

5. EVOLUCIJA PONAŠANJA

Proučavanje evolucije ponašanja započeo je još Čarls Darwin svojim delima „Poreklo vrsta“, „Poreklo čoveka“ i „Izražavanje emocija kod čoveka i životinja“. Početkom dvadesetog veka, Konrad Lorenc i Niko Tinbergen ustanovili su biološku disciplinu koja se bavi proučavanjem ponašanja životinja, njihovog adaptivnog značaja i filogenetskog razvoja. Kasnije, bihejvioristi počinju da konstruišu evolutivne modele ponašanja da bi razumeli kako je prirodna selekcija mogla da oblikuje ponašanja. Sa pojavom Edvarda Olsona Vilsona razvija se sociobiologija, koja proučava razvoj socijalnog ponašanja.

Da bi pratili evoluciju ponašanja, određeni tip ponašanja posmatramo kao fenotipsku karakteristiku što ono i jeste. Ponašanje može biti instinktivno ili naučeno. Instinkti su funkcionalna i genetički determinisana ponašanja. Učenje je modifikacija individualnog ponašanja kao odgovor na specifična iskustva (takođe i kao odgovor na starost, fiziološko stanje, druge sredinske uslove). Fenotipska varijansa karakteristike ponašanja ima genetičku i sredinsku komponentu. Varijansa ekspresije karakteristike ponašanja može značiti da je varijabilnost tog ponašanja odraz ekspresije različitih genotipova ili da su sve varijante tog ponašanja determinisane istim genotipom, te je uočena varijabilnost varijansa prethodnog iskustva tj učenja. Evolucionarni faktori određuju koji će genotipovi tj norme reakcije genotipova postojati u populaciji.

RAZLIKE IZMEĐU VRSTA

Neke vrste imaju malo ili nimalo mogućnosti za učenje. Leptir Monarh preduzima migracije od Severoistočne Severne Amerike do Meksika samo jednom u životu. Obrazac migracije je uvek isti, a nema ni mogućnosti da jedinke istražuju alternativne, eventualno lakše putanje. Suprotno tome, karakteristika ponašanja može se širiti u populaciji putem učenja. Kod ptice *Zonotrichia leucophrys*, kao i kod nekih

drugih vrsta ptica pevačica, mlada jedinka u određenom trenutku života usvaja onu pesmu koju čuje u najbližoj okolini.

Vrste se u velikoj meri razlikuju po tome koja ponašanja mogu biti modifikovana i u kom opsegu. Ako je vrsta selekcionisana da uči samo one zadatke čija je sposobnost učenja korisna za vrstu, tada će sposobnost učenja biti veoma zavisna o kontekstu u kom je ta vrsta evoluirala.

Česta su i pogrešna TELEOLOŠKA I ANTROPOMORFNA TUMAČENJA PONAŠANJA. Tako ono što često nazivamo “odluka” o izbijanju konflikta, precizno definisano, je “koji od alternativnih fizioloških procesa (izbijanje ili ne) postoji ili pretpostavljamo da postoji”. “Poznavanje” protivnikove snage precizno rečeno jeste “obrada putem moždane aktivnosti onih senzornih stimulusa emitovanih od strane druge jedinke koji su korelisani sa njenom jačinom”. “Sebično ponašanje” u stvari je “akt ponašanja koji, u proseku, izaziva veću adaptivnu vrednost izvođača nego alternativna ponašanja, koja bi, u proseku, mogla povećati adaptivnu vrednost drugih jedinki.”

Jedno od nekoliko grupa ponašanja jeste ono gde ekološko okruženje predstavlja izvor prirodne selekcije. To je TEORIJA OPTIMALNOG [TRAŽENJA](#), vezana za odabir određenog ili određenih tipova plena u okviru opsega mogućih resursa. Pitanja koja su od interesa za proučavanje evolucije ovog ponašanja su:

Koji potencijalni izvor hrane očekujemo da će jedinka izabrati ?

Koliko je određeni izbor opterećen rizikom od predatora ili kompeticije?

Kada jedinka treba da prestane da istražuje jedan deo staništa i počne da traži isplativiji?

