

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

ČIMBENICI EKOLOŠKE SPECIJACIJE
ECOLOGICAL SPECIATION FACTORS

SEMINARSKI RAD

Ema Dejanović

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: prof. dr. sc. Mirjana Kalafatić

Zagreb, 2013.

Sadržaj

1. UVOD.....	1
2. EKOLOŠKA SPECIJACIJA PUTEM DIVERGENTNE SELEKCIJE.....	2
3. IZVORI DIVERGENTNE SELEKCIJE.....	5
3.1. Razlike između okoliša.....	5
3.1.1. Divergentna selekcija kod adaptirane (prilagođene) okoline.....	6
3.1.2. Povezivanje razlika između okoliša s reproduktivnom izolacijom.....	7
3.2. Interakcije između populacija.....	7
3.2.1. Povezivanje interakcija između populacija s reproduktivnom izolacijom.....	7
3.3. Funkcionalna morfologija i biomehanika divergentne selekcije.....	8
3.4. Okolišno ovisna seksualna selekcija.....	9
3.4.1. Divergentna seksualna selekcija putem „sensory drive“ (osjetilnog pogona).....	9
3.4.2. Primjeri divergentne seksualne selekcije putem „sensory drive“.....	11
3.5. Interakcija između različitih izvora divergentne selekcije.....	13
3.6. Izvori divergentne selekcije - zaključak.....	13
4. LITERATURA.....	15
5. SAŽETAK.....	16
6. SUMMARY.....	17

1.UVOD

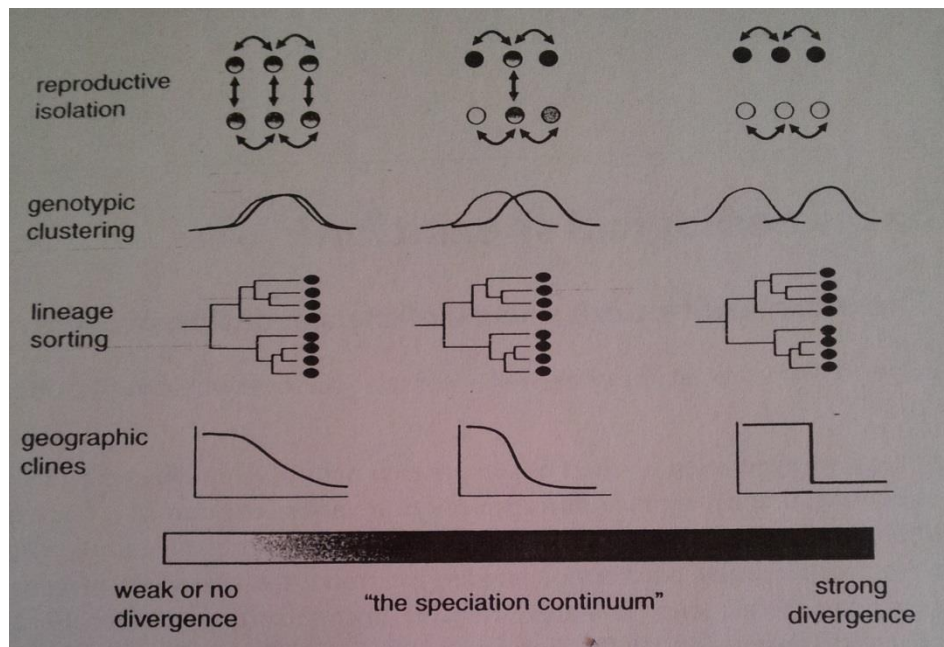
Specijacija je proces nastanka dvije ili više vrsta od jedne ili transformacija neke vrste u novu tijekom vremena, pri čemu je vrsta grupa jedinki prirodne populacije morfološki sličnih karakteristika koje se međusobno pare, a reproduktivno su izolirane od ostalih takvih grupa (dakle ostalih vrsta). Vrsta je, između ostalog, i najveća grupa jedinki koje dijele gensku zalihu. Neke vrste su u stabilnom odnosu sa svojim okolišem, neke izumiru, a neke evoluiraju u nove reproduktivne grupe procesom specijacije. Kritični događaj koji dozvoljava specijaciju je postojanje barijere koja sprječava protok gena između populacija. Takvu barijeru nazivamo mehanizmom izolacije (Mrežni udžbenik iz genetike, prof. dr. sc. Mirjana Pavlica).

Pojam ekološke specijacije proučavan je zadnjih 15-20 godina. Glavni fokus je na ispitivanju triju glavnih komponenti: ishodište divergentne prirodne selekcije, oblik reproduktivne izolacije i genetički mehanizam koji povezuje divergentnu selekciju s reproduktivnom izolacijom. Proces specijacije je često kvantitativan u prirodi, što svjedoče činjenice da divergencija tijekom specijacije varira kontinuirano. Stoga, specijacijski procesi često predstavljaju kontinuum divergencije, pa dobiva svoje ime „specijacijski kontinuum“. Te varijacije se koriste za mjerenje različitih proizvoljnih faza tijekom specijacijskog kontinuuma, rangirajući ih od kontinuirane varijacije do diferencirane populacije i post-specijacijske divergencije. Kasniji stadiji divergencije tijekom specijacijskog kontinuuma su karakterizirani kao evolucija snažnog diskontinuiteta u prirodi. Ona se može javljati u mnogim različitim tipovima divergencije, koja u konačnici generalno zahtijeva snažne barijere u protoku gena (gene flow), to jest, dovodi do reproduktivne izolacije.

