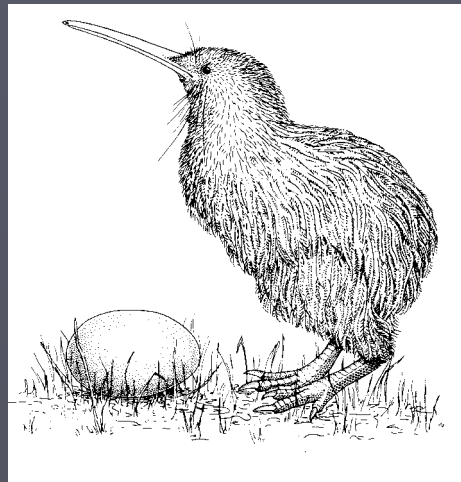


Reprodukční úsilí a základní složky životních historií



Růst a dosažení pohlavní zralosti: život před reprodukcí

- ▶ Reprodukční výkon – získání kondice a zdrojů v před-reprodukční fáze
- ▶ Vysoká diverzita typů pre-reprodukčního vývoje
- ▶ Rychlejší nástup pohlavní zralosti – zvyšování fitness
- ▶ Časně rozmnožování – výhoda pro expandující nebo konstantní populace
- ▶ Nástup pohlavní zralosti je u některých organismů zpožděn. Proč?
- ▶ Fenotypická variabilita v čase získání pohlavní zralosti dokumentována, část má genetický základ (hmyz, obojživelníci)

Diapauza

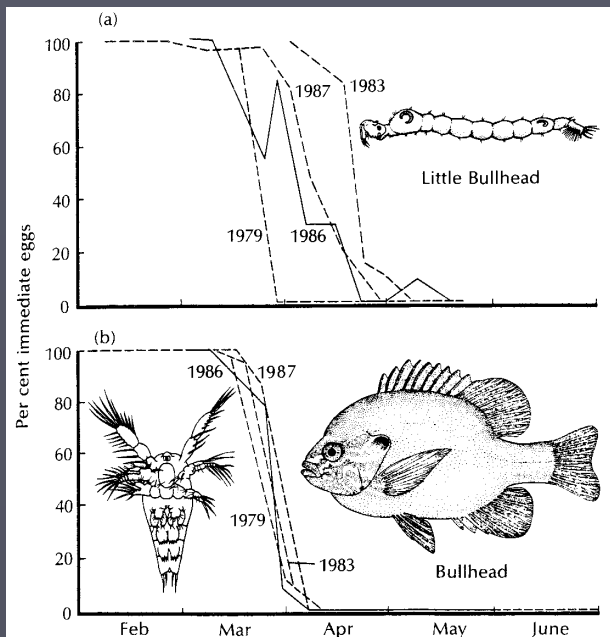
- ▶ **Fakultativní nebo obligátní diapauza – zpoždění ve vývoji**
- semena, kukla, embryo klokana
- ▶ **Diapauza = adaptivní odpověď k dočasně nepříznivé situaci**
(vysoká hustota, nepříznivé podmínky)
- ▶ Adaptivní posun reprodukce spojen se sezonalitou – organizmus pohlavně dospívá v období příznivém pro reprodukci (př. hraboši, vosy)
- ▶ Někdy negativní korelace mezi časem získání pohlavní zralosti u rodičů a potomků



Orchesella cincta

Diapauza

- ▶ Populace často tvořená jedinci narozenými v dané sezóně plus jedinci pocházející z reprodukční diapauzy – vliv na genetickou diverzitu
- ▶ Př. *Capsella bursa pastoris* kokoška pastuší tobolka
- ▶ Př. *Diapotomus sanguineus*



Složité vývojové cykly

- ▶ člověk – narozen ve formě malého adulta
- ▶ Velká proporce organizmů – složité vývojové cykly – různé morfologické formy do stádia adulta
- ▶ **Kompromis mezi disperzi a růstem**
- ▶ Jedno stádium je využito k růstu, jiné je využito k disperzi



svijonožci

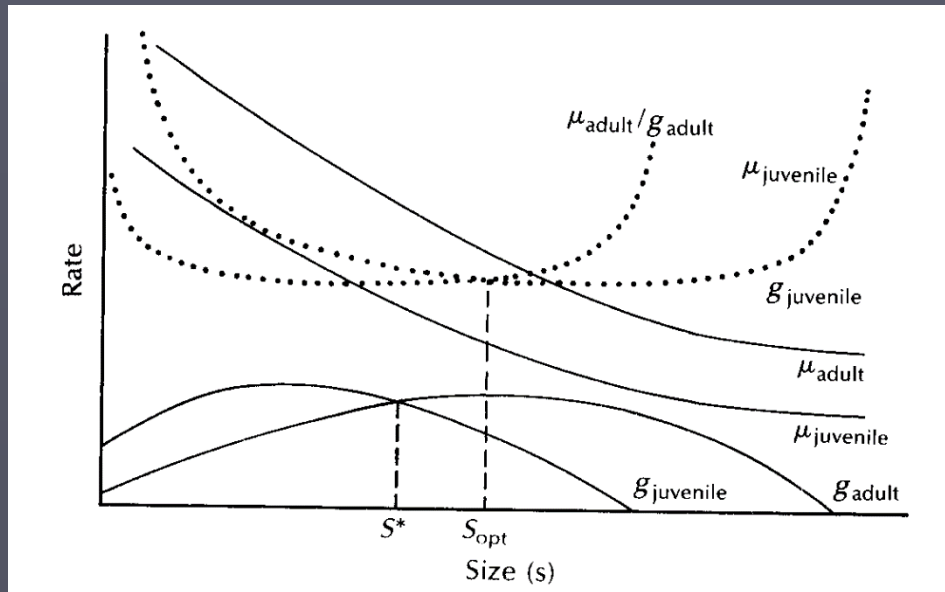


Optimalizace růstových kroků

- ▶ Metamorfóza v rámci vývojového cyklu zahrnuje posun potravních zdrojů mezi různými morfologickými formami (pulci – akvatické herbivora, dospělci – terestrické karnivora)
- ▶ **Změna velikosti v průběhu vývoje – často nutný posun v ekologické nise**
- ▶ Změna velikosti a příjem energie:
 - ▶ 1. adulti zůstávají malí
 - ▶ 2. modifikují nebo znásobují základní trofickou jednotku
 - ▶ 3. silně zásobují vajíčka žloutkem nebo poskytují rodičovskou ochranu
 - ▶ 4. vyvíjejí složité vývojové cykly a využívají různé zdroje během vývoje (změna morfologie)

Optimální velikost v období transformace

- ▶ čas tranzice z larvy na adulta variabilní na úrovni druhu a mezidruhově
- ▶ Werner (1986) – optimální velikost metamorfózy u druhu se složitým vývojovým cyklem



Výkon během jedné fáze může ovlivnit fitness v druhé fáze

- ▶ Původ environmentální nebo pleiotropický
- ▶ Fitness adultů závislý na výkonu larvy
- ▶ Obrat v chování spojený s metamorfózou
 - před metamorfózou
A. talpoideum > *A. maculatum*
 - po metamorfóze
A. talpoideum < *A. maculatum*



axolotl krtčí
Ambystoma talpoideum



axolotl skvrnitý
Ambystoma maculatum

Temporální distribuce reprodukčního úsilí

- ▶ Maximalizace věkově-specifické distribuce reprodukčního úsilí
- ▶ Co je příčinou stárnutí?
- ▶ Kdy je reprodukční úsilí tak silné, že brání dalšímu přežívání (semelparita a iteroparita)?
- ▶ Začne se iteroparní organizmus pozdě v jeho životě chovat jako semelparní, protože jeho reprodukční hodnota klesá?

