

Evolúcia zložiek životných histórií (life history traits)

Zložky životných histórií

- vychádzajú priamo z procesu reprodukcie a prežívania
- kombinácia týchto zložiek ovplyvňuje fitness
- fitness = fenotypická podmienka, variácia fitness medzi individuami daná prírodnou selekciou
- analýza evolúcie komponent fitness – evolúcia životných histórií

Základné zložky životných histórií

Veľkosť po narodení

Rastové vzťahy

Vek v dospelosti

Veľkosť v dospelosti

Počet, veľkosť a pomer pohlavia u potomkov

Vekovo a veľkostne špecifické reprodukčné vklady

Vekovo a veľkostne špecifická mortalita

Dĺžka života

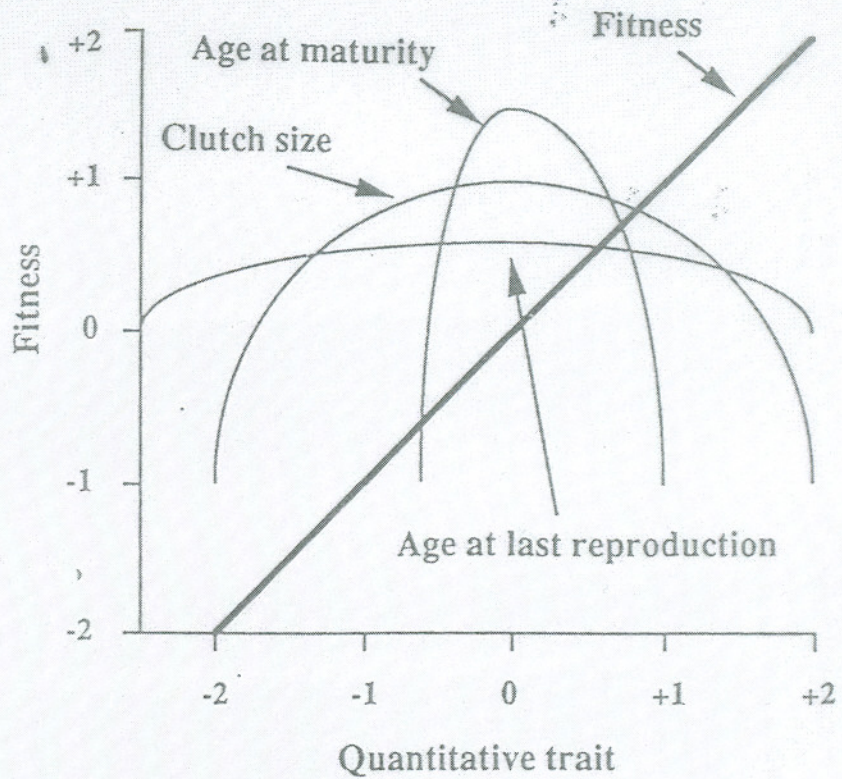


Figure 3.8 Schematic fitness profiles for various life history traits and for fitness itself (idea of fitness profiles from Robertson 1955).

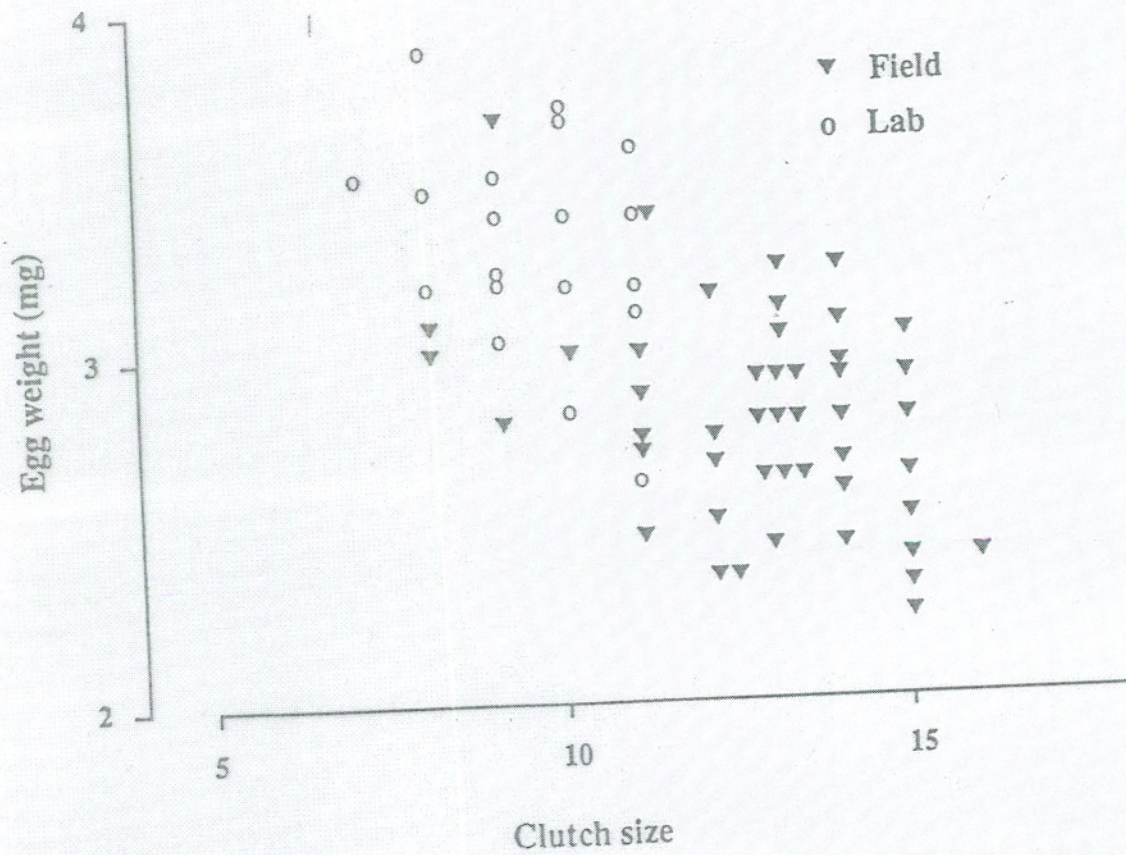


Figure 4.3 In the *hippus*, individuals raised under different conditions display a trade-off between egg size and egg number (Clutton-Brock 1988).

Kompromis (trade-off)

- početné kompromisy spájajú zložky životných histórií
- kompromisy: súčasná reprodukcia a prežívanie
súčasná reprodukcia a reprodukcia v budúcnosti
počet, veľkosť a pohlavie potomstva

System, v rámci ktorého môže byť vysvetlená variácia životných histórií obsahuje:

1. demografiu
2. kvantitatívnu genetiku a reakčné normy
3. kompromisy
4. rodovo špecifické elementy

Demografia

- mortalita a fekundita (plodnosť) sa menia v závislosti na veku a veľkosti \Rightarrow demografia spája vekovo a veľkostne špecifickú variáciu vo fitness a porovnáva ju so silou prírodnej selekcie na rôzne zložky životných histórií.

Kvantitatívna genetika

- väčšina životných histórií je ovplyvnená veľkým počtom génov malého účinku
- pri štúdiu prírodných populácií v heterogénnom prostredí začlenením efektu fenotypickej plasticity -význam fenotypickej plasticity v evolúcii

Trade-offs

- fyziológia prispieva k mechanizmom, ktoré vedú ku kompromisu
- existuje, keď úžitok (benefit) realizovaný cez zmenu v jednej zložke je platený nákladmi (cost) cez zmenu v inej zložke
- úžitok a náklady sú odhadované v jednotkách fitness

Rodovo špecifické elementy

Porovnanie medzi vyššími taxónmi vedie k otázkami typu:

Organizmy so zpozdeným dospievaním žijú dlhšie?

Majú väčšie organizmy relatívne menej potomstva?

Preto sa používajú metódy, ktoré vážia efekty veľkosti tela a príslušnosti k danej taxonomickej skupine na vzťahy vo variácii zložiek ŽH

TRADE-OFFS

- spojenia medzi zložkami ŽH, ktoré smerujú k simultánnej evolúcii dvoch alebo viacerých zložiek
- väčšinou indikovaný negatívnym vzťahom medzi dvoma zložkami

1. FYZIOLOGICKÝ TRADE-OFF

- energy allocation hypotéza založená na rozdelení medzi dva a viac procesov, ktoré sú priamo v kompetícii o limitovaný zdroj (energiu) u jedinca (obr. vzťah medzi veľkosťou vajíčok a počtom vajíčok)
- „**Princip of Allocation**“ – Levins (1968): organizmus získa limitované množstvo materiálu a energie, pre ktoré sú dva procesy v kompetícii, preto zvýšenie prideleného materiálu a energie do jedného procesu musí smerovať k zníženiu materiálov a energie do iného procesu
- obr. najjednoduchší model prídeltu prebytku energie medzi rast a reprodukciu
- v prípade, že fyziologický trade-off neodpovedá Princípu alokácie
- ⇒ 1. iný zdroj ako energia je limitujúci
- ⇒ 2. energia je limitujúca, ale funkcie sa líšia v ich senzitivite k variácii v množstve pridenej energie, preto za určitých podmienok je trade-off nedetekovateľne malý a za určitých podmienok vysoký

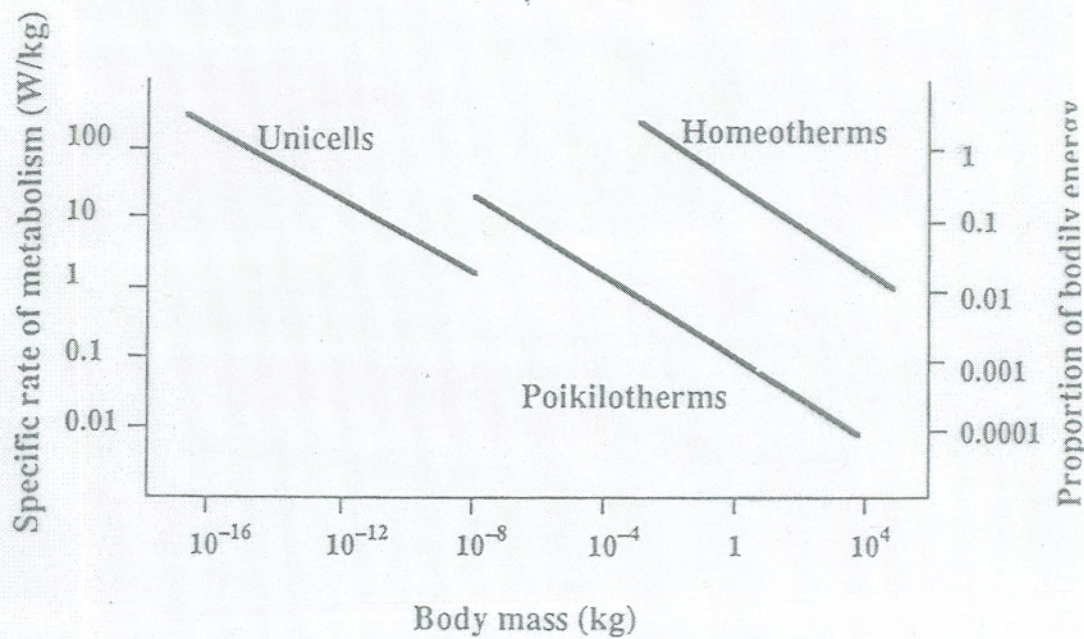
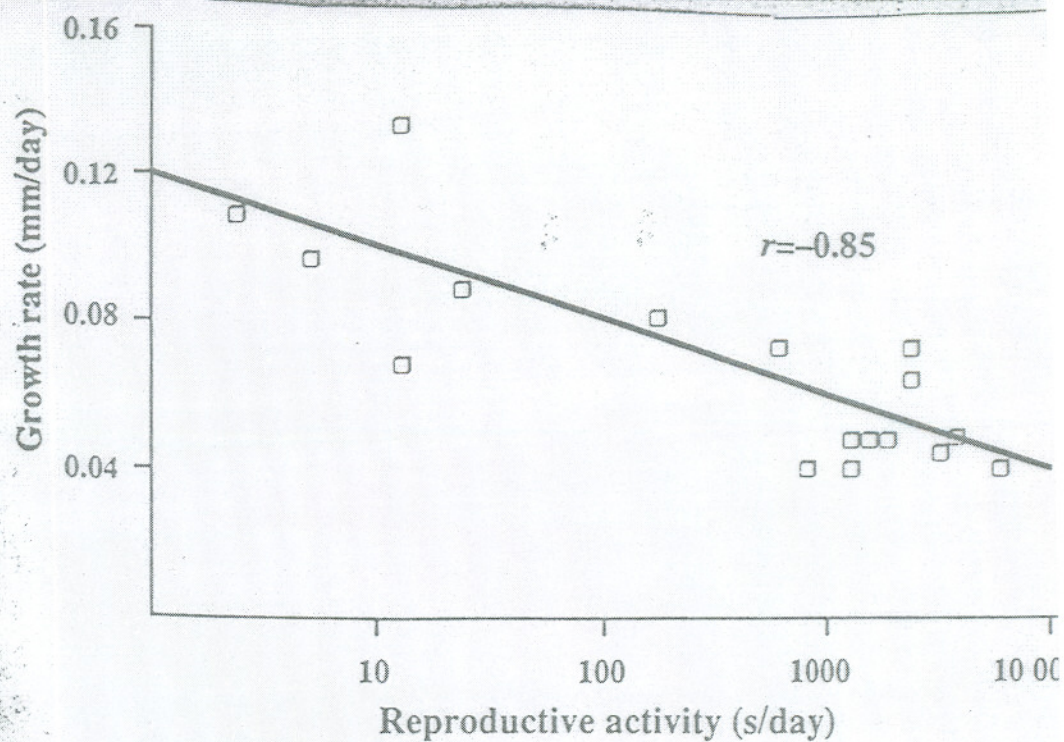


Figure 5.1 Specific metabolic equations relating specific metabolism (R) to body mass are $4.1W^{-0.249}$; $R_{\text{poikilotherms}} = 0.018W^{-0.249}$ (1983).

