

Теория эволюции  
(введение в эволюционную  
биологию)  
Лекция №8

# Половой отбор





## Дарвин о половом отборе:

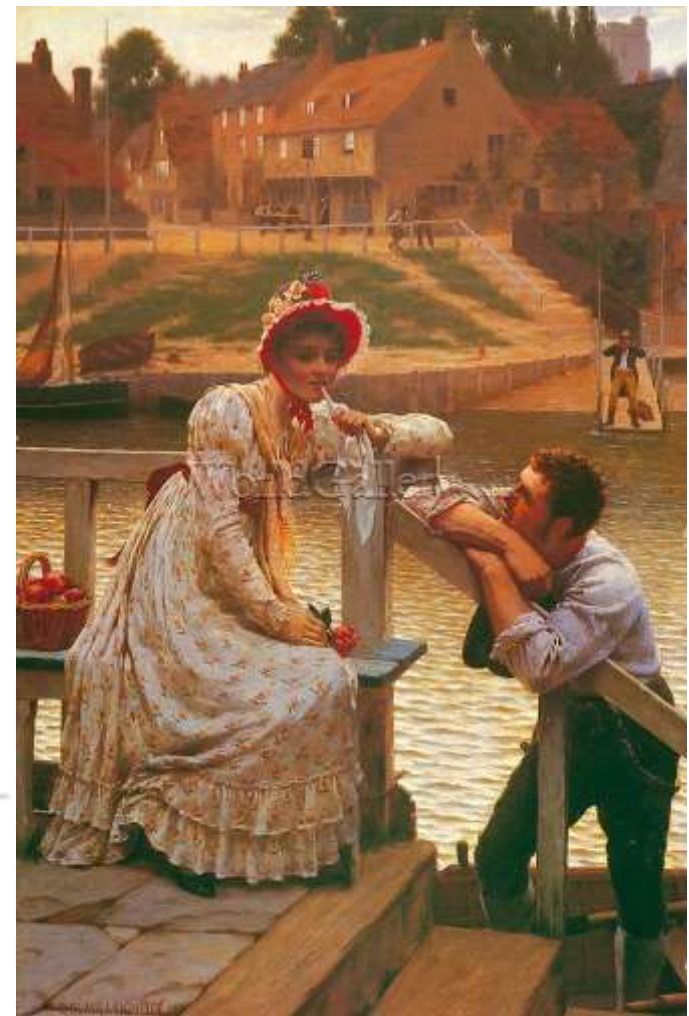
**«Эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».**

**Половой отбор «менее жесток», т.к. неудачники не погибают, а лишь оставляют меньше потомков.**

1. Прямое соперничество между самцами → «оружие»
2. Выбор самцов самками → «украшения»

Современники Дарвина готовы были признать первый пункт, позволяющий объяснить «вооружение» вроде оленьих рогов. Но в активный выбор самками самцов многие не поверили (в частности, потому что викторианская мораль отводила женщине пассивную роль; «выбирающим полом» были в основном мужчины).





Какой из полов в действительности является «выбирающим», а какой «соблазняющим» у *Homo sapiens*?

В разных культурах разные обычаи, но, как правило, **оба** пола и соблазняют, и выбирают. Это характерно **для видов с ненулевым МВП**, в т.ч. для склонных к моногамии.

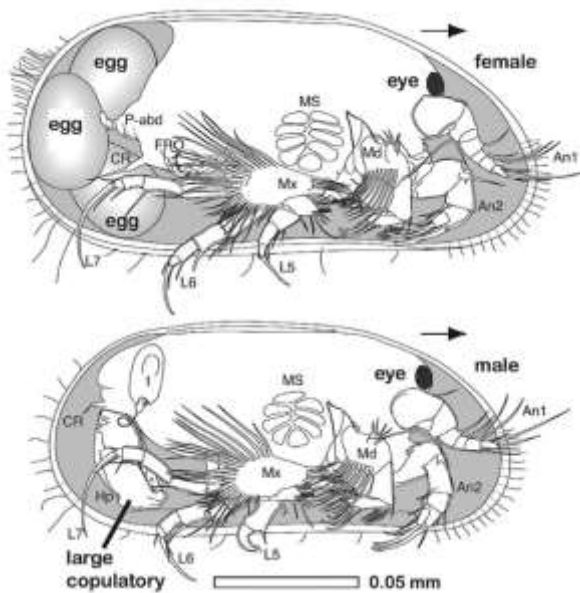
# «Оружие» для брачных турниров



Ископаемый большерогий олень (*Megaloceros giganteus*; 400—8 т.л.н.) — типичная жертва полового отбора. Огромные рога, вероятно, помогали самцам побеждать в брачных турнирах, но сильно мешали жить и требовали значительных расходов (ежегодно сбрасывались и отрастали заново)



## Половой отбор может довести до вымирания

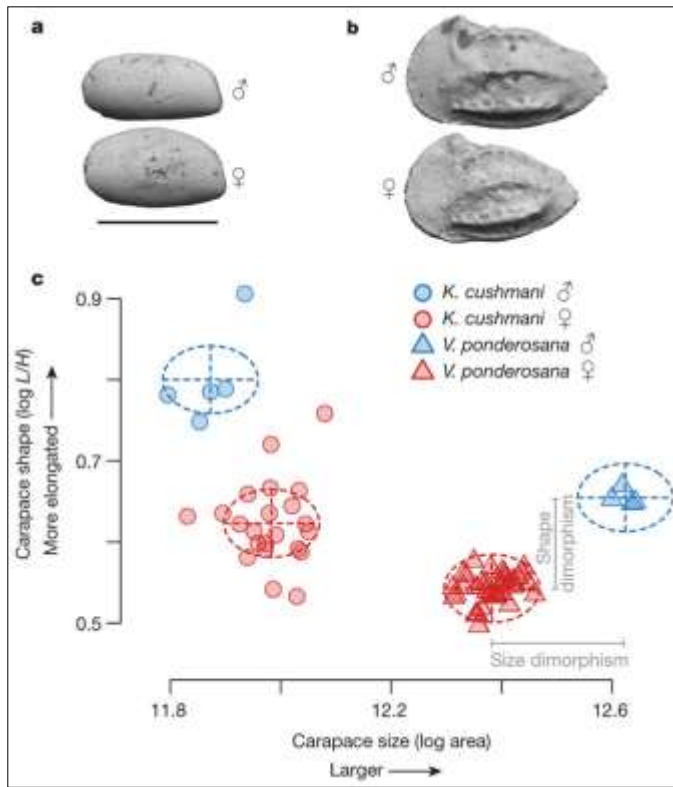


- Проанализировали распространение 93 видов остракод (ракушковых раков) в верхнемеловых отложениях юго-востока США.

- П.о. оценивали по степени межполовых различий по размеру и форме раковины (в основе различий – гипертрофия мужских половых органов, порождаемая «спермовыми войнами»).

- Оказалось, что скорость вымирания у видов с максимальным диморфизмом на порядок выше, чем у видов с минимальными межполовыми различиями.

- П.о. может ускорять вымирание видов, стимулируя развитие «дорогостоящих» адаптаций, повышающих конкурентоспособность в борьбе за половых партнеров ценой снижения приспособляемости к переменам среды.



M.J.F. Martins, T.M. Puckett, R. Lockwood, J.P. Swaddle, G. Hunt. High male sexual investment as a driver of extinction in fossil ostracods // Nature. 2018.



Но п.о. может и защищать от вымирания, повышая интенсивность отбраковки слабовредных мутаций!

(потому что небольшие дефекты, не очень мешающие выживанию, могут стать решающими, когда речь идет о соблазнении привередливой самки или острой конкуренции с другими самцами).

Проверено в эволюционном эксперименте на жуках (A.J.Lumley et al., 2015. Sexual selection protects against extinction // Nature).



Рональд Фишер (1890-1962) -  
один из создателей ГТЭ (СТЭ)

«It is easy to see...»

Но без идеи об **активном выборе** партнера (обычно самками) теория полового отбора многого не объясняет (почему развиваются украшения, различные бесполезные или вредные для выживания признаки).

Дарвин не дал четкого объяснения, откуда берутся предпочтения самок: почему им, например, нравятся самцы с какими-то украшениями? Врожденное чувство прекрасного? Выглядело неубедительно.

Дарвин понимал, что предпочтения могут быть наследственными, но не предложил убедительных моделей/механизмов эволюции предпочтений под действием е.о.

Теорию полового отбора развил Рональд Фишер.

Главная идея: предпочтения – точно такой же признак, как любой другой. Они точно так же эволюционируют под действием е.о.



## *Cyrtodiopsis*

спаривание (половой  
диморфизм)



СОСТЯЗАНИЕ  
САМЦОВ



# Изменение брачных предпочтений в эволюционном эксперименте на мухах *Cyrtodiopsis dalmanni*

- В эксперименте в одних линиях отбирались самцы с максимальным расстоянием между глазами, в других - с минимальным.

- Оказалось, что в контрольных и "длинностебельковых" линиях самки предпочитают самцов с наибольшим расстоянием между глазами, но в "короткостебельковых" линиях **предпочтения самок изменились на противоположные**: они стали предпочитать самцов с самыми короткими глазными стебельками (Wilkinson, Reillo, 1994).



## Вывод из опытов с *Cyrtodiopsis*:

- Естественный отбор по признаку создает предпосылки для развития соответствующих брачных предпочтений (т.к. если признак выгоден, то выгодно и выбирать партнеров с данным признаком).
- В этом случае п.о. должен усиливать действие е.о., что должно ускорять адаптивную эволюцию и видообразование.



