

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK**

**SPECIJACIJE  
SEMINARSKI RAD**

**Jerko Štambuk**  
Preddiplomski studij molekularne biologije  
(Undergraduate Study of Molecular Biology)  
Mentor: doc. dr. sc. Mirjana Kalafatić

Zagreb, 2009.

## Sadržaj

Uvod .....	1
Alopatrijska specijacija .....	2
Mehanizmi alopatrije.....	2
Ekološka selekcija .....	2
Spolna selekcija .....	2
Sekundarno pojačavanje.....	3
Peripatrijska specijacija.....	4
Parapatrijska specijacija .....	5
Simpatrijska specijacija.....	5
Poliploidija i rekombinacijska specijacija.....	7
Poliploidija .....	7
Specijacija poliploidijom.....	7
Uspostava i sudbina poliploidnih populacija.....	8
Rekombinacijska specijacija .....	8
Brzina specijacije .....	9
Posljedice specijacije .....	9
Sažetak .....	10
Literatura .....	12

## Uvod

Kako bismo mogli pričati o procesu specijacije prvo moramo definirati vrstu. Taksonomi koriste tri tipa razlika (morfologija, ponašanje i genetika) kako bi odredili neku vrstu. Međutim često postoje veliki problemi pri odlučivanju koliko skupine moraju biti različite da bi se svrstale u različite vrste jer se ponekad određena svojstva među dvije vrste djelomično preklapaju. Biolozi za razliku od njih koriste četiri kriterija pomoću kojih definiraju vrstu, a to su separacija, kohezija, monofilija i različitost. Separacija se prvenstveno odnosi na razdvojenost dviju vrsta bez obzira misli li se na morfološku, genetsku ili geografsku razdvojenost, dok kohezija pretpostavlja da populacija mora biti unutar sebe povezana da bi tvorila vrstu. Pritom postoje dva tipa kohezije, genetska koja pretpostavlja da se jedinke mogu međusobno pariti i ekološka koja podrazumijeva zajednički život na istom prostoru. Monofilija definira vrstu kao skup organizama koji dijele najmlađeg zajedničkog pretka, dok se različitost temelji na činjenici da različite vrste imaju različita obilježja, odnosno da pripadnici iste vrste, imaju ista obilježja. Ukratko biološki koncept vrste definira istu kao skup jedinki koje se mogu međusobno pariti te su reproduktivno izolirane od drugih takvih skupina dok filogenetski koncept vrste dodaje na sve to još i vremensku dimenziju.

Nakon što smo definirali vrstu trebamo nešto reći i o nastanku novih vrsta. Naime postoje dva glavna načina nastanka na koji nova vrsta može nastati, prvi je promjenom vrste kroz neko vremensko razdoblje u neku novu vrstu odnosno *filetička specijacija*. Ona može biti autogena transformacija vrste kroz neko vrijeme ili alogena transformacija u kojoj se događa hibridizacija s nekom drugom vrstom. Niti jedan od ova dva sustava ne uključuje razvoj izolacijskih mehanizama niti umnažanje broja vrsta. Drugi glavni način postanka vrsta je umnažanje vrsta, odnosno prava specijacija, u kojoj se iz majčinske vrste stvara jedna ili više novih vrsta pri čemu majčinska vrsta ne mora izgubiti svoj identitet. Taj način se može dodatno podijeliti u alopatrijsku, parapatrisku i simpatrijsku specijaciju, odnosno specijaciju izazvanu poliploidijom i rekombinacijom.

U alopatrijskoj specijaciji, koja podrazumijeva nastajanje dviju velikih populacija, nalazi se i peripatrijska specijacija u kojoj nastaju male populacije od široko rasprostranjenog pretka. U parapatriskoj specijaciji se susjedne populacije među kojima postoji umjeren protok gena počinju razdvajati i postaju reproduktivno izolirane. Simpatrijska specijacija je nastanak reproduktivne prepreke unutar jedne populacije u kojoj se jedinke nasumično

križaju. Alopatrija, parapatrija i simpatrija tvore kontinuum, razlikujući se jedino prema količini redukcije protoka gena uzrokovanog fizičkom preprekom među jedinkama ili evolucijskim promjenama bioloških odrednica organizama. Reproductivna izolacija može nastati genetskom različitošću (razlikama u alelima na različitim ili mnogim genskim lokusima), citoplazmatskom nekompatibilnošću, citološkim razlikama (poliploidija ili strukturni rearanžmani kromosoma). Uzroci evolucije reproductivnih barijera su genetski drift i prirodna selekcija genetskih alternacija nastalih mutacijama. Spolna selekcija i ekološki uzroci prirodne selekcije također mogu uzrokovati specijaciju.

