

ME 2 Pokretačke sile evolucije

Mehanizmi evolucije

Dr. sc. Višnja Bačun-Družina, izv. prof.

MEHANIZMI EVOLUCIJE 1

- Nasljedne genetičke varijacije (mutacije, rekombinacije i transfer gena),
- prirodni odabir (selekcija),
- genetički otklon (eng. drift).

Genske varijacije

Uzrokovane su:

- Mutacijama genetskog materijala,
- i / ili rekombinacijama genetičkog materijala.
- Migracija genetičkog materijala između ili unutar populacije (protok gena eng. *gene flow*), u bakterija horizontalni transfer gena, u biljaka hibridizacija i druge mogućnosti.
- Proučavanjem temeljnih bioloških činjenica i pojava kao što su zakoni nasljeđivanja, vrsta, rasa, mutacija, selekcija, okoliš, evolucija je postala središnja biološka znanost koja je zahvatila u sve granke biologije i fiziologije do genetike, morfologije i ekologije. Njezino je područje razvijeno dostignućima populacijske i molekularne genetike.
- Osnovni evolucijski procesi zbivaju se unutar populacije. Evolucija započinje narušavanjem genetske ravnoteže. Ravnoteža se remeti onda kada se mijenjaju uvjeti u populaciji ili u okolišu. Analize uzročnih osnova evolucije utvrđuju da su njezine osnovne sile genske varijacije (mutacije, rekombinacije, horizontalni transfer gena), prirodni odabir ili selekcija i genetski drift.
- Mutabilnost je sposobnost promjene nasljednoga materijala. Osim promjena u strukturi gena (genske mutacije), u stanicama se mogu pojaviti i promjene u broju kromosoma (kromosomske aberacije). Različiti oblici mutacije gena proširuju genetsku raznolikost populacije, odnosno njezinih genskih zaliha (gene pool). Budući da je mutacijska učestalost, koja djeluje u smislu udavljanja od »normalnog« alela divlje forme, mnogo veća od »povratne mutacije« prema divljoj formi, izražena je stalna tendencija k razbijanju jednoličnosti genskih zaliha ili tzv. mutacijski pritisak. Mutacijskim pritiskom nastaje populacija raznolikih genotipova. Obzirom da su mutacije moguće stalno i u svakoga gena, one su izvor nasljedne varijacije. Rekombinacije pojačavaju učinak mutacije stvarajući širok spektar genskih kombinacija.

Genetsku varijabilnost

- Povećavaju:

- mutacije, rekombinacije i genska razmjena;

- Smanjuju:

- prirodni odabir (selekcija), - genetički otklon ili snaga (eng. drift), - spolni odabir.

Mutacije

- Neizbježne i potrebne za stvaranje bioraznolikosti,
- bakterije i virusi razvili strategiju povećanja brzine mutiranja za bolju adaptaciju u novu nišu .
- Genske, kromosomske i genomske;
- spontane - pogreške tijekom replikacije DNA, popravka DNA ili/i mejoze;
- inducirane - fizičkim i kemijskim mutagenim sredstvima, virusima i transpozonima;
- promjene u sekvenciji DNA mogu promijeniti produkt gena ili spriječiti djelovanje gena.

Križanje i rekombinacija

- U aseksualnim organizama, geni su prenose vezani, ne mogu se miješati s genima iz drugih organizama tijekom reprodukcije.
- Potomstvo seksualnog organizama sadrže slučajne mješavine kromosoma njihovih roditelja koji su nastali kroz nezavisne rekombinacije.

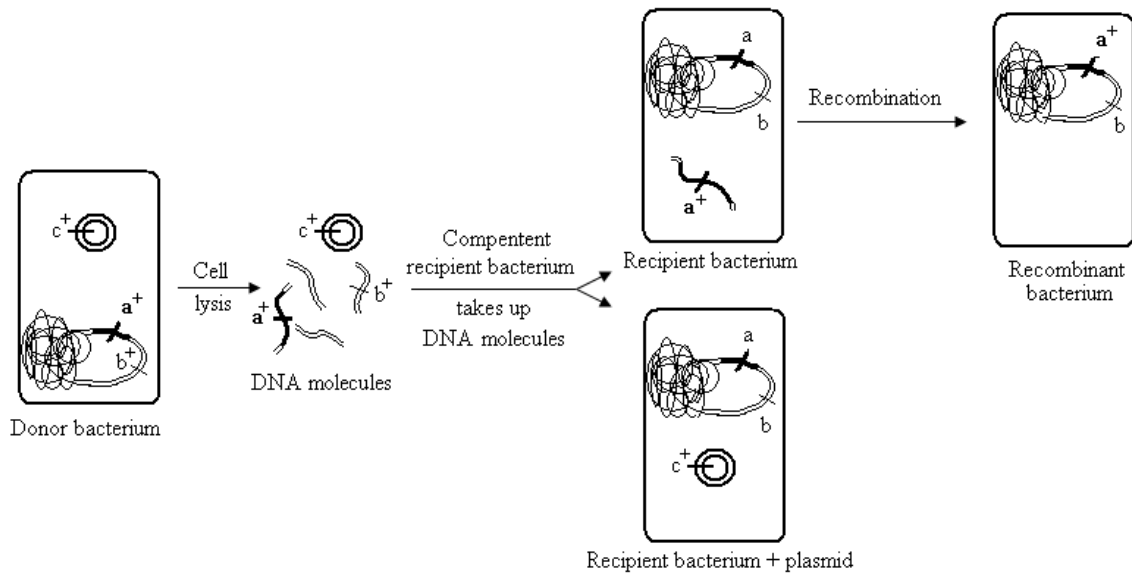
Prijenos genetičkog materijala

- Vertikalno: s roditelja na potomstvo, uvođenje točkastih i drugih mutacija.
- Horizontalno: prijenos genetskog materijala između bliskih, ali i divergentnim vrstama; i rekombinacije.

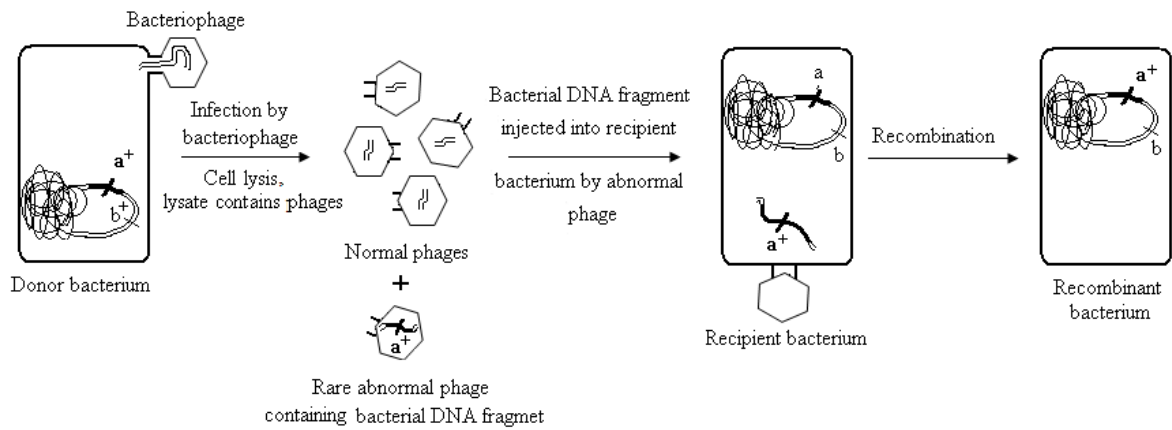
Horizontalni prijenos genetskog materijala u bakterija iz donora u recipijenta

- Transformacija;
- Transdukcija;
- Konjugacija.

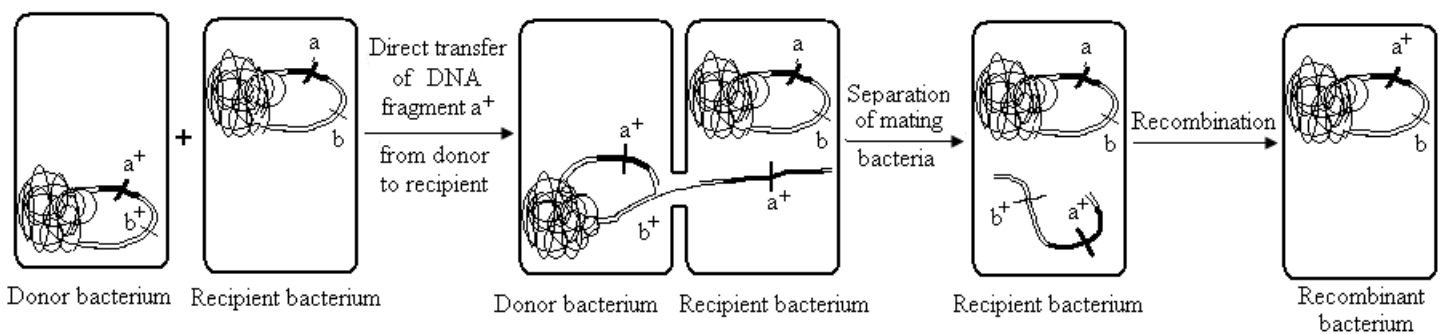
Transformacija



Transdukcija



Konjugacija



Slika 1. shematski prikaz transformacije, transdukcije i konjugacije u bakterijskim stanicama

- Virusi prenose DNA između organizama, transfer gena čak između bioloških domena.
- Horizontalni transfer gena od bakterija do eukariota, soj bakterije *Wolbachia* živin u kvasacu *Saccharomyces cerevisiae* i kukacu adzuki graha, *Callosobruchus chinensis* (testis i ovarij).

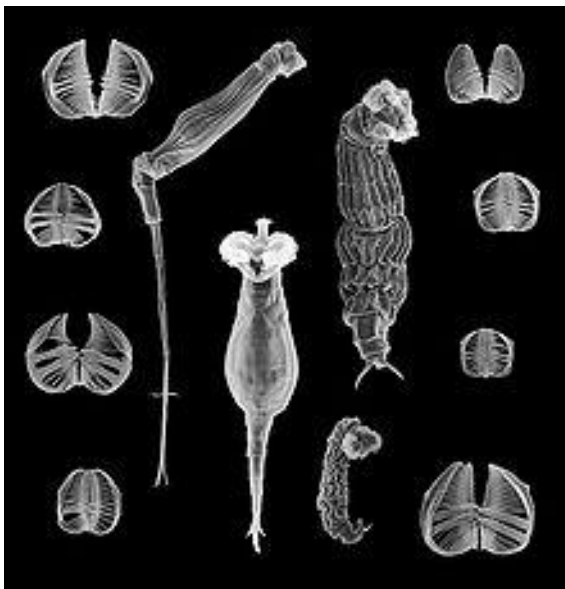


Slika 2. kukac *Callosobruchus chinensis* koji se razmnožava u adzuki grahu

Horizontalni prijenos gena iz bakterija u eukariotski organizam

Eukariot *Bdelloid rotifer* koji sadrži gene iz bakterija, plijesni i biljaka. Živi u vodi i vlažnoj zemlji.