Semelparita versus iteroparita

- ▶ Cole (1954) Jak velkou musí mít semelparní organizmus fekunditu, aby kompenzoval ztráty budoucí reprodukce?

- ▶ Semelparní organizmus

$$\lambda_{annual} = N_{t+1} / N_t = b_{annual} = \text{roční fekundita na jedince}$$

- ▶ Iteroparní organizmus

$$\lambda_{perennial} = (N_t * b_{perennial} + N_t) / N_t = b_{perennial} + 1$$

- ▶ $\lambda_{annual} = \lambda_{perennial}$ pokud $b_{annual} = b_{perennial} + 1$

- ▶ Charnov & Schaffer (1973)

$$b_{annual} = b_{perennial} + p_{adult} / p_{juvenile}$$

=> je málo pravděpodobné, že semelparita je favorizována nad iteroparitou

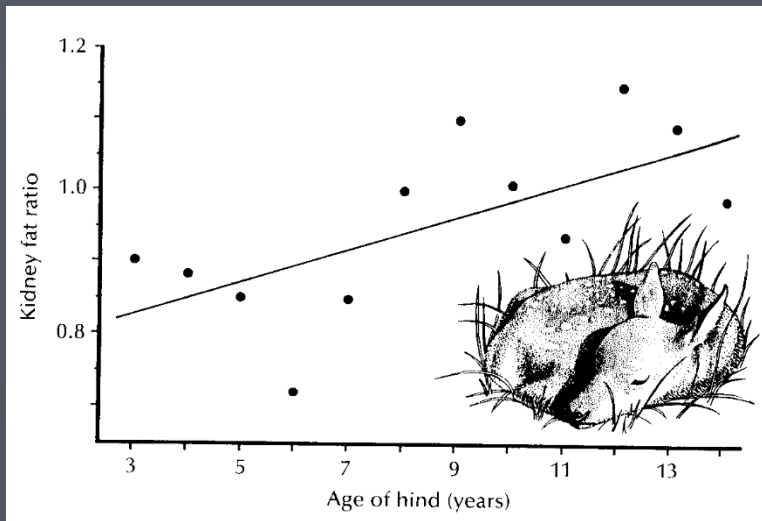
Reprodukce velký třesk

- ▶ U semelparních organizmů – jediná reprodukce vede ke smrti adulta, ale nástup reprodukce je odložen na mnoho let
- ▶ Životní historie této reprodukce vznikly nezávisle
- ▶ *Agave deserti* (agáve pouštní) – kytka průměr 60 cm, produkuje 4m vysoký stonek
- ▶ *Oncorhynchus kisutch* (losos kisuč)
 - samci formy „hooknose“ and „jack“



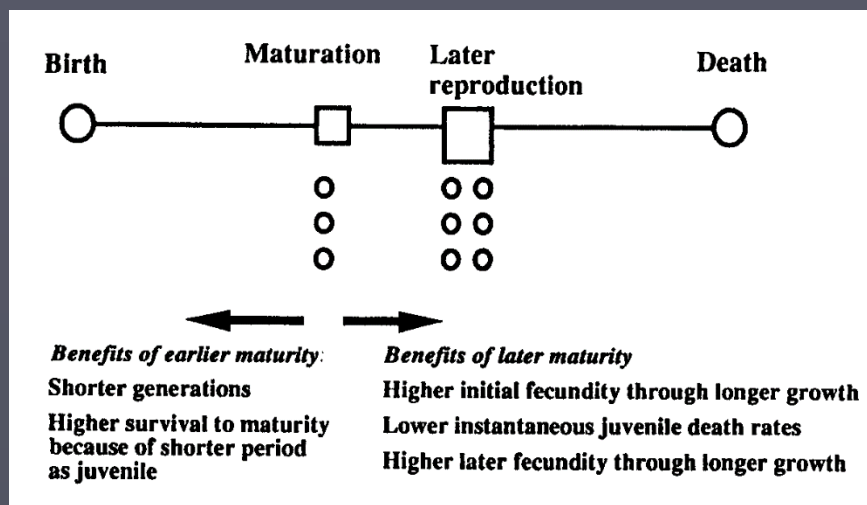
Terminální reprodukční investice

- ▶ Každý současný reprodukční výkon snižuje úspěch další reprodukce
- ▶ Intenzivní reprodukční investice u starých samic
- ▶ Délka sání mláďat stejná u mladých a starých samic
- ▶ Kondice mláďat se zvyšuje s věkem matky



Věk a velikost v období pohlavní zralosti

- ▶ Věk v období pohlavní zralosti – věk při narození prvního potomka nebo věk, ve kterém semena dozrávají v rostlinách
- ▶ Evoluční rovnováha znaku – suma nákladů, které redukují fitness + suma benefitů, které zvyšují fitness
- ▶ **Benefity a náklady dospívání v různém věku a při různé velikosti**



Frekvenčně závislé efekty na dospívání

- ▶ U sociálně žijících druhů – interakce ovlivňují reprodukční úspěch
- ▶ V závislosti na frekvenci více než jeden pohlavně dospívající fenotyp v populaci



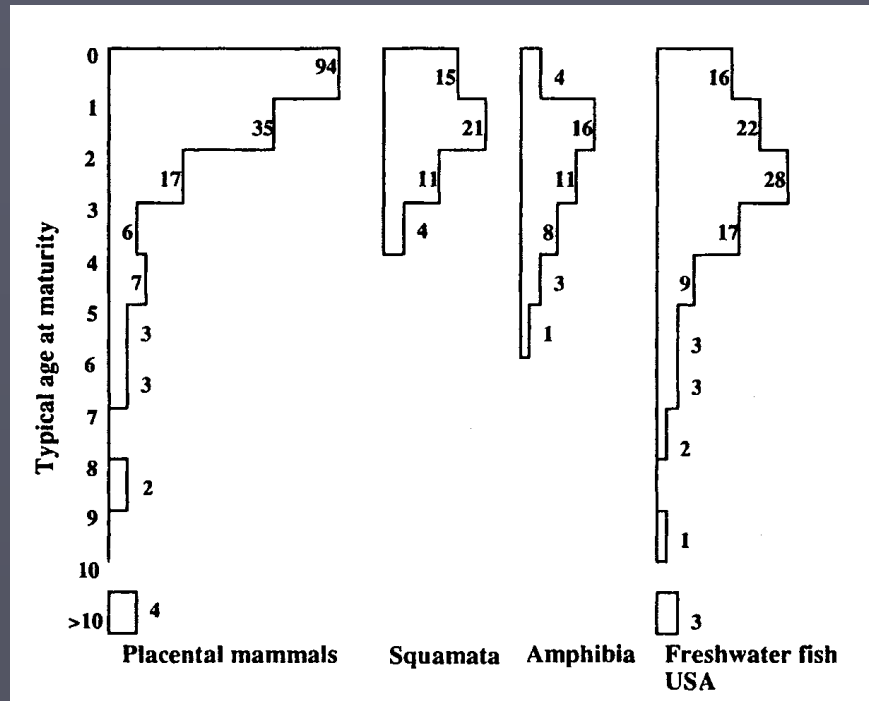
slunečnice velkoploutvá
Lepomis macrochirus