### **Alopatrijska specijacija**

Alopatrijska specijacija je evolucija genetske reproductivne barijere među populacijama koje su geografski odvojene fizičkom barijerom poput planina, vode, kopna, ili nepovoljnog staništa. Fizičke barijere smanjuju protok gena dovoljno za nastanak genetskih razlika koje će onemogućiti izmjenu gena pri ponovnom kontaktu populacija. Alopatrija je definirana smanjenjem pokretnosti jedinki ili njihovih gameta, a ne zemljopisnom udaljenošću. To znači da u vrstama, koje se ne šire i žive na određenom staništu, populacije mogu biti odvojene mikrogeografski (poput nepovoljnih područja unutar jednog jezera.)

### **Mehanizmi alopatrije**

Alopatrija se temelji na genetičkom driftu, prirodnoj selekciji te kombinaciji ta dva faktora. Prirodna selekcija uzrokuje evoluciju genskih razlika i stvaranje prezigotne i postzigotne nekompatibilnosti. Stoga je alopatrija najčešća posljedica različite selekcije na dvije odvojene populacije.

### **Ekološka selekcija**

U alopatriji populacije se počinju adaptivno razlikovati i razvijati reproductivnu izolaciju. Dokaz veze adaptivne divergencije i reproductivne izolacije je u laboratorijskim studijama na mušicama *Drosophilla melanogaster*. U tim testovima istraživači su ispitivali reproductivnu izolaciju među subpopulacijama nastalim od jedne populacije pod pritiskom divergentne selekcije na ponašanje, morfologiju i psihološke karakteristike (Rice and Hostert 1994). Među mnogim populacijama se nakon nekog vremena razvila djelomična spolna izolacija što je dokaz da se specijacija može pojaviti kao posljedice divergentne selekcije.

### **Spolna selekcija**

Pri spolnoj selekciji ženke izabiru različita svojstva i značajke kod mužjaka. Ta svojstva evoluiraju u različitim populacijama roditeljske vrste uzrokujući specijaciju (Lande,

1981; Pomiankowski & Iwasa, 1998; Turelli et al. 2001). Očekivani rezultat bi bio raznolikost različitih obilježja kod mužjaka koja razlikuju vrste ptica pjevica i mnogih drugih skupina životinja. Vrlo je vjerojatno kako spolna selekcija uzrokuje specijaciju, pogotovo vrlo heterogenih skupina poput riba afričkih jezera, havajskih *Drosophilla*, fazana i rajskih ptica. Kod tih skupina mužjaci su često intenzivno i raznoliko obojeni te ih krasi razni ukrasi (Panhius et al. 2001). Usporedbom raznolikosti vrsta sestrinskih grupa ptica možemo doći do zaključka kako spolna selekcija povećava raznolikost. Skupine ptica sa promiskuitetnim sustavom parenja imaju veću raznolikost od sestrinskih grupa u kojima prevladavaju monogamni parovi i u kojih je varijabilnost uspjeha parenja niska. To uzrokuje slabiju spolnu selekciju (Mitra et al. 1996). S obzirom da su sestrinske grupe po definiciji jednake starosti razlike u raznovrsnosti upućuju na veću brzinu specijacije skupina kod kojih postoji jača spolna selekcija. Raznolikost vrsta povezuje se sa evolucijom spolnih obilježja poput krijesta i produženih repnih pera. Spolna obilježja često također djeluju kao barijera križanju što je vidljivo iz primjera žabe *Physalaemus pustulosus* čije se ženke odazivaju samo na glasanje mužjaka vlastite vrste (Ryan and Rand, 1993). Jedan od najvažnijih dokaza da spolna selekcija u populacijama izaziva reproduktivnu izolaciju dao je svojim pokusom Michael Ritchie 2000. godine uspoređujući glasanje dvaju populacije cvrčaka iz vrste *Ephippiger ephippiger*. On je naime ženkama mediteranskih i pirinejskih cvrčaka pustio snimke koje su oponašale glasanje obje populacije mužjaka, a kao rezultat je dobio da su mediteranske ženke bile privučene jednostavnijim i kraćim zvukovima kakve njihovi mužjaci proizvode dok su pirinejske ženke bile privučene dužim, peterosložnim zvukovima što je bilo više nego što su njihovi mužjaci mogli proizvesti. Iz svega ovoga možemo zaključiti da pirinejske ženke vrše spolnu selekciju prema većem broju slogova odnosno većoj kompleksnosti glasanja (Holland and Rice, 1998).

