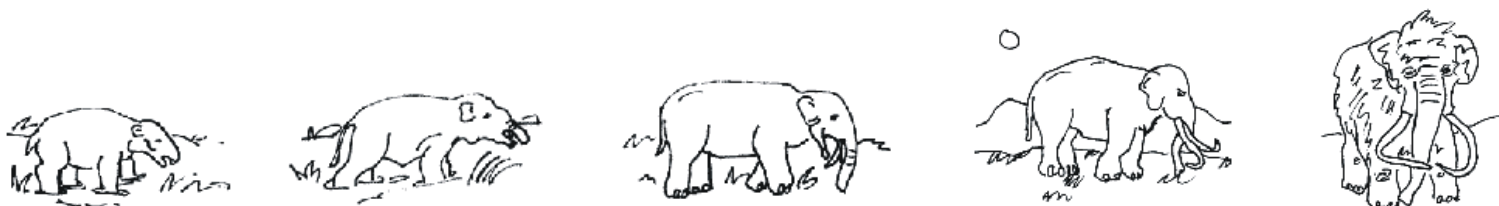


Skrypcik do mechanizmów ewolucji



Mechanizmy ewolucji - zagadnienia wymagane na egzaminie

- 1) **Umiejętność objaśnienia biologom i laikom na czym polega dobór naturalny i oportunizm ewolucji.**
- 2) **Źródła zmienności w populacji.** Linia somatyczna i płciowa. Zmienność fenotypowa i genotypowa. Determinacja cech ilościowych. Typy mutacji i poprawne rozumienie losowości mutacji. Pochodzenie DNA pozajądrowego. Ewolucja genów eukariotycznych. Samolubny DNA działający na niekorzyść genomu. Kontrowersje wokół dziedziczenia cech nabytych. Współdziałanie genów i efekty plejotropowe.
(Ponieważ wiele z tych zagadnień to powtórka z genetyki, nie muszą być one wykładane)
- 3) **Elementy genetyki populacji.** Pula genetyczna. Populacja mendlowska. Prawo Hardy'ego i Weinberga. Presja mutacyjna. Dobór. Nierównowaga genetyczna (linkage disequilibrium). Dryf genetyczny. Współdziałanie dryfu i doboru. (Modele matematyczne tylko dla jednego locus). Polimorfizm genetyczny i jego przyczyny. Dobór w przypadku cech ilościowych: dobór kierunkowy, stabilizujący i rozrywający.
- 4) **Ewolucja jako proces optymalizacyjny.** Za i przeciw takiego podejścia. Rozwiązania optymalne jako opis sił selekcji. Kompromisy adaptacyjne (tradeoffs). Przykłady. Problem ewolucji perfekcyjnych rozwiązań. Hipotezy na temat starzenia się organizmów.
- 5) **Ewolucja tzw. cech dobrych dla gatunku.** Na czym polega problem ewolucyjny z tego typu cechami. Dobór grupowy. Dobór krewniaczy. Altruizm odwzajemniony. Ograniczona agresja i koncepcja ewolucyjnie stabilnej strategii. Tzw. samoregulacja populacji. Organizmy eusocjalne. Krytyczne podejście do koncepcji Gai.
- 6) **Ewolucja płciowości.** Dlaczego istnienie rozmnażania płciowego wymaga objaśnienia? Ważniejsze hipotezy dotyczące powstania i utrzymywania się płciowości: mejoza jako mechanizm naprawy DNA, zapadka Mullera, teoria Kondrashova, koncepcja Czerwonej Królowej i rola pasożytów. Ewolucja anizogamii. Ewolucyjnie stabilny stosunek płci. Konflikty wewnątrz genomu.
- 7) **Systemy kojarzeń.** Omówienie najważniejszych systemów kojarzeń i próba wyjaśnienia, dlaczego jest ich tak wiele. Konkurencja plemników. Dobór płciowy jako specyficzna forma doboru naturalnego. Kojarzenie wsobne i współczynnik wsobności (pokrewieństwa) - wymagana definicja, ale nie sposób wyliczania częstości genotypów z uwzględnieniem inbrodu.
- 8) **Od programu genetycznego do organizmu.** Cykle życiowe. Cykle ploidalności. Podział komórek organizmu wielokomórkowego na linię somatyczną i płciową (soma and germ line). Epigeneza.
- 9) **Gatunek, specjacja, filogeneza.** Mechanizmy izolujące. Definicja (koncepcja) gatunku. Modele specjacji. Hybrydyzacja i reguła Haldane'a. Filogeneza a systematyka. Zegar molekularny. Rola metod molekularnych w odtwarzaniu filogenezy. Rozwój ontogenetyczny a filogeneza.

- 10) **Koewolucja.** Koewolucja jako szczególnie silne oddziaływanie dwóch (lub więcej) gatunków w toku ewolucji, czyli o pewnej umowności zakresu stosowania tego terminu. Mimikra Batesa i Mullera. Obrona chemiczna stała i indukowana. Allelopatia. Mikoryza. Kwiaty i zapylanie. Nasiona i ich rozsiewanie. Ewentualnie inne przykłady. Endosymbioza jako skrajny przykład koewolucji. Mamy prawo wymagać przykładów z innych przykładów z innych kursów czy książek.
- 11) **Makroewolucja.** Przelomowe momenty w historii świata ożywionego (powstanie pierwszego replikatora, powstanie komórki prokariotycznej, powstanie komórki eukariotycznej, powstanie organizmów wielokomórkowych, powstanie kultury). Rola symbiozy i epigenetyki w ewolucji. W jakim sensie następuje wzrost złożoności w procesie ewolucji? Reguła Cope'a. Kontrowersje dotyczące tempa ewolucji (gradualizm i punktualizm). Wielkie wymierania i ich prawdopodobne przyczyny. Człowiek jako przyczyna prawdopodobnego kolejnego wielkiego wymierania.
- 12) **Powstanie życia na Ziemi.** Hipotezy na temat natury pierwszych replikatorów. Hipotezy na temat drogi ewolucyjnej od pierwszego replikatora do powstania pierwszej komórki prokariotycznej.
- 13) **Nazwiska, które powinny się biologowi ewolucyjnemu z czymś kojarzyć (nazwiska wytłuszczone obowiązują bezwzględnie):**
Darwin, K.; Dawkins, R.; Dobzhansky, T.; **Fisher, R. A.;** Ford, E. B.; Gould, S. J.; **Haldane, J. B. S.; Hamilton, W. D.;** Huxley, J.; Huxley, T. H.; Lack, D.; **Lamarck, J. B.; Linneusz, K.; Lomnicki, A.;** Lysenko, T. D.; Mayr, E.; Morgan, T. H.; Simpson, G. G.; **Trivers, R.;** Van Valen, L.; **Wallace, A. R.; Weismann, A.;** Williams, G.; **Wright, S.;** Wynne-Edwards, V. C.; **Maynard-Smith, J.**

Skrypt zawiera tylko zagadnienia podkreślone w tym spisie.
Reszty szukajcie sami – nie ma lekko!

A najlepiej to uzupełnijcie skrypcik o brakujące zagadnienia.



4) Ewolucja jako proces optymalizacyjny

Założenie: każda cecha fenotypowa ma komponent genetyczny; bierze się pod uwagę cechy, a nie geny.

Zadanie optymalizacyjne:

- * robimy matematyczny opis systemu;
- * określamy wartość maksymalizowaną lub minimalizowaną (**dostosowanie** w przypadku teorii ewolucji). Zamiast dostosowania "wprost" można używać odnoszącej się do niego wartości (**komponent dostosowania**);
- * wyodrębniamy zmienne "decyzyjne" - co musi się zmieniać, żeby wpływało na dostosowanie;
- * określamy jakie w danym przypadku są ograniczenia konstrukcyjne;

Przykłady:

- * wrony żyjące u wybrzeży Pacyfiku zbierają muszle o pewnej wielkości i zrzucają je na skały, żeby rozbić skorupę i wyjść zawartość. Jeśli muszla się nie rozbiła, podnoszą ją i zrzucają drugi raz. Okazało się, że ptak najmniej wysiłku włoży w rozbijanie, jeśli będzie zrzucił muszle z wysokości 5 m. Ptaki szybko uczą się, że zrzucanie z mniejszej wysokości jest mało efektywne. Natomiast zrzucanie z większej wysokości sprawia, że pokarm łatwo zgubić. Wynika stąd, że wrony uczą się, gdyż na pewno nie mają zapisanej w genach wysokości rzutu, ale system nerwowy wrony został tak genetycznie zaprogramowany, że zdolny jest do dokonywania optymalnych wyborów.
- * zimorodki i cierniki: jeśli nie ma zimorodka, cierniki żerują tam, gdzie jest najwięcej pokarmu. Zawieszenie makiety zimorodka nad miejscem, gdzie jest dużo pokarmu powoduje, że cierniki żerują tam, gdzie jest go mniej, ale jest daleko od zimorodka;
- * optymalizacja poruszania się człowieka:
 - jeśli mężczyzna średniego wzrostu porusza się z prędkością 1 m / s, bardziej wydajny jest chód, a przy 3 m / s - bieg. Oszczędne poruszanie się wpływa na dostosowanie;
 - najbardziej wydajna jest częstotliwość chodzenia 1 krok na sekundę (1 Hz), przy prędkości 1,5 m / s;

Kompromisy adaptacyjne (trade-offs):

- * optymalizacja wytrzymałości kości lub pnia: **dlaczego kości zwierząt się łamią?** Im wyższy jest współczynnik bezpieczeństwa danej konstrukcji (np. kości), tym niższe jest prawdopodobieństwo katastrofy (np. złamania kości), ale jednocześnie tym wyższy jest

koszt produkcji. A ponieważ katastrofy są stosunkowo rzadkie, nie opłaca się zbyt dużo inwestować w bardzo wytrzymałą strukturę.

Minimalizować należy: $Q(s) = P(s) \cdot F + U(s)$

gdzie: s - współczynnik bezpieczeństwa

P - prawdopodobieństwo katastrofy

F - spadek dostosowania przy złamaniu

U - koszt produkcji kości

Trzeba uwzględnić też, że silna kość obniża, ale nie wyklucza prawdopodobieństwa złamania

* optymalizacja łęgów wg Lacka:

Ptaki składające dużo jaj mają dużą śmiertelność młodych i odwrotnie. Każdy ptak składa tyle jaj, ile potomstwa może wychować - optymalizuje wielkość łęgu, żeby zmaksymalizować sukces reprodukcyjny. Można to nazwać nonsensem ewolucyjnym, ponieważ rozrodczość powinna kompensować śmiertelność. Ale im większy łęg, tym mniej pokarmu otrzymuje każdy potomek. Jest pewna wielkość łęgu, która zapewnia maksymalną ilość przeżyjących potomków. Jeżeli ptaków w łęgu jest zbyt dużo, są one zaniedbane przez rodziców, mają wiele pasożytów, co w efekcie niekorzystnie wpływa na ich przeżycie. W rzeczywistości łęgi są zwykle mniejsze niż przewiduje to model. Dzieje się tak, ponieważ maksymalizując liczbę wylotów w pojedynczym łęgu ptak produkuje gorsze potomstwo i wyczerpuje się tak, że zmniejsza swój sukces reprodukcyjny w dalszym życiu.

