



VIII. EVOLUCIJA FORME I FUNKCIJE

Prof dr Jelka Crnobrnja Isailović



Proučavanjem morfoloških i fizioloških karakteristika taksona:

- 1. shvatamo zašto postoji BIOLOŠKA RAZNOVRSNOST;*
- 2. shvatamo mehanizme pomoću kojih organizam funkcionise;*
- 3. saznajemo koje osobine mogu biti povoljne, šta ograničava evoluciju i koji su putevi evolucione promene realniji od drugih.*

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

● *morfolologija* *spodobnost* *adaptivna vrednost*



● $r_{m,p}$ – korelacija između morfolologije i spodobnosti;

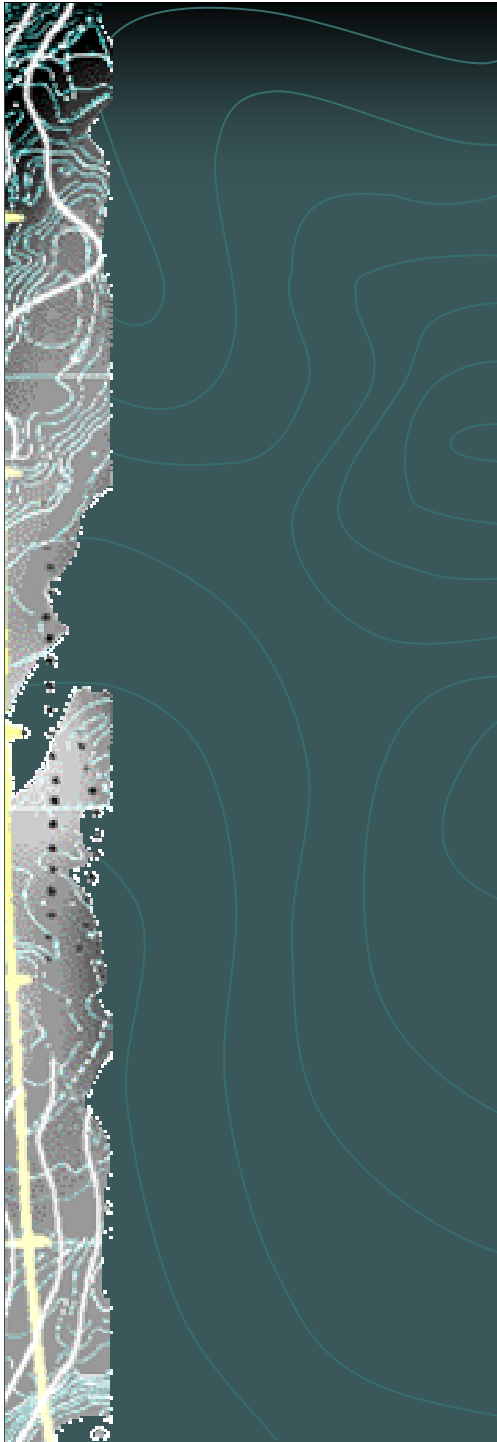
● $r_{p,f}$ – korelacija između spodobnosti i adaptivne vrednosti.

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

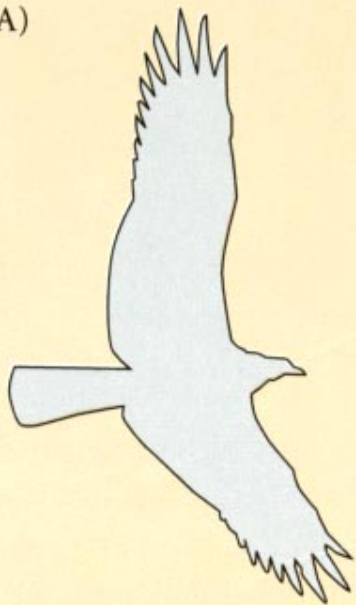
- *LET PTICA – potrebno je da krila omoguće:*
- *LIFT (PODIZANJE) – suprotno gravitaciji; vazduh brže klizi preko iskrivljene gornje površine krila nego preko ravnije donje;*
- *POTISAK – pogonska sila; duga primarna pera na krajevima krila;*
- *IZVLAČENJE – rezultat trenja između tela i vazduha i rezultat turbulencije.*

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

- *LET PTICA – cena letenja:*
- *rad potreban za održavanje ptice u vazduhu raste sa opterećenjem krila tj odnosom težine tela i površine krila.*
- *Varijabilnost oblika i veličine krila kod raznih vrsta može biti objašnjena i kao adaptacija na različite tipove leta, uz težnju minimiziranja utroška energije.*
- *Redukovanje srčanih otkucaja redukuje energetske cenu leta.*



(A)



