

JACEK RADWAN

*Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: jacek.radwan@uj.edu.pl*

DOBÓR PŁCIOWY

WSTĘP

Termin dobór płciowy (ang. sexual selection) został wprowadzony przez Darwina dla określenia takiego rodzaju doboru naturalnego, który wynika z konkurencji o partnera płciowego. W niektórych tekstach przeciwstawiany jest on doborowi naturalnemu dla podkreślenia, że prowadzi on do wykształcenia adaptacji związanych z sukcesem rozrodczym, a nie z przeżywalnością, jest to jednak nieuprawnione, jako że dobór naturalny wynika zarówno ze zróżnicowanej przeżywalności, jak i rozrodczości (patrz. artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU). Tym niemniej fakt, że maksymalna rozrodczość i przeżywalność nie mogą być osiągnięte równocześnie, jest doskonale ilustrowany przez teorię doboru płciowego. Darwin wprowadził ją dla wyjaśnienia ewolucji cech, które wydawały się stać w sprzeczności z teorią doboru naturalnego. Długie, kolorowe pióra samców wielu gatunków ptaków czy wybujałe poroża kopytnych wydawały się bezużyteczne, a ich negatywny wpływ na przeżywalność oczywisty. Nosicielom tego rodzaju cech trudniej ukryć się przed drapieżnikiem czy uciekać przed nim w gęstych zaroślach. W liście do Asy Greya Darwin pisał: „Pamiętam czas, gdy myśl o złożoności oka przyprawiała mnie o dreszcze, ale to mam już za sobą. Za to ilekroć patrzę na pawie pióra, robi mi się niedobrze” (tłum. Autora).

Jedenaście lat po napisaniu tych słów, w 1971 r. Darwin opublikował *The Descent of Man*, i *Selection in Relation to Sex*, w któ-

rym rozprawił się i z tą dolegliwością. Niepokojące go cechy, które określa się mianem epigamicznych, miały jego zdaniem kompensować obniżoną przeżywalność z nawiązką poprzez zwiększenie sukcesu rozrodczego swych nosicieli. Może się to dziać na dwa sposoby. Po pierwsze, epigamiczne struktury samców mogą mieć charakter oręża, jak to ma miejsce w przypadku różnego rodzaju rogów, rozrośniętych kłów czy przystosowanych do walki odnóży. Mimo że do wykształcenia takich cech zużyć trzeba cenne zasoby, a ich posiadanie wiąże się z wieloma niedogodnościami, są one utrzymywane przed doborem płciowym, jako że zwiększają sukces samców w walkach z innymi samcami o samice lub terytoria. Po drugie, cechy epigamiczne mogą oddziaływać na samice tak, że zwiększają atrakcyjność płciową samców. Choć argument ten przyjęto początkowo z dużym sceptycyzmem, większa gotowość samic do kojarzeń z nosicielami wybujałych ornamentów, takich jak długie i kolorowe pióra czy pletwy, została wielokrotnie udokumentowana (ANDERSSON 1994). Atrakcyjność płciowa może dawać samcom ogromną przewagę w rozrodczości nad samcami o słabo wykształconych ornamentach. Jednak kwestia, dlaczego właściwie ornamentalne cechy epigamiczne są tak atrakcyjne dla samic wielu gatunków pozostaje do dziś przedmiotem licznych kontrowersji, które omówię poniżej. Przedtem jednak zajmę się odpowiedzią na pytanie, dlaczego cechy o charakterze oręża i ornamentów występują częściej u samców.

ROLE PŁCIOWE

Płeć definiujemy w zasadzie w oparciu o wielkość gamet: samice produkują duże jaja, a samce małe plemniki, choć oczywiście od tej reguły znane są ciekawe wyjątki. Produkując małe plemniki samce mogą wytworzyć ich więcej niż samice jaj. Natomiast każdy samiec w typowym układzie powinien dostarczyć samicę liczbę plemników wystarczającą do zapłodnienia wszystkich wytworzonych przez nią jaj, nie wyczerpując przy tym całego zapasu swych gamet. Dlatego w typowej populacji sukces rozrodczy samców będzie ograniczany nie liczbą wytwarzanych gamet, a dostępem do receptywnych samic. Odwrotnie samice: ich rozrodczość będzie limitowana tempem wytwarzania jaj, a nie dostępem do męskich gamet. To dlatego u większości gatunków samce konkurują między sobą o dostęp do samic, lub, innymi

słowy, dobór płciowy silniej oddziałuje na samce.

