

Evolucijska trka u naoružanju



Odnos predatora i plijena

“Evolucijska trka u naoružanju”

- Tijekom evolucije se kroz mehanizam prirodnog odabira povećavala efikasnost predatora u pronalaženju i hvatanju plijena, kao i efikasnost plijena u izbjegavanju predatora
- Složene prilagodbe između predatora i plijena rezultat su njihove duge koegzistencije

Nameću se dva pitanja:

1. Što je početak “trke u naoružanju”?
2. Kako “trka” završava? (Zašto netko ne pobjedi?)

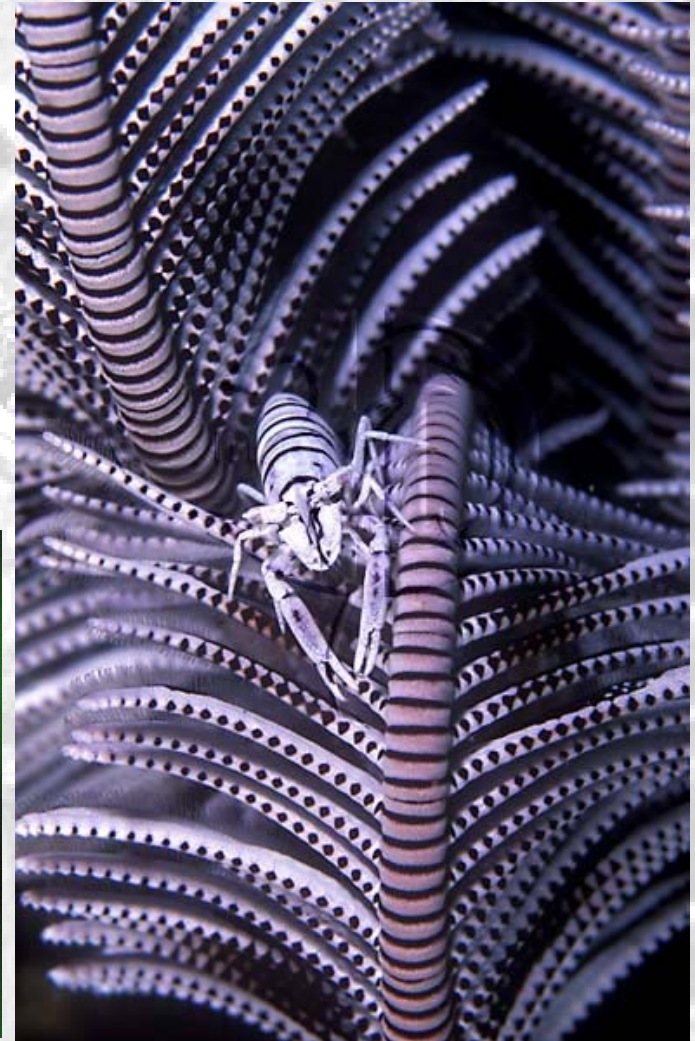
Predator nasuprot kriptičnom plijenu

Primjer: Eksperiment sa šojkom



Šojki su prikazivani slajdovi na kojima su se nalazili crvi (šojkin omiljen plijen) na kriptičnoj pozadini i pozadini na kojoj su se isticali. Kada bi šojka prepoznala plijen kljucnula bi po ekranu. Eksperiment je pokazao da je uspješnost detekcije plijena bila iznimno visoka kada se plijen isticao na pozadini, dok je kriptičnost bila vrlo dobra zaštita za plijen

Kriptičnost



Čak i nesavršena kriptičnost daje prednost plijenu

- Profitabilnost plijena za predatora jednaka je energetskej vrijednosti plijena podjeljenoj s ukupnim vremenom koje predator potroši na traženje, prepoznavanje i rukovanje s plijenom
- Evolucija kriptičnosti se može promatrati kao način na koji plijen smanjuje svoju profitabilnost za predatora tako što povećava vrijeme prepoznavanja
- Može li onda i malo povećanje vremena prepoznavanja, kao rezultat nesavršene kriptičnosti, donijeti evolucijsku prednost plijenu?

**Primjer: Eksperiment sa sjenicom
ispred koje prolaze tri tipa plijena**



Vrsta plijena	Energetska vrijednost plijena	Vrijeme rukovanja	Stopa susretanja plijena
Nejestiva grančica (neprozirno plastično crijevo)	0	h_t	λ_t
Veliki kriptični plijen (neprozirno plastično crijevo u kojem je crv)	E_1	h_1	λ_1
Mali uočljivi plijen (prozirno plastično crijevo u kojem je pola crva)	E_2	h_2	λ_2

Veliki plijen daje više energije po jedinici vremena rukovanja nego mali plijen ($E_1/h_1 > E_2/h_2$), ali postoji problem njegovog razlikovanja od nejestive grančice

M. Šolić: Ekologija ponašanja

- Ukoliko je predator generalist (konzumira svaki plijen na koji naiđe), tada će energetska dobitak u vremenu od T_s sekunda biti:

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

- Ukupno vrijeme će iznositi

$$T = \text{VRIJEME TRAŽENJA} + \text{VRIJEME RUKOVANJA}$$

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

- Stopa dobitka energije kod generalista biti će:

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

- Ukoliko predator ignorira kriptični plijen (dakle, sva neprozirna crijeva) i usmjeri se na upadljiv plijen, njegova će stopa dobitka energije iznositi:

$$E/T = (\lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_2 h_2)$$

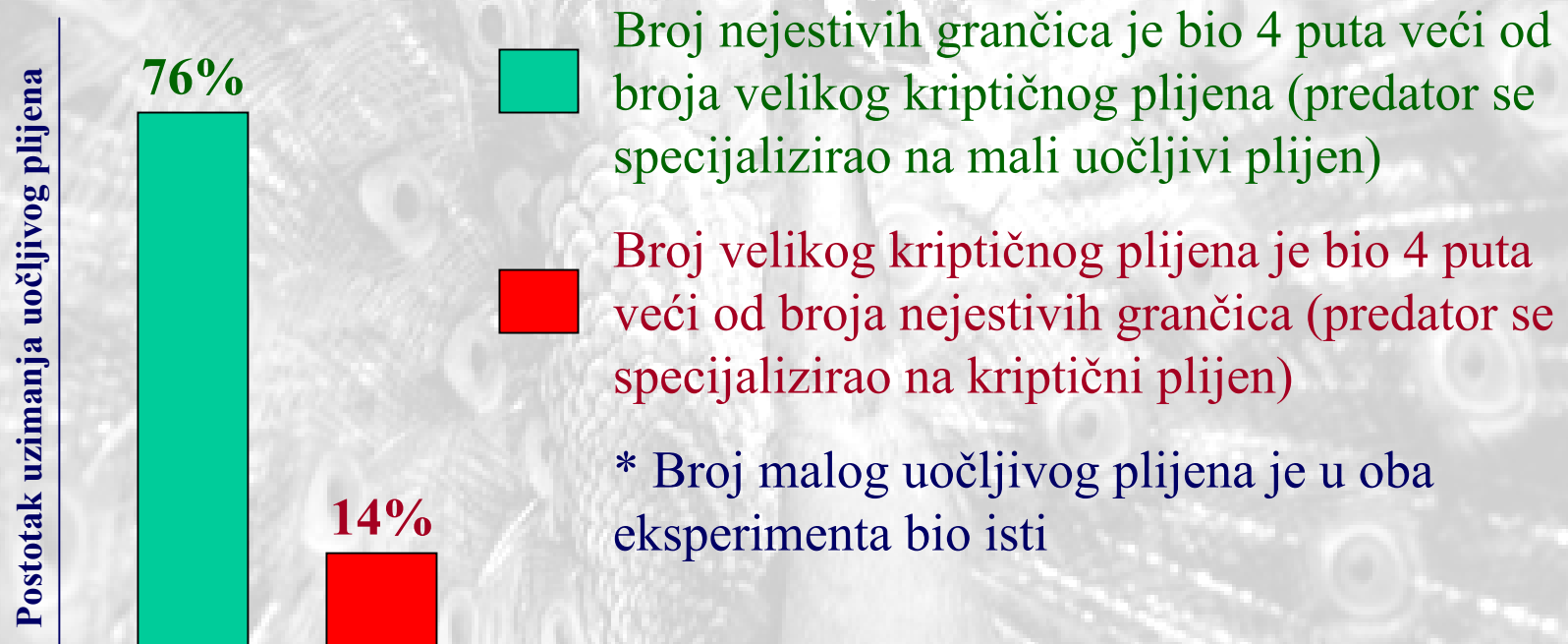
- Predator će se specijalizirati na manje profitabilan, ali upadljiv plijen ako je:

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

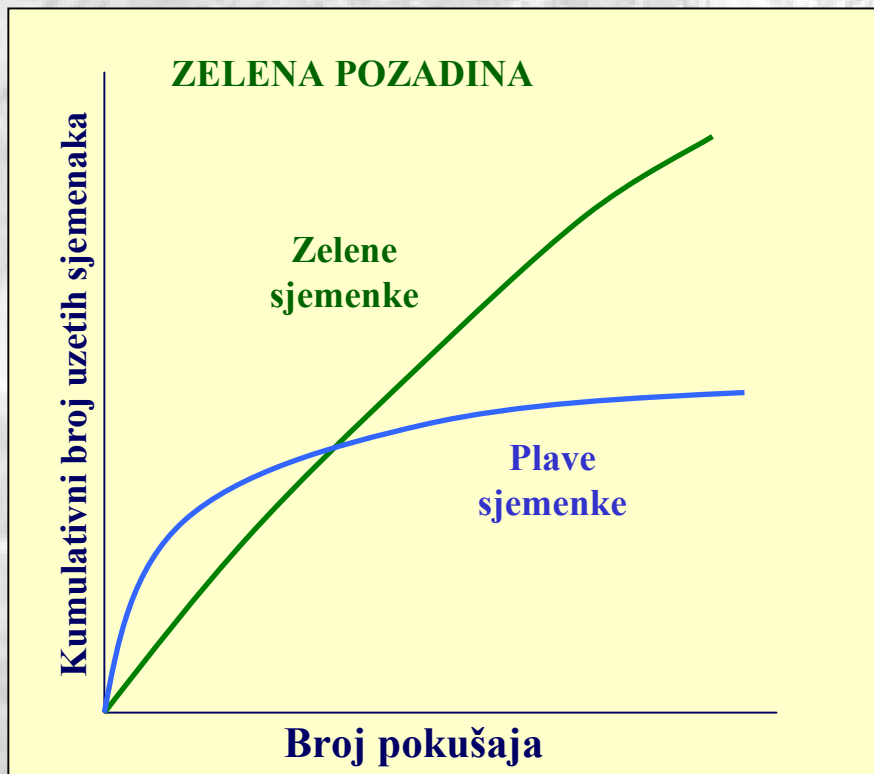
- Predator će se specijalizirati na veći kriptični plijen ako je:

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

Eksperiment s velikom sjenicom je potvrdio ponašanje predviđeno modelom, a to je da čak i nesavršena kriptičnost (svega 2-3 sekunde dodatnog vremena za prepoznavanje plijena) daje prednost plijenu

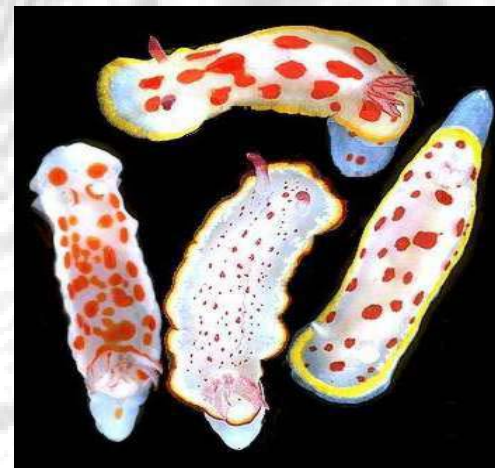


Upozoravajuća obojenost (aposematizam)



U eksperimentu su pilićima ponuđene sjemenke koje su bile neukusne zbog dodatka kinina. Na zelenoj podlozi dio sjemenaka je bio zelene boje (kriptični plijen), a dio je bio plave boje (uočljiv plijen). Pilići su puno ranije naučili izbjegavati plave sjemenke budući da su se one isticale na zelenoj podlozi pa ih je bilo lakše zapamtiti

Upozoravajuća obojenost



Evolucija upozoravajuće obojenosti

Kako se razvila upozoravajuća obojenost?

Postoje dvije hipoteze:

1. Prvo se razvila upadljiva obojenost (zbog privlačenja partnera ili obrane teritorija), a potom se razvila otrovnost/neukusnost
2. Prvo se razvila otrovnost/neukusnost (npr. gusjenice koje se hrane toksičnim biljkama), a potom se razvila upozoravajuća obojenost

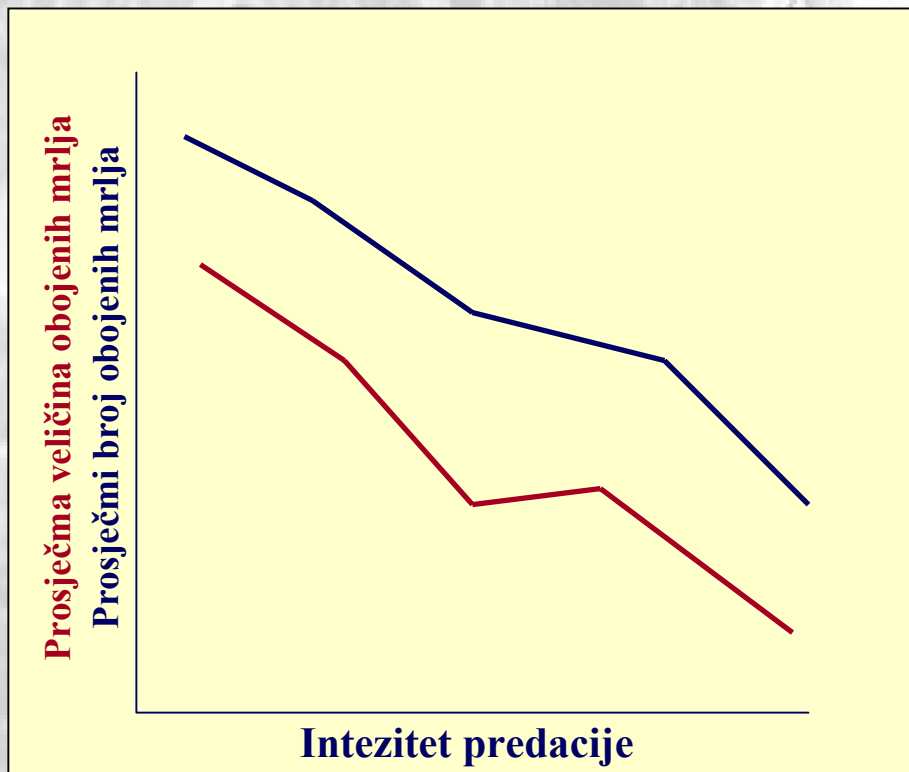
Kako su mogli opstati prvi upadljivi mutanti? (predatori bi ih lako uočili i eliminirali)

Fisher (1930) rješenje vidi u činjenici da su neukusni i jarko obojeni kukci često okupljeni u porodične skupine (u tom slučaju predator može pojesti jednog kukca, dok ostalim članovima skupine upozoravajuća obojenost može biti dobra zaštita)

DISPERZIJA	BROJ VRSTA GUSJENICA	
	APOSEMATSKE	KRIPTIČNE
Velike porodične skupine	9	0
Pojedinačne jedinke	11	44