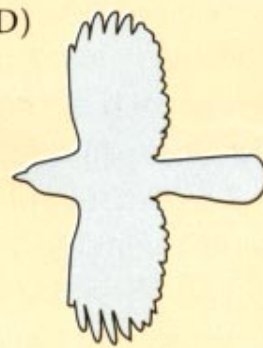
(B)



(C)



(D)



(E)



MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

• **ŽIVOTINJE U PUSTINJAMA** – *dvostruki problem: -pregrevanje;*

- prekomeran gubitak vode iz organizma;

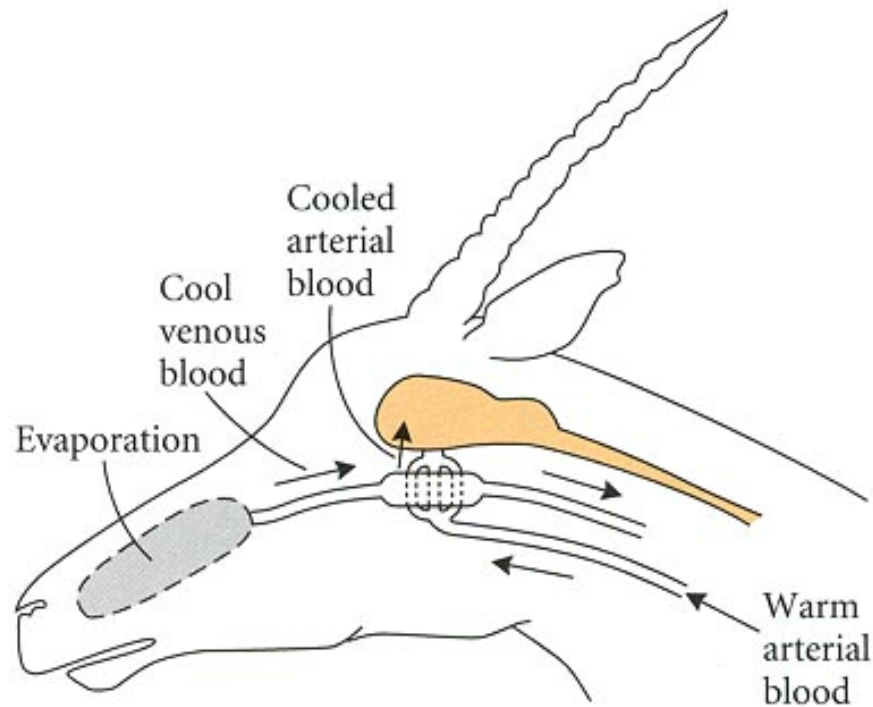
prisutna konvergentna evolucija i niz adaptivnih “rešenja” ova dva problema.

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

- **ŽIVOTINJE U PUSTINJAMA – strategije:**
- *noćna aktivnost;*
- *život u senci;*
- *tolerancija porasta telesne temperature (kamile – danju $>40^{\circ}\text{C}$; noću $<35^{\circ}\text{C}$) zbog sprečavanja odavanja vode iz organizma;*
- *telesni pokrivači – perje, krzno – snižavaju prekomerno odavanje toplote;*
- *znojenje – gubitak soli izaziva osmotski stres. Psi – dahtanje pojačava stopu respiracije i hladi mozak koji je najosetljiviji organ na toplotu.*

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

FIGURE 17.2 The countercurrent heat exchanger of a gazelle. Before reaching the brain, warm arterial blood passes in capillaries through a pool of venous blood that has been cooled in the nasal region. (After Taylor 1972.)



MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

● *BILJKE U TOPLIM I SUVIM STANIŠTIMA*

- *- izbegavanje pregrevanja oblikom i orijentacijom listova.*
- *Ograničenja i konflikt – fotosinteza zahteva transpiraciju – odavanje vode iz tela; šta u sušnim i toplim staništima?*

MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

- *BILJKE U TOPLIM I SUVIM STANIŠTIMA – opšti princip: odnos površine i zapremine.*
- *Očuvanje vode putem odbacivanja lišća tokom sušne sezone;*
- *izuzetno duboko korenje;*
- *specijalizovane ćelije za sabiranje vode na površini lista;*
- *razviće malih, debelih ili “izreckanih” listova;*
- *koncentracija stoma na naličju lista, u udubinama.*

VELIČINA TELA

- *SELEKCIJA VELIČINE – faktori:*
- *mali organizmi – kraće vreme generacije, manje potrebe za hranom, koriste skućenija staništa;*
- *veliki organizmi – više semena, jaja, uspešnost u ritualnim borbama;*
- *velike životinje imaju veće potrebe za hranom ali i veći izbor hrane;*
- *predatori selekcionišu određenu veličinu tela plena, zavisno od sopstvene veličine i tipa konzumacije hrane.*

VELIČINA TELA

- *ALOMETRIJA I IZOMETRIJA – osobina x menja se kao funkcija osobine y =*
- *ALOMETRIJSKA JEDNAČINA*
 - $y = bx^a$
- *IZOMETRIJA – a=1 i y/x=b;*
- *ALOMETRIJA - disproporcionalne promene;*
- *koeficijent alometrije a ≠ 1*
 - $\log y = \log b + a \log x$

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- **HETEROHRONIJA**
- =evolutivna promena vremena dešavanja ili brzine dešavanja razvojnih događaja.
- Značajna za morfološku evoluciju.

