



8. Roditeljska briga i tipovi parenja

Roditeljsku brigu mogu pokazivati oba partnera (npr. čvorak); samo ženke (npr. košuta); ili samo mužjak (npr. morski konjić)

Razlike u roditeljskoj brizi često proizlaze ili su tijesno povezane s tipom parenja

TIP PARENJA	OPIS	BRIGA ZA POTOMSTVO
MONOGAMIJA	Mužjak i ženka čine par (“bračna veza”)	Često oba roditelja
POLIGAMIJA	Jedan ili oba spola se pare s više partnera (“nevjera”)	
Poliginija	Mužjak se pari s više ženki	Većinom ženke
Poliandrija	Ženka se pari s više mužjaka	Većinom mužjaci
Promiskuitet	I mužjak i ženka se pare s više partnera	Sve mogućnosti

Tip parenja ovisan je o staništu i načinu prehrane

TABLE 33-1 Relationship of habitat and diet to mating system in African weaverbird species

HABITAT			FOOD		PAIR BOND		SOCIALITY		
Forest	Savanna	Grassland	Insects	Seeds	Monogamous	Polygamous	Solitary	Grouped territories	Colonial
+			+		17	0	15	0	1
	+		+		5	0	4	0	2
+			+	+	3	0	2	0	0
	+		+	+	1	4	1	0	4
		+	+	+	1	1	1	0	0
	+			+	2	10	0	1	16
		+		+	0	15	0	13	3

(Data from Clutton-Brock and Harvey 1984.)

Kod ptica pletilja je utvrđena dominacija monogamije kod kukcojednih vrsta koje nastanjuju šume i savane, dok je poliginija pravilo kod vrsta koje se hrane sjemenjem i nastanjuju savane i travnjake. Pored toga, monogamne vrste se uglavnom pare u izoliranim parovima koji su široko disperzirani, dok su poligine vrste uglavnom kolonijalne (gnijezde se u velikim grupama)

Postizanje maksimalnog reproduktivnog uspjeha

MUŽJAKOV IDEAL: Ići unaokolo i pariti se sa što više ženki, s tim da svaka “ostane kod kuće” i brine se za potomstvo

ŽENKIN IDEAL: Pariti se, brigu o potomstvu prepustiti mužjaku, a energiju i rezerve hrane sačuvati za proizvodnju što više jajnih stanica

Dva su načina da se u praksi riješi ovaj konflikt između spolova:

- 1. Predispozicija (npr. fiziološka) jednog od spolova za veću roditeljsku brigu**
- 2. Korist/cijena odnos određen ekološkim faktorima**

Različite grupe kralježnjaka pokazuju značajne razlike u pogledu roditeljske brige i tipu parenja

Široko uopćen pregled dominantnih tipova parenja i roditeljske brige kod 3 razreda kralježnjaka

RAZRED	TIP PARENJA	RODITELJSKA BRIGA
Ptice	Monogamija	Oba spola
Sisavci	Poliginija	Samo ženke
Ribe	Poligamija/Promiskuitet	Samo mužjaci

1. Ptice:

Hranjenje mladih u gnijezdu je često ograničavajući faktor

Monogamija i suradnja u podizanju mladih (osobito morske ptice)

Poliginija je česta kod ptica koje se hrane sjemenkama ili voćem (velika količina hrane u sezoni parenja, pa jedan roditelj može uspješno podići mlade; mužjak češće dezertira)



2. Sisavci:

Ženka je predisponirana za brigu oko mladih (trudnoća, dojenje)

Poliginija i briga za mlade prepuštena ženkama

Kod nekih kanivora postoji pomoć mužjaka u hranjenju mladih



3. Ribe: Kod 79% koštunjača nema brige; kada je ima ovisi o tipu oplodnje

Roditeljska briga	Unutrašnja oplodnja	Vanjska oplodnja
Mužjak	2	61
Ženka	14	24
Nitko	5	100

TABLE 33-4

Relationship of location of fertilization to parental care in fish and amphibian species

Fertilization	CARE DELIVERED BY			
	Both parents	Male	Female	Neither
Fishes				
External	8	28	6	191
Internal	0	2	10	
Amphibians				
External	0	14	8	10
Internal	0	2	11	0

(From Smith 1978; after Breder and Rosen 1966, Gross and Shine 1981.)

Kod riba i vodozemaca je utvrđena jasna povezanost između vanjske oplodnje i brige mužjaka za potomstvo

Hipoteze koje objašnjavaju ove rezultate:

1. Sigurnost očinstva

Sigurnost očinstva je veća kod vanjske oplodnje nego kod unutrašnje (zbog kompeticije sperme), pa je kod unutrašnje oplodnje mužjak manje stimuliran za pružanje brige

2. Redosljed oslobađanja gameta

Kod unutrašnje oplodnje mužjak ima prvi priliku dezertirati, dok je kod vanjske oplodnje obrnuto (zato što je sperma lakša od jaja)

3. Povezanost (bliskost) s embrijem

Kod unutrašnje je oplodnje ženka bliskije povezana s embrijem. Vanjska oplodnja se obično događa na mužjakovom teritoriju (postoji jasna korelacija između teritorijalnog ponašanja i vanjske oplodnje) što mužjaka čini bliskije vezanim za mlade (obrana jaja i mladih kroz obranu teritorija)

4. Veličina i plodnost (kod riba)

Kod riba fekunditet više raste s veličinom kod ženki nego kod mužjaka, pa manja veličina (zbog utroška energije na brigu) ima manju cijenu kod mužjaka

ESS Model roditeljskog ulaganja

Najbolja strategija za jedan spol (dezertirati ili se brinuti) ovisi o tome koju je strategiju odabrao drugi spol

Maynard Smith (1977) je razvio model za rješavanje ovog konflikta:

Pretpostavka: Reproductivni uspjeh para ovisi o (1) količini roditeljske brige i (2) broju jaja koje ženka proizvede

Vjerojatnost preživljavanja jaja je:

$$P_2 \text{ (briga oba roditelja)} > P_1 \text{ (briga jednog roditelja)} > P_0 \text{ (nema brige)}$$

LEGENDA SIMBOLA:

P – šansa mužjaka koji dezertira da se ponovo pari

W – broj jaja koje proizvodi ženka koja dezertira

w – broj jaja koje proizvodi ženka koja se brine o jajima ($W > w$)

Postoje 4 moguće ESS:

