

Prostředí organismu z pohledu evoluční ekologie



Habitat organismů

- ▶ Selektivní vlivy na organizmus
- ▶ Variabilita v prostoru a času – předvídatelné opakující se změny a nepředvídatelné faktory
- ▶ Interakce s organizmy stejného druhu a odlišných druhů

Důsledky komplexity habitatu

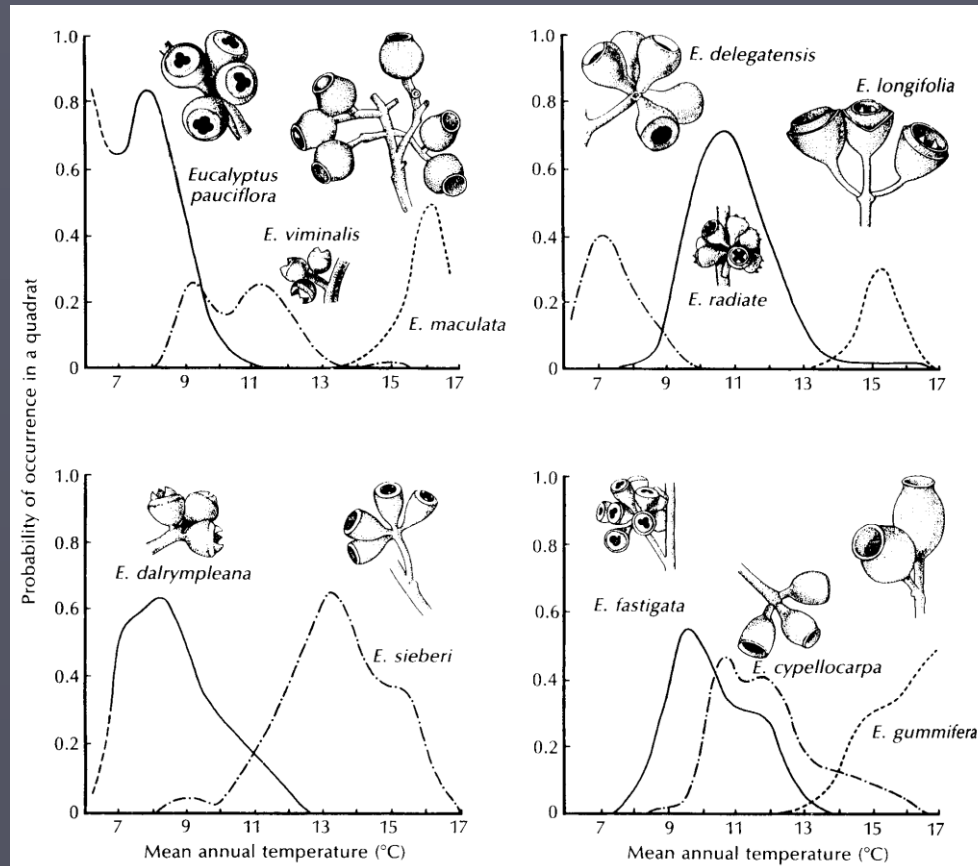
- ▶ Je lepší se specializovat na určitý zdroj nebo získávat výhodu s využívání více zdrojů?
- ▶ Kdy je lepší „být pevně naprogramován“ k plnění určitého úkolu než reagovat na lokální podmínky?
- ▶ Můžou vestavěné přepínače vývoje dosáhnout optimální odpověď prostředí?
- ▶ Jak je distribuce a specializace organismu spojená s jejími abundancí?
- ▶ Můžou být habitaty klasifikovány podle selektivního prostředí, které vytvářejí?

Habitat, nika a role organizmu

- ▶ **Role organizmu** - funkce organizmu v prostředí
- ▶ **Habitat organizmu** - vlastnosti prostředí, ve kterém organizmus žije
- ▶ **Nika organizmu** – vlastnosti interakce s prostředím, které jsou specifické pro organizmus
 - popisuje soubor podmínek, kterými je omezená distribuce organizmu
 - N - dimensionální hyperprostor (Hutchinson)

Nika organizmů

- Specifická odpověď organismu podél každého rozměru hyperprostoru
- Klasicky zobrazená lineárně nebo normální distribuce



Nika organizmů

► Základní (pre-interaktivní) nika

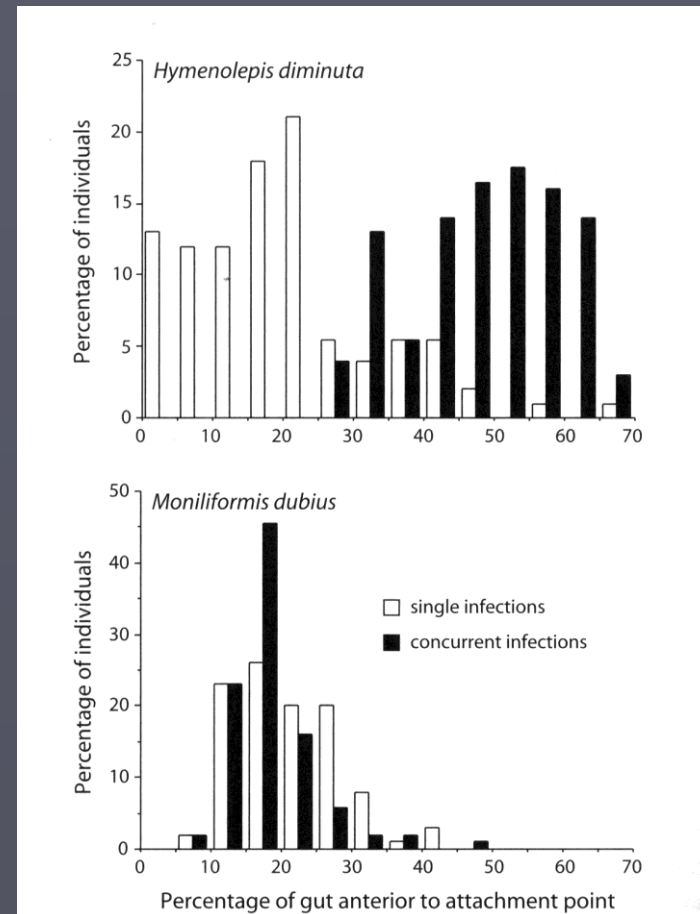
- rozsah pozic jedinců daného druhu, kde se jedinci reprodukují a přežívá v případě absence kompetitora