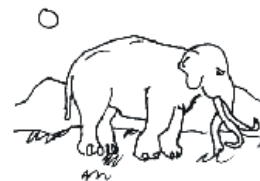
- * kompromis między późniejszą reprodukcją, gdy osobnik jest duży i może wydać dużo potomstwa, a wcześniejszą reprodukcją przed ewentualną śmiercią. Przy dużej śmiertelności lepiej nie ryzykować zwlekając z reprodukcją do momentu osiągnięcia większej masy. Najlepszym wskaźnikiem faktu, że śmiertelność jest mała, jest obecność osobników dorosłych w populacji;

"Oportunizm ewolucji" - ograniczenie cech utrwalanych przez dobór do tych, które bezpośrednio zwiększają liczbę genów przekazywanych następnym pokoleniom. Wywołane jest niemożliwością przewidzenia przyszłości. Oportunizm ten powodował pojawianie się cech, które doprowadzały w konsekwencji do wymarcia gatunku. Przykładem takiego zachowania jest np. partenogeneza i wąskie specjalizacje.

Hipotezy na temat starzenia się organizmów:

- * Medawar: **hipoteza akumulacji mutacji w komórkach linii płciowej:**

Jeśli jakaś mutacja pojawia się w młodości, to presja doboru na nią jest silna, i ta mutacja jest eliminowana. Chodzi tu o mutacje, których nosicielami są wszystkie grupy wiekowe, ale których szkodliwe efekty nie występują u osobników młodych, lecz tylko u starych.



Ponieważ osobniki stare mają niewielki udział w przekazywaniu materiału genetycznego, gdyż jest ich niewiele (śmierć z przyczyn zewnętrznych), mutacje te są bardzo słabo eliminowane przez dobór i utrzymują się w populacji. Wartość reprodukcyjna to **oczekiwana** liczba potomstwa w danym wieku. Dobór przeciwko mutacjom rośnie do wieku reprodukcyjnego, a potem spada. Podobnie wartość reprodukcyjna. W późniejszym wieku nacisk doboru na **eliminowanie mutacji** jest tak **słaby**, że **presja mutacyjna przeważa**;

* Wiliams: **antagonistyczna pleiotropia**:

Geny mają efekty plejotropowe, istnieją cechy, które są korzystne w młodości, ale szkodzą na starość (np. **zęby** dobrze zróżnicowane nie odrastają w nieskończoność; silnie rozwinięty **mózg** słabo się regeneruje). Nacisk ewolucyjny na cechy korzystne w młodości jest bardzo duży. Jeśli cecha jest korzystna po okresie reprodukcji, a nie ma opieki nad wnukami, to cecha ta jest neutralna;

* Kirkwood: **teoria dwuspożywczej somy** ("somy jednorazowego użytku"):

Soma jest tylko **narzędziem do przekazania genów**. Można zasoby zużyć na reprodukcję, albo na długie utrzymywanie się somy. Zwierzęta, które podlegają niższej śmiertelności zewnętrznej, dużo inwestują w utrzymanie somy (np. gotowość układu immunologicznego, neutralizacja antyoksydantów, wymiana tkanek). Osobniki podlegające dużej śmiertelności zewnętrznej mogą w ogóle nie inwestować w naprawę. Ale także u niektórych długożyjących starzenie się postępuje bardzo szybko.

- Krzywe śmiertelności (przeżywania) wynikają z tego, że śmiertelność zewnętrzna wpływa na to, ile inwestuje się w naprawę, a to z kolei wpływa na śmiertelność wewnętrzną.
- Wzrost długości życia człowieka wynika z **mniejszego wysiłku reprodukcyjnego** w młodym wieku (w tym zmniejszenia pracy fizycznej) oraz **lepszej diety** (zawartość antyoksydantów, np. witaminy C);

5) Ewolucja cech dobrych dla gatunku:

Cechy złe dla osobnika a dobre dla gatunku:

- altruizm
- fair-play - przykłady:
 - ⊕ ryby czyściciele, ptaki czyściciele (zwierzę czyszczone nie zjada czyściciela, gdy ten skończy pracę);
 - ⊕ motyle osadniki - uznają regułę pierwszeństwa przy zajmowaniu terytoriów;
 - ⊕ orzechówki
 - ⊕ ptaki terytorialne

- ⊕ ludzie np. w kinie gdy sprzedano podwójne bilety
- ograniczona agresja
- samoregulacja populacji
 - ⊕ część osobników migruje, część zostaje
 - ⊕ samobójstwa u lemingów
 - ⊕ część osobników powstrzymuje się od rozrodu

Problem ewolucyjny z tego typu cechami:

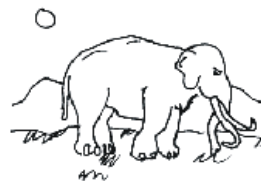
- * a co z doбором naturalnym?
- * dobór między osobnikami jest zawsze znacznie szybszy i efektywniejszy od doboru między gatunkami, dlatego mutacje dobre dla gatunku a szkodliwe dla osobnika nie wygrywają
- * często brak altruizmu, fair-play, samoregulacji;

Dobór grupowy:

W obrębie poszczególnych grup mamy do czynienia z doбором faworyzującym cechy zwiększające dostosowanie osobników, pomiędzy grupami z doбором zmniejszającym to dostosowanie, ale faworyzującym cechy korzystne dla grupy. Dobór grupowy może mieć znaczenie tylko wówczas, jeśli potrafimy wykazać, że przeważa on nad doбором indywidualnym pomiędzy osobnikami. Może on być siłą działającą jedynie w małych, lokalnych, dobrze izolowanych i genetycznie jednorodnych populacjach. Znaczenie doboru grupowego w ewolucji dotyczy ewolucji zdolności kolonizacyjnych, a nie zdolności zapobiegających wyniszczeniu populacji, takich jak ograniczona reprodukcja, współpraca między osobnikami, powstrzymywanie się od wykorzystywania dostępnych zasobów. Dobór grupowy może mieć znaczenie jedynie w grupach małych, silnie izolowanych od innych grup i genetycznie jednorodnych. Może mieć zastosowanie do wyjaśnienia zmniejszonej zjadliwości pasożyta, w tym także bakterii i wirusów. Pasożyty, które zbyt szybko zabijają swego żywiciela, czyli niszczą swą lokalną populację, zmniejszają szanse zarażenia innych żywicieli, czyli skolonizowania innych lokalnych siedlisk. Generalnie odrzuca się istnienie doboru grupowego jako siły znaczącej w ewolucji.

Szukanie wyjaśnień alternatywnych:

- Okazało się, że wiele zachowań jest tylko **pozornie** altruistyczna:
- * antylopy przy ataku drapieżnika skaczą wysoko nie po to, by ostrzec innych, ale by pokazać drapieżnikowi, że są w dobrej kondycji;
- * strusie pozwalają podrzucać sobie jaja, lecz trzymają je na zewnątrz i oddają je atakującym je szakalom, chroniąc w ten sposób swoje młode. Podobnie z wychowywaniem obcych młodych;



Dobór krewniaczy (Hamilton):

Jeżeli dany osobnik ma jakoś rzadki allel, to jego krewni też go prawdopodobnie mają.

Współczynnik pokrewieństwa (r): określa prawdopodobieństwo wystąpienia u spokrewnionych osobników allelu rzadkiego w populacji. Obliczany jest na podstawie alleli autozygotycznych. Pomiedzy rodzicami a dziećmi wsp. pokrewieństwa r wynosi 0,5, pomiedzy rodzeństwem również, pomiedzy rodzeństwem przyrodnim $r = 0,25$, pomiedzy kuzynami I rzędu $r = 0,125$, tak jak i między dziadkami i wnukami. Można sprzyjać rozprzestrzenianiu swoich genów też poprzez **wspieranie rozrodu swoich krewnych**.

Inclusive fitness: jeśli chcemy policzyć dostosowanie danego osobnika, należy wziąć też pod uwagę to o ile więcej potomstwa mogą wyprodukować jego krewni przy jego udziale. $\text{wsp. pokrewieństwa} \times \text{zysk biorcy altruizmu} > \text{koszt dawcy altruizmu}$, czyli: $rb > c$. Jeżeli ta nierówność jest spełniona to dane zachowanie altruistyczne rozprzestrzeni się w populacji. Np. opłaca się zginąć, aby uratować trzech braci: $3 \times 0,5 > 1$. To, że lwice sobie pomagają, wynika stąd, że w obrębie stada są ze sobą blisko spokrewnione.

Problem rozpoznawania pokrewieństwa.

Altruizm odwzajemniony:

Trivers: jeśli współpraca jest jednorazowa, to opłaca się zdradzać.

Żeby opłacała się współpraca, muszą być spełnione następujące warunki:

- wielokrotne spotkania "współpracujących";
- małe grupy organizmów, osobista znajomość;
- brak informacji o tym, ile spotkań jeszcze nastąpi;

U gospodarza w starszym wieku pasożyty i zarazki są bardziej zjadliwe - współpraca opłaca się bardziej, gdy jest większe prawdopodobieństwo następnego spotkania.

Tak jest w strategii "tit - for - tat" - wet za wet: za pierwszym razem wykaż chęć do kooperacji. Jeśli partner też wyrazi tą chęć, następnym razem współpracuj, a jeśli nie wyrazi, nie współpracuj.

Strategia ta zakłada konieczność indywidualnego rozpoznawania się partnerów, albo ich długotrwały związek. Jest ona bardzo dobra, jeśli nie występuje **błędna interpretacja zachowania** partnera. Tam, gdzie istnieje prawdopodobieństwo pomyłek, należy też wybaczać (wybaczające tit - for - tat). Jednak w tym wypadku lepsza jest strategia Pawłowa (= win-stay, lose-shift): trzeba w kolejnej rundzie współpracować gdy współpracując natrafiliśmy na współpracę i zdradzać, gdy współpracując natrafiliśmy na zdradę. Trzeba w kolejnej rundzie współpracować, jeśli zdradzając natrafiliśmy na zdradę, a zdradzać, jeśli zdradzając natrafiliśmy na współpracę. Czyli współpraca, gdy w poprzedniej rundzie obaj oponenty robili to samo. Należy powielać bardziej korzystny sposób postępowania, ruch, który dawał największy sukces. Strategia Pawłowa wygrywa z tit - for - tat, lecz nie może

ona wejść do populacji, w których występuje całkowity brak współpracy - nie radzi sobie z oszustami.

Ograniczona agresja i koncepcja ewolucyjnie stabilnej strategii ESS (Maynard - Smith):

Strategia ewolucyjnie stabilna:

- zakładamy, że populacja jest zdominowana przez jedną strategię;
- pytamy, czy istnieje inna strategia, która potrafi rozprzestrzenić się w takiej populacji, gdy jest rzadka;
- jeśli nie istnieje, to strategia dominująca jest ESS;

Rozwiązania, które daje strategia ewolucyjnie stabilna, różnią się od rozwiązań optymalnych, które dałyby najwyższe średnie dostosowanie osobnikom.

Osobnik może wybierać rozwiązania optymalne, przy których jego dostosowanie przyjmuje wartości maksymalne, gdy działa on w siedlisku, które nie zmienia się pod wpływem jego działań, i gdy może być brany pod uwagę osobno. Gdy dochodzi do sytuacji konfliktowej między osobnikami, maksymalizując dostosowanie trzeba brać także pod uwagę, co czynią inne osobniki.

