



Intraspecifická kompetice, kooperace, Allee efekt

Hana Hřebíčková

Intraspecifická kompetice

- Všechny zdroje jsou k dispozici jen v omezeném množství, jen pro určitý konečný počet jedinců
- Mezi jedinci dochází k soutěži o tyto zdroje
- Intenzita soutěže roste mezi jedinci s podobnými nároky na zdroje
- Jedinci stejného druhu obvykle potřebují ke svému přežívání, růstu a reprodukci velmi podobné věci a jejich souborné požadavky zpravidla převyšují množství, které je v daném čase volně dostupné

Intraspecifická kompetice

je interakce mezi jedinci stejného druhu, která vzniká v důsledku jejich stejných nároků na limitované zdroje a která vede k redukci v přežívání, růstu nebo reprodukci alespoň u některých soutěžících jedinců

Čtyři rysy kompetice

1. Redukce absolutního příspěvku do budoucích pokolení ve srovnání s populací bez kompetice
 - Zvyšují se výdaje na nalezení potravy, hájení teritorií, individuální interakce, přístup ke světlu a na jiné nereprodukční účely, a tím se zvyšují i výdaje na reprodukci
 - Vlivem snižujícího se množství úkrytů roste riziko predace. Zastíněné rostliny mají slabý růst, pokud se vůbec rozmnožují, produkují málo semen. Klesá pravděpodobnost přežití jedince a v populaci roste mortalita
 - Kompetice se projeví poklesem v reprodukci nebo přežíváním nebo obojím

Čtyři rysy kompetice

2. Soutěží o limitované množství zdrojů. O zdroje v nadbytku nesoutěží (kyslík)
3. Kompetice je oboustranný proces. Vzájemné postižení všech soutěžících jedinců. Může být asymetrické, míra postižení se může v čase měnit nebo dokonce zvrátit
4. Účinky kompetice na reprodukci a přežívání jedince jsou tím větší. Čím větší je počet kompetitorů – účinky jsou závislé na hustotě populace a jsou schopny populaci redukovat

Typy kompetice

- Interakce mezi jedinci může probíhat od poklidného soupeření o to, kdo v daném čase zkonzumuje více potravy až po přímé tělesné souboje o přístup ke zdrojům
 - A. Kompetice soupeřivá (angl. scramble competition)
 - B. Kompetice soubojová (angl. contest competition)

Kompetice soupeřivá

- Nazývá se též exploatace (angl. exploitation)
- Jedinci si konkurují tím, že si vzájemně konzumují zdroje, aniž by docházelo k vzájemným tělesným interakcím mezi nimi
- Intenzita exploatace roste s úbytkem zdrojů, které si jedinci v populaci navzájem odčerpávají



Příklad: bzučivky

- Larvy bzučivek s nižší efektivností přijímání potravy, které neobdrží dostatečné množství zdrojů, nedokončí svůj vývoj a uhynou
- Po překročení prahu při vysokých larválních hustotách se to může stát všem larvám, neboť jedinci se v postižení příliš neliší



Příklad: housenky

- Vliv hustoty na mortalitu jedinců je dobře patrný na žíru housenek na keři
- Při nízké početnosti motýlů je málo i housenek a každá má nadbytek potravy pro přechod do stádia kukly
- Je-li motýlů mnoho, je mnoho i housenek, každá obdrží v průměru mnohem méně potravy. Pokud se stane, že jsou na keři již spotřebovány všechny listy a housenky ještě nestihly dokončit svůj žír, všechny nakonec uhynou

