

M. Šolić: EKOLOGIJA PONAŠANJA ŽIVOTINJA

SVEUČILIŠTE U SPLITU
STUDIJ: «BIOLOGIJA I EKOLOGIJA MORA»

Ekologija ponašanja

Mladen Šolić



Interna skripta

INSTITUT ZA OCEANOGRAFIJU I RIBARSTVO – SPLIT
Rujan, 2005

EKOLOGIJA PONAŠANJA

- 1. Prirodna selekcija, ekologija i ponašanje**
- 2. Ekonomske odluke**
- 3. Predator i plijen: “Evolucijska trka u naoružanju”**
- 4. Takmičenje za resurse**
- 5. Živjeti u grupi**
- 6. Sukobljavanje i procjena**
- 7. Spolni konflikti i spolna selekcija**
- 8. Roditeljska briga i tipovi parenja**
- 9. Alternativne strategije u podizanju potomstva**
- 10. Sebičnost i altruizam**
- 11. Kooperacija i pomaganje**
- 12. Altruizam kod socijalnih kukaca**
- 13. Evolucija i ekologija signala**

Poglavlje 1: PRIRODNA SELEKCIJA, **EKOLOGIJA I PONAŠANJE**

EKOLOGIJA PONAŠANJA – Proučava odnos između ponašanja životinja, ekologije i evolucije (Kako se životinje ponašaju u datim ekološkim prilikama? Zašto se takvo ponašanje razvilo?)

Niko Tinbergen (1963): Postoji nekoliko načina da se odgovori na pitanje “**ZAŠTO**” u biologiji

Npr. *Zašto čvorak pjeva u proljeće?*

- 1. FUNKCIONALNI ODGOVOR (ima vrijednost za preživljavanje)** – Da bi privukao partnera za parenje
- 2. UZROČNI ODGOVOR** – (A) Rastuća dužina dnevnog svjetla u proljeće predstavlja okidač za promjenu razine hormona u tijelu (**vanjski uzrok**); (B) Zrak struji kroz grkljan i izaziva vibraciju membrana (**unutrašnju uzrok**)
- 3. RAZVOJNI ODGOVOR** – Zato što je tu pjesmi naučio od svojih roditelja i susjeda
- 4. EVOLUCIJSKI ODGOVOR** – Podrazumijeva odgovor na pitanje kako je pjev kod čvorka evoluirao od njegovih ptičjih predaka

Krajnji faktori – faktori koji utječu na preživljavanje (uvjetuju funkcionalni odgovor)

Neposredni faktori – uzročni faktori (uvjetuju uzročni odgovor)

U okviru “Ekologije ponašanja” nas će na pitanja o ponašanju u prvom redu zanimati FUNKCIONALNI ODGOVORI !!

Opažena pojava	Uzročna objašnjenja	Funkcionalna objašnjenja
Ženke imaju sinkronizirani menstrualni ciklus	Kemijski signal (feromon) Preuzimanje od mužjaka	Bolje preživljavanje mačića Bolje preživljavanje i veći reproduktivni uspjeh mladih mužjaka koji su odgajani u grupi
Visoka stopa kopulacije	Neploidnost ženki Skriveno vrijeme ovulacije	Svaka kopulacija ima manju vrijednost za mužjaka Nesigurnost roditeljstva štiti mlade Kompeticija između koalicija mužjaka – pruža veću zaštitu ženkama
Mladi umiru kada novi mužjak preuzme grupu	Pobačaj (kemijski ?) Novi mužjak ubija ili odbacuje mlade	Ženke brže postaju spremne za parenje Uklanjaju stariju mladunčad koja bi bila kompeticija mladuncima novog mužjaka

PRIRODNI ODABIR

Adaptacije (prilagodbe) su promjene koje su se tijekom evolucije događale kroz proces prirodnog odabira

Darwinova teorija prirodnog odabira bi se mogla sažeti u slijedeće:

1. **VARIJACIJE** - Pojedine jedinke unutar populacija razlikuju se morfološki, fiziološki i po ponašanju
2. **NASLJEDNOST** – Neke su od tih varijacija nasljedne; a potomci u prosjeku imaju tendenciju da više slične svojim roditeljima nego drugim jedinkama u populaciji
3. **KOMPETICIJA** – Organizmi imaju ogromni kapacitetom za porastom njihovog broja i oni u pravilu proizvode više potomaka nego što ih se podigne do odraslih jedinki koje i same proizvode potomke. Ovaj se kapacitet ne može realizirati jer je

količina resursa ograničena. Prema tome, između jedinki mora postojati kompeticija za ograničenim resursima kao što su hrana prostor i spolni partner.

4. PRIRODNI ODABIR – Kao rezultat kompeticije neke će jedinke ostaviti u populaciji više svojih potomaka nego druge. Ti će potomci naslijediti značajke svojih roditelja i tako će se evolucijske promjene događati putem prirodnog odabira.

5. ADAPTACIJE – Kao posljedica prirodnog odabira, organizmi će biti sve više prilagođeni na svoj okoliš. Oni organizmi koji su odabrani kroz taj proces su oni koji su najsposobniji pronaći hranu, spolnog partnera, izbjeći predatora itd.

- **Moderni pristup teoriji prirodnog odabira temelji se na genima (u Darwinovo doba mehanizmi nasljeđivanja još nisu bili poznati)**
- **Iako odabir djeluje kroz razlike u preživljavanju i reproduktivnom uspjehu između pojedinih jedinki ili fenotipova, ono što se tijekom evolucije zapravo mijenja je relativna frekvencija gena**

Ako bi Darwinovu teoriju preveli na modernu genetičku terminologiju onda bi njen sažetak bio slijedeći:

1. Svi organizmi imaju gene koji nose poruku za sintezu proteina. Ti proteini reguliraju razvitak živčanog sustava, muskulature i strukture organizma i na taj način reguliraju i njegovo ponašanje
2. Unutar populacije su mnogi geni prisutni u dvije ili više alternativnih oblika, koje nazivamo **ALELI**, i svaki od njih upravlja proizvodnjom nešto različite forme proteina. To će imati za posljedicu razlike u razvitku jedinki, dakle doprinjet će **VARIJACIJAMA** unutar populacije
3. Postojat će kompeticija između različitih alela jednog gena za određeno mjesto (**LOKUS**) na kromosomu
4. Svaki alel koji bude mogao stvarati više svojih uspješnih kopija, u odnosu na druge alele, će konačno zamijeniti alternativni oblik u populaciji. Prirodni odabir se zapravo temelji na različitom preživljavanju alternativnih alela

Richard Dawkins (1976): Pojedini organizam (jedinka) se u ovom kontekstu može promatrati tek kao privremeni nosač gena ili stroj za preživljavanje pomoću kojega geni preživljavaju i repliciraju se. Pošto u odabiru gena posreduju fenotipovi, najuspješniji gen će biti onaj koji će najefikasnije pomagati organizmu (ali i njegovim srođnicima) da preživi i da se razmnožava. Kao rezultat, možemo očekivati da se jedinke ponašaju na način koji pomaže preživljavanju gena koje nose

GENI I PONAŠANJE

Postoje 3 glavne metode za proučavanje načina na koje geni utječu na ponašanje:

1. Korištenje genetičkih mutanata
2. Eksperimenti umjetne selekcije
3. Studiranje populacija s genetičkim razlikama

SEBIČNE JEDINKE ILI KORIST ZA GRUPU

- Sve do nedavno se smatralo (a i danas ima znanstvenika koji još uvijek podupiru ovakav stav) da se organizmi ponašaju na način koji donosi dobrobit grupi ili vrsti (Wynne-Edwards, 1962; 1986 – dobrovoljna kontrola rađanja itd.)
- Skloni smo prihvatiti ponašanje koje ima za cilj dobrobit grupe, ali to je svakako pogrešan način tumačenja evolucije, a što dokazuju teoretske i empiričke studije

Teoretske objekcije

- Sistem dobrovoljne kontrole rađanja za dobrobit grupe se neće razviti jednostavno zato što nije stabilan (što može zaustaviti jedinke koje će se ponašati sebično)
- Jedinke uvijek umiru brže nego grupe, pa individualna selekcija ima znatno veću snagu od grupne
- Za grupnu selekciju grupe moraju biti potpuno izolirane što je rijetko ostvareno u prirodi

Empiričke studije

- Brojni su dokazi u prirodi da jedinke ne ograničavaju svoju stopu rasta za dobrobit grupe, već se reproduciraju što brže mogu

Primjer: Veličina gnijezda (broj jaja) kod velike sjenice

Optimalni kompromis (trade-off) između preživljavanja i reproduktivnog napora (Pianka i Parker, 1975; Bell, 1980)

- Što jedinka više resursa uloži u reprodukciju to su joj manji izgledi za preživljavanje (pa je prema tome manji i očekivani reproduksijski uspjeh u budućnosti), nego da je te resurse uložila u rast i preživljavanje
- Koji će biti optimalan kompromis između preživljavanja i reprodukcije ovisi o obliku krivulje koja stavlja u odnos **KORIST (izraženu kroz trenutačnu reprodukciju, tj. trenutačni broj potomaka)** i **CIJENU (izraženu kroz buduću reprodukciju, tj. broj potomaka u budućnosti)**
- Mjesto gdje **fitnes izoklina** (crte koje spajaju jednaki broj potomaka tijekom čitavog životnog vijeka) sijeće krivulju predstavlja kompromis između sadašnjeg i budućeg reproduktivnog uspjeha (optimalna reproduktivna taktika)
- Kompromis između preživljavanja i reprodukcije ovisit će o nizu faktora kao što su fizički okoliš, hrana, kompetitori, predatori, životni ciklus vrste itd. (različite ekološke prilike favorizirat će različito ponašanje)

Tab. 1.2. Usporedba veličine legla kod europskih ptica selica grupiranih u dvije ekološke skupine s obzirom na tip gnijezda (Lack, 1968)

Tip gnijezda	Predacija	Prosječni broj jaja u gnijezdu	Prosječna dužina razdoblja gniježđenja (dani)
U rupama	Slaba	6.9	17
Otvorena	Jaka	5.1	13

Poglavlje 2: EKONOMSKE ODLUKE

EKONOMIJA NOŠENJA TERETA

1. Primjer – Čvorak

- Čvorci se hrane crvima i drugim beskralježnjacima u tlu
- Tijekom hranjenja mladih roditelji naprave i do 400 tura od gnijezda do mjesta gdje skupljaju hranu
- **Pitanje: Koliko bi komada crva čvorak trebao donijeti sa svakog izleta?**

“TEOREM MARGINALNE VRIJEDNOSTI”

2. Primjer – Pčele

- U razmatranju modela optimalizacije su važne dvije stvari:
 1. **Valuta** – predstavlja ono u odnosu na što se procjenjuje **cijena i korist** (u primjeru čvorka valuta je postizanje maksimalne stope dopreme hrane mladima; u primjeru pčele to je efikasnost)
 2. **Ograničenja (Prisile)** – fiziološke i ekološke prisile
- “Teorem marginalne vrijednosti” se može jednako uspješno primjeniti i na brojne druge situacije kada donosi odluke vezane za ishranu (npr. vrijeme zadržavanja na nekom području), reproduktivne odluke itd.

EKONOMIJA REPRODUKTIVNIH ODLUKA

Primjer – Muhe balegare

- Većinu jaja oploduje sperma mužjaka koji se zadnji pario
- Što kopulacija traje duže mužjak će oploditi više jaja, ali su mu šanse da se pari i s drugim ženkama smanjene
- **Pitanje: Koliko bi dugo vremena mužjak trebao provesti u parenju?**

EKONOMIJA IZBORA PLIJENA

- Rak preferira onu veličinu plijena koja mu osigurava najveći neto energetske dobitak

Model izbora između velikog i malog plijena

- Razmotrimo slučaj predatora koji susreće dva tipa plijena:
 - (1) Veliki plijen – energetska vrijednost E_1 ; vrijeme rukovanja h_1
 - (2) Mali plijen - energetska vrijednost E_2 ; vrijeme rukovanja h_2
- Profitabilnost plijena (dobitak energije po jedinici vremena potrošenog na rukovanje s plijenom) je E/h
- Pretpostavka: veliki plijen je profitabilniji od maloga ($E_1/h_1 > E_2/h_2$)
- **Pitanje: Kako će predator izabrati plijen na način da dostigne maksimalni dobitak?**
- **Odgovor:**
 - (A) Ukoliko susretne plijen (1) on bi ga trebao uvijek pojesti. Dakle, izbor profitabilnijeg plijena (1) neće ovisiti o abundanciji plijena (2)
 - (B) Ukoliko susretne plijen (2) trebao bi ga pojesti samo u onom slučaju kada je:

dobitak od jedenja > dobitak od ignoriranja plijena (2) i traženja plijena (1)

tj. ukoliko vrijedi

$$E_2/h_2 > E_1/(S_1 + h_1)$$

gdje je S_1 vrijeme koje je potrebno za pronalaženje plijena (1)

Ako se gornji izraz preuredi, dobije se da bi predator trebao pojesti plijen (2) ukoliko je:

$$S_1 > (E_1 h_2 / E_2) - h_1$$

- Dakle, izbor manje profitabilnog plijena (2) ovisit će o abundanciji plijena (1)
- Ovaj model omogućava slijedeća predviđanja:
 1. Predator će jesti samo plijen (1) (**specijalizacija**) ili će jesti obe vrste plijena (**generalizacija**)
 2. Odluka o specijalizaciji ovisi o S_1 , ali ne i o S_2

Primjer: Eksperiment s velikom sjenicom je potvrdio prognoze modela

UZORKOVANJE I INFORMACIJE

- Životinja ne može poznavati kvalitetu svakog dijela staništa niti vrijeme putovanja između pojedinih dijelova
- Životinje “uče u hodu”
- **Primjer: Eksperiment s djetlićem**

RIZIK OD IZGLADNJVANJA

- Jedna od važnih **valuta** može biti i rizik od izgladnjivanja (pogotovo u nepredvidivim okolišima)

- **Primjer s kobasicama:**

	1. Mogućnost: Svaki dan po 10 kobasica	2. Mogućnost ½ dana 5; ½ dana 20 kobas.
Dnevne potrebe: manje od 10 kobasica	Vjerojatnost preživljavanja 100%	Vjerojatnost preživljavanja 50%
Dnevne potrebe: više od 10 kobasica	Vjerojatnost preživljavanja 0%	Vjerojatnost preživljavanja 50%

- Dakle, ukoliko su energetske potrebe manje od prosječne očekivane nagrade, životinja će izabrati manje varijabilnu opciju (**ponašanje izbjegavanja rizika**)
- Ukoliko su potrebe veće od prosječnog dobitka, životinja će odabrati više varijabilnu opciju (**ponašanje sklono riziku**)
- Koje će od ova dva ponašanja organizam odabrati može ovisiti i o uvjetima u okolišu (**Primjer: mala ptica *Junca phaeonotus***)

Temperatura	Riskantno ponašanje (0 ili 6 sjemenaka)	Izbjegavanje rizika: fiksna količina hrane (3 sjemenke)
1° C	DA	
19° C		DA

VARIJABILNOST U VREMENU TRAŽENJA ILI RUKOVANJA

- Gornje su studije uzimale u obzir samo varijabilnost u količini hrane, dok je vrijeme bilo fiksno
- Ipak, u prirodi su česte situacije kada različite opcije hranjenja uključuju varijabilno vrijeme
- Mnogi su eksperimenti pokazali da životinje preferiraju hranjenje s varijabilnim vremenom (**dobitak u budućnosti ima manju vrijednost od dobitka ovdje i sada**)

VARIJABILNOST OKOLIŠA, TJELESNE REZERVE I SPREMANJE HRANE

- Male ptice su izložene velikim dnevnim fluktuacijama tjelesne mase
- Količina masnih rezervi koje nose rezultat je kompromisa između cijene i koristi
- Optimalna količina masnih rezervi raste onda kada je optimalna cijena preživljavanja preko noći veća ili više nepredvidiva, ili onda kada je opasnost od predacije manja
- Mnoge životinje hranu umjesto u svom tijelu spremaju u svom okolišu (**dugoročni spremači; kratkoročni spremači**)

KOMPROMIS IZMEĐU ISHRANE I OPASNOSTI

- **Lima et al. (1985)** – Opažanja s hranjenjem vjeverica
- Ravnoteža između hranjenja i izbjegavanja predatora ovisi o tome koliko je životinja gladna!

