

Dzimumu konflikts

Dzimumizlase

Ir ļoti liela atšķirība starp vīrišķā dzimuma un sievišķā dzimuma evolucionārajām interesēm saistībā ar pārošanās veidu, biežumu un citiem iemesliem. Tas nenovēršami noved pie konflikta starp partneriem.



Dzīvnieku vairošanās stratēģija ir atkarīga no laika un enerģijas resursu patēriņa.

To nosaka divi uzvedības veidi:

- **pārošanās intensitāte** un
- **vecāku uzvedība.**

Fundamentālas atšķirības starp tēviņu un mātīšu dzimumvairošanos

Mātītes

1. Nedaudz olu
2. Lielas olšūnas
3. Vairāk un biežāk rūpējas par pēcnācējiem

Tēviņi

1. Daudz spermatozooīdu
2. Sīkas šūnas
3. Retāk rūpējas par pēcnācējiem

Gametu izmērs

1. **Izogamija** – visas gametas ir vienādas pēc izmēra. Evolūcijas laikā no izogamijas izveidojas anizogamija.
2. Dzīvniekiem ir raksturīga anizogamija, kas nozīmē, ka **mātītēm ir lielas olšūnas, tēviņiem – sīkas**, un tas jau veido dažādus dzimumus un to atšķirības.

Mātīte

- Strupastei ir 21 grūsnības diena un apmēram 14 dienu mazuļu barošana ar pienu, kopā 35 dienas.
 - Grūsnība var iestāties uzreiz pēc dzemdībām, tad kopīgais laiks samazinās līdz 21 dienai.
 - Parasti viena metienā ir 5-8 mazuļi.
- Mātīšu reproduktīvās sekmes ir atkarīgas vienīgi no resursu daudzuma un to pieejamības.**

Tēviņš

- Pa šo laiku tēviņš spēj sapāroties ar vairākām mātītēm. Teorētiski var pieņemt, ka tas katru dienu pārojas ar vienu mātīti. Katrai mātītei vidēji ir 6 mazuļi. Tad no viena tēviņa pa šo laiku var būt iegūti 210 mazuļi.

Tēviņu reproduktīvās sekmes limitē mātīšu skaits.

Dzimumu ieguldījums

- Tēviņš spēj paaugstināt savas reproduktīvās sekmes, **meklējot un apsēklojot mātītes** (ieguldījums populācijā ir saistīts ar “pārošanos”).
- Mātītes spēj paaugstināt savas reproduktīvās sekmes, **labāk barojot savus pēcnācējus** (ieguldījums ir saistīts ar rūpēm par pēcnācējiem).

Vairošanās ierobežojums

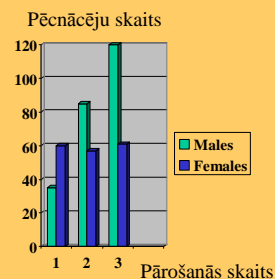
- Tēviņiem – mātīšu daudzums
- Mātītēm – vides resursi

Fundamentālas atšķirības starp tēviņu un mātīšu dzimumvairošanos

Mātītes kā deficīta resurss

A. Batemana eksperiments ar augļmušām

Batemana gradients



Tēviņiem reproduktīvās sekmes pieaug ar katru nākošo pārošanos, bet mātītēm – nē.

Dzimumu konfliktu cēloņi poligāmajās sugās

Pārošanās biežuma norma	_____ F _____ M
Mātītes stimulēšanas sliekšnis	M _____ F _____
Mātītes uzticība	M (bez pāra) _____ F _____ M (ar pāri)
Spermas toksicitāte	F _____ M _____
Mātītes auglība	_____ F _____ M
Mātītes ieguldījums	_____ F _____ M
Iezīmes vērtība	← _____ →

Pētījums 1



- **augļu mušas**, to starpā parasti ir poligīnija ;
- divas līnijas: kontroles (tipisku vairošanās stratēģiju) un eksperimentālā (uzspiesta monogāmija) ;
- **kontroles līnijas mātīte pārojoties ar monogāmo tēviņu izdēja vairāk olas;**
 - monogāmo tēviņu sperma mazāk kaitīga;
 - mātītes mazāk izturīgas pret spermas kaitīgajām vielām;
 - monogāmo mātīšu mirstība pieauga pēc pārošanās ar kontroles tēviņiem;
 - monogāmie tēviņi izradīja mazāk uzmanības savas līnijas mātītēm, nekā kontroles tēviņi kontroles mātītēm ;
 - monogāmo tēviņu **ķermeņa un sēklinieku izmēri un spermas produktivitāte ievērojami samazinājās;**
 - monogāmo tēviņu pēcnācēji bija dzīvotspējīgāki.