# противоположное действие е.о. и п.о.

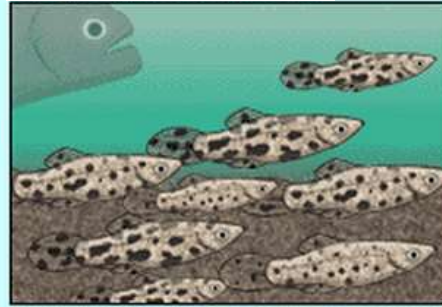
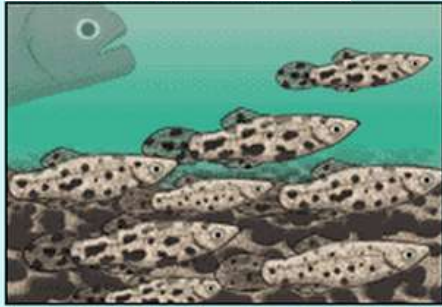
## Опыты Джона Эндлера с гуппи

Пруды с хищниками

Пруды без хищников

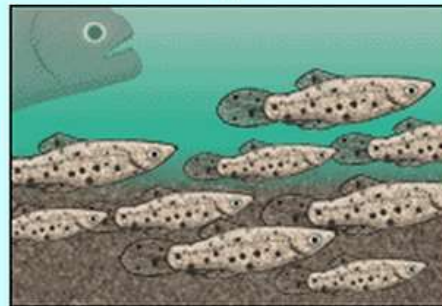
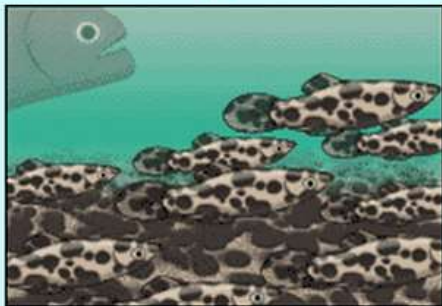
Крупный гравий

Мелкий гравий



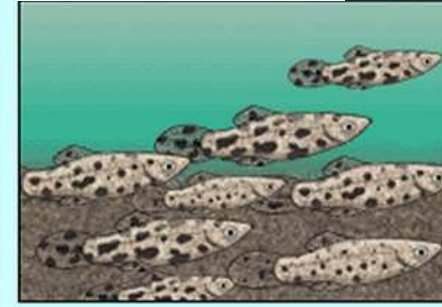
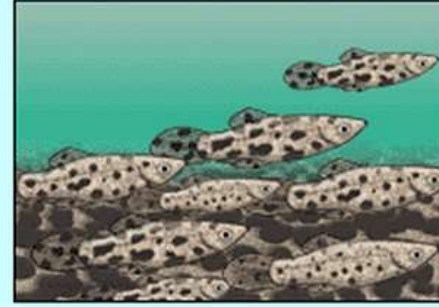
15 поколений отбора

15 поколений отбора



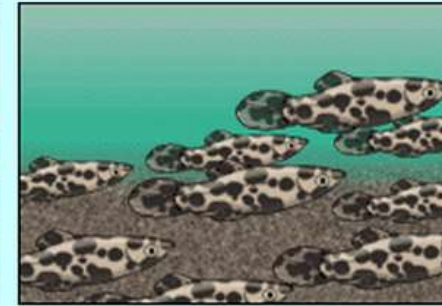
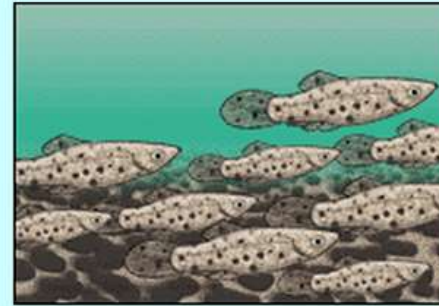
Крупный гравий

Мелкий гравий



15 поколений отбора

15 поколений отбора



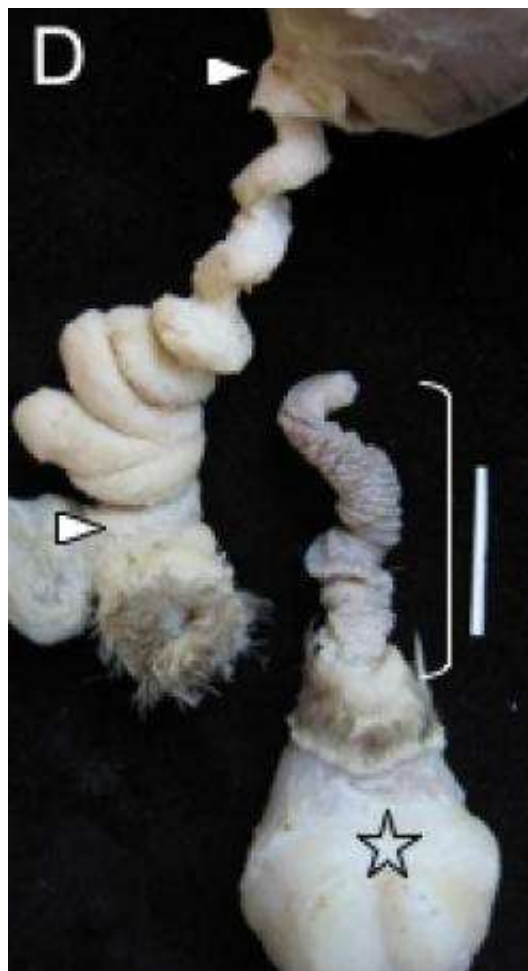
Под действием избирательного выедания хищниками самцы гуппи приобрели маскирующую окраску

Под действием полового отбора самцы гуппи приобрели максимально броскую окраску

# «Конфликт полов»

- Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов и самок, различны, что порождает «конфликт интересов» между полами.
- Самка производит мало яйцеклеток и может вырастить ограниченное число потомков. Самец производит громадное количество сперматозоидов, может оплодотворить множество самок и, если повезет, оставить очень много потомков.
- Поэтому самцам, как правило, выгодно спариться с максимальным числом самок, вкладывая как можно меньше своих ресурсов в каждую связь.
- Самкам выгодно выбрать наилучшего партнера и получить от него какие-то ресурсы для себя и потомства.
- «Конфликт полов» – метафора, обозначающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность одного из полов, снижают приспособленность другого.

- Конфликт полов приводит к выработке причудливых адаптаций, помогающих как самцам, так и самкам манипулировать своими партнерами с целью повышения своего репродуктивного успеха.



Вагина (слева) и пенис (справа) уток *Anas platyrhynchos*, у которых распространена насильственная копуляция

(Brennan et al., 2007. Coevolution of Male and Female Genital Morphology in Waterfowl)



# Свадебные подарки

- Самцы некоторых насекомых и пауков склоняют самок к спариванию при помощи «свадебных подарков». Обычно это что-то питательное, но у некоторых видов самцы научились жульничать, предлагая в качестве подношений несъедобные, а то и вовсе оскорбительные предметы — напр., собственные испражнения, красиво упакованные в паутинку. Такие подарки называют «символическими».
- По-видимому, между самцами и самками идет «эволюционная гонка вооружений»: самцы совершенствуют способы обмана (что позволяет им экономить свои ресурсы), самки совершенствуют методы разоблачения обманщиков. Когда в этой гонке самцы вырываются вперед, в популяции получают распространение дешевые символические подарки. Когда опережают самки, вновь входят в моду дорогие вкусные подношения.





Albo et al., 2011. Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider // BMC Evolutionary Biology. V. 11. P. 329.

- Самцы пауков *Pisaura mirabilis* тщательно упаковывают свои подарки в паутину. Красивая упаковка сама по себе привлекает самок + труднее понять, что внутри.
- Самки одинаково охотно спариваются с кавалерами, предлагающими настоящие и «символические» подарки (самцы без подарков имеют вдвое меньше шансов). Но самка, получившая несъедобный подарок, быстрее прекращает копуляцию, что снижает репродуктивный успех самцов-обманщиков: они успевают передать партнерше меньше спермы. По-видимому, этим объясняется тот факт, что большинство самцов *P. mirabilis* предпочитают дарить хорошие подарки.

