

1. RAZVOJ KONCEPTA BIOLOŠKE EVOLUCIJE

Evolucijske ideje o razvoju živih vrsta pojavile su se još u staroj Grčkoj.

Anaksimandar (6. vijek p. n. e.) smatra se prvim evolucionistom. Tvrdio je da su živa bića nastala iz mulja, a da je čovjek nastao od životinja neke druge vrste.

Empedokle (5. vijek p. n. e.) govorio je o dvjema silama prirode — ljubavi i mržnji. Tokom vladavine ljubavi, prema njegovom učenju, dijelovi životinja izdižu se iz zemlje i slobodno kombinuju, stvarajući različite oblike života.

Dalji razvoj evolucijskih ideja u antičkoj Grčkoj omeo je snažan uticaj Aristotela, **koji je smatrao da su žive vrste nepromjenjive i da iz jedne vrste ne može nastati druga.**

Od početka hrišćanske ere Evropom se proširilo uvjerenje da je Bog stvorio sve vrste kao nepromjenjive. Takvo shvatanje je tokom nekoliko vjekova zaustavilo razvoj teorije o evoluciji živih bića na Zemlji.

Sredinom 18. vijeka Carl Linnaeus uvodi sistem klasifikacije svih do tada poznatih biljaka i životinja u djelu *Systema Naturae* (1735). Iako je postavio temelje moderne sistematike, strogo je zastupao načelo:

„Ima onoliko vrsta koliko ih je od početka stvoreno“ (*Tot numeramus species, quot ab initio sunt creatae*).

Suprotno tom kreacionističkom shvatanju, u istom vijeku pojavljuju se radovi Buffona i drugih prirodoslovaca koji pišu o varijabilnosti živih vrsta.

George Louis Leclerc (Buffon) u djelu „Istorija prirode“ (*Histoire naturelle* 1749–1788) iznosi ideju o promjeni vrsta. Na osnovu proučavanja brojnih savremenih biljaka i životinja, kao i bogatog paleontološkog materijala, zaključuje da su „**sve životinje potekle od jednog pretka, koji se tokom vremena mijenjao i usavršavao, dajući različite životinjske rodove**“.

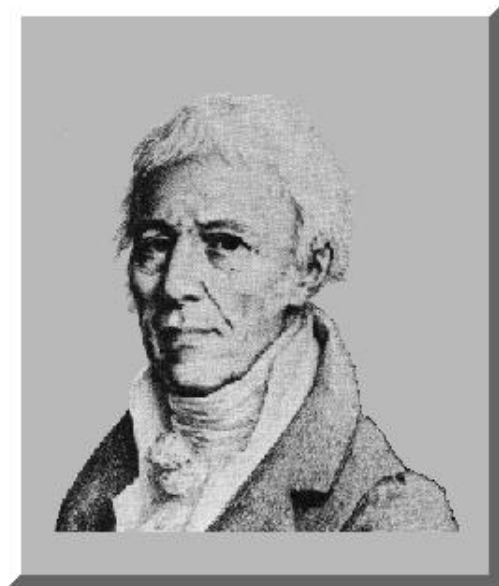


George Louis Leclerc (Buffon)

Zoolog Lacépède, autor poglavlja o ribama u Buffonovoj *Istoriji prirode*, tumači sličnost organizama njihovim zajedničkim porijeklom. Smatrao je da su promjene povezane s promjenjivim uticajima sredine, ukrštanjem i drugim faktorima. Govorio je i o opstanku bolje prilagođenih vrsta, čime se približio suštini kasnije Darwinove teorije prirodne selekcije.

Na prirodoslovce 18. vijeka značajno je uticao i Leibnizov „zakon kontinuiteta“, prema kojem priroda ne pravi skokove, već su svi procesi povezani postupnim prelazima — kako u području fizičkih, tako i psihičkih pojava.

LAMARKOVA TEORIJA EVOLUCIJE



Jean-Baptiste Lamarck

Godine 1801. Jean-Baptiste Lamarck objavio je djelo *Système des animaux sans vertèbres* („Sistem životinja bez kičme“), u kojem je prvi sistematski izložio ideju o zajedničkom porijeklu organizama i njihovom postepenom razvoju.

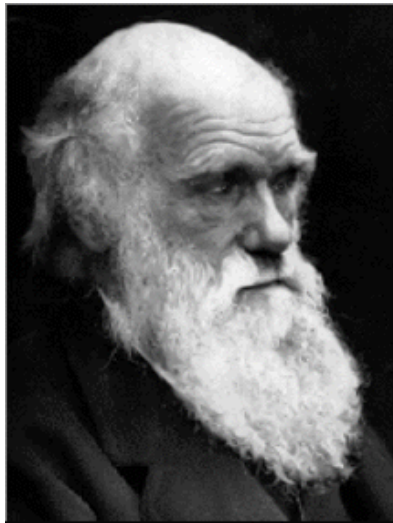
Prema Lamarcku, sredina tokom dugog vremenskog perioda utiče na organizme, izazivajući male promjene koje se prenose na potomstvo. Smatrao je da su od jednostavnijih oblika života nastajali složeniji, te da je u tom „usložnjavajućem sistemu“ živih bića i čovjek nastao od čovjekolikog majmuna. U prirodi, prema njegovom učenju, postoji spor i kontinuiran proces transformacije vrsta.

Faktore koji uslovljavaju taj proces Lamarck je objašnjavao promjenama u sredini. Te promjene mijenjaju potrebe životinja, a nove potrebe dovode do stvaranja novih navika. U skladu s tim navikama, pojedini organi se više koriste i razvijaju, dok njihova neupotreba dovodi do slabljenja i postepenog nestanka. Smatrao je da su tako stečene osobine nasljedne, odnosno da se prenose na potomstvo.

Kao primjer navodio je krticu, čije su oči zakržljale jer ih ne koristi pod zemljom. Lamarck je vjerovao da prilagodbe nastaju usljed unutrašnje težnje organizma da zadovolji svoje potrebe, odnosno kao rezultat volje i napora životinje.

Iako je prvi cjelovito obradio problem evolucije, Lamarckova teorija imala je nedostatke. Zbog ograničenih naučnih saznanja tog vremena, njegovo objašnjenje uključivalo je teleološke elemente (svrhovito usmjerene procese), što je dovelo do kritika. Većina savremenih biologa odbacila je njegovu teoriju, pa je u svoje vrijeme ostao nedovoljno priznat.

CHARLES ROBERT DARWIN



Rođen je 12. februara 1809. godine u Šruzberiju (Engleska). Nakon prerane smrti majke 1817. godine, odgajale su ga starije sestre. Pored razvijanja ljubavi prema prirodi i slobodi, učile su ga da poštuje život u svim njegovim oblicima. Slične vrijednosti njegovane su i u porodici po majčinoj liniji, gdje su saosjećanje i protivljenje surovosti predstavljali važan moralni princip.

Studije medicine upisao je u Edinburgu. U vrijeme njegovog boravka, Edinburg je bio izuzetno dinamičan intelektualni centar, u kojem su se susretale brojne, često suprotstavljene naučne i kvazinaučne ideje. Međutim, Darwin nije pokazivao interesovanje za medicinu, te je 1827. godine napustio studije i upisao Univerzitet u Kembridžu s namjerom da postane sveštenik Anglikanske crkve.

Na Kembridžu je upoznao geologa Adam Sedgwick i botaničara John Stevens Henslow. Henslow je imao presudan uticaj na mladog Darvina — podsticao ga je da razvije samopouzdanje i naučio ga kako da bude pažljiv i sistematičan posmatrač prirode, kao i savjestan sakupljač bioloških uzoraka.

Po završetku studija 1831. godine, u svojoj dvadeset drugoj godini, Darwin se — uglavnom na Henslowov nagovor — ukrcao na brod HMS Beagle i pridružio se naučnoj ekspediciji oko svijeta. Tokom putovanja imao je priliku da proučava geološke formacije različitih kontinenata i ostrva, kao i veliki broj fosila i živih organizama.

Posebno su ga impresionirali efekti sporog i dugotrajnog djelovanja prirodnih sila na oblikovanje Zemljine površine. U to vrijeme mnogi geolozi zastupali su katastrofističku teoriju, prema kojoj su pojedine vrste nastajale nezavisno jedna od druge, a zatim bile uništavane iznenadnim katastrofama (zemljotresi, vulkani, potopi). Smatralo se da je posljednja velika katastrofa bila ona biblijska, povezana s Nojevom barkom, te da su fosili ostaci organizama stradali u tim događajima. Vrste su, prema tom shvatanju, bile nepromjenjive.

Ovu katastrofističku teoriju (ali ne i ideju o nepromjenjivosti vrsta) korigovao je engleski geolog Charles Lyell u djelu *Principles of Geology* (1830–1833). Lyell je tvrdio da se Zemljina površina mijenja postepeno, djelovanjem istih prirodnih sila tokom veoma dugih vremenskih perioda.

Boraveći na Beagleu, Darwin je uočio da se mnoga Lyellova zapažanja podudaraju s njegovim opažanjima. Ipak, primijetio je i pojave koje su otvarale nova pitanja. Na primjer, na ostrvima Galápagos Islands zapazio je posebne vrste kornjača, drozdova i zeba koje su, iako blisko srodne, pokazivale razlike u građi i načinu ishrane od ostrva do ostrva. Ta opažanja navela su ga da se zapita postoji li veza između sličnih, ali različitih vrsta.

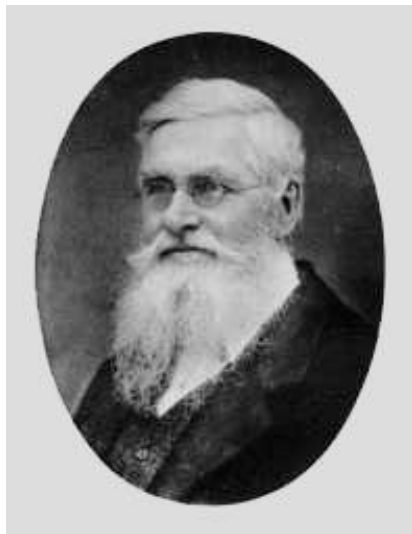
Nakon povratka u Englesku 1836. godine, Darwin je počeo sistematski razrađivati svoje ideje o promjenjivosti vrsta, što je zabilježio u rukopisima poznatim kao *Notebooks on the Transmutation of Species*. ("Beleške o transmutaciji vrsta" Njegovo uvjerenje dodatno se učvrstilo nakon čitanja djela Thomas Robert Malthus "Esej o principima populacije" (*An Essay on the Principle of Population* (1798), u kojem se govori o nesrazmjeri između rasta populacije i raspoloživih resursa — ideji koja će postati ključna za razvoj teorije prirodne selekcije.

U djelu *An Essay on the Principle of Population* (1798), Thomas Robert Malthus iznosi tezu da ljudska populacija ima tendenciju bržeg rasta od količine raspoloživih resursa. Kao posljedica toga dolazi do prenaseljenosti, siromaštva i oštre konkurencije za opstanak, pri čemu neuspješni stradavaju.

Suprotno kasnijim pojednostavljenim i vulgarnim tumačenjima, Malthus nije tvrdio da tako treba da bude, već je opisivao stanje kakvo jeste. Smatrao je da umjerenost i kontrola rađanja mogu doprinijeti poboljšanju kvaliteta života. Tek u situacijama kada takva kontrola izostane dolazi do intenzivne borbe za opstanak — što je, prema njegovom mišljenju, naročito vidljivo u populacijama životinja.

Charles Robert Darwin je 1838. godine primijenio Malthusove ideje na biljni i životinjski svijet. Shvatio je da se i u prirodi rađa više jedinki nego što može preživjeti, te da u takvim uslovima opstaju oni organizmi koji posjeduju povoljnije osobine. Te godine sačinio je prvi nacrt teorije evolucije putem prirodne selekcije.

Naredne dvije decenije Darwin je usavršavao svoju teoriju i radio na brojnim prirodoslovnim istraživanjima. Ideja o prirodnoj selekciji prvi put je javno predstavljena 1858. godine, istovremeno kada je sličan zaključak iznio i **Alfred Russel Wallace**, koji je nezavisno došao do iste teorije.



Alfred Russel Wallace

Darwin je svoju teoriju u cjelini objavio 1859. godine u djelu *On the Origin of Species* („O porijeklu vrsta“). Knjiga je izazvala snažne reakcije u javnosti i naučnim krugovima, te je prvo izdanje rasprodato već prvog dana. Uslijedilo je još šest izdanja, a Darwin je na njenoj pripremi radio punih 22 godine.

DARWINOVA EVOLUCIONA TEORIJA – OSNOVNE IDEJE

I Porijeklo vrsta

Charles Robert Darwin je smatrao da su sve vrste nastale postepeno, bez prekida, od jedne ili nekoliko prvobitnih životnih formi.

Blisko srodne vrste potiču od relativno skorog zajedničkog pretka, a razlike među njima nastale su akumulacijom malih, postepenih promjena tokom dugog vremenskog perioda.

II Varijabilnost i prirodna selekcija

Prema Darwinu, u populacijama postoji prirodna varijabilnost — jedinke se međusobno razlikuju. **U borbi za opstanak preživljavaju i ostavljaju potomstvo samo neke jedinke, i to one koje posjeduju povoljnije osobine.**

Time se Darwin suprotstavio Lamarcku, koji je smatrao da promjene obavezno zahvataju sve jedinke jedne vrste. Darwinova teorija je **varijaciona teorija promjene**, često sažeta izrazom „opstanak najpodobnijih“ (termin koji je kasnije popularizovao Herbert Spencer).