- ⇒ 3. ak určité množstvo energie už bolo venované určitým aktivitám, potom prídely budú dané s tým, čo zostalo po odčerpaní pre prioritnú zložku
- ⇒ 4. u malých homeothermických druhov s rýchlou metabolickou rýchlosťou a žiadnymi tukovými rezervami pre reprodukciu, rýchla zmena zničí reprodukciu než u veľkých druhov s tukovými rezervami

2. MIKROEVOLUČNÝ TRADE-OFF

- širší ako fyziologický trade-off, ktorý zahrňuje
- vyskytuje sa v populáciách, kde vplyvom selekcie zmena v jednej zložke, ktorá zvyšuje fitness, je spojená so zmenou v inej zložke ktorá fitness znižuje.
- predstavuje odpoveď populácií k selekcii na genetickú variáciu vo fyziologickom trade-off
- Efekt reprodukcie na prežívanie možno určiť ako kompromis medzi:

A. Súčasná reprodukcia a prežívanie

- efekt dospievania na dĺžku života – pozdnejšie dospievanie je spojené s dlhším životom (nematoda a arthropoda)
- miery prežívania rodičov s rôznou fekunditou
- veľkosť medzi veľkosťou hniezda, počtom vajíčok a rodičovskou starostlivosťou

B. Súčasná reprodukcia a reprodukcia v budúcnosti

- priamy vplyv súčasnej reprodukcie na reprodukciu v budúcnosti
 - kompromis medzi skorou a pozdnou reprodukciou u iteroparných druhov

C. Reprodukcia versus rast

Investície do reprodukčnej aktivity môžu redukovať rast a tým aj budúci reprodukčný úspech. Väčšie organizmy obvykle produkujú

1. viac potomstva,
2. potomstvo lepšej kvality,
3. vyhýbajú sa lepšie predácii ako malé organizmy

D. Súčasná reprodukcia versus kondícia

- impakt reprodukcie na fyziologickú kondíciu
- kompromis merateľný plocha gonád versus plocha tukovej tkáňe (negatívny vzťah)
- reprodukcia vs. rezistencia voči parazitom – ak existuje \Rightarrow rezistencia je nákladná

E. Počet versus veľkosť potomstva

3. MAKROEVOLUČNÝ TRADE-OFF

- komparatívna analýza variácie v zložkách ŽH medzi fylogeneticky nezávislými udalosťami
- príklad (pozor zjednodušený ale nerealistický) – dve zložky nie sú plastické (neexistuje fyziologický trade-off) a nie je tam genetická variácia v rôznom prostredí (neexistuje microevolučný trade-off), ale keď porovnáme druhy v rámci rodu alebo rody v rámci čeľade, 2 zložky negatívne korelujú (existuje makroevolučný trade-off)
- **Rodovo závislé efekty**
- Niektoré zložky životných histórií sú fixované na vyššej taxonomickej úrovni, ale nie sú variabilné na úrovni populačnej
- **Komparatívna biológia** – 2 prístupy, ktoré sú vzájomne komplementárne

Ekologie jedince

Allometrická rovnice

Mnoho charakteristik organismů má vzhledem k velikosti těla nelineární charakter. Funkce, která tento vztah vyjadřuje se označuje jako allometrická rovnice.

$$Y = aW^b$$

Y = hodnota určitého znaku (charakteru)

a, b = konstanty

W = hmotnost těla

Nejznámější příklad allometrické závislosti je vztah mezi plochou povrchu těla a jeho objemu.

Pokud se tvar (těla, orgánu aj.) s velikostí nemění roste plocha kvadraticky zatímco objem se zvyšuje kubickou funkcí.

Bude-li hodnota x = lineární charakteristika délky (například kosti), S = bude plocha jejího povrchu a V = objem kosti. (a,b,c,d, jsou konstanty).

$$S = ax^2 \quad a \quad V = bx^3$$

odtud tedy:

$$x = cV^{1/3} \quad a \quad S = dV^{2/3}$$

Ekologie jedince

- Uvedené vztahy znamenají, že plocha povrchu se zvětšuje s funkcí s exponentem $2/3$ velikosti objemu. Protože $2/3 < 1$ bude se povrch zvyšovat pomaleji než objem.
- Tento poměr mezi povrchem a objemem bude tím menší čím větší bude objem.
- Objem je proporcionální hmotnosti a biomase, tedy množství tkáně, která musí být zásobena živinami a kyslíkem.
- Absorbční schopnost plic nebo střeva je proporčně závislá na velikosti povrchu těla.
- Lze proto předpokládat, že délka střeva nebo plocha plic roste rychleji než hmotnost živočicha, což je nezbytné pro zachování chodu základních fyziologických funkcí.

Rovnice, která tyto funkce vyjadřuje je:

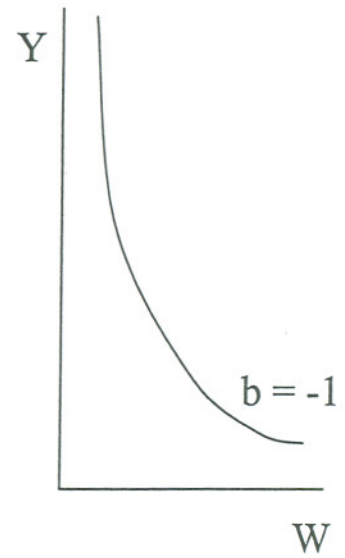
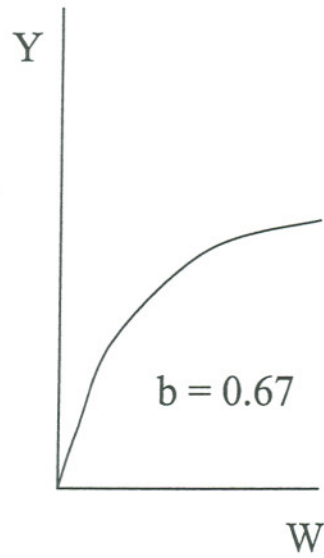
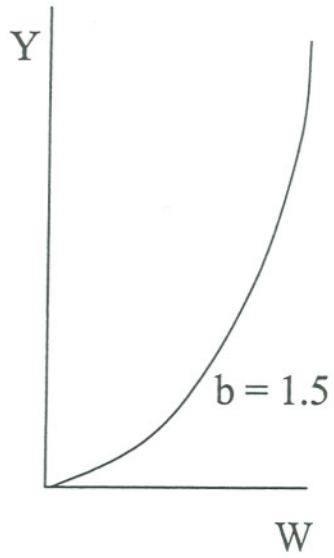
$$Y = aW^b$$

Bude tedy platit:

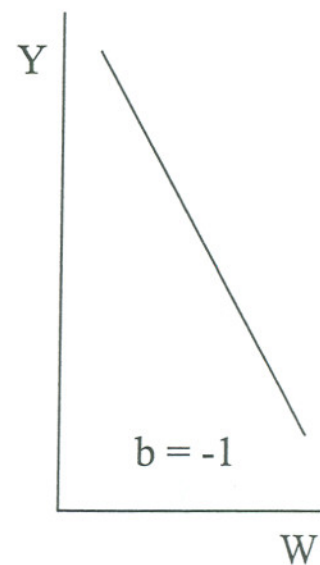
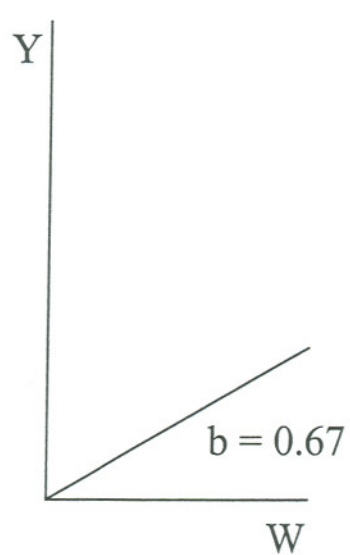
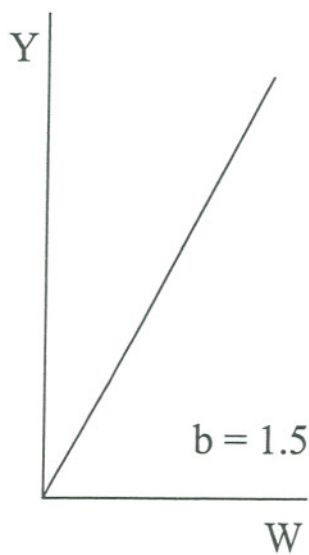
- (1) $b > 1$, poměr Y k W roste s růstem W
- (2) $b = 1$, poměr se s růstem W nemění
- (3) $b < 1$, poměr se s růstem W zmenšuje
- (4) Exponent funkce vyjadřuje strmost přímky u log-log grafu

Ekologie jedince

Lineární plot



Log-log plot



Ekologie jedince

Organismus potřebuje energii na udržování a obnovu tkání svého těla nebo na vlastní růst nebo na produkci potomstva.

- Organismus potřebující mnoho energie = vysoký metabolismus
- Organismus potřebující málo energie = nízký metabolismus

Jak srovnat co je akorát ?

Bazální metabolismus = minimální množství energie potřebné k uchování života v podmínkách naprostého „fyziologického“ klidu.

- Tři podmínky:
- 1) Organismus se musí nacházet v termoneutrálních podmínkách
 - 2) Organismus musí být v naprostém klidu
 - 3) Organismus musí být v post-absorbtivní fázi metabolismu

Ekologie jedince

Pro ekologa má znalost bazálního metabolismu relativně okrajový význam.

Roste však zájem ekologů o studium míry denního energetického výdaje organismu (daily energy expenditure) – tedy energie potřebné ke krytí všech životních potřeb jedince (lokomoce, termoregulace, růst, reprodukce aj).

Tato energie je obvykle určitým násobkem energie nutné k udržení bazálního metabolismu.

U člověka a některých jiných obratlovců je denní potřeba energie asi 7-násobně větší než míra bazálního metabolismu.

Které faktory mají vliv na míru metabolismu ?

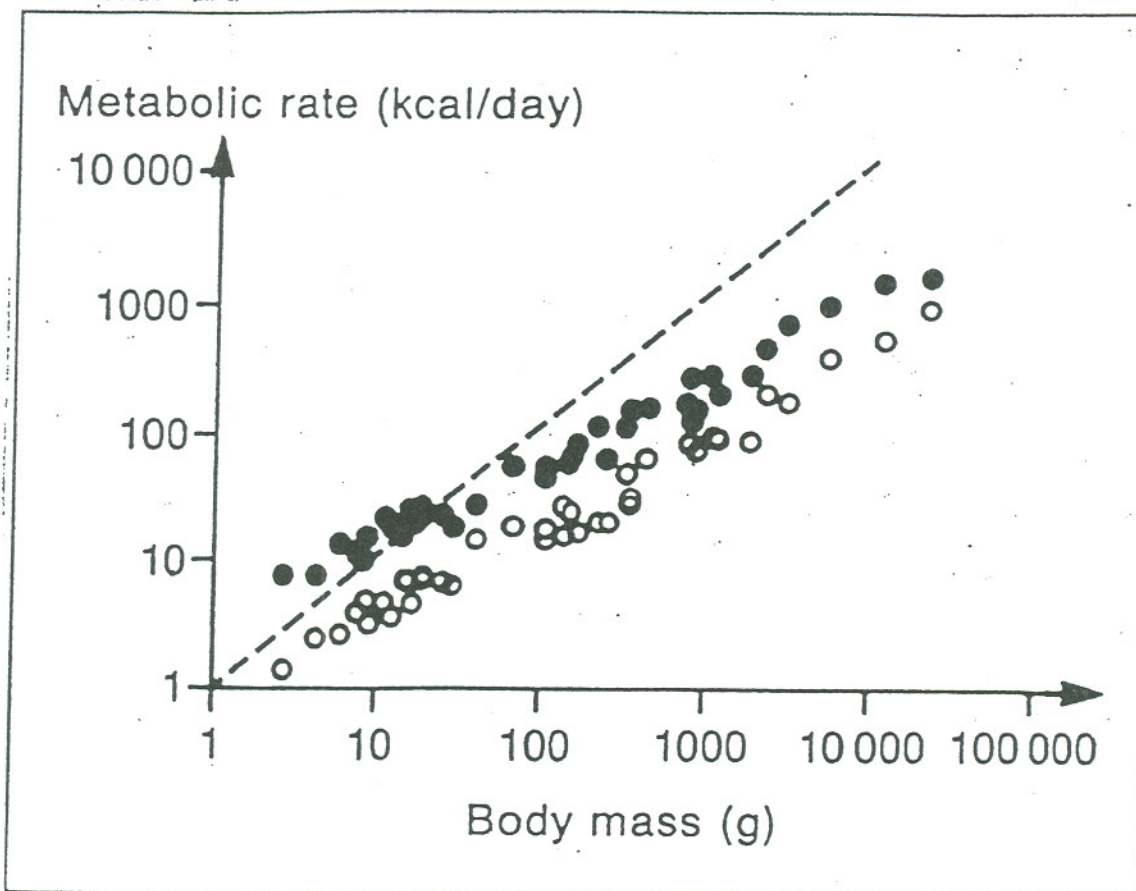
- Velikost organismu
- Životní styl (životní strategie)

Velikost těla je pravděpodobně jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících míru metabolismu jedince, tedy jeho energetické nároky.

V důsledku toho např. větší ptáci spotřebují denně více energie. Závislost metabolismu na velikosti (hmotnosti) však není proporcionální (viz. obr).

Ekologie jedince

Denní energetický výdaj organismu a bazální metabolismus



Ekologie jedince

Mezi stejně velkými živočichy jsou velké rozdíly v jejich míře metabolismu.

Srovnání: **Poikiloternní** versus **Homoioternní**

Z obrázku plyne, že homoioternní živočichové potřebují asi 25 až 30 krát více energie než živočichové poikiloternní stejné velikosti !

Je mnohem lacinější žít 5kg kralupa, než 5kg psa !

Dále je zajímavé, že poikiloternní živočichové mají míru metabolismu 8 až 10 krát větší než jednobuněční !

Složitější organizace těla (mnohobuněční) je tedy energeticky mnohem nákladnější.

