

9. EVOLUCIJA INTERAKCIJA IZMEĐU VRSTA

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.

EVOLUCIONI EFEKAT INTERAKCIJE zavisi od njenog efekta na pojedinačne organizme.

Ekološki gledano, interakcije se klasifikuju po svom efektu na povećanje veličine populacije svake od interagujućih vrsta.

KOEVOLUCIJA

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

-koncepti koevolucije:

A. Koevolucija kao proces recipročnog adaptivnog odgovora:

1. Specifična koevolucija: dve ili više vrsta su u interakciji. Na primer, u odnosu predator-plen, svaka promena karakteristike vrste predatora koja joj omogućava uspešniji lov plena uticaće (ako postoji evolutivni potencijal) na promenu one karakteristike ili karakteristika vrste plena koja joj, tako izmenjena, omogućava

uspešnije izbegavanje predatora sa "poboljšanim" osobinama; ovakva koevolucija naziva se još i "trka u naoružanju" (arms race).

2. Difuzna koevolucija (koevolucija gildi): koevolucija skupova ekološki sličnih vrsta – kada efekti nekoliko vrsta na istu vrstu nisu nezavisni, kao što su efekti niza bakterijskih vrsta na istu vrstu domaćina. Genetička varijabilnost iza otpornost vrste domaćina na dve različite vrste parazita može biti korelisana.

3. Koevolucija "pobegni - i - proširi se" - kod vrste plena evoluirao uspešan mehanizam odbrane od vrste predatora koji vrsta predator ne može da prevaziđe, te vrsta plen može da diverzifikuje u nekoliko novih klada. Vrste biljaka koje su razvile efikasnu hemijsku "zaštitu" od herbivora diverzifikovale su u grupe vrsta veoma raznovrsne po hemijskim karakteristikama, a neke od njih su, naknadno, postale izvor hrane za neke druge vrste herbivornih insekata.

B. Koevolucija kao obrazac, utvrđena filogenetskom analizom:

1. Kospecijacija (slučajna specijacija) - specijacija koja se javlja kao sporedan proizvod procesa adaptacija usled interakcija dve ili više vrsta;

2. Paralelna kladogeneza - filogenetička stabla evolutivnih linija koje su u interakciji često pokazuju paralelna grananja tj specijacija u evolutivnoj liniji plena ili domaćina dovodila je često do specijacije u evolutivnoj liniji predatora ili parazita ili herbivora. Na primer, posmatrajući filogenetska stabla jedne evolutivne linije parazita i njegovog domaćina možemo uočiti da 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).

Ako interakcije između vrsta klasifikujemo u odnosu na efekat koji te interakcije imaju na promenu adaptivne vrednosti svakog od članova interakcije, onda svakog učesnika u interakciji – vrstu – možemo označiti kao:

RESURS – ako predstavlja hranu ili stanište za druge učesnike u interakciji tj ako mu oni datom interakcijom smanjuju adaptivnu vrednost;

NEPRIJATELJA – ako predstavlja konzumenta date vrste i tako mu smanjuje adaptivnu vrednost na uštrb povećanja sopstvene;

KOMENSALA – ako povećava svoju adaptivnu vrednost datom interakcijom ali ujedno ne smanjuje adaptivnu vrednost ostalih učesnika;

MUTUALISTU – ako koristi drugog (druge) učesnika (e) u interakciji kao resurs ili svi članovi te interakcije koriste jedni druge (smanjuju jedni drugima adaptivnu vrednost u odnosu na adaptivnu vrednost u odsustvu te interakcije) ali ujedno postoji i korist od date interakcije za sve članove (koja povećava adaptivnu vrednost članova interakcije u odnosu na adaptivnu vrednost koju bi imale usled postojanja samo međusobne eksploatacije). U konačnom zbiru, korist koju članovi interakcije imaju veća je od “cene” koju oni plaćaju u vidu smanjenja adaptivne vrednosti;

KONKURENTA (KOMPETITORA) – postojanje date interakcije smanjuje adaptivnu vrednost svih članova (vrsta), zbog korišćenja istih resursa (hrana, prostor, stanište).

KOEVOLUCIJA NAPADAČA I ŽRTVE:

A. PARAZIT – DOMAĆIN

B. PREDATOR – PLEN

C. HERBIVORNI ORGANIZMI I VRSTE DOMAĆINI

U ovakvim asocijacijama, koevolucija se može odvijati u pravcu kontinuirane “trke u naoružanju”, što može dovesti do stabilne genetičke ravnoteže, gde se povećava nivo genetičke varijabilnosti odbrambene osobine plena, a isto se dešava i sa genetičkom varijabilnošću za sposobnost predatora da napada. Dolazi do stabilizacije interakcije i dugoročne koegzistencije i spore evolucije svakog karaktera ponaosob. Takođe, mogu se ponavljati kontinuirani ciklusi (ili nepravilne fluktuacije) genetičkih kompozicija obeju vrsta ili, u drastičnim slučajevima, može se desiti nestanak jedne ili obe vrste (Predator, nakon pojavljivanja superiorne adaptacije, izuzetno efikasno lovi

plen, usled toga za kratko vreme izlovi sve jedinke vrste plena i, ako ne može da se preorijentiše na neki drugi resurs, ubrzo i sam izumire).

-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 adaptivne vrednosti na neki drugi način...)

-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.

