

## Trivers-Willardova hipoteza

BORNA BEZJAK

Trivers-Willardova hipoteza podrazumijeva da će omjer muških i ženskih potomaka biti pristran ovisno o stanju roditelja. Roditelji u boljem stanju vjerojatnije će imati sina, a oni lošijeg stanja vjerojatnije će imati kćer. Taj efekt registriran je kod mnogih vrsta uključujući i ljude, iako su u njihovom slučaju nalazi manje jednoznačni. Prošireni oblik hipoteze (generalizirana Trivers-Willardova hipoteza) pretpostavlja da će na pristranost spolnog omjera utjecati bilo koji faktori koji dovode do različitog reproduktivnog uspjeha potomaka. Ovaj oblik hipoteze također je dobio značajnu potporu.

**Ključne riječi:** Trivers-Willardova hipoteza, spolni omjer, generalizirana Trivers-Willardova hipoteza

### Uvod

Trivers i Willard (1973) postulirali su da će prirodni odabir u određenim uvjetima favorizirati odstupanje od uobičajenog (50/50) omjera muških i ženskih potomaka. Ako bi dobivanje muškog potomka povećalo ukupni reproduktivni uspjeh roditelja, oni će vjerojatnije imati sina. Također, ako bi ženski potomak u većoj mjeri doveo do povećanja ukupnog reproduktivnog uspjeha, tada je vjerojatnije da će imati kćer. Ukupni reproduktivni uspjeh odnosi se na vlastiti reproduktivni uspjeh (RU) organizma, ali i na reproduktivni uspjeh njegovih genetskih srodnika (Dawkins, 1982). Trivers i Willard (1973) navode 3 pretpostavke na kojima se temelji njihov model:

1) Stanje roditelja korelira sa stanjem potomaka, tj. majke koje su u dobrom stanju tendiraju imati potomke koji su u dobrom stanju. Stanje roditelja može utjecati na stanje potomaka izravno, odnosno putem nasljeđivanja heritabilnih karakteristika, ali i neizravno kroz veći kapacitet ulaganja (roditelji koji su u boljem stanju mogu u svoje potomstvo uložiti više resursa nego roditelji lošijeg stanja, što će rezultirati i boljim stanjem samih potomaka) (Veller, Haig i Nowak, 2016).

2) Razlike u stanjima potomaka koje postoje po završetku roditeljskog ulaganja do određene mjere perzistiraju do reproduktivne zrelosti. Ove su razlike relevantne za njihov diferencijalni RU (Veller i sur., 2016).

3) Razlike u stanjima u različitom će stupnju utjecati na RU muških i ženskih potomaka. Mužjak koji je u dobrom stanju bi na kraju razdoblja roditeljskog ulaganja trebao imati veći RU od svoje sestre u podjednako

dobrom stanju. Međutim, ako su oboje u lošem stanju, RU ženke bit će veći (Trivers i Willard, 1973). Tome je tako jer je u većini slučajeva RU mužjaka varijabilniji i osjetljiviji na resurse od RU ženki (Almond i Edlund, 2007). Oni mužjaci koji su u najboljem stanju monopolizirat će reproduktivne prilike i imati velik broj parenja, dok će oni lošeg stanja biti isključeni iz prilika za parenje. S druge strane, ženski RU je znatno stabilniji i većina ženki će dobiti priliku za parenje, bez obzira na njihovo stanje (Kanazawa, 2005).

Kao primjer dobrog stanja, Trivers i Willard (1973) navode težinu. Ako teže ženke imaju veću sposobnost nošenja i dojenja djece nego lakše, na kraju perioda roditeljskog ulaganja će zdravije i jače dijete biti ono majke veće težine. Ovakve razlike u zdravlju i snazi potomaka će u većoj mjeri utjecati na reproduktivni uspjeh muških potomaka, nego na reproduktivni uspjeh ženskih potomaka. Dakle, roditeljima koji su u boljem stanju više se "isplati" imati sina, dok se roditeljima lošijeg stanja više "isplati" imati kćer jer na taj način će maksimalizirati svoj ukupni reproduktivni uspjeh. I zaista, mnoge studije, koje su navedene u daljnjem tekstu, pokazale su da je za roditelje boljeg stanja vjerojatnije da će imati muškog potomka, a za roditelje lošijeg stanja da će imati ženskog.

### TWH kod ljudi

Pristranost u omjeru muških i ženskih potomaka ovisno o stanju roditelja pronađena je kod mnogih subhumanih vrsta. Neki od primjera uključuju crvene jelene (Clutton-Brock i sur., 1986, prema Kanazawa, 2005), majmune pauke (Symington, 1987, prema Kanazawa, 2005), parazitske ose (Charnov, 1981, prema Veller i sur., 2016), ptice (Ewen i sur., prema Kanazawa, 2007) te sisavce općenito (Cameron, 2004). Postoji značajna podrška

hipotezi i u istraživanjima na ljudima iako rezultati nisu konzistentni.