Příčiny těchto závislostí opět nejsou dosud plně analyzovány. Pouze v případě ptáků a savců byly prováděny srovnávací analýzy.

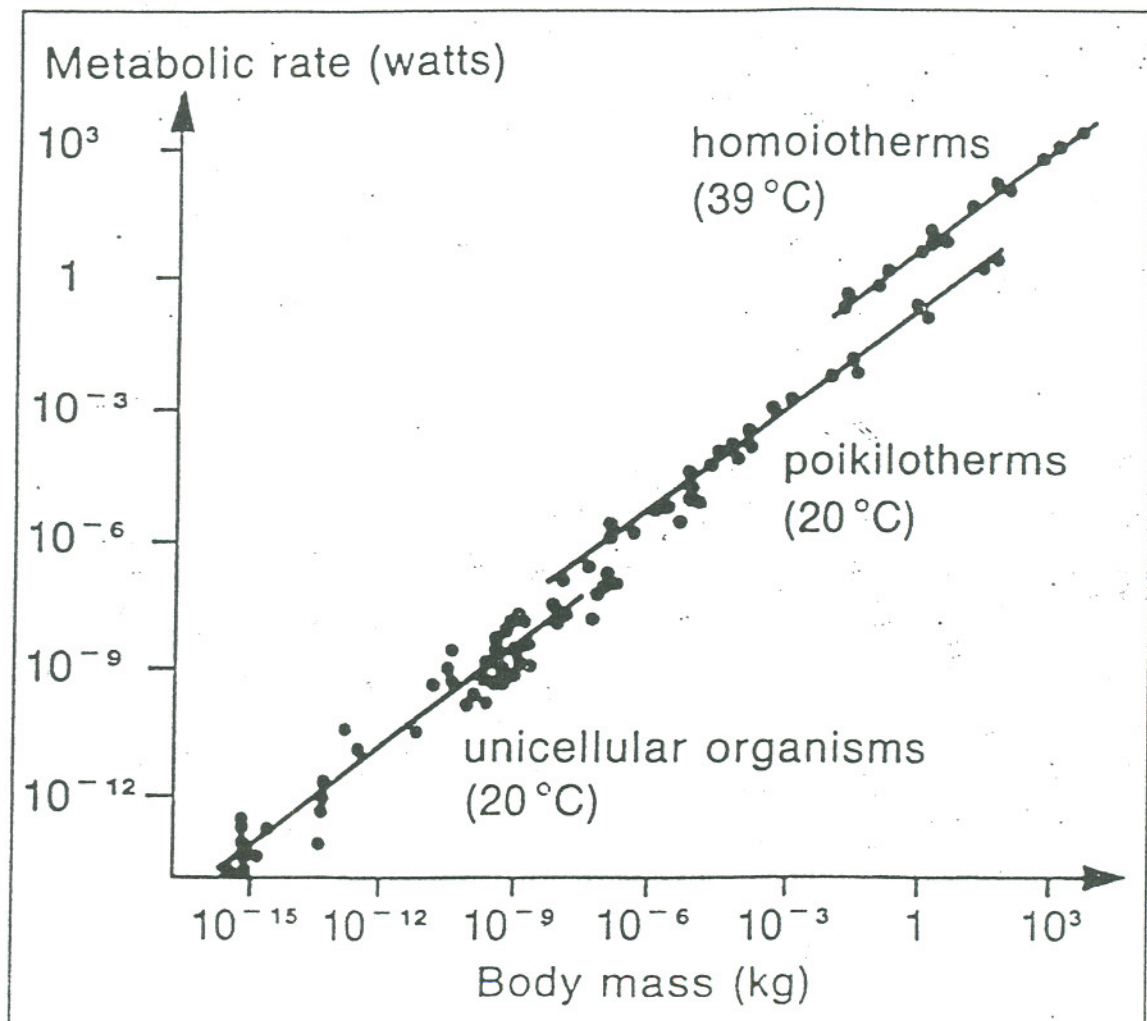
Příčiny: **1) životní styl (strategie)**
2) fylogenie

Např.) Savci lovcí obratlovců mají ve vztahu k jiným obratlovcům velmi vysoké hodnoty bazálního metabolismu.

Příčiny fylogenetického původu lze doložit u delfínů a ploutvonožců, u nichž převládá spíše podobnost ve způsobu života, než potravní zvyklosti.

Ekologie jedince

Vliv životního stylu (životní strategie)



Ekologie jedince

Tyto skutečnosti znamenají, že např. pták s 10x větší hmotností nespotřebuje 10x více potravy.

Vztah mezi mírou metabolismu a hmotností vyjadřuje **allometrická rovnice**:

$$\text{míra metabolismu} = a (\text{hmotnost})^b$$

b = exponent vyjadřující vztah mezi M_m a H

$$\log (\text{míra metabolismu}) = \log a + b [\log (\text{hmotnost})]$$

Vztah **log – log** je vyjádřen na obrázku; je z něj zřejmé, že a = míra metabolismu v případě, když hmotnost = 1. Koeficient b vyjadřuje strmost přímky.

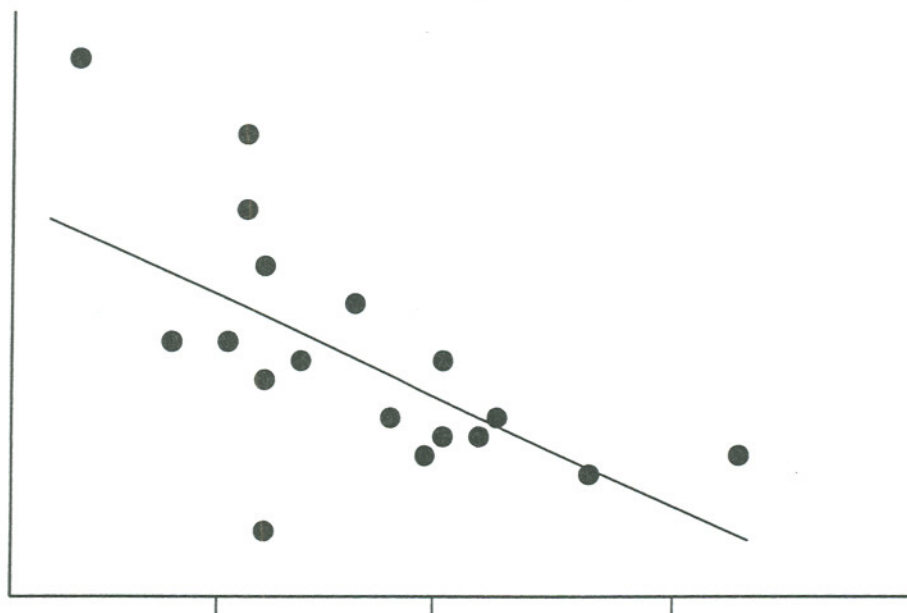
Hodnota koeficientu b se u různých skupin živočichů pohybuje od **0.5** do **0.9** a to bez ohledu na jednotky ve kterých je měřena hmotnost nebo míra metabolismu.

Lze zobecnit, že hodnota koeficientu b se blíží 0.75. Příčiny této obecné závislosti nejsou dosud plně objasněny.

Zdá se, že u mnohobuněčných organismů mohou tyto příčiny mimo jiné spočívat ve **fraktální struktuře soustav** důležitých pro transport základních životně nezbytných médií a materiálů (cévy, dýchací soustava).

Při $b < 1$ potřebují velikostně větší druhy méně energie, než jedinci menších druhů. Důsledkem této zákonitosti, je živočichové jako např., rejsek mající v relaci ke své hmotnosti vysokou míru metabolismu spotřebují několikanásobně větší množství potravy, než sami váží. Naproti tomu slon spotřebuje potravu o váze rovnající se jeho hmotnosti za tři měsíce.

**Vztah mezi mírou bazálního metabolismu a váhou těla
různých skupin drobných savců**



Ekologie jedince

Velikost determinuje mnohem více než jen míru metabolismu !

Hodnoty exponentu (**b**) pro různé anatomické, fyziologické,
ekologické a behaviorální proměnné v relaci ke hmotnosti těla

Proměnná	Taxon	Exponent (b)
velikost home range	savci	1.26
hmotnost skeletu	chřestýši	1.17
hmotnost skeletu	savci	1.09
hmotnost skeletu	ryby	1.03
objem plic	savci	1.02
míra ingesce	korýši	0.80
hmotnost mozku	savci	0.70
délka gravidity	savci	0.24
věk dospělosti	ryby	0.20
délka inkubace vajec	ptáci	0.17
tepová frekvence	savci	- 0.25
míra dýchání	savci	- 0.26

Například hodnota **b = 0.17** pro délku inkubace vajec u ptáků znamená, že doba , kterou ptáci různých druhů stráví seděním na vejcích je funkcí jejich hmotnosti vyjádřenou následující rovnicí:

$$\text{Inkubační doba} \quad (\text{hmotnost})^{0.17}$$

Tento vztah opět platí bez ohledu na jednotky hmotnosti a času, ve kterých je měření prováděno.

Ekologie jedince

V případě vztahu tepové frekvence savců a jejich hmotnosti je koeficient **b = - 0.25 (záporný)**

Tepová frekvence (hmotnost)^{-0.25}

Platí tedy, že čím je savec větší, tím nižší je jeho tepová frekvence. Například rejsek má srdeční frekvenci dosahující hodnoty 1200 pulsů za minutu !

Velikost organismu tedy podstatně ovlivňuje jeho ekologii.

Z velikosti živočicha můžeme usuzovat na typ jeho interakcí s jinými druhy ve společném prostředí.

Množství energie, které živočich potřebuje je do značné míry determinováno jeho velikostí.

Jaký je však další osud této energie ?

Kolik je věnováno na vývoj a růst a kolik na reprodukci ?

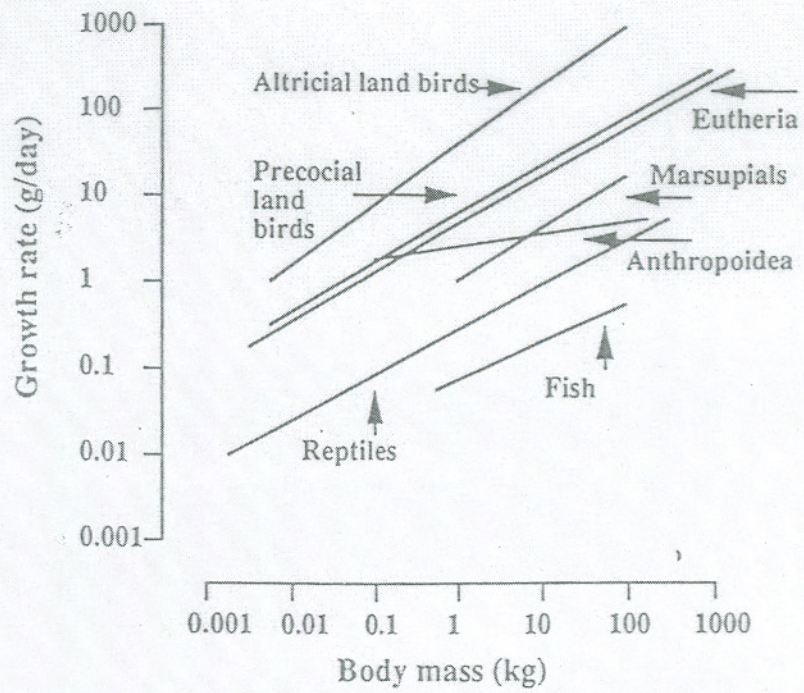


Figure 5.2 The growth rates of different vertebrate groups differ. There are major differences among fish, reptiles, marsupials, eutherians, and altricial land birds. Anthropoid apes grow slowly for mammals—large apes and man grow more slowly than marsupials of the same size. Altricial land birds grow fastest of all major groups (after Case 1978).

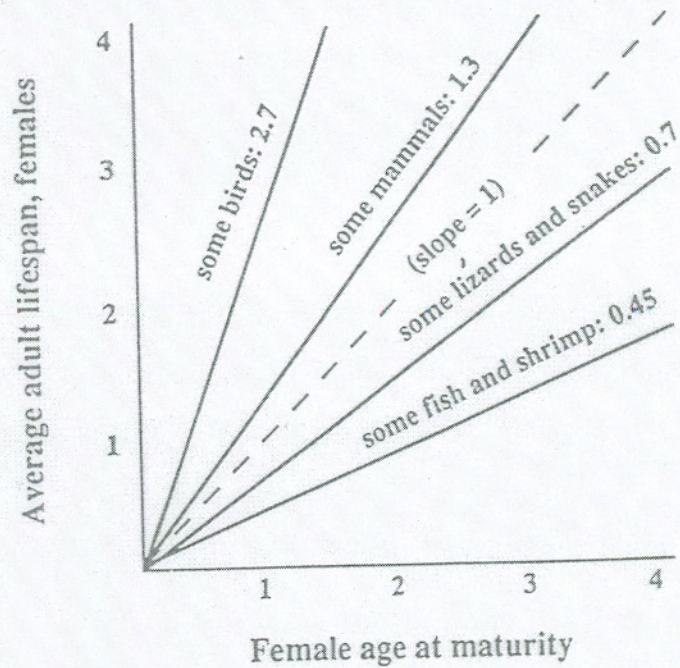


Figure 5.3 Relation of adult lifespan to age at maturity for different taxa (after Charnov and Berrigan 1991).

Ekologie jedince

Proč organismy přijímají potravu ?

Proč jíme ?

Jsou to opravdu hloupé otázky ?

- Evoluční úspěch kteréhokoliv organismu spočívá ve schopnosti rozmnožování, které by nebylo možné bez schopnosti organismu přijímat potravu a transformovat takto přijatou energii a výživu ve své potomky.
- Každý dnes žijící organismus je pokračováním vývojové linie trvající téměř 4 miliardy let.
- Organismy však netransformují všechnu přijatou energii pouze do potomstva.
- Celkově využívají pouze poměrně malou část přijaté energie. Téměř 10 až 30% absorbované energie je využito jen na trávení přijaté potravy.

Co je to asimilační účinnost ?