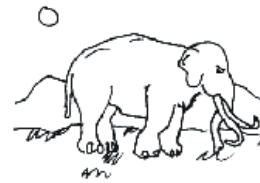
Jeśli w populacji istnieją osobniki stosujące konfliktujące ze sobą strategie, np. agresorzy i ustępujący, a w wyniku konfliktu mogą ponieść V zysków przy wygranej i W strat przy przegranej, możliwe są następujące rozwiązania:

- jeśli zysk jest większy od kosztu ($V > W$), agresor zawsze wygrywa. Agresorzy będą wypierać ustępujących z populacji. Zatem strategia agresora jest ewolucyjnie stabilna;
- jeśli zyski i straty są równe, ewolucyjnie stabilna jest również strategia agresora;
- jeśli zysk jest mniejszy od straty ($V < W$), ani strategia agresji, ani ustępowania nie jest ewolucyjnie stabilna, więc ESS jest strategią mieszaną, możliwa na dwa sposoby: przez występowanie w populacji zarówno agresorów jak i ustępujących, lub przez zmianę zachowań - raz osobnik postępuje jak agresor, a raz ustępuje. Wybór strategii zależy od pozostałych członków populacji: wśród agresorów lepiej ustępować, wśród ustępujących - być agresorem. Jeśli strategie agresora i ustępującego są genetycznie zdeterminowane, mamy do czynienia z doborem zależnym od częstości. Równowagowa proporcja agresorów nie zależy od ich początkowej liczby, ale od stosunku ewentualnych zysków z wygranej do strat z przegranej (V / W).

Strategie ewolucyjnie stabilne mogą być ważną przyczyną polimorfizmu genetycznego.

W rozpatrywanym przypadku bardzo dobra jest też strategia legalisty, zachowującego się następująco: jeśli jest pierwszy w jakimś miejscu lub przy jakimś niepodzielnym zasobie, zachowuje się jak agresor, a jeśli jest drugim, zachowuje się jak ustępujący. Jego strategia również jest ewolucyjnie stabilna w tej sytuacji ($V < W$).

Stan ewolucyjnie stabilny nie daje osobnikom maksymalnego możliwego dostosowania. Np. Przy $V > W$ dla populacji najlepiej byłoby, gdyby wszystkie osobniki przyjęły strategię ustępującego, bo wówczas nie byłoby żadnych strat wynikających z przegranej. Jednak takie



rozwiązanie nie jest ewolucyjnie stabilne, i przy obecności w populacji agresorów ich proporcja będzie się zwiększać aż do całkowitej dominacji, która jest ewolucyjnie stabilna. Nie oznacza to, że pewne strategie ewolucyjnie stabilne nie mogą być także optymalne dla populacji. Tak jest ze strategią legalisty - jest ewolucyjnie stabilna, a jednocześnie daje najlepsze średnie dostosowanie osobników w całej populacji.

Teoria strategii ewolucyjnie stabilnych pokazuje też, że możliwe są różne zachowania, przynoszące ten sam zysk w dostosowaniu.

Tzw. samoregulacja populacji:

- * regulacja populacji zależna od zagęszczenia jako wynik działania konkurencji wewnątrzgatunkowej. Jest ona zawsze silna, bo konkurenci korzystają z tych samych zasobów. W zależności od stopnia homogenności środowiska zasoby mogą być podzielone mniej lub bardziej równo przez wszystkich osobników populacji. Jednak zawsze stopień wyeksploatowania całej puli zasobów zależy od całkowitej liczby osobników w populacji, podobnie jak średnia ilość zasobów przypadająca na osobnika; natężenie konkurencji jest wprost proporcjonalne do liczebności populacji. Przy pewnej liczebności spadek rozrodu równoważy wzrost śmiertelności i ustala się równowagowa liczebność. Jeśli podział zasobów jest skrajnie nierówny - niektóre osobniki monopolizują zasoby, czynnikiem regulującym liczebność populacji staje się organizacja przestrzenna i struktura socjalna (hierarchia osobników). Mechanizmem nierównego podziału zasobów jest samoprzerzedanie się roślin i terytorializm zwierząt.
- * tendencja do utrzymywania mało zmiennej liczebności populacji może wynikać z samego faktu, że poszczególne osobniki w populacji nie są identyczne (model Łomnickiego);
- * zaprzeczenie hipotezy Gai: układów ekologicznych nie można traktować jako rządzących się własnymi prawami wyższego rzędu, a do wyjaśnienia ich funkcjonowania wystarczy podejście osobnicze, egoistyczny interes jednostek;

Organizmy eusocjalne:

Prerekwizyty eusocjalności: nachodzące na siebie pokolenia i opieka nad potomstwem.

- * wśród **blonkówek** występuje eusocjalność, tzn. że istnieje **kasta** w której własny **sukces reprodukcyjny wynosi 0**. Takie grupy tworzą też termity, jeden z gat. krowetek, golce, niektóre pająki. Lecz u blonkówek powstała ona w ewolucji wielokrotnie. Wynika to ze sposobu **determinacji płci** u blonkówek. Samice są diploidalne, a **samce - haploidalne**. Samica otrzymuje 0,5 genów matki i wszystkie ojca. Więc **r pomiędzy siostrami wynosi 0,75**, a pomiędzy matką a córką tylko 0,5 (pomiędzy siostrą a bratem $r = 0,25$, a między bratem a siostrą $r = 0,25$). Jeżeli królowa miała jednego partnera to robotnicom bardziej opłaca się produkować synów (bo córek nie mogą) niż opiekować się siostrami. Tak dzieje się u mrówek. Ale u pszczół zysk "biorącego altruizm" jest tak duży, że **nie**

opłaca się zaprzestać opieki nad siostrami (królowa kopuluje z większą ilością samców). Poza tym jaja składane przez robotnice są niszczone przez inne robotnice, gdyż przeciętna robotnica ma więcej wspólnych genów z jajami składanymi przez królową, niż przez inną robotnicę;

- * u **zimirodka afrykańskiego** pomocnicy I - rządowi są spokrewnieni, a II - rządowi - nie są. Dzieje się tak, gdyż pomocnicy II - rządowi nabierają wprawy w opiece, a także są obserwowane przez młode samice i są przez nie częściej wybierane;
- * **naczelne**: u małp najważniejsza, ważniejsza niż siła fizyczna, jest umiejętność tworzenia **koalicji**. Rozwój mózgu mógł służyć lepszemu orientowaniu się w skomplikowanych układach socjalnych. Wielkość mózgu jest skorelowana z wielkością stada, w którym układy są bardzo skomplikowane. Hominidy żyły w dużych grupach zbieracko - łowieckich, w których występował altruizm odwzajemniony i altruizm krewniaczy. Przedstawiciele jednej z płci wędrowały do innej grupy należącej do tego samego plemienia w celu zawarcia "małżeństwa". **Mowa** powstała w celu podtrzymywania **więzi społecznych**. Podstawową jednostką była rodzina. Największym wrogiem były inne plemiona, nie głód i drapieżniki.

Główne problemy życia społecznego:

- oszukiwanie
- rozpoznawanie intencji
- tworzenie więzi społecznej
- wybór partnera do rozrodu

Teoria grzecznego chłopca: dane zachowanie nauczone w młodości wpływa na późniejszy sukces, np. sposób wysławiania się świadczy o wykształceniu i wpływa na znalezienie pracy.

Główna różnica między człowiekiem a zwierzętami: ludzie mogą aktywnie i świadomie wpływać na współczynniki liczbowe w "grach ewolucyjnych", np. zmniejszenie opłacalności agresji.

Krytyczne podejście do koncepcji Gai:

Tą koncepcję zaproponował Lovelock, twierdząc, że biosfera jest superorganizmem. Miałaby ona, jak każdy inny organizm, zdolność utrzymywania homeostazy, tj. celowego regulowania warunków, dbać o swoje przetrwanie, a to za sprawą żywych organizmów, które w taki sposób zmieniają warunki środowiska, aby utrzymać je na najdogodniejszym poziomie dla utrzymania życia na Ziemi. Konsekwencją tego przekonania było traktowanie jednostek ekologicznych, też populacji, jako systemów zdolnych do samoregulacji swej wielkości.



Ale: podstawową właściwością żywego organizmu jest celowe funkcjonowanie. Każdy organizm jest tak zaprogramowany, aby mógł przeżyć i wydać potomstwo. Różne struktury morfologiczne i procesy fizjologiczne dostosowane są do pełnienia konkretnych zadań po to, aby utrzymać organizm w stanie równowagi (homeostaza organizmu). Jedno i drugie: celowe funkcjonowanie i samoregulacja, mogły powstać tylko w drodze doboru naturalnego, a więc na skutek bezlitosnej selekcji spośród masowo powielających się i konkurujących ze sobą osobników. Żadna z tych właściwości organizmu nie znajduje swego odpowiednika w biosferze traktowanej jako całość, ani w żadnym podukładzie, takim jak ekosystem czy zespół organizmów.

Hipoteza Gai została odrzucona przez naukę, gdyż stoi w sprzeczności z teorią doboru naturalnego, nie proponując w zamian nic lepszego. Dziś już nie traktuje się populacji jako superorganizmu i nie postuluje jej samoregulacji.

6) Ewolucja płciowości

Dlaczego istnienie rozmnażania płciowego wymaga objaśnienia?

- * trudniej znaleźć partnera odmiennej płci;
- * tracimy czas i narażamy się na niebezpieczeństwo przy kopulacji;
- * aby pozbyć się szkodliwych mutacji wystarczyłoby przejście co jakiś czas do cyklu płciowego;
- * "mejoza upośledza geny" - w rozmn. bezpłciowym wszystkie geny przechodzą dalej, a u płciowych każdy gen samicy ma szansę przejść tylko do połowy jaj, łącznie z allelem podtrzymującym mejozę;
- * rozród płciowy jest dwukrotnie wolniejszy niż bezpłciowy (dostosowanie dwukrotnie mniejsze), bo zasoby zużyte na funkcję męską nie mogą być użyte na produkcję potomków żeńskich;

To są koszty. A zyski:

Ponieważ rozród płciowy się utrzymuje, musi być kompensacja w przeżywaniu lub płodności (wynika to z równania $R = 1 \cdot f \cdot p$).

Hipotezy o powstaniu i utrzymywaniu się płciowości:

- * duża zmienność genetyczna w populacji, a to jest warunek efektywnego działania doboru (zmienność mutacyjna jest za mała i za wolno powstaje, a kombinacje kilku korzystnych mutacji w jednym osobniku są w ogóle bardzo mało prawdopodobne).
Hipoteza Fishera - Mullera: populacje płciowe szybciej ewoluują, bo rzadkie ale

korzystne allele szybciej wzrastają w częstość i podnoszą średnie dostosowanie populacji. Gatunek lub populacja bezpłciowa wolno przystosowuje się do nowych warunków i dlatego może łatwo zginąć

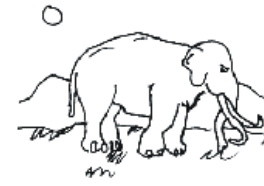
- * **unikanie zapadki Mullera:** u organizmów bezpłciowych mutacji szkodliwych może przybywać z pokolenia na pokolenie, nie może ich jednak ubywać. Po pewnym czasie z populacji znikają osobniki wolne od mutacji, średnie dostosowanie populacji spada. Rozmnażanie płciowe czyści populację z mutacji, i umożliwia taką sytuację, że dzieci mają mniej szkodliwych mutacji niż rodzice. **Ale:** to ma znaczenie raczej w małych populacjach i w długich okresach;

Ale: według tych hipotez zyski jednak nie przeważają nad stratami, bezpłciowi nadal są lepiej dostosowani.

A poza tym, czy nie wystarczyłoby odbywać rozmnażanie płciowe tylko co ileś pokoleń, jak to robi szereg gatunków?