Pētījums 2

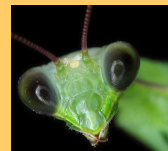
- mēslu mušu dzimumkonflikts;
- konkurence starp poliandriskiem un monogāmiem tēviņiem;
- tēviņiem no poliandriskās līnijas bija **lielāki sēklinieki**, bet mātītēm – **papildus dzimumdziedzeri**, kas izdala vielu, kas nonāvē spermatozooidus;
- poliandrijas „otrā” tēviņa sekmes samazinātas;
- poliandriskajam tēviņam augstākas paternitātes sekmes sacenšoties ar monogāmu tēviņu.



Scatophaga stercoraria

Pētījums 3

- **dzimumu konfliktu nozīme izlasē, salīdzinot pastāvošo sugu skaitu radniecīgos kukaiņu taksonos;**
- Poliandrija (daudz tēviņu), monoandrija (viens tēviņš);
- poliandriskām sugām vairāku tēviņu ejakulāti sacenšas par apaugļošanu tādu pazīmju attīstība, kas palīdz šajās sacensībās uzvarēt;
- monoandriskās sugās tēviņa ejakulāts ar citiem nekonkurē un tēviņa reproductīvās sekmes aug, nav nepieciešams attīstīt kādas īpašas pazīmes, kas veicinātu sugas evolūciju;
- **rezultātā tika noskaidrots, ka poliandriskajā taksonā ir četras reizes vairāk sugu, nekā monandriskajā.**



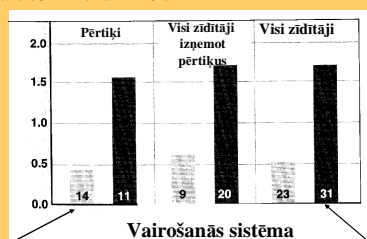
Modelis

- **sekundāro seksuālo iezīmju evolūcija;**
- ietver dzimumu konfliktu, maņu izmantošanu un mātīšu pretošanās spējas;
- pārmaiņus mātītes uztveršanas sliekšņa paaugstināšana izraisa izlases spiedienu, kas veicina tēviņa pazīmju attīstību;
- process nepārtraukti atkārtojas un neapstājas līdz apstākļi būtiski mainās;
- bet, ja apstākļi nemainās, šādā veidā neskaitāmas tēviņa dzimumpazīmes uzkrājas gadiem.



Sēklinieku izmērs un pārošanās stratēģija

Relatīvais sēklinieku izmērs



Sistēma ar vienu tēviņu

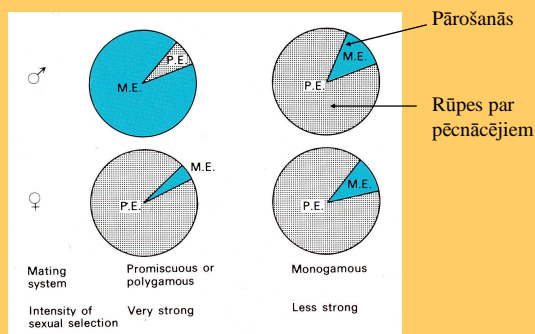
Sistēma ar vairākiem tēviņiem

Dzīvnieku vairošanās stratēģijas un dažādu dzimumu attiecības atšķiras un korelē ar to reproductīvo potenciālu.

