



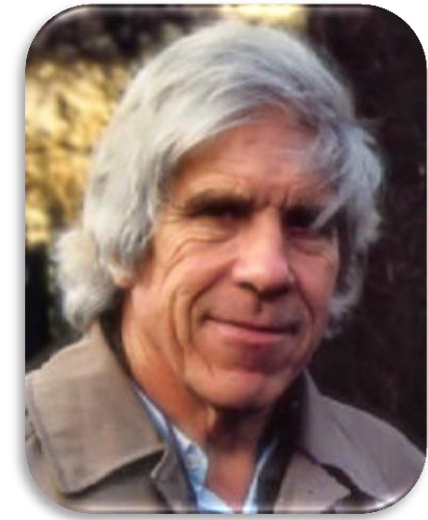
# **KOOPERACE A ALLEEHO EFEKT**

**Kateřina Terřov, UO 45 | 160**

# 4 základní modely kooperace

- 1. na základě příbuzenského výběru (kin selection)
- 2. na základě skupinového výběru
- 3. na základě reciprocity
- 4. jako vedlejší produkt mutualismu

# Kooperace na základě příbuzenského výběru (kin selection)



W. D. Hamilton

- **Kooperace** = Chování dvou a více jedinců, které je ve výsledku výhodné. Může zlepšit přežívání a plodnost, potažmo populační růst.
- **Altruismus** = jedinec pomáhá jinému jedinci na úkor vlastní fitness
  - Altruistické alely = alely, které k takovému chování vedou
  - Může být i sebevražedné – jedinec může kvůli své aktivitě ve prospěch druhých i zahynout
  - Altruistické alely jsou eliminovány přírodním výběrem, ale mohou se i šířit za předpokladu, že jsou příjemcem pomoci příbuzní jedinci sdílející tytéž geny

→ Hamiltonovo pravidlo:

