Evolucija spolnog razmnožavanja

Levačić, Damjana

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:242420

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**



Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

EVOLUCIJA SPOLNOG RAZMNOŽAVANJA

EVOLUTION OF SEXUAL REPRODUCTION

SEMINARSKI RAD

Damjana Levačić

Preddiplomski studij biologije

Undergraduate study of biology

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

ZAGREB, 2017.

SADRŽAJ

1. UVOD.....1

2. OBILJEŽJA SPOLNOG RAZMNOŽAVANJA.....2

2. 1. MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE I NAČINI PONAŠANJA.....2

2. 2. MOLEKULARNA OBILJEŽJA.....2

3. ODNOS NESPOLNOG I SPOLNOG RAZMNOŽAVANJA.....4

3. 1. ŠTO JE BILO PRVO?.....4

3. 2. MESELSON EFEKT.....5

3. 3. KOLNJACI REDA BDELLOIDEA.....5

3. 4. UTJECAJ NAČINA RAZMNOŽAVANJA NA NASTANAK NOVIH VRSTA.....6

4. SPOLNI KROMOSOMI.....8

4. 1. KROMOSOMI HOMOGAMETNOG SPOLA (X I Z).....8

4. 2. KROMOSOMI HETEROGAMETNOG SPOLA (Y I W).....8

5. SPOLNA SELEKCIJA I NAČINI PARENJA.....11

5. 1. BILJNI NAČINI PARENJA.....11

5. 2. ŽIVOTINJSKI NAČINI PARENJA.....12

5. 3. SPOLNA SELEKCIJA PRIJE KOPULACIJE.....13

5. 4. MODELI SPOLNE SELEKCIJE PRIJE KOPULACIJE.....14

5. 5. RAZNOLIKOST MUŠKIH I ŽENSKIH SPOLNIH ORGANA.....15

5. 6. SPOLNA SELEKCIJA TIJEKOM I NAKON KOPULACIJE.....16

5. 7. MEHANIZMI SPOLNE SELEKCIJE TIJEKOM I NAKON KOPULACIJE.....17

6. LITERATURA.....20

7. SAŽETAK.....22

8. SUMMARY.....23

1. UVOD

Spolno razmnožavanje je zasigurno dominantna strategija razmnožavanja u dosad otkrivenom svijetu eukariota. Događaji povezani s takvim razmnožavanjem ne označavaju borbu za opstanak, već borbu mužjaka za naklonost ženke, a negativan konačan ishod nije smrt jedinke nego nedostatak potomstva. Pitamo se zašto je spolno razmnožavanje toliko popularno s obzirom da zahtijeva ulaganje veće količine energije u odnosu na nespolni način razmnožavanja. Raspoznati organizme koji se razmnožavaju spolnim putem i prepoznati na koji način to rade je često zahtjevno, ali važno za razumijevanje rasprostranjenosti i evolucije spolnog razmnožavanja. Charles Darwin je u svom djelu „The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex“ objavljenom 1871. godine postavio temelje modernog shvaćanja mehanizama spolne selekcije, koja dovodi do rekombinacije gena te prilagodbe i razvoja novih vrsta. U posljednjih 150 godina došlo je do značajnog razvoja tehnologije i boljeg razumijevanja važnosti spolne selekcije i njezinog snažnog utjecaja na određene razvojne linije. Jedna je od najznačajnijih sila evolucije i odgovorna je, između ostalog, za više od polovice ukupne selekcije koja je dovela do razvoja ljudske vrste kakvu danas poznajemo.

2. OBILJEŽJA SPOLNOG RAZMNOŽAVANJA

Dokazati razmnožava li se određena vrsta spolno, kada i gdje se to događa (pri čemu dolazi do rekombinacije gena) najčešće je vrlo zahtjevno. Često je teško odijeliti vrste koje se spolno razmnožavaju toliko rijetko, da se naizgled čine klonovima i pripadaju fakultativno aseksualnim vrstama, od onih koje se razmnožavaju isključivo nespolno. Postoji nekoliko načina na koje se direktno mogu prepoznati obilježja karakteristična za spolni način razmnožavanja. Tradicionalno se u svrhu dokaza koriste fizička odnosno morfološka obilježja, a u najnovijim istraživanjima znanstvenici se prvenstveno oslanjaju na molekularna obilježja, gene za sposobnost spolnog razmnožavanja (Schurko i sur. 2008).

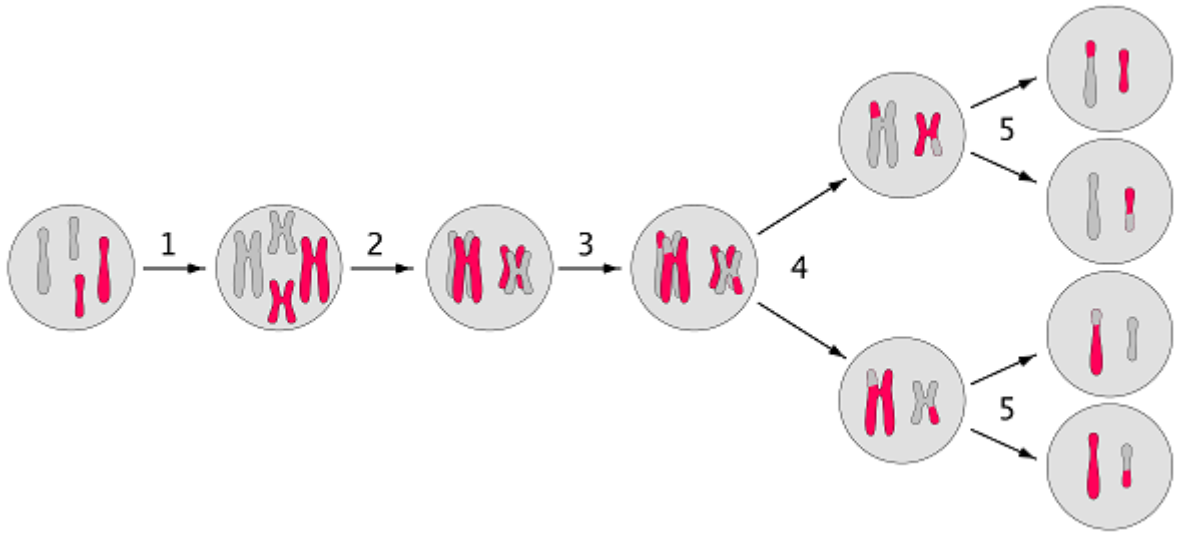
2. 1. MORFOLOŠKE KARAKTERISTIKE I NAČINI PONAŠANJA