Prirodna selekcija djeluje tako što eliminiše manje prilagođene jedinke, dok favorizuje one bolje prilagođene uslovima sredine. Individualne varijacije koje ulaze u proces selekcije, prema Darwinovom mišljenju, mogu biti uslovljene spoljašnjim (sredinskim) i unutrašnjim faktorima (koji će kasnije biti objašnjeni genetikom).

Darwin je pokazao da evolucija ima adaptivno značenje — organizmi se istorijski prilagođavaju konkretnim uslovima sredine. Njegovo učenje u nauci je poznato kao **darwinizam**.

PROBLEMI DARWINOVE TEORIJE

Iako revolucionarna, Darwinova teorija imala je određene nedostatke:

- Darwin nije mogao objasniti kako se održava varijabilnost u populacijama.
- Nije poznavao mehanizam nasljeđivanja.

Gregor Mendel je 1865. godine objavio rad o zakonima nasljeđivanja, ali su Mendelovi zakoni opšteprihvaćeni tek oko 1900. godine.

Koncept mutacije kao izvora novih varijacija razvijen je takođe početkom 20. vijeka.

EVOLUCIJSKI PRAVCI NAKON DARWINA

Glavne razlike između darvinizma i lamarkizma odnose se na:

- pitanje nasljeđivanja stečenih osobina
- problem biološke svrhovitosti (teleologije)

Za lamarkiste je evolucija vođena „unutrašnjom svrhom“, pa minimiziraju ili zanemaruju ulogu prirodne selekcije. Nasuprot tome, prema darvinizmu, prirodna selekcija je ključni faktor evolucije.

NEOLAMARKIZAM

Na temeljima lamarkizma razvijene su različite **neolamarkističke** hipoteze, koje se mogu podijeliti na:

1. PSIHOLAMARKIZAM

Uveo ga je Edward Drinker Cope 1871. godine.

Prema ovom shvatanju, pokretač evolucije je „psihička energija“:

- kod nižih životinja — napor pod uticajem potrebe,
- kod viših životinja — izbor,
- kod čovjeka — svjesni izbor.

2. MEHANOLAMARKIZAM

Razvio se pod uticajem Herbert Spencer, koji je evoluciju tumačio kao prelaz iz jednostavnog i nediferenciranog stanja u složeno i diferencirano stanje.

NEODARVINIZAM (VAJSMANIZAM)

Suprotno lamarkističkim pravcima, njemački zoolog August Weismann priznaje kao osnovni faktor evolucije isključivo prirodnu selekciju.

Ovaj pravac naziva se **neodarvinizam** ili **vajsmanizam**.

Weismann uvodi pojam nasljedne materije (germ-plazme), smještene u jedru ćelije, sastavljene od nasljednih jedinica. Posebne jedinice, koje je nazvao „determinante“, određuju svojstva pojedinih ćelija. One se mogu mijenjati nezavisno jedna od druge, pa organizam predstavlja mozaik pojedinačnih svojstava.

Na taj način Weismann je raznolikost evolucijskog procesa objasnio kombinacijama i promjenama nasljednih elemenata, čime je postavio temelje kasnijem razvoju moderne genetike i sintetičke teorije evolucije.



August Weismann

MUTACIJSKA TEORIJA EVOLUCIJE

Weismannove ideje prihvatio je botaničar Hugo de Vries, koji je razvio **mutacijsku teoriju evolucije**.

Prema ovoj teoriji, organizmi se ne mijenjaju postepeno, već naglo i skokovito — putem mutacija. Te promjene nastaju nezavisno od uticaja okoline i mogu dovesti do pojave novih vrsta koje su odmah stabilne i trajne.

Mutacionizam je predstavljao alternativu darvinovom gradualizmu, naglašavajući diskontinuirane promjene u evoluciji.

TEORIJA ISPREKIDANIH RAVNOTEŽA

Na osnovu novih paleontoloških saznanja, Stephen Jay Gould i Niles Eldredge predložili su model evolucije poznat kao **isprekidane ravnoteže** (*punctuated equilibria*).

Prema ovom modelu:

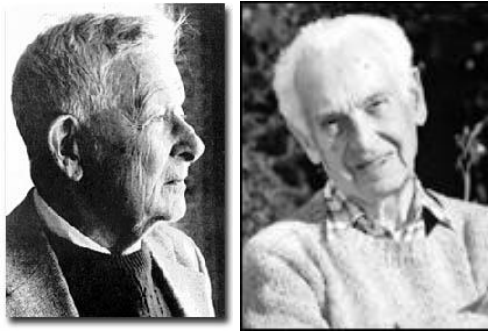
- evolucijske promjene događaju se relativno brzo (u geološkom smislu),
- nakon dugih perioda stagnacije (evolucijske ravnoteže),
- a zatim slijedi novo razdoblje stabilnosti.

Ovaj model predstavlja alternativu klasičnom **gradualizmu**, prema kojem se evolucija odvija sporo i postepeno tokom dugog vremenskog perioda.

SINTETIČKA TEORIJA EVOLUCIJE (MODERNA SINTEZA)

Sintetička teorija evolucije predstavlja objedinjavanje darvinizma i moderne genetike. Nastala je kao rezultat rada brojnih naučnika 20. vijeka, među kojima su:

- Ronald A. Fisher
- Julian Huxley
- Sewall Wright
- Hermann Joseph Muller
- Theodosius Dobzhansky
- Ernst Mayr
- George Gaylord Simpson
- Richard Goldschmidt
- Nikolai Timofeev-Resovsky
- Nikolai Dubinin
- Ivan Schmalhausen



Sewall Wright Ernst Mayr

Osnovu ove moderne teorije čini darvinizam, ali dopunjen genetikom, populacionom biologijom, paleontologijom i drugim disciplinama.

Prema sintetičkoj teoriji:

- izvor varijabilnosti su mutacije i rekombinacije gena,
- prirodna selekcija djeluje na tu varijabilnost,
- evolucija se odvija kroz promjene frekvencija gena u populacijama.

Na taj način objedinjene su Darwinove ideje o prirodnoj selekciji i Mendelovi zakoni nasljeđivanja, čime je evoluciona biologija dobila čvrstu naučnu osnovu.

20 OSNOVNIH PRINCIPA EVOLUCIONE BIOLOGIJE

1. **Fenotip se razlikuje od genotipa** – spolja ispoljene osobine (fenotip) rezultat su interakcije genotipa i sredine.
2. **Sredinski uticaj** – sredina utiče na ispoljavanje osobina, ali ne mijenja direktno genetsku osnovu.
3. **Partikularno nasljeđivanje i nasljedna varijabilnost** – osobine se prenose putem diskretnih nasljednih jedinica (gena), uz postojanje varijacija.
4. **Mutacije i rekombinacije gena** predstavljaju osnovni izvor genetičke raznolikosti.
5. **Sredinski faktori mogu uticati na stopu mutacija**, ali ih ne usmjeravaju selektivno.
6. **Evoluciona promjena je populacioni proces**, a ne promjena pojedinačnih jedinki.
7. **Sama stopa mutacija nije dovoljna** – genetički drift i prirodna selekcija imaju ključnu ulogu.

8. **I slab intenzitet selekcije** može tokom vremena dovesti do značajnih evolutivnih promjena.
9. **Selekcija** može pomjeriti opseg fenotipskih varijacija u populaciji.
10. **Prirodne populacije** su genetički varijabilne.
11. **Postoje geografske razlike u genetičkoj strukturi populacija.**
12. **Razlike između vrsta nastaju postepeno** (u okviru evolutivnog procesa).
13. **Prirodna selekcija djeluje kontinuirano** u populacijama.
14. **Razlike među populacijama iste vrste često su adaptivne.**
15. **Različite vrste imaju različite genske fondove**, a njihovu odvojenost održava reproduktivna izolacija.
16. **Postoji kontinuum u stepenu diferencijacije populacija**, od lokalnih varijeteta do potpuno odvojenih vrsta.
17. **Specijacija se odvija kroz genetičku diferencijaciju**, najčešće prostorno izolovanih populacija.
18. **Među organizmima postoje gradacije fenotipskih osobina**, što ukazuje na evolutivnu povezanost.
19. **Fosilni nalazi su nepotpuni**, ali pružaju važan istorijski uvid.
20. **Fosilni podaci su u skladu s principima evolucione promjene**, iako sami po sebi ne objašnjavaju sve mehanizme evolucije.

EVOLUCIONA BIOLOGIJA NAKON FORMIRANJA SINTETIČKE TEORIJE

Nakon formiranja sintetičke teorije evolucije sredinom 20. vijeka, evoluciona biologija se intenzivno razvijala u više pravaca:

- Razrađene su matematičke osnove populacione genetike (radovi naučnika poput Ronald A. Fisher, Sewall Wright i J. B. S. Haldane).
- Od 1944. godine dolazi do naglog porasta saznanja o strukturi i funkciji genetičkog materijala (razvoj molekularne genetike).
- Od 1960-ih evoluciona teorija se proširuje na oblasti ekologije, etologije (ponašanja životinja) i reproduktivne biologije.

- Od 1970-ih razvijaju se nove metode za utvrđivanje filogenetskih odnosa (molekularna filogenetika), preciznije interpretacije fosilnih nalaza i raste interes za morfološku i razvojnu evoluciju.

Time evoluciona biologija prerasta u integrativnu nauku koja povezuje genetiku, ekologiju, paleontologiju, molekularnu biologiju i razvojnu biologiju.

Preporučena literatura

1. **Kirk, G. S., Raven, J. E., & Schofield, M.** (1983). *The Presocratic Philosophers*. Cambridge University Press. (Za Anaksimandra i Empedokla).
2. **Linnaeus, C.** (1735). *Systema Naturae per regna tria naturae*. Holmiae.
3. **Buffon, G. L. L.** (1749). *Histoire Naturelle, générale et particulière*. Imprimerie Royale.
4. **Lamarck, J. B.** (1809). *Philosophie Zoologique*. Dentu [et] L'Auteur.
5. **Lyell, C.** (1830). *Principles of Geology*. John Murray.
6. **Malthus, T. R.** (1798). *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson.
7. **Darwin, C.** (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray.
8. **Mendel, G.** (1866). *Versuche über Pflanzen-Hybriden*. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn.
9. **Weismann, A.** (1893). *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*. Charles Scribner's Sons.
10. **De Vries, H.** (1901). *Die Mutationstheorie*. Veit & Comp.
11. **Dobzhansky, T.** (1937). *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press.
12. **Mayr, E.** (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press.
13. **Eldredge, N., & Gould, S. J.** (1972). *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. In T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Co.
14. **Kimura, M.** (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press.
15. **Futuyma, D. J., & Kirkpatrick, M.** (2017). *Evolution*. Sinauer Associates. (Za 20 principa evolucione biologije).

2. KLASIFIKACIJA I FILOGENIJA

Ključni pojmovi:

- **Klasifikacija:** Opisivanje, imenovanje i razvrstavanje taksona.
- **Filogenija:** Evoluciona istorija nastanka grupe organizama od zajedničkog pretka.
- **Taksonomija:** Nauka o identifikaciji, imenovanju i klasifikaciji. Za razliku od šire sistematike, ona se fokusira na to da li vrsta poseduje karakteristike određene grupe.
- **Takson:** Bilo koja grupa organizama (npr. vrsta *Apis mellifera* ili klasa *Mammalia*).
- **Taksonomska kategorija:** Hijerarhijski nivo (npr. rod, familija, red).

1. LINNEOV SISTEM KLASIFIKACIJE (18. VEK)

Temelj moderne klasifikacije postavio je **Carolus Linnaeus** u delu "*Systema naturae*" (1735).

Glavne karakteristike:

1. **Binomna nomenklatura:** Dvoimeno nazivlje na latinskom (npr. *Apis mellifera* umesto dugačkih opisnih naziva).
2. **Hijerarhijska klasifikacija:** Hijerarhija od opšteg ka specifičnom:
 1. *Domen* → *Carstvo* (*Kraljevstvo*) → *Filum* (*Razdeo*) → *Klasa* → *Red* → *Familija* → *Rod* → *Vrsta*.
3. **Osnova:** Isključivo **fenotip** (fizičke karakteristike i strukturne sličnosti).

2. EVOLUCIJA I MODERNI PRISTUP

Nakon Darwinovog dela „*O poreklu vrsta*“ (1859), klasifikacija prestaje biti samo opisna i postaje **odraz filogenije** (stvarnih istorijskih procesa).

Mehanizmi biodiverziteta:

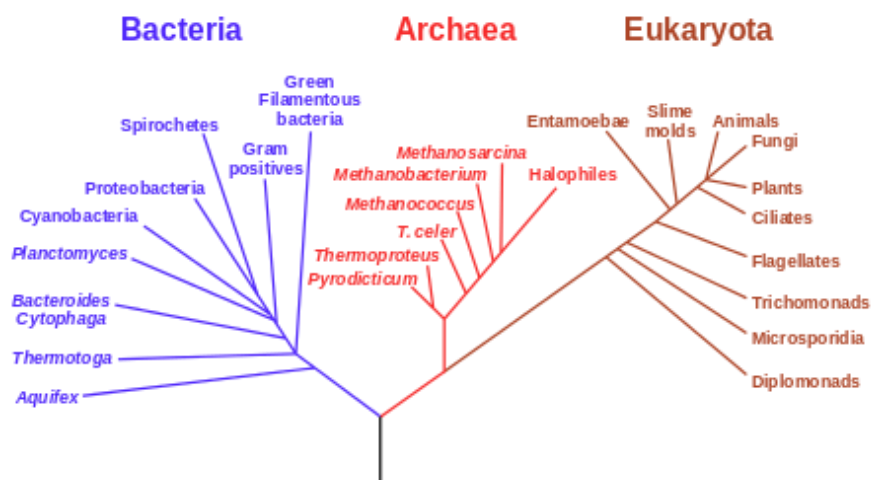
- **Specijacija:** Formiranje novih vrsta.
- **Izumiranje:** Gubitak vrsta.
- **Anageneza vs. Kladogeneza:**

Karakteristika	ANAGENEZA	KLADOGENEZA
Definicija	Postepena akumulacija promena unutar jedne linije.	Grananje jedne evolutivne linije u dve ili više novih.
Ishod	Jedna vrsta se transformiše u drugu (bez grananja).	Povećava se broj vrsta (biodiverzitet).
Uzrok	Stabilne promene kroz vrijeme.	Geografska izolacija, usko grlo, efekat osnivača.

