

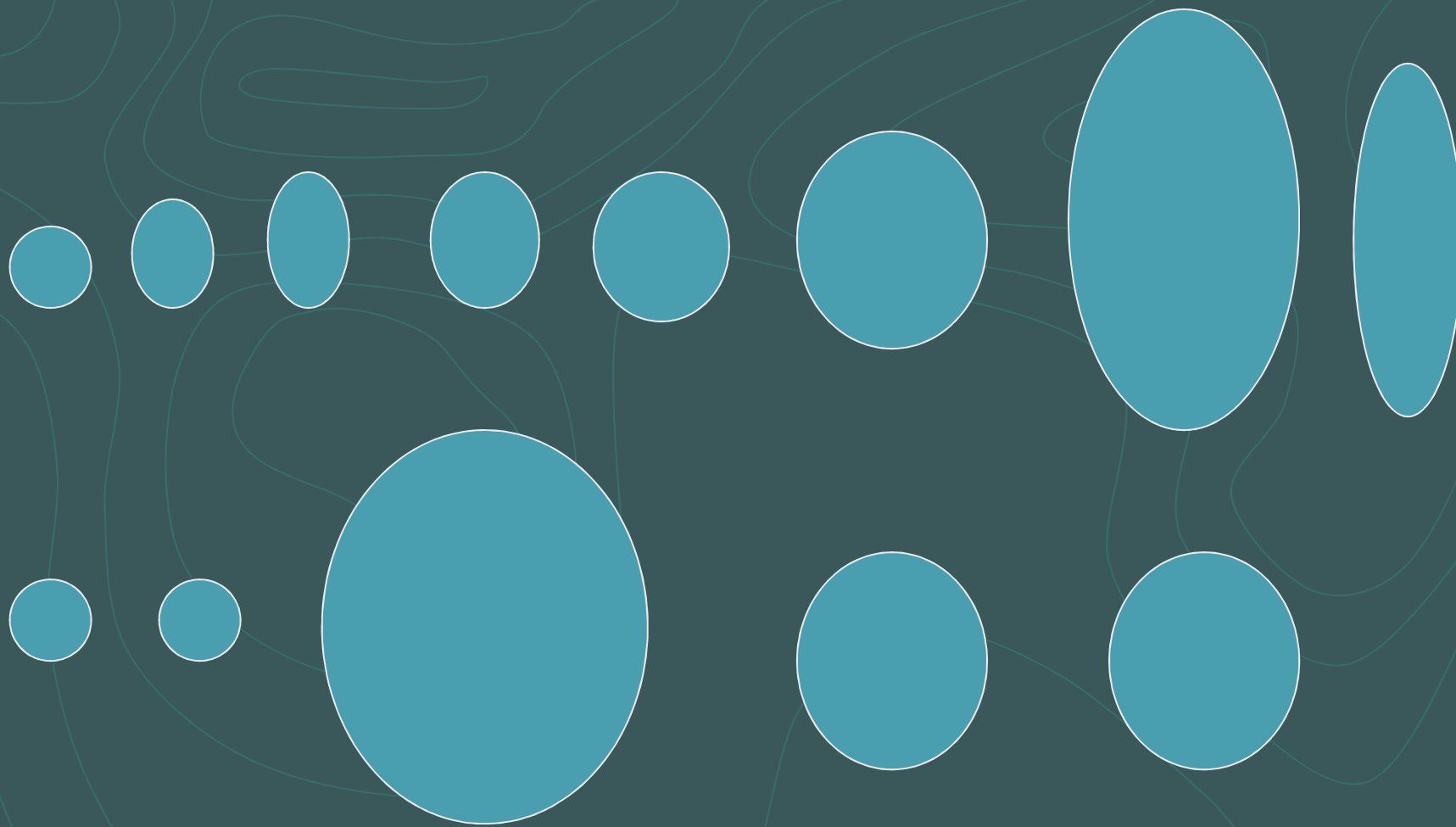
Teorija evolucije 12.

XII. EVOLUCIJA TAKSONA IZNAD NIVOVA VRSTE



Prof dr Jelka Crnobrnja Isailović

POSTEPENOST I SKOKOVITOST





POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Najuočljivi je diskontinuitet između opšteg plana građe tela (*BAUPLAN*) životinjskih filuma.

Kako objasniti ovaj fenotipski diskontinuitet?

1. Različite grupe organizama nastale su od različitih predaka. – Nije sigurno. Zajednički koreni svih živih bića ogledaju se u građi ćelije, na primer. Broj diskretnih tipova organizama zavisi samo od jačine diferencijacije koju koristimo da bi ih odredili.