### **Sekundarno pojačavanje**

S obzirom da podzigotna izolacija ima jako visoku cijenu pretpostavljeno je kako postoje mehanizmi koji bi pretvorili podzigotnu izolaciju u prezigotnu. Taj proces je poznat kao sekundarno pojačavanje. Pojačavanje je bitno u hibridnim zonama gdje hibridno potomstvo ima nizak fitness. Ovdje pojačavajući mehanizmi pomažu održati vrste odvojenima, dok hibridizacija razbija raznolikosti među njima. Mnogi znanstvenici ipak sumnjaju u važnost pojačavanja jer se hibridno potomstvo može križati s bilo kojim roditeljskim tipom, i time unutar nekoliko generacija stvoriti mnogo hibridnih potomaka koji će biti slični jednome

ili drugome tipu roditelja. Tada će hibridizacija među roditeljskim skupinama biti rijetka jer će biti odvojeni hibridnom zonom, a time će i pojačavanje biti slabo.

### **Peripatrijska specijacija**

Mnoge populacije koje žive na perifernim lokacijama od majčinske vrste, razlikuju se do te mjere da postaju nove vrste. Na primjer mali gušter *Uta stansburiana* živi na zapadu Sjeverne Amerike i na tom velikom području zamijećene su samo malene raznolikosti među jedinkama. No populacije na različitim otocima oko Kalifornije veoma su različite pa se neke i nazivaju novim vrstama. Eranst Mayr je tu pojavu nazvao *osnivačkim efektom*. Uočio je kako se događaju velike genetske promjene u lokaliziranim populacijama osnovanim od malog broja jedinki odvojenih od majčinske vrste. Pretpostavio je kako bi frekvencije alela na nekim lokusima bile različite od onih u majčinskoj populaciji zbog slučajnog odabira, odnosno genetskog drifta. Jednostavno zbog malog broja jedinki koje su osnovale novu populaciju i prenijele neke od alela roditelja koji odstupaju od frekvencije roditeljske populacije. Selekcija mijenja frekvencije lokusa i time dovodi do spolne izolacije. Kolonija prolazi promjenu od jedne adaptivne genetske ravnoteže preko slabije adaptivne konstitucije prema drugoj ravnoteži. Proces počinje kada genetički drift u maloj, novoosnovanoj populaciji smanji frekvencije alela. Heterozigoti tako imaju najmanji fitnes i time čine reproduktivnu zapreku između dvije populacije. Prirodna selekcija na heterozigotima povećava frekvencije drugih alela i time nastaje nova vrsta.

Problem ove teorije je nužnost malog fitnesa heterozigota kako bi se izazvala reproduktivna izolacija među dvama populacijama. No kako bi genetički drift preko heterozigota mogao promijeniti frekvencije gena potreban je jako mala populacija. Tada genska varijacija u kojoj se nalaze i geni koji bi mogli uzrokovati evolucijske promjene može biti izgubljena. No pošto u samom procesu sudjeluje mnogo genskih lokusa evolucija reproduktivne izolacija uz pomoć genetičkog drifta ipak je vjerojatnija.