kněžík dvoupruhý
Thalassoma bifasciatum

Pohlavní dospívání u různých skupin živočichů

- Variabilita ve věku a velikosti v dospělosti



Pohlavní dospívání u různých populací

- Genetické rozdíly korespondující selekčnímu tlaku určitého prostředí

Males			Females		
Age (days)	Significance	Population	Age (days)	Significance	Population
71.3	a	Twin (Hawaii)	78.0	a	Kay (Hawaii)
74.2	ab	Kay (Hawaii)	81.9	a	Res. 33 (Maui)
79.8	ab	Res. 81 (Maui)	85.6	ab	Twin (Hawaii)
84.4	bc	Res. 33 (Maui)	86.9	ab	Res. 81 (Maui)
85.2	c	Res. 31 (Maui)	90.1	ab	Res. 31 (Maui)
86.4	c	Res. 40 (Maui)	96.9	b	Res. 40 (Maui)

Males			Females		
Length (mm)	Significance	Population	Length (mm)	Significance	Population
16.6	a	Kay (Hawaii)	18.3	a	Res. 81 (Maui)
16.1	a	Res. 81 (Maui)	18.5	a	Res. 33 (Maui)
16.3	a	Twin (Hawaii)	19.0	ab	Kay (Hawaii)
18.5	b	Res. 33 (Maui)	19.4	ab	Res. 40 (Maui)
18.5	b	Res. 40 (Maui)	19.8	b	Twin (Hawaii)
18.6	b	Res. 31 (Maui)	19.9	b	Res. 31 (Maui)



gambusie komáří
Gambusia affinis

Vlivy velikosti a fylogeneze na věk v pohlavní zralosti

$$Y = aW^b$$

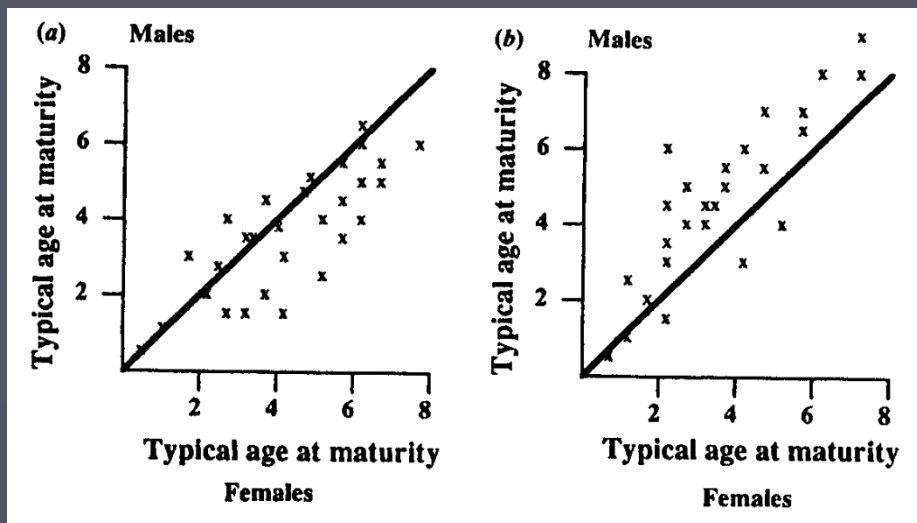
	Birds			Mammals		
	LE	α	Fec	LE	α	Fec
LE	1	0.78	-0.81	1	0.70	-0.55
α	0.85	1	-0.74	0.79	1	-0.56
Fec	-0.87	-0.83	1	-0.77	-0.80	1

- ▶ Část celkové korelace mezi věkem v období dosažení pohlavní zralosti a velikosti těla je zkreslená taxonomickými rozdíly

Sociální efekty: bimaturizmus

- ▶ Struktura chování ovlivňuje rozdíly ve věku dosažení pohlavní zralosti mezi samcem a samicí
- ▶ Polygamní druhy (ptáci, savci) – samec posouvá dosažení pohlavní zralosti
- ▶ Promiskuitní páření, externí fertilizace, nedeterminovaný růst – samci nekontrolují úspěch u samic