► Realizovaná (post-interaktivní, post-kompetitivní) nika

- podjednotka základní niky redukovaná v důsledku interakci s jinými druhy

► Niky druhů se překrývají

► Žádné dva druhy nemají identickou niku



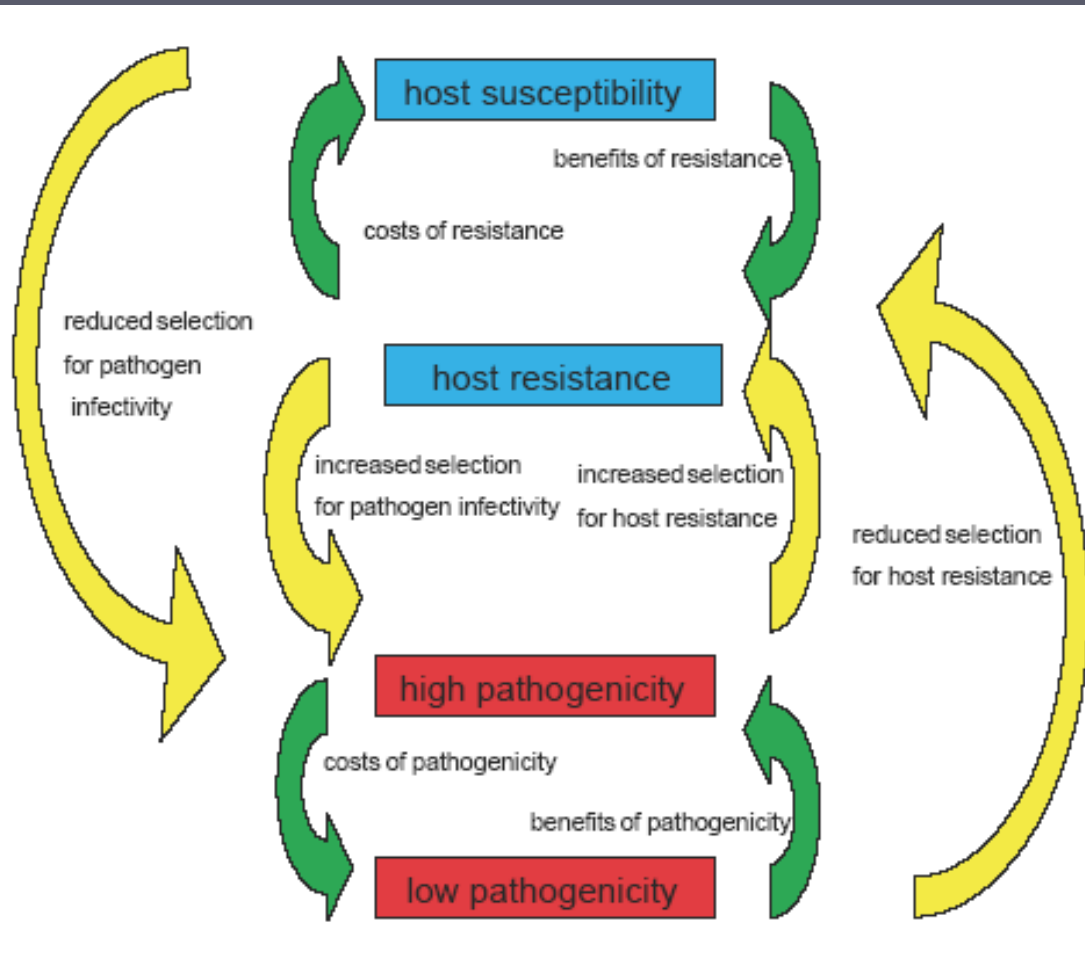
Koevoluce: další druh jako fluktuující habitat

- ▶ Interakce druhů
 - prospěšný nebo škodlivý efekt ze strany partnera
 - silní selektivní tlak
- ▶ Pokud oba druhy ovlivněny interakcí → potenciál pro reciproké evoluční interakce s opakovaným vylepšením nebo redukcí asociace = **koevoluce** (Janzen, 1980)

Koevoluce

- ▶ Woolhouse et al. 2002. Nature Genetics 32: 569-577
- ▶ **Reciproké, adaptivní genetické změny mezi interagujícími druhy**
- ▶ Koevoluční procesy: molekuly, buňky, geny, samec-samice, rodiče-potomstvo, druhy
- ▶ Koevoluce studována z pohledů:
 - interagujících molekul
 - genů nebo nukleotidových sekvencí
 - vzájemných fenotypových vlastností (rezistence a vnímavost k nemoci)
- ▶ frekvence výskytu interakcí mezi partnery a dopad na jejich reprodukční úspěšnost

Koevoluce hostitelsko-parazitických interakcí



Schematická reprezentace koevoluce s důrazem na reciprocitu: Změny ve frekvenci alel v důsledku selekce u jednoho druhu působí selekčně na druhý druh - změny frekvence alel u druhého druhu

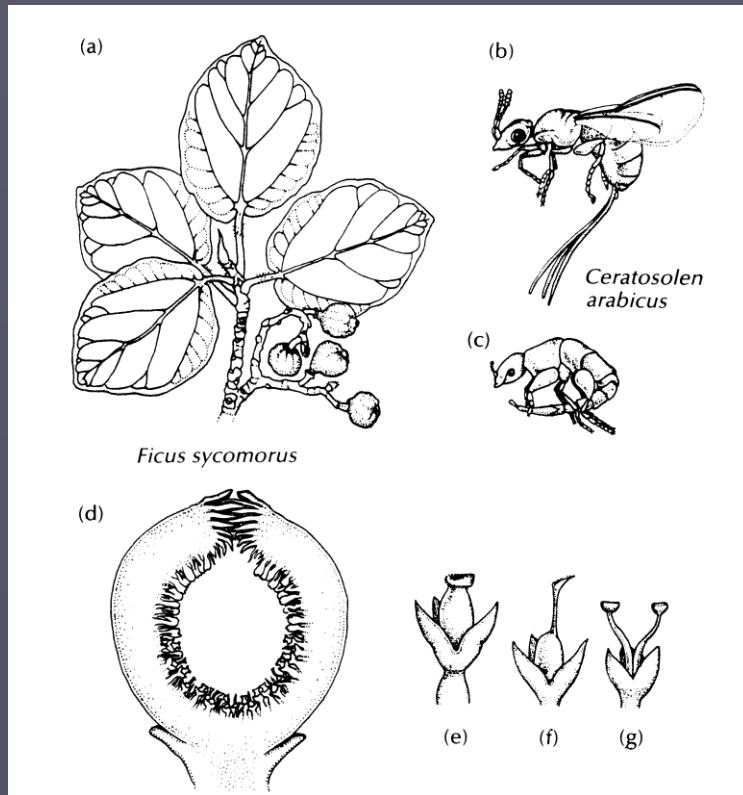
Koevoluce gen pro gen

- ▶ Flor (1956) – studie rezistence rostlin k nemocím způsobenými houbami
gen u parazita zodpovědný za virulenci, komplementární gen u hostitele pro rezistenci vůči parazitovi
- ▶ **Hostitel-parazit, někdy herbivor - kořist**
- ▶ Mnoho interakcí má polygenický charakter – 2 geny určují schopnost jetele plazivého produkovat kyanidy – ochrana vůči herbivorům (měkkýš)



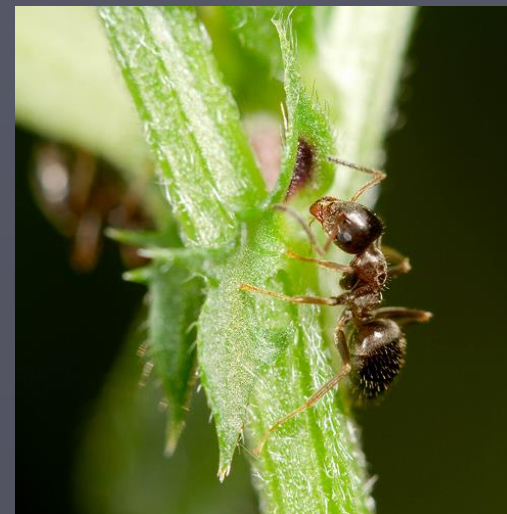
Specifická koevoluce

- ▶ Koevoluce bez vztahu gen pro gen
- ▶ Mutualizmus, symbióza, mnoho případu rezistence hostitele k parazitizmu, příležitostně kompetice
- ▶ Př. Interakce mezi fíky a fíkovými vosičkami



Guildová (difuzní) koevoluce

- ▶ **Gilda** = skupina druhů, která využívá stejný typ environmentálních zdrojů podobným způsobem, druhy bez taxonomické příbuznosti
- ▶ Spojená s **oportunistickým mutualizmem**
- ▶ Př. Vika (*Vicia* spp.) importované z Evropy do Kalifornie a invazní mravenci *Iridomyrmex humilis*



Guildová (difuzní) koevoluce

- ▶ Př. Roztoči rodu *Cryptostigma* v obydlích mravenců v kmenech stromů, mutualismus je rozhodující pro roztoče – přenos mezi stromy, mravenci různých rodů
- ▶ Rostlina a opylovači – asociace se specifickým opylovačem je nemožná a nežádané
- ▶ ovoce a fruktivorní organizmy....