Sytuacja może ulec jednak odwróceniu, zwłaszcza wśród gatunków, których samce opiekują się potomstwem. Tempo rozrodu samic może być wówczas ograniczone dostępem do samców, mogących podjąć się opieki nad wytworzonymi przez nie jajami. Tak dzieje się na przykład u igliczni, gdzie barwniejsze samice konkurują między sobą o dostęp do samców, oferujących wolne fałdy brzuszne służące do przechowywania jaj (BERGLUND i współaut. 1989). Tym niemniej, dla uproszczenia struktury zdań będą się w kolejnych częściach tego rozdziału posługiwał stereotypem wybiórczych samic i konkurujących samców. Przez „samce” będą jednak naprawdę rozumiał tę płeć, której tempo rozrodu ograniczane jest dostępem do płci przeciwnej.

DLACZEGO SAMICE WOLĄ KOJARZYĆ SIĘ ZE ZDOBNYMI SAMCAMI?

Pierwszym, który szczegółowo zajął się tym dylematem, był brytyjski genetyk i statystyk Ronald A. Fisher. Zaproponował on (FISHER 1930) ewolucję wybujałych cech płciowych na drodze dodatniego sprzężenia zwrotnego między preferencjami płciowymi samic a preferowanymi cechami samców. Przy założeniu genetycznego zróżnicowania obu cech, samice skłonne kojarzyć się z samcami noszącymi powiedzmy dłuższy niż średnia ogon, będą miały synów o długich ogonach i córki preferujące tę cechę, jednak preferencje będą dziedziczone, nie podlegając ekspresji, także przez synów, podobnie jak tendencja do wytworzenia długich ogonów u samców przez córki. Jeżeli w populacji znajdzie się pewna proporcja wybiórczych samic, samce o długich ogonach będą odnosić ponadprzeciętnie wysoki sukces rozrodczy, ponieważ ich szanse u samic niewybiórczych nie ulegną obniżeniu, zyskają natomiast przewagę nad krótkoogoniastymi samcami wśród samic wybiórczych. Samce długoogoniaste przekażą potomstwu nie tylko geny warunkujące długość ogona, ale też geny warunkujące wybiórczość. Częstość tych ostatnich będzie rosła, zwiększając tym samym przewagę rozrodczą samców długoogoniastych jeszcze bardziej. Ogony będą stawały się coraz dłuższe do momentu, gdy korzyści ze zwiększonego sukcesu rozrodczego zostaną zrównoważone

przez straty w przeżywaniu, rosnące wraz z długością ogona. Hipoteza ta bywa nazywana hipotezą „atrakcyjnego syna” dla podkreślenia, że dzięki sukcesowi rozrodczemu synów, samice wybiórcze przekażą do następnych generacji więcej swych genów niż samice niewybiórcze. Rozumowanie Fishera zostało potwierdzone przez modele oparte na teorii genetyki cech ilościowych (MEAD i ARNOLD 2004).

Pewnym problemem dla powyższej hipotezy jest fakt, że arbitralne preferencje samic powinny z równym prawdopodobieństwem odchyłać się w kierunku wyższych, co niższych niż przeciętna wartości cech samców. W związku z tym ewolucja rozbudowanych cech o charakterze ornamentów wymaga dodatkowego wyjaśnienia, dlaczego preferencje zwykle odchyłone są w stronę wyższych wartości cech. Jeszcze większe wyzwanie stanowi fakt, że dobór kierunkowy (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU), wynikający z preferencji samic, powinien szybko utrwalac allele zwiększające długość ogona. Na skutek wyczerpania zmienności genetycznej, długość ogona przestanie być odziedziczalna, a wybiórczość samic, nie przekładająca się na wzrost rozrodczości potomstwa, może zaniknąć. Paradoks ten, nazywany paradoksem tokowiska, (ang. lek paradox), polegający na

