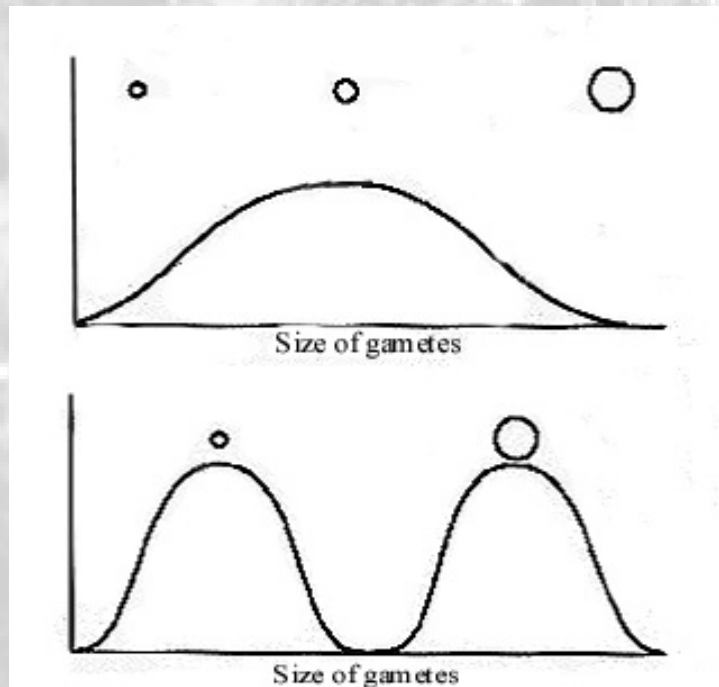


Spolni konflikti i spolna selekcija



Spolni konflikti i spolna selekcija

Između mužjaka i ženki postoje sukobi interesa vezani za izbor partnera, opskrbu zigote hranom, brigu za oplođena jaja i mlade



U životinjskom svijetu prisutna je **anizogamija** – razlika u veličini spolnih gameta. Evolucija je išla u pravcu ekstrema (veliki broj malih energetski “jeftinih” gameta, ili mali broj velikih hranjivima bogatih gameta). Srednje velike gamete nisu opstale jer su bile lošije rješenje od malih ili velikih (nedovoljno male da bi bile jeftine; nedovoljno velike da bi osiguravale dovoljno hranjiva i uspjeh embrija).

Mužjaci i ženke - razlike

Temeljna razlika između mužjaka i ženki je u veličini njihovih gameta (anizogamna spolna reprodukcija podrazumijeva parazitiranje velikog jaja od strane malog spermija)

Prema tome, ženka u svakog potomka ulaže više resursa, a mužjak nastoji iskoristiti ženkin ulog

MUŽJACI

Veliki reproduktivni potencijal (5 ml ljudskog sjemena može oploditi 500 milijuna žena)

Konstantna proizvodnja gameta

Sklonost promiskuitetnom ponašanju (oploditi što više ženki)

Sklonost minimalnom ulaganju u potomstvo

ŽENKE

Mali reproduktivni potencijal (osobito kod sisavaca – razdoblje trudnoće)

Proizvodnja gameta periodična

Sklonost monogamnom ponašanju

Izbirljivost u pogledu partnera

Ženke su oskudan resurs

Mužjaci potencijalno mogu oplodivati jaja većom brzinom nego što ih ženke proizvode, pa su ženke oskudan resurs za koji se mužjaci natječu

$$\text{REPRODUKTIVNI NAPOR} = \text{NAPOR PARENJA} + \text{RODITELJSKI NAPOR}$$

SPOL	POVEĆANJE REPRODUKTIVNOG USPJEHA	DOMINANTNI NAPOR
Mužjak	Oploditi što više različitih ženki	Napor parenja
Ženka	Što više povećati stopu ulaganja u jaja i potomke	Roditeljski napor

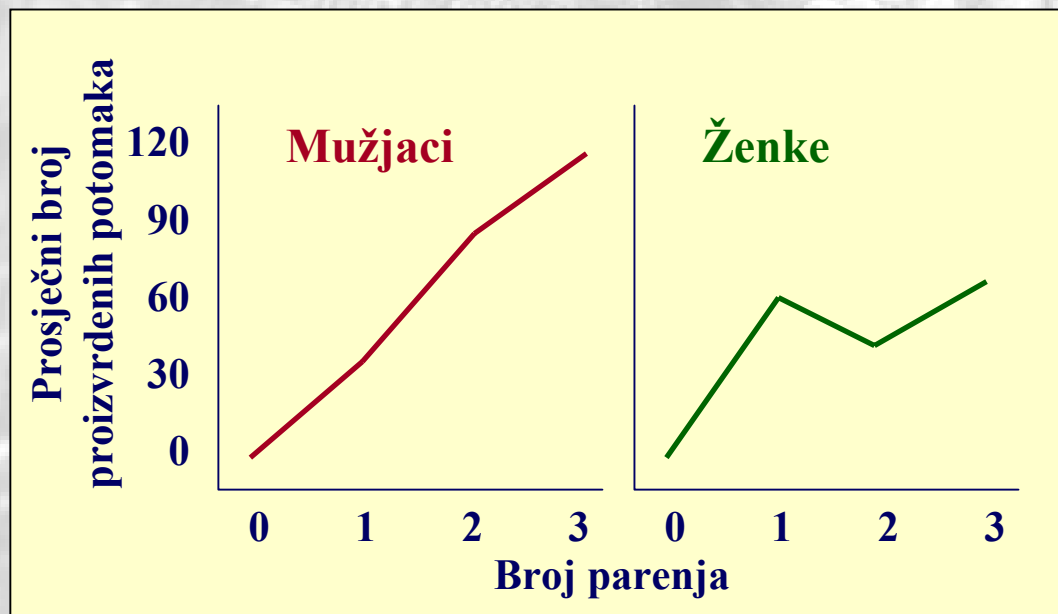
Mužjaci obično imaju znatno veću potencijalnu stopu reprodukcije od ženki

Maksimalni broj potomaka proizveden tijekom životnog vijeka

VRSTA	MUŽJAK	ŽENKA
Morski slon	100	8
Crveni jelen	24	14
Kittiwakeov galeb	26	28
Čovjek	888	69



Primjer: Reproductivni uspjeh mužjaka i ženki vinske mušice (*Drosophila melanogaster*)

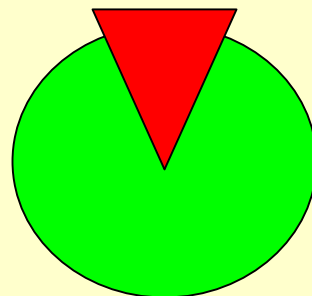
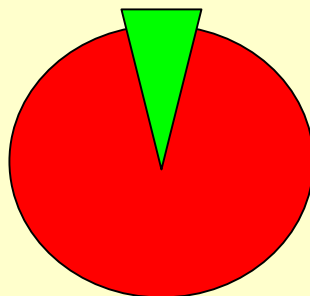


Jednaki broj mužjaka i ženki vinske mušice stavljen je u bocu. Potom je praćen broj parenja svake od jedinki, kao i broj potomaka proizveden po svakoj jedinki (pomoću genetičkih markera). Reproductivni uspjeh mužjaka povećavao se s brojem parenja, dok to nije bio slučaj kod ženki