1. Monogāmija
2. Poligīnija
3. Promiskuitāte
4. Poliandrija
5. Poligīnija un promiskuitāte

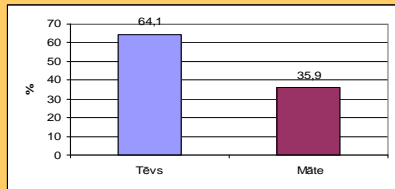
Suga	Rakstiet šeit	Maksimālais pēcnācēju skaits dzīves gaitā	
		Tēviņi	Mātītes
Ziemeļu jūras zilonis	2	100	8
Trīspirkstu kaija	1	26	28
Staltbriedis	2	24	14
Vilks	1	90	90
Cilvēks	5	888	69

Pēc Alexander and Borgia 1979



Laika un enerģijas resursi dzīvnieku vairošanās gaitā

Stepes strupastu transportēšanas funkcija



Barības un midzeņa materiāla nešanas sadalījums tēvam un mātei ar zīdāmiem mazuļiem (%).

Dzimumu samērs

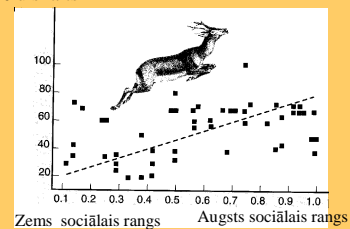
1:1
50 tēviņi:50 mātītes

Dzimumizlase

- Viens no ietekmīgākajiem evolucionārajiem spēkiem.
- “Dzimumizlase nav atkarīga no cīņas par izdzīvošanu, bet no cīņas starp tēviņiem par tiesībām uz mātīti; rezultāts nav nāve vai kļūšana par neveiksmīgu konkurentu, bet dažī vai neviens pēcnācējs. Tādējādi dzimumizlase ir mazāk strikta par dabisko izlasi.”(1859.g.)

Brieža mātīšu sociālā ranga ietekme uz dēlu skaita palielināšanos

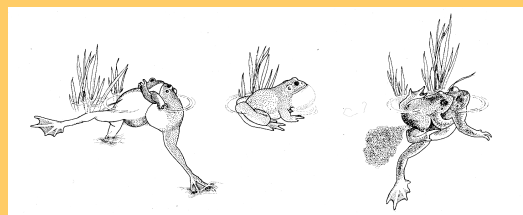
Dzimušo dēlu skaits

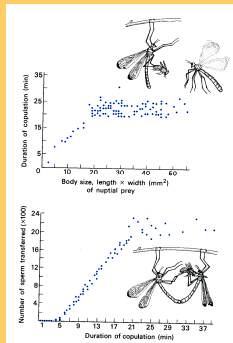


Lokālā konkurence par iespēju pāroties (Fišera teorija)

- Brāļi konkurē – māte zaudē, labāk ieguldīt “barību” un enerģiju meitās.

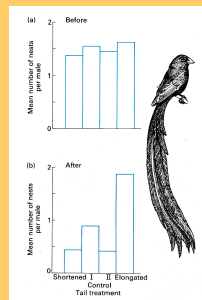
Dzimumu izlase Amerikas vardēm. Tēviņi sacenšas par labākām teritorijām (cīņā un dziedāšanā), kurās mātītes nērš ikrus





Mātīte izvēlas labākus resursus. Mātīte pārojas ar tēviņu, jo ilgāk, jo lielāku barību (kāzu dāvanu) atnesa viņai tēviņš, kuru mātīte apēd pārošanās laikā.

Tēviņa ieguvums – par ilgāku laiku tas spēj apaugļot lielāku olu skaitu



Parazītputnu tēviņu izlase pēc tā astes garuma

Spermas konkurence

Spermas konkurenci novēro dažādiem dzīvniekiem: kukaiņiem, rāpuļiem un zīdītājiem.

G.Parkers (Parker, 1970) parādīja kukaiņiem, ka otra tēviņa sperma izspiež iepriekšējās pārošanās spermu no mātītes dzimumceļiem. Reizēm tas ir arī putniem.

Čūskām veidojas kopulācijas korķi, kas aizsargā mātītes no cita tēviņa apsēklošanas (Devine, 1975).

