

Predavanje 9: Specijacija i Koncepti Vrste

Specijacija je evolutivni proces kojim se populacije razvijaju da bi postale različite vrste. Orator F. Kuk 1906. uveo je termin **kladogeneza**, cjepanje loza, za razliku od **anageneze**, filetku evoluciju unutar loza. Čarls Darwin je prvi opisao ulogu prirodne selekcije u specijaciji u svojoj knjizi *O porijeklu vrsta* (1859. god.)



Prvo da definišemo šta je **Vrsta**

Vrste su osnova za opisivanje i katalogiziranje raznovrsnosti živog svijeta.

Vrste se često pominju kao osnovni entiteti u evolucionim teorijama (specijacija).

❖ Definicija vrste treba da:

1. predstavlja sistematičnu klasifikaciju organizama;
2. izdvoji diskretne grupe sličnih organizama;
3. pomaže razumjevanju nastajanja diskretnih grupa u prirodi;
4. predstavi proizvode evolucione istorije;
5. obuhvati najveću varijabilnost organizama.

Dva osnovna koncepta vrsta su

- ★ Filogenetski – u fokusu je vrsta kao proizvod istorije evolutivne divergencije
- ★ Biološki – u fokusu je proces kojim vrste nastaju i budući status populacija

..ali pored ova dva postoje i drugi. U čemu se razlikuju i kako svaki od njih definiše vrstu?

Po **Biološkom Konceptu** vrsta se sastoji od grupa populacija sa mogućnošću međusobnog ukrštanja, a koje su reproduktivno izolovane od drugih takvih grupa (izolacione barijere – prereproduktivne, postreproduktivne prezigotne, postzigotne).

Po **Evolucionom Konceptu** pod vrstom podrazumjeva populaciju ili grupu populacija koje dijele evoluciju sudbinu kroz određeni vremenski period. To znači da se te populacije održavaju u koheziji kroz razvojna, genetička i ekološka ograničenja. Jedna od mana ovog koncepta je da ne daje uputstvo koje karakteristike su važnije od drugih u definisanju vrste. Evolutivna linija koja se ne grana, a sadrži morfološke promjene može biti podjeljena u sukcesivno nazivane vrste ili "hronovrste".

Primjer.

*Homo
habilis*

*Homo
erectus*

*Homo
sapiens*

Po **Filogenetskom konceptu**, vrsta predstavlja jedan osnovni grozd (grupu) organizama koji je dijagnostički različit od drugih takvih grozdova (grupa) i unutar koga postoji roditeljski obrazac predačko-potomačkog. Vrstu određuje unikatni karakter, čak i ako ne postoje barijere protoku gena sa drugim vrstama. Ovaj koncept je primenljiv i na seksualne i na aseksualne organizme.

Po **Prepoznajućem konceptu**, vrsta se definiše kao najveća populacija biparentalnih organizama koji imaju isti system oplodjenja. Ovaj concept vrste negira važnost prostorne izolacije u procesu specijacije i po njemu odlučujući su prereproduktivni izolacioni mehanizmi. Da bi ispitali zašto nastaje prereproduktivna izolaciona barijera, neophodno je usmjeriti pažnju na druge funkcije tih mehanizama i ispitati evolucione mehanizme koji djeluju na te funkcije. Izolacija može nastati kao sporedan proizvod evolucije drugih funkcija ali nije aktivan deo procesa specijacije.

Kohezioni concept definiše vrste u smislu genetičke i fenotipske kohezije. Vrsta ima:

I. Mogućnost genetičke razmjene

A.Mehanizmi omogućavanja genetičke sličnosti putem protoka gena unutar grupe

1.Sistem oplodjenja

2.Sistem razvića

B.Mehanizmi očuvanja genetičke sličnosti kroz odsustvo protoka gena sa drugim grupama

II.Mogućnost demografske razmjene

– fundamentalna ekološka niša

Po **Ekološkom Konceptu** vrsta se definiše kao evolutivna linija (loza) ili grupa blisko srodnih evolutivnih linija (loza) koja naseljava adaptivnu zonu minimalno različitu od adaptivne zone bilo koje druge loze unutar istog areala i koja evoluira zasebno od svih loza van tog areala.