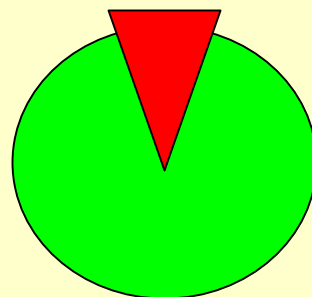
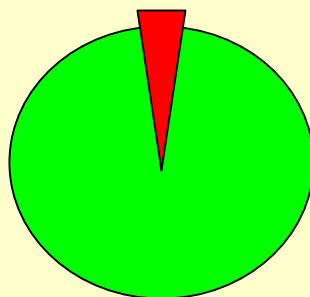
 **Reproduktivni napor**

 **Roditeljski napor**

MUŽJACI



ŽENKE



TIP PARENJA:

**Promiskuitet ili
poligamija**

Monogamija

**INTEZITET SPOLNE
SELEKCIJE:**

Vrlo velik

Manji

Općenito, mušjaci ulažu puno više energije u napor parenja u odnosu na ženke. Ipak, relativna veličina roditeljskog napora, kao i jačina spolne selekcije ovisne su o tipu parenja. Kod monogamnih vrsta raspodjela reproduktivnog napora je vrlo slična kod mužjaka i ženki, a spolna selekcija slabija, nego što je to u slučaju promiskuiteta i/ili poligamije

Omjer spolova: Zašto je u prirodi omjer spolova 1:1?

Ako jedan mužjak može oploditi puno ženki, zašto omjer spolova nije npr. 1:20 u korist ženki? (ovakav bi omjer osigurao veći reprodukcijski uspjeh populacije)

Reproduktivni je uspjeh uvijek veći kod rjeđeg spola

R.A. Fisher (1930) je prvi pokazao da se 1:1 omjer spolova može objasniti selekcijom na razini jedinki (nije važna **dobrobit za populaciju**, već **dobrobit za jedinku** ili još preciznije **dobrobit za gene**)

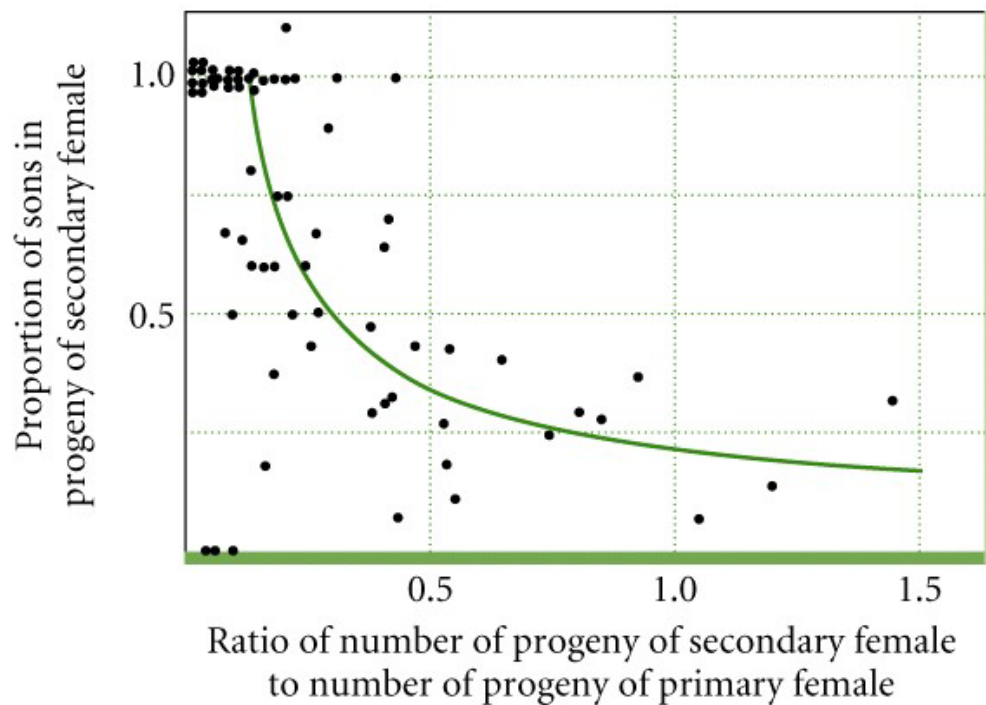
Organizmi mogu manipulirati s omjerom spolova

1. Lokalna kompeticija za parenjem

Kada su braća u kompeticiji za ostvarenje parenja, omjer spolova će biti pomaknut na stranu ženki (za majku sinovi imaju manju vrijednost od kćeri)

Primjer: Parazitoidna osa

Parazitoidne ose polažu jaje u ličinke drugih kukaca. Iz jaja prve ženke izvalit će se uglavnom ženke koje će oploditi nekoliko njenih sinova. Kada u istu ličinku jaja polaže druga ženka ose, tada će spol njenih potomaka ovisiti o broju jaja. Iz malog broja jaja izvalit će se sami sinovi (ima dovoljno kćeri od prve ženke), dok će kod velikog broja jaja sinova biti svega 10% (postoji opasnost od kompeticije između njenih sinova i sinova prve ženke)



2. Majčinska kondicija

Postoji direktna veza između majčine kompeticijske sposobnosti i očekivanog reproduktivnog uspjeha njenog sina (dominantne ženke crvenog jelena proizvode uglavnom sinove)

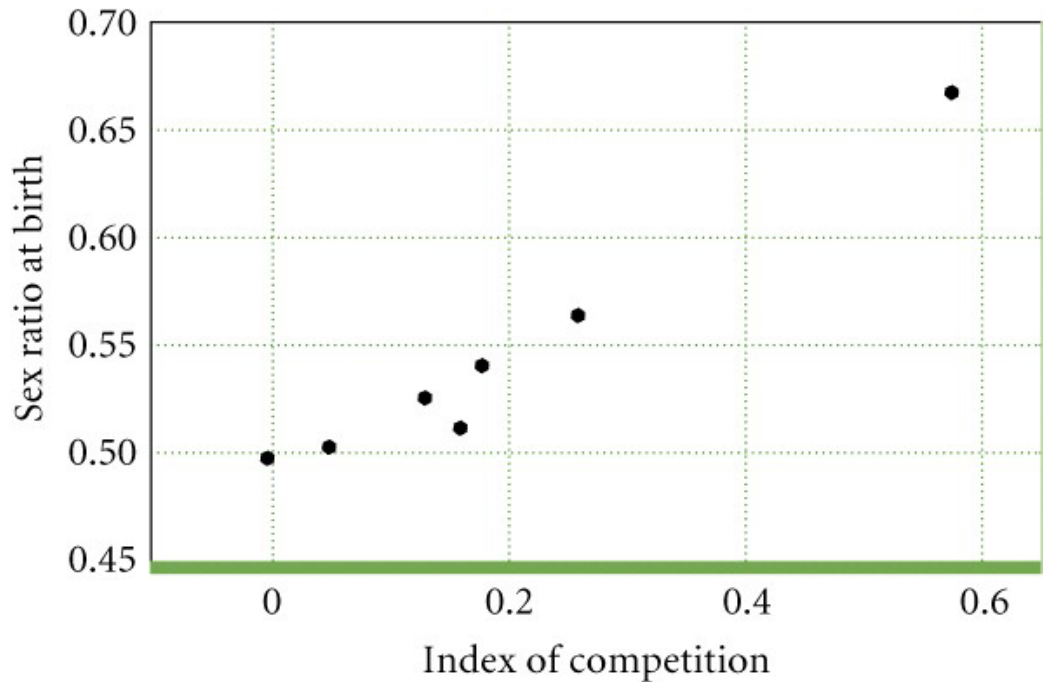
3. Lokalna kompeticija za resursima ili lokalno povećanje resursa