Kompetice soubojová

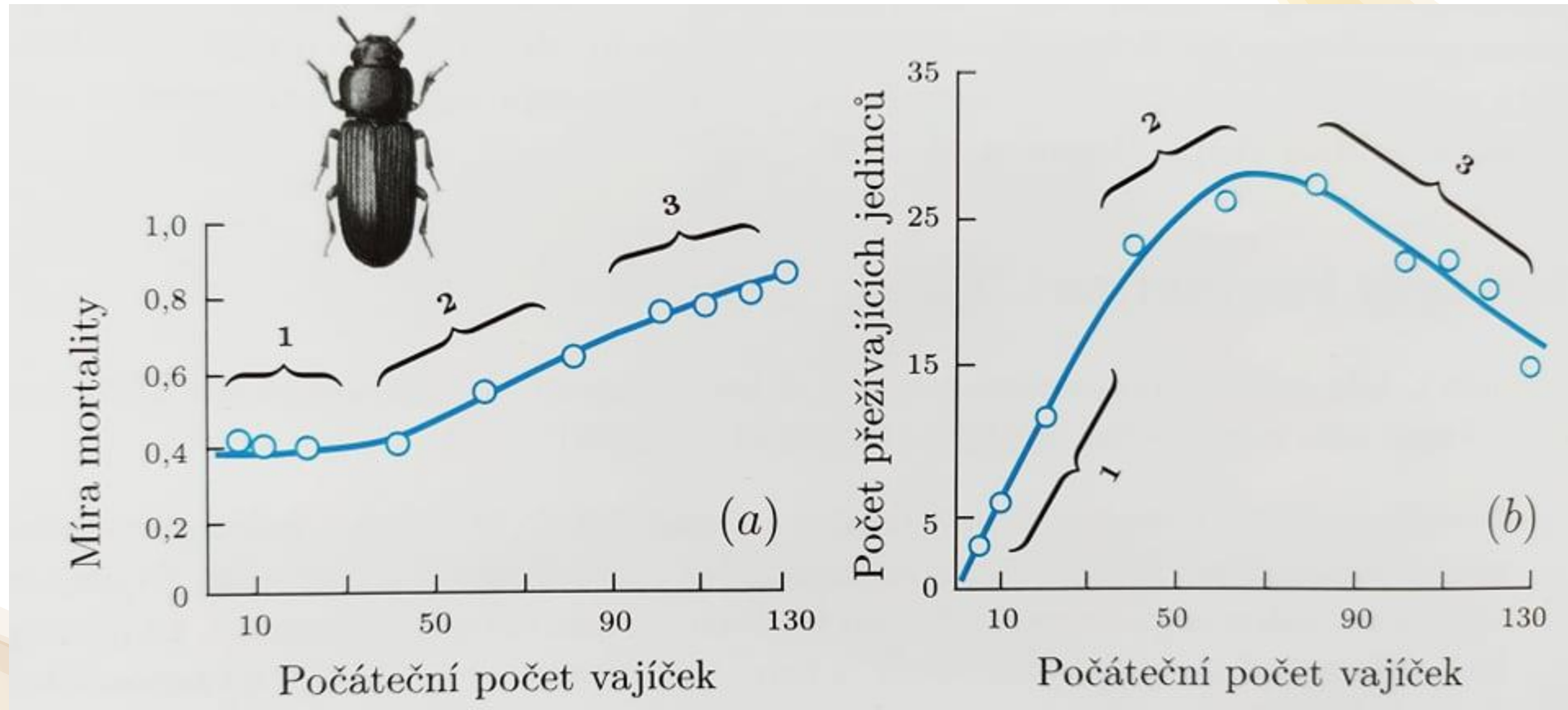
- Nazývá se též interference (angl. interference)
- Projevuje se přímými interakcemi mezi jedinci. Dochází u nich k tělesným soubojům, v nichž si vzájemně brání ve využívání zdrojů
- Typickým rysem u živočichů je teritorialita, při níž si jedinci brání území, v němž se nacházejí zdroje – teritorium. Zdrojem nemusí být jen potrava
- Při velkých rozdílech v kompetitivnosti jedinců, které vyplývají např. z věkových nebo velikostních rozdílů, zde dochází k větší asymetrii v účincích kompetice než při exploataci: jedinci vlastníci teritoria jsou málo postiženi, jedinci bez teritorií strádají či umírají



Příklad: přímé interakce

- U velkých kopytníků s harémovým partnerským systémem (např. jelenovití) mohou být zdrojem samice. Vlastník harému má mnohem vyšší reprodukční úspěšnost než jiní samci
- U rostlin stejného druhu může docházet k přímým interakcím, když rostoucí jedinec brání dalším jedincům v osídlení určitého místa

