

# Briga za mlade kod životinja

---

Lučić, Magdalena

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:181:480967>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-15**



**ODJEL ZA  
BIOLOGIJU**  
Sveučilište Josipa Jurja  
Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

[Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek](#)



Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Magdalena Lučić

**Briga za mlade kod životinja**

Završni rad

Osijek, 2019.

**Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku**

**Odjel za biologiju**

**Preddiplomski sveučilišni studij Biologija**

**Znanstveno područje:** Prirodne znanosti

**Znanstveno polje:** Biologija

### **Briga za mlade kod životinja**

Magdalena Lučić

**Rad je izrađen:** Odjel za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

**Mentor:** doc.dr.sc. Mirta Sudarić Bogojević

#### **Sažetak:**

Razvitak brige za mlade pruža mladima veću šansu za preživljavanje iako zahtjeva puno energije i vremena. Postoji nekoliko tipova brige za mlade, svaki je specifičan i prilagođen pojedinoj vrsti. Kod većine ptica prevladava monogamija jer oba roditelja mogu nahraniti dvostruko više mladih nego jedan roditelj, i mužjak i ženka će povećati svoj reproduktivni uspjeh tako što će zajedno brinuti za mlade. U sisavaca ženke su još više predodređene brinuti za mlade, pa prevladava poliginija. Mladi često imaju produljeno razdoblje razvijanja unutar ženke za koje vrijeme mužjaci mogu pripomoći u brizi za mlade.

**Jezik izvornika:** hrvatski

**Ključne riječi:** sisavci, ptice, monogamija, poliginija

**Rad je pohranjen u:** na mrežnim stranicama Odjela za biologiju te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu.

**BASIC DOCUMENTATION CARD**

**Bachelor's thesis**

**Josip Juraj Strossmayer University of Osijek**

**Department of Biology**

**Bachelor's thesis**

**Undergraduate university study programme in Biology**

**Scientific Area:** Natural Science

**Scientific Field:** Biology

**Animal parental care**

Magdalena Lučić

**Thesis performed at:** Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

**Supervisor:** Mirta Sudarić Bogojević, PhD, assistant professor

**Abstract:**

Evolution of parental care provides better chance of survival even though it requires a lot of energy and time. There are several types of parental care each specific and adjusted to a particular species. The most common type among most birds is monogamy because both parents are able to feed twice as much as one parent so male and female will increase their reproductive success by providing care together. In mammals, females are more predetermined to care for the youngs so most mammals are polygyny. The youngs often have extended time developing inside mothers so in that time males can provide any help.

**Original in:** Croatian

**Key words:** birds, mammals, monogamy, polygyny

**Thesis deposited in:** on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

## **SADRŽAJ**

<b>1. UVOD</b> .....	1
<b>2. ZAŠTO JEDAN SPOL VIŠE BRINE NEGO DRUGI</b> .....	3
<b>2.1. Tko bi trebao brinuti za mlade</b> .....	4
<b>2.2. Koliko bi svaki roditelj trebao brinuti</b> .....	7
<b>3. SUSTAVI RAZMNOŽAVANJA</b> .....	9
<b>3.1. Monogamija</b> .....	9
<b>3.1.1. Monogamija kod ptica</b> .....	9
<b>3.1.2. Monogamija kod sisavaca</b> .....	12
<b>3.2. Poligamija</b> .....	13
<b>3.2.1. Poliginija kod ptica</b> .....	13
<b>3.2.2. Poliginija kod sisavaca</b> .....	16
<b>3.2.3. Poliandrija kod ptica</b> .....	17
<b>3.2.4. Poliandrija kod sisavaca</b> .....	19
<b>3.2.5. Poligiandrija kod ptica</b> .....	20
<b>3.2.6. Poligiandrija kod sisavaca</b> .....	21
<b>4. ZAKLJUČAK</b> .....	23
<b>5. LITERATURA</b> .....	24

## 1. UVOD

Briga za mlade definira se kao bilo koji oblik roditeljske brige za mlade nakon njihovog rođenja. Briga mladima povećava šansu za preživljavanje, a roditeljima može ponekad donijeti više štete nego koristi. Imamo različite oblike roditeljske brige koji ovise o mjestu lijanja jaja, količini dostupne hrane, smještaju i zaštiti mladih. Razlog brojnih oblika roditeljske brige je prilagodba na jedan ili više ekoloških izazova, te utječu na stvaranje životne povijesti u životinja i njihove reproduktivne strategije. Ekologija i životna povijest vrste određuju prednosti i mane brige o mladima i vjerojatnost da se održi i evolira. Tradicionalno brigu za mlade proučavamo kod životinjskih vrsta kojima je ona prirodno izražena i vrlo dobro razrađena. Takva briga je prirodno evolucijski izražena kod ptica i sisavaca. Kod ptica oba roditelja nekoliko stotina puta u danu putuju tragajući za hranom kako bi nahranili svoje mlade, a kod sisavaca ženke hrane mlade s visoko nutritivnim i metabolički skupocjenim mlijekom.

Clutton-Brock (1991) objavio je jednu od prvih opsežnih zbirki u kojoj detaljno opisuje različite oblike brige i raspodjelu tih oblika po taksonomskim grupama. Na primjer raznovrsni gmazovi (*Reptilia*), ribe (*Pisces*), kukci (*Insecta*), paučnjaci (*Arachnida*), mekušci (*Mollusca*), ramenonošci (*Brachiopoda*) te mahovnjaci (*Bryozoa*) hrane svoje nerazvijene embrije preko strukture slične placenti koja se pojavljuje u sisavaca. Također postoji i mali broj vodozemaca (*Amphibia*), riba (*Pisces*), kukaca (*Insecta*), paučnjaka (*Arachnida*), rakova (*Crustacea*) i pijavica (*Hirudinea*) kod kojih roditelji svoje mlade nakon što se izlegu ili okote opskrbljavaju hranom kao u ptica.

Unutar životinjskog carstva jednostavniji oblici brige su šire rasprostranjeni i istraženi. Omogućavaju važan uvid u porijeklo evolucije i kasnije u modifikacije same brige za mlade. Relativno jednostavni oblici brige za mlade se konstantno otkrivaju, što je dokazano nedavnim izvještajima o dubokomorskoj lignji (*Gonatus onyx*) kod koje ženka čuva embrije tako što ih zadržava unutar svojih tentakula. A kod beznožaka (*Boulengerula taitanus*) primijećeno je da se mladi hrane na način da gule i jedu vanjski sloj majčine kože bogate nutrijentima (Kölliker, Smiseth i Royle 2012).

U prirodi postoji ogromna raznovrsnost u oblicima brige koju pružaju roditelji tako što povećavaju fitness kod mladunaca. Fitness ili adaptivna vrijednost je mjera reproduktivne sposobnosti jedinke u odnosu na drugu jedinku. Različiti oblici brige mogu se razumjeti kao adaptacije za nošenje s jednom ili više ekoloških opasnosti poput predatora, parazita i nestašica hrane.

Najosnovniji i najrašireniji oblik brige je opskrba gameta (jaja) s dodatnim nutrijentima poput proteina i lipida u količini većoj nego što je neophodna za uspješnu oplodnju. U pravilu, ovaj oblik brige pružaju ženke jer one u odnosu na mužjake produciraju veće gamete. No, ipak mužjaci nekih vrsta mogu pripomoći u opskrbljivanju gameta u vidu svadbenih darova koje daruju ženkama.

