

# Ekologie živočichů

## 1. Úvod: co je živočich, hlavní směry variability, role tělesné velikosti jakožto hlavní proměnné

- ekologie živočichů je divná disciplína (taky neexistují učebnice) jelikož obecnosti se týkají veškeré ekologie a naopak konkrétní věci jen jednotlivých zvířat. Přesto se budeme pokoušet využít živočichů k ukázání obecných ekologických principů a naopak použít ekologii k porozumění zvířatům. Nezbytně se budeme pohybovat mezi ekologií a evolucí, poněvadž jedno bez druhého nedává smysl.
- ekologie je vědecké studium distribuce a početnosti organismů, a proto se budeme snažit odpovédět na otázky typu proč žijí zrovna ti daní živočichové tam, kde žijí, proč velcí endotermové dominují na souši a ektotermové ve sladkých vodách, proč jsou nejrozmanitější zvířata schopná aktivního letu, proč někteří mají spoustu mláďat a rozmnožují se rychle, zatímco u jiných je to naopak atd. Často se budeme pohybovat v rovině teoretické – fenoménů je mnoho a vysvětlení taky, ale nic pořádně nevíme.
- živočichové jsou mnohobuněční, holozoičtí a pohybliví. Ve skutečnosti mnozí metazoa ne, ale těmi se nebudeme zabývat. Je to jen jedna z mnoha skupin Eukaryot, příbuzná houbám (Fungi).
- živočichů je mnohem víc než rostlin a hub, s ostatními skupinami to ale nelze moc porovnat. Nejvíce je asi parazitů, což poněkud zpochybňuje zmíněnou definici. Druhové bohatství taxonů nic moc neříká (většina živočichů je hmyz, zvláště brouci), ale každopádně jsou živočichové nejrozmanitější co se týče životních strategií.
- hlavní osa variability spočívá v tělesné velikosti. Ta má nějaké rozložení, malých živočichů je nesrovnatelně víc. Vysvětluje se to (1) efektem zdi (předek byl malý a zvětšování je problém), (2) nižší spotřebou energie a tudíž většími populacemi a (3) lepší energetickou bilancí menších živočichů.
- tělesná velikost ovlivňuje alometricky intenzitu metabolismu a všechny možné rychlosti; je tam mocninový vztah mezi hmotností a metabolismem, v mocnině jsou  $\frac{3}{4}$  respektive  $\frac{1}{4}$  (když se počítá metabolismus na jednotku hmotnosti). Existují v zásadě dvě teorie, které to vysvětlují, obě vystihují cosi podstatného o živočiších. Jedna vychází z růstu velikosti buněk s růstem těla, druhá je založena na fraktálovém uspořádání rozvodných sítí, důležitá je ta alometrie.
- výhodou velkých zvířat je šetrnější metabolismus, větší výdrž v době nouze a ochrana před predátory (viz afričtí kopytníci). Výhodou malých je větší možnost úkrytů, větší škála zdrojů (a tedy menší konkurence) a hlavně menší energetické nároky a rychlejší růst (individuální i populační), který umožňuje rychlejší reakce na krize.
- je vidět, že velká zvířata mají spíše individuální, zatímco malá populační výhodu (species selection?)
- z určitých vlastností plynou jiné vlastnosti, poněvadž vlastnosti se vzájemně omezují (princip constraints), z toho plyne trade-off, typický právě pro tělesnou velikost, ale třeba také reprodukci
- z různé tělesné velikosti plynou nejen morfologické důsledky, ale také ekologické (viz různé velká zvířata převažující v různých prostředích).
- kupodivu, populace různě velkých zvířat se systematicky neliší ve spotřebě energie (pravidlo energetické ekvivalence) – populační hustota klesá s tělesnou hmotností stejně rychle, jako roste metabolismus.

## 2. Metabolismus a teplota

- další zásadní proměnnou představuje teplota, která taky ovlivňuje rychlost metabolismu a tudíž všech možných procesů
- triviální je rozsah teplot vhodných pro život, daný mrznutím vody a denaturací bílkovin, obojí lze nicméně překonat (želvy, žáby; teplokrevní)
- rozdíl mezi endotermií a ektotermií je zásadní a vede k posunu výhod mezi malými a velkými živočichy
- výhody endotermie (homeotermie) spočívají jednak (1) ve stálé a vysoké (optimální) tělní teplotě ovlivňující rychlosti všech biologických pochodů (aktivita i v zimě a v noci, není třeba se ukrývat), jednak (2) ve vyšší hladině metabolismu nutného k vytrvalému pohybu (ale nevysvětluje se tím snadno klidový metabolismus vzhledem ke dvěma orgánovým systémům); nevýhodou je malá šetrnost (bělozubka denně 130% hmotnosti, 1200 úderů srdce za minutu).
- Teplokrevnost ovlivňuje tvar těla (nemůže být protáhlý), a tedy i třeba možnost nalézt úkryt.
- Vznik teplokrevnosti (nejméně dvakrát) je méně jasný; spíše šlo o kompenzaci snižování tělesné velikosti od „mohutných homeotermů“ („savcovitvarní plazi“ byli větší než savci); vzhledem k tomu, že bylo tehdy teplo, šlo spíše o tu aktivitu. U vodních nevznikl, poněvadž suchozemský pohyb je kvůli gravitaci nesrovnatelně náročnější. Tento způsob života vyžadoval i řadu podpůrných funkcí (trávení, odvádění živin, biosyntézy; příslušné orgány jsou relativně větší), což vedlo ke zvýšení celkové hladiny metabolismu.
- Existují přechody: krajty termoregulují rytmickým smršťováním svalů, rypoš lysý je poikiloterní, poněvadž potřebuje zmenšit velikost kvůli nalezení potravy kolonií, ale ne na úkor spotřeby energie.
- Proč zrovna savci a ptáci: savci možná byli noční, ptáci potřebují létat – ale dinosauři nepotřebovali! A naopak hmyz létá – ale jednak má vzdušnice, jednak třeba lišaj zahřívá svaly na 35 stupňů svalovým třesením.
- Doklady o teplokrevnosti dinosaurů: stavba kostí (vláknité, naznačující rychlý růst), držení těla a způsob chůze, stavba srdce, poměry predátor-kořist, nálezy v polárních oblastech. Vymřeli nejspíše proto, že individuální výhody převážily nad populačními (druhovými).
- Každopádně tady do toho vstupuje fylogeneze, a ta komplikuje úvahy o ekologické dominanci.
- Teplokrevnost omezuje minimální velikost (kvůli spotřebě energie), studenokrevnost maximální velikost pro danou teplotu, poněvadž základní úroveň metabolismu musí být zachována. Velcí studenokrevní musí začít být efektivně teplokrevní, aby to vůbec fungovalo (opět: neplatí u vodních). Omezení velikosti ektotermů může být také způsobeno pomalým růstem a „vážením investice“ do rozmnožování vzhledem k mortalitě (varan komodský na ostrovech to potvrzuje).
- Existují proto latitudinální trendy ve velikosti, jak průměrné, tak maximální.
- Množství studenokrevných klesá s latitudou prudčeji než u teplokrevných, u teplokrevných s latitudou roste intenzita metabolismu a zužuje se „metabolická nika“.
- V nehostinných pouštních a polárních oblastech převládají druhy malé (S+T), které se schovají, a velké T, které to zvládnou (bez svalového třesu), poněvadž mají menší příjem i výdej tepla a taky dokáží migrovat na velkou vzdálenost. Malí by to zvládli (a někdy i zvládnou) jen „hrubou silou“, tj. zásadním zvýšením metabolismu. Mláďata velkých T odpovídají S.
- Malá zvířata žijí v třírozměrném heterogenním prostředí, velká na ploše; proto velká si víc konkurují a výkonnost (rychlost, síla, vytrvalost) začne hrát roli. Proto je v produktivním prostředí málo velkých ektotermů.
- Vymykají se velcí hadi (kteří jsou buď vodní, anebo se skrývají jako malá zvířata) a želvy, které mají krunýř.
- Australská plazi fauna je neobvykle rozsáhlá, asi kvůli nízké úživnosti tam nemohli převládnout teplokrevní. Studenokrevní převládali i na začátku Permu, kdy už teplokrevnost existovala (Pangaea).

