

10. EVOLUCIJA KOMPONENTI ŽIVOTNE ISTORIJE

FENOMENI ŽIVOTNE ISTORIJE

Adaptivna vrednost jedinke predstavlja njen reproduktivni uspeh, tj broj zdravih potomaka koji dostignu polnu zrelost i reprodukuju se, te se adaptivna vrednost jedinke može meriti dužinom trajanja reproduktivnog dela njenog života, brojem potomaka itd., odnosno parametrima koji opisuju reproduktivni uspeh. Te parametre nazivamo karakteristikama životne istorije jedinke.

Karakteristike životne istorije variraju od vrste do vrste. Ako upoređujemo broj i veličinu potomaka, uočićemo da neke grupe organizama proizvode veliki broj malih potomaka (neke Bivalvia, Echinodermata, Pisces polažu preko 100 jaja, Orchidaceae oko 109 semena veličine spore gljive, dok *Cocos nucifera* proizvodi samo 12-24 semena, ali težine od po 0.5kg, *Balaenoptera musculus* rađa 1 mladunca težine slona, a ptice roda *Apteryx* legu po jedno jaje težine jedne četvrtine majčine težine).

Uzrast u kome jedinka prvi put stupa u reproduktivne odnose i proizvodi potomke varira, na primer, od 10 dana juvenilnog života kod *D. melanogaster* do 13 do 17 godina kod *Magicicada*. I u okviru istog reda ova karakteristika može znatno varirati npr kod Primata, marmozeti ulaze u reproduktivno doba nakon godinu dana života, a čovek nakon otprilike 13 godina. Neke partenogenetske vrste *Aphidia* sposobne za reprodukciju i pre rođenja, dok *Magicicada* žive 13-17 godina u zemlji, do dostizanja adultnog stadijuma, a zatim samo mesec dana provode u reproduktivnom stadijumu. Generalno, može se izvršiti podela na vrste koje se više puta u toku života razmnožavaju i to je ITEROPARIJA, dok je SEMELPARIJA naziv za razmnožavanje samo jednom u toku života

Sledeća karakteristika životne istorije je životni vek. Generalno, organizmi koji se bespolno razmnožavaju imaju duži životni vek od onih sa polnim razmnožavanjem, koji imaju ograničen životni vek zbog fizioloških promena zvanih starenje. Korali žive oko 100 godina, dok *Gaylussacia brachycerium* dostiže i do 13000 godina (klonalno

razmnožavanje). Životni vek Rotifera je 10 dana, Mollusca – 200 godina, *Sequoia gigantea* – 3200 godina, a *Pinus aristata* – 4600 godina

GLAVNE OSOBINE ŽIVOTNE ISTORIJE I ADAPTIVNA VREDNOST

Osobine životne istorije nazivamo i demografskim karakteristikama. Evolutivna promena demografske osobine predstavlja promenu komponente adaptivne vrednosti. Demografske karakteristike su tzv. “sumarne” karakteristike, jer se kroz njih iskazuju skoro sve fiziološke i morfološke karakteristike organizma.

Imajući na umu definiciju adaptivne vrednosti, bilo bi logično očekivati da će evolucija životnog veka ići u pravcu dostizanja besmrtnosti, a evolucija fekunditeta u pravcu povećanja ukupnog broja realizovanih potomaka. Ali, obzirom da organizmi žive u sredinama sa ograničenim kapacitetom, prisutna je i karakteristika životne istorije koja se zove mortalitet te je stopa mortaliteta ekološka posledica stope fekunditeta i populacije su regulisane faktorima zavisnim od gustine.

Prirodna selekcija deluje na komponente adaptivne vrednosti i to na individualnom nivou. Ne možemo očekivati da su neke karakteristike životne istorije evoluirale i evoluiraju pod uticajem grupne selekcije jer je ona mnogo slabija od individualne, pogotovu kod osobina koje su u bliskoj vezi sa adaptivnom vrednošću. Tako ne možemo tvrditi da su ograničen životni vek ljudi ili periodična masovna “samoubistva” populacija nekih vrsta glodara rezultat grupne selekcije tj da su evoluirala zarad dobrobiti vrste

Variranje karakteristika životne istorije tj demografskih karakteristika često se predstavlja u vidu TABLICE ŽIVOTA. Podaci o variranju komponenti životne istorije omogućavaju izračunavanje STOPE RASTA POPULACIJE, pri čemu je bitno znati i da li se životni ciklus sastoji od nepreklapajućih se ili preklapajućih se generacija. Vreme generacije jednako je prosečnoj starosti majki novorođenih potomaka.