DRVO ŽIVOTA I DOMENE

Stablo života je model koji opisuje odnose između svih živih i izumrlih bića.

- **1990:** Woese, Kandler i Wheelis uvode pojam **DOMENA** kao najviši rang.
- **Tri domena:** *Bacteria*, *Archaea* i *Eukarya*.
- **Značaj:** Prvo stablo zasnovano na **molekularnoj filogenetici** (DNK/RNK), a ne samo na izgledu.

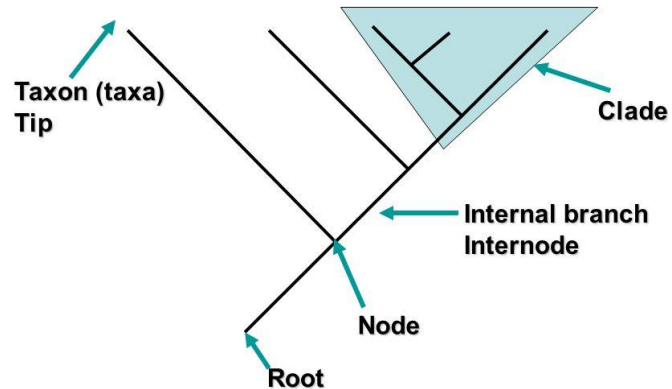


4. FILOGENETSKA STABLA I KLADISTIKA

Kladogram je grafički prikaz (dijagram grananja) evolucionih odnosa.

Anatomija stabla:

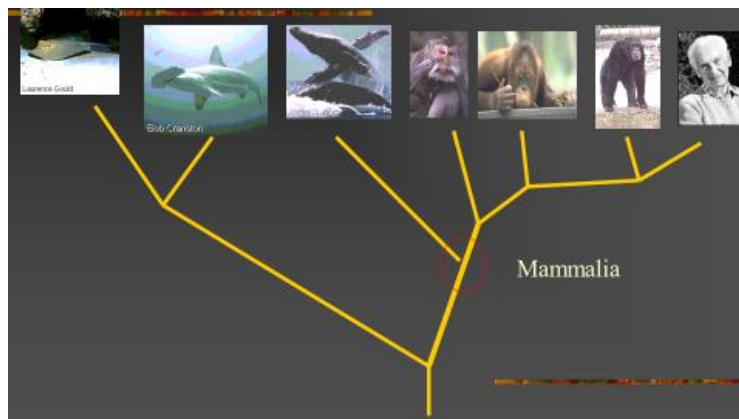
- **Koren (Root):** Zajednički predak svih organizama na stablu.
- **Čvor (Node):** Tačka grananja koja predstavlja događaj specijacije (poslednji zajednički predak dve loze).
- **Internodija:** Unutrašnja grana između dva čvora.
- **Sestrinski taksoni:** Dve grupe koje dele neposrednog zajedničkog pretka (izlaze iz istog čvora).



Primjer filogenetskog stabla sa terminologijom

Monofilija (Klada):

- **Klada** je prirodna grupa koja uključuje **zajedničkog pretka i SVE njegove potomke**.
- *Test reza*: Klada možete izdvojiti jednim "rezom" na stablu. Ako su potrebna dva reza da biste izdvojili neku grupu, ona nije monofiletička.



Primjer za monofiletičku grupu

NE-MONOFILETIČKE GRUPE

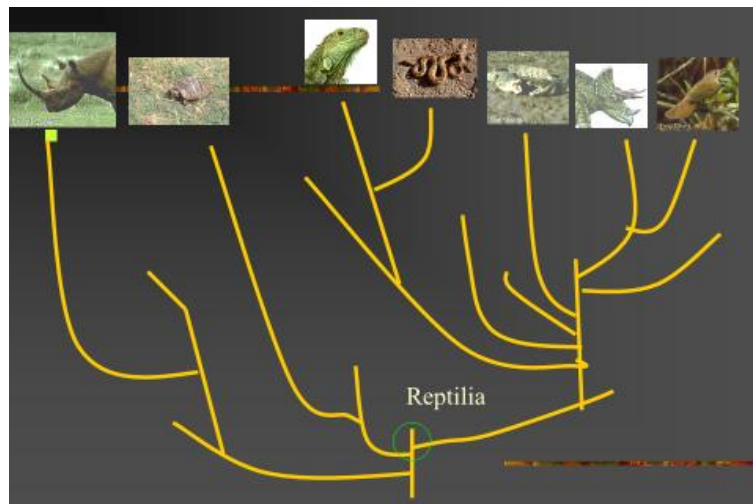
U modernoj sistematici, cilj je da svi taksoni budu **monofiletički**. Međutim, tradicionalna klasifikacija često koristi grupe koje ne ispunjavaju taj uslov:

A) PARAFILETIČKA GRUPA

To je grupa koja uključuje zajedničkog pretka, ali **NE uključuje sve njegove potomke**.

- **Zašto nastaje?** Obično zato što su neki potomci pretrpeli drastične promene, pa su ih naučnici tradicionalno "izbacili" u zasebnu grupu.
- **Primer: "Reptilia" (Gmizavci).** Tradicionalna grupa gmizavaca (zmije, gušteri, krokodili) ne uključuje ptice (*Aves*), iako one dele istog zajedničkog pretka sa krokodilima.

- **Ostali primeri:** Ribe, majmuni (ako se isključe ljudi), gušteri.
- **Terminologija:** Pojam je uveo **Willi Hennig**, otac kladistike.

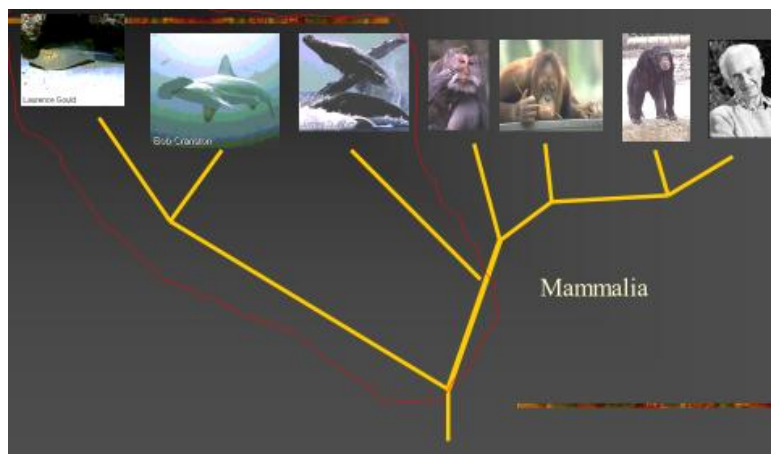


Primjer za parafiletičku grupu

B) POLIFILETIČKA GRUPA

Sastoji se od organizama koji potiču iz **različitih evolutivnih linija**, a grupisani su zajedno samo zbog sličnih osobina.

- **Zašto nastaje?** Zbog **konvergentne evolucije** — pojave gde nesrodni organizmi razvijaju slična rešenja za slične probleme u životnoj sredini (analogije).
- **Primer: "Leteće životinje".** Grupa koja bi obuhvatila ptice, slljepe miševe i insekte je polifiletička. Oni lete, ali njihov poslednji zajednički predak nije imao krila.
- **Karakteristika:** Svaki član ove grupe je zapravo srodniji nekom taksonu *van* te grupe nego ostalim članovima unutar nje.



Primjer za polifiletičku grupu

1. FENETIKA (NUMERIČKA TAKSONOMIJA)

Glavni autori: Peter Sneath i Robert R. Sokal.

Princip: **Klasifikacija na osnovu ukupne sličnosti (taksimetrija)**. Što više karakteristika (morfoloških, vidljivih) se analizira, to je rezultat precizniji.

Sličnost: Određena brojem zajedničkih stanja karaktera.

Mana: Ne pravi razliku između sličnosti nastale zajedničkim poreklom i sličnosti nastale konvergencijom. Danas je uglavnom zamenjena kladistikom.

2. KLADISTIKA (FILOGENETIČKA SISTEMATIKA)

Glavni autor: Willi Hennig (1966).

Princip: **Klasifikacija počiva isključivo na evolucionim odnosima (zajedničkom pretku), a ne na fizičkoj sličnosti.**

Pravilo: **U analizu se uključuju samo izvedene osobine, dok se predačke i homoplazične (lažne sličnosti) odbacuju.**

3. TERMINOLOGIJA STANJA KARAKTERA (HENNIGOV SISTEM)

Termin	Definicija	Značaj za klasifikaciju
Pleziomorfan	Primitivan, predački karakter.	Ne govori ništa o novim srodstvima.
Simpleziomorfan	Predački karakter koji deli više taksona (npr. hladnokrvnost kod reptila).	Ne definiše kladu (jer ga imaju i grupe van posmatrane klade).
Apomorfan	Izveden, nov karakter (napredno stanje).	Ukazuje na evolucionu iskorak.
Sinapomorfan	Zajednički izveden karakter koji potiče od poslednjeg zajedničkog pretka.	Glavni dokaz za definisanje monofiletičke grupe (klade).
Autapomorfan	Izveden karakter prisutan kod samo jednog taksona (npr. govor kod ljudi).	Ne pomaže u povezivanju grupa, služi samo za identifikaciju te jedne vrste.

4. HOMOPLAZIJA: ZAMKA U ANALIZI

Homoplazija je karakter koji dve vrste dele, ali ga nisu nasledile od zajedničkog pretka (npr. toplokrvnost kod ptica i sisara, ili krila kod insekata i ptica).

Nastaje **putem konvergentne evolucije**.

Kladistika nastoji da izbaci homoplazije iz analize jer one daju lažnu sliku o srodstvu.

5. PRINCIP MAKSIMALNE ŠTEDLJIVOSTI (PARSIMONIJA)

Kada istraživači imaju više mogućih evolucionih stabala, koriste princip koji su uveli James S. Farris i Walter M. Fitch:

Definicija: **Najbolje stablo je ono koje zahteva najmanji broj evolucionih promena (najkraće stablo).**

Cilj je minimizirati broj homoplazija.

Potvrda hipoteze: Najbolji dokaz da je stablo tačno je slaganje sa nezavisnim podacima (fosili, biogeografija, DNK sekvence).

Primjer (Tetrapoda): Četiri ekstremiteta:

Za celu grupu kičmenjaka, ovo je sinapomorfija (izdvaja tetrapode od riba).

Za grupu unutar tetrapoda (npr. ptice), ovo je pleziomorfija (predačko stanje koje ne pomaže da razlikujemo pticu od guštera).

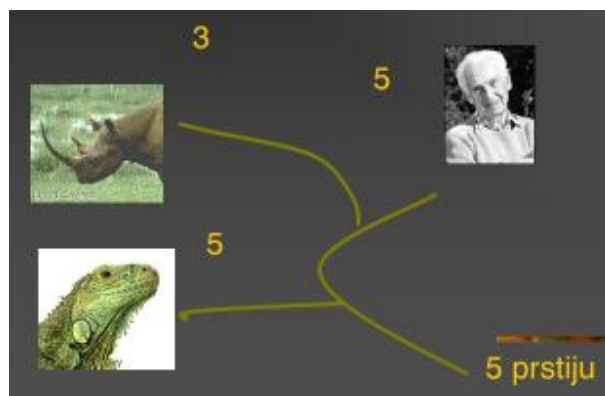
Gubitak nogu kod zmija: Iako zmije nemaju noge, one su i dalje tetrapodi jer drugi karakteri (lobanja, jaja) pokazuju da potiču od predaka sa nogama.

PRINCIPI EVOLUCIONE ISTORIJE

1. HOMOLOGIJA: NASLJEĐE OD ZAJEDNIČKOG PRETKA

Homologe karakteristike su one koje su se razvile iz istog dijela tijela zajedničkog pretka, čak i ako danas izgledaju drugačije.

- **Kriterijumi za utvrđivanje homologije:**
 - **Položaj:** Odnos prema drugim dijelovima tijela.
 - **Struktura:** Detaljna građa organa.
 - **Embriologija:** Sličnost razvojnih stupnjeva.
- **Pravilo:** Karakteristike skoro uvijek evoluiraju iz već postojećih struktura predaka.



2. HOMOPLAZIJA: NEZAVISNA EVOLUCIJA

Homoplazija je pojava sličnih karakteristika kod nesrodnih linija. Nastaje kao rezultat **konvergentne evolucije** (slični pritisci sredine, a ne zajedničko porijeklo).

3. MOZAIČNA EVOLUCIJA I BRZINA PROMJENA

Brzina evolucije nije ista za sve organe ili sve vrste.

- **Konzervativni karakteri:** Osobine koje se mijenjaju veoma sporo.
- **Mozaična (modularna) evolucija:** Pojava da različiti dijelovi tijela ili sistemi unutar jedne vrste evoluiraju **različitim brzinama**. Taksoni su stoga često "mješavina" predačkih i izvedenih osobina.

4. GRADUALIZAM (POSTEPENA EVOLUCIJA)

Evolucija je najčešće **postepena**.