ESS 1: Mužjak i ženka dezertiraju: Moraju biti zadovoljeni sljedeći uvjeti:

$$WP_0 > wP_1 \quad \text{u suprotnom će se ženka brinuti}$$

$$P_0 (1 + p) > P_1 \quad \text{u suprotnom će se mužjak brinuti}$$

ESS 2: Ženka dezertira, mužjak se brine: Uvjeti:

$$WP_1 > wP_2 \quad \text{u suprotnom će se ženka brinuti}$$

$$P_1 > P_0 (1 + p) \quad \text{u suprotnom će se mužjak brinuti}$$

ESS 3: Mužjak dezertira, ženka se brine: Uvjeti:

$$wP_1 > WP_0 \quad \text{u suprotnom će se ženka brinuti}$$

$$P_1 (1 + p) > P_2 \quad \text{u suprotnom će se mužjak brinuti}$$

ESS 4: Mužjak i ženka se brinu: Uvjeti:

$$wP_2 > WP_1 \quad \text{u suprotnom će se ženka brinuti}$$

$$P_2 > P_1 (1 + p) \quad \text{u suprotnom će se mužjak brinuti}$$

Za dane vrijednosti parametara ESS1 i ESS4 mogu biti alternativne mogućnosti, kao i ESS2 i ESS3

Npr. ESS2 će biti favorizirana ukoliko:

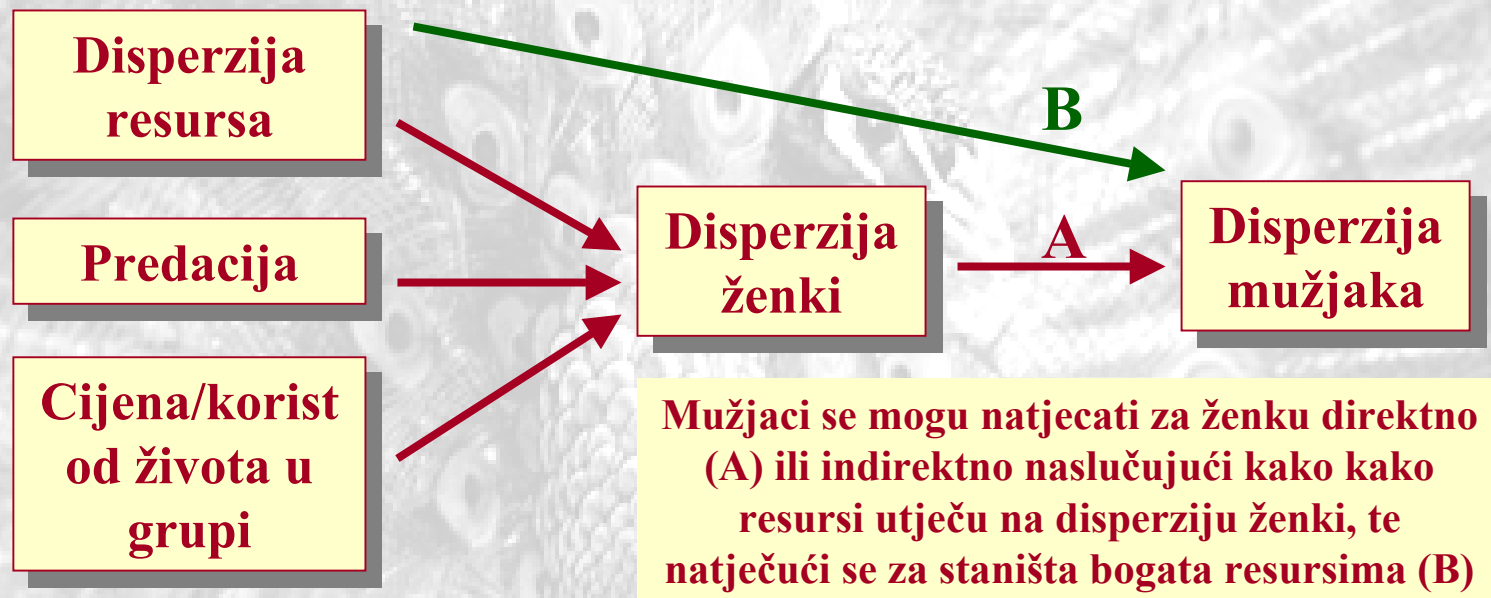
1. Ženka koja se ne brine može zbog toga proizvesti znatno više jaja ($W \gg w$)
2. Briga jednog roditelja je znatno bolja nego nijednog ($P_1 \gg P_0$); dok briga obaju roditelja nije puno bolja od brige jednog roditelja ($P_2 \approx P_1$)

ESS3 je alternativa za ESS2, pogotovo ukoliko mužjak koji dezertira ima velike šanse da se ponovo pari

Ukoliko dvoje roditelja mogu podići dvostruko potomaka u odnosu na jednog ($P_1 \gg P_0$), ili ukoliko je šansa roditelja koji je dezertirao da se ponovo pari mala, tada će biti favorizirana ESS4

Tip parenja bez roditeljske brige mužjaka

Teoretski bi se tip parenja bez roditeljske brige mužjaka mogao prikazati kao rezultat procesa koji ima dva stupnja



1. Reproductivni uspjeh ženke ovisi o resursima, predaciji i odnosu cijena/korist od života u grupi
2. Reproductivni uspjeh mužjaka ovisi o distribuciji ženki

1. Varijacije u tipu parenja

Hrpičasta raspodjela resursa pogoduje poliginiji (ekonomičnija je obrana teritorija)

“**Operativni omjer spolova**” (broj mužjaka i ženki koji su istovremeno spremni za parenje) – ključni faktor u određivanju vremenske distribucije parenja

“Eksplorzija parenja” – kod žabe krastače (*Bufo bufo*) mužjak se pari s 1-2 ženke



“Prolongirano parenje” – kod žabe *Rana catesbeiana* mužjak se pari sa 6 ženki

2. Komparativni pregled tipova parenja kod sisavaca

Ekonomija monopolizacije ženki od strane mužjaka je pod utjecajem 3 glavna faktora:

1. Veličina skupine ženki (osamljene ili u grupi)
2. Veličina raspona rasprostranjenja ženki
3. Sezona parenja

Nekoliko primjera:

Raspon rasprostranjenja ženki mali $\Rightarrow$ **poliginija**

Raspon rasprostranjenja ženki veliki $\Rightarrow$ **monogamija** (mužjak može braniti samo područje u kojem obitava jedna ženka pa svoj reproduktivni uspjeh povećava na jedini mogući način – pomaganjem u podizanju mladih)

Stalni i sezonski haremi:

Ako sve ženke postaju spremne za parenje u istoj sezoni, tada se mužjaku isplati čuvati energiju za obranu harema (npr. Crveni jelen, morski slon itd.)

Kada sve ženke nisu spremne za parenje u istom razdoblju, mužjaci mogu održavati i braniti hareme tijekom čitavog reproduktivnog života (npr. zebra, neke vrste babuna itd.)