Promatrajući vanjski izgled i proučavajući ponašanje vrsta za koje se sumnja da se razmnožavaju spolno, možemo se približiti zaključku, ali ne nužno i zaključiti da se određena vrsta razmnožava spolno. Prisutnost mužjaka prvi je pokazatelj moguće sposobnosti spolnog razmnožavanja, no nije nužan dokaz s obzirom da postoje obligatno aseksualne skupine kod kojih se pojavljuju mužjaci. Primjer su grinje iz reda Oribatida kod kojih rijetko prisutni mužjaci najčešće nisu spolno funkcionalni. Za dokazivanje spolnog razmnožavanja nužan je dokaz da prisutni mužjaci stvaraju živuće spermije te tako genetski sudjeluju u stvaraju potomstva. Uz ovaj, postoji još nekoliko znakova koji ukazuju na mogućnost spolnog razmnožavanja kao što su spolni organi potrebni za parenje, kopulacija kao fizički čin, stvaranje feromona i dr. Iako opažanje takvih znakova navodi na zaključak da se vrsta razmnožava spolno, nije i nužan dokaz. Postoje alternativna objašnjenja za takvo ponašanje, primjerice prisutnost mužjaka ne znači nužno vijabilnu spermu; neki oblici partenogeneze zahtjevaju donora sperme i kopulaciju iako otac genski ne doprinosi potomstvu (Schurko i sur. 2008). Spolni dimorfizam mužjaka i ženke (razlike u boji, obliku tijela, ponašanju) čest je indikator spolnog razmnožavanja te na njega uvelike utječe spolna selekcija (Frank i Crespi 2011).

2. 2. MOLEKULARNA OBILJEŽJA

Geni su funkcionalne jedinice koje kodiraju proteine potrebne za svu raznolikost procesa jednog organizma, pa tako postoje i geni koji kodiraju rekombinaciju i segregaciju kao ključne elemente spolnog razmnožavanja. Proučavanje načina razmnožavanja određene vrste

najčešće uključuje pretraživanje cijelog genoma u potrazi za genima odgovorima za središnji stanični proces uključen u spolno razmnožavanje poznat pod nazivom mejoza (sl. 1). Prilikom tog procesa homologni parovi kromosoma formiraju bivalente fizički povezane sinapsama što upućuje na rekombinaciju između sestrinskih kromatida u bivalentu. U nedostatku mejoze i spolnog razmnožavanja može doći do degradacije homolognih parova kromosoma što se smatra objašnjenjem zašto skupine koje su napustile spolni način razmnožavanja imaju heterozigotni kariotip i nesparene kromosome. Prisutnost gena koji kodiraju procese u mejozi kod evolucijski rano odvojenih protista, navodi se kao indicija da se spolno razmnožavanje razvilo vrlo rano u evoluciji eukariota, prije otprilike 2 milijarde godina (Schurko i sur. 2008).



Slika 1. Mejoza, bivalenti i rekombinacija

(preuzeto s www.study.com)

Prilikom spolnog razmnožavanja pruža se mogućnost štetnim transpozonima da se šire populacijom, iz čega slijedi da se nespolnim razmnožavanjem sprječava njihovo širenje. No, to znači da organizmi koji se razmnožavaju nespolno moraju imati mehanizme koji sprječavaju njihovu akumulaciju i nekontroliranu proliferaciju. Kako bi mogli opstati kao vrsta moraju u potpunosti eliminirati takve transpozone iz populacije. Prisutnost transpozona upućuje na spolno razmnožavanje (Schurko i sur. 2008).

3. ODNOS NESPOLNOG I SPOLNOG RAZMNOŽAVANJA

Pretpostavka da je rekombinacija jedina razlika između vrsta sa spolnim i nespolnim načinom razmnožavanja ne navodi na pravilne zaključke. Zbog nedostatka sparivanja kromosoma u mejozi i rekombinacije, genom vrste s nespolnom reprodukcijom je podložniji duplikaciji i preraspodijeli gena. Takvi događaji imaju ulogu u adaptivnoj evoluciji nespolne vrste i kompenziraju nedostatak rekombinacije. Prilikom definiranja vrste kažemo da istoj vrsti pripadaju organizmi populacije koji se međusobno razmnožavaju, što se ne može primijeniti na nespolne vrste s obzirom da su sve njihove jedinke reproduktivno izolirana bića (Barraclough i sur. 2003).

3. 1. ŠTO JE BILO PRVO?

Razne teorije o načinima i važnosti razmnožavanja se slažu u jednom, a to je da je spolni način razmnožavanja ključan za dugoročni opstanak određene razvojne linije. Bez obzira na to, nespolni način razmnožavanja je čest među protistima, gljivama, biljkama i nekim životinjama. Spolni način razmnožavanja je nasljedan među eukariotima i sve nespolne razvojne linije imaju pretke koji su se spolno razmnožavali. Nekoliko je načina na koje nespolne linije mogu nastati, a to su: 1. spontano podrijetlo- koje je je rezultat mutacija gena nužnih za mejozu ili promjenom ploidije koja utječe na mejozu; 2. prijelazno podrijetlo- gdje se geni za nespolno razmnožavanje mogu proširiti i transformirati cijelu spolnu populaciju, pri čemu se ona počinje razmnožavati partenogenetski; 3. zarazno podrijetlo- koje se pojavljuje kod simbiotskih mikroorganizama kao što je *Wolbachia* u tijelu člankonožaca; 4. hibridizacija- kojom dolazi do alopoliploidije koja ometa mejozu i vodi partenogenezi (Schurko i sur. 2008).

Spolni kromosomi su više puta zasebno evoluirali u biljaka i životinja. Jedan od mogućih scenarija je da vuku podrijetlo od hermafroditskih razvojnih linija. Razvili su se pomoću dva osnovna koraka prilikom prijelaza s hermafroditskog, na način života s odvojenim spolovima. Najpovoljniji evolucijski slijed počinje recesivnom mutacijom za mušku sterilnost pri čemu nastaje populacija ženki i hermafrodita. Zatim se pojavljuje dominantna mutacija među hermafroditima za žensku sterilnost pri čemu nastaju mužjaci. Do ovog evolucijskog slijeda dolazi kada su lokusi za sterilnost usko povezani i formiraju novi Y kromosom (Bachtrog i sur. 2011).

3. 2. MESELSON EFEKT

Mjerenjem količine i frekvencije pojavljivanja različitih alela unutar jednog lokusa se može razlikovati spolna od nespolne reprodukcije. Rezultat rekombinacije u mejozi je niska raznolikost alela jednog lokusa, dok prilikom nedostatka rekombinacije aleli evoluiraju zasebno jedan od drugog te se razvija njihova veća raznolikost. Smatra se da su drevni aseksualni organizmi povećali raznolikost alela u odnosu na njihove srodnike sa spolnim razmnožavanjem te je akumulacijom mutacija došlo do nepodudarnosti i prenamjene funkcije alela. Zbog toga takvi organizmi imaju najbliže srodnike u drugom taksonu.