Závody ve zbrojení

- ▶ Nepřátelské interakce mezi druhy – parazitizmus, predace a kompetice -> **závody ve zbrojení** = stupňující se taktiky útoku a obrany
- ▶ Příklad: Parazitizmus kukaček – selekce na hostitele detekovat a eliminovat cizí vajíčka



Pica pica



Clamator glandarius



Konflikt zájmu v případě mutualizmu

- ▶ Konflikt zájmu může existovat, i když vztah je zdánlivě mutualistický
- ▶ Př. Extrémně dlouhé trubkovité květy u orchideí z Madagaskaru
-> opylovač s dlouhým sosákem
- selekce pro větší květy generuje selekci pro delší sosák



Angraecum sesquipedale

Změna charakteru vztahu: evoluce virulence

- ▶ Persistentní závod ve zbrojení může navodit různé koevoluční výstupy - mutualismus -> parazitismus -> mutualismus
- ▶ Dobře adaptovaní parazit nezabije svého hostitele
- ▶ Příklad: *Myxoma* virus introdukovaný do Austrálie pro regulaci populací králíků



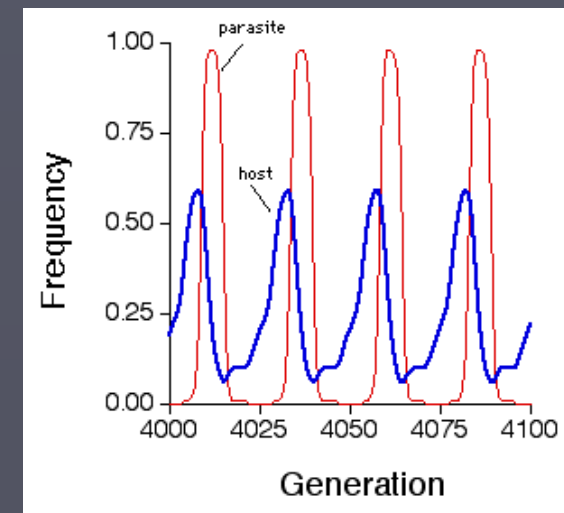
Teorie červené královny



„nyní běžíš, abys zůstala na stejném místě“ (Za zrcadlem a co tam Alenka našla, Lewis Carroll)

„Na počátku byla jemná křehká bylinka, kterou občas někdo sežral; na konci je trnitá a jedovatá obluda, kterou také občas někdo sežere.“ (Jan Žrzavý a kol). Jak se dělá evoluce: od sobeckého genu k rozmanitosti života)

Konzistentní reciproká změna je nevyhnutná, nezvyšuje, ale udržuje adaptaci



Generalisti versus specialisti

▶ Generalisti

- rozšíření, úspěšně se reprodukcují
- využívají nalezené zdroje

▶ Specialisti

- intenzivní specializace, závislý na určitém zdroji
- preferují určitou složku z nabízeného potravního spektra

▶ Morfologická a fyziologická specializace - evoluční tlak směrem k limitované šířce niky, behaviorální specializace pouze fakultativně

▶ Individuální fenotypy - široká tolerance (nika), různé fenotypy - různé části habitatu

Výběr kořisti v bohatém prostředí

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

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

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

$$E/T = (\lambda_1 E_1) / (1 + \lambda_1 h_1)$$

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

$$(1/\lambda_1) < (E_1/E_2)(h_2 - h_1)$$

- Organizmus se bude specializovat pokud energii získaná z jedné více prospěšné kořisti bude vyšší než energie, kterou získá ze dvou kořistí

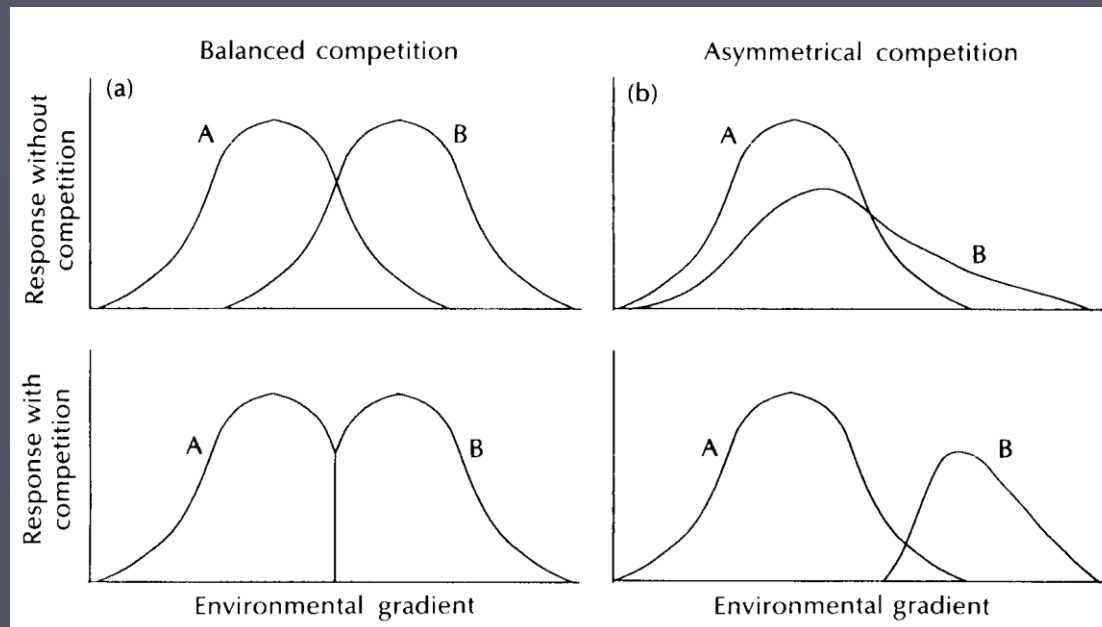
Výběr kořisti v bohatém prostředí

Výstupy modelu

1. Predátor se specializuje, když je více prospěšná kořist více abundantní
2. Predátor může přeskočit ze strategie „akceptuji obě kořisti“ na strategii „akceptuji pouze více prospěšnou“
3. Abundance méně profitované kořisti není důležitá pro specializaci na více abundantní kořist

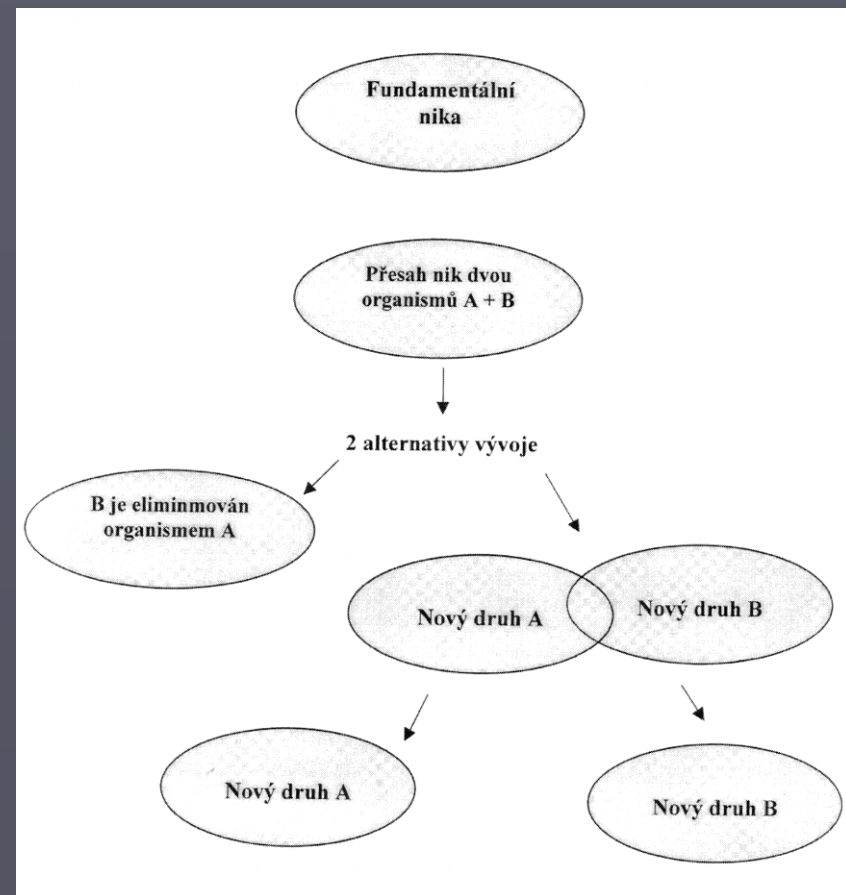
Dělení zdrojů a kompetice

- ▶ **Exploatační kompetice** – organizmus je nadřazen z hlediska využívání určitého zdroje, tím vylučuje druhý organizmus
- ▶ **Interferenční kompetice** – organizmy přímo bojují o zdroje
- ▶ **Výsledek kompetice** – organizmus je více specializován než za absence kompetice



