jest również, w szerokim sensie, rodzajem wyboru partnera (TRIVERS 1985).

WYBIÓRCZOŚĆ A PŁEĆ

U większości organizmów rozmnażających się płciowo występują dwie płci, zwykle różniące się wielkością gamet, stąd podział na samce i samice. Różnice w wielkości gamet są związane z reguły z różnicami w ich liczbie: samce produkują wiele małych plemników, natomiast samice dużo mniejszą liczbę stosunkowo dużych jaj. W konsekwencji wszystkie jaja wyprodukowane przez jedną samicę mogą być zapłodnione plemnikami jednego samca, tak więc sukces reprodukcyjny samicy nie będzie, o ile nie przyjmimy dodatkowych założeń, rósł wraz z liczbą jej partnerów. Na sukces reprodukcyjny samicy może jednak mieć wpływ wybór partnera, z którym kojarzenie zapewni jak największą liczbę jak najlepiej przeżywającego potomstwa. Natomiast sukces reprodukcyjny samców, z powodu nadmiaru gamet męskich, będzie wprost proporcjonalny do liczby zapłodnionych przez nich samic (BATEMAN 1948). Z tego powodu wpływ jakości partnera na sukces reprodukcyjny samców będzie miał znaczenie drugorzędne i dobór naturalny będzie faworyzował te samce, które potrafią zapłodnić jak największą liczbę samic bez względu na ich jakość.

Tak więc z powodu międzypłciowych różnic w wielkości gamet dobór naturalny powinien faworyzować wybiórczość u samic, a u samców cechy umożliwiające zwiększenie liczby partnerek w konkurencji z innymi samcami (TRIVERS 1972). Zgodnie z powyższym przewidywaniem, u większości gatunków obserwuje się silną konkurencję o samice między samcami, czy to bezpośrednio, na przykład poprzez walki, czy też za pomocą zalotów kierowanych pod adresem samic. W pewnych jednak warunkach role płci mogą być bardziej zbliżone lub nawet odwrócone. Przyczyną jest zwykle współudział lub wyłączny udział samców w opiece nad potomstwem (TRIVERS 1972). Tempo produkcji gamet (czyli ich liczba wyprodukowana w jednostce czasu) traci wówczas znaczenie na rzecz tempa wychowywania młodych (CLUTTON-BROCK i PARKER 1992). Dla przykładu, samiec ciernika (*Gasterosteus aculeatus*) przez dwa tygodnie opiekuje się młodymi w przygotowanym wcześniej gnieździe, ale może opiekować się jajami nawet dziesięciu samic naraz. W tym samym czasie samica może mieć 2–4 zniesień. Łatwo obliczyć, że przy stosunku płci 1:1 samice nie są w stanie nasycić gniazd wszystkich samców, dlatego też samce ciernika konkurują między sobą próbując osiągnąć jak największą liczbę zniesień w gnieździe. Jednak u igliczni (*Syngnatus typhle*), u których samice znoszą jaja do specjalnych kieszeni lęgowych, w które wyposażone są samce, samice mogą wyprodukować więcej jaj niż samce są zdolne nosić, tak więc potencjalne tempo reprodukcji samic jest wyższe niż u samców i to one są płcią, u której występuje konkurencja o partnerów do rozrodu (BERGLUND i współaut. 1989).

Na zmianę roli płci mogą mieć wpływ także inne sposoby „inwestowania” posiadanych zasobów w reprodukcję, ponad minimum potrzebne do wyprodukowania gamet. Samce wielu pasikoników (*Tettigonidae*) przekazują plemniki w formie spermatoforów, osiągających 30% wagi ich ciała. Znaczna część sper-

matoforu służy za pożywienie samicom, które preferują samce oferujące duże spermatofoery. Jednak kiedy zdobywanie pokarmu zaczyna nastroczać trudności, samce nie są w stanie produkować wielu spermatoforów, tak więc ich tempo reprodukcji się zmniejsza. Natomiast spermatofoery stają się w tych warunkach jeszcze cenniejsze dla samic, które zaczynają agresywnie konkurować o samce. W tym samym czasie samce stają się wybiórcze i wolą kojarzyć się z większymi samicami, które są w stanie złożyć więcej jaj (GWYNNE 1991).

