



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Honan och ägget

Rebecka Ahlenbäck



Examensarbete, 15 hp

Agronomprogrammet - Husdjur, examensarbete för kandidatexamen

Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Uppsala 2014



Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Honan och ägget

The female and the egg

Rebecka Ahlenbäck

Handledare:

Elisabeth Persson, SLU, Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Examinator:

Lena Holm, SLU, Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Omfattning: 15 hp

Kurstitel: Kandidatarbete i husdjursvetenskap

Kurskod: EX0553

Program: Agronomprogrammet - husdjur

Nivå: Grund, G2E

Utgivningsort: SLU Uppsala

Utgivningsår: 2014

Omslagsbild: Woodwalker, Wikimedia Commons (Licens: Creative Commons Attribution 3.0 Unported)

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Nyckelord: Hona, sexuellt beteende, social funktion, embryo, reproduktion, ägg

Key words: Female, sexual behavior, social function, embryo, reproduction, egg

Abstract

Female reproduction is a wide and complex area. In this review different theories and taught facts about the female and her reproduction will be analyzed in an attempt to look closer at details related to the different aspects of being female. The work is divided into different sections, focusing on genetics, physiology and behavior. There will also be a focus on embryonic development, since growth and care for the offspring shows the importance of interaction between the above mentioned factors. Although very few concrete answers exist today, the many theories is an excellent starting point in order to understand the importance of behaviors, strategies, physiology and genetics among different species for successful evolution.

Sammanfattning

Honlig reproduktion är ett brett och komplicerat ämne. I detta arbete analyseras läror och teorier om honan och hennes reproduktion i ett försök att se närmare på de detaljer som påverkar olika aspekter på att vara hona. Arbetet delas upp i olika avsnitt som fokuserar på de olika faktorerna genetik, fysiologi och beteende. Även embryonal utveckling kommer att belysas, då tillväxten och omhändertagandet av avkomman påvisar tyngden av samverkan mellan de ovan nämnda faktorerna. Trots att väldigt få konkreta svar existerar i nuläget är de många teorierna en utmärkt utgångspunkt för att förstå vikten av beteenden, strategier, fysiologi och genetik inom olika arter för deras framgång under utvecklingen.

Introduktion

Reproduktionsförmåga är avgörande för en arts överlevnad. När en art har två kön tenderar honan att lägga ner mer energi för att åstadkomma en avkomma än vad hanen gör, men hur? Det är vad som ska undersökas i detta arbete. Även skillnader mellan olika djurklasser och arter kommer att beaktas när det gäller förutsättningar för befruktning och om det beror på genetiska, miljöbundna eller t.o.m. beteende-relaterade faktorer. Den klass som kommer att ges störst fokus i arbetet är dock däggdjur, med en del fokus även på fåglar. Även den embryonala utvecklingen och hur reproduktionsfunktioner grundläggs tidigt kommer att belysas.

Könsbestämning

Vad är ett kön?

Enligt Nationalencyklopedin (2014) är ett kön ”egenskap hos individ som beror på vilken typ av gameter (könsceller) den producerar”. Alltså är ett kön definierat av de könsceller individen potentiellt kan producera som nedför artens gener till framtida avkommor, om arten reproducerar sig sexuellt.

De flesta levande organismer har två kön. Den största mängden av dessa går att finna inom djurriket, men även vissa svampar och växter har två kön. De organismer som inte reproducerar sig sexuellt tenderar att ha strukturer som möjliggör att de kopierar sig själva via avknoppning eller celledelning. Denna asexuella reproduktion är mest prevalent bland bakterier och andra encelliga organismer.

Det finns flytande gränser när det gäller vad ett kön är. Det finns exempel på arter som har förmågan att anpassa sitt kön efter vad som krävs av andra faktorer, så som miljö eller social struktur. När en art har båda könen samtidigt eller har förmågan att byta kön vid viss typ av stimulans kallas detta för hermafroditism.

Vad är en hona?

En hona är den individ inom en tvåkönad art som producerar den större, mer näringsrika könscellen, också kallad ett ägg, en äggcell eller en oocyt (Hafez & Hafez, 2000). Redan detta, d.v.s. att producera den näringsrika cellen, kräver en större ansträngning än att producera en spermie, utan hänsyn tagen till att de flesta honor också måste producera yttre skal och/eller på något sätt bära med sig avkommorna under deras första utvecklingsperiod. I fallet med däggdjur ingår också att ge näring till avkomman via laktation.

Men varför existerar honor och hanar över huvud taget? Det finns inget klart svar i dagsläget på varför så många arter har denna typ av reproduktion trots att individen skulle kunna nedärva 100 % av sina gener ifall reproduktion skedde asexuellt (Manning & Dawkins, 2008). Dock finns det teorier som spekulerar i att det möjliggör en större variation för arten, vilket i sig medför en högre anpassningsmöjlighet till skiftande miljöfaktorer. Ett tydligt exempel är hur snabbt parasiter kan anpassa sig till miljöer och faror genom att blanda genetiskt material.

Vad avgör vem som blir en hona?

Notera att vad som utgör en hona inte endast definieras av hur det är hos de arter där det är starkt genetiska faktorer som är avgörande, så som hos däggdjur och fåglar. I många fall har det även att göra med miljöfaktorer i tidigt stadium av utvecklingen, som hos vissa havssköldpaddor där temperaturen under tidig inkubation avgör individens kön (Valenzuela & Adams, 2011). Det finns också arter där kön byts p.g.a. ålder eller sociala faktorer (Bone et al., 1995).