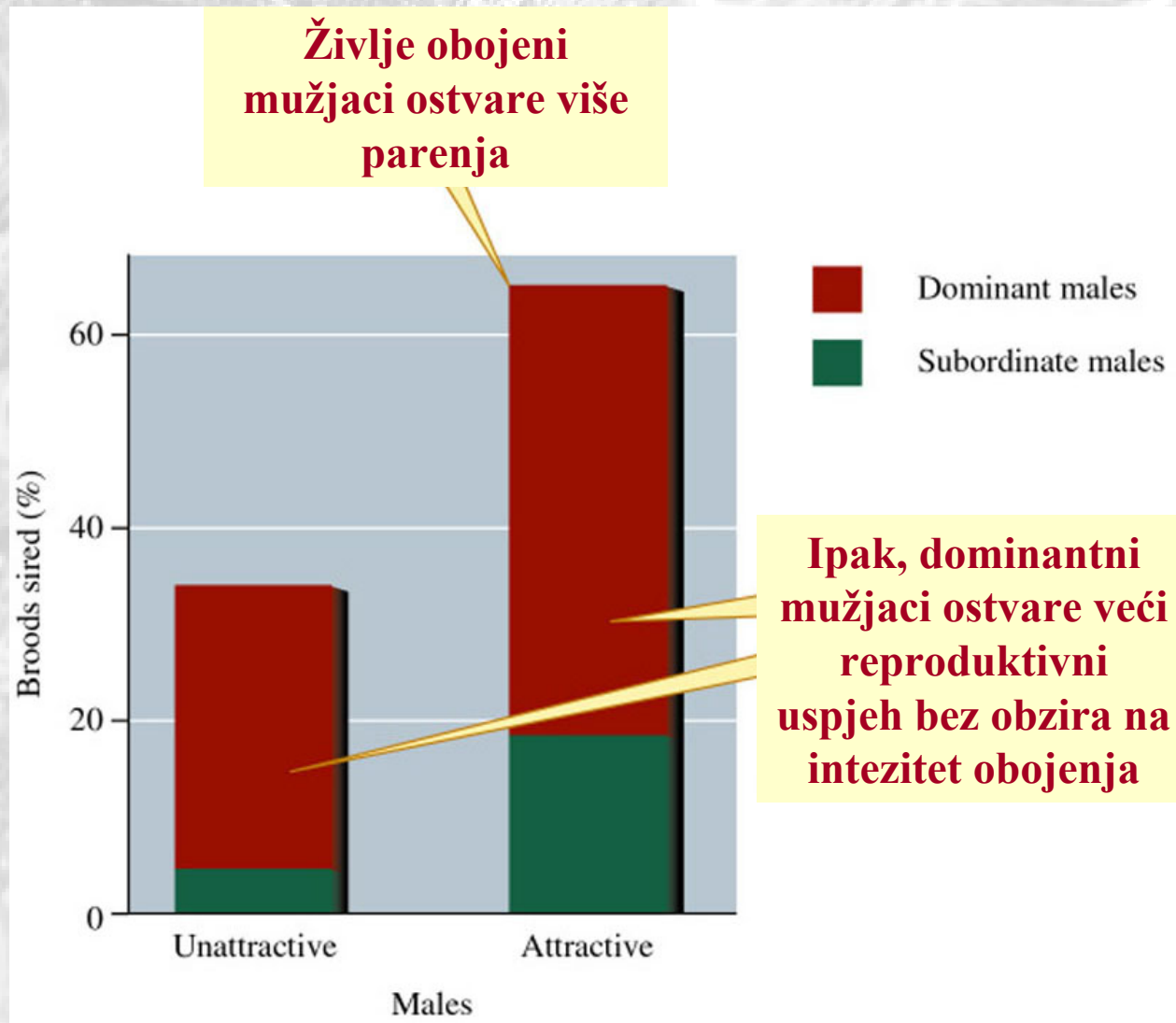
Kompromis između upadljivosti i kriptičnosti

Kriptičnost je prednost za obranu od predatora, ali je nedostatak u privlačenju partnera ili obrani teritorija (npr. mnoge ptice su jarko obojene samo u vrijeme parenja)