Definīcija –

spermas konkurence ir tad, ja mātīte pārojas ar vismaz diviem tēviņiem. Un šo divu tēviņu sperma sacenšas mātītes genitālajā traktā par iespēju apaugļot konkrētās mātītes olšūnas.

“Noslēpumainā” izvēle –

Pēc vienas vai vairākām pārošanās reizēm mātītēm ir vairākas iespējas izvēlēties spermu, ar kuru tiks apaugļotas olšūnas. Šis process notiek mātītes ķermenī, tādēļ ir grūti to tieši novērot.

“Uzvarētājs ir tas, kurš pirmais tiek līdz finišam”

...šo procesu var salīdzināt ar “loteriju vai sacensībām”

Jo vairāk reizes tēviņiem ir iespējams apaugļot olšūnas, jo lielāka iespēja, ka tieši viņš spēs nodot savu ģenētisko materiālu tālākajām paaudzēm.

... Jo vairāk loterijas biļešu iegūsti, jo vairāk sacensībās skrējēju...



Spermas konkurence

Viens veids, kā palielināt iespēju kļūt par tēvu, ir radīt vairāk spermas un, tātad, lielākus sēkliniekus, bet ne vienmēr.

Laboratorijas apstākļos nesen bija pārbaudīta viena hipotēze. Haviars del Barco- Trillo no Memfisas Universitātes izrēķināja ejakulācijas skaitu un spermatozoīdu daudzumu, kas veidojas katrā ejakulācijas laikā strupastes tēviņam. Ja tēviņam notiek kopumā 6 ejakulācijas, tad viņš veido apmēram 100 milj. spermatozoīdu.

Ja dzīvnieks sastopas ar iespējamo sāncensi, vai sajūt sveša tēviņa smaržu, tad spermatozoīdu daudzums palielinās līdz 170 milj spermatozoīdu.

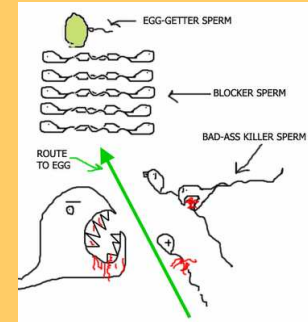
Spermatozoīdi – kamikadzes? Hipotēze?

Spermas konkurence dod atbildi uz tādu jautājumu, kāpēc zīdītāju tēviņiem ir tik daudz sakropļotu spermatozoīdu (cilvēkam līdz 40%).

Baker and Bellis (1988) apgalvo, ka deformētiem spermatozoīdiem ir “kamikadzes” funkcija, tie piedalās vaginālā korķa veidošanā un tādā veidā aiztur otra tēviņa spermas pāreju mātītes dzemdē.

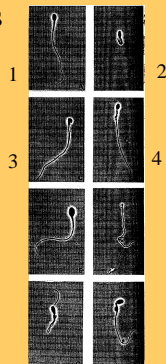
“Kamikaze”

- Deformētie spermatozoīdi, kas veido barjeru, kuri neļauj citu tēviņu spermai nokļūt mātītes dzemdē.

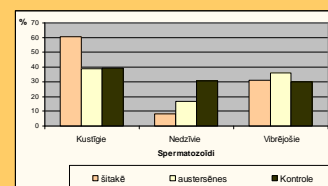


Inbridinga ietekme uz laivas spermatozoīdu kvalitāti

- Norma
- Gredzenveida spermatozoīdi
- Citas anomālijas



Spermas raksturojums



Spermas izvēle mātītes genitālajā traktā

- ♀ dzimumtraktā ir diezgan nelabvēlīgi apstākļi priekš spermatozoīdiem;
- Fizioloģiskie, bioķīmiskie un imunoloģiskie faktori vaginā un dzemdes kaklā ietekmē spermas pārvietošanos un izdzīvošanu;
- Spermai nākas izdzīvot pēc lielas fizikālās un ķīmiskās barjeras, leukocītu fagocitozes, kā arī spermas antiķermeņiem, kuri aptver gandrīz visu spermu.