Inom arter där kön är en bestämd och permanent karaktär grundläggs det slutgiltiga könet tidigt i den embryonala utvecklingen. Hos däggdjur och fåglar bestäms det av vilka könskromosomer som de nedärvt. Dessa könskromosomer avgör vilka tidiga signaler och hormoner som utsöndras och som bestämmer vilka könsorgan som utvecklas (Hafez & Hafez, 2000). Även hos vissa arter där det inte bestäms av genetiska faktorer avgörs könet tidigt i utvecklingen (Valenzuela & Adams, 2011).

Det finns fall där tidiga störningar hos foster kan påverka det slutgiltiga könet även hos däggdjur (Warr & Greenfield, 2012). I de arter som har könsbestämning genom kromosomparen XX eller XY har det tydligt påvisats att Y-kromosomen bär med sig en gen kallad Sry som trycker ner utvecklingen av honliga könsorgan genom att leda till produktion av könshormonet testosteron. Dock har det visat sig att om signalen misslyckas med att sprida sig i fostret kan detta resultera i ett simultant bildande av ovarier eller en fullständig omvandling av kön. Eftersom de honliga könshormonerna, östrogen (brunstinducerande) och progesteron (dräktighetsbevarande), inte behövs förrän djuret har uppnått reproduktiv ålder produceras de i högre nivåer först efter puberteten.

Honans roll i evolutionen är att producera den energirika könscellen som behövs för en framgångsrik reproduktion. Trots det finns det exempel på individer som inte förökar sig även om de kan producera könsceller. I vissa fall är detta inte ett val, då honan kan vara ett undermåligt exemplar av arten och därför inte eftertraktad. Dock finns det fall när detta är en del av artens reproduktionsstrategi, t.ex. hos vargar, i vars flockstruktur endast alfahonan får fortplanta sig (Maier, 1998.).

Vad händer om en hona inte kan fortplanta sig? Enligt ovan är funktionen hos honor att producera ägg i syfte att fortplanta den egna arten. Faktum är att många reproduktionstörningar kan uppstå under utvecklingen av honliga funktioner. Problem kan uppkomma redan vid bildningen av urkönsceller och gonader i embryot och senare även i äggstockarna, via hormonella störningar eller mutationer (Hafez & Hafez, 2000). Vid eventuella fortplantningsförsök kan det även uppstå olika problem med t.ex. själva befruktningen, falskt etablerande av dräktighet (även kallad skendräktighet) eller dödsfall av embryo/foster. Dock är det viktigt att påpeka att en bristande förmåga att föröka sig inte förhindrar att individen är en hona. Även en hona som inte kan föröka sig kan i många fall producera de hormoner och signaler som krävs för att uttrycka könskaraktärer.

Ett undantag som är intressant att ta upp när det kommer till det honliga könet är de sociala insekterna. Med dessa menas då koloni-insekter såsom myror och bin. Dessa har liknande

samhällsstrukturer där det finns en drottning, några hanar och resten av individerna är arbetare (Maier, 1998). I dessa fall bestäms könet av om ägget de producerades ifrån var befruktat eller ej. Hanar inom dessa arter kommer endast från icke befruktade ägg. Hos vissa bin har det även visat sig att vem som blir drottning bestäms av vilken föda hon får i larvstadiet medan andra honor blir sterila arbetare inom kolonin.

Genetiska faktorer

Hos däggdjur och fåglar bestäms redan vid befruktningen vilken avkomma som kommer att tillhöra vilket kön, då detta bestäms av vilka könskromosom föräldrarna nedärver (Maier, 1998). Det finns dock andra arter med mindre distinkt genetiskt bestämda könsfördelningar. Som nämnts ovan kan temperatur avgöra kön hos sköldpaddor, medan andra arter kan även ha ett system där kön är en föränderlig förmåga, då det exempelvis finns skaldjurs- och fiskarter där kön är kopplat till ålder (Bone et al., 1995).

Hos däggdjur är en individ som har kromosomerna XY förbestämd att bli en hane, om processen fungerar som den ska, då Y bär på gener som stänger av en honlig utveckling och sätter igång bildning av testiklar. Dock har nya studier visat att det inte är så enkelt som att en avsaknad av Y automatiskt innebär en hona (Schlessinger et al, 2010). Det har visat sig att när en individ bär på XX måste minst tre genetiska faktorer aktiveras för att en funktionellt framgångsrik hona ska produceras. De vetenskapliga rönen är fortfarande relativt nya, vilket gör att det inte är mycket känt om dessa genetiska faktorer mer än att de existerar. Dock har en koppling visats mellan tidigt klimakterium hos människor och en brist på en av de gener som avgör utvecklingen av könsorganen. Detta tyder på att även hos en genetiskt bestämd hona måste alla signaler som sänds ut fungera korrekt för att skapa en så optimalt fungerande individ som möjligt.