- *Važna napomena:* Nedostatak fosilnih prelaznih formi ne znači da one nisu postojale, ali isto tako postepena evolucija nije jedini vid promjene (postoje i skokovite promjene).

5. PROMJENA FORME PRATI PROMJENU FUNKCIJE

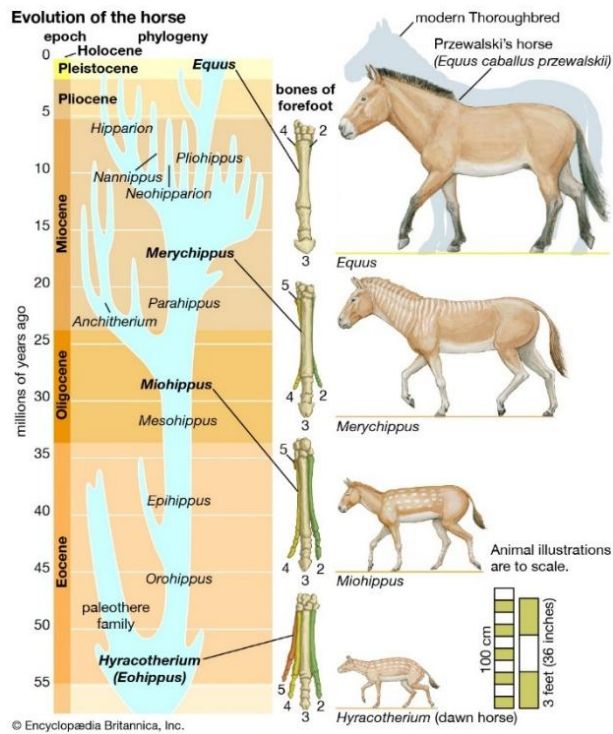
Homolog karakter varira među taksonima jer mu se kroz istoriju mijenjala namjena.

- **Primer 1 (Slušne koščice):** Koščice u uhu sisara homologe su elementima koji kod gmizavaca povezuju vilicu sa lobanjom, a kod dalekih predaka (riba) su bili dijelovi škržnog skeleta.
- **Primer 2 (Žaoka vs. Legalica):** Žaoka pčele je zapravo modificovana legalica (organ za polaganje jaja) kakvu vidamo kod cvrčaka/cikada.

6. EVOLUCIONI TRENDVI

Kontinuirano mijenjanje karakteristike unutar jedne linije kroz dugo geološko vrijeme.

- **Primer 1 (Botanika):** Kod familije *Scrophulariaceae* uočava se trend smanjenja broja prašnika (sa 5 na 2).
- **Primer 2 (Konji):** Transformacija *Eohippusa* (veličine psa, šumsko stanište) u modernog konja tokom 50 miliona godina.

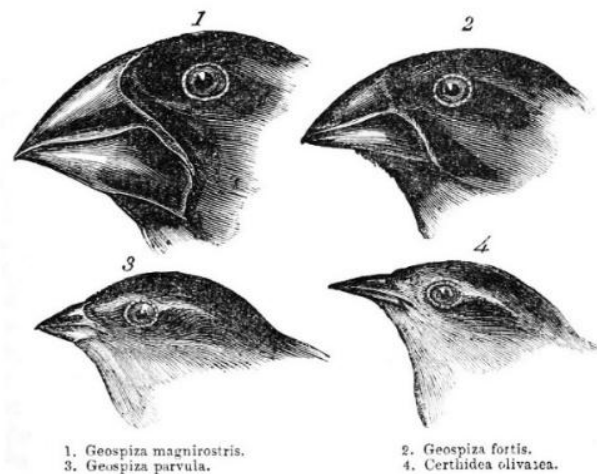


Evolucija konja

7. EVOLUTIVNA I ADAPTIVNA RADIJACIJA

Divergentna evolucija (razilaženje) srodnih linija u kratkom vremenskom periodu.

- **Adaptivna radijacija:** Nastanak brojnih vrsta koje se prilagođavaju različitim ekološkim nišama, hrani ili načinu izbjegavanja predatora.
- **Primer:** Darwinove zebe na Galapagosu (klasičan primjer adaptacije kljunova različitim izvorima hrane).



Darwinove zebe.

MOLEKULARNA FILOGENETIKA

Definicija: Grana filogenije koja koristi genetičke razlike (prvenstveno sekvence DNK i proteina) za otkrivanje evolucionih odnosa.

1. DINAMIKA EVOLUCIJE DNK

Nisu svi djelovi genoma pogodni za svaku vrstu analize:

- **Brzo evoluirajuća DNK:** Koristi se za analizu **blisko srodnih vrsta** (npr. različite populacije iste vrste ili srodne vrste unutar istog roda).
- **Sporo evoluirajuća DNK:** Koristi se za prepoznavanje srodstva među **veoma starim grupama** (npr. odnosi između carstava ili razdjela).

2. STABLA GENA VS. STABLA VRSTA

Važna distinkcija za ispit:

- **Filogenetska stabla gena:** Prikazuju istoriju varijanti DNK sekvenci (**haplotipova**).
- **Oprez:** Istorija jednog gena **ne odražava uvijek** vjerno evoluciju istoriju cijele vrste (zbog procesa poput nepotpunog sortiranja linija ili horizontalnog prenosa gena).

3. MOLEKULARNA EVOLUCIJA VS. MOLEKULARNA FILOGENETIKA

Ova dva pojma koreliraju, ali imaju različit fokus:

- **Molekularna evolucija:** Sam *proces* nastanka mutacija i selektivnih promjena na nivou gena i proteina.
- **Molekularna filogenetika:** *Zaključivanje* o odnosima na osnovu tih promjena i izgradnja stabla.

MOLEKULARNI SAT

Koncept: Hipoteza da makromolekuli (DNK, RNK, proteini) evoluiraju **konstantnom stopom**.

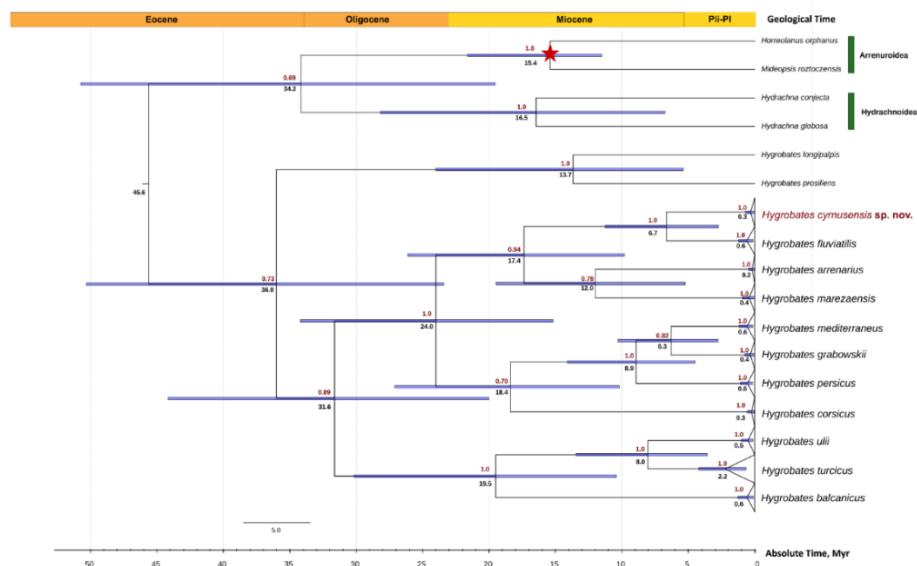
Ključne karakteristike:

- **Svrha:** Procjena vremena kada su se dvije ili više grupa organizama razdvojile (**vrijeme divergencije**).
- **Osnova:** Broj akumuliranih mutacija u sekvencama raste linearno sa vremenom.

Kalibracija sata:

Pošto molekularni podaci sami po sebi ne pokazuju godine, sat se mora "podesiti" (kalibrisati) pomoću nezavisnih dokaza:

1. **Fosilni zapisi:** Određivanje minimalne starosti čvora na stablu.
2. **Biogeografski događaji:** Npr. formiranje Panamske prelake ili razdvajanje kontinenata (Gondvana).
3. **Vulkanska ostrva:** Poznata starost nastanka ostrva omogućava kalibraciju za endemske vrste.



Primjer za vremenski kalibriranu rekonstrukciju filogenije. Za kalibraciju je korišćen nalaz fosila iz Miocena (crvena zvjezdica). Iz Pešić et al. (2023) <https://doi.org/10.24349/h12f-rs8x>

Preporučena literatura

Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press

Fitch, W. M. (1971). *Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology*. Systematic Zoology.

Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press.

Nei, M., & Kumar, S. (2000). *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press.

Sokal, R. R., & Sneath, P. H. (1963). *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman.

Woese, C. R., Kandler, O., & Wheelis, M. L. (1990). *Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya*. Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS).

Pitanja

- Definišite razliku između taksona i taksonomske kategorije.
- Uporedite anagenezu i kladogenezu: Koji od ova dva procesa je ključan za povećanje biodiverziteta?
- Objasnite pojam sestrinskih taksona na filogenetskom stablu.
- Šta je "pravilo jednog reza" kod definisanja klada?
- Definišite monofiletičku, parafiletičku i polifiletičku grupu. Navedite primer za svaku.
- Koja je suštinska razlika između fenetike i kladistike?
- Objasnite značaj sinapomorfija za rekonstrukciju filogenije. Zašto se simpleziomorfije ne koriste u tu svrhu?
- Šta je autapomorfija i da li ona pomaže u povezivanju različitih grupa?
- Definišite homoplaziju i navedite mehanizam kojim ona nastaje (konvergentna evolucija).
- Zašto se za analizu blisko srodnih populacija koristi brzo evoluirajuća DNK (poput mtDNK), a ne geni za rRNK?
- Objasnite hipotezu molekularnog sata.
- Šta znači "kalibracija molekularnog sata" i koji su nezavisni izvori podataka za to?

Nacrtaj mali kladogram i na njemu označi čvor, internodiju i jednu monofiletsku grupu. Vežbaj crtanje ovih dijagrama uz pomoć teksta iz skripte!

3. EVOLUCIJA I FOSILNI NALAZI

1. DOKAZI EVOLUCIJE I ZNAČAJ FOSILA

U proučavanju evolucije koristimo dva komplementarna pristupa:

1. **Filogenetsko porijeklo (indirektni metod):** Pruža uvid u razvojne linije i obrasce promjena analizom srodnosti današnjih organizama.
2. **Fosilni nalazi (direktni metod):** Pružaju konkretne dokaze o postojanju vrsta.

Značaj fosila:

- **Hronologija:** Približavaju nam vrijeme života vrste.
- **Morfologija i distribucija:** Daju uvid u izgled i geografsku raširenost taksona.
- **Istorija Zemlje:** Svjedoče o masovnim izumiranjima i kretanju kontinentalnih ploča (tektonika ploča).
- **Kalibracija molekularnog sata:** Omogućavaju postavljanje apsolutne vremenske skale za divergenciju DNK.



Fosil amonita (<https://www.shutterstock.com/search/amonite>)

2. OSNOVI GEOLOGIJE I FORMIRANJE FOSILA

Stijene na površini Zemlje klasifikujemo u tri osnovne grupe:

- **Magmatske (eruptivne) stijene:** Nastaju hlađenjem magme. Većina nove kore formira se na srednjeokeanskim grebenima.

- **Sedimentne stijene:** Nastaju taloženjem sedimenata (razgradnjom starijih stijena ili taloženjem minerala). **Najveći broj fosila nalazi se upravo u ovim stijenama.**
- **Metamorfne stijene:** Nastaju transformacijom magmatskih ili sedimentnih stijena pod visokim pritiskom i temperaturom.

Specifični oblici fosilizacije: Osim u sedimentima, fosili se mogu očuvati u **čilibaru** (insekti) ili **permafrostu** (mamuti).

Dinamika Zemlje: Litosfera se sastoji od ploča koje plutaju na plastičnoj **astenosferi**. Pokreću ih konvekcijske struje uzrokovane toplotom jezgra.

- **Subdukcija:** Proces gdje jedna ploča zaranja ispod druge.
- **Vruće tačke (Hotspots):** Uzrokuju formiranje vulkanskih lanaca (npr. Havaji) nezavisno od rubova ploča.

3. MJERENJE GEOLOŠKOG VREMENA

Postoje dva osnovna načina određivanja starosti:

A) Apsolutno datiranje (Radiometrijske metode)

Zasniva se na **radioaktivnom raspadu** nestabilnih izotopa (**roditelj**) u stabilne elemente (**kćerka**) konstantnom brzinom.

- **Vrijeme poluraspada ($t_{1/2}$):** Vrijeme potrebno da se raspadne polovina početne količine radioaktivnih atoma.
 - **Izotopi u upotrebi:**
 - **Uranijum-235 (^{235}U » ^{207}Pb):** Poluživot iznosi 0,7 milijardi godina (za stare stijene).
 - **Ugljenik-14 : (^{14}C)** Poluživot iznosi **5730 godina**. Koristi se isključivo za organske ostatke (kost, drvo) starosti do 70.000 godina.
 - *Napomena:* Radiometrijski se direktno datiraju samo **magmatske stijene**. Starost fosila u sedimentnim stijenama procjenjuje se na osnovu magmatskih slojeva iznad ili ispod njih.

B) Relativno datiranje

Zasniva se na principu **superpozicije**: mlađi slojevi (strata) se talože iznad starijih.

- **Provodni (karakteristični) fosili:** Vrste koje su živjele kratko, a bile široko rasprostranjene, služe kao markeri za sinhronizaciju slojeva na različitim lokalitetima.