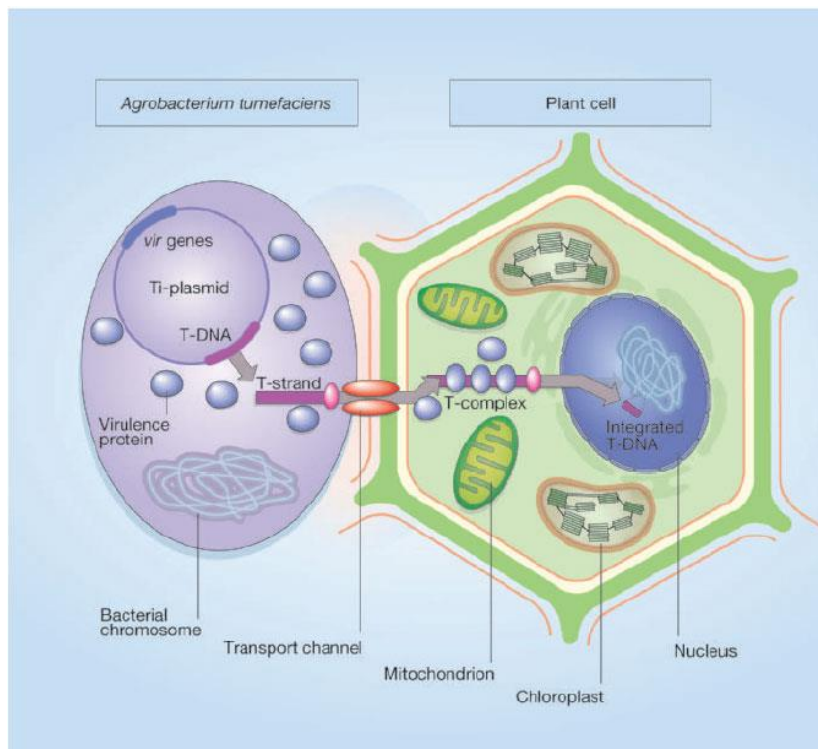
aseksualne milijunima godina, razvile u više od 300 vrsta.



Slika 3. Shematski prikaz *Bdelloid rotifer*

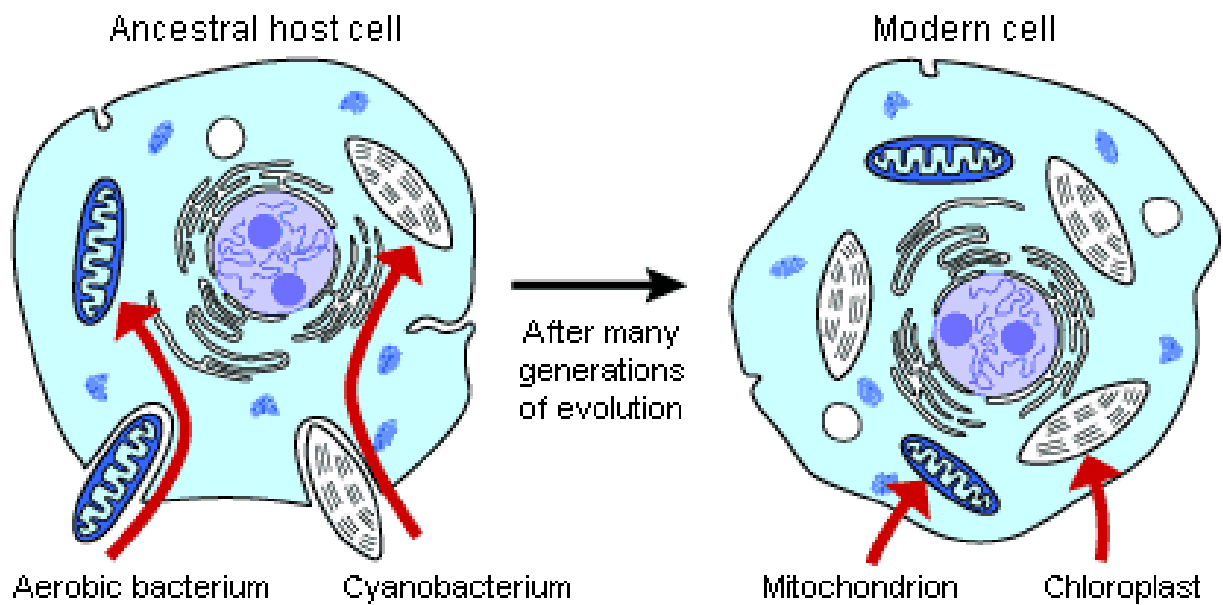
Transformacija biljne stanice pomoću *Agrobacterium tumefaciens*

Horizontal transfer of genes from bacteria to eukaryotes



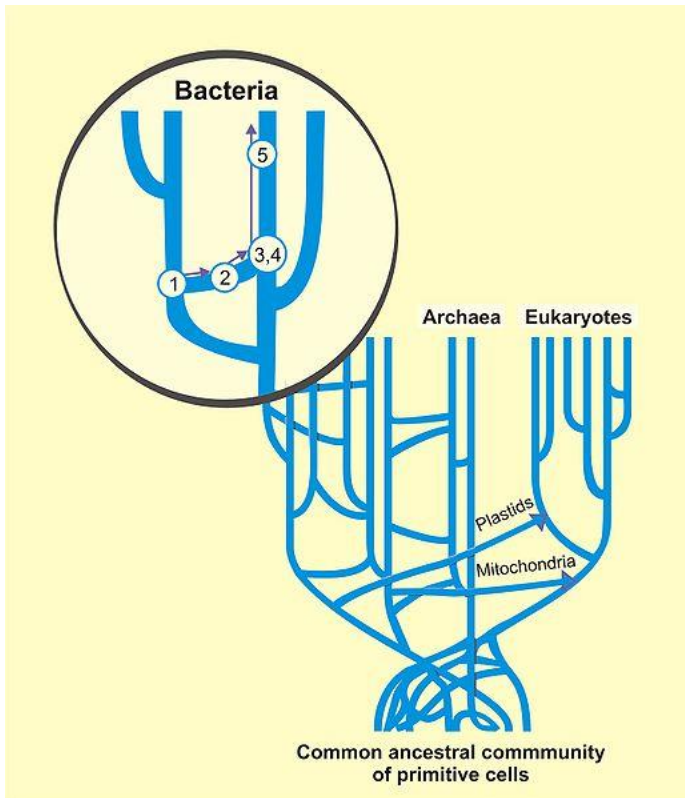
Slika 4. Transformacija biljnih stanica pomoću *Agrobacterium tumefaciens*

Endosimbioza-transfer gena tj. genoma

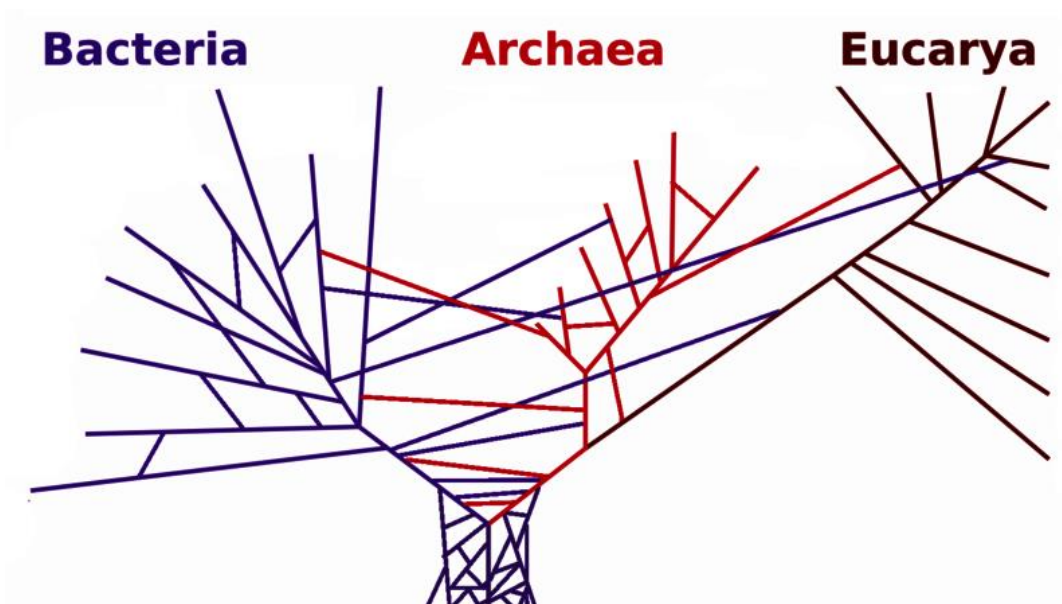


Slika 5. Shematski prikaz endosimbioze

Evolucijska (filogenetska) mreža

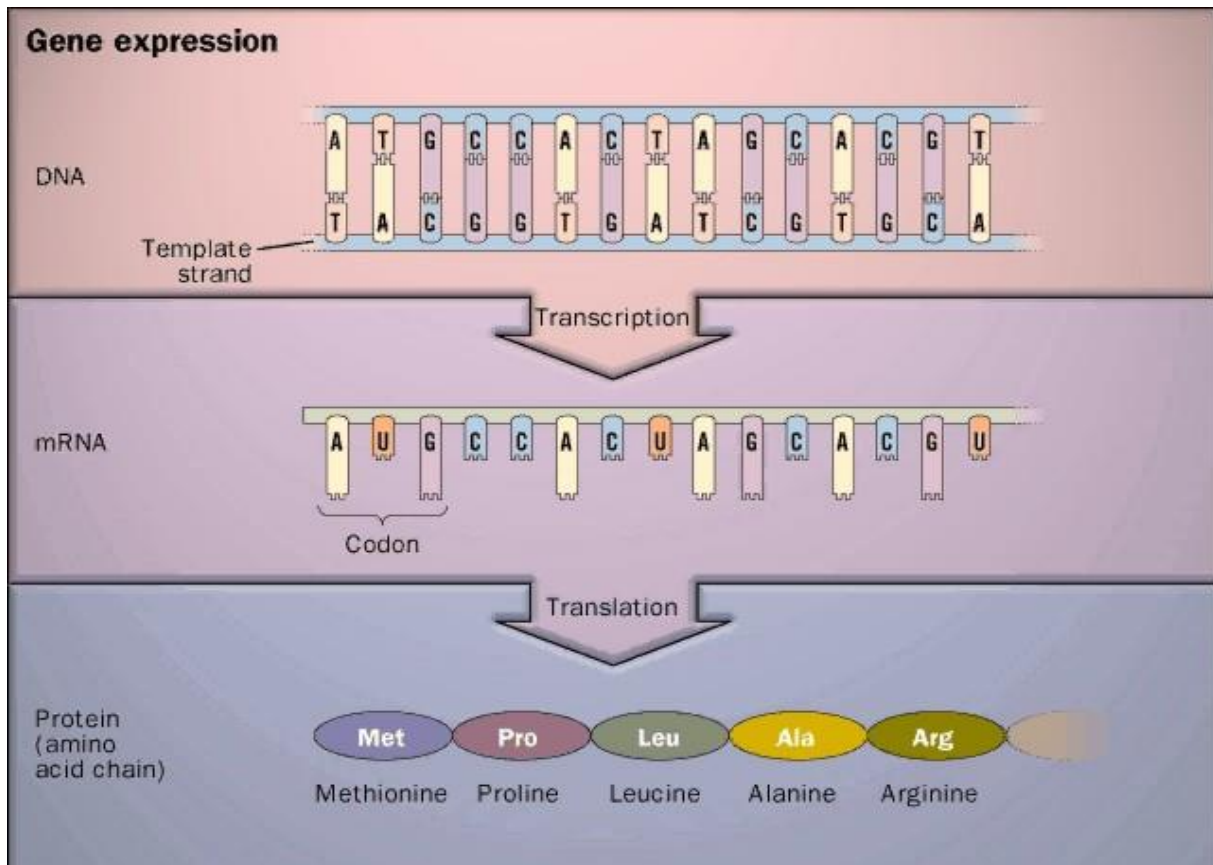


Slika 6. shematski prikaz evolucijske mreže nastanka tri domene



Slika 7. Filogenetsko stablo (mreža) pokazuje visoke stupnjeve horizontalnog transfera gena između organizama

Sinteza PROTEINA



Slika 8. Shematski prikaz transkripcije i translacije

Greške na molekularno nivou po generaciji

DNA----- 10^{-10} -----DNA

DNA----- 10^{-5} -----RNA

RNA----- 10^{-4} -----proteini

Popravak krivosparenih baza (eng. "mismatch repair", MMR)

u DNA ima glavnu ulogu u procesu evolucije.

MMR sustav kontrolira stabilnost vrsta i vrlo je sačuvan od bakterija do čovjeka.

MMR održava stabilnost DNA popravljajući greške nastale tijekom replikacije /GAmTC/ te sprječava genetičku rekombinaciju između različitih (divergentnih) DNA sekvencija.