Kod mnogih je sisavaca rasprostranjenje ženki manje izraženo nego rasprostranjenje mužjaka, pa kćeri ostaju uz majku što za nju može biti pozitivno ili negativno

- A) Kćeri mogu biti kompetitori majci za hranu (ulaganje u druge kćeri je čisti gubitak)
- B) Kćeri mogu pomagati majci u traženju hrane i podizanju mladih, pa će ženski spol imati za majku veću vrijednost

4. Populacijski omjer spolova

Pomak omjera spolova u korist mužjaka u jednom gnijezdu može biti rezultat obrnutog pomaka u drugom gnijezdu (omjer spolova u cijeloj populaciji je 1:1)



Lokalna kompeticija za resursima

Primjer: Primati

Kod više rodova primata je u uvjetima veće kompeticije za hranom utvrđen pomak prema većij proizvodnji sinova. Naime, sinovi napuštaju majku (rasprostranjuju se na veće udaljenosti), dok kćeri ostaju u blizini majke i postaju joj kompetitori za resurse

4. Populacijski omjer spolova

Pomak omjera spolova u korist mužjaka u jednom gnijezdu može biti rezultat obrnutog pomaka u drugom gnijezdu (omjer spolova u cijeloj populaciji je 1:1)

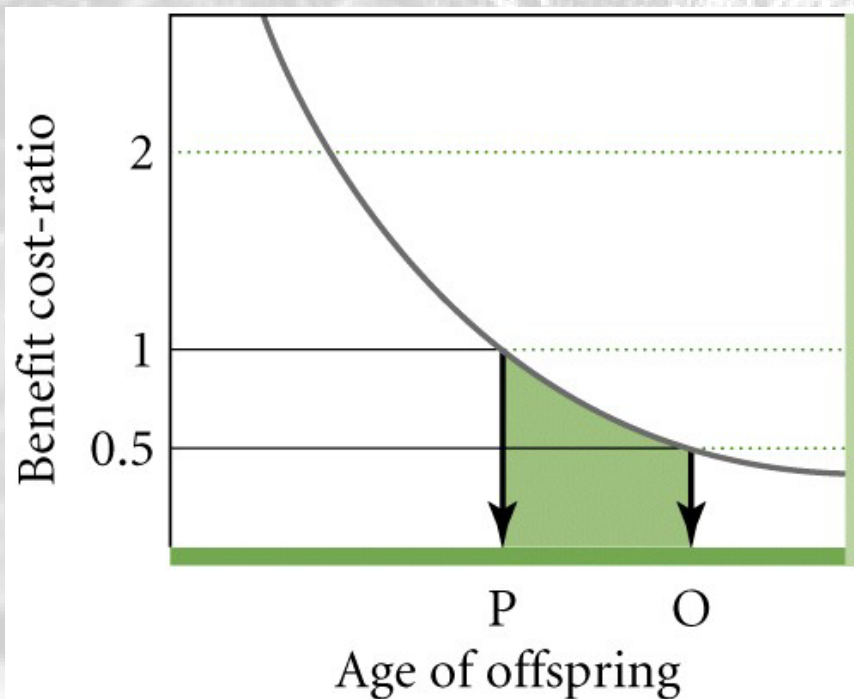
Konflikt između roditelja i potomaka

Optimalna razina roditeljskog ulaganja može se razlikovati za roditelje i njihovo potomstvo

U većini slučajeva se interesi roditelja i potomaka podudaraju (s aspekta fitnessa) – kada su potomci uspješni, uspješni su i geni njihovih roditelja

Međutim, kada sebična akumulacija resursa od strane jednog potomka reducira ukupni fekunditet roditelja, interesi roditelja i potomaka mogu postati konfliktni

Svaki čin roditeljske brige smanjuje potencijalni broj budućih potomaka (odgođeno sljedeće parenje, preživljavanje roditelja itd.)



Sa starošću potomaka omjer između koristi i cijene za roditelje zbog pružanja roditeljske brige opada (potomci su sve sposobniji za samostalnu brigu o sebi)

Sa stanovišta roditelja svi su njegovi potomci (sadašnji i budući) genetički jednaki, pa bi roditelj kada omjer koris/cijena padne ispod 1 trebao prestati pružati roditeljsku brigu u korist stvaranja novih potomaka

Budući da braća (sestre) imaju koeficijent srodnosti 0.5 (sami nose dvostruko više svojih gena nego što ih nose njihova braća ili sestre), potomci nastoje pridobiti roditeljsku brigu sve dok omjer korist/cijena za roditelja ne padne na 0.5. Ova razlika (razdoblje od dobi potomka kod koje je $K/C = 1$ do dobi potomka kod koje je $K/C = 0.5$) je razdoblje konflikta između roditelja i potomaka (npr. razdoblje odbijanja mladih od sise kod sisavaca)

Spolna selekcija

Spolna selekcija je selekcija onih značajki čija je isključiva funkcija povećanje uspjeha u parenju

Spolna selekcija funkcionira na dva načina koja često djeluju istovremeno:

1. Favorizira sposobnost jednog spola (obično muškog) u kompeticiji s drugim jedinkama istog spola (**unutar-spolna selekcija**)
2. Favorizira one značajke jednog spola koje privlače drugi spol (**među-spolna selekcija**)

Intezitet spolne selekcije ovisi o stupnju kompeticije za ostvarivanje parenja, a to ovisi o dva faktora:

1. Razlici u **roditeljskom naporu** između spolova (sličan roditeljski napor – slabija selekcija)
2. Omjeru između mužjaka i ženki koji su u danom vremenu spremni za parenje (**operacionalni omjer spolova**). Ako je spremnost za parenje sinkronizirana u oba spola – selekcija je manja

Vatreni (strastveni) mužjaci

Osim očite i dramatične borbe za ženke, mužjaci se mogu natjecati i na manje očite, često neobične načine koji, međutim, nisu manje efikasni

Primjeri:

- specijalno građeni penis
- “pojas nevinosti”
- homoseksualna kopulacija (probijanje stijeneke tijela)
- kompeticija sperme
- antiafrodisijaci



Penis kod jedne vrste
jednokrilca



Nevoljke (izbirljive) ženke

Ulog ženke u zigoti je znatno veći od uloga mužjaka, pa su ženke vrlo izbirljive u izboru partnera. Ako nešto krene loše ženka gubi skupu jajnu stanicu, treba čekati novo vremesko razdoblje kada će opet biti spremna za parenje (mužjak ne gubi ništa osim “jeftinih” spermija)