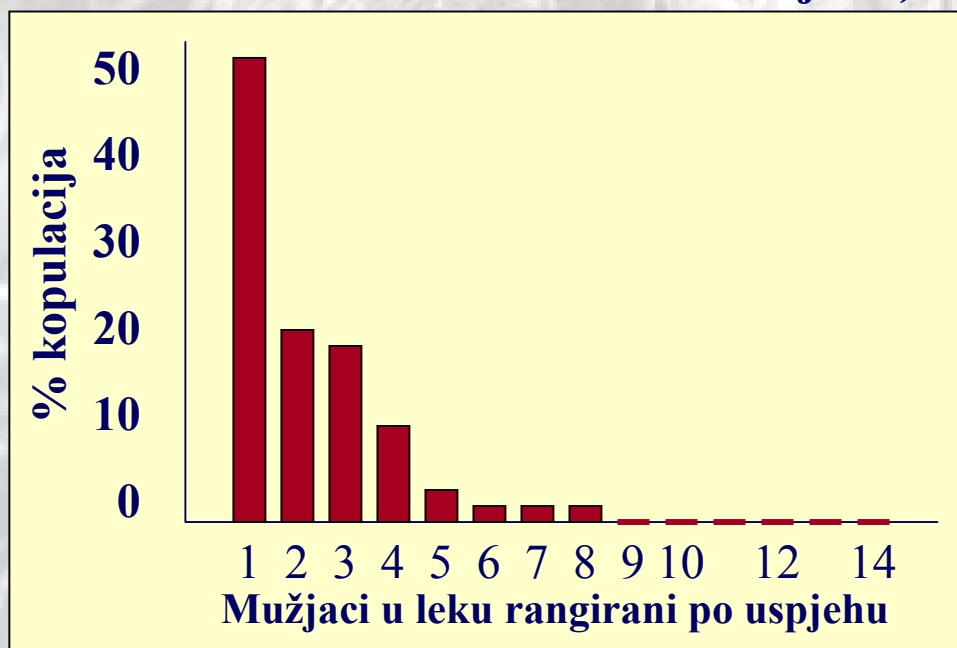
Lekovi i horovi

Lekovi su skupine mužjaka (si savci i ptice) unutar kojih svaki mužjak brani mali teritorij (često nekoliko metara) i raznim signalima pokušava privući ženku.

Ženke često posjećuju više mužjaka prije nego se odluče na parenje s nekim od njih. Ove se skupine kod žaba i kukaca zovu horovi.



Uspjeh u parenju je jako iskrivljen (najveći broj parenja ostvari mali broj mužjaka)



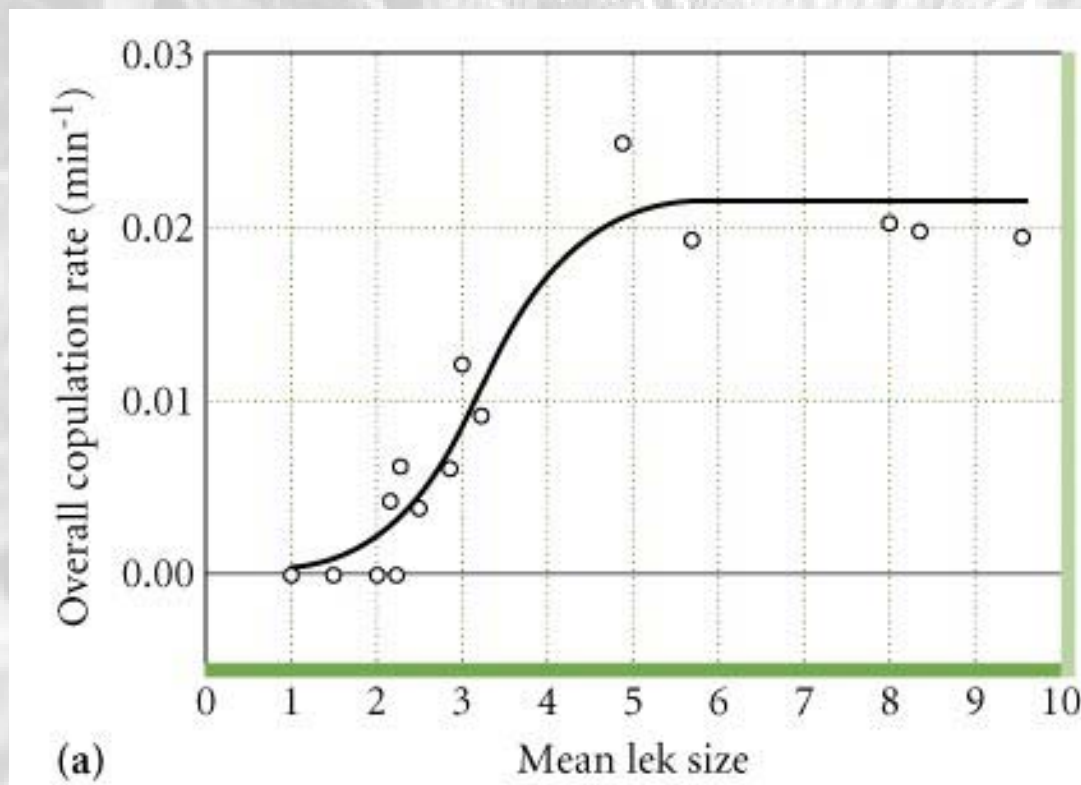
Primjer: Uspjeh u parenju mužjaka jarebice (*Centrocercus urophasianus*)

Većinu parenja u leku ostvare 3-4 mužjaka (najbolje rangirani mužjak ostvario je oko 50% svih parenja)