wyczerpywaniu wskutek wybiórczości samic genetycznej zmienności cech samców, która to zmienność jest niezbędna dla utrzymania wybiórczości przez dobór, może być rozwiązany dzięki założeniu, że cechy o charakterze ornamentu nie zależą wyłącznie od kilku czy kilkunastu genów wpływających na nie bezpośrednio, ale od ogromnej liczby genów warunkujących ogólną kondycję (TOMKINS i współaut. 2004). Będą to właściwie wszystkie geny wpływające na zdolność do zdobywania zasobów i ich przetwarzania na istotne funkcje organizmu, a ich ogromna liczba powinna sprawić, że zmienność genetyczna w przynajmniej części z nich będzie utrzymywana przez równowagę między mutacjami a doбором czy dobór równoważący (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU). Rzeczywiście, cechy historii życiowych, takie jak płodność czy długość życia, zależą od kondycji i charakteryzują się wysoką odziedziczalnością, prawdopodobnie właśnie z powodu swej zależności od alleli w wielu loci (HOULE 1998). Na kondycję będzie też wpływać odporność na pasożyty (w szerokim sensie, obejmującym wszelkie rodzaje organizmów pasożytniczych i patogennych). Układ odpornościowy zwierząt jest przystosowany do rozpoznawania i atakowania pasożytów, u których z kolei często ewoluują mechanizmy unikania odpowiedzi odpornościowej, na przykład poprzez zmianę budowy antygenów rozpoznawanych przez gospodarza. Stwarza to presję selekcyjną na wytworzenie przez gospodarzy nowych sposobów obrony przed pasożytami. Wynikająca z tego antagonistyczna koewolucja pasożytów i ich gospodarzy może stanowić niewyczerpalne źródło zmienności dotyczącej możliwości obrony gospodarzy przed pasożytami, a zatem i zmienności w kondycji (HAMILTON i ZUK 1989). Przykładem wysoko-zmiennych genów, których produkty biorą udział w rozpoznawaniu ataku patogenów, są geny głównego kompleksu zgodności tkankowej (MILIŃSKI 2006).

Zależność cech o charakterze ornamentu od kondycji ma wynikać z ich kosztowności (włączając koszty wytworzenia, utrzymania, zwiększone ryzyko drapieżnictwa i inne). Zgodnie z zasadą upośledzenia (ang. handicap principle) zaproponowaną przez ZAHAVI'ego (1975), to właśnie wysoki koszt cech epigamicznych gwarantuje, że mogą być one uczciwym sygnałem jakości osobników: tylko osobniki w dobrej kondycji mogą sobie pozwolić na rozbudowane ornamenty. Choć

eksperymenty manipulujące kondycją samców za pomocą diety rzeczywiście wskazują na zależność cech epigamicznych od kondycji fenotypowej, wciąż brak jest danych pozwalających przetestować hipotezę o zależności ornamentów od dużej liczby loci, wpływających na zdolność do gromadzenia i efektywnego wykorzystywania zasobów. Rozwiązanie paradoksu tokowiska pozostaje kwestią otwartą (RADWAN 2008).

Paradoks tokowiska opiera się na założeniu, że samice czerpią z wyboru partnera korzyści genetyczne. Gdyby wybiórczość samic ewoluowała z innych powodów, paradoksu by nie było. U gatunków, u których samce dostarczają samicom zasoby lub opiekują się potomstwem, ornamenty mogą odzwierciedlać kondycję fenotypową, skorelowaną raczej z jakością oferowanych zasobów niż z jakością genetyczną. Śpiew muchołówek rzeczywiście wydaje się zdradzać samicom jakość zasobów pokarmowych na terytorium samca, co jest ważną wskazówką co do warunków, w jakich będzie wychowywać się ich wspólne potomstwo (ALATALO i współaut. 1990). Paradoks tokowiska jest jednak rozważany głównie w odniesieniu do gatunków, które nie dostarczają samicom innych zasobów niż gamety. Zakładano przy tym, że każdy samiec jest w stanie zapewnić samicy odpowiednią liczbę wysokiej jakości plemników. Ostatnio pojawiły się jednak dane wskazujące, że założenie to nie zawsze musi być spełnione, a ornamenty płciowe mogą sygnalizować płodność samców (ROGERS i współaut. 2006).

Innego wytłumaczenia, nie opartego na korzyściach bezpośrednich czy genetycznych, dostarczyli HOLLAND i RICE (1998). Ich rozumowanie oparte jest na założeniu, że co prawda każda samica powinna odbyć niewielką liczbę kopulacji, aby zapłodnić wszystkie wyprodukowane jaja, jednak większa liczba kopulacji jest dla samic szkodliwa, zwiększając choćby ryzyko drapieżnictwa czy zarażenia się od samca. Natomiast dobór naturalny powinien utrwalac u samców wszelkie adaptacje, pozwalające przełamać opór samic. Do takich można zaliczyć cechy, które eksploatują system postrzegania samic (tzw. eksploatacja sensoryczna). Samiec może na przykład wytworzyć struktury, przypominające samicy pokarm (GARCIA i RAMIREZ 2005), przyciągając w ten sposób uwagę samic i zwiększając swoje szanse na kopulację. Z powodu kosztów związanych z dodatkowymi kopulacjami system postrzegania samic z ko-

lei może ewoluować w kierunku zmniejszenia wrażliwości na sygnały wytwarzane przez samce, torując drogę dla kondradaptacji samców w kierunku wzmocnienia sygnału. Proces ten przypominałby więc samonapędza-

jący się mechanizm zaproponowany przez Fishera, a ze względu na rozbieżne interesy obu płci przyrównać go można do wyścigu zbrojeń.