Inne hipotezy:

- * - **model loterii:** lepiej wypełnić 50 kuponów totolotka z różnymi zestawami liczb, niż 100 kuponów z identycznymi zestawami (lepiej urodzić 50 różnych dzieci niż 100 klonów). Wiele organizmów w warunkach optymalnych rozmnaża się bezpłciowo, a gdy są trudniejsze warunki, zaczynają płciowo. **Ale:** w wysokich górach i na pustyniach jest częstszy rozród bezpłciowy. Więc jeśli dla istnienia dwóch płci ważna jest nieprzewidywalność warunków ekologicznych, to nie wynika ona z trudnych warunków klimatycznych (i przez to wysokiej śmiertelności), ale raczej z obecności innych organizmów
- * **Hipoteza Kondrashova:** opłaca się w każdym pokoleniu wyprodukować osobniki bardziej i mniej obciążone mutacjami (mechanizm podobny do zapadki Mullera). Jeśli mutacje szkodliwe są częste i działają synergistycznie (wzajemnie wzmacniają swój efekt), to w populacjach bezpłciowych większość osobników ma podprogową ilość tych mutacji, a w płciowych - są osobniki wybitnie zanieczyszczone, ale są też dość czyste, więc ogólnie w populacji płciowej jest niższa śmiertelność;
- * - Bell i Maynard - Smith: rozmnażanie płciowe rozbijając genotypy nadmiernie reprezentowane i zwiększając częstość genotypu aktualnie najkorzystniejszego przyspiesza odpowiedź populacji na dobór. W sprzyjających warunkach może to uniemożliwić inwazję populacji organizmów bezpłciowych, która reaguje wolniej
- * - Hamilton, Kondrashov: przy dość częstych zmianach kierunku doboru w populacji partenogenetycznej jest większa śmiertelność - mogą zginąć wszystkie osobniki
- * - **konceptcja Czerwonej Królowej** (Van Valen) i rola pasożytów: ewolucja nie zatrzymuje się nawet w bardzo ustabilizowanych środowiskach, ponieważ współdziałanie wielu gatunków wymusza ciągłe zmiany w częstości genów we



wszystkich populacjach, w których to współdziałanie daje negatywne efekty. **Wyścig zbrojeń.** W przypadku pasożyta i żywiciela: na życie gospodarza przypada wiele pokoleń pasożyta - stąd jego lepsze przystosowanie, np. do układu immunologicznego. Ale na powstanie pasożyta niewykrywalnego nie pozwala rekombinacja - w nowym pokoleniu żywiciela pasożyt startuje od nowa.

- * - **efekt podwiezienia (hitchhiking effect)** - u bakterii: rekombinacja sama w sobie nie daje wyższego dostosowania, ale zestawy genów powstałe w jej wyniku mogą dawać wyższe dostosowanie i one "podwożą" gen odpowiedzialny za rekombinację
- * - **mejoza jako mechanizm naprawy DNA** - ale do odbudowania uszkodzonego fragmentu chromosomu wystarczyłby drugi chromosom nawet w organizmie bezpłciowym, byle diploidalnym; m. in. rozmn. płciowe pozwala na usunięcie fragmentów homozygotycznych powstałych po naprawie i przywrócenie pierwotnych układów heterozygotycznych. Istnieje prawdopodobieństwo pomyłki przy naprawie DNA - przepisania informacji z uszkodzonego chromosomu na nieuszkodzony. Wtedy mamy homozygotę pod względem zmutowanego allelu i do naprawienia tego potrzebne jest rozmnażanie płciowe
- * - **odpowiedź na pasożyty genomowe:** przy rekombinacji gen pasożyt jest wystawiany na spotkania z ciągle nowymi kombinacjami genów, więc utrudnione jest powstawanie grup współdziałających buntowników, oraz są większe szanse na rekrutację supresorów tych genów buntowników. Ale usuwanie pasożytów z populacji partenogenetycznych jest skuteczniejsze niż z płciowych, bo gen - pasożyt znacznie zmniejsza szansę przeżycia całego organizmu bezpłciowego, a tym samym i swoją własną;

Skandal ewolucyjny: całkowity brak rozmnażania płciowego u wrotków z rzędu *Bdelloidea*!

Podejrzewane o brak seksu były też ameby i *Trypanosoma*, ale odkryto rekombinację. U *Taraxacum* i *Rubus* wiele gatunków jest bez rozmnażania płciowego, ale jest w tych rodzajach kilka dobrze wyodrębnionych gatunków rozmnażających się płciowo.

Hipoteza: takie gatunki są generatorami gatunków rozmnażających się bezpłciowo.

Ewolucyjnie stabilny stosunek płci:

dlaczego najlepsza proporcja płci to 1:1? Samce nie rodzą dzieci, więc trzymanie ich w populacji niby obniża dostosowanie. Ale skoro już płciowość jest potrzebna, czy nie lepiej produkować tylko trochę samców, którzy będą zapładniać wiele samic?

- * - **według hipotezy ESS:** z punktu widzenia pojedynczego osobnika jest wszystko jedno, jakiej płci potomstwo będzie produkować, liczy się tylko sumaryczna liczba jego potomstwa. Jeśli w populacji jest mało samców, mutant produkujący więcej samców niż inni przekazuje swoje geny większej ilości potomstwa, niż inni, więc takie mutacje będą się rozprzestrzeniać. W przypadku każdego odchylenia od stosunku płci 1:1 osobnikom

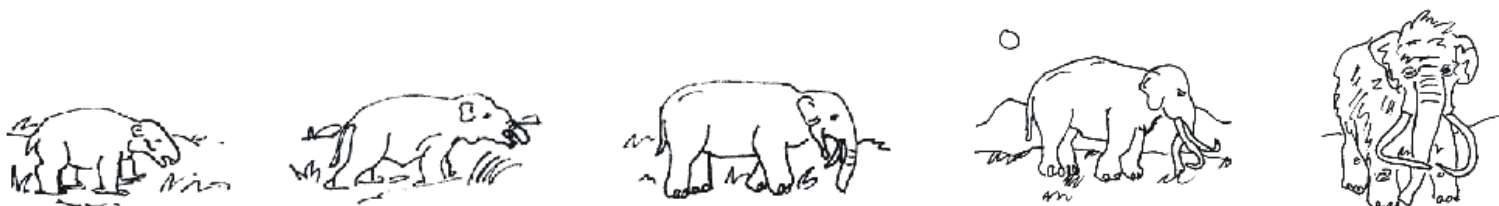
będzie się bardziej opłacało produkować brakującą płć. W przypadku stosunku płci 1:1 mutant produkujący np. więcej samców nie odnosi sukcesu nad innymi. Pozostawia geny w takiej samej liczbie potomstwa, bo traci na braku córek tyle samo, ile zyskuje na przewadze synów;

Jednak nie zawsze stosunek 1:1 jest ewolucyjnie stabilny:

- * - Fisher: ewolucyjnie stabilne jest nie produkowanie takiej samej liczby samic, co samców, lecz poświęcanie takiej samej ilości zasobów na produkcję osobników każdej płci, np. dużo łatwych do wyprodukowania samców i trochę kosztownych przy produkcji samic. Wprawdzie przekazanie genów po linii męskiej będzie wtedy mniej prawdopodobne w przeliczeniu na jednego osobnika, ale równie prawdopodobne w przeliczeniu na jednostkę zużytych zasobów;
- * - Hamilton: jeśli blisko spokrewnione ze sobą samce, np. bracia, konkurować będą o te same samice (lokalna konkurencja o partnera), to stosunek płci powinien być istotnie przesunięty w kierunku samic. Tak jest np. u pasożytniczych błonkówek
- * - Trivers i Willard: osobnik może zmieniać stosunek płci w swym potomstwie w taki sposób, by w przewadze produkowana była ta płć, która w danym miejscu i czasie lepiej przyczynia się do rozprzestrzeniania genów pomimo zainwestowania przez rodziców takiej samej ilości zasobów. Może tu chodzić o:
 - c) kompensację lokalnego zaburzenia ewolucyjnie stabilnej proporcji płci w populacji. Np. ostra zima powoduje śmierć samców, którzy są silniejsi w dobrych warunkach, ale słabsi od samic w złych lub przy dłuższym wysiłku. Powstaje niedobór samców i przez jakiś czas opłaca się bardziej produkować w nadmiarze synów. Z powodu niedoboru osobników danej płci następuje zmiana układu kosztów i zysków;
 - d) zróżnicowany wpływ jakości potomstwa na jego przyszły sukces. Np. gdy pozycja w hierarchii może być przekazywana potomstwu nie genetycznie, ale przez tzw. efekt matczyzny. Samica w dobrej kondycji będzie produkować więcej synów, bo te będą mieć szansę zostać przywódcami, i mieć więcej dzieci. Samica w gorszej kondycji będzie miała więcej córek, bo jej słabi synowie jako zbyt niscy w hierarchii nie przekazaliby swoich genów wcale, a słabe córki przekażą, będą miały co najwyżej obniżoną płodność;
 - e) potrzebę pomocy przy gnieździe: u gajówek senegalskich pomocnikami przy gnieździe są samice. Jeśli w danym gnieździe jest już pomocnik, to matka rodzi więcej synów;

Jak obniżyć koszty płciowości?

- rzadkie występowanie pokoleń płciowych
- produkować mniej samców
- opieka nad potomstwem



Dlaczego hermafrodytyzm nie jest dobrym sposobem na zmniejszenie kosztów rozmnażania płciowego?

Ewolucyjnie stabilne jest poświęcanie takiej samej ilości zasobów na funkcje męskie i żeńskie, a to nie koniecznie musi realizować się przez rozdzielność płci. Poza tym, wystarczy bardzo niewielka produkcja spermy, by spełniała ona swoją rolę.

- * Łatwo jednak wyobrazić sobie mutanta, który nie produkuje jaj, ale za to więcej spermy, lub poświęca więcej energii w poszukiwaniu partnera. Będzie przekazywał więcej pakietów spermy, niż hermafrodyty (bo więcej ich produkuje), a w dodatku oni tracą niepotrzebnie go zaplemniając. Odnosi więc ogromny sukces.
- * Jednak warunkiem sukcesu męskiego wśród hermafrodytów o zapłodnieniu krzyżowym jest to, by oni go nie rozpoznali, bo wtedy nie chcieliby z nim kopolować.
- * Więc hermafrodytyzm z zapłodnieniem krzyżowym przy użyciu niewielkiej ilości spermy jest ewolucyjnie niestabilny.
- * Często jest hermafrodytyzm sekwencyjny lub równoczesny (zapłodnienie krzyżowe z dużą ilością spermy, która konkuruje).
- * Zapłodnienie krzyżowe z niewielką ilością spermy istnieje, lecz są to raczej wyjątki. W takich przypadkach osobniki są zdolne do sprawdzenia, czy partner gra fair - czyli czy ma jaja zdolne do zapłodnienia.

Więc taki hermafrodytyzm byłby świetny do obniżania płciowości, gdyby nie to, że jest podatny na oszustwo przez osobniki męskie.

Dlaczego więc hermafrodytyzm jest bardzo powszechny u roślin?