POSTEPENOST I SKOKOVITOST

2. Prekidi postoje zbog nastanka i fiksacije pojedinačnih mutacija ili drugih genetičkih promena koje drastično menjaju fenotip. To je hipoteza **MAKROMUTACIJE** ili **SKOKOVITOSTI**.

3. Većina razlika između viših taksona nastala je uzastopnim fiksacijama malih fenotipskih promena od zajedničkog pretka.

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **ISPREKIDANE RAVNOTEŽE** pretpostavlja da je evolucija morfoloških promena uglavnom bila veoma brza, te da fosilni nalazi odaju utisak diskontinuirane promene.

Eldredge, Jay Gould :periodi staze, isprekidani naglom pojavom novih fenotipova koji predstavljaju nove biološke vrste.

Specijacija u lokalizovanoj populaciji gde je koadaptacija narušena efektom osnivača neophodna za evolutivnu morfološku promenu.



POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **ISPREKIDANE RAVNOTEŽE**

dugoročni evolucionari trendovi, po ovoj hipotezi, nisu posledica smenjivanja promena nastalih prirodnom selekcijom unutar jedne linije, već posledica niza događaja specijacije.



POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **ISPREKIDANE RAVNOTEŽE**

Razlike u odnosu na neo-Darwinističku teoriju:

1. Vrsta ne može razviti nove morfološke odlike osim kada mala populacija postane nova, reproduktivno izolovana vrsta;
2. dugoročni morfološki trendovi su generalno posledica procesa sortiranja iznad nivoa vrste, a ne delovanja prirodne selekcije na genotipove unutar populacija.

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **ISPREKIDANE RAVNOTEŽE**

KRITIKE:

1. Populacije mogu evoluirati kao odgovor na selekciju i bez specijacije (geografska varijabilnost);
2. Stabilne evolutivne linije nisu sasvim bez promena; fluktuiraju oko konstantne dugotrajne srednje vrednosti – stabilizirajuća selekcija, selekcija staništa;
3. Fosilni nalazi su nekompletni;

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **ISPREKIDANE RAVNOTEŽE**

KRITIKE:

4. proces selekcije unutar vrste je mnogo brži od brzine specijacije i izumiranja. Ako sredinski faktori favorizuju progresivne promene osobina jedinki, pravac evolucije biće određen individualnom selekcijom pre nego selekcijom vrsta. Ovaj argument dovodi u sumnju ulogu sortiranja vrsta tj selekcije vrsta u širem smislu, kao mehanizma makroevolucije.

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **SKOKOVITE EVOLUCIJE** – pretpostavlja da nije bilo prelaznih stanja – “mutirane” jedinke su se drastično razlikovale od svojih roditelja.

Paleontolog **Schindewolf**: “Prva ptica se izlegla iz jajeta gmizavca”.

Goldschmidt: “Srećni monstrumi” – potpuni rearanžman hromozomskog materijala. Ovu teoriju pobijaju nalazi homologih gena, kako među vrstama, tako i među filumima.

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **SKOKOVITE EVOLUCIJE** – Neodarvinisti se slažu da mutacije sa diskontinuiranim efektima – alelska dominansa i efekti okidača – imaju uticaj na evoluciju.

Evolucija nekih karaktera može biti inicirana mutacijom sa velikim efektom i zatim se odvijati tj biti “fino oblikovana” selekcijom alela sa manjim efektima.



POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Diskontinuirane promene organa ili organskih sistema počivaju na razvojnim fenomenima.

Efekte okidača tokom razvića izaziva kontinuirano variranje promenljivih koje se ispoljava kao diskontinuirana morfološka promena.

Neke funkcionalno zavisne osobine su razvojno i genetički korelisane. Bez obzira na mutacije, funkcija ostaje ista, između ostalog i zbog kompenzatornih efekata fenotipske plastičnosti tokom razvića.



POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Alelske promene najintenzivnijeg efekta su promene sa jakim heterohronim efektima:

Metamorfozirani & neotenični *Ambystoma sp.* – razlikuju se u nekoliko alela – verovatno su to aleli sa efektom “prekidača” – regulišu koliko dugo se određeni organi razvijaju tokom ontogenije.

Još uvek nema ni jednog dokaza da je jedna jedina makromutacija izazvala promenu multiplih karaktera i bitne razlike u morfološkoj organizaciji kakve postoje između viših taksona.

POSTEPENOST I SKOKOVITOST

Hipoteza **POSTEPENE EVOLUCIJE** pretpostavlja da je većina evolucionih promena zasnovana na malim, pojedinačnim razlikama koje uočavamo u populacijama (tzv poligena varijabilnost).