Učestalost određenih tipova mutacija

- Delecije 10^{-4} po nukleotidu

- Letalne 10^{-5} po nukleotidu
- Povoljne 10^{-8} po nukleotidu

Mutatori

- Stanice s visokom spontanom stopom mutacija (mutatio rate),
- Mutatori mutacija stanicama povećavaju učestalost ukupnih mutacija i/ili rekombinacija do 100 000 puta,
- do 1% prirodnih bakterijskih izolata su mutator mutanti.
- mut+ u mut- 5×10^{-7} po nukleotidu
- mut- u mut + 5×10^{-10} po nukleotidu

Bakterije na Zemlji

- Opisano oko 4 200 vrsta bakterija,
- smatra se da je to samo 0,1 do 1 % bakterija u prirodi,
- od 1/3 do 2/3 novo izoliranih vrsta iz prirode nema sličnosti s poznatim zbirkama ako se uspoređuju svim poznatim metodama detekcije.

Problemi metagenomike

- selekcija i uzimanje uzoraka m. o. koji su ne uzgojivi,
- pitanje kako održati i rekonstruirati genetički materijal.

Mutacije

- Istraživanja u *Drosophila melanogaster* pokazuju da mutacija u genu za jedan protein će u oko 70 % slučajeva imati štetni učinak, a ostatak su ili neutralni ili slabo korisni učinci.
- U svim stanicama razvijeni mehanizmi za popravak DNA, nastojanje ukloniti oštećenje.
- optimalna stopa mutiranja za određenu vrstu je balansirana između troškova visoke stope mutiranja i metaboličkih troškova za sintezu enzima za popravak DNA. Retrovirusi imaju visoku stopu mutiranja te većina njihovih potomstva posjeduje mutirane gene. Visoka učestalost mutacija omogućava im izbjegavanje efikasnog odgovora imunološkog sustava u ljudi.

Primjeri genskih mutatora

- Virus HIV mutira 10^{-3} po nukleotidu, dovodi do samouništenja u 20-30% slučajeva, niska cijena jer u protivnom bi nestao,
- Pokus Lenskog: evolucija u realnom vremenu, nakon oko 20 000 generacija *E. coli*, od nekadašnjih kolonova stvorili su se nove vrste koje nisu mogle rekombinirati (nakupljanje neutralnih mutacija), dogodila se specijacija.

Divergentnost

- Rekombinacija spriječena između divergentnih vrsta: bakterije, kvasci, embrionalne stanice miša i štakora.
- Genetičke barijere u bakterija su potpuno uklonjene u mutantima *mutS* (I. Matić i M. Radman: *Samolischia*).

Smanjenje cijene mutiranja

Hipermutabilnim sekvencijama:

-imunoglobulini (eng. antigen variation)

-proteini na površini bakterijskih stanica (eng. phase variation)

-mikrosateliti (repetativna DNA u eukariotskom genomu - dinukleotidi –CACACA-)

Inducibilnim mutatorima:

- DNA mutaze
- Pokretni elemeneti (IS, Tn).

Antigena varijabilnost bakterija roda *Salmonella*

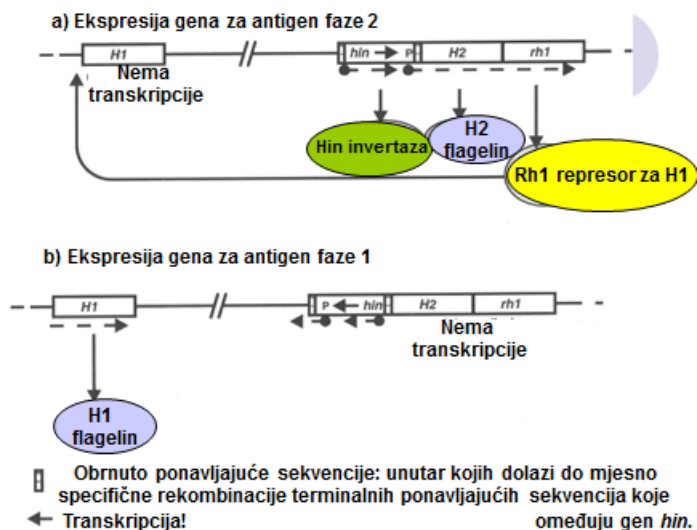
promjena flagelarnog (H) antigena

-razlika na osnovi antigena na površini st., a potječe od flagela (bičevi)->flagelin

-dva različita tipa flagela – različiti antigeni: faze 1 i faze 2

-određena kultura ima većinu stanica određene faze i nekoliko druge faze

-u stanica faze 2 represor onemogućava sintezu flagelina faze 1



Slika 9. Shematski prikaz antigenske varijabilnosti bakterija roda *Salmonella*

Tablica 1. Karakteristike DNA-polimeraza u bakterije *Escherichia coli*

DNA-polimeraze bakterije *Escherichia coli*

DNA-polimeraza	Uloge	Vjernost replikacije
DNA-polimeraza I (gen <i>polA</i>)	replikacija, popravlak DNA	visoka
DNA-polimeraza II (gen <i>dinA</i>)	popravlak DNA	niska
DNA-polimeraza III	replikacija i popravlak DNA	visoka
DNA-polimeraza IV (gen <i>dinB</i>)	popravlak DNA	niska
DNA-polimeraza V (geni <i>umuCD</i> ; <i>UmuD'2C</i>) SOS odgovor	popravlak DNA	niska

87

DNA mutaze u *E. coli*

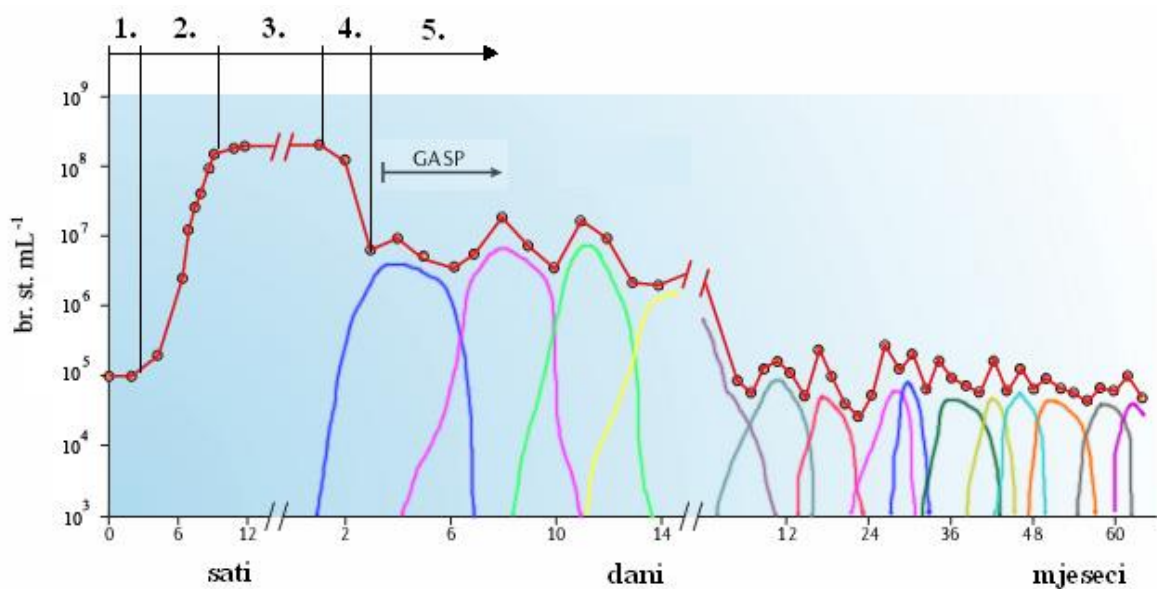
- DNA polimeraza IV – gen *dinB*;
- DNA polimeraza V – geni *umuCD* (*Umu D'2C*);

- DNA polimeraza II - gen *polB*.

Mutatori i mutabilnost

- *mutS* (prepoznavanje krivo sparenih baza); *mut L* (stimulira MMR) oko 100x;
- *mutT* (uklanjanje 8-oxoGTP) od 1 000x do 10 000x veća mutabilnost.

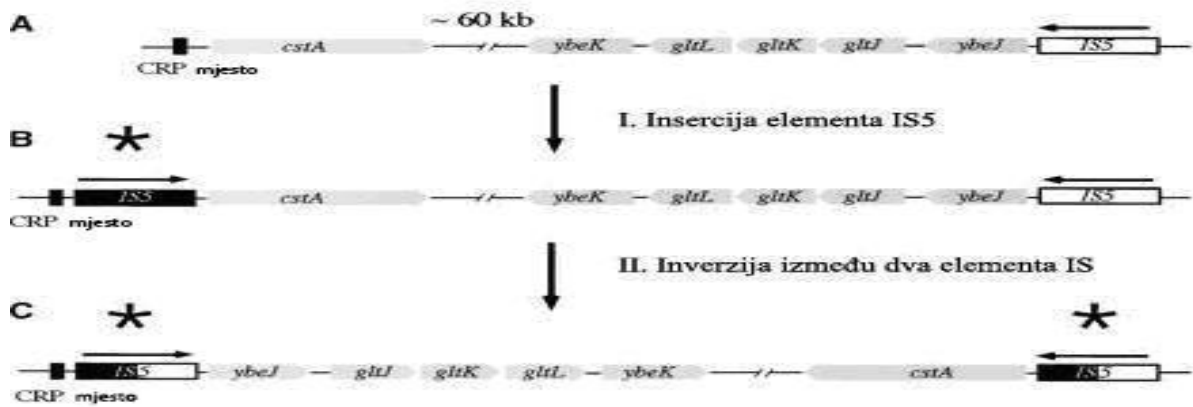
Krivulje rasta mutanata GASP



Slika 10. krivulja rasta nesporogenih bakterija, prilagođeno prema: Finkel (2006) *Nat Rev Microbiol* 4:113-120.

Preraspored insercijskih sekvencija IS5 u *E. coli*

- preraspored se odvija u dva koraka:
 1. element IS5 se s mjesta koje je 103 parova baza udaljeno od početka čitanja gena *ybeJ* premješta u regulatorno mjesto gena *cstA* (između promotora i CRP mjesta)
 2. događa se homologna rekombinacija između inserirane i stare sekvencije IS5 što rezultira inverzijom na kromosomu



Mutacija *sgaA* u mutanata GASP

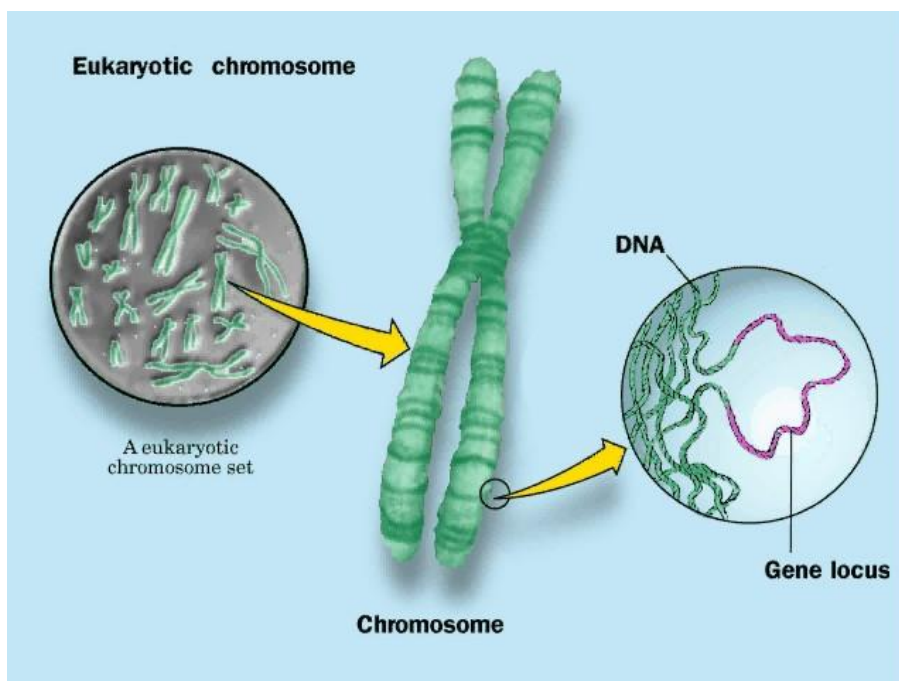
Slika 11. Shematski prikaz nastajanja mutanata GASP (prilagođeno prema: Zinser i sur.,2003)

Preraspored insercijskih sekvencija IS5

POSLEDICA:

Aktivirani operon *ybeJ-gltJKL-rihA* povećava kapacitet stanice za transport i rast na aminokiselinama kao jedinom izvoru ugljika i energije

Eukariotski kromosom



Slika12 . Eukariotski kromosom

Populacijska genetika

- studij učestalosti distribucije alela i promjene pod utjecajem četiri glavna evolucijska procesa:
 - nasljedne genetičke varijacije (mutacije, rekombinacije),
 - prirodni odabir (engl. natural selection),
 - genetski otklon ili snaga (engl. genetic drift)
 - protok gena (engl. gene flow).