Mnogi istraživači podvrgnuli su laboratorijske populacije efektu uskog grla kako bi ustanovili može li tako nastati reproduktivna izolacija. U jednom eksperimentu populacija muha *Musca domestica* nekoliko je puta prolazila kroz efekt uskog grla. Otkrivena je blaga spolna izolacija u samo malom udjelu osnivačkih populacija, iako su pronađena odstupanja u frekvenciji gena koji su u vezi sa ponašanjem pri udvaranju mušica. Stoga je efekt uskog grla preko promjene frekvencije gena mogao dovesti do spolne izolacije (Lisa Meffert and Edwin Bryant 1991). No u nekim pokusima niti nakon pokusa sa 40 populacija mušice *Drosophilla*

*pseudoobscura* kroz efekt uskog grla nije zamijećena niti jedna značajnija spolna izolacija od početne populacije. Zaključeno je kako *osnivački efekt* nije uspio promijeniti genetsku konstituciju dovoljno za razvoj reproduktivne izolacije (Rundle et al. 1998).

Na poslijetku raznolikost lokalne populacije od raširenije, sporije evoluirajuće majčinske populacije može biti čest način specijacije. No dosada postoji malo dokaza kako se je ta raznolikost posljedica promjene frekvencije pojedinih gena koju je započeo genetički drift i dovršila selekcija, a ne sama prirodna selekcija.

### **Parapatriska specijacija**

Parapatriska specijacija se može pojaviti ako je tok gena među populacijama koje nastanjuju susjedna područja sa različitim selektivnim pritiscima mnogo manji od pritiska za određenu kombinaciju gena (Endler 1977). Jaka selekcija na oštroj granici među dvama staništima stvara barijeru izmjeni gena. Stalna genetska raznolikost može uzrokovati potpunu reproduktivnu izolaciju. Druga je mogućnost da populacije odjeljene udaljenošću, zbog širenja životnog prostora, razviju reproduktivnu izolaciju.

*Anthonxanthum odoratum* je trava koja je razvila toleranciju prema teškim metalima u blizini rudnika proteklih nekoliko desetljeća. Nekoliko se populacija je pod veoma jakim selektivnim pritiskom za toleranciju prema teškim metalima odvojilo od susjedne netolerantne populacije. Međutim te populacije nisu bile samo tolerantne na teške metale, nego su i cvijetale u drugo vrijeme te se također primjetilo da se češće samooplođuju kako bi se spriječila oplodnja polenom netolerantnih biljaka.

### **Simpatriska specijacija**

Simpatriska specijacija je jako kontroverzan pojam. Specijacija će biti simpatrijska ako biološka barijera u izmjeni gena naraste unutar populacije koja se nasumično pari bez ikakve podjele populacije. To znači da se specijacija mora pojaviti iako je tok gena visok. Problem s kojim se model simpatrijske specijacije susreće jest kako smanjiti frekvenciju prijelaznih genotipova koji mogu poslužiti za prijenos gena između dvije novonastajuće vrste.

Disruptivna selekcija izabire jedinke koje imaju ekstremne karakteristike. Na primjer homozigoti imaju visok fitnes na jednom i drugom od dva mikrostaništa, a heterozigoti (intermedijeri) imaju niži fitnes jer nisu dobro prilagođeni niti jednom od ta dva staništa. Divergentna adaptacija prema staništima može biti na jednom ili nekoliko lokusa. Selekcija

potom može favorizirati alele na lokusima koji izazivaju asortativno parenje i time smanjiti frekvenciju heterozigotnih potomaka. Time bi populacije postale različite na nekoliko lokusa koji reguliraju parenje i mjesto hranjenja. Kao problem teorije navodi se rekombinacija koja bi razbila adaptivne genske komplekse.

Pretpostavimo dva lokusa kod herbivornih insekata, A ( za adaptaciju ) i B ( za ponašanje ). Genotipi A1A1 dobro preživljavaju na biljci 1, a genotipovi A2A2 na biljci 2. Heterozigoti će imati niži fitnes od homozigota jer nisu tako dobro prilagođeni niti jednoj od biljaka. Drugi genski lokus, B, kontrolira izbor partnera za parenje. Oba spola genotipa B1B1 će se rađe pariti sami sa sobom nego sa B2B2 jedinkama. B2 jedinke kojih u početku ima malo također više preferiraju međusobno parenje. Ukoliko su B2 i A2 vezani geni, frekvencija alela B2 će porasti zbog boljeg fitnesa (u odnosu na one životinje koje imaju B1 lokus) i počinje nastajati djelomično asortativno parenje. Rekombinacija može zaustaviti pojačavanje asortativnog parenja u hibridnoj zoni i time čini simpatrijsku evoluciju asortativnih parova slabo vjerovatnom.