- **GLOBALNA** – dešava se na više karaktera istovremeno (inicijacija reprodukcije);
- **LOKALNA** – pojedinačne osobine potomaka razvijaju se u različita vremena (različiti stupnjevi) ili rastu različitom brzinom u odnosu na ostatak tela, nego što je to bio slučaj kod predaka (promena oblika karaktera).

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- **HETEROHRONIJA**
- **D'Arcy Thompson (1917): pomoću jednostavnih matematičkih transformacija izveo jedan oblik tela iz drugog.**
- **ALOMETRIJA – različita brzina rasta različitih dimenzija jednog organizma tokom njegovog razvića.**

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- HETEROHRONIJA

- ALOMETRIJA:

$$y = bx^a$$

a = koeficijent alometrije: opisuje relativnu brzinu rasta;

a = 1 nema promene izgleda;

a > 1 brži rast dela tela;

a < 1 sporiji rast dela tela;

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- HETEROHRONIJA

- **ALOMETRIJA:** $y = bx^a$

$$\log y = \log b + a \log x$$

ONTOGENETSKA ALOMETRIJA – opisuje odnos između x i y na različitim razvojnim stupnjevima organizma;

STATIČNA ALOMETRIJA – odnos između x i y različitih organizama na istom razvojnom stupnju ili u istom starosnom dobu.

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- HETEROHRONIJA

- ALOMETRIJA: $y = bx^a$

$$\log y = \log b + a \log x$$

Mnogi alometrijski odnosi su adaptivni:

količina materijala apsorbovanog kroz zid tankog creva zavisi od njegove površine – ona raste sa porastom kvadrata dužine tela.

Odnos 3/2 (L creva/Ltela) za mnoge vrste.

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- HETEROHRONIJA

- ALOMETRIJA I HETEROHRONIJA

- HETEROHRONIJA → PEDOMORFOZA
nedovoljno razvijen

- HETEROHRONIJA → PERAMORFOZA
prekomerno razvijen

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- HETEROHRONIJA
- ALOMETRIJA I HETEROHRONIJA
- 1. Izmene brzine razvića;
- 2. izmene trajanja razvića zbog promene stupnja na kojoj rast karaktera počinje;
- 3. izmene trajanja razvića zbog promene stupnja na kojoj rast karaktera prestaje.

RAZVOJNI PRINCIPI EVOLUTIVNIH PROMENA

- 3. HETEROHRONIJA
- ALOMETRIJA I HETEROHRONIJA
- PERAMORFOZA – HIPERMORFOZA (vreme završetka rasta (b) je odloženo za kasniji stupanj: $b + \Delta b$).
- PEDOMORFOZA – PROGENEZA (zaustavljanje rasta ranije: $b - \Delta b$) – patuljasta forma.
- PERAMORFOZA – UBRZAVANJE (povećanje brzine rasta karaktera –nema rekapitulacije).
- PEDOMORFOZA – NEOTENIJA (redukovana brzina rasta karaktera) –ista veličina tela kao kod pretka, ali zadržane embrionalne karakteristike.

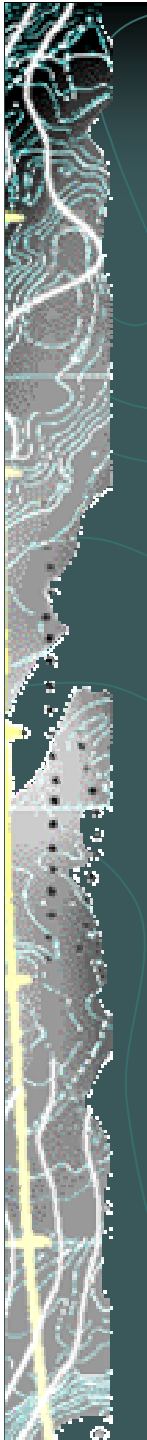


FIGURE 23.7 A diagrammatic representation of some forms of heterochrony, expressed as logarithmic plots of two structures or dimensions. The x axis might represent body size, the y axis, some character such as leg length. In each figure, the black line has a slope of 1 (isometry). Ontogenetic change in an ancestor, from age α to age β , is represented by the gray line. (A) The slope in the ancestor is > 1 , so allometry is positive. (B) Ex-

tension of growth (hypermorphosis) to the colored circle in a descendant results in an exaggerated, peramorphic, structure y . (C) Development ceases at an earlier age (progenesis), leading to a juvenile structure at maturity (paedomorphosis). (D) Acceleration of development of y leads to peramorphosis. (E) A decrease in the rate of development of y relative to x (neoteny) results in a paedomorphic condition of y .