- Eksperiment hranjenja riba s vodenim buhama (Milinski i Heller (1979))
- Riba **sunfish** – mlade ribe se hrane na mjestima siromašnijim hranom ali sigurnijima od predatora; kada odrastu prebacuju se na otvorenija i hranom bogatija područja (Gilliam, 1982).

HRANIDBENA PRISILE: HERBIVORI I BILJKE

- Potrebe za natrijem i energijom kod losa, te kapacitet probave i potrebe za energijom kod zemljišne vjeverice

Poglavlje 3: PREDATOR I PLIJEN: **“EVOLUCIJSKA TRKA U NAORUŽANJU”**

- Tijekom evolucije se kroz mehanizam prirodnog odabira povećavala efikasnost predatora u pronalaženju i hvatanju plijena, ali se isto tako povećavala efikasnost plijena u izbjegavanju predatora
- Složene prilagodbe između predatora i plijena rezultat su njihove duge koegzistencije i odraz su “**evolucijska trka u naoružanju**”
- **Nameću se dva pitanja:**
 1. **ŠTO JE POČETAK TRKE?**
 2. **KAKO TRKA ZAVRŠAVA? (ZAŠTO NEKO NE POBJEDI?)**

PREDATORI NASUPROT KRIPTIČNOM PLIJENU

Primjer: Eksperiment sa šojkom

Tražena slika (“Search image”)

- Polimorfizam – odgovor plijena na predatorovu strategiju “tražene slike”

Primjer: Pilići i zrno riže

Efekt iznenađenja

- Točkasti uzorci (slične na oči) su osobito efikasni u postizanju efekta iznenađenja

Čak i nesavršena kriptičnost daje prednost plijenu

- Profitabilnost plijena za predatora jednaka je energetske vrijednosti plijena podjeljenoj s vremenom traženja i prepoznavanja plijena + vremenom rukovanja
- Evolucija kriptičnosti se može promatrati kao način na koji plijen smanjuje svoju profitabilnost za predatora tako što povećava vrijeme prepoznavanja
- Može li onda i malo povećanje vremena prepoznavanja, kao rezultat nesavršene kriptičnosti, donijeti evolucijsku prednost plijenu.

Primjer: Ekspertiment u kojem pored velike sjenice prolaze tri tipa plijena

Vrsta plijena	Energetska vrijednost plijena	Vrijeme rukovanja	Stopa susretanja plijena
Nejestiva grančica (neprozirno plastično crijevo)	0	h_t	λ_t
Veliki kriptični plijen (neprozirno plastično crijevo s crvom unutra)	E_1	h_1	λ_1
Mali uočljivi plijen (prozirna plastična cijev s pola crva unutra)	E_2	h_2	λ_2

- Veliki plijen daje više energije po jedinici vremena rukovanja nego mali plijen ($E_1/h_1 > E_2/h_2$), ali postoji problem njegovog razlikovanja od nejestive grančice
- Ukoliko je predator generalist (skuplja svaki plijen na koji naiđe), tada će energetska dobitak u vremenu od T_s sekunda biti:

$$E = T_s (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)$$

- Ukupno vrijeme će iznositi:

$$T = \text{VRIJEME TRAŽENJA} + \text{VRIJEME RUKOVANJA}$$

$$T = T_s + T_s (\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t)$$

- Stopa dobitka energije kod generalista biti će:

$$E/T = (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t)$$

- Ukoliko predator ignorira kriptični plijen (dakle sve neprozirne cijevi) i usmjeri se na upadljivi plijen, njegova će stopa dobitka energije iznositi:

$$E/T = (\lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_2 h_2)$$

- Predator će se specijalizirati na manje profitabilan ali upadljiv plijen ako je:

$$(\lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_2 h_2) > (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t)$$

- Predator će se specijalizirati na veći kriptični plijen ako je:

$$(\lambda_1 E_1) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_t h_t) > (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \lambda_t h_t)$$

- Eksperiment s velikom sjenicom je potvrdio ponašanje predviđeno modelom, a to je da čak i nesavršena kriptičnost (svega 2-3 sekunde dodatnog vremena) daje prednost plijenu

RAZVITAK I PREDNOSTI UPOZORAVAJUĆE OBOJENOSTI

- Upozoravajuća obojenost ili aposematizam
- **Primjer:** Eksperiment s pilićima i različito obojenim mrvicama kruha

Evolucija upozoravajuće obojenosti

- Kako se razvila upozoravajuća obojenost?
- Postoje dvije hipoteze:
 1. Prvo se razvila upadljiva obojenost (zbog privlačenja partnera ili obrane teritorija) a potom se razvila neukusnost
 2. Prvo se razvila neukusnost (npr. gusjenice koje se hrane toksičnim biljkama), a potom se razvila upozoravajuća obojenost
- Kako su opstali prvi upadljivi mutanti (predatori su ih mogli lakše eliminirati)?
- Fisher (1930) rješenje vidi u činjenici da su neukusni i jarko obojeni kukci često okupljeni u porodične skupine

Tab. 4.2. Broj upozoravajuće obojenih vrsta gusjenica u ovisnosti o tome da li se javljaju u velikim porodičnim grupama ili pojedinačno

DISPERZIJA	BROJ VRSTA GUSJENICA	
	APOSEMATSKE	KRIPTIČNE
Velike porodične skupine	9	0
Pojedinačne jedinke	11	44

KOMPROMIS IZMEĐU UPADLJIVOSTI I KRIPTIČNOSTI

- Kriptičnost je prednost za obranu od predatora, ali je nedostatak u privlačenju partnera ili obrani teritorija (mnoge ptice su jarko obojene samo u vrijeme parenja)
- **Primjer: Eksperiment s tropskim ribicama (Guppy)** – obojenost mužjaka je bila u obrnutij korelaciji s intezitetom predacije

“TRKA U NAORUŽANJU” IZMEĐU PREDATORA I PLIJENA

Zašto predatori ne postanu toliko efikasni da istrijebe plijen?

ili

Zašto plijen ne razvije tako dobre prilagodbe protiv predacije da eliminira predatore?

- Kao odgovor na ova pitanja razmotrit ćemo 4 hipoteze:
 1. **Razborita (promišljena) predacija**
 2. **Grupni nestanak**
 3. **Plijen predvodi trku u naoružanju**
 - A) “Princip života i ručka” (Zašto zec trči brže od lisice?)
 - B) Plijen ina kraće generacijsko vrijeme od predatora (ne vrijedi uvijek; npr. pčela i cvijet)

4. Prerijetkost plijena ili predatora

- A) Kako predator postaje rjeđi zbog povećanja efikasnosti plijena tako on vrši manji selekcijski pritisak na plijen
- B) Kada plijen postane prerijedak predator se prebacuje na druge vrste plijena

PARAZITI GNIJEZDA I NJIHOVI DOMAĆINI

- Neke vrste ptica, riba i kukaca polažu svoja jaja u tuđa gnijezda

Primjer 1: Opažanja parazitiranja gnijezda od strane kukavica

Primjer 2: Parazitiranje gnijezda od strane pastirice

EVOLUCIJSKA RAVNOTEŽA ILI KONTINUIRANA “TRKA U NAORUŽANJU”

- Domaćini koje parazitiraju kukavice i pastirice pokazuju različiti stupanj odbacivanja jaja parazitskih ptica.
- Kako objasniti te varijacije? Razmotrit ćemo 2 hipoteze:

A) Kontinuirana trka u naoružanju

B) Evolucijska ravnoteža

Problem prepoznavanja parazitskih jaja

- A) “Odbaci onaj tip jaja koji je u manjini”
- B) Učenje

Poglavlje 4: TAKMIČENJE ZA RESURSE

- Kompeticija je ključni čimbenik koji ometa jedinke u iskorištavanju resursa
- Razmotrit ćemo dva aspekta kompeticije:

1) ISKORIŠTAVANJE RESURSA

2) OBRANA RESURSA

KOMPETICIJA KROZ ISKORIŠTAVANJE RESURSA:

“IDEALNA SLOBODNA RASPODJELA” (Fretwell, 1972)

- U točki **a** siromašno stanište postaje jednako atraktivno za organizme koji dolaze kao i bogato stanište
- Dakle, kompetitori podešavaju svoju raspodjelu u odnosu na kvalitetu staništa na način da svaka jedinka ostvari jednaku stopu dobitka resursa

Primjer 1: Stajanje u redu na blagajni

Primjer 2: Eksperiment s ribama i Daphniama (Milinski, 1979)

Primjer 3: Reproductivni uspjeh lisnih uši na listovima različite veličine

- Stabilna se raspodjela može postići na dva načina:
 1. Dvostruko više jedinki ide na dvostruko bogatije stanište
 2. Sve jedinke posjećuju oba staništa, ali svaka provodi dvostruko više vremena na dvostruko bogatijem staništu

KOMPETICIJA KROZ OBRANU RESURSA: “DESPOTSKA RASPODJELA”

- Za razliku od “idealne slobodne raspodjele” ovdje kompetitori koji dođu na bogato stanište uspostavljaju teritorije i brane resurse
- Najjače jedinke su “despoti” koji zauzimaju najbolja staništa
- Obrana resursa je **kompeticija ometanjem (interferencija)**
- Kod točke **a** bogato je stanište popunjeno i počinje se puniti siromašno stanište **b**

IDEALNA SLOBODNA RASPODJELA S NEJEDNAKIM KOMPETITORIMA

- U prirodi kompetitori u pravilu nisu jednaki pa brojčana analiza (“numerička prognoza”) nije dovoljna
- **Parker i Sutherland (1986)** su razvili model “**kompeticijskih jedinica**” (kroz staništa je prije ujednačen broj “kompeticijskih jedinica” nego broj jedinki): Ukoliko jedna jedinka konzumira resurse dvostruko brže od druge onda ona vrijedi dvije kompeticijske jedinice.
- Teškoća je u tome što raspodjela kompeticijskih jedinica ima po principu slučajnosti tendenciju da izgleda kao “idealna slobodna raspodjela”

EKONOMIJA OBRANE RESURSA

**Kada će se životinje natjecati za resurse putem iskorištavanja,
a kada putem obrane teritorija?**

ili

Koja je funkcija obrane teritorija?

1. Ekonomska isplativost obrane teritorija (Brown, 1964)

- Teritorijalno bi se ponašanje trebalo razviti uvijek kada je korist (prioritet nad resursima) veća od cijene (potrošak energije na obranu, rizik od ranjavanja itd.)

Primjer: Obrana teritorija kod ptice *zlatnokrile sunčanice*

CIJENA RAZLIČITIH AKTIVNOSTI	
Hranjenje	1000 cal/h
Odmaranje	400 cal/h
Obrana teritorija	3000 cal/h

Količina nektara po cvijetu (μl)	Vrijeme potrebno da ptica ostvari svoje dnevne energetske potrebe (h)
1	8
2	4
3	2.7

- Npr. ukoliko je rezultat obrane teritorija porast količine nektara po cvijetu sa 2 μ l na 3 μ l, tada ptica uštedi 1.3 sata dnevno na vremenu hranjenja, dakle uštedi 780 cal:

$$(1000 \times 1.3) - (400 \times 1.3) = 780 \text{ cal}$$

- Ova se ušteda, međutim, mora korigirati i za cijenu obrane teritorija
- Ptica provede oko 0.28 h dnevno za obranu teritorija, a to bi se vrijeme inače odmarala, pa je prema tome cijena obrane slijedeća:

$$(3000 \times 0.28) - (400 \times 0.28) = 728 \text{ cal}$$

- Čini se dakle da je pod ovim uvjetima obrana teritorija ekonomski isplativa jer je razlika između dobitka i cijene pozitivna ($780 - 728 = 52 \text{ cal}$)

Ideja ekonomske opravdanosti teritorijalnog ponašanja se može upotrijebiti i za:

1. Prognoziranje najmanje količine resursa koja će voditi k teritorijalnosti
2. Prognoziranje najveće količine resursa iznad koje se teritorijalnost ne isplati

2. Optimalna veličina teritorija

Koja je optimalna količina resursa koju će jedinka braniti?

Primjer: Kolibrić brani teritorij one veličine koja osigurava najveći dobitak

3. Grafički modeli teorije optimalne veličine teritorija

- Brownov koncept isplativosti obrane teritorija se može prikazati u formi "cijena-korist" grafa

(A) Podjela obrane resursa

- Často dva ili više kompetitora dijele teritorij i zajednički ga brane

Primjer: Zajednička obrana teritorija kod pliske

(B) Interspecifička teritorijalnost (Primjer: zeba i velika sjenica)

Poglavlje 5: ŽIVJETI U GRUPI

Zašto životinje žive u skupinama?