Osnovni procesi evolucije 2

Nasljedne genetičke varijacije (mutacije, rekombinacije i transfer gena),

- prirodni odabir (selekcija),
- genetski otklon (engl. genetic drift).
- Relativna važnost prirodnog odabira i genetske snage u populaciji varira ovisno o jačini izbora i efektivne veličine populacije. Prirodna selekcija je obično predominantna u velikim populacijama, a genetička snaga dominira u malim populacijama.

Populacija

- skupina jedinki iste vrste koje žive na određenom prostoru i aktivno razmjenjuju genetski materijal dajući plodno potomstvo
- Populacijska genetika je znanost koja proučava genetsku strukturu populacije odnosno učestalosti alela i genotipova
- populacija u ravnoteži, učestalosti alela, gena i genotipova ostaju nepromijenjene tijekom niza generacija

HARDY-WEINBERGOV ZAKON

- 1908. G. H. Hardy i W. Weinberg neovisno
- Povezuje učestalosti alela i genotipova u populaciji diploidnih jedinki koje se spolno ramnožavaju.
- Vrijedi za jedan autosomalni lokus koji ima dva alela: dominantni i recesivni.
- Za populaciju koja je u ravnoteži.
- Promatranje populaciju u kratkom vremenu gdje je djelovanje evolucijskih sila slabo pa ga možemo zanemariti.

- Ako se učestalosti alela kroz vrijeme odstupaju od ovog zakona znači da populacija evoluira.

Utvrđivanje učestalosti alela koji su u dominantno-recesivnom odnosu: Hardy-Weinbergova jednačica

- A i a par alela koji kontroliraju nasljeđivanje jednog svojstva,

p je učestalost dominantnog alela A [f(A)], a

q je učestalost recesivnog alela a [f(a)].

- Slobodnim kombiniranjem gameta koje sadrže te alele mogu nastati 3 različita genotipa:

AA – dominantni homozigoti,

Aa – heterozigoti,

aa – recesivni homozigoti.

Hardy-Weinberg jednačica (ravnoteže)

Hardy-Weinbergova učestalost (f) genotip za dva alela:

apscisa = učestalosti alela p i q, ordinata = učestalost genotip. Svaka krivulja pokazuje jedan od tri moguća genotipa.

$$f(A) = p; f(a) = q,$$

$$p + q = 1.$$

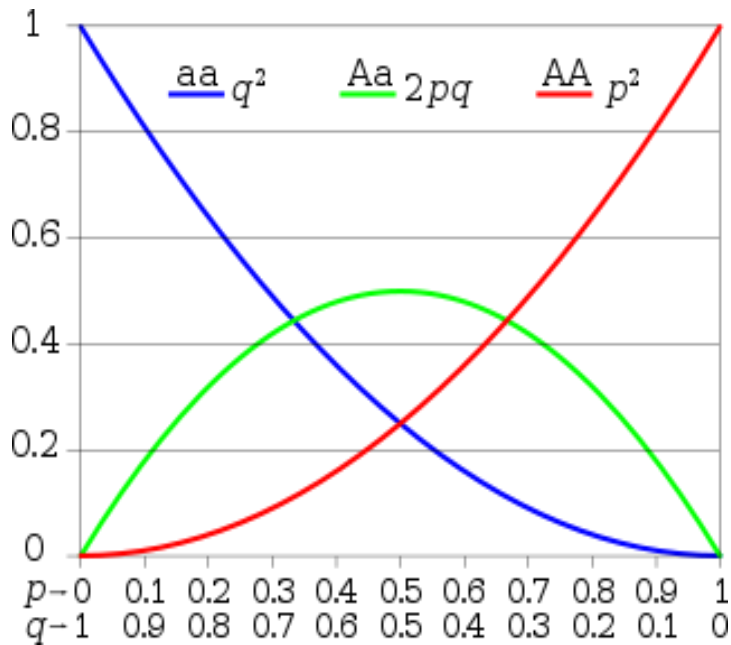
Ako populacija u ravnoteži:

$$f(AA) = p^2 \text{ za AA homozigote,}$$

$$f(aa) = q^2 \text{ za aa homozigote i}$$

$$f(Aa) = 2pq \text{ za heterozigotnu populaciju}$$

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$



Slika 13. Krivulja učestalosti genotipova po Hardy-Weinbergovom zakonu

Hardy-Weinberg princip (ravnoteže, teorem, zakon)

- Opisuje kao će dva alela i frekvencije genotipa u populaciji ostati konstantane, tj. u ravnoteži, iz generacije u generaciju ukoliko nema vanjskih utjecaja (na pr. mutacije, odabir, ograničen broj populacije).
- Hardy-Weinberg ravnoteža je idealno stanje koje pruža osnovu prema kojoj će se mjere promijene.

Mutacije u eukariota

- Većina mutacije ne utječu na reproduktivnu sposobnost pojedinaca, neke od njih mogu biti od koristi, neki mogu biti štetni, a mnoge mogu biti neutralan. Učestalost genskih mutacija je uglavnom niske.
- Neutralne mutacije ne utječu na preživljavanje organizma, ali se vremenom nakupljaju u populaciji.
- Štetne mutacije smanjuju vjerojatnost preživljavanja za jedinku.
- Učestalost novih alela nastalih korisnim mutacijama će se s vremenom povećavati unutar populacije. Primjerice, paun s ljepšim i većim repom će lakše naći partnericu i imati će više potomaka, pa će alela koji određuju ovo svojstvo s vremenom biti sve više u populaciji.
- kroz dugo vremensko razdoblje postaju pokretačka sila evolucije jer uzrokuju pojavu novih alela.

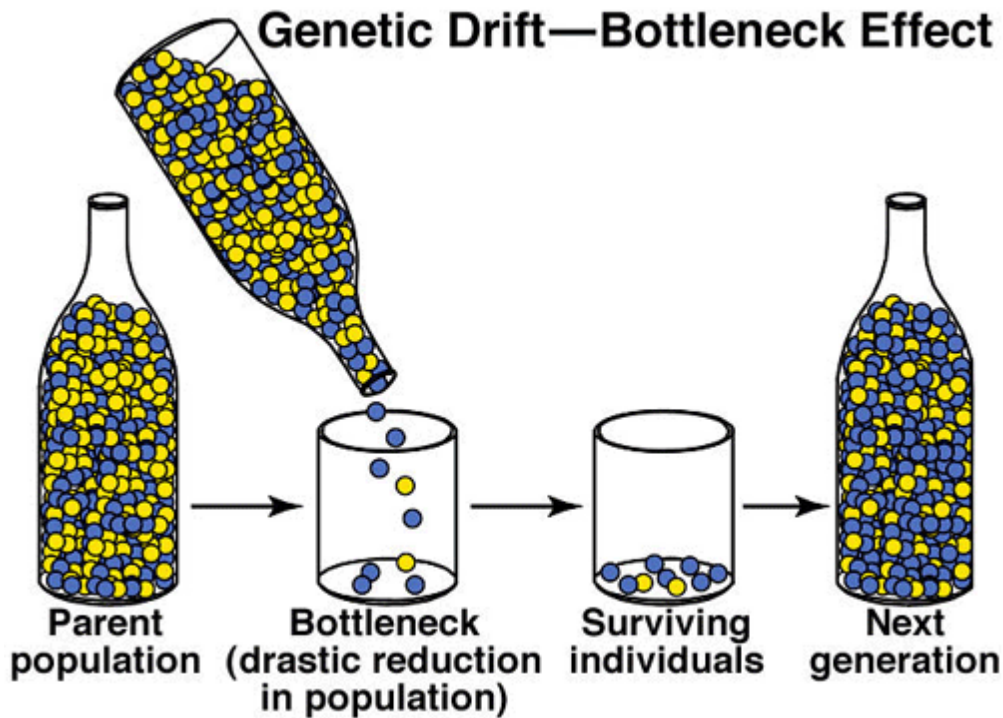
Učestalost tipova mutacija u *E. coli*

- Delecije 10^{-4} po nukleotidu
- Letalne 10^{-5} po nukleotidu
- Povoljne 10^{-8} po nukleotidu

Genetski otklon je osnovna sila evolucije koja uvjetuje ustaljivanje neutralnih ili neadaptivnih svojstava. Genetski drift djeluje samo u malim populacijama po načelu vjerojatnosti. Rezultati su slučajni i uzrok su slučajnom ustaljivanju gena ili gubitku mutiranoga gena. Gubitak ili fiksacija događa se bez obzira na selekcijski pritisak, prema čemu i naziv pojave: genetski drift, tj. genetski nanos. Tako osim selekcijskog istrjebljenja, postoji i mogućnost da se oni geni, inače samo usputni, koji se u velikoj genskoj zalih nisu mogli istaknuti, odjednom istaknu u slučaju uvjetovanom genetskom driftu u malim populacijama i tako postanu valjani za neki genetski sastav, dok se oni geni koji su prije toga bili zastupljeni sada gube.

GENETSKI OTKLON (engl. drift)

- nakupljanje slučajnih događaja što tijekom određenog vremenskog razdoblja dovodi do promjena u učestalosti pojedinih genotipova odnosno alela unutar populacije.
- skup slučajnih događaja koji određuju koji će se aleli naslijediti, a koji iščeznuti unutar jedne populacije
- nezavisan proces koji stvara slučajne promjene osobina u populaciji,
- djeluje u populacijama po načelu vjerojatnosti.
- Rezultati su slučajni i uzrok su slučajnom ustaljivanju ili gubitku mutiranoga gena
- Nakon prirodne katastrofe ili epidemije iz velike populacije nastaje mala populacija. Obzirom da je to koje će jedinke preživjeti rezultat čiste slučajnosti te nova populacija ne zadržava iste učestalosti alela kao ishodišna populacija.



Slika 14. Genetskog otklona i učinak uskog grla ili učinak katastrofe

PROTOK GENA ili GENSKI TOK (engl. gene flow)

- predstavlja premještanje pojedinih alela iz jedne u drugu populaciju kao posljedica migracije jedinki.
- Krajnji rezultat toga je promjena učestalosti alela u populaciji.

Prirodni odabir ili selekcija je također osnovna snaga evolucije koja je prirodni izbor između nositelja različito vrijednih nasljednih faktora. Kao otkriće, načelo selekcije (odabira) glavni je Darwinov doprinos teoriji evolucije, koju on objašnjava borbom za opstanak među pojedinim organizmima, od kojih preživljavaju najsposobniji. Selekciju, Darwin primjenjuje na jedinke, a ne na populacije. Nadalje, okoliš kao selektivna sila odabire varijante koje su joj se najbolje prilagodile. Darwin je time naglasio negativno gledište selekcije, ističući da je ona neumoljiva snaga koja uništava jedne, a omogućava adaptirane organizme. To je stajalište Darwin temeljio na diferencijalnom mortalitetu koji može dovesti do diferencijalne reprodukcije. Danas je modificirano načelo selekcije temeljna orijentacija u rješavanju evolucijskih problema. Prema Hardy-Weinbergovu pravilu, kao polazištu u populacijskoj genetici, u standardnim uvjetima okoline svi geni populacijskih genskih zaliha dolaze do ravnoteže koja se stalno održava (idealna populacija). Zato je prirodni odabir, osim mutacija, jedina snaga koja uzrokuje promjene u genetskoj ravnoteži populacije. Prirodna selekcija utjecaj je bilo kojega faktora iz okoliša organizma. Kao selekcijski faktori mogu djelovati: ekstremne temperature, oborinski omjeri (sušna razdoblja, poplave), prirodni neprijatelji različitih štetočina i nametnika koji unapređuju evoluciju pojedinih vrsta. Natjecanje i borba oko hrane, životnoga prostora i ostalih važnih životnih uvjeta predstavlja selekciju koja

određene skupine potiskuje u nove ekološke niše ili vodi njihovu izumiranju. Djelovanjem selekcijskog pritiska tijekom milijuna godina, selekcija je omogućuje razvoj adaptiranih organizama u najrazličitijim sredinama na Zemlji.