- Asimilační účinnost je proporce energie, kterou organismus přijal a je schopen ji využít.
- Různé druhy se velmi výrazně liší svou schopností využívat energii získanou v potravě.

Ekologie jedince

- Masožravci živící se obratlovci mají asimilační účinnost asi 90%; hmyzožravci zhruba 70 až 80% zatímco většina býložravců jen 30 až 60%.
- Panda velká (*Ailurupoda melanoleuca*) má nejmenší asimilační účinnost mezi savci dosahující hodnotu jen 20%.
- Mnoho druhů živočichů však má tuto hodnotu ještě mnohem nižší, například organismy využívající jako potravu organické zbytky v sedimentech o koncentraci jen 1 %.
- Krab druhu *Scopimera globosa* se živí potravou obsahující jen 0,19% organické hmoty. Jeho asimilační účinnost bude proto ještě nižší než 0.19%. Přesto v jeho střevech dosahuje organická hmota koncentrace až 12 %. Krab proto přijímá jako potravu velké množství materiálu a vylučuje velké množství nestavitelných zbytků.

Ekologie jedince

Produkce a respirace

- Energie přijatá heterotrofním organismem je z části využita stavbu jeho těla a regeneraci tkání a z části se pak využívá pro růst a rozmnožování.
- Růst organismu a rozmnožování označujeme dohromady jako produkci.
- Proporce asimilované energie, která je využita pro růst organismu označujeme jako růstovou účinnost.
- Tento typ účinnosti je velmi důležitý pro farmáře. Selata mají velmi vysokou růstovou účinnost dosahující hodnoty 20%. Znamená to, že tuto proporcii přijaté energie prase konvertuje do produkce vepřového.

Obecně platí, že růstová účinnosti je tím větší, čím menší je daný organismus.

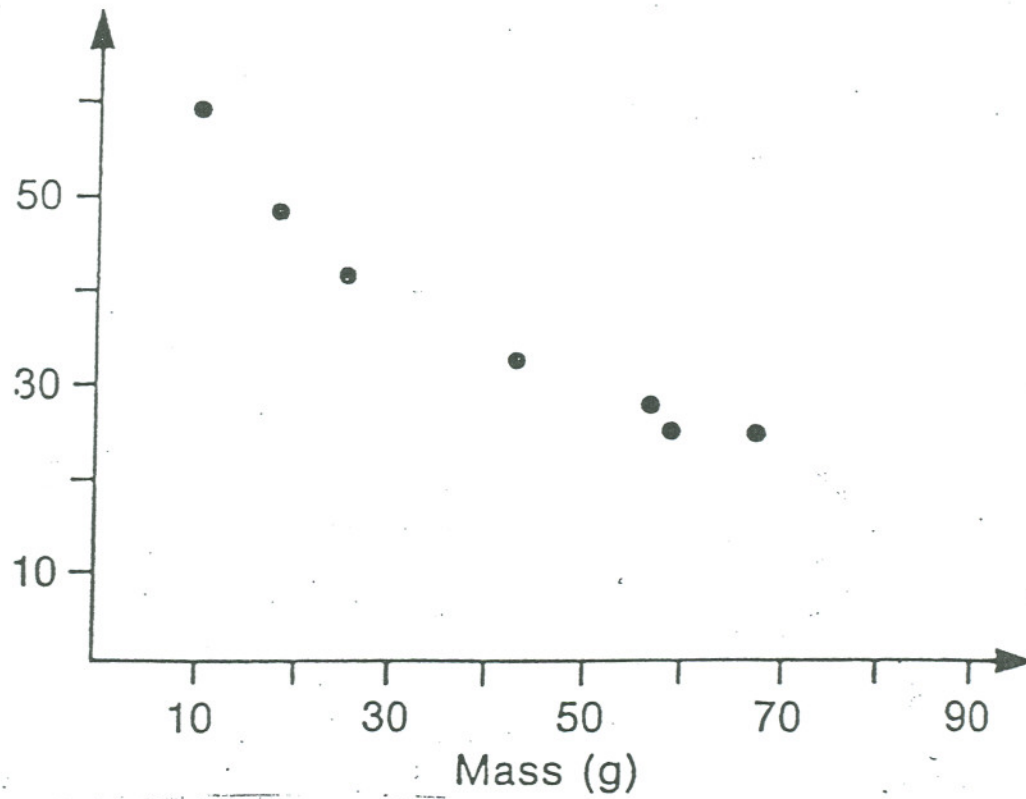
Růstová účinnost se rovněž výrazně snižuje při dosažení dospělosti živočicha.

- Z tohoto důvodu je velmi obtížné provádět mezidruhová srovnání růstové účinnosti.

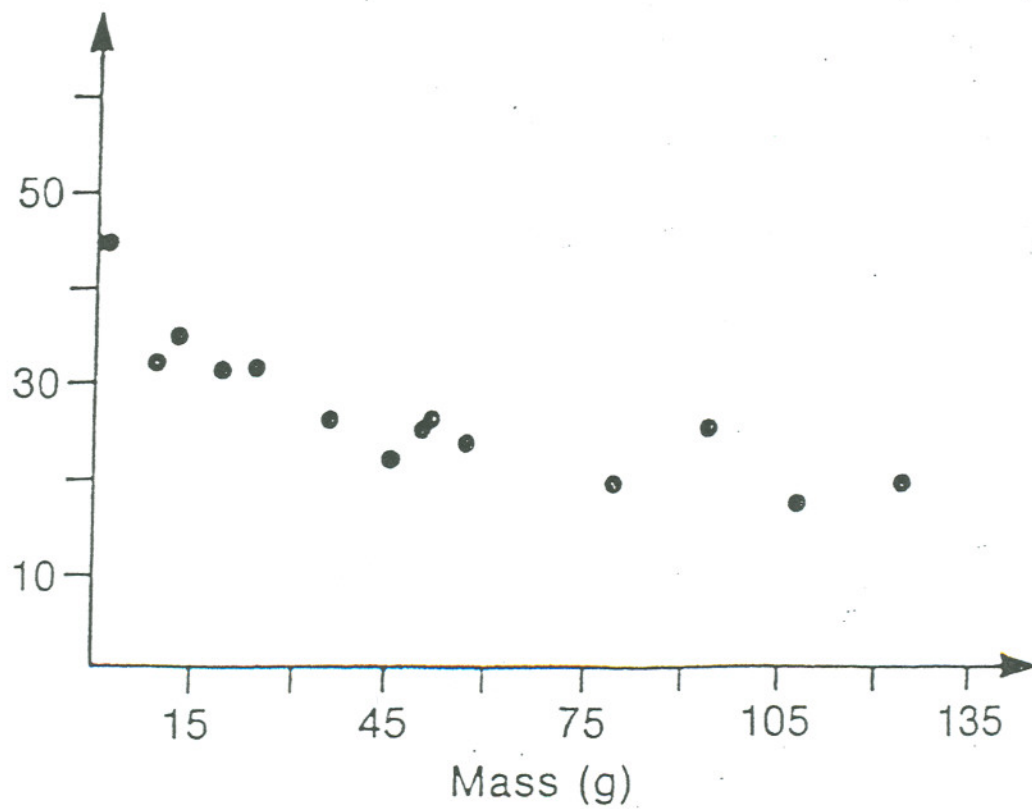
Ekologie jedince

Růstová účinnost jako funkce velikosti těla

Growth efficiency (%)



Growth efficiency (%)



Ekologie jedince

- Lze zobecnit, že juvenilní poikilotermní živočichové mají větší růstovou účinnost, než juvenilní homoitermní.
- U velmi mladých juvenilů také homoitermové dosahují značných hodnot 50 až 70%, což odpovídá hodnotám typickým pro poikilotermy.

Alokace energie do rozmnožování

- Doposud existuje jen velmi málo údajů o tomto typu transformace energie a o této tzv. reprodukční účinnosti.
- U živočichů lze očekávat, že homoiotermní organismy budou do rozmnožování alokovat mnohem méně energie, než živočichové poikilotermní.

Jaký je tedy celkový energetický rozpočet organismu ?

Příklad studie isopoda přílivového pásma druhu *Idotea baltica*.

$$C = P + R + E_x + U + F$$

C = energie získaná ingescí

P = součet P_g (energie akumulovaná do růstu) a
 P_r (energie využita na tvorbu gamet)

R = respirační energie, metabolické ztráty

E_x = energie spotřebovaná při ekdysi

U = energie využitá na tvorbu všech typů exkrementů

F = energie obsažená ve výkalech.

Ekologie jedince

V jakém rozsahu determinuje velikost organismu typ jeho životní strategie ?

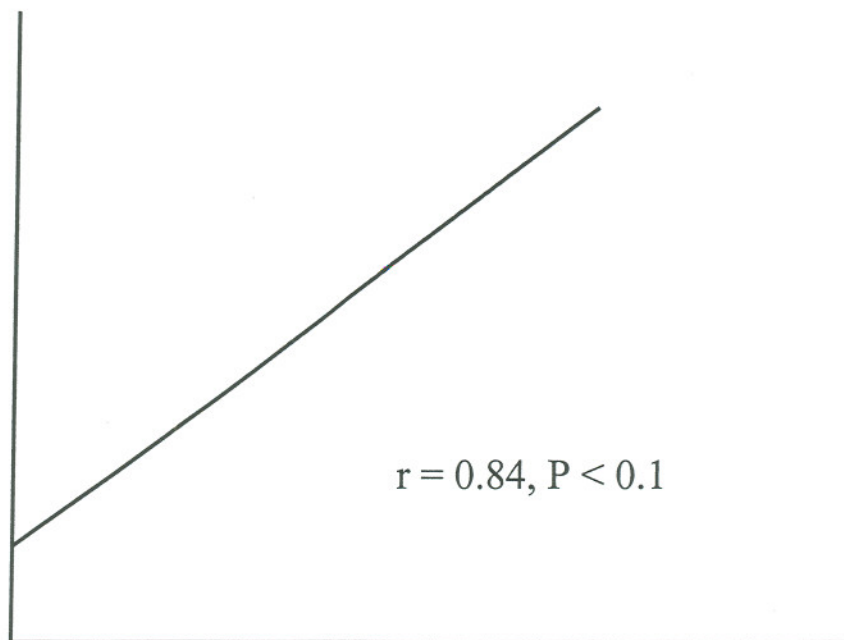
Příklad parazito-hostitelské systémy.

- Předpokladem je, že pravý parazit by měl být menší než jeho hostitel.
- Predátoři, např. draví filtrátoři, mohou být naopak i větší než jejich kořist.

Důležité je si uvědomit, že velikost těla konzumenta (parazita) je velmi plastická a je pod přímým vlivem hostitelského organismu (paraziti, parazitoidi, kastratoři).

Allometrický vztah mezi hostitelem- krabem druhu *Hemigrapsus oregonensis* a jeho parazitickým kastrátorem *Portunion conformis* (Isopoda).

P. conformis – celková délka



H. oregonensis šířka karapaxu

Ekologie jedince

Věk a velikost v dospělosti

Malé organismy nejsou obvykle malé proto, že být malým zvyšuje jejich plodnost nebo zmenšuje mortalitu. Jsou malé proto, že být velký vyžaduje určitý čas potřebný k růstu a při velké mortalitě se investice do velikosti nevyplatí pokud není kompenzována zvýšenou plodností. Optimální velikost těla tak přímo závisí na mortalitě, ale mortalita je často závislá na velikosti. Tato reciproční závislost je tak nepochybně zdrojem obrovské variability životních strategií v přírodě.

(Jan Kozlowski ,1991)

Dosažení dospělosti dělí život jedince na dvě části:

- 1) **vývoj jedince** – tedy na přípravu k rozmnožování
- 2) **na období reprodukce** – tedy naplnění tohoto poslání

Velikost těla, při které živočichové dosahují zralosti je klíčová !

Z hlediska fitness organismu je tento znak mnohem citlivější na změny, než jakýkoliv jiný charakter.

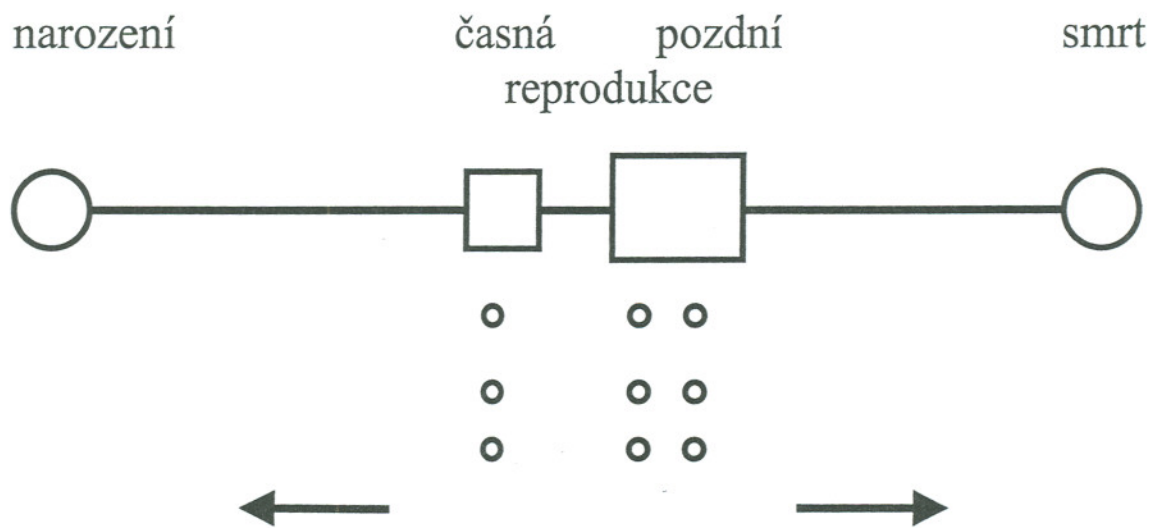
S dosažením dospělosti (zralosti) se selekční tlak na organismus dramaticky mění.

Druhy, které se rozmnožují později jsou obvykle větší, žijí dlouho.