Polaganje jaja, izbor mjesta gniježdenja te gradnja gnijezda ubrajaju se u brigu za mlade pod uvjetom da takvo ponašanje povećava fitness kod mladunčadi. Izgradnja gnijezda i jazbina je široko rasprostranjena i kod kralježnjaka i kod beskralježnjaka. Osim zaštite od predatora, gnijezda i jazbine omogućavaju roditeljima da poboljšaju interakciju s mladima. Tome uzrok je prostorna agregacija koja je važan faktor u evoluciji roditeljske brige.

Napredniji oblici brige za mlade uključuju prisutnost jaja ili mladih i njihovo opskrbljivanje hranom. U takvim naprednim oblicima brige roditelji ostaju s jajima ili mladima na fiksnoj (ustaljenoj) lokaciji gdje ih štite od prirodnih neprijatelja te ukoliko je to potrebno vrlo lako premjeste na drugu lokaciju (Kölliker, Smiseth i Royle 2012).

## 2. ZAŠTO JEDAN SPOL VIŠE BRINE NEGO DRUGI

Raspodjela brige za mlade kod mužjaka i ženki prikazana je na primjeru riba Teleostei kod kojih su rezultati pokazali da je briga ženki za mlade najučestalija kod unutarnje oplodnje (86 %), a briga mužjaka za mlade je najučestalija kod vanjske oplodnje (70 %).

Tablica 1. Raspodjela brige za mlade kod mužjaka i ženki na primjeru riba Teleostei (preuzeto i prilagođeno prema Gross i Shine 1981)

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

Gross i Shine (1981) predstavljaju hipoteze na temelju objavljenih radova kako bi objasnili zašto način oplodnje utječe na to koji će spol brinuti za mlade.

**Prva hipoteza** kaže da vanjska oplodnja pruža veću sigurnost pri utvrđivanju očinstva. Trivers (1972) predložio je da će sigurnost očinstva biti određena načinom oplodnje. Pošto se vanjska oplodnja događa u vrijeme polaganja jaja očinstvo će biti pouzdanije nego kod unutarnje oplodnje kod koje dolazi do kompeticije spermija koji će prvi oploditi jajnu stanicu. Prema ovoj hipotezi, kod unutarnje oplodnje mužjak će biti manje stimuliran pružiti brigu mladima nego ženka jer nije u potpunosti siguran da su mladi njegovi.

**Druga hipoteza** kaže da unutarnja oplodnja daje priliku mužjaku da napusti ženku i mlade. Dawkins i Carlisle (1976) predložili su da unutarnja oplodnja kod ptica i sisavaca pruža mužjaku priliku da prvi napusti gnijezdo i ostavi ženku da sama brine o mladima. Što se tiče vanjske oplodnje kod nje su predložili da je možda došlo do zamjene uloga, jer su naime spermiji lakši nego jaja pa mužjak mora pričekati da se jaja polože prije nego što ih može oploditi ili će gamete otplutati dalje. To ženki daje priliku da ode dok mužjak još oplođuje jaja.

Ova hipoteza je odbijena jer najčešći tip otpuštanja gameta u vanjskoj oplodnji je upravo ovaj, odnosno mužjaci i ženke istovremeno otpuštaju gamete te oba spola imaju podjednake šanse da otiđu. No, u 36 od 46 vrsta koje vrše oplodnju na ovaj način i monoparentalne su, mužjaci su ti koji se brinu za mlade. Nadalje, u nekim porodicama riba (*Callichthyidae*, *Belontiidae*) mužjaci grade gnijezda od pjene i otpuštaju spermije prije



nego što ženka otpusti jaja. U tim slučajima, prema ovoj hipotezi mužjak ima priliku prvi otići, no ipak ne ode već je upravo on taj koji se brine za mlade. Dakle, briga mužjaka za mlade ostaje u korelaciji s vanjskom oplodnjom nezavisno o redu otpuštanja gameta i o prilici da prvi ode (Gross i Sargent 1985).

**Treća hipoteza** kaže da bliskost jednog spola s embrijem utječe na njegovu brigu prema njemu. Williams (1975) je predložio da bliskost sa embrijima može imati utjecaja na to koji će spol brinuti. Na primjer, kod unutarnje oplodnje ženka je ta koja je embriju najbliža te to može biti prvi korak prema promjenama koje vode ka evoluciji brige za mlade kod mladih riba. S druge strane kod vanjske oplodnje, jaja se obično polažu na teritoriju mužjaka te je mužjak taj koji je najbliži embrijima. Branjenje teritorija da bi se privuklo nove ženke postaje zapravo štíćenje jaja i mladih te nudi preadaptaciju za mnogo složeniju brigu za mlade koju pružaju mužjaci. Stoga briga za mlade koju pružaju mužjaci uključuje manje troškova (manjak parenja) nego u drugim slučajevima jer mužjak koji štiti jaja i dalje može privući više ženki. Štoviše ženke ponekad preferiraju mužjake koji već imaju jaja u svojim gnijezdima (Hale i St. Mary 2007). Briga mužjaka za mlade je češća kod teritorijalnih vrsta te njena rasprostranjenost kod vrsta s vanjskom oplodnjom rezultira iz činjenice da je muška teritorijalnost osobito česta kod vanjske oplodnje.

### **2.1. Tko bi trebao brinuti za mlade**

Robert Trivers (1972) predstavio je pojam „roditeljskog ulaganja“ koji predstavlja bilo kakvo ulaganje roditelja u pojedinog mladog što povećava njegovu šansu preživljavanja time i reproduktivni uspjeh na trošak roditeljeve sposobnosti da uloži u druge mlade. Cijelo životno roditeljsko ulaganje će biti suma svih resursa koje roditelj može sakupiti za svoga života i iskoristiti na brigu za svoje mlade.

Postavlja se pitanje koliko je brige optimalno potrebno posvetiti pojedinom mladom. Ključna riječ je kompromis jer će povećano ulaganje kod jednog mladunčeta doprinijeti u njegovu korist, a kod roditelja će uzrokovati trošak koji će smanjiti sredstva dostupna za drugo mlado. Postoje dva kompromisa. Prvi kompromis je prvi primijetio David Lack (1947) koji uključuje kompromis između kvalitete i kvantitete mladih unutar legla. Ako roditelj troši svoja ograničena sredstva oskudno, a mnogo je mladunaca tada će samo neki od njih preživjeti. No, ako svoja sredstva troši previše velikodušno, a malo je mladunaca tada će drugi roditelji početi „proizvoditi“ više mladih koji će preživjeti i tokom generacija brojem mladih ih nadmašiti. U teoriji, tada bi postojala idealna veličina legla koja bi mogla dovesti

produktivnost do najveće točke u svakom leglu. Drugi kompromis je prvi primijetio G.C. Williams (1966) koji uključuje ulaganje između trenutnih i budućih legla. Kako bi roditelji postigli maksimalan uspjeh tokom života moraju optimalno raspodijeliti brigu ne samo unutar legla već i između različitih legla. Povećavajući ulaganje u bilo koje leglo, ulog će se smanjiti za buduća legla.