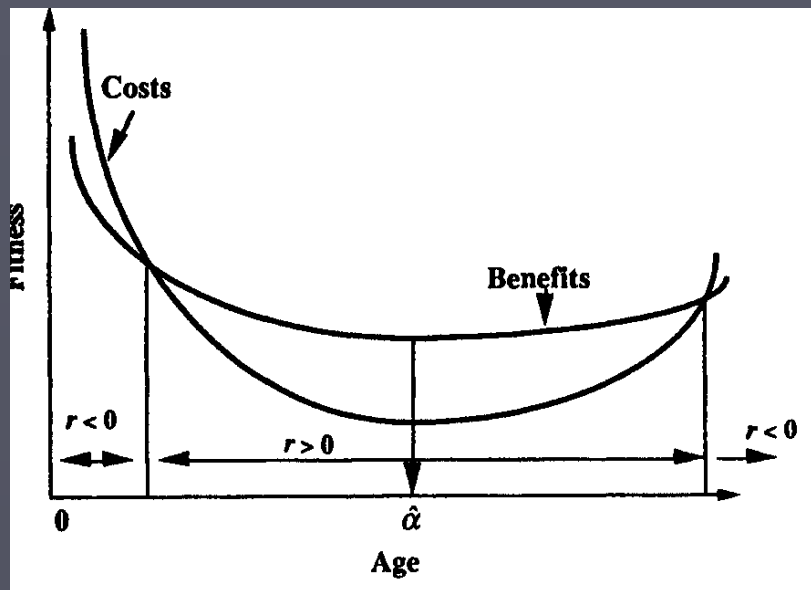
ryby



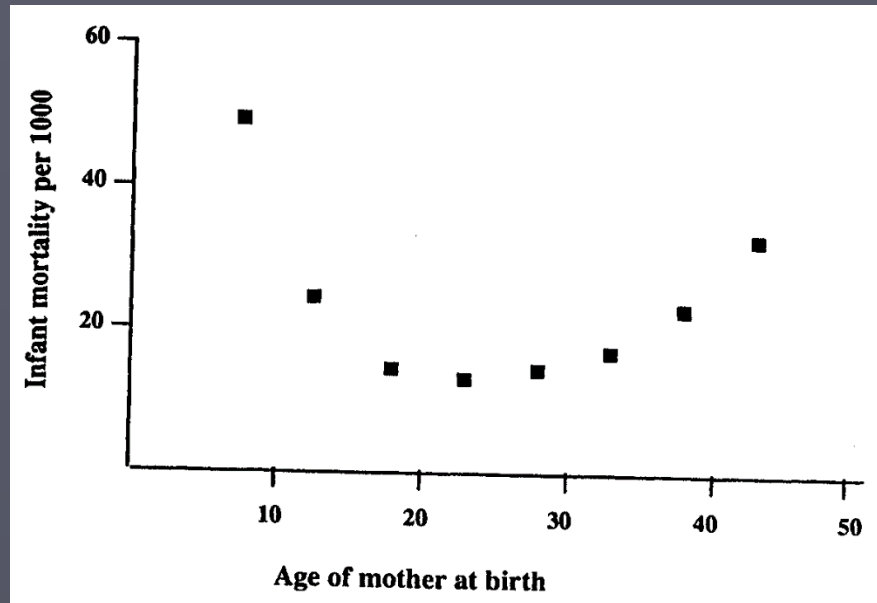
Ptáci, savci

Modely optimálního věku a velikosti v období dosažení pohlavní zralosti

- ▶ Základní myšlenka: rovnováha mezi náklady a benefity
- ▶ Náklady a benefity měřeny v jednotkách fitness
- ▶ **Určení optimálního věku dosažení pohlavní zralosti**



Optimální reprodukční věk člověka



Počet a velikost potomků

- ▶ 1. Lackova snůška – velikost snůšky, která produkuje nejvíce mláďat
- ▶ Faktory směřující ke snižování Lackovi snůšky
- ▶ Efekty velikosti snůšky na přežívání rodičů a potomků, reprodukční úspěšnost, meziroční variabilita v optimální velikosti snůšky
- ▶ Optimalizace reprodukčního úsilí v průběhu celé životní historie
- ▶ Predikce potvrzeny experimenty (Poeciliidae, altriciální ptáci., parazitoidi)



Počet a velikost potomků

- ▶ 2. nesouhlas mezi velikostí snůšky a množstvím rodičovské péče – geny rodičů favorizují jednu investici, geny potomků favorizují druhou investici
- ▶ Kdo kontroluje koho? V případě konfliktu o optimální velikost – kdo vyhrává?
- ▶ Pokud kontrolují rodiče -> Lackova velikost snůšky na základě kompromisů
- ▶ Pokud kontrolují potomci -> malá snůška
- ▶ Pokud rodiče nekontrolují úplně -> konflikt mezi rodiči a potomky

Poččet a velikost potomků

- ▶ Velkost snůšky (vrhu) jeden potomek (velký potomek) pokud je očekávaný počet potomků za život vysoký

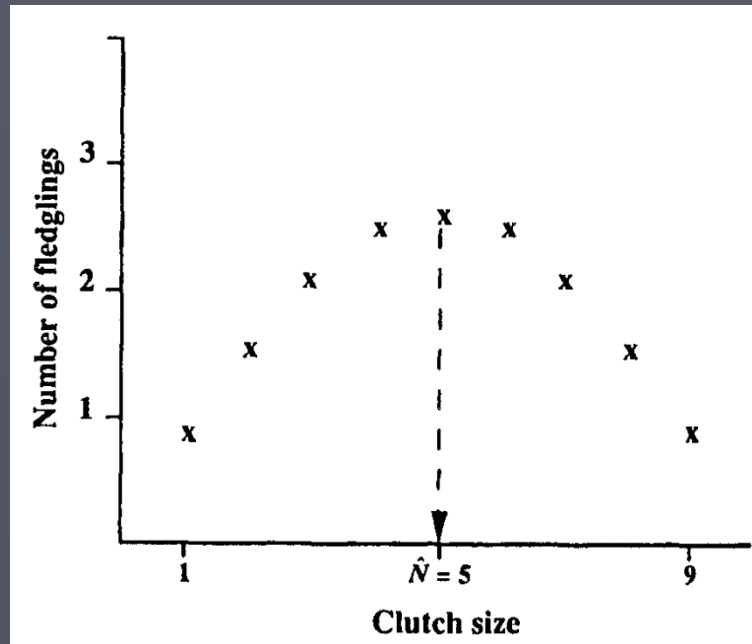


- ▶ Velký počet malých potomků



Lackova snůška

- ▶ Počet a velikost potomků produkována v jedné reprodukční události – evoluce optimalizace individuálního fitness a reakce k prostředí (adaptivní plasticita)
- ▶ Lack (1947) – **optimální snůška produkuje nejvíce mlád'at**



Odchylky od Lackovi snůšky

- ▶ Co redukuje Lackovou snůšku?
 - kompromis s jinými složkami životních historií rodičů a potomků, časová variabilita v optimální velikosti snůšky, konflikt rodič-potomek, hnízdní parazitizmus
- ▶ Co zvětšuje Lackovou snůšku?
 - selektivní potrat a redukce potomků v důsledku fluktuace potravních zdrojů

Přirozená historie velikosti snůšky a potomků

- ▶ Lackova teorie
- ▶ **Proximatní faktory** – determinují počet kladených vajíček
- teplota, délka dne, potrava
- ▶ **Ultimátní faktory** – přirozená selekce optimalizuje velikost snůšky – demografie, genetika, kompromisy

- ▶ **Liniově-specifické efekty** – přijimová nebo investiční strategie? Semelparní nebo iteropartní? Potomci v jakém vývojovém stádiu? Počet a velikost potomků fixované nebo variabilní?
- ▶ Altriciální – kompromis mezi počtem a mortalitou mláďat
- ▶ Prekociální – kompromis mezi velikostí a mortalitou mláďat



Přirozená historie snůšky a velikosti potomků

- ▶ **Fyziologické omezení**
- ▶ Morfologie a fyziologie limituje míru získávání potravy, hromadění rezerv a rychlost jejich mobilizace
- ▶ Ptáci a savci – 4x BM → smrt, poikilothermové – přímá závislost na teplotě
- ▶ **Geografické trendy**
- ▶ Uvnitř druhu – geneticky izolované demy nebo adaptované populace k širokému spektru podmínek
- ▶ Latitudinální trend zejména ptáci a savci
- ▶ **Variabilita uvnitř populací**
- ▶ Sezóna, velikost, věk, genetická variabilita