No, ako pretpostavimo da insekti genotipa A1A1 i A2A2 su najbolje prilagođeni biljkama 1 i 2, te da je lokus B odgovoran za privlačnost prema biljci, što je i slučaj kod mnogih kukaca, javlja se genetska uvjetovanost izbora domaćina, te izbora biljke za parenje, a ako zahvaća oba spola, stvara uvjete za asortativno parenje. (Guy Bush 1969). U ovom modelu nosioci alela B1 preferiraju domaćina 1, a B2 domaćina 2. Optimalna kombinacija gena je A1A1B1B1 (adaptirani i privučeni domaćinom 1) i A1A1B2B2 (adaptirani i privučeni domaćinom 2). Ostale kombinacije poput A2A2B1B1 su privučeni na biljku na kojoj će njihovi potomci slabo preživljavati. Tada selekcija odabire divergentne kombinacije gena i veznu neravnotežu, stoga je antagonizam među rekombinacijom i selekcijom manji nego u prvom slučaju. Tok gena može biti jako smanjen te populacija se može podijeliti u dvije vezane za domaćina, ekološko izolirane vrste (Dieckmann and Doebeli 1999; Kondrashov 1999).

S obzirom da su uvjeti potrebni za nastanak simpatrijske specijacije teoretski ograničeniji od alopatrije i zato jer ima jako mnogo dokaza alopatrijske specijacije, simpatrija mora biti dokazana, a ne samo pretpostavljena za neku skupinu organizama. Mnogo eksperimenata je napravljeno u kojima su laboratorijske populacije mušica podvrgnute disruptivnoj selekciji i potom testirani na prezigotnu izolaciju no u većine se nije razvila spolna izolacija (Rice and Hostert 1993). Iznimka su bili pokusi kod kojih je disruptivni čimbenik bio onaj koji izaziva asortativno parenje.



## **Poliploidija i rekombinacijska specijacija**

### **Poliploidija**

Poliploidan organizam je onaj organizam koji ima više od dva kompleta kromosoma. Tetraploid ima četiri seta kromosoma u svojim somatskim stanicama. Poliploidne populacije su reproduktivno izolirane od svojih predaka postzigotnim barijerama i stoga se smatraju novim vrstama. Poliploidijska specijacija je jedini poznati oblik trenutačne specijacije kojoj je uzrok jedan genetički događaj. Poliploidne vrste su rijetke među životinjama koje se spolno razmnožavaju, iako je opisano mnogo partenogeničnih poliploidnih vrsta. Poliploidija je jako zastupljena u biljaka. Čak 35 % cvjetnica je poliploidno (Goldblatt 1979). Poliploidija je prijelaz između dva ekstrema: autopoliploidije i alopoliploidije. Autopoliploidija nastaje spajanjem nereduciranih gameta genetski i kromosomski kompatibilnih jedinki iste vrste. Kultivirani krumpir *Solanum tuberosum* je autotetraploid nastao od Južnoameričkih diploidnih vrsta. Alopoliploidi su poliploidi nastali hibridizacijom dvaju vrsta. Autotetraploidi i alotetraploidi se mogu razlikovati prema obilježjima njihovih kromosoma tokom mejoze. Naime autotetraploid ima četiri homologa istoga kromosoma, kromosomi se ne mogu segregirati, stvaraju aneuploidne gamete i imaju smanjenu fertilnost. Nasuprot tome, alodiploidi stvaraju bivalente u mejozi, stvaraju vijabilne gamete i većinom imaju približno normalnu fertilnost. No u stvarnosti postoji mnogo prijelaznih oblika između autopoliploida i alopoliploida.