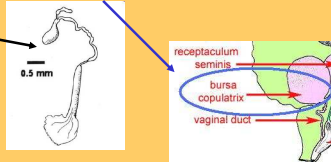


Selektīva jaundzimušo nogalināšana

- Šis arī ir viens no spermas konkurences veidiem;
- Sliktas vecāku rūpes un kanibālisms ir aprakstīts grauzēju sugām;
- Mātes kanibālisma cena ir mazāk spēcīga jaundzimušā nogalināšana, bet ieguvums ir dzīvotspējīgākā bērna izdzīvošana (iegūst lielākus resursus).

Vairošanās orgānu forma un spermas konkurence

- Spāres regulāri pārojas ar vairākiem ♂;
- Mātītes spermu uzkrāj divos specializētos orgānos: (sfēriskā bursa copulatrix) un cauruļveida orgānā (spermathecae);
- Pārošanās ietver 2 soļus: ♂ izņem otrā ♂ spermu un ievieto savējo.



- Šīs sugas spāres pārojas parasti iekļaujot 80 ritmiskus vēdera izliekumus un katra stimulācija ļauj spermai iekļūt ♀ genitālajā traktā.



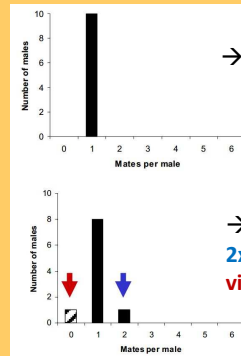
- Pastāv korelācija starp dzimumlocekļa lielumu un spermas ejakulācijas efektivitāti, kā arī platāks dzimumlocekļis labāk stimulē mātītes dzimumorgānus, nekā mazāks dzimumlocekļis.



Putniem pastāv šādas vairošanās sakarības (Birkhead, Moller, 1992):

- monogāmām sugām parasti nav izteikts dzimumdimorfisms un ir mazi sēklinieki;
- sugās, kuru tēviņi cīnās par iespēju apaugļot lielāku skaitu mātīšu, ir labi attīstīts dzimumdimorfisms, bet šiem tēviņiem ir mazi sēklinieki;
- grupā dzīvojošu poliandro sugu tēviņiem ir izteikts dzimumdimorfisms un lieli sēklinieki. (Reynolds, Harvey, 1994).

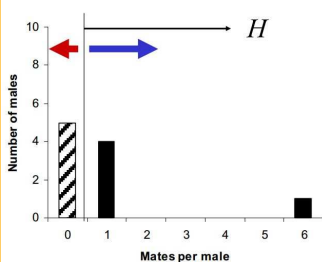
“Ja katrs tēviņš iegūst divas vai vairāk mātītes, daudziem tēviņiem nav iespējas pāroties.” (1871.g.)



→ Visi vienādi sekmīgi

→ Daži pārojas 2x, citi tiek izslēgti vispār

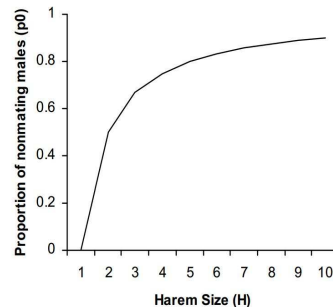
Divas tēviņu klases



p_s – tēviņu daļa populācijā, kuri **pārojas**
 $p_0 (= 1 - p_s)$ – tēviņu daļa populācijā, kuri **nepārojas**

$$H = N_{\text{mātītes}} / (1 - p_0)$$

$$p_0 = 1 - (1/H)$$



!!!
 Uz katru tēviņu, kurš apauglo k mātītes, jābūt k-1 tēviņiem, kam neizdodas pāroties vispār.

Vairošanās sistēmas

Tēviņu skaits uz mātīti un otrādi (dzīvnieki).

Kurš tēviņš pārojas ar kuru mātīti un kuros apstākļos? - Monogāmija, poligāmija (poligīnija, poliandrija, poligiandrija u.tml.)

Dzīvnieku vairošanās sistēmas

Vecāku ieguldījuma teorija →

gametu dimorfisms izraisa dzimumizlasi.

Nedaudzās, lielās olšūnās ir **limitēts resurss**, par kuru tēviņiem ir jācīnās, lai vairotos.