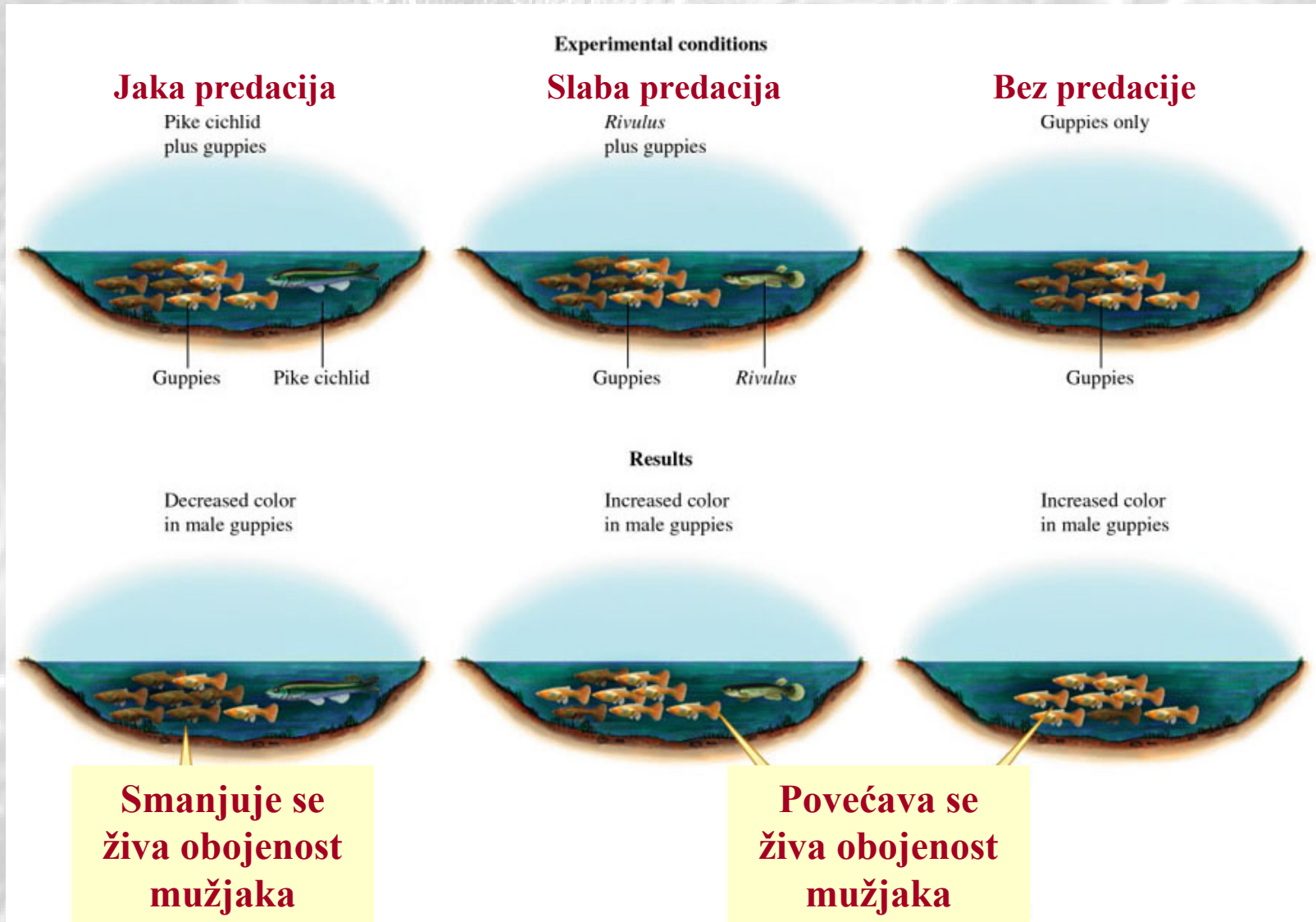


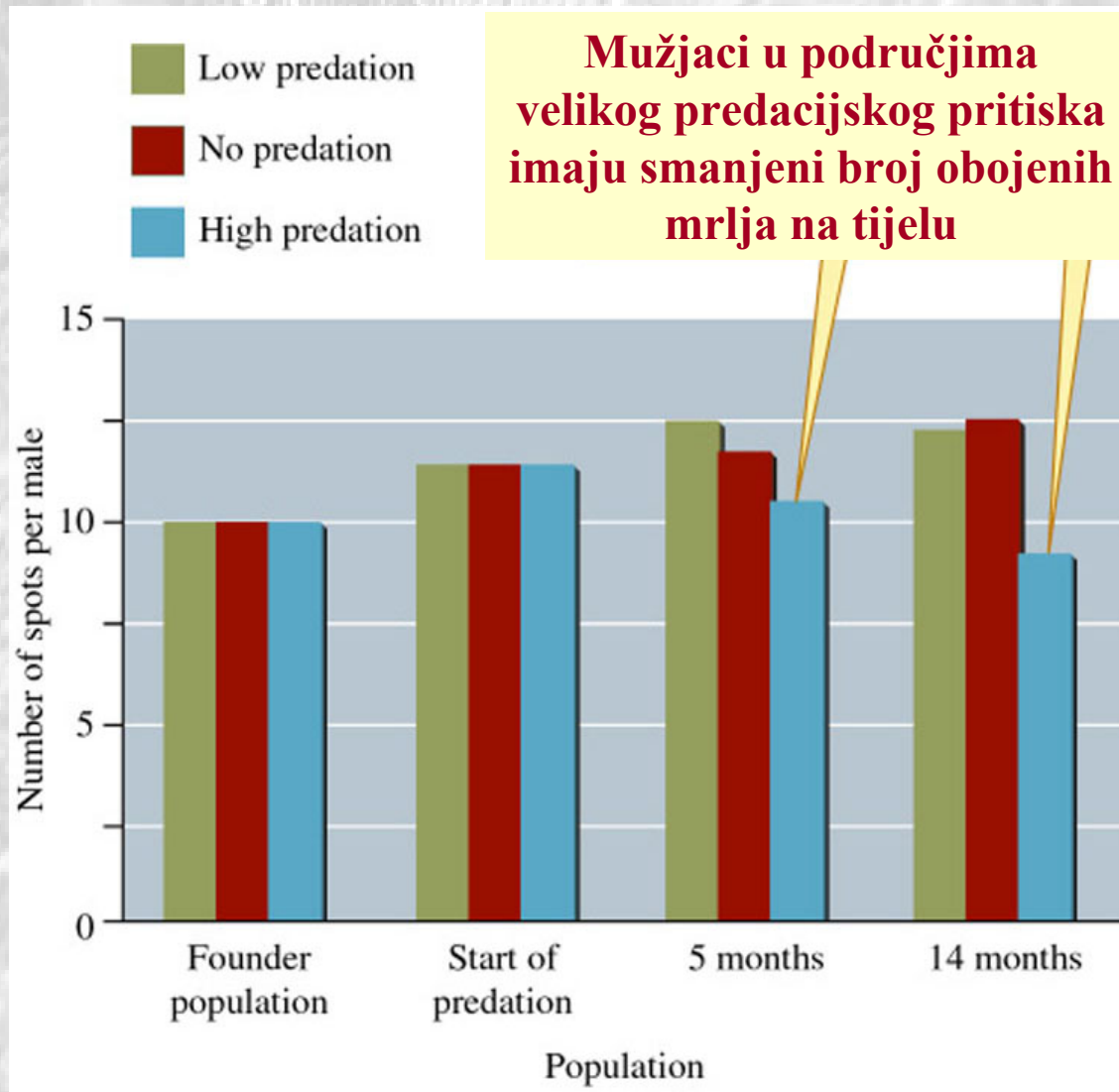
Primjer: Eksperiment s tropskim ribicama (guppy)