Protok gena ili migracija gena je kretanje alela (jedinki) između populacija migracijom jedinki. To je evolucijski mehanizam koji utječe na promjenu genetičke strukture. Migracija gena može povećati varijacije unutar populacije. Vrstu čini veliki broj lokalnih populacija s različitim stupnjem protoka gena (otvorene populacije – maksimalni protok gena; zatvorene populacije – nema protoka gena, jedini izvor varijabilnosti je mutacija). Reproductivna izolacija je svaka strukturalna, funkcionalna ili morfološka značajka ponašanja koja sprječava uspješno razmnožavanje različitih vrsta.

Svakako se različite vrste razlikuju u tome kada specijacija počinje, a kada je gotova, no dijele karakteristiku u postojanju faza divergencije tijekom kontinuuma (Wu 2001b, de Queiroz 2005). U nekim slučajevima ne možemo znati da li će specijacija ikada doći do

završetka, da li će stati, ali za to vrijeme se uči i promatra proces specijacije, odnosno evolucija reproduktivne izolacije. Prema tome, veličina (magnituda) reproduktivne izolacije predstavlja mjerilo koliko je daleko napredovao proces specijacije, od polagane (slaba divergencija ili je nema) do strme padine koja predstavlja snažnu divergenciju (sl.1).



Slika 1. Ilustracija kontinuirane divergencije tijekom specijacije. Opisane su tri proizvoljne točke tijekom specijacijskog kontinuuma za dvije vrste (jedna je crne boje, druga bijele). Distribucija frekvencije gena u jedinkama izdvojenih iz dvije populacije može varirati od unimodalne do snažno bimodalne (prilagođeno na temelju Nosil et al. 2009).

2. EKOLOŠKA SPECIJACIJA PUTEM DIVERGENTNE SELEKCIJE

Darwin je još davno pričao o prirodnoj selekciji, ali je naglasio negativno gledište, ističući da je ona neumoljiva snaga koja uništava jedne, a unaprjeđuje druge. Takvo je stajalište Darwin temeljio na diferenciranom mortalitetu koji može dovesti do diferencirane reprodukcije. Danas je modificirano načelo selekcije temeljna orijentacija u rješavanju evolucijskih problema. Kada se uvjeti u okolišu promijene, prirodna selekcija je jedan od prvih čimbenika koji počnu djelovati. Prirodna selekcija predstavlja učinak bilo kojeg faktora iz okoliša koji dovodi do druge generacije, uzrokuje relativne promjene u genomu, mijenja frekvenciju gena između populacija i uvjetuje razvoj novih adaptacija. Ona je generalno prepoznata kao centralni mehanizam evolucijske promjene unutar vrste. Prema tome, igra značajnu ulogu u stvaranju fenotipskih i genetičkih različitosti vidljivih u prirodi.

Ekološka specijacija definira se kao proces pomoću kojega barijere u protoku gena evoluiraju između populacija kao rezultat ekološki bazirane divergentne selekcije između okoliša. Selekcija, sama po sebi, je ekološka kada proizlazi kao posljedica interakcije jedinki s njihovim vanjskim okolišem tijekom zaštite ili prihvaćanja partnera, ili kada nastaje zbog interakcije jedinki s drugim organizmima u njihovom pokušaju stjecanja obrane.

Sredstva divergentne selekcije tijekom ekološke specijacije su vanjska i mogu uključivati abiotičke i biotičke čimbenike, kao što su izvor hrane, klima i stanište, interspecijske interakcije, kao što su bolesti, kompeticija i uzajamni utjecaji ponašanja. Ekologija može utjecati na specijaciju drugačije od samog utjecaja na divergentnu selekciju (Sobel et al. 2010), ali stvaranje divergentne selekcije vjerojatno predstavlja zajednički način. Ekološka specijacija omogućava izoliranje uloge specifičnog evolucijskog procesa u evoluciji reproduktivne izolacije, te se na taj način može zaključivati o mehanizmima specijacije (Schluter 2009). Drugi važan čimbenik uključuje geografske čimbenike ekološke specijacije, pri čemu razlikujemo alopatriju, parapatriju i simpatriju.

Ekološka specijacija se može javljati u okviru bilo kojeg geografskog razmještaja populacije, sve dok je divergentna selekcija proces vođen divergencijom (Funk 1998, Schluter 2001, Coyne and Orr 2004, Rundle and Nosil 2005). Zbog toga se ne bi trebala poistovjećivati sa simpatrijskom specijacijom. Važno je napomenuti da su neki, ne svi, tipovi reproduktivne izolacije, uključeni unutar ekološke specijacije: kada god je reproduktivna selekcija divergentna između ekoloških okolina (okoliša), opada unutar područja ekološke specijacije (Schluter 2001). Ekološka specijacija je možda najbolje koncipirana uzimajući u obzir prirodu gena unutar selekcije i njihovo uzrokovanje reproduktivne izolacije. Ima i neke jednostavne pretpostavke. Na primjer, dvije ekološki divergentne populacije prilagođene na različite okoliše će pokazati veći nivo reproduktivne izolacije, nego ekološki identične populacije prilagođene jednakim okolišima (Schluter and Nagel 1995, Funk 1998, Räsänen and Hendry 2008).