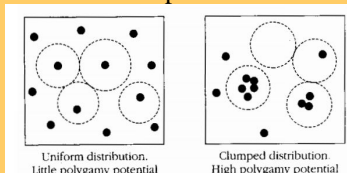
Dzimumizlases intensitāte ir atkarīga no tā, cik retas ir mātītes.



Vides poligāmijas potenciāls

Environmental potential for polygamy (EPP)

- Rādītājs, kurš raksturo sociālo un ekoloģisko vidi, kas ļauj tēviņiem monopolizēt mātītes kā partnerus.



- Grūti nosakāms, atšķiras starp sugām

Operatīvā dzimumu proporcija

Operational sex ratio (OSR)

$OSR = N_{\text{nobriedušie tēviņi}} / N_{\text{mātītes, kuras uztver signālu}}$

Vairošanās konkurences koeficients

$OSR > 1$ = mātītes ir retas, konkurence liela

$OSR < 1$ = mātītes bieži sastopamas, konkurence nav liela

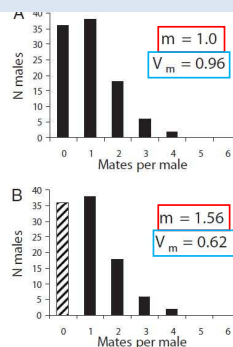
OSR atšķirības starp populācijām izraisa evolucionāras sekas: pārošanas sekmes, dzimuma lomu maiņa, tēviņu izvēle, spermas konkurences izslēgšana, agresīva uzvedība, populācijas sarūkšana.

Rādītāju nepilnības

- Raksturo noteiktu nobriedušu indivīdu ietekmi uz dzimumizlases intensitāti noteiktā laikā un vietā.
- Neobjektīvi, jo izslēdz nesekmīgos indivīdus (jo lielāka dzimumizlase → lielāka kļūda).



Rādītāju nepilnības

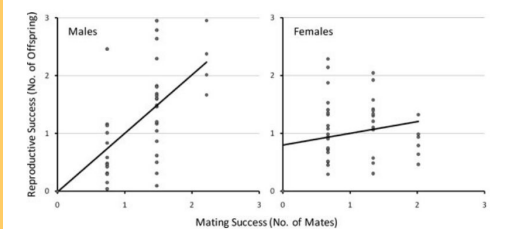


1. Vidējais populācijas derīgums ir pārvērtēts.

2. Derīguma variācija ir nepietiekami novērtēta.

Labāki paņēmieni – tieši izmērot

Beitmena gradienti – tiešs izlases intensitātes rādītājs atkarībā no kādas pazīmes (fenotips un derīgums = izlases intensitāte uz kādu noteiktu pazīmi).



• Šī pieeja ļauj paredzēt evolucionārus virzienus, ja konkrētām pazīmēm ir ģenētiska izcelsme saistībā ar vairošanās sekmēm. Piem. attīstās citāda uzvedība (mātīšu tendence uzturēties barā var būt saistīta ar tēviņu tendenci aizsargāt u.tml.)

Dzimuma atšķirības un izvēles iespēja

Relatīvi salīdzina vairošanās sekmes pirms izlases.
Relatīvais derīgums ($V_w = I$) – empīrisks izlases lieluma rādītājs jeb izlases iespēja

$$I_{\sigma} = V_{O_{\sigma}} / (O_{\sigma})^2 \quad I_{\text{♀}} = V_{O_{\text{♀}}} / (O_{\text{♀}})^2$$

jauno tēviņu skaits

vidējais jauno tēviņu skaits

Dzimuma atšķirības un izvēles iespēja

$$\Delta I = \{ I_{\sigma} - I_{\text{♀}} \} = I_{\text{mates}}$$

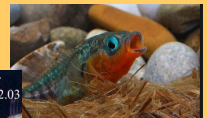
- $\Delta I > 0$ – dzimumizlase pārveido tēviņus;
- $\Delta I < 0$ – dzimumizlase pārveido mātītes;
- $\Delta I = 0$ – dzimumizlase nenotiek vai tā ir vienāda abiem dzimumiem.

Kā paliek ar vecāku ieguldījuma teoriju?