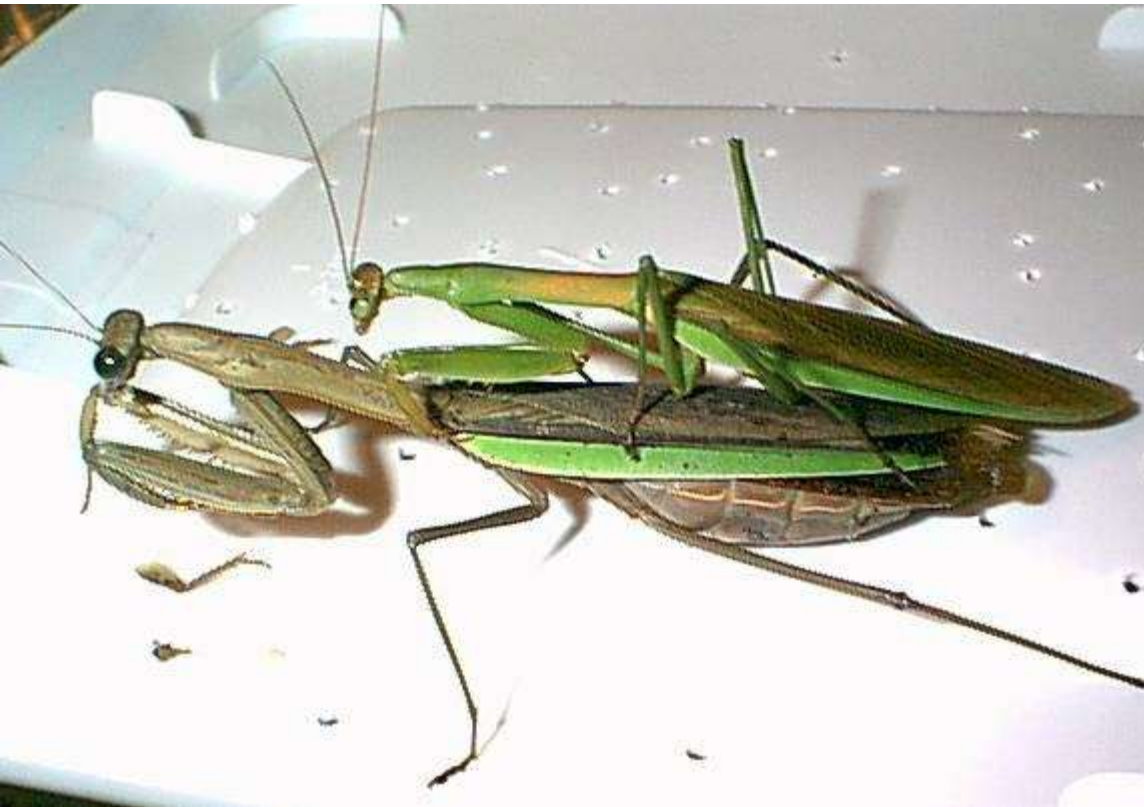


## Свадебные подарки: настоящие и «символические»

Спаривание мух *Rhamphomyia sulcata*: с ценным подарком (вверху) и с «символическим» (внизу). У этого вида мух маленький съедобный подарок обеспечивает самцам такой же репродуктивный успех, как и большой несъедобный (например, комок пуха из семян растений). Это способствует распространению мужского жульничества

Natasha R. LeBas, Leon R. Hockham. An Invasion of Cheats: The Evolution of Worthless Nuptial Gifts (PDF, 114 Кб) // Current Biology. 2005. V. 15. P. 64–67





Богомолы (Mantoptera). Если самец сумеет увернуться, он избежит смерти, и тогда его МВП будет низким. Он повысит свой репродуктивный успех, но понизит р.у. партнерши. Если самка окажется ловчее, она его съест, тогда его МВП будет высоким, его р.у. понизится, а ее р.у. возрастет.



Жуки-плавунцы (Dytiscidae).

Пример острого конфликта полов не из-за вклада в потомство.

Спаривание опасно для жизни самки!  
У самцов выработались присоски для удержания самок, у самок – ребристая поверхность надкрылий (помогает вырваться – присоски хуже держат)



Самец и самка плавунца окаймленного *Dytiscus marginalis*: гладкие надкрылья и расширенные передние лапки с присосками у самца и ребристые надкрылья у самки. Среди самок этого вида встречаются и гладкие, не имеющие ребрышек на надкрыльях, похожие на самцов, только лишенные присосок.

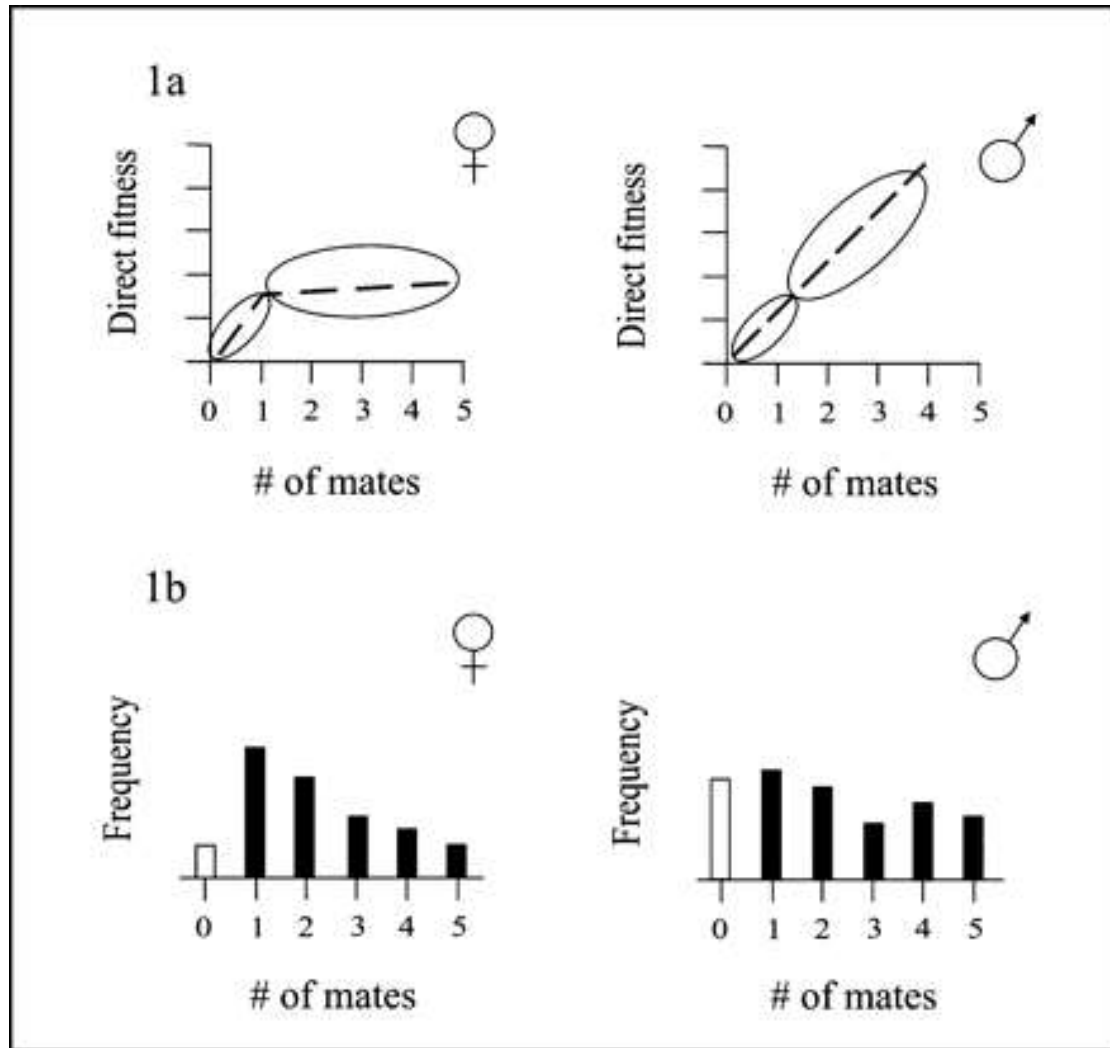
Гладкие самки рискуют быть утопленными, ребристые – остаться девственницами.



# Принципы Бейтмана

- Первые экспериментальные подтверждения теории П.О. получены Ангусом Бейтманом в опытах с дрозофилами (Bateman A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila* // *Heredity*. V. 2. P. 349–368). Бейтман обнаружил, что:
  - 1) **Вариабельность репродуктивного успеха (дисперсия числа потомков = дисперсия приспособленности) у самцов выше, чем у самок.**
  - 2) **Дисперсия числа половых партнеров у самцов тоже выше, чем у самок.**
  - 3) **У самцов есть значимая положительная корреляция между числом половых партнеров и числом потомков; у самок такой корреляции нет или она слабо выражена. Т.е. самец от спаривания с дополнительными партнершами получает ощутимый репродуктивный выигрыш, а самка — нет.**
- Из этих правил есть множество исключений (см. Оливия Джадсон «Каждой твари — по паре»). Например, самкам тоже нередко бывает выгодно иметь побольше половых партнеров, а самцы порой вкладывают в спаривание очень много ресурсов. Тем не менее принципы Бейтмана адекватно описывают типичную ситуацию, характерную для многих животных, особенно для полигамных видов с минимальным MVP.

# Принципы Бейтмана



# следствие из принципов Бейтмана

Сильным родителям может быть выгоднее рожать .....

Слабым - .....

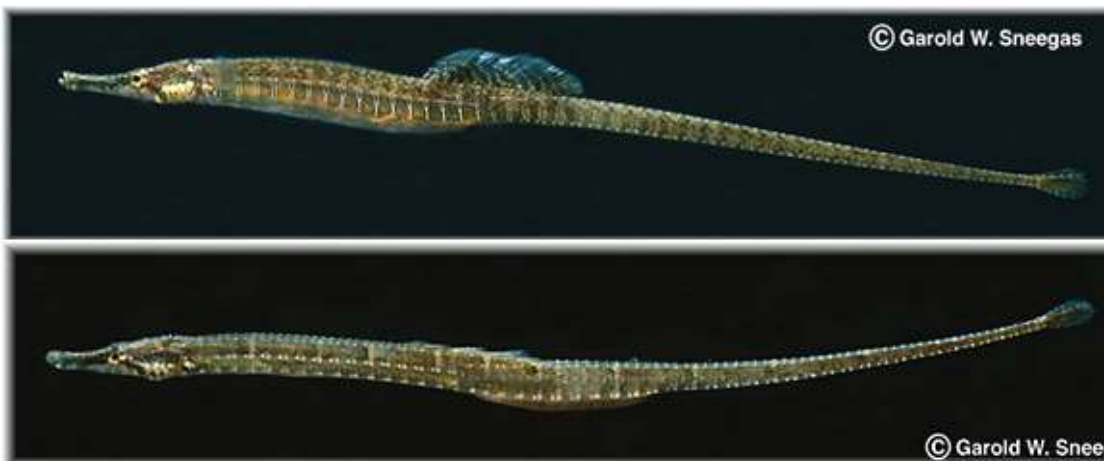
(Гипотеза Триверса-Уилларда. Пример: какапо)



- Закономерности, обнаруженные Бейтманом, объясняются тем, что «по умолчанию» (в типичной ситуации) самец вкладывает в потомство заведомо меньше ресурсов, чем самка (МВП << ЖВП). Сперматозоиды мелкие и «дешевые», яйцеклетки крупные и «дорогие». Соответственно, мужской репродуктивный ресурс обычно в избытке, женский – в дефиците.
- Поэтому самцу «выгодно» максимизировать число партнерш, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.