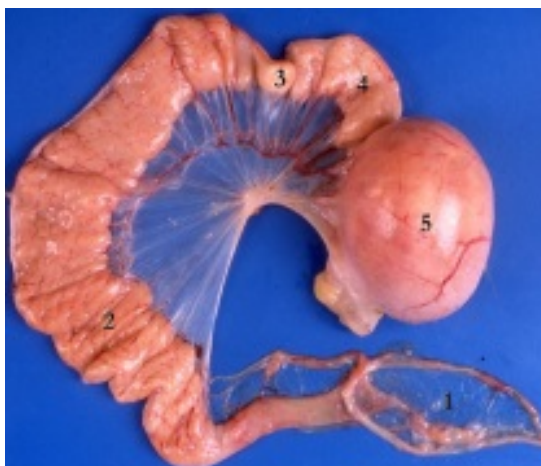
Ett genetiskt problem som kan uppstå med sexuell reproduktion är inavel. Eftersom målet för många individer är att överföra så mycket av sitt genetiska material som möjligt till nästa generation skulle inavel kunna ses som något positivt. Om helsyskon delar 50 % av varandras genetiska uppsättning vore det väl en framgångsrik strategi att öka likheterna genom att para sig med varandra? Dock är det mer komplicerat än så. Eftersom gener kan vara dominant eller recessiva finns det alltid risk att recessiva gener inte är gynnsamma för arten eftersom de inte uttrycks när de förekommer i enkel uppsättning. Inavel ökar risken att dessa recessiva gener får full effekt (Manning & Dawkins, 2008). Dessa effekter brukar ofta inkludera dålig tillväxt, sämre immunförsvar, neurala problem eller infertilitet. Därför måste individer söka partners som har kompatibla gener, men inte är närbesläktade i sig. Denna nackdel skiljer sig från asexuell reproduktion. En förälder inom asexuellt reproducerande arter nedför 100 % av sina gener till avkomman, exklusive mutationer, utan tydliga problem med avkommans överlevnadsförmåga jämfört med föräldern. Detta visar mer tydligt att det är blandandet av närliggande men ej identiska, och ej uttryckta, gener som orsakar problem med inavel. Dock orsakar generellt kopieringen inom asexuell reproduktion jämförelsevis färre och mindre extrema mutationer, vilket i sig gör att även en inavlade individ inom sexuellt reproducerande arter fortfarande kan ha en större anpassningsförmåga genom de fördelar vissa mutationer kan ge.

Ett annat genetiskt problem kan uppstå om individer inte håller sig till sin art. I många fall uppstår ingen avkomma från dessa parningar. Dock finns det fall när individer som tillhör två olika arter kan producera en avkomma. Några exempel är hybrider från hästar med åsnor, lejon med tigrar och vissa fågelarter med varandra (Maier, 1998). Dessa avkommor brukar dock inte vara framgångrika då många av dem är infertila, har sämre hälsa eller är dåligt anpassade som föräldrar.

Fysiologi

Fysiologiskt sett är de stora skillnaderna mellan olika djur mer bundna till klasser än till djurarter inom en klass. Exempelvis har "lägre stående djur" liknande sätt för att producera äggen och sedan deponera dessa till olika behållare, antingen på djurets kropp eller i en sorts lya (Bone et al., 1995). Fiskar har ofta en väldigt simpel struktur där fiskens ovarier släpper ägg ner i en äggledare, varpå äggen vattenfylls innan de sedan läggs på en önskvärd plats av honan, eller förvaras inuti fisken för senare befruktning och inkubation. Fiskar tenderar att producera stora mängder ägg åt gången, med en viss variation beroende på artens strategi. Exempelvis producerar arter med intern inkubation färre ägg än de arter där äggen läggs utanför kroppen.

Fåglars och reptilers reproduktion illustrerar en annan strategi där befruktning sker inne i honans kropp innan ett yttre skal produceras, följt av att ägg sedan läggs i olika reden (eller liknande). Höns producerar endast ett ägg åt gången (Hafez & Hafez, 2000). Hönsans process utgår från att producera en stor, fett- och energirik äggcell, d.v.s. äggula inklusive cellkärna som släpps från hennes ovarium och fångas upp av äggledartratten, infundibulum (1, se Fig. 1) där befruktning sker inom ca 15 minuter efter ägglossning (Sjaastad et al. 2010). Under den vidare transporten genom magnum (2, se Fig. 1) innesluts äggulan och det blivande embryot i skikt av äggvita. Ägguleproteiner och äggvita är till för att förse avkomman med de nödvändiga substanser den behöver för att utvecklas. Under nedvandringen lindas även ägget in i två lager av mjukare, membranliknande skalhinnor, vilket sker i istmus (3, se Fig. 1) och

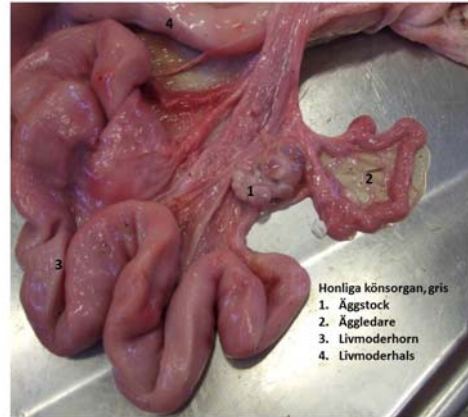


Figur 1. Hönsans äggledare. Källa: Uwe Gill Licens: Creative Commons Erkännande-Dela Lika 3.0 Generisk

ett hårdare, kalkrikt skal, vilket sker i skalkörteln, även kallad uterus hos fåglar (4, se Fig. 1). Det kalkrika skalet är producerat i körtlar specifika för landlevande äggläggare, där kalk kristalliseras och tillsätts runt ägget för att skydda det blivande embryot mot uttorkning och skador. Detta ägg läggs sedan, via vaginan (5, se Fig. 1) som leder till kloaköppningen, i ett rede honan väljer (Richardson, 1935). Den domesticerade hönan kan t.ex. endast lägga ett ägg åt gången men kan vanligtvis producera ett ägg var 25:e timme. Mellan olika arter av fåglar kan produktionstiden variera, men de delar samma basala princip med ett ägg per cykel. Även reptiler som lägger ägg utanför kroppen har en liknande struktur, medan

de reptiler som inkuberar äggen inombords inte utvecklar det hårdare skalet.