Neki od parametara koji sačinjavaju tablice života su:

t – vreme;

x – starost jedinke;

l_x – proporcija novorođenih koja doživi starost x ;

m_x – prosečan “očekivan” broj potomaka/majci koji doživi starost x ;

a – prosečno doba sazrevanja tj doba prve reprodukcije ženke;

z – prosečno doba poslednje reprodukcije ženke

R_0 = prosečna stopa rasta N/ženki/generaciji

r = stopa rasta N/ženki/jedinici vremena

$l = \sum_{x=z}^{\infty} e^{-rx} l_x m_x$

Ako se genotipovi razlikuju u vrednostima starosno specifičnog preživljavanja i fekunditeta, sledeće osobine maksimiziraju r (stopu rasta), odnosno adaptivnu vrednost:

Veće preživljavanje kroz reproduktivni period;
veći fekunditet u svakoj godini reprodukcije;
veći fekunditet naročito u mlađem uzrastu;
duži reproduktivni period;
ranije dostizanje reproduktivne zrelosti.

EVOLUCIJA DEMOGRAFSKIH OSOBINA

OSNOVNI PRINCIPI:

-odrediti nekoliko najvažnijih promenljivih;
-razviti opšte kvantitativne pretpostavke o očekivanim modelima životne istorije.
Optimalne karakteristike životne istorije mogu biti sračunate upotrebom genetičkih ili fenotipskih modela.
Fenotipski modeli podrazumevaju da je genetička varijabilnost poznata.

OGRANIČENJA:

Ograničenja evolucije životnih istorija ometaju logičnu očekivanu evoluciju stanja karakteristika životne istorije koja povećavaju adaptivnu vrednost.

FILOGENETIČKA OGRANIČENJA:

Pojedine evolutivne linije imaju osobine koje ne mogu brzo evoluirati kao odgovor na različite sredinske selekzione pritiske.

GENETIČKA OGRANIČENJA:

Ograničenja su ili posledica gubitka genetičke varijabilnosti ili genetičkih korelacija između osobina zbog plejotropnog nasleđivanja.

Karakteristike životne istorije uglavnom pokazuju poligenu, aditivnu genetičku varijansu.

Veća stopa mutacija na mnogim lokusima koji utiču na karakteristike životne istorije.

Antagonistička plejotropija – genotipovi pokazuju inverzan odnos između različitih komponenti adaptivne vrednosti;

ovo može biti posledica fizioloških “trade –offs”;

npr:

negativan odnos između fekunditeta i potonjeg preživljavanja, ako svi genotipovi imaju iste energetske prohteve ali različitu sposobnost da se odrede između reprodukcije i preživljavanja.

trade-off – razmena

- odustajanje od jedne vrste koristi da bi dobili drugu koju smatramo potrebnijom.

Trade –offs mogu biti manifestovani kao negativne fenotipske korelacije između, na primer, fekunditeta i potonjeg preživljavanja.

Mora imati genetičku osnovu ako utiče na pravac evolucije.

Utvrđivanje postojanja trade-off -ova:

Merenje korelacija između srednjih vrednosti karaktera u različitim populacijama(vrstama);

menjanje jednog karaktera uz određivanje efekta na drugi karakter;

merenje genetičkih korelacija između osobina unutar populacija;

nametanje selekcije jednom karakteru i utvrđivanje postojanja korelisanih promena kod drugih karaktera.

CENA REPRODUKCIJE:

Drosophila – parenje i polaganje jaja smanjuju životni vek jednog ili oba pola;

Parus caeruleus – smanjenje broja jaja/leglu povećava životni vek i obrnuto;

Poecilia reticulata – veća reprodukcija/manji rast.

TEORIJA EVOLUCIJE ŽIVOTNIH ISTORIJA

Osetljivost adaptivne vrednosti na promenu osobine;

trade-offs između osobina.

Efekat intenziteta povećanja fekunditeta ili preživljavanja na adaptivnu vrednost zavisi od uzrasta u kome je promena ispoljena.

Efekti cene reprodukcije na potonje preživljavanje, rast ili reprodukciju mogu varirati ovisno o uzrastu na kome je trošak "učinjen".