Čini se da su dva glavna razloga: HRANA i PREDATORI

ŽIVOT U GRUPAMA RADI IZBJEGAVANJA PREDATORA

- Životinje često žive u skupinama tamo gdje je predator brojan (**Primjer: guppy**)

Na koje načine život u grupi pomaže jedinkama da izbjegnu predaciju?

1. Povećani oprez

Bertram (1980): Što je jato veće svaka ptica provodi manje vremena u motrenju (dakle ostaje joj više vremena za hranjenje), a ukupno vrijeme motrenja grupe je veće

Problem prevare: Rješenje: ptica koja prva opazi predatore ima veće šanse da umakne.

2. Efekt “razrjeđenje”

- Neovisno o povećanju razine opreza šansa da bilo koja konkretna jedinka bude žrtva napada predatora opada s veličinom grupe (razrjeđuje se utjecaj napada predatora). Antilopa u krdu od 100 jedinki ima samo 1% šanse da bude uhvaćena
- Efekt “razrjeđenja” je osim prostorno sinkroniziran i vremenski (**Primjer: kukci iz skupine Cicada – 13 i 17 godišnji ciklusi**)

3. Položaj u grupi i konfuzija predatora

- Gusta skupina plijena stvara konfuziju kod predatora (ne može odrediti pojedinu jedinku). Predator češće usmjerava napad na rubni dio grupe
- Sigurnije su jedinke u sredini grupe (ili vremenski Cicade koje se javljaju po sredini perioda pojave adultnih jedinki)

4. Grupna obrana

Npr. Mnoge ptice koje se gnijezde u kolonijama zajednički tjeraju predatora

ŽIVOT U GRUPAMA RADI PRIBAVLJANJA HRANE

1. Pronalaženje pogodnog mjesta

“Informacijski centri” (Primjer: ptica tkalac)

2. Grupno hvatanje plijena

- Lakše svladavanje plijena ili izdvajanje pojedine jedinke plijena iz grupe
- Korist od grupnog lova ne dijeli se ravnopravno na sve predatora

3. Hranjenje obnovljivom hranom

- Navraćanje na mjesta hranjenja u grupama (istovremeno!)

4. Cijena hranjenja u grupama

- Cijena je kompeticija za hranu, veća upadljivost za predatora odnosno veće uznemiravanje plijena

Tab. 6.1. Još neki primjeri koristi ili cijene života u grupi

Primjeri KORISTI	Primjeri CIJENE
1. Toplokrvne životinje štede energiju živeći tijesno priljubljeni (npr. šišmiši)	1. Život u grupi povećava opasnost od bolesti i zaraza
2. Inferiorni kompetitori mogu grupnim hranjenjem dijelom nadoknaditi svoju inferiornost	2. Povećan rizik prevare od strane susjeda (npr. briga mužjaka o jajima koja je oplodio neki drugi mužjak)
3. Plivanjem u jatima ribe štede energiju	3. Rizik od predacije kod kanibalističkih vrsta

OPTIMALNA VELIČINA GRUPE (“cijena-korist” analiza)

Kako odnos cijene i koristi utječe na optimalnu veličinu grupe?

1. Komparativne studije

(A) Ptice koje se hrane tako da sporo kljunom prolaze kroz mulj – VELIKA JATA

Ptice koje se hrane vidom i brzo kljucaju hranu – USAMLJENE

(B) Lastavice se gnijezde u kolonijama

- **korist:** kolonija kao “informacijski centar”; **cijena:** povećani ektoparazitizam)
- Ravnoteža između koristi i cijene je ta koja određuje optimalnu veličinu kolonije

2. Vremenski budžet

- U procjeni koristi i cijene se kao **valuta** može uzeti vrijeme

Primjer: Veličine jata kod malih ptica

- Preživljavanje ptice u jatu ovisi o dva glavna čimbenika: STARVACIJA i PREDACIJA
- Vezano za ove rizike, vremenski budžet ptica je podjeljen u tri tipa ponašanja koja se međusobno isključuju (ne može se istovremeno raditi dvije stvari):
 1. motrenje predatora
 2. hranjenje
 3. borba za hranu
 - a) kratkotrajna svađa oko komadića hrane
 - b) napadi u kojima dominantne ptice pokušavaju potjerati ostale
- Ovaj model uzima u obzir jedino povećanje vremena hranjenja kao korist (ukoliko postoje i druge koristi od života u grupi tada se optimalna veličina može povećati)
- I drugi čimbenici mogu utjecati na optimalnu veličinu grupe:

ČIMBENIK	OPTIMALNA VELIČINA GRUPE
PORAST TEMPERATURE	OPADA
EKSTRA HRANA	OPADA
EKSTRA PREDACIJA	RASTE
EKSTRA SKLONIŠTA	OPADA

4. Jesu li grupe optimalne veličine stabilne?

- Dva su osnovna ograničenja u formiranju optimalne veličine grupe:

(A) Tendencija pridruživanja jedinki iz manjih grupa

- Grupe optimalne veličine su u prirodi rijetke jer svaka jedinka koja se priključi takvoj grupi izbacuje je izvan optimalne veličine

(B) Individualne razlike unutar grupe

- Različite jedinke u grupi mogu imati različite optimume (imaju različitu korist od grupe) (npr. riba na čelu jata ima više koristi od nađene hrane; ptice na rubu jata više vremena mora potrošiti na motrenje predatora)

Poglavlje 6: SUKOBLJAVANJE I PROCJENA

- Sukob (borba) je jedno od evolucijski razvijenih ponašanja prilikom takmičenja životinja za hranu, teritorij, spolnog partnera itd.

Koja će strategija u borbi biti najuspješnija?

Prikladna tehnika u ovoj analizi je “TEORIJA IGRE” (Maynard Smith, 1982)

“IGRA ČEKANJA” ILI “RAT ISCRPLJIVANJEM”

Primjer: Muha balegarka (*Scatophaga stercoraria*)

- Dvije se jedinke takmiče za resurs čija je vrijednost V , a što duže čekaju veća je i cijena m
- Neka jedinka A čeka u vremenu X_A , a jedinka B u vremenu X_B
- Cijene su m_A i m_B
- Ukoliko je $X_A > X_B$ tada jedinka A dobiva resurs pa imamo:

$$\text{Dobitak za A} = V - m_B$$

$$\text{Dobitak za B} = - m_B$$

Koja će strategija biti EVOLUCIJSKI STABILNA?

“Evolucijski stabilna strategija” (ESS) – To je strategija koja, kada je prihvaćena od većine jedinki u populaciji, ne može biti nadvladana niti od jedne druge strategije (otporna je na prevaru)

“Čista strategija” – “čekaj 1 minutu” bit će lako nadvladana od strategije

“čekaj 1.1 minutu” itd.

Dakle, nijedna “čista strategija” ne može biti evolucijski stabilna

ESS će biti nepredvidivo vrijeme čekanja, a korist od različitih vremena čekanja bit će podjednaka

EVOLUCIJA KONVENCIONALNE BORBE

- Za razliku od rata iscrpljivanjem, ponekad se dva kompetitora direktno sukobljavaju
- Ipak, sukob se najčešće završava određenim ritualom pokazivanja i šepurenja umjesto da dođe do težih ozljeda
- I ovaj se slučaj može objasniti pomoću “TEORIJE IGRE”

1. “Jastrebovi i golubovi”

- Razmotrimo “igru” u kojoj u populaciji postoje samo dvije borilačke strategije:
 1. Strategija JASTREBA – ove se jedinice uvijek žestoko bore i povlače se tek ako su ozbiljnije ranjene
 2. Strategija GOLUBA – ove jedinice prijete ali se nikada ne upuštaju u ozbiljnu borbu. Ako ih napadne JASTREB bježe; ako susretnu GOLUBA šepure se dok jedan ne odustane jer mu je dosadilo ili se umorio

Bodovanje u “igri jastrebova i golubova”

Za pobjedu	50 bodova
Za poraz	0 bodova
Za ozbiljnu povredu	-100 bodova
Za izgubljeno vrijeme	-10 bodova

Prosječni dobitak u “igri” za napadača

NAPADAČ	SUPARNIK	
	Jastreb	Golub
Jastreb	$\frac{1}{2}(50) + \frac{1}{2}(-100) = -25$	+50
Golub	0	$\frac{1}{2}(50 - 10) + \frac{1}{2}(-10) = +15$

- Nijedna čista strategija (jastreb ili golub) nije ESS jer nije otporna na pojavu mutanta ili prevaranta
- ESS je određena mješavina jastreba i goluba

- Neka je h proporcija JASTREBA u populaciji; proporcija GOLUBA je $(1-h)$
- Prosječni dobitak za JASTREBA je jednak dobitku za svaki tip borbe pomnožen s vjerojatnošću susreta svakog tipa takmičara:

$$J = -25 h + 50 (1 - h)$$

- Analogno za GOLUBA:

$$G = 0 h + 15 (1 - h)$$

- Kod stabilne ravnoteže (ESS), $J = G$, pa se rješavanjem jednadžbi dobiva da je ESS kada su 7/12 populacije JASTREBI, a 5/12 GOLUBOVI
- Kod ESS prosječni dobitak za sve jedinke u igri (bez obzira jesu li jastrebovi ili golubovi) iznosi 6.25, što je znatno manje nego da su sve jedinke u populaciji primjenjivale strategiju goluba (tada je prosječni dobitak 15)
- Dakle, ESS nije ona koja donosi najveći prosječni dobitak, već ona koja je “imuna na unutrašnju izdaju”

2. “Jastrebovi, golubovi i buržuju”

- Uvedimo u igru još jednu strategiju – BURŽUJE
- Strategija BURŽUJA:
 - ukoliko si domaćin (vlasnik teritorija) ponašaj se kao JASTREB
 - ukoliko si uljez ponašaj se kao GOLUB

Prosječni dobitak u “igri” za napadača (Buržuj je ESS)

NAPADAČ	SUPARNIK	SUPARNIK	SUPARNIK
	Jastreb	Golub	Buržuj
Jastreb	-25	+50	+12.5
Golub	0	+15	+7.5
Buržuj	-12.5	+32.5	+25

3. Jednostavni modeli i realnost

- Iz prikazanih modela proizlaze 3 glavna zaključka:
 1. Najbolja strategija pojedine jedinke ovisi o tome što rade druge jedinke u populaciji (kolika je učestalost pojedine strategije)
 2. ESS ovisi o strategijama koje su u igri
 3. ESS također ovisi o vrijednostima dobitka u igri

PRIMJERI BORBE KOD ŽIVOTINJA

1. Ozbiljni sukobi

- Ima primjera ozbiljnih sukoba koji mogu završiti i smrću (neke vrste jelena, narvali, ose itd.)
- Ovdje vrijednost resursa nadmašuje cijenu ozljede (borba za “genetički život ili smrt”)

2. Poštovanje vlasništva

- Uspostavljanje hijerarhije sprječava ozbiljne sukobe

3. Utjecaj vrijednosti resursa

- Vlasnik teritorija može pobijediti uljeza iz tri razloga:
 - (A) Bolji je borac (zato se vjerojatno i je prvi domogao vlasništva)
 - (B) Vlasništvo koje brani za njega ima veću korist nego za uljeza
 - (C) Zbog konvencije (dobiva jednostavno zato što je vlasnik, strategija **buržuja**)

4. Natjecanje u snazi

- Ritualizirano pokazivanje i procjena suparnika na temelju vizualnih i zvučnih signala (rikanje jelena, dubina kreketanja kod žaba)

POSTEPENA PROCJENA

- Informacije se tijekom natjecanja akumuliraju (povećava se broj uzoraka)
- Počinje s s jeftinim signalima, a potom slijede ponašanja sa sve većom cijenom

ASIMETRIČNI RAT ISCRPLJIVANJEM

- U mnogim situacijama, takmičari se razlikuju kako u borbenoj sposobnosti tako i u tome kako procjenjuju vrijednost resursa
- ESS za jedinku A u ovakvoj vrsti natjecanja bit će da se jedinka A povuče kada je:

$$V_A/K_A < V_B/K_B$$

Poglavlje 7: SPOLNI KONFLIKTI I SPOLNA SELEKCIJA

Između mužjaka i ženke postoje sukobi interesa vezani za izbor partnera, opskrbu zigote hranom, brigu za oplodena jaja i mlade!

MUŽJACI I ŽENKE

- Temeljna razlika je u veličini njihovih gameta (**anizogamna** spolna reprodukcija – podrazumijeva parazitiranje velikog jaja od strane malog spermija)
- Ženka u svakog potomka ulaže više resursa; mužjak nastoji iskoristiti ženkin ulog

1. Ženke su oskudan resurs

- Mužjaci potencijalno mogu oplodivati jaja većom brzinom nego što se ona stvaraju (5 ml ljudskog sjemena može oploditi 500 milijuna žena), pa su ženke oskudan resurs za koji se mužjaci natječu

REPRODUKTIVNI NAPOR = NAPOR PARENJA + RODITELJSKI NAPOR

SPOL	POVEĆANJE REPRODUKTIVNOG USPJEHA	DOMINANTNI NAPOR
MUŽJAK	Oploditi što više različitih ženki	“Napor parenja”
ŽENKA	Što više povećati stopu ulaganja u jaja ili potomke	“Roditeljski napor”

- Posljedica je da mužjaci obično imaju znatno veću potencijalnu stopu reprodukcije od ženki

Maksimalni broj potomaka proizveden tijekom životnog vijeka		
VRSTA	MUŽJAK	ŽENKA
Morski slon	100	8
Crveni jelen	24	14
Čovjek	888	69
Kittiwakeov galeb	26	28

2. Omjer spolova

Zašto je u prirodi omjer spolova 1:1?