Till sist belyses däggdjurens strategi att behålla fostret inne i sin kropp efter befruktningen till dess att avkomman är redo att födas. Däggdjur (Se Fig. 2, exempel från gris) har två äggstockar, ovarier, vilka på respektive sida har en äggledare i nära anslutning till sig och därefter livmodern, uterus, som hos många arter har två horn och en gemensam kropp (Hafez & Hafez, 2000). Vanligtvis sker befruktning tidigt efter att ägg släppts från en eller båda äggstockarna, beroende på om det är en art med enstaka eller flera ungar per kull. Det befruktade ägget vandrar sedan från äggledare till livmoder, där embryot antingen ytligt eller mer invasivt skapar en närkontakt med livmoderväggen så att fosterhinnor och livmodervägg gemensamt bildar en moderkaka, där ungens och moderns blod kan kommunicera med varandra. Denna bildas för att förse embryot med den näring som krävs för utveckling. Dräktighetsperioden och antal ungar per dräktighet kan variera kraftigt mellan olika arter, men nästan alla däggdjur följer samma grundprinciper som ovan.



Figur 2. Honliga könsorgan från gris.

Källa: Elisabeth Persson, Inst f afb, SLU

För att få en bättre insikt i hur djurs yttre och inre uppbyggnad förstärker chansen för en art att föra vidare sina gener kan fysiologiska skillnader mellan arter inom samma klass, exempelvis däggdjur, jämföras. I detta fall jämförs häst och katt, där den ena är en vandrande herbivor med flockstruktur med en unge per hona och den andra är en strikt karnivor som tenderar att ha enskilda revir med en kull per mor. Hästens uterus klarar vanligen enbart en unge åt gången och låter utvecklingen fortgå till dess att avkomman är välutvecklad innan födseln. Detta gör att ungen snabbt kan följa med stoet efter födseln, vilket i sig är en fördel då hästen är ett bytesdjur. Katten har däremot en uterusstruktur som tillåter flera avkommor på rad i hornen (Little, 2012). Dessa föds dock relativt outvecklade för att kompensera för antalet och tyngden av avkommorna under jakt, vilket gör att honan måste hitta ett bo eller skydd där hon kan förvara ungar till dess de är redo för omvärlden.

Beteende, strategier och dess effekter

Skillnader i strategier

En detalj som är lätt att missa är att många djur med liknande egenskaper eller levnadsförhållanden kan ha helt skilda tillvägagångssätt för att framgångsrikt föda upp en avkomma. Ett exempel kan vara skillnader mellan honornas moderkakor, som talar om hur fostret får näring under dräktigheten. Fenomen som social struktur, födo-strategi, antal ungar och de stadier som ungar föds (eller kläcks) i kan också illustrera stora skillnader mellan olika djurarters tillvägagångssätt för att producera, föda och ta hand om ungar.

Under generationer av utveckling inom varje art har individer sökt efter den mest framgångsrika artmedlemmen men av motsatt kön (Manning & Dawkins, 2008). Detta gör att båda har ett val när det gäller partner. Dock skiljer de sig åt i hur noggrant de väljer. En framgångsrik hane kan i många fall producera många fler avkommor under sin livstid än vad en hona kan, eftersom hanen producerar en betydligt större mängd spermier än honan producerar ägg. På grund av detta måste honan i de flesta fall vara mer noggrann vid valet av hane. Många arter löser detta genom att hanen på något sätt påvisar sina gener genom färger, styrka eller beskyddande av honan. Ett exempel är påfåglar, där hanarna har en betydligt mer intrikat och färgad fjäderdräkt än honorna. Enligt Manning & Dawkins (2008) framfördes dessa teorier så tidigt som av Darwin som föreslog, tillsammans med R.A. Fisher, att en hona väljer hanarna med störst fjädrar så att hennes ungar ska ha större möjlighet att attrahera partners i framtiden. Teorin har sedan dess utvecklats och det har visats att hanens fjäderdräkt kan tala om andra saker för honan, så som hälsan hos hanen och hur bra han kan undkomma rovdjur, trots att han måste dras med det handikapp som en stor fjäderdräkt kan innebära.

I vissa fall kan honan få hjälp med att föda upp avkommor, men hon kan även få utföra det helt själv. Detta skiljer sig drastiskt från art till art och från strategi till strategi (Maier, 1998). En av faktorerna är hur många ungar honan föder upp och hur svårt det är för henne att föda upp dem. Vissa arter kräver en längre uppfödningstid, vilket påverkar när honan kan producera nästa unge. I dessa fall tenderar honan att få hjälp, antingen av hanen eller av en flock. Det kan även ske anpassningar beroende på hur välutvecklade ungarna är vid födseln. Utvecklade ungar tar kortare tid att producera men kräver en mer långvarig och arbetskrävande uppfödning än ungar som föds välutvecklade. I de fall där honan måste fokusera mer på kvaliteten av avkomman än kvantiteten, så som hos människor, kan det vara framgångsrikt för hanen att hjälpa honan vid uppfödning av hans avkomma.

