Evolucijska utrka u naoružanju među spolovima

Škarić, Mate

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

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:217:449326

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-22**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Mate Škarić

Evolucijska utrka u naoružanju među spolovima

Završni rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Mate Škarić

An evolutionary arms race between the sexes

Bachelor thesis

Zagreb, 2024.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Molekularna biologija na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Anamarije Štambuk.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek Završni rad

Evolucijska utrka u naoružanju među spolovima

Mate Škarić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

U proteklih preko 150 godina teorija seksualne selekcije se razrađuje kao bi se njome što bolje mogao opisati živi svijet koji nas okružuje. Za razumijevanje seksualne selekcije na makroskopskoj razini, nužno ju je razumjeti i na mikroskopskoj razini. Razmatranje seksualne selekcije stoga započinje na anizogamnim gametama. Evolucija anizogamije rezultirala je morfološki različitim gametama, a time i samim konceptom spolova i inherentnim razlikama među njima. Razlike u reproduktivnom uspjehu spolova povod su seksualnom konfliktu zbog kojeg se, posredovano seksualnom selekcijom, razvijaju različita fenotipska obilježja. Fenotipska svojstva poput šarenila, pleomorfnih fenotipova i udvaranja se s vremenom mijenjaju. Ni dostupnost seksualnih partnera, kao ni bilo kojeg drugog resursa u okolišu, nije konstantna. Promjenjivost interakcija među spolovima stoga često rezultira koevolucijom među spolovima i njihovim obilježjima kojima povećavaju svoj reproduktivni uspjeh. Često ni jedan spol iz evolucijske utrke u naoružanju ne izlazi kao pobjednik s kolosalno velikim brojem potomaka, no zato posljedice utrke, poput specijacije i leta ptica, mogu biti značajnih razmjera.

Ključne riječi: Anizogamija; seksualno antagonistička koevolucija; seksualni konflikt; seksualna selekcija; seksualna strategija.
(28 stranica, 5 slika, 103 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Anamaria Štambuk

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology Bachelor thesis

An evolutionary arms race between the sexes

Mate Škarić

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The theory of sexual selection has been in development for over 150 years to explain the world around us readily. To gain macroscopic understanding, one must understand sexual selection at the microscopic level. Research on sexual selection should therefore start with anisogamous gametes. The evolution of anisogamy gave rise to not only morphologically diverse gametes. With anisogamy, the concept of sex and inherent differences between the sexes came to life too. Inherent differences between the sexes are the reason for sexual conflict, and sexual conflict, together with sexual selection, generates various traits. As time goes by, traits such as vibrant colors, pleomorphic phenotypes, and courtship change. Moreover, access to sexual partners, just like to any other environmental resource, isn't constant. Fluctuations in interactions between sexes hence result in coevolution between sexes. Coevolving traits aim to increase reproductive success. Oftentimes, neither sex wins the evolutionary arms race by having a colossal number of offspring. However, consequences of the evolutionary arms race, such as speciation and possibly bird flight, can be of significant proportions.

Keywords: Anisogamy; sexually antagonistic coevolution; sexual conflict; sexual selection; sexual strategy.
(28 pages, 5 figures, 103 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Assoc. Prof. dr. sc. Anamaria Štambuk

Sadržaj

1. Uvod 1

2. Anizogamija: Preduvjet spolu 2

2.1 Evolucija anizogamije 2

2.2 Posljedice anizogamije 4

3. Seksualni konflikt 6

3.1 Seksualni konflikt unutar genskog lokusa 6

3.2 Seksualni konflikt između genskih lokusa 7

4. Seksualna selekcija 8

4.1 Predkopulacijska seksualna selekcija 9

4.1.1 Sukob za partnera 9

4.1.2 Odabir partnera 11

4.2 Postkopulacijska seksualna selekcija 11

4.2.1 Kompeticija među spermijima 12

4.2.2 Ženski kriptički odabir 13

4.3 Benefiti seksualne selekcije 14

5. Seksualno antagonistička koevolucija 16

6. Zaključak 19

7. Literatura 21

8. Životopis 28

1. Uvod

Charles Darwin se u jednom od svojih pisama požalio kako mu prizor pera u paunovu repu, kada god ga pogleda, izaziva mučninu (Darwin Correspondence Project 2024). Naime, Darwin svojom revolucionarnom teorijom prirodne selekcije nije mogao objasniti ne neutralna, već često i pogubna sekundarna spolna obilježja. Iako se Darwin mučnine riješio postavljanjem teorije o seksualnoj selekciji, paunovo pero, epitom za ekstravagantna sekundarna spolna obilježja, problem je predstavljao i nadolazećim generacijama znanstvenika. Za fitnes, iz perspektive prirodne selekcije, pogubna sekundarna spolna obilježja mogu biti favorizirana seksualnom selekcijom ukoliko povećavaju reproduktivni uspjeh jedinke (Persons i Currie 2019). Međutim, postanak i opstanak sekundarnih spolnih obilježja te njihov razvoj na molekularnoj razini samo su neki od još tek dijelom objašnjenih problema Darwinove seksualne selekcije.

Za potpuno razumijevanje koevolucije među spolovima potrebno je razumjeti evoluciju spola. Nastankom anizogamnih tj. morfološki različitih gameta nastali su muški i ženski spol. Morfološki različite gamete su rezultirale i inherentnim razlikama među spolovima. Razlike u energetskim doprinosima za potomstvo, reproduktivnim kapacitetima i reproduktivnim strategijama prožimaju spolove (Lehtonen 2017) te su kao takve izvor sukoba interesa. Sukob evolucijskih interesa među spolovima, nazvan seksualni konflikt, predstavlja ishodišni pritisak za evoluciju različitih prilagodbi među spolovima (Parker 2006). Prilagodbe nastale kao odgovor na pritiske seksualnog konflikta spolovima olakšavaju pristup gametama, ali ne nužno i drugim resursima, te se stoga pripisuju seksualnoj selekciji (Shuker i Kvarnemo 2021). Pod utjecajem seksualne selekcije su se tako ispoljile brojne prilagodbe među spolovima, od šarenog perja (a možda i perja općenito) pa sve do velikih testisa i spiralnih vagina. Međutim, nijedna prilagodba nije neutralna za drugi spol; nepromišljeno oplođivanje jajnih stanica ženke uskraćuje za odabir dobrog partnera, a otpor parenju mužjake uskraćuje za potomstvo. Evolucija svake prilagodbe stoga predstavlja novi evolucijski pritisak za ispoljavanje protuprilagodbe u drugom spolu (Arnqvist i Rowe 2002). Navedena neprekidna dinamika prilagodbi i protuprilagodbi predstavlja upravo evolucijsku utrku u naoružanju među spolovima.

2. Anizogamija: Preduvjet spolu

Biološka definicija spola usko je vezana uz anizogamiju, oblik spolnog razmnožavanja u kojem dolazi do stapanja morfološki različitih gameta. Muški spol je definiran kao spol koji proizvodi malene, pokretne gamete, a ženski spol kao spol koji proizvodi velike, nepokretne gamete. S obzirom da bez anizogamije ne bi bilo spola, a bez spola ni seksualne selekcije, anizogamija je temelj seksualnoj selekciji (Togashi i Cox 2011). Seksualna kaskada je termin koji opisuje evoluciju seksualne strategije, a započinje evolucijom rekombinacije i singamije (Parker 2014). Iduća tranzicija je upravo anizogamija (Parker 2021), izvor inherentnih razlika među spolovima, a time i seksualne selekcije.

2.1 Evolucija anizogamije

Evolucijski pritisci i mehanizmi koji su doveli do razvoja i održanja anizogamije nisu u potpunosti poznati jer pojava anizogamije nije zabilježena u fosilima (Lehtonen i Parker 2014). Teorije o evoluciji anizogamije stoga se uvelike oslanjaju na matematičke modele. Jedna od danas najprihvaćenijih teorija je tzv. „PBS“ (nazvana prema inicijalima autora), koju su 1972. godine predložili Parker i suradnici (Lehtonen 2021). Parker i suradnici (1972) „PBS“ teoriju razvijaju iz nekoliko pretpostavki. Ishodišnu populaciju u kojoj se razvila anizogamija činili su morski izogamni organizmi koji su gamete s različitim tipovima parenja (od eng. *mating type*) otpuštali u okoliš. Do vanjske oplodnje je potom dolazilo stapanjem gameta nakon nasumičnih sudara (Lehtonen i Parker 2014). Nadalje, teorija pretpostavlja i da sve reproduktivno zrele jedinke na raspolaganju imaju sličnu, ograničenu količinu energije koju mogu uložiti u stvaranje gameta. Stvaranje većeg broja gameta stoga nužno rezultira i smanjenjem njihove veličine. Konačno, pretpostavlja se i da je fitnes zigote proporcionalan njenoj veličini; što je veća zigota, veći joj je i fitnes. Razmišljanja o evoluciji anizogamije u okviru „PBS“ teorije nastavljaju se s razmatranjem selektivnih pritisaka, konkretno brojnosti gameta i fitnesa zigote, koji su utjecali na veličinu gameta. S obzirom da brojnost gameta i fitnes zigote usmjeravaju promjenu veličine gameta u dvije krajnosti, Parker i suradnici pretpostavljaju da selektivnu prednost istovremeno imaju jedinke koje stvaraju maksimalan broj manjih gameta, ali i jedinke koje stvaraju manje većih gameta. Stvaranje maksimalnog broja manjih gameta povećava vjerojatnost sudara gameta i uspješne oplodnje. Stvaranje većih gameta, s druge strane, povećava vjerojatnost preživljavanja zigote opskrbljivanjem zigote s više energije.