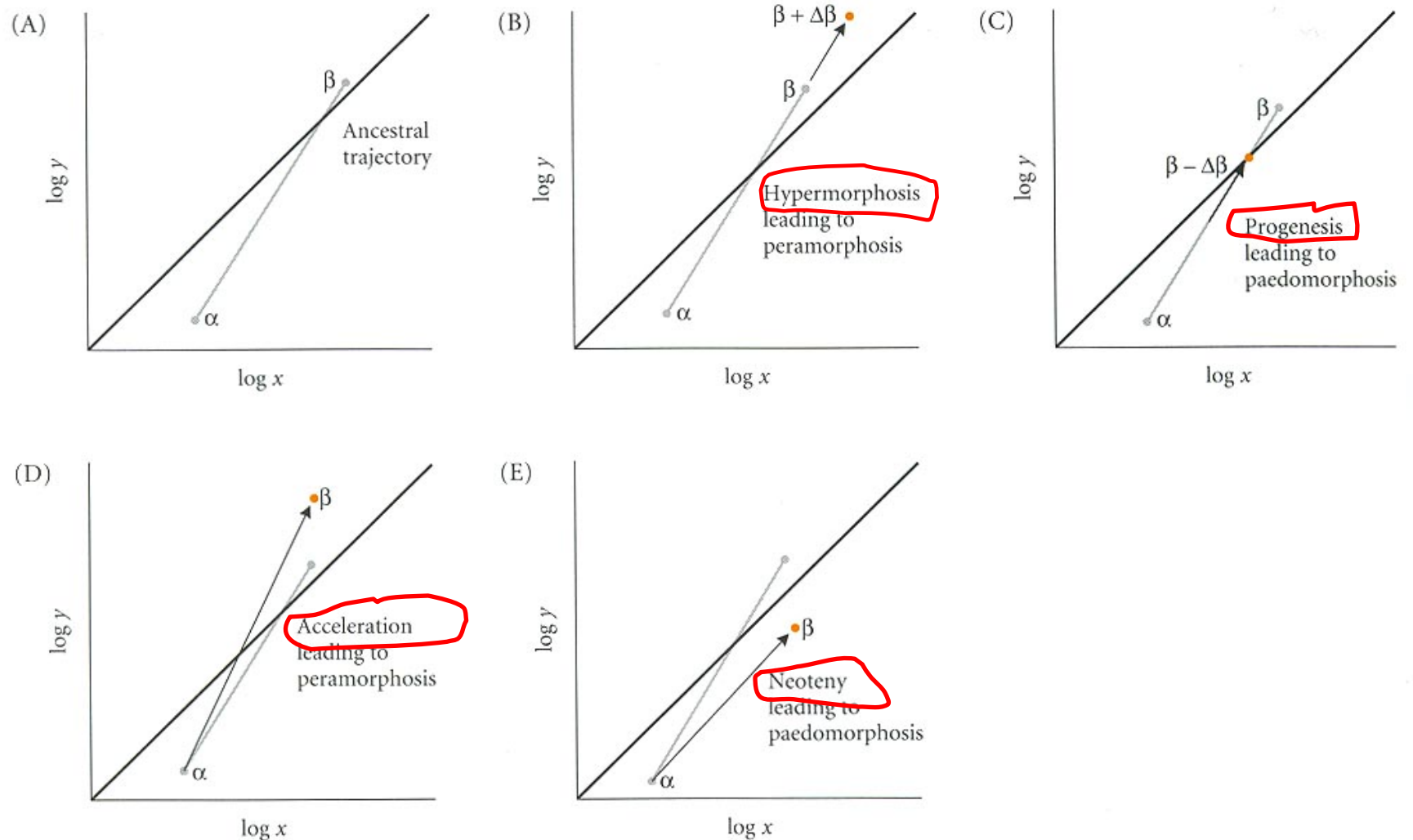
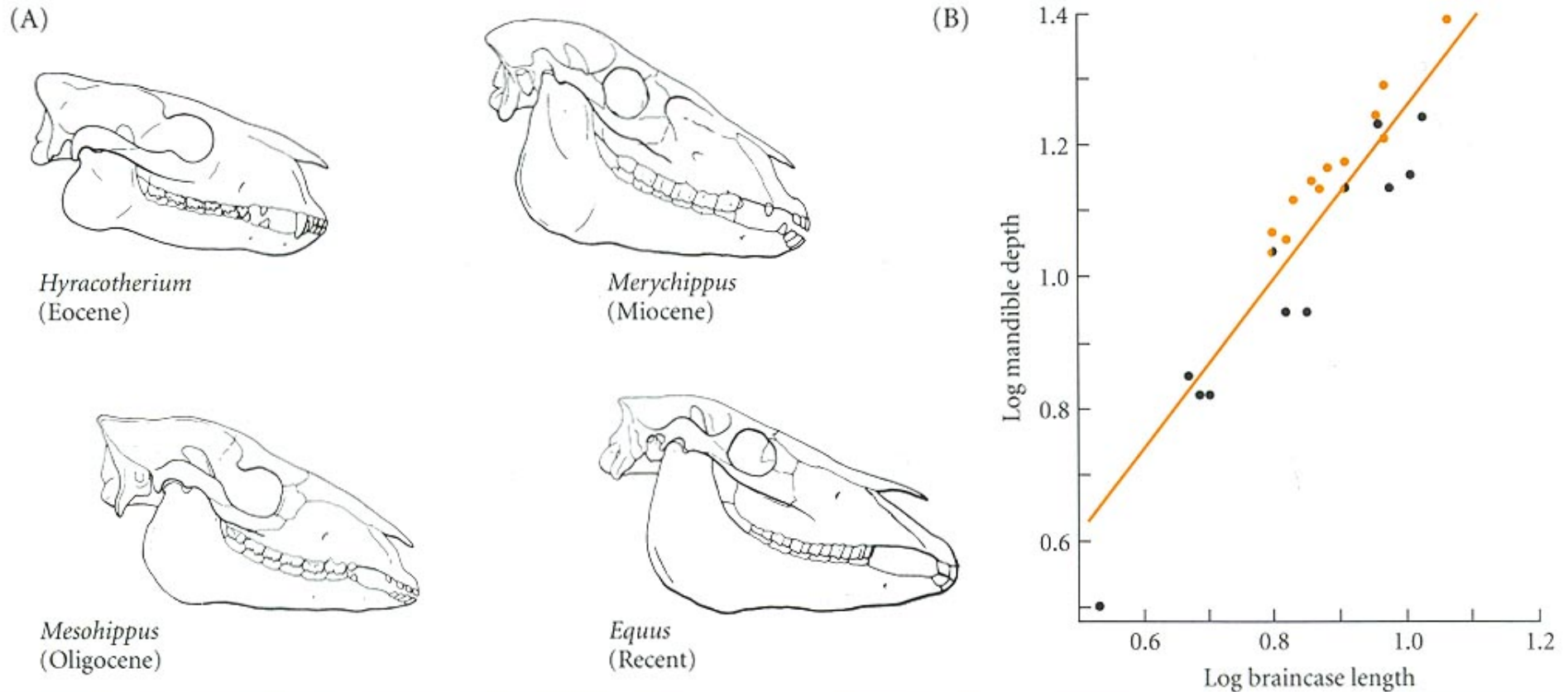