### **Specijacija poliploidijom**

Poliploidija obično nastaje kao posljedica greške redukcijske diobe u mejozi (Ramsey and Schemske 1998). Spajanje nereducirane ( $2n$ ) gamete sa haploidnom ( $n$ ) gametom daje triploidnu jedinku ( $3n$ ). Ako se ta nereducirana ( $3n$ ) gameta stopi sa reduciranom ( $n$ ) gametom nastaje tetraploid ( $4n$ ). Biljke koje imaju neparanu ploidiiju poput triploida ili pentaploida su skoro potpuno sterilne. S obzirom da između diploidnog pretka i njegovog tetraploidnog potomka postoji triploid koji je visoko sterilan i reproduktivno izoliran, tetraploid se može smatrati novom vrstom.

Tri diploidne europske vrste *Tragopogon dubius*, *T. porifolius* i *T. pratensis* rasprostranile su se u Sjevernoj Americi. F1 hibridi tih triju vrsta su imali nisku fertilnost. 1950. godine otkrivene su tetraploidne vrste *T. mirus* i *T. micellus*. Pretpostavljeno je da je *T. mirus* tetraploidni potomak vrsta *T. dubius* i *T. porifolius*, a *T. micellus* hibrid vrsta *T. dubius* i *T. pratensis*. Kasnije je dokazano kako tetraploidi imaju iste genetičke markere kao i diploidni pretci (Pamela and Douglas Soltis 1991). DNA istraživanja također pokazuju kako je svaka

od aloploidnih vrsta nastala neovisno nekoliko puta hibridizacijom diploidnih roditelja. Time alodiploidija pridonosi pojačavanju paralelne specijacije.

### **Uspostava i sudbina poliploidnih populacija.**

Još nije potpuno razjašnjeno kako nastaju poliploidne vrste. Ako se novostvoreni tetraploid u diploidnoj populaciji nasumično križa, uspjeh križanja bi trebao biti niži nego među diploidima jer većina potomaka će biti nevijabilni ili sterilni triploidi. U pokusnoj miješanoj populaciji diploida i tetraploida počinje se smanjivati frekvencija tetraploida u populaciji, a time i produkcija sjemena zbog povećanog 'onečišćenja' diploidima (Husband 2000).

Samooplodnja, vegetativno razmnožavanje, viši fitnes od diploida te život u novim ekološkim nišama mogu omogućiti da se tetraploid razmnoži i stvori vijabilnu populaciju. Mnoge poliploidne vrste se samooplođuju, vegetativno razmnožavaju, te uglavnom naseljavaju drugačija staništa nego njihovi diploidni pretci. Povećana ploidija mijenja veličinu stanice, potrebu za vodom, brzinu razvoja i mnoge druge fiziološke značajke (Levin 1993). Stoga mnogi poliploidi mogu naseliti nove ekološke niše ubrzo nakon svoga nastanka. Iako poliploidija može stvoriti fiziološke i ekološke sposobnosti vrste, ne stvara nove morfološke značajke, poput razlika u strukturi cvjetova i plodova. Stoga poliploidija ne uzrokuje stvaranje novih viših sistemskih kategorija (Stebbins 1950).

### **Rekombinacijska specijacija**

Hibridizacijom osim poliploidnih vrsta mogu nastati i nove vrste sa istom ploidijom kao i njihovi pretci od kojih su nastali. Među velikim brojem rekombinantnog potomstva F1 hibrida dvaju vrsta, neki genotipovi mogu biti fertilni i reproduktivno izolirani od roditeljskih vrsta. Ti genotipovi mogu tada povećati svoju frekvenciju stvarajući novu populaciju (Rieseberg 1997). Ovaj proces se naziva rekombinacijska ili hibridna specijacija (Grant 1981).

Rekombinacijska specijacija je rijetka među životinjama, ali je češća među biljkama (Rieseberg and Wendel 1993; Rieseberg 1997). Diploidne vrste nastale hibridizacijom identificiraju se morfološkim, kromosomskim i molekularni značajkama. U analizama molekularne filogenije roda *Helianthus* otkriveno je su hibridizacijom među *Helianthus annuus* i *H. Petolaris* nastale tri nove vrste (*H. anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*). Iako F1 hibridi roditeljskih vrsta imaju nisku fertilnost, novonastale vrste su potpuno fertilne i genetski izolirane od roditeljskih vrsta postzigonom nekompatibilnošću.