- Vodní prostředí klade menší energetické nároky na pohyb, ale větší na termoregulaci. Mořských savců je sice víc než plazů (či obojživelníků), ale to je asi jen tím, že plazi potřebují souš ke kladení vajíček.
- Převládnutí plazů (želv a krokodýlů) nad savci ve sladkých vodách souvisí asi s časoprostorovým omezením prostředí. Voda je sice málo produktivní, ale ploutvonožci a sirény se koncentrují v místech s vysokou produktivitou a kytovci se najdou i v řídkých populacích. Jenže sladké vody jsou malé, izolované a efemerní – proto buď krokodýli (vydrží i několik let v bahně) a želvy, nebo ptáci; delfínovci jen ve velkých ústích řek.
- Rozloha prostředí je pro udržení populací klíčová, maximální velikost těla roste s rozlohou ostrova či kontinentu.
- Ptáci (a netopýři) mají leccos jednodušší, mají ale řádově nižší populační hustoty. Dvě (nikoli výlučná) vysvětlení: (1) musí se specializovat, (2) mohou si dovolit být relativně vzácní. Ptáci mají také menší variabilitu velikosti, i když existovaly i obří nelétavé formy.
- Ekologickou dominanci snadno vysvětlíme u velkých zvířat, kde jsou omezení jasná. U malých teplokrevných je také zřejmé, že mají velkou spotřebu energie. Nicméně dominance malých studenokrevných je asi záležitost unikátních evolučních vynálezů, které se těžko hodnotí.
- zabýváme-li se diverzitou různých taxonů, do hry vstupuje nejen ekologická výhodnost daného typu, ale také schopnost diverzifikace. Ta může ovlivnit ekologickou dominanci produkcí velkého množství různě přizpůsobených druhů.

### 3. Life-history (životní strategie)

Příklady tří velmi rozdílných životních strategií: *Diomedea exulans* – dožívá se vysokého věku, jedno vejce ve snůšce, dlouhá doba vývoje, nízká frekvence rozmnožování; *Oncorhynchus tshawytscha* – migrace, semelparní, velký počet vajíček; *Eviota sigillata* – obratlovec s dosud nejkratším doloženým životním cyklem, rychlá doba vývoje, iteroparní

Co označujeme jako „life-history“ znaky? Způsob růstu, věk při dospívání, velikost při dospívání, velikost mláděte při narození/vylíhnutí, počet mláďat ve snůšce či vrhu, poměr pohlaví mláďat, věkově a velikostně závislá investice do reprodukce, věkově a velikostně závislá mortalita, délka života...

Jedna osa s extrémně označovanými jako r- a K-strategové sice vysvětluje velké množství variability v životních strategiích (charakteristika r- a K-strategů), přesto ale existuje velká rozmanitost životních strategií

Centrální pojmy a východiska life-history theory (optimalizace, trade-off, omezení):

- rozmanitost životních strategií je především důsledkem existence trade-offs (směn, kompromisů) mezi různými life-history znaky, řešení těchto trade-offs jsou optimalizovány přírodním výběrem v rámci různých, často taxonově specifických omezení (constraints)

Detekce trade-off mezi dvěma life-history znaky často závisí na variabilitě v získávání zdrojů: - negativní korelace indikující trade-off nalezneme jen tam, kde se jedinci příliš neliší v množství získaných zdrojů; velká variabilita v získávání zdrojů naopak vede k nalezení pozitivní korelace mezi dvěma life-history znaky i tam, kde očekáváme trade-off (příklad s alokací cholinu do těla vs. do sítě u pavouka rodu *Nephila*)

Nejčastěji zkoumaná trade-off mezi life-history znaky:

Trade-off mezi reprodukcí a přežíváním rodičů:

- dobře dokumentováno, způsobeno zpravidla větší aktivitou a nápadností pro predátory či snížením investic do imunitního systému a jiných opravných mechanismů během rozmnožování  
- extrémní je investice do reprodukce u semelparních živočichů (*Oncorhynchus*, úhoři, hlavonožci, pavouci, samci u vačnatců rodu *Antechinus*); semelparita vzniká při nízké šanci přežití do příští reprodukční události nebo tlakem na maximální investici do aktuální reprodukce  
- iteroparita je naopak zvýhodněná tam, kde stochastické přežívání mláďat

Trade-off mezi současnou a potenciální budoucí reprodukcí rodičů:

- u iteroparních živočichů  
- způsobena např. investicí tukových zásob do současné reprodukce u „capital breeders“ (ne u „income breeders“ – netvoří si zásoby, zdroje pro reprodukci získány během reprodukce)

Trade-off mezi počtem a velikostí mláďat/vajíček v rámci jedné reprodukční události:

- počet potomků za jednu reprodukční událost se mezi živočichy dramaticky liší: jedno mládě či vejce (velcí primáti, velryby, albatros...) až několik desítek či stovek milionů vajíček – jeseteři, velcí sumci)  
- jako všechna trade-offs je řešen v rámci omezení, tentokrát představovaných existencí limitů pro maximální nebo naopak minimální velikost vajíčka/mláděte a pro maximální objem celé snůšky  
- omezení mohou být morfologická (např. max. velikost vajíčka či celé snůšky omezena velikostí pánevního otvoru či objemem těla samice – selekční tlak na zvýšení objemu trupu samice – př. kivi, ještěrka živorodá, rypoš, alternativní řešení u parazitického hlísta s vychlíbenou dělohou); objem celé snůšky u ještěrů, ryb, obojživelníků, hmyzu atd. zpravidla roste proporčně k velikosti těla samice, minimální limit pro velikost vajíčka ale způsobuje negativní alometrii ve velikosti vajíčka, proto menší

zástupci skupiny mají v jedné snůšce méně vajíček než zástupci velcí (odporuje klasickému pohledu na r- vs. K-strategii)

- omezení pro minimální velikost mláďete mohou být i ekologická (např. nedostupnost malých obratlovců selektuje na větší velikost mláďete u ostrovního ploskolebce) či fyziologická (velikost vejce u ptáků roste s velikostí podobně jako rychlost metabolismu, pravděpodobně tedy odráží rychlost, s jakou je vejce tvořeno)

- velmi podstatnou roli hrají fylogenetická omezení (představují komplex vlastností zděděných po předcích), mohou být prolomena evoluční novinkou (např. difúze plynů omezující maximální velikost anamniotického vajíčka vyřešena vznikem živorodosti u latimérie, což jí dovoluje mít obrovská vajíčka; alternativním řešením je vznik amniotického vejce)

Trade-off mezi počtem a přežíváním mláďat:

- př. jednoduchého optimalizačního Lackova modelu (s rostoucím počtem vajec v hnízdě altriciálních ptáků klesá jejich přežívání do opuštění hnízda, při malém počtu mláďata dobře přežívají, ale je jich málo – jak maximalizovat počet přežívajících mláďat?)