Vecāku ieguldījums un vairošanās sistēmas

- Stagariem rūpes par daudziem pēcnācējiem palielina iespēju vairoties.
- Jūras zirdziņu tēviņu rūpes par pēcnācējiem samazina tālākās iespējas vairoties.



Gasterosteus
 $\Delta I = [I_{\sigma} - I_{\text{♀}}] = 2.03$
 $I_{\sigma} / I_{\text{♀}} = 6.0$

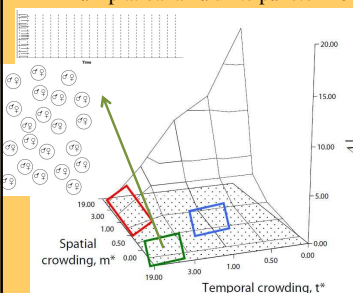


Hippocampus
 $\Delta I = [I_{\sigma} - I_{\text{♀}}] = -.01$
 $I_{\sigma} / I_{\text{♀}} = 1.0$

Kā tādas fenotipiskas atšķirības var izveidoties, ja iemesls ir vecāku rūpes?

Izplatība laikā un telpā

Kā izplatība laikā un telpā ietekmē dzimumizlases iespēju?



- Kad $m^* \downarrow$ un $t^* \uparrow$: tēviņi izvēlīgi; nodrošina rūpes izolētām mātītēm ar sinhronizētām uztveres spējām; veidojas stabili pāri.
- Kad m^* vid. un $t^* \uparrow$: Tēviņi aizstāvēs atsevišķas mātītes, bet vairojoties veidojas lieli bari ("masveida vairošanās").
- Kad m^* vid. un t^* vid.: poligāmija (līdzīgas vairošanās sekmes abiem dzimumiem, neliels dzimumdimorfisms)

Izplatība laikā un telpā

Wedding Shrimps - 'together for eternity'

Leuresthes spp.

Pandalus danae 1X

Vairošanās vietas izvēle

Svarīgs lēmums

- Grūti maināms
- Atstāj lielu ietekmi (indivīds un populācija)



Vidusjūras mīdija (*Mytilus edulis*)

Izvēle !?

- Izmēģinājuma-klūdas metode neder
- Laika nobīde
- Mainīgi ietekmējošie faktori

Informācija

- Personīgā informācija
- Sociālā informācija
 - Signāli (komunikācija)
 - Netīšā sociālā informācija (*inadvertent social information*)

Vides heterogenitāte

- Abiotiskā
- Biotiskā
- Sociālā

Abiotiskā heterogenitāte

- Parasti plašā mērogā



Murkšķis (*Marmota*)

Biotiskā heterogenitāte

- Resursu kvantitāte un kvalitāte
- Jāizpildās visām prasībām
- Plēsēji un parazīti



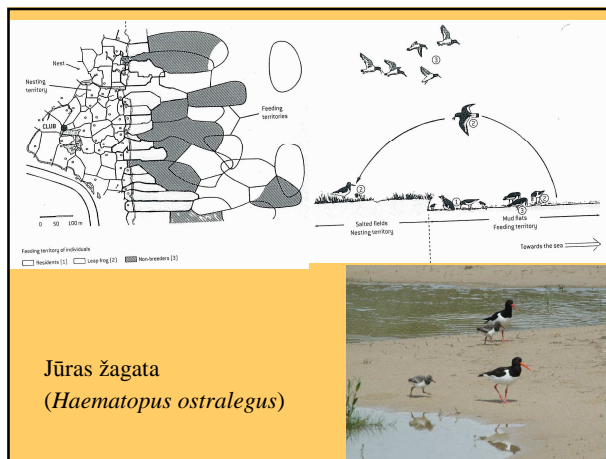
Žagata un zvirbulvanags

Sociāla heterogenitāte

- Iekšsugas konkurence
- Sociālā informācija
- Konkurence ar radniekiem

Ierobežojumi

- Sugas īpatnības (izplatīšanās spējas, kognitīvās spējas)
- Dzīves cikls (laiks, "iemainīšana")
- Individuāla īpatnības (fenotipi, 'habitat training', sāncensība)



Paldies!