

JAN RAFIŃSKI

Zakład Anatomii Porównawczej,
Instytut Zoologii, Uniwersytet Jagielloński
Ingardena 6, 30-060 Kraków
E-mail: rafin@zuk.iz.uj.edu.pl

DOBÓR PŁCIOWY PO ZAPLEMNIENIU, CZYLI ZAKULISOWE MACHINACJE

Rozważania przedstawione w artykule J. KOZŁOWSKIEGO (ten zeszyt) przekonują, że w przypadku rozrodu płciowego wykształcenie anizogamii w toku ewolucji było nieuchronne. Istnienie dwóch płci, z których jedna produkuje znacznie mniejsze gamety niż druga, pociągnęło za sobą daleko idące konsekwencje. Przy użyciu tej samej ilości energii samce produkują dużą liczbę niewielkich gamet, natomiast samice wielokrotnie mniejszą liczbę gamet dużych. Skutkiem tego są różnice w kosztach rozrodu ponoszonych przez obie płcie, na ogół znacznie wyższe dla samic, zwłaszcza gdy tylko one opiekują się potomstwem (TRIVERS 1972). Różnice w ilości energii inwestowanej w rozród są przyczyną zróżnicowania tempa rozrodu; na ogół w tym samym czasie samce mogą pozostawić znacznie więcej potomstwa niż samice, co z kolei prowadzi do konkurencji samców o samice (SUTHERLAND 1987, CLUTTON-BROCK i PARKER 1992). Pociągnęło to za sobą wykształcenie w toku ewolucji takich cech samców, które zapewniają zwycięstwo w konkurencji. Są to duże rozmiary ciała, zachowania agresywne i różnego typu cechy morfologiczne związane z walką, jak poroża jeleniowatych czy powiększone zęby samców niektórych naczelnych (DARWIN 1871, REYNOLDS i HARVEY 1994).

Z teorii doboru płciowego wynika też, że płć, która więcej inwestuje w rozród powinna wykazywać wybiórczość względem partnera (JOHNSTONE i współaut. 1996), i rzeczywiście najczęściej wybiórcze są samice. Wybiórczość ta związana jest ze zróżnicowaniem genetycznym samców. Geny samca wpływają bowiem na żywotność i sukces rozrodczy potomstwa samicy, a tym samym na jej dostosowanie (fitness) (ANDERSSON 1994).

U zwierząt, u których zapłodnienie przebiega w ciele samicy, zarówno konkurencja między samcami, jak i wybiórczość samic, nie kończą się w momencie zaplemnienia. Samce w istocie konkurują nie o samice, lecz o jaja, a samice dokonują wyboru między różnymi genotypami. Sukces rozrodczy samca w dużym stopniu zależy od tego, czy samica była już wcześniej zaplemniona przez innego samca, lub czy później będzie zaplemniona przez następnego (PARKER 1970, 1984). Także samica, nawet po zaplemnieniu, może dokonywać jeszcze wyboru, wpływając na zwiększenie lub zmniejszenie szansy zapłodnienia przez plemniki pochodzące od różnych samców (EBERHARD 1996).

Trudno ocenić jak często występuje polianndria, która tu definiowana jest jako kojarzenie się samicy z kilkoma samcami w ciągu jednego sezonu rozrodczego. Wydaje się, że w wielu grupach zwierząt polianndria jest raczej regułą niż wyjątkiem. U niektórych owadów samce pozostawiają po kopulacji resztki spermatoforu przyłączone do odwłoka samicy, co pozwoliło stwierdzić, że samice wszystkich 79 sprawdzonych gatunków motyli (dziennych i nocnych) kojarzą się co najmniej z dwoma samcami (DRUMMOND 1984). Kojarzenia z kilkoma samcami stwierdza się też badając genotypy matki i potomstwa w genach wykazujących dużą zmienność, na przykład w mikrosatelitarnych frakcjach DNA. W ten sposób wykazano, że u 78% gatunków ptaków spośród 32, które uważano za monogamiczne, potomstwo znajdujące się w gnieździe pochodziło z kojarzeń z co najmniej dwoma samcami (BIRKHEAD i MØLLER 1995). Stosując markery genetyczne stwierdziliśmy, że przeszło 70% samic traszki górskiej (*Triturus alpestris*) kojarzy się w naturze z co

najmniej dwoma samcami (J. RAFIŃSKI, nieopublikowane). Podobne dane uzyskano dla wielu grup zwierząt. Nie ma więc wątpliwości, że u wielu gatunków sukces rozrodczy tak sam-

ca jak i samicy zależy od procesów, które zachodzą w czasie pomiędzy przekazaniem samicy plemników przez samca a momentem zapłodnienia.

KONKURENCJA MIĘDZY SAMCAMI PO ZAPLEMNIENIU

Różne formy interakcji pomiędzy porcjami nasienia znajdującymi się w ciele samicy, a pochodzącymi od różnych samców były przedmiotem intensywnych badań (PARKER 1970, SMITH 1984, BIRKHEAD i MØLLER 1992). Dotyczyły one najczęściej wpływu kolejności zaplemnień na sukces rozrodczy samców i czysto fizycznych mechanizmów odpowiedzialnych za obniżenie sukcesu rozrodczego jednego z samców. Takimi najprostszymi mechanizmami jest nawarstwianie się porcji plemników w narządach, w których są one przetrzymywane u samicy (tu ogólnie nazywamy je spermateką), a także usuwanie nasienia ze spermateki w czasie kolejnych inseminacji (BIRKHEAD i HUNTER 1990, GOMENDIO i ROLDAN 1993).

Mniej obserwacji dotyczy bezpośrednich, bardziej subtelnych interakcji pomiędzy porcjami nasienia pochodzącymi od różnych samców. U niektórych gatunków owadów występują w nasieniu dwa typy plemników. Samce *Drosophila pseudoobscura* (a także innych gatunków należących do grupy *obscura*) produkują równocześnie dwa typy plemników, krótkie i długie. Oba typy znajdują się w nasieniu w równych proporcjach, więc trudno krótkie plemniki uznać za postacie źle wykształcone w procesie spermiogenezy. Stwierdzono, że do komórek jajowych wnikają tylko duże plemniki (SNOOK i współaut. 1994). Jest prawdopodobne, że małe plemniki służą jedynie do wypełnienia spermateki, co powoduje, że plemniki pochodzące z następnych kojarzeń są usuwane z ciała samicy, gdyż nie mieszczą się w spermatece. Podobną funkcję być może pełnią tak zwane plemniki apyrenowe, pozbawione jądra komórkowego, lecz zdolne do ruchu, występujące u niektórych stawonogów (SHILBERGLIED i współaut. 1984). U niektórych gatunków motyli stanowią one 50%-95% wszystkich plemników w ejakulacie. Nie można też wykluczyć, że takie specjalne

plemniki nie tylko pełnią funkcję „wypełniacza”, ale wchodzą w bezpośrednie interakcje z plemnikami innych samców obniżając ich szanse zapłodnienia.