- Pokud se jedná o ptáky nebo savce, produkují obvykle málo potomků, ale jejich velikost je poměrně značná.
- Naproti tomu u plazů je charakteristický velký počet menších potomků.

Ekologie jedince

Výhody a nevýhody časně a pozdní reprodukce



Výhody časně reprodukce

- Kratší generační čas
- Větší přežití do dospělosti dané kratším obdobím juvenilů

Výhody pozdní reprodukce

Větší počáteční plodnost
daná delším obdobím růstu
Nižší míra mortality juvenilů
Větší celková plodnost daná delším obdobím růstu

Ekologie jedince

Výhody časné reprodukce:

- Principiální výhody časné reprodukce vyplývají z demografie, tedy z ekologie populací – kratší generační čas.
- Při tomto typu rozmnožování stráví organismu ve stadiu juvenilů kratší dobu, což zvyšuje pravděpodobnost úspěšného dosažení dospělosti.
- Organismy s časnou reprodukcí mají rovněž větší fitness, protože jejich potomci se rodí dříve a začínají se také dříve rozmnožovat.

Nevýhody časné reprodukce:

Důležité jsou především následující dva faktory.

- 1) Pozdní reprodukce dovoluje další růst jedince a plodnost tak se může zvyšovat s velikostí. Pozdní reprodukce vede k větší počáteční plodnosti. Tato skutečnost může převážit výhody plynoucí z časné reprodukce. Z tohoto důvodu může být reprodukce odložena na pozdější dobu, protože růst fitness mající svůj původ ve větší plodnosti je převažuje nad poklesem fitness z důvodu delšího generačního času a menší mírou přežívání do dospělosti.
- 2) Pokud pozdní reprodukce má za následek větší kvalitu produkovaných potomků nebo se díky rodičovské péči snižuje jejich mortalita, bude tento typ reprodukce redukovat míru mortality juvenilních stádií. Tento efekt může rovněž převážit nad výhodami časné reprodukce. Maturace tak bude z tohoto důvodu odložena do té míry, kdy dojde růstu fitness vlivem většího přežívání juvenilů díky matčině větší velikosti při prvním porodu.

Ekologie jedince

Lze tak uzavřít, že pokud pozdní reprodukce (doba dosažení zralosti) bude znamenat delší dobu života organismu, jeho větší velikost, více reprodukčních období, větší plodnost při větším věku nebo prostě bude znamenat větší reprodukční úspěch v pozdějším věku, bude reprodukce (maturace) odložena na pozdější dobu !

Jaký je výskyt různých typů maturace v taxonomickém přehledu živočichů ?

Jaké jsou příčiny časně a pozdní maturace ?

Ekologie jedince

Jaká je frekvence distribuce typického věku dosažení zralosti u různých skupin živočichů ?

Viz obr. (Bell, 1980 – placentální savci, šupinatí (Squamata), Amphibia, sladkovodní ryby v USA)

- Jasný trend k časnější reprodukci placentálních savců ve srovnání se Squamata, Amphibia i rybami.
- Rozsah věkových kategorií je velký jen u savců a ryb.

Existují variace v dosahování maturace u různých populací téhož druhu ?

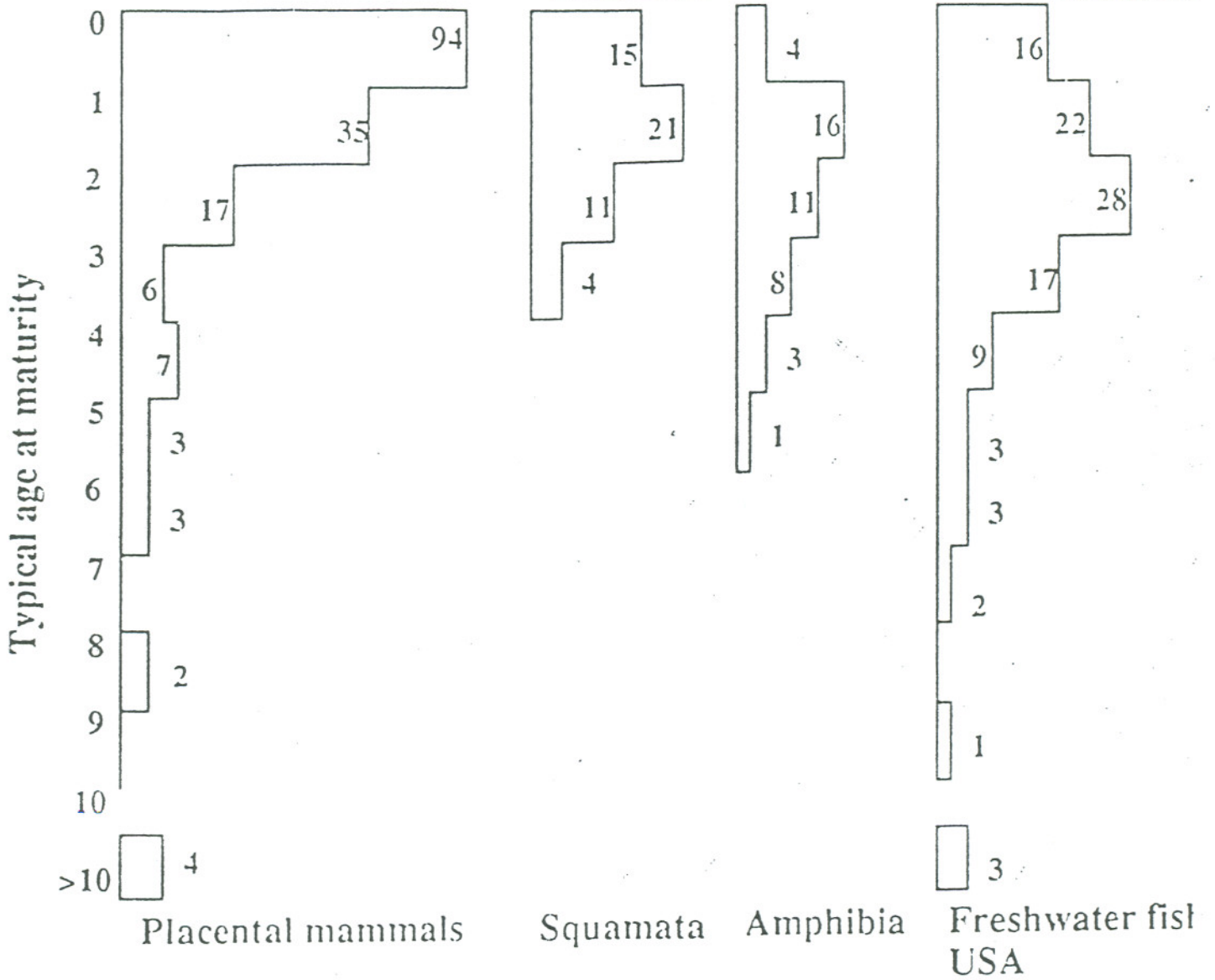
Studie 5 populací ryb - placek druhu *Alosa sapidissima* na atlantickém pobřeží Severní Ameriky.

samci		samice	
věk	říční systém	věk	říční systém
3.8	St Jones (FL)	4.2	St Jones (FL)
4.1	Connecticut	4.5	St John (NB)
4.2	York (VA)	4.6	Miramichi
4.2	St John (NB)	4.7	York
4.2	Miramichi (QB)	4.8	Connecticut

- U studovaných ryb byl **zjištěn růst věku**, při kterém ryby dosahovaly zralosti a to ve směru z Floridy do Kanady.

Ekologie jedince

Frekvence distribuce typického stáří dospívání u čtyř skupin obratlovců



Ekologie jedince

Doba dosažení zralosti roste s velikostí adultních jedinců.

Existuje tento vztah také v situaci, kdy se růst po dosažení zralosti zpomalí nebo dokonce zastaví ?

Věk, při kterém organismy dosahují zralosti koreluje s velikostí těla adultů.

	Aves			Mammalia		
	DŽ	MA	PL	DŽ	MA	PL
DŽ	1			1		
MA	0.85	1		0.79	1	
PL	-0.87	-0.83	1	-0.77	-0.80	1

- U ptáků a savců souvisí pozdní maturace (MA) s jejich dlouhým životem (DŽ) a nízkou plodností (PL).
- Těžší ptáci a savci dospívají později, žijí déle a mají menší plodnost než ptáci lehčí.

Pozor na taxonomické rozdílnosti živočichů !

Velryby jsou větší než rejsci a jeleni jsou větší než králíci.
Ne vždy proto bude možné vysvětlit vše jen velikostí těla.

Je nutno uvažovat celou evoluční strategii daného druhu !

Z tohoto pohledu dospívají velryby velmi brzy a mají velkou míru reprodukce, zatímco netopýři dospívají relativně pozdě a jejich plodnost je v relaci k jejich hmotnosti poměrně nízká.

Ekologie jedince

Sociální vlivy: bimaturnismus

Jaký bude vliv pohlavní struktury populace na rozdíly v dosahování dospělosti ?

U polygenních druhů, kde samci bojují mezi sebou o samice bude tendence oddálit dobu dosažení zralosti. Prodlužuje se tak období růstu a míra nabytých zkušeností, které jedinec-samec využívá pro dosažení reprodukčního úspěchu.

- Je to známo u tuleňů, lvounů, delfínů, koní, koz, ovcí, jelenů, tetřevů, pyskounů a primátů – viz. obr.

Naproti tomu u promiskuitních druhů, u druhů s vnějším oplozením a vyznačujících se neomezeným růstem, kde samci nemají kontrolu na přístupem k samicím, budeme očekávat opačnou situaci.

- Samice jsou v tomto případě větší než samci a jejich plodnost roste s jejich velikostí – platí pro většinu ryb – viz obr.

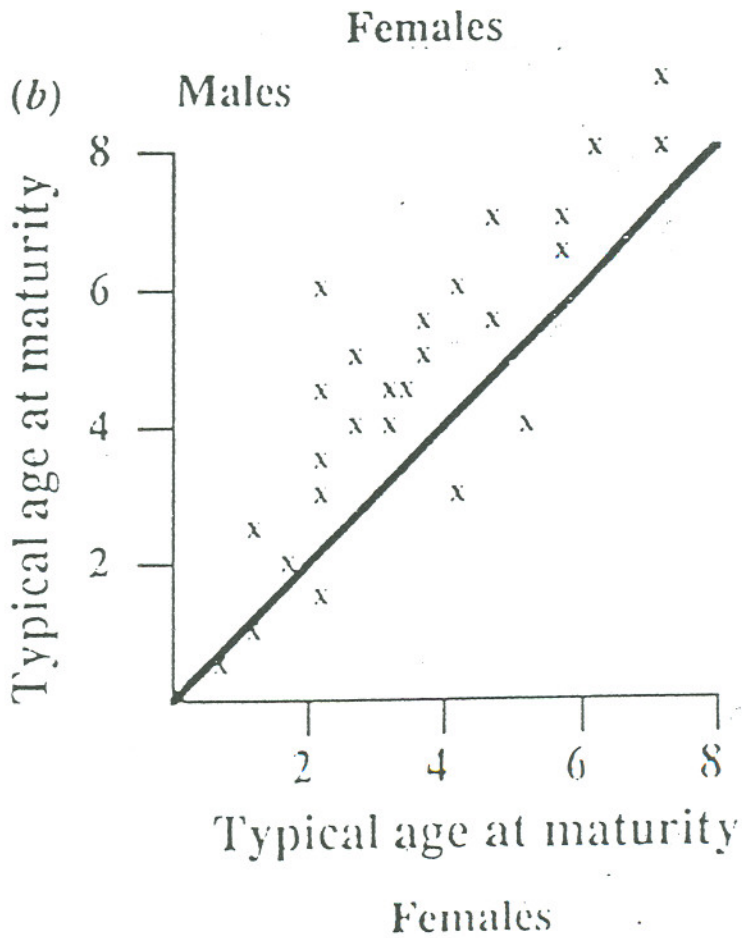
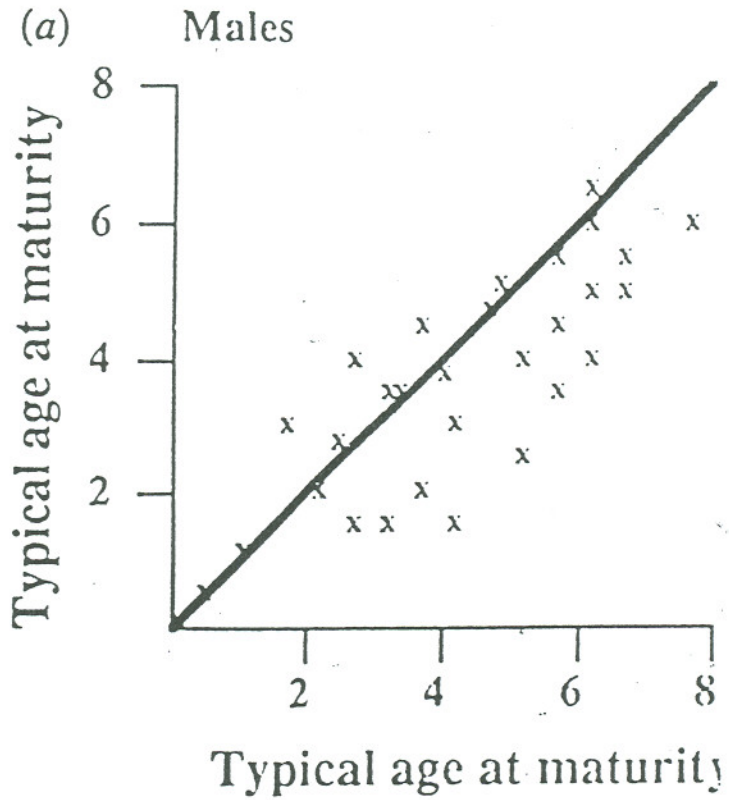
Ekologie jedince

Průměrné hodnoty věku dosažení dospělosti samců a samic různých druhů živočichů (podle Stearns, 1995)

Taxonomická skupina	samci	samice
čeleď Bovidea		
<i>Rupicapra rupicapra</i>	3.0	2.0
<i>Ovis canadensis</i>	4.0	2.5
<i>Ovis musimon</i>	6.0	2.5
čeleď Cervidae		
<i>Cervus elaphus</i>	6.0	3.0
čeleď Cercopithecidae		
<i>Papio cynocephalus</i>	6.2	4.3
<i>Papio ursinus</i>	5.0	3.2
<i>Cercopithecus neglectus</i>	6.0	4.0
<i>Miopithecus talapoin</i>	9.0	4.0
čeleď Hylobatidae		
<i>Hylobates lar</i>	9.0	6.5
čeleď Pongidae		
<i>Pongo pygmaeus</i>	9.6	6.0
<i>Pan troglodydes</i>	13.0	9.8
<i>Gorilla gorilla</i>	10.0	6.5

Ekologie jedince

Sociální efekty: bimaturismus



Ekologie jedince

Modely optimalizace vztahu mezi věkem a velikostí těla při dosažení zralosti

Základní idea těchto modelů spočívá v tom, že existuje rovnováha mezi výhodami a nevýhodami, která je determinující pro daný charakter (znak) mající určitou míru variability.