Odgovori na ova pitanja dobijaju se primenom adekvatnih matematičkih modela. Jedan od najjednostavnijih je model OPTIMALNI IZBOR HRANE, koji obuhvata jednog predatora, odsustvo kompetitora i dva ili više tipova potencijalnog plena. Svaki plen je okarakterisan specifičnom kalorijskom vrednošću, gustinom populacije i cenom koju predator plaća prilikom njegove obrade, a koja uključuje vreme potrošeno na obradu ulova. Ako postoje dva tipa plena, onda:

PLEN 1. E_1 l_1 h_1

PLEN 2. E_2 l_2 h_2

E =unos kalorija;

l =verovatnoća sretanja/min;

h =vreme potrošeno na "obradu" plena

OPTIMALNI IZBOR HRANE

-GENERALISTA-

TRAJANJE POTRAGE T_s

$E = l_1 E_1 T_s + l_2 E_2 T_s$

$T = (T_s) + (l_1 h_1 T_s + l_2 h_2 T_s)$

$E/T = (l_1 E_1 + l_2 E_2) / (1 + l_1 h_1 + l_2 h_2) =$ Prosečna brzina unosa

OPTIMALNI IZBOR HRANE

-SPECIJALISTA-

$E_1/h_1 > E_2/h_2$

Onda će optimalni plen biti samo

$(l_1 E_1) / (1 + l_1 h_1) > (l_1 E_1 + l_2 E_2) / (1 + l_1 h_1 + l_2 h_2)$ tj.

$(l_1 E_1) / (1 + l_1 h_1) > E_2 h_2$

SEKSUALNA SELEKCIJA

Darvinov koncept jeste da je seksualna selekcija selekcija koja nastaje usled razlika u reproduktivnom uspehu (broj reproduktivnih događaja koji proizvode potomstvo tokom nekog standardizovanog vremenskog perioda). Ovaj vid selekcije objašnjava evoluciju upadljivih osobina kao što su jarke boje, rogovi i ritualno ponašanje mužjaka mnogih vrsta, koje svakako nisu podesne za uspešnije preživljavanje onih koje te karakteristike poseduju, ali im znatno poboljšavaju uspešnost u ostvarivanju seksualnih kontakata. Seksualna selekcija i selekcija za preživljavanje (nekada nazvana ekološka selekcija) predstavljaju podtipove prirodne selekcije

Darvin je predložio sledeću poddelu seksualne selekcije:

INTRASEKSUALNA SELEKCIJA je selekcija osobina koje pospešuju uspeh u takmičenju između mužjaka za pridobijanje ženke, a INTERSEKSUALNA

SELEKCIJA je selekcija osobina koje pospešuju atraktivnost mužjaka u odnosu na ženku i njen izbor datog mužjaka za seksualnog partnera. Različite strategije za postizanje veće uspešnosti u parenju dovele su do evolucije seksualno dimorfnih osobina, odnosno do pojave da su određene osobine značajno različite između polova. Poznat je seksualni dimorfizam u veličini tela, koji je karakterističan za mnoge vrste kičmenjaka. Tako su kod žaba mužjaci često upadljivo manji od ženki.

Seksualno dimorfni karakteri ne moraju uvek evoluirati usled delovanja seksualne selekcije, već iz mnogo drugih razloga. Tako je sposobnost mužjaka moljca da nađe ženku prepoznajući njen feromon na vleikoj udaljenosti, kao i detektujući preko informacije o varijanti feromona da li se drugi mužjaci zainteresovani za parenje nalaze u njenoj neposrednoj blizini, verovatno evoluirala putem ekološke selekcije, jer je za njegovo preživljavanje i reproduktivni uspeh neophodno da prepozna da li će se takmičiti sa drugim mužjacima ili ne.

Osobine koje su evoluirale ekološkom selekcijom (evolucija osobina koje povećavaju uspešnost preživljavanja) često bivaju modifikovane seksualnom selekcijom. Seksualna selekcija je rezultat KONFLIKTA između dve reproduktivne strategije:

MUŽJAK može da oplodi mnoge ženke i malo smanjuje adaptivnu vrednost ako izabere jednu neodgovarajuću ženku; ŽENKA tokom jednog reproduktivnog perioda biva oplodena samo od strane jednog mužjaka i njena adaptivna vrednost biće značajno umanjena ako odabere neodgovarajućeg mužjaka. ŽENKE su tako OGRANIČAVAJUĆI RESURS za mužjake (mužjaci se bore za ženku); MUŽJACI nisu ograničavajući resurs za ženke. Ovo objašnjava Bejtmanov princip, tj da je varijansa reproduktivnog uspeha mužjaka je veća od varijanse reproduktivnog uspeha ženki. Međutim, mužjaci mogu biti ograničavajući resurs za ženke kod onih vrsta gde mužjaci vode brigu o potomstvu, kao što se dešava kod nekih riba i ptica, na primer.