Nie ma natomiast wątpliwości, że bezpośredni wpływ na obce plemniki mają niektóre substancje znajdujące się w płynie nasiennym. Zróżnicowanie genetyczne dotyczące skuteczności działania tych substancji stwierdzono na przykład u muszek owocowych, porównując przebieg sukcesu rozrodczego samców *D. melanogaster* pochodzących ze 152 linii homozygotycznych pod względem chromosomu 2 lub/i chromosomu 3 (wyprowadzonych z samic złowionych w naturze). Dwa samce różnych linii kojarzono kolejno z jedną samicą i mierzono proporcję potomstwa, pochodzącego od pierwszego lub drugiego samca. Okazało się, że zarówno zdolność do uzyskiwania przewagi w sukcesie rozrodczym nad samcem, który kopolował z samicą wcześniej, jak i stopień oporności względem porcji nasienia przekazanego przez samca drugiego, wykazują dużą zmienność genetyczną. Była ona związana ze zmiennością 4 różnych białek płynu nasiennego (CLARK i współaut. 1995). Stwierdzono także, że plemniki samców różnych linii genetycznych *D. melanogaster* w różnym tempie przemieszczają się do spermateki, co wynika również z różnic genetycznych jednego z białek enzymatycznych ejakulatu (GILBERT 1981). W tym przypadku nie można jednak wykluczyć, iż w grę wchodzi także wybiórczość samicy (patrz dalej). Tempo przemieszczania się plemników w drogach rozrodczych samicy może także zależeć od różnic genetycznych między samymi plemnikami, co sugerują badania *in vitro* nad szybkością przemieszczania się plemników samców różnych szczepów myszy (KRZANOWSKA i współaut. 1995).

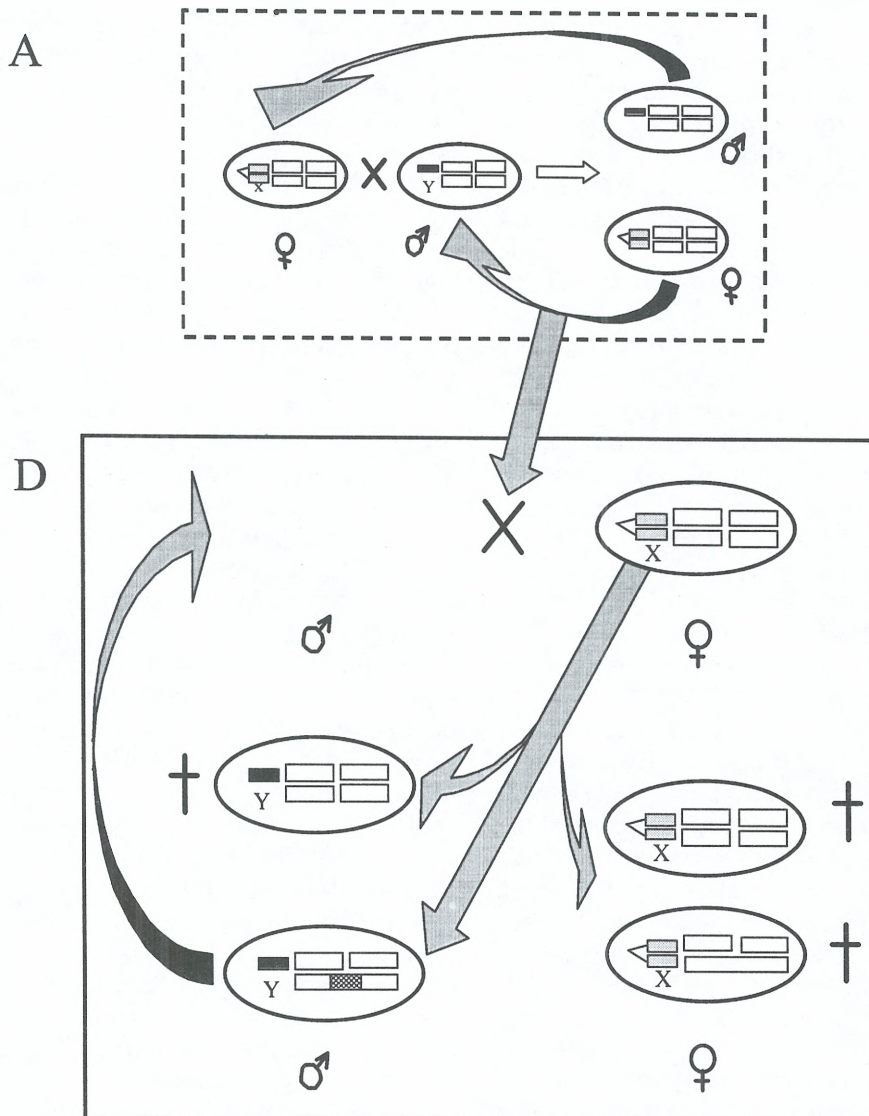
KONFLIKT EWOLUCYJNY MIĘDZY SAMCAMI I SAMICAMI

Dobór wpływający na cechy związane z rozrodem działa nie tylko inaczej na samce i samice, ale może też prowadzić do wykształcenia cech wzajemnie szkodliwych, jest źródłem konfliktu ewolucyjnego (TRIVERS 1972). Taki konflikt, podobnie jak w przypadku układów pato-

gen-gospodarz, prowadzi do stałej ewolucji kontradaptacji określanej mianem „wyścigu zbrojeń”. Samce, konkurując z sobą, stale próbują kopolować z samicami, co może obniżać dostosowanie partnerek. Na przykład u nartników częste kopulacje zwiększają śmiertelność samic

narażając je na ataki drapieżników. Prowadzi to do ewolucji takich cech u samic, które pozwalają im się bronić przed niekorzystnym dla nich molestowaniem (ARNQVIST i ROWE 1995). Co więcej, dobór związany z konkurencją pomiędzy plemnikami (czy też porcjami nasienia pochodzącymi od różnych samców) może prowadzić do powstania takich cech dotyczących płynu nasiennego lub samych plemników, które są niekorzystne nie tylko dla samicy, ale nawet dla samego procesu zapłodnienia. Doświadczenia nad muszkami owocowymi (*D. melanogaster*) wskazują, że rzeczywiście tego typu proces ma miejsce w przypadku cech związanych z inter-

akcjami pomiędzy ejakulatami różnych samców a organizmem samicy (RICE 1996). W doświadczeniach tych wykorzystano dwie szczególne cechy *D. melanogaster*: brak crossing-over u samców i obecność wielu morfologicznych, łatwych do rozpoznania markerów genetycznych. W populacji doświadczalnej (D) chromosomy autosomowe 2 i 3 (nie brano pod uwagę autosomu 4, który zawiera tylko 1% genomu) były zaznakowane takimi dominującymi markerami, a poza tym były połączone translokacją, wskutek czego w czasie mejozy segregowały praktycznie jako całość. Samce takie kojarzono z samicami pochodzącymi z dużej populacji (A),