Broj i veličina obojenih mrlja na tijelu mužjaka važna je kod privlačenja spolnog partnera, ali ih čini uočljivima predatorima. Eksperiment je pokazao da je obojenost mužjaka živim bojama (broj i veličina mrlja) bila obrnuto proporcionalna s intezitetom predacije



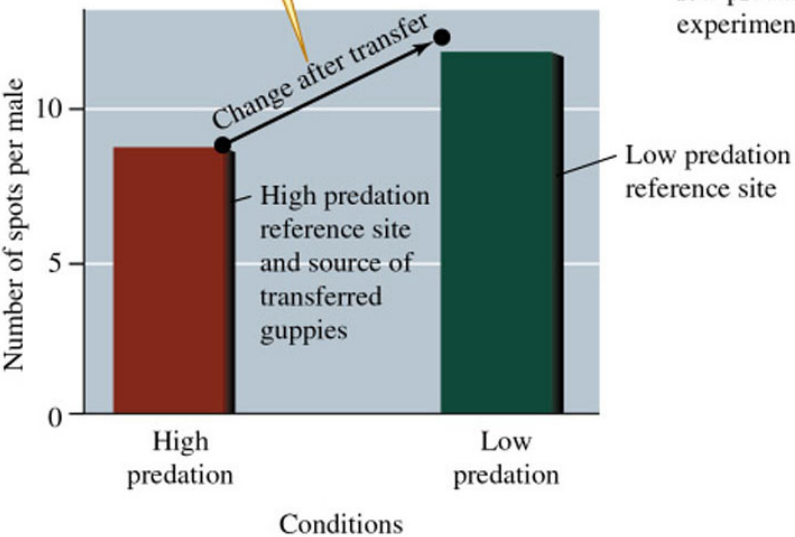
Eksperiment s tropskim ribicama (guppy)





Nakon preseljenja iz područja jake predacije u područje slabe predacije broj obojenih mrlja na tijelu mužjaka se povećao

After 15 generations the number of spots increased on male guppies transferred from a high predation to a low predation site.



- High predation
- Low predation
- Transferred from high predation to low predation experimental site

Experimental design

Two hundred guppies transferred from high predation environment to tributary lacking guppies but supporting *Rivulus*.

Experiment

No guppies
Rivulus only

Colorful guppies
Rivulus

Low predation

Experimental stream

Waterfalls blocking passage of fish upstream

Less colorful guppies
Pike cichlids plus other predators

Downstream

High predation

Aripo River

Two years or 15 generations later, all guppy populations resampled

Experimental stream

Introduced guppies as colorful as those in low predation stream

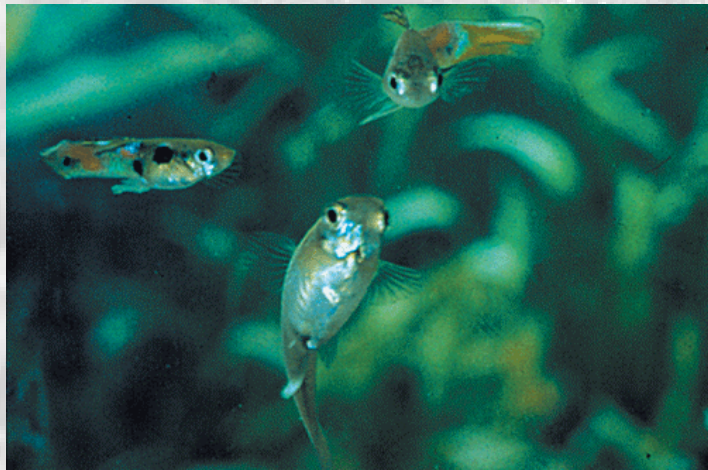
Colorful guppies and *Rivulus* still present