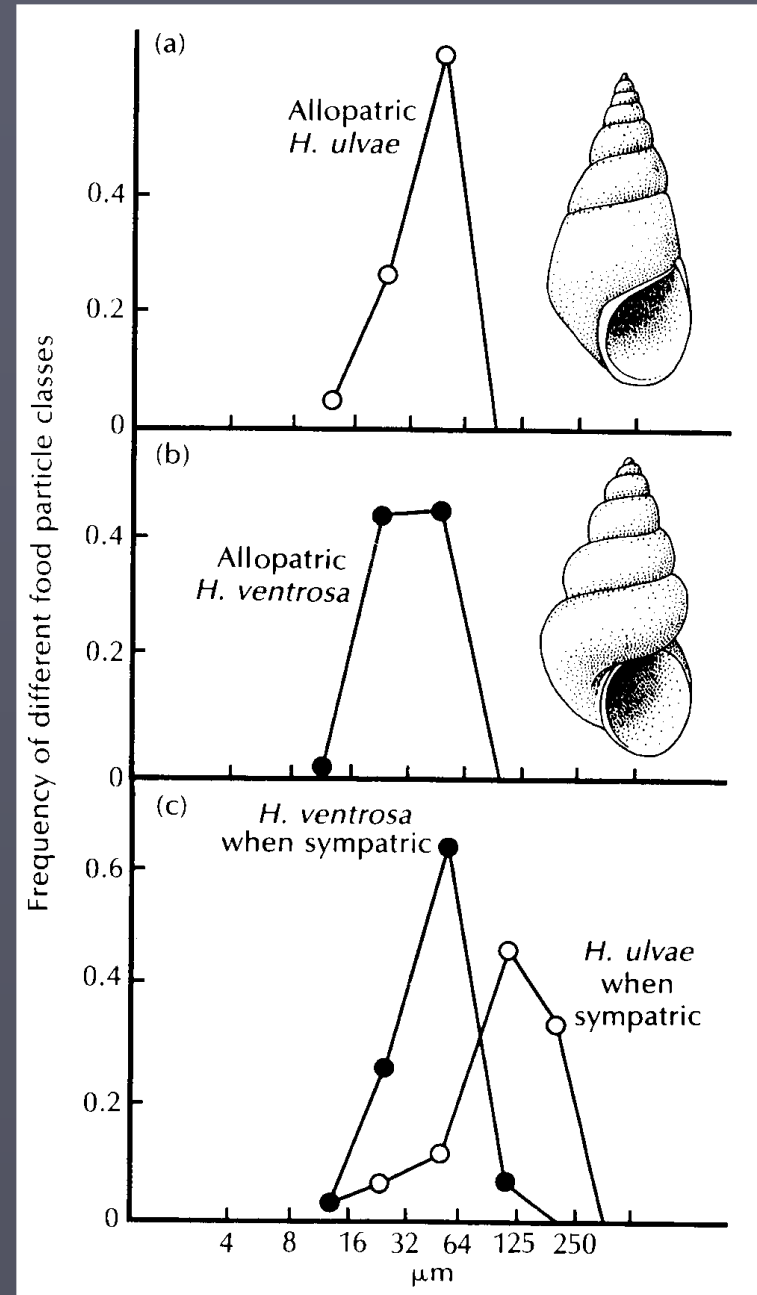
Dělení zdrojů a kompetice

- ▶ Výstupy kompetice: kompetiční vyloučení nebo diferenciacce nik
- ▶ Princip kompetičního vyloučení
= Gauseův princip
Gause (1934) – první experiment kompetice
- druhy s podobnými ekologickými požadavky



Dělení zdrojů a kompetice

- **Posun znaků** – realizované niky se liší v sympatrických a alopatrických populacích
- Př. *Hydrobia ulvae* a *H. ventrosa*



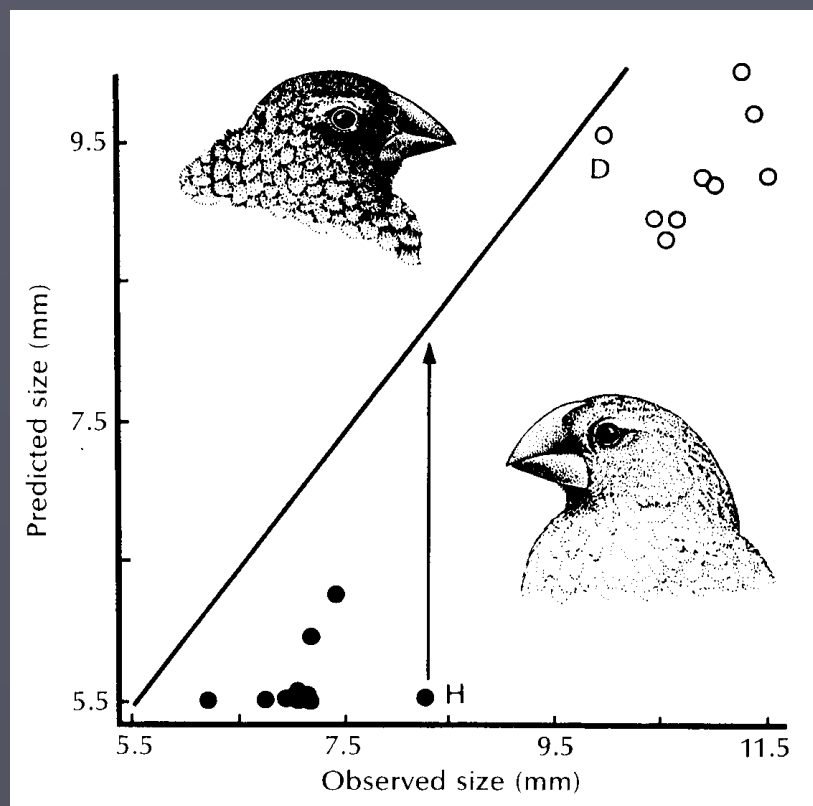
Dělení zdrojů a kompetice

- **Uvolnění znaku** – jeden druh nalezne prostředí, kde se druhý nevyskytuje, pak může využívat větší spektrum habitatů

Geospiza fortis

G. fuliginosa

velikost zobáků samčích dospělců



Problematická interpretace divergence nik

- ▶ 1. Divergence nik nemusí být jediný výstup kompetice
- ▶ 2. Divergence nik odráží jiné selektivní tlaky (**reprodukční bariery**)
- ▶ 3. Koevoluce může vést k morfologické specializaci - > základní niky se zmenšují v průběhu evoluce
 - **přízrak kompetice z minulosti**

Prostor volný od nepřátel

- ▶ Předcházení nepřátelských agens = obsazování nik volných od kompetitorů
- ▶ Příklad: *Drosophila quinaria* na jedovaté muchomůrce *Amanita* předchází infekci nematody