- **Самцу «выгодно» максимизировать число партнеров, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.**
- Иными словами, п. о. действует на самцов и самок по-разному. Это – главная причина развития полового диморфизма (по морфологии и по поведению).
- Тот пол, чей ресурс в избытке, становится «соблазняющим» и «конкурирующим» (развиваются украшения, турнирное оружие, низкая избирательность или громадные половые органы).
- Тот пол, чей ресурс в дефиците, становится «выбирающим» (мало украшений и оружия, но высокая избирательность).

- Рост МВП всё меняет. В предельном случае (при МВП>ЖВП) может произойти инверсия ролей (такие случаи известны у птиц, рыб, амфибий, насекомых)



Самка *Syngnathus scovelli* с красивым спинным плавником и самец с выводковой сумкой на брюхе.



*Hippocampus whitei*

Неброско окрашенный самец демонстрирует ярко окрашенной самке свою сумку для вынашивания икры.

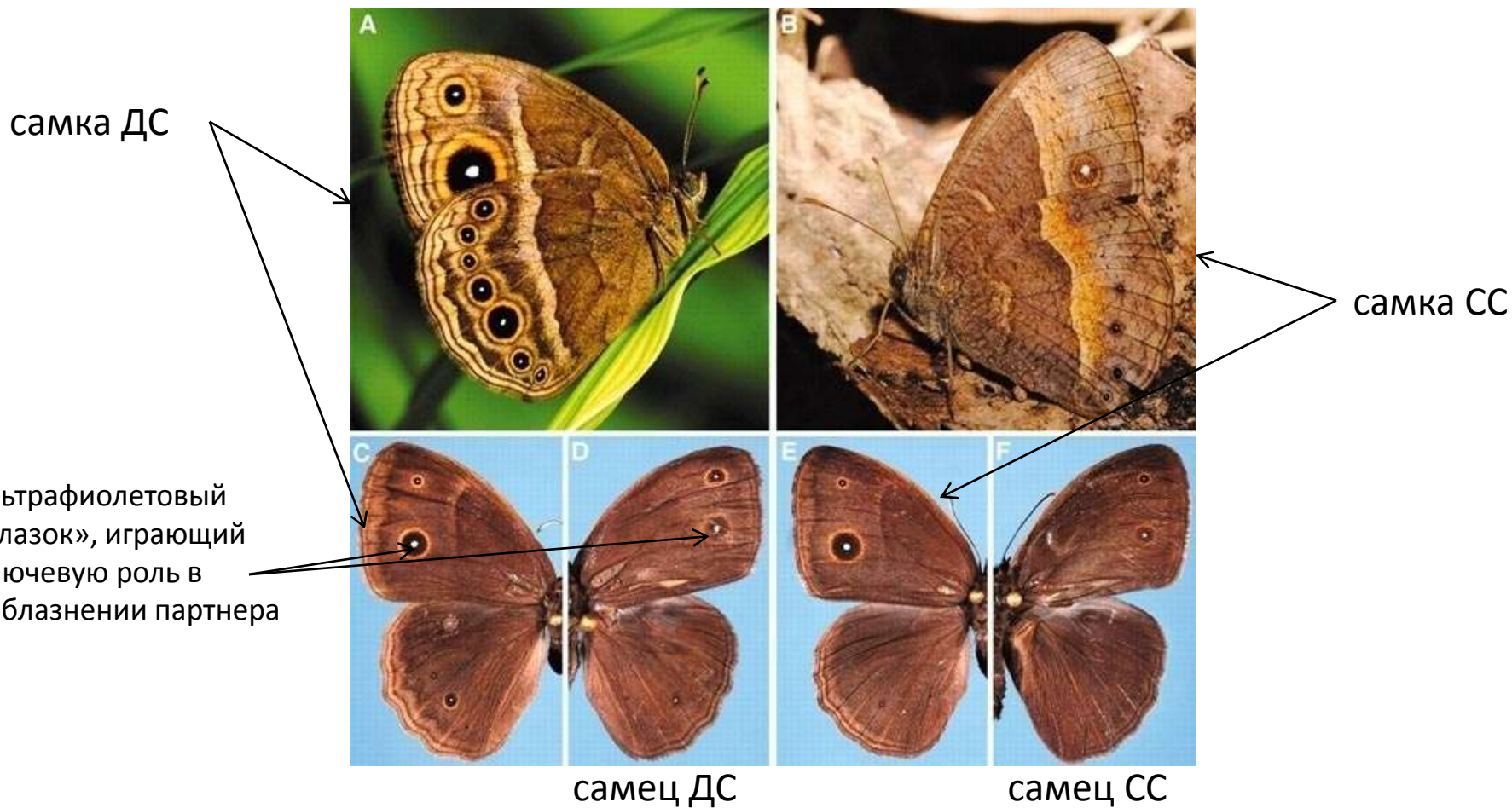


- При MVP≈ЖВП (при моногамии и совместной заботе о потомстве) оба пола и соблазняют, и выбирают (выбор взаимный); половой диморфизм может уменьшиться или сойти на нет.



Венценосный журавль *Balearica pavonina*. Половой диморфизм почти не выражен. «Украшения» у обоих полов. Выбор партнера взаимный; сложный танец.

# Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Viscclus anupama*



Сезонный полифенизм (наличие альтернативных фенотипов при одинаковом генотипе): бабочки, выросшие во время сухого и дождливого сезонов, различаются по окраске и поведению. Зависит от температуры (СС – менее 19°C, ДС – выше 24° С)

## Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Bicyclus anynana*

- ДС: стандартная ситуация. Самцы ухаживают (салятся перед самкой, открывают-закрывают крылья, демонстрируя УФ «глазки» на верхней стороне). Самки выбирают (самцы без глазка – непривлекательны). Самцы не проявляют избирательности.
- СС: всё наоборот!
- В чем причина инверсии ролей ???



## В чем причина инверсии ролей у *Vicyclus anynana*?



- Самки нек. насекомых получают при спаривании дополнительный «бонус»: съедобный подарок или полезные в-ва в составе семенной жидкости.
- По-видимому, самцы СС передают самкам некие ценные вещества. Это видно из того, что копуляция с самцом СС (но не ДС) продлевает жизнь самки, лишенной доступа к пище. На продолжительность жизни самца СС копуляции, наоборот, влияют отрицательно. Самцам ДС секс не сокращает жизнь, но и самки, спарившиеся с ними, живут не дольше девственниц.



## В чем причина инверсии ролей у *Vicyclus anynana*?



- В сухой сезон, когда пищи мало, мужской «подарок» служит самке важным подспорьем, повышающим выживаемость потомства. Поэтому самцы в сухой сезон становятся «дефицитным ресурсом», за который самки конкурируют друг с другом, что и приводит к инверсии половых ролей.
- В дождливый сезон самка сама себя обеспечивает. Выживаемость потомства не так сильно зависит от МВП, поэтому самцам выгоднее соблазнить побольше самок, поменьше вкладываясь в каждую связь. В дефиците оказывается не мужской, а женский репродуктивный ресурс. Самцы начинают конкурировать за самок, которые теперь могут привередничать.

- Аналогичное явление (инверсия половых ролей и превращение самцов в «выбирающий» пол при недостатке пищи) экспериментально показано у кузнечиков, у которых питательный сперматофор является ценным подспорьем для голодающей самки (D. T. Gwynne & L. W. Simmons, 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect).



*Amblycorypha alexanderi*

The genitalia of the male (left) and the female (right) are engaged as the male attaches a small spermatophore (which contains the sperm and will empty into the female's sperm storage organ) and a larger spermatophylax (which is a nuptial meal that may function to delay the removal of the spermatophore by the female and to provide material that increases egg production or offspring survival). <http://entnemdept.ufl.edu/walker/buzz/001pmp.htm>

## Высокий МВП меняет характер конфликта полов и стратегию брачного поведения

- Если самец не вкладывает своих ресурсов в потомство, предоставляя все заботы самкам, то он, как правило, не проявляет избирательности и гонится только за количеством. Самке же выгодно быть привередливой и выбирать партнера с хорошими генами.
- При высоком МВП между партнерами складываются сложные взаимоотношения, напоминающие рыночные. Самка оценивает не только качество генов ухажера, но и его желание и способность обеспечить ее и потомство ресурсами. Самец, со своей стороны, решает, стоит ли «вкладываться» в эту самку или поискать кого получше. Обоим полам приходится соизмерять свои претензии с собственной «рыночной стоимостью».