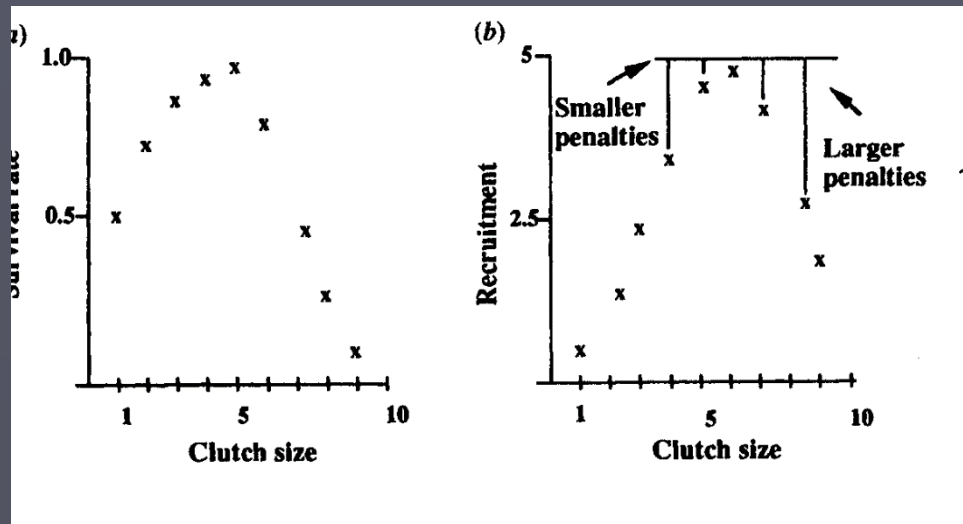
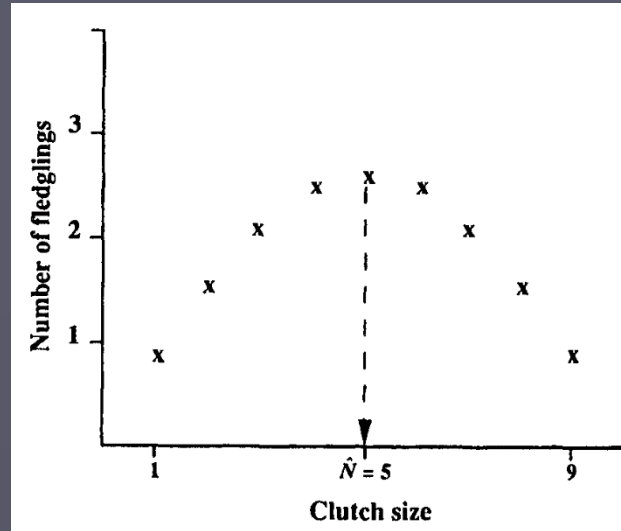
Efekty způsobující odchylky od Lackovi snůšky

Pozorované snůšky jsou menší než Lackova snůška

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

Nepřirozená manipulace – eliminováno daleko více nebo méně než je přirozené, manipulace s parazity – efekt na reprodukční úspěch, snižování rizika predace, abnormální hustoty populace, ignorace nákladů v předešlé části životní historie

Efekty asymetrického přežívání potomků



Mezigenerační efekty zvětšování snůšky

- ▶ Větší snůšky za cenu jiných nákladů než zvyšování mortality
- ▶ Parazitické Hymenoptera – potomci menší, menší fekundita a délka života
- ▶ Ptáci – potomci malí, vysoká mortalita, produkují málo potomků u první snůšky
- ▶ Poštołka – nereprodukuje se v období první reprodukční sezóny



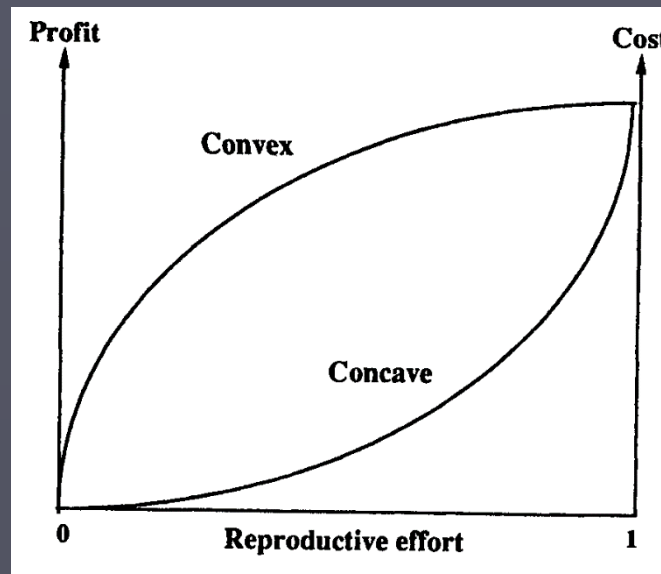
Intragenerační efekty zvětšování snůšky

- ▶ Modely reprodukčního úsilí – evoluce velikosti snůšky spojená s evolucí délky života
- ▶ Kombinace intergeneračních a intrageneračních kompromisů

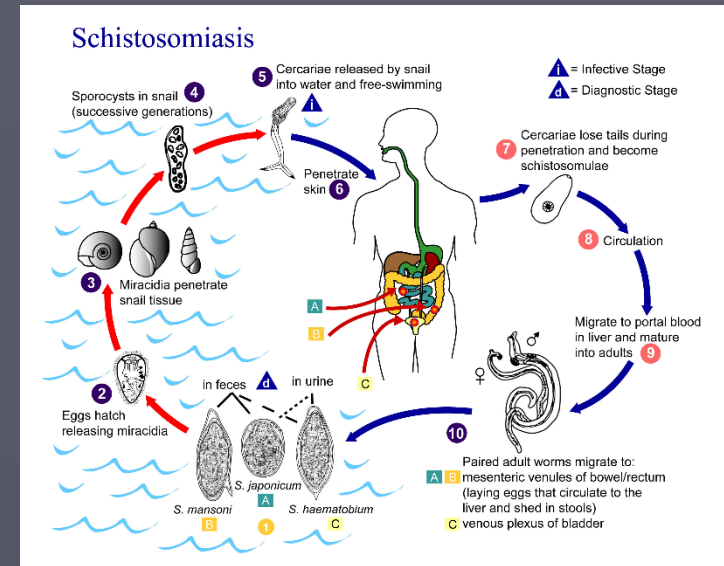
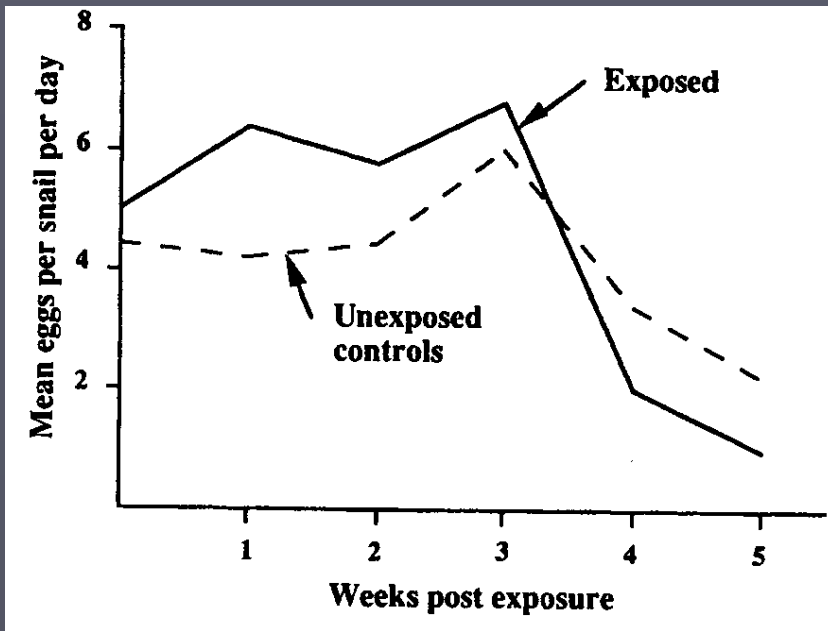
Parameter	Singleton	Twin	<i>P</i>
Total no. offspring born to mother	5.9 ± 2.2 (316)	6.4 ± 2.4 (168)	<0.05
Offspring survival to age 15 (%)	70.6 (299)	33.7 (344)	<0.0001
Survival of that mother's (other) singletons to age 15 (%)	72.8 (1166)	71.2 (410)	NS
Survival of mothers for the first year after delivery (%)	99.1 (293)	95.6 (159)	0.011