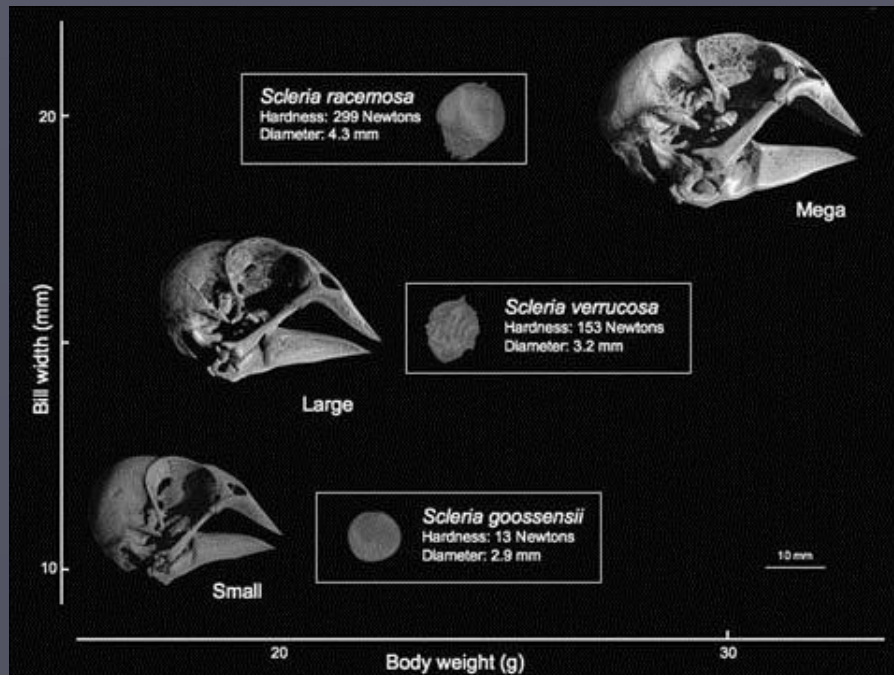
Prostor volný od nepřátel

- ▶ Motýle čeledi Lycaenidae a mravenci – mutualizmus
- ▶ Mravenci vodítko pro ovipozici motýlu – strom odlišný od hostitelského (volný od parazitoidů)



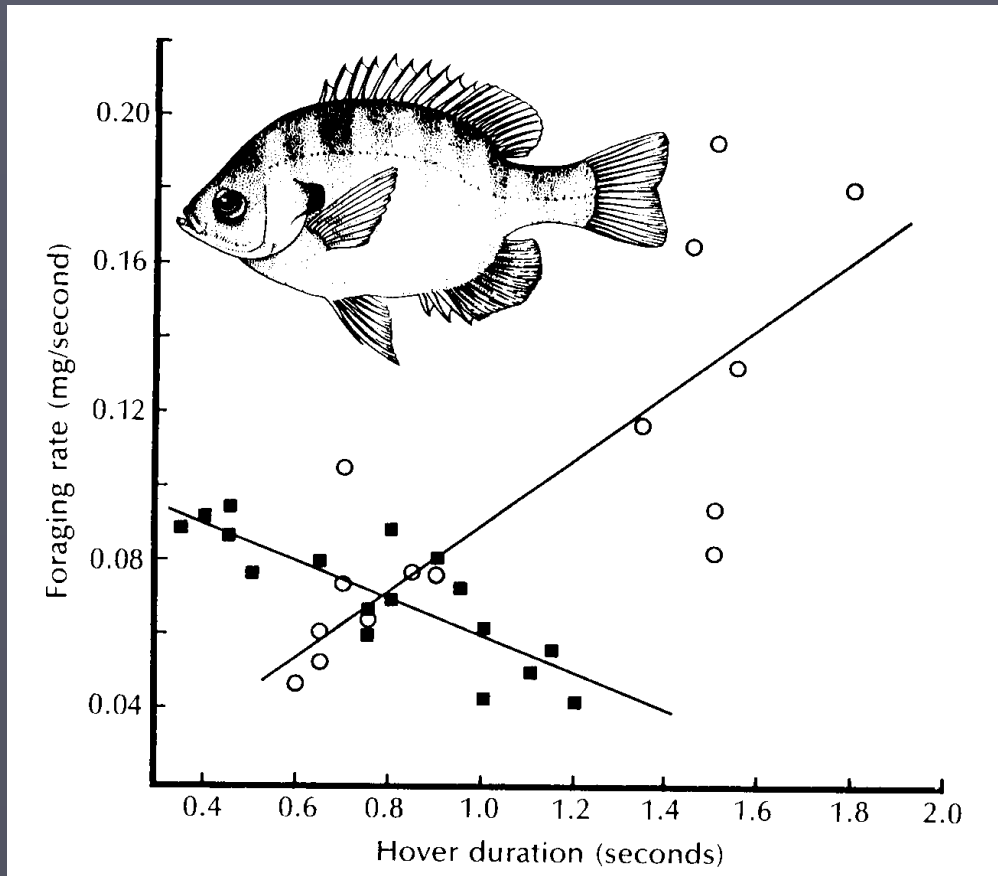
Evidence kompromisů

- ▶ Specializace - benefits = účinné využívání zdroje,
- náklady - limitují rozsah habitatů využitých specialistou
- ▶ Př. Morfologický polymorfismus u *Pyrenestes ostrinus* spojený s potravním chováním



Rudoušek černobřichý

Evidence kompromisů



Lepomis macrochirus

Evidence kompromisů

- Najít partnera versus využít více zdrojů



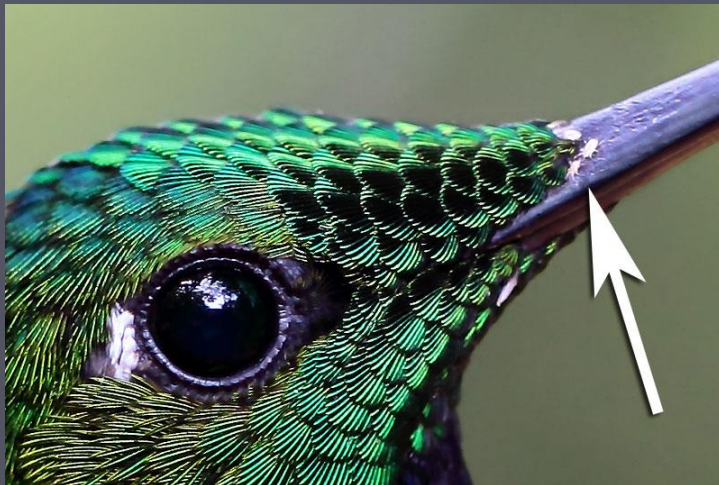
Eurytides marcellus
otakárkovití



Asimina triloba

mod'oul trojlaločný
- toxické látky pro většinu hmyzu

Roztočí přenášení mezi květy kolibříky



Ideální volná distribuce

- ▶ Způsob, jakým se živočichové distribuují mezi jednotlivými částmi zdrojů
- ▶ **Ideální** – vědí o kvalitě jednotlivých částí
- ▶ **Volná** – volný pohyb mezi částmi
- ▶ **IFD** predikuje – distribuce živočichů minimalizuje kompetici o zdroje a maximalizuje fitness