Koncept ekološke specijacije seže daleko u prošlost, najmanje od Darwinove knjige iz 1859.: *On the origin of species*. Iako stoji to da Darwin nije odredio model nastanka novih vrsta, on je raspravljao o uzrocima specijacije u sklopu „divergencije osobina“ (Mallet 2008b). Danas postoje i alternativne ekološke specijacije (tab. 1). One predstavljaju mehanizme specijacije koji ne uključuju divergentnu selekciju, a uključuju ne-ekologijske modele u kojima šansa događaja igra glavnu ulogu, specijaciju poliploidijom, genetički drift u stabilnim populacijama i efekt „uskog grla“. Zbog toga postoji 5 načina testiranja ekološke specijacije koja omogućuju razlikovanje od alternativnih mehanizama.

Tablica 1. Lista alterativnih mehanizama specijacije i primjera njihovih predviđanja (preuzeto i prilagođeno na temelju Patrik Nosil, 2012).

Mehanizam specijacije	Opis	Proces koji uzrokuje divergenciju	Pretpostavka
1. "Ekološka specijacija"	Divergentna selekcija između ekoloških okoliša vodi do evolucije reproductivne izolacije	Divergentna selekcija	Reproductivna izolacija je povezana s ekološkom divergencijom
2. „Specijacija bez selekcije“	Evolucija reproductivne izolacije bez uloge selekcije	Genetički drift u stabilnim populacijama Genetički drift u malim populacijama (specijacija učinka uskog grla) Hibridizacija i poliploidija	Reproductivna izolacija je povezana s vremenom i ne-ekološkom divergencijom Reproductivna izolacija je povezana s događajem populacijskog učinka uskog grla vjerojatno cijelo vrijeme Pretpostavlja postzigotnu izolaciju s obzirom na genetičku inkompatibilnost i brzu specijaciju
3. „Mutacijski defektna specijacija“	Odvojene populacije prilagođene istim selekcijskim pritiskom popravljaju različite korisne mutacije (alele) koje su inkompatibilne jedne s drugima	Selekcija proizlazi iz seksualnog ili genetičkog konflikta	Reproductivna izolacija nije povezana s ekološkom divergencijom, nego s jačinom konflikta

3. IZVORI DIVERGENTNE SELEKCIJE

Već sam spomenula da se ekološka specijacija pojavljuje zbog divergentne selekcije. Postoje tri zajednička prepoznata čimbenika ili izvora divergentne selekcije: 1. Razlike između okoliša, 2. Interakcije između populacija, 3. Ekološki bazirana reproduktivna selekcija. Prilikom proučavanja čimbenika obraća se pažnja na to kako pojedini izvor selekcije može doprinijeti evoluciji barijera u izmjeni gena.

3.1. Razlike između okoliša

Možda najčešći i najjasniji izvor divergentne selekcije proizlazi iz razlika između okoliša. Te razlike između populacija su u nadmorskoj visini, temperaturi, staništu i mogu rezultirati različitim svojstvima. Razlike mogu uključivati biotičke čimbenike, kao predatore i parazite, sve dok su ekološke razlike, odnosno razlike između okoliša, prije nego interakcije između populacija, uzrok selekcije. Koncept ove divergentne selekcije je jednostavan, ali njezino uočavanje je komplicirano zbog činjenice da neće sva svojstva biti glavni „predmet“ divergentne selekcije. Ako divergentna selekcija nije detektirana, to može predstavljati manjak bilo koje selekcije, ne samo ove.

Dobar primjer razlika između okoliša predstavljaju populacije insekata koje žive na različitoj domaćinskoj biljnoj vrsti. Domaćini mogu varirati u kemijskoj i morfološkoj strukturi, rezultirajući tako drugačijim svojstvima. Na primjer, divergentna selekcija može nastupiti u probavnim i fiziološkim svojstvima koja su u vezi sa analizom različitih biljnih tvari („selection on physiology“). Recipročni transplantacijski eksperimenti (eksperimenti u kojima se jedan ili više organizama preseli iz jednog okruženja u drugo) su provedeni na mnogim grupama insekata. U nekim slučajevima, divergentna selekcija na fiziologiji je uočena, a u drugima nije. Kada selekcije nije uočena, budući rad bi se trebao fokusirati na prepoznavanju objašnjenja zašto je to tako. Kada je uočena, budući rad bi trebao otkriti zašto se pojavio slab rast i preživljenje na ne-domaćinskoj biljci. Npr. da li se niži fitness pojavio zbog niskog nivoa ingestije ili zbog nemogućnosti digestije progutanog materijala?

Divergentna selekcija koja se javlja iz razlika između okoliša je dokumentirana i kod puno drugih organizama, ne samo insekata, uključujući i kralješnjake i biljke. Cjelokupni rezultati upućuju da je upravo ova divergentna selekcija relativno jaka i zajednička. Dobar primjer je bilo promatranje cvatnje žutog majmun-cvijeta *Mimulus guttatus* u Kaliforniji.

Mimulus guttatus je dobar modelni organizam za studije evolucije i ekologije. Postoji čak 1000 znanstvenih radova usredotočenih na ovu vrstu. U jednom takvom, Lowry i suradnici (2008) izvješćuju da divergentna selekcija nastaje zbog okolišnih razlika između obalnog i kopnenog prostora, te da je povezana s varijacijom na toleranciju sezonske suše, cjelogodišnjeg vlažnog tla i slane kiše. Ova studija sugerira da prilagodbe na jako rasprostranjena staništa mogu dovesti do formiranja reproduktivno izolirane vrste, reproduktivne izolacije.