Prirodni odabir (SELEKCIJA)

- proces podržava naslijeđeno svojstvo koje je korisno za opstanak i reprodukciju jedinke u određenom okruženju, ekološkoj niši,
- favorizira gene koji poboljšavaju sposobnost za opstanak i reprodukciju.
- Određeni fenotip ima veći reproduktivni uspjeh i stoga ima veće šanse za prenošenje svojih gena u sljedeću generaciju i njihova učestalost u populaciji raste.
- uspješnost ovisi o biotičkim i abiotičkim uvjetima okoliša.
- Utječe brojnost i raznolikost populacije te različiti reproduktivni uspjeh jedinki u populaciji.

Fitness

- Fitness je svojstvo organizma povezano s preživljenjem i reprodukcijom. U klasičnom smislu, izračunava se usporedbom broja potomaka organizma i prosječnog broja potomaka u populaciji.

EVOLUCIJSKE SILE

Sistematske: mutacije, selekcija, migracije

Nesistematske: genetički drift

Populacijska genetika

- uzima u obzir faktore rekombinacije, broj stanovnika podjele i struktura populacija.

-seksualna populacija je skup organizama u kojem se parovi mogu razmnožavati i dobivati plodno potomstvo, a podrazumijeva da svi članovi pripadaju istoj vrsti i da žive u blizini jedan drugoga,

- Nastoji objasniti pojave adaptacije i specijacije.

ADAPTIVNA EVOLUCIJA

Genetička varijabilnost prirodna selekcija promjena srednjeg fenotipa populacije (promjena frekvencije alela)

Populacijska genetika

Gena u populaciji leptira može imati više alternativnih oblika dva alela za boju: crnu i bijelu, a koje čine varijacija između njegovih fenotipova.



Slika 15. Adaptacija leptira

Sličnost genoma

- Usprkos stalnim uvođenjem varijacije kroz navedene procese, većina je genoma određene vrste identičan u svim stanicama određene vrste.
- Salmonella i Escherichia se razlikuju u 14% genoma.

Razdvajanje bakterija *S. enterica* i *E. coli* tijekom evolucije

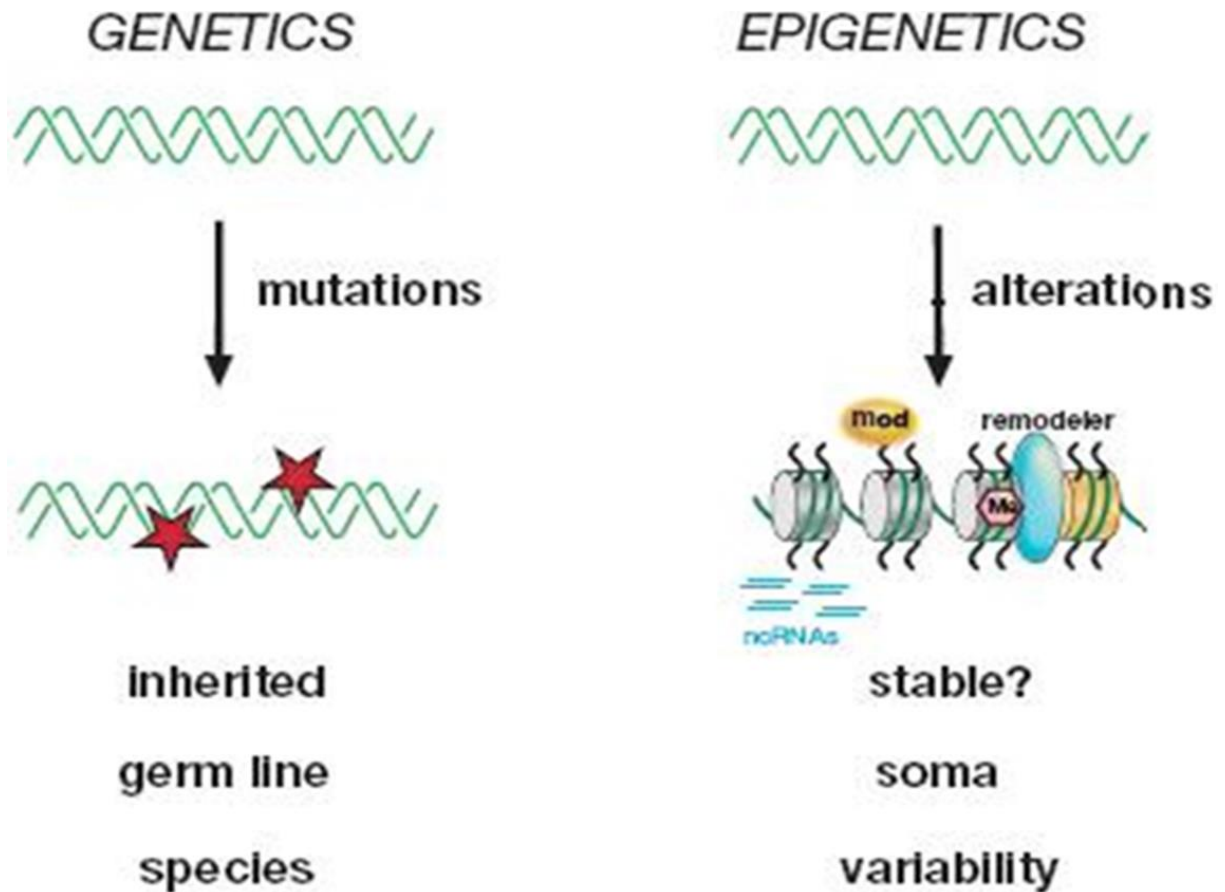
- Razdvojene od zajedničkog pretka prije više od 100 milijuna godina (analizom sekvencija homolognih i specifičnih gena).
- Razdvajanje bakterija je posljedica sakupljanja odvojenih setova gena tijekom evolucije, a ne posljedica odvajanja gena pretka (Brenner i Miller, 2002).
- Genom *E. coli* sadrži čak 25% novostečenih "stranih" gena. *S. enterica* - patogeni otoci.
- *E. coli* primila i izgubila jednaku količinu DNA koju ima danas (Lawrence, 1998).

Sličnost genoma

- Međutim, čak i relativno male promjene u genotipu može dovesti do dramatičnih promjena u fenotipu: čimpanze i ljudi se razlikuju u samo oko 5% njihovog genoma.

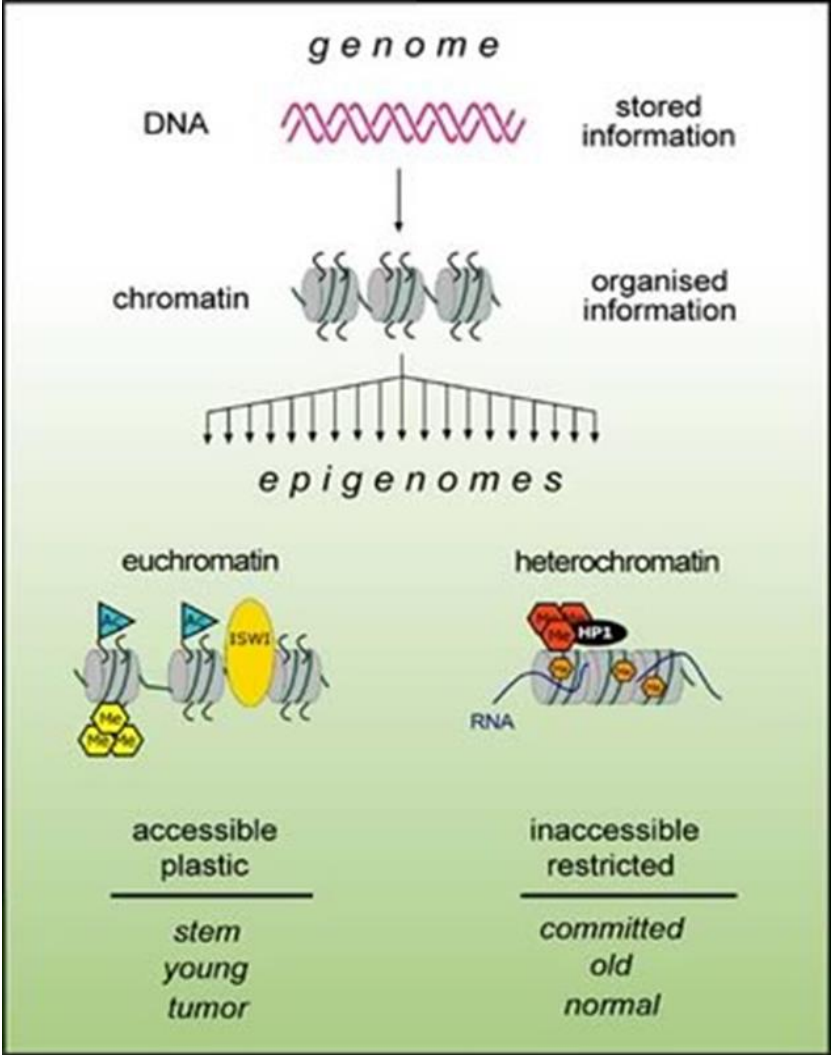
- Epigenetske modifikacije u sisavaca: metilacija DNA (većina CpG dinukleotida), modifikacija histona (acetilacije, metilacije, fosforilacije i ubikitinacije u specifičnim mjestima na amino terminalnom kraju histona) i miRNA.

Genetika i epigenetika



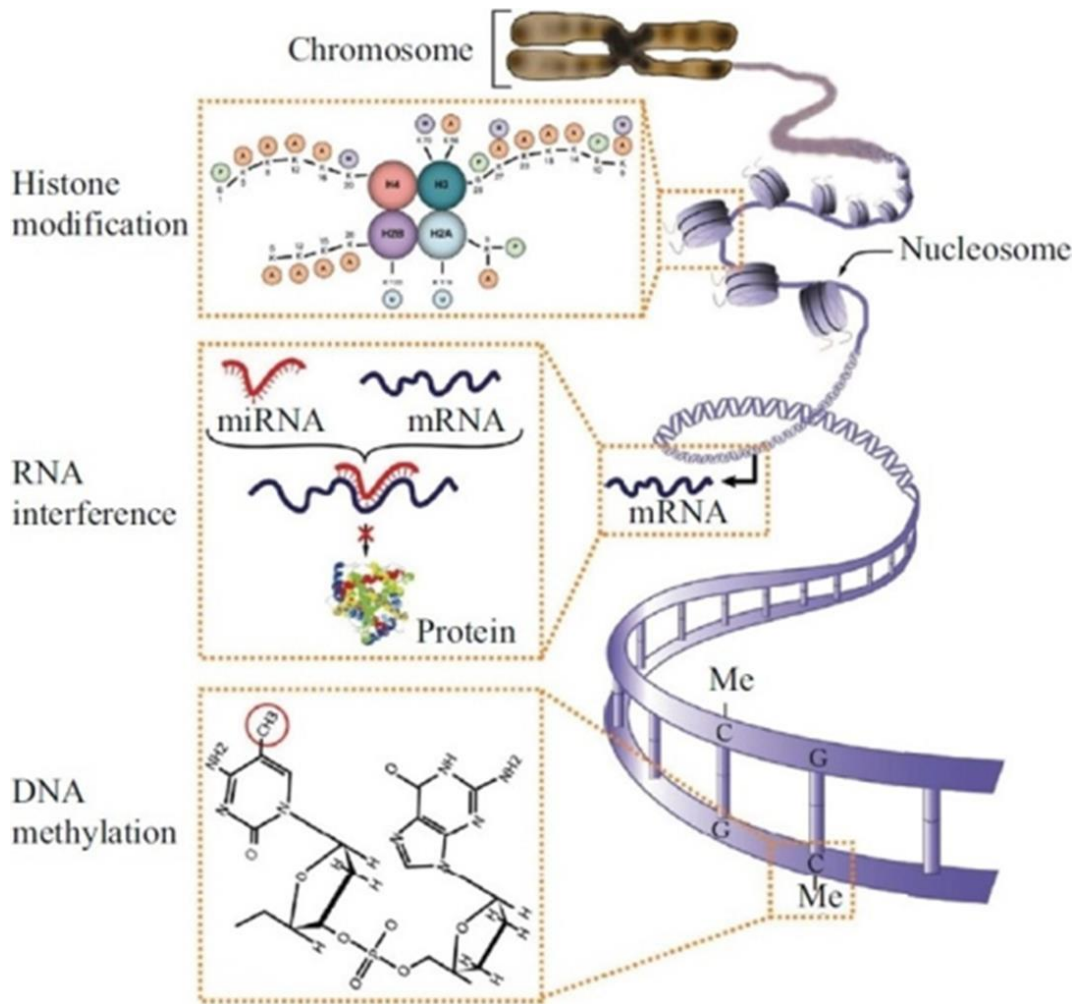
Slika 16. Razlika između genskih i epigenetskih promjena