FIGURE 23.8 (A) Skulls of four equid taxa in the lineage from *Hyracotherium* to the modern horse, *Equus*. Note that the face is relatively longer and the mandible is relatively deeper in the more recent taxa, and that the posterior molars are shifted forward of the eye socket in *Merychippus* and *Equus*,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

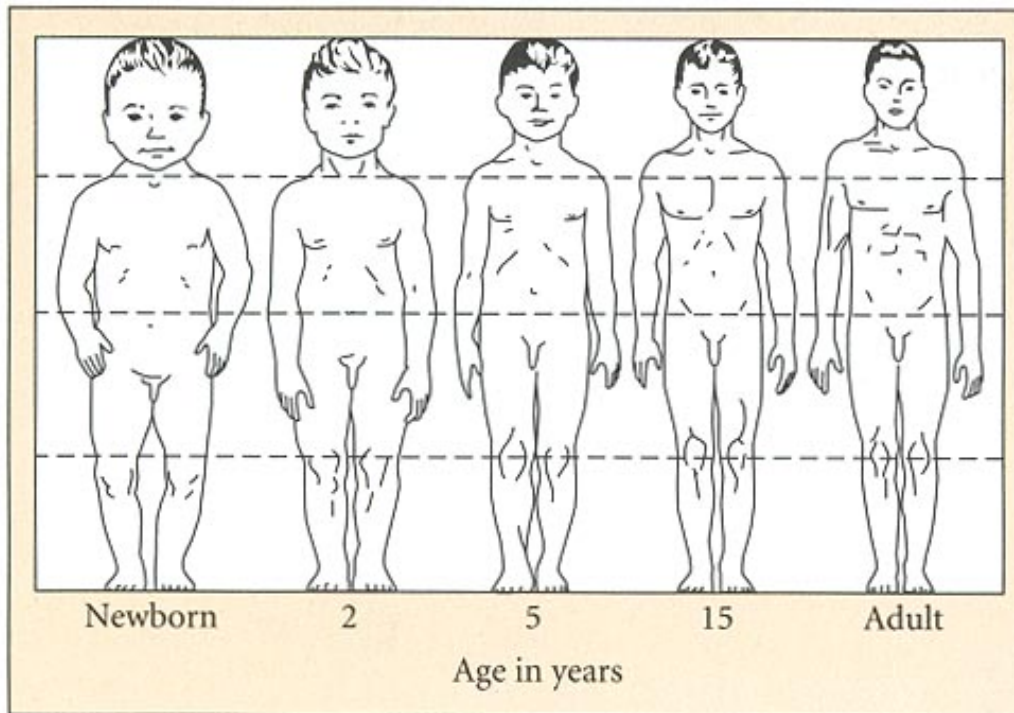
Mandible depth and braincase length (a measure of size) in various fossil horse taxa. The teeth are low-crowned in species represented by black circles, and high-crowned in those represented by colored circles. The latter species lie above the line, indicating an acceleration of development of mandible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