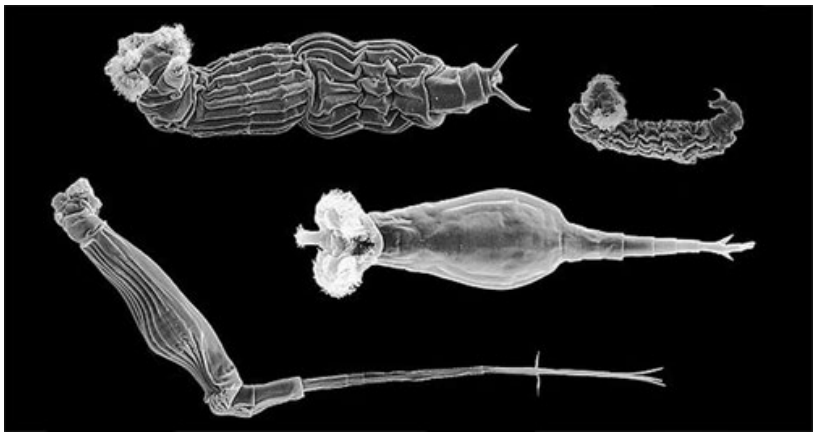
Teorija je testirana i potvrđena na kolnjacima, no najnovija istraživanja su pokazala da je kod njih vjerojatno došlo do duplikacije cijelog genoma. Zasebni razvoja dupliciranih kromosomskih parova se može netočno interpretirati kao visoka raznolikost alela i Meselson efekt. Upravo to nas navodi na zaključak da sama visoka raznolikost alela se ne može uzeti kao konačni dokaz drevne aseksualnosti.

Mitotska rekombinacija je također zabilježena kod aseksualnih organizama i može sniziti vrijednosti raznolikosti alela ispod očekivanih za organizme kod kojih nema mejotske rekombinacije (Schurko i sur. 2008).

3. 3. KOLNJACI RAZREDA BDELLOIDEA

Beskralježnjaci koljena Rotifera (kolnjaci) i razreda Bdelloidea često se uzimaju kao primjer drevnih organizama s isključivo nespolnim razmnožavanjem. Najstariji pronađeni fosili tih organizama su ženke stare oko 35 milijuna godina, te su molekularne analize njihovih alela pokazale da su se vjerojatno i tada razmnožavali nespolno s izuzetkom povremenog i vrlo rijetkog spolnog razmnožavanja (Hillis 2007).

Između vrsta razreda Bdelloidea postoje jasne morfološke razlike slične razlikama vrsta koje se razmnožavaju spolno (sl. 2). Raspoređuju se u specifične klastere na temelju sekvenci mitohondrijskih gena (Barraclough i sur. 2003).



Slika 2. Kolnjaci razreda Bdelloidea

(preuzeto s www.blogs.discovermagazine.com)

Smrtonosne mutacije se nakupljaju u genomu, a iz njega se filtriraju prilikom rekombinacije gena. Nedostatkom rekombinacije kod organizama s nespolnim razmnožavanjem dolazi do fenomena zvanog „Muller's Ratchet“. Svakom generacijom se nakuplja sve više štetnih mutacija bez mogućnosti njihovog uklanjanja. Zbog toga se smatra da je za dugoročnu egzistenciju vrste nužna povremena spolna rekombinacija. No, kolnjaci razreda Bdelloidea se smatraju izuzetkom ovog pravila s obzirom da mužjaci nikad nisu zabilježeni, kao ni ikakav oblik mejoze (Hillis 2007).

Nakupljanje štetnih transpozona (TEs), vrste s nespolnim razmnožavanjem bi trebalo dovesti do izumiranja, no to nije tako zbog toga što one imaju mehanizme za sprječavanje akumulacije i proliferacije tih transpozona. Smatra se da je velika efektivna populacija ovih kolnjaka također važna značajka koje omogućuje eliminaciju dotičnih pokretnih genetičkih elemenata (Schurko i sur. 2008).

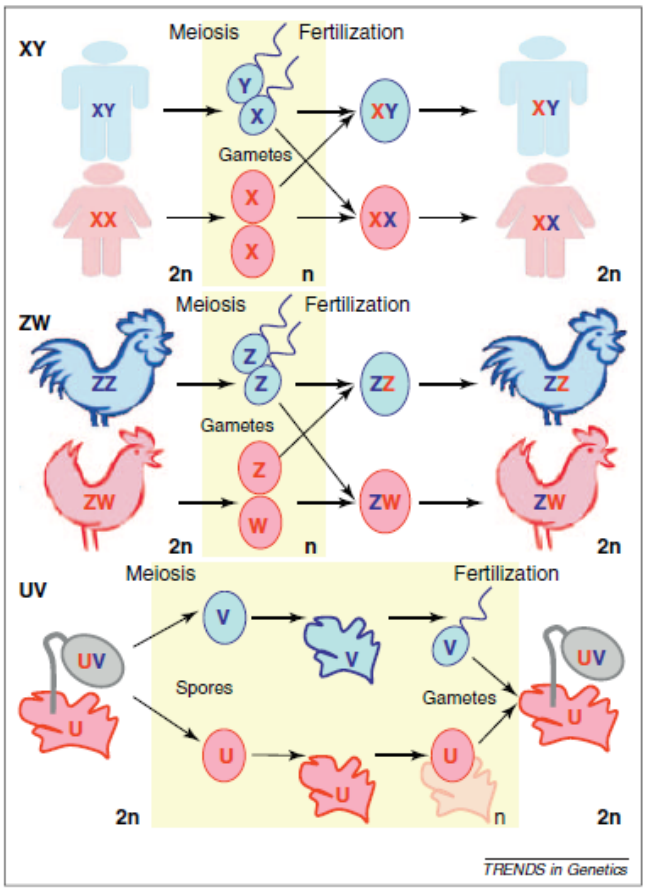
3. 4. UTJECAJ NAČINA RAZMOŽAVANJA NA NASTANAK NOVIH VRSTA

Genska rekombinacija između jedinki koja se događa prilikom spolnog razmnožavanja, ključna je za održavanje organizama jedne spolne zajednice međusobno sličnima. Kako se nove mutacije fiksiraju unutar vrste dolazi do njenih promjena kao skupine, a jedinke ostaju međusobno jednako slične. Ukoliko se pojavi barijera između podgrupa populacije koja onemogućuje jedinke da se spolno razmnožavaju, podgrupe će početi zasebno evoluirati, doći će do specijacije i nastat će dvije reproduktivno izolirane vrste (Hillis 2007).

Pretpostavka je da organizmi koji se nespolno razmnožavaju razvijaju nove klastere i vrste na sličan način kao i skupine sa spolnim razmnožavanjem, da su rezultat divergentne selekcije i /ili geografske izolacije. Kod jednih i drugih je nužno ograničenje veličine populacije i zauzimanje različitih niša kako se klaster ne bi izgubio unutar nekoliko sljedećih generacija. Kod onih sa spolnim razmnožavanjem je nužna i spolna izolacija kako se genetičke razlike ne bi izgubile (Barraclough i sur. 2003).