Epigenom



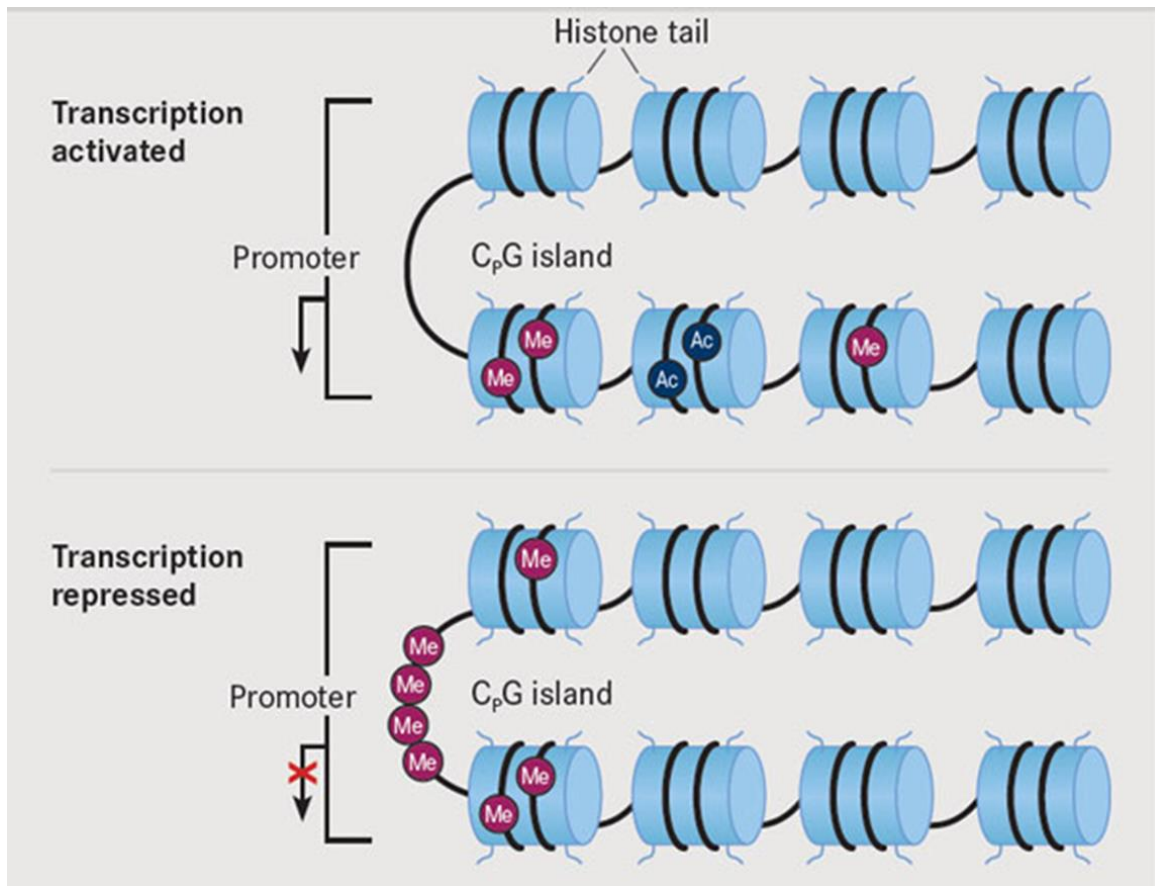
Slika 17. Genom i epigenom

Mehanizmi epigenetske regulacije



Slika18 . Epigenetske modifikacije

Aktivnost gena



Slika 19. Aktivnost gena i epigenetske modifikacije

Interakcija

- Interakcije između organizama mogu proizvesti i sukob i suradnju.
- Interakcije između vrsta, kao što je patogen i domaćin, ili grabežljivac i njegova plijena, može razviti podudaranje međusobnih adaptacija.

Koevolucija

- ciklus selekcije i odgovora.
- evolucija jedne vrste uzrok je adaptacije druge vrste,
- promjene u drugoj vrsti uzrokovat će nove adaptacije u prvoj vrsti.
- Primjer je izlučivanje tetrodotoksina iz grube kože vodenjak i evolucije tetrodotoxin rezistencije u grabežljivaca koji se njime hrane - zmijske. Evolucijska trka je proizvodnja visoke razine toksin u vodenjak i primjereno visoka razina otpornosti u zmijske.

Kooperacija

- sve interakcija između vrsta ne uključuju sukob.
- jedan ekstremna suradnja postoji između biljaka i gljive mycorrhiza koja rastu na korijenu biljke i upijanje hranjiva iz korijena. Biljka dijeli s gljivom ugljikohidrate nastale fotosintezom.
- Ova gljiva raste unutar biljne stanice, koristeći hranjive tvari domaćina i istovremeno šalje signale koji potiskuje imuni sustav domaćina.

Opseg i karakteristike evolucijskih procesa

Obzirom na opseg i određene karakteristike evolucijskih procesa, moguće je razlikovati mikroevoluciju, makroevoluciju i megaevoluciju kao stupnjeve ili razine u neprekidnom evolucijskom nizu.

Megaevolucija je pojava novih biol. sustava ili tipova organizacije. Kroz tri mlrd. god. razvilo se gotovo 200 takvih tipova. Njihovo podrijetlo najvažniji je događaj u evoluciji, vrlo kompliciran i najmanje istražen. Megaevoluciju karakteriziraju: 1. pokušaji i istraživanja raznosmjernih linija od polaznoga pretka da prijeđu ekološku granicu i uđu u novu zonu, dok jednoj konačno to i ne uspije; 2. prodor i promjena uvijek su brzi; 3. nova zona uvijek je ekološki pristupačna i nema suparnika.

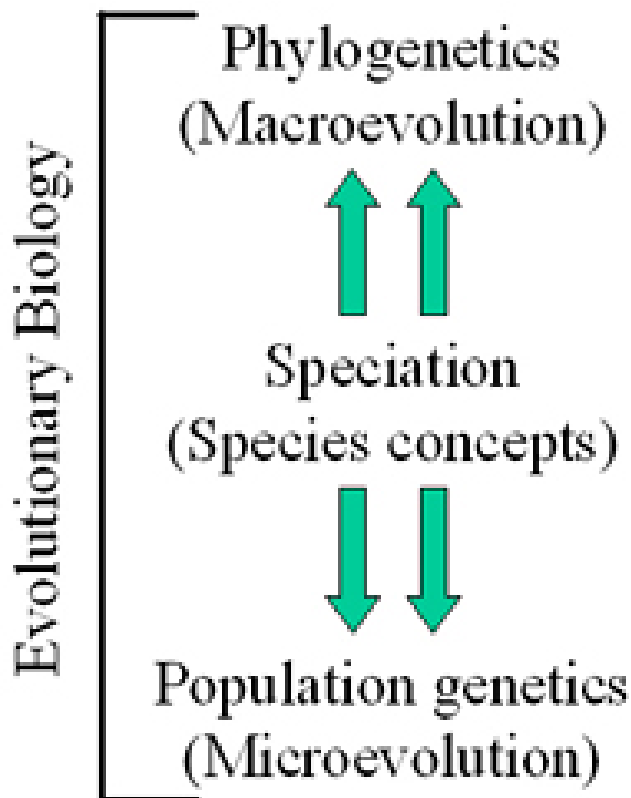
Mikroevolucija sadrži manje sukcesivne promjene u genskoj zalihi određene populacije od jedne do druge generacije. U njoj djeluju osnovne sile evolucije. Procesi mikroevolucije vode stvaranju novih vrsta, odn. populacija. Specijacija je odjeljivanje i razvoj novih populacija, tj. nastanak novih vrsta. Naziva se i populacijska divergencija. Cijeli tijek evolucije ovisi o podrijetlu novih populacija koje imaju adaptivnu sposobnost veću od svojih predaka. U nastanku novih vrsta uz osnovne sile djelatne su i dodatne sile, koje djeluju dulje vrijeme. Glavni je faktor izolacija. Ima nekoliko oblika izolacije: geografska, ekološka, reproduktivna, genetska. U geografskoj izolaciji proces se odvija tako da se početna populacija širi od sredine svojega prebivališta u susjedna područja. U početku se genetska izmjena nastavlja između svih dijelova populacije. Postupno se male populacije počinju fragmentirati i ustaljivati u najpogodnijim prebivalištima, pa jedne od drugih postaju odijeljene ekološki nepovoljnim područjima. Reproductivna izolacija sastoji se u razlikama u ponašanju u doba parenja (npr. u ptica razlike u glasanju), u razlikama s obzirom na razdoblje i sezonu parenja, u morfološkoj neusklađenosti kopulacijskih organa što priječi nesmetano neograničeno križanje (panmiksiju). Čini se da geogr. odjeljivanje odlučno utječe na mehanizam te izolacije. Genetska izolacija nastupa kao posljedica promjena u kromosomskoj garnituri ili u poretku gena. Kada nastupe takve promjene, kromosomi dotičnih vrsta ne mogu se spojiti, pa više-manje nepravilno djeluju ako i dođu u dodir. Zbog antagonističnosti genetskoga sastava roditeljskih vrsta, gamete ili ugibaju već u samom početku procesa oplodnje ili pak, ako se nastavi razvoj zametka, rađaju se životno nesposobni ili sterilni hibridi.

Makroevolucija ili adaptivna radijacija evolucija je iznad razine vrste, a karakterizira ju dijeljenje ili fragmentacija, koja dovodi do postanka i razvoja većeg broja adaptivnih tipova. Dok u mikroevoluciji i specijaciji nastaju posebne adaptacije, u makroevoluciji razvoj se

odvija od opće adaptacije divergentno prema mnogobrojnim posebnim adaptacijama. Makroevolucija obuhvaća razvoj viših sistematskih skupina (porodica, red, razred). Nju karakterizira: 1. dioba skupina u mnogo novih podskupina; 2. prodor u nove sredine; 3. organiziranje različitih struktura i načina života. Osnovna je karakteristika evolucije iznad razine vrste pomicanje skupine organizama u nove adaptivne zone. Kako bi organizam mogao proći kroz zonu ekološke nestabilnosti u novu adaptivnu zonu, on mora imati otvoren evolucijski i ekološki pristup u nju, tj. skupina mora već imati neka prilagodljiva svojstva, a zona ne smije u sebi imati jakoga konkurenta. Prvi prodor u novu zonu zahtijeva samo opću adaptaciju; poslije evolucija vodi specijaciji.