Almond i Edlund (2007) su pokazali da majke koje su udane, višeg stupnja obrazovanja te mlađe životne dobi (što se sve smatra povoljnijim stanjem) rađaju više sinova i imaju manji rizik od smrtnosti sinova. Analizirali su čak 310 000 novorođenačkih smrti i nalazi sugeriraju da je i smrtnost novorođenčadi, a ne samo pristranost spolnog omjera potomaka, važan faktor u oblikovanju TW efekta. Veller i sur. (2016) navode da kod ljudi postoji pristranost u spolnom omjeru potomaka u smjeru koji predviđa TWH, ali rezultati su manje jednoznačni kada se analizira diferencijalno ulaganje. Drugim riječima, roditelji boljeg stanja imaju više sinova, a oni u lošijem stanju više kćeri, no nije jasno ulažu li roditelji boljeg stanja više u sinove. Jedan od mogućih razloga je činjenica da roditeljsko ulaganje može poprimiti puno različitih oblika pa nije posve jasno što sve treba uzeti u obzir kako bi se pravilno procijenila ukupna briga za potomstvo i eventualna pristranost (Veller i sur., 2016). Nalazi u skladu s hipotezom dobiveni su i kod intergeneracijskog prijenosa prihoda. Roditelji niskog socioekonomskog statusa ulagali su više u kćeri (imale su više završenih godina obrazovanja i primale su više financijske podrške tijekom studija), a oni višeg statusa ulagali su više u sinove (Pink, Sachman i Fieder, 2017). Ovaj nalaz je očekivan jer kćeri niskog statusa imaju veći RU od sinova niskog statusa, dok sinovi višeg statusa nadmašuju kćeri u RU. Međutim, autori pri interpretaciji rezultata ne odbacuju mogućnost utjecaja socijalnih faktora na efekt. Hipoteza je potvrđena i u Kini, na uzorku stanovnika seoskih naselja (Luo, Zhao i Weng, 2016). Autori su pokazali da je prijenos statusa s roditelja na potomke stabilan u vremenu, da obitelji višeg statusa imaju više sinova te da roditelji visokog statusa u većoj mjeri ulažu u sinove (u smislu obrazovanja). Fujita i sur. (2012) pronašli su da u Keniji siromašne majke ne samo da češće doje kćeri nego sinove, već je i mlijeko kojim ih doje hranjivije (bogatije mastima). Suprotan efekt pronađen je za bogate majke.

Međutim, postoje i istraživanja koja nisu dala potporu hipotezi. Quinlan i sur. (2003, prema Buss, 2012) nisu potvrdili hipotezu na ruralnom uzorku s otoka Dominika. Keller, Nesse i Hoefflerth (2001) u istraživanju na velikom uzorku iz SAD-a zaključuju da TWH ne predviđa različito ulaganje resursa u sinove i kćeri obzirom na roditeljski status. Hopcroft (2005, prema Pink i sur., 2017) navodi da je mogući razlog ovakvih rezultata korištenje

samoprocjena roditeljskog ulaganja. U tom slučaju roditelji bi trebali priznati favoriziranje jednog djeteta pred drugim. Kanazawa (2005) navodi da treba imati na umu da je današnje društvo bitno drukčije od okoline ljudske evolucijske povijesti, pa je svaki efekt utvrđen u suvremenom društvu zapanjujući.

