

JAN KOZŁOWSKI

*Instytut Biologii Środowiskowej
Uniwersytetu Jagiellońskiego
Oleandry 2a, 30-063 Kraków
E-mail: kozlo@eko.uj.edu.pl.*

ANIZOGAMETYCZNOŚĆ, HERMAFRODYTYZM, ROZDZIELNOPLCIOWOŚĆ I EWOLUCYJNIE STABILNY STOSUNEK PŁCI

DLACZEGO ZWYKLE PRODUKOWANA JEST PODOBNA LICZBA SAMCÓW I SAMIC?

W artykule R. KORONY w tym zeszycie omówione zostały mechanizmy utrzymywania się w populacji rozmnażania płciowego. Mechanizmy takie oparte na krótkoterminowych korzyściach są niezbędne, gdyż w przypadku organizmów rozdzielнопłciowych koszt rozmnażania płciowego w stosunku do na przykład partenogenezy jest dwukrotny, co wynika z konieczności produkcji samców, które nie rodzą bezpośrednio potomstwa. Rozpatrzmy to na przykładzie populacji o nie zachodzących na siebie pokoleniach. Liczbę córek rozpoczynających rozród w następnym pokoleniu, przypadających średnio na jedną matkę w danym pokoleniu, opisuje tak zwana miara reprodukcji netto R , wyrażająca się wzorem:

$$R = lf p, \quad (1)$$

w którym l oznacza prawdopodobieństwo dożycia samicy do rozrodu, f — liczbę osobników potomnych, a p — frakcję samic w potomstwie.

Z powyższego wzoru widać jasno, że R , mierzące również tempo wzrostu liczebności populacji na pokolenie, jest największe, gdy p równe jest 1, czyli gdy w populacji nie ma wcale samców, a maleje, gdy rośnie frakcja samców w potomstwie. Ponieważ rozmnażanie płciowe utrzymuje się powszechnie w przyrodzie, partenogeneza musi prowadzić do obniżenia liczby potomstwa lub, co bardziej prawdopodobne, do obniżenia żywotności. Ponieważ jeden samiec zapłodnić może wiele samic, mogłoby się wydawać, że koszty płciowości najłatwiej zmniejszyć przez produkcję niewielkiej tylko frakcji samców, powiedzmy 10%. Jednak już FISHER (1930)

wykazał, że dobór naturalny będzie preferował powrót do proporcji płci 50% przy jej zaburzeniu. Wprawdzie FISHER stosował w swym rozumowaniu formalizmy genetyki populacji, dziś jednak tłumaczy się omawiane zjawisko w kategoriach ewolucyjnie stabilnych strategii. Rozpoczniemy zatem od omówienia tej metody.

Rozumowanie w kategoriach strategii ewolucyjnie stabilnych (ESS czyli evolutionarily stable strategy) wprowadzili MAYNARD SMITH i PRICE (1973) przy analizie konfliktów między osobnikami. W metodzie tej zakładamy, że wszystkie osobniki reprezentują pewną strategię i pytamy, czy rzadki mutant lub migrant reprezentujący inną strategię ma wyższe dostosowanie, czyli czy ma szansę rozprzestrzeniać się w takiej populacji. Niech na przykład w populacji występują wyłącznie osobniki skłonne do ustępowania konkurentowi w przypadku konfliktu o jakąś niepodzielną część pokarmu. Można wykazać stosując teorię gier, że strategia taka jest ewolucyjnie niestabilna, gdyż migrant lub mutant skłonny walczyć o taką część osiągnie wyższy sukces reprodukcyjny (przeciętna różnica zysków nad kosztami takiego zachowania będzie wyższa), a zatem strategia zacznie rozprzestrzeniać się w populacji. Inne osobniki będą mu ustępować, a więc dostawać będzie taką część pokarmu za darmo. Oczywiście sytuacja będzie się zmieniać, gdy proporcja osobników agresywnych w populacji wzrośnie. Podobnie można wykazać, że w populacji złożonej wyłącznie z osobników skłonnych walczyć o swoje mutant lub migrant skłonny do ustępowania osiągnie większy sukces reprodukcyjny, o ile zysk z ewentualnej wygranej (war-

tość energetyczna cząstki pokarmu) będzie niższy od straty w przypadku przegranej (śmierć lub zranienie). Wynika to stąd, że w populacji złożonej z osobników agresywnych konflikt jest nieunikniony, a zysk netto jest ujemny. W tym konkretnym przypadku nie jest ewolucyjnie stabilna ani strategia polegająca na bezwzględnym ustępowaniu, ani na bezwzględnej walce. Stabilna jest strategia mieszana, polegająca na tym, że albo część osobników walczy, a część ustępuje, albo te same osobniki raz walczą, a raz ustępują. Przypuśćmy, że mamy do czynienia z tym drugim przypadkiem. To, jaka jest ewolucyjnie stabilna proporcja zachowań agresywnych zależy od stosunku potencjalnych zysków i strat w przypadku, gdy dojdzie do konfliktu. Jeśli taka ewolucyjnie stabilna proporcja zostanie osiągnięta, inwazja mutantów lub migrantów reprezentujących wszystkie inne proporcje jest niemożliwa. Metoda ESS znalazła zastosowanie również w badaniach innych problemów ewolucyjnych, a jej dokładniejsze omówienie znaleźć można w podręczniku KRZANOWSKIEJ i współaut. (1995).