Različiti oblici kompromisa variraju između vrsta. U nekim slučajevima povećano ulaganje u trenutno leglo smanjuje opstanak roditelja. Kod guštera (*Uta stansburiana*), poznatog po tome što s jedne strane imaju crnu mrlju nalik na onoj od tinte, gravidne ženke se zbog proširenog abdomena otežano kreću. U eksperimentu nekoliko ženki je polovica jaja bila kirurški uklonjena i one su pokazale poboljšanu lokomotornu učinkovitost (mjerili na pokretnoj traci za trčanje). To je uzrokovalo da više njih preživi i bude sposobno da da i slijedeće leglo (Miles et al. 2000). Dok je u drugim slučajevima povećano ulaganje smanjilo fekunditet (plodnost) kod roditelja u budućnosti. Kada mužjak glavočić sićušni (*Pomatoschistus microps*) bude potaknut da uloži više brige hladeći jaja u gnijezdu (smanjuje nivo otopljenog kisika), dio te „mase“ unutar gnijezda će se izgubiti i on će vjerojatnije slijedeće leglo napustiti (Jones i Reynolds 1999). Mužjak i ženka kornjaša (*Nicrophorus vespilloides*), ako za prvi pokušaj uzgoja budu potaknuti da ulože više brige za veliko gnijezdo larvi oni će za drugi pokušaj uzgoja proizvesti manje gnijezdo larvi nego oni koji su za prvi pokušaj uzgoja brinuli za manje leglo (Ward et al. 2009). Slično se dogodilo i kod bjelovrate muharice (*Ficedula albicollis*) koja je bila potaknuta da poveća stopu hranjenja kod trenutnog legla (povećavanje veličine legla). Mužjaci, ženke i kontrolna grupa ptica su preživjele, no fekunditet im se smanjio slijedeće godine (Gustafsson i Sutherland 1988). Povećano ulaganje roditelja dovodi do veće izloženosti predatorima te škodi njihovoj sposobnosti da održavaju vlastito tjelesno stanje što može dovesti do smanjenja njihovog opstanka. No, postavlja se pitanje zašto povećanje trenutne reprodukcije ponekad bi reduciralo samo buduću fekunditet. Jedna mogućnost je ta da resursi koji dodijeljeni su reprodukciji smanjuju resurse za imunski sustav pa povećani reproduktivni trud smanjuje fiziološke uvjete roditelja (Sheldon i Verhulst 1996; Norris i Evans 2000).

Svaki roditelj se suočava sa odlukom hoće li se brinuti za mlade ili će ih napustiti. Korist/cijena ovih opcija ovisi o ograničenjima (ženski sisavci vrše laktaciju, muški sisavci ne) i ekološkim faktorima koji utječu i na preživljavanje mladih (intenzitet predatora, dostupnost hrane) i na prilike za naredna parenja. Međutim, glavni utjecaj na korist/cijenu

ima ponašanje drugog roditelja odnosno najbolja strategija za jedan spol (otići ili ostati) ovisi o tome koju je strategiju odabrao drugi spol.

John Maynard Smith (1977) je prvi predstavio model u kojem istražuje ishode zajedničkih odluka oba roditelja. Iako postoji mana u originalnom modelu, vrlo je poučno da ga proučimo i vidimo ograničenja modela. Model je teorijski i u njemu se pretpostavlja da svaki roditelj samostalno odlučuje hoće li ostati i brinuti se za mlade ili ih napustiti. Pretpostavio je da reproduktivni uspjeh para ovisi o količini roditeljske brige i broju jaja koje ženka proizvede. Tražiti ćemo ESS (stabilnu evolucijsku strategiju) za mušjaka i ženu.  $P_0$ ,  $P_1$  i  $P_2$  predstavljaju vjerojatnosti preživljavanja jaja za koja se nitko ne brine, brine se jedan roditelj i brinu se oba roditelja ( $P_2 > P_1 > P_0$ ). Mušjak koji ima šansu da se ponovno pari ( $p$ ), ženka koja odlazi polaže jaja ( $W$ ) i onaj tko se brine polaže jaja ( $w$ );  $W > w$  (ženke koje se brinu za mlade imaju manje resurse). Postoje četiri moguće ESS kombinacije:

ESS 1: Mušjak i žena napuštaju mlade: Moraju biti zadovoljeni sljedeći uvjeti:

$WP_0 > wP_1$	u suprotnom će se žena brinuti za mlade
$P_0(1 + p) > P_1$	u suprotnom će se mušjak brinuti za mlade

ESS 2: Ženka odlazi, mušjak ostaje brinuti se za mlade:

$WP_1 > wP_2$	u suprotnom će se žena brinuti za mlade
$P_1 > P_0(1 + p)$	u suprotnom će se mušjak brinuti za mlade

ESS 3: Mušjak odlazi, žena ostaje brinuti se za mlade:

$wP_1 > WP_0$	u suprotnom će se žena otići
$P_1(1 + p) > P_2$	u suprotnom će se mušjak brinuti za mlade

ESS 4: Mužjak i ženka se brinu:

$wP2 > WP1$	u suprotnom će ženka otići
$P2 > P1 (1 + p)$	u suprotnom će mužjak otići

Manu u originalnom modelu su prvi primijetili Michael Wade i Stephen Shuster (2002). Oni su primijetili da mužjaci koji su otišli i napustili svoje mlade imaju još mladih sa ženkama „koje su se pojavile niotkuda“ odnosno one nisu ubrajane u izračune ženkinog fitnesa. Stoga mužjaci imaju ukupni broj mladih puno veći nego što je ukupan broj mladih koje su ženke producirale. Wade i Shuster preradili su model kako bi pokazali odakle su mogli doći dodatni mladi, pa na primjer mužjaci koji su otišli i napustili svoje mlade, mogli su „ukrasti očinstvo“ odnosno prisvojiti veći broj mladih kod na primjer legla za koje se brinu mužjaci ili se mogu pariti sa ženkama čiji su mužjaci otišli. Nova razmatranja koja se uzimaju u obzir kompliciraju rezultate koji bi se dobili ovim modelom.

Iako je model koji je predložio Maynard Smith (1977) može poslužiti kao dobra okosnica za promatranje evolucije roditeljske brige, no pretpostavke da roditelji mogu samostalno donositi odluke oko brige za mlade i napuštanje istih ne mogu se primijeniti na većinu slučajeva u prirodi. Samostalne odluke bi ponekad dovele do toga da oba roditelja napuštaju svoje mlade kod tilapijskih ciklida (*Sarotherodon galilaeus*), no ipak uvijek jedan roditelj ostaje i brine se za mlade (Balshine-Earn 1995).

## **2.2. Koliko bi svaki roditelj trebao brinuti**

Problem tko bi trebao i koliko brinuti za mlade pojavljuje se i kod biparentalne brige za mlade. Možda se to ne može primijetiti kad vidimo par ptica koje rade vrlo naporno da bi nahranile gladne ptiće, no to se jednostavnim eksperimentom može provjeriti. Ako bi se bilo koji roditelj privremeno otklonio, vrlo često će drugi roditelj početi raditi puno više. Pokazano je da svaki roditelj ima kapacitet raditi više, no postavlja se pitanje kako će se roditelji dogovoriti koliko naporno će svaki raditi.

Ovaj konflikt predstavljen je modelom u kojem svaki partner nezavisno pruža napor, a optimalni napor za svakog roditelja se riješi tokom evolucijskog vremena (Chase 1980; Houston i Davies 1985). Svaki će roditelj pružiti fiksirani nivo brige koji će maksimizirati njegov fitnes s obzirom na uloženi napor od strane svog partnera. Mužjak će imati najbolji odgovor, u smislu truda oko brige, s obzirom na napor uloženi od strane ženke. To također

vrijedi i za ženku. Ako produktivnost legla raste, a smanjuju se funkcije ukupnog napora kojeg roditelji pružaju i troškovi povećanja napora za roditelja se ne smanjuju onda se može pokazati da će najbolji odgovor za svakog roditelja obuhvaćati nekompletnu kompenzaciju. Na primjer ako bi jedan roditelj smanjio svoj napor drugi će roditelj svoj napor povećati, no svejedno nedovoljno da bi kompenzirao odnosno nadoknadio gubitke. Takva nekompletna kompenzacija dovodi do stabilne biparentalne brige. Ako bi jedan roditelj mogao u potpunosti kompenzirati gubitke, biparentalna briga bi tada bila nestabilna. Stoga u slučajevima biparentalne brige, kada jedan roditelj smanji svoju brigu za mlade drugi bi trebao odgovoriti sa nekompletnom kompenzacijom. Partner koji vara, smanjujući svoj napor, pretrpjeti će smanjeni fitnes jer njegovi mladi biti će slabije nahranjeni.