The Ideal Free Distribution model

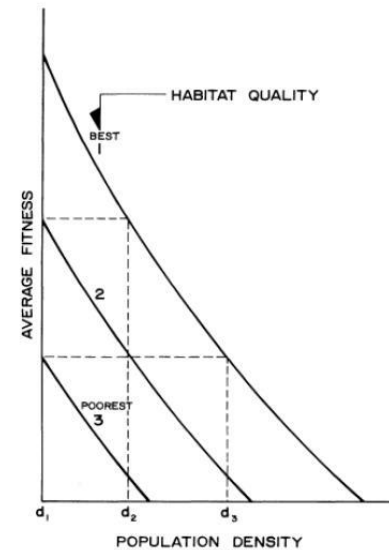
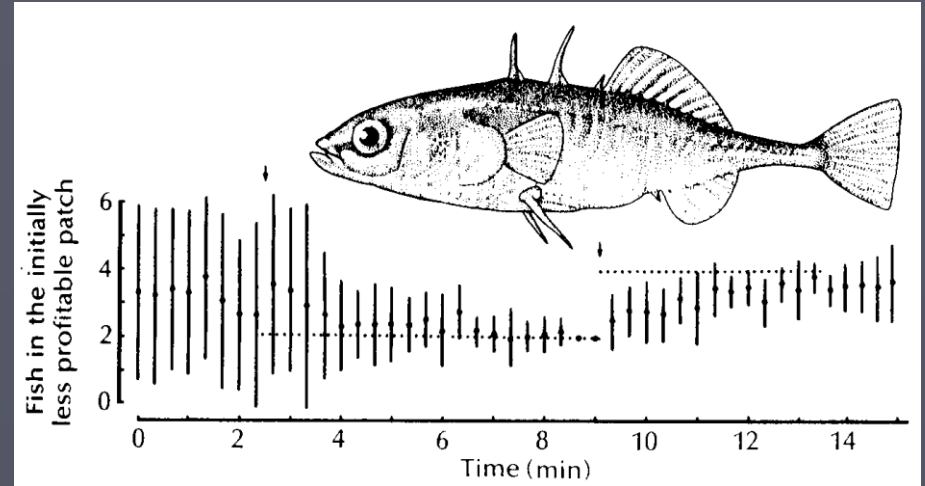
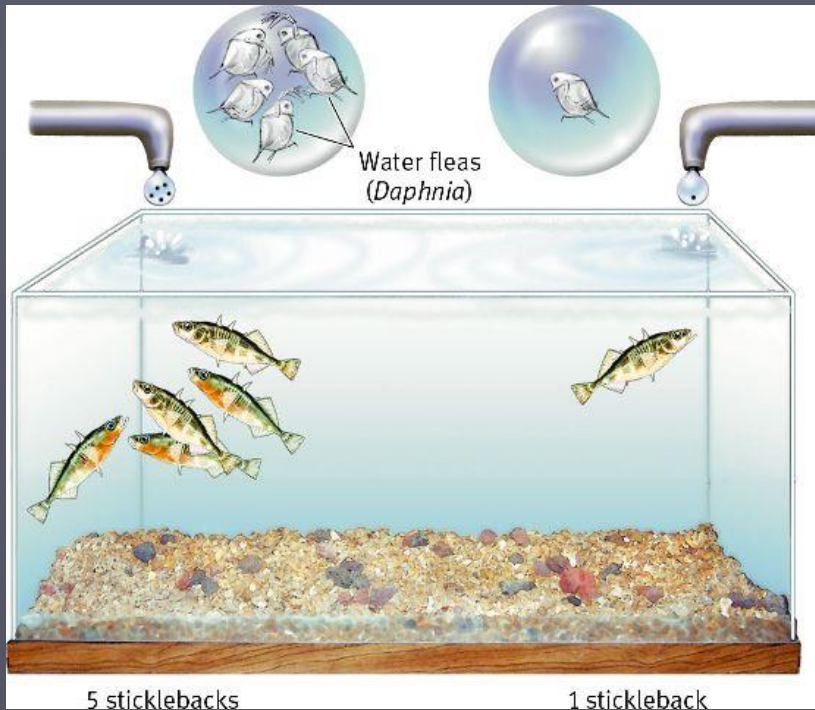


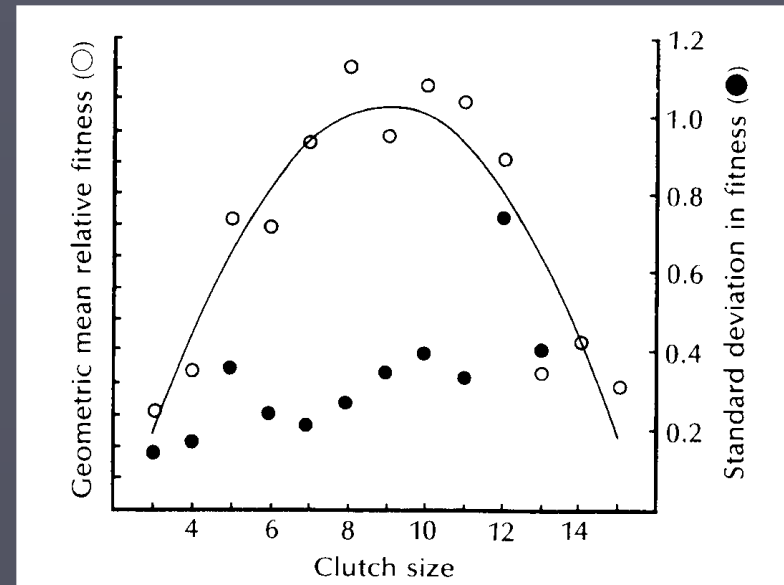
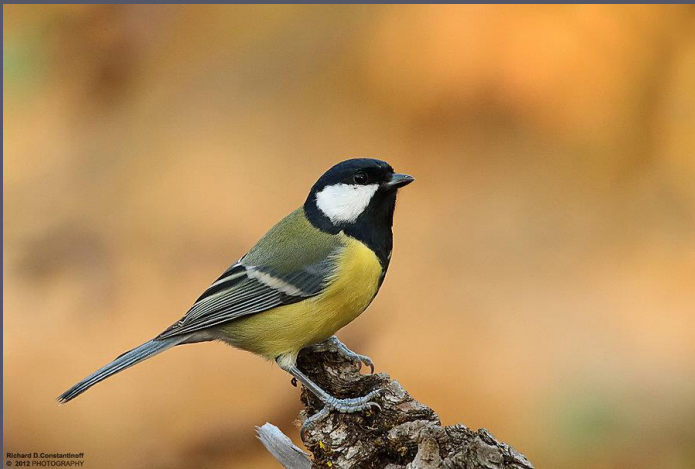
FIG. 1.—Assuming that fitness is negatively correlated with competitor density, the horizontal dashed lines show that as competitor density increases in the best habitat (1), colonization of poorer habitats (2 and 3) becomes favorable, but only at reduced densities. Figure adapted from Fretwell and Lucas (1970) and MacArthur (1972).

Ideální volná distribuce



Sázka na zajištění a averze k riziku

- ▶ Kompromis mezi úspěchem a variabilitou v úspěchu
- ▶ „bet-hedging“ strategie - redukce časové variability ve fitness na úkor snižování průměrného fitness
- ▶ předcházení riziku redukcí variance na úrovni jedince
- ▶ „lepší vrabec v hrsti než holub na střeše“
- ▶ Př. *Parus major* – velikost snůšky



Adaptivní převrácení mince

- ▶ Prostředí, které je environmentálně nestabilní => optimální fenotyp se mění z roka na rok
- ▶ Rozhodnutí, jaká variabilita je potřebná k maximalizaci dlouhodobého fitness za podmínek nepredikovatelné krátkodobé environmentální fluktuace
- ▶ Jedinci jsou geneticky naprogramováni „převrátit minci“ - rozhodnou jaký charakter přijmou
- ▶ Výhoda je produkovat mláďata s různými fenotypy = dlouhodobé zvyšování geometrického průměrného reprodukčního úspěchu