Stosując metodę ESS można zatem powiedzieć, że inny niż 50% stosunek każdej płci w potomstwie jest ewolucyjnie niestabilny. Wynika to z prostego faktu, że każdy organizm powstały w wyniku rozmnażania płciowego ma jedną matkę i jednego ojca. Wyobraźmy sobie, że wszystkie osobniki w populacji produkują 90% samic i 10% samców. Każdy samiec zapładnia zatem średnio jaja 9 samic, czyli jest ojcem potomstwa 9 samic. Niech każda z nich składa 100 jaj. Zatem samiec będzie przeciętnie ojcem 900 potomków, a samica tylko stu. W sumie da to samicy produkującej 90% żeńskiego i 10% męskiego potomstwa $90 \times 100 + 10 \times 9 \times 100 = 18\ 000$ wnuków i wnuczek. Wyobraźmy sobie teraz, że zajdzie mutacja polegająca na zwiększeniu proporcji samców w potomstwie do 20%. Ponieważ nosiciele tej mutacji są początkowo bardzo nieliczni, nie wpłyną w sposób istotny na proporcję płci, która będzie dalej wynosić 1:9, a zatem dalej każdy samiec zapładniać będzie przeciętnie jaja 9 samic. Liczba wnuków i wnuczek wyniesie wtedy $80 \times 100 + 20 \times 9 \times 100 = 26\ 000$. Zatem genotyp produkujący 20% samców będzie się rozprzestrzeniać w populacji i stopniowo wyprze genotyp produkujący 10% samców. Jeśli już tylko ten genotyp będzie reprezentowany w populacji, stosunek płci wynosić będzie 20:80, a zatem każdy samiec zapładniać będzie średnio jaja 4 samic. Zatem liczba wnuków wyniesie $80 \times 100 + 20 \times 4 \times 100 = 16\ 000$. Mutant produkujący 30% samców znów odniesie ewolucyjny sukces, gdyż liczba wnuków wynosić będzie średnio $70 \times$

$100 + 30 \times 4 \times 100 = 19\ 000$. Z kolei ten mutant będzie wyparty przez nowy i początkowo rzadki genotyp produkujący 40 lub 50% samców. W powyższych obliczeniach pominięto stałe dla wszystkich strategii prawdopodobieństwa dożycia do dojrzałości, co spowodowało, że liczba wnuków jest tak ogromna. Jednak pomnożenie przez to prawdopodobieństwo nie zmienia wyników w sposób jakościowy.

Wyobraźmy sobie odwrotną sytuację wyjściową, gdy wszystkie samice produkują tylko 10% samic i aż 90% samców. Każdy samiec będzie wtedy zapładniał przeciętnie tylko 1/9 jaj jednej samicy, czyli będzie ojcem 100/9 jaj. Liczba wnuków i wnuczek wynosić będzie $10 \times 100 + 90 \times 1/9 \times 100 = 2000$. Mutant produkujący 20% jaj „żeńskich” i 80% jaj „męskich” posiadać będzie $20 \times 100 + 80 \times 1/9 \times 100 = 2\ 889$ wnuków i wnuczek, wyprze zatem z populacji poprzedni genotyp. Można łatwo wykazać, że ewolucyjnie stabilną frakcją samców w potomstwie jest 50%. Wtedy prawdopodobieństwa przekazania genów po linii męskiej i żeńskiej są takie same i zwiększenie lub zmniejszenie udziału jednej z płci w potomstwie da taką samą liczbę wnuków. Sprawdźmy to na przykładzie, gdy samica produkuje 45, 50 i 55% potomstwa żeńskiego w dużej populacji, gdzie stosunek płci wynosi 50:50, czyli gdy każdy samiec zapładnia przeciętnie jaja jednej samicy. W pierwszym przypadku liczba wnuków i wnuczek wynosić będzie $45 \times 100 + 55 \times 1 \times 100 = 10\ 000$, w drugim $50 \times 100 + 50 \times 1 \times 100 = 10\ 000$, a w trzecim $55 \times 100 + 45 \times 1 \times 100 = 10\ 000$. Wynikają stąd dwa ważne wnioski: proporcja płci 50:50 jest ewolucyjnie stabilna, gdyż zmiana tej proporcji w potomstwie mutantą w jednym lub drugim kierunku jest neutralna dla doboru naturalnego. Po drugie, z punktu widzenia pojedynczego osobnika jest wszystko jedno, jakiej płci potomstwo będzie produkować, liczy się tylko sumaryczna liczba jego potomstwa. Trzeba tu jeszcze raz podkreślić, że wnioski te są prawdziwe tylko wtedy, gdy stosunek płci w populacji osiągnął już 50:50. Każda odchyłka od tego stosunku spowoduje natychmiast kompensację, gdyż bardziej opłaca się produkować tę płć, która jest w niedoborze.

Dotychczasowe rozważania zawierały ukryte założenie, że koszt wyprodukowania potomka jest niezależny od jego płci. Założenie to nie zawsze jest spełnione. Bywa, że osobniki jednej z płci są mniejsze i nakłady na produkcję niższe. W rzeczywistości FISHER (1930) wykazał, że ewolucyjnie stabilne jest nie produkowanie takiej samej liczby samic co samców, lecz poświęcanie takiej samej ilości zasobów na produkcję osobników każdej płci. Jeśli nakłady na każdego

samca są znacznie mniejsze niż na samice, to powinien być produkowany nadmiar samców. Wprawdzie przekazanie genów po linii męskiej będzie wtedy mniej prawdopodobne w przeliczeniu na jednego osobnika, ale równie prawdopodobne w przeliczeniu na jednostkę zużytych zasobów.