Cena výhody a nevýhody reprodukce je placena „měnou“ fitness !

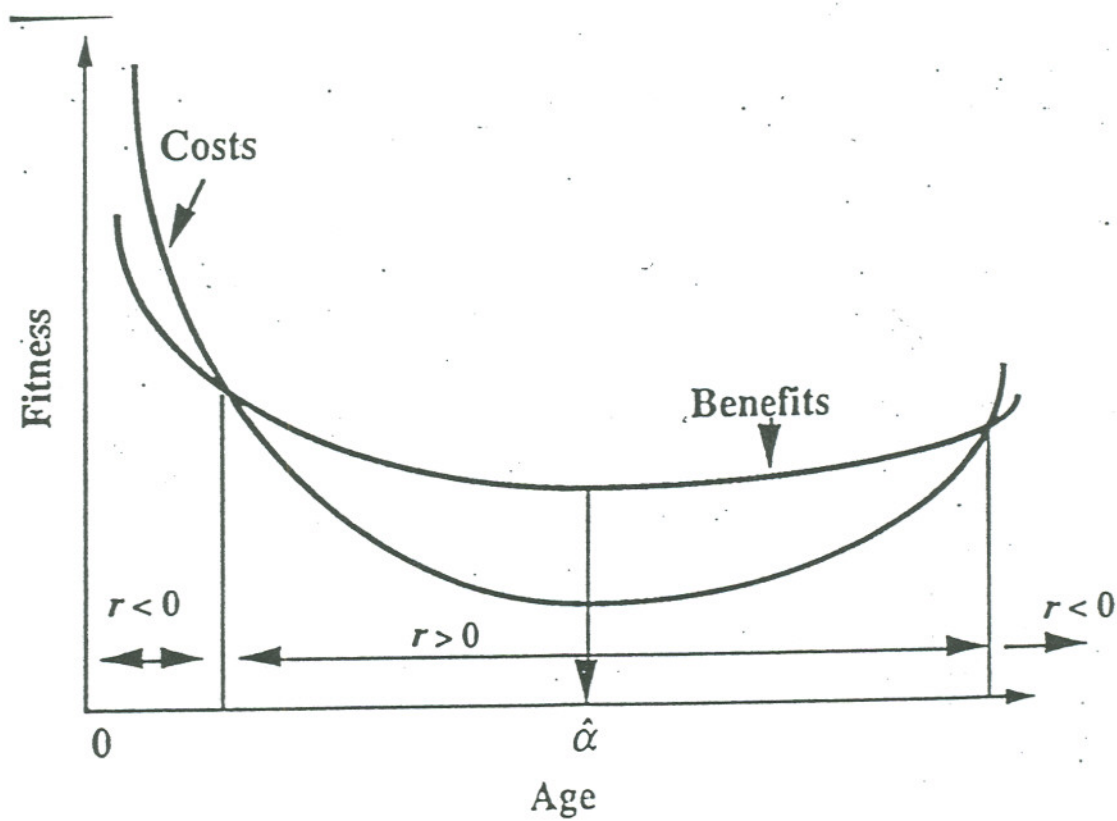
Vyjádříme-li vztah mezi výhodami a nevýhodami vůči věku dosažení zralosti dostaneme grafické znázornění, ze kterého vyplývají následující skutečnosti – viz obr.

- Pokud převládají výhody nad nevýhodami určitého typu reprodukce vzhledem k danému věku samic bude cena odpovídat míře růstu populace ($r > 0$).
- Pokud samice dospívají příliš brzy je cena reprodukce příliš vysoká a převládají nevýhody ($r < 0$).

Například u lidí existuje studie založená navíc než 100 000 případech úmrtí novorozenců v závislosti na věku matky. Je-li věk matky příliš nízký nebo naopak vysoký, zvyšuje se riziko úmrtí narozeného dítěte – viz. obr.

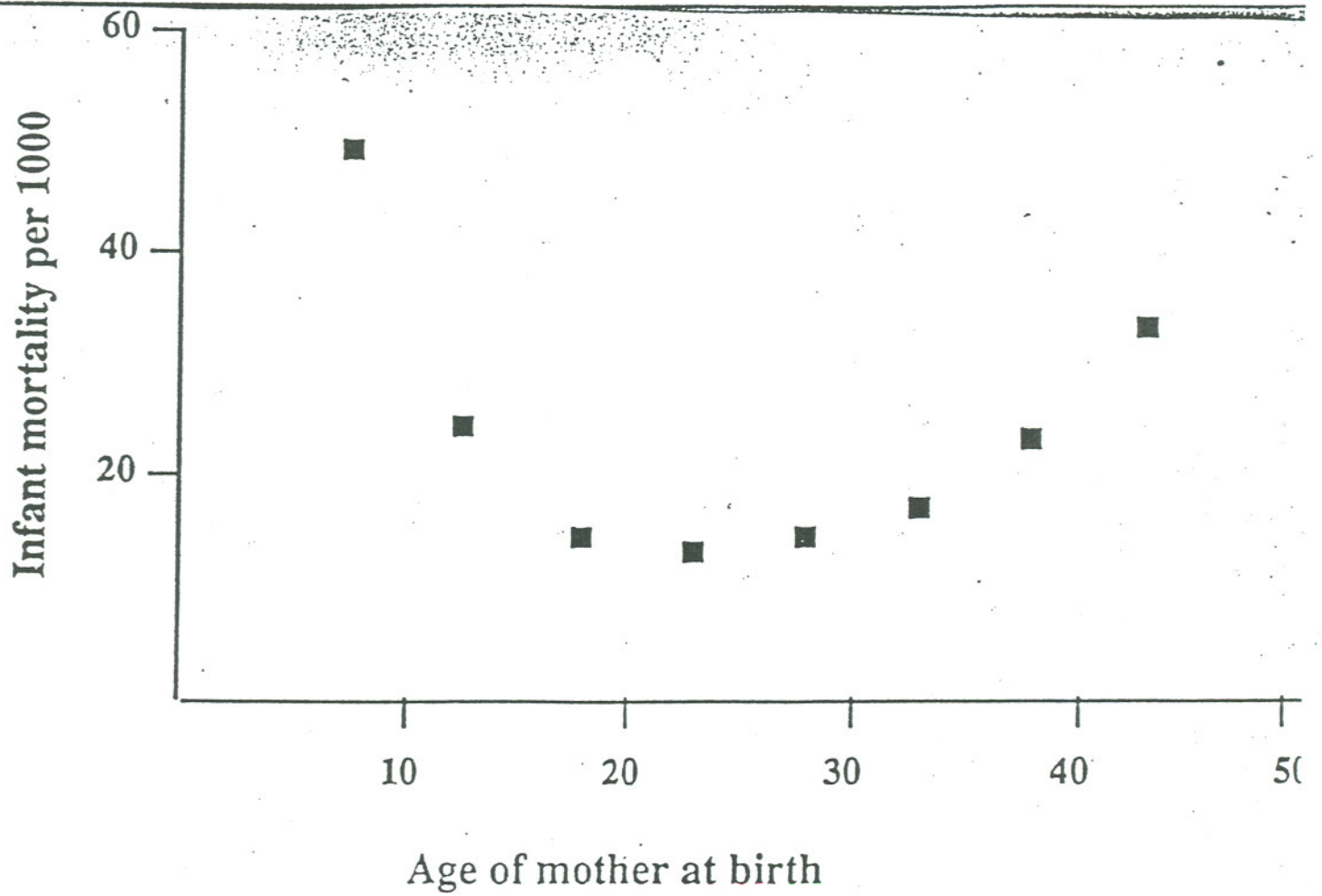
Ekologie jedince

Predikční model optimálního věku dosažení dospělosti



Ekologie jedince

Mortalita kojenců jako funkce věku matek



Ekologie jedince

Existuje optimální věk a velikost, při které se organismus rozmnožuje ?

Optimální věk a velikost organismu v dospělosti bude určitě výsledkem evolučních kompromisů (trade-off), které zajišťují rovnováhu mezi výhodami a nevýhodami rozmnožování při rozdílném a stáří a velikosti organismů.

Existují dva přístupy ke studiu tohoto problému:

- 1) Spočívá v analýze dvou typů evolučních kompromisů;
 - jednoho mezi časným rozmnožováním a plodností
 - druhého mezi časným rozmnožováním a přežíváním potomků
- 2) Spočívá v analýze vztahu mezi růstem a plodností a za kritérium fitness organismu považuje počet vyprodukovaných potomků:

$$R_0 = l_x m_x$$

R_0 = míra růstu populace

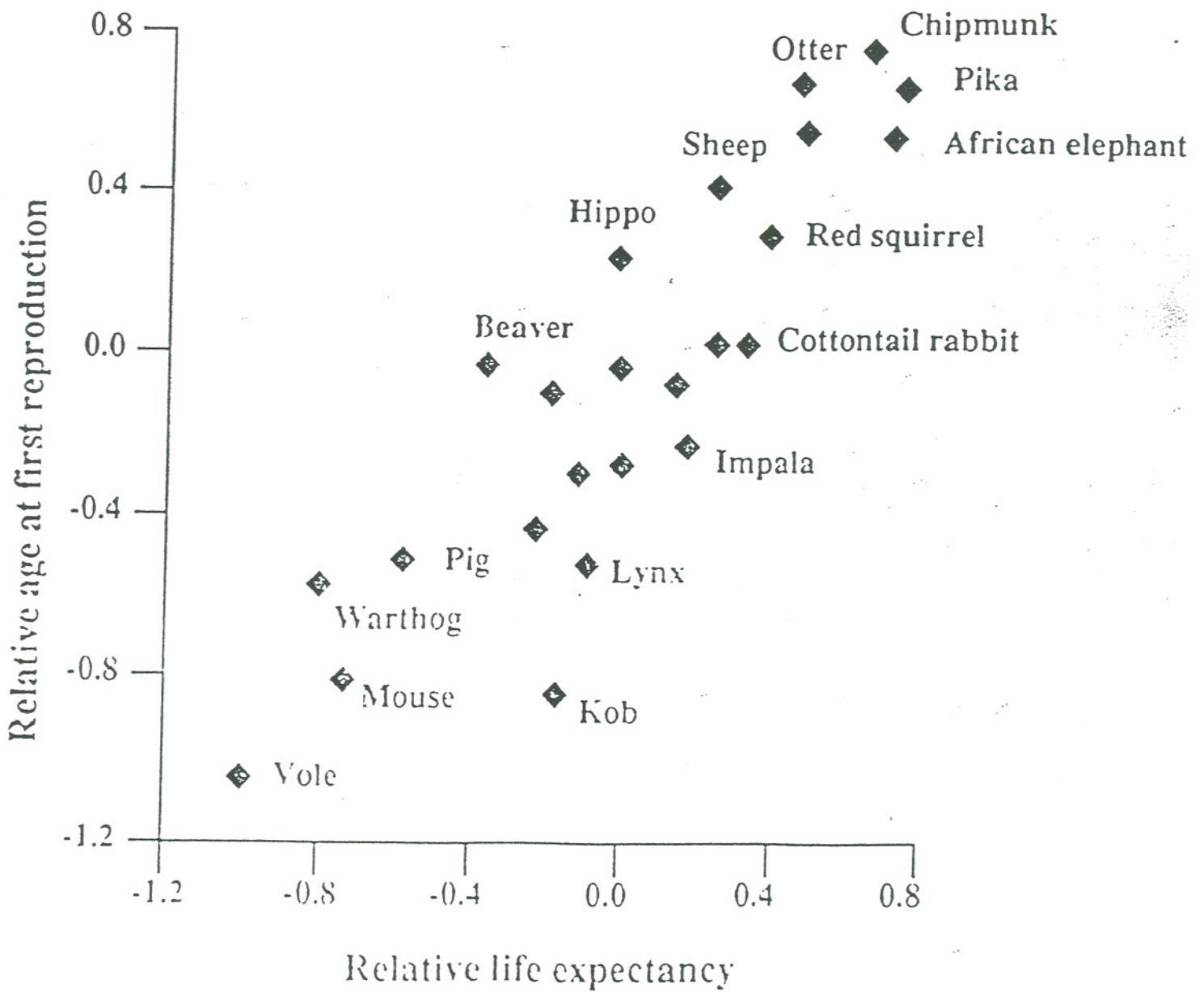
l_x = přežití do věku x

m_x = míra natality

Oba přístupy předpokládají určitou optimalizaci reakcí organismu při daném věku a velikosti.