Socialt beteende

Hur honan lever socialt kan ha en stor inverkan på hur framgångsrik hon är. Att ha medlemmar av samma art i närheten kan vara både en fördel och ett hot, beroende på hur artens sociala struktur fungerar och hur lätt gener sprids över generationer. Över lag bildas flockar som ett skydd mot rovdjur eller rivaler men kan även bildas för att öka förmågan att hitta mat (Maier, 1998). Flocklevande har fördelen att det finns flera individer runt om som kan skydda eventuella avkommor, vilket ökar deras chans till överlevnad. Dock medföljer kravet att modern kan skilja ut sin avkomma från resten av ungarna i flocken. Ungarnas säkerhet påverkas även av hur spritt infanticid är inom arten, dvs. att en ny hane dödar den tidigare hanens ungar, och hur ofta hanar har kontakt, som i matriarkalt styrda flockar, eller byts ut, som i haremflockar. Ensamlevande djur har motsatt problem. De slipper ofta hotet från djur av samma art men måste istället ha andra strategier för att skydda ungarna och kan i sig ha svårare att skaffa tillräckligt med näring under vissa perioder. Många ensamlevande djur tenderar att få många ungar åt gången, för att öka chansen för honan att föra vidare sina gener. Det finns också en mellanväg, då honan förenar sig med hanen och bildar en familj. Denna lösning jämnar ut problemen både som flocklevande och ensamlevande djur drabbas av, på bekostnad av de tydliga fördelarna med de andra strategierna.

Ett problem för vissa arter vid val av partner är att välja en individ av rätt art (Manning & Dawkins, 2008). Hos däggdjur tenderar detta att inte vara ett större problem, då de flesta arter som kan producera hybrider inte delar miljö. Dock har problemet uppstått hos vissa fågelarter. Inom de arter där hybrid kan uppstå har avkommorna ofta uppvisat svåra beteendestörningar. Även om arterna i sig inte kan producera avkommor förbrukar en ”falsk” parning individernas energi och gameter. Falska dräktigheter, eller skendräktighet, hos däggdjur kan också vara ett problem då honan genomgår de kroppsliga, hormonella och tidsmässiga förändringar som krävs för att föda upp avkommor. Eftersom alla dessa förändringar är ett slöseri med tid och energi är det viktigt för honor att välja de mest framgångsrika hanarna av korrekt art. Vissa djur har löst detta genom olika utseenden och läten. Mest tydligt kan det ses hos fåglar, där två likartade arter ofta har bildat mer överdrivna teckningar för att avgöra tillhörighet, eller där olika arter får lära sig en specifik sång som känns igen av individer inom samma art.

Flockbeteende

Även inom flockar kan det finnas olika strategier (Maier, 1998). I strukturer där endast honor bildar flock tenderar hanen att ses som ett hot utanför parningsperioder. Inom flockar med haremstruktur är det största hotet inifrån ofta ett byte av ledare. I dessa fall kan hanarna utföra infanticid för att få honorna att komma i brunst fortare och därmed sprida hans gener istället för den förra ledarens. Detta är mest tydligt hos lejon, men kan även i sällsynta fall ske hos vilda hästar. Vissa hanar kan även orsaka abort hos en dräktig hona för att få henne i brunst igen. Självklart är det inte på detta sätt inom alla arter. Vissa arter har ett konstant byte av ledarhane utan påtagliga infanticidproblem, t.ex. hos många primater. I dessa fall brukar konflikterna hamna mellan avkommorna och mödrarna, då honorna vill få nya ungar snabbt men de gamla ungarna fortfarande insisterar på att föda sig från mamman.

Det finns även strategier där endast det ledande paret tillåts att föröka sig. Det mest tydliga exemplet på detta finns hos vargar (Maier, 1998). Alfahonan trycker ner sina döttrars och/eller systrars sexuella beteenden till den grad att de inte fortplantar sig så länge de stannar inom flocken. Ovulation sker fortfarande vilket krävs för att det ska bli en skendräktighet, men löpbeteendena försvinner under de omständigheterna. Detta antas bero på att alfahonan använder sina avkommor för att lättare föda upp framtida avkommor, då jakt blir enklare med fler individer och området blir säkrare med fler medlemmar som varnar för faror. En art med en liknande alfastruktur är surikaten, ett afrikanskt flocklevande mårddjur, hos vilka byte av alfahona eller närhet av icke besläktade hanar kan få honor av lägre rang att fortplanta sig (Koeng & Haydock, 2001). Troligtvis är denna flockstruktur en anpassning för att förhindra inavel.

Partners

Många arter uppvisar vissa sociala strukturer som styr val av partner. Många arter av mindre fåglar tenderar t.ex. att välja endast en viss hane som partner, trots att detta självklart ger vissa honor en evolutionärt sämre partner. Så hur löser hon detta? Inom vissa av arterna uppvisar honor med sämre hanar ofta ett promiskuöst beteende där de parar sig med mer attraktiva hanar i närheten (Bellamy & Pomiankowski, 2011). Detta ger henne fördelen av att ha en konstant partner som hjälper till att föda upp hennes avkommor samtidigt som hon ser till att

öka variationen i de genetiska anlagen hos sina ungar, vilket ökar chansen att minst en av hennes ungar växer upp till reproduktiv ålder.