- kritika Lackova modelu: vztah mezi přežíváním a počtem vajíček obvykle není lineární (efekt termoregulace nebo siblicidy), model ignoruje jiná trade-offs (dobře popisuje situaci jen u semelpárních) i variabilitu mezi sezónami (ve špatných letech jsou na tom větší snůšky hůř), snůškový parazitismus, náklady na tvorbu dalšího vajíčka...

K detekci trade-offs a omezení lze použít experimentální přístup (manipulace), ten může vést k odhalení proximálních mechanismů životních strategií: alometrické inženýrství Barry Sinerva u leguánka *Uta stansburiana* odhaluje, že selekce optimalizuje trade-off mezi počtem a velikostí vajíček ve snůšce vyladěním hladin hormonů ovlivňujících ovulaci a vitelogenezi

Trade-off mezi současnou reprodukcí a růstem rodičů:

- selekce maximalizuje celoživotní, ne okamžitý reprodukční úspěch

- větší zvířata mají zpravidla větší reprodukční úspěch v jedné reprodukční události (počet i kvalita potomstva) a mohou žít déle (více reprodukčních událostí), ale růst je nákladný a dlouho trvá (riziko mortality je v každém okamžiku nenulové) – selekce musí optimalizovat investice do růstu a do rozmnožování a načasování rozmnožování (věk při dospívání)

- optimální doba dospívání může být různá pro jednotlivá pohlaví jednoho druhu, což vede k bimaturationu (polygynní zvířata vs. paví očka či zmije)

Model optimální alokace zdrojů (Kozłowski a spol.):

– představa rozdělení zdrojů do různých aktivit živočicha, obecná východiska modelu (každá investice do těla (třeba růst) se vyplatí, pokud jeden joule investovaný do těla zvýší očekávanou reprodukční investici o víc než jeden joule, jinak je lepší investovat ho rovnou do rozmnožování)

- hledá optimální řešení velikosti a stáří při dospívání (tj. řešení maximalizující fitness, zde chápanou jako očekávanou celoživotní alokaci do reprodukce) v závislosti na věkově specifické plodnosti a mortalitě (váží výhody, tj. zvýšená fekundita, a nevýhody, tj. menší šance dožít se reprodukce - odložené reprodukce)

- křivka přechodu (kdy je optimální investovat do růstu a kdy do reprodukce), přechody mohou být reverzibilní

- nejjednodušší model popisuje situaci v asezónním prostředí při nepřetržitém rozmnožování při zanedbání stárnutí a oprav

- zavedení stárnutí do modelu mění tvar křivky přechodu, zavedení investice do oprav odkládá stárnutí, ale zpomaluje růst a zmenšuje celkovou investici do reprodukce

- model popisuje i strategii anuálních živočichů v sezónním prostředí (odpovídají třeba anuální halančící), ale lze jej rozšířit i na živočichy přežívající do další sezóny

Modelová studie pavích oček na Trinidadu při různých selekčních režimech (při nízké vs. vysoké míře predace) dobře podporuje obecná očekávání life-history theory.

#### 4. „Slow-fast continuum“, stárnutí, rodičovská péče, sex allocation

„slow-fast continuum“ reprodukčních strategií v podstatě odpovídá starší koncepci r- vs. K- strategie, jeho existence bývá vysvětlována adaptivní odpovědí na prediktabilitu nebo variabilitu prostředí („slow“ v trvalých nebo předvídatelně sezónních podmínkách, „fast“ v efemérních nebo stochastických) nebo na rozdíly ve vnější mortalitě, případně existencí dvou typů (r a K) selekce (K-selekce při intenzivní konkurenci o limitující zdroje, kdy mladý jedinec má malou šanci dožít, r-selekce: konkurence malá v obdobích růstu populace, pak období, kdy se úhynu nelze vyhnout)

„slow“ vs. „fast“ druhy se typicky liší populační dynamikou: „slow“ druhy málo fluktuující populace – velikost populace odráží množství limitujícího zdroje, dynamika záleží víc na přežívání dospělců z minulé sezóny; „fast“ druhy silně fluktuující populace – velikost populace odráží dobu od posledního propadu a rychlost růstu populace, dynamika záleží víc na stochastických výkyvech prostředí

Stárnutí:

- postihuje druhy s jasně oddělenou germinální linií buněk (vs. nezmar)
- zvířata (kromě semelparních) zpravidla v přírodě umírají vlivem predace, infekce, hladu, zimy, úrazu... („extrinsic mortality“), zpravidla se nedožijí věku, kdy se projeví stárnutí, výjimkou např. velcí savci, ptáci, želvy („intrinsic mortality“) – stárnutí nemůže být adaptací
- dlohověkost odráží míru vnější mortality (př. ostrovních vačic), doba dožití v zajetí zpravidla odpovídá očekávané době života v přírodě (př. anuálních halančíků): želvy, ježura, dikobraz, mlži (až 220 let), ptáci, netopýři – selekce může ovlivňovat dobu života

Evoluční hypotézy stárnutí:

A) „mutation pressure“ – selekční stín – akumulace mutací způsobujících stárnutí je důsledkem „neviditelnosti“ takových mutací pro přírodní výběr

B) „pleiotropy“ – antagonistické účinky mutací – mutace způsobující zvýšení fitness v mladém věku se budou fixovat, přestože mají negativní dopad ve věku pokročilejším

C) „disposable soma“ – trade-off mezi investicí do rozmnožování či nezbytných aktivit zvyšujících okamžité přežívání vs. do oprav (poškození se mohou hromadit a způsobit stárnutí)

- teorie pleiotropie a „disposable soma“ předpokládají trade-off mezi investicemi do reprodukce (plodnosti) v raném věku a dlouhověkostí – v selekčních experimentech se prodloužení života zpravidla projeví ve snížení plodnosti (zejména plodnosti v raném věku)

- „disposable soma“ predikuje navíc i zvýšenou odolnost déle žijících mutantů vůči stresu - dobře odpovídá rozdílu mezi „slow“ a „fast“ druhy

Rodičovská péče a její důsledky:

péče maternální, paternální, biparentální; př. rodičovské péče: hlídání či nošení snůšky či mláďat (hnízda – ptáci, ryby; tlamovci; *Pipa*; *Rheobatrachus*; korýši), zahřívání (savci, ptáci, krajty), krmení mláďat (přinášení potravy: ptáci; *Dendrobates*; vylučování sekretů – holubi, savci, cichlidy), živorodost jako extrémní forma rodičovské péče

- fylogenetické analýzy dokládají opakovaně a poměrně častý vznik živorodosti - u plazů vznik nezávisle více než 100-krát, zpravidla jako adaptace na chladné prostředí, u kostnatých ryb vznik nejméně 10-krát, u savců 1-2-krát), živorodost pravděpodobně nikdy nezanikla

- rodičovská péče je zpravidla fylogeneticky velmi konzervativní (péče u všech savců, krokodýlů a ptáků – zánik pouze u tabonů a hnízdních parazitů, chybí u všech želv...), ancestrální formu (uni- vs. biparentální) rodičovské péče u ptáků je velmi obtížné rekonstruovat (je péče u krokodýlů a ptáků homologická?)