Czy można udowodnić empirycznie prawidłowość rozumowania Fishera? HAMILTON (1967) zauważył, że jeśli blisko spokrewnione ze sobą samce, na przykład bracia, konkurując będą o te same samice (lokalna konkurencja o partnera, local mate competition), to stosunek płci powinien być w sposób istotny przesunięty w kierunku samic. Można to sprawdzić na przykład u pasożytniczych błonkówek. U wielu z nich brat zapładnia siostry jeszcze, zanim opuszczą one swego żywiciela. W takich przypadkach na wiele samic rzeczywiście przypada zaledwie kilka samców. Teoretycznie wystarczyłby jeden, ale ryzyko byłoby zbyt wysokie, gdyż w razie jego śmierci lub nieprawidłowego rozwoju wszystkie samice pozostałyby niezapłodnione i produkować mogłyby tylko męskie potomstwo (u wszystkich błonkówek samce rozwijają się z jaj nie zapłodnionych). Podobne zjawisko zaobserwowano u os figowych.

Jak zaznaczyłem wcześniej, po ustaleniu się ewolucyjnie stabilnego stosunku płci, gdy średnie nakłady na produkcję potomstwa każdej płci są takie same, jest wszystko jedno, jakiej płci potomstwo produkuje dany osobnik. Jest to prawda przy dodatkowym założeniu, że samica będzie produkować potomstwo przeciętnej jakości. TRIVERS i WILLARD (1973) zauważyli jednak, że pozycja w hierarchii może być przekazywana potomstwu nie genetycznie, lecz poprzez tak zwany efekt matczyny. U gatunków silnie poligamicznych tylko niewiele samców, zwykle tych najsilniejszych, ma realną szansę przekazania swych genów. Samica w dobrej kondycji powinna zatem produkować w przewadze potomstwo męskie. Samica w gorszej kondycji, niezdolna do wychowania silnych męskich potomków, powinna produkować w przewadze samice. Słabe samce bowiem najprawdopodobniej nie przeżyją swych genów wcale, natomiast słabe samice będą miały co najwyżej obniżoną płodność. Takie zjawisko wydaje się występować u jelenia, choć dowody nie są cał-

kiem jednoznaczne (CLUTTON-BROCK i współaut. 1984). Stwierdzono natomiast, że dokarmiane samice wenezuelskich oposów zmieniły stosunek płci w potomstwie (liczba samców do liczby samic) z 1:1 na 1,4:1 (ASTAD i SUNQUIST 1986). Samce tego gatunku posiadają haremy i duże osobniki płci męskiej mają szansę na sukces reprodukcyjny.

U pustulek z Holandii procent samców w potomstwie jest niższy w późniejszych lęgach. Jest to cecha adaptacyjna, gdyż samce z takich lęgów mają niskie prawdopodobieństwo znalezienia terytorium i odbycia lęgów w następnym roku, natomiast u samic z późniejszych lęgów sukces reprodukcyjny nie jest obniżony (DIJKSTRA i współaut. 1990). U błotniaków stawowych udział samców w potomstwie rośnie w trakcie sezonu lęgowego, gdyż samice z późnych lęgów mają nikłą szansę rozpoczęcia lęgów w następnym roku (ZIJSTRA i współaut. 1992).

Doskonałego przykładu manipulacji płcią potomstwa na poziomie osobnika dostarczają gajówki seszelskie (KOMDEUR i współaut. 1997). Samice tego gatunku składają tylko jedno jajo. Na ubogich terytoriach pomocnicy przy gnieździe¹ obniżają sukces reprodukcyjny rodziców, gdyż konkurują o pokarm, natomiast na terytoriach bogatszych w pokarm sukces ten jest wyższy przy obecności jednego lub dwóch pomocników. Pomocnikami są głównie samice, które dodatkowo zyskują doświadczenie. O ile nie ma pomocnic, na terytorium ubogim wykluwa się 77% samców, a na terytoriach zasobnych tylko 13% samców. Jeśli jednak na zasobnych terytoriach są już dwie pomocnice, szansa, że ze złożonego jaja wylęgnie się samiec wynosi ponad 70%. Tak więc gajówki te manipulują płcią potomstwa by maksymalizować swój sukces reprodukcyjny. Badania DNA wykazały, że samice (u ptaków płeć heterogametyczna) są zdolne do wybiórczego składania jaj dających męskie lub żeńskie potomstwo, a zatem, że to nie zróżnicowana śmiertelność wpływa na taki nietypowy, lecz wysoce przystosowawczy stosunek płci w lęgach.

Istnieje coraz więcej dowodów na to, że zgodnie z hipotezą Triversa i Willarda osobnik może zmieniać stosunek płci w swym potomstwie w taki sposób, by w przewadze produkowana była ta płeć, która w danym miejscu i w danym

¹U szeregu gatunków ptaków potomstwo nie zawsze usamodzielnia się całkowicie i opuszcza rodziców po dojrzałości, lecz czasem pomaga wychowywać swe rodzeństwo czasem nawet przez kilka lat. Dzieje się tak zawsze na ubogich terenach, gdzie para rodzicielska mogłaby nie znaleźć dostatecznie dużo pokarmu, a równocześnie zagęszczenie ptaków jest tak duże, że młodym trudno jest znaleźć wolne terytorium. Z reguły zachowanie takie można wyjaśnić w oparciu o dobór krewniaczy (inwestowanie w rozprzestrzenianie wspólnych z rodzeństwem genów), choć znane są też przypadki, gdy pomocnicy nie są spokrewnieni a występowanie pomocników utrzymuje się w oparciu o bardziej złożony mechanizm.

czasie lepiej przyczynia się do rozprzestrzeniania genów pomimo zainwestowania przez rodziców takiej samej ilości zasobów. Jak wcześniej zaznaczyłem jest to nie tylko niesprzeczne lecz zgodne z teorią Fishera. Albo w grę wchodzi tu kompensacja

lokalnego zaburzenia ewolucyjnie stabilnej proporcji płci w populacji, albo zróżnicowany wpływ jakości potomstwa na jego przyszyły sukces, albo potrzeba przewagi danej płci tam, gdzie występuje pomoc przy gnieździe.