Ako jedan mužjak može oploditi puno ženki zašto omjer spolova nije npr. 1 mužjak na 20 ženki? (Ovaj bi omjer osigurao veći reprodukcijski uspjeh populacije)

- R.A. Fisher (1930) je prvi pokazao da se 1:1 omjer spolova može objasniti selekcijom na razini jedinki (nije važna “dobrobit populacije”, već “dobrobit jedinke” ili još preciznije “dobrobit gena”)
- Reproductivni je uspjeh uvijek veći kod rijedeg spola

(A) Lokalna kompeticija za parenjem

- Kada su braća u kompeticiji za parenjem omjer spolova će biti pomaknut na stranu ženki (za majku sinovi imaju manju vrijednost od kćeri)

Primjer: Parazitoidna osa

(B) Lokalna kompeticija za resursima ili lokalno povećanje resursa

- Kod mnogih je sisavaca rasprostranjenje ženki manje izraženo nego mužjaka, pa kćerke ostaju uz majku
 1. Kćerke mogu biti kompetitori majci za hranu (ulaganje u druge kćeri je čisti gubitak)
 2. Kćerke mogu pomagati majci u traženju hrane i podizanju mladih, pa će ženski spol imati za majku veću vrijednost

(C) Majčinska kondicija

- Postoji direktna veza između majčine kompeticijske sposobnosti i očekivanog reproduktivnog uspjeha njenog sina (dominantne ženke crvenog jelena proizvode uglavnom sinove)

(D) Populacijski omjer spolova

- Pomak omjera spolova u korist mužjaka u jednom gnijezdu može biti rezultat obrnutog pomaka u drugom gnijezdu (omjer u ukupnoj populaciji ostaje 1:1)

SPOLNA SELEKCIJA

- Selekcija značajki koje se tiču jedino povećanja uspjeha u parenju se obično naziva **spolna selekcija**
- Spolna selekcija funkcioniše na dva načina koja često djeluju istovremeno:
 1. Favorizira sposobnost jednog spola (obično muškog) u kompeticiji s drugim jedinkama istog spola (**unutar-spolna selekcija**)
 2. Favorizira one značajke jednog spola koje privlače drugi spol (**među – spolna selekcija**)
- Intezitet spolne selekcije ovisi o stupnju kompeticije za parenjem, a to ovisi o dva faktora:
 1. Razlici o “**roditeljskom naporu**” između spolova
 2. Omjeru između mužjaka i ženki koji su u danom vremenu spremni za parenje (“**operacionalni omjer spolova**”)

1. Vatreći (strastveni) mužjaci

- Osim očite i dramatične borbe za ženke, mužjaci se mogu natjecati i na manje očite, često neobične, načine koji međutim nisu manje efikasni

Primjeri: specijalno građen penis; “pojas nevinosti”; homoseksualna kopulacija; kompeticija sperme; antiafrodizijaci; itd.

2. Nevoljke ženke

- Ulog ženke u zigoti je znatno veći od uloga mužjaka, pa su ženke vrlo izbirljive u izboru partnera

(A) Negenetičke koristi: resursi i roditeljska briga

- a) Obrana teritorija koji sadrži resurse hrane
- b) “Udvaračko hranjenje” (kukci)
- c) Pomoć u hranjenju o odgoju mladih ili hranjenje ženke na gnijezdu (ptice)

(B) Genetičke koristi

- Može li ženka izabrati za partnera mužjaka s “boljim” genima, što će poboljšati uspjeh njenih potomaka (**Primjer s vinskim mušicama; Linda Partridge, 1980**)

3. Ukrašavanje (kićenje): Fisherova hipoteza i Hendikep hipoteza

Kako objasniti, ponekad apsurdne, ukrase na mužjacima, pogotovo kod ptica (paun, fazan, rajske ptice, itd.)?

Dva su moguća odgovora:

1. Takmičenje između mužjaka
2. Selekcija od strane ženki zbog genetičke koristi

Kako selekcija zbog genetičke koristi može proizvesti ove značajke?

Dvije su hipoteze:

1. Fisherova hipoteza ili “proces bježanja”
2. “Hendikep” hipoteza

(A) Primjeri razvitka izgleda mužjaka kao rezultata selekcije od strane ženki

- Eksperiment s pticom dugorepom udovicom (Malta Andersson, 1982)

(B) Fisherova hipoteza

Temelj Fisherove hipoteze je kovarijanca između značajke kod mužjaka i preferencije kod ženki

Mušjaci s dugim repom (npr. bolji letači) \Rightarrow ženke ih preferiraju \Rightarrow **KOVARIJANCA:** Favorizirani su geni za duži rep + geni za preferiranje dužih repova \Rightarrow **PREDNOSTI:** Mušjaci (bolji letači + veća šansa za parenjem); Ženke (imati će sinove koji su bolji letači + koji su atraktivniji ženkama = imati će više unuka)

Na kraju će favorizirana značajka smanjiti sposobnost preživljavanja mužjaka (previše dugi rep predstavlja smetnju)

Kada spolna privlačnost i smanjenje preživljavanja dođu u ravnotežu, selekcija u pravcu povećanja dužine repa će se zaustaviti

(C) “Hendikep” hipoteza (Amotz Zahavi, 1975, 1977)

Ženke preferiraju neku značajku kod mužjaka zato što je ona za mužjaka hendikep i zato siguran pokazatelj genetičke kvalitete mužjaka (npr. paunov rep)

- Mušjak je sposoban razviti pune sekundarne spolne karakteristike jedino ukoliko je zdrav i u dobroj kondiciji

4. Ulaganje mužjaka

- Iako su u pravilu ženke **ulagači** (imaju nisku potencijalnu reproduktivnu stopu), a mužjaci **kompetitori**, postoje i iznimke

- Kod mnogih ptica, te nekih vodozemaca i člankonožaca oba spola podjednako ulažu u brigu o jajima, mladima, izgradnju gnijezda itd, a ponekad se uloge i potpuno zamjene, pa su mužjaci ulagači a ženke takmičari

SPLONI KONFLIKTI

1. Odluka o parenju

- Odluka o parenju može biti konfliktna, jer se mužjek želi pariti dok je ženka izbirljiva jer ima više za izgubit od mužjaka

Primjer: škorpionska muha

2. Roditeljsko ulaganje

- Dezertiranje nakon oplodnje

3. Infanticid

- Povećava reproduktivni uspjeh mužjaka, a smanjuje ga kod ženke

4. Multiplo parenje

- Mužjaku donosi korist, a ženki trošak

VAŽNOST UDVARANJA

- Udvaračko ponašanje smo do sada spominjali s aspekta **spolnog konflikta** i **spolne selekcije**
- Ipak, udvaračko ponašanje ima još neke funkcije:
 1. Identifikacija vrsta
 2. Odbijanje mužjaka i privlačenje ženki
 3. Procjena partnera

Poglavlje 8: RODITELJSKA BRIGA I TIPOVI PARENJA

- Roditeljsku brigu mogu pokazivati oba partnera (npr. čvorak); samo ženka (npr. košuta); ili samo mužjak (npr. morski konjić)
- Razlike u roditeljskoj brizi često proizlaze ili su povezane s tipom parenja
- Razlikujemo nekoliko tipova parenja:

1. MONOGAMIJA – mužjak i ženka čine par (“bračna veza”)

(**BRIGA:** često oba roditelja)

2. POLIGAMIJA – jedan ili oba spola se pare s više partnera (“nevjera”)

2.1. Poliginija – mužjak se pari s više ženki

(**BRIGA:** većinom ženke)

2.1.1. Simultana poliginija

2.1.2. Sukcesivna poliginija

2.2. Poliandrija – ženka se pari s više mužjaka

(**BRIGA:** većinom mužjaci)

2.2.1. Simultana poliandrija

2.2.2. Sukcesivna poliandrija

2.3. Promiskuitet – i mužjak i ženka se pare s više partnera

(**BRIGA:** sve mogućnosti)

Postizanje maksimalnog reprodukcijuskog uspjeha:

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

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

NEPOSREDNO PRISILJAVANJE NA RODITELJSKU BRIGU

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

Tab. 9.1. Široko uopćen pregled dominantnih tipova parenja i roditeljske brige kod 3 razreda kralježnjaka

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

Ptice

- Hranjenje maldih u gnijezdu je često ograničavajući faktor
- Monogamija i suradnja u podizanju mladih
- Poliginija česta kod ptica koje se hrane sjemenkama ili voćem (velika količina hrane u sezoni parenja, pa jedan roditelj može uspješno odgojiti mlade; mužjak češće dezeretira)

Sisavci

- Ženka je predisponirana za brigu oko mladih (trudnoće, dojenje)
- Stoga ne čudi poliginija i briga za mlade samo od strane ženke
- Kod karnivora postoji pomoć mužjaka u hranjenju mladih; oposumi – nose mlade

Ribe

RODITELJSKA BRIGA	Unutrašnja oplodnja	Vanjska oplodnja
Mušjak	2	61
Ženka	14	24
Nema brige	5	100

Hipoteze koje objašnjavaju ove rezultate:

Hipoteza 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

Hipoteza 2. Redoslijed oslobađanja gameta

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

Hipoteza 3. Povezanost (bliskost) s embrijem

- Kod unutrašnje je oplodnje ženka bliskije povezana s embrijem
- Vanjske oplodnje se obično događa na mužjakovom teritoriju što mužjaka čini bliskije vezanim za mlade (obrana jaja i mladih kroz obranu teritorija)
- Postoji jasna korelacija između teritorijalnosti i vanjske oplodnje

Hipoteza 4. Veličina i plodnost (kod riba)

- Kod riba fekunditet više raste s veličinom kod ženki nego kod mužjaka, pa manja veličina, kao rezultat utroška energije na roditeljsku 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 (oba se roditelja brinu) $>$ P_1 (jedan se roditelj brine) $>$ P_0 (nitko se ne brine)

p – šansa mužjaka koji dezertira da se ponovo pari

W – broj jaja koje proizvede ženke koje dezertira

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

Postoje 4 moguće ESS:

ESS1: Mužjak i ženka dezertiraju: Moraju biti zadovoljeni slijedeći uvjeti:

$WP_0 > wP_1$ ili će se ženka brinuti

$P_0(1 + p) > P_1$ ili će se mužjak brinuti

ESS2: Ženka dezertira a mužjak se brine: Moraju biti zadovoljeni slijedeći uvjeti

$WP_1 > wP_2$ ili će se ženka brinuti

$P_1 > P_0(1 + p)$ ili će se mužjak brinuti

ESS3: Ženka se brine a mužjak dezertira: Moraju biti zadovoljeni slijedeći uvjeti

$wP_1 > WP_0$ ili će se ženka brinuti

$P_1(1 + p) > P_2$ ili će se mužjak brinuti

ESS4: Mužjak i ženka se brinu: Moraju biti zadovoljeni slijedeći uvjeti

$wP_2 > WP_1$ ili će se ženka brinuti

$P_2 > P_1(1 + p)$ ili 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 bolje nego nijednog ($P_1 \gg P_0$); dok briga obaju roditelja nije puno bolja od brige jednog roditelja ($P_2 \cong P_1$)
- ESS3 je alaternativ ESS2, pogotovo ukoliko mužjak koji dezertira ima velike šanse da se ponovo pari
- Ukoliko dvoje roditelja mogu podići dvostruko roditelja 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 mogao shvatiti kao rezultat procesa koji ima dva stupnja:

1. Reproductivni uspjeh ženke ovisi o resursima, predaciji te o koris/cijena odnosu zbog života u grupi
2. Reproductivni uspjeh mužjaka ovisi o distribuciji ženki

Primjeri: (1) voluharice (Ims, 1987); (2) koraljne ribe (Warner, 1987, 1990)

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 određivanje vremenske distribucije parenja

- “Eksplozija 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
 2. Veličina raspona rasprostranjenja ženki
 3. Sezona parenja

(A) Ženke osamljene (solitarne) raspon obranjiv od strane mužjaka

- U preko 60% vrsta sisavaca ženke dolaze pojedinačno, pa mužjak brani teritorij na kojem se preklapa jedan ili više raspona ženki
 - Ukoliko su rasponi ženki mali \Rightarrow **poliginija**
 - Ukoliko su rasponi ženki veliki \Rightarrow **monogamija**
- Kod sisavaca se u velikoj većini slučajeva ženka brine o mladima (kod samo 3% vrsta mužjak pomaže)
- **Obligatna monogamija** – javlja se tamo gdje mužjak može braniti područje koje sadrži samo jednu ženku, pa povećava svoj reproduktivni uspjeh na jedini mogući način – pomaganjem
- Veste s obligatnom monogamijom obično imaju veća legla

(B) Ženke osamljene: raspon nije obranjiv od strane mužjaka

- Ženke lutaju u širem rasponu od mužjaka, pa im se oni pridružuju povremeno u vrijeme parenja (primjeri: los i orangutan)

(C) Ženke socijalne: raspon obranjiv od strane mužjaka

- Ženke u malim grupama, na malim područjima – mužjak formira stalni harem unutar svoga teritorija
- Kad novi mužjak preuzme harem često ubija potomke prethodnog mužjaka
- Ponekad više mužjaka zajednički brane veću grupu ženki

(D) Ženke socijalne: raspon nije obranjiv od strane mužjaka

- Ženke se kreću duž velikog područja pa je obrana takvih područja za mužjake ekonomski neisplativa
- Natjecanje za ženke ovisi o tome koliko je kretanje ženki predvidivo:

1. Dnevna kretanja ženki predvidljiva

- Ženke se kreću duž velikih područja, ali imaju ustaljene rute
- Mužjaci mogu braniti neke djelove tih područja na koje ženke obavezno dolaze (izvori vode, mjesta bogata hranom itd.) i pokušavaju se pariti

2. Dnevna kretanja ženki nisu predvidljiva

- U ovom slučaju mužjaci rađe prate ženke nego da ih čekaju
- Mužjaci često žive u malim grupama i pridružuju se ženkama u doba parenja (npr. divlja ovca, slon)
- Kada su skupine ženki velike, mužjaci mogu pokušati braniti harem:

2.1. Sezonski haremi

- Ako sve ženke postaju spremne za parenje u istoj sezoni, tada se mužjaku isplati čuvati energiju za obranu harema (npr. crveni jelen – *Cervus elaphus*, morski slon itd.)