Darwin, Fisher

1. Postojanje prelaznih formi među savremenim i izumrlim formama;
2. funkcionalni argumenti - koadaptiranost;
3. adaptivni efekti mutacija;
4. genetičke razlike između vrsta.



SELEKCIJA I EVOLUCIJA “NOVINA”

- Mnoge karakteristike koje razdvajaju taksone iznad nivoa vrste, pre svega kompleksne karakteristike, su adaptivne.
- Zagovornici hipoteze skokovite evolucije pitaju:
 - -Da li svi prelazni stupnjevi mogu biti adaptivni i, ako nisu, kako ih evolucija “gura”?
 - -Kako su se odvijali prvi stadijumi evolucije adaptivnih osobina?

SELEKCIJA I EVOLUCIJA “NOVINA”

- 1. Odmah po pojavljivanju, osobina omogućava adaptivnu prednost svom “nosiocu”.
- 2. Nova osobina nije odmah adaptivna, ali je razvojni nus-produkt drugih adaptivnih karakteristika.
- 3. Jedna od nekoliko predačkih funkcija date karakteristike ponovo postaje aktuelna.
- 4. Promena funkcije date osobine menja i selektivni režim – jedan od najvažnijih principa evolucije iznad nivoa vrste.

SELEKCIJA I EVOLUCIJA “NOVINA”

- Funkcionalna integracija i kompleksnost
- Evolucija kompleksnog dizajna je zaista ograničena tj ograničava broj mogućih evolucionih puteva kojima evolutivna linija može zaista poći.
- Korisne promene se ne mogu desiti dokle god postoje ograničenja – genetički kontrolisani obrasci razvića ili funkcionalna ograničenja.
- Što je veći stepen funkcionalne integracije delova organizma, veća su ograničenja i ređi su evolucionari “proboji” ka novom dizajnu organizma.

SELEKCIJA I EVOLUCIJA “NOVINA”

- KLJUČNE ADAPTACIJE – evolucione promene koje:
 - 1. omogućavaju adaptiranje na novu ekološku nišu;
 - 2. omogućavaju diverzifikaciju evolutivne linije (sekutići glodara);
 - 3. iniciraju evoluciju drugih, funkcionalno povezanih karakteristika (evolucija pera dovoljne veličine da omogućće letenje inicirala je evoluciju niza osobina povezanih sa letenjem).

SELEKCIJA I EVOLUCIJA “NOVINA”

- Uobičajen argument protiv Darwin-ove evolucione teorije je da do evolucije kompleksnih organskih struktura ne može i nije moglo doći.
- Kontra:
 - 1. Međustupnjevi postoje i oni imaju adaptivnu vrednost.
 - 2. Prvobitno superiorna komponenta funkcionalnog kompleksa često postaje suštinska, sve dok je funkcija neophodna. Druge osobine evoluiranjem postaju funkcionalno integrisane sa njom.





BRZINA ODVIJANJA EVOLUCIJE

- George Gaylord Simpson –začetnik proučavanja brzine evolucije
- FILOGENETSKA BRZINA EVOLUCIJE – brzina evolucije karaktera ili kompleksa karaktera;
- TAKSONOMSKA BRZINA EVOLUCIJE – brzina kojom taksoni sa različitim karakteristikama zamenjuju jedni druge.



BRZINA ODVIJANJA EVOLUCIJE

- **FILOGENETSKA BRZINA EVOLUCIJE –**
- **Gingerich - uveo jedinicu brzine evolucije karaktera zvanu darwin –**
- **1darwin = promena prirodnog logaritma srednje vrednosti karaktera za faktor 2.718 za milion godina.**

BRZINA ODVIJANJA EVOLUCIJE

- FILOGENETSKA BRZINA EVOLUCIJE
- model delovanja genetičkog drifta:
- Ako je brzina evolucije na osnovu paleontoloških podataka **v e ć a** od vrednosti izračunate na osnovu stope mutacije tog karaktera, evolucija svakako nije bila pod uticajem **s a m o** genetičkog drifta (**direkciona selekcija**).
- Ako je ... **m a n j a** od..., delovala je **stabilizirajuća selekcija**.

BRZINA ODVIJANJA EVOLUCIJE

- TAKSONOMSKA BRZINA EVOLUCIJE
- “Živi fosil”
- Simpson:
- **Prosečna brzina evolucije taksonomske grupe je 1/ prosečno trajanje vrste.**
- **Hyracotherium – Equus:** prosečno trajanje roda oko 5.6 My.
- **Carnivora** – prosečno trajanje roda oko 6.5My.
- **Bivalvia** – oko 78My.