Navedene pretpostavke ne objašnjavaju raširenost anizogamije i postojanje točno dva spola; spolno razmnožavanje je moguće i u brojnim drugim oblicima (Lessells i sur. 2009). Ipak, te pretpostavke su važan temelj u izgradnji matematičkih modela koji bi potencijalno dali

uvid u mehanizme nastanka i održanja anizogamije. Brojni matematički modeli (Lessells i sur. 2009; Parker i sur. 1972) navode disruptivnu selekciju te gametnu limitiranost i gametni sukob kao važne evolucijske mehanizme u nastanku anizogamije. Do gametne limitiranosti dolazi ukoliko nema dovoljno gameta jednog tipa parenja za oplodnju gameta drugog tipa parenja zbog čega gamete u suvišku odumiru (MacDiarmid i Butler IV 1999). S obzirom da odumiranje gameta u ishodišnoj izogamnoj populaciji predstavlja značajne energetske gubitke, Kalmus (1932) je ponudio gametnu limitiranost kao prvi evolucijski mehanizam koji objašnjava evoluciju anizogamije. Iako je izvorna Kalmusova ideja danas odbačena zbog pretpostavke da selekcija djeluje na populaciju, a ne jedinku, dorade njegove ideje i dalje predstavljaju važne hipoteze (Lehtonen i Parker 2014). Središnji evolucijski pritisak kojeg gametna limitiranost razmatra je povećanje ukupne stope fuzije gameta. Evolucija anizogamije tada povećava stopu fuzije gameta; velik broj malih, pokretnih gameta povećava vjerojatnost da će barem jedna fuzionirati s velikom, manje pokretnom gametom čime se smanjuje i broj neoplođenih velikih gameta koje bi u suprotnom odumrle. S druge strane, do gametnog sukoba dolazi ukoliko se gamete istog tipa parenja, ali različitih jedinki, natječu za oplodnju iste gamete drugog tipa parenja (Wigby i Chapman 2004). Važnost gametnog sukoba predstavljaju Parker i suradnici (1972) koji su naglasak s reproduktivne uspješnosti populacije prebacili na reproduktivni uspjeh jedinki. Jedinke koje stvaraju veće gamete, tzv. „proto-ženke“, opskrbljuju buduće potomstvo s više energije, a jedinke koje stvaraju manje gamete u većem broju, tzv. „proto-mužjaci“, češće fuzioniraju s većim gametama.

Važnost i gametne limitiranosti i gametnog sukoba u evoluciji anizogamije je potkrijepljena matematičkim modelima (Bulmer i Parker 2022; Cox i Sethian 1984; Lehtonen i Kokko 2011; Parker i sur. 1972), no različiti modeli njihov doprinos evoluciji anizogamije razmatraju u ovisnosti o okolišnim uvjetima. Djelovanje oba mehanizma ima isti rezultat; velika energetska ulaganja u gamete jednog „proto-spola“ u drugom „proto-spolu“ dovodi do stvaranja većeg broja manjih gameta, odnosno anizogamije (Lehtonen i Parker 2014). Ekološki uvjeti su zapravo parametri koji određuju koji će mehanizam u određenoj populaciji imati veći utjecaj na evoluciju anizogamije. Tako je, na primjer, pokazano da u većim populacijama, gdje je kompeticija za velike gamete veća, važniju ulogu ima gametni sukob. S druge strane, u manjim populacijama, gdje nema kompeticije za velike gamete, važniju ulogu ima gametna limitiranost (Lehtonen i Parker 2014). Iako su na prvi pogled gametna limitiranost i gametni sukob različita objašnjenja evolucije anizogamije, oba mehanizma je moguće razmatrati kao isti evolucijski proces, individualnu selekciju za povećanjem reproduktivnog uspjeha, ali promatran iz različitih perspektiva (Lehtonen i Kokko 2011). Posljedica gametnog sukoba i gametne

limitiranosti je disruptivna selekcija, a potom i anizogamija. Disruptivna selekcija objašnjava fenomen točno dva spola (Parker i sur. 1972). U populaciji s brojnim „proto-spolovima“ jedinke koje ne stvaraju ili vrlo malene ili vrlo velike gamete imaju smanjen reproduktivni uspjeh. Gamete veličina između graničnih vrijednosti ili nisu dovoljno brojne ili energetski ne doprinose dovoljno zigoti. Prema tome, s vremenom će u populaciji opstati samo jedinke koje proizvode gamete graničnih veličina (Togashi i Cox 2011).

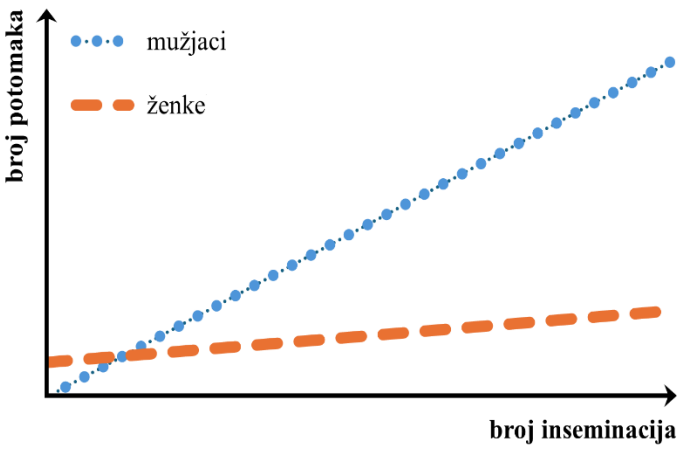
2.2 Posljedice anizogamije

Pojava spolova tj. asimetrija među gametama nije jedina posljedica anizogamije. Asimetrije u morfologijama, reproduktivnim kapacitetima i reproduktivnim strategijama među spolovima su također posljedice anizogamije (Lehtonen 2017). Asimetričnosti među spolovima dovode do sukoba interesa; iako je jedinkama oba spola cilj seksualno razmnožavanje i stvaranje vijabilnog potomstva, ostvarenje cilja uz minimalna ulaganja i maksimalnu uspješnost spolovi ne postižu na isti način (Hosken i sur 2019).

Jedinke oba spola imaju ograničenu mogućnost stvaranja potomstva, bilo vremenski, energetski ili iz drugih razloga (Jones i Ratterman 2009). Ipak, jedinke ženskog spola dodatno ograničava manji broj gameta koje mogu stvoriti. Razlika u brojnosti gameta stoga uzrokuje i razlike u seksualnim strategijama te ponašanjima spolova. Drugim riječima, razlika u brojnosti gameta stvara spolne uloge (Schärer i sur. 2012). Čest stereotip o spolnim ulogama je da su jedinke muškog spola sklonije promiskuitetu te manje sklone roditeljskim ulaganjima i izbirljivosti prema partnerima nego jedinke ženskog spola. Iako daleko od apsolutne istine, navedeni stereotip se ipak često ispoljava u živom svijetu. Promiskuitetnost i roditeljsko ulaganje su seksualne strategije koje se često objašnjavaju brojnošću gameta (Lehtonen 2017).

Razlike u promiskuitetu među spolovima razmatrao je Bateman (1948). Bateman je na temelju razmnožavanja vinskih mušica grafički prikazao ovisnost brojnosti potomstva o broju inseminacija (Slika 1). Batemanov grafički prikaz, danas poznat kao Batemanov gradijent, sugerira da jedinke muškog spola mogu značajno povećati svoj reproduktivni uspjeh parenjem s više partnera i stvaranjem brojnijeg potomstva. Reproduktivni uspjeh jedinki ženskog spola se, s druge strane, značajno manje mijenja nakon parenja s određenim brojem partnera. Batemanov gradijent stoga, barem teoretski, objašnjenje pronalazi u anizogamiji; jedinke muškog spola proizvode veći broj gameta od jedinki ženskog spola zbog čega se mogu češće pariti i imati veće potomstvo.

Intraspolni konflikt, npr. između jedinki muškog spola zbog ograničenog pristupa makrogametama, uzrokovan je i operativnim omjerom spolova (od eng. *operational sex ratio*). Operativni omjer spolova je definiran kao omjer seksualno receptivih jedinki muškog i ženskog spola (Rios Moura i Peixoto 2013). Osim intraspolnog konflikta, operativni omjer spolova predviđa i koji spol će biti izbirljiviji u odabiru partnera. Spol s manje seksualno receptivnih jedinki, obično ženski, bit će izbirljiviji prema suprotnom spolu (Janicke i Morrow 2018). Operativni omjer spolova u obzir uzima i roditeljska ulaganja; spol koji reproduktivni uspjeh povećava brigom za potomstvo svoje resurse ulaže u opstanak postojećeg potomstva, a ne u potragu za novim seksualnim partnerima. Iako povezanost anizogamije i roditeljskih ulaganja nije u potpunosti razjašnjena, Lehtonen i Kokko u svom radu (2011) predstavljaju zanimljivu misao predvođenu neizvjesnošću očinstva (od eng. *paternity uncertainty*). Prema njima, jedinke muškog spola rjeđe ulažu u potomstvo jer stvaraju velik broj mikrogameta od kojih brojne neće fuzionirati s makrogametom. Sudbina svake mikrogamete je neizvjesna i stoga veća ulaganja u gamete, od kojih će brojne odumrijeti, ili potomstvo, čije očinstvo nije sasvim sigurno, predstavljaju prevelik rizik.



Slika 1: Batemanov gradijent. Reproduktivne uspjehe moguće je opisati linearnim funkcijama koje za mužjake jasno sugeriraju da svaka dodatna inseminacija rezultira većim brojem potomaka. Ženke svoj reproduktivni uspjeh, s druge strane, u značajno manjoj mjeri mogu povećati dodatnim inseminacijama.

Anizogamija je, dakle, odigrala važnu ulogu u uspostavi spolnih uloga za brojne, ali ne i apsolutno sve vrste. Vrste u kojima se, na primjer, očevi brinu za potomstvo, a majke traže nove seksualne partnere ukazuju na to da anizogamija nije apsolutni uzrok spolnim ulogama. Spolne uloge nisu određene spolom, već relativnim energetskim ulaganjima određenog spola u reproduktivni uspjeh (Arnqvist i Rowe 2005). Okolišni čimbenici koji određuju ulaganja spolova, objedinjeni u Batemanovom gradijentu i operativnom omjeru spolova, stoga igraju važnu ulogu u usmjeravanju seksualne selekcije i rasplitanju seksualnog konflikta (Plesnar-Bielak i Łukasiewicz 2021).