- * jeśli brak miejsca na rozwijające się zarodki (przy rozwoju wewnątrz osobnika), oplaca się poświęcać część zasobów na funkcje męskie;
- * umożliwia samozapłodnienie lub samozapylenie jako strategię ratunkową w przypadku braku obcej spermy lub pyłku. Jest to szczególnie ważne u organizmów osiadłych;

Ewolucja anizogamii:

Przyczyny niestabilności izogamii:

- * **przyczyna pierwotna:** pojawiają się mutanty produkujące dwa razy więcej gamet o połowę mniejszych. Jeśli zygota powstała z normalnej i małej gamety mają tylko nieznacznie obniżone dostosowanie, to taka mutacja będzie się rozprzestrzeniać, bo będzie dwa razy więcej gamet takiego mutantu. Ponieważ mała zygota powstała ze złączenia się dwóch małych gamet ma znikome szanse przeżycia, dobór naturalny powinien popierać wszelkie mechanizmy prowadzące do wybiórczego łączenia się gamet małych z dużymi. W pewnych przypadkach występować będzie dobór na dalsze powiększanie rozmiaru większej gamety, kosztem ich ilości. Specjalizacja będzie się pogłębiać;

- * **przyczyna wtórna:** jeśli w genach mitochondrialnych lub chloroplastowych pojawi się mutant niszczący lub osłabiający organelle partnera, osiągnie ogromną przewagę selekcyjną, nawet jeśli obniży to dostosowanie osobnika. Wygrywa gameta większych rozmiarów, bo jej organelle jest więcej w walce z organelami partnera. Jeśli powstają gamety mniejsze i rezygnujące z przekazywania organeli, unika się konfliktów zmniejszających przeżywalność zygoty;

U pewnego gatunku *Chlamydomonas* po syngamii w zycocie znajdują się dwa chloroplasty, z których jeden zostaje zniszczony.

W koniugacji nie istnieje konflikt genów gdyż DNA pozajądrowe w ogóle nie jest przekazywane. **Bezpieczny seks.** W przypadku koniugacji możliwe jest istnienie wielu płci - tzw. typów koniugacyjnych. Natomiast przy syngamii wiele płci komplikowałoby kwestię przekazania mitochondriów i podział funkcji. Ale istnieje gatunek śluzowca, u którego jest 13 płci (wyjątek).

U nagozależkowych chloroplasty są przekazywane po linii męskiej, dlatego nie ma u nich partenogenezy (apomiksji).

- * **dodatkowa korzyść:** jaja przekazują z pokolenia na pokolenie mitochondria, które praktycznie nie pracowały, a więc ich materiał genetyczny nie ulegał degradacji;
- * **może też chodzić o uniknięcie zakażenia wirusami czy innymi samolubnymi kawalkami DNA, które plemniki mogą złapać po drodze;**

Inne konflikty wewnątrz genomu:

- * **drożdże:** jeśli mają dostęp do O_2 , oddychają tlenowo, gdyż jest to wydajniejsze. Natomiast w oddychaniu beztlenowym nie korzystają z mitochondriów. W mitochondriach może zajść mutacja "petite" - powoduje ona, że mitochondria są mniejsze, łatwiej wchodzi do pączków, więc szybko się rozprzestrzenia. Upośledza ona jednak metabolizm. Dlatego pomiędzy mitochondriami a jądrem pojawia się wtedy konflikt. Zmutowane mitochondria opóźniają rozprzestrzenianie się genów jądrowych, ponieważ zawierające je komórki drożdży słabiej i wolniej się rozwijają (pasożyty a przechodzenie na partenogenezę). Jeżeli w jakimś miejscu genomu powstanie mutacja wyciszająca tę mutację "petite", szybko się rozprzestrzeni. Dlatego nie obserwuje się często konfliktów pomiędzy genami jądrowymi a pozajądrowymi;
- * **mutacja "T", tzw. Brachyury,** na 17. chromosomie u myszy. Występują następujące allele: + - dziki, T i t. Osobniki o genotypie TT i tt są letalne, zaś Tt, T+ i t+ mają skrócone ogony. Jeśli samiec myszy ma genotyp t+, to w 90 % produkowanych przez niego plemników występuje allel t. Ten allel jest tzw. *outlaw* (wyrzutek). Powoduje on produkcję substancji, która zabija zaczątki gamet nie zawierających allelu t. Gamety zawierające allel t nie są wrażliwe na tą substancję. Gen ten powoduje zatem utratę części (ok. 50 %) plemników. Jest to tzw. meiotic drive, a geny typu t to distortery



mejozy, powodują one niemendrowską segregację. Podobna sytuacja występuje u pewnego gatunku grzyba, u którego wskutek pewnej mutacji zabijana jest połowa spor;

- * **transpozony**; rozrzucenie kopii po całym genomie spowoduje, że ma on duże szanse (nawet 100 %) na wejście do gamet. Jednak transpozony niszczą geny. Dlatego transpozony rozprzestrzeniają się na koszt genomu. Jednak ich wędrówka jest ograniczona, ponieważ działając na niekorzyść całego genomu obniżają szansę kopiowania pozostałych genów.

Dlaczego elementy samolubne nie mogą się nieograniczenie rozprzestrzeniać?

Są one *outlaw* więc dobór będzie zwiększał częstość modyfikatorów wyciszających takie elementy lub ograniczających ich rozprzestrzenianie.

7) Systemy kojarzeń

Różnorodność systemów kojarzeń:

- * liczba partnerów:
 - monogamia (np. ścisła u albatrosów);
 - monogamia z EPC (ze skokami w bok);
 - poligamia (jedna samica i kilku samców);
- * trwałość związku:
 - na całe życie (albatrosy, dzikie gęsi, łabędzie);
 - bezżenność
 - związek sezonowy
 - związek trwały z możliwością "rozvodu" - jeśli para nie osiągnęła sukcesu
- * opieka nad potomstwem:
 - brak
 - opiekuje się samica
 - opiekuje się samiec
 - opiekują się oboje
- * inwestycja samca w rozród:
 - tylko plemniki
 - sperma zawierająca substancje odżywcze (pasikoniki, motyle)
 - inne podarunki "ślubne"
 - ofiara z siebie (modliszki, niektóre pająki)
 - nakład czasu i energii na pilnowanie(?) samicy
 - nakład czasu na opiekę nad potomstwem (człowiek, ptak)

Pod względem systemu kojarzeń człowiek należy do monogamii z EPC.

Konflikt interesów płci:

- * źródłem jest to, że samica daje geny i zasoby, a samiec może dawać tylko geny, zasoby niekoniecznie;
- * w przypadku samic ilość dawanych zasobów może być różna, ale i tak prawie zawsze ta najmniejsza daje znacznie większe koszty niż plemniki;
- * formą inwestycji w potomstwo może być opieka nad nim. wyewoluowała ona niezależnie bardzo wiele razy u wielu grup systematycznych, w pewnym sensie także u roślin. Opiekować się młodymi mogą samce i / lub samice;
- * skrajny przypadek - samica daje geny i zasoby, samiec tylko geny. Należy odróżnić wielkość inwestycji samca w potomstwo i wielkość inwestycji w rozród w ogóle. Ta pierwsza może być zerowa, a ta ostatnia - ogromna. Samiec poświęca wiele energii na zaprezentowanie się samicy, ale same plemniki są tanie;
- * samiec powinien w takim przypadku maksymalizować liczbę samic, z którymi się kojarzy;
- * samica nie może zwiększać liczby potomstwa poprzez kojarzenie się z wieloma partnerami. Powinna zatem starać się zdobyć najlepsze geny;

Wniosek: w takim systemie samce powinny być niewybiórcze, samice wybiórcze. Istnieją wyjątki, ale potrafimy je wyjaśnić. To, co odbieramy jako walkę o samice jest w rzeczywistości sposobem na to, by samica uznała samca godnym wyboru.

Jak samica może wybierać?

- * przegląda grupy samców: akceptuje jednego, ale wybiera dalej i jeśli znajduje lepszego, ona lub on potrafi usunąć spermę tego pierwszego;
- * samica określa pewien próg, powyżej którego akceptuje samca;
- * turnieje i toki - samica ogląda kilku samców i wybiera tego, który "wygrywa";
- * często samice mają małe terytoria, a samce duże areale, które pokrywają kilka terytoriów samic. Samce chodzą po arealach samic i szukają receptywnej samicy (koty, gryzonie);
- * haremy: samica wybiera do którego haremu wejdzie;
- * konkurencja plemników;

Czasami system kojarzeń można odgadnąć na podstawie budowy anatomicznej, nie znając behawioru. Np. jeśli system jest **promiskulistyczny** (samiec kopuluje z wieloma samicami, z którymi jednak mogą kopulować też inne samce), to samiec ma duże jądra. Samce mające haremy mają małe jądra.

Co samica wybiera? Są dwa modele, nie wykluczające się, mogą występować naraz:



* **model Fishera - uciekająca selekcja, hipoteza seksownego syna, hipoteza dobrego gustu:** jeśli zdarzy się, że samice preferują jakąś formę morfologiczną bardziej, bez znaczenia czy cecha ta ma ułatwiać przystosowanie czy nie, to ta cecha będzie promowana przez dobór, bo powoduje wybór samca przez partnerkę. W takim wypadku geny samicy będą dobrze rozprzestrzeniać się po linii męskiej. Taka wybiórczość rzeczywiście istnieje u samic, nie wiadomo dlaczego. Występuje np. u zeberek - samice preferują samce z czerwonymi obrączkami na nóżkach. Dochodzi do sprzężenia genów preferencji u samic z genami preferowanych cech u samców, bo po wybiórczych samicach córki dziedziczą wybiórczość, a synowie - cechę epigamiczną. Dana cecha nasila się, jest bardziej reprezentowana (proces naciekania cech). Proces taki może być szybki, a ogranicza go tylko dobór naturalny. Zatrzymuje się, gdy **dobór na przeżywalność równoważy zyski z wybierania;**

Problem z modelem Fishera: cechy w tym modelu są arbitralne, umowne: ważne jest to, co jest modne. Wobec tego może to być też krótki ogon. W przyrodzie jednak preferowana jest zawsze cecha bardziej kosztowna. Dzieje się tak dlatego, że cechy epigamiczne zawsze funkcjonują jako sygnały, i w układzie sygnał - odbiorca najczęściej dochodzi do wzmocnienia sygnału. Stwierdzono nawet, że preferencje samic mogą przekraczać stopień wykształcenia cechy epigenetycznej samców ich gatunku - np. samice mieczyków wolały wybierać samców nawet innego gatunku, byle z dłuższym ogonem.

* **model zdrowego potomstwa, zdrowego rozsądku, dobrych genów:** samica wybiera dobre geny. Skoro samiec potrafi przeżyć do momentu reprodukcji, to znaczy, że jest on fizjologicznie dobrej jakości (dobre geny). Samica wybierając barwnego samca wybiera dobre cechy, nie tylko wygląd. Na takim interesie korzysta jej potomstwo zarówno męskie jak i żeńskie.

Cechy zachowania: taniec i inne sygnały wysyłane samicy mogą być uczciwe i nieuczciwe (np. samiec puszy się i udaje, że jest większy), ale tańcem nie da się oszukać, bo tu wychodzi kondycja fizyczna;

W takich modelach zakłada się więc korelację między wykształceniem cech epigamicznych i żywotnością samca. Trzeba też założyć jakiś mechanizm utrzymujący w populacji stałą zmienność genów odpowiedzialnych za żywotność. Bez tego ewolucja szybko ustanie, bo wszystkie najlepsze geny zostaną wybrane, a "złe" usunięte. Model Hamiltona i Zuk.

Wybiórczość samic mogła zaczynać się od eksploatacji istniejących preferencji wynikających z mechanizmów neuronalnych (zeberki z obrączkami; superbodźce w rodzaju ogromnych jaj u gęsi). Jeśli samice mają preferencję, to dobór będzie takie cechy popierał u samców.

Tokowisko: jest to miejsce, gdzie samce próbują zdobyć małe terytoria służące do popisów (może tam nie być wody i jedzenia). Popisem może być sama obecność, np.

wytrzymałość bez wody u pewnego gatunku antylopy. Jeśli cały teren jest podobny, to częściej wybierane są samce z miejsc centralnych. Samiec, który opuści takie miejsce np. za wodą musi na nowo zdobywać sobie miejsce.