Vliv intraspecifické kompetice na mortalitu



Závislost mortality potemníka skladištního na hustotě populace (a) a počty přežívajících dospělých jedinců ve zkumavkách s různým počátečním počtem vajíček (b)

Vliv intraspecifické kompetice na mortalitu

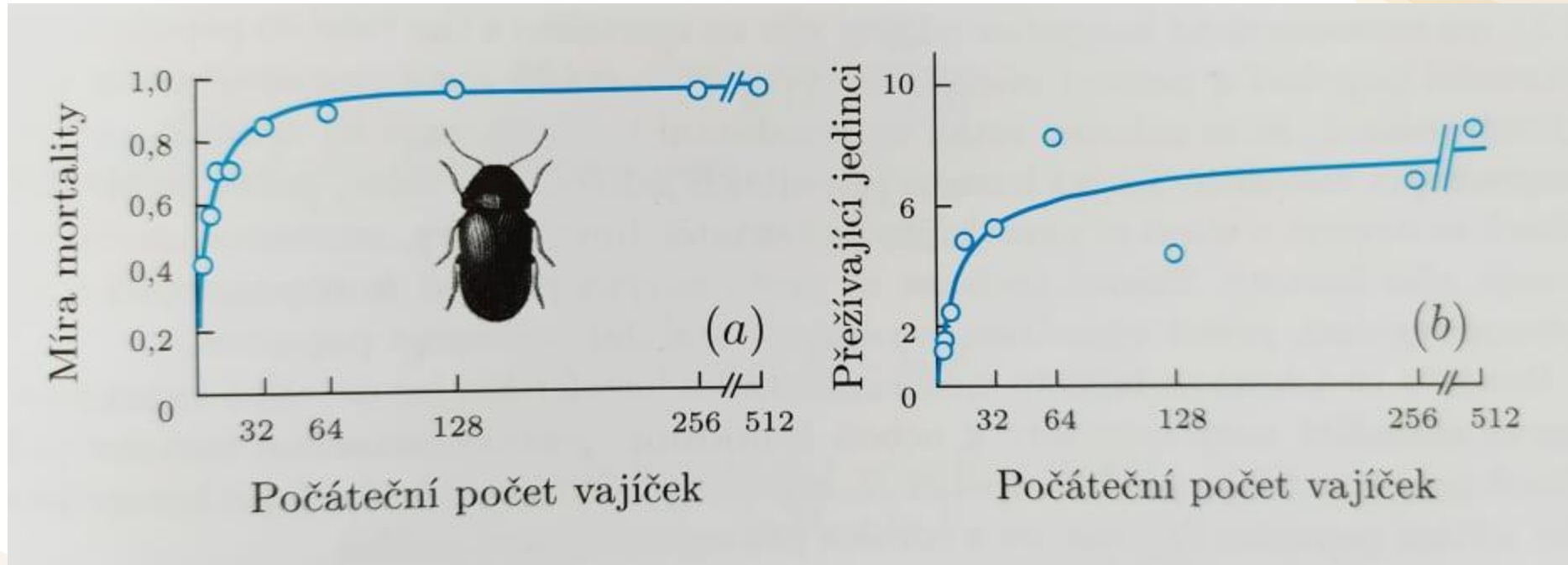
- Při nízkých populačních hustotách potemníka je mortalita konstantní a charakterizuje se jako nezávislá na hustotě. (Existuje však při všech hustotách)
- S rostoucí hustotou populace se začínají projevovat účinky intraspecifické kompetice a mortalita roste. Počet přežívajících dospělců vzrůstá, avšak pomaleji. Mortalita je závislá na hustotě, ale nedostatečně kompenzuje růst hustoty – závislost nedostatečně kompenzující. Jde o slabou závislost na hustotě, populace se po vychýlení s rovnovážné polohy vrací zpět po asymptomatické křivce
- Mortalita dále vzrůstá a vede k poklesu počtu přežívajících jedinců, intenzita intraspecifické kompetice je nejsilnější. Mortalita překompenzovala růst hustoty a i s rostoucím počtem vajíček klesal počet přežívajících jedinců