3.1.1. Divergentna selekcija kod adaptirane (prilagođene) okoline

Divergentna selekcija je obično bazirana na fitnessu pojedinaca, koristeći recipročne transplantacijske eksperimente ili putem mjerenja selekcije u različitim okolišima. Drugi pristup podrazumijeva rekonstruiranje adaptiranih okoliša, čime se ispituje veza između vrijednih značajki glavne populacije (bolje nego pojedinačno) i populacijskog fitnessa. Neka okolina može biti rekonstruirana ekološkim mehanizmima (dostupnost hrane). Na primjer, distribucija sjemena na otočju Galapagos je korištena za rekonstrukciju adaptirane okoline za karakteristike kljuna Darwinovih zeba (sl. 2). Rezultati pokazuju više različitih točaka (vrhunaca) od pretpostavljenog visokog populacijskog fitnessa. Glavne karakteristike kljuna odgovaraju tim vrhuncima. Takve adaptirane okoline, s mnogo različitih točaka vrhunaca i točaka minimuma, su obično dokazi da divergentna selekcija „upravlja“ divergencijom stavljajući populacije odvojeno, kako bi poprimili drugačiji oblik kljuna. To su takozvane „grube“ okoline.



Slika 2. Šest od trinaest različitih vrsta Darwinovih zeba koje se razlikuju po obliku i veličini kljuna s obzirom na način prehrane (preuzeto sa www.genetika.biol.pmf.unizg.hr/pogl19.html).

3.1.2. Povezivanje razlika između okoliša s reproduktivnom izolacijom

Divergentna selekcija između okoliša obavezno vodi do dva tipa reproduktivne izolacije: ekološki ovisna redukcija u imigrantima i fitnes hibrida. Međutim, i za ta dva oblika, zaključak o redukciji u protoku gena je indirektan. Mnoga istraživanja divergentne selekcije nisu zapravo identificirala glavnu fenotipsku osobinu selekcije. Buduća istraživanja mogla bi staviti fokus na to, zato što će znanje o glavnim osobinama selekcije pomoći u razjašnjavanju kako selekcija pridonosi reproduktivnoj izolaciji.

3.2. Interakcije između populacija

Divergentna selekcija se može pojaviti i uslijed interakcija između mjestimičnih populacija u izdvojenim lokalitetima. Na primjer, kompetitivna interakcija između jedinki može rezultirati „razornom selekcijom“ („disruptive selection“). To je specijalni oblik divergentne selekcije u kojoj su oba ekstrema fenotipske distribucije favorizirana unutar pojedinačne populacije. Interakcije između populacija se razlikuju od drugih izvora divergentne selekcije u dva faktora.

Prvo, ona se ciljano pojavljuje samo kada se populacije preklapaju jedna s drugom u simpatriji, iako izuzetci mogu značiti parapatrijsku ili alopatrijsku populaciju, djelujući putem odvojene, mobilne vrste.

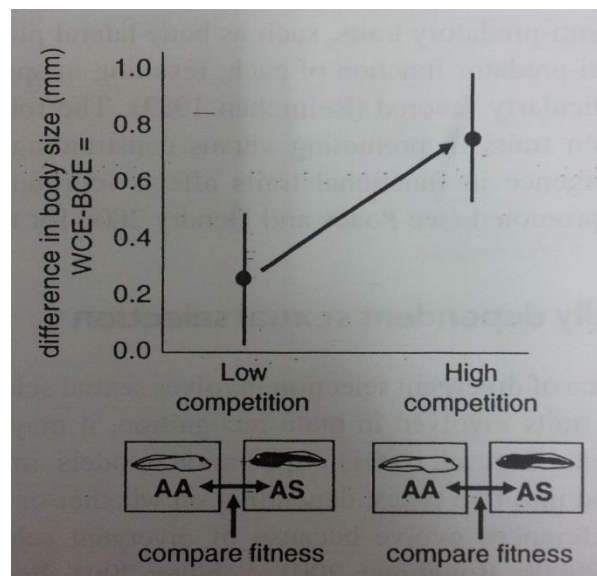
Drugo, razorna selekcija nastala od ekoloških interakcija je generalno frekvencijski ovisna, zato što individualni fitnes ovisi o frekvenciji drugih fenotipa u populaciji (Taper and Case 1992, Schluter 2000b).

3.2.1. Povezivanje interakcija između populacija s reproduktivnom izolacijom

Interakcije između populacija rijetko se direktno povezuju s evolucijom reproduktivne izolacije, ali postoje iznimke. Jedna od njih je ekološki ovisna postfertilizacijska izolacija između populacija koje su nađene u prisustvu, odnosno izostanku kompetitivne vrste. Logično je da simpatrijske populacije sa heterospecifičnim kompetitorima različito doživljavaju kompetitivnu okolinu, nego alopatrijske populacije koje se ne suočavaju sa kompetitorima. Stoga, populacije iz različitih kompetitivnih okolina divergiraju u osobinama. Ekološki ovisna postfertilizacijska izolacija nastaje ako je potomstvo, nastalo sparivanjem jedinski iz različitih kompetitivnih okoliša, kompetitivno slabije.