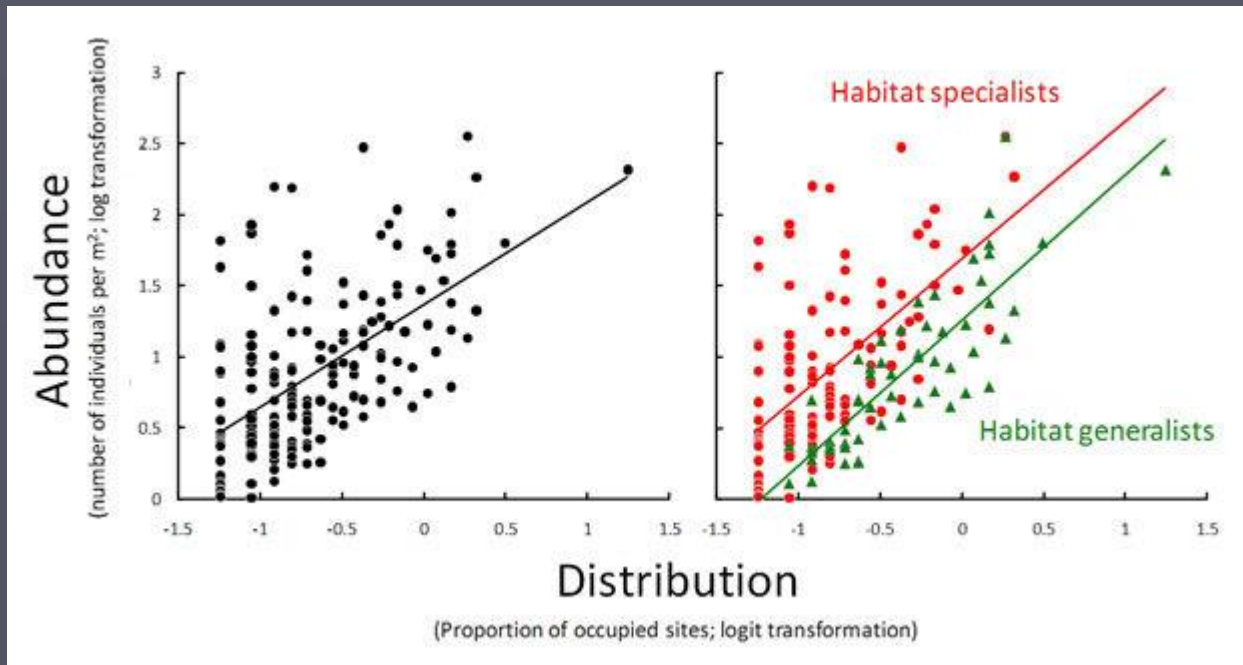
Vztah mezi distribucí a abundancí

- ▶ Distribuce organismů (biogeografická nebo šířka niky)
- ▶ Abundance (populační ekologie, demografie)
- ▶ Teoretické předpoklady (Gaston & Lawton, 1988)

| Independent variable | Dependent variable | |
|--|----------------------------|------------------------------|
| | Local population abundance | Local population variability |
| Proportion or number of sites occupied | Positive correlation | Positive correlation |
| Body size | Negative correlation | Negative correlation |
| Feeding specialisation | Uncertain | Positive correlation |

Abundance versus distribuce

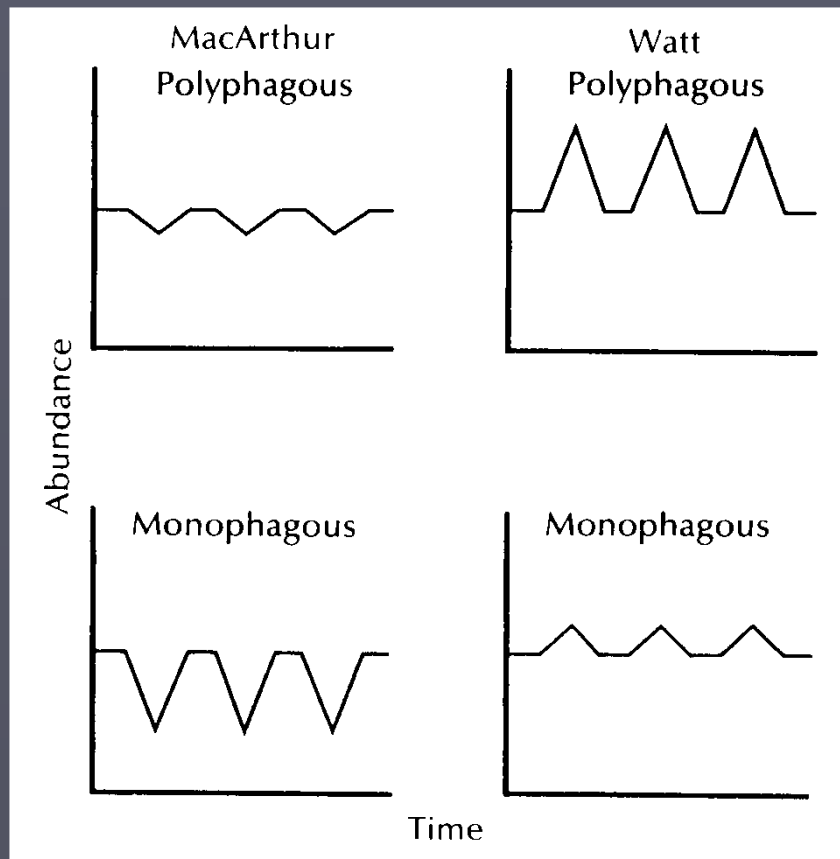
- ▶ Pozitivní vztah mezi úspěšností druhu na úrovni lokální a úrovni regionální v centre jejich distribuce
- ▶ Brown (1984) široce rozšířené druhy mají širší niky a širší nabídku zdrojů
- ▶ Generalisti využívají více zdrojů a proto jsou lokálně více abundantní



Rozdílné složky
životních historií a
trofické pozice

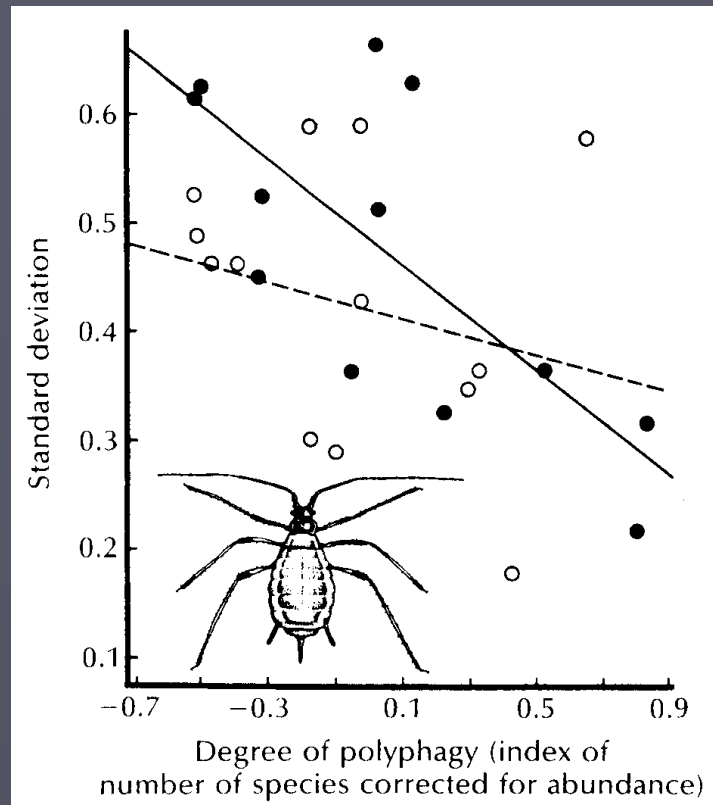
Abundance versus spektrum potravy

- ▶ MacArthur (1955) – více variabilní populace specialistů
- ▶ Watt (1964) – více variabilní populace generalistů



