



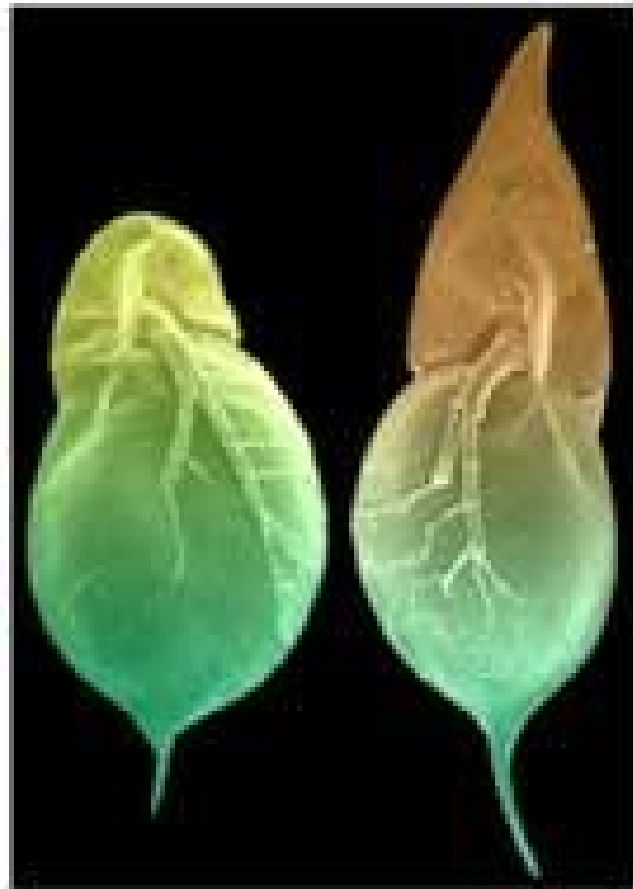
IV. EVOLUCIJA FENOTIPA – FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Prof dr Jelka Crnobrnja Isailović

FENOTIPSKA PLASTIČNOST



FENOTIPSKA PLASTIČNOST



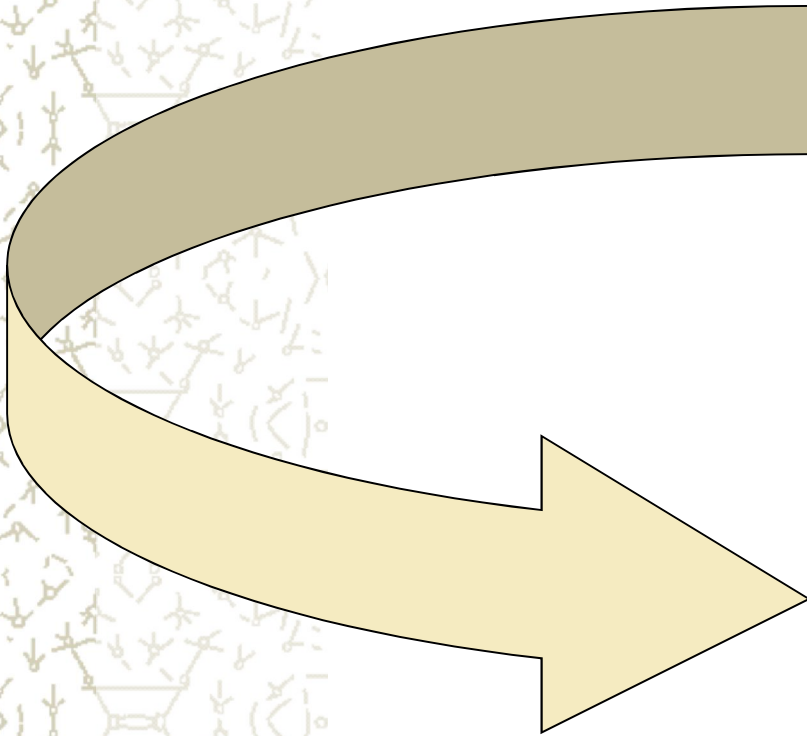
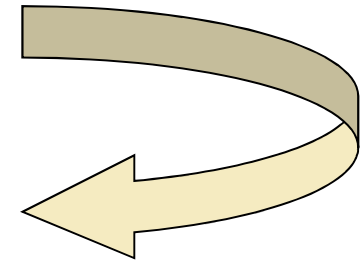
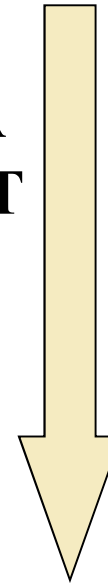
FENOTIPSKA PLASTIČNOST

EPIGENETIKA

FENOTIPSKA
PLASTIČNOST

ALOMETRIJA

FENOTIP





FENOTIPSKA PLASTIČNOST

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

=

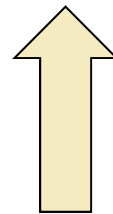
sposobnost neke osobine da se tokom razvića
menja pod uticajem različitih faktora okruženja.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

set razvojnih puteva kojima se može eksprimirati određeni genotip izložen različitim variranjima sredinskih uslova.