DLACZEGO HERMAFRODYTYZM NIE JEST DOBRYM SPOSOBEM NA ZMNIEJSZENIE KOSZTÓW ROZMNAŻANIA PŁCIOWEGO?

Patrząc uważnie na wzór (1) dojdziemy do wniosku, że innym sposobem zwiększenia miary reprodukcji netto bez rezygnacji z płciowości jest hermafrodytyzm. Nie ma wtedy sensu parametr p — wszystkie osobniki są, przynajmniej częściowo, samicami. Oczywiście hermafrodytyzm musi się odbić na płodności, gdyż koszty produkcji jąder i spermy muszą obniżyć liczbę produkowanych jaj. Jednak do zapłodnienia nawet znacznej liczby jaj wystarczy tak znikoma ilość spermy, że koszty te nie powinny być wielkie. Dlaczego zatem świat zwierząt nie jest zdominowany przez hermafrodytyzm? Przyczyna tkwi znów w braku ewolucyjnej stabilności.

Wyobraźmy sobie, że populacja składa się wyłącznie z osobników hermafrodytycznych zapładniających się krzyżowo. Wystarczy, rzeczywiście, bardzo niewielka produkcja spermy, by spełniła ona swą rolę. Łatwo wyobrazić sobie jednak możemy mutantą, który nie produkuje jaj, a produkuje za to więcej spermy, lub poświęca więcej energii na poszukiwanie partnera. Ponieważ wszystkie osobniki w populacji są hermafrodytami, będzie z nimi kopulował, przyjmując bezwartościowy dla siebie pakiet spermy. Jednocześnie będzie przekazywał niewielki pakiet spermy zapładniającej jaja partnera. Ponieważ takich pakietów będzie w stanie wyprodukować wiele dzięki rezygnacji z produkcji jaj, ma szansę pokryć wiele hermafrodytów, niepotrzebnie inwestujących w dodatku w spernę. Sukces osobnika męskiego w populacji hermafrodytycznej o zapłodnieniu krzyżowym jest przeogromny. Oczywiście do pewnego czasu, gdyż gen na rezygnację z żeńskich funkcji będzie się szybko rozprzestrzeniał i pojawi się nowa strata: osobniki męskie będą wzajemnie obdarowywać się bezużyteczną spermą. Należy pamiętać, że sukces takich męskich osobników polega na tym, że są one nie rozpoznawane przez pozostałe osobniki. W innym przypadku hermafrodyty nie pozwalałyby na kopulację, bo wyższy sukces rozrodczy miałyby przy zapłodnieniu krzyżowym.

Jak widać hermafrodytyzm z zapłodnieniem krzyżowym przy użyciu niewielkiej ilości spermy jest ewolucyjnie niestabilny. Istnieje wprawdzie wiele roślin i sporo zwierząt hermafrodytycznych, jednak są one z reguły jakby osobno samcami i osobno samicami w tym sensie, że niezależnie realizują funkcje męskie i żeńskie. Taki hermafrodytyzm może występować w formie hermafrodytyzmu sekwencyjnego (zwierzę jest raz samcem, raz samicą) lub równoczesnego. Przy hermafrodytyzmie równoczesnym nie musi występować zapłodnienie krzyżowe, a jeśli występuje, odbywa się często przy znacznej ilości spermy, która musi konkurować ze spermą innych osobników w przypadku, gdyby partner kopulował wielokrotnie. Ewolucyjnie stabilne jest poświęcanie takiej samej ilości zasobów na funkcje męskie i żeńskie, które nie koniecznie musi realizować się poprzez rozdzielność płciowości.

Istnieją przykłady zapłodnienia krzyżowego z użyciem niewielkiej ilości spermy, lecz są to raczej wyjątki niż reguła. Aby takie zjawisko mogło się utrzymać, osobniki muszą być zdolne do sprawdzenia, czy partner gra fair, czyli czy posiada zdolne do zapłodnienia jaja. Para karaibskich ryb z gatunku *Hypoplectrus nigricans*, powiedzmy osobnik A i B, spotyka się dla odbycia tarła na dwie godziny przed zachodem słońca. Ryba A składa kilka jaj, następnie ryba B zapładnia je, ryba B składa kilka jaj, ryba A je zapładnia, ryba A składa kilka jaj i tak dalej (FISCHER 1980). W ten sposób oszustwo na większą skalę nie jest możliwe. O ile ryba B nie złoży porcji jaj, ryba A odpłynie. Straci wprawdzie okazję do zapłodnienia kilku jaj partnera, a ryba B tanim kosztem zapładni kilka jaj, ale strata i zysk są na tyle małe, że nie zdestabilizują systemu opartego na krzyżowym zapłodnieniu z użyciem niewielkiej ilości spermy.

Zapłodnienie krzyżowe jest dość częste u ślimaków. Występuje u nich organ zwany strzałką miłosną o niewyjaśnionej do końca funkcji. Jestem przekonany, że służy on do penetracji pozwalającej stwierdzić, czy donor spermy posiada również jaja.

DLACZEGO ISTNIEJĄ DWA RODZAJE GAMET?