Mnogo se puta provjeravalo eksperimentima s pticama (kod čvorka *Sturnus vulgaris*) gdje je napor jednog roditelja bio smanjen raznim tehnikama uključujući privremeno napuštanje, rezanje perja pa čak su se i ugrađivali implantati testosterona . Odgovor većine bio je uistinu povećanje napora, no s djelomičnom kompenzacijom (Harrison *et al.* 2009). Međutim u nekim studijama partneri koju nisu bili uzrokovani nisu pokazali nikakav odgovor ili su pružili punu kompenzaciju. Camilla Hinde (2006) navela je roditelje velike sjenice (*Parus major*) da povećaju svoj napor tako što je u blizini gnijezda postavila male zvučnike koji su reproducirali zvukove glasanja njihovog legla. Kada su mužjak ili ženka bili izloženi snimci, povećale su im se stope opskrbe što je očekivani odgovor na očigledno gladnije leglo. Drugi roditelj je također povećao opskrbljivanje, a da nije bio izložen snimci glasanja. Stoga su neuzrokovane odrasle sjenice direktno uzvratile na svog partnera povećavajući svoj napor kao odgovor na partnerovo povećanje.

### 3. SUSTAVI RAZMNOŽAVANJA

#### 3.1. Monogamija

Monogamija se definira kao pojam koji opisuje savez između jednog mušjaka i jedne ženke. Taj savez može potrajati za vrijeme jednog gniježdenja/parenja, tijekom cijele sezone parenja, nekoliko sezona ili čak cijeli život.

##### 3.1.1. Monogamija kod ptica

David Lack (1968) predložio je da je monogamija dominantan način parenja kod ptica (90 % vrsta) jer će prosječno svaki mušjak i ženka ostaviti iza sebe najviše potomaka ako zajedno podižu leglo. To objašnjava obligatnu monogamiju kod morskih ptica i ptica grabljivica kod kojih mušjak i ženka dijele inkubaciju ili gdje mušjak hrani ženku i gdje su oba spola izuzetno važna u hranjenju mladih. Kod takvih vrsta smrt ili odlazak jednog partnera može prouzročiti da cijelo leglo propadne.

U takvih obligatnih monogamnih vrsta često mušjaci i ženke tvore vezu za cijeli život i njihov se reproduktivni uspjeh povećava trajanjem te veze. Van de Pol *et al.* (2006) proveli su studiju nad oštrigarima (*Haematopus ostralegus*) na otoku Schiermonnikoog u Nizozemskoj jer su htjeli vidjeti je li se njihov reproduktivni uspjeh povećao jer su se tokom godina provedenih skupa bolje upoznali ili je to zbog poboljšanog iskustva pojedinca kojeg je stekao godinama. Otkrili su da trajanje veze utječe na reproduktivni uspjeh nezavisno od starosti mušjaka i ženke te drugih faktora poput kvalitete teritorija. Oštrigari su socijalno i genetički monogamne ptice čiji se parovi često vraćaju na isti teritorij kako bi se parili iz godine u godinu. Novo formirani parovi imaju manji reproduktivni uspjeh, no on se povećava s vremenom provedenim skupa. Iskusniji parovi ranije se pare i bolje se brinu za jaja i poslije ptiće.

Kod ove populacije oštrigara godišnja stopa „razvoda“ između mušjaka i ženki dosegla je 8 %. Postoje dva različita uzroka, a to su napuštanje i prisvajanje. Stopa preživljavanja i reproduktivnog uspjeha se povećava kod oštrigara koji napuste svog partnera jer često odu zbog boljeg teritorija razmnožavanja (onog koji je bliže dobrog hranilišta). Suprotno tome su oni koje su suparnici prisvojili pa su bili primorani promijeniti partnera. To će uzrokovati smanjen fitness jer su bili primorani preseliti se na siromašniji teritorij. Stoga, inicijatori razvoda budu na dobitku, dok žrtve budu u gubitku (Heg *et al.* 2003).



Slika 1. Oštrigar (*Heematopus ostralegus*) (Web 7).

Postoje dva tipa monogamije, a to su društvena (socijalna) i seksualna monogamija. Društvena monogamija svakako je češća nego ona seksualna. Društvena monogamija se odnosi na ulogu mužjaka u roditeljstvu. Kod većine ptica pjevica, mužjak brani gnijezdo i teritorij, hrani svoju ženku koja leži na jajima, donosi hranu mladima kad se izlegu sve dok se ne osposobe za samostalan život. Kod nekih vrsta, posebno kada su mužjak i ženka sličnog izgleda, mužjak će čak i ležati na jajima. Seksualna monogamija kod ptica znači aktivno učešće mužjaka u gniježđenju i odgoju mladih. Pokazalo se da je genetskim testiranjem ptica čak i kod društveno monogamnih vrsta biološki roditelj često nije isti mužjak koji pomaže da se ptići izlegu ili othrane. Društveno monogamne ženke ptica pjevica ponekad "varaju" svoje partnere s kojima su u vezi. Pa čak i njen društveno monogaman "ljubavnik" može biti roditelj ptica u nekom drugom gnijezdu. Ponekad se događa i da ženka, koja nosi jaje čiji je biološki roditelj mužjak sa kojim je u vezi, položi to jaje u gnijezdo nekog drugog para iste vrste. To znači da i u slučaju kada su gnijezda pjevačica puna jaja pa i kod socijalno monogamnih vrsta ne možemo biti sigurni tko je biološki otac ili majka tih jaja. Drugim riječima, društveno monogamne ptice nisu nužno vjerni partneri, ali se brinu jedni za druge i za mlade u njihovom gnijezdu ma čiji oni bili. Dakle, zajedničko odgajanje mladih ne podrazumijeva nužno i seksualnu vjernost. Monogamiju kod ove grupe životinja treba promatrati kao društveni obrazac u kojem jedan mužjak i jedna ženka surađuju tokom sezone parenja, isključujući previše pretpostavki o vjernosti i porijeklu ptica (Sibley 2014).



Slika 2. Dugorepa sjenica (*Aegithalos caudatus*) je primjer društvene monogamije (Web 8).



Slika 3. Planinska crvenrepka (*Phoenicurus ochruros*) je primjer seksualne monogamije (Web 9).



### 3.1.2. Monogamija kod sisavaca

Većina vrsta sisavaca su ili poligamne ili promiskuitetne. Ženke za vrijeme trudnoće i laktacije pretrpe velike štete te se često događa da mužjaci mogu dati više mladih za vrijeme jedne sezone parenja nego što mogu ženke. A kao posljedica toga jest da je najčešći tip razmnožavanja poliginija s relativno malim brojem mužjaka koji oploduju nekoliko ženki i mnogo mužjaka koji ne oplode niti jednu ženku. Ovakav tip razmnožavanja dovodi do intenzivne kompeticije između mužjaka, a također daje ženkama moć da budu izbirljive pri odabiru mužjaka s kojim će se pariti i imati potomke.