PRIRODNA SELEKCIJA

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

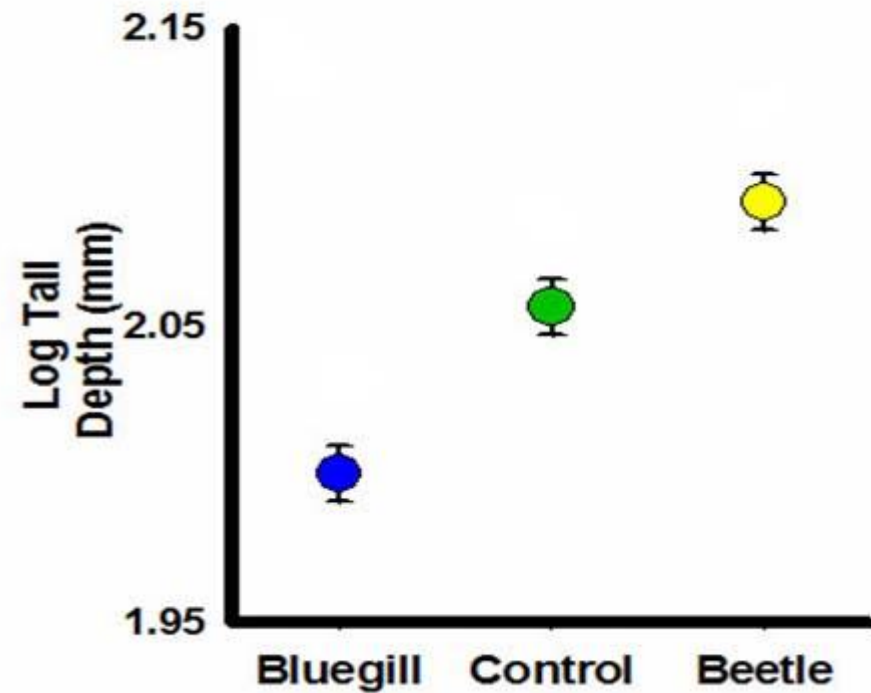


Anolis sp.