2.2. Stalni haremi

- 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.)
- Često više harema i njihovi mužjaci formiraju “super grupe”

3. Lekovi i horovi

- **Lekovi** su skupine mužjaka unutar kojih svaki mužjak brani mali teritorij (često nekoliko metara golog tla) i raznim signalima pokušava privući ženu
- Ženke često posjećuju više mužjaka prije nego se odluče na parenje s nekim od njih
- Uspjeh u parenje je jako iskrivljen (mali broj mužjaka ostvari najveći udio od svih parenja)

- Tip parenja s lekovima nije osobito čest (zabilježen kod 7 vrsta sisavaca i 35 vrsta ptica; također kod nekih žaba i kukaca - **horovi**)
- Lekovi se formiraju kada mužjaci nisu sposobni (ili im se to ne isplati) braniti ženke ili resurse, a to se događa kada:
 - ženke koriste široko disperzirane resurse
 - prisutna velika kompeticija između mužjaka

Zašto se mužjaci udružuju u lekove (horove)? Postoje 4 hipoteze:

(A) Mužjaci se skupljaju u “vrućim točkama”

- Okupljanje na mjestima na kojima je stopa susretanja ženki velika (“vruće točke”)

(B) Skupljanje radi smanjenja predacije

- Okupljanje u lekove smanjuje pritisak predacije zbog “efekta razrjeđenja”

(C) Skupljanje radi veće uspješnosti u privlačenju ženki

(D) Skupljanje zbog toga što ženke preferiraju određena mjesta ili skupine mužjaka za parenje

- Lekovi su izlozi u kojima su mužjaci pokazuju ženkama koje imaju priliku pažljivog biranja (genetička korist za ženke)
- Druga korist za ženke je sigurnost parenja (manji rizik od predacije u grupi)

TIP PARENJA S RODITELJSKOM BRIGOM MUŽJAKA

- Kada mužjaci pružaju roditeljsku brigu, tada i sami postaju resurs koji može utjecati na disperziju ženki (briga mužjaka je osobito izražena kod ptica)

1. Monogamija

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

Morske ptice

- David Lack (1968): “Svaki mužjak i ženka će ostaviti najviše potomaka ukoliko oba partnera podjele brigu oko potomstva”

- “Obligatna monogamija” – česta kod morskih ptica (ugibanje jednog partnera će dovesti do potpunog neuspjeha gnijezda)

Ptice pjevice

- Ipak, kod ptica pjevica ženka može podići mlade i bez pomoći mužjaka
- Mužjak će rado dezertirati ako mu se pruži prilika i ostvariti “ekstra parenje”
- Od 122 dobro proučene vrste europskih selica povremena poliginija je utvrđena za oko 39%
- Dakle, 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

2. “Ekstra parenje” i intraspecifički parazitizam gnijezda

- Opažanja su pokazala da mužjaci tzv. monogamnih vrsta osim što stražare nad svojim ženkama i pomažu u podizanju gnijezda, pokušavaju ostvariti kopulaciju s drugim ženkama (najčešće ženkama koje pripadaju prvom susjedu)
- 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% kod čvorka; 3-31% kod lastavice)

3. Poliginija

- Poliginija se kod ptica najčešće ostvaruje na način što mužjak monopolizira ženke putem kontrole oskudnih resursa (hrana ili mjesto 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 korist ukoliko se gnijezdi u blizini drugih ženki

(B) Slučaj kada poliginija košta ženu

- Šteta se manifestira kroz diobu resursa koje kontrolira mužjak ili kroz diobu roditeljske brige mužjaka

- Ženka može prihvatiti poliginiju zato:
 - jer je na to prisiljena (npr. 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 siromašan teritorij) (Orians, 1969 – “**model praga poliginije**”)

4. Spolni konflikt i poligamija

- Poligamija može biti rezultat spolnog konflikta
- **Primjer: Dvije studije s pticama**

(A) Muharica (*Ficedula hypoleuca*)

- Mužjaci brane mjesta za gniježđenje (rupe u deblu). Kad privuče ženku pari se i odlazi u drugu rupu i pokušava privući drugu ženku (u tome uspijeva 10-15% mužjaka). Potom se vraća prvoj ženki i pomaže u hranjenju mladih.
- Prva ženka ne trpi nikakvu ili malu štetu za razliku od druge
- Zašto ženka pristaje na poliginiju? – 3 hipoteze:

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

- Druga ženka može slabiji reproduktivni uspjeh (jer nije imala pomoć) nadoknaditi time što će imati sinove koji nasljeđuju od oca sposobnost da budu poligini (dakle, imat će puno unuka)
- Ipak ova je hipoteza malo vjerojatna jer vjerojatnost da mužjak ostvari poliginiju iznosi svega 0.29 (a to je onda i gornja granica za nasljeđivanje)

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

- Mužjakovi teritoriji (rupe u deblu) su udaljeni pa ženka ne može razlikovati mužjaka koji se već pario
- Kada mužjak dezertira za ženku je kasno da započme s novim gniježdom

3. Slobodne mužjake je teško naći

(B) Popić (*Prunella modularis*)

- Sukob interesa može voditi k vrlo varijabilnom tipu parenja koji uključuje monogamiju, poliginiju i poliandriju

5. Dezertiranje ženke i promjena uloge spolova

(Primjeri: lunja, blatarić, liskonoga itd.)

EKOLOGIJA I RASPROSTRANJENJE

- Ekološki čimbenici imaju utjecaj na još jedan aspekt reprodukcije – **rasprostranjenje**
- Kretanje mladih životinja od mjesta rođenja do mjesta prvog parenja naziva se **natalna disperzija**
- Usporedba ptica i sisavaca ukazuje na određene upadljive trendove

1. I kod ptica i kod sisavaca se obično jedan spol više rasprostranjuje od drugoga

- Rezultat je izbjegavanje parenja između bliskih srodnika (drugi je način sposobnost prepoznavanja bliskog srodnika)

2. Kod ptica se ženke više rasprostranjuju od mužjaka

- 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

3. Kod sisavaca se mužjaci više rasprostranjuju od ženki

- Kod sisavaca su mužjaci češće poligini nego kod ptica, pa je njihov tip parenje temeljen više na obrani spolnog partnera nego na obrani resursa.

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

4. Posljedice razlika u rasprostranjenju između spolova

- Onaj spol koji ostaje na mjestu rađanja ima tendenciju da je u bliskoj srodnosti sa svojim susjedima, pa se među njima može očekivati više altruizma

Poglavlje 9: ALTERNATIVNE STRATEGIJE U PODIZANJU POTOMSTVA

Postoje značajne individualne razlike između jedinki iste vrste u načinima na koje se natječu za oskudne resurse. Nekada se ponašanje koje odudara od većinskog smatralo abnormalnim, dok se danas individualne razlike u ponašanju smatraju STRATEGIJOM.

HIPOTEZE ZA RAZVITAK ALTERNATIVNIH STRATEGIJA UNUTAR VRSTA

1. Promjenjiv okoliš

- Najbolja strategija ovisi o okolišu, i ukoliko je on raznolik u prostoru i promjenjiv u vremenu, tada može egzistirati više strategija; štoviše, jedinke mogu promijeniti svoje ponašanje u ovisnosti o okolišu (npr. jarko obojeni mužjaci riba u velikim dubinama, a neupadljivost u plitkim vodama)

2. Učiniti najbolje u lošoj situaciji

- Rastom male jedinke se ne mogu uspješno natjecati putem borbe ili pokazivanjem, pa moraju razviti alternativne strategije
- Satelitski mužjaci kod žaba (2 parenja od 73; Howard, 1978)
- Mužjak može odlučiti postati satelit sisjednom mužjaku ukoliko je njegovo dozivanje više od dva puta glasnije (pretpostavka je da satelit dobiva 50% ženki)
- Mala veličina može biti pitanje dobi (mlade su jedinke manje), pa jedinke mijenjaju svoje ponašanje kako postaju starije
- Nekada manji rast može biti fiksiran tijekom čitavog života (npr. zbog lošijih uvjeta ishrane). Npr. kod jedne vrste pčele: veliki mužjaci kopači, mali mužjaci lebdači.

3. Alternativne strategije u evolucijskoj ravnoteži

- Čak i kada nema fenotipskih ograničenja (mali rast) ili ograničenja od strane okoliša, jedinke mogu primjenjivati različite strategije, jer uspjeh jedne strategije ovisi o tome što druge jedinke rade

1. Koji su uzroci razlika u ponašanju? (razlike u genotipu; razlike u okolišu)

2. Je li isplativost različitih strategija ista ili različita?

- Postoje teškoće u nalaženju odgovora na ovo pitanje (teško je dokazati jednakost isplativosti; lakše je mjeriti korist nego cijenu; varijacije u ponašanju ne moraju biti alternativne strategije itd.)
- Tamo gdje je očito da dvije strategije daju podjednak uspjeh, korisno je prepoznati da se to može dogoditi na tri načina:

1. Polimorfizam

- Može se razviti kao rezultat genetičkih razlika, ali i kao rezultat razlika u okolišu

2. Jedinke primjenjuju različite strategije u proporcijama koje zadovoljavaju mješoviti ESS

3. Procjena ponašanja

- Jedinke odluku o svom ponašanju temelji na procjeni što druge jedinice u populaciji rade

PROMJENA SPOLA KAO ALTERNATIVNA STRATEGIJA

1. Protogini hermafroditizam (čest kod riba)

- Postoji još jedna mogućnost da se prevlada nedostatak malog rasta: **Život započeti kao ženka, a kada se dostigne veliki rast spol se promjeni u muški!**

2. Protoandrični hermafroditizam

- Jedinke je najprije mužjak (gok je mala), a kad naraste mijenja spol u ženski
- Ovakav tip promjene može biti stimuliran ukoliko kompeticija između mužjaka nije intenzivna, a veličina ženke utječe na fekunditet

Poglavlje 10: SEBIČNOST I ALTRUIZAM

- Do sada smo cijelo vrijeme promovirali pogled da je prirodna selekcija dizajnirala jedinke da se ponašaju u skladu sa svojim sebičnim interesima, a ne za dobrobit vrste ili grupe u kojoj žive
- Ipak svakom je prirodoslovcu jasno da se jedinke ne ponašaju sebično cijelo vrijeme, već da često jedna drugoj pomažu

E.O. Wilson (1975) je kao centralni problem sociobiologije postavio pitanje:

“KAKO SE RAZVIO ALTRUIZAM”

ALTRUIZAM – aktivnost koja povećava ukupni broj potomaka druge jedinke na štetu vlastitog preživljavanja ili reprodukcije

Razmotrit ćemo 4 hipoteze o evoluciji altruizma i kooperacije:

- Ponašanje koje se na fenotipskoj razini čini altruističkim, ali je na genetičkoj razini sebično:

- 1. Kin selekcija**
- 2. Reciprocitet**

- Oblici kooperacije koji ne uključuju nikakav altruizam:

- 3. Mutualizam**

- Oblici kooperacije koji uključuju samožrtvovanje koje je i fenotipski i genotipski altruističko:

- 4. Manipulacija**

I. KIN SELEKCIJA

1. Teorija

Roditeljska briga – predstavlja genotipsku sebičnost jer potomci nose kopije roditeljskih gena (prirodna selekcija favorizira protok gena na buduće generacije)

Koeficijent srodnosti –vjerojatnost da će dvije jedinke dijeliti kopiju određenog gena

W.D. Hamilton (1964) je prvi uočio važnost koeficijenta srodnosti za razvitak altruizma (premda su ovu ideju još ranije naslutili **Fisher**, 1930 i **Haldane**, 1953)

Tab. 10.1. Koeficijenti srodnosti (r) između različitih srodnika koji su potomci i koji to nisu

r	Srodnici potomci	Srodnici koji nisu potomci
0.5	Djeca	Braća i sestre
0.25	Unuci	Polubraća i polusestre; nećaci i nećake
0.125	Praunuci	Rođaci

Glavna stvar za razumijevanje **kin selekcije** je ta da **srodnik** koji je **potomak nije** po ničemu **poseban**

Pojam **kin selekcije** je uveo **Maynard Smith (1964)** kako bi opisao selekciju koja favorizira one značajke koje povoljno djeluju na preživljavanje bliskih srodnika (kako potomaka tako i ne-potomaka)

Ipak, često je vrlo korisno kvantificirati **FITNESS (korist mjerena količinom gena koje se prenesu na slijedeće generacije)** dobiven pomaganjem potomaka i ne-potomaka

Jerram Brown (1980) uvodi pojmove:

- **Direktni fitness** – fitness dobiven kroz osobnu reprodukciju (proizvodnju potomaka)
- **Indirektni fitness** – fitness dobiven kroz pomaganje srodnika ne-potomaka (npr. braća i sestre)
- **Individualni sveobuhvatni fitness** – ukupni fitness (direktni + indirektni)

Hamilton je definirao uvjete u kojima se altruističko djelovanje širi u populaciji putem **kin selekcije**:

- Zamislimo interakciju između **altruiste ili donora (davatelja) i recipijenta (primatelja)**
- Korist i cijena interakcije procjenjuje se kroz izgleda za preživljavanje davatelja i primatelja

“Hamiltonovo pravilo”

- Ukoliko **davatelj** trpi štetu, tj. plaća cijenu **C**, a **primatelj** od toga ima korist **K**, tada će se frekvencija gena koji uzrokuje altruističko ponašanje **davatelja** povećati ukoliko je:

$$\boxed{K/C > 1/r \text{ ili } rK - C > 0}$$

gdje je **r** koeficijent srodnosti između **davatelja** i **primatelja**

- Često je cijenu i korist dobro izraziti kroz gubitak odnosno dobitak potomaka, pa bi Hamiltonovo pravilo u tom slučaju imalo slijedeći oblik:

$$K/C > r \text{ (davatelja prema vlastitim potomcima) / } r \text{ (davatelja prema potomcima primatelja)}$$

- Na primjer:
 - Kod dileme imati vlastite potomke ili pomagati majci: $K/C > 1$ (0.5/0.5)
 - Kod dileme imati vlastite potomke ili pomagati sestri: $K/C > 2$ (0.5/0.25)

2. Primjeri altruizma između srodnika

(A) Kooperacija i upozoravajuće glasanje kod zemljišnih vjeverica i prerijskih pasa

(B) Dijeljenje ženki kod mužjaka tasmanijske kokoše

- Česte su **trojke** (2 mužjaka, često braća + 1 ženka) u kojima je jedan mužjak dominantan, ali dozvoljava parenje i drugom mužjaku
- Pod kojim se uvjetima razvila ova kooperacija?