Ženka izabire mužjaka ne temelju:

- 1. Materijalnih (negenetičkih) koristi**
- 2. Genetičkih koristi**

1. Negenetičke koristi (resursi i roditeljska briga)

- A) Obrana teritorija koji sadrži resurse hrane (mužjaci se često bore za teritorij koji je bogat hranom)
- B) “Udvaračko hranjenje” (kukci)
- C) Pomoć u hranjenju i odgoju mladih ili hranjenju ženke na gnijezdu (ptice)

A) Obrana teritorija

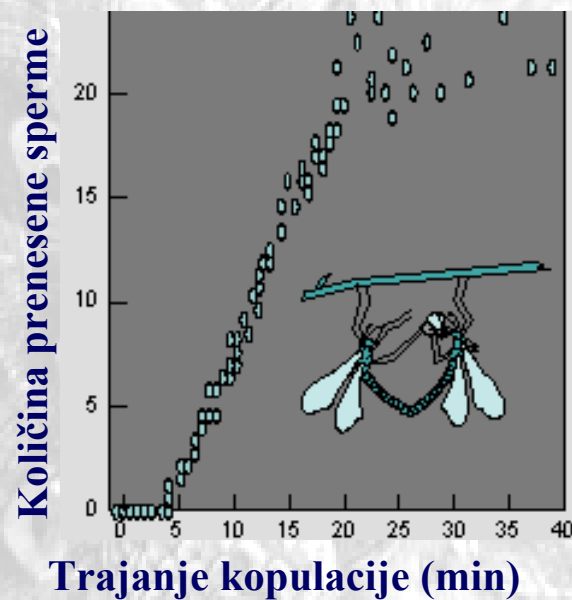
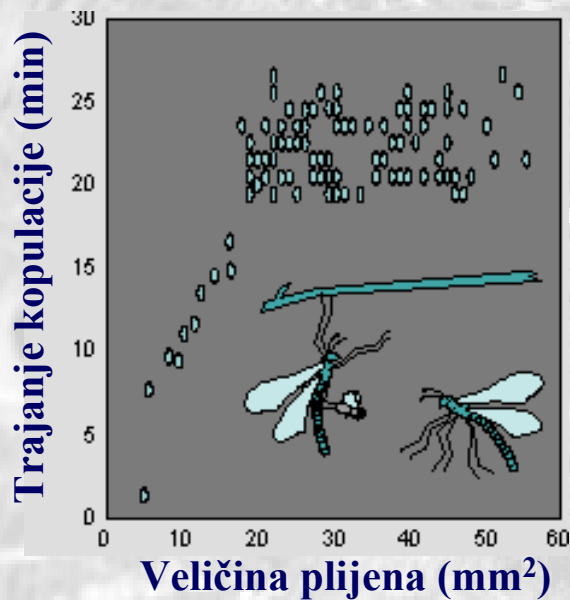
Mužjaci se međusobno bore i brane teritorije koji sadrže resurse hrane, dobra skloništa i druge kvalitete koje garantiraju uspjeh u podizanju mladih. Ženka je u prilici da izabere mužjaka koji je osvojio kvalitetan teritorij.

Ovaj tip negenetičke koristi je čest u prirodi: žabe, ribe, gmazovi, ptice



B) “Udvaračko hranjenje”

Česta pojava kod kukaca gdje mužjak donosi hranu ženki kako bi osigurao parenje



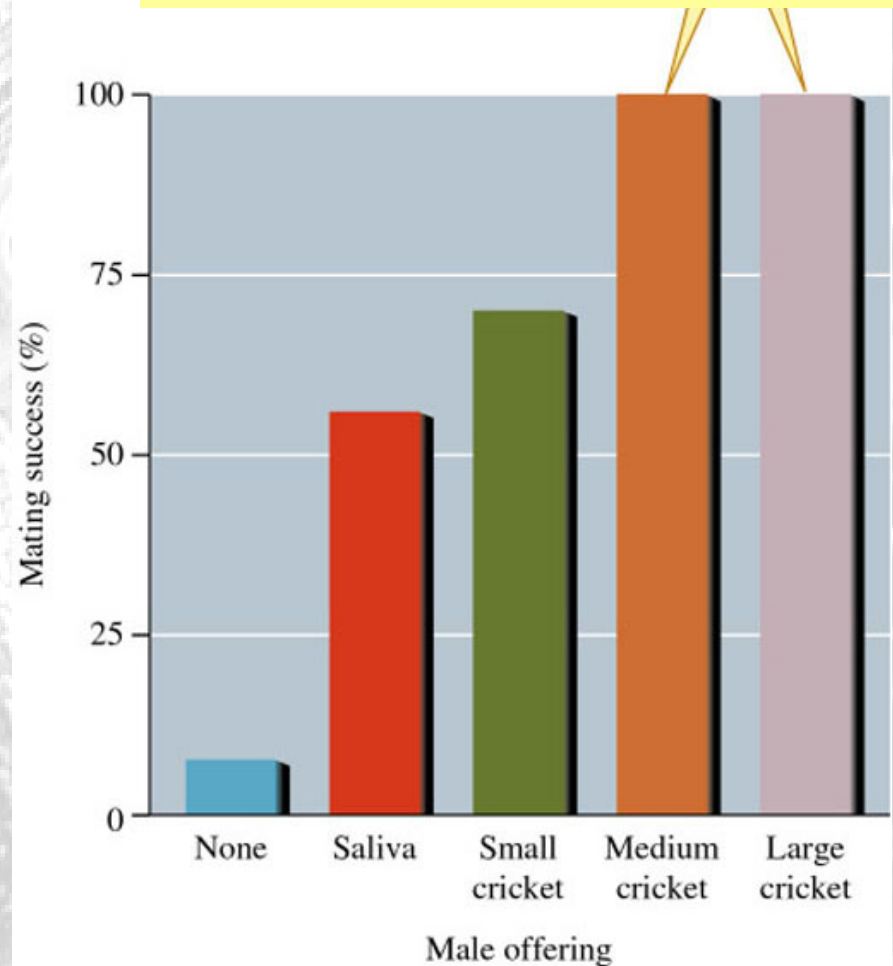
Ženka bira mužjaka koji donosi veći plijen. Vrijeme kopulacije biti će to duže što je plijen koji je mužjak donio ženki veći. Korist za mužjaka je veći broj oplođenih jaja.