Otpribliže 3 % vrsta sisavaca su monogamne, jedan mužjak se pari s jednom ženkom svake sezone. U tim slučajevima mužjaci će bar malo brige pružiti svojim mladima. Često sustavi parenja mogu varirati unutar vrsta ovisno o lokalnim uvjetima okoliša. Na primjer ako nema dovoljno resursa, mužjaci će se pariti sa samo jednom ženkom i brinuti će se za mlade, no ako resursa ima u izobilju ženka će moći sama brinuti se za svoje mlade, a mužjak će pokušati imati mlade sa nekoliko ženki.

Giboni (*Hylobatidae*) su monogamni majmuni koji nastanjuju prašume Jugoistočne Azije. Parovi odraslih mužjaka i ženki zauzimaju stalno i specifično mjesto obitavanja s jednim do četiri mladunca. Ostale slobodne mužjake i ženke isključuju iz reprodukcije (Ellefson 1974; Chivers et al. 1975; Caldecott i Haimoff 1983; Brockelman i Srikosamatara 1984). Raniji terenski istraživači pretpostavili su da interseksualni raspon obrane održava monogamiju kod gibona (Brockelman et al. 1974, Tenaza 1975; Chivers 1977). Prema ovoj hipotezi napadi unutar grupe između odraslih istog spola rezultiraju područjima koja zauzimaju jedan mužjak i jedna ženka. Brockelman i Srikosamatara (1984) su ukazali da agresija odnosno napadi koji održavaju prostorno razdvajanje između skupina razlikuju od monogamije koja regulira agresiju. Napominju da opseg obrane uključuje i agresiju (kod na primjer pristupanja, potjera i vokalizacije) između parova koji se pare tijekom susreta duž raspona zajedničkih granica. Iako se napadi događaju primarno intraseksualno odnosno između istoga spola, individualcima uključenim u takvo ponašanje njihovi partneri pružaju potporu i pomoć. Granice svoga teritorija brane snažnim vizualnim i vokalnim prikazom. Većina mužjaka i ženki da bi privukli partnera pjevaju solo (Clarke, Reichard i Zuberbühler 2006). Mladunci napuštaju svoje roditelje ili ih oni otjeraju. Neke vrste svojim mladuncima pomažu tako da im „rezerviraju“ određeno slobodno područje.



Slika 4. Gibon (Hylobatidae) (Web 10)

### **3.2. Poligamija**

Brak u kojem jedan partner ima više partnera suprotna spola se naziva poligamija. Bračna veza jednoga muškarca i više žena se naziva poliginija, a jedne žene i više muškaraca poliandrija.

#### **3.2.1. Poliginija kod ptica**

Poliginija je jedan oblik poligamije, odnosno kada jedan mužjak ima više ženki. Poliginija se kod ptica najčešće ostvaruje na način da mužjak monopolizira ženke putem kontrole oskudnih resursa (hrana ili mjesto pogodno za gniježđenje).

Postoje dva slučaja kada poliginija košta ženu i kada ju ne košta. Prvi slučaj je kada ju ne košta te kod nekih vrsta mužjak pokazuje vrlo malu roditeljsku brigu, pa žena ima malu štetu od poliginije kao što je slučaj kod *Xanthocephalus xanthocephalus* koji gradi svoja gnijezda u močvarama i hrani se na poljima daleko od mjesta parenja. Kod vrste *Cacicus cela* ženke također ne košta dijeljenje mužjaka, ali imaju koristi od gniježđenja jedne blizu

drugih na sigurnim mjestima i pri obrani od neprijatelja (Robinson 1986). U drugom slučaju šteta se manifestira kroz diobu resursa koje kontrolira mužjak i roditeljske brige mužjaka s drugim ženkama.

Govoreći o poliginiji nameće se pitanje zašto bi neka ženka pristala na nju te postoje dva razloga koji se smatraju prihvatljivim. Prvi je razlog taj da je ženka na to prisiljena jer mužjak kontrolira sva mjesta za gniježđenje, a drugi da je veća korist nego cijena. Na primjer kod vrste carić (*Cistothorus palustris*) ženke se odlučuju pariti s mužjacima koji su se već parili tek nakon što su se svi slobodni mužjaci već parili (Leonard i Picman 1987).

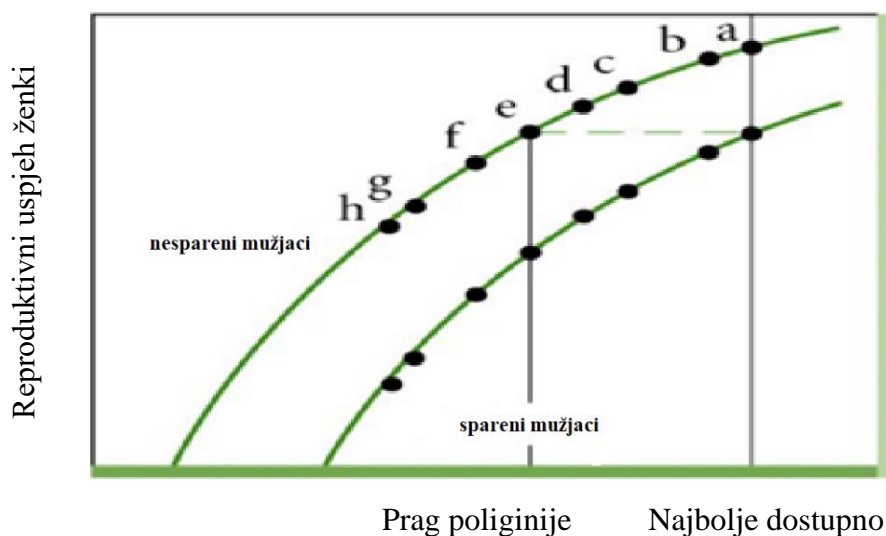


Slika 5. Carić (*Cistothorus palustris*) (Web 11).

U drugom slučaju većina mužjaka je ostvarila pravo na teritorij za parenje, no ako postoje razlike u kvaliteti teritorija tada je na ženki izbor hoće li se odlučiti za mužjaka s dobrim teritorijem koji se već pario ili će odabrati mužjaka s lošijim teritorijem koji se nije još pario, odnosno bira između poliginije i monogamije.

Jared Verner i Mary Wilson (1966) predložili su da će ženke izabrati poliginiju ako su troškovi dijeljenja mužjaka manji nego prednosti kao što je pristup boljim resursima poput hrane i mjesta za gniježđenje. Poliginija s mužjakom koji ima kvalitetan teritorij može biti isplativija od monogamije s mužjakom koji ima siromašniji teritorij.

Gordon Orians (1969) prezentirao je ovu ideju u grafičkom obliku poznatu pod nazivom "model praga poliginije". Model govori o tome kako u mnogim vrstama mužjaci koji imaju najbolji teritorij su ujedno i oni koji privlače najviše ženki. Reproductivni uspjeh ženke ovisi o kvaliteti teritorija mužjaka. Ženka ima izbor pariti se s mužjakom koji nema partnericu ili s mužjakom koji već ima partnericu (što smanjuje kvalitetu mužjakovog teritorija). Odluka će ovisiti o kvaliteti teritorija. Ženke bi se trebale pariti s ne sparenim mužjacima na (a-e), sve dok kvaliteta teritorija bilo kojeg preostalog ne sparenog mužjaka ne padne ispod kvalitete najboljeg teritorija kojeg kontrolira već spareni mužjak. Od te točke koja se zove "prag poliginije" ženke će naizmjenice birati sparene i nesporene mužjake.