Ryc. 1. Schemat doświadczenia nad doborem działającym wyłącznie na sukces rozrodczy samców w populacji muszek owocowych.

Wszystkie samice do kojarzeń pochodziły z populacji A. Oba chromosomy X samic były połączone. W populacji doświadczalnej D wyjściowe samce miały połączone chromosomy 2 i 3 pary; na chromosomach tych znajdował się marker wpływający na fenotyp muszek. Samce takie kojarzono z samicami z populacji A. Z potomstwa usuwano wszystkie samice i samce, które nie posiadały fenotypu takiego jak u samców wyjściowych (wg RICE'A 1996, zmienione).

w której nie było markerów. Z takiej krzyżówki otrzymywano samce z markerami i bez, oraz samice, których nie używano dalej. W każdym pokoleniu do dalszych kojarzeń wybierano jedynie samce z markerem, a samice za każdym razem pochodziły z populacji (A) (ryc. 1). W ten sposób z pokolenia na pokolenie geny autosomowe samców podlegały doborowi niezależnie od genów w genomie samic. Jednocześnie prowadzono populację kontrolną (K), w obrębie której samce i samice swobodnie się z sobą kojarzyły. Sukces rozrodczy samców doświadczalnych i kontrolnych porównywano w kojarzeniach testowych z samicami z populacji (A). Wyniki doświadczenia okazały się zaskakujące: już po 41 pokoleniach sukces rozrodczy samców z populacji doświadczalnej (D) wzrósł średnio o 24% w porównaniu z samcami z populacji kontrolnej (K). Złożyły się na to dwa czynniki: po pierwsze samce doświadczalne (D) częściej powtórnie kopulowały z samicami, po ich poprzedniej kopulacji z samcami kontrolnymi (K), niż odwrotnie. Drugi czynnik wynikał z różnic w skuteczności powtórnej kopulacji: sukces (mierzony liczbą potomstwa) samca kopulującego jako drugi z kolei okazał się znacznie większy, gdy był nim samiec z populacji doświadczalnej, niż gdy był nim samiec kontrolny. Wyniki te świadczą, że w populacji doświadczalnej istotnie działał dobór zwiększający sukces rozrodczy samców poprzez konkurencję pomiędzy samcami. To zwiększenie konkurencyjności samców spowodowało jednak obniżenie żywotności ich partnerek. Samice takie żyły średnio znacznie krócej niż samice kojarzone z samcami z populacji kontrolnej, chociaż produkowały podobne liczby potomstwa.

Już wcześniejsze badania wykazały, że w płynie nasiennym samców muszek owocowych znajdują się polipeptydy, które zwiększają sukces rozrodczy samców, gdyż obniżają skłonności samicy do powtórnego kojarzenia się, a także zmniejszają szanse zapłodnienia przez inne plemniki znajdujące się w organizmie samicy. Jednakże związki te obniżają długość życia samic (FOWLER i PARTRIDGE 1989, CHAPMAN i współaut. 1995). Z kolei samice produkują substancje, które obniżają szkodliwy efekt składników płynu nasiennego. W opisanym poprzednio populacji doświadczalnej działał dobór na zwiększenie konkurencyjności samców, nie był on jednak hamowany przez przeciwnie skierowane adaptacje, które normalnie wykształcają się u samic.

Taki „wyścig zbrojeń” może skutkować stosunkowo małą efektywnością zapłodnienia, gdyż nie zawsze dobór działający odmiennie na

samce i samice prowadzi do pełnej równowagi. Badań nad efektywnością zapłodnienia w naturze jest niewiele, ale w zestawieniu obejmującym 37 gatunków — głównie owadów — wykazano, że średnio 13% procent jaj w zniesieniu jest niezapłodnionych, przy medialnej wartości 8% (EBERHARD 1996). Są to zaskakująco duże wartości, ale po pierwsze w badaniach tych nie zawsze odróżniano brak zapłodnienia od wczesnej śmiertelności zarodków, po drugie składanie jaj niezapłodnionych może być spowodowane także szeregiem innych przyczyn. Koadaptacja wynikająca z „wyścigu zbrojeń” między płciami może również w konsekwencji prowadzić do pojawienia się izolacji rozrodczej, a więc zapoczątkować specjację. W izolowanych populacjach układy koadaptacyjne będą najprawdopodobniej różne, co spowoduje, że kojarzenia między osobnikami z dwóch różnych populacji będą mało skuteczne.

Konkurencja pomiędzy plemnikami różnych samców o zapłodnienie jaj samicy jest bardzo efektywną siłą ewolucyjną. Badania prowadzone na wielu grupach zwierząt wskazują, że samce, które wygrywają w tej konkurencji mogą zapłodnić większość jaj samicy, niemal eliminując szanse konkurenta (SMITH 1984). Prowadzi to do szybkiej ewolucji cech związanych z rozrodem u samców (WU i JOHNSON 1996, WU i współaut. 1996). U blisko spokrewnionych gatunków *Drosophila* istnieje znacznie większe zróżnicowanie białek gruczołów dodatkowych samców niż białek innych tkanek (THOMAS i SINGH 1992), białek tych jest ok. 80. W genie kodującym jedno z białek gruczołu ejakulacyjnego *Drosophila* tempo ewolucyjnej wymiany takich podstawień nukleotydów, które prowadzą do zmiany sekwencji aminokwasów, jest bardzo wysokie i zbliżone do tempa podstawień synonimowych (AGUADÉ i współaut. 1992). Jest to zaskakujące, gdyż tempo podstawień synonimowych na ogół bywa znacznie wyższe od tempa podstawień kodujących. Obserwacja ta dowodzi, iż zróżnicowanie białek nasienia znajduje się pod dużą presją doboru różnicującego. Dobór płciowy jest też najprawdopodobniej odpowiedzialny za zupełnie niezwykłą rozmaitość kształtu plemników, która występuje nawet u gatunków blisko spokrewnionych (ROL-DAN i współaut. 1992). U ryb plemniki gatunków, u których zapłodnienie zachodzi w wodzie są na ogół znacznie prościej zbudowane i mniej zróżnicowane niż plemniki gatunków, o zapłodnieniu wewnętrznym (JAMIESON 1991). Cechy plemników są też jednak kształtowane przez warunki, które panują w żeńskich drogach rozrodczych.