4. GEOLOŠKA VREMENSKA SKALA

Geološka istorija je podijeljena na ere, periode i epohe. **Fanerozoik** (vrijeme vidljivog života) dijelimo na:

Eon	Era	Period	Epoha	Vrijeme (starost u milionima godina)	Dešavanja u živom svijetu
FANEROZOIK	Kenozoik (savremeno doba-dominacija sisara i skrivenosjemenica)	Kvartar	Holocen	0,01 (0,045)	Pojava čovjeka
			Pleistocen	2,0 (1,8)	
		Tercijar	pliocen	5,1 (5,0)	Dominacija insekata, ptica i sisara na kopnu; dominacija skrivenosjemenica
			Miocen	24,6 (2,0)	
			Oligocen	38,0 (37,0)	
			Eocen	54,9 (54,0)	
			Paleocen	65,0	
	Mezozoik (podjela pangeje na kontinente; dominacija gmizavaca i golosjemenica)	Kreda	/	144	Nestanak dinosaurususa
		Jura	/	213	Prve ptice
		Trijas	/	248	Prvi dinosaurusi i prvi sisari
	Paleozoik (nastanak Pangeje-dominacija beskičmenjaka i nižih biljaka)	Perm	/	286	Razvoj gmizavaca i potiskivanje vodozemaca; veliko izumiranje morskih beskičmenjaka.
		Karbon	/	360	Dominacija paprati; širenje vodozemaca
		Devon	/	408	Dominacija riba; pojava prvih insektata i vodozemaca; razvoj mahovina i papratnica
		Silur	/	438	Invazija kopna od strane biljaka i paukova
		Ordovicijum	/	505	Prve ribe; pojava viših biljaka
		Kambrijum	/	590	Fosili kičmenjaka
Prekambrijum	Proterozoik			2500	Pojava eukariota i najraniji fosili životinja
	Arheozoik			3800	Pojava života i dominacija Prokariota

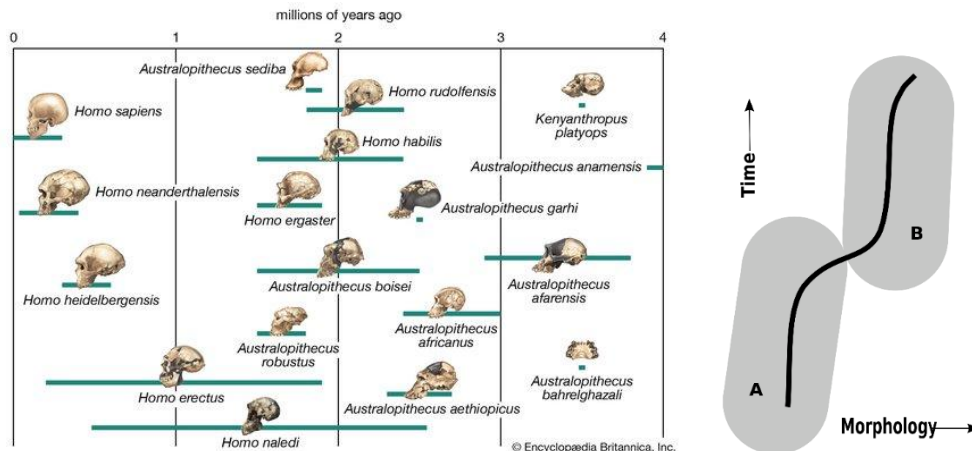
4. FOSILNI ZAPIS I NJEGOVA OGRANIČENJA

Fosilni zapis predstavlja fizički trag istorije života. On otkriva **ugnježdenu hijerarhiju**: fosili iz mlađih slojeva su modifikovane verzije onih iz starijih slojeva.

- **Proces fosilizacije:** Rijedak je jer zahtijeva mineralizaciju tkiva prije raspadanja. Najčešće se očuvaju tvrdi dijelovi (zubi, vilice, kosti).
- **Fosilna sekvenca:** Niz fosila poređanih po starosti koji dokumentuju nasljeđe jedne linije (npr. izumrle *titanotere*).

- **Hronovrstre i pseudoizumiranje:**

- **Hronovrstre:** Različiti evolutivni stupnjevi unutar jedne neprekidne linije (npr. *Homo erectus* → *Homo sapiens*).
- **Pseudoizumiranje (filetičko izumiranje):** Nestanak predačkog oblika jer je on evoluirao u novu vrstu (vrsta-kćerka), iako genetska linija nije prekinuta.



Zašto je fosilni zapis nepotpun?

Paleontolozi procjenjuju da opisane vrste čine **manje od 1%** svih vrsta koje su ikada živjele.
Uzroci:

1. **Biološki:** Organizmi mekog tijela rijetko fosiliziraju; brzo propadanje u vlažnim sredinama.
2. **Geološki:** Sedimentacija je epizodična; stijene se uništavaju erozijom, metamorfozom ili potapanjem.
3. **Dostupnost:** Slojevi moraju biti izloženi i pristupačni istraživačima.
4. **Migracije:** Evolucionarne promjene se često dešavaju na drugim lokacijama, pa se u lokalnom zapisu nova vrsta pojavljuje "iznenada".

5. BRZINA EVOLUCIJE

Brzina evolucije kvantifikuje promjene u odnosu na vrijeme i ključna je za razumijevanje evolucionih procesa.

- **Filetička brzina:** Brzina promjene karaktera unutar jedne linije.

- **"Živi fosili":** Taksoni koji morfološki podsjećaju na drevne fosilne srodnike (npr. *cikasi*, *sekvoja*, *latimerija*).
 - *Zabluda:* Često se misli da oni nisu evoluirali.
 - *Istina:* Oni prolaze kroz molekularnu evoluciju, ali je njihova morfologija stabilna zbog **stabilizacijske selekcije**.
- **Konzervativni karakteri:** Osobine koje pokazuju ekstremno malu brzinu promjene.

Kvantitativno mjerenje (Darwin jedinica)

J.B.S. Haldane je uveo jedinicu **darwin (D)** za mjerenje stope evolucije:

$$D = (\ln(y2) - \ln(y1)) / \Delta T$$

$\ln(y2) - \ln(y1)$: razlika prirodnih logaritama srednjih vrijednosti uzoraka.

ΔT : vremenski interval mjeren u milionima godina.

- **Definicija:** Promjena za faktor baze prirodnog logaritma ($e \sim 2.718$) po milionu godina.
 - *Oprez:* Paleontolozi često precjenjuju brzinu jer ignorišu karaktere koji se ne mijenjaju (konzervativni karakteri).

6. MODELI EVOLUCIONIH PROMJENA

U fosilnom zapisu dominiraju dva modela:

1. **Isprekidana ravnoteža (*Punctuated Equilibrium*):** Teorija da vrste veći dio vremena provode u stazi (stazi – bez promjena), dok se evolucionari skokovi dešavaju relativno brzo i rijetko.
2. **Postepena evolucija (Gradualizam):** Akumulacija malih mutacija kroz dugi niz generacija.

Napomena o "iznenadnim" promjenama:

Ono što u fosilnom zapisu izgleda kao trenutna makromutacija često je rezultat **brze selekcije** (npr. tokom 10.000 godina). Budući da je 10.000 godina "trenutak" u geološkom vremenu, takva promjena u slojevima izgleda naglo, iako je bila postepena na biološkoj skali.

7. ZAKLJUČAK: JEDINSTVENI ZNAČAJ FOSILNIH NALAZA

Iako je fosilni zapis fragmentaran, on predstavlja **jedini direktan izvor informacija** za razumijevanje istorije života koji se ne može zamijeniti analizom recentnih (živih) vrsta. Fosilni nalazi su nezamjenjivi za rekonstrukciju:

- **Izumrlih biodiverziteta:** Pružaju uvid u biologiju i morfologiju organizama koji više ne postoje na Zemlji.
- **Velikih evolucionih događaja:** Dokumentuju periode **masovnih izumiranja** i nagle **diverzifikacije** (širenja) živog svijeta.
- **Geodinamičkih procesa:** Služe kao biološki dokaz za **kretanje kontinenata** (paleobiogeografija).
- **Hronologije evolucije:** Omogućavaju postavljanje **apsolutne vremenske skale** (u milionima godina) za evolucione događaje.
- **Morfoloških tranzicija:** Direktno prikazuju postupne **fenotipske transformacije** unutar pojedinih evolucionih linija (npr. prelazni oblici).

Dugoročne dinamike: Prate promjene u biološkoj raznovrsnosti od samog nastanka života do danas.

Pitanja

- Šta je "direktni", a šta "indirektni" metod u proučavanju evolucije?
- U kojoj grupi stijena se nalazi najveći broj fosila i zašto?
- Definišite pojam "vrijeme poluraspada" ($t_{1/2}$) u kontekstu radiometrijskog datiranja.
- Šta su "provodni fosili" i koja je njihova uloga u relativnom datiranju?
- Navedite tri razloga zašto je fosilni zapis nepotpun.
- Šta je "pseudoizumiranje" (filetičko izumiranje)?
- Objasnite razliku u primjeni izotopa ^{235}U i ^{14}C . Zašto se ^{14}C ne koristi za datiranje dinosaurusu?
- Kako fosili pomažu u "kalibraciji molekularnog sata"?
- Povežite proces subdukcije sa dinamikom litosfernih ploča.
- Zašto "živi fosili" (poput latimerije) nisu dokaz da evolucija stoji?
- Objasnite razliku između modela "isprekidane ravnoteže" i "gradualizma".

4. GENETIČKA VARIJABILNOST

Darvin je shvatio da je **varijabilnost** osnovna realnost živih sistema. Pripadnici iste vrste poseduju osobine karakteristične za tu vrstu, ali istovremeno ispoljavaju varijabilnost niza drugih svojstava.

Primjer:

Kalifornijska kraljevska zmija (*Lampropeltis getula*) ispoljava dva toliko različita tipa obojenosti da su nekada smatrane posebnim vrstama. Jedinke ovih različitih "dezena" se međusobno neometano ukrštaju, a dokazano je da je obojenost oba fenotipa pod kontrolom **jednog genskog lokusa**.

Eastern Kingsnake
Lampropeltis getula
L) Chain pattern
R) 'Floridana' pattern



Iz: <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.190597>

Definicija:

Genska varijabilnost je prisustvo ili stvaranje genetičkih razlika. Definiše se kao formiranje jedinki koje se razlikuju po genotipu. Za razliku od nje, **sredinski indukovane razlike** (modifikacije) po pravilu uzrokuju samo privremene, nenasledne promene fenotipa.

- **Sličnost jedinki iste vrste** rezultat je odsustva pre- i post-zigotnih izolacionih mehanizama, što omogućava međusobno ukrštanje i stvaranje plodnog potomstva.
- **Nasledne osobine** se prenose putem DNK organizovane u gene.
 - **Strukturni geni:** Sadrže šifru za proteine (gradivne ili funkcionalne).
 - **Regulatorni geni:** Kontroliraju kada će i u kojoj meri početi sinteza proteina sa strukturnih gena.

Genotip, Fenotip i Fond gena

- **Genotip:** Skup svih gena jedne jedinke. U praksi, pod ovim podrazumevamo odabrani uzorak gena koji poredimo sa drugim jedinkama.
- **Fond gena (Gene pool):**
 - **U širem smislu:** Skup svih gena svih jedinki u jednoj populaciji.
 - **U užem smislu:** Skup svih alela jednog genskog lokusa u populaciji.
 - *Primjer:* Ako populacija ima 600 osoba, fond gena za jedan autozomni lokus iznosi 1200 alela (svaka osoba nosi par alela).

- **Fenotip:** Sve morfološke, fiziološke, biohemijske i karakteristike ponašanja koje se manifestuju tokom života, a nastaju interakcijom genotipa i spoljašnje sredine.

TERMINOLOGIJA

- **FENOTIP** – Ukupni izgled ili određena karakteristika jedinke.
- **GENOTIP** – Genetička konstitucija na jednom ili više lokusa.
- **GENOM** – Skup gena u haploidnoj garnituri (npr. u gametima).
- **LOKUS** – Specifično mesto na hromozomu gde se nalazi gen.
- **GENSKA KOPIJA** – Kod diploidnih organizama, svaka jedinka ima dve kopije svakog autozomnog gena. One mogu biti iste (**homozigot** – A_1A_1) ili različite (**heterozigot** – A_1A^2).
- **ALEL** – Varijanta gena koja se razlikuje po efektu na fenotip ili po sekvenci DNK.
- **HAPLOTIP** – Specifična kombinacija alela ili sekvenca DNK na jednom hromozomu koja se nasleđuje zajedno.

Ključne poruke (Šta treba zapamtiti!)

1. Mnoge fenotipske karakteristike su **adaptacije** (nastale prirodnom selekcijom).
2. Prirodna selekcija deluje na **genetičku varijabilnost**.
3. Varijabilnost nastaje **mutacijama** i **rekombinacijama**.
4. Evolucija nije uvek adaptivna – postoji i **genetički drift** (slučajne promjene).

EVOLUCIONE TEORIJE I ZNAČAJ MENDELIZMA

Evolucija se odvija u dva koraka:

1. **Nastajanje varijabilnosti** (razlika između jedinki).
2. **Promjena učestalosti** tih varijanti kroz generacije.

Fenotipska varijabilnost je preduslov za selekciju. Selekcija ne "vidi" direktno gene, već deluje na fenotip, čime indirektno menja genetičku strukturu populacije.