- u paprskoploutvých ryb lze najít koreláty vzniků určitého typu rodičovské péče, důležitá role preadaptací (vznik vždy jen u ryb třoucích se v páru, ne u třoucích se ve skupině; maternální péče vzniká po vzniku vnitřního oplození; vznik paternální péče zpravidla tam, kde teritoriální samci)
- Důsledky rodičovské péče pro životní strategii:
  - snížená mortalita mláďat („safe harbour“), zvětšení velikosti vajíček či mláďat, snížení fekundity
  - tlak na zvýšení fekundity může sekundárně vést ke vzniku altriciálních mláďat
  - zisky: obrana mláďat před predátory či kanibalismem, výhoda pro mláďata při kompetici o zdroje, ochrana před nepříznivými vlivy okolí
  - náklady: snížení příjmu potravy (až anorexie) u rodiče, zvýšení mortality rodičů, ztráta dalších příležitostí k rozmnožování (někdy naopak působením pohlavního výběru – zvýšená atraktivita pečujícího samce pro samice)

Sex allocation theory:

Způsoby určování pohlaví: asexuální - zpravidla mladé linie (některé ryby, hadi, gekoni, ještěrky, vířníci ze skupiny Bdelloidea); cyklicky partenogenetičtí (někteří korýši a mšice); simultánní hermafroditi – samooplození - jeden jedinec může založit novou populaci (parazit, halančík *Rivulus marmoratus*); sekvenční hermafroditi – změna pohlaví: v obou směrech, protogynie, protandrie (Gobiidae, Muraenidae) - modely vysvětlující ekologické výhody sekvenčního hermafroditismu: “size-advantage model” – změna v pohlaví, které má větší nárůst fitness při větší velikosti, “risk-of-movement model”; gonochoristi: environmentálně určené pohlaví - sociálně určené pohlaví (některé ryby, „mate availability“ – *Bonellia*), pohlaví určené množstvím potravy (hlísti), teplotně určené pohlaví (někteří plazi, ryby a komáři), genotypicky určené pohlaví – XX/XY, ZZ/ZW, haplodiploidie

Modely predikující poměr pohlaví mláďat u gonochoristů:

- Fisher (1930) – frekvenčně-závislá selekce vede ke stejné investici do obou pohlaví (ne k produkci stejného množství potomků obou pohlaví!)
- Hamilton (1967) – „local mate competition“ – vztah poměru pohlaví mláďat a disperze – optimální poměr pohlaví potomků v daném ostrůvku („patch“) prostorově strukturované populace by měl být tím více vychýlen ve prospěch samic, čím méně samic přispívá do produkce potomstva na daném ostrůvku
- Trivers a Willard (1973) – je výhodné určovat poměr pohlaví podle momentální situace (např. aktuální kondice či sociálního postavení samice)
  - modely dobře predikují poměr pohlaví mláďat v systémech, kde manipulace poměrem pohlaví snadná (např. haplodiploidní hmyz)
  - selhání predikcí modelů se vysvětluje slabou selekcí na manipulaci poměrem pohlaví, selekcí na stejnou investici do synů a dcer, omezením daným způsobem určování pohlaví, případně trade-off mezi výhodou z manipulace a náklady na manipulaci (pozdní potrat nebo opuštění mláděte nevhodného pohlaví jednoduché, ale vysoce nákladné)
  - umí vůbec savci a ptáci manipulovat primárním či sekundárním poměrem pohlaví potomků? existuje mnoho prací ukazujících, že ano (aspoň u ptáků) – ale pozor na „publication-bias“ a „sample-size“ (př. s paviány); dosud jednoznačně neznáme mechanismus, kterým by manipulovali v raných stádiích vývoje mláďat

## 5. Růst, adaptace na podmínky prostředí

### Růst

Ontogenetický vývin má dvě složky: růst (zvětšování biomasy) a diferenciaci (změna morfologie a funkce buněk a tkání); obě složky často spojeny, ale ne vždy (diferenciace může probíhat i bez růstu či naopak s regresí ve velikosti - *Pseudis*, různý vztah u altriciálních vs. prekociálních mláďat ptáků a savců, rozpojení rychlosti růstu a diferenciaci během evoluce)

Ontogenetický růst zpravidla popisuje sigmoidní křivka se třemi základními parametry (počáteční hmotnost, asymptotická hmotnost, růstová rychlost), živočich vykazuje maximální přírůstek v inflexním bodě sigmoidy

Živočichové mají buď ukončený růst (asymptotická velikost je v podstatě rovna konečné velikosti adulta; např. savci, ptáci, většina dinosaurů, hmyz), nebo neukončený růst (asymptotické velikosti živočich nedosahuje; např. ryby, obojživelníci, plazi)

Podle jednoho názorového směru je sigmoidní tvar růstové křivky u všech živočichů určován nepoměrem mezi nárůstem nákladů na udržování už existující tělní hmoty a sítěmi dodávající zdroje rostoucích s hmotností s mocninou  $\frac{3}{4}$  (stejně jako metabolismus), sigmoidní křivky různých živočichů (s ukončeným i neukončeným růstem) lze pak při bezrozměrném vynesení převést na jednu univerzální růstovou křivku

Vyrůst do větší velikosti je nákladné: existují tři způsoby, jak dosáhnout větší velikosti (začít na jiné počáteční hodnotě, růst delší dobu, zvýšit růstovou rychlost), každý přináší určitý typ nákladů

Růstová rychlost:

- růstovou rychlost lze v evoluci měnit (př. *Tyrranosaurus* vs. jeho příbuzní)
- na velkém taxonomickém měřítku roste maximální růstová rychlost s hmotností s mocninou  $\frac{3}{4}$ , záleží ale i na ostatních nákladech (aktivita, termoregulace)
- růstová rychlost je optimalizovaná přírodním výběrem, nemusí být vždy maximalizovaná (př. populací *Menidia menidia* lišících se v délce reprodukční sezóny a zároveň i v rychlosti růstu, rychlost růstu samců leguánků rodu *Sceloporus* je řízena testosteronem: je inhibována u druhů s menšími samci, naopak stimulována u druhů s menšími samicemi; u mnohých živočichů existuje kompenzační růst)
- vysoká rychlost růstu je nákladná, přináší vnější (riziko predace kvůli vyššímu příjmu potravy nebo nižší alokaci do antipredačních mechanismů) i vnitřní (vyšší náchylnost k nemocem a fyziologickým stresorům, hůře diferencované orgány s jiným složením než při pomalém růstu, vývojové vady) náklady

Růst je silně fenotypově plastický (pojem „fenotypová plasticita“ označuje jev, kdy jeden genotyp může vytvářet různé fenotypy v různých podmínkách prostředí; zahrnuje i fenotypovou flexibilitu - vratné změny v rámci jednoho jedince) – př. *Chthalamus*, *Diadema*,

*Amblyrhynchus cristatus*

- omezení nabídky potravy vede u ektotermů k pomalejšímu růstu a vyššímu věku při dospívání a dospívání v menší velikosti
- nižší teploty vedou k pomalejšímu růstu a vyššímu věku při dospívání, ale dospívání naopak ve větší velikosti (ovlivňuje teplota různě růst a diferenciaci? možná se jedná o fenotypovou plasticitu ve velikosti buněk – př. *Caenorhabditis elegans*)
- není jisté, jestli fenotypová plasticita je vždy adaptivní



## Adaptace na (extrémní) podmínky prostředí

Podmínky jsou abiotické faktory prostředí, které nejsou spotřebovávány nebo využívány, zpravidla se jim dá přizpůsobit (nezaměňovat se zdroji!)