Fenotipska plastičnost za

- stopu rasta
- veličinu tela

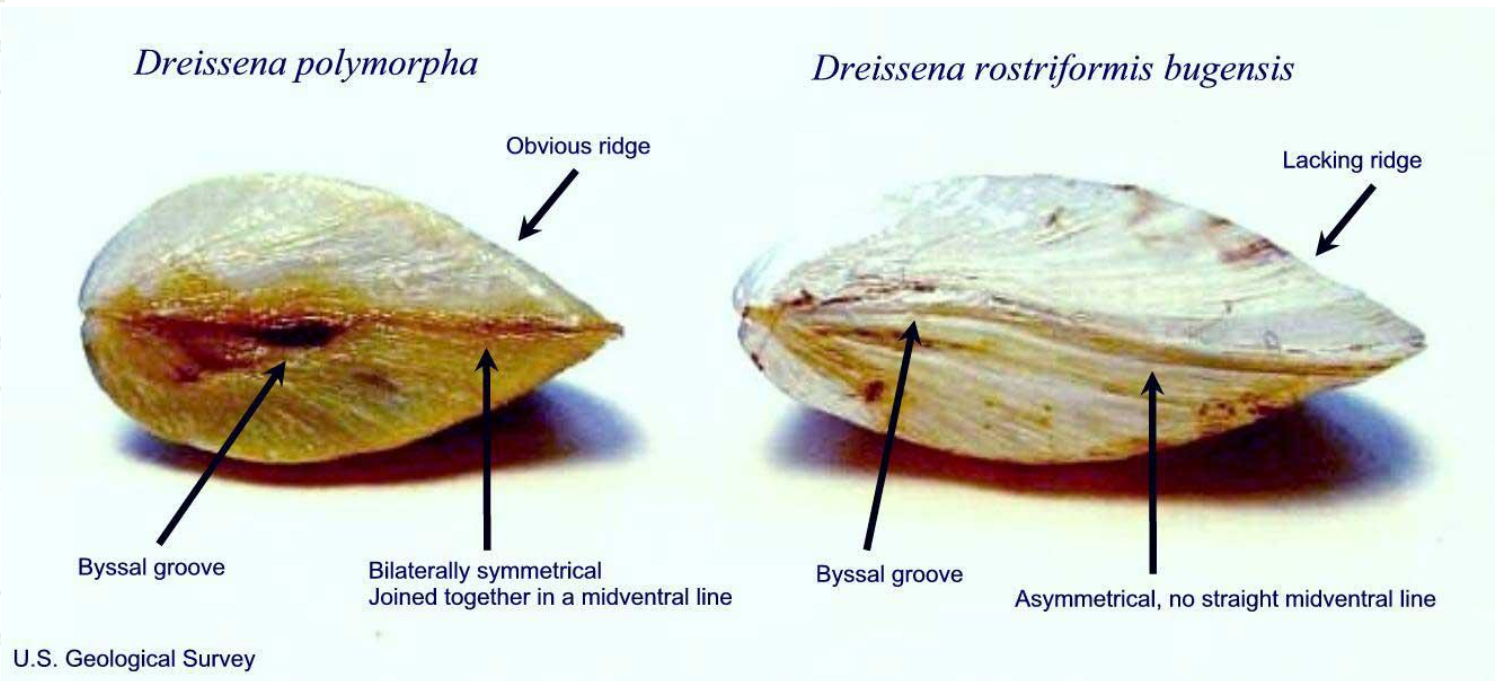
FENOTIPSKA PLASTIČNOST



U prisustvu predatorskih insekata, punoglavci razvijaju ovalne repove (gore);

U prisustvu predatorskih riba, punoglavci razvijaju tanke repove (dole).