BRZINA ODVIJANJA EVOLUCIJE

- **TAKSONOMSKA BRZINA EVOLUCIJE**
- Rod može nestati zbog stvarnog iščezavanja ili pseudoiščezavanja (vreme trajanja roda je zaista mera brzine evolucije).



PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- **TREND** = usmereni pomak tokom vremena.
- **UNIFORMNI TREND** = osobina se menja u istom pravcu u svim evoluirajućim linijama sve vreme.
- **“NET” TREND** = osobina evoluirira u oba pravca, ali češće u jednom; uočljiv je pomak srednje vrednosti ako se sve linije posmatraju skupa.

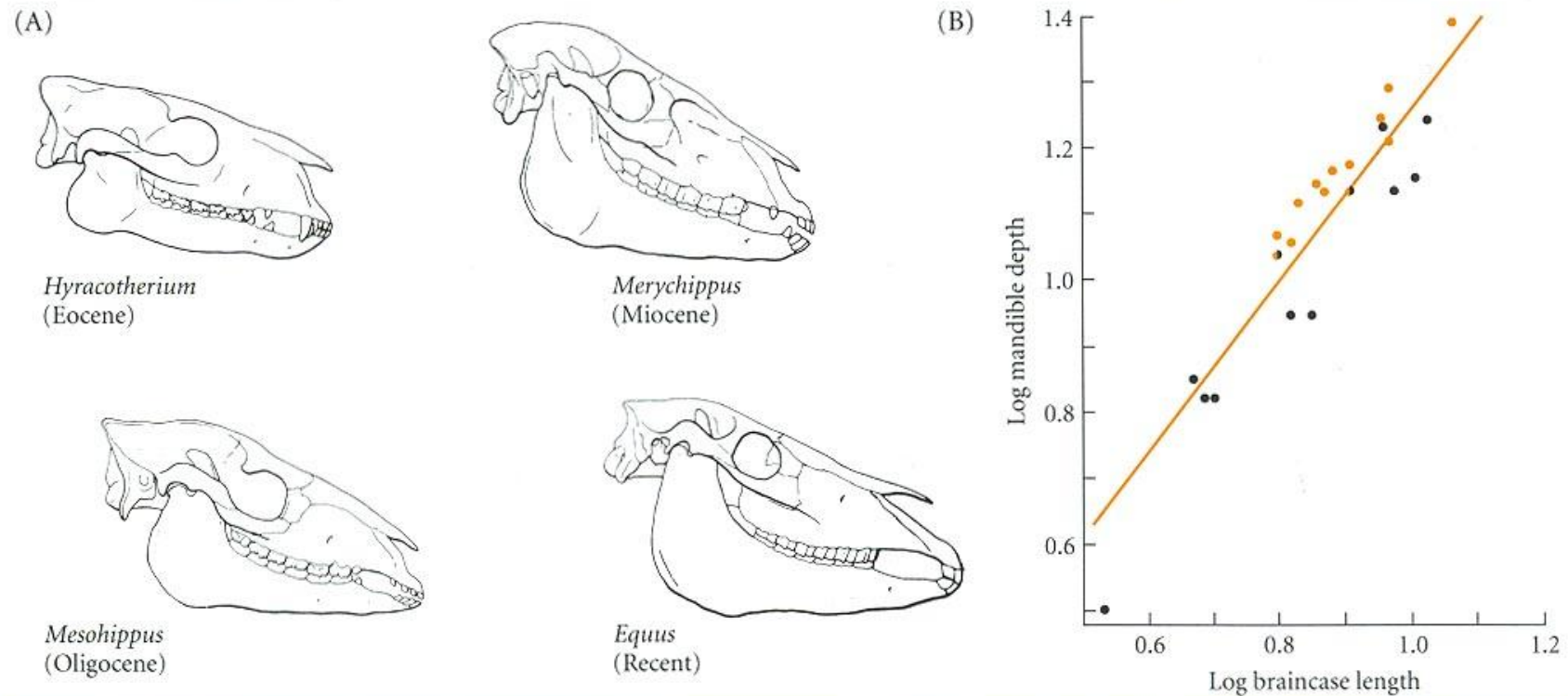


PRAVCI, TRENDOMI I PROGRES

- **GLOBALNI TREND** = karakteristični za ceo živi svet.
- **LOKALNI TREND** = uočljivi unutar pojedinih klada (Mammalia ili Hominidae).
- **TREND KAO POSLEDICA DRIFTA** = karakter se menja po principu slučajnosti.