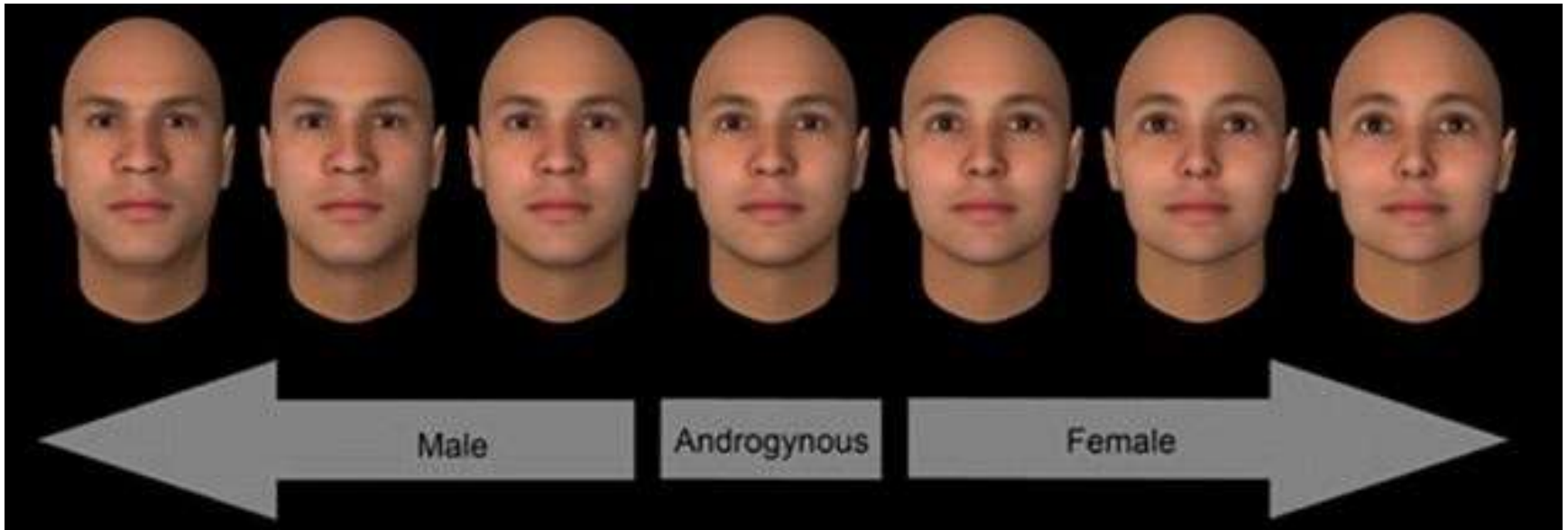




Предпочтения людей при оплате счета за совместный ужин соответствуют предсказаниям теории полового отбора (для видов с высоким МВП). Готовность раскошелиться отрицательно коррелирует с самооценкой – у обоих полов. С привлекательностью партнера коррелирует положительно у мужчин, отрицательно – у женщин.

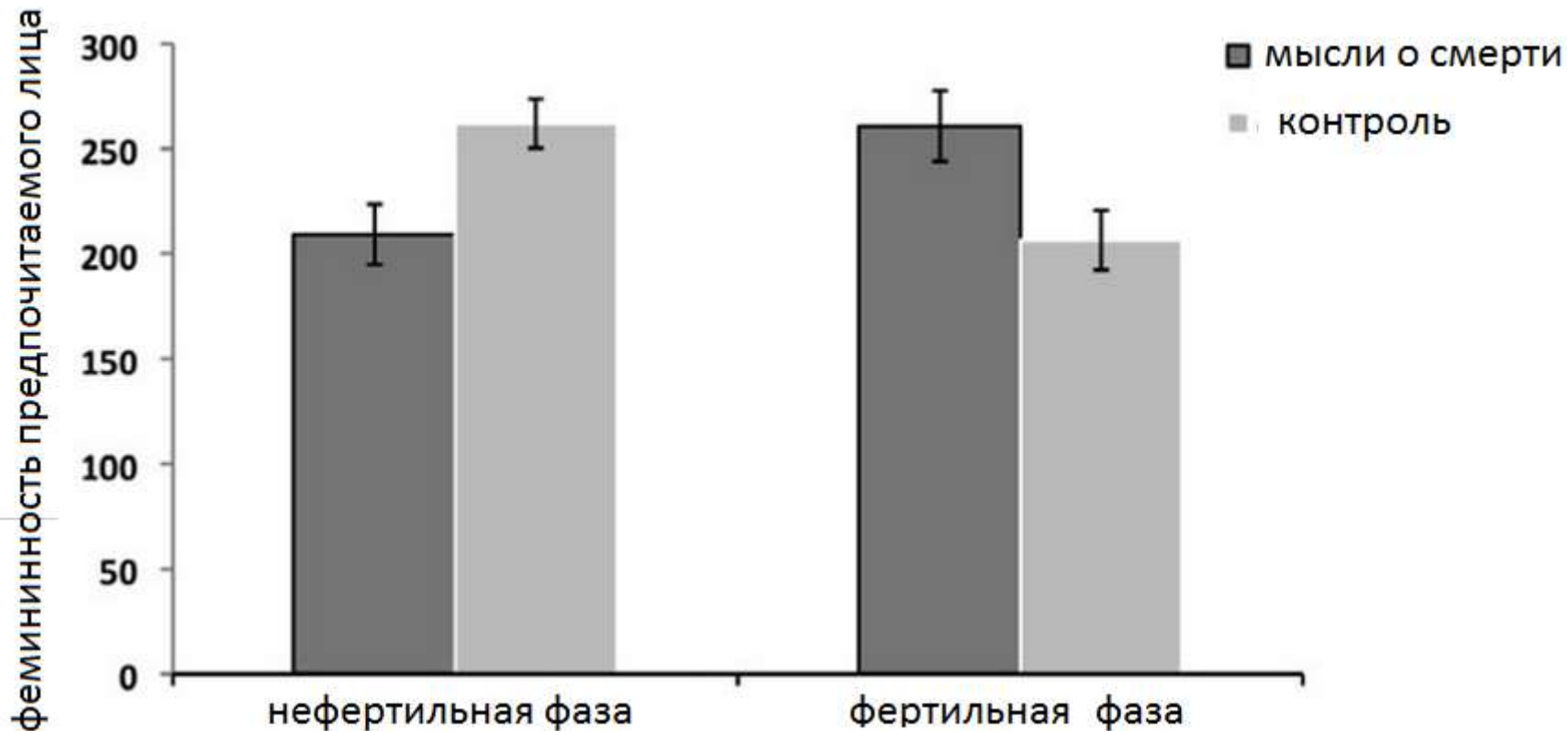
M. Stirrat, M. Gumert, D. Perrett. The Effect of Attractiveness on Food Sharing Preferences in Human Mating Markets // *Evol. Psychol.* 2011. V. 9(1). P. 79–91.

# Алгоритм выбора брачного партнера может быть гибким (подстраиваться под ситуацию)



1. У некоторых видов с  $MVP > 0$ , включая воробьев и людей, показана отрицательная корреляция между степенью выраженности маскулинных признаков и склонностью заботиться о семье.
2. В фертильной фазе цикла женщинам нравятся более маскулинные лица, в нефертильной – менее маскулинные.
3. Речь идет о зачатии (нужны «хорошие гены») и отношениях (нужна забота, MVP). От фазы зависит баланс между этими интересами.
4. Отрицательная корреляция из пункта 1 объясняется тем, что у более маскулинных (здоровых, сильных) самцов больше шансов повысить свой репрод. успех, ища связей на стороне. А у слабых таких шансов мало, поэтому им выгоднее вкладываться в заботу о потомстве.

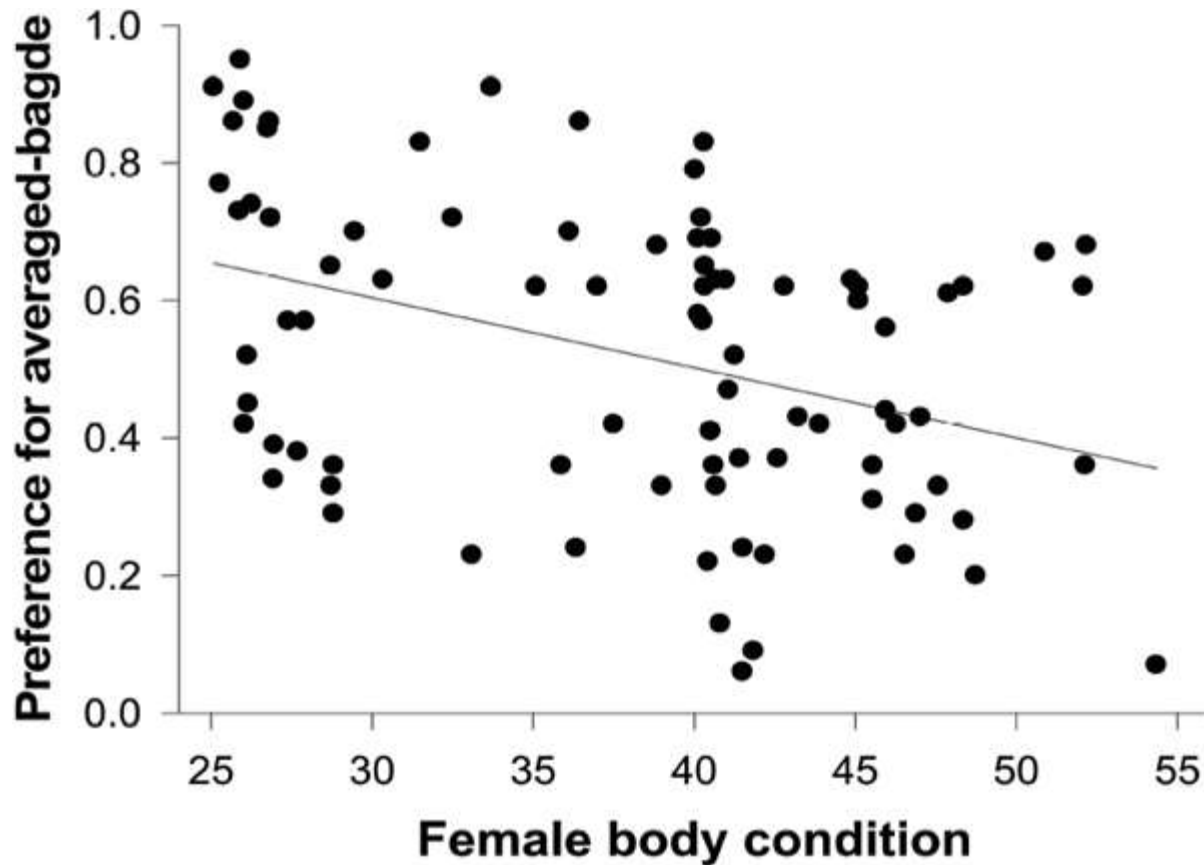
## Самки в «плохом состоянии» предпочитают менее маскулинных партнеров в фертильной фазе



- ? Самка в плохом состоянии «делает ставку» на заботливого отца ?