### Generalizirana Trivers-Willardova hipoteza (gTWH)

U originalu se TWH odnosi na materijalno i ekonomsko stanje roditelja te njihovu sposobnost da variraju omjer potomaka u skladu s tim uvjetima, no Kanazawa (2005) navodi da je ovu logiku možda moguće proširiti. On smatra da će ako potomak određenog spola iz bilo kojeg razloga ima veću vjerojatnost postići veći RU, roditelji imati više potomaka tog spola. Na pristranost spolnog omjera potomaka mogu utjecati bilo koji nasljedni faktori koji dovode do različitog muškog i ženskog RU u određenoj okolini (Kanazawa, 2005). Odnosno, ako roditelji posjeduju bilo koju nasljednu karakteristiku koja povećava muški RU u većoj mjeri nego ženski, onda će ti roditelji imati više muških potomaka. Sukladno tome, imat će više kćeri ako posjeduju karakteristiku koja u većoj mjeri povećava ženski RU. Dakle, uvjeti koji utječu na pristranost spolnog omjera potomaka nisu nužno ograničeni samo na materijalno i ekonomsko stanje roditelja (Kanazawa, 2005). Budući da su visina i težina visoko nasljedne, te pozitivno povezane s muškim RU (u evolucijskoj povijesti pružali su korist u unutarpolnom natjecanju za reproduktivne resurse), ali ne i sa ženskim, Kanazawa je pretpostavio da će veliki i teški roditelji imati više sinova. Ta pretpostavka je i potvrđena (Kanazawa, 2005). Nadalje, tjelesna privlačnost je nasljedno svojstvo za koje se očekuje da u većoj mjeri utječe na ženski RU, nego na muški (Kanazawa, 2007). Muškarci preferiraju mlađe i atraktivnije žene, dok su žene više usmjerene na bogatstvo i status, a manju važnost pridaju atraktivnosti partnera (Buss, 1989). Sukladno tome, Kanazawa (2007) je pokazao da su sudionici procijenjeni kao "vrlo privlačni" imali čak 26% manju vjerojatnost da imaju sina. Pronađeno je i da će nasilni muškarci vjerojatnije imati sina nego kćer (Kanazawa, 2006). Mogući razlog tome je da agresivnost, koja je u evolucijskoj povijesti predstavljala prednost u unutarpolnoj kompeticiji, ovisi o razini testosterona koja je visoko heritabilna. Još jedan primjer koji navodi Kanazawa (2005) odnosi se na jezične poremećaje. Budući da žene imaju bolje jezične sposobnosti od muškaraca, jezični poremećaji predstavljaju veći problem za kćeri, nego za sinove te se

stoga očekuje da majke (a ne očevi) s razvojnim jezičnim poremećajima imaju više sinova nego kćeri, što je i potvrđeno (Tallal i sur., 1989, prema Kanazawa, 2005).

### Zaključak

TWH ima znatnu podršku u literaturi, iako rezultati nisu uvijek jednoznačni. Čini se da postoji pristranost u omjeru muških i ženskih potomaka, ovisno o stanju roditelja, a potrebno je još istraživanja kako bi se sa sigurnošću moglo utvrditi da kod ljudi postoji pristranost roditeljskog ulaganja kakva se može očekivati na temelju hipoteze. Također, možda je i TWH samo specifičan slučaj gTWH koju predlaže Kanazawa (2005), ali kako i sam navodi, potrebno je još istraživanja da bi hipoteza bila priznata kao čvrsto biološko načelo.

### Literatura

- Almond, D., i Edlund, L. (2007). Trivers-Willard at birth and one year: Evidence from US natality data 1983-2001. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1624) 2491-2496.
- Buss, D. M. (1989). Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and brain sciences*, 12(1), 1-14.
- Buss, D. M. (2012). *Evolucijska psihologija: Nova znanost o umu*. Jastrebarsko: Naklada slap.
- Cameron, E. Z. (2004). Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: Evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1549), 1723-1728.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype*. Oxford: W. H. Freeman & Co.
- Fujita, M., Roth, E., Lo, Y.-J., Hurst, C., Vollner, J. i Kendell, A. (2012). In poor families, mothers milk is richer for daughters than sons: A test of Trivers-Willard hypothesis in agropastoral settlements in Northern Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(4), 571-571.
- Luo, L., Zhao, W., i Weng, T. (2016). Sex-biased parental investment among contemporary Chinese peasants: Testing the Trivers-Willard hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 7(1215).
- Kanazawa, S. (2005). Big and tall parents have more sons: Further generalizations of the Trivers-Willard hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*, 235(4), 583-590.
- Kanazawa, S. (2006). Violent men have more sons: Further evidence for the generalized Trivers-Willard hypothesis (gTWH). *Journal of Theoretical Biology*, 239(4), 450-459.
- Kanazawa, S. (2007). Beautiful parents have more daughters: A further implication of the generalized Trivers-Willard hypothesis (gTWH). *Journal of Theoretical Biology*, 244(1), 133-140.
- Keller, M. C., Nesse, R. M., i Hofferth, S. (2001). The Trivers-Willard hypothesis of parental investment: No effect in the contemporary United States. *Evolution and Human Behavior*, 22(5), 343-360.
- Pink, K. E., Schaman, A., i Fieder, M. (2017). Sex differences in intergenerational income transmission and educational attainment: Testing the Trivers-Willard hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 8(1879).
- Trivers, R. L., i Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Veller, C., Haig, D. i Nowak, M. A. (2016). The Trivers-Willard hypothesis: Sex ratio or investment? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1830).

## Abstract

The Trivers-Willard hypothesis indicates that the ratio of male and female offspring will be biased depending on the conditions of the parents. Parents in better conditions are more likely to have a son, and parents in poor conditions are more likely to have a daughter. This effect has been observed in a number of species including people, although findings are less conclusive in their case. The extended form of the hypothesis (generalised Trivers-Willard hypothesis) suggests that the biased sex ratio will be influenced by any factor that leads to differential reproductive success. This form of the hypothesis has also received notable support.

**Keywords:** Trivers-Willard hypothesis, sex ratio, generalised Trivers-Willard hypothesis