Prirodna selekcija ne favorizuje postreproduktivno preživljavanje;

Nakon što reproduktivno doba otpočne, selektivna prednost razmnožavanja opada sa starošću;

Selektivna prednost određenog prirasta fekunditeta opada sa starenjem.

REPRODUKTIVNI NAPOR – deo energije uložen u reprodukciju.

ŽIVOTNI VEK I STARENJE:

Karakteristično za organizme čije su germinativne ćelije odvojene od telesnih tkiva.

Prednost održavanja i popravljavanja somatičkih tkiva opada sa starošću.

Geni koji utiču na fiziološke procese povezane sa preživljavanjem/razmnožavanjem "iskazuju se" samo u određenom uzrastu (Huntington-ovas bolest).

Teorije:

1. Peter Medawar (1952) – štetne mutacije koje utiču na starije uzrasne klase akumuliraju se u populacijama u većoj količini nego mutacije koje utiču na mlađe uzrasne klase jer je selekcija protiv njih slaba.

Genetička varijabilnost karakteristika koje određuju adaptivnu vrednost treba da je veća u starijim nego u mlađim uzrasnim klasama.

2. George Williams (1957) – postojanje antagonističke plejotropije između gena ranije i kasnije u životu.

Alel koji je koristan u ranom uzrasnom stupnju, a štetan u poznom, ima selektivnu prednost zbog većeg doprinosa ranih uzrasnih klasa adaptivnoj vrednosti.

Po ovoj teoriji ne treba očekivati neophodnost genetičke varijabilnosti, već postojanje genetičkih trade-off-ova između komponenti adaptivne vrednosti iskazanih rano i pozno u životu.

EVOLUCIJA VREMENA REPRODUKCIJE:

Očekivali bi da se organizmi sve ranije i ranije razmnožavaju kao i da se to učine samo jednom.

Zašto postoji toliko iteroparnih genotipova?

Iteroparija je u prednosti ako je:

- mortalitet juvenilnih jedinki visok;
- mortalitet adulta nizak;
- stopa rasta populacije niska.

Iteroparija je karakteristična za vrste sa nedeterminisanim rastom – fekunditet je često korelisan sa telesnom težinom. Čuvanje energije za rast znači i ulaganje u potonju reprodukciju.

Proporcija energije ili drugih resursa vezanih za reprodukciju treba da raste sa starenjem.

Reprodukcovanje na ranom uzrasnom stupnju nosi rizike:

- smrt;
- smanjenje rasta;
- smanjenje potonjeg fekunditeta.

Faktori koji favorizuju odloženo sazrevanje:

- visoka cena reprodukcije;
- nizak mortalitet adultnih jedinki.

Losos – neke vrste se pare samo jednom u toku života.

Produžena maturacija i reprodukcija pri optimalnoj veličini (najveći broj potomaka). Energetski “trošak” je preveliki da bi reprodkcija mogla da se obavi više puta u toku života.

Semeloparija je u prednosti ako je:

- rast populacije visok;
- preživljavanje juvenilnih jedinki veliko;
- preživljavanje odraslih jedinki malo.

PRIMERI RAZLIČITIH VREMENA REPRODUKCIJE:

Reproduktivni napor/reproduktivnoj epizodi je manji kod iteroparnih nego kod semeloparnih organizama.

Visoka stopa adultnog mortaliteta (spoljašnji faktori) može voditi selekciji za rano sazrevanje i ranu reprodukciju.

Produženo sazrevanje i “odložen” reproduktivni napor za kasnije uzrasne stupnjeve strategija je vrsta gde je stopa preživljavanja adulta visoka.

Dugovečne vrste sazrevaju na kasnijem životnom stupnju (neki sisari, ribe, gušteri, zmije).

BROJ I VELIČINA POTOMSTVA:

Zašto svi organizmi ne teže većem broju potomaka?

Adaptivna vrednost roditelja je maksimalna kada proizvode OPTIMALAN broj potomaka /leglu - kada najviše potomaka može da preživi.

Zašto svi organizmi ne teže većem broju potomaka?

Zato što često postoji trade – off između broja i veličine potomaka, zbog ograničene količine energije i materijala koje roditelji mogu uložiti u proizvodnju žumanceta, endosperma ili ishrane embriona.

Homo sapiens – blizanci imaju manju težinu/ženki -majci;

Uta stansburiana – krupniji mladunci – veća adaptivna vrednost.