Vaughn et al., 2010. The effect of mortality salience on women's judgments of male faces // Evolutionary Psychology. 2010. V. 8. P. 477–491.

# Слабые воробьихи предпочитают самцов с менее выраженными маскулинными признаками



Griggio M., Hoi H. Only females in poor condition display a clear preference and prefer males with an average badge // BMC Evolutionary Biology. 2010. V. 10. P. 261.



# Охрана партнера (mate guarding)



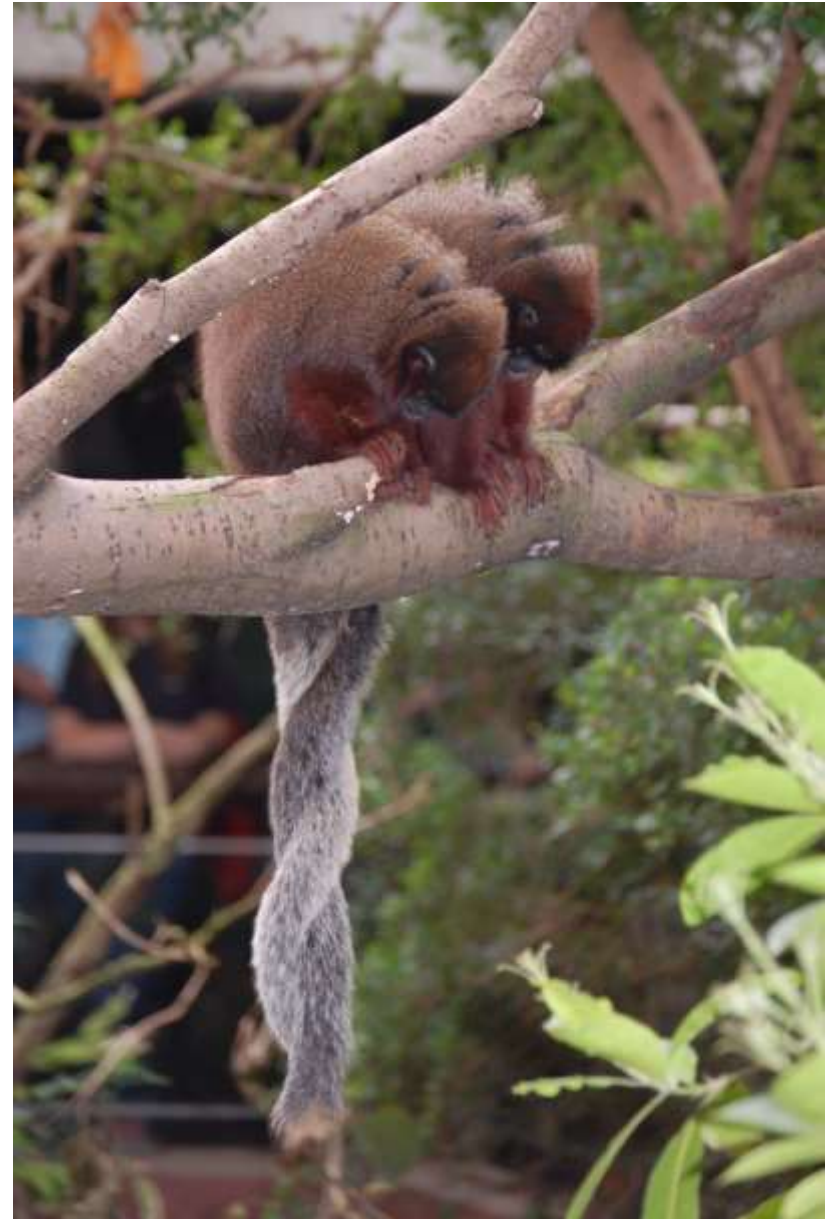
**Figure 6. Do primate studies offer insights into human jealousy? Male baboons engage in mate guarding—following a female around during estrus to prevent other males from mating with her. But many aspects of human biology are unique, and primate reproductive behavior is widely variable. For example, of the apes, only gibbons form monogamous pair-bonds. (Photograph courtesy of Susan Alberts, Duke University.)**

Ревность у птиц: самец может прогнать самку, если застанет ее с другим; самки атакуют своих мужей, если застанут их поющими на границе участка. То же у моногамных приматов (напр., гиббоны) и полигамных (напр., павианы).

# Охрана партнера (mate guarding)

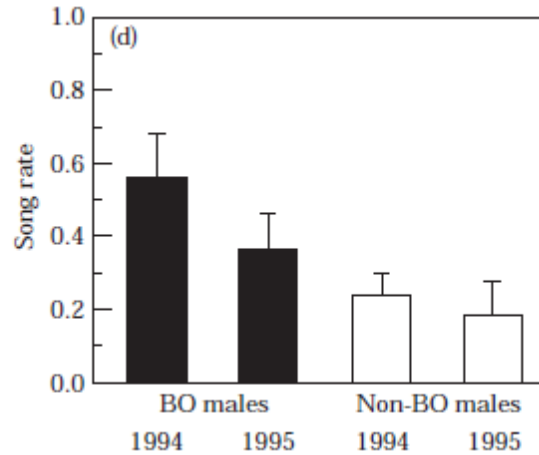
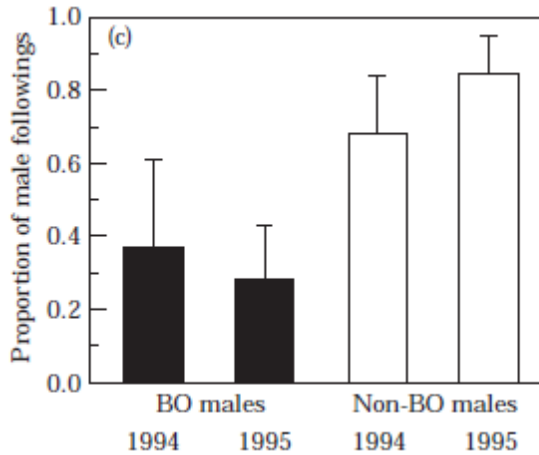
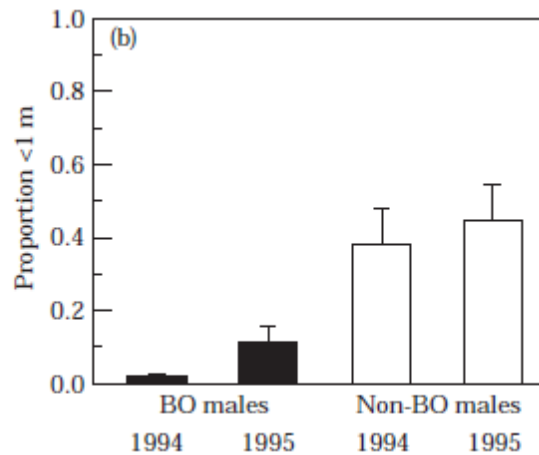
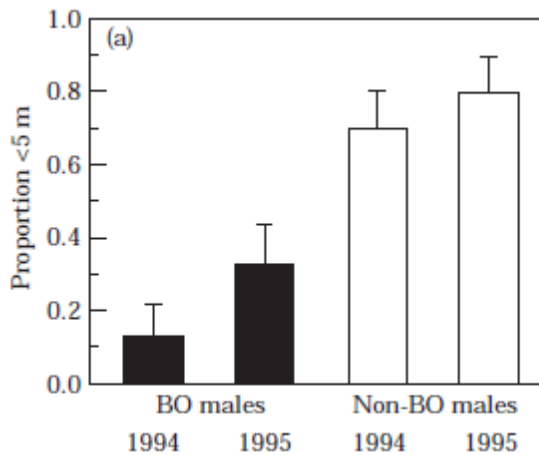
Моногамные американские обезьяны тити (*Callicebus*) даже спят в обнимку, сплетаясь хвостами.

У некоторых насекомых самец продолжает спаривание очень долго или просто преследует самку (чтобы другой самец не спарился с его партнершей). Это повышает риск обоим попасть на обед хищнику, зато гарантирует отцовство.



- какому самцу (привлекательному или непривлекательному) выгоднее вкладывать больше своих сил (ресурсов) в охрану партнера, а какому – в привлечение дополнительных партнеров?

Зачем нужны украшения, в т.ч. искусственные? У некоторых птиц цветные кольца, надетые на ноги, влияют на репродуктивный успех (одни цвета – увеличивают, другие – снижают).



Варакушка (*Luscinia svecica*). Самец и самка

У варакушки цветные кольца на р.у. самца, возможно, не влияют, зато влияют на его самооценку! Самцы с синими и оранжевыми кольцами (BO-males) меньше времени проводили рядом с женами (a, b), реже следовали за ними (c) и больше пели (c), чем самцы с кольцами других цветов. Т.е. самцы с «красивыми» кольцами меньше вкладывались в mate guarding и больше – в привлечение дополнительных партнерш.