ZAKRES DZIAŁANIA DOBORU PŁCIOWEGO

Choć uwaga większości badaczy doboru płciowego skupia się na trudnej i wciąż kontrowersyjnej kwestii ewolucji preferencji samic w stosunku do cech epigamicznych samców, należy pamiętać, że nie są to jedyne cechy, które kształtuje dobór płciowy. Wspominaliśmy wcześniej o cechach o charakterze oręża. Ciekawą konsekwencją konkurencji o partnera są tzw. alternatywne taktyki rozrodcze samców (BROCKMAN 2001). Samce, które nie posiadają odpowiednio dużego rozmiaru czy wystarczających zasobów, aby wykształcić struktury pozwalające wygrywać bezpośrednią konkurencję z innymi samcami, uciekają się często to taktyk, pozwalających zdobyć dostęp do samic podstępem. Sprzyjają temu mały rozmiar ciała i kryptyczny fenotyp. Dobór płciowy może wpływać też na inne cechy, dające samcom przewagę w konkurencji o partnerki, na przykład cechy lokomotoryczne czy sensoryczne, pozwalające na szybką lokalizację samic.

PARKER (1970) zwrócił uwagę, że konkurencja rozrodcza często nie kończy się aktem kopulacji, ale rozciąga także na późniejszy okres. Dzieje się tak wtedy, gdy samice kopulują w ciągu tego samego cyklu rozrodczego z więcej niż jednym partnerem. Plemniki tych samców konkurują wówczas o dostęp do jaj. Opisano wiele adaptacji samców, związanych

z konkurencją plemników i pozwalających samcom odnieść sukces rozrodczy. Samce mogą na przykład usuwać plemniki rywali mechanicznie lub chemicznie, co wpływa na ewolucję morfologii genitaliów czy płynów nasiennych, a także blokować innym samcom dostęp do samic, pilnując ich lub zaślepiając ich genitalia (BIRKHEAD i MOLLER 1998).

Adaptacje, zwiększające sukces rozrodczy samców w konkurencji z innymi samcami lub ich plemnikami, mogą być często szkodliwe dla partnerek płciowych. Jest to możliwe dlatego, że z wyjątkiem gatunków ściśle monogamicznych, długofalowe interesy samców i samic są rozbieżne. Wśród samców faworyzowane będą adaptacje, które zwiększą ich sukces rozrodczy nawet wtedy, jeżeli doprowadzą one do zmniejszenia całozyciowego sukcesu rozrodczego samicy. Dla dostosowania samca nie ma bowiem znaczenia, że samica wyprodukuje w przyszłości mniej potomstwa, którego ojcem będzie najprawdopodobniej inny samiec. Płyny nasienne przekazywane przez samce *Drosophila melanogaster* w czasie kopulacji zwiększają ich szanse na wygranie konfliktu o ojcostwo z innymi samcami, równocześnie przyczyniając się do skrócenia życia samic (CHAPMAN i współaut. 2003).

MAKROEWOLUCYJNE KONSEKWENCJE DOBORU PŁCIOWEGO: SPECJACJA I WYMIERANIE

Ponieważ dobór płciowy może prowadzić do wytworzenia arbitralnych ornamentów, czy kształtować morfologię genitaliów, cechy te mogą ewoluować w różnych kierunkach w różnych populacjach, prowadząc do izolacji rozrodczej i specjacji. Rzeczywiście, porównania kładów siostrzanych, różniących się pod względem rozbudowy ornamentów płciowych wskazują, że tempo specjacji jest wyższe wówczas, gdy dobór płciowych jest intensywniejszy (MOLLER i CUERVO 1998). Badania nad wyjątkowo szybkim tempem specjacji wśród pielęgnicowatych ryb Wielkich Jezior Afryki Wschodniej również wskazują

na istotną rolę doboru płciowego w tym procesie (np. MAAN i współaut. 2006).

Posiadanie przez samce kosztownych cech epigamicznych może też wpływać na szanse przetrwania gatunków, zwłaszcza w obliczu drastycznych zmian środowiskowych. Na przykład silnie dychromatyczne płciowo gatunki ptaków tropikalnych częściej giną w czasie introdukcji na wyspy (MCLAIN i współaut. 1999). Tego rodzaju konsekwencje doboru płciowego stają się przedmiotem szczególnego zainteresowania w obliczu fragmentacji siedlisk wielu gatunków i zmian klimatycznych.