Příklad: potemník

- Při dalším růstu počtu vajíček by larvální stádia zkonsumovala dostupnou potravu dříve, než by se stačila zakuklit, žádný jedinec by nepřešel do stádia životaschopné kukly – závislost nadměrně kompenzující a vede k fluktuující početnosti populace
- Nadměrně kompenzující závislost je typická pro exploataci, je silně závislá na hustotě. Populace při návratu zpět přestřeluje nosnou kapacitu a její návrat je oscilační

Vliv intraspecifické kompetice na mortalitu



Přesně kompenzující závislost mortality na hustotě červotoče spízního (a), která vede ke konstantnímu počtu přežívajících dospělců



Příklad: červotoč

- U červotoče spížího má intraspecifická kompetice odlišný vliv na mortalitu tedy i populační růst
- S rostoucí populací a počtem iniciálních vývojových stádií roste postupně počet přežívajících jedinců, až se ustálí na konst. hodnotě bez nadměrně kompenzující mortality
- I když stále roste počet juvenilních jedinců, počet přežívajících se nemění, je nezávislý na hustotě – přesně kompenzující závislost. Vede k přené regulaci a stabilní početnosti populace



Kooperace

Kooperace

- Vztahy mezi jedinci v populaci mohou být také pozitivní – kooperace

Kooperace je takové společné chování dvou a více jedinců, které je pro zúčastněné jedince navzdory určitým individuálním nákladům v konečném důsledku výhodné a které je nezbytné k dosažení daného cíle

- V důsledku kooperace jedinců se může zlepšit jejich přežívání a plodnost, a tím také zvýšit populační růst

Kooperace

- Evoluční biologové se zajímali o vznik kooperace již od dob Darwina
- Čtyři základní modely pro vysvětlení evoluce kooperativního chování:
 1. Kooperace na základě příbuzenského výběru
 2. Kooperace na základě skupinového výběru
 3. Kooperace na základě reciprocity
 4. Kooperace jako vedlejší produkt mutualismu

Kooperace na základě příbuzenského výběru

- Navržena pro vysvětlení kooperace mezi příbuznými jedinci
- Altruismus – chování, kdy jedinec pomáhá jinému jedinci na úkor vlastní fitness. Altruistické alely vedou nositele k tomu, aby pomáhal ostatním na úkor sám sebe, v krajním případě se takové chování může jevit jako sebevražedné, jelikož jejich nositel může kvůli své aktivitě ve prospěch druhých zahynout. Takové alely jsou proto přírodním výběrem permanentně eliminovány
- Altruistické alely se mohou v populaci šířit, pokud příjemci pomoci jsou příbuzní jedinci a s vysokou pravděpodobností sdílejí tytéž geny

Kooperace na základě skupinového výběru

- Možná v populacích s prostorovou strukturou, v níž v každé generaci vznikají nové subpopulace a vzápětí zase zanikají
- Podmínkou pro evoluci kooperace mezi nepříbuznými jedinci skupinovým výběrem je, aby individuální náklady spojené s kooperací uvnitř subpopulace byly převýšeny přínosy na úrovni celé populace
- Jednotlivé kolonie pouštního mravence (*Messor pergandei*) jsou silně teritoriální a vzájemně si loupí potomstvo. Kolonie s větším počtem zakládajících (kooperujících) královen mají dohromady více dělnic, větší šance vítězit v soutěžích při loupení potomstva, prohrávající populace zanikají. Kooperují do objevení dělnic, pak bojují na život a na smrt

Kooperace na základě reciprocity

- Vyvíjí se v případě, že si jedinci vzájemně oplácejí pomoc
- Jedinec může na úkor sám sebe poskytnout pomoc jinému nepříbuznému jedinci tehdy, když je přesvědčen, že mu to příjemce jednou vrátí – reciproční altruismus
- Problémem je časové zpoždění mezi poskytnutím pomoci a vrácením nákladů, což může svádět k podvádění
- Pokud se kooperace odehrává mezi dvěma jedinci, je analogická teoretické hře nazývané vězňovo dilema (kooperovat/podvádět, zisk/ztráta, tit-for-tat)

