



X. EVOLUCIJA KOMPONENTI ŽIVOTNE ISTORIJE

Prof dr Jelka Crnobrnja Isailović

FENOMENI ŽIVOTNE ISTORIJE

ZBOG DELOVANJA PRIRODNE SELEKCIJE:

RAZLIČITI GENOTIPOVI IMAJU RAZLIČITU AV

= RAZLIKE U REPRODUKTIVNOM USPEHU.

AV { preživljavanje, reproduktivni uspeh, broj potomaka }

FENOMENI ŽIVOTNE ISTORIJE

broj i veličina potomaka:

Bivalvia

Echinodermata

10^3 - 10^6 jaja

Pisces

Orchidaceae 10^9 semena veličine spore gljive

Cocos nucifera 12-24 semena težine 0.5kg svaki

Balaenoptera musculus 1 mladunac težine slona

Apteryx 1 jaje težine $\frac{1}{4}$ majčine težine

FENOMENI ŽIVOTNE ISTORIJE

doba prve reprodukcije:

D. melanogaster – 10 dana juvenilnog života

partenogenetske Aphidia – sposobne za reprodukciju
pre rođenja

Magiicada – 13-17 godina u zemlji do adultnog
stadijuma, zatim samo mesec dana
reproduktivnog stupnja

Primata – 1 godina (marmozeti)

13 godina (čovjek)

ITEROPARIJA – višekратно razmnožavanje

SEMELPARIJA – jednokratno razmnožavanje u toku života

FENOMENI ŽIVOTNE ISTORIJE

životni vek:

Korali – oko 100 godina

Gaylussacia brachycerium – 13000 godina (klonalno
razmnožavanje)

Organizmi sa polnim razmnožavanjem – ograničen
životni vek
zbog fizioloških
promena
zvanih starenje

Rotifera –10 dana

Mollusca – 200 godina

Sequoia gigantea – 3200 godina

Pinus aristata – 4600 godina

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

osobine životne istorije:

razlike između genotipova



razlike u adaptivnoj vrednosti

Evolutivna promena demografske osobine čini
promenu komponente adaptivne vrednosti.



GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

Osobine životne istorije:

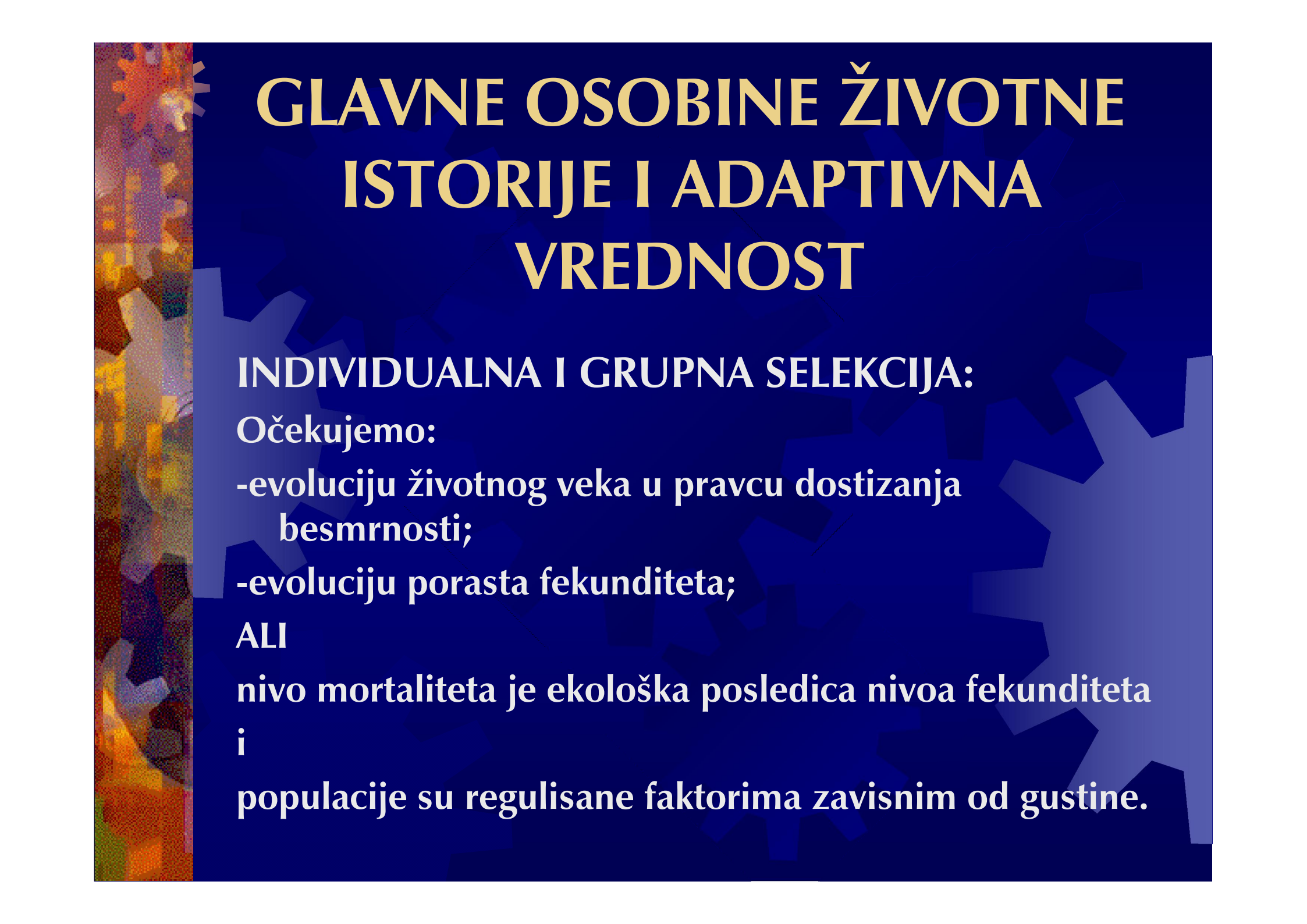
Demografske karakteristike su tzv. “sumarne” karakteristike, jer se kroz njih iskazuju skoro sve fiziološke i morfološke karakteristike organizma.

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

INDIVIDUALNA I GRUPNA SELEKCIJA:

- veliki broj jaja
- migracije leminga sa tužnim krajem
- starenje i umiranje ljudi
- Međupopulaciona selekcija je slabija od individualne i kada su u pitanju karakteristike životnog ciklusa.

**DOBROBIT
VRSTE?**



GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

INDIVIDUALNA I GRUPNA SELEKCIJA:

Očekujemo:

- evoluciju životnog veka u pravcu dostizanja besmrnosti;
- evoluciju porasta fekunditeta;

ALI

nivo mortaliteta je ekološka posledica nivoa fekunditeta
i
populacije su regulisane faktorima zavisnim od gustine.

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

TABLICE ŽIVOTA I BRZINA RASTA POPULACIJE:

životni ciklus se sastoji od:

- ✱ **nepreklapajućih generacija;**
- ✱ **preklapajućih generacija.**
 - ▣ → vreme generacije = prosečnoj starosti majki novorođenih potomaka.

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

TABLICE ŽIVOTA I BRZINA RASTA POPULACIJE:

t – vreme;

x – starost jedinke;

l_x – proporcija novorođenih koja doživi starost x ;

m_x – prosečan “očekivan” broj potomaka/majci koji doživi starost x ;

a – prosečno doba sazrevanja tj doba prve reprodukcije ženke;

z – prosečno doba poslednje reprodukcije ženke

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

TABLICE ŽIVOTA I BRZINA RASTA POPULACIJE:

t ; x ; l_x ; m_x ; a ; z

R_0 = prosečna stopa rasta N/ženki/generaciji

r = stopa rasta N/ženki/jedinici vremena

UKUPAN BROJ POTOMAKA:

$$l = \sum_{x=a}^{x=z} e^{-rx} l_x m_x$$

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

TABLICE ŽIVOTA I BRZINA RASTA POPULACIJE:

t ; x ; l_x ; m_x ; a ; z ; R_0 ; r

Ako su svi ostali parametri jednaki,

1. l_x \nearrow r \nearrow

2. m_x \nearrow r \nearrow

3. “rano” potomstvo više povećava AV jer više doprinosi rastu populacije;

4. “rana” reprodukcija povećava r .