3. Seksualni konflikt

Seksualni konflikt je neizbježan prilikom spolnog razmnožavanja jer do konflikta dolazi iz nebrojeno razloga; od potrage i odabira partnera, preko načina parenja pa sve do broja potomaka i roditeljske brige. Prema tome, seksualni konflikt je često definiran kao konflikt među jedinkama različitog spola uzrokovan različitim evolucijskim interesima (Parker 2006). Seksualni konflikt se može razmatrati i kao selektivni pritisak, potencijal za ispoljavanje prilagodbi koje bi jednom spolu dale prednost u razmnožavanju nad drugim spolom (Parker 2006). Seksualni konflikt se razrješuje seksualnom selekcijom, a ukoliko se ne riješi, posredovanjem seksualne selekcije se može promijeniti njegov intenzitet. Seksualna selekcija predstavlja aspekt prirodne selekcije koji se odnosi na promjene uzrokovane razlikama među jedinkama u uspješnosti u sukobu za pristup gametama i fertilizaciji (Shuker i Kvarnemo 2021). Seksualni konflikt nije ograničen na razlike u fenotipu i ponašanju jedinki različitog spola; svoje ishodište ima na razini gena. Iz genetičke perspektive, seksualni konflikt je moguće definirati kao razlike u optimalnim razinama ekspresije gena među spolovima zbog različitih selektivnih pritisaka (Schenkel i sur. 2018). Dva osnovna oblika seksualnog konflikta na razini gena su seksualni konflikt unutar (od eng. *intralocus*) i između genskih lokusa (od eng. *interlocus*).

3.1 Seksualni konflikt unutar genskog lokusa

Do konflikta unutar lokusa dolazi ukoliko je optimum ekspresije gena različit među spolovima (Arnqvist i Rowe 2005 ; Van Doorn 2009). Jedno od fenotipskih obilježja koje često ima različit optimum među spolovima je veličina tijela. Na primjer, veličina tijela kukaca često je ograničena predatorima; veći kukci su pod većim rizikom od napada predatora (Svensson i sur. 2023). Međutim, i plodnost ženki kukaca, ali ne i mužjaka, je proporcionalna veličini tijela. Ženke kukaca su stoga obično veće od mužjaka jer je stvaranje spermija manje ovisno veličini tijela (Shykoff 2003). S obzirom da oba spola, barem dijelom, imaju istu gensku arhitekturu, ni jedan spol nije u mogućnosti postići optimalnu razinu ekspresije gena; pomak ekspresije prema optimumu jednog spola snižava fitnes drugog (Cox i Calsbeek 2009). Konflikt unutar lokusa se rješava manipulacijom genske arhitekture, npr. duplikacijom ili spolnim vezanjem, te spolno-specifičnom regulacijom ekspresije gena (Schenkel i sur. 2018).

Spolno-specifična regulacija ekspresije gena se odvija na razini transkripcije, ali i u procesima posttranskripcijske obrade genskog transkripta (Pennell i Morrow 2013). Regulacija na razini transkripcije se često zasniva na spolno-specifičnim hormonima (Shykoff 2003). Hormoni mogu pokrenuti signalnu kaskadu koja dovodi do inicijacije ili inhibicije transkripcije

određenog gena. Također, genska ekspresija se može regulirati i prilikom prekrajanja transkripta. McIntyre i suradnici (2006) su tako pokazali da i do 22% gena vinske mušice (*Drosophila melanogaster*) koji stvaraju različite transkripte pokazuju spolno-specifične načine prekrajanja eksona.

I duplikacija gena je važan mehanizam rasplitanja seksualnog konflikta unutar lokusa (Gallach i Betrán 2011). Nastanak paralognih gena olakšava razrješenje konflikta jer omogućava zadržavanje gena u oba spola, a pritom dopuštajući njihovu evoluciju prema optimumu (Schenkel i sur. 2018). Nastali paralozi potom mogu postati eksprimirani u jednom spolu, ne samo regulacijom njihove transkripcije i posttranskripcijske obrade, već i promjenom položaja u genomu. Gen tako može postati dio spolnog kromosoma ili biti u blizini gena koji određuje spol (Rice 1984). U oba slučaja, konflikt unutar lokusa se smanjuje jer je prisustvo gena u većoj mjeri ovisno o spolu.

Promjena genske arhitekture prilikom rješavanja seksualnog konflikta unutar lokusa kao posljedicu ima i evoluciju spolnih kromosoma te spolni dimorfizam. Seksualni konflikt unutar lokusa ne rezultira samo premještajem gena na spolne kromosome, već i mijenjanjem njihove stabilnosti (Mank i sur. 2014). Degeneriranost Y i W kromosoma je posljedica njihovog porijekla; smatra se da su Y i W kromosomi izvorno bili homologni X i Z kromosomima, a divergencija je započela restrikcijom rekombinacijskih područja (Charlesworth i Charlesworth 2000). Restrikcija rekombinacijskog područja je primarno onemogućavala rekombinaciju gena koji određuju spol, no akumulacijom seksualno antagonističkih gena u blizinu gena koji određuju spol, širilo se i područje u kojem ne dolazi do rekombinacije (Van Doorn 2009). Smanjenjem područja rekombinacije među spolnim kromosomima povećao se broj degeneriranih lokusa i repetitivnih elemenata na Y i W kromosomima (Bachtrog 2013). Spolni kromosomi, kao genetički elementi koji određuju spol, određuju i sekundarna spolnea obilježja koje razvija određeni spol. Sekundarna spolna obilježja, na kojima se temelji spolni dimorfizam, posljedica su brojnih konflikta gena unutar lokusa koji, barem djelomično, evoluiraju zasebno u jednom i drugom spolu (Pennell i Morrow 2013). Međutim, nisu sva sekundarna spolna obilježja produkt seksualnog konflikta gena unutar lokusa; neka su produkt konflikta gena između genskih lokusa.

3.2 Seksualni konflikt između genskih lokusa

Do seksualnog konflikta između genskih lokusa dolazi uslijed interakcija između mužjaka i ženki prilikom kojih se optimalni ishodi interakcija razlikuju među spolovima (Arnqvist i Rowe 2005). Konkretno, konflikt između lokusa se razmatra kroz prilagodbe, ili manipulacije, kojima jedan spol povećava vlastiti fitnes te protuprilagodbi drugog spola koje

su se ispoljile kao odgovor za minimalizaciju manipulacije (Schenkel i sur. 2018). Zamislimo mutaciju koja u jednom spolu za posljedicu ima lakšu manipulaciju drugim spolom, a time i veći fitnes spola s mutacijom. Mutacija će se, pod seksualnom selekcijom, proširiti populacijom zbog čega će spol s mutacijom lakše postići optimalni ishod u npr. reprodukciji. Ishod reprodukcije će drugom spolu stoga biti suboptimalan, a fitnes smanjen. Seksualnom selekcijom će se potom među drugim spolom ispoljiti prilagodba koja će za posljedicu imati povećanu otpornost na manipulaciju. Možemo zamisliti i da će se evolucija manipulacija i protuprilagodbi nastaviti. Evolucija jednog spola mijenja selektivne pritiske drugog spola što dovodi do uzastopnih izmjena u manipulacijama i protuprilagodbama. Drugim riječima, spolovi koevoluiraju, ili za kontekst prikladnije, spolovi su u seksualno antagonističkoj koevoluciji (Perry i Rowe 2015). Iz primjera je jasno kako seksualni konflikt između genskih lokusa uzrokuje seksualno antagonističku koevoluciju, odnosno evolucijsku utrku u naoružanju među spolovima (Schenkel i sur. 2018). Evolucijska utrka u naoružanju ima različite posljedice za fenotipska obilježja spolova. S jedne strane, može uzrokovati uzastopne izmjene postojećih prilagodbi tj. uspostaviti dinamiku crvene kraljice među spolovima, a s druge strane, može uzrokovati uzastopnu pojavu i nestanak različitih prilagodbi (Schenkel i sur. 2018). Intenzivna seksualno antagonistička koevolucija može značajno utjecati na populacije, osobito u kontekstu reproduktivne izolacije i specijacije (Parker i Partridge 1998). Učestale promjene u reproduktivnim ponašanjima i morfologiji spolova mogu rezultirati populacijama među kojima ne dolazi do parenja zbog npr. morfološke nepodudarnosti ili hibridnih potomaka niskog fitnesa (Bonduriansky 2011; Gavrilets 2014).

4. Seksualna selekcija

Terminom prirodna selekcija opisuje se promjena udjela alela u populaciji zbog opstanka jedinki bolje prilagođenih na okoliš i izumiranja onih lošije prilagođenih (Relethford 2012). Kao jedan od povoda prirodnoj selekciji, Darwin (1859) navodi limitiranost prirodnih resursa. U slučaju seksualne selekcije, resursi su seksualni partneri, tj. jedinke spremne na parenje. Seksualnu selekciju, kroz sve mehanizme i oblike, prožima upravo natjecanje među jedinkama za pristup seksualnim partnerima (Andersson i lwasa 1996). Darwin (1859) je mehanizme djelovanja seksualne selekcije podijelio na intraspolne i interspolne. Intraspolni mehanizmi seksualne selekcije djeluju na jedinke spola koji, najčešće, ima veću varijaciju u reproduktivnom uspjehu (Hosken i House 2011; Scheyd 2018). Najčešće razmatran mehanizam intraspolne selekcije je konflikt među mužjacima. Interspolni mehanizmi seksualne selekcije, s

druge strane, djeluju na oba spola, no ishodište imaju u spolu koji, najčešće, ima manju varijaciju u reproduktivnom uspjehu (Hosken i House 2011; Scheyd 2018). Najčešće razmatran mehanizam interspolne selekcije je veća izbirljivost ženki u odabiru seksualnog partnera. Djelovanje seksualne selekcije moguće je razmatrati i relativno s kopulacijom. Ukoliko mehanizmi seksualne selekcije ishodište imaju u seksualnim konfliktima prije kopulacije, govori se o predkopulacijskoj seksualnoj selekciji. U suprotnom, kada mehanizmi seksualne selekcije ishodište imaju u seksualnim konfliktima nakon kopulacije, govori se o postkopulacijskoj seksualnoj selekciji. Spomenuti mehanizmi seksualne selekcije, konflikt među mužjacima i izbirljivost ženki, ubrajaju se u predkopulacijsku seksualnu selekciju (Matzke i sur. 2023). Mehanizmi postkopulacijske seksualne selekcije su puno diskretniji, a među njih se ubrajaju, na primjer, kompeticija među spermijima i ženski kriptički odabir spermija (Birkhead 2010).