Andra strategier

Sexuell reproduktion kommer med en kostnad: risk för inavel. Därför har många arter olika sätt att avgöra om individen de umgås med är en släkting eller ej (Maier, 1998). Många arter löser detta genom doftsignaler och lukt, vilket är vanligt hos sociala insekter och gnagare, men även auditiva faktorer kan användas i avgörandet av vilken individ som är nära släkt. Läten som signal tenderar dock att vara vanligare mellan mor och unge än mellan andra släktingar. I många fall används även igenkännande av släktingar som ett sätt för en individ att indirekt föra vidare en del av sina gener. Hjälpen med avkomman från släktingar verkar dock variera beroende på hur nära släkt individerna är då helsyskon, som är runt 50 % släkt med varandra, tenderar att vara mer samarbetsvilliga än individer som är halvsyskon, med endast runt 25 % släktskap. Dock varierar även detta mellan olika arter och deras sociala strukturer.

Betyder då detta att endast flockar med släktingar samarbetar? Självklart inte. Även om släktskap ökar troligheten att individer hjälper till med uppfödning av ungar finns det även exempel på det som kallas "återgivande altruism" (Manning & Dawkins, 2008). I detta fall kan individer inom en stor grupp hjälpa varandra trots att släktskapen är liten med en chans att de sedan får liknande hjälp av andra individer. Vampyrfladdermusen uppvisar ett tydligt exempel på detta beteende. Eftersom det är svårt att få föda utan skador och flockarna är väldigt stora har vampyrfladdermössen bildat ett system där ett fåtal individer åtar sig att skaffa mat. När de har fyllt sig själva med blod från boskap flyger de tillbaka till flocken och delar en stor del av sin föda med flockmedlemmarna. Detta gynnar då hela flocken, och även arten i sig, då de riskerar färre individer i jakt på mat.

De mest speciella exemplen på socialt samarbete går att hitta hos insekter såsom myror och bin och kallas eusocialitet (Manning & Dawkins, 2008). De har en extrem struktur där endast en hona förökar sig genom parning med en handfull hanar medan de andra fungerar som arbetare av olika slag. Ett sätt att förklara detta är att arbetarna i en koloni har visat sig dela 75 % genetiskt material med drottningen istället för 50 %. Detta kan vara ett sätt att öka samarbetet och viljan att hjälpa till att föda upp syskon. Beroende på art kan även arbetarna ta sig an olika uppgifter, så som vakt, larvskötare eller matletare, vilket i sig ökar chansen för nya avkommor att framgångsrikt nå nästa generation. Även om denna sociala struktur är vanligast hos insekter hittades det 1981 ett liknande system bland däggdjur hos en art kallad kalråtta, mer känd som naked mole rat (Maier, 1998). Även där finns en stor, reproducerande hona, ett fåtal reproducerande hanar och en stor mängd arbetare som aldrig förökar sig.

Embryologi

Gametproduktion

Gameters utveckling startar som för alla andra celler genom vanlig celldelning, mitos (McIntosh & Koonce, 1989). Redan tidigt i embryots utveckling är det bestämt vilka celler som ska bli könsceller men utvecklingen är olika för hanar och honor.

Celldelning fungerar genom att cellens kromosomer radas upp och kopieras internt i cellen (McIntosh & Koonce, 1989). En struktur som kallas kärnspole formas för att fästa sig vid identiska kopior av kromosomerna, som i denna process kallas kromatider, vilka dras isär till de så kallade dotterkromosomerna under celldelningen. När cellen uppnått en viss punkt i celldelningen börjar membranet knipa av sig själv i mitten för att skapa delningen som leder till två nya celler vilka till slut skiljs åt. Hela denna process är indelad i faser: Profasen, där kärnmembranet bryts ned runt kromatiderna och kärnspolen formas; prometafasen, där kärnspolen fäster sig vid kromosomerna; metafasen, där kromosomerna radas upp i mitten av cellen; anafasen, där kromatiderna separeras och telofasen, där kromatiderna når "mitten" av de nya cellerna och membranet vid skiljepunkten börjar snöras av. Mellan mitoserna finns interfasen, under vilken DNA kopieras inför celldelning.

För att producera en gamet genomgår könscellerna en modifierad process av de stadier som nämnts ovan. Könscelldelningsprocessen, kallad meios eller reduktionsdelning, har två stadier. Den första delen av meiosen påbörjas hos honor redan i gonaderna under fosterstadiet och hos hanner börjar den först i puberteten. Denna meios I liknar mitosen genom att DNA-material har förökats i kromosomerna men en viktig skillnad är att under de tidiga stadierna kommer kromosomerna att utbyta material med varandra. Detta betyder att istället för att kopiera cellerna så identiskt som möjligt kommer cellerna att först föra över en bit från kromosompar ett och byta ut det mot en likvärdig, men ej identisk, del av kromosompar två (Hochwagen, 2008). Detta sker troligtvis för att möjliggöra variation hos avkommorna. Efter att utbytet skett flyttar sig de två kromosomparen från varandra och kommer att hamna i var sin ny cell, utan att respektive kromosom delas. Meios II innebär att cellen kommer att dela sig igen, denna gång genom att skilja på de två kromatiderna i de respektive kromosomparen så att de hamnar i olika celler, vilka därmed har den haploida kromosomuppsättningen som könsceller ska ha. Hos hanner kommer en meioscykel därmed att resultera i bildning av fyra spermier. Hos honor kommer istället ena halvan av kärnmaterialet under meios I respektive meios II att stötas ut som polkroppar, vilka knappt har några organeller och kommer att brytas ner efter delningen. Meios I avslutas hos däggdjuren i samband med ägglossning och meios II fullbordas enbart om det sker en befruktning. Hos honan är målet en stor (ca 0,1 mm i diam hos däggdjur), näringsrik äggcell (oocyt) som innehåller huvuddelen av alla organeller som den befruktade äggcellen, zygoten, har med sig. Spermien bidrar med DNA och ett visst antal mitokondrier men det är försumbart jämfört med oocytens antal. Mitokondrie-DNA kan därmed användas för att spåra släktskap på den maternella sidan.