Model reprodukčního úsilí

- ▶ Reprodukční úsilí
- ▶ 0 – žádná snůška, dobré přežívání a růst adultů
- ▶ 1 – maximální reprodukční úsilí, velká snůška, žádný růst, smrt adultů před další reprodukční sezónou
- ▶ Profit funkce konvexní a náklady funkce konkávní = střední reprodukční úspěch maximální



Parazity-indukovaný posun reprodukčního úsilí



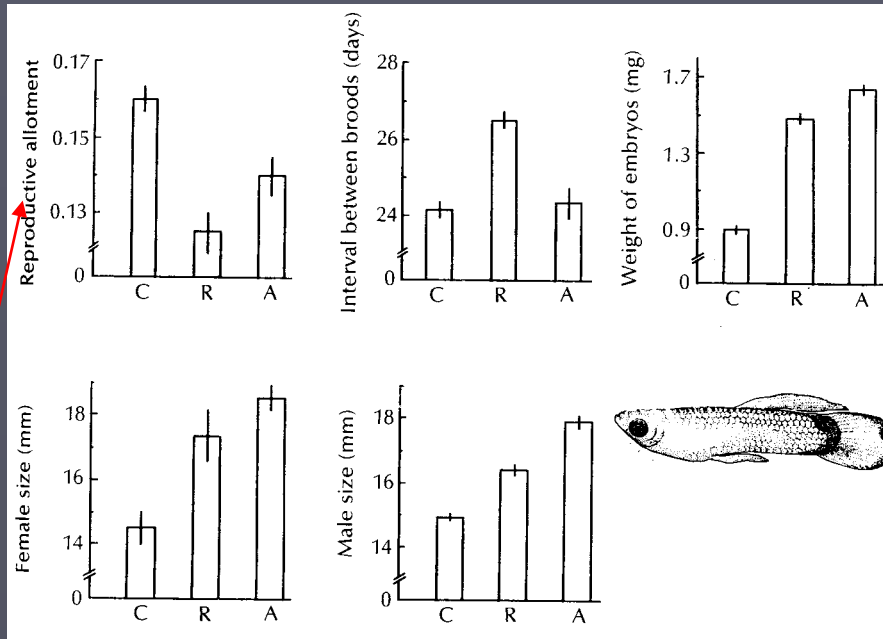
Schistosoma



Biomphalaria

Predátorem-indukovaný posun reprodukčního úsilí

- *Poecilia reticulata* – evoluce životních historií jako odpověď na selekci v důsledku predace



C – *Crenichla alta*
R – *Rivulus hartii*
A – *Aequidens pulcher*



proporce biomasy samiček alokované do reprodukce

Temporální variabilita v optimální reprodukční investici

- Pokud existuje variabilita v optimálním počtu potomků z generace na generaci, pak je fitness měřeno jako geometrické průměry reprodukčního úspěchu přes generace

(a) The clutch sizes of the two types compared for a series of good and bad years

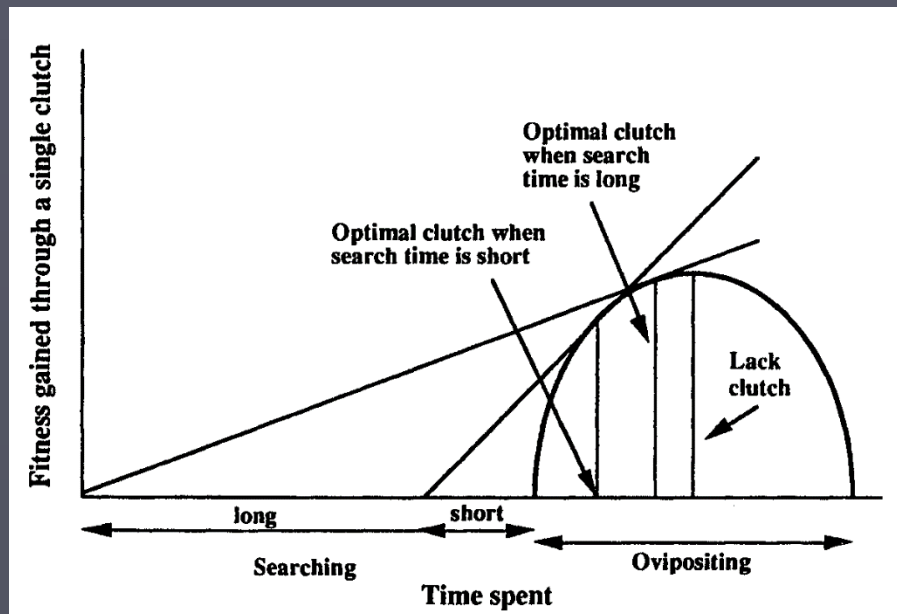
Year:	Good	Bad	Good	Bad	Good	Bad	Good	Bad	Good	Bad	Good	Bad
(i) High-risk, high-gain	5	2	5	2	5	2	5	2	5	2	5	2
(ii) Low-risk, low-gain	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3

(b) Calculation of mean values of clutch size over time

	Sum	Product	Arithmetic mean	Geometric mean	Variance
(i) High-risk, high-gain	42	$(5 \times 2 = 10)^6$	3.5	3.16	1.57
(ii) Low-risk, low-gain	42	$(3 \times 4 = 12)^6$	3.5	3.46	0.52

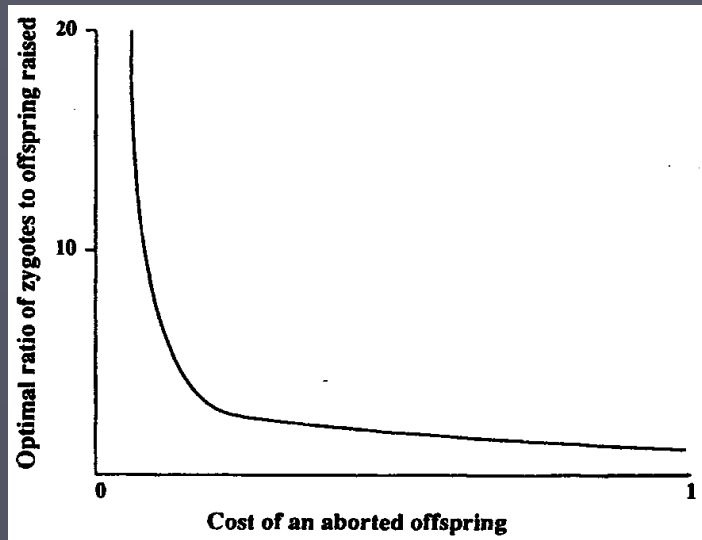
Kompromisy spojené s časem hledání

- ▶ Samička klade vajíčka vícekrát za den a hledá nejlepší místa pro kladení vajíček
- ▶ Pokud je časově limitována, velikost snůšky je menší než Lackova snůška
- ▶ **Impakt času hledání na optimální velikost snůšky**