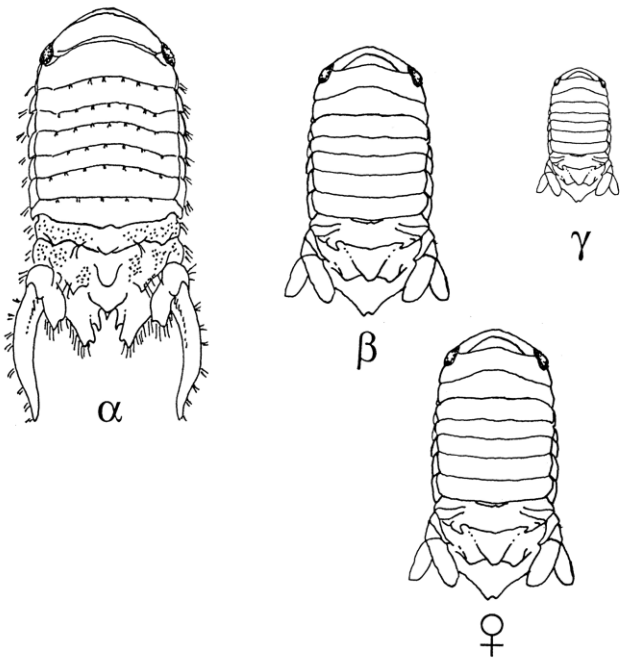
4.1 Predkopulacijska seksualna selekcija

Kopulacija je, u suštini, jednostavna interakcija u kojoj jedinke razmjenjuju gamete u svrhu oplodnje i prokreacije. Međutim, događanja koja prethode kopulaciji su daleko od jednostavnih. Spol veće varijacije u reproduktivnom uspjehu često se mora izboriti za pristup seksualnim partnerima, a čak ako u tome i uspije, partner mora biti voljan stvarati potomstvo s njim. Obilježja koje rezultiraju većim reproduktivnim uspjesima bit će favorizirana seksualnom selekcijom (Kappeler 2022). U kontekstu predkopulacijske seksulane selekcije, među favorizirana obilježja ubrajaju se ona koja pomažu u pronalasku partnera, pobjedi u sukobu za partnera, prisilnoj oplodnji te obilježja prema kojima jedinke drugog spola imaju preferencije (Andersson i Iwasa 1996).

4.1.1 Sukob za partnera

Operativni omjer spolova uvelike usmjerava intraspolni sukob za partnera. Muški je spol, koji se najčešće definira kao spol s više jedinki spremnih za parenje, pod selektivnim pritiskom čiji intenzitet ovisi upravo o broju jedinki ženskog spola spremnih za parenje (Procter i sur. 2012). Impresivne prilagodbe i seksualna ponašanja zamijećena su u vrsti *Paracerceis sculpta* koja se razmnožava u spužvama. Shuster je sam (1987) i s Arnoldom (2007) jednakonožne rakove vrste *P. sculpta* opisao kao morske organizme čiji se mužjaci pojavljuju u tri distinktivne morfologije, alfa, beta i gama (Slika 2). Jedinke vrste *P. sculpta* razmnožavaju se unutar spongocela. Otvor spongocela i ženke u njemu brani tzv. alfa mužjak. Kao i u brojnim drugim vrstama čiji mužjaci čuvaju hareme (Lindenfors i Tullberg 2011; Shykoff 2003), alfa mužjaci su veći od ženki. U populacijama u kojima se mužjaci natječu za ženke, veličina tijela

mužjaka je proporcionalna reproduktivnom uspjehu jer veći mužjaci imaju i veće izglede za pobjedu u natjecanjima za ženke (Dong i sur. 2023; Wright i sur. 2019). Veliko tijelo nije jedina prilagodba mužjaka vrste *P. sculpta* odgovorna za povećanje reproduktivnog uspjeha. Beta i gama mužjaci su manji od alfa mužjaka, no i dalje imaju značajan reproduktivan uspjeh. Beta mužjaci su morfološki slični ženkama što je razlog njihovom reproduktivnom uspjehu. Naime, alfa mužjaci koji brane spongocel vlastitog harema ne prepoznaju beta mužjake kao mužjake; smatraju ih ženkama. Beta mužjaci tako ulaze u harem bez konflikta te stupaju u kopulaciju sa ženkama. Seksualna mimikrija je stoga druga prilagodba kojom mužjaci vrste *P. sculpta* povećavaju svoj reproduktivni uspjeh. Treća prilagodba koja mužjacima vrste *P. sculpta* povećava reproduktivni uspjeh je gama morfologija. Gama mužjaci su najmanji; veličinom slični mladim, nezrelim jedinkama. Njih alfa mužjaci prepoznaju kao mužjake i aktivno im brane pristup svom haremu. Gama mužjaci su, zbog svoje veličine, značajno pokretljiviji od svojih većih suparnika. Naglim pokretima, stoga, mogu izbjeći napade alfa mužjaka i prikrasti se u harem među ženke (Shuster 1987; Shuster i Arnold 2007).



Slika 2: Shematski prikaz alfa (α), beta (β) i gama (γ) mužjaka te ženke vrste *Paracerceis sculpta*. Slika preuzeta iz Shuster (1992).

Natjecanje za pristup jedinkama suprotnog spola nije određeno spolom, već operativnim omjerom spolova. Za vrste s obratom spolnih uloga, na primjer vrste porodice trkuša (*Turnicidae*), zamijećeno je da se ženke međusobno natječu za mužjake. Strack (1991) trkuše opisuje kao ptice poliandrijskog tipa parenja čiji se mužjaci brinu za jaja i mlade te posljedično imaju manji operativni omjer spolova. Ženke trkuša se ne natječu za mužjake fizičkim okršajima, već ornamentacijama poput boje perja. O odabiru partnera utemeljenom na njihovim fenotipskim obilježjima pisat ću u nadolazećim poglavljima.

4.1.2 Odabir partnera

Mužjaci vrste *P. sculpta* su impresivan primjer seksualne selekcije na djelu. Međutim, ni spol s manje jedinki spremih na parenje nije lišen evolucijskih pritisaka koji favoriziraju jedinke s većim reproduktivnim uspjehom. Spol koji ulaže više u potomstvo, a posljedično ima manje jedinki spremnih na parenje, birat će partnere na osnovi benefita koje dobivaju, bilo da se radi o direktnim ili indirektnim benefitima. Neki od direktnih benefita odabira partnera su briga za potomstvo, teritorij i nuptualni pokloni (Ahnesjö i Goncalves 2019). Nuptualni pokloni se definiraju kao svi doprinosi, osim gametnih, koje donor predaje recipijentu prilikom parenja (Huxman i Brandner 2021). Mužjaci porodice *Bittacidae* (Mecoptera) tako prije parenja traže plijen koji će ponuditi ženkama (Vahed 1998). Ženke porodice *Bittacidae* mužjake biraju upravo prema veličini plijena koje im nude te, ukoliko su istim zadovoljne, hrane se plijenom i dopuštaju mužjaku da se odgovarajuće pozicionira za kopulaciju (Wei i sur. 2020; Slika 3).

Slika 3: Mužjak (gore) porodice *Bittacidae* nudi ženki (dolje) plijen prije parenja. Preuzeto iz Tapson (2009).

Benefiti veće izbirljivosti ne moraju trenutno rezultirati povećanjem fitnesa jedinke koja se pari, često su indirektni. Indirektni benefiti povećavaju fitnes potomstva, a time i reproduktivni uspjeh roditelja, putem nasljeđivanja poželjnih gena (Ahnesjö i Goncalves 2019). Interesantan primjer indirektnih benefita moguće je pronaći u atlantskom lososu i njegovom odabiru partnera. Landry i suradnici (2001) su uvidjeli da atlantski losos seksualne partnere bira tako da potomcima osigura što veću raznolikost u genima MHC (eng. *major histocompatibility complex*) lokusa. MHC lokus obuhvaća gene koji kodiraju za podjedinice MHC molekula, proteina koji posreduju adaptivni imunosni odgovor. MHC molekule su važne u aktivaciji i predočavanju stranih antigena limfocitima. Geni MHC lokusa su iznimno polimorfni te ukoliko jedinka ima raznovrsnije alele uspješnije imunosno odgovara na širi spektar patogena (Abbas i sur. 2021). Atlantski losos stoga odabirom partnera s različitim alelima gena MHC lokusa potomke opskrbljuje sa što boljim imunosnim sustavom.

4.2 Postkopulacijska seksualna selekcija

Kraj kopulacije ne označava nužno i kraj sukoba za partnera ili uspješnu oplodnju. Više od 100 godina je prošlo prije no što su Darwinove ideje o seksualnoj selekciji, zahvaljujući Parkeru (1970), proširene i na događaje nakon kopulacije. Mehanizmi poput kompeticije među

spermijima i ženskog kriptičkog odabira mogu uvelike utjecati na ishod inseminacije (Evans i sur. 2003). Ženski reproduktivni sustav tako predstavlja novo bojište za spermije, bilo kroz prisustvo spermija drugih mužjaka, bilo kroz svoja anatomska i fiziološka obilježja (Dixson 2018).

4.2.1 Kompeticija među spermijima

Poliandrija u bilo kakvom obliku predstavlja selektivni pritisak za mužjake zbog uvođenja nesigurnosti u očinstvo (Firman i sur. 2017). Nesigurnost u očinstvo mužjaci minimaliziraju na dva načina, nadjačavanjem spermija ostalih mužjaka ili inhibicijom budućih inseminacija ženke ostalim mužjacima (Birkhead i Pizzari 2002). Nadjačavanje spermija ostalih mužjaka može biti utemeljeno na pukoj brojnosti spermija u ejakulatu; što mužjak ispusti više spermija, veća je i vjerojatnost da će baš njegov spermij oploditi jajnu stanicu (Stoltz i Neff 2006). Mužjaci vrste *P. sculpta*, opisani u prethodnom poglavlju, pokazuju razlike u relativnim veličinama sjemenih mjehurića (*vesiculae seminalis*). Gama mužjaci imaju sjemene mjehuriće relativno najvećih dimenzija, beta mužjaci srednjih, a alfa mužjaci najmanjih. Sjemeni mjehurići su organi prisutni u brojnim člankonošcima u kojima se spermiji pohranjuju do ejakulacije i u kojima se luče brojni sekreti koji, između ostalog, održavaju spermije živima (Vrech i sur. 2018). Gama mužjaci tako, iako nemaju vlastiti harem, povećavaju svoj reproduktivni uspjeh stupanjem u gametnu kompeticiju sa jačim alfa mužjacima (Dominey 1980).