B) “Udvaračko hranjenje”

Primjer: Škorpionska muha

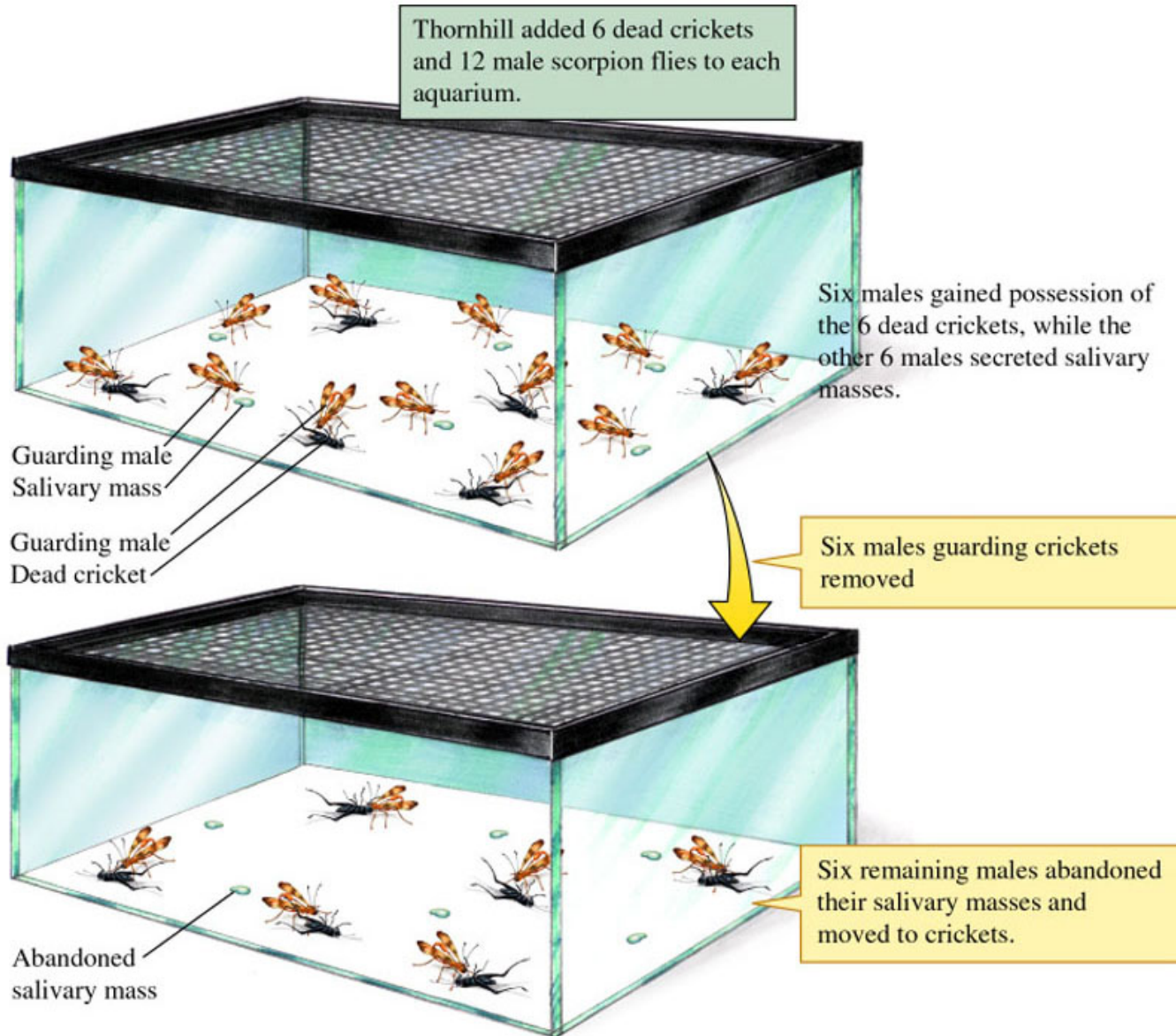


Uspješnost parenja mužjaka škorpionske muhe u ovisnosti o veličini plijena kojeg je ponudio ženki