Test za tu hipotezu potvrđen je proučavanjem populacija meksičke žabe *Spea*

multiplicata, koja živi u prisustvu kompetitivne vrste *Spea bombifrons* (Pfennig and Rice 2007). Napravljena su križanja između *S.multiplicata* iz različitih populacija prilagođenih istim kompetitivnim okolišima (WCE; oba spola iz alopatrije), i između jedinki iz različitih kompetitivnih okoliša (BCE; jedan spol iz alopatrije, drugi iz simpatrije). Potomstvo nastalo drugim slučajem pokazuje manji fitness nego potomstvo nastalo križanjem jedinki prilagođenih istim kompetitivnim okolišima (sl. 3). Znači, postfertilizacijska izolacija nastaje sporedno, kao „nusprodukt“ interakcije između vrsta, te postoji stvaran dokaz da zapravo reducira protok gena između kompetitivnih okoliša (Rice and Pfennig 2010).



Slika 3. Populacije *S.multiplicata* u prisustvu (S, simpatrija) i izostanku (A, alopatrija) kompetitivne vrste *S.bombifrons*, koje stvaraju dva različita kompetitivna okoliša. Pozitivne vrijednosti na y-osi upućuju na veći fitness potomaka nastalih križanjem jedinki prilagođenih istim kompetitivnim okolišima (preuzeto i prilagođeno na temelju Patrik Nosil, 2012).

3.3. Funkcionalna morfologija i biomehanika divergentne selekcije

Funkcionalna i biomehanička divergencija očekivano čini podlogu izvora divergentne selekcije tijekom ekološke specijacije. Na primjer, razlike između okoliša mogu rezultirati divergentnom selekcijom u osobinama povezanim s hranjenjem, plivanjem, trčanjem, žvakanjem... Tako biomehanička pitanja mogu pomoći predvidjeti funkcionalnu morfologiju u različitim okolišima, kao što je kako će oblik tijela divergirati (mijenjati se) s obzirom na tip plivanja (ravnomjerno ili „eksplozivno“ plivanje), ili kako će se mijenjati karakteristike kljuna s obzirom na potrebu za drobljenjem ili žvakanjem.

Kada se selekcija bazira na funkcionalnoj morfologiji, međusobni odnos između osobina može imati utjecaj na način divergencije tih osobina. Na primjer, kod riba vrste *Gasterosteus*, strukturni međusobni odnos između različitih protugrabežljivih osobina (npr. lateralne koštane ljuske i prisutnost dvije do četiri, najčešće tri, oštih bodlja na leđima ispred leđne peraje), može pomoći povećati protugrabežljivu funkciju svakoga. Tako vrsta ima specifičnu kombinaciju favorizirajućih osobina. Ako divergencija u funkcionalnim osobinama utječe na reproduktivnu izolaciju, ekološka specijacija je napredovala.

3.4. Okolišno ovisna seksualna selekcija

Treći ekološki izvor divergentne selekcije uključuje seksualnu selekciju. Zbog toga što seksualna selekcija djeluje na osobine uključene u parenje (prepoznavanje partnera), može biti snažna sila u specijaciji. Specijacijski modeli, uključujući seksualnu selekciju, mogu biti klasificirani u dva tipa, ovisno o tome da li razlike u signalima i preferencijama sparivanja evoluiraju zbog divergentne selekcije između okoliša (Schluter 2000b, Boughman 2001, Schluter 2001, Boughman 2002). Modeli koji uključuju divergentnu selekciju između okoliša obuhvaćaju stanišnu specifičnu selekciju temeljenu na sekundarnim seksualnim osobinama (Lande 1982) i sparivanju ili komunikacijskim sustavima (Ryan and Rand 1993, Boughman 2002). Na primjer, ako staništa odstupaju u osobinama prijenosa signala, različite vrijednosti osobina signala sparivanja mogu povećati reproduktivni uspjeh u različitim staništima, i dovesti do divergencije signala, osobina i preferencija.

Nasuprot tome, primjeri seksualne selekcije, koja nužno ne uključuje divergentnu selekciju između okoliša, su modeli u kojima seksualna selekcija proizlazi primarno iz interakcije spolova, kao npr. seksualni konflikt (Rice 1998, Chapman et al. 2003, Arnqvist and Rowe 2005, Sauer and Hausdorf 2009). Seksualna selekcija, prema tome, može biti uključena u oboje, u ekološku i ne-ekološku specijaciju (Schluter 2000a, 2001, Nosil et al. 2007, Maan and Seehausen 2011).

3.4.1. Divergentna seksualna selekcija putem „sensory drive“ (osjetilnog pogona)

Divergentna seksualna selekcija može pridonijeti ekološkoj specijaciji na mnogo načina. U tehničkom smislu, „sensory drive“ je „integrirana evolucija komunikacijskih signala, perceptivnih sustava i komunikacijskog ponašanja, zbog fizike signalne produkcije i

prijenosa, te neurobiologije percepcije“ (Boughman 2002, p.571). Generalno, to je hipoteza da signali evoluiraju kako bi maximizirali svoju prepoznatljivost (detekciju): easy-to-detect signali su favorizirani prirodnom selekcijom. Okoliši odstupaju u svojstvima transmisije (prijenosa), pa različiti signali mogu biti najuočljiviji u različitim okolišima. Na primjer, prijenos staništa može varirati zbog strukturalnih obilježja samog staništa, tako da signal koji je istaknut (easy to detect) u jednom staništu, je neprimjetan u drugom, ili signal koji se prenosi dobro u jednom staništu, je jako degradiran u drugom. Prema tome, divergencija u signalima i svojstvima između populacija u različitim staništima se može javljati i zbog toga stvarati seksualnu izolaciju.