SEXUAL SELECTION

Summary

The term sexual selection was introduced by Darwin to describe selection resulting from reproductive competition. His motivation was to explain evolution of extravagant traits characterizing many species, such as horns and feathers, occurring mostly in males. According to Darwin, despite costs associated with production and maintenance of such traits, their bearer's fitness can be increased by means of increased reproductive success: horns are used to combat reproductive competitors, and ornamental traits to attract the opposite sex. Researchers found ample evidence consistent with the mechanisms proposed by Darwin, including many examples of increased sexual attractiveness of highly ornamented males. The observation that sexually selected traits are often more pronounced in males than in females can be explained as a consequence of the asymmetry in gamete size. Reproductive success of females, a sex typically producing large gametes, is usually limited by the number of gametes produced,

rather than by the access to mates, but reproductive success of males (typically producing an excess of small gametes) is limited by the access to females, which leads to reproductive competition. While the role of sexual ornaments in increasing male sexual attractiveness is well documented, the reasons why females show preferences for ornamented males are still debated. Leading hypotheses are discussed, including indicator mechanisms, where male ornament carries information about quality of resources or genes carried by males. Sexual selection is not limited to traits which increase mating success: in species where females mate with multiple males, spermatozoa compete for the fertilisation of eggs. This form of post-copulatory sexual selection (referred to as sperm competition) resulted in evolution of many spectacular adaptations parallel to those facilitating pre-copulatory competition. On the macroevolutionary scale, sexual selection has been shown to affect rates of speciation and extinction.

LITERATURA

- ALATALO R. V., LUNDBERG A., RATTI O., 1990. *Singing rate i female attraction in the pied flycatcher' an experiment*. Anim. Beh. 39, 601-603.
- ANDERSSON M. B., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- BERGLUND A., ROSENQVIST G., SVENSSON I., 1989. *Reproductive success of females limited by males in two pipefish species*. Am. Nat. 133, 506-516.
- BIRKHEAD T. R., MOLLER A. P. (red.), 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.
- BROCKMANN H. J., 2001. *The evolution of alternative strategies and tactics*. [W:] *Advances in the Study of Behavior*, 30, 1-51.
- CHAPMAN T., ARNQVIST G., BANGHAM J., ROWE L., 2003. *Sexual conflict*. Trends Ecol. Evol. 18, 41-47.
- FISHER R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- GARCIA C. M., RAMIREZ E., 2005. *Evidence that sensory traps can evolve into honest signals*. Nature 434, 501-505.
- HAMILTON W. D., ZUK M., 1982. *Heritable true fitness and bright bird: A role for parasites?* Science 218, 384-7.
- HOLLAND B., RICE W. R., 1998. *Perspective: Chase-away sexual selection, Antagonistic seduction versus resistance*. Evolution 52, 1-7.
- HOULE D., 1998. *How should we explain variation in the genetic variance of traits?* Genetica 103, 241-253.
- MAAN M. E., HOFKER K. D., VAN ALPHEN J. J. M., SEEHAUSEN O., 2006. *Sensory drive in cichlid speciation*. Am. Nat. 167, 947-954.
- MCLAIN D. K., MOULTON M. P., SANDERSON J. G., 1999. *Sexual selection and extinction, The fate of plumage-dimorphic and plumage-monomorphic birds introduced onto islands*. Evol. Ecol. Res. 1, 549-565.
- MEAD L. S., ARNOLD S. J., 2004. *Quantitative genetic models of sexual selection*. Trends Ecol. Evol. 19, 264-271.
- MILINSKI M., 2006. *The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice*. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37, 159-186.
- MOLLER A. P., CUERVO J. J. 1998. *Speciation and feather ornamentation in birds*. Evolution 52, 859-869.
- PARKER, G.A. 1970. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Biol. Rev. 45, 525-567.
- RADWAN J., 2008. *Maintenance of genetic variation in sexual ornaments: a review of the mechanisms*. Genetica 134, 113-127.
- ROGERS D. W., GRANT C. A., CHAPMAN T., POMIANKOWSKI A., FOWLER K., 2006. *The influence of male and female eyespan on fertility in the stalk-eyed fly, Cyrtodiopsis dalmanni*. Anim. Beh. 72, 1363-1369.
- TOMKINS J. L., RADWAN J., KOTIAHO J. S., TREGENZA T. 2004. *Genic capture and resolving the lek paradox*. Trends Ecol. Evol. 19, 323-328.
- ZAHAVI A. 1975. *Mate selection - a selection for a handicap*. J. Theor. Biol. 53, 205-14.