

## 8. EVOLUCIJA FORME I FUNKCIJE

Proučavanjem morfoloških i fizioloških karakteristika taksona:

shvatamo zašto postoji BIOLOŠKA RAZNOVRSNOST;

shvatamo mehanizme pomoću kojih organizam funkcioniše;

saznajemo koje osobine mogu biti povoljne, šta ograničava evoluciju i koji su putevi evolucione promene realniji od drugih.

### MORFOLOGIJA I FIZIOLOGIJA

Morfologija – proučavanje forme i anatomije;

FUNKCIONALNA MORFOLOGIJA – način na koji forma/struktura izaziva, dozvoljava i ograničava funkciju ili sposobnost organizma;

BIOMEHANIKA – analizira formu i funkciju koristeći principe inženjerstva i mehanike;

EKOMORFOLOGIJA – proučava korelacije između forme i funkcije organizma i njegovog okruženja;

EVOLUCIONA MORFOLOGIJA – teži da integriše razviće, ekologiju, biomehaniku i filogenetsku analizu da bi objasnila evoluciju složenosti organizma.

Fiziologija – proučavanje funkcija organizma;

KOMPARATIVNA FIZIOLOGIJA – upoređuje fiziološke funkcije između taksonomskih grupa i između organizama koji žive u različitim sredinama;

EKOLOŠKA FIZIOLOGIJA – proučava kako fiziološke osobine osposobljavaju organizme za opstanak u različitim sredinama tj kako su organizmi adaptirani;

EVOLUCIONA FIZIOLOGIJA – koristi evolucione metode – analize genetičke varijabilnosti, prirodnu i veštačku selekciju, kao i filogeniju za proučavanje fizioloških karaktera.

### MORFOLOŠKE I FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE

morfologija      sposobnost      adaptivna vrednost

$r_{m,p}$

$r_{p,f}$

$r_{m,p}$  – korelacija između morfologije i sposobnosti;

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

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.

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 energetska cenu leta.

ŽIVOTINJE U PUSTINJAMA – dvostruki problem:

-pregrevanje;

- prekomeran gubitak vode iz organizma;

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

– 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.

BILJKE U TOPLIM I SUVIM STANIŠTIMA - izbegavanje pregrevanja oblikom i orijentacijom listova.

Transpiracija – hladjenje po cenu gubitka toplote.

Ograničenja i konflikt – fotosinteza zahteva transpiraciju – odavanje vode iz tela; šta u sušnim i toplim 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.

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  $a \neq 1$

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

– 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.

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 dodje do drastičnog povećanja telesne mase.

Kosti teških kičmenjaka su mnogo deblje u odnosu na dužinu nego homologe kosti sitnijih sisara.

– 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:

$$P^* \approx m^{-0.25}$$

## 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 “obradjuju” hranu.

Razlike u veličini tela najčešće omogućavaju koegzistenciju dve vrste.

## 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.

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.

najčešća ograničenja podrazumevaju PRINCIP ALOKACIJE:

energija ili neki drugi ograničavajući faktor vodi ka trade-off-u između dvaju ili više funkcija, aktivnosti ili struktura.

Mehanička ograničenja utiču na evoluciju krila kod ptica.

SIMOMORFOZA – svaka struktura evoluira dok ne zadovolji funkcionalne potrebe i više ne.

Zapremina pluća ne treba da prevaziđe kapacitet traheja za provodjenje vazduha, a traheje ne treba da provode više ili manje vazduha nego što pluća mogu da prime.

EKONOMIJA DIZAJNA – razviće i održavanje bioloških struktura ima svoju cenu.

Testiranje simomorfoze u slučaju respiratornog sistema bovida i viverida, pokazalo je da ne postoji očekivana korelacija između max. stope unošenja O<sub>2</sub>, kapaciteta difuzije pluća i gustine mitohondrija u mišićima.

Mogući razlog: strukture imaju više od jedne funkcije. Pluća sisara služe za:

1. unos kiseonika;
2. oslobađanje ugljen-dioksida;
3. vokalizaciju.

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?

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”.

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.

#### ADAPTACIJA NA PROMENLJIVE SREDINE

zavisi od (Levins):

1. vremenskog obrasca sredinskih promena;
2. tolerancije svakog fenotipa koja može nastati mutacijom i rekombinacijom.

Fino i grubo granulirana sredina

Tolerancija	Sredina	Očekivani fenotipa	evolucioni izlaz
Široka	Fino granulirana	Intermedijarni	“generalista” fenotip
Široka	Grubo granulirana	-”-	
Uska	Fino granulirana	“specijalista”	fenotip
Uska	Grubo granulirana	mešavina	“specijalista” fenotipova

Koliko širina tolerancije može da evoluira?

Onoliko koliko “omogućava” prisutna genetička varijabilnost i odsustvo trade-off-a između fizioloških funkcija na različitim temperaturama.

OPŠTI OTPOR STRESU – razvija se adaptacija na oba ekstremna stanja sredinskog faktora, ali po ceni niže maksimalne sposobnosti.

#### 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.

#### KOMPARATIVNE STUDIJE

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

Notothenoidea – Antarktik

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

Ako ne postoji trade-off između fiziološke 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.

#### GENETIČKE STUDIJE

Linije *Drosophila melanogaster* selekcionisane na otpornost na sušu.

Nakon 10 generacija, veća tolerancija na:

- sušu;
- izgladnjivanje;
- gama-zračenje;
- toplotni šok.

Tumačenje:

razvija se opšti porast otpora na stres, verovatno zbog opadanja stope metabolizma koja je takodje utvrđena.

#### 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 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.

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.

3. Hipoteza postojanja trade-off-ova 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.

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.

Šansa periferne populacije da se adaptira na nove uslove:

-izolacija;

-partenogeneza;

-evolucija reproduktivne izolacije.

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

Partenogenetske i poliploidne vrste često naseljavaju stresna staništa.

Medjutim, one takodje imaju granice areala – protok gena nije dovoljno potpuno objašnjenje za postojanje granica areala vrsta.