Specijacija pomoću „sensory drive“ podrazumijeva dva glavna fenomena: evoluciju signala i svojstava unutar populacija i divergenciju između populacija u različitim signalnim okolišima. Što se tiče evolucije unutar populacija, „sensory drive“ zapravo uključuje tri procesa. Prvo, prijenos staništa nastaje zbog fizičke interakcije signala s okolišem. Signali koji kontriraju okolišu (tamne boje u svijetlim staništima) su jače vidljivi. Kako signal putuje, on se degradira. Signali koji sačuvaju svoje karakteristike tijekom prijenosa su najpogodniji za privlačenje partnera. To je takozvani efektivni signalni prijenos. Drugo, stanište može utjecati, ne samo na signalne karakteristike, nego i na percepciju primatelja. Na primjer, ženke mogu evoluirati tako da budu osjetljivije na neke zvučne frekvencije, valne duljine svjetla, ili da imaju bolji njuh. Taj proces može imati značaj i u drugim signalima u okolišu, kao predator ili plijen, i zove se perceptualno podešavanje („perceptual tuning“). Treće, uočljivost signala ovisi, ne samo o transmisiji svojstava okoliša, nego i o tome kako je dobro signal usklađen s percepcijom primatelja. Taj proces se zove signalna usklađenost („signal matching“).

Najjasniji test za „sensory drive“ specijaciju uključuje pokazivanje da je divergencija u signalima, percepciji i preferencijama pozitivno korelirana sa stupnjevima seksualne izolacije. Prema tome, pojavljuje se šest kriterija za dokazivanje „sensory drive“ specijacije:

1. Staništa odstupaju u svojstvima transmisije
2. Signal se razlikuje ovisno o staništu, a svaki signal je bolji u prirodnom staništu (divergenti efektivni signalni prijenos)
3. Percepcija se razlikuje sa staništem (perceptualno podešavanje)
4. Divergencija u signalima i percepciji je povezana
5. Svojstva variraju s percepcijom
6. Signalna i perceptualna divergencija rezultira reproduktivnom izolacijom

Uočeno je da se šesti kriterij najrjeđe pojavljuje. Stoga, iako postoje mnogi kandidati za „sensory drive“ selekciju, samo dva slučaja u tablici (sl. 4) zadovoljavaju svih 6 kriterija, a to su ribe *Gasterosteus* i *Pundamilia*. Potrebni su budući dokazi da „sensory drive“ utječe na reproduktivnu izolaciju.

Study system	Ecological context	Signal type	1. ΔHT	2. S~H	3. Pe~H	4. S~Pe	5. Pr~Pe (or S)	6. Link to RI	References
1. <i>Gasterosteus</i> stickleback fishes	Water color	Color: throat color	Y	Y	Y	Y	Y	Y ^D	(Reimchen 1989, McDonald et al. 1995, Boughman 2001)
2. <i>Anolis cristallus</i> lizard populations	Mesic versus xeric environments	Color: dewlap coloration	Y	Y	U	U	U	U	(Leal and Fleishman 2004)
3. <i>Anolis cooki</i> and <i>A. cristallus</i> lizard species	Microhabitat light intensity and spectral quality	Color: dewlap coloration, ultraviolet reflectance	Y	Y	Y	Y	U	L ¹	(Losos 1985, Leal and Fleishman 2002)
4. <i>Phylloscopus</i> warbler species	Forest light intensity/habitat brightness	Color: feather reflectance and number of color patches	Y	Y	U	U	U	L ¹	(Marchetti 1993)
5. <i>Carlia</i> rainbow skinks	Habitat openness	Color: male breeding coloration	U	Y	U	U	U	U	(Dolman and Stuart-Fox 2010)
6. <i>Pundamilia pundamilia</i> and <i>P. nyererei</i> cichlid fishes	Ambient light in lake environments, along a depth gradient	Color: male coloration (blue to red)	Y	Y	Y	Y	Y	Y ^{D,1}	(Maan et al. 2006, Seehausen 2008, Seehausen et al. 2008b, Maan and Seehausen 2010)
7. <i>Neochromis</i> , <i>Mbipia</i> spp. of cichlid fishes	Ambient light in the lake environment	Color: male coloration (blue to red)	Y	Y	Y	Y	U	L ¹	(Seehausen et al. 1997, Terai et al. 2006)
8. <i>Gallotia galloti</i> lizard	Climate and vegetation	Color: male coloration	U	Y	U	U	U	Y ¹	(Thorpe and Brown 1989, Thorpe and Richard 2001)

Slika 4. Primjeri „sensory drive“ kod različitih vrsta. Navedeno je šest kriterija koji upućuju da li „sensory drive“ pridonosi specijaciji (preuzeto i prilagođeno na temelju Patrik Nosil, 2012). Legenda: ΔHT, S~H, Pe~H, S~Pe, Pr~Pe, Link to RI su oznake redom ranije spomenutih 6 kriterija u tekstu.