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

TABLICE ŽIVOTA I BRZINA RASTA POPULACIJE:

t ; x ; l_x ; m_x ; a ; z ; R_0 ; r

Ako se genotipovi razlikuju u vrednostima starosno specifičnog preživljavanja i fekunditeta, sledeće osobine maksimiziraju r , odnosno AV:

1. Veće preživljavanje kroz reproduktivni period;
2. veći fekunditet u svakoj godini reprodukcije;
3. veći fekunditet naročito u mlađem uzrastu;
4. duži reproduktivni period;
5. ranije dostizanje reproduktivne zrelosti.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBINA

OGRANIČENJA:

Ograničenja evolucije životnih istorija ometaju logičnu očekivanu evoluciju stanja karakteristika životne istorije koja povećavaju AV.

FILOGENETSKA
GENETIČKA
FIZIOLOŠKA



EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBINA

FILOGENETIČKA OGRANIČENJA:

Pojedine evolutivne linije imaju osobine koje ne mogu brzo evoluirati kao odgovor na različite sredinske selekcijske pritiske.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBI

GENETIČKA VARIJABILNOST I GENETIČKA OGRANIČENJA:

Ograničenja su ili posledica gubitka genetičke varijabilnosti ili genetičkih korelacija između osobina zbog plejotropnog nasleđivanja.

Karakteristike životne istorije uglavnom pokazuju poligenu, aditivnu genetičku varijansu.

Veća stopa mutacija na mnogim lokusima koji utiču na karakteristike životne istorije.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBI

GENETIČKA VARIJABILNOST I GENETIČKA OGRANIČENJA:

Antagonistička plejotropija – genotipovi pokazuju inverzan odnos između različitih komponenti AV; ovo može biti posledica fizioloških “trade –offs”;

npr:

negativan odnos između fekunditeta i potonjeg preživljavanja, ako svi genotipovi imaju iste energetske prohteve ali različitu sposobnost da se “opredele” između reprodukcije i preživljavanja.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBINA

FIZIOLOŠKA OGRANIČENJA:

trade-off – “uzajamno ograničavanje”

- odustajanje od jedne vrste koristi da bi dobili drugu koju smatramo potrebnijom.

Trade –offs mogu biti manifestovani kao negativne fenotipske korelacije između, na primer, fekunditeta i potonjeg preživljavanja.

Mora imati genetičku osnovu ako utiče na pravac evolucije.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBINA

CENA REPRODUKCIJE:

Drosophila – parenje i polaganje jaja smanjuju životni vek jednog ili oba pola;

Parus caeruleus – smanjenje broja jaja/leglu povećava životni vek i obrnuto;

Poecilia reticulata – veća reprodukcija/manji rast.



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

Efekat intenziteta porasta fekunditeta ili preživljavanja na adaptivnu vrednost zavisi od uzrasta na kome je promena ispoljena.

Efekti cene reprodukcije na potonje preživljavanje, rast ili reprodukciju mogu varirati ovisno o uzrastu na kome je trošak "učinjen".

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

- Prirodna selekcija ne favorizuje postreproduktivno preživljavanje;
- Nakon što reproduktivno doba otpočne, selektivna prednost razmnožavanja opada sa starošću;
- Selektivna prednost određenog prirasta fekunditeta opada sa starenjem.

REPRODUKTIVNI NAPOR – deo energije uložen u reprodukciju.



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

ŽIVOTNI VEK I STARENJE:

Karakteristično za organizme čije su germinativne ćelije odvojene od telesnih tkiva.

Prednost održavanja i popravljavanja somatičkih tkiva opada sa starošću.

Geni koji utiču na fiziološke procese povezane sa preživljavanjem/razmnožavanjem “iskazuju se” samo u određenom uzrastu (Huntington-ova bolest).

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

ŽIVOTNI VEK I STARENJE:

1. *Peter Medawar* (1952) – štetne mutacije koje utiču na starije uzrasne klase akumuliraju se u populacijama u većoj količini nego mutacije koje utiču na mlađe uzrasne klase jer je selekcija protiv njih slaba.