$$rb - c > 0$$

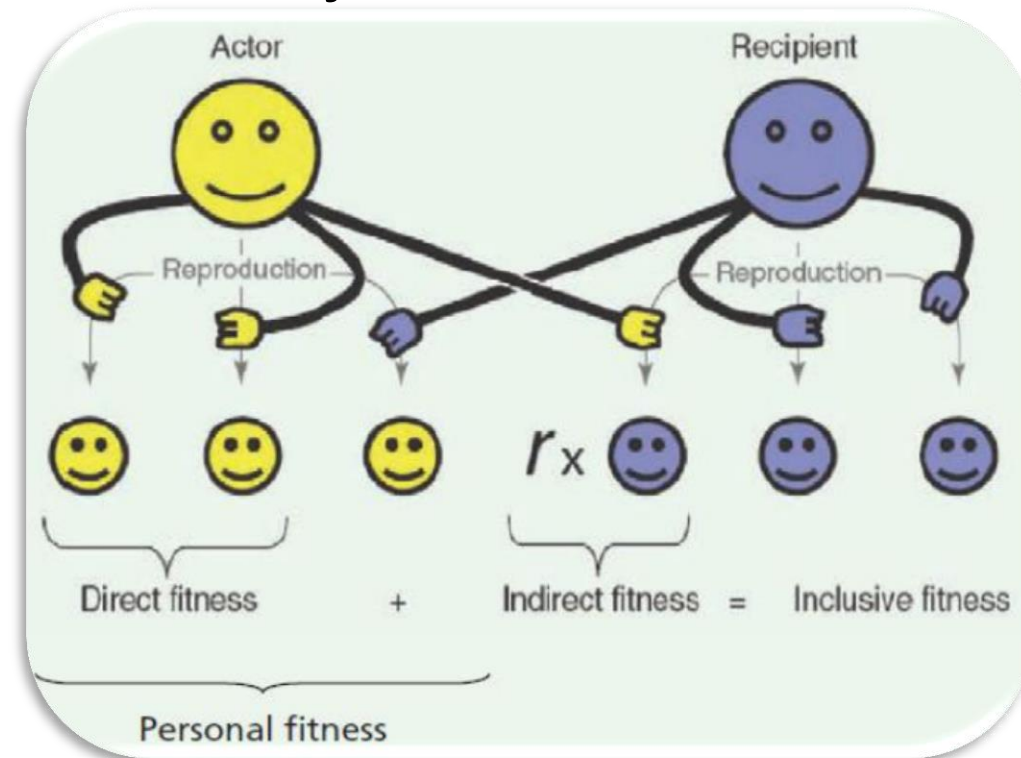
**r** = Wrightův koeficient příbuznosti

**b** = přínosy související se znakem kódovaným danou alelou

**c** = příslušné ztráty

# Kooperace na základě příbuzenského výběru

- Pohlavně se rozmnožující organismy – matka sdílí s potomkem 50% genů → koeficient příbuznosti je 0,5
- Koeficient příbuznosti mezi prarodičem a vnoučetem jen 0,25 a klesá s každou další generací
- Fitness kooperujícího jedince lze definovat jako součet **přímé** (*vlastní potomstvo*) a **nepřímé** (*potomstvo příbuzných*) fitness. Takovou fitness také označujeme jako **inkluzivní**



# Kooperace na základě skupinového výběru

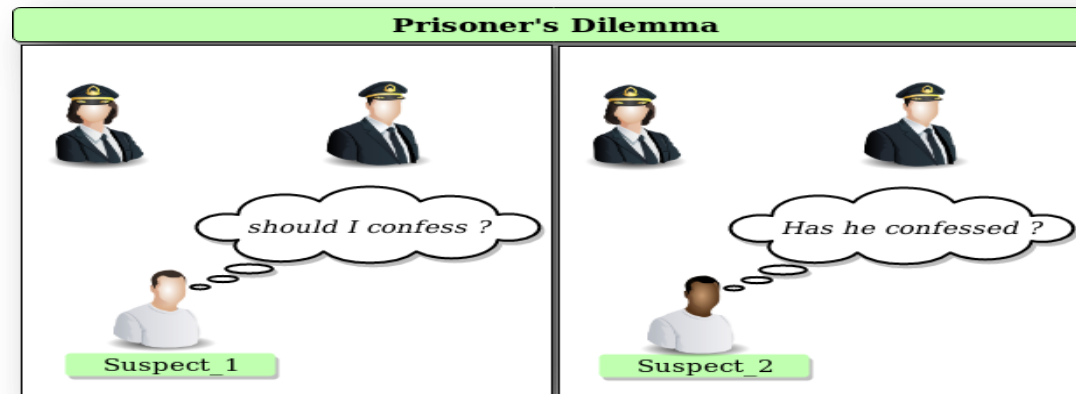
- V populacích s prostorovou strukturou, v níž v každé generaci vznikají nové subpopulace a vzápětí zase zanikají
- Podmínkou je, aby individuální náklady uvnitř subpopulace byly převýšeny přínosy na úrovni celé populace, tj. kooperující subpopulace jsou produktivnější
- Příklad – mravenec *Messor pergandei* v Mohavské poušti

při zakládání hnízd dochází ke kooperaci mezi nepříbuznými královnami. Kolonie jsou silně teritoriální a vzájemně si loupí potomstvo. Existuje přímá úměra mezi počtem zakládajících královen a počtem dělnic → kolonie založené vícero královnami mají větší šanci uloupit potomstvo. Po návratu dělnic z válečné výpravy spolu královny bojují a přežije jen jedna.