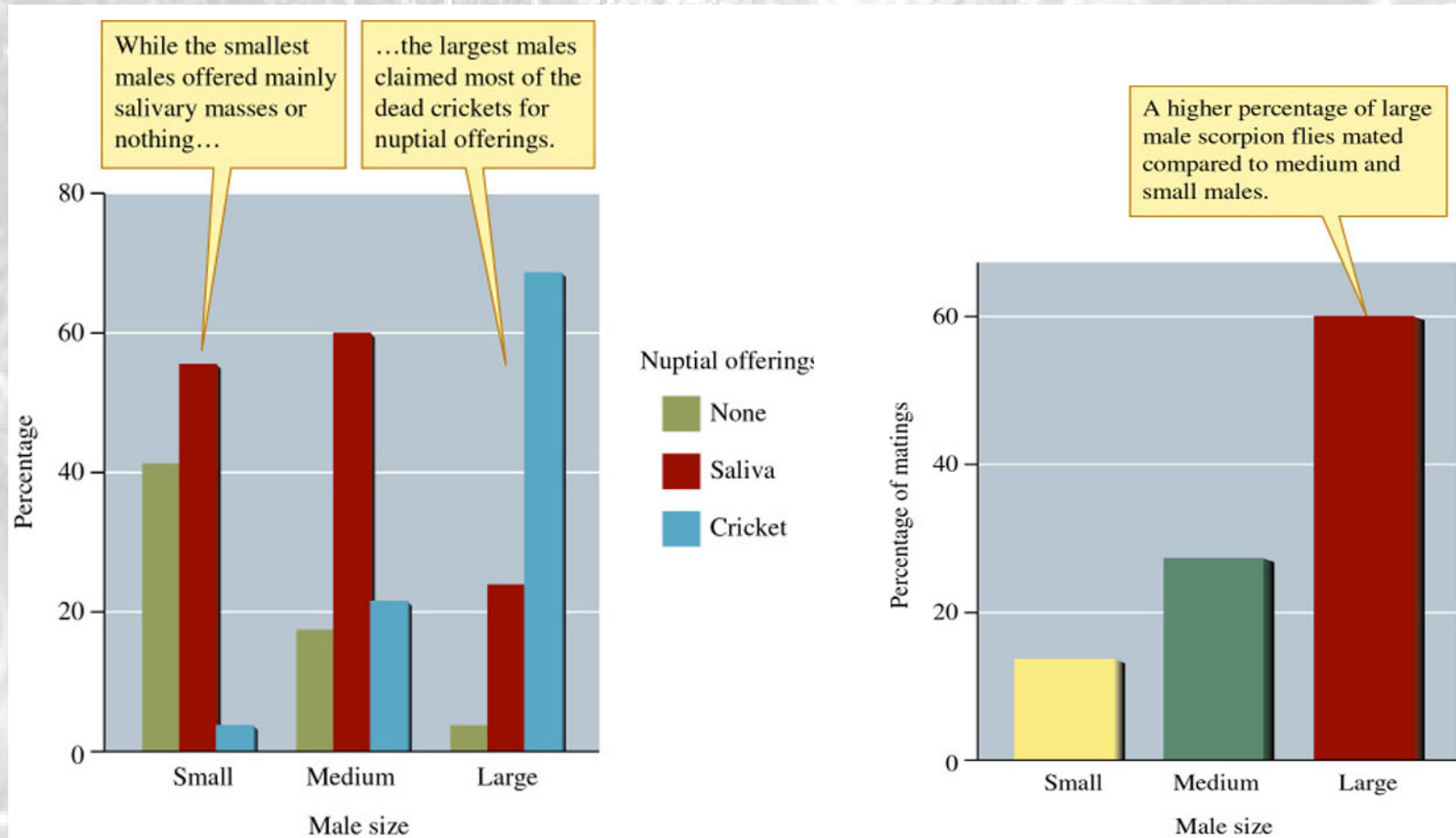




Škorpionska muha



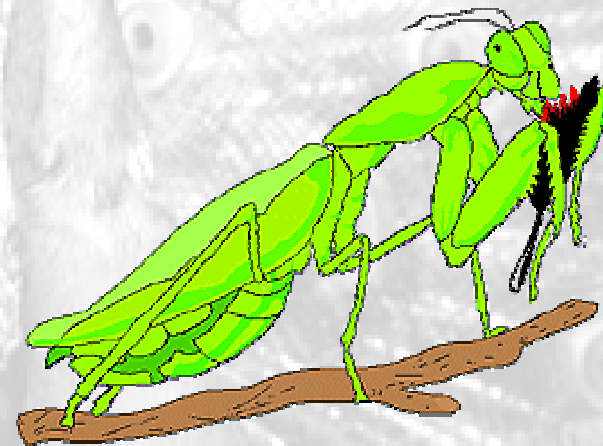
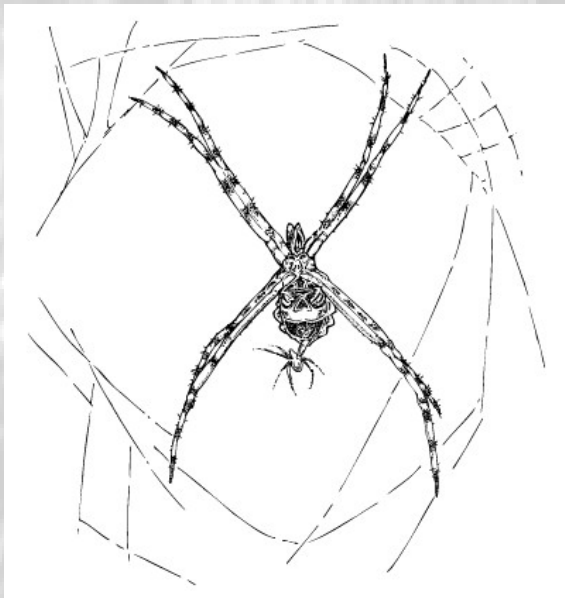
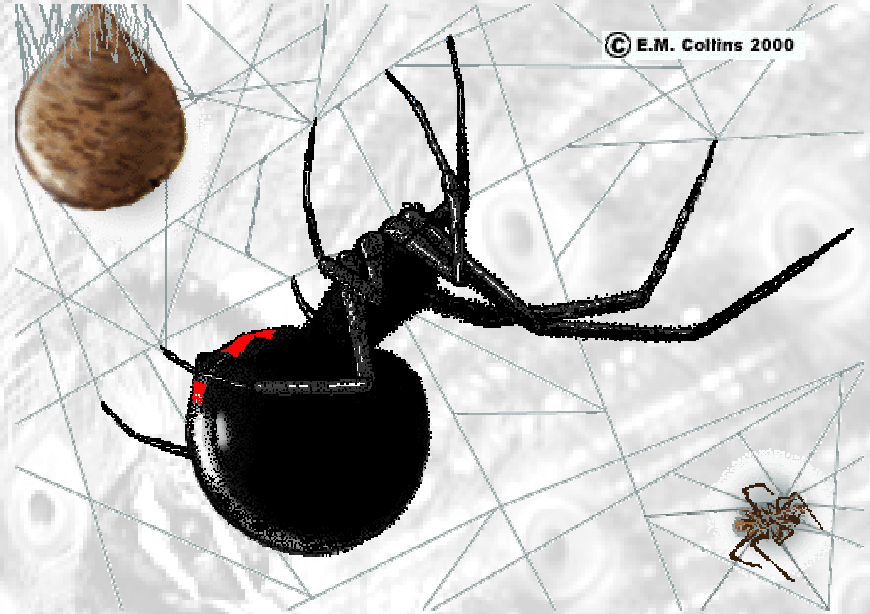
Eksperiment u kojem je 6 mrtvih cvrčaka ponuđeno 12-orici mužjaka škorpionske muhe. Šest mužjaka je osvojilo plijen i stražarilo nad njim dok je preostalih 6 proizvelo hranjivu izlučevinu sline. Kada je 6 mužjaka koji su osvojili cvrčke uklonjeno preostalih 6 mužjaka je ostavilo izlučevine sline i prebacilo se na cvrčke.



Između veličine ponuđenog plijena i veličine mužjaka postoji jasna korelacija, pa najveći broj parenja ostvare veliki mužjaci

“Spolni suicid”

Ekstremni slučaj “udvaračkog hranjenja” je “spolni suicid”, tj. kada mužjak žrtvuje sebe za svoj “genetički život” (kod nekih pauka i bogomoljke ženka u tijeku ili na kraju spolnog čina pojede mužjaka)



C) Pomoć u hranjenju i odgoju mladih ili hranjnjne ženke na gnijezdu

Kod nekih ptica tijekom udvaranja mužjak ritualno hrani ženku, što je za ženku test kako će se mužjak brinuti o njoj dok bude ležala na gnijezdu, te kasnije o mladima



1. Genetičke koristi

Pomoću niza značajki vezanih za izgled i ponašanje mužjaka, ženke mogu procijeniti uspješnije mužjake (nositelje “boljih gena”)

Značajke za procjenu mogu biti vrlo različite: veličina, snaga, brzina, veliki rogovi, vještina (npr. vještina gradnje gnijezda kod pletilje) itd.

Primjer: Kada su vinske mušice slobodno parile njihovi su potomci bili kompeticijski sposobniji u odnosu na potomke koji su bili rezultat prisilnog parenja (u kojem ženka nije mogla birati partnera) (Eksperiment: Linda Patridge, 1980)



**Gnijezda
pletilja**



Copyright David Essame

Ukrašavanje (kićenje)

Kako objasniti, ponekad apsurdne, ukrase na mužjacima koji im vjerojatno otežavaju preživljavanje (preveliki rogovi, šareno i dugo perje kod ptica – npr. paun, rajska ptica itd.)?



Dva su moguća odgovora:

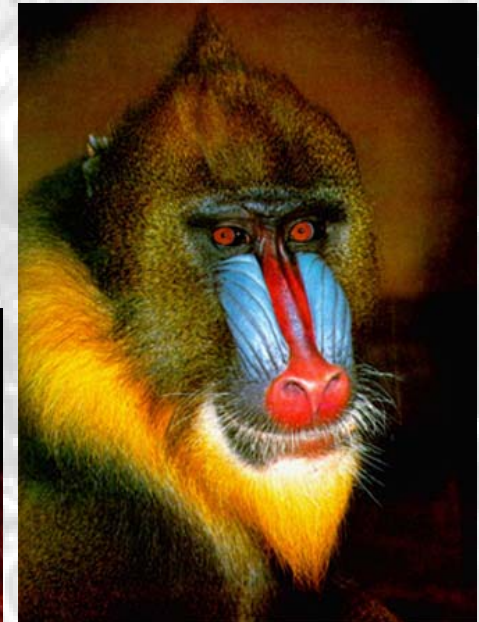
- 1. Takmičenje između mužjaka**
- 2. Selekcija od strane ženki zbog genetičke koristi**



Kako selekcija zbog genetičke koristi može proizvesti ove značajke?