SELEKCJA PLEMNIKÓW W DROGACH ROZRODCZYCH SAMICY

Jak wykazały opisane powyżej doświadczenia RICE'a, ciało samicy nie jest jedynie areną, w której przebiega konkurencja między plemnikami różnych samców. Kojarzenie się z kilkoma samcami może mieć dla samic znaczenie adaptacyjne, zwiększając jej dostosowanie. Wskazuje na to powszechność występowania polandrii, gdyż trudno uznać, że jest ona tylko wynikiem doboru działającego na samce.

Nawet jeśli samica kojarzy się z jednym samcem, w jej drogach rozrodczych dochodzi do selekcji plemników. Dzięki temu do miejsca, gdzie zachodzi zapłodnienie, dostaje się znacznie mniej nienormalnie wykształconych plemników, niż jest ich w ejakulacie (KRZANOWSKA 1974, OVERSTREET i KATZ 1977). Podobne procesy selekcji mogą zachodzić, gdy w drogach rozrodczych samicy znajdują się plemniki pochodzące od różnych samców, wykazujące znaczne zróżnicowanie pod względem jakości. Selekcja plemników może zachodzić na różnych etapach. Plemniki muszą się dostać najpierw do tych części dróg rodnych samicy, gdzie są przechowywane, a następnie do miejsca gdzie dochodzi do zapłodnienia. Przemieszczanie się plemników w drogach rodnych samicy jest zależne w dużym stopniu od funkcji narządów rozrodczych samicy i interakcji pomiędzy ejakulatem a środowiskiem samicy. Plemniki muszą utrzymać zdolność do zapłodnienia aż do momentu owulacji jaj; czasami ten okres jest bardzo długi, na przykład u ryby *Mimagoniates barberi* plemniki, które przechowywane są w jajniku nie tracą zdolności do zapłodnienia przez przynajmniej 4 miesiące (A. PECIO i J. RAFIŃSKI, dane nieopublikowane). Sam proces zapłodnienia również jest złożony. Jeśli plemniki znajdują się w kontakcie z owulowanym jajem, muszą się przedostać przez różnego typu osłonki (np. u ssaków przez warstwę komórek foliularnych i przez osłonkę przejrzystą), a następnie błona komórkowa plemnika musi się połączyć z błoną komórkową jaja (por. artykuł M. MALESZEWSKIEGO; ten zeszyt). Wreszcie zapłodnienie musi się zakończyć kariogamią. Na wszystkich tych etapach może dochodzić do selekcji plemników pochodzących od różnych samców, a dobór naturalny może tak kształtować właściwości środowiska wewnętrznego samicy i produkowanych przez nią komórek jajowych by zwiększyć dostosowanie samicy.

Teoretycznie dobór plemników pochodzących od kilku samców może dawać samicy korzyści adaptacyjne z kilku powodów. Po pier-

wsze mogą to być korzyści bezpośrednie, jeśli samce różnią się jakością plemników, co powoduje, iż niektóre z nich nie zapewniają pełnego zapłodnienia wszystkich jaj samicy ze względu na dysfunkcję plemników. Z badań nad zapłodnieniem zarówno *in vitro* jak *in vivo* wynika, że samce myszy należące do różnych szczepów wsobnych produkują plemniki znacznie różniące się zdolnością do zapłodnienia (KALETA 1977, KRZANOWSKA 1970, 1986).

Nieskuteczność zapłodnienia może być spowodowana wieloma czynnikami. U owadów przyczyną zaburzeń procesu zapłodnienia bywa wewnątrzkomórkowe zakażenie bakteriami z rodzaju *Wolbachia*. Bakterie te stwierdzono u przedstawicieli co najmniej 6 rzędów owadów. Jeśli samiec jest zarażony, to jego plemniki nie mogą funkcjonować normalnie w niezarażonej komórce jajowej. W zarażonych plemnikach poziom gatunkowo-specyficznych białek jest niższy niż w plemnikach niezarażonych i to najprawdopodobniej powoduje dysfunkcję (KARR 1994). Przyczyną zaburzeń zapłodnienia lub wczesnych stadiów rozwojowych może być brak równowagi ewolucyjnej pomiędzy genomem jądrowym i cytoplazmatycznym (HURST i współaut. 1996). Jeżeli jaja samicy zaplemnionej przez kilka samców różniących się genetycznie jakością gamet, zostaną zapłodnione przez plemniki najlepiej funkcjonujące, to spodziewać się można, że synowie takiej samicy będą produkowali równie sprawnie działające plemniki jak ich ojcowie. W ten sposób polandria pośrednio może wpływać poprzez sukces rozrodczy synów na dostosowanie samicy (HARVEY i MAY 1989, KELLER i REEVE 1995).

Kojarzenia z kilkoma samcami mogą mieć także wartość adaptacyjną dla samicy jeśli efektem takich kojarzeń jest zwiększenie żywotności jej potomstwa. Szereg obserwacji wskazuje, że mechanizm taki rzeczywiście może działać. Samice jaszczurki zwinki (*Lacerta agilis*) kojarzą się zazwyczaj z kilkoma partnerami i nic nie wskazuje, żeby samica wybiórczo kopulowała z określonymi samcami. Wykazano, że samce najmniej genetycznie podobne do samic (badano zmienność genetyczną samców, samic i potomstwa w obrębie satelitarnego DNA) pozostawiały najwięcej potomstwa. Co więcej, po kojarzeniach z większą liczbą samców zwiększał się procent wylęgniętych jaj i przeżywalność młodych osobników, a zmniejszała się liczba potomstwa z zaburzeniami rozwojowymi (OLLSON i współaut. 1996a, 1996b). Nie stwierdzono