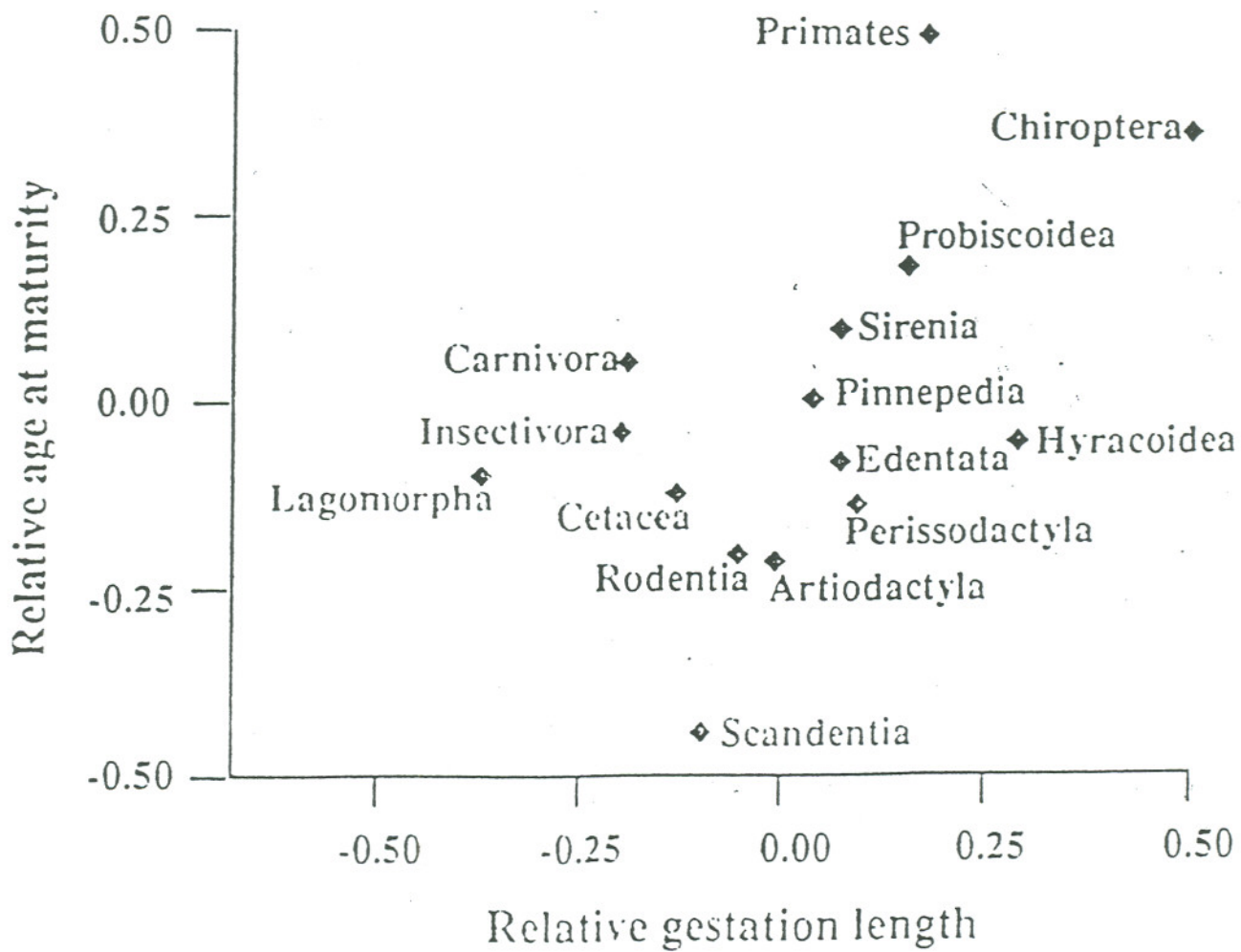
Ekologie jedince

Vztah relativního věku prvního rozmnožování a
relativní délky života



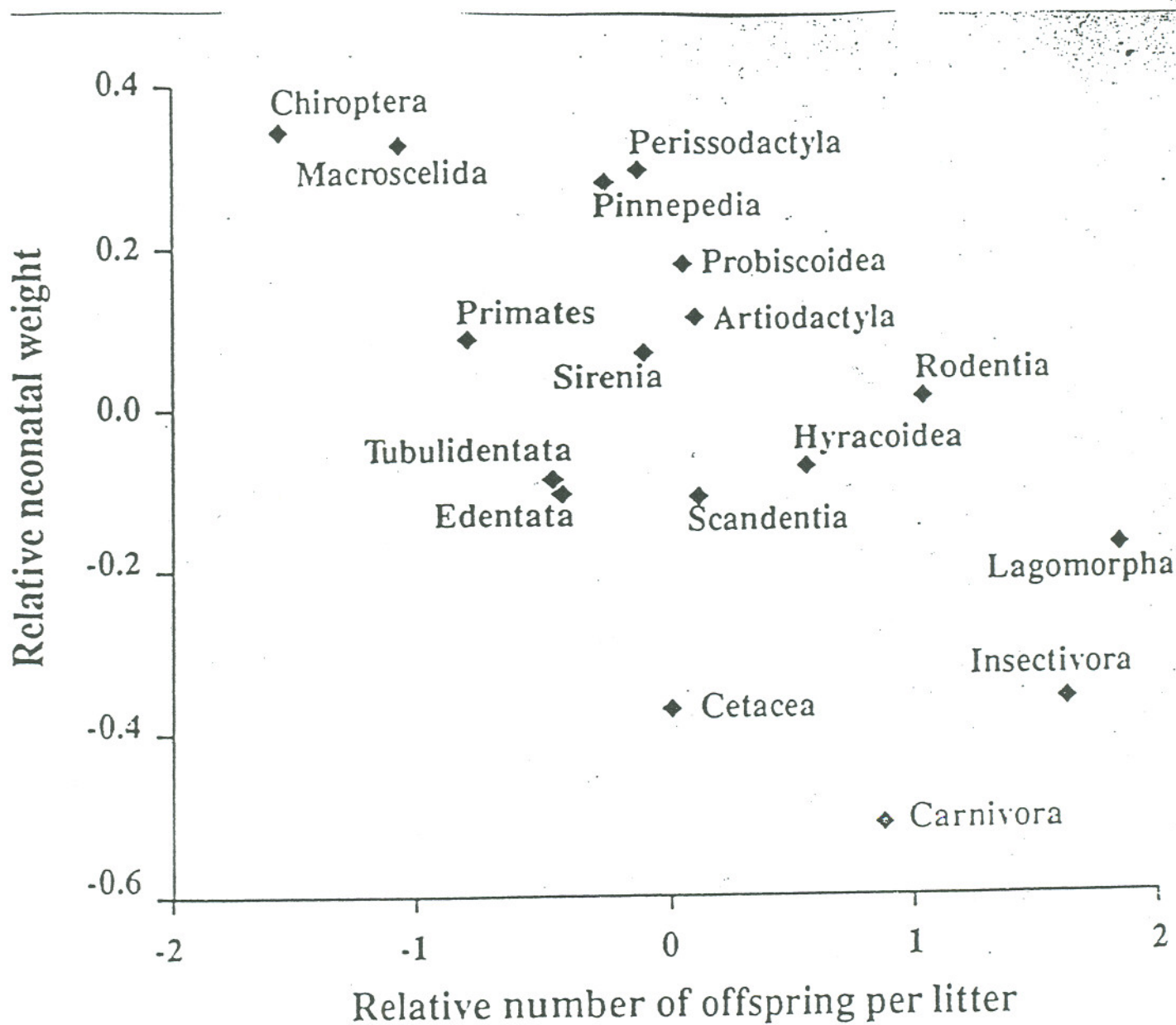
Ekologie jedince

Vztah relativního délky březosti a relativní délky života



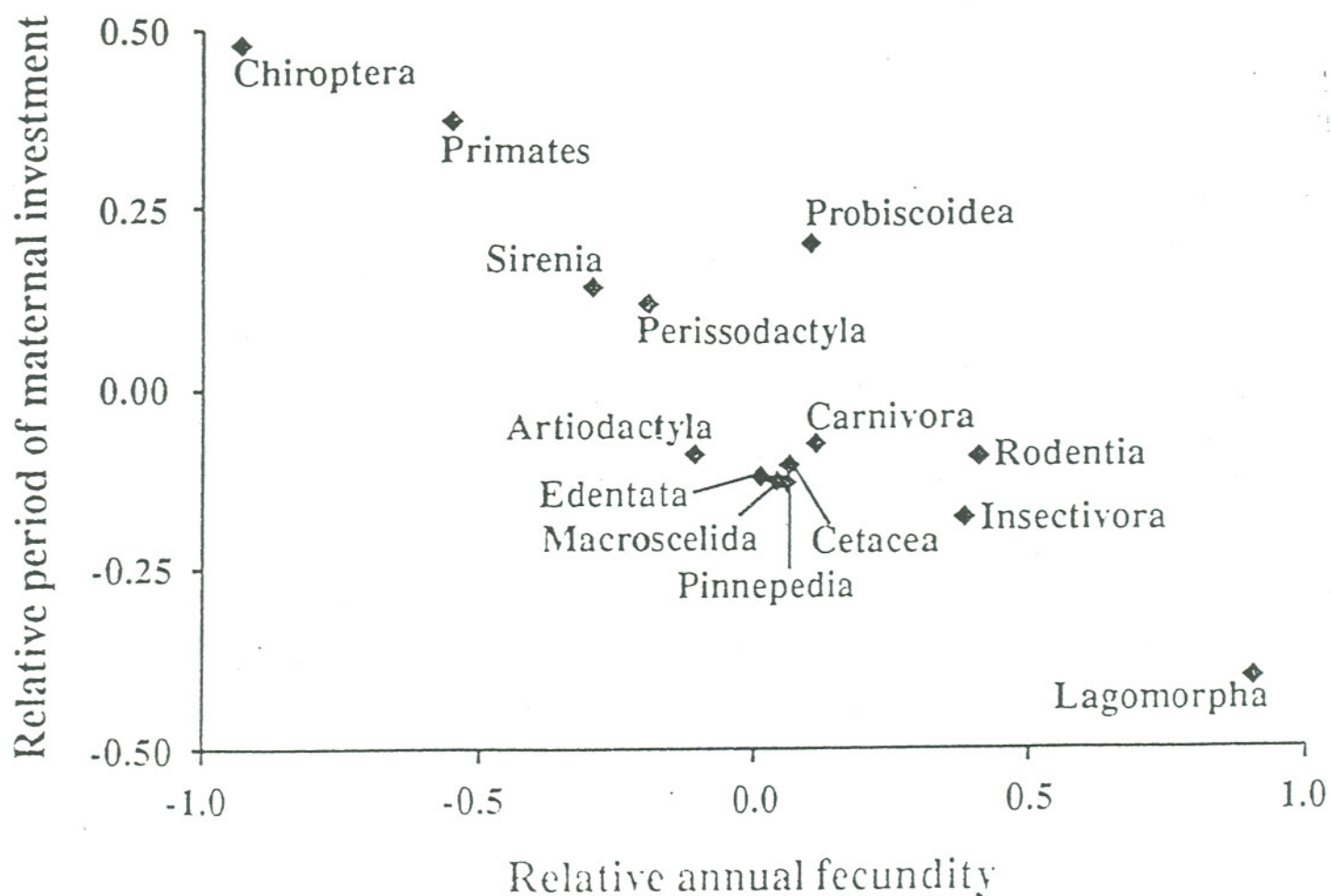
Ekologie jedince

Vztah mezi počtem potomků a jejich hmotností při porodu



Ekologie jedince

Vztah mezi roční plodností a délkou investice samice do potomstva



Poččet a veľkosť potomstva

Teória životných histórií predpokladá, že počet a veľkosť potomkov je výsledkom jednej reprodukčnej udalosti, evolučne smerujúcemu k zvyšovaniu individuálneho fitness.

Veľkosť znášky „clutch size“

Lackov model najviac produktívneho clutch „Lack clutch“ – na modely vtákov (obr.)

- optimálny clutch je ten, ktorý produkuje najviac mláďat

Odchyľky od „Lack clutch“ – zapríčinené kompromismi medzi inými charaktermi u rodičov a potomkov, temporálnou variáciou v optimálnej veľkosti „clutch“, konfliktom medzi rodičmi a potomkami, hniezdnym parazitizmom (pr. Evidencia daná v Tab.)

Efekt asymetrických kriviek prežívania potomstva

Jednoduchý model „Lack clutch“ predstavuje lineárny pokles v prežívaní potomstvom, so zvyšovaním veľkosti „clutch“ produkuje symetrické krivky, v realite však asymetrické s penaltami. (obr.)