Tab 10.2. Broj potomaka koje će podići dominantni i podređeni mužjak u ovisnosti o ponašanju dominantnog mužjaka (N_1 – broj potomaka koje podigne par; N_2 – broj potomaka koje podigne trojka)

ISPLATIVOST ZA:	PONAŠANJE DOMINANTNOG MUŽJAKA	
	Kooperativno	Sebično
Dominantnog mužjaka	$\frac{1}{2} N_2$	N_1
Podređenog mužjaka	$\frac{1}{2} N_2$	0

Korist za podređenog mužjaka u tojki koju dobiva zahvaljujući kooperativnom ponašanju dominantnog mužjaka je:

$$K = \frac{1}{2} N_2 - 0$$

Cijena kooperacije koju plaća dominantni mužjak je:

$$C = N_1 - \frac{1}{2} N_2$$

Primjenjujući **Hamiltonovo pravilo**, dominantni mužjak bi trebao biti kooperativan ukoliko je:

$$K \times r \text{ (u odnosu na potomke podređenog mužjaka)} > C \times r \text{ (u odnosu na vlastite potomke)}$$

Razmotrimo dva slučaja:

- a) **Mužjaci nisu srodni** (r u odnosu na potomke podređenog mužjaka = 0)

Dominantni će mužjak kooperirati ako je:

$$\begin{array}{c} \mathbf{0 > \frac{1}{2} (N_1 - \frac{1}{2} N_2)} \\ \mathbf{ili} \\ \mathbf{\frac{1}{2} N_2 > N_1} \end{array}$$

- b) **Mužjaci su braća** (r u odnosu na potomke podređenog mužjaka = $\frac{1}{4}$)

Dominantni će mužjak kooperirati ako je:

$$\begin{array}{c} \mathbf{\frac{1}{4} (\frac{1}{2} N_2) > \frac{1}{2} (N_1 - \frac{1}{2} N_2)} \\ \mathbf{ili} \\ \mathbf{\frac{3}{4} N_2 > N_1} \end{array}$$

Dakle, uvjeti za kooperaciju s bratom su manje strogi nego s nesrodnim mužjakom, jer ukoliko brat mužjaka zbog pomoći proizvede dva ekstra potomka više, to je isto kao da je sam mužjak proizveo jednog potomka (r za vlastite potomke = 0.5; r s dva bratova potomka = $2 \times 0.25 = 0.5$)

3. Kako jedinke prepoznaju srodnike?

- a) **Hamilton (1964)** iznosi teoriju “**alela prepoznavanja**” koji se izražavaju fenotipski i omogućavaju jedinki da prepozna alele koje i sama nosi i da se prema njima odnosi altruistički (**Dawkins** je ovu ideju nazvao “**efekt zelene brade**”)

- b) Druga bi se teorija mogla nazvati “**tretiraj sve u svojoj kući kao srodnike**”

- Ovo pravilo bi, unatoč podvalama (npr. kukavice), ipak osiguralo da se u najvećem broju slučajeva jedinke brinu za svoje potomke ili druge srodnike

c) Učenje tijekom zajedničkog odrastanja sa srodnicima

- **Konrad Lorenz: “imprinting” (“utiskivanje”)** – fenomen opažen kod mladih gusaka
- **Holmes i Sherman (1982)** – pokazali su eksperimentalno da se zemljišne vjeverice koje su odrasle zajedno rijetko bore bez obzira jesu li genetički srodne

II. MUTUALIZAM

- Kooperacija se isplati jer donosi korist i jednoj i drugoj jedinki (obrana teritorija, hvatanje plijena itd.)

III. MANIPULACIJA

- Odnos koji s aspekta **davatelja** može izgledati kao altruizam, ali zapravo može biti manipulacija (prevara) od strane **primatelja** (npr. kod kukavica)

IV. RECIPROCITET (UZAJAMNOST)

- Altruističko ponašanje **davatelja** ne mora uvijek biti odmah naplaćeno, već se može od **primatelja** naplatiti i u budućnosti (čest slučaj u ljudskom društvu gdje je taj odnos reguliran novcem i zakonima)
- Problem ovog odnosa kod životinja je mogućnost prevare

Uvjete pod kojima **reciprocitet** može biti evolucijski stabilan prikazat ćemo pomoću jednog jednostavnog modela:

Zatvorenička dilema (Axelrod i Hamilton, 1981)

- Zamislimo dva igrača u igri u kojoj svaki ima pravo izabrati dvije opcije:

(1) SURADNJA**(2) IZDAJA (SEBIČNOST)**

Tab.10.3. Matrica isplativosti za igrača A (Numeričke vrijednosti u tablici su proizvoljno određene a predstavljaju dobitak u fitnessu od dane interakcije; npr. broj potomaka)

	IGRAČ B	
IGRAČ A	Suradnja	Izdaja
Suradnja	Nagrada za obostranu kooperaciju (R = 3)	Kazna za naivca (S = 0)
Izdaja	Iskušenje za izdajom (T = 5)	Kazna za obostranu izdaju (P = 1)

U čemu je dilema?

- Svakom se igraču, neovisno o izboru drugog igrača, isplati varati, iako je dobitak kada oba igrača varaju manji (iznosi 1) nego kada oba surađuju (iznosi 3)
- Dakle, kooperacija nije ESS, jer će se mutant izdajica brzo proširiti u populaciji
- S druge strane, izdaja je ESS jer mutant kooperator neće u populaciji izdajica ostvariti prednost
- Svaka populacija s jedinkama koje primjenjuju različitu strategiju (neke surađuju, neke varaju) će se na kraju pretvoriti u populaciju čistih izdajica
- Opći uvjeti koji definiraju igru zatvoreničke dileme su:

$$\mathbf{T > R > P > S \quad \text{ i } \quad \mathbf{R > (S + T)/2}$$

Postoji li način da jedinke izbjegnu ovu dilemu i ostvare stabilnu suradnju?

Odgovor: **NE** ukoliko se dva igrača susreću samo jednom u životu (igraju 1 igru)

NE ukoliko igrači igraju više igara ali je broj igara unaprijed poznat

MOŽDA ukoliko uvijek postoji vjerojatnost da će se igrači ponovo sresti

Axelrod (1984) je napravio kompjutersko natjecanje između 62 različite strategije koje su smislili znanstvenici, igrači pokera i hazarderi širom svijeta

ZAKLJUČAK:

Kooperacija temeljena na reciprocitetu se može proširiti u populaciji i postati stabilna uz dva uvjeta:

1. Mora postojati vjerojatnost ponovnog susreta (prevarena jedinka mora imati mogućnost osvete)
2. Da bi reciprocitet bio stabilan vjerojatnost da će se dvije jedinke ponovo susresti mora biti velika (u suprotnom se varanje može isplatiti)

Primjeri reciprociteta u prirodi

(A) Mriješćenje ribe black hamlet (*Hypoplectrus nigricans*) (Fisher, 1980)

- Ova je riba simultani hermafrodit i mrijesti se u parovima gdje svak član para naizmjenice oslobađa malu količinu jaja

(B) Povraćanje krvi kod vampirskih šišmiša (*Desmodus rotundus*) (Wilkinson, 1984)

- Jedinke povraćaju krv i hrane ili svoje srodnike ili nesrodne jedinke koje su njihovi bliski susjedi u odmaralištima
- Da bi se razvio ovaj reciprocitet potrebni su slijedeći uvjeti:

- a) Jedinke moraju biti sposobne prepoznati prevaru (dovoljno ponovljenih interakcija)
- b) Korist od primanja pomoći mora nadmašivati cijenu davanja ($R > S$)

(C) Savezi (zajednice) kod primata; npr. babuni (Packer, 1977)

Poglavlje 11: KOOPERACIJA I POMAGANJE

Stupanj genetičke srodnosti jednak je između roditelja i djece, kao i između braće i sestara i iznosi 0.5

Razlozi zbog kojih je pomaganje potomaka u prirodi češće nego pomaganje braće ili sestara mogu biti različiti:

1. Mladi imaju veću korist od pomoći nego odrasle jedinke
2. Mlade je lakše sa sigurnošću prepoznati kao srodnike
3. Mladi su pristupačniji, ostaju uz roditelje dok se braća/sestre rasprše
4. Braća/sestre imaju više izgleda da budu direktni kompetitori pomagaču u odnosu na njegove potomke (pogotovo kod sporo ili kontinuirano rastućih vrsta, npr riba)
5. Mladi imaju veću vrijednost izraženo kroz očekivanu buduću reprodukciju
6. Kod vrsta kod kojih oba roditelja brinu za mlade, doprinos partnera u podizanju mladih općenito favorizira roditeljstvo u odnosu na pomaganje

GENETIČKE PREDISPOZICIJE I EKOLOŠKE PRISILE

- Osim roditeljske brige, puno je primjera pomaganja koje je usmjereno prema drugim jedinkama
- Pomaganje drugim jedinkama da se reproduciraju (hranjenje i zaštita mladih), čime smanjuju vlastite izgleda za reprodukcijom zabilježeno je kod 200 vrsta ptica i 120 vrsta sisavaca

Postoje dvije glavne kategorije pomagača:

- **Pomagači u gnijezdu (leglu)** – oko 80% vrsta ptica i sisavaca ima ovakve pomagače (par + više mlađih jedinki koje pomažu)
- **Višebrojni partneri u parenju** – nekoliko mužjaka i ženki dijeli leglo

Kako pomaganje može biti favorizirano putem selekcije?

1. Genetičke predispozicije za pomaganje

- Genetička se korist može ostvariti kroz:
 - **indirektnu komponentu fitnessa** – pomaganje bliskih srodnika
 - **direktnu komponentu fitnessa** – mutualizam

2. Ekološke prisile favoriziraju pomaganje kod nekih vrsta, ali ne kod drugih

PRIMJER POMAGANJA KOD PTICA: Floridska grmna šojka (*Aphelocoma coerulescens*)

- Ptice tijekom parenja žive u parovima i oko polovice parova ima pomagače (1-2 godine stare ptice); prosječan broj pomagača po paru je 1.8

(A) Korist koju od pomagača ima jedinka koja se pari

- Parovi s pomagačima podignu više mladih od parova bez pomagača
- Pomagači sudjeluju u dvije vrste aktivnosti:
 - Obrana gnijezda od predatora (upozoravanje na opasnost koje povećava stopu preživljavanja mladih)
 - Hranjenje mladih (osiguraju i do 30% hrane) – povećava preživljavanje roditelja (sa 77 na 85%) što je genetički dobitak za pomagače

(B) Zasićenost okoliša predstavlja ekološku prisilu

- Ukoliko mlada šojka može uspostaviti vlastiti teritorij i pariti se to je za nju najbolje rješenje
- Ali, ako je stanište zasićeno, najbolje je ostati uz roditelje i pomagati (pomaganje je i jedan oblik učenja koji povećava uspjeh ptica kada se budu i same parile)

(C) Mužjaci izvlače korist iz nasljeđivanja prostora za parenje

- Gotovo polovica od preživjelih muških pomagača naslijeđuje dio ili čitav teritorij od roditelja
- Pomaganjem se teritorij povećava

- Korist ženki pomagača je manja jer one ne naslijeđuju teritorij, već se one raspršuju i traže slobodne teritorije (prolagodba protiv parenja u bliskom srodstvu)

Rekapitulirajmo odgovore na neka pitanja:

1. Zašto neke ptice ostaju kod kuće i pomažu?

- a) povećavaju svoje šanse za preživljavanje
- b) šanse za uspješno rasprostranjenje i formiranje vlastitog teritorija su male
- c) u slučaju mužjaka, nasljeđivanje dijela očevog teritorija

2. Pomaganje predstavlja prednost jer:

- a) povećava preživljavanje pomagačevih roditelja (genetička korist)
- b) povećava proizvodnju pomagačevih srodnika (genetička korist)
- c) može rezultirati povećavanjem teritorija što daje šansu pomagačima da i sami dobiju dio teritorija i imaju vlastito potomstvo

PRIMJERI KOD DRUGIH VRSTA

Primjer 1: Crnoledi šakal (*Canis mesomelas*) - Serengeti

- Monogamni parovi imaju 1-3 mlada iz prethodnog okota koji pomažu u hranjenju mladih, stražarenju i upozoravanju na opasnost, igraju se s mladima i uče ih
- Veći broj pomagača ima za rezultat veću stopu preživljavanja mladih

Primjer 2: Riba *Lamprologus brichardi* – jezero Tanganjika

- Mladi ostaju i brane gnijezdo tijekom 2-3 ciklusa parenja roditelja (oko 12 mjeseci), što za rezultat ima veći broj položenih jaja od strane njihove majke

POMAGAČI NISU UVIJEK SRODNICI

Primjer 1: Patuljasti mungos - Serengeti

- Živi u grupama od 9 jedinki (par + podređeni pomagači)
- Pomagači mogu biti potomci para (dakle bliski srodnici mladih) ili imigranti iz drugih skupina (nisu srodnici mladih)
- 15-godišnja studija je ukazala na tri različite strategije:

(A) Nesrodni pomagači

- Moguć je jedino direktni fitness (npr. pomagač može u budućnosti postati dominantni mužjak; pomaganje održava teritorij i grupu; neki od podignutih mladih će u budućnosti pomagati današnjem pomagaču)
- Pomaganje nesrodnike je, dakle, dugogodišnja investicija u pravcu budućeg reproduktivnog uspjeha pomagača

(B) Parenje podređenih

- Dominantne jedinice dozvoljavaju parenje starijim pomagačima, jer je korist još uvijek veća nego u slučaju da ovi napuste grupu
- Naime, kako pomagači stare, ostajanje kod kuće i pomaganje se sve manje isplati (stariji pomagači mogu preuzeti neku grupu i postati dominantni; srodnost s mladima koje pomažu je sve manja)

(C) Pseudotrudnoća

- Mlađe ženke pomagači se ponekad pare i ulaze u tzv. **pseudotrudnoću**; tj. Ne rađaju ali daju mlijeko kojim hrane potomke dominantnog para
- One su u pravilu vrlo blisko srodne potomcima dominantnog para ($r = 0.36$) pa je za njih pomaganje genetički korisnije nego parenje u statusu podređenih

Primjer 2: Ribe vlasuljače (*Amphiprion akallopisos*)

- Ove ribe brane vlasulje kao važan resurs za uspješnu reprodukciju
- Česti su nesrodni pomagači koji pomaganjem plaćaju dozvolu da ostanu na teritoriju

Primjer 3: Vodomar

- Imaju dvije vrste pomagača:
 - **Primarni pomagači** – obično jedan u gnijezdu i on je 1-3 godina star mužjak potomak iz jednog od zadnjih parenja
 - **Sekundarni pomagači** – također mužjaci, ali koji nisu srodni s parom