Specijacija

Specijacija je evolucijski proces kojim nastaju nove biološke vrste.



Slika 20. Karakteristike evolucijskih procesa

Specijacija

- I proces pomoću kojeg se tijekom vremena jedna vrsta razvije u drugu vrstu tzv. anageneza (anagensis=bez rođenja ili kreacije) ili jedna vrsta divergira tako da nastaju dvije ili više vrsta tj. kladogeneza (kladogeneza=grananje).

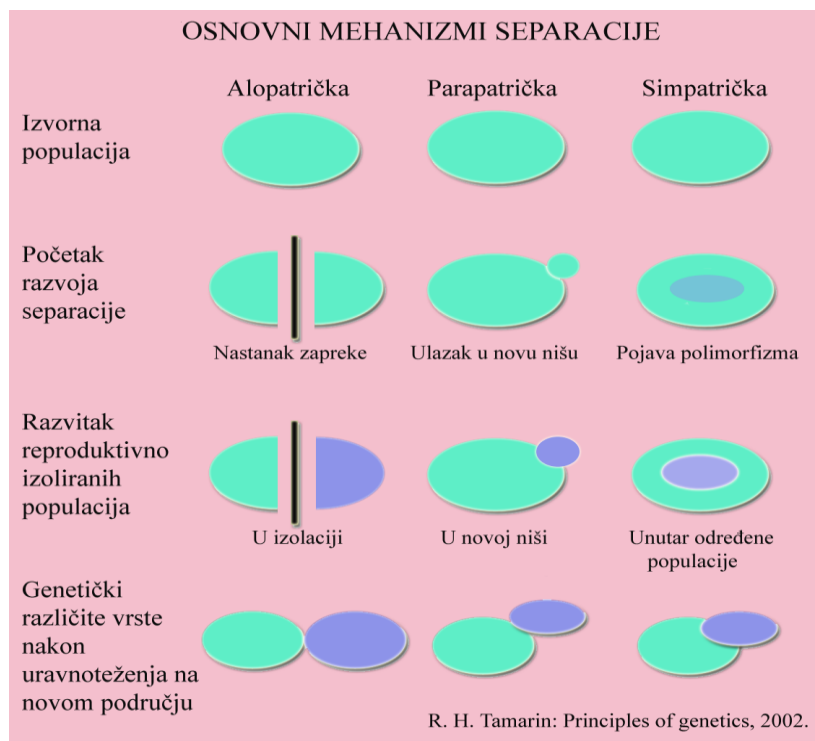
Mehanizmi kladogeneze

- Razvijeni mehanizmi reproduktivne izolacije koji utječu na križanje:

- okoliš (ista regija različito stanište),
- ponašanje (nepodudarno ponašanje tijekom parenja),
- mehaničke razlike (različite reproduktivne strukture) i
- fiziološke barijere (F1 hibridi su slabi i nevijabilni).

Osnovni mehanizmi kladogene specijacije

- Alopatrička - razvijena reprodukcijaska izolacija nakon geografske razdvojenosti,
- Parapatrička - dio populacije je ušao u novu nišu,
- Simpatrička - razvijena reprodukcijaska izolacija dok je početna grupa još uvijek u blizini roditeljske populacije.

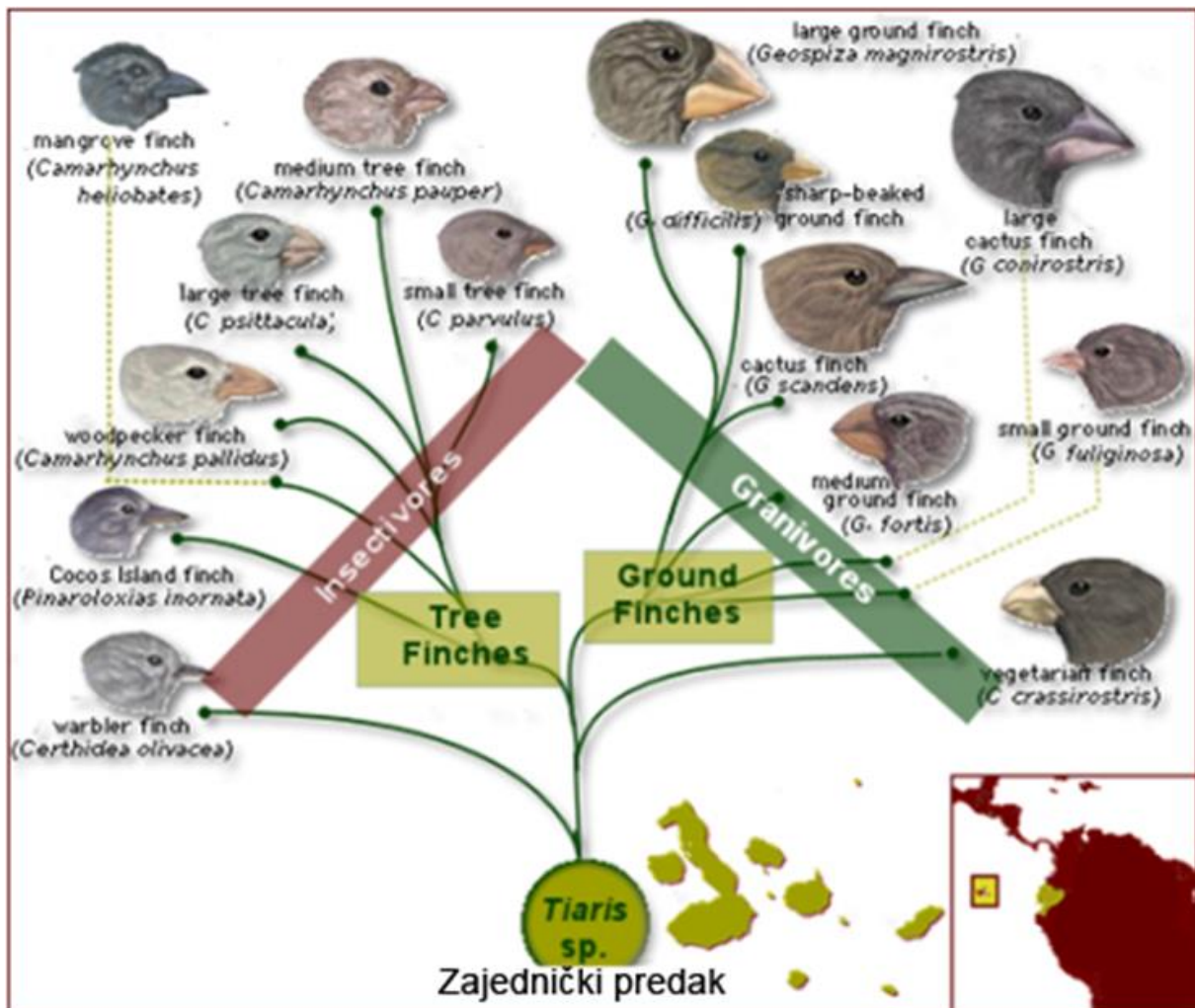


Slika 21. Osnovni mehanizmi specijacije

Alopatrička specijacija

- razvijena reprodukcijaska izolacija nakon geografske razdvojenosti;

- Darwinove zebe (ptice) s arhipelaga Galapagos 1120 km od Ekvadora (Južna Amerika) su primjer za alopatričku specijaciju. Porijeklom iz J. Amerike na svakom su otoku specijalizirane za specifičnu hranidbenu nišu.



Slika 22. Porijeklo i specijacija Darwinovih zeba

Parapatrička specijacija

- proces u gdje je dio populacije ušao u novu nišu;
- Primjer: trava *Anthoxanthum odoratum*, koje može pretrpjeti parapatričnu specijaciju kao odgovoru na lokalizirano zagađenje metalima iz mina. Određene jedinice su razvile otpornost na visoke razine metala u tlu. Specijacija uzrokuje reproduksijsku izolaciju. Križanje s metal-senzitivnim roditeljskim populacijama onemogućeno jer je promijenjen period cvatnje metal otpornih biljaka.

Simpatrička specijacija

Jedan tip simpatričke specijacije uključuje križanje dviju srodnih vrsta u svrhu stvaranja nove hibridne vrste:

- nije uobičajeno u životinjskih hibrida - obično sterilni,
- najčešće u biljaka jer one podnose veći broj kromosoma te nastaju nove poliploide vrste.

Specijacija

- Primjer takvog specijacijskog događaja - križanje biljnih vrsta *Arabidopsis thaliana* i *Arabidopsis arenosa* i nastanak nove vrste *Arabidopsis suecica*. To se dogodilo prije otprilike 20 000 godina, a proces specijacije je ponovljen u laboratoriju, što omogućava proučavanje genetskih mehanizama koji su uključeni u ovaj proces.
- Povećanje ploidije može biti uzrok reproduktivne izolacije određene biljne vrste.

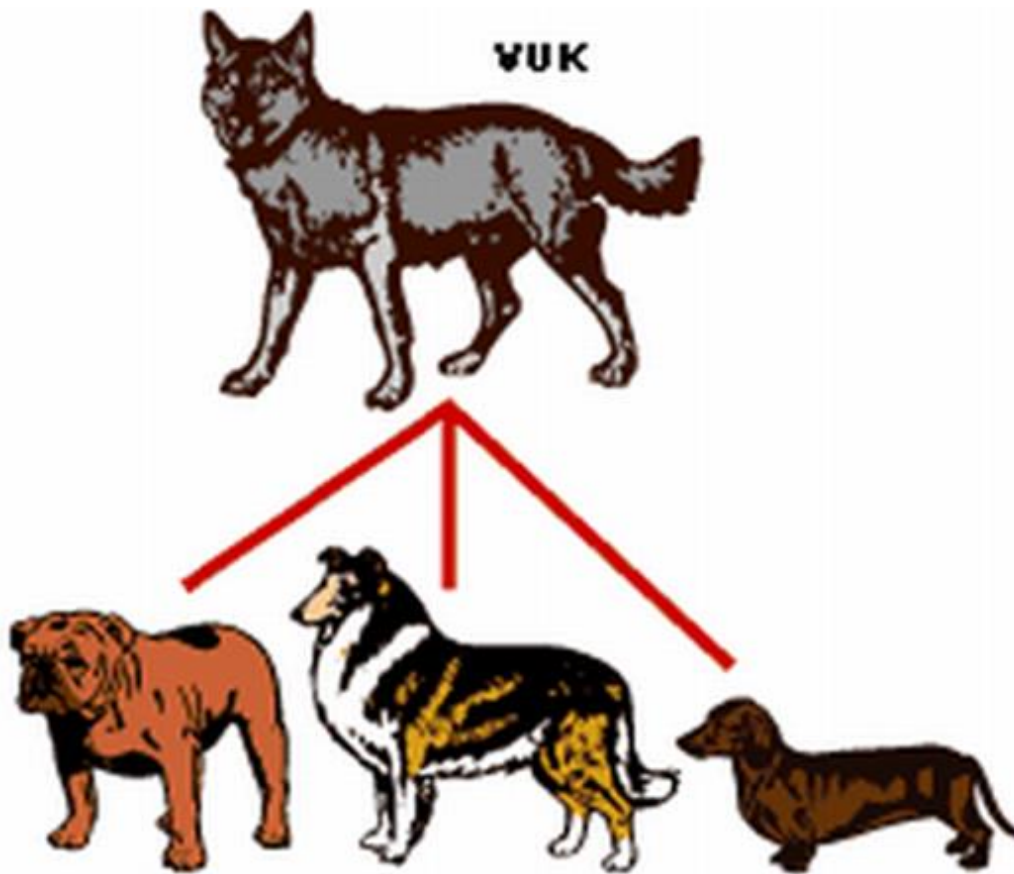
Izumiranje

- nestanak cijelih vrsta.
- vrsta se redovito pojavljuju kroz specijaciju, a nestaju kroz istrebljenja.
- prisutno masovno izumiranje populacija vezano uz proširenje djelovanja čovjeka širom svijeta tijekom posljednjih nekoliko tisuću godina.