FENOTIPSKA PLASTIČNOST



Fenotipska plastičnost za niz morfoloških osobina


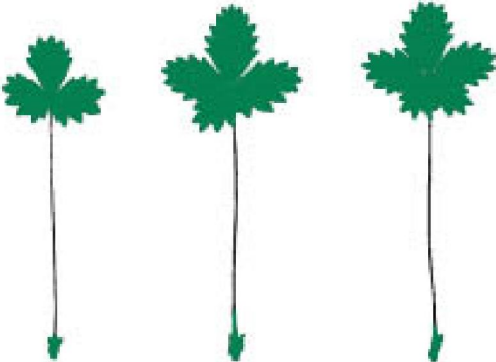

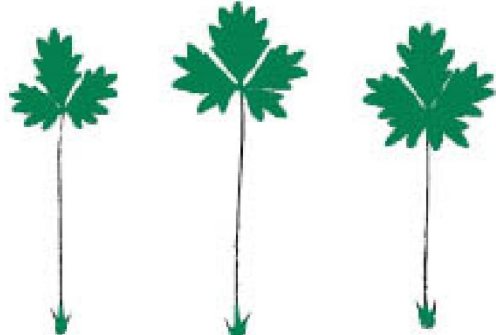

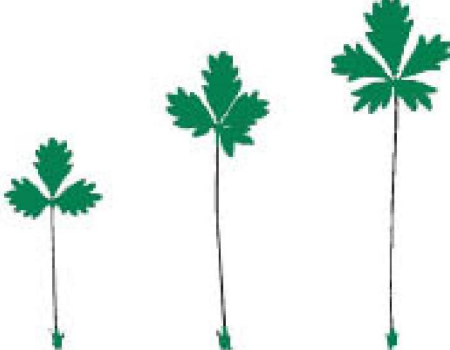
FENOTIPSKA PLASTIČNOST



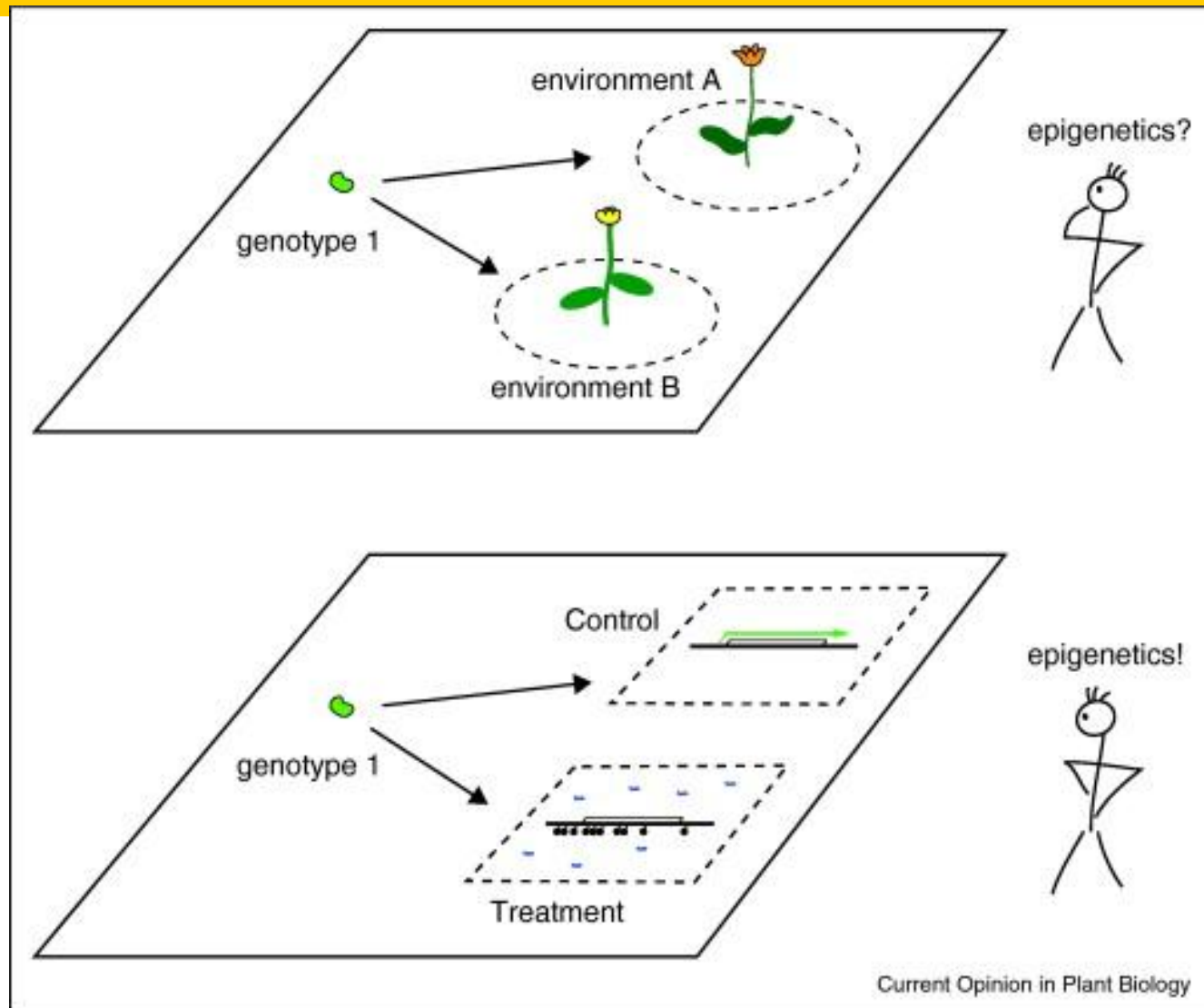
Eurycea latitans

Neke populacije imaju funkcionalne oči i pigmentaciju kože;
Populacije koje žive u tamnim staništima (pećine npr.,
nemaju razvijene oči i koža im je bez pigmenta)



	Natural habitat	After cultivation
Potentilla nivea		
Potentilla uniflora		
Potentilla hyparctica		

FENOTIPSKA PLASTIČNOST





FENOTIPSKA PLASTIČNOST

FIŠER

Aditivni i ne-aditivni efekti gena

Nezavisno delovanje gena

Epistaza je populacioni fenomen

Velike populacije

Prirodna selekcija oblikuje genetičku strukturu populacija

Evolucija se odvija dok se (aditivna) genetička varijabilnost za adaptivnu vrednost ne iscrpi.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAJT

Plejotropni i epistatički efekti gena

Koadaptirani genski kompleksi

Epistaza je individualni fenomen

Male populacije

Genetički drift i prirodna selekcija
oblikuju genetičku strukturu populacija

Povezanost lokalnih populacija omogućava trajanje evolucije



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

ULOGA OGRANIČENJA U EVOLUCIJI FENOTIPA

Kratkoročni efekti selekcije:

Postojeća genetička varijabilnost populacije



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

ULOGA OGRANIČENJA U EVOLUCIJI FENOTIPA

Dugoročni efekti selekcije:

Varijabilnost kao odraz genetičkih/epigenetičkih ograničenja
(potencijal date osobine za sopstvenu promenu)



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKA VARIJABILNOST I FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Tradicionalno:

Alternativna rešenja savladavanja variranja faktora okruženja



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKA VARIJABILNOST I FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Savremeno:

Fenotipska plastičnost kao bafer koji ublažava efekte prirodne selekcije

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE



Šlihting



Piljući



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

- 1) procesi koji menjaju fenotip tokom njegove razvojne putanje;
- 2) prepoznavanje da su različiti aspekti fenotipa korelisani jer moraju biti korelisani (fenotip predstavlja celinu koja se sastoji iz međusobno koordinisanih delova);
- 3) sposobnost genotipa da proizvodi različite fenotipove u različitim sredinama.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Geni sami po sebi (osim par izuzetaka) kao ni pojedinačni fenotipovi proizvedeni u različitim sredinama, nisu objekti na koje deluje prirodna selekcija.