Befruktning och tillväxt

En viktig del av embryologin är så klart skapandet av sagda embryo. För enkelhetens skull är däggdjur i fokus i det här avsnittet om inget annat nämns. Embryot skapas när en spermie lyckas ta sig igenom oocytens extracellulära matrix, som kallas zona pellucida (Hyttel et al., 2010). Hur spermien når ägget kan variera beroende på arten, men i de flesta arter med intern befruktning måste spermien först mogna inom honan innan befruktningen av ägget kan ske. När den mogna spermien nått ägget måste den sedan ta sig igenom zona pellucida. Detta gör att det ofta inte är den första spermien som når fram som fertiliserar äggcellen, utan den första som tar sig igenom äggets extracellulära matrix. När en spermie tagit sig in i ägget stängs

resten av kvarvarande spermier ute genom att både zona pellucida och äggcellens cellmembran förändras, därmed förhindras polyspermi. Den spermie som tagit sig in i äggcellen löses upp för att dess genetiska material ska bli tillgängligt och det bildas en hanlig pronukleus. I samband med befruktningen avslutas även meiosen i äggcellen, och en honlig pronukleus framträder. Kromosomerna paras sedan ihop för att påbörja ny celledelning i zygoten som kommer att ge upphov till alla celler i både den nya individen, och i de fosterhinnor den behöver.

Tillväxten av embryot är en lång och komplicerad process, så endast vissa steg kommer att tas upp i detta stycke. Utvecklingen av den nya individen efter befruktningen startar enligt ovan med att zygoten börjar dela sig till 2-celler, 4-celler osv., i s.k. klyvningar, dvs. den stora volym som äggcellen förde med sig delas upp i allt mindre enheter och det är enbart kärnmaterialet som förökas (Hyttel et al., 2010). Efter några (olika många hos olika däggdjursarter) klyvningar börjar embryot öka i volym, dvs vanliga mitoser sker. Celledelningarna inom embryot sker ofta innan det ens nått uterus, då fertiliseringen oftast sker i äggledaren. Hur många celler embryot består av när det når uterus och hur lång tid processen tar varierar mellan olika arter. Under nedvandringen blir embryot först en cellboll, en morula, som därefter delas upp i en inre cellmassa som kommer att bli framförallt den nya individen, ett yttre cellager som blir fosterhinnor och ett inre vätskefyllt hålrum som motsvarar läget för äggulan hos äggläggare. I detta skede kallas embryot för blastocyst. Beroende på däggdjursart kommer embryot att ta sig in i eller fästa till ytan på uterusväggen. Där anföringen sker kommer sedan en moderkaka att bildas, varifrån embryot kommer att få sin näring under resten av tillväxten i livmodern.

Tillväxten av embryot är initialt likartad hos de flesta ryggradsdjur oavsett taxonomisk klass, med skillnader som uppstår ju längre embryot växer (Encyclopædia Britannica, 2014). Formandet av kroppen börjar med att den inre cellmassan har bildat en platta som kommer att buktas in och bilda en sorts insida med en primitiv magtarmkanal vars öppningar blir mun och anus hos djuret. Redan i det skedet är det vissa celler som har differentierats till urkönseller och som kommer att vandra till buktaket där gonaderna bildas. Sedan anläggs grunden för alla organsystem. De flesta arter delar den anatomiska utvecklingen i de flesta av dessa stadier och startar ofta som foster med ramen av två främre och två bakre extremiteter, samt en svans. Dock börjar tydliga skillnader mellan klasser synas under utvecklingen av muskler och skelett, då vissa arter tappar eller formar om extremiteterna till artens specifikation.

Omhändertagandet av avkomman

I omhändertagandet av embryot finns det egentligen bara stora skillnader mellan äggläggare och däggdjur. Äggläggare har som strategi att inte behöva bära med sig ungen under dess fetalperiod (Bloom et al., 2013). Dock innebär detta att blastocystens näringsinnehåll måste vara betydligt mer energirik för att ge embryot samma näringstillgång som ett embryo hos ett däggdjur kan få. Hos däggdjuren behöver inte blastocystens energi vara ansamlad på samma sätt då den kan livnära sig på mammans energi från livmodersekret i tidigt skede och senare via placentan (Hyttel et al., 2010). Omhändertagandet hos däggdjur är att ungen får värme och näring via mamman. Dock är detta alltid på bekostnad av mammans mobilitet och egna

näringsintag. Därför har olika däggdjursarter olika grad av utveckling hos ungarna när de föds. Hos vissa arter föds utvecklade ungar efter en kortare dräktighetstid, vilket oftast medför mindre risk för honan men gör de nyfödda ungarna hjälplösa, medan andra arter har strategin att behålla ungen i livmodern till ett mer välutvecklat stadium på bekostnad av moderns egen energi och säkerhet. Äggläggare kan ha liknande strategier (Bloom, 2013). Vissa arter av fåglar har vid kläckning relativt välutvecklade ungar som tidigt kan följa med mamman under vandringar, medan andra arter har väldigt utvecklade ungar som måste matas och värmas av föräldrarna tills de växt till sig. Detta kan ha att göra med energin det tar att bilda ett ägg som ska kunna tillåta en viss grad av tillväxt hos avkomman, eftersom ägget som ska ge en välutvecklad nykläckt unge troligtvis måste vara mer näringsrikt än det som behövs för en relativt utvecklad unge.