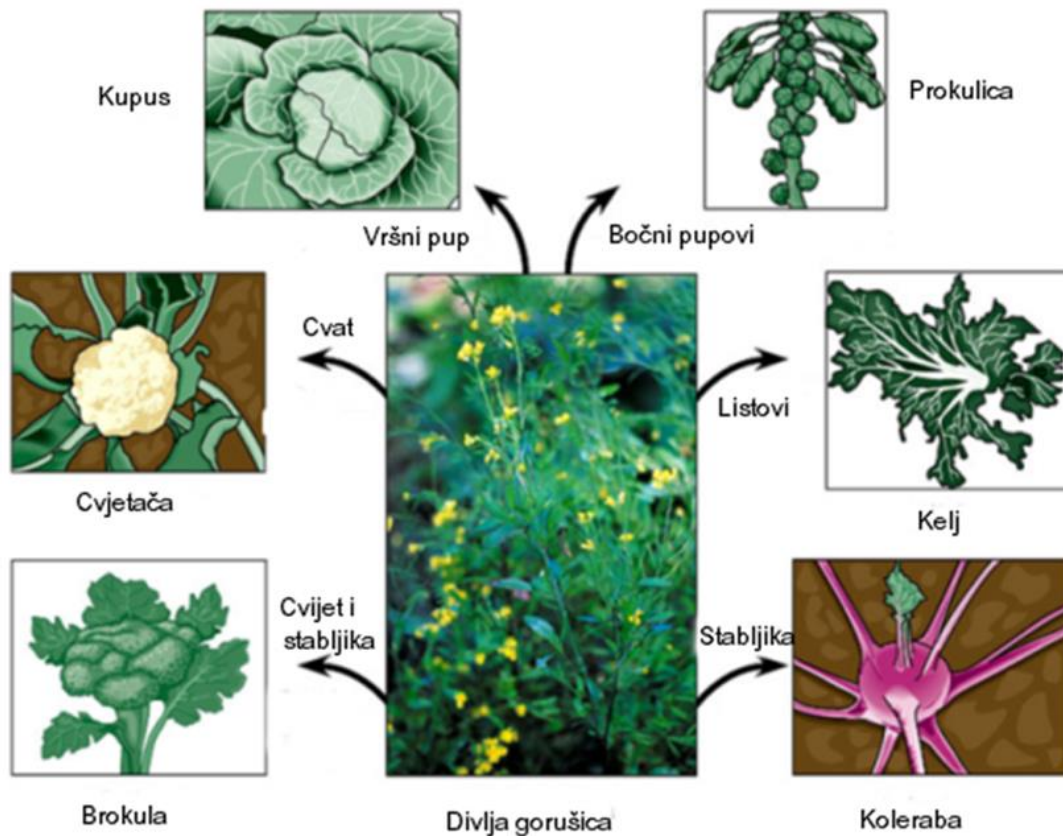
Umjetna selekcija ili selekcija nametnuta čovjekom

- brži i intenzivniji proces od prirodne selekcije,
- rađena na osnovu fenotipa, jer su se stoljećima akumulirale male nasljedne varijabilnosti koje su dovele do zadivljujućih promjena,
- raznolikost biljnih i životinjskih vrsta dobivenih umjetnom selekcijom ide u prilog teoriji evolucije prirodnom selekcijom.
- odabirom ili umjetnom selekcijom nastali su današnji kultivirani oblici biljaka i životinja
- Sve današnje biljaka i životinja koje koristimo u različitim djelatnostima porijeklom su od divljih vrsta

Umjetnom selekcijom dobivene su sve današnje pasmine psa



Slika 23. Umjetnom selekcijom dobivene su različite vrste pasa



Slika 24. Umjetnom selekcijom dobivene su različite vrste biljaka

Umjetna selekcija i negativne karakteristike

- rezistentnosti na pesticide i antibiotike.
- Rezistentnost je sposobnost organizma da preživi izloženost letalnoj dozi nekog kemijskog otrova.
- Rezistentnost ima genetičku osnovu; postoje geni za rezistentnost koji nastaju mutacijom.

Prvi rezistenti na DDT

- Rezistentni oblici pojavili su se prije 60-tak godina kao rezultat selektivnih pritisaka zbog učestale primjene velikih količina pesticida,
- Rezistentnost na DDT (diklorodifeniltrikloretan) je najpoznatiji primjer rezistentnosti na insekticide.
- u kukaca djeluje na živčani sustav te izaziva paralizu i smrt.
- **Rezistentnost je rezultat selekcije, jer te jedinke bolje prežive, daju rezistentne potomke.**

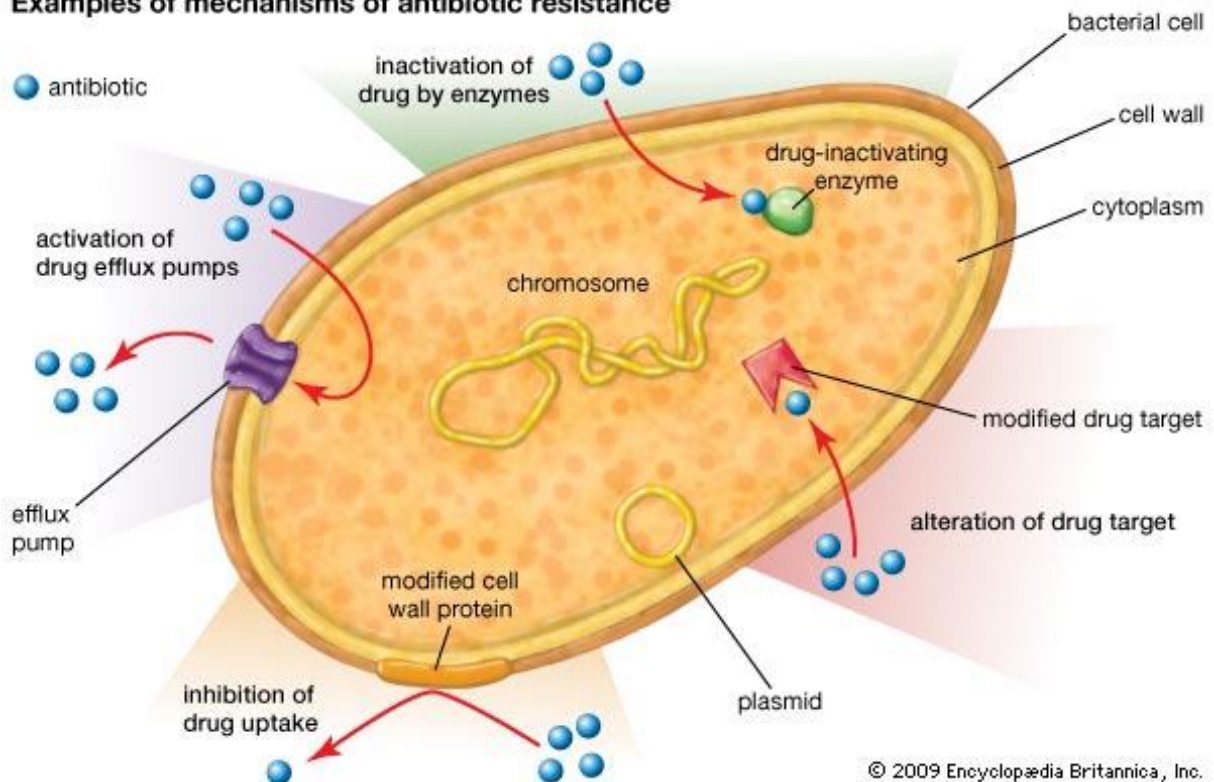
Nekoliko mehanizama rezistentnosti na DDT kontroliraju različiti geni

- Živčani sustav može biti otporan na toksičnost DDT-a
- Kutikula kukaca slabije propusna za DDT
- Promjene ponašanja kukaca, rezistentni sojevi izbjegavaju kontakt s DDT-om
- Povećanje količine lipida tako da se u mastima topivi DDT izolira i odvoji od osjetljivih dijelova organizma
- Neki kukci imaju visoku razinu enzima koji detoksificiraju DDT (npr. kućna muha ima visoku razinu enzima DDT-dehidroklorinaze koji cijepa DDT na manje toksične dijelove).

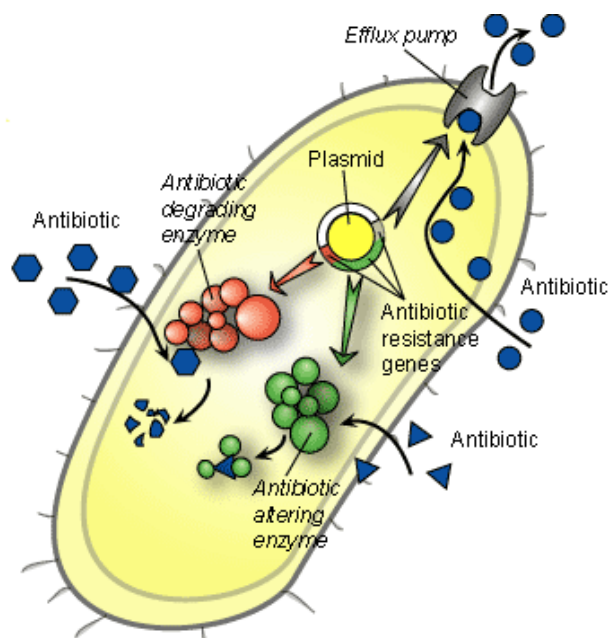
Rezistentnosti na antibiotike

- 40-tih godina 20. stoljeća je počela intenzivna upotreba antibiotika u suzbijanju različitih bakterijskih bolesti.

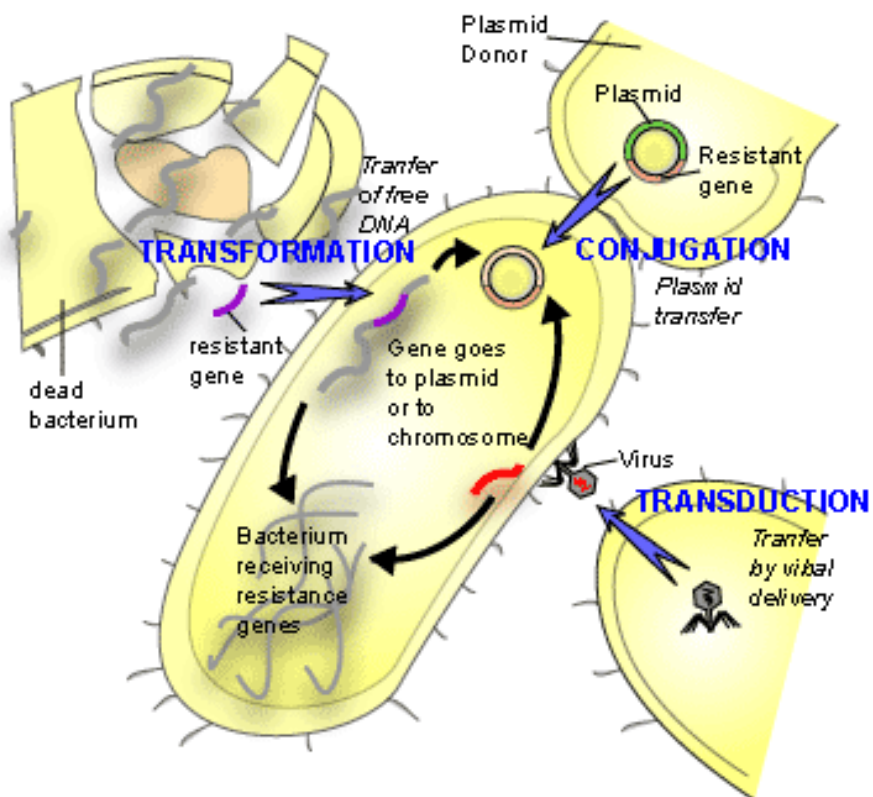
Examples of mechanisms of antibiotic resistance



Slika 25. Različiti mehanizmi antibiotičke rezistencije



Slika 26. Različiti mehanizmi antibiotičke rezistencije



Slika 27. Razvitak antibiotičke rezistencije