Low predation

Guppies in mainstream remained less colorful

High predation

Aripo River

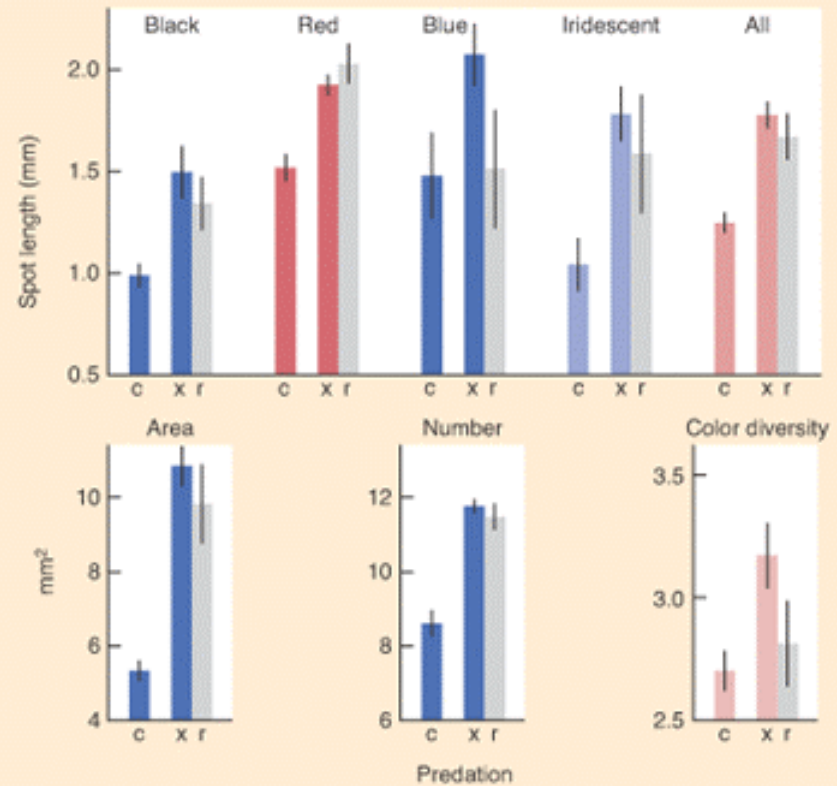
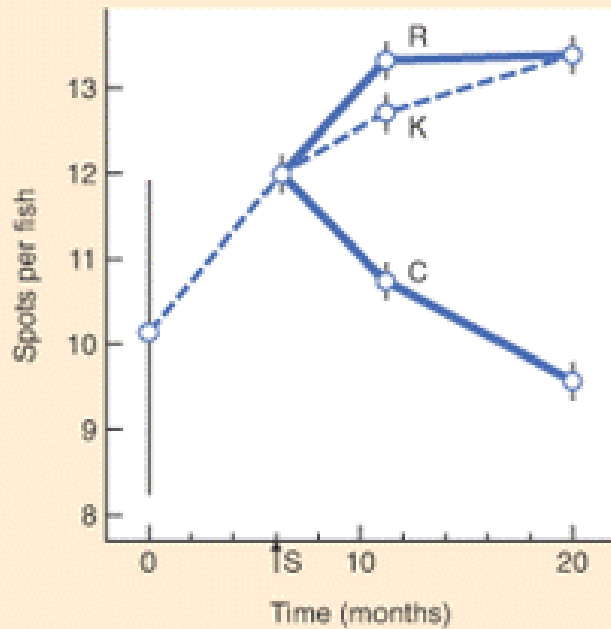


Početak eksperimenta: S

Jaka predacija: C

Slaba predacija: R, x

Bez predacija: K, r



Zašto predatori ne postanu toliko efikasni da istrijebe plijen?
ili
Zašto plijen ne razvije tako dobre prilagodbe protiv predacije
da to eliminira predatore?

Kao odgovor na ovo pitanje postoje 4 hipoteze:

1. Razborita (promišljena) predacija – moguća kod teritorijalnih životinja (štede resurse samo za sebe; inače bi sebična jedinka brzo nadvladala razboritu)
2. Grupni nestanak
3. Plijen predvodi trku u naoružanju
 - A) “Princip života i ručka” (Zašto zec trči brže od lisice?)
 - B) Plijen ima kraće generacijsko vrijeme od predatora
4. Prerijetkost plijena ili predatora
 - A) Kako predator postaje rjeđi zbog povećanja efikasnosti plijena tako on vrši manji selekcijski pritisak na plijen
 - B) Kada plijen postane prerijedak predator se prebacuje na druge vrste plijena

Evolucijska ravnoteža ili kontinuirana “trka u naoružanju”

Domaćini koje parazitiraju kukavice i pastirice pokazuju različit stupanj odbacivanja podmetnutih jaja

KUKAVICA

Specijalizirana za jednu vrstu domaćina

Jaja sličje jajima domaćina (stupanj mimikrije jaja ovisi o sposobnosti domaćina da razlikuje tuđa jaja)

Vrste koje nisu pogodne kao domaćini (biljojedi, gniježđenje u rupama) pokazuju slabu stopu odbijanja jaja i nisu agresivne prema kukavicama

PASTIRICE

Nisu specijalizirane (parazitiraju na 216 vrsta domaćina)

Jaja ne pokazuju mimikriju, mladi ne izbacuju jaja i mlade domaćina iz gnijezda (domaćin ostvaruje određeni reproduktivni uspjeh)

Pastirice imaju daleko veće populacije od kukavica (pastirice parazitiraju na 50% jedinki domaćina, a kukavica na < 5%)

Evolucijska ravnoteža ili kontinuirana “trka u naoružanju”

Paraziti gnijezda

Kukavice podmeću svoja jaja drugim vrstama i tako se rješavaju brige za potomke što je također jedan oblik parazitizma



Mlada se kukavica prva izvali iz jaja i zatim izbaci iz gnijezda sva jaja domaćina