Powodzenie samca zależy od:

- miejsca, które uda mu się zdobyć (element modelu dobrych genów);
- wyglądu samca;
- tańca samca;
- tego, co wybierają samice;

U pardwy amerykańskiej najlepszy samiec odbywa nawet połowę wszystkich kopulacji. Samice kierują się wyborem innych samic.

To, co dzieje się na tokowisku, wskazuje i na model Fishera, i na model dobrego syna - **model mieszany** (po szybkim utrwaleniu preferowanej cechy nie ma szybkiego spadku tej cechy).

Paradoks tokowiska:

- ❖ jeśli większość genów przekazują najlepsze samce to po kilku pokoleniach nastąpić powinno wyczerpanie zmienności, pozostaną samce genetycznie bardzo dobre;
- ❖ chyba, że środowisko zmienia się tak szybko, że geny dobre dziś nie będą dobre za kilka pokoleń;
- ❖ taką zmienność środowiska zapewniają pasożyty (wy tłumaczenie w oparciu o koncepcję "Czerwonej Królowej");

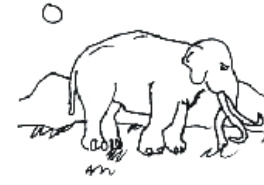
Konkurencja plemników (sperm competition):

Gdy samica kopuluje z dwoma samcami, najczęściej większość jaj zapładnia sperma drugiego z nich. Może to wynikać ze struktury narządów, w których przechowywane są plemniki. U ssaków konkurencja plemników jest rzadka, głównie dlatego, że plemniki nie są długo przechowywane w drogach rodnych samicy, a czas zdolności jaja do zapłodnienia jest krótki.

Konkurencja plemników znacznie obniża sukces rozrodczy jednego z samców, więc w ewolucji pojawiło się wiele adaptacji zapobiegających temu zjawisku:

Metody zapewnienia sobie ojcostwa:

- * samiec nie opuszcza samicy do momentu złożenia jaj (np. ważka, *Gammarus* - samiec nosi samicę);
- * samce niektórych gatunków owadów w czasie kopulacji wydzielają substancje zapachowe, które pozostają na samicy i czynią ją nieatrakcyjną dla innych samców;
- * spermatofoory umieszczane w otworze płciowym samic niektórych owadów uniemożliwiają dalsze kopulacje;



- * samce niektórych gatunków aktywnie usuwają nasienie poprzednika, np. u niektórych wazek męskie narządy kopolacyjne są zaopatrzone w specjalne struktury, za pomocą których samce przed inseminacją usuwają z narządów rozrodczych samicy nasienie z poprzednich kojarzeń, a czynność ta zaniera nawet większość czasu kopolacji;
- * preferowanie dziewic - u niekt. gat. motyli;
- * u niektórych zwierząt istnieją „plemniki kamikadze” niszczące plemniki innego samca;
- * wazki mają pakiety spermy nasączone z zewnątrz substancją plemnikobójczą. Plemniki danego samca wazki wydostają się ze spermatoforu dopiero po inaktywacji owej substancji;

Hipoteza „sexy sperm”:

w konkurencji plemników wygrywa sperma najlepszego samca (jakość spermy przekłada się na jakość jej „producenta”).

Jest wiele dowodów na „sperm competition”, ale brak na „sexy sperm”.

Konkurencja plemników jest zjawiskiem bardzo powszechnym. Obecnie bada się wpływ układu immunologicznego samicy na to, który plemnik „wygra”.

Dlaczego samce niszczą jaja w gnieździe sąsiadów?

- * to nie jego dzieci;
- * spada konkurencja o pokarm po wykluciu;
- * samica będzie próbować złożyć nowe jaja - ma on szansę na zapłodnienie;
- * samica czuje niepewność co do ojcostwa;

Samicom czasami opłaca się utrzymywać niepewność, KTO jest ojcem, gdyż chroni to jej dzieci przed innymi samcami.

W niektórych układach socjalnych "celowe" zachowanie niepewności co do ojcostwa może zmniejszać agresję.

Dlaczego czasami samcowi opłaca się inwestować w coś więcej niż plemniki?

- ❖ może to zwiększyć prawdopodobieństwo ojcostwa;
- ❖ może to zwiększyć liczbę potomstwa potencjalnie jego;
- ❖ inwestycja jest bardziej opłacalna, gdy zysk duży, a szansa skojarzenia się z innymi samicami jest niska;

Czyli wszystko zależy od tego, co się lepiej opłaca, np. samce wojsiłka dają prezent ślubny samicy. Ta, jeśli otrzyma większy prezent (zjada go), pozwala na dłuższą kopolację. Początkowo czas kopolacji rośnie z wielkością prezentu, potem stabilizuje się.

Gdy samce dużo inwestują:

- * powinny być bardziej wybiórcze;
- * pojawia się nowy problem: obsesja ojcostwa:
 - pilnowanie samicy;
 - produkcja dużej ilości spermy;
 - kopolacja przy podejrzeniu o "zdradę";
 - zabijanie potomstwa (?) przy silnym podejrzeniu, że samiec nie jest ojcem;
- * dlaczego samice zdradzają?
 - samica godzi się na kopolację z obcym samcem, gdyż szuka lepszych genów dla swojego potomstwa;
 - jej potomstwo będzie bardziej zróżnicowane;

Gdy coś się daje, z wybiórczością może być inaczej:

Pasikonik amerykański: samiec przykleja samicy spermatofor. Ta zaczyna go zjadać, ale część plemników przenika i zapładnia ją. Im większy spermatofor, tym większe prawdopodobieństwo zapłodnienia. Taki spermatofor jest dla samca bardzo kosztowny, może stanowić do 25 % masy jego ciała. Samiec zaczyna wybierać - woli samice większe, które mogą zabierać więcej jaj. Więc **gdy samiec zaczyna ponosić większe koszty, zaczyna być wybiórczy.**

Wnioski:

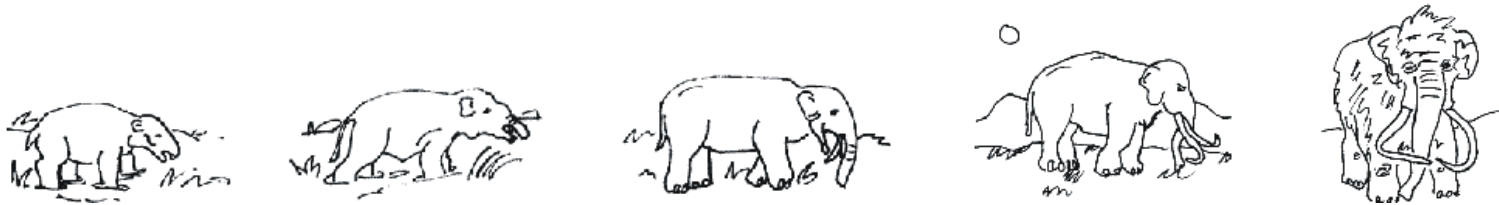
- * Różnorodne systemy kojarzeń utrzymują się, bo są w danych warunkach ewolucyjnie stabilne;
- * Nawet niewielka zmiana warunków może zmienić ewolucyjnie stabilny system kojarzeń. Systemy takie są rzeczywiście dość labilne.
- * **U podstaw ewolucji różnorodności systemów kojarzeń i większej wybiórczości samic leżą drogie jaja i tanie plemniki.**

Dobór płciowy formą doboru naturalnego:

Pojęcie doboru płciowego wprowadzono dla wyjaśnienia pochodzenia cech występujących tylko u jednej płci, najczęściej samców. Za efekt działania doboru płciowego uznaje się tylko cechy powstałe w wyniku konkurencji o partnera seksualnego i wybiórczości względem partnera.

Dobór płciowy został wyróżniony ze względu na określony czynnik doboru, ale przecież istnieje wielka różnorodność czynników doboru naturalnego. Także fakt, że cechy selekcyjonowane przez dobór płciowy mogą obniżyć przeżywalność nie jest wyłączną cechą tego tylko doboru, gdyż fenotyp zawsze stanowi kompromis pomiędzy różnymi naciskami doboru.

Kojarzenie wsobne, współczynnik inbrodu:



Określa on prawdopodobieństwo, że dwa allele tego samego locus u jednego osobnika są identyczne przez wspólne pochodzenie (autozygotyczne). Można też innym współczynnikiem inbredu określić prawdopodobieństwo, z jakim dwa losowo wybrane z populacji allele są autozygotyczne. Współczynnik ten przyjmuje wartości od 0 w populacji panmiktycznej do 1 w populacji zupełnie zimbredowanej. Locus heterozygotyczny jest z definicji allozygotyczny.

8) Od programu genetycznego do organizmu

Cykle życiowe:

Jedno z założeń teorii Darwina (jeden z warunków zachodzenia doboru): obiekty są śmiertelne a równocześnie mają zdolność rozmnażania, można by również sformułować: "organizmy przechodzą cykl życiowy". Powstanie cyklu wegetatywnego i płciowego dzieli kilkaset milionów lat. Ich ewolucja jest nie do końca wyjaśnioną zagadką.

Podział wielokomórkowca na linię somatyczną i płciową (soma and germ line):

Ewolucję tych linii można zaobserwować u toczka (*Volvox*) - opis przy makroewolucji. U *Metazoa* ten podział bardzo wczesnie uwidacznia się w rozwoju. Udział komórek linii płciowej w całym organizmie jest nader skromny. U samic linia płciowa to komórki z których powstają oocyty - komórki jajowe, lecz już nie komórki je odżywiają, a u samców - komórki wyścielające kanaliki nasienne, które dzieląc się dają plemniki. Tylko te komórki przekazują swoje geny do następnych pokoleń. Mutacje najczęściej powstają w linii męskiej, a aberracje chromosomowe w linii żeńskiej.

W sporoficie roślin nasiennych nie ma podziału na komórki płciowe i somatyczne. Ponieważ komórki sporofitu nie mają zdolności ruchu, zmutowana komórka nie może przemieszczać się, więc nieprawidłowości mogą pojawiać się tylko lokalnie.

Cykl życiowy bez cyklu płciowego trwał ponad połowę historii Ziemi. Mejoza powstała nie jako proces prowadzący do rozmnażania płciowego, ale do naprawy uszkodzonego DNA (przy rozerwaniu chromosomów pojawia się koniugacja).

Epigenetyka:

Ta teoria zakłada, że w czasie rozwoju embrionalnego kolejno powstają i rozwijają się nie istniejące uprzednio struktury i narządy zarodka. W różnych komórkach organizmu na różnych etapach rozwoju ten sam program genetyczny komórki jest wykonywany na różne sposoby.

10) Koewolucja

Mimikra mullerowska: podobieństwo obejmuje dwa lub większą liczbę gatunków niejadalnych - korzystają one z tego samego sygnału zniechęcającego drapieżniki. Formy nie tracą ochrony, gdy ich częstość wzrośnie, gdyż obie są niejadalne. Przykład: wróblowate *Pitohui* z Nowej Gwinei - kilka trujących gatunków o podobnym upierzeniu.

Mimikra batesjańska: gatunki niejadliwe, dzięki upodobnieniu do jadowitych, unikają ataku drapieżców. Przykład: ptaki rajskie z Nowej Gwinei koczujące wśród trujących *Pitohui* i mające podobne do nich upierzenie.