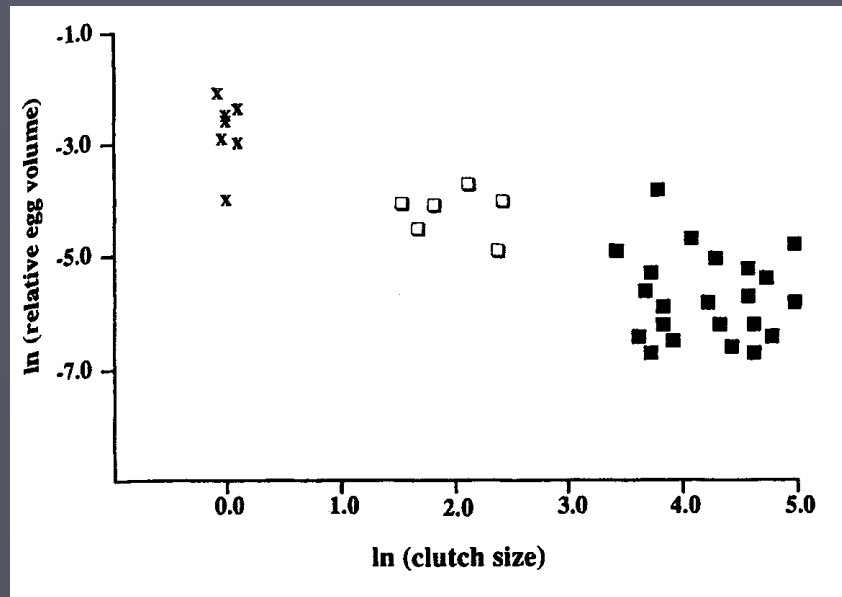
Efekty zvyšující Lackovou snůšku

- ▶ **Selektivní potrat**
- ▶ Zygoty s rozdílným fitness, nadměrná produkce zygot a eliminace těch s nízkým fitness



Velikost potomků

- ▶ Kompromis mezi velikostí snůšky a počtem vajíček, velikostí a počtem potomků
- ▶ Na úrovni různých taxonů, někdy uvnitř populací i jedinců



Centrální myšlenky evoluce velikosti potomků

▶ Kompromis velikost-počet

- evolučně stabilní rovnováha – proporcionální zvýšení fitness plynoucího z většího potomstva = proporcionální snížení fitness plynoucí z méně potomstva – co plyne ze zvýšených nákladů na každého potomka

▶ Hypotéze bezpečného přístavu

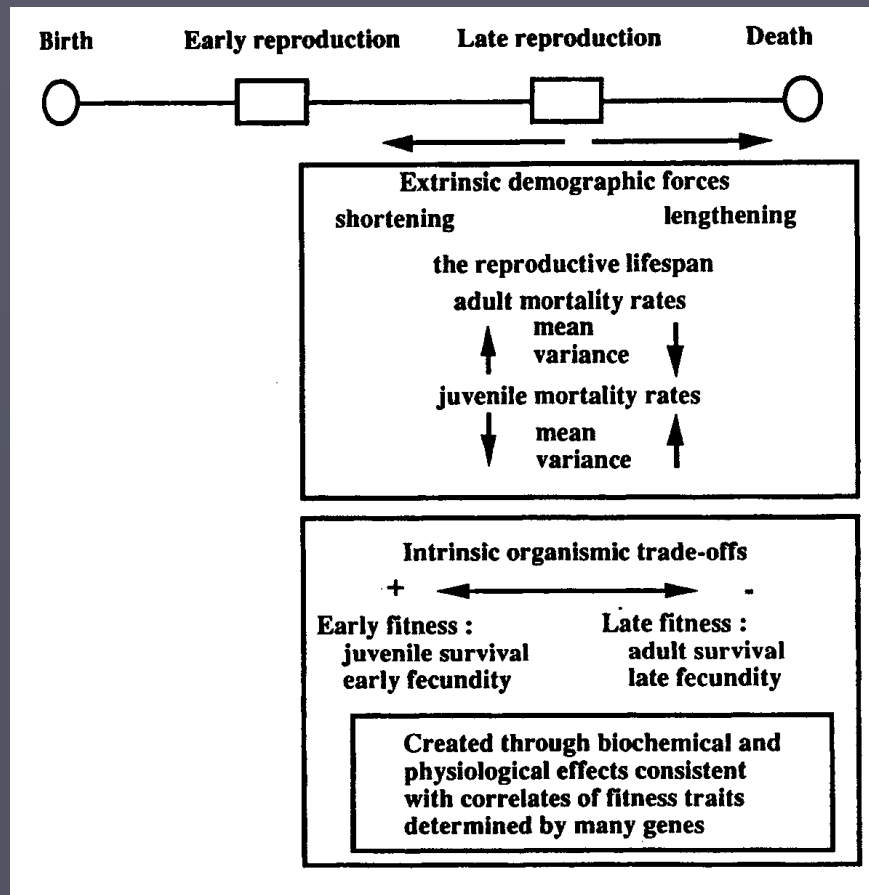
- selekce by měla zvyšovat čas strávený v nejbezpečnějším vývojovém stádiu (stádium vajíčka versus stádium juvenila)

▶ Variabilita ve velikosti potomků

- variabilita velikosti potomků stejné snůšky – adaptace na nepredikovatelné životní prostředí (vývojové procesy determinující velikost potomků)

Reprodukční délka života a stárnutí

► Evoluční pohled na délku života a stárnutí

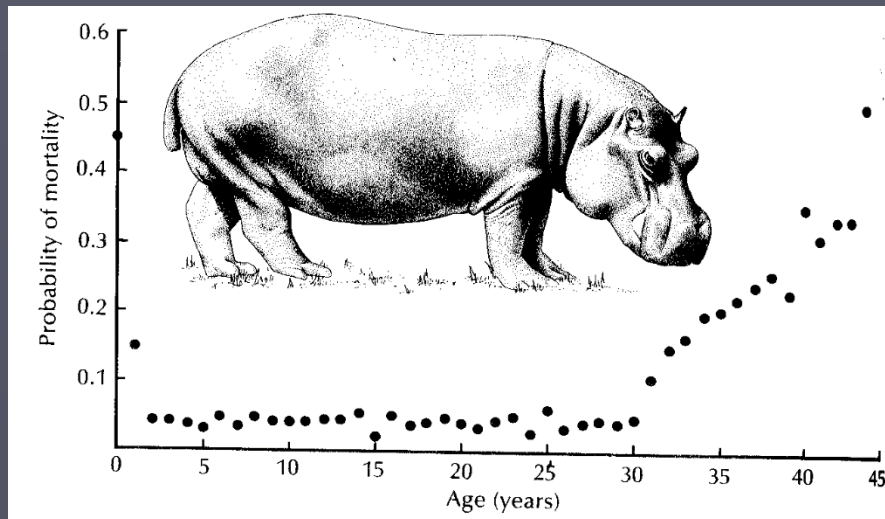


Selekce pro delší reprodukční periodu

- ▶ Vnější demografické síly – počítají s relativním příspěvkem mláďat i dospělých k fitness – vliv přes průměrnou mortalitu nebo variabilitu
- ▶ Zvyšování průměru a variance mortality adultů – snižování délky reprodukčního života
- ▶ Zvyšování průměru a variance mortality juvenilů – prodloužení reprodukční části života, dlouhověké organizmy s investicí do somatických struktur a opravy
- ▶ Vnitřní kompromis – znaky exprimované na začátku života vs. znaky exprimované na konci života

Proč zestárnout?