Centrocercus urophasianus



Primjer: Udruživanje ogrličara u lekove



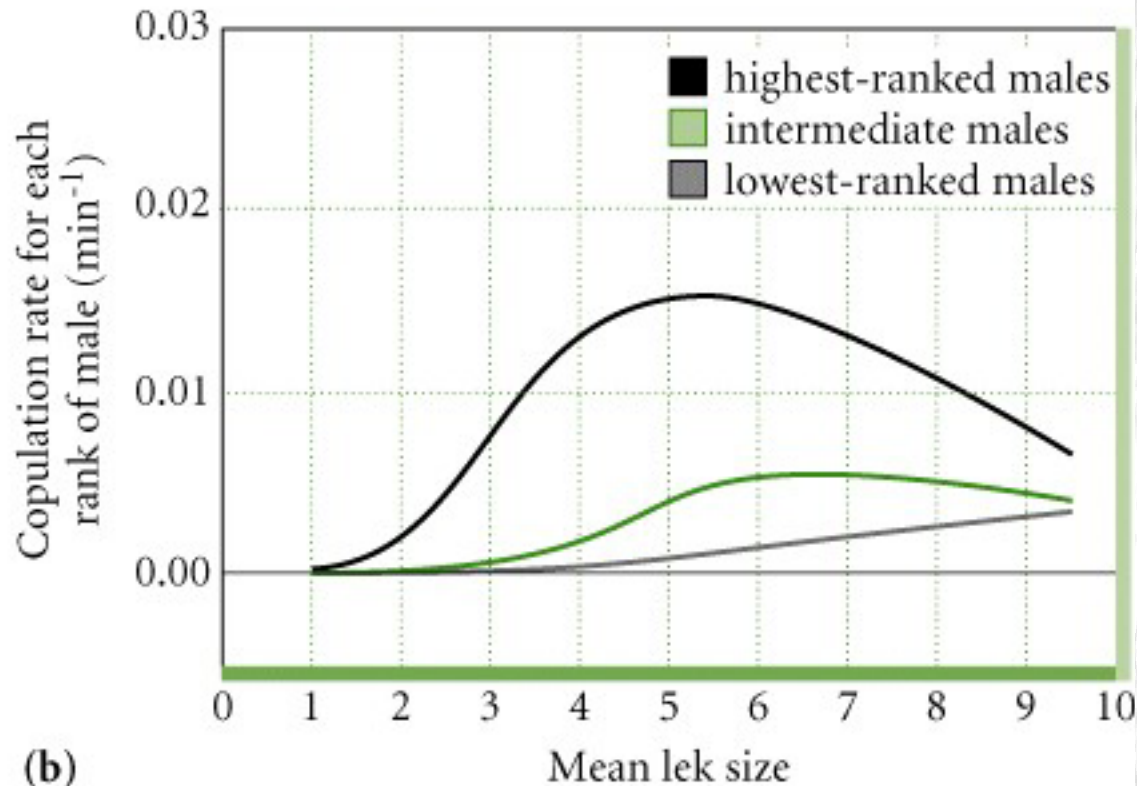
Ukupna učestalost parenja raste s porastom veličine leka do prosječne veličine od 5 jedinki. Većinu parenja obavi prvorangirani mužjak



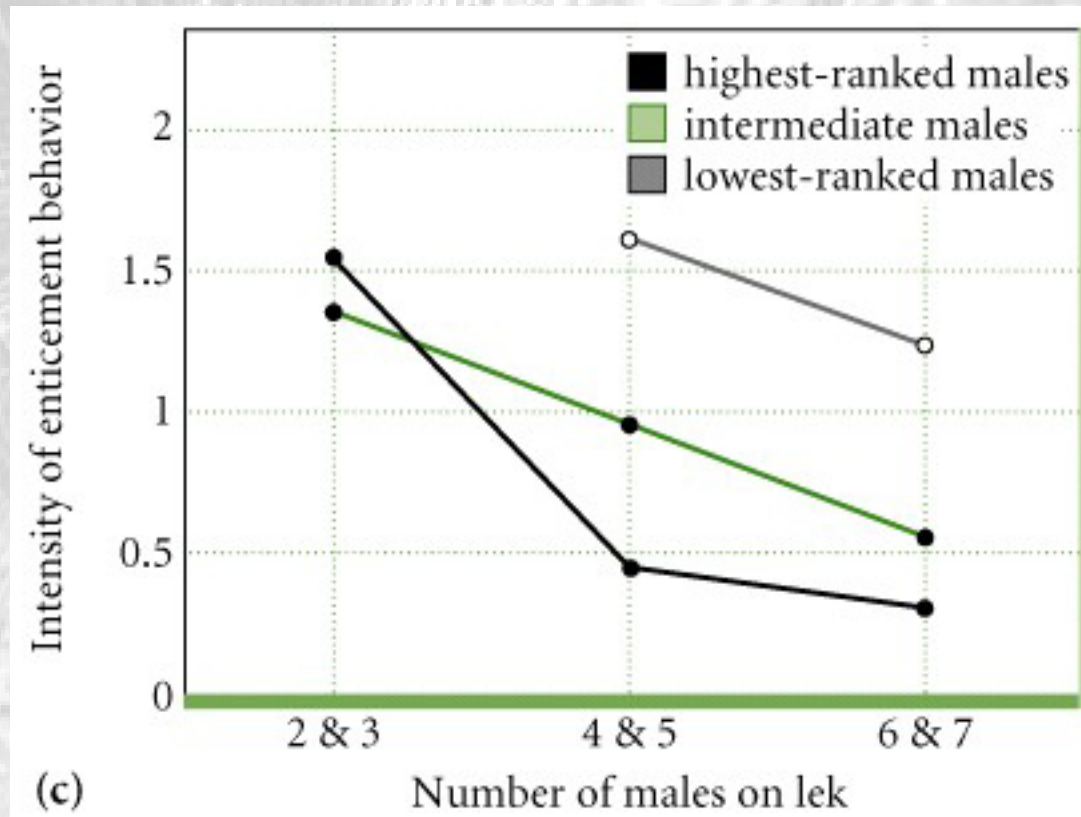
Ogrličare odlikuje polimorfizam mužjaka u izgledu i ponašanju.

Neovisni mužjaci ustanovljavaju teritorije i imaju tamno perje.

Satelitski mužjaci imaju bijelo perje, nemaju svoje teritorije, ali ih dominantni mužjaci toleriraju



Tek nakon što lek naraste na više od 5 jedinki, drugorangirani i trećerangirani mužjaci značajnije sudjeluju u parenju na štetu prvorangiranog mužjaka



Mužjaci lupanjem krila, skakanjem i letenjem iznad leka privlače druge mužjake da se pridruže leku. Visoko rangirani mužjaci u leku gube interes za privlačenje drugih mužjaka kada lek naraste na 4-5 jedinki, dok niže rangirani mužjaci nastavljaju privlačiti mužjake budući da imaju koristi od velike grupe, jer se u tim okolnostima lakše prikradu ženki i ostvare parenje.

Zašto se mužjaci udružuju u lekove (horove)?