Tak więc o tym, czy płci będą się różniły wybiórczością i intensywnością konkurencji o partnera decydują różnice w potencjalnym tempie reprodukcji. U gatunków, które w potomstwo nie inwestują niczego poza gametami, potencjalne tempo reprodukcji będzie wyższe u produkujących mniejsze gamety samców, a samice będą płcią poddaną silniejszemu doborowi faworyzującemu wybór partnera do rozrodu (CLUTTON-BROCK i PARKER 1992).

KOSZTY I ZYSKI Z WYBORU PARTNERA

Przed rozważeniem różnego rodzaju korzyści, jakie może przynieść wybór partnera do rozrodu, trzeba zwrócić uwagę, że często będzie się on wiązał także z kosztami. Mogą one powodować dobór przeciwko wybiórczości, jeżeli korzyści z niej są mniejsze niż koszty. Choć jednak rozważania teoretyczne brały pod uwagę koszty wyboru takie jak: strata czasu, narażenie się na ryzyko drapieżnictwa w czasie zalotów, czy koszt energetyczny odpierniania zalotów nie chcianych samców (POMIANKOWSKI 1988) istnieje bardzo niewiele danych doświadczalnych, które pozwoliłyby ocenić wielkość tych kosztów. Samce nartnika (*Gerris buenoi*) często usiłują kopulować z samicami, te jednak są wybiórcze i często im uciekają. Jeżeli dojdzie do bezpośredniego kontaktu, samice zwykle bronią się przed kopulacją, jednak w przypadku samców o pewnych cechach (np. duży rozmiar ciała) szybko ulegają, natomiast w przypadku innych opór jest dłuższy i do kopulacji nie dochodzi. Ten rodzaj wyboru partnera jest jednak kosztowny. Szamotanina podczas stawiania oporu samcowi podwaja ryzyko, że samica stanie się ofiarą drapieżnika (ROWE 1994). Tak więc, pomimo niedostatku danych na ten temat, można przyjąć, że koszty wyboru partnera do rozrodu mogą być znaczące.

Wybierając partnera do rozrodu osobnik może osiągnąć tak zwaną korzyść bezpośrednią, na przykład pewne zasoby, których uzyskanie zwiększy przeżywalność potomstwa lub wybierającego osobnika, pozwalając mu na zwiększenie reprodukcji w przyszłości. Mogą to być także tak zwane korzyści pośrednie, zwane również genetycznymi, które polegają na wyborze partnera, który przekaże potomstwu geny zwiększające dostosowanie lub atrakcyjność płciową potomstwa (KIRKPATRICK i RYAN 1991). Podział na korzyści bezpośrednie i pośrednie ma charakter teoretyczny i ich rozróżnienie w praktyce nie zawsze jest możliwe. Jeżeli na przykład ograniczenie płodności jest uwarunkowane genetycznie, to wybór płodnego partnera da równocześnie oba rodzaje korzyści (przykład płodności jako korzyści bezpośredniej jest dyskutowany poniżej).

KORZYŚCI BEZPOŚREDNIE

Wybór może być przystosowawczy, gdy potencjalni partnerzy będą się różnili płodnością. Przykładem mogą być wspomniane powyżej samce pasikoników, preferujące większe (a więc najplodniejsze) samice (GWYNNE 1991). Samice australijskiej żaby *Uperoleia laevis* wybierają samce o masie ciała odpowiadającej około 70% ich własnej, kierując się częstością i długością wokalizacji samców. Wybór ten okazuje się maksymalizować proporcję zapłodnionych jaj: mniejsze samce mogą mieć za niskie rezerwy plemników, a zbyt ciężkie samce, siedząc podczas inseminacji na grzbiecie samic w typowej dla żab pozycji (amplexus) utrudniają składanie jaj (ROBERTSON 1990).