VELIČINA TELA

ALOMETRIJA I IZOMETRIJA

FIGURE 17.8 Allometric growth in humans. Individuals of different ages, drawn at equal heights, show proportionately less rapid growth of the head and more rapid growth of the legs than of the body as a whole. (After Sinclair 1969.)



VELIČINA TELA

ALOMETRIJA I IZOMETRIJA – veći deo morfološke evolucije može se objasniti alometrijskim odnosima između dimenzija organizma – promenom oblika.

Alometrija je bitna pri analizi adaptacija. Promene veličine tela su praćene promenama svih osobina korelisanih sa veličinom tela.

VELIČINA TELA

- *ALOMETRIJA I ADAPTACIJA - alometrijski odnosi između raznih karakteristika organizma i njegove telesne mase su često posledice adaptacije.*
- *Strukture koje čine mehaničke podupirače organizma moraju menjati oblik neproporcionalno (ili biti izgrađene od čvršćeg materijala) ako dođe do drastičnog povećanja telesne mase.*
- *Kosti teških kičmenjaka su mnogo deblje u odnosu na dužinu nego homologe kosti sitnijih sisara.*

VELIČINA TELA

- *ALOMETRIJA I ADAPTACIJA – odnos između fiziološke promenljive i veličine tela – kriva stope bazalnog metabolizma kod sisara.*
- *Konzumirana energija P raste sa porastom telesne mase m kao*
 - $P = 70m^{0.75}$
- *Težinski – specifična stopa metabolizma P^**
- *opada kod povećanja mase:*
 - $P^* \approx m^{-0.25}$

