



IX. EVOLUCIJA INTERAKCIJA IZMEĐU VRSTA

Prof dr Jelka Crnobrnja Isailović

- 
- ✿ Mnoge karakteristike vrste predstavljaju adaptacije na interakcije sa drugim vrstama.
 - ✿ Adaptacija na druge vrste doprinosi diverzifikaciji određenih evolutivnih linija i može imati važnu ulogu u povećanju diverziteta tokom evolutivnog vremena.
 - ✿ Evolutivni odgovori vrsta jednih na druge imaju značajne ekološke posledice, utičući, između ostalog, i na strukturu zajednica.

TIPOVI INTERAKCIJA



RESURSI (+)



KONKURENTI (-)



NEPRIJATELJI (-)

KOMENSALI (0)

TIPOVI INTERAKCIJA

- ★ EVOLUCIONI EFEKAT INTERAKCIJE zavisi od njenog efekta na pojedinačne organizme.
- ★ Ekološki gledano, interakcije se klasifikuju po svom efektu na rast populacije svake od interagujućih vrsta.





TIPOVI INTERAKCIJA

Dve vrste mogu biti povezane putem nekoliko vidova interakcija.

Priroda i jačina interakcije mogu varirati između jedinki i populacija, zavisno od:

- sredinskih uslova;**
- genotipa;**
- starosti itd.**

**PREDATORI: predatori, paraziti, parazitoidi, herbivori;
MUTUALISTI i SIMBIONTI**



KOEVOLUCIJA

**RECIPROČNA GENETIČKA PROMENA VRSTA
KOJE SU U INTERAKCIJI ZBOG DELOVANJA
PRIRODNE SELEKCIJE PROUZROKOVANE
UPRAVO TIM INTERAKCIJAMA.**

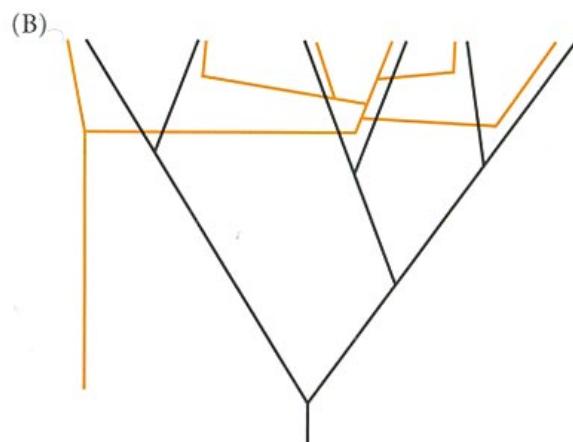
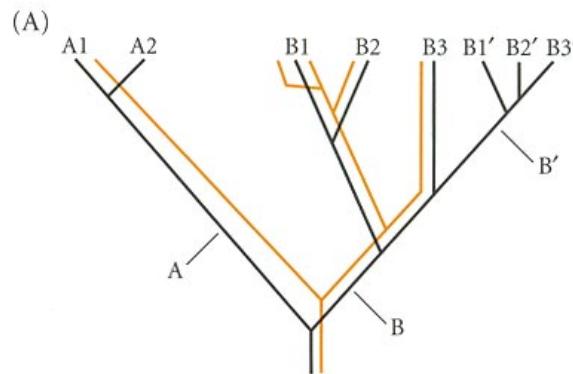


KOEVOLUCIJA -koncepti-

Koevolucija kao proces recipročnog adaptivnog odgovora:

- ✿ 1. Specifična koevolucija: “trka u naoružanju”;
- ✿ 2. Difuzna koevolucija: skupova ekološki sličnih vrsta;
- ✿ 3. “Pobegni - i - proširi se” koevolucija
- ✿ 4. Kospecijacija (prouzrokovana interakcijom)

FIGURE 18.2 Congruent and incongruent phylogenies of hosts (black lines) and host-specific parasites or mutualists (colored lines). Each parasite lineage is specialized on the host with which it is closely associated in the diagrams. (A) Largely congruent phylogenies are due to several instances of concordant speciation, which may be due to the parasite-host interaction (cospeciation) or not. Host lineage B' is free of parasites, perhaps due to the evolution of a new defense or to its invasion of a new geographic region, unaccompanied by its parasite. (B) Discordant phylogenies of interacting species. The parasite lineage, derived from one associated with an entirely different host, “colonized” the host clade and diversified after the host clade had diversified (see the diagram of “escape-and-radiate coevolution” in Figure 18.1). (After Mitter et al. 1991.)