EVOLUCIJA STOPE PORASTA:

paradoks niske stope porasta (adaptivne vrednosti, r) kod nekih vrsta.

r – trenutna stopa porasta populacije

r_m - suštinska stopa porasta populacije tj maksimalni potencijal ispoljen kada populacija ne trpi efekte promene gustine na b i d.

$$r = r_m - cN$$

paradoks niske stope porasta (adaptivne vrednosti, r) kod nekih vrsta.

$$r = r_m - cN \quad -c = \text{nagib}$$

$$dN/dt = rN$$

$$dN/dt = (r_m - cN)N$$

ravnoteža: $dN/dt = 0$

$$N = r_m / c$$

Pod okolnostima zavisnim od gustine, evolucija će teći u pravcu povećanja gustine populacije tj genotipovi koji mogu da “trpe” veću gustinu (K) imaće veću adaptivnu vrednost.

Genotip sa većim r u uslovima velike gustine imaće manji rm .

Ako je okruženje siromašno resursima :

- produženo sazrevanje i nizak fekunditet;
- mortalitet adulta i stopa rasta populacije su niski;
- predatorstvo i kompeticija izraženiji na juvenilnom stupnju.

r -selekcija:

nema ograničenja vezanih za gustinu populacije
semeloparija, brzo razviće, mala veličina tela, visok rm

K -selekcija:

populacija trpi efekte vezane za gustinu.

Iteroparija, sporo razviće, krupno telo, nizak rm .

REPRODUKTIVNI USPEH MUŽJAKA

-prosečno preživljavanje i dostizanje svake naredne reproduktivne sezone;

-doba prve reprodukcije;

broj reproduktivnih sezona;

preživljavanje potomstva;

broj parenja/sezoni;

fekunditet/sezoni;

kompeticija za partnera – jedan od oblika seksualne selekcije.

EFEKTI SEKSUALNE SELEKCIJE NA ŽIVOTNU ISTORIJU:

a. kontakti mužjaka

(borba, odbrana teritorije)

Kompeticija za ženke

b. odabir od strane ženke

Konflikt ulaganja energije u jedan od dva segmenta kompeticije za ženke.

Krupniji mužjaci i koji ulažu više u b. su uspešnji.

- mužjaci generalno kasnije postaju polno zreli zbog troška reprodukcije i prednosti krupnijeg tela;

- odloženo sazrevanje mužjaka često je kod poliginih vrsta gde je kompeticija za partnera intenzivnija.

Alternativne taktike sparivanja

Krupni mužjaci brane teritoriju,

sitni mužjaci se šunjaju okolo.

U nekim slučajevima “šunjanje” omogućava skoro istu adaptivnu vrednost kao i uspešna odbrana teritorije.

Sekvencijalni hermafroditizam:

promena pola tokom života, na primer protoginija - protandrija.

Fenomen povezan sa promenama reproduktivnog uspeha do kojih dolazi usled promene veličine tela;

Velika ženka- puno jaja, veliki mužjak – adaptivna vrednost stagnira;

povoljno je da se mužjak transformiše u ženku kako raste – protandrija.

Veliki mužjak –uspešnija kompeticija za ženke; ženka nakon dostizanja određene veličine postaje mužjak –protoginija.

EVOLUCIJA DISPERZIJE (ŠIRENJA)

Kretanje organizma od mesta rođenja ka drugim lokalitetima gde se sparuju.

Disperzija nije usmerena, migracija jeste.

Da bi disperzija evoluirala, moraju da postoje alternativni aleli (+/-) koji utiču na ponašanje ili fizičke osobine.

Selekcija protiv disperzije:

pomeranjem iz populacije, d-aleli smanjuju svoju učestalost u populaciji;

Mnoge populacije su bolje adaptirane na lokalne uslove. “Kućevni” alel stoga može imati veću adaptivnu vrednost nego “lutački” alel;

Opterećenja disperzije su velika i smrtnost jedinki koje napuštaju populaciju je velika.

Selekcija za disperziju:

Omogućava kolonizaciju novih staništa;

mogućnost autbridinga, “ubacivanje” gena u različite porodice;

Mesto rođenja nije uvek i sredina gde će jedinka imati najveću adaptivnu vrednost.

Prokesilia marginata

velika gustina populacije - ženke razvijaju krila i mogu da kolonizuju nova staništa;
mala gustina populacije - ženski genotipovi se razvijaju u beskrilne adulte.