Po **Internodalnom Konceptu** pojedinačni organizmi pripadaju istoj vrsti zbog zajedničkog pripadanja delu genealoške mreže između dva događaja razdvajanja ili između događaja razdvajanja i događaja specijacije.

Vrste se međusobno razlikuju. Razlike između vrsta mogu biti:

- **Razlike povezane sa reproduktivnom izolacijom;**
- **Razlike koje nisu povezane sa reproduktivnom izolacijom.**

Razlike možemo podijeliti i prema tome da li su nastale

- nastanka reproduktivne barijere;
- u toku specijacije;
- nakon evolucije reproduktivne barijere.

Kakva je veza između reproduktivne izolacije i prirodne selekcije?

Pojačanje, takođe nazvano **Volasov efekat** (po evolucionom biologu Alfredu Raselu Volasu koji je sugerisao u kasnom 19. vijeku da bi to mogao biti važan faktor u specijaciji), je proces kojim prirodna selekcija povećava reproduktivnu izolaciju. Može se dogoditi nakon što se dve populacije iste vrste razdvoje i zatim ponovo dođu u kontakt. **Ako je njihova reproduktivna izolacija bila potpuna, onda će se obe populacije razviti u dve odvojene nekompatibilne vrste. Ako je njihova reproduktivna izolacija nepotpuna, onda će dalje parenje između jedinki ovih populacija proizvesti hibride, koji mogu, ali ne moraju biti plodni. Ako su hibridi neplodni, ili plodni, ali manje sposobni od svojih predaka, onda će doći do dalje reproduktivne izolacije i specijacija je u suštini nastala**, kao kod konja i magaraca na primjer.

Bez pojačanja, geografsko područje kontakta između različitih oblika iste vrste, nazvano njihovom "**hibridnom zonom**", neće se razviti u granicu između različitih vrsta. **Hibridne zone su regioni u kojima se sastaju i ukrštaju različite populacije**. Hibridno potomstvo je uobičajeno u ovim regionima, koje obično stvaraju različite vrste koje dolaze u sekundarni kontakt.

Jedno od razloga za ovo je da ako svaki od roditelja hibridnog potomstva ima prirodno odabrane osobine za svoje određeno okruženje, hibridno potomstvo će imati osobine iz oba, stoga se ne bi uklapalo ni u jednu ekološku nišu kao ni za jednog roditelja (**ekološka specijacija**). Niska **sposobnost hibrida dovela bi do toga da selekcija favorizuje asortativno parenje, što bi kontrolisalo hibridizaciju**. Suprotno tome, ako su hibridni potomci sposobniji od svojih predaka, onda će se populacije ponovo spojiti u istu vrstu unutar oblasti sa kojom su u kontaktu.

Drugi važan teorijski mehanizam je pojava intrinzične (unutrašnje) genetske nekompatibilnosti, (kojim se bavi modelom Bateson-Dobzhanski-Muller). Geni iz alopatrijskih populacija će imati različitu evolucionu pozadinu. Drugim riječima, novi aleli će se pojaviti u populaciji i proći kroz

selekciju samo ako dobro funkcionišu zajedno sa drugim genima u istoj populaciji, ali možda neće biti kompatibilni sa genima u alopatrijskoj populaciji. Ovo se otkriva samo kroz novu hibridizaciju. Takve nekompatibilnosti dovode do niže sposobnosti hibrida bez obzira na ekološku sredinu, i stoga su intrinzične, iako mogu nastati usled prilagođavanja različitim sredinama. Akumulacija takvih nekompatibilnosti se vremenom povećava sve brže, stvarajući efekat „snežne grudve“. Postoji veliki broj dokaza koji podržavaju ovu teoriju, prvenstveno iz laboratorijskih populacija kao što su *Drosophila* i miševi.

Specijacija se sastoji od evolucije bioloških barijera protoku gena.

“Reproduktivne barijere” – bolji izraz od “izolacioni mehanizmi”.

Prepreke protoku gena

1. Prezgotne barijere

Svaki faktor koji sprečava potencijalno plodne jedinke da se sastanu će reproduktivno izolovati pripadnike različitih vrsta. Tipovi barijera koje mogu izazvati ovu izolaciju uključuju:

A. Potencijalni partneri se ne susreću

- i. **Vremenska barijera,**
- ii. **Izolacija staništa;**

Primjer ekoloških razlika ili razlika u staništima koje onemogućavaju susret potencijalnih partnera javlja se na primjer kod dve vrste riba iz porodice Gasterosteidae. Jedna vrsta tokom cijele godine živi u slatkoj vodi, uglavnom u malim potocima, a druga vrsta tokom zime živi u moru, ali u proleće i leto jedinke migriraju u rečna ušća da bi se razmnožavale. Pripadnici dve populacije su reproduktivno izolovani zbog prilagođavanja različitim staništima.