- Par prihvaća sekundarne pomagače jedino ukoliko njihovo pomaganje pruža dovoljnu prednost za par (npr. prihvaćaju ih u područjima gdje je hrana oskudna, dok ih u bogatim područjima tjeraju)

ALTERNATIVNA HIPOTEZA ZA EVOLUCIJU POMAGANJA

- **Jamieson i Craig (1987)** negiraju tezu da se “geni za pomaganje” šire u populaciji putem **kin selekcije**, već tvrde da je pomaganje usputan nusprodukt “**privremenog pravila**” u kontekstu roditeljske brige
- Glavna teza ove ideje je da pomaganje koje povećava fitness ne mora samo po sebi biti favorizirano selekcijom. Selekcija može favorizirati gruba privremena pravila koja mogu uzrokovati pomaganje
- S obzirom da je pomaganje često usmjereno prema srodnim jedinkama, teško je vjerovati da je ono nusprodukt

KONFLIKTI UNUTAR GRUPA

- Pomagači i dominantni par mogu imati konfliktne interese (primjer kod vodomara) što može značajno utjecati na fitness
- Prikazat ćemo to kroz dva primjera:

Primjer 1: Ptica ani (*Crotophaga sulcirostris*)

- Žive u grupama od 1-4 monogamna para koja imaju zajedničko gnijezdo i zajednički brane teritorij
- Ženke pokušavaju izgurati iz gnijezda tuđa jaja i to rade dok ne izlegu vlastita (ne mogu razlikovati svoja od tuđih)
- Dominantna ženka zadnja leže jaja, dok podređene ženke to rade kasnije
- Podređene ženke imaju nekoliko taktika za povećanje preživljavanja svojih jaja:
 1. ležu više jaja od dominantnih ženki
 2. čekaju 2-3 dana između izlijeganja dvaju jaja
 3. proizvode “kasna jaja” nakon što je inkubacija već počela
 4. iniciraju raniju inkubaciju, što zaustavlja leženje kod dominantne ženke

- Unatoč ovim taktikama, obično sva jaja dominantne ženke prežive, dok od podređenih ženki preživi manje od 50% jaja

Primjer 2: Žirov dijetlić (*Melanerpes formicivorus*)

- Konflikt između ženki u grupi može se događati i onda kada su te ženke bliski srodnici

PODJELA POSLA I SPECIJALIZIRANI POMAGAČI

- Pomaganje kod većine životinja nije nešto što će jedinke raditi čitav život i na što su specijalizirane
- Iznimka su socijalni kukci, ali i jedan kralježnjak – **goli krtičji štakor (*Heterocephalus glaber*)**
- Ovaj mali, neugledni, bezdlaki, ružičasti, slijepi sisavac koji se hrani korjenjem i gomoljima živi ispod zemlje u kolonijama do 80 jedinki u kojima se razmnožava samo jedan par
- Jedinke koje se ne pare se razvijaju u dvije forme: **male** koje kopaju tunele i traže hranu; **velike** koje stražare uz ženku i pomažu oko mladih
- Ženka kemijskim putem kontrolira koloniju

Poglavlje 12: ALTRUIZAM KOD SOCIJALNIH KUKACA

PARADOKS SOCIJALNIH KUKACA

- Kod socijalnih kukaca se razvilo takvo samožrtvovanje da je veliki broj jedinki potpuno sterilan i čitav život provodi u pomaganju reprodukcije drugih jedinki – to je u suprotnosti s glavnom svrhom prirodne selekcije a to je postizanje maksimalnog protoka gena u slijedeće generacije (**Darwin je ovo ponašanje u životu socijalnih kukaca smatrao fatalnim za svoju teoriju prirodne selekcije**)
- **Kako se mogao razviti takav oblik altruizma u kojem se altruist nikada ne razmnožava!**

DEFINICIJA SOCIJALNIH KUKACA

- Ono čime ćemo se baviti u ovom poglavlju su tzv: **eusocijalni kukci**
- Da bi vrstu nazvali eusocijalnom trebaju biti ispunjena 3 uvjeta:
 1. Suraduju u brizi za mlade i u tome sudjeluje veliki broj jedinki
 2. Imaju sterilne **kaste**
 3. Imaju preklapajuće generacije
- Eusocijalnost se javlja kod tri reda kukaca: **Hymenoptera (mravi, pčele, ose); Isoptera (termiti) i Homoptera (aphidi)**
- Na Zemlji živi više od 12000 vrsta eusocijalnih kukaca (više od svih vrsta ptica i sisavaca zajedno)
- Eusocijalne kukce karakteriziraju:
 - Velike kolonije (kolonija afričkog mrava može imati i do 22 milijuna jedinki koji teže oko 20 kg)
 - Dobro razvijena komunikacija (“ples” kod pčele)
 - Morfološki razvijene različite kaste (vojnici, radnici itd)

KAKO SE RAZVILA EUSOCIJALNOST

- Postoje dvije hipoteze o tome kako se razvila eusocijalnost (svaka od njih uključuje određenu genetičku predispoziciju i ekološku prisilu)

1. HIPOTEZA: Ostati kod kuće i pomagati

(A) Ekološke prisile



- Dva su glavna ekološka faktora koja mogu favorizirati ostajanje kod kuće:
 1. Obrana jaja i ličinki od predatora
 2. Izgradnja gnijezda
 3. Kod termita postoji i treći razlog a taj je prenošenje simbiotskih protozoa s generacije na generaciju

(B) Genetičke predispozicije

1. Indirektni fitness
2. **Charnov (1978)** je pokazao da tu ima više od toga: Majka ima genetički dobitak, a djeca nemaju genetički gubitak, pa su “dobrovoljne” žrtve majčina “nagovora”

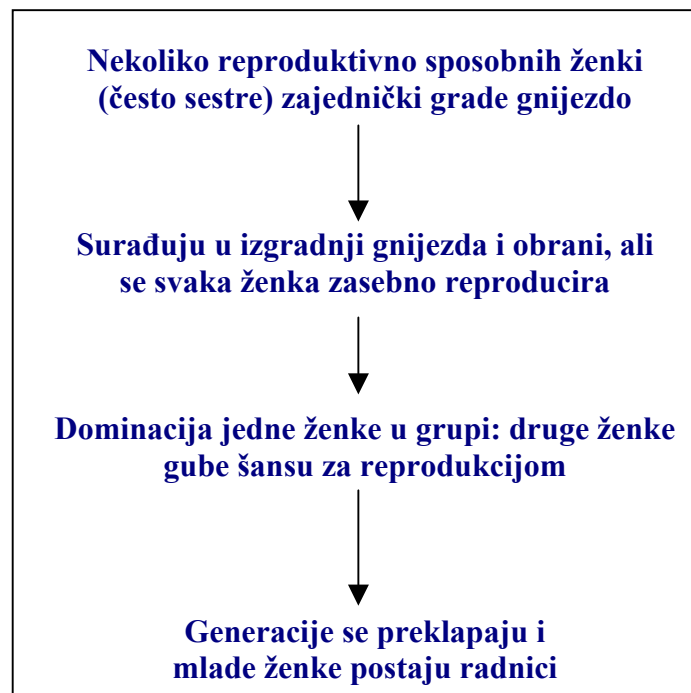
Alexander (1974) je razvio hipotezu “**RODITELJSKE MANIPULACIJE**”:

- U sezoni ima dovoljno vremena za podizanje dvaju legla. Zamislimo dvije opcije:
 1. Kraljica podiže prvo leglo, a zatim umire, pa drugo leglo podižu njene kćeri: dakle, maladi s kraja sezone su kraljičini unuci i s njom su u srodstvu **$r = 0.25$**
 2. Kraljica podiže oba legla, a kćeri iz prvog legla ostaju kod kuće i pomažu kod drugog legla: mladi su sada kraljičina djeca (**$r = 0.5$**)

- Dakle, kod kraljice postoji snažna selekcija u pravcu “nagovaranja” kćeri da ostanu (time udvostručava svoj genetički udio u slijedećoj generaciji) dok kćere, što je bitno, ne gube ništa (podizali svoju djecu ili svoju braću i sestre **r** je uvijek **0.5**)

2. HIPOTEZA: Dijeljenje gnijezda

- U mnogim tropskim područjima gnijezdo ne formira jedna kraljica već grupa jedinki koje surađuju (te su jedinke često sestre, ali nije obavezno)



(A) Ekološke prisile

- Obrana od parazita i predatora, te gradnja gnijezda
- Dijeljenje gnijezda se može dogoditi i slučajno (dvije ose podijele istu rupu za gniježđenje)

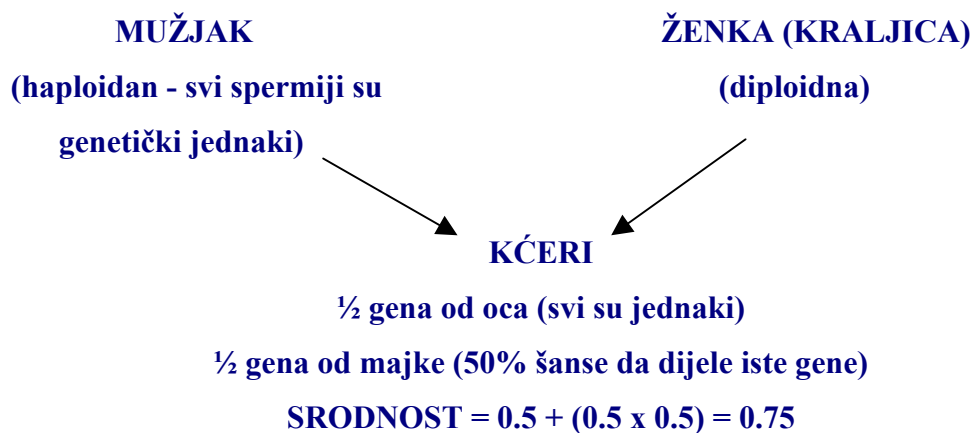
(B) Genetičke predispozicije

- Ukoliko se radi o sestrama, ženka koja pomaže ostvaruje indirektnu genetičku korist kroz sestrine potomke
- S obzirom da u formiranju kolonije češće sudjeluju sestre, to upućuje na mogućnost prepoznavanja preko genetički definiranog mirisa

HAPLODIPLOIDIJA I ALTRUIZAM

Haplodiploidija je bitna genetička predispozicija za formiranje **sterilnih kasta** koju je kod Hymenoptera prvi uočio **Hamilton (1964)**

HAPLODIPLOIDIJA je fenomen da se mužjaci razvijaju iz neoplođenih jaja (haploidni su), a ženke iz normalnih oplođenih jaja (diploidne su)



- Dakle, zbog haplodiploidije su sestre bliže srodne nego inače, pa sterilna ženka – radnik može izvući veću genetičku korist odgajajući svoje reproduktivne sestre nego da sama proizvodi kćeri

Tab. 13.2. Stupanj srodnosti između bliskih srodnika kod haplodiploidnih vrsta (koeficijenti vrijede pod uvjetom da je kolonija formirana od jedne kraljice koja se parila samo jedanput)

	Majka	Otac	Sestra	Brat	Sin	Kćer	Rođak
ŽENKA	0.5	0.5	0.75	0.25	0.5	0.5	0.375
MUŽJAK	1	0	0.5	0.5	0	1	0.25

- To je razlog zbog kojeg kod Hymenoptera samo ženke pomažu u podizanju sestara (mužjak je sa sestrom u srodstvu 0.5, a ženka s bratom 0.25)
- Kod termita su ženke i mužjaci jednako srodni sa svojom braćom i sestrama pa oba spola mogu postati sterilni radnici
- Kod Homoptera postoji nespolno razmnožavanje pa cijela kolonija funkcionira kao jedan organizam

Konflikt između radnika i kraljice preko omjera spolova

- Hamiltonova teorija predviđa postojanje konflikta interesa između radnika i kraljice:
- Za mladu je ženku bolje ostati kod kuće i odgajati sestre (srodnost = 0.75), ali to pretpostavlja da će kraljica proizvoditi potomke za nju, dakle biti gubitnik time što je “osuđena” da ima vlastite potomke
- Dakle, što će činiti kćere ovisi o tome što će činiti kraljica:

1. Kako na stvari “gleda” kraljica

- Ona je u jednakoj srodnosti sa svim sinovima i kćerima ($r = 0.5$), pa će ona **investirati jednako** u reproduktivne jedinice obaju spolova
- U tom slučaju radnici provode život u odgajanju jednakog broja braće ($r = 0.25$) i sestara ($r = 0.75$), pa je njihove prosječna srodnost s braćom/sestrama koje odgajaju 0.5 (isto kao da su imali svoje vlastite potomke)

2. Kako na stvari “gledaju” radnici

- Dakle, da bi radnici imali genetičku korist id toga što ostaju kod kuće i pomažu, oni bi trebali odgojiti više reproduktivnih sestara (kraljica) nego reproduktivne braće (trutova)
- Ukoliko odgoje previše sestara to će za posljedicu imati veći reproduktivni uspjeh trutova
- Pokazalo se da je stabilan omjer spolova za radnike 3:1 u korist reproduktivnih ženki, jer to točno kompenzira činjenicu da srodnost između braće iznosi 1/3 srodnosti između sestara (dakle, radnik očekuje da dobije tri nečaka/nečake od svog brata na svakog nečaka/nečaku od svoje sestre)

Dakle, bit konflikta interesa između radnika i kraljice, izraženog kroz omjer spolova je u tome što kraljica preferira jednako ulaganje u muške i ženske reproduktivne potomke, dok radnici preferiraju omjer spolova od 3:1 u korist ženskih reproduktivnih potomaka.

TKO U TOM KONFLIKTU POBJEĐUJE?