FIGURE 23.8 (A) Skulls of four equid taxa in the lineage from *Hyracotherium* to the modern horse, *Equus*. Note that the face is relatively longer and the mandible is relatively deeper in the more recent taxa, and that the posterior molars are shifted forward of the eye socket in *Merychippus* and *Equus*, which have higher-crowned teeth. All figures are drawn to the same size. (B)

Mandible depth and braincase length (a measure of size) in various fossil horse taxa. The teeth are low-crowned in species represented by black circles, and high-crowned in those represented by colored circles. The latter species lie above the line, indicating an acceleration of development of mandible depth in high-crowned species. (A from Radinsky 1984; B after Radinsky 1984.)





PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- **AKTIVNI TREND KAO POSLEDICA OGRANIČENJA**
- = proces kao prirodna selekcija “gura” promenu u jednom pravcu. Tokom vremena sve manje linija poseduje predačko stanje karaktera.
- Neke evolutivne promene su ireverzibilne (X i Y hromozom ne mogu da se vrate u predačko stanje jer su mnogi geni na Y postali nefunkcionalni).



PRAVCI, TRENDOMI I PROGRES

- **AKTIVNI TREND KAO POSLEDICA “KAČENJA”**
- – mnogi karakteri su korelisani između taksona, zbog toga što su srodne vrste sličnije nego manje srodne. Ako karakter omogućava veće bogatstvo vrsta unutar jedne klade zbog svog uticaja na brzinu specijacije i iščezavanja, svi korelisani karakteri će naginjati većoj učestalosti.



PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- DA LI POSTOJE OPŠTI TRENDОВI U EVOLUCIONOJ ISTORIJI?
- Jedini nesumnjiv primer je Cope-ovo pravilo da se veličina tela povećava tokom evolucije.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- ŠTA JE KOMPLEKSNOST?
- McShea: kompleksnost strukture je proporcionalna broju različitih tipova delova od kojih je organizam sastavljen, kao i neregularnosti njihove organizacije.
- Moguće porediti:
 - - sadržaj DNA
 - - broj različitih gena
 - - broj tipova ćelija.
- Nije utvrđen opšti trend ka povećanju kompleksnosti.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- $C_{DNA} \text{ Mammalia} > C_{DNA} \text{ Insecta}$
- $C_{DNA} \text{ Homo} < C_{DNA} \text{ Salamandra}$
- Nije bilo održivog trenda kroz vreme.
- Nekoliko velikih epizoda tokom kojih je karakteristika evoluirala od jednog nivoa ka drugom.
- Kompleksnost je i opadala (npr Mammalia, razni paraziti)
- rani Prekambrijum (Procaryota) < Kambrijum (Eucaryota); nakon toga nije zabeležen trend povećanja kompleksnosti.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- DUGOVEČNOST VRSTE
- može se tumačiti kao mera porasta adaptiranosti vrste.
- Posledica delovanja selekcije je adaptiranost populacije na aktuelno postojeće uslove, a ne na buduća okruženja;
- selekcija ne oskrbljuje vrstu “osiguranjem opstanka” na sredinske promene.
- Tokom evolucije grupe vrsta, ona ne postaje ni više ni manje “otporna” na nove sredinke promene.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- DUGOVEČNOST VRSTE
- **Hipoteza crvene kraljice** Van Valen-a:
- okruženje taksona se stalno menja zbog neprekidne evolucije drugih vrsta (kompetitora, predatora, parazita) tako da svaka vrsta "mora da trči" (tj da evoluirala) toliko brzo koliko je potrebno da bi "ostala na mestu" - opstala. Uvek postoji i relativno konstantna verovatnoća da neće uspeti.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- PROGRES = poboljšanje, uz potrebu definisanja “boljeg”.
- Mnogi biolozi, pa i Darwin, tumačili su istoriju evolucije kao veliki napredak, kroz “više” životinje” ka nastanku ljudske vrste.
- **Protagora:** “Čovek je mera svih stvari.”
- Da li u evoluciji postoji progres?

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- Evolucionni progres jeste i nastanak otrovnog aparata zvečarke, paukova mreža ili komunikacija putem električnih signala.
- “Inteligencija” je samo specijalna adaptacija na određen način života.
- Prirodna selekcija i mutacija ne poseduju mogućnost predviđanja i svrhe.

PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- Progres – usmereno kretanje ka cilju, što implicira sposobnost predviđanja.
- Da li možemo reći da je evolucionarna istorija progres u smislu unapređenja?
- Ne postoji mogućnost merenja “unapređenja”.
- Adaptivna vrednost – povećanje ovog parametra je samo relativno i u odnosu na već postojeće genotipove.



PRAVCI, TRENDОВI I PROGRES

- Ne možemo objektivno utvrditi postojanje progresa niti unapređenja u evolucionoj istoriji.