Upravo kapacitet organizma da se nosi sa sredinskom nepredvidljivošću jeste ono na šta deluju selektivni pritisci u prirodi.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

NORMA REAKCIJE = skup fenotipova koje može proizvesti isti genotip kada je izložen različitim sredinskim uticajima (odnosno kada se nalazi u različitim sredinama).

Norme reakcije mogu biti ili ne biti plastične, odnosno fenotip se može menjati ili ostati nepromenjen kao odgovor na sredinsku promenu.

Norma reakcije odnosi se na specifičan oblik odnosa između životne sredine i fenotipa.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

FENOTIPSKA PLASTIČNOST = sposobnost neke osobine da se tokom razvića menja pod uticajem različitih faktora okruženja, sadrži u sebi norme reakcije.

Fenotipska plastičnost je sveobuhvatniji termin, jer se ona odnosi na opšti efekat životne sredine na ispoljavanje osobine (uključujući i odsustvo plastičnog odgovora).



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Plastični odgovori na sredinsko variranje imajo četrta svojstva:

- 1. količinu,**
- 2. obrazac (izgled),**
- 3. brzinu i**
- 4. reverzibilnost.**



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Količina plastičnosti odnosi se na jačinu odgovora na sredinsku promenu (veliki/mali odgovor).



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Obrazac plastičnosti je oblik odgovora (monotoni rast/smanjenje ili mnogo kompleksniji oblik promene).



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Brzina plastičnosti podrazumeva brzinu odgovora, kao brze fiziološke promene nasuprot sporim morfološkim.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Reverzibilnost ili povratnost plastičnosti odnosi se na kapacitet za „okidanje“ (otpočinjanje promene) alternativnih stanja, kao što je stopa fotosinteze lista reverzibilna, ali njegov oblik nije.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE

Koncept razvojne norme reakcije otelotvoruje sva ta svojstva, kao i dodatno, peto, a to je

kompetentnost razvojnog sistema da odgovori na promenu u okviru određenog vremena.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE



Arabidopsis thaliana ubrzava vreme cvetanja
pod uslovima dugog dana samo na određenim stupnjevima razvoja

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NORMA REAKCIJE



Pseudacris crucifer

FENOTIPSKA PLASTIČNOST



Dostupnost hrane utiče i na starost i na veličinu pri dostizanju metamorfoze kod punoglavaca *Pseudacris crucifer*



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

ADAPTIVNA FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Uloga fenotipske plastičnosti u adaptiranju na varirajuće okruženje često se podrazumeva sama po sebi.

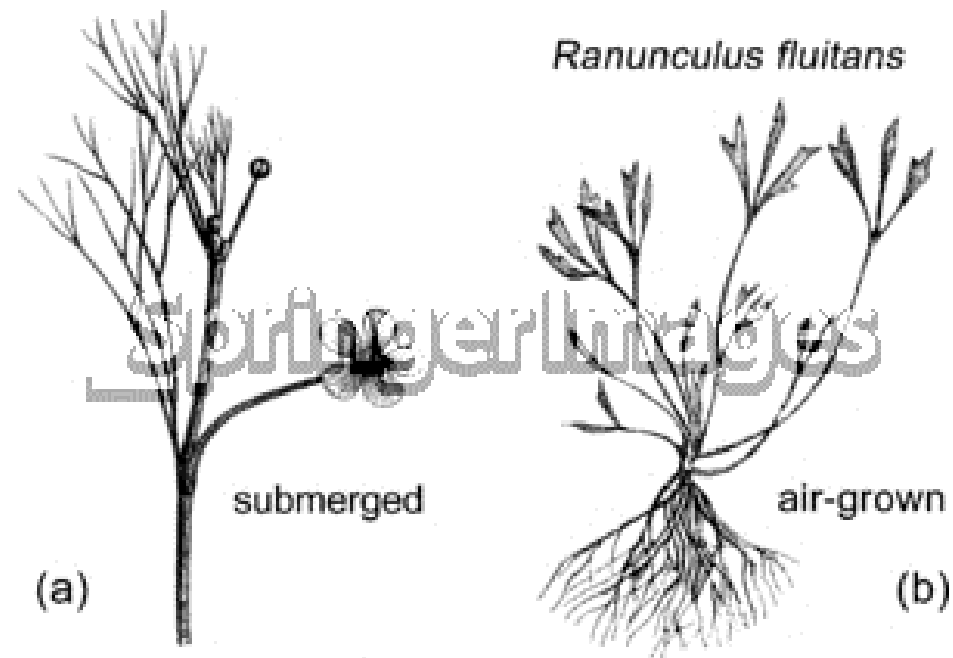
Uvek je bitno dokazati adaptivnu prednost normi reakcija ovakvih manifestacija, a ne podrazumevati ih same po sebi.