Y-da, L-vjerojatno, U-nepoznato, RI-reproduktivna izolacija

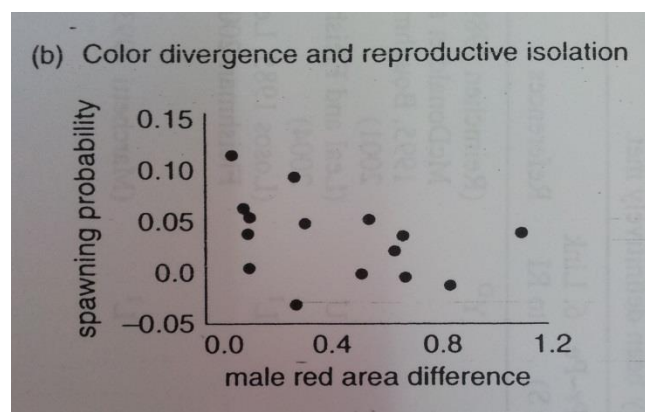
3.4.2. Primjeri divergentne seksualne selekcije putem „sensory drive“

Jedan od najbolje proučenih primjera je evolucija rasplodne promjene boje (sl. 5) (boje u vrijeme parenja, nuptial throat color) u području donje čeljusti u slatkovodnim vodama kod vrste *Gasterosteus aculeatus*. U nekim jezerima, mužjaci pokazuju naslijeđenu crvenu boju, dok u drugima gube crvenu boju i pokazuju crnu. Ta varijacija u ekspresiji obojanosti je povezana s prijenosom svojstava okoliša: najveća ekspresija crvene boje je u staništima s najvećom čistoćom, bistrinom vode, dok je gubitak crvene boje obično nađen u tamnijim vodama (Reimchen 1989). Reimchen je pretpostavio da se to pojavljuje iz razloga što tamnije vode maskiraju crvenu obojanost (smanjuju kontrast naspram pozadine) i stoga pada učinkovitost tog signala.

Kasniji rad na tim vrstama je prilagođen limnetičkim, odnosno bentičkim jezerskim okolišima. Otkriveno je da je „sensory drive“ važan mehanizam divergencije signala sparivanja kod mužjaka, percepcije boje kod ženki i preferencija ženki za mušku obojanost (Boughman 2001). Bentički oblici legu jaja u dubljjoj vodi s bujnim i gustim životom, za razliku od limnetičkih, i prema tome zauzimaju staništa gdje je svijetlo najvećim dijelom u crvenom dijelu spektra („red shifted“). Kao što pretpostavlja hipoteza o maskiranju, bentički mužjaci i pojedinačne populacije koje nesu jaja u staništima crvenog dijela spektra, pokazuju crnu rasplodnu boju u području donje čeljusti ili reduciranu crvenu, vjerojatno zbog toga što bi svijetlo crvenog dijela spektra maskiralo crvenu rasplodnu boju. Sukladno tome, signali, percepcija i preferencija su povezani na taj način da ženke s niskom osjetljivošću na crveno svijetlo ne iskazuju preferenciju za crvene mužjake, i obrnuto, ženke s visokom osjetljivošću iskazuju preferenciju prema crvenim mužjacima. Veličina divergencije u signalima i preferencijama korelira s opsegom reproduktivne izolacije između populacija (sl. 6).



Slika 5. Varijacija u rasplodnoj boji u području donje čeljusti kod vrste *Gasterosteus aculeatus* (preuzeto sa <http://labs.fhrc.org/peichel/people/Alumni/malek.html>).



Slika 6. Veza između reproduktivne izolacije (y-os) i divergencije između populacije u signalnoj boji kod mužjaka vrste *Gasterosteus aculeatus*. Ista veza je uočena između reproduktivne izolacije i preferencije ženki za crvenu boju (preuzeto i prilagođeno na temelju Boughman 2001 i Nature Publishing group).

Divergentna i ekološki bazirana seksualna selekcija mogu zajedno djelovati na osobine privlačnosti (u parenju) i preferencije (sklonosti) u prirodi. Što se tiče seksualne selekcije, ako ekologija igra ulogu, seksualna divergencija se ne može argumentirati sa ne-ekološkim modelima seksualne selekcije. Što se tiče ekološke specijacije, dijelovi nedostaju, ali postoji dobar dokaz da „sensory drive“ pridonosi procesu. Prepoznavanje ekološkog konteksta u divergenciji u seksualnim svojstvima, predstavlja važan napredak u našem razumijevanju specijacije. Generalno, svi aspekti ekološki bazirane seksualne selekcije su ispitani u laboratorijskim eksperimentima, što bi se moglo koristiti za razlikovanje različitih modela seksualne selekcije (Turelli et al. 2001, Boughman 2002). Gotovo svaki rad na „sensory drive“ uključuje evoluciju izbora partnera, ali bi proces također mogao djelovati i na predfertilizacijsku izolaciju uslijed divergentnih stanišnih razlika. Testovi tog mehanizma su ograničeni.

3.5. Interakcija između različitih izvora divergentne selekcije

Relativno neistraženi problem je kako različiti izvori selekcije međusobno djeluju. Jedan primjer obuhvaća interakciju različitosti između okoliša kod insekata vrste *Timema cristinae*. U ovom slučaju, Nosil i suradnici (2003) izvještavaju da je seksualna izolacija najjača pod usklađenim efektima adaptacije (prilagodbe) na različite domaćinske biljne vrste i ekološki baziranog jačanja (jačanje određenog ponašanja zbog povezanosti s podražajem). Povezan je i primjer komparativne analize strukture pjeva (pjesme) u 163 vrste ptica *Thamnophilidae*, gdje stanišne razlike i pojačanje zajedno doprinose divergentnoj evoluciji pjesme (cvrkutanju) (Seddon 2005, Schwartz et al. 2010). Prema tome, može se generalno očekivati da će se razlike između okoliša i jačanje međusobno kombinirati i zajedno utjecati na promicanje specijacije.