Interakcija:

- Osnovna formula:

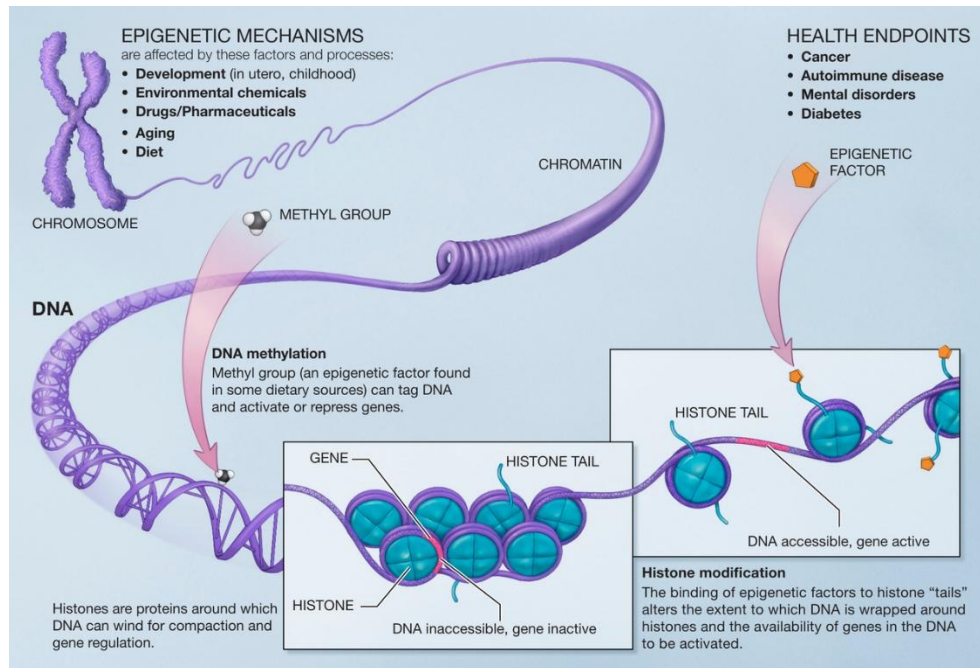
$$G + E = P \text{ (Genotip + Sredina = Fenotip)}$$

- Preciznija formula:

$$G + E + (G \times E) = P \text{ (uključuje interakciju genotipa i sredine).}$$

IZVORI FENOTIPSE VARIJABILNOSTI

1. **Genotipske razlike:** Uključuju jedarne gene i mitohondrijalno nasleđivanje (isključivo putem majke/citoplazmatsko).
2. **Negenetičke nasledne razlike (Nemendelsko nasleđivanje):**
 1. **Učenje:** Prenos informacija putem kulture/edukacije.
 2. **Roditeljski efekat:** Uticaj majčinog organizma na plod (npr. kvalitet jajne ćelije).
 3. **Epigenetsko nasleđivanje:** Promene u ekspresiji gena bez promjene u sekvenci DNK (npr. metilacija DNK pod uticajem stresa ili ishrane).



Epigenetski mehanizmi. https://en.wikipedia.org/wiki/Epigenetics#/media/File:Epigenetic_mechanisms.png

Norma reakcije: Opseg različitih fenotipova koje jedan isti genotip može razviti u različitim uslovima sredine.

GENSKI DIVERZITET I HARDI-VAJNBERGOVO PRAVILO

Genski diverzitet je mera raznovrsnosti populacije. Parametri:

- P – Proporcija polimorfnih lokusa.
- na – Prosečan broj alela po lokusu.
- H – Heterozigotnost.

HARDI-VAJNBBERGOV ZAKON:

Hardi (matematičar) i Vajnberg (lekar) su 1908. godine nezavisno dokazali da se u idealnoj populaciji učestalost alela i genotipova ne menja kroz generacije. Takva populacija se nalazi u **genetičkoj ravnoteži**.

U stanju ravnoteže, moguće je na osnovu učestalosti alela izračunati učestalost genotipova (i fenotipova) i obrnuto.

Uslovi za održavanje ravnoteže (Idealna populacija):

1. **Beskonačno velika populacija** (čime se eliminiše genetički drift).
2. **Panmiksija** (ukrštanje jedinki je potpuno slučajno).
3. **Odsustvo prirodne selekcije** (svi genotipovi imaju istu šansu za opstanak i reprodukciju).
4. **Odsustvo protoka gena** (nema migracija).
5. **Odsustvo mutacija** (nema pretvaranja jednog alela u drugi).

Matematički model

Zakon se ilustruje na genu sa dva alela: **A_1** (dominantni) i **A_2** (recesivni). Njihove učestalosti (frekvencije) obeležavamo sa **p** i **q** .

Pošto su to jedina dva alela na tom lokusu, njihov zbir je uvek 1 (ili 100%):

$$p + q = 1$$

U potomačkoj generaciji, učestalost tri moguća genotipa odgovara razvijenom obliku binoma :

- **p^2** – učestalost homozigota **A_1A_1**
- **$2pq$** – učestalost heterozigota **A_1A_2**
- **q^2** – učestalost homozigota **A_2A_2**

Hardi-Vajnbergova formula:

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

Zadatak: Albinizam u populaciji

Tekst zadatka:

U jednoj ljudskoj populaciji koja je u Hardi-Vajnbergovoj ravnoteži, učestalost osoba sa **albinizmom** (recesivna osobina, genotip **aa**) iznosi **1 na 10.000** stanovnika.

Izračunaj:

1. Učestalost recesivnog alela (**q**).
2. Učestalost dominantnog alela (**p**).
3. Procenat **zdravih nosilaca** (heterozigota, **Aa**) u toj populaciji.

Rešenje (korak po korak):

Korak 1: Identifikacija poznatog

Znamo da je učestalost recesivnih homozigota (**aa**) zapravo **q^2** :

$$q^2 = \frac{1}{10.000} = 0,0001$$

Korak 2: Izračunavanje učestalosti recesivnog alela (**q**)

Korenujemo

$$q = \sqrt{0,0001} = 0.01$$

(dakle, 1% alela u populaciji je "albinizam" alel)

Korak 3: Izračunavanje učestalosti dominantnog alela (**p**)

Koristimo formulu **$p + q = 1$**

$$p = 1 - 0.01 = 0.99$$

(dakle, 99% alela su "normalni" aleli)

Korak 4: Izračunavanje učestalosti heterozigota (**$2pq$**)

Ovo su "nosioci" koji su fenotipski zdravi, ali prenose gen:

$$2pq = 2 \times 0.99 \times 0.01 = 0,0198$$

Pretvoreno u procenat: **$0,0198 \times 100 = 1.98\%$**

Zaključak:

Iako je samo **jedna u 10.000** osoba bolesna, skoro **svaka pedeseta** osoba (oko 2%) u populaciji je nosilac tog gena. To je ključna poenta Hardi-Vajnbergove ravnoteže – recesivni aleli se "skrivaju" u heterozigotima.

PARAMETRI GENETIČKOG DIVERZITETA

Da bismo izmerili koliko je populacija genetički "bogata", koristimo sledeće parametre:

1. Proporcija polimorfnih lokusa (**P**)

Lokus je **polimorfan** ako postoje bar dva alela, pri čemu najređi alel ima učestalost veću od **1%** (ili 5% u nekim modelima). To osigurava da varijacija nije samo rezultat trenutne mutacije, već da je ustaljena u populaciji.

$$P = \frac{N_p}{N}$$

(Gde je N_p broj polimorfnih lokusa, a N ukupni broj ispitivanih lokusa).

2. Prosečan broj alela po lokusu (**n_a**)

Predstavlja aritmetičku sredinu broja alela na svim posmatranim lokusima. Što je ovaj broj veći, to je veći evolucioni potencijal populacije.

3. Heterozigotnost (H)

Ovo je najpreciznija mera varijabilnosti.

- **Posmatrana heterozigotnost (H_o)** : Stvarni udeo heterozigota u uzorku.
- **Očekivana heterozigotnost (H_e)**: Vjerovatnoća da će dve nasumično izabrane genske kopije iz populacije biti različiti aleli.

Genski diverzitet za lokus (D_t):

$$D_t = 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2$$

(Gde je p_i učestalost -tog alela na tom lokusu. Suma kvadrata učestalosti svih alela zapravo predstavlja učestalost homozigota).

GENETIČKA STRUKTURA POPULACIJE

Genetička struktura je termin koji objedinjuje informaciju o raznovrsnosti gena (alela) i raspodeli te raznovrsnosti unutar i između populacija. Ona je primarno određena tipovima i učestalošću alela.

Opis genetičke strukture određenog taksona obuhvata:

1. **Stepen genetičke varijabilnosti** (koliko je takson raznolik).
2. **Način raspodele** te različitosti (unutar populacija vs. između populacija).
3. **Geografski aspekt** (kako prostor utiče na gene).
4. **Vezu sa populacionom strukturom** (npr. uticaj barijera, veličine populacije i migracija).

Napomena: Kod sedentarnih vrsta (koje se ne kreću mnogo), čak i prostorno bliske populacije mogu biti genetički veoma različite.

HIJERARHIJSKA ORGANIZACIJA I WRIGHT-OVA F-STATISTIKA

Za analizu genetičke diferencijacije koristi se **F-statistika (indeksi fiksacije)**, koju je 1920-ih uveo Sewall Wright. Ovi indeksi mjere **smanjenje heterozigotnosti** u odnosu na očekivanu Hardy-Vajnbergovu (HW) ravnotežu.

Struktura se posmatra na tri nivoa:

- **I (Individual)** – Jedinka
- **S (Subpopulation)** – Subpopulacija (lokalna grupa)
- **T (Total)** – Ukupna populacija (metapopulacija)

Tri ključna indeksa:

1. **F_{IS} (Unutarpopulacioni indeks fiksacije):**

Meri odstupanje od HW ravnoteže unutar lokalne subpopulacije. Najčešće ukazuje na **inbriding** (ukrštanje u srodstvu).

- Ako je $F_{IS} > 0$, postoji manjak heterozigota (inbriding).
- Formula: $F_{IS} = 1 - \frac{H_{obs}}{H_{exp}}$ gdje je $H_{exp} = 2pq$

2. **F_{ST} (Koeficijent međupopulacione genetičke diferencijacije):**

Mjeri koliki je udeo ukupne varijabilnosti posledica razlika **između** subpopulacija.

- $F_{ST} = 0$: Populacije su genetički identične.
- $F_{ST} = 1$: Populacije su fiksirane za različite alele (potpuno različite).
- Računa se preko varijanse frekvencija alela (V_p).

3. **F_{IT} (Ukupni indeks fiksacije):**

Mjeri odstupanje jedinke u odnosu na ukupnu populaciju. On je rezultat kombinovanog efekta inbridinga unutar grupa i razlika između grupa.

- **Povezanost:** $1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$

INBRIDING (UKRŠTANJE U SRODSTVU)

Pre pojave molekularne genetike (1960-ih), inbriding se nije mogao direktno meriti kod dominantno-recesivnih gena jer su heterozigoti i dominantni homozigoti izgledali isto.

U sistemu sa inbridingom (koeficijent F), frekvencije genotipova odstupaju od HW ravnoteže:

- A_1A_1 (Dominantni homozigot): $p^2(1 - F) + pF$
- A_1A_2 (Heterozigot): $2pq(1 - F)$
- A_2A_2 (Recesivni homozigot): $q^2(1 - F) + qF$

Ključni zaključak: Inbriding dovodi do **smanjenja učestalosti heterozigota** i povećanja učestalosti homozigota, ali **ne menja same učestalosti alela (p, q)**.

GENETIČKA VARIJABILNOST MEĐU POPULACIJAMA

Genetička udaljenost je mera divergencije između populacija ili vrsta. Ona nam govori koliko je vremena prošlo od zajedničkog pretka ili koliki je stepen genetičke diferencijacije.

- **Mala udaljenost:** Populacije imaju slične alele, što ukazuje na blisku srodnost i nedavno razdvajanje.

- **Velika udaljenost:** Ukazuje na dugu izolaciju, delovanje mutacija i **genetičkog drifta** (nasumične promene frekvencija alela).

Neijeva standardna genetička udaljenost (1972)

Masatoshi Nei je uveo metod gde se udaljenost (**D**) povećava proporcionalno vremenu divergencije, pod uslovom da je stopa genetskih promena konstantna.

- **J1 i J2:** Verovatnoća da su dva nasumično izabrana alela unutar iste populacije identična.
- **J12:** Verovatnoća da su dva alela, izabrana iz dve različite populacije, identična.
- **Indeks sličnosti (I):**

$$I = \frac{J_{12}}{\sqrt{J_1 J_2}}$$

- **Indeks udaljenosti (D):** $D = -\ln(I)$

GEOGRAFSKI ASPEKT VARIJABILNOSTI

Zavisno od prostornog rasporeda, populacije mogu biti:

1. **Alopatrične:** Potpuno prostorno izolovane. Često se nazivaju geografskim rasama ili podvrstama dok se ne dokaže reproduktivna izolacija.
2. **Parapatrične:** Populacije koje se dodiruju duž uske granične linije.
3. **Simpatrične:** Populacije koje dele isto stanište (žive na istom mestu).
4. **Sintopne:** Vrsta simpatrije gde populacije koriste potpuno isto mikrostanište u isto vreme.

Termini koje treba razlikovati:

- **Podvrsta (Subspecies):** Prepoznatljiva geografska grupa populacija sa formalnim latinskim imenom.



PODVRSTA TIGRA KOJA ŽIVI SAMO NA SUNDA OSTRVIMA

- **Politipska vrsta (*Rassenkreis*):** Vrsta podeljena na više geografskih rasa/podvrsta koje se mogu ukrštati (npr. u zatočeništvu), ali su u prirodi izolovane.
- **Supervrsta (*Artenkreis*):** Grupa blisko srodnih (parapatričnih) vrsta koje se ne ukrštaju na mestima kontakta, ali su očigledno nastale od zajedničkog pretka.