4. SPOLNI KROMOSOMI

U prirodi nalazimo tri tipa determinacije spola na temelju spolnih kromosoma: XY sustav gdje je heterogametni spol muški, ZW sustav sa ženskim heterogametnim spolom i UV sustav kod kojeg spol određuje haploidna faza života. Na evoluciju spolnih kromosoma može utjecati nekoliko faktora uključujući: mutacije, spolnu selekciju, spolno antagonističku selekciju (selekcija u kojoj aleli imaju različiti relativni fitnes u mužjaka i ženki), stopu rekombinacije, veličinu efektivne populacije i genski konflikt. Spolni kromosomi su se razvili neovisno mnogo puta u biljaka i životinja, te je njihovo nasljeđivanje povezano sa spolom. Kromosomi U i W su ograničeni na ženke, V i Y na mužjake, a X i Z se pojavljuju kod mužjaka i ženki (sl. 3). Ključno obilježje ovih kromosoma je spolno-determinirajuća regija (SDR) koja sadrži faktore za determinaciju spola i koja se ne rekombinira u heterogametnom spolu. Ta regija može biti veličine od jednog lokusa do cijelog kromosoma (Bachtrog i sur. 2011).



Slika 3. Razlike u nasljeđivanju između XY, ZW i UV sustava spolnih kromosoma (Bachtrog i sur. 2011)

4. 1. KROMOSOMI HOMOGAMETNOG SPOLA (X I Z)

Ovi kromosomi naizgled sliče autosomima i u pravilu su bogati genima. Kako će selekcija djelovati na gene koje nose ovi kromosomi ovisi o nekoliko faktora. Oni provode dijelove svog evolucijskog života u jedinkama oba spola (sl. 2) i hemizigoti su 1/3 vremena zbog čega se štetni recesivni aleli lakše eliminiraju, a korisne recesivne mutacije se održavaju. Geni na kromosomima X i Z doživljavaju ubrzanu evoluciju što je primijećeno kod sisavaca, ptica i vinske mušice (*Drosphila melanogaster*). Smatra se da je veći razlog tome genski pomak nego adaptivna evolucija, no empirijski uzorci su kompliciranii na njih utječe mnoštvo faktora pa generalizacija nije jednostavna. Razlike u spolu utječu na spolnu selekciju pa tako i na tipove gena koje nose kromosomi X i Z čineći ih maskuliniziranima ili feminiziranima. Kromosom X je prisutan 2/3 vremena kod ženki i uvijek je hemizigotan kod mužjaka zbog čega je veća vjerojatnost da se dominantne mutacije naklonjene ženkama i recesivne mutacije naklonjene mužjacima prošire X kromosomom nego autosomom. Obrnuti uzorak je prisutan kod kromosoma Z. Ovi procesi djeluju na genetski sadržaj kromosoma X čineći ga feminiziranim i de-maskuliniziranim, a kromosom Z maskuliniziranim i de-feminiziranim. Geni na kromosomima X i Z su hemizigoti kod heterogametnog spola zbog čega se razvio mehanizam kompenzacije doze gena. Dolazi do inaktivacije jednog kromosoma X kod ženki (kromosoma Z kod mužjaka) kako bi se održala genska ravnoteža među spolovima i kako se ne bi poremetile genetske mreže koje obuhvaćaju gene vezane za spol i autosomalne gene. Kompenzacija doze je dokumentirana kod vrsta *Drosophila melanogaster* i *Anopheles gambiae*, a skupine sa ZW sustavom determinacije spola, primjerice ptice imaju nepotpunu kompenzaciju doze Z kromosoma (Bachtrog i sur. 2011).

4. 2. KROMOSOMI HETEROGAMETNOG SPOLA (Y I W)

Mnogi drevni kromosomi Y i W nose svega nekoliko funkcionalnih gena, kao npr. Y kromosom primata koji nosi oko 20 gena. Nerekombinirajući segmenti tih kromosoma (SDR) propadaju kao rezultat mutacija, selekcije i genskog pomaka. Mutacije mogu dovesti do nastajanja i dobroćudnih i štetnih alela, na koje inače djeluje rekombinacija koja pospješuje efikasnost prirodne selekcije i ubrzava adaptivnu evoluciju. Upravo zbog toga suzbijanje rekombinacije u SDR regiji uzrokuje njihovo propadanje. Preostali dijelovi spolnih kromosoma podliježu rekombinaciji u heterogametnom spolu i nazivaju se preudoautosomalnim regijama (PAR). Granica između ta dva dijela je dinamična, dolazi do

proširenja ili suženja SDR regije, a s time i do supresije ili aktivacije rekombinacije (Bachtrog i sur. 2011).

Spolna selekcija je obično djeluje snažnije na mužjacima nego na ženkama, zbog čega se Y kromosom brže mijenja kako bi nosio veći broj mužjacima korisnih alela. No, zbog nedostatka rekombinacije on brže propada od W kromosoma, a rezultat je niska raznolikost sekvenci Y kromosoma. Proučavan je jedinstveni Y kromosom (i njegovi geni koji nemaju svoj par na drugom kromosomu i ne rekombiniraju) star oko 1000 godina koji potječe iz Mongolije. Zaključeno je da su mongolski vojni zapovjednik Džingis-kan i njegovi muški rođaci predci oko 8% muškaraca koji danas žive u geografskoj regiji koja je nekad pripadala Mongolskom carstvu, što je oko 1% svjetske populacije (Wade i sur. 2004).

5. SPOLNA SELEKCIJA I NAČINI PARENJA

Spolna selekcija je jedna od najmoćnijih evolucijskih sila. Do nje dolazi kada jedinke jednog spola osiguravaju partnere za parenje i stvaraju potomstvo na teret drugih jedinki istog spola. Spolna selekcija proizlazi iz razlika u reproduktivnom uspjehu, što je posljedica kompeticije za spolne partnere i mogućnosti oplodnje nakon kopulacije. Charles Darwin je prvi prepoznao snagu i važnost spolne selekcije, kako ona utječe na fenotipove mužjaka i ženki, da dovodi do spolnog dimorfizma i konačno evolucijskog napretka vrste. On je vjerovao da je spolna selekcija igrala značajnu ulogu u evoluciji čovjeka i divergentnom razvoju različitih ljudskih populacija. Spolna selekcija u pravilu djeluje snažnije na mužjake s obzirom da se oni bore za naklonost ženki. Njihove reproduktivne strategije se obično povezuju s riskiranjem života i kraćim životnim vijekom u odnosu na ženke, što rezultira obilježjem karakterističnim za mužjake: „živi brzo, umri mlad“. Viši mortalitet i brže starenje su posljedica rizičnijeg života u odnosu na ženke, gdje mužjaci žrtvuju dug život po cijeni uspješnijeg parenja (Bonduriansky i sur. 2008).