- ▶ Mechanistické základy stárnutí – vliv záření na buňky a DNA, vysoce reaktivní produkty metabolismu, toxické produkty, selhání kontroly regulace genů, akumulace škodlivých mutací



Stárnutí

► Neevoluční hypotézy

- míra úpadku koreluje s expozicí k riziku
- asexuální reprodukce nekompatibilní s expozicí k riziku, absence stárnutí u organismů bez reprodukčního kompromisu

► Věkově-specifické efekty mutace na stárnutí – 2 evoluční hypotézy

1. **hypotéze mutace-akumulace** – rovnováha mutace-selekce se mění podle věku

2. **antagonistická pleiotropie** – alely s prospěšným efektem na začátku života jsou škodlivé v pozdějších fázích a opačně

► Př. *Caenorhabditis elegans*

mutace v genu *age-1* zvyšuje délku života, redukce fekundity



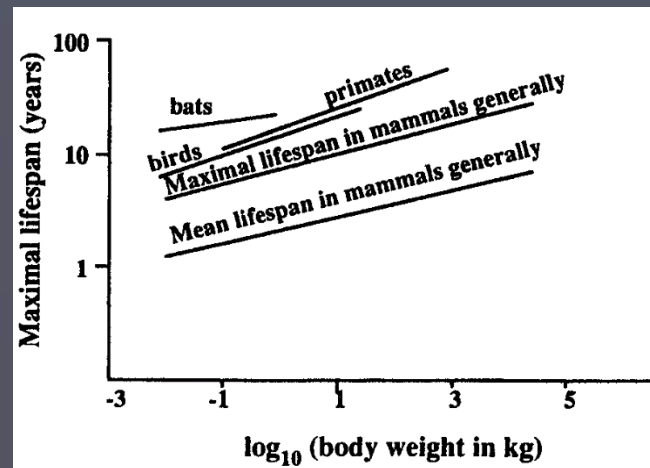
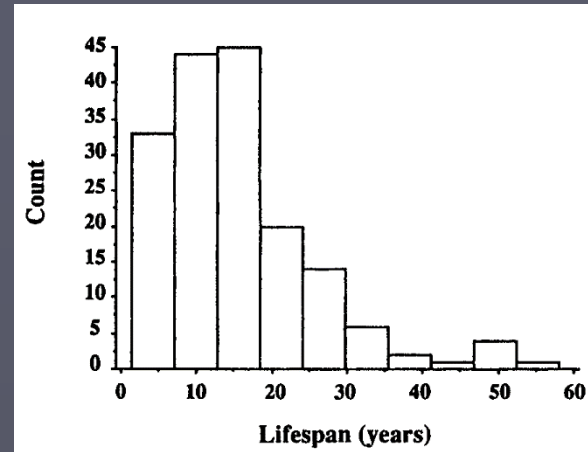
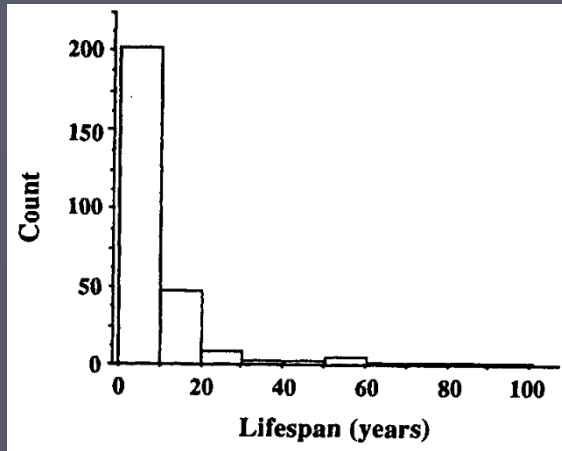
Vnitřní efekty limitující životnost: stárnutí

- ▶ Síla selekce se snižuje s věkem - pro tělo organismů
- ▶ Vnitřní vlastnosti organismu interagují se snižující silou selekce a produkují věkově-specifické efekty na všechny aspekty organizmálních funkcí (staré organizmy jsou irelevantní pro evoluci)
- ▶ Dva typy genetických efektů – akumulace více mutací negativně ovlivňujících staré jedince a akumulace antagonisticky pleiotropních genů
- ▶ Experimentální evidence silná, ale limitována – pouze několik modelů (drozofila)

Reprodukční délka života a stárnutí

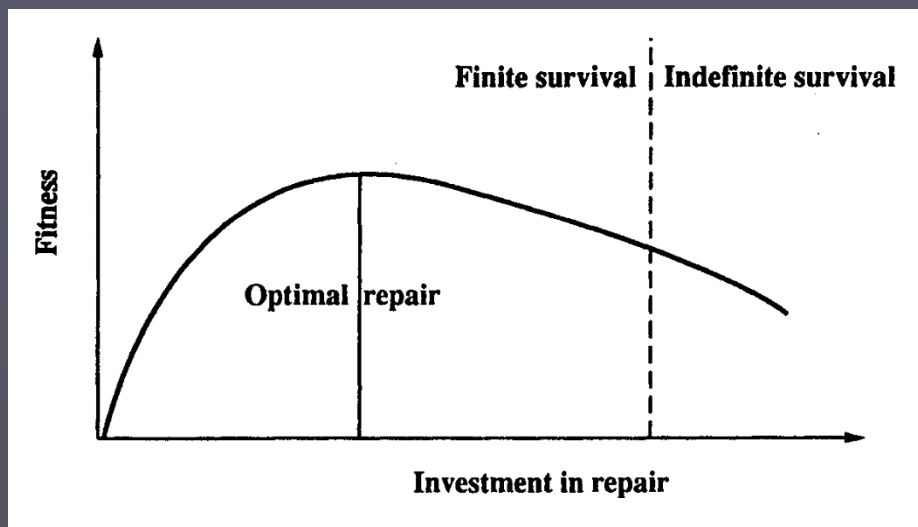
- ▶ **Stárnutí** – zvyšování vnitřní komponenty mortality s věkem
- ▶ Vnitřní mortalita – ovlivněna alokací do reprodukce, udržování, obrany a chování
- ▶ **Délka života versus stárnutí** – délka života se může měnit jako důsledek vnější mortality i bez stárnutí
- ▶ **Proč nejsme nesmrtelní?**
- ▶ Nákladem za specializaci zárodečných linií buněk a těla je smrt

Fylogenetické perspektivy délky života



Optimální úroveň investice do opravy

- Kikwood (1985) – Teorie Tělo na jedno použití – tělo hospodaří s množstvím energie, které má k dispozici v čase. Analogie „jednorázový výrobek“ - proč utrácet peníze na něco trvalého, když se to bude používat pouze limitovanou dobu?



Efekty zvyšující se investice do somatické opravy a udržování na přežívání a reprodukce

- ▶ Oprava je nákladní