R/- reaguje na V/-

R/- ne reaguje na v/v

r/r – ne reaguje na V/- niti na v/v

Učestalost vi alela raste, a alela Ri opada jer sinteza produkta Ri ima energetsku cenu, a Ri više nije efikasan u populaciji domaćina otkako se pojavio mutant vi u populaciji parazita. Onda se posle nekog vremena pojavljuje u populaciji domaćin alel Rt koji determiniše sintezu proteina koji sprečava delovanje produkta alela vi i zato se učestalost Rt u populaciji domaćina povećava..Selekcija potom favorizuje vt alel, koji je otporan na Rt .

Selekcija je u ovom slučaju zavisna od učestalosti, jer adaptivna vrednost svakog genotipa jedne zavisi od učestalosti alela druge vrste u interakciji.

-CENA ADAPTACIJE-

EKONOMSKA CENA (energija&materijal tj “preusmeravanje karaktera”);

CENA SPECIJALIZACIJE (inkompatibilnost adaptacija na nekoliko predatora);

-PRIMER-

Cuculus canorus:

različiti genotipovi – različiti fenotipovi jaja- specifični domaćini.

Domaćini “prepoznaju” jaja;

Postoji "vreme zadržavanja" u koevoluciji tj pojava nove adaptacije kod vrste domaćina ne prouzrokuje odmah pojavu adaptacije kod vrste parazita.

-HERBIVORI I BILJKE-

Adaptacije biljaka: bodlje, "dlake", odbrambena hemijska jedinjenja (*Salix sp.* – derivati salicilne kiseline); jedinjenja se koncentrišu u najranjivijim delovima biljke.

Što su resursi (svetlo, min. materije)

siromašniji, sporije je obnavljanje delova biljke nakon "napada" herbivora i veće ulaganje energije biljke u sintezu odbrambenih jedinjenja.

Adaptacije herbivora: tolerancija & prepoznavanje domaćina;

Srodne vrste insekata hrane se srodnim vrstama biljaka;

biljke često razvijaju odbrambene mehanizme protiv većeg broja vrsta herbivora – neselektivna odbrana.

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 MALARIJE)

AVIRULENTNI (neznatno
smanjenje adaptive vrednosti)

PARAZITI

VIRULENTNI (smanjenje
sposobnosti preživljavanja i
razmnožavanja).

Nivo virulencije zavisi od evolucije parazita i domaćina.

myxoma virus

Oryctolagus cuniculus

TEORIJA EVOLUCIJE VIRULENCIJE

PARAZIT

postaje benignan ili čak koristan;

postaje umereno virulentan;

ili

postaje visoko virulentan.

To zavisi od bioloških osobina virusa i ekoloških okolnosti.

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

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.

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.

Evolucija virulencije može biti predstavljena kao rezultat delovanja i individualne i grupne selekcije, zavisi od slučaja.

Individualna selekcija:

Horizontalno prenošen virus – nekoliko genotipova – različiti reproduktivni uspeh – različita gustina genotipova – veća virulentnost.

Grupna selekcija:

Paraziti unutar jednog domaćina formiraju grupu određene srednje vrednosti određenih osobina – visoka prosečna virulencija takve grupe izaziva smrt domaćina – i smrt grupe virusa – selekcija favorizuje nisku virulentnost.

MUTUALIZMI

Jedinke svake vrste povećavaju svoju adaptivnu vrednost interakcijom.

Ove asocijacije su privremene, osim u slučaju SIMBIOZE.

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

U ovakvoj asocijaciji, 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.

-konflikt i stabilnost-

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

Da li selekcija favorizuje ograničenja?

-Zavisí od stepena u kome genetički interes jedinke zavisí od adaptivne vrednosti jedinke mutualiste.

Dugoročne asocijacije ili vertikalna transmisija –ograničenja;

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

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 (populacije dve ili više vrsta naseljavaju isto stanište) u odnosu na ALOTOPNE (populacije dve ili više vrsta ne naseljavaju isto stanište) populacije - POMERANJE KARAKTERA.

Izolovanost populacije (odsustvo kompetitora) dovodi do EKOLOŠKOG OSLOBAĐANJA tj do mogućnosti korišćenja šireg spektra resursa zbog odsustva kompetitorskih vrsta.

MODEL EVOLUCIJE KOMPETITIVNIH VRSTA:

Kompeticija sa konspecifičnim jedinkama
sa jedinkama drugih vrsta;

Adaptivna vrednost fenotipa zavisi od:
efikasnosti korišćenja svakog tipa resursa;
gustine svakog od resursa;
u kojoj meri je u kompeticiji sa drugim fenotipovima.

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

Kompeticija izaziva DIVERZIFIKUJUĆU SELEKCIJU.

Vrsta bez kompetitora: evoluirala 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.

Ako fenotip ima široku nišu korišćenja resursa, dolazi do slabljenja selekcije za divergenciju između kompetitora, stabilizirajuća selekcija dovodi do konvergencije, intraspecijska genetička varijabilnost za korišćenje resursa se smanjuje ili gubi, kompeticija raste, što može dovesti do nestanka jedne ili obe vrste.

Ako je raspodela gustine različitih resursa veća od širina niša fenotipova: tada inicijalno slične vrste divergiraju – događa se pomeranje karaktera zato što selekcija za kompeticiju nadjačava selekciju proizašlu iz siromaštva ekstremnih resursa i taj proces traje sve dok se ne uspostavi ravnoteža između suprotno orijentisanih selekcionih pritisaka.

Pošto rekombinacija između lokusa ograničava varijansu karaktera koji određuje iskorišćavanje resursa, dve vrste neže u potpunosti koristiti širok spektar resursa. To omogućava trećoj vrsti da okupira zajednicu i sve tri vrste mogu evoluirati ka pomacima koji minimiziraju kompeticiju.

Efekti kompeticije na životne zajednice mogu biti:

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

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.