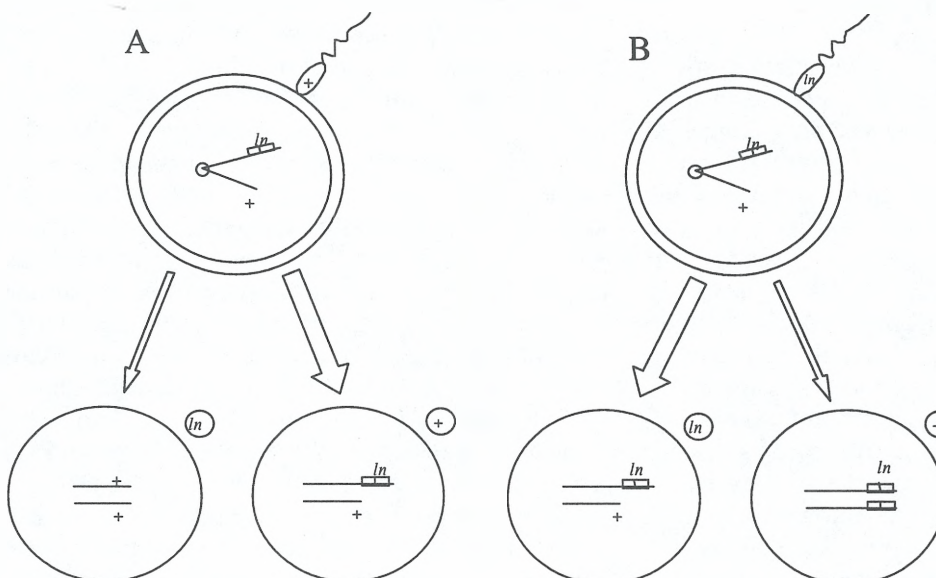
przy tym, by istniały istotne różnice w ilości nasienia produkowanego przez różne samce i w liczebności plemników. Samice żmiji zygzakowatej (*Vipera berus*) kojarzące się z kilkoma samcami rodzą mniej martwych płodów, niż te które skojarzyły się tylko z jednym (MADSEN i współaut. 1992). Podobnie samice zaleszczotka *Cordylochernes scorpioides* w naturze zawsze kojarzą się z kilkoma samcami, co wykazano badając odpowiednimi markerami genotyp matki i potomstwa. Samice, które pobrały tylko jeden spermatorfor częściej produkują pakiety z jajami niezaplodnionymi niż te, które pobrały spermatorfory od kilku samców. Jeśli pojedyncze samce kojarzone były z dwoma różnymi samicami, to często jedna z nich produkowała

jaja nierozwijające się, a druga skojarzona z tym samym samcem składała jaja przechodzące normalny rozwój (ZEH 1997, ZEH i ZEH 1997a, 1997b) Autorzy uważają, że przyczyną braku zapłodnienia (lub zahamowania wczesnego rozwoju zarodkowego) jest niezgodność genetyczna pomiędzy gametami jednej określonej pary, i dlatego wielokrotne kojarzenie się samic zapewnia im większy sukces rozrodczy. Badane zwierzęta pochodziły przy tym z dużej, genetycznie zmiennej populacji, toteż obniżenia żywotności zarodków nie można tłumaczyć jako wyniku wsobności, co być może dotyczyło wyżej wspomnianych badań nad jaszczurką zwinką i żmiją.

SELEKCJA GENOTYPÓW GAMET W TRAKCIE ZAPŁODNIENIA

Sukces rozrodczy samca w ostatecznym etapie zależy od tego, czy jego plemniki wnukną do komórki jajowej, a przedjądrze powstałe z plemnika po wnuknięciu do oocyty połączy się z przedjądrem żeńskim. Bardzo nieliczne dane wskazują, że wybór gamet męskich może przebiegać w trakcie bezpośredniego kontaktu plemników z komórką jajową. U niektórych osobników w syberyjskiej populacji myszy domowej (*Mus musculus*) na chromosomie 1 znajdują się dwa odcinki dodatkowe (insercje) określane jako *ln*, zwiększające długość chromosomu o 30% (ryc. 2). Jeżeli samicę heterozygotyczną *ln/+* kojarzy się z samcem dzikim *+/+* to około 85% potomstwa (zamiast oczekiwanych 50%) stano-

wią heterozygoty. Nie jest to jednak spowodowane śmiertelnością zarodków, gdyż taka sama częstość heterozygot występuje w stadium blastocysty. Z kolei gdy samicę *ln/+* skojarzy się z samcem homozygotycznym *ln/ln*, to znowu większość w potomstwie stanowią heterozygoty (AGULNIK i współaut. 1993, POMIANKOWSKI i HURST 1993). Wyniki te wskazują, że genotyp plemnika wpływa na to, która chromatyda oocyty zostaje skierowana do ciała kierunkowego II. U myszy bowiem, podobnie jak u większości kręgowców, oocyty owulowane są w stadium metafazy drugiego podziału mejotycznego, a podział ten kończy się wyrzuceniem II ciała kierunkowego dopiero po wnuknięciu plemnika



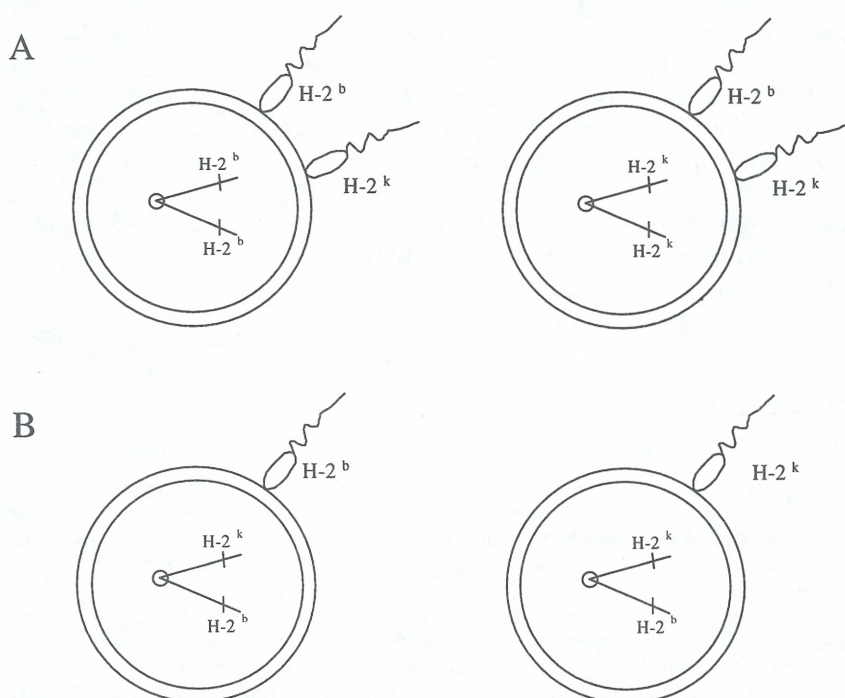
Ryc. 2. Wpływ odcinka insertowanego (*ln*) na przebieg zapłodnienia u myszy domowej pochodzącej z populacji syberyjskiej.