FILOGENETSKE PERSPEKTIVE ASOCIJACIJA VRSTA

- * Asocijacije parazita i domaćina mogu nastati na sledeće načine:
- * 1. neprekinuta asocijacija sa divergencijom – moguća kod parazita direktno prenetih sa jedinke na jedinku (roditelj – potomak);
- * 2. kolonizacija (promena domaćina).



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

PARAZIT – DOMAĆIN

PREDATOR – PLEN

HERBIVORNI ORGANIZMI I VRSTE DOMAĆINI



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

Pravci:

1. Kontinuirana “trka u naoružanju”;
2. stabilna genetička ravnoteža, monomorfna ili polimorfna;
3. kontinuirani ciklusi (ili nepravilne fluktuacije) genetičkih kompozicija obeju vrsta;
4. nestanak jedne ili obe vrste.



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE -TEORIJA-

**plen – evolucija osobina koje omogućavaju
otpor ili odbranu;**

**predator – evolucija osobina koje omogućavaju
prevazilaženje adaptacija plena.**

**Krajnji rezultat zavisi od “cene” koštanja
evolucije tih osobina (energetski trošak;
smanjenje AV na neki drugi način...)**



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-MODEL “GEN ZA GEN”-

nekoliko lokusa:

Domaćin: R-alel – otpornost na parazita tj na produkte V-alela.

Parazit: v-alel – mogućnost napada i oštećenja domaćina koji nosi R alel.

	RR	Rr	rr
VV	-	-	+
Vv	-	-	+
vv	+	+	+

KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-MODEL “GEN ZA GEN”-

$v_i \rightarrow R_i \rightarrow$ jer ima energetsku
cenu.

Zato $R_t \rightarrow$, jer reaguje na v_i .

Selekcija potom favorizuje v_t alel, koji je
otporan na R_t .

Selekcija je zavisna od učestalosti, jer AV
svakog genotipa jedne zavisi od
učestalosti alela druge vrste.



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-CENA ADAPTACIJE-

- a) EKONOMSKA CENA (energija&materijal tj “preusmeravanje karaktera”);
 - a) CENA SPECIJALIZACIJE (inkompatibilnost adaptacija na nekoliko predatora);
 - a) stabilizaciona selekcija preovladava u interakcijama koje obuhvataju mnogo vrsta;
-  koevolucija dostiže ravnotežno stanje



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-PRIMER-

- a - različiti genotipovi – različiti fenotipovi jaja - specifični domaćini.
- a Domaćini “prepoznaju” jaja;
- a Postoji “vreme zadržavanja” u koevoluciji.

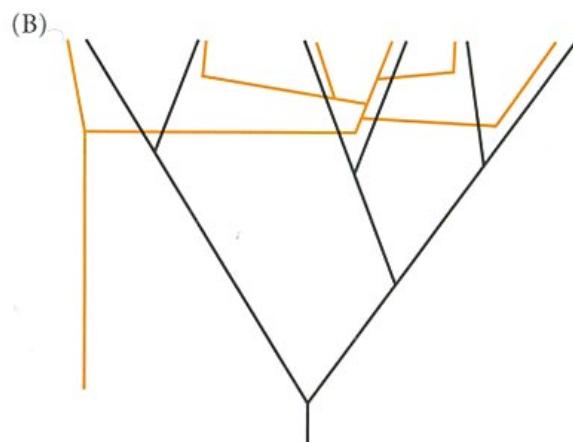
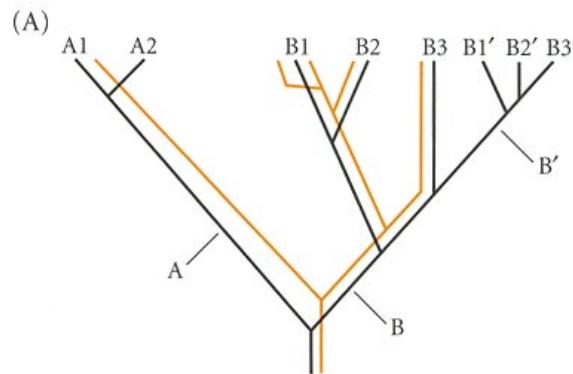


KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-PRIMER-

- a t1 Parazitiranje na novom domaćinu koji ne prepoznaće podmetnuta jaja;
- a t2 Prepoznavanje evoluira u populaciji domaćina;
- a t3 pojavljuje se genotip koji proizvodi jaja slična domaćinskoj vrsti i širi se;
- a t4 u populaciji domaćina razvija se prepoznavanje "mimetičkih" jaja;
- a t5 populacija parazitske vrste odabira novog domaćina.

FIGURE 18.2 Congruent and incongruent phylogenies of hosts (black lines) and host-specific parasites or mutualists (colored lines). Each parasite lineage is specialized on the host with which it is closely associated in the diagrams. (A) Largely congruent phylogenies are due to several instances of concordant speciation, which may be due to the parasite-host interaction (cospeciation) or not. Host lineage B' is free of parasites, perhaps due to the evolution of a new defense or to its invasion of a new geographic region, unaccompanied by its parasite. (B) Discordant phylogenies of interacting species. The parasite lineage, derived from one associated with an entirely different host, “colonized” the host clade and diversified after the host clade had diversified (see the diagram of “escape-and-radiate coevolution” in Figure 18.1). (After Mitter et al. 1991.)





KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE -HERBIVORI I BILJKE-

- a Adaptacije biljaka: bodlje, "dlake", odbrambena hemijska jedinjenja (Pae⁺P Ÿ⁻ – derivati salicilne kiseline);
- a Adaptacije herbivora: tolerancija & prepoznavanje domaćina;
- a Koncentrisanje jedinjenja u najranjivijim delovima biljke.

KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE

-HERBIVORI I BILJKE-

a siromašni resursi (svetlo, min. materije)

a sporije obnavljanje delova biljke

a veće ulaganje energije u sintezu odbrambenih jedinjenja.



KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE -HERBIVORI I BILJKE-

- a) Srodne vrste insekata hrane se srodnim vrstama biljaka;
- a) biljke često razvijaju odbrambene mehanizme protiv većeg broja vrsta herbivora – neselektivne.



INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

VERTIKALNO PRENOŠENJE – sa roditelja na potomstvo.

HORIZONTALNO PRENOŠENJE – između domaćina unutar populacije, putem spoljašnjih faktora, kontakta domaćina, ili vrsta vektora (KOMARCI U SLUČAJU MALARIIJE)



INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

PARAZITI

AVIRULENTNI (neznatno
smanjenje AV)

VIRULENTNI (smanjenje
sposobnosti
preživljavanja i
razmnožavanja).