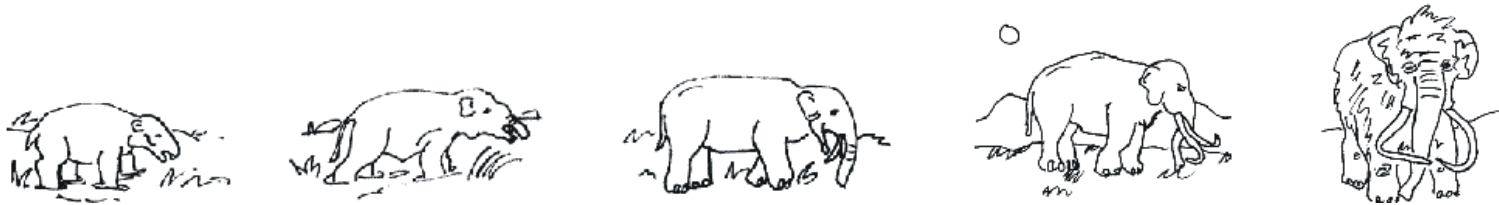
Obrona chemiczna stała: np. rośliny, produkujące drogie ale długotrwałe garbniki (taniny) lub tańsze i krótkotrwałe, np. glikozydy, alkaloidy.

Obrona indukowana: minimalizuje koszt, więc jest silnie popierana przez dobór. Niektóre organizmy zmieniają sposób inwestowania zasobów, jeśli wykryją obecność drapieżcy. Można to zrobić a) behawioralnie lub b) przez modyfikację historii życiowej. Przykłady: b) rozwielitki, którym w obecności drapieżców rozwijają się chitynowe wyrostki, powodujące, że drapieżcom potencjalna ofiara nie mieści się w gębie; karasie zwiększające wysokość ciała w obecności szczupaków. Nie jest to selekcyjonowanie ofiar przez drapieżce.

Allelopatia: wzajemne oddziaływanie sąsiadujących ze sobą gatunków za pośrednictwem związków chemicznych wydzielanych przez osobniki żywe lub uwalnianych podczas rozkładu osobników martwych. Mogą hamować wzrost innych roślin, albo drobnoustrojów. Allelopatia może być nie tylko ujemna, ale i dodatnia.

Mikoryza: najprawdopodobniej umożliwiła wkroczenie roślin na ląd. Występuje u większości lądowych roślin naczyniowych oraz u niektórych paprotników i mszaków. Często te układy nie są wyspecjalizowane. Grzyb pomaga roślinie wchłaniać wodę, fosforany i azotany, zwiększając powierzchnię pochłaniania. Przyjmuje się hipotezę, że symbioza jednego ze słodko- lub słonawowodnych glonów z wodnym grzybem (*Oomycetes*) umożliwiła sylursko-dewońską inwazję lądów przez rośliny.

Zoogamia: związek owadów z roślinami może być obligatoryjny lub fakultatywny. Specjalizacja roślin i zwierząt jest zwykle niewielka. Wyraźnie wyspecjalizowany jest jednak skład nektaru - sacharoza dla kolibrów, glukoza i fruktoza dla wróblowatych (bo te nie mają enzymu do rozłożenia sacharozy). Wytwarzanie nektaru oraz lot furkoczący są bardzo kosztowne, więc rachunek zysków i strat u obu partnerów jest bardzo napięty, a wszelkie udoskonalenia mogące zmniejszyć koszt lub zwiększyć zyski każdej ze stron są natychmiast promowane przez dobór. Do takich układów szybko dołączają pasożyty i dalsi eksploatażyciele.



Zoochoria: jadalne owoce roślin znane są od kredy. Myrmekochorię stosują nasze fiołki i wilczomlecze. Słonie afrykańskie tolerują dużą ilość trucizny w owocach pewnego drzewa. Specjalizacja składu owoców jest podobna jak przy nektarze, ale mogą też występować białka i tłuszcze.

Endosymbioza jako skrajny przykład koewolucji (Lynn Margulis o powstaniu *Eukarya*): *Eukarya* są agregatami kilku współpracujących genotypów, realizujących wspólny fenotyp. Obecnie obserwuje się układy symbiotyczne wyglądające na początkowe układy takiej integracji, szczególnie u pierwotniaków.

W układach pasożyt - żywiciel często dochodziło do zmiany konfliktu na obopólne korzyści, np. zespół drobnoustrojów na powierzchni skóry i w jelicie ssaków - bardzo prawdopodobne, że te symbionty były kiedyś patogenami. Bardziej opłacało się im nie zabijać gospodarza ani go zbyt nie osłabiać zezwalając na długotrwałe życie i wielokrotne infekowanie innych osobników. Z kolei gospodarze ewoluowali w kierunku znoszenia pewnej ilości patogenów i rozmnażania się pomimo ich obecności.

Koewolucja przyspiesza ewolucję!

11) Makroewolucja

Przełomowe momenty:

a) **powstanie pierwszego replikatora:**

b) **powstanie komórki prokariotycznej**

c) **powstanie *Eukarya*:** pojawiły się około 1,7 mld lat temu, początkowo jako jednokomórkowe *Protista*. Posiadają znacznie więcej materiału genetycznego. Zwiększenie ilości materiału genetycznego niezbędne dla powiększania rozmiarów i komplikowania budowy musiałyby ulec zahamowaniu, gdyby nie powstał u nich seks.

Powstały najprawdopodobniej symbiotycznie: mitochondria od bakterii tlenowych, chloroplasty od sinic, ER i otoczka jądrowa z wpuklania się błony, być może wrzeczono kariokinetyczne od *Archaea* (ich wici ruchowe);

d) **powstanie wielokomórkowców** - zachodziło w przyrodzie wielokrotnie:

- sinice mogą występować w nitkowatych koloniach i wiązać azot - to wymaga warunków beztlenowych. Więc występuje tu podział pracy, jedne komórki wiążą azot, a inne prowadzą fotosyntezę i utrzymują te pierwsze;

- myksobakterie tworzą zbiorowym wysiłkiem owocniki składające się z trzonu i cyst. Komórki trzonu nie przechodzą do komórek potomnych, tworzą one śmiertelną część wegetatywną;

- toczek - jest pierwszym organizmem, u którego nastąpiło wyodrębnienie linii somatycznej i płciowej: komórki somatyczne odżywiają, ochraniają rozwijające się gonidia i umożliwiają

poruszanie się organizmu nawet podczas produkcji gamet, co jest niemożliwe u jednokomórkowców, które podczas tworzenia gamet nie odżywiają się i są bardzo zagrożone.

e) **powstanie kultury**

Symbioza i epigenеза w ewolucji: powodują wzrost złożoności.

Wzrost złożoności:

W ewolucji następowało na przemian upraszczanie i komplikowanie budowy, ale upraszczanie nie może zachodzić poniżej pewnej minimalnej złożoności, dlatego wykres częstości występowania od złożoności rozciąga się w prawo.

Sposoby wzrostu złożoności:

- * duplikacja i dywergencja;
- * symbioza i obłonienie;
- * epigenеза;

Reguła Cope'a: z upływem czasu geologicznego rozmiary osobników gatunku wzrastają. Prawo to nie zawsze jest prawdziwe. Ogólnie: grupami wyjściowymi nowych linii filogenetycznych mogą być jedynie grupy niewyspecjalizowane, gdyż procesy ewolucyjne prowadzą zawsze do coraz większej specjalizacji i wzrostów rozmiarów ciała organizmów, co ogranicza możliwość zmian.

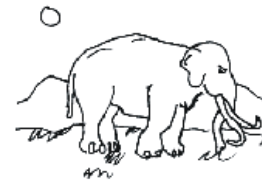
Kontrowersje wokół tempa ewolucji:

- * **gradualizm** (Darwin): zmiany morfologiczne są **stopniowe**;
- * **punktualizm** (Gould): gdy powstaje nowa grupa organizmów, następuje **gwałtowna** zmiana w morfologii, a potem następuje **stabilizacja** (gdyż dobór działa stabilizująco). Specjacja jest z reguły allopatryczna;
- * Wydaje się, że oba modele mogą być częściowo prawdziwe, a **ewolucja zmienia swoje tempo**, w odróżnieniu od ewolucji molekularnej, która jest mało zależna od okoliczności zewnętrznych.

Najważniejszym czynnikiem określającym tempo zmian jest dobór. Jeśli jest silny i stały, szybkość zmian jest ogromna. Jeśli jest słaby i kapryśny, zmiany zachodzą wolno.

Inne czynniki wpływające na tempo ewolucji:

- * **związki czynnościowe cech** - mogą ewolucję zwalniać, np. gdy korzystne są zmiany przyspieszające metabolizm, potrzebne są mutacje usprawniające zarówno system krążenia, budowę płuc, jak i sprawność w pobieraniu pokarmu. Pojawienie się mutacji korzystnych jednocześnie w różnych genach za to odpowiadających jest bardzo mało prawdopodobne, więc jedne mutacje muszą czekać na inne, żeby dopiero razem dać



efekty. Związki cech mogą też przyspieszać ewolucję, gdy każda ze zmian jest już faworyzowana przez dobór. Zachodzi tak najczęściej przy ewolucji skokowej, przy obejmowaniu zupełnie nowych środowisk i przystosowań do nich - np. wykształcanie możliwości lotu, czy wyjście zwierząt na ląd;

- * **interakcje gatunków** - sympatryczne rozszczepianie cech i wykluczanie się nisz;
- * **koewolucja** przyspiesza ewolucję;
- * **wymierania** również ją przyspieszają - hipoteza uwolnienia ekologicznego;
- * Ewolucja mozaikowa: wskutek losowości mutacji kolejność ich pojawu w poszczególnych gałęziach jest odmienna. Mozaikowy przebieg ewolucji utrudnia lub uniemożliwia określanie pewnych grup systematycznych jako postępowe, względnie konserwatywne, gdyż organizmy bywają mieszaninami obu rodzajów cech.
- * Ewolucja kwantowa: zasadnicze zmiany, kierujące ewolucję w nowe łóżysko, otwierające perspektywę rozmaitych przekształceń. W taki skokowy sposób zwiększała się liczba genów.

Stebbins - **reguła zajaca i żółwia**: wczesni przodkowie taksonu są mało zróżnicowani i ewoluują wolno jak żółw. Potem nagle szybko jak zajac modyfikują budowę i zwiększają liczebność - radiacja. Potem znowu rozwijają się wolno jak żółw.

Przyczyny zahamowania radiacji:

- * wyczerpanie możliwości korzystnego modyfikowania planu budowy, np. wykształcenie świetnego chitynowego pancerza przez stawonogi lądowe uniemożliwiło im zwiększanie rozmiarów ciała (ale to bardzo dobrze że nie ma pięciometrowych pajaków); pięciopromienna symetria i sposoby ruchu szkarłupni nie zdołały w żadnym szczeple tego typu doprowadzić do wykształcenia się głowy, i wszystkie te biedaki mają prymitywny układ nerwowy;
- * wypełnienie "przestrzeni biologicznej" - np. czworonogi raz weszły na ląd i tak go zagospodarowali, że nie wpuszczają następnych. Natomiast wiele z nich zdołało powtórnie wejść do morza;

Wielkie wymierania i ich prawdopodobne przyczyny:

Wysunięto hipotezę, że wymierania są zjawiskiem cyklicznym, ale nie ma na nią dowodów. Uważając wymierania za zjawiska losowe nie można przewidzieć, kiedy to nastąpi.

Przyczyny: w przypadku tak wielkich zmian można wykluczyć mechanizmy czysto biologiczne, i liczyć się z przyczynami zewnętrznymi.

- * wydarzenia przypadkowe - np. porównanie do ginięcia populacji wyspowych. Według teorii ruiny hazardzisty każda grupa systematyczna jest skazana na wymarcie, jest to tylko kwestia czasu, nawet gdy prawdopodobieństwo specjacji i ekstynkcji jest zbliżone.