B. Srijeću se ali se ne pare (“etološka”, “bihevioralna” ili “seksualna” izolacija)

Različiti rituali parenja životinjskih vrsta stvaraju izuzetno jake reproduktivne barijere, nazvane **seksualna ili bihevioralna izolacija**, koje izoluju naizgled slične vrste u većini grupa životinja. Pjev ptica, insekata i mnogih drugih životinja je deo rituala privlačenja potencijalnih partnera svoje vrste. Pjev predstavlja specifične obrasce prepoznatljive samo pripadnicima iste vrste, te stoga predstavlja mehanizam reproduktivne izolacije. Feromoni igraju važnu ulogu u seksualnoj izolaciji vrsta insekata i služe za identifikaciju pojedinaca iste vrste i istog ili različitog pola.

Seksualna izolacija između dve vrste može biti asimetrična. Ovo se može desiti kada parenje koje daje potomstvo dozvoljava samo jednoj od dve vrste da funkcioniše kao ženski progenitor, a drugoj kao mužjak, dok dolazi do recipročnog ukrštanja. Na primer, polovina vukova testiranih u regionu Velikih jezera u Americi pokazuje sekvence mitohondrijalne DNK kojota, dok se mitohondrijalna DNK vuka nikada ne nalazi u populaciji kojota. Ovo vjerovatno

odražava asimetriju u parenju između vrsta zbog razlike u veličini između dve vrste jer muški vukovi koriste prednost.

C. **Mehanička izolacija (nema transfera gameta)**

Parovi koji se pare možda neće moći uspešno da se pare ako im genitalije nisu kompatibilne. Još 1844. godine francuski entomolog Leon Dufour ukazao je na vezu između reproduktivne izolacije vrsta i oblika njihovih genitalnih organa. **Evolucija je dovela do razvoja genitalnih organa sa sve složenijim i divergentnijim karakteristikama, što ima za posledicu mehaničku izolaciju između vrsta.** Međutim, brojne studije pokazuju da organi koji su anatomski veoma različiti mogu biti funkcionalno kompatibilni, što ukazuje da i drugi faktori određuju oblik ovih komplikovanih struktura. Mehanička izolacija se javlja i kod biljaka i to je vezano za adaptaciju i koevoluciju svake vrste u privlačenju određene vrste oprašivača (gde je oprašivanje zoofilno) kroz skup morfofizioloških karakteristika cvjetova (tzv. sindrom oprašivanja), kao način da se spreči prenos polena na druge vrste.

D. **Gametska inkompatibilnost (transfer gameta postoji, ali jaja nisu oplodena);**

Sinhrono mriješćenje mnogih vrsta koralja u morskim grebenima znači da može doći do hibridizacije između vrsta jer se gameti stotina jedinki desetina vrsta istovremeno puštaju u istu vodu sredinu. Međutim, studije su pokazale da je otprilike trećina svih mogućih ukrštanja vrsta kompatibilna, u smislu da će se gameti spojiti da bi dale pojedinačne hibride. Druge dve trećine mogućih ukrštanja su nespojive. Kod morskih ježeva roda *Strongilocentrotus* koncentracija spermatacita koja omogućava 100% oplodnju ovula iste vrste može da oplodi samo 1,5% ovula drugih vrsta. Ova nemogućnost stvaranja hibridnog potomstva, uprkos činjenici da se gameti nalaze u isto vreme i na istom mestu, rezultat je fenomena poznatog kao **inkompatibilnost gameta**, koji se često sreće kod morskih beskičmenjaka.