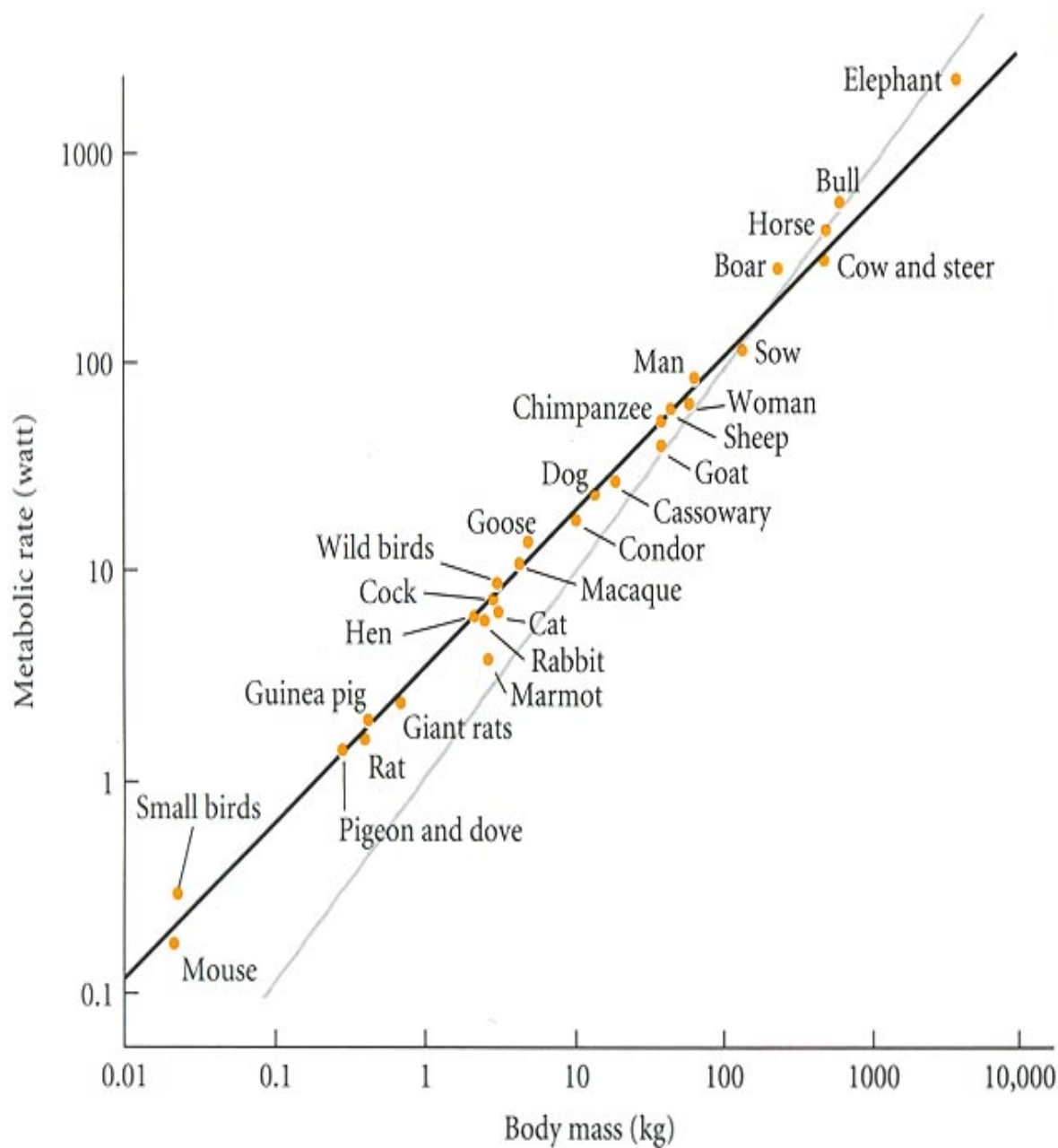


FIGURE 17.12 A log-log plot of the total metabolic rate of some mammals and birds in relation to body mass. The gray line represents a slope of 1, showing that smaller animals have higher metabolic rates, relative to body mass, than larger animals. (From Schmidt-Nielsen 1984.)

VELIČINA TELA

● *VELIČINA TELA I ISKORIŠĆAVANJE RESURSA*

- *Optimalni plen za određenu vrstu određen je i njenom veličinom, pošto veličina tela utiče i na potrebnu količinu hrane i na veličinu struktura koje “obrađuju” hranu.*
- *Razlike u veličini tela najčešće omogućavaju koegzistenciju dve vrste.*

VELIČINA TELA

● OGRANIČENJA POVEZANA SA VELIČINOM TELA

- *ograničenje fekunditeta – broj jaja;*
- *skelet ne može nezavisno od mase tela da evoluiru u smislu promene veličine i forme;*
- *funkcionalni odnosi mogu ograničavati porast veličine tela na pr. insekti – O_2 i CO_2 difunduju kroz traheje – stopa difuzije možda ograničava maksimalnu potencijalnu veličinu insekta .*
- *Kopnena životinja veličine plavog kita ne bi mogla opstati na suvom.*

VELIČINA TELA

● OGRANIČENJA POVEZANA SA VELIČINOM TELA

- *Bilo koja od osobina korelisanih sa veličinom tela može delovati kao faktor prirodne selekcije koji utiče na evoluciju same veličine tela.*

ADAPTACIJA I OGRANIČENJE

- **OPTIMALNI DIZAJN I OGRANIČENJA**
- *optimalno dizajnirani organizmi trebalo bi da budu*
 - *besmrtni;*
 - *beskonačno velikog fekunditeta;*
 - *adaptirani da žive svugde;*
 - *adaptirani da rade svašta.*

ADAPTACIJA I OGRANIČENJE

- **OPTIMALNI DIZAJN I OGRANIČENJA**
- *najčešća ograničenja podrazumevaju PRINCIP ALOKACIJE:*
- *energija ili neki drugi ograničavajući faktor vodi ka uzajamnom ograničavanju između dvaju ili više funkcija, aktivnosti ili struktura.*
- Mehanička ograničenja utiču na evoluciju krila kod ptica.