Inhibicija budućih inseminacija je također široko zastupljena u živom svijetu, a u brojnim slučajevima je utemeljena na sjemenim peptidima. Sjemeni peptidi se zajedno sa spermijima prenose u ejakulatu, a na ženku mogu imati razne učinke; mogu regulirati polaganje jaja, reproduktivno ponašanje, hranjenje pa čak i životni vijek (Kubli 2003; Sirot i sur. 2014). Među najistraženije sjemene proteine se ubrajaju proteini vinske mušice (*Drosophila melanogaster*) kojih ima čak preko 60 (Findlay i sur. 2008). Jedan od prvih otkrivenih sjemenih peptida, tzv. seks-peptid (eng. *sex-peptide*) vinske mušice, povećava reproduktivni uspjeh mužjaka jer ženke drastično potiče na povećano stvaranje i polaganje jaja te odbijanje novih seksualnih partnera (Swanson 2003). Onemogućavanje budućih kopulacija nakon parenja sa ženkom mužjaci postižu i stvaranjem različitih fizičkih zapreka, tzv. kopulacijskih čepova (eng. *copulatory plug*), u reproduktivnom traktu ženke. Kopulacijski čepovi najčešće nastaju koagulacijom proteina koji se nalaze u ejakulatu (Stockley i sur. 2020). Semenogelini 1 i 2 su proteini ejakulata skloni koagulaciji, a specifični su za primate (Isshiki i Ishida 2018). Na važnost semenogelina u kompeticiji među spermijima ukazuje njihova evolucijska

konzerviranost; što je unutar vrste poliandrija zastupljenija, to je gen koji kodira za semenogeline konzerviraniji (Dorus i sur. 2004).

4.2.2 Ženski kriptički odabir

Jedan od najrecentnije otkrivenih mehanizama djelovanja seksualne selekcije je ženski kriptički odabir. Ženski kriptički odabir obuhvaća različite mehanizme kojima ženka može utjecati na oplodnju određenim spermijima (Thornhill 1983). Literatura na temu ženskog kriptičkog odgovora je nažalost manjkava, dijelom zbog društvene pristranosti muškom spolu, a dijelom zbog kompleksnosti i isprepletenosti ženskog kriptičkog odabira s drugim fenomenima poput kompeticije među spermijima (Firman i sur. 2017). Unatoč problemima, znanost ipak istražuje ženski kriptički odabir pa tako danas znamo za nekoliko vrsta kod kojih je kriptički odabir značajna varijabla reproduktivnog uspjeha.

Ženke domaće kokoši (*Gallus gallus domesticus*) se preferentno pare sa socijalno dominantnim mužjacima (Birkhead i Pizzari 2002). Iako se ženke ne mogu uvijek obraniti od socijalno subdominantnih mužjaka, nakon inseminacije njihov ejakulat mogu odbaciti kako bi ranije bile spremne za parenje s dominantnim mužjacima (Pizzari i Birkhead 2000). I ženke pauka vrste *Pisaura mirabilis* (Slika 4) mužjacima mogu uskratiti potomstvo. Mužjaci vrste *P. mirabilis* se ženkama udvaraju nuptualnim poklonima prema kojima ženke ne određuju samo hoće li se pariti s danim mužjakom, već određuju i koliko dugo će trajati kopulacija (Stålhandske 2001; Albo i sur. 2013). Nakon kopulacije, ženke spermije čuvaju u posebnim organima, sjemenim spremištima (*receptaculum seminis*). Prema istraživanju kojeg su proveli Albo i suradnici (2013), ženke koje su se parile s mužjacima koji su im donijeli nuptualni poklon su pohranile značajno više spermija u sjemena spremišta, čak i kada su vremena parenja s mužjacima sa i bez poklona bila jednaka. Nadalje, prisustvo nuptualnog poklona je produljilo i trajanje kopulacije.

Slika 4: Pauk vrste *Pisaura mirabilis*. Preuzeto iz Sharp C. J. (2014).

Ni oplodnja kod ljudi nije prepuštena slučaju; i žene pokazuju sklonost prema određenim spermijima. Fitzpatrick je sa suradnicima (2020) pokazao da folikularne tekućine izolirane iz ispitivanih žena uzrokuju akumulaciju spermija određenog, a ne bilo kojeg muškarca. Rezultati stoga sugeriraju da je jedan od mehanizama ženskog kriptičkog odabira

kod ljudi kemoatrakcija. Analogan fenomen je zamijećen i kod kraljevskog lososa; ovarijska tekućina ženki kraljevskog lososa također uzrokuje akumulaciju preferiranih spermija (Rosengrave i sur. 2008). Osim navedenim mehanizmima, ženke kriptički odabir iskazuju i mehanizmima poput promjene fizioloških uvjeta unutar reproduktivnog trakta (npr. pH vrijednosti), prehrane spermija, izmjena u stvaranju jajnih stanica (promjena količine hranjivih tvari ili stope vitelogeneze), pobačaja zigota te čak i sudjelovanja u stvaranju vlastitog kopulacijskog čepa (pomažući mužjaku ili stvaranjem vlastitog) (Eberhard 2015).

4.3 Benefiti seksualne selekcije

Iz prethodno navedenih primjera je jasno da je odabir seksualnog partnera rijetko kada prepušten slučaju. Odabir partnera zasnovan na direktnim benefitima, poput nuptualnih poklona i roditeljske skrbi, nije teško razumjeti (Shykoff 2002); jasno je da će ženke birati mužjake s najvećim nuptualnim poklonima jer će si tako, između ostalog, osigurati najviše energije potrebne za stvaranje jajnih stanica i potomstvo. Konceptualna problematika indirektnih benefita, tj. benefita koji reproduktivni uspjeh ženke povećavaju kroz osiguravanje potomaka dobrim genima, stara je koliko i teorija selekcije (Andersson i Simmons 2006). Paunovi su Darwinu bili trn u oku jer njegova revolucionarna teorija o prirodnoj selekciji nije mogla objasniti ekstravagantne i po fitnes pogubne repove mužjaka. No iz paunovog pera se rodila ideja o seksualnoj selekciji za koju danas znamo da može favorizirati fenotipska obilježja koja, iz perspektive prirodne selekcije, smanjuju fitnes (Persons i Currie 2019). Iako seksualna selekcija može objasniti opstanak ekstravagantnih obilježja, ona ne može uvijek objasniti zašto je neko obilježje odabrano kao temelj odabiru partnera. Osobiti problem predstavljaju obilježja poput ogromnih rogova i šarenog perja koja smanjuju fitnes jedinke ukoliko ih se razmatra kroz leću prirodne selekcije (Zahavi 1975).

Revolucionarno objašnjenje fenomena predložio je Fisher (1930) u tzv. Fisherovom procesu bijega (eng. *Fisher's runaway process*). Fisher svoj matematički model gradi na nekoliko preduvjeta; u ishodišnoj populaciji jedinke jednog spola moraju ispoljavati neko svojstvo koje im povećava fitnes, a jedinke drugog spola preferenciju za isto svojstvo. Nadalje, i svojstvo i preferencija među jedinkama moraju biti varijabilni te utemeljeni u genima tj. moraju biti nasljedni. Kroz generacije će se, zbog povezanosti, svojstvo i preferencija ne samo proširiti kroz populaciju, već će pod seksualnom selekcijom postati i intenzivnije eksprimirani. Fisherov model predviđa da je opisana koevolucija, ukoliko su ispunjeni preduvjeti, neizbježna te biva sve brža i brža upravo zbog pozitivne povrtane sprege između svojstva i preferencije za isto; potomci kopulacije posredovane svojstvom i preferencijom će nositi gene za obje. Nadalje, jedinke koje intenzivnije eksprimiraju svojstvo imat će nadprosječan reproduktivni uspjeh, a

jedinke koje pokazuju intenzivniju preferenciju za svojstvo će češće birati partnere s ekstremnijim svojstvom. Fisherov model predviđa i vlastitu ograničenost. Preferirano svojstvo ne može evoluirati u nedogled; evolucija napreduje dok svojstvo ne postane toliko eksprimirano da smanjuje fitnes jedinke i to do mjere u kojoj poništava benefite dobivene seksualnom selekcijom.

Ideja o nastanku preferencija za određena svojstva srodna Fisherovom procesu bijega je i tzv. hipoteza seksi sinova (eng. *sexy sons*). Iako se u literaturi termini Fisherov proces bijega i seksi sinovi koriste gotovo kao sinonimi, među hipotezama postoje razlike (Santoro 2020). Hipoteza seksi sinova je usko vezana uz preferencije za svojstva koja smanjuju fitnes jedinkama koje ih odabiru (Hosken i House 2011). Na primjer, hipotezom seksi sinova je objašnjen ženski odabir poliginije. Ženke nekada mogu preferirati poligamne mužjake i tako si smanjiti fitnes zbog gubitka npr. ispomoći u brizi za potomstvo, no privremeno žrtvovanje fitnesa može rezultirati većim reproduktivnim uspjehom, a posljedično i fitnesom, razmatra li se i potomstvo takvih ženki. Naime, njihovo potomstvo, specifično sinovi, od oca će naslijedili gene koji ih čine atraktivnima budućim ženkama (Huk i Winkel 2007). Takvi sinovi će imati više potomaka i tako na više jedinki prenijeti i majčine gene.

Alternativne ideje o ishodištu preferencija za određena svojstva su tzv. hipoteze hendikepa (eng. *handicap hypothesis*) koje je među prvima razrađivao Zahavi (1975). Zahavi svoju hipotezu gradi na činjenici da sekundarna spolna obilježja često smanjuju fitnes jedinke ukoliko se ne razmatra prednost koju donose pod seksualnom selekcijom. Sekundarna spolna obilježja smatra, osobito ekstravagantna, energetski zahtjevnima te ih kao takve mogu eksprimirati samo jedinke visokog fitnesa. Drugim riječima, ekstravagantna sekundarna spolna obilježja su vjeran uvid u kakvoću gena. Rasipanje energije na stvaranje i preživljavanje sa izvanrednim sekundarnim spolnim obilježjima mogu priuštiti samo vrlo zdrave i dobro razvijene jedinke. Spolu koji bira partnera stoga sekundarna spolna obilježja mogu biti indikacija o genima koje će naslijediti njihovo potomstvo.