Slika 6. Reproductivni uspjeh ženki ovisi o kvaliteti teritorija mužjaka (preuzeto i prilagođeno iz Orians 1969)

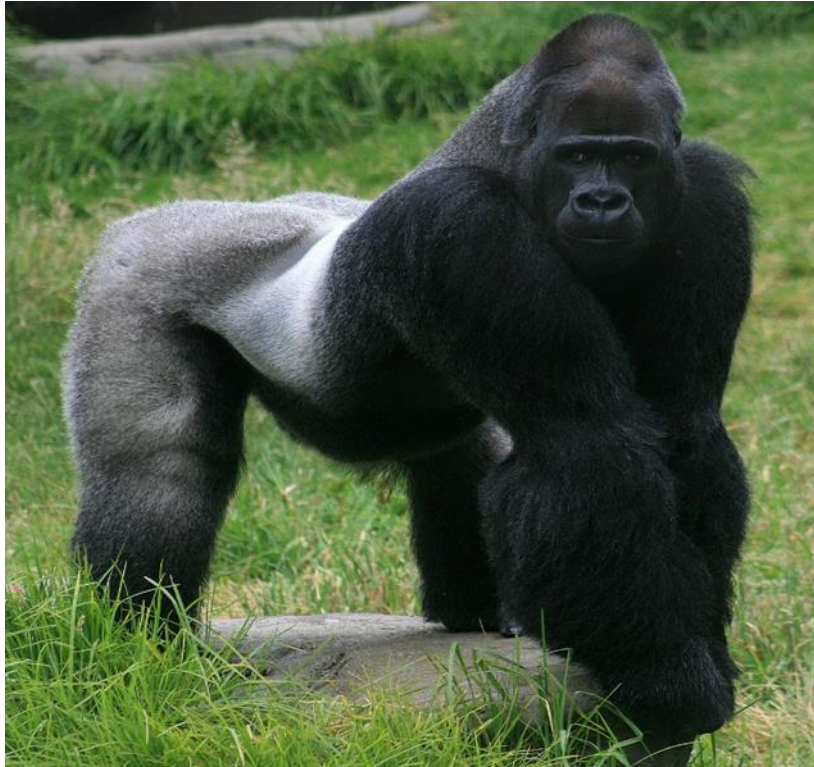
Vrsta veliki trstenjak (*Acrocephalus arundinaceus*) gnijezdi uz rubove jezera u trskama u Europi i Aziji. Njena se gnijezda vihore pričvršćena na stabljike trske. Tokom studije u Švedskoj Bensch i Hasselquist (1992) su zabilježili da su tijekom proljeća došle nove ženke. Pustili su ih na mapirani teritorij mužjaka koje već prate da bi vidjeli kako će ga uzrokovati prije parenja. Unutar dvadeset i četiri sata većina ženki je već našlo par te su posjetile teritorije tri do jedanaest različitih mužjaka, a neke su se vratile mužjacima kod kojih su već bile. Neke ženke su odabrale mužjake koji su se već parili unatoč prisutnosti druge ženke na tom teritoriju iako su već posjetile teritorij mužjaka koji se nisu još parili. Ova opažanja pokazuju da ženke probaju i onda izaberu teritorij mužjaka na isti način kako je predviđeno modelom praga poliginije.



Slika 7. Veliki trstenjak (*Acrocephalus arundinaceus*) (Web 12).

### 3.2.2. Poliginija kod sisavaca

Jedan mužjak pari se s nekoliko ženki, ali svaka ženka se pari sa samo jednim mužjakom (u jednoj sezoni razmnožavanja) te se obično ženka brine za mlade. Tipičan primjer su gorile koje formiraju skupine od deset do petnaest jedinki, no ako u skupini postoji više mužjaka samo jedan ima ulogu vođe i to mu daje pravo da se jedini pari sa svim ženkama u skupini. Ostali mužjaci u skupini se ne pare te često dolazi do borbi između mužjaka za položaj vođe. Grupe se ponašaju vrlo fleksibilno. Često se privremeno razdvajaju u potrazi za hranom. Za razliku od ostalih vrsta primata, grupu napuštaju i mužjaci i ženke, i stvaraju nove grupe.



Slika 8. Mužjak gorile (*Gorilla gorilla*) (Web 13).

### 3.2.3. Poliandrija kod ptica

Poliandrija je pojam koji se odnosi na ženke koje imaju više mužjaka istovremeno. Pojavljuje se kod otprilike 9 % vrsta ptica. Pojavljuje se u dva oblika, a to su sukcesivna i simultana poliandrija.

Sukcesivna poliandrija se odnosi na strategiju parenja koju koriste ženke u određenim situacijama. Prvo će se pariti s jednim mužjakom i odgajati mlade jedan kratki određeni period vremena. Tek onda će se pariti s drugim mužjakom i brinuti se za te mlade što će rezultirati većim opsegom genetske različitosti i kvantitete mladih svake sezone. Ženke nikada neće sjediti na jajima ako su same, to će se dogoditi jedino ako je mužjak ubijen.

Primjer vrste koja je specifična za ovakav tip razmnožavanja jest tankokljuna lisonoga (*Phalaropus lobatus*). Kod njih su uloge mužjaka i ženke obratne, odnosno ženke su veće i šarenije obojene nego mužjaci, ženke također vode glavnu riječ u udvaranju, a mužjaci preuzimaju ulogu ležanja na jajima i brige za mlade nakon što se izlegu. Tankokljune lisonoge se gnijezde oko bazena arktičke tundre i preko zime uz more. Tokom migracije odmaraju na plitkim jezerima na zapadu gdje kruže dotičući vodenu površinu. Ženke traže pogodne mužjake za parenje, glasno udaraju krilima i glasaju se, tada počinje udvaranje te one obično plivaju oko mužjaka u nadi da će ih početi pratiti. Mužjaci su obično bezvoljni i

tek postepeno pokazuju interes. Često se događa da nakon što ženka ostavi mužjaka da brine o mladima ona nađe novog mužjaka i položi nova jaja. Gnijezdo se nalazi obično na zemlji u niskoj vegetaciji u blizini vode.



Slika 9. Tankokljuna lisonoga (*Phalaropus lobatus*) (Web 14).

U simultanoj poliandriji ženka je ta koja dominira nad nekim teritorijem na kojem se nalazi nekoliko manjih gnijezda s dva ili više mužjaka koji se brinu za mlade. Uloge roditelja u ovom slučaju su jedinstvene jer se ženke natječu za mužjake koji najviše brinu za mlade.

Primjer za ovaj tip poliandrije je lokvanjski trkavac (*Jacana spinosa*) koji se nalazi u regijama poput Južne Amerike, Meksika i Paname. Ženka živi na prostoru koji obuhvaća teritorije do četiri mužjaka. Mužjak stvara vezu sa ženkom koja će držati druge ženke izvan njegovog teritorija. Oni svoju vezu održavaju i nakon procesa parenja te njihova veza traje dok mužjak ili ženka ne budu zamijenjeni novim partnerima. Ženke održavaju vezu sa svojim mužjakom kroz kopulacije. Također i tako što liježu njihove potomke te štite njihov teritorij i brane jaja od predatora. Ženke će se pariti s nekoliko različitih mužjaka po danu ili stvoriti veze s nekoliko njih u isto vrijeme. Zbog velike potrošnje energije potrebne za proizvodnju jaja ženke se zamjenjuju puno češće nego mužjaci. Mužjaci prave plutajuća gnijezda s biljkama koje mogu pronaći. Mužjak može napraviti nekoliko gnijezda na nekoliko različitih lokacija te je na ženki da odabere koje joj se sviđa mjesto na njezinom teritoriju.