Genetička varijabilnost karakteristika –povezanih – sa-AV treba da je veća u starijim nego u mlađim uzrasnim klasama.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

ŽIVOTNI VEK I STARENJE:

2. **George Williams** (1957) – postojanje antagonističke plejotropije između gena ranije i kasnije u životu.

Alel koji je koristan u ranom uzrasnom stupnju, a štetan u poznom, ima selektivnu prednost zbog većeg doprinosa ranih uzrasnih klasa adaptivnoj vrednosti.

Ne očekuje neophodnost genetičke varijabilnosti.
Očekuje postojanje genetičkih trade-off-ova između komponenti AV iskazanih rano i pozno u životu.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Očekivali bi da se organizmi sve ranije i ranije razmnožavaju kao i da to učine samo jednom.

Zašto postoji toliko iteroparnih genotipova?

Iteroparija je u prednosti ako je:

- mortalitet juvenilnih jedinki visok;
- mortalitet adulta nizak;
- brzina rasta populacije niska.



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Iteroparija :

Vrste sa nedeterminisanim rastom – fekunditet je često korelisan sa telesnom težinom.

Čuvanje energije za rast znači i ulaganje u potonju reprodukciju.

Proporcija energije ili drugih resursa vezanih za reprodukciju treba da raste sa starenjem.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Reprodukovanje na ranom uzrasnom stupnju
nosi rizike:

- smrt;
- smanjenje rasta;
- smanjenje potonjeg fekunditeta.

Faktori koji favorizuju odloženo sazrevanje:

- visoka cena reprodukcije;
- nizak mortalitet adultnih jedinki.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Losos – neke vrste se pare samo jednom u toku života.

Produžena maturacija i reprodukcija pri optimalnoj veličini (najveći broj potomaka).

Energetski “trošak” je preveliki da bi reprodukcija mogla da se obavi više puta u toku života.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Semelparija je u prednosti ako je:

- rast populacije veliki;
- preživljavanje juvenilnih jedinki veliko;
- preživljavanje odraslih jedinki malo.



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

PRIMERI RAZLIČITIH VREMENA REPRODUKCIJE:

Reproduktivni napor/reproduktivnoj epizodi je manji kod iteroparnih nego kod semelparnih organizama.

Visoka stopa adultnog mortaliteta (spoljašnji faktori) može voditi selekciji za rano sazrevanje i ranu reprodukciju.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

PRIMERI RAZLIČITIH VREMENA REPRODUKCIJE:

Produženo sazrevanje i “odložen” reproduktivni napor za kasnije uzrasne stupnjeve strategija je vrsta gde je stopa preživljavanja adulta velika.

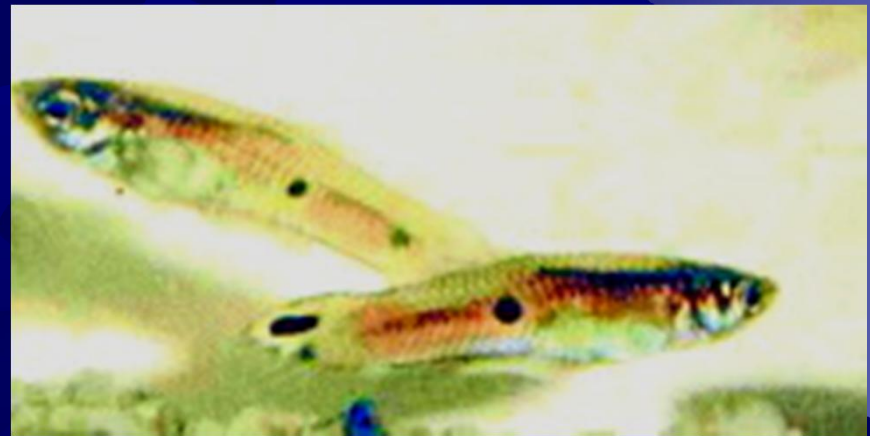
Dugovečne vrste sazrevaju na kasnijem životnom stupnju (neki sisari, ribe, gušteri, zmije).