W dotychczasowych rozważaniach przyjęto za punkt wyjścia istnienie dwóch gamet, jednej

większej zwanej jajem i drugiej mniejszej zwanej plemnikiem. Konsekwencją takiego zróżnico-

wania jest ewolucyjna stabilność lokowania takiej samej ilości zasobów w funkcje męskie i żeńskie (choć nie koniecznie w jaja i plemniki; szukanie partnera czy zaloty to też lokowanie zasobów w rozród) z nielicznymi wyjątkami zapłodnienia krzyżowego, lub w produkcję każdej płci z nielicznymi wyjątkami lokalnej konkurencji o partnera. Możemy jednak zadać sobie pytanie bardziej fundamentalne: dlaczego istnieją gamety o drastycznie zróżnicowanych rozmiarach? Możemy przecież sobie wyobrazić, że dwie gamety o wielkości połowy jaja łączą się ze sobą i dają zygotę tej samej wielkości. Co więcej, izogamety istnieją w przyrodzie, choć ich występowanie ograniczone jest do nielicznych jednokomórkowców.

Jeśli izogametyczność jest tak rzadka w przyrodzie, to można przypuszczać, że jest ona z reguły ewolucyjnie niestabilna. Wydaje się, że istnieje pierwotna i wtórna przyczyna takiej niestabilności. Przyczyna pierwotna polega na grze, w której jeden z partnerów pierwotnie izogametycznych produkuje większą liczbę mniejszych gamet, eksploatując drugiego partnera. Wyobraźmy sobie populację złożoną z osobników izogametycznych, w której pojawia się mutant produkujący dwa razy więcej gamet o połowę mniejszych. Ponieważ gamety tego mutantu są rzadkie, będą się one łączyły z gametami dużymi, dając zygotę o mniejszych rozmiarach i przez to gorzej przeżywającą. Założmy, że obniżenie przeżywania w stosunku do zygoty powstałej z dwóch dużych gamet jest na tyle małe, że jest kompensowane przez produkcję większej liczby mniejszych gamet. Mutacja ta będzie się wtedy rozprzestrzeniać, a w populacji pojawiać się będzie coraz więcej małych gamet. Ponieważ mikroskopijna zygota powstała ze zlania się dwóch małych gamet ma znikomą szansę przeżycia, dobór naturalny powinien popierać wszelkie mechanizmy prowadzące do wybiórczego łączenia się gamet małych z dużymi. W pewnych przypadkach występować będzie dobór na dalsze powiększanie rozmiaru większej gamety, kosztem ilości. W rezultacie specjalizacja powinna się pogłębiać i wydaje się logiczne, że mała gameta szuka dużej².

Taki proces mógł zapoczątkować różnicowanie się wielkości gamet. Wydaje się jednak, że niepoślednią rolę, przynajmniej na dalszych etapach, odgrywała wtórna przyczyna — konflikt między genami zawartymi w jądrze komórkowym i genami zawartymi w elementach cytoplazmatycznych. W czasie produkcji gamet ge-

ny jądrowe są dzielone w ściśle określony sposób dzięki procesowi mejozy. Połowa genów jądrowych pochodzących od ojca i połowa pochodzących od matki wchodzi do każdej gamety. Inaczej jest z genami zawartymi w organellach, takich jak mitochondria czy chloroplasty. Jeśli pojawi się w tych genach mutant niszczący lub osłabiający mitochondria lub chloroplasty pochodzące od drugiego partnera, to osiągnie ogromną przewagę selekcyjną, nawet jeśli obniży to dostosowanie osobnika. Wynika to stąd, że mitochondria takie przejdą częściej niż losowo do potomstwa. Gdyby zatem mitochondria i chloroplasty pochodziły od obu gamet, to można by się spodziewać konfliktów między nimi, przy czym z reguły zwyciężałyby elementy cytoplazmatyczne większej gamety ze względu na liczebną przewagę. Konflikty takie zmniejszałyby prawdopodobieństwo przeżycia zygoty, a zatem dobór naturalny na geny jądrowe powinien popierać dalsze zmniejszanie gamety o mniejszych rozmiarach i rezygnację z przekazywania jej organelli.

Uniknięcie konfliktu między elementami cytoplazmatycznymi pochodzącymi od różnych partnerów jest też możliwe u organizmów izogametycznych, o ile wytworzą się różne typy płciowe i geny jądrowe spowodują, że mitochondria lub chloroplasty u jednego typu zostaną uśmiercone przed zajściem syngamii. Tak rzeczywiście dzieje się, na przykład u *Chlamydomonas*, będącego organizmem izogametycznym. Mitochondria dziedziczone są wyłącznie po typie oznaczanym umownie „-”, a chloroplasty (tzw. chromatofor) po typie „+” (HURST i HAMILTON 1992). Znane są geny jądrowe uśmiercające własne mitochondria w typie „+” przed syngamią (SAGER 1977), natomiast chromatofor typu „-” jest niszczone dopiero po syngamii.

U organizmów anizogametycznych regułą jest przekazywanie wszystkich elementów cytoplazmatycznych po linii żeńskiej. Istnieje jeden wyjątek — u nagozależkowych chloroplasty są zwykle przekazywane po linii męskiej (MAYNARD SMITH i SZATHAMARY 1995). Nic więc dziwnego, że u tej grupy nie stwierdzono partenogenez.