Seksualna selekcija i odabir partnera ne moraju uvijek favorizirati sekundarna spolna obilježja čija je jedina svrha povećanje reproduktivnog uspjeha. Sekundarna spolna obilježja, barem u teoriji, se s vremenom mogu pokazati korisna i u kontekstu prirodne selekcije (Miller i Todd 1995). Impresivna hipoteza o sekundarnom spolnom obilježju čiji je razvoj nadišao okvire seksualne selekcije je jedna od novijih hipoteza o ranom razvoju ptičjeg perja. Otkrićem novih, dobro očuvanih fosila dinosaura, ptičjih predaka, ukazalo je na mogućnost da se perje razvilo gotovo 100 milijuna godina prije sposobnosti leta (Clarke 2013). Persons i Currrie (2019) tako predlažu da, iako je prvo, nerazgranato perje imalo funkciju izolacije, razgranato

perje je imalo seksualnu funkciju; bilo je važno u odabiru partnera. Nerazgranato perije nije bilo adekvatno za let, no bilo je dostatno kao izolator. Pod seksualnom selekcijom, morfologija perja se mijenjala te je perje postajalo dulje, čvršće te razgranatije. Iako nova morfologija perja nije nužno poboljšavala njihova izolacijska svojstva, omogućila im je poprimanje novih funkcija, čak i onih nevezanih uz odabir partnera. Razgranato perje se pokazalo korisno u novim biološkim nišama predaka ptica; precima ptica je omogućilo pasivno letenje, a kasnije i aktivno, nakon evolucije posredovane prirodnom selekcijom.

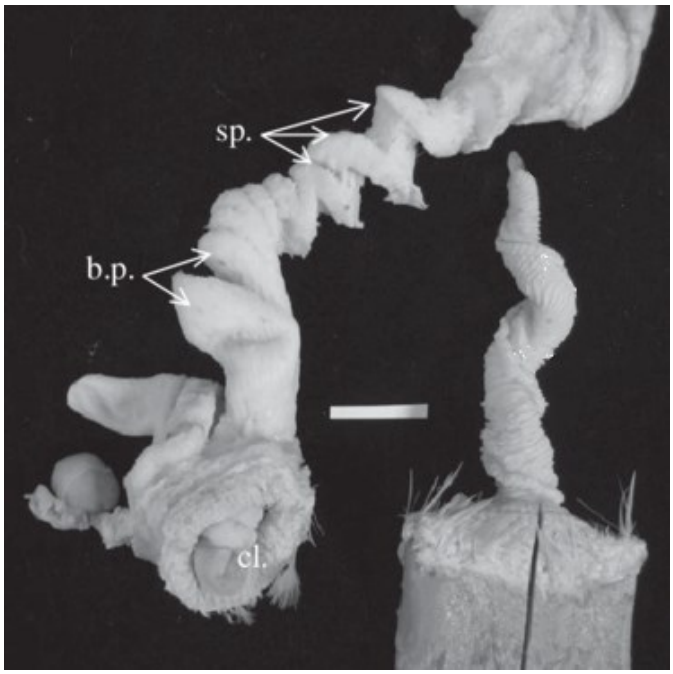
5. Seksualno antagonistička koevolucija

Seksualni konflikt, kako je već spomenuto, ne mora biti riješen; dapače, često rezultira dinamičnom evolucijom među spolovima. Prilagodbe koje povećaju reproduktivni uspjeh jednog spola su za drugi spol štetne, a štetan učinak na drugi spol poništavaju protuprilagodbe (Arnqvist i Rowe 2002). Arnqvist i Rowe (2002) sveprisutnu ravnotežu među prilagodbama i protuprilagodbama spolova navode kao potencijalan razlog za teško uočavanje koevolucije; prilagodbe i protuprilagodbe ishod seksualnog konflikta održavaju relativno konstantnim te bez direktnog uvida u tijek evolucije pomoću, na primjer, fosila, koevoluciju je gotovo nemoguće jednoznačno potvrditi. Unatoč problemima, u prirodi su primijećene brojna obilježja spolova za koje se smatra da koevoluiraju.

Nuptualni pokloni mogu biti jedno od ishodišta seksualno antagonističke koevolucije. S obzirom da pribavljanje nuptualnih poklona može biti energetski zahtjevno, evolucijski su favorizirane jedinke koje potencijalnim partnerima predaju bezvrijedne nuptualne poklone (Albo i sur. 2013). Albo i suradnici (2011) pokazuju da neki mužjaci vrste *P. mirabilis* uistinu ženkama nude bezvrijedne, nejestive nuptualne poklone, poput praznih egzoskeleta kukaca i biljnih tkiva. Kako je već spomenuto, ženke vrste *P. mirabilis* se s mužjacima s lošim nuptualnim poklonima pare značajno kraće, no istraživanja pokazuju da mužjaci s bezvrijednim nuptualnim poklonima imaju jednak, a ne lošiji reproduktivni uspjeh. Dodatan mehanizam kojim mužjaci vrste *P. mirabilis* zavaravaju ženke je omatanje bezvrijednih nuptualnih poklona u deblje slojeve paučje mreže, kako bi ženka bezvrijednost poklona što kasnije primijetila. Dinamika prilagodbi i protuprilagodbi u vrsti *P. mirabilis* ne prestaje ni tu jer ženke pokazuju kriptički odabir kojim mogu mužjacima s bezvrjednim nuptualnim poklonima uskratiti potomstvo.

Evolucijska utrka u naoružanju među spolovima je posebno očita među spolnim organima. Koevolucija spolnih organa je iznimno široko zastupljena u prirodi, a do nje dolazi

jer promjene u spolnim organima jednog spola favoriziraju promjene spolnih organa drugog spola (Brennan i Prum 2015). Među najraznolikije spolne organe se ubrajaju spolni organi reda guščarica (*Anseriformes*, Slika 5). Raznolikosti u morfologiji spolnih organa guščarica su ogromne (Coker i sur. 2002); neke guščarice imaju intromitetne organe duljine preko 40 centimetara (McCracken i sur. 2001), a kod nekih duljinu intromitetnog organa uvjetuju čak i socijalne okolnosti (Brennan i sur. 2017).



Slika 5: Ženski (lijevo) i muški (desno) reproduktivni sustav domaće patke (*Anas sp.*), pripadnika reda guščarica. U blizini kloake (cl.) vagina ima „slijepe vrećice“ (b.p.). Osim „slijepih vrećica“, vaginu karakteriziraju i spiralni omoti u smjeru kazaljke na satu (sp.). Intromitetni organ je također spiralne građe, no uvijen u smjeru suprotnom od smjera kazaljke na satu. Preuzeto i uređeno iz Brennan i sur. (2009).

S obzirom da su prisilne kopulacije relativno učestale među guščaricama (McKinney i sur. 1983), mehanizmi koji su posredovali koevoluciju spolnih organa guščarica su kompeticija među spermijima i odbijanje neželjenih partnera. Coker i suradnici (2002) su dokazali da morfološka obilježja spolnih organa mužjaka guščarica, poput veličine testisa, duljine intromitetnog organa te prisustvo nabora i izraslina, ovose upravo o učestalosti prisilnih kopulacija; što su prisilne kopulacije češće, to su testisi veći, a intromitetni organ dulji i kompleksnije morfologije. Veći testisi i veći intromitetni organi s naborima i izraslinama, smatra se, omogućuju mužjacima da izluče više sperme što bliže jajnim stanicama, a omogućuju im i da uklone spermu prijašnjih seksualnih partnera ženke iz njenog reproduktivnog trakta.

Evoluciju intromitetnih organa guščarica je nužno promatrati relativno s vaginama; iako konflikt među spermijima može objasniti velik dio njihove morfologije, teško može objasniti i npr. njihovu spiralnu građu. Raznolikost među vaginama guščarica istraživala je Brennan sa suradnicima (2007) koji su ukazali na varijabilnost duljine vagina, ali i prisutnost „slijepih vrećica“ (eng. *dead end sacs*, *blind sacs*) te namotaja u vagini. U svojem istraživanju, Brennan i suradnici su dokazali da je kompleksnost vagine guščarica upravo proporcionalna duljini intromitetnog organa; drugim riječima, spolni sustavi guščarica uistinu koevoluiraju pod pritiscima seksualnog konflikta. Kompleksna anatomija vagina guščarica predstavlja

prilagodbu na učestale prisilne kopulacije. Za spiralne namotaje vagine u smjeru kazaljke na satu se smatra da mužjacima, čiji su penisi spiralni, ali u smjeru suprotnom od kazaljke na satu, otežava prisilnu kopulaciju; ulazak intromitetnog organa u vaginu je daleko teži ukoliko se ženka ne želi pariti s mužjakom tj. ako nije kooperativna. Potencijalna funkcija vaginalnih „slijepih vrećica“ je u zavaravanju mužjaka. Vaginalne „slijepe vrećice“ su bočni ogranci vagine smješteni u blizini kloake u kojima se ne nalaze jajne stanice. Ukoliko mužjaci ejakuliraju u njih, misleći da su došli do kraja vagine, šanse da će njihovi spermiji oploditi jajne stanice su manje, što zbog veće udaljenosti koju spermiji moraju preći, što zbog lakšeg odbacivanja sperme. „Slijepe vrećice“ stoga predstavljaju i potencijalan mehanizam ženskog kriptičkog odabira.

6. Zaključak

Evolucijska utrka u naoružanju među spolovima je koevolucijski proces među muškim i ženskim spolom koji podrazumijeva ispoljavanje prilagodbi koje jednom spolu povećavaju, a drugom smanjuju reproduktivni uspjeh. Neprekidni ciklus razvoja prilagodbi i protuprilagodbi ishodište ima u seksualnom konfliktu, specifično onom između različitih gena. Pod djelovanjem seksualne selekcije se stoga genska arhitektura stalno mijenja, baš kao i fenotip spolova. Nova fenotipska obilježja mogu imati i dalekosežnije posljedice poput reproduktivne izolacije i specijacije. Ispoljavanje promjena u reproduktivnim ponašanjima i morfologiji spolova određene populacije mogu reproduktivno izolirati zbog npr. morfološki nepodudarnih reproduktivnih organa. Razmatranje seksualne koevolucije kao potencijalnog posrednika specijacije stoga može biti korisno u filogeniji.