Veľkosť potomstva

1. Kompromis medzi veľkosťou a počtom potomstva. V bode evolučne stabilnej rovnováhy proporcionálne zvýšenie vo fitness, ktoré je výsledkom produkcie väčšieho potomstva je rovné proporcionálnemu zníženiu vo fitness, ktoré je výsledkom

- menšieho počtu potomstva, ktorý vyplýva so zvýšených nákladov na každého potomka
2. Selekcia by mala zvyšovať proporcie času stráveného v najbezpečnejšom vývojovom štádiu
 3. Intraclutch variácia vo veľkosti potomstva ako adaptácia na nepredikovateľné prostredie potomstva

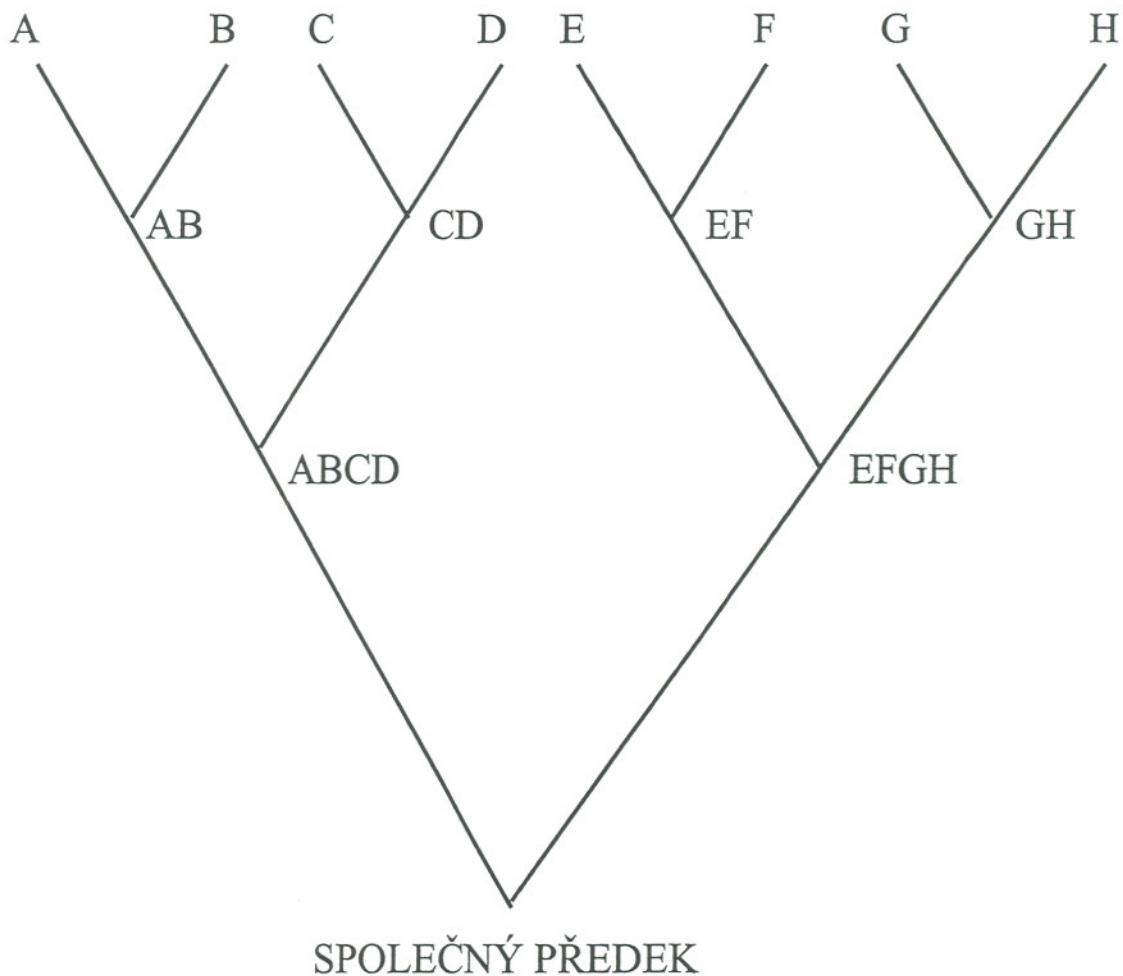
Dĺžka reprodukčného obdobia a stárnutie

1. Evolúcia dĺžky reprodukčného obdobia je kontrolovaná vzťahom medzi adultnom a juvenilnou mortalitou.
2. Zvyšovanie mortality adultov by malo predĺžiť reprodukčné obdobie, eventuálne produkovať dlho žijúce organizmy s vysokou investíciou do somatických štruktúr a ich opravy
3. Nie všetky typy environmentálnej variácie selektujú pre dlhšie obdobie reprodukcie
4. Dĺžka reprodukčného obdobia sa môže meniť miery vonkajšej mortality bez ohľadu na stárnutie
5. Stárnutie – zvyšovanie veku ako komponenty vekovo špecifickej miery mortality (vnútorná miera mortality)
6. Evolučná teória stárnutia predikuje, že sila selekcie sa musí znižovať s vekom, čo umožňujú dva efekty: (1) akumulácie mutácii ovplyvňuje staršie vekové triedy, (2) akumulácia génov s efektom antagonistickej pleiotropie (pozitívny efekt alely v mladosti, ale negatívny v dospelosti) vylepšuje mladé, zatiaľ čo poškodzuje staré jedince

Metoda nezávislých kontrastů

charakter/znak

$x_1 \longleftrightarrow x_2$ $x_3 \longleftrightarrow x_4$ $x_5 \longleftrightarrow x_6$ $x_7 \longleftrightarrow x_8$



Klíčová myšlenka této metody spočívá v předpokladu, že změny, které nastanou po speciální události, např.

$x_1 - x_2$ jsou nezávislé na změnách dané jinou speciální událostí např. $x_3 - x_4$.

(podle Felsensteina, 1985)

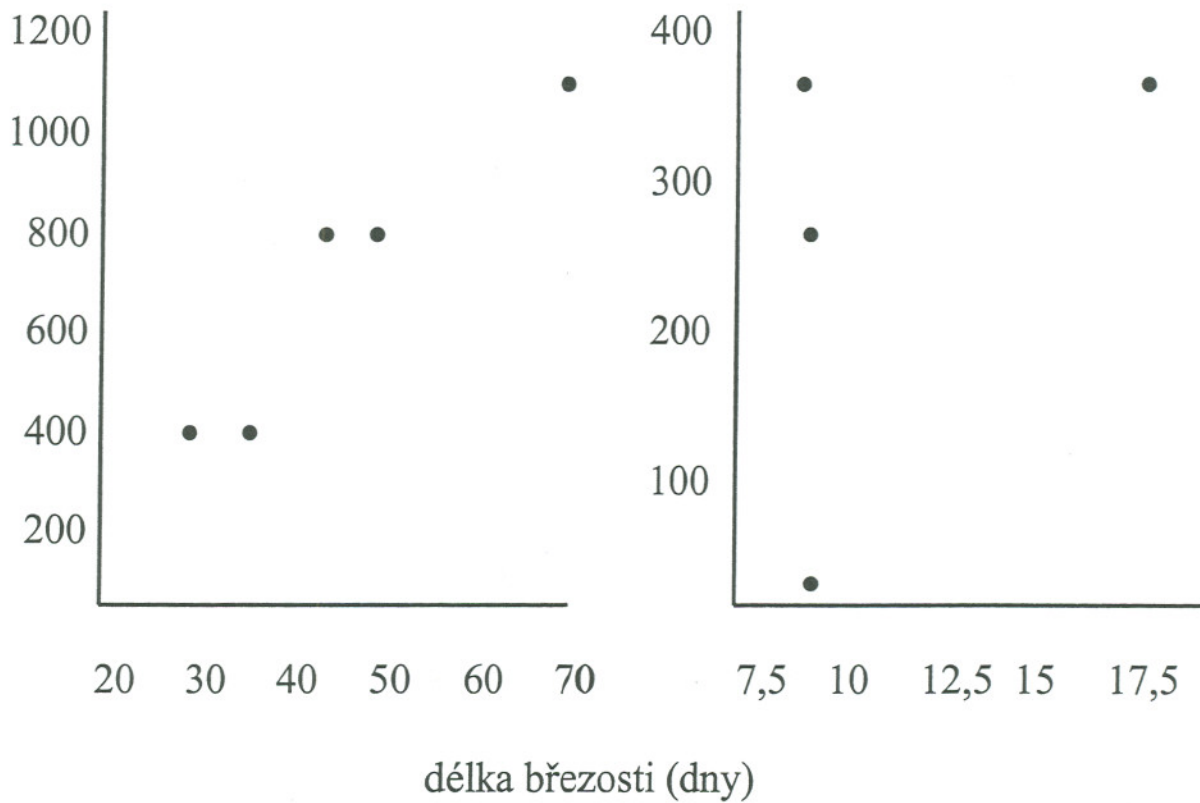
Metoda nezávislých kontrastů

Příklad výpočtu nezávislých kontrastů

Druhy	délka březosti	věk dospělosti
A	30	365
B	40	365
C	40	365
D	50	730
E	50	730
F	60	730
G	60	730
H	70	1095
AB předek	35	365
CD předek	45	547,5
EF předek	55	730
GH předek	65	912,5
ABCD předek	40	456,25
EFGH předek	60	821,25
Kontrasty		
B - A	10	0
D - C	10	365
F - E	10	0
H - G	10	365
CD - AB	10	182,5
GH - EF	10	182,5
EFGH - ABCD	20	365

Metoda nezávislých kontrastů

věk dospělosti (dny)



netransformované hodnoty
silná pozitivní korelace

nezávislé kontrasty
závislost úplně zmizela

Table 7.2 A summary of the clutch size studies listed in Table 7.1. Effects refer to increases in clutch or brood sizes. In many cases, clutch or brood sizes were also decreased

Trait	Number of studies		Effect of increase			% negative
	Reported	Not reported	+	-	0	
Offspring						
N_f = number fledged	53	2	40	7	6	
M_f = weight of fledglings	40	15	0	27	13	68
S_0 = survival in nest	44	11	0	28	16	64
S_f = survival to next season	15	40	0	8	7	53
B_0 = future reproduction	3	52	0	3	0	100
Parents						
M_p = weight of parents	17	38	0	7	10	41
S_p = survival to next season	14	41	0	5	9	36
B_p = future reproduction	14	41	0	8	6	57

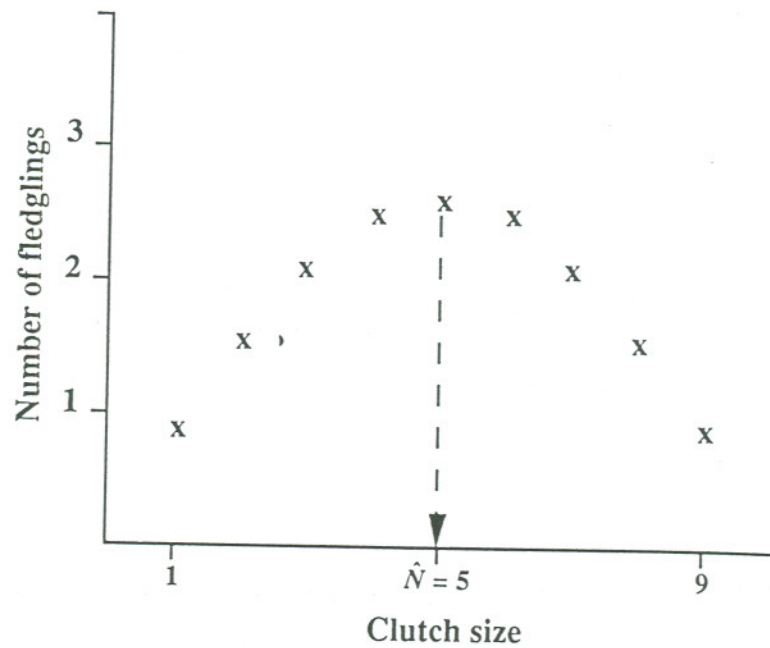


Figure 7.1 A model of Lack's Most Productive Clutch Hypothesis.

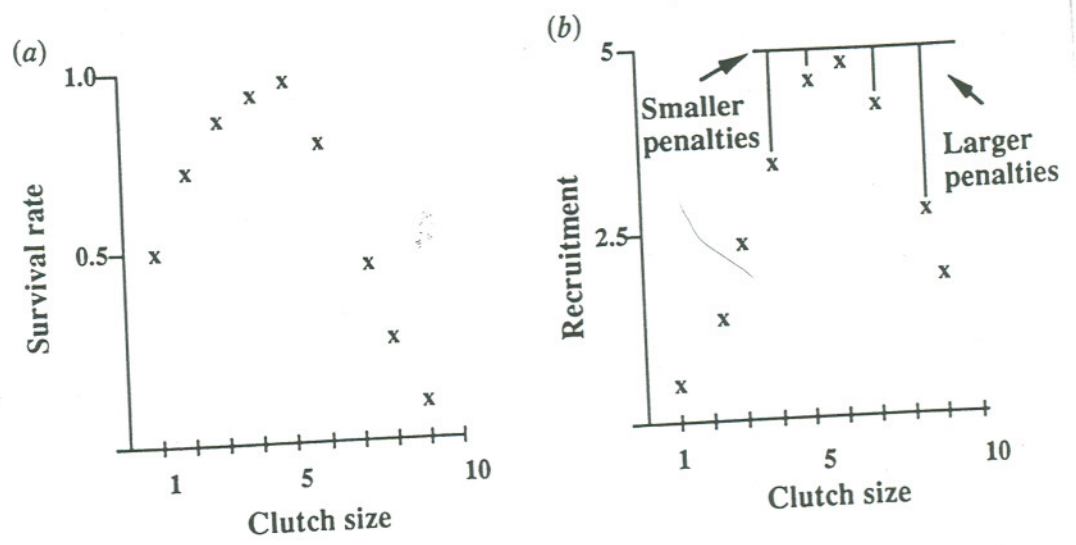


Figure 7.2 (a) A more realistic non-linear relation between survival rates and clutch size for small, altricial, hole-nesting birds in temperate areas. (b) The resulting asymmetrical recruitment curve with smaller penalties for clutches smaller than the most productive than for equivalently larger clutches.

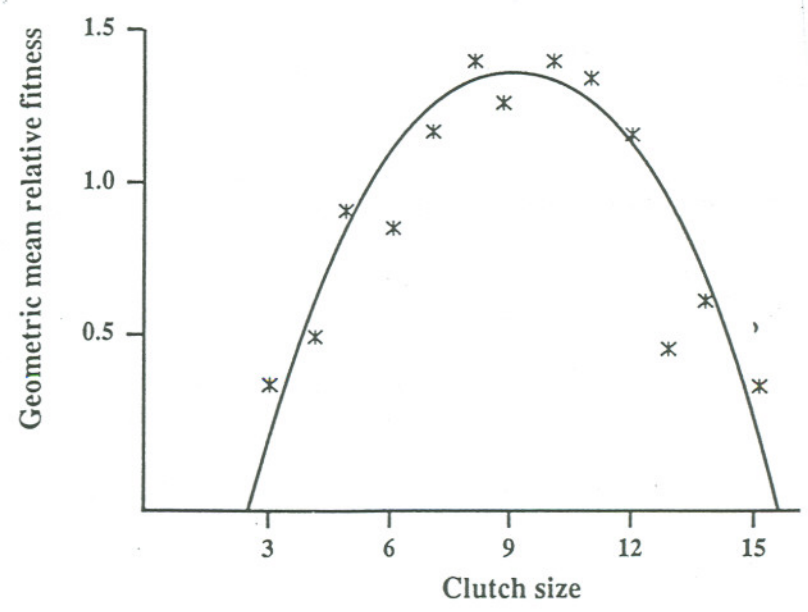


Figure 7.8 Geometric mean fitness as a function of clutch size for great tits in Wytham Wood, Oxford, from 1960 to 1982. Clutches of eight had highest fitness. A least-squares fit of a quadratic line yields an optimum clutch of about nine eggs. The observed mean clutch size was 8.53 (after Boyce and Perrins 1987).