Zasoby oferowane przez potencjalnego partnera mogą przyczynić się do wzrostu liczby wydanego potomstwa lub jego przeżywalności. Na przykład odżywianie się spermatoforami samców podnosi płodność samic pasikoników (SIMMONS 1990). Na przeżywalność potomstwa może wpływać jakość terytorium, na którym będzie się ono wychowywało. Wybór partnerów posiadających dobre terytoria będzie więc adaptatywny. Eksperymentalne zwiększenie ilości pokarmu dostępnego na terytoriach bronionych przez samce epoletnika (*Agelaius phoeniceus*, ptak z rodziny kacyków, *Icteridae*) sprawiało, że samce te były wybierane przez większą liczbę samic (EWALD i ROHWER 1982). W przypadku, gdy partner będzie brał udział w opiece nad potomstwem, liczba wyprowadzonego potomstwa będzie zależała od jego wydajności jako rodzica. U kurek wodnych (*Gallinula chloropus*) długość czasu, który może być poświęcony na wysiadywanie jaj, jest proporcjonalny do zapasów energii posiadanych przez osobnika. Z tego powodu samice tego gatunku wybierają jako partnerów do rozrodu najtłustsze samce (PETRIE 1983). Wybór partnera może również minimalizować ryzyko związane z rozrodem. Pewne samce lub posiadane przez nie terytoria mogą dawać lepszą ochronę przed drapieżnikiem lub przed atakami innych samców (BORGIA 1979). Wybór partnera może również zmniejszać ryzyko zakażenia pasożytami w czasie kopulacji (BORGIA i COLLIS 1989).

Krzyżowanie międzygatunkowe zwykle prowadzi do wydania nieplodnego potomstwa, jest więc z punktu widzenia osobnika szkodliwe i należy go unikać. Również krzyżowanie z bliskimi krewnymi ma często negatywne konsekwencje w postaci tak zwanej depresji wsobnej, czyli pogorszenia się płodności i przeżywalności osobników na skutek ujawnienia się działania szkodliwych alleli recesywnych (zob. SZARSKI 1986). Samice myszy unikają kojarzenia z krewnymi, jako wskazówki używając podobieństwa zapachu determinowanego przez geny zgodności tkankowej (BROWN i EKLUND 1994).

KORZYŚCI POŚREDNIE

Pierwszą hipotezę zakładającą pośrednie korzyści z wyboru partnera zaproponował DARWIN (1871) formułując teorię doboru płciowego. Teoria ta powstała w celu wyjaśnienia pozornej sprzeczności między teorią doboru naturalnego a

występowaniem u zwierząt, głównie u samców, bujnie wykształconych drugorzędnych cech płciowych (np. barwne upierzenie, długie ogony ptaków) czy skomplikowanych rytuałów godowych, które nieuchronnie zmniejszają przeżywalność osobnika (np. zwracając uwagę drapieżnika). Darwin argumentował, że cechy te przynoszą korzyść ich posiadaczom, ponieważ samice preferują samce posiadające ornamenty jako partnerów do rozrodu. Tak więc straty w przeżywalności posiadaczy ornamentów są z nawiązką rekompensowane poprzez zwiększoną reprodukcję, powodowaną przez ich atrakcyjność dla drugiej płci. FISHER (1930) rozwinął hipotezę Darwina sugerując, że wybujałe ornamenty powstały u samców na drodze koewolucji wybiórczości samic i cech, które początkowo były wybierane przez samice, ponieważ ich wielkość przyczyniała się do lepszego przeżywania. Na przykład ogon o długości niewiele większej niż średnia w populacji mógł ułatwiać latanie, a tym samym ucieczkę przed drapieżnikiem czy żerowanie. Zakładając, że długość ogona była odziedziczalna, wybór przez samice partnera o najdłuższym ogonie zapewniał jej potomstwu lepszą przeżywalność. Ponieważ córki te same samicy dziedziczyły również jej preferencje co do wyboru partnera, następowało skojarzenie genów decydujących o wyborze najdłuższego ogona i lepszego przeżywania, prowadząc do wzrostu proporcji wybiórczych samic w populacji. Dzięki temu była możliwa dalsza ewolucja długości ogona samców, nawet jeżeli osiągał on rozmiar wpływający ujemnie na przeżywalność, ponieważ było to rekompensowane przez zwiększoną atrakcyjność płciową ich nosicieli. Z kolei samice, wybierając partnerów o długim ogonie, wciąż osiągały korzyść, ponieważ dziedziczący tę cechę synowie byli atrakcyjnymi partnerami dla innych samic (stąd mechanizm ten określa się często jako hipotezę atrakcyjnych synów, ang. *sexy sons*, zob. BATESON 1983). Proces ten powinien zostać zatrzymany dopiero wtedy, gdy korzyści ze zwiększonej reprodukcji przestaną przeważać straty w przeżywaniu. Związek między stopniem elaboracji ornamentu a przeżywalnością dobrze ilustrują różnice między populacjami gupika *Poecilia reticulata* (ENDLER 1983). Samice gupika preferują samce posiadające jak największy pomarańczowy i czerwony obszar charakterystycznie dla tego gatunku rozbudowanej płetwy ogonowej. W populacjach, w których najpoważniejszym drapieżnikiem jest garnelowiec, skorupiak nie posiadający zdolności do rozróżniania kolorów, samce posiadają rozbudowane, pomarańczowe ogony. Natomiast w populacjach narażonych na drapieżnictwo ze strony rozróżniającego kolorzy dorsza, powierzchnia czerwonych plam na płetwie ogonowej samców jest znacznie mniejsza.