Dvije su hipoteze:

- 1. Fisherova hipoteza**
- 2. “Hendikep” hipoteza**



Fisherova hipoteza

Temelj Fisherove hipoteze je kovarijanca između značajke kod mužjaka i preferencije za tu značajku kod ženki

Na primjer:

Mužjaci s dugim repom (bolji letači) $\Rightarrow$ ženke ih preferiraju

KOVARIJANCA: Favorizirani su geni za duži rep (kod mužjaka) + geni za preferiranje dužih repova mužjaka (kod ženki)

PREDNOSTI:

Mužjaci – bolji letači + veća šansa za ostvarivanje parenja

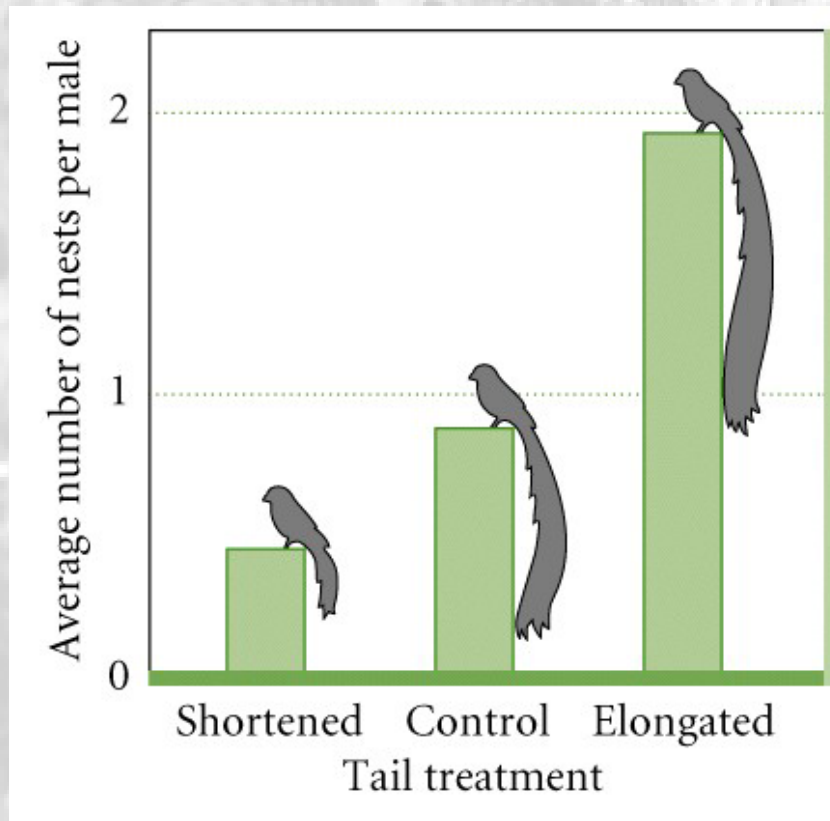
Ženke – imat će sinove koji su bolji letači i koji su privlačniji ženkama $\Rightarrow$ imat će više unuka (više prosljeđenih gena)

Favorizirana značajka može smanjiti sposobnost preživljavanja mužjaka (previše dug rep predstavlja smetnju)

Kada spolna privlačnost i smanjenje preživljavanja dođu u ravnotežu, selekcija u pravcu povećanja dužine repa će se zaustaviti

Primjer: Eksperiment s pticom dugorepom udovicom (Malta Andersson, 1982)

Mužjaci dugorepih udovica imaju ekstremno dugačke repove (ptica veličine vrapca može imati rep dugačak i do 50 cm), što je posljedica spolne selekcije



Eksperiment u kojem su repovi ptica bili umjetno skraćivani i produžavani u odnosu na kontrolu, pokazao je jasnu korelaciju između dužine repa i reproduktivnog uspjeha mužjaka (iskazan kao broj gnijezda na teritoriju mužjaka)

“Hendikep” hipoteza

(Amotz Zahavi, 1975, 1977)

Ženke preferiraju neku značajku kod mužjaka zato što je ona za mužjaka hendikep i zato siguran pokazatelj genetičke kvalitete mužjaka (npr. paunov rep)

Mužjak je sposoban razviti pune sekundarne spolne značajke jedino ukoliko je zdrav i u dobroj kondiciji (nosi “dobre” gene)



Hamilton-Zuk hipoteza (Hamilton i Zuk, 1982)

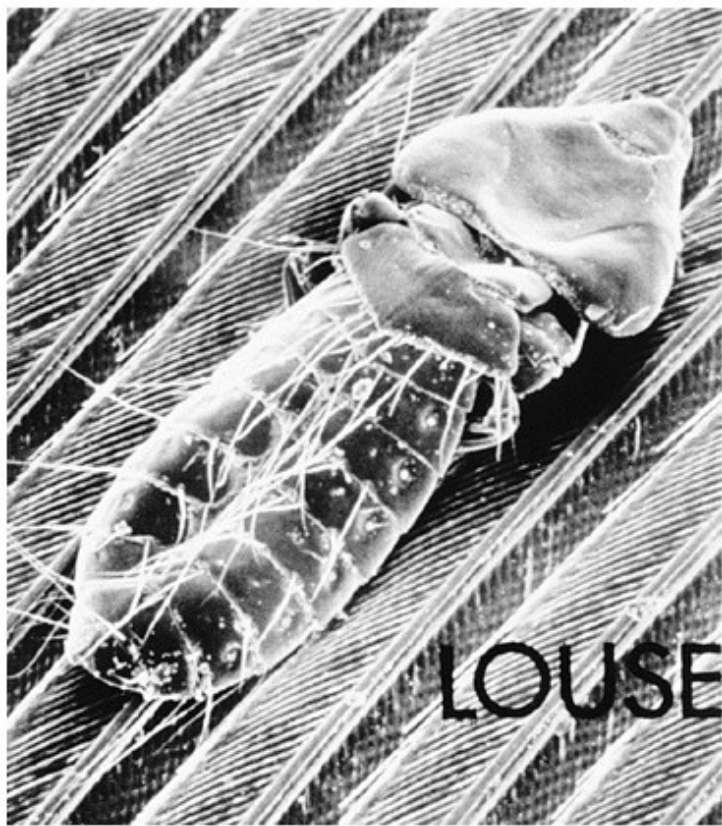
Mužjaci ptica demonstriraju dobar izgled i stanje svoga perja koje je otporno na parazite i druge bolesti uzrokovane patogenim organizmima.

Samo jedinke koje su genetički otporne na parazite će pokazivati blještavo i upadljivo obojeno perje.