Přizpůsobení extrémním podmínkám jsou velmi rozmanitá, mohou být:

- biochemická a fyziologická: dormance - období snížené nebo silně redukované aktivity (hibernace, estivace), diapauza: stav, kdy je zastaven vývoj nebo růst a kdy je silně redukován metabolismus, nemusí být bezprostředně vyvolán nepříznivými podmínkami a ukončen nástupem podmínek příznivých

extrémní dormance: anabiosis = cryptobiosis – někteří hlísti, vířníci, želvušky)

- behaviorální: úkryty, přizpůsobení cirkadiánní aktivity, migrace

Příklady extrémních podmínek a přizpůsobení na ně:

Teplota: - mráz: - rezistence proti zamrznutí: supercooling – zabránění tvorby krystalů; tolerance zamrznutí až 50% vody v těle (mimo buňky)

- chlad: heterotermie (torpor) – rejsi, kolibříci, netopýři; hibernace = topor trvající týdny-měsíce (velcí savci zimní spánek, ne pravá hibernace)

- vysoká teplota: peří, srst

Sucho: - snížení ztráty vody vypařováním (kůže, dýchání), močí, trusem - až estivace (*Cyclorana*)

Hypoxie: – přídatné orgány ryb a obojživelníků, až přechod na anaerobní metabolismus (hlísti)

Salinita: – regulace osmotického tlaku

Znečištění a toxiny, UV záření...

Migrace = směřovaný pohyb z jednoho místa na druhé (denní, roční – dálkové migrace – kytovci, ptáci, sobi, motýli, ryby mořské želvy...), př. dálkových migrantů: sob, rybak rajský

- dálkové migrace vyžadují mnoho přizpůsobení: je třeba správné načasování, fyziologické mechanismy (zásoby), orientace a navigace

- dálková migrace je častější u létajících nebo plavajících živočichů, což pravděpodobně odráží nižší náklady na lokomoci při letu či ve vodním prostředí než po souši

Definice adaptace:

adaptace = vlastnost organismu, která vznikla jako výsledek působení přírodního výběru v evoluční minulosti, musí se jednat o evoluční novinku v dané linii vedoucí ke zvýšení zdatnosti za určitých specifických podmínek (adaptace je definována historicky, její vznik byl unikátní historickou událostí, srv. s preadaptací)

- někdy chápána jako vlastnost, která zvyšuje zdatnost organismu v daném prostředí

- pojem „adaptace“ někdy používán ve smyslu „aklimatizace“ či „aklimace“, tj. adaptivní fenotypová plasticita či flexibilita (př.: zvýšení počtu červených krvinek ve vysokohorském prostředí)

Př.: noční aktivita u gekončků jim sice umožňuje přežít v aridních oblastech, ale není adaptací (vznikla ještě ve vlhkém prostředí), naopak snížení evaporace kůže u pouštních gekončků odpovídá evoluční definici adaptace, fylogenetický srovnávací přístup

Konkrétní komplexní příklad odhalení adaptace na pouštní podmínky:

mají pouštní skřivani fyziologické adaptace na pouštní podmínky?

přístupy ke zkoumání:

korelační způsob: pozor, druhy nejsou nezávislé pokusy – musíme znát fylogenezi a pokud data nesou fylogenetický signál (tj. příbuzné druhy jsou si podobnější), nutno odfiltrovat vliv fylogeneze detekce proximálního mechanismu experimentální manipulací

bazální rychlost metabolismu: u savců a ptáků (u ektotermů „standard metabolic rate“ v dané teplotě), zvíře neaktivní, po vstřebání potravy v termoneutrálním prostředí během neaktivní fáze cirkadiánního cyklu),

Pouštní ptáci mají o 20% nižší BMR - hledání proximální příčiny u skřivanů – liší se v relativní velikosti energeticky náročných orgánů? liší se v teplotě těla? ne  
„field metabolic rate“ - během aktivity v přírodě, u pouštních skřivanů o 49% nižší - nižší náklady na termoregulaci? neaktivní přes poledne?  
pouštní ptáci přizpůsobují FMR aridnímu prostředí jednak snížením BMR, ale i behaviorálními odpověďmi  
Mají pouštní ptáci nižší celkovou rychlost odpařování? ano pro pouštní ptáky obecně, i pro skřivany, proximálním mechanismem snížení evaporace není zvětšení nosních skořep, ale menší zastoupení volných mastných kyselin ve svrchní vrstvě epidermis (evoluční novinka)

## 6. Potravní ekologie

Podle dopadu na konzumovanou potravu můžeme živočichy rozdělit na predátory (predátor požívá jiný živý organismus - kořist), mutualisty (oboustranně prospěšný vztah: čističi a ryby, opylovači a rostliny, plody a jejich konzumenti) a detritovory a rozkladače (konzumují mrtvá těla a odvržené části těl a výkaly, jsou závislí na dodávce, kterou sami neovlivňují)

Klasifikace predace: taxonomická (herbivoři, karnivoři, omnivoři), funkční (praví predátoři – i filtrátoři a predátoři semen, spásači – i krevsající hmyz, parazité, parazitoidi), podle šíře potravního spektra (mono- až oligofágové: specialisti, polyfágové: generalisti)

Potrava je vybírána na několika stupních: výběr habitatu - výběr ostrůvku v rámci habitatu - výběr metody vyhledávání potravy - výběr typu potravy

Výběr habitatu odráží distribuci potravy, ale i přítomnost predátorů (př. se slunečnicemi a okounky) a kompetitorů

- přítomnost kompetitorů může vést k rozrůznění obývaných habitatů a specializaci na určitý typ habitatu (adaptivní radiace anolisů a Darwinových pěnkav); během adaptivních radiací patrně nejdříve docházelo k rozrůznění preferencí v habitatech, teprve pak k rozrůznění morfologií a vzniku trofických adaptací

- alternativně může dojít k rozrůznění nik v rámci jednoho habitatu a k posunu znaku (př. původně alopatričtí a stejně velcí mločící r. *Plethodon* se v sympatrii liší ve velikosti)

„optimal foraging theory“ (teorie optimálního získávání potravy):