Za spolnu selekciju se smatra da je manje okrutna od prirodne selekcije, jer nedostatak uspjeha ne znači smrt nego manje potomstva. Borba među mužjacima i ženkin odabir partnera su ključni elementi spolne selekcije koja zatim stvara dvije skupine mužjaka, one koji se pare i one koji se ne pare. Ako se svaki mužjak pari s dvije ili više ženki, mnogi mužjaci se ne mogu pariti, a to su u pravilu oni koji nemaju poželjne spolne značajke. Pojačati spolnu selekciju može i kompeticija spermija u slučaju da se ženka parila s više od jednim partnerom. Ovakva okolnost povećava količinu neuspješnih mužjaka jer dio onih koji se i uspiju pariti na posljetku ne stvaraju potomstvo. Kao što je Darwin predložio, uspjeh određenih jedinki dolazi na štetu drugih jedinki istog spola. U nedostatku ovakve pojave, spolna selekcija ne postoji (Shuster 2009, Jones i Ratterman 2009).

5. 1. BILJNI NAČINI PARENJA

U biljnom svijetu je dvospolnost široko rasprostranjena pa su biljke razvile različite taktike uz pomoć kojih sprječavaju samooplodnju. Američki genetičar Seawall Wright je ukazao na to da samooplodnja povećava učestalost autozigotnih alela (dva alela s identičnim podrijetlom) što rezultira smanjenim biološkim fitnesom potomaka čiji su predci blisko srodni. Heterostilija, proterandrija, proterginija, nekompatibilnost vlastitog polena i jajne stanice, neki su od načina koji sprječavaju samooplodnju i njene potencijalno smrtonosne efekte. Do spolne

selekcije kod biljaka može doći na tri načina: različitim načinom prijenosa polena, razlikom u rastu polenove mješinice, majčinskom kontrolom sjemena. Kompeticija muških dijelova i prednost koju daju ženski dijelovi je moguća kod biljaka, ali nije usporediva s onima kod životinja (Shuster 2009, Ashman i sur. 2014).

5. 2. ŽIVOTINJSKI NAČINI PARENJA

Prema Darwinovom zapažanju mužjaci doživljavaju znatnije fizičke modifikacije i imaju veću želju za parenjem u odnosu na ženke. Znanstvenici su vodeći se baš tim zapažanjem tražili objašnjenja za različite načine ponašanja prilikom parenja i količinu energije koju svaki spol ulaže u potomstvo. Iz toga se razvila teorija koja predlaže da ženke više energije ulažu u potomstvo i sklonije su pružanju roditeljske brige. Ženke relativno malo gameta investiraju u potomke u odnosu na mužjake zbog čega su mužjaci skloniji napuštanju roditeljskih odgovornosti kako bi se dodatno parili. Tih nekoliko velikih jajnih stanica koje stvara ženka su limitirajući resurs za koji se mužjaci moraju boriti kako bi stvorili svoje potomstvo. Upravo zbog toga intenzitet spolne selekcije na mužjacima ovisi o broju za parenje dostupnih ženki. Znanstvenici Emlen i Oring su predložili dvije mjere za razumijevanje načina parenja i određivanja intenziteta spolne selekcije. S obzirom na postojanje ekološkog potencijala za parenje, može se izmjeriti stupanj do kojeg socijalno i ekološko okruženje dopušta mužjacima da posjeduju ženke kao partnerice za parenje. Ekološki potencijal za parenje je najviši kada su ženke u prostoru zajedno okupljene i kada njihova spremnost za parenje nije sinkronizirana, a najniži kada su resursi ženki ravnomjerno raspoređeni i spremnost ženki za parenje sinkronizirana. Druga mjera zvana „operativni omjer spolova“ predlaže da do spolne selekcije dolazi uslijed kompeticije između mužjaka za partnericu. Što je veći broj spolno zrelih mužjaka u odnosu na broj za parenje spremnih ženki, snažnija je kompeticija između mužjaka za ženkinu naklonost i međusobno parenje. Ove mjere se odnose na intenzitet spolne selekcije određenih, za parenje spremnih jedinki, u određeno vrijeme na određenom mjestu. Ono što opravdava ovakav pristup je činjenica da se samo određene jedinke razmnožavaju, pa bi uključivanje svih ženki i mužjaka u ovakva mjerenja moglo odvesti procjene u krivom smjeru. No, zanemarivanjem mužjaka koji se ne pare izostavljaju se oni koji značajno povećavaju varijacije reproduktivnog uspjeha mužjaka. Više je problematike koja se veže za ovo mjerenje zbog čega ga je teško uzeti kao odgovor na evolucijsku snagu „operativnog omjera spolova“ (Shuster 2009).

5. 3. SPOLNA SELEKCIJA PRIJE KOPULACIJE

Dvije su glavne kategorije spolne selekcije: zakon bitke i ženkin (ili nekad mužjakov) izbor.

- Zakon bitke kaže da se kod nekih vrsta mužjaci međusobno žestoko bore, a pobjednici tih borbi imaju priliku se pariti sa ženkama. Pojava se naziva intraseksualnom selekcijom i primijećena je kod mnogih vrsta uključujući narvale koji se mačuju kljovama (sl. 4), truležare porodice Scarabaeidae koji se bore sa svojim složenim rogovima (sl. 5) i mužjake mnogih drugih vrsta. Najnovija istraživanja pokazuju da je interaseksualna selekcija glavni aspekt spolne selekcije, kao što je prvi predložio i sam Darwin. No, usprkos tome ne smije se zanemariti važnost i snažan utjecaj izbora jedinke suprotnog spola. Ženka može pobjeći u slučaju da joj se udvara mužjak koji ju ne uzbuđuje ili u vremenu dok se više mužjaka bore za njenu naklonost. Tada se ona ne pari s pobjednikom borbe nego s nekim drugim mužjakom (Jones i Ratterman 2009).



Slika 4. Mačevanje narvala

(preuzeto s www.blog.nus.edu.sg)



Slika 5. Borba truležara

(preuzeto s www.lchsweb.com)

- Ženkin (ili nekad mužjakov) izbor je važan aspekt spolne selekcije i pitanje je zašto postoji i kako se razvio. Mužjaci sa svojstvom koje se dopada ženki će imati veći broj potomstva, a to preferirano svojstvo će se frekvencijom povećati u populaciji. S obzirom na varijacije ljepote i uzoraka na tijelima teško je vjerovati da ženke ne daju prednost nekim mužjacima u odnosu na druge. Čak i najmanja prednost je dovoljna kako bi spolna selekcija djelovala. Različite vrste cijene različite standarde ljepote pa je pogrešna pretpostavka da životinje imaju smisao za estetiku sličan ljudskom. To

objašnjava zašto se neke, među životinjama preferirane osobine ne čine privlačnima ljudima. Kod nekih vrsta podreda Ensifera (red Orthoptera) primijećeno je da je veličina glave i čeljusti mužjaka važna za intraseksualnu kompeticiju i ženkin odabir partnera. Razlika u širini glave od 4% je dovoljna za pobjedu u borbi između mužjaka i još važnije za izbor ženke. Veća glava i čeljust znače efikasnije žvakanje i bržu asimilaciju nutrijenata zbog čega takvi mužjaci imaju više energije za pokazivanje seksualnosti i češće osvajaju naklonost ženki. Iako je šira glava preferirana prilikom spolne selekcije, za preživljavanje može biti pogubna jer su povećana mobilnost i veličina glave povezane s povećanim mortalitetom u divljini. Ovakav pronalazak je suprotan vjerovanju da su za parenje privlačne osobine povezane s većom vjerojatnosti preživljavanja (Jones i Ratterman 2009, Ercit i Gwynne 2015).