HURST i HAMILTON (1992) zauważają, że jeśli problem uniknięcia konfliktu między elementami cytoplazmatycznymi odgrywał rolę w ewolucji dwóch płci, to powinniśmy spodziewać się wielu typów koniugacyjnych, gdyż w przeciwieństwie do syngamii³ przy koniugacji wymieniany jest tylko materiał genetyczny pochodze-

²Za taką hipotezą opowiada się George C. Williams. Szczegółowy opis mechanizmu można znaleźć w jego książce „Światełko mydliszki”, Wydawnictwo CIS, Warszawa, 1997.

nia jądrowego. Bezpośredniego dowodu dostarczają te gatunki orzęsków np. z rodzaju *Hypotricta*, u których występuje zarówno koniugacja jak i syngamia (RIDLEY 1993). Tak jak przewidywali HURST i HAMILTON istnieje wiele typów koniugacyjnych natomiast w przypadku syngamii tylko dwie płcie.

Znamy jednak przykład odstępstwa od występowania dwóch płci w przypadku syngamii. U śluzowca *Physarum polycephalum* istnieje aż

13 płci (HURST 1992, STIX 1993). Można je ułożyć hierarchicznie w taki sposób, że płeć o danej pozycji może przekazać mitochondria wszystkim płciom o niższej hierarchii, nie może jednak przekazać ich płciom o wyższej hierarchii. Ten wyjątek potwierdza, że powinniśmy spodziewać się obecności tylko dwóch płci u przytłaczającej większości organizmów nie dlatego, że inny układ jest niewyobrażalny, lecz dlatego, że jest to układ najprostszy.

DLACZEGO HERMAFRODYTYZM PRZEWAŻA U ROŚLIN?

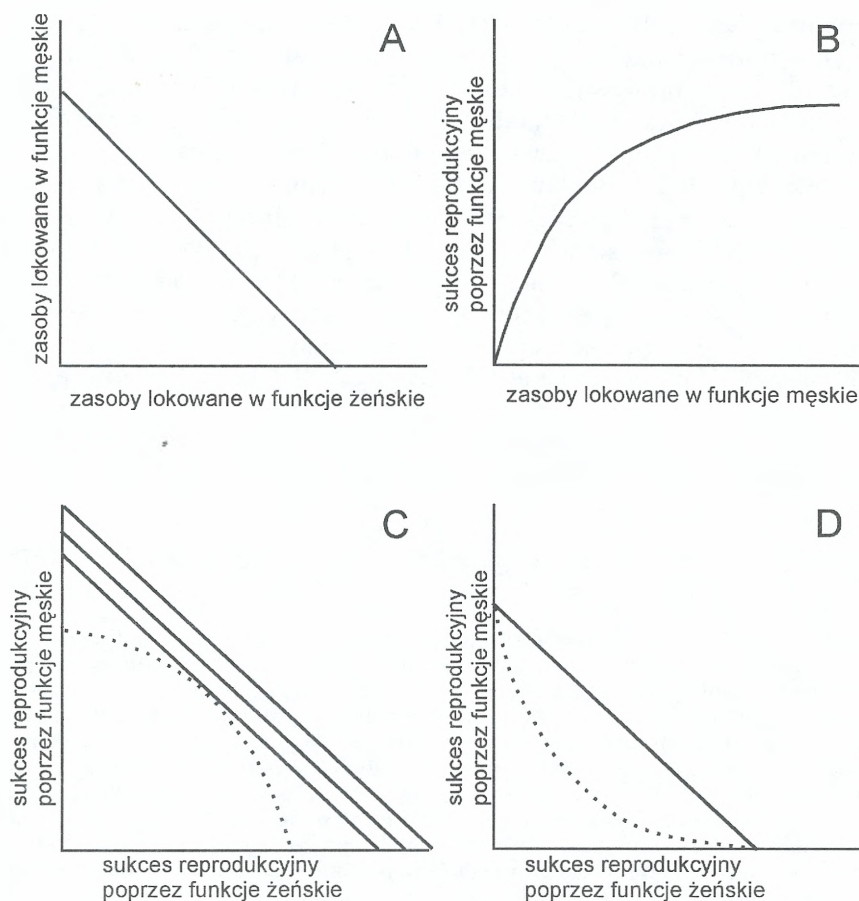
Hermafrodytyzm jest bardzo powszechny u roślin, a także u osiadłych zwierząt, takich jak małże. Nasuwa to przypuszczenie, że brak mobilności osobników może pośrednio stanowić siłę selekcyjną w kierunku takiego typu rozrodu. Jak wykazał CHARNOV (1982, 1993) jest tak w istocie. Przedstawił on model matematyczny optymalnego lokowania przez osobnika w funkcje męskie i żeńskie (sex allocation). Ścisły matematyczny wywód jest zbyt zawiły, by go tu przedstawić, ograniczę się zatem do najistotniejszych punktów.

CHARNOV (1982, 1993) używa argumentu ewolucyjnej stabilności, podobnie jak czynione to było w poprzednich rozdziałach. Jeśli w populacji stosunek płci jest ewolucyjnie stabilny, nie ma znaczenia, czy geny są przekazywane po linii męskiej czy żeńskiej, ważne jest tylko, by w każdym pokoleniu przekazać jak najwięcej kopii. Istnieje jednak kompromis (trade-off) między zasobami lokowanymi w funkcje męskie i żeńskie. W najprostszym przypadku można go zobrazować linią prostą, jak na rycinie 1A. Sukces w przekazywaniu genów za pomocą jaj lub plemników nie musi być jednak proporcjonalny do nakładów. W miarę wzrostu ilości produkowanego pyłku sukces rośliny w zapyłaniu wprawdzie rośnie, ale nieliniowo, gdyż przy bardzo dużej ilości pyłku zacznie on lokalnie konkurować sam ze sobą, a nie tylko z pyłkiem pochodzącym od innych roślin (ryc. 1B). Zatem krzywa pokazująca zależność między sukcesem reprodukcyjnym poprzez funkcje męskie i żeńskie powinna być krzywą wypukłą tak jak kropkowana linia na rycinie 1C. Przekątne na rycinie 1C łączą punkty o takim samym sumarycznym sukcesie. Są to jednak strategie możliwe do wyobrażenia, lecz nie koniecznie możliwe do zrealizowania. Natomiast linia wypukła obrazuje strategię możliwe do zrealizowania przy ist-