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

PRIMERI RAZLIČITIH VREMENA REPRODUKCIJE:

predator napada krupne jedinke:

- ranije sazrevanje
- češće razmnožavanje
- puno potomaka/ženki





TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

BROJ I VELIČINA POTOMSTVA:

Zašto svi organizmi ne teže većem broju potomaka?

Adaptivna vrednost roditelja je maksimalna kada proizvode **OPTIMALAN** broj potomaka /leglu - kada najviše potomaka može da preživi.



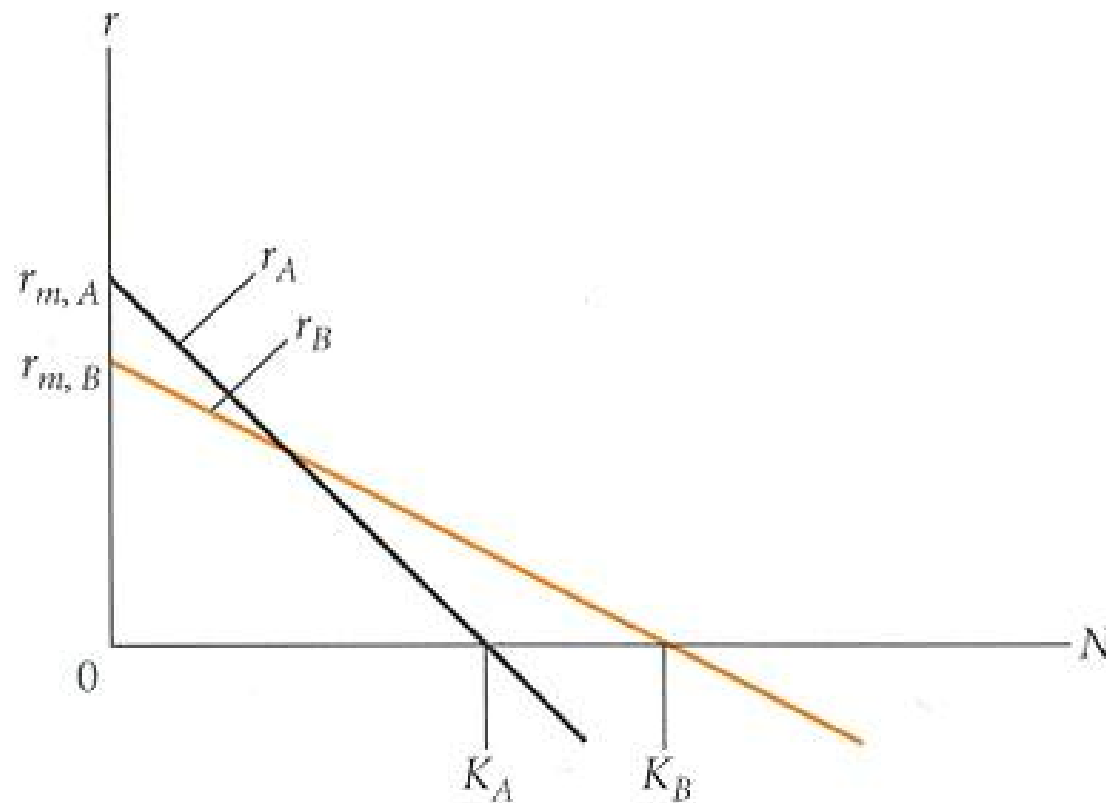
TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

BROJ I VELIČINA POTOMSTVA:

Zašto svi organizmi ne teže većem broju potomaka?

Trade – off između broja i veličine potomaka, zbog ograničene količine energije i materijala koje roditelji mogu uložiti u proizvodnju žumanceta, endosperma ili ishrane embriona.

FIGURE 19.10 A model of density-dependent natural selection. The per capita rate of increase, r , declines for genotypes A and B as population density (N) increases. The intrinsic rate of increase (r_m), expressed at very low density, is lower for genotype B, but this genotype has a selective advantage at high density. (After Roughgarden 1971.)



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA BRZINE RASTA POPULACIJE:

Pod okolnostima zavisnim od gustine, evolucija će teći u pravcu povećanja gustine populacije tj genotipovi koji mogu da “trpe” veću gustinu (K) imaće veću adaptivnu vrednost.