Seksualni konflikt, tj. nesrazmjer među evolucijskim interesima spolova, ne rezultira uvijek koevolucijom spolova. Seksualna selekcija rasplet seksualnog konflikta može usmjeriti i prema nastanku evolucijski stabilnijih obilježja, osobito ako ista favorizira drugi spol. Favoriziranje određenih svojstava može, Fisherovim procesom bijega, ekspresiju tih svojstava iznimno amplificirati, do mjere u kojoj svojstva čak i smanjuju fitnes jedinkama, zanemare li se reproduktivne prednosti. No mogućnost seksualne selekcije da dopusti širenje naizgled apstraktnih obilježja evoluciji dopušta eksperimentiranje. Pod djelovanjem isključivo prirodne selekcije slijed evolucije bi bio značajno promijenjen radi kočenja blago nepovoljnih promjena u inače povoljnim obilježjima. Blago nepovoljne promjene u populaciji održava seksualna selekcija čime se rađa barem teoretska mogućnost da će nepovoljne promjene u jednom trenutku, na primjer radi promjena u okolišu, olakšati jedinkama preživljavanje. Jedna od novijih hipoteza o evoluciji ptičjeg pera sugerira da su upravo pera pod seksualnom selekcijom bila, za izvornu funkciju izolacije, uzaludno mijenjana, no upravo su se zato i razvila do mjere u kojoj omogućuju let. Razmatranje seksualne selekcije u fillogeniji je stoga od iznimne važnosti jer je upravo njom moguće potencijalno objasniti do sada nerazjašnjene fenomene evolucije.

Daljnja istraživanja evolucijske utrke u naoružanju među spolovima, seksualne selekcije i seksualnog konflikta su od iznimne važnosti zbog širokog spektra posljedica. Međutim, ogroman nedostatak na području seksualne selekcije predstavlja metodologija. Razvoj novih metoda, ali i parametara preko kojih bi se točnije mogla mjeriti seksualna selekcija i njene posljedice su jedno od područja koje bi u problematiku unijele velik napredak. Također, iako se situacija mijenja na bolje, fokus budućih istraživanja ne smije biti na jednom,

do nedavno muškom spolu. Manjak nedvojbenih primjera seksualno antagonističke koevolucije utemeljen je upravo na ignoriranju ženskog spola i razmatranju istog kao pasivnog igrača evolucije.

7. Literatura

Abbas A. K., Lichtman A. H. i Pillai S. (2021): Cellular and molecular immunology. Deseto izdanje. Elsevier - Health Sciences Division, Philadelphia.

Ahnesjö I. i Goncalves I. B. (2019): Mate choice in males and females. U: Encyclopedia of Animal Behavior. Elsevier, str. 432-440.

Albo M. J., Winther G., Tuni C., Toft S. i Bilde T. (2011): Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider. BMC Evolutionary Biology. 11(1): str. 329.

Albo M. J., Bilde T. i Uhl G. (2013): Sperm storage mediated by cryptic female choice for nuptial gifts. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 280(1772): 20131735.

Andersson M. i Iwasa Y. (1996): Sexual selection. Trends in Ecology and Evolution. 11(2): str. 53-58.

Andersson M. i Simmons L. W. (2006): Sexual selection and mate choice. Trends in Ecology & Evolution. 21(6): str. 296-302.

Arnqvist G. i Rowe L. (2002): Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. Nature. 415: str. 787-789.

Arnqvist G. i Rowe L. (2005): Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton.

Bachtrog D. (2013): Y-chromosome evolution: emerging insights into processes of Y-chromosome degeneration. Nature Reviews Genetics. 14(2): str. 113-124.

Bateman A. (1948): Intra-sexual selection in *Drosophila.* Heredity 2. str. 349-368.

Birkhead T. R. (2010): How stupid not to have thought of that: post-copulatory sexual selection. Journal of Zoology. 281(2): str. 78-93.

Birkhead T. R. i Pizzari T. (2002): Postcopulatory sexual selection. Nature Reviews Genetics. 3(4): str. 262-273.

Bonduriansky R. (2011): Sexual Selection and Conflict as Engines of Ecological Diversification. The American Naturalist. 178(6): str. 729-745.

Brennan P. L. R., Clark C. J. i Prum R. O. (2009): Explosive eversion and functional morphology of the duck penis supports sexual conflict in waterfowl genitalia. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 277(1686): str. 1309-1314.

Brennan P. L. R. i Prum R. O. (2015): Mechanisms and Evidence of Genital Coevolution: The Roles of Natural Selection, Mate Choice, and Sexual Conflict. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 7(7): a017749.

Brennan P. L. R., Gereg I., Goodman M., Feng D. i Prum R. O. (2017): Evidence of phenotypic plasticity of penis morphology and delayed reproductive maturation in response to male competition in waterfowl. The Auk. 134(4): str. 882-893.

Bulmer M. G. i Parker G. A. (2002): The evolution of anisogamy: a game-theoretic approach. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 269(1507): str. 2381-2388.

Charlesworth B. i Charlesworth D. (2000): The degeneration of Y chromosomes. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 355(1403): str. 1563-1572.

Clarke J. (2013): Feathers Before Flight. Science. 340(6133): str. 690-692.

Cox R. M. i Calsbeek R. (2009): Sexually Antagonistic Selection, Sexual Dimorphism, and the Resolution of Intralocus Sexual Conflict. The American Naturalist. 173(2): str. 176-187.

Cox P. A. i Sethian J. (1984): Search, encounter rates, and the evolution of anisogamy. Proceedings of the National Academy of Sciences. 81(19): str. 6078-6079.

Darwin C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.

Darwin Correspondence Project, "Letter no. 2743," accessed on 25 August 2024, https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LETT-2743.xml (pristupljeno 25.08.2024.).

Dixson A. F. (2018): Copulatory and Postcopulatory Sexual Selection in Primates. Folia Primatologica. 89(3-4): str. 258-286.

Dominey W. (1980): Female mimicry in male bluegill sunfish—a genetic polymorphism? Nature. 284: str. 546-548.

Dong Y., Harvey J. A., Steegh R., Gols R. i Rowe M. (2023): The role of male body size in mating success and male–male competition in a false widow spider. Animal Behaviour. 206: str. 53-59.

Dorus S., Evans P. D., Wyckoff G. J., Choi S. S. i Lahn B. T. (2004): Rate of molecular evolution of the seminal protein gene SEMG2 correlates with levels of female promiscuity. Nature Genetics. 36(12): str. 1326-1329.

Eberhard W. G. (2015): Cryptic Female Choice and Other Types of Post-copulatory Sexual Selection. U: Peretti A.V. i Aisenberg A. (ur.) Cryptic Female Choice in Arthropods. Springer, str. 1-26.

Evans J. P., Zane L., Francescato S. i Pilastro A. (2003): Directional postcopulatory sexual selection revealed by artificial insemination. Nature. 421(6921): str. 360-363.

Findlay G. D., Yi X., MacCoss M. J. i Swanson W. J. (2008): Proteomics Reveals Novel *Drosophila* Seminal Fluid Proteins Transferred at Mating. PLoS Biology. 6(7): e178.

Firman R. C., Gasparini C., Manier M. K. i Pizzari T. (2017): Postmating Female Control: 20 Years of Cryptic Female Choice. Trends in Ecology & Evolution. 32(5): str. 368-382.

Fisher R. A. (1930): The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.

Fitzpatrick J. L., Willis C., Devigili A., Young A., Carroll M., Hunter H. R. i Brison D. R. (2020): Chemical signals from eggs facilitate cryptic female choice in humans. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences: 287(1928): 20200805.

Gallach M. i Betrán E. (2011): Intralocus sexual conflict resolved through gene duplication. Trends in Ecology and Evolution. 26(5): str. 222-228.

Gavrilets S. (2014): Is Sexual Conflict an 'Engine of Speciation'?. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 6(12): a017723.

Hamilton W. i Zuk M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science. 218(4570): str. 384-387.

Hayward A. i Gillooly J. F. (2011): The Cost of Sex: Quantifying Energetic Investment in Gamete Production by Males and Females. PLoS ONE. 6(1): e16557.

Hosken D. J. i House C. M. (2011): Sexual selection. Current Biology. 21(2): str. R62–R65.

Hosken D. J., Archer C. R. i Mank, J. E. (2019): Sexual conflict. Current Biology. 29(11): str. R451-R455.

Huk T. i Winkel W. (2007): Testing the sexy son hypothesis--a research framework for empirical approaches. Behavioral Ecology. 19(2): str. 456-461.

Huxman S. i Brandner J. (2021): Nuptial Gift. U: Shackelford T. K. i Weekes-Shackelford V.A. (ur.) Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer, Cham, str. 5493-5495.

Isshiki M. i Ishida T. (2018): Molecular evolution of the semenogelin 1 and 2 and mating system in gibbons. American Journal of Physical Anthropology. 168(2): str. 364-369.

Janicke T. i Morrow E. H. (2017): Operational sex ratio predicts the opportunity and direction of sexual selection across animals. Ecology Letters. 21(3): str. 384-391.

Jones A. G. i Ratterman N. L. (2009): Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin? Proceedings of the National Academy of Sciences. 106(1): str. 10 001-10 008.

Kalmus H. (1932): Über den Erhaltungswert der phänotypischen (morphologischen) Anisogamie und die Entstehung der ersten Geschlechtsunterschiede. Biologisches Zentralblatt. 52: str. 716-736.

Kappeler P. M. (2022): Animal behaviour: An evolutionary perspective. Springer Nature, Cham.

Kubli E. (2003): Sex-peptides: seminal peptides of the *Drosophila* male. Cellular and molecular life sciences. 60(8): str. 1689-1704.

Landry C., Garant D., Duchesne P. i Bernatchez L. (2001): 'Good genes as heterozygosity': the major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 268(1473): str. 1279-1285.