Problemem w hipotezie Fishera jest wyjaśnienie dlaczego samice miałyby początkowo preferować na przykład samce o długim ogonie, a nie samce o ogonie o długości optymalnej, ukształtowanej przez dobór naturalny? Dlatego późniejsze modele zakładały powstanie arbitralnych preferencji na drodze dryfu genetycznego (np. KIRKPATRICK 1982). Najnowsze badania nad sztucznymi sieciami nerwowymi sugerują, że pewne arbitralne preferencje mogą powstać jako produkt uboczny działania doboru faworyzującego rozpoznawanie innych cech, na przykład odróżnianie osobników tego samego gatunku (ENQUIST i ARAK 1993). Tak więc pewne preferencje mogą być wbudowane w system nerwowy gatunku, nie posiadając początkowo żadnego zastosowania ze względu na brak preferowanych cech u potencjalnych partnerów. Preferencje takie mogą się utrzymywać przez długi czas jako selektywnie neutralne. Sytuację tę zmieni oczywiście

pojawienie się w populacji mutantów posiadających tę cechę, niejako eksploatujących ukryte preferencje. Istnieją dowody potwierdzające możliwość działania tego rodzaju mechanizmu, określanego mianem „eksploatacji sensorycznej” (RYAN i współaut. 1990). Samice mieczyka (*Xipophorus maculatus*) wybierają samce z najdłuższym mieczem. Samce ryb spokrewnionego gatunku *Priapella olmecae* nie posiadają miecza, nie był on również obecny u wspólnego przodka tych dwóch rodzajów. Tym niemniej samice *Priapella* wybierają samce ze sztucznie doklejonym mieczem, co sugeruje, że preferencja ta występowała wcześniej w ewolucji, niż pojawiły się miecze (BASOLO 1995).

Druga grupa hipotez traktuje drugorzędne cechy płciowe nie jako walory estetyczne, ale jako wskaźniki innych, pożądanых cech, których nie można ocenić u potencjalnego partnera bezpośrednio. Trudno sobie na przykład wyobrazić bezpośrednią ocenę płodności czy odporności na pasożyty. Niektóre cechy, na przykład płodność, często są skorelowane z wielkością ciała. Odporność na pasożyty może się z kolei uwidaczniać w jakości drugorzędnych cech płciowych, takich jak długie ogony, barwne upierzenie ptaków, czy w intensywności zalotów (HAMILTON i ZUK 1982). Taką funkcję ornamentów zaproponował już WALLACE (1889, za ANDERSSONEM 1994), jednak rozwinął ją w pełni ZAHAVI (1975, 1977). Argumentował on, że samica preferując samca z długim ogonem wybiera partnera, który przetrwał wbrew utrudnieniu (handicap), jakie stanowiło jego noszenie, co dowodzi wysokiej żywotności samca. Tak więc potomstwo spłodzone z tym właśnie partnerem odziedziczy geny warunkujące wysoką żywotność.