Alternativne fenotipske ekspresije često nisu dostupne za direktno poređenje, osim u slučaju klonalnih genotipova.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

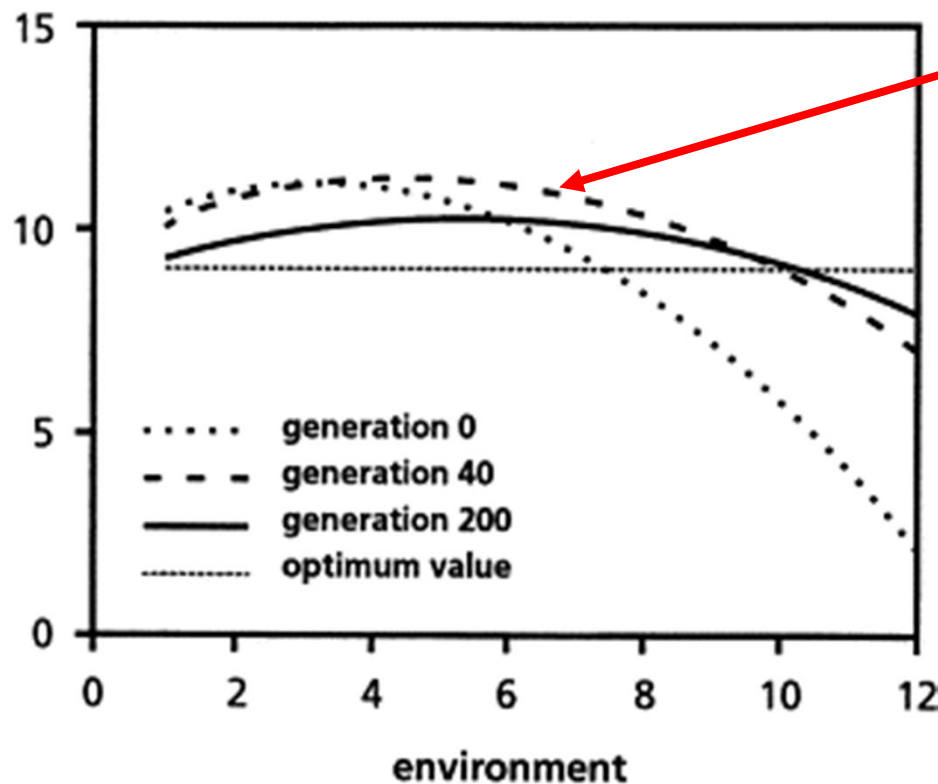
ADAPTIVNA FENOTIPSKA PLASTIČNOST

Klasičan primer adaptivne fenotipske plastičnosti je heterofilija ispoljena kod mnogih vodenih biljaka.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

SAVREMENI KONCEPT NORME REAKCIJE



a = odsečak

b = nagib

c = zakrivljenost



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

KANALISANOST I HOMEOSTAZA

Termin „**kanalisanost**“ označava ujedno i proces i proizvod (slično terminu „adaptacija“ koji može da označava istorijski proces koji rezultira adaptacijom i samu adaptaciju kao proizvod tog procesa).



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

KANALISANOST I HOMEOSTAZA

Kanališuća selekcija

je proces putem koga epigenetski sistem biva izmenjen tako da proizvodi više homeostatsku razvojnu putanju.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

KANALISANOST I HOMEOSTAZA

Jedan od rezultata kanališuće selekcije je formiranje istog fenotipa od strane više različitih genotipova.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

KANALISANOST I HOMEOSTAZA

To je rezultat selekcije
koja favorizuje modifikatore
koji ublažavaju negativne efekte mutacija
i ukupnih efekata novih mutacija;

jedinke tako „apsorbuju“ efekte mutacija
i ukupan nivo „neutralne“ genetičke varijabilnosti raste.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

18°C

25°C





FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKA ASIMILACIJA

Vodington:

Njegovi eksperimenti na *Drosophila sp* zasnivali su se na toplotnim šokovima tokom ranih larvalnih stadijuma.