Lehtonen J. (2017): Gamete Size. U: Shackelford T. i Weekes-Shackelford V. (ur.) Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer, Cham.

Lehtonen J. (2021): The Legacy of Parker, Baker and Smith 1972: Gamete Competition, the Evolution of Anisogamy, and Model Robustness. Cells. (10)3: str. 573.

Lehtonen J. i Parker G. A. (2014): Gamete competition, gamete limitation, and the evolution of the two sexes. Molecular Human Reproduction. 20(12): str. 1161-1168.

Lessells C. M., Snook R. R. i Hosken D. J. (2009): The evolutionary origin and maintenance of sperm. U: Birkhead T. R., Hosken D. J. i Pitnick S. (ur.) Sperm Biology. Elsevier, str. 43-67.

Lindenfors P. i Tullberg B. (2011): Evolutionary Aspects of Aggression: The Importance of Sexual Selection. Advances in genetics. 75: str. 7-22.

MacDiarmid A. i Butler IV M. (1999): Sperm economy and limitation in spiny lobsters. Behavioral Ecology and Sociobiology. 46: str. 14-24.

Mank J. E., Hosken D. J. i Wedell N. (2014): Conflict on the sex chromosomes: cause, effect, and complexity. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 6(12): a017715.

Matzke M., Rossi A. i Tuni C. (2023): Pre- and post-copulatory sexual selection increase offspring quality but impose survival costs to female field crickets. Journal of Evolutionary Biology. 36(1): str. 296-308.

McCracken K. G., Wilson R. E., McCracken P. J. i Johnson K. P. (2001): Sexual selection: Are ducks impressed by drakes' display? Nature. 413(6852): str. 128.

McIntyre L. M., Bono L. M., Genissel A., Westerman R., Junk D., Telonis-Scott M., Harshman L., Wayne M. L., Kopp A. i Nuzhdin S. V. (2006): Sex-specific expression of alternative transcripts in *Drosophila*. Genome Biology. 7(8): R79.

McKinney F., Derrickson S. R. i Mineau P. (1983): Forced Copulation in Waterfowl. Behaviour. 86(3-4): str. 250-293.

Miller G. F. i Todd P. M. (1995): The role of mate choice in biocomputation: Sexual selection as a process of search, optimization, and diversification. U: Banzhaf W. i Eeckman F.H. (ur.) Evolution and Biocomputation. Lecture Notes in Computer Science, Springer, Berlin, Heidelberg, str. 169-204.

Parker G. A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 45(4): str. 525-567.

Parker G. A. i Partridge L. (1998): Sexual conflict and speciation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 353(1366): str. 261-274.
Parker G. A. (2006): Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. Philosophical Transactions of the Royal Society. 361(1466): str. 235-259.
Parker G. A. (2014): The Sexual Cascade and the Rise of Pre-Ejaculatory (Darwinian) Sexual Selection, Sex Roles, and Sexual Conflict. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 6(10): a017509.
Parker G. A. (2021): The Sexual Cascade: Evolutionary Dynamics of Sperm Competition. U: Björndahl L., Flanagan J., Holmberg R. i Kvist U. (ur.), XIIIth International Symposium on Spermatology, Springer, Cham, str. 77-78.
Pennell T. M. i Morrow E. H. (2013): Two sexes, one genome: the evolutionary dynamics of intralocus sexual conflict. Ecology and Evolution. 3(6): str. 1819-1834.
Perry J. C. i Rowe L. (2015): The evolution of sexually antagonistic phenotypes. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 7(6): a017558.
Persons W. S. i Currie P. J. (2019): Feather evolution exemplifies sexually selected bridges across the adaptive landscape. Evolution. 73(9): str. 1686-1694.
Pizzari T. i Birkhead T. (2000): Female feral fowl eject sperm of subdominant males. Nature. 405: str. 787-789.
Plesnar-Bielak A. i Łukasiewicz A. (2021): Sexual conflict in a changing environment. Biological Reviews. 96(5): str. 1854-1867.
Procter D. S., Moore A. J. i Miller C. W. (2012): The form of sexual selection arising from male–male competition depends on the presence of females in the social environment. Journal of Evolutionary Biology. 25(5): str. 803-812.
Relethford J. H. (2012): Human Population Genetics. Wiley-Blackwell, Sjedinjene Američke Države.
Rice W. R. (1984): Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. Evolution. 38(4): str. 735-742.
Rios Moura R. i Peixoto P. E. C. (2013): The effect of operational sex ratio on the opportunity for sexual selection: a meta-analysis. Animal Behaviour. 86(4): str. 675-683.
Rosengrave P., Gemmell N. J., Metcalf V., McBride K. i Montgomerie R. (2008): A mechanism for cryptic female choice in chinook salmon. Behavioral Ecology. 19(6): str. 1179-1185.
Santoro S. (2020): Sexy Son Hypothesis. U: Shackelford T. i Weekes-Shackelford V. (ur.) Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer, Cham.

Schärer L., Rowe L. i Arnqvist G. (2012): Anisogamy, chance and the evolution of sex roles. Trends in Ecology and Evolution. 27(5): str. 260-264.

Schenkel M. A., Pen I., Beukeboom L. W. i Billeter J. C. (2018): Making sense of intralocus and interlocus sexual conflict. Ecology and evolution. 8(24): str. 13 035-13 050.

Scheyd G. (2018): Intrasexual Selection. U: Shackelford T. i Weekes-Shackelford V. (ur.) Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer, Cham.

Sharp C. J. (2014) https://www.sharpphotography.co.uk/uk-spidersf (pristupljeno 13.07.2024.)

Shuker D. M. i Kvarnemo C. (2021): The definition of sexual selection. Behavioral Ecology. 32(5): str. 781-794.

Shuster S. M. (1987): Alternative Reproductive Behaviors: Three Discrete Male Morphs in *Paracerceis sculpta*, an Intertidal Isopod from the Northern Gulf of California. Journal of Crustacean Biology. 7(2): str. 318-327.

Shuster S. (1992): The Reproductive Behaviour of α-, β-, and γ-Male Morphs in *Paracerceis sculpta*, a Marine Isopod Crustacean. Behaviour. 121(3-4): str. 231-257.

Shuster S. M. i Arnold E. M. (2007): The Effect of Females on Male-Male Competition in the Isopod, *Paracerceis Sculpta*: A Reaction Norm Approach to Behavioral Plasticity. Journal of Crustacean Biology. 27(3): str. 417-424.

Shykoff J. A. (2003): Sexual Selection. Encyclopedia of Life Sciences.

Sirot L. K., Wong A., Chapman T. i Wolfner M. F. (2014): Sexual conflict and seminal fluid proteins: a dynamic landscape of sexual interactions. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. 7(2): a017533.

Stålhandske P. (2001): Nuptial gift in the spider *Pisaura mirabilis* maintained by sexual selection. Behavioral Ecology. 12(6): str. 691-697.

Starck J. M. (1991): Biogeography and life history of *Turnix suscitator* Gmelin, 1789: Small adult body size as a consequence of selection for rapid growth. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung. 29(3): str. 213-237.

Stockley P., Franco C., Claydon A. J., Davidson A., Hammond D. E., Brownridge P. J., Hurst J. L. i Beynon R. J. (2020): Revealing mechanisms of mating plug function under sexual selection. Proceedings of the National Academy of Sciences. 117(44): 27 465-27 473.

Stoltz J. A. i Neff B. D. (2006): Sperm competition in a fish with external fertilization: the contribution of sperm number, speed and length. Journal of Evolutionary Biology. 19(6): str. 1873-1881.

Svensson E. I., Gómez-Llano M. i Waller J. T. (2023): Out of the tropics: Macroevolutionary size trends in an old insect order are shaped by temperature and predators. Journal of biogeography. 50(3): str. 489-502.

Swanson W. J. (2003): Sex peptide and the sperm effect in *Drosophila melanogaster*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 100(17): str. 9643-9644.

Tapson N. (2009): Hanging fly mating reward. https://flic.kr/p/7rPwvv.

Thornhill R. (1983): Cryptic Female Choice and Its Implications in the Scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. The American Naturalist. 122(6): str. 765-788.

Togashi T. i Cox P. A. (2011): The Evolution of Anisogamy. Cambridge University Press, Cambridge.

Vahed K. (1998): The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. Biological Reviews. 73(1): str. 43-78.

Van Doorn G. S. (2009): Intralocus sexual conflict. Annals of the New York Academy of Sciences. 1168(1): str. 52-71.

Vrech D. E., Olivero P. A., Mattoni C. I. i Peretti A. V. (2018): From storage to delivery: sperm volume and number of spermatozoa inside storage organs and ejaculates in males of *Timogenes elegans* (Scorpiones: Bothriuridae). The Journal of Arachnology. 46(2): str. 231-239.

Wei Z., Tong X. i Hua B.-Z. (2020): How does the male penisfilum enter the female copulatory pore in hangingflies? Insects. 11(2): str. 123.

Wigby S. i Chapman T. (2004): Sperm competition. Current biology. 14(3): str. R100-R103.

Wright E., Galbany J., McFarlin S. C., Ndayishimiye E., Stoinski T. S. i Robbins M. M. (2019): Male body size, dominance rank and strategic use of aggression in a group-living mammal. Animal Behaviour. 151: str. 87-102.

Zahavi A. (1975): Mate selection—A selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology. 53(1): str. 205-214.

8. Životopis

Rođen sam 2002. godine u Šibeniku. Osnovnu školu sam pohađao u Čistoj Velikoj, a srednju školu u Šibeniku. 2017. godine sam upisao Tehničku školu u Šibeniku, no nakon prvog polugodišta promjenio sam školu i postao učenik Gimnazije Antuna Vrančića u Šibeniku, specifično njenog prirodoslovno-matematičkog smjera. 2021. godine upisao sam prijediplomski studij Molekularne biologije na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu. Među iskustva stečena van propisanog obrazovanja ubrajam filmsku produkciju (učenički projekt *Utezi i krila homoseksualnosti*), scenografiju (*Vrana*, glazbena manifestacija Gimnazije Antuna Vrančića) te mentorstvo novim studentima prijediplomskog studija Molekularne biologije i sudjelovanje na radionici *Molekularna filogenija i evolucija* pri Sveučilištu Johannes Gutenberg (Mainz, Njemačka).