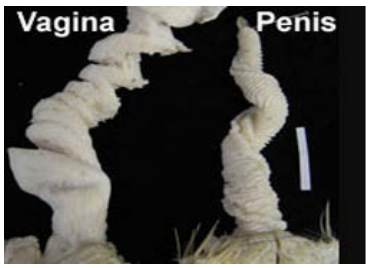
5. 4. MODELI SPOLNE SELEKCIJE PRIJE KOPULACIJE

Darwin-Fisher model predstavlja objašnjenje za spolnu selekciju među monogamnim skupinama životinja. Pretpostavka je da populacija ima dva tipa ženki, one koje su energičnije i njegovanije i one koje su manje energične i zdrave. Kvalitetnije ženke su spremne za parenje prije ženki niže kvalitete i kao partnere odabiru mužjake više kvalitete, te je pretpostavka da će oni imati više potomstva. Prema tome, ovaj model predlaže da do odabira partnera dolazi prema kvaliteti jedinki i postavlja se kao objašnjenje za evoluciju odabira partnera (Jones i Ratterman 2009).

Modeli koji objašnjavaju evoluciju preferencija prilikom parenja pripadaju dvjema glavnim kategorijama: modeli direktnih koristi i modeli indirektnih koristi. Modeli direktnih koristi predlažu da ženke odabiru partnere koji im omogućuju neposrednu korist kao što su roditeljska briga ili obrana teritorija. Prema tome, mora postojati veza između sekundarnih spolnih oznaka i direktne koristi koju mužjak pruža ženki. Modeli indirektnih koristi predlažu da ženkin odabir mužjaka nema nužno trenutačnu i mjerljivu korist već da se kao posljedica višeg fitnesa njezinih potomaka, povećava i njezin fitnes (Jones i Ratterman 2009). Predložena je podjela na dodatne kategorije koje mnogi smatraju kontroverznima. Iz toga zaključujemo da postoji problematika vezana za ovu temu te je potrebno provesti dodatna istraživanja kako bi mogli s relativnom sigurnošću potvrditi modele.

5. 5. RAZNOLIKOST MUŠKIH I ŽENSKIH SPOLNIH ORGANA

Penis kao muški spolni organ se kroz životinjsko carstvo pojavljuje nizom različitih oblika i veličina. Može biti ravan, spiralan, račvast, gladak, bodljikav ili nekog drugog oblika. Iako se dugo smatralo da je vagina kao ženski spolni organ relativno jednostavno i uniformno građena, novija istraživanja su pokazala da postoji kompleksnost genitalija ženke. Muški i ženski spolni organi jedne vrste evoluiraju zajedno, a ženske genitalije imaju ulogu kontrole neželjenog ili prisiljenog parenja. U jednom istraživanju iz 2007. godine primijećeno je da je penis mužjaka patke precizno spiraliziran kako bi mogao ući u slično uvinute vagine potencijalnih partnerica. Kako bi spriječile oplodnju od mužjaka kojeg nisu odabrale, ženke su razvile još savijenije i kompleksnije vagine, na što su mužjaci odgovorili razvojem dužih penisa (sl. 6). Prilikom istraživanja načina parenja kitova, primijećeno je da ženke unutar genitalija imaju nabore koji mogu biti tanki poput lista ili mnogo deblji u obliku savijenih labirinta. Smatralo se da nabori služe kao mehanizam za sprječavanje ulaska morske vode koja bi razrijedila ili oštetila spermu. S obzirom da neki dupini imaju veoma reducirane nabore iako se pare u morskoj vodi, ova hipoteza je dovedena u pitanje. Veoma savijeni nabori su pronađeni kod obalnog dupina (*Phocoena phocoena*) i grenlandskog glatkog kita (*Balaena mysticetus*) koji imaju relativno velike testise što je čest znak da se jedna ženka pari s više mužjaka. Pretpostavka je da nabori omogućuju ženki da ima utjecaj na to čiji spermiji će oploditi njene jajne stanice. Kod nekih vrsta zmija podvezica (*Thamnophis* sp.) mužjaci imaju bodlje na vrhu penisa koje im omogućuju da se suoče sa ženkama koje grče svoj reproduktivni otvor i guraju penis van. Nakon što završe s kopulacijom mužjaci nanose čep od svoje spreme i drugih materijala kako bi spriječili curenje i druge mužjake da prenose svoju spermu u istu ženku (sl. 7). Građa muških i ženskih spolnih organa omogućuje dodatnu spolnu selekciju i dovodi odabrane još jedan korak bliže uspješnom parenju i većem broju potomstva (Pennisi 2016).



Slika 6. Penis i vagina patke (preuzeto s www.pygmylorisreid.files.wordpress.com)



Slika 7. Zmije podvezice prilikom parenja (preuzeto s www.dailymail.co.uk)

5. 6. SPOLNA SELEKCIJA TIJEKOM I NAKON KOPULACIJE

Darwin je dao velik doprinos razumijevanju spolne selekcije, ali je propustio činjenicu da sve kopulacije nužno ne završavaju osjemenjivanjem, a sva osjemenjivanja oplodnjom ženskih jajnih stanica. Mužjaci su razvili sposobnosti kako bi povećali šanse da njihova kopulacija završi oplodnjom ženke, a ne kopulacija nekog drugog mužjaka. U slučaju da se ženka pari s više od jednim mužjakom, on mora biti bolji od ostalih i nakon kopulacije kako bi baš njegovo potomstvo opstalo. Važni događaji poslije kopulacije se zbivaju unutar ženkinog tijela, gdje ona uvelike kontrolira događanja pa se ženkin izbor u ovom slučaju smatra primarnim. Duga je lista procesa kontroliranih od strane ženke koji se moraju provesti kako bi kopulacija s mužjakom rezultirala potomstvom (tablica 1) (Eberhard 2009).