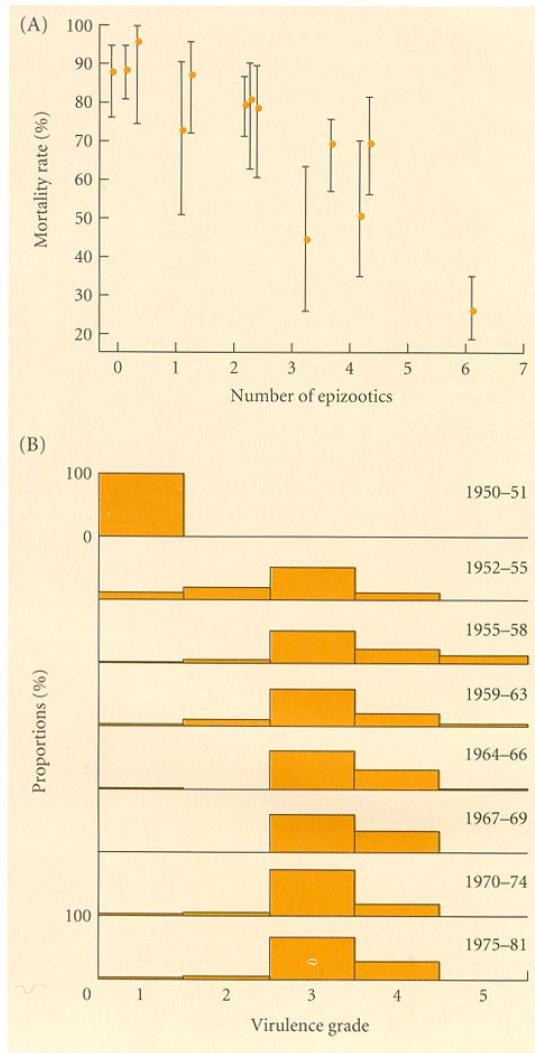


INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

Nivo virulencije zavisi od evolucije parazita i domaćina.

- èPE- a **virus**
E ÆyŽEøa`ìÝyìÊkyìøàÝ

FIGURE 18.11 Coevolution in rabbits and myxoma virus after the virus was introduced into the rabbit population in Australia. (A) Mortality in field-collected rabbits challenged with a standard virus strain declined as the wild population experienced more epizootics (epidemics during which the virus killed many rabbits). That is, average resistance increased after successive episodes of strong natural selection. (B) Virus samples from the wild, tested on a standard rabbit stock, were graded from high (1) to low (5) virulence. Average virulence decreased over time, but stabilized at an intermediate level. (A after Fenner and Ratcliffe 1965; B after May and Anderson 1983a.)





INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

TEORIJA EVOLUCIJE VIRULENCIJE

postaje benigan ili čak koristan;

PARAZIT postaje umereno virulentan;

postaje visoko virulentan.

Biološke osobine virusa i ekološke okolnosti.



INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

TEORIJA EVOLUCIJE VIRULENCIJE

$$R_0 = bN/(v+d+r)$$

R_0 = neto stopa reprodukcije parazita (nove infekcije);
 b = verovatnoća infekcije svakog domaćina od strane potomstva;

N = broj domaćina dostupnih potomstvu;

v = stopa smrtnosti domaćina zbog (zlo)upotrebe;

d = stopa smrtnosti domaćina iz drugih razloga;

r = stopa oporavka & razvitka imuniteta domaćina.



INFEKTIVNE BOLESTI I EVOLUCIJA VIRULENCIJE PARAZITA

TEORIJA EVOLUCIJE VIRULENCIJE

HORIZONTALNI PRENOS: $R_0 \sim$ broj potomaka virusa, ali ne zavisi od reproduktivnog uspeha roditeljskog domaćina. **b&v** direktno korelisani. **Virulencija raste.**

VERTIKALNI PRENOS: direktno ih “nasleđuje” potomstvo domaćina; **b** zavisi od reproduktivnog uspeha domaćina. **Virulencija tokom vremena opada.**

A. VERTIKALNA TRANSMISIJA



virulencija parazita

B. HORIZONTALNA TRANSMISIJA

novoinficiirani
po prvobitnom
domaćinu



virulencija parazita



MUTUALIZMI

**Jedinke svake vrste mutualiste povećavaju svoju
AV interakcijom.**

**Asocijacije privremene, osim u slučaju
SIMBIOZE.**



MUTUALIZMI

Darwin: “Nađite primer gde je vrsta modifikovana samo zbog dobrobiti druge vrste – takvo nešto ne može nastati procesom prirodne selekcije.”