Matematyczna formalizacja werbalnego modelu Zahaviego, dokonana przez GRAFENA (1990) dowiodła, że zasada „handicapu” rzeczywiście może działać w populacjach. Jednak aby wybór partnera ze względu na posiadanie przez niego genów warunkujących wysoką żywotność miał sens, osobniki wybieranej płci muszą oczywiście różnić się pod względem tych genów. Co więcej, zmienność ta musi być utrzymywana w populacji wbrew stałemu eliminowaniu przez dobór osobników o gorszej żywotności. Zmienność mogą utrzymywać mutacje (POMIANKOWSKI i współaut. 1991) lub pasożyty, powodujące cykliczne zmiany optymalnego zastawu genów warunkujących odporność (HAMILTON i ZUK 1982). Wybór partnera ze względu na jego odporność na pasożyty jest więc modyfikacją hipotezy „handicapu”. Istnieją przekonujące dowody na to, że zwierzęta rzeczywiście wybierają do rozrodu odpornych partnerów, wybór opierając na jakości zalotów lub ornamentów (zob. RADWAN 1991). Ornamenty i układ odpornościowy mogą być związane systemem hormonalnym, w szczególności „obosiecznym” działaniem hormonów płciowych. Testosteron warunkuje rozwój drugorzędnych cech płciowych, jednak równocześnie powoduje supresję układu immunologicznego. Według hipotezy tak zwanego „handicapu immunokompetycyjnego” (FOLSTAD i KARTER 1992) wybujałe ornamenty dowodzą, że osobnik posiada wystarczająco dużo zasobów, by wykształcić takie ornamenty bez utraty odporności na pasożyty. Ilość zasobów z kolei może świadczyć o jakości genetycznej osobnika. Hipotezę tę częściowo potwierdzają badania na kurach bankiwa (*Gallus gallus*), których samice preferują samce z dłuższymi i intensywnie czerwonymi grzebieniami. Długość grzebienia samców koreluje pozytywnie z poziomem testosteronu, natomiast negatywnie z liczbą limfocytów, co może świadczyć

o tym, że utrzymywanie tego ornamentu jest związane z kosztami immunologicznymi (ZUK i współaut. 1995).

Hipotezę ZAHAVIEGO (1975, 1977) i jej odmiany określa się często obrazowo jako hipotezę „dobrych genów”, co ma podkreślać, że przedmiotem wyboru są geny przyczyniające się do lepszej żywotności potomstwa. Pierwotnie uważano, że ornamenty u płci, u której dominuje konkurencja o partnera (zwykle samce) były związane z korzyściami genetycznymi odnoszonymi przez płć wybierającą (tzn. wyposażenie potomstwa w geny warunkujące atrakcyjność synów lub lepszą przeżywalność). Jednak ornamenty takie mogą równie dobrze stanowić wskaźnik pożądanej cechy dającej korzyści bezpośrednio (GRAFEN 1990). Na przykład u mucholówki (*Ficedula hypoleuca*) dodanie pokarmu na terytorium samca zwiększa intensywność jego śpiewu a zarazem atrakcyjność dla samic: intensywność śpiewu jest więc wskaźnikiem zasobności pokarmowej terytorium (ALATALO i współaut. 1990).

MATE CHOICE — EVOLUTIONARY PERSPECTIVE

Summary

In sexually reproducing species, natural selection will favour mate choice if it increases the number or survival of offspring resulting from selective mating, compared to random mating. This article reviews costs and benefits of mate choice. Since the sexes usually differ in the rates of reproduction, benefits of choice will not be the same for them. The sex that reproduces at the faster rate (usually males) will as a rule benefit from mating indiscriminately with as many partners as possible. In contrast, choosiness will be relatively more important when, because of the limitations on the rate of reproduction, reproductive success will not increase proportionally to the number of partners. Exercising mate choice may involve considerable costs. However, there are several potential benefits from mate choice that may outweigh these costs. Direct benefits will result in an increase in the number or survival of offspring of a choosy individual. The choice may be based on the quantity or quality of resources offered by the potential partner, or on the avoidance of infertile or parasitised partners. Choosy animals may also benefit indirectly, by mating with partners of superior viability or sexual attractiveness, on condition that these features are heritable. In such case a discriminating individual will benefit, since its progeny will inherit genes contributing to high viability or attractiveness.