Tablica 1. Neki od procesa koji se zbivaju unutar ženkina tijela (preuzeto i prilagođeno na temelju Eberhard 2009)

Procesi koje kontroliraju ženke različitih vrsta i koji povećavaju vjerojatnost da će je dotični mužjak oploditi
1. Dozvola dovoljno duboke penetracije koja omogućava ostavljanje sperme na optimalnom mjestu za pohranu ili oplodnju
2. Suzdržavanje od preranog prekidanja kopulacije
3. Transport sperme do mjesta za pohranu ili oplodnju
4. Prilagodba uvjeta unutar reproduktivnog trakta (npr. pH) kako bi se oslabila obrana od bakterija koja može ubiti spermije
5. Suzdržavanje od odbacivanja sperme trenutnog mužjaka
6. Odbacivanje sperme prošlog mužjaka
7. Ovulacija
8. Stvaranje jajnih stanica s više nutrijenata
9. Pobacivanje već formiranih zigota
10. Veće ulaganje u brigu za potomstvo

5. 7. MEHANIZMI SPOLNE SELEKCIJE TIJEKOM I NAKON KOPULACIJE

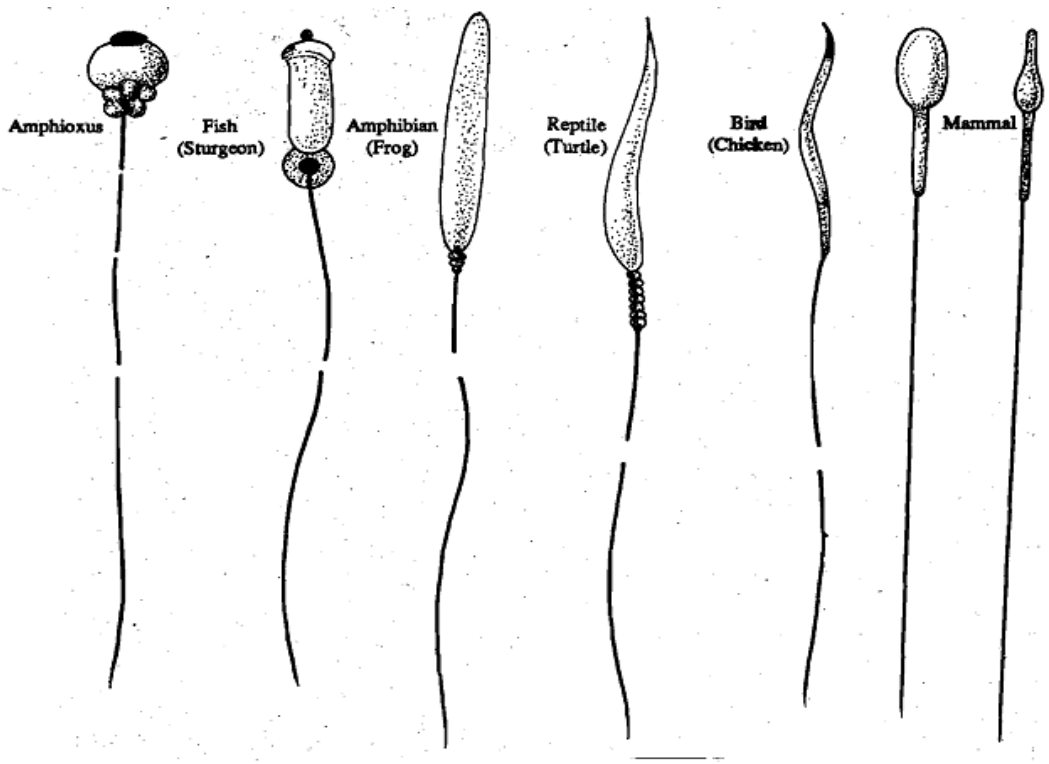
U ovom slučaju direktna interakcija dva ili više mužjaka podrazumijeva natjecanje spermija za oplodnju istog seta jajnih stanica. Mužjaci se služe s nekoliko mehanizama kako bi baš njihovi spermiji pobijedili u utrci za oplodnju. Kod kralježnjaka nailazimo na mužjake koji mogu razrijediti spermu ženkinog prijašnjeg partnera sa svojim, volumenom obilatijim, ejakulatom. Druga taktika uključuje morfologiju i ponašanje samih spermija, gdje se oni međusobno povezuju kako bi mogli energičnije plivati. Mužjak također može koristiti vlastite genitalije ili spermatofore kako bi premjestio ili uklonio spermu svog prethodnika. Kako bi si povećao šanse za pobjedom, mužjak se može koristiti obrambenim strategijama kao što je čuvanje ženke od parenja s drugim partnerima (Eberhard 2009).

Ženke također imaju utjecaj na to čiji spermiji će oploditi njezine jajne stanice. Ako je ženkina sklonost povezana s nekim svojstvom odabranog mužjaka, ona će odabrati baš njega. Taj fenomen se naziva „kriptički ženkin izbor“, gdje samo ime naglašava da je ženkina selekcija nevidljiva i da sve kopulacije ne završavaju nužno potomstvom. Mehanizmi koje kod ženki favorizira prirodna selekcija dovode do ishoda koji su u mužjakovom reproduktivnom interesu (npr. poticanje ovulacije, sprječavanje daljnjeg parenja). Onaj mužjak koji može izmamiti kompletniji odgovor ženke će imati prednost prilikom kopulacije pred ostalim mužjacima. Spolna selekcija utječe i na ženkin odgovor, gdje ona počinje otežavati mužjaku da izmami odgovor od nje. Time će otac njezinog potomstva biti onaj koji je bolji od prosjeka u izmamljivanju ovakvih odgovora. Postoji novija alternativna hipoteza koja predlaže da su mužjaci i ženke u koevolucijskoj utrci za kontrolu nad reproduktivnim događajima. Primjerice mužjak ima sposobnost poticanja ženke da položi više jaja ubrzo nakon kopulacije s njim, prije kopulacije s drugim mužjakom. To može rezultirati polaganjem jaja na neoptimalnom mjestu i vremenu. Ženke su evolucijski odgovorile na to tako da su otežale mužjacima da na njih štetno utječu, a prirodna selekcija odobrava takav slijed događaja. To rezultira daljnjom spolnom selekcijom na mužjacima kako bi razvili naprednije sposobnosti izmamljivanja ženkinog odgovora. Podatci koji ukazuju na ovakva događanja su rezultati indirektnih testova morfologije genitalija i negenitalnih muških kontaktnih organa (Eberhard 2009).

Istraživanje koje je nasumično odabralo 131 vrstu je pomoću određenih kriterija ponašanja pokazalo da u preko 80% tih vrsta dolazi do udvaranja i tijekom kopulacije. Mužjaci kukaca i paukova koriste gotovo sve dijelove tijela dok tapšaju, stišću, grizu, liže, tresu, nježno njišu,

ili okreću ženku, prekrivaju je tekućinom, simbolično je zamataju u nježne svilene niti, hrane je, mašu joj i pjevaju. Smatra se da udvaranje u kasnoj fazi parenja ima funkciju izazivanja povoljnih odgovora ženke. Otkriće ovakvog udvaranja je otvorilo vrata cijelom novom području istraživanja i testiranju pretpostavljenih efekata kopulacijskog udvaranja na ženkin dio reprodukcije (Eberhard 2009).