Rekombinirane vrste žive u drugačijem (sušem ili vlažnijem) staništu nego roditeljske vrste, kasnije cvjetaju i imaju jedinsvena morfološka i kemijska obilježja. *H. anomalus* ima tanje i sočnije listove te manje cvjetove od roditeljskih vrsta. Takva nova svojstva premašuju raspon varijabilnosti među roditeljskim vrstama. Stoga hibridizacija stvarajući različite kombinacije gena, na koje selekcija može djelovati, može biti izvor novih vrsta s novim morfološkim i ekološkim značajkama.

### **Brzina specijacije**

Izraz brzina specijacije ima nekoliko značenja. Prvo je tranzicijsko vrijeme ili vrijeme specijacije (TFS - *time for speciation*). To je vrijeme koje prođe od početka specijacije do nastanka potpune reproduktivne izolacije. Drugo je biološki specijacijski interval (BSI – *biological speciation interval*). To je prosječno vrijeme prošlo od nastanka nove vrste do novog procesa specijacije. BSI sadrži TFS i vrijeme čekanja, koje je proteklo do početka nove specijacije. Na primjer u vrstama kod kojih se odvija poliploidijska specijacija nove poliploidne vrste nastaju rijetko, odnosno vrijeme čekanja je dugo, ali kada proces specijacije jednom započne reproduktivna izolacija se brzo razvije (unutar jedne ili dvaju generacija).

TFS se može odrediti kada imamo geološki dokaz ili razlike u sekvenci DNA kojima možemo potvrditi nastajanje sestrinskih vrsta. Na primjer endemska vrsta *Drosophilla* je evoluirala na Havajima, na otoku koji je 800 000 godina star. Temeljem razlika u sekvenci DNA sestrinskih vrsta ptica pjevica Sjeverne Amerike ustanovljeno je da su se razdvojile prije otprilike 2.6 milijuna godina. Usporedbom prezigotne ili postzigotne reproduktivne izolacije sa vremenom divergencije, pretpostavljeno je da potpuna reproduktivna izolacija treba 1,1-1,7 milijuna godina za alopatrijske vrste *Drosophilla*, ali samo 0,08-0,20 milijuna godina za simpatrijske vrste.

### **Posljedice specijacije**

Najvažnija posljedica specijacije jest naravno raznolikost. Za organizme koji se razmnožavaju spolnim putem svako grananje u velikom filogenetskom stablu života predstavlja jedan specijacijski događaj. Pri tom populacije postanu reproduktivno izolirane i stoga sposobne za nezavisnu i različitu evoluciju. Pri tom mogu nastati raznolikosti koje obilježavaju koljena, porodice i više taksonomske kategorije. Specijacija stoga stoji na granici između mikroevolucije (genetskim promjenama unutar i među populacijama) i makroevolucije (evolucije viših taksonomskih kategorija).

## **Sažetak**

Vrsta je skup jedinki koji se mogu međusobno razmnožavati. Specijacija je proces nastanka novih vrsta. Alopatrijska specijacija je vjerojatno najrasprostranjeniji oblik specijacije. Kod alopatrije je protok gena među populacijama spriječen fizičkom barijerom, omogućavajući gensku raznolikost prirodnom selekcijom i genetičkim driftom. Peripatrijska specijacija je teoretski oblik alopatrijske specijacije u kojoj genetički drift u malim perifernim populacijama potiče brzu evoluciju i reproduktivnu izolaciju. Simpatrijska specijacija je primjer nastanka vrsta pod utjecajem disruptivne selekcije i ona se pojavljuje ako rekombinacija ne alternira selekciji. Specijacija poliploidijom je česta kod biljaka. Kao primjer se navode aloploidne hibridne biljke koje su nastale križanjem među genetski različitim populacijama. Za uspostavu poliploidnih populacija vjerojatno je potrebna ekološka segregacija. Kod nekih biljaka neki genotipovi diploidnih hibrida su fertilni i reproduktivno izolirani od roditeljskih vrsta. Taj oblik specijacije nastao je rekombinacijom. Vrijeme potrebno za specijaciju poliploidijom i rekombinacijom je kraće nego u ostalih vrsta specijacije i traje oko 2-3 milijuna godina. U životinja brzinu specijacije povećavaju spolna selekcija, a u biljaka prijenos sjemena preko životinja. Specijacije su izvor raznolikosti organizama koji se spolno razmnožavaju i svako grananje u stablu života označava jedan specijacijski događaj.