Samice heterozygotyczne *ln/+* kojarzono bądź z samcami *+/+* (A), bądź z samcami *ln/ln* (B). W potomstwie obu kojarzeń przeważały osobniki heterozygotyczne, gdyż w doświadczeniu A do ciała kierunkowego przechodził częściej genotyp *+*, natomiast w doświadczeniu B – genotyp *ln*, (wg POMIANKOWSKIEGO i HURSTA 1993, zmienione).

(por. artykuł J. Kubiaka i Z. Polańskiego, ten zeszyt). Nielosowy przebieg zapłodnienia opisany przez AGULNIKA i współaut. (1993) może być skutkiem działania doboru, gdyż u obu płci homozygotyczność pod względem *In* powoduje znaczne obniżenie żywotności, a u samic także płodności.

To, że nie jest to sytuacja jednostkowa wskazują doświadczenia świadczące, iż w czasie zapłodnienia *in vitro* jaj myszy laboratoryjnej istnieje interakcja między genotypem komórki jajowej a genotypem plemnika pod względem genów głównego regionu zgodności tkankowej (WEDEKIND i współaut. 1996). Do doświadczeń tych pobierano owulowane oocyty i plemniki od dwóch kongenicznych szczepów myszy, które różniły się allelicznymi formami (haplotypami) kompleksu *H-2*, a także od mieszańców między

były całkiem jasne, ale wskazywały, że przebieg zapłodnienia zależy od genotypu gamet, czyli że zapłodnienie nie było losowe ze względu na genotyp w locus *H-2*. Trzeba jednak założyć, że komórka jajowa rozpoznaje genotyp plemnika w momencie kontaktu gamet (ryc. 3, doświadczenie A), a być może także po wnikięciu plemnika (doświadczenie B). Takie rozpoznanie genotypu plemnika jest możliwe tylko wtedy, gdy jego haploidalny genotyp ulega ekspresji. Przyjmuje się na ogół, że fenotyp plemnika zależy od diploidalnego genotypu samca (BELLVE i współaut. 1987, CUMMINS 1990), ale niektóre geny ulegają transkrypcji w trakcie spermatogenezy nawet po pierwszym podziale mejozy (EDDY i współaut. 1993). Ekspresję genów zgodności tkankowej stwierdzono na powierzchni plemników ludzkich (HALIM i współaut. 1982);



Ryc. 3. Schemat doświadczeń sprawdzających wpływ genotypu w kompleksie *H-2* myszy laboratoryjnej na przebieg zapłodnienia *in vitro*.

W doświadczeniu A jaja pochodzące od samic z dwóch szczepów kongenicznych o haplociepie $H-2^b/H-2^b$ i $H-2^k/H-2^k$ zapładniano plemnikami samców heterozygotycznych. W doświadczeniu B oocyty samic heterozygotycznych $H-2^b/H-2^k$ zapładniano plemnikami od samców jednego lub drugiego szczepu. Przedstawiono tylko oocyty zrekombinowane (po crossing-over), dlatego oba allele, $H-2^b$ i $H-2^k$, znalazły się w chromatydach jednego chromosomu (wg WEDEKINDA i współaut. 1996, zmienione).

tymi dwoma szczepami (ryc. 3). W pierwszym doświadczeniu oocyty obu szczepów, a więc homozygotyczne, zapładniano plemnikami od samców pokolenia F_1 , a więc produkujących dwa typy plemników. Oczekiwano, że w potomstwie równie częste będą osobniki homo-, jak heterozygotyczne. W drugim doświadczeniu oocyty samic heterozygotycznych (F_1) zapładniano bądź plemnikami samców jednego szczepu bądź drugiego. Znowu oczekiwano, że w potomstwie z równą częstością będą występowały osobniki homo- i heterozygotyczne. Częstość genotypów w potomstwie sprawdzano w stadium blastocysty przy pomocy odpowiednich sond genetycznych i reakcji PCR. Wyniki nie

być może receptory dla tych antygenów znajdują się albo na powierzchni osłonki przejrzystej albo na błonie komórkowej oocyta. Wybiórcze zapłodnienie, w zależności od genów o charakterze zbliżonym do genów zgodności tkankowej, stwierdzono także u jednego z gatunków osłonnic (SCOLFELD i współaut. 1982).

Badania powyższe wskazują, że selekcja plemników, także pochodzących od różnych samców, zachodzić może już w czasie bezpośredniego kontaktu gamet, a nawet w obrębie cytoplazmy komórki jajowej. Jest prawdopodobne, że zatrzymanie ostatniego podziału mejozy w oogenezie u kręgowców powstało właśnie jako adaptacja umożliwiająca selekcję plemni-

ków na etapie kariogamii. Selekcja, przebiegająca w tym ostatnim etapie zapłodnienia, może mieć szczególnie duże znaczenie dla gatunków, u których regularnie występuje polispermia. Wśród kręgowców do grup takich należą płazy ogoniaste, gady i ptaki (LONGO 1987). Polispermia występuje także w kilku grupach bezkręgowców, na przykład u żebroplawów (CARRÉ i SARDET 1984) i muszek owocowych (KARR i PITNICK 1996). Procesy zachodzące po wnikięciu plemnika prowadzące do kariogamii obejmują szereg wzajemnych interakcji pomiędzy plemnikiem i komórką jajową. Zanim dojdzie do kariogamii chromatyna jądra plemnika ulega dekondukcji, w czasie której między innymi protaminy obecne w jądrze plemnika zastępowane są histonami pochodzącymi z komórki jajowej (POCCIA 1989, PERREAULT 1989). Jest także podejrzenie, że niektóre geny męskiego przedjądra ulegają ekspresji jeszcze przed kariogamią (RENNARD i BABINET 1986). Jeśli do komórki jajowej dostanie się kilka plemników pochodzących od różnych samców, to szanse na kariogamię powstających przedjądrzy męskich zapewne nie są takie same i mogą zależeć od genotypu plemnika i interakcji z cytoplazmą oocyty, które wyznaczają tempo dekondukcji. Byłby to ostatni etap wybiórczości ze strony samicy i konkurencji pomiędzy samcami. Dotychczas brak danych doświadczalnych potwierdzają-

cych adaptacyjny charakter polispermii związany z doбором płciowym. Poparciem tej hipotezy może być obserwacja, że polispermia nie występuje u tych nielicznych płazów ogoniastych, u których zapłodnienie jest zewnętrzne, a cała porcja jaj samicy zapładniana jest przez jednego samca, broniącego terytorium, na którym odbywa się rozród (ELINSON 1986).