Tylko jeśli prawdopodobieństwo specjacji będzie dużo większe, trwałość taksonu będzie bardzo duża. Jeśli jakiś gatunek uległ specjacji i dany rodzaj ma dużo gatunków, to ma szansę dłużej przetrwać;

- * hipoteza Czerwonej Królowej: wymieranie jednostek taksonomicznych nie zależy od ich wieku, więc grupy systematyczne nie starzeją się jak osobniki. Ale środowisko każdego gatunku ciągle się pogarsza, więc muszą one ciągle ewoluować, żeby trwać, "żeby stać w miejscu trzeba biec ile sił". Inaczej mówiąc, wymierają gatunki mające mniejszą plastyczność niż rywale;
- * katastrofy: lepiej je znoszą gatunki bardziej plastyczne, ale nieraz ich szanse przeżycia zależą np. od obecności innego gatunku, który pomaga im się propagować. Brane są pod uwagę:
 - meteority: krater na Yukatanie, podwyższony poziom irydu, uderzenie mogące wyzwolić zjawiska tektoniczne, przesunięcia płyt tektonicznych;
 - zjawiska geologiczne i klimatyczne zachodzące na Ziemi: wskazywać może na to np. duże rozciągnięcie w czasie wymierania na przełomie ordowika i syluru oraz permu a triasu; wzrost aktywności tektonicznej;
 - gigantyczne pożary na Ziemi;
 Prawdopodobnie niektóre wymierania były spowodowane meteoritami, a inne były "pochodzenia ziemskiego".

Wymieranie bezpośrednio jest spowodowane tym, że po katastrofie występuje destabilizacja ekosystemów i przebudowa biosfery. To powoduje ginięcie jednych gatunków, a rozwój innych grup. Tak stało się w przypadku dinozaurów i ssaków.

Więc wymierania są procesami ekologicznymi.

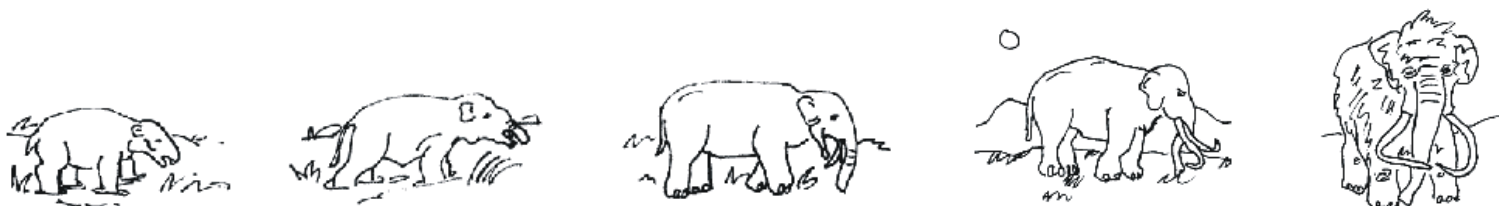
- * **hipoteza "złych genów"**: cechy organizmów powodują ich wymarcie, np. podczas wymierania kredowo - trzeciorzędowego wymarło 100 % dinozaurów i pterozaurów, natomiast ssaków łożyskowych - tylko 11 %. Być może dinozaury miały złe geny, a łożyskowce - dobre, co było pechem dla dinozaurów;

Skutkiem braku kompletnych danych paleontologicznych jest stosowanie bardzo skomplikowanych metod statystycznych. Dlatego żadne wyniki nie są w 100 % pewne.

Poza wielkimi wymieraniami trwa ciągły proces małych wymierań i powstawania gatunków. wielkie wymierania są sposobnością do wielkich radiacji, specjacje są szybsze i częstsze, nowe gatunki zajmują zwolnione nisze.

Człowiek jako przyczyna prawdopodobnego kolejnego wymierania:

W ciągu ostatnich 500 lat wyginęło np. około 110 gatunków ptaków, ponad 1 % wszystkich przedstawicieli tej gromady. To tempo jest zbliżone do niektórych wielkich wymierań z paleobiologii. Trwają dyskusje, czy zjawisko zanikania gatunków w plejstocenie to bezpośredni rezultat działalności człowieka, czy też koincydencja ze



zmianami klimatycznymi. Wiele danych wskazuje jednak, że to była "ręczna robota" człowieka. W czasach historycznych ważne stały się wprowadzane przez człowieka zmiany w środowisku jako pośredni mechanizm trzebieżenia gatunków. Usuwanie naturalnych zbiorowisk wprowadzając na to miejsce upraw lub nieużytków najmniejsze szkody powoduje w krainach o klimacie umiarkowanym. W subtropikach i tropikach dochodzi często splukania lub zwiania żyznej powierzchni gleby ogołoconej po zbiorze z roślinności, przez co powstaje pustynia. Niewiele organizmów może żyć w krainach polarnych, stąd, a także wskutek zimna, samooczyszczanie się środowiska przebiega tam bardzo powoli. Blebleble ble ble bleble ble

Wymieranie powodowane przez człowieka na pewno nie wysterylizuje planety, ale będzie miało negatywne skutki dla niego samego: chodzi tu o leki, rośliny i zwierzęta uprawne itp. Np. skąd wiemy, czy ginąca właśnie roślina nie byłaby jedynym lekiem na chorobę, która pojawi się wśród ludzi za kilka lat?

12) Powstanie życia na Ziemi:

Biogeneza:

Hipotezy o pochodzeniu życia wywodzą je z kosmosu (Hoyle, Crick) lub z Ziemi. Oparin zakładała, że pierwotna atmosfera Ziemi zawierała oprócz pary wodnej i dwutlenku węgla, dużo związków takich jak metan, amoniak, cyjanowodór, miała więc właściwości redukujące. Wskutek burz i wyładowań powstawały aminokwasy, małe peptydy, cukry, nukleotydy. Doświadczenie Ureya i Millera potwierdziło tę możliwość w takich warunkach. Teorii Oparina nie można jednak przyjąć, ponieważ dziś wiadomo, że pierwotna atmosfera ziemską była obojętna, a na powierzchni Ziemi było bardzo mało węgla. Nie zaprzecza to jednak możliwości powstawania organicznych związków na drodze przemian chemicznych z nieorganicznych związków węgla, skądkolwiek by się one wzięły. Być może pochodzą one z importu z przestrzeni pozaziemskej - meteoryty, komety. Związki organiczne adsorbują łatwo na powierzchni cząstek mineralnych i zawiesin organicznych, które opadają na dno. W mułach i ilach przydennych znajduje się dziś bardzo skoncentrowana mieszanina związków organicznych. W praocenie pewnie było podobnie, z tym że zw. organiczne były abiotycznego pochodzenia. Wobec braku organizmów rozkładających tę materię akumulacja musiała być znaczna. Zachodziły tam procesy fizykochemiczne, które mogły doprowadzić z jednej strony do utworzenia pramembran i prakomórek, z drugiej - reakcje utleniania związków organicznych, z użyciem uwalnianej przy tym energii do innych syntez. Powstanie pierwszych organizmów datuje się na 3,8 mld lat temu. Pierwsze fotosyntetyzujące sinice pojawiały się masowo od 2,5 mld lat temu (rafy stromatolitowe).

Pierwsze *Eukarya* - ok. 1,6 mld lat temu, a pierwsze tkankowce - od 900 mln lat temu.

Pierwsze replikatory - hipotezy:

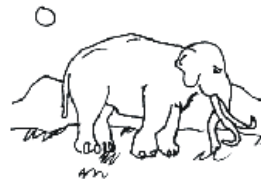
- * Oparin: wyładowania tworzące związki organiczne w pierwotnej atmosferze. W "zupie pierwotnej" (termin Haldane'a) miały zachodzić reakcje tych związków organicznych, powstawać polimery, aż wreszcie powstać miały koloidalne kompleksy lipidowo-białkowe w postaci mikroskopijnych pęcherzyków - "koacerwatów". Miały one być prekursorami komórek, gdyż potrafią pobierać z otoczenia związki chemiczne, pęcznieć, potem dzielić się na dwa potomne pęcherzyki;
- * Fox i współpracownicy wytwarzali tzw. mikrosfery protenoidowe przez ogrzewanie w wysokiej temperaturze i naprzemienne suszenie i zwilżanie mieszaniny aminokwasów. Powstają wówczas tzw. struktury celularne, przypominające pęcherzykowatą komórkę z podwójną błoną, wykazujące pewne analogie we właściwościach fizykochemicznych, rodzaju napięć powierzchniowych, podziałów, wzrostu wskutek przepuszczalności itd. Są to procesy skrajnie uproszczone w porównaniu z rzeczywistymi procesami życiowymi.

Główny zarzut - mikrosfery ani koacerwaty nie mają genów.

- * **świat RNA** - samoreplikujące się cząsteczki, rybozym; Niektórzy przypuszczają, że RNA bez białek robi za dużo błędów przy powielaniu (porównaj z zapadką Mullera), więc przed światem RNA istniał wcześniejszy etap;
- * Cairns - Smith: znaczenie związków nieorganicznych, szczególnie kryształów minerałów ilastych - np. kaolinit i montmorillonit. Powstają one w wielkiej masie podczas wietrzenia macierzystych skał, np. bazaltów. Polikryształy te mają złożoną, regularną strukturę i mogą stanowić rusztowania, na których możliwa byłaby synteza uporządkowanych polimerów organicznych. Być może ewolucję organiczną poprzedziła ewolucja minerałów drogą doboru naturalnego. Wiadomo bowiem, że minerały o określonej, regularnej strukturze krystalicznej replikują się wskutek wzrostu jednego kryształu na drugim, jak na matrycy. Podczas replikacji mogą powstawać błędy, a trwałość różnych odmian może być zróżnicowana;
- * Degens: opiera się na dobrze udokumentowanej empirycznie tezie o roli minerałów ilastych jako specyficznych katalizatorów, umożliwiających syntezę polimerów organicznych;
- * Inni uważają, że rolę pierwszego materiału informacyjnego mogły pełnić związki **pirytu**, które tworzą bąbelki, narastające stopniowo. Podczas tego narastania powielane są wszelkie zmiany w ich strukturze;

Od replikatora do komórki prokariotycznej:

Po tej drodze ewolucja musiała przebiegać wzdłuż trzech szlaków: enzymatycznego, metabolicznego i genetycznego.



- * linia genetyczna doprowadziła do powstania kodu genetycznego, który jest uniwersalny dla wszystkich, musi więc pochodzić od pierwszego wspólnego przodka. Przed DNA był RNA, który umie replikować się w obecności jonów cynku. Jak doszło do skojarzenia tego z syntezą białek, nie wiadomo;
- * szlak metaboliczny miał doprowadzić do utworzenia błon lipidowych, zapewniających separację faz. Tendencję do tworzenia takich struktur mają fosfolipidy, które w dodatku świetnie się syntetyzują na mineralnej matrycy;
- * szlak enzymatyczny doprowadził do reakcji katalizowanych przez białka. Być może białka początkowo wcale nie miały znaczenia strukturalnego, jedynie funkcjonalne. Mogło dochodzić do "inkrustowania" błon fosfolipidowych cząstkami białek, które umożliwiały selektywny, a z czasem aktywny transport substancji przez nieprzepuszczalną błonę;

Równowaga genetyczna - jest w sytuacji, gdy rekombinacja powoduje powstanie tyluż korzystnych, co i niekorzystnych genotypów, czyli nie zmienia średniego dostosowania populacji. Dla jednego locus jest to równowaga Hardy'ego - Weinberga, a dla różnych loci - równowagę gametyczną (gdy allele z różnych loci są skombinowane w sposób losowy). Rekombinacja nic nie wnosi do takiej populacji.