Genotip sa većim r u uslovima velike gustine imaće manji r_m .



TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA BRZINE RASTA POPULACIJE:

Okruženje siromašno resursima :

- produženo sazrevanje i nizak fekunditet;
- mortalitet adulta i stopa rasta populacije su niski;
- predatorstvo i kompeticija izraženiji na juvenilnom stupnju.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

EVOLUCIJA BRZINE RASTA POPULACIJE:

r-selekcija:

nema ograničenja vezanih za gustinu populacije
semelparija, brzo razviće, mala veličina tela,
visok r_m

K-selekcija:

populacija trpi efekte vezane za gustinu.

Iteroparija, sporo razviće, krupno telo, nizak r_m .

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

- prosečno preživljavanje i dostizanje svake naredne reproduktivne sezone;
- doba prve reprodukcije;
- broj reproduktivnih sezona;
- preživljavanje potomstva;
- broj parenja/sezoni;
- fekunditet/sezoni;
- **kompeticija za partnera** – jedan od oblika seksualne selekcije.

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

EFEKTI SEKSUALNE SELEKCIJE NA ŽIVOTNU ISTORIJU:

a. kontakti mužjaka

(borba, odbrana teritorije)

Kompeticija za ženke

b. odabir od strane ženke

Konflikt ulaganja energije u jedan od dva segmenta
kompeticije za ženke.

Krupniji mužjaci i koji ulažu više u **b.** su uspješniji.

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

EFEKTI SEKSUALNE SELEKCIJE NA ŽIVOTNU ISTORIJU:

- mušjaci generalno kasnije postaju polno zreli zbog troška reprodukcije i prednosti krupnijeg tela;
- odloženo sazrevanje mušjaka često je kod poliginih vrsta gde je kompeticija za partnera intenzivnija.

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

RAZLIČITE ŽIVOTNE ISTORIJE MUŽJAKA:

Alternativne taktike sparivanja

Krupni mužjaci brane teritoriju,
sitni mužjaci se šunjaju okolo.

U nekim slučajevima “šunjanje” omogućava skoro istu adaptivnu vrednost kao i uspešna odbrana teritorije.

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

RAZLIČITE ŽIVOTNE ISTORIJE MUŽJAKA:

Sekvencijalni hermafroditizam

promena pola tokom života **protoginija**

protandrija

Fenomen povezan sa promenama reproduktivnog uspeha do kojih dolazi usled promene veličine tela;

Velika ženka- puno jaja, veliki mužjak – AV stagnira; povoljno je da se mužjak transformiše u ženku kako raste – protandrija.

Veliki mužjak –uspešnija kompeticija za ženke; ženka nakon dostizanja određene veličine postaje mužjak – protoginija.



EVOLUCIJA DISPERZIJE (ŠIRENJA)

Kretanje organizma od mesta rođenja ka drugim lokalitetima gde se sparuju.

Disperzija nije usmerena, migracija jeste.

Da bi disperzija evoluirala, moraju da postoje alternativni aleli (+/-) koji utiču na ponašanje ili fizičke osobine.

EVOLUCIJA DISPERZIJE (ŠIRENJA)

Selekcija protiv disperzije:

1. pomeranjem iz populacije, d-aleli smanjuju svoju učestalost u populaciji;
2. Mnoge populacije su bolje adaptirane na lokalne uslove. "Kućevni" alel stoga može imati veću AV nego "lutački" alel;
3. Opterećenja disperzije su velika i smrtnost jedinki koje napuštaju populaciju je velika.

EVOLUCIJA DISPERZIJE (ŠIRENJA)

Selekcija za disperziju:

1. Omogućava kolonizaciju novih staništa;
2. mogućnost autbridginga, “ubacivanje” gena u različite porodice;
3. Mesto rođenja nije uvek i sredina gde će jedinka imati najveću AV.

EVOLUCIJA DISPERZIJE (ŠIRENJA)

Prokesilia marginata

velika gustina populacije - ženke razvijaju krila i mogu da kolonizuju nova staništa;

mala gustina populacije - ženski genotipovi se razvijaju u beskrilne adulte.