2. **Postzigotne barijere**

- A. **Zigot umire (ubrzo po oplodnjenju);**
- B. **F1 hibrid ima smanjenu vijabilnost;**
- C. **F1 hibrid vijabilan, ali sterilan;**
- D. **Smanjen vijabilitet/fertilitet F2 generacije.**

Ovaj tip nekompatibilnosti koji se često srijeće kod biljaka kao i kod životinja i javlja se kada se jaje ili ovula oplode, ali se zigot ne razvije, ili se razvije i rezultirajuća jedinka ima smanjenu sposobnost preživljavanja. Ovo je slučaj kod ukrštanja vrsta žaba, gde se primećuju veoma različiti rezultati u zavisnosti od vrste koje su uključene. Kod nekih ukrštanja ne dolazi do brazdanja zigota (ili može biti da je hibrid izuzetno neodrživ i promjene se javljaju od prve mitoze). Kod drugih, normalno brazdanje se javlja u blastuli, ali gastrulacija ne uspeva. Konačno, u drugim ukrštanjima, početni stadijumi su normalni, ali greške se javljaju u završnim fazama razvoja embriona. Ovo ukazuje na diferencijaciju gena za razvoj embriona (ili genskih kompleksa) kod tih vrsta i te razlike određuju nemogućnost života hibrida.

Gore nabrojane barijere dovode do postzigotne izolacije. Svaki faktor koji ima tendenciju da smanji ili spreči ukrštanje između genetski divergentnih populacija ili vrsta, ali funkcioniše nakon što je došlo do oplodnje; uključuje hibridnu neodrživost, hibridnu sterilnost i raspad hibrida.

U nekim slučajevima hibrid može imati normalan opstanak, ali je obično reproduktivno manjkav ili sterilan (**hibridna sterilnost**). To pokazuju primjer mazge i mnogih drugih poznatih hibrida. U svim ovim slučajevima, sterilitet je posljedica interakcije između gena dve uključene vrste; do hromozomske neravnoteže dolazi zbog različitog broja hromozoma kod roditeljske vrste. Mazge i mule su hibridi koji su rezultat ukrštanja konja i magarca, ili kobile i magarca. Ove životinje su skoro uvek sterilne zbog razlike u broju hromozoma između dve roditeljske vrste. I konji i magarci pripadaju rodu *Equus*, ali *Equus caballus* ima 64 hromozoma, dok *Equus asinus* ima samo 62. Ukrštanje će proizvesti potomstvo (mazga ili mula) sa 63 hromozoma, koji neće formirati parove, što znači da se ne dijele na uravnotežen način tokom mejoze. U divljini, konji i magarci se ne ukrštaju.

Sterilnost može biti prouzrokovana epistatičkim interakcijama između mnogo gena.

Interspecifična sterilnost hibrida u biljkama ima nekoliko mogućih uzroka. Oni mogu biti genetski, povezani sa genomima ili interakcijom između nuklearnih i citoplazmatskih faktora. Međutim, kod biljaka je hibridizacija podsticaj za stvaranje novih vrsta – suprotno od situacije kod životinja. Iako hibrid može biti sterilan, može nastaviti da se razmnožava u divljini aseksualnom reprodukcijom, bilo vegetativnim razmnožavanjem ili apomiksijom ili proizvodnjom semena. Interspecifična hibridizacija može biti povezana sa **poliploidijom** i, prema tome, pojavom novih vrsta koje se nazivaju **alopoliploidi**. Rosa canina, na primer, rezultat je višestrukih hibridizacija. Obična pšenica (*Triticum aestivum*) je aloheksaploid (alopoliploid sa šest setova hromozoma) koji sadrži genome tri različite vrste.

Osim hibridne sterilnosti, postzigotna izolacija može da nastane:

zbog hromozomskih razlika – promjene broja hromozoma unutar komplementa (poliploidija), i promjene strukture hromozoma

INVERZIJE - Proizvodnja aneuploidnih gameta zbog crossing-over unutar inverzija – hromatide sa duplikacijama & delecijama;

Inverzija je preuređenje hromozoma u kojem segment hromozoma postaje obrnut u svom prvobitnom položaju. Do inverzije dolazi kada hromozom doživi dva prekida unutar kraka hromozoma, a segment između dva prekida se ubacuje u suprotnom smeru u isti krak hromozoma. Inverzije tačke prekida se često dešavaju u regionima ponavljajućih nukleotida, a regioni se mogu ponovo koristiti u drugim inverzijama.