ADAPTACIJA I OGRANIČENJE

- *EVOLUTIVNI GUBITAK BESKORISNIH STRUKTURA – princip ekonomičnosti dizajna. To je generalno tačno (paraziti i pećinske vrste).*
- *Redukcija i gubitak strukture:*
 - *1. skupo održavanje;*
 - *2. štetno;*
 - *3. negativno korelisana sa drugim strukturama;*
 - *4. selektivno neutralna, a degenerativne mutacije fiksirane putem genetičkog drifta.*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

- *-Pomoću kojih mehanizama se vrste adaptiraju na ekstremne sredinske uslove?*
- *-Kako individualni organizmi trpe sredinsko variranje?*
- *-Da li postoji granica opsega stanja na koje se vrsta može adaptirati?*
- *- Da li granice tolerancije ograničavaju ekološko i geografsko rasprostranjenje vrste?*
- *-Šta sprečava vrstu da se nadalje adaptira i beskonačno širi areal?*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

● ODGOVORI NA STRES

- *Hoffmann & Parsons (1991): "Stres je sredinski faktor koji izaziva promenu u biološkom sistemu koja je potencijalno opasna i može da smanji adaptivnu vrednost".*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

- *ODGOVORI NA STRES - životinje:*
- *1. promene u ponašanju;*
- *2. hormonski modulirane biohemijske i fiziološke promene;*
- *3. Sporije, dugtrajne promene fizioloških funkcija (aklimacije);*
- *4. Ponekad, razvojne promene na morfološkom nivou;*
- *5. genetičke promene na nivou populacije zbog razlika u preživljavanju i stopi reprodukcije između genotipova, a prouzrokovane stresom.*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

- *ADAPTACIJA NA PROMENLJIVE SREDINE*
- *Koliko širina tolerancije može da evoluirati?*
- *Onoliko koliko “omogućava” prisutna genetička varijabilnost i odsustvo uzajamnog ograničavanja između fizioloških funkcija na različitim temperaturama.*
- *OPŠTI OTPOR STRESU – razvija se adaptacija na oba ekstremna stanja sredinskog faktora, ali po ceni niže maksimalne sposobnosti.*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

- **STUDIJE PRIVIKAVANJA**
- *Fiziološke karakteristike jedinki adaptiranih na visoke i adaptiranih na niske temperature često su različite i nekompatibilne.*
- *Izoenzimi – različite varijante optimalno funkcionišu kod životinja aklimatizovanih na različite temperature.*

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

● *KOMPARATIVNE STUDIJE*

● *Vrste iz relativno konstantnih temperaturnih okruženja imaju niži kapacitet za termalnu aklimaciju nego vrste koje žive u promenljivim sredinama.*

● **Notothenoidae – Antarktik**

● **(-1.4°C do -1.15°C, sa tolerancijom do +6°C)**

EVOLUCIJA TOLERANCIJE

● *KOMPARATIVNE STUDIJE*

- *Ako ne postoji uzajamno ograničavanje između biološke sposobnosti na visokim i niskim temperaturama, zašto su vrste adaptirane na niske temperature netolerantne prema visokim temperaturama i obrnuto?*
- *Gubitak mogućnosti adaptacije tokom evolucije može biti pripisan nepoznatim faktorima prirodne selekcije ili genetičkom driftu.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Biotički faktori – interspecijska kompeticija;*
- *- predatorstvo;*
- *Abiotički faktori – temperatura;*
- *- dostupnost vode.*

- *Evolucionni problem:*
- *zašto već adaptirana vrsta ne može “pomeriti” granice tolerancije i lagano širiti areal?*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Šta ograničava stepen adaptivne evolucije?*
- *1. Hipoteza gubitka genetičke varijabilnosti za toleranciju na fiziološki stres.*
- *- Generalno, populacije pokazuju genetičku varijabilnost za toleranciju na pojedinačne stresove.*
- *Kompleksni stresovi (otpornost na teške metale, smrzavanje) – moguć gubitak genetičkog potencijala.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Šta ograničava stepen adaptivne evolucije?*
- *2. Hipoteza nemogućnosti povezivanja genetičkih varijanti za mnoge karakteristike, što je potrebno prilikom kolonizacije novih staništa van granica areala za koju su neophodne brojne adaptivne promene.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Šta ograničava stepen adaptivne evolucije?*
- *3. Hipoteza postojanja uzajamnih ograničenja između adaptacije na uslove unutar i izvan granice areala. Moguće ako postoji protok gena sa populacijama iz centra areala, a geni su i dalje subjekt selekcije u staroj sredini.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Šta ograničava stepen adaptivne evolucije?*
- *4. Hipoteza raskidanja adaptivnih kombinacija gena u interakciji. Protok gena iz centralnih u periferne populacije sprečava dalju adaptaciju na nove uslove i često je nestajanje i rekolonizacija perifernih populacija jedinkama iz centra areala vrste.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

- *Šansa periferne populacije da se adaptira na nove uslove:*
- *-izolacija;*
- *-partenogeneza;*
- *-evolucija reproduktivne izolacije.*

ŠTA OGRANIČAVA AREAL VRSTE ?

Partenogenetske i poliploidne vrste često naseljavaju stresna staništa.

- *Mayr – širenje areala vrste kroz specijaciju – mnoge široko rasprostranjene vrste “opkoljene” su lokalizovanim susednim “satelitskim” vrstama.*