Kao rezultat tretmana, muve koje su bile izložene toplotnom šoku na ranom embrionalnom stupnju, u malom procentu proizvodile su nove fenotipove, tzv „fenokopije“.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKA ASIMILACIJA

Selekcija za tako indukovane fenotipove rezultirala je mnogo većom količinom „fenokopija“, što je ukazivalo da je plastičnost ove osobine nasledljiva.

Nakon nekoliko generacija selekcije novi fenotip je eksprimiran u populaciji u odsustvu tretmana toplotnim šokom!



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA STABILNOST

Ovaj fenomen može biti objašnjen kroz svoju suprotnost tj *razvojnu nestabilnost*, koja je smatrana negativnom po adaptivnu vrednost organizma, ili grešku oko srednje vrednosti fenotipa u svakom okruženju.



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA STABILNOST

To su male varijacije prosečnog fenotipa
izazvane takođe malim i lokalizovanim
spoljašnjim sredinskim efektima
ili značajnim preokretima
unutrašnjeg epigenetskog sistema.



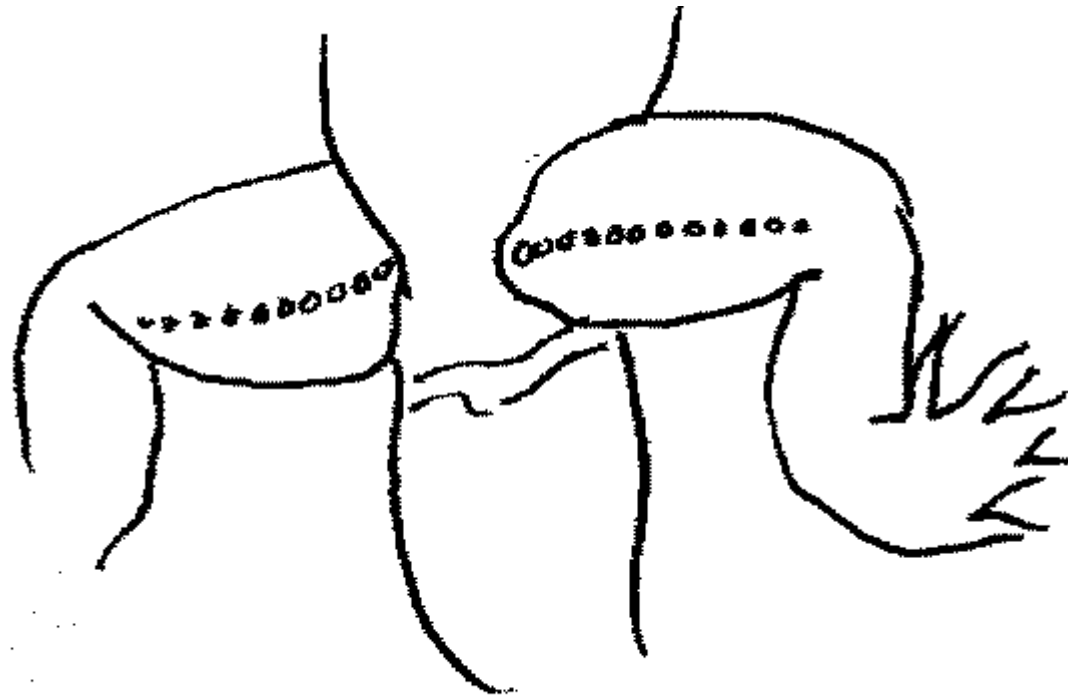
FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA STABILNOST

To su male varijacije prosečnog fenotipa
izazvane takođe malim i lokalizovanim
spoljašnjim sredinskim efektima
ili značajnim preokretima
unutrašnjeg epigenetskog sistema.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NESTABILNOST



FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NESTABILNOST





FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NESTABILNOST

Treba naglasiti da je razvojna nestabilnost/homeostaza različit koncept od koncepta fenotipske plastičnosti.

Prvi je fenomen koji se javlja unutar sredine, a drugi je promena fenotipa izazvana promenom u makro okruženju.