RECIPROČNE TRANSLOKACIJE - Razmjena genetičkog materijala između dva homologa hromozoma

FUZIJE & FISIJE – Robertson-ovi rearanžmani – dve fuzije u različitim populacijama mogu predstaviti “monobrahijalnu homologiju” – jedan krak hromozoma je homolog u dvema populacijama, a drugi nije.

Srodni taksoni rjeđe se razlikuju zbog rearanžmana (oštrije smanjuju plodnost); mnogo češće zbog jednostavnih fuzija.

Vidovi Specijacije

1. **HIBRIDIZACIJA** (održavanje reproduktivno izolovanih hibrida između dve vrste)

Hibridizacija između dve različite vrste ponekad dovodi do različitog fenotipa. Ovaj fenotip može biti bolji od roditeljske linije i kao takav prirodna selekcija može favorizovati ove osobe. Na kraju, ako se postigne reproduktivna izolacija, to može dovesti do nastanka posebne vrste.

Hibridizacija omogućava dobijanje raznovrsnih genskih kombinacija na koje selekcija potom može djelovati; tako mogu nastati nove morfološke i ekološke karakteristike.

Međutim, reproduktivnu izolaciju između hibrida i njihovih roditelja je posebno teško postići i stoga se hibridna specijacija smatra izuzetno rijetkim događajem.

2. **TREKUTNA SPECIJACIJA** (jedinke)

A. Genetička (pojedinačne mutacije)

B. Citološka

a. Hromozomski rearanžmani

Teodosije Dobžanski, koji je proučavao voćne mušice u ranim danima genetskih istraživanja 1930-ih, spekulisao je da djelovi hromozoma koji se prebacuju sa jedne lokacije na drugu mogu prouzrokovati da se vrsta podijeli na dve različite vrste. On je predložio mehanizam kako je moguće da se djelovi hromozoma premjeste u genomu. Te pokretne "sekcije" mogu izazvati sterilitet kod hibrida među vrstama, što može djelovati kao specijacioni pritisak. Naučnici su međutim kasnije potvrdila da druga, konkurentska teorija koja uključuje postepeno nakupljanje mutacija, se puno češće javlja u prirodi tako da su da su genetičari uglavnom odbacili hipotezu o pokretnom genu koju je predložio Dobžanski. Međutim, istraživanja iz 2006. pokazuju da skakanje gena sa jednog hromozoma na drugi može doprinijeti stvaranju novih vrsta.

b. Poliploidija

Jedini potpuno priznat vid simpatričke specijacije i jedini vid trenutne specijacije putem samo jednog genetičkog događaja.

Prirodni poliploidi nalaze se između dva ekstrema:

- **autopoliploidi** – nastali spajanjem gameta genetički i hromozomski kompatibilnih jedinki (iste vrste); redukovana plodnost zbog pojave aneuploidnih gameta u mejozi.
- **alopoliploidi** – poliploidni proizvod diploidnog hibrida između dve vrste.

Pretpostavlja se da su mnoge postojeće biljne i većina životinjskih vrsta prošle kroz događaj poliploidizacije u svojoj evolucionoj istoriji. Veća diverzifikacija i specijacija kod biljaka objašnjava se zbog prisustva nekoliko fenomena:

1. aseksualno razmnožavanje vegetativnom propagacijom ili apomiksijom (partenogeneza);
2. samooplodnja;

3. ekološka izolacija i adaptacija
4. hibridizacija;
5. poliploidija

3. POSTEPENA SPECIJACIJA (populacije)

A. simpatrička;

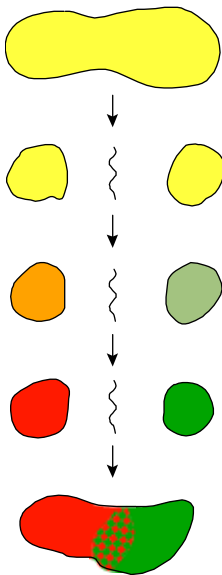
B. parapatrička;

C. alopatrička

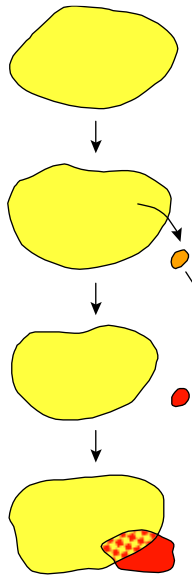
a. peripatrička (evolucija izolovane kolonije);

b. vikarijantna (podela areala putem spoljašnje barijere ili nestanka povezujućih populacija).