# Kooperace na základě reciprocity

- Může se vyvinout, pokud si jedinci vzájemně oplácejí pomoc
- Jedinec může na úkor sám sebe poskytnout pomoc jinému nepříbuznému jedinci tehdy, pokud je přesvědčen, že mu to příjemce jednou vrátí → reciproční altruismus
- Problém – časové zpoždění mezi poskytnutím pomoci a návratem nákladů → podvádění
- Pokud se kooperace odehrává mezi dvěma jedinci, je analogická hře vězňovo dilema



# Vězňovo dilema

- Při kooperaci jedinec získá, při zradě však získá víc
- Nezná krok „spoluhráče“
- Hraje se buď na jedno, nebo na známý počet kol
- Pokušení zradit (D-C) > odměna za spolupráci (C-C) > trest, pokud jsem spolupracoval (D-D) > trest, pokud jsem nespolupracoval (C-D)

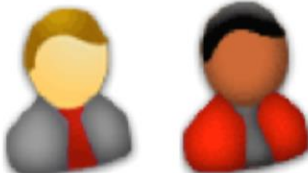
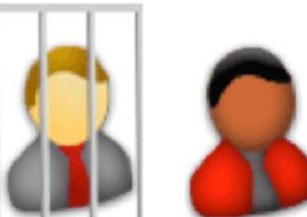


**Prisoner's Dilemma**

		Player A	
		Cooperate	Defect
Player B	Cooperate	3, 3	0, 5
	Defect	5, 0	1, 1

## Je tedy lepší zradit?

- Jen pokud hrajeme na jedno kolo!
- Pokud se se spoluhráčem dobře znám a je šance, že se s ním setkám v budoucnu, je lepší spolupracovat

**Henry**

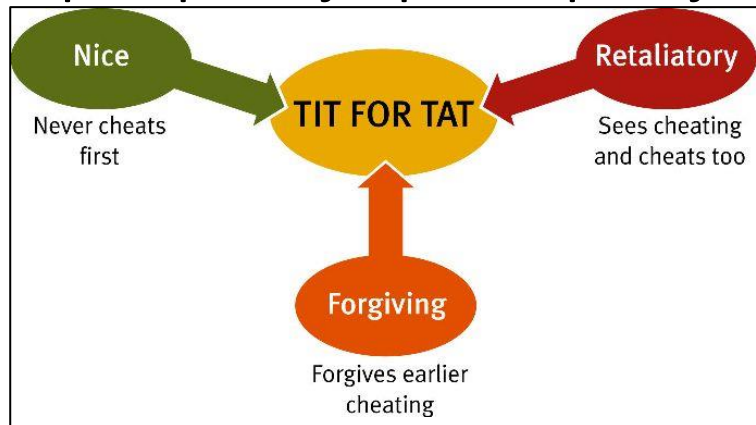
		Henry	
		does not confess	confesses
Dave	does not confess	 1 year	 20 years 0 years
	confesses	 20 years 0 years	 5 years

# Vítězná evolučně stabilní strategie

## „Tit for tat“ (Oko za oko, zub za zub...)

Dvě základní pravidla:

- Spolupracuj, dokud spolupracuje spoluhráč
  - Podváděj, jakmile začne podvádět spoluhráč
- První kolo spolupracuj a poté opakuj krok spoluhráče



	<u>Tit for Tat</u>	<u>Opponent</u>
1	cooperate	cooperate
2	cooperate	cooperate
3	cooperate	defect
4	defect	defect
5	defect	cooperate
6	cooperate	cooperate

**Evolučně (ekonomicky) stabilní strategie** = pokud se v populaci rozšíří, nemůže být vytlačena žádnou jinou strategií





- *Desmodus rotundus* – sanguivorní, v případě nedostatku potravy si sají krev vzájemně – odměna pro hladového netopýra je větší, než ztráta pro nakrmeného



Allogrooming – vzájemná péče o srst v societě (komfortní chování)