В рамках теории полового отбора разработано несколько полезных идей (моделей), в том числе:

- **Фишеровское убежание (fisherian runaway)**
- **Индикаторы приспособленности**
- **Принцип гандикапа**

# Фишеровское убежание

(Fisherian runaway)

*runaway* - в смысле резкий разгон, разнос, выход из-под контроля

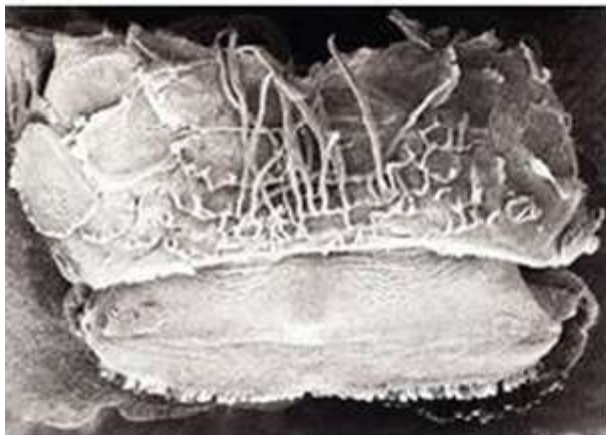
- Возможность взрывообразной (автокаталитической) согласованной эволюции произвольного признака и «моды» на этот признак среди особей противоположного пола.
- Сама мода на признак делает его адаптивно выгодным (полезным). Полезность признака, в свою очередь, делает адаптивно выгодной моду на него. Получается **положительная обратная связь**: чем большему числу самок нравятся самцы с этим признаком, тем выгоднее самцам иметь этот признак, а чем выгоднее признак, тем выгоднее для самок строго придерживаться этой моды (т.к. их сыновья в этом случае будут более привлекательными, и у самки будет больше внуков).

## Фишеровское убежание

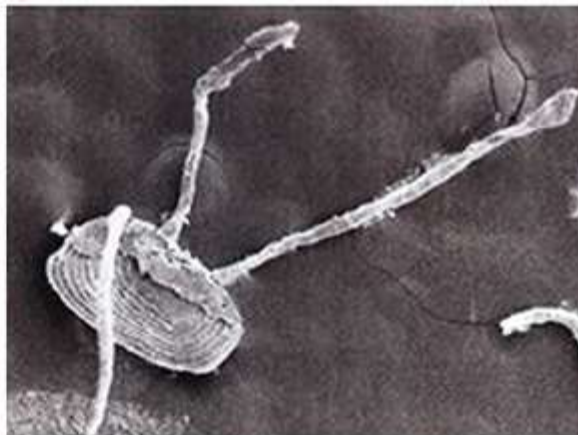


- Допустим, в популяции появилась мутация, обладательницам которой нравятся самцы с длинными ушами.
- Допустим, что эта безвредная (но и бесполезная) мутация за счет дрейфа достигла заметной частоты.
- Длинноухие самцы получают преимущество (им доступно больше самок, они оставят больше потомства).
- Раз длинноухость выгодна самцам, значит, самкам теперь уже **выгодно** выбирать таких самцов (их сыновья унаследуют длинноухость, и у самки будет больше внуков).
- «Случайная прихоть» (любовь к длинноухим) превращается в полезную адаптацию.
- Гены длинноухости и гены любви к длинноухим стремительно распространяются в популяции.

Пример «бесмысленного» признака, развившегося, скорее всего, благодаря фишеровскому убеганию: усы у самцов моллинезии (*Poecilia sphenops*)



1 mm



0.3 mm





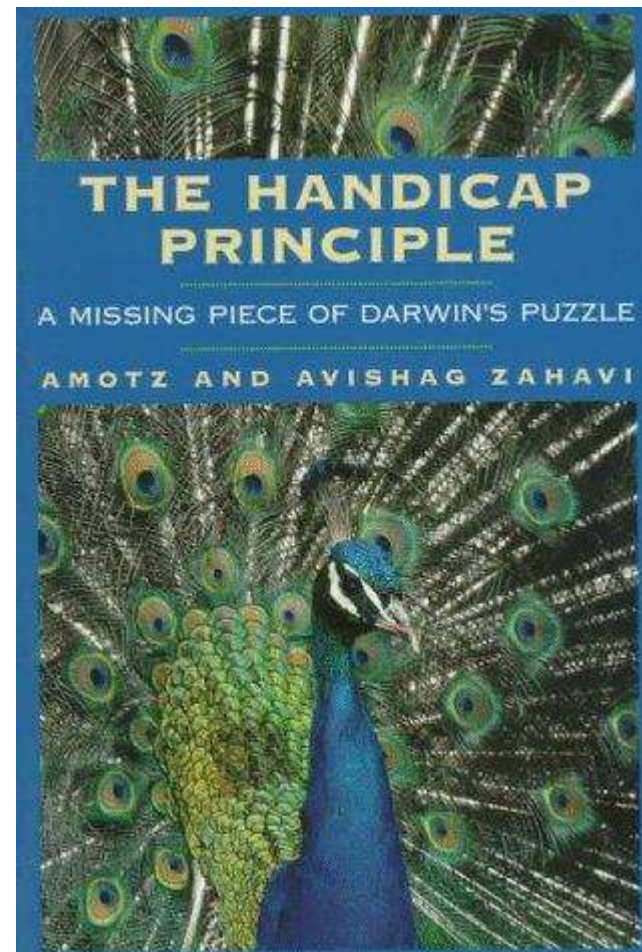
У многих животных признаки, привлекающие партнеров, вполне произвольны (не имеют очевидного приспособительного значения; непонятно, почему они такие, а не другие). С большой вероятностью эти признаки развились под действием «убегания».

# Индикаторы приспособленности

- Самкам выгодно выбирать самцов по признакам, свидетельствующим о хорошем здоровье, а значит, о «качественных» генах.
- Поэтому в большинстве случаев фишеровское убежание подхватывает не бессмысленные признаки, а индикаторы приспособленности.
- «Универсальные» и.п.: размер, сила, энергичность, хорошая координация движений, чистая кожа, гладкий блестящий мех, симметричность.

# Принцип гандикапа

- Если признак, привлекающий самок, обходится самцу слишком дешево, скоро все самцы приобретут этот признак, и выбирать по нему станет бессмысленно.
- Индикаторы приспособленности (и произвольные признаки) под действием убегания становятся обременительными, так что слабый самец не может их имитировать. **Произвольный признак при этом превращается в и.п.**
- Обременительные индикаторы приспособленности более эволюционно стабильны, чем дешевые. Дорогая реклама и «дешевая болтовня».



Основной аргумент в пользу того, что половой отбор способствовал развитию уникальных особенностей нашего разума и психики:

- Эти особенности (интеллект, доброта, творческие таланты, остроумие, красноречие, чуткость-эмпатия-понимание и т.д.) – ценятся людьми, влияют на выбор партнера, *нравятся* людям (самых разных культур).
- Мы можем *влюбиться* в человека за эти черты. Это согласуется с гипотезой о влиянии п.о. на их развитие (J. Miller. The mating mind)



# Примеры «сбывшихся предсказаний»:

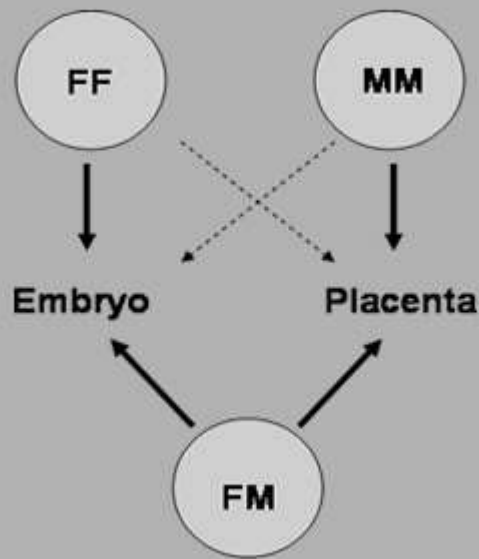
- У мужчин (но не у женщин) щедрость/расточительность положительно коррелирует с сексуальными притязаниями/успехом
- Мужчины охотнее расстаются с деньгами после того, как им напомнили о симпатичных девушках
- Чувство юмора положительно коррелирует с интеллектом у обоих полов (согласуется с гипотезой о том, что ч.ю. развилось как средство демонстрации интеллекта)
- Мужчины при виде красивых девушек начинают чаще использовать редкие слова (согласуется с гипотезой, что избыточные лингвистические способности развились как средство демонстрации интеллекта)

Kruger D.J. Male Financial Consumption is Associated with Higher Mating Intentions and Mating Success // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 603–612;

Howrigan D.P., MacDonald K.B. Humor as a mental fitness indicator // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 652–666;

Rosenberg J., Tunney R.J. Human vocabulary use as display // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 538–549

**Геномный импринтинг:** проявление «конфликта полов» на уровне взаимоотношений между матерью и эмбрионом («родительский конфликт»).



Отец заинтересован в том, чтобы эмбрион получал от матери как можно больше ресурсов (т.к. других детей она еще неизвестно от кого родит).

Мать заинтересована в том, чтобы сохранить силы и здоровье для рождения других детей.

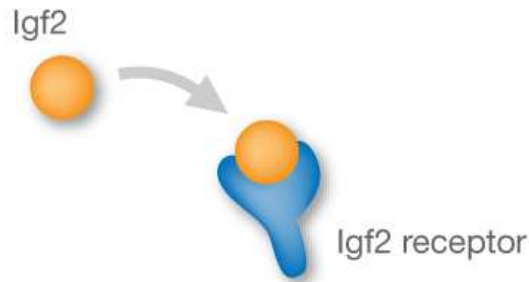
Поэтому в материнских хромосомах отключаются гены, помогающие эмбриону вытягивать ресурсы из матери; в отцовских хромосомах отключаются гены с обратным эффектом.

Поэтому эмбрион с двумя отцовскими наборами хромосом (MM) имеет гипертрофированную плаценту, с двумя материнскими (FF) – недоразвитую.