Abundance versus spektrum potravy

- ▶ 1970 - 1983 – studie mšic podporuje argument MacArthura



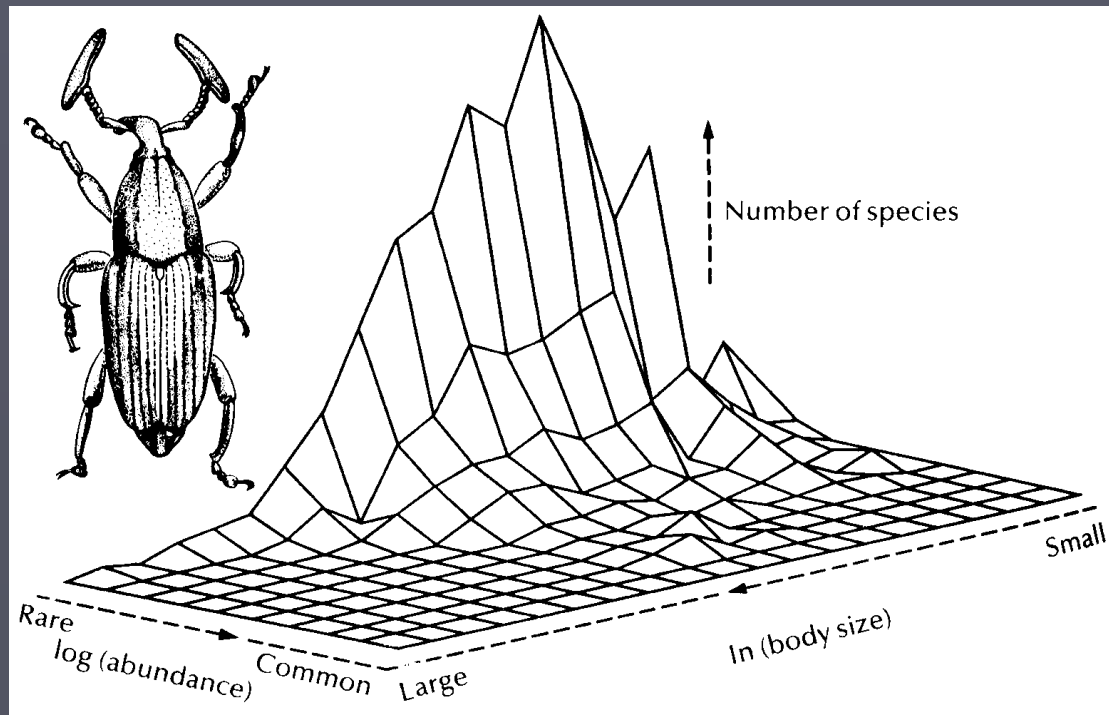
Abundance versus velikost těla

- ▶ Velké organizmy se vyskytují v populacích s menší hustotou než organizmy malé
- ▶ Damuthe (1981, 1987) pravidlo: $\log(\text{hustota}) = \log(\text{hmotnost})^{-0.75}$
- ▶ Pravidlo energetické rovnocennosti – inverze vztahu mezi MR a velikostí: $\log(\text{MR}) = \log(\text{hmotnost})^{0.75}$
- ▶ Celková energie využitá populací nezávisí na hmotnosti těla:
 $\log(\text{hustota}) \cdot \log(\text{MR}) = \log(\text{hmotnost})^{0.75} \log(\text{hmotnost})^{-0.75} = 1$

Abundance versus velikost těla

► Vztah mezi hustotou, velikostí a diverzitou

- druhová diverzita je nejvyšší u středních velikostí
- taxony s vysokou diverzitou obsahují druhy s vysokou hustotou



Klasifikace habitatu

- ▶ Podmínky, kterým jsou organizmy vystaveny:
- ▶ 1. **osa disturbance** = rozsah, ve kterém jsou habitaty narušeny
- ▶ 2. **osa nepřízně habitatu**
- ▶ 3. **osa biotických interakcí**

Disturbance

- ▶ Bude příchod nových jedinců nepřátelský pro jedince již přítomné v habitatu? Budou jedince přítomné bránit konspecifickým jedincům pasivně nebo aktivně?
- ▶ Habitaty s **velice frekventovanou disturbancí**
- ▶ 1. kolonizace je možná, habitat se rozpadá před saturací
- ▶ 2. přítomnost nepřítele (paraziti, predátoři) omezují populační růst



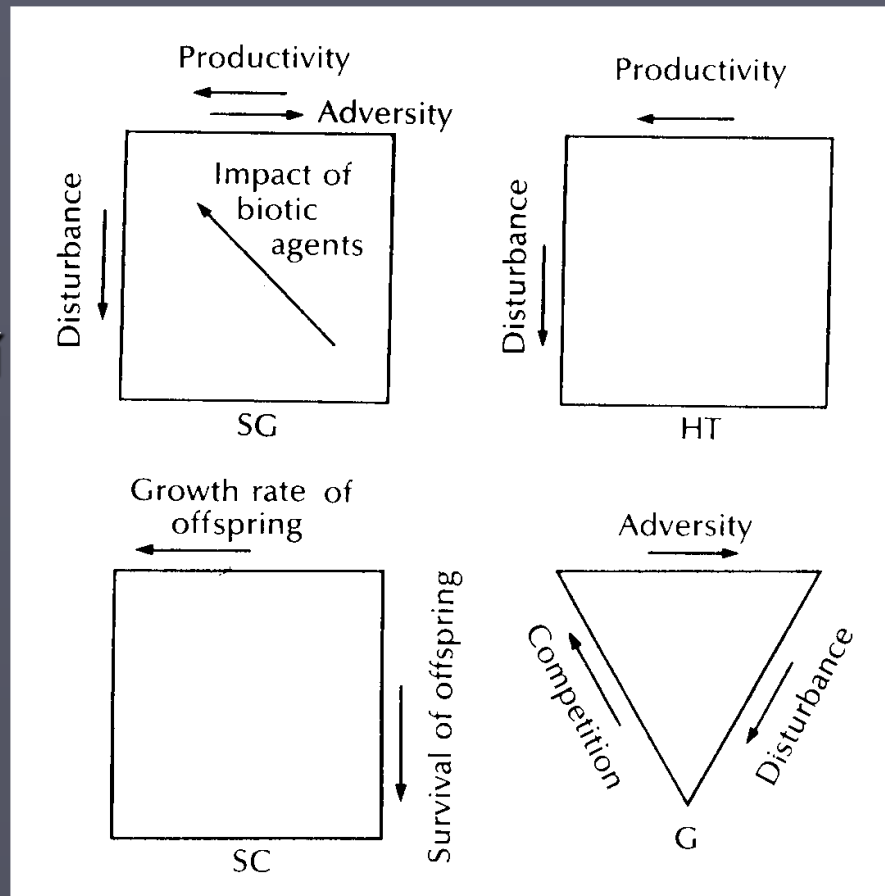
Nepřízeň habitatu

- ▶ Prostředí je nepřátelské individuálnímu i populačnímu růstu
- ▶ **Hustota je limitována habitatem, který vytváří vlastní selekční tlak**
- ▶ Vytváření speciálních adaptací je nutné pro osídlení habitatu
- ▶ Př. *Melophorus* - nejvyšší aktivita při teplotě půdy 50°C
- ▶ výhody – habitat bez kompetitorů, daň za využití habitatu = 1/5 kolonii umírá každý den, délka života mravence = 5 dnů



Klasifikace habitatů

- ▶ 2 obecné modely
 - **SG model** (Southwood 1977, Greenslade 1983) – koncepte disturbance a nepřízně habitatu
 - **SC model** (Sibly & Calow 1985) – příležitosti pro růst a přežívání
- ▶ **G model** pro určitý taxon (Grime 1977, 1979) pro rostliny
- ▶ **HT model** pro určitý habitat (Hildrew & Townsend 1987) pro akvatické bentické společenstva



Klasifikace modelů

▶ 1. Fyzicky příznivé a stabilní habitaty (K-habitaty)

- intenzivní interakce, výstupy selekce – redukce niky, nízká disperze, zvyšování kompetiční schopnosti, investice do rezistence k parazitům a predátorům

▶ 2. Fyzicky příznivé a frekventovaně disturbované habitaty (r-habitaty)

- selekce pro rychlou produkci velkého počtu malých potomků, vysoká disperzní kapacita, specializace málo pravděpodobná

▶ 3. Nepříznivé a stabilní habitaty (A-habitaty)

- biologické interakce méně důležité než tolerance k podmínkám, růstová rychlost mláďat nízká, několik velkých potomků, životnost usídlených organismů vysoká

▶ 3. Nepříznivé a nestabilní habitaty

- život nemožný nebo perzistují pouze druhy s vysokou mobilitou