- předpoklady teorie: optimální výběr potravy zvyšuje fitness, která záleží na čistém příjmu energie; přírodním výběrem je pak upřednostňována strategie, která dokáže za daných podmínek maximalizovat čistý energetický zisk za jednotku času strávenou získáváním potravy

- „marginal value theorem“ (teorém mezní hodnoty) popisuje optimální výběr ostrůvku v rámci habitatu a dobu sběru potravy na jednotlivém ostrůvku: optimální doba strávená na ostrůvku záleží na vzdálenosti mezi ostrůvky a na kvalitě ostrůvku

- „ideal free distribution“ (ideální volné rozmístění) – mobilní konzumenti se mezi různě kvalitními ostrůvky rozmisťují tak, že ve stabilním stavu má každý z nich stejný příjem potravy

- model šíře potravní nabídky: morfologická omezení vymezují typ potravy, ale živočich nekonzumuje veškerou potravu, kterou by mohl pozřít; potravní preference zkoumány porovnáním nabídky a konzumované potravy; potravní preference existují u specialistů i polyfágů; „handling time“ a energetická hodnota určují energetickou výnosnost potravy

- model popisuje výběr potravy (optimální potravní soubor) v rámci jednoho mikrostanoviště, postuluje podmínku, při jejímž splnění se vyplatí přidat do jídelníčku další složku potravy z nabídky (méně výnosná potrava by měla být přibrána do jídelníčku, pokud to maximalizuje celkový příjem energie, záleží na frekvenci výnosnější potravy; př. s rackem)

- predikce modelu: nedostatečně výnosné potraviny si predátoři nebudou všimnout bez ohledu na její hojnost; specializace by měla být vyšší v produktivním prostředí; generalisti žerou i méně výnosnou potravu, ale tráví méně času vyhledáváním potravy; specialisti vybírají potravu s vysokou výnosností, ale musí ji hledat déle

Vždy nemusí být vybírána energeticky nejvýnosnější potrava, někdy důležitý vyvážený jídelníček (mšice - přijímají hodně rostlinné potravy, ale také hodně vyloučí, aby získaly dusíkaté látky;

karotenoidy pro tvorbu žloutku u ptáků; vápník na schránky a skořápky; los musí konzumovat i energeticky méně výnosné vodní rostliny, aby měl dostatek solí...)

Počet rozhodnutí a jejich důležitost často záleží na velikostním poměru predátora a kořisti (kořist << predátor – rozhodnutí mnoho, individuální rozhodnutí méně významná; kořist >> predátor – jediné rozhodnutí rozhoduje o zdatnosti predátora); extrémy představují např. filtrátoři (kořist malá, chytána najednou ve velkém počtu, klíčové rozhodnutí je rozhodnutí, kde použít filtr, pak už relativně málo selektivní) vs. parazitě a parazitoidi (kořist velká, každé rozhodnutí zásadní, tlak na sladění s životním cyklem kořisti – často pozorovány jevy jako specializace, „arms race“ a koevoluce – př. kospeciace a koevoluce pytloušů a jejich vší)

U typických predátorů lze najít „sit and wait (ambush)“ vs. „active foragers“ spektrum ve způsobu získávání potravy: sit and wait (loví zpravidla pohyblivou, větší kořist, mají nižší energ. náklady při sběru potravy a nižší metabolismus, často využívají návnady (agresivní mimikry – př. kajmanky supí), active (loví zpravidla méně pohyblivou, menší kořist; často loví skrytou kořist, kterou umí aktivně vyhledat)

skupinový lov („group foraging“ – např. lvi, psi hyenovití, kormoráni a pelikáni...) zvyšuje efektivitu lovu, ale snižuje dostupnost potravy

- z hlediska získávání potravy je optimální velikost skupiny, při které je příjem potravy na jedince nejvyšší (u lvů dva, ale sociální tlaky u nich vedou k větší velikosti skupiny)
- hypotéza informačního centra

Frekvence získávání kořisti ovlivňuje regulaci fyziologických procesů - udržování trávicí soustavy a ostatních orgánů potřebných ke zpracování potravy je nákladné, ale jejich odbourání a následná obnova po pozření potravy je také nákladné; existuje trade-off mezi dlouhodobým udržováním trávicí soustavy a náklady na její znovuvytvoření, řešení tohoto trade-off záleží na frekvenci příjmu potravy (př. s krajtou tygrovitou a ostatními hady)

### Herbivorie

- rychlost získávání energie z rostlin je limitována rychlostí zpracování potravy v trávicí soustavě, ne rychlostí nalezení či pozření (doba žraní krátká proti zpracování potravy, to často v úkrytu); u rostlinné potravy jsou poměrně malé rozdíly v energetické hodnotě na hmotnostní jednotku sušiny, proto je pro výběr potravy spíše důležitá obrana rostlin (chemická, mechanická)

- u obratlovců: nevyskytuje se u obojživelníků, u šupinatých plazů je původní insektivorie, herbivorní většinou velcí a žijí v teplém klimatu; ptáci folivorní jen výjimečně (př. trávicí soustavy hoacina)

- malí (bezobratlí) a velcí (obratlovci) herbivoři se obecně liší v dopadech pro konzumovanou rostlinu (malí herbivoři: zpravidla menší mobilitu: vhodnou rostlinu často vybírá samice při kladení vajíček („patch selection“), výběr rostliny důležitý – vyšší specifita; riziko přesunu pro samici vs. riziko predace pro nahloučené potomky (ale shluk někdy lépe překonává obranu rostliny nebo může být lépe chráněn než solitér) určuje počet vajíček nakladených na jednu živnou rostlinu; potomstvo nejlíp prospívá na méně chráněných částech rostliny – ale záleží na mobilitě a riziku přesunu; požer v době, kdy nejméně vystaveni riziku predace; velcí herbivoři: větší mobilita; v potravě mnoho jedinců rostlin, málo specialistů; měli by být vybíravější než malí herbivoři a novou rostlinu zařazovat postupně (aklimace); detoxikace: alkalické prostředí v žaludku (mikroflóra), v játrech)