## **Summary**

Specie is group of organisms capable of interbreeding. Speciation is a process by which new species arise. Allopatric speciation is probably the most common mode of speciation. In allopatry, gene flow is reduced by physical barriers, allowing genetic diversity by natural isolation and genetic drift. Peripatric speciation is a teoretical mode of allopatric speciation in which genetic drift in a small peripheral population initates rapid evolution and reproductive isolation. Sympatric speciation is an example for arising species under the conditions of disruptive selection and may appear if recombination does not oppose selection. Speciation by polyploidy is common in plants. For example are taken alopolyloid hybrid plants arised by crossing between genetically divergent populations. For establishment of polyploid populations ecological segregation is probably required. In some plants genotype of diploid hybrids are fertile and reproductively isolated from ancestral species. That mode of speciation has arisen by recombination. Time required for speciation by poliploidy and recombination is shorter than in other modes of speciation and may require 2-3 million years. In animal world sexual selection enhances rates of speciation, and in plants that role belongs

to animal pollination. Speciations are origins of diversity in sexually reproducing organisms and every branch in that great tree of life presents one speciation event.

## Literatura

- Dieckmann, V., and M. Doebeli. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400: 354-357. [16]
- Endler, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [12]
- Goldblatt, P. 1979. Polyploidy in angiosperms: Monocotyledons. In W. H. Lewis (ed.), *Polyploidy: Biological Relevance*, pp. 219-239. Plenum, New York. [16]
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York. [15,16]
- Holland, B. and W. R. Rice. 1998. Chase-mvay selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1-7. [14, 16]
- Husband, B. C. 2000. Constraints on polyploid evolution: A test of the minority cytotype exclusion principle. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267:217-223. [16]
- Kondrashov, A. S., and F. A. Kondrashov. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature* 400: 351-354. [16]
- Lande, R. 1976b. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314- 334. [13]
- Meffert, L. M., and E. H. Bryant. 1991. Mating propensity and courtship behavior in serially bottlenecked lines of the housefly. *Evolution* 45: 293-306. [16]
- Mitra, S., H. Lande, and S. Pruett-Jones. 1996. Species richness covaries with mating systems in birds. *Auk* 113: 544-551. [16]
- Panhuis, T. M., R. Bultin, M. Zuk, and T. Tregenza. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 364-371. [16]
- Pomiankowski, A., and Y. Iwasa. 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:5106-5111. [14]
- Ramsey, J., and D. W. Schemske. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Syst.* 29: 467-501. [8, 16]
- Rice, W. R., and E. E. Hostert. 1993. Laboratory experiments on speciation: What have learned in forty years? *Evolution* 47:1637-1653. [16]
- Rieseberg, L. H., and J. F. Wendel. 1993. Introgression and its consequences in plants. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 70-109. Oxford University Press, New York. [16]

- Rieseberg, L. H., J. Whitten, and K. Gardner. 1999. Hybrid zones and the genetic architecture of a barrier to gene flow between two sunflower species. *Genetics* 152: 713-727. [15]
- Ritchie, M. G. 2000. The inheritance of female preference functions in a mate recognition system. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 327-332. [16]
- Rundle, H. D., A. O. Mooers, and M. C. Whitlock. 1998. Single founder-flush events and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 52: 1850-1855. [16]
- Ryan, M. L., and A. S. Rand. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47, 647-657. [16]
- Soltis, P. S., and D. E. Soltis. 1991. Multiple origins of the allotetraploid *Tragopogon mirus* (Compositae): rRNA evidence. *Syst. Bot.* 16: 407-413. [16]
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York. [1, 15, 16]
- Turelli, M., N. H. Barton, and J. A. Coyne. 2001. Theory and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 330-343. [16]