Diskussion och Slutsats

Kön, honor, ägg och reproduktionsbeteenden är komplicerade ämnen. För varje exempel inom en klass finns det ofta minst en av motsatt karaktär. Varför så många arter använder sig av den sexuella reproduktionen trots risker som inavel, mutationer och en undermålig förmedling av gener är fortfarande oklart. Självklart finns det olika teorier om detta, så som att det medför variation och ger flexibilitet inom arters miljöanpassning. Även beteenden och strategier kan vara svåra att förklara. Det går att konstatera att de existerar, men kan man förklara specifikt varför? Utvecklas en reproduktionsstrategi på grund av miljöfaktorer och fysiologiska restriktioner eller kan beteendena i sig påverka sagda fysiologi? Vissa arter har en till synes sämre strategi än andra. Trots detta kan arten fortfarande vara livskraftig.

Även bestämningen av kön visar sig inte alltid vara så självklar som förväntat, men gemensamt för många två-könade arter är att honorna investerar mer energi i avkomman än hanen även utöver äggproduktionen. Detta är relaterat till både beteenden och sociala strukturer inom arten och evolutionärt sett även den fysiska strukturen hos honan. Det finns dock många undantag och vetenskapen kan inte alltid leda orsakssambanden i bevis för evolutionen kan inte göras om i experiment men fokus på honans fascinerande roll i reproduktionen kan ge en insikter om olika arters beteenden och strategier som illustration av deras anpassning enligt den darwinistiska utvecklingsteorin.

Referenser

- Bellamy, L. & Pomiankowski, A. (2011). Animal behavior: Why promiscuity pays. *Nature*, vol. 479, ss. 184–186.
- Bloom, P.M., R. G. Clark, D. W. Howerter & L. M. Armstrong (2013). Multi-scale habitat selection affects offspring survival in a precocial species. *Oecologia*, vol 113, ss. 1249-1259.
- Bone, Q., Marshall N.B. & Blaxter J.H.S. (1995). *Biology of fishes*, 2nd ed. London, Storbritannien: Chapman & Hall. ss. 170-189.
- Encyclopædia Britannica (2014) . *Organ formation*.
<http://www.britannica.com/EBchecked/topic/25677/animal-development/63741/Adaptations-in-mammals?anchor=ref526378>. [2014-04-15]
- Hafez, E.S.E. & Hafez, B. (2000). *Reproduction in farm animals*, 7th ed. Kihawa Island, South Iowa, USA: Wiley-Blackwell
- Hochwagen, A. (2008). Meiosis. *Current Biology*, vol. 8, ss. R641-R645.
- Hyttel, P., Sinowatz, F. & Veljsted, M. (2010). *Domestic animal embryology*. USA: Elsevier Limited.
- Koeng, W.D. & Haydock, J. (2001). Dividing up the kids. *Science*, vol. 291, ss. 442-443.
- Little, S.E. (2012). Chapter 14: Female reproduction. I: *The Cat: Clinical Medicine and Management*, ss. 1195-1227. http://ac.els-cdn.com/B9781437706604000405/3-s2.0-B9781437706604000405-main.pdf?_tid=e6abad30-c0b7-11e3-a708-00000aab0f02&acdnat=1397138363_7138aeb37e62afd498f8c604783b1b6a. [2014-04-10]
- Maier, R. (1998). *Comparative animal behavior*. Boston, USA: Allyn & Bacon. s. 57, 66, 302, 328, 382, 393, 400; ss. 29-31; ch 8-11.
- Manning, A. & Dawkins, M.S. (2008). *An introduction to animal behavior*. 5th ed. Cambridge, Storbritannien: Cambridge University Press. ss. 355-365.
- McIntosh, R. & Koonce, M.P. (1989). Mitosis. *Science, New Series*, vol. 246, nr 4930. ss. 622-628.
- Nationalencyklopedin (2014) <http://www.ne.se/> [2014-04-10]
- Richardson, K. C. (1935). *The secretory phenomena in the oviduct of the domestic fowl, including the process of shell formation examined by the microincineration technique*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. ss. 149-195.
- Schlessinger, D., Garcia-Oritz, J., Forabosco, A., Uda, M., Crisponi, L. & Pelosi, E. (2010). Determination and stability of gonadal sex. *Journal of Andrology*, vol. 31, nr. 1. ss. 16-25.
- Sjaastad, Ø.V., Sand, O. & Hove, K. (2010). Avian Reproduction. *Physiology of Domestic Animals*. 2nd ed. Oslo: Scandinavian Press, ss. 730-732.
- Valenzuela, N. & Adams, D.C. (2011). Chromosome number and sex determination coevolve in turtle. *Evolution*, vol. 65, ss.1808-1813.
- Warr, N. & Greenfield, A. (2012). The molecular and cellular basis of gonadal sex reversal in mice and humans. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Developmental Biology*, vol. 1, ss. 559–577. Tillgänglig: doi: 10.1002/wdev.42 [2014-04-11]