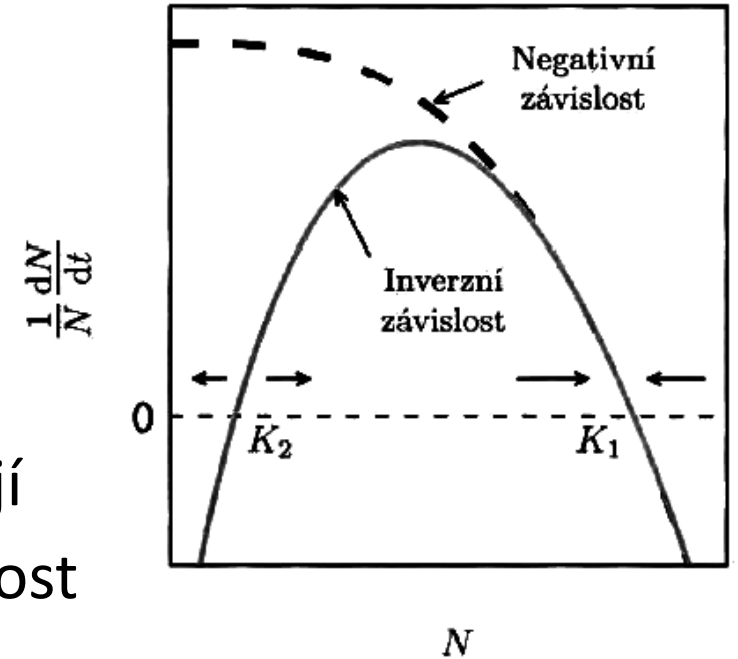
# Kooperace jako vedlejší produkt mutualismu

- Mezi nepříbuznými jedinci – nejvýhodnější varianta, jedinci se ničeho nevzdávají
- Podvádění se nevyplatí, byl by postižen i podvádějící
- Např. kooperativní lov lvů – podvádění znamená neúspěch, a tím také postižení i pro nekooperujícího člena skupiny (bumerangový efekt)



# Alleeho efekt

- Jedinci se v populacích mnoha druhů za normálních podmínek většinou soustřeďují do skupin (stádo, smečka, hejno, hnízdní kolonie) → vzájemně kooperují
- Skupiny zvyšují fitness jedince → vyšší pravděpodobnost přežívání nebo plodnosti
- Alleeho efekt popisuje vztah mezi hustotou populace a jejím růstem (tzv. **inverzní závislost na hustotě**)
- Negativní vliv na jedince má nejen „přehušnění“ populace, ale také „podhuštění“ populace (tzv. undercrowding), které vede k podlomení efektivní kooperace a následně k extinkci populace
- V ichtyologii se tento jev označuje také jako **depenzace**



# Mechanismy generující Alleeho efekt

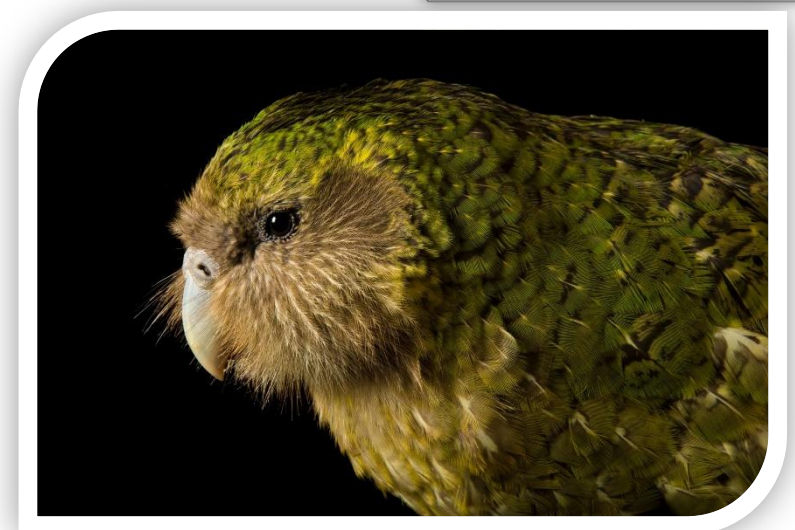
## 1. Genetický inbreeding a ztráta heterozygotnosti

– v malých populacích se zvyšuje frekvence příbuzenského křížení → pokles fertility (př. *Banksia goodii*)