Testiranje konflikta između kraljice i radnika

- Istraživanja kod 21 vrste mravi su pokazala da je prosječni omjer ulaganja znatno bliži omjeru 3:1, nego 1:1 (**Trivers i Hare, 1976**)

- U kontroli omjera spolova najvjerojatnije kraljica i radnici dijele moć:
 - **Kraljica** je u poziciji da bira spol tako što će neka jaja oploditi a neka ne sa pohranjenom spermom
 - **Radnici** manipuliraju s mladima i mogu selektivno ubijati mužjake
- Druga teorija iskrivljeni omjer spolova u korist ženki objašnjava lokalnom kompeticijom za parenjem (**Alexander i Sherman, 1977**)
- Naime, prema Fisherovoj teoriji, jednako ulaganje u spolove ne vrijedi ukoliko postoji kompeticija između braće za parenje (majci se onda isplati proizvesti puno kćeri i malo sinova koji će ih oploditi)

Konflikt između radnika

- Kod mnogih vrsta radnici mogu polagati neoplođena jaja koja su haploidna i razvijaju se u trutove

(A) Kraljica se pari jedanput

- Radnik koji leže jaja će preferirati svoje sinove ($r = 0.5$) u odnosu na svoju braću ($r = 0.25$)
- Isto će tako i drugi radnici preferirati sinove svoje sestre ($r = 0.375$) u odnosu na svoju braću ($r = 0.25$)
- To ne odgovara kraljici (ona preferira svoje sinove; $r = 0.5$, u odnosu na sinove svojih kćeri; $r = 0.25$), pa ona pomoću različitih mehanizama spriječava polaganje jaja kod radnika

(B) Kraljica se pari više puta

- To mijenja srodnost između sestara sa $r = 0.75$ na $r = 0.25$ (polusestre), pa je srodnost radnika sa sestrim sinovima sada 0.125 umjesto 0.375
- U toj situaciji radnici preferiraju kraljičine sinove (dakle, svoju braću; $r = 0.25$) u odnosu na sinove svojih sestara (svoje nečake; $r = 0.125$)
- Dakle, radnici neće biti spriječeni u leženju jaja samo od strane kraljice, već i od strane drugih radnika (istraživanja kod pčela su pokazala da radnici selektivno uništavaju jaja svojih polusestara, a brinu se za svoju mlađu braću)

HAPLODIPLOIDIJA I PORIJEKLO EUSOCIJALNOSTI

- Kod diploidnih je životinja srodnost između braće i sestara 0.5 (dakle, isplati se pomagati kada je omjer između koristi i cijene $K > 1$)
- Kod haplodiploidnih Hymenoptera je prosječna srodnost između radnika i njegove reproduktivne braće/sestara veća od 0.5 (dakle, granična vrijednost za K ovdje može biti manja od 1)

PRIMJER: kod omjera spolova 3:1 u korist ženki, prosječna srodnost ženke s njenom reproduktivnom braćom/sestrama iznosi:

$$(\frac{3}{4} \times \frac{3}{4}) + (\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}) = \frac{5}{8}$$

$$K = 1/2 / \frac{5}{8} = 4/5$$

Dakle, dovoljno je za svakih 5 žrtvovanih vlastitih potomaka odgojiti 4 sestre/brata pa da se pomaganje isplati

- Ovakvo je rezoniranje doduše pojednostavljeno s obzirom da je kod omjera spolova 3:1 u korist ženki očekivani reproduktivni uspjeh mužjaka 3 puta veći u odnosu na ženke

PRIMJER: Ako je omjer spolova u populaciji kao cjelini 3:1 u korist ženki:

1. Za pomaganje u odgajanju braće/sestara:

$$(\frac{3}{4} \times 1 \times \frac{3}{4}) + (\frac{1}{4} \times 3 \times \frac{1}{4}) = \frac{12}{16}$$

ŽENKA MUŽJAK

2. Za odgajanje vlastitih potomaka:

$$(\frac{3}{4} \times 1 \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{4} \times 3 \times \frac{1}{2}) = \frac{12}{16}$$

ŽENKA MUŽJAK

Dakle,

$K = 12/16 / 12/16 = 1$, što je isto kao i kod diploidnih vrsta

- Dakle, kada je **omjer spolova u čitavoj populaciji 3:1**, tada haplodiploidija ne daje prednost jedinki koja se odluči na pomaganje

PITANJE: Može li onda haplodiploidija u kombinaciji s iskrivljenim omjerom spolova favorizirati pomaganje?

ODGOVOR: To je moguće onda kada je omjer spolova iskrivljen u korist ženki u gnijezdu, ali ne i u populaciji u cjelini (MOŽE LI SE TAKVA SITUACIJA RAZVITI?)

Jon Seger (1983) je pokazao da se to može dogoditi:

Uzrok: “Parcijalni dvostruki ciklus” - Specifični životni ciklus utvrđen kod nekih Hymenoptera

- Ovdje mužjaci iz prve generacije imaju priliku da se pare s dvije generacije ženki, pa su oni puno vrijedniji svojim majkama (kao strojevi za pravljenje unuka) nego ženke iz prve generacije
- Dakle, ženke proizvode prvu generaciju s iskrivljenim omjerom spolova u korist mužjaka
- Međutim, u drugoj su generaciji vrijednije ženke, pa se majkama isplati imati iskrivljeni omjer potomaka u korist ženki

RODITELJSKA MANIPULACIJA ILI PREDNOST ZA KĆER?

- Prema **Segerovoj** hipotezi potomci ostaju kod kuće i pomažu zbog toga što je omjer spolova u gnijezdu, relativno prema cijeloj populaciji, pomaknut u korist ženki. To mijenja kritičnu vrijednost za K od 1 na nešto nižu (kod omjera spolova 3:1, K se mijenja sa 1 na 4/5)

VAŽNOST DEMOGRAFIJE

- Ukoliko kraljica koja je sama uquine tijekom podizanja legla, uginut će i potomci koji ovise o njenoj brizi
- Ukoliko je kraljica dio grupe, potomci neće uginuti, pa će time njen reproduktivni uspjeh biti povećan

USPOREDBA KRALJEŽNJAKA I KUKACA

- Iako, osim golog štakora, kod kralježnjaka ne postoje primjeri vrsta kod kojih su se razvile sterilne kaste, između eusocijalnosti kod kukaca i pomaganja kod kralježnjaka ipak postoji niz sličnosti:
 - Kooperativno gniježđenje kod kukaca i ptica
 - Slične ekološke prisile
- Postoje i velike razlike koje mogu biti ekološke i genetičke prirode:
 - Pomaganje kod kralježnjaka je dio dugoročne strategije (preuzimanje teritorija ili spolnog partnera u budućnosti) kakva kod kratkoživućih kukaca ne postoji
 - Razlike u genetičkoj predispoziciji u pravcu steriliteta su velike (haplodiploidija i nespolno razmnožavanje kod kukaca, što kod kralježnjaka nije poznato)
 - Kod termita nema haplodiploidije, ali postoje drugi genetički faktori koji mogu favorizirati eusocijalnost:
 - **Cilusi inbreedinga (parenja u bliskom srodstvu) povećavaju homozigotnost**, a srodnost između potomaka dvaju homozigotnih roditelja je **1**
 - **Povezanost genoma** – kod nekih je vrsta značajan dio genoma vezan za spolni kromosom, što srodnost između braće/sestara podiže iznad **0.5**

Poglavlje 13: EVOLUCIJA I EKOLOGIJA SIGNALA

- Većina aktivnosti kao što su privlačenje ženke, odbijanje predatora, upozoravanje na otrovnost, moljenje hrane itd. uključuje **komunikaciju** među jedinkama
- Za komunikaciju jedinke koriste specijalno dizajnirane **signale** ili **pokazivanja (izglede)**
- Signal ili pokazivanje (izgled u svrhu davanja poruke) jedne jedinke (**aktor**) na neki način modificira ponašanje druge jedinke (**reaktor**)
- Odgovor reaktora može biti
 - a) trenutačan i očit
 - b) suptilan i teško uočljiv
 - c) vremenski odgođen
 - d) kontinuiran (događa se cijelo vrijeme)

KOMUNIKACIJA je proces u kojem aktor koristi specijalno dizajnirane signale ili pokazivanja da bi modificirao ponašanje reaktora

EKOLOŠKI PRITISCI I KOMUNIKACIJA

- Vrsta signala (**komunikacijski kanal**) ovisi o prirodi staništa i zahtjevima koja takva staništa postavljaju pred svoje stanovnike:

Tab. 13.1. Tipovi signala i njihove karakteristike (Prema: Alcock, 1984)

KARAKTERISTIKA	Kemijski	Zvučni	Vizualni	Taktilni
Raspon	Velik	Velik	Srednji	Mali
Brzina promjene	Spora	Brza	Brza	Brza
Otpornost na zapreke	Dobra	Dobra	Slaba	Slaba
Lociranje objekta	Varijabilna	Srednja	Visoka	Visoka
Energetska cijena	Niska	Visoka	Niska	Niska

1. Komunikacija kod mravi (način prehrane uvjetuje tip signala)

- a) **Rod *Leptothorax*** – hrane se mrtvim kornjašima
 - kemijski signal na abdomenu (“trčanje u tandemu”)
- b) **Rod *Solenopsis*** – hrane se velikim živom kukcima
 - koriste kemijski signal (miris) za regrutiranje većeg broja pomagača
- c) **Vrste koje se hrane dugotrajnim ili obnovljivim tipovima hrane**
Rod *Atta* (sjekači listova); **Rod *Pogonomyrmex*** (jedači sjemenki)
 - koriste iste signale vrlo dugo (tjednima, pa i godinama); npr dugotrajne mirise, bušenje puta kroz vegetaciju (tragovi)

2. Ptice

- Struktura staništa i meteorološki uvjeti utječu na slanje zvučnih signala kod ptica

Tab. 13.2. Razlike u zvučnim signalima između šumskih i livadnih ptica Paname
(Prema: Morton, 1975)

STANIŠTE	Frekvencija pjeva (kHz)	Postotak čistih tonova	Raspon frekvencija (kHz)
Šumsko (ispod krošnj)	2.2	87	1.5
Livadno	4.4	33	3.5

- U više je krajeva svijeta (Andora, Turska, Meksiko, Kanarski otoci) lokalno stanovništvo razvilo neobičan jezik zvižduka pomoću kojega se sporazumijevaju na velike udaljenosti

3. Primati

- Jedna vrsta primata, **mangabey (*Cercocebus albigena*)** proizvodi različite zvukove za komunikaciju na malim i velikim udaljenostima

REAKTORI I DIZAJN SIGNALA

1. Kako su se signali razvili (“Pokret namjere”)

- Signali i pokazivanja životinja se često čine bizarnima (cerenje majmuna, markiranje mokrenje, smješni pokreti ptica pri udvaranju itd.)
- Mnogi su se signali razvili kao uzgredan (slučajan) pokret **aktora** koji je informativan za **reaktora**
- Selekcija je favorizirala **reaktore** koji su bili sposobni predvidjeti buduće ponašanje **aktora** (npr. kešenje zubi prije napada), ali i **aktora** koji će npr. kesiti zube kao način brzog tjeranja reaktora

2. Kako su signali bili modificirani tijekom evolucije: “Ritualizacija”

- Signali su se dalje razvijali u pravcu povećanja njihove efikasnosti
- Razvitak **ritualizacije** (ponavljanje signala do stereotipa) u pravcu poboljšavanja njihovih signalizirajućih funkcija (što često dovodi do preuveličavanja nekih karakteristika kao rezultata spolne selekcije)

3. Hipoteze o evoluciji dizajna signala

(A) Redukcija dvosmislenosti

- Ritualizirani signal kroz svoje uveličavanje, stereotipnost i ponovljivost smanjuje mogućnost pogrešnog shvaćanja poruke

(B) Manipulacija

- Ritualizacija se može promatrati i na drugi način, kao rezultat evolucijske “utrke” između aktora i reaktora
- Prema tome, aktor može i manipulirati s ponašanjem reaktora i obrnuto (“evolucijska trka u naoružanju” a njen rezultat je ritualizacija koju opažamo)

(C) Poštenje (iskrenost)

- Bitno svojstvo preuveličanog izgleda je da je on skup (zapravo je hendikep) i mogu ga ostvariti samo zdravi i kvalitetni mužjaci
- Rezultat evolucijske trke u naoružanju je taj da samo iskreni signali mogu opstati (**Zahavi, 1979, 1987**)

- Zahavijeva hipoteza da signali ukazuju na kvalitetu jedinke koja ih šalje imaju 3 glavne značajke:
 - Signali su pouzdani
 - Pouzdanost se održava cijenom signalizacije
 - Mora postojati direktna veza između dizajna signala i kvalitete koja se signalizira

DOKAZI ZA SIGNALNE KOJI DANAS POSTOJE

1. Primjer manipulativnog signaliziranja ili blefiranja kod bogomoljkinog raka (*Gonodactylus bredini*)

- Blefira u vrijeme presvlačenja (pogotovo ako je protivnik manji)

2. Primjer poštenog signaliziranja kod Thompsonove gazele

- Skakanje uvis u prisustvu predatora – iskreni signal o snazi i brzini gazele

3. Psihologija primatelja: Tungara žaba i riba mač

- Sposobnost reaktora da detektira i prepozna signal obično se naziva “**psihologija primatelja**”
 - a) Ženke kod dviju vrsta Tungara žaba (rod *Physalaemus*) preferiraju mužjake koji se glasaju na frekvenciji od 2.1 kHz, ali samo mužjaci jedne vrste to mogu
 - b) Ženke kod dviju vrsta ribe mač (rod *Xiphophorus*) preferiraju mužjake koji imaju produžene repove u obliku mača, ali to imaju samo mužjaci jedne vrste

Pitanje: ZAŠTO?

Odgovor 1. – evolucijski pomak (nije bilo dovoljno vremena za genetičke varijacije kod dane vrste)

Odgovor 2. – prevelika cijena za danu vrstu

VARIJABILNOST SIGNALA I INFORMACIJA

- S obzirom da životinjski signali nose jednostavne poruke: “**Gladan sam**”, “**Kloni me se**” itd, iznenađuje varijabilnost tih poruka
- Često postoji više vrsta signala za istu poruku (npr. ptica arktička skua pokazuje 11 različitih signala koji imaju prijeteću funkciju)
- U pravilu postoji korelacija između efikasnosti signala i njegove cijene

SIGNALIZIRANJE, MANIPULACIJA I ŽIVOTINJSKI UM

- Jedna vrsta majmuna (*Cercopithecus aethiops*) ispušta različite krikove da bi grupu upozorio na različite vrste predatora (leopard, zmija itd.)
- Ukoliko je majmun osamljen ili dosta udaljen od grupe, manje je vjerojatno da će se oglasiti (“**efekt publike**”)
- Ponekad majmun uputi lažno upozorenje (npr. da se približava leopard), kako bi odvratio drugog mužjaka da se priključi grupi (**namjerna manipulacija**)
- Majmuni mogu naučiti da ne reagiraju na upozoravajuće glasanje koje nije dobro izvedeno