Kooperace jako vedlejší produkt mutualismu

- Mezi nepříbuznými jedinci vzniká jako nejvýhodnější varianta (jedinci se ničeho nevzdávají)
- Podvádění se zde nevyplatí, protože podvádějící by byl postižený také, např. kooperativní lov u lvů, podvádění může znamenat neúspěch a tím postižení i pro nekooperujícího člena skupiny (bumerangový efekt)



Allee efekt

Allee efekt

- Jedinci v populacích mnoha rostlinných i živočišných druhů se nevyskytují samostatně, ale za normálních podmínek se soustřeďují do skupin, v nichž jedinci navzájem kooperují (stáda, hejna, tlupy, smečky)
- Tyto skupiny jsou pro jedince prospěšné, neboť zvyšují jejich fitness – vyšší pravděpodobnost přežívání nebo plodnosti
- Pokles velikosti populace pod určitou prahovou hodnotu může vést k narušení efektivní kooperační struktury a míra populačního růstu na hlavu se změní na negativní
- Při nízkých početnostech je proto vztah mezi vnitřní mírou růstu a hustotou populace pozitivní, taková závislost na hustotě se označuje jako inverzní závislost nebo také Alleeho efekt

Review



Cite this article: Riehl C, Frederickson ME. 2016 Cheating and punishment in cooperative animal societies. *Phil. Trans. R. Soc. B* **371**: 20150090.

<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0090>

Accepted: 19 November 2015

One contribution of 18 to a theme issue 'The evolution of cooperation based on direct fitness benefits'.

Subject Areas:
behaviour, cognition, ecology, genetics,

Cheating and punishment in cooperative animal societies

Christina Riehl¹ and Megan E. Frederickson²

¹Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, 106A Guyot Hall, Princeton, NJ 08544, USA

²Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, 25 Willcocks Street, Toronto, Ontario, Canada M5S 3B2

Cheaters—genotypes that gain a selective advantage by taking the benefits of the social contributions of others while avoiding the costs of cooperating—are thought to pose a major threat to the evolutionary stability of cooperative societies. In order for cheaters to undermine cooperation, cheating must be an adaptive strategy: cheaters must have higher fitness than cooperators, and their behaviour must reduce the fitness of their cooperative partners. It is frequently suggested that cheating is not adaptive because cooperators have evolved mechanisms to punish these behaviours, thereby reducing the fitness of selfish individuals. However, a simpler hypothesis is that such societies arise precisely because cooperative strategies have been favoured over selfish ones—hence, behaviours that have been interpreted as ‘cheating’ may not actually result in increased fitness, even when they go unpunished. Here, we review the empirical evidence for cheating behaviours in animal societies, including cooperatively breeding vertebrates and social insects, and we ask whether such behaviours are primarily limited by punishment. Our review suggests that both cheating and punishment are probably rarer than often supposed. Uncooperative individ-

Kooperovat či podvádět - to je oč tu běží!

- Spolupráce prospívá ostatním, často za určitou cenu pro spolupracovníka, výběr by měl upřednostňovat „podvodníky“, kteří těží ze sociálních příspěvků ostatních zatímco na oplátku nabízí málo nebo vůbec nic
- Příroda však preferuje kooperaci. Ta je široce rozšířená napříč taxony, během evoluce přetrvávala a vzkvétala
- Tento rozpor byl považován za jednu z největších hádanek evoluční biologie
- Vývoj spolupráce mezi nepříbuznými byl matoucí protože ho nelze vysvětlit příbuzenským výběrem. Pokud je spolupráce zaměřena na příbuzné, může zvýšit inkluzivní fitness spolupracovníka, i když to snižuje jeho přímou kondici. Teorie her rozšířila chápání vývoje spolupráce mezi nepříbuznými

Článek

- Autoři zkoumají empirickou literaturu o spolupráci ve zvířecích populacích a ptají se, zda zvířata, která spolupracují méně než ostatní členové jejich sociální skupiny opravdu „podvádějí“
- Podvod definují jako „adaptivní strategii nespolupráce“, která zvyšuje kondici podvodníka na úkor jeho partnera nebo sociální skupiny
- Tato definice má dvě klíčové komponenty: za prvé podvodníci musejí prosperovat z podvádění, a za druhé, musejí omezit zdatnost podváděného jedince. Selhání spolupracovat proto neznamená vždy podvádění; například jednotlivci s malým počtem zdrojů mohou investovat málo do spolupráce, ale také obecně mají nízkou kondici