1. Mužjaci se skupljaju u “vrućim točkama”

Okupljanje na mjestima na kojima je stopa susretanja ženki velika

2. Skupljanje radi smanjenja predacije

Okupljanje u lekove smanjuje pritisak predacije zbog “efekta razrjeđenja”

3. Skupljanje radi veće uspješnosti u privlačenju ženki

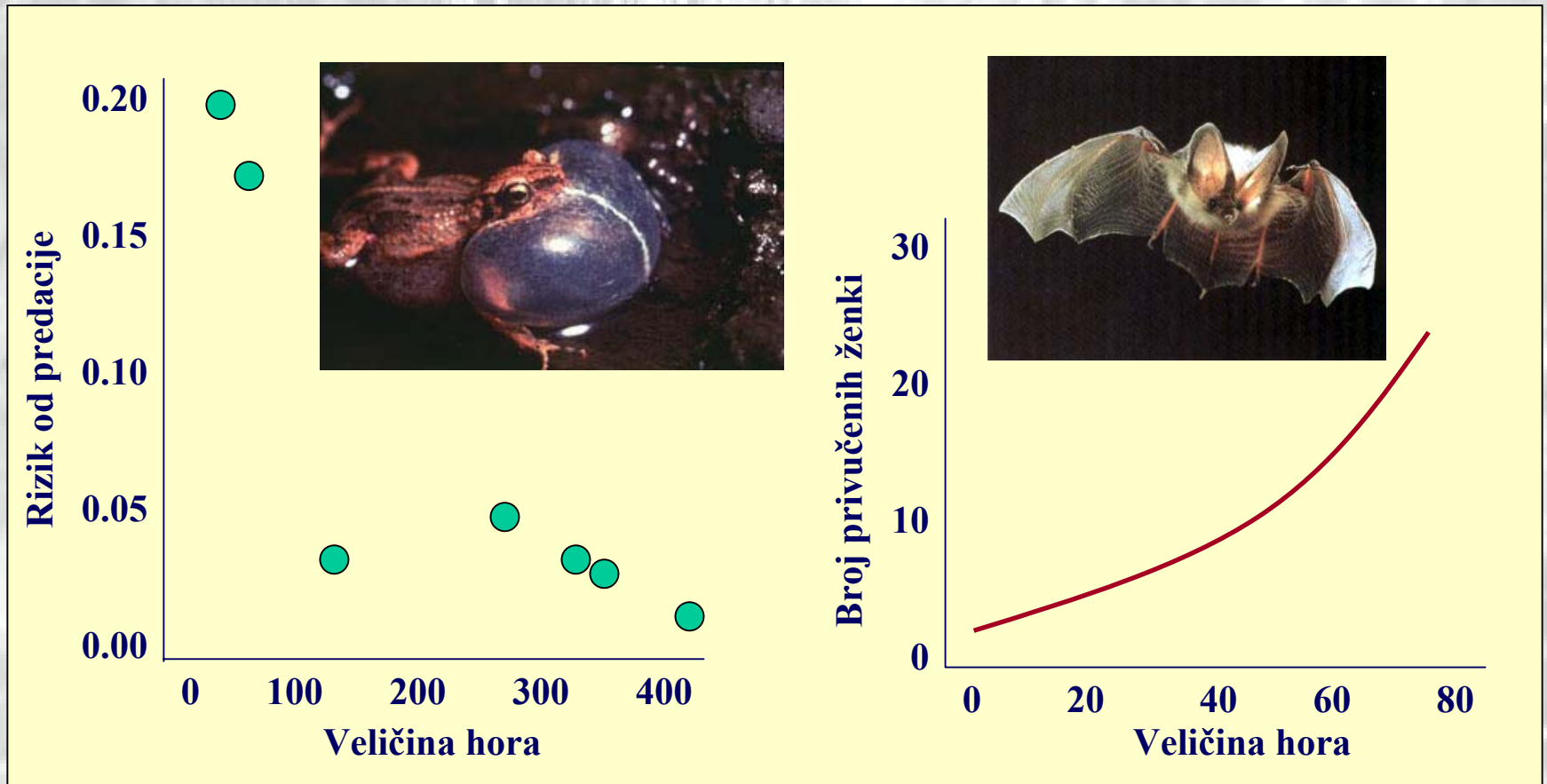
4. Skupljanje zbog toga što ženke preferiraju određena mjesta ili skupine mužjaka za parenje

Lekovi predstavljaju izloge u kojima se mužjaci pokazuju ženkama koje imaju priliku pažljivog biranja (genetička korist za ženke); sigurnost parenja (manji rizik od predacije)

5. Mužjaci nisu sposobni ili im se ne isplati braniti ženke ili resurse

Ženke koriste široko disperzirane resurse

Prisutna velika kompeticija između mužjaka



Mužjaci žabe *Physalaemus pustulosus* okupljaju se u horove. Što je veći hor manji je rizik od predacije (glavni predatori su šišmiši), a veći je broj privučenih ženki.

Tip parenja s roditeljskom brigom mužjaka

1. Monogamija - Predominantan tip parenja kod ptica (oko 90% vrsta)

Morske ptice:

Svaki mužjak i ženka će ostaviti najviše potomaka ukoliko oba partnera podjele brigu oko potomstva

“Obligatna monogamija” (česta kod morskih ptica) – ugibanje jednog od partnera dovodi do potpunog neuspjeha gnijezda)



Ptice pjevice:

Ženka može podići mlade i bez pomoći mužjaka

Mužjak će rado dezertirati ako mu se pruži prilika za “ekstra parenje” (povremena poliginija je utvrđena kod 39% vrsta pjevica)

Monogamija ovdje nije rezultat maksimalnog reproduktivnog uspjeha za oba partnera (kao kod morskih ptica), već je rezultat malih šansi za ostvarivanje poliginije iz dva razloga (1) **jaka kompeticija među mužjacima**; (2) **agresivnost ženke prema drugim ženkama**



“Extra parenje”

Opažanja su pokazala da mužjaci tzv. monogamnih vrsta osim što stražare nad svojim ženkama i pomažu u podizanju gnijezda, pokušavaju ostvariti parenje i s drugim ženkama (najčešće s ženkama koje pripadaju prvom susjedu)

Intraspecijski parazitizam gnijezda

Dok mužjaci svoj reproduktivni uspjeh povećavaju “ekstra parenjem”, dotle to neke ženke postižu na način da svoja jaja podmeću drugim ženkama svoje vrste i tako smanjuju cijenu roditeljske brige (npr. 5-46% jaja je podmetnuto kod čvorka; 3-31% kod lastavice)



“Extra parenje” mogu poduzimati i ženke

Kada ženka ima ograničenu mogućnost izbora mužjaka (najbolji mužjaci su već zauzeti u svojim monogamnim parovima) i pripadne joj manje poželjan mužjak, ona to može nadoknaditi **ekstra parenjem** s već zauzetim mužjakom koji je “kvalitetniji” od njenog mužjaka