niejącym kompromisie w lokowaniu zasobów. Zatem punkt, w którym przekątna styka się z tą linią, definiuje optymalny i ewolucyjnie stabilny udział sukcesu reprodukcyjnego poprzez nasiona i pyłek — punkt ten to strategia równocześnie możliwa do zrealizowania i leżąca na linii obrazującej strategię o takim samym sukcesie.

W przypadku, gdy linia obrazująca kompromis jest wklęsła tak jak na rycinie 1D, optymalne jest realizowanie tylko funkcji męskich lub tylko funkcji żeńskich przez danego osobnika, gdyż przekątna styka się z linią obrazującą kompromis na końcach. U gatunków szukających aktywnie partnera, a nie wysyłających pyłek lub spermę na odległość, linia prosta lub wklęsła jest bardziej prawdopodobna, gdyż brak jest wtedy lokalnej konkurencji elementów męskich. Istnieje jednak wiele innych czynników, które mogą powodować wypukłość krzywej kompromisów. Jednym z nich może być brak miejsca na rozwijające się zarodki, o ile rozwijają się one wewnątrz osobnika. Opłaca się wtedy poświęcać część zasobów na funkcje męskie. Gatunki o takim typie rozmnażania są bardzo często hermafrodytyczne. Należy też pamiętać, że hermafrodytyzm u wielu gatunków roślin i zwierząt umożliwia samozapłodnienie lub samozapylenie jako strategię ratunkową w przypadku nie zapłodnienia obcą spermą lub nie zapylenia obcym pyłkiem. Jest to szczególnie ważne w przypadku organizmów osiadłych, pozbawionych możliwości aktywnego poszukiwania partnera. Z kolei nie można zapominać, że rozdzielność płciowości daje możliwość specjalizacji tylko w jednej funkcji, a specjalizacja zazwyczaj podnosi wydajność. Może to uczynić linię kompromisu między sukcesem reprodukcyjnym po linii męskiej i żeńskiej wklęsłą,

³Przy koniugacji następuje tylko wymiana materiału genetycznego zawartego w jądrze, natomiast syngamia polega na zlaniu się dwóch gamet, a więc połączeniu się zarówno materiału genetycznego zawartego w jądrze jak i cytoplazmy.



Rycina 1. Ewolucja rozdzielno płciowości i hermafrodytyzmu.

A — Hipotetyczny kompromis (*trade-off*) między ilością zasobów lokowanych w funkcje męskie i żeńskie. B — Hipotetyczna zależność sukcesu reprodukcyjnego realizowanego poprzez funkcje męskie od nakładów na te funkcje. C — Kropkowana linia obrazuje kompromis między sukcesem realizowanym poprzez funkcje męskie i żeńskie, wynikający z zależności przedstawionych na rycinach A i B; przekątne grube linie łączą punkty o takim samym sumarycznym sukcesie reprodukcyjnym; ponieważ tylko jedna taka linia styczna do linii kompromisu styka się z tą linią, i to tylko w jednym środkowym punkcie, optymalne jest lokowanie zasobów zarówno w męskie jak i żeńskie funkcje rozrodcze. D — Przy innym kształcie linii kompromisu między sukcesem osiąganym poprzez funkcje męskie i żeńskie przekątna styka się z tą linią na jej końcach, co oznacza, że optymalne jest lokowanie wszystkich zasobów albo w funkcje męskie, albo w funkcje żeńskie.

przynajmniej na końcach, co matematycznie oznacza optymalność rozdzielno płciowości. Ponieważ sukces reprodukcyjny samca i samicy może zależeć w różny sposób od rozmiarów

ciała, spotyka się też w przyrodzie przypadki zmiany płci w ciągu życia, na przykład u ryb. Zagadnienie to wykracza jednak poza zakres tego artykułu.

PODSUMOWANIE

W przyrodzie występują różnorodne strategie rozrodcze. Po pierwsze istnieje wybór między rozmnażaniem płciowym i bezpłciowym (wegetatywnym lub partenogenetycznym) co nie było tematem rozważań tego artykułu. Po drugie proces płciowy nie musi być koniecznie związany z rozmnażaniem, gdyż może być realizowany w formie koniugacji, powszechnej u orzęsków, grzybów czy zielenic, a więc procesu, przy którym występuje wymiana materiału genetycznego, ale nie zwiększa się liczba osobników. W przypadku koniugacji istnieje zwykle wiele

typów koniugacyjnych ze skomplikowanym układem, który typ z którym może koniugować. Jeśli natomiast występuje proces płciowy związany z połączeniem gamet czyli syngamią, prawie zawsze mamy do czynienia z dwoma tylko płciami, przy czym mitochondria i chloroplasty zygoty nie pochodzą z obu łączących się komórek lecz tylko jednej z nich, co wydaje się zapobiegać konfliktom genetycznym między organellami, ale rodzi nowe nie omawiane tutaj konflikty między DNA organelli i DNA jądrowym. U organizmów wielokomórkowych może

występować hermafrodytyzm lub rozdzielność płciowość, przy czym w obu przypadkach ewolucyjnie stabilne jest lokowanie takiej samej ilości zasobów w funkcje męskie i żeńskie. Hermafrodytyzm z zapłodnieniem krzyżowym i niewielką ilością spermy byłby wprawdzie doskonałym sposobem obniżania kosztów płciowości, jest jednak podatny na „oszustwo” ze strony osobników realizujących tylko funkcje męskie; system ten jest więc rzadki w przyrodzie i towarzyszyć mu muszą sposoby sprawdzania, czy partner realizuje zarówno funkcje męskie jak i żeńskie.