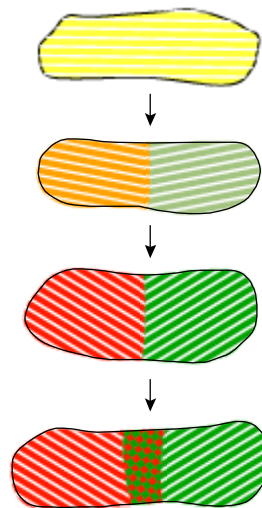
Alopatrička
vikarijantna
specijacija



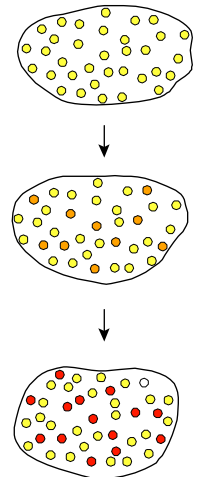
Alopatrička
peripatrička
specijacija



Parapatrička
specijacija



Simpatrička
specijacija



Alopatrička specijacija

Evolucija genetičkih reproduktivnih barijera između populacija koje su geografski razdvojene.

Alopatrija je određena ostrim smanjenjem razmjene jedinki i njihovih gameta, a ne geografskom udaljenošću.

Tokom alopatričke (od starogrčkog *allos*, „drugi“ + *patra*, „otadžbina“) specijacije, populacija se dijeli na dve geografski izolovane populacije (na primjer, fragmentacijom staništa usled geografskih promjena kao što je formiranje planina). Izolovane populacije tada prolaze kroz genotipsku ili fenotipsku divergenciju jer: (a) postaju podvrgnute različitim selektivnim pritiscima; (b) različite mutacije se javljaju u dve populacije. Kada populacije ponovo dođu u kontakt, one su evoluirale tako da su reproduktivno izolovane i više nisu sposobne da razmjenjuju gene.

Klasični primjeri uključuju specijaciju zeba na Galapagoskim ostrvima. Tokom pet nedelja koje je Čarls Darwin proveo na ovim ostrvima primjetio je da se zebe razlikuju od ostrva do ostrva, ali je tek devet meseci kasnije, pomislio da takve činjenice mogu ukazati da su vrste promenljive. Kada se vratio u Englesku, njegove spekulacije o evoluciji su se produbile nakon što su ga stručnjaci obavjestili da su to odvojene vrste, a ne samo varijeteti, i da je poznato da su različite ptice sa Galapagosa sve vrste zeba. Kasnija istraživanja su pokazala da su ptice sada poznate kao Darwinove zebe klasičan slučaj adaptivne evolucione divergencije.

Peripatrička specijacija – periferna populacija divergira

U peripatričkoj specijaciji, podformi alopatričke specijacije, nove vrste se formiraju u izolovanim, manjim perifernim populacijama koje su spriječene da razmjenjuju gene sa glavnom populacijom. Ovaj tip specijacije je povezan je sa konceptom efekta osnivača, pošto male populacije često prolaze kroz uska grla. **Genetičke promjene obuhvataju promjene učestalosti alela putem drifta, zbog male N_e . Uz djelovanje genetičkog drifta i malu N_e populacije, ovaj vid alopatričke specijacije je moguć.**

Parapatrička specijacija

Ovaj tip specijacije podrazumijeva evoluciju reproduktivne izolacije između populacija koje su kontinuirano raspoređene u prostoru i između kojih postoji intenzivan protok gena.

U parapatričkoj specijaciji, postoji samo djelimično razdvajanje zona dve divergentne populacije tako da jedinke svake vrste mogu sa vremena na vrijeme doći u kontakt, **ali smanjena sposobnost heterozigota dovodi do selekcije ponašanja ili mehanizama koji sprečavaju njihovo ukrštanje.** Parapatrička specijacija je modelirana na osnovu kontinuirane varijacije unutar "jednog", povezanog staništa koje djeluje kao izvor prirodne selekcije, a ne kao efekti izolacije staništa proizvedenih u peripatričkoj i alopatričkoj specijaciji.