## 7. Ekologie živočišných společenstev

- Společenstvo je soubor populací, které se mohou potenciálně ovlivňovat
- Existuje spektrum ekologických interakcí, lišících se vlivem na příslušné partnery (+,-,0)
- Všudypřítomné jsou dvě – konkurence a predace – poněvadž zároveň představují dva základní vlivy na populace (top-down a bottom-up).
- Konkurence omezuje koexistenci ekologicky podobných druhů. Dělí se na exploatační a interferenční, primárně je vždy exploatační a funguje prostřednictvím konkurenčního vyloučení. To je tím intenzivnější, čím víc jsou si dané taxony nepříbuzné (mravenci x hlodavci, ptáci x ryby, ptáci x hmyz), takže (trochu paradoxně) většinou pozorujeme konkurenci u příbuzných druhů.
- Konkurence vede v ekologickém i evolučním čase k rozdělení nik, ne každé rozdělení nik je ovšem následkem konkurence.
- Možným následkem konkurence je character displacement (posun znaků), ale bývá pozorován jen u skupin s homogenní potravou (semenožravci (Darwinovy pěnkavy), šelmy).
- Někdy konkurence hraje roli i v případě zdánlivě nelimitovaných zdrojů (sýkorky – počet SM v tomto roce ovlivňuje SK, počet SK teď ovlivňuje SM tam, kde je málo budek).
- Koexistence (potenciálních) konkurentů může být zajištěna různými způsoby; pokud má být rovnovážná, musí být zajištěna výraznější reakce na populační hustotu vlastního druhu. To je realizováno (1) oddělením nik (viz agresivní specialista a submisivní generalista), (2) oddělením prostoru (role heterogenity prostředí, ale i v předchozím případě), (3) regulací něčím jiným, (4) frekvenční závislostí. Nerovnovážná může být buď způsobena disturbancí zvýhodňující rychle se množící slabší konkurenty, nebo může nastat v případě funkční ekvivalence druhů. Jako mechanismus ovšem nestačí k trvalé koexistenci.
- Konkurence může být difuzní a jemná, tedy bez efektu konkurenčního vyloučení (poněvadž ovlivňuje třeba jen optimalizaci výběru zdroje), nicméně v evoluci veledůležitá.
- Narozdíl od konkurence, kterou nikdo nechce, predace je v zájmu predátora, takže vždy potenciálně omezuje populace kořisti, ale nikoli nutně (pokud jen nahrazuje jeden typ mortality jiným u kompenzační mortality).
- Otázka je, kdy může predátor regulovat populaci kořisti
- Pokud je populace kořisti ovlivňována populací predátora a vice versa, může docházet k populačním cyklům. Ty jsou docela běžné, často však není jasné, co všechno vstupuje do hry (rys a zajíc měnivý).
- Nejjednodušší systém dravec-kořist je cyklický, se zpožděním čtvrtiny cyklu. Cyklují tak lumíci a hranostajové v Grónsku; předpokládá se, že cykly severských hlodavců jsou obecně této povahy (zatímco na jihu reagují predátoři spíše přesunem pozornosti, takže necyklují).
- Pokud je kořist navíc regulovaná nosnou kapacitou prostředí, cykly mají tendenci se stabilizovat.
- V přírodě k tomu ale nastává další efekt, totiž nelinearita mezi množstvím kořisti a vyžírácím tlakem predátora (funkční odpověď druhého typu); to naopak cykly destabilizuje; jak to dopadne, závisí na poměru těchto efektů.
- Stabilizaci může zachránit malý vyžírácí tlak při malých množstvích kořisti (refugia, switching) – funkční odpověď třetího typu
- Dynamiku predátor-kořist může složitě ovlivňovat interakce s dalšími organismy i se sebou samým (kanibalismus u okounů).
- Predátor může ovlivňovat kořist i tehdy, je-li jeho funkční role zanedbatelná („ekologie strachu“)

## 8.

- Predaci lze utéci několika způsoby: (1) stát se nepoživatelným, (2) stát se podobný nepoživatelnému, (3) stát se odlišným od majoritní kořisti, (4) jít někam jinam, (4) jít tam, kde jsou všichni (masting u stromů, kolonie u zvířat).
- Predace má tedy konsekvence pro celé společenstvo, v některých ohledech podobné, jako konkurence („apparent competition“ a diversifikace nik).
- Predace se může propagovat skrz potravní sítě, nastává pak kaskádový efekt. Lépe funguje ve vodě, poněvadž plankton lépe reaguje, ale potkáme jej i na souši.
- Podobná propagace může mít nejrůznější formy (mesopredator release, vliv populačních cyklů na hnízdní predaci, introdukce na ostrovech, zprostředkování parazitem) a může se šířit i mimo jakkoli definované společenstvo. Každé společenstvo je součástí metaspolečenstva.
- Z hlediska významu nejsou druhy ve společenstvu rovnocenné. Některé jsou důležitější proto, že jsou dominantní, zajímavější jsou ale druhy klíčové, jejichž vliv je větší, než by odpovídalo jejich dominanci. Jde často o vrcholové predátory, opylovače a dispersery (*Tityra semifasciata*).
- Živočiškové mohou zásadním způsobem ovlivňovat fyzikální a strukturní vlastnosti prostředí; v takovém případě hovoříme o „ecosystem engineers“ (žížala, bobr, slon).
- Někdy mohou své prostředí ovlivňovat i jemnějšími způsoby; to je základem řady zvláštních symbiotických vztahů.

### Populační početnosti, jejich dynamika a udržování

- Společenstva jsou složitě strukturovaná, nicméně rozhodující roli hrají vlastnosti druhů, lišících se především početností.
- Abundance koreluje s hmotností, nicméně variance zůstává obrovská, rozdíly v abundancích tedy nelze svést na hmotnost. Rozložení je lognormální, většina druhů je tedy vzácných.
- I když odfiltrujeme hmotnost, pořád budou početnější druhy s rychlejším populačním růstem (ten je dokonce důležitější). Asi to souvisí s tím, že ty mají k dispozici více zdrojů (poněvadž pak budou mít i vyšší nosnou kapacitu prostředí, která rozhoduje o populačních velikostech). Každopádně zdroje determinují populační hustoty – kde je větší produktivita, jsou větší.
- Část této variability lze přičíst na vrub mezidruhovým interakcím (konkurenci – ptáci v rámci tribů jsou hojnější ti větší), některé modely předpokládají postupné dělení zdrojů. Nelze ale vyloučit ani postupnou specializaci: druhy optimalizují a jejich cíl není být nejpočetnější.
- Abundance má ovšem nezanedbatelnou dynamickou složku, řada druhů je vzácných, poněvadž zrovna ubyli či přibyli.
- Populace kolísají, bezobratlí víc než obratlovci, malí víc než velcí. Jejich kolísání ovšem není náhodné (náhodná procházka), ale hustotně závislé. Stabilita by teoreticky mohla být zdánlivě i jinak (metapopulace a Andrewartha a Birch), ale density dependence tam bude nakonec vždycky.
- Faktory, ovlivňující kolísání, jsou často jiné, než ty zodpovědné za hustotní závislost.
- Vztah mezi populační hustotou a růstem často není lineární
- Hustotně-závislá reakce na populační nárůst často spočívá ve zvětšení osídlené plochy a proniknutí do méně vhodných míst; to může souviset čistě s vyčerpáním zdrojů (v případě ideální volné distribuce), ale i s teritorialitou (u despotické distribuce, jež je silně asymetrická – jen někteří vyhrajou). Vztah k prostoru je klíčový.
- Teritoria jsou obhajovaná (na rozdíl od home ranges) a to něco stojí. Optimální velikost teritoria určuje trade-off mezi množstvím zdrojů a obhajitelností; větší zvířata mají více se překrývající teritoria. Mohou být hnízdní či potravní (nebo jenom leky); jeden jedinec může mít i více teritorií (volavky, polygynní druhy). Teritorium může sloužit jako indikátor kvality (superteritorialita)
- Teritoria nemá cenu obhajovat, pokud jsou zdroje vzácné nebo nerovnoměrně rozmístěné. Pak se vyplatí spíš tvořit sociální skupiny. Ty mohou mít vlastní teritoria.