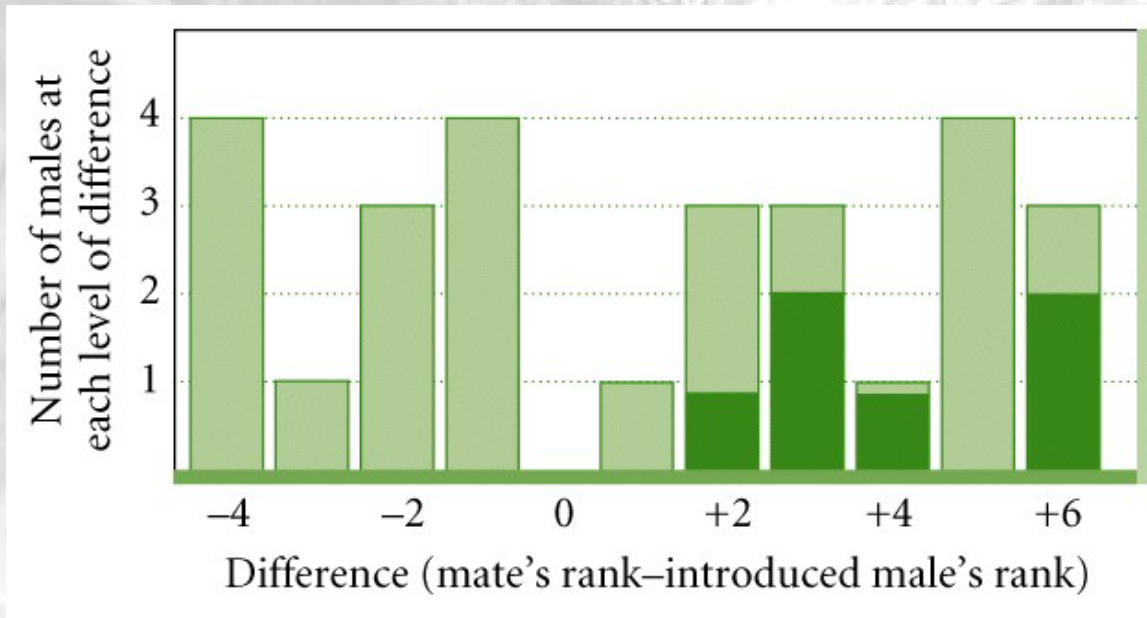
Ekstra parenje kod ženki opisano je kod prugaste zebe (*Taeniopygia guttata*)



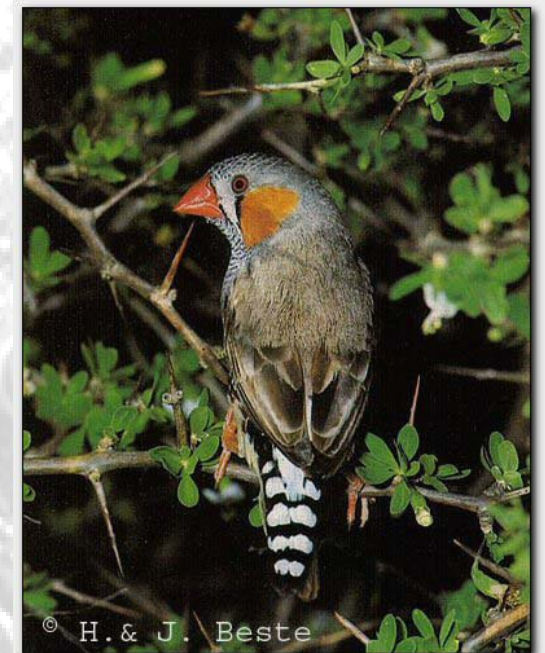
Prugasta zebra (*Taeniopygia guttata*)



Primjer: Prugasta zebra (*Taeniopygia guttata*)



Ženka zebe se upušta u ekstra parenje (tamni stupići) samo s mužjacima atraktivnijim (predznak + na garfu) od njenog mužjaka. Ženka ekstra parenjem dolazi do sperme kojom oplođuje svoja jaja o kojima se brine zajedno sa svojim mužjakom



2. Poliginija

Poliginija se kod ptica najčešće ostvaruje na način da mužjak monopolizira ženke putem kontrole oskudnih resursa (hrana ili mjesto pogodno za gniježđenje)

A) Slučaj kada poliginija ne košta ženu

Kod nekih vrsta mužjak pokazuje vrlo malu roditeljsku brigu, pa ženka ima malu štetu od poliginije, a može imati koristi ukoliko se gnijezdi u blizini drugih ženki

B) Slučaj kada poliginija košta ženu

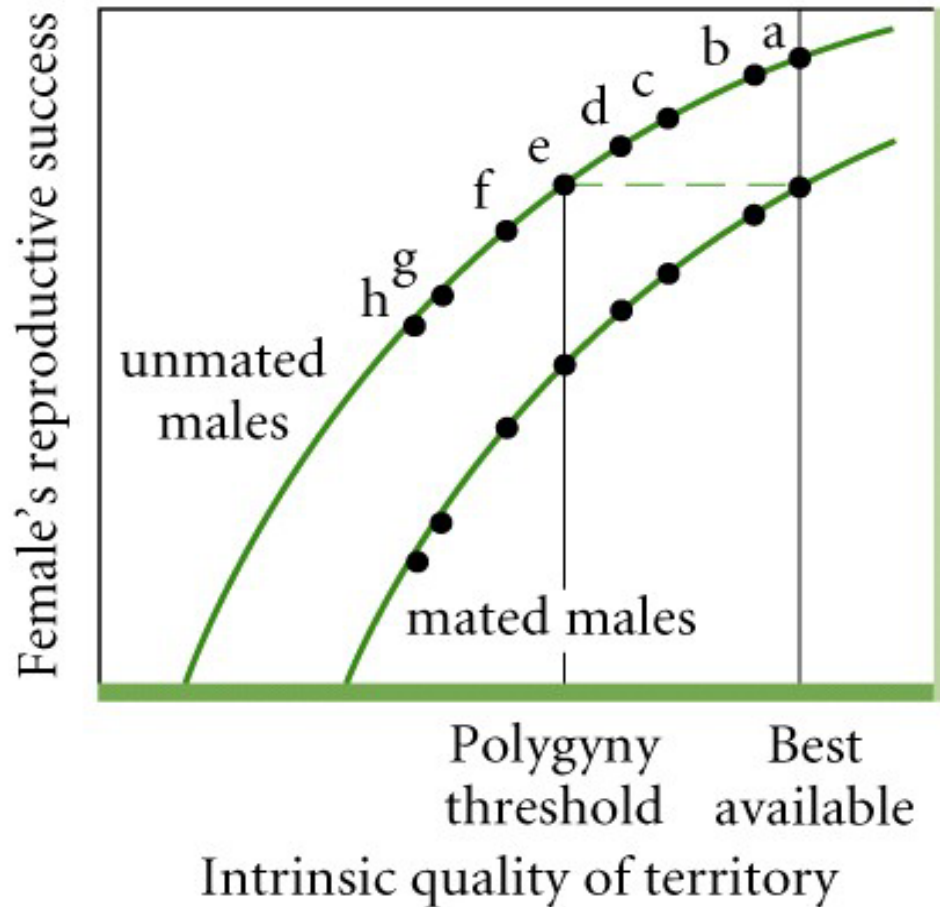
Šteta se manifestira kroz diobu resursa koje kontrolira mužjak i roditeljske brige mužjaka s drugim ženkama