W drogach rozrodczych samicy kojarzącej się z kilkoma samcami zachodzą złożone procesy, od których ostatecznie zależy sukces rozrodczy każdego z samców, a także sukces rozrodczy samicy oraz dostosowanie (żywność i płodność) jej potomstwa. Konkurencja pomiędzy samcami przebiegająca po inseminacji jest przyczyną wykształcenia się w toku ewolucji takich cech plemników i nasienia, które obniżają sukces rozrodczy konkurentów. Niektóre z tych przystosowań mogą być niekorzystne dla samicy i same stanowić mogą czynnik doboru, powodujący wykształcenie się kontradaptacji u samic. Z drugiej strony obecność plemników pochodzących od kilku samców w drogach rozrodczych samicy i złożoność interakcji pomiędzy środowiskiem samicy i plemnikami, a wreszcie pomiędzy samymi gametami, pozwalają na selekcję plemników, które zapewnią efektywne zapłodnienie i wysokie dostosowanie potomstwa.

SEXUAL SELECTION AFTER INSEMINATION

Summary

In animals which are fertilized internally competition for sexual partners and choice of the partner does not end with copulation. In many species a female mates with several males and, as a consequence, male compete for fertilization of ova within a female, at the same time a female has a chance of choice among the sperm of several males. Sperm competition (or ejaculate competition) between males involves not only processes of sperm displacement and sperm removal but also chemical interactions between ejaculates. It has been shown that the selection for a male competitive superiority may lower the fitness of a female and counteradaptations are selected in the female. On the other hand a female which mates with several males may

in this way enhance her own fitness by having her eggs fertilized by the most competitive spermatozoa, and her sons will show also competitive superiority in sperm competition. Higher vitality of the offspring of a highly heterozygous genotype may be another source of indirect adaptive value of sperm choice for a female. Direct adaptive value of sperm choice stems from the differences in quality of spermatozoa of different males. Multiple insemination and sperm choice gives a female a chance that all the eggs produced will be efficiently fertilized. On the other hand, lowered fertilization by the sperm of a single male may be caused by intragenomic conflicts which often cause incompatibility between gametes of the given pair.

LITERATURA

- AGUADÉ M., MIYASHITA N., LANGLEY C. H., 1992. *Polymorphism and divergence in the mst 355 male accessory gland gene region*. Genetics 132, 755-770.
- AGULNIK S. I., SABANTSEV I. D., RUVINSKI A. O., 1993. *Effect of sperm genotype on chromatid segregation in female mice heterozygous for aberrant chromosome 1*. Genet. Res. 61, 97-100.
- ANDERSSON M., 1994. *Sexual selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- ARNQVIST G., ROWE L., 1995. *Sexual conflict and arm races between the sexes: A morphological adaptation for control of mating in a female insect*. Proc. Roy. Soc. Lond. B 261, 123-127.
- BELLVE A., THOMAS K. H., CHANDRIKA R., WILKIE T. M., SIMON M. I., 1987. *Mammalian spermiogenesis: Assembly and fate of perinuclear theca constituents*. [W:] HAMILTON, D. W., WAITES G. M. H. (red.) *Cellular and Molecular Events in Spermiogenesis*, str. 217-240. Cambridge Univ. Press, New York.
- BIRKHEAD T. R., HUNTER F. M., 1990. *Mechanisms of sperm competition*. Trends Ecol. Evol. 5, 48-52.