Důvody k podvodům

- Literatura je plná příkladů jednotlivců, kteří spolupracují v sociálních interakcích málo nebo vůbec, autoři kriticky zkoumají, zda toto chování splňuje výše uvedenou definice o podvádění
- Nejčastější důvody podvádění:
 - a. Jedinci jsou “líní” poskytovat péči o společné potomstvo
 - b. Jedinci preferují vlastní rozmnožování před péčí o společné potomstvo
 - c. Jedinci přebíhají k jiným partnerstvím
 - d. Jedinci se jen „vezou na vlně“ společenstva

Podvádění a tresty v kooperujících společenstvech

- V kooperujících společenstvech se často vyskytují pomocníci, kteří pomáhají dominantním jedincům v péči o potomstvo a na oplátku jsou pod „ochranou“, studie ukázaly různou míru pomoci od jednotlivých pomocníků, avšak „líní“ pomocníci si ušetřenou prací nijak nezvýšili vlastní fitness. Míra pomoci u pomocníků, často nezáleží na „lenosti“ jedince, ale na jeho zdravotním stavu. U surikat množství péče poskytované podřízenými samicemi záleží na jejich zdravotním stavu a koreluje s jejich hmotností a váhovým přírůstkem. Například v populaci vran bylo až 27% „líných“ pomocníků, avšak při odebrání rodičů dobrovolně přebrali péči o potomstvo
- U kavčíka bělokřídleho bylo zaznamenáno falešné krmení, nosili jídlo k mladým, avšak pak ho sami snědli, nejčastěji se to stává, pokud je pomocník u mladých sám, někdy byli pomocníci rodiči mláďat agresivně pronásledováni. K falešnému krmení mají největší sklony mladí a nezkušení jedinci, jedinci ve špatném zdrav. stavu nebo pokud mají velký hlad

Podvádění a tresty v kooperujících společenstvech

- Při manipulativních experimentech, kdy bylo pomocníkům bráněno pomáhat, byli pomocníci ze stran dominantních jedinců často napadáni a obtěžováni. Například u cichlid pomocníci „zlenivěli“ pokud bylo dominantním samicím zabráněno je trestat a jejich úsilí o péči se zvýšilo, když byla dominance samic obnovena
- U eusociálních blanokřídlých dělnice obvykle vychovávají potomky své matky – královny místo vlastních mláďat, pravděpodobně protože se tím zvyšuje jejich inkluzivní zdatnost. Nicméně je relativně běžné, že dělnice snášejí vajíčka, která se mohou vyvinout v samce. (Sterilita dělnic je uvnitř blanokřídlých vysoce odvozena, pokračovaly v reprodukci v mnoha liniích dlouho po evoluci eusociality). Vyvinula se „policejní práce“, někteří dělníci jedí snesená vejce jinými dělnicemi nebo se chovají agresivně vůči dělnicím s aktivními vaječníky

Závěr

- Je jen málo důkazů naznačujících, že se podvádění a trestání vyvinulo společně u kooperativního zvířecích společenstev. Když dojde k podvádění - například když se volně žijící opice neúčastní bitky mezi skupinami jakýkoliv trest je vzácný nebo žádný. Podvádění podmiňuje píše optimální velikost skupiny než možný trest
- Nejlépe zdokumentované příklady trestů pocházejí z manipulativních experimentů, ve kterých jsou podvodníci jsou uměle vytvářeni (dominantní cichlidy útočí na „líné“ podřízené nebo když policejní dělnice včely likviduje vejce kladená dělnicemi)
- U některých společenstev dochází k podvádění velmi vzácně a spolupráci může udržovat policie nebo fyzická agrese
- Zdá se, že spolupráce je evolučně stabilní ne proto, že by spolupracovníci dokázali vyvíjet tresty, ale protože takové trestové reakce pravděpodobně existovaly od samého začátku a pomáhaly vybírat partnery pro kooperaci



Děkuji za pozornost