Ženka može prihvatiti poliginiju zato:

jer je na to prisiljena (mužjak kontrolira sva mjesta za gniježđenje)

jer je korist veća od cijene (poliginija s mužjakom koji ima kvalitetan teritorij može biti isplativija od monogamije s mužjakom koji ima siromašniji teritorij)

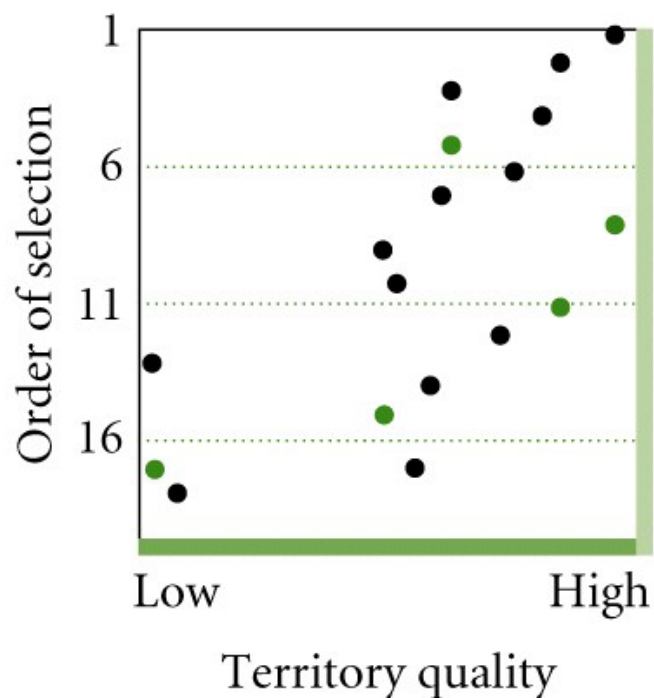
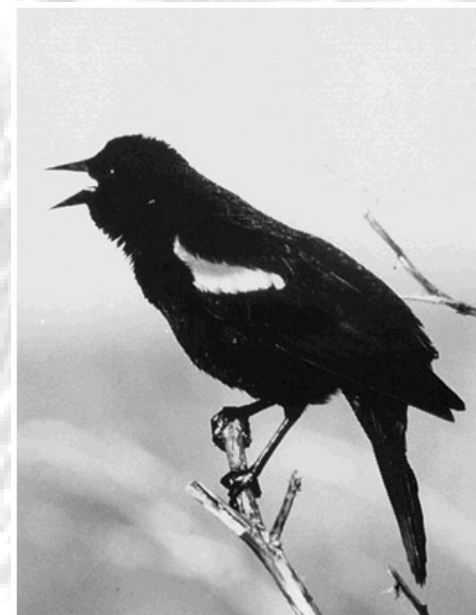
“Model praga poliginije” (Orians, 1969)



Reproduktivni uspjeh ženke ovisi o kvaliteti teritorija mužjaka. Ženka ima izbor pariti se s mužjakom koji nema partnericu ili s mužjakom koji već ima partnericu (što smanjuje kvalitetu mužjakovog teritorija). Odluka će ovisiti o kvaliteti teritorija. Ženke bi se trebale pariti s nesparenim mužjacima na (a-e), sve dok kvaliteta teritorija bilo kojeg preostalog nesparenog mužjaka ne padne ispod kvalitete najboljeg teritorija kojeg kontrolira već spareni mužjak. Od te točke koja se zove “prag poliginije” ženke će naizmjenice birati sparene i nesparene mužjake

M. Šolić: Ekologija ponašanja

U močvarnim područjima sjeverne Amerike mužjaci crvenokrilih američkih kosova uspostavljaju teritorije. Ženke dolaze na mjesta parenja nakon mužjaka i biraju mužjake s najboljim teritorijima. Prve ženke ulaze u monogamne veze, dok ženke koje dolaze kasnije biraju između monogamije s mužjacima sa slabijim teritorijima i poligamije s mužjacima koji su vlasnici kvalitetnih teritorija



Redosljed selekcije mužjaka kao funkcije kvalitete teritorija od strane primarnih ženki (one koje dolaze prve) i sekundarnih ženki (one koje dolaze kasnije)

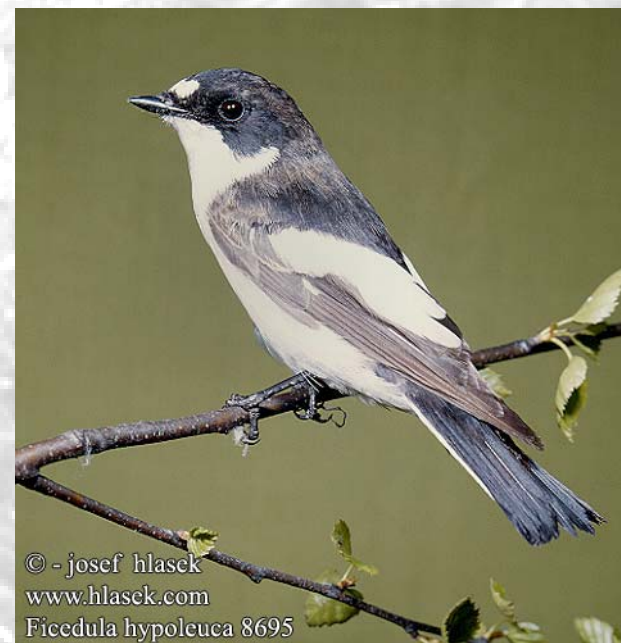
- Primarne ženke
- Sekundarne ženke

Spolni konflikt i poliginija

Primjer 1: Muharica (*Ficedula hypoleuca*)

Mužjaci brane mjesta za gniježđenje (rupe u deblu). Kada priviće ženku pari se i odlazi u drugu rupu i pokušava privući drugu ženku (u tome uspjeva 10-15 mužjaka). Nakon parenja s drugom ženkom, napušta je i vraća se prvoj ženki kojoj pomaže u hranjenju mladih