Slika 10. Lokvanjski trkavac (*Jacana spinosa*) (Web 15).

#### 3.2.4. Poliandrija kod sisavaca

Ženka se pari s nekoliko mužjaka i najčešće se mužjak brine za mlade. Rijetko se susreće u svijetu sisavaca, primjerice kod nekih vrsta iz porodice majmuna pandžaša. Primjer su tamarini (*Callitrichidae*), porodica majmuna Novoga svijeta. Krzno je u nekih gotovo cijelo crne boje, a u nekih s čupercima dlake crne, smeđe i bijele boje. Mnoge vrste imaju na licu dlake poput brkova. Žive u skupinama do 40 jedinki (najčešće 3 do 9) na drveću, a aktivni su danju. Najstarija ženka predvodi grupu nad nekoliko starijih mužjaka. O podmlatku uglavnom brine samo mužjak, a mladunčad donosi majci samo na dojenje. Međusobna timarenja imaju veliku ulogu u povezanosti i socijalizaciji. Hrane se plodovima i drugim biljnim dijelovima te paucima, kukcima, malim kralježnjacima i ptičjim jajima. Nastanjuju tropske kišne šume i otvorena šumska područja.





Slika 11. Majmun tamarin (*Saguinus imperator*) (Web 16).

### 3.2.5. Poligiandrija kod ptica

Poligiandrija je sustav parenja u kojemu i mušjaci i ženke imaju više partnera za parenje tokom sezone parenja.

Sivi popić (*Prunella modularis*) je europska ptica pjeвица koja ima vrlo raznolik sustav razmnožavanja. Kod nje se naime pojavljuju monogamija, poliginija i poliandrija. Ženka ima najmanje uspjeha u poliginiji jer onda roditeljsku brigu mora dijeliti s mužjacom, a najviše uspjeha ima u poliandriji jer onda na usluzi ima dva odrasla mužjaka koja puno vrijeme posvećuju kako bi pribavili hranu njezinom gnijezdu. Uz njihovu pomoć broj preživjelih mladunaca će se drastično povećati. U poliandriji zajedničke kopulacije mogu često dovesti do mješovitog očinstva unutar gnijezda. Opažanjem i eksperimentima (privremeno maknuli mužjaka tijekom dijelova sezone parenja) primijetili su da će mužjak pripomoći u brizi samo ako je imao ulogu u parenju. On će povećati svoj udio brige onoliko koliko je imao udjela u parenju. Ženka će maksimalno povećati ukupnu skrb koje je dobila od oba mužjaka ako je svaki mužjak imao podjednak udio u parenju (Davies et al. 1992). Kod sivog popića ženke preferiraju poliandriju, a mušjaci poliginiju. U poliginiji dominantna ženka pokušava drugu ženu otjerati i mužjaka zadržati samo za sebe, dok mužjak pokušava zadržati obje ženke uz

sebe. S druge strane, ženke potiču kopulacije od podređenih mužjaka u nadi da će ostati i brinuti se za mlade, dok dominantni mužjaci pokušavaju zaštititi ženke i otjerati podređene mužjake kako ne bi dijelili gnijezda s njima. Konflikti koji nastaju mogu imati različite ishode, ponekad dosegnu „mrtvu točku“ te tada dva mužjaka dijele dvije ženke. U tom slučaju dominantni mužjak ne može otjerati podređenog mužjaka i prisvojiti obje ženke i također dominantna ženka ne može otjerati podređenu ženku i prisvojiti oba mužjaka.



Slika 12. Sivi popić (*Prunella modularis*) (Web. 17).

### 3.2.6. Poligiandrija kod sisavaca

Pekariji (*Pecari tajacu*) su sisavci parnoprstaši iz porodice Tayassuidae koji obitavaju na području Sjeverne, Južne i Centralne Amerike. Izgledom jako podsjećaju na svinje. Žive u skupinama do pedeset jedinki. Mirne su naravi, no reagirati će ako se budu osjećali ugroženo. Brane se uglavnom svojim kljovama, a mogu i ispustiti snažan miris (Reid 2006). Iako se kod parnoprstaša mogu pronaći različiti sustavi razmnožavanja kod svinja (Suidae) se stado okuplja oko slobodnih ženki i njihovih mladi (Estes 1991). Poliginija se smatra najčešćim tipom parenja kod Suidae zbog jake kompeticije između mužjaka za pravo parenja. Pokazatelji ponašanja iz studija o divljim populacijama ukazuju na promiskuitetniji sustav parenja (poligiandriju) gdje dominacija ili agresivnost

mužjaka može ili ne mora dati reproduktivnu prednost (Bissonette 1982; Byers i Bekoff 1981). Studije također pokazuju da dominantni mužjaci tvore dodatna partnerstva sa estrusnim ženka za koje brinu što je vrlo često u prirodi (Bissonette 1982; Byers i Bekoff 1981). Uloga ženkinog izbora nije još u potpunosti obrazložena jer podaci opažanja ukazuju na to da ženke ili snažno odbijaju mužjake koji smatraju neprikladni ili aktivno traže partnere za parenje. Predloženo je da dominantni mužjaci bi mogli primijeniti poliginiju u manjim stadima, no veća stada bi spriječila dominantne mužjake da izdvoje više slobodnih ženki što bi rezultiralo još više promiskuitetnijim sustavom (Packard et al. 1991).



Slika 13. Pekarij (*Pecari tajacu*) (Web 18).

## 4. ZAKLJUČAK

Briga za mlade podrazumijeva bilo koji oblik brige koju mogu pružati oba ili jedan roditelj što će povećati šansu za preživljavanje njihovih mladih. Kod nekih vrsta briga za mlade ni ne postoji, no kod kralježnjaka kao što su ptice i sisavci za mlade se brine barem jedan roditelj. Većina ptica je monogamna pa oba roditelja skrbe za ptiće. Ptice najčešće provedu s jednim partnerom cijeli život. Većina sisavaca je poligino što znači mušjaci nisu vjerni jednoj ženki već se pare s nekoliko različitih ženki tokom sezone parenja. Procesi brige za mlade su veoma specifični i različiti te ovise o brojnim faktorima (vrsta o kojoj se radi, područje na kojem se nalazi, uvjeti života na tom području). Mnogi znanstvenici su provodili razna istraživanja kako bi se shvatilo zašto neke vrste odlučuju brinuti za svoje mlade, a neke ne ili kako se roditelji međusobno dogovore tko će ostati i brinuti se za mlade, a tko će otići pokušati naći novog partnera. Puno je pitanja koja su odgovorena, no i dalje postoje mnoga neodgovorena stoga je nužno provoditi daljnja znanstvena i stručna istraživanja.