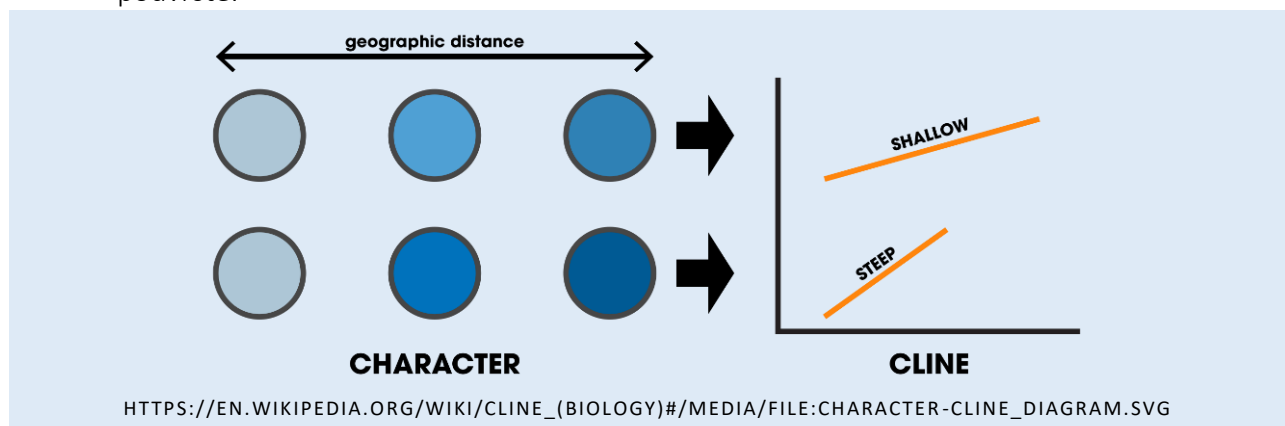
VRSTA *TRITURUS CRISTATUS* SUPERSPECIES

- **Poluvrste (Semispecies):** Populacije na međustepeniku specijacije; delimično su reproduktivno izolovane i često formiraju **hibridne zone**.

KLINA I HIBRIDNE ZONE

Klina je postepena promena karakteristike (fenotipske ili frekvencije alela) duž geografskog pravca (transektu).

- **Kontinuirana klina:** Glatka, postepena promena.
- **Diskontinuirana (stepenasta) klina:** Nagli skokovi u karakteristikama, često na granici dve podvrste.



Uzroci nastanka kline:

1. **Selekциони pritisak:** Različiti uslovi sredine (npr. temperatura) favorizuju različite osobine.

1. *Primer: Bergmanovo pravilo* – jedinke iste vrste su krupnije u hladnijim predelima.
2. **Sekundarni kontakt:** Susret prethodno izolovanih grupa (npr. kontakt modernog čoveka sa Neandertalcima ostavio je tragove u našem genomu).

SPECIJACIJA I IZOLACIONI MEHANIZMI

Kada dve populacije koje su bile u kontaktu imaju različite genske fondove, to znači da postoje **reproduktivne barijere**:

- **Prezigotne (prereproduktivne):** Sprečavaju samo oplodjenje (različito vreme parenja, različita staništa, rituali udvaranja).
- **Postzigotne (postreproduktivne):** Hibrid je sterilan ili ne dostiže zrelost (npr. razlike u broju hromozoma).

Zanimljivost: U narušenim staništima (anthropogenic disturbance), ekološke barijere često pucaju. Kod biljaka (npr. *Iris hexagona* i *Iris fulva*), promena staništa može dovesti do masovne hibridizacije jer se "briše" granica koja ih je razdvajala.



IRIS HEXAGONA, I I. FULVA.

Pitanja

1. Šta čini **genetičku strukturu** jedne populacije?
2. Definiši **fond gena** (gene pool) u užem i širem smislu.
3. Šta je **norma reakcije** i kako ona objašnjava pojavu različitih fenotipova kod istog genotipa?
4. Objasni razliku između **strukturnih** i **regulatornih** gena.
5. Šta je **haplotip** i po čemu se razlikuje od genotipa?
6. Navedi **pet uslova** koje mora ispuniti idealna populacija da bi bila u genetičkoj ravnoteži.
7. Napiši Hardy-Vajnbergovu formulu i objasni šta predstavljaju članovi p^2 , $2pg$ i q^2

8. Definiši **polimorfni lokus**. Koji je minimalni procenat učestalosti alela da bi se lokus smatrao polimorfnim?
9. Šta je **heterozigotnost (H)** i zašto se smatra egzaktnijom merom varijabilnosti od broja alela?
10. Objasni šta meri koeficijent F_{ST} i koje su njegove granične vrednosti (0 i 1).
11. Kakav je uticaj **inbridinga** (ukrštanja u srodstvu) na učestalost alela, a kakav na učestalost genotipova?
12. Poveži indekse F_{IS} , F_{ST} i F_{IT} (napiši njihovu međusobnu relaciju).
13. Šta meri **Neijeva standardna genetička udaljenost (D)** i koji su glavni faktori koji utiču na nju?
14. Objasni razliku između **alopatričnih**, **parapatričnih** i **simpatričnih** populacija.
15. Šta je **klina** i navedi jedan primer (npr. Bergmanovo pravilo).
16. Definiši pojam **supervrste** (*Artenkreis*) i objasni u čemu se razlikuje od obične vrste.
17. Šta je **hibridna zona** i u kojim situacijama (npr. kod biljaka) može doći do njenog nastanka?
18. Ko su **poluvrste** (*semispecies*) i kakav je njihov značaj u procesu evolucije?
19. Zašto se u narušenim staništima češće javlja hibridizacija između blisko srodnih vrsta?

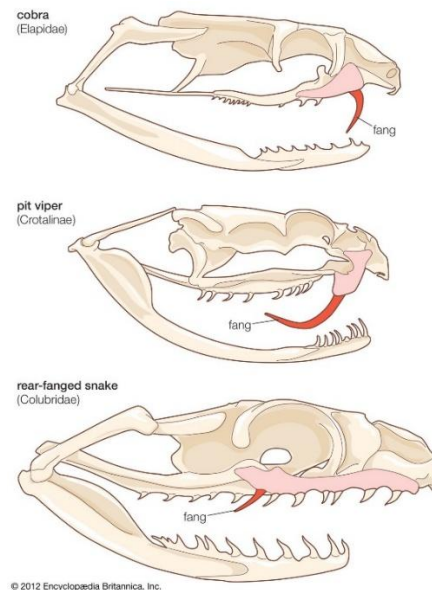
5. ADAPTACIJE

1. KLJUČNE KARAKTERISTIKE ŽIVIH BIĆA

- **Međusobna sličnost:** Srodnost organizama kroz zajedničko porijeklo.
- **Adaptacije:** Osobine koje direktno povećavaju vjerovatnoću opstanka i reproduktivni uspjeh jedinke.

2. PRIMJERI ADAPTACIJA

- **Skelet zmija (Kinetički skelet):**
 - Lobanja nije čvrsto srasla; kosti su povezane **fleksibilnim ligamentima**.
 - **Svrha:** Omogućava široko rastezanje čeljusti u više smjerova za gutanje velikog plijena.
 - **Senzorna podrška:** Receptivne jamice (kod *Crotalinae*) detektuju toplotne razlike od samo



- **Trypanosoma sp. (Izbjegavanje imunog sistema):**
 - **VSG (Varijantni površinski glikoprotein):** Gusti omotač koji čini ~90% površinskih proteina parazita.
 - **Mehanizam:** Parazit posjeduje preko 1000 "uspavanih" (*silent*) VSG gena. Kada imuni sistem domaćina prepozna jedan omotač, parazit vrši **duplikativnu transpoziciju** novog gena na aktivno mjesto (blizu kraja hromozoma).

- **Rezultat:** Novi "omotač" je nevidljiv za antitela, što parazitu omogućava trajno preživljavanje u domaćinu.

3. RAZUMIJEVANJE I DEFINISANJE ADAPTACIJA

Adaptacija nije samo "navikavanje", već dinamičan evolucioni proces.

1. **Kompleksnost:** Većina adaptacija je rezultat složenih biohemijskih puteva.
2. **Dizajn:** Izgledaju kao da su "konstruisane" sa svrhom (preživljavanje, odbrana, širenje).

Istorijska perspektiva:

- **Prirodna teologija (William Paley):** Smatrao je da savršen dizajn organizama dokazuje postojanje inteligentnog Tvorca.
- **Charles Darwin:** Ponudio je materijalističku alternativu — **Prirodnu selekciju**. Adaptacije su oblikovane nesvjesnim procesom u kojem korisne varijante zamjenjuju manje korisne.

TELEOLOGIJA VS. TELEONOMIJA

- **Teleološko tumačenje:** Objašnjava osobinu kroz njenu krajnju svrhu (npr. "krila postoje *da bi* ptica letjela").
- **Teleonomsko tumačenje (Ernst Mayr):** Upravljenost ka cilju nije planirana, već je rezultat **kodiranog programa** (genetičke informacije) koji je oblikovan prethodnom selekcijom.

5. PRIRODNA SELEKCIJA I ADAPTIVNA VRIJEDNOST (FITNESS)

Prirodna selekcija je proces različitog preživljavanja i razmnožavanja jedinki na osnovu njihovog fenotipa.

- **Šta objašnjava:** Nastanak kompleksnih adaptacija, ali i fenomene poput starenja, kooperacije (pčele) ili antagonizma (infanticid).
- **Jedinica selekcije:** Može biti gen, jedinka ili populacija.

ADAPTIVNA VRIJEDNOST (FITNESS)

Definicija:

Adaptivna vrijednost je mjera **reproduktivnog uspjeha** i predstavlja kombinovani uticaj svih osobina koje utiču na "kondiciju" (*fitness*) jedinke ili populacije. U populacionoj genetici, ona se definiše kao:

- **Srednji broj potomaka** po jedinki ili genskoj kopiji.
- Računa se kao broj novih jedinki (oplođenih jaja ili novorođenčadi) nakon jedne generacije.

Ključne nijanse modernog tumačenja:

1. **Reprodukcija ispred dugovječnosti:** *Fitness* ne zavisi od toga koliko dugo organizam živi, već koliko potomaka ostavlja. Ako organizam živi duplo kraće, ali ima duplo više preživjelih potomaka, on je adaptivno vredniji.
2. **Prosjeak, a ne slučajnost:** Iako selekcija djeluje na pojedinca, zbog uticaja slučajnosti, *fitness* se definiše kao **prosjeak** za sve jedinke određenog genotipa unutar populacije.

Razlika: "Opstanak najsposobnijih" vs. "Poboljšanje kondicije"

- **Opstanak najsposobnijih (Supstitucija/Fiksacija):**
 - Ovo je proces **uklanjanja manje sposobnih** varijanti iz populacije.
 - Haldane je ovo nazvao "cijena prirodne selekcije".
 - Zasniva se na **razlikama** u preživljavanju (neki umiru, drugi ostaju).
 - Rezultat je **fiksacija** — kada jedna varijanta postane jedina u populaciji.
- **Poboljšanje kondicije (Adaptivno poboljšanje):**
 - Ne zavisi od toga ko je umro, već od **apsolutnog preživljavanja** određene varijante.
 - Zavisi od ukupnog broja replikacija: što je više jedinki određene varijante, veća je šansa da će se desiti nova **korisna mutacija** koja će dodatno unaprijediti tu vrstu.

KAKO ZAPRAVO DJELUJE PRIRODNA SELEKCIJA?

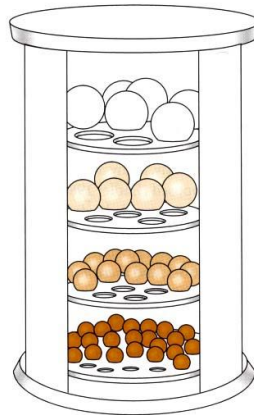
1. **Selekcija djeluje na FENOTIP, ne direktno na genotip.**
 1. Priroda "vidi" samo tvoje osobine (brzinu, otpornost, boju), a ne tvoje gene.
 2. **Pitanje o genetici:** Da li definicija selekcije mora podrazumijevati genetičku razliku? **Ne nužno.** Selekcija se može desiti i među genetički identičnim jedinkama ako im se fenotipovi razlikuju (npr. zbog ishrane), ali tada **nema evolucionog odgovora.**
2. **Selekcionni odgovor (Evolucija):**
 1. Selekcija se dešava unutar **jedne generacije** (neki prežive, neki ne).
 2. Da bi se desila **evolucija**, ti preživjeli fenotipovi moraju biti povezani sa specifičnim genotipovima kako bi se te osobine prenijele na sljedeću generaciju.
 3. **Formula:** Selekcija na fenotip + Nasljednost (genotip) = Selekcionni odgovor (Evolucija).
3. **Selekcija vs. Genetički drift (Slučajnost):**
 1. **Selekcija** je dosljedna (deterministička) — favorizuje bolju adaptivnu vrijednost.
 2. **Drift** je slučajna — preživljavanje nema veze s kvalitetom osobina, već s čistom srećom.

Važna distinkcija: Selekcija OBJEKATA vs. Selekcija ZA OSOBINE (Elliot Sober)

Pazi na razliku između toga **šta** je preživjelo i **zašto** je preživjelo:

- **Selekcija OBJEKATA:** To su same jedinke (npr. bakterija *E. coli*) koje su preživjele.
- **Selekcija ZA OSOBINE:** To je konkretna osobina koja je omogućila preživljavanje (npr. otpornost na antibiotik).

FIGURE 12.16 A child's toy that selects small balls, which drop through smaller and smaller holes from top to bottom. In this case there is selection of darkly shaded balls, which happen to be the smallest, but selection *for* small size. (After Sober 1984.)