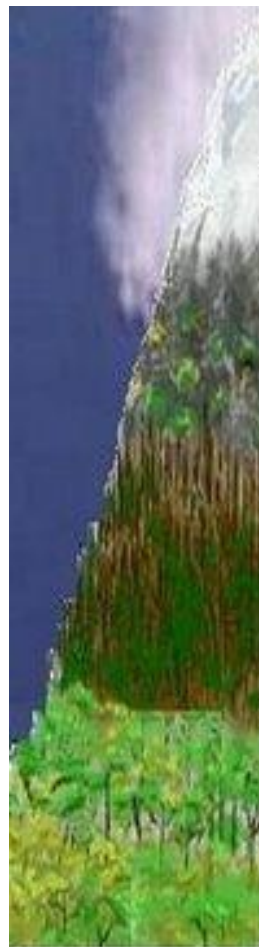
FENOTIPSKA PLASTIČNOST

RAZVOJNA NESTABILNOST

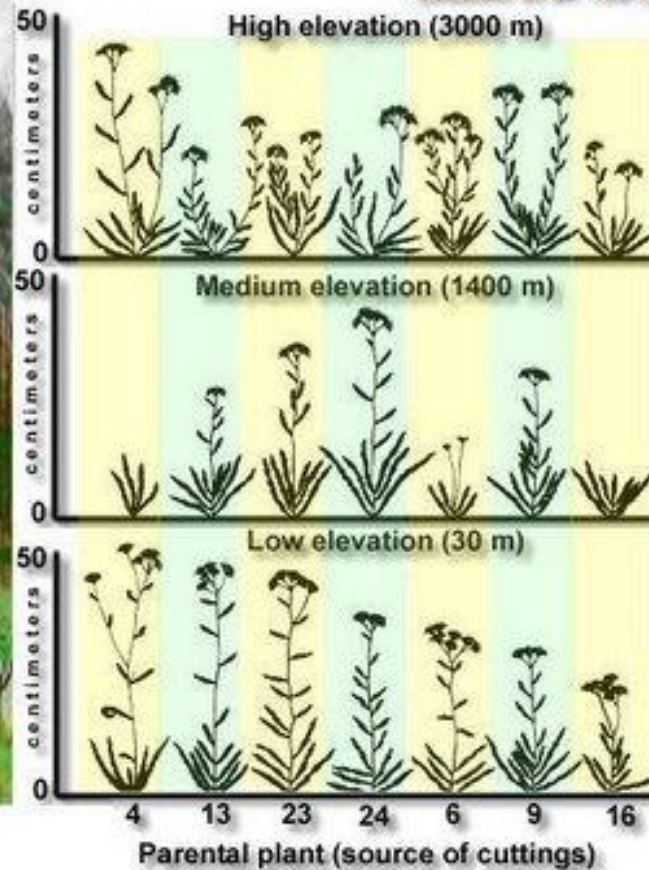
Plastičnost pripada reakcionoj normi,
dok razvojna stabilnost pripada nekoj određenoj tački u
okviru te norme reakcije.

Tendencija ka razvojnoj nestabilnosti
neće obavezno dovesti do veće plastičnosti.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST



Norms of reaction to elevation for seven different Achillea plants. A cutting from each plant was grown at low, medium and high elevations. (Suzuki et al. 1981).





FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKI POGLED NA NORMU REAKCIJE

RAZLIČITA GLEDIŠTA:

1. Plastičnost će ometati proces prirodne selekcije;
2. Plastičnost i genetička varijabilnost predstavljaju alternativna rešenja za problem sredinske heterogenosti;
3. Plastičnost je povezana sa razvojnom nestabilnošću/homozigotnošću i smanjenom heterozigotnošću jedinke;
4. Genetička varijabilnost za norme reakcije za adaptivnu vrednost pomaže održavanju genetičke varijabilnosti osobina koje nisu korelisane sa adaptivnom vrednošću.

FENOTIPSKA PLASTIČNOST

GENETIČKI POGLED NA NORMU REAKCIJE

A. Ekotipska diferencijacija

Stres

Trovanje metalom
Slab sadržaj nutrijenata

Vetar

Hladnoća
Slanost

Adaptacija

Hemijsko kompleksiranje
Bolje usvajanje
Patuljast rast
Kontrola zamrzavanja
Osmoregulacija

Primeri

Agrostis, Silene, Mimulus
Festuca ovina
Agrostris stolonifera
mnoge vrste
Enteromorpha intestinalis

B. Plastičnost

Stres

Voda
Predatorstvo
Temperatura
Hranljive materije
Podvodna sredina
Opšti stres

Plastičnost za

otvaranje stoma
proizvodnja fitoaleksina
Rast lista
Rast korena
Razviće lista
Vreme cvetanja

Primeri

Sempervivum
mnoge vrste
Lolium perenne
Agrostris stolonifera
Ranunculus flammula
Capsella bursa-pastoris