Paraziti evoluiraju brzo pa su značajan faktora selekcije u pravcu genetičke otpornosti (**“parazitima posredovana spolna selekcija”**)



Brojna su opažanja i eksperimenti potvrdili da ženke biraju mužjake koji su manje izloženi parazitima

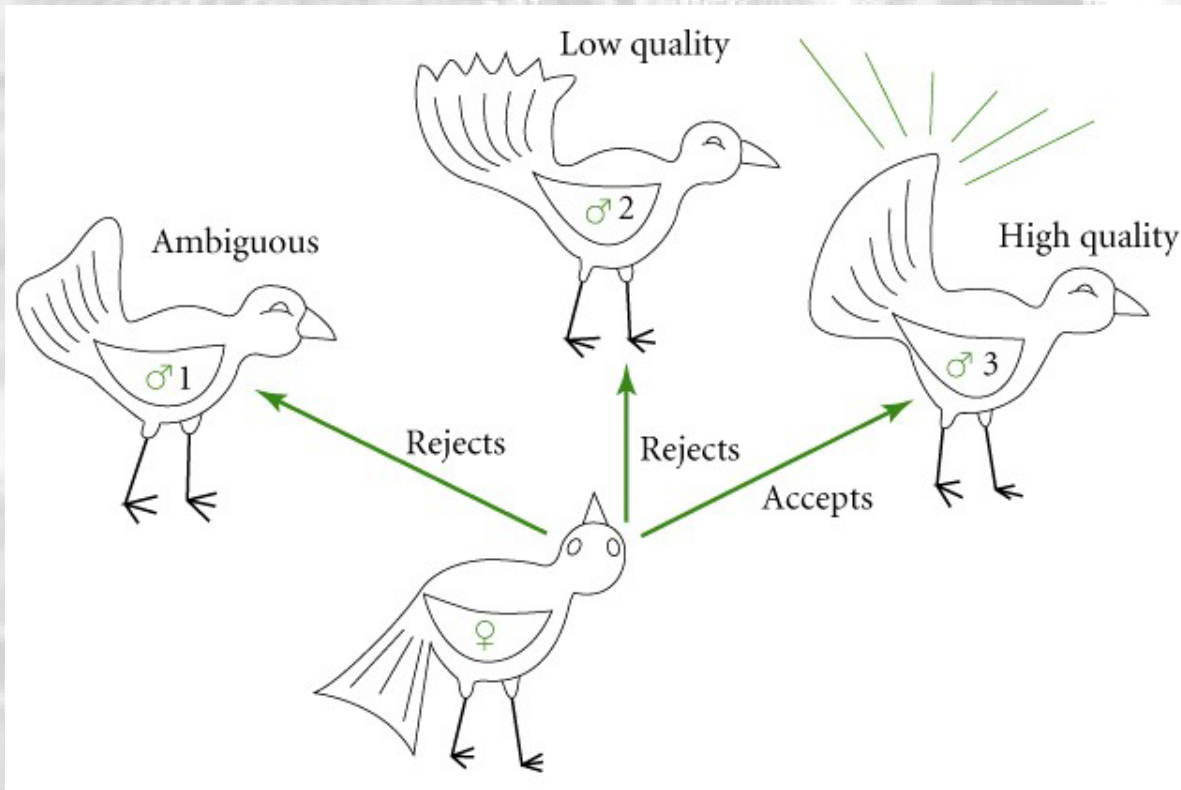


**Parazitska uš na peru ptice
(elektronski mikroskop)**



**Izgled zdravog pera (lijevo), te
umjereno (sredina) i jako (desno)
oštećenog pera djelovanjem
parazitske uši**

Preferencija mužjaka sa zdravim perjem

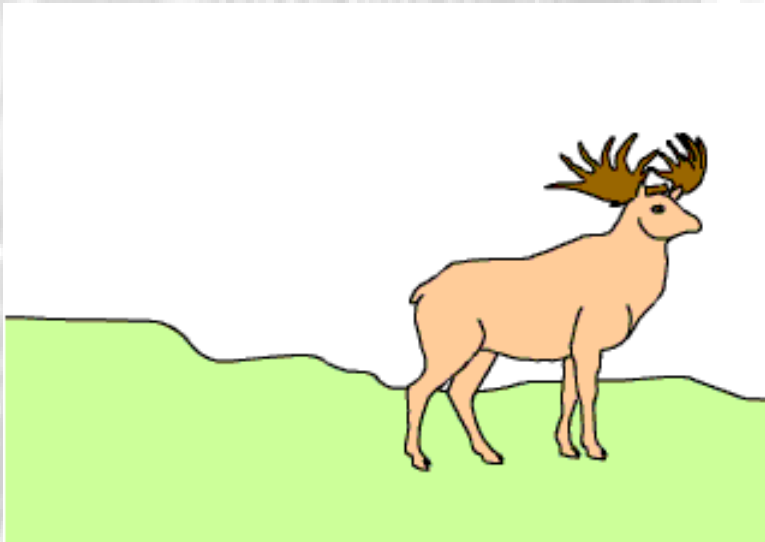


Ženka odbija mužjaka s neupadljivim repom, kao i mužjaka s velikim i upadljivim, ali očito parazitima oštećenim repom. Ženka prihvća mužjaka s velikim, upadljivim i zdravim repom

Hendikep kao uzrok nestanka vrsta?

Irski jelen - izumrla vrsta jelena

Imao je ekstremno velike rogove što se, pored niza drugih uzroka, dovodi u vezu s nestankom ove vrste



Ukrašavanje se može prenijeti s tijela na okoliš

Mužjaci nekih ptica umjesto da imaju šareno perje sakupljaju šarene predmete i s njima ukrašavaju područje svoga teritorija ili svoje gnijezdo. Ženke obilaze njihova gnijezda i izabiru najuspješnijeg mužjaka



**Ženke ove vrste preferiraju
plave predmete**

Ulaganje mužjaka

Iako su u pravilu ženke **ULAGAČI** (imaju nisku potencijalnu reproduktivnu stopu), a mužjaci **TAKMIČARI**, postoje i iznimke

Kod mnogih ptica, te nekih vodozemaca i člankonožaca oba spola podjednako ulažu u brigu o jajima, mladima, u izgradnju gnijezda itd., a ponekad se uloge i potpuno zamijene pa su mužjaci **ULAGAČI**, a ženke **TAKMIČARI** (npr. kod nekih riba)



Spolna selekcija kod ljudi



Ljudska populacija također je izložena snažnoj spolnoj selekciji (ukrašavanje žena, sve više i muškaraca; razdoblje “hodanja” kao test budućeg partnera). U novije vrijeme poželjne značajke sve više diktiraju mediji (nogometaši, manekenke, anoreksija)

Spolni konflikti

1. **Odluka o parenju** - Odluka o parenju može biti konfliktna jer se mužjak želi pariti, dok je ženka izbirljiva budući da može puno više izgubiti od mužjaka

Primjer: Škorpionska muha



Mužjak donosi poklone da bi privolio ženku na parenje, pri čemu se upušta u veliki rizik budući da hranu krade iz paukove mreže (65% strada).

Katkada ženku prisiljava na kopulaciju (tada je međutim stopa oplodnje vrlo niska)

2. **Roditeljsko ulaganje** - Dezertiranje nakon oplodnje (kod unutrašnje oplodnje mužjak može odmah dezertirati)
3. **Infanticid** - Povećava reproduktivni uspjeh mužjaka, a smanjuje ženkin
4. **Multiplo parenje** - Mužjaku donosi korist (kompeticija sperme), a ženki trošak (vrijeme, energija)

Važnost udvaranja

Udvaranje (snubljenje) ima sljedeće važne funkcije:

1. Identifikacija vrsta

Obostrana korist (npr. kreket žaba, svjetlosni signali kod krijesnica itd.)

2. Odbijanje mužjaka (takmaca) i privlačenje ženki

3. Procjena partnera

Ženka procjenjuje sposobnost mužjaka za brigu o mladima

Mužjak procjenjuje je li ženka već oplodena