Primjer (*E. coli* i histidin):

Bakterije su preživjele jer su imale korisnu mutaciju na jednom lokusu, a gen za sintezu histidina je "povukao" s njom jer su bili fizički vezani na hromozomu.

- **Selekcija ZA:** Korisnu mutaciju (uzrok).
- **Efekat selekcije:** Povećana sinteza histidina (posljedica/nusproizvod).

Mjerljive karakteristike (Indikatori):

Kada biolozi na terenu prate selekciju, gledaju:

- **Fekunditet:** Koliko jaja/potomaka je proizvedeno?
- **Brzina razvića:** Koliko brzo jedinka prolazi kroz stadije (brže razviće često znači manju šansu da te neko pojede prije nego se razmnožiš).

NIVOI DJELOVANJA PRIRODNE SELEKCIJE

1. Individualna selekcija (Osnovni nivo)

- **Definicija:** Razlike u preživljavanju i reprodukciji među jedinkama unutar iste populacije.
- **Logika:** Osobine koje jedinki donose više potomaka postaju češće u sljedećoj generaciji.

2. Grupna selekcija (Interdemna selekcija)

- **Koncept (Wynne-Edwards):** Selekcija djeluje na nivou cijele grupe. Grupe koje kontrolišu svoju brojnost (da ne iscrpe resurse) navodno preživljavaju, dok one "sebične" izumiru.
- **Kritika (G. C. Williams i R. Dawkins):** Individualna selekcija je mnogo **brža i jača**. Ako se u grupi "altruista" pojavi jedan "sebični" pojedinac koji se nekontrolisano razmnožava, njegovi geni će brzo preplaviti populaciju, bez obzira na to što to dugoročno šteti grupi.

3. Selekcija na nivou gena (Srodnička selekcija / Kin Selection)

- **Ključni autori:** Hamilton, Maynard Smith, Dawkins.
- **Logika:** Gen je taj koji želi da se replikuje. Ako jedinka pomogne srodniku da preživi, ona zapravo pomaže **opstanku svojih gena** koji se nalaze u tom srodniku.
- **Altruizam vs. Genetička sebičnost:**
 - **Altruizam:** Ponašanje koje smanjuje fitnes jedinke koja pomaže, a povećava fitnes onoga ko prima pomoć.
 - **Objašnjenje:** Ono što izgleda kao žrtva (npr. radilice kod pčela ili upozoravajući pozivi kod prerijskih pasa) zapravo je strategija gena da se prenesu preko srodnika.
- Williams tvrdi da ne postoje adaptacije korisne za grupu. Ono što izgleda kao korist za grupu (npr. manji broj potomaka kad nema hrane) zapravo je **organska adaptacija** — jedinki se više isplati da sačuva energiju za bolja vremena nego da uzalud troši resurse na potomstvo koje će uginuti.
- **Hymenoptera (Pčele, mravi):** Savršen primjer gdje srodnička selekcija objašnjava zašto se radilice ne razmnožavaju. One su srodnije sa svojim sestrama nego što bi bile sa sopstvenim potomstvom.
- **Prerijski psi:** Dokaz srodničke selekcije na terenu. Životinja rizikuje život ispuštajući krik samo ako su u blizini **srodnici** (bez obzira jesu li to njena djeca ili rođaci).

RODITELJSKA BRIGA

- Iako roditeljska briga na prvi pogled djeluje kao **čisti altruizam** (roditelj troši energiju, rizikuje život i smanjuje sopstvene šanse za preživljavanje), ona je u osnovi **genetička sebičnost**. Budući da potomci nose 50% gena svojih roditelja, roditelj koji brine o njima zapravo osigurava preživljavanje i prenošenje **sopstvenih gena** u sljedeću generaciju. Prirodna selekcija ne favorizuje preživljavanje jedinke po svaku cijenu, već maksimalan **protok gena** u budućnost, zbog čega je žrtva za sopstveno potomstvo evolucionim imperativ.

Hamiltonovo pravilo je predviđa kada će se neka jedinka žrtvovati za drugu.

$$r \times B > C$$

r (coefficient of relatedness / koeficijent srodstva): Koliko gena dijeliš sa onim kome pomažeš? (Dijete ili rođenibratom/sestrom = **0.5 (50%)**, unukom ili nećak = **0.25 (25%)**, bratom od strica = **0.125 (12.5%)**).

B (benefit / korist): Koliko će dodatnih potomaka dobiti onaj kome pomažeš zahvaljujući tvojoj žrtvi?

C (cost / cijena): Koliko sopstvenih potomaka ti gubiš (ili koliki je rizik po tvoj život) zbog te pomoći?

Altruističko ponašanje (poput roditeljske brige ili upozoravanja srodnika) će evoluirati samo ako je **genetička korist za srodnika ($r \times B$) veća od gubitka za tebe (C)**.

(Haldaneova šala):

Čuveni biolog J.B.S. Haldane je jednom rekao: "*Skočio bih u rijeku da spasim dva brata ili osam rođaka!*"

Računica: 2 brata $\times$ 0.5 srodstva = **1** (cio tvoj genetički set). 8 rođaka $\times$ 0.125 srodstva = **1**. Tek u tom trenutku se tvoja "smrt" genetički isplati.

KAKO PREPOZNATI I DEFINISATI ADAPTACIJU?

Postoje dva glavna pristupa definisanju adaptacije:

1. **Neistorijski (Reeve & Sherman):** Gleda se sadašnji trenutak. Ako osobina danas daje najveći *fitness* u datoj sredini, ona je adaptacija.
2. **Istorijski (Harvey & Pagel):** Gleda se porijeklo. Osobina je adaptacija samo ako je evoluirala **namjenski** kao odgovor na određeni pritisak selekcije (tzv. "izveden karakter").

Dobzhansky: Tri lica prilagođavanja

- **Adaptacija:** Sam proces (evolucija ka boljem preživljavanju).
- **Prilagođenost (Adaptiveness):** Trenutno stanje (koliko je organizam "fit" u staništu).
- **Adaptivna osobina:** Konkretno dio tijela ili funkcija koja pomaže (npr. krilo, enzim).

Preadaptacija vs. Eksaptacija

Ovo su ključni termini koji objašnjavaju kako evolucija "reciklira" stare osobine za nove potrebe.

Pojam	Definicija	Primjer
Preadaptacija	Osobina koja je <i>slučajno</i> pogodna za nove uslove koje vrsta još nije iskusila.	Kokoš <i>White Leghorn</i> koja je otpornija na nedostatak vitamina B1 čak i kad hrane ima dovoljno.
Eksaptacija	Osobina koja je evoluirala za jednu svrhu, ali je kasnije " kooptirana " (preuzeta) za potpuno drugu.	Krila njorki: Prvobitno za let (adaptacija), ali se koriste i za plivanje (eksaptacija).

Važna napomena:

- **Krila pingvina** su otišla korak dalje – ona su **modifikovana eksaptacija**. Toliko su se prilagodila vodi da su izgubila prvobitnu funkciju (letenje).
- **Repna pera**: Adaptacija su za let, ali kod pauna postaju eksaptacija za udvaranje.

NEADAPTIVNE OSOBINE

1. Spandreli (Nusprodukti)

Termin su uveli **Gould i Lewontin**. To su osobine koje su se pojavile samo zato što su povezane sa nekom drugom, korisnom osobinom.

- **Sušтина**: One su "nusproizvod" dizajna, a ne direktni cilj selekcije (kao ukrašeni uglovi u arhitekturi koji moraju postojati da bi luk stajao).
- **Uzrok**: Pleiotropija (jedan gen utiče na više osobina).

2. Vestigijalni organi (Ostaci prošlosti)

Strukture koje su bile funkcionalne kod predaka, ali su u novom staništu postale suvišne.

- **Ekonomija tijela**: Pošto održavanje organa troši energiju, selekcija često favorizuje njihovu redukciju.
- **Primjeri**: Umnjaci kod ljudi, oči kod pećinskih riba, gubitak složenih organa kod endoparazita.

3. Ograničenja zakona fizike i hemije

Neke stvari se dešavaju jer se **moraju** desiti po zakonima prirode.

- **Primjer**: Kada leteća riba padne nazad u vodu, to nije "adaptacija za disanje", već efekat **gravitacije**. Njen skok je adaptacija, ali pad je fizika.

4. Genetički drift (Slučajnost)

Osobina može postati fiksirana u populaciji prosto zato što su jedinke koje su je imale imale više sreće, a ne zato što je osobina bila bolja.

- **Primjer**: Ako beskrilne i krilate buve imaju istu adaptivnu vrijednost, beskrilnost može prevladati čistom slučajnošću (driftom).

5. Korelisani odgovor (Povezanost osobina)

Osobina se mijenja jer je "vezana" za drugu koja je pod jakom selekcijom.

- **Primjer**: Mali rogovi kod jelena možda nisu adaptacija sami po sebi, već nuspojava hormona koji regulišu nešto mnogo važnije (npr. rast tijela).

6. Filogenetsko nasljeđe i "Evolucioni dug"

Vrste ponekad nose osobine koje su bile prilagođene svijetu koji više ne postoji.

- **Anahronizmi:** Krupni tropski plodovi koji su nekada služili da ih jedu (i šire sjeme) džinovski sisari koji su izumrli. Drveće i dalje pravi te plodove jer se genotip još nije promijenio.

ŠTA NE TREBA OČEKIVATI OD PRIRODNE SELEKCIJE?

1. Neophodnost (Adaptacija nije obavezna):

1. Sredina ne mora da se mijenja da bi nastala nova adaptacija. Ponekad se prosto desi **slučajna, superiorna mutacija** koja je bolja od postojećih, pa se raširi iako je stara bila "sasvim u redu".

2. Savršenstvo (Najbolje vs. Bolje):

1. Selekcija ne stvara "idealno" rješenje, već bira **najbolje od ponuđenog** u tom trenutku. Organizmi su često puni kompromisa (npr. ljudska leđa nisu savršena za uspravan hod, ali su bila bolja od prethodnih varijanti).

3. Napredak (Evolucija nema cilj):

1. Izbjegavaj riječ "napredak" jer ona sugerise da postoji plan ili krajnja tačka (npr. da je čovjek "cilj" evolucije). Biolozi koriste termin **poboljšanje** (bolji vid, brže trčanje) u specifičnom kontekstu opstanka.

4. Harmonija i ravnoteža (Svi su "sebični"):

1. Priroda nije harmonična zajednica. Svaki gen i jedinka se "bore" za sebe.
2. **Mutualizam** (npr. pčela i cvijet) nije ljubav, već **uzajamna eksploatacija** — oboma se isplati ta saradnja, ali bi je prekinuli čim bi se pojavila bolja opcija.
3. **Recikliranje u prirodi** nije plod brige za ekosistem, već rezultat borbe razlagača (gljiva i bakterija) da što brže prigrabe hranu za sebe.

5. Moralnost (Nauka vs. Etika):

1. Priroda je "okrutna" (paraziti, predatori, infanticid), ali to nije "zlo" u ljudskom smislu. Selekcija je **amoralna** — ona ne poznaje dobro i loše, već samo ono što funkcioniše za reprodukciju.

Zanimljivost za kraj: Haldaneova šala

Citat o **teleologiji kao ljubavnicu** je legendaran u biologiji. On znači da biolozi ne smiju javno reći da "srce kuca *da bi* pumpalo krv" (jer to zvuči kao da postoji svjesni plan/svrha), ali im je nemoguće opisati funkciju organa bez te logike svrhe.

Pitanja

1. Definiši adaptaciju i objasni razliku između **istorijske** (Harvey & Pagel) i **neistorijske** (Reeve & Sherman) definicije.
2. Šta je **adaptivna vrijednost (fitness)** i u kojim jedinicama se ona uobičajeno mjeri?

3. Objasni razliku između **adaptacije kao procesa** i **adaptivne osobine kao proizvoda** (Dobzhansky).
4. Šta je **prirodna selekcija** i koji su uslovi (koncepti) neophodni da bi ona postojala?
5. Šta je **selekциони odgovor** i zašto je on nemoguć bez genetičke varijabilnosti?
6. Objasni razliku između **individualne selekcije** i **grupne selekcije**. Zašto se smatra da je individualna selekcija jača sila?
7. Definiši **preadaptaciju** i navedi primjer.
8. Ako je prirodna selekcija 'borba za opstanak' i favorizuje najsposobnije jedinke, kako je moguće da su u prirodi evoluirala altruistička ponašanja (npr. radilice kod pčela koje se ne razmnožavaju ili ptica koja krikom upozorava druge na predatora, iako time otkriva sebe)?
9. Šta je **eksaptacija**? Objasni na primjeru krila njorki ili repnog perja kod ptica.
10. Kako se **krila pingvina** uklapaju u koncept eksaptacije i dalje modifikacije?
12. Šta je **altruizam** u evolucionom smislu i zašto on predstavlja problem za Darvinovu individualnu selekciju?
13. Objasni koncept **srodničke selekcije (kin selection)**. Zašto je upozoravajuće glasanje kod prerijskih pasa primjer srodničke selekcije, a ne čiste grupne selekcije?
14. Šta je **"genetička sebičnost"** u kontekstu roditeljske brige?
15. Šta su **spandrels (spandreli)** prema Gouldu i Lewontinu i kako oni nastaju?
16. Navedi razloge zašto neka osobina može postojati, a da **nije adaptacija** (fizički zakoni, drift, korelisanost).
17. Šta su **vestigijalni organi** i navedi barem tri primjera.
18. Objasni razliku između **teleologije** i **teleonomije** (Ernst Mayr).
19. Šta biolozi podrazumijevaju pod šalom da je "teleologija biologu poput ljubavnice"?
20. Nabroj 5 stvari koje **ne treba očekivati** od prirodne selekcije (savršenstvo, napredak, moralnost...).