Parapatrička specijacija može biti povezana sa **diferencijalnom selekcijom koja zavisi od staništa.** Čak i ako postoji protok gena između dve populacije, jaka diferencijalna selekcija može da ometa asimilaciju i različite vrste se mogu na kraju razviti. **Razlike u staništima** mogu biti važnije u razvoju reproduktivne izolacije od vremena izolacije. Kavkaski kameni gušteri *Darevskia rudis*, *D. valentini* i *D. portschinskii* hibridizuju jedni sa drugima u svojoj hibridnoj zoni; međutim, hibridizacija je jača između *D. portschinskii* i *D.*

rudis, koji su se ranije odvojili, ali žive na sličnim staništima, nego između *D. valentini* i druge dve vrste, koje su se kasnije odvojile, ali žive u klimatski različitim staništima.

U odgovoru na pitanje “**Kako mogu nastati divergentne kombinacije gena u prisustvu intenzivnog protoka gena?**” možemo reći da je moguće, **ako je selekcija za različite kombinacije mnogo jača od protoka gena.**

Simpatrička specijacija

Ovaj tip specijacije podrazumijeva evoluciju reproduktivne izolacije unutar populacije sa međusobnim slučajnim ukrštanjem jedinki. U ovom tipu specijacije dolazi do formiranja dve ili više potomačkih vrsta od jedne predačke vrste koje sve zauzimaju istu geografsku lokaciju.

Najpoznatiji primer simpatričke specijacije je primjer cihlidnih riba koji naseljavaju jezera u Istočnoj Africi posebno jezero Viktorija, jezero Malavi i jezero Tanganjika. Postoji preko 800 opisanih vrsta, a prema procjenama, u regionu bi moglo biti preko 1.600 vrsta. Simpatrička specijacija vođena ekološkim faktorima takođe može objasniti izuzetnu raznolikost rakova koji žive u dubinama Bajkalskog jezera u Rusiji.

Ipak ovo je **jedan od najkontroverznijih vidova specijacije**. Antagonizam između selekcije i rekombinacije je najveća barijera za odvijanje simpatričke specijacije.

Osim poliploidije kao jednog od načina, specijacija se odvija polako.

Većina modela podrazumeva djelovanje disruptivne selekcije. Homozigoti imaju različite adaptivne vrijednosti zbog adaptacije na različite resurse (ili mikrostaništa). Specijacija nastaje simpatričkom evolucijom ekološke izolacije. Selekcija favorizuje alele koji prouzrokuju **asortativno ukrštanje**.

Brzina Specijacije

Izraz brzina specijacije ima nekoliko značenja. Najčešće se određuje kao tranzicijsko vrijeme ili **vrijeme specijacije (TFS - time for speciation)**. To je vrijeme koje prođe od početka specijacije do nastanka potpune reproduktivne izolacije. TFS se može odrediti kada imamo geološki dokaz ili na osnovu razlike u sekvenci DNK kojima možemo potvrditi nastanak sestrinskih vrsta.

Geološki podaci ukazuju da je uobičajeno vreme za postizanje potpune reproduktivne izolacije oko 3 miliona godina.

Faktori koji utiču na brzinu specijacije:

1. velike mogućnosti za izolaciju populacija, topografske ili druge prepreke;
2. mala brzina disperzije, redukovan protok gena;
3. ekološka specijalizacija;
4. jaka seksualna selekcija;

5. efekti uskog grla koji ubrzavaju pomake genetičkih adaptivnih vrhova;
6. razlike u genetičkom i razvojnem sistemu.

Posledice Specijacije

Najvažnija posledica specijacije je povećanje **raznovidnosti**.

Svaka grana na filogenetskom stablu života organizama koji se seksualno razmnožavaju, predstavlja događaj specijacije. Kao rezultat specijacije, populacije postaju reproduktivno izolovane i stoga sposobne za nezavisnu i drugačiju evoluciju, pri čemu istovremeno mogu nastati različitosti koje obeležavaju rodove, porodice i više taksonomske kategorije.

Specijacija stoji na granici između **mikroevolucije** (genetske promjene unutar i između populacija) i **makroevolucije** (evolucije viših taksonomskih kategorija).

“Bez specijacije ne bi bilo diverzifikacije organskog svijeta, niti adaptivne radijacije i bilo bi veoma malo evolucionog pomaka.

Vrsta je, stoga, kamen temeljac evolucije.”

(Ernst Mayr)