3.6. Izvori divergentne selekcije - zaključak

Veliki broj važnih napredaka je napravljeno u razumijevanju izvora divergentne selekcije tijekom ekološke specijacije. Međutim, ne može se sve riješiti i razumijeti dok se ne provede još više istraživanja, prije svega fitnesa prijelaznih formi u multidimenzionalnom genotipu i rekonstruirati prilagodljiv okoliš. Čini se, ipak, da divergentna selekcija često proizlazi iz razlika između okoliša, interakcija između populacija, i seksualne selekcije. Pojedini procesi i dalje su relativno neistraženi, kao interakcije između populacija, a da nisu

kompeticija i jačanje. Važni su, ponovno, specifični napretci u nedavnim eksperimentima, koji pokazuju da interspecifična (između različitih vrsta) kompeticija dovodi do divergencije, povećava značaj intraspecifične (unutar iste vrste) kompeticije, i pridonosi razumijevanju uloge seksualne selekcije u ekološkoj specijaciji. Ipak, dokaz da pojedini izvor selekcije uzrokuje reproduktivnu izolaciju je oskudan.

4. LITERATURA

David B. Lowry, R. Cotton Rockwood, John H. Willis: Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*

Futuyma, D.J. (1986): *Evolutionary Biology*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates, Inc.

Patrik Nosil (2012): *Ecological speciation*. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado, Boulder, USA.

T.E.Reimchen (1989): Loss of nuptial color in Threespine Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*)

Robert H. Tamarin (2001): *Principles of Genetics*, seventh edition

William J.Sutherland (1996): *From individual behavior to population ecology*. Oxford University Press, USA.

Tucić, N. (1987): *Uvod u teoriju evolucije*, Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd

www.genetika.biol.pmf.unizg.hr/pogl19.html

www.mhhe.com/tamarin7

<http://labs.fhcr.org/peichel/people/Alumni/malek.html>

<http://www.globalchange.umich.edu>

5. SAŽETAK

U procesu transformacije neke vrste u novu tijekom vremena ili u procesu nastanka dvije ili više vrsta od jedne, ekološka specijacija, koja se definira kao proces pomoću kojega barijere u protoku gena evoluiraju između populacija, kao rezultat ekološki bazirane divergentne selekcije između okoliša, zadnjih je 15-20 godina intenzivno istraživana.

Brojni čimbenici, kao što su ishodište prirodne divergentne selekcije, oblik reproduktivne izolacije i genetički mehanizam koji povezuje divergentnu selekciju s reproduktivnom izolacijom, u središtu su takvih istraživanja, koja su sve brojnija. Nekoliko čimbenika je do sada dobro ustanovljeno. Znamo da se proces događa u prirodi, razumijemo aspekte svakog od tri glavna čimbenika ekološke specijacije. Različite forme reproduktivne izolacije otkrivaju da većina evoluirala kao rezultat divergentne selekcije, uključujući forme kao reproduktivna i postfertilizacijska izolacija, koje nisu same po sebi ekološke. Također je poznato da brojne forme mogu djelovati istovremeno tijekom ekološke specijacije, a poznati su i primjeri specijacije tijekom simpatrije, parapatrije i alopatrije. Ekološka specijacija se može pojaviti unutar bilo kojeg geografskog razmještaja (rasporeda) populacije, a isto tako uslijed višestrukih geografskih čimbenika, gdje se kod nekih divergencija pojavljuje u alopatriji, a kod nekih u obliku protoka gena. Postoje dokazi da se divergencija pojavljuje najlakše kada je brzina (učestalost) protoka gena slaba. Posljedica svega toga je biološka raznolikost koja objašnjava kako ekološki procesi utječu na evoluciju, ali i kako evolucija utječe na ekologiju.

Unatoč tome, malo se zna o kompleksnosti genomske osnove ekološke specijacije. Naše razumijevanje utjecaja ekološke specijacije, integrirane sa molekularnom, populacijskom i kvantitativnom genetikom, zasada nam pruža samo mali uvid u složenost prirodnih procesa.

6. SUMMARY

In the process of transformation of one species to another, ecological speciation (which is defined as a process with which the barriers in the gene flow evolve inbetween generations), as a result of ecologically based divergent selection between environments, has been intensively researched in the last 15-20 years.

Numerous factors, as are the origins of natural divergent selection, the form of reproductive isolation and the genetic mechanism which binds divergent selection with reproductive isolation, are in the center of those researches, which are getting more numerous every day. Several factors are for now well established. We know that the process occurs in nature, we understand the aspects of each of the three main factors of ecological speciation. Various forms of reproductive isolation reveal that most evolve as a result of divergent selection, including forms such as postmating and reproductive isolation, which are not inherently ecological. It is also known that many forms can operate simultaneously during ecological speciation, and there are well-known examples of speciation in sympatry, parapatry and allopatry. Ecological speciation can occur within any geographical distribution of the population, and also due to multiple geographic factors, where some divergence appears in allopatry, and some in the form of gene flow. There is evidence that divergence occurs most easily when the speed (frequency) of gene flow is low. The consequence of all this is biodiversity that explains how ecological processes influence the evolution, and how evolution affects ecology.

Despite this, little is known about the complexity of the genomic basis of ecological speciation. Our understanding of the influence of ecological speciation, integrated with molecular, populational and quantitative genetics gives us, for now, just a small insight in the complexity of natural processes.