Kwestie związane ze strategiami rozrodczymi rozumiemy już zupełnie dobrze, dzięki zasto-

sowaniu rozumowania kategoriami strategii ewolucyjnie stabilnej (ESS). Przede wszystkim rozumiemy źródła różnorodności tych strategii. Zdaliśmy sobie sprawę, jak ogromną rolę pełnią potencjalne konflikty pomiędzy partnerami seksualnymi, a nawet różnymi elementami komórek, czyli genami jądrowymi i genami zawartymi w organellach. Właśnie te konflikty leżą prawdopodobnie u podstaw ewolucji anizogametyczności, czyli zróżnicowania gamet na jaja i plemniki, a także ewolucji rozdzielności płciowości. Z kolei konflikty interesów obu płci przy rozdzielności płciowości generują bardzo zróżnicowane systemy kojarzeń, których opis wykracza poza ramy tego artykułu.

ANISOGAMY, HERMAPHRODITISM, DIOECIOUS SEX AND EVOLUTIONARILY STABLE SEX RATIO

Summary

In species having two genders, sex ratio in offspring is usually 1:1 if the cost of producing daughters and sons is the same. Such a sex ratio is evolutionarily stable: because each individual has one mother and one father, only under the 1:1 sex ratio spreadings genes through either sex is equally likely. If producing offspring of one sex is cheaper, it is evolutionarily stable to produce this sex in excess, or more precisely to use the same amount of resources to form daughters and sons; although spreading genes through more numerous sex is less effective, lower costs outweigh this loss. Dioecious sex is extremely expensive: females use half of their resources to produce males that usually contribute genes but not resources to the next generation. Hermaphroditism with cross-fertilization and minute amount of sperm seems to be much more effective. However, such a reproductive system is evolutionarily unstable unless mating individuals possess a mechanism enabling to check whether the partner is not cheating, that is, whether

it realizes not only male but also female function. Since such mechanisms are rare in nature, most hermaphrodites use the same amount of resources for egg and sperm production. Animals are usually dioecious and plants are hermaphroditic. Because of immobility of plants, if too much pollen is produced, the pollen produced by a given individual competes for fertilization of neighbors, which makes it evolutionarily stable to divert some resources from pollen production to seed production. Indeed, hermaphroditism is very common also among sessile animals. Another question considered here is the evolution of anisogamy, that is, production of large eggs and small sperms and not gametes of the same size. Cytoplasmic elements, such as mitochondria and chloroplasts, are passed through eggs only to the next generation. It seems that the necessity to avoid genetic conflicts between cytoplasmic elements from the two isogametes was a driving force toward anisogamy.

LITERATURA

- ASTAD S., SUNQUIST M. E., 1986. *Sex-ratio manipulation in the common opossum*. *Nature* 324,58-60.
- CHARNOV E. L., 1982. *The Theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- CHARNOV E. L., 1993. *Life history invariants. Some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- CLUTTON-BROCK T. H., ALBON S. D., GUINNESS F. E., 1984. *Maternal dominance, breeding success, and birth sex ratios in red deer*. *Nature* 308,358-360.
- DIJKSTRA C., DAAN S., BUKER J. B., 1990. *Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods*. *Functional Ecology* 4,143-147.
- FISCHER E. A., 1980. *The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in coral reef fish, Hypoplectrus nigricans*. *Animal Behaviour* 37,509-510.
- FISHER, R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HAMILTON W. D., 1967. *Extraordinary sex ratios*. *Science* 156,477-488.
- HURST L. D., 1992. *Intragenomic conflict as an evolutionary force*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 248,135-148.
- HURST L. D., HAMILTON W. D., 1992. *Cytoplasmic fusion and the nature of the sexes*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 247,189-194.
- KOMDEUR J., DAAN S., TINBERGEN J., MATEMAN C., 1997. *Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs*. *Nature* 385,522-525.
- KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A., RAFIŃSKI J., SZARSKI H., SZYMURA J. M., 1995. *Zarys mechanizmów ewolucji*. PWN, 1995.
- MAYNARD SMITH J., PRICE G. R., 1973. *The logic of animal conflict*. *Nature* 246,15-18.
- MAYNARD SMITH J., SZATHAMARY E., 1995. *The major transitions in evolution*. W. H. Freeman and Company Limited, Oxford.
- RIDLEY M., 1993. *The red queen: Sex and the evolution of human nature*. Penguin Books, London.
- SAGER R., 1977. *Genetic analysis of chloroplast DNA in Chlamydomonas*. *Advances in Genetics* 19,287-340.
- STIX G., 1993. *Wszystko płynie. Dlaczego dwie płci są lepsze niż trzynaście*. *Świat Nauki* Marzec 1993, 10-11.
- TRIVERS R. L., WILLARD D. E., 1973. *Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring*. *Science* 197, 90-92.
- ZIJSTRA M., DAAN S., BRUINBERG-RINSMA J., 1992. *Seasonal variation in the sex ratio of marsh harrie Circus aeruginosus broods*. *Functional Ecology* 6,553-559.