Korist koju svaka vrsta ima, po cenu ulaganja energije ili reprodukcije, veća je od “cene” koju vrsta “plaća” za tu korist.

Neki odnosi mutualizma nastaju iz prvobitnih parazit-domaćin interakcija.



MUTUALIZMI -konflikt i stabilnost-

Selekcija će uvek favorizovati zaštitne mehanizme kod jedne ili obe vrste koji sprečavaju prekomerno iskorišćavanje.

Da li selekcija favorizuje ograničenja?

Dugoročne asocijacije ili vertikalna transmisija – ograničenja;

povremene asocijacije i horizontalna transmisija – povećanje efikasnosti tj VARANJE –iskorišćavanje bez uzvraćanja.



MUTUALIZMI -konflikt i stabilnost-

U interakciju može stupiti treća vrsta, koja će istisnuti jednu od prve dve kompeticijom.

Evolucija varanja ili prekomernog iskorišćavanja može dovesti do nestanka obe vrste.

Varanje je uobičajeno kod pčela oprašivača koje koriste otvor na osnovi krunice blizu nektara i tako ne prolaze pored polnih organa biljke.



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

Kompetitori evoluiraju u pravcu smanjenja intenziteta kompeticije.

Rezultat: povećanje razlika u korišćenju resursa i osobinama povezanim sa korišćenjem resursa u SINTOPNIM u odnosu na ALOTOPNE populacije - **POMERANJE KARAKTERA.**

Izolovanost populacije (odsustvo kompetitora) dovodi do **EKOLOŠKOG OSLOBAĐANJA.**



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

**Kompeticija sa konspecifičnim jedinkama
sa jedinkama drugih vrsta;**

Adaptivna vrednost fenotipa zavisi od:

- 1. efikasnosti korišćenja svakog tipa resursa;**
- 2. gustine svakog od resursa;**
- 3. u kojoj meri je u kompeticiji sa drugim fenotipovima.**



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

Intenzitet kompeticije između fenotipova proporcionalan je preklapanju njihovih krivih korišćenja resursa.

Kompeticija izaziva **DIVERZIFIKUĆU
SELEKCIJU.**



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

Vrsta bez kompetitora: evoluira ka korišćenju najzastupljenijeg resursa zbog delovanja stabilizirajuće selekcije.

Kompeticija: diverzifikujuća selekcija dovodi do postojanja multiplih fenotipova.

Veći diverzitet resursa – veća genetička varijansa karaktera i međufenotipska varijansa korišćenja resursa.



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

Fenotip ima široku nišu korišćenja resursa

- slaba selekcija za divergenciju između kompetitora,
- stabilizirajuća selekcija dovodi do konvergencije fenotipova,
- intraspecijska genetička varijabilnost za korišćenje resursa se smanjuje ili gubi,
- kompeticija raste,
- nestanak jedne ili obe vrste.



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

Raspodela gustine različitih resursa veća od širina niša fenotipova:

inicijalno slične vrste divergiraju– pomeranje karaktera – zato što selekcija za kompeticiju nadjačava selekciju proizašlu iz siromaštva ekstremnih resursa i taj proces traje sve dok se ne uspostavi ravnoteža izmedju suprotno orijentisanih selekcionih pritisaka.



EVOLUCIJA KOMPETITIVNIH INTERAKCIJA

OBLICI ZAJEDNICA:

Efekti kompeticije na zajednice mogu biti:

- neslučajni obrazac razlika u korišćenju resursa između simpatičnih vrsta ;**
- neslučajni obrazac razlika u karakterima kao veličina tela;**
- neslučajni obrazac razlika u trofičkim strukturama.**



EVOLUCIJA I EKOLOGIJA ZAJEDNICA

Postoje regularnosti u strukturi zajednica.
Nastanak i nestanak vrsta i viših taksona
tokom mnogo miliona godina ostavio je svoj
trag na broj, diverzitet i interakcije između
vrsta u savremenim zajednicama.