- BIRKHEAD T. R., MØLLER A. P., 1992. *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*. Academic Press, London.
- BIRKHEAD T. R., MØLLER A. P., 1995. *Extra-pair copulation and extra-pair paternity*. *Anim. Behav.* 49, 843–848
- CARRÉ D., SARDET C., 1984. *Fertilization and early development in Berošovata*. *Dev. Biol.* 105, 188–195.
- CHAPMAN T., LIDDLE L. F., KALB J. M., WOLFNER M. F., PARTRIDGE L., 1995. *Cost of mating in Drosophila melanogaster females is mediated by male accessory gland products*. *Nature* 373, 241–244.
- CLARK A. G., AGUADÉ M., PROUT T., HARSHMAN L. G., LANGLEY C. H., 1995. *Variation in sperm displacement and its association with accessory gland protein loci in Drosophila melanogaster*. *Genetics* 139, 189–201.
- CLUTTON-BROCK T. H., PARKER G. A., 1992. *Potential reproductive rates and the operation of sexual selection*. *Quart. Rev. Biol.* 67, 437–455.
- CUMMINS J. W., 1990. *Evolution of sperm form: Levels of control and competition*. [W:] BAVISTER B. D., CUMMINS J. W., ROLDAN E. R. S. (red.) *Fertilization in Mammals*. Serano Symposia, Norwell, Mass., 51–64.
- DARWIN K., 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London.
- DRUMMOND B. A., 1984. *Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera*. [W:] SMITH R. L. (red.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, New York, 291–371.
- EBERHARD W. G., 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- ELINSON R. P., 1986. *Fertilization in amphibians: the ancestry of the block to polyspermy*. *Int. Rev. Cytol.* 101, 59–100.
- EDDY E. M., WELCH J. E., O'BRIEN D. A., 1993. *Gene expression during spermatogenesis*. [W:] de KRETZER D. (red.) *Molecular Biology of the Male Reproductive System*. Academic Press, New York, 181–232.
- FOWLER K., PARTRIDGE L., 1989. *A cost of mating in female fruitflies*. *Nature* 338, 760–761.
- GILBERT D. G., 1981. *Ejaculate esterase 6 and initial sperm use by female Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 27, 641–650.
- GOMENDIO M., ROLDAN E. R. S., 1993. *Mechanisms of sperm competition: Linking physiology and behavioural ecology*. *Trends Ecol. Evol.* 8, 95–100.
- HALIM K., WONG D. M., MITTAL H. K., 1982. *The HLA typing of human spermatozoa by two color fluorescence*. *Tissue Antigens* 19, 90–91.
- HARVEY P. H., MAY R. H., 1989. *Copulation dynamics: out for the sperm count*. *Nature* 337, 508–509.
- HURST L. D., ATLAN A., BENGSTON B. O., 1996. *Genetic conflicts*. *Quart. Rev. Biol.* 71, 317–364.
- JAMIESON B. G. M., 1991. *Fish Evolution and Systematics: Evidence from Spermatozoa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- JOHNSTONE R. A., REYNOLDS J. D., DEUTSCH J. C., 1996. *Mutual mate choice and sex differences in choosiness*. *Evolution* 50: 1382–1391.
- KALETA E., 1977. *Influence of genetic factors on the fertilization of mouse ova in vitro*. *J. Reprod. Fertil.* 51, 375–381.
- KARR T. L., 1994. *Giant steps sideways*. *Curr. Biol.* 4, 537–540.
- KARR T. L., PITNICK S., 1996. *The ins and outs of fertilization*. *Nature* 379, 405–406.
- KELLER L., REEVE H. K., 1995. *Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis*. *Adv. Study Behav.* 24, 291–315.
- KRZANOWSKA H., 1970. *The relation between fertilization rate and penetration of eggs by supplementary spermatozoa in different mouse strains and crosses*. *J. Reprod. Fertil.* 22, 199–204.
- KRZANOWSKA H., 1974. *The passage of abnormal spermatozoa through the uterotubal junction of the mouse*. *J. Reprod. Fertil.* 38, 81–90.
- KRZANOWSKA H., 1986. *Interstrain competition amongst mouse spermatozoa inseminated in various proportions, as affected by the genotype of the Y chromosome*. *J. Reprod. Fertil.* 77, 265–270.
- KRZANOWSKA H., STYRNA J., WABIK-ŚLIZ B., 1995. *Analysis of sperm quality in recombinant inbred mouse strains: correlation of sperm head shape with sperm abnormalities and with the incidence of supplementary spermatozoa in the perivitelline space*. *J. Reprod. Fertil.* 104, 347–354.
- LONGO F. J., 1987. *Fertilization*. Chapman and Hall, New York.
- MADSEN T., SHINE R., LOMAN J., HAKANSSON T., 1992. *Why do female adders copulate so frequently?* *Nature* 355, 440–441.
- OLLSON M., GULLBERG A., TAGELSTRÖM H., 1996a. *Malformed offspring, sibling matings and selection against inbreeding in the sand lizard (Lacerta agilis)*. *J. Evol. Biol.* 9, 220–242.
- OLLSON M., SHINE R., MADSEN T., GULLBERG A., TAGELSTRÖM H., 1996b. *Sperm selection by females*. *Nature* 383, 585.
- OVERSTREET J. W., KATZ D. F., 1977. *Sperm transport and selection in the female genital tract*. [W:] JOHNSON M. H. (red.) *Development in Mammals*. North-Holland, New York, 2, 31–63.
- PARKER G. A., 1970. *Sperm competition and its evolutionary consequences*. *Biol. Rev.* 45, 525–565.
- PARKER G. A., 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating strategies*. [W:] SMITH R. L. (red.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, New York, 2–60.
- PERREAULT S. D., 1989. *Regulation of sperm nuclear reactivation during fertilization*. [W:] BAVISTER B. D., CUMMINS J., ROLDAN E. R. S. (red.) *Fertilization in Mammals*. Serano Symposia, Norwell, Mass., 285–296.
- POCCIA D., 1989. *Reactivation and remodeling of the sperm nucleus following fertilization*. [W:] SCHATTEH H., SCHATTEH G. (red.) *The Molecular Biology of Fertilization*. Academic Press, New York, 115–135.
- POMIANKOWSKI A., HURST L. D., 1993. *Siberian mice upset Mendel*. *Nature* 363, 396–397.
- REYNOLDS J. D., HARVEY P. H., 1994. *Sexual selection and the evolution of sex differences*. [W:] SHORT R. V., BALABAN E. (red.) *The differences between sexes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 53–70.
- RENARD J. P., BABINET C., 1986. *Identification of a paternal developmental effect on the cytoplasm of one-cell stage mouse embryo*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83, 6883–6886.
- RICE W. R., 1996. *Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution*. *Nature* 381, 223–234.
- ROLDAN E. R. S., GOMENDIO M., VITULLO A. D., 1992. *The evolution of eutherian spermatozoa and underlying selective forces: Female selection and sperm competition*. *Biol. Rev.* 67, 551–593.
- SCOLFIELD V. L., SCHLUMPBERGER J. M., WEST L. A., WEISSMAN I. L., 1982. *Protochordate allorecognition is controlled by a MHC-like gene system*. *Nature* 295, 499–502.
- SILBERGLIED R. E., SHEPHERD J. G., DICKINSON J. L., 1984. *Eunuchs: the role of apyrene sperm in Lepidoptera?* *Amer. Nat.* 123, 255–265.
- SMITH R. L. (red.) 1984. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, New York.
- SNOOK R. R., MARKOW T. A., KARR T. L., 1994. *Functional nonequivalence of sperm in Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 11222–11226.
- SUTHERLAND W. J., 1987. *Random and deterministic components of variance in mating success*. [W:] BRADBURY J.

- W., ANDERSSON M. B. (red.) *Sexual selection: Testing the alternatives*. Wiley, Berlin, 209–219.
- THOMAS S., SINGH R. S., 1992. A comprehensive study of genetic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. VII. Varying rates of genic divergence as revealed by 2-dimensional electrophoresis. *Mol. Biol. Evol.* 9, 507–525.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] Campbell B. (red.) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago, 136–179.
- WEDEKIND C., CHAPUISAT M., MACAS E., RÜLICHE T., 1996. Non-random fertilization in mice correlates with the MHC and something else. *Heredity* 77, 400–409.
- WU C.-I., JOHNSON N. A., 1996. *Endless forms, several powers*. *Nature* 382, 298–299.
- WU C.-I., JOHNSON N. A., PALOPOLI M. F., 1996. *Haldane's rule and its legacy: why are there so many sterile males?* *Trends Ecol. Evol.* 11, 281–284.
- ZEH J. A., 1997. *Polyandry and enhanced reproductive success in the harlequin-beetle-riding pseudoscorpions*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 111–118.
- ZEH J. A., ZEH D. W., 1997a. *The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility*. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 263, 1711–1717.
- ZEH J. A., ZEH D. W., 1997b. *The evolution of polyandry II: postcopulatory defences against genetic incompatibility*. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 264, 69–75.