Kompeticija među mužjacima za ženku tj za kvalitetno potomstvo rezultirala je evolucijom niza strategija za „osiguravanje“ očinstva. Jedna od njih je i SELEKCIJA PUTEM KOMPETICIJE MEĐU SPERMATOZOIDIMA. Naime, kod mnogih vrsta ženka se u toku jednog reproduktivnog događaja pari sa više od jednog mužjaka, pri čemu je svaki od njih uložio određenu količinu energije i materije, odnosno „platio cenu“. Da bi parenje bilo uspešno u smislu da određeni mužjak zaista oplodi ženku, a usled kompetitivnog pritiska od strane drugih mužjaka, evoluirale su osobine kao proizvodnja većeg broja spermatozoida ili preimućstvo spermatozoida (većina jaja ženke biće oplodena spermom samo jednog od mužjaka sa kojima se

parila – obično poslednjeg) – genetički determinisana sposobnost odstranjivanja spermatozoida prethodnog mužjaka i razvijena otpornost na delovanje sperme mužjaka koji će se pariti posle. Ove dve osobine ne moraju obavezno biti korelisane, što su pokazali eksperimenti na vrstama *Drosophila*.

SELEKCIJA PUTEM IZBORA PARTNERA je drugi oblik seksualne selekcije gde jedan pol aktivno bira jedinku drugog pola za seksualnog partnera, reagujući na određene stimulse, tj birajući partnera na osnovu varijanti nekih morfoloških, fizioloških ili karakteristika ponašanja. Ovaj odabir donosi ili direktnu korist – prepoznavanje kvalitetnog mužjaka putem karakteristike korelisane sa kvalitetom (mužjaci koji brinu o potomstvu) ili indirektnu korist – prepoznavanje nosioca “kvalitetnih” gena. Može postojati i treće objašnjenje za postojanje aktivnog izbora partnera, a to je tzv. vizuelna greška: ženke preferiraju određeno stanje karakteristike ili karakteristiku i pre nego što je evoluirala – zbog organizacije svog senzornog sistema koji ima određena ograničenja za evoluciju adaptivnog prepoznavanja ili zato što je adaptivna u nekom drugom kontekstu ili zbog uopštene preferencije životinja ka SUPERNORMALNIM STIMULUSIMA.

ULOGA PONAŠANJA U EVOLUCIJI

Mnoge osobine ponašanja direktno utiču na evolucione procese. Tako **sklonost ka disperziji, preko uticaja** na protok gena, utiču na specijaciju. Zatim, modifikacije **reproduktivnog ponašanja**, preko uticaja na pojavu prezigotnih izolacionih mehanizama, utiču na specijaciju. Takođe, **Korišćenje resursa** utiče na brzinu genetičke i fenotipske divergencije, što utiče na ekološku izolaciju, a preko nje opet na specijaciju.

Životinje putem ponašanja aktivno biraju sredinu, a neke vrste, kao dabrovi i pauci bukvalno konstruišu povoljnu sredinu. Izbor staništa i hrane utiče na selekciju morfoloških i fizioloških karakteristika. Ponašanje takođe može doprineti evolutivnoj stabilnosti drugih fenotipskih osobina, štiteći ih od selekcije. Brze promene ponašanja kao odgovor na nagle sredinske promene omogućavaju jednkama da spreče fiziološki stres koji bi inače prouzrokovao smrt i, tako, delovanje selekcije. To objašnjava morfološki i fiziološki konzervativizam u evoluciji, naspram velike plastičnosti ponašanja.

Ponašanje može proizvesti direkcionu selekciju za promenu drugih osobina, odnosno, može podstaknuti pomeranje ekološke niše. U tom kontekstu Ernst Majr ne napisao

da „Pomeranje u novu nišu ili adaptivnu zonu je, skoro bez izuzetka, inicirano promenom ponašanja.”