LITERATURA

- ALATALO R. V., GLYNN C., LUNDBERG, A., 1990. *Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment*. Anim. Behav. 39, 60–603.
- ANDERSSON M. B., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Chichester, 538 str.
- BASOLO, A. L., 1995. *Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection*. Proc. R. Soc. Lond. B, 259, 307–311.
- BATEMAN A. J., 1948. *Intra-sexual selection in Drosophila*. Heredity 2, 349–368.
- BATESON P., (red.) 1983. *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, 463 str.
- BERGLUND A., ROSENQUIST G., SVENSSON I., 1989. *Reproductive success of females is limited by males in two pipefish species*. Am. Nat. 133, 506–516.
- BORGIA G., 1979. *Sexual selection and the evolution of mating systems*. [W:] M. S. BLUM, N. A. BLUM (red.), Academic Press New York, 19–80.
- BORGIA G., COLLIS K. 1989. *Female choice for parasite-free male satin bowerbirds and the evolution of bright male plumage*. Behav. Ecol. Sociobiol. 25, 445–454.
- BROWN J. L., EKLUND A., 1994. *Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review*. Am. Nat., 143, 435–461.
- CLUTTON-BROCK T. H., PARKER G. A., 1992. *Potential reproductive rates and the operation of sexual selection*. Quart. Rev. Biol. 67, 437–456.

- DARWIN CH., 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London (tłum. polskie *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego, czyli o utrzymaniu się doskonalszych ras w walce o byt*, 1872), 578 str.
- DARWIN CH. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London (tłum. polskie: *Dobór płciowy*, 1875), 311 str.
- ENDLER J. A., 1983. *Natural and sexual selection of colour patterns in poeciliid fishes*. Environ. Biol. Fish., 9, 173–190.
- ENQUIST M., ARAK A., 1993. *Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses*. Nature 361, 446–448.
- EWALD P. W., ROHWER S., 1982. *Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygamy in red-winged blackbirds, Agelaius phoeniceus*. J. Anim. Ecol. 51, 429–450.
- FISHER R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 358 str.
- FOLSTAD I., KARTER A. J. 1992. *Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap*. Am. Nat. 139, 603–622.
- GRAFEN A., 1990. *Biological signals as handicaps*. J. theor. Biol. 144, 517–546.
- GWYNNE D. T., 1991. *Sexual competition among females: what causes courtship role-reversal?* Trends Ecol. Evol. 6, 118–122.
- HAMILTON W. D., ZUK M., 1982. *Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?* Science 218, 384–387.
- KIRKPATRICK M., 1982. *Sexual selection and the evolution of female choice*. Evolution 36, 1–12.
- KIRKPATRICK M., RYAN M. J., 1991. *The evolution of mating preferences and the paradox of the lek*. Nature (London) 350, 33–38.
- PETRIE M., 1983. *Female moorhens compete for small fat males*. Science 230, 413–414.
- POMIAŃKOWSKI A., 1988. *The evolution of female mate preferences for male genetic quality*. Oxford Surv. Evol. Biol. 5, 136–184.
- POMIAŃKOWSKI A., IWASA Y., NEE S., 1991. *The evolution of costly mate preferences. 1. Fisher and biased mutation*. Evolution 45, 1422–1430.
- RADWAN J., 1991. *Rola pasożytów w doborze płciowym (A role of parasites in sexual selection)*. Wiadom. Ecol. 37, 21–28.
- ROBERTSON J. G., 1990. *Female choice increases fertilisation success in the Australian frog, Uperoleia laevigata*. Anim. Behav. 39, 639–645.
- ROWE L., 1994. *The costs of mating and mate choice in water striders*. Anim. Behav., 48, 1057–1062.
- RYAN M. J., FO, J. H., WILCZYŃSKI, W., RAND A. S., 1990. *Sexual selection for sensory exploitation in the frog Physalemus pustulosus*. Nature 343, 66–67.
- SIMMONS L. W., 1990. *Nuptial feeding in insects: male costs and the rates of fecundity increase*. Behav. Ecol. Sociobiol. 27, 43–47.
- SZARSKI J., 1986. *Mechanizmy ewolucji*, wyd. III. PWN, Warszawa, 265 str.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental Investment and Sexual Selection*. [W:] B. CAMPBELL, (red.) Adline, Chicago, 136–179.
- TRIVERS R. L., 1985. *Social Evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, California, 462 str.
- ZAHAVI A. 1975. *Mate selection — a selection of handicap*. J. Theor. Biol., 53, 205–214.
- ZAHAVI A., 1977. *The costs of honesty (further remarks on handicap principle)*. J. Theor. Biol. 67, 603–605.
- ZUK M., JOHNSEN T.S., MACLARTY, T. 1995. *Endocrine-immune interactions ornaments and mate choice in red jungle fowl*. 260, 205–210.