## 2. Demografická stochasticita – náhodné fluktuace

v demografických parametrech; v malých populacích mohou mít fatální následky (př. *Strigops habroptilus*)

## 3. Malý počet jedinců – může negativně ovlivnit různé formy kooperace



# Malý počet jedinců

- a) **Nedostatek partnerů** → nižší pravděpodobnost jejich nalezení, nižší reprodukce (*Melitaea cinxia*)
- b) **Antipredační chování** – v malých skupinách snížená ostražitost (méně očí méně vidí) a snížená schopnost aktivní obrany
- c) **Kooperativní lov a hledání potravy** – minimální kritická velikost populace (lvi, pes hyenovitý, eusociální rypši)
- d) **Kooperativní reprodukce** (surikaty, *Cryptomys damarensis*)
- e) **Saturace predátora** – iteroparní dřeviny (dub, buk) – velká meziroční proměnlivost v produkci semen – semenožravci nestihnou reagovat
- f) **Modifikace prostředí** – některé organismy mohou ovlivňovat podmínky prostředí ve svůj prospěch, např. rostliny acidifikují substrát, sysel udržuje nízký vegetační porost, pokud je dostatek jedinců
- g) **Sociální termoregulace** je efektivní jen u větších skupin (včely, svišti, netopýři)

# Implikace Alleeho efektu

- Význam u hospodářsky využívaných druhů – mořské ryby (velké hejno se predátorovi ubrání snáze, než malé hejno)
- Introdukce a reintrodukce chráněných druhů – závisí na počtu vypuštěných jedinců
- Citlivější jsou sociální druhy s obligatorní kooperací – nereproduktivní jedinci pomáhají s výchovou – úspěšnost reprodukce je spjata s velikostí skupiny.



# Density dependence in group dynamics of a highly social mongoose, *Suricata suricatta*

Andrew W. Bateman<sup>1\*</sup>, Arpat Ozgul<sup>1</sup>, Tim Coulson<sup>2</sup> and Tim H. Clutton-Brock<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Zoology, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge CB2 3EJ, UK; and <sup>2</sup>Department of Life Sciences, Imperial College London, Silwood Park, Ascot, Berkshire SL5 7PY, UK



# Materiál a metodika

- Skupiny surikat o 3-50 jedincích, hustota populace 7-17 jedinců/km<sup>2</sup>
- Rezervace Kuruman River, provincie Northern Cape, jižní Afrika
- Týdenní návštěvy lokality – sběr dat o natalitě, mortalitě, imigraci i emigraci
- Každý jedinec označen
- Z těchto dat vypočítány průměrné hodnoty vždy 1. července v letech 1998-2008 (pro všechny jedince starší 2 měsíců)
- Následně modelování – diskrétní modely, pomocí techniky maximální pravděpodobnosti byl model přizpůsoben datům a byly odhadnuty parametry modelů, které mu nejlépe odpovídaly

CÍL = zjistit, zda se u surikat vyskítuje Alleeho efekt na úrovni skupiny



# Výsledky

- Nejvíce se osvědčil Rickerův a Beverton-Holtův model, které dohromady vysvětlovaly více než 85% variability (ostatní modely méně, než 10%)
- Největší efekt na dynamiku měly srážky – růst populace (per-capita) klesal ve větších skupinách v letech s nízkými srážkami
- Mortalita měla tendenci klesat se zvyšující se počáteční velikostí skupiny
- Alleeho efekt nebyl odhalen – s výjimkou mortality všechny ostatní demografické míry byly podle trendu obvyklé hustotní závislosti (Mortalita však k dynamice skupiny přispívala relativně málo)
- Dvě možná vysvětlení, proč nebyl efekt odhalen:
  1. Alleeho efekt v malých skupinách nebyl zaznamenán
  2. Účinky Alleeho efektu v demografických poměrech se nemusí projevit na úrovni skupiny

☺ **Děkuji za pozornost** ☺