## 5. LITERATURA

- Balshine-Earn, S. (1995) The costs of parental care in Galilee St. Peter's fish, *Sarotherodon galilaeus*. *Animal Behavior*, 50, 1-7
- Bensch, S., Hasselquist, D. (1992) Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal behaviour*, 44, 301-311.
- Bissonette J.A. (1982) Social behavior and ecology of the collared peccary in Big Bend National Park. *National Park Service Science Monograph Number 16*, p 85
- Brockelman W., Srikosamatara S. (1984) The maintenance and evolution of social structure in gibbons
- Brockelman W., Ross B., Pantuwatana S. (1974) Social interactions of adult gibbons (*Hylobates lar*) in an experimental colony
- Byers J.A., Bekoff M. (1981) Social, spacing and cooperative behavior of collared peccary. *J Mammal* 62, 767-785
- Caldecott J., Haimoff E. (1983) Female solo singing by wild lar gibbon in Peninsular Malaysia. *Malay Nat J* 36, 167-173
- Chase, I.D. (1980) Cooperative and non-cooperative behaviour in animals. *American Naturalist*, 115, 827-857.
- Chivers D., Raemaekes J., Aldrich-Blake FPG (1975) Longterm observations on siamang behavior. *Folia Primatol* 23, 1-49
- Clarke E., Reichard U.H., Zuberbühler K. (2006) The syntax and Meaning of Wild Gibbon Songs *PLoS ONE*, 1-73
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The evolution of Parental care*. Princeton University Press, Princeton University Press, Princeton, NJ
- Davies , N.B. (1982) *Dunnoek Behavior and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Dawkins, R., Carlisle, T.R (1976) Parental investment, mate desertion and fallacy. *Nature*, 262, 131-133.

- Ellefson J. (1974) A natural history of white-handed gibbons in the Malay Peninsula.
- Estes R.D. (1991) The behavior guide to African mammals: including hoofed mammals, carnivores, primates, University of California Press, Berkley, pp211-221
- Gross, M.R., Sargent, R.C. (1985) The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, 25, 807-822.
- Gross, M.R., Shine, R.(1981) Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, 35, 775-793.
- Gustafsson, L., Sutherland, W.J. (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedulla albicollis*. *Nature*, 335, 813-815
- Hale, R.E., St. Mary, C.M. (2007) Nest tending increases reproductive success, sometimes; enviromental effects of paternal care and mate choice in flagfish. *Animal Behaviour*, 74,577-588.
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I., Szekely, T. (2009) How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1800-1812.
- Hinde, C.A. (2006) Negotiation over offspring care? A positive response to partner-provisioning rate in great tits. *Behavioral Ecology*, 17, 6-12.
- Heg, D., Bruinzeel, L.W., Ens, B.J. (2003) Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus* *Animal Behavior*, 66,175-184
- Houston, A.I., Davies, N.B. (1985) The evolution of cooperation and life history in the dunnoek *Prunella modularis*. In: *Behavioral Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*(eds. R.M. Sibley and R.H. Smith). pp. 471-487. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jones, J.C., Reynolds, J.D. (1999) Costs of egg ventilation for male common gobies breeding in conditions of low dissolved oxygen. *Animal Behavior*, 57, 181-188
- Royle N.J., Smitseth P.T., Kölliker M. (2012) The Evolution of Parental Care
- Lack, D. (1947) The significance of clutch-size Parts 1 and 2, *Ibis*, 89, 302-352
- Lack, D. (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London

- Leonard, M.L., Picman, J.(1987) Female settlement in marsh wrens: is it affected by other females? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21, 135-140.
- Miles, D.B., Sinervo, B., Frankino, W.A. (2000) Reproductive burden, locomotor performance and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution*, 54, 1386-1395
- Norris, K., Evans, M.R. (2000) Ecological immunity: life history trade-offs and immune defence in birds. *Behavioral Ecology*, 11, 19-26
- Orians, G.H. (1969) On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, 103,589-603.
- Packard, J.M., Babbitt, K.J., Franchek, K.M., Pierce, P.M. (1991) Sexual competition in captive collared peccaries (*Tayassu tajacu*). *Appl Animal Behavior Science* 29, 319-326
- van de Pol, M., Heg, D., Bruinzeel, L.W., Kuijper, B., Verhulst, S. (2006) Experimental evidence for causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology*, 17,982-991.
- Reid, F. (2006) Peterson Field Guide Mammals of North America, New York NY Houghton Mifflin Company p 158
- Robinson, S.K. (1986) The evolution of social behaviour and mating system in the blackbirds (Icterinae). In: *Ecological Aspects of Social Evolution* (eds D.I. Rubenstein, R.W. Wrangham).pp. 175-200.Princeton University Press,Princeton,NJ.
- Sheldon, B.C., Verhulst, S.(1996) Ecological immunity:costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 317-321
- Sibley, D.A. (2014) *The Sibley Guide to Birds*, 2 nd ed, Alfred A. Knoff,NJ
- Smith, S.M. (1977) Coral snake pattern rejection and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae), *Nature*, 265, 555-564
- Trivers, R.I. (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. B. Campbell). Pp. 139-179. Aldine, Chicago,IL.
- Verner, J., Wilson, M.F. (1966) The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, 47, 143-147

Ward, R.J.S., Cotter S.C., Kilner, R.M. (2009) Current brood size and residual reproductive value predict offspring desertion in burying beetle *Nicrophorus vespilloides*, *Behavioral Ecology*, 20, 1274-1281

Wade, M.J., Shuster, S.M. (2002) The evolution of parental care in the context of sexual selection: a critical reassessment of parental investment theory. *American Naturalist*, 160, 285-292.

Williams, G.C. (1975) *Seks and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Williams, G.C. (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 100, 687-690

### **Web izvori:**

Web 1. Oxford Academic <https://academic.oup.com/beheco/article/15/3/520/217663> (3.6.2018).

Web 2. Stanford : Monogamy <https://web.stanford.edu/group/stanfordbirds/text/essays/Monogamy.html> (4.6.2018).

Web 3. Bird watching: Ptice i vjernost <http://www.birdwatchingmn.org/blog/461-ptice-i-vjernost> (4.6.2018.).

Web 4. Audubon: Red-necked Phalarope <https://www.audubon.org/field-guide/bird/red-necked-phalarope> (4.6.2018.).

Web 5. Encyclopaedia Britannica: Marmoset <https://www.britannica.com/animal/marmoset> (10.6.2018.).

Web 6. Animal Diversity Web: Mammalia <https://animaldiversity.org/accounts/Mammalia/#reproduction> (10.6.2018.).

Web 7. Enciklopedija <http://www.enciklopedija.hr/natuknica.aspx?id=45840> (14.7.2018.)

Web 8. Wild Croatia <http://www.wildcroatia.net/blog/205-sjenice> (14.7.2018.)

Web 9. World birds [http://worldbirds.eu/abcb/black\\_redstart.htm](http://worldbirds.eu/abcb/black_redstart.htm) (14.7.2018.)

Web 10 . Animal Diversity Web [https://animaldiversity.org/accounts/Hylobates\\_muelleri/](https://animaldiversity.org/accounts/Hylobates_muelleri/)



(29.6.2019)

Web 11. Artnit <http://www.artnit.net/urbane-%C5%BEivotinje/item/713-cari%C4%87-ptica-carskog-imena.html> (14.7.2018.)

Web 12. Wild Croatia <http://www.wildcroatia.net/galerije/ptice/2464-> (12.7.2018.)

Web 13. Gorillas World <https://www.gorillas-world.com/gorilla-anatomy/>  
(12.7.2018.)

Web 14. The Internet Bird Colection <https://www.hbw.com/ibc/photo/red-necked-phalarope-phalaropus-lobatus/adult-female-portrait> (12.7.2018.)

Web 15. The Internet Bird Colection <https://www.hbw.com/ibc/photo/northern-jacana-jacana-spinosa/parent-chick> (12.7.2018.)

Web 16. Primate Info Net <http://pin.primat.wisc.edu/factsheets/image/195> (12.7.2018.)

Web 17. Picfair <https://www.picfair.com/pics/01896704-heggenmus-dunnock-prunella-modularis> (29.6.2019.)

Web 18. Trophy hunt <https://www.trophyhunt.it/edicola/tag/sardegna/> (29.6.2019.)