1. Ženka – trpi nikakvu ili vrlo malu štetu
2. Ženka – trpi veliku štetu (sama se brine o potomstvu)



Zašto ženka pristaje na poliginiju? Postoje 3 hipoteze:

1. Hipoteza “seksi sinova” (Weatherhead i Robertson, 1979)

Slabiji reproduktivni uspjeh (jer nije mala pomoć mužjaka) druga ženka može nadoknaditi time što će imati sinove koji će od oca naslijediti sposobnost da budu poligini (dakle, imat će puno unuka)

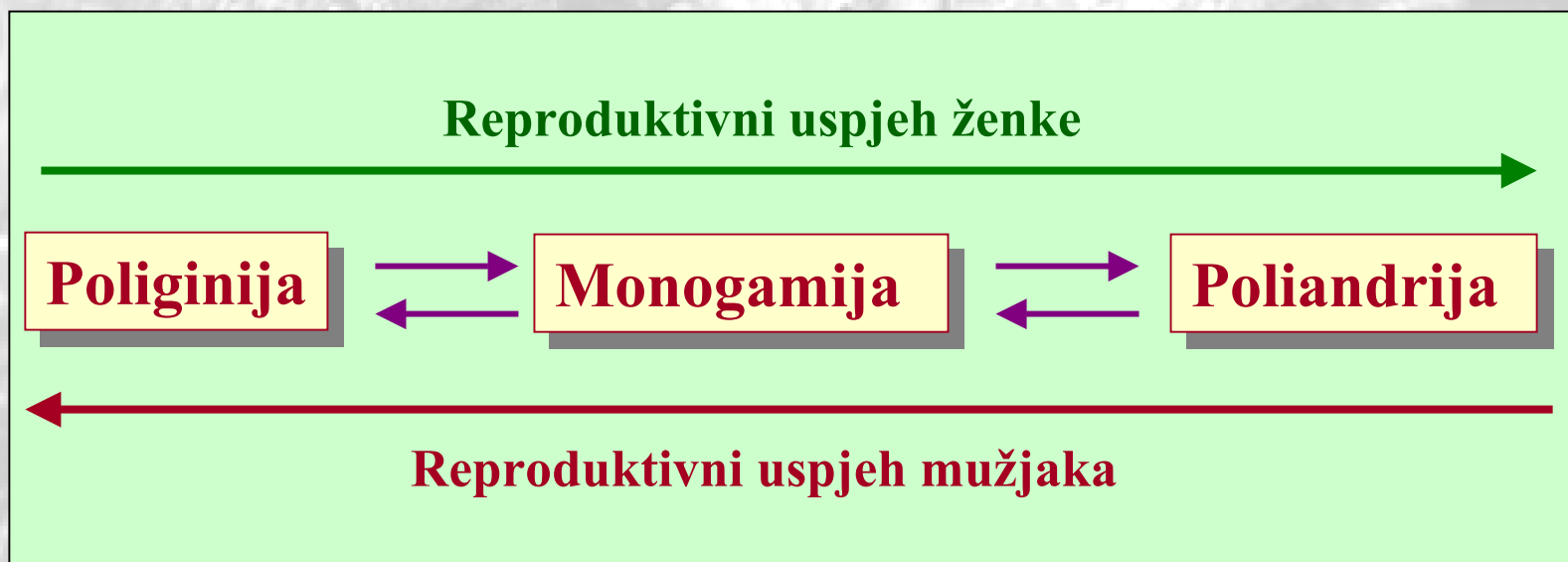
2. Hipoteza obmane (Alatalo et al., 1981)

Ženka ne može znati da se mužjak već pario, a kada mužjak dezertira za ženku je već kasno da započne s novim gnijezdom

3. Slobodne mužjake je teško naći

Primjer 2: Popić (*Prunella modularis*)

Sukob interesa (spolni konflikt) može kod ove ptice voditi k vrlo varijabilnom tipu parenja koje uključuje monogamiju, poliginiju i poliandriju. Kao posljedica ovih sukoba između spolova katkada se formiraju neobične kombinacije, kao npr. kada dva mužjaka dijele dvije ženke (poliginoandrija)



Dezertiranje ženke

Kod većine ptica su mužjaci oni koji prvi dezertiraju, jer za to prvi imaju priliku. Međutim ima i iznimaka, kada prvo dezertiraju ženke (npr. lunja, blatarić, liskonoga itd)

Promjenjena uloga spolova

Kod nekih je ptica uloga spolova potpuno promijenjena. Ženke su veće, življe obojene i natječu se za mužjake.

Kod žalara, ženka ima fiksni broj jaja (broj jaja u gnijezdu nikad ne prelazi 4 bez obzira na bogatstvo resursa u okolišu), pa je jedini način da poveća svoj reproduktivni uspjeh taj da se pari sa što više mužjaka (ovo je najvjerojatniji razlog što je selekcija kod ove vrste išla u pravcu poliandrije)

Rasprostranjenje organizama

Ekološki čimbenici imaju utjecaj na još jedan aspekt reprodukcije – **rasprostranjenje**

Kretanje mladih životinja od mjesta rođenja do mjesta prvog parenja naziva se **natalno rasprostranjenje**

Usporedba ptica i sisavaca ukazuje na određene upadljive trendove:

Broj vrsta ptica i sisavaca kod kojih je natalno rasprostranjenje dominantno kod jednog ili drugog spola

	Mužjaci	Ženke	Nema razlike
Ptice	3	21	6
Sisavci	45	5	15

Očito je da se i kod ptica i sisavaca jedan od spolova više rasprostranjuje (mogući razlog je izbjegavanje parenja između bliskih srodnika)

Rasprostranjenje organizama



Kod ptica se više rasprostranjuju ženke

Mužjaku se isplati ostati u blizini mjesta rođenja jer je tako lakše uspostaviti teritorij (npr. nasljeđivanje od oca)

Ženke biraju partnera na temelju kvalitete njihovih teritorija, a rasprostranjenjem smanjuju mogućnost parenja u bliskom srodstvu

Kod sisavaca se više rasprostranjuju mužjaci

Kod sisavaca su mužjaci češće poligini, pa je njihov tip parenja temeljen više na obrani ženke, nego na obrani resursa

Mužjaci sisavaca često ne pokazuju roditeljsku brigu, pa se reproduktivni uspjeh povećava velikim brojem parenja, a to favorizira rasprostranjenje

Posljedice razlika u rasprostranjenju između spolova

Onaj spol koji ostaje na mjestu rađanja ima tendenciju da bude u bliskom srodstvu sa svojim susjedima, pa se među njima može očekivati više pomaganja i altruizma