Kukavica



Pastirica



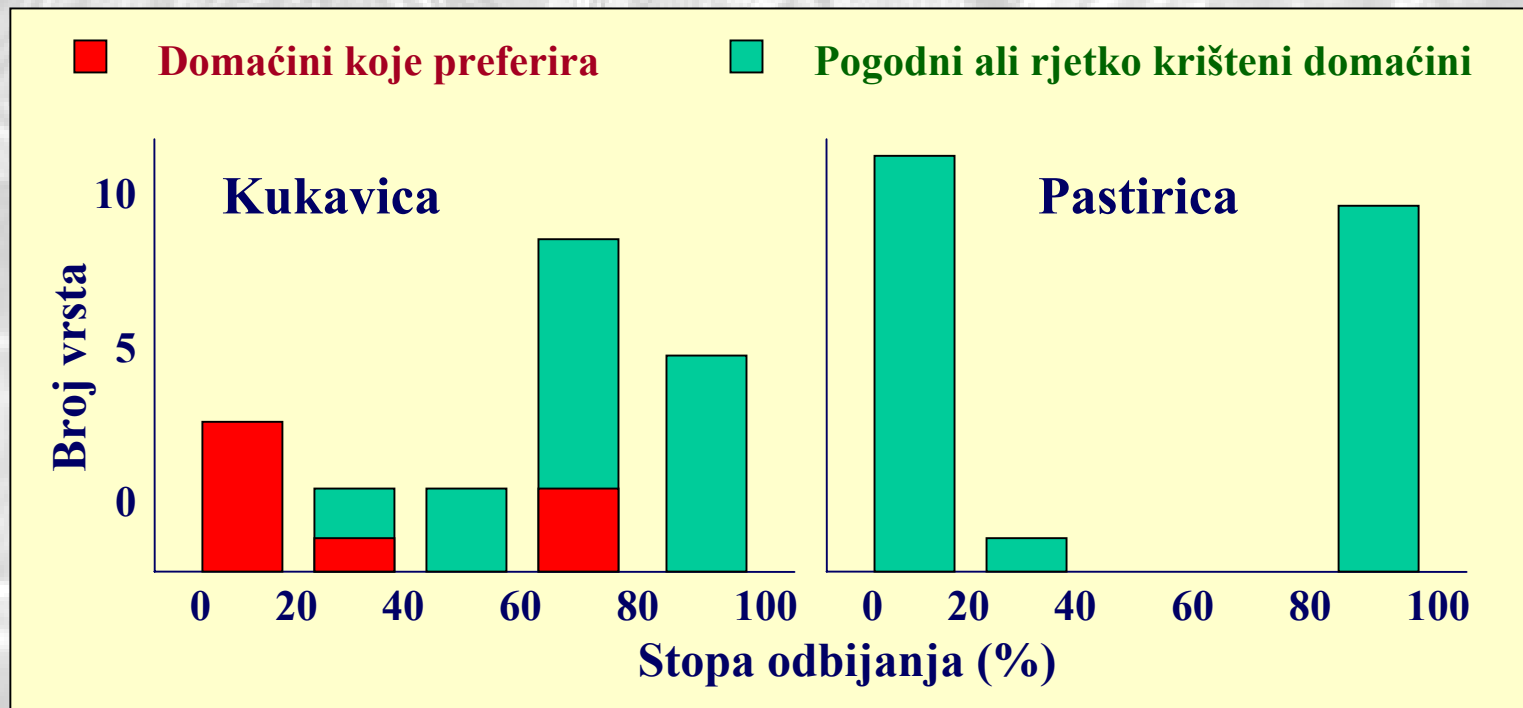
**Ptica koju pastirica
iskorištava**



Ptica koju pastirica iskorištava



Kako objasniti varijacije u stopi odbijanja tuđih jaja?





Postoje dvije hipoteze:



1. Kontinuirana “trka u naoružanju”

Varijacije odražavaju različite stadije kontinuirane trke u naoružanju:

Vrste koje pokazuju malu stopu odbijanja $\Rightarrow$ **recentni domaćini**

Vrste koje pokazuju veliku stopu odbijanja $\Rightarrow$ **stariji domaćini**

Domaćini pastirice pokazuju veliku dihotomiju (jako velika ili jako mala stopa odbijanja; nema srednjih stopa odbijanja)

Zbog velike stope parazitizma od strane pastirice (velike populacije) odbijanje kada se jednom pojavi kod domaćina se evolucijski brzo širi

Brzina evolucije je kod kukavice manja (zbog male stope parazitizma), pa je broj domaćina sa srednjom stopom odbijanja veći



2. Evolucijska ravnoteža

Stupanj odbijanja jaja nalazi se u ravnoteži kod obje vrste, promatrano s aspekta cijena/korist analize

Mala ptica koja ne može izbjeći parazitizam (ne može izbaciti jaje iz gnijezda jer je preveliko, ili ga ne može uništiti jer ima tvrdlu ljusku) je u dilemi $\Rightarrow$ prihvatiti jaje ili napustiti gnijezdo

U slučaju kukavica, domaćin ne dobiva ništa (kukavica izbaci jaja i mlade domaćina iz gnijezda)

U slučaju pastirice, domaćin može podići i ponekog svog ptića što može biti bolja opcija od napuštanja gnijezda i gradnje novog

Postoji i problem prepoznavanja tuđih jaja (pravilo “odbaci ona jaja koja su u manjini”; prepoznavanje vlastitih jaja se nauči nakon što ih ptica izleže)