Morfologija spermija se kroz životinjske skupine uvelike razlikuje i s vremenom se mijenja (sl. 8). Posljedica je postkopulacijske spolne selekcije, koja djeluje unutar ženke u utrci spermija jednog ejakulata ili utrci spermija različitih mužjaka. Spermiji morfološki teže jednostavnosti kod životinja s vanjskom oplodnjom, a kompleksniji su i raznovrsniji kod životinja s unutarnjom oplodnjom. Brzina plivanja je važno svojstvo u utrci spermija koje utječe na njegovu morfologiju, primjerice veći bič se povezuje s bržim plivanjem i pobjedom u utrci za oplodnju jajne stanice. Mužjaci nekih skupina, primjerice Lepidoptera, proizvode plodnu i neplodnu spermu (parasperma). Pretpostavlja se da je funkcija parasperme opskrba ženke nutrijentima, uklanjanje i blokiranje pristupa suparničke sperme te utjecaj na kriptički ženkin izbor (Eberhard 2009).



Slika 8. Morfologija spermija različitih skupina životinja

(preuzeto s www.expertsmind.com)

Geni koji kodiraju molekule povezane s oplodnjom sisavaca i morskih beskralježnjaka očekivano doživljavaju evolucijski promjene. Postoje dokazi ubrzane divergencije gena za odgovarajuće spermije i jajne stanice unutar blisko srodnih vrsta. Promjene u genima koji kodiraju neke od divergentnih proteina upućuju na to da je većina ovakvih promjena rezultat pozitivne selekcije. Hipoteze koje objašnjavaju evoluciju proteina spermija i jajnih stanica postoje, ali su teško dokazive s obzirom da se događaju duboko u unutrašnjosti tijela i da na njih utječu složene interakcije između mužjaka i ženke prije kopulacije (Eberhard 2009).

6. LITERATURA

1. Ashman T.-L., Bachtrog D, Blackmon H, Goldberg E, Hahn M, Kirkpatrick M, Kitano J, Mank J, Mayrose I, Ming R, Otto S, Peichel C, Pennell M, Perrin N, Ross L, Valenzuela N, Vamosi J, 2014. The Tree of Sex Consortium. Tree of Sex: A database of sexual systems. *Scientific Data* **1:140015**

2. Bachtrog D, Kirkpatrick M, Mank J, McDaniel S, Chris Pires J, Rice W, Valenzuela N, 2011. Are all sex chromosomes created equal?. *Cell Press* **27** (9), 350-357

3. Barraclough T, William Birky C, Burt A, 2003. Diversification in sexual and asexual organisms. *Evolution* **57** (9), 2166-2172

4. Bonduriansky R, Maklakov A, Zajitschek F, Brooks R, 2008. Sexual Selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology* **22**, 443-4533

5. Eberhard W, 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. *PNAS* **106**, 10025-10032

6. Ercit K, Gwynne D, 2015. Darwinian balancing selection: Predation counters sexual selection in wild insect. *Evolution* **69-2**, 419-430

7. Frank S, Crespi B, 2011. Pathology from evolutionary conflict, with a theory of X chromosome versus autosome conflict over sexually antagonistic traits. *PNAS* **108**, 10886-10893

8. Hillis D, 2007. Asexual Evolution: Can Species Exist without Sex?. *Current Biology* **17** (14)

9. Jones A, Ratterman N, 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin?. *PNAS* **106**, 10001-10008

10. Pennisi E, 2016. Female organs revealed as weapons in sexual arms race. *Science* **351**, 214-215

11. Schurko A, Neiman M, Longsdon Jr J, 2008. Signs of sex: what we know and how we know it. *Cell Press* **24** (4), 208-217

12. Shuster S, 2009. Sexual selection and mating systems. *PNAS* **106**, 10009-10016

13. Wade M, Shuster S, 2004. Estimating the strenght of sexual selection from Y-chromosome and mitochondrial DNA diversity. *Evolution* **58** (7), 1613-1616

14. www.blogs.discovermagazine.com

15. www.blog.nus.edu.sg

16. www.dailymail.co.uk

17. www.expertsmind.com

18. www.lchsweb.com

19. www.pygmylorisreid.wordpress.com

20. www.study.com

7. SAŽETAK

Spolno razmnožavanje je način reprodukcije koje se uglavnom povezuje s eukariotima, a glavno obilježje mu je rekombinacija gena. U odnosu na nespolno razmnožavanje zahtijeva ulaganje veće količine energije pa je dugo nepoznanica bio razlog takve taktike razmnožavanja. Znanstvenici su došli mnogo bliže odgovoru na pitanje kada i zašto se spolno razmnožavanje razvilo. Smatra se da je takvo razmnožavanje poteklo od zajedničkog pretka svih eukariota starog oko 2 milijarde godina. Prema najistaknutijoj hipotezi spolno razmnožavanje ubrzava evoluciju. Miješanje vlastitog genskog materijala i kombiniranje njegovog djela s genskim materijalom drugog člana iste vrste omogućuje relativno brz nastanak novog genoma s moguće korisnim mutacijama. Pretpostavlja se da su eukarioti koji se razmnožavaju nespolno potekli od predaka sa spolnim razmnožavanjem, s obzirom da je i kod njih pronađena većina gena potrebnih za mejozu. Što su vrste s vremenom postajale odvedenije, napredovali su i njihovi mehanizmi povezani s razmnožavanjem. Spolni kromosomi su evoluirali zasebno više puta, a ustalili su se kod većine eukariota s odvojenim spolovima. Oblik prirodnog odabiranja kojeg proživljavaju sve vrste sa spolnim načinom razmnožavanja je spolna selekcija i o njoj ovisi hoće li jedinka imati potomstvo i koliko će ga biti. Spolna selekcija obuhvaća niz procesa i događaja koji se zbivaju između i unutar mužjaka i ženke iste vrste. Mehanizmi povezani sa spolom i spolnim načinom razmnožavanja su kodirani određenim genima i njihovo razumijevanje je važno za razumijevanje šire slike moćne prirodne sile, evolucije.

8. SUMMARY

Sexual reproduction is predominant type of reproduction which is mainly linked to eukaryotes and its main characteristic is recombination of genes. It requires significant costs relative to asexuality, so for a long-time reason for that kind of reproduction tactic was unknown. Scientists came much closer to answering questions like „When and why sexual reproduction has evolved? “. It is considered that sex first emerged in the common ancestor of all eukaryotes about 2 billion years ago. According to prominent hypothesis sex may speed up evolution. Shuffling their own DNA and combining some of it with the DNA of another member of the same species enables relatively quick production of new genome with possibly beneficial mutations. It is assumed that asexual eukaryotes evolved from sexual ancestors, considering their genome contains almost all the genes necessary for meiosis. As species evolved trough time, their reproduction mechanisms became more complex. Sex chromosomes have evolved independently many times in animals and plants, and held on to most eukaryotes with separate sexes. A form of natural selection that all sexual species go through is called sexual selection and it decides whether the individual will have offspring and how many there will be. Sexual selection includes many processes and events that happen in between and inside male and female of the same species. Mechanisms connected to sex and sexual form of reproduction, are coded by genes, and their understanding is important to recognize the bigger picture of powerful natural force, evolution.