## 9. Změny populací, šíření a mizení

- Populace jsou tedy regulovány, ale stejně hodně kolísají; dokonce dochází jak k přemnožení, tak k extinkcím. Triviální příčinou obého je změna prostředí.
- Teritorialita a socialita ovlivňují populační dynamiku, často nelineárně.
- Za přemnožení může být zodpovědná pozitivní hustotní závislost (kúrovec a překonání obrany hostitele).
- I u vymírání může být pozitivní hustotní závislost - Alleeho efekt.
- Malé populace mají vyšší pravděpodobnost vymření, jsou pro to čtyři důvody, z nichž nejdůležitější je nižší odolnost vůči katastrofám.
- Vymírání má často povahu nelineárních jevů, kdy pozorujeme „extinction vortex“; bývá způsoben přerušením „rescue effect“, tj. úbytkem jedinců schopných rekolonizace zaniklých populací.
- Ústup areálů je většinou jednostranný, takže zbydou osídlené oblasti na okraji původního areálu (někdy dokonce na ostrovech – ostrovní populace savců mají vyšší perzistenci). Dynamika extinkce bývá jiná než dynamika kolonizace (vlna vs. fragmentace).
- Areálové změny jsou na denním pořádku, v našem pásmu veškerá biota prodělala tyto změny v souvislosti s glaciálními cykly – ústup do refugií a zpětné šíření; refugia byla nejen na jihu, ale i v horách, poněvadž tam bylo vlhko.
  
- Dostane-li se živočich do nového prostředí, je schopen se šířit rychle procesem podobným difuzi, dokonce to lze úspěšně modelovat jako difuzi.
- Řada živočišných invazí souvisí jednoduše s umělou introdukcí; intenzita invazí koreluje s množstvím introdukčních pokusů – ale u ptáků je úspěšnost invazního druhu korelována také s výskytem vhodného habitatu a původním areálem rozšíření.
- Invazní druhy mohou mít výhodu, že s sebou nemají své přirozené nepřátele.
- Není jasné, zda invaze obecně způsobují úbytek biodiverzity, ovšem u ptáků se (na rozdíl od kytek) je počet naturalizovaných druhů vyrovnán s počtem druhů vymřelých; naopak je zřejmé, že některé konkrétní invaze způsobily zásadní transformace ve společenstvech.
- Katastrofální důsledky to mělo hlavně na ostrovech, hlavně v souvislosti s introdukovanými predátory (krysy, kočky, bojga hnědá, lasicovité šelmy...).
- Největší katastrofu způsobila invaze člověka na jednotlivé kontinenty. Člověk se rozšířil nejprve podél pobřeží Asie do Austrálie přes Novou Guineu, teprve pak do Evropy a nejpozději do Amerik. Pro vliv člověka svědčí preferenční vymírání větších zvířat (zatímco na klimatické změny reagují víc ta menší). Jednoznačný je v Austrálii a Severní Americe.
  
- V současnosti mizí hlavně větší zvířata, většinou vlivem konverze prostředí.
- Současné vymírání zatím nemá srovnání s globálními masovými extinkcemi, ale má analogii s dobou maximálního zalednění (před 20 tisíci lety).
- Nejohroženější prostředí nejsou tropické pralesy, ale travinné ekosystémy. Také v našich šířkách jsou nejvíce ohrožené druhy otevřených stanovišť
- Odhaduje se, že ubylo v průměru 25 procent populací, ovšem správně udělaná dlouhodobá sledování naznačují, že příbytky a úbytky populací jsou zatím víceméně vyrovnané. Úbytek je často exponenciální.

## 10. Speciace, radiace – vznik diverzity živočuchů

- Druhy vznikají speciací, ta primárně spočívá ve vytvoření reprodukční bariéry mezi populacemi.
- Klasický model předpokládá nezávislou evoluci v alopatrii, díky čemuž se vyvine genetická inkompatibilita. Ta často spočívá ve sterilitě hybridů, většinou heterogametického pohlaví (Haldaneovo pravidlo). V tomto procesu jsou rozhodující genetické záležitosti, případně mezipohlavní konflikty (zodpovědné geny často bývají na pohlavních chromozomech) a ne prostředí.
- Dalším krokem je reinforcement, spočívající v selekci proti hybridům a tedy proti hybridizaci. Problém je, že vlastnosti znevýhodňující hybridy nejsou ty, co způsobují jejich tvorbu. Nicméně v přírodě k němu dochází, pokud ty znaky jsou spřažené (galapážské pěnkavy, lejsci, koljušky)
- To ale znamená, že druhy mohou vznikat sympatricky, na objednávku prostředí. Pro prostředí často vede k ekologické diverzifikaci i když existuje tok genů.
- Najdějně vypadají koljušky (kde je zdokumentovaná paralelní speciace a selekce proti hybridům), ale jednoznačně je doložena sympatrická speciace jen na kráterových rybách. Ve všech případech se zdá, že rozhodující je asortativní párování.
- Sympatrie blízkce příbuzných druhů obecně svědčí pro sympatrickou speciaci (nejlíp právě u těch kráterových ryb), distribuce druhů obecně ovšem svědčí ve prospěch alopatrické (a dokonce peripatrické) speciace.
- I nejprozkoumanější radiace (cichlidy, galapážské pěnkavy, anolisové, šatovníci) jsou zřejmě spouštěny alopatrickou speciací, a pak teprve druhy divergují.
- Na druhou stranu, prostředí hraje roli právě v té divergenci. Můžeme se ptát (1) zda radiace probíhají při uvolnění ekologického prostoru a (2) zda při nich dochází k zaplňování předem daných nik.
- Radiuje se nejvíc, když je k dispozici volný prostor – po velkých vymíráních, nebo když v dané oblasti není podobná skupina (80 % čeledí tetrapodů radiovalo právě v této situaci), například na ostrovech (galapážské pěnkavy jsou rozrůzněnější než jakýkoli stejně starý ptačí taxon a využívají širší spektrum zdrojů). Diverzita se také vždy zvýšila po zvýšení živin v biosféře. To vše ale může souviset jen se sníženou intenzitou vymírání.
- Druhy někdy prediktabilně vyplňují píky v adaptivní krajině (křivky, galapážské pěnkavy), také pozorujeme konvergence ve společenstvech.
- Adaptivní radiace jsou zčásti deterministické (koljušky, anolisové, taxonové cykly), často probíhají v podobných krocích.
- Ekologické niky v evolučním smyslu předem existují, jsou dány rozrůzněností prostředí a vnitřními omezeními, které prostřednictvím trade-offs určují možnosti dalšího vývoje
- Otázka je, proč některé taxony radiují víc než jiné, vede to k pojmům (1) druhového výběru a (2) klíčových evolučních novinek.
- Klíčové novinky buď umožňují prudké rozrůznění (cichlidy, ptáci), nebo vyvázání se z evolučních constraints (překonání obrany rostlin). Dost špatně se to ale testuje – je problém najít ve fylogenezi místo, kde se to začlo rozrůžňovat, a většinou jde o unikátní události.
- Fakt, že různé linie různě rychle radiují znamená, že některé znaky se mohou rozšířit jen proto, že podmiňují rychlejší štěpení linií.
- Štěpení linií může urychlovat evoluci.
- Nejvíce druhů je v tropech, souvisí to především s oním „ekologickým prostorem“ (je tam nejvyšší produktivita prostředí) a s teplotou, která může zvyšovat speciální rychlost.