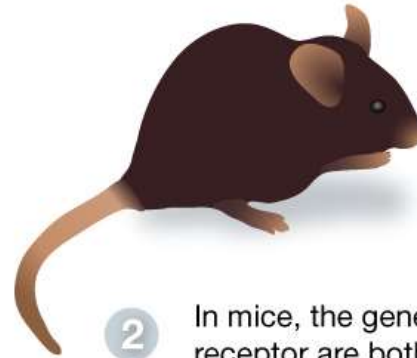
Barton S.C. et al. 1984. Role of paternal and maternal genomes in mouse development //Nature. V. 311. P. 374–376.

Отцовские гены (в сперматозоидах) метилированы так, чтобы ускорить рост эмбриона. Материнские (в яйцеклетках) – так, чтобы замедлить его.

### AN EXAMPLE OF IMPRINTING



- 1 In mammals, the growth factor Igf2 interacts with the Igf2 receptor.



- 2 In mice, the genes for Igf2 and the Igf2 receptor are both imprinted.

#### Genes from mom:

Igf2 receptor - ON  
Igf2 - OFF

#### Genes from dad:

Igf2 receptor - OFF  
Igf2 - ON

Deleting the mother's Igf2 receptor gene produces overly large offspring.

Deleting the father's Igf2 gene produces dwarf offspring.



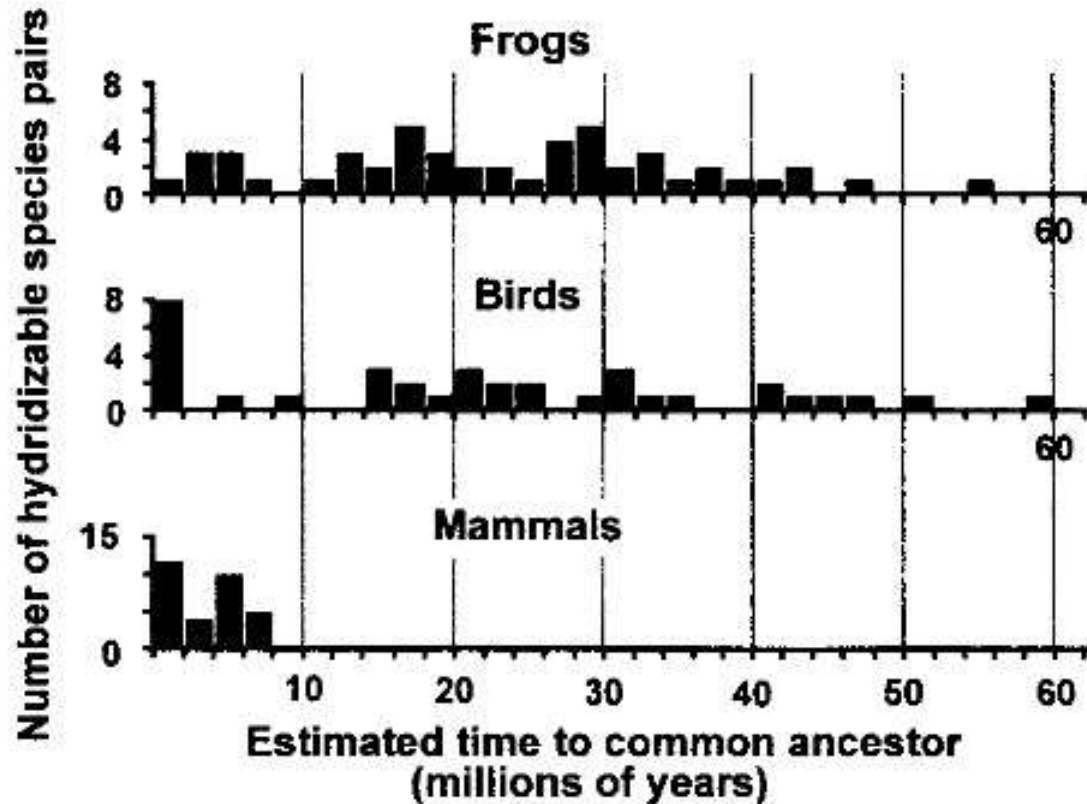
Deleting the mother's Igf2 receptor gene AND the father's Igf2 gene produces normally sized offspring.

- 3 The imprints on the Igf2 and Igf2 receptor genes normally cancel each other out. Changing the imprint on one copy of the gene has a dramatic effect on the size of the offspring. This result supports the genetic conflict hypothesis

## Viviparity-driven conflict hypothesis

Постзиготический материнский вклад создает арену для «эволюционной гонки вооружений» между матерью и потомком за ресурсы материнского организма.

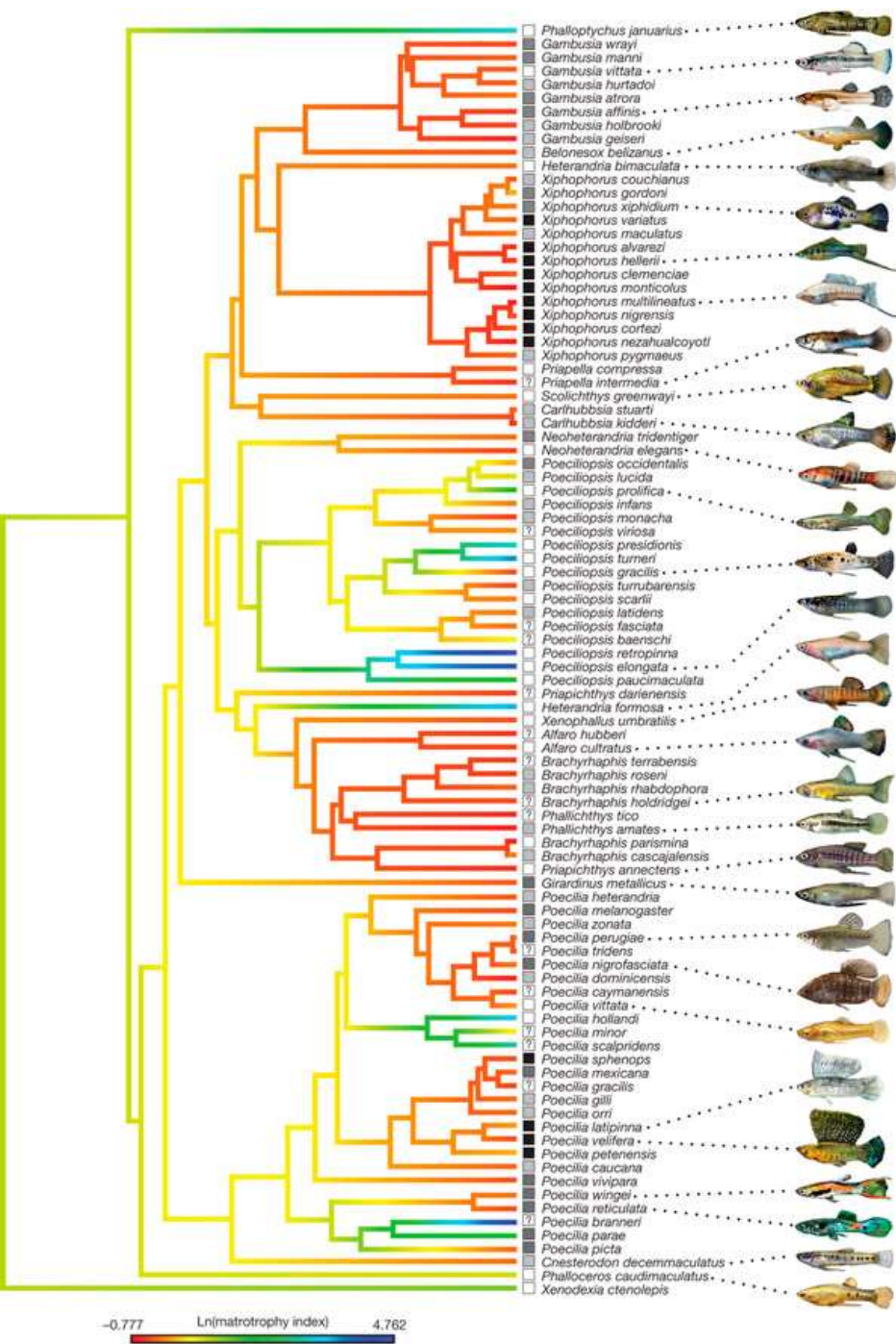
Коэволюция средств «защиты» и «нападения» повышает вероятность возникновения несовместимых генотипов, что в тенденции должно ускорять видообразование.



У лягушек и птиц полная постзиготическая изоляция (неспособность производить живое гибридное потомство) развивается медленнее, чем у млекопитающих. По горизонтальной оси — время с момента разделения пары видов (в млн лет), по вертикальной — число пар, способных к гибридизации. Учитывались только виды, способные к межвидовой гибридизации.

Из: D. W. Zeh, J. A. Zeh, 2000. Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis





Характер полового отбора зависит от того, вкладывает ли самка свои ресурсы в потомство до оплодотворения (желток) или после (плацента). Плацента позволяет самке осуществлять посткопуляционный выбор, напр., вкладывая больше ресурсов в те эмбрионы, которые развиваются быстрее.

Следствием появления плаценты м.б. снижение роли брачных нарядов и ритуалов при выборе самкой партнера, возрастание роли посткопуляционного выбора, развитие полиандрии, а также появление у самцов адаптаций для спаривания вопреки женским предпочтениям (т.к. украшения, танцы и т.п. теряют эффективность).

У живородящих рыб сем. пецилиевых с постзиготическим материнским вкладом отрицательно коррелируют такие признаки, как: 1) диморфизм по окраске, 2) сложное брачное поведение, 3) мужские украшения (гипертрофир. спин. плавник, меч, усы).

Pollux et al., 2014. The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish // Nature